

収量予測・情報処理・環境

コムギの登熟過程の温度反応に基づく生理的成熟期と 子実含水率の推定法

中園江・井上君夫・脇山恭行・大原源二

(中央農業総合研究センター)

要旨：気象データよりコムギの登熟の進度を推定することを目的として、農林 61 号およびシロガネコムギの 2 品種を供試し、ガラス室で登熟期間の平均気温を 13℃から 25℃の範囲で変化させ、子実の乾物重および含水率の推移を調査した。子実の乾物重増加過程はロジスティック式によくあてはまり、パラメータを用いて最大粒重、増加速度、増加期間等を算出し比較した結果、高温下での粒重の低下は、主に乾物集積期間の短縮に起因するものと考えられた。子実への乾物の集積がほぼ完了し、粒重が最大となる生理的成熟期の含水率の平均値は両品種とも約 41% となり、従来からいわれている生理的成熟期の目安となる含水率 40% が、気温により登熟のパターンが変化した場合においても成り立つことが示された。開花期を 0、生理的成熟期を 1 とする発育指数 (DVI) の考え方を用いて、気温に対する発育速度 (DVR) の関係式を求め、圃場における生理的成熟期の推定を行った結果、二乗平均平方根誤差は 2.1 日であった。また開花期から生理的成熟期までの子実含水率は登熟の進度に依存し、DVI との間に曲線の関係が得られた。この関係式を用いて推定された圃場の子実含水率は二乗平均平方根誤差が 1.7% と精度が高く、気温データを用いて生理的成熟期および子実含水率が予測可能であることが示された。さらに、胚と胚乳の発育段階を観察した既往の文献をもとに、登熟ステージの積算気温を算出して本研究の結果と比較した結果、穂発芽と関連の深い種子の休眠は、含水率がおおよそ 50% の時期から形成されることが示された。

キーワード：気温、コムギ、子実含水率、生理的成熟期、登熟ステージ、発育モデル。

国内産のコムギは水田営農における転作・裏作作物として、生産量・作付面積が増加している。その一方で、品質が実需者のニーズに応じていないという問題点が指摘されており、国内の麦生産を持続的に発展させるためには、生産性の向上と共に高品質コムギの生産技術の確立が急務とされている (佐久間 2004)。日本のコムギ生産量の 50% 以上は北海道が占め、その他の主産地は関東・九州である。北海道ではコムギの収穫期にあたる 7 月中旬から 8 月上旬にかけて降雨が多く、また本州では収穫期が梅雨時期と重なるため、降雨によって誘発される穂発芽が大きな問題となっている。穂発芽を回避するための有効な方法の一つとしては、圃場毎の登熟の進捗と穂発芽の危険度を推定し、それに基づいた効率的な収穫スケジュールを策定することがあげられる。

コムギの穂発芽耐性は種子の休眠性と密接な関連があり、登熟の過程で形成される休眠の強さが穂発芽の発生程度を左右する主要因であると考えられる。種子の休眠性と関わりのある胚中の ABA 量は、子実への乾物の集積がほぼ完了し、粒重が最大となる時期にピークとなり、その後減少していくことが認められている (Walker-Simmons 1987)。粒重が最大となる時期は生理的成熟期とよばれることもあり (Clark 1983)、この時期の子実含水率は約 40% とした報告が多い (宮本ら 1986, 松崎・豊田 1997, 庵 2001)。

現行のコンバインによる収穫体系では収穫期の判定は種子水分に基づいて行われ、30% 以下を適期とすることが多いが、降雨が予想される場合は品質の低下を回避するために 35% 程度の高水分で収穫する場合もある。現在高水分コムギの収穫・調整技術が開発されつつあり (原ら 2002)、今後これらの技術を基に高水分で収穫する傾向が強まることが予想される。

これらのことから、生理的成熟期は穂発芽予測のための生理的な転換期および収穫判定指標として把握すべき重要な要素であると考えられる。近年、積算気温や発育速度を用いたコムギの成熟期の予測が行われているが (黒瀬ら 2004)、ここでの成熟期とは、コンバイン収穫に適した子実含水率 30% 前後の時期であり、それ以前となる生理的成熟期の予測法に関する研究事例は少ない。

子実の登熟にはまず胚乳細胞数などシンクサイズが決定され、次にシンクへ同化産物が転流し、蓄積されるという 2 つの相があり、両者間では気象が影響を及ぼす生理反応が異なる。またコムギ種子の休眠性の程度は、登熟過程の環境によっても変動することが知られている (桑原・前田 1979)。これらのことから、登熟の気象反応や品種間、年次間差異等を詳細に解析する場合、また穂発芽の発生に対する環境の影響を評価する際には、開花から生理的成熟期までの登熟段階を把握する必要がある。登熟段階を表す方法として、開花後日数あるいは乳熟期、黄熟期といった外

観に基づく分類を用いることが多いが、日数は気象条件により変動し、外観から診断する方法は圃場での観察を必要とする。水稻では神田ら（2002）が有効積算気温を用いて乳熟期、糊熟期等を予測する玄米の発育モデルを提示しているが、コムギでの研究例はほとんどみられない。

本研究は、穂発芽耐性の異なるコムギ2品種を用いて、環境制御下で子実の登熟過程を調査することにより、子実の乾物重増加過程および含水率の推移の温度反応を明らかにするとともに、得られた関係式を用いて圃場における生理的成熟期および子実含水率の推定を行った。さらに、子実の登熟ステージと含水率の関係について検討した。

材料と方法

1. ガラス室試験

実験は2001年の秋から2004年の春にかけて、茨城県つくば市にある中央農業総合研究センターの作物地域性解析棟の2室および畑圃場（淡色黒ボク土）で行った。供試品種として農林61号およびシロガネコムギを用いた。農林61号は関東を中心に栽培されている穂発芽性難の品種、シロガネコムギは九州を中心に栽培されている穂発芽性やや易の品種である。作物地域性解析棟（以下ガラス室）は内部に3.5 m × 2.5 mの無底の土壌枠を6区有する大型のガラス室で、気温の制御が可能である。土壌枠には赤色土、灰色低地土、淡色黒ボク土の3種の土壌が充填されており、ここでは赤色土の土壌枠で栽培された材料を対象に調査した。ガラス室では第1表に示した日に条間50 cmで条播し、3から4葉展開時に株間5 cmの間隔で間引きした。施肥は全量基肥とし、窒素、リン酸、カリが6:9:6の化成肥料を用いて、窒素成分が10 aあたり6 kgになるよう施用した。開花期までは側窓と天窓を開放し、気温の制御は行わなかった。

強勢な分枝の穂の中央部穎花が開花（葯の抽出）した時点を開花日とした。開花期間中は18℃一定に制御し、2品種の開花が終了した時点で第1表に示した最高・最低気温条件で各室の気温の制御を開始した。2003年は2室それぞれに灌水制限区を設けて開花期以降の灌水を停止し、その他の区は灌水を適宜行った。テンシオメータを用いて測定

した登熟期間中（各区のシロガネコムギの開花日から農林61号の生理的成熟期まで）のpF値（地下10 cm）の平均値は、23℃灌水制限区で3.49、23℃灌水区で2.75、13℃灌水制限区で3.63、13℃灌水区で2.42となった。

2. 圃場試験

圃場では第1表に示した日に条間70 cm、1条5 mで1条あたり種子17.5 g（4.6 kg/10 a相当）を条播した。施肥はガラス室と同様に行い、慣行法に従って栽培した。開花日は達観で開花数が全体の50%を超えた日とし、その日開花した穂に印を付けて調査対象とした。圃場では地上約1.5 mの高さに熱電対を用いた自作の通風式乾湿計を設置し、登熟期間中の気温・湿度の測定を行った。

3. 調査と分析の内容

（1）登熟の温度反応と生理的成熟期の推定

ガラス室試験、圃場試験のいずれについても、開花期以降降日間隔で穂を5本ずつ採取し、各穂中央部の2小穂より第1、2小花の子実を脱粒して新鮮重を測定後、80℃で48時間以上通風乾燥し乾物重を測定した。子実の含水率は新鮮重に対する水分量の百分率として算出した。またガラス室試験の材料については、穂発芽の調査を行うために、粒重測定後の穂を約24時間吸水させた後に密閉容器中に立て、15℃のチャンバー中で10日間おいた後全ての子実を対象に発芽率を調査した。また以上の調査は、十分な数の穂を確保できなかった15℃区を除き、3反復で行った。

登熟の温度反応を解析するために、ガラス室試験の材料について以下の解析を行った。子実乾物重の増加過程を近似する方法には、ロジスティック式（Darroch and Baker 1990, Panozzo and Eagles 1999）、2直線（Crookston and Hill 1978）、多項式（Hanft and Wych 1982）等があるが、ここでは開花期からの登熟に伴う乾物重増加過程を連続的に表し、比較の容易な以下のロジスティック式を用いた。

$$y = a / (1 + e^{-b(x-c)})$$

y：乾物重（mg/粒） x：開花期からの日数（日）または積算気温（℃・日）

a, b, c：パラメータ

第1表 ガラス室および圃場の栽培条件。

ガラス室					圃場						
試験年次	播種日	最高/最低気温（平均気温）	図表中の表記		試験年次	播種日	作期	品種			
2002	12月7日	19/10℃（15℃）	15℃		2002	11月9日		農林61号			
		24/15℃（20℃）	20℃					シロガネコムギ			
2003	11月19日	16/10℃（13℃）	13℃		2003	10月23日	Ⅰ	農林61号・シロガネコムギ			
		灌水制限区	13℃-D					Ⅱ	農林61号・シロガネコムギ		
		26/20℃（23℃）	23℃						Ⅲ	農林61号・シロガネコムギ	
		灌水制限区	23℃-D							Ⅳ	農林61号・シロガネコムギ
2004	11月26日	23/14℃（17℃）	17℃			12月16日					
		31/22℃（25℃）	25℃								
						1月15日					

ガラス室は農林61号およびシロガネコムギを同日に播種した。

パラメータ a , b , c は最小二乗法で求めた. パラメータ a は粒重の飽和水準, c は y が a の 50% に達した時の日数を表す. また b は乾物重増加速度に関するパラメータで, 乾物重増加速度の最大値は $ab/4$ で算出される. x の増加に従い y は a の値に近づくが, 式の性質上 $y = a$ とはならないため, ここでは Darroch and Baker (1990) より子実乾物重が a の 95% に達した時点を経済的集積がほぼ終了した生理的成熟期として, この時の粒重を最大粒重, 開花から生理的成熟期までの日数を乾物重の増加期間として算出した.

さらに, 堀江・中川 (1990) が提案した発育指数 (以下 DVI とする) の考え方から導かれる発育速度 (以下 DVR とする) 式を適用した. 具体的には, 開花日を 0 とし, 日々の DVR を積算し, 積算値が 1 に達した日を生理的成熟期とする. 上述のロジスティック式より求めた開花期から生理的成熟期までの日数の逆数を DVR として算出し, DVR と気温との関係を以下の式で表した.

$$DVR = a(T - b)$$

T : 登熟期間の平均気温 ($^{\circ}\text{C}$) a , b : パラメータ
パラメータ a , b は最小二乗法で求めた.

(2) 開花から生理的成熟期までの子実含水率

ガラス室試験の材料について, (1) で推定した生理的成熟期における子実含水率を温度区毎に求めた. 数日間隔でサンプリングを行ったため, 推定した生理的成熟期当日の子実含水率の実測値がない場合もあった. これに対しては, 前後の実測値を直線補完して子実含水率を算出した. また DVI と子実含水率との関係を, 指数を用いた式で近似した.

(3) 圃場試験における生理的成熟期と子実含水率の推定

ガラス室試験で得られた生理的成熟期や子実含水率の推定式が, 圃場へも適用可能かどうかを検討した. 2002, 2003 年の圃場試験の材料について, ガラス室試験と同様に子実の乾物重増加過程をロジスティック式で近似することにより生理的成熟期の算出を行い, 圃場試験での生理的成熟期の実測値とした. 圃場で測定した気温の日平均値を用いて, 品種ごとの気温-DVR の関係式より日々の DVR を算出し, DVI が 1 に達した日を圃場における生理的成熟期の推定値として実測値と比較した. また (2) で得られた DVI と子実含水率との関係式を用いて圃場試験の子実含水率の推移を推定し, 子実含水率の実測値と比較した.

(4) 子実含水率と登熟ステージとの対比

星川 (1961, 1962) は形態形成過程の詳細な観察より自然状態でのコムギの胚と胚乳の発育段階を対比させている. さらに 20°C , 30°C の環境制御下で栽培した胚乳の形成過程を登熟ステージに分割しそれぞれの経過日数を示している. これらの報告より 20°C での各登熟ステージの積算気温を算出し, その結果を本研究で 2002 年に 20°C の条件

下で栽培した農林 61 号の積算気温に対する乾物重, 含水量, 含水率および発芽率の推移にあてはめた.

結 果

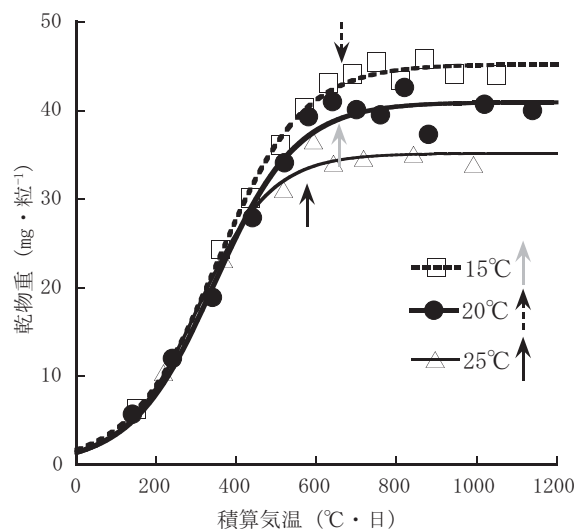
1. 子実乾物重増加の温度反応と生理的成熟期の決定

開花後の積算気温に対する子実の乾物重はシグモイド状に増加し, ロジスティック式によくあてはまった (第 1 図). 15°C , 20°C , 25°C の結果を比較すると, $400^{\circ}\text{C} \cdot \text{日}$ 付近までは温度区による差がみられないが, それ以降は特に 25°C 区で乾物重の増加が早期に停止した.

通常の灌水を行った区について, 最大粒重を比較すると, 農林 61 号の最大値は 13°C 区の 47.4 mg であり, 一方最小値は 23°C 区の 31.4 mg と最大値の約 66% の粒重にとどまり, 最大粒重は登熟期間の温度が高くなるほど小さくなる傾向が見られた (第 2 表). シロガネコムギについてもほぼ同様の結果が得られた. しかし, 有意差はないもののシロガネコムギでは 17°C 区の最大粒重が 13°C 区を上回り, 農林 61 号では 25°C 区が 23°C 区を上回るという温度反応の逆転がみられた.

灌水制限の影響は温度により異なり, 農林 61 号の高温 (23°C 区) 下では灌水制限により粒重の増加が阻害され, 最大粒重は灌水区に対して有意に小さくなり, 全ての温度区中で最小の値となった. 一方低温 (13°C 区) 下では有意差はないものの, 逆に灌水制限した区で最大粒重が大きくなった. シロガネコムギでは有意差はないものの農林 61 号と同様の傾向がみられた. 23°C 灌水制限区では茎葉の枯れ上がり著しかったが, 13°C 灌水制限区では灌水区と比べて外観上の大きな差異はみられなかった.

乾物重の増加速度の最大値は, 農林 61 号で 1.4 から $2.4 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$, シロガネコムギで 1.5 から $2.0 \text{ mg 粒}^{-1} \text{ d}^{-1}$ と



第 1 図 開花期からの積算気温に対する子実乾物重の推移.
品種: 農林 61 号.
3 温度区のみ表示した.
矢印は各温度区の生理的成熟期を示す.

第2表 各温度処理区におけるロジスティック式のパラメータおよび生理的成熟期の積算気温・含水率。

処理区	パラメータ			最大粒重		乾物重増加速度の		乾物重		生理的成熟期の		生理的成熟期の	
	a	b	c	(a*0.95)		最大値 (ab/4)		増加期間		積算気温		子実含水率	
				(mg・粒 ⁻¹)		(mg・粒 ⁻¹ ・日 ⁻¹)		(日)		(℃・日)		(%)	
農林61号													
13℃	49.9	0.1128	26.5	47.4	ab	1.4	d	53	a	703.6	a	40.8	a
13℃-D	53.0	0.1160	26.7	50.3	a	1.5	cd	52	a	693.3	a	39.9	a
15℃	45.2	0.1395	23.3	42.9	—	1.6	—	44	—	666.8	—	44.6	—
17℃	48.4	0.1587	20.3	46.0	b	1.9	bc	39	b	660.7	ab	41.1	a
20℃	42.1	0.1861	17.0	40.0	c	2.0	ab	33	c	656.1	ab	42.1	a
23℃	33.0	0.2087	15.6	31.4	d	1.7	bcd	30	cd	667.5	ab	41.7	a
23℃-D	29.3	0.2169	13.9	27.9	e	1.6	bcd	28	d	617.5	bc	40.2	a
25℃	35.2	0.2676	12.4	33.5	d	2.4	a	23	e	579.9	c	41.0	a
シロガネコムギ													
13℃	48.9	0.1251	25.8	46.5	a	1.5	b	49	a	676.4	ab	42.6	a
13℃-D	51.8	0.1229	25.5	49.2	a	1.6	b	49	a	672.7	ab	42.0	a
15℃	48.4	0.1370	25.3	45.9	—	1.7	—	47	—	702.2	—	42.6	—
17℃	49.5	0.1488	21.4	47.0	a	1.8	ab	41	b	704.3	a	37.8	a
20℃	40.6	0.1726	17.1	38.5	b	1.8	ab	34	c	683.0	ab	40.9	a
23℃	32.1	0.2131	16.2	30.5	cd	1.7	ab	30	cd	656.5	ab	42.4	a
23℃-D	28.2	0.2110	14.0	26.8	d	1.5	b	28	de	626.3	ab	38.1	a
25℃	32.3	0.2437	12.0	30.7	c	2.0	a	24	e	575.5	b	43.4	a

1) 15℃は反復を行わなかったため検定なし。

2) 同一品種内の同一英小文字間、5%水準で有意差がないことを示す (Tukey 法)。

なった。農林61号、シロガネコムギともに、増加速度と温度には有意な相関がみられなかった (データ省略)。一方乾物重の増加期間は温度と高い相関があり、25℃区では13℃区の約半分の日数で乾物重の増加が停止した。生理的成熟期を積算気温で表すと温度区間の差は小さくなったが、25℃区や23℃灌水制限区では積算気温が小さくなる傾向がみられた。また最大粒重、乾物重増加速度、乾物重増加期間、生理的成熟期積算気温のいずれについても、同一温度下では2品種間に有意差はなかった (データ省略)。

2. 子実含水率の推移と生理的成熟期の含水率の比較

開花後の積算気温が約150℃からの子実含水率は、積算気温の増加に伴いほぼ直線的に減少した (第2図)。また生理的成熟期付近に減少速度の変曲点がみられ、変曲点以降は減少速度が速くなり、最終的には約10%まで低下した。15℃区と20℃区では、積算気温の増加に伴う子実含水率の低下はほぼ同じパターンで推移したが、25℃の高温下では他の区よりも早く変曲点に達した。

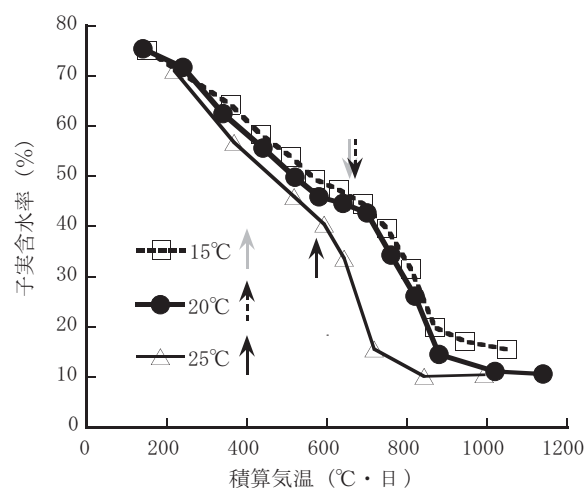
生理的成熟期における子実含水率は、品種、温度処理間に有意な差はみられず、また温度および灌水制限に関連した一定の傾向もみられなかった (第2表)。温度および灌水制限処理区全体を平均した値は農林61号で41.4%、シロガネコムギで41.2%と同様の値となった。

3. 圃場栽培への適用および形態形成との関係

本研究のガラス室試験で設定した13℃から25℃の温度

範囲内では、登熟期間の平均気温とDVRの関係には直線がよく適合した (第3図)。農林61号はシロガネコムギに比べて直線の傾きがやや大きいものの、2品種間に大きな差はなかった。

2002, 2003年の圃場試験を対象として、第3図の式を用いて生理的成熟期の推定を行った結果、実測値と推定値の差は最大で4日、二乗平均平方根誤差 (以下 RMSE) は2.1日となった (第3表)。またガラス室試験において、開花期から生理的成熟期までの子実含水率は、登熟の進度と密

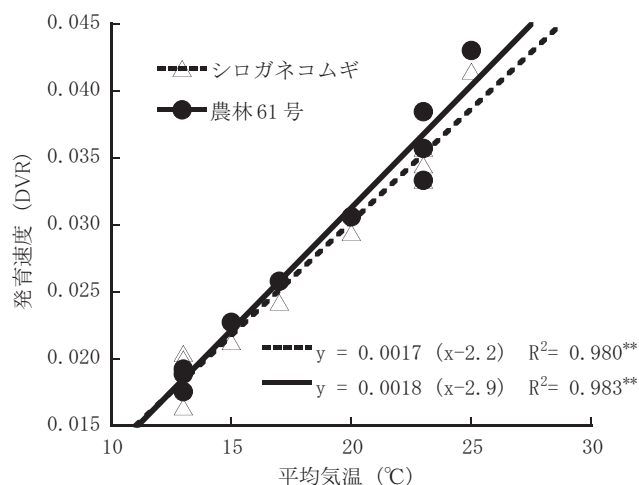


第2図 開花期からの積算気温に対する子実含水率の推移。

品種：農林61号。

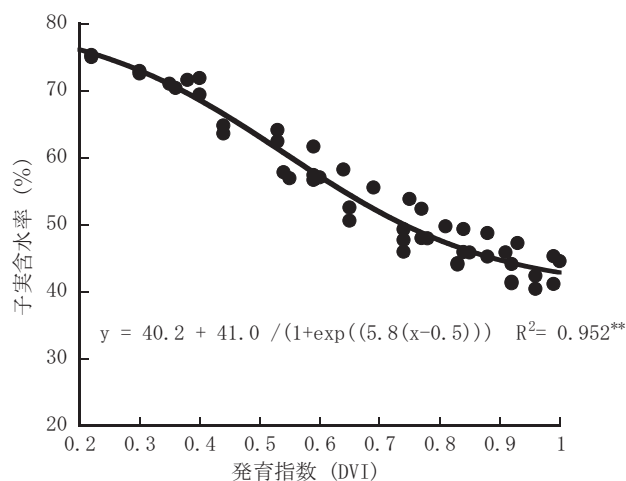
3温度区のみ表示した。

矢印は各温度区の生理的成熟期を示す。



第3図 登熟期間の平均気温と発育速度 (DVR) の関係。

**は1%水準で有意であることを示す。



第4図 発育指数 (DVI) と子実含水率の関係。

農林61号のガラス室試験の全データを対象とする。
DVI=0を開花期, DVI=1を生理的成熟期とする。

**は1%水準で有意であることを示す。

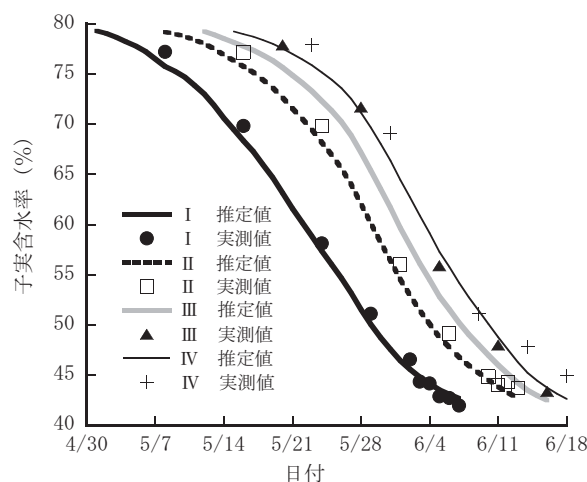
第3表 気温-DVRの関係式を用いて推定した圃場の生理的成熟期。

品種	年次	作期	実測値	推定値	実測値-推定値 (日)
シロガネコムギ	2002		6月 5日	6月 2日	3
	2003	I	6月 3日	6月 6日	-3
		II	6月 7日	6月11日	-4
		III	6月15日	6月15日	0
農林61号	2003	IV	6月19日	6月18日	1
		I	6月 3日	6月 3日	0
		II	6月 5日	6月 7日	-2
		III	6月13日	6月13日	0
		IV	6月15日	6月16日	-1
			6月16日	6月18日	-2
RMSE (日) *					2.1

* RMSE : 二乗平均平方根誤差 = $\sqrt{((\text{実測値} - \text{推定値})^2 / n)}$ 。

接な関係があった (第4図)。この関係式を用いて、農林61号について、2003年の圃場試験の4作期を対象に開花期から生理的成熟期までの含水率を推定した結果を第5図に示した。2003年の圃場栽培下では、対象期間中に降水日が10日以上あったが、RMSEは1.7%で含水率を精度よく推定することができた。

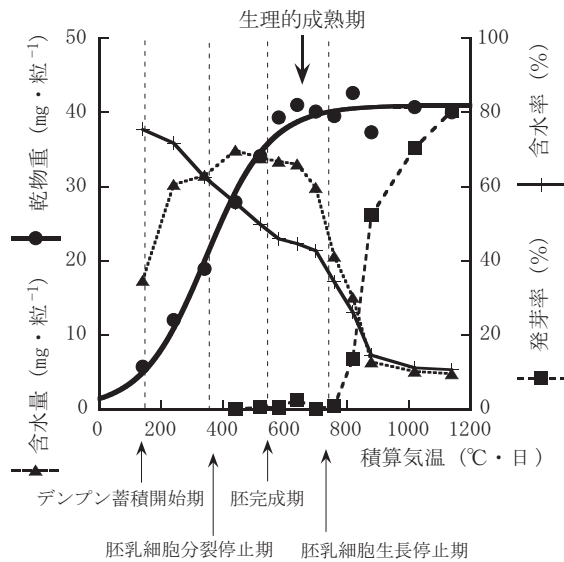
本研究では登熟過程の転換期として生理的成熟期のみを推定の対象にしたが、気象条件が登熟に及ぼす影響を解析する場合、生理的成熟期だけではなく胚乳細胞の分裂期、胚乳細胞でのデンプンの蓄積期間等の各登熟過程の情報も必要である。星川 (1961, 1962) の文献より乾物重や含水率の推移と形態形成過程を対比した結果を第6図に示した。文献では20°C下で胚乳全細胞分裂停止期が開花後17ないし18日後となっている。これを本研究の含水率と対比すると、胚乳細胞の分裂は乾物重が最終重の約50%になる頃終了し、このときの子実含水率は約65%という結



第5図 圃場における開花期から生理的成熟期までの子実含水率の推定値と実測値。

品種：農林61号。

2003年の圃場試験のデータを対象とする。



第6図 登熟期間中の各生理的形質の推移と登熟ステージとの対応。
農林61号の20℃区のデータを対象とする。

果となった。またデンプンの蓄積開始期は文献から積算気温約140℃・日と算出され、このときの子実含水率は約75%であった。胚の完成期は胚乳内部細胞完成期と対応しており、文献では20℃下で開花後27日とされていることから積算気温は540℃・日となり、本研究での子実含水率は約50%に相当した。胚乳細胞の成長が停止する時期は積算気温740℃・日となり、本研究ではこのとき子実含水率は40%以下に低下しており、また発芽率の上昇が開始する時期に当たっていた。

考 察

1. 子実重増加の温度反応と生理的成熟期の決定

子実の乾物重増加の温度反応については、これまでに数多くの報告があり (Sofield ら 1977a), 本研究の結果は高温下で粒重が小さくなるというそれらの結果と一致した。また高温下での土壌乾燥条件下ではさらに粒重が低下した。子実乾物重は、増加速度と増加期間の2つの要素に分解される。Sofield ら (1977a) は高温下での粒重の低下について、増加期間の短縮が主因であるとしている。本研究では気温と乾物増加速度に相関がなかった一方で、高温下で乾物増加期間が明らかに短縮したことから、Sofield ら (1977a) の結果と同様に高温下では乾物集積の期間が短くなった結果、粒重が小さくなったものと考えられる。高温による乾物増加期間の短縮には、子実への同化産物の供給の低下、すなわちソース側の原因と、子実の同化産物を取り込む能力の低下、すなわちシンク側の原因との2つが考えられる。Al-Khatib and Paulsen (1984) は、登熟期の高温が葉色の褪化、光合成活性の低下、タンパク質の分解等の光合成器官の老化を促進することを明らかにしている。また星川 (1962) は20℃、30℃の恒温条件下で登熟したコムギ子実

の形態的観察から、30℃下では胚乳細胞数は20℃下と同程度に形成されるが、その後の登熟過程において個々の細胞の老化が早いことを指摘している。一方で、登熟の初期に決定される胚乳の細胞数が、子実重を左右する重要な要因であるとされている (Brocklehurst 1977)。Wardlaw (1970) は登熟初期の高温がコムギ子実の胚乳細胞の分裂を促進することを認めている。本研究では気温の制御を開花から成熟期まで連続して行ったため、高温下では登熟初期にシンクサイズを確保したものの、その後も続いた高温でシンクおよびソースの老化が促進され、登熟が早期に停止した結果、最終の粒重が小さくなったと推察される。

シロガネコムギで17℃の最大粒重が13℃区より大きく、農林61号で25℃区が23℃区よりも大きくなったことは上記の考察と矛盾するが、有意な差ではなかった。また25℃区および17℃区はいずれも2004年に設定しており、この年は他の年と比較して穂数がやや少なかったことが影響したと考えられる。

高温・灌水制限区では粒重が低下した一方で、低温・灌水制限区では粒重が増加する傾向が認められた。登熟期間中の水分ストレスは、光合成速度を低下させることが報告されている (徐ら 1987)。本研究においても、高温・灌水制限区で著しい茎葉の枯れ上がりが観察された。乾物重増加曲線の解析から、有意ではないものの高温区の灌水制限下で乾物重増加速度が低下するとともに乾物増加期間が短縮しており、この2つの要因が相まって粒重が低下したことが考えられる。Yang ら (2000) は、追肥窒素の過多により登熟期間が長引いた場合、水ストレスにより茎葉部から穂部への転流が促進され、子実重が増加したことを報告している。本研究の低温下では茎葉部の葉色が長期間保たれ、乾物重増加期間が長くなったことから、同様の反応が起こった可能性も考えられる。

開花から生理的成熟期に至る積算気温は、農林61号では13℃下で最大値の703.6℃・日となり、それに対して23℃灌水制限区、25℃区は有意に小さくなった。シロガネコムギでは17℃下で最大値の704.3℃・日となり、それに対して25℃のみが有意に小さく、全体として高温ほど生理的成熟期の積算気温が小さくなる傾向があった。このことから、高温条件もしくは高温・乾燥条件が続いた場合は登熟が強制的に終了し、一定値の積算気温を用いて生理的成熟期を推定した場合には、推定値よりも早く生理的成熟期に達することが考えられる。

2. 子実含水率の推移と生理的成熟期の含水率の比較

子実含水率は、含水量/(含水量+乾物重)×100で表される。開花後、デンプンの蓄積が開始すると1粒中の含水量は急激に上昇し、その後生理的成熟期まではほぼ一定量を保つ (第6図)。開花後の積算気温が150℃・日から400℃・日の範囲では、25℃の子実乾物重は15℃とほとんど差がない一方で、含水量の上昇が小さかった。そ

の結果として、含水率が15℃、20℃よりも低く推移したものと考えられる。

生理的成熟期の子実含水率は作物種により異なることが報告されている (Egli and Tekrony 1997)。コムギについては、低いものでは13から28% (Hanft and Wych 1982) とするなど研究者により差がみられるが、Clark (1983) は既往の研究を総括し、大部分が38から44%の範囲内にあると結論している。Clark (1983) はまた複数の品種を用いた数年間の圃場試験より、生理的成熟期の含水率を32.4%から43.6%とし、品種および年次間差が存在することを示している。国内の研究では40%付近を含水率低下速度の変化時期および生理的成熟期の子実含水率とする報告が多い (宮本ら 1986, 松崎・豊田 1997, 庵 2001)。これらの報告の多くは圃場試験に基づいており、登熟期間の気温の変異幅には限界がある。本研究では2品種を用いて13℃から25℃の気温制御および土壌水分の制限を行った結果、生理的成熟期の含水率は37.8%から44.6%という値を得たが、これらの値に有意差はなかった。このことから、登熟期間の気温の変化は子実の登熟速度や粒重を変えるが、生理的成熟期の子実含水率にはほとんど影響しないことが考えられる。本研究で得られた品種、温度区全体の平均値41%は、含水率約40%がコムギの生理的成熟期の指標として広く使うことのできる値であることを裏付けている。

子実含水率は生理的成熟期を境に減少速度が大きくなった。生理的成熟期までの乾物重増加期間には、師管経由で同化産物の溶媒として入ってくる水の他に、導管経由での流入も考えられる。上述のように生理的成熟期前の1粒中の含水量がほぼ一定量を保つ (第6図) ことから、流入量と粒からの流出量がほぼつり合っていることが考えられる。この流出形態の可能性としては、子実からの蒸発散や、子実以外の器官への移動があげられる。生理的成熟期前後に子実と母体の連絡部に脂質が沈着し、子実への養水分の供給が絶たれることが形態的な観察から示されている (Sofield ら 1977b)。このことから、生理的成熟期以降は乾物重の増加が停止する一方で、水分の流入と他器官への移動が停止し蒸発による流出のみが起こるため、含水率の低下が大きくなるものと考えられる。よって、生理的成熟期以降の子実含水率を推定するには、子実周辺の気象条件による蒸発量の推定や降雨による吸水量の推定などの、主に物理的な過程を考慮した方法が必要となる。この方法については次報以降で検討する予定である。

3. 圃場栽培への適用および形態形成との関係

開花から生理的成熟期までのDVRの温度反応には直線がよく当てはまった。江口ら (2000) は人工気象条件下で5品種を用いたポット試験を行い、開花期から成熟期においてDVRと温度の関係に直線が適合することを報告している。また高橋・中世古 (1992) は圃場栽培の春コムギを対象にDVRと温度の関係が直線で表せることを示してお

り、これらは本研究の結果と一致している。しかし、江口ら (2000) の報告では温度-DVR直線の傾きであるパラメータaが0.0022から0.0028、パラメータbが4.5から5.7の範囲にあり、本研究で得られた値と異なる。20℃での登熟日数を計算すると、江口らが供試した5品種の平均値は27日となり、本研究の33日 (農林61号)、34日 (シログネコムギ) よりも短い。この差が品種によるものか、あるいは土壌の状態や気温の日較差などの栽培条件の違いによるものかどうかは明らかではなかった。

温度とDVRの関係式から推定した圃場における生理的成熟期のRMSEは2.1日、含水率のRMSEは1.7%となり比較的精度は高かった。生理的成熟期の予測については、生理的成熟期前15日頃に実測した穂水分から生理的成熟期 (穂水分が40%となる日) を±1日の高い精度で予測する方法が公開されている (注: 北海道農政部農業改良課・北海道立中央農業試験場 <http://www.agri.pref.hokkaido.jp/center/syuppan/hosuibun/>)。本研究の方法は、精度は低くなるものの、実測を行わなくても気温データのみで生理的成熟期および子実含水率が予測可能であり、当該年の予測の他に過去のデータの解析にも利用することができる。

次に、子実の登熟ステージと積算気温あるいは子実含水率との関係について考察する。コムギでは穂発芽の発生に関連のある胚の休眠性の程度が、遺伝的な要素だけではなく登熟過程の環境によっても変動することが知られているため (桑原・前田 1979)、休眠に対する環境の影響を評価する際には、胚の形成期間についての情報も必要となる場合がある。本研究では登熟過程の形態観察は行わなかったが、星川 (1961, 1962) の報告と対比させることで胚乳細胞の分裂期間、デンプン蓄積期間、および胚の完成期と含水率との対応関係を示した。末次 (1950) は自然条件下で胚の発育段階を観察し、開花後30日目を胚の各器官が形態的に完成する時期としている。同報告に記載された気象表より開花後30日の積算気温を算出すると575.8℃となり、星川の報告の540℃と近い値となった。またRogers and Quatrano (1983) は環境制御下での観察より登熟段階を5相に分割しており、胚完成期の積算気温を文献中に記載された平均気温から算出すると536℃となり、星川 (1962) の報告とほぼ一致している。本研究では積算気温540℃での子実含水率は約50%となった。コムギ種子の休眠は胚が完成し乾燥が始まる時期から発達する (野田 1994) ことから、上述の報告を総合すると子実含水率がおおよそ50%の時期が休眠形成開始の目安となることが推察される。このように、生理的、形態的に表される登熟ステージを、積算気温あるいは含水率のような物理的な量に対応させることで、気象データを用いた登熟段階のモニタリングや予測、また様々な条件下で行われた実験結果の比較が可能になると考えられる。今後は子実含水率をもとに子実の登熟段階を把握し、各段階における環境が子実の休眠性に及ぼす影響を解析することにより、穂発芽発生危険度の推定法へ発

展させたい。

謝辞：本論文をまとめるにあたり，中央農業総合研究センター耕地環境部長鳥越洋一博士に懇切なご指導をいただきました。また実験遂行にあたり，中央農業総合研究センター企画調整部業務第1科の職員の方々，気象立地研究室の東山かつ子氏には栽培管理，調査等にご協力頂きました。ここに深く感謝の意を表します。

引用文献

- Al-Khatib, K. and G.M.Paulsen 1984. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Physiol. Plant.* 61 : 363–368.
- Brocklehurst, P.A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 24 : 348–349.
- Clarke, J.M. 1983. Time of physiological maturity and post-physiological maturity drying rates in wheat. *Crop Sci.* 23 : 1203–1205.
- Crookston, R.K. and D.S. Hill 1978. A visual indicator of the physiological maturity of soybean seed. *Crop Sci.* 18 : 867–870.
- Darroch, B.A. and R.J. Baker 1990. Grain filling in three spring wheat Genotypes : Statistical analysis. *Crop Sci.* 30 : 525–529.
- Egli, D.B. and D.M. TeKrony 1997. Species differences in seed water status during seed maturation and germination. *Seed Sci. Research.* 7 : 3–11.
- 江口久夫・小柳敦史・佐藤暁子・豊田政一・吉田泰二 2000. コムギの発育日数の変動要因の解析と生育期予測-発育速度の温度反応-. *日作紀* 69 : 229–234.
- Hanft, J.M. and R.D. Wych 1982. Visual indicators of physiological maturity of hard red spring wheat. *Crop Sci.* 22 : 290–294.
- 原圭祐・庵英俊・原令幸・竹中秀行・関口建二 2002. 品質からみた春まき小麦の収穫上限水分と適正乾燥温度. *北海道立農試集報* 82 : 75–82.
- 堀江武・中川博視 1990. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. 第1報 モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. *日作紀* 59 : 687–695.
- 星川清親 1961. 小麦の稔実に関する研究. 第2報 胚乳組織形成の解剖学的観察 第3報 澱粉粒および貯蔵蛋白体の発達について. *日作紀* 29 : 415–420.
- 星川清親 1962. 小麦の稔実に関する研究. 第4報 胚乳形成に及ぼす温度の影響. *日作紀* 30 : 228–231.
- 庵英俊 2001. コムギ種子の登熟とフォーリングナンバー値との関係. *日作紀* 70 : 373–378.
- 神田英司・鳥越洋一・小林隆 2002. 有効積算気温を用いた簡易モデルの穂の発育ステージ予測への適用. *日作紀* 71 : 394–402.
- 黒瀬義孝・丸山篤志・大場和彦 2004. リアルタイムアメダスを用いた小麦の発育予測と予測結果のWWW上での公開. *生物と気象* 4 : 53–56.
- 桑原達雄・前田浩敬 1979. コムギの穂発芽抵抗性に関する研究. 1. 登熟中の温度条件と休眠形成の関係. *育雑* 29 (別1) : 26–27.
- 松崎守夫・豊田政一 1997. コムギ品質の登熟にともなう推移. 第1報 一粒重と子実含水量. *日作紀* 66 : 177–182.
- 宮本裕之・今友親・関口明 1986. 十勝地方における秋播小麦の子実水分の減少経過とその簡易判定法について. *北農* 53 : 38–43.
- 野田和彦 1994. 穀物種子の休眠と発芽. *育種学最近の進歩* 35 : 136–139.
- Panozzo, J.F. and H.A. Eagles 1999. Rate and duration of grain filling and grain nitrogen accumulation of wheat cultivars grown in different environments. *Aust. J. Agric. Res.* 50 : 1007–1015.
- Rogers, S.O., and R.S. Quatrano 1983. Morphological staging of wheat caryopsis development. *Am. J. Bot.* 70 : 308–311.
- 佐久間浩 2004. 最近の麦類需給等の動向. *米麦改良* 7 : 12–21.
- Sofield, I., L.T. Evans, M.G. Cook, and I.F. Wardlaw 1977a. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4 : 785–797.
- Sofield, I., I.F. Wardlaw, L.T. Evans and S.Y. Zee 1977b. Nitrogen, phosphorus, and water contents during grain development and maturation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4 : 799–810.
- 末次勲 1950. 小麦品種に於ける胚の発育に関する形態学的研究. *農事試験場集報* 4 : 91–103.
- 高橋肇・中世古公男 1992. 春播コムギ早晩2品種の発育と気温および日長との関係. *日作紀* 61 : 576–582.
- Walker-Simmons, M. 1987. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol.* 84 : 61–66.
- Wardlaw, I.F. 1970. The early stages of grain development in wheat : response to light and temperature in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.* 23 : 765–774.
- 徐会連・山岸徹・玖村敦彦 1987. 水欠乏がコムギの光合成に及ぼす影響. 第1報 稔実期における土壤水分欠乏処理が植物体各部分の光合成と蒸散に及ぼす影響. *日作紀* 56 : 455–460.
- Yang, J., J. Zhang, Z. Huang, Q. Zhu, and L. Wang 2000. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil - drying during grain filling of wheat. *Crop Sci.* 40 : 1645–1655.

Estimation of the Time of Physiological Maturity and Water Content of Kernel in Wheat : KOU NAKAZONO, Kimio INOUE, Yasuyuki WAKIYAMA and Genji OHARA (*National Agricultural Research Center, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan*)

Abstract : The water content and dry-matter weight of kernel were measured in two cultivars 'Norin61' and 'Shirogane — komugi' grown at different temperatures to develop a method of estimating the maturation stage in wheat from meteorological data. A logistic equation fitted to the dry matter increase showed that high temperatures during maturation reduced the final grain weight mainly through early cessation of kernel growth. The water content of kernel at physiological maturity was about 41% and was not affected by temperature, water deficit or cultivar. This indicated that the previously suggested value of around 40% could be useful as a trait of physiological maturity in wheat under various environment conditions. A positive linear relationship was observed between maturation temperature and developmental rate (DVR). In addition, the decrease of water content of kernel was associated with the increase of dry-matter in kernel and was correlated with the developmental index (DVI). Using these equations, we could estimate the date of physiological maturity and the water content of kernel under field conditions with root mean square error of 2.1 days and 3.1%, respectively. Furthermore, we compared the reported data on the morphological stages of embryo and endosperm with our results, and the results suggested that the seed dormancy starts when the water content of kernel decreased to approximately 50%.

Key words : Developmental model, Kernel development, Physiological maturity, Temperature, Water content, Wheat.
