

作物生理・細胞工学

乾物生産からみたイネの干ばつ抵抗性の品種・施肥レベル間差異に対する耐性と回避性の寄与度の定量的評価

藤井道彦^{*1)}・堀江武²⁾

(¹⁾静岡大学・²⁾京都大学)

要旨: 水ストレス強度と施肥レベルを異にしたイネ3品種のポット実験と、10品種に異なる期間の水ストレス処理を与えた圃場実験に基づき、イネの干ばつ抵抗性の品種・施肥レベル間差異に対する耐性と回避性の寄与度を乾物生産を中心に定量的に評価した。耐性を、ポット実験における各品種・施肥レベルの湛水区に対する相対値で表した乾物生産が基準値まで低下したときの葉身水ポテンシャル (LWP) で表すと、耐性の品種間差異は日中の LWP で約 0.21 MPa、夜明け前の LWP で約 0.04 MPa であった。一方、施肥レベル間では日中の LWP で約 0.74 MPa、夜明け前の LWP で約 0.16 MPa と、より大きかった。葉身枯死率と個体生存率でみた耐性には顕著な品種間差異があった。水ストレス下での LWP としてとらえた回避性の圃場における差異は、ポット実験に供試した3品種では日中の LWP で 0.29 MPa、夜明け前の LWP で 0.14 MPa と、耐性の差異よりも約 50% 以上大きかった。ポット実験においては回避性の方が約 2 倍大きかった。さらに、圃場での 10 品種の乾物生産と葉面積の生長の差異と回避性との間には密接な相関関係が認められた。また、ポットでの回避性の施肥レベル間差異は品種間差異よりも大きく、また耐性の施肥レベル間差異よりも大きかった。さらに、栄養生長期から継続した干ばつ条件下の収量は収穫時乾物重と密接な関係にあった。これらの結果から、回避性の差異は耐性の差異より約 50% 以上大きく、LWP は異なる品種や栽培方法間での干ばつ抵抗性の評価に有効な指標となり得ることが示唆された。

キーワード: イネ, 干ばつ回避性, 干ばつ耐性, 干ばつ抵抗性, 乾物生産, 施肥レベル間差異, 品種間差異, 葉身水ポテンシャル。

世界の稲作の約 40% を占める天水田稲作では干ばつが主要な収量制限要因となっており、干ばつ抵抗性の高い品種育成と栽培技術が求められている。干ばつ抵抗性 (drought resistance) は、植物体の水分状態が低下した状態においても生理機能を高く保つことができる能力である干ばつ耐性 (drought tolerance) と、植物体の水分状態を高く保つ能力である干ばつ回避性 (drought avoidance) とに便宜上分けることができる (Levitt 1980, Loomis and Connor 1992)。なお、ここでは急速なフェノロジーの進行による干ばつ逃避性 (drought escape) の影響については考慮しない。

イネの干ばつ耐性に関しては、幼植物の葉身枯死 (Ahmad ら 1987) や生存能力 (Ahmad ら 1986)、葉身枯死程度のスコア (De Datta ら 1988)、葉の巻き程度のスコア (O'Toole and Cruz 1980) など数多く報告されている。これらは、多数の品種の干ばつ耐性を肉眼で評価するには適しているものの、収量性からみた干ばつ耐性とは必ずしも結びつかないという欠点がある (Fukai and Cooper 1995)。これらに対して、乾物生産に着目した干ばつ耐性は、収量性のそれとより密接な関係にあり、幼植物を対象にした Ahmad ら (1987) などの報告があるが、十分に解明されていない。さらに、乾物生産からみた干ばつ耐性が施肥条件にどのように影響されるかに関しては、知見が乏しい。

一方、イネの干ばつ回避性の品種間差異についての報告は多い (Steponkus ら 1980, Turner ら 1986, Kobata and Takami 1989)。水ストレス下の葉身水ポテンシャル (LWP) で表した干ばつ回避性とイネの乾物生産との関係については、Turner ら (1986) は、圃場で 10 日間の土壤乾燥処理を行い、LWP には品種間差異がみられたが、RGR でみた乾物生産には反映しなかったと報告している。一方、小葉田 (1987)、Ahmad (1985)、Kobata and Takami (1989) は、水ストレス下のイネの乾物生産の品種間差異は LWP と密接な関係にあることを報告している。しかし干ばつ抵抗性に対する耐性と回避性の寄与の度合いについての知見は乏しく、定量的に評価した例はほとんどみられない。

本研究の目的は、土壤乾燥条件下で植物体の水ポテンシャルを維持する能力によって回避性を、同一水ポテンシャルの下での乾物生産能力によって耐性を示すものとみなし、その各々の品種間あるいは施肥レベル間での変異幅を調べることにより、イネの干ばつ抵抗性に対する両者の寄与度を定量的に評価しようとするものである。このため、3 品種を供試したポット栽培と 10 品種を供試した圃場栽培において、種々に異なる水ストレス処理を与え、乾物生産と葉身水ポテンシャルの経時的調査を行った。そして、ポット実験により干ばつ耐性を求め、また、圃場実験により実際の圃場条件下における干ばつ回避性を求めた。そし

て、干ばつ耐性を、コムギの光合成についての Xu and Ishii (1996) と同様に、ポット実験における湛水区に対する乾物生産が 50%あるいは 20%に低下したときの葉身水ポテンシャルでとらえることにより、干ばつ抵抗性の品種および施肥レベル間差異に対する耐性と回避性を、同一尺度の下でその大きさを定量的に比較した。本論文はこれらの研究結果および乾物生産からみた干ばつ抵抗性と収量のそれとの関係について述べる。

材料と方法

実験 1. ポット実験による栄養生長期の干ばつ耐性

供試品種として、日本型およびインド型の水稲と陸稲から、日本晴 (日本型改良水稲)、ハタキヌモチ (日本型改良陸稲)、Dular (インド型在来水陸両用稲 (Steponkus ら 1980)) の 3 品種を用い、1988 年 5 月 2 日にペーパーポットに播種した。葉齢が 5.0 に達した 5 月 21 日に、1/5000 a ワグナーポットに、品種別に 1 本植えて 4 個体ずつ移植した。施肥は緩効性化成肥料 (12-12-12) を用い、ポット当り 1.5 gN (多肥区) と 0.1 gN (少肥区) の 2 水準とした。以降、降雨を避けるため、ポットをビニルハウス内に置いて栽培を行った。

両施肥区とも処理開始前は湛水栽培とした。移植 11 日後の 6 月 1 日に、湛水区以外の各ポットの栓を抜いて排水した。その後、重量法で 5 段階に異なる給水制限を行い、強度の乾燥区 (D1) から湛水区 (FL) までの 5 段階の水ストレス処理を、7 月 11 日までの 41 日間行った。灌水は、毎日夕方に基準ポット重まで給水することにより行った。なお、FL では晴天日には昼と夕方の 2 回給水した。基準ポット重は、ポットのみ重 (450 g) を含めて、D1 は 4200 g, D2 は 4300 g, D3 は 4500 g, D4 は 5400 g, FL は 5850 g とした。乾燥土壌に対する各区の含水率 (g g^{-1}) は、D1 で 0.060, D2 で 0.088, D3 で 0.144, D4 で 0.399, FL で 0.582 であった。排水後、ポットが基準重量に達したのは、D3 では 6 月 12 日、また D1 では 6 月 14 日であった。なお、日本晴とハタキヌモチの少肥区では D1, D3, FL のみを、Dular の少肥区では D1 と FL のみを設けた。

処理開始時 (6 月 2 日) と終了時 (7 月 12 日) に、D1 では各区 4 ポット、D2 から FL では各区 3 ポットについて抜き取り調査し、葉面積と、根を含めた器官別乾物重を測定した。葉面積は葉面積計 (林電工社製、AAM-7 型) で測定した。乾物重は、根を含めて器官別に、通風乾燥機により 80 °C で 48 時間以上乾燥させた後に、測定した。

処理期間中の 7 月 1 日 (処理開始 31 日目) に夜明け前の LWP を、6 月 19 日 (処理開始 19 日目) と 7 月 2 日 (処理開始 32 日目) に 10 時から 15 時における日中の LWP を、プレッシャーチェンバー法で測定した。測定は小葉田・高見 (1984) に従い、プレッシャーチェンバー (Soil Moisture 社製、Model 3005) により、最上位完全

展開葉を用いて 2~3 反復で行った。Dular の少肥区では、日中の LWP と FL における夜明け前の LWP の測定を行わなかった。

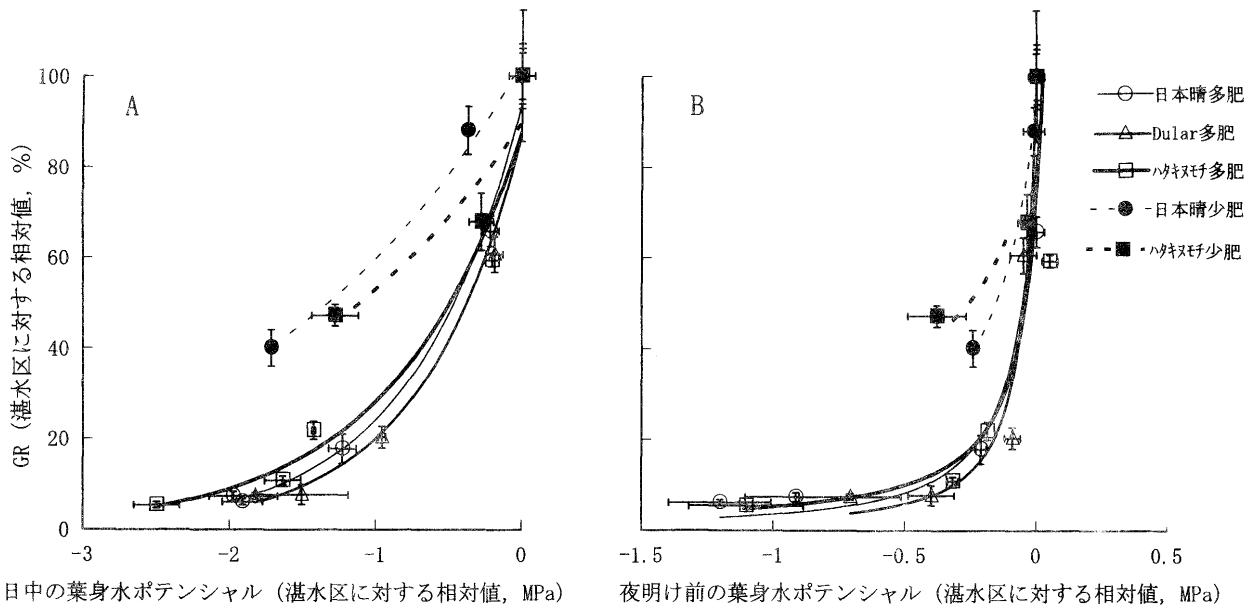
干ばつ強度の最も強い D1 では、処理終了後さらに 12 日間給水を停止した後に再給水し、30 日後の生存率を調査した。また上の実験とは別に苗箱実験として、苗箱に残った上記 3 品種の苗をそのまま 20 日間放置し、すべての生葉を枯死させた後に再給水し、同様に生存率を調査した。

実験 2. 圃場における干ばつ回避性と乾物生産

供試品種として、日本型およびインド型の水稲と陸稲から、来歴が異なり水ストレスに対して異なる反応を示すと考えられる、日本晴とアキヒカリ (日本型改良水稲)、IR 30 (インド型改良水稲)、密陽 23 号 (日印交雑改良水稲)、タチミノリ (日本型改良陸稲)、戦捷 (日本型在来陸稲)、早不知 (日本型在来陸稲)、Dular (インド型在来水陸両用稲)、ツクバハタモチ (日本型改良陸稲)、ハタキヌモチ (日本型改良陸稲) の計 10 品種を用い、1988 年 5 月 31 日にペーパーポットに播種した。なお、各品種の出穂日をできるだけ揃えるため、出芽後 11 日目に相当する 6 月 13 日から 6 月 24 日までの育苗期間中に、10 時間日長の短日処理を行った。

6 月 28 日に、京都大学農学部京都農場内の水田と、ビニルハウスで降水を遮断した畑地に、30×15 cm の 1 本植えて苗を移植した。移植時の葉齢は約 6.0 であった。施肥は、N, P₂O₅, K₂O を元肥として 4, 6, 8 g m⁻², 追肥 (7 月 17 日と 8 月 26 日) として 5, 2, 5 g m⁻², 合計 9, 8, 13 g m⁻² をそれぞれ行った。

処理区は、幼穂分化前の 7 月 8 日からの灌水停止区 (DR1)、7 月 25 日からの灌水停止区 (DR2)、湛水区 (DR3)、湛水区 (FL) の計 4 区とした。畑地の DR1, DR2, DR3 の各区は 2 反復とし、湛水区は反復なしとした。各品種の区の大きさは、畑地 (DR1, DR2, DR3) では 1.8×3.6 m, 湛水区では、2.1×4.8 m とした。水ストレス処理の開始前および湛水区では、ほぼ 1 日ごとに約 12 mm, 十分に灌水を行った。水ストレス処理開始時の 7 月 18 日と、8 月 2 日、8 月 17 日、9 月 7 日、および各品種の収穫時にイネを抜き取り、葉面積と地上部の器官別乾物重を測定した。サンプル数は、収穫時以外は各区 4 個体、収穫時は各区 10 個体とした。葉面積と乾物重の測定は実験 1 と同様に行った。各区の有効茎数の 50% が出穂した日で表した出穂日は、FL では 8 月 20 日 (Dular) から 9 月 6 日 (密陽 23 号), DR3 では 8 月 19 日 (Dular) から 9 月 10 日 (日本晴), DR2 では 8 月 22 日 (Dular) から 9 月 11 日 (密陽 23 号), DR1 では 8 月 19 日 (Dular) から 9 月 18 日 (密陽 23 号) であった。また、収穫日は、FL では 10 月 27 日 (Dular) から 11 月 8 日 (日本晴, IR 30, 密陽 23 号), DR3 では 10 月 7 日 (Dular) から 11 月 29



第1図 湛水区 (FL) に対する葉身水ポテンシャル (LWP) の相対値と湛水区 (FL) に対する生長速度 (GR) の相対値との関係 (ポット実験)。

A: 日中の葉身水ポテンシャルの相対値, B: 夜明け前の葉身水ポテンシャルの相対値。

日本晴とハタキヌモチの少肥区ではD1, D3, FLのみを設けた。Dularの少肥区ではD1とFLのみを設けたが、日中のLWPとFLにおける夜明け前のLWPの測定は行ってないため示していない。

日中のLWPは、6月9日と7月2日における各区の値の平均を、また夜明け前のLWPは7月1日における値を示す。また、生長速度 (GR) は、処理開始時 (6月2日) と終了時 (7月12日) における、根を含む全乾物重により求めた。

		A		B	
○	日本晴 多肥	$Y = 94.107 e^{1.362X}$	$R^2 = 0.993^{**}$	$Y = 4.204(-X+0.13)^{-1.461}$	$R^2 = 0.913^*$
△	Dular 多肥	$Y = 87.025 e^{1.470X}$	$R^2 = 0.978^{**}$	$Y = 2.713(-X+0.07)^{-1.363}$	$R^2 = 0.951^{**}$
□	ハタキヌモチ 多肥	$Y = 87.705 e^{1.136X}$	$R^2 = 0.974^{**}$	$Y = 5.697(-X+0.09)^{-1.051}$	$R^2 = 0.833^*$
●	日本晴 少肥	$Y = 103.358 e^{0.547X}$	$R^2 = 0.994^*$	$Y = 16.380(-X+0.15)^{-0.938}$	$R^2 = 0.990$
■	ハタキヌモチ 少肥	$Y = 89.960 e^{0.528X}$	$R^2 = 0.892$	$Y = 29.880(-X+0.13)^{-0.547}$	$R^2 = 0.830$

*, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意。

日 (日本晴, タチミノリ, ハタキヌモチ), DR2では10月7日 (Dular) から12月8日 (日本晴, IR 30), DR1では10月7日 (Dular) から12月16日 (日本晴) であった。

各サンプリング間に、実験1と同様にして、日中および夜明け前のLWPを測定した。なお、DR1では全品種のLWPの測定を行ったが、DR2とDR3では日本晴, タチミノリ, Dular, ハタキヌモチのみ、またFLでは日本晴のみLWPの測定を行った。日中のLWPは、7月31日, 8月13日, 8月28日, 9月22日, 10月14日に、また夜明け前のLWPは、7月31日, 8月15日, 9月1日, 9月27日, 10月23日に、DR1では3~5反復、他の区では2~4反復で測定した。

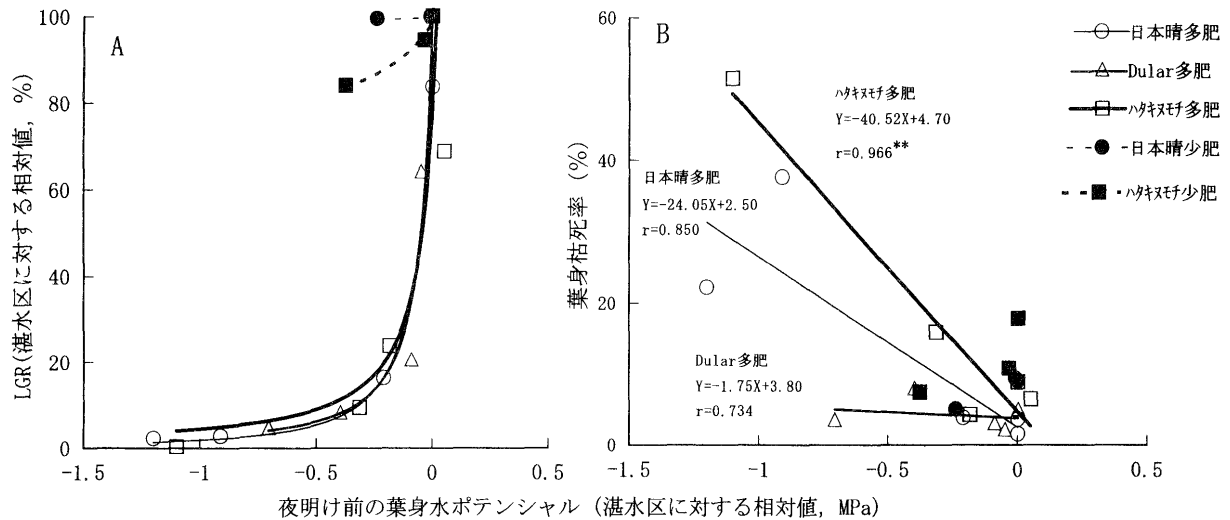
また、テンシオメータにより、深さ10cmと20cmにおける土壌水分張力を測定した。各区における土壌水分張力は、DR1では深さ10cmで398~501 hPa, 深さ20cmで251~501 hPa, DR2では深さ10cmで251~501 hPa, 深さ20cmで100~398 hPa, DR3では深さ10cmで10~158 hPaであった。

結果

1. 干ばつ耐性の品種および施肥レベル間差異

(1) 乾物生産における干ばつ耐性

第1図Aは、ポット実験における処理開始時 (6月2日) と終了時 (7月12日) における根を含む全乾物重の生長速度 (GR g plant⁻¹ 40 days⁻¹) を、各品種ならびに各施肥レベルの湛水区 (FL) に対する相対値で表し、6月19日と7月2日における各区の日中のLWPの平均値の湛水区 (FL) に対する相対値との関係をみたものである。日中のLWPの相対値が-2.0 MPaまで低下すると、多肥区のGRはいずれの品種でも湛水区の約10%まで急激に低下した。多肥区において、GRの相対値と日中のLWPの相対値との関係からみた干ばつ耐性は、ハタキヌモチがやや高く、Dularではやや低い傾向がみられたが、GRの相対値が同じ値の時に、日中のLWPの相対値の品種間差異は約0.2 MPaで、干ばつ耐性の品種間差異は小さかった。一方、少肥区におけるGRの相対値は、日中のLWPの相対値が-1.5 MPaまで低下してもFLの約40%以上に高く保たれ、少肥区では多肥区よりも顕著に高



第2図 灌水区 (FL) に対する夜明け前の葉身水ポテンシャル (LWP) の相対値と灌水区 (FL) に対する葉面積の生長速度 (LGR) の相対値および水ストレス処理終了時における葉身枯死率との関係 (ポット実験)。

A: 葉面積の生長速度 (LGR), B: 葉身枯死率。

日本晴とハタキヌモチの少肥区ではD1, D3, FLのみを設けた, Dularの少肥区ではD1とFLのみを設けたが, FLにおける夜明け前のLWPの測定は行っていないため示していない。

夜明け前のLWPは7月1日における値を示す。また, 葉面積の生長速度 (LGR) は, 処理開始時 (6月2日) と終了時 (7月12日) における葉面積により求めた。

		A		B
○	日本晴 多肥	$Y = 2.344(-X + 0.13)^{-1.798}$	$R^2 = 0.985^{**}$	$Y = -24.050X + 2.50$ $r = 0.850$
△	Dular 多肥	$Y = 2.941(-X + 0.07)^{-1.335}$	$R^2 = 0.943^{**}$	$Y = -1.754X + 3.80$ $r = 0.734$
□	ハタキヌモチ 多肥	$Y = 4.915(-X + 0.09)^{-1.135}$	$R^2 = 0.900^*$	$Y = -41.419X + 4.70$ $r = 0.966^{**}$
●	日本晴 少肥	$Y = 98.583(-X + 0.15)^{-0.007}$	$R^2 = 0.978$	
■	ハタキヌモチ 少肥	$Y = 76.862(-X + 0.13)^{-0.123}$	$R^2 = 0.972$	

*, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意。

い耐性を示した。

日中のLWPの相対値の代りに, 7月1日における夜明け前のLWPの灌水区に対する相対値を用いた場合にも同様の傾向が認められ, 夜明け前のLWPの相対値が-0.5 MPaまで低下すると, 多肥区のGRはいずれの品種でも灌水区の約10%まで低下した。GRの相対値と夜明け前のLWPの相対値との関係からみた干ばつ耐性でも, ハタキヌモチはやや高くDularはやや低い傾向がみられたが, GRの相対値が同じ値のときの夜明け前のLWPの相対値における品種間差異は約0.1 MPaで, 干ばつ耐性の品種間差異は小さかった (第1図B)。一方, 少肥区のGRは, 夜明け前のLWPの相対値が-0.3 MPaまで低下しても灌水区の約30%以上に高く保たれ, 少肥区は多肥区よりも顕著に高い耐性を示した。

(2) 葉面積の生長における干ばつ耐性

乾物生産においてみられた干ばつ耐性の傾向は, ポット実験において, 各品種ならびに各施肥レベルの灌水区に対する相対値で表した処理開始時 (6月2日) と終了時 (7月12日) における葉面積から求めた葉面積の生長速度 (LGR) においても同様であった (第2図A)。7月1日における夜明け前のLWPの灌水区に対する相対値が-0.5 MPaまで低下すると, 多肥区のLGRは灌水区の約10%

まで低下した。LGRの相対値と夜明け前のLWPの相対値との関係からみた干ばつ耐性では, LGRが同じ値のときの夜明け前のLWPの相対値における品種間差異は約0.1 MPaで, 干ばつ耐性の品種間差異は小さかった。一方, 少肥区におけるLGRの相対値は灌水区の80%以上に高く保たれ, 多肥区を著しく上まわった。

(3) 葉身の枯死率と個体の生存率における干ばつ耐性

ポット実験の水ストレス処理終了時における葉身枯死率からみた干ばつ耐性には大きな品種間差異がみられ, 夜明け前のLWPが同一でも, 陸稲のハタキヌモチは水稲の日本晴よりも葉身枯死率が高く, 一方, Dularの葉身枯死率は著しく低かった (第2図B)。

他方, 個体の生存率でみた干ばつ耐性においても, ポット・苗箱両実験ともに顕著な品種間差異がみられた。Dularはいずれにおいても著しく強い耐性を示し, 日本晴がこれに次いだ。一方, ハタキヌモチではいずれにおいても個体の生存率は0で, 生存個体はみられなかった (第1表)。

2. 干ばつ回避性の品種・施肥レベル間差異

(1) 干ばつ回避性と乾物生産

第2表に, 圃場実験における長期間水ストレス処理を継

続した DR1 から湛水区 (FL) までの各区の水ストレス処理期間中における葉身水ポテンシャル (LWP) と地上部乾物重の推移を示す。10 品種の平均でみると、DR1 では 9 月末には日中の LWP は約 -1.5 MPa、夜明け前の LWP は約 -0.5 MPa まで低下した。また、DR1 における収穫時地上部乾物重は FL における値の約半分であった。

圃場での水ストレス処理期間中の 8 月 2 日から各区の収穫時までの各品種の地上部乾物増加量を、同期間の湛水区 (FL) のそれに対する比率として表した乾物増加量の相対値と、同期間中の 8 月 13 日、8 月 28 日、9 月 22 日、10 月 14 日において測定した日中の LWP の全測定日における値の平均値との間には、全品種および処理区を込みにして、相関係数 $r=0.820^{**}$ (1%水準で有意) の密接な直線関係が認められた (第 3 図 A)。また、長期間水ストレス処理を継続した DR1 の各品種間においても、両者間には $r=0.840^{**}$ の密接な直線関係が認められた。また、回帰直線の勾配はいずれも約 $50\% \text{ MPa}^{-1}$ であった。これは、水ストレスによるイネの乾物生産の低下は LWP の低下に比例していることを示している。

DR1 において、タチミノリを除く陸稲 (ツクバハタモチ、戦捷、早不知、ハタキヌモチ、Dular) は、密陽 23 号を除く水稻 (日本晴、アキヒカリ、IR 30) より、全測定日における日中の LWP を平均した値で、 0.5 MPa 近く高い干ばつ回避性を示した。このことは、同一の水スト

レス環境条件下でも品種間で LWP 値が大きく異なることから、干ばつ回避性に顕著な品種間差異が存在することを示している。

日中の LWP の値を処理区別にみると、FL と DR3 ではいずれの品種とも約 -0.5 MPa で品種間差異はほとんどみられなかったが、DR1 と DR2 では品種により $-1.0 \sim -1.5$ MPa で、これより、供試品種の日中の LWP の差により求めた干ばつ回避性の品種間の変異幅は約 0.5 MPa と見積もられた。

1 日のうちで LWP が最も低下した日中の LWP の代りに、スクリーニングの指標として比較するため、1 日のうちで最も LWP が回復した値で根圏土壌の水ポテンシャルの推定値である、同期間中の 8 月 15 日、9 月 1 日、9 月 27 日、10 月 23 日における夜明け前の LWP を用いた場合にも、乾物増加量の相対値との間には、全品種および処理区を込みにして $r=0.757^{**}$ 、DR1 の各品種間においても $r=0.685^*$ (5%水準で有意) の直線関係が認められ、回帰直線の勾配は約 $100\% \text{ MPa}^{-1}$ であった (第 3 図 B)。夜明け前の LWP においても、タチミノリを除く陸稲 (Dular, ハタキヌモチ, 戦捷, ツクバハタモチ, 早不知) は密陽 23 号を除く水稻 (アキヒカリ, 日本晴, IR 30) より高く保たれていた。夜明け前の LWP を処理区別にみると、FL と DR3 ではいずれの品種も -0.1 MPa 以上に保たれて品種間差異は 0.1 MPa 以下と小さく、DR1 と DR2 では LWP は品種により $-0.2 \sim -0.5$ MPa の値を示し、干ばつ回避性の品種間差異は約 0.3 MPa であった。

日中の LWP として、登熟期の 9 月 22 日と 10 月 14 日の平均値を用いた場合には、8 月 2 日から各区の収穫時までの地上部乾物増加量の相対値との間に、DR1 の各品種間において $r=0.944^{**}$ の非常に密接な直線関係が認められた (第 4 図)。各品種の日中の LWP は $-1.3 \sim -1.8$ MPa で、陸稲の戦捷、ツクバハタモチ、早不知、Dular、ハタキヌモチでは高かったのに対し、水稻のアキヒカリ、日本晴、IR 30 では低く、干ばつ回避性の品種間差異は約 0.5 MPa であった。

第 1 表 ポット実験および苗箱実験における各品種の個体の生存率。

品種	個体の生存率 (%)	
	ポット実験	苗箱実験
日本晴	41.7±30.1	4.0
Dular	87.5±10.2	56.0
ハタキヌモチ	0.0±0.0	0.0

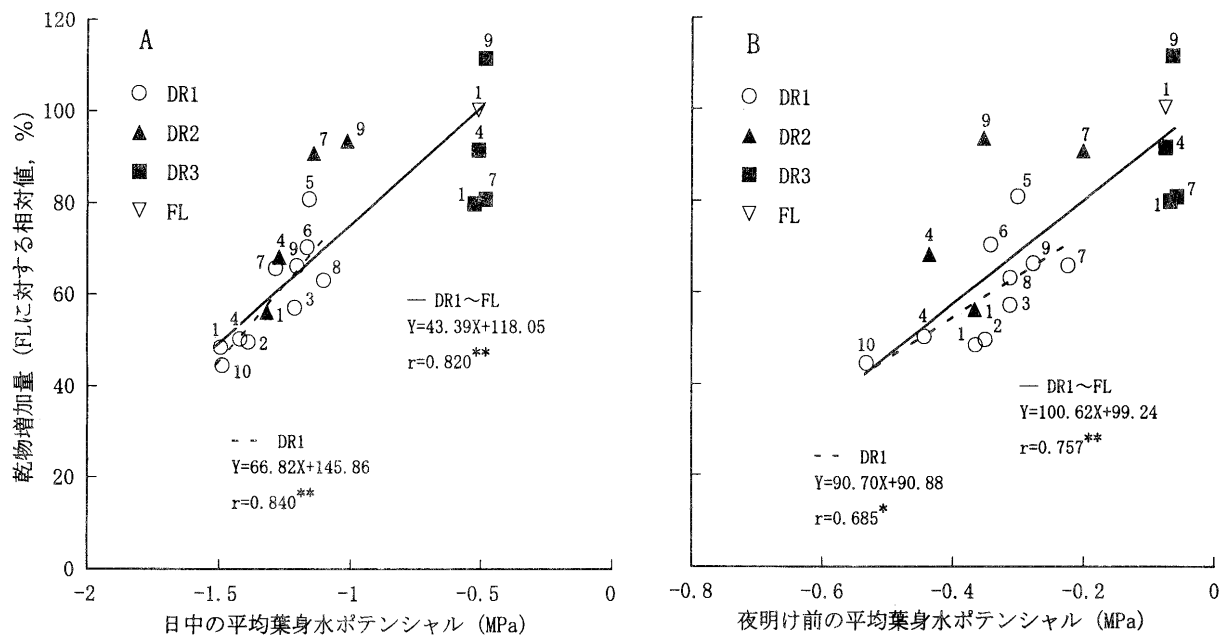
ポット実験については、平均±標準誤差を示す。

第 2 表 圃場実験における葉身水ポテンシャルおよび地上部乾物重の推移。

	日中の LWP (MPa)					夜明け前の LWP (MPa)					地上部乾物重 (g m ²)				
	7/31	8/13	8/28	9/22	10/14	7/31	8/15	9/1	9/27	10/23	7/18	8/2	8/17	9/7	収穫日
DR1	-0.91	-0.86	-1.20	-1.61	-1.50	-0.10	-0.13	-0.27	-0.48	-0.52	16.8	90.9	214.7	403.0	658.9
DR2	-0.83	-0.61	-0.99	-1.63	-1.53	-0.07	-0.09	-0.27	-0.45	-0.55	16.3	105.5	256.2	485.0	828.7
DR3	-0.78	-0.41	-0.49	-0.35	-0.76	-0.07	-0.08	-0.08	-0.05	-0.05	16.3	108.9	255.7	531.9	1007.5
FL	-1.24	-0.51	-0.70	-0.34	-0.76	-0.12	-0.08	-0.11	-0.05	-0.06	23.7	214.5	466.7	648.6	1184.2

葉身水ポテンシャル (LWP) の値は、DR1 では 10 品種の平均、DR2 と DR3 では測定を行った日本晴、タチミノリ、Dular、ハタキヌモチの平均、FL では日本晴の値を示している。各区の地上部乾物重は、10 品種の平均値を示したものである。

収穫日は、FL では 10 月 27 日 (Dular) から 11 月 8 日 (日本晴, IR 30, 密陽 23 号), DR3 では 10 月 7 日 (Dular) から 11 月 29 日 (日本晴, タチミノリ, ハタキヌモチ), DR2 では 10 月 7 日 (Dular) から 12 月 8 日 (日本晴, IR 30), DR1 では 10 月 7 日 (Dular) から 12 月 16 日 (日本晴) であった。



第3図 水ストレス処理期間中の平均葉身水ポテンシャル (LWP) と湛水区 (FL) に対する同期中の乾物増加量の相対値との関係 (圃場実験)。

A: 日中の平均葉身水ポテンシャル, B: 夜明け前の平均葉身水ポテンシャル。

図中の数字は品種番号を示す。1) 日本晴, 2) IR 30, 3) 密陽 23 号, 4) タチミノリ, 5) 戦捷, 6) 早不知, 7) Dular, 8) ツクバハタモチ, 9) ハタキヌモチ, 10) アキヒカリ。

DR2 と DR3 では日本晴, タチミノリ, Dular, ハタキヌモチのみ, また FL では日本晴のみ LWP の測定を行った。

日中の LWP は, 水ストレス処理期間中の 8 月 13 日, 8 月 28 日, 9 月 22 日, 10 月 14 日における各品種の値の平均を, また夜明け前の LWP は, 水ストレス処理期間中の 8 月 15 日, 9 月 1 日, 9 月 27 日, 10 月 23 日における各品種の値の平均を示す。

また, 乾物増加量は, 水ストレス処理期間中の 8 月 2 日から各区の収穫日における地上部乾物重から求めた。収穫日は, FL では 10 月 27 日 (Dular) から 11 月 8 日 (日本晴, IR 30, 密陽 23 号), DR3 では 10 月 7 日 (Dular) から 11 月 29 日 (日本晴, タチミノリ, ハタキヌモチ), DR2 では 10 月 7 日 (Dular) から 12 月 8 日 (日本晴, IR 30), DR1 では 10 月 7 日 (Dular) から 12 月 16 日 (日本晴) であった。

*, ** はそれぞれ 5%, 1% 水準で有意。

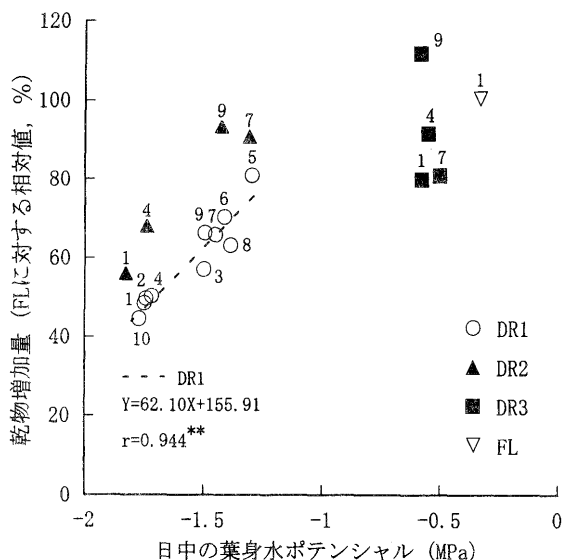
(2) 干ばつ回避性と葉面積の生長

圃場実験における夜明け前の LWP の平均値と, 葉面積の生長速度 (LGR) の湛水区 (FL) に対する相対値との関係を第 5 図に示した。ここでは, 葉面積の展開期に限定するために, 水ストレス処理開始時の 7 月 18 日から出穂前の 8 月 17 日までのデータを用いて LGR を求めており, 葉面積の減少期は扱っていない。LGR においても乾物生産と同様に, 夜明け前の LWP との間には全品種および処理区を込みにして $r=0.783^{**}$, DR1 の各品種間においても $r=0.811^{**}$ の直線関係が認められた。回帰直線の勾配はいずれも約 $400\% \text{ MPa}^{-1}$ であった。各品種の夜明け前の LWP は $-0.08 \sim -0.18 \text{ MPa}$ で, 早不知, Dular, 密陽 23 号で高かったのに対しアキヒカリでは低く, これより葉面積生長でみた干ばつ回避性の品種間差異は LWP の差として約 0.1 MPa と推定された。なお, DR1~DR3 において, FL における日本晴の値よりもやや高い値を示した品種もみられたが, その差は 0.04 MPa と小さく, また日本晴においては FL と DR2, DR3 における値はほぼ同

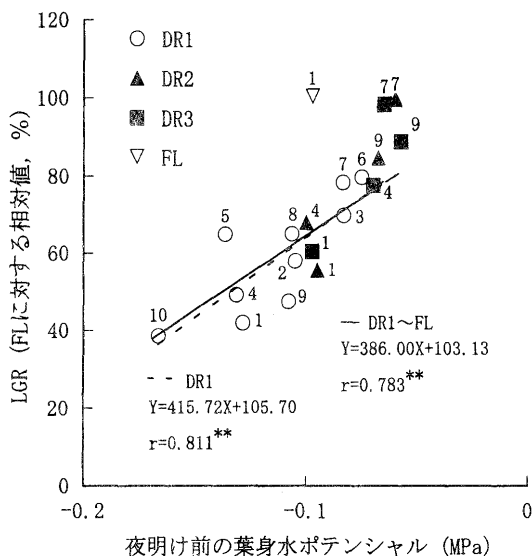
じであった。また, 日中の LWP を用いた場合には, 葉面積生長の相対値との相関は全処理区で $r=0.667^{**}$, DR1 で $r=0.528$ と, 夜明け前の LWP よりも相関が低くなった (図は略)。

(3) 干ばつ回避性と収量

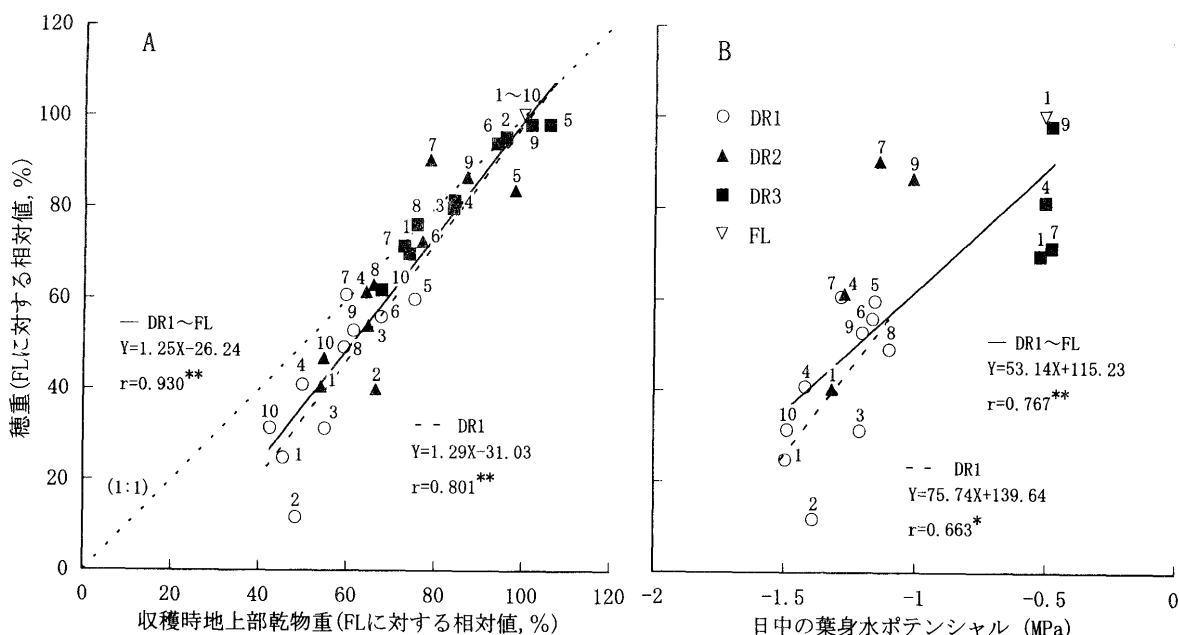
圃場実験における各品種の湛水区の値に対する相対値で表した, 収穫時地上部乾物重と穂重との間には, 全品種, 全処理区を込みにして, $r=0.930^{**}$ の密接な直線関係が認められた (第 6 図 A)。回帰直線の勾配は 1.25 であり, これより出穂前からの干ばつにおいて, 収量の水ストレスに対する反応は地上部乾物重のそれよりも約 25% 大きいことがわかった。DR1 での品種間においても, タチミノリを除く陸稲 (戦捷, 早不知, Dular, ツクバハタモチ, ハタキヌモチ) では穂重と収穫時地上部乾物重がともに高かったのに対し, 水稻 (日本晴, IR 30, 密陽 23 号) ではいずれも低く, 両者間には $r=0.801^{**}$ の直線関係が認められ, 回帰直線の勾配は 1.29 で, 全処理区を込みにした場合とほぼ同じ値であった。なお, IR 30 では, 他品種と



第4図 登熟期における日中の葉身水ポテンシャル (LWP) と湛水区 (FL) に対する水ストレス処理期間中の乾物増加量の相対値との関係 (圃場実験)。図中の数字は第3図に示した品種番号を示す。日中のLWPは、水ストレス処理期間中の9月22日と10月14日における各品種の値の平均を示す。また、乾物増加量は、第3図と同じく、水ストレス処理期間中の8月2日から各区の収穫日における地上部乾物重から求めた。
**は1%水準で有意。



第5図 幼穂形成期における夜明け前の葉身水ポテンシャル (LWP) と湛水区 (FL) に対する葉面積の生長速度 (LGR) の相対値との関係 (圃場実験)。図中の数字は第3図に示した品種番号を示す。夜明け前のLWPは、7月31日と8月15日における各品種の値の平均を示す。葉面積の生長速度は、水ストレス処理期間中の7月18日と出穂前の8月17日の葉面積から求めた。
**は1%水準で有意。



第6図 湛水区に対する収穫時地上部乾物重の相対値および日中の葉身水ポテンシャル (LWP) と湛水区 (FL) に対する穂重の相対値との関係 (圃場実験)。A: 収穫時地上部乾物重の相対値, B: 日中の葉身水ポテンシャル。図中の数字は第3図に示した品種番号を示す。日中のLWPは、水ストレス処理期間中の8月13日, 8月28日, 9月22日, 10月14日における各品種の値の平均を示す。
*, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意。

第3表 ポット実験における干ばつ耐性の品種・施肥レベル間差異。

		日中のLWPの相対値で 表した干ばつ耐性 (MPa)		夜明け前のLWPの相対値で 表した干ばつ耐性 (MPa)	
		GR ₅₀	GR ₂₀	GR ₅₀	GR ₂₀
日本晴	多肥	-0.46	-1.14	-0.05	-0.21
Dular	多肥	-0.38	-1.00	-0.05	-0.16
ハタキヌモチ	多肥	-0.50	-1.30	-0.04	-0.22
日本晴	少肥	-1.33	—	-0.15	—
ハタキヌモチ	少肥	-1.11	—	-0.26	—
品種間差異		0.12	0.30	0.01	0.06
施肥レベル間差異		0.74	—	0.16	—

GR₅₀ は GR が FL の 50%, GR₂₀ は GR が FL の 20% まで低下した状態を示す。品種間差異は, D1~FL までの 5 段階の水ストレス処理を設定した多肥区について求めたものであり, 施肥レベル間差異は, 日本晴とハタキヌモチの平均を示している。少肥区における GR₂₀ の値は, 測定データの範囲外となるため示していない。

第4表 圃場実験およびポット実験における干ばつ回避性の品種・施肥レベル間差異。

	圃場実験のDR1における干ばつ回避性 (MPa)										ポット実験における干ばつ回避性(MPa)					
	日中のLWP					夜明け前のLWP					日中のLWP			夜明け前のLWP		
	8/13	8/28	9/22	10/14	平均LWP	8/15	9/1	9/27	10/23	平均LWP	D1	D2	D3	D1	D2	D3
LWPの範囲	-0.63	-1.01	-1.28	-1.19	-1.10	-0.07	-0.17	-0.29	-0.24	-0.22	-1.69	-1.98	-0.69	-0.39	-0.40	-0.16
	-1.04	-1.47	-1.84	-1.85	-1.50	-0.20	-0.40	-0.72	-0.82	-0.53	-2.90	-2.48	-1.83	-1.19	-1.33	-0.34
品種間差異 (3品種)	0.30	0.35	0.23	0.47	0.29	0.03	0.11	0.20	0.38	0.14	0.60	0.50	0.39	0.41	0.93	0.18
品種間差異 (10品種)	0.41	0.46	0.56	0.66	0.40	0.13	0.23	0.43	0.58	0.31	—	—	—	—	—	—
施肥レベル間差異	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.76	—	1.03	0.67	—	0.14

品種間差異 (3 品種) は, ポット実験で供試した日本晴, Dular, ハタキヌモチの間で求めた値であり, ポット実験では多肥区における値を示している。品種間差異 (10 品種) は, 圃場実験で供試した 10 品種間で求めた値である。圃場実験の平均 LWP は, 水ストレス処理期間中における各品種の平均 LWP について求めたものである。ポット実験における施肥レベル間差異は, 日本晴とハタキヌモチの平均を示している。圃場実験における施肥レベル間差異, ポット実験における品種間差異 (10 品種) と D2 における施肥レベル間差異は, 処理区を設けていないため値を示していない。

比べ, 収穫時地上部乾物重当りの穂重が低い傾向がみられた。

日中の LWP の平均値と穂重の相対値との関係においても, 全品種, 全処理区を込みにして $r=0.767^{**}$, また DR1 の各品種間において $r=0.663$ の直線関係が認められた (第 6 図 B)。回帰直線の勾配は, 全処理区を込みにして $53\% \text{ MPa}^{-1}$, DR1 の各品種間において $76\% \text{ MPa}^{-1}$ であった。DR1 において, IR 30 の穂重は回帰直線による推定値よりも顕著に小さく, IR 30 は他品種と比べて生殖生長における干ばつ耐性が低い傾向がみられた。

3. 干ばつ抵抗性に対する耐性と回避性の寄与の程度

(1) 干ばつ耐性の品種・施肥レベル間差異

ポット実験から得られた LWP の相対値と乾物生産の相対値との関係 (第 1 図) を近似した回帰曲線を用いて, 乾物生産の相対値が基準値 (湛水条件 (FL) の 50% (GR₅₀), 20% (GR₂₀)) まで低下したときの LWP の相対値によって干ばつ耐性を指数化し, 干ばつ耐性の品種間および施肥レベル間差異を評価した (第 3 表)。ここで, 乾物生産を湛水条件に対する相対値で表したのは, 品種の光

合成能力など, 乾物生産に及ぼす水ストレス以外の要因の影響を除くためである。また, 乾物生産と同様に LWP についても, 湛水条件における値の違いの影響を除くため, 湛水区に対する相対値で表した。ただし, 干ばつ耐性の品種間差異は, D1~FL までの 5 区を設定した多肥区の品種間について求め, D1, D3, FL のみの設定であった少肥区については示していない。また, 施肥レベル間差異は, 日本晴とハタキヌモチについての平均値で評価した。なお, 第 3 表における干ばつ耐性の値は乾物生産が基準値まで低下したときの LWP の相対値で示しているため, 第 3 表における干ばつ耐性の値が低いほど干ばつ耐性が高く, また高いほど干ばつ耐性が低いことを示している。

乾物生産における干ばつ耐性の品種間差異は, ハタキヌモチでは耐性がやや高く, Dular ではやや低い傾向がみられ, 日中の LWP の相対値における品種間差異は, GR₅₀ のときに 0.12 MPa , GR₂₀ のときに 0.30 MPa , また, 夜明け前の LWP の相対値における品種間差異は, GR₅₀ のときに 0.01 MPa , GR₂₀ のときに 0.06 MPa であった (第 3 表)。一方, 乾物生産における干ばつ耐性の施肥レベル間差異は, 少肥の耐性が多肥より高い傾向がみられ, 日

中の LWP の相対値では、GR₅₀ のときに 0.74 MPa、また夜明け前の LWP の相対値では、GR₅₀ のときに 0.16 MPa で、品種間差異よりもはるかに大きかった。

(2) 干ばつ回避性の品種・施肥レベル間差異

圃場実験の DR1 とポット実験の D1~D3 における、水ストレス下の LWP 値によって評価した干ばつ回避性の品種および施肥レベル間差異を第 4 表に示した。

圃場における干ばつ回避性は、ポット実験で干ばつ耐性を求めた日本晴、Dular、ハタキヌモチの 3 品種間では、ハタキヌモチと Dular では高かったのに対し日本晴では低く、各品種の水ストレス処理期間中の日中の平均 LWP で評価した場合、品種間差異は 0.29 MPa、夜明け前の平均 LWP で評価した場合、品種間差異は 0.14 MPa であった。また、各測定日の LWP 値をもとにした品種間差異は、測定日により、日中の LWP で 0.23~0.47 MPa、夜明け前の LWP で 0.03~0.38 MPa の範囲にあり、登熟期には差が大きくなる傾向にあった。また、圃場実験で供試した 10 品種間において、日中の平均 LWP では、最も高かったツクバハタモチと最も低かった日本晴との差により 0.40 MPa、夜明け前の平均 LWP では最も高かった Dular と最も低かったアキヒカリとの差により 0.31 MPa、各測定日の値では、日中の LWP で 0.41~0.66 MPa、夜明け前の LWP で 0.13~0.58 MPa であった。

ポット実験の結果をもとに評価した干ばつ回避性の品種間差異は多肥区の品種間で求め、施肥レベル間差異は、日本晴とハタキヌモチの平均値で表した (第 4 表)。干ばつ回避性の品種間差異は、D1 における日中の LWP では、高い値を示した Dular と低い値を示したハタキヌモチとの差により 0.60 MPa、夜明け前のそれでは、高い値を示した Dular と低い値を示したハタキヌモチとの差により 0.41 MPa、そして D3 における日中の LWP では、高い値を示した Dular と低い値を示したハタキヌモチとの差により 0.39 MPa、夜明け前のそれでは、高い値を示した Dular と低い値を示した日本晴との差により 0.18 MPa であった。一方、干ばつ回避性の施肥レベル間差異では少肥区が多肥区よりも高い傾向がみられ、D1 における日中の LWP では 0.76 MPa、夜明け前のそれでは 0.67 MPa、そして D3 における日中の LWP では 1.03 MPa、夜明け前のそれでは 0.14 MPa で、品種間差異よりも大きい傾向がみられた。

考 察

イネの干ばつ抵抗性 (drought resistance) を、Levitt (1980) と Loomis and Connor (1992) の分類に従い、干ばつ耐性 (drought tolerance) と干ばつ回避性 (drought avoidance) とに分けて、干ばつ抵抗性に対するそれぞれの寄与度を定量的に検討した。干ばつ耐性は、植物体の水分状態が低下した状態においても、浸透調節や細胞壁の弾性的変化などを通じて生理機能を高く保つ能力であり、干

ばつ回避性は、深根性などにより植物体の水分状態を高く保つ能力である (Levitt 1980, Loomis and Connor 1992)。

本研究では、干ばつ耐性を、コムギの光合成についての Xu and Ishii (1996) と同様に、ポット実験における LWP と乾物生産の相対値との関係 (第 1 図) において、乾物生産の相対値が基準値 (湛水条件の 50% (GR₅₀), 20% (GR₂₀)) まで低下したときの LWP の相対値で表した (第 3 表)。また、干ばつ回避性は、圃場実験とポット実験における水ストレス下の LWP で表した (第 4 表)。圃場実験は、実際の圃場条件における干ばつ回避性の品種間差異をとらえる目的で行ったものである。一方、ポット実験は、重量法により 5 段階の土壤水分条件を設定することにより、干ばつ耐性の品種・施肥レベル間差異をとらえる目的で行ったものである。

圃場実験では 10 品種を供試したが、干ばつ耐性を求めたポット実験では、水ストレスに対する反応が大きく異なると考えられる日本晴、Dular、ハタキヌモチの 3 品種のみを供試した。葉身の枯死率 (第 2 図 B) および、長期間の乾燥処理による個体の生存率 (第 1 表) においても、3 品種間には顕著な差異がみられた。したがって、この 3 品種を中心に、干ばつ耐性と干ばつ回避性の寄与度の比較を行うこととする。

ポット実験の結果から評価した、乾物生産からみた干ばつ耐性の品種間差異は、耐性がやや高かったハタキヌモチとやや低かった Dular との差により、日中の LWP で約 0.21 MPa、夜明け前の LWP で約 0.04 MPa であった (第 3 表)。一方、圃場における干ばつ回避性の品種間差異は、ポット実験で干ばつ耐性を求めた 3 品種間において、水ストレス処理期間中における各品種の日中の平均 LWP では最も高い値を示したハタキヌモチと最も低い値を示した日本晴との差により品種間差異は 0.29 MPa、夜明け前の平均 LWP では最も高い値を示した Dular と最も低い値を示した日本晴との差により品種間差異は 0.14 MPa であった (第 4 表)。また、日中の LWP における品種間差異が最大であった 10 月 14 日には、最も高い値を示した Dular と最も低い値を示した日本晴との差により品種間差異は 0.47 MPa、夜明け前の LWP における品種間差異が最大であった 10 月 23 日には、最も高かったハタキヌモチと最も低かった日本晴との差により品種間差異は 0.38 MPa であった。これより、圃場における干ばつ回避性の品種間差異は、干ばつ耐性の品種間差異よりも、水ストレス処理期間中の平均で表した場合で約 50% 以上、そして各測定日の値を用いた場合にはそれ以上に大きかった。

ポット実験の結果から評価した干ばつ回避性の品種間差異は、日中の LWP でみて 0.39~0.60 MPa、夜明け前の LWP でみて 0.18~0.93 MPa (第 4 表) であり、いずれも干ばつ耐性の品種間差異よりも約 2 倍以上大きかった。圃場実験と比較し、ポット実験における回避性の品種間差

異が大きかったが、ポット実験では日中のLWPで2日間の平均値、夜明け前のLWPで1日の値を用いており、圃場実験と比較して測定回数が少なかったためと考えられる。圃場実験においても、水ストレス処理期間中の平均ではなく登熟期における1日だけの測定値で比較すると、干ばつ回避性にポット実験と同程度の品種間差異がみられた。また、ポットで圃場よりも回避性の品種間差異が大きかった原因として、ポットでは圃場よりも土壌密度が小さかったために、根の伸長における品種間差異が大きくみられたものと考えられる。

本研究では、干ばつ耐性を求めたのは、日本晴、Dular、ハタキヌモチの3品種のみであったが、干ばつ耐性と干ばつ回避性を同一尺度で表し、それらの品種間での変異幅を比較したところ、回避性の変異幅の方が耐性のそれよりも約50%以上大きいことが示唆された。

乾物生産からみた干ばつ耐性は、少肥では多肥よりも耐性が高い傾向がみられ、施肥レベル間差異は、日中のLWPで約0.74 MPa、夜明け前のLWPで約0.16 MPaで、干ばつ耐性の品種間差異よりも顕著に大きかった(第3表)。なお、干ばつ耐性の施肥レベル間差異において、GR₂₀は測定データの範囲外となるため、ここではポット実験における干ばつ回避性の値(第4表)に近いLWPにおける干ばつ耐性の値であるGR₅₀を用いた。また、ポット実験のD1とD3における干ばつ回避性の品種間差異は、日中のLWPで約0.5 MPa、夜明け前のLWPで約0.3 MPaであったのに対し、施肥レベル間差異はそれぞれ約0.9 MPa、約0.4 MPaで、日中のLWPでも夜明け前のLWPでも、干ばつ回避性の施肥レベル間差異は品種間差異よりも大きかった。また、干ばつ回避性の施肥レベル間差異は、干ばつ耐性の施肥レベル間差異よりも大きかった。

干ばつ耐性の品種間差異について検討したポット実験において、処理開始後41日間(D1が基準ポット重に達してからでは28日間)の栄養生長におけるイネの干ばつ耐性の品種間差異は、葉身枯死率(第2図B)と個体の生存率(第1表)では大きく、ハタキヌモチでは耐性が顕著に低かったのに対し、Dularでは顕著に高く、イネ幼植物についての生存率(Ahmadら1986)や、イネ幼植物に18日間の水ストレス処理を行ったときの葉身枯死(Ahmadら1987)についての結果と同様であった。一方、乾物生産(第1図)と葉面積の生長(第2図A)からみた干ばつ耐性では顕著な差は認められなかったが、ハタキヌモチはやや高く、日本晴が続き、Dularはやや低い傾向がみられた。Dularは干ばつ回避性では高い値を示し(第3図)、乾物生産と葉面積の生長からみた干ばつ耐性とは逆の傾向であった。Ahmadら(1987)もイネ幼植物について同様の結果を報告しており、ポット栽培したコムギで、耐性と回避性との間に相関がみられた結果(Xu and Ishii 1996)とは異なる傾向にあった。

一方、施肥レベルが干ばつ耐性に及ぼす影響は大きく、乾物生産(第1図)と葉面積の生長(第2図)に関して、少肥区は多肥区よりも回避性のみならず耐性においても高かった。ここでは、水ストレスの影響を、各施肥レベルにおける湛水条件の生長に対する相対値で表しており、多肥区は多肥区の、また少肥区は少肥区の湛水条件に対する相対値で示している。少肥区における生長速度(GR)の絶対値は、湛水条件では多肥区の約20~30%と小さかったが、水ストレス条件下では多肥区とほぼ同じ値であった。本研究では、葉身窒素濃度や葉緑素量の測定は行っていないが、少肥区の葉色は、湛水条件下では多肥区よりもはるかに淡かったが、水ストレス条件下では湛水条件下よりも濃く、多肥区の葉色とほぼ同じであった。このことから、少肥区が多肥区よりも高い干ばつ耐性を示した原因の1つとして、水ストレス条件下では少肥区の葉身窒素濃度が高く保たれていたことが考えられる。したがって、施肥レベルによる干ばつ耐性の大きな差は、湛水条件下では多肥区と少肥区との葉身窒素濃度の差が大きかったが、水ストレス条件下では両区の差が小さかったことによると考えられる。

圃場における干ばつ回避性の面から検討した実験2において、陸稲の戦捷、早不知、Dular、ツクバハタモチ、ハタキヌモチと水稲の密陽23号では、日中および夜明け前のLWPと乾物生産がともに高い傾向がみられたのに対し、水稲の日本晴、IR30、アキヒカリと陸稲のタチミノリでは両者が低い傾向がみられ、全処理区を込みにした場合のみならず、干ばつ条件下における10品種間においても、日中および夜明け前のLWPと乾物生産との間には、日中のLWPで $r=0.840^{**}$ 、夜明け前のLWPで $r=0.685^{*}$ の有意な相関が認められ、干ばつ条件下における乾物生産の低下程度の品種間差異をLWPの差からとらえることができた(第3図)。また、両者間の回帰直線の傾きは、干ばつ区の各品種について求めた場合と、全処理区を込みにした場合とではほぼ同じであった。干ばつ耐性の品種間差異の方が干ばつ回避性の品種間差異よりも大きければ、両者間には相関がみられず、また、回帰直線の傾きに差が生じると考えられる。したがって、これらのことは、圃場で栄養生長期から継続した干ばつ条件下におけるイネの生長の品種間差異を、干ばつ回避性の差としてLWPにより把握できることを示唆するとともに、圃場における乾物生産からみた干ばつ抵抗性の品種間差異には、干ばつ耐性よりも干ばつ回避性の寄与の方が大きいことを示している。このような干ばつ回避性に変異が生じる原因としては、本研究では測定を行っていないが、土壌深層への根の伸長の差異が考えられる。

ただし、極度の乾燥条件のために枯死する個体のみならず、その後降雨のあるような条件下では、個体の生存率や葉身枯死率にみられた干ばつ耐性の大きな品種間差異が重要になるものと考えられる。また、高い土壌密度などの

ために土壌深層への根の伸長が抑制される場合 (Iijima and Kono 1991, Fukai and Cooper 1995) や幼苗期 (Ahmad ら 1986) には、干ばつ回避性にはほとんど品種間差異が生じず、乾物生産にも主に干ばつ耐性の品種間差異が反映されることも考えられる。

本研究では、乾物生産を灌水条件ではなく湛水条件に対する相対値として表した。一方、灌水条件に対する相対値で乾物生産を表すと、干ばつ条件下における各品種の LWP と乾物生産との相関係数は、日中の LWP で $r=0.588$ 、夜明け前の LWP で $r=0.518$ と、湛水条件に対する相対値で表した場合 (それぞれ $r=0.840^{**}$, $r=0.685^{*}$) と比べ低下した (図は略)。これは、灌水条件においても、湛水条件からの乾物生産の低下程度に品種間差異が生じていたためと考えられ、湛水条件に対する相対値で表すことの有用性が示唆される。なお、本研究では、灌水条件における乾物生産の低下の品種間差異を LWP の差異からとらえることはできなかったが、頻繁に灌水を行った灌水条件における弱い水ストレスについては、LWP が高く保たれ品種間差異が小さいために、LWP でとらえるのは困難であることが考えられ、この点に関しては検討課題である。

干ばつ回避性と生長との関係に関して、コムギの品種間での乾燥条件下における光合成速度と葉身水分含量との相関関係 (Tsunoda and Fukushima 1986)、コムギの品種間での LWP と一穂当りの子実重との相関関係 (Blum ら 1981)、イネ 4 品種の生長と吸収可能土壌水分率との関係 (Lilley and Fukai 1994)、イネの登熟期の干ばつにおける、稈当りの乾物増加量と LWP との相関関係 (Kobata and Takami 1989)、階段型模擬「圃場」を用いた水ストレス条件下の地上部乾物重と LWP の品種間差異 (藤井 1993) などの報告があるが、圃場におけるイネの干ばつ回避性と個体の乾物生産との関係についての知見は十分とはいえない。また、圃場におけるイネの開花前 10 日間の干ばつにおいて、Turner ら (1986) は、日中の LWP の差には品種間差異がみられたが、相対生長速度 (RGR) には品種間で差がみられなかったとしているのに対し、Ahmad (1985) と小葉田 (1987) は、Turner ら (1986) と同じデータについて、LWP と乾物生産との関係は品種間でほとんど差がなかったとしており、両者の品種間差異の関係については十分に解明されていなかった。本研究の結果から、圃場の乾燥条件下の乾物生産と LWP との間に、品種間で相関関係が認められ、乾燥条件下における乾物生産からみたイネのスクリーニングに対する LWP の有効性が示唆された。

収穫時の地上部乾物重と収量 (ここでは穂重で代用している) を湛水条件に対する相対値で表すと、陸稲の戦捷、早不知, Dular, ツクバハタモチ, ハタキヌモチでは両者は高く保たれたのに対し、水稻の日本晴, IR 30, 密陽 23 号, アキヒカリと陸稲のタチミノリでは両者が大きく低下

し、両者間には密接な直線関係がみられた (第 6 図 A)。このことから、圃場において幼穂形成期から継続した干ばつ条件下における収量は、収穫時の地上部乾物重によって推定可能であることが示唆される。両者間の回帰直線の傾きが約 1.25 であったことは、幼穂形成期から継続した干ばつにおける減収率は、収穫時乾物重の低下よりも約 25% 高いことを示している。これは、不稔や穎果数の減少などの生殖生長の障害により、収穫指数が低下したことによると考えられる。ただし、本研究で得られた、収穫時地上部乾物重と収量との関係は、圃場において幼穂形成期から継続した長期間の干ばつ条件下において、栄養生長と生殖生長が同時に水ストレスを受けた場合の結果であり、幼穂形成期から開花期にかけての短期間に強度の水ストレスを受けた場合には、乾物生産は低下せずに収量のみが急激に低下することも考えられる。収穫時地上部乾物重が同じであっても、IR 30 では他品種よりも穂重の低下が大きかった。これは、生殖生長における干ばつ耐性の差によるものと考えられ、このことは日中の LWP と穂重との関係においても認められた (第 6 図 B)。

本研究では、出穂を揃えるために幼苗期に日長処理を行ったが、品種により出穂日に違いがみられ、出穂日からみた水ストレス処理開始時の生育時期が品種により若干異なった。とくに、Dular は他品種よりも出穂が早かったため、干ばつに遭遇する期間が短く、干ばつ逃避性 (drought escape) を発揮し、干ばつ抵抗性に対する逃避性の寄与も大きいと考えられるが、本研究では考慮しなかった。この点に関しては、今後の検討課題であり、移植をずらすなどにより出穂日を揃え、同一生育時期に水ストレス処理を与えることによる、さらに詳細な検討が必要である。

このように、今後に残された課題はあるものの、本研究の結果から、イネの個体および圃場レベルでの乾物生産からみた干ばつ抵抗性の品種間差異は、耐性のそれよりも回避性の差異に約 50% 以上大きく依存することが明らかとなった。また、耐性と回避性の両者とも、施肥レベル間の差異の方がここで扱った品種間の差異よりも大きいことが示された。従来より圃場においては深根性の重要性が指摘されているが (Fukai and Cooper 1995)、このような回避性の品種間や施肥レベル間差異は深根性の差異によるものと考えられる。さらに、圃場において栄養生長期から生殖生長期まで継続した水ストレス条件下では、乾物生産からみた干ばつ抵抗性は収量のそれと密接な関係にあることが明らかになった。以上から、乾物生産からみた干ばつ抵抗性の差異には干ばつ回避性の差異が干ばつ耐性の差異よりも約 50% 以上大きく寄与していることが明らかとなり、日中あるいは夜明け前の葉身水ポテンシャルは、圃場条件下における品種の干ばつ抵抗性や、それに及ぼす施肥など栽培技術の影響の有効な評価指標になり得ることが示唆される。

謝辞:本研究の取りまとめにあたり,静岡大学教育学部の飛騨健一教授に貴重なご助言を頂いた。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- Ahmad, S. 1985. Physiological responses of diverse rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to water deficits in the vegetative stage. Ph. D. diss. Kyoto Univ., Kyoto. (Diss. Abstr. 60-G-400).
- Ahmad, S., T. Kobata and S. Takami 1986. Role of avoidance and tolerance to water deficits in seedling survival of diverse rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. Jpn. J. Crop Sci. 55: 327-332.
- Ahmad, S., T. Kobata and S. Takami 1987. Leaf death and alteration of internal water relations in rice (*Oryza sativa* L.) in response to water deficits in the seedling stage. Jpn. J. Crop Sci. 56: 582-588.
- Blum, A., G. Gozlan and J. Mayer 1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. Crop Sci. 21: 495-499.
- De Datta, S.K., J.A. Malabuyoc and E.L. Aragon 1988. A field screening technique for evaluating rice germplasm for drought tolerance during the vegetative stage. Field Crops Res. 19: 123-134.
- 藤井道彦 1993. 階段型模擬「圃場」を用いたイネの水ストレスレベルの品種間差異と乾物生産の関係. 静岡大学教育学部研究報告(自然科学篇) 43: 27-39.
- Fukai, S. and M. Cooper 1995. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. Field Crops Res. 40: 67-86.
- Iijima, M. and Y. Kono 1991. Interspecific differences of the root system structures of four cereal species as affected by soil compaction. Jpn. J. Crop Sci. 60: 130-138.
- 小葉田亨・高見晋一 1984. プレッシャーチェンバーによるイネ葉身の水ポテンシャル測定方法の検討. 日作紀 53: 290-298.
- 小葉田亨 1987. 日本おかぼの干ばつ抵抗性資質. 生物科学 39: 28-32.
- Kobata, T. and S. Takami 1989. Water status and grain production of several japonica rices under grain-filling stage drought. Jpn. J. Crop Sci. 58: 212-216.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. 2nd ed., Vol. 2. Academic Press, New York. 25-280.
- Lilley, J.M. and S. Fukai 1994. Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars. II. Physiological responses to soil water deficit. Field Crops Res. 37: 215-223.
- Loomis, R.S. and D.J. Connor 1992. Crop Ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press, Cambridge. 224-256.
- O'Toole, J.C. and R.T. Cruz 1980. Responses of leaf water potential, stomatal resistance and leaf rolling to water stress. Plant Physiol. 65: 428-432.
- Steponkus, P.L., J.M. Cutler and J.C. O'Toole 1980. Adaptation to water stress in rice. In Turner, N.C. and P.J. Kramer ed., Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. Wiley Interscience, New York. 401-418.
- Tsunoda, S. and M.T. Fukushima 1986. Leaf properties related to the photosynthetic response to drought in upland and lowland rice varieties. Ann. Bot. 58: 531-539.
- Turner, N.C., J.C. O'Toole, R.T. Cruz, O.S. Namuko and S. Ahmad 1986. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. I. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. Field Crops Res. 13: 257-271.
- Xu, H. and R. Ishii 1996. Wheat cultivar differences in photosynthetic response to low soil water potentials. I. Maintenance of photosynthesis and leaf water potential. Jpn. J. Crop Sci. 65: 509-517.

Relative Contributions of Tolerance and Avoidance to Drought Resistance in Dry-Matter Production of Different Rice Cultivars at Different Fertilization Levels: Michihiko FUJII^{*1} and Takeshi HORIE² (¹Fac. of Educ., Shizuoka Univ., Shizuoka 422-8529, Japan; ²Grad. School of Agr., Kyoto Univ.)

Abstract: Relative contributions of drought tolerance and drought avoidance to drought resistance in the dry-matter production of different rice cultivars at different fertilization levels were evaluated based on a pot experiment with three cultivars subjected to drought and fertilization treatments and in a field experiment with 10 cultivars subjected to drought treatments. Drought tolerance was expressed as leaf water potential (LWP) at which dry-matter production declined to 50% or 20% of that under flooded conditions. The cultivar difference in drought tolerance was about 0.21MPa, and the difference in fertilization levels was 0.74MPa in midday LWP, indicating that the fertilization effect is larger than the cultivar effect. However a large cultivar difference was observed in leaf death and plant survival. The cultivar difference in the avoidance in field experiment, defined as LWP maintained under drought conditions, was about 0.29MPa in the midday LWP, which was more than about 50% larger than that in the tolerance. In the pot experiment, the avoidance was about twice as large as the tolerance. These facts revealed that differences in dry-matter production in the field experiment were closely correlated with differences in the avoidance. And a close relation was revealed between yields and dry weight at harvest under continuous drought conditions. Because differences in drought avoidance were more than about 50% larger than in drought tolerance, LWP is suggested to be a good index of drought resistance.

Key words: Cultivar difference, Drought avoidance, Drought resistance, Drought tolerance, Dry-matter production, Fertilization level, Leaf water potential, Rice.