

水稻高温登熟障害の生理生態学的解析

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): Cultivar, Endosperm, Fertilizer, High temperature, Night temperature, Rice, Ripening, Solar radiation 作成者: 森田, 敏 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00002067

九州沖縄農研報告

Bull. Natl. Agric. Res. Cent.
Kyushu Okinawa Reg.

水稻高温登熟障害の生理生態学的解析

森田 敏

Eco-Physiological Analysis for High-Temperature Effects on Rice-Grain Ripening

Satoshi Morita

九州沖縄農業研究センター報告 第52号 1～78頁 別刷 (平成21年)

Reprinted from

BULLETIN OF THE NATIONAL AGRICULTURAL RESEARCH
CENTER FOR KYUSHU OKINAWA REGION

No.52 1～78 (2009)

Published by

National Agricultural Research Center for Kyushu Okinawa Region
Koshi, Kumamoto Prefecture, 861-1192 Japan



独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構

九州沖縄農業研究センター

熊本県合志市

水稻高温登熟障害の生理生態学的解析

森田 敏

(2008年12月8日 受理)

要 旨

森田敏 (2009) 水稻高温登熟障害の生理生態学的解析。九州沖縄農研報告 52 : 1 - 78.

近年、西日本を中心に多発しているイネの高温登熟障害の発生に及ぼす日射量、施肥、品種、高夜温の影響とその要因について解析した。

1. 人工気象室で登熟期の気温を平年より3℃高くすると玄米1粒重と玄米外観品質が低下したが、作期移動など登熟期の気温と日射量がともに上昇する条件では玄米1粒重は低下せず、良質粒歩合の低下程度は小さかった。高温と低日射が重なると、普及品種ヒノヒカリでは高温耐性品種にこまるよりも粒重増加速度が低下し、玄米1粒重と玄米の粒張りが低下した。
2. 穂肥の量を増やすと、高温年では玄米1粒重が増加し外観品質が向上した。穂肥を出穂前後の1ヶ月間に15回に分けて与える施肥法では2回与える慣行法に比べて、また、にこまるではヒノヒカリに比べて、それぞれ未熟粒歩合が低下した。これらの品質向上の要因として、穂揃い期の茎葉における貯蔵炭水化物の増加が考えられた。
3. 玄米1粒重は高夜温(22/34℃)で低下し、高昼温(34/22℃)ではほとんど低下しなかった。穂と茎葉に別々に高夜温処理を与えた実験や粒重増加推移の解析、胚乳細胞の画像解析などにより、高夜温条件では粒重増加速度と玄米への乾物分配率の低下および胚乳細胞の成長抑制が玄米1粒重の低下に密接に関与していることが示された。

以上、本研究では高温低日射条件でも登熟が不良ににくい品種特性や施肥法を示したほか、高夜温が成熟期の玄米1粒重を低下させるプロセスを明らかにした。

キーワード：品種、胚乳細胞、施肥、高温、夜温、水稻、登熟、日射量、粒重、外観品質。

目 次

I. 緒言.....	1	VI. 高夜温による玄米1粒重低下の生理生態的要因.....	42
II. 高温登熟障害の発生様相.....	7	VII. 総合考察.....	59
III. 高温登熟障害の発生と日射量の関係	21	VIII. 摘要.....	66
IV. 高温登熟障害の発生と施肥の関係...	30	引用文献.....	68
V. 高夜温と高昼温の影響の違い.....	35	Summary	76

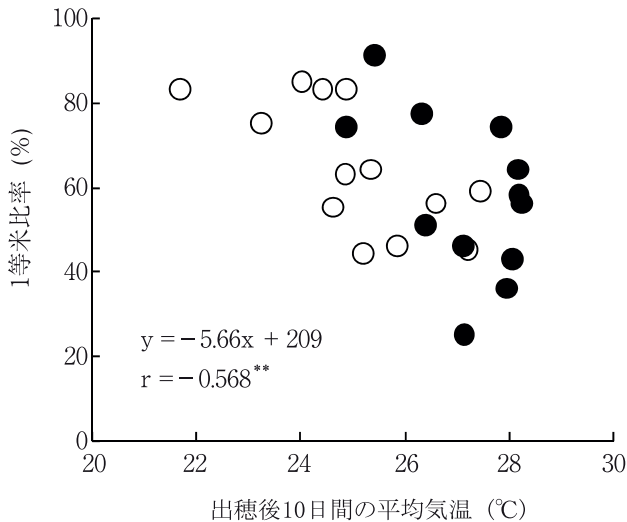
I. 緒 言

1. イネの高温登熟障害の発生状況と背景

イネ (*Oryza Sativa* L.) の生産は、台風、低日射、低温、高温、病気、害虫などさまざまな要因によって障害を受ける。障害を受ける主な生育時期は、障害の種類

によってもやや異なるが、収量については幼穂形成期から登熟期にかけて(寺尾ら1940, 和田ら1945, 坪井1961, Yoshida and Parao1976), 玄米の外観品質については主に登熟期である(長戸1973)。このため登熟期に受ける障害は収量と玄米外観品質の両方の低下に結びつく。

近年、高温登熟障害の発生が多くなっていることが報告されている(寺島ら 2001, 農林水産省 2003, 2006, 松村 2006)。例えば、「水稻の高温障害の克服に向けて(高温障害対策レポート)」(農林水産省 2006)のデータでは、佐賀県の1975～2005年の31年間のうち風水害による被害率が5%以下の25カ年において、1989年までは出穂後10日間の平均気温が25℃、1等米比率が65%だったのに対して、1990年以降では平均気温が27℃、1等米比率が58%だった。また、このデータでは、出穂後10日間の平均気温と1等米比率の間には有意な負の相関関係(-0.568^{**})が認められた(第1図)。したがって、近年は以前に比べて登熟期の気温が上昇しており、その影響で1等米比率が低下していることが示唆される。



第1図 佐賀県における出穂後10日間の平均気温と1等米比率との関係

「水稻の高温障害の克服に向けて(高温障害対策レポート)」(農林水産省2006)のデータを解析した。1975～2005年の31年間のうち、風水害の被害率が5%以下の25カ年のデータを用いた。シンボルの白丸と黒丸は、それぞれ1989年までと1990年以降のデータを示す。

**は相関係数 r が1%水準で有意であることを示す。

高温登熟障害はかつて1950年代～60年代初頭に問題となった時期があった(長戸・江幡 1960)。この時期にそれ以前よりも登熟気温が高くなったためであるが、その要因としては、(1)1960年前後の日本の気象が高温傾向にあったこと(気象庁 2005)、(2)当時多くの地域で早期栽培が普及し8月下旬～9月上旬であった出穂期が20日前後前進したこと(佐

本ら 1964)が挙げられる。

一方、近年、登熟気温が高くなった背景としては、(1)1990年代から現在に至るまで従来の記録を超える異常高温が頻発していること(気象庁 2005)、(2)田植期がさらに早くなったことに加えて、コシヒカリをはじめとする早生品種が全国的に普及して出穂期が一層前進したこと(寺島ら 2001, 農林水産省 2003, 松村 2006)などが挙げられている。

高温登熟障害の主な症状は、(1)玄米が白濁する、(2)粒張りが低下する、(3)玄米1粒重が低下することである(農林水産省 2006)。これらのうち、(1)は検査等級の低下に結びつく。すなわち、玄米の白濁部が一定の大きさを超えると白濁部の位置などにより乳白粒、腹白粒、背白粒、基部未熟粒、心白粒の5種類の未熟粒として判定され、これらが増えると整粒歩合が低下する(財団法人全国食糧検査協会 2002)。例えば整粒歩合が70%を下回ると2等米に格付けされる。なお、本研究では農林水産省東北農業試験場(2001)を参考にして、これら白濁した未熟粒の総称を白未熟粒と記す。

(2)の粒張りが低下する場合はその他未熟粒と判定され、やはり検査等級の低下に結びつく。具体的には、粒が薄く偏平、玄米表面の縦溝が深い、皮部(糠層)が厚いという特徴があると、その他未熟粒に分類される(財団法人全国食糧検査協会 2002)。なお、その他未熟粒が多くて検査等級が下がった場合、落等理由は充実不足と表現されるため、本研究では粒張りが劣ることを充実不足と記す。なお、充実不足が多発すると(3)の玄米1粒重の低下にも結びつき収量の低下を招く。

これらのことから、高温登熟障害は検査等級の低下や収量の低下を通して農家の収入を減らす。また、精米や炊飯の加工においても以下のような問題が生じる。すなわち、白未熟粒は、白濁部分が構造的にもろいため搗精時に砕けやすい(財団法人全国食糧検査協会 2002)。さらに白未熟粒を炊飯すると歯ごたえがなくなりべたつくため、特に弁当やおにぎり向けにごはんを加工する炊飯業界で敬遠される(九州沖縄農業研究センター水田作研究部 2005a)。また、充実不足の米は精米歩留まりが落ちる(財団法人全国食糧検査協会 2002)。

このように、高温登熟障害は農家とともに米加工業者や消費者へも不利益をもたらすため、その克服

技術の確立は喫緊の課題である。

2. 温暖化の実態と今後の予測

上述したように、高温登熟障害が近年頻発している要因の一つに気温自体が高くなっていることが挙げられる。この気温の上昇は地球的規模の気候温暖化によってもたらされていることが懸念される。すなわち、地球上の平均地上気温が20世紀に約0.6℃上昇したこと、そしてこの上昇率が過去1000年のどの世紀よりも大きかった可能性が示された(環境省2001)。IPCC第4次報告では1906年～2005年の上昇率が100年当たり0.74℃とさらに大きな値となった。急激な気温上昇の原因は、化石燃料の消費や森林の伐採などの人間活動による二酸化炭素やメタンなど温室効果ガスの濃度上昇によることが指摘されている(井上2003)。なお、過去約100年の日本全国の気温の経年変化から、特に夜温が上昇していることが報告されている(農林水産省2002)。

温暖化による今後の気温上昇の予測モデルは多数作成されているが、IPCC(2007)では、複数のモデルから、2090～2099年の平均地上気温は1980～1999年に比べて1.1～6.4℃上昇すると予測されている。また、林(2003)によると、イネの生育期間である日本の5～9月の平均気温は2060年代には1990年代に比べて全国的に約3℃上昇することが予測されている。このとき、北海道以外の地域では、気温が上昇するとともに日射量が減少するとされている。

このようにこれまでの気温変化や今後の気象予測から考えると、単に高温による登熟障害を対象とするだけではなく、昼夜別の高温条件や、高温に低日射が重なった条件での登熟障害を対象としてその発生メカニズムや対策技術を明らかにすることが重要である。

3. 高温登熟障害に関するこれまでの研究

高温は、さまざまな局面からイネの登熟に影響を及ぼし、収量と玄米の外観品質を下げる。収量については、受精歩合の低下(Osada et al. 1973, Satake and Yoshida 1978, Matsui et al. 1997)、登熟歩合と玄米1粒重の低下(山本1952, 松島・真中1957, 長戸・江幡1960, Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977, Tashiro and Wardlaw 1991a)が報

告されている。玄米の外観品質については、白未熟粒(山本1952, 長戸・江幡1960, Yoshida and Hara 1977, Tashiro and Wardlaw 1991b)、充実不足(農林水産省2003)、胴割れ粒(長田2004)の発生、食味の低下(岡本1994, 松江ら2003)が報告されている。以下、これら各局面におけるこれまでの研究を概観するとともに近年育成された高温耐性品種について述べる。

1) 受精歩合の低下

イネの受精には適温域があり、これを超える高温では受精歩合が低下し収量が低下する。高温による受精歩合の低下に関する高温感受時期は穂孕み期と開花期、特に後者における開花時間帯の高温で受精歩合が低下する(Satake and Yoshida 1978)。受精歩合が50%に低下する昼間8時間の温度(夜間は21℃に固定)は、高温に弱い品種で32～34℃、中程度の品種で35～37℃、強い品種(農林22号)で38～40℃であるとされた(Satake and Yoshida 1978)。また、受精歩合が50%に低下する昼間6時間の温度(夜間は26℃に固定)はアキヒカリで36.5℃、コシヒカリで38.5℃であることが明らかにされた(Matsui et al. 1997)。

高温による受精歩合の低下の主なメカニズムは、(1)葯の裂開不良により柱頭に花粉が到達しない、すなわち受粉しないことと、(2)柱頭での花粉の発芽不良である(Satake and Yoshida 1978)。また、葯の裂開は花粉の膨張と強い関連があり、高温耐性品種では厚い葯壁とよく発達した裂開腔を持つことにより花粉の膨張が阻害されにくいことが明らかにされている(Matsui et al. 2001)。最近では葯基部の裂開長が大きいほど、高温条件でも受粉が安定することが明らかにされた(Matsui et al. 2005)。

高温によるイネの受精歩合の低下は、世界的にはアジア・アフリカの熱帯地域やオーストラリアとアメリカの一部で発生することが報告されている(Matsushima et al. 1982, Osada et al. 1973, Yoshida et al. 1981)。2003年夏には中国の揚子江流域が39℃を超える異常高温に見舞われ、登熟歩合が30～70%にまで低下し、収量が著しく低下した(Wang et al. 2004)。日本では今のところ大きな被害は報告されていないが、2004年には8月上旬に広い範囲で最高気温35℃前後の日が数日にわたって発生し(気象庁2004)、九州の一部の地域では受精歩合が

低下した可能性が指摘された(九州沖縄農業研究センター水田作研究部 2005b)。したがって、このまま温暖化が進むと、今後日本においても広い地域で高温による受精歩合が低下する可能性があり、その発生メカニズムの解明をさらに進め、耐性品種を開発する必要があるだろう。

2) 登熟歩合と玄米1粒重の低下

登熟期の平均気温が21～24℃付近を超えると玄米1粒重や登熟歩合が低下すること(松島・真中1957, 相見ら1959, 村田1964, 棟方ら1967, Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977, Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1991a)が報告されている。登熟歩合は全籾数に対する登熟粒の数の比率で定義される。登熟粒の測定方法として、松島(1959)は1.06の比重選を提案し、研究機関ではこの方法が広く受け入れられている。また、農林水産省では粒厚が1.7mm以上の玄米を登熟粒とみなしている(松島1959)。したがって、いずれの場合でも、登熟歩合は玄米の大きさ、すなわち玄米1粒重の影響を大きく受けると考えられる。そこで、ここでは玄米1粒重に及ぼす高温の影響についての知見を整理する。

最も玄米1粒重を低下させる高温の時期は開花後10日目前後(佐藤ら1973)から16日目前後(Tashiro and Wardlaw 1991a)の登熟盛期である。高温の程度と玄米1粒重の低下程度との関係については品種によって異なる。すなわち玄米1粒重はジャポニカ型の藤坂5号では日平均気温16～22℃で最大となり28℃ではこれより11%低下すること、インディカ型のIR20では19～25℃で最大となり28℃ではこれより7%低下することが報告された(Yoshida and Hara 1977)。

玄米1粒重は、その増加速度(以下、粒重増加速度と記す)と、開花から玄米1粒重の増加が終了するまでの期間(以下、粒重増加期間と記す)との積で成り立っていると考えることができる。また、高温条件では粒重増加速度が特に登熟初～中期で大きくなるが、粒重増加期間は短縮することが認められている(佐藤・稲葉1976)。同様の結果はコムギとソルガム(Chowdhury and Wardlaw 1978)でも得られている。なお、玄米1粒重に及ぼす昼温と夜温の影響力の違いについて、松島・角田(1957)は高夜温の影響が大きいことを報告したが、Yoshida

and Hara (1977)は日平均気温が温度の指標として適していると報告しており、定説は得られていない。

一般に登熟障害の要因としてソース能力(茎葉での同化産物供給能力)とシンク能力(子実での同化産物受容能力)および転流能力(茎葉から子実への同化産物転流能力)の低下が考えられる。高温登熟障害の要因についてもこれらの視点から検討されている。まずソース能力については、高温で呼吸量が増加し穂の炭水化物含量が減少することが示された(山本1954)。さらに、穂揃い後に株を間引いて受光環境を改善すると、高温条件下での子実の充填率(粗玄米重/(精玄米重×籾数)×100)が高まることが示された(小葉田ら2004)。これらのことから高温による玄米1粒重の低下の一因としてソース能力の低下が挙げられる。

一方、シンク能力の低下が示唆される知見もみられる。すなわち、登熟期が高温になると成熟期の茎葉に炭水化物が多く残留すること(松島・和田1959, 佐藤ら1973)から、ソース能力に余力があるのにシンク能力が先に低下することが示唆される。これに関連して、トウモロコシ(Keeling et al. 1993)やコムギ(Hawker and Jenner 1993)ではデンプン合成関連酵素の活性が高温条件下で低下することが認められており、イネでも胚乳における呼吸関連酵素(稲葉・佐藤1976)やデンプン枝付け酵素やデンプン粒結合型デンプン合成酵素の活性(Jiang et al. 2003)が高温下で早期に低下することが指摘されている。

また転流能力に関しては、籾基部の通導組織における脱水素酵素作用が高温条件下で早期に減退することが指摘された(中山1969)。さらに、玄米での同化産物の輸送経路である珠心表皮が登熟初～中期の高温で早く退化することが観察され、このことが玄米の粒厚の減少を招くと推察された(岩澤ら2003)。

3) 玄米外観品質の低下

前述したように、登熟期が高温になると白未熟粒のうち特に乳白粒、背白粒、基部未熟粒が発生するほか充実不足の玄米も発生する(長戸・江幡1965)。また登熟初期の高温は胴割れ粒の発生を促す(長田ら2004)。これらの玄米が多発すると整粒歩合が低下し、検査等級が下がる(財団法人全国食

糧検査協会 2002, 農林水産省 2003)。

白未熟粒が白く濁って見えるのは、胚乳内のデンプン粒間にできた空隙で光が乱反射するためである(田代・江幡 1975)。すなわち、透明化している胚乳部分ではアミロプラストが多面体の形で密に詰まっているが、白濁部では(1)アミロプラスト間に空隙が存在する、(2)アミロプラストが丸みを帯びている、(3)単粒デンプンを2～数个しか持たない小さなアミロプラストが存在することが観察された(田代・江幡 1975)。高温によって発生した白濁部においても、同様の現象が観察されている(Tashiro and Wardlaw 1991b, Zakaria et al. 2002)。

したがって、白未熟粒の発生メカニズムはデンプンの合成と蓄積に問題があるという点では玄米1粒重の低下のメカニズムに類似すると考えられ(近藤ら 2005)、現に白未熟粒の発生と玄米1粒重の低下が併発している事例も多い(Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977, Tashiro and Wardlaw 1991a, Tashiro and Wardlaw 1991b)。しかしその一方で、玄米1粒重や登熟歩合は低下せずに白未熟粒が増加している場合や、白濁はしていないが玄米1粒重が小さくなる場合もみられる。したがって、高温による玄米の白濁化のメカニズムを玄米1粒重の低下のメカニズムとは異なる視点から明らかにする必要がある。

白未熟粒の発生と温度との関係については、高温の時期や程度によって白未熟粒の発生頻度が異なることが明らかにされた(Tashiro and Wardlaw 1991b)。すなわち高温の時期については、36/31℃の高温が出穂後4～20日頃にあたると乳白粒、16～24日頃にあたると背白粒がそれぞれ多発する。また、白未熟粒より障害の程度が激しいとみなされる死米の発生は出穂後4～12日頃の高温で多くなる。高温の程度については、日平均気温が24℃で心白粒がわずかに発生し、27℃で背白粒と乳白粒が発生し始め、30℃で背白粒、33℃で乳白粒、36℃で死米がそれぞれ多発することが明らかにされた。

また、高温による白未熟粒の発生を助長する気象要因としては低日射(今野ら 1991)や乾燥風(石原ら 2004, 大谷・吉田 2008)が、生育・栽培要因としては初数の増加(今野ら 1991, 小葉田ら 2004)、登熟期の窒素不足(寺島ら 2001, 古賀ら 2004, 楠田ら 2004)、早期落水(佐々木ら 1983)などが指摘さ

れ、その発生要因は単純ではない。今後は、白未熟粒のこの複雑な発生様相を説明する生理的メカニズムを解明する必要がある。

なお、充実不足についてはこれまで数量的な評価手法はわずかしかなかく(Morita et al. 2005)、このため高温で充実不足が発生するメカニズムや発生を回避する栽培法および品種特性の解析がほとんど進められていない。この点も今後の課題である。

4) 食味の低下

高温条件では地温が高くなることにより土壌窒素の無機化が進み、稲体窒素濃度が上昇する(鳥山 1990)。このため、高温条件では米のタンパク含量が上がる(徐・茶村 1980)。米のタンパク含量が高いほど食味は低下する(山下・藤本 1974)ので、登熟期の高温は米のタンパク含量の上昇を介して食味低下をもたらすと考えられる。

一方、米のアミロース含有率は登熟期の高温条件で低下し(Asaoka et al. 1984)、アミロース含有率が低いほど炊飯米の粘りは増す(稲津 1988)。

これらの総合的な結果として炊飯米の官能試験による食味総合値は登熟気温が25℃付近の時に最も高くなることが明らかにされている(岡本 1994, 松江ら 2003)。したがって、食味の点からも最近の登熟気温は適温を超えていることが推察される。

5) 高温耐性品種

高温条件での背白粒や基部未熟粒の発生程度には明らかな品種間差異があり、越路早生やコシヒカリで比較的少なく、藤坂5号やササシグレで多いことが報告されている(長戸ら 1961, 長戸・江幡 1965, 佐々木ら 1983)。しかし、高温耐性に注目した品種育成は最近まで行われていなかった。この10年ほどの間にその必要性が高まり、高温耐性品種の育成が進められている。新潟県農業総合研究所では35℃の温水を水田に循環させることで穂付近の気温を1℃以上高くできる高温登熟検定圃を設置し(重山ら 1999)、これを活用して高温耐性品種こしいぶきを2000年に育成した(星ら 2002, 石崎 2005)。富山県農業技術センターではビニール被覆と人工気象室による高温登熟検定法を活用して、登熟期の高温低日射条件でも安定的に玄米外観品質が良いてんたくを2003年に育成した(山口ら 2005)。また、九州沖縄農業研究センターでは、やはり高温低日射条件において、同じ熟期のヒノヒカリより明らか

に品質の良いにこまるを2005年に育成した(坂井2005)。

また、高温耐性品種育成のための基準品種の選定が各地で進められた。茨城県ではガラス温室による検定結果から、基準品種として越路早生(強)、こころまち(やや強)、あきたこまち(中)、ひとめぼれ(やや弱)、初星(弱)を選定した(飯田ら2002)。鹿児島県では7月中旬に出穂させることにより圃場条件で高温耐性検定を行い、ガラス温室での検定結果(福井ら2004)を参考にして極早生から早生の早、早生の晩から中生、晩生の三つの熟期に分けて基準品種を選定した(小牧ら2005)。このほか、圃場でのビニルハウスによる高温耐性検定も行われている(小牧ら2002, 永島・黒田2004)。

高温登熟性の遺伝性については、高温条件で白未熟粒の発生が多いチヨニシキと少ない越路早生の交配後代による解析から、背白粒の発生に及ぼす遺伝的効果は高いことが明らかになっている(田畑ら2005)。しかし、品種間差異をもたらずメカニズムについてはほとんど解明されていない。最近、コシヒカリと初星の白未熟粒発生率の違いについて出穂期の蓄積炭水化物含量や登熟期間の新規同化産物量に注目して検討が行われた(坂田ら2004)。また、高温下での白未熟粒発生歩合の品種間差異が玄米におけるデンプン分解酵素の活性の強弱に対応しているという知見も得られている(三ツ井・福山2005)。今後、品種間差異のメカニズムをさらに解明し、高温耐性に一層優れた品種の開発を行う必要がある。

4. 本研究の目的および概要

今後、イネの高温登熟障害を克服するためには、高温による白未熟粒と充実不足の発生および玄米1粒重の低下の生理的要因を解明した上で、そのメカニズムに基づいた合理的な生育制御や品種開発を行う必要がある。しかし、前述のように高温登熟障害の発生様相は複雑であり、発生メカニズムのみならず現象面についても十分に明らかになっていない。そこで本研究では、高温登熟障害の発生がどのような要因で助長されるのかを知るために、II章では、高温登熟障害の発生に及ぼす高温の程度と時期および品種の影響を人工気象室や標高の異なる地点へのポット移動により検討した。また、III章では日

射、IV章では施肥がそれぞれ高温登熟障害の発生に及ぼす影響を検討した。なお、III章では、玄米における充実不足の数量的評価手法を新たに示し、これを用いて充実不足の発生程度も検討した。V章ではこれまで評価の定まっていなかった夜温と昼温の影響の違いについて検討した。VI章ではV章で明らかになった高夜温による玄米1粒重の低下について、そのメカニズムを明らかにしようとした。具体的には、穂と茎葉のどちらに高夜温が作用して玄米1粒重が低下するのか、粒重増加速度と粒重増加期間のどちらが低下して玄米1粒重が低下するのかを解析した。また、高夜温と高昼温における玄米1粒重・13℃でラベルした光合成産物の転流・玄米糖濃度の日変化および玄米含水量の推移を解析した。さらに、高夜温では胚乳細胞の数と大きさのどちらの減少を介して玄米1粒重が低下するのかを解析した。最後に、VII章では、高温登熟障害の特徴を低日射や窒素不足等でもたらされる登熟障害の特徴と比較・整理するとともに、高温登熟障害が低日射で甚大になるメカニズムを検討した。また、VI章の結果を整理することにより、高夜温による玄米1粒重の低下のメカニズムの提示を試みた。さらに、これらの知見に基づいて、高温登熟障害を克服するための栽培法や品種の開発方向を示した。

本論文は、主に中国農業試験場(現近畿中国四国農業研究センター)作物開発部栽培生理研究室と東北農業研究センター総合研究部総合研究第1チームおよび九州沖縄農業研究センター水田作研究部栽培生理研究室において実施した研究をとりまとめたもので、このうち多くの結果は投稿論文として公表してきた(森田2000ab, 森田ら2002, 2004, Morita et al. 2005b)。

本稿は北海道大学に提出した学位論文である。とりまとめにあたり北海道大学大学院農学研究院(旧農学研究科)岩間和人教授には懇切なご助言、ご指導、ご校閲をいただき、同幸田泰則教授および佐野芳雄教授には懇切なご校閲をいただいた。また、同後藤寛治名誉教授および中世古公男名誉教授には論文とりまとめの激励をいただいた。心より感謝申し上げます。

研究の実施にあたり、中国農業試験場作物開発部栽培生理研究室松葉捷也室長(前三重大学教授)には研究における基本姿勢とイネの栽培研究の基礎理

論をご指導いただき、本研究を進める上での基礎を築いていただいた。同高梨純一室長（現業務科長）には研究遂行における懇切なご助言、ご指導をいただいた。同白土宏之研究員（現東北農業研究センター主任研究員）には暖かいご助言とご協力をいただいた。東北農業研究センター総合研究部総合研究第1チーム矢治幸夫チーム長（現中央農業総合研究センター企画管理部長）と関矢博幸主任研究員（現東北飼料イネ研究チーム）には、研究実施と論文執筆において多大なご配慮をいただいた。同草地畜産部飼料作物育種研究室米丸淳一主任研究員（現生物資源研究所主任研究員）には、玄米の充実不足と胚乳細胞の画像解析におけるプログラム作成を中心に共同研究者として担っていただくとともに懇切なご助言をいただいた。九州沖縄農業研究センター栽培生理研究室楠田宰室長（現近畿中国農業研究センター研究管理監）、同福嶋陽主任研究員（現東北農業研究センター）、同中野洋研究員（現イネ発酵TMR研究チーム主任研究員）には研究実施のご協力とご助言をいただいた。心より感謝申し上げます。

前拓殖大学北海道短期大学佐竹徹夫教授にはイネの登熟研究手法および研究の進め方に関する懇切なご助言、ご指導をいただいた。前広島大学大学院生物圏科学研究科藤田耕之輔教授には、半年間の国内留学をはじめその後も¹³Cトレーサー実験と糖分析および研究のとりまとめにおける懇切なご指導とご協力をいただいた。同実岡寛文教授には分析のご指導、ご助言を、同延安弘行氏（現広島県立農業技術センター）には分析のご指導、ご協力をいただいた。前広島県立農業研究センター高冷地支場伊藤夫仁作物部長にはポット移動実験におけるイネの管理にご配慮をいただいた。東京大学大学院農学生命科学科秋田重誠教授（前滋賀県立大学教授）には研究結果の考察にあたって懇切なご助言をいただいた。心より感謝申し上げます。

各場所における業務科職員には、栽培圃場・ポットの管理や実験の遂行にあたってご協力いただいた。非常勤職員にも多くの場面で研究を支えていただいた。心より感謝申し上げます。また、研究の遂行に際し、このほか多くの方々のご援助、ご助言をいただいた。ここに深く感謝の意を表す。

II. 高温登熟障害の発生様相

1. はじめに

玄米1粒重と玄米外観品質の高温による低下程度は、高温の程度・時期（松島・真中1957, Sato and Takahashi 1971, 佐藤ら1973, Yoshida and Hara 1977, Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1991ab）、日射量（村田1964, 棟方ら1967, Sato and Takahashi 1971）や稲体の生育状態（松島・和田1959, 小葉田ら2004）、品種（長戸ら1961, 岩下ら1973, 佐々木ら1983, 小牧ら2002, 田畑ら2005）等様々な要因の影響を受けることが知られている。このことは、複数の要因が高温登熟障害の発生を助長していることを示唆しており、その発生メカニズムが単純ではないことが想像される。したがって、効果的な対策技術を確立するためには、さらにデータを蓄積して高温登熟障害の発生様相を明確にすることが重要である。

そこで本章では、まず、登熟期における高温処理の程度と時期が玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす影響を、実際に発生しうる高温の程度と期間に留意して解析した。

次に、登熟期の高温処理として、ポット栽培での作期移動と、標高の異なる地点への出穂期におけるポットの移動とを行い、玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす影響を比較した。このような比較により、高温化に伴って変わる気温以外の要素が高温登熟障害の発生程度に及ぼす影響を検討することができる。すなわち、作期移動では、作期によって異なる籾数などの生育条件および登熟期の日射量などの気象条件の影響を検討できる。また、出穂期に標高の異なる地点へイネを移動した実験では、出穂時の生育状態が同じイネで登熟期の気象条件が登熟に及ぼす効果を戸外で評価することができるが、このような解析例はこれまでわずかしかない（西尾・橋本1998）。

最後に、コシヒカリなどの普及品種と大粒・小粒品種、極穂重型品種等を用い、将来予想される高温による玄米1粒重の低下程度に関する品種間差異を検討した。

2. 高温処理時期が玄米 1 粒重と玄米外観品質に及ぼす影響

1) 実験方法

中国農業試験場（現近畿中国四国農業研究センター，広島県福山市）において，1990年にイネ品種日本晴を用い，細粒質灰色低地土の水田土壌を詰めた1/5000aワグネルポットで土耕栽培した。育苗箱当たり乾物換算100gの播種密度で30日間育てた苗を，6月21日に株当たり2本でポット当たり2株を移植した。ポットは，コンクリート枠水槽内に東西・南北方向とも10cmの間隔で置いた。基肥として化成肥料で窒素，リン酸，カリウムをポット当たり各0.2g与えた。追肥として7月13日（出穂前39日），25日（出穂前27日），8月8日（出穂前13日）に，化成肥料で窒素，カリウムをポット当たりそれぞれ0.17g，0.026g，0.031g与えた。

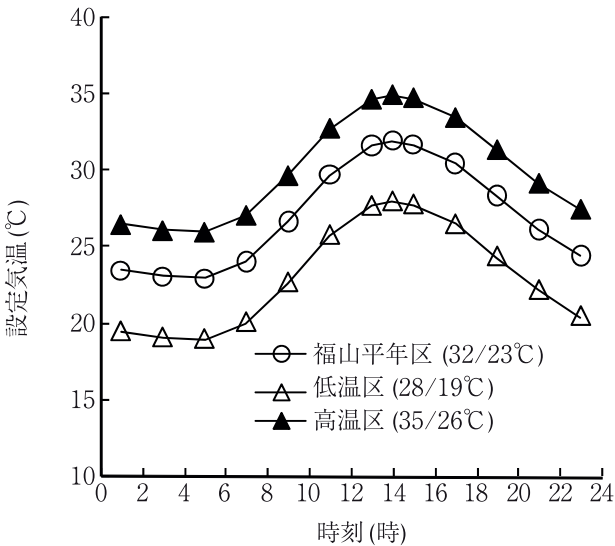
出穂日に穂数を調査した後，供試穂の先端穎花の開花日（8月21日および22日）の翌日18：00頃から，ポットを自然光型人工気象室に移動し40日間温度処理を行った。供試穂では処理開始日に穂長の約半分が止葉葉耳から抽出していた。温度処理の日変化は最低気温を5：00，最高気温を14：00とする式(1)で表される修正 sine 曲線（MS-curve）（和

田 1980）となるように設定した（第2図）。

$$x = (B - A) \sin^2 (\pi t / 2H) + A + k (B - A) (\pi t / H), \quad (|k| \leq 1/4) \quad (1)$$

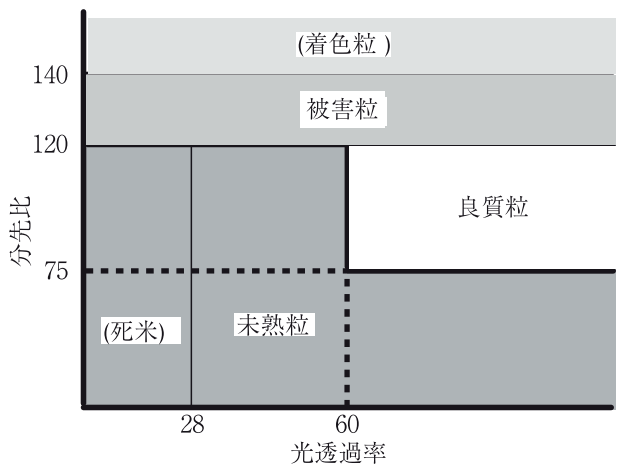
ここで，xは気温，tは時刻，Aは日最低気温，Bは日最高気温，HはAB間の時間，kはsine曲線に対する修正係数を表わす。すなわち，1日の気温変化を最低気温Aから最高気温Bまで上昇する部分と最高気温Bから翌日の最低気温Aまで低下する部分の二つのモデルで表わした。

本実験では和田（1980）の分析結果を参考に，修正係数kを前者のモデルで0.05，後者で-0.15とした。日最高気温32℃，日最低気温23℃の福山平年区は，福山市における8月の月平均の日最高気温と日最低気温の平年値（1961～1990年）がそれぞれ32.1℃と23.0℃であったことから設定した。福山平年区より最高・最低気温ともに3℃高くした試験区を高温区，4℃低くした試験区を低温区とした。また，穂の先端穎花の開花後1日目（開花日の翌日）18：00～5日目18：00の4日間に高温区の温度処理を行い他の期間は福山平年区の温度処理を行った区を1～5高温区とし，同様に7～11高温区，13～17高温区を設定した。なお，人工気象室内の日射量は，開花後20日間の日平均値で13.7MJ/m²，開花後40日間で10.2MJ/m²であった。また，1試験区当たり4ポットを用い，各ポットから開花日および穂の大きさの揃った5穂を供試した。



第2図 各試験区の設定気温の日変化

凡例の気温は日最高気温/日最低気温。日変化は日最低気温を5：00，日最高気温を14：00とする修正 sine 曲線（和田 1980）により設定した。各試験区の日平均気温および昼（6～18時）と夜（18～6時）の平均気温はそれぞれ福山平年区で27℃，29℃，25℃，低温区で23℃，25℃，21℃，高温区で30℃，32℃，28℃であった。



第3図 品質判定機の品質分類基準

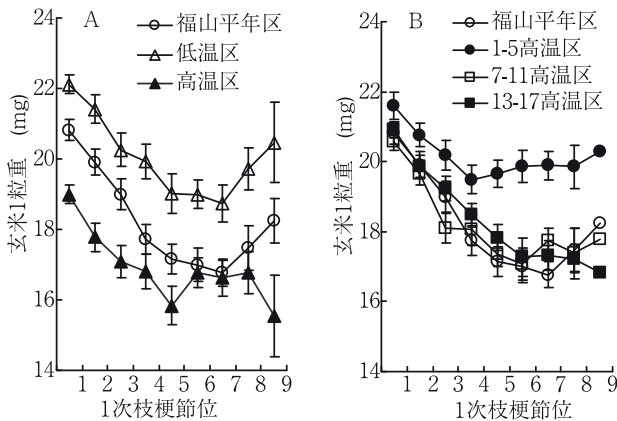
RS-1000（静岡製機）を用いた。分光比は玄米の反射光の赤色光量/緑色光量×100，光透過率は透過光量/反射光量×100で表示。本実験では目視による品質判定結果を参考に良質粒の判定枠を通常より広くした。死米は未熟粒に，着色粒は被害粒にそれぞれ含めた。

第1表 各試験区の玄米1粒重, 穂数, 1穂粒数および1次枝梗数

試験区	処理温度(°C) ¹⁾	玄米1粒重(mg)		穂数 (本/ポット)	1穂粒数	1次枝梗数
		全玄米	粒厚1.9mm以上			
福山平年区	32/23	18.0 ± 0.5 ²⁾	20.8 ± 0.2	27.3 ± 1.4	84.1 ± 2.8	8.4 ± 0.1
低温区	28/19	19.8 ± 0.4 *	21.5 ± 0.1 *	28.0 ± 0.9	84.1 ± 2.6	8.8 ± 0.4
高温区	35/26	17.1 ± 0.6	18.8 ± 0.3 *	27.8 ± 0.3	84.9 ± 1.2	8.8 ± 0.0
1-5高温区	32/23 (35/26)	20.0 ± 0.6 *	20.9 ± 0.3	26.5 ± 1.9	86.8 ± 3.4	9.2 ± 0.2
7-11高温区	32/23 (35/26)	18.1 ± 0.4	20.6 ± 0.1	28.3 ± 0.9	88.2 ± 2.9	8.6 ± 0.0
13-17高温区	32/23 (35/26)	18.0 ± 0.6	20.8 ± 0.1	27.8 ± 0.8	84.0 ± 4.0	8.8 ± 0.3
LSD (0.05)		1.6	0.6	ns	ns	ns

1) 日最高温度/日最低温度(第2図参照)。1-5高温区, 7-11高温区, 13-17高温区はそれぞれ開花後1~5日目, 7~11日目, 13~17日目に35/26°Cとし, それ以外の日は32/23°Cとした。

2) 平均値±標準誤差(n=4)。*は福山平年区に比べて5%水準で有意差があることを示す。



第4図 各試験区における1次枝梗節位別の玄米1粒重

A: 福山平年区, 低温区, 高温区の比較。B: 福山平年区, 1-5高温区, 7-11高温区, 13-17高温区の比較。各試験区の温度条件は第2図と第1表を参照。1次枝梗の節位は上から下への向基的順位とした。誤差線は標準誤差を示す(n=4)。

人工気象室での温度処理終了後, 直ちに供試穂を穂首直下から切り取り, 40°Cで48時間以上通風乾燥後, 各穂の粒数を数え, 着生している1次枝梗別に粒数と粒重を測定した。子房が膨らんでいない粒は不稔粒として数えた。玄米は段篩いで0.1mm間隔の粒厚別に分け, 粒数および粒重を測定した。一部のサンプルについては135°C 20時間の通風乾燥後に乾物重を測定することにより含水率を算出し, 粒重を水分0%の値に換算した。登熟粒とみなした粒厚1.7mm以上の玄米については品質判定機(RS-1000, 静岡製機)で外観品質別粒数歩合を測定した。この判定機は, ハロゲン光源から出た光を玄米に1粒ずつ照射して, その透過率(反射光量に対する透過光量の比率)と反射光の分光比(緑色光量に対する赤

色光量の比率)を測定することにより, 良質粒, 未熟粒, 被害粒, 死米, 着色粒の5つに分類する(第3図)。本実験では, 目視による観察結果とのずれを小さくするために, 通常より良質粒の判定枠が広くなるように境界値を設定した。着色粒は被害粒に含め, 死米は未熟粒に含めた。1反復に用いた玄米は約300粒であった。

2) 結果

穂数, 1穂粒数, 1次枝梗数のいずれについても試験区によって差は認められなかった(第1表)。

玄米1粒重は福山平年区で低温区より有意に小さく, その差は全玄米平均で約2mg(低温区より8%減), 粒厚1.9mm以上の玄米で約1mg(低温区より3%減)であった。高温区では福山平年区より粒厚1.9mm以上の玄米1粒重がさらに2mg小さかった(低温区より13%減)。1次枝梗別にみた玄米1粒重は, 福山平年区ではいずれの節位でも低温区より小さく, その差は穂の下部で上部よりやや大きい傾向がみられた(第4A図)。

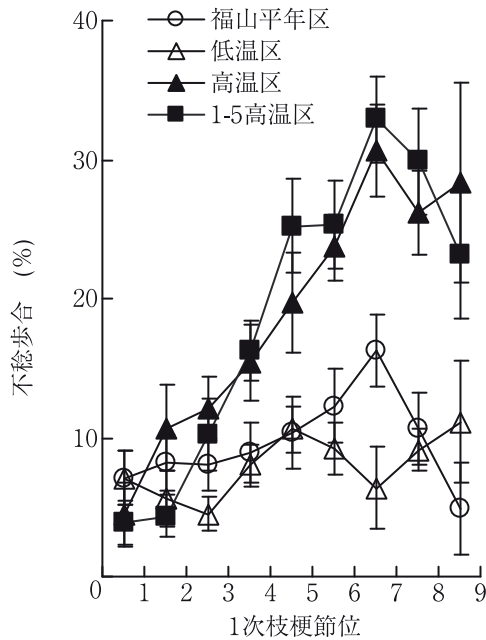
一方, 高温区では福山平年区に比べて玄米1粒重が穂の上部で約2mg小さく, 上から6, 7, 8本目の1次枝梗では両区間の差が小さかった。

時期別に高温処理を行った試験区については, 1-5高温区では福山平年区より全玄米平均の1粒重が有意に大きかったが, 7-11高温区および13-17高温区では玄米1粒重が福山平年区とほぼ同等であった(第1表)。また, 1-5高温区と福山平年区の玄米1粒重の差は, 穂の下部の1次枝梗で大きい傾向が認められた(第4B図)。7-11高温区と13-17高温区ではいずれの節位の1次枝梗でも

第2表 各試験区における不稔歩合¹⁾, 発育停止歩合²⁾, 登熟歩合³⁾および玄米の外観品質別粒数歩合⁴⁾

試験区 ⁵⁾	不稔歩合	発育停止歩合	登熟歩合	外観品質別粒数歩合 (%)		
				良質粒	未熟粒	被害粒
福山平年区	10.1 ± 2.1 ⁶⁾	16.6 ± 2.0	73.3 ± 3.5	70.0 ± 3.4	27.3 ± 3.1	2.7 ± 2.4
低温区	7.2 ± 0.8	9.6 ± 2.1	83.2 ± 2.4	86.3 ± 1.5 **	11.1 ± 1.5 **	2.6 ± 1.0
高温区	19.9 ± 1.9 **	10.5 ± 4.9	69.6 ± 5.5	20.2 ± 3.6 **	63.7 ± 4.1 **	16.1 ± 1.3 **
1-5高温区	21.3 ± 2.3 **	5.6 ± 2.2 *	73.0 ± 4.5	66.7 ± 2.3	26.7 ± 0.8	6.6 ± 1.2
7-11高温区	13.4 ± 2.2	13.9 ± 2.7	72.8 ± 4.8	59.6 ± 2.8 *	32.0 ± 2.5	8.4 ± 1.8 *
13-17高温区	12.2 ± 2.9	15.1 ± 2.6	72.7 ± 5.0	58.4 ± 3.0 **	27.2 ± 0.6	14.5 ± 1.3 **
LSD(0.05)	6.3	8.7	ns	8.5	7.2	4.4
LSD(0.01)	8.7	12.0	ns	11.6	9.9	6.0

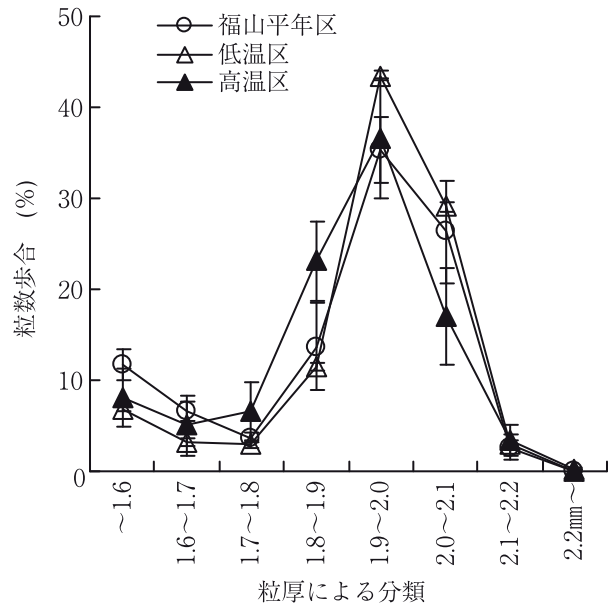
1) 不稔粒数/全粒数を示す。不稔粒は子房のまま膨らんでいない粒とした。稔実粒の玄米1粒重最低値は0.8mgであった。
 2) 発育停止粒数/全粒数。発育停止粒は、玄米の粒厚が1.7mmに達していない稔実粒とした。3) 登熟粒数/全粒数。登熟粒は玄米の粒厚1.7mm以上の粒とした。4) 登熟粒を対象に、品質判定機 (RS-1000, 静岡製機) で測定した。各品質の判定基準は第3図参照。5) 各試験区の温度条件は第1表と同様。6) 平均値±標準誤差 (n=4)。*, ** はそれぞれ福山平年区に比べて5%水準と1%水準で有意差があることを示す。



第5図 各試験区における1次枝梗節位別の不稔歩合
 各試験区の温度条件は第2図と第1表を参照。1次枝梗の節位は上から下への向基的順位とした。誤差線は標準誤差を示す (n=4)。

福山平年区と大差がなかった。

登熟歩合は低温区で最も高く、福山平年区、高温区の順に低下する傾向がみられたが、有意差は認められなかった (第2表)。時期別高温処理を行った試験区における登熟歩合は、いずれも福山平年区と同じ73%であった。本実験では精玄米に達しなかった粒を不稔粒と発育停止粒に分けて解析したが、高温区と1-5高温区では福山平年区に比べて不稔歩合がいずれも有意に高く (第2表)、特に穂の下部



第6図 各試験区における玄米の粒厚分布
 各試験区の温度条件は第2図と第1表を参照。誤差線は標準誤差を示す(n=4)。

の1次枝梗で不稔が発生していた (第5図)。一方、発育停止歩合は福山平年区が約17%と最も高く、高温区で約11%、1-5高温区ではさらに低かった (第2表)。

玄米外観品質については、第2表に示したように、福山平年区では低温区に比べて良質粒歩合が約16%低下し、これに伴い未熟粒歩合が上昇した。高温区では福山平年区に比べて良質粒歩合が約50%低下し、これに伴い未熟粒歩合が約36%、被害粒

歩合が約13%上昇した。なお、福山平年区や高温区で認められた未熟粒は主に乳白粒であり、基部未熟粒や背白粒も観察された。7-11高温区および13-17高温区では福山平年区より良質粒歩合が低く、後者では特に高温区と同程度に被害粒歩合が高かった。

玄米の粒厚分布については(第6図)、低温区では福山平年区より粒厚1.7mm未満の玄米が少なく、1.9mm~2.1mmの玄米が多かった。これに対して高温区では福山平年区より粒厚1.7~1.9mmの玄米が多く、粒厚2.0mm~2.1mmの玄米が少なかった。

3) 考察

本研究では、福山市の8月の平年気温を模して人工気象室で設定した日平均27℃(32/23℃;日最高気温/日最低気温)を登熟期に40日間与えた場合、これより4℃低い日平均23℃(28/19℃)を与えた場合と比較し、玄米1粒重および玄米外観品質が有意に低下することが明らかになった。この結果は、20℃から25℃の間に登熟適温を認めたこれまでの報告に合致した(松島・真中1957, 村田1964, 棟方ら1967, Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977, Chowdhury and Wardlaw 1978, 伊藤1979, Tashiro and Wardlaw 1991a)。さらに、2060年代に予想される1990年代より3℃高い(林2003)温度条件(35/26℃:日最高気温/日最低気温)では、玄米1粒重と玄米外観品質は一層低下することを認めた。また、粒厚分布の検討結果から、高温による玄米1粒重の低下は粒厚の減少を伴っていた。この点は、山本(1952)、長戸・江幡(1960)およびTashiro and Wardlaw(1991b)の報告と一致した。

なお、高温と登熟との関係について論ずる場合、日射量の違いに留意する必要がある。自然光型人工気象室で行った実験ではガラスによる遮光で日射量が戸外より2~3割減少した。これまでの知見から、日射量が少ないと高温による登熟歩合や玄米1粒重の低下程度は著しくなることが示されている(松島・真中1957, Sato and Takahashi 1971)。このため過去の人工気象室での実験と同様に本実験結果は、戸外条件よりも高温登熟障害の程度を過大評価していると考えられる。ただし、林(2003)によると、2060年代には1990年代より中国四国地方で約3℃の気温上昇に加えて約1割の日射量の減少が予

想されており、本実験における高温登熟障害の発生様相を詳しく解析することは将来の高温登熟障害の発生抑制に向けて重要だと考える。そこで、以下に、(1)時期別の高温処理の影響と、(2)着粒位置別にみた高温の影響について考察したい。

(1) 時期別の高温処理の影響

高温区における日最高気温35℃は福山でも高温年に2~4日は発生するため、このような短期間の高温が登熟に及ぼす影響を時期別に検討した。その結果、開花後7~11日目および13~17日目の各4日間の35/26℃(日最高気温/日最低気温)の高温が玄米1粒重に与える影響は認められなかった。一方、佐藤ら(1973)は開花後6~16日目の高温が玄米1粒重を低下させることを認めており、その場合の高温処理期間は7日間で高温の程度は35/30℃(昼温/夜温)であった。また、Tashiro and Wardlaw(1991a)は開花後12~20日目の高温がやはり玄米1粒重を低下させることを認めており、その場合の高温処理期間は8日間で高温の程度は36/31℃(昼温/夜温)であった。したがって、本実験の結果がこれまでの報告と一致しない要因として、高温処理期間の長さや高温の程度の違いが挙げられる。

なお、本研究では、精玄米に達しなかった籾を、受精しなかった不稔籾(本実験では子房が肥大しなかった籾)と受精後に穎果が発育停止した籾とに分けて解析した。その結果、発育停止籾歩合は福山平年区で高くなり、不稔歩合は高温区で著しく高くなった。1-5高温区においても同様に不稔歩合が高く、高温区では開花期の高温による受精障害が発生したと考えられた。したがって本実験の結果は、穎果の発育停止を生じさせる高温の程度が、受精障害を生じさせる高温の程度よりも低いことを示唆している。

次に、高温区および1-5高温区の発育停止籾歩合が福山平年区のそれより低くなった原因について考察したい。佐藤ら(1973)は、開花前後の1週間に35/30℃(昼温/夜温)の高温を与えて不稔が生じた試験区では、高温を与えなかった戸外区より玄米1粒重が大きかったことを認めており、これは、稔実粒数が少なくなったものの炭水化物の供給が維持されたことによると推察した。本実験の高温区と1-5高温区では、特に下部の1次枝梗上の籾で開

花期が高温となったと考えられた。したがって、発育停止歩合が1-5高温区で福山平年区より有意に低く、高温区でも福山平年区より低い傾向にあったのは、開花期の高温による不稔発生で1粒当たりの炭水化物供給量が増加し、受精した穎果の発育が促進されたと推察された。

(2) 着粒位置別にみた高温の影響

本研究では、高温による玄米1粒重の低下程度が着粒位置によって異なるのか否かを検討した。その結果、福山平年区ではどの節位の1次枝梗でも低温区より玄米1粒重が低下することが認められたが、その低下程度は上位より下位でやや大きかった。高温区では上から6, 7, 8本目の1次枝梗で福山平年区と差が小さくなったが、その他の1次枝梗では、低温区や福山平年区に比べてほぼ一様に低下した。福山平年区と差が小さくなった1次枝梗では、不稔歩合が高かったため、前述した1粒当たりの炭水化物供給量の増加により同じ1次枝梗上の玄米1粒重が相対的に高くなったものと考えられた。なお、1-5高温区の下位の1次枝梗において福山平年区に比した玄米1粒重の増加程度が大きかったことも、同様の要因が考えられた。

これらのことから、(1)基本的にはいずれの着粒位置においても高温による玄米1粒重の低下が生じること、(2)ただし弱勢穎果と言われる下位の1次枝梗で玄米1粒重の低下の程度が大きい場合があることが示唆された。(1)の特徴は高温による玄米1粒重の低下が全ての着粒位置で生じるというコムギについての Sofield ら (1977) の報告と符合した。一方、(2)の特徴は、高温によって特に穂の下部の玄米1粒重の低下が著しいことを農林17号とIR8で認めた Sato and Takahashi (1971) の結果に符合した。遮光や止葉剪葉で生じた炭水化物不足による玄米1粒重の低下は弱勢穎果で特に大きくなる (Nagato and Chaudhry 1970) ことから、(2)の点は、高温に

よる玄米1粒重の低下の一因に炭水化物不足が挙げられることを示唆している。しかし、(1)の特徴から考えると、高温による玄米1粒重の低下が単に同化産物の不足のみで生じるのではなく、籾の同化産物受け入れ能力の問題が関係していることが強く示唆される。なお、高温による不稔が発生した枝梗では1粒当たりの炭水化物供給量が増加したと考えられるが、その影響は不稔の発生の少なかった上位の1次枝梗には及ばなかったことから、炭水化物の競合は着粒位置の近い籾同士で発生していることが推察された。

玄米の良質粒歩合については登熟期間全体および開花後1~2週間目前後の4日間の高温によって低下した。この結果は長戸・江幡 (1960) の報告と一致した。福山平年区では未熟粒の増加、高温区と13-17高温区ではそれに加えて被害粒の増加を伴っていた。本実験では透明度の低い白濁した玄米が未熟粒、反射光の赤色光/緑色光比が高い、いわゆる茶米あるいはほうす茶米が被害粒に分類された。今後、高温による玄米外観品質の低下を透明度と色の変化の両面から検討していく必要があるだろう。

3. 作期と標高による高温処理が玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす影響

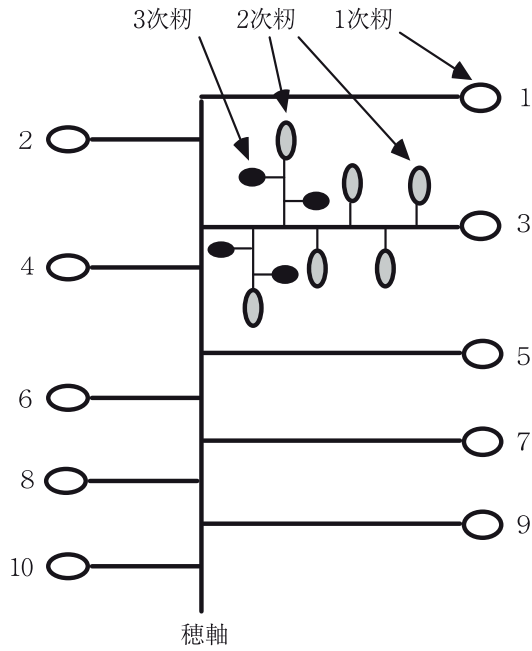
1) 実験方法

中国農業試験場 (現近畿中国四国農業研究センター、広島県福山市) において、1991年にイネ品種中生新千本とキヌヒカリを用い、細粒質灰色低地土の水田土壌を詰めた1/5000aワグネルポットで土耕栽培した。育苗箱当たり乾籾換算100gの播種密度で30日間育てた苗を、株当たり2本でポット当たり2株移植した。移植時期は第3表に示したように、中生新千本では5月9日から7月2日の5時期(作期1~5)、キヌヒカリでは同様の期間内の3時期(作期1, 3, 5)とした。

第3表 各作期の移植日、開花日¹⁾ および成熟日²⁾

作期	中生新千本					キヌヒカリ		
	1	2	3	4	5	1	3	5
移植日	5月9日	5月21日	6月4日	6月18日	7月2日	5月9日	6月4日	7月2日
開花日	8月12日	8月16日	8月21日	8月28日	9月3日	7月27日	8月8日	8月22日
成熟日	9月24日	9月29日	10月3日	10月10日	10月16日	9月5日	9月17日	10月4日

1) 供試穂の先端穎花の開花日。2) 開花後40~44日目。



第7図 穂内の着粒位置による籾の分類方法

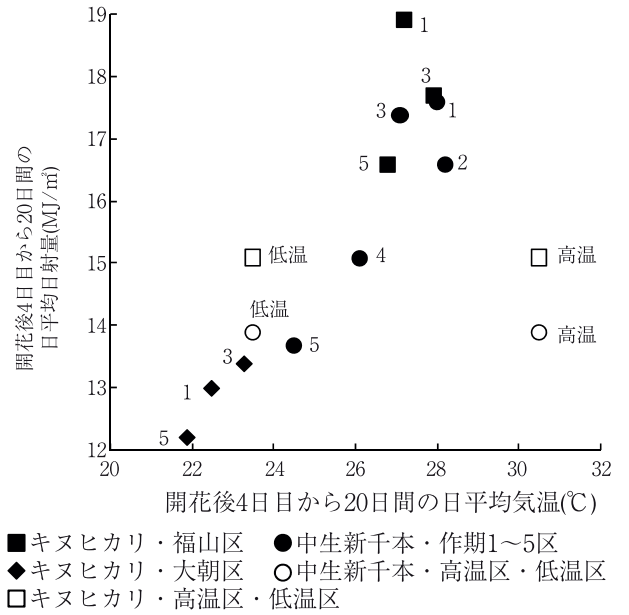
松葉(1991)に基づいて、穂軸からの枝分かれの回数に対応した次数を籾に与えることにより分類した。図では1次枝穂10本の穂を例示しており、上から3本目の1次枝穂でのみ2、3次籾を示した。

ポットは、試験場内の標高2mの裸地に東西方向で70cm、南北方向で60cmの間隔となるように配置した。基肥として、140日タイプの緩効性被覆尿素肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各1.4g与えた。追肥として化成肥料により出穂前24日に窒素、カリウムをポット当たり各0.31g与えた。

キヌヒカリの一部のポットは先端穎花の開花日の4日後から、広島県農業技術センター高冷地研究部(大朝町、標高400m)の圃場に埋設し、これを大朝区とした。これに対して成熟期まで引き続き福山市に置いた試験区を福山区とした。

1試験区当たり2ポット、各ポットから開花日および穂の大きさの揃った10穂供試した。開花後40~44日目に供試穂を穂首直下から切り取り、40℃で48時間以上通風乾燥後、各穂の籾数を数え、玄米をピンセットで取り出して粒数と粒重を測定した。玄米は段篩いで0.2mm間隔の粒厚別に分け、粒数と粒重を測定した。玄米1粒重は、着粒位置により1、2次籾と3次籾に分けて調査した(第7図)。

この分類方法は、穂の形成過程を反映した小穂の



第8図 開花後4日目から20日間の日射量と気温との関係

II章2における人工気象室での高温区(35℃/26℃;日最高気温/日最低気温)と低温区(28℃/19℃)のデータも示した。シンボルに付した数字は作期を示す(第3表参照)。大朝区は開花日の翌日から広島県農業技術センター高冷地研究部(大朝町、標高400m)の圃場にポットを移動した。福山区は成熟期まで引き続き福山市に置いた。

類別(松葉1991)に基づいている。また、登熟歩合、不稔歩合、外觀品質別粒数歩合をII章2.と同様に測定した。このほか、成熟期にポット当たりの穂数、地上部重、草丈を測定した。

登熟期の日射量と気温は、福山区では中国農業試験場気象資源研究室の観測値を、大朝区ではアメダスデータ(地点名:大朝)を用いた。ただし、アメダスデータに日射量がなかったため、吉田・篠木(1978)により日照時間から日射量へ変換して用いた。

2) 結果

作期間および標高の異なる地点間では登熟気温が異なったが、これとともに登熟期の日射量も異なった(第8図)。

すなわち、中生新千本における開花後4日目から20日間の日平均気温(以降、登熟期間の気温と記す)は、作期1で28.0℃、作期5で24.5℃であり、同期間の日平均日射量(以降、登熟期間の日射量と記す)は同様に、17.2MJ/m²、13.4MJ/m²であった。また、キヌヒカリにおける3作期の登熟期間の気温は、大朝区が約22~23℃で、福山区の約27~28℃より4~5℃低く、登熟期間の日射量は大朝区

が約 13 ~ 15MJ/m²で、福山区の 16 ~ 19MJ/m²より低かった。

草丈、穂数、1穂粒数、3次粒数/全粒数比率に及ぼす作期移動の影響は小さかった(第4表)。た

だし中生新千本では作期5で草丈、穂数、1穂粒数が小さく、作期2で穂数がやや少ない傾向がみられた。キヌヒカリでは作期5で草丈が小さい傾向がみられた。

第4表 各試験区の草丈、穂数、1穂粒数、3次粒数が全粒数に占める割合¹⁾

品種・試験区 ²⁾	草丈 (cm)	穂数 (本/ポット)	1穂粒数	3次粒数/ 全粒数 (%)
中生新千本				
作期1区	83.5 ± 0.3 ³⁾	43.0 ± 5.7	79.2 ± 0.6	29.6 ± 0.3
作期2区	80.9 ± 6.2	39.5 ± 9.2	80.1 ± 8.4	25.0 ± 3.4
作期3区	78.4 ± 1.9	48.5 ± 3.5	77.4 ± 2.3	30.0 ± 1.2
作期4区	80.8 ± 0.4	47.0 ± 2.8	71.5 ± 5.0	27.8 ± 0.5
作期5区	73.4 ± 3.2	37.5 ± 0.7	68.5 ± 1.6	28.2 ± 0.8
キヌヒカリ				
作期1・福山区	82.5 ± 0.0	43.0 ± 5.7	93.1 ± 1.1	26.0 ± 0.7
作期1・大朝区	84.1 ± 0.2	47.5 ± 2.1	99.0 ± 2.0	25.2 ± 0.5
作期3・福山区	83.7 ± 1.2	40.0 ± 2.8	93.8 ± 7.7	25.3 ± 0.8
作期3・大朝区	84.5 -	42.0 -	93.7 -	26.1 -
作期5・福山区	74.8 ± 0.6	44.5 ± 0.7	91.1 ± 0.7	25.8 ± 0.6
作期5・大朝区	77.6 ± 2.1	43.5 ± 6.4	97.5 ± 6.0	25.7 ± 1.0

1) 3次粒の分類方法は第7図参照。2) 各品種・作期の移植日は第3表、開花後4日目から20日間の温度と日射量は第8図を参照。3) 平均値±標準誤差 (n=2, キヌヒカリの作期3・大朝区では反復なし)。

第5表 各試験区の玄米1粒重、登熟歩合¹⁾、不稔歩合¹⁾および1茎当たり地上部重

品種・試験区 ²⁾	玄米1粒重 (mg)				登熟歩合 (%)	不稔歩合 (%)	1茎当たり 地上部重(g)
	全玄米	粒厚1.9mm以上	1,2次粒 ³⁾	3次粒 ³⁾			
中生新千本							
作期1区	22.7 ± 0.2 ⁴⁾	22.8 ± 0.3	22.9 ± 0.2	22.2 ± 0.4	95.4 ± 1.4	4.5 ± 1.0	4.20 ± 0.17
作期2区	23.3 ± 0.2	23.6 ± 0.2	23.8 ± 0.2	22.2 ± 0.6	81.5 ± 1.9 ⁵⁾	18.6 ± 1.4 **	4.80 ± 0.19 *
作期3区	23.0 ± 0.2	23.3 ± 0.5	23.5 ± 0.5	22.0 ± 0.4	95.9 ± 0.6	3.8 ± 0.4	3.82 ± 0.00
作期4区	22.7 ± 0.2	22.9 ± 0.1	22.4 ± 0.5	22.4 ± 0.5	89.9 ± 0.1 *	9.4 ± 1.0 **	3.51 ± 0.02 **
作期5区	22.7 ± 0.3	23.0 ± 0.5	22.4 ± 0.5	22.4 ± 0.5	96.5 ± 1.0	2.6 ± 0.5	3.36 ± 0.32 **
キヌヒカリ							
作期1・福山区	22.0 ± 0.2	22.4 ± 0.0	22.5 ± 0.4	20.4 ± 0.0	90.9 ± 3.6	6.7 ± 0.9	4.44 ± 0.51
作期1・大朝区	22.0 ± 0.1	22.7 ± 0.0	22.4 ± 0.8	20.5 ± 1.0	92.7 ± 2.3	4.9 ± 0.6	3.70 ± 0.01
作期3・福山区	21.8 ± 0.2	22.0 ± 0.1	22.5 ± 0.2	20.1 ± 0.1	95.2 ± 0.8	4.5 ± 1.0	4.29 ± 0.74
作期3・大朝区	22.1 -	22.6 -	22.9 -	19.4 -	88.2 -	10.5 -	3.83 -
作期5・福山区	22.3 ± 0.2	22.5 ± 0.1	23.2 ± 0.1	19.6 ± 0.1	93.6 ± 0.5	6.1 ± 0.9	3.14 ± 0.04
作期5・大朝区	22.0 ± 0.3	23.0 ± 0.3	23.3 ± 0.2	18.3 ± 1.0	84.9 ± 2.3	13.3 ± 1.1	3.23 ± 0.15
福山区-大朝区間	ns	*	ns	ns	*	*	ns
交互作用	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns

1) 登熟歩合と不稔歩合の測定方法は第2表を参照。2) 各品種・作期の移植日は第3表、開花後4日目から20日間の温度と日射量は第8図を参照。3) 粒の分類方法は第7図参照。4) 平均値±標準誤差 (n=2, キヌヒカリの作期3・大朝区では反復なし)。5) 中生新千本の作期1~5区における*と**は、作期1区と比較した場合に5%水準あるいは1%水準で有意差があることを示す。中生新千本の作期2区、作期4区はバッタによる食害を受けた。キヌヒカリの作期3・大朝区と作期5・大朝区はポットの移動中に受精障害を受けたと見られた。

第6表 各試験区の玄米の外観品質別粒数歩合¹⁾

試験区 ²⁾	1,2次 ³⁾			3次 ³⁾		
	良質粒	未熟粒	被害粒	良質粒	未熟粒	被害粒
	————— (%) —————			————— (%) —————		
中生新千本						
作期1区	58.8 ±0.6 ⁴⁾	39.4 ±0.8	1.9 ±0.2	44.7 ±2.5	52.8 ±1.2	2.5 ±1.3
作期2区	36.0 ±1.1	56.2 ±3.7	7.9 ±2.6	35.7 ±5.5	52.5 ±3.4	11.9 ±9.0
作期3区	49.3 ±10.3	47.8 ±9.1	3.0 ±1.2	42.4 ±9.1	51.3 ±6.6	6.4 ±2.4
作期4区	55.1 ±0.2	39.8 ±1.9	5.1 ±1.7	50.6 ±7.0	46.0 ±8.3	3.4 ±1.3
作期5区	52.6 ±6.5	44.7 ±7.8	2.8 ±1.4	58.1 ±3.4	41.0 ±3.5	0.9 ±0.1
作期間	ns	ns	ns	ns	ns	ns
キヌヒカリ						
作期1・福山区	63.8 ±11.8	24.9 ±5.5	11.4 ±6.3	55.4 ±3.5	28.9 ±4.2	15.7 ±7.7
作期1・大朝区	81.2 ±0.0	15.4 ±0.0	3.4 ±0.0	65.0 ±0.0	31.3 ±0.0	3.7 ±0.0
作期3・福山区	70.7 ±1.3	26.6 ±0.4	2.7 ±0.9	53.6 ±8.5	43.8 ±8.6	2.6 ±0.2
作期3・大朝区	78.1 -	20.7 -	1.2 -	55.4 -	37.2 -	7.4 -
作期5・福山区	69.6 ±0.8	28.2 ±0.0	2.2 ±0.8	66.1 ±0.9	26.8 ±0.3	7.1 ±0.6
作期5・大朝区	81.9 ±3.1	15.0 ±0.9	3.2 ±2.3	49.3 ±4.6	42.1 ±0.9	8.6 ±3.8
福山区-大朝区間	*	**	ns	ns	ns	ns
作期間	ns	ns	ns	ns	ns	ns
交互作用	ns	ns	ns	*	ns	ns

1) 粒厚が1.7mm以上の玄米を用いて品質判定機 (RS-1000, 静岡製機) で測定した。2) 各品種・作期の移植日は第3表、開花後4日目から20日間の温度と日射量は第8図を参照。3) 籾の分類方法は第7図参照。4) 平均値±標準誤差 (n=2, キヌヒカリの作期3・大朝区では反復なし)。*, **は、それぞれ5%水準と1%水準で有意差があることを示す。

玄米1粒重は中生新千本では作期による影響が認められなかったが、キヌヒカリの大朝区では作期1よりも作期3, 5で3次籾の玄米1粒重が小さくなる傾向がみられた (第5表)。ポット移動の影響については、粒厚1.9mm以上の玄米が大朝区で福山区より有意に大きかった。

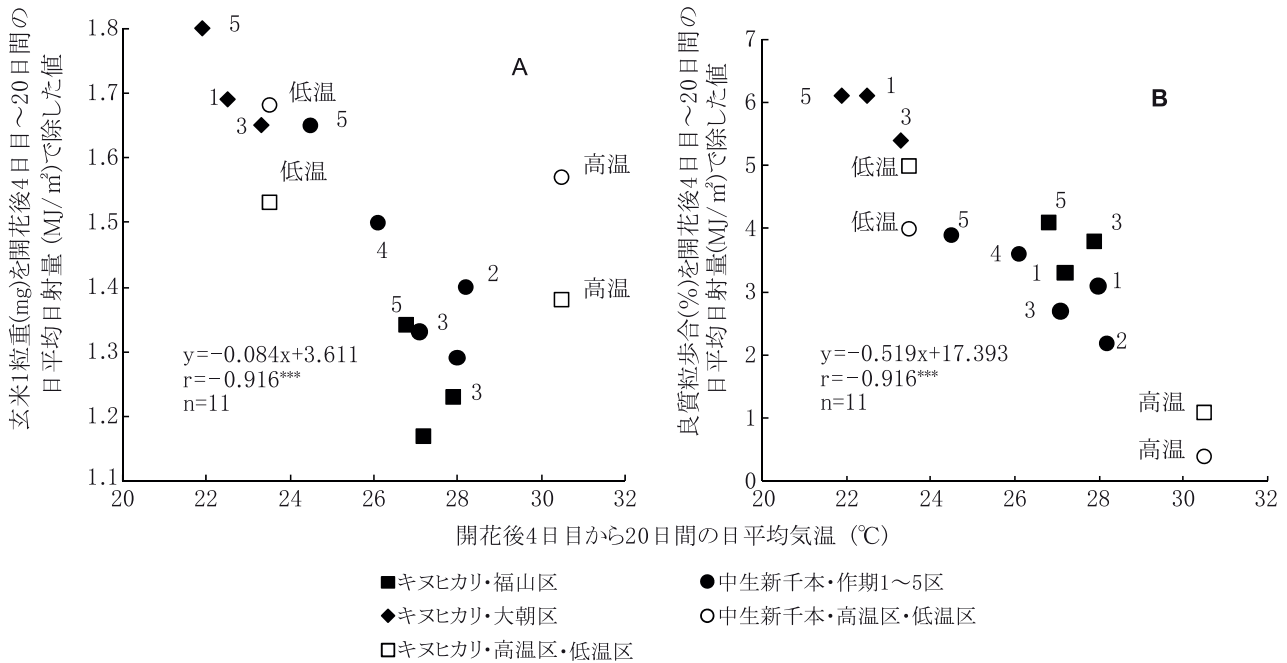
中生新千本の作期2と4では穂にバッタの食害を受け、キヌヒカリの作期3と5の大朝区ではポットの移動中に受精障害が発生したとみられ、いずれの試験区でも不稔歩合が高く、登熟歩合が90%を下回った。しかし、それ以外の試験区では不稔歩合が5%前後と低く、登熟歩合は90~95%と高かった。

中生新千本の1茎当たり地上部重は作期2で最も大きく、作期が遅くなるほど小さい傾向が認められた。また、キヌヒカリの作期1, 3で、大朝区では福山区より1茎当たり地上部重が小さい傾向がみられた。

玄米の外観品質は、両品種で作期間の有意な差は認められなかった。一方、キヌヒカリの大朝区では福山区より有意に良質粒歩合が高く未熟粒歩合が低

かった (第6表)。良質粒歩合は、中生新千本の作期5を除くと、いずれの試験区でも1, 2次籾より3次籾で低かった。なお、キヌヒカリにおける3次籾の良質粒歩合について大朝区-福山区間と作期間の交互作用が有意であり、作期1では福山区より大朝区で高かったが、作期5では逆に大朝区で低かった。

作期移動および標高の異なる地点へのポット移動における試験区間では登熟期間の気温とともに日射量も異なった (第4表, 第8図) ため、日射量の効果を補正した上で玄米1粒重に対する気温の効果を検討する必要がある。ここでは、村田 (1964) を参考に、玄米1粒重を登熟期間の日射量で除した値 (Yg/Sと記す) と登熟期間の気温との関係を検討した。なお、村田 (1964) は極大値を持つ2次曲線をあてはめたが、本実験では登熟適温とされる22℃付近より低い気温の試験区がなかったために単回帰で検討した。その結果、第9A図に示したように登熟期間の気温が高くなるほどYg/Sが小さくなることが認められた。ここで、図にみられるよう



第9図 玄米1粒重 (A) あるいは良質粒歩合 (B) を開花後4日目から20日間の日射量で除した値と開花後4日目から20日間の気温との関係

回帰分析は高温区と低温区を除いて行った。***は0.1%水準で有意であることを示す。シンボルに付した数字は作期を示す (第3表参照)。各品種・作期の移植日は第3表、開花後4日目から20日間の温度と日射量は第8図を参照。

に、キヌヒカリよりポット当たりの籾数 (ポット当たり穂数に1穂籾数を乗じて算出した) が少なかった中生新千本の方が同じ気温における Yg/S の値が大きい傾向が認められた。そこで、キヌヒカリと中生新千本の11試験区を対象に、Yg/Sを目的変数、登熟期間の気温 (T) とポット当たりの籾数 (N) を説明変数として重回帰分析を行ったところ、

$$Yg/S = -0.0949T - 0.00011N + 4.30$$

$$(R = 0.957, 0.1\% \text{水準で有意}) \quad (2)$$

の重回帰式が得られた。ここで、Tの効果は0.1%水準で有意であり、Nの効果も5%水準で有意であった。したがって、玄米1粒重を登熟期間の日射量で除した値は、登熟期間の気温が高くなるほど、またポット当たりの籾数が多くなるほど小さくなることが示された。

なお、第9図にはⅡ章2.の人工気象室における高温区 (35/26°C; 最高/最低気温) と低温区 (28/19°C) の点も示した。2点を結んだ線の傾きは、出穂期の生育量および登熟期間の日射量が同等の条件下での玄米1粒重に及ぼす登熟期間の気温の効果を示すと考えられる。この傾きは、登熟期間の日射量が異なる11試験区における、登熟期間の気温に対する Yg/S の回帰直線の傾きよりも明らかに小さ

かった。すなわち、低温区-高温区間の傾きの2品種の平均値が-0.019であったのに対して、11試験区の間傾きの平均値は-0.084であった。

次に、登熟期における日射量を同期間の気温で除した値が低いと乳白粒歩合や腹白粒歩合が高くなることとした黒木ら (1988) の報告を参考にして、良質粒歩合を登熟期間の日射量で除した値と同期間の気温の関係を検討した (第9B図)。その結果、両者間に極めて高い負の相関関係が認められた。そして、玄米1粒重の場合と異なり、低温区-高温区間の傾きの平均値は11試験区による回帰直線の傾きと同程度であり、その値は前者で-0.536、後者で-0.519であった。

3) 考察

本研究では、中国地方平坦部にある福山市における登熟期間の気温が登熟に及ぼす影響を作期移動と標高の異なる地点へのポット移動により解析した。

標高の異なる地点間のポット移動で、全玄米平均の1粒重は地点間で有意差が認められなかったが、粒厚1.9mm以上の玄米1粒重と良質粒歩合は福山区より気温が4～5°C低い大朝区で有意に高かった。一方、作期移動では登熟期間の気温の上昇に伴って玄米1粒重や良質粒歩合が低下することはなかつ

た。

これらの実験では登熟期間の気温以外の要因が異なっており、このことが、気温と玄米1粒重との関係についてⅡ章2.の人工気象室での実験結果とは異なる結果をもたらしたと考えられた。このため各実験における環境条件の違いを整理しておく。人工気象室では、高温区-低温区間で異なるのは登熟期間の気温のみで、出穂期のイネの生育量や登熟期間の日射量に違いはなかった。これに対して、標高を異にした地点へのポット移動では同一作期内では出穂までは同じ気象条件にあり出穂期のイネの生育量はほぼ同じであった(第4表)が、登熟期間の日射量は福山区より大朝区で少なかった(第4表, 第8図)。また、作期移動では作期間で出穂までの気象条件が異なり、作期によっては草丈、穂数、1穂粒数がやや異なった(第4表)ことに加え、登熟期間の日射量も異なった(第4表, 第8図)。

登熟期間の日射量は登熟の良否と密接に関係しており(松島・真中1957, Nagato and Chaudhry 1970, Yoshida and Hara 1977), 作期移動や標高を異にした地点へのポット移動では、気温とともに日射量も変動したために気温と玄米1粒重との関係が必ずしも明確ではなかったと推定される。村田(1964)は玄米生産に及ぼす登熟期における日射量の影響を除去した上で気温と玄米収量の間を調べ、日平均気温が21.5℃に登熟適温があることを報告した。本研究でも、これにならぬ玄米1粒重を登熟期間の日射量で除した値と同期間の気温との関係を検討したところ、両者間に有意な負の相関関係が認められた(第9図)。この結果は、登熟期間の日射量の影響を除くと高温が収量に対して負の効果を与えるとしたこれまでの報告(村田1964, Hanyuら1966, 棟方ら1967, 鈴木・中村1978, 上田ら1998)と一致する。なお, Seshu and Cady (1983)は、12カ国での年次の異なる40種類の環境条件において、収量と登熟期間の最低気温との間で単相関係数が-0.84であったことを報告している。イネの玄米1粒重や玄米外観品質に対して、登熟期間の昼温と夜温のどちらの影響が大きいかについては、高温登熟障害のメカニズムを解明する上で重要な視点と考えられる。この点については、Ⅴ章とⅥ章で詳細に検討したい。

ところで、第9A図において11試験区のYg/S

値と登熟期間の気温との間の回帰直線の傾きは、人工気象室での高温区-低温区間の傾きより負側に大きく、前者の傾きが玄米1粒重に対する気温の負の効果をも過大評価していることを示唆している。このことは、出穂後40日間の積算日照時数を乗数とした気候登熟量示数(Hanyuら1966)が、適温より高温の領域では収量に対する気温の負の効果をも過大評価すると指摘した鈴木(1982)の報告に符合する。

本研究ではまた、玄米外観品質に対する気温の効果も解析するために、良質粒歩合を登熟期間の日射量で除した値と登熟期間の気温との関係を検討した。その結果、良質粒歩合を登熟期間の日射量で除した値は登熟期間の気温が高くなるほど小さくなることが認められた(第9B図)。この結果は、黒木ら(1988)の報告に符合した。

次に、粒数と登熟歩合との間あるいは粒数と玄米1粒重との間には負の相関関係があることは周知のところであり、本研究でも同様の結果が得られた(式2)。しかし、登熟期間の気温が高い作期ではむしろ粒数が多い(第4表)、作期移動で気温と登熟の関係が不明瞭となった一因として、作期間での粒数に違いがあったことは考えられず、その主因は上述した日射量の影響にあったと考えられた。

以上より、本研究では作期移動と標高の異なる地点へのポット移動とを行い、本実験での作期間や地点間では日射量の影響のために登熟期間の気温が玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす効果が現れ難いこと、しかし、潜在的には中国地方平坦部での適温を超える登熟期間の高温が玄米1粒重と玄米外観品質を低下させる効果があることを明らかにした。なお、Ⅰ章2.やⅡ章2.で指摘したように気温の上昇に伴って日射量が増加しない、あるいはむしろ減少することも将来予測されているため、Ⅲ章では高温と低日射が重なった場合の登熟障害の様相を詳細に検討したい。

4. 高温登熟障害の品種間差異

1) 実験方法

1991年にイネ品種キヌヒカリ、森田早生、コシヒカリ、Arborio、中生新千本、アケノホシ、ヒノヒカリ、コガネマサリ、Lakhi Jhota、ホシユタカを用い、Ⅱ章3.とほぼ同様の方法で土耕栽培した。供試品種のうち、ArborioとLakhi Jhotaはそれぞれ

第7表 各品種の開花日¹⁾と成熟日²⁾

	キヌヒカリ	森田早生	コシヒカリ	Arborio	中生新千本	アケノホシ	ヒノヒカリ	コガネマサリ	Lakhi Jhota	ホシユタカ
開花日	7月27日	8月8日	8月15日	8月16日	8月21日	8月26日	8月27日	8月28日	8月30日	9月5日
成熟日	9月5日	9月20日	9月24日	9月24日	10月3日	10月7日	10月9日	10月10日	10月12日	10月18日

1) 採取穂の先端穎花の開花日。2) 処理開始(開花後4日目)後35~39日目。

第8表 各品種の草丈、穂数、1穂粒数、1次枝梗数および3次粒数¹⁾が全粒数に占める割合

品種 ²⁾	草丈 (cm)	穂数 (本/株)	1穂粒数	1次枝梗数	3次粒数/全粒数 (%)
キヌヒカリ	95.2 ± 0.2 ³⁾	41.5 ± 3.4	107.6 ± 1.8	11.0 ± 0.2	27.4 ± 0.9
森田早生	79.8 ± 1.7	35.0 ± 0.7	77.0 ± 2.2	7.9 ± 0.1	26.4 ± 1.3
コシヒカリ	84.6 ± 1.7	42.5 ± 1.0	99.0 ± 10.1	9.3 ± 0.2	23.6 ± 2.4
Arborio	89.6 ± 1.4	22.8 ± 1.9	89.7 ± 3.4	9.6 ± 0.2	25.8 ± 1.9
中生新千本	81.0 ± 0.1	34.5 ± 7.3	72.6 ± 4.8	7.1 ± 0.1	27.5 ± 0.5
アケノホシ	79.1 ± 2.1	22.8 ± 2.1	141.6 ± 5.3	10.0 ± 0.2	41.8 ± 1.2
ヒノヒカリ	84.1 ± 1.7	28.8 ± 1.4	92.9 ± 2.1	10.1 ± 0.1	20.9 ± 0.9
コガネマサリ	82.8 ± 1.4	27.0 ± 1.1	84.6 ± 4.7	9.8 ± 0.2	26.8 ± 1.3
Lakhi Jhota	131.3 ± 0.8	21.0 ± 1.9	257.8 ± 10.0	11.7 ± 0.5	54.6 ± 2.7
ホシユタカ	78.2 ± 1.5	25.5 ± 2.3	102.4 ± 2.7	11.0 ± 0.3	26.1 ± 1.6

1) 3次粒の分類方法は第7図参照。2) 移植日はキヌヒカリで5月9日、中生新千本で6月4日、その他の品種で6月18日。開花日と成熟日は第7表を参照。キヌヒカリと中生新千本は出穂前20日頃に追肥を行ったが、その他の品種では行わなかった。3) 平均値±標準誤差 (n=4)。

れイタリヤとバングラディッシュで育成されたジャワ型品種であり、アケノホシとホシユタカは共通の交配組合せから中国農業試験場で育成されたそれぞれ日本型とインド型の極穂重型品種である。移植日はキヌヒカリが5月9日、中生新千本が6月4日、その他の品種が6月18日であった。基肥として、140日タイプの緩効性被覆尿素肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各1.4g与えた。キヌヒカリと中生新千本では追肥として化成肥料により出穂前20日頃(前者で7月7日、後者で8月1日)に窒素、カリウムをポット当たり各0.31g与えた。第7表に供試各品種の開花日(供試穂の先端穎花が開花した日)と成熟日を示した。

開花日の4日後から人工気象室内でⅡ章2.の低温区と高温区と同様の温度処理を行った。供試穂では処理開始の前日に止葉葉耳から完全に穂が抽出していた。1試験区当たり2ポット、各ポットから開花日と穂の大きさの揃った5~10穂を供試し、Ⅱ章2.とほぼ同様に各穂の粒数、玄米1粒重、穂数

を調査した。ただし、玄米1粒重はⅡ章2.と異なり着粒位置により1,2次粒と3次粒に分けて調査した(第7図)。また、玄米外観品質の調査はⅡ章2.と同様の方法でキヌヒカリと中生新千本についてのみ行った。草丈はⅡ章3.と同様の方法で調査した。

2) 結果

各供試品種の草丈、穂数、1穂粒数、1次枝梗数、全粒数に対する3次粒数の割合を第8表に示した。Lakhi Jhotaは草丈が高く、穂数が少なく、1穂粒数が258粒と他の品種と草型が大きく異なった。1穂粒数はアケノホシにおいても142粒と比較的多く、最も少なかったのは中生新千本の73粒であった。弱勢穎果である3次粒の数が全粒数に占める割合は、Lakhi Jhotaが55%と特に高く、次いでアケノホシが42%と高かった。その他の品種では23%~28%の範囲にあった。

玄米1粒重はいずれの品種においても高温区で低温区より小さくなる傾向を示したが、コガネマサリ、Lakhi Jhota、ホシユタカでは有意差は認められな

第9表 各品種の玄米1粒重, 不稔歩合および1茎当たり地上部重

品種	日射量 ¹⁾ (MJ/m ² /day)	試験区 ²⁾	玄米1粒重 (mg)			不稔歩合(%)	1茎当たり 地上部重(g)			
			全玄米	1,2次粳	3次粳					
キヌヒカリ	15.0	高温区	20.8 ± 0.0 ³⁾ **	89.9 ⁴⁾	21.4 ± 0.1 **	89.4	19.3 ± 0.0 *	91.1	6.8 ± 1.1 *	4.17 ± 0.07
		低温区	23.1 ± 0.2		23.9 ± 0.2		21.1 ± 0.1		3.8 ± 0.4	4.66 ± 0.22
森田早生	13.9	高温区	18.6 ± 0.1 **	83.3	19.7 ± 0.2 **	85.0	15.1 ± 0.8 **	76.0	12.6 ± 1.5 **	2.31 ± 0.08
		低温区	22.3 ± 0.3		23.2 ± 0.2		19.8 ± 0.9		6.7 ± 0.8	2.28 ± 0.00
コシヒカリ	13.0	高温区	19.5 ± 0.2 **	90.9	20.3 ± 0.4 **	91.4	16.7 ± 0.7 **	87.0	8.6 ± 1.5	2.59 ± 0.06
		低温区	21.5 ± 0.1		22.3 ± 0.1		19.2 ± 0.1		8.7 ± 1.6	2.71 ± 0.10
Arborio	12.8	高温区	28.1 ± 0.1 **	85.0	29.5 ± 0.1 **	84.4	23.0 ± 0.5 *	93.6	13.7 ± 3.1	4.03 ± 0.94
		低温区	33.1 ± 1.2		34.9 ± 1.5		24.6 ± 1.2		12.8 ± 1.5	3.35 ± 0.21
中生新千本	13.0	高温区	21.8 ± 0.4 *	93.3	22.4 ± 0.5 *	93.5	20.2 ± 0.1 *	91.8	5.6 ± 1.1 *	4.40 ± 0.32
		低温区	23.4 ± 0.7		24.0 ± 0.7		22.0 ± 0.7		3.0 ± 0.4	4.34 ± 0.46
アケノホシ	11.6	高温区	17.7 ± 0.4 **	87.9	18.6 ± 0.4 **	88.3	16.1 ± 0.7 **	85.0	30.5 ± 1.7 *	4.61 ± 0.23
		低温区	20.1 ± 0.3		21.1 ± 0.7		18.9 ± 0.2		24.1 ± 2.3	4.54 ± 0.31
ヒノヒカリ	11.8	高温区	18.8 ± 0.0 **	92.1	19.7 ± 0.2	93.5	15.3 ± 0.3 **	86.1	12.1 ± 1.9	3.94 ± 0.20
		低温区	20.4 ± 0.3		21.1 ± 0.3		17.7 ± 0.0		14.2 ± 2.5	3.63 ± 0.54
コガネマサリ	11.8	高温区	18.8 ± 0.5	95.7	19.4 ± 0.5	96.0	16.8 ± 0.4	96.2	12.1 ± 1.2	3.61 ± 0.01
		低温区	19.6 ± 0.2		20.2 ± 0.2		17.5 ± 0.1		12.4 ± 1.6	3.23 ± 0.05
Lakhi Jhota	11.8	高温区	11.0 ± 0.3	98.3	11.3 ± 0.1	98.4	10.7 ± 0.3	98.4	15.9 ± 1.6 *	5.77 ± 0.00
		低温区	11.2 ± 0.1		11.5 ± 0.0		10.9 ± 0.2		10.6 ± 0.9	5.28 ± 0.00
ホシユタカ	10.2	高温区	17.0 ± 0.0	95.4	17.6 ± 0.1	95.3	15.1 ± 0.1	94.0	10.6 ± 2.0 *	3.93 ± 0.49
		低温区	17.8 ± 0.0		18.5 ± 0.0		16.1 ± 0.0		5.0 ± 0.7	3.61 ± 0.46

1) 処理開始後20日間の平均日射量。2) 第2図参照。3) 平均値±標準誤差を示す (n=2)。ただし、不稔歩合は各穂を反復とした (n=10~20)。4) 斜体字は低温区に対する比率 (%) を示す。*, **は、低温区に比較して5%水準と1%水準でそれぞれ有意差があることを示す。

第10表 各試験区の玄米の外観品質別粒数歩合¹⁾

品種	試験区 ²⁾	1,2次粳 ³⁾			3次粳 ³⁾		
		良質粒	未熟粒	被害粒	良質粒	未熟粒	被害粒
(%)							
キヌヒカリ	高温区	20.4 ± 0.0 ⁴⁾	72.4 ± 0.0	7.2 ± 0.0	4.7 ± 0.0	73.0 ± 0.0	22.3 ± 0.0
	低温区	78.8 ± 0.2	18.0 ± 1.6	3.2 ± 1.4	67.0 ± 1.6	29.6 ± 0.2	3.4 ± 1.4
	高温区-低温区間	**	**	**	**	**	**
中生新千本	高温区	6.5 ± 0.8	77.8 ± 0.9	15.8 ± 1.6	1.1 ± 0.0	64.2 ± 1.0	34.8 ± 1.0
	低温区	57.3 ± 6.4	41.0 ± 8.1	1.8 ± 1.8	50.4 ± 8.7	46.6 ± 11.8	3.1 ± 3.1
	高温区-低温区間	**	**	**	**	**	**

1) 測定方法は第6表を参照。2) 温度条件は第2図を参照。3) 粳の分類方法は第7図を参照。4) 平均値±標準誤差 (n=2)。**は1%水準で有意差があることを示す。

かった(第9表)。低温区に比べた高温区での玄米1粒重の低下程度は、森田早生とヒノヒカリでは1, 2次粳より3次粳で大きかったが、他の品種では両者間に大きな差異はなく、Arborioではむしろ1, 2次粳の低下程度が大きかった。不稔歩合は、コシヒカリ, Arborio, ヒノヒカリ, コガネマサリでは

高温処理の影響が認められなかったが、他の品種では高温区で高かった。1茎当たり地上部重はLakhi Jhotaで大きく森田早生で小さかったが、高温区-低温区間では有意差が認められなかった。

キヌヒカリと中生新千本の良質粒歩合は、1, 2次粳と3次粳のいずれにおいても高温区では低温区

に比べて大きく低下し、その低下程度はいずれの着粒位置でもキヌヒカリで約60%、中生新千本で約50%であった(第10表)。なお、高温による良質粒歩合の低下は未熟粒歩合と被害粒歩合の増加を伴っていたが、3次籾では1,2次籾より被害粒の増加程度が大きかった。

3) 考察

本実験では、高温処理の開始時期を先端穎花の開花後4日目としており、これ以降に開花した穎花を除いて高温による受精障害は発生しなかったとみられる。このため、Ⅱ章2.で観察されたような不稔発生による残りの穎果の発育への影響はほとんどなかったと考えられる。ただし1穂籾数の多かったLakhi Jhotaやアケノホシの高温区では、下位の穎花が開花時に高温となったため不稔が発生したと推察された。このような条件において、高温による玄米1粒重の低下程度は品種によって異なっていた。これまでの研究でコシヒカリの高温登熟性が優れていることが報告されている(長戸ら1961, 岩下ら1973, 佐々木ら1983)。しかし、本実験では玄米1粒重の高温による低下程度がコシヒカリで特に小さいとは認められなかった。高温区の玄米1粒重が低温区のそれより10%以上低下した品種は、森田早生、大粒でジャワ型品種のArborio、極穂重型で登熟不良となりやすい日本型品種アケノホシと良食味の日本型品種キヌヒカリであった。一方、高温区での玄米1粒重の低下程度が5%未満であった品種は、環境による玄米外観品質の振れが小さいと言われるコガネマサリ、小粒のジャワ型品種のLakhi Jhota、アケノホシと兄弟であり極穂重型で登熟が良いインド型品種のホシユタカであった。しかし、大粒と小粒や穂数型と穂重型、3次籾数の比率の違いによって、高温による玄米1粒重の低下程度の違いを十分に説明することはできなかった。また、地上部重の温度反応性と高温登熟性との関係を検討したが、両者に一定の関係はみられなかった。今後、高温登熟性の品種間差異の機構についてさらに検討を重ねていく必要がある。

5. まとめ

- (1) 高温の程度と時期の影響(人工気象室における温度処理実験)
ポット栽培したイネを用いて人工気象室による温

度処理実験を行い、中国地方平坦部の福山市における平年の8月の気温が登熟に及ぼす影響を解析した。玄米1粒重と良質粒歩合は低温区(28/19℃:日最高気温/日最低気温)に比べて福山平年区(32/23℃)で有意に低下し、高温区(35/26℃)ではさらに低下した。高温による玄米1粒重の低下は粒厚の減少を伴った。また、高温による玄米1粒重の低下は全ての節位の1次枝梗で生じるとともに、下位の1次枝梗上で玄米1粒重の低下程度が大きい傾向が認められた。福山平年区では低温区より発育停止籾歩合が高く、高温区では不稔歩合が著しく高かった。35/26℃の高温が開花後7~11日目の4日間与えられた場合には玄米の透明度が低下して未熟粒が多くなり、開花後13~17日目に与えられた場合にはうす茶米が発生して被害粒が多くなったが、いずれの場合も玄米1粒重の低下には至らなかった。

- (2) 気温と日射量の交互作用(作期移動と標高の異なる地点へのポット移動による実験)

また、ポット栽培したイネを用いて作期移動と標高の異なる地点へのポット移動とを行い、中国地方平坦部における登熟期の気温が登熟に及ぼす影響を解析した。標高が高く平均気温が4~5℃低い大朝町で出穂期以降に栽培した場合、福山市で栽培した場合に比べて良質粒歩合と粒厚1.9mm以上の玄米1粒重が有意に大きくなったが、全玄米の平均1粒重には有意差は認められなかった。作期移動では玄米1粒重と良質粒歩合は開花後4日目から20日間の日平均気温の上昇による影響を受けなかった。一方、開花後4日目から20日間の日射量当たりの玄米1粒重と同期間の気温との間には有意な負の相関関係が認められた。また、開花後4日目から20日間の日射量当たりの良質粒歩合と同期間の気温との間にも有意な負の相関関係が認められた。これらのことから、作期間や標高の異なる地点間では登熟気温の上昇に伴い日射量が増加したため玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす効果が現れ難かったこと、しかし気温の上昇に伴い日射量が増加しなかった場合には、西南暖地における登熟適温を超える高温が、玄米1粒重と玄米外観品質を低下させたとみることができた。

- (3) 高温の影響に関する品種間差異

高温による玄米1粒重の低下程度には品種間差異

が認められ、高温区の玄米1粒重が低温区のそれより10%以上低下した品種は、森田早生、大粒のジャワ型品種の Arborio、穂重型で登熟不良になりやすい日本型品種アケノホシと良食味の日本型品種キヌヒカリであった。高温区での玄米1粒重の低下程度が5%未満であった品種は、環境による玄米外観品質の振れが小さいと言われるコガネマサリ、小粒のジャワ型品種の Lakhi Jhota、アケノホシと兄弟であり極穂重型で登熟が良いインド型品種のホシユタカであった。

温暖化がこれからさらに進行すると、高温に伴って日射量は増加せずむしろ減少することが予想されているため、今後、高温登熟障害が低日射条件で著しくなる現象とそのメカニズムの解析を詳細に行う必要がある。

Ⅲ. 高温登熟障害の発生と日射量の関係

1. はじめに

高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下程度は、低日射条件で著しくなることが従来から知られている（松島・真中 1957, 村田 1964, 棟方ら 1967, Sato and Takahashi 1971）。本研究でもⅡ章で、登熟気温の上昇に伴い日射量が増加する場合には玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす影響が現れ難いこと、そして気温の上昇に伴い日射量が増加しない場合には、中国地方平坦部の平年的な登熟気温であってもそれより低い気温に比べ玄米1粒重と玄米外観品質が低下することを明らかにした。近年、西日本地域、特に九州では玄米外観品質と収量が低迷しているが、この背景に低日射条件で顕在化した高温登熟障害が発生していることが懸念される。前述したように、温暖化の進行により日射量が低下することも予測されているため、高温と低日射による登熟障害の発生頻度は今後ますます高くなることが予想される。このため、高温低日射条件による登熟障害の発生を抑制するための栽培技術と品種の開発が急がれる。しかし、例えば、高温による玄米1粒重の低下が低日射条件で著しくなる要因に関しても、松島・真中（1957）が「(前略)同程度の遮光処理でも、低温下のもと高温下のもとを比較すれば時間的には同一期間でも、登熟現象は高温のものは低温のものに比して著しく進行するから、その悪影響は高

温ほど激甚であるべきことは容易に想像される。」と指摘したものの、玄米1粒重の増加推移を数量的に比較した例は見あたらず、その要因解析は十分に行われていない。

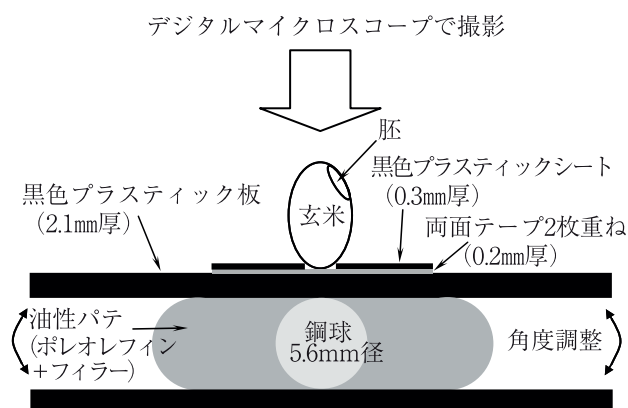
また、平成8～14年で2等米に格付けされた理由をみると、全国平均では充実不足が約2割を占め、乳白腹白（注：白未熟粒と同義として用いられている）の約3割に次いで多く、九州地方では充実不足が4割で最大の理由であった（農林水産省 2003）。このため、白未熟粒のみならず充実不足の発生を抑制するための技術を開発することが重要である。しかし、これまで、充実不足の数量的評価手法はほとんど検討されておらず（Morita et al. 2005）、充実不足の発生条件についても知見はわずかしかない（長戸・江幡 1965）。

そこで本章では、まず玄米の充実不足の指標値を玄米輪郭像の画像解析により抽出し、その指標値を用いて高温と低日射が充実不足の発生に及ぼす影響を解析した。さらに、白未熟粒の発生と玄米1粒重の増加の推移に及ぼす高温と低日射の影響を解析した。

2. 玄米輪郭像の画像解析による充実不足の評価手法の開発

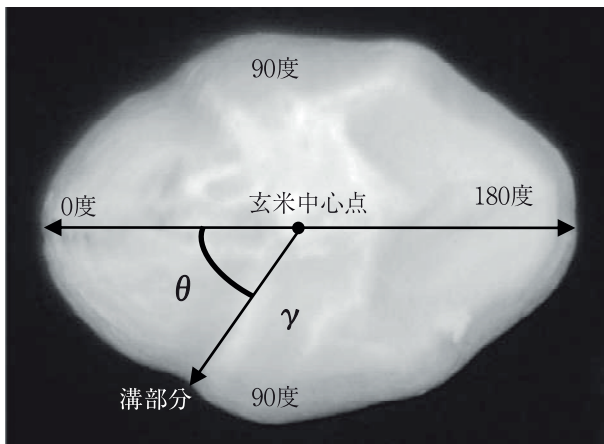
1) 実験方法

玄米を撮影するために作成した試料台の中心に、基部（胚側）を上にして玄米を立て（第10図）、デジタルマイクロスコープ（KH-3000VD、ハイロックス社）を用いて50倍で撮影した。このとき玄米が垂直になるように、モニター上に映し出された玄米の胚の位置を見ながら試料台の角度を調整した。



第10図 玄米輪郭像を撮影するための試料台
黒色プラスチック板の角度を前後左右に調整することにより玄米を垂直に修正した。

撮影した画像はパソコンに取り込み、描画ソフト (Paint Shop Pro Ver. 7.04, Jasc 社) で玄米を白色、背景を黒色に2値化した。そして、玄米の中心点 (玄米の幅と厚さの各1/2の位置) から輪郭までの距離を、第11図のように背部維管束方向を0度として角度別に測定した。この画像解析は共同研究者の米丸淳一博士 (現農業生物資源研究所) の作成したプログラムを用いた。1粒の輪郭から得られた角度別距離のデータ数はおよそ1700~2000の範囲であった。玄米の中心点から輪郭までの角度をX軸、距離をY軸としたグラフと、同様の角度をX軸、距離の微分をY軸としたグラフを試験区ごとに作成し、充実不足の特徴を示す指標値の抽出方法を検討した。なお、第11図で玄米の上半分と下半分の



第11図 玄米輪郭像における玄米中心点から輪郭までの角度と距離

玄米中心点 (玄米の幅方向と厚さ方向の各径の1/2) から輪郭上の各点への角度別距離を算出した。角度は背側維管束の方向を0度とした。

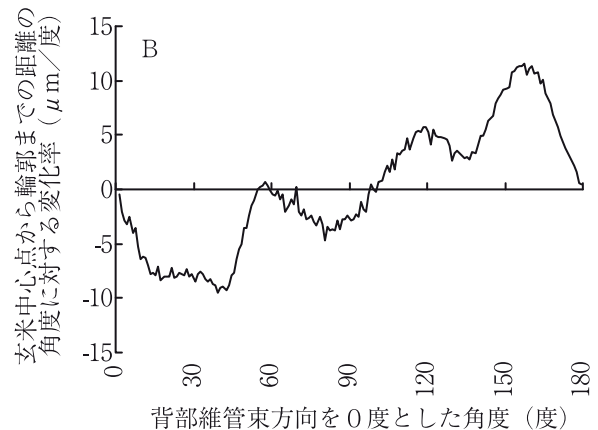
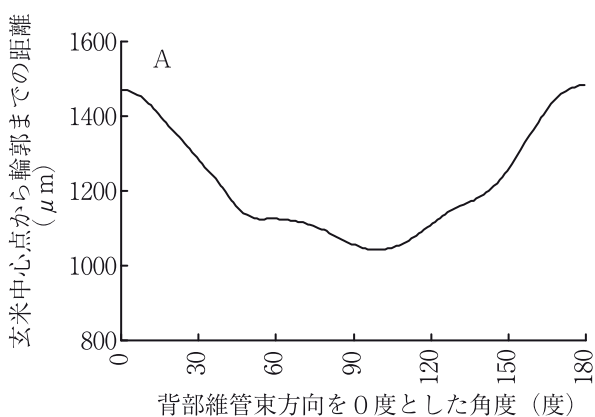
輪郭は玄米輪郭上の0度と180度の点を結んだ線を中心線としてほぼ線対称であったので、0度からの角度別距離の平均値を用いた。

解析には、2004年と2005年の温度と日射を変えた人工気象室実験と施肥法を変えた圃場試験におけるイネ品種ヒノヒカリとにこまるの計21区の玄米を供試した。供試玄米は、穂内の特定着粒位置 (2004年は先端から3, 4番目の1次枝梗に着生している先端から3, 4, 5, 6番目, 2005年は上から3, 4, 5, 6番目の1次枝梗の上から5, 6番目) の8粒/穂とし、1試験区当たり主稈穂2~3本を供試した。

2005年の13区については、福岡県柳川農政事務所検査官による目視評価を行った。充実不足ではない場合に「0」、著しい充実不足は「2」、 「2」に至らない充実不足は「1」とした。

2) 結果

第12図のA図は、玄米の中心点から輪郭までの距離を、背部維管束方向を0度とした角度別に示した。B図は、X軸はA図と同じでY軸は玄米の中心点から輪郭までの距離の変化率、すなわち、中心点から輪郭までの距離の変化量 ($\Delta \gamma$) / 角度の変化量 ($\Delta \theta$) を示している。充実不足の特徴である玄米の偏平度は、A図の0度から30度付近にかけて急激に距離が短縮する度合い、すなわちB図のこの角度における距離の変化率の絶対値で表現できる。また、充実不足の玄米で深くなる縦溝は55度付近にあり (A図)、B図では上に凸の変曲点となった。溝が深くなると、この位置における距離の変化率が大きくなるとみられた。

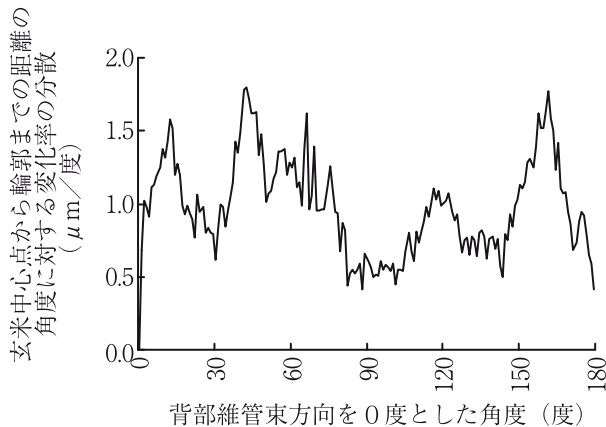


第12図 玄米中心点から輪郭までの距離 (A) とその変化率 (B)

背部維管束方向を0度とした角度別に示した。2005年のヒノヒカリ・高温区の場合 (温度条件は第12表を参照)。

また、この変化率が環境条件や品種によって特
 どの位置で大きく変動するのかを知るために、調査
 に用いた全21区の変化率の分散を角度別に算出し
 た(第13図)。その結果、玄米の偏平度については、
 10～20度付近で21区の変動が比較的大きく、充
 実不足の程度を検出するのに適していると考えられ
 た。そこで、この範囲の角度の変化率の平均値を玄
 米の偏平度を示す値(T値; μ m/度)として採用
 した。また、50～60度の変化率の変動が比較的大
 きかったことから、同様にこの範囲の変化率の平均
 値にマイナス符号を付けた値を玄米の縦溝の深さを
 示す値(D値; μ m/度)として採用した。D値に
 マイナス符号を付けたのは、T値と同じように値が
 小さいほど充実不足の程度が著しいことを示すよう
 に表現を統一したためである。さらに、T値とD値
 の合計を充実不足の総合的指標値(R値)として算
 出した。

充実不足の検査官による評価結果(目視評価値)
 は、D値との間で0.1%水準、T値およびR値との
 間でそれぞれ1%水準の負の相関が認められた(第
 11表、T値:r = -0.594、D値:r = -0.843、R値;
 r = -0.743)。充実不足の目視評価値は玄米1粒重



第13図 玄米中心点から輪郭までの距離の角度に
 対する変化率の分散
 2004～2005年のヒノヒカリとにこまるの計21区で算出した。

とも1%水準の負の相関($r = -0.691$)が認めら
 れたが、D値やR値との相関係数より低かった。

3) 考察

近年の米の落等理由(1等米に格付けされない理
 由)は、東北、東海、中四国では充実不足と白未熟
 粒が同程度、九州では充実不足が最大となっている
 (農林水産省2003)。しかしながら、これまでに充
 実不足の発生を左右する環境要因や遺伝的要因につ
 いて検討した事例はほとんど見あたらず(長戸・江
 幡1965, Morita et al. 2005)、この回避に注目した
 栽培法や品種の開発も行われていなかった。その理
 由の1つに、充実不足は達観で判定されており、こ
 れまで数量的評価法について検討した例はわずかし
 かなかつた(Morita et al. 2005)ことが考えられる。
 糠層の厚さについては長戸・江幡(1965)が測定し
 ており、高温登熟条件では胚乳へのデンプンの充実
 が劣り、本来、デンプンの充実に伴い圧縮されて薄
 くなる糠外層が厚く残ることを指摘した。しかし、
 玄米切片を染色し顕微鏡像上で測定する手法は手間
 がかかり、多数サンプルの調査には向かない。また、
 糠層以外の充実不足の特徴である粒の偏平性と縦溝
 の深さについては、これまで指標値がなかった。な
 お、精米の厚さ方向から撮影した輪郭像については、
 米の品種判別に使えることが報告されている(松永
 1991)が、充実不足の視点からの解析は行われてい
 なかった。

そこで、本研究で玄米の偏平度と縦溝の深さにつ
 いて指標値を得ようと試みた。その結果、偏平度につ
 いてはT値、縦溝の深さについてはD値、そして
 充実不足の総合指標値として両者の合計であるR値
 を抽出した。

充実不足の玄米は粒が偏平になり溝が深くなると
 同時に玄米1粒重が小さくなる傾向にあると考えら
 れ、充実不足の数量的指標として玄米1粒重を用い
 ることが適当である可能性もある。しかし、玄米1
 粒重の大きい品種で必ずしも玄米の充実が良いとは

第11表 玄米充実不足の指標値および玄米1粒重と目視評価値との間の
 相関係数

	T値	D値	R値	玄米1粒重
目視評価値との 相関係数	-0.594**	-0.843***	-0.743**	-0.691**

、*は、それぞれ1%、0.1%水準で有意(n=13)。

限らない。玄米1粒重は登熟期の環境条件だけでなく籾殻の大きさが関与することも知られている(松島1957)。したがって充実不足を数量的に評価するには、玄米の重さではなく形に注目した指標値が求められる。本研究で提起したT値、D値、R値はいずれも玄米輪郭カーブの変化率から抽出しており、中心点から輪郭までの距離といった粒の大きさを示す指標とは異なっており、検査官が注目する粒の偏平性と溝の深さをある程度数値化できたものと考えられる。実際、検査官の目視評価値は、玄米1粒重との間の相関よりもD値やR値との間で高い相関が認められた。したがって、これらの値は充実不足の発生を抑制するための栽培条件や品種特性を解析するための有効な指標となると考えられる。具体的な解析結果は、次の項で示す。

3. 日射量の違いが高温登熟障害に及ぼす影響

1) 実験方法

九州沖縄農業研究センター(福岡県筑後市)において、2005年にイネ品種ヒノヒカリとにこまるを供試し、灰色低地土の水田土壌を充填した1/5000aワグネルポットで土耕栽培した。育苗箱当たり乾籾換算80gの播種密度で4週間前後育てた苗を、6月17日に、佐竹(1972)およびTashiro and Wardlaw(1991b)の報告を参考にしてポット当たり10本、円形に移植した。分けつは定期的にハサミおよび手で除去し、各個体とも主稈のみを育成した。基肥として、窒素の50%がLPS100(25℃で45日間溶出せず、その後55日間で80%が徐々に溶

出する緩効性被覆尿素肥料)の化成肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各0.7g与えた。追肥として、8月8日に硫酸で窒素をポット当たり0.21g与えた。

穂揃期の8月21日に自然光型人工気象室(幅1.5m×奥行1.5m)へポットを入れ、第12表に示した温度・遮光処理を行った。供試個体は、8月15日17時~17日9時の間に出穂した個体とした。玄米1粒重の測定に用いた着粒位置(上から3, 4, 5, 6番目の1次枝梗上の、上から3, 4番目)の穎花は8月18日を中心に開花し、処理開始日の8月21日には供試穎花のほとんどが開花を終えていたことを観察した。

登熟に伴う玄米1粒重の増加の推移を調べるために、定期的に1ポットずつ(最終回は2~3ポット)、ポット当たり3~8茎を抜き取り、前述の着粒位置の8粒を135℃で20時間乾燥し玄米1粒重を算出した。採取時期は、高温区と高温低日射区では開花後6, 10, 14, 17, 21, 26, 30, 35日目の8回、対照区と低日射区ではさらに開花後40日目を含めて9回とした。各試験区の玄米1粒重の推移はDarroch and Baker(1990)に準じ次式(3)のロジスティック曲線で回帰した。

$$G = A / (1 + \exp(-(\lambda + \kappa t))) \quad (3)$$

ここで、Gは玄米1粒重、Aは推定最大1粒重、 κ は粒重増加速度、tは開花後日数、 λ は定数である。これらのパラメータはDelta Graph Pro 4.0.4(Delta Point Inc, USA)による最小二乗法で算出した。なお、(A × 0.95)時のtを粒重増加期間と見なした。

第12表 人工気象室における各試験区の気温と光合成有効放射量(PAR)

試験区	設定温度 ¹⁾ (昼温/夜温)	実測温度 ²⁾			PAR ^{2,3)} ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	遮光率 (%)
		昼温 ($^{\circ}\text{C}$)	夜温 ($^{\circ}\text{C}$)	日平均 ($^{\circ}\text{C}$)		
対照区	27/19	27.6 ±0.1	19.7 ±0.1	23.7	(902±372)	-
高温区	34/26	34.0 ±0.9	26.2 ±0.1	30.1	902±372	-
低日射区	27/19	27.5 ±0.1	19.4 ±0.0	23.5	(441±184)	(47.4)
高温低日射区	34/26	34.2 ±0.5	26.2 ±0.0	30.2	441±184	47.4

1) 昼温と夜温の切り替えは午前6時と午後6時とした。2) 実測温度の昼温と夜温およびPARは、処理開始後30日間の平均値±標準偏差(n=30)。日平均は昼温と夜温の平均値を示した。気温とPARは高さ1mで測定した。3) 対照区、低日射区ではPARを測定しなかったが、それぞれ高温区、高温低日射区と同様とみなし()で示した。対照区(=高温区)のPARは戸外の70%。低日射区、高温低日射区では、黒寒冷紗を人工気象室のガラス内側に張った。PARは10:00~14:00の値とした。

最終回には、玄米1粒重の測定用の8粒を用いて乾燥前にⅢ章3.の方法で玄米を撮影し、充実不足の指標値を算出した。また、8粒を採取した残りの籾については穂内の着粒位置によって第7図のように3つに分け、さらに1次枝梗の節位によって上位と下位に分けることにより6分類に分けた。これらの分類毎にロールで脱ぷし、玄米外観品質を穀粒判別器(ES-1000, 静岡製機)で測定した。これらの玄米は粒重増加の推移を調べた場合と同様の方法で玄米1粒重を算出した。また、穂を採取した個体の茎葉重を測定した。なお、1茎当たり全粒重と茎葉重の合計を地上部全重とし、1茎当たり全粒重が地上部全重に占める比率をHI(%)として算出した。

2) 結果

第13表に各試験区の玄米1粒重を穂内の着粒位置別に示した。玄米1粒重に及ぼす高温の影響が日射条件でどのように変わるのかを知るために、対照区に対する高温区の比率と低日射区に対する高温低日射区の比率を比較した。その結果、いずれの品種・着粒位置でも後者の比率が前者の比率より小さく、高温による玄米1粒重の低下程度は低日射条件で大きかった。また、その傾向はにこまるに比べてヒノヒカリで著しかった。特にヒノヒカリの上位3次と下位3次の着粒位置では、低日射区に対する高温低日射区の比率がそれぞれ77%、73%と低下程度が大きかった。なお、玄米1粒重に及ぼす低日射の影響については、対照区に対する低日射区の比率と高

温区に対する高温低日射区の比率が、前者の上位3次の場合を除いて、ヒノヒカリよりにこまるで大きかった。すなわち、低日射による玄米1粒重の低下程度は、ヒノヒカリよりにこまるで小さかった。

第14表には各試験区の成熟期(開花後35日目あるいは40日目)における1茎当たり全粒重、地上部全重、HIを示した。遮光していない条件での高温の影響について、高温区では対照区に比べて地上部全重がヒノヒカリで12%、にこまるで9%低下し、1茎当たり全粒重がヒノヒカリで17%、にこまるで13%と地上部全重の場合よりさらに低下した。このためHIは、高温区では対照区に比べてヒノヒカリで6%、にこまるで5%低下した。一方、低日射条件での高温の影響について、高温低日射区では低日射区に比べて地上部全重がヒノヒカリで5%、にこまるで15%低下し、1茎当たり全粒重がヒノヒカリで30%、にこまるで28%と地上部全重の場合より大幅に低下した。このためHIは、対照区比ですと両品種で15%低下し、遮光していない条件に比べて低下程度が大きかった。

また、低日射の影響について、低日射区および高温低日射区ではそれぞれ対照区および高温区に比べていずれの品種でも地上部全重が低下した。なお、ヒノヒカリの高温低日射区では高温区に比べて1茎当たり全粒重の低下程度が地上部全重の低下程度より大きくなり、このためヒノヒカリの高温低日射区では高温区に比べてHIが8%低下した。

第13表 高温・低日射条件が着粒位置¹⁾別の玄米1粒重に及ぼす影響

試験区 ²⁾	品種	上位1,2次 ¹⁾			上位3次 ¹⁾			下位1,2次 ¹⁾			下位3次 ¹⁾		
		高温の影響 ³⁾		低日射の影響 ⁴⁾	高温の影響		低日射の影響	高温の影響		低日射の影響	高温の影響		低日射の影響
		(mg)	(%)	(%)	(mg)	(%)	(%)	(mg)	(%)	(%)	(mg)	(%)	(%)
対照区	ヒノヒカリ	21.4	-	-	18.1	-	-	20.4	-	-	17.2	-	-
	にこまる	22.2	-	-	20.0	-	-	21.1	-	-	18.5	-	-
高温区	ヒノヒカリ	19.5	(91)	-	17.2	(95)	-	18.6	(92)	-	15.6	(91)	-
	にこまる	19.9	(90)	-	17.2	(86)	-	19.0	(90)	-	16.7	(90)	-
低日射区	ヒノヒカリ	20.2	-	(94)	17.3	-	(96)	18.7	-	(92)	15.6	-	(91)
	にこまる	21.7	-	(98)	18.9	-	(95)	20.5	-	(97)	17.9	-	(97)
高温低日射区	ヒノヒカリ	17.1	(85)	(87)	13.3	(77)	(77)	15.5	(83)	(83)	11.4	(73)	(73)
	にこまる	18.7	(86)	(94)	15.8	(83)	(92)	17.4	(85)	(92)	15.0	(84)	(90)

1) 着粒位置の次数は松葉(1991)の分類に従い(第7図参照)、上位は1次枝梗数が10、11本の場合に上から5本目まで、12、13本の場合に上から6本目までとした。2) 各試験区の温度・日射条件は第12表を参照。3) 高温の影響は、高温区では対照区に対する比率、高温低日射区では低日射区に対する比率をそれぞれ示す。4) 低日射の影響は、低日射区では対照区に対する比率、高温低日射区では高温区に対する比率をそれぞれ示す。

第14表 高温・低日射条件が成熟期の1茎当たり全粒重¹⁾、地上部全重²⁾およびHI³⁾に及ぼす影響

試験区 ⁴⁾	品種	1茎当たり全粒重 (A)			地上部全重 (B)			HI (A/B)		
		(g/個体)	高温の 影響 ⁵⁾	低日射 の影響 ⁶⁾	(g/個体)	高温の 影響	低日射 の影響	(g/個体)	高温の 影響	低日射 の影響
			(%)	(%)		(%)	(%)		(%)	(%)
対照区	ヒノヒカリ	1.67	-	-	5.17	-	-	32.3	-	-
	にこまる	1.73	-	-	5.56	-	-	31.2	-	-
高温区	ヒノヒカリ	1.38	(83)	-	4.56	(88)	-	30.2	(94)	-
	にこまる	1.51	(87)	-	5.08	(91)	-	29.7	(95)	-
低日射区	ヒノヒカリ	1.61	-	(97)	4.96	-	(96)	32.5	-	(101)
	にこまる	1.70	-	(98)	4.88	-	(88)	34.9	-	(112)
高温低日射区	ヒノヒカリ	1.13	(70)	(82)	4.09	(82)	(90)	27.7	(85)	(92)
	にこまる	1.24	(72)	(82)	4.16	(85)	(82)	29.7	(85)	(100)

1) 1茎当たりの全着粒位置の玄米粒重の合計値とした。2) 地上部全重は1茎当たり全粒重と茎葉重の合計値、すなわち籾殻、枝梗、穂軸を除いた乾物重とした。3) HIは地上部全重に対する1茎当たり全粒重の比率とした。4) 各試験区の温度・日射条件は第12表を参照。5) 高温の影響は、高温区では対照区に対する比率、高温低日射区では低日射区に対する比率をそれぞれ示す。6) 低日射の影響は、低日射区では対照区に対する比率、高温低日射区では高温区に対する比率をそれぞれ示す。

第15表には各試験区の玄米外観品質を穂内の着粒位置別に示した。いずれの品種でも整粒歩合は上位1, 2次で最も高く、下位1, 2次, 上位3次, 下位3次の順で低下し、同じ着粒位置では対照区が最も高く、低日射区, 高温区, 高温低日射区の順で低下した。なお、死米歩合が高温低日射区で高くなり、特にヒノヒカリの3次粉では67~86%と高かった。このため玄米1粒重や充実不足と同様に死米歩合についても、対照区と高温区の差より低日射区と高温低日射区の差の方が特にヒノヒカリの3次粉で拡大した。

各試験区の充実不足の指標値は第16表に示したとおりである。高温と低日射のいずれの処理でもT値が低下したことから偏平性が増したことが示された。ヒノヒカリでは対照区に比べて高温低日射区でD値とR値が有意に低下し、T値も低下する傾向にあった。T値についてヒノヒカリでは高温の影響を示した「高温低日射区-低日射区: -1.86」は「高温区-対照区: -0.86」より絶対値が大きかったが、にこまるでは逆に小さい傾向にあった。R値でもT値と同様に「高温低日射区-低日射区: -3.31」は「高温区-対照区: -2.33」より絶対値が大きい傾向が認められたが、にこまるでは逆に小さい傾向となった。

第17表に各試験区の粒重増加速度（以下、本項では速度と記す）と粒重増加期間（以下、本項では期間と記す）を成熟期の玄米1粒重とともに示した。成熟期の玄米1粒重について、対照区に対する高温区の比率と低日射区に対する高温低日射区の比率を比較すると、第13表と同様に、いずれの品種でも後者が前者より小さく、高温による玄米1粒重の低下程度は低日射条件で拡大した。粒重増加推移のパラメータについては、いずれの品種でも日射条件に関わらず高温処理により期間が短縮し、温度条件に関わらず低日射処理により速度が低下した。

高温処理が速度に及ぼす影響については、ヒノヒカリの高温低日射区が低日射区に比べて速度が低下したが、そのほかの場合では高温処理で増加した。また、低日射が期間に及ぼす影響については、にこまるの高温低日射区が高温区に比べて期間が短縮したが、そのほかの場合では低日射条件で延長する傾向にあった。

最後に、玄米の充実不足の指標値とロジスティック曲線から推定した粒重増加速度との関係を調べたところ、T値は開花後15日目 ($r = 0.729$, 5%水準で有意)、D値は開花後18日目 ($r = 0.957$, 0.1%水準で有意)における粒重増加速度と最も相関が高かった(第14図)。なお、成熟期の玄米1粒重に対する開花後15日目と18日目の玄米1粒重の比率は、

第15表 高温・低日射条件が着粒位置別¹⁾の玄米外観品質別粒数歩合²⁾に及ぼす影響

試験区 ³⁾	品種	整粒	死米 ⁴⁾	未熟粒	(%)	
					乳白粒	基部未熟粒
[上位1,2次]						
対照区	ヒノヒカリ	83.0	0.0	10.4	0.0	0.0
	にこまる	77.8	0.0	13.4	0.5	0.4
高温区	ヒノヒカリ	23.8 **	1.6 (1.6)	69.4 **	25.2 **	3.8 **
	にこまる	13.3 **	1.9 (1.9)	80.9 **	28.7 **	3.4
低日射区	ヒノヒカリ	80.5	0.0	12.7	0.0	0.0
	にこまる	85.8	0.0	9.2	0.4	0.0
高温低日射区	ヒノヒカリ	3.8 **	17.6 ** (17.6)	59.4 **	32.7 **	4.3 **
	にこまる	4.5 **	6.2 * (6.2)	66.7 **	21.5*	4.0*
[上位3次]						
対照区	ヒノヒカリ	53.4	0.0	32.7	1.3	0.0
	にこまる	57.3	0.0	32.4	0.7	0.0
高温区	ヒノヒカリ	2.7 **	3.9 (3.9)	76.1 *	46.2 **	5.1 *
	にこまる	5.2 **	6.0 (6.0)	78.9 *	35.1	2.4
低日射区	ヒノヒカリ	55.1	0.0	37.3	3.5	1.9
	にこまる	58.7	0.0	36.9	5.2	0.0
高温低日射区	ヒノヒカリ	0.0 **	67.0 ** (67.0)	22.8	18.0	1.6
	にこまる	0.0 **	46.3 ** (46.3)	41.6	31.7	1.1
[下位1,2次]						
対照区	ヒノヒカリ	75.7	0.0	20.1	0.3	0.0
	にこまる	63.3	0.4	31.3	0.3	0.0
高温区	ヒノヒカリ	6.7 **	4.4 (4.4)	72.3 **	26.9 **	1.9
	にこまる	11.8 **	1.6 (1.3)	76.5 **	17.1	3.7*
低日射区	ヒノヒカリ	54.8	0.5	35.5	0.5	0.5
	にこまる	68.8	0.0	29.6	1.4	1.0
高温低日射区	ヒノヒカリ	0.7 **	41.1 ** (40.6)	40.6	22.5 *	3.6*
	にこまる	0.3 **	21.4 * (21.4)	56.1 *	16.2	0.3
[下位3次]						
対照区	ヒノヒカリ	43.7	0.0	44.1	0.0	1.6
	にこまる	36.9	1.2	54.0	0.0	0.9
高温区	ヒノヒカリ	0.0 **	23.9 (23.9)	59.7	36.9 **	1.9
	にこまる	0.0 **	3.3 (2.1)	79.4	32.0	6.0 **
低日射区	ヒノヒカリ	26.2 *	1.4	65.5	3.2	0.7
	にこまる	40.4	2.8	53.1	0.7	0.7
高温低日射区	ヒノヒカリ	0.0 **	85.6 ** (84.1)	9.0 *	7.2	0.0
	にこまる	0.0 **	53.3 * (50.5)	38.9	18.2	0.0

1) 着粒位置の分類は第13表を参照。2) 穀粒判別器(ES-1000, 静岡製機)で測定した。3) 各試験区で3穂×3反復(ポット)を供試した。各試験区の温度・日射条件は第12表を参照。4) 死米における()内の数値は高温区では対照区との差, 高温低日射区では低日射区との差を示す。**, *はDunnettの検定によりそれぞれ5%, 1%水準で, 同一品種・同一着粒位置における対照区と有意差があることを示す(n=3)。

2品種平均の対照区でそれぞれ56%と75%, 高温低日射区でそれぞれ74%と89%であった。したがって, 開花後18日目には粒重増加の7~9割が終了しており, この時期は登熟後半と見なすことができた。

3) 考察

本研究では高温登熟障害が低日射条件で著しくなる現象(松島・真中1957, Sato and Takahashi

1971)の再現性を確認するとともに, この現象の要因を粒重増加速度と粒重増加期間, および地上部全重とHIに注目して検討した。

その結果, 低日射条件では高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下程度が著しくなることを再確認した(第13表, 第15表)。本研究では新たに充実不足について検討し, ヒノヒカリでは高温によって発生する充実不足の程度が低日射条件で著しくな

第16表 高温・低日射条件が玄米充実不足の指標値 (T値, D値, R値)¹⁾ に及ぼす影響

試験区 ²⁾	品種	T 値			D 値			R 値		
		高温の影響 ³⁾		低日射の影響 ⁴⁾	高温の影響		低日射の影響	高温の影響		低日射の影響
		($\mu\text{m}/\text{度}$)	(%)	(%)	($\mu\text{m}/\text{度}$)	(%)	(%)	($\mu\text{m}/\text{度}$)	(%)	(%)
対照区	ヒノヒカリ	-6.58	-	-	2.17	-	-	-4.41	-	-
	にこまる	-6.20	-	-	2.16	-	-	-4.03	-	-
高温区	ヒノヒカリ	-7.43	-0.86	-	0.69	-1.48	-	-6.74	-2.33	-
	にこまる	-7.45	-1.25	-	1.01	-1.15	-	-6.44	-2.41	-
低日射区	ヒノヒカリ	-7.29	-	-0.71	1.85	-	-0.31	-5.44	-	-1.03
	にこまる	-6.95	-	-0.75	1.95	-	-0.21	-5.00	-	-0.97
高温低日射区	ヒノヒカリ	-9.16	-1.86	-1.72	0.41*	-1.44	-0.28	-8.74*	-3.31	-2.00
	にこまる	-6.63	0.32	0.82	1.13	-0.82	0.12	-5.50	-0.50	0.94

1) Ⅲ章 2. で示した方法で測定した。2) 各試験区の温度・日射条件は第12表を参照。3) 高温の影響は、高温区では対照区との差、高温低日射区では低日射区との差を示す。4) 低日射の影響は、低日射区では対照区との差、高温低日射区では高温区との差を示す。* は Dunnett の検定により 5% 水準で同一品種の対照区と有意差があることを示す。

第17表 高温・低日射条件が玄米1粒重, 粒重増加期間¹⁾, 粒重増加速度²⁾ に及ぼす影響

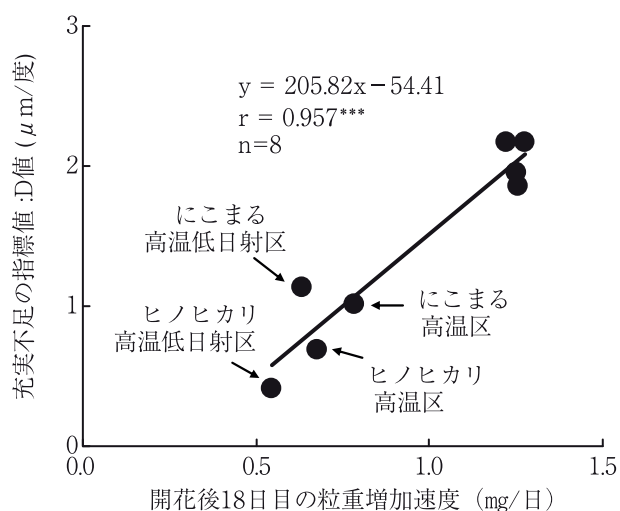
試験区 ³⁾	品種	玄米1粒重(実測値)			粒重増加期間(推定値)			最大粒重増加速度(推定値)		
		高温の影響 ⁴⁾		低日射の影響 ⁵⁾	高温の影響		低日射の影響	高温の影響		低日射の影響
		(mg)	(%)	(%)	(日)	(%)	(%)	(mg/日)	(%)	(%)
対照区	ヒノヒカリ	22.2	-	-	24.0	-	-	1.68	-	-
	にこまる	23.5	-	-	25.0	-	-	1.64	-	-
高温区	ヒノヒカリ	19.7	(89)	-	20.1	(84)	-	1.84	(109)	-
	にこまる	20.7	(88)	-	21.3	(85)	-	1.69	(103)	-
低日射区	ヒノヒカリ	20.8	-	(93)	24.4	-	(102)	1.60	-	(95)
	にこまる	22.7	-	(97)	27.1	-	(108)	1.41	-	(86)
高温低日射区	ヒノヒカリ	17.1	(82)	(86)	20.5	(84)	(102)	1.43	(89)	(78)
	にこまる	19.2	(84)	(92)	20.4	(76)	(96)	1.62	(115)	(96)

1) 玄米1粒重増加推移のロジスティック曲線回帰により推定した最終粒重の95%に達した開花後日数。2) ロジスティック曲線回帰で算出された最大粒重増加速度。3) 各試験区の温度・日射条件は第12表を参照。4) 高温の影響は、高温区では対照区に対する比率、高温低日射区では低日射区に対する比率をそれぞれ示した。5) 低日射の影響は、低日射区では対照区に対する比率、高温低日射区では高温区に対する比率をそれぞれ示した。

るが、にこまるではそのような反応が認められなかった(第16表)。なお、充実不足の指標値のうち玄米の偏平度を示すT値は高温と低日射の両方に反応するのに対して、縦溝の深さを示すD値はT値よりは低日射の影響を受けにくく、主に高温に反応することが明らかになった。

次に着粒位置別の玄米1粒重と玄米外観品質の解析から、低日射条件ではにこまるはヒノヒカリに比

べて特に下位3次穂で高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下程度が小さいことを認めた。これまでに、炭水化物不足に由来する玄米1粒重と玄米外観品質の低下は弱勢穎果で特に大きくなるという報告がある(Nagato and Chaudhry 1970)。また、低日射条件では稈や葉鞘に貯めていた非構造的炭水化物の穂への転流促進により玄米1粒重の増加が補償されるという報告がある(Okawa et al. 2003)。こ



第14図 開花後18日目の粒重増加速度とD値¹⁾との関係

1) Ⅲ章2.の方法で算出した。***は相関係数が0.1%水準で有意であることを示す。

これらのことから、にこまるの優れた高温低日射耐性は、この品種の稈や葉鞘からの炭水化物供給能力の高さに由来する可能性がある。低日射区および高低日射区のHIが、いずれもヒノヒカリよりにこまるで高かった本研究の結果(第14表)は、この推察を支持している。

さらに玄米1粒重の増加推移の解析から、イネ、コムギ、トウモロコシに関する従来の報告(Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1989, Wilhelm et al. 1999)と同様に、高温区では粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の上昇が補償できずに最終的な玄米1粒重が対照区より低下するとみることができた。高温区と対照区のこの関係は低日射区と高温低日射区の関係においても当てはまった。また、高温による玄米1粒重の低下が低日射条件で著しくなったヒノヒカリでは、日射条件に関わらず高温処理により粒重増加期間が短縮すること、低日射により粒重増加速度が低下し、その低下程度は特に高温で著しいことが示された。したがって、高温と低日射が重なると玄米1粒重の低下程度が著しくなる要因として、高温による粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の上昇で補償することが低日射条件では同化産物供給能力の低下でますます困難になることが挙げられた。また、この道筋は、玄米1粒重と密接な関係にある玄米の充実不足(第11表)の高温による低下程度が低日射条件で著しくなる現象の要因にもなっていると考えられた。な

お、ヒノヒカリの高温低日射条件では死米が多発した。死米の発生要因として養分不足による競合の激化が挙げられており(長戸・江幡1960)、本実験でもヒノヒカリの高温低日射条件では粒重増加速度が著しく低下したことから、同化産物供給能力の低下が死米の多発を招いたと考えられた。

本実験では、低日射条件における粒重増加速度の高温に対する反応がにこまるとヒノヒカリとで異なっており、ヒノヒカリでは高温低日射区で低日射区より粒重増加速度が低下したのに対して、にこまるではむしろ増加した。したがって、にこまるはヒノヒカリより高温低日射条件でも粒重増加速度を高く維持することにより玄米1粒重の低下程度を小さくしていると推察された。

この点は充実不足の発生程度にも影響を及ぼしていることが第14図からも読み取れた。すなわち、ヒノヒカリの高温低日射条件で発生する深い縦溝を伴う充実不足には、登熟後半の低い粒重増加速度が密接に関係しているとみられた。また、偏平化を伴う充実不足についても登熟中期の粒重増加速度が密接に関係しているとみられた。さらに、にこまるではヒノヒカリより粒重増加速度を高く維持できるために、深い縦溝の発生や偏平化を回避していることが強く示唆された。

4. まとめ

これまで玄米の充実不足は達観調査でのみ判定されていたが、本研究ではその指標値を玄米輪郭像の画像解析結果から得ようとした。その結果、玄米基部から撮影した玄米輪郭の特定部分における変化率を指標値として抽出することができた。すなわち、玄米輪郭像の玄米中心から背部維管束方向を0度として10~20度および50~60度の角度における輪郭上の各変化率の平均値を、それぞれ玄米の偏平度の指標値(T値)、縦溝の深さの指標値(D値)とし、これらの合計を充実不足の総合的指標値(R値)とした。検査官による充実不足の評価結果とこれらの指標値との相関性も認められ、その有効性が示された。

次に、この指標値を用いつつ、高温による玄米外観品質と玄米1粒重の低下に及ぼす日射量の影響について人工気象室で解析した。その結果、低日射条件では高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下

程度が著しくなることを再確認した。本研究では新たに、ヒノヒカリでは高温によって発生する充実不足の程度が低日射条件で著しくなること、玄米の偏平度を示すT値は高温と低日射の両方に反応するのに対して、縦溝の深さを示すD値はT値よりは低日射の影響を受けにくく、主に高温に反応することが明らかになった。高温による玄米1粒重低下と充実不足の程度が低日射条件で著しくなる要因としては、高温による粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の上昇で補償することが低日射条件では同化産物供給能力の低下でますます困難になるためと考えられた。また、低日射条件では、にこまるはヒノヒカリに比べて特に下位3次籾で高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下程度が小さくなることを認めた。さらに粒重増加推移の解析から、にこまるはヒノヒカリより高温低日射条件でも粒重増加速度を高く維持することにより玄米1粒重の低下程度を小さくしていると考えられた。また、D値は登熟後期の開花後18日目における粒重増加速度と最も相関が高かったことから、深い縦溝を伴う充実不足は登熟後半の玄米1粒重の増加が停滞するために発生すると考えられた。さらに、にこまるではヒノヒカリより高温低日射条件でも登熟後期の粒重増加速度を高く維持できるために縦溝が深くなりにくいことが推察された。

IV. 高温登熟障害の発生と施肥の関係

1. はじめに

高温登熟障害が近年多発している要因の一つとして、良食味米生産のための行き過ぎた減肥が指摘されている(寺島ら2001, 楠田ら2004, Morita et al. 2005)。一方、穂肥の増加は籾数の過剰を通してシンクソースバランスの悪化を招き玄米外観品質の低下につながることも指摘されている(小葉田ら2004)。このため、農家や普及・指導機関では、高温登熟障害の発生を抑制するためにどのような施肥管理を行えばよいのか判断が難しい状況にある。そこで、本章では、穂肥の窒素施肥量が高温登熟障害の発生に及ぼす影響を圃場試験で評価し、その要因を明らかにしようとした。なお、これまでの知見で、登熟期の不良環境条件下では出穂期に稈や葉鞘に蓄えられた非構造的炭水化物(NSC)が穂重増

加や登熟歩合向上に貢献すること(小葉田・高見1983, 角ら1996, 長田2005), NSCの蓄積量には品種間差異があること(宋ら1990, 塚口ら1996, 楠谷ら1999), 窒素施肥を多数回に分けて行うと稈や葉鞘のNSC含量が増加すること(塚口2004)が指摘されているため、本研究では穂揃期の稈と葉鞘のNSC含量と整粒歩合の関係について、高温低日射耐性が優れるにこまるとこれが劣るヒノヒカリを用いて比較するとともに、穂肥を1日おき15回に分施する影響について検討した。

2. 施肥法の違いが高温登熟障害に及ぼす影響

1) 実験方法

九州沖縄農業研究センター(福岡県筑後市)において、2004年と2005年に第18表に示したイネ品種を供試し、灰色低地土の水田圃場で栽培した。育苗箱当たり乾籾換算80gの播種密度で約4週間育てた苗を、6月22日に条間30cm, 株間16cmで1株3本植えにした。基肥として、2004年には窒素, リン酸, カリウムをそれぞれ6g/m², 2005年には5g/m²を化成肥料で全層混和した。穂肥として、各試験区で第18表に示した窒素量を硫酸で表層に与えた。なお、2005年には6g/m²の窒素を出穂前16日から出穂後12日に1日おき15回に分けて、硫酸を水に溶かした窒素濃度200ppmの液肥で分施する試験区(以下、6分施区)を設定した。区制は3反復乱塊法で1試験区面積は10~13m²とした。

2004年と2005年の出穂後3日目に各試験区から15株(0.7m²)を抜き取り、部位別乾物重と止葉の葉色値(SPAD502, ミノルタ)を測定した。ただし、2004年の中生品種では3-3区(穂肥1-穂肥2の窒素量(g/m²), 以下同様)と0-0区のみで測定した。稈と葉鞘については微粉碎後、重量法(大西・堀江1999)で非構造的炭水化物(NSC)の量を測定した。

早生品種では出穂後35~36日目, 中生品種では出穂後38~41日目に、1試験区当たり48株(2.3m²)を刈り取り、常法により収量および収量構成要素を調査した。玄米外観品質は、収量調査で用いた粒厚1.7mm以上の精玄米から1試験区当たり1000粒を2回抽出し穀粒判別器(RGQI 10A, サタケ)で測定した。玄米窒素含量は日本穀物検定協会に依頼してケルダール法で分析した。

第18表 施肥法が収量，収量構成要素，玄米の外観品質別粒数歩合¹⁾，玄米タンパク含量²⁾に及ぼす影響

熟期	年次	品種	穂肥量 (1-2) ³⁾	精玄 米収量 ⁴⁾	m ² 当たり 粒数	登熟 歩合 ⁴⁾	玄米 1粒重	未熟粒	玄米タン パク含量			
									乳白粒	基部 未熟粒		
				(g/m ²)	(百粒)	(%)	(mg)	(%)				
早生	2004年	コシヒカリ	1.5-0.0	398	317	58.3	21.6	70.7	17.1*	6.1	8.0*	
			3.0-1.5	410	329	57.0	21.9	67.6	20.3	5.1	8.9	
	初星	1.5-0.0	430	288*	67.8*	22.0*	63.5	19.8	6.8	7.6*		
		3.0-1.5	427	299	64.1	22.3	62.2	20.2	5.5	8.3		
		2003年 ⁵⁾	ヒノヒカリ	0.0-0.0	544*	281	90.3	21.5*	53.5*	8.8	13.4*	6.1*
		1.5-0.0		561*	286	90.7	21.6*	51.5*	8.2	14.0*	6.2*	
1.5-1.5	578	282		91.7	22.3*	44.5*	7.8	11.4*	6.5*			
3.0-0.0	593	300		89.4	22.1*	46.7*	10.0	10.0*	6.4*			
3.0-1.5	617	306		90.1	22.5	42.6	9.4	9.4	6.8*			
3.0-3.0	620	304		90.0	22.7	39.4	8.4	6.2	7.1			
2004年	ヒノヒカリ	0.0-0.0	458*	273*	76.9	21.8*	42.6	13.9	3.1*	6.6*		
		1.5-0.0	500	299	76.6	21.8*	38.3	11.9	2.4	6.8*		
		1.5-1.5	518	297	79.0	22.1	38.7	14.2	1.8	7.1*		
		3.0-0.0	479*	302	74.0*	21.5*	43.6	14.3	2.2	7.0*		
		3.0-1.5	540	306	78.6	22.4	39.7	13.2	1.5	7.4*		
		3.0-3.0	538	305	79.0	22.4	41.0	14.4	1.6	7.8		
	にこまる	0.0-0.0	477*	286*	76.7	21.8*	49.5	14.3*	1.0	6.2*		
		3.0-0.0	516	311	74.2	22.4	51.5	16.2	0.9	7.0*		
		3.0-3.0	536	307	76.3	22.8	56.9	18.4	0.7	7.3		
		2005年	ヒノヒカリ	1.5-0.0	559*	289	87.3	22.2*	40.2	8.5	8.4	6.7*
				3.0-3.0	591	298	87.3	22.7	42.5	8.3	6.8	7.7
				6分施	572	285	88.8	22.6	37.8*	8.1	7.4	7.6*
にこまる	1.5-0.0		599	287	90.5	23.0*	25.7*	4.8	1.3	6.5*		
	3.0-3.0		620	288	91.7	23.5	32.6	5.8	2.0	7.4		

1) 穀粒判別器 (RGQI 10A, サタケ) で測定した。2) ケルダール分析 (穀物検定協会へ依頼) による窒素含量×5.95で算出 (水分15%換算) した。3) 硫安で与えた穂肥1 (出穂18日前) と穂肥2 (出穂8日前) の各窒素施肥量 (g/m²)。6分施は窒素6g/m²を硫安の液肥として出穂前18日から出穂後12日まで1日おきに15回に分けて与えた。4) 粒厚1.7mm以上の玄米を対象とした。5) 2003年のデータはMorita et al. (2005) から引用した。*はDunnetの検定により各年次・品種における穂肥量最大の試験区 (3.0-3.0あるいは3.0-1.5) と5%水準で有意差があることを示す。重量は全て15%換算。

なお、解析データには、ヒノヒカリを供試した2003年の圃場試験の結果 (Morita et al. 2005) を加えた。その試験方法は2004年とほぼ同じだった。

各年次・品種の出穂期および出穂後20日間の気温と日射量，日照時間は第19表の通りであった。これらの気象データは，後述する風速も含めて，九州沖縄農業研究センター筑後研究拠点における観測値を用いた。2003年のヒノヒカリでは出穂後20日間の日最高気温の平均が平年を約2℃上回る32℃，日最低気温が約3℃上回る24.5℃の高温登熟条件で

あった。2004年の早生品種では出穂後20日間の日最高気温の平均が32℃を上回り，出穂前後にあたる8月10～14日の日最高気温の平均は35.3℃の異常高温となった。2004年と2005年の中生品種における出穂後20日間の日平均気温は平年よりやや高かったものの，対平年差は1℃以内であった。なお，2004年は8月19日に台風15号，8月30日に台風16号および9月7日に台風18号が接近した。これらの台風の影響もあり，2004年の早生・中生品種における出穂後20日間の日照時間は平年を1～2

第19表 各年次における品種別の出穂期、出穂後20日間の気象条件¹⁾

熟期	年	品種	出穂期	出穂後20日間				
				日平均 気温	日最高 気温	日最低 気温	日射量 (MJ/m ²)	日照 時間 (h)
				(°C)				
早生	2004年	コシヒカリ	8月12日	28.2	32.8	24.6	17.7	5.81
		初星	8月13日	27.9	32.3	24.3	16.8	5.29
	平年 ²⁾	(8月13日)	27.4	31.6	23.2	-	6.43	
中生	2003年	ヒノヒカリ	8月26日	27.7	32.0	24.5	16.7	6.38
		2004年	ヒノヒカリ	8月26日	26.0	30.8	22.4	15.6
		にこまる	8月27日	25.9	30.7	22.4	15.4	5.38
	2005年	ヒノヒカリ	8月26日	26.3	30.9	22.9	17.2	6.03
		にこまる	8月27日	26.3	30.9	22.8	17.3	6.30
	平年 ²⁾	(8月26日)	25.6	30.0	21.5	-	6.04	

1) 気象データは九州沖縄農業研究センター筑後研究拠点気象観測装置による測定値。

2) 平年は1971～2000年の平均値。

割下回った。

2) 結果

第18表に各年次・品種の収量・収量構成要素、玄米外観品質、玄米タンパク含量を示した。m²当たり粒数は3カ年全試験区を通して3万粒前後と比較的多かったが、登熟歩合は2004年で早生品種が57～68%、中生品種が74～79%と、他の年次の90%前後に比べて明らかに低かった。なお、2004年の早生品種では成熟期に籾の解剖調査を行った結果、不稔籾と発育停止籾の多発を観察した。精玄米収量は2004年が他の年次より低く、特に早生品種では400g/m²強と低収になった。

収量・収量構成要素に及ぼす穂肥量の影響については、中生品種の3カ年において穂肥1の量や穂揃期の葉色とm²当たり粒数との間、および穂肥2の量や穂揃期の葉色と玄米1粒重との間にそれぞれ高い正の相関が認められた(第20表)。また、玄米1粒重は玄米タンパク含量との間で有意な正の相関関係が認められた(第15B図)。なお、1.5 - 0.0区と3.0 - 3.0区における玄米1粒重の差を年次間で比較すると、ヒノヒカリの2003年では1.1gと他の年次の0.5～0.6gより差が大きかった(第18表)。また、玄米タンパク含量と精玄米収量との間には、中生品種では品種・年次別に有意な正の相関が認められたが、2004年の早生品種では相関が認められなかった(第15A図)。

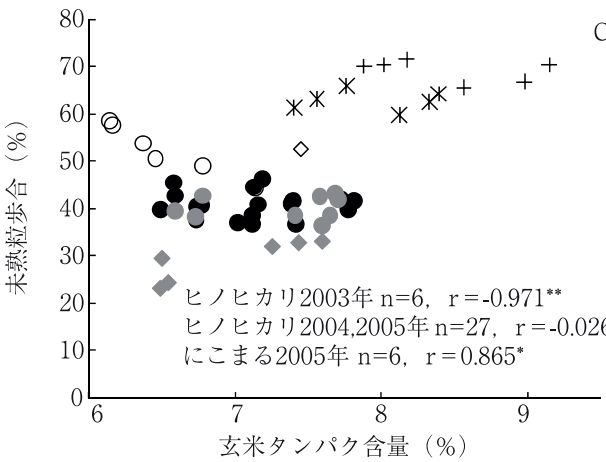
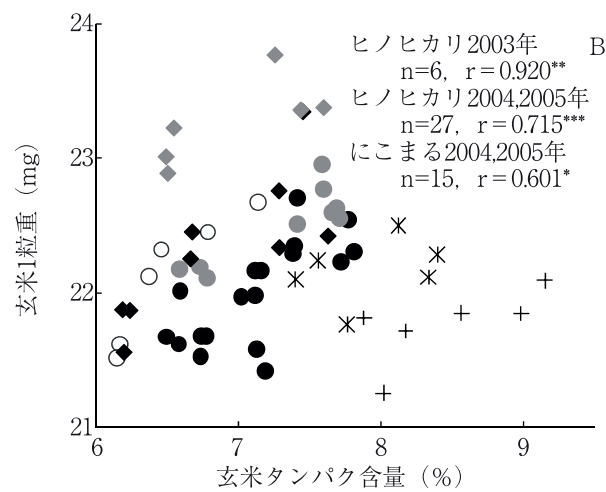
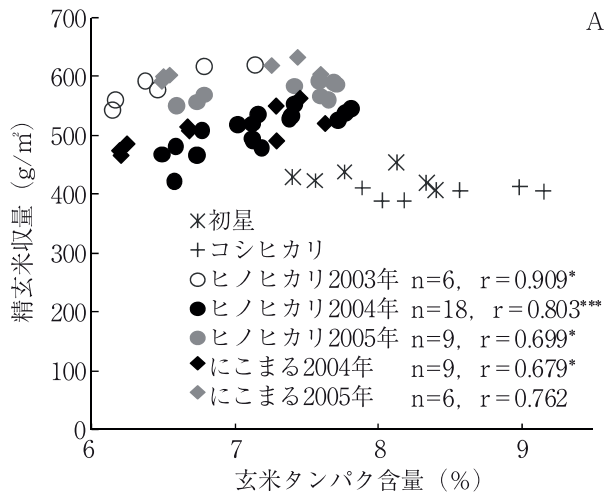
玄米外観品質については、ヒノヒカリの基部未熟

粒は特に2003年において穂肥1の量、穂肥2の量、玄米タンパク含量との間で負の相関が高く、また、後者になるほど相関係数が高くなった(玄米タンパク含量との相関係数は-0.951で、0.1%水準で有意)。

また、乳白粒は、中生品種の3カ年において、穂肥1の量、穂肥2の量、玄米タンパク含量のいずれとの間でも相関が認められなかったが、粒数との間で有意な正の相関が認められた(第20表)。なお、にこまるでは穂肥が多く玄米タンパク含量が高い場合に乳白粒が増えた(第18表)。

未熟粒歩合は、2003年のヒノヒカリでは、穂肥1の量、穂肥2の量および玄米タンパク含量との間にそれぞれ高い正の相関が認められたが、3カ年の中生品種では両者間に明確な関係が見出されなかった(第20表)。2005年のにこまるでは、前述のように穂肥が多い場合に乳白粒が増えて、玄米タンパク含量と未熟粒歩合の間にはヒノヒカリと逆に有意な正の相関関係が認められた(第15C図)。

穂揃期における籾当たりのNSC含量と未熟粒歩合との関係について、2005年のヒノヒカリとにこまるを用いて施肥を変えた試験で調べた結果、両者間に有意な正の相関が認められた(第16図)。この図から、にこまるはヒノヒカリより、少量継続的に施肥をした6分施区は3-3区より、それぞれ穂揃期における籾当たりのNSC含量と整粒歩合が高かった。なお、6分施区では3-3区より未熟粒歩合が有意に低下したが玄米タンパク含量は変わらな



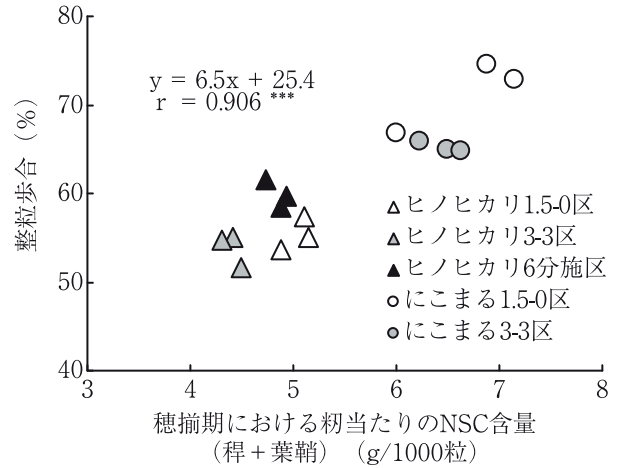
第15図 玄米タンパク含量と精玄米収量 (A), 玄米1粒重 (B), 未熟粒歩合 (C) との関係

*, **, ***はそれぞれ相関係数が5%, 1%, 0.1%水準で有意であることを示す。

かった (第18表)。

3) 考察

本研究では登熟気温が異なる複数年の圃場試験で、登熟に及ぼす穂肥量の影響を解析した。その結



第16図 穂揃期における籾当たりのNSC含量 (稈+葉鞘) と整粒歩合との関係

***は相関係数が0.1%水準で有意であることを示す。

果、出穂後20日間の日平均気温が平年より約2℃高く日最低気温が約3℃高かった高温年(2003年)では、同時期の日平均気温と日最低気温が平年より1℃前後高かったやや高温年(2005年)および気温がほぼ平年並みで台風が頻発した2004年の台風年と、施肥と登熟との関係が異なった。すなわち、穂肥を多くすることによる玄米1粒重の増加程度が高温年では大きくなった。また、高温年で多くなる基部未熟粒の発生は穂肥の量を増やすことで抑制でき、このため特に高温年では穂肥を多くすることにより未熟粒歩合が有意に低下した。

これまでに、穂肥を多くすると高温による玄米1粒重の低下を防げること(松島・和田1959, Morita et al. 2005)、背白粒など未熟粒の高温年における多発は穂肥で抑えることができることが示されており(楠田ら2004, 古賀ら2004)。本研究ではこれらの点を、登熟期の高温の程度が異なる複数年の圃場試験で明確にした。なお、基部未熟粒は背白粒の発生の多い品種で多く、背白粒よりもさらに登熟後期の充実が悪くなることによって発生するとみられている(長戸・江幡1965)。本研究でも高温年において、穂肥1の量、穂肥2の量、玄米タンパク含量のうち後者になるほど基部未熟粒の発生歩合との相関係数が高くなった。玄米タンパク含量は、出穂初期の葉色と密接な関係があり(山本ら1991)、本研究でも第20表で穂揃期の葉色と有意な正の相関が認められたことから、穂肥1や穂肥2の時期よりも後の時期の稲体窒素含量を反映しているとみら

第20表 窒素施肥関連形質と収量・収量構成要素および玄米外観品質別粒数歩合との間の相関係数行列

形質	穂肥1 の量	穂肥2 の量	穂揃期 の葉色	玄米タ ンパク 含量	精玄 米収量	m ² 当た り粒数	登熟 歩合	玄米 1粒重	未熟粒	乳白粒
(3カ年中生品種)										
穂揃期の葉色	0.96 ^{***}	0.90 ^{***}								
玄米タンパク含量	0.70 ^{***}	0.79 ^{***}	0.82 ^{***}							
精玄米収量	0.44 ^{**}	0.49 ^{***}	0.64 ^{***}	0.29 [*]						
m ² 当たり粒数	0.65 ^{***}	0.24	0.68 ^{***}	0.44 ^{**}	0.14					
登熟歩合	0.03	0.24	0.28	-0.04	0.85 ^{***}	-0.37 ^{**}				
玄米1粒重	0.48 ^{***}	0.63 ^{***}	0.68 ^{***}	0.48 ^{***}	0.77 ^{***}	0.09	0.53 ^{***}			
未熟粒	0.01	-0.04	0.06	-0.21	-0.31 [*]	0.24	-0.33 [*]	-0.42 ^{**}		
乳白粒	0.05	-0.04	-0.07	0.09	-0.69 ^{***}	0.45 ^{**}	-0.89 ^{***}	-0.43 ^{**}	0.58 ^{***}	
基部未熟粒	-0.12	-0.06	0.00	-0.23	0.37 ^{**}	-0.27	0.62 ^{***}	-0.16	0.27	-0.49 ^{***}
(2003年ヒノヒカリ)										
玄米タンパク含量	0.72	0.94 ^{**}								
精玄米収量	0.93 ^{**}	0.75	—	0.91 [*]						
m ² 当たり粒数	0.92 ^{**}	0.51	—	0.77	0.92 ^{**}					
登熟歩合	-0.47	0.12	—	-0.21	-0.36	-0.67				
玄米1粒重	0.79	0.87 [*]	—	0.92 ^{**}	0.93 ^{**}	0.72	-0.07			
未熟粒	-0.73	-0.95 ^{**}	—	-0.97 ^{**}	-0.90 [*]	-0.70	0.06	-0.98 ^{***}		
乳白粒	0.45	-0.31	—	0.01	0.30	0.58	-0.84 [*]	0.06	0.05	
基部未熟粒	-0.79	-0.83	—	-0.95 ^{**}	-0.92 ^{**}	-0.82 [*]	0.39	-0.91 [*]	0.93 ^{**}	-0.22

*, **, ***は、それぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意であることを示す。上段はn=48(穂揃期の葉色はn=27), 下段はn=6。

れる。このため、特に高温年では出穂後まで窒素栄養が維持されることが基部未熟粒の発生抑制にとって重要であることが推察される。窒素栄養の維持は、主にソース器官での同化産物供給能力の維持を介して登熟の向上をもたらすと考えられるが、維管束などでの転流能力、シンク器官での炭水化物受入能力の維持を介している可能性もある。基部未熟粒の発生歩合は、同化産物供給能力と密接な関係があるとみられる穂揃期の葉色よりも、玄米タンパク含量との相関が高かったことから、転流能力や炭水化物受入能力の維持にも注目する必要があるだろう。すなわち、高温で早まるとされる同化産物の輸送経路である珠心表皮の退化(岩澤ら2003)や胚乳内のデンプン合成酵素活性の低下(Jiang et al. 2003)が、穂肥や実肥によって抑制されるのかを今後明確にする必要がある。

乳白粒については、高温年で特に多いという傾向ではなく、2004年の台風年で多くなった。なお、粒数と乳白粒歩合の間には正の相関が認められ

た。これまでに乳白粒は粒数の多い状態で高温登熟条件に遭遇すると多発すること、粒当たりの炭水化物供給量の増加が高温下での乳白粒発生を抑制することが報告されている(小葉田ら2004)。本研究では、高温年以外でも低日射等により同様のメカニズムで乳白粒が発生したと考えられた。なお、風も乳白粒の発生要因になりうるということが報告されており(石原ら2004, 大谷・吉田2008)、2004年の台風は低日射とともに風そのものが乳白粒の発生を促した可能性もあるため、そのメカニズムについて今後検討する必要がある。

なお、2004年の早生品種では2003年のヒノヒカリと同程度に出穂後20日間の気温が高かったが、穂肥量を1.5 - 0から3.0 - 1.5へ増加することによる玄米1粒重の増加や基部未熟粒の減少の幅が小さく、特にコシヒカリで乳白粒の増加程度が大きかった。したがって、同じ高温登熟条件でも熟期や品種によって、主に穂肥2の増加による登熟後期の窒素栄養の改善を介して玄米1粒重の低下抑制や背

白粒および基部未熟粒の発生抑制に強く作用する場合と、主に穂肥1の増加による籾数の増加を介して乳白粒の発生促進に作用する場合があることが示唆された。今後、このような視点でさらに詳細な研究を行う必要がある。また、本研究では出穂後20日間の気温が平年よりやや高かった2005年において少量継続的に施肥を行ったところ、これと同じ窒素量を慣行の方法で2回に分けて施肥した場合より、未熟粒歩合と死米歩合が減少し整粒歩合が有意に高くなった。これまでに、出穂期頃に稈と葉鞘に蓄積されているNSCは登熟期の乾物生産が不足した場合に補償的に再転流され、不良環境条件で重要な役割を果たすことが指摘されている（小葉田・高見1983, 角ら1996, 長田2005）。また、出穂期における稈と葉鞘のNSC含量は、品種によって異なること（宋ら1990, 塚口ら1996, 楠谷ら1999）、窒素施肥を多数回に分施することにより増加すること（塚口・土田2003）が認められている。本研究では穂揃期の稈と葉鞘における籾当たりのNSC含量が6分施肥区で増加する傾向が認められたことから、上記のこれまでの知見と合わせ考えると、少量継続施肥は炭水化物供給量の改善を介し未熟粒や死米の発生を抑制し整粒を増やしたことが推察された。なお、少量継続施肥では慣行の施肥法に比べて玄米タンパク含量は高くなっていないため、この施肥法が食味を落とすことなく玄米外観品質を高める効果を持っている可能性がある。また、にこまるはヒノヒカリより穂揃期の稈と葉鞘における籾当たりのNSC含量が多く、乳白粒、基部未熟粒が少なく整粒が多かった。したがって、にこまるについても炭水化物供給量の改善を介してヒノヒカリより玄米外観品質が向上した可能性がある。

なお、登熟後期のデンプン蓄積不良で発生するとされる基部未熟粒は少量継続施肥区で特に減少するという結果は得られなかったことから、穂揃期に稈や葉鞘に蓄えられているNSCは登熟後期の玄米のデンプン蓄積には効果を及ぼさないと推察された。稈と葉鞘に蓄えられた糖とデンプンのほとんどが出穂後15日頃までに穂へ転流することを認めた斉藤ら（1991）の報告はこの推察を支持している。

最後に、早生品種で2004年に登熟歩合が60%弱～70%弱と極めて低くなった点について考察したい。これらの試験区では不稔や発育停止の多発が解

剖調査で観察されたこと、出穂前後の5日間に日最高気温が35℃前後の高温が継続したことから、高温による不受精や発育停止が発生した可能性がある。なお、コシヒカリで50%の不稔を生じる気温は38.5℃（Matsui et al. 1997）と報告されており、本研究ではこれより気温が低かったために50%に満たない不稔が発生したと考えられる。

3. まとめ

登熟気温の異なる3カ年の圃場試験のデータを用いて穂肥の量が登熟に及ぼす影響を解析した。その結果、高温年では穂肥の量を増やすことによる玄米1粒重の増加程度が他の年次よりも大きくなった。玄米外観品質についても、高温年では穂肥の量を増やすことで基部未熟粒の発生が抑制でき、整粒歩合も高くなることが明らかになった。乳白粒については高温年で特に多い傾向にはならず2004年の台風頻発年で多くなった。なお、籾数と乳白粒発生歩合の間には正の相関が認められた。また、穂肥を少量継続的に分施したところ、これと同じ窒素量を慣行の方法で2回に分けて施肥した場合より、有意に未熟粒と死米が減少し整粒歩合が高くなった。分肥は、NSC含量の増加による炭水化物供給量の改善を介して未熟粒や死米の発生を抑制し整粒歩合を増加させたことが推察された。なお、にこまるはヒノヒカリより穂揃期の稈と葉鞘における籾当たりのNSC含量が多く、乳白粒、基部未熟粒が少なく整粒歩合が高かった。したがって、にこまるについても炭水化物供給量の改善を介してヒノヒカリより玄米外観品質が向上した可能性が示唆された。

V. 高夜温と高昼温の影響の違い

1. はじめに

I章で述べたように、近年、特に夜温の上昇が著しくなっている（農林水産省2002）。これまでに松島・角田（1957）が登熟歩合に及ぼす高夜温の影響は高昼温の影響より大きいことを報告し、その要因として、山本（1954）の報告を引用して呼吸の増大による炭水化物の消費を推察した。一方、Yoshida and Hara（1977）は、日平均気温が玄米1粒重に最も関連する指標であると報告している。さらに、Sato and Takahashi（1971）は様々な昼温（20

～35℃)と夜温(10～35℃)を組合せた実験を行い、高昼温と高夜温のいずれも玄米1粒重を低下させるという結果を得ており、特に夜温の影響が大きいという結論は導いていない。したがって、高温登熟障害に関する未解明の部分として、昼の高温と夜の高温のどちらの影響が大きく、その背後にどのようなメカニズムが働いているのかという疑問が残されている。

なお、登熟に及ぼす高昼温と高夜温の影響の違いを検討した従来の報告では、松島・角田(1957)の実験を除いて昼温の変化域より夜温の変化域が低い設定条件で検討されていた。しかし、例えば昼温と夜温について同じ5℃の気温上昇が登熟に及ぼす影響を評価するために、昼温については30℃から35℃の上昇、夜温については25℃から30℃の上昇の設定をすると、温度変化域が昼と夜で異なり、日平均気温も異なることになる。このため、このような温度設定では夜と昼のどちらの高温の影響が大きい点に焦点を絞った評価が困難になると考えられる。

そこで本章では、松島・角田(1957)の実験を参考に34/22℃(昼温/夜温)の高昼温区と、22/34℃の高夜温区を設定し、両者が玄米1粒重、玄米粒径、玄米外観品質に及ぼす影響の違いを比較検討した。高夜温区の温度条件は自然環境としてはまず起こらないが、日平均気温が同じ28℃でありながら34℃という高温がそれぞれ昼と夜に遭遇した場合の登熟を比較でき、モデル実験として意義がある。なお、対照区としては、従来の研究ではほぼ登熟適温とされた22℃を一定温度として与えた試験区あるいは28/20℃(日最高気温/日最低気温)の日変化の温度処理区を設定した。

2. 登熟歩合、玄米1粒重、玄米外観品質、粒径に及ぼす高夜温と高昼温の影響

1) 実験方法

1992年と1993年にキヌヒカリを、1995年に日本晴をそれぞれ供試品種として、中国農業試験場(現近畿中国四国農業研究センター、広島県福山市)内で1/5000aワグネルポットにより土耕栽培した。ポットは出穂期までコンクリート枠水槽内に置き、湛水条件とした。その後自然光型人工気象室に入れて、後述する温度処理を行った。人工気象室内では、

ポット内の地表面の水がなくならないように1日2～3回の灌水を行った。

1992年には、ポット成苗用育苗箱(みのるポット448, みのる産業)に1穴当たり1粒を播種して22日間育てた苗を、6月3日に1株1本植えてポット当たり2株移植した。土壌には水田圃場から採取した細粒質灰色低地土を用いた。基肥として140日タイプの緩効性被覆尿素肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各1.4g、追肥として、7月3日に化成肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各0.2g、出穂期の8月7日に化成肥料により窒素、カリウムをポット当たり各0.2g与えた。ポットは、個体間の距離が東西方向で35cm・南北方向で10cmとなるように配置した。

1993年には、5月22日に黒ボク土壌を充填したポットに円形10穴に3粒ずつ直播きした。不完全葉を第1葉として数えた葉齢が3.2から3.4となった6月4日に、1穴(株)当たり1個体に間引いた。分けつは定期的にハサミおよび手で除去し、各個体とも主稈のみを養成した。基肥として1992年の実験と同様の被覆尿素肥料により窒素、リン酸、カリウムをポット当たり各0.7g、追肥として6月29日に化成肥料により窒素、カリウムをポット当たり各0.2g与えた。ポットの間隔は東西方向で20cm・南北方向で10cmとした。

1995年には、ポット成苗用育苗箱に1穴当たり1粒を播種して約2週間育てた苗を、6月26日に1株1本植えてポット当たり10株を円形に移植した。基肥は1993年と同様に与え、追肥は8月1日に化成肥料により窒素、カリウムをポット当たり各0.34g与えた。このほかの栽培条件は1993年の実験とほぼ同様とした。

1992年には8月4日から8月7日の間に出穂した個体を、1993年には止葉葉位が14で8月7日・8日に出穂した個体を、1995年には止葉葉位が15で8月22日・23日に出穂した個体をそれぞれ供試した。各試験区における各採取時期の供試ポット数と供試個体数は、1992年が4ポット・40個体、1993年が2ポット・15～18個体、1995年が2ポット・16～18個体であった。

各年次とも高夜温区、高昼温区、対照区の3試験区を設けた。高夜温区は8:00から18:00までの昼間を22℃(1992年は21℃)、20:00から翌朝6:

00 までの夜間を 34℃ に設定した。高昼温区は昼間を 34℃、夜間を 22℃（1992 年は 21℃ よに設定した。両試験区の 6:00 から 8:00 と 18:00 から 20:00 の各 2 時間は、直線的に温度変化するよう設定した。1992 年の対照区は、日最低気温 20℃ を 6:00、日最高気温 28℃ を 14:00 とする修正 sine 曲線（MS - curve）（和田 1980）により、II 章 2. とほぼ同様に設定した。1993 年と 1995 年の対照区は 22℃ 一定温度の設定とした。第 17 図に 1993 年と 1995 年の各試験区の気温設定の日変化を示した。温度処理の開始日は、1992 年が 8 月 11 日、1993 年が 8 月 10 日、1995 年が 8 月 25 日とした。これらの日までには、調査に用いた穂内の全穎花の 7～8 割が開花していた。温度処理期間は 1992 年と 1995 年が 36 日間、1993 年が 39 日間とした。処理終了時にはほとんどの籾が黄化しており、成熟期に達していたと判断された。

温度処理後、直ちに穂を採取し、1992 年では II 章 4. と同様に穂ごとに 1 次・2 次籾と 3 次籾の 2 群に分け、1993 年と 1995 年では III 章 3. と同様に上位と下位のそれぞれ 1 次、2 次、3 次の 6 分類とした。これらの籾からピンセットで玄米を取り出し、1.7mm の篩選を行い、登熟歩合（粒厚 1.7mm 以上の玄米数 / 籾数）を調査した後、各群の玄米粒数と粒厚 1.7mm 以上の全粒重から玄米 1 粒重を算出した。なお、玄米 1 粒重は水分含量を 15% に補正した値とし、水分含量は、着粒位置による分類別に、一部の玄米を 135℃ 20 時間で乾燥させることにより測定した。

玄米の粒径については、成熟期に採取した着粒位置別の粒厚 1.7mm 以上の玄米から、ポット当たり 50

粒（1995 年は 30 粒）を無作為に抽出し、粒長、粒幅、粒厚をダイヤルキャリパーにより 0.05mm 単位で測定した。1992 年には 1 次籾と 2 次籾を合わせた試料についてのみ測定した。

粒径を調査した玄米を含む各ポットの玄米について、品質判定機（RS1000、静岡製機）により玄米外観品質を調査した。良質粒は分光比（玄米の反射光の赤色光量 / 緑色光量 × 100）が 75 以上 120 未満で光透過率（透過光量 / 反射光量 × 100）が 60 以上、被害粒は分光比が 120 以上、未熟粒はこれら以外の玄米とした。これらの品質判定方法および分類基準値は、II 章 2. とほぼ同様とした。

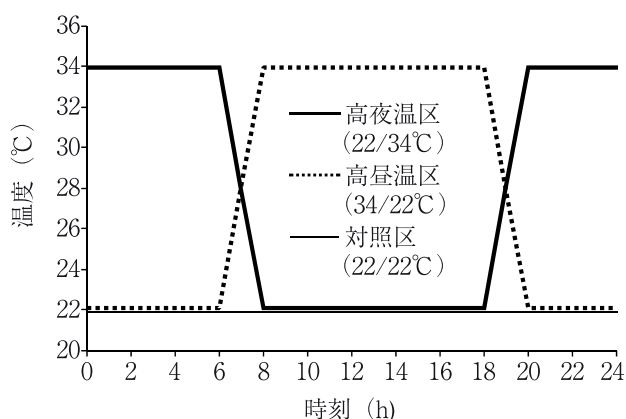
2) 結果

各試験区で供試した個体の 1 穂籾数と着粒位置別の籾数は年次や品種によって大きく異なったが、各年次（品種）の試験区による違いは比較的小さかった（第 21 表）。

第 22 表に、各試験区における玄米 1 粒重と登熟歩合を示した。いずれの年次においても、高夜温区では対照区より全籾平均の玄米 1 粒重が有意に小さく、対照区を 100 とした比率は 1992 年が 84%、1993 年が 89%、1995 年が 94% であった。これに対して、高昼温区では 1993 年が 99%、1995 年が 100% と対照区と差がなく、1992 年が 97% とやや減少する傾向にあったものの有意差は認められなかった。籾の次数別にみた高夜温区の玄米 1 粒重の対照区比は、1992 年では 1, 2 次籾（86%）より 3 次籾（77%）で小さい傾向がみられたが、1993 年と 1995 年には、次数により大きく異なることはなかった。なお、いずれの年次、試験区においても、3 次籾では 1, 2 次籾より玄米 1 粒重が小さかった。

登熟歩合は、1992 年と 1993 年において高夜温区で対照区より有意に低く、高昼温区は対照区と差がなかった。1992 年の高夜温区の未登熟籾 30% のうち 25% は発育停止籾、すなわち受精したものの粒厚 1.7mm に満たなかった籾で、5% は不稔籾、すなわち子房の発達がほとんどみられない籾であった（データ省略）。一方、1993 年の高夜温区の未登熟籾の多くは不稔籾であった。なお、高夜温区における未登熟籾の割合は、1, 2 次籾より 3 次籾で大きく、1993 年では特に下位の 3 次籾で大きかった。

次に、1993 年における各試験区の玄米 1 粒重を着粒位置別に詳しく調べた結果を第 18 図に示した。



第17図 各試験区で設定した気温の日変化

第21表 各試験区における1穂粒数および着粒位置別¹⁾の粒数

年次 (品種)	試験区 ²⁾ (処理温度 °C)	1穂粒数	着粒位置別の粒数		
			1次粒	2次粒	3次粒
1992年 (キヌヒカリ)	対照区 (28/20)	78.4 ± 0.6 ³⁾	10.7 ± 0.1	53.4 ± 0.4	14.3 ± 0.5
	高夜温区 (21/34)	77.9 ± 0.1	10.6 ± 0.1	53.2 ± 0.2	14.2 ± 0.4
	高昼温区 (34/21)	77.6 ± 0.7	10.2 ± 0.1	52.4 ± 0.3	15.0 ± 0.5
1993年 (キヌヒカリ)	対照区 (22/22)	94.9 ± 3.9	10.3 ± 0.0	56.6 ± 1.8	28.0 ± 2.1
	高夜温区 (22/34)	92.2 ± 0.7	10.7 ± 0.1	56.4 ± 0.7	25.1 ± 0.0
	高昼温区 (34/22)	93.8 ± 1.6	10.3 ± 0.3	54.9 ± 1.8	28.5 ± 0.5
1995年 (日本晴)	対照区 (22/22)	54.5 ± 1.7	8.3 ± 0.5	36.8 ± 1.4	9.5 ± 1.0
	高夜温区 (22/34)	61.9 ± 1.1	8.5 ± 0.1	40.1 ± 0.4	13.3 ± 1.1
	高昼温区 (34/22)	55.9 ± 4.6	8.6 ± 0.5	36.4 ± 3.6	10.8 ± 0.9

1) 粒の分類方法は第7図を参照。2) 1992年の対照区は、日最高気温が28°C、日最低気温が20°Cの修正sine曲線 (MS-curve) (和田 1980) に設定した。ほかの試験区は、第17図に示した直線的な日温度変化とした。3) 平均値 ± 標準誤差 (1992年でn=4, 1993年と1995年でn=2)。

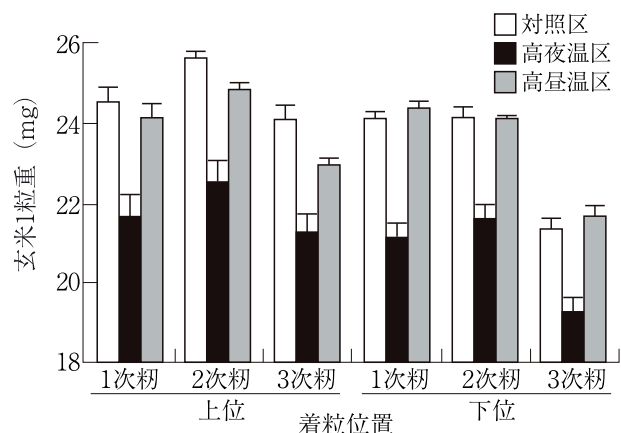
第22表 夜温と昼温が着粒位置別¹⁾の玄米1粒重²⁾と登熟歩合²⁾に及ぼす影響

年次 (品種)	試験区 ³⁾ (処理温度 °C)	玄米1粒重 (mg)						登熟歩合 (%)			
		全粒平均	1次粒	2次粒	3次粒	1次粒	2次粒				
1992年 (キヌヒカリ)	対照区 (28/20)	21.9 ± 0.3 ⁴⁾	100 ⁵⁾ a ⁶⁾	- ⁷⁾	22.5 ± 0.3	100 a	18.9 ± 0.4	100 a	92.5 ± 0.8	100 a	
	高夜温区 (21/34)	18.4 ± 0.2	84 b	-	19.3 ± 0.3	86 b	14.6 ± 0.6	77 c	70.1 ± 2.6	76 b	
	高昼温区 (34/21)	21.1 ± 0.3	97 a	-	21.8 ± 0.4	97 a	18.2 ± 0.7	96 b	92.5 ± 1.3	100 a	
1993年 (キヌヒカリ)	対照区 (22/22)	24.0 ± 0.2	100 a	24.3 ± 0.2	100 a	24.8 ± 0.2	100 a	22.3 ± 0.2	100 a	96.6 ± 0.4	100 a
	高夜温区 (22/34)	21.3 ± 0.2	89 b	21.3 ± 0.3	88 b	22.0 ± 0.3	89 b	19.8 ± 0.3	89 b	89.9 ± 1.0	93 b
	高昼温区 (34/22)	23.7 ± 0.1	99 a	24.2 ± 0.2	100 a	24.4 ± 0.1	99 a	22.1 ± 0.1	99 a	96.0 ± 0.0	99 a
1995年 (日本晴)	対照区 (22/22)	21.7 ± 0.2	100 a	22.5 ± 0.2	100 a	22.5 ± 0.2	100 a	19.1 ± 0.2	100 a	83.8 ± 7.3	100 a
	高夜温区 (22/34)	20.5 ± 0.3	94 b	21.2 ± 0.2	94 b	20.9 ± 0.2	93 b	18.5 ± 0.2	97 b	80.3 ± 8.9	96 a
	高昼温区 (34/22)	21.7 ± 0.2	100 a	22.4 ± 0.3	99 a	22.3 ± 0.2	99 a	19.3 ± 0.2	101 a	84.2 ± 2.1	100 a

1) 粒の分類方法は第7図を参照。2) 玄米の粒厚 1.7 mm以上を対象とした。3) 温度条件は第17図と第21表を参照。4) 平均値 ± 標準誤差 (1992年でn=4, 1993年と1995年でn=2)。玄米1粒重は水分含量15%に補正した値。5) 斜体字は対照区を100とした比率 (%)。6) 異なるアルファベット文字間には、制限付き最小有意差法 (p=0.05) で有意差があることを示す。7) 1992年には1次粒と2次粒の玄米を区別しなかったため、2次粒の欄に1次粒と2次粒の玄米を合わせた値を示した。

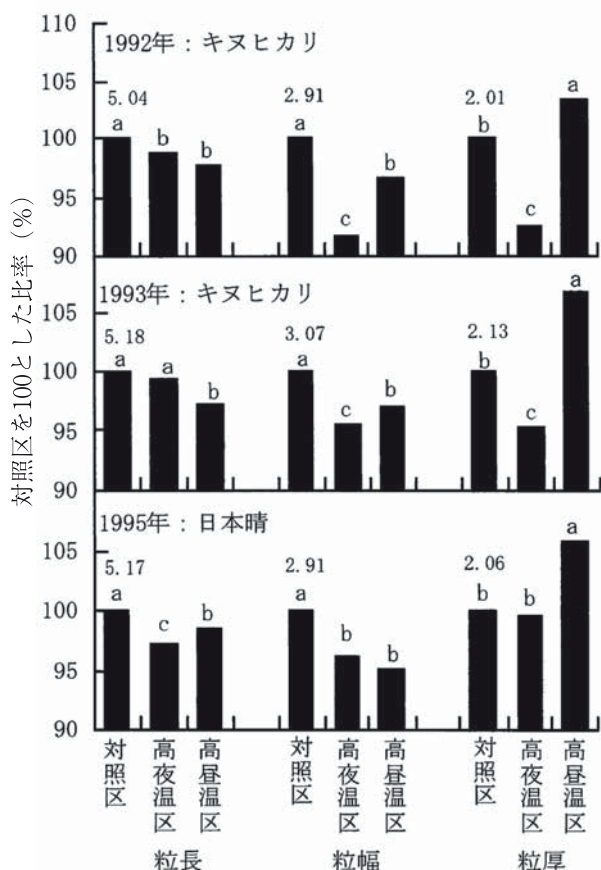
対照区と比べた高夜温区の玄米1粒重の低下程度は、各着粒位置ではほぼ同様であった。一方、高昼温区では上位粒においては対照区より玄米1粒重が小さい傾向にあり、下位粒においては対照区と差がなかった。なお、下位の3次粒の玄米1粒重が他の着粒位置より明らかに小さいことは、いずれの試験区でも共通して認められた。これらの結果は、1995年においてもほぼ同様であった。

第19図に、各試験区における玄米の粒長、粒幅、粒厚を対照区比で示した。高夜温区ではキヌヒカリで粒幅が2カ年にわたって減少し (92 ~ 95%)、日本晴でも減少する傾向にあったが、粒厚はキヌヒカリでは有意に減少した (92 ~ 94%) が日本晴では影響はなかった。高夜温区の粒長は1992年で対照



第18図 夜温と昼温が着粒位置別の玄米1粒重に及ぼす影響

玄米1粒重は水分含量15%換算で示した。誤差線は標準誤差を示す (n = 15~16)。着粒位置の分類方法は第7図と本文を参照。各試験区の温度条件は第17図を参照。



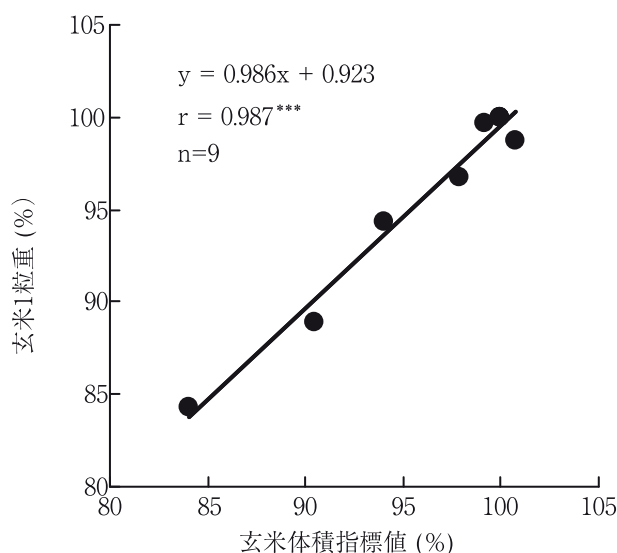
第19図 夜温と昼温が玄米の粒長，粒幅および粒厚に及ぼす影響

1992年は1, 2次籾について，その他の年次は全籾についての値。異なるアルファベット文字間には制限付き最小有意差法 (p=0.05) で有意差があることを示す。対照区の各粒径の実測値 (mm) をアルファベット文字の上部に示した。標準誤差は0.00~0.03mmの範囲であった (1992年でn=4, 1993年と1995年でn=2)。各試験区の温度条件は第17表を参照。

区より有意に小さかったが，その差は2%未満と小さかった。

高昼温区では，キヌヒカリと日本晴のいずれにおいても，粒幅は対照区より小さく (95~97%)，この点は高夜温区と同じ傾向であったが，粒厚は逆に対照区より増大した (103~107%)。高昼温区の粒長は対照区より減少したが，その差は3%未満と小さかった。

なお，これらの結果は全籾平均で示しているが，着粒位置別にみた場合は，高夜温区・高昼温区いずれについても1993年と1995年の粒厚で，2次籾 (高夜温区94%，高昼温区106%) より3次籾 (高夜温区97%，高昼温区109%) の対照区比がやや大きくなる傾向が認められたほかは，第19図の結果とほぼ同様であった。



第20図 玄米体積指標値と玄米粒重との関係 (1992年, 1993年, 1995年)

玄米体積指標値と玄米1粒重のいずれも，対照区を100とした比率で示した。玄米体積指標値は粒長×粒幅×粒厚で算出した。玄米1粒重は第22表のデータを用いた。***は相関係数が0.1%水準で有意であることを示す。

各試験区の玄米体積の指標値として，粒長，粒幅，粒厚を掛け合わせた値を算出したところ，この値と玄米1粒重 (第22表) との間には高い正の相関関係が認められた (第20図)。すなわち，玄米1粒重と同様に体積指標値も高夜温区では明らかに対照区より小さく，高昼温区では対照区と差がなかった。

第23表に，各試験区における玄米の外観品質別粒数歩合を示した。いずれの年次でも，高夜温区と高昼温区では対照区より良質粒歩合が有意に低下した。すなわち，対照区の良質粒歩合が63~87%であったのに対して，高夜温区ではその値より19~37%低く，高昼温区では32~50%低かった。このとき，高夜温区と高昼温区では，未熟粒と被害粒が対照区よりも増加し，1993年では特に高昼温区での未熟粒が多かった。

高夜温区と高昼温区の玄米の良質粒歩合は，いずれの年次においても，全ての次数の籾で対照区より有意に低かった (データ省略)。なお，1993年の高昼温区では，1次籾から3次籾へと次数が大きくなるほど良質粒歩合が低下したが，他の年次・試験区では，そのような傾向は認められなかった。

達観による観察では，高夜温区では乳白粒，背白粒，基部未熟粒の発生がみられ，全体にやや褐色がかった。高昼温区でも背白粒，基部未熟粒の発

第23表 夜温と昼温が玄米の外観品質別粒数歩合¹⁾に及ぼす影響

年次 (品種)	試験区 ²⁾ (処理温度 °C)	良質粒		未熟粒		被害粒	
		————— ^{3) 4)}		————— (%)		—————	
1992年 (キヌヒカリ)	対照区 (28/20)	63.2 ± 1.7	a	36.4 ± 1.8	b	0.4 ± 0.1	b
	高夜温区 (21/34)	29.0 ± 1.2	b	64.6 ± 1.6	a	6.5 ± 0.7	a
	高昼温区 (34/21)	31.1 ± 2.2	b	60.5 ± 2.1	a	8.4 ± 1.1	a
1993年 (キヌヒカリ)	対照区 (22/22)	85.2 ± 0.6	a	14.1 ± 0.6	b	0.7 ± 0.1	b
	高夜温区 (22/34)	66.2 ± 1.1	b	18.6 ± 0.8	b	15.1 ± 1.9	a
	高昼温区 (34/22)	35.4 ± 1.3	c	44.7 ± 0.4	a	19.9 ± 1.7	a
1995年 (日本晴)	対照区 (22/22)	86.9 ± 5.0	a	11.4 ± 4.2	b	1.8 ± 0.8	b
	高夜温区 (22/34)	49.7 ± 8.0	b	39.3 ± 4.7	a	11.0 ± 3.3	a
	高昼温区 (34/22)	38.1 ± 2.4	b	43.9 ± 2.2	a	18.0 ± 0.2	a

1) 品質判定機 (RS-1000, 静岡製機) で測定した。良質粒は分光比 (玄米の反射光の赤色光量 / 緑色光量 × 100) が 75 以上 120 未満で光透過率 (透過光量 / 反射光量 × 100) が 60 以上、被害粒は分光比が 120 以上、未熟粒はこれら以外の玄米とした。2) 各試験区の温度条件は第 17 図と第 21 表を参照。3) 平均値 ± 標準誤差 (1992 年で n = 4, 1993 年と 1995 年で n = 2)。4) 異なるアルファベット文字間には、制限付き最小有意差法 (p = 0.05) で有意差があることを示す。

生が一部にみられ、特に心白粒や腹白粒の発生が特徴的であった。

3) 考察

本研究では、登熟に及ぼす高昼温と高夜温の影響の違いを明らかにするために、昼のみを 34°C とし夜は 22°C とした高昼温区と、夜のみを 34°C とし昼は 22°C とした高夜温区を設定して、玄米 1 粒重、登熟歩合、玄米外観品質を調査した。

その結果、34°C という高温は、それが昼に与えられた場合ではなく、夜に与えられた場合に対照区より明らかに玄米 1 粒重を低下させることを 3 年の実験により認めた。このとき高夜温区と高昼温区の日平均気温はいずれも同じであったため、日平均気温が同じ場合には、高夜温条件で高昼温条件よりも玄米 1 粒重が小さくなることも明らかになった。

なお、本研究における対照区の温度条件は、1992 年が日平均気温 24°C で日変化がある条件、1993 年と 1995 年が日平均気温 22°C で日変化がない条件と年次によって異なった。しかし、3 年間の対照区の日平均気温は従来の研究で報告された登熟適温の 21 ~ 24°C 付近 (松島・真中 1957, 村田 1964, 棟方ら 1967, Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977, Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1991a) の範囲内にあったこと、日平均気温の玄米 1 粒重に及ぼす影響は大きい、日較差の影響は小さいことが指摘されている (松島・角田 1957, Yoshida and Hara 1977) ことから、本研究の

対照区の温度条件の違いが登熟に及ぼす影響は小さかったとみられた。したがって、昼夜 22°C 一定の温度条件と 28/20°C (日最高気温 / 日最低気温) の日変化がある温度条件は、いずれも高昼温と高夜温の登熟への影響の違いを解析するための対照区として妥当であると判断した。また、対照区と比較した高夜温と高昼温の登熟の良否の傾向が年次によって大きく異なることはなかったため、3 年間の結果を一括して取り扱うことが可能であると判断した。

本研究では高昼温の玄米 1 粒重への影響はほとんどみられなかったが、Sato and Takahashi (1971) は、35/20°C (昼温 / 夜温) や 30/20°C では昼夜 20°C 一定よりも明らかに玄米 1 粒重が小さくなったことを認めており、本研究の結果と異なった。この原因として、Sato and Takahashi (1971) の実験では本研究と同様に自然光室を用いているが、午後 5 時から午前 9 時まで屋根にカバーをかけており日射量が少なかったことが推察された。本研究の III 章や松島・真中 (1957), Yoshida and Hara (1977) の報告で明らかにされているように日射量が少ないと高温による玄米 1 粒重の低下程度が大きくなることから、このために Sato and Takahashi (1971) の実験では高昼温条件でも玄米 1 粒重が小さくなった可能性がある。なお、高昼温の影響については、昼温を 34°C より高くした場合や昼夜ともに 34°C にした場合などさらに検討を重ねる必要がある。

対照区と比較した高夜温区の玄米 1 粒重の低下程

度は、1992年には1, 2次籾より3次籾で小さい傾向がみられたが、1993年と1995年には、回数により大きく異なることはなかった。このことから、(1)玄米1粒重の低下は全ての位置の籾で生じること、(2)玄米1粒重の低下は条件によっては下位の3次籾といったいわゆる弱勢籾で著しくなる場合があることが明らかになった。Ⅲ章でも述べたように、遮光や止葉剪葉で生じた炭水化物不足による玄米1粒重の低下が弱勢籾で特に大きくなる(Nagato and Chaudhry 1970)ことから、高夜温下で弱勢籾の玄米1粒重が特に低下した原因として炭水化物不足が推察される。一方、全ての着粒位置で玄米1粒重が一様に低下する場合があることから、シンク側の炭水化物受入能力や転流能力の低下も要因として考えられる。

次に、玄米1粒重の試験区間差異について玄米粒径と関連づけて考察する。玄米1粒重は玄米の体積と比重の積で成り立っている。本実験では玄米の比重は測定しなかったが、各試験区の玄米の粒径から算出した玄米体積の指標値が玄米1粒重と高い正の相関関係にあった(第20図)ことから、試験区間の玄米1粒重の違いは主に玄米体積の違いによって生じたことが推察された。

そこで玄米の粒長、粒幅そして粒厚のうちどの径が、玄米体積および玄米1粒重の試験区間の違いの要因となっていたかを解析した。その結果、本研究では第1点として高夜温条件で主に玄米の粒幅と粒厚が減少することを認めた。これは、山本(1952)と長戸・江幡(1960)の観察結果とほぼ一致した。第2点として高昼温区の玄米の粒幅は高夜温区と同様に对照区より小さくなり、粒厚は高夜温区と逆に对照区より大きくなるのが本研究ではじめて明らかになった。したがって、高昼温区における玄米体積の指標値および玄米1粒重が对照区と差が認められなかったのは、高昼温区では登熟過程で粒幅が对照区より小さいまま次の段階に移行し、最後に決まる粒厚方向の成長が旺盛になったためとみることができる。これに対して、高夜温区における玄米体積の低下は、高昼温区と同様、登熟過程で粒幅が对照区より小さいまま次の段階に移行したものの、最後に決まる粒厚が粒幅の減少を補えずに登熟を終了したことによると考えられる。また、粒長は本実験の温度条件では高夜温、高昼温いずれにおいてもや

や小さくなるものの、その差は小さいことが明らかとなった。

本実験では高温による不受精ができるだけ発生しないように、穂内の全穎花の7~8割が開花した段階で高温処理を開始したが、高夜温区では对照区や高昼温区に比べて不稔籾が多く観察された。これまでに、夜間の高温によって不受精が増加することは知られているが(Satake and Yoshida 1978)、本研究では34℃という高温が昼よりも夜に与えられた場合に不稔歩合が高まることが示唆された。

長戸・江幡(1960, 1965)は、作期を移動させた実験や人工気象室を用いた実験により、登熟期に高温となった玄米外観品質を解析した。その結果、登熟期の高温あるいは高夜温により、乳白粒、背白粒、基部未熟粒、腹白粒が発生することを認めたが、高夜温と高昼温の影響の違いという視点では解析していなかった。本研究では、品質判定機によって測定した玄米の良質粒歩合が、昼と夜のいずれの高温でも低下することが明らかとなった。なお、良質粒歩合の低下は未熟粒歩合と被害粒歩合の両方の増加を伴っていた。未熟粒の増加は、高夜温区では乳白粒、背白粒、基部未熟粒、高昼温区では背白粒と基部未熟粒のほかに登熟初期の玄米の成長が旺盛な場合に生じやすい心白粒(長戸・江幡 1958)と腹白粒(長戸・小林 1959)の発生が観察された。したがって、高昼温条件で特徴的であった心白粒と腹白粒の発生原因については、玄米の成長速度にも注目して解析を進める必要がある。被害粒の増加は玄米の赤色光/緑色光比が高くなったことを示しており、高温により玄米の糠層が厚くなり(長戸・江幡 1960, 1965) 飴色が濃くなったことが推察された。

3. まとめ

これまでの研究では高夜温と高昼温のどちらが主因であるかについては一定の結論が得られていなかった。本章では、人工気象室を用いて、34/22℃(昼温/夜温)の高昼温区に対して、これと日平均気温が同じである22/34℃の高夜温区を設定し、22℃一定温度あるいは28/20℃(日最高気温/日最低気温)を对照区として、玄米1粒重と良質粒歩合について比較解析した。その結果、玄米1粒重は高夜温区においてのみ对照区より有意に低下した。一方、玄米の良質粒歩合は高夜温区と高昼温区の両方で低下し

た。したがって、高温による玄米1粒重の低下の主因は高夜温にあること、および高夜温と高昼温のいずれもが玄米外観品質を低下させることが明らかになった。高夜温区における玄米1粒重の低下は、いずれの着粒位置でも観察されたが、試験年によっては、弱勢穎果である3次次での低下程度が大きかった。各試験区間の玄米1粒重と、玄米の3つの粒径(粒長, 粒幅, 粒厚)を乗じた玄米体積の指標値との間には高い正の相関が認められた。高夜温区では対照区に比べて主に玄米の粒幅と粒厚が減少し、高昼温区では粒幅が減少したものの粒厚は明らかに増大した。これらのことから、高夜温区では玄米の粒幅の減少を粒厚で補えずに玄米1粒重が低下するのに対し、高昼温区では玄米の粒厚の増大が粒幅の減少を補償することにより玄米1粒重が低下しないとみることができた。

VI. 高夜温による玄米1粒重低下の生理生態的要因

1. はじめに

前章では玄米1粒重は高昼温よりも高夜温によって大きく低下することを明らかにした。本章ではその生理生態的要因を検討することを目的とする。これまでに、高夜温条件では稲体の呼吸が盛んになり炭水化物の消費量が多いために玄米へのデンプン蓄積が不良となることが報告されている(山本 1954)。一方、佐藤・稲葉(1973)は穂のみを高温にした場合と茎葉のみを高温にした場合の登熟を比較し、茎葉での炭水化物不足よりも穂における炭水化物受入れ能力の早期低下が高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下の主因であることを推察した。そこで本章2.では、佐藤・稲葉(1973)の実験を参考に、前章と同様の高夜温条件と高昼温条件がそれぞれ穂と茎葉のどちらに作用して玄米1粒重や玄米外観品質が低下するのかを検討した。

これまでに、イネ、コムギ、トウモロコシ等の作物において、高温条件では粒重増加速度が登熟初期に上昇するものの早期に低下し、粒重増加期間が短縮することにより玄米1粒重が小さくなることが明らかになっている(Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1989, Wilhelm et al. 1999)。しかし、34/22℃の高昼温条件と、これと日平均気温が同じ22/34℃の高夜温条件との粒重増加

期間と粒重増加速度の比較は行われていない。そこで、本章3.では高夜温条件での玄米1粒重の低下が粒重増加期間と粒重増加速度のどちらの違いにより生じているのかを検討した。その結果、高昼温条件に比べて高夜温条件で玄米1粒重が低下する要因として、粒重増加期間ではなく粒重増加速度が低下することが見出されたため、本章4.以降では高夜温条件が粒重増加速度の低下をもたらす生理生態的要因を明らかにしようとした。

すなわち、4.では、高夜温条件と高昼温条件の同化産物の転流の違いを検討するために、玄米1粒重と玄米中の糖濃度の推移を昼間と夜間に分けて解析するとともに、安定同位体炭素¹³Cのトレーサー実験により昼と夜における同化産物の転流率を調査した。

本章5.では玄米含水量の推移について解析した。これまでに、トウモロコシにおいて登熟中の子実の最大含水量が最終的な粒重と粒重増加速度と密接な関係があり、シンク容量の指標になることが報告された(Borrás et al. 2003)。また、昼間よりも夜間のフェーンによってイネの白穂被害が著しくなることが認められており、その要因として、夜間では穂への水の供給能力が昼間より低いことが示唆されている(村松 1989)。そこで、高夜温区と高昼温区の玄米含水量を経時的に解析することにより、両試験区の玄米の最大含水量を比較し、粒重増加との関係を考察した。

これまでに、コムギやトウモロコシの粒重増加速度と最終粒重は胚乳細胞の数と密接な関係があった報告が、品種間差異と穎果剪除(Brocklehurst 1977)、水ストレス処理(Brocklehurst et al. 1978, Nicolas et al. 1984)、遮光処理(Wardlaw 1970, Brocklehurst et al. 1978)、高温処理(Jones et al. 1985, Nicolas et al. 1984, Commuri and Jones 1999)の実験結果に基づいて行われた。これらの報告は、粒重増加のポテンシャルが胚乳細胞の数で決まるとしたBingham(1969)の仮説を支持している。一方、星川(1962)はコムギの胚乳細胞の大きさが30℃の高温では20℃に比べて小さくなることを報告した。また、Wardlaw(1970)も、コムギの開花後5日間に15/10℃(昼温/夜温)から27/20℃へ気温が高くなっても胚乳細胞の数が変わらなかったことを報告した。

そこで本章6. では、高夜温による玄米1粒重の低下が胚乳細胞の数と大きさのどちらの減少により生じているのかを検討し、粒重増加速度の低下と関連づけて考察した。胚乳細胞の数の調査方法としては、Singh and Jenner (1982) が胚乳細胞の細胞壁や細胞内に充填されているデンプンを酵素処理で溶かして核を遊離して数える方法を開発したが、この方法では細胞の大きさを胚乳内の位置別に解析することができない。そこで本研究では、玄米横断面上の細胞の数と大きさの画像解析手法を開発し、この手法を用いて、高夜温と高昼温が胚乳細胞の分裂と成長に及ぼす影響を胚乳内の位置別に検討した。

2. 穂・茎葉別温度処理による高夜温と高昼温の作用部位の解析

1) 実験方法

1993年にキヌヒカリを、1995年に日本晴をそれぞれ供試品種として、V章と同様にポット栽培した。なお、1993年には止葉葉位が13で8月5～7日に出穂した個体、1995年には止葉葉位が15で8月22～24日に出穂した個体を用いた。各試験区の供試個体数は1993年が2～3ポット・12～17個体、1995年が2ポット・10～18個体であった。

両年次ともV章と同様に、自然光型人工気象室内に高夜温処理、高昼温処理、対照温度処理の3室を設けた。試験区は、各室にポットを置いた高夜温区、高昼温区、対照区に加えて、穂と茎葉に異なる温度

処理を行なった穂高夜温区、茎葉高夜温区、穂高昼温区、茎葉高昼温区の計7区とした。穂と茎葉への異なる温度処理は、温室間の仕切りガラスに幅3cmのスリットを入れ、穂首直下を境に穂を隣の温室へ出すことにより行なった(第21図)。スリットの隙間は、穂首以外の部分をアクリル板や透明テープでふさいで空気の出入りがなくなるようにした。

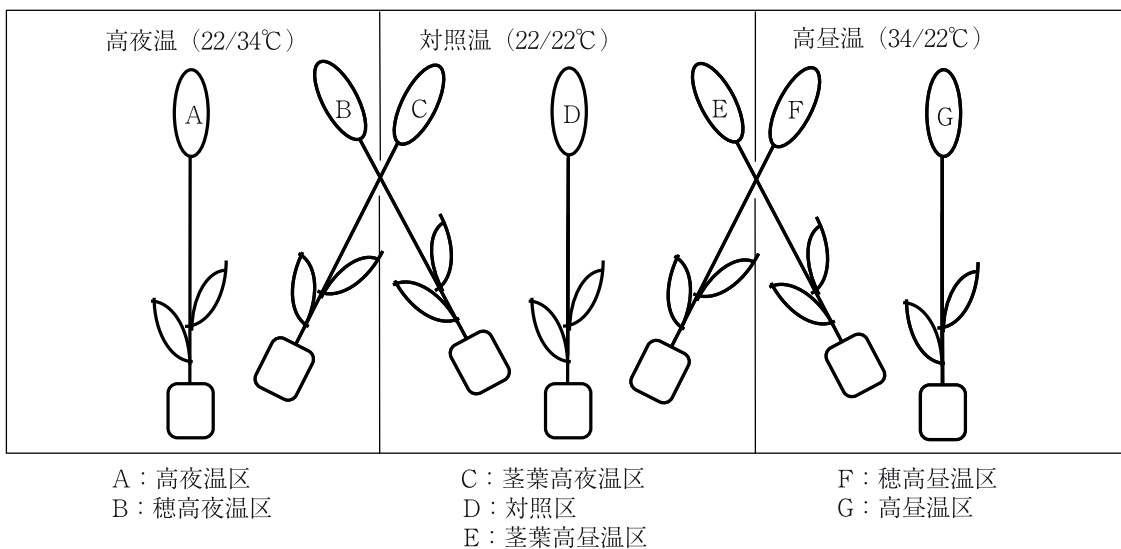
温度処理の開始日は、1993年が8月9日、1995年が8月26日とし、温度処理期間は1993年が39日間、1995年が36日間とした。

玄米1粒重の測定は、1993年にはV章と同様に着粒位置別に行い、1995年には穂の上から4、5、6、7本目の1次枝梗上の、それぞれ上から4、5番目の8粒/穂について行った。登熟歩合と粒長、粒幅、粒厚、玄米外観品質の調査は、V章と同様の方法で1993年に行った。また、1993年には、玄米1粒重の測定で用いた各個体の玄米重の値に、135℃で20時間乾燥した穂軸、枝梗、籾殻を加えて穂重を算出した。茎葉重は各個体の茎葉を80℃で2日間以上通風乾燥することにより測定した。根重は、根をポットごとに洗い出し茎葉と同様に乾燥させて測定し、個体数で除して算出した。これら穂重、茎葉重、根重の合計を1茎当たり乾物重とした。

2) 結果

1穂籾数と1～3次籾数の試験区間差はいずれの年次においても小さかった(データ省略)。

1993年における高夜温区の登熟歩合は87%と、



第21図 各試験区の温度処理の方法

穂と茎葉に別々に温度処理を行うために、温室間の仕切りガラスに幅3cmのスリットを入れ、穂首直下を境に穂を隣の温室へ出す試験区を作った。

対照区の95%に対して5%水準で有意に低下したが、そのほかの試験区では対照区と有意差がなかった。

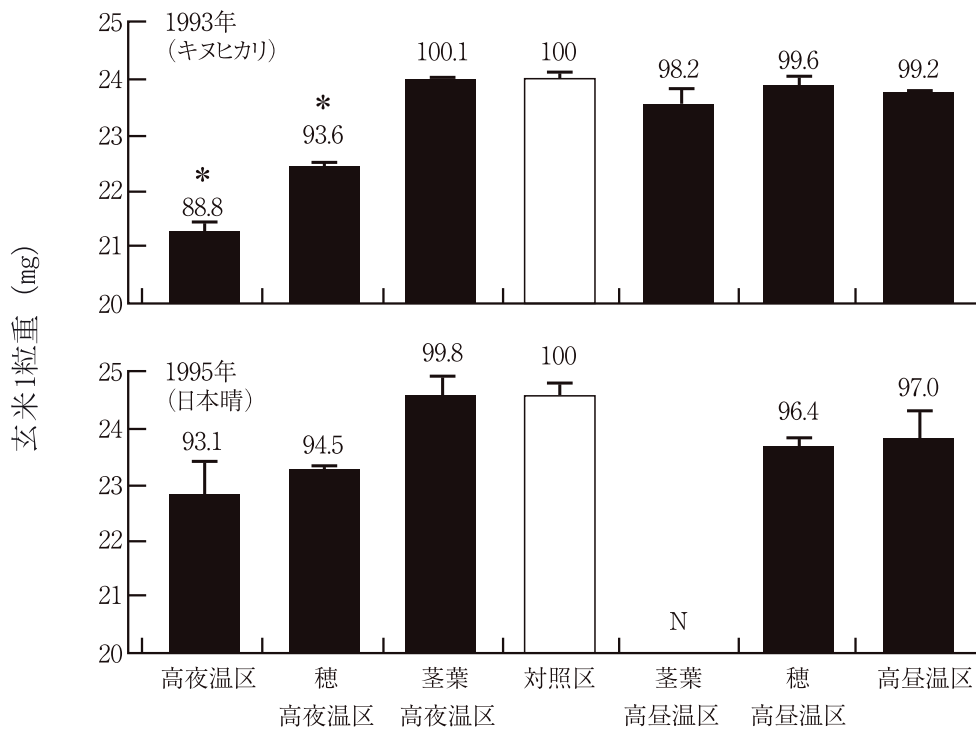
1993年における玄米1粒重は、高夜温区と穂高夜温区で対照区より5%水準で有意に小さく、対照区との差はそれぞれ約11%と約6%であった(第22図)。その他の試験区では対照区と有意差が認められなかった。1995年には、有意ではなかったが、高夜温区と穂高夜温区の玄米1粒重は対照区よりそれぞれ約7%および5.5%小さくなり、茎葉高夜温区は対照区とほぼ同等であった。

1993年における着粒位置別の玄米1粒重は、上位1次籾で穂高昼温区、上位2次籾で高昼温区、下位3次籾で茎葉高昼温区がそれぞれ対照区より5%水準で有意に低下したほかは、全粒平均の玄米1粒重の結果とほぼ同様であった(第23図)。また、対照区に比べた高夜温区と穂高夜温区の玄米1粒重の低下程度は着粒位置によって大きく変わることはなかった。

高夜温区と高昼温区における玄米の粒長、粒幅、粒厚の対照区に対する比率は、着粒位置によって大

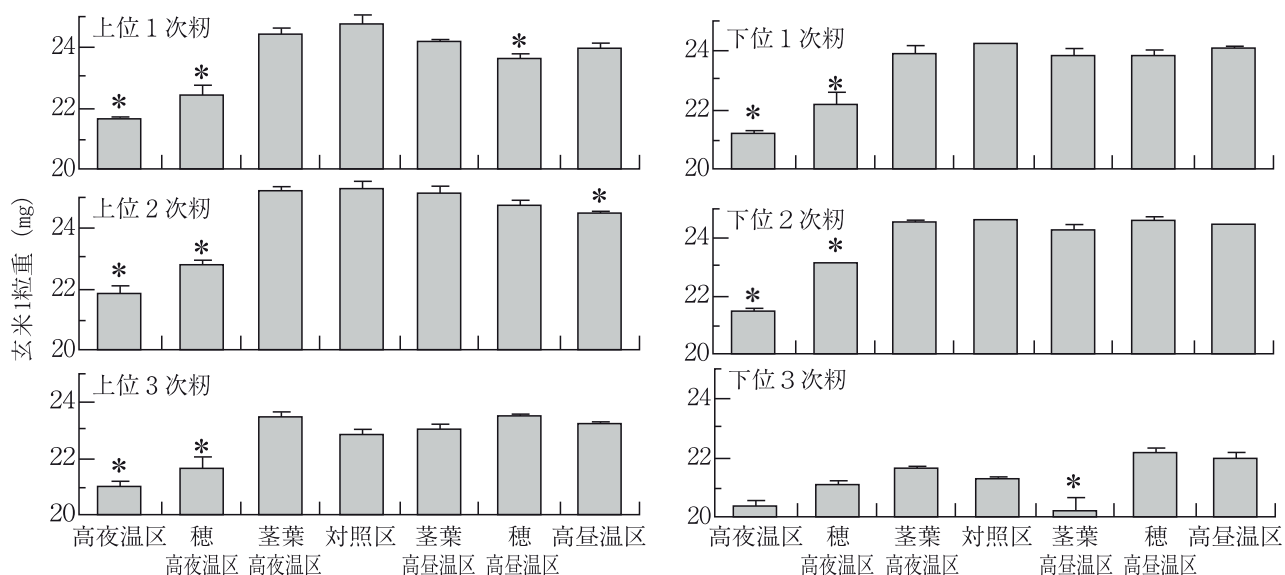
きく異ならなかったので、1穂内で最も粒数の多かった2次籾の結果のみ第24図に示した。なお、対照区の粒長が5.18mm、粒幅が3.02mm、粒厚が2.11mmであったのに対して、高夜温区では粒長は対照区と大差なく(99%)、粒幅と粒厚が5%水準で有意に減少した(96%)。穂高夜温区では高夜温区とほぼ同様の傾向であったが、対照区比は粒幅で98%、粒厚で97%と対照区との差が小さくなった。茎葉高夜温区では、いずれの粒径も対照区とほとんど差がみられなかった。高昼温区では粒長と粒幅が対照区より小さく(96%)、粒厚は逆に大きかった(108%)。穂高昼温区の粒径は高昼温区とほぼ同様の傾向であったが、対照区比は粒長で98%、粒幅で97%、粒厚で106%といずれも対照区との差が小さくなった。茎葉高昼温区では、粒厚が対照区よりやや大きい傾向にあり、粒長と粒幅は対照区と大差なかった。

本実験では玄米の体積を測定しなかったが、各試験区の玄米体積の指標値として粒長、粒幅、粒厚を掛け合わせた値を算出し、玄米1粒重との関係を調べた(第25図)。その結果、玄米体積の指標値は、

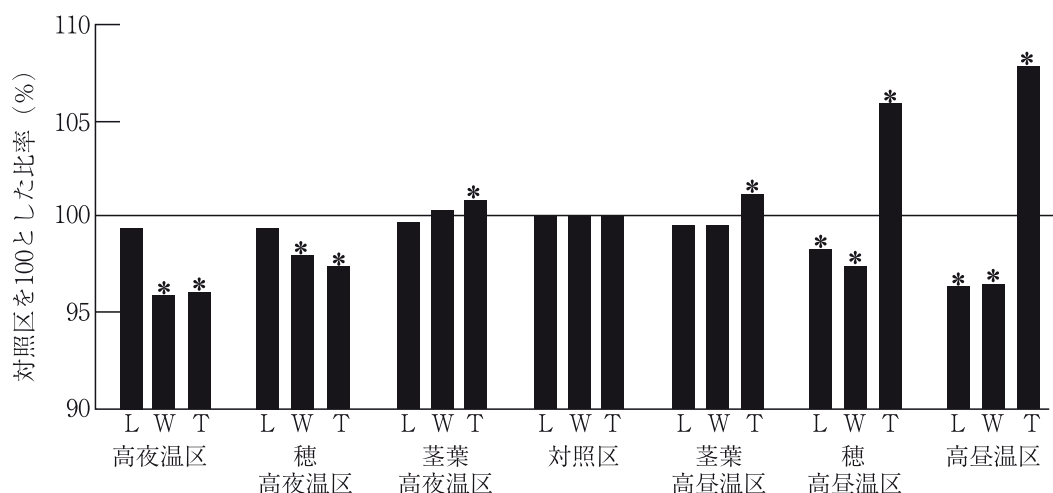


第22図 穂・茎葉別の高温処理が玄米1粒重に及ぼす影響

1993年は穂内の全ての籾を対象に、1995年は穂内の上から4, 5, 6, 7本目の1次枝梗上のそれぞれ上から4, 5番目の籾、計8個のみを対象に調査した。*はDunnnettの多重比較法により対照区と5%水準で有意差があることを示す。誤差線は標準誤差、数字は対照区比(%)を示す。N: 欠測(病気で枯死)。各試験区の温度条件は、第21図を参照。



第23図 穂・茎葉別の高温処理が着粒位置別の玄米1粒重に及ぼす影響 (1993年, キヌヒカリ)
 *: Dunnettの多重比較法により対照区と5%水準で有意差があることを示す。誤差線は標準誤差を示す。
 各試験区の温度条件は、第21図を参照。



第24図 穂・茎葉別の高温処理が玄米の粒長 (L), 粒幅 (W) および粒厚 (T) に及ぼす影響 (1993年, キヌヒカリ, 2次籾)

対照区の粒長は5.18mm, 粒幅は3.02mm, 粒厚は2.11mmであった。*は、Dunnettの多重比較法により対照区と5%水準で有意差があることを示す。各試験区の温度条件は、第21図を参照。

玄米1粒重との間に有意な正の相関関係が認められた。

成熟期の1茎当たり乾物重は、対照区の6.5gに対して、穂高夜温区と穂高昼温区がそれぞれ6.4g, 6.5gと同程度であり、次に茎葉高夜温区が6.2gとやや少なく、高昼温区は6.1g, 高夜温区と茎葉高昼温区は5.8gと5%水準で有意に低下した(第26図)。

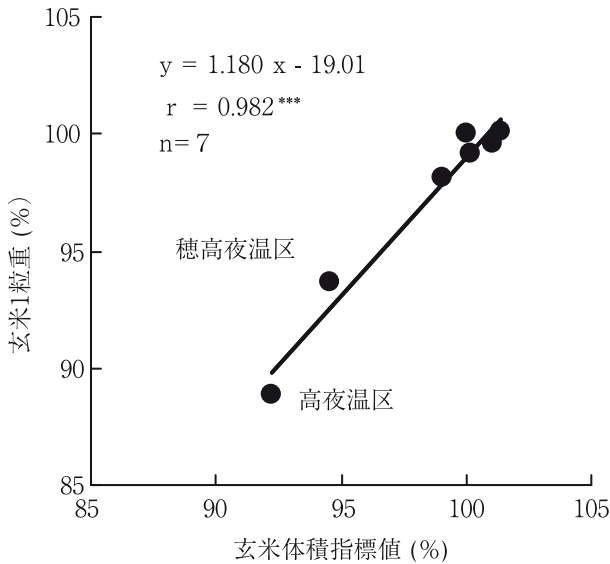
穂重は、玄米1粒重と同様に、高夜温区(2.2g/個体)と穂高夜温区(2.3g/個体)が対照区(2.6g/個体)よりそれぞれ5%水準で有意に小さく、その

ほかの試験区ではいずれも対照区と同程度であった。穂重が1茎当たり乾物重に占める割合は、対照区に比べて穂高夜温区(36%)が5%水準で有意に小さく、茎葉高夜温区(40%)がやや大きかった。

高夜温区, 茎葉高夜温区, 茎葉高昼温区, 高昼温区では茎葉とともに根が高温にあたったが、これらの試験区における茎葉重と根重は、いずれも対照区より小さい傾向がみられた。茎葉重については茎葉高昼温区(2.6g/個体)が対照区(3.1g/個体)に比べて5%水準で有意に低下し、根重については高夜

温区 (0.7g/ 個体) と茎葉高昼温区 (0.7g/ 個体) が対照区 (0.8g/ 個体) に比べて5%水準で有意に低下した。

高夜温区と高昼温区ではいずれの次数の籾でも対



第25図 玄米体積指標値と玄米粒重との関係 (1993年, キヌヒカリ)

玄米体積指標値と玄米1粒重のいずれも、対照区を100とした比率で示した。玄米体積指標値は粒長×粒幅×粒厚で算出した。玄米1粒重は第22図のデータを用いた。***は相関係数が0.1%水準で有意であることを示す。

照区より良質粒歩合が5%水準で有意に低下した (第27図)。これは主に被害粒の増加によるものであったが、未熟粒も両試験区で増加する傾向にあった。また、高昼温区では高次の籾ほど被害粒が増加し、良質粒歩合が低下した。

穂高夜温区と穂高昼温区の良質粒歩合は、いずれの次数の籾においてもそれぞれ高夜温区と対照区、高昼温区と対照区のほぼ中間の値を示した。穂高夜温区と穂高昼温区では、1次籾と2次籾では主に被害粒が増加したが、3次籾では主に未熟粒が増加した。

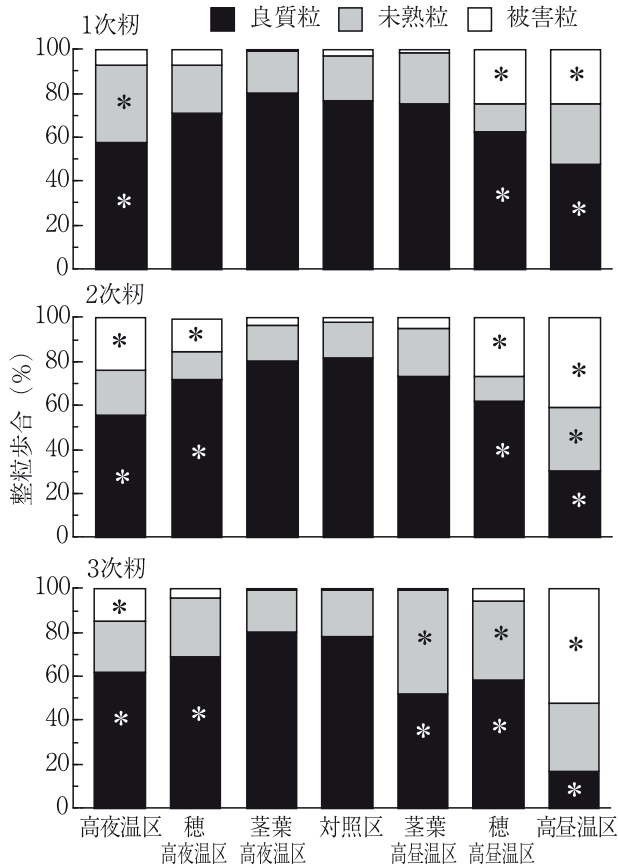
茎葉高夜温区における玄米の外観品質別粒数歩合は、いずれの次数においても対照区と有意差が認められなかった。一方、茎葉高昼温区では、3次籾で対照区に比べて未熟粒が増加し良質粒が減少した。

達観による観察では、未熟粒に分類された玄米は、V章の結果と同様に高夜温区では乳白粒・背白粒・基部未熟粒、高昼温区では背白粒・基部未熟粒のほか、腹白粒・心白粒であった。また、両試験区とも被害粒は玄米表面の茶色が濃い傾向にあった。なお、穂高夜温区と穂高昼温区では、それぞれ高夜温区および高昼温区と玄米外観品質の特徴が類似していた。



第26図 1茎当たり乾物重、部位別乾物重および部位別乾物重割合に及ぼす穂・茎葉別の高温処理の影響 (1993年, キヌヒカリ)

棒内部の数字は各部位の部位別乾物重割合 (%) を示す。数字に枠がある場合は部位別乾物重割合について、棒内部に*がある場合は部位別乾物重について、棒上部に*がある場合は1茎当たり乾物重について、それぞれDunnettの検定により5%水準で対照区と有意差があることを示す。各試験区の温度条件は第21図を参照。



第27図 穂・茎葉別の高温処理が玄米の外観品質に及ぼす影響(1993年, キヌヒカリ)

*はDunnnettの検定により対照区と5%水準で有意差があることを示す。各試験区の温度条件は第21図を参照。

3) 考察

佐藤・稲葉(1973)は、高温の主な感受部位が茎葉ではなく穂であることを明らかにしたが、昼温の効果と夜温の効果を区別していなかった。本研究では、新たに、高昼温ではなく高夜温を穂に曝露することにより玄米1粒重が低下することを明確に示した(第22図)。また、茎葉に高夜温処理を行っても玄米1粒重が低下しなかったことから、茎葉での呼吸昂進による炭水化物不足は高夜温による玄米1粒重低下の直接的な要因ではないと推察された。

1茎当たり乾物重の結果はこの推察を支持している。すなわち、稲体全体や茎葉のみに高夜温あるいは高昼温を曝露すると対照区に比べて1茎当たり乾物重が減少する傾向がみられた(第26図)が、玄米1粒重は必ずしも低下しなかった(第22図)。逆に穂のみを高夜温にした場合には、1茎当たり乾物重が6.4gと、対照区の6.5gに近いレベルまで大きくなったにもかかわらず、玄米1粒重は対照区や高

昼温区より明らかに低下した。このように、高夜温区と穂高夜温区では地上部全重に対する穂重の割合が低く、穂が高夜温条件になると穂への乾物分配率が低下することが示された。これらの結果、1茎当たり乾物重と玄米1粒重との間に相関関係は認められなかった($r = 0.241, n = 18$)。本実験では子実以外の器官の形態形成がほぼ終了した出穂後に温度処理を行っており、1茎当たり乾物重は炭水化物含量をほぼ反映していると推定される。このため、高温があつた稲体部位では山本(1954)が指摘したように呼吸が増大し炭水化物が消耗したものの、玄米1粒重は稲体の炭水化物含量とは連動しなかったと推察された。

また、着粒位置別の玄米1粒重の結果も上記の推察を支持している。すなわち、遮光や止葉剪葉などにより炭水化物が不足した場合の玄米1粒重の低下は弱勢穎果で顕著となる(Nagato and Chaudhry 1970)ことが報告されている。本実験では対照区に比べた玄米1粒重の低下程度が、弱勢である3次穂において特に大きくなることはなかった(第23図)。したがって、これらの試験区における玄米1粒重の低下の主因は茎葉における炭水化物の不足ではないと考えられた。

なお、穂と茎葉の両方が高夜温となっていた高夜温区では、穂高夜温区より玄米1粒重と1茎当たり乾物重が小さかったことから、高夜温が穂に曝露したことによる玄米1粒重の低下は、茎葉での炭水化物の減少により助長されることが推察された。そこで、以下に、高夜温区で高昼温区に比べて地上部全体の1茎当たり乾物重がやや低下した要因を考察したい。これまでの報告から、総光合成速度の適温域は広く、22℃という温度自体は34℃に比べて光合成を抑制する温度ではないと考えられる(村田1961, Vong and Murata 1977)。一方、呼吸速度は22℃から34℃の範囲では温度係数(Q10)が2程度であり(Yamada et al. 1955, 村田1961, 梶1971, サトクリフ1981), 34℃では22℃に比べて2倍強の呼吸速度になると推察される。呼吸速度は暗条件でも日射条件でも同程度に進行するとする報告(Chapman and Graham 1974)があるが、日射条件では暗呼吸が抑制されるとする報告(Mangat et al. 1974)もある。後者の視点に立てば、同じ高温でも昼より夜の呼吸速度が高くなり、物質生産は抑制さ

れることになる。本実験の高夜温区で高昼温区より地上部全体の1茎当たり乾物重がやや低下したのは、この呼吸速度の違いによる可能性もある。

なお、本実験では根に茎葉と同じ温度処理が与えられ(第21図)、根が高夜温あるいは高昼温になることで根重が減少する傾向が認められた(第26図)。しかし、根重は1茎当たり乾物重と同様に玄米1粒重とは連動せず(第22図、第26図)、玄米1粒重に及ぼす根の温度の影響は小さいと考えられた。この結果は、稔実期の地温の影響は小さいことを認めた角田(1964)の報告に符合した。

茎葉高昼温区では稲体の1茎当たり乾物重(第26図)と下位3次籾の玄米1粒重(第23図)が5%水準で有意に低下した。前述のように炭水化物が不足すると特に弱勢穎果の玄米1粒重が低下する(Nagato and Chaudhry 1970)ことから、高昼温を茎葉のみに曝露することにより、理由は不明であるが炭水化物が不足し、弱勢である下位3次籾の玄米1粒重が低下した可能性がある。

V章2. では、高夜温区で玄米の粒幅と粒厚および玄米体積指標値が小さくなること、高昼温区で玄米の粒幅が小さくなるが粒厚が大きくなり玄米体積指標値は対照区と同等であることを認めた。本実験ではこの結果を再確認するとともに、新たに、これら玄米の粒径や体積の違いが、茎葉ではなく穂の高夜温あるいは高昼温によって生じていることを明らかにした(第24図)。粒長については、高夜温区では低下せず、高昼温区で対照区より4%低下し、V章2. よりその低下程度がやや大きかったが、その理由は明らかではなかった。なお、高昼温区や穂高昼温区では、内穎と外穎の間に隙間が生じる、いわゆる割れ籾が登熟途中から多く観察された。この現象は、粒厚が大きいというこれらの試験区に共通する粒径の特徴によって発生したと考えられる。伊藤(2000)は、近年多発する斑点米の一因として、割れ籾の発生によりカメムシが吸汁しやすくなっていることを指摘しており、今後、高昼温条件でもこのような粒径の変化が生じないような育種あるいは栽培的な対策について検討する必要がある。

品質判定機で測定した玄米外観品質は、V章と同様に高夜温区と高昼温区の両方で低下した。本研究では新たに、これら玄米外観品質の低下が、主に穂に高夜温あるいは高昼温が曝露することによって生

じることを明らかにした(第27図)。特に高夜温の場合は、茎葉高夜温区で玄米外観品質の低下がほとんど認められなかったこと、高夜温区と穂高夜温区の玄米外観品質の低下程度が着粒位置の影響をほとんど受けなかったことから、玄米1粒重と同様に茎葉での炭水化物不足の影響は小さかったと考えられた。一方、高昼温区と茎葉高昼温区では高次のいわゆる弱勢の籾ほど良質粒歩合が低下した。Nagato and Chaudhry (1969)は高温により弱勢穎果で乳白粒が発生したことを観察し、その要因として穎果間の養分競合の激化により弱勢穎果で一時的に炭水化物の集積が抑制されたことを指摘した。したがって、高昼温区と茎葉高昼温区では、炭水化物不足が一因で未熟粒が発生したことが推察された。

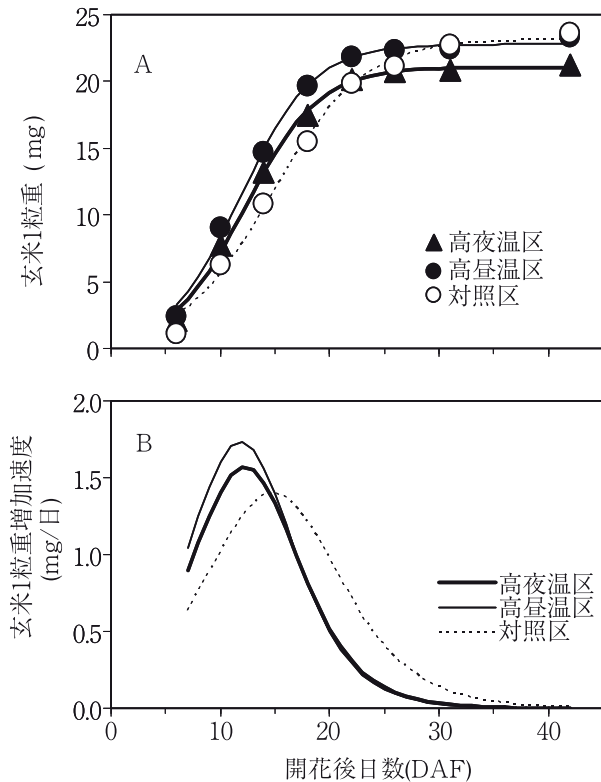
なお、高昼温区および穂高昼温区では心白粒と腹白粒が多く観察されたが、特に心白粒については、同一品種内ではその発現量と粒厚に密接な相関関係が認められている(秋山ら1997)ため、これらの試験区では、粒厚が大きくなる(第24図)という粒形の変化が心白の発現に関与した可能性がある。

3. 玄米1粒重の推移の解析

1) 実験方法

1996年にキヌヒカリを供試品種として、VI章2.と同様の高夜温処理、高昼温処理、対照温度処理が玄米1粒重の推移に及ぼす影響を解析した。栽培方法は移植日を6月21日としたほかはVI章2.の1995年とほぼ同様とした。供試材料は止葉葉位が13で8月10日に収穫した個体とし、穂の上から4, 5, 6, 7本目の1次枝梗上の、それぞれ上から4, 5番目の籾、計8粒/穂(8月11日に開花を観察)を用いた。これらの籾の開花後2日目にあたる8月13日から成熟期の9月22日まで自然光型人工気象室にポットを入れて、温度処理を行った。人工気象室内の光合成有効放射(PAR)は、処理後30日間の10時から14時の平均で $825 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (快晴日で $1575 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、相対湿度は $80\% \pm 15\%$ であった。開花後6, 10, 14, 18, 22, 26, 31, 42日目の8回、1試験区当たり各回6~14穂(平均9穂)ずつ採取し、ピンセットで前述の着粒位置の玄米を取り出して、通風乾燥機で 130°C 20時間の乾燥後の重量を測定した。

玄米1粒重の推移はロジスティック曲線を示す以



第28図 各試験区の玄米1粒重の推移 (A) と玄米1粒重増加速度の推移 (B)

高夜温区は 22/34℃, 高昼温区は 34/22℃, 対照区は 22/22℃。各試験区の温度条件は第 17 図を参照。A 図の標準誤差はシンボルの幅より小さい (n=6 ~ 14)。A 図の大線は高夜温区: $g=21.08/(1+\exp(3.65-0.30 \times \text{DAF}))$, $R^2=0.997$, 細線は高昼温区: $g=22.79/(1+\exp(3.61-0.30 \times \text{DAF}))$, $R^2=0.996$, および対照区: $g=23.17/(1+\exp(3.57-0.24 \times \text{DAF}))$, $R^2=0.994$ 。B 図の各線は A 図の回帰式を微分して得た。

下の式 (3) (Ⅲ章 3. 参照) で回帰した。

粒重増加速度の推移は、式(3)を微分した以下の式(4)で推定した。

$$R=A \kappa \cdot \exp(-(\lambda + \kappa \cdot t)/(1 + \exp(-(\lambda + \kappa \cdot t))))^2 \quad (4)$$

ここで、R は粒重増加速度、A, κ , λ , t は式(3)と同様である。これらの解析方法は、Darroch and Baker (1990) の報告に準じた。

2) 結果

成熟期における高夜温区の玄米1粒重は 21.2mg と、高昼温区および対照区に比べて 9 ~ 10% 小さく、その差は 0.1% 水準で有意であった (第 28A 図)。粒重増加の推移をロジスティック曲線で回帰した結果、寄与率はいずれの試験区においても 99.4% 以上だった。高夜温区の粒重増加期間は 22.4 日と、高昼温区の 21.5 日とほぼ同じで、いずれも対照区の 27.0 日より明らかに短かった (第 28B 図)。

高夜温区の最大粒重増加速度は 1.57mg / 粒 / 日と、高昼温区の 1.73mg / 粒 / 日より明らかに小さかったが、対照区の 1.40mg / 粒 / 日より大きかった。最大粒重増加速度に達する開花後日数は高夜温区では高昼温区とほぼ同じ 12 日目で、対照区の 15 日目より早かった。高夜温区と高昼温区における粒重増加速度の差は、登熟初期 (開花後 6 ~ 10 日目) からわずかに認められ、その差が最大に達したのは開花後 11 日目であった (第 28B 図)。

3) 考察

本研究では、高昼温条件に比べて高夜温条件で玄米1粒重が低下する要因が、粒重増加期間の短縮ではなく粒重増加速度の低下、特に粒重増加速度の最大期頃の速度の低下であることが明らかになった (第 28B 図)。なお、高夜温と高昼温のいずれの条件でも粒重増加期間は対照温条件よりも短縮した。この点について、従来、高温条件では粒重増加期間が短縮することが示されている (Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1989, Wilhelm et al., 1999) が、本研究では新たに、高温となる時間帯が昼か夜にかかわらず、日平均気温の上昇に伴って粒重増加期間が短縮することが示された。これらの結果から、高夜温条件では高温による粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の上昇で補償できずに玄米1粒重が低下し、高昼温条件では、粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の上昇で補償し成熟期の玄米1粒重がほとんど低下しなかったとみることができる。

なお、高温による粒重増加期間の短縮については、ソース器官・シンク器官・転流器官での高温による老化、例えば葉積の減少 (Spiertz et al. 1971) や光合成活性の低下 (Chowdhury and Wardlaw 1978)、胚乳における酵素活性の低下 (Chevalier and Lingle 1983)、同化産物の輸送経路である珠心表皮の退化 (岩澤ら 2003) などと関係があると考えられる。このため、これら老化に関連する生理的变化が、高温となる時間帯が昼か夜にかかわらず日平均気温の上昇によって生じるのか、今後検討する必要がある。

高温が昼ではなく夜に与えられた場合になぜ粒重増加速度が低下するのかについては、次の項以降で検討したい。

4. 玄米1粒重, 玄米糖濃度, ^{13}C 転流率の日変化の解析

1) 実験方法

1996年と1997年に高夜温区, 高昼温区, 対照区の玄米1粒重の日変化を調査した。1997年の移植日は7月11日としたが, それ以外の栽培方法と玄米1粒重の測定方法は, 両年ともVI章3. とほぼ同様とした。なお, 供試個体の出穂日は, 1996年が8月10日, 1997年が8月27日であり, 両年とも止葉葉位が13の個体を用いた。玄米の採取時期は, 1996年が開花後14日目6:00~15日目18:00までの間の12時間おきの4時期で, 1997年が開花後6日目6:00~8日目6:00, 12日目6:00~14日目6:00, 19日目6:00~21日目6:00の間の12時間おきの15時期とした。1試験区当たりの各採取時期における供試ポット数および個体数は, 1996年が2ポット・7~14個体, 1997年は4~10ポット・6~11個体とした。採取玄米は1996年ではVI章3. と同様の着粒位置の8粒/個体で, 1997年では上から2~7番目の1次枝梗上の上から3~6番目の着粒位置の範囲の20粒/個体とし, いずれの場合でも着粒位置による開花日の違いはほとんどなかった。

次に, 玄米1粒重を測定した玄米を微粉碎し, Fujita et al. (1994) に準じてアンスロン硫酸法(福井1990)で糖濃度を定量した。1996年には各採取時期のポットごとに, 1997年には玄米1粒重の測定個体の中から1穂朶数が81~86粒の2個体を個体別に1996年と同様の方法で定量した。

さらに, 上記の1997年の材料を用い, 出穂後16日目の9:00から11:00の2時間, 止葉葉身あるいは穂にビニール袋をかけて密閉し, 外から注射器を刺し, 中に設置したフィルムケース内の $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ 1g (99 atom% ^{13}C) に40%の乳酸4mlを滴下することにより $^{13}\text{CO}_2$ を発生させ, 同化させた。同化処理時間の光合成有効放射束密度(PAR)の平均値は $902 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 最高で $1695 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ であった。7時間後の18:00(昼温処理終了時)と24時間後の翌11:00に各3個体(反復)を地際から抜き取り, 直ちに80°Cで48時間通風乾燥した。乾燥後, 止葉葉身に同化した場合は, 玄米, 籾殻+枝梗+穂軸, 第1節間, 止葉葉鞘, 止葉葉身, その他(第2~5節間, 第2~5葉鞘, 第2~5葉身)

の6部位, 穂に同化した場合は, 玄米, 籾殻, 枝梗, 穂軸, 第1節間, その他(第2~5節間, 止葉葉鞘, 第2~5葉鞘, 止葉葉身, 第2~5葉身)の6部位に分け, 微粉碎した。安定同位体比質量分析計(ANCA-SL, Europa Scientific, Franklin, OH)で各部位の ^{13}C atom%を測定し, 式(5)により ^{13}C 含有量(μg)を算出した。

$$A = W \times B \times (C - D) \quad (5)$$

ここで, Aは ^{13}C 含有量, Wは部位別乾物重, Bは部位別炭素含有率, Cは部位別の ^{13}C 存在比, Dは ^{13}C 自然存在比(1.09863%;標準物質グリシンで測定)である。各部位の ^{13}C 分配率(%)は, 個体全体に対する各部位のAの比率とした。

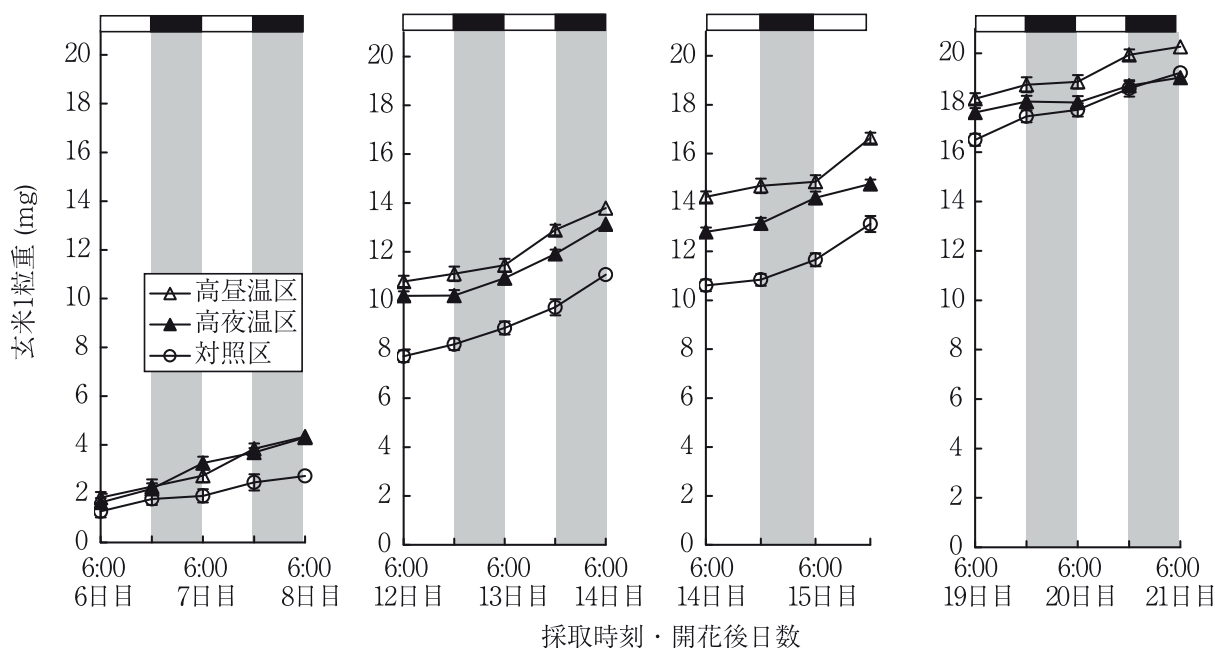
2) 結果

第29図に示したように, 玄米1粒重は, 開花後12日目以降で高昼温区が高夜温区より有意に大きかった。また, 開花後6~15日目の粒重増加速度は, 高夜温区では夜が昼の2.1倍で有意に大きかったのに対して, 高昼温区では有意な差ではなかったが, 逆に昼が夜より高い傾向にあった(第24表)。対照区では昼と夜で大差がなかった。

玄米糖濃度については, 第30図に示したように高昼温区では昼夜による変動が小さく, 開花後日数の経過とともに一様に低下する傾向にあったが, 高夜温区では夜に大きく低下し, 昼に上昇する傾向にあった。なお, 各試験区の測定期間を通した平均値は, 開花後12~14日目に測定した1997年では高夜温区が2.47%, 高昼温区が3.02%, 開花後14~15日目にかけて測定した1996年では高夜温区が1.94%, 高昼温区が2.22%と, いずれの時期・年次でも高夜温区が低かった。

止葉葉身に同化して7時間後の昼温処理終了時における稲体の ^{13}C の各部位への分配率(第25表)は, 高昼温区では玄米で19%, 籾殻, 枝梗, 穂軸など玄米以外の穂部で6%, 止葉葉鞘で10%であり, 止葉葉身への残存率は58%であった。一方, 高夜温区での分配率は, 玄米で1%に過ぎず, 91%が止葉葉身へ残存した。

24時間後の分配率は, 高夜温区では玄米で急増して65%となったが, 高昼温区の玄米の70%には及ばなかった。止葉葉身への分配率は, 高夜温区で19%に激減したが高昼温区の15%よりは大きく, 高夜温区では止葉葉身への残存率が大きかった。



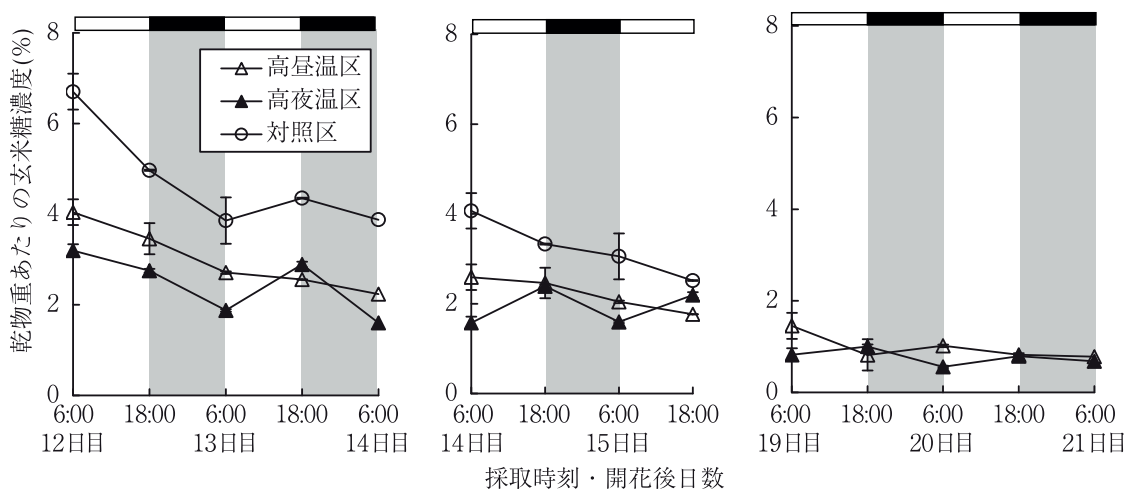
第29図 玄米1粒重の日変化の推移

グラフ上部の黒と内部の灰色は夜温，それ以外は昼温の設定時間を示す。A, B, Dは1997年，Cは1996年の値。各試験区の温度条件は第17図を参照。誤差線は標準誤差を示す (n=6~14)。

第24表 開花後6~15日における粒重増加速度の日変化

時間帯	対照区 (22/22℃)	高夜温区 (22/34℃)	高昼温区 (34/22℃)	高夜温区 - 高昼温区間
昼 (6:00~18:00)	0.65 ± 0.18	0.49 ± 0.10	0.90 ± 0.26	ns (p=0.0503)
夜 (18:00~6:00)	0.68 ± 0.22	1.01 ± 0.14	0.50 ± 0.12	**
昼-夜間	ns	**	ns (p=0.1143)	

第29図A~Cの値を用いて平均値±標準誤差を算出した(昼はn=6, 夜はn=5)。各試験区の温度条件は第17図を参照。**: 1%水準で有意であることを示す。



第30図 玄米糖濃度の日変化の推移

グラフ上部の黒と内部の灰色は夜温，それ以外は昼温の設定時間を示す。A, Cは1997年，Bは1996年の値。Cでは対照区は測定しなかった。誤差線は標準誤差を示す (n=2)。

第25表 出穂後16日目の止葉葉身と穂にそれぞれ¹³C₂を2時間同化した後の各部位へにおける¹³Cの存在量とその割合

同化器官	採取時間 (同化後時間)	試験区	全体	玄米	粳穀 ¹⁾	枝梗	穂軸	第1節間	止葉葉身	止葉葉鞘	その他 ²⁾
穂	7時間後 (昼温処理終了時)	高夜温区	1273 (78)	431 (33)	506 (33)	154 (25)	54 (2)	37 (5)	-	-	91 (12)
			100 ³⁾	34 (2)	40 (1)	12 (1)	4 (0)	3 (0)			7 (1)
		高昼温区	1612 (138)	669 (75)	559 (51)	185 (6)	64 (3)	29 (4)	-	-	106 (34)
			100	41 (1)	35 (1)	12 (1)	4 (0)	2 (0)			7 (2)
	24時間後	高夜温区	1209 (60)	796 (38)	299 (13)	51 (6)	25 (4)	23 (5)	-	-	15 (5)
			100	66 (1)	25 (0)	4 (0)	2 (0)	2 (0)			1 (0)
	高昼温区	1348 (152)	957 (96)	300 (31)	49 (6)	25 (5)	14 (8)	-	-	4 (9)	
		100	71 (1)	22 (1)	4 (0)	2 (0)	1 (1)			0 (1)	
止葉葉身	7時間後 (昼温処理終了時)	高夜温区	3736 (383)	52 (11)	29 (9)	-	-	19 (9)	3394 (395)	173 (44)	70 (65)
			100	1 (0)	1 (0)			1 (0)	91 (3)	5 (1)	2 (2)
		高昼温区	2988 (245)	583 (129)	186 (32)	-	-	56 (9)	1722 (73)	305 (30)	135 (27)
			100	19 (3)	6 (1)			2 (0)	58 (4)	10 (0)	5 (1)
	24時間後	高夜温区	3057 (166)	1987 (113)	304 (36)	-	-	41 (5)	599 (134)	99 (31)	27 (2)
			100	65 (5)	10 (1)			1 (0)	19 (4)	3 (1)	1 (0)
	高昼温区	2649 - ⁴⁾	1855 -	183 -	-	-	29 -	401 -	141 -	41 -	
		100	70 -	7 -			1	15	5	2	

1) 止葉葉身に同化した場合の粳穀の欄は、粳穀、枝梗、穂軸を合計した値を示す。2) その他の欄は穂に同化した場合で止葉葉身、第2～5葉身、止葉葉鞘、第2～5葉鞘、第2～5節間を含み、止葉葉身に同化した場合で第2～5葉身、第2～5葉鞘、第2～5節間を含む。3) 下段の斜体字は全体を100とした各部位の比率(%)を、括弧内は標準誤差をそれぞれ示す(n=3)。4) 止葉葉身に同化した場合の24時間後の高昼温区は反復なし。

次に、穂に同化して7時間後の¹³Cの各部位への分配率は、高昼温区では玄米で41%、粳穀に35%、枝梗に12%、穂軸に4%であったのに対して、高夜温区では玄米で34%と高昼温区より少なく、粳穀への分配率が40%と高昼温区より大きかった。24時間後には、高夜温区で玄米への分配率が66%に倍増したが、高昼温区の玄米への分配率71%には及ばなかった。また、粳穀への分配率は高夜温区で25%に減少したが高昼温区の22%よりは多かった。

地上部全体の¹³C含量は、穂に同化した場合の7時間後では高夜温区が高昼温区より少ない傾向が、止葉葉身に同化した場合の7時間後で高夜温区が高昼温区より多い傾向がそれぞれ認められたが、その他の場合は両区間に大差がなかった。

3) 考察

玄米1粒重の日変化については、松島ら(1957)が圃場で出穂後15～22日の6:00と18:00に多数の穂を採取することにより測定し、昼が夜の3.4倍の粒重増加速度になったことを報告している。本実験では、人工気象室で昼と夜の温度を変えて、出穂後12～15日の6:00と18:00に玄米1粒重を

測定したところ、34/22℃の高昼温区では昼が夜の2.2倍の粒重増加速度となり上記の報告に近い値となったが、22℃/34℃の高夜温区では逆に夜が昼の2.3倍となった。また、1日を通して22℃一定の対照区では、昼と夜の粒重増加速度に大きな差は認められなかった。これらの結果は、玄米1粒重の増加の日変化は主に気温の日変化に対応しており、日射の有無よりも気温の高低が粒重増加速度に大きく影響を与え、22℃よりも34℃の高温の時間帯に粒重増加速度が大きくなることを示している。

¹³Cをトレーサーとした同化実験でも上記と同様の結果が得られた。すなわち、同化部位が止葉の場合では特に、高夜温区では22℃の昼が終わる18:00時の玄米への¹³Cの分配率が1%と極めて低く、止葉への残存率が9割と高かったが、高温の時間帯である夜を経た24時間後の玄米への分配率は65%に増加した。一方、高昼温区では34℃の昼が終わる18:00にすでに玄米への¹³Cの分配率が2割程度と高夜温区より明らかに高く、止葉への残存率も6割弱と低かった。

ここで、炭素の転流速度の温度反応について考察したい。篩管における炭水化物の転流には「能動輸

送」, すなわちエネルギーを消費するポンプのような機構が働いており, 転流速度が温度反応するのはその現れであると考えられている (Moorby 1981)。イネの登熟期における茎葉から穂への炭水化物の転流速度は 30℃ 程度までの範囲では高温ほど速いことが指摘され (松島・和田 1959, 楊ら 2005), 本実験で登熟盛期の昼夜いずれでも 22℃ より 34℃ において穂への炭素分配率が高かったのは, このような転流速度の温度反応の影響を大きく受けたためと考えられた。

本実験ではさらに, ^{13}C の同化 24 時間後の玄米への分配率が高昼温区に比べて高夜温区で小さいという結果が得られた。この要因としては, 玄米での呼吸による炭水化物の消費が盛んになって ^{13}C の分配が少なくなった可能性も残されている。しかし, VI 章 2. の結果から, 穂のみに高夜温を曝露した場合と高昼温を曝露した場合とで 1 茎当たり乾物重に差が認められなかったことから, 高昼温に比べて高夜温が玄米での呼吸による炭水化物の消費を盛んにした可能性は小さい。したがって, 同じ 34℃ という温度にあったとはいえ高夜温区の夜では高昼温区の昼よりも, 炭水化物, すなわちイネの転流形態である糖の玄米への転流速度は小さかったとみられた。

また, 玄米糖濃度の日変化を調べたところ, 高夜温区の夜では高昼温区の昼より玄米糖濃度が大きく低下した。玄米糖濃度が低下する要因としては, (1) 玄米への糖の転流速度が小さい, (2) 玄米でのデンプン合成速度が大きい, (3) 玄米での糖の呼吸速度が大きいことが考えられる。しかし, (2) のデンプン合成については, 前述したように, この時期の粒重増加速度が高夜温区で高昼温区より小さかったこと (VI 章 3.) から, 高昼温区の昼より高夜温区の夜でデンプン合成が盛んであったとは考えにくい。また, (3) については前述のとおり玄米での呼吸消耗が高夜温区で特に多かったとは考えられない。したがって, 本実験の高夜温区で夜に玄米糖濃度が大きく低下し, 同じ 34℃ であった高昼温区の昼よりもその低下程度が大きかったのは, 玄米への糖の転流速度が小さかったためと考えられる。

このように玄米への糖の転流速度が低下した要因としては, 篩管での転流速度を規定する大きな力として古くから支持されてきた圧流説 (Münch 1930) の輸送機構が働いた可能性がある。圧流説では糖濃

度がソース側で高くシンク側で低いために浸透圧差が発生し, このことがソースからシンクに向かって溶液流を発生させるとしている。ソース側の糖濃度は, 光合成速度を反映して昼に上昇し夜に低下する (松島ら 1957, 長谷川・西川 1957) ことから, 本実験の高夜温区の夜間では, 高昼温区の昼間よりも茎葉における糖濃度が低く, 玄米との糖濃度の落差が小さくなり, このために玄米への糖の転流速度が低下した可能性がある。

5. 玄米含水量の推移の解析

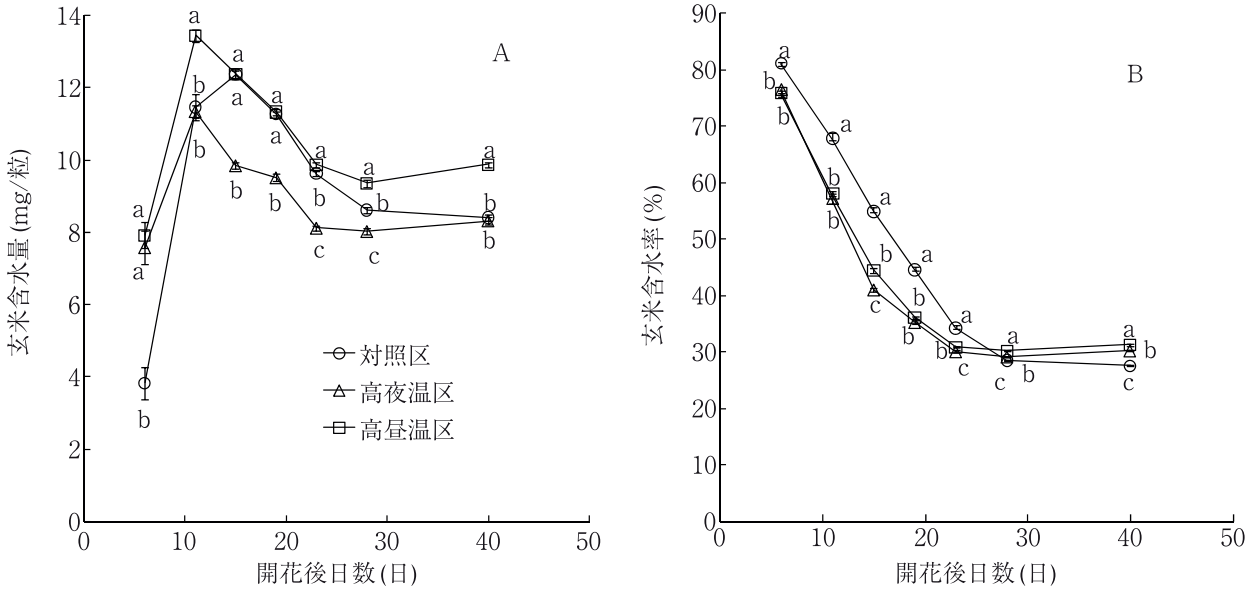
1) 実験方法

V 章 2. で示した 1993 年の供試材料を用い, 開花後 6, 11, 15, 19, 23, 28, 40 日目の 7 回, 1 試験区当たり各回 10 ~ 16 穂ずつ採取し, ピンセットで VI 章 3. と同じ着粒位置の 8 粒 / 穂の玄米を取り出して, 生重を測定後, 通風乾燥機で 130℃ 20 時間の乾燥後の重量を測定した。玄米含水量は玄米 1 粒重の生重から乾物重を引いた値とした。また, 玄米含水率は玄米 1 粒重の生重に占める玄米含水量の比率 (%) とした。

2) 結果

第 31A 図に玄米含水量の推移を示した。いずれの試験区でも玄米含水量は開花後 2 週間目前後にかけて急激に増加し, その後徐々に減少した。なお, 高夜温区と高昼温区では開花後 6 日目には差が認められなかったが, 11 日目に現れた最大値は高夜温区 (11.3mg) で高昼温区 (13.5mg) より小さくなり, その後 40 日目まで両区の差はほぼ同程度で推移した。一方, 対照区では高夜温区と高昼温区に比べて開花後 6 日目の含水量が少なく, 最大値 (12.4mg) は開花後 15 日目に現れた。また, 対照区では, 高夜温区, 高昼温区と異なり, 開花後 40 日目まで玄米含水量が減少し続けた。

玄米含水率は, いずれの試験区でも開花後 6 日目から 28 日目にかけて低下したが, 高夜温区と高昼温区では対照区に比べて開花後 15 日目までの低下速度が大きかった (第 31B 図)。高夜温区と高昼温区の玄米含水率の推移はほぼ同様であったが, 開花後 15 日目に高夜温区 (41.0%) が高昼温区 (44.5%) より有意に低かった。なお, 3 試験区とも, 開花後 28 日目には玄米含水率は約 29% となった。その後, 対照区では開花後 40 日目まで玄米含水率が低下し



第31図 玄米含水量 (A) と玄米含水率 (B) の推移に及ぼす夜温と昼温の影響

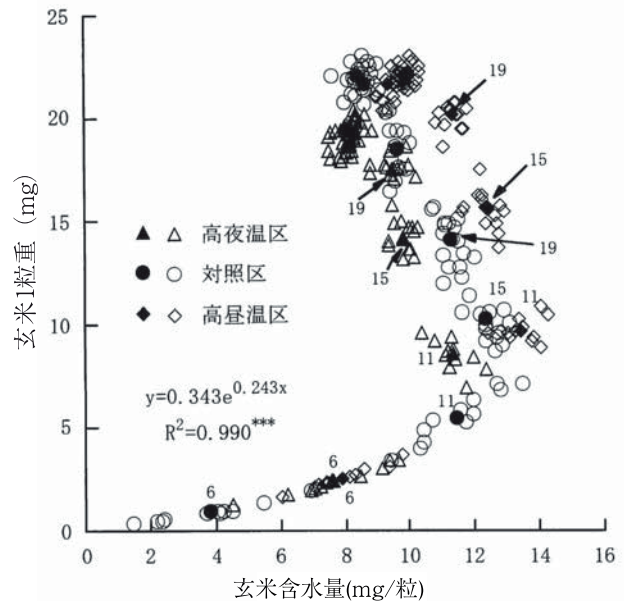
各試験区の温度条件は第17図を参照。誤差線は標準誤差を示す (n=6~14)。異なるアルファベットの文字間には Tukey-Kramer法により 5%水準で有意差があることを示す。

続けて3試験区の中で最低となったが、高夜温区と高昼温区では開花後28日目から40日目にかけてわずかに増加する傾向にあった。

次に、玄米含水量と玄米1粒重の関係を第32図に示した。玄米含水量が最大に達するまでの期間では、玄米含水量と玄米1粒重の間には試験区を問わずほぼ同様の指数関数の関係が認められた。玄米含水量が最大に達した後は、いずれの試験区でも玄米含水量の低下とともに玄米1粒重が増加したが、両者の関係は試験区によって大きく異なり、同レベルの玄米1粒重で比較すると玄米含水量は高夜温区で低く、高昼温区で高く、対照区では両者の間に位置した。

3) 考察

本実験では、開花後11日目に現れる最大玄米含水量が、高夜温条件では高昼温条件に比べて低いことが明らかになった (第31A図)。これまでに、トウモロコシにおいて、最大子実含水量は最大子実容積すなわちシンク容量を示すと考えられ (Westgate and Boyer 1986)、最大子実含水量と粒重増加速度および最終粒重との間に密接な関係があることが認められている (Borrás et al. 2003)。このため、本研究においても、高夜温区での粒重増加速度と玄米1粒重の低下には、最大玄米含水量の低下、すなわち胚乳容量の低下が関係している可能性がある。し



第32図 登熟の進行に伴う玄米含水量と玄米1粒重との関係の推移

白抜き記号は個別別の値を示す。黒塗り記号は開花後日数別の平均値 (n=6~14) を示し、数字は開花後日数を示す。図中の指数関数は、3試験区の開花後6日目および対照区の11日目のデータを用いた回帰式 (***) : 0.1%水準で有意)。

たがって、高夜温区では高昼温区に比べて、胚乳容量が小さくなったために粒重増加速度が小さくなり、最終粒重が小さくなったことが示唆される。なお、含水量が最大となる時期にはすでにデンプン蓄積が開始されているため、この時期の含水量に乾物

重を加えた玄米生重が胚乳容量を示す指標として適当であると考えられる。この観点から、開花後11日目の玄米生重を比較すると、高夜温が19.9mg、高昼温区が23.2mgとやはり明らかに高夜温区が少なかった。また、対照区では最大玄米含水量は高昼温区よりやや少なかったが、その時点の玄米生重は22.6mgと高昼温区に近い値となり、胚乳容量は高昼温区に近い大きさを確保できたとみなすことができた。

なお、玄米含水量は玄米への水の流入量と玄米からの水の流出量の差し引きで決まると考えられ、高夜温区では高昼温区より水の流入量が少なかったのか、流出量が多かったのかについて本実験では明らかではなく、今後の課題である。

6. 胚乳細胞の数と大きさの解析

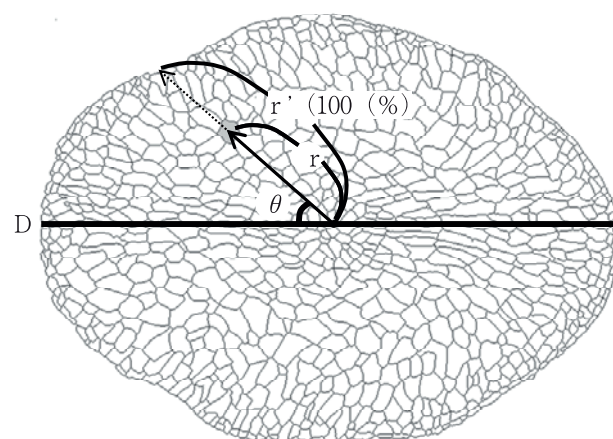
1) 実験方法

1997年にⅥ章4.と同様にポット栽培した個体を用い、穂の上から5,6本目の1次枝梗上の、それぞれ上から4,5番目の籾、計4粒/穂を供試した。これらの籾の開花後2日目にあたる8月31日から成熟期の10月8日まで、Ⅵ章3.と同様の高夜温処理、高昼温処理、対照温度処理を与えた。処理後30日間の10時から14時の光合成有効放射束密度(PAR)は平均で $713 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (快晴日で $1430 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、相対湿度は $80\% \pm 15\%$ であった。開花後15, 18, 21, 24, 27, 39, 40日目の7回、1試験区当たり3~5穂ずつ採取し、ピンセットで前述の着粒位置の玄米を取り出してデジタルノギスで玄米の長さ、幅、厚さを測定した。測定した玄米はFAA(ホルマリン、酢酸、70%エタノールを5:5:90の比で混合)に入れて1ヶ月以上固定した。高夜温区と高昼温区では開花後24日目、対照区では開花後30日目の玄米を胚乳細胞の解析に用いた。玄米は水洗後、マイクロスライサー(DTK-1000, D. S. K.)で玄米中央部から約 $20 \mu \text{m}$ 厚で横断切片を作成し、トルイジンブルーで染色した。この切片の顕微鏡写真(倍率40倍, 35mmカメラ)を撮影後、写真画像の上に乗せたOHPシートに、トルイジンブルーに濃く染まる糊粉細胞を除いた胚乳細胞の輪郭(細胞壁)を製図用ペンで写し取った。この胚乳細胞像をスキャナーでパソコンに取り込み、Adobe Photoshop 6.0(Adobe systems inc.USA)で2値化

した。胚乳細胞の配列から決定した胚乳中心点(星川1967a)を赤くマークした後、各細胞の位置を胚乳中心点からの距離(r)と角度(θ)で表し、各細胞の面積を算出した。なお、各細胞の位置を示す点としては、画像解析で求めた細胞の重心を用いた。また、距離 r は、第33図に示したように、角度 θ における胚乳中心点から胚乳輪郭までの距離 r' を100%とした比率(%), θ は背部維管束方向を0度とした180度までの角度とした。胚乳細胞像の上半分と下半分は0度と180度の点を結んだ線を境としてほぼ線対称であったので、角度別に細胞の数と面積を解析する場合には上下の平均値で表した。例えば85~95度における細胞の数と面積は、265~275度のそれらとの平均値とした。また、細胞壁にあたる細胞輪郭線の面積は各細胞の面積に含めたため、各細胞の面積の合計は胚乳横断面積に等しい値となった。なお、長戸・河野(1963)の報告に準じて、胚乳中心点から0度および180度の方向の胚乳輪郭までの距離をそれぞれ胚乳の背径および腹径として算出した。これらの画像解析の計算は米丸淳一博士(現農業生物資源研究所)の作成したプログラムにより行った。

2) 結果

高夜温区と高昼温区では開花後24日目、対照区では開花後30日目に、それぞれ玄米の長さ、幅、厚さが最大値に達していた。第26表にこれらの時期の粒径を示した。玄米の長さは高昼温区でやや小



第33図 玄米横断面における胚乳細胞の極座標
矢印は灰色で示した胚乳細胞における重心を示す。 r は胚乳中心点から灰色の細胞の重心までの距離(胚乳輪郭までの距離 r' を100%とした比率(%)), θ は胚乳中心点を起点として背部維管束(D)への方向と灰色の細胞の重心への方向に挟まれた角度。

さい傾向があったものの3試験区間に有意差は認められず、幅は高夜温区で対照区より減少した。玄米の厚さは高昼温区より高夜温区で明らかに小さかった。なお、画像解析で計測した背径は高夜温区が1.51 mmと、対照区の1.80, より小さかった。腹径は3試験区で大差がなかった。

玄米横断面の胚乳面積は、対照区と高昼温区に比べて高夜温区で有意に小さかった(第27表)。玄米横断面の胚乳細胞数は、高夜温区と高昼温区ではほぼ同じで、いずれも対照区より有意に多かった。これに対して胚乳細胞1個当たりの面積(以下、細胞面積とする)は、高昼温区と対照区に比べて高夜温区で有意に小さかった。対照区の細胞面積は3試験区の中で最大であった(第27表)。細胞面積は胚乳中心点から胚乳輪郭に向けた距離によって大きく変化し、いずれの試験区でも胚乳中心点からの距離が50~60%の領域で最大となった(第34B図)。また、この距離が30~80%の領域で高夜温区と高昼温区の細胞面積の差が大きく、特に60~80%の領域で5%水準の有意差が認められた。なお、対照区ではどの距離においても高夜温区、高昼温区のいずれよ

りも大きかった。次に、第35B図に示したように、背部維管束方向を0度とした角度による細胞面積の変化は、胚乳中心点からの距離による変化ほどには大きくなかったものの、対照区では背部維管束に近い0~30度の方向で他の方向に比べて細胞面積が大きかった。これに対して、高夜温区と高昼温区では特に0度の背部維管束方向で他の方向に比べて細胞面積が小さかった。このため背部維管束方向では、高夜温区あるいは高昼温区と対照区との間の細胞面積の差が大きくなった。高夜温区と高昼温区との間の細胞面積の差は角度によって大きくは変わらなかったが、0~60度と180度において5%水準の有意差が認められた。

胚乳細胞数は、胚乳中心点から輪郭に向かって多くなり、特に胚乳輪郭に近い領域で急増した(第34A図)。対照区では高夜温区と高昼温区に比べて、胚乳中心点からの距離にかかわらず胚乳細胞数が少なかった。高夜温区と高昼温区の間には、いずれの距離でも有意差は認められなかった。背部維管束方向を0度とした角度による解析では、全ての試験区で90度の方向、すなわち横径方向で胚乳細胞数が

第26表 夜温と昼温が玄米の粒径に及ぼす影響

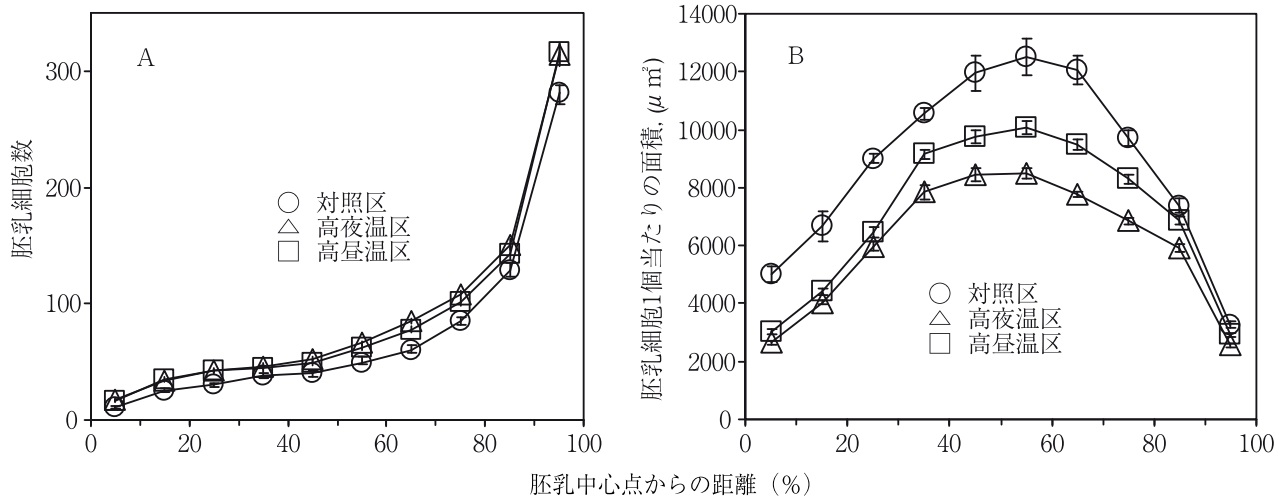
試験区	昼温/夜温 ¹⁾ (°C)	粒長 (mm)	粒幅 (mm)	粒厚 (mm)
対照区	22/22	5.47±0.03 ^{2) 3)} a	3.12±0.02 a	2.12±0.01 b
高夜温区	22/34	5.54±0.02 a	3.00±0.03 b	2.07±0.01 b
高昼温区	34/22	5.48±0.04 a	3.05±0.03 ab	2.21±0.02 a

1) 各試験区の温度条件は第17図を参照。2) 平均値±標準誤差。対照区では開花後30日目の16粒を供試し、高夜温区と高昼温区では開花後24日目の各12粒を供試した。3) 異なるアルファベット文字間にはTukey-Kramer法により5%水準で有意差があることを示す。

第27表 夜温と昼温が玄米横断面における胚乳面積、胚乳細胞数および胚乳細胞1個当たりの面積に及ぼす影響

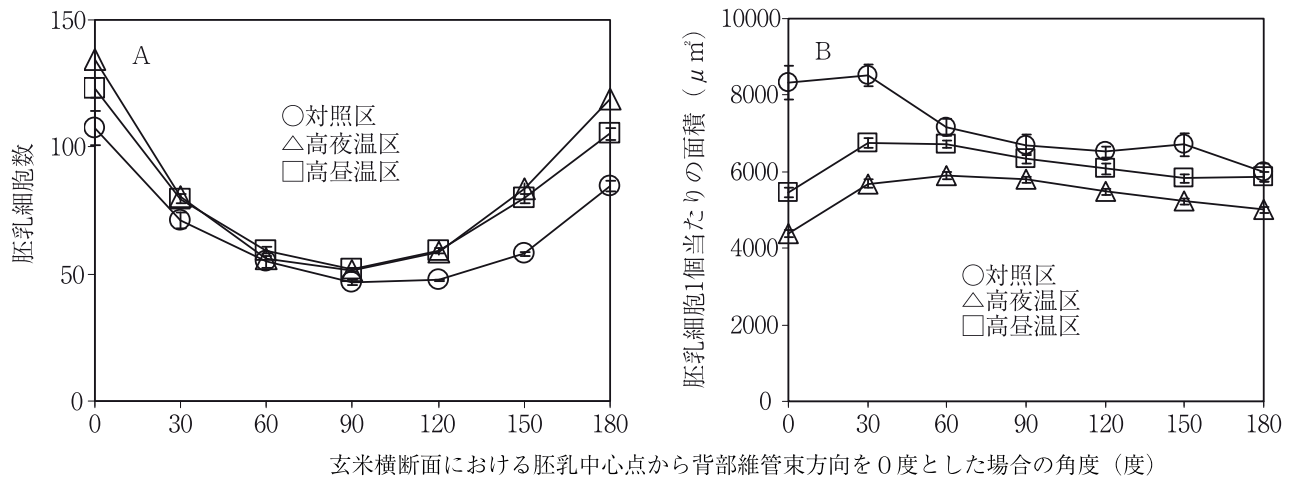
試験区	昼温/夜温 ¹⁾ (°C)	胚乳面積 (mm ² /粒)	胚乳細胞数 (個)	胚乳細胞1個 当たりの面積 (10×μm ²)
対照区	22/22	5.32±0.13 ^{2) 3)} a	748±30 b	717±38 a
高夜温区	22/34	4.84±0.09 b	915±20 a	530±13 c
高昼温区	34/22	5.42±0.09 a	888±26 a	614±19 b

1) 各試験区の温度条件は第17図を参照。2) 平均値±標準誤差。対照区では開花後30日目の5粒を供試し、高夜温区と高昼温区では開花後24日目の各10粒を供試した。3) 異なるアルファベット文字間には、Tukey-Kramer法により5%水準で有意差があることを示す。



第34図 玄米横断面における胚乳中心点からの距離別の胚乳細胞数 (A) と胚乳細胞1個当たりの面積 (B) に及ぼす夜温と昼温の影響

例えば横軸の15%は胚乳中心点から胚乳表層に向かって10~20%の領域における胚乳細胞数 (A) と平均胚乳細胞面積 (B) を示す。誤差線は標準誤差を示す (n=5~10)。



第35図 玄米横断面における胚乳中心点から背部維管束方向を0度とした場合の角度別の胚乳細胞数 (A) と胚乳細胞1個当たりの面積 (B) に及ぼす夜温と昼温の影響

各試験区の温度条件は第17図を参照。誤差線は標準誤差を示す (n=5~10)。

少なく0度と180度の方向、すなわち背径方向と腹径方向で胚乳細胞数が多かった(第35A図)。なお、対照区では、背部維管束から120~180度の方向で、高夜温区と高昼温区より胚乳細胞数が少なかった。高夜温区と高昼温区間にはいずれの角度でも有意差は認められなかった。

3) 考察

高夜温条件で高昼温条件に比べて玄米1粒重が小さくなるのは、玄米の長さが減少するためではなく、主に玄米の幅と厚さ(第26表)および玄米横断面の胚乳面積(第27表)が減少するためであった。玄米横断面の胚乳面積は胚乳細胞数と胚乳細胞一

個当たりの面積との積で構成される。Brocklehurst (1977) の報告では、コムギの胚乳細胞数は粒の潜在的な容量を決めることが指摘されている。また、トウモロコシ (Jones et al. 1985, Commuri and Jones 1999, Engelen-Eigles et al. 2000) とコムギ (Nicolas et al. 1984) では、高温や干ばつによる粒重の低下が胚乳細胞数の減少と密接な関係にあることが認められた。これに対して星川 (1962) は、コムギの胚乳の成長期間中に継続的に高温が与えられても胚乳細胞数が変化せず、個々の胚乳細胞が小さくなったことを報告している。

本研究ではイネの胚乳細胞数は、登熟適温とされ

る 22℃ 一定の対照区に比べて、34℃ という高温を夜のみに与えた高夜温区と、昼のみに与えた高昼温区のいずれにおいても約 20% 増加した (第 27 表)。しかしながら、高夜温区と高昼温区のいずれも対照区より胚乳細胞が小さくなった。その減少程度は特に高夜温区で著しく、玄米横断面における胚乳細胞数と胚乳細胞 1 個当たり面積の積である胚乳面積は高夜温区で小さくなった。このため、高夜温区における粒重増加速度と玄米 1 粒重の低下が、胚乳細胞の分裂抑制ではなく成長抑制を介して生じたことが明確になった。

本研究では胚乳細胞の成長過程は観察していないが、胚乳細胞の中心から表層に向かって 2 層目から 11 層目までの間の細胞は、開花後 5 日目から 12 日目 (腹側) ないし 15 日目 (背側と横側) にかけて急速に成長することが星川 (1967 a, b, c) によって観察されている。この細胞の位置は、本研究の高夜温区と高昼温区との間で胚乳細胞面積に大きな差が現れた位置 (第 34B 図, 第 35B 図) とほぼ同じである。そして、上記の細胞が成長する時期は、本研究の高昼温区と高夜温区の粒重速度に大きな違いが現れた時期とほぼ一致している (第 28 図)。したがって高夜温条件では、胚乳中心点と輪郭の中間部分のリング状の胚乳細胞における成長抑制を介して、粒重増加速度が低下していることが示唆された。なお、細胞の成長は水ストレスに鋭敏に反応することが知られている (野並 2001) ことから、VI 章 5. で示された高夜温条件での玄米含水量の低下が胚乳細胞の成長抑制に関与した可能性がある。また、胚乳細胞への水の移動と胚乳細胞の糖濃度には密接な関係がある (前島 2001) ことから、VI 章 4. で示された玄米への糖の転流速度の低下についても水の移動を通して高夜温による胚乳細胞の成長抑制に関与した可能性がある。これらの点については VII 章であらためて考察したい。

なお、背部維管束周辺 (0 - 60 度) の細胞面積は、対照区に比べて高夜温区と高昼温区いずれにおいても小さくなった (第 35B 図)。星川 (1968) は、同化産物の胚乳への輸送経路は登熟後期になると背部維管束からの方向に限定されることを観察している。したがって本実験の結果は、高夜温と高昼温のいずれでも登熟後期の細胞成長が抑制され、背部維管束周辺の細胞が小さくなることを示唆している。

なお、これら胚乳細胞の成長抑制と、VI 章 3. で示された高夜温と高昼温での粒重増加期間の短縮は、いずれも昼夜を問わず日平均気温の上昇に伴って発生しており、高温による老化促進など共通のメカニズムが働いている可能性がある。

7. まとめ

本章では、主に高夜温による玄米 1 粒重の低下の生理生態的要因を明らかにするため、いくつかの視点から実験を行った。まず、高夜温あるいは高昼温を穂と茎葉に別々に曝露した結果、玄米 1 粒重は、稲体全体に高夜温を曝露した高夜温区で 7 ~ 11%、穂のみに高夜温を曝露した穂高夜温区で 5 ~ 6% 低くなったが、茎葉のみに高夜温を曝露した茎葉高夜温区では差が認められなかった。玄米 1 粒重と 1 茎当たり乾物重との間に有意な相関関係が認められなかった ($r = 0.241$) こと、高夜温区と穂高夜温区では地上部全重に対する穂重の割合が低かったことから、高夜温による玄米 1 粒重の低下の主因は、茎葉での呼吸昂進による炭水化物の不足ではなく穂への乾物分配率の低下であることが推察された。

次に、玄米 1 粒重の推移を解析したところ、高昼温に比べた高夜温による玄米 1 粒重低下は、粒重増加期間の短縮ではなく粒重増加速度の低下、特に粒重増加速度が最大に達する頃を中心とした速度の低下によって生じていることが明らかになった。

そこで、高夜温条件では高昼温条件に比べてなぜ粒重増加速度が低下するのかについて検討した。玄米 1 粒重の昼夜別の日変化の解析結果からは、試験区を問わず高温の時間帯に主に玄米 1 粒重が増加することが明らかになった。この点は ^{13}C トレーサー実験でも確認し、葉から炭素が玄米に移動するのは高夜温区では主に高温の時間帯である夜だった。さらに、同じ高温の時間帯でも、高昼温区の昼では高夜温区の夜より多くの炭素が玄米へ移動することが示唆された。したがって、高夜温条件と高昼温条件の粒重増加速度の違いは、主に高夜温条件の夜と高昼温条件の昼の粒重増加速度の違いに由来すると考えられた。また、玄米糖濃度の昼夜別の日変化の推移からは、高夜温条件では高昼温条件に比べて特に夜間に玄米糖濃度が低下することが観察された。このため、高夜温条件の夜と高昼温条件の昼の粒重増加速度の違いには、両者の糖の転流速度の違いが反

映している可能性が示唆された。

一方、玄米含水量の推移の解析から、高夜温区と高昼温区とでは含水量が最大になる時期はいずれも開花後11日目と同じであったが、最大含水量は高夜温区で明らかに小さかった。また、含水量が最大になる時期の玄米生重は胚乳容量の指標になると考えられたが、その値も高夜温区で高昼温区より明らかに小さかった。

次に、胚乳容量と密接な関係にある胚乳細胞の数と個々の細胞の大きさを胚乳内の位置別に解析したところ、高夜温区では高昼温区に比べて胚乳細胞数は変わらず、個々の細胞が小さいこと、その差は主に胚乳中心点から胚乳表層にかけてのほぼ中間のリング状の領域で大きいことが明らかになった。この位置の胚乳細胞の成長時期は、高夜温区と高昼温区の粒重増加速度に大きな差が現れる時期と一致しており、高夜温条件では、これらの位置の胚乳細胞における成長抑制を介して、粒重増加速度が低下していることが示唆された。

Ⅶ. 総合考察

1. はじめに

地球的規模の温暖化が進行する中で、日本では近年、登熟期の高温が主因とみられる白未熟粒や充実不足の発生による一等米比率の低下が大きな問題となっている。特に西日本では高温と低日射が重なる条件となり、玄米外観品質の低下にとどまらず玄米1粒重の低下を介した収量低下も発生している(九州沖縄農業研究センター 筑後水田作研究拠点2006)。これら高温登熟障害の発生は、良食味米生産をねらった過度な減肥により助長されている可能性も指摘されている(寺島ら2001)。また、最低気温は最高気温に比べてイネの収量と負の相関が高く(Seshu and Cady 1983, Peng et al. 2005)、この100年で全国的に特に夜温が上昇している(農林水産省2002)ことから、高夜温が登熟に及ぼす影響に注目する必要があると考えられる。したがって、今後、高温登熟障害の克服に向けた対策技術・品種を開発するためには、日射や施肥が高温登熟障害の発生を助長するメカニズムや高夜温による登熟障害の発生メカニズムを解明することが重要である。

しかし、これまで行われてきたイネの高温登熟障

害に関する研究では、高温障害を助長する要因についての知見は少ない。また、西日本における1等米比率低下の主因の一つである充実不足の発生条件はほとんど検討されていなかった。さらに、高夜温による登熟障害は、呼吸消耗による炭水化物不足と密接な関係にあることが指摘された(山本1954)が、登熟に及ぼす夜温と昼温の影響の違いに注目した研究(松島 角田1957, Sato and Takahashi 1971, Yoshida and Hara 1977)からは必ずしも夜温の影響が大きいという結果は得られていない。

そこで、本研究ではまずⅡ章で、作期移動処理や標高の異なる地点へのポット移動処理により高温が登熟に及ぼす影響を検討した。その結果、登熟期の気温の上昇に伴い日射量が増加する場合には、高温が玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす影響が小さく、気温の上昇に伴い日射量が増加しない場合には西南暖地での平年的な気温でも玄米1粒重と玄米外観品質が低下することが明らかになった。さらに、Ⅲ章で日射量が高温登熟障害の発生に及ぼす影響を検討した。その際、充実不足の指標値を新たに提示し、それを用いて充実不足の発生条件についても検討した。その結果、高温による玄米1粒重と、充実不足を含めた玄米外観品質の低下は、低日射が重なること、高温条件では登熟後期の粒重増加速度が低下し、それに伴い玄米の縦溝が深くなり充実不足となることが明らかになった。Ⅳ章で施肥量が高温登熟障害に及ぼす影響を検討した結果、高温年では穂肥を多くすることで玄米1粒重を増加でき、かつ未熟粒歩合を低くできることが明らかとなった。また、新品種にこまるではヒノヒカリより、穂肥を少量継続的に与える分施では穂肥を2回与える慣行施肥より、それぞれ穂揃期の稈と葉鞘における1穂当たりNSC含量が多くなり、整粒歩合が高くなることが明らかになった。Ⅴ章では、34℃という高温を、昼に与えた高昼温条件(34/22℃)と夜に与えた高夜温条件(22/34℃)を設定して、登熟に及ぼす昼と夜の高温の影響の違いを検討した。その結果、高昼温よりも高夜温で玄米1粒重が低下することが明確になった。Ⅵ章では高夜温による玄米1粒重低下の生理生態的要因を解析した。

これらの結果を踏まえて、本章では高温による登熟障害の特徴を低日射や窒素不足でもたらされる登熟障害の特徴と比較して整理するとともに、高温に

よる玄米1粒重低下が特に低日射条件で著しくなるメカニズムを提示する。また、Ⅵ章における高夜温による玄米1粒重低下の生理的生態的要因の解析結果を整理することにより、その発生メカニズムを提示する。最後に、これらの知見から考えられるイネの高温登熟障害の克服技術と耐性品種の開発方向を示す。

2. 粒重増加の推移と乾物の生産・分配からみた登熟障害の特徴

Ⅲ章3. では、登熟期が高温になると、地上部全重が減少するとともに収穫指数(HI)が低下し、1茎当たり全粒重および玄米1粒重が減少することが示された(第13表, 第14表)。Ⅲ章3. ではまた、登熟期の高温は粒重増加期間の短縮と粒重増加速度の増加をもたらすが、期間の短縮を速度の増加で補償できないために成熟期の玄米1粒重が低下することが示された(第17表)。後者の特徴については、すでにイネを含めてコムギ、オオムギ、トウモロコシなどいくつかの作物で報告されている(Chowdhury and Wardlaw 1978, Tashiro and Wardlaw 1989, Wilhelm et al. 1999)。これら二つの特徴は、いずれも玄米1粒重の成り立ちについて説明しており、前者は乾物の生産と分配の点から、後者は粒重増加の期間と速度の点から解析している。そして、高温条件では玄米での同化産物受入れ能力が早期に低下し、それを補うほどには同化産物の転流速度が上昇しないという後者の結果が、高温条件で玄米への乾物分配率が低下するという前者の結果の要因になっていることが推察される。したがって上記の二つの視点の要因解析は、他の要因による登熟障害のメカニズムを明らかにする上でも重要な情報を与えると考えられる。

そこで、ここでは高温に加えて低日射や施肥不足が登熟に及ぼす影響について、上述の二つの視点で解析した結果を一つの表に整理した(第28表)。まず、低日射による玄米1粒重低下の主因は、高温の場合と異なり、地上部全重と粒重増加速度の低下であることが示された。したがって、低日射では、光合成速度が低下し同化産物の供給能力が不足するために粒重増加速度が低下し玄米1粒重が低下することが示唆される。なお、本研究では検討しなかったが、出穂前の低日射も、例えば茎葉部に蓄積する非

構造的炭水化物含量の減少(玖村 1956, Nagata et al. 2001)を介して玄米1粒重低下を引き起こす可能性がある。今後、高温登熟障害を助長する要因として出穂前の低日射にも注目する必要がある。

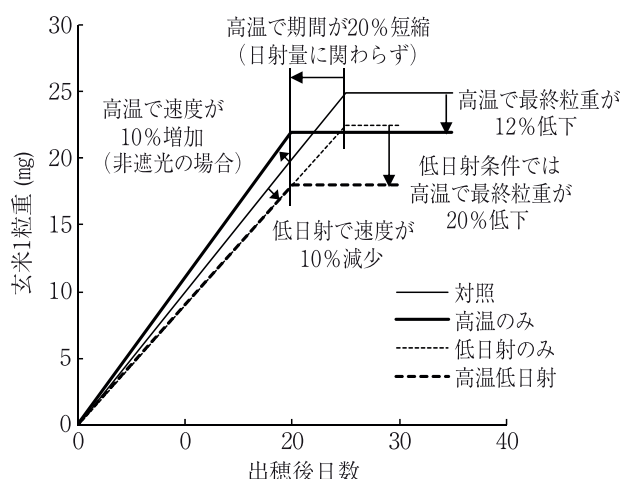
次に、窒素不足が登熟に及ぼす影響について整理する。まず、乾物の生産と分配の解析結果からは、窒素不足になると、低日射の場合と同様にHI(収穫指数)の低下ではなく地上部全重の低下を介して玄米1粒重が低下することが示された。一方、粒重増加推移については本研究で検討しなかったが、Yang et al. (2001)が、高温の場合と同様に粒重増加期間の短縮を粒重増加速度の増加で補償できないことを報告している。HIが低下せずにむしろやや増加しつつ粒重増加期間が短縮したということは、シンク側の同化産物受入れ能力の低下が生じたものの、それ以上にソース側の同化産物供給能力も低下して地上部全重が低下し、HIの低下が顕在化しなかったことが示唆される。そして、このような状況は稲体全体が窒素不足で老化したために生じたと考えられることができる。

水ストレスが登熟に及ぼす影響に関しては、これまでの知見から、地上部全重がやや減少するもののHIはむしろやや増加すること、粒重増加期間は短縮するものの粒重増加速度が大きくなることにより玄米1粒重の低下には結びつきにくいことが指摘されている(小葉田・高見 1979, Yang et al. 2001)。これらの特徴は、窒素不足の場合と多くの点で重なっている。したがって、水ストレスがもたらす生理的変化の一つには、窒素不足と同様に稲体全体の老化促進が考えられ、これによってシンクとソースの両方の機能低下が生じている可能性がある。

次に、粒重増加の推移と乾物の生産・分配に及ぼす高温の影響が、低日射条件でどのように変化するのかを整理する。本研究では、ヒノヒカリとにこまるの2品種を用いて、高温による玄米1粒重の低下が低日射条件で著しくなることを認めた(Ⅲ章3.)。また、いずれの品種でも低日射条件では高温による地上部全重とHIの低下程度が大きくなった。粒重増加の推移について、ヒノヒカリでは高温で粒重増加期間が短縮し、その反応は日射量の影響を受けなかった。一方、粒重増加速度については、日射が十分にある場合には高温条件で増加するが、低日射の場合には高温になっても増加しなかった。

したがって、ヒノヒカリの高温低日射条件では、高温により粒重増加期間が短縮する一方で、低日射により同化産物の供給能力が低下するため粒重増加速度が上昇せず、玄米1粒重の低下程度が著しくなったとみることができた。第36図は、このメカニズムを模式的に示したものである。すなわち、(1)粒重増加期間は日射の多少に関わらず高温で短縮する、(2)粒重増加速度は、日射が十分にある場合は高温で増大するが、低日射条件では高温で増大しない、という二つの条件に基づいて玄米1粒重の増加推移を推定すると、高温による玄米1粒重の低下程度は低日射条件で増大することがわかる。これまでに、多日射条件では高温になっても玄米1粒重が低下しにくいことは指摘されていた(松島・真中1957)が、本研究では上述のように玄米1粒重の増加速度と増加期間に対する温度と日射の影響の違いからその要因を説明できた。

次に、高昼温と比べて高夜温が玄米1粒重増加の推移と乾物の生産・分配にどのような影響を及ぼすのかを整理する。第28表に示したように、日平均気温が上昇する高温の場合と異なり、高夜温では高昼温に比べて粒重増加期間は短縮せずに粒重増加速度が低下する。また、乾物の生産・分配についてはHIと地上部全重の両方が低下したが、特にHIの低下が著しかった。これらの特徴は、主にソース能力



第36図 高温による粒重低下程度が低日射条件で拡大するメカニズム

以下の2つの条件に基づいて玄米1粒重の増加推移と最終粒重を推定

- (1)粒重増加期間は日射量に関わらず高温で短縮。
- (2)粒重増加速度は日射が十分にある場合は高温で増大するが、低日射条件では高温で増大しない。

が低下する低日射の場合や稲体全体が老化するとみられる窒素不足および水ストレスの場合と明らかに異なっている。なお、そのメカニズムについては本研究で得られた知見をもとに、改めてⅦ章3. で整理したい。

ここで、各種登熟障害における白未熟粒の発生状況とこれまで述べた玄米1粒重の増加の推移に関するパラメータおよび乾物の生産・分配の特徴との関係について述べたい。これまでの知見から、乳白粒は、急速に玄米1粒重が増加する時期に炭水化物の競合が玄米間で発生しデンプン蓄積が劣る結果、この時期にデンプンが蓄積する玄米中心と表層の間のリング状の位置で白濁することが指摘されている。なお、乳白粒では登熟後半にデンプンが蓄積する玄米表層に近い部分では再び透明化していることから、この場合のデンプン蓄積の不良は一時的であると考えられる(長戸・小林1959, 長戸・江幡1965, 森田2005)。すなわち、乳白粒は老化などによるシンク側の炭水化物受入れ能力の低下といった不可逆的な登熟障害ではなく、ソース側の炭水化物供給能力がシンク側の需要に応えられないという一時的、可逆的な登熟障害であると考えられる。第28表では、低日射の場合がこのパターンに最も当てはまるとみられる。高温と水ストレスでも粒重増加速度は増大したものの地上部全重が低下しており、玄米側での炭水化物の一時的な需要増大に、供給が間に合わなかったため乳白粒が増加したと考えられた。なお、ここで示した穂肥量の減少による窒素不足では、出穂前の処理であったため初数が減少し、玄米における炭水化物の競合が緩和されたため乳白粒が増えなかったものと理解された。一方、背白粒や基部未熟粒については、登熟後期にデンプンが蓄積する背部維管束付近が白濁することで発生することが指摘されており(長戸・江幡1965)、粒重増加期間が短縮する場合には背白粒や基部未熟粒の発生が多くなると考えられる。高温と窒素不足および水ストレスの場合がこれに当てはまるとみられる。

なお、高夜温では高昼温に比べて、粒重増加速度が低下するとともに乳白粒の発生がやや多くなる傾向があり、炭水化物供給能力の低下も要因として想起されるが、一方でHIの大幅な低下がみられたことから転流阻害も発生したと考えられ、その要因は低日射のように単純ではないことが示唆された。

第28表 高温・日射・窒素施肥・水ストレスが登熟に及ぼす影響の比較

設定条件	登熟不良の症状			粒重増加パラメータ			乾物の生産・分配		
	玄米1粒重	整粒歩合	充実不足 (R値; 低下で充実不足)	登熟不良の着粒位置	粒重増加期間	最大粒重増加速度	一茎当たり全粒重	地上部全重	HI(収穫指数)
高温 日平均気温23.5℃ に対して7℃上昇 の影響	低下 11% (2.6mg)	大幅低下 84% (57ポイント)	低下 2.4µm/度	全着粒位置, 特に 弱勢穎果で登熟不 良となる場合もあり	短縮 15% (3.8日)	やや増加 6% (0.110mg/日)	減少 16%	減少 11%	減少 7%
高夜温 34/22℃の高夜温条 件と比較した 22/34℃の影響	低下 10% (2.1mg)	増加傾向 28% (13ポイント) 背白粒, 基部未熟 粒, 乳白粒多発	大幅低下 5.5µm/度	全着粒位置	ほぼ変わらず 延長3% (0.7日)	減少 9% (0.16mg/日)	減少 13%	やや減少 5%	減少 9%
低日射 PAR900 µmol m ⁻² s ⁻¹ に対して47%減少 の影響	やや低下 5% (1.1mg)	やや低下 5% (3ポイント)	やや低下 1.0µm/度	特に弱勢穎果	やや延長 5% (1.3日)	減少 9% (0.15mg/日)	減少 8%	減少 10%	ほぼ変わらず 増加 2%
窒素不足 穂肥3-3g/m ² に対し て穂肥なしの影響 (出穂後20日間の日 平均気温は27.7℃)	やや低下 5% (1.2mg)	低下 25% (14ポイント) 特に基部未熟粒	低下 2.9µm/度	特に弱勢穎果 (田代・江幡 1975)	短縮 (Yang et al. 2001) 穂肥10g→5g/m ²	増加 (Yang et al. 2001) 穂肥10g→5g/m ²	減少 9%	減少 10%	ほぼ変わらず 増加 1%
水ストレス 出穂後約15日から 10日間の給水制限 (小葉田・高見 1979)ほか	ほぼ変わらず	低下 (今野ら 1991) 出穂後30日目の土 壌水分 (pF) が1→ 1.8で10%低下. 乳 白粒, 背白粒, 基 部未熟粒増加 (佐々木ら 1983)	(未調査)	全着粒位置 水ストレス時期が 登熟前半で1次枝 穂, 後半で2次枝 穂の乳白粒増加 (石原ら 2005)	短縮 (Yang et al. 2001)	増加 (Yang et al. 2001)	ほぼ変わらず 3%減少	やや減少 5%	ほぼ変わらず 増加 3%
高温低日射 上記の高温と低日 射の複合条件 の影響	大幅低下 21% (4.7mg)	大幅低下 98% (66ポイント) 死米増加	低下 2.9µm/度	特に弱勢穎果	短縮 16% (4.1日)	減少 8% (0.14mg/日)	大幅減少 31%	大幅減少 24%	減少 10%
品種× 高温低日射 の比較	ヒノヒカリで やや低下 5% (0.9mg)	ヒノヒカリで やや低下 6% (1.2ポイント) 特に死米	ヒノヒカリで 大幅低下 62% (2.9µm/度)	特に弱勢穎果	ほぼ変わらず ヒノヒカリで延長 3% (1日)	ヒノヒカリで 減少 14% (0.24mg/日)	ヒノヒカリで やや減少 5%	ヒノヒカリで やや増加 4%	ヒノヒカリで 減少 11%

次に、本研究で検討した高温と低日射およびその複合条件における充実不足の発生について、粒重増加推移および乾物の生産・分配の解析結果から考察したい。第28表に示したように高温条件と低日射条件のいずれでもR値が低下したが、第16表に示したように高温条件ではD値で示される玄米の縦溝の深さが増し、低日射条件ではT値で示される玄米の偏平性が高まる傾向にあった。Ⅲ章3. で、D値は出穂後18日目の粒重増加速度と最も高い相関が認められ、T値はこれより低い相関ながら出穂後15日目で最も相関が高いことが示された。この現象は、以下のように説明できる。すなわち、縦溝は登熟の後期にデンプンが蓄積すると考えられる背部維管束に近い位置（胚乳中心点から維管束方向を0度とすると約50度の方向）にあるため、登熟後期のデンプン蓄積が阻害された場合に縦溝が深くなることが示唆される。高温条件では、登熟期間が短縮するため登熟後期には粒重増加速度は急速に低下すると考えられ、この時期のデンプン蓄積が劣り縦溝が深くなると考えられる。これに対してT値が示す玄米の偏平性は粒厚に近い指標であり、粒厚が決まる登熟中期から後期に至る比較的長い期間のデンプン蓄積と関係があると推察された。低日射条件では、同化産物の供給能力が低下するため登熟期全般にわたって粒重増加速度が低下し、この期間のデンプン蓄積が劣ることで玄米が偏平になると考えられる。

なお、充実不足の指標値の高温による低下の程度は、ヒノヒカリでは低日射条件で特に大きかったが、にこまるではそのような傾向は認められなかった。したがって、にこまるでは、高温と低日射が重なった場合に玄米1粒重が低下しにくいという量的な有利性だけでなく、充実不足になりにくいという質的な有利性も持っていることが示唆された。これは、Ⅲ章3. で記述したように高温低日射条件でも粒重増加速度を高く維持できる特性により発揮されていると考えられた。

3. 高夜温による玄米1粒重低下の生理生態的メカニズム

本研究では高昼温条件よりも高夜温条件で玄米1粒重が低下することを明確にした。また、そのメカニズムを明らかにするためにいくつかの実験を行った。ここでは、その実験結果から得られたメカニズ

ムを提示する。また、残された問題と今後の研究方向を示す。

まず、高夜温は高昼温に比べてHIを大きく低下させることから、乾物生産量の低下が高夜温による玄米1粒重低下の主因とは考えにくいことが推察された(Ⅵ章2.)。また、高夜温を茎葉のみに与えても玄米1粒重が低下せず、穂のみに与えた場合にはじめて玄米1粒重が低下するという事実もこの推察の根拠となった。

次に、粒重増加推移を解析した結果、高夜温条件では高昼温条件に比べて、粒重増加期間は同等であり粒重増加速度が低下することが示された(Ⅵ章3.)。したがって、高夜温条件では高昼温条件に比べて、シンクでの同化産物受入れ能力が穂の老化などで早期に消失してHIが低下したわけではないと考えられた。

そこで、なぜ高夜温は高昼温よりも粒重増加速度を低下させるのかを明らかにしようとした。まず、玄米1粒重の増加の日変化を解析したところ(Ⅵ章4.)、試験区を問わず主に高温の時間帯に玄米1粒重が増加することが明らかになった。さらに、¹³Cトレーサー実験(Ⅵ章4.)では、主に高温の時間帯に同化産物が移動することが示された。そして、同じ高温の時間帯でも、高昼温条件の昼では高夜温条件の夜より多くの同化産物が玄米へ移動することが示唆された。また、玄米糖濃度の日変化を調べたところ(Ⅵ章4.)、高夜温条件の夜では高昼温条件の昼よりも玄米糖濃度が低下する傾向にあった。これらのことから、高夜温条件の夜と高昼温条件の昼では、いずれの場合も、葉から玄米への糖の転流や玄米での同化産物の蓄積が盛んになるものの、前者では後者に比べて玄米への糖の流入速度が小さく、このことが高夜温での玄米1粒重の低下の要因となっていることが推察された。この理由としては、夜は光合成を行っていないために茎葉での糖濃度が低いこと(松島ら1957, 長谷川・西川1957)が考えられる。

一方、玄米含水量の推移の解析(Ⅵ章5.)から、シンク容積の指標と考えられる最大含水量、および含水量が最大になる時期の玄米生重は高夜温で明らかに小さかった。したがって、高夜温では高昼温に比べて玄米含水量が少なく、胚乳容量が小さくなったために粒重増加速度が小さくなり、成熟期の玄米

1 粒重が小さくなった可能性が示唆された。

従来の研究で、胚乳の容量、すなわちシンク容量は胚乳細胞の数と密接な関係があるという指摘 (Brocklehurst 1977, Nicolas et al. 1984, Jones et al. 1985, Commuri and Jones 1999, Engelen-Eigles et al. 2000) がある一方で、高温を与えられたコムギの胚乳では、胚乳細胞数は変化せず個々の細胞が小さくなったことが報告されている (星川 1962)。そこでⅥ章 6. では、高夜温で胚乳が小さくなるのは胚乳細胞の分裂が抑制されるためなのか、あるいは胚乳細胞の成長が抑制されるためなのかを解析した。その結果、高夜温では高昼温と同等以上の胚乳細胞数を確保しており、異なるのは個々の胚乳細胞の大きさであること、特に胚乳中心点から表層に向かっての距離が 60 ~ 80% のリング状の領域の細胞が高夜温で小さくなることがわかった。この領域の細胞成長の時期は開花後 10 日目前後であると考えられ (星川 1967a, b, c)、これは高夜温と高昼温の粒重増加速度に大きな違いが現れた時期とほぼ一致していた。このため、高夜温による粒重増加速度の低下と胚乳細胞の成長抑制の間には密接な関係があると推察された。

ここで、胚乳細胞の成長と水分生理の関係について考察したい。細胞の成長には水ストレスが大きく影響することが知られている (野並 2001)。また、これまでに、水ストレス処理によりトウモロコシ子実の最大含水量が減少し、成熟期の粒重が低下することが報告されている (Borrás et al. 2003)。したがって、高夜温条件では水ストレスがかかったために玄米への水の流入が少なくなり、このために胚乳の細胞成長が抑制されたのかもしれない。この仮説の検証には玄米における水ポテンシャルの測定が有効であると考えられるが、Borrás et al. (2003) は上記の現象が子実での水ポテンシャルの低下を伴わないことを報告した。ただし彼らは同時に、この結果が水ポテンシャルの測定精度の問題によってもたらされた可能性があるとしている。したがって、例えば、本研究で明らかになった高夜温で細胞成長が抑制される領域の細胞にマイクロキャピラリーを挿入し、その細胞の膨圧、浸透ポテンシャル、水ポテンシャルをプレッシャープローブ法 (野並 2001) で測定することは有効であろう。

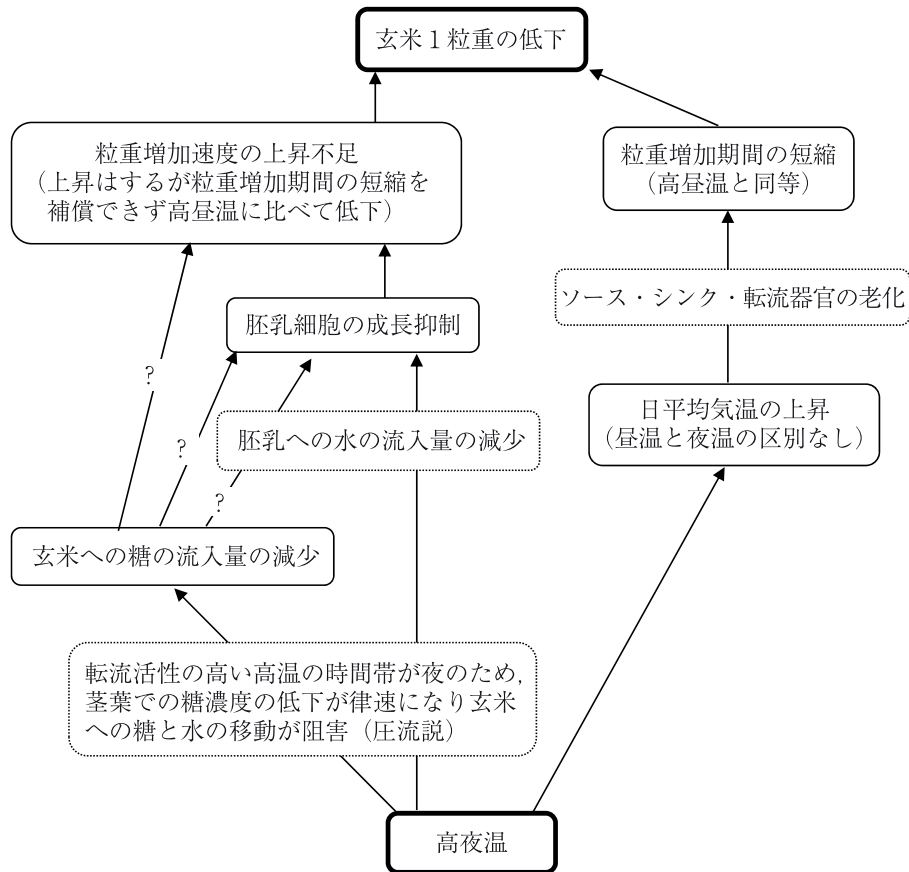
なお、Ⅵ章 4. では、玄米含水量が最大に達する

までの登熟初期には、玄米含水量と玄米 1 粒重の関係は、温度条件や個体による登熟進度の違いを越えてほぼ同じ指数曲線で表現できることが明らかになった (第 32 図)。これまでこのような報告が行われた例は見あたらない。この現象は、受精後、胚乳細胞が分裂し胚乳が急速に成長する時期には、胚乳に存在する水の量 (流入量と流出量の差) と、糖を主とした乾物の量との間に一定の関係があることを示している。この時期は胚乳の含水量が急速に増加しており、流入量が流出量を大幅に凌駕しているとみられる。

そこで、胚乳に流入する水と糖との関係について考察したい。イネの胚乳への水の流入は主に篩管を経由して行われることが指摘されている (川原ら 1986)。篩管はデンプン合成の基質であるショ糖の転流経路であるため、Münch (1930) の圧流説から考えると、篩管流に乗って水がショ糖とともに流入し、その結果として両者の流入量に密接な関係が生じた可能性がある。この視点から考えると、開花後まもない時期に玄米 1 粒重の生重と乾物重の両方が高昼温に比べて高夜温で小さくなった要因として、前述したように、高温条件では篩部の転流活性が高まるものの、高夜温の夜では光合成をしていないために、高昼温の昼に比べてソース・シンク間のショ糖濃度勾配が小さくなり、そのために篩管流が緩慢となり、水とショ糖の流入量が少なくなった可能性がある。

以上から推定される高夜温による玄米 1 粒重の低下のメカニズムを第 37 図に整理した。この中で、高夜温により胚乳細胞の成長が抑制される要因としては、玄米への水の流入量の減少と糖の流入量の減少を挙げたが、詳細は今後の解析に待ちたい。なお、Kobata and Umeki (2004) は、潜在的な玄米粒重増加速度は高温でも低下しないこと、高温条件での玄米 1 粒重の低下は粒重増加速度の上昇による同化産物の需要増大に供給が応えられないことによって生じていることを推察した。本研究で提起した高夜温による玄米 1 粒重低下のメカニズムは、この一時的なソース不足という見方を開花後日数だけでなく昼夜という時間推移にも当てはめた場合とも言える。

最近、高夜温が主に穎花数の減少を介してイネの収量低下をもたらしていることが長期にわたる圃場



第37図 高夜温で玄米1粒重が低下するメカニズム

点線枠は、矢印の因果関係において介在が推定される要因。?は、どの経路になっているのか明らかではないことを示す。

試験の結果から指摘されている (Peng et al. 2004)。また、高温による受精障害についても、本研究のV章2. で示されたように夜温の影響が大きいことが示唆された。これら登熟以外の局面での高夜温障害においても、ここに示したメカニズムが関係している可能性もあり、今後の検討が待たれる。

4. 高温登熟障害の克服技術の方向性

高温登熟障害を克服するための技術は大きく二つに分けて考えることができる。一つは高温自体を避ける技術で、もう一つは高温に遭遇しても登熟障害の発生を抑制する技術である。それぞれの方向において、品種と栽培法の両方が考えられる。

高温を避けるための品種選択としては、晩生品種の利用がある。なお、出穂前の気温が上昇した場合は、感温性の強い品種では出穂期が早まり登熟気温が高くなりやすいため注意が必要である。また、本研究でも示されたように、高温の感受部位は穂であることから、群落内の低い位置に穂があるタイプ、

すわなち穂首節が止葉葉鞘の直上にあり、しかも止葉が大きく穂が止葉の陰になる品種では穂の温度が上がりやすく、高温障害の発生を回避できると考えられる (Yan et al. 2008)。また、蒸散が活発で穂温が上がりにくい品種も有利だと考えられる。

高温を避ける栽培法としては、移植期の後進や直播の導入により出穂期を遅くする試みがすでに取り組まれている。コシヒカリの場合、富山県では、20日間の移植期後進により出穂期は約1週間遅くなること、遅植えて登熟気温が低下し玄米外観品質が向上することが認められている (高橋 2004)。なお、出穂期がもともと早く高温期間も長い北陸南部では遅植えにしても登熟気温低下の効果が小さいことも指摘されている (松村 2005)。

このほかに灌漑による水温低下も高温自体を回避する栽培法として挙げられる。新潟県で高温耐性品種の選抜のために温水灌漑を用いて群落温度を上げていることから、水温低下が気温低下に一定の効果があることがうかがえる。その際、本研究の結果

から、夜温が高く玄米1粒重が低下する地域では、夜温の上昇が抑制される水管理法（例えば夜間のかげ流し灌漑など）を選択することは効果的だろう。

次に、高温に遭遇しても登熟障害の発生を抑制する技術として、いわゆる高温耐性品種が近年開発されている。新潟県で2000年に育成されたこしいぶき、富山県で2003年に育成されたてんたかく、そして本研究で供試したにこまるが挙げられる。これらの品種がどのような特性により高温耐性を獲得しているのかを明らかにすることは今後の課題であるが、にこまるに関しては本研究で示したように、出穂期の茎葉部に非構造的炭水化物（NSC）が多く蓄積されている。すなわち、炭水化物の貯金を多く持っていることが登熟期の特に高温低日射条件でのにこまるの登熟安定化に貢献していると考えられる。また、この特性があると、登熟期の物質生産への依存性を低くすることにつながるため、穂肥を多くして登熟期の光合成活性を高める必要が少なく、このため玄米タンパク含量の低減と玄米外観品質の向上の両立につながると期待される。気象変動が激しくかつ良食味志向が強いという近年の時代背景に応える品種特性と言える。

高温に遭遇しても登熟障害の発生を抑制するための栽培技術としては、本研究で示したように穂肥の特に2回目、すなわち穂孕み期の追肥を増やすことが効果的であると考えられた。この時期の追肥であれば、籾数増加による乳白粒の増加を避けながら、登熟期の同化能力の維持や各器官の老化抑制により背白粒や基部未熟粒そして充実不足の発生抑制を期待できる。なお、窒素施肥の増加や登熟後期までの肥効の延長は玄米タンパク含量を上げることにつながるため、食味を維持しながら登熟障害の発生を抑制できる施肥法を見出すことが今後の課題である。本研究で試みた出穂前後の少量継続的な施肥は、穂揃期の茎葉部に蓄積されるNSCを多くすることにより整粒歩合を高める効果があることが示された。この施肥法が食味に及ぼす影響を今後検討する必要がある。なお、少量継続的な施肥の実際の方法については、緩効性肥料の利用や水口からの流入施肥による実施などが考えられ、現場での普及に向けた技術の確立が必要である。

また、穂揃期の茎葉部におけるNSC含量の増加は、夜間におけるソース側の糖濃度の維持にも効果

がある可能性がある。このため、高夜温による玄米1粒重の低下が、茎葉部にNSCを多く貯める栽培法・品種で抑制されるのかを検討する意義があるだろう。

水管理については、早期落水をしないことが白未熟粒の発生抑制に効果をもたらすことが従来から指摘されている。なお、本研究で高夜温による玄米1粒重低下と水分生理との関係が示唆されたことから、根を健全化して吸水能力を高めた稲体を作ることによって高夜温での玄米1粒重の低下を抑制できる可能性がある。

以上のような対策技術のうち、特に高温に遭遇しても登熟障害の発生を抑制できる高温耐性品種・技術を開発するためには、今後、分子生物学的手法も活用して高温登熟障害の生理的メカニズムを詳細に解明する必要がある。しかし、その一方で、イネの高温登熟障害が近年ますます深刻になっている現状を考えると、当面実施可能な対策技術の開発や育種（選抜）・品種選定を早急に試み、効果が認められた技術・品種をいち早く現場に導入することも重要である。その技術・品種を基に高温登熟障害のメカニズムを解明し、高温耐性を一層高めていくという順序である。今後、高温登熟障害を克服し作物生産の安定化を図るためには、短期的な視点と長期的な視点の両方から、そして様々な方向からのアプローチが是非とも必要である。

VIII. 摘 要

近年、イネの登熟期の高温による玄米外観品質や玄米1粒重の低下、すなわち高温登熟障害が多発している。気温の上昇は地球温暖化により今後さらに進むことが予想されているため、高温登熟障害を克服する技術を早急に確立する必要がある。これまでに、高温登熟障害の発生程度は日射量や施肥量などの栽培環境や品種によって異なることが知られているが、そのメカニズムは十分に解明されておらず、このことが効果的な対策技術を確立する上で隘路になっていた。そこで本研究では、高温登熟障害の発生に及ぼす日射量、施肥量、品種の影響とその要因を解析した。また、温暖化によって特に夜温が上昇すると予想されているため、高夜温が登熟に及ぼす影響とその生理的メカニズムを明らかにしようとし

た。以下に主要な研究成果を要約する。

1. 高温登熟障害の発生に及ぼす日射量の影響

玄米1粒重や玄米外観品質に及ぼす登熟期の高温の影響を人工気象室で検討した。中国地方平坦部における現在の8月の平均気温32/23℃(昼温/夜温)に比べて、将来予想される3℃高い35/26℃の高温では、玄米1粒重が約5%低下し、良質粒歩合(透明度の高い玄米の割合)が70%から20%に大幅に低下した。次に、移植期を変える処理と、標高が高い地点へ出穂期にポットを移動する処理により、開花後4日目から20日間(以下、登熟前半)の気温と日射量が共に増加する条件を作り、これらの処理が玄米1粒重や玄米外観品質に及ぼす影響を検討した。その結果、玄米1粒重はいずれの処理の影響も受けなかった。良質粒歩合は、標高の高い地点へのポットの移動処理により登熟前半の気温が約4℃、日射量が14~27%低下する条件で6~16%増加したが、その増加程度は人工気象室で温度のみを下げた場合より小さかった。したがって、登熟前半に気温が上昇してもそれに伴い日射量が多くなる場合には玄米1粒重は低下せず、良質粒歩合の低下程度も小さくなることが示唆された。そこで、気温と日射量が玄米1粒重およびその増加推移と玄米外観品質に及ぼす影響を、高温登熟耐性を備えた新品種にこまると普及品種ヒノヒカリを用いて人工気象室での温度処理と遮光処理により解析した。その結果、特にヒノヒカリでは高温による玄米1粒重と玄米外観品質の低下は低日射条件で助長されることが明確になった。また、高温のみの処理により粒重増加速度が上昇するものの粒重増加期間の短縮を補償できずに成熟期の玄米1粒重が低下したが、低日射条件での高温処理によりヒノヒカリでは粒重増加速度が上昇せずむしろ小さくなり成熟期の玄米1粒重が大幅に低下した。にこまるでは、高温と低日射が重なっても粒重増加速度が高く維持されることで玄米1粒重の低下程度が小さくなった。また、高温での玄米外観品質低下の大きな要因となっている玄米の粒張りの低下、すなわち充実不足については、玄米輪郭像から抽出した指標値を用いることで、特にヒノヒカリでは高温による充実不足の発生が低日射条件で著しくなることを明らかにした。

2. 高温登熟障害の発生に及ぼす施肥量の影響

出穂後20日間の気象条件が異なる3カ年の圃場試験のデータを用いて穂肥が登熟に及ぼす影響を解析したところ、穂肥を増やすと、平年より約2℃高い高温年では玄米1粒重が増加するとともに基部未熟粒が減少した。また、平年より約1℃高いやや高温年で、施肥法と品種(前述のにこまるとヒノヒカリ)が登熟に及ぼす影響を解析したところ、穂肥を出穂前16日から出穂後12日まで15回に分けて与える少量継続的な施肥法では、出穂前16日と6日の2回に分けて与える慣行施肥法よりも未熟粒歩合が約5%低下した。また、にこまるではヒノヒカリよりも10~15%未熟粒歩合が低下した。いずれの場合でも前者は後者より穂揃期の茎葉における非構造性炭水化物が多かったことから、これらの施肥法と品種では貯蔵炭水化物の増加が玄米でのデンプン蓄積を促進して玄米の外観品質が向上したと考えられた。

3. イネの登熟に及ぼす高夜温と高昼温の影響の違いとその生理生態的要因

人工気象室で1)34/22℃の高昼温区、2)これと日平均気温が同じ22/34℃の高夜温区、そして3)昼夜22℃一定の対照区を設定し、玄米1粒重と玄米外観品質に及ぼす昼温と夜温の影響を解析した。その結果、玄米1粒重は夜の高温で明らかに低下し昼の高温ではほとんど低下しないこと、玄米外観品質は昼夜いずれの高温でも低下することが明らかとなった。高夜温あるいは高昼温を穂と茎葉に別々に与える処理を行ったところ、稲体全体を高夜温とした場合に7~11%、穂のみを高夜温とした場合に5~6%、それぞれ玄米1粒重が低下し、いずれの場合でも1茎当たり乾物重に占める穂重の割合が低下した。一方、茎葉のみを高夜温としても玄米1粒重は低下しなかった。また、玄米1粒重と1茎当たり乾物重との間に有意な相関関係は認められなかった。これらのことから、高夜温による玄米1粒重の低下の主因は茎葉での呼吸昂進による乾物不足ではなく穂への乾物分配率の低下であることが推察された。さらに、高昼温に比べて高夜温では、粒重増加期間は低下せず増加速度が低下することが明らかとなった。次に、粒重増加速度と玄米糖濃度の日変化および¹³Cトレーサーの玄米への移動量の日変化を解析

した。その結果、高昼温と高夜温のいずれでも主に高温の時間帯に炭水化物が玄米に移動し粒重増加速度が大きくなること、同じ高温の時間帯でも高昼温区の昼では高夜温区の夜より多くの炭素が玄米へ移動することが示された。また、高夜温では高昼温に比べて特に夜に玄米糖濃度が低下することが示された。これらのことから、高夜温条件では、玄米1粒重が増加する高温の時間帯が光合成を行っていない夜に当たるため茎葉からの糖の供給が少なく、このことが粒重増加速度の低下に結びついていることが推察された。さらに、玄米含水量の推移の解析により、最大含水量が高夜温区で高昼温区より小さいことが示された。最大含水量は胚乳容量の指標と考えられるため、胚乳容量の構成要素である胚乳細胞の数と細胞1個当たりの大きさを胚乳内の位置別に解析したところ、高夜温区では高昼温区に比べて胚乳細胞の数は変わらず、個々の細胞が小さいこと、その差は主に胚乳中心点から胚乳表層にかけてのほぼ中間の領域で大きいことが明らかとなった。この位置の胚乳細胞の成長時期は、高夜温区と高昼温区の粒重増加速度に大きな差が現れる時期とほぼ一致しているとみられた。このため、高夜温は胚乳内の上記の位置の細胞成長を抑制することにより粒重増加速度を低くし、成熟期の玄米1粒重を低下させると考えられた。

以上、本研究では高温登熟障害の発生に及ぼす日射と施肥の影響を解析するとともに、高温低日射条件でも登熟が不良になりにくい品種の特性や少量継続施肥の効果を示した。また、高夜温は玄米への乾物分配率の低下、胚乳細胞の成長抑制、粒重増加速度の低下を介して成熟期の玄米1粒重を低下させることを明確にし、これまで考えられてきた呼吸昂進説とは異なるメカニズムを提起した。これらの知見は高温登熟障害のさらなるメカニズム解明や対策を講じる上で活用されることが期待される。

引用文献

- 1) 相見霊三・沢村浩・昆野昭辰 (1959) 作物の登熟機構に関する研究. 登熟期の炭水化物及びそれに関与せる数種酵素活性に及ぼす気温の影響. 日作紀 **27** : 405-407.
- 2) 県和一 (1971) 温度と物質生産. 戸荻義次監修,

作物の光合成と物質生産. pp. 267-268. 養賢堂, 東京.

- 3) 秋山征夫・山田仁美・高原美規・山元皓二 (1997) 心白に基づいた酒造好適米品種の分類. 育雑 **47** : 267-270.
- 4) Asaoka, M., Okuno, K., Sugimoto, Y., Kawakami, J. and Fuwa, H. (1984) Effect of environmental temperature during development of rice plants on some properties of endosperm starch. *Stärke* **36** : 189-193.
- 5) Bingham, J. (1969) The physiological determinants of grain yield in cereals. *Agricultural Progress* **44** : 30-42.
- 6) Borrás, L., Westgate, M. E. and Otegui, M. E. Control of Kernel Weight and Kernel Water Relations by Post-flowering Source-sink Ratio in Maize. *Ann. Bot.* **91** : 857-867.
- 7) Brocklehurst, P.A. (1977) Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* **266** : 348-349.
- 8) Brocklehurst, P.A., Moss, J. P. and Williams, W. (1978) Effects of irradiance and water supply on grain development in wheat. *Annals of Applied Biology* **90** : 265-276.
- 9) Chapman, E. A. and Graham, D. (1974) The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. I. Relative rates of the cycle in the dark and light. *Plant Physiol.* **53** : 879-885.
- 10) Chevalier, P. and Lingle, S. E. (1983) Sugar metabolism in developing kernels of wheat and barley. *Crop Sci.* **23** : 272-277.
- 11) Chowdhury, S. I. and Wardlaw, I. F. (1978) The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust. J. Agric. Res.* **29** : 205-223.
- 12) Commuri, P. D. and Jones, R. J. (1999) Ultrastructural characterization of maize (*Zea mays* L.) kernels exposed to high temperature during endosperm cell division. *Plant, Cell and Environment* **22** : 375-385.
- 13) Darroch, B. A. and Baker, R. J. (1990) Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Sci.* **30** : 525-529.
- 14) Engelen-Eigles, G., Jones, R. J. and Phillips, R. L. (2000) DNA endoreduplication in maize endosperm

- cells: the effect of exposure to short-term high temperature. *Plant, Cell and Environment* **23** : 657–663.
- 15) Fujita, K., Furuse, F., Sawada, O. and Bandara, D. (1994) Effect of defoliation and ear removal on dry matter production and inorganic element absorption in sweet corn. *Soil Sci. Plant Nutr.* **40** : 581–591.
- 16) 福井清美・桑原浩和・佐藤光徳 (2004) 水稲品種系統の高温登熟性について. 九州農業研究 **66** : 16.
- 17) 福井作蔵 (1990) 還元糖の定量法. 生物化学実験法 1, 瓜谷郁三ほか編, pp. 52–59. 東京大学出版会, 東京.
- 18) Hanyu, J., Uchijima, T. and Sugawara, S. (1966) Studies on the agro-climatological method for expressing the paddy rice products. Part 1. An agro-climatic index for expressing the quantity of ripening of the paddy rice. *Bull. Tohoku Nat. Agric. Sta.* **34** : 27–36.
- 19) 長谷川儀一・西川欣一 (1957) 水稲茎葉中可溶性糖含量の生育各期における日変化について. 兵庫農科大学研究報告. 農芸化学編 **3** : 7–10.
- 20) Hawker, J. S. and Jenner, C. F. (1993) High temperature affects the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. *Aust. J. Plant Physiol.* **20** : 197–209.
- 21) 林陽生 (2003) 日本の水稲栽培への影響. 生物の科学 遺伝別冊17号. 地球温暖化－世界の動向から対策技術まで－. 大政謙次・原沢英夫/ (財) 遺伝学普及会編. pp. 119–127.
- 22) 星豊一・阿部聖一・石崎和彦・重山博信・小林和幸・平尾賢一・松井崇晃・東聡志・樋口恭子・田村隆夫・浅井善広・中嶋建一・原田惇・小関幹夫・佐々木行雄・阿部徳文・近藤敬・金山洋 (2002) 水稲早生品種「こしいぶき」. 新潟農研報 **5** : 21–33.
- 23) 星川清親 (1962) 小麦の稔実に関する研究. 第4報 胚乳形成に及ぼす温度の影響. 日作紀 **30** : 228–231.
- 24) 星川清親 (1967a) 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第1報 胚乳細胞組織の形成過程について. 日作紀 **36** : 151–161.
- 25) 星川清親 (1967b) 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第2報 胚乳細胞の肥大生長について. 日作紀 **36** : 203–209.
- 26) 星川清親 (1967c) 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第3報 胚乳細胞の分裂の様相について. 日作紀 **36** : 210–215.
- 27) 星川清親 (1968) 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第11報 胚乳組織における澱粉粒の蓄積と発達について. 日作紀 **37** : 207–216.
- 28) 飯田幸彦・横田国夫・桐原俊明・須賀立夫 (2002) 温室と高温年の圃場で栽培した水稲における玄米品質低下程度の比較. 日作紀 **71** : 174–177.
- 29) 稲葉健五・佐藤庚 (1976) 水稲の高温稔実障害に関する研究. 第6報 登熟期の高温が穎果の酵素活性に及ぼす影響. 日作紀 **45** : 162–167.
- 30) 稲津脩 (1988) 北海道産米の食味向上による品質改善に関する研究. 北海道立農業試験場報告 **66** : 1–89.
- 31) 井上元 (2003) 1-3 気候を変える大きな要因としての大気中の温室効果ガス・エアロゾル濃度は、どの様に変化してきたか？これからどうなるか？地球温暖化研究の最前線－環境の世紀の知と技術 2002－総合科学技術会議環境担当議員・内閣府政策統括官 (科学技術政策担当)編. pp. 23–30.
- 32) IPCC (2007) 第4次評価報告書第1作業部会報告書政策決定者向け要約 (翻訳気象庁). http://www.data.kishou.go.jp/climate/cpdinfo/ipcc/ar4/ipcc_ar4_wg1.pdf (2009/7/24閲覧)
- 33) 石原邦・水野五月・堀口友子・在原克之・志和地弘信・高橋久光 (2004) 水稲「高温障害」による乳白粒等の発生要因の検討－体内水分と窒素濃度に着目して. 日作紀 **74(別1)** : 124–125.
- 34) 石崎和彦 (2005) 水稲の高温登熟性の評価法と品種間差異. 農業技術 **60** : 458–461.
- 35) 伊藤夫仁 (1979) 水稲登熟期の気温が収量並びに米質に及ぼす影響. 広島県農試報 **41** : 1–8.
- 36) 伊藤清光 (2000) カメムシ類の稲穂加害と斑点米の発生メカニズム. 北農 **67** : 248–251.
- 37) 岩澤紀生・松田智明・萩原義邦・新田洋司 (2003) 水稲登熟期の高温ストレスに伴う粒厚減少の構造的要因Ⅱ. 高温ストレスによる胚乳組織形成の異常. 日作紀 **72(別1)** : 92–93.
- 38) 岩下友記・新屋明・山川恵・土井修・上原裕美・

- 鳥山国土 (1973) 水稻の高温登熟について - 品質の変化と品種間差異 - . 日作九州支部報 **39** : 48 - 57.
- 39) Jiang, H., Dian, W. and Wu, P. (2003) Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. *Phytochemistry*. **63** : 53 - 59.
- 40) 徐錫元・茶村修吾 (1980) 玄米の蛋白質・隣・カリウム含有率の品種間差異, およびそれらに及ぼす登熟期間の気温とシャ光の影響. 日作紀 **49** : 199 - 204.
- 41) Jones, R. J., Roessler, J. and Ouattar, S. (1985) Thermal environment during endosperm cell division in maize: effects on number of endosperm cells and starch granules. *Crop Science* **25** : 830 - 834.
- 42) 環境省 (2001) 気候変化2001 IPCC地球温暖化第3次評価報告書 - 政策決定者向け要約 - . 91p.
- 44) 川原治之助・松田智明・長南信雄 (1986) III-9. 小穂における転流系の構造と機能. グリーンエナジー計画成果シリーズII系 (物質固定) No.10. イネにおける光合成産物の転流系の構造と機能. 農林水産技術会議事務局. pp. 143 - 155.
- 45) Keeling, P. L., Bacon, P. J. and Holt, D. C. (1993) Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta* **191** : 342 - 348.
- 46) 気象庁 (2004) 平成16年夏から秋にかけての集中豪雨・台風等について. 39p.
- 47) 気象庁 (2005) 異常気象レポート2005. 近年における世界の異常気象と気候変動~その実態と見通し~ (VII). 383p.
- 48) 小葉田亨・高見晋一 (1979) イネの登熟におよぼす水分ストレスの影響. 日作紀 **48** : 75 - 81.
- 49) 小葉田亨・高見晋一 (1983) 全登熟期間の水ストレスがイネの乾物生産と収量に及ぼす影響. 日作紀 **52** : 283 - 290.
- 50) 小葉田亨・植向直哉・稲村達也・加賀田恒 (2004) 子実への同化産物供給不足による高温下の乳白米発生. 日作紀 **73** : 315 - 322.
- 51) Kobata, T. and Uemuki, N. (2004) High temperature during the grain filling period do not reduce the potential grain dry matter increase of rice. *Agron. J.* **96** : 406 - 414.
- 52) 小牧有三・笹原英樹・上原泰樹 (2002) ビニルハウスによる高温登熟条件下での登熟に関する早生水稲の品種間差. 北陸作物学会報 **37** : 12 - 16.
- 53) 小牧有三・若松謙一・福井清美・桑原浩和・重水剛・東孝行 (2005) 背白・基白粒の発生程度を利用した水稻の高温耐性検定法の基準品種. 九州沖縄農業研究成果情報 **20** : 55 - 56.
- 54) 古賀潤弥・土谷大輔・岳田司・佐田利行 (2004) 水稻の高温登熟による背白粒の発生を抑える施肥条件. 九州沖縄農業研究成果情報 **19**(上) : 53 - 54.
- 55) 近藤始彦・石丸努・三王裕見子・梅本貴之 (2005) イネの高温登熟研究の今後の方向. 農業技術 **60** : 462 - 470.
- 56) 今野周・今田孝弘・中山芳明・宮野斉・三浦浩・高取寛・早坂剛 (1991) 登熟期の環境要因および生育条件が水稻の登熟, 収量および品質に及ぼす影響. 山形農試研報 **25** : 7 - 22.
- 57) 玖村敦彦 (1956) 水稻に於ける炭水化物の生産及行動に関する研究 第3報 環境条件が炭水化物の生産及行動に及ぼす影響. 日作紀 **24** : 324 - 330.
- 58) 黒木斌雄・米野操・三浦浩・神保恵志郎 (1988) 日射量と気温のバランスが水稻品質に及ぼす影響. 日作東北支報 **31** : 10 - 11.
- 59) 楠田宰・福郷陽・中野洋 (2004) 水稻「ヒノヒカリ」における窒素追肥時期が白未熟粒の発生に及ぼす影響. 日作九支報 **70** : 1 - 3.
- 60) 楠谷彰人・上田一好・浅沼興一郎・豊田政範 (1999) 水稻における多収性の品種生態に関する研究 - ソース・シンク比と収量との関係. 日作紀 **68** : 21 - 28.
- 61) 九州沖縄農業研究センター筑後水田作研究拠点 (2006) 17年産水稻の登熟障害の要因解析と今後の課題. 九州沖縄の稲・麦・大豆研究 **3** : 49 - 54.
- 62) 九州沖縄農業研究センター水田作研究部 (2005a) 「地域確立研究」検討会 - 九州のイネの将来展望 - (国際コメ年特集). 九州沖縄の稲・麦・大豆研究 **1** : 49 - 59.
- 63) 九州沖縄農業研究センター水田作研究部 (2005b) 九州・沖縄地域における平成16年 (2004年) 産水稻・水田作大豆の作柄低下の実態と要因. 九州沖縄の稲・麦・大豆研究 **2** : 49 - 54.

- 64) 前島正義(2001) 4.1 水の吸収と移動. 山谷知行編, 朝倉植物生理学講座2. 代謝. pp. 30-33. 朝倉書店, 東京.
- 65) Mangat, B. S., Levin, W. B. and Bidwell, R. G. S. (1974) The extent of dark respiration in illuminated leaves and its control by ATP levels. *Can. J. Bot.* **52**: 673-681.
- 66) 松葉捷也(1991) イネの穂の着粒構造の分析およびその形成機構論. 中国農試研報 **9**: 11-58.
- 67) 松江勇次・尾形武文・佐藤大和・浜地勇次(2003) 登熟期間中の気温と米の食味および理化学的特性との関係. 日作紀 **72**(別1): 272-273.
- 68) Matsui, T., Omasa, K. and Horie, T. (1997) High temperatures induced spikelet sterility of Japonica rice at flowering in relation to air temperature, humidity and wind velocity condition. *Japan. Jour. Crop Sci.* **66**: 449-455.
- 69) Matsui, T., Omasa, K. and Horie, T. (2001) Comparison between anthers of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with tolerance to high temperatures at flowering or susceptibility. *Plant Production Sci.* **4**: 36-40.
- 70) Matsui, T., Kobayashi, K., Kagata, H. and Horie, T. (2005) Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of theca in rice under a hot and humid condition. *Plant Production Sci.* **8**: 109-114.
- 71) 松村修(2005) 高温登熟による米の品質被害-その背景と対策-. 農業技術 **60**: 437-441.
- 72) 松永隆司(1991) 形状による米の品種判別. 日添協会報 **10**: 13-22.
- 73) 松島省三(1957) 水稲の収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. 農技研報 **A5**: 1-271.
- 74) 松島省三・真中多喜夫(1957) 水稲収量の成立と予察に関する作物学的研究. XXXIX. 水稲の登熟機構の研究(5). 生育各期の気温の高低・日射の強弱並びにその複合条件が水稲の登熟に及ぼす影響. 日作紀 **25**: 203-204.
- 75) 松島省三・岡部俊・和田源七(1957) 水稲収量の成立と予察に関する作物学的研究. XLI. 水稲の登熟機構の研究(7). 炭素同化量並びに稲体各部の炭水化物含量の日変化と籾への転流量の日変化との関係(転流機構に関する一知見). 日作紀 **26**: 17-18.
- 76) 松島省三・真中多喜夫(1957) 水稲収量の成立と予察に関する作物学的研究. XXXIX. 水稲の登熟機構の研究(5). 生育各期の気温の高低・日射の強弱並びにその複合条件が水稲の登熟に及ぼす影響. 日作紀 **25**: 203-204.
- 77) 松島省三・角田公正(1957) 水稲収量の成立と予察に関する作物学的研究. XL. 水稲の登熟機構の研究(6). 生育各期の気温較差が水稲の登熟に及ぼす影響. 日作紀 **25**: 204-206.
- 78) 松島省三(1959) 稲作の理論と技術. pp. 116-117. 養賢堂, 東京.
- 79) 松島省三・和田源七(1959) 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. LII. 水稲の登熟機構の研究(10). 籾への炭水化物の転流適温, 登熟適温並びに籾の炭水化物受け入れ能力の低下について. 日作紀 **28**: 44-45.
- 80) Matsushima, S., Ikada, H., Maeda, A., Honma, S. and Niki, H. (1982) Studies on rice cultivation in the tropics. 1. Yielding and ripening responses of the rice plant to the extremely hot and dry climate in Sudan. *Japan. J. Trop. Agr.* **26**: 19-25.
- 81) Moorby, J. (1981) Transport systems in plants. Longman Ltd, London. 169p.
- 82) 森田敏(2000a) 高温が水稲の登熟に及ぼす影響-人工気象室における温度処理実験による解析-. 日作紀 **69**: 391-399.
- 83) 森田敏(2000b) 高温が水稲の登熟に及ぼす影響-作期移動実験と標高の異なる地点へのポット移動による解析-. 日作紀 **69**: 400-405.
- 84) 森田敏・藤田耕之輔・白土宏之・高梨純一(2002) 高温が水稲の登熟に及ぼす影響-高夜温と高昼温の影響の違いの解析-. 日作紀 **71**: 102-109.
- 85) 森田敏・白土宏之・高梨純一・藤田耕之輔(2004) 高温が水稲の登熟に及ぼす影響-穂・茎葉別の高夜温・高昼温処理による解析-. 日作紀 **73**: 77-83.
- 86) 森田敏(2005) 水稲の登熟期の高温によって発生する白未熟粒, 充実不足および粒重低下. 農業技術 **60**: 442-446.
- 87) Morita, S., Kusuda, O., Yonemaru, J., Fukushima, A. and Nakano, H. (2005a) Effects of topdressing on grain shape and grain damage under high temperature during ripening of rice. *Rice is*

- life: scientific perspectives for the 21st century (Proceedings of the World Rice Research Conference, Tsukuba, Japan), 560–562.
- 88) Morita, S., Yonemaru, J. and Takanashi, J. (2005b) Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* **95**: 695–701.
- 89) 棟方研・川崎勇・仮谷桂 (1967) 気象および稲体要因からみた水稻生産力の定量的研究. 中国農試研報 **A14**: 59–96.
- 90) Münch, E. (1930) Die stoffbewegung der pflanze. Jena, Gustav Fisher.
- 91) 村松謙生 (1989) フェーンによる水稻の白穂被害の発生機構. 北陸農試報. **30**: 131–148.
- 92) 村田吉男 (1961) 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究. 農技研報 **D9**: 1–169.
- 93) 村田吉男 (1964) わが国の水稻収量の地域性に及ぼす日射と温度の影響について. 日作紀 **33**: 59–63.
- 94) 永島秀樹・黒田晃 (2004) 高温処理が早生水稻の白未熟粒発生および関連形質に与える影響. 北陸作物学会報 **39**: 81–84.
- 95) Nagata, K., Yoshinaga, S., Takanashi, J. and Terao, T. (2001) Effects of dry matter production, translocation of nonstructural carbohydrates and nitrogen application on grain filling in rice cultivar Takanari, a cultivar bearing a large number of spikelets. *Plant Production Sci.* **4**: 173–183.
- 96) 長田健二・滝田正・吉永悟志・寺島一男・福田あかり (2004) 登熟初期の気温が米粒の胴割れ発生に及ぼす影響. 日作紀 **73**: 336–342.
- 97) 長田健二 (2005) 半矮性インド型多収水稻の収量・登熟性に関する遺伝学および生理生態学的研究. 東京大学学位論文. pp65–87.
- 98) 長戸一雄・江幡守衛 (1958) 心白米に関する研究. 第1報 心白米の発生. 日作紀 **27**: 49–51.
- 99) 長戸一雄・小林喜男 (1959) 米の澱粉細胞組織の発育について. 日作紀 **27**: 204–206.
- 100) 長戸一雄・江幡守衛 (1960) 登熟期の気温が水稻の稔実に及ぼす影響. 日作紀 **28**: 275–278.
- 101) 長戸一雄・江幡守衛・河野恭広 (1961) 米の品質からみた早期栽培に対する適応性の品種間差異. 日作紀 **29**: 337–340.
- 102) 長戸一雄・河野恭広 (1963) 米の粒質に関する研究. 第1報 米粒の硬度分布と二, 三の形質との関係. 日作紀 **32**: 181–189.
- 103) 長戸一雄・江幡守衛 (1965) 登熟期の高温が穎果の発育ならびに米質に及ぼす影響. 日作紀 **34**: 59–66.
- 104) Nagato, K. and Chaudhry, F. M. (1970) Influence of panicle clipping, flag leaf cutting and shading on ripening of Japonica and Indica rice. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.* **39**: 204–212.
- 105) 長戸一雄 (1973) 米の品質について. 日作紀 **42**: 238–257.
- 106) 中山治彦 (1969) 水稻における穂の老化現象. 第1報 籾の老化と脱水素酵素作用の減退. 日作紀 **38**: 338–341.
- 107) Nicolas, M. E., Gleadow, R. M. and Dalling, M. J. (1984) Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* **11**: 553–566.
- 108) 西尾博之・橋本俊司 (1998) 登熟気温がコシヒカリの玄米品質に及ぼす影響. 近畿中国農業研究 **95**: 37–40.
- 109) 野並浩 (2001) 植物水分生理学. 263p. 養賢堂, 東京.
- 110) 農林水産省 (2002) 近年の気候変動の状況と気候変動が農作物の生育等に及ぼす影響に関する資料集. 190p.
- 111) 農林水産省 (2003) 気象変動に適応した水稻生産技術に関する検討会 (平成15年2月4日開催). 342p.
- 112) 農林水産省水稻高温対策連絡会議対策推進チーム (2006) 水稻の高温障害の克服に向けて (高温障害対策レポート). 257p.
- 113) 農林水産省東北農業試験場 (2001) 東北地域における夏季の異常高温が水稻生育およびコメ品質に及ぼす影響の解析と今後の対策 (平成13年3月). 87p.
- 114) Okawa, S., Makino, A. and Mae, T. (2003) Effect of irradiance on the partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Ann. Bot.* **92**: 357–364.
- 115) 大西政夫・堀江武 (1999) 重量法による水稻各器官中の非構造化炭水化物の簡易定量法. 日作紀 **68**: 126–136.
- 116) Osada, A., Sasiprapa, V., Rahong, M., Dhammanuvong, S. and Chakrabandhu, H. (1973)

- Abnormal occurrence of empty grains of indica rice plants in the dry, hot season in Thailand. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.* **42** : 103–109.
- 117) 大谷和彦・吉田智彦 (2008) 送風時期が水稲「白未熟粒」発生に及ぼす影響. 日作紀 **77** : 434–442.
- 118) 岡本正弘 (1994) 炊飯米の粘りに関する化学成分の育種学的研究. 中国農試研報 **14** : 1–68.
- 119) Peng, S., Huang, J., Sheehy, J. E., Laza, R. C., Visperas, R. M., Zhong, X., Centeno, G. S., Khush, G. S. and Cassman, K. G. (2004) Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *PNAS*. **101** : 9971–9975.
- 120) 坂井真 (2005) 暑い九州に適した新しいお米にこまる. 平成17年度九州沖縄地域農林水産業研究成果発表会. 「次世代の農林水産業を支える革新技術」－異常気象にどう立ち向かうか, 九州沖縄農業の新技术－第25回講演要旨集. 15–19.
- 121) 坂田雅正・吉留和洋・山本由徳・吉田徹志 (2004) 登熟期間中の遮光および温度条件が早期水稲の白未熟粒発生に及ぼす影響. 日作紀 **73** (別1) : 24–25.
- 122) 斉藤邦行・柏木伸哉・木下孝宏・石原邦 (1991) 水稲多収性品種の乾物生産特性の解析. 第4報 穂への同化産物の分配. 日作紀 **60** : 255–263.
- 123) 佐本啓智・鈴木嘉一郎・山川勇・宇田昌義・杉本勝男 (1964) 栽培時期の移動による水稲の生態変異に関する研究 水稲早期・早植栽培の多収機構とその栽培技術上の二・三の問題点について. 東海近畿農業試験場研究報告 **10** : 1–81.
- 124) 佐々木康之・今井良衛・細川平太郎 (1983) 高温下で登熟する玄米品質の劣化防止技術. 新潟農試研報 **33** : 45–54.
- 125) 佐竹徹夫 (1972) イネポット栽培の改良法－生育時期の揃った穂を得るために－. 日作紀 **41** : 361–362.
- 126) Satake, T. and Yoshida, S. (1978) High temperature induced sterility in indica rice at flowering. *Jpn. J. Crop Sci.* **47** : 6–17.
- 127) Sato, K. and Takahashi, M. (1971) The development of rice grains under controlled environment. I. The effects of temperature, its daily range and photoperiod during ripening on grain development. *Tohoku J. Agr. Res.* **22** : 57–68.
- 128) 佐藤庚・稲葉健五・戸沢正隆 (1973) 高温による水稲の稔実障害に関する研究. 第1報 幼穂形成期以降の生育時期別高温処理が稔実に及ぼす影響. 日作紀 **42** : 207–213.
- 129) 佐藤庚・稲葉健五 (1973) 高温による水稲の稔実障害に関する研究. 第2報 穂と茎葉を別々の温度環境下においた場合の稔実. 日作紀 **42** : 214–219.
- 130) 佐藤庚・稲葉健五 (1976) 高温による水稲の稔実障害に関する研究. 第5報 稔実期の高温による炭水化物受入れ能力の早期減退について. 日作紀 **45** : 156–161.
- 131) サトクリフ, J. (1981) 植物と温度. 佐藤庚訳. 82p. 朝倉書店, 東京.
- 132) Seshu, D. V. and Cady, F. B. (1983) Response of rice to solar radiation and temperature estimated from international yield trials. *Crop Sci.* **24** : 649–654.
- 133) 重山博信・伊藤喜美子・阿部聖一・小林和幸・平尾賢一・松井崇晃・星豊一 (1999) 新潟県における水稲品種の品質・食味の向上 第16報 水稲の高温水かんがいによる高温登熟性の検定法. 北陸作物学会報 **34** : 21–23.
- 134) Singh, B. K. and Jenner, C. F. (1982) A modified method for the determination of cell number in wheat endosperm. *Plant Science Letters* **26** : 273–278.
- 135) Sofield, I., Evans, L., T., Cook, M. G. and Wardlaw, I. F. (1977) Factor influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant. Physiol.* **4** : 786–797.
- 136) 宋祥甫・懸和一・川満芳信 (1990) 中国産ハイブリッドライスの物質生産に関する研究 第3報, 収量生産期間における非構造的炭水化物及び全窒素濃度の変動からみた子実生産特性. 日作紀 **59** : 107–112.
- 137) Spiertz, J. H. J., ten Hag, B. A., and Kupers, L. T. P. (1971) Relation between green area duration and grain yield in some varieties of spring wheat. *Netherland Journal of Agricultural Science* **19** : 211–222.
- 138) 角明夫・箱山晋・翁仁憲・懸和一・武田友四郎 (1996) 水稲の登熟過程における穂重増加を支配する稲体要因の解析 第2報, 穎花の同化産物受容

- 効率に及ぼす出穂期貯蔵炭水化物の役割. 日作紀 **65** : 214-221.
- 139) 鈴木守・中村公則 (1978) 暖地水稻の収量成立過程における気象要因の影響に関する二・三の解析. 日作紀 **47** : 529-535.
- 140) 鈴木守 (1982) 近年における東北地方の気候登熟量示数について. 東北の農業気象 **27** : 1-5.
- 141) 田畑美奈子・飯田幸彦・大澤良 (2005) 水稻の登熟期の高温条件下における背白米および基白米発生率の遺伝解析. 育種学研究 **7** : 9-15.
- 142) 高橋渉 (2004) 気候温暖化条件下におけるコシヒカリの白未熟粒発生軽減技術. 農及園 **81** : 1012-1018.
- 143) 田代亨・江幡守衛 (1975) 腹白米に関する研究. 第4報 白色不透明部の胚乳細胞の形態的特徴. 日作紀 **44** : 205-214.
- 144) Tashiro, T. and Wardlaw, I. F. (1989) A comparison of the effect of high temperature on grain development in wheat and rice. *Ann. Bot.* **64** : 59-65.
- 145) Tashiro, T. and Wardlaw, I. F. (1991a) The effect of high temperature on the accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernel of rice. *Aust. J. Plant Physiol.* **18** : 259-265.
- 146) Tashiro, T. and Wardlaw, I. F. (1991b) The effect of high temperature on kernel dimensions and the type and occurrence of kernel damage in rice. *Aust. J. Agric. Res.* **42** : 485-496.
- 147) 寺尾博・大谷義雄・白木実・山崎正枝 (1940) 水稻冷害の生理学的研究. 予報, II 幼穂發育上の各期に於ける低温障害. 日作紀 **12** : 177-195.
- 148) 寺島一男・斉藤祐幸・酒井長雄・渡部富雄・尾形武文・秋田重誠 (2001) 1999年の夏期高温が水稻の登熟と米品質に及ぼした影響. 日作紀 **70** : 449-458.
- 149) 鳥山和伸 (1990) 水稻の生育予測と土壤窒素の無機化. 水田土壌の窒素無機化と追肥. pp. 125-156. 博友社, 東京.
- 150) 坪井八十二 (1961) 水稻の暴風被害に関する生態学的研究-作物の風害に関する研究1-. 農技研報 **A8** : 1-156.
- 151) 塚口直史・堀江武・大西政夫 (1996) 水稻の登熟に及ぼす登熟初期の非構造的炭水化物の影響. 日作紀 **65** : 445-452.
- 152) 塚口直史・土田徹 (2003) 水稻の葉鞘及び稈への非構造的炭水化物蓄積に対する緩慢な窒素吸収の影響. 北陸作物学会報 **39** (別) : 7.
- 153) 上田一好・楠谷彰人・浅沼興一郎・一井眞比古 (1998) 香川県における水稻品種キヌヒカリの移植時期に関する研究-収量および食味と気象要因との関係-. 日作紀 **67** : 289-296.
- 154) Vong, N. Q. and Murata, Y. (1977) Studies on the physiological characteristics of C3 and C4 crop species. 1. The effects of air temperature on the apparent photosynthesis, dark respiration, and nutrient absorption of some crops. *Japanese Journal of Crop Science* **46** : 45-52.
- 155) 和田栄太郎・馬場赳・古谷綱雄 (1945) 水稻の旱害防止に関する研究, (2) 水稻生育時期に依る旱害程度の差異について. 農及園 **20** : 131-132.
- 156) 和田道宏 (1980) 気温の日変化に関する研究 I. 日変化のモデル. 農業気象 **36** : 19-24.
- 157) Wang, C., Yang, J., Wa, J. and Cai, Q. (2004) Influence of high and low temperature stress on fertility and yield of rice (*Oryza sativa* L.): Case study with the Yangtze River rice cropping region in China. World rice research conference 2004. Abstract. 908.
- 158) Wardlaw, I. F. (1970) The early stages of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.* **23** : 765-774.
- 159) Westgate, M. E. and Boyer, J. S. (1986) Water status and the developing grain of maize. *Agron. J.* **78** : 714-719.
- 160) Wilhelm, E. P., Mullen, R. E., Keeling, P. L. and Singletary, G. W. (1999) Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism. *Crop Sci.* **39** : 1733-1741.
- 161) Yamada, N., Murata, Y., Osada, A. and Iyama, J. (1955) Photosynthesis of rice plant. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.* **23** : 214-222.
- 162) 山口琢也・蛭谷武志・金田宏・木谷吉則・小島洋一郎・土肥昌幸・石橋岳彦・向野尚幸・表野元保・宝田研・山本良孝 (2005) 気象変動下においても品質が優れる良食味的水稻早生品種「てんたか

- く」の育成. 北陸作物学会報 **41**(別) : 53-54.
- 163) 山本寛人・岡本正弘・堀野俊郎・坂井真 (1991) イネの異なる生育時期における葉色と玄米窒素含量との関係. 育雑 **41**(別**1**) : 212-213.
- 164) 山本健吾 (1952) 夜温の高低と水稲の登熟について. 東北大学農学研究所彙報 **4** : 181-188.
- 165) 山本健吾 (1954) 水稲の成熟現象に関する研究. III. 夜温の高低と登熟期間に於ける呼吸量および炭水化物の変化. 農及園 **29** : 1425-1427.
- 166) 山下鏡一・藤本堯夫 (1974) 肥料と米の品質に関する研究. 2窒素肥料が米の食味, 炊飯特性, デンプンの理化学的性質等に及ぼす影響. 東北農試研報 **48** : 65-78.
- 167) Yan, C., Ding, Y., Liu, Z., Wang, Q., Li, G., He, Y., and Wang, S. (2008) Temperature difference between air and organs of rice plant and its relation to spikelet fertility. *Agric. Sci. in China*, **7** : 678-685.
- 168) 楊重法・井上直人・藤田かおり・加藤昌和・萩原素之 (2005) イネ登熟前期の再転流速度に及ぼす気温の影響. 北陸作物学会報 **40** : 34-37.
- 169) Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Wang, W. (2001) Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Res.* **71** : 47-55.
- 170) 吉田作松・篠木誓一 (1978) 日本における月平均全天日射量およびその年々の変動度のマップの作成. 天気 **25** : 375-389.
- 171) Yoshida, S. and Parao, F. T. (1976) Climatic influence on yield and yield components of lowland rice in the tropics. IRRI. Climate and rice. Los Banos, Philippines. 471-494.
- 172) Yoshida, S. and Hara, T. (1977) Effects of air temperature and light on grain filling of an indica and japonica rice (*Oryza sativa* L.) under controlled environmental conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* **23** : 93-107.
- 173) Yoshida, S., Satake, T. and Mackill, D. S. (1981) High temperature stress in rice. *IRRI Research Series*, **67** : 1-15.
- 174) 財団法人全国食糧検査協会 (2002) 農産物検査ハンドブック 米穀篇. pp157-201.
- 175) Zakaria, S., Matsuda, T., Tajima, S. and Nitta, Y. (2002) Effect of high temperature at ripening stage on the reserve accumulation in seed in some rice cultivars. *Plant Prod. Sci.* **5** : 160-168.

Eco-Physiological Analysis for High-Temperature Effects on Rice-Grain Ripening

Satoshi Morita

Summary

There is a genuine concern that global warming is seriously affecting crop production. Recent high temperatures in Japan have caused a decrease in rice grain weight and quality such as its transparency and roundness. It has been pointed out that the level of damage to rice ripening due to high-temperature changes depends on environmental factors such as solar radiation, nitrogen fertilizer, and cultivars. However, we have not yet found definite ways to improve rice ripening under high temperature because the relationship between rice-ripening damage by high temperature and environmental or genetic factors has remained unclear. The influences of solar radiation, nitrogen fertilizer, and cultivars on rice-ripening damage by high temperature were investigated. The effects of eco-physiological factors of high night temperature on rice ripening were also examined because it has been predicted that night temperature will increase more than day temperature in the future. The results of the present study may be summarized as follows.

1. Influences of solar radiation on degree of rice-ripening damage from high temperature.

The effects of high temperature during ripening on grain weight and quality were investigated in growth chambers. The results indicated that the grain weight under future predicted 35/26°C (day/night temperature) air temperature decreases about 5% compared with the present mean temperature of 32/23°C. The rate of whole grain (transparent grain) under 35/26°C decreased markedly to 20% from 70% under 32/23°C. The influences of air temperature and solar radiation 4 to 20 days after flowering (DAF) on grain weight and quality by shifting the cropping season and moving rice plants grown in pots 400m higher at heading time were also investigated. Neither shifting the cropping season nor moving rice plants altered the grain weight. In contrast, the rate of whole grains increased 6 to 16% when rice plants were moved to higher ground with 4°C temperature and 20% solar radiation drops. However, the whole grain rate increased less than that of plants in growth chambers with only the temperature drop. These results suggest that the decrease in grain weight under high temperature at ripening is masked and that grain quality under high temperature decreases less under rich solar radiation. Next, the effects of temperature and solar radiation on grain weight and quality with new heat-tolerant cultivars Nikomaru and Hinohikari were investigated using growth chambers. It was demonstrated that the low solar radiation causes further deterioration in grain weight and quality at high temperature, especially in Hinohikari, and that the low solar radiation suppressed the acceleration of grain weight increase under high temperature. In Nikomaru, these deteriorations were reduced by maintaining the rate of grain weight increase under high temperature plus lower radiation. It was also found that the lower grain fullness (roundness) in Hinohikari under high temperature was further deteriorated by low solar radiation using a grain fullness index devised with an image analysis technique in the present study.

2. Influences of nitrogen fertilizer on rice-ripening damage from high temperature.

The effects of nitrogen topdressing at the panicle formation stage on ripening were analyzed using the data from three years of field experiments at different temperatures during first-

half ripening (from heading to 20 DAF). If the nitrogen topdressing is increased when the temperature is 2°C higher than in a normal year, the grain weight clearly increases and basal immature grain decreases. It was thought that the factor behind these results was maintaining the nitrogen level of rice plants during ripening by means of the topdressing. The ripening of cultivar Nikomaru was also compared that of Hinohikari, and the effect of topdressing methods on ripening was estimated under slightly warm conditions (about 1°C higher than normal). One topdressing method is the conventional two applications (16 and 6 days before heading). Another method is the continuing application (15 times from 16 days before to 12 days after heading) with the same total amount of nitrogen fertilizer as with the conventional method. The rate of immature grain was found to decrease 10 to 20% in Nikomaru compared to that in Hinohikari and to decrease about 5% in continuing application compared to that in conventional applications. The amount of non structural carbohydrate (NSC) in the culm and sheath at the full heading stage was greater in Nikomaru than in Hinohikari, and greater in the continuing application approach than in the conventional application. Consequently, the cultivar Nikomaru and the continuing application method increase grain quality by increasing storage carbohydrates of the culm and sheath at heading.

3. Different effects of high day and night temperatures on rice ripening and related eco-physiological factors.

The grain weight and quality under high night temperature (22/34°C, HNT) and high day temperature (34/22°C, HDT) were compared with those of the control (22/22°C, CONT) as the optimum temperature. The grain weight was clearly lower in HNT than in either HDT or CONT, and the grain quality was diminished by both day and night high temperatures. The effects of exposing either the panicle or vegetative parts to a high night or day temperature on grain weight and the quality were investigated. Exposing the vegetative parts to high night temperatures failed to reduce the average grain weight. Consequently, the main factor causing the decrease in average grain weight under high night temperatures was not thought to be the deficit of carbohydrates in the leaves and culms due to increased respiration loss but rather to the decrease in the partition ratio of dry matter to the grains. This was supported by the fact that there was no significant correlation between the grain weight and the shoot dry weight in the above experiment. Regression analysis of the time course of grain weight increase revealed that the duration of grain growth was reduced by both day and night high temperatures. However, the rate of grain growth was lower in HNT than in HDT. Also, the increase in grain weight and the movement of carbohydrates to the grain occurred mainly in the hours of high temperature, and more carbohydrates moved to grain from the assimilation organs in the day time under HDT than at night under HNT, although both were 34°C from investigation of the diurnal change of grain weight increase and the ¹³C tracer experiment. Measurement of the diurnal change in grain sugar contents, especially in the night time under HNT, revealed that the grain sugar content decreased. These results indicated that the sugar supply from the source organ does not meet the sugar demand at the sink organ because the former is reduced due to the lack of photosynthesis while the latter is accelerated due to rising physiological activity under HNT. This mismatch of sugar supply in relation to demand is the key factor in reduced grain weight increase under HNT. Measurement of the time course of grain water content indicated that its maximal value was lower in HNT than in HDT and both values were obtained at 11 DAF simultaneously. The grain fresh weight at maximal grain water content, which is thought to be an index of endosperm volume, is also lower in HNT than in HDT. The endosperm cell number and cell size, which are closely related to endosperm volume, were examined by image analysis of the endosperm cross section. As a result, the number of cells in endosperm in HNT was found to be similar to that in HDT, and higher than in CONT. The average cell area was smaller in HNT than in either CONT or HDT. The differences in average cell areas between HNT and

HDT were greater at 30 to 80% of the distance from the central point of endosperm towards the endosperm surface, which is thought to be the region in which the difference in grain growth rates between HNT and HDT was greater. These results indicate that the high night (rather than high day) temperature affects the grain growth rate at around the middle stage of grain filling and final grain weight through reduced cell enlargement in the region where the cells enlarge at those stages.

This study clarified the influences of solar radiation and nitrogen fertilizer on high-temperature-induced rice-ripening damage and the resistance characteristics of cultivars to high temperature plus low solar radiation during ripening. It also demonstrated that grain weight is reduced under high night (rather than high day) temperature. It was thus suggested that the mechanism of this reduction in grain weight under high night temperature is not respiration loss. These investigations shed light on the mechanisms of rice-ripening damage at high temperature and will be useful in developing measures to prevent this damage.

Keywords : Cultivar, Endosperm, Fertilizer, High temperature, Night temperature, Rice, Ripening, Solar radiation.