

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*

塚 口 直 史・堀 江 武・大 西 政 夫

(京都大学農学部)

1995年10月16日受理

要 旨: 登熟期後半に未登熟の穎果が存在するにもかかわらず、葉鞘および稈に非構造性炭水化物(NSC)が蓄積する現象が認められることから、水稻の粗玄米収量は登熟期の利用可能炭水化物量だけでなく、穎果の炭水化物受容能力にも支配されることが示される。穎果の炭水化物受容能力を支配する稻体要因およびその品種間差異を明らかにすることを本研究の目的とし、様々な条件下で栽培した密陽23号と日本晴を用いて、乾物およびNSCの経時変化を調査した。単位面積当たりの粒数と精玄米1粒重の積に対する粗玄米収量の比率で定義した充填率と、平均1粒重から求めた穗ぞろい後10日間の穎果のRGRとの間に正の相関が認められた。この期間はイネの胚乳細胞数が決定されるとしている期間に相当している。穗ぞろい後10日間の穎果のRGRと、同じ期間の穎果当たりの利用可能炭水化物量との間にも正の高い相関が認められ、充填率は穗ぞろい後10日間の利用可能炭水化物量と密接な関係にあることが示された。興味深いことに、登熟初期の利用可能炭水化物量から決定される充填率は密陽23号のほうが日本晴より高いことが明らかとなった。

キーワード: 穎果の初期生長、穎果の炭水化物受容能力、シンクソース比、水稻、登熟、非構造性炭水化物。

Filling Percentage of Rice Spikelets as Affected by Availability of Non-Structural Carbohydrates at the Initial Phase of Grain Filling: Tadashi TSUKAGUCHI, Takeshi HORIE and Masao OHNISHI (Faculty of Agriculture, Kyoto University Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan)

Abstract: The observed reaccumulation of non-structural carbohydrates (NSC) in culm and leaf sheath in the later half of the grain filling period, in spite of the existence of imperfectly filled rice spikelets, indicate that grain filling is determined not only by total availability of carbohydrates during the grain filling period but also by the sink ability for accumulating carbohydrates. The objectives of this study were to clarify which plant factors determine the sink ability of rice grain and their cultivar difference. Periodic measurements were made of crop dry weight and the amount of NSC during grain filling period of Milyang 23 and Nipponbare grown under various conditions. Filling percentage, defined as the ratio of rough brown rice yield to the product of spikelet density and weight of a fully ripened grain, was positively correlated with RGR in grain weight over the initial 10 days after full heading. This period corresponded to the reported period in which endosperm cell number is determined. A highly positive correlation was also obtained between the amount of NSC available per grain in the initial 10 days of grain filling and the RGR of grain, indicating that the filling percentage of rice crop is determined by the availability of NSC in that period. Interestingly, Milyang 23 had a significantly higher filling percentage than Nipponbare under a given amount of NSC per grain in the initial 10 days of grain filling.

Key words: Grain filling, Initial growth of grain, Non-structural carbohydrate, Rice (*Oryza sativa* L.), Sink ability, Sink source ratio.

水稻多収の実現には充分な物質生産と、それを収量として貯蔵する器官としての粒数の確保が不可欠である。近年の水稻育種の進歩によって、粒数を確保することは比較的容易となったものの、それとともに登熟歩合の低下のみられることが収量の伸び悩みの主な原因となっている。それゆえ登熟を支配する要因を解明することの重要性が増している。

穎果の生長には登熟期間の同化産物と出穂期までに葉鞘および稈に蓄積した非構造性炭水化物が使われる^{2,10)}。和田らは登熟期間中の物質生産が重要であるとし、最適粒数の存在を指摘した¹⁷⁾。ところが実際

には登熟後期に未登熟の穎果が残っているにもかかわらず、同化産物が葉鞘および稈に蓄積することが認められている^{4,11,12)}。これより登熟の良否には、出穂後の光合成量だけでなく、炭水化物の穎果への効率的な移行が重要であると考えられる。

炭水化物の穎果への移行を制限する要因の1つである穎果の早期発育停止は登熟初期に炭水化物が不足すると発生しやすいこと^{7,15)}や、収穫時の粗粒千粒重と出穂15日後の生玄米容積との間の高い相関関係から、登熟初期の穎果の生長や炭水化物の供給が全登熟期間の穎果への炭水化物の移行を支配している可能性が示唆される。さらに登熟初期に決定される胚乳細胞の数と粒重との関係がイネやコムギに

*一部は、第197回講演会(1994年4月)において発表。

ついて明らかにされており^{9,13,14)}、炭水化物の穎果への移行が胚乳細胞の数によって示される穎果の炭水化物受容能力に支配されている可能性も示唆されている。このように水稻登熟の支配要因に関し、さまざまな可能性が指摘されているものの、栽培条件や品種の違いによる登熟程度の差を稻体要因に基づいて定量的に説明できるにはいたっていない。

本研究は特に穎果の炭水化物受容能力を考慮して穎果の初期生長に注目し、さらにそれが登熟初期の穎果に利用可能な炭水化物量に支配されているとの考えのもとに、登熟期間中の炭水化物の動態と登熟との関係を、登熟特性の異なる密陽23号と日本晴を対象にして明らかにしようとした。

材料と方法

1. 供試品種、試験区の構成、および栽培方法

生態型が大きく異なり、京都においては生育期間がほぼ同じである密陽23号と日本晴の水稻2品種を供試し、京都大学農学部附属京都農場内の水田で1991, 1992および1993年の3作期栽培した。すべての作期で栽植密度はm²当たり22.2株、1株2本植えとし、各年度の播種日、移植日、穗ぞろい期は第1表に示すとおりであった。登熟期の稻体条件を異にする目的で、窒素の水準および穗ぞろい期直後の50%株間引き処理により第2表に示すような処理区を設けた。各処理区は2反復で栽培し、試験区の配置は乱塊法によった。各処理区の面積は年度によっ

Table 1. Dates of seeding, transplanting and full heading of rice cultivars of Milyang 23 and Nipponbare in each year.

	Seeding	Transplanting	Full heading ¹⁾	
			Milyang 23	Nipponbare
1991	17 Apr.	15 May	7 Aug.	12 Aug.
1992	2 May	26 May	17 Aug.	17 Aug.
1993	16 Apr.	13 May	13 Aug.	17 Aug.

1) The full heading date refers to the day at which 80% panicles of productive tillers emerged.

Table 2. Nitrogen application rate (g m⁻²) and time for each treatment in each year.

Treatment No.	Basal	Tillering ¹⁾	Panicle formation ²⁾	Full heading
Milyang 23				
1991 I	4	3	2	2
1992 II	0	0	8	3
III	4	4	0	3
IV	4	0	4	3
V	4	4	4	3
VI ³⁾	4	4	4	3
VII	4	4	4	0
1993 VIII	4	4	4	0
Nipponbare				
1991 I	4	3	2	2
1992 II	0	0	8	3
III	4	2	4	3
IV ³⁾	4	2	4	3
1993 V	4	2	4	0

Amounts of phosphate applied were 8 and 3 as basal and top dressing at panicle formation stage, respectively, and those of potassium were 4, 3, 2 and 2 as basal and top dressing at tillering, panicle formation and full heading stages, respectively.

1) at 2 weeks after transplanting.

2) at 20 days before heading.

3) 50% of plants were removed immediately after full heading.

て異なるものの、群落条件を保つために最低でも 21 m^2 とした。穂ぞろい期以前は常時湛水、穂ぞろい期以後は間断灌がいとし、除草剤は移植直後に、また殺虫剤、殺菌剤は適宜散布した。各品種、各処理区とも穂ぞろい期以後に測定・分析に供した。

2. 調査項目と分析方法

1) 器官別乾物重: 穂ぞろい期、穂ぞろい後4~7日間隔で3あるいは4回、および成熟期の合計5あるいは6回稲体を抜き取り、葉身、葉鞘と稈、および穂に分解し、 80°C で5日間通風乾燥後、各器官の乾物重を測定した。抜取り調査個体数は各処理区とも生育良好な8あるいは6株で、地上部のみを対象とした。

2) 収量とその構成要素: 各処理区の中央付近の24株を坪刈りし、刈り取った全株を対象に、穂数と穎果数の測定後、比重1.06で塩水選を行い、沈んだ穀数の割合から登熟歩合を求めた。塩水選で沈んだ穎果について、精玄米千粒重と精玄米収量を、そして浮いた穎果を対象に屑玄米重を測定し、それをもとに粗玄米収量を求めた。精玄米千粒重、精玄米収量および粗玄米収量は水分含量を14%に補正した。

3) 非構造性炭水化物: 穂ぞろい期、穂ぞろい後葉鞘と稈の乾物重が最小値となったとき、および成熟期に葉鞘および稈の非構造性炭水化物量を酵素分析

法¹⁾に準じた方法によって測定した。すなわち、粉碎したおよそ 0.5 g の試料サンプルを正確に計りとり、それに水 20 ml を加え、煮沸して澱粉を糊化した後、アミラーゼ用リン酸緩衝液(KH_2PO_4 ; 12.08 g/l, $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{ H}_2\text{O}$; 7.96 g/l, NaN_3 ; 0.1 g/l) 20 mlに α アミラーゼ(和光社製) 1.5 mg, アミログルコシダーゼ(シグマ社製) 0.5 mg 添加した懸濁液を加え、 40°C で24時間振とう培養を行ったものを濾過し、その残さとの試料の差をもって非構造性炭水化物とした。

結 果

1. 収量と収量構成要素

第3表に各品種、各処理区の収量と収量構成要素を示した。穀数は、密陽23号では m^2 当たり3万~4万粒の範囲に、日本晴では2万~3万2千粒の範囲にそれぞれ分布した。また登熟歩合は両品種とも55~85%の範囲に分布した。登熟歩合は登熟程度が一定レベルに達した穎果数の割合であり、そのレベルに達しなかった穎果に蓄積された炭水化物量は無視されることになり、穎果の炭水化物蓄積の正確な指標とはなり得ない。そこで登熟程度をより量的に示す指標として、穀数と精玄米一粒重の積(収量キャパシティ)に対する粗玄米収量の割合を考え、そ

Table 3. Yield, its components and filling percentage of spikelets in each treatment of Milyang 23 and Nipponbare (mean±s.e.).

Treatment No. ¹⁾	Spikelet density ($\times 10^3\text{ m}^{-2}$)	Ripening percentage ²⁾ (%)	Single grain mass ³⁾ ($\times 10^{-3}\text{ g}$)	Ripened rice yield ⁴⁾ (g m^{-2})	Rough rice yield ⁴⁾ (g m^{-2})	Filling percentage ⁵⁾ (%)	
Milyang 23	I	32.0 ± 0.2	85.0 ± 0.6	22.9 ± 0.0	621 ± 3	715 ± 5	97.8 ± 1.0
	II	39.3 ± 0.9	63.5 ± 2.9	22.1 ± 0.1	550 ± 9	683 ± 2	73.6 ± 2.3
	III	33.5 ± 0.5	77.5 ± 0.0	23.3 ± 0.2	606 ± 15	646 ± 19	82.6 ± 0.4
	IV	39.2 ± 0.7	69.8 ± 3.2	22.9 ± 0.0	625 ± 18	689 ± 14	77.0 ± 2.9
	V	39.6 ± 1.0	68.9 ± 1.8	23.3 ± 0.3	636 ± 25	715 ± 21	77.4 ± 1.2
	VI	22.0 ± 0.5	81.2 ± 0.9	22.9 ± 0.0	410 ± 15	424 ± 16	84.0 ± 0.8
	VII	42.8 ± 1.9	60.1 ± 0.9	23.0 ± 0.1	593 ± 38	677 ± 45	68.7 ± 1.1
	VIII	35.7 ± 0.6	79.0 ± 0.0	25.0 ± 0.0	704 ± 12	739 ± 16	82.9 ± 0.3
Nipponbare	I	21.7 ± 0.4	85.2 ± 2.5	22.2 ± 0.1	410 ± 6	466 ± 6	97.0 ± 2.5
	II	31.3 ± 1.3	60.7 ± 5.5	22.1 ± 0.0	422 ± 55	473 ± 51	68.1 ± 4.7
	III	30.9 ± 2.4	56.0 ± 3.1	22.4 ± 0.5	385 ± 0	436 ± 13	63.3 ± 1.5
	IV	13.8 ± 0.2	68.9 ± 1.1	22.9 ± 0.0	218 ± 0	229 ± 1	72.5 ± 0.9
	V	25.1 ± 0.6	84.4 ± 3.2	23.7 ± 0.0	503 ± 30	520 ± 29	87.3 ± 2.8

1) For treatment number, see Table 2.

2) Ripening percentage refers to percentage of spikelets sunk in $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ solution of 1.06 density.

3) Single grain mass(G_0) is for fully ripened brown rice in 14% moisture.

4) Ripened and rough rice(Y_R) yields denote fully ripened and total brown rice yield with 14% moisture, respectively.

5) Filling percentage (FP) is defined as $FP = Y_R / (n \times G_0) \times 100$, where n is spikelet density.

れを充填率 (F) と定義した。すると粗玄米収量 Y_R (g m^{-2}) は次のように表すことができる。

$$Y_R = n \times F \times G_0$$

ここで n は m^2 当たり穀数, G_0 は各区の精玄米一粒重(g)である。各品種、各処理区の充填率は第3表に示したように、各品種とも栽培条件によって 60~100%近くまで広い範囲に分布した。充填率も登熟歩合同様、品種間の差異よりも栽培条件により大きく変動した。

2. 登熟期の乾物と炭水化物の動態

第4表に各品種、各処理区の穂ぞろい期と、葉鞘および稈の重さが最小となったとき(登熟中期)における、葉鞘および稈に蓄積された非構造性炭水化物(NSC)量を、穂ぞろい後成熟期までの乾物増加量とともに示した。穂ぞろい期以後のこれら乾物動態が特徴的であった密陽23号のII区とV区および日本晴のI区とII区について葉鞘および稈に蓄積されたNSC量の穂ぞろい後の動態と、穎果重の増加過程を第1図に示した。密陽23号V区ではNSCが登熟中期に最小値をとった後、成熟期までほとんど増加せず(第1図-a), また日本晴I区では登熟歩合が85%, 充填率が97%と高く、登熟後期にNSCが葉鞘と稈に蓄積した(第1図-c)。この結果から、穎果に炭水化物蓄積の余地がなくなり、行き先のないNSCが登熟後期に葉鞘と稈に再蓄積するこ

とが考えられるが、登熟歩合64%, 充填率74%の密陽23号II区、また登熟歩合61%, 充填率68%の日本晴II区では、穎果にまだ余地があるにもかかわらず、登熟後期に葉鞘と稈にNSCが再蓄積した(第1図-b,d)。このように、稻体条件によっては登熟程度とは無関係に葉鞘と稈にNSCが再蓄積することが品種を通じて認められ、登熟の良否、すなわち収量を支配しているのは、登熟期間中の物質生産だけではないことが明らかとなった。

3. 成熟期の穂重に対する穂ぞろい期以前と以後

の同化産物の寄与率

穂ぞろい期前のNSCあるいは穂ぞろい後の同化産物の登熟への寄与の度合と充填率との関係を調べる目的で次のような解析を行った。すなわち、穂ぞろい期から成熟期までの地上部乾物重の増加量を ΔW , 穂ぞろい期における葉鞘および稈の乾物重とそれが最小となったときの値の差を ΔS_1 , そして成熟期までのその増加量を ΔS_2 とすれば、登熟期間中の穂重増加に占める、穂ぞろい期までに蓄積されたNSCと穂ぞろい後の同化産物の寄与率は、これらの転流および穂の形成に要する生長呼吸が等しいとすると、それぞれ、 $\Delta S_1 / (\Delta W + \Delta S_1 - \Delta S_2)$, $(\Delta W - \Delta S_2) / (\Delta W + \Delta S_1 - \Delta S_2)$ となる。この寄与率をもとに両品種の各処理区の、収量に占める穂ぞろい期以前のNSCと穂ぞろい期以後の同化量の割合は、第2

Table 4. The amount of non-structural carbohydrates (NSC) in culm and leaf sheath at full heading (FH) and about 20 days after FH¹⁾, and total dry matter production (DMP) between full heading and maturity in each treatment of Milyang 23 and Nipponbare (mean±s.e.).

Treatment No. ²⁾	DMP between full heading and maturity (g m^{-2})	NSC at FH (g m^{-2})	NSC at 20 days after FH ¹⁾ (g m^{-2})
Milyang 23	528±94	178±2	80±1
	558±48	151±10	96±3
	421±56	174±2	62±6
	473±39	170±3	70±11
	515±85	175±11	74±5
	503±38	85±2	48±0
	407±1	179±2	85±5
	498±89	229±5	105±5
Nipponbare	462±37	220±6	111±6
	455±85	140±15	87±9
	455±38	185±10	134±4
	436±71	101±5	85±14
	480±53	201±4	142±18

1) When dry weight of culm and leaf sheath was minimum after full heading.

2) For treatment number, see Table 2.

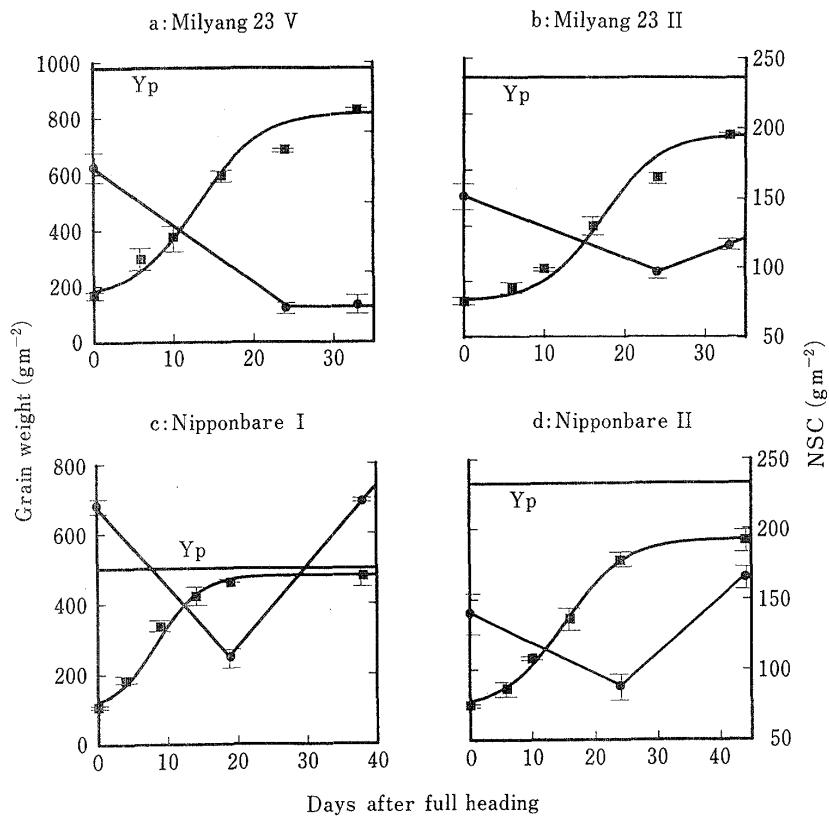


Fig. 1. Time changes in dry weights of grain (■) and the amounts of non-structural carbohydrides (NSC) (●) in culm and leaf sheath during grain filling period of Milyang 23 (a, b) and Nipponbare (c, d) at representative treatments. Two treatments for each cultivars were selected for their distinct dynamics in NSC and grain weights during the later half stage of grain filling. Treatment number is same as those shown in Table 2. Y_p is the potential yield calculated by multiplying spikelet density by dry weight of one fully ripened grain. Bars indicate standard error.

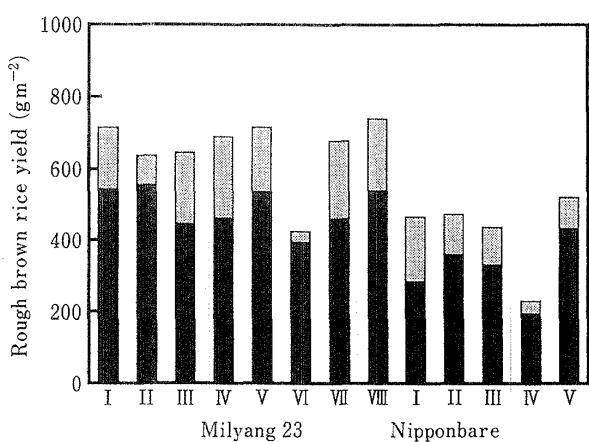


Fig. 2. Rough brown rice yield as a function of its constituting assimilates formed before (▨) and after (■) full heading of Milyang 23 and Nipponbare at each treatment. Treatment number is same as those shown in Table 2.

図に示すようであった。しかしこの比率と充填率あるいは収量との関係は見いだせず、またこれは品種の特性よりも栽培条件によるところが大きいことが認められた。

4. 穎果の相対生長速度と利用可能炭水化物量

登熟初期の穎果の生長活性をあらわす相対生長速度 (RGR) を以下の方法で求めた。穎果重が指數関数的に増加した、穗ぞろい期以後およそ 10 日間における各処理区の平均穎果重の対数値の経時変化に回帰直線をあてはめ、その傾きを登熟初期の穎果の RGR とした。このようにして求めた登熟初期の穎果の RGR と充填率との間に高い正の相関が認められ、さらにこの関係には密陽 23 号と日本晴との間で明らかな品種間差異が認められた（第 3 図）。

穗ぞろい期に葉鞘および稈に蓄積していた NSC 量 (NSC_0) とその後 10 日間の乾物增加量 (ΔW_{10}) の和がその期間の穎果に利用可能な炭水化物量とみ

なせる。nを面積当たりの穎果数として、1穎果当たりの利用可能な炭水化物量 ($NSC_0 + \Delta W_{10}$)/nと穎果のRGRとの間には高い正の相関 ($r=0.863$) が認められたが(第4図)、品種間差異は認められなかつた。一方、 NSC_0 あるいは ΔW_{10} と登熟初期の穎果のRGRの単相関はそれぞれ $r=0.723$ および $r=0.749$ であり、両者の和よりも低かった。さらに1穎果当たりの利用可能な炭水化物量と充填率との関係を直接比較したところ(第5図)、両者の間に高い正の相関が得られ、この関係には密陽23号と日本晴の間で明らかな品種間差異が認められた。すなわち登熟初期の利用可能炭水化物量が同一でも、密陽23号の方が効率よく炭水化物を穎果に蓄積し高い充填率を示すことがわかつた。

考 察

登熟の良否を支配するのは全登熟期間中の物質生産量だけではないことは、未登熟の穎果の存在にもかかわらず茎葉部に同化産物が再蓄積する現象として特に日本晴において顕著に認められた(第1図)。このため、収量を高めるためには同化産物の穎果への効率よい移行が必要となる。移行に関しては登熟初期の穎果の生長や炭水化物の供給の重要性が指摘されている^{7,15,16)}。

穎果への同化産物蓄積の程度を定量的に表す指標として、収量キャパシティ(面積当たり粒数×登熟

粒平均一粒重)と粗玄米収量の比率をもって充填率とした。正確には、収量キャパシティを求める過程で不受精穎を除くべきであるが、本研究では品種間および処理間で不稔歩合に大きな差がなかったことから、収量キャパシティの算出に全穎数を用いた。この充填率と、穗ぞろい期以後約10日間の平均穎果重増加から求めたRGRとの関係を求めたところ、両者の間に高い正の相関が認められた(第3図)。これより充填率は登熟初期の穎果の生長活性と密接な関係があることが明らかとなつた。通常の環境条件

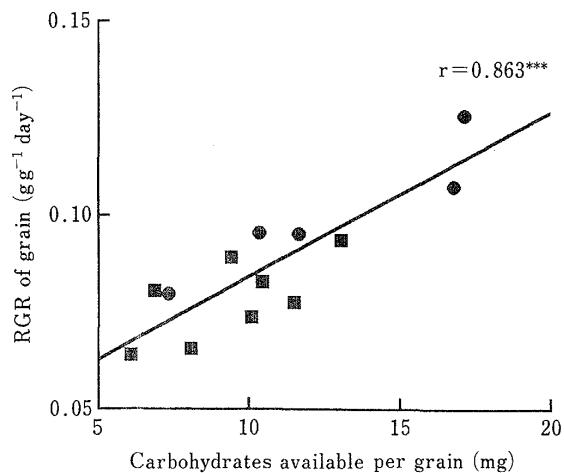


Fig. 4. Relationship between the amount of carbohydrates available per grain during 10 days after full heading and RGR of grain in the same period in Milyang 23 and Nipponbare. Symbols are same as those shown in Fig. 3.

*** indicates significance at 0.1% level.

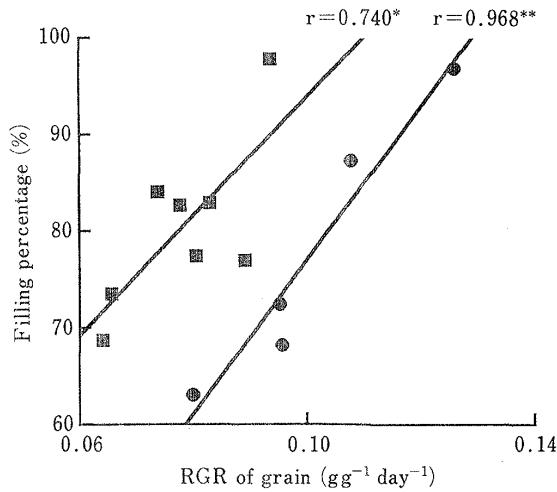


Fig. 3. Relationship between RGR of grain during initial 10 days after full heading and filling percentage in Milyang 23 (■) and Nipponbare (●). Filling percentage is explained in Table 2.

* and ** indicate significance at 5% and 1% levels, respectively.

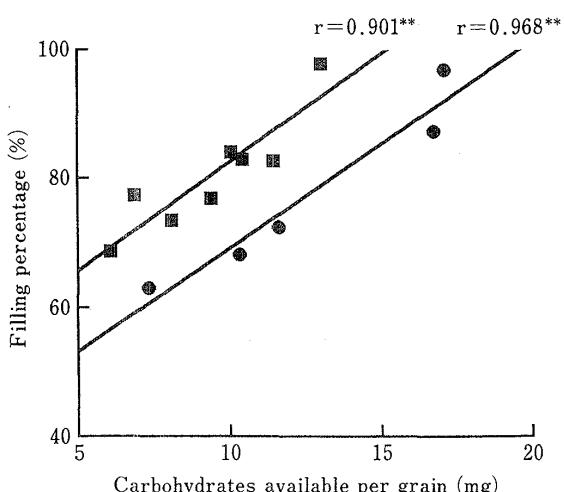


Fig. 5. Relationship between the amount of carbohydrates available per grain during 10 days after full heading and filling percentage in Milyang 23 and Nipponbare. Symbols are same as those shown in Fig. 3.

下ではイネの胚乳細胞の数は開花後約10日間で決定されることが報告されており⁹⁾、穎果の相対生長速度を求めた期間は胚乳細胞の分裂期間とほぼ一致する。穎果の胚乳細胞の数と最終的な穎果重の密接な関係がイネ⁹⁾やコムギ^{13,14)}について示され、胚乳細胞の数による登熟期間中の炭水化物の穎果への移行支配が示唆されている。これらの指摘と第3図の結果から、登熟初期の穎果の相対生長速度は胚乳細胞数の決定を通じて炭水化物受容能力とかかわっている可能性がある。

Singh ら^{13,14)}や中村ら⁸⁾は胚乳細胞の数が決定される穎果の初期生長と穎果の全糖濃度やショ糖濃度との関係を調査しているが、両者の間に明確な関係は認められてはいない。穎果生長のある時間断面での穎果の糖濃度は穎果への糖の転流速度と穎果における利用速度の差の時間積分値であることから、糖濃度と穎果の初期生長の間に密接な関係がなくても、穎果の初期生長が炭水化物の供給に支配されている可能性は存在する。穗ぞろい期以後10日間の1穎果当たりの利用可能炭水化物量 ($NSC_0 + \Delta W_{10} / n$) と、同時期の穎果の相対生長速度との間に高い正の相関が認められ(第4図)、登熟初期の穎果の相対生長速度は、その期間の穎果に利用可能な炭水化物量と密接な関係にあることが明らかとなった。ここで利用可能な炭水化物量とは、それが実際に穎果の生長に利用されたか否かにかかわらず、ポテンシャルな意味で登熟初期に利用可能であるという意味で用いられている。

穗ぞろい期以後10日間の1穎果当たりの利用可能な炭水化物量と充填率との間に高い正の相関が認められ(第5図)、充填率は穗ぞろい期以後10日間の1穎果当たりの利用可能な炭水化物量と密接な関係にあることが示された。第5図の結果と中村ら⁸⁾およびSingh ら^{13,14)}の指摘をあわせ考えると、登熟程度に大きな影響をおよぼす穎果の炭水化物受容能力は穗ぞろい期以後10日間の穎果当たりの利用可能な炭水化物量に支配されている可能性が示唆される。これにより登熟後期に穎果に炭水化物蓄積の余地があるようみえるにもかかわらず、葉鞘および稈に非構造性炭水化物が再蓄積する現象はよく説明される。いずれにしろ登熟程度を高めるためには穗ぞろい期以後10日間の1穎果当たりの利用可能な炭水化物量を大きくすることが必要となる。

次に充填率の品種間差異についてみると、穎果の生長初期のRGRは品種にかかわらず利用可能炭水

化物量に決定される(第4図)が、同一RGRのもとでも充填率には明瞭な品種間差異が認められ(第3図)、そのことが同一の利用可能炭水化物量のもとでの充填率の品種間差異となって表れた(第5図)。このような品種間差異の生じた機構として、密陽23号では穎花間で開花期がずれることにより炭水化物の穎果間競合が緩和されて、炭水化物が穎果に効率よく移行している可能性などが考えられるものの現時点では推測の域を出ない。多収性品種育成のためにこの品種間差異のメカニズムを明らかにすることが重要である。

引用文献

1. 阿部 亨 1988. 酵素分析を利用したデンプンの簡易測定法. 畜試研資料第2号. 農林省畜産試験場, 東京. 7-9.
2. Cock, J.H. and S. Yoshida 1972. Accumulation of ¹⁴C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Jpn 41: 226-234.
3. 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 胚乳細胞組織の形態形成について. 日作紀 36: 151-161.
4. 稲葉健五・佐藤 庚 1976. 水稻の高温稔実障害に関する研究. 第6報 登熟期の高温が穎果の酵素活性に及ぼす影響. 日作紀 45: 162-167.
5. Iwasaki, Y., T. Mae, A. Makino, K. Ohira and K. Ojima 1992. Nitrogen accumulation in the inferior spikelet of rice ear during ripening. Soil Sci. Plant Nutr. 38: 517-525.
6. Nagato, K. and F.M. Chaudhry 1970. Influence of panicle clipping, flag leaf cutting and shading on ripening of Japonica and Indica rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 39: 204-212.
7. 長戸一雄・山田記正・F.M. チャウドリー 1971. チッソ追肥に対する日本型およびインド型水稻の反応. 日作紀 40: 170-177.
8. 中村貞二・中嶋孝幸・星川清親 1991. イネ穎果の生長と糖プール. 発達初期. 日作紀 60(別2): 297-298.
9. 中村貞二・永松 大・星川清親 1992. イネ穎果の初期生長と稔実および胚乳細胞数との関係. 日作紀 61(別2): 129-130.
10. 翁 仁憲・武田友四郎・懸 和一・箱山 普 1982. 水稻の子実生産に関する物質生産的研究. 第1報 出穂期前に貯蔵された炭水化物および出穂後の乾物生産が子実生産に及ぼす影響. 日作紀 51: 500-509.
11. 斎藤邦行・柏木伸哉・木下孝宏・石原 邦 1991. 水稻多収性品種の乾物生産特性. 第4報 穂への同化産物の分配. 日作紀 60: 255-263.
12. 佐藤 庚・稻葉健五 1976. 水稻の高温稔実障害に関する研究. 第5報 稔実期の高温による穂の炭水化

- 物受入能力の早期減退について. 日作紀 45:156—161.
13. Singh, B.K. and C.F. Jenner. 1982. Association between concentrations of organic nutrients in the grain, endosperm cell number and grain dry weight within the ear of wheat. Aust. J. Plant Physiol. 9:83—95.
14. ——— and ——— 1984. Factors controlling endosperm cell number and grain dry weight in wheat: Effect of shading on intact plants and of variation in nutritional supply to detached, cultured ears. Aust. J. Plant Physiol. 11:151—163.
15. 田中孝幸・松島省三 1963. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第64報 登熟機構に関する研究 11. 早期発育停止粒の発生経過とその予察法. 日作紀 32:35—38.
16. 津野幸人・王 余龍 1988. 水稻の登熟過程にみられた品種間差異とその原因の解析. 日作紀 57:119—131.
17. 和田源七・松島省三 1969. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第96報 穂花数と登熟歩合と収量との関係, とくに最適モミ数と最適登熟歩合について. 日作紀 38:294—297.