

登熟期間の高温処理による六条オオムギ「シュンライ」の 硝子率上昇とその要因

岡村夏海¹⁾・澤田寛子¹⁾・平将人²⁾・新庄莉奈³⁾・岡村昌樹¹⁾・島崎由美¹⁾・関昌子¹⁾・池田達哉⁴⁾

¹⁾ 農研機構中日本農業研究センター, ²⁾ 農研機構九州沖縄農業研究センター, ³⁾ 名古屋大学大学院生命農学研究科,

⁴⁾ 農研機構西日本農業研究センター)

要旨: 人工気象室を用いて登熟期間における昼間および夜間の高温がオオムギの硝子率に及ぼす影響を検討した。供試品種は「シュンライ」とし、2016年/2017年、2017年/2018年に昼間高温 (HD区: 25°C/9°C)、夜間高温 (HN区: 20°C/14°C)、標準気温 (CT区: 20°C/9°C) の3区を設けて開花盛期から温度処理を行った。HD区では硝子率が上昇した。これは1粒重の減少およびタンパク質含有率の上昇が影響したためと考えられた。一方、HN区では1粒重の減少とタンパク質含有率の上昇はみられず、硝子率は同程度だった。この結果を受け、2019/2020年にHD区とCT区で登熟過程における子実中のデンプン・可溶性糖・窒素(N)・炭素(C)含有量の推移を調査した。HD区では登熟前半にデンプン・N蓄積が加速されるが、登熟期間が短縮するため最終的な個体当たりデンプン合成量が少なくなり、開花～成熟期のC含有量の変化量に対するN含有量の変化量の比 ($\Delta N/\Delta C$) が高まった。また、HD区では1粒当たりタンパク質含有量が増加した。さらに、胚乳を走査型電子顕微鏡で観察した結果、HD区では大粒デンプンが大型化する一方で、小粒デンプンが小型化する現象がみられた。この結果から、昼間高温による硝子率の上昇は、胚乳のデンプンや細胞質タンパク質の蓄積パターンが変化するとともに、細胞質タンパク質が多く蓄積することが主要因と考えられた。本研究はオオムギの生産現場における硝子率の増加要因の解明の足掛かりとなると考えられる。

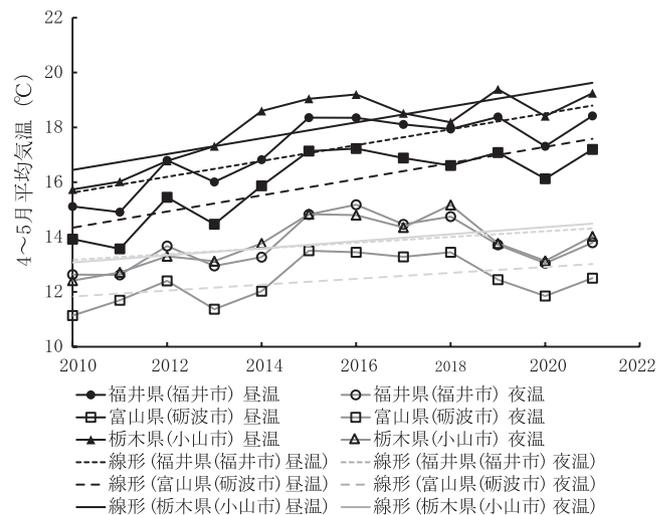
キーワード: オオムギ, 硝子率, 高温, タンパク質含有率, 登熟。

精麦用の六条オオムギにおいて、硝子率が高いと搗精時間 (水上・小林 1993) や精麦白度 (水上・小林 1993, 中村ら 2008) に負の影響を与えるため、硝子率は重要な品質項目であり、品質ランク区分において小粒オオムギ (六条カワムギ) の硝子率は基準値が40%以下、許容値が50%以下と定められている。しかしながら近年、全国的に硝子率が上昇して基準値だけでなく許容値も達成できない事例が発生しており、硝子率が上昇する機構の解明や硝子率低減技術の開発が求められている。

硝子率は、子実のタンパク質含有率 (早乙女ら 1991, 水上・小林 1993, 塔野岡ら 2010, 山口ら 2015, 沖山ら 2021)、窒素施肥量 (服部ら 2007) と正の相関があることが報告されており、子実の硝子質部分ではデンプン粒の隙間を漆喰状に埋めるプロテインマトリクスが観察されている (星川ら 1988, 早乙女ら 1991)。他方、種子比重と硝子率との間に正の相関がみられること (山口ら 2015) や、粒厚が厚いほど硝子率が低い (水上・小林 1993) もしくは高い (池永ら 2010) ことが報告されており、タンパク質含有率だけでなく、穀粒の充実に影響を及ぼす登熟性も関与すると推察される。

主な六条皮麦産地である関東・北陸地域の登熟期間である4～5月の昼間の気温は近年上昇傾向にある (第1図)。Garcíaら (2016) はムギ類の登熟期における高温処理の報告について、温度帯によって主に2種類に分類した; Heat

shock (最高気温 35～40°C)、Moderately high temperature (15～30°C) である。Heat shock については報告が多く、コムギでデンプン合成酵素の活性低下 (Hawker and Jenner 1993, Thitisaksakulら 2012)、オオムギで粒重減少 (Savinら 1996) が起こること明らかになっているが、関東・北陸



第1図 2010年～2021年(4～5月)の各年における昼温の推移。気象庁アメダスデータより作図。

昼温は6:00～18:00の特別値を用い、各年の4～5月の平均値をプロットした。

表1 栽培歴および出穂日、成熟日と処理後の穂数.

年次	試験地	播種日	出穂期	処理開始日 (開花盛期)	処理	成熟期	処理開始～成熟期 までの日数	ポット当たり 穂数
2017	つくば	11/15	4/13	4/19	HD	5/13	24	14
					HN	5/17	28	15
					CT	5/21	32	15
2018	つくば	11/13	4/5	4/9	HD	5/3	24	12
					HN	5/7	28	14
					CT	5/10	31	15
2020	上越	10/24	4/2	4/12	HD	5/8	26	18
					CT	5/23	41	17

HD: 昼間 25°C / 夜間 9°C, HN: 昼間 20°C / 夜間 14°C, CT: 昼間 20°C / 夜間 9°C
値は 3 ポットの平均値.

地域においてオオムギの登熟期間中に 35°C 以上の高温となることは考えにくい. Moderately high temperature と呼ばれる穏やかな高温においては, コムギで粒重減少 (Stone ら 1997) が報告されている. また水稻においては昼間高温と夜間高温は収量や品質への影響が異なることが知られており (森田ら 2002), オオムギにおいても昼温と夜温の影響は異なると思われる.

そこで本研究においては, 穏やかな高温条件下での登熟が小粒オオムギの硝子率に及ぼす影響を解明して硝子率低減技術を開発するための基礎的知見を得ることを目的とし, 登熟期間における昼間または夜間の穏やかな高温が硝子率に及ぼす影響を検討するとともに, 昼間の穏やかな高温が子実の登熟過程に及ぼす影響について検討した.

材料と方法

1. 昼間または夜間の高温条件下での登熟が硝子率に及ぼす影響の検討 (試験 1)

2016 年 2017 年 (以下 2017 年), 2017 年 / 2018 年 (以下 2018 年) の 2 カ年に, 農業・食品産業技術総合研究機構中央農業研究センター (現 中日本農業研究センター 茨城県つくば市) において試験を行った. 本論文では, 特に記載のない限り試験年次を収穫年で表すものとする. 品種は長野県育成の六条オオムギ品種「シュンライ」を用いた. 栽培は 1/5000 a ポットを用いて播種から開花盛期までは屋外で行い, 開花盛期以降は温度処理を行うために自然 / 人工光併用型人工気象室で行った. 基肥は 14-14-14 化成肥料 (N:14%, P₂O₅:14%, K₂O:14%) を 2 g / ポットとし, 播種前に施用した. 追肥は行わなかった. 播種は 2016 年 11 月 15 日, 2017 年 11 月 13 日に行い, 1 ポットに 6 粒を円形に播種した. 出芽後に補植を行い, 6 個体 / ポットになるよう調整した. 水管理は, 播種から出芽までは 2 日に 1 度灌水を行い, 出芽から温度処理開始日までは天水管理とした.

温度処理区は, 昼間高温 (以下 HD) 区: 25°C / 9°C, 夜間高温 (以下 HN) 区: 20°C / 14°C, 標準気温 (以下 CT) 区: 20°C / 9°C とし, 1 処理区当たり 3 ポットで, 各ポットを反

復とした. 温度処理は開花盛期に開始し, 午前 6 時および午後 6 時に昼夜温度および明暗条件を切り替えた. また, 乾燥状態にならないように 2~3 日に 1 度灌水した.

サンプリングは成熟期に行った. 粒および穂首の黄化をもって成熟期とみなし, 植物体を地際から採取した. 植物体は風通しの良い屋内で十分に自然乾燥させてから, 脱芒・脱粒を行い, 2.2 mm の縦目篩にかけて篩上の子実を整粒として整粒数を測定した. 整粒 1 粒重は各ポット 60~200 粒の整粒の重さを 1 粒ずつ測定し平均した. 子実の水分含有量は米麦水分計 (ライスタ m, ケット科学研究所) を用いて行い, 整粒 1 粒重は乾物換算値となるように補正した. 硝子率の測定には穀粒判別器 (RN-840, ケット科学研究所) を用いて 1 ポット当たり 2 回測定し, $\{(\text{半硝子質粒数} \times 0.5) + \text{硝子質粒数}\} / \text{全粒数} \times 100$ の式で算出した. また, 整粒および茎葉は 80°C で 3 日間通風乾燥後に粉碎し, 元素分析装置 (JM3000N/CN, ジュイ・サイエンス・ラボ) で窒素 (N) 含有率および炭素 (C) 含有率を測定した. 得られた窒素含有率に換算係数 5.83 (FAO 1970) を乗じて子実タンパク質含有率を算出した. さらに, 同じ子実粉碎物を用いて Okamura ら (2016) の方法に準拠してデンプン含有率を測定した. 整粒 1 粒当たりの窒素, 炭素, タンパク質またはデンプン含有量は, 整粒 1 粒重にそれぞれの含有率を乗じて求めた. ポット当たりのタンパク質またはデンプン含有量は, ポット当たりの整粒重にそれぞれの含有率を乗じて求めた. 2017 年においては HD 区・CT 区の強勢穂 1 穂の中央部に着生した主列の粒 1~2 粒について, 走査型電子顕微鏡 (S-3400N, Type II クールステージ付, 日立ハイテクノロジーズ, 以下 SEM) を用いて, 無処理かつ低真空条件 (80 Pa) で粒の横断面を観察した. 観察部位は穀皮と粒中央の中間付近とした.

2. 昼間高温条件下での登熟過程における子実成分の蓄積推移の検討 (試験 2)

2019 年 / 2020 年 (以下 2020 年) に, 農業・食品産業技術総合研究機構中日本農業研究センター上越研究拠点 (新潟

第2表 登熟期間の高温処理が硝子率、整粒数、整粒1粒重および子実成分に及ぼす影響（2017, 2018年）.

年次	処理	硝子率 (%)	整粒数 (粒/ポット)	整粒1粒重 (DW, mg)	タンパク質含有率 (%)	デンプン含有率 (%)	ポット当たり		整粒1粒当たり	
							タンパク質含有量 (mg)	デンプン含有量 (mg)	タンパク質含有量 (mg)	デンプン含有量 (mg)
2017	HD	48.8 ^a	451 ^a	28.8 ^b	7.3 ^a	55.1 ^a	944 ^b	7127 ^b	2.10 ^a	15.8 ^b
	HN	26.9 ^b	535 ^a	30.2 ^{ab}	6.8 ^a	57.3 ^a	1087 ^a	9282 ^a	2.04 ^a	17.3 ^{ab}
	CT	32.7 ^b	483 ^a	30.8 ^a	6.4 ^a	58.9 ^a	951 ^b	8736 ^{ab}	1.97 ^a	18.1 ^a
2018	HD	74.5 ^a	368 ^b	30.5 ^a	8.2 ^a	68.0 ^a	918 ^a	7645 ^a	2.50 ^a	20.7 ^a
	HN	57.0 ^a	455 ^{ab}	31.8 ^a	7.0 ^a	54.8 ^a	1011 ^a	7919 ^a	2.23 ^a	17.5 ^a
	CT	58.8 ^a	486 ^a	31.8 ^a	6.9 ^a	62.5 ^a	1073 ^a	9613 ^a	2.22 ^a	20.0 ^a
平均	HD	61.7 ^a	409 ^a	29.6 ^b	7.8 ^a	61.5 ^a	931 ^a	7386 ^a	2.30 ^a	18.3 ^a
	HN	42.0 ^b	495 ^a	31.0 ^{ab}	6.9 ^a	56.0 ^a	1049 ^a	8600 ^a	2.13 ^a	17.4 ^a
	CT	45.8 ^b	484 ^a	31.3 ^a	6.7 ^a	60.7 ^a	1012 ^a	9174 ^a	2.09 ^a	19.1 ^a
分散分析	処理	*	ns	*	†	ns	ns	ns	ns	ns
	年次	**	ns	*	ns	ns	ns	ns	*	ns
	年次×処理	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

HD：昼間25℃/夜間9℃，HN：昼間20℃/夜間14℃，CT：昼間20℃/夜間9℃

*：P<0.05，**：P<0.01，†：P<0.1で有意差あり（分散分析）.

異符号間で有意差あり（年次、品種毎、P<0.05，Tukey法）.

整粒1粒当たりのタンパク質またはデンプン含有量は、整粒1粒重とそれぞれの含有率との積.

整粒1粒重、タンパク質含有量およびデンプン含有量は全て乾物重換算値.

ポット当たりのタンパク質またはデンプン含有量は、ポット当たりの整粒重とそれぞれの含有率との積.

県上越市)において試験を行った。品種は「シュンライ」を用いた。基肥入り園芸培土(げんきくん1号、片倉コープアグリ、N：200 mg L⁻¹，P₂O₅：3750 mg L⁻¹，K₂O：150 mg L⁻¹)を1/5000 aポットに充填し、1ポットに6粒を円形に播種した。播種後の管理は試験1と同様に行った。

温度処理はHD区(25℃/9℃)、CT区(20℃/9℃)の2処理とし、試験1と異なる自然光型人工気象室(コイトトロン4S-135A特殊型、コイト電工)で開花盛期に処理を開始した。昼夜温度は午前6時および午後6時に切り替えた。

分析には、穂の中央の穎花が開花した日を開花日として、開花後日数(DAA)0, 5, 12, 19, 26, 33, 41の穂を穂首で切断後、小穂段数を基に上・中・下に3等分し、液体窒素で凍結後に-80℃で保存したサンプルを用いた。1粒重は凍結乾燥したのちに測定した。デンプン含有量、可溶性糖含有量、N含有量分析には1粒重測定後に粉碎した子実を供試した。デンプン含有量の分析は試験1と同様に行った。可溶性糖含有量の分析は、Okamuraら(2016)の方法で可溶性糖を抽出したのち、Fructanase(イヌリナーゼ&レバナーゼ)を加えて40℃で30分反応させ、その後はF-kit #716,260(ロシュ・ダイアグノスティクス株式会社)とマイクロプレートリーダー(EPOCH2TC, BioTek Instruments)を用いて行った。N含有量は試験1と同様に測定した。硝子率は、登熟期間中に1度もサンプリングを行わなかったポットの植物体をすべて採取し、試験1と同様に調整、測定を行った。また、12 DAAでは着生部位毎のサンプルとは別に各処理につき1穂をサンプリングして液体窒素で凍結後に、穂中央からやや上部に着生した主列の粒について

試験1と同様に胚乳の形態を観察した。

3. 統計解析

統計処理ソフト(JMP11.0, SAS Institute Inc.)を用いて、2分散分析・Tukeyの多重比較検定を行った。なお、硝子率、タンパク質含有率、デンプン含有率、C含有率、N含有率に関してはarcsine変換を行った後に統計解析を行った。

結 果

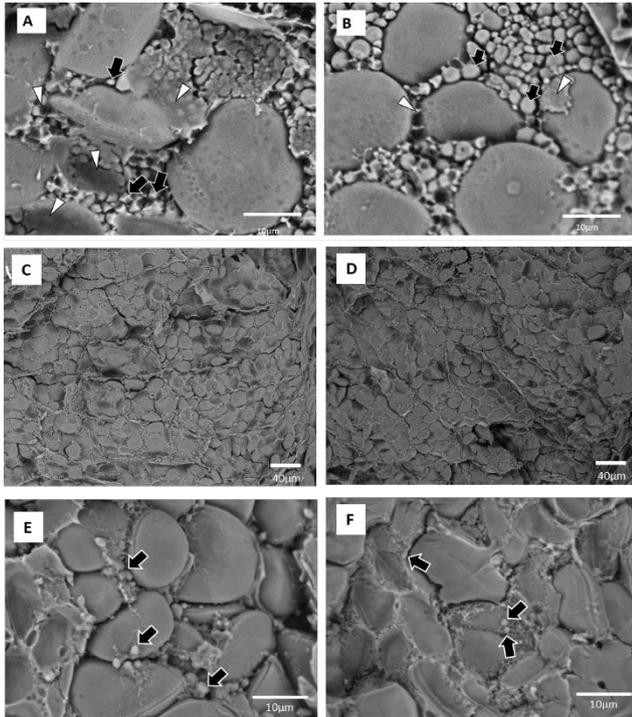
1. 昼間または夜間の高温条件下での登熟が硝子率に及ぼす影響の検討(試験1)

人工気象室の各処理区の日平均気温はHD区：17.0℃、HN区：17.0℃、CT区：14.4℃であった。各処理区の登熟日数を第1表に示した。HD区はCT区に比べ7~8日登熟日数が短かった。また、HN区もCT区に比べ3~4日登熟日数が短かった。

硝子率および成熟期の子実成分を第2表に示す。硝子率は2017年で26.9~48.8%だったが2018年では57.0~74.5%と有意な年次間差が認められた。また有意な処理間差が認められ、HD区でCT区、HN区より硝子率が高かった。子実のタンパク質含有率はHD区で高かった。整粒1粒重は、処理間差が認められ、HD区はCT区より有意に小さかった。また、CT区、HN区と比べてHD区では、ポット当たりのタンパク質含有量およびデンプン含有量は低い傾向がみられた。CT区、HN区と比べてHD区では、整粒数は少ない傾向が、整粒1粒当たりタンパク質含有量は多い傾向がみられた。整粒1粒当たりのデンプン含有量は

2017年においてHD区でCT区, HN区と比べて有意に少なかったが, 2018年では処理間で有意差は認められなかった。

子実横断面のSEM観察の結果, HD区ではCT区より小粒デンプンが小さくなる傾向がみられ, 不整形の微細デンプン粒として蓄積している様子が観察された(第2図A, B)。またHD区ではプロテインマトリクスが発達している部分



第2図 「シュンライ」の胚乳微細構造。

A (HD: 昼間 25℃ / 夜間 9℃), B (CT: 昼間 20℃ / 夜間 9℃): 成熟期 (2017年, 倍率: 1000倍)

C (HD: 昼間 25℃ / 夜間 9℃), D (CT: 昼間 20℃ / 夜間 9℃): 成熟期 (2017年, 倍率: 250倍)

E (HD: 昼間 25℃ / 夜間 9℃), F (CT: 昼間 20℃ / 夜間 9℃): 12 DAA (2020年, 倍率: 2500倍)

黒い矢印は小粒デンプンを表す。

白い矢頭はプロテインマトリクスを表す。

が観察された(第2図A, B)。さらに, 第2図C, Dの画像を用いて, 大粒デンプンを各粒について可視部分の最大長を無作為に40~55個測定したところ, 平均値はHD区で21.9μm, CT区で19.1μmとなり, HD区で大粒デンプンの最大粒径が有意に大きかった($P < 0.01$, t検定)。

2. 昼間高温条件下での登熟過程における子実成分の蓄積推移の検討(試験2)

人工気象室の各処理区の日平均気温はHD区: 18.2℃, CT区: 13.3℃で, HD区では一時的に31℃に達する日があった。登熟日数はHD区でCT区より15日短かった(第1表)。

2020年において, 成熟期の整粒の硝子率, 整粒1粒重および子実成分は2017, 2018年と同様の傾向を示し, HD区でCT区と比べて硝子率が上昇し, 整粒数が減少し, タンパク質含有率および整粒1粒当たりタンパク質含有量が増加した(第3表)。登熟期間中の粒の着生部位別の1粒当たり粒重, N含有量, C含有量, デンプン含有量, 可溶性糖含有量を第3図に, N含有率, デンプン含有率, 可溶性糖含有率を第4図に示す。いずれの部位においても, 1粒当たりの粒重, N含有量, C含有量, デンプン含有量は12 DAA以降にHD区でCT区と比べて高い傾向がみられ, この傾向は穂上部や穂中央部の粒でより顕著であった。一方で1粒当たりの可溶性糖含有量は12 DAA以降にHD区でCT区と比べて低くなる傾向がみられた。N含有率においては, いずれの部位・時期においても有意差が認められなかった。デンプン含有率は, いずれの部位においても, 12 DAA以降にHD区でCT区と比べて高く, 可溶性糖含有率は低くなる傾向がみられた。子実に転流するNとCの関係性を明らかにするため, 1粒当たりNとC含有量の変化量の比($\Delta N / \Delta C$)を時期別に算出した(第4表)。 $\Delta N / \Delta C$ は19 DAA~26 DAAの間に有意な処理間差がみられ, HD区でCT区よりも高く, 0 DAA~成熟期までの $\Delta N / \Delta C$ はHD区でCT区より高かった(第4表)。積算気温をベースに考えると, HD区の19~26 DAA(積算気温345~473℃), CT区では26~33 DAA(積算気温345~438℃)に相当する

第3表 登熟期間の高温処理が「シュンライ」の硝子率および子実成分に及ぼす影響(2020年)。

処理	硝子率 (%)	整粒数 (粒/ポット)	整粒1粒重 (DW, mg)	タンパク質含有率 (%)	デンプン含有率 (%)	ポット当たり		整粒1粒当たり	
						タンパク質含有量 (mg)	デンプン含有量 (mg)	タンパク質含有量 (mg)	デンプン含有量 (mg)
HD	71.9	501	36.7	8.7	44.7	1752	7990	3.19	16.3
CT	59.2	664	37.5	6.1	40.9	1581	9411	2.28	15.3
t検定	†	†	ns	*	ns	*	ns	*	ns

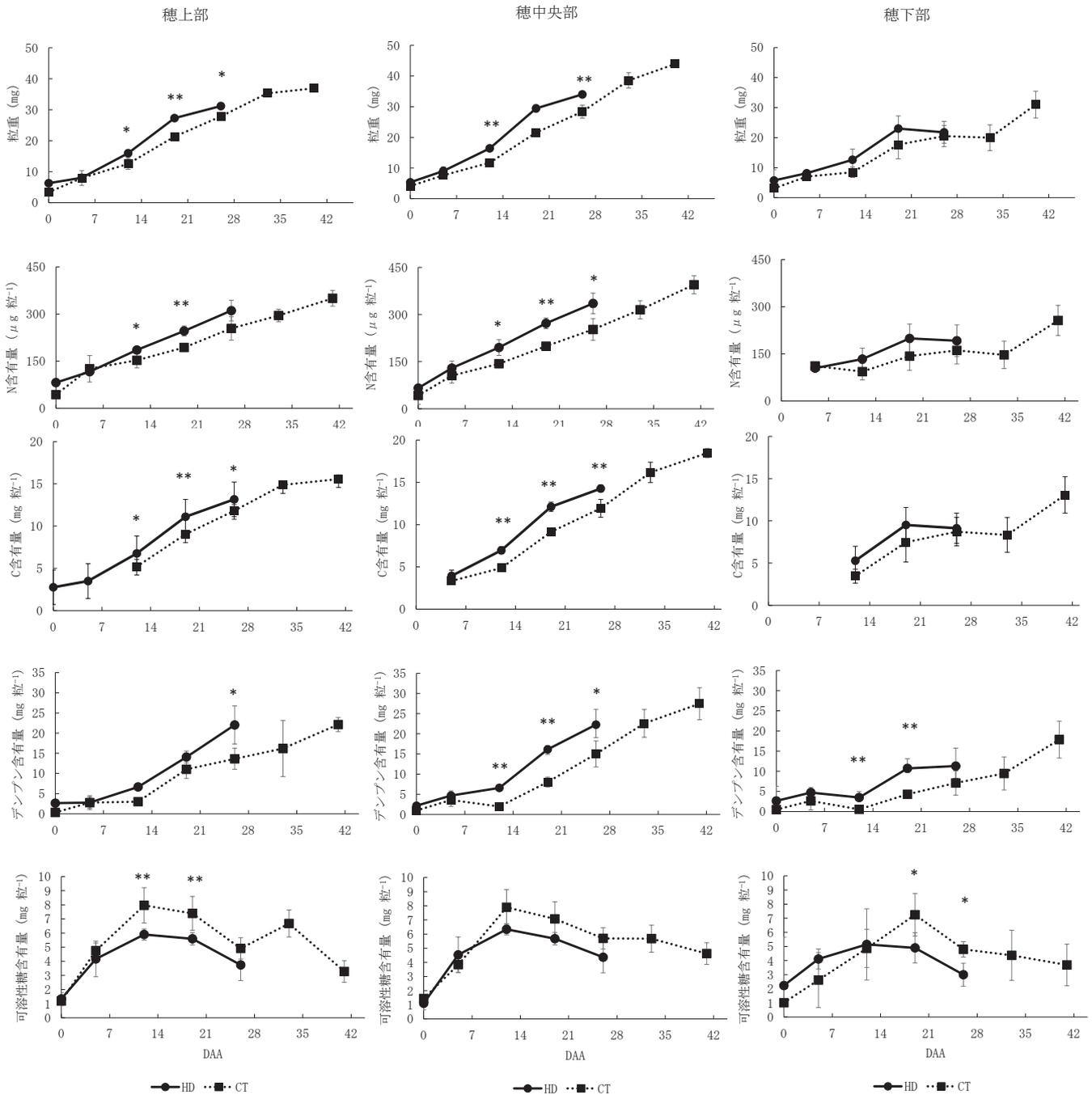
HD: 昼間 25℃ / 夜間 9℃, CT: 昼間 20℃ / 夜間 9℃

*: $P < 0.05$, †: $P < 0.1$ で有意差あり(t検定)。

整粒1粒当たりのタンパク質またはデンプン含有量は, 整粒1粒重とそれぞれの含有率との積。

整粒1粒重, タンパク質含有量およびデンプン含有量は全て乾物重換算値。

ポット当たりのタンパク質またはデンプン含有量は, ポット当たりの整粒重とそれぞれの含有率との積。



第3図 高温処理による1粒重と1粒当たり成分含有量の推移への影響 (2020年).

HD: 昼間 25℃ / 夜間 9℃, CT: 昼間 20℃ / 夜間 9℃.

*: P < 0.05, **: P < 0.01 で有意差あり (t 検定).

0 DAA では t 検定を行っていない.

エラーバーは標準偏差を表す.

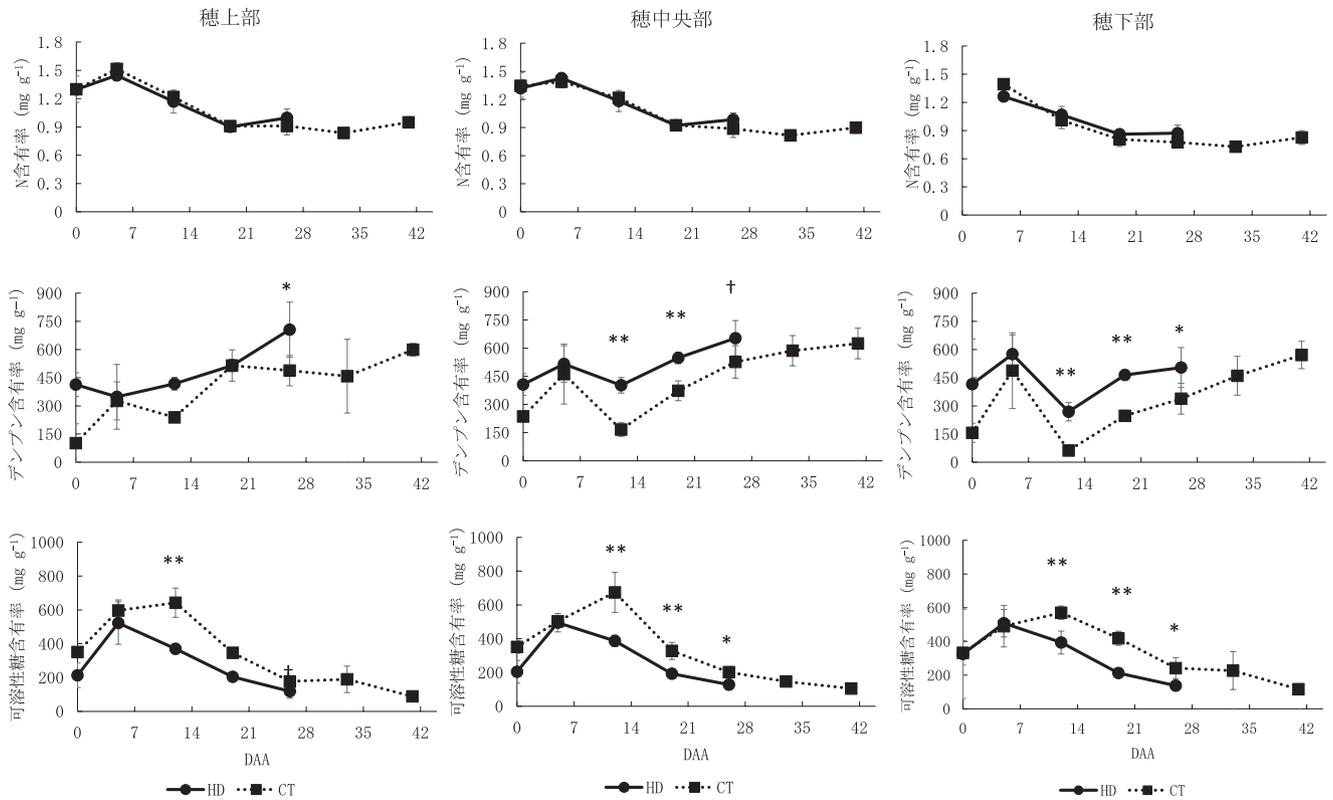
穂下部の N 含有量の 0 DAA は欠損値.

穂上部の C 含有量の CT の 0 DAA および 5 DAA, 穂中央部の C 含有量の 0 DAA, 穂下部の C 含有量の 0 DAA および 5 DAA は欠損値.

1 粒重および各成分含有量は全て乾物重換算値.

と考えられるが、この時期で比較した場合でも $\Delta N/\Delta C$ は HD 区で CT 区より高かった (第4表). 葉の N 含有率は HD 区において CT 区よりも早期に低下した (第5図).

SEM では 12 DAA において、いずれの区でも小粒デンプンが観察され (第2図 E, F), 小粒デンプンは HD 区で CT 区より大きく、多い傾向がみられた.



第4図 高温処理による子実デンプン、可溶性糖およびN含有率の推移への影響 (2020年).

HD: 昼間 25°C / 夜間 9°C, CT: 昼間 20°C / 夜間 9°C.

*: P<0.05, **: P<0.01, †: P<0.1 で有意差あり (t 検定).

エラーバーは標準偏差を表す.

0 DAA は統計解析未実施.

穂下部の N 含有率の 0 DAA は欠損値.

第4表 登熟期間の高温処理が時期別 ΔN/ΔC に与える影響 (2020年).

処理	部位	0~5 DAA	5~12 DAA	12~19 DAA	19~26 DAA	26~33 DAA	33~40 DAA	0 DAA~成熟期
HD	上	0.048	0.021	0.014	0.031	-	-	0.087
	中	0.036	0.021	0.015	0.028	-	-	0.072
CT	上	0.029	0.011	0.011	0.020	0.013	0.108	0.062
	中	0.032	0.024	0.013	0.018	0.014	0.035	0.042
分散分析	処理	ns	ns	ns	*	-	-	†
	部位	ns	ns	ns	ns	-	-	†
	処理×部位	ns	ns	ns	ns	-	-	-

HD: 昼間 25°C / 夜間 9°C, CT: 昼間 20°C / 夜間 9°C

値は ΔN/ΔC の平均値を表す. ΔN/ΔC は、当該期間の 1 粒当たり N 含有量増加量を期間の 1 粒当たり C 含有量増加量で除して算出した.

例: 0~5 DAA の ΔN/ΔC = (5 DAA の 1 粒当たり N 含有量 - 0 DAA の 1 粒当たり N 含有量) / (5 DAA の 1 粒当たり C 含有量 - 0 DAA の 1 粒当たり C 含有量).

部位別で下位の粒はデータなし.

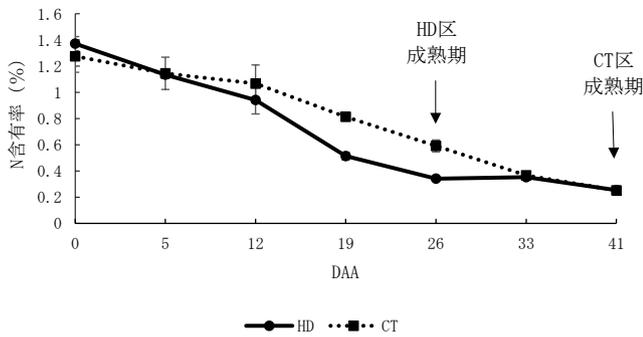
*: P<0.05, †: P<0.1 で有意差あり.

考 察

1. 「シュンライ」における高温処理によるタンパク質含有率、硝子率の上昇とその要因

本研究の結果から、「シュンライ」は昼間の高温で硝子

率が上昇することが明らかになった. 硝子率はタンパク質含有率との間に正の相関があることが報告されており (早乙女ら 1991, 水上・小林 1993, 塔野岡ら 2010, 山口ら 2015, 沖山ら 2021), 本研究でも成熟期における整粒のタンパク質含有率が HD 区で CT 区や HN 区より高かった (第



第5図 開花期から成熟期における葉身のN含有率変化(2020年)。
HD: 昼間25℃/夜間9℃, CT: 昼間20℃/夜間9℃。
エラーバーは標準偏差を表す。

2表, 第3表) ことが, 硝子率上昇に繋がったと考えられる。タンパク質含有率が増加した要因として, 開花盛期に処理を開始したHD区では, 開花の遅い穎花で高温による不稔もしくは登熟停止が発生した可能性があり, その結果整粒数が減少して1粒当たりに転流するタンパク質が増加したと推察される。

試験2では, 登熟の初期にHD区でCT区よりデンプンの蓄積量が多く, 可溶性糖含有量が少なかった。35℃以上の高温ではデンプン合成酵素の活性低下(Hawker and Jenner 1993)や失活(Thitisaksakulら2012)がみられるが, 本研究で行った25℃程度の高温処理では逆にデンプン合成酵素の活性上昇が起きたことが示唆された。一方でHD区ではCT区よりも葉の12DAA以降のN含有率の低下が早く(第5図), 葉の老化が早まっていることが示唆された。タンパク質分解酵素の活性は高温によって顕著に高まり, 生葉の葉面積, 光合成能力の低下を加速する(Al-Khatibら1984)。HD区では温度上昇によって葉の老化が早まり, 同化産物の転流およびデンプン合成が早期に停止して登熟期間が短縮した(第1表)と考えられる。HD区では高温によるデンプン合成速度の増加に対して, 葉の老化による登熟期間の短縮(第1表)の影響が大きかったため, 成熟期にはポット当たりのデンプン含有量がCT区に比べて少なくなり, 1粒重が減少したと考えられる(第2表, 第3表)。一方で, 登熟期に子実へ転流するNとCの関係性を両者の変化量の比($\Delta N/\Delta C$)から検討すると, HD区の方がCT区より $\Delta N/\Delta C$ が高かった(第4表)。井上・奥村(2017)は, 登熟期前半の遮光により子実への窒素の転流に対して同化産物の転流量が少なくなってタンパク質含有率が上がり, プロテインマトリクスの発達を促すことで硝子率が高まったとしている。本研究においても同様に, 子実の窒素/炭水化物比の増加したことで, タンパク質の絶対量だけでなく, 相対量も増加して硝子率が増加したと考えられる。

本研究では「シュンライ」において, 昼間の高温は硝子率の上昇を引き起こすが, 夜間の高温は硝子率の上昇に繋がらないことを明らかにした(第2表)。HN区では整粒数が減少しなかった(第2表)ため, 整粒1粒当たりタン

パク質含有量がHD区ほど増加せず, かつ整粒1粒重の減少程度も小さかったことが, 硝子率がCT区との間に差がみられなかった要因と推察された。

2. デンプン粒の変化が硝子率に及ぼす影響

オオムギのデンプン粒は大粒デンプン(A粒: 10~35 μ m)と14DAA頃から観察される小粒デンプン(B粒: <10 μ m)に大別される(Parker 1985, McDonaldら1991)。本研究では, HD区でCT区に比べて小粒デンプンが小型化し, 不整形の微細デンプン粒として蓄積されていること, また大粒デンプンが大型化していることがSEMにより観察された(第2図A, B)。コムギにおいて, 高温はA粒とB粒の数と大きさに影響する(Thitisaksakulら2012)。また, 37/17℃の高温はB粒の発生を抑制しA粒の大型化を引き起こし, 結果としてA/B粒の総体積比率を高める(Hurkmanら2003)。本研究では12DAA時点でCT区, HD区両方において小粒デンプンが確認されたが(第2図E, F), HD区でCT区より多く, 大きい傾向がみられたため, 小粒デンプン形成開始時期は, 同時期もしくはHD区がCT区より早かった可能性がある。しかしHD区では高温によって同化産物の転流が止まることで小型のまま成熟期を迎えると推察される。一方で登熟初期から蓄積する大粒デンプン(Parker 1985)は初期のデンプン合成速度増加によって大型化した。さらに本研究において開花後の時期別の $\Delta N/\Delta C$ は, 全体を通してHD区でCT区より高い傾向がみられ, 特に19~26DAAではHD区でCT区より有意に高かった(第4表)。つまりHD区では登熟後半にデンプン蓄積速度が減速して小粒デンプンが小型化する一方で, タンパク質の蓄積が直線的に進み(第3図), 大型化した大粒デンプン粒間の空隙にプロテインマトリクスが発達したことで(第2図A), 硝子率が上昇したと推察される。一方, HN区ではCT区と比べて硝子率の上昇はみられなかった(第2表)。この要因として, HN区では大粒デンプンの大型化がみられず, 小粒デンプンがHD区ほど小型化しなかった(データ省略)ことが影響した可能性がある。

3. まとめ

本研究により, 昼間の穏やかな高温により「シュンライ」の硝子率が上昇することが明らかになった。25℃程度の気温はオオムギの登熟期間においてしばしば観測される。また, 地球温暖化により, 1850~1900年と比べた2080~2100年における世界の平均気温は1.0~5.7℃上昇することが予想されており(Ariasら2021), 登熟期間の高温によるオオムギの品質低下は今後さらに問題となるおそれがあることから, 本研究で得られた知見は生産現場における硝子率の上昇要因解明の足掛かりとなると考えられる。高温による硝子率上昇は, 整粒数減少に伴う整粒1粒当たりのタンパク質含有量の増加および登熟期 $\Delta N/\Delta C$ の増加による, タンパク質含有率の上昇が主要因と推察された。一方で登熟の早期化により胚乳のデンプンおよび細胞質タンパ

ク質の蓄積パターンが変化し、大粒デンプンの大型化など胚乳の微細構造が変化することが確認され、この変化が硝子率の上昇に関わる可能性が示唆された。ただし、本研究で示された硝子率の変動は、NとC両方のシンク/ソースのバランスが関わるために高温の時期や程度によって異なる可能性がある。今後は実際の圃場において昼間の高温による硝子率の上昇について検証を行うとともに、高温の時期および程度の影響や品種間差についても検証する必要がある。加えて、本研究の結果から夜間の高温により硝子率が上昇しないことが示されたが、白度や砕粒率などの精麦品質に及ぼす影響を検討する必要がある。

謝辞：本研究の一部は、農研機構の育児中における研究支援要員雇用経費補助を受けて行った。

引用文献

- Al-Khatib, K. and Paulsen, G.M. 1984. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Physiol. Plant.* 61: 363-368.
- Arias, P.A., Bellouin, N., Coppola, E., Jones, R.G., Krinner, G., Marotzke, J., Naik, V., Palmer, M.D., Plattner, G.K., Rogelj, J., Rojas, M., Sillmann, J., Storelmo, T., Thorne, P.W., Trewin, B., Achuta Rao, K., Adhikary, B., Allan, R.P., Armour, K., Bala, G., Barimalala, R., Berger, S., Canadell, J.G., Cassou, C., Cherchi, A., Collins, W., Collins, W.D., Connors, S.L., Corti, S., Cruz, F., Dentener, F.J., Dereczynski, C., Di Luca, A., Diongue Niang, A., Doblaz-Reyes, F.J., Dosio, A., Douville, H., Engelbrecht, F., Eyring, V., Fischer, E., Forster, P., Fox-Kemper, B., Fuglested, J.S., Fyfe, J.C., Gillett, N.P., Goldfarb, L., Gorodetskaia, I., Gutierrez, J.M., Hamdi, R., Hawkins, E., Hewitt, H.T., Hope, P., Islam, A.S., Jones, C., Kaufman, D.S., Kopp, R.E., Kosaka, Y., Kossin, J., Krakovska, S., Lee, J.Y., Li, J., Mauritsen, T., Maycock, T.K., Meinshausen, M., Min, S.K., Monteiro, P.M.S., Ngo-Duc, T., Otto, F., Pinto, I., Pirani, A., Raghavan, K., Ranasinghe, R., Ruane, A.C., Ruiz, L., Sallée, J.B., Samset, B.H., Sathyendranath, S., Seneviratne, S.I., Sörensson, A.A., Szopa, S., Takayabu, I., Tréguier, A.M., van den Hurk, B., Vautard, R., von Schuckmann, K., Zaehle, S., Zhang, X., and Zickfeld, K. 2021. Technical Summary. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Huang, M., Leitzell, K., Lonnoy, E., Matthews, J.B.R., Maycock, T.K., Waterfield, T., Yelekçi, O., Yu, R., and Zhou, B. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 33-144.
- FAO 1970. Amino acid content of foods and biological data on proteins. *Nutritional Studies*, No.24. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome. <https://www.fao.org/3/ac854t/AC854T03.htm#chI.I.1> (2022年7月1日閲覧)。
- García, G.A., Serrago, R.A., Dreccer, M.F. and Miralles, D. J. 2016. Post-anthesis warm nights reduce grain weight in field-grown wheat and barley. *Field Crops Res.* 195: 50–59.
- 服部誠・佐藤徹・田村隆夫・市川岳史・田村良浩 2007. 越冬後追肥が大麦「ファイバースノウ」の品質および収量に与える影響。北陸作報 42: 93-96.
- Hawker, J.S. and Jenner, C.F. 1993. High Temperature affects the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. *Aust. J. Plant Physiol.* 20: 197-209.
- 星川清親・富永英子. 1988. 二条オオムギにおける硬質粒(ガラス粒)について。日作紀 57 (別2): 107-108.
- Hurkman, W.J., McCue, K.F., Altenbach, S.B., Korn, A., Tanaka, C.K., Kothari, K.M., Johnson, E.L., Bechtel, D.B., Wilson, J.D., Anderson, O.D. and DuPont, F.M. 2003. Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm. *Plant Sci.* 164: 873-881.
- 池永幸子・野村幹雄・細川寿 2010. 大麦粒の1穂内における粒重と品質との関係について。日作紀 79(別1): 234-235.
- 井上健一・奥村華子 2017. 大麦の硝子質粒発生に及ぼす要因についてII. 登熟前半の遮光の影響。北陸作報 52: 52-54.
- McDonald, A.M.L., Stark, J.R., Morrison, W.R. and Eliss, R.P. 1991. The Composition of Starch Granules from Developing Barley Genotypes. *J.Cereal Sci.* 13: 93-112.
- 水上ゆかり・小林恭一 1993. 大麦の精麦加工適性と原麦の性状(硝子質割合, 粒厚)との関係。北陸作報 28: 66-68.
- 森田敏・白土宏之・高梨純一・藤田耕之輔 2002. 高温が水稲の登熟に及ぼす影響－高夜温と高昼温の影響の違いの解析－。日作紀 71: 102-109.
- 中村和弘・細野哲・上原泰・牛山智彦 2008. 六条オオムギの精麦白度関連形質の要因解析と品種特性。育種学研究 10: 49-55.
- Okamura, M., Hashida, Y., Hirose, T., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2016. A simple method for squeezing juice from rice stems and its use in the high-throughput analysis of sugar content in rice stems. *Plant Prod. Sci.* 19: 309-314.
- 沖山毅・柳澤貴司・長嶺敬・大山亮・関和孝博・加藤常夫 2021. 食用オオムギ品種シュンライにおける硝子率とβ-グルカン含有率の変動要因解析と施肥法による両品質の制御。日作紀 90: 194-205.
- Parker, M.L. 1985. The relationship between A-type and B-type starch granules in the developing endosperm of wheat. *J. Cereal Sci.* 3: 271-278.
- 早乙女和彦・星川清親・伊藤浩・宮川三郎 1991. 醸造用二条オオムギの硬質粒に関する研究。栃木農研報 38: 37-58.
- Savin, R., Stone, P.J. and Nicolas, M.E. 1996. Response of grain growth and malting quality of barley to short periods of high temperature in field studies using portable chambers. *Aust. J. Plant Physiol.* 47: 465-477.
- Stone, P.J., Gras, P.W. and Nicolas, M.E. 1997. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. III. Grain protein composition and dough properties. *J. Cereal Sci.* 25: 129-141.
- Thitisaksakul, M., Jiménez, R.C., Arias, M.C. and Beckles, D.M. 2012. Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition. *J. Cereal Sci.* 56: 67-80.
- 塔野岡卓司・河田尚之・吉岡藤治・乙部千雅子. 2010. 黒ボク土がオオムギの精麦品質に及ぼす影響－灰色低地土水田と黒ボク土畑におけるオオムギ精麦品質の差異－。日作紀 79: 296-307.
- 柳原元一・星川清親・飯沼千史. 1991. 六条オオムギのガラス質粒発生におよぼす追肥量および追肥時期の影響。日作東北支部報 34: 45-46.
- 山口憲一・辻田泉・木村浩・水口聡・兼頭明宏・池田達哉・長嶺敬 2015. ハダカムギ‘マンネンボシ’の硝子率に対する種子比重の寄与。日作紀 84: 271-278.

Influence of Moderately High Temperatures during Grain Filling on Glassy Grain Rate of Six-rowed Barley Variety ‘Shunrai’

Natsumi OKAMURA¹⁾, Hiroko SAWADA¹⁾, Masato TAIRA²⁾, Rina SHINJO³⁾, Masaki OKAMURA¹⁾, Yumi SHIMAZAKI¹⁾, Masako SEKI¹⁾ and Tatsuya IKEDA⁴⁾ (¹⁾*Central Region Agricultural Research Center, NARO, 1-2-1, Inada, Joetsu, Niigata 943-0193, Japan;* ²⁾*Kyushu-Okinawa Agricultural Research Center, NARO;* ³⁾*Grad. Sch. of Bioagr. Sci., Nagoya Univ.;* ⁴⁾*Western Region Agricultural Research Center, NARO*)

Abstract: For barley pearling in Japan, glassy grain rate is an important quality factor. However, the relationship between glassy grain rate and temperature has not been clarified. We investigated the effects of moderately high daytime and nighttime temperatures during the ripening period on the glassy grain rate of barley using phytotrons. The barley variety ‘Shunrai’ was tested under three conditions: high daytime temperature (HD: 25°C / 9°C), high nighttime temperature (HN: 20°C / 14°C), and control (CT: 20°C / 9°C) in 2016/2017 and 2017/2018. The HD group showed an increase in the glassy grain rate. This was possibly due to the decrease in grain weight and increase in grain protein content. The HN group did not show any decrease in grain weight or increase in grain protein content, and the glassy grain rate was similar to that in the CT group. Based on these results, we investigated the trends of starch, soluble sugars, N, and C content in the seed during the ripening process in the HD and CT groups in 2019/2020. Accumulation of starch and N was accelerated during the first half of ripening in the HD group, but the final starch synthesis per individual plant was reduced because the ripening period was shortened. The ratio of change in N content to C content ($\Delta N/\Delta C$) from flowering to physiological maturity increased. Protein content per grain increased in the HD group. Furthermore, electron microscopic observation of the endosperm in the HD group revealed that large starch granules became larger while small starch granules became smaller. These results suggest that the increase in glassy grain rate due to high daytime temperatures is mainly due to changes in the accumulation pattern of starch and cytoplasmic proteins in the endosperm and the accumulation of more cytoplasmic proteins. This study may serve as a stepping stone to understanding the factors that increase the glassy grain rate in barley production sites.

Key words: Barley, Glassy grain rate, Grain filling, High temperature, Protein content.
