

総 説

イネの高温登熟障害の克服に向けて

森田敏

(九州沖縄農業研究センター)

要旨：近年、登熟期の高温により米の品質や玄米1粒重が低下する、いわゆる高温登熟障害が頻発していることが指摘されている。地球規模の温暖化の進行にともない今後の被害の拡大と甚大化が懸念される。このため高温登熟障害の克服に向けて、メカニズムの解明と対策技術の開発が喫緊の課題である。本稿では、イネの高温登熟障害の実態、背景を示すとともに、主な症状である白未熟粒、充実不足、胴割れ粒の発生と玄米1粒重の低下、食味の低下のメカニズム、耐性品種など発生回避技術の開発に関する知見を整理し、今後の研究方向を論じる。

キーワード：イネ、玄米1粒重、高温、デンプン合成、登熟、胴割れ、未熟粒、夜温。

1. はじめに

近年、イネ (*Oryza sativa* L.) の高温登熟障害の発生事例が多数報告されている (寺島ら 2001, 農林水産省 2003, 2006, 松村 2005)。その主な症状は、(1) 玄米の白濁化や粒張りの低下および胴割れ粒の発生により整粒歩合が低下すること、(2) 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、(2) は収量の低下にそれぞれ結びついて農家収入を減らす。また、(1) は米の加工ロスをもたらす、米の食味も高温により低下する傾向にある。地球温暖化の進行 (IPCC 2001, 2007) に伴い、これら高温登熟障害の発生地域の拡大と症状の深刻化が懸念されるため、障害回避効果の高い技術を一日でも早く提示するとともに、さらに高度な耐性の獲得に向けて研究を展開する必要がある。本稿では、イネの高温登熟障害の実態とメカニズムに関するこれまでの知見を整理するとともに、今後の研究方向の提示を試みた。

2. イネの高温登熟障害の背景と症状

日本ではかつて1950年代～60年代初頭にイネの高温登熟障害が問題になった (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と考えられるが、その要因としては、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) に加えて、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。

近年の高温登熟障害の多発要因については、1990年前後から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)、コシヒカリをはじめとする早生品種の普及や大型連休に合わせた移植の前倒しなどにより出穂期が一層前進したこと (農林水産省 2003, 松村 2005) による登熟気温の上昇が挙げられる。また、食味向上に向けた過度の

減肥や登熟後期の早期落水なども、高温登熟障害を助長する要因として指摘されている (寺島ら 2001)。

高温登熟障害の主な症状の一つは整粒歩合の低下であるが、ここで整粒歩合と検査等級の関係について触れたい。玄米の品位検査は基本的に検査標準品との比較による達観評価で判定されるが、各等級の標準品では整粒歩合の最低限度、整粒以外に分類される未熟粒、被害粒、着色粒、死米の各頻度の最高限度が定められている。例えば整粒歩合が70%を下回ると2等米に格付けされる。未熟粒には、白濁部の位置などに基づいて分類される乳白粒、心白粒、腹白粒、背白粒、基部未熟粒、青未熟粒、その他未熟粒が含まれる (財団法人全国食糧検査協会 2002)。本稿では、農林水産省東北農業試験場 (2001) を参考に、未熟粒のうち青未熟粒とその他未熟粒を除く白濁した未熟粒を白未熟粒と総称する。

登熟期の高温で発生が多くなる主な白未熟粒のタイプは、乳白粒、背白粒および基部未熟粒であり、このほかに玄米全体が白濁し表面に光沢がない死米も高温で増加する (長戸・江幡 1965)。また、被害粒に含まれる胴割れ粒の発生も登熟初期の日最高気温の上昇で増加することが明らかにされている (高橋ら 2002, 長田ら 2004b)。さらに、高温登熟条件では粒張りが低下した玄米が観察されるが、これはその他未熟粒に分類される。具体的には1) 粒が扁平である、2) 縦溝が深い、3) 糠層の厚い玄米を指す。なお、粒張りが低下して落等した場合、検査機関では充実不足と表現されるので、本稿でも以下ではこの語を用いることにする。

加工における問題としては、白未熟粒の場合は、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べたついて粒の形がくずれやすいため、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 2005). また、胴割れ粒は搗精時に砕けやすいこと、充実不足の玄米は糠層が厚く精米歩留まりが落ちることが指摘されている(財団法人全国食糧検査協会 2002).

3. 温暖化の実態と今後の予測

高温登熟障害が近年頻発している要因の一つは気温自体の上昇であるが、これには地球的規模の気候温暖化の関与が懸念される。すなわち、気候変動に関する政府間パネル(IPCC)の第3次報告(IPCC 2001)では、1901年~2000年の100年当たりの世界平均地上気温上昇率が 0.6°C と、それ以前1000年間の最大値である可能性が示され、第4次報告(IPCC 2007)では1906年~2005年の上昇率が 0.74°C と、さらに大きな値となった。このような急激な気温上昇は、化石燃料の消費など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で起きるとされており(井上 2003)、将来、温室効果ガスの排出量が最も多いシナリオでは20世紀末から21世紀末にかけての100年で世界平均地上気温が 4.0°C (可能性が高い予測幅で $2.4\sim 6.4^{\circ}\text{C}$)上昇することが予測されている。また、林(2003)は、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°C 上昇すると予測しているが、これに加えて、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予測している。このほか、これまでの気温変化をみると昼温より夜温の上昇が著しく(農林水産省 2002, 気象庁 2005)、温暖化のメカニズムに照らすとその傾向は今後も続くと考えられている。さらに、丸山・大場(2006)は、九州における水田の熟収支モデルによる水資源賦存量の計算(Maruyama ら 2005)に温暖化シナリオを当てはめて、2030年代には九州北部~中部にかけての広い範囲で水不足となることを予測している。

したがって、今後イネの高温登熟障害はますます深刻化することが懸念されるとともに、単に高温のみを対象とするだけではなく、高温に低日射や水ストレスが重なった条件や高夜温条件で発生する登熟障害を対象としてその発生メカニズムと対策技術を明らかにすることも重要である。

4. 高温登熟障害に関するこれまでの研究と今後の課題

(1) 白未熟粒の発生と高温条件との関係

登熟期の高温と白濁化の関係について、Tashiro and Wardlaw (1991b)は、出穂後7日から成熟までの日平均気温を 24°C とした場合に心白粒がわずかに発生し、 27°C で背白粒と乳白粒が発生し始め、 30°C で背白粒、 33°C で乳白粒、 36°C で死米がそれぞれ多発することを示した。また、出穂後20日間の日平均気温が $27\sim 28^{\circ}\text{C}$ 以上になると、背白・基白粒歩合の急激な増加(若松ら 2007)や一等米比率の低下(寺島ら 2001)が認められている。このほか、コシヒカリを用いた東北から九州にかけての15地点の連絡試験から、白未熟粒の発生歩合は出穂後20日間の日平均気温が

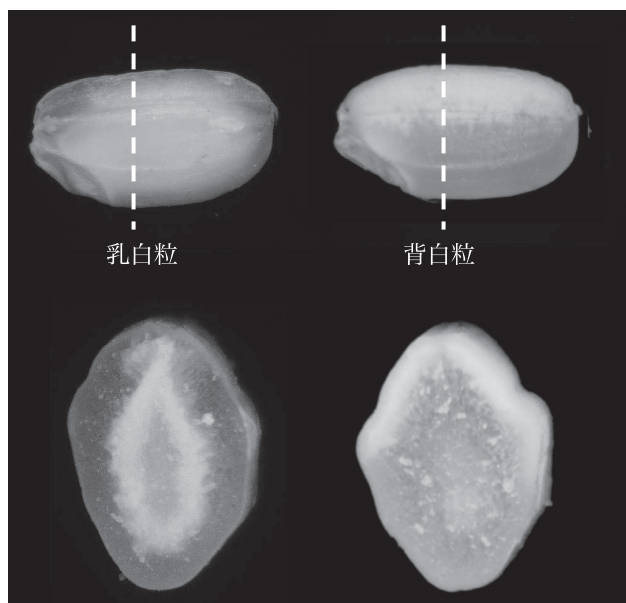
$23\sim 24^{\circ}\text{C}$ を超えると上昇し始め、 27°C を超えると多くの地点で20%を超えることが示されている(森田 2005)。これらの報告から、検査等級を下げるほど白未熟粒が増加する出穂後20日間の日平均気温の閾値はおおむね $26\sim 27^{\circ}\text{C}$ 程度であるとみられる。なお、後述するように、この閾値は温度以外の環境条件や品種によって変化することに留意する必要がある。

登熟期の夜温と昼温とではどちらの高温が白未熟粒の発生に大きく影響するのだろうか。農林水産省統計部の作況試験データ(コシヒカリ、東北~九州の324地点)では白未熟粒と最高気温、最低気温、平均気温との間にはいずれの場合も同程度の相関がみられた(農林水産省 2003)。しかし、前述した全国連絡試験のデータでは、白未熟粒歩合は最高気温や平均気温よりも最低気温と相関が高い傾向にあると指摘されている(近藤ら 2006)。なお、このような圃場試験データでの相関分析では、日射量が少ないと最低気温が高く最高気温が低い傾向になるなど、気象因子間の相関にも留意する必要がある。厳密な評価のためには人工気象室での実験が必要である。一つの試みとして、登熟適温とされる 22°C を終日与えた条件に対して、昼のみを 34°C にした高昼温条件(昼 34°C /夜 22°C)と夜のみを 34°C にした高夜温条件(昼 22°C /夜 34°C)を設定した場合では、高夜温と高昼温のいずれにおいても適温より玄米の透明度が低下し、特に高夜温の影響が大きいと判断されなかった(森田ら 2002)。今後、白未熟粒のタイプにも注目しつつ両者の影響の違いをさらに検討する必要があるだろう。

(2) 高温下での白未熟粒の発生メカニズム

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~数個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 ら 2002)。

デンプン蓄積は玄米の中の全体にわたって同時に進むというわけではなく、主な蓄積位置を移しながら一定の順序で進行することが指摘されている(長戸・小林 1959)。星川(1968a, b)は、登熟初期には胚乳の全周囲の珠心から中心部に向かって同化産物が流入し、その後中心部から周辺部に向かって順次デンプンが蓄積されること、乳熟期からは背部維管束からの流入が多くなり始め、糊熟期以降は専ら背部からの流入に限定されることを観察した。また、胚乳周辺部では、背側よりも腹側が先にデンプン粒が発達することも観察した。



第1図 乳白粒と背白粒の外観と横断面。
下段はそれぞれ上段の点線部分の切断面（横断面）。
森田（2005）を改変。

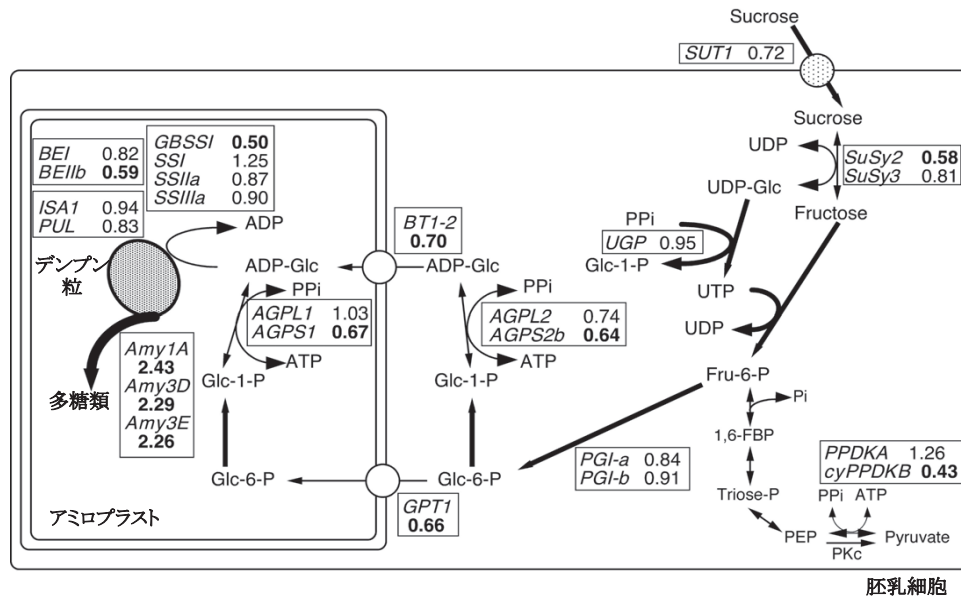
このようなデンプン蓄積の順序から、白未熟粒の各タイプは登熟期間中のそれぞれ特定の時期にデンプン蓄積が不良となったために発生することが推察されている（長戸・小林 1959, 長戸・江幡 1965）。白未熟粒のタイプ別発生程度と高温（昼 36℃ 夜 31℃）の時期との関係を調べた結果（Tashiro and Wardlaw 1991b）は、このことを裏付けている。すなわち、登熟初～中期にあたる出穂後 4～20 日頃の高温により玄米中心部から周辺部に向かって中間のリング状部分が白濁する乳白粒（第 1 図左）が多くなり、登熟中～後期にあたる出穂後 16～24 日頃の高温により背部維管束周辺が白濁する背白粒（第 1 図右）が多くなることを示されている。なお、作期をずらした圃場試験や昼夜 30℃ の高温処理では登熟初～中期の処理でも背白粒が発生することが観察されている（長戸・江幡 1965, 若松ら 2007）。両者の違いは、主に実験で用いられた高温処理の温度の違いによると考えられる。すなわち、前者の 36℃ に達する高温では、まさにその処理期間中のデンプン蓄積を阻害したと考えられるが、これよりも低い後者の高温では処理期間は生育が促進し、その後にデンプン蓄積が抑制されたと考えられる。このように細胞の成長、デンプン蓄積、ステージの進行、老化など生理代謝の種類によって至適温度が異なることが予想されるが、この点は高温登熟障害の発生メカニズム全体にも関わるため、さらに解析を進める必要がある。

高温により胚乳細胞内のデンプン蓄積が不良となる要因は、大まかにはシンク側すなわち玄米側でのデンプン合成能力や糖の輸送能力と、ソース側すなわち茎葉側での同化産物供給能力に分けて考えることができる。

高温を穂のみに与えた場合には茎葉のみに与えた場合よりも白未熟粒が多くなる（佐藤・稲葉 1973, 森田ら 2004）ことから、穂が高温になることで稲体に生じる何らかの生理的变化が玄米の白濁化に大きな影響を及ぼすことが示唆される。その生理的变化は、一つは登熟後半の玄米におけるデンプン合成能力や糖の輸送能力が低下すること（佐藤・稲葉 1973）であり、もう一つは登熟初～中期の急激な玄米成長に伴う同化産物の需要に茎葉からの供給が間に合わないこと（小葉田ら 2004）が考えられる。なお、両者の説明は必ずしも背反せず共存しうる。例えば、高温登熟条件では成熟期の茎葉における同化産物の残存量が多くなることが観察され、茎葉からの同化産物の供給能力に余力を残したまま玄米における同化産物受入れ能力が低下することが推察された（松島・和田 1959, 佐藤ら 1973）が、この観察結果は、シンク側の急激な玄米成長により一時的かつ相対的な同化産物供給能力不足が発生するという説明と矛盾はしていない。

シンクにおけるデンプン合成能力に関しては、高温登熟条件がデンプン粒結晶型デンプン合成酵素（アミロース合成に関与）と、可溶性デンプン合成酵素およびデンプン枝付け酵素（いずれもアミロペクチンの分枝構造に関与）の活性に及ぼす影響が解析された。その結果、前者（Hirano and Sano 2000, Umemoto and Terashima 2002, Jiang ら 2003）と、後者のうちデンプン枝付け酵素（Jiang ら 2003）の活性および遺伝子発現が登熟後半に明らかに低下することが示された。近年、ゲノム研究の進展に伴い、玄米中のさまざまな代謝に関わる遺伝子発現の高温ストレス反応が網羅的に解析され（Lin ら 2005, 三ツ井・福山 2005）、その中で Yamakawa ら（2007）は、高温条件ではデンプン粒結晶型デンプン合成酵素 I（アミロースの合成酵素）の遺伝子発現が抑制されることやデンプン枝付け酵素 II b（アミロペクチンの短鎖の枝作り酵素）の発現が抑制されること（第 2 図）を認めたほか、高温条件で登熟した玄米のうち白濁した玄米は透明度の高い玄米よりもアミロペクチンの長鎖が増えて短鎖が減ることを認めた。デンプン枝付け酵素 II b の欠失変異体 amylose-extender では胚乳が白濁する（Nishi ら 2001）ことから、Yamakawa ら（2007）は、高温による白濁化にもデンプン枝付け酵素 II b の遺伝子発現の抑制が関与していることを推察した。また、Yamakawa ら（2007）は、高温条件では PPK 遺伝子（ピルビン酸リン酸ジキナーゼをコードする遺伝子）の一つである cyPPDKB の発現が抑制されることを認め、cyPPDKB をノックアウトした変異体 floury-4 では胚乳が粉質になる（白濁する）（Kang ら 2005）ことから、高温条件での cyPPDKB の発現抑制と白濁化との関連性を推察している。

一方、三ツ井・福山（2005）は、デンプン合成の基質である ADP-グルコースを分解してデンプン合成を抑制する方向に働くヌクレオチドピロホスファターゼ/ホスホジエスレラーゼ（NPP）の活性と、デンプンを分解する方向



第2図 玄米におけるデンプン代謝に関わる遺伝子の開花後8~30日における累積発現レベルの高温反応。

四角内にはデンプン代謝系における酵素/トランスロケーターをコードする各遺伝子の略名を示すとともに、その遺伝子の開花後8~30日における累積発現レベルを登熟気温25℃/20℃に対する33/28℃の相対値で示している。遺伝子発現レベルは半定量的RT-PCRとデンシトメトリーで測定している。遺伝子発現が高温で促進し相対値が1.5以上の場合には数字を太字、矢印を太線とし、遺伝子発現が高温で抑制され相対値が0.7未満の場合には数字を細字、矢印を細線としている。各遺伝子(ファミリー)がコードする酵素・トランスロケーターは以下のとおり。GBSS: デンプン粒結合型デンプン合成酵素, SS: 可溶性デンプン合成酵素, BE: デンプン枝付け酵素, ISA・PUL: デンプン枝切り酵素, AGP: ADP グルコースピロフォスフォリラーゼ, Amy: α -アミラーゼ, SuSy: シュクロース合成酵素, UGP: UDP グルコースピロフォスフォリラーゼ, PGI: グルコースリン酸イソメラーゼ, SUT: シュクローストランスポーター, BT: ADP グルコーストランスロケーター, GPT: グルコース6-リン酸トランスロケーター, PPDK: ピルビン酸リン酸ジキナーゼ。

Yamakawa ら (2007)。

に働く α -アミラーゼの活性が、高温によっていずれも上昇すること、高温耐性品種ではこれらの活性が高温条件でも低く抑えられることを指摘している。これに関して、Yamakawa ら (2007) は、 α -アミラーゼの遺伝子発現自体が高温で促進されることを認めている(第2図)。なお、玄米の白濁部の電子顕微鏡観察ではデンプン粒の表面にデンプン分解後の痕跡が認められており、白濁化と α -アミラーゼ活性との因果関係が推察されている(Tashiro and Wardlaw 1991b, Zakaria ら 2002)。

このようにデンプン合成系の多くの酵素の活性が高温で低くなり、デンプン合成を抑制する酵素やデンプン分解を促進する酵素の活性が逆に高くなることは、登熟期の高温による穂の暗呼吸の増大および成長効率の低下(斉藤ら 2000, 平井ら 2003)とも密接な関係にあると考えられる。今後、両者の因果関係を検討する必要がある。

このほかに、上述の網羅的な遺伝子解析では、玄米中の熱ショックタンパク(HSP)の発現が高温によって誘導されること(Yamakawa ら 2007)に加えて、高温耐性品種と感受性品種とではその発現誘導の程度が異なることが示さ

れている(Lin ら 2005, 三ツ井・福山 2005)。HSPは高温ストレスに反応して生成されるタンパクで、構造的に不安定なタンパクの熱変性の阻止や変性後の構造修復を助ける、いわゆる分子シャペロンであり、高温耐性の獲得に関わっていることが示唆されている(Schirmer ら 1994, Lee ら 1995)。

シンク側における糖の輸送能力に関しては、糖の輸送経路である珠心表皮が高温で早く退化すること(岩澤ら 2003, 松田 2004)や、糊基部の通導組織における脱水素酵素作用が高温条件で早期に減退することが指摘され(中山 1969)、老化促進を介した輸送能力の低下と玄米の白濁化の関連性も推察される。また、糖が細胞膜を通過する際に働く糖トランスポーター遺伝子(SUT1)の発現(Scofield ら 2002)は、高温で抑制されることが示されている(Yamakawa ら 2007, 第2図)。

以上のように、高温によって、シンク側のデンプン代謝系や糖の輸送系における複数の酵素タンパクの遺伝子発現活性の上昇あるいは低下、および輸送経路の形態変化が生じることが明らかになってきたが、これらのうちのス

テップを増強することで高温によるデンプン蓄積の阻害が解消され白未熟粒の発生が抑制されるのかについては不明な点が多く残されている。例えば、高温耐性品種と感受性品種の玄米の高温による白濁程度の違いは、前述したようにデンプン合成の基質やデンプンそのものを分解する方向に働く酵素の活性の違いとの関連は認められた(三ツ井・福山 2005)が、デンプンを合成する方向に働く酵素の活性の違いとの関連を認めた例は今のところ見あたらない(梅本 2001, 山川 2007, Yamakawa ら 2007)。なお、 α -アミラーゼの活性が高まる組み換え体で白濁が増加したことが報告されており(Asatsuma ら 2006)、一つの酵素反応の変化でも白濁が増減することが示されたことは興味深い。このような組み換え体や変異体の利用はメカニズムの解明の大きな武器になると考えられる。このほか、最近、顕微鏡型レーザーで微小な組織を単離する LMD 法を用いて、胚乳内の特定領域の遺伝子発現を解析する道が開かれており(Ishimaru ら 2007)、白濁化の原因遺伝子を白未熟粒のタイプ別に特定することも期待される。

ソース側の要因に関しては、30~33℃を超えるような高温ではみかけの光合成速度が低下すること(Yamada ら 1955, Vong and Murata 1977)、登熟期の高温で稲体の炭水化物含量が減少すること(山本 1954, 平井ら 2003)が指摘されている。これは、呼吸速度の温度反応が一般に $Q_{10} \approx 2$ (10℃の上昇で約2倍)となるのに対して、真の総光合成速度では $Q_{10} \approx 1.1$ (村田 1961)程度に留まり、真の光合成速度に対する呼吸速度の比が上昇する(Vong and Murata 1977)ことによると考えられる。しかし、穂と茎葉に別々に高温を与えた実験(佐藤・稲葉 1973, 森田ら 2004)で示されたように、少なくとも茎葉に高温が作用して炭水化物含量あるいは乾物重が減少することが主因となって白未熟粒が発生するという道筋にはなっていないと考えられる。ただし、白未熟粒の中でも発生頻度の高い乳白粒は特に、同化産物の供給能力が低下することによって発生するケースが多く(今野ら 1991, 小葉田ら 2004)、単位面積当たりの粒数が多い状態で高温登熟条件に遭遇すると乳白粒が多発すること(高橋 2004, Morita ら 2005a)や、登熟期の株の間引きによる受光量の増加処理で乳白粒の発生限界温度が高くなること(小葉田ら 2004)も示されている。これらの現象は、すでに触れたように「潜在的な子実乾物増加速度が高温によって急激に増加し、その期間も短くなると子実は同化産物の供給不足にさらされやすくなる」という小葉田ら(2004)が推察した道筋を介して乳白粒が発生することを強く示唆している。この道筋は、乳白粒では登熟の途中で一時的にデンプン蓄積が劣り、その後競合が解消されるため白濁部の外側では再び透明化するという推察(長戸・小林 1959, 長戸・江幡 1965)にも合致する。今後は、このような、玄米での高温による急激な同化産物需要に茎葉からの供給能力が応えられないという状況が、具体的にどのような生理的変化を介して白濁化をも

たらしているのかを明らかにする必要があるだろう。

なお、高温登熟条件で特徴的に発生する基部未熟粒は、穂肥を多くすることで減少する傾向にあり、粒数の影響はそれほど受けにくいこと(Morita ら 2005a)、背白粒も同様に穂肥の増加で減少すること(楠田ら 2004, 古賀ら 2004)が指摘されている。したがって、これらの未熟粒の発生には、乳白粒の場合のように登熟初~中期の穎果間の一時的な同化産物の競合が関与している可能性は小さいと考えられる。そして、玄米の背側や基部にデンプンが蓄積される登熟後期のソース能力やシンク能力の凋落が発生要因として考えられ、これらの能力維持に窒素が欠かせないということが推察されるが、詳細は不明である。このメカニズムを明らかにすることは、施肥の増加が必要なのか、代替法があるのかなど対策技術の考え方にも直結するため、今後の究明が望まれる。

以上のように白未熟粒の発生のメカニズムは、デンプンの合成と蓄積に問題があるという点では、デンプンを主な成分とする玄米の粒重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, b)。しかしその一方で、白未熟粒のタイプによっては玄米1粒重の低下を伴わないこと(若松ら 2007)や、白濁の程度が同じでも玄米1粒重が小さくなる場合(森田ら 2002)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でも明らかにする必要がある。例えば、腹白粒は腹側の発育が良い場合にむしろ多く現れることが観察されることから、腹部の発育とデンプン蓄積の良否の相互関係によって発生することが推察されている(長戸・小林 1959)。楠田・古畑(1999)の報告でも、九州における1997年産のヒノヒカリで特に強勢穎果で心白粒が多発した要因として、登熟初期に高温多照でその後低日射となりデンプン蓄積のバランスが崩れたことが推察された。これらのことから、今後は細胞成長とデンプン蓄積の進行速度の違いという視点から白濁化のメカニズムを明らかにする必要があるだろう。

(3) 白未熟粒の発生回避技術

高温による白未熟粒の発生回避技術を提示するにあたって、その考え方は大きく二つに分けられる。一つは登熟期を高温に当てない技術で、もう一つは高温に当たっても白未熟粒を発生させない技術である。

前者では、出穂期を遅らせることが効果的で、現在多くの地域で遅植えが導入され、直播や晩生品種の導入も検討されている。

後者の高温に当たっても耐える技術については、前述の高温によるシンク側でのデンプン合成・蓄積能力の低下メカニズムの解明が耐性品種や栽培技術の開発に大きく貢献すると期待される。一方、ソース側の同化産物供給能力を

高めるといふ方向も重要である。すなわち、小葉田ら(2004)が示したように籾の過剰な着生を回避し1 籾あたりの同化産物供給能力を高めることは乳白粒の発生抑制に有効であろう。また、穂揃い期に茎葉に蓄積されている非構造性炭水化物(NSC)(塚口ら1996)は、登熟期間の同化量が少ない場合に登熟への貢献が大きくなると言われ、このNSCの蓄積を育種的あるいは栽培的に増やす方策についても検討する必要があるだろう。

また、食味向上のための減肥傾向が近年の高温登熟障害を助長している可能性があるため、穂肥量を増やしたり疎植栽培により出穂期以降の葉色を維持することにより背白粒・基部未熟粒を減らすという方向がある(高橋2004)。ただし、窒素栄養の維持は籾数の過剰着生による乳白粒の増加や食味の低下を招く危険があり、地域の実情に照らしながら適正な施肥量や栽植密度を提示する必要がある。

このほか、早期落水(佐々木ら1983, 今野ら1991)や乾燥風(石原ら2004)などによる水ストレスが高温登熟障害多発の要因の一つになっている可能性もある。今後、コンバイン収穫や二毛作地帯では麦播種などの作業体系を考慮しながら適正な落水時期を明確にして現場に示す必要がある。

これらの技術の効果は、現在多くの地域で検討が進められており、すでに技術体系を現場に提示して一定の品質向上効果を上げている地域もある(高橋2004)。今後は、さらに技術を高度化していくことが期待される。なお、堆肥投入や深耕が、高温年における米の品質維持に効果があることも農家圃場の調査から浮き彫りになっており(松村・千葉2006)、現場から次の技術開発の方向を見出す姿勢も重要であろう。

(4) 高温による充実不足および胴割れ粒の発生

近年の米の落等理由(検査等級が低下した理由)には、白未熟粒のほかに充実不足が挙げられており、特に西日本では年によっては後者が前者を上回る(農林水産省2003)。充実不足のメカニズムはデンプン蓄積の不良という点では白未熟粒のメカニズムと共通するが、前述した玄米1粒重低下と同様に白濁化を伴わずに充実不足となる例もあり、玄米の形の変化に注目したメカニズムの解明や対策技術の開発が必要である。しかし、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わずかしかなかった(長戸・江幡1965, Moritaら2005a)。その理由の1つに、充実不足は遠観で判定されており、多数サンプルを扱える数量的評価法がなかったことが挙げられる。充実不足の特徴のうち、糠層の肥厚化については長戸・江幡(1965)が測定しているが、粒の扁平性と縦溝の深さについては知見が少ない。最近、著者らは画像解析により玄米の扁平性と縦溝の深さを数量的に評価する手法を開発し、充実不足に関する高温耐性の品種間差異を見出した(森田ら2006)。今後は、これらの指標値を用いて、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していく必要がある。

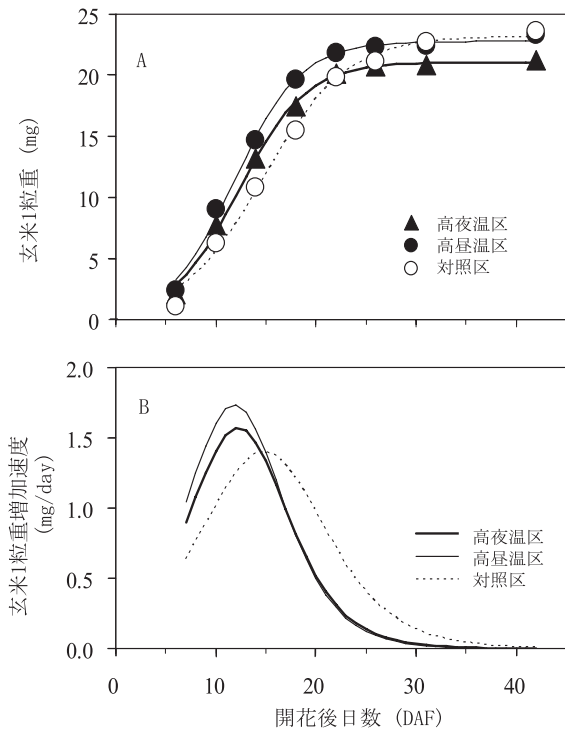
胴割れ粒の発生要因については、長田(2006)が解説しているように、登熟後期における玄米の吸水や乾燥により胚乳内の部位間に膨縮差が生じ、圧力の不均衡が生じることで亀裂が発生すると従来考えられており(近藤・岡村1932, 長戸ら1964)、発生抑制技術についても登熟後期の水管理や収穫後の水分調整が重視されてきた。しかし、最近、高橋ら(2002)は出穂後20日間の登熟前半の気温、長田ら(2004b)は特に出穂後10日間の最高気温が高いほど、胴割れ粒の発生が多くなることを報告した。そのメカニズムとしては、登熟初期の高温が穎果の急激な成長をもたらし、そのことが胚乳構造やデンプン蓄積特性に何らかの影響を及ぼして胴割れしやすい米質になっていることが推察されている(長田2006)が、詳細は今後の研究に待ちたい。発生軽減技術としては、登熟初期の高温を回避するための作期の後進(長田2006)、かけ流し灌漑による水温・地温の低下(長田ら2005)が有効であることが確認されている。また、登熟期の葉色と胴割れ発生との間に負の相関が認められ(高橋ら2002, 長田ら2006)、穂肥の効果も確認されてきている(長田ら2006)。さらにこれらの知見をもとにした胴割れ発生の早期予測法も提示されており(高橋ら2002, 長田ら2004a)、今後は、胴割れ耐性品種の開発に向けた研究を進めることで、総合的な技術の確立が期待される。

(5) 高温による玄米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、一定以上に大きくなった登熟粒の数を全粒数で除して算出する(松島1959)ことから、粗玄米の1粒重と密接な関係がある。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したい。

高温が最も玄米1粒重を低下させる時期は開花後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。玄米1粒重に関する適温はジャポニカ型よりインディカ型で高いなど品種によって異なることが示されている。すなわち、藤坂5号(ジャポニカ型)では日平均気温16~22℃、IR20(インディカ型)では19~25℃でそれぞれ玄米1粒重が最大となった(Yoshida and Hara 1977)。

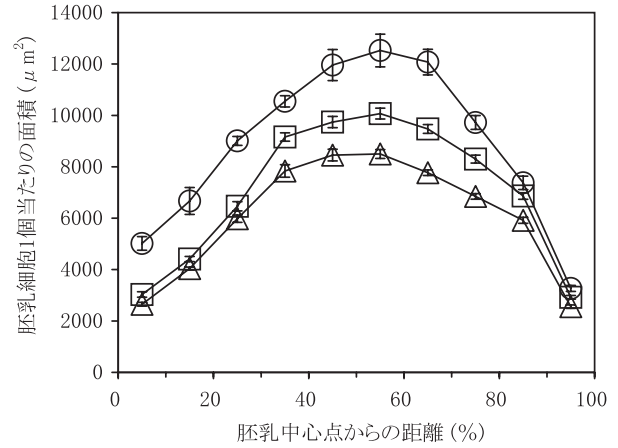
高温による玄米1粒重の低下のメカニズムは、シンク側のデンプン合成・蓄積能力やソース側の同化産物供給能力など白未熟粒の発生メカニズムと多くの部分で重なっていると考えられる。ここでは、玄米1粒重に及ぼす昼温と夜温の影響の違いに注目したこれまでの研究を整理したい。



第3図 玄米1粒重(A)と玄米1粒重増加速度(B)の推移に及ぼす高夜温と高昼温の影響。
高夜温区は22/34℃, 高昼温区は34/22℃, 対照区は22/22℃。
A図の標準誤差はシンボルの幅より小さい(n=6~14)。A図ではロジスティック曲線で回帰した。B図の各線はA図の回帰式を微分して得た。
Moritaら(2005b)。

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いる。筆者らは、日平均気温が同じ高夜温条件(22/34℃)と高昼温条件(34/22℃)の比較により、高夜温が茎葉ではなく穂に作用することで主にHIが低下して玄米1粒重が低下することを示した(森田ら2002, 森田ら2004)。また、高夜温では高昼温に比べて、1) 粒重増加速度が明らかに低下し粒重増加期間はともに同程度短縮すること(第3図)、2) 胚乳細胞の分裂ではなく特に胚乳中心から表層にかけて中間の領域での個々の細胞の成長が抑制されること(第4図)が明らかになっている(Moritaら2005b)。しかし、なぜ高夜温で特にこれらの領域の胚乳細胞の成長が抑制されるのかは不明である。細胞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)ことから、この現象を水分生理の視点から検討することは一つの方向である。また、高温で穂の成長効率が落ちているという指摘に照らして、穂の呼吸速度に及ぼす高夜温と高昼温の影響の違いについても検討する必要がある。

ところで上記で触れたように、玄米1粒重の低下要因は、1) 粒重増加速度と粒重増加期間、そして2) 全乾物重とHIの二つの視点で解析できる。これらの視点で高温と高



第4図 胚乳横断面における胚乳中心からの距離別の平均胚乳細胞面積に及ぼす高夜温と高昼温の影響。
例えば横軸の15%は胚乳中心から胚乳表層に向かって10~20%の領域における平均胚乳細胞面積を示す。シンボルの上下の線は標準偏差を示す。
Moritaら(2005b)。

夜温および低日射による玄米1粒重低下の要因を比較すると第1表のようになる(森田2007)。

高温では、佐藤・稲葉(1976)やChowdhury and Wardlaw(1978)が示したように、粒重増加速度の上昇が粒重増加期間の短縮を補償できずに玄米1粒重が低下すると見ることが出来る。また、全乾物重とHIの両方が低下した。これに対し、高昼温に比べた高夜温では上述したとおりで単に高温による影響とは異なった。

低日射では全乾物重が減少し、それに伴い粒重増加速度が減少することで玄米1粒重が低下すること、また、低日射に高温が重なると、これに粒重増加期間の短縮とHIの低下が加わり玄米1粒重の低下は甚大になることがわかる。ここ数年の九州における不作には台風や病害虫も関与しているが、低日射に高温が重なった影響も大きいと推察され、この点に注目した研究と技術開発が急がれる。

(6) 高温による食味低下

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報告されている(岡本1994, 松江ら2003)。米の食味には米粒中のタンパク(山下・藤本1974)とデンプン構造(特にアミロース含有率)が大きく影響するため、これらの視点から高温が食味に及ぼす影響が検討されている。

米のタンパク含有率は高温条件で増加するという報告があり(徐・茶村1980)、その要因の一つは、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こと(鳥山1990)が考えられる。一方、高温登熟条件でタンパク含有率が上昇しない事例も報告されている(松江ら2003)。これらの結果の相違には、玄米に入るタンパクの量と玄米1粒重との相対的な関係にタンパク含有率は支配されることが関係していると考えられ

第1表 高温、高夜温および低日射による玄米1粒重低下の要因.

登熟障害の素因	設定条件	玄米1粒重	粒重増加速度	粒重増加期間	全乾物重	収穫指数 (HI)
高温 (A)	日平均気温で7℃上昇の影響	低下	やや増	短縮	減少	減少
	(対照区 [27/19℃ ; 日平均 23℃] に対して、 高温区 [34/26℃ ; 日平均 30℃]) (森田 2007)	11% (2.6 mg)	6% (0.10 mg/日)	15% (3.8日)	11%	7%
高夜温	34/22℃の高昼温条件と比較した22/34℃の影響 (森田ら 2004, Morita et al., 2005)	低下 10% (2.1 mg)	減少 9% (0.16 mg/日)	ほぼ変わらず わずかに延長3% (0.7日)	やや減少 5%	減少 9%
	PAR900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に対して47%減少の影響 (森田 2007)	やや低下 5% (1.1 mg)	減少 9% (0.15 mg/日)	やや延長 5% (1.3日)	減少 10%	ほぼ変わらず わずかに増加 2%
高温低日射	高温 (A) と低日射 (B) の複合条件の影響 (森田 2007)	大幅低下 21% (4.7 mg)	減少 8% (0.14 mg/日)	短縮 16% (4.1日)	大幅減少 24%	減少 10%

森田 (2007) を改変.

る. すなわち, 高温による玄米1粒重の低下程度によってタンパク含有率の高温反応が変わると推察される. なお, 米に含まれるタンパクの中ではプロラミンが食味低下の大きな原因になっていることが指摘されている (田中 1995, Furukawa ら 2006). 一方, Yamakawa ら (2007) は, プロラミン7と13 kDa プロラミンの遺伝子発現量が高温登熟条件で低くなったことを認めており, プロラミン合成の高温反応については, 高温の程度による違いや, ほかの貯蔵タンパク合成との比較など, 今後さらにデータを蓄積する必要がある.

米のアミロース含有率については登熟期の高温条件で低下することが報告されており (Asaoka ら 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) ため, 高温は炊飯米の粘りを増す方向に働く. 一方, 高温登熟条件ではアミロペクチンの短鎖が減少して冷飯の粘りが低下することが推察されている (Umemoto ら 2003). アミロース含有率の低下を含めた, これらのデンプン構造の変化には, 前述のデンプン粒結合型デンプン合成酵素 (アミロースの合成酵素) やデンプン枝付け酵素 (アミロペクチンの短鎖の枝作り酵素) の高温による活性低下および遺伝子発現の低下が密接に関係しているとみられる (Hirano and Sano 2000, Umemoto and Terashima 2002, Jiang ら 2003, Yamakawa ら 2007).

なお, 玄米の白濁化が食味に及ぼす影響については, 主に乳白粒で構成される白未熟粒の混入割合を変えて食味への影響を解析した例があり, その割合が高くなるほど食味が低下する傾向にあり, 75%以上になると有意に低下することが認められている (若松ら 2007). しかし, 白濁化と食味の関係についての報告はまだ少なく, 今後さらにデータを蓄積する必要がある.

(7) 高温耐性品種の開発

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開発が実際に行われたのは最近になってからである. 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 (坂井ら 2007).

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, 圃場でのビニールハウスによる高温耐性検定も行われている (小牧ら 2002, 永畠・黒田 2004).

このように高温による白未熟粒発生の品種間差異の検討や基準品種の選定が進められてきており, 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). また, 若松ら (2007) は, 背白・基白が発生しやすい初星, ヒノヒカリなどの高温耐性の弱い品

種が、喜峰に由来することを推察している。品種間差異をもたらすメカニズムについては不明な点が多いが、前述したように、デンプン分解酵素の活性の強弱が高温耐性と密接な関係にあるという知見も得られている(三ツ井・福山 2005)。また、コシヒカリと初星の白未熟粒発生率の違いについてソース側の能力(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)に注目して検討した報告もある(坂田ら 2004)。今後の研究の進展と、高温耐性品種開発への活用が期待される。

なお、高温耐性品種の一つの方向として、二次枝梗初着の着生が穂の上位に多いタイプを目指すなど着粒構造に注目することも提案されている(松江 2005)。穂の着粒構造については、松葉(1991)がその形成機構論の構築を試みており、穂型の展開と抑制のバランスにより着粒構造が形成されることを説明した。今後は、分枝構造に関する分子遺伝学的研究(Ashikariら 2005)にこの理論が応用されることで着粒構造の設計が可能となり、穂型の改良を介して新たな高温耐性品種が開発されることを期待したい。

5. おわりに

本稿では、高温登熟障害の発生の背景と実態、発生メカニズムについてのこれまでの知見を整理し、今後の研究方向について論じた。高温登熟障害については最近、日本作物学会でも多数の研究が行われているが、筆者の力不足で情報整理や論議ができていない部分がある。例えば、温暖化における重要な視点である炭酸ガス濃度の上昇と高温が重なった場合の収量・品質への影響、高温登熟障害に関するシミュレーションモデル、植物ホルモンを介したメカニズムは、たいへん重要であるにもかかわらず本稿には盛り込めなかった。また、本稿では受精後の登熟についての高温障害に限定したが、将来さらに温暖化の程度が高まると受精障害のリスクも急激に高まることが予想される。これまでに高温による受精障害については、Satake and Yoshida (1978) や Matsui ら (1997, 2001, 2005) に代表される精力的な研究があり、その発生や品種間差異のメカニズムについて多くの知見が得られている。受精障害が発生した場合の稲作現場への影響は極めて大きいことから、これまでの研究を基礎に耐性品種や栽培技術の開発が期待される。これらについては今後、是非論議されることを期待したい。

謝辞：本稿の取りまとめにあたり、作物研究所の近藤始彦博士および梅本貴之博士、京都府立大学の増村威宏博士には貴重なご助言をいただくとともに文献を紹介していただきました。中央農業研究センター(北陸)の山川博幹博士には、図表の掲載を快諾していただくとともに貴重なご助言をいただきました。九州沖縄農業研究センターの丸山篤志博士には文献の紹介をしていただきました。心より感謝いたします。

引用文献

- 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.
- Asaoka, M., K. Okuno, Y. Sugimoto, J. Kawakami and H. Fuwa 1984. Effect of environmental temperature during development of rice plants on some properties of endosperm starch. Stärke 36 : 189-193.
- Asatsuma, S., C. Sawada, A. Kitajima, T. Asakura and T. Mitsui 2006. α -amylase affects starch accumulation in rice grains. J. Appl. Glycosci. 53 : 187-192.
- Ashikari, M., H. Sakakibara, S. Lin, T. Yamamoto, T. Takashi, A. Nishimura, E. R. Angeles, Q. Qian, H. Kitano and M. Matsuoka 2005. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. Science 309 : 741-745.
- Chowdhury, S. I. and I. F. Wardlaw 1978. The effect of temperature on kernel development in cereals. Aust. J. Agric. Res. 29 : 205-223.
- 福井清美・桑原浩和・佐藤光徳 2004. 水稻品種系統の高温登熟性について. 九州農業研究 66 : 16.
- Furukawa, S., K. Tanaka, T. Masumura, Y. Ogihara, Y. Kiyokawa and Y. Wakai 2006. Influence of rice proteins on eating quality of cooked rice and taste, flavor of sake. Cereal Chemistry 83 : 439-446.
- 林陽生 2003. 日本のお米栽培への影響. 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. 生物の科学 遺伝別冊17号 : 119-127.
- 平井儀彦・山田稔・津田誠 2003. 登熟期の気温がイネの暗呼吸と乾物生産に及ぼす影響-播種期を異にしたポット栽培での比較-. 日作紀 72 : 436-442.
- Hirano, H. and Y. Sano 2000. Comparison of waxy gene regulation in the endosperm and pollen in *Oryza sativa* L. Genes Genet. Syst. 75 : 245-249.
- 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.
- 星川清親 1968a. 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第10報 胚乳澱粉粒の発達について. 日作紀 37 : 97-105.
- 星川清親 1968b. 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.
- 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.
- 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.
- 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. http://www8.cao.go.jp/cstp/project/envtpub/GW_report/02_01_15.pdf (2007/8/29閲覧).
- IPCC 2001. Climate change 2001. The Scientific Basis. J. T. Houghton, et al. eds., Cambridge University Press, Cambridge, http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg1/index.htm(2007/8/29閲覧).

- 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 (2007/8/29閲覧).
- 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 (2004年). 日作紀 74(別1): 124–125.
- Ishimaru, T., M. Nakazono, T. Masumura, M. Abiko, Y. San-oh, N. K. Nishizawa and M. Kondo 2007. A method for obtaining high integrity RNA from developing aleurone cells and starchy endosperm in rice (*Oryza sativa* L.) by laser microdissection. *Plant Sci.* 173: 321–326.
- 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.
- 岩澤紀生・松田智明・荻原義邦・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.
- Jiang, H., W. Dian and P. Wu 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.
- 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光の影響. 日作紀 49: 199–204.
- Kang, H. G., S. Park, M. Matsuoka and G. An 2005. White-core endosperm *floury endosperm-4* in rice is generated by knockout mutations in the C_4 -type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*). *Plant J.* 42: 90–911.
- 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). http://www.data.kishou.go.jp/climate/cpdinfo/climate_change/2005/pdf/2005_all.pdf (2007/8/29閲覧).
- 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.
- 古賀潤弥・土谷大輔・岳田司・佐田利行 2004. 水稲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.
- 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.
- 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稲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.
- 近藤萬太郎・岡村保 1932. 玄米が吸湿せし時の膨張の方向と胴割米生成との関係. 農学研究 19: 128–142.
- 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.
- 近藤始彦・森田敏・長田健二・小山豊・上野直也・細井淳・石田義樹・山川智大・中山幸則・吉岡ゆう・大橋善之・岩井正志・大平陽一・中津紗弥香・勝場善之助・羽嶋正恭・森芳史・木村浩・坂田雅正 2006. 水稲の乳白粒・基白粒発生と登熟気温および玄米タンパク含有率との関係. 日作紀 75(別2): 14–15.
- 今野周・今田孝弘・中山芳明・宮野齊・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稲の登熟, 収量および品質に及ぼす影響. 山形農試研報 25: 7–22.
- 楠田宰・古畑昌巳 1999. 1997年産「ヒノヒカリ」における心白粒の発生様相. 日作九支報 65: 46–48.
- 楠田宰・福嶋陽・中野洋 2004. 水稲「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.
- 九州沖縄農業研究センター水田作研究部 2005. 「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.
- Lee, G., N. Pokala and E. Vierling 1995. Structure and *in vitro* molecular chaperone activity of cytosolic small heat shock proteins from pea. *J. Biol. Chem.* 270: 10432–10438.
- Lin, S. K., M. C. Chang, Y. G. Tsai and H. S. Lur 2005. Proteomic analysis of the expression of proteins related to rice quality during caryopsis development and the effect of high temperature on expression. *Proteomics* 5: 2140–2156.
- Maruyama, A., K. Ohba, Y. Kurose and T. Maki 2005. Spatial variation in evapotranspiration from a lowland field as estimated on 1 km grid size in Kyushu. *Agric. Meteorol.* 60: 857–860.
- 丸山篤志・大場和彦 2006. 温暖化による水田域の水資源賦存量の変化予測. 九州沖縄農業試験研究成果情報 21: 485–486.
- 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.
- 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.
- 松江勇次 2005. 九州地域における稲作生産の方向. 九州沖縄の稲・麦・大豆研究 1: 6–10.
- 松田智明 2004. イネの登熟期の子房における転送系の構造と貯蔵物質の蓄積. 日作紀73(別1): 300–301.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 1997. High temperatures induced spikelet sterility of Japonica rice at flowering in relation to air temperature, humidity and wind velocity condition. *Jpn. J. Crop Sci.* 66: 449–455.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2001. Comparison between anthers of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with tolerance to high temperatures at flowering or susceptibility. *Plant Prod. Sci.* 4: 36–40.
- Matsui, T., K. Kobayashi, H. Kagata and T. Horie 2005. Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of theca in rice under a hot and humid condition. *Plant Prod. Sci.* 8: 109–114.
- 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.
- 松村修・千葉雄大 2006. 高温登熟状況下で高品質を維持する稲作生産者の諸特徴. 日作紀75(別2): 54–55.
- 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.
- 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.
- 松島省三 1959. 稲作の理論と技術. 養賢堂. 東京. 116–117.
- 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). 初への炭水化物の転流適温, 登熟適温並びに初への炭水化物受け入れ能力の低下について. 日作紀 28: 44–45.
- 三ツ井敏明・福山利範 2005. デンプン代謝からみた白未熟粒発生メカニズム (研究の現状). 農業技術 60: 447–452.

- 森田敏・藤田耕之輔・白土宏之・高梨純一 2002. 高温が水稻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.
- 森田敏・白土宏之・高梨純一・藤田耕之輔 2004. 高温が水稻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.
- 森田敏 2005. 水稻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.
- Morita, S., O. Kusuda, J. Yonemaru, A. Fukushima and H. Nakano 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.
- Morita, S., J. Yonemaru and J. Takanashi 2005 b. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). Ann. Bot. 95: 695–701.
- 森田敏・米丸淳一・楠田宰・福駕陽・中野洋 2006. 玄米輪郭像の画像解析により算出した玄米充実不足の指標値. 日作紀 75(別 1): 380–381.
- 森田敏 2007. イネの高温登熟障害に関する生理生態学的解析. 北海道大学博士論文.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 長田健二・吉永悟志・福田あかり 2004a. 胴割れ米発生難易程度の早期簡易評価の可能性. 日作紀 73(別 1): 106–107.
- 長田健二・滝田正・吉永悟志・寺島一男・福田あかり 2004b. 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.
- 長田健二・小谷俊之・吉永悟志・福田あかり 2005. 胴割れ米発生におよぼす登熟初期の水管理条件の影響. 日作東北支報 48: 33–35.
- 長田健二 2006. 高温登熟と米の胴割れ. 農及園 81: 797–801.
- 長田健二・福田あかり・吉永悟志 2006. 穂肥条件が米粒の胴割れ発生に及ぼす影響. 日作紀 75(別 1): 244–245.
- 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.
- 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.
- 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.
- 長戸一雄・江幡守衛・石川雅士 1964. 胴割れ米の発生に関する研究. 日作紀 33: 82–89.
- 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.
- 中山治彦 1969. 水稻における穂の老化現象. 第1報 初穂の老化と脱水素酵素作用の減退. 日作紀 38: 338–341.
- Nishi, A., Y. Nakamura, N. Tanaka and H. Satoh 2001. Biochemical and genetic analysis of the effects of *amylose-extender* mutation in rice endosperm. Plant Physiol. 127: 459–472.
- 野並浩 2001. 植物水分生理学. 養賢堂, 東京. 1–263.
- 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. <http://www.kanbou.maff.go.jp/www/gichou/kikouhendousiryousyuu.pdf> (2007/8/29閲覧).
- 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). 1–342.
- 農林水産省 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). <http://www.kanbou.maff.go.jp/www/gichou/kouon/index.htm> (2007/8/29閲覧).
- 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). 1–87.
- 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.
- 坂井真・岡本正弘・田村克徳・梶亮太・溝淵律子・平林秀介・深浦壮一・西村実・八木忠之 2007. 玄米品質に優れる暖地向き食味水稻品種「にこまる」の育成について. 育種学研究 9: 67–73.
- 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稻の白未熟粒発生に及ぼす影響. 日作紀 73(別 1): 24–25.
- 斉藤邦行・大中隆史・黒田俊郎 2000. 水稻品種の乾物生産に及ぼす暗呼吸の影響－早晩性の異なる品種の生長効率－. 日作紀 69: 385–390.
- 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稻の生態変異に関する研究. 水稻早期・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.
- 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.
- Satake, T. and S. Yoshida 1978. High temperature-induced sterility in indica rice at flowering. Jpn. J. Crop Sci. 47: 6–17.
- Sato, K. and M. Takahashi 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.
- 佐藤庚・稲葉健五・戸沢正隆 1973. 高温による水稻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.
- 佐藤庚・稲葉健五 1973. 高温による水稻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.
- 佐藤庚・稲葉健五 1976. 高温による水稻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.
- Schirmer, E. C., S. Lindquist and E. Vierling 1994. An arabidopsis heat shock protein complements a thermotolerance defect in yeast. Plant Cell 6: 1899–1909.
- Scofield, G. N., T. Hirose, J. A. Gaudron, N. M. Upadhyaya, R. Ohsugi and R. T. Furbank 2002. Antisense suppression of the rice sucrose transporter gene, *OsSUT1*, leads to impaired grain filling and germination but does not affect photosynthesis. Funct. Plant Biol. 29: 815–826.
- 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. 新潟県における水稻品種の品質・食味の向上. 第16報 水稻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.
- 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.
- 高橋渉・尾島輝佳・野村幹雄・鍋島学 2002. コシヒカリにおける胴割米発生予測法の開発. 北陸作物学会報 37 : 48 - 51.
- 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.
- 田中國介 1995. 米蛋白質の化学 - プロテインボディの構造と分布 -. 農林水産研究ジャーナル 18 : 33 - 40.
- 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.
- Tashiro, T. and I. F. Wardlaw 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.
- Tashiro, T. and I. F. Wardlaw 1991 b. 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.
- 寺島一男・齊藤祐幸・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.
- 鳥山和伸 1990. 水稻の生育予測と土壌窒素の無機化. 水田土壌の窒素無機化と追肥. 博友社, 東京. 125 - 156.
- 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性炭水化物の影響. 日作紀 65 : 445 - 452.
- 梅本貴之 2001. 温度条件が米でんぷん生成に及ぼす影響. 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. 東北農業試験場. 5 - 8.
- Umemoto, T. and K. Terashima 2002. Activity of granule-bound starch synthase is an important determinant of amylose content in rice endosperm. *Funct. Plant Biol.* 29 : 1121 - 1124.
- Umemoto, T., N. Aoki and T. Ebitani 2003. Naturally occurring variations in starch synthase isoforms in rice endosperm. *J. Appl. Glycosci.* 50 : 213 - 216.
- Vong, N. Q. and Y. Murata 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. *Jpn. J. Crop Sci.* 46 : 45 - 52.
- 若松謙一・佐々木修・上蘭一郎・田中明男 2007. 暖地水稻の登熟期間の高温が玄米品質に及ぼす影響. 日作紀 76 : 71 - 78.
- Yamada, N., Y. Murata, A. Osada and J. Iyama 1955. Photosynthesis of rice plant. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 23 : 214 - 222.
- 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.
- Yamakawa, H., T. Hirose, M. Kuroda and T. Yamaguchi 2007. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiol.* 144 : 258 - 277.
- 山川智大 2007. 水稻の高温登熟性とデンプン合成酵素活性との関係について. 日作紀75(別2): 296 - 297.
- 山本健吾 1954. 水稻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.
- 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.
- Yoshida, S. and T. Hara 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.
- 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. 157 - 201.
- Zakaria, S., T. Matsuda, S. Tajima and Y. Nitta 2002. Effect of high temperature at ripening stage on the reserve accumulation in seed in some rice cultivars. *Plant Prod. Sci.* 5 : 160 - 168.

Prospect for Developing Measures to Prevent High-Temperature Damage to Rice Grain Ripening : Satoshi MORITA (National Agricultural Research Center for Kyushu Okinawa Region, Chikugo 833-0041, Japan)

Abstract : Recently, in Japan, high temperature is causing a decrease in rice grain weight and quality such as transparency, roundness and cracking. There is a genuine concern that ongoing global warming will seriously affect rice production. Consequently measures to prevent damage by high temperatures and knowledge on the mechanisms of this damage are urgent issues today. In this paper, the current status and background of rice ripening damage by high temperatures are shown. Furthermore, the studies on the mechanisms of grain weight decrease, poor palatability, cracking grain and immature grains with white portion and deep ditch and also the studies on the improvements of tolerant cultivars and cultivation methods are shown and discussed for future works.

Key words : Cracking grain, Grain weight, High temperature, Immature grain, Night temperature, Starch synthesis, Rice, Ripening.