

土壤水分ストレス下における
NERICA の子実生産に関わる形態と生理機能の解析

2019年7月

岩田（樋口） 桃子

土壤水分ストレス下における
NERICA の子実生産に関わる形態と生理機能の解析

筑波大学大学院
生命環境科学研究科
生物圏資源科学専攻
博士（農学）学位論文

岩田（樋口） 桃子

目次

第 1 章 緒論	1
第 2 章 土壤水分ストレスが NERICA の生育および収量に及ぼす影響と その品種間差異	9
2-1 材料および方法	9
2-2 結果	14
2-3 考察	16
第 3 章 土壤水分ストレスが NERICA の穎花形成に及ぼす影響と その品種間差異の解析	37
第 1 節 生殖成長期の異なる時期における土壤水分ストレスが 分化穎花数および穎花退化率に及ぼす影響	38
3-1-1 材料および方法	38
3-1-2 結果	39
3-1-3 考察	40
第 2 節 穎花への炭水化物供給からみた土壤水分ストレス下における 穎花退化率の品種間差異の解析	42
3-2-1 材料および方法	42
3-2-2 結果	43
3-2-3 考察	46
摘 要	60
謝 辞	62
引用文献	63

第1章

緒論

1-1 アフリカにおける食糧安全保障

世界人口は2019年に77億人を超えた（UN 2019）。10年前に比べて人口増加率は鈍化しているものの、2050年には97億人、2100年には109億人に達すると見込まれている（UN 2019）。なかでもアフリカの人口増加は著しく、世界で2050年までに増加する20億人のうち、半数以上をアフリカの増加分が占めると予測されている（UN 2019）。

急激な人口増加に伴い、アフリカにおける食糧安全保障の重要性は一層増してきている。アフリカで重度の食糧不安を抱える人の割合は全人口の25%であり、サブサハラアフリカでは30%にも上る（FAO 2017a）。2011年には、エチオピア、ケニア、ソマリアをはじめとする国々が過去60年で最悪の旱ばつに見舞われ、深刻な食糧危機に陥った（BBC News 2011）。さらに、2017年には、旱ばつと長引く内戦による累積的な影響で南スーダンの一部が数か月に及ぶ飢饉に襲われている（FAO 2017b）。旱ばつ被害や武力紛争の増加に伴って、2015～2016年には2010年頃から減少傾向にあった飢餓人口が増加に転じていることから（FAO 2017a）、食糧安全保障問題の解決はアフリカ各国にとって喫緊の課題であるといえる。

1-2 アフリカにおける稲作と米消費

アフリカにおいて、イネは需要の拡大とともに重要度を増してきた作物のひとつである。とくに需要の高まりを見せているサブサハラアフリカの米消費量は、1961～2005年までに年率4.52%で増大した（AfricaRice 2008）。なかでも、2001～2005年までの5年間は年率5.84%の増加を記録しており、消費量の増加に拍車がかかっている。米の需要増加に伴い、アフリカにおけるイネの栽培面積、米生産量および供給量は、いずれも1970年代以降増加してきた。アフリカの米生産量は1986年には1010万tであったが、2016年には3250万tとおおよそ3倍に増加している（FAOSTAT 2018）。しかし、需要の増加は生産量の増加を上回っており、供給量の3～4割を輸入に依存する状況が続いている（FAOSTAT 2018）。

伝統的にトウモロコシ、雑穀類（トウジンビエ、シコクビエ、ソルガム）およびイモ類（キャッサバ、タロイモ、サツマイモ）等を主食としていたアフリカの人々が米を好んで食べるようになった背景には、都市化に伴う人々の嗜好性の変化がある（櫻井・Ndavi 2008）。近年の人口増加とともに急速に拡大した都市部を中心に、調理が容易で貯蔵にも適した米が好まれるようになり、需要が大幅

に伸びた。今後更なる経済成長に伴い、より一層都市人口の増加が見込まれることから(早瀬 1999)、この地域における米の重要性は増していくものと考えられる。

アフリカ、とくにサブサハラアフリカで稲作の基盤となるのは天水畑あるいは低湿地であり、天
水に依存した栽培が主流である。エジプトやモーリタニアといった水田作が主流となっている国を
除けば、アフリカにおける稲作面積のうち灌漑が整備されているのは1割にも満たない(Oteng and
Sant'Anna 1999)。一方で、イネは栽培に多くの水を要する作物である。圃場レベルにおける米生産
のための水利用効率を表し、子実収量を給水量または用水量で除して求める水生産性は、従来アフ
リカで栽培されてきたトウモロコシが $1.1\sim 2.7\text{ kg m}^{-3}$ 、平均 1.8 kg m^{-3} であるのに対し(Bouman ら
2007)、天水条件下で栽培した陸稲は $0.2\sim 0.6\text{ kg m}^{-3}$ 、平均して 0.41 kg m^{-3} であり(Bouman ら 2005)、
トウモロコシの4倍以上の水を必要とする。水利用効率の低いイネは水分欠乏により生育が阻害さ
れやすいことから、早ばつ抵抗性に優れたイネ品種の開発が望まれている。

1-3 NERICA の開発と普及

1-3-1 NERICA の開発

西アフリカ稲開発協会(WARDA, 現 Africa Rice Center)は、アフリカの畑地栽培に適し、なおかつ
収量性が高いイネ品種の開発を目指し、1990~2000年の研究戦略の中で、多収性をもつアジアイ
ネにアフリカイネのストレス耐性を導入することとした(金田 2006)。Jones ら(1997a)は、1991
年から1721品種・系統にのぼるアジアイネおよびアフリカイネの特性調査を実施し、有用な形質を
もつアジアイネ5品種とアフリカイネ8系統から、計48組合せの種間交雑を行った。このうち7組
合せの F_1 にアジアイネを2回戻し交雑し、得られた BC_2F_1 集団から個体選抜を行うと同時に、 BC_2F_1
個体の葍を培養し、再分化した二倍体を養成した(Jones ら 1997a)。その後、収量性や生育日数、初
期生育、脱粒性、玄米品質等を基準に選抜を繰り返し(Jones ら 1997a)、得られた約3000の固定系
統をNERICA(New Rice for Africa)と名付けた(AfricaRice 2008)。2000~2005年には、このうちの
18系統を「NERICA 1」~「NERICA 18」と命名し、陸稲品種として発表した(AfricaRice 2010)。

1-3-2 NERICA の普及状況

NERICA の普及にかかる取り組みは、日本政府による支援のもと、1997年に発足した Interspecific
Hybridization Project (IHP) において開始された(Kaneda 2007)。農民参加型の品種選定を通じた普
及手法(PVS: Participatory Varietal Selection)が取り入れられ、2000年にはアフリカ17カ国でPVSに
よるNERICAの普及活動が展開されている(Kaneda 2007)。また、日本政府が主導するアフリカ開

発会議 (TICAD) では、2003 年の TICAD III において、NERICA の開発および普及に係る取り組みがアフリカの貧困削減政策の一つに掲げられた。その後、2008 年の TICAD IV の場で発表された「アフリカ稲作振興のための共同体 (Coalition for African Rice Development: CARD)」においても、「CARD 加盟国のコメ生産を今後 10 年間で倍増させる」という目標のもと、NERICA の普及拡大は行動計画の一つに位置付けられている (JICA 2008)。

2019 年 5 月現在における NERICA の栽培面積は明らかではないが、2006 年時点では 26 カ国で普及が進められており、1 万 ha 以上の作付けがあったギニア、コートジボワール、ウガンダを中心に 20 万 ha 以上で栽培されていた (藤家ら 2010)。「NERICA 先進国」ともされるウガンダにおける栽培面積は、2002 年の本格的な普及開始以降、2008 年に約 4 万 ha (Kitanaka ら 2009)、2016 年には約 5 万 ha (西牧 2017) と推定されている。

1-3-3 NERICA 普及における課題

2008～2018 年の CARD の取り組みの中で、多くの日本人専門家がアフリカ諸国に赴き、NERICA の普及プロジェクトに携わった。彼らが指摘する NERICA の普及上の課題は、種子の品質不良 (Ikeda ら 2007, 西村 2009)、現地指導者・技術者の不足 (浅沼 2009, 南谷 2010)、品種の市場価値の低さ (Yokouchi and Saito 2017)、流通・加工・販売におけるインフラの未整備 (浅沼 2009)、画一的な普及手法 (伊谷 2014, 妹尾 2017) など多岐に渡る。とりわけ強調されているのは、栽培技術に関する情報が不十分であること (南谷 2010, Yokouchi and Saito 2017) であった。南谷 (2010) は、ギニアにおける NERICA の普及活動を通じ、十分な地域適応性評価がなされていないことや耕種基準が無いこと等を課題に挙げ、栽培技術の確立ならびに移転が必要であると訴えている。栽培技術の確立のためには生育や収量形成に関わる品種特性の把握が不可欠であるが、NERICA については不明な部分が多く、科学的根拠を伴った明確な品種情報の不足が指摘されている (Kaneda 2007, 南谷 2010)。

1-4 NERICA の生育および収量特性とストレス耐性

Jones ら (1997a, 1997b) は、耕起方法、施肥量および除草程度の異なる 2 水準 (高投入, 低投入) の条件下で NERICA を栽培した結果、高投入条件下における収量がアフリカイネより著しく高く、また低投入条件下でもアフリカイネと同等か、アフリカイネを上回る収量を示す品種を認めている。AfricaRice (2008) によれば、NERICA の潜在収量は $4\sim 7\text{ t ha}^{-1}$ とされ、通常 $1\sim 1.5\text{ t ha}^{-1}$ とされるアフリカの天水畑における収量水準に比してきわめて高い。また、NERICA の生育日数は 90～110 日で、

在来品種と比較して50~70日短いとされており (AfricaRice 2008) , 短い生育日数で高収量が達成されれば、農家にとっては非常に魅力的な品種であると言える。

NERICA の収量性に寄与する形質のひとつが、アフリカイネ由来の優れたストレス耐性である。例えば、生物的ストレスに対しては、生育初期の雑草競合性 (Jones ら 1997a, 1997b, Dingkuhn ら 1999b) だけでなく、いもち病 (Séré ら 2004) やイネイエローモットルウイルス病 (RYMV) (Ochola and Tusiime 2011) , シュモクバエ (Togola ら 2011) , 寄生雑草のストライガ (Cissoko ら 2011, Rodenburg ら 2015) に耐性を持つNERICA 品種の存在が報告されている。非生物的ストレスに対しては、土壌のリン酸欠乏耐性 (Koide ら 2013) や鉄過剰耐性 (Kang ら 2011) に優れるNERICA 品種が明らかになっている。また、乾燥~半乾燥地帯でしばしば問題となる、土壌表面の塩類集積に対する耐塩性 (Awala ら 2010, 曾根ら 2011, Yamamoto ら 2011) や、主に東アフリカの高地での栽培に欠かせない耐冷性 (Wainaina ら 2015) についてもNERICA 品種の中での差異が示されているほか、低湿地で発生する冠水に対する抵抗性 (Kawano ら 2009) や、塩、冠水、旱ばつの3種のストレスに対する複合耐性 (Okazaki ら 2014) についても研究が進められている。さらに、生育日数が短いという特性が様々なストレスの回避に役立つと考えられている (AfricaRice 2008) 。

旱ばつや不安定な降雨のもとで発生する水分欠乏ストレスは、作物の正常な生育や機能を阻害して収量を低下させる。NERICA の栽培は主に天水条件下で行われることから、水分欠乏ストレスは様々なストレスの中でも遭遇頻度が高く、最も甚大な減収を招くストレスのひとつであると言える。NERICA の収量を安定的に確保するためには、水分欠乏ストレス下におけるNERICA の生育および収量特性を研究する必要がある。

1-5 水分欠乏ストレス下におけるNERICA の子実生産に関するこれまでの研究

1-5-1 水分欠乏ストレスがNERICA の収量に及ぼす影響

天水および湛水条件下で栽培したNERICA の収量を比較すると、ウガンダで約25% (Matsumoto ら 2014a) , 日本で15~32% (Kikuta ら 2017) , 天水条件下での収量が低かった。ウガンダでの17作期にわたる長期栽培試験 (Tsuboi ら 2018) やタンザニアにおける多地点試験 (Sekiya ら 2013) では、NERICA の収量と降水量との密接な関係が明らかになっており、天水条件下での収量低下は降水量の不足に伴う水分欠乏ストレスによるものと考えられる。降水量の影響を受けないハウス内の試験でも灌水制限によるNERICA の収量低下が報告されており、灌水量が減少してストレスの強度が高まるにつれ、収量の低下程度は大きくなることが示されている (Sikuku ら 2010, Matsumoto ら 2014b, Nassir ら 2017) 。

NERICA の収量は水分欠乏ストレスを受ける時期にも左右される。Tsuboi ら (2018) は、生育期間を大きく 3 時期に分けて、各時期の降水量と「NERICA 4」の収量との関係を解析し、減数分裂期～開花期を含む時期の降水量が収量に最も影響することを示した。また、南アフリカで同じく「NERICA 4」を栽培した Alou ら (2018) は、分けつ期、幼穂形成期、開花期および登熟期の 4 時期に灌水量を制限してストレスを与えた結果、収量の低下程度は幼穂形成期のストレス下で最も大きかったとしている。これらの報告は、栄養成長期より、生殖成長期のストレスが大きな減収をもたらすことを示している。栄養成長期のストレスにより、開花遅延を介して収量の低下を認めた報告も存在するが (Kang and Futakuchi 2019) , その影響は生殖成長期のストレスに比べて軽微であった。

1-5-2 水分欠乏ストレスによる収量低下の要因

生殖成長期のストレスによる収量の低下は、収量構成要素のうち、1 穂粒数の減少および登熟歩合の低下に起因する (Alou ら 2018, Tsuboi ら 2018) 。ストレスの時期が限定されていない、その他の報告においても、ストレスによる収量低下要因として 1 穂粒数 (Matsunami ら 2009, Atera ら 2011, Matsumoto ら 2014a, Kikuta ら 2017) または登熟歩合 (Matsumoto ら 2014b) が挙げられるケースが多い。Sekiya ら (2013) は、登熟歩合と 1 穂粒数が NERICA の収量変動の 70~90%を説明するとしており、これら 2 要素がストレス下における NERICA の収量形成の鍵を握っていると考えられる。

イネでは、生育時期別のストレスのもとで、粒数を決定づける穎花の分化 (Kato ら 2008) および退化 (Kobata ら 1994, Kato ら 2008) , 登熟歩合を左右する受精 (Saini and Lalonde 1998, Saini and Westgate 2000) および受精後の穎果の発育停止 (津田 1993, Dingkuhn and Gal 1996) の解析が行われてきた。しかし、NERICA に関してはこうした解析はほとんど行われておらず、ストレス下における収量構成要素の変動要因については十分に明らかになっていない。

1-5-3 水分欠乏ストレスによる収量低下の品種間差異

水分欠乏ストレス下における NERICA の収量については、親品種 (Fofana ら 2010, Kamara ら 2010) やアフリカの栽培品種 (Kamara ら 2010, Atera ら 2011, Onaga ら 2012, Sekiya ら 2013, Matsumoto ら 2014b) , アジアの水稻 (Matsunami ら 2009, Kikuta ら 2017, Fofana ら 2018) および陸稲 (Matsunami ら 2009, Matsumoto ら 2014b, Kikuta ら 2017) などとの品種間差が報告されてきた。さらに、ストレスによる収量の低下程度には NERICA 品種の中でも差異があることが明らかにされている (Oikeh ら 2008, Kinyumu 2009, Kamara ら 2010, Sikuku ら 2010, Atera ら 2011, Onaga ら 2012, Sekiya ら 2013, Kikuta ら 2017, Nassir ら 2017) 。Nassir ら (2017) は、18 品種の陸稲 NERICA のうち 16 品種を 4 段

階のストレス強度のもとで栽培し、ストレスに対する収量反応の有意な品種間差異を認めている。このことは、ひとくちに NERICA と言っても、水分欠乏ストレス下における子実生産特性が品種により異なることを示唆している。

しかしながら、こうした品種間差の内容は報告により様々であり、特定の品種間における収量の比較結果も報告ごとに異なっている。例えば、いずれも日本における試験で、「NERICA 1」と、早ばつ抵抗性に優れるとされる陸稲品種「ゆめのはたもち」の収量を比較した Matsunami ら (2009) と Kikuta ら (2017) は、それぞれストレス下で Matsunami ら (2009) は「NERICA 1」の方が、Kikuta ら (2019) は「ゆめのはたもち」の方が高収量であるとした。同様に、最も普及が進んでいる NERICA 品種で、各国で数々の試験が行われてきた「NERICA 1」と「NERICA 4」についても(坪井 2012)、ストレス下において、「NERICA 1」の方が高収量であるとするケニア (Atera ら 2011) やタンザニア (Sekiya ら 2013) からの報告がある一方、同じくケニア (Kinyumu 2009) や、ナイジェリア (Kamara ら 2010, Nassir ら 2017) において「NERICA 4」の方が高収量であるとする報告も存在している。

1-5-4 残された課題

1-5-2 に述べたように、水分欠乏ストレス下における NERICA の収量低下要因は十分に明らかになっていない。また 1-5-3 に示したように、ストレスによる収量低下の品種間差は報告ごとに結果が異なっており、ストレス下における NERICA の子実生産特性はほとんど把握されてこなかった。

これまでの試験の多くは自然降雨のもとで実施されており、年度や試験地により降雨状況が変われば、ストレスの時期も大きく変化していた。ストレスが付与される時期の差異は、当該時期における生育部位への影響を通して関連する収量構成要素に反映され、ストレス下における収量を左右することから、NERICA の収量低下要因を明らかにするためには、ストレスの時期と収量および収量構成要素との関係を検討する必要がある。また、ストレスの時期は、従来報告されてきたストレスによる収量低下の品種間差にも大きく影響していたとみられることから、時期別のストレスのもとでこの品種間差を検討する必要がある。

1-6 本研究の目的

そこで本研究は、水分欠乏ストレスの時期と NERICA の収量および収量構成要素との関係と、その品種間差を解析し、さらに品種間差をもたらす形態および生理機能を明らかにすることを目的とした。これらを通して NERICA の子実生産特性を解明し、品種の有用な形質を生かした品種改良や栽培技術の改善につなげることで、水分欠乏ストレス下における NERICA の収量を向上させること

ができると考えられる。

作物の水分状態は吸水と蒸散のバランスに左右されるため変動が激しく、非破壊での継続的な測定が技術的に難しい。そのため、本研究では、土壤水分を制御して「土壤水分ストレス」を与えることで、作物に一定の水分欠乏ストレスを付与することとした。作物は圃場容水量 (pF 1.5 程度) から初期萎凋点 (pF 3.8 程度) までの土壤水分を吸収することができ、pF 2.7~3.0 付近で生育阻害を生じるとされる。しかし、イネは他の作物より低い pF で生育阻害を受けることが知られており、その乾物重は圃場容水量で栽培した場合と比べて、pF 2.1~2.4 で約 50%、pF 2.4~2.9 で約 15%まで減少する (高橋 1982)。これらを踏まえ、本研究では概ね pF 2.0~pF 3.0 の範囲の土壤水分ストレスを、収量への影響が大きいとされる生殖成長期に付与することとした。

まず、第 2 章では、NERICA の中でも多くの東アフリカ諸国で奨励品種として採用されている「NERICA 1」、 「NERICA 4」および「NERICA 7」(坪井 2012) と、その反復親である「WAB56-104」を用いて、生殖成長期の異なる時期の土壤水分ストレスが生育および収量に及ぼす影響を整理した (表 1-1)。さらに、収量構成要素のうち株あたり粒数および登熟歩合について、ストレスが及ぼす影響の大きさに NERICA 品種間で差異があることを示した。第 3 章では、ストレスによる粒数減少の品種間差を解析するため、第 2 章と同じく 3 品種の NERICA について分化穎花数および穎花退化率を検討した。ストレスによる穎花退化率の増加程度は品種により異なったことから、穎花の退化との関係が知られている炭水化物代謝について、光合成による炭水化物の生産とその利用効率を品種ごとに考察した。第 4 章および第 5 章では、ストレスが登熟歩合に及ぼす影響の品種間差を解析するため、それぞれ受精率と、発育を途中で停止した穎果の割合である発育停止率に注目した。受精率は花粉の分化・形成や受粉等の状況を示す 4 つの受精構成要素で表されることから (Satake and Shibata 1992)、第 4 章では、上述の 3 品種の NERICA のうち登熟歩合が低下しやすいとみられた「NERICA 1」と「NERICA 4」を対象に、ストレスが受精構成要素に及ぼす影響とその品種間差を検討した。第 5 章では、ストレスにより玄米 1 粒重が最も低下した「NERICA 4」について、穎果の発育停止に関わる炭水化物供給能力 (ソース能) とその受入能力 (シンク能) を評価し、ストレス下における登熟特性を明らかにしようとした。いずれの章においても日本の陸稲または水稻品種を供試し (表 1-1)、NERICA と日本の品種との差異について検討している。第 6 章の総合考察では、第 2 章から第 5 章までの解析にもとづき、土壤水分ストレス下における NERICA の子実生産特性をとりまとめ、ストレスの収量への影響を軽減するための育種的な改良の方向性や、各 NERICA 品種に適した栽培環境を提案した。

表1-1. 供試品種の来歴と主な形質.

品種	育成地	組合せ	種	水陸稲 の別	糯粳 の別
NERICA 1 NERICA 4 NERICA 7	コートジボワール	WAB 56-104/CG14//2*WAB 56-104	アジアイネとアフリカイネの 種間雑種	陸稲	粳
WAB56-104	コートジボワール	IDSA6/IAC164	アジアイネ(熱帯ジャポニカ)	陸稲	粳
ゆめのはたもち	茨城県	陸稲農林糯4号(NG4)///NG4/JC81//NG4	アジアイネ(熱帯ジャポニカ)	陸稲	糯
あきたこまち	秋田県	コシヒカリ/奥羽292号	アジアイネ(ジャポニカ)	水稲	粳

第2章

土壌水分ストレスがNERICAの生育および収量に及ぼす影響とその品種間差異

水分欠乏ストレスがNERICAの収量に及ぼす影響は栄養成長期より生殖成長期のストレス下で大きく、「NERICA 4」を用いた試験において、幼穂形成期（Alou ら 2018）あるいは減数分裂期～開花期（Tsuboi ら 2018）のストレスが最も収量に影響するとされている。一方、生育の前半および後半の降水量と、14品種のNERICAの収量との関係から、収量への影響が大きいストレスの時期とその程度にはNERICAの中でも品種間差があることが示されている（Sekiya ら 2013）。これまでに、NERICAについて、ストレスが収量に及ぼす影響の品種間差をストレスが付与される生育時期ごとに検討した報告はほとんど無く、各時期のストレス下における収量構成要素の品種間差も明らかになっていない。本章では代表的な3品種のNERICAを用い、生殖成長期の異なる時期のストレスが生育ならびに収量および収量構成要素に及ぼす影響を整理し、その品種間差異について検討した。

2-1 材料および方法

2-1-1 試験地および供試品種

試験は、筑波大学農林技術センター（現 つくば機能植物イノベーション研究センター）内のビニルハウスにて、2012年および2013年の4月から10月にかけて行った（図2-1）。2012年には、陸稲NERICAの中でも多くの東アフリカ諸国で奨励品種として採用されている「NERICA 1」、「NERICA 4」および「NERICA 7」（坪井 2012）に加え、「WAB56-104」と「ゆめのはたもち」の5品種を使用した（表1-1）。2013年は、このうち「WAB56-104」を除いた4品種を供試した。「NERICA 1」、「NERICA 4」、「NERICA 7」、「WAB56-104」の種子は独立行政法人（現 国立研究開発法人）国際農林水産業研究センター（茨城県つくば市）より分譲いただいた。

「NERICA 1」、「NERICA 4」、「NERICA 7」は、アジアイネ「WAB56-104」と、アフリカイネ「CG14」の種間雑種として2000年に発表された（AfricaRice 2010）。「WAB56-104」は、コートジボワールで育成された「IDSA 6」とブラジルの「IAC 164」の交配によりWARDAで開発されたアジアイネ（熱帯ジャポニカ）の陸稲で、「NERICA 1」～「NERICA 11」の母本となった品種である（Jones ら 1997a）。また、茨城県で育成された「ゆめのはたもち」は、「陸稲農林糯4号」とインドの在来

品種である「Jay-Pole Collection No.81 (JC81)」との組合せから生まれたアジアイネ（熱帯ジャポニカ）の陸稲糯品種で、強い耐旱性を示し、かつ水稻糯並みの良食味を有するとされる（平澤ら 1998）。

2-1-2 栽培

種子をスポルタック乳剤（プロクロラズ 25.0%含有）200 倍液に 24 時間浸して消毒した後、水道水を入れたシャーレに入れ、25°C に設定した恒温器で3~4 日間催芽処理を行った。2012 年は5月7日、2013 年は4月30日に、株播き育苗箱の1 区画に1 粒ずつ播種した。覆土をした後にヒドロキシイソキサゾール・メタラキシル液剤（ヒドロキシイソキサゾール 30.0%、メタラキシル 4.0%含有）1000 倍液を箱あたり 500 mL 散布し、殺菌を行った。播種後2~3 日間、育苗箱をシルバーシートで保温して出芽させた後、ビニルハウス内のプールで育苗した。育苗培土（N: P₂O₅: K₂O=0.5: 0.9: 0.5 g kg⁻¹）2 kg と無肥料の育苗覆土 1 kg をよく混合して1/5000 a ワグネルポットに充填し、ポットあたり2 株、1 株1 本植えて移植を行った。移植日は2012 年が5月28日、2013 年が5月22日であり、移植時の葉齢は3.8~4.9であった。両年とも追肥は行わなかった。

2012 年には、ニカメイチュウおよびイネツトムシ防除のため、7月21日、8月17日にカルタップ粒剤（カルタップ 4.0%含有）をポットあたり 1 g 散布した。2013 年には、生育初期に立ち枯れの症状が確認されたため、5月29日にヒドロキシイソキサゾール・メタラキシル液剤（ヒドロキシイソキサゾール 30.0%、メタラキシル 4.0%含有）1000 倍液を散布した。

2013 年はストレス処理前後の調査のため、1 区につき 2 ポットずつ栽培した。合計ポット数は、2012 年が 60 ポット（5 品種×4 処理×3 反復）、2013 年が 48 ポット（4 品種×2 処理×3 反復×2 ポット）となり、いずれも処理ごとに4~5 ポットずつコンテナ（74×46×13 cm または 85×55×21 cm）に入れ、分割区法で配置した。生育が均一になるよう、生育期間中に計 3 回、ビニルハウスの中央部に並べられたコンテナと壁側に並べられたコンテナを入れ替える作業を行った。

移植後から収穫まで、ビニルハウス内の気温は温湿度データロガー（TR72-U、ティアンドデイ）で 10~20 分おきに計測、記録した。日平均日射量は、気象庁館野气象台における全天日射量から算出した。

2-1-3 pF-土壌体積含水率曲線

栽培に用いた土壌について、土壌 pF 値と土壌体積含水率(SWC)との関係を求めた。培土を 105°C に設定した通風乾燥機で 24 時間乾燥させた後、ロッド長 10 cm の土壌水分計 (Hydrosense, Campbell Scientific) でこの時の SWC を 0%とした。また、液面が土壌表面に達するまで蒸留水で湿らせ、この

時のSWCを100%とした。以降、SWCの測定値はこれらに対する相対値として表示した。105°C乾土に蒸留水を少量ずつ加えていき、SWCおよびpF値を、それぞれ土壌水分計およびセラミック土壌水分計/pFメータ（計器: PF33型, 検出器: 2124型, 藤原製作所）で測定し、pF-SWC曲線を作成した。

2-1-4 土壌水分ストレス処理

2012年には、対照区および土壌水分ストレス処理を施す時期が異なる3つのストレス区の、合計4処理区を設けた。幼穂分化期ストレス区、穂ばらみ期ストレス区、登熟期ストレス区では、それぞれ幼穂分化期（出穂35日前～）、穂ばらみ期（出穂15日前～）、登熟期（出穂5日後～）の20日間をストレス処理期間とした。

- 1) 対照区 (Cont)
- 2) 幼穂分化期ストレス区 (PD)
- 3) 穂ばらみ期ストレス区 (BT)
- 4) 登熟期ストレス区 (GF)

2013年には、対照区 (Cont) と、穎花分化期（出穂20日前～）にストレス処理を施すストレス区 (S) を設けた。2012年は処理のストレス強度が高かったと推察されたことから、2013年はストレス処理期間を5日短縮し、15日間とした。

両年ともに、ストレス処理中は1日3回（8時、11時、14時）土壌水分計（Hydrosense, Campbell Scientific）でSWCを測定し、作成したpF-SWC曲線（図2-2）に基づいて、pF 2.7に達した時点でpF 2.3に達するまで灌水を行った。ここで土壌水分ストレスの基準とした土壌pF 2.3ではNERICA品種の気孔伝導度が最小値に達すること（Dingkuhnら1999a）、土壌pF 2.7では、幼穂分化期にあるイネの葉身展開が完全停止することが報告されている（Wopereisら1996）。処理開始前および終了後は圃場容水量を保持するよう灌水し、対照区は生育期間を通して圃場容水量を保持した。2012年の幼穂分化期および穂ばらみ期ストレス区の処理開始時期は、過去の栽培データに加え、葉齢指数および葉耳間長（松島・角田1962）により判断した。2013年のストレス区における処理開始時期は、穎花分化後期に相当する葉齢指数90に達したときとした（松島・角田1962）。

2-1-5 生育時期の調査

各区を目視で観察し、全茎の約 50%の穂が出穂した時期を出穂期とした。また、穂の 70~80%が黄化した日を成熟期とした。

2-1-6 ストレス処理前後の葉身相対含水率 (RWC) の測定

2013年に栽培した2ポットのうち1ポットについて、ストレス処理開始日および終了日に葉身の相対含水率を測定した。最上位完全展開葉の基部をカミソリで切除後、すぐに生体重 (FW) を測定した。その後、4°Cのインキュベーター内で葉身を12時間蒸留水に浸したときの葉身の重量を飽水時生体重 (TW)、80°Cの通風乾燥機で48時間乾燥させたときの重量を乾物重 (DW) とし、(2-1) 式 (Barrs and Weatherley 1962) により RWC を求めた。

$$RWC (\%) = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100 \quad \dots \dots \dots (2-1)$$

2-1-7 成長解析

2013年に栽培した2ポットのうち1ポットについて、ストレス処理開始日および終了日に1株ずつ地上部を収穫し、自動面積計 (AAM-9型, 林電工) で葉面積を求めた。葉身、葉鞘および稈、枯死部に分けて80°Cの通風乾燥機で48時間乾燥させ、地上部乾物重 (SDW) を求めた。また、得られた値から、(2-2) ~ (2-4) 式により個体成長速度 (GR)、平均葉面積 (LA)、純同化率 (NAR) を求めた。

$$GR \text{ (g day}^{-1}\text{)} = (SDW_2 - SDW_1) / T \quad \dots \dots \dots (2-2)$$

$$LA \text{ (m}^2\text{)} = (LA_2 - LA_1) / (\log e LA_2 - \log e LA_1) \quad \dots \dots \dots (2-3)$$

$$NAR \text{ (g day}^{-1}\text{ m}^2\text{)} \\ = (SDW_2 - SDW_1) / T \times (\log e LA_2 - \log e LA_1) / (LA_2 - LA_1) \quad \dots \dots \dots (2-4)$$

SDW₁: ストレス処理開始時の株あたり地上部乾物重

SDW₂: ストレス処理終了時の株あたり地上部乾物重

LA₁: ストレス処理開始時の株あたり葉面積

LA₂: ストレス処理終了時の株あたり葉面積

T: ストレス処理日数

2-1-8 水利用率 (WUE) の算出

(2-5) 式により, WUE を求めた.

$$\text{WUE (g L}^{-1}\text{)} = (\text{SDW}_2 - \text{SDW}_1) / \text{WS} \dots\dots\dots (2-5)$$

WS: ストレス処理期間における給水量

2-1-9 成熟期の草丈, 稈長, 穂長および地上部乾物重 (SDW) の測定

各区の成熟期に草丈, 稈長および穂長を調査し, 地上部を収穫した. 葉身, 葉鞘および稈, 枯死部, 穂に分け, 80°C に設定した通風乾燥機で 48 時間乾燥させた後, 乾物重を測定した. 各器官の乾物重の合計値を SDW とした. 登熟歩合が極端に低く, 成熟期の判定ができなかった「ゆめのはたもち」は, これ以上籾の黄化が進まないと判断した日に地上部を収穫し, 同上の調査を行った.

2-1-10 収量調査

成熟期に株ごとに収穫を行い, 穂数を調査した後, 穂を脱穀, 脱芒した. 「NERICA 1」, 「NERICA 4」, 「NERICA 7」および「WAB56-104」は比重 1.06 の塩水で, 「ゆめのはたもち」は比重 1.03 の塩水で比重選した. 沈下籾を精籾, 浮籾をくず籾として, 粒数カウンター (KC 1M5 型, 藤原製作所) でそれぞれ粒数を測定した. この精籾とくず籾の合計粒数 (1 株あたり籾数) と穂数の調査結果から 1 穂籾数を算出し, 1 株あたり籾数に対する精籾数の比率を登熟歩合とした. 精籾は電動籾すり機 (TR-200, ケット科学研究所) で籾摺りをした後に玄米重を測定した. その後, 80°C に設定した通風乾燥機で 48 時間乾燥させて再び玄米重量を測定し, 水分含量を算出した. これらの結果から, 玄米水分 15%換算時の玄米千粒重を算出した. 玄米収量は (2-6) 式により算出した.

$$\begin{aligned} \text{玄米収量 (g/株)} &= \text{株当たり穂数} \times 1 \text{ 穂籾数} \times \text{登熟歩合 (\%)} \\ &\quad \times \text{玄米千粒重 (g)} \times 10^{-5} \dots\dots\dots (2-6) \end{aligned}$$

2-1-11 統計処理

統計処理には Statistix 9 (version 9.0, Analytical Software 2008, Tallahassee, FL, USA) を用い, 各区分

の比較には Tukey 法を使用した。

2-2 結果

2-2-1 気象条件

ビニルハウス内の日平均気温の推移を図 2-3 に示した。2012 年の日平均気温は、5～6 月は 20～21°C、7～9 月は 26～29°C、10 月は約 22°C であった。2013 年のビニルハウス内の日平均気温は 2012 年とほぼ同様に推移したが、2012 年に比べて 5～6 月がやや高く、9～10 月がやや低い傾向であった。2 年間の日平均気温は、つくば市における平年値より 1.5～5.7°C 高かった。

日平均日射量は、5～8 月は 16～21 MJ m² であったが、9 月には 14～15 MJ m²、10 月には 10～12 MJ m² まで減少した。2 年間の日平均日射量は、2013 年の 10 月を除き、平年より 0.8～3.8 MJ m² 多かった。

2-2-2 土壌水分ストレス処理の時期

各処理区における土壌水分ストレス処理の時期を図 2-4、2-5 に示した。2012 年の幼穂分化期ストレス区および穂ばらみ期ストレス区における処理開始は、それぞれ対照区の出穂期の 31～35 日前および 14～18 日前であった。登熟期ストレス区の処理開始は、出穂 3～6 日後であった。2013 年におけるストレス区の処理開始は、対照区出穂期の 18～27 日前であり、最大 9 日の品種間差があった。

2-2-3 ストレス処理期間の土壌体積含水率 (SWC)

ストレス処理開始 3 日後から処理終了時までの平均 SWC を表 2-1 に示した。2012 年の 3 時期のストレス処理区ならびに 2013 年のストレス区は、いずれも平均 SWC が 10～12% となり、いずれも対照区より有意に低かった。品種間差および年次間差は認められなかった。

2-2-4 最上位完全展開葉の相対含水率 (RWC)

2013 年のストレス処理前後における最上位完全展開葉の RWC を表 2-2 に示した。処理前の RWC は、いずれの区においても 75～90% であった。処理後の RWC は、ストレス区が対照区より有意に低く、対照区が処理前と同等の 75～90% であったのに対し、ストレス区は 60～70% であった。処理区内における RWC の品種間差は認められなかった。

2-2-5 生育日数

表2-3, 2-4に出穂期および成熟期に及ぼす土壌水分ストレスの影響を示した。2012年の幼穂分化期ストレス区および穂ばらみ期ストレス区における播種期～出穂期の所要日数は、いずれの品種も対照区より有意に長く、幼穂分化期ストレス区では7～10日、穂ばらみ期ストレス区では8～17日の出穂の遅れがみられた(表2-3)。登熟期ストレス区の出穂期～成熟期に要する日数は対照区より長く、播種期～成熟期の日数はいずれのストレス区においても対照区より長かった。2013年は、ストレス区の出穂期は対照区より8～10日遅れた(表2-4)。その分、播種期～成熟期の所要日数も長くなる傾向がみられたが、差は有意ではなかった。

「ゆめのはたもち」は、両年とも登熟歩合が極端に低く、正確な成熟期を判定することができなかった。また、いずれのストレス区においても、対照区との日数差について品種間差は認められなかった。

2-2-6 成長解析

2013年のストレス処理期間中におけるGR, LA およびNARを表2-5に示した。ストレス区のGRおよびLAは、それぞれ対照区の25～44%, 72～87%となり、対照区より有意に低かった。ストレス区のNARは対照区の33～62%となったが、この処理区間差は有意ではなかった。「NERICA 1」および「ゆめのはたもち」のNARおよびGRは、「NERICA 4」および「NERICA 7」より低下程度が小さい傾向であった。なかでも「NERICA 1」は、他の品種に比べて処理によるNARの低下程度が有意に小さく、GRの低下程度も有意ではないが小さい傾向を示した。

2-2-7 水利用効率 (WUE)

2013年のストレス処理期間中におけるWUEを図2-6に示した。WUEの品種間差は有意ではなかったが、「NERICA 1」が最も高く、これに「ゆめのはたもち」が続き、「NERICA 4」および「NERICA 7」はこれら2品種より低い傾向であった。

2-2-8 成熟期の草丈, 稈長, 穂長および地上部乾物重 (SDW)

成熟期の草丈, 稈長および穂長を表2-6, 2-7に示した。2012年の穂ばらみ期ストレスによって、草丈, 稈長および穂長が短くなった(表2-6)。2013年のストレス区においても、草丈, 稈長, 穂長は対照区より短くなる傾向であったが、その差は有意ではなかった(表2-7)。両年とも、「NERICA 7」

の草丈および稈長が他品種より長い傾向であった。

また、表 2-8, 2-9 には、成熟期の器官別乾物重を示した。2012 年の幼穂分化期ストレス区および 2013 年のストレス区において、SDW は対照区より有意に小さかった（表 2-8, 2-9）。2012 年の SDW に有意な品種間差はみられなかったが、2013 年は、「NERICA 7」の SDW が他品種より大きい傾向にあった。

2-2-9 収量および収量構成要素

2012 年の試験における収量および収量構成要素を表 2-10 に示した。玄米収量は対照区 > 幼穂分化期ストレス区 > 穂ばらみ期ストレス区・登熟期ストレス区となり、3 つのストレス区の玄米収量はそれぞれ対照区の 68%、30%、14% であった。幼穂分化期ストレス区では株あたり籾数が、穂ばらみ期ストレス区では 1 穂籾数および株あたり籾数が減少した。穂ばらみ期ストレス区における「NERICA 1」の株あたり籾数は対照区の 94% と、他の品種に比べて減少程度が小さい傾向が認められ、「ゆめのはたもち」および「NERICA 4」との差は有意であった。また、穂ばらみ期ストレス区の登熟歩合は対照区より低かった。登熟期ストレス区では、株あたり籾数に処理の影響はみられなかったものの、登熟歩合が対照区より有意に小さく、玄米収量が最も低かった。いずれの品種においても、登熟歩合は登熟期ストレス区が最も低く、登熟期ストレス区における「ゆめのはたもち」の登熟歩合は 0.1% となった。「ゆめのはたもち」は、対照区においても登熟歩合が 27.7% と他品種に比べて著しく低く、品種別平均玄米収量も最も低かった。

2013 年における収量および収量構成要素を表 2-11 に示した。ストレス処理により、株あたり籾数、千粒重および玄米収量が減少した。登熟歩合もストレスにより低下する傾向であったが、対照区の数値も低い水準にあり、有意な処理間差は認められなかった。また、統計的に有意ではなかったものの、「NERICA 1」の収量構成要素および収量の減少程度は他の NERICA 品種に比べて小さい傾向にあった。さらに、2012 年の結果と同様に、「ゆめのはたもち」の登熟歩合は他品種と比較して極端に低かった。

2-3 考察

本章では、生殖成長期の異なる時期の土壌水分ストレスが NERICA の生育および収量に及ぼす影響を調査した。実験は 2012～2013 年の 2 年にわたって行い、2012 年には幼穂分化期、穂ばらみ期および登熟期の 3 時期に、2013 年には穎花分化期から穂ばらみ期にかけてストレスを与えた。ストレ

ス処理期間中の SWC はいずれの年次、品種およびストレス時期においても同等であり (表 2-1)、また処理終了時の葉身 RWC にも品種間差が認められなかったことから (表 2-2)、いずれのストレス区でも概ね均一に処理が施されたとみられる。また、2013 年の試験では、処理開始時の生育ステージに最大 9 日間の品種間差が生じた (図 2-5)。松島 (1959) による幼穂発育段階区分から推察すると、「NERICA 1」および「NERICA 7」の処理は幼穂形成初期から、「ゆめのはたもち」と「NERICA 4」の処理は幼穂形成中期頃から処理が開始されていたことになる。やや早く処理が開始された「NERICA 1」および「NERICA 7」は穂数が約 1 割減少したが (表 2-11)、処理開始時期のずれによる生育や収量への大きな影響は認められなかった。

幼穂分化期から穂ばらみ期にかけての土壤水分ストレスによって、出穂期は 7~17 日遅延した (表 2-3, 2-4)。幼穂分化以降の土壤水分ストレスは、禾穀類の花序形成速度を低下させ、開花遅延や開花障害を引き起こすことが知られている (Saini and Westgate 2000)。土壤水分ストレスによるイネの開花遅延に関する報告は多くあり (Boonjung and Fukai 1996, Lilley and Fukai 1994, 津田・高見 1991)、本章で得られた結果もこれらの報告と一致していた。

生殖成長期の土壤水分ストレスは、いずれも玄米収量を低下させた (表 2-10, 2-11)。2012 年の試験において、ストレスが収量に及ぼす影響は登熟期のストレスが最も大きく、穂ばらみ期のストレスがこれに次ぎ、幼穂分化期のストレスが最も小さかった。2012 年の幼穂分化ストレス区では穂数が減少傾向にあり、また穂ばらみ期ストレス区では 1 穂粒数が有意に減少したことで、株あたり粒数が減少した (表 2-10)。また、2013 年のストレス区においても、株あたり粒数が有意に減少した (表 2-11)。さらに、2012 年の穂ばらみ期ストレス区および登熟期ストレス区では登熟歩合が、2013 年のストレス区では千粒重が有意に低下した。

土壤水分ストレス下において、収量構成要素は、各処理期間中の生育部位に対するストレスの影響を反映したと考えられる。まず、幼穂分化期のストレスは、最高分げつ期に向けて茎数が最も増加する時期にあたっており (図 2-4)、他の区に比べて茎数の増加が抑制されていたとみられる。茎数が減少したことで成熟期の葉鞘・稈の乾物重は有意に減少し (表 2-8)、穂数も減少傾向にあり、これに伴って株あたり粒数が減少したと考えられた (表 2-10)。2012 年の穂ばらみ期ストレス区および 2013 年のストレス区は、それぞれ穂ばらみ期~出穂期、穎花分化期~穂ばらみ期にかけて土壤水分ストレスが与えられた (図 2-4, 2-5)。この時期は、一次枝梗および二次枝梗の分化が完了し、穎花が分化・形成される時期にあたる (松島 1959)。2012 年の穂ばらみ期ストレス区では草丈、稈長とともに穂長の短縮が確認されており (表 2-6)、穎花の形成が妨げられて 1 穂粒数が減少したものと推察された (表 2-10)。2013 年のストレス区でも、有意ではないが、穂長 (表 2-7) および 1 穂粒

数（表 2-11）は減少する傾向にあり、株あたり粒数は有意に減少した（表 2-11）。これら二つの区
のストレス時期と重なる出穂前2週間の個体群成長速度（CGR）は、1穂粒数（Horieら 2005）や面
積あたり粒数（Horieら 2003）と正の相関があることが知られており、本章においてもGRの低下
（表 2-5）が粒数の減少に影響したと考えられる。また、同じく2012年の穂ばらみ期ストレス区お
よび2013年のストレス区において、それぞれ登熟歩合（表 2-10）および千粒重（表 2-11）の低下が
確認された。これはストレスによる穎花サイズの縮小（徐・太田 1987）によるもののほか、穂ばら
み期が花粉の分化・形成時期にあたることから、ストレスによる花粉の充実不良（Sheoran and Saini
1996, Nguyen and Sutton 2009）によるものである可能性も示された。さらに、登熟期のストレスによ
り登熟歩合が著しく低下したが（表 2-10）、これは受精後のデンプン蓄積が阻害されたことによる
発育停止粒の増加によるものと推察された。

各時期の土壌水分ストレスが収量および収量構成要素に及ぼす影響には一部で品種間差がみら
れ、2012年の穂ばらみ期ストレス区および2013年のストレス区において、「NERICA 1」の株あた
り粒数の減少程度は「NERICA 4」や「NERICA 7」より小さい傾向にあった（表 2-10, 2-11）。CGR
と粒数の正の相関関係から（Horieら 2003, 2005）、他の品種よりGRの低下程度が小さい傾向に
あった「NERICA 1」（表 2-5）は、ストレス下でも粒数が減少しにくかったと考えられた。粒数は分
化穎花数と退化穎花数との差で決定づけられ、分化穎花数は穂首分化期から穎花分化終期までの
窒素吸収量に、退化穎花数は穎花分化終期から出穂期までの分化穎花あたりの乾物生産量に左右
される（和田 1969）。分化穎花に対する退化穎花の割合を示す穎花退化率は、減数分裂期の乾物増
加量と負の相関があること（Kobayasiら 2001）、また出穂前2週間のCGRの低下に伴って指数関
数的に増加すること（Yoshidaら 2006）が知られており、ストレス下における「NERICA 1」の退
化穎花数は他の品種より少なかった可能性が示唆された。

土壌水分含量が著しく低い条件においては、給水量と植物による吸水量はほぼ同等であったとみ
なし、2013年のストレス区について、給水量に対する乾物増加量として水利用効率（WUE）を算出
した。その結果、「NERICA 1」のWUEは「NERICA 4」や「NERICA 7」より高い傾向にあり（図
2-6）、「NERICA 1」のGRの低下程度が小さい傾向にあったこと（表 2-5）と一致していた。GRの
低下は主にNARの低下を反映しており、「NERICA 1」は、NARの低下程度が他の品種より有意に
小さかったことから、ストレス下でも光合成機能を高く維持していたと考えられた。

登熟歩合および千粒重に及ぼすストレスの影響についての品種間差は明確でなかったが、
「NERICA 1」および「NERICA 4」は穂ばらみ期および登熟期のストレスによる登熟歩合の低下程
度が「NERICA 7」より大きい傾向にあり（表 2-10）、稔実や登熟に及ぼしたストレスの影響が大き

かった可能性があった。一方、登熟歩合は対照区においても低い水準にあり、これには出穂後の高温による登熟障害が関連していると推察された。2013年の実験における対照区の登熟歩合は2012年より低い傾向にあったが（表 2-10, 2-11）、これは、2013年における出穂後 20 日間の最高気温の平均値が 37.3℃ であり、2012 年より 2.1℃ 高かったことが影響したと考えられる。中でも「ゆめのはたまち」の登熟歩合は著しく低かった。「ゆめのはたまち」は、ハウス内でのポット栽培において高温による登熟障害が発生しやすいことが報告されており（黒田ら 2011）、本章でも出穂期以降の高温の影響を他の品種より強く受けた可能性が指摘された。



図2-1. 2012年の実験の様子.

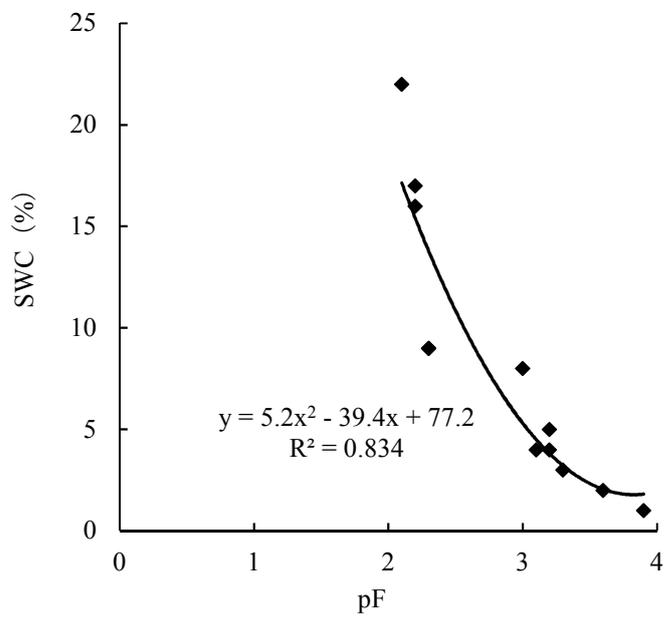


図2-2. 土壌のpF-土壌体積含水率 (SWC) 曲線.

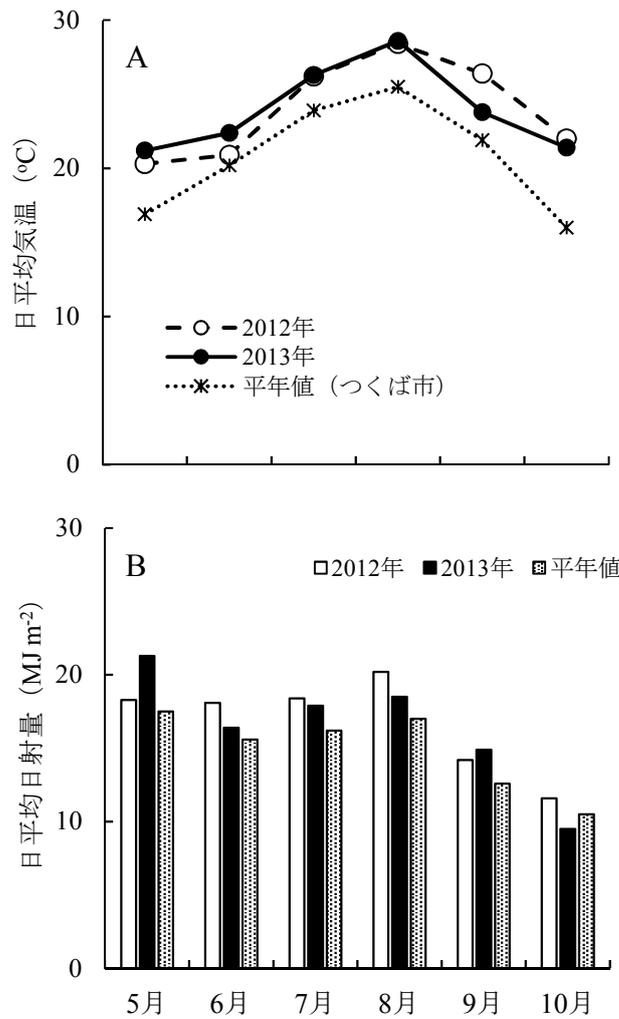


図2-3. 移植期から収穫期におけるビニールハウス内の日平均気温とつくば市の日平均気温の平年値(A)および日平均日射量(B). 平年値は1981～2010年の30年平均値.

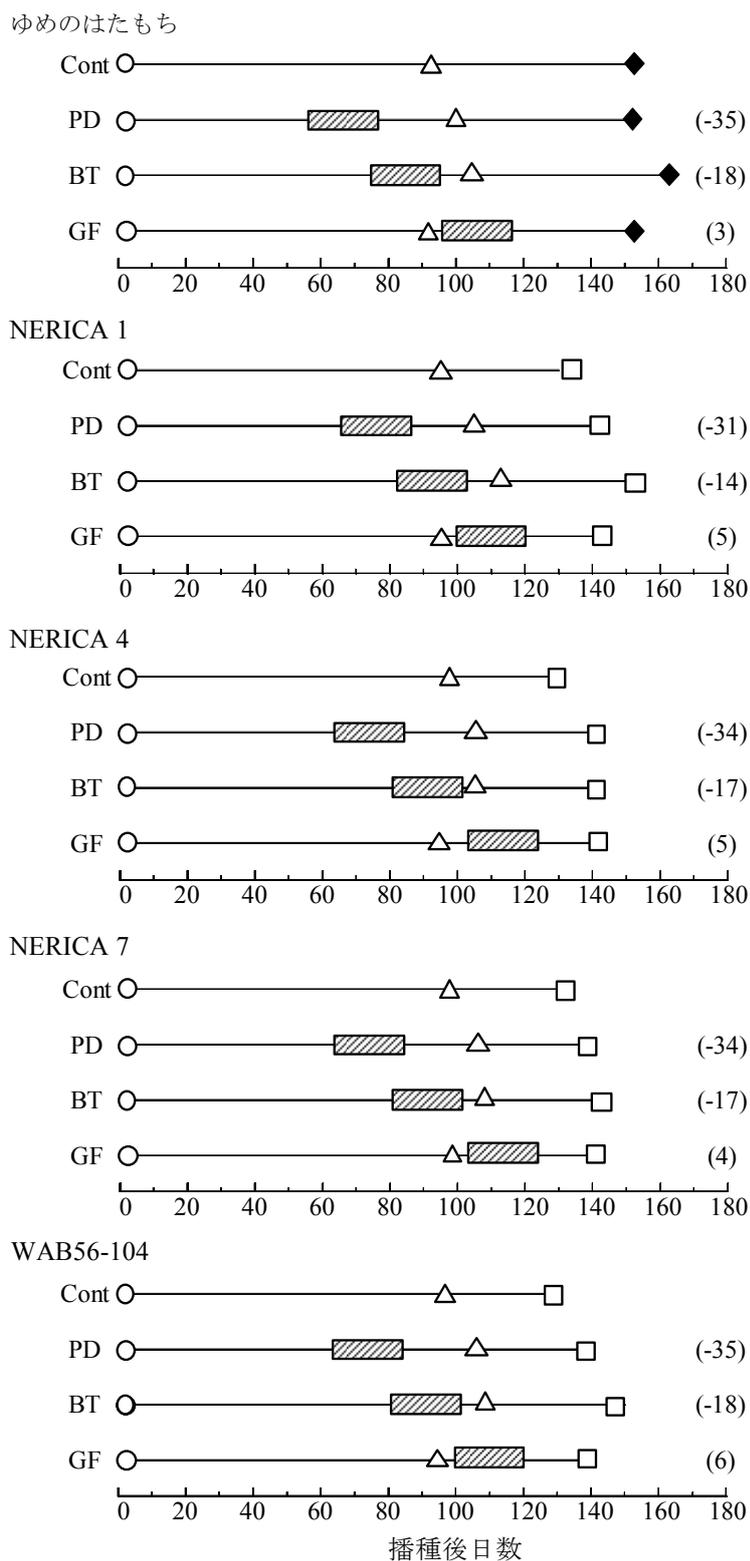


図2-4. 各処理区における土壌水分ストレス処理の時期 (2012年) .
 Cont: 対照区, PD: 幼穂分化期ストレス区, BT: 穂ばらみ期ストレス区, GF: 登熟期ストレス区. ○: 播種期, △: 出穂期, □: 成熟期. はストレス処理期間を示す. PDおよびBTにおける括弧内の数字はストレス処理開始日とContの出穂期との差を, GFにおける括弧内の数字はストレス処理開始日と当該区の出穂期との差を示す. ゆめのはたもちは成熟期の判定ができなかったため, これ以上籾の黄化が進まないと判断した日を◆で示した.

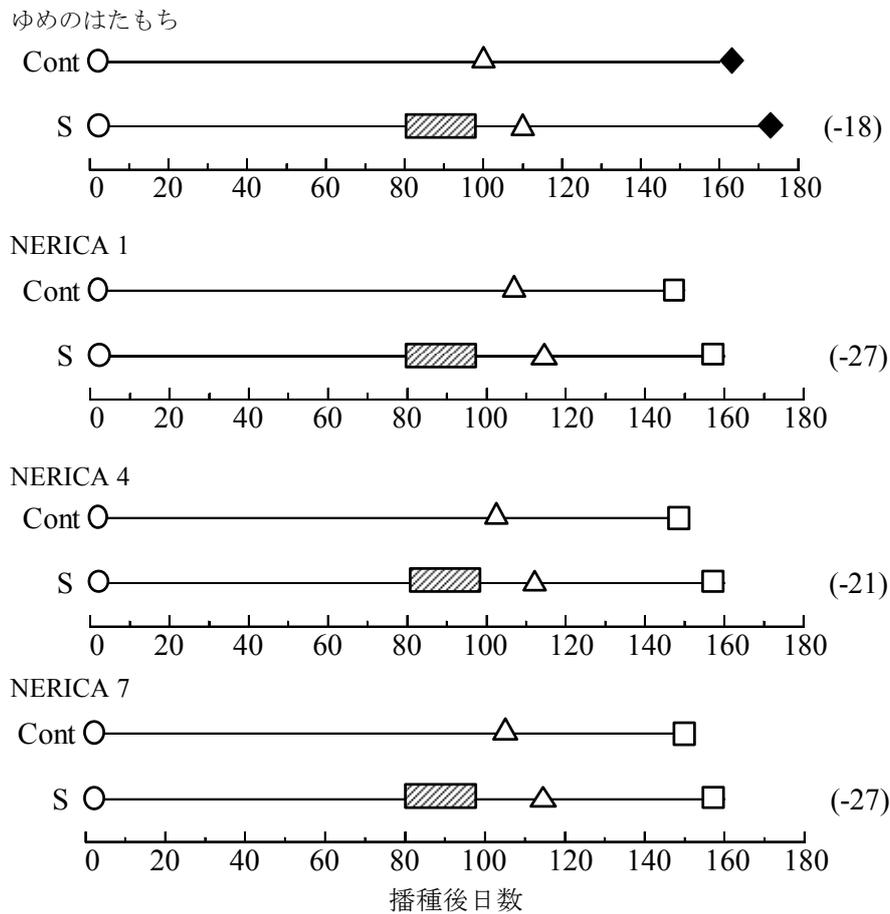


図2-5. 各処理区における土壌水分ストレス処理の期間（2013年）.
 Cont: 対照区, S: ストレス区. ○: 播種期, △: 出穂期, □: 成熟期.
 [] はストレス処理期間を, 括弧内の数字はストレス処理開始日と
 Contの出穂期との差を示す. ゆめのはたもちは成熟期の判定ができな
 かったため, これ以上籾の黄化が進まないと判断した日を ◆ で示した.

表2-1. ストレス処理期間における土壌体積含水率（SWC）の平均値
（2012年, 2013年）.

品種	SWC(%)					
	2012年				2013年	
	対照区	幼穂分化期 ストレス区	穂ばらみ期 ストレス区	登熟期 ストレス区	対照区	ストレス区
ゆめのはたもち	51.2	11.7	11.1	11.6	71.2	11.1
NERICA 1	48.5	10.1	10.7	10.8	67.0	11.0
NERICA 4	47.6	11.7	10.4	11.2	71.2	10.8
NERICA 7	49.9	11.6	10.4	10.3	77.9	11.3
WAB56-104	48.9	11.2	10.2	10.4	-	-
平均	49.2 A	11.3 B	10.6 B	10.9 B	71.9 A	11.0 B
処理 (T)				**		
品種 (C)				n.s.		
年次 (Y)				n.s.		
T×C				n.s.		
C×Y				n.s.		
Y×T				n.s.		
T×C×Y				n.s.		

2013年はWAB56-104の供試なし. 対照区の数値は各年のストレス処理期間における対照区のSWCの平均値を示す. **は1%水準で有意差あり, n.s. 有意差なし. 同一アルファベットは処理平均間においてTukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-2. ストレス処理前後の最上位完全展開葉の相対含水率（RWC）（2013年）.

処理	品種	RWC(%)	
		処理前	処理後
対照区	ゆめのはたもち	75.8	87.4
	NERICA 1	85.4	77.3
	NERICA 4	82.9	86.3
	NERICA 7	86.5	84.7
ストレス区	ゆめのはたもち	78.7	65.7
	NERICA 1	84.0	67.4
	NERICA 4	78.0	62.3
	NERICA 7	78.9	68.0
処理	対照区	82.7	83.9 A
	ストレス区	79.9	65.8 B
品種	ゆめのはたもち	77.2	76.5
	NERICA 1	84.7	72.3
	NERICA 4	80.5	74.3
	NERICA 7	82.7	76.4
処理(T)		n.s.	*
品種(C)		n.s.	n.s.
T×C		n.s.	n.s.

*は5%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし. 同列の同一アルファベットは処理平均間においてTukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-3. 生育日数に及ぼす土壤水分ストレスの影響 (2012年) .

処理	品種	播種期～出穂期 日数	出穂期～成熟期 日数	播種期～成熟期 日数
対照区	ゆめのはたもち	92 (0)	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	96 (0)	38 (0)	134 (0)
	NERICA 4	97 (0)	32 (0)	129 (0)
	NERICA 7	97 (0)	34 (0)	131 (0)
	WAB56-104	98 (0)	31 (0)	129 (0)
幼穂分化期 ストレス区	ゆめのはたもち	99 (7) a	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	106 (10) a	35 (-3) a	141 (7) a
	NERICA 4	105 (8) a	36 (4) a	141 (12) a
	NERICA 7	106 (9) a	33 (-1) a	139 (8) a
	WAB56-104	105 (7) a	34 (3) a	139 (10) a
穂ばらみ期 ストレス区	ゆめのはたもち	106 (14) a	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	113 (17) a	40 (2) a	153 (19) a
	NERICA 4	105 (8) a	39 (7) a	144 (15) a
	NERICA 7	109 (12) a	35 (1) a	144 (13) a
	WAB56-104	109 (11) a	37 (6) a	146 (17) a
登熟期 ストレス区	ゆめのはたもち	91 (-1) a	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	95 (-1) a	49 (17) a	144 (17) a
	NERICA 4	95 (-2) a	46 (8) a	141 (8) a
	NERICA 7	99 (2) a	42 (12) a	141 (12) a
	WAB56-104	97 (-1) a	42 (11) a	139 (11) a
処理	対照区	96 C	34 B	131 B
	幼穂分化期ストレス区	104 B	35 B	140 A
	穂ばらみ期ストレス区	108 A	38 AB	147 A
	登熟期ストレス区	95 C	45 A	141 A
	品種	ゆめのはたもち	99 B	- [¶]
	NERICA 1	105 A	38	143 A
	NERICA 4	102 A	36	138 B
	NERICA 7	104 A	34	138 B
	WAB56-104	104 A	34	138 B
	処理(T)	**	*	**
	品種(C)	**	n.s.	**
	T×C	n.s.	n.s.	n.s.

¶ ゆめのはたもちの成熟期は判定不可. *, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内の数値は対照区に対する差を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する差において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-4. 生育日数に及ぼす土壌水分ストレスの影響 (2013年) .

処理	品種	播種期～出穂期 日数	出穂期～成熟期 日数	播種期～成熟期 日数
対照区	ゆめのはたもち	100 (0)	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	107 (0)	43 (0)	150 (0)
	NERICA 4	103 (0)	47 (0)	150 (0)
	NERICA 7	106 (0)	44 (0)	150 (0)
ストレス区	ゆめのはたもち	110 (10) a	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	116 (9) a	42 (-1) a	158 (8) a
	NERICA 4	111 (8) a	47 (0) a	158 (8) a
	NERICA 7	114 (8) a	44 (0) a	158 (8) a
処理	対照区	104 B	45	150
	ストレス区	113 A	44	157
品種	ゆめのはたもち	105 B	- [¶]	- [¶]
	NERICA 1	112 A	43	154
	NERICA 4	107 AB	47	154
	NERICA 7	110 A	44	154
処理(T)		**	n.s.	n.s.
品種(C)		**	n.s.	n.s.
T×C		n.s.	n.s.	n.s.

[¶] ゆめのはたもちの成熟期は判定不可. *, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内の数値は対照区に対する差を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する差において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-5. 処理期間中の個体成長速度 (GR) , 平均葉面積 (LA) および純同化率 (NAR) (2013年) .

処理	品種	GR (g 日 ⁻¹)	LA (m ²)	NAR (g m ⁻² 日 ⁻¹)
対照区	ゆめのはたもち	0.78 (100)	0.28 (100)	2.80 (100)
	NERICA 1	0.72 (100)	0.26 (100)	2.73 (100)
	NERICA 4	0.92 (100)	0.26 (100)	3.59 (100)
	NERICA 7	0.92 (100)	0.29 (100)	3.17 (100)
ストレス区	ゆめのはたもち	0.30 (38) a	0.24 (87) a	1.23 (44) b
	NERICA 1	0.32 (44) a	0.19 (71) a	1.71 (62) a
	NERICA 4	0.23 (25) a	0.20 (78) a	1.17 (33) b
	NERICA 7	0.23 (25) a	0.21 (72) a	1.09 (35) b
処理	対照区	0.83 A	0.27 A	3.07
	ストレス区	0.27 B	0.21 B	1.30
品種	ゆめのはたもち	0.54	0.26	2.01
	NERICA 1	0.52	0.22	2.22
	NERICA 4	0.57	0.23	2.38
	NERICA 7	0.57	0.25	2.13
処理(T)		*	**	n.s.
品種(C)		n.s.	n.s.	n.s.
T×C		n.s.	n.s.	n.s.

*, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

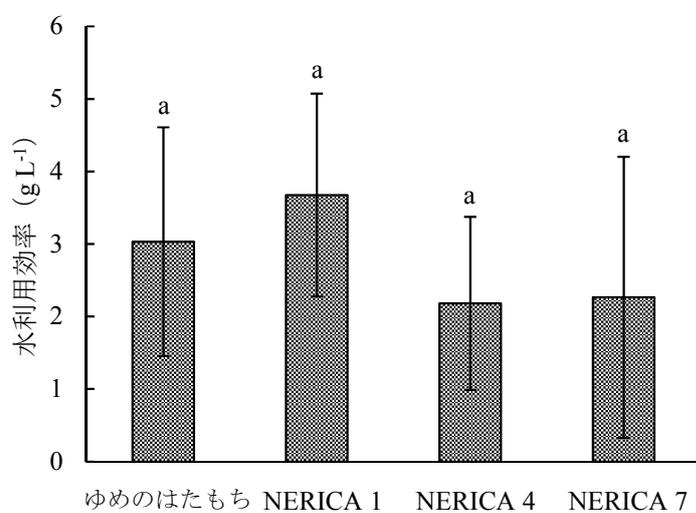


図2-6. ストレス区における水利用効率 (WUE) (2013年) .
 図中の垂線は標準誤差 (n=3) を, 同一アルファベットは同一処理
 区内の品種間においてTukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-6. 成熟期の草丈, 稈長および 穂長に及ぼす土壌水分ストレスの影響 (2012年) .

処理	品種	草丈 (cm)	稈長 (cm)	穂長 (cm)
対照区	ゆめのはたもち	119 (100)	93 (100)	17.9 (100)
	NERICA 1	120 (100)	98 (100)	21.8 (100)
	NERICA 4	118 (100)	89 (100)	20.3 (100)
	NERICA 7	134 (100)	118 (100)	18.8 (100)
	WAB56-104	127 (100)	100 (100)	20.1 (100)
幼穂分化期 ストレス区	ゆめのはたもち	112 (94) a	92 (99) a	18.5 (103) a
	NERICA 1	110 (92) a	88 (90) a	21.4 (98) a
	NERICA 4	117 (99) a	96 (108) a	21.4 (105) a
	NERICA 7	143 (107) a	119 (101) a	19.5 (104) a
	WAB56-104	131 (103) a	107 (107) a	21.7 (108) a
穂ばらみ期 ストレス区	ゆめのはたもち	99 (83) a	75 (81) a	17.7 (99) a
	NERICA 1	109 (91) a	78 (88) a	17.2 (79) a
	NERICA 4	119 (101) a	79 (89) a	16.3 (80) a
	NERICA 7	124 (93) a	89 (75) a	13.2 (70) a
	WAB56-104	120 (94) a	82 (82) a	16.6 (83) a
登熟期 ストレス区	ゆめのはたもち	116 (97) a	95 (102) a	20.3 (113) a
	NERICA 1	125 (104) a	91 (93) a	23.3 (107) a
	NERICA 4	116 (98) a	88 (99) a	19.6 (97) a
	NERICA 7	143 (107) a	123 (104) a	19.6 (104) a
	WAB56-104	134 (106) a	109 (109) a	20.9 (104) a
処理	対照区	123 A	99 A	19.8 A
	幼穂分化期ストレス区	123 AB	100 A	20.5 A
	穂ばらみ期ストレス区	114 B	81 B	16.2 B
	登熟期ストレス区	127 AB	101 A	19.1 A
	品種	ゆめのはたもち	110 C	86 BC
	NERICA 1	113 C	88 BC	20.1 A
	NERICA 4	118 C	88 C	19.3 ABC
	NERICA 7	134 A	109 A	17.2 C
	WAB56-104	126 B	96 BC	19.5 AB
	処理(T)	**	**	**
	品種(C)	**	**	**
	T×C	n.s.	n.s.	n.s.

**は1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-7. 成熟期の草丈, 稈長および 穂長に及ぼす土壤水分ストレスの影響 (2013年) .

処理	品種	草丈 (cm)	稈長 (cm)	穂長 (cm)
対照区	ゆめのはたもち	100 (100)	84 (100)	16.8 (100)
	NERICA 1	113 (100)	79 (100)	22.1 (100)
	NERICA 4	121 (100)	94 (100)	20.6 (100)
	NERICA 7	135 (100)	113 (100)	20.4 (100)
ストレス区	ゆめのはたもち	80 (80) a	72 (86) a	15.1 (90) a
	NERICA 1	111 (98) a	83 (105) a	23.8 (108) a
	NERICA 4	111 (92) a	84 (89) a	20.4 (99) a
	NERICA 7	139 (103) a	115 (102) a	21.5 (105) a
処理	対照区	117	93	20.2
	ストレス区	110	88	19.9
品種	ゆめのはたもち	90 B	78 B	15.9 B
	NERICA 1	112 AB	81 B	23.0 AB
	NERICA 4	116 AB	89 B	20.5 AB
	NERICA 7	137 AB	114 A	20.9 AB
処理(T)		n.s.	n.s.	n.s.
品種(C)		*	**	*
T×C		n.s.	n.s.	n.s.

*, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-8 成熟期の地上部乾物重 (SDW) に及ぼす土壌水分ストレスの影響 (2012年)

処理	品種	乾物重(g/株)				
		葉身	葉鞘・稈	枯死部	穂	地上部合計
対照区	ゆめのはたもち	0.5	22.5	6.9	24.3	54.2 (100)
	NERICA 1	1.0	29.2	8.9	23.9	63.0 (100)
	NERICA 4	1.3	28.7	8.1	25.5	63.7 (100)
	NERICA 7	0.6	31.2	6.1	19.4	57.3 (100)
	WAB56-104	1.1	29.9	5.7	22.6	59.3 (100)
幼穂分化期 ストレス区	ゆめのはたもち	1.3	21.5	4.1	15.9	42.9 (79) a
	NERICA 1	1.7	22.0	6.0	16.0	45.8 (73) a
	NERICA 4	1.3	18.7	7.4	16.4	43.8 (69) a
	NERICA 7	1.5	29.2	6.5	15.1	52.3 (91) a
	WAB56-104	1.2	18.9	6.6	17.0	43.6 (74) a
穂ばらみ期 ストレス区	ゆめのはたもち	1.4	26.5	7.5	8.2	43.6 (80) a
	NERICA 1	2.8	35.1	9.2	13.2	60.3 (96) a
	NERICA 4	3.1	33.8	7.1	7.3	51.3 (81) a
	NERICA 7	3.1	34.5	7.2	7.7	52.6 (92) a
	WAB56-104	3.1	27.7	5.3	5.5	41.7 (70) a
登熟期 ストレス区	ゆめのはたもち	1.7	33.8	8.3	12.3	56.1 (104) a
	NERICA 1	4.2	34.4	6.2	11.0	55.8 (89) a
	NERICA 4	2.9	43.0	7.0	13.6	66.5 (105) a
	NERICA 7	2.3	37.2	9.2	13.8	62.6 (109) a
	WAB56-104	2.9	37.0	8.7	15.5	64.1 (108) a
処理	対照区	0.9 B	28.3 AB	7.2	23.1 A	59.5 A
	幼穂分化期ストレス区	1.4 B	22.1 B	6.1	16.1 B	45.7 B
	穂ばらみ期ストレス区	2.7 A	31.5 AB	7.3	8.4 C	49.9 AB
	登熟期ストレス区	2.8 A	37.1 A	7.9	13.2 B	61.0 A
	品種	ゆめのはたもち	1.2	26.1	6.7	15.2
	NERICA 1	2.4	30.2	7.6	16.0	56.2
	NERICA 4	2.2	31.0	7.4	15.7	56.3
	NERICA 7	1.9	33.0	7.3	14.0	56.2
	WAB56-104	2.1	28.4	6.6	15.2	52.2
	処理(T)	**	**	n.s.	**	**
	品種(C)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	T×C	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

**は1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-9 成熟期の地上部乾物重 (SDW) に及ぼす土壤水分ストレスの影響 (2013年) .

処理	品種	乾物重(g/株)				地上部合計
		葉身	葉鞘・稈	枯死部	穂	
対照区	ゆめのはたもち	1.5	30.1	7.9	14.2	53.7(100)
	NERICA 1	1.4	32.7	9.5	19.4	63.1(100)
	NERICA 4	1.0	33.8	8.7	20.3	63.9(100)
	NERICA 7	1.6	39.4	8.6	14.6	64.1(100)
ストレス区	ゆめのはたもち	0.9	24.7	7.1	11.0	43.7 (81) a
	NERICA 1	0.6	24.5	8.6	17.4	51.0 (81) a
	NERICA 4	1.1	27.9	7.8	11.7	48.5 (76) a
	NERICA 7	1.1	37.4	9.7	9.6	57.9 (90) a
処理	対照区	1.4 A	34.0 A	8.7	17.1 A	61.2 A
	ストレス区	0.9 B	28.6 B	8.3	12.4 B	50.3 B
品種	ゆめのはたもち	1.2	27.4	7.5	12.6	48.7 B
	NERICA 1	1.0	28.6	9.1	18.4	57.1 AB
	NERICA 4	1.1	30.9	8.3	16.0	56.2 AB
	NERICA 7	1.4	38.4	9.2	12.1	61.0 A
処理(T)		*	**	n.s.	**	**
品種(C)		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
T×C		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

*, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-10. 収量および収量構成要素に及ぼす土壌水分ストレスの影響 (2012年) .

処理	品種	穂数 (/株)	1穂粒数	粒数 (/株)	登熟歩合 (%)	千粒重 (g)	玄米収量 (g/株)
対照区	ゆめのはたもち	15.0 (100)	73 (100)	1095 (100)	27.7 (100)	25.0 (100)	7.6 (100)
	NERICA 1	8.3 (100)	103 (100)	861 (100)	78.5 (100)	25.5 (100)	17.2 (100)
	NERICA 4	11.0 (100)	104 (100)	1142 (100)	73.1 (100)	22.5 (100)	18.7 (100)
	NERICA 7	7.0 (100)	115 (100)	806 (100)	67.7 (100)	25.8 (100)	14.1 (100)
	WAB56-104	8.3 (100)	104 (100)	867 (100)	77.5 (100)	24.2 (100)	16.2 (100)
幼穂分化期 ストレス区	ゆめのはたもち	12.7 (85) a	51 (70) b	640 (58) a	29.3 (106) a	26.1 (104) a	4.9 (64) a
	NERICA 1	8.0 (96) a	99 (96) ab	790 (92) a	59.0 (75) a	25.8 (101) a	12.0 (70) a
	NERICA 4	7.7 (70) a	105 (101) ab	802 (70) a	60.0 (82) a	24.3 (108) a	11.7 (63) a
	NERICA 7	8.0 (114) a	97 (83) ab	777 (96) a	45.5 (67) a	26.9 (104) a	9.5 (67) a
	WAB56-104	6.7 (81) a	108 (104) a	723 (83) a	67.6 (87) a	24.7 (102) a	12.1 (75) a
穂ばらみ期 ストレス区	ゆめのはたもち	15.7 (105) a	30 (41) a	468 (43) b	10.6 (38) c	25.0 (100) a	1.2 (16) a
	NERICA 1	11.0 (133) a	74 (72) a	813 (94) a	43.1 (55) abc	24.5 (96) a	8.6 (50) a
	NERICA 4	6.3 (57) a	73 (70) a	465 (41) b	46.9 (64) ab	22.8 (101) a	5.0 (27) a
	NERICA 7	9.0 (129) a	46 (40) a	418 (52) ab	50.7 (75) a	24.8 (96) a	5.2 (37) a
	WAB56-104	8.0 (96) a	67 (64) a	538 (62) ab	21.5 (28) bc	21.8 (90) a	2.5 (15) a
登熟期 ストレス区	ゆめのはたもち	16.0 (107) a	67 (92) a	1068 (98) a	0.1 (0) a	20.5 (82) a	0.0 (0) a
	NERICA 1	7.3 (88) a	139 (135) a	1016 (118) a	4.9 (6) a	23.0 (90) a	1.2 (7) a
	NERICA 4	11.3 (103) a	102 (98) a	1152 (101) a	8.0 (11) a	18.8 (84) a	1.7 (9) a
	NERICA 7	9.0 (129) a	101 (88) a	908 (113) a	20.3 (30) a	22.8 (88) a	4.2 (30) a
	WAB56-104	8.7 (105) a	125 (120) a	1087 (125) a	13.5 (17) a	20.8 (86) a	3.0 (19) a
処理	対照区	9.9 AB	100 A	954 A	64.9 A	24.6	14.8 A
	幼穂分化期ストレス区	8.6 B	92 A	747 B	52.3 AB	25.6	9.8 B
	穂ばらみ期ストレス区	10.0 AB	58 B	540 C	34.5 B	23.8	4.5 C
	登熟期ストレス区	10.5 A	107 A	1046 A	9.4 C	21.2	2.0 C
	品種	ゆめのはたもち	14.9 A	55 B	818	16.9 B	24.2
	NERICA 1	8.7 B	104 A	870	46.4 A	24.7	9.5 A
	NERICA 4	9.1 B	96 A	891	47.0 A	22.8	9.2 A
	NERICA 7	8.3 B	90 A	727	46.1 A	25.1	8.4 A
	WAB56-104	7.9 B	101 A	804	45.0 A	22.9	8.5 A
処理(T)		*	**	**	**	n.s.	**
品種(C)		**	**	n.s.	**	n.s.	**
T×C		n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.

*, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

表2-11. 収量および収量構成要素に及ぼす土壌水分ストレスの影響 (2013年) .

処理	品種	穂数 (/株)	1穂粒数	粒数 (/株)	登熟歩合 (%)	千粒重 (g)	玄米収量 (g/株)
対照区	ゆめのはたもち	15.7 (100)	66 (100)	1039 (100)	17.4 (100)	23.1 (100)	4.7 (100)
	NERICA 1	7.7 (100)	138 (100)	1044 (100)	47.8 (100)	26.1 (100)	12.7 (100)
	NERICA 4	8.3 (100)	142 (100)	1183 (100)	41.8 (100)	24.8 (100)	12.5 (100)
	NERICA 7	8.0 (100)	130 (100)	890 (100)	38.0 (100)	28.2 (100)	9.4 (100)
ストレス区	ゆめのはたもち	16.0 (102) a	62 (94) a	992 (95) a	11.0 (63) a	22.0 (95) a	2.6 (55) a
	NERICA 1	7.0 (91) a	135 (98) a	938 (90) a	45.4 (95) a	24.3 (93) a	10.3 (81) a
	NERICA 4	8.3 (100) a	117 (82) a	977 (83) a	28.1 (67) a	20.6 (83) a	5.9 (47) a
	NERICA 7	7.3 (91) a	94 (72) a	683 (77) a	30.5 (80) a	25.2 (89) a	5.0 (53) a
処理	対照区	9.9	119	1039 A	36.3	25.6 A	9.8 A
	ストレス区	9.7	102	898 B	28.8	23.0 B	6.0 B
品種	ゆめのはたもち	15.9 A	64 B	1016	14.2 B	22.6 B	3.7 B
	NERICA 1	7.4 B	137 A	991	46.6 A	25.2 AB	11.5 A
	NERICA 4	8.3 B	130 A	1080	35.0 AB	22.7 B	9.2 AB
	NERICA 7	7.7 B	112 A	787	34.3 AB	26.7 AB	7.2 AB
処理(T)		n.s.	n.s.	*	n.s.	**	**
品種(C)		**	**	n.s.	*	*	*
T×C		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

*, **は5%, 1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし, 括弧内は対照区に対する比率 (%) を示す. 同列の同一大文字アルファベットは処理平均間および品種平均間において, 同列の同一小文字アルファベットは処理内品種間の対照区に対する比率において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

第3章

土壌水分ストレスがNERICAの穎花形成に及ぼす影響とその品種間差異の解析

第2章において、幼穂分化期～穂ばらみ期の土壌水分ストレス下におけるNERICAの収量は、株あたり籾数の減少とともに低下した。株あたり籾数の減少程度には品種間差があり、「NERICA1」は、「NERICA4」や「NERICA7」に比べ、穎花分化期～穂ばらみ期の土壌水分ストレス下でも籾数が減少しにくいと考えられた。本章では、この籾数減少の品種間差異について解析する。

籾数は、分化した穎花と分化後に退化した穎花の数により決定されることから、まず第1節で、時期別のストレス下における穎花の分化数および退化率と、その品種間差を検討した。続く第2節および第3節では、穎花退化率の品種間差異を炭水化物代謝の面から考察した。第2節は穎花への炭水化物供給の点から、第3節は光合成による炭水化物生産の点から、穎花退化率に品種間差を生ずる要因を探った。

第1節 生殖成長期の異なる時期における土壌水分ストレスが分化穎花数および穎花退化率に及ぼす影響

本節では、幼穂分化期、穂ばらみ期および登熟期の3時期に土壌水分ストレスを与えてNERICAを栽培し、時期別のストレスが穎花の分化数および退化率に及ぼす影響を調査した。第2章で観察された株あたり籾数の減少に対し、穎花の分化と退化が及ぼす影響をそれぞれ検討するとともに、各時期のストレス下における分化穎花数および穎花退化率の品種間差を検討した。

3-1-1 材料および方法

3-1-1-1 供試材料

第2章において、2012年に栽培し、成熟期に刈り取った「NERICA 1」、「NERICA 4」、「NERICA 7」、「WAB56-104」および「ゆめのはたもち」の5品種の穂を用いた(表1-1)。第2章2-1-4に示したとおり、対照区(Cont)、幼穂分化期ストレス区(PD)、穂ばらみ期ストレス区(BT)および登熟期ストレス区(GF)を設け、それぞれ幼穂分化期(出穂35日前～)、穂ばらみ期(出穂15日前～)および登熟期(出穂5日後～)に20日間の土壌水分ストレスを与えて栽培した。

3-1-1-2 枝梗および穎花の分化数および穎化率の調査

遅れ穂を除いた各区の穂の中で穂長が最も長い2穂、最も短い2穂、およびその中間にあたる2穂を選び、1株当たり6穂を対象に調査を行った(松島・真中1962)。株あたり穂数が6穂に満たない場合は、全ての穂について調査を行った。現存一次枝梗、現存二次枝梗および現存穎花数を計測し、穂上の退化痕跡から退化一次枝梗数、退化二次枝梗数および退化穎花数を調査した。退化一次枝梗上の退化二次枝梗数ならびに退化二次枝梗上の退化穎花数は、それぞれ現存一次枝梗上の退化二次枝梗数、現存二次枝梗上の退化穎花数から推定し、この推定値と退化痕跡による実測値を合計し、退化二次枝梗数および退化穎花数を算出した。(3-1)式より分化一次枝梗数、分化二次枝梗数および分化穎花数を、(3-2)式より一次枝梗退化率、二次枝梗退化率および穎花退化率を算出した。また、一次枝梗、二次枝梗および穎花における株あたりの現存数、退化数および分化数は、それぞれ1穂あたりの現存数、退化数および分化数の測定値と穂数(表2-10)の積から算出した。

$$\text{分化数} = \text{現存数} + \text{退化数} \dots \dots \dots (3-1)$$

$$\text{退化率 (\%)} = (\text{退化数/分化数}) \times 100 \dots \dots \dots (3-2)$$

3-1-1-3 統計処理

統計処理には Statistix 9 (version 9.0, Analytical Software 2008, Tallahassee, FL, USA) を使用し, 同一処理区内における品種間の多重比較には Tukey 法を, 対照区と各ストレス区との比較には Dunnett 法を用いた.

3-1-2 結果

3-1-2-1 枝梗の分化および退化

いずれの品種も, 幼穂分化期ストレス区の分化一次枝梗数および分化二次枝梗数は, 対照区より減少する傾向にあったが (図 3-1-1 A, C), 一次枝梗退化率は変わらず, 二次枝梗退化率は対照区より低い傾向であった (図 3-1-1 B, D). 穂ばらみ期ストレス区の分化一次枝梗数および分化二次枝梗数は対照区と同等であったが, いずれも退化数が増加し, 一次枝梗退化率および二次枝梗退化率は対照区より増加する傾向が認められた. 登熟期ストレス区では, 一次枝梗と二次枝梗の分化数, 退化数および退化率に処理による一定の傾向は認められなかった.

穂ばらみ期ストレス区において, 「ゆめのはたもち」を除く 4 品種の退化一次枝梗数および退化二次枝梗数は対照区より多く, 「NERICA 4」および「NERICA 7」の二次枝梗退化率は有意に増加した. 一方, 「ゆめのはたもち」の一次枝梗および二次枝梗の退化率には, 同時期の処理による影響は見られなかった. また, 「ゆめのはたもち」の二次枝梗退化率は NERICA 品種および「WAB56-104」より低い傾向が認められた.

3-1-2-2 穎花の分化および退化

幼穂分化期ストレス区において, いずれの品種の分化穎花数も減少し, 退化穎花数も減少する傾向にあった (図 3-1-2 A). 「ゆめのはたもち」の分化穎花数は, 幼穂分化期および穂ばらみ期のストレスによって有意に減少したが, その他の区における分化穎花数の変化は有意ではなかった. 穂ばらみ期ストレス区では, 「ゆめのはたもち」を除く 4 品種の分化穎花数は対照区と同等であったが, 退化穎花数が増加し, 穎花退化率はいずれの品種においても増加する傾向が認められた (図 3-1-2 B). このうち, 「NERICA 4」および「NERICA 7」の穎花退化率は対照区より有意に高かった.

登熟期ストレス区の分化穎花数および穎花退化率に对照区との有意差は認められなかった。いずれの処理区においても、「ゆめのはたもち」の穎花退化率はNERICA 品種や「WAB56-104」より低い傾向にあり、また「NERICA 1」の穎花退化率は他のNERICA 品種に比べて低い傾向がみられた。

3-1-3 考察

第 2 章では、幼穂分化期および穂ばらみ期の土壤水分ストレスによって、株あたり籾数が減少した（表 2-10）。これは、幼穂分化期の土壤水分ストレスによって一次・二次分化枝梗数（図 3-1-1 A, C）および分化穎花数（図 3-1-2 A）が減少したこと、また穂ばらみ期の土壤水分ストレスによって一次・二次枝梗退化率（図 3-1-1 B, D）および穎花退化率（図 3-1-2 B）が増加したことに起因すると考えられた。

3-1-3-1 土壤水分ストレスが分化穎花数に及ぼす影響

幼穂分化期の土壤水分ストレスによって、分化枝梗数および分化穎花数は減少する傾向であった（図 3-1-1 A, C, 3-1-2 A）。松島（1959）が区分した幼穂の発育段階とその経過に要する日数によれば、幼穂の分化は出穂 32 日前頃から一次枝梗、次いで二次枝梗の順に始まる。その後、穎花始原体の分化が出穂 22 日前頃に開始し、出穂 14 日前頃に完了するとされている。さらに、一次枝梗、二次枝梗、穎花は、それぞれが分化した後、条件によっては退化することが知られている（和田 1969）。本節における幼穂分化期ストレス区の処理期間は出穂 31～35 日前から 20 日間であり（図 2-4）、枝梗や穎花の分化時期と一致していた。Kato ら（2008）は、ジャポニカおよびインディカの陸稲品種を対象に、出穂 38 日前から出穂 4 日後にかけての 7 時期にそれぞれ 12 日間の土壤水分ストレスを施し、ストレスの分化穎花数、穎花退化率への影響を調査した。その結果、分化一次枝梗数は出穂 26～38 日前のストレスによって、分化二次枝梗数および分化穎花数は出穂 23～38 日前のストレスによって減少しており、本節における幼穂分化期ストレス区の結果と同様であった。なお、本節では、穂ばらみ期のストレス下でも「ゆめのはたもち」の分化穎花数が有意に減少したが（図 3-1-2 A）、これは「ゆめのはたもち」の穂数が他の品種に比べて多く（表 2-10）、株内における幼穂の発育差が大きかったためと考えられた。生育が遅い弱勢分けつの幼穂は、処理開始時にも穎花の分化が完了していなかったと推察された。

分化穎花数には、穂首分化期から穎花分化終期までの窒素吸収量が影響すると考えられている（和田 1969）。Ansari ら（2003）は、幼穂形成期および出穂期の茎葉部窒素含量、ならびに幼穂形成

期～出穂期の茎葉部窒素増加量と分化穎花数との関係を明らかにしている。また、小林・堀江(1994)は、穎花分化始期における茎葉部窒素含量と穂首分化期～穎花分化始期の窒素含有率の変化が分化穎花数に影響を及ぼすとしている。茎葉部の窒素含量は、土壤水分ストレス下で蒸散速度の低下を介して減少することが知られており (Haefele ら 2008) , 本節における分化穎花数の減少も茎葉部窒素含量の減少に伴うものであったと推察された。

3-1-3-2 土壤水分ストレスが穎花退化率に及ぼす影響とその品種間差異

穂ばらみ期の土壤水分ストレスによって、一次枝梗 (図 3-1-1 B) , 二次枝梗 (図 3-1-1 D) および穎花 (図 3-1-2 B) の退化率は増加する傾向が認められた。穂ばらみ期ストレスは出穂 14～18 日前から 20 日間であり、上述の Kato ら (2008) の報告では、一次枝梗退化率は出穂 16～28 日前のストレスに、二次枝梗退化率は出穂 11～23 日前のストレスに最も大きく影響されることが示されている。Kobata ら (1994) は穂ばらみ期の土壤水分ストレスによる穎花退化率の増加を報告しており、本節の結果はこれらの報告内容を支持していたと言える。

ストレスの有無に関わらず、NERICA 品種や「WAB56-104」の穎花退化率は「ゆめのはたもち」より高い傾向にあること、また穎花退化率にはNERICA 品種の中でも品種間差があり、「NERICA 4」および「NERICA 7」の穎花退化率は「NERICA 1」より高い傾向にあることが明らかになった (図 3-1-2 B) 。さらに、穂ばらみ期の土壤水分ストレス下では、「NERICA 4」および「NERICA 7」の穎花退化率は有意な増加をみせた。

穎花退化率は、穂ばらみ期～出穂期の分化穎花あたりの乾物生産 (藤井ら 1998, Kobayasi ら 2001, Yao ら 2000a, 2000b) ならびに分化穎花あたり NSC 量 (Kobayasi ら 2001) と負の相関があり、穎花の退化は分化穎花に供給される炭水化物が不足することによって起こると考えられている。本節においても、分化穎花を維持、発達させられるだけの十分な炭水化物が供給されなかったことにより穎花退化率が増加したと考えられ、ストレス下における穎花退化率の品種間差は炭水化物代謝の差異によるものである可能性が示された。

第2節 穎花への炭水化物供給からみた土壤水分ストレス下における穎花退化率の品種間差異の解析

第2章および本章第1節において、土壤水分ストレス下における籾数の減少には、幼穂分化期のストレスによる分化穎花数の減少より、穂ばらみ期のストレスによる穎花退化率の増加が大きく影響していることが示された。さらに、穂ばらみ期のストレスによる穎花退化率の増加程度には品種間差があることが確認された。穎花の退化は分化穎花に供給される炭水化物の不足によって起こるとされていることから、本節では、穎花退化率に品種間差を生じる要因を穎花への炭水化物供給の点から解析した。

3-2-1 材料および方法

3-2-1-1 供試材料

第2章において、2013年に穎花分化期～穂ばらみ期に15日間の土壤水分ストレスを与えて栽培し、成熟期に採取した「NERICA 1」、 「NERICA 4」、 「NERICA 7」 および「ゆめのはたもち」の穂を用いた(表 1-1)。本章第1節において、ストレスに対してNERICA品種と同様の反応をみせた「WAB56-104」は除外した。

3-2-1-2 地上部乾物重(SDW)の測定

土壤水分ストレス処理の開始日および終了日に地上部を採取し、葉身、葉鞘および稈、枯死部に分けて80°Cの通風乾燥機で48時間乾燥させ、各器官の合計値からSDWを求めた。

3-2-1-3 非構造的炭水化物(NSC)含量の測定

3-2-1-2で乾燥させた葉身および葉鞘・稈をウィレー粉砕機(W型, 池田理化)で粉砕し、さらにボールミル(TI-200, 平工製作所)で微粉砕したものを試料とした。試料は80%エタノールと混和して70°Cで1時間保持した後、4°C, 6000gで10分間遠心分離した上清を可溶性炭水化物の測定に用いた。上澄み液中のグルコース、フルクトース、スクロースを酵素法(Bergmeyer and Bernt 1974)により測定した。

遠心分離後の沈殿は、不溶性炭水化物(デンプン)の分析に用いた。沈殿に0.2N KOH/100mM エタノールを加えて懸濁し、95°Cで2時間処理した後、3M 酢酸緩衝液およびグルコアミラーゼを添加して60°Cで2時間保持し、生成したグルコースを酵素法(Bergmeyer and Bernt 1974)により測定し

た. 試料の吸光度測定には, 分光光度計 (Smart Spec 3000, BIO-RAD) を使用した. NSC 含量は, グルコース, フルクトース, スクロースおよびデンプン含量の合計値とした.

3-2-1-4 枝梗および穎花の分化数および穎化率の調査

本章第1節3-1-1-2の方法により, 一次枝梗, 二次枝梗, 穎花の現存数および退化数を測定し, (3-1)式より分化数を, (3-2)式より退化率を算出した. また, 一次枝梗, 二次枝梗および穎花における株あたりの現存数, 退化数および分化数は, それぞれ1穂あたりの現存数, 退化数および分化数の測定値と穂数(表2-11)の積から算出した.

3-2-1-5 穎花サイズの測定(追加実験)

穎花サイズの測定を行うため, つくば機能植物イノベーション研究センター内の水田圃場にて, 2017年に追加実験を行った. 株播き育苗箱の1区画に1粒ずつ播種し, 育苗した「ゆめのはたもち」, 「NERICA1」, 「NERICA4」および「NERICA7」を, 5月21日に栽植密度30×15cmで移植した. 基肥はN: P₂O₅: K₂O = 5: 12.5: 12.5 g m⁻²とし, 追肥は行わなかった. 成熟期に収穫後, 無作為に選んだ3株からそれぞれ10粒の粃を採取し, デジタルノギス(CD-15CPX, ミットヨ)で粒長および粒幅を測定した.

3-2-1-6 統計処理

統計処理には Statistix 9 (version 9.0, Analytical Software 2008, Tallahassee, FL, USA) を用い, t検定で2群間の比較を行った.

3-2-2 結果

3-2-2-1 地上部乾物重(SDW)

ストレス処理前後のSDWを図3-2-1に示した. 処理後のストレス区のSDWは, 対照区の61~81%となり, 有意ではないが, いずれの品種においてもストレス下で減少する傾向にあった. また, 処理前および処理後における各区のSDWに有意な品種間差は確認されなかった. 処理前および処理後の対照区において, 「NERICA4」および「NERICA7」のSDWは「NERICA1」および「ゆめのはたもち」より大きい傾向にあった.

3-2-2-2 非構造性炭水化物 (NSC) 含量

部位別 NSC 含量に及ぼす土壤水分ストレスの影響を図 3-2-2 に示した。ストレス区における葉身の NSC 含量は、有意ではないが、主にショ糖含量の増加によって対照区より増加する傾向にあった (図 3-2-2 A)。一方、葉鞘および稈では、ストレス区のショ糖含量が対照区より少なくなったことで、NSC 含量も減少する傾向が認められた (図 3-2-2 B)。処理前および処理後の対照区における葉鞘および稈の NSC 含量は、「NERICA 4」および「NERICA 7」が「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より多い傾向であった。

3-2-2-3 枝梗の分化および退化

一次枝梗の分化数および退化率、二次枝梗の分化数および退化率を図 3-2-3 に示した。一次枝梗の分化数および退化率は、いずれの品種についてもストレス処理による影響を受けなかった (図 3-2-3 A, B)。二次枝梗の分化数にもストレスによる影響はほとんど見られなかったが、「NERICA 1」を除く 3 品種の二次枝梗退化数はやや増加する傾向にあり (図 3-2-3 C)、「NERICA 4」の二次枝梗退化率は対照区より有意に高かった (図 3-2-3 D)。ストレス区における二次枝梗退化率は、「NERICA 4」および「NERICA 7」が「NERICA 1」より有意に高かった。また、ストレスの有無に関わらず、「NERICA 4」の分化二次枝梗数は他品種より多い傾向であった。

3-2-2-4 穎花の分化および退化

株あたり分化穎花数および退化率を図 3-2-4 に示した。いずれの品種の分化穎花数にも処理による有意な差は認められなかった (図 3-2-4 A)。退化穎花数は、ストレスにより 7~23%増加し、これに伴い、穎花退化率も増加する傾向にあった。ストレス区において、「NERICA 4」の穎花退化率は対照区より有意に高かった (図 3-2-4 B)。「NERICA 4」および「NERICA 7」の穎花退化率は「ゆめのはたもち」より有意に高く、「NERICA 1」と比較しても、有意ではないが高い傾向にあった。

表 3-2-1 には穂上位置別の分化穎花数を示した。処理による影響は認められなかったが、一次枝梗上の分化穎花数は「ゆめのはたもち」が、二次枝梗上の分化穎花数は「NERICA 4」が、他の品種より有意に多かった。また、NERICA 品種の二次枝梗上の分化穎花数は、いずれも「ゆめのはたもち」より多い傾向が認められた。

3-2-2-5 二次枝梗退化率および二次枝梗上分化穎花数と穎花退化率との関係

二次枝梗退化率と穎花退化率ならびに二次枝梗上分化穎花数と穎花退化率の間には、いずれも1%水準で有意な正の相関が得られた(図3-2-5)。

3-2-2-6 分化穎花あたり SDW または NSC と穎花退化率との関係

ストレス処理終了時における分化穎花あたり SDW または NSC と穎花退化率との関係を図3-2-6に示した。供試した全4品種込みでは、分化穎花あたり SDW または NSC と穎花退化率との間に有意な相関は得られなかったが、「NERICA 4」と「NERICA 7」の品種グループではそれぞれ5%水準で有意な負の相関が確認された。一方、「NERICA 1」と「ゆめのはたもち」のグループでは、分化穎花あたり SDW および NSC の変動幅が「NERICA 4」と「NERICA 7」より小さく、穎花退化率との相関も有意ではなかった。

3-2-2-7 SDW または NSC あたり現存穎花数

処理終了時における SDW または NSC あたりの現存穎花数を表3-2-2に示した。ストレス区における「ゆめのはたもち」の NSC あたり現存穎花数を除き、いずれの区の数値もストレスにより5~47%増加した。有意ではないものの、対照区、ストレス区の両区において、「NERICA 4」および「NERICA 7」の SDW および NSC あたり現存穎花数は、「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より26~47%小さかった。また、ストレス区における NSC あたり現存穎花数を除き、NERICA 品種の SDW および NSC あたり現存穎花数は「ゆめのはたもち」より小さい傾向にあった。

3-2-2-8 SDW または NSC あたり現存穎花数と穎花退化率との関係

ストレス処理終了時における SDW または NSC あたり現存穎花数と穎花退化率の間には、いずれも全品種込みで負の相関が認められた(図3-2-7)。

3-2-2-9 穎花サイズ

粒長、粒幅およびその積を表3-2-3に示した。穎花サイズの指標となる粒長と粒幅の積は、「ゆめのはたもち」が最も大きく、「NERICA 7」がこれに次いだ。「NERICA 7」の積は「NERICA 1」および「NERICA 4」より有意に大きかった。

3-2-3 考察

3-2-3-1 土壤水分ストレス下における穎花退化率の品種間差異とその要因

退化穎花数および穎花退化率は、ストレスによりやや増加する傾向にあった（図 3-2-4）。また、「NERICA 4」と「NERICA 7」の二次枝梗退化率および穎花退化率は、対照区においても「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より高い傾向にあり、さらにストレス下では、「NERICA 4」の二次枝梗退化率および穎花退化率は有意に増加した（図 3-2-3 D, 図 3-2-4 B）。これらは、本章第 1 節で、出穂 14～18 日前より 20 日間のストレス処理を行った穂ばらみ期ストレス区と同様の結果であった（図 3-1-1 D, 3-1-2 B）。本章第 1 節および本節の結果より、「NERICA 4」ならびに「NERICA 7」の穎花退化率は、十分な土壤水分条件下でも「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より高く、また穎花分化期～穂ばらみ期の土壤水分ストレスにより増加しやすいと考えられた。

穎花退化率は、穂ばらみ期～出穂期の分化穎花あたりの乾物生産（藤井ら 1998, Kobayasi ら 2001, Yao ら 2000a, 2000b）ならびに分化穎花あたり NSC 量（Kobayasi ら 2001）と負の相関があることが知られている。「NERICA 4」と「NERICA 7」の品種グループでは、処理終了時の分化穎花あたり SDW および NSC と穎花退化率との間に有意な負の相関が確認され（図 3-2-6）、分化穎花に供給される炭水化物量が減少したことにより、穎花退化率が増加したと推察された。一方、「NERICA 1」と「ゆめのはたもち」のグループは、「NERICA 4」と「NERICA 7」に比べて分化穎花あたり SDW と NSC の変動幅が小さい傾向にあり、ストレス下でも分化穎花への炭水化物供給量の減少程度が小さかったとみられる。ストレスによる穎花退化率の増加程度もわずかであり（図 3-2-4）、分化穎花あたり SDW および NSC と穎花退化率との間に有意な相関は認められなかった（図 3-2-6）。

3-2-3-2 SDW および NSC あたり現存穎花数の品種間差異とその要因

分化穎花あたり SDW または NSC が同一レベルでの穎花退化率は、「NERICA 4」および「NERICA 7」が「NERICA 1」と「ゆめのはたもち」を上回っており（図 3-2-6）、分化穎花に同一量の炭水化物が供給された場合でも穎花退化率には品種間差があることが示された。これには、SDW および NSC あたり現存穎花数の品種間差が関係していると考えられる。「NERICA 4」および「NERICA 7」は、ストレスの有無に関わらず、SDW および NSC あたり現存穎花数が「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より小さい傾向にあった（表 3-2-2）。これは、「NERICA 4」および「NERICA 7」は、一定量の炭水化物によって生存させることのできる穎花数が少ないこと、すなわち、一つの分化穎花が退化せず生存するために必要な炭水化物量が多いことを示唆している。SDW および NSC あたり現

存穎花数と穎花退化率との間には全品種込みで有意な負の相関関係が確認されたことから（図 3-2-7）、「NERICA 4」や「NERICA 7」は、「NERICA 1」や「ゆめのはたもち」より分化穎花の生存に必要な炭水化物量が多いために穎花退化率が高く、とくにストレス下では分化穎花に供給される炭水化物量が不足しやすいため、穎花退化率の増加程度が大きかったと考えられた。

SDW および NSC あたり現存穎花数に品種間差を生ずる要因は、以下2点のように推察される。第一に、二次枝梗上分化穎花数の品種間差が影響していたと考えられる。SDW および NSC あたり現存穎花数と穎花退化率（図 3-2-7）、および二次枝梗上分化穎花数と穎花退化率の相関関係から（図 3-2-5 B）、SDW および NSC あたり現存穎花数は、二次枝梗上分化穎花数が多いほど小さく、また一次枝梗より二次枝梗で小さいことが示唆された。「NERICA 4」は、他の品種より分化二次枝梗数（図 3-2-3 C）および二次枝梗上分化穎花数（表 3-2-1）が多いために、十分な土壤水分条件下でも SDW および NSC あたり現存穎花数が小さかったと考えられた（表 3-2-2）。なお、一次枝梗および二次枝梗における SDW および NSC あたり現存穎花数の差異は、維管束の発達の良い否によるものと考えられる。一次枝梗は二次枝梗に比べて多くの発達した小枝梗維管束をもち、登熟において有利であることが知られている（川竹 1942）。さらに、一次枝梗の基部に着生した二次枝梗に比べ、頂部に着生した二次枝梗の方が発達した小維管束を持つことも明らかになっている（Chaudhry and Nagato 1970）。こうした維管束の形態差異が SDW および NSC あたり現存穎花数の差異を生じ、穎花の退化に影響を及ぼしたと推察された。

第二に、穎花の大きさの品種間差が SDW および NSC あたり現存穎花数に影響した可能性が考えられる。大きな穎花は、小さな穎花に比べ、一つの分化穎花の生存を支えるために多くの炭水化物を必要とし、SDW および NSC あたり現存穎花数が小さいと予想される。「NERICA 7」の二次枝梗上分化穎花数は「NERICA 1」と同等であったが（表 3-2-1）、「NERICA 1」より穎花サイズが顕著に大きいために（表 3-2-3）、SDW および NSC あたり現存穎花数が小さい傾向にあったと推察された（表 3-2-2）。

以上のように、穎花分化期～穂ばらみ期の土壤水分ストレスによって「NERICA 4」および「NERICA 7」は分化穎花に供給される炭水化物量が制限され、穎花退化率が増加した。一方、「NERICA 1」および「ゆめのはたもち」は、ストレス下でも分化穎花への炭水化物供給量の減少が少なく、穎花退化率の増加程度も小さかった。こうしたストレス下における穎花退化率の品種間差には SDW および NSC あたりの現存穎花数が関与しており、SDW および NSC あたり現存穎花数の品種間差は、穂の着粒構造や穎花のサイズといった品種の形態的特徴に由来する可能性が示された。

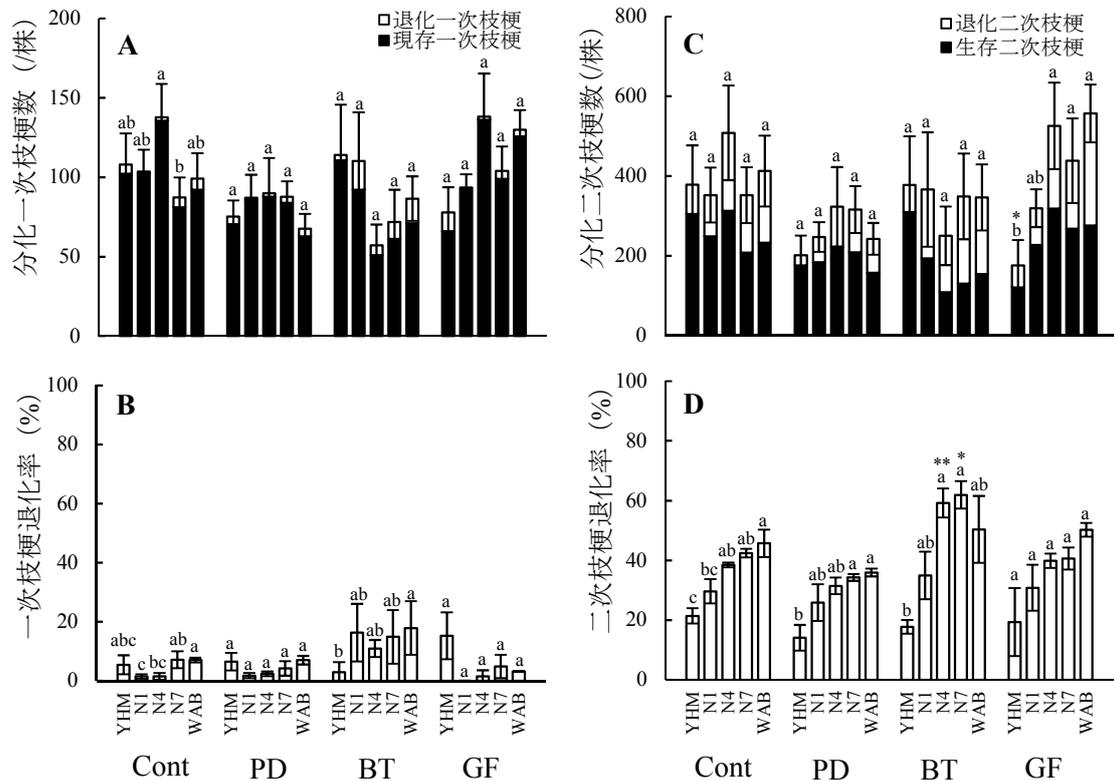


図3-1-1. 分化一次枝梗数 (A), 一次枝梗退化率 (B), 分化二次枝梗数 (C) および二次枝梗退化率 (D) に及ぼす土壤水分ストレスの影響.
 Cont: 対照区, PD: 幼穂分化期ストレス区, BT: 穂ばらみ期ストレス区, GF: 登熟期ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7, WAB: WAB56-104. AおよびCの垂線は分化数の, BおよびDの垂線は退化率の標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で同一品種の対照区との間に有意差があることを示す (Dunnett法).

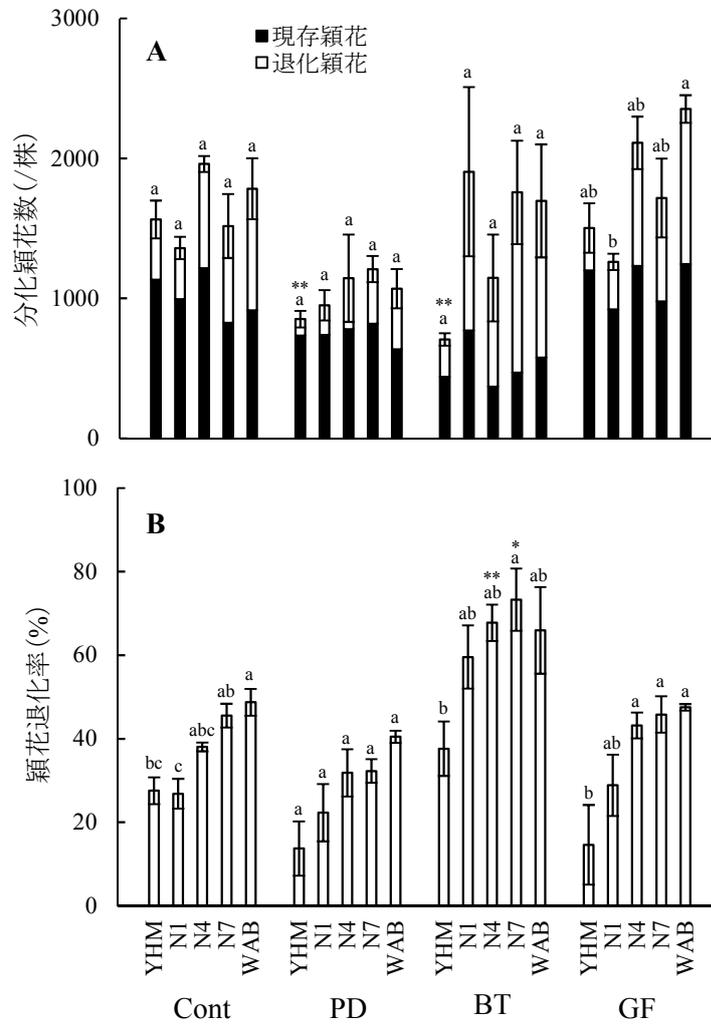


図3-1-2. 分化穎花数 (A) および穎花退化率 (B) に及ぼす土壤水分ストレスの影響.
 Cont: 対照区, PD: 幼穂分化期ストレス区, BT: 穂ばらみ期ストレス区, GF: 登熟期ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7, WAB: WAB56-104. Aの垂線は分化穎花数, Bの垂線は穎花退化率の標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で同一品種の対照区との間に有意差があることを示す (Dunnett法) .

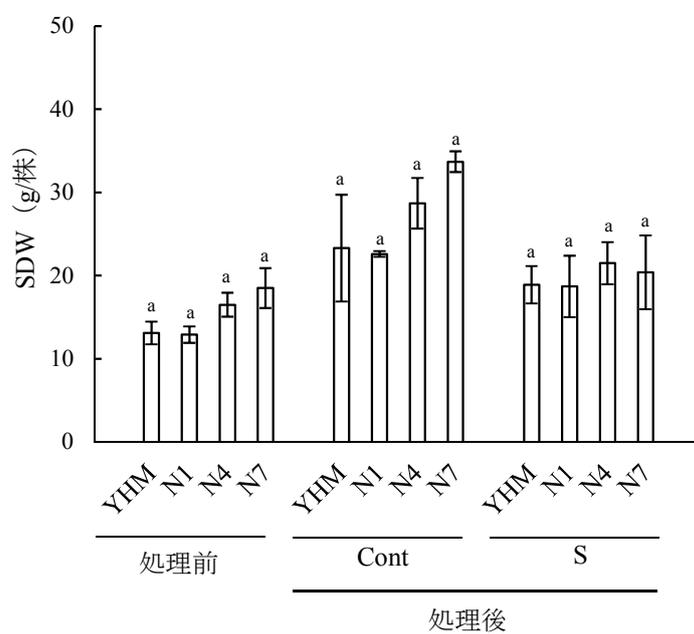


図3-2-1. 地上部乾物重 (SDW) に及ぼす土壌水分ストレスの影響.
 Cont: 対照区, S: ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1,
 N4: NERICA 4, N7: NERICA 7. 処理前の値はContとSの平均値を, 垂線
 は標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品
 種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

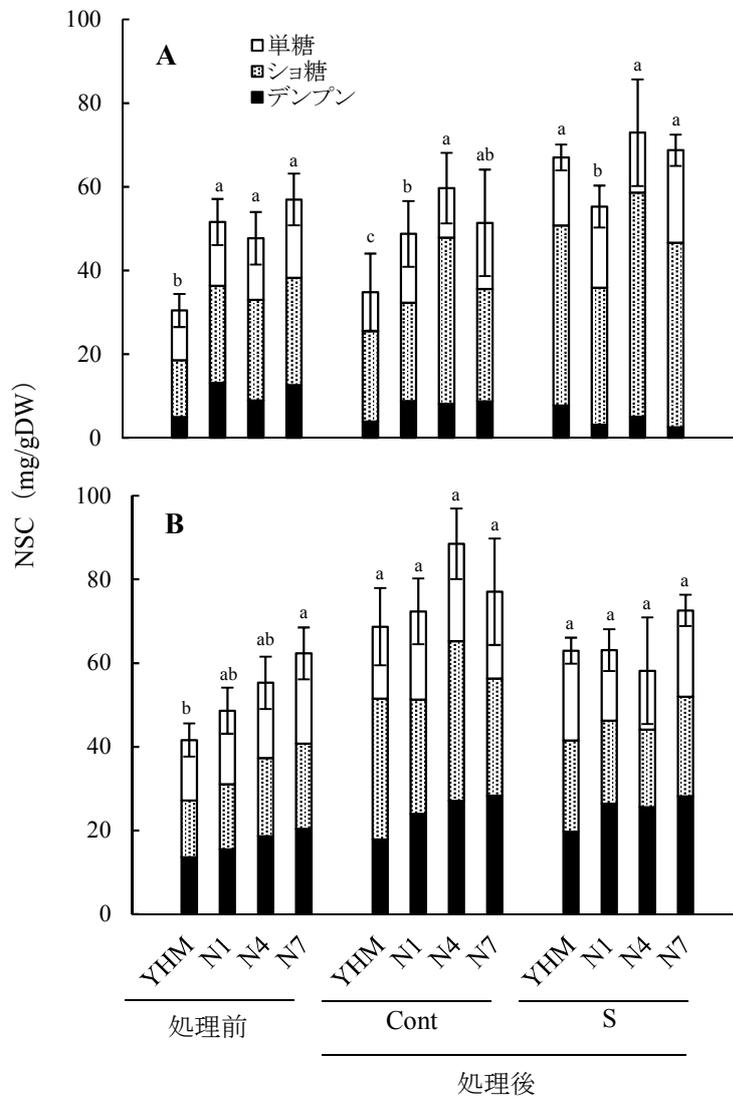


図3-2-2. 葉身 (A) および葉鞘・稈 (B) の非構造性炭水化物 (NSC) 含量に及ぼす土壌水分ストレスの影響.

Cont: 対照区, S: ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7. 処理前の値はContとSの平均値を, 垂線は単糖, ショ糖, デンプンの合計値の標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

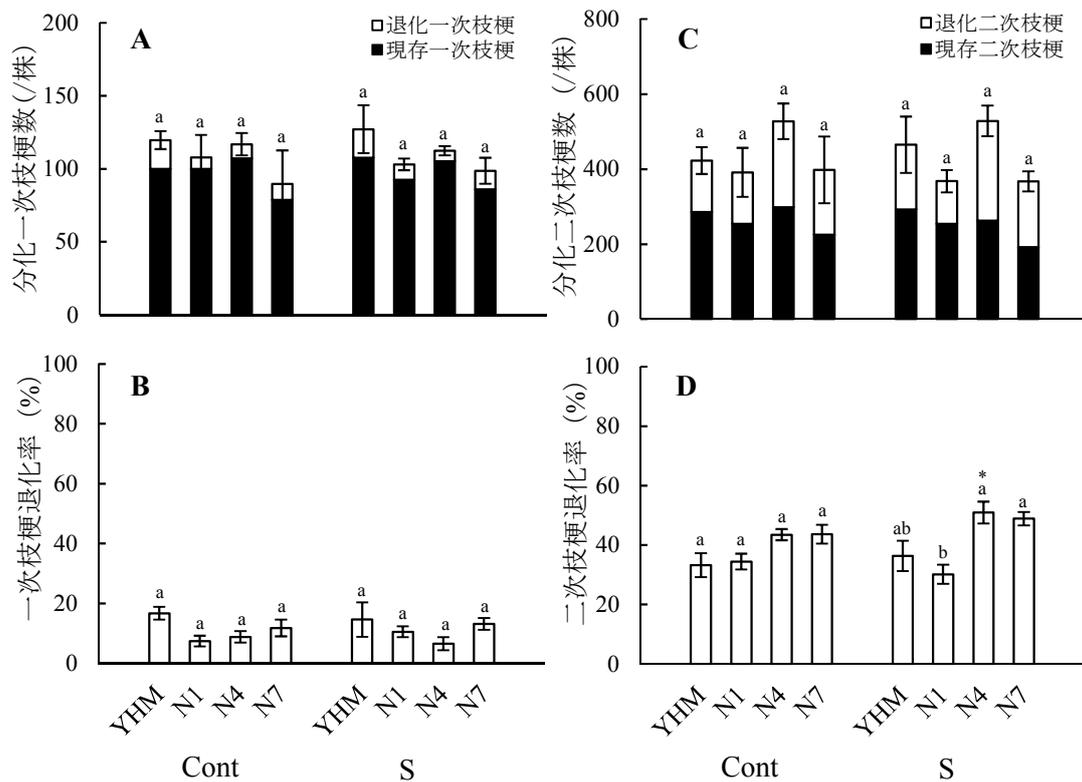


図3-2-3. 分化一次枝梗数 (A) , 一次枝梗退化率 (B) , 分化二次枝梗数 (C) および二次枝梗退化率 (D) に及ぼす土壌水分ストレスの影響.
 Cont: 対照区, S: ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7. AおよびCの垂線は分化数における, BおよびDの垂線は退化率における標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す. *は5%水準で同一品種の対照区との間に有意差があることを示す (t検定) .

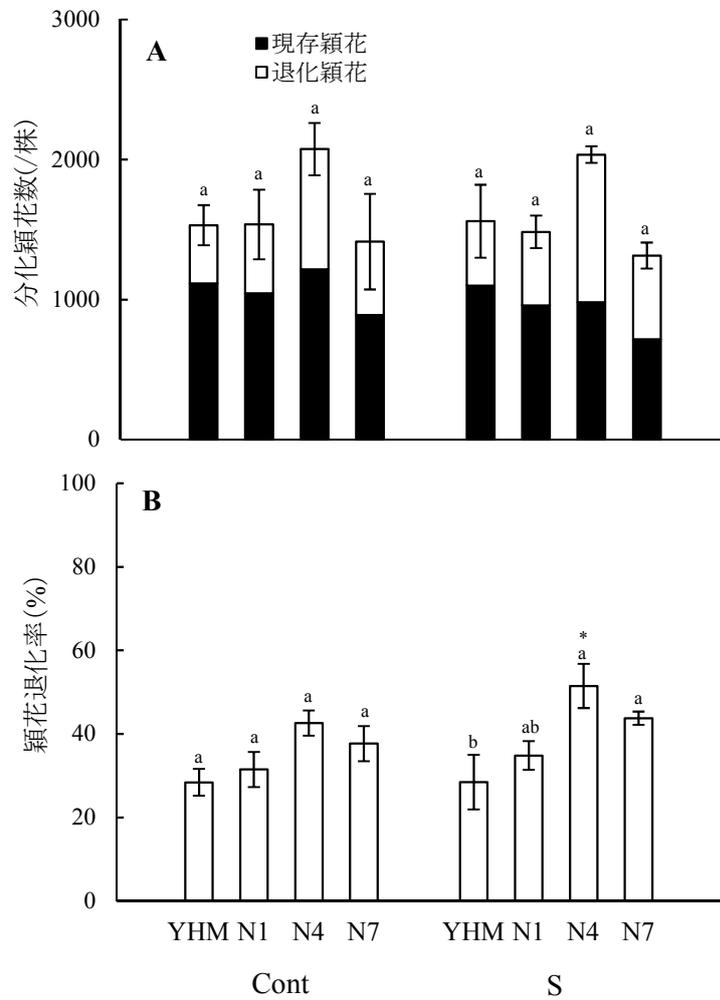


図3-2-4. 分化穎花数 (A) および穎花退化率 (B) に及ぼす土壤水分ストレスの影響.

Cont: 対照区, S: ストレス区. YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7. Aの垂線は分化穎花数における, Bの垂線は穎花退化率における標準誤差 (n=3) を示す. 同一アルファベットは同一処理区内の品種間において, Tukey法5%水準で有意差がないことを示す. *は5%水準で同一品種の対照区との間に有意差があることを示す (t検定).

表3-2-1. 一次枝梗および二次枝梗上の分化
穎花数.

処理	品種	分化穎花数	
		一次枝梗上	二次枝梗上
対照区	ゆめのはたもち	1015	517
	NERICA 1	513	1025
	NERICA 4	461	1614
	NERICA 7	590	825
ストレス区	ゆめのはたもち	926	634
	NERICA 1	443	1042
	NERICA 4	264	1723
	NERICA 7	453	903
処理	対照区	645	995
	ストレス区	521	1076
品種	ゆめのはたもち	970 A	576 B
	NERICA 1	478 B	1034 B
	NERICA 4	363 B	1668 A
	NERICA 7	522 B	864 B
処理(T)		n.s.	n.s.
品種(C)		**	**
T×C		n.s.	n.s.

**は1%水準で有意差あり, n.s.は有意差なし.
同列の同一大文字アルファベットは品種平均
間においてTukey法5%水準で有意差がない
ことを示す.

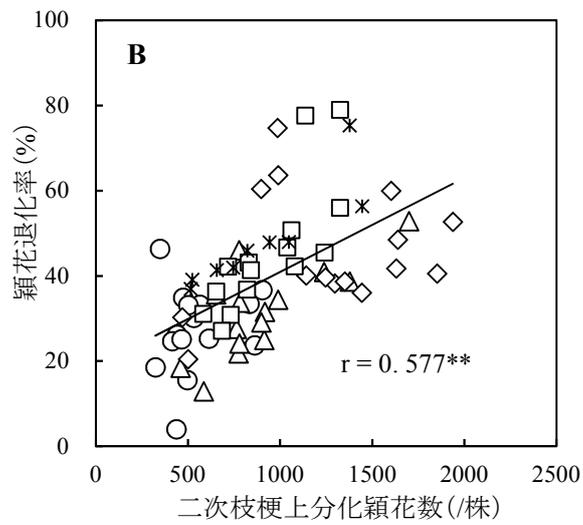
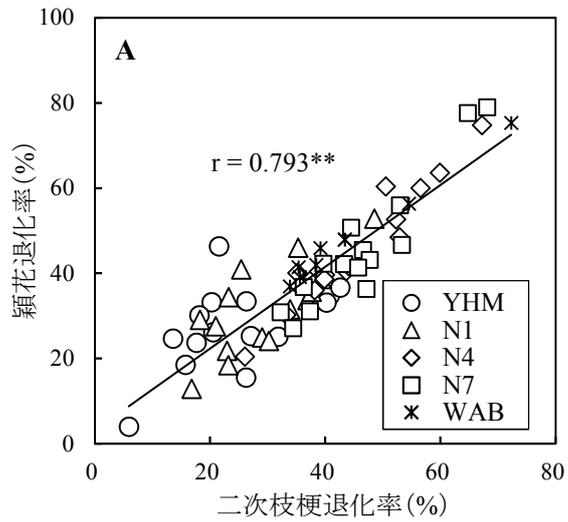


図3-2-5. 二次枝梗退化率 (A) および二次枝梗上分化穎花数 (B) と穎花退化率との関係 (n=69) .
 YHM: ゆめのはたもち, N1: NERICA 1, N4: NERICA 4, N7: NERICA 7, WAB: WAB56-104. **は1%水準で有意であることを示す.

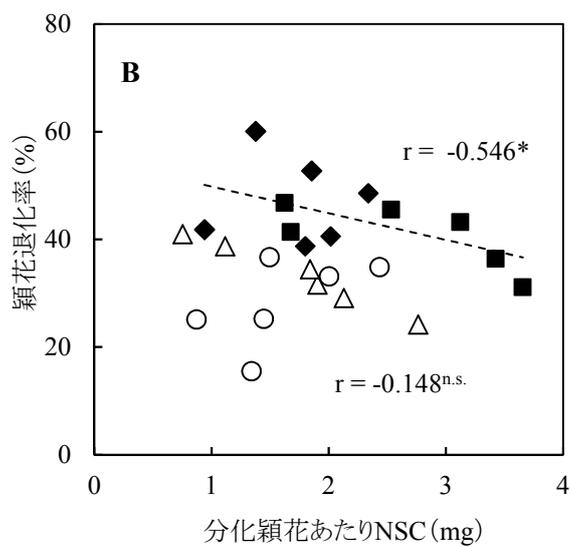
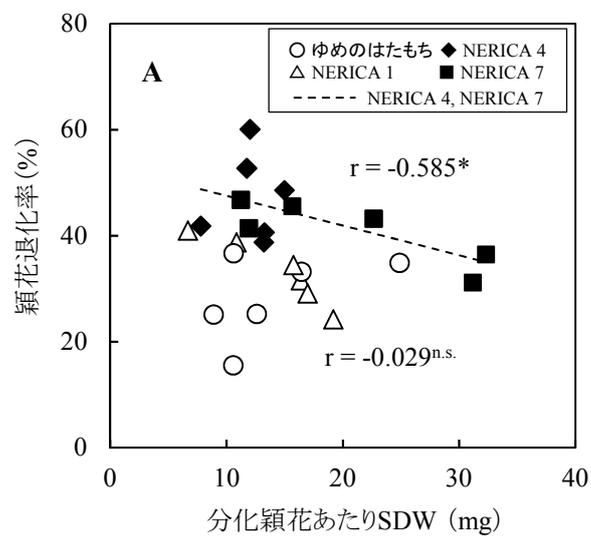


図3-2-6. 分化穎花あたり地上部乾物重 (SDW) (A) および分化穎花あたり非構造型炭水化物 (NSC) (B) と穎花退化率との関係 (n=24) .
 *は5%水準で有意であることを示す. n.s.有意差なし.

表3-2-2. 処理終了時における地上部乾物重 (SDW) および非構造型炭水化物 (NSC) あたりの現存穎花数.

処理	品種	現存穎花数	
		/SDW(g)	/NSC(mg)
対照区	ゆめのはたもち	57.3 (100)	0.56 (100)
	NERICA 1	46.5 (100)	0.40 (100)
	NERICA 4	42.9 (100)	0.29 (100)
	NERICA 7	26.6 (100)	0.20 (100)
ストレス区	ゆめのはたもち	60.3 (105)	0.46 (84)
	NERICA 1	57.3 (123)	0.49 (123)
	NERICA 4	48.0 (112)	0.37 (128)
	NERICA 7	39.1 (147)	0.28 (135)
処理	対照区	43.3	0.36
	ストレス区	51.2	0.40
品種	ゆめのはたもち	58.8	0.51
	NERICA 1	51.9	0.45
	NERICA 4	45.5	0.33
	NERICA 7	32.9	0.24
処理(T)		n.s.	n.s.
品種(C)		n.s.	n.s.
T×C		n.s.	n.s.

括弧内は対照区に対する比率(%). n.s.は有意差なし.

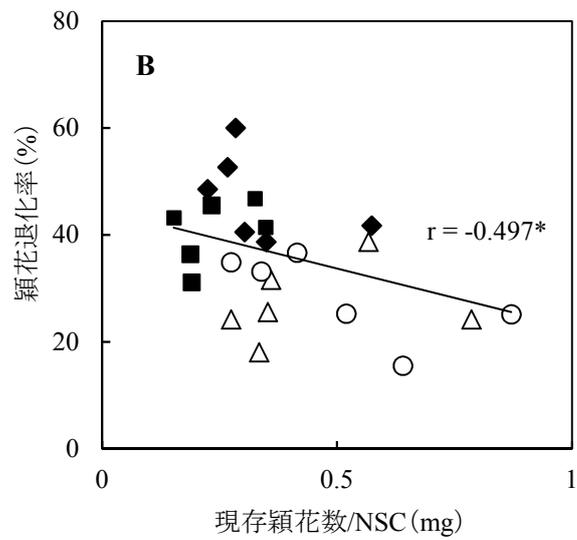
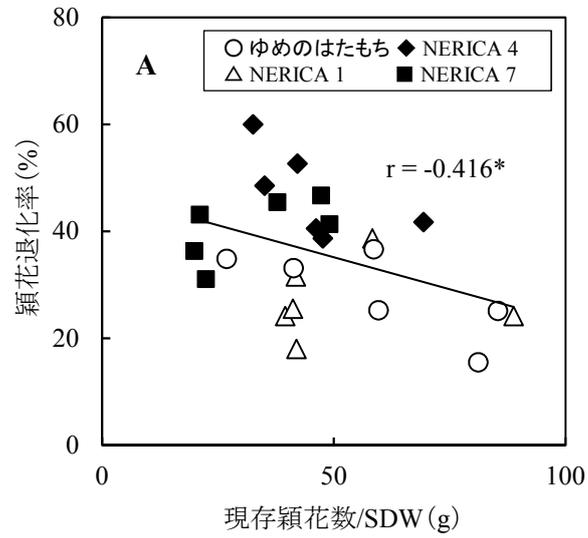


図3-2-7. 地上部乾物重 (SDW) あたり現存穎花数 (A) および非構造型炭水化物 (NSC) あたり現存穎花数 (B) と穎花退化率との関係 (n=24) .
*は5%水準で有意であることを示す.

表3-2-3. 4品種の粒長, 粒幅およびその積.

品種	粒長A (mm)	粒幅B (mm)	A×B (mm ²)
ゆめのはたもち	9.21 a	3.75 a	34.57 a
NERICA 1	8.66 b	2.82 c	24.42 c
NERICA 4	9.17 a	2.76 c	25.33 c
NERICA 7	9.31 a	3.46 b	32.24 b
	**	**	**

**は1%水準で有意差あり. 同列の同一アルファベットは Tukey法5%水準で有意差がないことを示す.

摘要

アジアイネ (*Oryza sativa* L.) とアフリカイネ (*Oryza glaberrima* Steud.) の種間雑種として開発された NERICA (New Rice for Africa) は, アジアイネの多収性とアフリカイネのストレス耐性をあわせ持つとされ, サブサハラアフリカでの普及が進められている. NERICA は多くの場合天水条件下で栽培され, 水分欠乏ストレスが収量を低下させるため, ストレス下における生育や収量の特性を把握する必要がある. しかし, 従来の研究ではストレスが制御されていない場合が多く, 時期別のストレスによる収量低下の要因や品種間差の解析はほとんど行われてこなかった. 本研究は, 土壌水分ストレスの時期と NERICA の収量および収量構成要素との関係を解析し, さらにその品種間差と, 品種間差をもたらす NERICA の形態および生理機能を明らかにしたものである.

実験は, 2012年, 2013年および2018年に筑波大学つくば機能植物イノベーション研究センター(旧農林技術センター)で, 主要な NERICA 品種である「NERICA 1」, 「NERICA 4」および「NERICA 7」のうち1~3品種と, 「ゆめのはたもち」または「あきたこまち」を用いて実施した. 第2章ではストレスが収量構成要素に及ぼす影響をストレスの時期別に整理し, 第3章から第5章では, 籾数を決定づける穎花の形成, 登熟歩合を支配する受精やその後の穎果の発育に及ぼすストレスの影響について品種間差の解析を行った. 以下に主要な研究成果を示す.

1. 生殖成長期の異なる時期における土壌水分ストレスが収量および収量構成要素に及ぼす影響

幼穂分化期~穂ばらみ期のストレスによって株あたり籾数が減少し, 穂ばらみ期~登熟期のストレスによって登熟歩合が低下した. 籾数の減少は, 幼穂分化期のストレス下では分化穎花数の減少, 穂ばらみ期のストレス下では穎花退化率の増加によるものであった. また, 登熟歩合の低下は, 穂ばらみ期のストレス下では受精率の低下に, 登熟期のストレス下では発育停止率の増加に起因していた. これらの収量低下要因のうち, 影響の大きかった穎花退化率, 受精率および発育停止率について, 以下で品種間差とその要因を検討した.

2. 土壌水分ストレス下における NERICA の穎花退化率の品種間差異とその要因

ストレス下における穎花退化率は, NERICA 品種が「ゆめのはたもち」より大きく増加すること, また NERICA 品種の中でも「NERICA 4」および「NERICA 7」は, 「NERICA 1」より増加程度が大きいことが明らかになった. 「NERICA 1」は, 「NERICA 4」や「NERICA 7」より穎花の生存に要する炭水化物量が少なく, またストレス下で光合成機能を高く維持して分化穎花への供給炭水

化物を確保することで、穎花の退化を抑えていた。「NERICA 4」と「NERICA 7」はストレス下で葉緑体機能に障害を受けやすく、光合成機能が低下しやすいこと、また「NERICA 4」は気孔が閉鎖しにくい特性をもつことも明らかになった。

3. 土壌水分ストレス下における NERICA の受精率および発育停止率の品種間差異とその要因

ストレスによる受精率の低下は、葯・花粉の発育不良と、葯の裂開不良による受粉障害に起因していた。「NERICA 1」は穂ばらみ期のストレスにより葯・花粉の形成が阻害されやすく、「NERICA 4」は開花期のストレス下で葯の裂開不良を生じやすかった。「NERICA 1」および「NERICA 4」は、ストレスの有無にかかわらず、「ゆめのはたもち」に比べて葯の裂開が起こりにくい性質を持ち、受粉能力が劣ることが明らかとなった。

また、ストレスによる発育停止率の増加は、シンク能とソース能の低下に伴う穎果の炭水化物蓄積不足によるものであった。「NERICA 4」は、「あきたこまち」に比べ、ストレス下における胚乳細胞の分裂やデンプン合成関連酵素の働きが強く制限されており、シンク能が低下しやすいことが示唆された。

以上のように、本研究では、土壌水分ストレス下における NERICA の籾数や登熟歩合の変動要因を明らかにした。さらに、その品種間差を解析し、ストレス下での穎花の退化、受精および登熟に関係する NERICA 品種の形態および生理特性を明示した。これらの成果は、今後の NERICA の品種改良や栽培改善の方向性を示す重要な知見である。

謝辞

本研究の遂行にあたり、前筑波大学生命環境系丸山幸夫教授には、実験の計画、遂行ならびに論文の取りまとめに際して、終始熱心なご指導とご助言を賜りました。ここに心より感謝の意を表します。筑波大学生命環境系大澤良教授には、論文の取りまとめにあたって貴重なご助言を賜るとともに、学位審査の主査の労をお取りいただきました。ここに深く感謝申し上げます。また、論文の取りまとめにあたり、筑波大学大学院生命環境科学研究科先端農業技術科学専攻（農業・食品産業技術総合研究機構次世代作物開発研究センター）田中淳一教授、同生物圏資源科学専攻（国際農林水産業研究センター）村中聡准教授ならびに筑波大学生命環境系加藤盛夫助教には格別なお力添えを賜りました。この場をお借りして、厚く御礼申し上げます。

本研究は、国立研究開発法人国際農林水産業研究センターとの共同研究として遂行されました。実験の遂行および取りまとめに際して常に貴重なご助言を頂戴した鹿児島大学農学部坂上潤一教授（前 国際農林水産業研究センター）に深く感謝申し上げます。名古屋大学大学院生命農学研究科近藤始彦教授（前 農業・食品産業技術総合研究機構作物研究所）には炭素同位体分別の測定に際して、懇切なるご指導とご助力を賜りました。また、島根大学生物資源科学部小林和広准教授には花粉調査にあたって、農業・食品産業技術総合研究機構中央農業研究センター北陸研究拠点岡村昌樹博士（前 同次世代作物開発研究センター）には、穎果のデンプン合成関連酵素の測定にあたって、懇切なるご指導とご助言を賜りました。謹んで感謝の意を表します。試薬の調達等に係り多大なご協力を頂いた筑波大学生命環境科学等技術室技術専門職員白井靖子技官、圃場や機材等の利用にあたってご便宜を賜りました筑波大学つくば機能植物イノベーション研究センター技術職員の皆様、実験機器の使用にご協力頂いた筑波大学土壌環境科学研究室、果樹生産利用研究室ならびに植物寄生菌学研究室の皆様に感謝申し上げます。

最後に、本研究の遂行にあたっては、ブルキナファソおよびウガンダ共和国において現地の稲作農家と過ごした経験が大きな原動力となりました。ここに記して、関係者の皆様に心より御礼申し上げます。

引用文献

- AfricaRice 2008. 2007 Africa Rice Trends 5th Edition. Africa Rice Center (WARDA), Cotonou. 4-6.
- AfricaRice 2010. New breeding directions at Africarice: beyond NERICA. Africa Rice Center, Cotonou. 1-2.
- Alou, I.N., Steyn, J.M., Annandale, J.G. and van der Laan, M. 2018. Growth, phenological, and yield response of upland rice (*Oryza sativa* L. cv. NERICA 4®) to water stress during different growth stages. *Agr. Water Manage.* 198: 39-52.
- Ansari, T.H., Yamamoto, Y., Yoshida, T., Miyazaki, A. and Wang, Y. 2003. Cultivar differences in the number of differentiated spikelets and percentage of degenerated spikelets as determinants of the spikelet number per panicle in relation to dry matter production and nitrogen absorption. *Soil Sci. Plant Nutr.* 49: 433-444.
- Ansari, T.H., Yoshida, T., Yamamoto, Y. and Miyazaki, A. 2013. Distribution and interrelationship of differentiated, degenerated and surviving spikelets on panicle branches in rice (*Oryza sativa*). *Bangladesh Rice J.* 17: 49-63.
- Amon, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24: 1-15.
- 浅沼修一 2009. アフリカに対する農業開発支援とその課題ーコメ増産支援を事例としてー. *熱帯農業研究* 2: 107-111.
- Atera, E.A., Onyango, J.C., Azuma, T., Asanuma, S. and Itoh, K. 2011. Field evaluation of selected NERICA rice cultivars in Western Kenya. *Afr. J. Agric. Res.* 6: 60-66.
- Awala, S.K., Nanhapo, P.I., Sakagami, J.I., Kanyomeka, L. and Iijima, M. 2010. Differential salinity tolerance among *Oryza glaberrima*, *Oryza sativa* and their interspecies including NERICA. *Plant Prod. Sci.* 13: 3-10.

- Barrs, H.D. and Weatherley, P.E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413-428.
- BBC News 2011. Horn of Africa sees 'worst drought in 60 years'. BBC News Africa. <http://www.bbc.co.uk/news/world-africa-13944550> (2018.10.10 参照)
- Bergmeyer, H.U. and Bernt, E. 1974. Sucrose. In Bergmeyer, H.U. ed., *Methods of Enzymatic Analysis*. Vol. 3, 2nd ed. Academic Press, New York. 1176-1179.
- Boonjung, H. and Fukai, S. 1996. Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 2. Phenology, biomass production and yield. *Field Crops Res.* 48: 47-55.
- Bouman, B.A.M., Peng, S., Castañeda, A.R. and Visperas, R.M. 2005. Yield and water use of irrigated tropical aerobic rice systems. *Agr. Water Manage.* 74: 87-105.
- Bouman, B.A.M., Humphreys, E., Tuong, T.P. and Barker, R. 2007. Rice and water. *Adv. Agron.* 92: 187-237.
- Chaudhry, F.M. and Nagato, K. 1970. Role of vascular bundles in ripening of rice kernel in relation to the locations on panicle. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 39: 301-309.
- Cissoko, M., Boissard, A., Rodenburg, J., Press, M.C. and Scholes, J.D. 2011. New Rice for Africa (NERICA) cultivars exhibit different levels of post-attachment resistance against the parasitic weeds *Striga hermonthica* and *Striga asiatica*. *New Phytol.* 192: 952-963.
- Darroch, B.A. and Baker, R.J. 1990. Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Sci.* 30: 525-529.
- Dingkuhn, M. and Gal, P.L. 1996. Effect of drainage date on yield and dry matter partitioning in irrigated rice. *Field Crops Res.* 46: 117-126.

- Dingkuhn, M., Audebert, A.Y., Jones, M.P., Etienne, K. and Sow, A. 1999a. Control of stomatal conductance and leaf rolling in *O. saiva* and *O. glaberrima* upland rice. *Field Crops Res.* 61: 223-236.
- Dingkuhn, M., Johnson, D.E., Sow, A. and Audebert, A.Y. 1999b. Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness. *Field Crops Res.* 61: 79-95.
- Driton, S., Lalonde, S. and Saini, H.S. 1996. Induction of male sterility in wheat by meiotic-stage water deficit is preceded by a decline in invertase activity and changes in carbohydrate metabolism in anthers. *Plant Physiol.* 111: 137-145.
- Ekanayake, I.J., De Datta, S.K. and Steponkus, P.L. 1989. Spikelet sterility and flowering response of rice to water stress at anthesis. *Ann. Bot.* 63: 257-264.
- Ekanayake, I.J., Steponkus, P.L. and De Datta, S.K. 1990. Sensitivity of pollination to water deficits at anthesis in upland rice. *Crop Sci.* 30: 310-315.
- FAO 2017a. Regional overview of food security and nutrition in Africa 2017. The food security and nutrition-conflict nexus: building resilience for food security, nutrition and peace. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Accra. 1-89.
- FAO 2017b. Crop prospects and food situation. No. 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 12-18.
- FAOSTAT 2018. <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor> (2018.10.10 参照)
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. and Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503-537.
- Flexas, J. and Medrano, H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. *Ann. Bot.* 89: 183-189.

Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, J.M., galmés, J., Gulías, J., Lefi, E.K., Martínez-Cañellas, S.F., Moreno, M.T., Ribas-Carbó, M., Riera, D., Sampol, B. and Medrano, H. 2004. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Ann. Appl. Biol.* 144: 273-283.

Fofana, M., Cherif, M., Kone, B., Futakuchi, K. and Audebert, A. 2010. Effect of water deficit at grain repining stage on rice grain quality. *J. Agric. Biotech. Sustainable Dev.* 2: 100-107.

Fofana, M., Sakatyawo, O.S., Popogbe, M.O., Oyekanmi, A.A., Azeez, J.O. and Adegbehingbe, F.T. 2018. Physiological and agronomic responses of four rice varieties to drought in the rainforest. *Not. Sci. Biol.* 10: 220-227.

藤井弘志・安藤豊・松田裕之・柴田康志・森静香・小南力・長谷川愿 1998. 追肥時期および遮光処理による穎花生産効率の変化とそれが精米中のタンパク質含有率に及ぼす影響. *土肥誌* 69: 463-469.

藤家斉・丸山敦史・藤家雅子・高垣美智子・菊池眞夫 2010. ネリカ普及の現状と要因ーウガンダを中心としてー. *食と緑の科学* 64: 1-8.

Futakuchi, K., Sié, M. and Saito, K. 2012. Yield potential and physiological and morphological characteristics related to yield performance in *Oryza glaberrima* Steud. *Plant Prod. Sci.* 15: 151-163.

Giardi, M., Cona, T.A., Geiken, B., Kucera, T., Masojidek, J. and Matoo, A.K. 1996. Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta* 199: 118-125.

Gowda, V.R.P., Henry, A., Yamauchi, A., Shashidhar, H.E. and Serraj, R. 2011. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. *Field Crops Res.* 122: 1-13.

Haefele, S.M., Jabbar, S.M.A., Siopongco, J.D.L.C., Tirol-Padre, A., Amarante, S.T., Sta Cruz, P.C. and Cosico, W.C. 2008. Nitrogen use efficiency in selected rice (*Oryza sativa* L.) genotypes under different water regimes

and nitrogen levels. *Field Crops Res.* 107 : 137-146.

半場祐子 2009. 光合成研究のための安定同位体測定法. *低温科学* 67: 73-82.

早瀬保子 1999. 都市化と国内人口移動. アフリカの人口と開発. 日本貿易振興会アジア経済研究所, 東京. 189-208.

He, H. And Serraj, R. 2012. Involvement of peduncle elongation, anther dehiscence and spikelet sterility in upland rice response to reproductive-stage drought stress. *Environ. Exp. Bot.* 75: 120-127.

平澤秀雄・根本博・須賀立夫・石原正敏・平山正賢・岡本和之・宮本勝 1998. 高度耐旱性・極良食味陸稲品種「ゆめのはたもち」の育成. *育雑* 48: 415-419.

平沢正・荒木俊光・松田永一・石原邦 1983. 水稻葉身基部の出液速度について. *日作紀* 52: 574-581.

Hirose, T., Scofield, G.N. and Terao, T. 2008. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice. *Plant Sci.* 174: 534-543.

Horie, T., Lubis, I., Takai, T., Ohsumi, A., Kuwasaki, A., Katsura, K. and Nii, A. 2003. Physiological traits associated with high yield potential in rice. In Mew, T.W., Brar, D.S., Peng, S., Dawe, D. and Hardy, B. eds., *Rice Science: Innovations and Impact for Livelihood*. IRRI, Los Banõs. 117-145.

Horie, T., Shiraiwa, T., Homma, K., Katsura, K., Maeda, S. and Yoshida, H. 2005. Can yields of lowland rice resume the increases that they showed in the 1980s? *Plant Prod. Sci.* 8: 259-274.

星川清親 1967. 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.

Ikeda, R., Sokei, Y. and Akintayo, I. 2007. Reliable multiplication of seed for NERICA varieties of rice, *Oryza sativa* L. *Genet. Resour. Crop Evol.* 54: 1637-1644.

Ishida, H., Shimizu, S., Makino, A. and Mae, T. 1998. Light-dependent fragmentation of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in chloroplasts isolated from wheat leaves. *Planta* 204: 305-309.

伊谷樹一 2014. 農学. 日本アフリカ学会編, アフリカ学辞典. 昭和堂, 京都. 550-561.

JICA 2008. 「アフリカ稲作振興のための共同体」 (“Coalition for African Rice Development: CARD”)について. 国際協力機構. https://www.jica.go.jp/activities/issues/agricul/pdf/02_gaiyo.pdf (2018.10.10 参照)

JICA 2018. JICA ホームページ. 国際協力機構.
https://www.jica.go.jp/topics/2018/20180928_01.html (2018.10.11 参照)

Jones, M.P., Dingkuhn, M., Aluko, G.K. and Semon, M. 1997a. Interspecific *Oryza sativa* L. X *Oryza glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement. *Euphytica* 92: 237-246.

Jones, M.P., Mande, S. and Aluko, K. 1997b. Diversity and potential of *Oryza glaberrima* Steud. in upland rice breeding. *Breed. Sci.* 47: 395-398.

Kamara, A.Y., Ekeleme, F., Omoigui, L.O., Oikeh, S.O., Chikoye, D. and Tegbaru, A. 2010. Response of upland rice cultivars to nitrogen fertilizer in the savannas of Nigeria. *Agron. J.* 102: 333-339.

金田忠吉 2006. ネリカをめぐる現状と問題点. *熱帯農業* 50: 293-299.

Kaneda, C. 2007. Breeding and dissemination efforts of “NERICA”. (4) Efforts for dissemination of NERICAs in African countries. *Jpn. J. Trop. Agr.* 51: 145-151.

Kang, D.J., Futakuchi, K. Seo, Y.J., Vijarnsorn, P. and Ishii, R. 2011. Relationship of Fe-tolerance to morphological changes in roots in upland NERICA lines under Fe-treated hydroponic conditions. *J. Crop Sci. Biotech.* 14: 311-315.

Kang, D.J. and Futakuchi, K. 2019. Effect of moderate drought-stress on flowering time of interspecific hybrid progenies (*Oryza sativa* L. × *Oryza glaberrima* Steud.). J. Crop Sci. Biotech. 22: 75-81.

刈屋国男・佐竹徹夫・小池説夫 1985. イネの葍あたり花粉数の懸濁法により簡易計測. 日作紀 54 (別2) : 230-231.

Kato, T., Shinmura, D. and Taniguchi, A. 2007. Activities of enzymes for sucrose-starch conversion in developing endosperm of rice and their association with grain filling in extra-heavy panicle types. Plant Prod. Sci. 10: 442-450.

Kato, Y., Kamoshita, A. and Yamagishi, J. 2008. Preflowering abortion reduces spikelet number in upland rice (*Oryza sativa* L.) under water stress. Crop Sci. 48: 2389-2395.

Kawano, N., Ito, O. and Sakagami, J.I. 2009. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (flash flooding). Ann. Bot. 103: 161-169.

川竹基弘 1942. 穂上の位置による稲の小穂枝梗の維管束数の差異と開花, 玄米重との関係. 農及園 17: 1009-1010.

Keiller, D.R. and Holmes, M.G. 2001. Effects of long-term exposure to elevated UV-B radiation on the photosynthetic performance of five broad-leaved tree species. Photosyn. Res. 67: 229-240.

Kikuta, M., Makihara, D., Arita, N., Miyazaki, A. and Yamamoto, Y. 2017. Growth and yield responses of upland NERICAs to variable water management under field conditions. Plant Prod. Sci. 20: 36-46.

Kinyumu, M.D. 2009. Comparative study on the growth and yield of NERICA cultivated with organic and inorganic fertilizers: participatory on-farm research at Marakwet district in Kenya. J. Dev. Sus. Agr. 4: 106-117.

Kitanaka, M., Nishimaki, R., Tsuboi, T., Suzuki, S. and Takahashi, S. 2009. Poverty alleviation through NERICA introduction into semiarid Sub-Saharan Africa. *J. Arid Land Stud.* 19: 77-80.

小葉田享・高見普一 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.

小葉田享・高見普一 1981. 登熟初期の水ストレスがイネの穀実生長, 乾物分配および玄米収量に及ぼす影響. *日作紀* 50: 536-545.

Kobata, T., Tanaka, S., Utumi, M., Hara, S. and Imaki, T. 1994. Sterility in rice (*Oryza sativa* L.) subject to drought during booting stage occurs not because of lack of assimilate or of water deficit in the shoot but because of dehydration of the root zone. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 510-517.

Kobata, T., Akiyama, Y. and Kawaoka, T. 2010. Convenient estimation of unfertilized grains in rice. *Plant Prod. Sci.* 13: 289-296.

小林和広・堀江武 1994. 水稻の穎花ならびに枝梗分化に及ぼす生殖生長期の体内窒素の影響. *日作紀* 63: 193-199.

小林和広・今木正 1997. 1穂穎花数の異なる水稻品種における穂軸節位別にみた2次枝梗と穎花の分化および退化. *日作紀* 66: 578-587.

Kobayasi, K., Yamane, K. and Imaki, T. 2001. Quantitative relation of spikelet degeneration with available carbohydrate in the mid-reproductive stage. *Bull. Fac. Life Env. Sci. Shimane Univ.* 6: 23-29.

Koide, Y., Tanaka, J.P., Rose, T., Fukuo, A., Konisho, K., Yanagihara, S., Fukuta, Y. and Wissuwa, M. 2013. QTLs for phosphorus deficiency tolerance detected in upland NERICA varieties. *Plant Breed.* 132: 259-265.

Koike, S. and Satake T. 1987. Sterility caused by cooling treatment at the flowering stage in rice plants. II. The abnormal digestion of starch in pollen grain and metabolic changes in anthers following cooling treatment. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 666-672.

- 黒田栄喜・玖村敦彦 1989. 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析: 第2報. 光合成速度の個葉間変異とその基礎. 日作紀 58: 347-356.
- 黒田翔平・宮崎彰・小久保敏明・山本由徳・崔晶・劉建 2011. 節水栽培条件下における中国産水稻品種の収量および水生産性の評価. 日作紀 80 (別1) :4-5.
- Laemmli, U.K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227: 680-685.
- Lalonde, S., Beebe, D.U. and Saini, H.S. 1997. Early signs of disruption of wheat anther development associated with the induction of male sterility by meiosis-stage water deficit. *Sex Plant Reprod.* 10: 40-48.
- Liang, J., Zhang, J. and Cao, X. 2001. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of *indica-japonica* rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiol. Plant.* 112: 470-477.
- Lilley, J.M. and Fukai, S. 1994. Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars. III. Phenological development, crop growth and grain yield. *Field Crops Res.* 37: 225-234.
- Liu, J.X., Liao, D.Q., Oane, R., Estenor, L., Yang, X.E., Li, Z.C. and Bennett, J. 2006. Genetic variation in the sensitivity of anther dehiscence to drought stress in rice. *Field Crops Res.* 97:87-100.
- Mackill, D.J., Coffman, W.R. and Rutger, J.N. 1982. Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice. *Crop Sci.* 22: 730-733.
- Makino, A., Mae, T. and Ohira, K. 1986. Colorimetric measurement of protein stained with coomassie brilliant blue R on sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis by eluting with formamide. *Agric. Biol. Chem.* 50: 1911-1912.
- Matsui, T., Osama, K. and Horie, T. 1999. Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.*

84: 501-506.

Matsui, T., Osama, K. and Horie, T. 2001. The difference in sterility due to high temperature during the flowering period among japonica-rice varieties. *Plant Prod. Sci.* 4: 90-93.

Matsui, T. and Kagawa, H. 2003. Characteristics of floral organs related to reliable self-pollination in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 91: 473-477.

Matsui, T., Kobayashi, K., Kagata, H. and Horie, T. 2005. Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of the theca in rice under a hot-and-humid condition. *Plant Prod. Sci.* 8: 109-114.

Matsumoto, S., Tsuboi, T., Asea, G., Maruyama, A., Kikuchi, M. and Takagaki, M. 2014a. Performance of upland NERICAs under aerobic and flooded growing conditions in Uganda. *Trop. Agr. Develop.* 58: 109-115.

Matsumoto, S., Tsuboi, T., Asea, G., Maruyama, A., Kikuchi, M. and Takagaki, M. 2014b. Water response of upland rice varieties adopted in sub-Saharan Africa: a water application experiment. *J. Rice Res.* 2: 121.

Matsunami, M., Matsunami, T. and Kokubun, M. Growth and yield of New Rice for Africa (NERICAs) under different ecosystems and nitrogen levels. 2009. *Plant Prod. Sci.* 12: 381-389.

松波麻耶・松波寿典・国分牧衛 2011. 低投入条件下における登熟期のNERICAの個葉光合成速度. *日作東北支部報* 54: 15-18.

松島省三 1959. 稲作の理論と技術—収量成立の理論と応用. 養賢堂, 東京. 1-302.

Matsushima, S. 1962. Some experiments on soil-water-plant relationship in the cultivation of rice. *Proc. Crop Soc. Japan* 31: 115-121.

松島省三・真中多喜夫 1962. 穂相の診断. 天辰克己・戸刈義次編, 最新稲作診断法下巻. 農業技術協

会, 東京. 55-71.

松島省三・角田公正 1962. 生育各期の形態による稲体診断. 天辰克己・戸刈義次編, 最新稲作診断法上巻. 農業技術協会, 東京. 1-14.

Menge, D.M., Kameoka, E., Kano-Nakata, M., Yamauchi, A., Asanuma, S., Asai, H., Kikuta, M., Suralta, R.R., Koyama, T., Thi, T.T., Siopongco, J.D.L.C., Mitsuya, S., Inukai, Y. and Makihara, D. 2016. Drought-induced root plasticity of two upland NERICA varieties under conditions with contrasting soil depth characteristics. *Plant Prod. Sci.* 19: 389-400.

盛永俊太郎・栗山英雄 1944. 稻屬植物の葯. *植物學雜誌* 58: 688-690.

Morita, S., Yonemaru, J.I. and Takanashi, J.I. 2005. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 95: 695-701.

Namuco, O.S. and O'Toole J.C. 1986. Reproductive stage water stress and sterility. I. Effect of stress during meiosis. *Crop Sci.* 26: 317-321.

南谷貴史 2010. ネリカ普及の現状とその課題ーギニアにおける普及プロジェクトを事例としてー. *アフリカ研究* 77: 1-18.

Nassir, A.L., Akinade, A.Y., Adewusi, K.M. and Olagunju, S.O. 2017. Response of NERICA rice genotypes to varied soil moisture levels and implications for drought tolerance and grain yield. *Afr. J. Sci. Nat.* 4: 89-97.

Nguyen, G.N. and Sutton, B.G. 2009. Water deficit reduces fertility of young microspores resulting in a decline of variable mature pollen and grain set in rice. *J. Agron. Crop Sci.* 195: 11-18.

Nguyen, G.N., Hailstones, D.L., Wilkes, M. and Sutton, B.G. 2010. Role of carbohydrate metabolism in drought-induced male sterility in rice anthers. *J. Agron. Crop Sci.* 196: 346-357.

- 西牧隆壯 2017. ネリカはサブサハラ・アフリカで普及するか, ウガンダの経験から. 熱帯農業研究 10: 24-26.
- 西村美彦 2009. アフリカの農業開発と食料増産. 熱帯農業研究 2: 116-120.
- Ochola, D. and Tusiime, G. 2011. Pathogenicity of rice yellow mottle virus and the potential sources of resistance against the disease in Eastern Uganda. Asian J. Plant Pathol. 5: 1-15.
- Oikeh, S.O., Nwilene, F., Diatta, S., Osiname, O., Touré, A. and Okeleye, K.A. 2008. Responses of upland NERICA rice to nitrogen and phosphorus in forest agroecosystems. Agron. J. 100: 735-741.
- Okamura, M., Hirose, T., Hashida, Y., Yamagishi, T., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2013. Starch reduction in rice stems due to a lack of *OsAGPL1* or *OsAPL3* decreases grain yield under low irradiance during ripening and modifies plant architecture. Funct. Plant Biol. 40: 1137-1146.
- Okazaki, Y., Yamane, K., Izumi, Y. and Iijima, M. 2014. Drought, salinity and flooding tolerance of *Oryza sativa*, *Oryza glaberrima* and their interspecific cultivars. J. Crop Res. 59: 23-30.
- Onaga, G., Asea, G., Lamo, J., Kikafunda, J. and Bigirwa, G. 2012. Comparison of response to nitrogen between upland NERICAs and ITA (*Oryza sativa*) rice varieties. J. Agric. Sci. 4: 197-205.
- Oteng, J.W. and Sant'Anna, R. 1999. Rice production in Africa: current situation and issues. <http://www.fao.org/docrep/003/x2243t/x2243t05.htm> (2018.10.10 参照)
- Pieters, A.J. and Souki, S.E. 2005. Effects of drought during grain filling on PSII activity in rice. J. Plant Physiol. 162: 903-911.
- Quick, W.P., Schurr, U., Scheibe, R., Schulze, E.D., Rodermel, S.R., Bogorad, L. and Stitt, M. 1991. Decreased ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in transgenic tobacco transformed with 'antisense' rbc: I. Impact on photosynthesis in ambient growth conditions. Planta 183: 542-554.

- Rang, Z.W., Jagadish, S.V.K., Zhou, Q.M., Craufurd, P.Q. and Heuer, S. 2011. Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice. *Environ. Exp. Bot.* 70: 58-65.
- Rodenburg, J., Cissoko, M., Kayeke, J., Dieng, I., Khan, Z.R., Midega, C.A.O., Onyuka, E.A., Scholes, J.D. 2015. Do NERICA rice cultivars express resistance to *Striga hermonthica* (Del.) Benth. and *Striga asiatica* (L.) Kuntze under field conditions? *Field Crops Res.* 170: 83-94.
- Saini, H.S. and Lalonde, S. 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity. *J. Crop Prod.* 1: 223-248.
- Saini, H.S. and Westgate, M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Adv. Agron.* 68: 59-96.
- 櫻井武司・Ndavi, I.K. 2008. カントリーレポート：サブサハラ・アフリカー経済不自由化政策下の食糧安全保障－。平成 19 年度カントリーレポート インド, サブサハラ・アフリカ行政対応特別研究 [二国間]研究資料第 3 号。農林水産政策研究所, 東京. 91-158.
- Sariam, R.K. and Saxena, D.C. 2000. Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *J. Agron. Crop Sci.* 184: 55-61.
- 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.
- Satake, T. and Yoshida, S. 1978. High temperature-induced sterility in Indica rice at flowering. *Jpn. J. Crop Sci.* 47: 6-17.
- Satake, T. and Shibata, M. 1992. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. XXXI. Four components participating in fertilization. *Jpn. J. Crop Sci.* 61: 454-462.

- Sekiya, N., Khatib, K.J., Makame, S.M., Tomitaka, M., Oizumi, N. and Araki, H. 2013. Performance of a number of NERICA cultivars in Zanzibar, Tanzania: yield, yield components and grain quality. *Plant Prod. Sci.* 16: 141-153.
- Selote, D.S. and Khanna-Chopra, R. 2004. Drought-induced spikelet sterility is associated with an inefficient antioxidant defence in rice panicles. *Physiol. Plant.* 121: 462-471.
- Semagn, K., Ndjiondjop, M.N. and Cissoko, M. 2006. Microsatellites and agronomic traits for assessing genetic relationships among 18 New Rice for Africa (NERICA) varieties. *Afr. J. Biotechnol.* 5: 800-810.
- 妹尾裕彦 2017. サブサハラ・アフリカにおける穀物生産構造と単収の変動, 1961-2014—穀物・国家・大陸間比較—. 千葉大学教育学部研究紀要 65: 279-294.
- 徐錫元・太田保夫 1987. 水稻の登熟に及ぼす籾殻の役割: 第9報. 開穎籾と傷籾の籾殻の生理的特性ならびに籾殻と米粒の発育との関係. *日作紀* 56: 363-366.
- Séré, Y., Sy, A.A., Akator, S.K., Onasanya, A. and Zai, K. 2004. Screening strategy for durable resistance to rice blast disease at WARDA. Proceedings of a stakeholder workshop, Project R7552, UK department for international development - crop protection program "rice blast in West Africa: characterization of pathogen diversity, key screening sites and host resistance", Cotonou. 38-42.
- Sheoran, I.S. and Saini, H.S. 1996. Drought-induced male sterility in rice: changes in carbohydrate levels and enzyme activities associated with the inhibition of starch accumulation in pollen. *Sex. Plant Reprod.* 9: 161-169.
- Sikuku, P.A., Netondo, G.W., Musyimi, D.M. and Onyango, J.C. 2010. Effects of water deficit on days to maturity and yield of three NERICA rainfed rice varieties. *Asian Research Publishing Network J. Agr. Biol. Sci.* 5: 1-9.
- 曾根千晴・津田誠・平井儀彦 2011. 土壌の違いが種間雑種 NERICA 系統の塩条件下における Na 蓄

積に及ぼす影響. 日作紀 80: 333-340.

園池公毅 2009. クロロフィル蛍光と吸収による光合成測定. 低温科学 67: 507-524.

Spreitzer, R.J. and Salvucci, M.E. 2002. Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 449-475.

Sumi, A. and Katayama, T.C. 1994. Studies on agronomic traits of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.): I. Growth, yielding ability and water consumption. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 96-104.

高橋英一 1982. 水ストレスと植物の生育—水不足とのたたかひ. 生物と化学 20: 380-389.

Tazib T., Kobayashi, Y., Koyama, H. and Matsui, T. 2015 QTL analyses for anther length and dehiscence at flowering as traits for the tolerance of extreme temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 203: 629-642.

戸刈義次・柏倉康光 1958. 水稻に於ける不稔発生の一機構. 日作紀 27: 3-5.

Togola, A., Nwilene, F.E., Agbaka, A., Degila, F., Tolulope, A. and Chougourou, D. 2011. Screening upland varieties of NERICA and its parents for resistance to stalk-eyed fly, *Diopsis* sp. (Diptera, Diopsidae) in Benin. *J. Applied Sci.* 11: 145-150.

坪井達史 2012. アフリカにおけるネリカ米栽培技術の確立と技術普及. 熱帯農業研究 5: 183-190.

Tsuboi, T., Asea, G., Maruyama, A., Matsumoto, S., Miyamoto, K., Goto, A., Justin, E.S., Inubushi, K., Ikeda, R., Takagaki, M., Yoshimura, A. and Kikuchi, M. 2018. Effects of rainfall, continuous cropping, and fertilizer on yield and yield components of an upland NERICA variety: a statistical analysis of a long-term field experiment in Uganda. *Trop. Agr. Develop.* 62: 78-93.

津田誠・高見普一 1991. イネの幼穂発育初期における水ストレスが出穂日と穂重に及ぼす影響. 日作

紀 60: 241-246.

津田誠 1993. 異なる発育時期の水ストレスがイネの登熟に及ぼす影響. 日作紀 62: 199-205.

UN 2019. World population prospects 2019, Highlights. United Nations, New York. 1-46.

Vu, J.C.V., Baker, J.T., Pennanen, A.H., Allen, L.H., Bowes, J.G. and Boote, K.J. 1998. Elevated CO₂ and water deficit effects on photosynthesis, ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase, and carbohydrate metabolism in rice. *Physiol. Plant.* 103: 327-339.

和田源七 1969. 水稻収量成立におよぼす窒素栄養の影響—とくに出穂期以後の窒素の重要性について—. 農研技報 A16: 27-167.

Wainaina C.M., Inukai, Y., Masinde, P.W., Ateka, E.M., Murage, H., Kano-Nakata, M., Nakajima, Y., Terashima, T., Mizukami, Y., Nakamura, M., Nonoyama, T., Saka, N., Asanuma, S., Yamauchi, A., Kitano, H., Kimani, J. and Makihara, D. 2015. Evaluation of cold tolerance in NERICAs compared with Japanese standard rice varieties at the reproductive stage. *J. Agron. Crop Sci.* 201: 461-472.

Wang, Z., Xu, Y., Chen, T., Zhang, H., Yang, J. and Zhang, J. 2015. Abscisic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during filling. *Planta* 241: 1091-1107.

Wopereis, M.S.C., Kropff, M.J., Maligaya, A.R. and Tuong, T.P. 1996. Drought-stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Res.* 46: 21-39.

Xu, Y., This, D., Pausch, R.C., Vonhof, W.M., Coburn, J.R., Comstock, J.P. and McCouch, S.R. 2009. Leaf-level water use efficiency determined by carbon isotope discrimination in rice seedlings: genetic variation associated with population structure and QTL mapping. *Theor. Appl. Genet.* 118: 1065-1081.

Yamamoto, A., Sawada, H., Shim, I.S., Usui, K. and Fujihara, S. 2011. Effect of salt stress on physiological

- response and leaf polyamine content in NERICA rice seedlings. *Plant Soil Environ.* 57: 571-576.
- Yang J., Zhang, J., Wang, Z. and Zhu, Q. 2001a. Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling. *J. Exp. Bot.* 52: 2169-2179.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Wang, W. 2001b. Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Res.* 71: 47-55.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Wang, W. 2001c. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol.* 127: 315-323.
- Yang J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. 2003. Activities of enzymes involved in sucrose-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling. *Field Crops Res.* 81: 69-81.
- Yang, J., Zhang, J., Ye, Y., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. 2004. Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of rice grains to water stress during filling. *Plant Cell Environ.* 27: 1055-1064.
- Yao, Y., Yamamoto, Y., Wang, Y., Miyazaki, A. and Cai, J. 2000a. Numbers of degenerated and surviving spikelets associated with the number of differentiated spikelets among various rice cultivars. *Jpn. J. Trop. Agr.* 44: 51-60.
- Yao, Y., Yamamoto, Y., Yoshida, T., Nitta, Y. and Miyazaki, A. 2000b. Response of differentiated and degenerated spikelets to top-dressing, shading and day/night temperature treatments in rice cultivars with large panicles. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46: 631-641.
- Yokouchi, T. and Saito, K. 2017. Why did farmers stop cultivating NERICA upland rice varieties in central Benin? *Int. J. Agr. Sustain.* 15: 724-734.
- Yoshida, H., Horie, T. and Shiraiwa, T. 2006. A model explaining genotypic and environmental variation of rice spikelet number per unit area measured by cross-locational experiments in Asia. *Field Crops Res.* 97:

337-343.

Zhang, D., Luo, X. and Zhu, L. 2011. Cytological analysis and genetic control of rice anther development. *J. Genet. Genomics* 38: 379-390.

Zhang, H., Li, H., Yuan, L., Wang, Z., Yang, J. and Zhang, J. 2012. Post-anthesis alternate wetting and moderate soil drying enhances activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in inferior spikelets of rice. *J. Exp. Bot.* 63: 215-227.

Zhao, L., Kobayasi, K., Hasegawa, T., Wang, C.L., Yoshimoto, M., Wan, J. and Matsui, T. 2010. Traits responsible for variation in pollination and seed set among six rice cultivars grown in a miniature paddy field with free air at a hot, humid spot in China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139: 110-115.

Zhao, L., Zhao, C.F., Zhou, L.H., Liu, J., Zhao, Q.Y., Zhu, Z., Chen, T., Yao, S., Hasegawa, T., Matsui, T. and Wang, C.L. 2016. QTL mapping of dehiscence length at the basal part of thecae related to heat tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 209: 715-723.

Zhou, Y., Lam, H.M. and Zhang, J. 2007. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *J. Exp. Bot.* 58: 1207-1217.