

穂の水ポテンシャルとイネの水ストレス 感受性との関係*

津田 誠・山口 治秀**・高見 晋一***・池田 勝彦

(三重大学生物資源学部・***北陸農業試験場)

1993年7月21日受理

要 旨: イネでは早ばつによる減収程度は早ばつを受けた時期によって異なるので、水ストレス感受性は穂の発育時期に伴い変わると考えられた。そこで、水稻品種(こしにしき、染分)をポットに移植し、幼穂分化後の異なる発育時期に水ストレスを与え、常時湛水状態とする対照と比較した。水ストレス感受性は出穂前には穂の発育が進むほど増大したが、出穂後には登熟が進むほど低下した。この水ストレス感受性の変化は、水ストレスによる精粒数低下程度の変化と一致した。また、水ストレス感受性は蒸発散能の違い、日中の葉身水ポテンシャルの低下程度には影響されなかったものの、出穂前には葉身水ポテンシャルの低下に伴う穂の水ポテンシャルの低下程度が小さいほど大であった。すなわちイネの水ストレス感受性は、主として精粒数を介して発育に伴い変化すること、出穂前には穂の水ポテンシャルが乾燥条件下で高く維持される時期ほど大きいことが分かった。

キーワード: イネ, 精粒, 発育段階, 穂, 水ストレス感受性, 水ポテンシャル。

Effects of Panicle Water Potential on Water Stress Susceptibility in Rice: Makoto TSUDA, Haruhide YAMAGUCHI, Shinichi TAKAMI*** and Katsuhiko IKEDA (*Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu 514, Japan*; ****Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Inada Joetsu 943-01, Japan*)

Abstract: The effects of drought on the rice yield differ depending on the time when plants are subjected to the drought. It is therefore probable that water stress susceptibility, the degree of yield reduction due to drought, is also a function of plant development. Water stress susceptibility is defined as the fractional decrease of panicle weight per unit change of cumulative water stress (an integrated water stress with time). The objective of this study was to determine whether water stress susceptibility is correlated with the yield responses to drought. Wetland rice plants (cultivars Koshinishiki and Somewake) were grown in pots containing soil under polyethylene rain shelters. Water potentials of leaves and panicles, and grain yield were measured in plants subjected to short-term water deficit imposed at various stages of panicle development. Water stress susceptibility increased with panicle development prior to heading but decreased as reproduction progressed. A similar trend was also seen in the data of winnowed paddy number. Prior to heading panicle water potential under drought increased with panicle development, whereas the water potentials of panicles and leaves were similar after heading. These results indicate that changes in water stress susceptibility reflect the variability of grain yield under drought at least partly. The greater water stress susceptibility was due to a smaller number of winnowed paddies. In addition, the susceptibility before heading was related to the maintenance of a higher panicle water potential under drought.

Key words: Development, Panicle, Rice, Water potential, Water stress susceptibility, Winnowed paddy number.

既報^{11,13)}においてイネ植物体の水ストレスの程度と個体当たり穂重との間の関係を定量的に調べ、水ストレスを与えたイネの個体当たり穂重 G (g plant^{-1}) は、次式で表されることを見出した。

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

ここで、 G_0 は湛水条件下での個体当たり穂重 (g plant^{-1})、CWS は積算水ストレス (Cumulative Water Stress, $\text{MPa} \cdot \text{day}$)、そして係数 K は水ストレス感受性 ($\text{MPa}^{-1} \text{day}^{-1}$) を表わす。前報¹³⁾では K の発育時期による差異は見出せなかった。しかし、一般的には収量は早ばつに遭遇する発育時期に

よって変わる^{4,5,14)}ことから、水ストレス感受性は発育に伴い変化するものと思われる。

植物体内の水分状態は同一環境条件のもとでも組織毎に異なり、土壤水分ストレス条件下で水分状態が良好に保たれる組織がある^{6,9,12,15)}。ただ、このように組織の水分状態が安定していることが土壤水分ストレスに伴う生長抑制を軽減するかどうかについては、これまでの研究結果は一致していない。すなわち、トウモロコシでは、登熟中期の穀実の生長が水ストレスによって抑制されにくいのは、乾燥条件下で穀実の水ポテンシャルが安定しているためと考えられている¹⁵⁾。これに対して、減数分裂期のコムギでは土壤水分ストレスによる穂の水ポテンシャルの低下は僅かであったにもかかわらず、穀実生産は著し

* 大要は、第194回講演会(1992年10月)において発表。

** 現在: 三重県立四日市農芸高校。

く抑制された^{6,9)}。また、土壤水分ストレス下におけるイネの穂の水ポテンシャルは、減数分裂期の方が幼穂発育初期より高く維持される¹²⁾。しかしそれにもかかわらず、減数分裂期には早ばつによる減収程度が大きいことから、水ストレス感受性は減数分裂期の方が大きいとみなせるだろう。いいかえれば、イネの場合は穂の水ポテンシャルが乾燥条件下で高く維持されても水ストレス感受性が大きいと考えられた。

そこで、本研究では第一に水ストレス感受性が発育時期によって変わるのかどうか、第二に変わるとすれば穂の水ポテンシャルとどのような関係があるのかを明らかにしようとした。

材料と方法

材料は水稻品種こしにしきおよび染分とした。実験は1988年と1989年の2年間に同じ栽培法で行った。三重大学農学部の実験圃場で縦横3.5 cm、深さ3.8 cmのペーパーポットを水稻育苗箱に128個設置し、5月13日にポット当たり1個の催芽粃を播種した。ペーパーポットには育苗箱当たりチッソ1.0 g、リン0.26 g、カリ0.66 gを混和した水田土壌を詰めた。6月3日にチッソ0.6 g、リン0.26 g、カリ0.50 gを混和した水田土壌を1/5000 aポットに充填し、ポット当り1個体を移植した。ポットは天井部のみ透明ビニールで覆ったビニールハウスに配置し、処理を開始するまで湛水状態を保った。

移植後主稈の葉齢を調査した。1988年には播種後59日目に最初の処理を開始し、その後ほぼ1週間毎に同様の処理を行った(第1図参照)。処理はポットを一旦横に倒して排水、その後乾燥させ、積算水ストレスが5 MPa・dayを越えた日に再び湛水状態に戻す方法とした(第2図参照)。処理完了後は、収穫まで湛水条件を保った。1989年も同様の処理を行なった。ただし再び湛水条件にするときの積算水ストレスを4 MPa・dayとするとともに、湛水条件に戻す日を1日延長する区も設けた。また、最初の処理は、播種後51日目に開始した。なお、2年間とも対照として移動から実験終了まで湛水条件を保つ湛水区を設けた。1試験区は10ポットとし、水ポテンシャルと穂重は、別々のポットで測定した。

積算水ストレス(CWS, MPa・day)は、次式¹⁰⁾によって求めた。

$$CWS = \sum_0^n (LWP_0 - LWP_i) \quad (2)$$

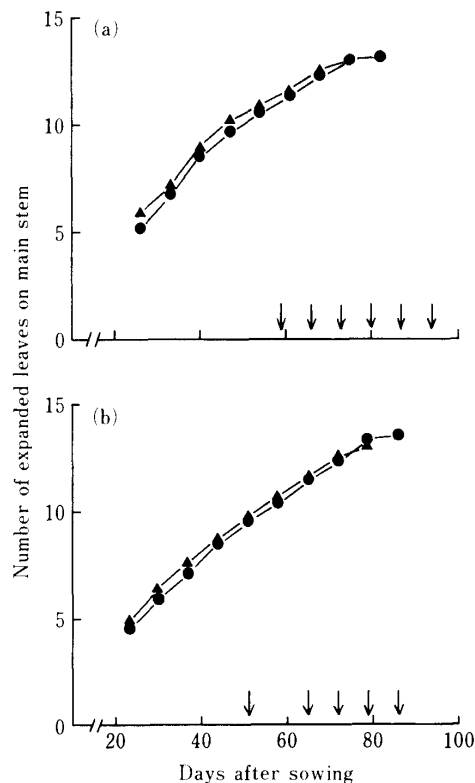


Fig. 1. Changes in the number of expanded leaves on the main stem in two rice cultivars in (a) 1988 and (b) 1989. Circles indicate Koshinishiki and triangles Somewake. Arrows indicate the time when water treatments were started. In 1988 water treatment started on 66 days after sowing was not applied to Somewake.

n は処理日数, LWP_0 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。そこで処理開始後、個体内で最も発育の進んだ分けつを選び、プレッシャーチェンバー法でその葉身の水ポテンシャルを測定した。測定にあたっては最上位の展開完了葉身(葉耳の出現した葉身)を用いた。測定時刻は午後9時30分から11時で、測定数は1試験区当り3ないし5とした。こうして得られた測定値を式(2)に代入して積算水ストレスを算出した。

1988年には日中にも葉身の水ポテンシャルを測定した。測定方法は測定時刻が正午から午後1時30分までの間であったことを除き、夜間の測定と同じとした。日中の積算水ストレスは、日中の測定値を式(2)に代入して算出した。

1989年には夜間の穂の水ポテンシャルをサイクロメーター法で測定した。測定システムは、ウェスコ社のサンプルチェンバー C-30-SF および C-52

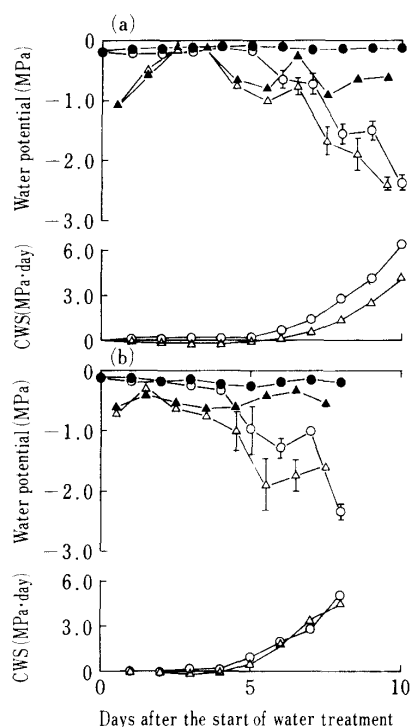


Fig. 2. Changes in the leaf water potential in Somewake during water treatments in 1988. The treatments were started on (a) 59 and (b) 94 days after sowing. Circles indicate water potential at night and triangles at the midday. Closed and open symbols denote plants under submerged and drought conditions, respectively. Also shown are corresponding increase in cumulative water stress (CWS) calculated from leaf water potentials at night (○) and midday (△).

-SFを同社のマイクロボルトメーターHR-33Tに接続したものとした。出穂前には葉身の水ポテンシャルを測定した分げつを直ちに基部で切り取り、剃り刀で縦に切り裂き幼穂を取り出した。播種後51日目からの処理では内径7.5 mm、深さ2.5 mmの円筒型のサンプルホルダーの大きさに応じて幼穂を切り取り、サンプルチェンバーC-52-SFに密封した。58日目からの処理でもサンプルホルダーの大きさが内径9.5 mm、深さ4.5 mmであったことを除き、前と同じ方法で試料を密封した。他の処理では内径12 mm、深さ23 mmの円筒型のサンプルチェンバーC-30-SFに籾が着生したままの1次枝梗を入れた。用いた1次枝梗は、サンプルチェンバーの大きさに応じて穂の先端から3から5本であった。穂を採取してからサンプルチェンバーに密封するまでの時間は、30秒であった。また、幼穂に水滴が付着している場合には濾紙で拭き取った。穂組織とチェンバー

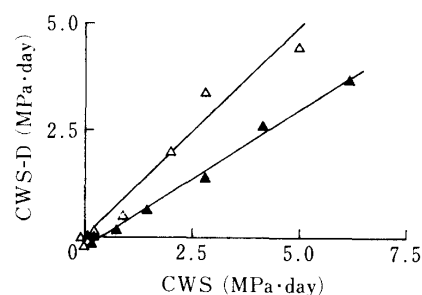


Fig. 3. Linear relationship between cumulative water stress calculated from leaf water potentials at night (CWS) and at midday (CWS-D) in Somewake in 1988. Closed and open symbols indicate water treatments started at 59 and 94 days after sowing, respectively. Regression lines are
 $CWS-D = -0.21 + 0.64CWS$, $r^2 = 0.99$ (▲)
 $CWS-D = -0.05 + 0.98CWS$, $r^2 = 0.97$ (△)

内水蒸気圧の平衡時間は、28°Cで6時間とした。熱電対の出力は、露点モードで読みとった。

1試験区10個体中5個体に出穂が認められた日を出穂日とした。そして湛水区の出穂後40日目に穂首節で穂を切り取り乾物重を測定した。こうして得られた個体当たりの穂重と先に求めたCWS(式(2))を式(3)に代入して水ストレス感受性Kを求めた。

$$K = (1 - G \cdot G_0^{-1}) \cdot CWS^{-1} \quad (3)$$

1989年には3個体の籾をとりはずし、比重1.06の塩水で籾を選別した。そして、塩水に沈んだ籾を精籾とし、全籾に対する精籾の割合を登熟歩合とした。

蒸発散能は、Priestley and Taylor⁸⁾の式に日射量と気温の日値を代入して算出した。これらの気象は、実験地点から10 km西の附属農場での観測値を用いた。

結 果

葉齢の増加速度は2年とも染分がこしにしきを少し上回ったが、止葉葉位は2品種とも13であった(第1図)。湛水条件下の染分の出穂日は、播種後80日目でこしにしきより2, 3日早かった。

第2図には葉身水ポテンシャルの測定のうち1988年の染分についての測定例(播種後59日目および94日目からの処理)を示した。葉身の水ポテンシャルは、排水処理の影響がみられない期間が数日間続いた後、低下した。処理区の葉身の水ポテンシャルが湛水区のそれより低下することは、植物体が

水ストレスに遭遇したことを示す。そこで、夜間の水ポテンシャルが低下し始めてから処理が完了、すなわち湛水条件下にするまでの期間を水ストレス期間とした。水ストレス期間は、第2図aの場合には処理開始後6日目から、第2図bでは処理開始後5日目から処理完了日までである。葉身の水ポテンシャルは、湛水条件下と同様に土壤乾燥条件下でも日変化した。しかし、水ポテンシャルの日変動の中は、乾燥条件下の方が湛水条件下より少し大きくなる場合(94日目からの処理)と、小さくなる場合(59日目からの処理)があった。このため、積算水ストレスは94日目からの処理では日中、夜間いずれの水ポテンシャルを代入しても、計算値は大差なかったが、59日目からの処理では日中の水ポテンシャルを代入したときの方が小となった。

日中の葉身水ポテンシャルを代入した積算水ストレス、すなわち日中の積算水ストレスは、積算水ストレスに比例して増加した(第3図)。比例係数は処理開始の時期によって異なり、播種後59日目からの処理では0.64、94日目からの処理では0.98であった。

葉身水ポテンシャルの低下に対する穂の水ポテンシャルの低下程度は、発育時期によって異なった。例えば1989年の染分では穂の水ポテンシャルは播種後の51日目からの処理では展開完了葉身の水ポ

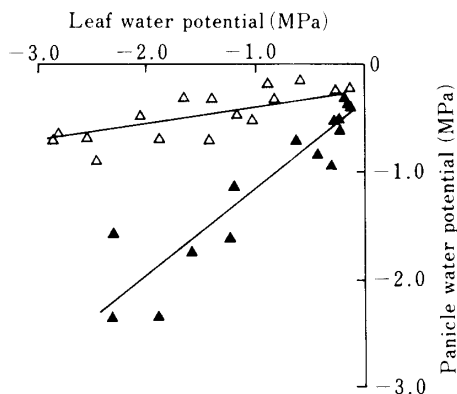


Fig. 4. Linear relationship between leaf and panicle water potentials in Somewake in 1989.

Closed and open symbols indicate water treatment started at 51 and 72 days after sowing, respectively.

Regression lines are

$$Y = -0.37 + 0.79X, r^2 = 0.85 \text{ (▲)}$$

$$Y = -0.25 + 0.15X, r^2 = 0.49 \text{ (△)}$$

X: leaf water potential, Y: Panicle water potential.

テンシャルが1 MPa 低下すると0.79 MPa 低下したが、72日目からの処理では0.15 MPa の低下にすぎなかった(第4図)。

積算水ストレスに対する日中の積算水ストレスの回帰係数(DN)、葉身に対する穂の水ポテンシャルの回帰係数(LP)を第5図a, bに示した。値は、水ストレス期間の最初の日で整理した。係数DNには0.4から0.98までの変異があった(第5図a)。しかし処理時期による一定の傾向は見出されなかった。これに対して、LPには処理時期によって顕著な違いが生じた(第5図b)、すなわち、出穂前までは時期が遅いほど低下したのに対して出穂後は急速に

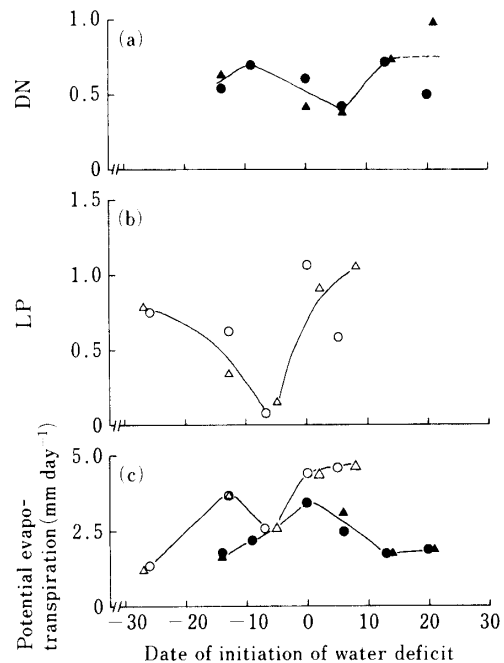


Fig. 5. Regression coefficients (a) between cumulative water stress calculated from leaf water potentials at night and at midday (DN), and (b) between leaf and panicle water potential (LP) as affected by the time of initiation of water deficit. Also shown are (c) potential evapotranspiration during water deficit.

Date 0 is the heading time of plants under submergd soil conditions. Negative dates indicate that water deficit occurred prior to the heading and positive dates indicate the water deficit occurred afterwards. Starting of water deficit is detected by the decrease in pre-dawn leaf water potential. Circles indicate Koshinishiki and triangles Somewake. Open and closed symbols indicate experiment in 1989 and 1988, respectively. Lines were fitted by eyes.

増大した。LPの値は葉身を基準としたときの穂の水ポテンシャルの低下程度を示すものであるから、穂の水ポテンシャルは出穂前に最も低下し難くなることがわかる。

水ストレス期間の蒸発散能の日平均を算出した(第5図c)。これは、実際に土壌が乾燥している期間の大気的水分環境を示す。1988年では出穂期に蒸発散能が高かった。1989年では処理時期が遅いほど蒸発散能は大きい傾向があった。ただし、出穂前7日目からの水ストレス期間の蒸発散能は小さかった。なお蒸発散能は、全般に1989年の方が大であった。

水ストレス感受性は、水ストレスを与える時期によって異なった(第6図)。水ストレス感受性は、出穂前には水ストレスを与える時期が遅いほど大きく、出穂後には1989年の染分を除けば処理時期が遅れるほど小さくなった。このため、水ストレス感受性は、出穂前5から10日目に最も大となった。なお、出穂後の水ストレス感受性は、同じ実験年で比べると常にこしにしきの方が染分より小であった。

水ストレス感受性と穂の水ポテンシャルとの対応関係は、出穂を境に異なった(第7図)。出穂前には水ストレス感受性Kと穂の水ポテンシャルの低下程度LPとの間には、次式の関係が成立した。

$$K = 0.12 - 0.14 \cdot LP \quad (r^2 = 0.98) \quad (4)$$

式(4)はLPが小さいほど水ストレス感受性は大きいことを表わす。小さいLP値は乾燥条件下で穂の水ポテンシャルが高く維持されることを示すので、穂の水ポテンシャルが乾燥条件下で高く維持される時期ほど水ストレス感受性は大となったことになる。これに対して、出穂後には水ストレス感受性と穂の水ポテンシャルの低下程度との間には一定の傾

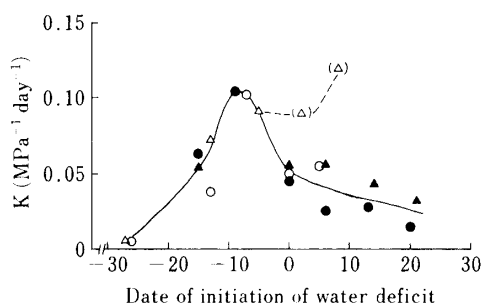


Fig. 6. Water stress susceptibility (K) as affected by the time of water deficit. Symbols and a horizontal axis are the same as in Fig 5. Solid line was fitted by eyes excluding data in parentheses, for which broken line was.

向が認められなかった。

1989年の実験について収量構成要素の積算水ストレス1 MPa・day当たりの低下量、すなわち水ストレスによる低下程度を第8図に示した。水ストレスによる収量構成要素の減少傾向は、全般的に出穂前には両品種間に大差が認められなかったが、出穂後には差異がみられた。まず、両品種とも個体当たり粒数は、出穂前には水ストレスの時期が遅いほど大であったのに対して出穂後はどの時期もあまり水ストレスの影響を受けなかった(第8図a)。登熟歩合の低下程度も、出穂前には水ストレスの時期が遅いほど大であった(第8図b)。出穂後にはこの低下程度に品種で違いが生じた。すなわち、染分の登熟歩合は水ストレスによって著しく低下したのに対して、こしにしきでは水ストレスの影響は出穂前よりもわずかながら小さくなった。

水ストレスによる1精粒重の低下は積算水ストレス1 MPa・day当たり2%と小さかった(第8図d)ため、水ストレスによる個体当たり精粒重の低下は精粒数のそれとよく似た傾向となった(第8図e対c)。染分では水ストレスを与える時期が遅いほど精粒重および精粒数の低下程度が大であったのに対して、こしにしきでは出穂後には処理時期が遅いほど低下程度は小となった。

考 察

発育時期の異なるイネに土壤水分ストレスを与え

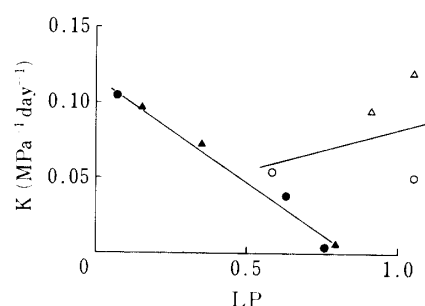


Fig. 7. Relationship between regression coefficient between leaf and panicle water potentials (LP) and water stress susceptibility (K) in 1989.

Circles indicate Koshinishiki and triangles. Somewake. Closed and open symbols denote plants subjected to water deficit prior to and after heading, respectively.

Regression lines are

prior to heading: $K = 0.12 - 0.14 LP$, $r^2 = 0.98$

after heading: $K = 0.03 + 0.05 LP$, $r^2 = 0.17$

た結果、水ストレス感受性は出穂前5から10日目に最も大きくなることが見出された(第6図)。水ストレス感受性と同じ傾向の変化は、個体当り精粒重の水ストレスによる低下程度においても認められた(第8図e)。個体当り精粒重 W_0 (g plant^{-1}) は、個体当り精粒重を N_0 (no plant^{-1})、1精粒重を w (g spikelet^{-1}) とすれば、次式で表される。

$$W_0 = N_0 \cdot w \quad (5)$$

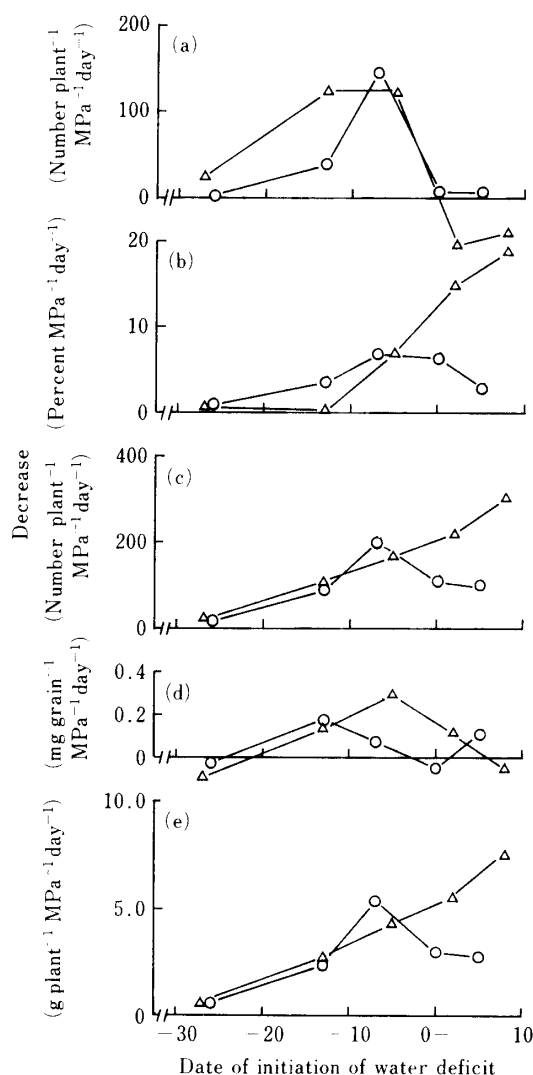


Fig. 8. Decrease in yield components as affected by the time of water deficit in 1989. Each component is expressed as decrease per 1 MPa · day of cumulative water stress. (a) number of spikelets per plant, (b) percentage of ripened grain, (c) number of winnowed paddies per plant, (d) weight of one winnowed paddy, (e) weight of winnowed paddies per plant. Circles indicate Koshinishiki and triangles Somewake. A horizontal axis is the same as in Fig. 5.

従って、 W_0 の変化は、 N_0 または w のそれを介してもたらされる。このうち w の水ストレスによる低下は小さかった(第8図d)。それ故、 W_0 の低下程度の発育にともなう変化は、 N_0 のそれによるはずである。この推定は、実験結果とよく一致した(第8図c)。

個体当り精粒数は、個体当り粒数と登熟歩合の積である。個体当り粒数は、出穂前には水ストレスによって低下するが、出穂後には殆ど影響されなかった(第8図a)。また、登熟歩合は水ストレスの時期が遅れ発育が進むほど低下した(第8図b)。従って、個体当り精粒数の水ストレスによる変化は、出穂前には個体当り粒数と登熟歩合、出穂後には登熟歩合の変化によってもたらされたと考えられる。いいかえれば、結局、イネの水ストレス感受性は主として登熟歩合の低下しやすさに左右されること、さらに、出穂前には個体当り粒数もこの感受性に関与する要因であることが分かった。

出穂前5から10日目頃に早ばつに遭遇したとき収量の低下が最も大きいこと、収量の差異が主として登熟歩合と粒数の変化によってもたらされることは、ポット条件下の実験で既に報告されている^{5,14)}。しかし、これらの実験では水ストレスの程度が測定されていなかった。このため、見出された収量の差異が水ストレス程度の違いによるのか、水ストレス感受性の違いによるのかがわからなかった。処理方法が同じでも環境条件および植物体の大きさの差に起因して水ストレスの程度が異なることがあるからである¹³⁾。本研究では水ストレスの程度を測定し、水ストレス感受性を評価した。したがって、早ばつの時期によって収量が異なるのは、事実、水ストレス感受性の違いによることがわかった。

水ストレス感受性は夜間の葉身水ポテンシャル、すなわち土壌の水分状態に基づいて評価されている。しかし、植物の水分状態は土壌の水分状態が同じであっても大気的水分環境によって変わる。それ故、水ストレス感受性は、大気的水分環境、ひいては日中の植物体内水分状態にも左右され得る。また、体内水分状態は組織によって異なるので、特定の組織の水分状態と関連があるかも知れない。

出穂前に限れば、水ストレス感受性は大気的水分環境や日中の水分状態には殆ど影響を受けないように見える。水ストレス期間の蒸発散能は1989年の方が1988年より大きかったものの、水ストレス感受性の実験年による差は殆どなかった(第5図c対第6

図) からである。また、1989年には蒸発散能および日中の葉身の水ポテンシャル低下程度は出穂前16日目と9日目からの乾燥条件下では殆ど変わらなかったが、水ストレス感受性はこの7日間に2倍に増えた(第5図a, c対第6図)。

これと同時に本研究では出穂前に限れば、乾燥条件下で穂の水ポテンシャルが高く維持される時期ほど水ストレス感受性が大きいことを見出した(第7図)。水ストレス感受性が大きいことは、穂の生長抑制が大きいこととみなせる。水ストレス下における植物組織の生長は、一般に組織の水分状態の悪化、あるいは組織への同化物流入の低下によって抑制される。葉身に対する穂の水ポテンシャルの低下程度と水ストレス感受性との関係(第7図)から、発育に伴う穂の生長抑制の違いが水分状態の悪化程度そのものに起因しないことがうかがえる。もう一つの原因である同化物の流入低下が穂の生長を抑制した可能性が高い。穂の水ポテンシャルが高く維持されたのは、水が移動しにくかったためと考えられる。このことから水に溶けた物質の移動は水ポテンシャルが高い穂ほど小さく、このため水ポテンシャルが高いほど穂の生長が抑制され、ひいては水ストレス感受性が大きくなったのだろう。Gates³⁾とMunns et al.⁷⁾は、生長組織の水分状態が良好に維持されるにも関わらず、同化物の流入が抑制されるという結果を報告している。

また、幼穂の水ポテンシャルは葉身に比べて高く維持されるけれども、まったく低下しないわけではない。従って、幼穂の生長は時期によってはわずかな水ポテンシャルの低下によって著しく阻害され、結局水ストレス感受性が高くなった可能性が考えられる。さらに、穂の生長は土壤の乾燥に伴い幼穂の発育時期に対応した特定の影響を受けたかも知れない。即ち幼穂の生長は、気孔反応等と同様に根から供給される植物生長調節物質¹⁾に左右される可能性が推察される。もっともコムギではアブシジン酸が増加しても不稔が増えなかった²⁾。イネの幼穂の生長についても根から供給される植物生長調節物質が関与しているかどうかは今後の検討を待たねばならない。

では、出穂後には大気的水分環境は、水ストレス感受性に影響を与えるのだろうか。出穂後の水ストレス感受性は、時期が同じであれば蒸発散能の大きかった1989年の方が1988年より大であった(第5図c対第6図)。また、出穂後に見出された水ストレ

ス感受性の品種間差異は、やはり乾燥していた1989年の方が大きかった(第5図c対第6図)。従って、出穂後には大気的水分環境は、水ストレス感受性を左右すると考えられる。このような感受性の差異には、おそらく日中の穂の水分状態の悪化、高温などの影響が関与していると考えられる。

以上を要するに、イネの水ストレス感受性は、主として精粒数を介して発育に伴い変化すると同時に、出穂前には穂の水ポテンシャルが乾燥条件下で高く維持される時期ほど水ストレス感受性が大きいと考えられた。

引用文献

1. Davies, W.J. and J. Zhang 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 55—76.
2. Dembinska, O., S. Lalonde and H.S. Saini 1992. Evidence against the regulation of grain set by spikelet abscisic acid levels in water-stressed wheat. *Plant Physiol.* 100: 1599—1602.
3. Gates, C.T. 1968. Water deficits and growth of herbaceous plants. In Kozlowski, T.T. ed., *Water Deficits and Plant Growth*. Vol.2. Academic Press, New York. 135—190.
4. 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.
5. Matsushima, S. 1962. Some experiments on soil-water-plant relationship in the cultivation of rice. *Proc. Crop. Sci. Soc. Jpn.* 31: 115—121.
6. Morgan, J.M. and R.W. King 1984. Association between loss of leaf turgor, abscisic acid levels and seed set in two wheat cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 11: 143—150.
7. Munns, R., C.J. Brady and E.W.R. Barlow 1979. Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 379—389.
8. Priestley, C.H.B. and R.J. Taylor 1972. On the assessment of surface heat flux and evaporation using large scale parameters. *Mon. Weather Rev.* 100: 81—92.
9. Saini, H.S. and D. Aspinall 1981. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 48: 623—633.
10. 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.
11. ———・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.
12. ———・——— 1993. 土壤の乾燥に伴うイネの

- 穂の水ポテンシャルの変化. 日作紀 62:41—46.
13. ———・山根祐治・高見晋一 1993. イネにおける
個体当たり穂重と積算水ストレスとの関係. 日作紀
62:60—65.
14. 和田栄太郎・馬場 起・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.
15. Westgate, M.E. and D.L. Thomson Grant 1989.
Water deficits and reproduction in maize. Plant
Physiol. 91:862—867.
-