

オゾンによるイネの収量低下要因の解明及び 育種におけるオゾン耐性評価方法の検討

大戸敦也*・宗方淳**・荒川誠***

Elucidation the mechanism of ozone-induced yield reduction in rice and investigation of methods for evaluating ozone tolerance in breeding.

Atsuya OTO, Jun MUNAKATA and Makoto ARAKAWA

要約 大気汚染物質の一種であるオゾンは、その酸化力により水稻の生育や収量に悪影響を与えることが指摘されている。特に、埼玉県は全国的にも「光化学スモッグ注意報」の発令日数が多く、夏季の大気中オゾン濃度が高い地域である。本研究では、オゾンによる収量低下の少ない品種の育成に向けて、オゾンによる減収メカニズムを解明することを目的とし、オゾンによる収量低下に関与する QTL の解析（試験 1）及びオープントップチャンバー（OTC）を用いた圃場条件での大気オゾンの影響調査（試験 2）を実施した。その結果、オゾンによる収量低下に関与する QTL が複数の染色体領域で検出された。加えて、登熟能力の低下（稔実率低下及び千粒重減少）や有効穂数の減少が収量低下の主要因であることが示唆され、イネにおけるオゾン耐性の評価に当たってはこれらの形質に着目することが重要であると考えられた。

光化学オキシダントは大気汚染物質の一種であり、その主成分であるオゾン（O₃）は、その酸化力によりイネの生育や収量に悪影響を与えることが指摘されている。森田ら（1980）は、登熟期間のオゾン暴露が登熟歩合を低下させ、デンプン合成機能を強く阻害することを報告している。また、Kobayashi *et al.*（1995）は、イネへのオゾン暴露によって千粒重が減少し、収量も有意に低下したことを報告している。さらに、関東地方におけるイネの収量への影響を調査した報告では、1996 年のオゾン測定値で約 3.5%減収し（高木・大原 2003）、1990 年から 2000 年の平均オゾン濃度では 5~10%生産量が低下していると推計されている（Yonekura *et al.* 2005）。

ところで、南関東北西部の埼玉付近では、丹沢や奥多摩山地の山陰になるため、風が停滞し、東京、神奈川からの汚染物質の一部が流入する（飯田 2005）。このため、埼玉県は大気中のオゾン濃度が

120ppb 以上の状態が継続される場合に出される「光化学スモッグ注意報」の発令日数が全国で最も多い。また、米持（2019）は、最高気温が 35℃を超えると気温の上昇とともに日オゾン最高濃度の最低濃度に上昇が見られたと報告しており、首都圏の中でも特に気温の高い埼玉県は、気温上昇によってオゾンによる作物への影響が拡大する危険性がある。事実、2006 年には大気汚染防止法の改正によってオゾン前駆物質の排出抑制が行われたものの、近年のオゾン濃度の減少傾向は鈍化している（埼玉県環境科学国際センター 2021）。このため、地球温暖化による夏季の異常高温が予測される状況下ではオゾン耐性を有する品種の開発等、イネの収量減少を軽減させるための対策が重要となり得る。

これまでオゾン感受性に関与する量的形質遺伝子座（Quantitative Trait Locus : QTL）や遺伝子の同定が試みられている。Frei *et al.*（2008）は「日本

*水稻育種担当、**遺伝子情報活用担当（現加須農林振興センター）、***水稻育種担当（現生産振興課）

晴」とインド型品種「Kasalath」に由来する染色体断片置換系統群（Chromosome Segment Substitution Lines: CSSLs）を用いた QTL 解析によって、オゾンによる葉の褐変に関与する QTL を検出している。また、Tsukahara *et al.* (2013) は、「ササニシキ」とインド型品種「ハバタキ」の CSSLs からオゾン暴露条件下で一次枝梗数と総粒数を減少させる QTL を見出している。加えて、前述の QTL は、主働遺伝子である *APO1* 遺伝子の発現抑制に起因していることが明らかにされている (Tsukahara *et al.* 2015)。

また、イネにおいてはオゾン感受性の強弱と遺伝的要因との関連性が示唆されており、とりわけ日本型品種よりもインド型品種の方がオゾン暴露による収量低下の大きい傾向にある (Yonekura *et al.* 2005, Sawada and Kohno 2009)。このため、オゾン耐性を強化する作用を持つ遺伝子や QTL の効率的な探索には、熱帯ジャポニカを含む日本型品種同士の交配集団の利用が有効であると考えられる。

さらに、オゾン暴露は単一の形質だけではなく、イネの各収量構成要素に影響を与えることが知られている。イネ育種において、オゾン耐性を指標とした選抜を行うためには、オゾンによる収量低下のメカニズムを明らかにするとともに、効率的かつ効果的なオゾン耐性評価法を検討する必要がある。特に、圃場におけるオゾンの影響を調査する方法としては、開放系オゾン濃度上昇試験（Free-Air O₃ Enrichment Experiment: FACE）が挙げられるが、大規模な施設が必要となるため研究事例は数少ない。そのため、オゾンの影響に関する研究は、温室やチャンバーを用いたポット試験が中心となっているが、ポット栽培では根圏が制限されるため、実際に栽培される環境と差異が生じる危険性があり、育種におけるオゾン耐性の評価に適さない可能性がある。

そこで本研究では、オゾン耐性に関与する遺伝的要因の解明を目的とし、まず試験 1 として「コシヒカリ」と熱帯ジャポニカ種「LAC23」との交配に由来する CSSLs (Abe *et al.* 2013) を用い、オゾン暴露下における収量低下に関与する QTL の解析を行った。続いて、試験 2 として、圃場条件により近い方法でのオゾンの影響を評価・検討するため、オープントップチャンバー (OTC) を用いた大気浄化試験を実施し、試験 1 と併せてオゾンによる収量低下

のメカニズム解明を試みた。

なお、本研究で用いた「コシヒカリ」「LAC23」及び CSSLs 46 系統は、国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 次世代作物開発研究センターより分譲いただいた。この場を借りて厚く御礼申し上げます。

試験 1 オゾン耐性に関与する遺伝的要因の解明

材料及び方法

試験 1-A オゾンによる収量低下に関与する QTL の解析

1 供試材料

供試材料には、国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 次世代作物開発研究センターより提供された「コシヒカリ」と「LAC23」由来の CSSLs 及び親品種の「コシヒカリ」と「LAC23」を用いた。2017 年は、CSSLs 46 系統 (SL2201～SL2246) 及び両親品種を栽培した。2018 年及び 2020 年は、QTL 解析の結果に基づき粗玄米重に関与する QTL を保有する CSSLs の一部と親品種を選抜して供試した。すなわち、2018 年は、CSSLs のうち「SL2222～SL2233」、「SL2237～SL2242」の計 18 系統及び両親品種、2020 年は「SL2226～SL2229」、「SL2239～SL2242」の計 8 系統及び両親品種を供試した。

2 耕種概要

各系統 4 個体を 5 月中旬に播種、6 月中旬に 1/5000a 深型ワグネルポット (1/5000A, 藤原製作所) に移植し、屋外型人工気象室 (BT-1PT-SB, 日本医化器械製作所) の中で栽培した。なお、2017 年は各系統 1 ポットずつの 4 個体、2018 年及び 2020 年は、各系統 2 ポットずつの 8 個体を栽培し解析対象とした。施肥量は N, P₂O₅, K₂O 各成分 2kg/a とした。

オゾン条件については屋外型人工気象室を 2 室用い、空気中オゾン濃度の異なる空間を 2 区設定した。すなわち、一方は吸気口にオゾン分解フィルター (ハニクル ZV, ニチアス) を取付け、外気から流入するオゾンを除去したオゾン除去区 (以下、CF 区) とし

た。また、もう一方はオゾン発生装置（SO-03UN, ハマネツ）を用い、室内にオゾンを添加したオゾン添加区（以下、OF区）とした。CF区、OF区及び外気中オゾン濃度の測定にはオゾン濃度計（MODEL1210, ダイレック）を用い、OF区へのオゾン添加は午前6時から18時までの12時間、外気オゾン濃度を20ppb程度上回るようにガラス管パージメータ（東京計装）を用い、手動で添加流量を調整した。なお、オゾン濃度の誤計測及び計測ができなかった時間帯は、前後の濃度の平均を予想値として使用した。

CF区、OF区及び外気の移植後7日ごとの平均オゾン濃度を図1に示す。2017年の試験期間を通じた移植後7日ごとの平均オゾン濃度は、OF区で57.7ppb、外気で36.2ppbとなり、全ての期間を通じてOF区のオゾン濃度は外気の値を上回った。2018年は同様に、OF区で46.4ppb、外気で33.3ppbとなり、移植後6週目と8週目の外気のオゾン濃度がOF区を上回ったものの、それ以外の期間はOF区の方が高くなっていた。なお、濃度差の平均値は13.1ppbであった。2020年は移植後11週まで外気よりOF区のオゾン濃度が高い状態を維持していたが、8月22日にオゾン濃度計が破損した。このため、以降のOF区へのオゾン添加は前日までの流量に設定して継続した。計測できた期間における移植後7日ごとの平均オゾン濃度は、OF区で54.3ppb、外気で21.9ppbであった。

3 調査項目及び方法

CF区及びOF区で栽培したCSSLsをワグネルポットから掘り上げ、個体ごとに稈長、穂長、総粒数及び玄米重を測定した。また、最も長い稈に対し、3分の2未満の長さの稈に着生した穂については無効穂と定義し、全穂数から無効穂を除いた穂を有効穂数として測定した。なお、稈実率については、粒数計（MODEL DC-1M5及びKC10, 藤原製作所）で総粒数を測定した後、自動種子精選機（FV-459B, 藤原製作所）で不稈粒を選別し、総粒数に対する稈実粒数（総粒数－不稈粒数）の割合から算出した。

4 QTL解析

QTL解析は、Ebitani *et al.* (2005) 及び Madoka *et al.* (2008) の方法に従って実施した。CSSLsに

おける各形質について、CF区のデータからOF区のデータを差し引いた値を算出し、Microsoft Excelを用いて「コシヒカリ」との有意差検定（t検定）を行った。QTLの検出は、有意水準5%以下を基準とし、有意差が認められた系統の遺伝子型データからQTLとQTL近傍のDNAマーカーを検出した。なお、全ての形質についてQTL解析を行うことはせず、「コシヒカリ」においてCF区とOF区間に有意な差が確認された形質のみをオゾン暴露の影響を受けた形質と定義し、解析の対象とした。

試験 1-B オゾンによる収量低下に関与するQTLを有するCSSLの形質比較

1 供試材料

OF区とCF区間の粗玄米重の差を減少させるQTLである $qOT_{6.1}$ を保有する「SL2226」、同じく $qOT_{11.2}$ を保有する「SL2242」及び親品種「コシヒカリ」を用いた。

2 耕種概要

2020年に試験1-Aと同じ屋外型人工気象室で栽培を行い、施肥及びオゾン暴露条件も試験1-Aと同様とした。なお、栽植本数については、根圏を確保するために、各系統を1/5000a深型ワグネルポットに一本植とした。

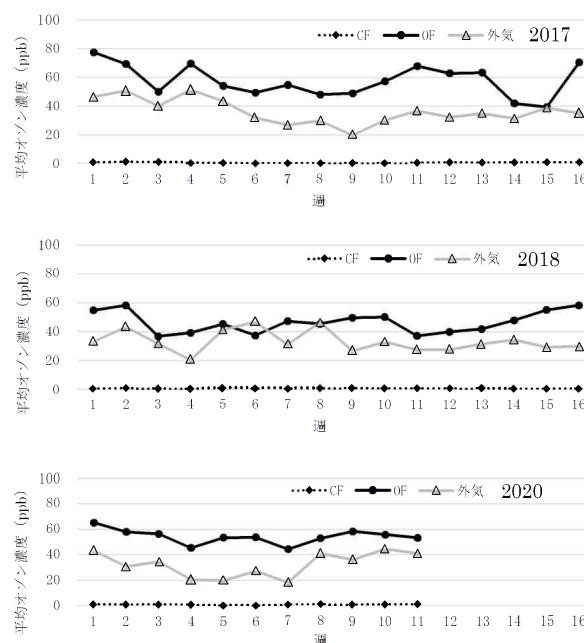


図1 移植後から1週間ごとの平均オゾン濃度

3 調査項目及び方法

試験 1-A と同様に実施し、各系統 4 反復を調査した。統計解析は、Microsoft Excel を用いた有意差検定 (t 検定) を実施した。

結果

試験 1-A オゾンによる収量低下に関与する QTL の解析

1 オゾン暴露が「コシヒカリ」及び「LAC23」の各形質に与える影響

オゾン暴露により「コシヒカリ」の粗玄米重は 2017 年で 31%, 2018 年で 43%, 2020 年で 37% 有意に減少した (表 1)。また、稔実率についても全ての年で有意に減少した他、千粒重は 2018 年と 2020 年の 2 年で有意な減少が確認された。また、総粒数及び 1 穂粒数は、2018 年のみ有意な減少が確認され、有効穂数はいずれの年も有意な減少が見られなかった。バイオマス関連形質について、わら重は全ての年で有意に減少した他、根重は 2017 年に 47% の有意な減少が見られた。

「LAC23」については、オゾン暴露による粗玄米重の減少は確認されず、2018 年の OF 区の粗玄米重は、CF 区よりも 48% 増加していた。また、稔実率について、2018 年及び 2020 年で有意差は認められなかったものの、3 か年を通して OF 区の方が CF 区と比較し高い傾向が認められた。また、バイオマス関連形質では、2020 年のわら重で 23%, 根重で 43% の有意な減少が見られた。

出穂期については、2017 年の「コシヒカリ」「LAC23」共にオゾン暴露によって 1 日程度前進する傾向が見られた一方、2018 年及び 2020 年の「LAC23」では 2~3 日遅延していた。

2 オゾンによる収量構成要素やバイオマスの減少に関与する QTL

QTL 解析の結果、稈長、1 穂粒数、総粒数、粗玄米重、千粒重、稔実率、わら重及び根重の 8 形質について、CF 区と OF 区の差に関与する QTL が検出された (表 2)。粗玄米重の差に関する QTL は、第 5、第 6、第 7、第 8、第 10 及び第 11 染色体上の計 12 か所の領域で検出され、このうち 2017 年に検出された qOT_8 及び 2018 年に検出された $qOT_{6.2}$ は粗

玄米重の減少を大きくするオゾン感受性の作用を示した (図 2)。また、 $qOT_{6.1}$ 、 $qOT_{11.1}$ 及び $qOT_{11.2}$ は複数の年で見いだされ、特に $qOT_{11.2}$ は 3 か年でオゾンによる粗玄米重の減少を抑制する作用を示した。さらに、 $qOT_{6.1}$ は 2018 年に千粒重の減少を抑制する $qTW_{6.1}$ と同一の領域で検出され、 $qOT_{11.2}$ についても、2018 年と 2020 年の 2 か年で同じく千粒重の減少を抑制する $qTW_{11.2}$ との遺伝的重複が確認された。

稈長、総粒数、わら重及び根重については、オゾンによる減少を抑制する QTL、1 穂粒数についてはオゾンによる減少を促進する QTL と抑制する QTL の両方が見いだされた。しかし、いずれの QTL についても複数年に渡って検出されたものはなかった。

試験 1-B オゾンによる収量低下に関与する QTL を有する CSSL の形質比較

「コシヒカリ」「SL2226」及び「SL2242」の粗玄米重は、オゾン暴露によりそれぞれ 44%, 29%, 45% 有意に減少し、 $qOT_{6.1}$ を保有する「SL2226」の減少率が最も小さかった (表 3)。また、千粒重については、「コシヒカリ」が 11%、「SL2226」が 7% 減少した一方、 $qOT_{11.2}$ を保有する「SL2242」では有意な減少が認められなかった。稔実率については、「コシヒカリ」は 26.2 ポイント、「SL2226」は 11.0 ポイント、「SL2242」は 15.5 ポイント低下し、QTL を保有する CSSL の減少幅は「コシヒカリ」と比較して小さかった。有効穂数と総粒数については、「SL2242」のみオゾン暴露による有意な減少が確認された。わら重について、「コシヒカリ」で 44%、「SL2226」で 33%、「SL2242」で 51% 有意に減少し、減少率は「SL2226」が最も小さかった。また、稈長は「コシヒカリ」で 9%、「SL2242」で 13% の有意な減少が見られた。根重については「SL2226」で 43%、「SL2242」で 65% 有意に減少していた。

表1 CF区とOF区における「コシヒカリ」と「LAC23」の各形質の比較

年	品種	試験区	出穂期 (月.日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	有効穂数 (本/株)	1穂粒数	総粒数 (粒/株)	粗玄米重 (g/株)	粗玄米重 OF/CF比	千粒重 (g)	稔実率 (%)	わら重 (g/株)	根重 (g/株)
2017	コシヒカリ	CF	8.15	87	16.4	5.8	62	358	7.4 *	0.69	21.5	96.0 *	12.5 *	2.3 *
		OF	8.14	83	16.6	4.8	59	279	5.1		21.1	86.1	6.6	1.2
	LAC23	CF	9.14	111	21.8 *	2.8	93	257	6.1	1.09	26.3	90.0 **	13.4	7.4
		OF	9.13	105	23.4	2.8	99	267	6.6		26.0	96.0	13.0	5.8
2018	コシヒカリ	CF	8.14	91	15.1	6.8	55 **	373 *	7.3 **	0.57	20.6 ***	94.5 **	12.8 **	2.0
		OF	8.15	85	15.8	5.9	49	283	4.2		18.3	80.5	8.1	1.2
	LAC23	CF	9.8	112	21.5	3.0	56	161 **	3.0 *	1.48	24.8	72.6	14.4	6.8
		OF	9.10	113	22.6	3.1	65	200	4.5		25.2	89.1	14.0	5.0
2020	コシヒカリ	CF	8.9	92 *	16.3	4.5	68	305	6.1 ***	0.63	21.1 ***	94.2 ***	10.7 ***	1.4
		OF	8.11	84	16.6	4.6	65	298	3.8		19.4	67.1	6.7	1.1
	LAC23	CF	9.9	120	22.7	2.1	86	181	3.5	1.14	23.4	83.3	14.6 **	5.1 ***
		OF	9.12	118	23.6	2.4	76	174	3.9		24.0	93.3	11.2	2.9

※1 2017年はn=4, 2018年及び2020年はn=8.

※2 千粒重は粗玄米重を千粒当たりの重さに換算した.

※3 稔実率は角変換後にt検定を行った.

※4 *, **, ***...t検定でそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準の有意差が認められた.

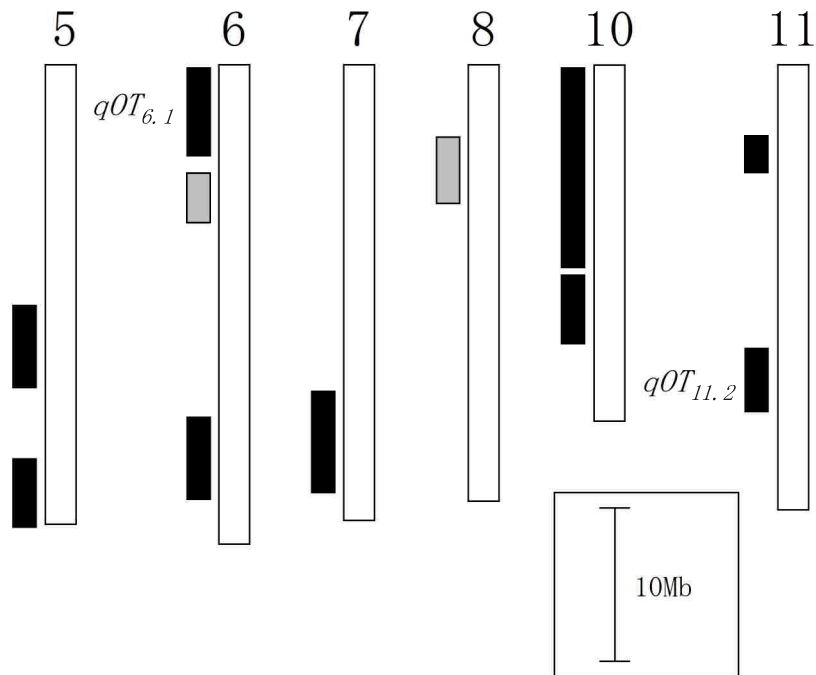


図2 コシヒカリ/LAC23 CSSLsにおけるCF区とOF区間の粗玄米重の差に関与するQTLの染色体座上位置.

※ 灰色のバーと黒いバーは、LAC23の対立遺伝子で粗玄米重の差をそれぞれ増加、減少する作用を示す.

表2 コシヒカリ/LAC23 CSSLsにおけるCF区とOF区間の差に関与するQTL

形質	QTL名	染色体	近傍のDNAマーカー	作用の大きさ (%)			
				2017	2018	2020	
稈長	<i>qCH_{6.1}</i>	6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ab06000075			-74.4	
	<i>qCH_{6.2}</i>	6	NIAS_Os_aa06000938 - NIAS_Os_aa06001139			-51.1	
1穂粒数	<i>qGNP₆</i>	6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ab06000075			-62.5	
	<i>qGNP_{8.1}</i>	8	NIAS_Os_aa08000792 - NIAS_Os_aa08001338			-57.7	
	<i>qGNP_{8.2}</i>	8	NIAS_Os_aa08006250 - NIAS_Os_aa08006353			+94.0	
	<i>qGNP₁₀</i>	10	NIAS_Os_aa10002874 - NIAS_Os_aa10003172			-79.3	
総粒数	<i>qTGN₆</i>	6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ab06000075			-71.3	
	<i>qTGN₁₀</i>	10	NIAS_Os_ac10000003 - NIAS_Os_ac10000368			-93.4	
	<i>qTGN_{11.1}</i>	11	NIAS_Os_ab11000174			-98.3	
粗玄米重	<i>qOT_{5.1}</i>	5	NIAS_Os_ab05000169 - NIAS_Os_aa05000835	+85.8			
	<i>qOT_{5.2}</i>	5	NIAS_Os_aa05000868 - NIAS_Os_ac05000360			-88.0	
	<i>qOT_{6.1}</i>	6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ab06000075	-99.0		-65.6	
	<i>qOT_{6.2}</i>	6	NIAS_Os_ac06000129 - NIAS_Os_ab06000453			+41.1	
	<i>qOT_{6.3}</i>	6	NIAS_Os_aa06000938 - NIAS_Os_aa06001139			-63.0	
	<i>qOT₇</i>	7	NIAS_Os_aa07003319 - NIAS_Os_aa07007461	-4.3			
	<i>qOT₈</i>	8	NIAS_Os_aa08000792 - NIAS_Os_aa08001338	+85.5			
	<i>qOT_{10.1}</i>	10	NIAS_Os_ac10000003 - NIAS_Os_ac10000368			-45.4	
	<i>qOT_{10.2}</i>	10	NIAS_Os_aa10002874 - NIAS_Os_aa10003172	-95.4			
	<i>qOT_{11.1}</i>	11	NIAS_Os_ab11000174			-81.2	
	<i>qOT_{11.2}</i>	11	NIAS_Os_ac11000499 - NIAS_Os_aa11004506	-94.9		-68.9	
	千粒重	<i>qTW_{6.1}</i>	6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ac06000095			-72.2
<i>qTW_{6.2}</i>		6	NIAS_Os_ac06000129 - NIAS_Os_ab06000453			+62.9	
<i>qTW_{6.3}</i>		6	NIAS_Os_aa06001150 - NIAS_Os_aa06001158			-93.2	
<i>qTW₇</i>		7	NIAS_Os_aa07003319 - NIAS_Os_aa07007512			-73.5	
<i>qTW₈</i>		8	NIAS_Os_aa08006250 - NIAS_Os_aa08006353			+29.4	
<i>qTW₁₀</i>		10	NIAS_Os_ac10000437 - NIAS_Os_aa10003607			+41.6	
<i>qTW_{11.1}</i>		11	NIAS_Os_ab11000174			-65.5	
<i>qTW_{11.2}</i>		11	NIAS_Os_ac11000499 - NIAS_Os_aa11004506	-63.4		-58.7	
稔実率		<i>qGFR₂</i>	2	NIAS_Os_aa02002928 - NIAS_Os_aa02003208	-82.0		
		<i>qGFR₃</i>	3	NIAS_Os_ab03000375 - NIAS_Os_ac03000587	-90.4		
		<i>qGFR₄</i>	4	NIAS_Os_ab04001335 - NIAS_Os_aa04009401	-84.5		
		<i>qGFR₅</i>	5	NIAS_Os_aa05000842 - NIAS_Os_ac05000360			-92.6
	<i>qGFR_{6.1}</i>	6	NIAS_Os_ac06000103			-40.4	
	<i>qGFR_{6.2}</i>	6	NIAS_Os_ac06000518 - NIAS_Os_ab06001560			+94.3	
	<i>qGFR_{6.3}</i>	6	NIAS_Os_aa06001150 - NIAS_Os_aa06001158			-71.6	
	<i>qGFR₇</i>	7	NIAS_Os_aa07003319 - NIAS_Os_aa07007461	-73.7			
	<i>qGFR₈</i>	8	NIAS_Os_aa08006250 - NIAS_Os_aa08006353			+22.5	
	<i>qGFR_{11.1}</i>	11	NIAS_Os_ab11000174			-56.9	
	<i>qGFR_{11.2}</i>	11	NIAS_Os_ab11000762 - NIAS_Os_aa11004053			-60.3	
	わら重	<i>qGFR_{11.3}</i>	11	NIAS_Os_ac11000499 - NIAS_Os_aa11004506	-93.8		
<i>qGFR_{11.4}</i>		11	NIAS_Os_aa11004652 - NIAS_Os_aa11007953			-53.7	
<i>qSW_{6.1}</i>		6	NIAS_Os_aa06000066 - NIAS_Os_ab06000075			-81.7	
<i>qSW_{6.2}</i>		6	NIAS_Os_ac06000129 - NIAS_Os_ab06000453			-33.3	
<i>qSW_{6.3}</i>		6	NIAS_Os_aa06000938 - NIAS_Os_aa06001139			-34.0	
<i>qSW_{6.4}</i>		6	NIAS_Os_aa06001150 - NIAS_Os_aa06001158	-63.7			
<i>qSW₇</i>		7	NIAS_Os_aa07003319 - NIAS_Os_aa07007512	-89.0			
<i>qSW₈</i>		8	NIAS_Os_aa08006250 - NIAS_Os_aa08006353			-34.0	
<i>qSW_{10.1}</i>		10	NIAS_Os_ac10000003 - NIAS_Os_ac10000368			-48.5	
<i>qSW_{10.2}</i>		10	NIAS_Os_ac10000437 - NIAS_Os_aa10003607	-60.1			
<i>qSW₁₁</i>		11	NIAS_Os_aa11010663			-76.9	
根重		<i>qRW₇</i>	7	NIAS_Os_aa07003319 - NIAS_Os_aa07007461	-91.7		
	<i>qRW₁₀</i>	10	NIAS_Os_ac10000437 - NIAS_Os_aa10003607	-90.8			

※ +及び-は、LAC23の対立遺伝子でCF区とOF区間の差をそれぞれ増加、減少する作用を示す。

表3 一本植で栽培した「コシヒカリ」「SL2226」及び「SL2242」の各形質の比較

品種・ 系統名	試験 区	稈長 (cm)		穂長 (cm)		有効穂数 (本/株)		1穂粒数		総粒数 (粒/株)		粗玄米重 (g/株)		千粒重 (g)		稔実率 (%)		わら重 (g/株)		根重 (g/株)	
		OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF	OF/CF
コシヒカリ	CF	105.8	0.91 *	19.3	1.05	12.5	0.94	110	0.96	1359	0.91	29.9	0.56 *	22.4	0.89 ***	81.5	26.2 *	37.3	0.56 **	3.9	0.62
	OF	95.9		20.3		11.8		106		1238		16.8		20.0		55.3		21.1		2.4	
SL2226 (<i>qOT_{6.1}</i>)	CF	108.0	0.94	21.6	0.88 *	10.8	0.93	143	0.91	1528	0.86	32.7	0.71 *	22.3	0.93 *	78.7	11.0 *	37.5	0.67 **	3.8	0.57 *
	OF	101.6		19.1		10.0		131		1308		23.0		20.7		67.7		25.0		2.2	
SL2242 (<i>qOT_{11.2}</i>)	CF	113.8	0.87 *	18.0	1.07	12.8	0.71 *	109	0.93	1354	0.67 **	28.6	0.55 ***	21.7	0.98	80.9	15.5 *	40.8	0.49 ***	4.4	0.35 **
	OF	99.2		19.2		9.0		101		908		15.8		21.3		65.4		20.2		1.5	

※1 千粒重は粗玄米重を千粒当たりの重さに換算した。

※2 稔実率は角変換後に t 検定を行った。

※3 *, **, ***…t 検定でそれぞれ 5%, 1%, 0.1%水準の有意差が認められた。

考察

1 オゾンが水稻の収量構成要素及びバイオマスに与える影響

過去の人工気象室等を用いたオゾン暴露試験では、オゾン濃度条件として外気の 1.5 倍 (Yamaguchi *et al.* 2014, Yonekura *et al.* 2005) や 2 倍 (Tsukahara *et al.* 2013) に設定されている。試験 1 における OF 区と外気の移植後から 7 日間ごとの平均オゾン濃度を比較すると、2017 年で平均 1.6 倍、2018 年で平均 1.4 倍となっていた。また、2020 年について、計測できた期間の OF 区オゾン濃度は外気の平均 1.7 倍となっていた。本研究では手でオゾン添加量の調整を行ったが、年次によって差はあるものの、過去の報告と概ね同程度のオゾン暴露条件を設定できたと考えられる。

3 年間のオゾン暴露試験の結果、「コシヒカリ」の粗玄米重の低下が確認された (表 1)。また、各収量構成要素のうち、1 穂粒数、総粒数、千粒重及び稔実率はオゾン暴露による減少傾向が見られ、特に千粒重と稔実率は、複数年で有意に減少していた。オゾンが収量構成要素に与える影響として、1 穂粒数の低下 (森川ら 1980, Wang *et al.* 2012, 2014)、登熟歩合の低下 (Yamaguchi *et al.* 2014)、粒重の低下 (Frei *et al.* 2012, Wang *et al.* 2012) が指摘されており、本研究の結果はこれらの報告と一致する。一方、穂数については、圃場条件下ではオゾンによる収量低下を決定する重要な要因と認められなかった (Shi *et al.* 2009) とする報告がある。また、森川ら (1980) は、分けつ期オゾン暴露により茎数の減少を認めたものの、収量構成要素に対しては登熟歩合の低下の割合が大きく、穂数、粒数への影響

は小さいとしている。以上のことから、オゾン暴露による減収の要因は、穂数の減少に伴う粒数の減少よりも、稔実率や千粒重低下の影響が大きいと推察される。また、オゾン暴露による地上部及び根の乾物重量の減少 (Frei *et al.* 2008) やわら重の減少 (森川ら 1980) も報告されており、本研究においてもわら重と根重の両方が減少する傾向が見られている。このため、バイオマスの減少に伴うソース能の低下も収量低下に寄与したことが推察される。

「LAC23」については、オゾン暴露による有意な粗玄米重の減少が確認されなかっただけでなく、稔実率が増加する傾向が見られた (表 1)。一方で、バイオマス関連形質では、CF 区のわら重及び根重が OF 区よりも高い傾向であった。「LAC23」は「コシヒカリ」よりも 1 ヶ月近く出穂期が遅い極晩生品種であり、栄養成長期間も長い。本研究では通常の化成肥料を栽培に用いたが、わらや根のバイオマス生産が正常に行われた CF 区では生育後半の肥料が不足してしまい、粗玄米重や稔実率が OF 区よりも高くならなかったと推測される。

2 オゾンによる収量低下に関与する遺伝的要因

QTL 解析の結果、オゾン暴露による粗玄米重の減少を抑制する QTL が複数の染色体領域で検出された (図 2, 表 3)。このうち、第 11 染色体上の *qOT_{11.2}* は 3 年検出され、年次変化に対して安定した作用を示すことが示唆された。また、*qOT_{11.2}* は千粒重の減少を抑制する *qTW_{11.2}* との遺伝的重複が 2018 年と 2020 年の 2 年間で確認され、同様に第 6 染色体上の *qOT_{6.1}* についても、千粒重の減少を抑制する *qTW_{6.1}* と同一の領域で検出された。以上の結果から、本研究で見いだされた *qOT_{11.2}* と *qOT_{6.1}* の主な機能

の一つは、オゾンによる千粒重低下の抑制であると推察される。

千粒重に関与する QTL として, Sato *et al.* (2011) は「ふくひびき」と「LAC23」の組換え自殖系統(RILs)を用いた解析で, $qOT_{11.2}$ 及び $qOT_{6.1}$ と同一の染色体領域に「LAC23」の対立遺伝子で千粒重を低下させる QTL をそれぞれ検出している。本研究では, CF 区における $qOT_{11.2}$ を保有する「SL2239」「SL2241」「SL2242」及び $qOT_{6.1}$ を保有する「SL2226」の千粒重が「コシヒカリ」より小さい傾向は認められなかった(データ省略)。Sato *et al.* (2011) の報告した千粒重の QTL が $qOT_{11.2}$ 及び $qOT_{6.1}$ と同一のものであるか, また, オゾン暴露下での千粒重の低下抑制に対する直接的な関与については今後更なる検証が必要である。

オゾン耐性に関与する遺伝的領域に関して, Frei *et al.* (2008) はオゾンによる葉の褐変度に関与する QTL を第 4, 第 5, 第 9 染色体上, 地上部の乾物重量比に関与する QTL を第 8 染色体上に検出している。また, Ueda *et al.* (2014) は, 日本型, 熱帯ジャポニカ及びインド型を含む 328 の集団を用いたゲノムワイド関連解析により, バイオマスに関与する SNPs を第 6, 第 8, 第 10, 第 12 染色体上, 分けつ数に関与する SNPs を第 1 染色体上, 穂重に関与する SNPs を第 2, 第 5, 第 10 染色体上に検出している。本研究で検出された $qOT_{11.2}$ と $qOT_{6.1}$ は, これまで報告された QTL や SNPs の座上する領域と重複せず, また QTL の機能も異なることからオゾン耐性に関与する新規の QTL であると考えられる。

3 $qOT_{6.1}$ と $qOT_{11.2}$ のオゾン耐性に関わる機能

本研究では $qOT_{6.1}$ を保有する「SL2226」及び $qOT_{11.2}$ と保有する「SL2242」及び「コシヒカリ」を 1/5000a 深型ワグネルポットで一本植し, QTL の再現性を評価した。その結果, オゾン暴露による「SL2226」の千粒重の減少率は, 「コシヒカリ」よりも小さく, また「SL2242」では有意な減少は確認されなかった(表 3)。このことから, 一本植の条件でも $qOT_{6.1}$ と $qOT_{11.2}$ の千粒重低下を抑制する効果が示されたと考えられる。また, 稔実率についても「SL2226」及び「SL2242」の減少幅は「コシヒカリ」より小さかった。しかしながら, 3 年間の QTL 解析において, $qOT_{6.1}$ は稔実率に関連する QTL の

重複は見られず, また $qOT_{11.2}$ についても 2017 年に稔実率の低下を抑制する $qGFR_{11.3}$ との重複が認められただけであった。このため, 稔実率低下の抑制は, $qOT_{6.1}$ と $qOT_{11.2}$ の多面的な作用の 1 つと推察されるが, 年次や栽培条件によっては安定して作用しない可能性がある。

CSSL のバイオマス関連形質を見ると, オゾン暴露による「SL2242」のわら重と根重の減少率は「コシヒカリ」を上回っていた(表 3)。このため, $qOT_{11.2}$ の機能は, オゾン暴露によるバイオマス低下を抑制することでソース能を維持するものではなく, それとは異なる機構で千粒重や稔実率の低下を抑制すると考えられる。一方, 「SL2226」の稈長及びわら重の減少率は「コシヒカリ」よりも小さいことから, $qOT_{6.1}$ は $qOT_{11.2}$ と異なり, オゾンによる地上部バイオマスへの悪影響を軽減することで, 収量低下を抑制する機能を持つと推察される。加えて, $qOT_{6.1}$ は 2017 年と 2018 年の 2 か年しか検出されなかったが, 一本植の条件ではオゾン暴露による収量低下を抑制していた。この理由として, QTL 解析では 1 つの 1/5000a 深型ポットに 4 個体移植した条件であったが, 一本植の方がより個体当たりの生育及び受光スペースを確保できるため, 地上部の生長に対する影響が少なくなり, QTL がより作用を示しやすい条件であった可能性がある。

一方, 「SL2242」の粗玄米重は「コシヒカリ」と同程度に減少しており, オゾン暴露下での収量低下を抑制する効果は確認されなかった。加えて, 収量構成要素を見ると, オゾン暴露によって「SL2242」の有効穂数及び全粒数が有意に減少していた。一本植の方が分けつ旺盛となり, 穂数確保しやすい条件であったと考えられるが, 栽植密度の違いにより, オゾン暴露による穂数の減少とそれに伴う粒数の減少が $qOT_{11.2}$ の持つ千粒重低下の抑制効果を上回ったと推察される。以上のことから, 本研究で検出された $qOT_{6.1}$ と $qOT_{11.2}$ を実際の育種で活用するためには, QTL の矮小化により主働遺伝子を明らかにするとともに, 栽培条件の違いによる QTL の効果を検証する必要があると考えられる。

試験 2 大気浄化による収量低下要因の解明

材料及び方法

本試験は埼玉県農業技術研究センター玉井試験場（埼玉県熊谷市玉井 195-1）の水田（細粒灰色低地土，宝田統）にて行った。

1 試験材料

試験材料には，対照品種として「コシヒカリ」，「コシヒカリ」と同じ中生熟期の県育成系統「埼玉560」，試験1で $qOT_{1.2}$ が検出された「SL2242」の3品種・系統用いた。

2 耕種概要

育苗には共立ナエドコ土付成育苗苗箱（株式会社やまびこ）及びピート入りバイド（井関農機株式会社）を用いた。2019年は6月4日，2020年は6月3日に移植を行った。施肥水準は，基肥として N， P_2O_5 ， K_2O 各成分 0.2kg/a，追肥は1回とし，N， P_2O_5 ， K_2O 各成分 0.2kg/a を2019年は移植後54日，2020年は移植後49日に施用した。



図3 OTC 設置の様子
・南向きになるように設置

3 試験区構成

河野ら（2012）を参考にオープントップチャンバー（以下 OTC）を用いて，大気の浄化区（以下 CF 区）及び非浄化区（以下 NF 区）を設定した（図2・図3）。栽植密度は $30\text{cm} \times 15\text{cm}$ で1つの OTC 内に対照の「コシヒカリ」と供試系統のいずれか1つの計2品種・系統が2畦2列の計4株ずつ入る設計とした。OTC の設置は移植後約5日を目安に設置した。各供試系統あたり3反復（「コシヒカリ」のみ計6反復）を行い，計12台の OTC を設置した。

4 光化学オキシダントの計測

本研究では光化学オキシダントをその主成分であるオゾンを対象とし，大気中の濃度測定を行った。オゾンの計測にはオゾン濃度計（MODEL1210，ダイレック）を用いた。濃度データについて誤計測及び計測ができなかった時間帯は前後のオゾン濃度の平均を予想値として使用した。また，2020年は8月22日に計測機器が破損したため，欠損した部分は埼玉県大気汚染常時監視システムの熊谷気象台のデータで補完した。本試験では長期的な暴露による最終産物への影響を評価するため，オゾンの暴露量の指

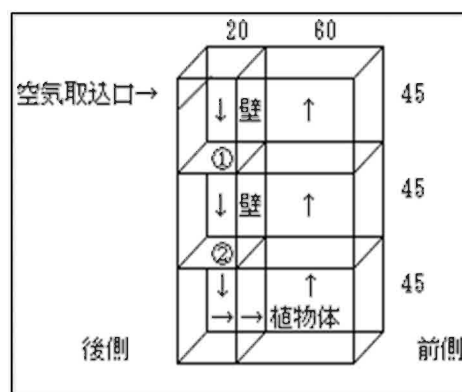


図4 OTC 設計図（数字は寸法 cm）

- ①にはフィルターを設置
CF 区：活性炭フィルター（ハニクル ZV，ニチアス）
NF 区：不織布（AS-26，西部技研）
- ②にはファン（MRS18V2-B AC100V，オリエンタルモーター）を設置
- ・外側はビニール（ソラクリーン色採り，アキレス社）を使用

標には、Fuhrer *et al.* (1997) の示したヨーロッパ等で長期暴露による作物への影響を評価する際に利用される AOT40 (Accumulated exposure Over Threshold of 40ppb) を用いた。

5 調査方法

OTC 内で栽培したイネは、成熟期に地際から刈り取り、株ごとに有効穂数、全穂の稈長、穂長、わら重、粗粒重、総粒数、登熟粒重、玄米重を計測した。総粒数の計測には粒数計 (MODEL DC-1M5 及び KC10, 藤原製作所) を用いた。また、粒の精選には自動種子精選機 (FV-459B, 藤原製作所) を用い、総粒数に対する稈実粒数 (総粒数 - 不稈粒数) の割合から稈実率を算出した。

6 統計解析

浄化区と非浄化区の比較のため、統計解析はエクセル統計 (社会情報サービス) を用いた有意差検定 (t 検定) を実施した。

結果

1 試験期間中のオゾン濃度

NF 区のオゾン濃度は 2019 年、2020 年共に平均で 30ppb を超える値となったが、CF 区のオゾン濃度は 7ppb 前後と大きく下回った (表 4)。また、NF 区の AOT40 を 2019 年と 2020 年で比較すると、2020 年の方が約 1.2 倍高かった。

栄養成長期における NF 区のオゾン濃度は 2019 年と 2020 年の間で大きな差はなかったが、登熟期における NF 区のオゾン濃度は、2019 年のみ平均 40ppb を下回っており、2020 年の方が高い結果となった (図 5, 表 5)。

表 4 各処理区のオゾン濃度

年度	区	濃度平均 (ppb)	AOT40 (ppm・h)
2019年	CF	7.19	0.64
	NF	33.94	3.41
2020年	CF	6.57	1.05
	NF	35.85	4.16

※ 2019 年は 6 月 4 日～9 月 20 日、2020 年は 6 月 13 日～9 月 15 日の昼間 (9～17 時) のデータを使用した。

2 試験期間中の生育概要

品種間の出穂期を比較すると、2019 年と 2020 年の CF 区、NF 区共に「埼玉 560」の出穂期は「コシヒカリ」「SL2242」より 1～3 日程度早かった (表 6)。また、CF 区、NF 区間で出穂期に差があったのは 2020 年 NF 区の「SL2242」のみでその差は 1 日であった。稈長及び穂長で CF 区、NF 区間に有意な差が認められたのは 2020 年の「コシヒカリ」の稈長のみで CF 区の方が長かった (表 6)。

登熟期間中の気温は 2019 年に比べ、2020 年の方が高かった (表 6)。

3 処理区間の収量構成要素の比較

2019 年は CF 区、NF 区間で玄米収量に有意な差は認められなかった。収量構成要素で有意な差が認められたのは「コシヒカリ」の千粒重のみで、その差は 2% であった (表 7)。

一方、2020 年は全ての品種で CF 区に比べて NF 区の粗玄米重が有意に少なかった (表 7)。収量構成要素のうち、全品種・系統の NF 区で稈実率と千粒重の有意な減少が見られた (表 7)。この他、粗粒重と総粒数は「コシヒカリ」のみ NF 区で有意に少なくなり、有効穂数は「コシヒカリ」及び「SL2242」で NF 区が有意に少なくなったものの、「埼玉 560」では有意な減少は認められなかった (表 7)。

考察

1 オゾン濃度条件

CF 区は 2019 年、2020 年共に外気からのオゾンをおよそ 80% 除去した (表 4)。これにより、CF 区の積算オゾン暴露量は 2019 年、2020 年共に NF 区の 30% 未満となった (表 4)。今回はこのオゾン濃度条件のもと考察を行う。

2 大気中オゾン濃度の粗玄米重及び収量構成要素への影響

全ての品種・系統について、2019 年では CF 区、NF 区間で粗玄米重に有意な差は認められなかったが、2020 年では NF 区での粗玄米重が CF 区に比べ有意に少なくなっていた (表 7)。収量構成要素としては、2020 年は特に稈実率が全ての品種・系統で NF 区の方が有意に低下しているが、2019 年は差が

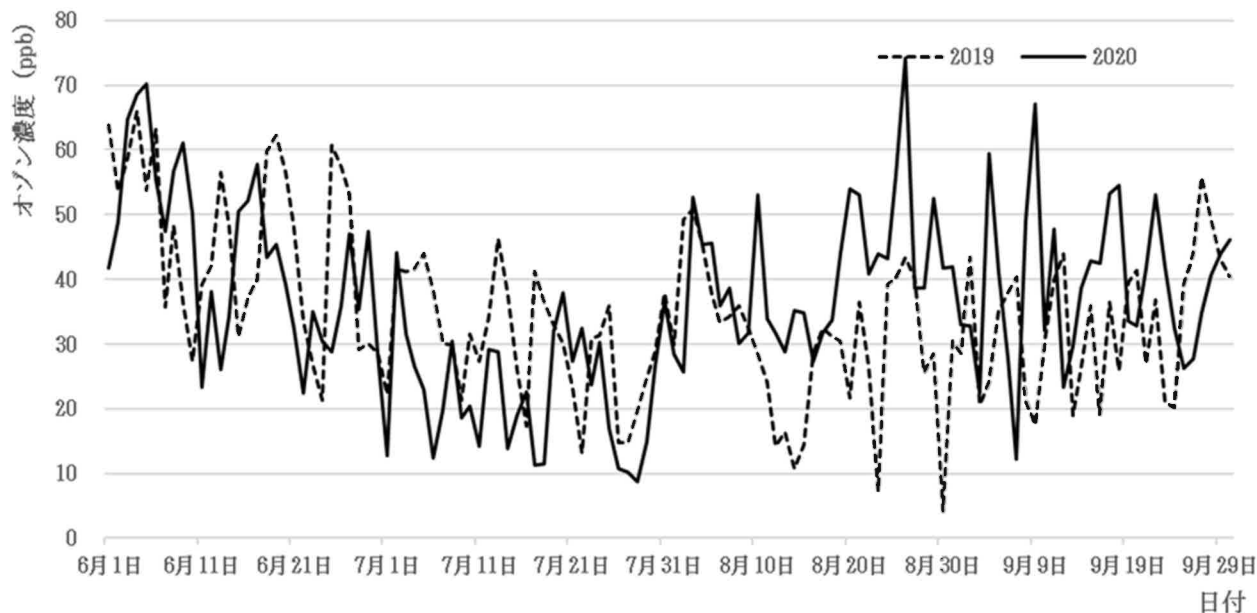


図5 2019年及び2020年のNF区の昼間（9～17時）平均オゾン濃度の推移

表5 ステージ別のオゾン暴露量

年度	品種・系統	区	栄養成長期		登熟期	
			濃度平均 (ppb)	AOT40 (ppm・h)	濃度平均 (ppb)	AOT40 (ppm・h)
2019年	コシヒカリ	CF	4.87	0.00	3.20	0
		NF	39.52	1.36	25.76	0.11
	埼560	CF	4.94	0.00	3.82	0
		NF	39.69	1.35	26.96	0.11
	SL2242	CF	4.87	0.00	3.20	0
		NF	39.52	1.36	25.76	0.11
2020年	コシヒカリ	CF	4.79	0.10	3.29	0
		NF	34.56	1.03	42.45	1.07
	埼560	CF	5.02	0.10	3.29	0
		NF	35.63	1.03	40.98	0.93
	SL2242	CF	4.79	0.10	3.29	0
		NF	35.17	1.03	41.41	0.97

※1 栄養成長期間は活着（OTC設置）～出穂30日前で計算した。

※2 登熟期間は出穂から20日と定義した。

表6 試験期間中の生育の概要

年度	品種・系統	区	出穂期	出穂までの日数		登熟気温	収穫日	稈長 (cm)		穂長 (cm)		
				NF/CF				NF/CF				
2019年	コシヒカリ	CF	8月11日	68	0.99	27.4	9月20日	80	0.99	19.7	1.01	
		NF	8月11日	68		27.4	9月20日	80		19.8		
	埼玉560	CF	8月10日	67	1.00	27.7	9月20日	79	1.00	19.9	1.00	
		NF	8月10日	67		27.7	9月20日	79		20.0		
	SL2242	CF	8月11日	68	1.01	27.4	9月20日	89	1.00	18.9	1.00	
		NF	8月11日	68		27.4	9月20日	89		19.0		
2020年	コシヒカリ	CF	8月10日	68	1.00	30.2	9月15日	75	0.97	*	18.3	0.99
		NF	8月10日	68		30.2	9月15日	73		18.2		
	埼玉560	CF	8月8日	65	1.01	30.0	9月15日	72	0.98		18.4	1.01
		NF	8月8日	66		30.0	9月15日	70		18.6		
	SL2242	CF	8月10日	68	0.99	30.2	9月15日	83	0.97		16.7	1.01
		NF	8月9日	67		30.1	9月15日	81		16.8		

※1 登熟気温は熊谷地方気象台のデータを用い、出穂期から20日間の平均気温と定義した。

※2 *… t検定で5%水準の有意差が認められた。

表7 収量及び構成要素の調査結果

年度	品種・系統	区	有効穂数		一穂粒数		総粒数		粗粒重 (g)		粗玄米重 (g)		千粒重 (g)		稈実率 (%)		わら重 (g)							
			NF/CF		NF/CF		NF/CF		NF/CF		NF/CF		NF/CF		ポイント差	NF/CF								
2019年	コシヒカリ	CF	13.4	1.01	94.6	1.01	1266.1	1.02	29.7	0.98	23.0	0.97	21.0	0.98	*	86.6	2.0	29.5	1.04					
		NF	13.5		95.5		1292.0		29.1		22.4		20.5		84.6	30.6								
	埼玉560	CF	12.9	1.01	89.6	0.99	1153.0	1.00	27.3	0.98	21.3	0.97	20.7	1.00		89.5	3.3	27.5	1.06					
		NF	13.1		88.5		1158.3		26.7		20.6		20.6		86.1	29.1								
	SL2242	CF	12.4	0.99	95.2	1.00	1181.3	0.99	28.5	0.96	22.2	0.95	21.8	0.99		86.3	2.8	34.7	0.98					
		NF	12.3		95.3		1175.3		27.4		21.1		21.6		83.5	34.0								
2020年	コシヒカリ	CF	12.3	0.90	*	87.5	0.99	1073.3	0.89	*	23.6	0.87	*	16.8	0.75	**	15.7	0.84	**	77.5	11.8	**	24.7	0.93
		NF	11.0		86.5	953.2		20.5		12.6	13.2		65.7	23.1										
	埼玉560	CF	11.3	0.95		82.4	1.01	925.8	0.96		21.3	0.93		15.4	0.84	*	16.7	0.88	**	86.8	11.1	**	21.4	0.99
		NF	10.7		83.5	890.7		19.8		12.9	14.6		75.7	21.3										
	SL2242	CF	12.0	0.88	*	80.6	1.05	967.0	0.93		20.4	0.92		14.8	0.73	**	15.6	0.78	*	76.7	15.0	*	29.3	0.83
		NF	10.6		84.7	895.9		18.9		10.8	12.1		61.8	24.3										

※1 千粒重は粗玄米重を千粒当たりの重さに換算した。

※2 稈実率は角変換後に t 検定を行った。

※3 *, **, *… t 検定でそれぞれ5%または1%水準の有意差が認められた。

なかった(表7)。この理由として、2019年は2020年よりも登熟期のオゾン濃度が低く推移したため、NF区で登熟の低下が認められなかったと考えられる(表5)。

3 品種・系統間における収量構成要素の比較

(1) 稔実率及び千粒重

2020年は全ての品種・系統でNF区の粗玄米重が有意に少なくなったが、「コシヒカリ」、「SL2242」が25%以上減収した中で、「埼560」は16%の減収にとどまっていた。特に、「埼560」はCF区の稔実率が高く、NF区ではCF区より低下したものの、CF区の「コシヒカリ」や「SL2242」並の稔実率を保持していた。「埼560」は本県で行っている高温登熟性の特性検定で「やや強」と判定されており(データ未発表)「コシヒカリ」に比べて高温耐性が高く、本研究においても「埼560」は他の品種・系統に比べて千粒重の減少が小さく、登熟の低下が起こりにくい系統であると考えられる。

2020年の「コシヒカリ」及び「SL2242」は2019年に比べるとCF区でも稔実率が低下しているが、これは2020年の登熟期間中の気温が2019年より高かったことによる種々の高温障害が原因と考えられる(表6, 表7)。千粒重についても2020年は全ての品種で2019年に比べて低下しているが、同様の理由と考えられる。なお、高温による登熟低下とオゾンによる登熟低下は同時に起こりうる可能性が示唆されており、Sawada *et al.* (2016)は、オゾンによる外観品質低下機構が高温登熟のメカニズムと異なっているとしている。さらに、澤田(2020)はオゾン濃度上昇と高温との複合影響によるさらなる品質の低下を指摘している。埼玉県は全国的に夏季の気温が高い地域であり、オゾンと高温による複合的な登熟の低下を避けるためには、高温障害耐性に優れることも条件になると考えられる。

(2) 有効穂数

有効穂数については、2020年の「コシヒカリ」と「SL2242」ではNF区が有意に少なくなった。一方、「埼560」では有意な減少が見られず、他の品種・系統よりも栄養成長期のオゾン暴露の影響を受けにくい可能性が示唆された。しかし、2019年は栄養成長期のオゾン暴露量で2020年をわずかに上回っていたが、全ての品種・系統で有効穂数の有意な減少

は認められなかった。この差異はオゾン以外の環境要因の年次間差によるものと考えられる。例えば、栄養成長期前半にあたる6月の気温は、2019年では平年値+0.2°Cと平年並みであったのに対し、2020年は平年値+2°Cとかなり高かった(熊谷地方気象台)。気温とオゾン被害の関係性については、馬場・寺岡(1979)が苗、成稲のいずれにおいても気温を高めることで気孔開度×茎葉Ehが大きくなり、それに平行してオゾン被害葉面積%が増大することを報告している。このことは、気温でオゾンによる被害程度が変化することを示唆しており、今後気温等の環境要因とオゾン吸収の関係に焦点を当てた調査を行い、年次間差の要因を明らかにする必要がある。

4 オゾン耐性の評価

本研究におけるNF区での「コシヒカリ」の減収は、有効穂数の減少及び稔実率の低下により引き起こされたと考えられた。「埼560」はこれらが「コシヒカリ」と比較して軽微であり、その分減収が抑えられたことから、「コシヒカリ」に比べてオゾンによる減収に強い系統であると推察される。なお、「埼560」の系譜上の品種に関してオゾン耐性への知見はないため、遺伝的背景についての検討が必要である。

Yamaguchi *et al.* (2008)は、水稻へのオゾン暴露により稔実率及び一穂粒数の低下を報告しており、穂数の減少も見られたとしている。このうち、稔実率の低下と穂数減少については、本研究における減収の要因と一致している。その他、森川ら(1980)や仁紫ら(1985)でもオゾン暴露による穂数の減少及び登熟歩合の低下が認められている。以上を踏まえると、オゾン耐性を有する品種を育成する上では栄養成長期の有効穂数の減少程度が軽いこと及び登熟低下を回避できることという点で二つのステージでの減収要因に着目して選抜を行うことが有効であると考えられる。

試験2では、2020年で上記二つの要因の品種間差を確認できた。特に、生殖成長期のオゾンストレスによる登熟の低下は、出穂期以降のオゾン濃度の低い年でなければ本手法で品種間差の調査が可能であると考えられる。また、栄養成長期のオゾンストレスについては、気温等の他の環境要因も含め、穂数及び最終的な収量への影響を検討する必要がある。

総合考察

本研究では、オゾン暴露による収量低下のメカニズムを解明するために、①オゾン耐性に関与する遺伝的要因を解明することを目的とした QTL 解析と②大気浄化法によるオゾンによる減収の主要因となる形質の解明の二つのアプローチを試みた。いずれのアプローチからも、登熟能力の低下（稔実率・千粒重の低下）がオゾンによる減収の主因であることが示唆され、今後オゾン耐性を有する品種を選抜するうえで重視すべき形質であると考えられた。この他、試験 1 の一本植で栽培された「SL2242」及び、試験 2 の 2020 年度の「コシヒカリ」と「SL2242」に収量構成要素の 1 つである有効穂数の減少が認められた。試験 2 の 2020 年度「コシヒカリ」は総粒数も有意に減少しており、有効穂数の減少も粗玄米収量の低下に関与していると考えられる。

一般的に、水稻はそれぞれの生育ステージで何等かの障害を受けても、その後のステージである程度収量に対して補償されることが知られている。森川ら（1980）は、分けつ期にオゾン暴露した水稻について、収穫期までにオゾン被害が回復したとしており、分けつ期より登熟期のオゾン暴露の影響が著しく大きいとしている。加えて、澤田・河野（2010）は、外気に対しオゾン濃度を 2 倍にした暴露試験において、一穂当たりの精粒重の低下が一時的なオゾン低濃度による穂数の増加によって補償された可能性を指摘している。以上のことから、オゾンによる稔実率や千粒重への影響を安定的に評価する場合は、試験 1 の様なポット試験が有効であると考えられるが、根圏が制限されてしまうため分けつに影響を与え、穂数への影響を見逃す可能性がある。一方で、試験 2 の様な圃場での試験は、穂数への影響はないものの、オゾンストレスがかかる期間が一時的であった場合、補償作用により最終的な収量への影響を評価し難くなるのが考えられる。

埼玉県は夏季の気温が特に高い地域であるが、開花期の高温により発生する不稔は、その後の登熟期間も高温に経過することが多いため、補償されない可能性が指摘されている（荻原ら 2018）。このため、本県の気象条件では、栄養成長期にオゾン被害を受けた後オゾン濃度が減少に転じて、夏季高温の過酷な環境下で登熟することで補償作用が機能しない

危険性がある。従って、実際の栽培を想定する品種育成では、オゾンによる有効穂数の減少の影響自体が軽微であっても無視できない。以上を踏まえると、育種におけるオゾン耐性の検定は、試験 2 の圃場での検定が適していると考えられるが、ポット試験で稔実率や千粒重への影響を評価する場合は、栽植密度を工夫することや容量の大きいワグネルポットを使用する等、分けつへの影響を極力少なくする配慮が必要である。

引用文献

- Abe T., Nonoue Y, Ono N, Omoteno M, Kuramata M, Fukuoka S, Yamamoto T, Yano M. and Ishikawa S. (2013) : Detection of QTLs to reduce cadmium content in rice grains using LAC23/Koshihikari chromosome segment substitution lines. *Breed. Sci.* 63, 284-291.
- 馬場赴・寺岡幸（1979）：作物の大気汚染被害の発生機構に関する生理的研究 第 5 報 気孔開度及び茎葉組織汁液の酸化還元電位とオゾン被害の関係. *農学研究* 57, 163-188.
- Ebitani T., Takeuchi Y, Nonoue Y, Yamamoto T, Takeuchi K. and Yano M. (2005) : Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of indica rice cultivar 'Kasalath' in a genetic background of *Japonica* elite cultivar 'Koshihikari' . *Breed. Sci.* 55, 65-73.
- Frei M., Kohno Y, Tietze S, Jekle M, Hussein M.A, Becker T. and Becker K. (2012) : The response of rice grain quality to ozone exposure during growth depends on ozone level and genotype. *Environ. Pollut.* 163, 199-206.
- Frei M., Tanaka J. P. and Wissuwa M. (2008) : Genotypic variation in tolerance to elevated ozone in rice: Dissection of distinct genetic factors linked to tolerance mechanisms. *J. Exp. Bot.* 59, 3741-3752.
- Fuhrer J., Skärby L. and Ashmore M. R. (1997) : Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environ. Pollut.* 97, 91-106.

- 飯田信行 (2005): 光化学オキシダント高濃度地域の形成・移動と上空風の関係. 神奈川県環境科学センター研究報告 28, 78-83.
- Kobayashi K., Okada M. and Nouchi I. (1995) : Effects of ozone on dry matter partitioning and yield of Japanese cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Agric. Ecosys. Environ.* 53, 109-122.
- 河野吉久・米倉哲志 (2012): 可搬型小型オープントップチャンバーシステムの開発. 大気環境学会誌 47, 186-193.
- 熊谷地方気象台ホームページ: 埼玉県の気象・地震概況.
<https://www.data.jma.go.jp/kumagaya/shosai/s-hiryokishoujishin/kishoujishin.html>. (2023年1月20日アクセス)
- Madoka Y., Kashiwagi T, Hirotsu N. and Ishimaru K. (2008) : Indian rice “Kasalath” contains genes that improve traits of Japanese premium rice “Koshihikari”. *Theor. Appl. Genet.* 116, 603-612.
- 森川昌記・松丸恒夫・松岡義浩・白鳥孝治 (1980) : 水稻の生育に及ぼすオゾンの影響(1). 千葉農試研報 21, 11-18.
- 仁紫宏保・阿江教治・脇本賢三 (1985) : 低濃度オゾンの長期間接触による水稻への影響. 中国農研究報 22, 55-69.
- 萩原均・荒井(三王)裕見子・小林伸哉 (2020) : 高温不稔が発生した水稻では障害型冷害とは異なり稔実した穎果の補償的な肥大が起きない現象が観察された. 日本作物学会関東支部会報 35, 18-19.
- 埼玉県環境科学国際センター (2021): 埼玉県の光化学スモッグの状況は改善されているのですか?.
<https://www.pref.saitama.lg.jp/cess/cess-kokosiri/cess-koko43.html>. (2022年10月31日アクセス)
- Sato H., Shirasawa S, Maeda H, Nakagomi K, Kaji R, Ohta H, Yamaguchi M. and Nishio T. (2011) : Analysis of QTL for lowering cadmium concentration in rice grains from ‘LAC23’. *Breed. Sci.* 61, 196-200.
- Sawada H. and Kohno Y. (2009) : Differential ozone sensitivity of rice cultivars as indicated by visible injury and grain yield. *Plant Biol.* 11 (Suppl 1), 70-75.
- Sawada H., Tsukahara K, Kohno Y, Suzuki K, Nagasawa N. and Tamaoki M. (2016) : Elevated ozone deteriorates grain quality of *Japonica* rice cv. Koshihikari, even if it dose not cause yield reduction. *Rice.* 9, 1-10.
- 澤田寛子・河野吉久 (2010) : 水稻の葉の老化および収量に及ぼす高濃度オゾンの影響. 大気環境学会誌 45, 283-288.
- 澤田寛子 (2020) : オゾンによるイネの収量及び品質低下メカニズムの解明. 大気環境学会誌 55, 20-26.
- Shi G., Yang L, Wang Y, Kobayashi K, Zhu J, Tang H, Pan S, Chen T, Liu G. and Wang Y. (2009) : Impact of elevated ozone concentration on yield of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 131, 178-184.
- 高木健作・大原利眞 (2003) : 関東地域におけるオゾンによる植物影響評価—ダメージ関数を用いたインパクト推計—. 大気環境学会誌 38, 205-216.
- Tsukahara K., Sawada H, Kohno Y, Matsuura T, Mori I. C, Terao T, Ioki M. and Tamaoki M. (2015) : Ozone-induced rice grain yield loss is triggered via a change in panicle morphology that is controlled by *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1* gene. *PLoS ONE.* 10, e0123308.
- Tsukahara K., Sawada H, Matsumura H, Kohno Y. and Tamaoki M. (2013) : Quantitative trait locus analyses of ozone induced grain yield reduction in rice. *Environ. Exp. Bot.* 88, 100-106.
- Ueda Y., Frimpong F, Qi Y, Matthus E, Wu L, Höller S, Kraska T. and Frei M. (2015) : Genetic dissection of ozone tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by a genome-wide association study. *J. Exp. Bot.* 66, 293-306.
- Wang X., Zhang Q, Zheng F, Zheng Q, Yao F, Chen Z, Zhang W, Hou P, Feng Z, Song W, Feng Z. and Lu F. (2012) : Effects of elevated O₃ concentration on winter wheat and rice yields in the Yangtze River Delta, China. *Environ. Pollut.* 171, 118-125.
- Wang Y., Yang L, Höller M, Zaisheng S, Tanaka J.

- P, Wissuwa M. and Frei M. (2014) : Pyramiding of ozone tolerance QTLs *OzT8* and *OzT9* confers improved tolerance to season-long ozone exposure in rice. *Environ. Exp. Bot.* 104, 26-33.
- Yamaguchi M., Hoshino D, Inada H, Akhtar N, Sumioka C, Takeda K. and Izuta T. (2014) : Evaluation of the effects of ozone on yield of Japanese rice (*Oryza sativa* L.) based on stomatal ozone uptake. *Environ. Pollut.* 184, 472-480.
- Yamaguchi M., Inada H, Satoh R, Hoshino D, Nagasawa A, Negishi Y, Sasaki H, Nouchi I, Kobayashi K. and Izuta T. (2008) : Effect of ozone on the growth, yield and leaf gas exchange rates of two Japanese cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agric. Meteorol.* 64, 131-141.
- Yonekura T., Shimada T, Miwa M, Arzate A. and Ogawa K. (2005) : Impacts of tropospheric ozone on growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agric. Meteorol.* 60, 1045-1048.
- 米持真一 (2019) : 近年の関東地域における夏季の大気汚染—2018年・埼玉県のO₃とPM_{2.5}の特徴. エアロゾル研究 34, 65-72.