

イネにおける個体当り穂重と積算水ストレスとの関係

津田 誠・山根 祐治*・高見 晋一**

(三重大学生物資源学部・**農林水産省北陸農業試験場)

1992年4月30日受理

要 旨: 幼穂発育初期のイネに水ストレスを与えると個体当り穂重は、積算水ストレス(水ストレスの強さと期間の総合評価値)に比例して低下する。一方、水ストレスによる減収量は、水ストレスのない条件下での収量が多いほど大である。従って、積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下も、湛水条件下の個体当り穂重が多いほど大であると考えられた。そこでこのことを確かめるために、大きさの異なるポットに施肥量を変えて水稻(コシヒカリ)および陸稲(戦捷)を栽培し、二次枝梗分化期と出穂開花期に土壤水分ストレスを与えた。その結果、乾燥経過の違いに関わらず、出穂開花期の水ストレスによる個体当り穂重の低下は、幼穂発育初期と同様積算水ストレスに比例的であった。また、この比例係数は湛水区の個体当り穂重に依存することが見いだされた。すなわち、水ストレスを与えた植物体の個体当り穂重 G (g plant^{-1}) と積算水ストレス CWS ($\text{MPa} \cdot \text{day}$) との間には、湛水条件下での個体当り穂重を G_0 (g plant^{-1})、水ストレス感受性を K ($\text{MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$) とすれば、次の関係が成立することが分かった。

$$G = G_0 (1 - K \cdot \text{CWS})$$

K は一般には栽培法と品種によって変わるとみられるが、本実験の範囲では前者の影響が大きかった。

キーワード: イネ, 出穂開花期, 積算水ストレス, 個体当り穂重, 水ストレス感受性, 葉身水ポテンシャル。

Relationship between Panicle Weight per Plant and Cumulative Water Stress in Rice: Makoto TSUDA, Yuji YAMANE and Shinichi TAKAMI** (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan*; ***Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Inada, Joetsu 943-01, Japan*)

Abstract: Decrease of panicle weight per plant in rice in proportion to cumulative water stress (an integrated estimate of the degree and duration of water stress) has been demonstrated in rice subjected to increasing water stress imposed at the early stages of panicle development. Since yield decrease under drought is proportional to yield without drought, it was expected that the decrease of panicle weight per plant by a unit change of cumulative water stress might be proportional to panicle weight per plant under submerged soil condition. To prove this hypothesis, we conducted an experiment in which the relationship between panicle weight per plant and cumulative water stress was examined. Two rice cultivars, one wetland (Koshihikari) and another dryland (Sensyou), were grown in pots differing in their size and fertilizer level. The plants were subjected to different water treatments started either at the stage of the secondary-branch primordia differentiation or at heading and anthesis. Control plants were kept continuously submerged. The decrease in panicle weight per plant under drought was proportionally related to the cumulative water stress in plants subjected to water stress during heading and anthesis as was during early stages of panicle development. The linear regression coefficient between the panicle weight per plant and cumulative water stress was also proportional to the panicle weight per plant under submerged condition. In other words, the panicle weight per plant under water stress G (g plant^{-1}) can be related to the cumulative water stress CWS ($\text{MPa} \cdot \text{day}$) by:

$$G = G_0 (1 - K \cdot \text{CWS}),$$

where G_0 is the panicle weight per plant under submerged condition (g plant^{-1}) and K is the constant defined as water stress susceptibility ($\text{MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$).

Key words: Cumulative water stress, Heading and anthesis, Leaf water potential, Panicle weight per plant, Rice, Water stress susceptibility.

前報⁶⁾では、水稻幼穂発育初期の水ストレスによる個体当り穂重の低下が、出穂の遅延と同様に積算水ストレスに比例的であることを示した。そしてこの関係は、式中の Y 切片を湛水条件下の個体当り穂重とみなすと、次のように一般化できる。

$$G = G_0 - b \cdot \text{CWS} \quad (1)$$

ここで、 G は水ストレスを与えられた植物体の個体当り穂重 (g plant^{-1})、 G_0 は湛水条件下での個体当り

穂重 (g plant^{-1})、 CWS は積算水ストレス ($\text{MPa} \cdot \text{day}$)、そして b は積算水ストレスに伴う個体当り穂重の変化を示す比例係数 ($\text{g plant}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$) である。

一方、十分に水を与えた条件下での収量が多い品種ほど、早ばつによる減収量が多い場合があることが報告されている¹⁾。このことは、式 (1) の比例係数 b が湛水条件下での個体当り穂重 G_0 にもとない変化する可能性を示唆するものである。もしそ

*現在: 株式会社アキタ産業。

うであれば、この場合の比例係数は、品種の水ストレス感受性だけでなく、湛水条件下での個体当り穂重の違いをも反映することとなる。従って、この比例係数を水ストレス感受性の品種間比較に用いるためには、湛水条件下での個体当り穂重と上述の比例係数との関係を明確にする必要があるが、この点に関する研究は行なわれていない。そこで、本研究ではイネ2品種を用いて異なる栽培条件下で積算水ストレスに対する個体当り穂重の変化を比較した。

材料と方法

材料は、水稻改良品種コシヒカリと陸稲在来品種戦捷とした。実験は1987年と1988年の2年間にわたって同じ栽培条件下で行った。三重大学農学部の実験圃場に縦横3.5 cm、深さ3.8 cmのペーパーポットを設置し、5月21日にポット当り1個の催芽籾を播種した。使用したペーパーポットは、水稻育苗箱当り128個で、ポットには化成肥料(N:P₂O₄:K₂O=10:6:8)を箱当り10 g混合した水田土壌を詰めた。

湛水条件下での個体当り穂重を変えるため、移植後はポットの大きさおよび施肥量が異なる条件下で栽培した(第1表)。1/5000 a および 1/2000 a ポットに同じ水田土壌を充填し、6月10日に各ポットとも2品種を1個体ずつ移植した。2種の大きさのポットそれぞれについて化成肥料(N:P₂O₄:K₂O=12:12:12)12 g および 3 g を混和し、多肥区および少肥区とした。ポットは天井のみ透明ビニールで覆ったビニールハウスに配置し、処理開始まで湛水状態とした。

処理開始は、どの栽培条件についても同じ日とし

Table 1. Cultivation methods of the experiments in 1987 and 1988. The methods were the same for both 1987 and 1988 experiments.

Pot size*	Amount of fertilizer** (g pot ⁻¹)	Abbreviation
1/2000a	12	LH
1/2000a	3	LL
1/5000a	12	SH
1/5000a	3	SL

* Pot size is expressed in terms of the pot surface area, the volume of each size being 16(1/2000a) and 4(1/5000a) liters.

** It refers to the amount of basal application of chemical fertilizer(N:P₂O₄:K₂O=12:12:12)

た。1987年には戦捷が出穂期に達した播種後75日目にポットを一旦横に倒して排水し、乾燥した。夜間の葉身水ポテンシャルが、-0.5 MPa以下に低下したときに一部のポットを湛水条件に戻し、この区をD1とした(第2図参照)。これよりさらに湛水条件に戻すまでの日数を1,2および3日遅らせた区をそれぞれD2,D3およびD4とした。処理終了後は、収穫まで湛水状態に保った。同じ処理を1988年にも行った。ただし、処理を開始したのは戦捷の発育段階が二次枝梗分化期に達した播種後54日目であった。そして、葉身水ポテンシャルが-1.0 MPa以下に低下したときに湛水条件に戻した区をD1とし、1987年と同様、湛水条件に戻す日を遅らしてD2,D3,D4区とした(第3図参照)。両年ともに対照として、移植から収穫まで湛水状態を保った区を設けた。1試験区は7ポットであった。なお、1987年には植物体が枯死しないように数回にわたって100 mlをポットに給水した。また、栽培法による発育段階の差異は僅かであったものの、コシヒカリの出穂期は戦捷より5日遅れた。

処理期間中、葉身の水ポテンシャルをプレッシャーチャンバー法で測定した。最上位の展開完了葉身(葉耳が出現した葉身)を用い、試験区当り2品種を3個体ずつ測定した。測定は、1987年には午前0時から3時、1988年には午後9時30分から11時30分の間に行なった。この測定値から、積算水ストレス、Cumulative Water Stress (CWS)⁵⁾を算出した。

$$CWS = \sum_{i=0}^n (LWP_0 - LWP_i) \quad (2)$$

ここで、nは処理日数、LWP₀は湛水区の夜間の葉身水ポテンシャル、LWP_iは処理開始後i日目の処理区のそれである。

収穫期に地上部を採取し、穂首で穂を切り乾物重を測定した。

測定日の気象条件(日射量および気温)は、三重大学農学部附属農場で測定した。この測定値をPriestley and Taylor⁴⁾の式に代入して、蒸発散能を算出した。

結 果

処理期間中の蒸発散能は、1988年では小さく、1日当りの蒸発散能は1987年の半分であった(第1図)。これは1988年の天候が平年より著しく不順であったためである。

夜間の葉身水ポテンシャルは、品種間に有意な差

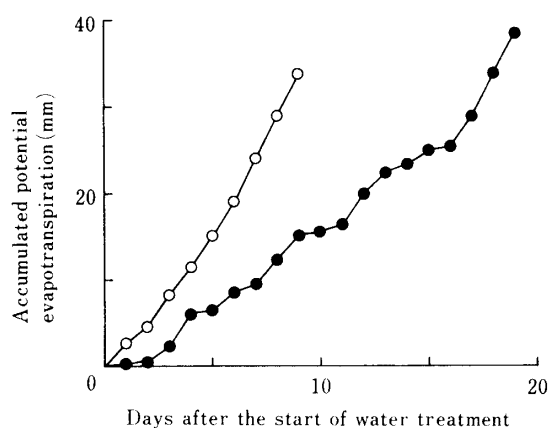


Fig. 1. Potential evapotranspiration during drought treatments in 1987 (○) and 1988 (●). Treatments were started at the times when Sensyou was at the stage of heading and anthesis in 1987, and of secondary-branch primordia differentiation in 1988. The development of Sensyou preceded that of Koshihikari five days.

が認められなかった。そこで、ここでは2品種を込みにして処理開始後の葉身水ポテンシャルの経時的推移を示した(第2, 3図)。1987年では葉身水ポテンシャルは、処理を開始してから数日間は殆ど変わらず、その後1日当り0.7から0.8 MPa低下した(第2図)。栽培条件は主として処理開始から水ポテンシャルが低下するまでの期間に影響を与えた。同じ大きさのポットで比べると、多肥区の方が、また、同じ肥料条件のポットで比べると、1/5000 aポットの方が葉身の水ポテンシャルが早く低下し始めた。

同様の傾向は、1988年の葉身水ポテンシャルでも認められた(第3図)。ただし、1987年より蒸発散能が小さかったことと生育段階が早かったことに対応して、乾燥の進行が遅れた。すなわち、1988年には葉身の水ポテンシャルが低下し始めるまでの日数は、1987年の2倍に延長されるとともに、水ポテンシャルの低下速度は半減した。また、1/5000 aポットでは水ポテンシャルの低下経過は、肥料条件によって殆ど影響されなかった。

積算水ストレスと個体当り穂重との間には両年ともに直線関係が成立した(第4, 5図)。1988年の幼穂发育初期の水ストレス条件では、水ストレスによる個体当り穂重の低下には次の三つの特徴がみられた(第4図)。

第1に積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下程度、すなわち直線の傾きは、品種、ポットの大きさに関わらず、湛水区の個体当り穂重の大きい多肥

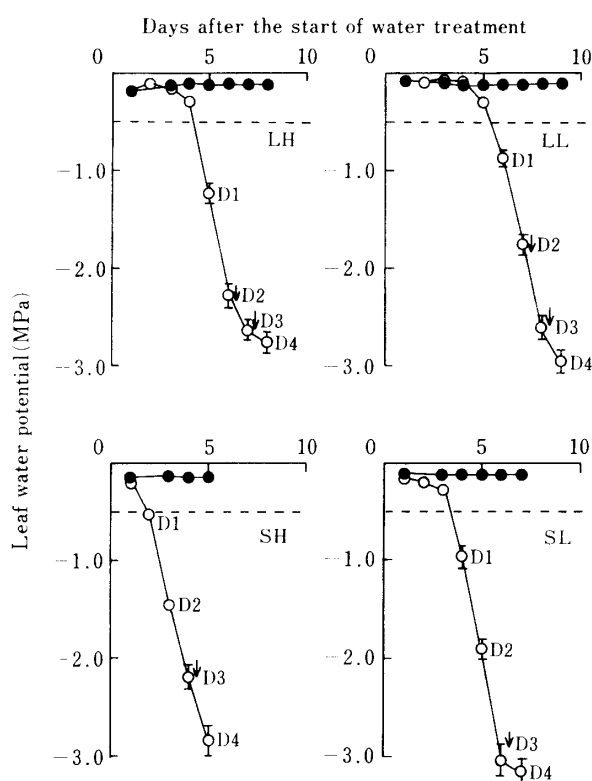


Fig. 2. Development of water stress after withholding water in rice cultivars grown by different cultivation method in 1987. For abbreviations, see Table 1. Open circle indicate the plants subjected to water treatment and filled one the plants under submerged condition. Values are the mean of measurements on three pots including Koshihikari and Sensyou. Vertical bar indicates \pm one standard error of the mean. D1, D2, D3, and D4 indicate the last days of each treatment. Arrows indicate time of intermittent irrigation.

区の方が大であった。第2は品種、肥料条件に関わらず、ポットが大きいほど湛水区の個体当り穂重が大であったとともに、個体当り穂重の低下程度も大きかった。ただ、ポットの大きさによる低下程度の差異は、肥料条件によるそれほど大きくなかった。そして、第3に同じ栽培条件では、戦捷の方がコシヒカリより常に積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下程度が大きかった。これと同時に、個体当り穂重も戦捷の方が大であった。

同様の結果は、1987年の出穂開花期の水ストレスの場合にも認められた(第5図)。ただし、品種間の違いは、1988年の実験ほど明瞭ではなく、1/2000 aポット多肥区ではむしろコシヒカリの方が水ストレスによる個体当り穂重の低下が大きくなる傾向があ

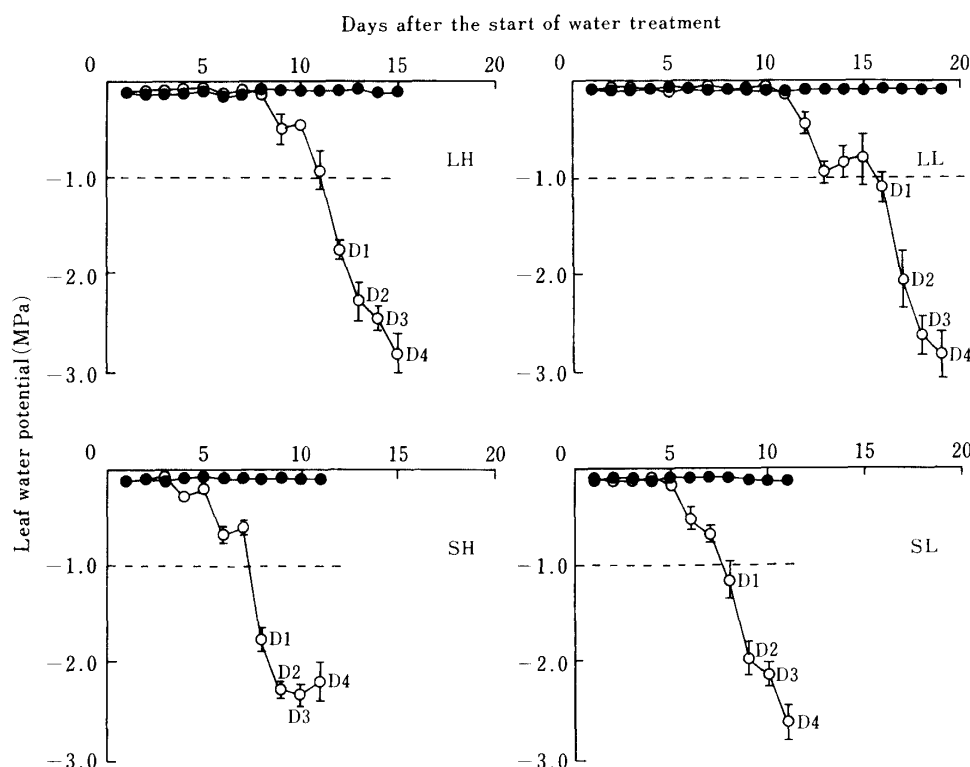


Fig. 3. Development of water stress after withholding water in rice cultivars grown by different cultivation method in 1988. Symbols and details are same as in Fig 2.

った。

このように積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下程度を表す b は、湛水区の個体当り穂重 G_0 が大きいほど大であった。そこで、次式から K を求め、水ストレス感受性として第2表に示した。

$$K = b/G_0 \quad (3)$$

同じ栽培条件下では品種間に水ストレス感受性の差はなかった。そして、1/5000 a ポット多肥区を除けば、水ストレス感受性はばらつきが小さく、平均 $0.036 \text{ MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$ であった。ただし、幼穂発育初期に水ストレスを与えた 1/2000 a ポット多肥区の戦捷では、水ストレス感受性はこれをうわまわった。また、1/5000 a ポット多肥区の水ストレス感受性は、さらに大きく平均 $0.087 \text{ MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$ であった。

考 察

大きさの異なるポットに施肥量を変えて栽培した水稻、陸稻各1品種について、2年間にわたって積算水ストレスと個体当り穂重との関係を調べた。その結果、処理時期に関わらず水ストレスによる個体当り穂重の変化は、積算水ストレスに比例的であった(第4, 5図)。

例えば浸透調節のように水ストレスの進行速度が

異なると、水ポテンシャルに対する反応が変化するプロセスが存在する⁷⁾。本実験では蒸発環境(第1図)と処理を開始した発育段階が異なったため、水ポテンシャルの低下速度は、1987年(第2図)の方が1988年(第3図)より著しく大であった。さらに、ポットが小さいほど、また多肥区ほど水ポテンシャルが早く低下した。しかし、このように水ストレスの進行速度が異なっていたにも関わらず、積算水ストレスと個体当り穂重との間には直線関係が成立した(第4, 5図)。すなわち、1988年の実験から前報⁶⁾で示唆された式(1)の関係が幼穂発育初期について成立することを確認するとともに、1987年の結果からこの関係が出穂開花期の水ストレス条件下でも成り立つことがわかった。従って、ポット栽培したイネに断水することによって水ストレスを与える実験条件下において、積算水ストレスは水ストレス程度を表わす有用な尺度であると考えられた。

本研究では、また、積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下量が湛水条件での個体当り穂重が大きいほど大であることが見いだされた。式(3)を式(1)に代入すると

$$G = G_0(1 - K \cdot \text{CWS}) \quad (4)$$

が得られる。積算水ストレス CWS ($\text{MPa} \cdot \text{day}$) は、

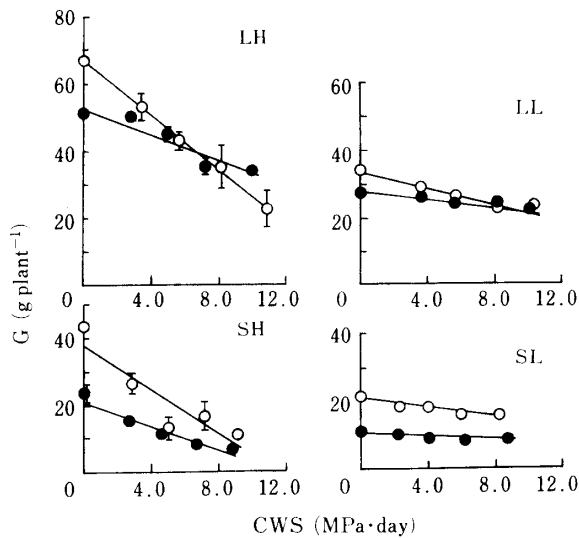


Fig. 4. Relationships between the panicle weight per plant (G) and cumulative water stress (CWS) in rice cultivars Koshihikari (●) and Sensyou (○) in 1988.

For abbreviations, see Table 1. Values are the mean of seven plants. Vertical bar indicates \pm one standard error of the mean. Regression lines are:

LH; $G = 52.9 - 1.96CWS$, $r^2 = 0.94$ (●)
 $G = 66.7 - 4.01CWS$, $r^2 = 1.00$ (○)
 LL; $G = 27.9 - 0.67CWS$, $r^2 = 0.99$ (●)
 $G = 33.7 - 1.25CWS$, $r^2 = 1.00$ (○)
 SH; $G = 20.9 - 1.79CWS$, $r^2 = 0.97$ (●)
 $G = 37.9 - 3.31CWS$, $r^2 = 0.92$ (○)
 SL; $G = 10.6 - 0.28CWS$, $r^2 = 0.90$ (●)
 $G = 21.0 - 0.69CWS$, $r^2 = 0.96$ (○)

水ストレスの強さと期間の総合評価値である。従って、式 (4) の K ($\text{MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$) は、このような水ストレスに対する個体当りの穂重の反応性 (水ストレス感受性) を表わす係数であり、その値が大であるほど水ストレスが同じときの個体当り穂重 G の低下が大きくなることを示している。

積算水ストレスにともなう個体当り穂重の低下量は、栽培条件が同じでも品種によって異なった (第4, 5図)。一方、水ストレス感受性は、多肥, 1/2000 a ポット条件下で幼穂発育初期に水ストレスを与えた場合を除き、栽培条件が同じであれば品種による違いはなかった (第2表)。すなわち積算水ストレスに伴う個体当り穂重の低下量の2品種間の差は、本実験の範囲では、主として湛水区の個体当り穂重の差異によることがわかった。いいかえれば、2品種間の水ストレスにともなう減収量すなわち見かけの水ストレス感受性の差異は、湛水区の個体当り穂重に依存しており、水ストレス感受性そのものの差異は

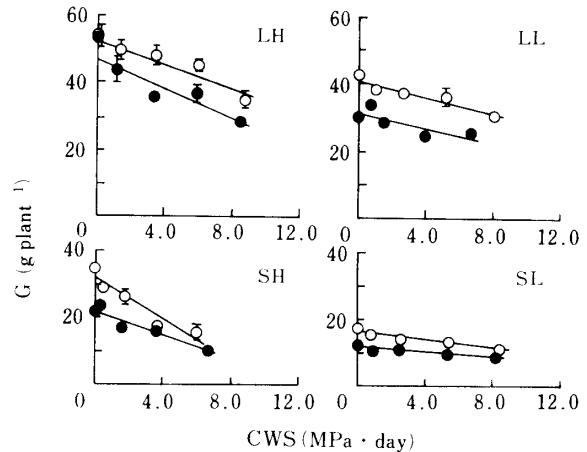


Fig. 5. Relationships between the panicle weight per plant (G) and cumulative water stress (CWS) in rice cultivars Koshihikari (●) and Sensyou (○) in 1987.

For abbreviations, see Table 1. Values are the mean of seven plants. Vertical bar indicates \pm one standard error of the mean. Regression lines are:

LH; $G = 46.8 - 2.16CWS$, $r^2 = 0.88$ (●)
 $G = 52.5 - 1.80CWS$, $r^2 = 0.90$ (○)
 LL; $G = 31.7 - 1.13CWS$, $r^2 = 0.83$ (●)
 $G = 41.0 - 1.20CWS$, $r^2 = 0.96$ (○)
 SH; $G = 22.0 - 1.75CWS$, $r^2 = 0.95$ (●)
 $G = 31.8 - 3.09CWS$, $r^2 = 0.95$ (○)
 SL; $G = 11.7 - 0.40CWS$, $r^2 = 0.91$ (●)
 $G = 16.3 - 0.64CWS$, $r^2 = 0.96$ (○)

Table 2. Water stress susceptibility (K^*) in rice cultivars grown under different cultivation method.

Year	Variety	Cultivation method**			
		LH	LL	SH	SL
1987	Koshihikari	0.0462	0.0356	0.0795	0.0342
	Sensyou	0.0346	0.0293	0.0972	0.0393
1988	Koshihikari	0.0371	0.0240	0.0856	0.0264
	Sensyou	0.0601	0.0371	0.0873	0.0329

* $K = b/G_0$ where G_0 is the panicle weight per plant (g plant^{-1}) under submerged condition, and b the slope of the liner regression ($\text{g plant}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$) between the panicle weight per plant (g plant^{-1}) and the cumulative water stress ($\text{MPa} \cdot \text{day}$).

**For abbreviation, see Table 1.

本当は小さいということになる。

前報⁶⁾で得られたデータから式 (4) を用いて水ストレス感受性を算出したところ、幼穂発育初期に水ストレスを与えたコシヒカリの値は、 $0.0681 \text{ MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$ と本研究で得られた値より大きかった。また、

こしにしき, 農林 18 号の水ストレス感受性はそれぞれ $0.0177 \text{ MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$, $0.0539 \text{ MPa}^{-1}\text{day}^{-1}$ で品種によっても異なった。さらに本研究においても 1/5000 a 多肥区で水ストレス感受性が著しく高かった。このように, 水ストレス感受性は, 一般には品種や栽培方法で変わるといえよう。従って, 水ストレス感受性を小さくすることによって早ばつにともなう減収を軽減する可能性が考えられる。

早ばつによる減収程度は, 早ばつに遭遇した発育段階によって異なることが報告されている^{2,3,8)}。そして, このことから早ばつ感受性は発育段階によって変わると考えられてきた。しかし, 本研究では出穂開花期に水ストレスを与えた 1987 年と二次枝梗分化期に与えた 1988 年とでは水ストレス感受性に大きな差異はみいだせなかった。ただ, 両年の気象条件が大きく異なったこと, 水ストレス感受性が栽培方法で変わることから, 水ストレス感受性が発育段階で変わるかどうかは本研究では明らかにすることができなかった。

以上のように式 (4) は, 土壤水分ストレスの個体当り穂重に対する影響を 3 つの要因, すなわち湛水条件での個体当り穂重, 積算水ストレスおよびそれに対する感受性の程度に分離して評価することができるので, イネ科作物の早ばつ抵抗性を解析するのに有用であると考えられる。

引用文献

1. Fischer, R.A. and R. Maurer 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29: 897—912.
2. Hsiao, T.C. 1982. The soil-plant-atmosphere continuum in relation to drought and crop production. In *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. Int. Rice Res. Inst., Los Baños. 39—52.
3. Matsushima, S. 1962. Some experiments on soil-water-plant relationship in the cultivation of rice. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan* 31: 115—121.
4. Priestley, C.H.B. and R.J. Taylor 1972. On the assesment of surface heat flux and evaporation using large scale parameters. *Mon. Weather Rev.* 100: 81—92.
5. 津田 誠 1988. 幼穂発育初期の水ストレスによる水稻登熟期間の短縮. *日作紀* 57: 636—642.
6. ———・高見晋一 1991. イネの幼穂発育初期における水ストレスが出穂日と穂重に及ぼす影響. *日作紀* 60: 241—246.
7. Turner, N.C. and M.M. Jones 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In Turner, N.C. and P.J. Kramer eds., *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Tronto, Singapore. 87—103.
8. 和田栄太郎・馬場 越・古谷綱雄 1945. 水稻の旱害防止に関する研究. I. 水稻生育時期による旱害程度の差異に就いて. *農及園* 20: 131—132.