

博士論文

気候変動下のイネ乾物生産における表現型可塑性の品種特性

2021 年 3 月

岩手大学大学院連合農学研究科

生物生産科学専攻

舩谷 悠祐

Yusuke MASUYA

## 目次

第1章 緒言 .....	1
第2章 イネ品種群の乾物生産特性の評価 .....	6
2.1 緒言 .....	6
2.2 材料及び方法 .....	7
2.3 結果 .....	8
2.3.1 気象要素および乾物生産の年次変動 .....	8
2.3.2 乾物重の種間差と規定要因 .....	9
2.4 考察 .....	10
2.4.1 乾物生産の年次間変動 .....	10
2.4.2 単位葉面積あたりの乾物生産能力の種間差 .....	10
2.4.3 葉面積の種間差 .....	11
第3章 高 CO <sub>2</sub> 環境に対する表現型可塑性 .....	25
3.1 緒言 .....	25
3.2 材料及び方法 .....	26
3.3 結果 .....	27
3.3.1 気象および CO <sub>2</sub> 濃度の推移 .....	27
3.3.2 高 CO <sub>2</sub> 濃度処理が乾物生産に及ぼす影響 .....	27
3.4 考察 .....	29
3.4.1 乾物重の CO <sub>2</sub> 応答 .....	29
3.4.2 光合成 .....	30
3.4.3 葉面積の CO <sub>2</sub> 応答 .....	30
第4章 気温に対する表現型可塑性 .....	46
4.1 緒言 .....	46
4.2 材料および方法 .....	47
4.3 結果 .....	47
4.3.1 気象要素が乾物重に及ぼす影響 .....	47

4.3.2 乾物重の平均気温に対する応答 .....	47
4.4 考察 .....	48
4.4.1 乾物重の温度に対する応答 .....	48
4.4.2 単位葉面積あたりの乾物生産力 .....	49
4.4.3 葉面積の温度に対する応答 .....	49
<b>第5章 数理モデルによる乾物生産における表現型可塑性の定量的評価 .....</b>	<b>56</b>
5.1 序論 .....	56
5.2 モデルの構築 .....	56
5.2.1 SLA サブモデル .....	57
5.2.2 NAR サブモデル .....	57
5.2.3 乾物生産モデル .....	58
5.3. 結果 .....	58
5.3.1 パラメータ $\beta$ の決定 .....	58
5.3.2 パラメータ $\delta$ の決定 .....	59
5.3.3 モデルの予測精度 .....	59
5.4 考察 .....	59
5.4.1 モデルの適用範囲 .....	59
5.4.2 既存の乾物生産モデルとの比較 .....	60
<b>第6章 総合考察 .....</b>	<b>70</b>
6.1 気候変動下における作物生産の展望 .....	70
6.2 SLA の遺伝的改良による乾物生産の向上戦略 .....	71
6.3 今後の展望 .....	74
<b>摘要 .....</b>	<b>79</b>
<b>Summary .....</b>	<b>81</b>
<b>謝辞 .....</b>	<b>83</b>
<b>参考文献 .....</b>	<b>84</b>

## 第1章 緒言

世界の総人口は2050年には97億人に達すると予測され(United Nation, 2019)、これに伴って食料需要は大幅に増加すると予想されている。とりわけ、アジア・アフリカ地域は人口増加率が高いと予測されていることに加え、経済発展も進行することから食料需要の増大程度も大きく、これらの地域における食料生産性を増加させることが急務である。

アジア・アフリカ地域においてはイネが食用作物の重要な位置を占め、両地域では1600万haで7億3千万tが生産されている(FAO, 2018)。イネは水田での栽培が多く、他作物と比較すればその生産性は高位安定的であり、さらにイネの生産性を高めることは食料生産性を向上させる有効な手段である。

イネ生産を規定する耕地面積と単位土地面積あたりの収量の推移をみると、前者は1970年代の7.2億haをピークとして横ばい状態である。今後は、経済発展に伴う都市化によって面積の減少や、気候変動による砂漠化等で可用性が失われており将来はむしろ耕地面積が減少する可能性が高い。すなわち、今後は単位面積あたりの収量の増加に依拠したイネ増産を進める必要がある(Ziska et al. 2012)。

一方の単位土地面積あたりの収量は1960年代の「緑の革命」以降着実に増加を続け、イネでは1960年の $1.9 \text{ t ha}^{-1}$ から2019年の $4.7 \text{ t ha}^{-1}$ まで2.5倍もの増加をとげ、2010年代においても年間 $0.05 \text{ t/ha}$ の割合で増加を続けている。しかし、2050年までに現在から70%生産性を高める必要があるとの試算(FAO, 2009)を達成するには不十分である。加えて、今後は気候変動に伴って収量の不安定化が懸念され、その土地面積当たり収量、ひいては作物生産に対する影響は不確実性が非常に大きく、安定的に単位土地面積あたりの収量を増加させる戦略が求められる。

気候変動は、平均気温の上昇や降水パターンの変化、年次変動や極端気象の増加といった影響を介して食料生産にも負の影響を及ぼすことが懸念される。その一方、気温の上昇は生育を促進し、また大気中の $\text{CO}_2$ は植物の光合成の基質でありその増加は資源の富化となって収量およびバイオマスを増加させる可能性がある。すなわちイネ生産にとっては資源の増加ととらえることもでき、正の影響を与えることも期待される。

大気中の $\text{CO}_2$ 濃度は、1800年代まで250から270ppmで安定していたものの、産業革命以降急速に増加を続け、現在は400ppmに到達している。2050年にはさらに増加して600

から 700 ppm にまで達すると予測されている (Fisher et al. 2007)。現在よりも約 200ppm 高い 600 ppm で栽培した場合、イネの収量は平均 19%の増加がみられた。その程度には品種間差があり -31%から+71%までの間で変動がみられ (Moya ら 1998; Kim ら 2000; Baker ら 2003; Long et al; 2006; Yang ら 2006; Liu ら 2007; Shimono ら 2008; De Costa ら 2006; Bhattacharyya ら 2013; Tauze ら 2013; Hasegawa ら 2013; Zhu et al 2014; Zhu ら 2015; Zhang ら 2015)、CO<sub>2</sub>の増加に応じてバイオマス生産を増加させる性質、すなわち CO<sub>2</sub>に対する表現型可塑性は品種固有の特性であるといえる。

CO<sub>2</sub>をはじめとした温室効果ガスは温室効果の増大を介して気温を上昇させてきた。1880 年以降、世界平均地上気温は 2012 年までに平均 0.85°C上昇し、近年は特にそのペースが増大してきている。2050 年には 2005 年比で 0.4~2.6°C上昇すると予測されている (IPCC, 2015)。気温は、水分条件が十分である場合に、イネの生産ならびに生育を強く支配する要因の一つであり (de Vries et al., 1989)、その上昇は乾物生産を促進する増加することが期待される。しかしその応答は非線形で、適温までの穏やかな上昇は乾物生産を増加させるが、極端な上昇はむしろ減少させる (Luo, 2011)。その適温はバイオマス生産においては 26.5°C 程度と推定され (Krishnan et al. 2011・Baker and Allen 1993) 穏やかに昇温した環境下においては乾物生産の上昇がみられるものの、30°Cを超えるような場合はバイオマス生産の減少が観察されている (-16~-77%; Baker ら 1992、Manalo ら 1994、Oh-e ら 2007)。また、気温に対する乾物生産の応答すなわち表現型可塑性には品種間差があり (Horai ら 2014、Pasuquin ら 2013) 気温に対する表現型可塑性も品種固有の特性といえる。

気候変動下での作物生産を高めるための戦略として、作期や品種の変更による栽培的に適応することと、バイオマス生産における表現型可塑性を遺伝的に改良し、将来の気候下に適応した品種を開発することの 2 つが挙げられる。

作型や品種の変更による適応は、比較的短期間で適応ができ労力も少なく、実際に干ばつや障害型冷害の回避 (羽生ら, 1965) に利用されており、気候変動に対しても効果が期待される (Choi and Yoon, 2020)。しかし、気候変動が進展しつつある中で、安定的にその効果を発揮させることは困難であると考えられる。一方の遺伝的改良は、栽培的な適応と比較すれば長い年月を要し、しかも多大な労力を必要とするが、安定的に効果を発揮することができ生産能力を大幅に高める可能性がある。

これらのバイオマス生産における表現型可塑性を遺伝的に改良することは、持続的に単位土地面積あたりの生産能力を高める戦略の一つである。1960 年代の「緑の革命」は、窒素肥料の多投入と、窒素多投入下においても倒伏しにくく窒素資源の増加を効率的に収量に転換できる、半矮性形質をもつ品種を組み合わせることで劇的な収量の向上が達成された。今後の気候変動に対しても、気候変動による資源の富化と、その富化を効率よく利用するための形質、すなわち表現型可塑性を組み合わせることで生産を増加させることができると期待される。

乾物生産の表現型可塑性を遺伝的に改良するためには、(1) 乾物生産における表現型可塑性を規定する品種特性を明らかにすること、(2) その特性に優れた遺伝資源を選抜すること、また(3) 規定する遺伝的要因を明らかにすることが必要である。これまでの研究で、CO<sub>2</sub>、気温に対しては乾物生産における表現型可塑性が葉面積の表現型可塑性に規定されること (Baker ら 2000 ; Sakai ら 2006 ; Ainsworth 2008 ; Shimono ら 2009 ; Horai ら 2013 ; Hasegawa ら 2017) が明らかになっているものの、表現型可塑性を生み出すメカニズムや、その品種間差を規定する品種特性は未だ明らかではない。

その要因として、表現型可塑性を含めて品種特性を考えると、遺伝的に規定された形質に対する資源分配の大きさと、環境に対する変動のしやすさの両方が作用する、環境と遺伝子の交互作用があり複雑で解析が困難であることが挙げられる。さらにそれぞれに環境と遺伝子の交互作用をもつ諸形質が相乗的に作用した結果として乾物生産における表現型可塑性が発現していると考えられ、解析が難しい。

このような複雑な形質である乾物生産における表現型可塑性を明らかにするうえで、乾物生産を葉面積の展開にかかわる形質と光合成による物質生産にかかわる形質に分離し、さらにそれらの形質を、遺伝的に規定された資源分配の大きさと、環境に対する変動のしやすさの2要因に分けて解析していくことが有効である。この手法を用いることで乾物生産における表現型可塑性を規定する要因がどの形質であるか、また遺伝子の効果と環境に対する変動のしやすさのどちらが規定要因であるかも含めて定量的に明らかにできる。

また、遺伝的変異の評価も十分とはいえない。イネはイネ属 *Oryza* のうち栽培化されたアジアイネ *O.sativa* L.およびアフリカイネ *O.glaberrima* Steud.の2種から生産されていて、アジアイネが世界的に栽培されている。両種はともに AA ゲノムの起源である共通祖先から分

岐し、それぞれ多年生の *O.rufipogon* と一年生の *O.barthii* から栽培化された (森島, 1999)。

アジアイネの栽培化は中国・インド国境の雲南-アッサム地方で 20000 年程度前に起こり、各地域に適応しながらアジア地域に広く伝播された。特に温帯地域に適応したものは日本型品種 subsp. *japonica*、熱帯の低緯度地域に適応したものはインド型品種 subsp. *indica* として亜種の分化に至っている。

アジアイネは長い栽培化の歴史ときわめて高度な人為的改良の結果、高い生産性を具備する改良品種が育成されてきた。表現型可塑性はその改良のターゲットではなかった結果として改良品種、在来品種ともに幅広い遺伝的変異が存在する。Ziska ら(1996)は日本型品種の中に 71.4%もの増加を示す品種 IAC165 を見出したほか、Hasegawa ら(2013)は多収インド型品種タカナリが優れた応答を示すことを明らかにした。また Kikuchi ら (2017) は幅広い在来インド型品種の中から高い表現型可塑性を示す品種アジアイネの中でインディカ品種 2 品種 XI GU ZAO、ZAO SHOU、Pehkuh を選抜しており、改良品種・在来品種両方の幅広い遺伝的背景をもつ品種群の評価を進めていくことが必要である。

他方、アフリカイネは西アフリカのニジェール川流域において 3000 年程度前に栽培化され、アジアイネと比較すると栽培化されてからの歴史は浅く、人為的な改良は進んでいないものの、肥沃な氾濫原や貧栄養・乾燥した畑地、また沈水する環境など様々な環境に適応した多様な生態型が分化している。本種は、研究例は少なく乾物生産やその可塑性に関する知見が少ないものの、旺盛な初期成育 (Dingkuhn et al., 1999) を示すことに起因して優れた乾物生産性を示すこと (平尾ら 2006、窪田ら 1992)、や窒素資源の増加に対する乾物生産の可塑性 (田川ら 2000) があることが知られ、CO<sub>2</sub> や気温資源に対する表現型可塑性も大きいと期待される。

本研究では、気温および CO<sub>2</sub> の増加に対するイネの乾物生産の増加における表現型可塑性の品種間差に着目して、それを規定する要因を明らかにすること、またそれを遺伝的に改良することの方向性を示すことを目的とする。幅広い遺伝背景をもつアジア・アフリカイネ 17 品種を用いて、野外に近い条件下で実際に CO<sub>2</sub> と気温を操作して表現型可塑性を評価したうえで、簡易な乾物生産モデルを構築し、モデルによる解析を通して表現型可塑性を規定する要因の解明を行った。子実収量における表現型可塑性は、乾物生産のみならず早晚性、シンク形成の表現型可塑性といった様々な形質が作用する複雑な形質である。そこで子実収量に

における表現型可塑性と密接な関連をもつ（Shimono ら, 2011）栄養生長期の乾物生産における表現型可塑性を評価することでこれらの影響を除き、乾物生産における表現型可塑性を解析する。



## 第2章 イネ品種群の乾物生産特性の評価

### 2.1 緒言

イネは長い栽培化の歴史ときわめて高度な人為的改良の結果、高い生産性を具備する改良品種が育成され、現在は地上部全乾物重で 10a あたり 2t 以上にも達する高い生産性を示す品種が育成されている。

今後の気候変動下における食料生産を向上させる戦略として、乾物生産における表現型可塑性を遺伝的に高めていくことが有望な戦略であるが、単に表現型可塑性を高めただけでは食糧生産の十分な増加は達しえない。潜在的な乾物生産能力が高い品種を遺伝的背景として、加えてその表現型可塑性を改良することが必要で、そのベースとなる乾物生産特性が果たす役割は大きい。

乾物生産は大きく分けて光合成と葉面積の2つのプロセスから構成される。光合成は物質生産に直接的にかかわる反応であるが、個葉光合成の最大速度は収量や乾物生産に対する影響は小さく (Long ら 2006)、むしろ日中や葉位などの積算の光合成量が多収には強くかかわっていることが指摘されている (蔣ら 1988、黒田ら 1990 ほか)。

もう一つの規定要因としては葉面積の広さが挙げられる。葉面積は日射を受光する部分に相当し光合成に強く影響する。アジアイネ *Oryza sativa* L.では、過去の育種において草型の改良として、葉身を短縮・直立させ、群落下層まで光が到達する、すなわち吸光係数が小さい方向に改良がなされてきた。

その一方で草型が改良されていない在来アジアイネ品種や、アフリカイネ *O. glaberrima* Steud.は比較的長い葉をもち (Jones ら 1997、Dingkhun ら 1999)、生育初期の葉面積展開が大きいことで受光量が増加し旺盛な生育を示すことが知られ、葉の形態を介した乾物生産が占める役割は大きいことが示唆される。

本章では、幅広い遺伝的背景をもつアジアイネ・アフリカイネ品種群の乾物生産能力を評価する。

## 2.2 材料及び方法

2014 年から 2016 年の 3 回にわたり、アジアイネ (*O.sativa* L.) 10 品種 (表 2-1, 日本型 2 品種, インド型 6 品種, ジャワ型 2 品種) およびアフリカイネ (*O. glaberrima* Steud.) 7 品種を供試して、各品種の栄養生長期における乾物生産能力の評価を行った。

### 栽培

供試植物の種子は品種ごとにネットに袋詰めし、殺菌剤 (スポルタック スターナ SE, 日産化学工業株式会社) の 200 倍希釈液で 24 時間種子消毒を行った。その後、1 ないし 7 日間浸漬し、28 ないし 32°C で 1 日催芽した。水稻用育苗培土 (アグロ培土, 鹿沼産業社) を充填したセルトレイ上に、催芽した種子を 1 セル 1 粒で播種した。播種後は殺菌剤 (ダコニール 1000, 住友化学株式会社, 500 倍希釈液 および タチガレエース M 液剤, 三井住友アグロ株式会社, 1000 倍希釈液を混合) をセルトレイ 1 枚あたり約 500 mL 均一に散布した。覆土には覆土用培土 (ニッテン覆土材, 日本甜菜製糖株式会社) を用い、発芽するまでシルバーシートで被覆した。発芽後はシルバーシートを取り外し、岩手大学 (岩手県盛岡市, 北緯 39° 42' , 東経 141° 8' ) 構内のガラス温室内で約 2 週間育苗した。

育苗した苗は、水稻用育苗培土 (アグロ培土, 鹿沼産業社) を 3 L 充填した 1/5000 a ワグネルポットへ、2 株  $\text{pot}^{-1}$  で移植し (表 2-2)、国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 東北農業研究センター (岩手県盛岡市, 北緯 39° 44' , 東経 141° 7' ) 構内の温度勾配チャンバー (Okada ら, 1995) の高温域 (外気 +5°C) に、長さ方向に 3.6 m にわたって設置した水槽 4 台 (各水槽 3 m × 0.4 m) にポットを沈め、湛水状態にして栽培した。各水槽に 20 ポットを配置した。水槽間で、温度勾配が水温に及ぼす影響はほとんどみられなかった。肥料は全量基肥として、 $\text{N} : \text{P}_2\text{O}_5 : \text{K}_2\text{O} = 1.28 : 3.3 : 1.35 \text{ g pot}^{-1}$  を施用した。栽培期間中は、水槽間および水槽内でポットのローテーションを行い、日射の受光が均一になるよう配慮した。

### 計測

#### 乾物生産の評価

移植後約 40 日ごろに植物体を地際で刈り取り、稈・葉鞘、葉身、枯死部に分けたのち乾燥

機で通風乾燥（80℃, 3 日以上）し、乾物重を電子天秤（PB3002-S Delta Range, METTLER TOLEDO 社 および BP3100S, Sartorius AG 社）を用いて秤量した。葉身については、サブサンプルとして乾燥前に約 1000 cm<sup>2</sup> ないし約 500 cm<sup>2</sup> 分を自動葉面積計(AAM-9, 林電工株式会社)で葉面積を測定し乾燥させ、比葉重（SLA）を算出の上、葉身全体の乾物重から個体あたり葉面積を算出した。サンプリング時には茎数および主稈葉齢を星川（1975）の方法に基づいて調査して解析に利用した。

## 個葉光合成速度

個葉光合成速度における種間差を解析するため、携帯型光合成蒸散測定装置（LI-6400P, LI-COR 社）を用いて個葉光合成速度を移植後 15 - 20 日目ごろに計測した。測定は各個体の最上位最大展開葉で行い、チャンバーは 2×3 チャンバー、光源には LED 冷光光源（6400-02B, LI-COR 社）を用いた。計測条件は葉外 CO<sub>2</sub> 濃度 400 ppm、光合成光量子束密度 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>、チャンバー温度（ブロック温度）27.0℃、フローレート 500 μmol s<sup>-1</sup>、相対湿度約 70%に制御して行った。計測は 3 日間にわたって、気孔閉鎖の影響を避けるため午前 6 時から 12 時までの間に行った。

## 外部形態の計測

1 枚あたり葉面積の種間差を解析するため、2016 年の実験においてサンプリング時に最上位最大展開葉の外部形態（葉身幅および葉身長）を計測した。

## 統計解析

得られた各項目のデータは R 3.4.2 (R core team, 2017)で統計解析を行った。

## 2.3 結果

### 2.3.1 気象要素および乾物生産の年次変動

生育期間中の平均気温（図 2-1）および日平均全天日射量（図 2-2）には年次間で変動がみられ、2014 年が 29.5 °C、2015 年が 28.7 °C、2016 年が 29.7 °Cと 29 °C前後であった日平均全天日射量（図 2-2）は 2014 年が 13.9 MJ m<sup>-2</sup>、2015 年が 16.1 MJ m<sup>-2</sup>、2016 年が 18.7 MJ

m<sup>2</sup>であり、2014 年はやや寡照である傾向がみられた。

これらの変動に対する乾物生産の変動を解析すると（図 2-3）、日射の変動では乾物重の年次間変動は説明されない（図 2-3b、 $r = 0.06$ ）のに対し、期間中の平均気温と乾物重の間には有意な正の相関（図 2-3a、 $r = 0.37$ ,  $p < 0.05$ ）が認められ、年次間の気温の変動が乾物重に対して影響を及ぼしていた。気温に対する応答は第 4 章で別途解析を行う。

### 2.3.2 乾物重の種間差と規定要因

移植後 40 日目ごろの栄養生長期における乾物重は、アフリカイネ品種群（平均 24.6 g plant<sup>-1</sup>,  $n = 13$ ）はアジアイネ品種群（平均 15.3 g plant<sup>-1</sup>,  $n = 15$ ）と比較して 1.5 倍程度有意に大きかった（ $p < 0.05$ , 図 2-4a-c）。また、分散分析の結果、有意な品種間差および年次間差（ $p < 0.05$ ）が検出された。乾物重の種間差を規定する要因を明らかにするため、生長解析の手法を用いて、光合成を主に反映する単位葉面積あたりの乾物生産能力（以下 DPL; Dry matter Productivity per unit Leaf area）と、個体あたり葉面積に分けて解析を行った。DPL（図 2-5b）は、アジアイネ品種群が 3.4 g m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>（ $n = 96$ ）であるのに対しアフリカイネ品種群は 1.8 g m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>（ $n = 94$ ）と有意に低く、乾物重との間には負の相関（ $r = 0.64$ ,  $p < 0.01$ ）がみられた。また、DPL に関わるパラメータである個葉光合成速度（図 2-6a-c）、SPAD 値（図 2-7a-c）には負の相関が、比葉面積（図 2-8）は乾物重との間に正の相関があった（図 2-9a-c）。一方、個体あたり葉面積（図 2-5a）はアジアイネ品種群が平均 2142 cm<sup>2</sup> plant<sup>-1</sup>であるのに対し、アフリカイネ品種群は 3876 cm<sup>2</sup> plant<sup>-1</sup>と顕著に広かった。平均乾物重との間には有意な正の強い相関（ $r = 0.90$ ,  $p < 0.01$ ）がみられ、両種ともに葉面積の増加と乾物重の増加の間には密接な関係がみられた。このことから、2 種ともに乾物重の支配要因は個体あたり葉面積であるといえる。さらに、個体あたり葉面積を茎数、葉数（すべての茎が主稈と同じ葉数を持つと仮定）および 1 枚当たり葉面積の 3 要素に分けて決定要因を解析した。葉数（図 2-10b）はアジアイネ品種群が平均 12.8 枚 茎<sup>-1</sup>、アフリカイネ品種群が平均 12.3 枚 茎<sup>-1</sup>とほとんど差はなく、生育に伴う主稈葉数の進展にも種間差はみられない。茎数（図 2-10a）はアジアイネ品種群の 14.9 本 plant<sup>-1</sup>に対しアフリカイネ品種群は 19.1 本 plant<sup>-1</sup>と多い傾向があったものの、個体あたり葉面積との相関は弱く（ $r = 0.36$ ,  $p < 0.01$ ）この 2 要因は 1 枚当たり葉面積の支配要因ではないと考えられる。一方、1 枚あたり葉面積（図 2-10c）

は、アジアイネ品種群の平均  $13.5 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ tiller}^{-1}$  に対してアフリカイネ品種群は平均  $17.1 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ tiller}^{-1}$  と 1.3 倍程度大きく、個体あたり葉面積との間には 3 要因のうち最も高い相関を示した ( $r=0.75$ ,  $p<0.01$ )。つまり、アフリカイネ品種群は 1 枚あたり葉面積が広いことによって個体あたり葉面積が大きく、その結果品種群アジアイネよりも優れた乾物生産性を発現していると考えられる。

## 2.4 考察

### 2.4.1 乾物生産の年次間変動

植物生産は、十分な水と栄養がある環境においては日射および気温が大きな制約要因であり (de Vries et al., 1989)、年次間変動の多くがこの 2 要素で説明される。これは生体内の反応が酵素反応に触媒されるために気温依存性を有すること、また乾物生産が光エネルギーを化学エネルギーに転換する光合成に強く依存するプロセスであることに起因している。しかし、本研究においては気温にであったものの、日射との間には有意な相関がみられなかった (図 2x a および b)。これは日射が実験を行った盛岡市が比較的高緯度 (北緯約  $40^\circ$ ) に位置し、夏季の日射量が十分に多かったことに起因し、発育・乾物生産に対して日射よりも気温のほうが強く影響を及ぼしたことに依存すると考えられる。

### 2.4.2 単位葉面積あたりの乾物生産能力の種間差

単位葉面積あたりの乾物生産能力は主に個葉の光合成を反映している。一般に、アフリカイネは葉の薄さを示す SLA が大きく (Jones ら, 1996、Dingkhun ら, 1999)、光合成能力は低いと推察される。実際に、窪田ら (1992) は、アフリカイネはアジアイネと比較して、窒素含量およびクロロフィル含量の両方がアジアイネよりも低く、それぞれ 21% および 15% 低いことを報告している (窪田ら, 1992)。本研究においても、アフリカイネの個葉光合成速度および SPAD 値はアジアイネよりも約 10~20% 低いことが確認された。Sumi ら (1994a) はクロロフィル含量が、アフリカイネはアジアイネよりも 13% 程度有意に低いとしている。これらのことから、アフリカイネの高い乾物生産能力は単位葉面積当たりの同化能力に依存しないとした本研究の結果は妥当であると考えられる。

### 2.4.3 葉面積の種間差

本研究においては、アフリカイネの乾物生産は葉面積に強く依存しているという結果が得られた。これまでの研究では、窪田ら（1992）はアジアイネが  $22.4 \text{ dm}^2 \text{ pot}^{-1}$  であるところアフリカイネは  $31.3 \text{ dm}^2 \text{ pot}^{-1}$  と 1.4 倍程度葉面積が大きいことを報告している。また、Sumi ら（1994a）は出穂期において、アジアイネが  $34.35 \pm 8.87 \text{ dm}^2 \text{ plant}^{-1}$  に対しアフリカイネは  $47.63 \pm 6.92 \text{ dm}^2 \text{ plant}^{-1}$  と 1.4 倍程度広い葉面積を持つことを報告している。本研究における葉面積の種間差（平均値）はアジアイネが  $2142 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$ 、アフリカイネが  $3876 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$  と 1.8 倍程度の種間差で妥当な範囲であった。

#### （1）茎数

一般的に、アフリカイネはアジアイネよりも分げつ発生が旺盛であると考えられ、窪田ら（1992）は茎数がアジアイネの  $14.0 \text{ 本 plant}^{-1}$  に対してアフリカイネは  $20.6 \text{ 本 plant}^{-1}$  と 1.5 倍程度多いと報告している。Sumi（1994a）らは、出穂期における穂数（遅れ穂も含む）はアジアイネの  $12.30 \pm 2.86 \text{ 本 plant}^{-1}$  に対しアフリカイネは  $17.47 \pm 2.82 \text{ 本 plant}^{-1}$  と多いことを報告している。本研究では、明瞭な茎数の差異はみられなかったが、平尾ら（2006）は、ポットの容量でアフリカイネの分げつ数が増減し、容量が小さい場合は分げつ数が抑えられることを報告しており、本研究では根圏が制約となって分げつ発生が抑制された可能性が示唆された。

#### （2）葉数

本研究においては、主稈葉数の明瞭な種間差は検出されなかった。Sumi（1994a）らの報告では、出穂期における主稈葉齢はアジアイネが  $15.00 \pm 0.65$  であったのに対し、アフリカイネは  $14.38 \pm 0.77$  とやや小さい傾向を示したが有意差は検出されなかった。平尾ら（2006）も同様に、移植後 38 日目における主稈葉齢はアジアイネが 10.0 のところアフリカイネは 9.4 とやや小さいが、明瞭な差ではないことを報告している。すなわち、本研究において主稈葉齢の種間差がみられなかったことは妥当な結果であるといえる。

#### （3）1 枚あたり葉面積

本研究では、1枚当たり葉面積に明瞭な種間差があり、これが乾物生産の規定要因であると結論付けた。過去の研究で、アフリカイネの1枚あたり葉面積に着目してアジアイネと比較・検討した例は少ない。Kawano ら（2009）は沈水耐性のあるアジアイネとアフリカイネの間で様々な形質の比較を行い、そのうち1枚あたりの葉身長（例：第6葉において約40cm）同一葉位で比較するとアジアイネ品種（例・第6葉で約30cm）よりもやや長い傾向がみられることを報告している。定量的な評価ではないが、Jones ら（1997）はアフリカイネの葉を「長く垂れた」とする文献が数報あることを述べており、アフリカイネの葉身は一般的に長いと推察される。

表 2-1 供試および供試年度

アフリカイネ <i>Oryza glaberrima</i>				アジアイネ <i>Oryza sativa</i>							
				インド型(subsp. <i>indica</i> )				日本型(subsp. <i>japonica</i> )			
品種	14	15	16	品種	14	15	16	品種	14	15	16
ARAPILI	●	●	●	タカナリ	●	●	●	コシヒカリ	●	●	●
SG329	●	●	●	IR64		●		WITA4		●	
CG14		●	●	IR72			●	IAC165*			●
CG17		●	●	Pehkuh			●	MOROBEREKAN*		●	●
RAM63		●		ZAO SHOU			●				
RAM131			●								
TOG5406			●								

14 から 16 の数字はそれぞれ 2014 年から 2016 年を意味する。

●は当該年度に供試したことを示す。＊は熱帯ジャポニカ品種であることを意味する。



表 2-2 栽培暦

年次	移植日	サンプリング日	期間 (日)	平均気温 (°C)	平均最高気温 (°C)	平均最低気温 (°C)	平均大気中 CO <sub>2</sub> 濃度	
							外気 CO <sub>2</sub> 区	高 CO <sub>2</sub> 区
							(ppm)	(ppm)
2014	7 月 24 日	8 月 26 日	33	29.5	34.7	25.2	397.8	591.7
2015	7 月 29 日	9 月 3 日	36	28.7	34.3	24.6	401.6	596.4
2016	7 月 29 日	9 月 5 日	38	29.8	35.5	24.9	402.2	602.2

各年次の移植日、サンプリング日、生育期間および生育期間における気温を示す。

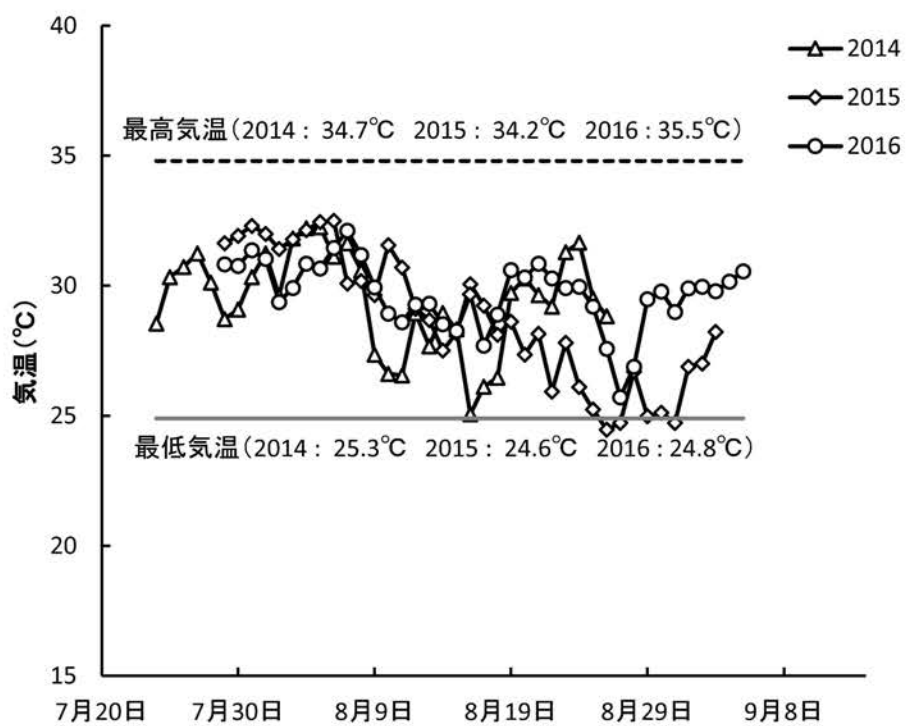


図 2-1 各年次における日平均気温の推移

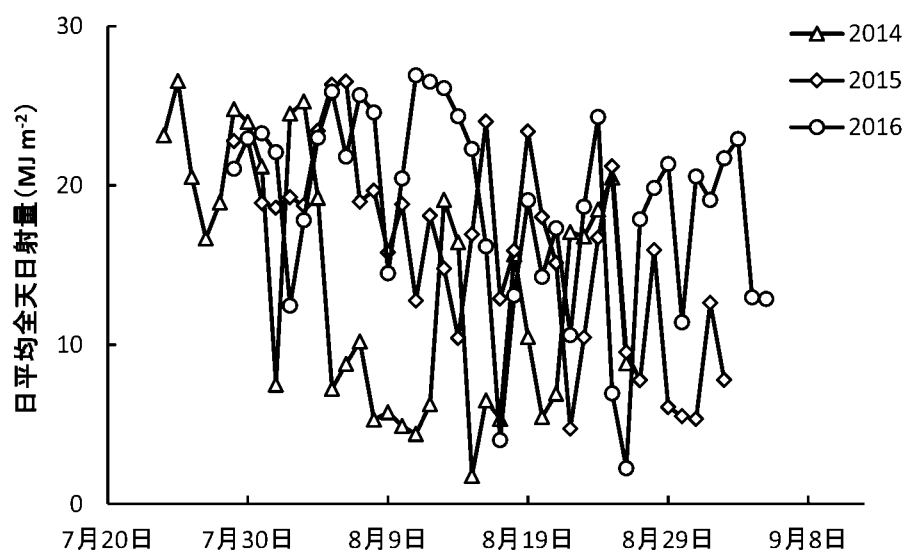
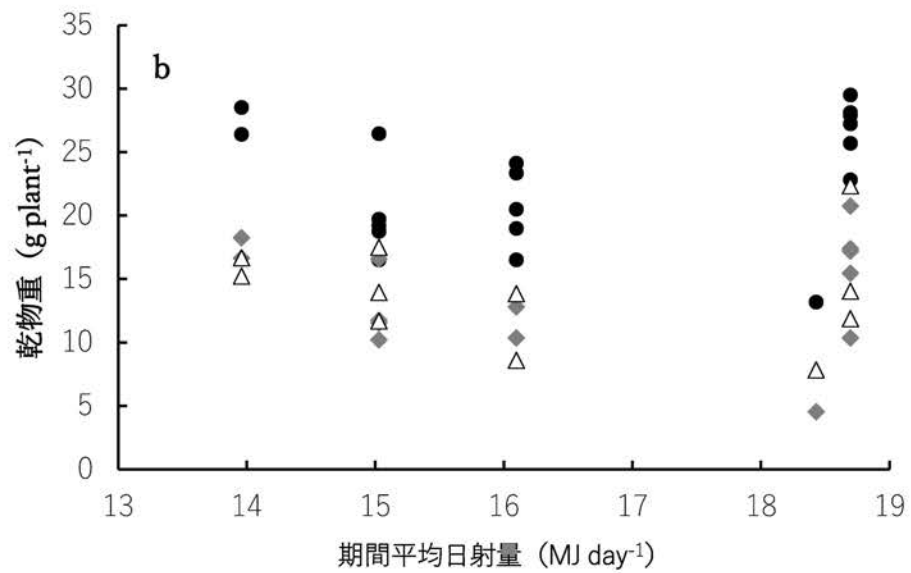
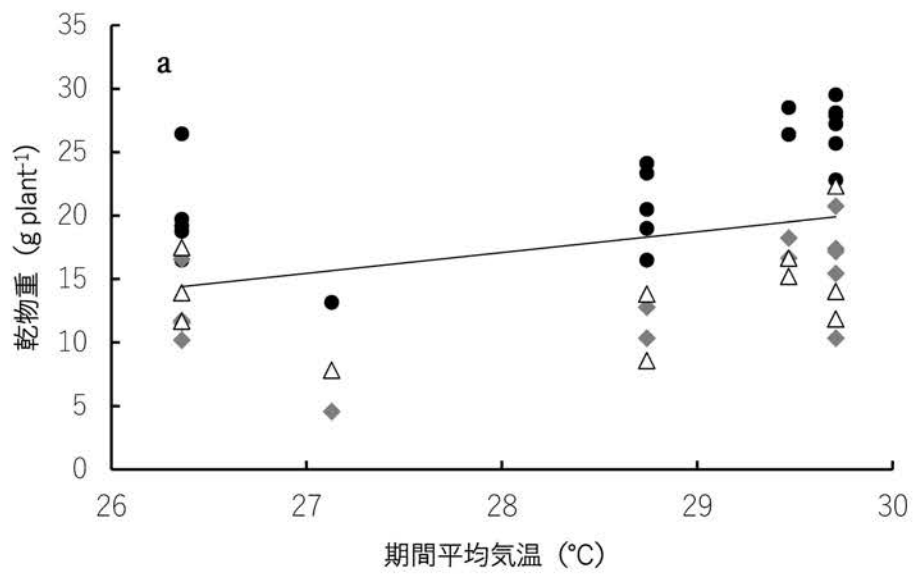


図 2-2 各年次における日平均日射量の推移



凡例 ●アフリカイネ ◆インド型アジアイネ △日本型アジアイネ

図 2-3 気温および日射が乾物生産に及ぼす影響

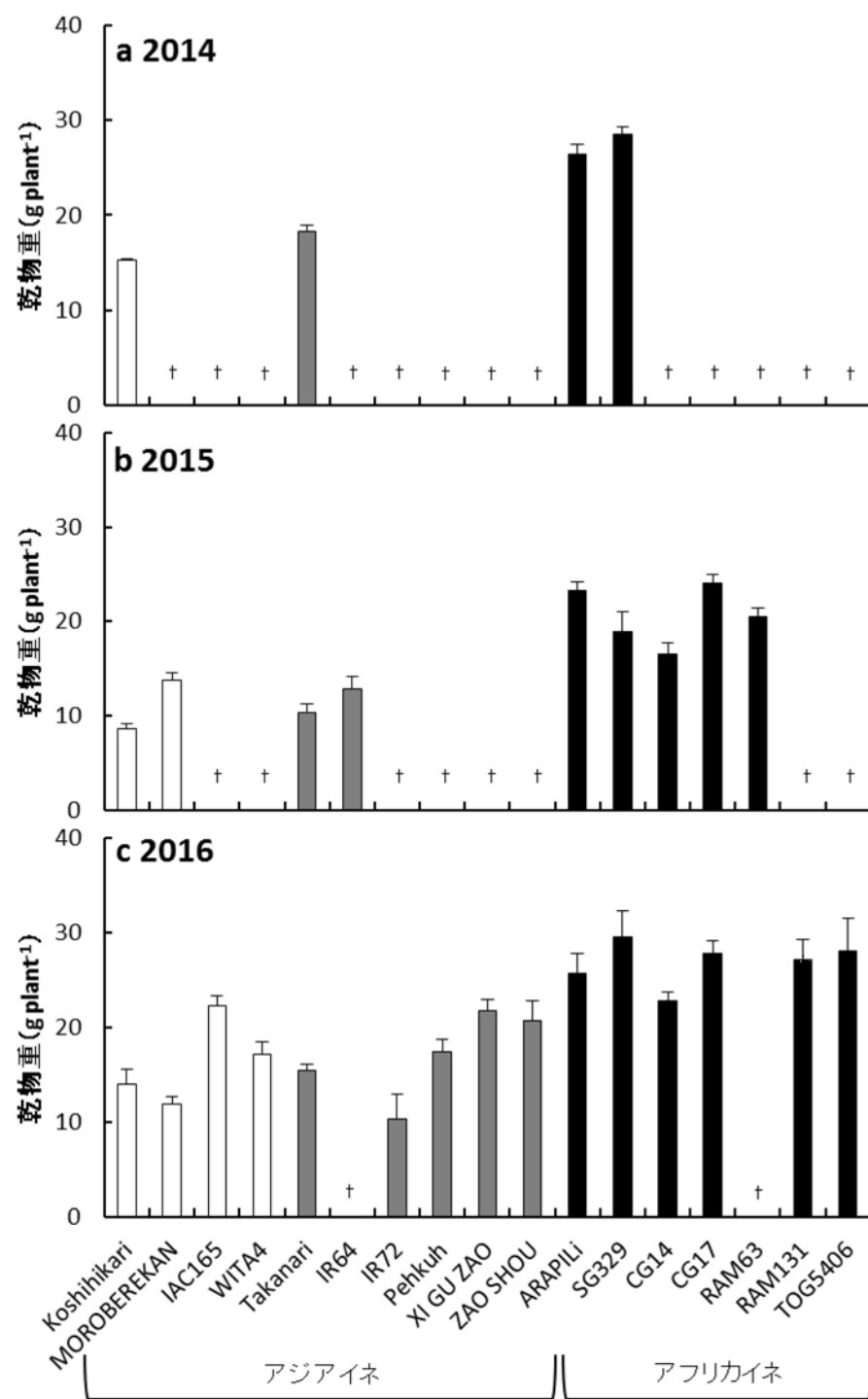


図 2-4 各年次の栄養成長期における乾物重

白のバーはアジアイネ（日本型）、灰色のバーはアジアイネ（インド型）を、黒のバーはアフリカイネを示す。†は供試していないことを示す。

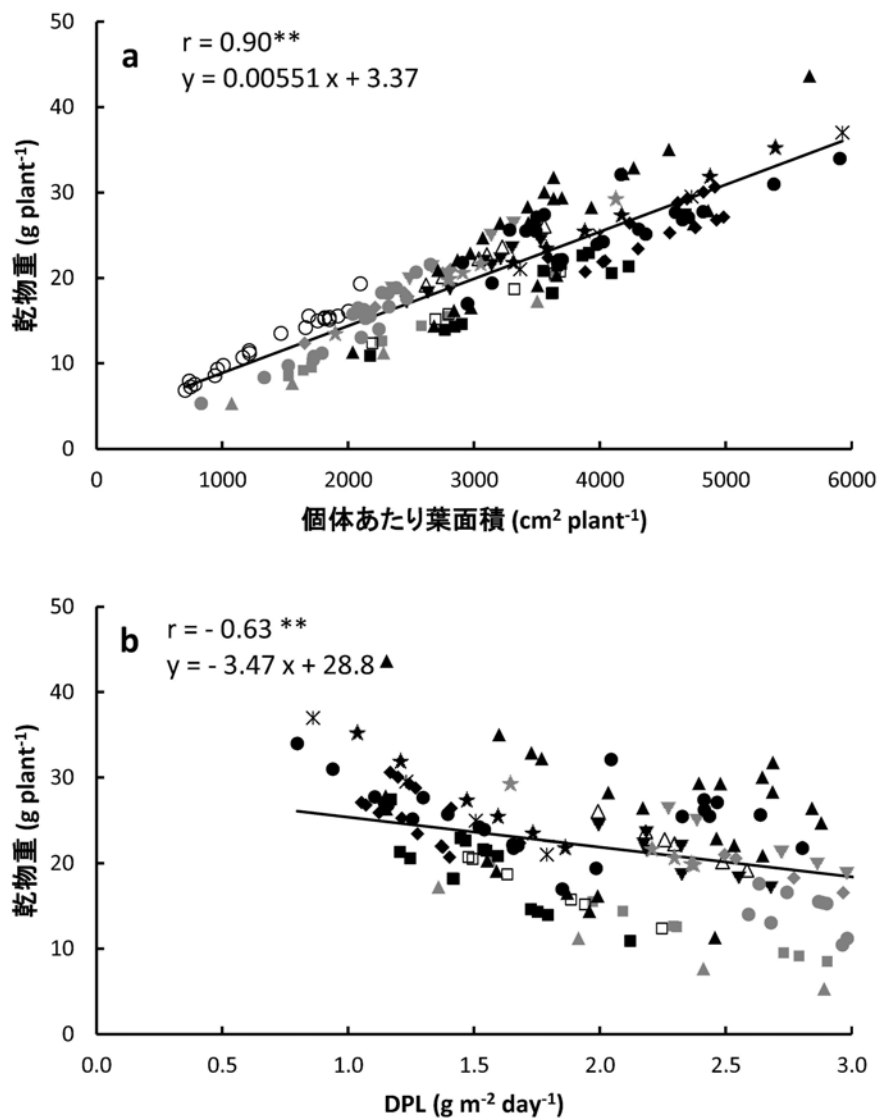


図 2-5 個体あたり葉面積および単位葉面積あたりの乾物生産能力（DPL）が乾物重に対する寄与

凡例

アジアイネ(日本型) : ○Koshihikari △IAC165 □WITA4 ◇MOROBEREKAN

アジアイネ(インド型) : ●Takanari ▲IR72 ■IR64 ◆Pehkuh ▼XI GU ZAO ★ZAO SHOU

アフリカイネ : ●ARAPILI ▲SG329 ■CG14 ◆CG17 ▼RAM63 ★RAM131 \*TOG5406

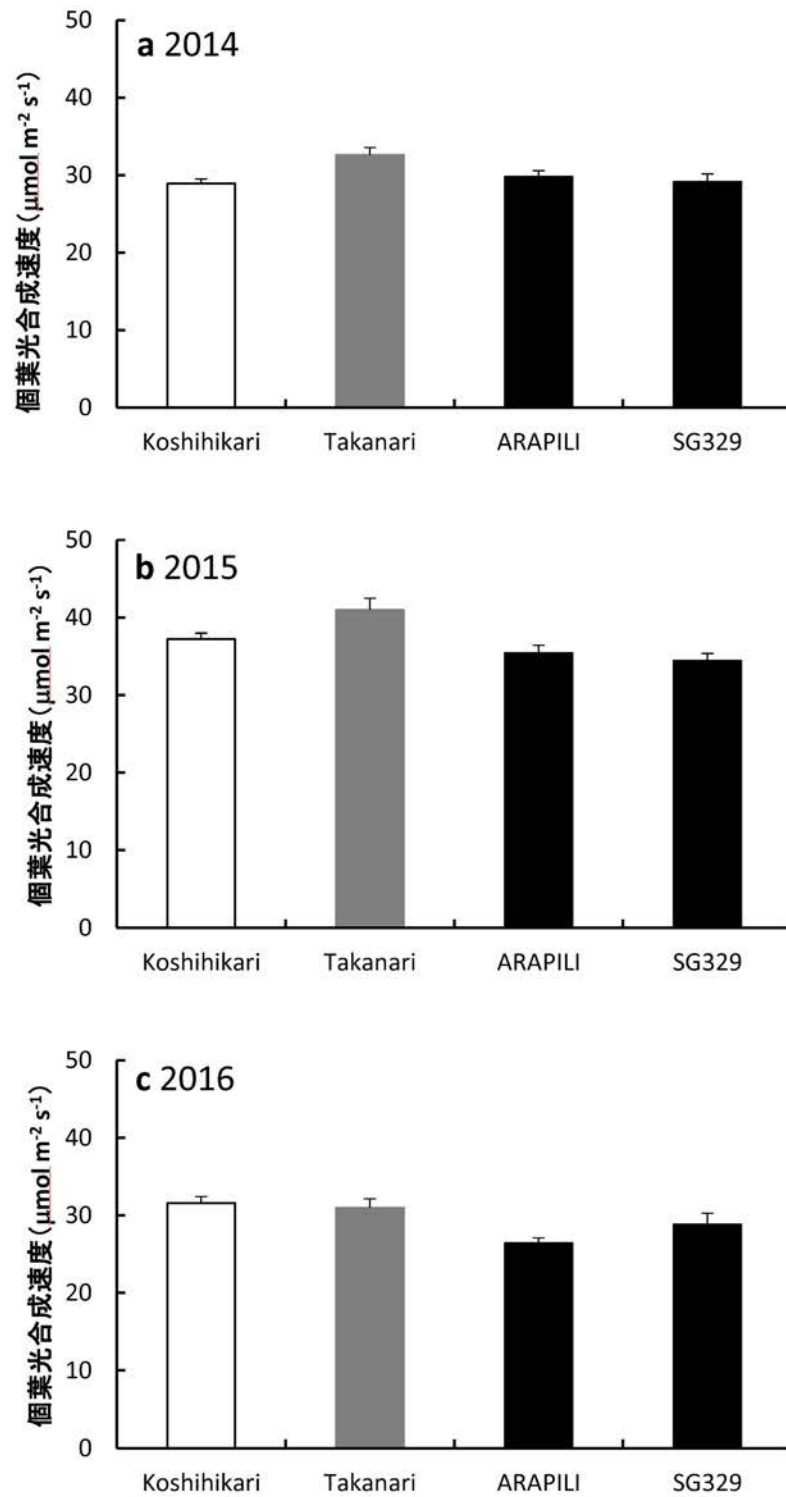


図 2-6 各年次の栄養成長期における個葉光合成速度  
 白のバーはアジアイネ（日本型）、灰色のバーはアジアイネ（インド型）を、  
 黒のバーはアフリカイネを示す。

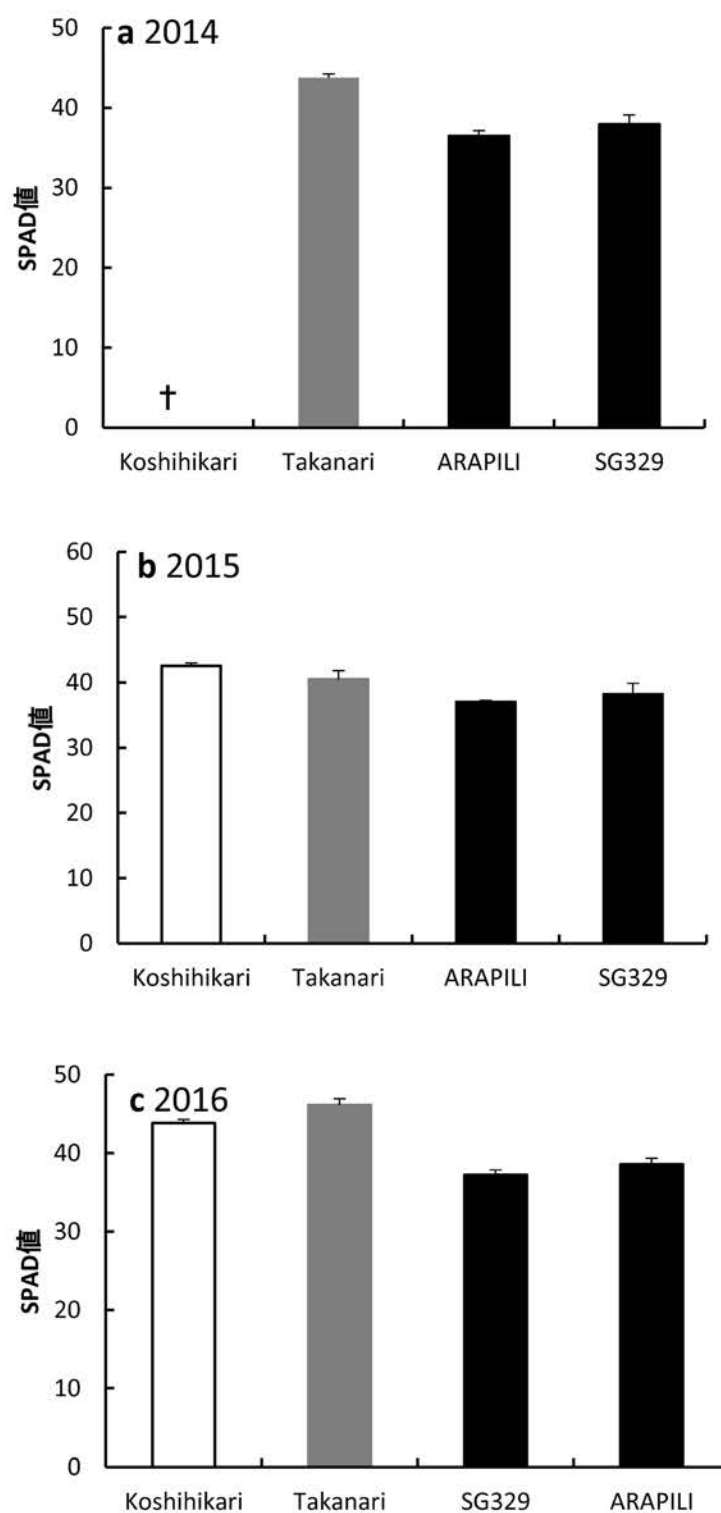


図 2-7 各年次における個葉光合成速度計測葉の SPAD 値  
 白のバーはアジアイネ（日本型）、灰色のバーはアジアイネ（インド型）を、  
 黒のバーはアフリカイネを示す。†は計測していないことを示す。



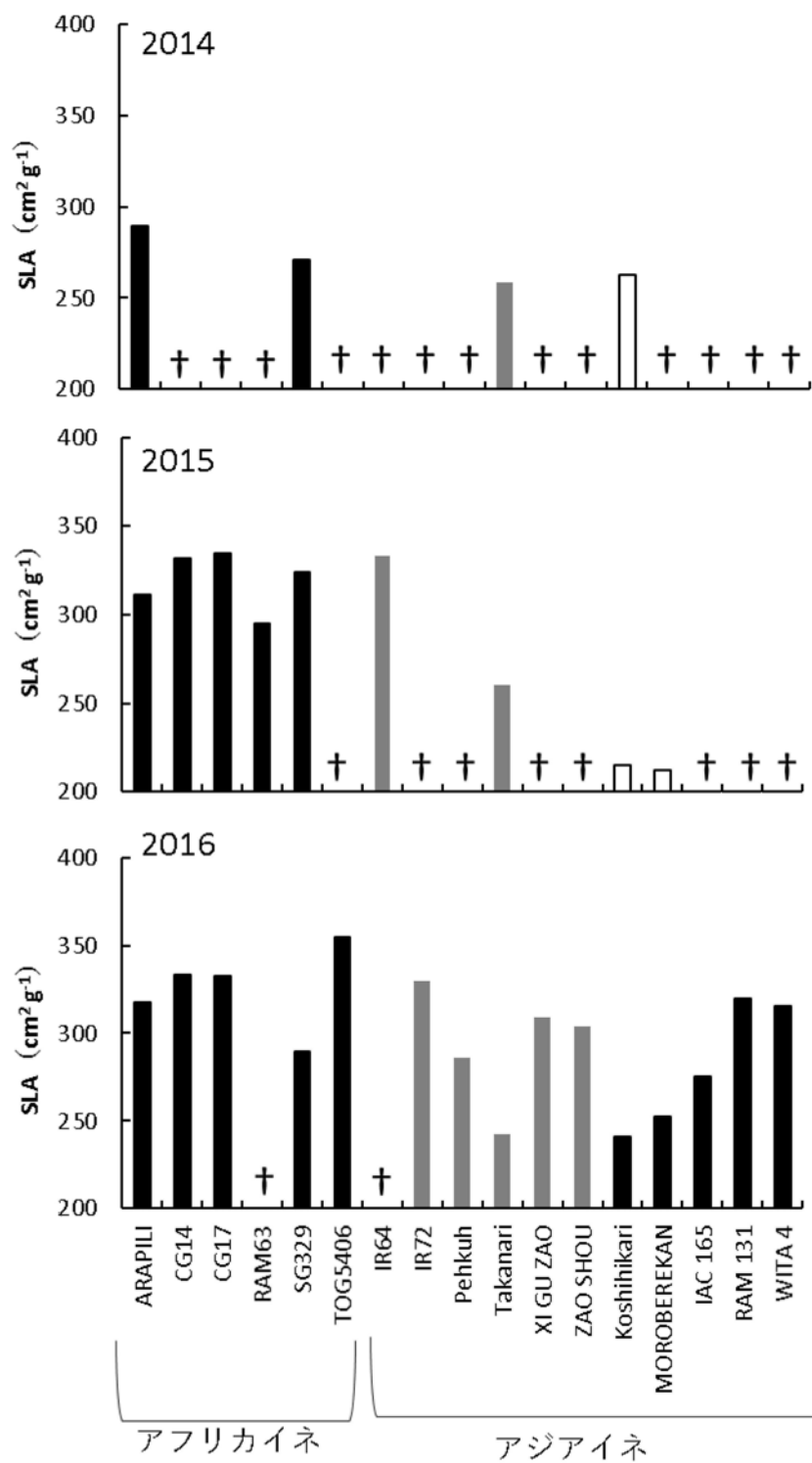


図 2-8 各年次における比葉面積 (SLA) の品種間差

白のバーはアジアイネ (日本型)、灰色のバーはアジアイネ (インド型) を、黒のバーはアフリカイネを示す。†は供試していないことを示す。

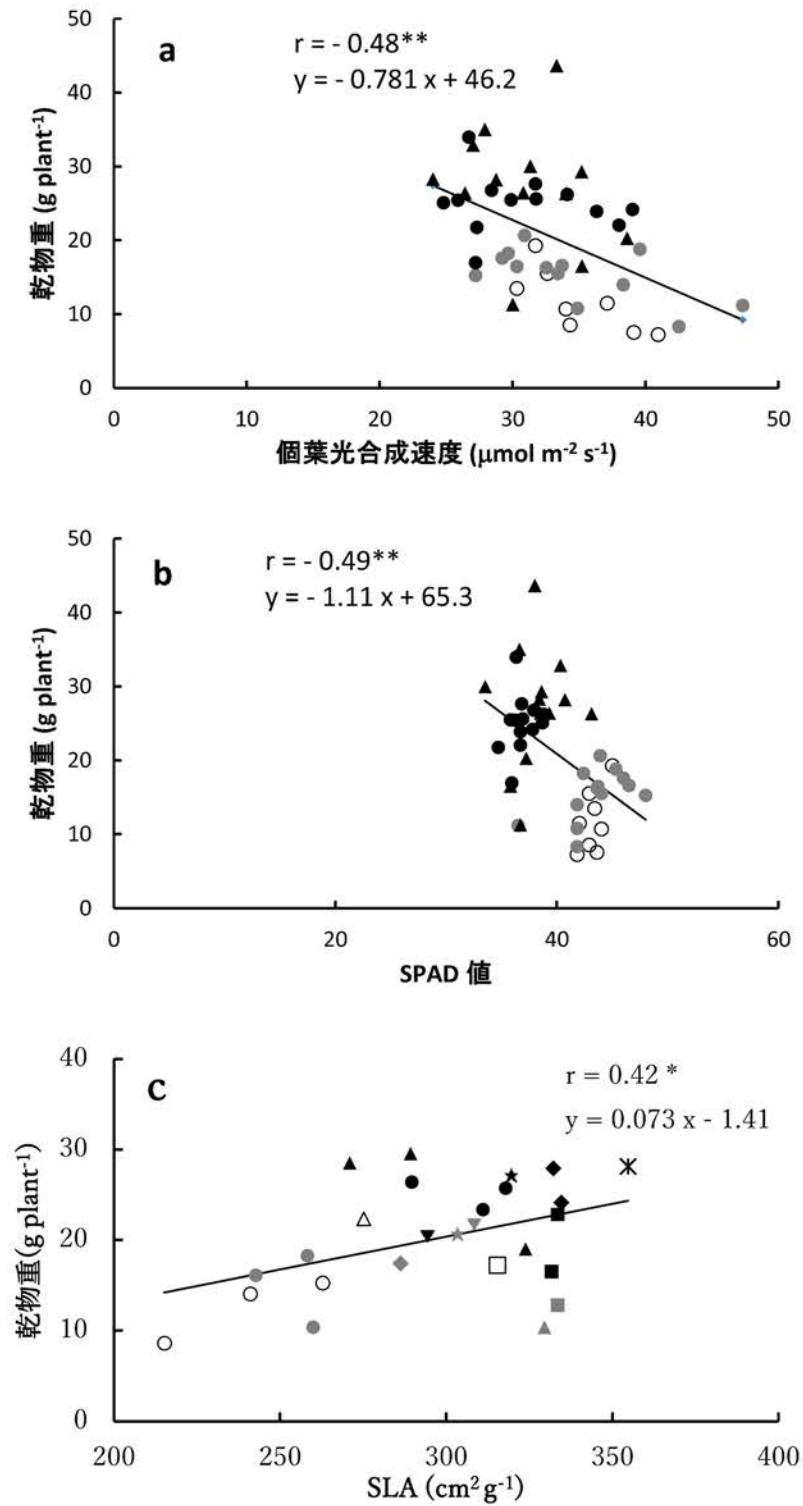


図 2-9 個葉光合成速度、SPAD 値、SLA と乾物重との関係

凡例は図 2-4 を参照。

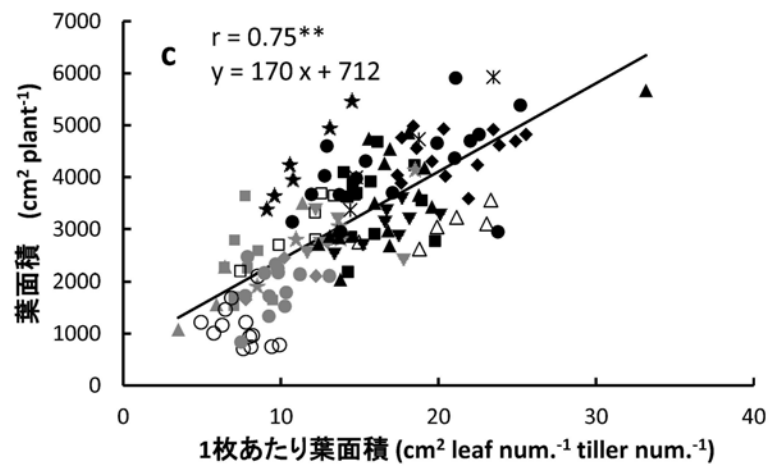
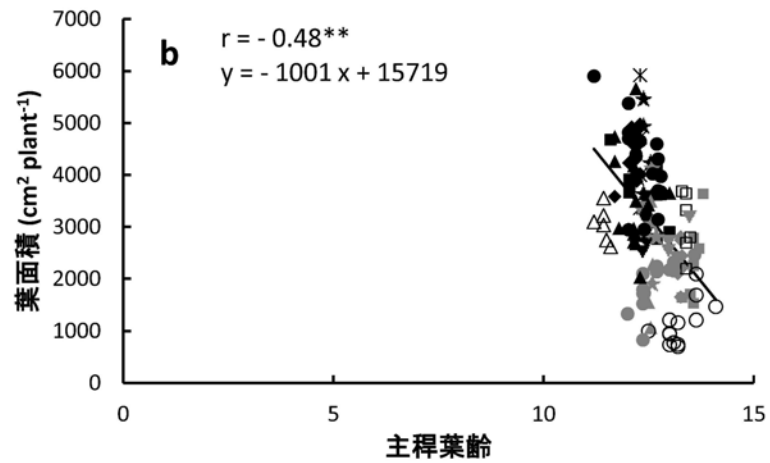
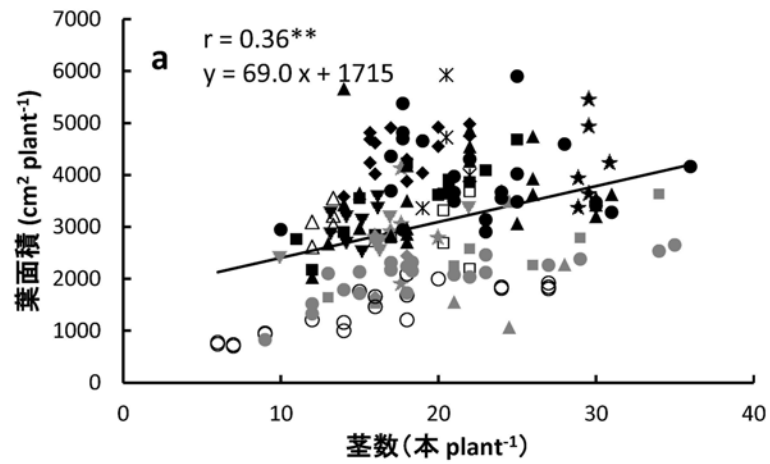


図 2-10 茎数、葉数および 1 枚あたり葉面積と個体あたり葉面積との関係

凡例は図 2-4 を参照。

### 第3章 高 CO<sub>2</sub>環境に対する表現型可塑性

#### 3.1 緒言

大気中の二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) 濃度は産業革命以降増加を続け、今日は 400 ppm に達し、2050 年には 600 ppm に達すると予測されている。CO<sub>2</sub> は温室効果ガスであり、その増加は気候変動の原因となって作物生産を不安定化させることが懸念される一方で、現在の CO<sub>2</sub> 濃度は、C3 植物であるイネにとっては光合成の律速要因となっており、大気中 CO<sub>2</sub> の増加は乾物生産の増加に寄与すると期待されている。

これまでに開放系 CO<sub>2</sub> 付加 (Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment; FACE) 実験やチャンバー実験によって、乾物生産に対する高 CO<sub>2</sub> の影響が調査されてきた。多くの場合高 CO<sub>2</sub> 処理で乾物重の増加がみられ (Manderscheid ら 1996; Ainsworth & Rogers 2007)、その程度には極めて幅広い品種間差があることが明らかにされてきた。

アジアイネ *Oryza sativa* L. では、改良品種から在来系統に至るまで多くの品種を供試して表現型可塑性の品種間差が評価されてきた (Moya ら 1998; Kim ら 2000; Baker ら 2003; Long et al; 2006; Yang ら 2006; Liu ら 2007; Shimono ら 2008; De Costa ら 2006; Bhattacharyya ら 2013; Tauze ら 2013; Hasegawa ら 2013; Zhu et al 2014; Zhu ら 2015; Zhang ら 2015)。これらの応答は品種により大きな変異があり、亜種ごとには一貫した傾向はなく、亜種に固有の性質よりもむしろ各品種が備える性質であると推察される。

また近縁種ではアジアイネの直接の祖先種である *O. rufipogon* Griff. はきわめて優れた応答を示し (Ziska and McClung, 2008; Ziska ら, 2014; Wang ら; 2016)、その表現型可塑性には種間でも大きな変異があると期待される。

西アフリカにおける栽培稲であるアフリカイネ *O. glaberrima* Steud. については、CO<sub>2</sub> に対する表現型可塑性を評価した例はこれまでにない。本種は、種々の環境要因に対する表現型可塑性に関する知見は少ないものの、窒素資源についてはその増加に対する乾物生産の可塑性 (田川ら 2000) があることが知られ CO<sub>2</sub> 資源に対する表現型可塑性も大きいことが期待される。

また、その作用機序は高 CO<sub>2</sub> 濃度環境では光合成の増加が起こることは確かであるが、光合成速度の増加は乾物生産に寄与しておらず (イネ: Shimono ら 2009、ダイズ: Kumagai ら

2015 ほか)、光合成速度の増加による葉面積展開の促進とそれに伴う群落受光量の増加 (Baker ら 2000、Sakai ら 2006、Ainsworth 2008、Shimono ら 2009、Hasegawa ら 2017) のほうが増加に対して大きく寄与していることが示唆されている。

本章では、アフリカイネを含む遺伝的に幅広いイネ品種群における CO<sub>2</sub> に対する乾物生産における表現型可塑性の品種間差およびその規定要因を解析する。

### 3.2 材料及び方法

遺伝的に多様で CO<sub>2</sub> に対する表現型可塑性が高いことが期待されるアジアイネおよびアフリカイネ 17 品種 (第 2 章と同様の品種群, 表 2-1 参照) を供試し、大気 CO<sub>2</sub> 濃度を外気よりも約 200 ppm 高めた環境下で、栄養生長期における大気 CO<sub>2</sub> に対する応答性の種間差を検討した。

#### 栽培

第 2 章と同様の方法で栽培を行った (表 2-1)。移植から成熟まで大気中 CO<sub>2</sub> 濃度の処理を行い、外気 CO<sub>2</sub> 処理区 (CO<sub>2</sub> 濃度無制御, 平均 401 ppm) および高 CO<sub>2</sub> 処理区 (CO<sub>2</sub> 濃度を外気 + 200 ppm に制御, 平均 597 ppm) の 2 処理区を設けた。各処理は独立の棟を用いて行った。

#### 計測

##### 乾物生産の評価

第 2 章と同様の方法でサンプリングを行った。乾物重および各項目の高 CO<sub>2</sub> 処理による増加率は下記の式によって計算した。

$$\text{高 CO}_2 \text{ 処理による増加率 (\%)} = \text{高 CO}_2 \text{ 区の値} / \text{外気 CO}_2 \text{ 区の値} \times 100 - 100$$

##### 個葉光合成速度の計測

第 2 章と同様の方法で計測を行った。本章では、高 CO<sub>2</sub> 環境に対する光合成系の応答を評価するため、葉外 CO<sub>2</sub> 濃度 400 ppm および 600 ppm で個葉光合成速度を計測した。さらに、高 CO<sub>2</sub> 環境への馴化程度を詳細に検討するため、個葉光合成速度と葉内 CO<sub>2</sub> 濃度をプロッ

トした  $A-C_i$  曲線を測定した。測定は、光合成光量子束密度  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、チャンバー温度  $27.0^\circ\text{C}$ 、相対湿度約 70% に制御した環境で行い、葉外  $\text{CO}_2$  濃度 50 ppm で十分に気孔を開口させたのち、100–150–200–250–300–350–400–600–800–1000 ppm と葉外  $\text{CO}_2$  濃度を变化させ、各点での定常状態における個葉光合成速度を記録した。

#### 気孔コンダクタンスの計測

高  $\text{CO}_2$  環境における気孔閉鎖の程度の種間差を解析するため、リーフポロメーター (SC-1, DECAGON DEVICES 社) を用い、気孔開度の指標である気孔コンダクタンスを計測した。測定は各個体の最上位最大展開葉を対象として、9 時から 17 時までの間に 2 時間おきに計測して日変化を計測した。

#### 外部形態の計測

高  $\text{CO}_2$  処理が葉身の外部形態に及ぼす影響を調査するため、サンプリング時に最上位最大展開葉の葉身長および葉身幅を計測した。

#### 統計解析

第 2 章と同様の手法で統計解析を行った。

### 3.3 結果

#### 3.3.1 気象および $\text{CO}_2$ 濃度の推移

3 回の実験の期間中、大気中  $\text{CO}_2$  濃度は処理間で明確に相違がみられ、その変動幅も十分に小さく (図 3-1)、有効な高  $\text{CO}_2$  濃度処理がなされていた。また、 $\text{CO}_2$  処理に利用した 2 棟の間で平均気温には差がみられず (図 3-2)、同一年次の処理間差は  $\text{CO}_2$  濃度処理に起因するものとみなすことができる。

#### 3.3.2 高 $\text{CO}_2$ 濃度処理が乾物生産に及ぼす影響

高  $\text{CO}_2$  濃度処理によって、多くの品種で個体あたり乾物重は増加する傾向がみられた (図 3-3,  $p < 0.05$ )。その程度には品種間差がみられ、高  $\text{CO}_2$  濃度処理による乾物重の増加を生

長解析の手法を用いて、個体あたり葉面積の増加と単位葉面積あたりの乾物生産能力（Dry Matter Productivity per Unit Leaf Area; DPL）の増加に分け、規定要因の解析を行った。

DPL は、アジアイネが  $3.10 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  から  $3.47 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  と 12% の増加、アフリカイネが  $1.69 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  から  $2.03 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  に 20% の増加と、両種ともに高  $\text{CO}_2$  処理によって増加する傾向はあるものの、乾物重の増加率との間には明確な相関を示さなかった（図 3-4b,  $r=0.23$ , 有意でない）。また、DPL を規定する要因である比葉重（図 3-5）、個葉光合成速度（図 3-8）は乾物重との間に負の相関がみられた。なお、光合成系および気孔の高  $\text{CO}_2$  環境に対する応答は 3.3.4 で解析を行う。

一方、個体あたり葉面積は、アジアイネは平均  $2271 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$  から  $2208 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$  へ、アフリカイネは  $3847 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$  から  $3774 \text{ cm}^2 \text{ plant}^{-1}$  へ、両種ともに高  $\text{CO}_2$  処理によってやや減少する程度を示した。乾物重の増加率と個体あたり葉面積の間には正の有意な相関がみられた（図 3-4a,  $r=0.60$ ,  $p<0.05$ ）。このことから、高  $\text{CO}_2$  濃度処理による乾物重の増加は個体あたり葉面積の増加に規定されているといえる。

さらに、個体あたりの葉面積を茎数、葉数（全茎が主稈葉数と同じ葉数を持つと仮定する）、1 枚あたり葉面積の積として表すことで、個体あたり葉面積の応答がどの項目に依存するかを解析した（図 3-6）。

茎数（図 3-6a）は、アジアイネは  $16.6 \text{ 本 plant}^{-1}$  から  $19.7 \text{ 本 plant}^{-1}$ 、アフリカイネは  $19.9 \text{ 本 plant}^{-1}$  から  $20.1 \text{ 本 plant}^{-1}$ 、と両種ともに高  $\text{CO}_2$  処理により増加する傾向を示したが、乾物重の増加との間に有意な相関は見られなかった（ $r=0.17$ , 有意でない）。また、葉数（図 3-6b）は高  $\text{CO}_2$  処理によって有意な増加を示さず、乾物重の増加率との対応も見られなかった（ $r=0.11$ 、有意差なし）。

一方、1 枚あたり葉面積はアジアイネが  $13.6 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ stem}^{-1}$  から  $10.7 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ stem}^{-1}$  へ 21% 減少、アフリカイネは  $17.2 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ stem}^{-1}$  から  $15.2 \text{ cm}^2 \text{ leaf}^{-1} \text{ stem}^{-1}$  へ 12% 減少と、両種ともに高  $\text{CO}_2$  処理によって減少する傾向を示したが、アフリカイネはその減少程度が小さかった。また、1 枚あたり葉面積と個体あたり葉面積の間には正の有意な相関がみられた（図 3-6c,  $r=0.68$ , 10% 水準で有意）。すなわち、乾物重が高  $\text{CO}_2$  処理によって増加しやすい品種は、1 枚あたり葉面積の縮小程度が小さいことで、広い個体あたり葉面積を維持でき、受光量の増大を介して乾物重の増加が起こっているといえる。また、実測の 1 枚あたり葉面

積も葉面積が縮小する傾向がみられ（図 3-7）このことから、高 CO<sub>2</sub> 処理による乾物重の応答は 1 枚あたり葉面積の応答に依存しているといえる。

### 3.3.3 高 CO<sub>2</sub> 濃度処理が光合成系に及ぼす影響

個葉光合成速度は、葉外 CO<sub>2</sub> 濃度 400 ppm（外気 CO<sub>2</sub> 区の大気 CO<sub>2</sub> 濃度）から 600 ppm（高 CO<sub>2</sub> 濃度区の大気 CO<sub>2</sub> 濃度）に上昇させた場合、アジアイネで平均 34.6  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  から 39.5  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  へ、アフリカイネは 30.6  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  から 36.9  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  へ、両処理区ともに上昇が見られた。2015 年のタカナリ（図 3-8b）では葉外 CO<sub>2</sub> 濃度 400 ppm と 600 ppm の間に差がみられず、光合成系の馴化が発生したことが示唆されたが、アフリカイネを含むその他の品種では上昇がみられて、移植後 30 日程度の栄養生長期においては光合成系の馴化は基本的に発生しないことが示唆された（図 3-8, a および c）。光合成能力を示す A - Ci 曲線（光合成速度と葉内 CO<sub>2</sub> 濃度との関係をプロットした曲線）は、処理間に明確な差が見られずこのことを支持している（図 3-9）。

また、葉外 CO<sub>2</sub> 濃度の増加に対する個葉光合成速度の応答はアフリカイネの方が程度が大きかった。アフリカイネはアジアイネよりも SPAD 値が低く（図 3-10）、これに起因して光合成速度が低くなっている。CO<sub>2</sub> の取り込みに関わる気孔については、高 CO<sub>2</sub> 濃度処理に伴う気孔コンダクタンスの低下、すなわち気孔の閉鎖は両種ともに見られ、その程度も明確な差がみられなかった（図 3-11）。また絶対値にも種間差が見られず、気孔の応答は高 CO<sub>2</sub> 応答における種間差に寄与していないことが示唆された。

## 3.4 考察

### 3.4.1 乾物重の CO<sub>2</sub> 応答

過去の多くの研究で、高 CO<sub>2</sub> 処理による乾物重の増加がみられており（平均約 10%, Ainsworth ら, 2005）、本研究においても多くの品種で乾物重の増加が認められた。アジアイネ品種内での応答は、「タカナリ」が過去の研究において高い応答を常に示すこと（Hasegawa ら 2013）、また Kikuchi ら（2017）が選抜した高応答性インド型品種「XI GU ZAO」や「ZAO SHOU」は「タカナリ」以上の応答性を示すことが知られている。

供試したアフリカイネ品種はいずれの年次においても「タカナリ」よりも高く、「XI GU ZAO」



と同程度の応答性を示しており、アジアイネ以上の平均的な品種よりも優れた応答性を示すといえる。

### 3.4.2 光合成

高 CO<sub>2</sub> 処理は光合成を増加させることで乾物重の増加をもたらすが、高 CO<sub>2</sub> 処理による個葉光合成速度増加の品種間差と乾物重増加の品種間差には関係という見方が一般的で、それは多くの品種・種で確認されている（イネ：Shimono ら 2009、ダイズ：Kumagai ら 2015 ほか）。本研究においては、アフリカイネとアジアイネとの間で、光合成速度の増加程度には乾物重増加の種間差を説明できるほどの顕著な差がなく、アフリカイネの高 CO<sub>2</sub> 応答も個葉光合成速度では説明できない。

この要因としては、同化産物の増加程度よりも、増加した同化産物の利用効率が高 CO<sub>2</sub> 応答を支配していることが挙げられる。過去の研究で、疎植条件（個体あたりの利用可能な資源量が増加する）に対する応答性には品種間差があり、疎植への応答性が高い品種ほど CO<sub>2</sub> に対する応答性も大きいことが知られている（イネ：Shimono ら 2014 および Kikuchi ら 2017、ダイズ：Kumagai ら 2015）。アフリカイネは通常的环境においても葉面積展開が旺盛で、葉を薄く広く展開することで高い生産性を示していることから、同化産物の利用効率が高いことが示唆され、実際にアジアイネよりも優れた CO<sub>2</sub> 応答を示した。

また、個葉光合成速度はある一時期・一葉位のみを対象として測定したものであり、高 CO<sub>2</sub> 環境に対する光合成の応答を正しく評価できていないことも考えられる。

### 3.4.3 葉面積の CO<sub>2</sub> 応答

高 CO<sub>2</sub> 処理による乾物重の増加は葉面積展開の増加と強い関連があり、それに伴う群落受光量の増加が乾物重増加に対し大きく寄与していることが示唆されている。（Baker ら 2000、Sakai ら 2006、Ainsworth 2008、Shimono ら 2009、Hasegawa ら 2017）。本研究においても、高 CO<sub>2</sub> 処理による乾物重の増加は葉面積の増加に強く依存しており、アフリカイネも同様であった。

#### （1）茎数

アジアイネにおいては、高 CO<sub>2</sub> 環境における葉面積の増加は茎数の増加に強く依存している

とするのが一般的である (Shimono ら 2013)。本研究ではアジアイネは平均して 3.1 本 plant<sup>-1</sup>の増加がみられたのに対し、アフリカイネは 0.2 本 plant<sup>-1</sup>の増加と、増加程度が小さかった。すなわち、アフリカイネは、これまで知られているアジアイネとは異なる機構によって葉面積を高 CO<sub>2</sub>環境で増加させているといえる。

## (2) 茎あたり葉数

茎あたりの葉数（主稈葉齢）は高 CO<sub>2</sub>処理によっても変動しないのが一般的であり、本研究では 2 種ともに茎あたり葉数の変動は見られなかった。

## (3) 1 枚あたり葉面積

高 CO<sub>2</sub>環境では葉身の短縮が観察され (Hasegawa ら 2017)、1 枚あたりの葉面積は減少することが示唆される。本研究では両種ともに 1 枚あたり葉面積の減少が認められたほか、実測の 1 枚あたり葉面積も減少することが確かめられた。しかしアフリカイネは減少程度がアジアイネよりも小さい傾向が認められる。

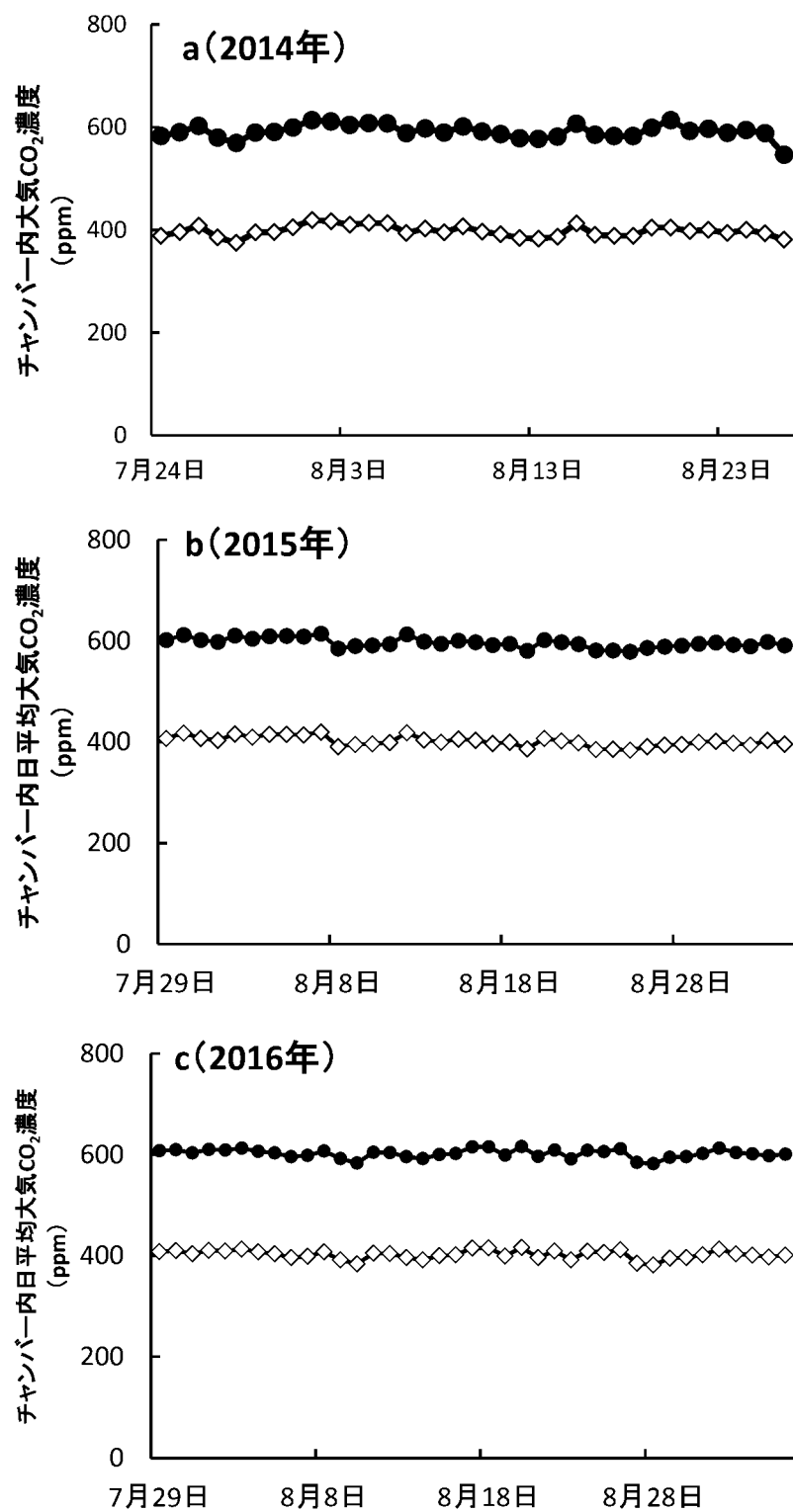


図 3-1 処理期間におけるチャンバー内大気中 CO<sub>2</sub> 濃度の変動

●は高 CO<sub>2</sub> 条件、◇は外気 CO<sub>2</sub> 条件をそれぞれ示す。

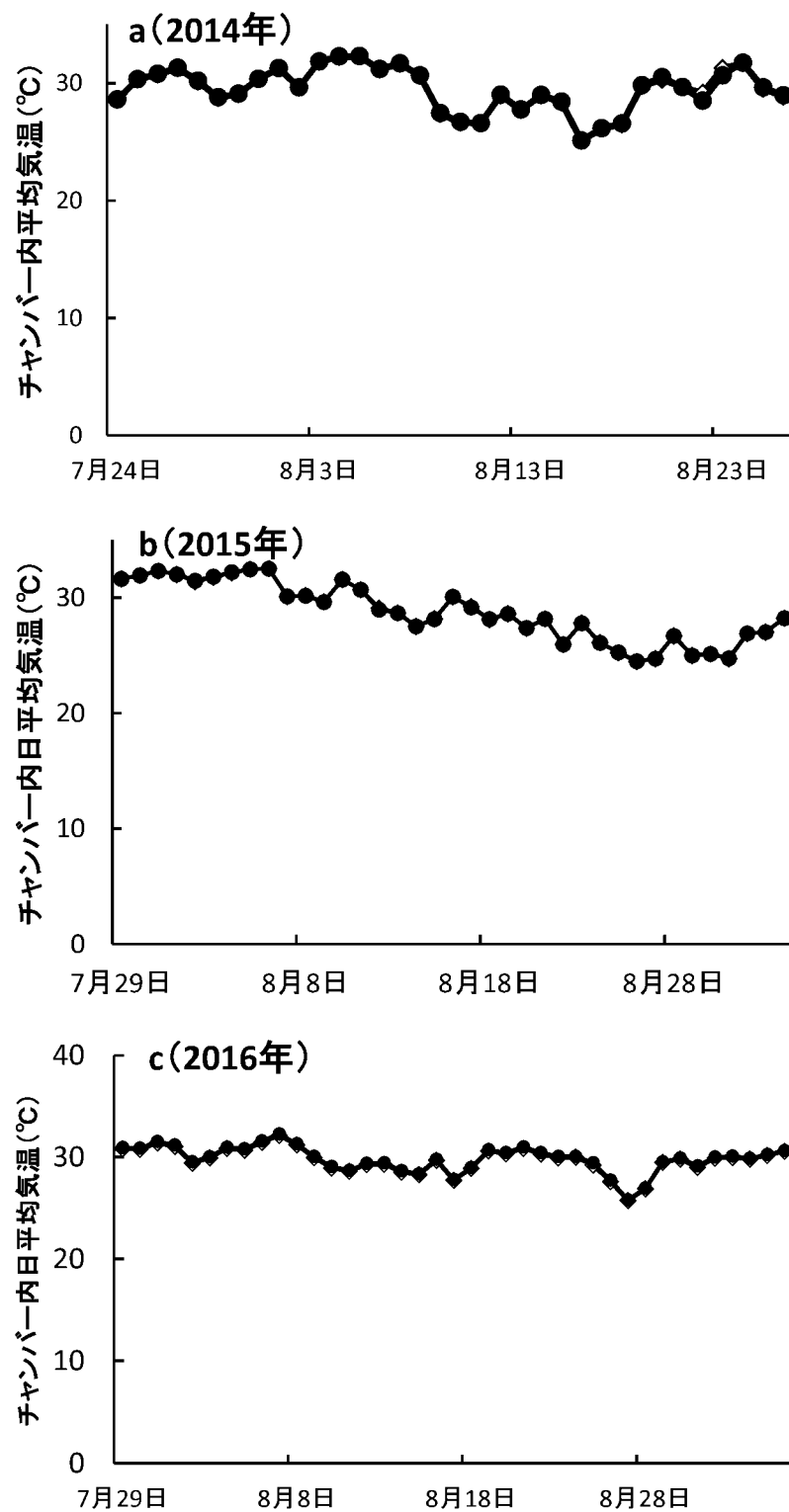


図 3-2 処理期間における平均日平均気温の推移

凡例は図 3-1 を参照。いずれも左端の日から処理を開始した。

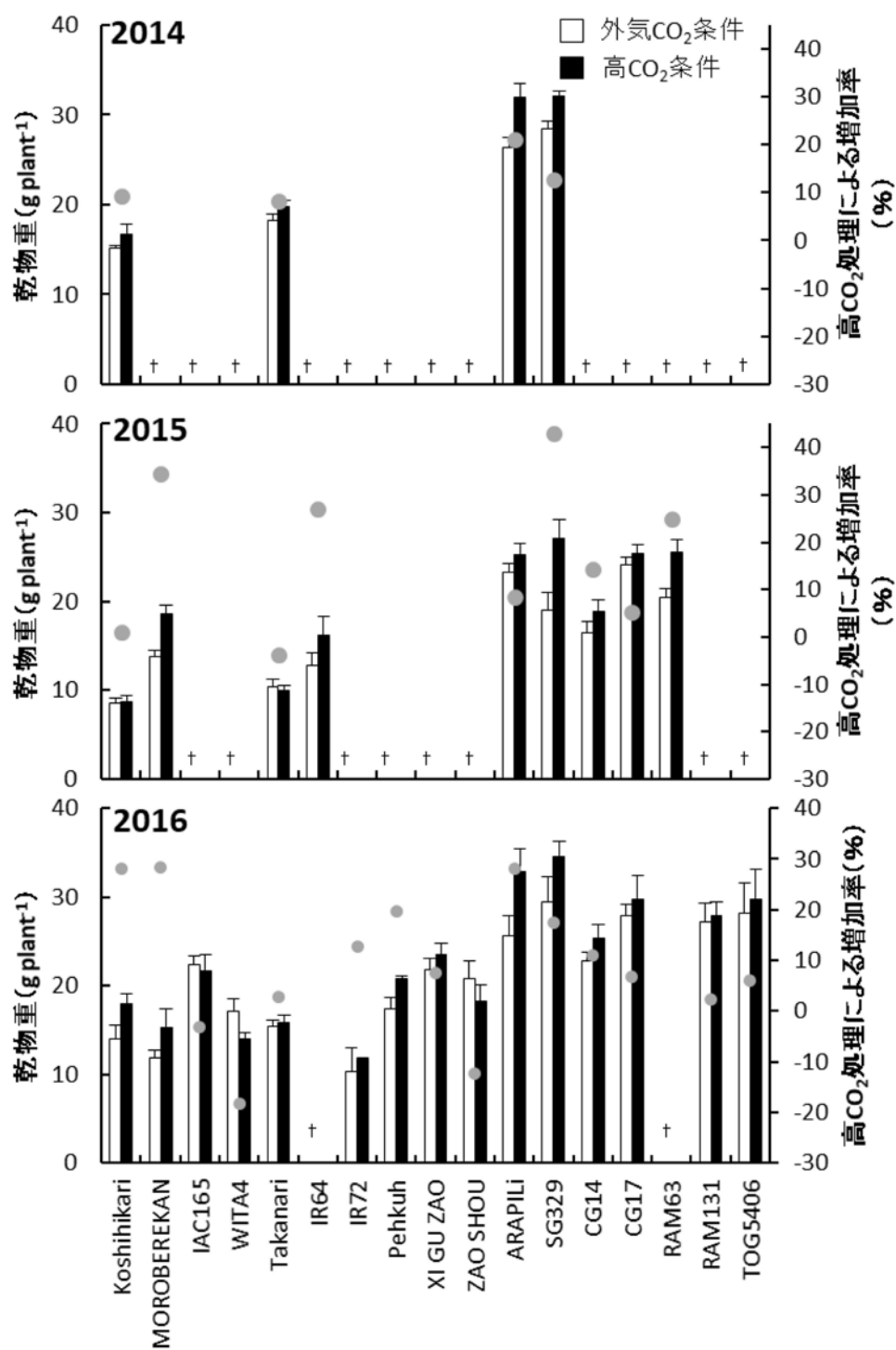


図 3-3 各品種の両処理区における乾物重と高 CO<sub>2</sub> 処理が乾物重に与える影響

白抜きは葉外 CO<sub>2</sub> 濃度 400 ppm、黒塗りは 600 ppm のときの値を示す。高 CO<sub>2</sub> 処理による増加率は右軸に灰色の丸で示す。

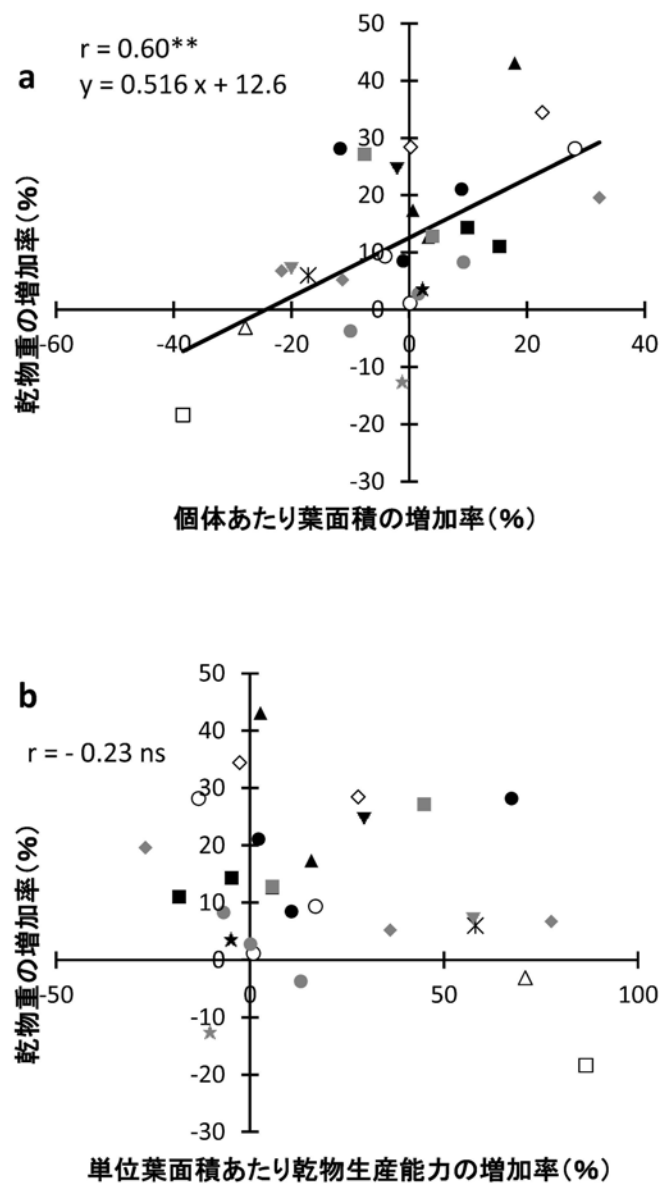


図 3-4 高  $\text{CO}_2$  処理による個体あたり葉面積および単位葉面積あたり乾物生産能力の増加が乾物重の増加に与える影響

シンボルは第 2 章を参照。

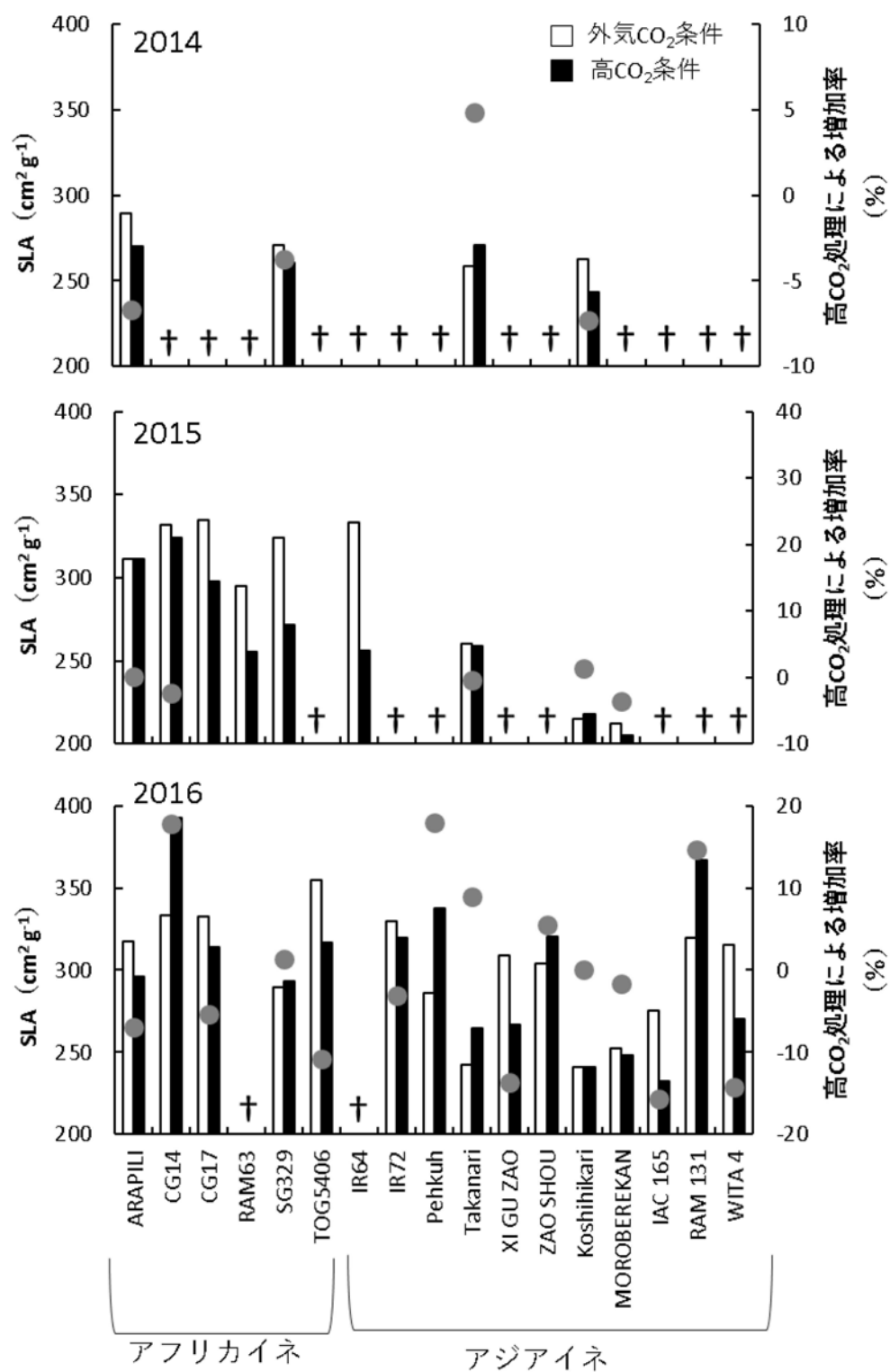


図 3-5 高 CO₂ 処理が比葉面積に及ぼす影響

白抜きは葉外 CO₂ 濃度 400 ppm、黒塗りは 600 ppm のときの値を示す。高 CO₂ 処理による増加率は右軸に灰色の丸で示す。

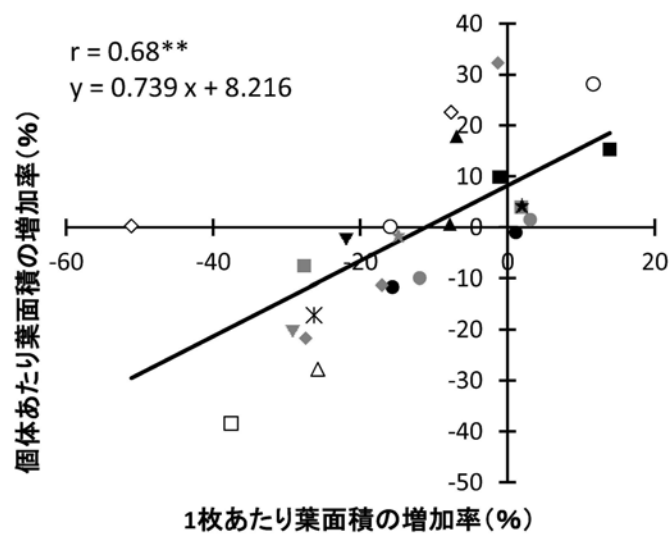
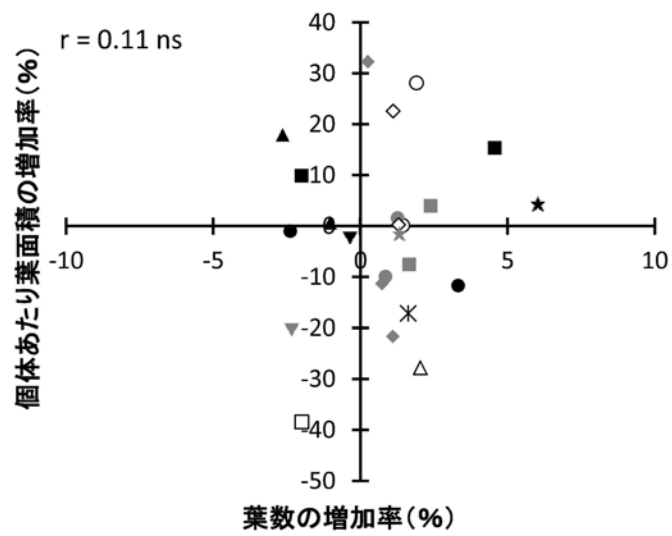
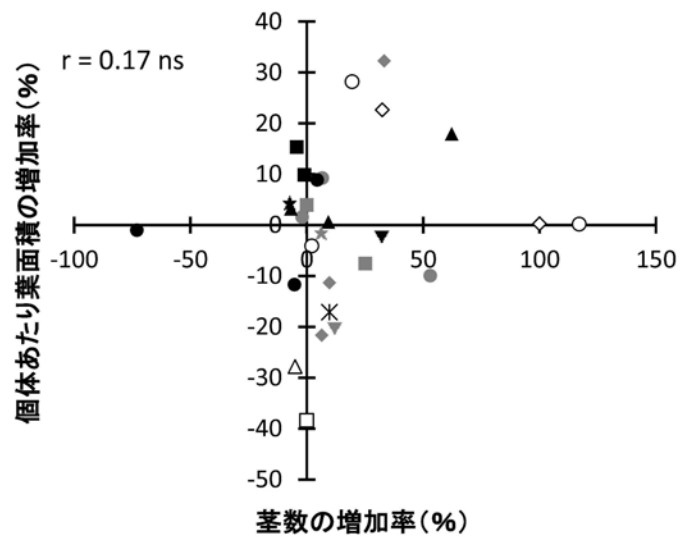


図 3-6 高  $\text{CO}_2$  処理による茎数、葉数および 1 枚あたり葉面積の増加が個体あたり葉面積の増加に及ぼす影響  
シンボルは第 2 章を参照。



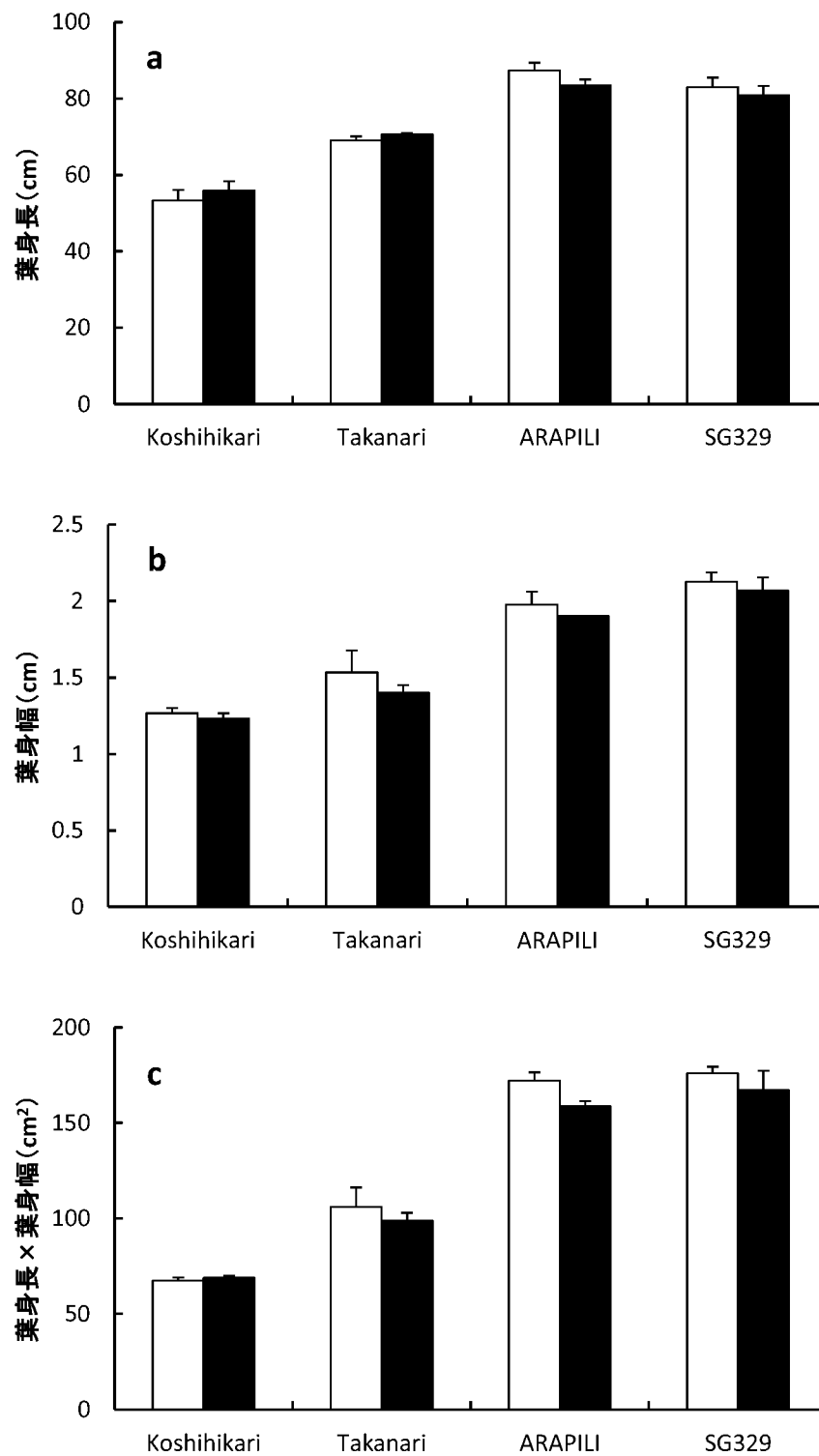


図 3-7 高 CO<sub>2</sub> 処理が葉身長、最大幅および面積に及ぼす影響  
白抜きのバーは外気 CO<sub>2</sub> 区、黒塗りで高 CO<sub>2</sub> 区での値を示す。

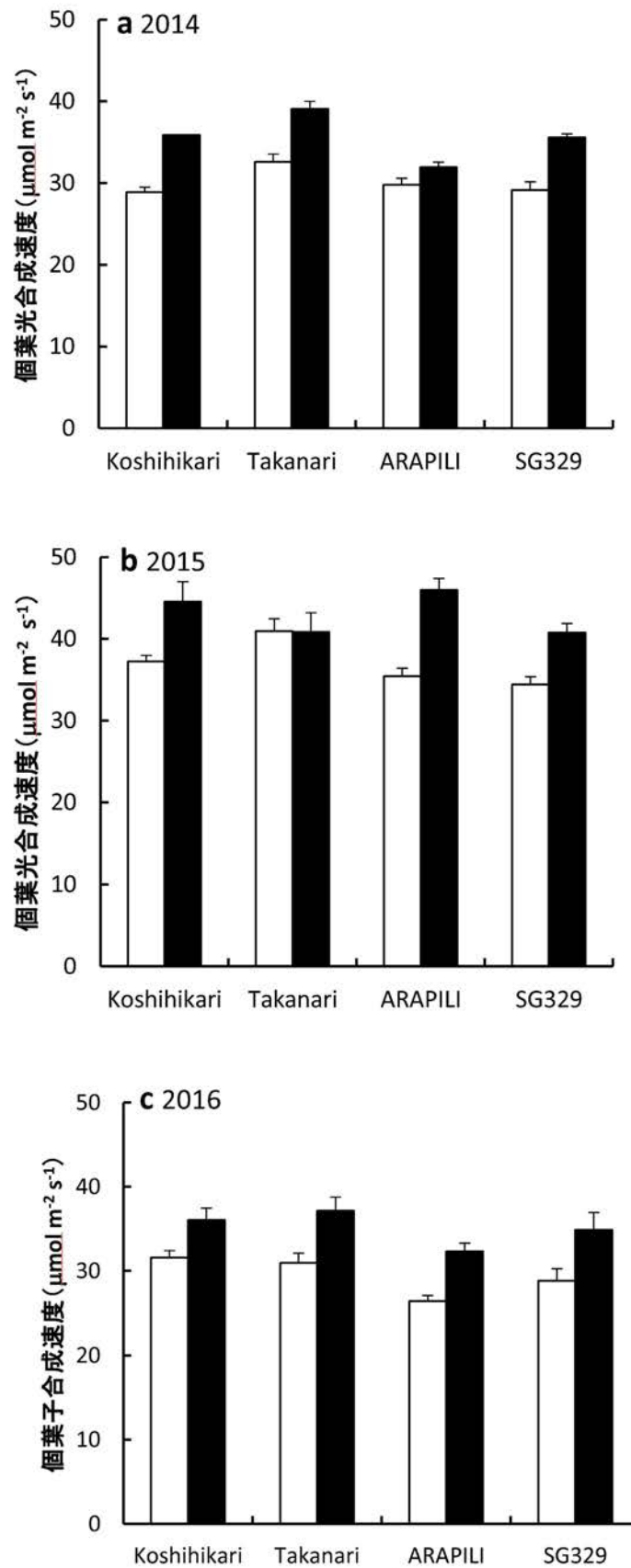


図 3-8 高  $\text{CO}_2$  処理が個葉光合成速度に及ぼす影響  
 白抜きは葉外  $\text{CO}_2$  濃度 400 ppm、黒塗りは 600 ppm のときの値を示す。

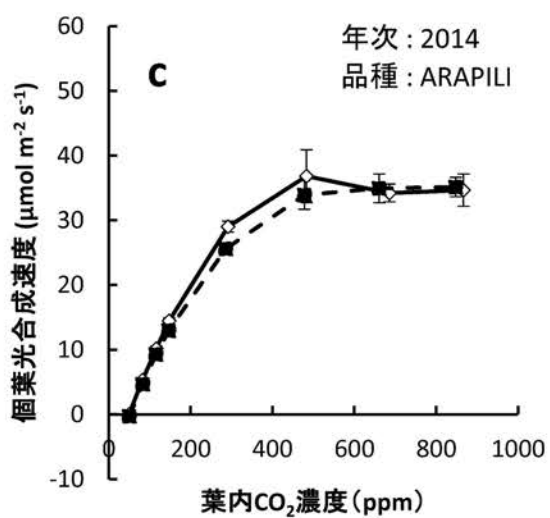
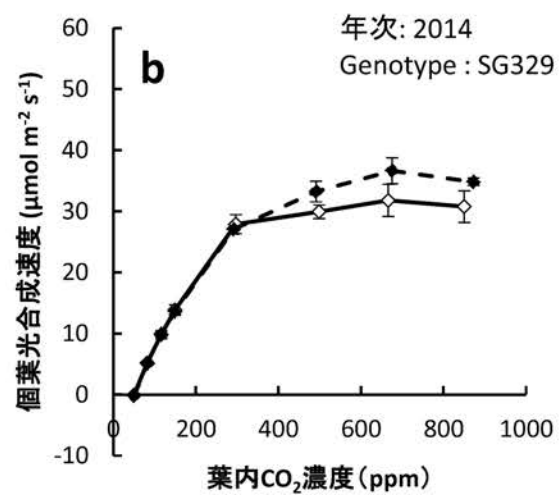
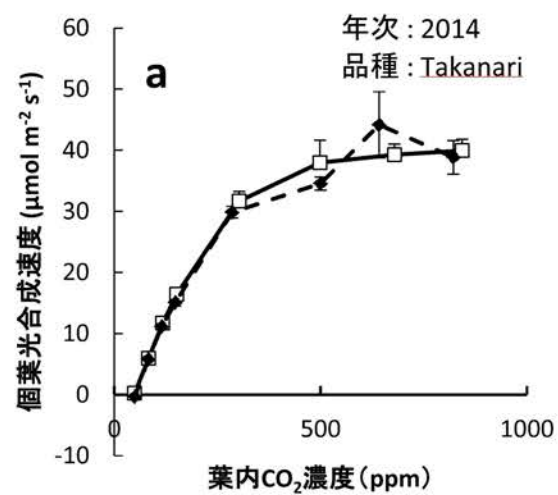


図 3-9 高  $\text{CO}_2$  処理が光合成系の馴化に及ぼす影響 (1/2)  
実線は外気  $\text{CO}_2$  条件、破線で高  $\text{CO}_2$  条件をそれぞれ示す。

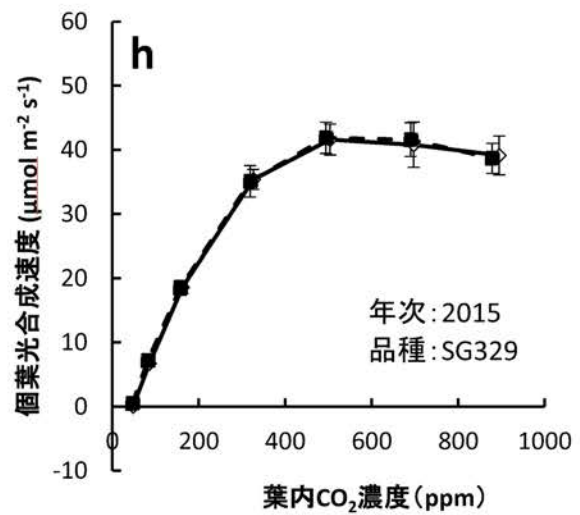
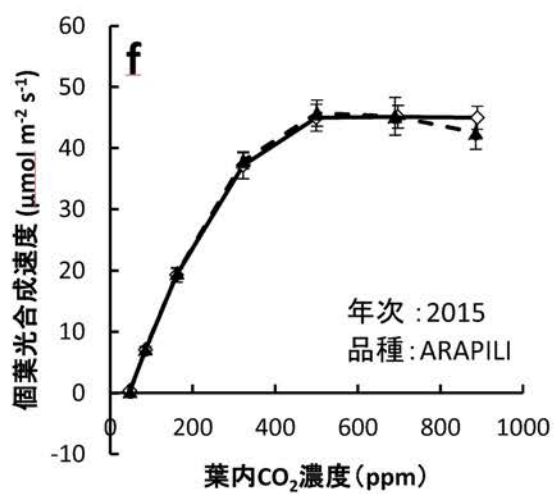
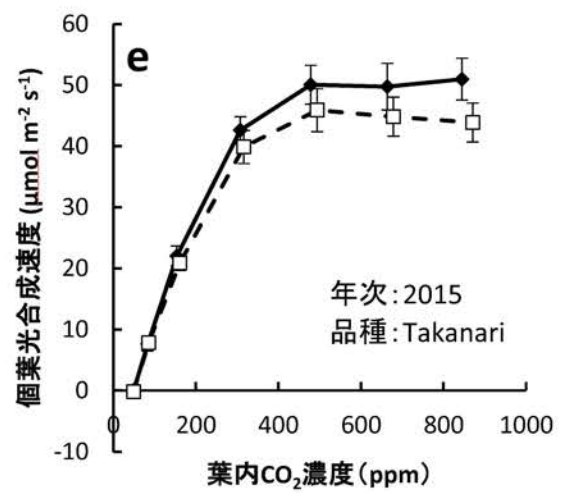
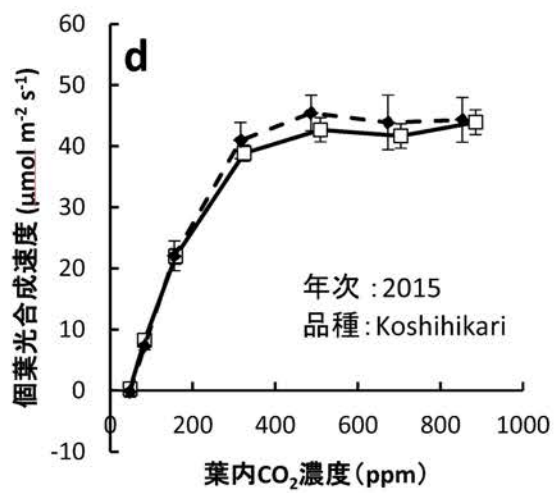


図 3-9 高  $\text{CO}_2$  処理が光合成系の馴化に及ぼす影響 (2/2)  
 実線は外気  $\text{CO}_2$  条件、破線で高  $\text{CO}_2$  条件をそれぞれ示す。

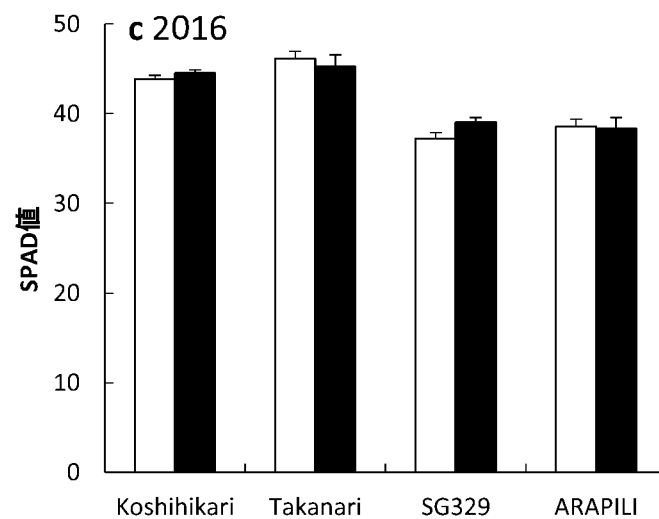
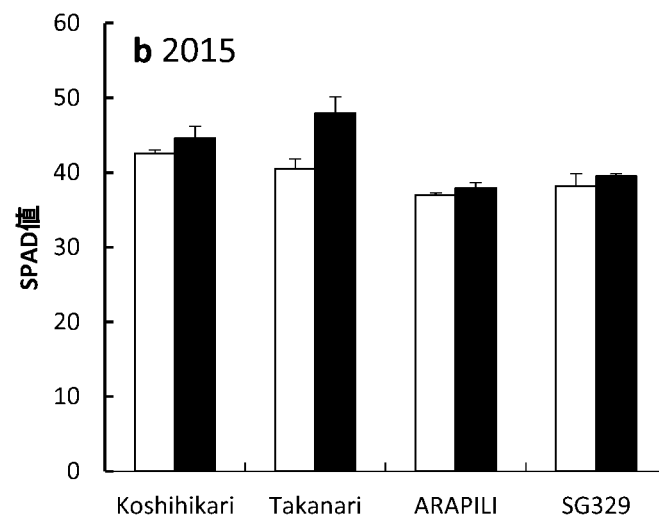
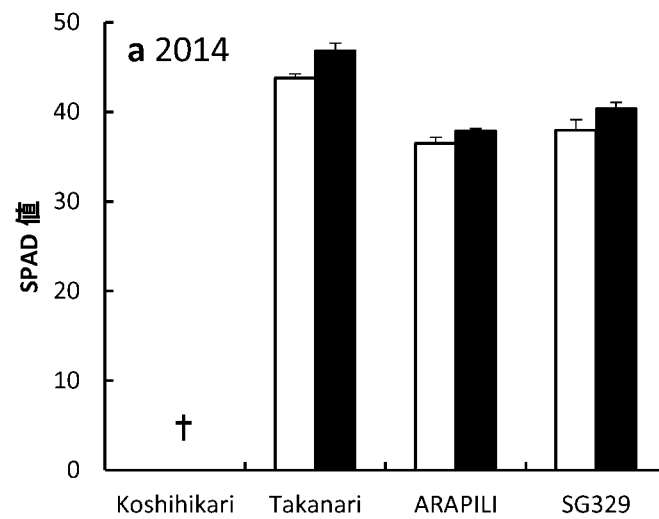


図 3-10 高 CO<sub>2</sub> 処理が SPAD 値に及ぼす影響  
 白抜きは外気 CO<sub>2</sub> 条件、黒塗りは高 CO<sub>2</sub> 条件の値を示す。†は欠測を示す。

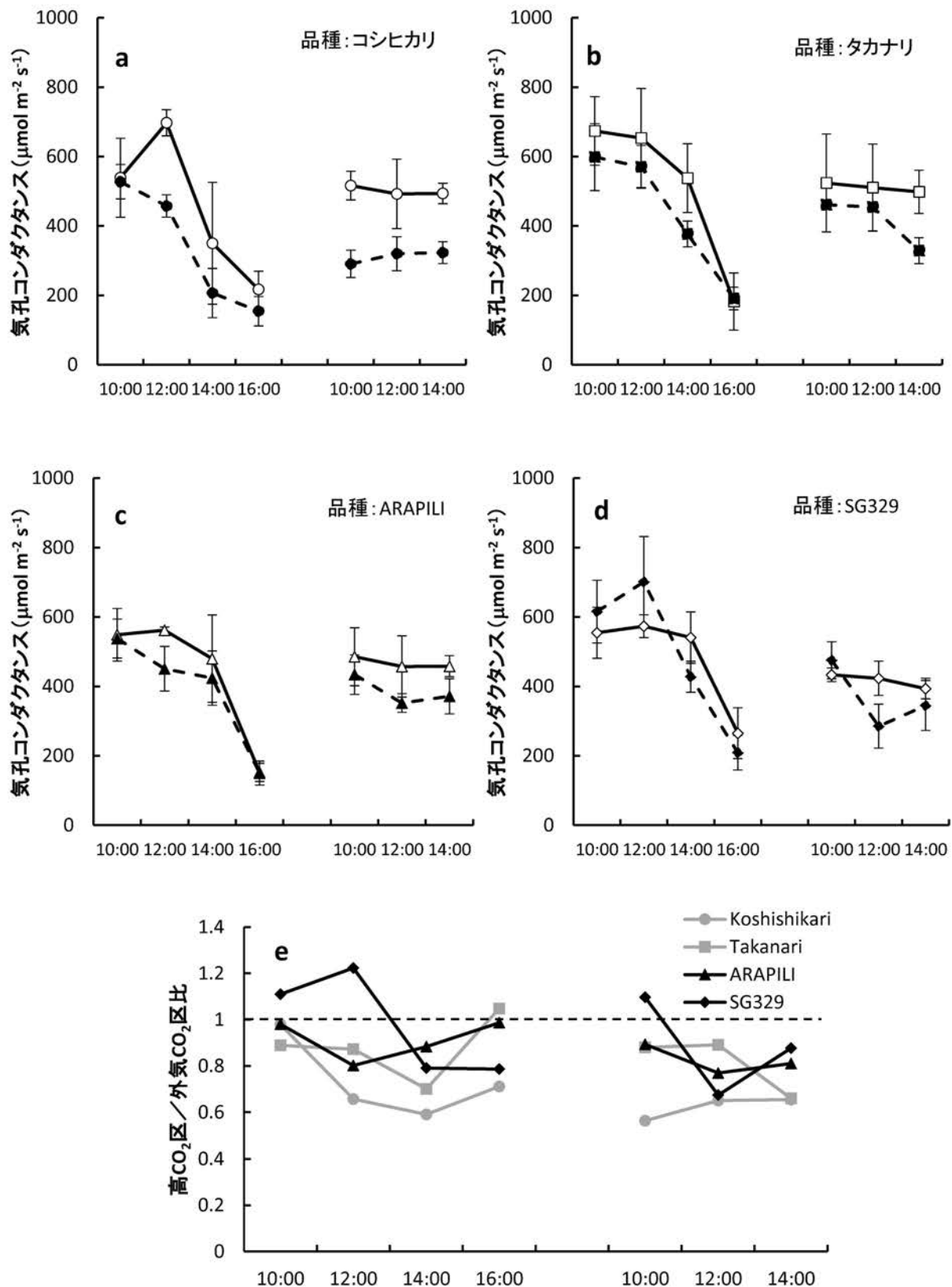


図 3-11 高 CO<sub>2</sub> 処理が気孔コンダクタンスの日変化に及ぼす影響 (2014 年)  
 実線は外気 CO<sub>2</sub> 条件、破線で高 CO<sub>2</sub> 条件をそれぞれ示す。高 CO<sub>2</sub> 区/外気 CO<sub>2</sub> 区比は 1.0  
 が両区間に差がないことを意味する。

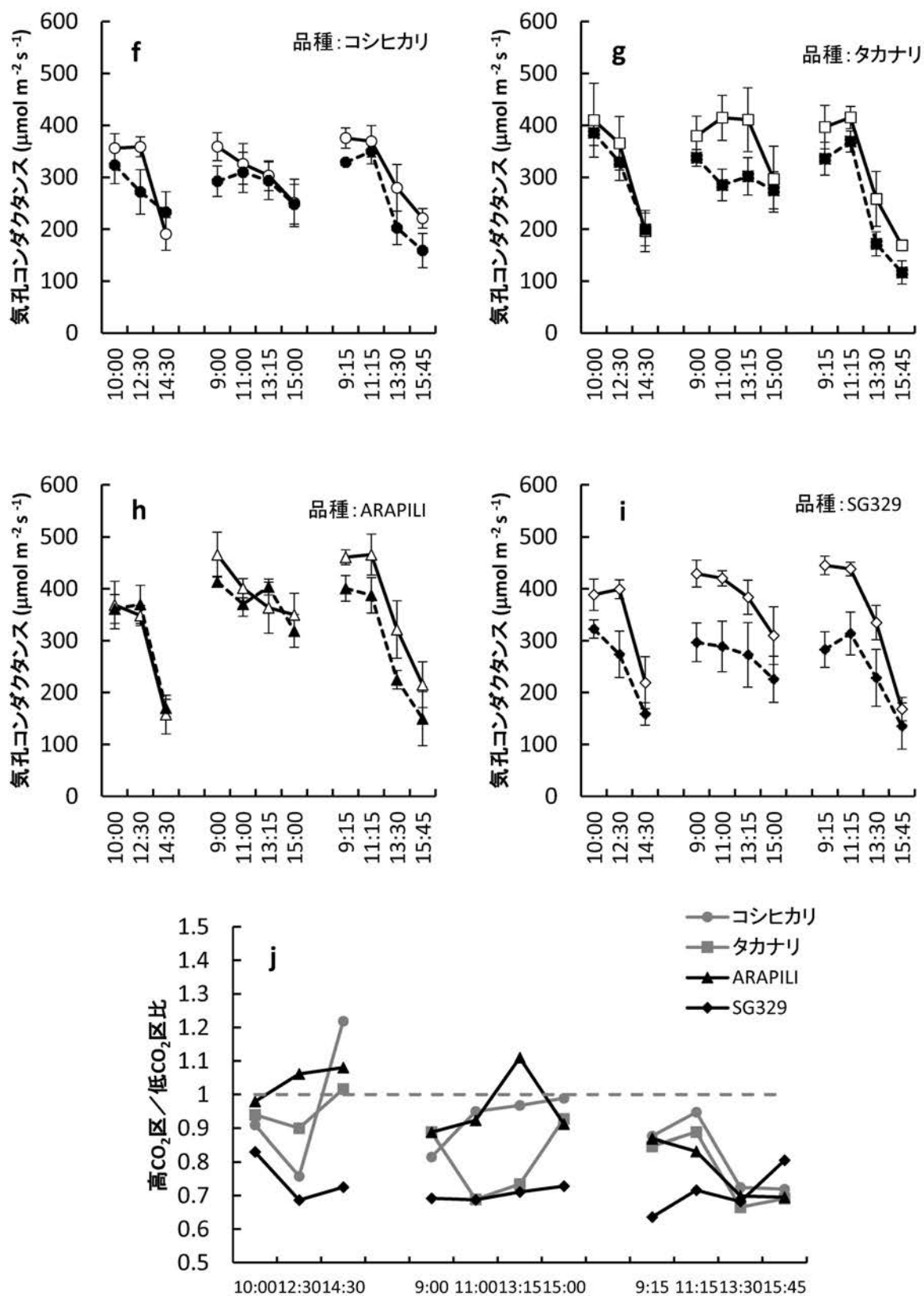


図 3-11 高 CO<sub>2</sub> 処理が気孔コンダクタンスの日変化に及ぼす影響 (2015 年)  
 実線は外気 CO<sub>2</sub> 条件、破線で高 CO<sub>2</sub> 条件をそれぞれ示す。高 CO<sub>2</sub> 区 / 外気 CO<sub>2</sub> 区比は 1.0  
 が両区間に差がないことを意味する。

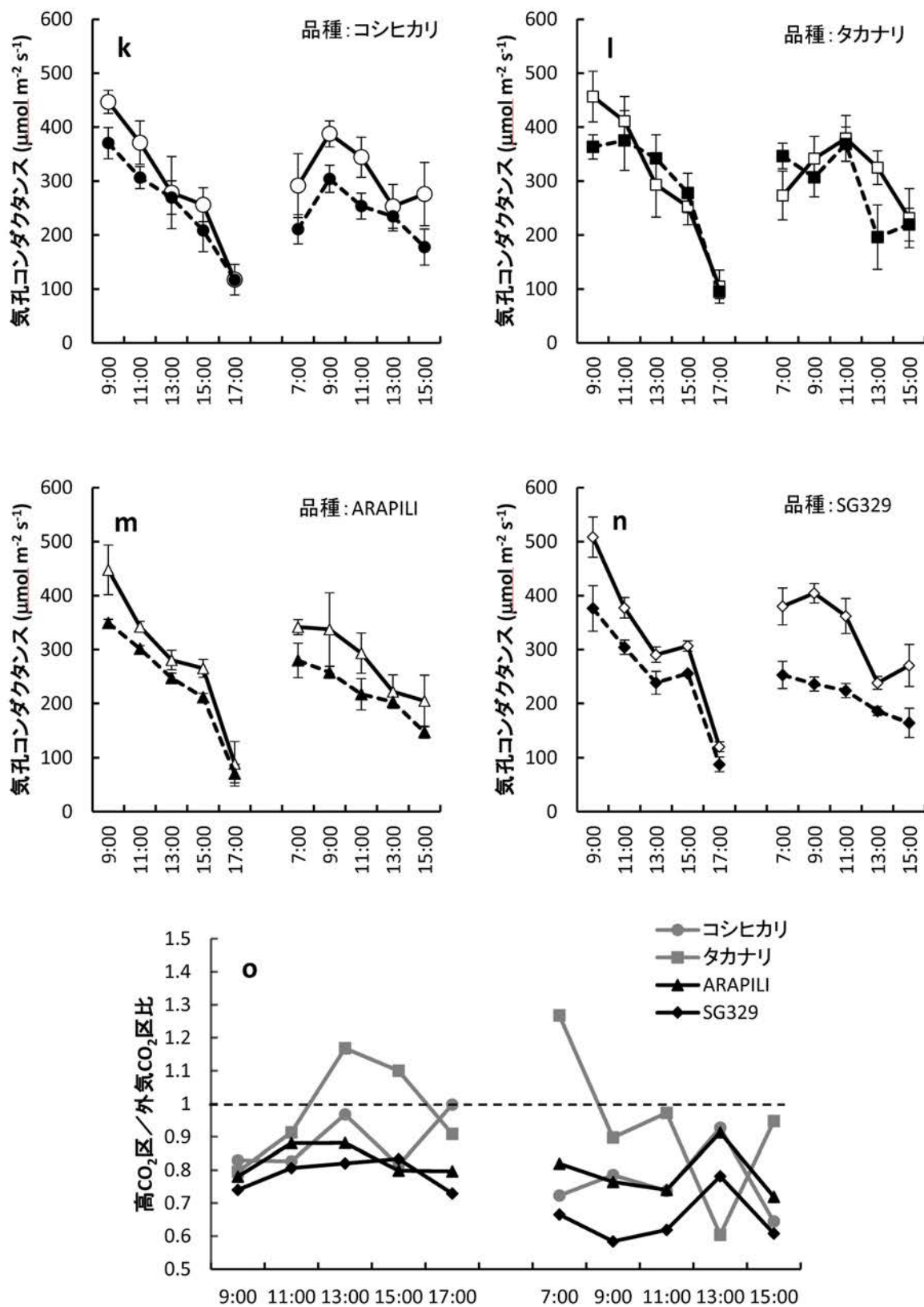


図 3-11 高 CO<sub>2</sub> 処理が気孔コンダクタンスの日変化に及ぼす影響 (2016 年)

実線は外気 CO<sub>2</sub> 条件、破線で高 CO<sub>2</sub> 条件をそれぞれ示す。高 CO<sub>2</sub> 区 / 外気 CO<sub>2</sub> 区比は 1.0 が両区間に差がないことを意味する。



## 第4章 気温に対する表現型可塑性

### 4.1 緒言

現在進行しつつある地球レベルでの気候変動によって平均気温は上昇傾向にある。平均気温の上昇は作物の生産に影響を与え、適度な昇温は作物の生産性を向上させる可能性があるものの、極端な高温下では生産を抑制する可能性がある。

今日稲作の普及・拡大が進みつつあるアフリカ諸国は、将来の気候変動で気温の上昇が予想されている地域の一つであり（IPCC, 2014）、イネの高温環境に対する応答性を明らかにすることが必要である。

一般に、気温の上昇に伴う乾物重の変化は、光合成を主な支配要因とする純同化率の変化と、葉面積展開の変化の2要素に分けてその要因を解析することができる。光合成は暗反応系の鍵酵素である Rubisco が強い温度依存性をもち、高温下で純同化率が低下することが指摘されている。

また、葉面積は高温下で展開が促進され、受光量の増大を介して乾物生産が増加することが知られている（Horai ら 2014、Pasuquin ら 2013）。その要因として茎数の増加、葉数の増加、1枚あたり葉面積の増加が考えられる。茎数については気温の上昇で増加するという意見（Oh-e ら 2007、Baker & Allen 1993）と増加しないという意見（Horai ら 2014、Stuerz ら 2014）の両方があり定かでない。また、1枚あたり葉面積については細胞分裂の温度応答性に起因して温度応答を示すことが示唆されている（Parent ら 2009）。

アジアイネ（*Oryza sativa* L.）の場合、乾物重の温度に対する応答は非線形で、適温を超えない温度域においては乾物重が増加すると考えられ（Oh-e ら 2007）、その増加程度には品種間差がある（Horai ら 2014、Pasuquin ら 2013）ことが知られているが、温度応答を多数の品種で検討した例はほとんどない。一方、西アフリカでは独自の栽培稲であるアフリカイネ（*O. glaberrima* Steud.）が栽培されている。本種は種々の環境に対して高い適応性を持つことが知られているが、乾物生産についてその温度応答を評価した例はない。

本章では、知見が不足しているアフリカイネ品種の乾物生産における温度応答性を明らかにすることを目的に、乾物生産における温度応答性をアジアイネ品種と比較・評価した。

## 4.2 材料および方法

供試した 17 品種のうち、4 ないし 5 回供試された品種の応答を解析した。すなわち、アフリカイネ *O. glaberrima* Steud.からは‘ARAPILI’（マリ産在来種, IRGC 103777）、‘SG329’（セネガル産在来種, IRGC 104038）、アジアイネ *Oryza sativa* L. の日本型品種から‘コシヒカリ’、インド型品種からタカナリ’を各種・亜種を代表する品種とした。2014 年 7 月から 2016 年 9 月までの 5 回（表 4-1）にわたって下記の条件で栽培試験を行い、試験間の気温の変異を利用して気温に対する応答性を評価した。

### 栽培および計測

第 2 章を参照。

## 4.3 結果

### 4.3.1 気象要素が乾物重に及ぼす影響

5 回の実験における平均気温、平均最高気温、平均最低気温とその乾物重との相関を表 4-1 に示す。5 回の実験の間には、平均気温で 26.4°C から 29.8°C、平均最高気温で 31.4°C から 35.5°C、平均最低気温で 22.1°C から 25.2°C の間で変異がみられた。本章ではこの有意な相関を示した平均気温（ $r = 0.48$ ,  $p < 0.01$ ）に対する応答について解析を行う。気温に対する乾物重および種々の項目の応答は、気温に対する各項目の線形回帰を行って、回帰式の傾きを応答の程度の指標として利用した。

### 4.3.2 乾物重の平均気温に対する応答

アフリカイネ品種、アジアイネ品種ともに平均気温の上昇に伴って乾物重が増加する傾向を示し（図 4-1）、その程度は  $1.23 \text{ g } ^\circ\text{C}^{-1}$  から  $2.95 \text{ g } ^\circ\text{C}^{-1}$  の間で品種間差が認められた。

乾物重の増加は、生長解析の手法を用いて、個体あたり葉面積の増加と単位葉面積あたりの乾物生産能力（DPL）の増加に分けて解析することができる。この 2 項目の平均気温に対する応答をそれぞれ評価し、どちらが乾物重の応答を規定している要因かを解析した。DPL はいずれの品種も気温の上昇に伴って低下する傾向を示し（図 4-2b）、またその減少程度はコシヒカリ、タカナリ、ARAPILI については  $0.29$  から  $0.31 \text{ g cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$  の間であり、品種間差の変動を説明するものではなかった。一方の葉面積の応答は  $168.6 \text{ cm}^2 ^\circ\text{C}^{-1}$  か

ら  $559 \text{ cm}^2 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$  の間で変動が見られ、乾物重の増加は個体あたり葉面積の応答によるものであった (図 4-2a)。つまり、2 種ともに乾物重の平均気温に対する応答は、個体あたり葉面積の応答に起因しており、また、アフリカイネの乾物重における顕著な応答は個体あたり葉面積の顕著な応答に依存している。

さらに、個体あたりの葉面積を茎数(図 4-3a)、葉数 ((図 4-3b ; 全茎が主稈葉数と同じ葉数を持つと仮定する)、1 枚あたり葉面積(図 4-3c)の積として表すことで、個体あたり葉面積の応答がどの項目に依存するかを解析した。いずれの品種も 1 枚あたり葉面積の応答に強く依存しており、アフリカイネの平均気温の上昇に対する乾物重の顕著な応答は 1 枚あたり葉面積の応答を反映していた。このことから、個体あたり葉面積の平均気温に対する応答の支配要因は 2 種ともに 1 枚当たり葉面積であり、個体あたり葉面積の応答を介して乾物重の応答に強く影響している。また、アフリカイネは平均気温の変化に対する 1 枚あたり葉面積の応答程度がアジアイネよりも格段に大きく、これによって乾物重の平均最低気温に対する顕著な応答を発現しているといえる。

#### 4.4 考察

##### 4.4.1 乾物重の温度に対する応答

一般に、アジアイネは温度 (気温および水温) に対して応答する傾向がみとめられ、Horai ら (2014)、Pasuquin ら (2013) などは水温の上昇による乾物重の増加に品種間差がみられること、また温度反応は非線形で、ある温度以上になると乾物重の減少が観察されること (Oh-e ら, 2007) を報告している。

本試験では 4 品種ともに温度の上昇に対して乾物生産の増加が認められた。この増加は単調な線形で、頭打ちになる点は見られなかったことから、4 品種のもつ最適温度は  $29.2^\circ\text{C}$  (最大の乾物生産を示した期間中平均気温) よりも高いことが考えられる。また、応答の程度には 4 品種内で品種間差が認められた。すなわち、温度に対する乾物生産の応答は品種に固有の特性であると考えられる。

#### 4.4.2 単位葉面積あたりの乾物生産力

単位葉面積あたりの乾物生産力は、一般に温度応答性を示す。その機序として、大きく分けて光合成系と呼吸の 2 つの要因が挙げられる。

光合成系は、暗反応系の鍵酵素であるリブロース - 1,5 - ビスリン酸カルボキシレース／オキシゲネース（Rubisco）の活性が高温下で低下することに起因して、光合成能力の低下がみられることがある。また、低温下では明反応系における余剰エネルギーの発生により光化学反応を阻害する場合がある。

呼吸もまた単位葉面積あたりの乾物生産力に影響する要因の一つである。イネの場合、10°Cの気温上昇で呼吸速度は約 2 倍増加することが知られている（Yoshida, 1975）。高温環境下では呼吸の増加により、単位葉面積あたりの乾物生産力を減少させると考えられる。

本研究においては、単位葉面積あたりの乾物生産力の低下が高温条件下で観察され、光合成能力の低下や呼吸の増加が影響を及ぼしていたと示唆される。

#### 4.4.3 葉面積の温度に対する応答

葉面積の展開は高温環境で促進され、その結果受光量が増加することが栄養成長期における乾物重の増加に寄与している（Horai ら 2014、Pasuquin ら 2013）。本研究においては両種ともに葉面積が平均気温の上昇につれて増加する傾向が認められ、アフリカイネも高温による乾物重の増加が葉面積の増加に依存しているといえる。

##### （1）茎数の応答

茎数は高温により増加しないとする意見（Horai ら 2014、Stuerz ら 2014）と増加するという意見（Oh-e ら 2008、Baker & Allen 1993）の両方がある。本研究では両種ともに高温で茎数が増加する傾向はあったが一貫した傾向ではなく、葉面積展開への明瞭な寄与はみられなかった。

##### （2）葉数

低温についてみると、低水温処理（30°Cから 20°Cの範囲）によって主稈葉数が減少し、その程度は最大 2.8 枚に達する場合がある（Ishii ら 2011）。本研究では両種ともに温度に対する葉数の変動は観察されず、低温と高温を比較しても 1 枚以内の差しかみられなかった。

### (3) 1枚あたり葉面積

1枚あたり葉面積は、葉を構成する細胞の分裂速度の温度依存性を介して温度に対する応答性を示す (Parent ら 2009)。

1枚あたり葉面積が高温で拡大することは、生態的には分げつの減少による個体あたり葉面積の減少を補償する作用であるとも考えられる。

表 4-1 各実験の期間および気象要素

No.	年次	移植日	サンプリング 日	期間 (日)	平均気温 (°C)	平均最高気温 (°C)	平均最低気温 (°C)
1	2014	7 月 24 日	8 月 26 日	33	29.5	34.7	25.2
2	2015	6 月 12 日	7 月 21 日	39	27.1	33.0	22.1
3	2015	7 月 29 日	9 月 3 日	36	28.7	34.3	24.6
4	2016	6 月 23 日	8 月 1 日	39	26.4	31.4	22.1
5	2016	7 月 29 日	9 月 5 日	38	29.8	35.5	24.9
乾物重との相関 $r =$					0.48*	0.39 <sup>ns</sup>	0.51**

各実験における栽培暦および期間中の平均気温、平均最高気温、平均最低気温を示す。

表中の\*は 5%水準、\*\*は 1%水準で有意な相関であることを示す。ns は有意でないことを示す。

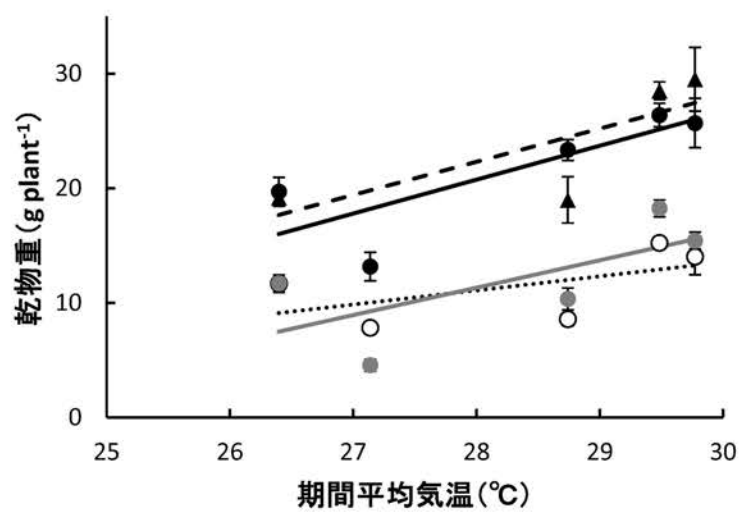


図 4-1 平均気温に対する乾物重の応答

シンボルは第 2 章を参照。各品種の回帰式は、  
 コシヒカリ  $y = 1.23x - 23.4$  ( $r = 0.56$ ,  $p = 0.21$ )  
 タカナリ  $y = 2.39x - 55.6$  ( $r = 0.67$ ,  $p = 0.33$ )  
 ARAPILI  $y = 2.96x - 62.1$  ( $r = 0.81$ ,  $p = 0.10$ )  
 SG329  $y = 2.89x - 58.7$  ( $r = 0.77$ ,  $p = 0.23$ )

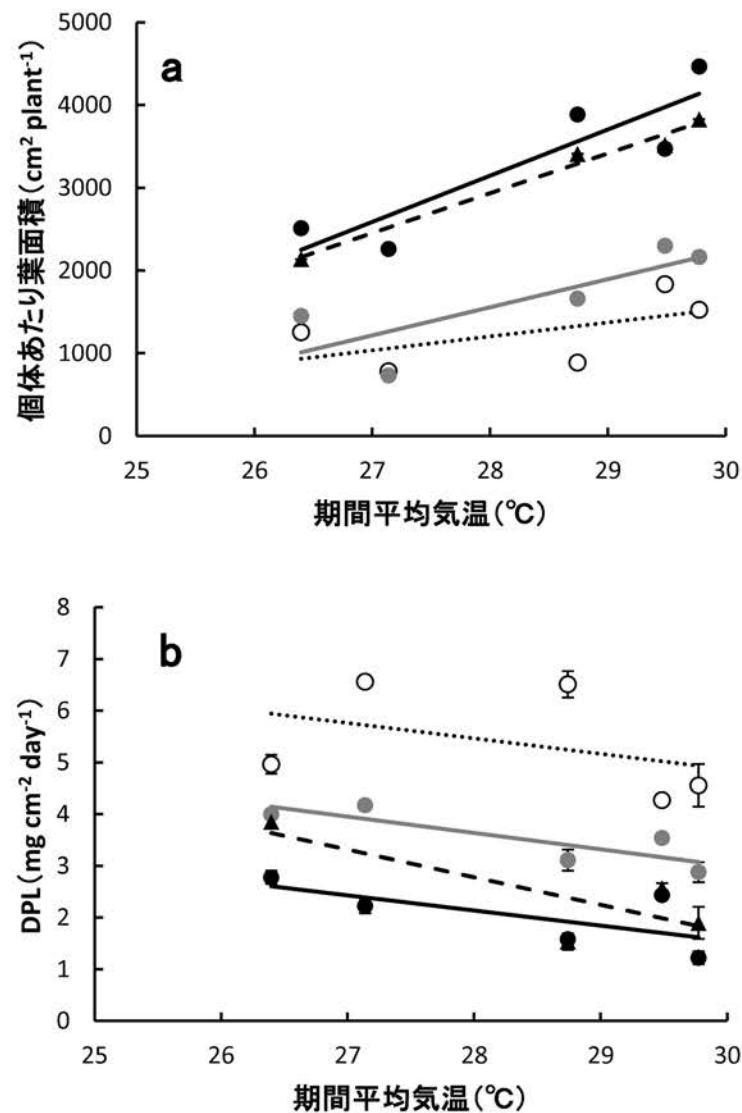


図 4-2 平均気温に対する個体あたり葉面積および DPL の応答

凡例は第 2 章を参照。

(a) 各品種の回帰式は、

$$\text{コシヒカリ } y = 169x - 3518 \quad (r = 0.57, p = 0.32)$$

$$\text{タカナリ } y = 340x - 7956 \quad (r = -0.80, p = 0.10)$$

$$\text{ARAPILI } y = 559x - 12503 \quad (r = 0.89, p = 0.04)$$

$$\text{SG329 } y = 481x - 10553 \quad (r = 0.99, p = 0.01)$$

(b) 各品種の回帰式は、

$$\text{コシヒカリ } y = -0.29x - 13.8 \quad (r = -0.40, p = 0.50)$$

$$\text{タカナリ } y = -0.31x - 12.5 \quad (r = -0.85, p = 0.07)$$

$$\text{ARAPILI } y = -0.29x - 10.3 \quad (r = -0.68, p = 0.21)$$

$$\text{SG329 } y = -0.53x - 17.7 \quad (r = -0.80, p = 0.20)$$



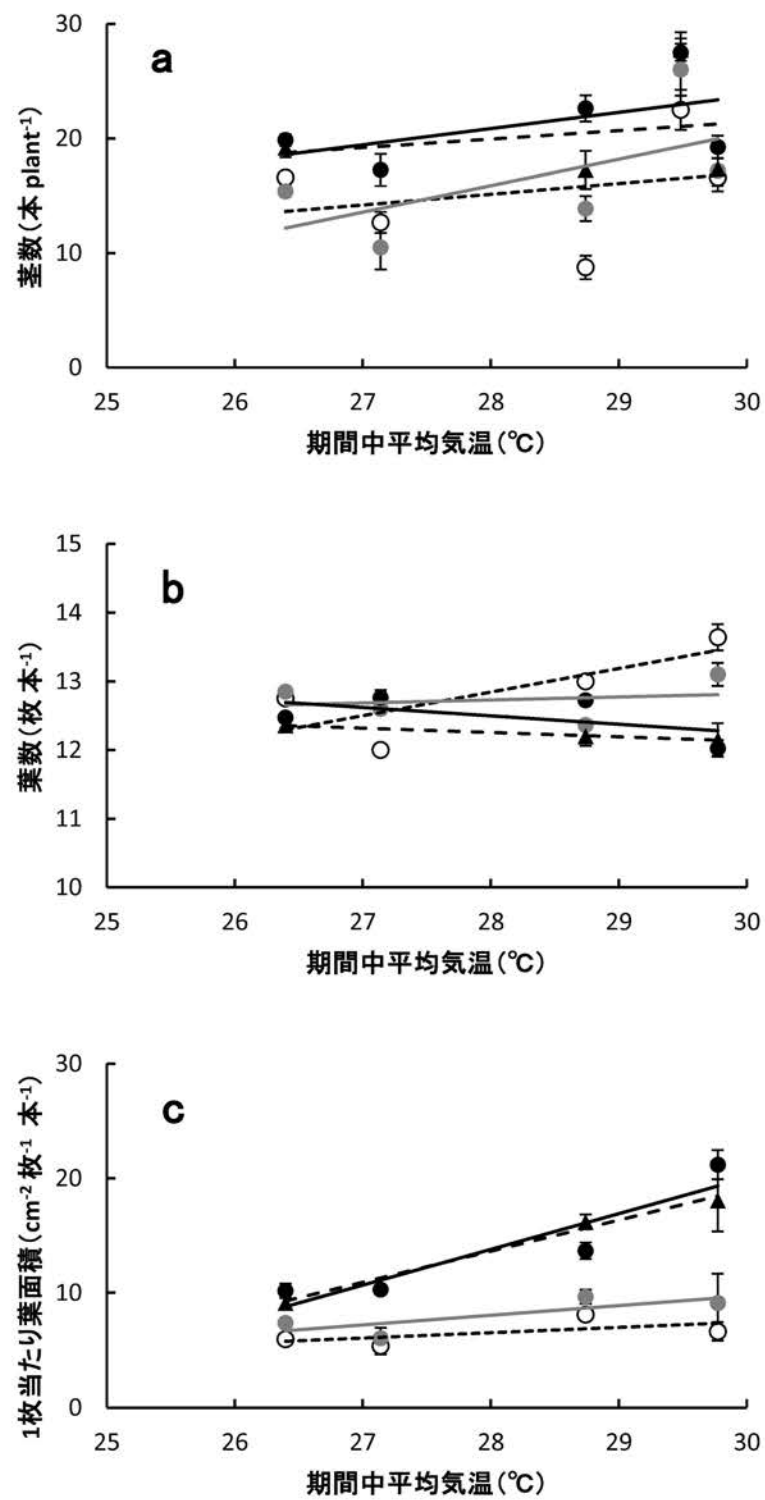


図 4-3 平均最低気温および平均気温に対する茎数、葉数、1枚あたり葉面積の応答  
シンボルは第 2 章を参照。回帰式および相関係数、p 値は表 4-2 を参照。

表 4-2 茎数、葉数および 1 枚あたり葉面積の気温に対する応答

図は図 4-1 を参照。

品種	茎数(本 plant <sup>-1</sup> )			葉数 (枚 本 <sup>-1</sup> )			1 枚あたり葉面積(cm <sup>2</sup> 枚 <sup>-1</sup> 本 <sup>-1</sup> )		
	相関係数	p 値	回帰式	相関係数	p 値	回帰式	相関係数	p 値	回帰式
コシヒカリ	0.27	0.66	y= 0.935 x -11.0	0.77	0.12	y= 0.343 x+ 3.23	0.60	0.28	y= 0.466 x -6.53
タカナリ	0.59	0.30	y= 2.31 x -48.7	0.21	0.73	y= 0.0438 x+ 11.5	0.78	0.12	y= 0.844 x -15.6
ARAPILI	0.53	0.36	y= 1.41 x -18.7	-0.55	0.34	y= -0.122 x+ 15.9	0.92	0.03	y= 3.12 x -73.6
SG329	0.23	0.77	y= 0.740 x -0.76	-1.00	0.00	y= -0.0629 x+ 14.0	0.99	0.01	y= 2.72 x -62.4

## 第5章 数理モデルによる乾物生産における表現型可塑性の定量的評価

### 5.1 序論

気候変動の進展により、今世紀半ばには  $\text{CO}_2$  濃度は現在よりも 200ppm 増加して 600ppm に達し、気温も現在よりも  $0.4\sim 2.6^\circ\text{C}$  上昇すると予測され (IPCC, 2014)、アジア圏におけるイネの栄養生長期の平均気温は  $20^\circ\text{C}$  台後半から  $30^\circ\text{C}$  台に達すると予測される。これらの気候変動は光合成の基質である大気中  $\text{CO}_2$  の増加や、葉面積展開の促進を介して栄養生長を促進し、ひいてはバイオマス生産を向上させる効果が期待される。これらの気候変動に伴う植物生産の増加程度、すなわち気温・ $\text{CO}_2$  に対する乾物生産における表現型可塑性には品種間差があることが多くの作物種・品種で確認されており、イネの場合には  $\text{CO}_2$  が 200ppm 増加した場合には、 $-10\%\sim +70\%$  の間で変動があること (平均 23%; Ainsworth 2008)、温度応答については  $25^\circ\text{C}$  から  $+3^\circ\text{C}$  の範囲では  $-20\%$  から  $+43\%$  の間での変動がある (Paskin et al 2013) ことが明らかになっている。これまでの研究、また本研究の第3章および第4章において解析したように、葉面積とりわけ1枚あたり葉面積における表現型可塑性の品種間差が、乾物生産における表現型可塑性の品種間差を強く規定していることは明らかになっているものの、その品種間差を生み出す機構は明らかになっていない。

また、品種の効果を含めて、気温の上昇や大気中  $\text{CO}_2$  の増加が収量に及ぼす影響を、作物モデルで評価する研究が行われ (Hasegawa et al. 2017)、将来環境における乾物生産・収量の表現型可塑性に品種間差があることは予測がなされているが、これらのモデルは  $\text{CO}_2$  増加および気温の上昇を光合成速度の増大としてとらえたものであり、表現型可塑性の品種間差を生み出す機構の理解には至っていないのが現状である。

そこで本章では、乾物生産を、葉を薄く・広く展開する過程と広義の光合成速度に規定される乾物生産過程の2過程に分けて理解し、乾物生産における気温・ $\text{CO}_2$  に対する表現型可塑性の品種間差を生み出す機構を解明する。

### 5.2 モデルの構築

乾物生産における気温・ $\text{CO}_2$  濃度に対する応答に着目し、毎日の乾物生産を (1)SLA をべ

ースとする葉面積展開過程 および (2)広義の光合成速度 NAR に規定される乾物生産過程の2つの過程にわけ、それぞれ気温と SLA を独立変数としたサブモデルを構築し、2つのサブモデルを結合して乾物生産モデルを作成した。

### 5.2.1 SLA サブモデル

解析に使用した 18 品種は  $180\text{cm}^2\text{ g}^{-1}$  から  $393\text{cm}^2\text{ g}^{-1}$  の間で SLA に変異がみられ (図 2-8)、加えて実験を行った平均気温  $26\sim 29^\circ\text{C}$  の間においては種・亜種をこえて期間中平均気温の上昇に伴い SLA が増加する傾向があった (図 5-1a)。すなわち、SLA には品種および平均気温の両方の影響を受けていた。そこで、品種の効果と平均気温の効果両方を考慮するように

$$\text{SLA} = \alpha T_m + \beta \quad \cdots \text{式(1)}$$

( $T_m$  は期間中の日平均気温、 $\alpha$  および  $\beta$  はパラメータ)

の形で回帰すると、温度に対する SLA の変動のしやすさを示す回帰式の傾き  $\alpha$  は、品種および  $\text{CO}_2$  処理によって明瞭な差異がみられなかった。したがって、気温上昇による SLA の増加の品種間差は、気温の上昇により増加した資源を、葉を薄く広く展開することに利用する能力の差であり、その品種間差はパラメータ  $\beta$  の値に反映される。 $\beta$  の値は Microsoft Excel (2019, Microsoft 社) のソルバー機能により、 $\alpha = 12.10\text{ cm}^2\text{ g}^{-1}\text{ }^\circ\text{C}^{-1}$  に固定した場合に誤差が最小となるよう、品種ごとに最小二乗法により値を決定した。

### 5.2.2 NAR サブモデル

解析に使用した 18 品種は気温および  $\text{CO}_2$  処理によって NAR が変動し、 $0.64\text{mg cm}^{-2}\text{ day}^{-1}$  から  $1.91\text{ mg cm}^{-2}\text{ day}^{-1}$  の間で NAR に変異がみられた (図 2.5b)。また、NAR は SLA との間に負の相関を示し、葉が薄くなることで NAR は低下した (図 5.1b)。

$$\text{NAR} = \gamma \text{SLA} + \delta \quad \cdots \text{式(2)}$$

( $\gamma$  および  $\delta$  はパラメータ)

の形で回帰すると、葉が薄くなることに伴う NAR の低下程度を示す回帰式の傾き  $\gamma$  には、品種および  $\text{CO}_2$  処理によって明瞭な差異がみられなかった。したがって、その品種間差は、資源の増加を単位葉面積あたりの同化能力効率の向上に利用する能力の品種間差に起因

するとみなすことができる。その品種間差を示すパラメータ  $\delta$  の値は、Microsoft Excel (2019, Microsoft 社) のソルバー機能により、 $\gamma = -2.69 \times 10^{-6} \text{ g}^2 \text{ cm}^{-4} \text{ day}^{-1}$  に固定した場合に誤差が最小となるよう、品種ごとに最小二乗法により値を決定した。

### 5.2.3 乾物生産モデル

以上の SLA サブモデルおよび NAR サブモデルをもとに、毎日の気温から乾物生産を予測するモデルを作成した。モデルには、移植時の葉面積、全乾物重、葉乾物重を初期値として入力し、毎日の乾物生産を規定する変数として日平均気温を入力する。

時点  $i$  における全乾物重  $\text{TDW}_i$  は、前日の全乾物重に当日の乾物増加量  $\Delta \text{TDW}_i$  を加算して

$$\text{TDW}_i = \text{TDW}_{i-1} + \Delta \text{TDW}_i$$

とあらわされる。

$\Delta \text{TDW}_i$  は上述の 2 サブモデルをもとに計算され、

$$\Delta \text{TDW}_i = (\text{式 1}) \times \text{LDW}_{i-1} \times (\text{式 2})$$

$\text{LDW}_{i-1}$  は前日における葉乾物重で、

$$\text{LDW}_{i-1} = \varepsilon \times \text{TDW}_{i-1}$$

( $\varepsilon$  は  $\text{TDW}$  に対する  $\text{LDW}$  の比で、平均値を用いて  $\varepsilon = 0.49$  とした)

として表される。

気温データを入力した期間を対象にこの乾物生産モデルを繰り返し計算し、最終日における乾物重を計算した。

## 5.3. 結果

### 5.3.1 パラメータ $\beta$ の決定

上述の方法によりパラメータ  $\beta$  を決定し、極端に当てはまりの悪い値はなかった (図 5-3)。

$\beta$  の値は線形回帰の切片であり、期間中平均気温が  $0^\circ\text{C}$  の場合の SLA の値となる。解釈が容易なように、パラメータ  $\beta$  を  $T_m = 20^\circ\text{C}$  のときの SLA として示した  $\beta_{20}$  の値を比較すると、品種によって  $122.8 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  から  $230.0 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  までの変異がみられた (図 5-2a)。アジアイネ品種は平均  $165.3 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  あるのに対し、アフリカイネ品種は平均  $201.1 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  と大きく、薄く広い葉を展開する傾向が本サブモデルでも表現できた。また、アジアイネ種内でも  $124.1$

$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  から  $217.3 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$  まで幅広い変異がみられ、とくにインド型品種は薄く広い葉をもち、日本型品種は厚い葉をもつ傾向がみられる。

### 5.3.2 パラメータ $\delta$ の決定

上述の方法によりパラメータ  $\delta$  を決定し、解釈が容易なように、パラメータ  $\delta$  を SLA が  $200 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$  のときの SLA として示した  $\delta_{200}$  の値を比較すると、品種によって  $1.07 \text{ mg cm}^{-2} \text{day}^{-1}$  から  $1.49 \text{ mg cm}^{-2} \text{day}^{-1}$  までの変異がみられた（図 5-2b；外気  $\text{CO}_2$  条件）。 $\delta_{200}$  の値には、SLA のパラメータ  $\beta$  と比較すれば明瞭な種間差はないものの、アフリカイネが平均  $1.30 \text{ mg cm}^{-2} \text{day}^{-1}$  であるのに対し、アジアイネは  $1.26 \text{ mg cm}^{-2} \text{day}^{-1}$  で、同じ SLA で比較した場合にはアフリカイネはアジアイネよりも同化能力が高かった。また、 $\text{CO}_2$  濃度上昇に伴う  $\delta_{200}$  の増加程度には品種間差がみられ、品種によって 7% から 66% までの変異があった。アジアイネ、アフリカイネ両種ともに種内で変動がみられたが、増加程度はアジアイネは種平均で 6% の増加であったのに対しアフリカイネは 10% とやや増加程度が大きい傾向がみられた。

### 5.3.3 モデルの予測精度

前項で決定したパラメータセットを利用し、5 回の栽培実験に対し、構築したモデルを適用して実測値との比較を行った（図 5-5）。このモデルは、各実験の日平均気温のデータ（35 日～39 日分）から地上部全乾物重を平方平均二乗誤差  $\text{RMSE}=7.11 \text{ g}$  の精度で予測することができ、気温・品種・ $\text{CO}_2$  による乾物重の変動を十分に説明することができた（ $r=0.74$ 、 $p<0.01$ ）。

## 5.4 考察

### 5.4.1 モデルの適用範囲

本章で構築したモデルに適用したパラメータは  $26^\circ\text{C}$  から  $29^\circ\text{C}$  の間で取得したデータでパラメタライズしている。この温度範囲は、現在から  $0.8^\circ\text{C}$  ～  $3.0^\circ\text{C}$  の上昇が見込まれる 2050 年ごろにけるアジア圏の稲作の栄養生長期間における月平均気温に相当し、アジア圏の多くの地点での将来を予測可能である。しかし西アフリカ地域や低緯度のアジア地域においては栄養生長期間の月平均気温が  $30^\circ\text{C}$  を上回ると予測され、本モデルの内挿範囲を超える可能性が

ある。また、温度応答はこれまでの研究や（Oh-e ら, 2007）、生体内での代謝反応が酵素反応であることを考慮すると、非線形であることが想定され予測には不確実性が残る。また、本モデルは水分ストレスの影響を考慮していないが、乾燥下においては葉が厚くなることや、水ストレスにともなう気孔閉鎖を介して NAR が低下することが知られており、その影響を考慮する必要がある。

#### 5.4.2 既存の乾物生産モデルとの比較

1970 年代以降、門司・佐伯（1953）や、Montieth（1972）の日射変換モデルを理論的基礎とした乾物生産モデル・作物モデルが開発されてきた。入力する環境要因は、各モデルの目的や利活用手法、着目する制約要因によって異なるものの、ほぼすべてのモデルが日射・気温を入力変数としている点は共通している。これは、十分な水と栄養がある環境においては日射および気温が発育を制約する（de Vries et al., 1989）ことに起因している。

一方、本章で構築したモデルは、入力変数として気温だけを採用している。これはパラメタライズに利用したデータの取得を行った盛岡市は比較的高緯度（北緯約 40°）に位置し、夏季の日射量が十分に多い。日射と乾物重の間に有意な相関がみられず、気温との間に強い相関があることからわかるように、この環境においては発育・乾物生産に対する制約は日射よりも気温のほうが強く（図 2. および図 6.1）、本章で構築したモデルで気温を入力変数としたことは妥当である。

日射を考慮しないことに起因して、異なる地点や季節といった日射による発育の制約が大きくなる環境においてはパラメータ  $\alpha$ （気温 1°C の変動に伴う SLA の変化しやすさ）や  $\gamma$ （SLA と NAR のトレードオフの程度）が本研究での値と変動することも考えられる。その一方で、乾物生産過程を気温の変化に伴う葉面積の変動（式 1）および葉面積と光合成とのトレードオフの関係（式 2）に簡略化してとらえることが可能になり、気温および大気 CO<sub>2</sub> に対する表現型可塑性の品種間差を各サブモデルのパラメータとして検出可能になった点に新規性がある。

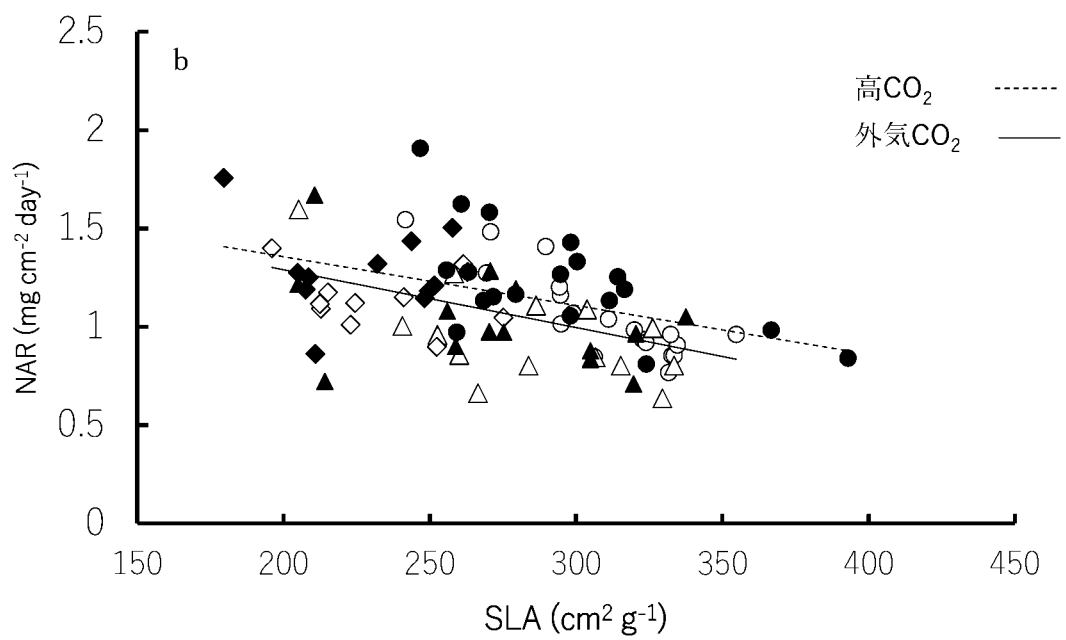
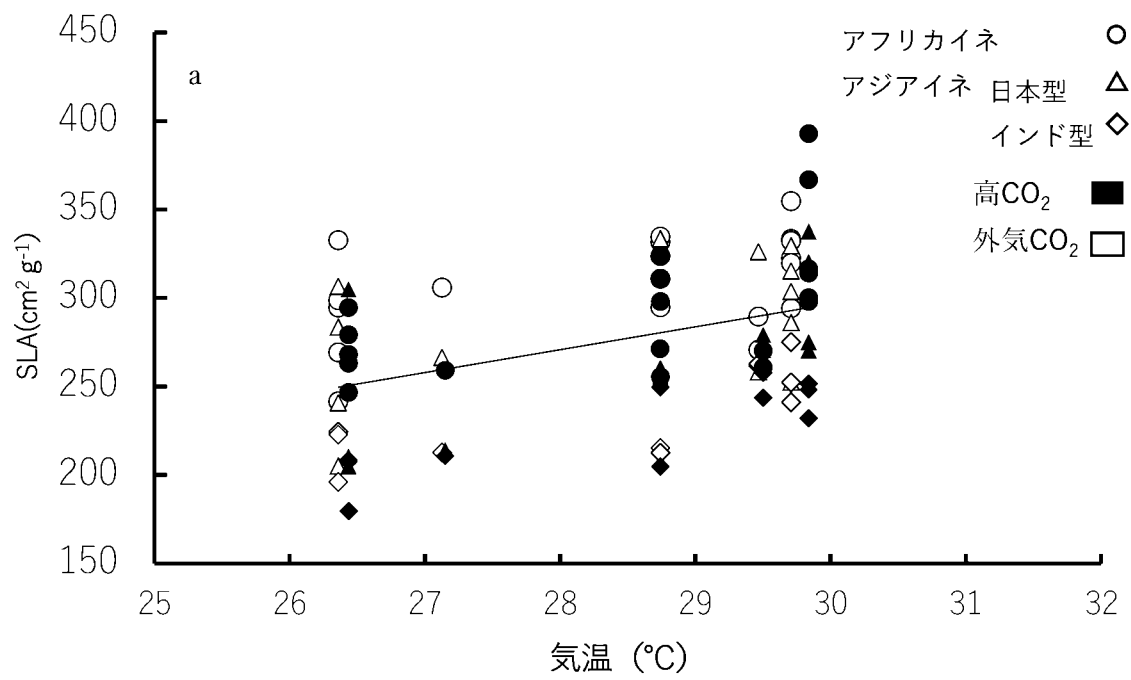


図 5-1 気温に対する SLA の応答および SLA と NAR のトレードオフ

5 回の実験の各 2CO<sub>2</sub> 環境における 17 品種の応答を示す。



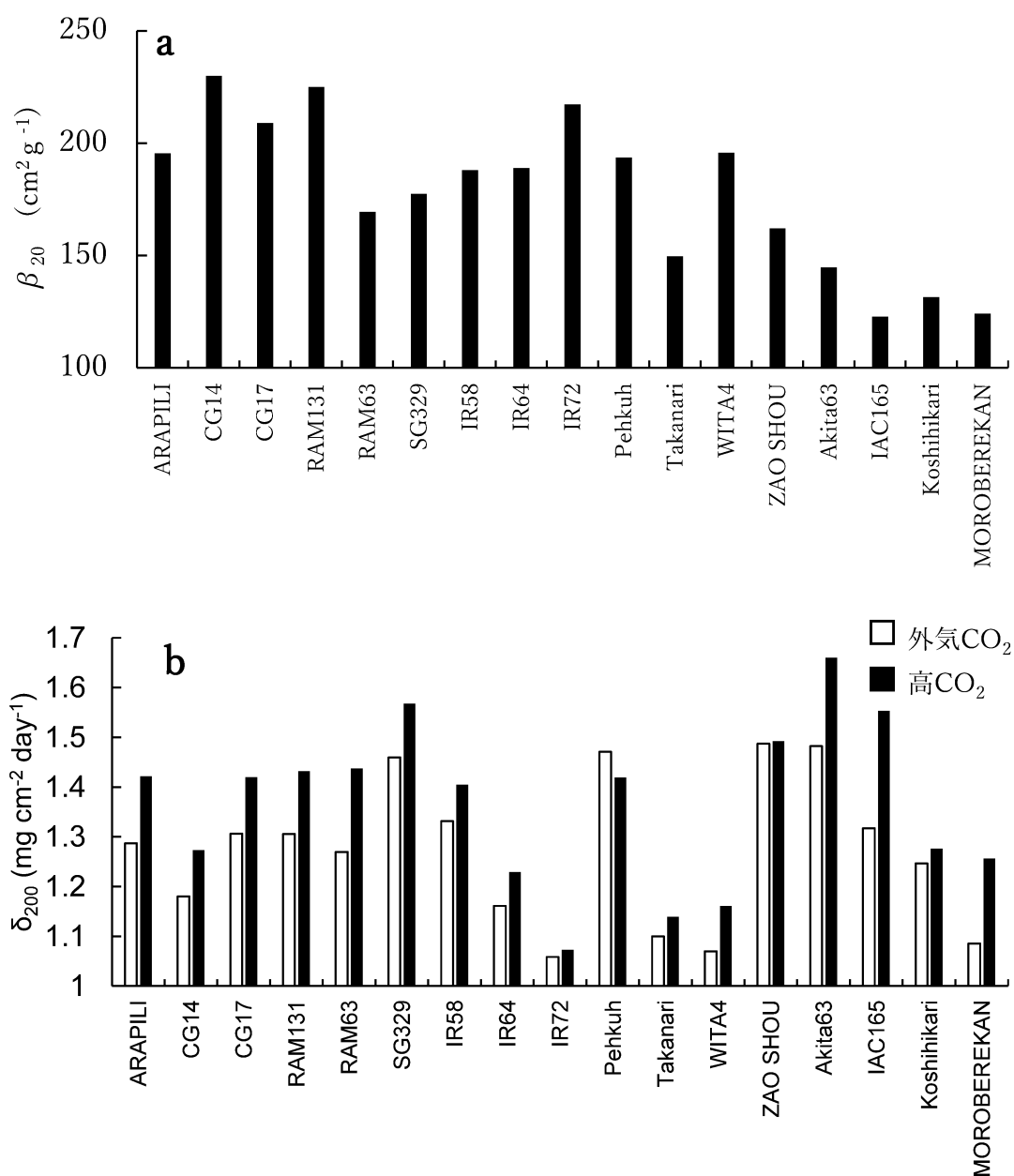


図 5-2 葉面積展開に対する資源分配の大きさを示すパラメータ  $\beta$  および光合成能力に対する資源分配の大きさを示すパラメータ  $\delta$  における品種間差

$\beta_{20}$  は 20 °C における SLA の値を、 $\delta_{200}$  は SLA が  $200 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$  のときの NAR を示す。

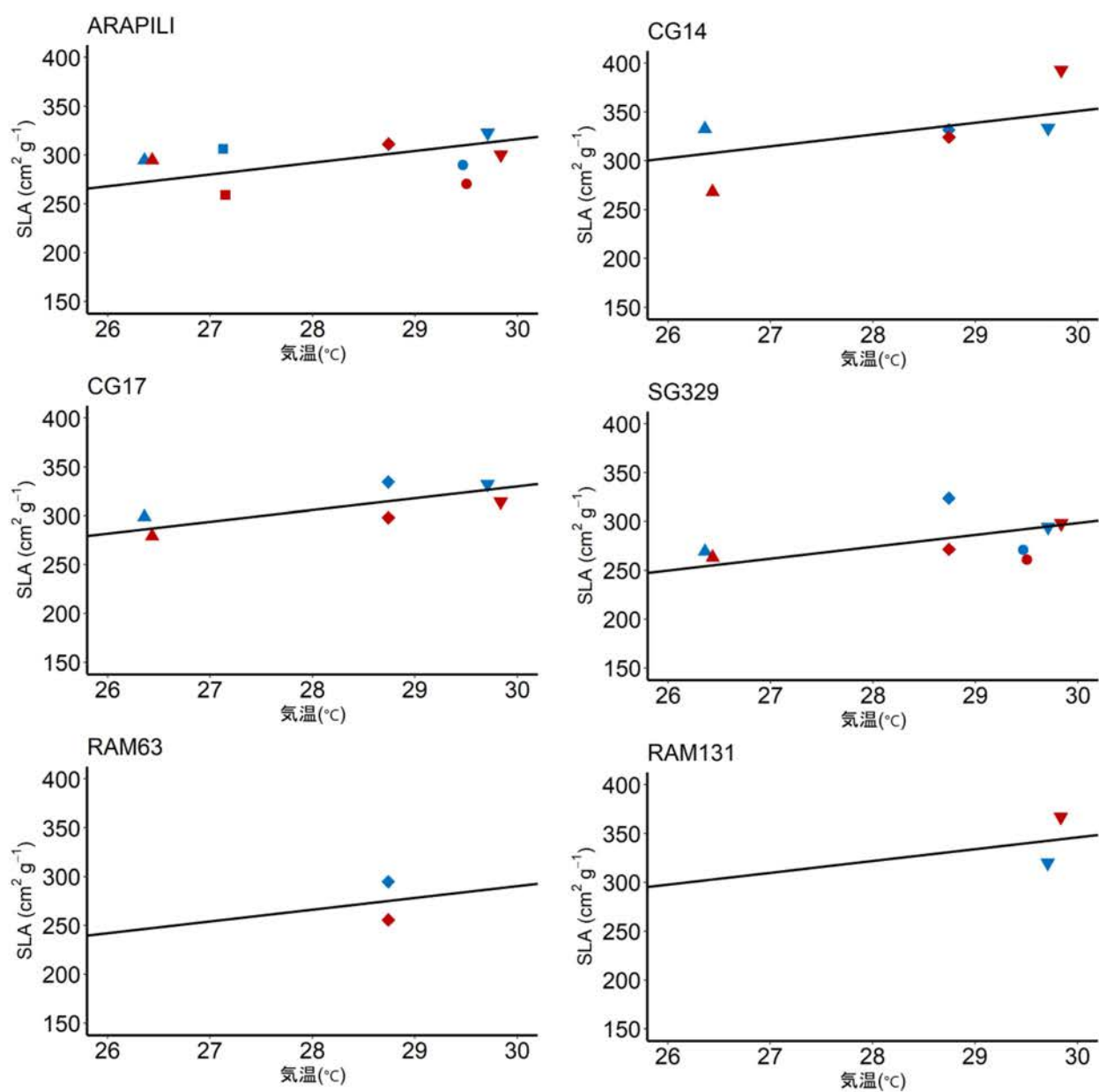


図 5-3 (その 1) 各品種の気温に対する SLA の表現型可塑性 (SLA サブモデル)

実線は各品種の回帰直線を示す。赤で高 CO2 処理区の、青で外気 CO2 処理区の値をプロットし、シンボルは各実験を示す。

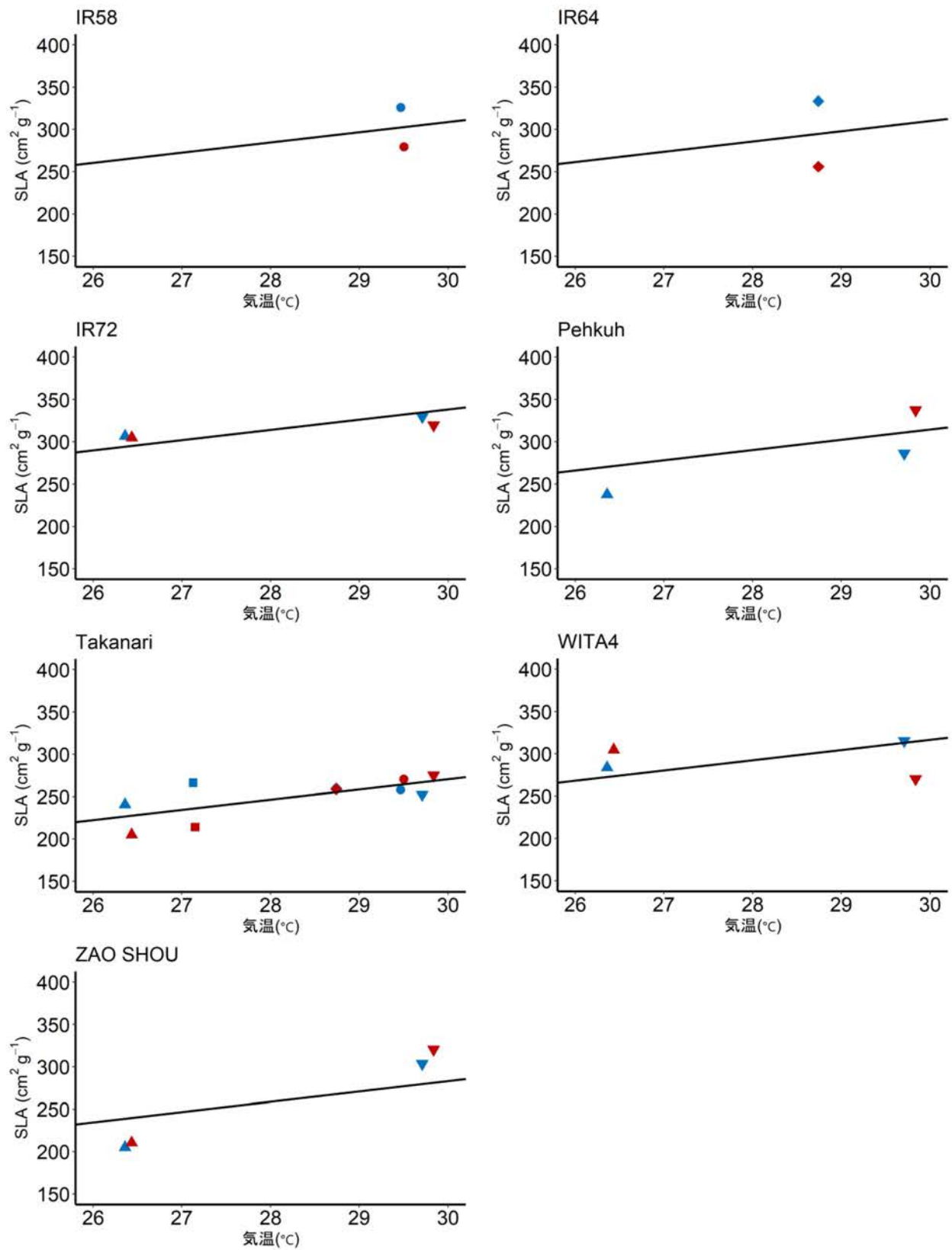


図 5-3 (その 2) 各品種の気温に対する SLA の表現型可塑性 (SLA サブモデル)

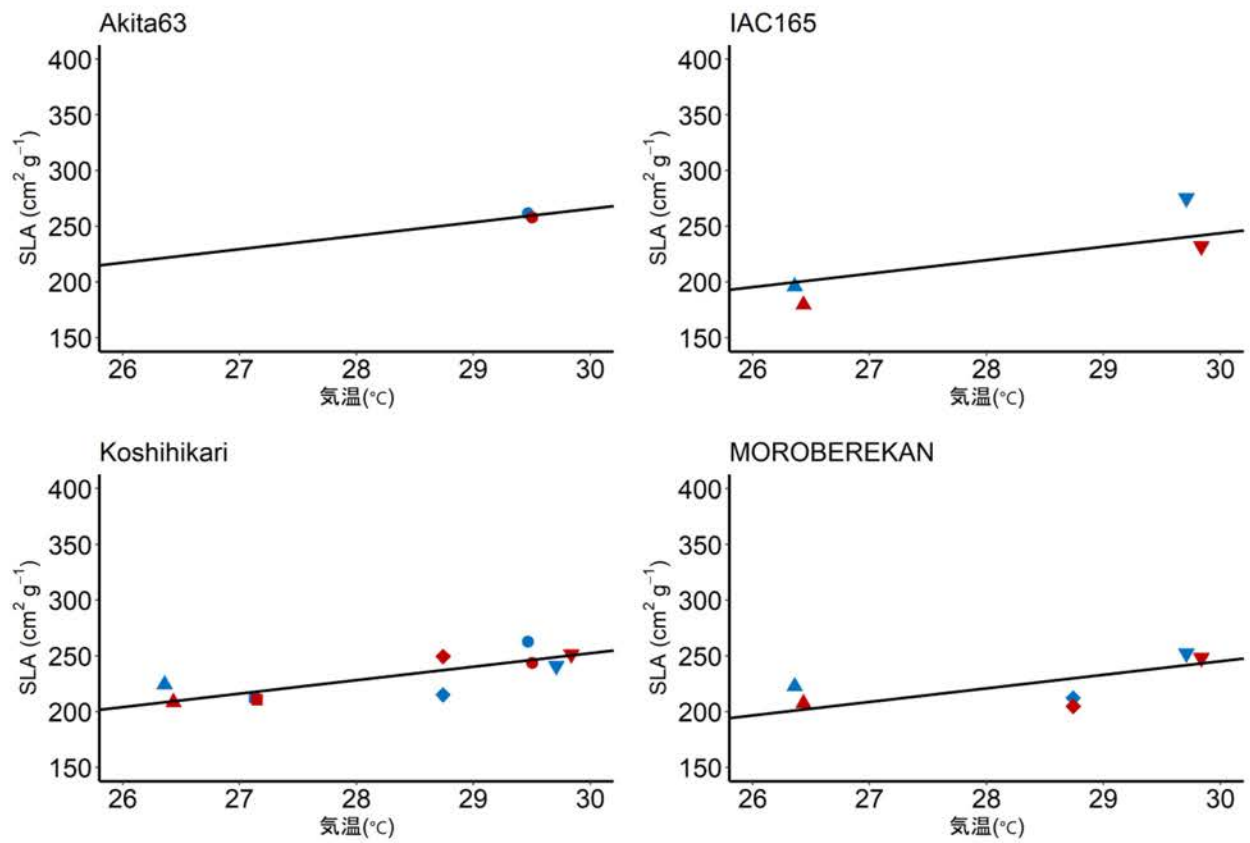


図 5-3 (その 3) 各品種の気温に対する SLA の表現型可塑性 (SLA サブモデル)

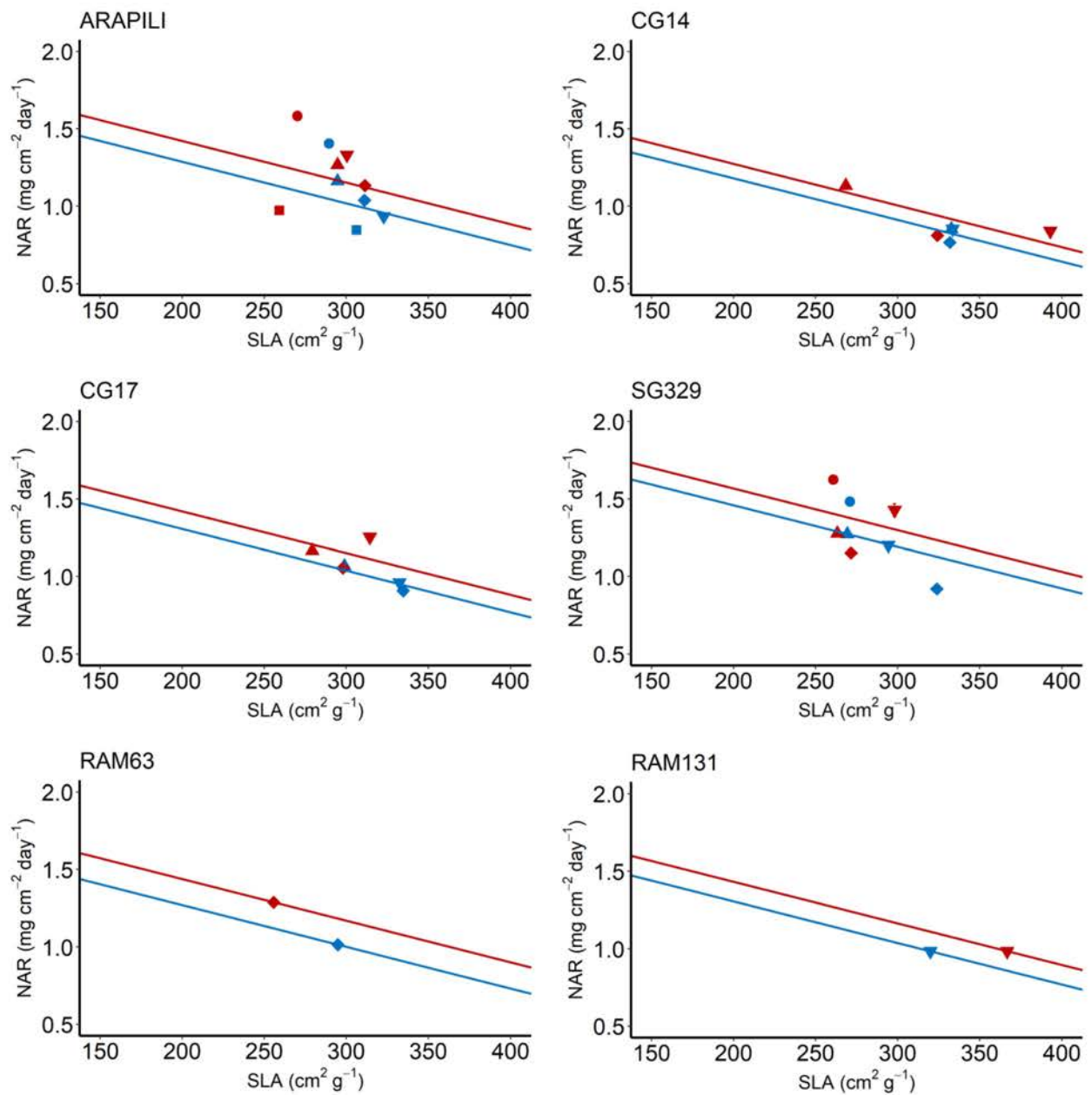


図 5-4 (その 1) SLA と NAR のトレードオフ (NAR サブモデル)

実線は各品種の回帰直線を示す。赤で高 CO<sub>2</sub> 処理区の、青で外気 CO<sub>2</sub> 処理区の値をプロットし、シンボルは各実験を示す。

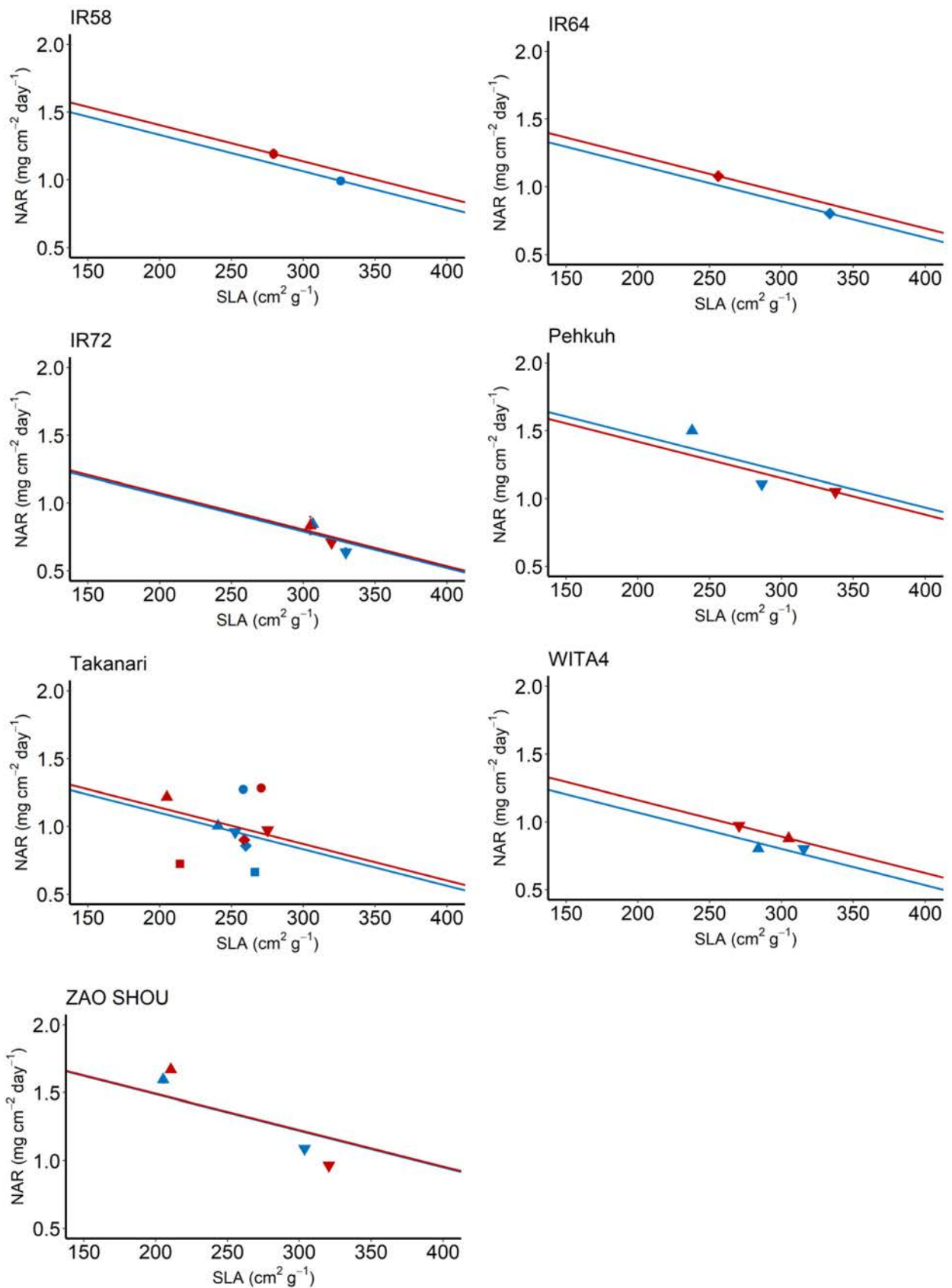


図 5-4 (その 2) SLA と NAR のトレードオフ (NAR サブモデル)

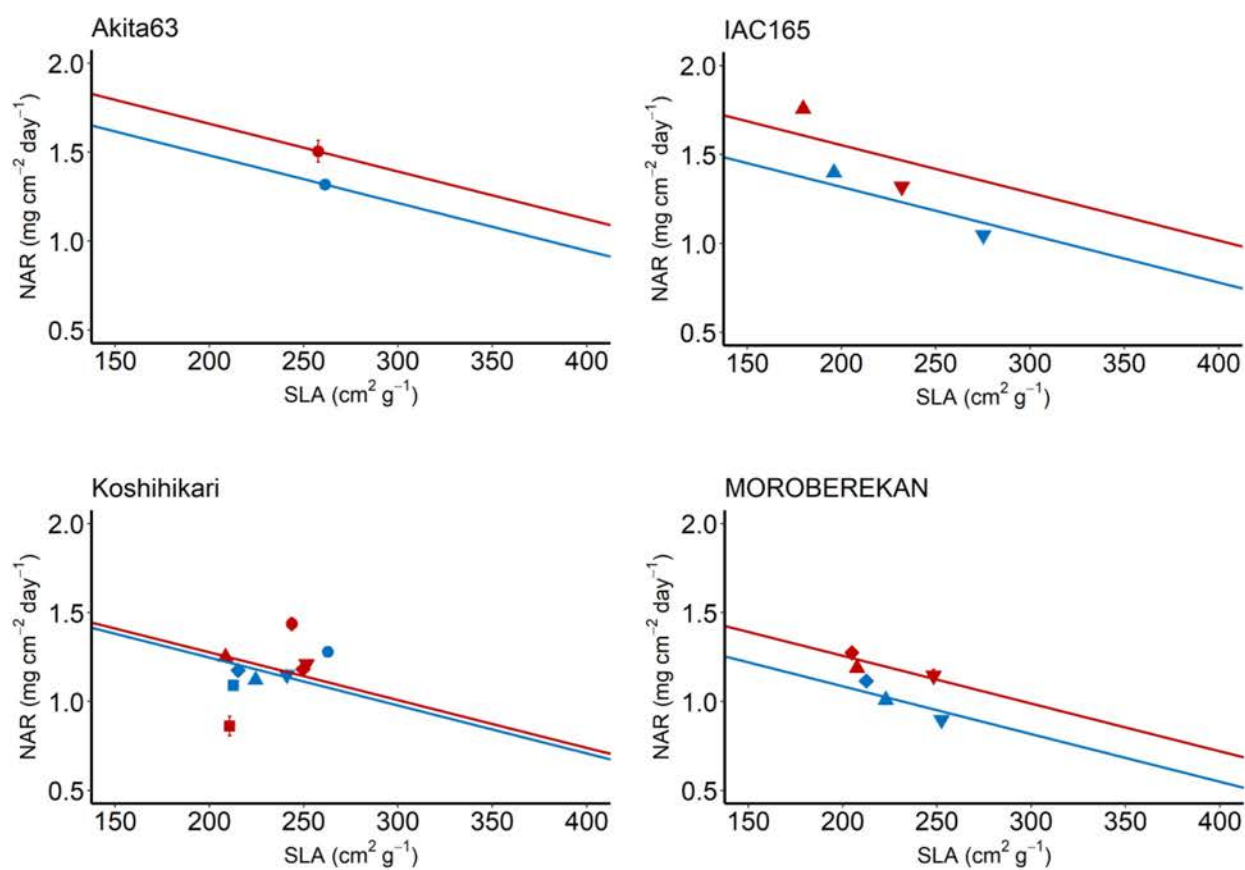


図 5-4 (その 3) SLA と NAR のトレードオフ (NAR サブモデル)

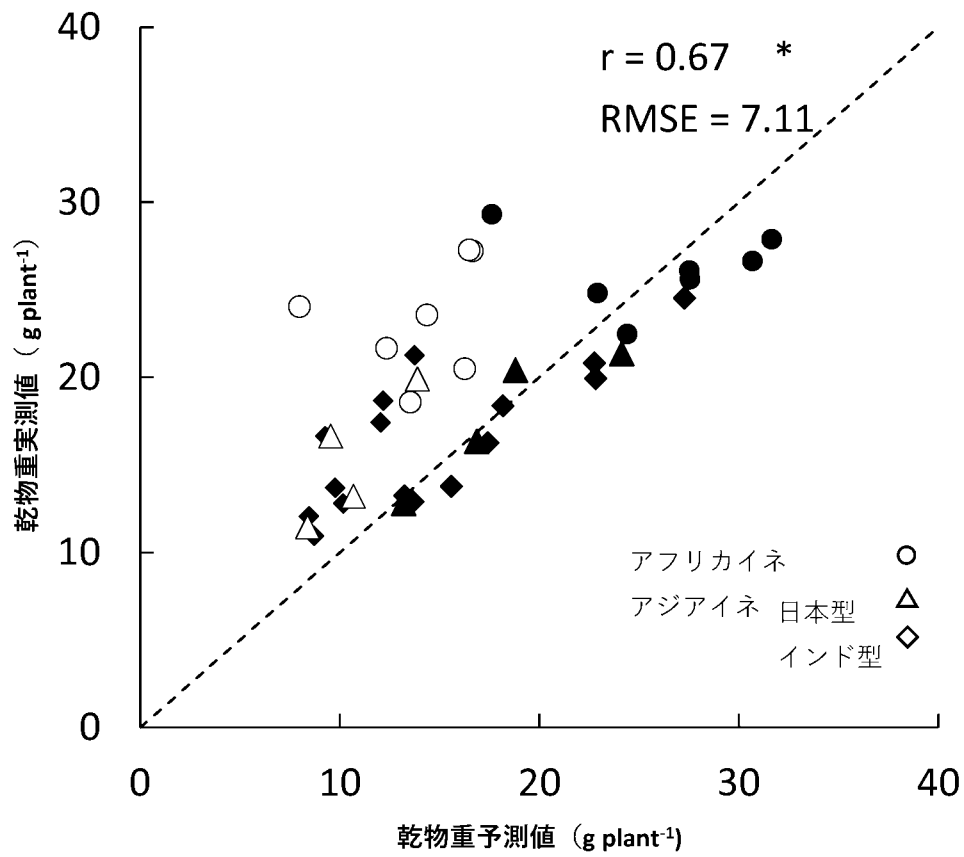


図 5-5 構築した乾物生産モデルの精度の評価

塗りつぶしは高 CO<sub>2</sub> 条件、白抜きは外気 CO<sub>2</sub> 条件を示す。点線は 1:1 を示す。



## 第6章 総合考察

### 6.1 気候変動下における作物生産の展望

今後の気候変動により、2050年には現在よりも陸地平均気温が1から2°C上昇し、CO<sub>2</sub>濃度は200 ppm増加して600 ppmに達すると予測される。第3章・第4章における解析から、両者ともに乾物生産に対しては資源の増加を介して正の影響を与え、将来の気候変動下において乾物生産の増加に寄与する可能性が示された（図3-3、図4-1）。しかし、その持続的な乾物生産の増加、大幅な生産性の改良を達成する上で考慮すべき点がある。

陸地平均気温は今後の気候変動緩和策による幅があるものの、2050年ごろまでに最大2.6°C上昇すると予測される(IPCC, 2014)。単純に現在の栄養成長期における平均気温とその変動を足し合わせると、現在のアジア・アフリカ地域の多くの地点で30°C前後に到達することになる。この温度域は、第4章で温度応答を解析した範囲であり（表4-1）、30から56%の乾物生産の増加をもたらすことが期待される（図4-1）。この効果は、SLAが大きく、葉を広く薄く展開する品種ほど大きい傾向があり（図4-1）、葉を薄く広く展開することが高温下における乾物生産に寄与すると期待される。

しかし気温の上昇と乾物生産の増加を考えるうえで、乾燥の影響は無視できない。一般に気温の上昇により、空気中に含むことのできる最大の水蒸気量である飽和水蒸気量が高まって、これによって飽差(VPD)の増加・相対湿度の低下すなわち乾燥することが一般的である。実際に、気候変動の進展に伴ってVPDは増加トレンドにある(Grossiord et al., 2020)ことが指摘されており、気温の上昇に対する応答として評価されているものの中には乾燥の影響も含まれている可能性は十分にあり得る。乾燥はそれに対する適応的な反応としてSLAを低下させ葉が厚く狭くなることが一般的で、水ストレスは葉面積展開を抑制する因子の一つとなって気温の上昇と相反する働きを示す。

葉を広くすることは蒸発散量の増加を介して水分ロスとのトレードオフがあり、形質であるため、乾燥に対する反応も含めて、適切なSLAの範囲を明らかにしていくことが必要になる。また本研究で構築したモデルのパラメータ $\beta$ が意味する、資源増加を葉の展開に利用する能力を向上するよう遺伝的に改良することは、水ストレスがSLAに対してネガティブに及ぼす影響を打ち消すことで高温・乾燥下における乾物生産の向上に寄与するであろう。また、

植物に対する水ストレス自体を、根茎発達の改良や水管理により緩和することを通し、栽培的に気温の上昇へ適応する方法を明らかにしていく必要がある。

大気中の CO<sub>2</sub> 濃度を 2050 年ごろに予測される約 600 ppm に制御した条件下で供試したイネ品種群を栽培すると、一部の例外的品種を除いて多くの品種で乾物重の増加効果が認められた(図 3-3)。大気中の CO<sub>2</sub> 濃度上昇は光合成反応を最も強く律速している基質を増加させるため、一般的には CO<sub>2</sub> 濃度の増加は光合成の増加つまり NAR の増大を介して乾物生産の増加を高めると期待される。この同化産物の増加を葉を薄く広げ、1 枚あたり葉面積を維持することに効率よく利用し、葉面積の維持を介して乾物生産における表現型可塑性を高める(図 3-4) ことが、高 CO<sub>2</sub> 環境においても葉を薄く広く展開することが重要な特性であるといえる。その一方で、高 CO<sub>2</sub> 環境では葉を展開しなくても NAR が増大することで乾物生産を得られることに対する適応として葉が厚く狭くなる傾向があり(図 3-5)、葉を広く展開することに資源を使う特性を遺伝的に改良する必要がある。

これらの知見を総合すると、現在の品種が備える環境に対する表現型可塑性だけで、FAO が必要と試算する 70%の生産性の増加は達成しえないと考えられる。達成には、将来の高温・高 CO<sub>2</sub> 環境に適応した品種の育成が不可避であろう。

## 6.2 SLA の遺伝的改良による乾物生産の向上戦略

過去、とりわけ 1960 年代の緑の革命以降、イネは収穫指数を大きくして子実収量を増大させることに加え、葉面積展開を抑制し、葉を厚くすなわち単位葉面積あたりの光合成能力を高める方向に改良がなされてきた。その結果として群落としての吸光係数が小さく、下層まで光が到達するようになったものの、(斎藤ら, 1993) 葉面積が小さい生育初期の乾物生産が劣り、それを介して vigor がなくなるデメリットがある。気候変動下では気温の向上で葉面積展開が促進されることや、CO<sub>2</sub> の増加に伴う乾物中の増大が単位葉面積あたりの窒素量を低下させること(希釈効果)により、これまでの葉面積展開を抑え光合成能力を高める方向に改良を進めることが増収にとって妨げになることが懸念される。加えて収穫指数の増大に依存した増収は限界に達していることも指摘されており、今後はバイオマス生産自体を大きくするといった新たな生産性向上の枠組みが求められている。

今後のイネの生産性を遺伝的に改良する方向性を示した研究が多く存在し、そのターゲッ

トとしては窒素の吸収や利用効率 (Yoshida et al. 2005)、CO<sub>2</sub>の取り込みにかかわる気孔コンダクタンスや光合成速度と関連する葉面窒素含量 (Ohsumi et al., 2007)、光合成カルボキシレーション反応の鍵酵素である Rubisco (リブロース-1,5-ビスリン酸オキシゲナーゼ/カルボキシラーゼ) の活性 (Carmo-Silva, 2015)、Rubisco の活性化に関与する Rubisco activase の活性の改良を通じた光合成誘導反応の高速化 (Acevedo-Siaca et al. 2020) などが挙げられ、いずれも NAR を規定する要因である。しかし、これらは環境要因の影響を強く受けることや、複雑な活性調節がされているために効果的な遺伝的改良が困難であること、窒素等の資源投入に強く依存するために、今後の持続的な多収化を図る観点から問題がある。具体的には、気孔コンダクタンスは環境の影響、たとえば気温や飽差 (Ball et al., 1987) の影響を強く受けることや、気孔コンダクタンスの向上による CO<sub>2</sub> 吸収速度の向上と蒸散の増加による水分損失の間でトレードオフがあることが知られている。また、光合成カルボキシレーション反応のカギ酵素である Rubisco は、葉緑体ゲノムと核ゲノムの両方にサブユニットがコードされていてことや、品種間差複雑に活性が調節されることが知られている。また、カルボキシレーション反応のカルビン-ベンソン回路はいくつもの酵素が関与しているため、単一の酵素の活性を高めてもカルボキシレーション反応全体の速度が向上しないため、遺伝的に改良することが困難である。

一方で、SLA は草型の改良の結果として小さくされてきた。新たな育種のターゲットとして、SLA を大きくし葉面積展開過程を強化することにより生産性を高めることは可能なのだろうか。葉を薄く広く展開する能力を示す  $\beta_{20}$  および光合成速度を示す  $\delta_{200}$  を、それぞれ 100 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> から 450 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>、0.7 mg cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> から 1.9 mg cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> の間で変化させて 1 日・1cm<sup>2</sup> あたりの乾物重の増加速度に対する感度解析を行った (図 6.1)。 $\beta_{20}$  と CGR (25°Cにおける値) の間には二次関数で表現される関係があり、極大値を与える  $\beta_{20}$  の値までは CGR は増加し、それ以上では減少する関係が認められた。 $\delta_{200}$  と CGR の間には線形的な関係が認められ、 $\delta$  の値が大きくなるにしたがって CGR は増大した。また、 $\delta$  の値に応じて、最大の CGR を与える  $\beta_{20}$  の値、すなわち  $\beta_{20}$  の最適値は大きくなる関係がみられた (図 6-1 灰色の実線で図示；以下最適値線とする)。この関係を 3 次元座標上に図示した上に、各品種の  $\beta_{20}$ 、 $\delta_{200}$  および 25°Cにおける CGR の値をプロットした場合、すべての品種は最適値線よりも  $\beta$  が小さい、すなわち葉が薄いところにプロットされる。このことは、現在よりも葉を薄く広く

展開することで乾物生産が増加する可能性があることが示唆する。各品種のもつ  $\beta_{20}$  が、各品種の持つ  $\delta_{200}$  における最適値にどれだけ近い値を持つか、その達成率（各品種の  $\beta_{20}$  / 各品種の持つ  $\delta_{200}$  から計算される  $\beta_{20}$  の最適値）で評価した（図 6-2）。その結果、アフリカイネ品種およびインド型アジアイネ品種の達成率はそれぞれ平均 59%（範囲：48%～72%）および平均 55%（範囲：43%～73%）と、日本型アジアイネ品種（平均 44%；範囲 35%～65%）よりも高く、アフリカイネ品種・インド型品種は葉面積展開能力を介した乾物生産過程の改良に有効な遺伝資源であることが示唆される。

また、コシヒカリを仮想的な基準品種として遺伝的に改良すると仮定した場合の効果をシミュレーションにより評価した（図 6-3）。コシヒカリのパラメータセット（ $\beta$ ,  $\delta$ ）を片方ずつ各品種のパラメータを交換し、そのパラメータセットで 35 日間 25°C 一定とした条件でシミュレーションを行った。パラメータ交換による乾物重の増加率を示したのが図 6-2 である。両パラメータともにパラメータ交換によって乾物重は増加する傾向を示し、コシヒカリを基準とすると  $\beta$  では -5% から +35%（中央値：+28%）の間で、 $\delta$  では -50% から +158%（中央値：+18%）の間で乾物重が変動した。また、その程度は特異な 4 品種（SG329、Pehkuh、ZAO SHOU、秋田 63 号）を除きほとんどの品種で  $\beta$  を入れ替えた場合、すなわち葉面積に対する資源分配能力を改善した場合に増加程度が大きくなった。このことから、葉を薄く広げ個葉のサイズを大きくすることは葉面積展開の促進を介して乾物生産を増加させることが期待される。

その一方で、本研究で提示する SLA を介した葉面積展開過程の改良は、(1) パラメータ  $\beta$  を増大させる、すなわち資源の増加を、葉面積を薄く広く拡大することに起因しており、資源投入の増加に依存せず将来にわたる持続的な多収化が可能であること、また(2) SLA には図 2.8 に示したように大きな品種間差が存在し遺伝的な変異が大きく、QTL 解析・交配・マーカー支援選抜により改良が可能であると推察される形質で、安定的な遺伝的改良の可能性が大きいことが長所として挙げられる。

他方、SLA を介した葉面積展開過程の改良には NAR の改良同様に短所も存在し、過剰な葉面積展開は相互遮蔽を招いて乾物生産を制約する危険がある。特に、本研究で高い SLA を示し、優れた乾物生産、また乾物生産における表現型可塑性を示したアフリカイネは、葉身が垂れるほど長く（Jones ら 1997）葉面積展開が盛んである反面相互遮蔽により生育後半に

乾物生産が低下することが指摘されている。これらの問題に対しては、窒素供給や水供給を介して栽培的に、または *NARROWLEAF 1* (*NAL1*; Os04g0615000 Chen et al. 2012) のように葉幅を小さくする、または葉身を短縮させる遺伝子・QTL を導入し、葉面積展開過程を制御して対処することが考えられる。

加えて、本モデルおよびパラメータの別地点における適用性を評価する必要がある。日射が制約とならない高緯度地帯の盛夏期における発育に焦点を当てることで、入力変数として気温だけを採用し、表現型可塑性に及ぼす環境要因を単純化することができた点は本モデルの特色である一方、日射が制約になる可能性のある比較的緯度の低い地域ではモデルの説明力が低下する可能性があり検証を必要とする。今後は、本モデルを利用して表現型可塑性を改良していく過程で、広範な環境で表現型可塑性の品種間差を表現可能なモデルを構築することが必要になるであろう。

### 6.3 今後の展望

本研究は、資源の増加を葉面積の展開および光合成能力の向上に転換する能力の品種間差が、表現型可塑性の品種間差を生み出す要因であることを示すと同時に、SLA を遺伝的に大きくするように改良することを生産性向上戦略の一つとして提示した (図 6-1)。その有望な遺伝資源として、SLA の大きい在来アジアイネ品種およびアフリカイネが有望であることを明らかにした。アフリカイネの遺伝資源としての利用は、アジアイネとの種間雑種 *NERICA* (New RICE for Africa; Jones et al., 1997) 品種群の供与親として雑草耐性 (Dingkuhn et al., 1999) や土着の病虫害 (Rice Yellow Mottle Virus; Ndjiondjop et al., 2001 ほか センチュウ; Coyne et al., 1995 ほか シントメタマバエ Williams et al., 1999 ほか) といった生物的ストレスや非生物的ストレス耐性 (乾燥; Jones et al., 1997 ほか、沈水; Futakuchi et al., 2001; Kawano et al., 2008 リン欠乏 Tobita et al., 2003) への耐性をアジアイネに付与することに利用されている。しかし、これらのほとんどの形質について責任遺伝子としても量的形質遺伝子座としても単離されて利用されている例はない。これは、本種のゲノム情報に対するアノテーションが十分でないことに加え、そもそも種々のストレスに対する耐性や乾物生産の関連形質は、補償作用もふくめて複合的に発現する複雑な形質であり、安定的に形質を発現させることや QTL として安定的に単離するのが困難であることに起因すると考えられ

る。後者はアフリカイネのみならず、改良品種と比較して情報が少ない在来品種に関しても共通する。この問題に対しては、本研究で構築した生長解析をベースとした簡易な乾物生産モデルを適用し、そのパラメータを対象とした QTL 解析を行うことで、圃場条件で発現する複雑な形質に対しても QTL 解析が可能になり、アフリカイネを含む幅広い遺伝的変異を将来の気候に適応した品種の開発に利用することが期待される。

将来の気候に適応した品種を開発を進める上ではさらに考慮すべき課題が存在する。本研究では早晩性や遺伝的なシンク容量の差異による影響を取り除いて乾物生産における表現型可塑性を評価するため、栄養生長期における乾物生産に着目して評価を行った。栄養生長期の乾物生産における表現型可塑性は、子実収量における表現型可塑性と密接に関連があり (Shimono ら, 2011) 妥当な評価手法であるが、子実収量における表現型可塑性には早晩性やシンク形成の表現型可塑性といった形質が作用しより複雑になる。最終的にこれらの形質の効果を含めた評価が必要になる。

また、表現型可塑性を発現するメカニズムを分子生理学的に理解することも必要になる。たとえば、Kikuchi ら(2017)はインド型イネ品種の幅広い遺伝的変異を集積した実験系統群 PRAY・MAGIC 集団を用いて、疎植に対する乾物生産の表現型可塑性を規定する遺伝子領域の単離を試み、候補となった第 3 染色体上の領域の中にはシロイヌナズナでは分枝発生にかかわる遺伝子 (*At5g04270*; Xiang et al., 2010) のオルソログが存在していることを明らかにしている。また Fukayama et al.(2009)は CO<sub>2</sub> 上昇による遺伝子発現の変動をプロファイリングし、発現の変動程度としては小さいものの一次代謝関連遺伝子の発現が増加する傾向を認めている。遺伝子発現は必ずしも機能的な変化に直結しない場合も多くあり、表現型可塑性やそのメカニズム、また資源利用戦略を生理生態学的に評価・理解した上でのトランスクリプトミクス、プロテオミクス、メタボロミクス解析が必要になる。これらを併せて、植物の資源利用戦略を、代謝と形態、生態から同時に理解する、新たな枠組みが求められる。

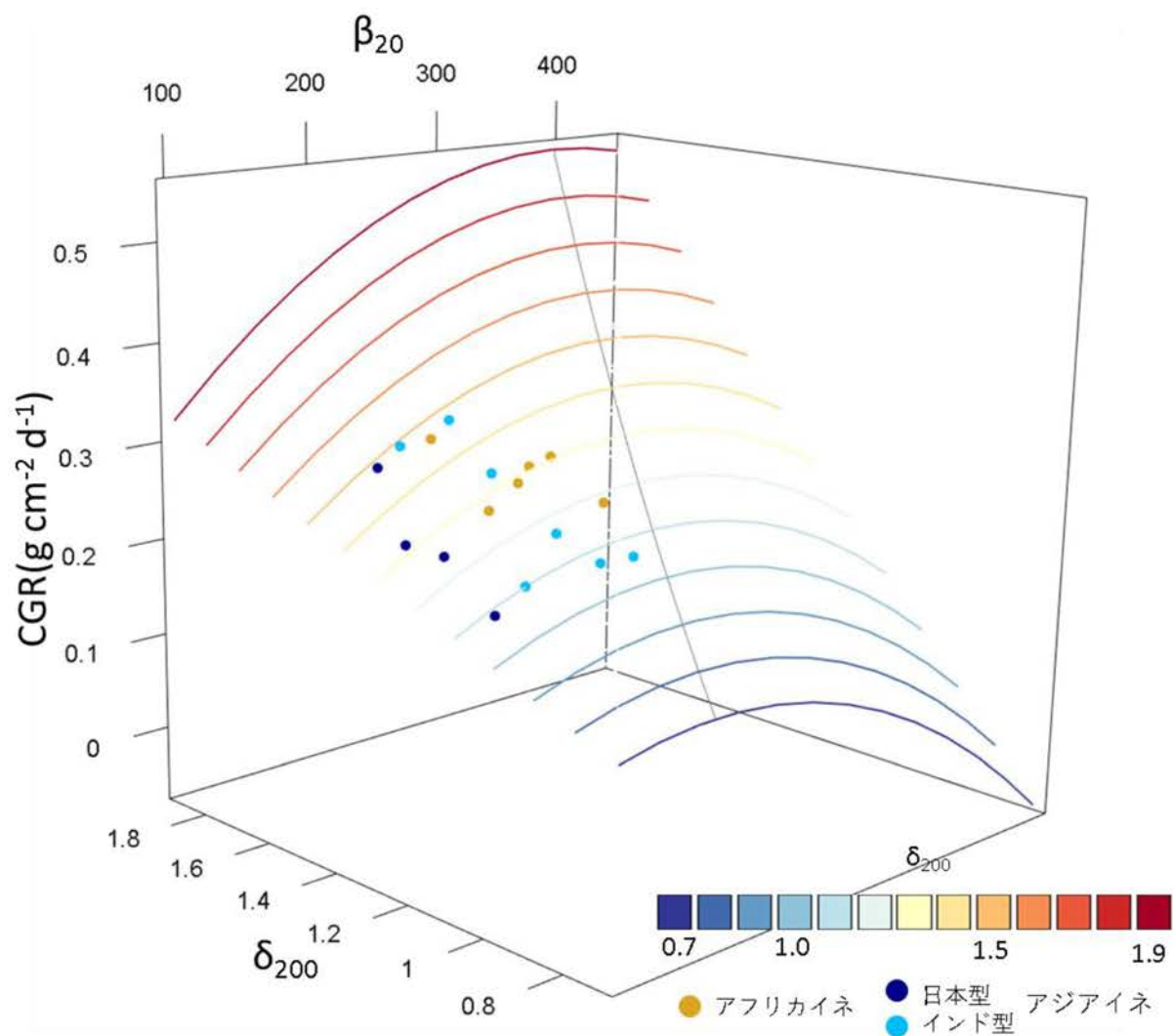


図 6-1 SLA および NAR への資源分配の変動が 1 日当たりの乾物生産速度に及ぼす影響

$\beta_{20}$ 、 $\delta_{200}$  はそれぞれ  $20^{\circ}\text{C}$  における SLA、 $200\text{cm}^2\text{g}^{-1}$  における NAR を示す。

各品種のパラメータは  $25^{\circ}\text{C}$  における値である。

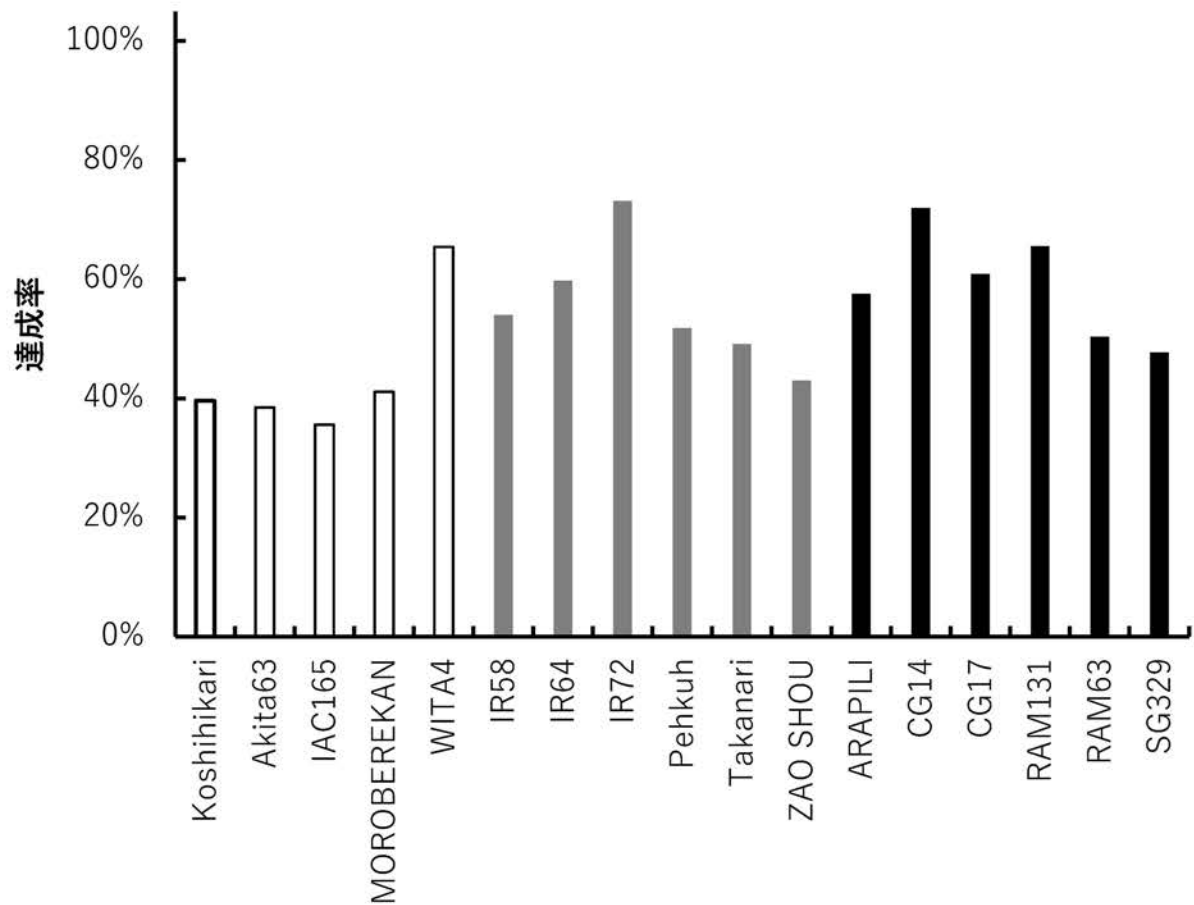


図 6-2 各品種の SLA に対する資源分配の最適値に対する達成率

達成率は各品種の持つ  $\delta_{200}$  から計算される  $\beta_{20}$  の最適値に対する各品種の  $\beta_{20}$  の比率。この値が高いほど最適値に近い値を持つことを意味する。



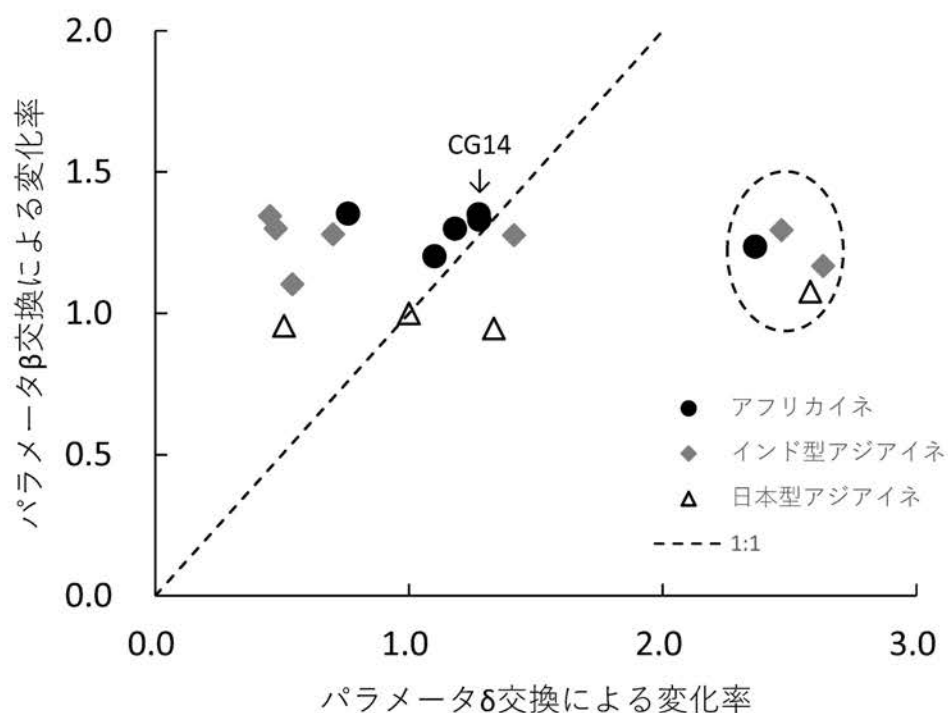


図 6-3 乾物生産に対する SLA および NAR に対する資源分配の寄与

コシヒカリのパラメータセット ( $\beta$ ,  $\delta$ ) を NAR に対する資源分配を示す  $\delta$  と、SLA に対する資源分配を示す  $\beta$  を各品種と交換して、35 日間 25°C 一定でシミュレーションを行い、同条件におけるコシヒカリの乾物重との比率（交換したパラメータでの乾物重/コシヒカリの乾物重）を示す。破線は 1:1 を示す。

## 摘要

大気中の二酸化炭素（CO<sub>2</sub>）の増加や気温の上昇などの気候変動は、資源の増加を介してイネの生産性を高めることが期待される。本研究では、栽培稲であるアジアイネ *Oryza sativa* L.とアフリカイネ *O. glaberrima* Steud.の幅広い遺伝的背景をもつ品種群を供試し、気温や CO<sub>2</sub> 濃度の上昇に対する乾物生産の応答から、近未来に想定される環境下で有利な乾物生産の鍵となる生理形態的特性を明らかにすることを目的とした。

第 2 章では、供試した幅広い遺伝的背景のイネ 17 品種の潜在的な生産力を評価した。乾物重には 8.6 g plant<sup>-1</sup> から 29.5 g plant<sup>-1</sup> の大きな変異がみられた。品種による乾物重の変動の 81% は個体あたり葉面積により説明でき、葉面積の変動の 56% は、個体に着生している葉の総数よりも、個葉のサイズ（1 枚あたり葉面積）の品種間差により説明できた。

第 3 章では、高 CO<sub>2</sub> 処理に対する乾物生産の応答、すなわち表現型可塑性を評価した。17 品種中 15 品種で乾物重が CO<sub>2</sub> の上昇（外気 CO<sub>2</sub> 条件に対し高 CO<sub>2</sub> 条件（+200 ppm））に伴って最大+45%の増加が認められ、高 CO<sub>2</sub> に対する表現型可塑性に大きな品種間差を確認した。この高 CO<sub>2</sub> に対する乾物重の表現型可塑性の品種間差の要因を解析すると、葉面積の増加程度が単位葉面積あたりの乾物生産の増加程度よりも強く作用し、全変動の 36% を説明した。さらに葉面積の応答の品種間差は個葉のサイズの応答で 46% が説明できた。個葉のサイズは多くの品種で高 CO<sub>2</sub> 処理により減少する傾向を示し、品種により -51% から +15%（平均 -13%）変動した。すなわち、高 CO<sub>2</sub> 環境下における乾物生産に対して、個葉のサイズを高 CO<sub>2</sub> 環境下で減少を抑える品種特性が有利に作用することを明らかにした。

第 4 章では、気温に対する乾物生産の表現型可塑性を評価し、いずれの品種でも気温の上昇に伴う乾物重の増加が認められた。その程度は単回帰の傾きで 1℃あたり 1.23 g から 2.96 g の間で品種による変異があり、温度に対する表現型可塑性の品種間差を確認した。この温度応答の品種間差異は、単位葉面積あたりの乾物生産よりも個体あたりの葉面積の応答性の違いにより変動の 96% が説明できた。さらに個体あたり葉面積の応答性は個葉のサイズの応答性で 52% が説明できた。すなわち 1 枚あたり葉面積を高温下で、より増加させる品種特性が、気温の上昇に対して優れた表現型可塑性に寄与していた。

第 5 章では、これらの表現型可塑性の品種間差を定量的に評価するため、乾物生産を気温の変化に伴う葉面積の変動と単位葉面積あたりの生産力との間のトレードオフを表現する簡易な

成長モデルを構築した。このモデルは平均平方二乗誤差  $7.4 \text{ g plant}^{-1}$ （決定係数 0.55）の精度で乾物重を予測できた。このモデルを用いて、コシヒカリを基準品種として設定し、2 パラメータをそれぞれ各品種のパラメータと交換すると、前者を交換した場合で 28%（−5 %から+35%）、後者で 18%（−49%から+158%）乾物重が増加し、乾物生産が気温の上昇・ $\text{CO}_2$ の増加に伴う資源の増加を、葉を薄く広く展開し個葉のサイズを拡大する能力により依存していることを定量的に明らかにした。

以上、本研究は幅広い遺伝背景を持つイネ品種群を供試して気温および大気  $\text{CO}_2$  に対する表現型可塑性を評価し、高温・高  $\text{CO}_2$  環境に適した品種特性として、葉を薄く広く拡大する能力の重要性を定量的に明らかにした。

## Summary

Climate change, such as increasing atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and rising temperatures, is ongoing and it would enhance rice productivity through enrich resources for plant growth. In this study, I tested a wide range of cultivars of Asian rice *Oryza sativa* L. and African rice *O. glaberrima* Steud. to determine the response of dry matter production to increases in temperature and CO<sub>2</sub> concentration.

In Chapter 2, we evaluated the potential productivity of 17 rice cultivars from a wide range of genetic backgrounds. There was a large variation in dry matter weight from 8.6 g plant<sup>-1</sup> to 29.5 g plant<sup>-1</sup>. 81% of variation in dry matter weight among varieties could be explained by leaf area per individual, and 56% of the variability in leaf area per individual could be explained by individual leaf size (leaf area per each leaf) rather than in the total number of leaves on plant stem.

In Chapter 3, I evaluated the response of dry matter production to enriched CO<sub>2</sub> treatment. 15 of the 17 cultivars showed an increase in dry matter weight of up to +45% with increasing CO<sub>2</sub> (high CO<sub>2</sub> conditions (+200 ppm) vs. ambient CO<sub>2</sub> conditions), and large inter-varietal differences in phenotypic plasticity in response to high CO<sub>2</sub> were observed. 36% of the variation was caused by leaf area, and that was explained 46% of the varietal differences in leaf area response. Individual leaf size tended to decrease with high CO<sub>2</sub> treatment in many cultivars, varying from -51% to +15% (mean -13%) depending on the cultivar. In other words, cultivar characteristics that reduce the reduction of individual leaf size under high CO<sub>2</sub> had an advantage on dry matter production under high CO<sub>2</sub>.

In Chapter 4, we evaluated the phenotypic plasticity on dry matter production to temperature and dry matter weight increased accompanied with increasing temperature in all cultivars. The extent of this increase varied among cultivars from 1.23 g to 2.96 g per 1° C in the slope of a single regression, confirming inter-varietal differences in phenotypic plasticity to temperature. This inter-varietal variation in temperature response was explained 96% of the variability by differences in leaf area responsiveness per individual rather than dry matter production per unit leaf area. In addition, 52% of the variability in leaf area per individual was explained by the responsiveness of individual leaf size. In other words, cultivar characteristics that increased leaf area per leaf more at

higher temperatures contributed to better phenotypic plasticity in response to higher temperatures.

In Chapter 5, I developed a simple mathematical model to evaluate genotypic variation on phenotypic plasticity on dry matter production to CO<sub>2</sub> and temperature. The model simplify dry matter production into temperature response of leaf area to mean air temperature and trade-off between leaf area and assimilation rate. The model can predict dry matter weight with 7.4 g plant<sup>-1</sup> RMSE ( $R^2 = 0.55$ ). Using this model, simulation that exchange parameters between Koshihikari and each cultivars, was conducted and the dry matter weight increased by 28% (ranging from -5% to +35%) when leaf area parameter was substituted, and 18% (from -49% to +158%) when NAR parameter was substituted. And it concluded that dry matter production depends on the ability to expand leaf size by spreading leaves thinly and widely in response to increasing temperature and CO<sub>2</sub>.

In conclusion, this study evaluated phenotypic plasticity in response to temperature and atmospheric CO<sub>2</sub> in wider range of rice cultivars, and showed quantitatively importance of ability to expand leaves thinly and widely under future climate.

## 謝辞

本研究の遂行及びとりまとめにあたり、多くの方々のご支援とご指導を賜りました。博士論文のとりまとめにあたってお世話になった皆様に感謝の意を表します。

岩手大学農学部教授 下野 裕之 博士には長きにわたり懇切丁寧なご指導を賜りました。国立研究開発法人 農業・食品総合研究機構 東北農業研究センター 生産環境研究領域 農業気象グループ 主任研究員 熊谷 悦史 博士、岩手大学農学部助教 松波 麻耶 博士には、研究の最初期から現在に至るまで、多くのご指導を賜りました。弘前大学農学生命科学部教授 石川 隆二 博士、山形大学農学部教授 程 為国 博士にはご指導・ご助言ならびに本稿のご高閲を賜りました。

本研究の多くの部分は農研機構 東北農業研究センター 温度勾配実験施設を利用した成果です。同センターで研究を行うにあたり、同センター生産環境研究領域 農業気象グループ 長谷川 利弘 博士からは格別のご高配ならびに温かいご指導を賜りました。同グループ 主任研究員 中嶋 美幸 博士、上級研究員 羽田野 麻理 博士、上級研究員 川方 俊和 博士、瀬川 香文 氏をはじめ、同センター職員の多くの方から貴重なご指導、ご助言、ご助力をいただきました。

研究遂行にあたって、多くの皆様からお励ましをいただきました。岩手大学名誉教授 黒田 榮喜 博士からは折にふれて激励をいただきました。Africa Rice 二口 浩一 博士にはアフリカイネ品種の種子を分譲いただき、アフリカ稲作の最前線から貴重なご意見をいただきました。また、Habtamu Assega 氏 (Ethiopian Institute of Agricultural Research) をはじめアフリカ現地で稲作の普及・生産性向上に取り組む研究者の方からのご助言を賜りました。

及川 聡子 博士、塩井 健一郎 氏、大平 雅広 氏、金澤 苗子 氏をはじめ、岩手大学農学部作物学研究室の先輩・後輩諸氏には研究遂行にあたりご協力をいただき、また楽しい時間を過ごしました。Md. Mehedi Hasan 氏、Gibrila Dumbuya 氏、Nabila Mumtahina 氏をはじめ多くの留学生との交流も忘れ得ぬ思い出です。また、博士課程在学中は由利 昂大 氏、澤村 大祐 氏、田口 緑 氏をはじめ多くの友人諸氏から励まし支えていただきました。

最後に 9 年にも及んだ長い大学・大学院生活を物心両面から支えていただきました父 謙二、母 真理子、妹 瑛理子、祖母 後藤 幸子に感謝します。

## 参考文献

### 第一章

United Nations(2019), World Population Prospects 2019 (<http://population.un.org/wpp/>)  
2020 年 12 月 10 日閲覧

Food and Agriculture Organization of the United Nations(2018), FAOSTAT statistical database 2020 年 12 月 10 日閲覧

IPCC (2013), Summary for Policymakers. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press

Ziska L.H., Gealy D.R., Tomecek M. B., Jackson A.K. and Black H. L. (2012), Recent and Projected Increases in Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration Can Enhance Gene Flow between Wild and Genetically Altered Rice, *PLoS ONE* **7**(5)

Fischer, G., F.N. Tubiello, H. van Velthuisen, and D.A. Wiberg (2007), Climate change impacts on irrigation water requirements: Effects of mitigation, 1990-2080. *Technol. Forecast. Soc. Change* **74** 1083-1107

Moya, T.B., Ziska, L.H., Namuco Ofelia A. and Olszyk Dave(1998), Growth dynamics and genotypic variation in tropical, field-grown paddy rice (*Oryza sativa* L.) in response to increasing carbon dioxide and temperature , *Global Change Biology* **4** 645–656

Kim H. Y., Miura M., Lieffering S., Kobayashi K., and, and Okada M. (2001) Growth and nitrogen uptake of CO<sub>2</sub>-enriched rice under field conditions, *New Phytologist*, **150**: 223–229

Baker J.T. (2004), Yield responses of southern US rice cultivars to CO<sub>2</sub> and temperature,

Long, S.P., Ainsworth, E.A., and Andrew, D. B. L. (2006) Ort, Food for Thought: Lower-Than-Expected Crop Yield Stimulation with Rising CO<sub>2</sub> Concentrations, [www.sciencemag.org](http://www.sciencemag.org) SCIENCE VOL 312

Yang, L., Huang, J., Yang, H., Dong, G., Liu, G., Zhu, J. and Wang, Y. (2006), Seasonal changes in the effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.) , *Field Crops Research*, **98**:12–19

Liu, H., Yang, L., Wang, Y., Huang, J., Zhu, J., Wang, Y., Dong, G., and Liu, G. (2008) Yield formation of CO<sub>2</sub>-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field condition, *Field Crops Research* 108, 93-100

Shimono H, Okada M., Yamakawa Y., Nakamura H., Kobayashi K. and Hasegawa T. (2008) Rice yield enhancement by elevated CO<sub>2</sub> is reduced in cool weather. *Global Change Biology* **14** :276-284

De Costa, W.A.J.M., Weerakoon, W.M.W., Herath, H.M.L.K., Amaratunga, K.S.P., Abeywardena, R.M.I. (2006) Physiology of yield determination of rice under elevated carbon dioxide at high temperatures in a subhumid tropical climate, *Field Crops Research* **96**, 336–347

Bhattacharyya, P., Roy, K.S., Dash, P.K., Neogi, S., Shahid, M., Nayak, A.K., Raja R., Karthikeyan, S., Balachanda, D., and Rao K.S. (2014) Effect of elevated carbon dioxide and temperature on phosphorus uptake in tropical flooded rice (*Oryza sativa* L.) , *Europ. J. Agronomy* **53**, 28– 37



Tausz, M., Tausz-Posch, S., Norton, R.M., Fitzgerald, G. J., Nicolas, M.E., Seneweera, S. (2013) Understanding crop physiology to select breeding targets and improve crop management under increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations, *Environmental and Experimental Botany* **88**, 71-80

Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., Yoshimoto, M., Fukuoka, M., Wakatsuki, H., Katayanagi, N., Matsunaga, T., Kaneta, Y., Sato T., Takakai, F., Sameshima, R., Okada, M., Mae, T., and Makino, A. (2013) Rice cultivar responses to elevated CO<sub>2</sub> at two free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) sites in Japan, *Functional Plant Biology*, **40**, 148–159

Zhu, C., Xi X., Wang, D., Zhu, J., Liu, G., and Seneweera, S. (2015) Elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>] stimulates sugar accumulation and cellulose degradation rates of rice straw, *GCB Bioenergy*, doi: 10.1111/gcbb.12277

Zhu, C., Zhu, J., Cao, J., Jiang, Q., Liu, G., and Ziska, L.H. (2014) Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated [CO<sub>2</sub>], *Journal of Experimental Botany*, **65**(20):6049-6056

Zhang, G., Hidemitsu, S., Usui, Y., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Fukuoka, M., Kobayashi, K. and Hasegawa, T. (2015) Grain growth of different rice cultivars under elevated CO<sub>2</sub> concentrations affects yield and quality, *Field Crops Research* **179**, 72–80

Penning de Vries, F. W. T., Jansen, D. M., ten Berge, H. F. M., and Bakema, A., (1989). Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. IRRI, Los Baños, and Pudoc, Wageningen.

Luo Q. (2011) Temperature thresholds and crop production: A review, *Climatic Change* **109**(3):583-598

Krishan P., Ramakrishnan B., Reddy K. R. and Reddy V.R. (2011) High-Temperature Effects on Rice Growth, Yield, and Grain Quality, *Advances in Agronomy* 111:87-206

Baker J.T. and Allen L.H. (1993) Contrasting crop species responses to CO<sub>2</sub> and temperature: rice, soybean and citrus, *Vegetatio* 104:239-260

Ainsworth E.A, Long S.P. (2005), What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) ? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>, *New Phytologist* 165 (2) : pp.351 - 71.

Ainsworth E.A. (2008), Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration, *Global Change Biology* 14 (7) : pp. 1642 – 1650

J.T. Baker, L. H. Allen jr, K.J. Boote and N.B. Pickering (2000), Direct effects of atmospheric carbon dioxide, *Global Change Biology* 6 : pp. 275 - 286

Sakai H., Hasegawa T. and Kobayashi K. (2006), Enhancement of rice canopy carbon gain by elevated CO<sub>2</sub> is sensitive to growth stage and leaf nitrogen concentration, *New Phytologist* 170 (2) : pp. 321 - 332

Shimono H., Okada M., Yamakawa Y., Nakamura H., Kobayashi K. and Hasegawa T. (2009), Genotypic variation in rice yield enhancement by elevated CO<sub>2</sub> relates to growth before heading, and not to maturity group, *Journal of Experimental Botany* 60 (2) : pp. 523 - 532

Nakano H., Yoshinaga S., Takai T., Arai-Sanoh Y., Kondo K., Yamamoto T., Sakai H., Tokida T., Usui Y., Nakamura H., Hasegawa T. and Kondo M (2017), Quantitative trait loci for large

sink capacity enhance rice grain yield under free-air CO<sub>2</sub> enrichment conditions, *Scientific Reports* **7** (1) 1827

Food and Agriculture Organization of the United Nations (1998), FAOSTAT Statistics Database (<http://www.fao.org/faostat/>), 2018 年 1 月 15 日閲覧

Linares O. F. (2002), African rice (*Oryza glaberrima*) : History and future potential, *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* **99** (25) : 16360 - 16365

Jones M.P., Dingkuhn M., Aluko G.K. and Semon M. (1996), Using backcrossing and doubled haploid breeding to generate weed competitive rices from *O.sativa* L. × *O.glaberrima* Steud. genepools, *Interspecific Hybridization: Progress and Prospect.*, West Africa Rice Development Association, pp. 61 - 80

田中 耕司 (2013), アフリカのイネ, その生物史とアジアとの交流の歴史, 熱帯農業研究 **6** (1), pp. 18 - 22

森島啓子[編著] (2003), 野生稻の自然史【実りの進化生態学】, 北海道大学図書刊行会, pp 1-13

Futakuchi K., Sie M. and Saito K. (2012), Yield Potential and Physiological and Morphological Characteristics Related to Yield Performance in *Oryza glaberrima* Steud., *Plant Production Science* **15** (3) : pp. 151-163

Saito K. (2009) , Performance of diverse upland rice cultivars in low and high soil fertility conditions in West Africa, *Field Crop Research* **111** : pp. 234-250

堀江武[編著] (2015), アジア・アフリカの稲作—多様な生産生態と持続的発展の道—, 農山漁村文化協会, pp.272

田川 毅明, 平尾 健二, 窪田 文武 (2000), アフリカイネ, *Oryza glaberrima* Steud., の個葉光合成における窒素利用効率の種特性, 日本作物学会紀事 **69** (1) : 74-79

Dingkuhn M., Jones M.P., Johnson D.E., Sow A. (1998) , Growth and yield potential of *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima* upland rice cultivars and their interspecific progenies, *Field Crop Research* **57**:57-69

濱岡 範光, 上野 修 (2014), AA ゲノムの野生稻 *Oryza nivara* の光合成特性に及ぼす窒素施肥量の影響 —日本型栽培イネ品種「日本晴」との比較—, 日本作物学会紀事 **83** (4) : 333-340

## 第2章

平尾健二, 荒巻英樹, 武藤元気, 今村大二, 磯谷昭夫 (2006), アフリカイネ, *Oryza glaberrima* Steud., の乾物生産および給水機能に関する種特性について, 福岡教育大学紀要 **55** (3) : 43 - 52

窪田 文武, 岡野 智, 縣 和一, 片山 忠夫 (1992), 西アフリカ地域の水稲栽培種 *Oryza glaberrima* Steud. *Oryza sativa* L.の乾物生産と光合成の水耕液濃度に対する反応, 日本作物学会紀事 **61** (2) : pp 207 – 212

蔣 才忠, 平沢 正, 石原 邦 (1988), 水稲多収性品種の生理生態的特徴について : アケノホシと日本晴の比較 : 第1報 収量および乾物生産, 日本作物学会紀事 **57** (1) : pp 132 – 138

黒田 栄喜, 玖村 敦彦 (1990), 水稲個葉の光合成速度における新旧品種間差異 : 第1報 個葉光合成速度と気孔伝導度, 日本作物学会紀事 **59** (1) : pp.283-292

Jones M.P., Dingkhun M. and Aluko G.K. (1997), Interspecific *Oryza sativa* L. x *O.glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement, *Euphytica* **94** (2) : pp.237 – 246

Dingkhun M., Johnson D.E., Sow A. and Audebert A.Y. (1999), Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness, *Field Crop Research* **61** : pp.79 – 95

星川清親 (1975), 解剖図説 イネの生長, 農山漁村文化協会, pp.58-59

Sumi A. and Katayama T.C. (1994a), Studies on Agronomic Traits of African Rice (*Oryza glaberrima* Steud.) : I. Growth, yielding ability and water consumption, *Japanese Journal of Crop Science* **63** (1) : pp. 96 – 104

Sumi A., Katayama T.C. and Agata W. (1994b), Studies on Agronomic Traits of African Rice (*Oryza glaberrima* Steud.) : II. Dry matter increase and water use efficiency, *Japanese Journal of Crop Science* **63** (1) : pp. 105 – 110

Kawano N., Ito O and Sakagami J. (2009), Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (flash flooding), *Annals of Botany* **103** : pp. 161 – 169

### 第 3 章

Manderscheid R. and Weigel H.J. (1997), Agriculture, Photosynthetic and growth Responses of old and modern spring wheat cultivars to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment, *Ecosystems & Environment* **64** (1) : pp. 65 – 73

Ainsworth E.A. and Rogers A. (2007), The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>] : mechanisms and environmental interactions, *Plant, Cell and Environment* **30** (3) : pp. 258 - 270

Hasegawa T., Sakai H., Tokida T., Nakamura H., Zhu C., Usui Y., Yoshimoto M., Fukuoka M., Wakatsuki H., Katayanagi N., Matsunami T., Kaneta Y., Sato T., Takakai F., Sameshima R., Okada M., Mae T. and Makino A. (2013), Rice cultivar responses to elevated CO<sub>2</sub> at two free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) sites in Japan, *Functional Plant Biology* **40** : pp.148 – 159

Kikuchi S., Bheemanahalli R., Jagadish S.V.K., Kumagai E., Masuya Y., Kuroda E., Raghavan C., Dingkhun M., Abe A. and Shimono H. (2017), Genome-wide association mapping for phenotypic plasticity in rice, *Plant, Cell and Environment* **40** (8) : pp. 1565 – 1575

Kumagai E., Aoki N., Masuya Y. and Shimono H. (2015), Phenotypic plasticity conditions the response of soybean seed yield to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration, *Plant Physiology* **176** (3) : pp. 2021 - 2029

Shimono H., Ozaki Y., Jagadish S.V.K., Sakai H., Usui Y., Hasegawa T., Kumagai E., Nakano H. and Yoshinaga S. (2014), Planting geometry as a pre-screening technique for identifying CO<sub>2</sub> responsive rice genotypes: a case study of panicle number, *Physiologia Plantarum* **152** : 520-528

Shimono H., Nakamura H., Hasegawa T. and Okada M. (2013), Lower responsiveness of canopy evapotranspiration rate than of leaf stomatal conductance to open-air CO<sub>2</sub> elevation in rice, *Global Change Biology* **19** : pp. 2444 - 2453

#### 第 4 章

Oh-e I., Saitoh K. and Kuroda T. (2007), Effects of High Temperature on Growth, Yield and Dry-Matter Production of Rice Grown in the Paddy Field, *Plant Production Science* **10** (4) : pp. 412 - 422

Horai K., Ishii A. and Shimono H. (2014), Genotypic variation in the response to high water temperature during vegetative growth and the effects on rice productivity under a cool climate, *Field Crop Research* **162** : pp.12 – 19

Pasquin E.M., Hasegawa T., Eberbach P., Reinke R., Wade L.J. and Lafarge T. (2013), Responses of Eighteen Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars to Temperature Tested Using Two Types of Growth Chambers, *Plant Production Science* **16** (3) : pp. 217 – 225

Parent B., Conejero G. and Taradieu F. (2009), Spatial and temporal analysis of non-steady elongation of rice leaves, *Plant, Cell and Environment* **32** (11) : pp. 1561 – 1572

Ishii A., Kuroda E., and Shimono H. (2011), Effect of high water temperature during vegetative growth on rice growth and yield under a cool climate, *Field Crop Research* **121** : pp.88 – 95

## 第 5 章

Ainsworth E.A. (2008), Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration, *Global Change Biology* **14** (7) : pp. 1642 – 1650

Pasquin E.M., Hasegawa T., Eberbach P., Reinke R., Wade L.J. and Lafarge T. (2013), Responses of Eighteen Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars to Temperature Tested Using Two Types of Growth Chambers, *Plant Production Science* **16** (3) : pp. 217 – 225

Hasegawa, T., Li, T., Yin, X. (2017). Causes of variation among rice models in yield response to CO<sub>2</sub> examined with Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment and growth chamber experiments. *Scientific Reports* **7**, 14858

Monsi, M. und Saeki, T.(1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine

Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*. **14**: 22–52.

Monteith, J.L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **9** 747-766

W. De Vries, M. Posch, J. Kämäri (1989), Simulation of the long-term soil response to acid deposition in various buffer ranges. *Water Air Soil Pollution* **48** : 349-390

## 第 6 章

IPCC (2013), Summary for Policymakers. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press

Grossiord C., Buckley, T.N., Cernusak L.A., Novick, K.A., Poulter B., Siegwolf, R.T.W., Sperry J.S. and McDowell N.(2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit, *New Phytologist* **226**: 1550–1566

斎藤邦行, 下田博之, 石原邦(1993) 稲多収性品種の乾物生産特性の解析. 第 6 報 新・旧品種の比較を通じて. 日本作物学会紀事 **62**:509-517

Ohsumi, A., Hamasaki A., Nakagawa, H., Yoshida, H., Shiraiwa, T. and Horie, T. (2007). A Model Explaining Genotypic and Ontogenetic Variation of Leaf Photosynthetic Rate in Rice ( *Oryza sativa* ) Based on Leaf Nitrogen Content and Stomatal Conductance. *Annals of Botany* **99**(2): 265-273

Carmo-Silva, E., Scales, J. C., Madgwick, P. J and Parry M. A.(2015) Optimizing Rubisco and its regulation for greater resource use efficiency, *Plant, Cell & Environment* **38**(9): 1817-1832



Acevedo-Siaca, L. G., Coe, R., Wang, Y., Kromdijk, J., Quick, W. P. and Long, S.P. (2020) Variation in photosynthetic induction between rice accessions and its potential for improving productivity, *New Phytologist* **227**(4): 1097-1108

Ball, J. T., Woodrow, I.E., Berry, J.A.(1987), A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions, *Progress in Photosynthesis Research* 221-224

Jones M.P., Dingkhun M. and Aluko G.K. (1997), Interspecific *Oryza sativa* L. x *O.glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement, *Euphytica* **94** (2) : pp.237 – 246

Chen, M., Luo, J., Shao, G., Wei, X., Tang, S., Sheing, Z., Song, J. and Hu, P(2012) Fine mapping of a major QTL for flag leaf width in rice, qFLW4, which might be caused by alternative splicing of NAL1. *Plant Cell Reports* **31**: 863-872

Dingkhun M., Johnson D.E., Sow A. and Audebert A.Y. (1999), Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness, *Field Crop Research* **61** : pp.79 – 95

Ndjiondjop, M.N., Albar, L., Fargette, D., Fauquet, C. and Ghesquière, A. 1999. The genetic basis of high resistance to rice yellow mottle virus (RYMV) in cultivars of two cultivated rice species. *Plant Dis.* 83: 931-935.

Coyne, D.L., Plowright, R.A and Fofana, B. 1999. Observations on the susceptibility of *Oryza sativa* and resistance of *Oryza glaberrima* to the cyst nematode (*Heterodra sacchari*) and the influence of weed management in upland rice in ivory Coast. *Int. J. Pest Manag.* 45: 255-258.

Williams, C.T., Okhidievbie, O., Ukwungwu, M.N., Dakouo, D., Hamadoun, A. and Kamara, S.I. 1999. Multilocal screening of *Oryza sativa* and *O. glaberrima* for resistance to African

rice gall midge, *Orseolia oryzivora*. Int. Rice Res. Notes 24 (1): 26-27.

Futakuchi, K., Jones, M.P. and Ishii, R. 2001. Physiological and morphological mechanism of submergence resistance in African rice (*Oryza glaberrima* Steud.). Jpn. J. Tropic. Agric. 45: 8-14.

Kawano, N., Ito, O. and Sakagami, J.I. 2008. Flash flooding resistance of rice genotypes of *Oryza sativa* L., *Oryza glaberrima* Steud., and interspecific hybridization progeny. Environ. Exp. Bot. 63: 9-18

Tobita, S., Sahrawat, K.L., Diatta, S. and Jones, M.P. 2003. Response of African rice (*Oryza glaberrima* Steud.) to phosphate application in the upland of a P-deficient soil in the humid forest zone of West Africa. In Proc. 2nd Int. Sym. Phosphorus Dynamics Soil-Plant Continuum, Perth, Western Australia, Australia, 21 – 26 September 2003. 70-71.

Xiang, J., Lin, J., Tang, D., Zhou, B., Guo, M., He, R., Huang, X., Zhao, X. and Liu, X. (2010), A DHHC-type zinc finger protein gene regulates shoot branching in *Arabidopsis*, African Journal of Biotechnology 9(45): 7759-7766

Fukayama H., Fukuda, T., Masumoto, C., Taniguchi, Y., Sakai, H., Cheng, W., Hasegawa, T. and Miyao, M. (2009), Rice plant response to long term CO<sub>2</sub> enrichment: Gene expression profiling, *Plant Science* 177(3), 203-210