雌性不稔系統を用いた
イネの物質生産および分配機構の解明

筑波大学大学院
生命環境科学研究科
博士（農学）学位論文

加 藤 盛 夫

雌性不稔系統を用いたイネの物質生産および分配機構の解明

目　次

緒　言 …… 1
1. 世界の食糧需給の動向と作物収量 …… 1
2. 日本の稲作の現状と課題 …… 1
3. 作物生産におけるシンク・ソース研究の意義 …… 2
4. 雌性不稔イネの特徴と利用 …… 4

第1章　雌性不稔イネの生育および稔実特性 …… 6
第1節　雌性不稔イネの生育特性 …… 7
1. 材料および方法 …… 7
(1)栽培
(2)生育調査
(3)葉身調査
(4)節間長調査
(5)遅発分げつ調査
2. 結果 …… 8
(1)出穂までの生育
(2)葉身の形態的特徴
(3)成熟期の形態的特徴
(4)遅発分げつの成長
3. 考察 …… 9
第2節　雌性不稔イネの稔実特性 …… 11
1. 材料および方法 …… 11
(1)茎間および穂内での稔実率の差異
(2)開花順序と稔実率の関係
(3)栽培環境と稔実率の関係
(4)移植時期と稔実率の関係
2. 結果 …… 12
(1)茎間および穂内での稔実率の差異
(2)開花順序と稔実率の関係
(3)栽培環境と稔実率の関係
(4)移植時期と稔実率の関係
(5)稔実率の年次間変動
3. 考察 …… 14
第3節　要約 …… 16
図表 …… 17

第2章　雌性不稔イネの出穂以降における物質生産および分配特性 …… 34
第1節　物質生産および分配特性 …… 35

1. 材料および方法 ･････････････ 35
(1)栽培とサンプリング
(2)成長解析
(3)^{13}C同化産物の分配
2. 結果 ･････････････ 37
(1)出穂後の生育と乾物生産の推移
(2)成長解析
(3)^{13}C同化産物の分配
3. 考察 ･････････････ 38
第2節　出穂後の光合成速度および関連形質 ･････････････ 39
1. 材料および方法 ･････････････ 39
2. 結果 ･････････････ 40
(1)光合成速度および SPAD 値の推移
(2)光合成速度と光合成関連形質との関係
3. 考察 ･････････････ 41
第3節　炭素および窒素の動態 ･････････････ 43
1. 材料および方法 ･････････････ 43
2. 結果 ･････････････ 43
(1)炭素含有率の推移
(2)窒素含有率の推移
(3)炭素蓄積量の推移
(4)窒素蓄積量の推移
(5)CN 比
3. 考察 ･････････････ 45
第4節　根重および茎基部からの出液速度 ･････････････ 47
1. 材料および方法 ･････････････ 47
(1)茎基部からの出液速度の測定
(2)サイトカイニンの生物検定
2. 結果 ･････････････ 48
(1)根乾物重の推移
(2)出液速度の推移
(3)出液中サイトカイニン濃度
3. 考察 ･････････････ 48
第5節　穂切除が物質生産と分配に及ぼす影響 ･････････････ 50
1. 材料および方法 ･････････････ 50
(1)栽培および処理
(2)乾物重および出液速度の測定
(3)成長解析
(4)光合成速度測定
(5)非構造性炭水化物含量の定量
(6)窒素蓄積量の定量
2. 結果 ･････････････ 52
(1)穂の有無が乾物生産と分配に及ぼす影響

(2)穂の有無が光合成に及ぼす影響
(3)穂の有無が出液速度に及ぼす影響
(4)遅発分げつの成長
(5)非構造性炭水化物含量の比較
(6)窒素蓄積量の比較
3. 考察 ・・・・・・・・・・・・・・ 53
第6節　要約 ・・・・・・・・・・・・・・ 56
図表 ・・・・・・・・・・・・・・ 57

第3章　雌性不稔イネの栽培条件と地上部乾物収量との関係 ・・・・・・・・・・・・・・ 88
第1節　地上部乾物収量に及ぼす窒素施肥の影響 ・・・・・・・・・・・・・・ 89
1. 材料および方法 ・・・・・・・・・・・・・・ 89
(1)窒素施肥量の影響
(2)出穂後の窒素追肥の影響
2. 結果 ・・・・・・・・・・・・・・ 91
(1)窒素施肥量が地上部乾物収量に及ぼす影響
(2)出穂後の窒素追肥の影響
3. 考察 ・・・・・・・・・・・・・・ 93
第2節　地上部乾物収量に及ぼす分げつ期および出穂期の刈り取りの影響 ・・・・・・・・・ 95
1. 材料および方法 ・・・・・・・・・・・・・・ 95
(1)栽培
(2)乾物重測定
(3)再生株の光合成測定
(4)炭素および窒素蓄積量の測定
2. 結果 ・・・・・・・・・・・・・・ 96
(1)刈り取り回数による地上部乾物収量の比較
(2)再生株の光合成速度および関連形質
(3)刈り取り回数による積算窒素蓄積量の比較
3. 考察 ・・・・・・・・・・・・・・ 97
第3節　要約 ・・・・・・・・・・・・・・ 99
図表 ・・・・・・・・・・・・・ 100

第4章　総合考察 ・・・・・・・・・・・・・ 114
1. 雌性不稔イネの生育および稔実特性 ・・・・・・・・・・・・・ 115
2. 雌性不稔イネの物質生産および分配特性 ・・・・・・・・・・・・・ 116
3. 雌性不稔イネのバイオマス資源としての利用 ・・・・・・・・・・・・・ 117
図表 ・・・・・・・・・・・・・ 120

摘　要 ・・・・・・・・・・・・・ 121

謝　辞 ・・・・・・・・・・・・・ 123

引用文献 ・・・・・・・・・・・・・ 124

緒　言

1．世界の食糧需給の動向と作物収量

人類の生存にとって食糧は必要不可欠である．これまで天候不順等による食糧生産の変動が，大規模な人口増減や民族移動をもたらしてきた．産業革命以来，地球上の人口は急激に増加し，21世紀に入った現在でも増加を続けているが，それを支えてきたのは食糧の増産である．例えば1965年から2005年までの40年間に穀類生産量は約2.3倍に増加した．現在，世界の穀類生産量は約23億tであり，トウモロコシ，コムギ，イネの三大穀類が，それぞれ約6億tの生産量を占めている（国際連合食料農業機構　2006）．

2006年，世界の人口は65億人に達し，2050年には91億人になると予測されている（国際連合経済社会局　2005）．この急激な人口増加に対応して世界の食糧需要も増大するとみられる．今後，人口の急激な増加は収まると予想されるが，生活水準の向上に伴い家畜飼料としての穀類増産がさらに必要となると考えられる．

これまで作物生産量は作付面積の拡大と収量の向上によって増大してきた．第二次世界大戦後の人口増加を支えてきた世界の食糧生産を概観すると，1960年以前の食糧増産は主に作付面積の拡大により達成されてきたが，1960年以降は，イネやムギの「緑の革命」に代表されるような，半矮性品種の導入，化学肥料の投入，かんがい設備の整備，農薬の使用などによる収量の増加によるところが大きい．人口増加に伴う都市の拡大，農耕地の砂漠化・塩類化の進行に伴う耕地面積の減少や生産環境の悪化を考えると，作付面積の大幅な増加は困難である．今後の世界人口の増加と開発途上地域における食生活の変化に見合う食糧需要の増加に対処するためには，作物育種や栽培技術の改良による収量向上が不可欠である（石井　2002）．とくにイネはアジアを中心にした人口密度の高い国々の主要作物であり，これまで以上の生産性向上を図る必要がある．

2．日本の稲作の現状と課題

日本の米生産の現状は，水稲作付面積170万ha，収穫量900万t，10a当たり玄米収量532kgである（農林水産省大臣官房統計部　2005）．10a当たり収量の変遷をみると，明治時代の200kgから，昭和初期300 kg，第二次世界大戦後の1960年代400 kg，現在は500 kg台と着実に向上してきた．その背景には多肥多収性品種の育成・普及，施肥技術の研究開発，かんがい設備の整備，防除技術の発達等があった（秋田　1997）．しかし，近年は，米消費量の減退により米の生産量を需要

に見合う量に抑制する政策が取られており，生産調整面積は100万ha近くに達している．このような状況下で最大の育種・栽培目標が収量から品質（とくに食味）に変化してきており，収量の増加は停滞している．

現在，日本の穀物自給率は28％，供給熱量総合自給率は40％であり（農林水産省総合食料局 2006），1960年のそれぞれ89％，79％に比べて著しく低下している．穀物自給率は、世界173の国・地域中で124番目、OECD加盟30か国中で28番目である．作物別自給率は米95％，小麦14％，大豆3％，飼料自給率は25％であり，米の安定的生産と小麦，大豆，飼料作物の増産が課題である．

このような状況下で，政府においても水田利活用の促進と多面的機能の発揮のため，飼料用稲や加工用米の定着・拡大に向けた取組を推進している（農林水産省総合食料局 2003，米政策大綱）．これまでは米作付面積を減らし，基盤整備された水田で畑作物の生産拡大を図ってきたが，小麦，大豆などの大半は輸入に頼っており，価格や量の面から，国内生産量を拡大するには困難がある．また，中山間地の未整備田のように畑作物の生産が困難な水田もまだ多い．そこでイネを食用以外の用途に栽培して水田を有効利用するのが現実的な方法であると考える．

現在，日本の家畜飼料の多くは外国からの輸入に頼っている．純国内産飼料自給率は25.5％，粗飼料自給率は78.0％，濃厚飼料自給率は10.8％である（農林水産省総合食料局 2006）．「食料・農業・農村基本計画」（平成17年3月閣議決定）では2016年度には純国内産飼料自給率を35％とする目標が設定されている．また，稲わらは現在871万トン生産されているが（2003年），飼料として利用されているのはその約1割に過ぎない（農林水産省生産局畜産部 2006）．飼料自給率の向上，口蹄疫問題，さらには牛海綿状脳症（BSE，いわゆる狂牛病）の発生等も考慮すれば，国産稲わらの有効利用が重要であり，稲わらの飼料としての再評価も行われている（永西 2002）．加えて稲発酵粗飼料の作付面積も拡大しつつあり，その利用拡大に向けた推進体制が整備され（富田 2002），水田を利用した飼料用イネに関する研究が見直されている（吉田 2005）．

以上の背景から，世界的にみればイネの子実収量の向上が重要であり，日本では主食用水稲の安定生産を図るとともに，飼料や工業原料利用を目的としたバイオマス利用の研究が必要と考えられる．

3．作物生産におけるシンク・ソース研究の意義

作物収量の向上には，最大生産量であるポテンシャル収量（潜在収量）の向上とともに種々の環境ストレスに対する耐性の向上が必要である．ポテンシャル収量は作物の乾物生産力を反映し，

その向上には個葉光合成能力や受光態勢の改善を通じた群落光合成能力が寄与している.

作物の物質生産を考える上で,「シンク」と「ソース」という概念が導入されている. 一般的に, 植物の器官は, 光合成産物や無機成分を供給する器官(ソース)とそれらを蓄積あるいは消費する器官(シンク)の2つに大別することができる. 植物体内のソースとシンクの相互関係は, 光合成機能の調節と光合成産物の配分を通して, 作物の成長および収量にとって重要な意味を持つ(北條 1978, Herold 1980, Giffordら 1984). 例えば, 穂や果実を切除したり, 葉の一部を被陰あるいは切除してシンクとソースのバランスを変化させると, 葉の光合成速度も変化する例が知られている(Azcon-Bieto 1983, Gucciら 1991, Goldschmidt and Huber 1992, Sawadaら 1995, Wangら 1998). 一般的に, シンク除去などでシンク能を相対的に小さくすると, 葉の光合成は抑制され, 逆に葉の一部除去によりシンク能を相対的に大きくすると, 残された葉の光合成は増大するといわれている. これはソース葉中の糖濃度の変化による光合成関連遺伝子の発現調節や, 糖代謝中間産物などによる酵素活性の制御など複数の要因が関与するとされるが, シンク器官の情報が, ホルモンレベルの変動を通じてソース器官へ伝達されている可能性もある(巽 1994).

器官間でのシンクとソースの関係は, 植物により異なるが, 同じ種でも成長段階によって変動する. とくにイネでは, 栄養成長期には新しく展開する茎葉が主要なシンクである. また, 出穂までは茎にあたる稈と葉の一部である葉鞘が光合成産物のシンクとして機能し, 出穂後は穂が最大のシンクとなり, 稈と葉鞘に蓄積された炭水化物の転流および葉身からの光合成産物の集積により収量が形成される(Cock and Yoshida 1972, 翁ら 1982a, b, 1986, 玖村 1988).

このようなシンクとソース関係から作物収量をみると, 子実収量は収量の最大容量となるシンク容量と, 収量内容の生産量に当たるソース内容量から決定される. イネでは, シンク容量は単位面積当たり穎花数と穎花容積の積, ソース内容量は出穂前に茎葉に蓄積される光合成産物と出穂後に葉で生産される光合成産物の合計と考えることができる. すなわち, イネの収量向上のためには, 出穂前にできるだけ多くの籾数を確保してシンクを拡大し, 出穂後は茎葉に蓄積された炭水化物と葉身の光合成産物(ソース内容量)をシンクである穂に効率よく転流させることが重要である. 日本のイネの収量向上過程をみると, 個体群構造の改善や登熟期の個葉光合成速度の維持によりソース能力の著しい改善が行われてきた. さらに収量増加を図るためには, シンクとしての単位面積当たりの籾数を増やし, 登熟期間におけるシンクへの光合成産物の蓄積量を増加させることが必要である(Lafitte and Travis 1984, 斉藤ら 1991b, Amanoら 1993, Pengら 2000, Lubisら 2003). しかし, イネではシンク・ソース関係が収量に果たす役割は生態型や品種により異なっている(大杉 2003). シンクとして単位面積当たり籾数だけ多くしても, 光合成が伴わなければ登熟歩

合が低下して収量に結びつかない．逆にソースとして光合成だけを高めても，籾容量よりも過剰な光合成産物は茎葉に蓄積して収量には結びつかない．例えば，日本型品種の日本晴とインド型多収性品種タカナリを比較すると，タカナリではシンク容量を高くするとともに出穂後の炭水化物の転流および光合成速度を高く維持して，シンク機能とソース機能の両者を高めて多収を実現しているが，日本晴では登熟後期に稈と葉鞘に炭水化物の再蓄積がみられる（徐ら 1997）．収量向上のためにはシンクとソースの均衡の取れた向上が必要である．

また，イネの穂は光合成産物のシンクとして最大であるばかりでなく，出穂後は茎葉に蓄積されていた窒素，リン，カリウムなどが再転流して穂に集積されるので，無機成分のシンクとしても重要な働きをする（Mae and Ohira 1981, Mae 1997）．

以上のことから，イネでは穂が物質生産と収量に果たす役割が研究されてきた．とくに穂あるいは穎花を切除することにより，穂のシンクとしての機能がソースとしての葉身光合成および物質生産に及ぼす影響が解析されている（村山ら 1957a,b，趙ら 1981，Nakanoら 1995）．しかし，そのほとんどが個体レベルでの解析であり，また，穂切除処理の影響や穂の生産上の役割が無視されている．このような問題を回避してイネの物質生産における穂の役割を解析する方法として不稔イネの利用が考えられる．

4．雌性不稔イネの特徴と利用

イネの雌性不稔系統FS1は，インドネシアのインド型品種「Tjina」と日本型品種「藤坂5号」の雑種F_1に藤坂5号を4回戻し交雑した後代から得られ，稔実歩合が2%から5%で固定した低稔系統である．この低稔系統の不稔穎花は，花粉が正常であるが，ほとんどの穎花で胚のうが形成されない雌性不稔であることが証明されている（横尾 1984）．FS1は出芽から出穂までは反復親の藤坂5号に類似した成長を示すが，出穂以降は子実への光合成産物の転流が阻害されるため，光合成産物の分配機構や生育様相が異なることが予想される．

このため，FS1と藤坂5号を供試材料として出穂期以降の物質生産過程を解析することによって，物質生産における穂のシンク機能の役割を人工的処理なしに明らかにすることができる．そして，過去の穂切除実験の結果と比較することによって，穂のシンク機能喪失と穂自体の喪失を区別して，子実のシンク機能の喪失が物質生産と分配に及ぼす影響を明確にすることができる．穂と物質生産および分配機構との関係の解析により，イネにおけるシンクとソースの関係についての理解が深まれば，生産性と収量の向上へと結びつく新たな知見をもたらすことが期待できる．

加えて，FS1の穂が実らないという特徴を，水田での新たな生物資源として利用することが考え

られる．水田の有効活用と国産飼料自給率の向上が求められている中で，FS1の乾物収量の視点からの研究も重要である．FS1は光合成産物の穂への転流が阻害されながらもソースである葉身の光合成活性を持続することができれば，茎葉が同化産物のシンクになるので，生産現場への応用として畜産の粗飼料やバイオマス資源としての利用が考えられる．畜産への利用としては育種素材として用いられている細胞質雄性不稔系統イネの飼料価値が研究されている（永西ら 1995，永西・四十万　1998）．しかし，細胞質雄性不稔系統は稔性回復系統の花粉を交配して維持する必要がある．雄性不稔系統には他に温度感応性や日長感応性などの環境感応性雄性不稔系統があり，採種・維持は容易になるが（Maruyamaら 1991），環境条件によっては稔実率が高まり，不稔イネとしての利用目的には不都合となる．雌性不稔系統FS1は低稔で遺伝的に固定しており，隣接品種からの飛散花粉により稔実することもないので，実験材料として利用しやすく，食用水稲栽培地域への普及も可能であると考えられる．

以上のことから，本研究では，雌性不稔系統を材料として，子実がシンクとして機能しない場合のイネの物質生産および分配を詳細に解析するとともに，茎葉利用を目的として乾物生産力の評価と栽培方法によるその向上方策を検討する．

第1章では，雌性不稔イネFS1の生育特性を，反復親である藤坂5号と比較する．また，FS1は雌性不稔系統であるが，わずかに稔実するので，その稔実率の個体内変動や栽培環境の影響を明らかにする．第2章では，FS1と対照品種藤坂5号の出穂以降における乾物生産および窒素蓄積過程を詳細に解析することによって，シンク機能喪失が物質生産と分配および窒素分配に及ぼす影響を考察する．さらに，FS1と藤坂5号の穂切除処理によって，穂の喪失と穂のシンク機能のみの喪失とを区別して物質生産および分配過程への影響を考察する．第3章では，FS1の成長特性および物質生産特性を利用した乾物生産力を評価して，FS1の水田における利用可能性について考察する．とくに，窒素多肥試験および刈り取り再生試験により，栽培方法による乾物生産力向上の可能性を，多収性品種や飼料イネ品種と比較検討する．

総合考察では，第1章から3章までの解析に基づいて，子実のシンク機能を喪失した雌性不稔イネFS1の特異な物質生産および分配特性を明らかにすることによって，イネの物質生産および分配機構を明確にするとともに，さらに，このイネを水田栽培で活用する可能性を議論する．

第1章

雌性不稔イネの生育および稔実特性

イネ（*Oryza sativa* L.）の雌性不稔系統（Female sterile line, 以下，FS1と呼ぶ）は，インドネシアのインド型品種「Tjina」と日本型品種「藤坂5号」の雑種F_1に藤坂5号を4回戻し交雑した後代から得られ，稔実歩合が数％で固定した低稔系統である．この低稔系統の不稔穎花は，花粉が正常であるが，胚のうが形成されない雌性不稔である（横尾 1984）．この雌性不稔系統FS1は上記したようにごくわずかの稔実種子によって維持されている．

FS1は，出芽から出穂までは反復親の藤坂5号に類似した成長を示すが，出穂期以降は胚のうが形成されないために，ほとんどの穎花が不稔になる．光合成産物の受容器官である穎花のシンク能力が制限されるために，光合成産物の分配機構が通常のイネとは異なり，出穂以降の生育に大きな影響を及ぼすと考えられる．

本章では，FS1の生育を反復親の藤坂5号と比較することにより，穂のシンク機能の有無と成長形質との関係を解析する．また，FS1の穎花の穂上位置による稔実率の差異や稔実率に及ぼす環境の影響は明らかにされていないので，これらの要因による稔実率の変動を明らかにする．

第1節　雌性不稔イネの生育特性

雌性不稔系統FS1と，系統育成の反復親である藤坂5号の移植から出穂までの草丈，葉齢，茎数を比較して，雌性不稔イネの生育特性を明らかにする．これら2品種・系統をまとめて指す場合，単に系統という．出穂後には，葉身および稈の形質を調査するとともに，休眠している分げつ芽から出穂後に出現する分げつ（以後，遅発分げつという）の生育様式を解析する．

1．材料および方法

（1）栽培

イネ（*Oryza sativa* L.）の雌性不稔系統FS1と，系統育成の反復親である藤坂5号を，筑波大学農林技術センターのビニルハウス内に配置したポット（2000年）および実験水田（2001年）で栽培した．

FS1と藤坂5号の種子はトリフミン乳剤 300 倍液で一昼夜消毒した後，室温で 3 日間浸種した．4 月下旬に，水稲用育苗培土(くみあい粒状培土K) 6 kgを充填した育苗箱（縦 60cm，横 32cm，高さ 7cm，成分としてN 2.8 g，P_2O_5 5.8 g，K_2O 5.0 g含有）に1箱当たり 20 g（約 800 粒）の密度で播種し，ビニルハウス内で育苗した．

ポット栽培（2000 年）は，5 月中旬に 1/5000aワグナーポットに 2 個体を移植した．ポットには園芸用育苗培土(くみあい粒状培土) 2 kgと赤玉土 0.5 kgを混合したものを充填して，N 0.8 g，P_2O_5 3.8 g，K_2O 1.2 g を基肥として与えた．ポットはビニルハウス内に設置したプール内に 30 cm×30 cm間隔で配置し，定期的にローテーションを行った．生育期間中はプールに水を張り湛水状態とした．移植 7 週後にポット当たり化成肥料(N:P:K=14:14:14) 3 gを施肥した．

水田栽培（2001年）は，5月中旬に，6葉苗を栽植密度22.2株 m^{-2}（30 cm × 15 cm），1株1本植えで本田に移植した．窒素標肥区（N 8 g m^{-2}）と窒素多肥区（N 15 g m^{-2}）を設定し，基肥として代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安800)をN 5 g m^{-2}，P_2O_5 12 g m^{-2}，K_2O 12 g m^{-2} 施用し，標肥区には7月上旬に窒素（硫安N成分21%）N 3 g m^{-2}，多肥区には6月中旬に窒素（硫安N成分21%）N 5 g m^{-2}，7月上旬にN 3 g m^{-2}，下旬にN 2 g m^{-2}を追肥した．

（2）生育調査

ポット栽培は各系統10ポット20個体，水田栽培は任意の列の10個体を選んで生育調査に供した．移植約2週後から出穂期まで7日おきに葉齢，草丈，茎数を計測した．また，主茎の最上位完全展開葉の葉色（SPAD値）を葉色計(SPAD-502，コニカミノルタホールディングス)で測定した．

(3)葉身調査

出穂期および出穂後21日にポット栽培の各6個体から主稈および分げつ2本を選び，上位3葉の葉身を採取し，長さおよび幅（葉身中央部）を測定するとともに，自動面積計（AAM-7，林電工）で葉面積を計測した．計測後の葉身は80℃の通風乾燥機で3日間乾燥後，乾物重を測定した．

(4)節間長調査

出穂後42日にポット栽培の5個体を採取し節間長を計測した．節間長が2 mm以上のものを伸長節間とした．最下位伸長節間（穂首節から数えて第4節と第5節の間）の中央部をノギスで測定して，稈径とした．

(5)遅発分げつ調査

ポット栽培の成熟期に6個体の遅発分げつを，穂首節から数えて2～4節からのもの（高位節分げつ）と第5節以下からのもの（低位節分げつ）に分けて出現数を計測した．また，水田栽培の成熟期に窒素標肥区と多肥区から，それぞれ6個体を採取し，主稈および分げつ別に遅発分げつの出現節位を調査した．

2．結果

(1)出穂までの生育

FS1と藤坂5号の栄養成長期の生育経過を図1-1-1（2000年ポット栽培）および図1-1-2（2001年水田栽培）に示す． 2000年は移植時からFS1の葉齢が藤坂5号よりやや早く推移したが，止葉葉位は両系統とも15であった（図1-1-1A）．2001年は葉齢に有意な系統間差は認められなかった（図1-1-2A）．2000年はFS1の茎数は藤坂5号より多く推移したが，出穂期には減少して藤坂5号とほぼ同数になった（図1-1-1B）．2001年は2000年に比べて両系統の茎数は少なく推移し，系統間に有意差はみられなかったが，多肥区ではFS1の茎数が藤坂5号よりやや多く推移した（図1-1-2B）．2000年，2001年とも両系統の移植後の草丈は同じように推移したが，2000年では穂首分化期以後，FS1の草丈が伸長し，藤坂5号を上回った（図1-1-1C）．2000年は生育調査期間を通じて藤坂5号の最上位葉のSPAD値がFS1より高く推移した（図1-1-1D）．

2000年ポット栽培ではFS1の出穂日は7月18日で，藤坂5号の7月19日より1日早かった．2001年水田栽培ではFS1の出穂日は7月20日で，藤坂5号の7月16日より4日遅かった．

(2)葉身の形態的特徴

2000年ポット栽培個体の出穂期および出穂後21日における，上位3葉の葉身長，幅および乾物重を比較した（表1-1-1）．上位3葉ともにFS1が藤坂5号よりも葉身長および幅とも有意に長かっ

た．葉身の厚さの指標となる比葉面積には出穂期および出穂後21日ともに有意差はなかった．

(3)成熟期の形態的特徴

登熟期のFS1と藤坂5号の草姿を図1-1-3に示す．成熟期の稈長，穂長および節間長を表1-1-2に示す．個体当たり穂数にはFS1と藤坂5号の間に有意差はなかったが．FS1の稈長および穂長は藤坂5号より長かった．節間長はFS1では上位の3節間が藤坂5号よりも有意に長く，下位の2節間には有意差はなかった．また，稈径には系統間差はなかった．

(4)遅発分げつの成長

FS1の遅発分げつ発生の様子を図1-1-4に示す．高位の伸長節間部位から出現する遅発分げつを高位節分げつ，低位の伸長しない節間部位からの遅発分げつを低位節分げつとすると，FS1の個体当たり遅発分げつの出現数は，2001年ポット栽培では高位節分げつ12.5，低位節分げつ15.7，計28.2本で藤坂5号より著しく多かった(表1-1-3A)．水田栽培でも窒素標肥区21.5本，多肥区19.0本の遅発分げつが出現し，藤坂5号より著しく多かった(表1-1-3B)．

2001年水田栽培個体について，FS1の遅発分げつの出現節位を調査した結果(表1-1-4)，窒素標肥区，多肥区ともに個体当たり遅発分げつ出現数は25本で，1茎当たり平均2.3本の遅発分げつが出現した．上位からの節位ごとに遅発分げつの平均出現率(調査茎の該当節からの遅発分げつ出現数／調査茎数)をみると，標肥区では第2節96.9%，第3節17.2%，第4節64.1%，第5節56.3%，多肥区では第2節70.3%，第3節29.7%，第4節71.9%，第5節50.0%となり，窒素施肥条件で差があったが，遅発分げつ出現率は第2節が高く，第3節が低く，第4，5節は高いという傾向があった．

3．考察

雌性不稔系統FS1は日本品種「藤坂5号」とインドネシア品種「Tjina」の雑種に藤坂5号を4回戻し交雑した後代系統の中から見出された系統で，戻し交雑によって雑種の遺伝的背景は藤坂5号型に近くなっていると推測される(横尾，1984)．このため，FS1と対照品種の藤坂5号の生育様相は，出穂期まではほぼ同様であると想定していた．2000年のFS1の出穂は藤坂5号より1日早く，2001年は4日遅かった．FS1の移植日から出穂日までの日平均気温の平均値は2000年22.0℃，2001年22.5℃であり，温度以外の要因がFS1の出穂遅延に関係していると推定された．

出穂までの葉齢，草丈，茎数および葉身のSPAD値の推移を比較すると，FS1と藤坂5号の間には有意差のある場合もみられたが，主茎総葉数および茎数に明確な差は認められず，栄養成長期の生育はほぼ同等であると判断した．

しかし，出穂後の成長形質を比較すると，FS1と藤坂5号の間には大きな差がみられた．稈長は，すでに出穂前からFS1が長い傾向がみられたが，出穂以後はFS1の稈が著しく伸長し，成熟期には藤坂5号との間に有意差がみられた．FS1の稈の伸長は，上位3節間の伸長によっていた．また，FS1の穂長および上位葉身長も藤坂5号より長かった．FS1の上位葉身長，上位節間長および穂長が藤坂5号より長いことは，幼穂形成以後の伸長成長が旺盛なことを示している．FS1の穂のシンク機能の喪失とこれらの伸長成長との関係は明らかでなく，今後の検討課題である．

FS1の出穂後の成長の最大の特徴は，遅発分げつの出現と成長である．FS1では概ね出穂3週以降になると遅発分げつが1茎当たり2本以上出現する．高位節の分げつ芽は普通の栽培イネでは休眠しており，開花期あるいは乳熟期における穂の切除によってイネの老化が抑制されて伸長することが知られている(Oritani and Yoshida 1971, Khan and Choudhuri 1991, 高橋 1992)．また，コムギおよびオオムギの穂を開花時に切除した実験でも遅発分げつの出現が報告されている(Koide and Ishihara 1992a)．トウモロコシでも最上位の腋芽を除去するとすぐ下の節の腋芽が発達する(佐藤・佐々木 1987)．イネの遅発分げつの出現には稈への炭水化物および窒素の蓄積が関係することが報告されている(佐藤 1959)．以上の知見を考え合わせると，FS1では，穂のシンク機能喪失による同化産物の稈への蓄積が，遅発分げつの出現と成長を促したと推定できる．しかし，茎頂部の頂芽優勢により腋芽の成長が抑制されるとも言われ(高橋 1994)，穂のシンク機能喪失と遅発分げつ成長との因果関係については今後の研究が必要である．節位ごとの遅発分げつ出現率は，第2節と第4節で高く，第3節と第5節で低いという傾向があり，第2節からの分げつが成長すると，第3節からの分げつ出現が抑えられるような，頂芽優勢的な性質が認められた．穂のシンク機能喪失により穂による頂芽優勢が解除され，高位節からの分げつが伸長したとも考えられる(Oritani and Yoshida 1971)．

第2節　雌性不稔イネの稔実特性

FS1の1穂当たりの稔実率は2～5%の範囲で固定している(横尾　1984). FS1はわずかな稔実種子によって系統が維持されているが, 稔実特性については未解明である. 今後の研究および生産への利用を考える上で, 種子生産は重要であり, FS1の稔実特性を明らかにする必要がある. 第2節では, ①個体内での茎間の稔実率の差, ②1穂内の稔実粒の位置についての規則性, ③栄養や環境要因と稔実率との関係を明らかにする.

1. 材料および方法

(1)茎間および穂内での稔実率の差異

1999年および2001年に第1節と同様な方法で水田栽培を行い, FS1の個体内の稔実規則性を調べる材料とした. 1999年は9月20日に12個体を無作為に採取し, 主茎および分げつ別に穂長を測定し, さらに一次枝梗および二次枝梗別に籾数および稔実籾数を計測して籾数に対する稔実籾数の比率を稔実率として求めた. 2001年は窒素標肥区(N 8 g m^{-2})と窒素多肥区(N 15 g m^{-2})を設定し2反復で栽培した. 9月30日に各反復12個体の穂を採取し, 各個体から穂長の長い3穂を選抜し, 穂長, 一次枝梗数, 二次枝梗数, 籾数および稔実籾数を計測し, 一次枝梗, 二次枝梗および穂全体の稔実率を算出した.　2001年は第1節と同様な方法でポット栽培を行い, 5個体の主茎および分げつ別に籾数および稔実籾数を調査して稔実率を求めた.

(2)開花順序と稔実率の関係

FS1の1999年水田栽培から出穂前の7月22日に6個体を1/5000aワグナーポットに株揚げし, ビニルハウス内に配置した. 穂長の長い方から個体当たり5～7本の穂を選び, すべての籾の開花日ごとに色を変えて水性マジックで着色した. 成熟期に穂を採取し, 開花日を記録するとともに, 籾数および稔実籾数を計測して稔実率を求めた.

(3)栽培環境と稔実率の関係

2001年にFS1を第1節と同様に1ポット当たり2個体, 1株1個体植えとして1/5000aワグナーポットを20個用意した. 全てのポットはビニルハウス内に設置したプール内に配置した. 移植後20日目から7日おきに葉齢, 草丈および茎数を計測するとともに, 最上位完全展開葉のSPAD値を葉色計を用いて測定した.

20ポットを, 施肥処理区4ポット, 日長処理区8ポット, 温度処理区8ポットに分けて, 以下のように施肥, 日長および温度処理を行ったのち, 露地に移動して成熟期まで栽培した.

① 施肥処理: 7月2日に追肥として化成肥料(N:P:K:＝14:14:14)を標肥区(2ポット)にはポット当たり 3 g, 多肥区(2ポット)には同 6 gを与えた.

② 日長処理: 農林技術センター内の日長処理施設にポットを移動して, 穂首分化前から穂ばらみ期(6月8日～7月10日)まで短日(日長10時間, 4ポット)および長日(日長14時間, 4ポット)処理を行った.

③ 温度処理:人工光グロースキャビネット(GCL-100S, 二葉科学, 光量子放射束密度 約600 μmol m^{-2} s^{-1})内にポットを移動して, 穂首分化前(6月15日)から出穂直前(低温区は7月28日, 高温区は7月14日)まで低温 (明期／暗期:25℃／20℃, 日長12時間, 4ポット)および高温 (明期／暗期:30℃／25℃, 日長12時間, 4ポット)処理を行った.

各処理区の個体について, 成熟期に主茎長, 主茎穂長, 穂数および遅発分げつ数を計測し, 各個体から穂長の長い3穂を選抜し, 穂長, 一次枝梗数, 二次枝梗数, 籾数および稔実籾数を計測し, 一次枝梗, 二次枝梗および穂全体の稔実率を算出した.

(4)移植時期と稔実率の関係

2005年に, 移植時期を5月18日, 5月31日, 6月14日, 6月28日および7月12日として水田栽培を行い(栽培方法は第1節に同じ), それぞれの成熟期に10個体を採取し, 各個体から3穂を選び, 籾数および稔実籾数を数えて稔実率を算出した.

2. 結果

(1)茎間および穂内での稔実率の差異

FS1の登熟期における穂と稔実の様子を図1-2-1に示す. 1999年水田栽培個体の茎別の籾数および稔実率を図1-2-2に示す. 1穂当たり籾数は主茎で最も多く, 一次分げつ, 二次分げつとなるにしたがって, また, 高位節分げつになるにしたがって少なかった. 稔実籾数は主茎で少なく, また, 基部から数えて1番目および2番目の分げつで比較的多かったが, 穂によるばらつきが大きかった. 稔実率は, 主茎で1.3%と低く, 基部から数えて1番目の分げつで3.0%, 2番目の分げつで2.7%と比較的高かった. 一次枝梗の籾数および稔実籾数は, 二次枝梗よりも多いが, 稔実率は穂によるばらつきが大きく, 差異は明確でなかった.

2001年ポット栽培個体でも1穂当たり籾数は, 主茎および一次分げつで多く, 高位節分げつになるにしたがって減少した. 茎別の一次枝梗および二次枝梗別の1穂当たり稔実率を図1-2-3に示す. 穂の平均値を比較すると, 主茎5.5%, 二次分げつ2.0%であり, 主茎および一次分げつで高く, 二次分げつで低い傾向がみられたが, 個体ごとのばらつきが大きく, 有意差はなかった.

(2)開花順序と稔実率の関係

FS1の穎花の開花順序は，藤坂5号とほぼ同様であった．FS1の開花日ごとの稔実率を表1-2-1に示す．FS1では最初に穎花が開花した日から数えて2日目および3日目で開花穎花数が多く，7日以内に開花は終了した．稔実籾数は2日目および3日目開花穎花に多く，5日目以降に開花した穎花は稔実しなかった．その結果，開花日毎の稔実率は，1日目で0.16%，2日目で2.06%，3日目で1.41%，4日目で1.33%であった．

(3)栽培環境と稔実率の関係

2001年ポット栽培個体の処理区別の成長形質を表1-2-2に，また，各処理区の調査穂の穂長，枝梗別の籾数および稔実率を表1-2-3に示す．

① 施肥処理

FS1の出穂日は標肥区7月24日，多肥区7月22日で2日の差があった．主茎稈長，主茎穂長，穂数および遅発分げつ数に処理区間の有意差はなかった(表1-2-2)．稔実率調査穂の穂長，一次枝梗数，二次枝梗数，籾数，稔実数および稔実率とも処理区間に有意差はみられなかった(表1-2-3A)． 水田栽培個体(表1-2-3B)について枝梗別にみると，一次枝梗，二次枝梗の間に着粒数に有意差はみられなかった．一次枝梗の稔実率は標肥区，多肥区それぞれ5.2%，5.8%，二次枝梗はそれぞれ4.6%，4.4%であり，一次枝梗は二次枝梗に比べてやや高かった．窒素施肥量が1穂籾数および稔実率に及ぼす影響はみられなかった．

② 日長処理

FS1の出穂日は短日区7月13日，長日区7月16日で3日の差があった．主茎稈長，主茎穂長は長日区が短日区に比べて長かった．穂長，籾数および二次枝梗数は長日区が短日区に比べて大きい値を示した．稔実率は短日区0.5%，長日区1.2%で処理間差はあるが，施肥処理区に比べて著しく低かった(表1-2-3A)．

③ 温度処理

FS1の出穂日は低温区7月28日，高温区7月14日で，低温区が高温区に比べて2週間遅れた．主茎稈長は高温区が長く，穂数は低温区が多く，主茎穂長には処理間差はなかった．穂長，一次枝梗数，二次枝梗数，籾数，稔実数および稔実率に処理間差はなかったが，いずれの形質も他の処理区に比較して著しく小さかった(表1-2-3A)．

(4)移植時期と稔実率の関係

移植時期を5月中旬から2週間づつずらした栽培では，出穂日はそれぞれ7月28日，8月4日，8月11日，8月20日および8月31日となった．平均稔実率は，6月中旬移植が約4%で最も高く，5月

中旬と7月中旬移植が約2%と低かった(図1-2-4). 各移植時期の出穂日直前1週間の日平均気温および平均日照時間と稔実率との関係をみると, 稔実率との間にそれぞれ有意な相関が認められた(図1-2-5).

(5)稔実率の年次間変動

各年次の調査株の平均稔実率を比較すると, 2000年ポット栽培が0.8%で最低, 水田では2001年は5.0%であったが, 2005年の作期移動試験の平均は2.9%であった. 各年の出穂期直前1週間の日平均気温および平均日照時間と稔実率との関係をみると有意な相関はみられないが, 稔実率が高い年は平均気温が高く, 日照時間が長い傾向がみられた(図1-2-6).

3. 考察

1999年栽培個体の分げつ別の稔実率は, 基部から数えて1番目および2番目の一次分げつ, およびそれらから派生した二次分げつで, 主茎およびその他の分げつよりも高い傾向にあった. しかし, 稔実率の変異幅は1～3%と小さく, 分げつ節位や次位と稔実率との間に明確な関係があるかどうかは判断できない. 2001年栽培個体の分げつ別の比較でも主茎および一次分げつよりも二次分げつの稔実率が低い傾向にあるが, 個体間の変動が大きく有意差はみられなかった. 穂内の着生位置については, 一次枝梗の稔実率は二次枝梗よりも高い傾向にあったが, やはり明確な差は認められなかった. これらのことから稔実率は, 主茎と分げつ, 分げつ間および枝梗間での明確な差はないと判断した.

開花順序あるいは開花日と稔実率との間には密接な関係はみられなかった. しかし, 分げつ毎の調査に用いた水田から採取した株の平均稔実率は2.1%であったのに対し, 開花調査のために同じ水田から出穂前に株揚げした株の平均稔実率が1.3%と低かったことから, 株揚げが稔実に影響を及ぼしている可能性が考えられる. 穎花着生位置と開花順序, さらに穎花の登熟との間には関係があるとされているので(星川　1990), 着生位置を含めて生育環境と稔実率との関係について, さらに詳しく研究する必要がある.

栽培環境が稔実率に及ぼす影響では, 日長処理でのみ短日条件と長日条件の間に小さいが有意差がみられた. 日長処理による出穂時期の差は3日しかなかったので, これに伴う成長期間の差, あるいは幼穂成長時期の環境条件の差が影響したとは考えにくい. 温度処理および施肥処理間では稔実率に差はみられなかった. 日長処理および温度処理のポット個体は, 施肥処理および水田栽培個体に比べて, 1穂籾数が少なく, 稔実率も著しく低いこともあり, それぞれの処理が稔実率に及ぼす影響は明らかにできなかった. ポットをビニルハウス条件から日長処理施設およ

びグロースキャビネットに移すことで，急激な環境条件の変化が生育および稔実率の低下を招いたことが考えられる．

移植時期をずらして出穂時期を移動させた実験では稔実率に有意差が認められた．とくに稔実率と出穂前一週間の平均気温および平均日照時間との間には有意な相関がみられた．また，平均稔実率には年次間で大きな変動がみられた．各年次の出穂直前の平均気温および日照時間との間には有意な相関はなかったが，2000年はビニルハウス内でのポット栽培個体の値なので，これを除外すると出穂前の平均気温および日照時間との間の関係はより明瞭になると考えられる．とくに，ポットでの温度処理の実験では処理間に有意差がみられなかったことから，稔実率には日照時間が大きな影響を及ぼすものと推定した．これらの関係だけから出穂直前の気象条件と稔実率との直接的な因果関係を明確にすることはできないが，出穂直前の良好な生育と稔実率向上との間の関係が推察された．

本実験におけるFS1の個体当たりの平均稔実率は0.5 ～ 6.9%の範囲にあった．水田栽培個体の平均値に限っても2001年5.0%，2005年2.9%で，稔実率が10%を超えることはなく穂のシンク機能は無視できるものと判断した．しかし，栽培環境条件に全く影響を受けないわけではなく，生育過程の様々な環境条件に影響を受けて稔実率を低下させると考えられる．とくに，出穂直前の日射条件を良好にすることによってFS1の稔実率を調整できる可能性が示唆された．

第3節　要約

本章では，雌性不稔系統FS1について，その系統育成の反復親である藤坂5号を対照品種として生育特性を比較した．出穂期までの生育については，葉齢の進行，茎数および草丈の推移に系統間差はみられなかった．出穂日は栽培年により異なるが系統間差が認められた．出穂以降の生育特性には系統間差が認められ，成熟期の稈長，穂長および上位葉の葉身長は，FS1が藤坂5号より長かった．FS1の稈の伸長は，上位3節間の伸長によるものであった．FS1では，出穂2週以降になると，ほぼすべての茎の節から通常イネでは休眠している芽が伸長して，遅発分げつとして観察された．遅発分げつは，伸長節間を持つ上位節および下位節から出現して，平均して茎当たり2本以上が観察された．

FS1の稔実率は，水田栽培個体で平均5％程度であった．個体内での茎間および穂内での一次枝梗と二次枝梗間の稔実率の差異は明確には認められなかった．施肥条件による稔実率の差はみられなかった．日長および生育温度と稔実率との関係は明確にはできなかったが，水田栽培とポット栽培の差，出穂時期による差，栽培年次による差が小さいながら認められた．とくに出穂期直前1週間の日平均気温および平均日照時間と稔実率との間には有意な相関が認められた．FS1の稔実率は平均でも5％程度で，個体内および穂内での変動は少なく，穂のシンク機能は無視できるものと判断した．

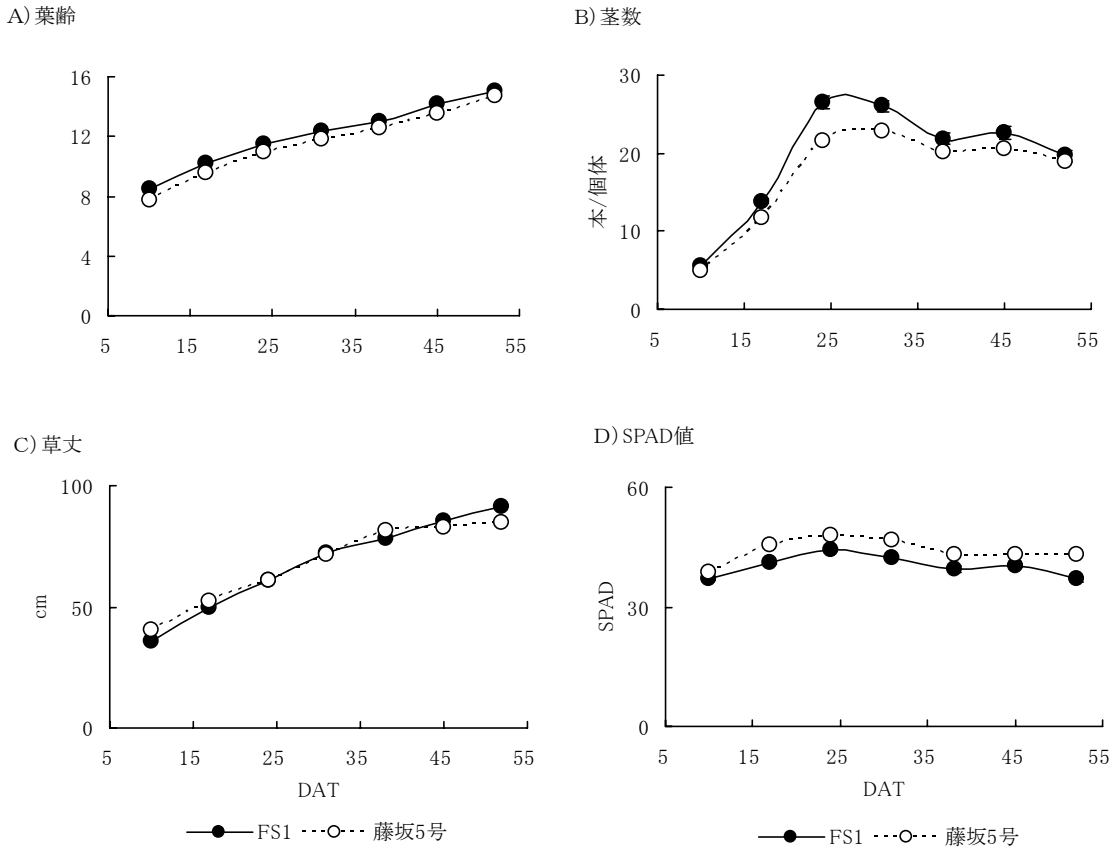


図 1-1-1 ポット栽培個体の栄養成長期間中のFS1および藤坂5号の葉齢(A), 茎数(B), 草丈(C)および SPAD 値(D)の推移 (2000 年)

DAT:移植後日数

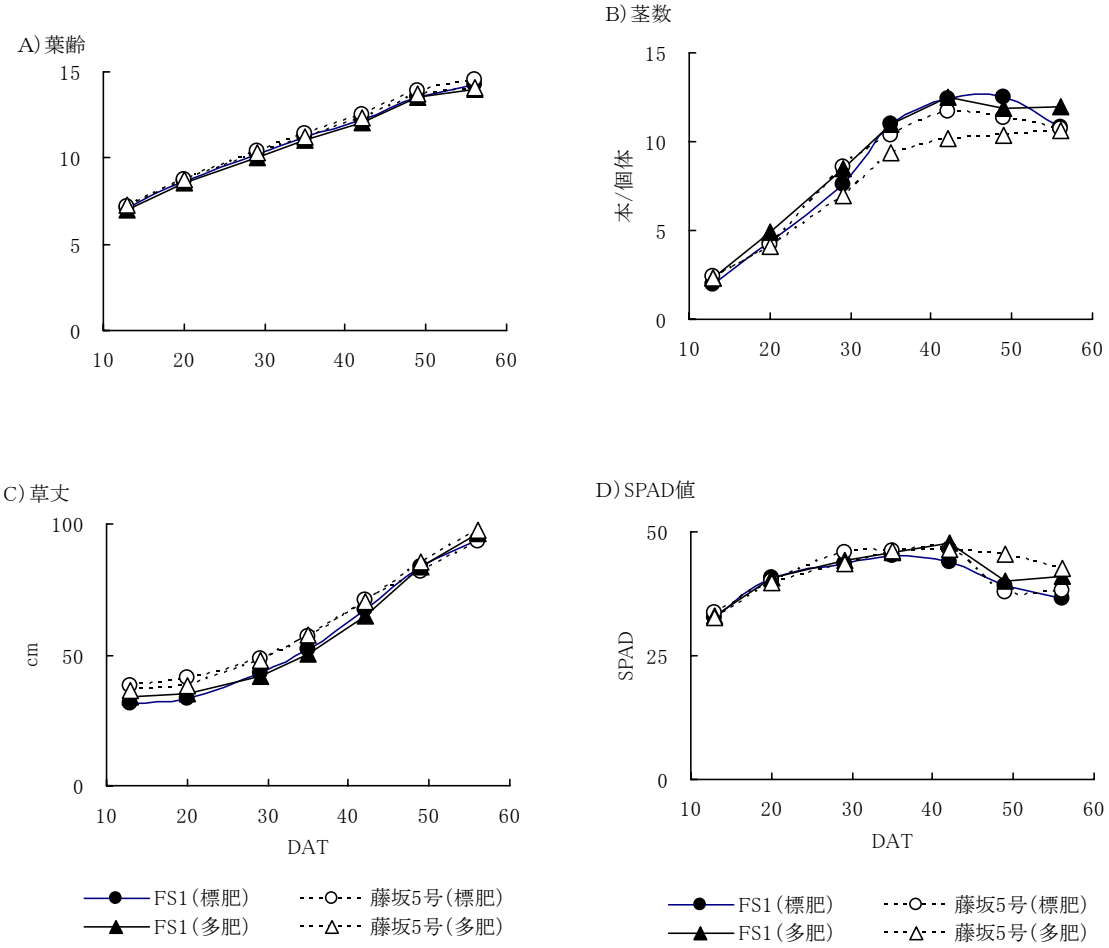


図 1-1-2 水田栽培個体の窒素標肥区および多肥区の栄養成長期間中のFS1および藤坂5号の葉齢(A), 茎数(B), 草丈(C)および SPAD 値(D)の推移 (2001 年)

DAT:移植後日数

表 1-1-1　FS1および藤坂5号の出穂期および出穂後 21 日における上位葉身形質の比較

葉位	出穂後日数	葉身長 cm		葉身幅 cm		葉身乾物重 g		比葉面積 $cm^2\ g^{-1}$	
		FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号
止葉	0	30.0	23.3 **	1.33	1.25 *	0.130	0.095 *	229	225
	21	32.6	27.7 *	1.48	1.37 **	0.165	0.119 *	220	225
第2葉	0	37.5	32.0 *	1.21	1.08 **	0.136	0.121 *	222	208
	21	38.4	34.3 **	1.27	1.20 **	0.150	0.125 **	230	234
第3葉	0	45.2	43.0 **	1.18	1.11 **	0.162	0.163	217	204
	21	46.3	41.0 **	1.20	1.12 **	0.168	0.133 **	192	226

*, **:t検定により系統間に5%および1%水準で有意差があることを示す.

#:2000年ポット栽培個体について，出穂期は4個体，出穂後21日は6個体の主茎を含む3本の茎の上位3葉について計測したもの

A) 登熟期の水田におけるFS1および藤坂5号の草姿

FS1　　藤坂5号

B) 登熟期におけるFS1と藤坂5号の穂と葉身

FS1　　藤坂5号

図 1-1-3　登熟期のFS1および藤坂5号の水田での草姿(A)および穂と葉身の様子(B)

表 1-1-2 FS1および藤坂5号の稈長，穂数，穂長，稈径および節間長の比較

（2000年ポット栽培）

系統	稈長 cm	穂数	穂長 cm	稈径 mm	節間長（cm）				
					1#	2	3	4	5
FS1	88.3	13.8	19.6	5.0	37.3	20.0	14.6	12.8	3.6
藤坂5号	70.3	14.2	15.6	5.1	26.3	13.1	12.3	11.9	6.0
	***	ns	***	ns	***	***	*	ns	ns

注） ポット栽培5個体主稈の平均値

*, *** はt検定により 5%および 0.1%水準で系統間に有意差があることを示す. nsは有意差なし.

:稈の上位から数えた節間

図 1-1-4　FS1の遅発分げつ発生の様子

表 1-1-3　FS1および藤坂5号の遅発分げつの比較

A) 高位節および低位節からの遅発分げつの個体当たり出現数および乾物重

	高位節	低位節	合計
出現本数			
FS1	12.5 ± 2.1	15.7 ± 3.6	28.2 ± 5.6
藤坂5号	2.5 ± 2.2	1.5 ± 0.8	4.0 ± 3.0
乾物重 g			
FS1	5.8 ± 1.7	12.5 ± 1.8	18.3 ± 3.5
藤坂5号	1.5 ± 0.5	1.6 ± 0.8	3.1 ± 1.3

(2000年ポット栽培，成熟期6個体の平均値±標準偏差)

B) 窒素施肥区の個体当たり遅発分げつ出現数

	標肥区	多肥区
FS1	21.5 ± 3.2	19.0 ± 3.8
藤坂5号	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.5

(2001年水田栽培，成熟期12個体の平均値±標準偏差)

表 1-1-4 FS1の窒素施肥区における遅発分げつ出現節位 （2001 年水田栽培）

標肥区

個体	分げつ	節位 2	3	4	5	No.	No/T	No/P
1	1	○			○	2		
	2	○	○	○	○	4		
	3	○		○		2		
	4	○		○		2		
	5	○	○	○	○	4		
	6	○		○	○	3		
	7	○	○		○	3		
	8	○			○	2		
	9	○		○		2		
	10	○	○			2		
	11	○		○		2	2.5	28
2	1	○				1		
	2	○			○	2		
	3			○	○	2		
	4	○		○		2		
	5	○	○	○	○	4		
	6	○		○	○	3		
	7	○				1		
	8	○		○	○	3		
	9	○		○		2		
	10	○		○	○	3	2.3	23
3	1	○		○	○	3		
	2	○		○	○	3		
	3	○		○	○	3		
	4	○	○			2		
	5	○	○	○		3		
	6	○	○	○	○	4		
	7	○	○	○	○	4		
	8	○		○		2		
	9	○		○	○	3		
	10	○		○	○	3		
	11	○		○	○	3	3	33
4	1	○		○	○	3		
	2	○			○	2		
	3	○			○	2		
	4	○		○		2		
	5	○			○	2		
	6	○		○	○	3		
	7	○			○	2		
	8	○		○		2		
	9	○		○		2		
	10	○		○		2		
	11	○		○		2	2.2	24
5	1	○			○	2		
	2	○		○	○	3		
	3	○	○	○	○	4		
	4	○		○		2		
	5	○		○	○	3		
	6	○			○	2		
	7	○		○		2		
	8	○				1		
	9	○		○		2		
	10	○				1		
	11	○		○		2	2.2	24
6	1	○			○	2		
	2	○			○	2		
	3	○		○	○	3		
	4	○			○	2		
	5	○		○		2		
	6	○			○	2		
	7		○			1		
	8	○				1		
	9	○		○		2		
	10	○				1	1.8	18
計	64	62	11	41	36	150	2.3	25
出現率(%)		96.9	17.2	64.1	56.3			

多肥区

個体	分げつ	節位 2	3	4	5	No.	No/T	No/P
1	1			○		1		
	2	○		○		2		
	3	○		○		2		
	4				○	1		
	5	○		○	○	3		
	6	○		○		2		
	7			○		1		
	8	○		○		2		
	9	○		○	○	3		
	10	○		○	○	3	2.0	20
2	1	○	○			2		
	2	○		○	○	3		
	3		○	○		2		
	4		○	○	○	3		
	5	○		○	○	3		
	6	○		○		2		
	7	○		○		2		
	8	○			○	2		
	9		○	○		2		
	10	○		○		2		
	11	○		○	○	3	2.4	26
3	1		○	○	○	3		
	2	○		○	○	3		
	3	○			○	2		
	4		○			1		
	5	○		○	○	3		
	6	○		○	○	3		
	7	○			○	2		
	8	○			○	2		
	9	○	○	○		3		
	10	○				1		
	11	○		○	○	3	2.4	26
4	1	○			○	2		
	2	○		○	○	3		
	3	○		○		2		
	4	○		○	○	3		
	5	○				1		
	6	○		○		2		
	7	○	○		○	3		
	8	○		○		2		
	9	○			○	2		
	10		○	○	○	3	2.3	23
5	1			○		1		
	2			○		1		
	3	○	○	○	○	4		
	4		○	○	○	3		
	5					0		
	6	○		○		2		
	7	○		○		2		
	8	○		○	○	3		
	9					0		
	10	○	○	○		3		
	11		○	○	○	3	2.0	22
6	1	○		○	○	3		
	2	○		○	○	3		
	3	○	○	○	○	4		
	4		○			1		
	5		○	○	○	3		
	6	○		○		2		
	7	○	○	○		3		
	8	○		○	○	3		
	9	○		○		2		
	10	○	○			2		
	11		○	○		2	2.5	28
	64	45	19	46	32	145	2.3	25
出現率(%)		70.3	29.7	71.9	50.0			

○は遅発分げつの出現, Noは分げつ当たり遅発分げつ数を示す.

No/T　分げつ当たり遅発分げつ出現数

No/P　個体当たり遅発分げつ出現数

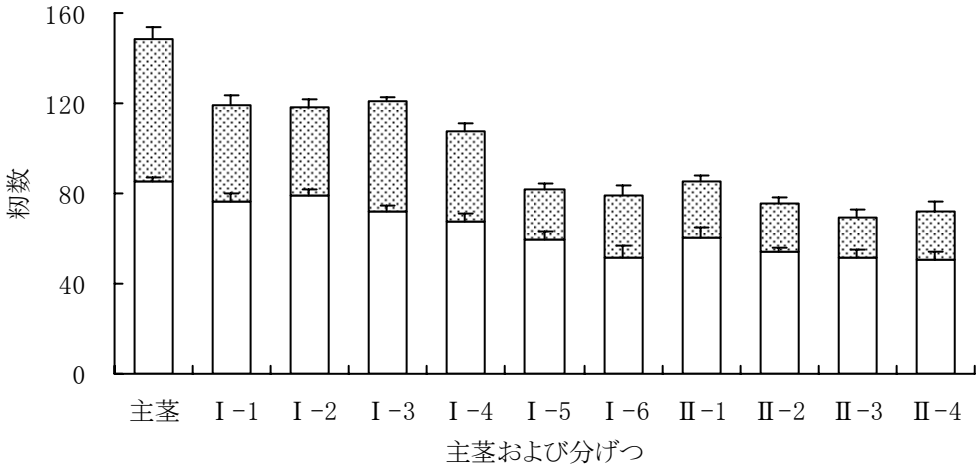
出現率　節当たり分げつ出現比率

A）FS1の水田における穂の様子

B）FS1の穂の稔実の様子

図 1-2-1　FS1の水田における穂の様子（A）と稔実の様子（B）

A) 籾数



B) 稔実率

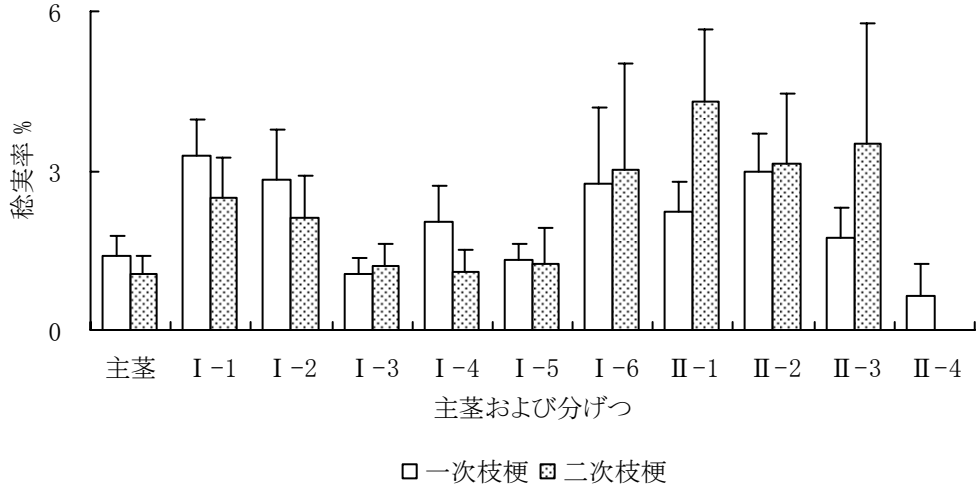


図 1-2-2　FS1の主茎および分げつ別の一次枝梗および二次枝梗の籾数(A)および稔実率(B)
(1999 年水田栽培)

横軸のⅠは一次分げつ，Ⅱは二次分げつ，算用数字は基部から数えた分げつ順位を示す．
縦線は 12 個体の標準誤差

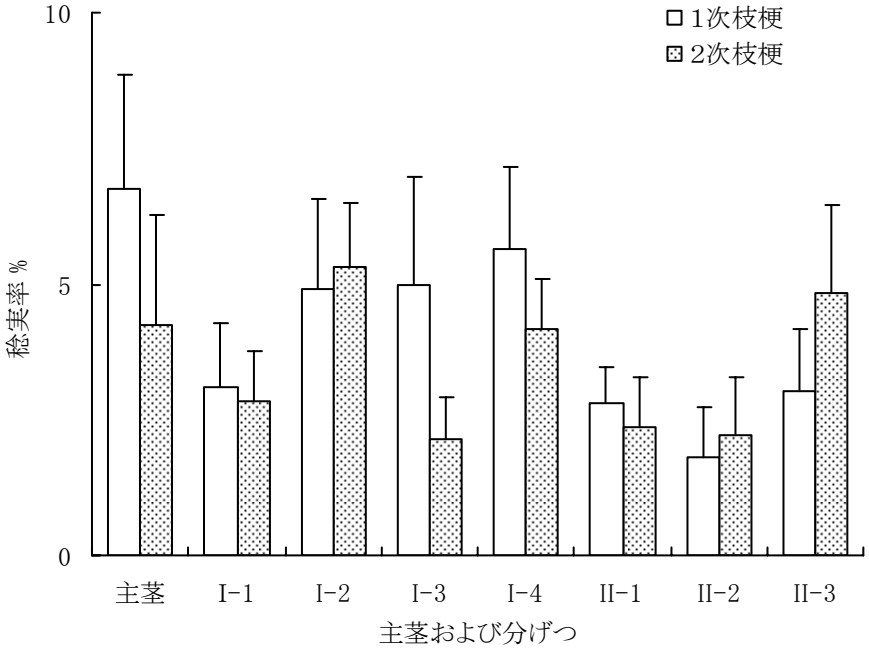


図 1-2-3　茎別の一次枝梗と二次枝梗の稔実率の差異 （2001 年ポット栽培）

横軸のⅠは一次分げつ，Ⅱは二次分げつ，算用数字は基部から数えた分げつ順位を示す．
縦線は 5 個体の標準誤差

表 1-2-1　FS1の開花日と籾数および稔実率の関係

開花日*	1穂当たり 開花籾数	1穂当たり 稔実籾数	稔実率（%）
1日目	8.0 ± 1.0	0.03 ± 0.0	0.16 ± 0.16
2日目	26.9 ± 1.6	0.56 ± 0.2	2.06 ± 0.62
3日目	28.3 ± 1.9	0.41 ± 0.1	1.41 ± 0.42
4日目	18.4 ± 1.8	0.21 ± 0.1	1.33 ± 0.76
5日目	10.6 ± 1.5	—	—
6日目	2.0 ± 0.5	—	—
7日目	0.1 ± 0.1	—	—

（平均値±標準誤差）

試料には，7月22日から7月25日までに開花し始めた6株34穂を用いた．

*:1つの穂の中で最初に開花した日を1日目とする．

表 1-2-2　2001 年ポット栽培の処理区別のFS1と藤坂5号の収穫期成長形質の比較

処理区	主茎稈長(cm)		主茎穂長(cm)		穂数(本／個体)		遅発分げつ(本／個体)	
	FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号	FS1	藤坂5号
標肥区	92.8	88.4	20.3	21.1	19.0	16.7	0.8	0.5
多肥区	95.9	90.4	21.0	21.8	20.8	17.0	4.3	0.8
短日区	81.9 a	84.7 a	18.4 a	18.8 a	19.8	16.1	25.1 a	0.0
長日区	88.0 b	88.9 b	20.1 b	20.2 b	19.0	16.6	14.8 b	0.3
低温区	68.1 a	64.6	16.4	11.6 a	11.3 a	12.6 a	20.5	19.0 a
高温区	74.4 b	64.2	17.4	17.2 b	6.3 b	9.3 b	21.3	9.5 b

注）異なる英小文字は，t検定により各処理区内の処理間に 5%水準で有意差があることを示す．
（施肥処理区は 4 個体，日長処理区および温度処理区は 8 個体）

表 1-2-3　FS1の各処理区の出穂日，穂長，1穂粒数および稔実率の比較

A）2001年ポット栽培

処理区	出穂日	穂長 (cm)	一次枝梗			二次枝梗			合計	
			枝梗数	粒数	稔実率(%)	枝梗数	粒数	稔実率(%)	1穂粒数	稔実率(%)
標肥区	7/24	21.1	12.5	82	8.3	33.6	65	5.0	147	6.9
多肥区	7/22	21.5	13.3	82	7.4	31.4	58	5.9	140	6.8
短日区	7/13	19.1 a	12.6	68	0.6 a	22.8 a	51 a	0.3 a	116 a	0.5 a
長日区	7/16	20.7 b	12.5	73	1.2 b	25.3 b	64 b	1.3 b	136 b	1.2 b
高温区	7/14	14.4	8.0	41	2.3	8.6	5	0.8 a	46	2.1
低温区	7/28	13.9	7.8	35	3.0	7.3	5	2.4 b	41	2.9

注）施肥処理区は4個体12穂，日長および温度処理区は8個体24穂の平均値

B）2001年水田栽培

窒素処理	出穂日	穂長 (cm)	一次枝梗			二次枝梗			合計	
			枝梗数	粒数	稔実率(%)	枝梗数	粒数	稔実率(%)	1穂粒数	稔実率(%)
標肥区	7/20	22.7	13.6	87	5.2	40.0	85	4.6	172	4.9
多肥区	7/20	23.0	13.4	85	5.8	39.1	90	4.4	175	5.1

注）12個体36穂を1反復とした2反復の平均値

異なる英小文字は，t検定により各処理区内の処理間に5%水準で有意差があることを示す．

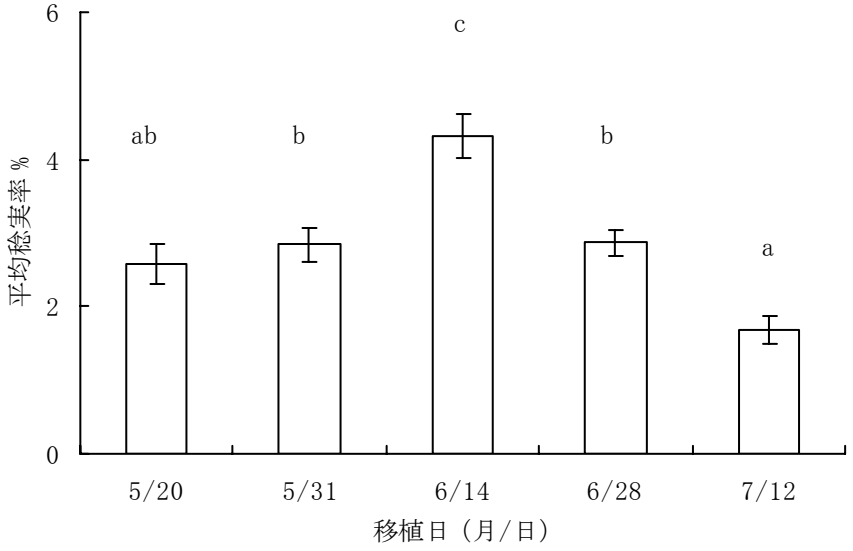
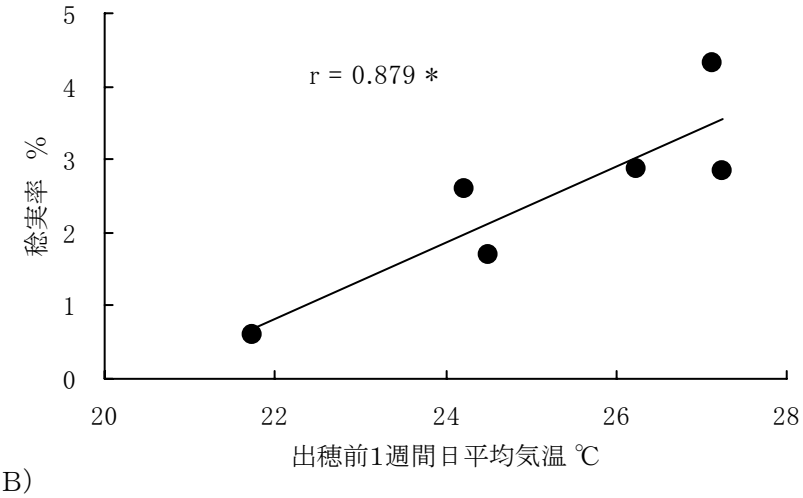


図 1-2-4　移植時期がFS1の稔実率に及ぼす影響 （2005 年水田栽培）

稔実率は 10 個体 30 穂の平均値，縦線は標準誤差を示す．
異なる英小文字は，多重検定により 5%水準で平均値間に有意差があることを示す．

A)



B)

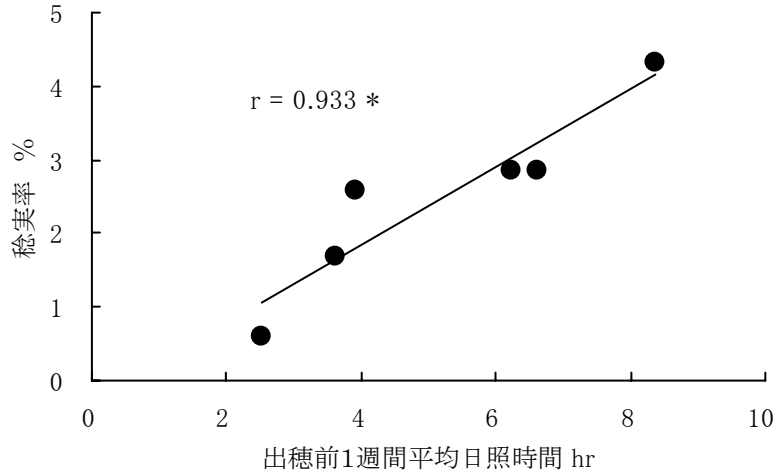


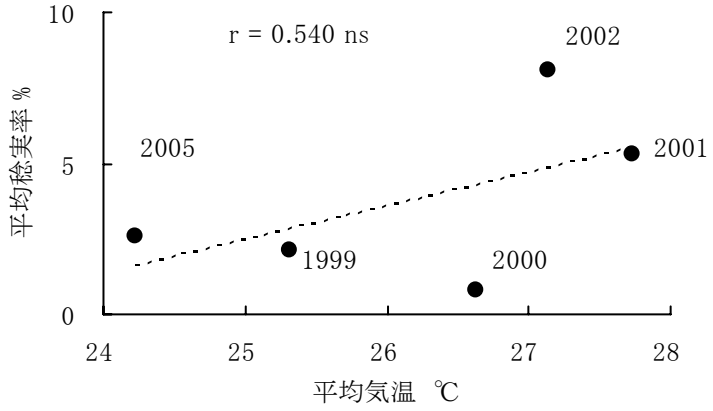
図 1-2-5 FS1の出穂前1週間の平均気温(A)および平均日照時間(B)と稔実率との関係

稔実率のデータには，図 1-2-4 の 2005 年移植時期別の結果に，同年に中央農業研究所谷和原水田で栽培したFS1の稔実率の調査結果を加えた．

日平均気温および日照時間は，気象庁つくば気象観測所の測定値(http://www.data.kishou.go.jp/etrn/prefecture/index40.html)から出穂日前1週間の平均値を計算した．

＊： 5%水準で有意な相関があることを示す．

A)



B)

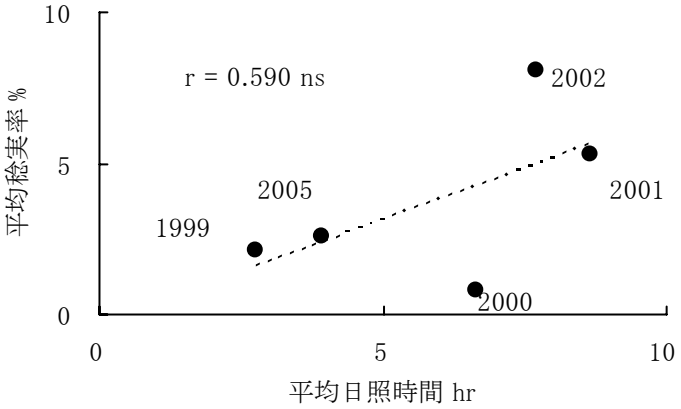


図 1-2-6　年次別のFS1の出穂前1週間の平均気温(A)および平均日照時間(B)と稔実率との関係

図中の数字は栽培年を示す.
日平均気温および日照時間は, 気象庁つくば気象観測所の測定値(http://www.data.kishou.go.jp/etrn/prefecture/index40.html)から出穂日前1週間の平均値を計算した.

第2章

雌性不稔イネの出穂以降における物質生産および分配特性

植物では光合成産物の生産器官であるソースと，受入れ器官であるシンクとの間には密接な関係があり，一般にシンクの喪失は光合成産物のソース器官への蓄積を通してソース能力である光合成速度の低下を招くことが知られている（Herold 1980，Azcon-Bieto 1983，Gucci ら 1991，Goldchmidt and Huber 1992）．

イネでは出穂以降は穂が最大のシンクであることから，穂のシンク機能が物質生産に及ぼす影響を明らかにするために，穂あるいは穎花を切除する研究が行われてきた（村山ら 1957a,b，趙ら 1981，Nakano ら 1995）．しかし，これらの研究では，穂を除去する処理が物質生産に及ぼす影響については明らかにしていない．

イネ雌性不稔系統FS1は，通常のイネと同様に穂が形成されて出穂するが，前章で明らかにしたように 90％以上の穎花が不稔となり，光合成産物は子実に転流されない．本研究では，この雌性不稔イネを用いることによって，穂を切除することなく，子実のシンク機能のみを喪失した場合の物質生産および分配過程を調べることが可能となった．

第2章では，まず第1節において，乾物重の測定と成長解析を行うことによって子実のシンク機能喪失がイネの出穂期以降の物質生産と分配過程に及ぼす影響を明らかにする．第2節では，物質生産の基本である光合成反応および関連形質に及ぼす子実のシンク機能喪失の影響を解析する．第3節では，植物体の主要構成元素である炭素と窒素の動態を解析する．第4節では，乾物分配の中でとくに根の役割に着目し，根の活力の指標として茎基部からの出液速度に及ぼすシンク機能喪失の影響を明らかにする．第5節では，穂のシンク機能のみの喪失とシンク器官自体の喪失の影響の相違を明らかにするために，FS1に穂切除処理を行い，物質生産および分配過程を解析する．

第1節　物質生産および分配特性

本節では，FS1の乾物生産量および乾物分配特性を，FS1育成の反復親である藤坂5号と比較して，穂のシンク機能喪失がイネの物質生産および分配に及ぼす影響を明らかにする．

1．材料および方法

(1)栽培とサンプリング

イネ（*Oryza sativa* L.）の雌性不稔系統FS1と，系統育成の反復親である藤坂5号を，筑波大学農林技術センターのビニルハウス内に配置したポット(2000 年)および実験水田(2004 年)で栽培した．

1)ポット実験

FS1と藤坂5号を第1章第1節と同じ方法で育てた．

出穂 10 日前および出穂期(FS1:7 月 18 日，藤坂5号:7 月 19 日)から成熟期(FS1:8 月 29 日，藤坂5号:8 月 30 日)まで 7 日ごとに，FS1と藤坂5号の各 3 ポット計 6 個体を抜取り，主茎の稈長，穂数を計測した後に，葉身，稈＋葉鞘，根，穂および枯葉に分割した．また，葉身面積を自動面積計(AAM-7，林電工)で測定した．出穂後 28 日からは遅発分げつが出現したので，上位 2～4 節から出現した分げつを高位節分げつ，第 5 節以下から出現した分げつを低位節分げつとして分割した．各部位は 80℃の通風乾燥機で 4 日間乾燥し，重量を測定した．

2)水田実験

FS1および藤坂5号の種子はベンレートT粉剤 200 倍液で一昼夜消毒した後，室温で 3 日間浸種した．4 月中旬に水稲用育苗培土を充填した育苗箱に1箱当たり 20 g(約 800 粒)の密度で播種し，ビニルハウス内で育苗した．5 月中旬に 22.2 株 m^{-2}(30 cm ×15 cm)の栽植密度，1株1本植えで本田に移植した．基肥は代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安 800)をN 5 g m^{-2}，P_2O_5 12 g m^{-2}，K_2O 12 g m^{-2}，追肥は 7 月 4 日に硫安(N21%)をN 3 g m^{-2}施肥した．実験は1区 3 m^2の2反復で実施した．

出穂期(0DAH)から 10 日ごとに成熟期(出穂後 40 日，40DAH)まで(FS1は 50DAH まで)，各反復から 5 個体を採取し，ポット実験と同様に各部位に分別して 80℃の通風乾燥機で 4 日間乾燥し，重量を測定した．

(2)成長解析

ポット栽培個体の乾物重および葉面積測定結果をもとに成長解析を行い，出穂後 7 日ごとの個

体成長速度，相対成長率，純同化率，葉重比，葉面積比，比葉面積および平均葉面積を以下の(1) ～ (7) 式により求めた．

水田栽培試験の乾物重データについても出穂後 10 日ごとに成長解析を行ったが，ポット栽培との相違点は，個体成長速度の代りに(8) 式により個体群成長速度を求めたことと，葉面積を測定しなかったので，純同化率は，(9) 式により葉重当たりで計算したことである．

個体成長速度（GR, g day^{-1}) = ($W_2 - W_1$) / ($t_2 - t_1$) ---------- (1)

相対成長率（RGR, g g^{-1} day^{-1}) = ($1nW_2 - 1nW_1$) / ($t_2 - t_1$) ---------- (2)

純同化率（NAR, g m^{-2} day^{-1}) = (($W_2 - W_1$) × ($1nL_2 - 1nL_1$)) / (($t_2 - t_1$) ×($L_2 - L_1$)) (3)

比葉面積（SLA, m^2 g^{-1}) = ((L_2−L_1) ×($1nLw_2$−$1nLw_1$)) / (($1nL_2$−$1nL_1$) ×((Lw_2−Lw_1)) (4)

葉面積比（LAR, m^2 g^{-1}) = ((L_2−L_1) × ($1nW_2$−$1nW_1$)) / (($1nL_2$−$1nL_1$) × (W_2−W_1)) --- (5)

葉重比（LWR, g g^{-1}) = ((Lw_2−Lw_1) ×($1nW_2$−$1nW_1$)) / (($1nW_2$−$1nW_1$) × (W_2−W_1)) ---- (6)

平均葉面積（LA, m^2) = ((L_2−L_1) / ($1nL_2$−$1nL_1$) ---------- (7)

個体群成長速度(CGR, g m^{-2} day^{-1}))= ($W_2 - W_1$) / ($t_2 - t_1$) ---------- (8)

葉重をベースとした純同化率（NAR, g g^{-1} day^{-1})

= ((W_2−W_1) × ($1nLw_2$−$1nLw_1$)) / ((t_2−t_1) × (Lw_2−Lw_1)) -------- (9)

なお，W_t，L_t , Lw_t はそれぞれ時期tにおける植物体の全乾物重，葉面積，葉重である．ただし，水田栽培((8), (9)式)の場合のWは単位面積当たり乾物重(g m^{-2})，Lwは単位面積当たり葉重(g m^{-2})を使用した．

(3) ^{13}C同化産物の分配

2000 年にFS1および藤坂5号各 2 ポット(4 個体)を供試して，登熟初期の 8 月 8 日に$^{13}CO_2$を光合成によって同化させて，同化産物の分配を測定した．測定日の朝に測定対象ポットをビニルハウスから屋外に出し，2 ポットづつ全体を透明のビニル袋で密封した．中には$^{13}CO_2$で標識した炭酸バリウム(90 atom%) 2 gを入れたビーカーを入れておき，密封後，注射器で希塩酸 10 ml を加えて，$^{13}CO_2$を発生させた．8 月 8 日は晴天で，同化は午前 9 時から 11 時の 2 時間行わせた．2 時間後，ポットはビニルハウスの元に位置に戻した．2 日後の 8 月 10 日に1ポット，23 日後の 8 月 31 日に1ポットの植物体 2 個体を収穫し，各部位に分別して，80℃の通風乾燥機で 3 日間乾燥させ，粉砕した．粉砕試料約 1 mgを^{13}Cアナライザー(EX130,日本分光社)により^{13}Cおよび^{12}C含量を分析した．^{13}Cは自然条件下では乾物の約 1.1%含まれるので，その値を差し引いた値，すなわち，^{13}C atom% excessを計算し(値がマイナスの場合は 0 に換算)，各部位の^{13}C濃度の指標とした．

2. 結果

(1)出穂後の生育と乾物生産の推移

ポット栽培および水田栽培の成熟期個体の形質を表 2-1-1 に示す. 穂数には系統間に有意差はなかったが, 稈長と穂長はFS1の方が長かった. FS1では遅発分げつの出現が顕著であった. ポット栽培個体の出穂前 10 日から成熟期(出穂後 42 日)までの器官別乾物重の推移を図 2-1-1 に示す. 出穂期のFS1の個体乾物重は, 48.5g で, 藤坂5号の 40.4 g より大きかった. 成熟期にはFS1が 75.3 g, 藤坂5号が 58.8 g であり, FS1の乾物重が有意に大きく推移した(図 2-1-1A). 登熟期間中の乾物重増加量はFS1が 27 g, 藤坂5号が 18 g であった.

部位別にみると, 藤坂5号の穂重は出穂後 21 日にかけて急激に増加し, 出穂後 28 日には 22.5 g となった. FS1の穂重は登熟期間を通じてほとんど増加しなかった(図 2-1-1B). FS1の稈＋葉鞘重は, 出穂後増加し続け, 出穂後 28 日には 44.2 g となったが, その後減少し, 成熟期には 32 g であった(図 2-1-1C). 遅発分げつは, 藤坂5号では出穂後 35 日から出現がみられたが, FS1では出穂後 28 日から次第に増加した(図 2-1-1D). 葉身重は出穂後 14 日まで系統間差はなかったが, 出穂後 14 日から出穂後 28 日にかけて藤坂5号では急激に減少したのに対し, FS1では減少は緩やかであった(図 2-1-1E). 登熟期間を通じて, 藤坂5号の根重は減少傾向であったが, FS1の根重は次第に増加した(図 2-1-1F).

2004 年水田栽培では, 穂数は両系統間に有意な差はなかったが, 藤坂5号よりFS1の方が稈長が長く, 遅発分げつが多く, 止葉の SPAD 値も大きかった(表 2-1-1B).

器官別乾物重の出穂後の推移を図 2-1-2 に示す. 出穂期の全乾物重はFS1, 藤坂5号それぞれ 788, 619 g m^{-2}, 成熟期(40DAH)は, それぞれ 1363, 1237 g m^{-2}で, 有意差はみられなかったが, 50DAHにはFS1の全重は 1532 g m^{-2}に達した. 部位別の乾物分配の特徴は 2000 年ポット栽培個体と同様な傾向を示し, 藤坂5号は登熟とともに穂重が増加するが, FS1では穂重の増加はみられず, 稈＋葉鞘と遅発分げつが藤坂5号より有意に増加し, 葉身重と根重には系統間に有意差はないが, FS1の方が大きい傾向がみられた.

(2)成長解析

2000 年ポット栽培個体の成長解析の結果を図 2-1-3 に示す. 個体成長速度, 相対成長率, 純同化率とも, 登熟中期(DAH14～21)と成熟期(DAH35～42 日)を除いてFS1が藤坂5号より高かった. 乾物重に対する葉面積の広がりの程度を示す葉面積比は, 出穂後 21 日までFS1は藤坂5号よりも低かったが, 出穂後 28 日以降は同等となった. 一方, 葉重および葉面積は出穂前後の

系統間差はなかったが，出穂後 14 日以降は藤坂5号よりFS1の方が大きくなった．

2004 年水田栽培実験の成長解析の結果を図 2-1-4 に示す．個体群成長速度および相対成長率は DAH0-10 は藤坂5号，DAH10-20 はFS1が高かったが，その後は明瞭な差はなかった．葉重当たりで計算した純同化率は登熟後期（DAH20-30,30-40）では藤坂5号がやや高かった．葉重は藤坂5号よりFS1の方が高く推移した．FS1は 50DAH まで乾物重増加がみられたが，藤坂5号は 40DAH 以降は急激に枯上がり，枯死した．

（3）^{13}C同化産物の分配

$^{13}CO_2$処理 2 日後の稈＋葉鞘および根，23 日後の根および遅発分げつの^{13}C濃度は，藤坂5号よりFS1の方が，穂のそれはFS1より藤坂5号の方が顕著に高かった．

3．考察

通常のイネでは成熟期の穂が地上部乾物重の 40 ～ 60 %を占め，極めて大きなシンク機能を有することから，穂のシンク機能喪失は登熟期間中の物質生産に大きな影響を与えることが考えられる．既往の穂切除実験では，個体の全乾物生産量は穂の有無によって影響されない場合（村山ら 1957a），穂切除によって増加する場合（Nakano ら 1995），品種により増減する場合（趙ら 1981）がある．FS1と対照品種の藤坂5号の登熟期間中の乾物重増加量をみると，ポット栽培ではFS1が大きいが，水田栽培では明らかな差は認められなかった．

藤坂5号は穂重増加により個体当たりの乾物重が増加するのに対して，FS1は，主に稈＋葉鞘重および遅発分げつが増加した．穂切除実験では，除穂区における穂の欠損分は，稈，葉鞘，根，葉身各器官の重量増によって補償され，その程度は稈が最も大で，葉鞘と根がこれに次ぎ，葉身は最も劣るとされている（村山ら 1957a）．これらのことから，穂のシンク機能が失われた場合，光合成産物はまず稈と葉鞘に分配され，その後遅発分げつに再分配されると考えた．

ポット栽培では，個体成長速度，相対成長率および純同化率は出穂後 14～21 日および出穂後 35～42 日を除いてFS1が藤坂5号よりも高く推移した．葉重および葉面積は，出穂後 14 日以降，FS1の方が大きく推移した．したがって，FS1の個体成長速度が藤坂5号より高いのは，葉面積当たりの乾物生産効率および葉面積の維持の両方によるものであると推察された．乾物増加量に差のみられない水田栽培では，成長関数の系統間差は明確ではないが，FS1では葉重が大きく推移していることから，葉面積が大きく保持されるが，葉面積当たりの乾物生産効率が低いことがうかがわれる．^{13}C同化産物分配の比較から，FS1では光合成産物は出穂直後には稈＋葉鞘と根に，最終的には根と遅発分げつに分配されていることが推定された．

第2節　出穂後の光合成速度および関連形質

作物，とくにイネやムギ類において，シンク器官である穂を切除することによって，シンクの喪失が物質生産に及ぼす影響については多くの報告がある（村山ら　1957a,b，北條　1978，Koide and Ishihara 1992a,b）．物質生産の基礎である光合成反応については，穂あるいは穎花除去によって，光合成は抑制されるという報告（津野・清水　1962，Azcon-Bieto 1983），影響されないという報告（趙ら　1981，翁・陳　1991，　Koide and Ishihara 1992b），高く維持されるという報告（Nakano ら 1995）があり，実験条件や処理方法によって一様ではない．第2節では，FS1の出穂後の個葉光合成速度および関連形質を成熟期まで継続して測定し，藤坂5号と比較することによって，子実のシンク機能喪失が光合成に及ぼす影響を解析する．

1．材料および方法

光合成測定は水田栽培個体（1999 年および 2001 年）とポット栽培個体（2000 年）について行った．材料および栽培方法については第1章第1節と同じであるが，2001 年はFS1と藤坂5号に加えて出穂期の近い日本型多収性品種ふくひびきを供試して，窒素標肥区（N 8 g m^{-2}）と窒素多肥区（15 g m^{-2}）を設定した．

1999 年はFS1，藤坂5号それぞれ 10 個体の止葉および上位第2葉の光合成速度および気孔コンダクタンスを測定した．出穂1週間後の 7 月 30 日から，8 月 13 日，8 月 23 日，8 月 30 日，9 月 11 日および 9 月 19 日の計 6 回，9 時から 11 時の間に測定を行った．ただし，9 月 11 日および 9 月 19 日は，藤坂5号の葉身が枯死したため測定しなかった．測定には人工光源つき携帯型光合成蒸散測定システム（LI-6400，LI-COR社）を用いた．各測定個体から強勢な1茎を選び，止葉および上位第2葉の中心部よりも先端側をリーフチャンバーで挟み，閉じてから 40～60 秒後の値を記録した．導入空気の湿度，CO_2濃度調整は行わなかったが，リーフチャンバーの温度は外気温付近（30～33℃）を維持した．光強度は，光合成有効放射量で 7 月 30 日は 1400 μmol m^{-2} s^{-1}，他の測定日は 1200 μmol m^{-2} s^{-1}とした．また，測定後にSPAD値を葉色計（SPAD502，コニカミノルタホールディングス）で測定した．

2000 年は，無作為に 6 個体を選び，主茎または強勢分げつの止葉および第2葉の光合成速度および気孔コンダクタンスを測定した．測定は出穂 10 日前および出穂時（0DAH）から 7 日ごとに出穂後 42 日（42DAH）まで行った．測定は携帯型光合成蒸散測定システムを使用して 1999 年と同様に行い，終了後に，測定葉の SPAD 値を測定した．

2001 年は，供試各系統について出穂前から成熟期にかけて 1 週間ごとに 6 個体を選び，最長稈の止葉および第2葉の光合成速度，気孔コンダクタンスおよび SPAD 値を同様に測定した．

2．結果

(1)光合成速度および SPAD 値の推移

1999 年水田栽培個体の出穂後の止葉および第2葉の光合成速度の推移を図 2-2-1 に示す．出穂1週間後の止葉および第2葉の光合成速度は系統間でほぼ等しかった．しかし，その後，藤坂5号の光合成速度の低下が早く，葉の枯死時期も早かった．FS1は，出穂 20 日以後も比較的高い光合成速度を維持し続け，出穂約 40 日後(8 月 30 日)でも止葉で 20.1，第2葉で 17.5 μmol m^{-2} s^{-1}という高い値を示した．

2000 年ポット栽培個体の止葉および第2葉の光合成速度の推移を図 2-2-2 に示す．光合成速度は止葉および第2葉ともにFS1では出穂期，藤坂5号では出穂後 7 日に最大値を示し，その後ほぼ同様に低下した．出穂後 28 日と 35 日には止葉の光合成速度は藤坂5号よりFS1の方が有意に高かった．第2葉の光合成速度は両系統とも同様に低下したが，藤坂5号ではFS1より約1週間早く枯死した．

2001 年水田栽培の止葉および第2葉の出穂前から成熟期にかけての光合成速度の推移と分散分析結果を図 2-2-3 に示す．いずれの系統とも両施肥区で光合成速度は徐々に低下した．出穂期の止葉の光合成速度は，FS1では標肥区 28.7，多肥区 27.6，ふくひびきは，それぞれ 29.9，28.2，藤坂5号はそれぞれ 23.7， 30.5 μmol m^{-2} s^{-1}であった．出穂後 7 日以降は出穂後 28 日の止葉を除き，系統間に有意差がみられた．とくに出穂後 35 日および 42 日では，標肥区・多肥区ともFS1の光合成速度は他系統に比べて有意に高かった．第2葉の光合成速度は，出穂前に最も高い値を示し，その後は低下した．出穂後 35 日および 42 日には，FS1の光合成速度が藤坂5号およびふくひびきと比較して有意に高く維持されていた．出穂後 42 日のFS1の光合成速度は，標肥区・多肥区ともに 10 μmol m^{-2} s^{-1}を維持していたのに対して，藤坂5号は 7.0～8.7，ふくひびきは 4.3～5.1 μmol m^{-2} s^{-1}であり，FS1との差は止葉よりも第2葉で大きかった．

2000 年ポット栽培個体の SPAD 値の推移を図 2-2-4 に示す．出穂後の SPAD 値の低下傾向は光合成速度の推移と同様であった．2001 年水田栽培個体の SPAD 値の推移を図 2-2-5 に示す．SPAD 値の推移には系統間および窒素施肥間で顕著な差がみられた．出穂から登熟初期にかけての止葉 SPAD 値は，藤坂5号がFS1およびふくひびきよりも高い傾向がみられた．登熟中期以降は，FS1の SPAD 値が高く維持され，登熟後期のFS1の SPAD 値は，藤坂5号・ふくひびきと

比較して有意に高い値を維持していた．出穂後 42 日の止葉 SPAD 値は，FS1の標肥区 39.5，多肥区 45.6 に対して，藤坂5号では，標肥区 29.0，多肥区 35.4，ふくひびきでは標肥区 30.0，多肥区 35.1 であった．第2葉の SPAD 値は，登熟初期には明確な系統間差および施肥間差はなかったが，出穂後 42 日にはFS1の標肥区 38.5，多肥区 44.7 に対して，藤坂5号では標肥区 20.9，多肥区 28.7，ふくひびきでは標肥区 14.6，多肥区 17.2 であった．

(2)光合成速度と光合成関連形質との関係

2000 年ポット栽培個体の登熟期間を通じての，光合成速度と SPAD 値および気孔コンダクタンスとの間の関係を図 2-2-6 に示す．光合成速度と SPAD 値あるいは気孔コンダクタンスの間には高い相関があった．2001 年水田栽培試験において，すべての系統を込みにして測定日ごとに光合成速度と気孔コンダクタンスおよび SPAD 値との相関関係をみると(表 2-2-1)，気孔コンダクタンスは出穂前から成熟期まで常に光合成速度との間に有意な相関があったが，SPAD 値との相関は出穂直後には有意ではなく，出穂後 14 日以後に有意な相関がみられた．

3．考察

FS1と対照品種の藤坂5号ともに，個葉光合成速度は出穂以降は徐々に低下したが，FS1では登熟後期まで比較的高く維持され，藤坂5号よりも長期にわたって光合成活性を維持していた．Nakano ら(1995)もイネの穂切除により止葉の光合成活性が高く維持されることを報告しており，この実験結果と一致した．

光合成は気孔を通じての葉肉細胞へのCO_2の供給速度と葉肉細胞の光合成系活性とによって影響を受ける(石原 1990)．そのため葉身光合成速度は窒素含有量，クロロフィル含量および気孔コンダクタンスと強い相関がある(斉藤ら 1991a)．2000 年ポット栽培の登熟期間を通してみると，両系統とも光合成速度とSPAD値との間に高い相関があるが，光合成速度と気孔コンダクタンスとの相関にはやや異なる傾向があった．2001 年水田栽培では登熟期間を通して光合成速度と気孔コンダクタンスとの間には有意な相関があるが，登熟後半は光合成速度とSPAD値との相関が強くなった．成熟期には藤坂5号およびふくひびきではほとんどの葉身が枯死したが，FS1ではなお緑葉を維持して光合成を行っており，クロロフィル含量の指標であるSPAD値もほとんど低下がみられなかった．葉身の老化と光合成速度の低下との関係ついては多くの報告がある(Morita 1980，黒田・玖村 1990a,b,c，Wada and Wada 1991，Jiangら 1999)．シンクサイズが大きいと止葉の老化が促進される(Wadaら 1993)．光合成速度が高く維持される場合は、窒素の主要なシンクである穂の切除によって葉身の老化が抑制されているためと考えられる(Nakanoら 1995)。これらのことから，

登熟後期に通常のイネでは葉の老化により光合成活性が低下するが，FS1では葉身の老化が抑制されて，光合成活性の低下が少ないものと考えられる．イネ個葉の光合成速度と窒素濃度が比例関係にあることは広く認められている（Pengら 1995）．葉身の一生を通して光合成速度はリブロース-1，5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ量と密接な関係があり，窒素量に比例する（Makinoら 1983,1985,1988, Makino and Mae 1999）．しかし，成熟期のFS1の光合成速度は，対照品種よりも高い値を示したものの，SPAD値ほどの大きな差はみられなかった．これは，SPAD値に示されるクロロフィル含量以外の要因が光合成速度を制限していることを示しており，気孔コンダクタンスを低下させる個体要因および気温低下などの環境要因が関係しているのではないかと推定される．また，葉身の老化には根で生成されて地上部へ送られるサイトカイニンが関与しているとの報告があり（Ookawaら 2003，2004），これらの環境要因および体内要因と光合成との関係についても検討する必要がある．

葉への光合成産物の蓄積は光合成を抑制するので，作物において収穫器官を切除してシンクを制限した場合に，ソースとしての光合成速度が低下することが報告されている(巽 1994)．水稲でも穂の除去によりシンク能力を制限すると葉の光合成速度および純同化率が低下するという報告がある(津野・清水 1962)．しかし，穂がシンクとして機能しないFS1では登熟期間を通して高い光合成速度を維持し続けていたことから，穂以外の器官がシンクとして働いたために葉身への過剰な光合成産物の蓄積が抑えられたものと考えられる．

第3節　炭素および窒素の動態

炭素は炭水化物の構成元素として植物体に最も多く含まれる元素である．窒素はタンパク質の構成元素として植物の代謝にとって最も重要な無機元素である．イネの子実は，炭水化物だけでなく窒素の最大のシンクでもあるので(Mae 1997)，穂のシンク機能喪失は個体内の炭素および窒素の動態に大きく影響すると考えられる．本節では，雌性不稔系統FS1と藤坂5号の器官別の炭素および窒素の含有率および蓄積量を測定することによって，子実のシンク機能喪失が炭素および窒素の動態に及ぼす影響を解析する．

1．材料および方法

2000 年にポット栽培したFS1と藤坂5号の乾物重測定試料である．栽培方法は第2章第1節と同じである．乾物重秤量後の器官別試料をサイクロンサンプルミル(SFC-F1，UDY 社)を用いて粉砕し，粉末試料約 0.1 g を助燃剤の酸化銅 2 g と混合して CN コーダ(MT 600，ヤナコ)に挿入して，燃焼法により乾物試料の全炭素および全窒素含有率を測定した．各器官の炭素および窒素含有率に乾物重を乗じて，個体当たりの炭素および窒素蓄積量を算出した．

2．結果

(1)炭素含有率の推移

2000 年ポット栽培個体の登熟期間中の葉身，稈＋葉鞘および穂の炭素含有率および窒素含有率の推移を図 2-3-1 に示す．葉身の炭素含有率は，FS1は 44 ～ 46%，藤坂5号は 42 ～ 45%の間で推移し，登熟期間を通して大きな変化がなかった．稈＋葉鞘の炭素含有率は，FS1は 40 ～ 44%，藤坂5号は 38 ～ 42%の範囲内で推移し，登熟期間を通じて漸減したが，出穂期を除きFS1の含有率は藤坂5号より高く推移した．出穂期の穂の炭素含有率は両系統とも 46%から登熟期間を通して低下し，成熟期にはFS1は 42%，藤坂5号 44%であった(図 2-3-1A)．

(2)窒素含有率の推移

出穂期の葉身の窒素含有率は，FS1が 2.5%，藤坂5号が 2.7%であり，登熟期間を通して低下した．出穂後 14 日まで藤坂5号の窒素含有率はFS1よりも高いが，その後，藤坂5号では急激に低下したため，成熟期ではFS1が 1.8%と藤坂5号の 1.4%よりも高かった．稈＋葉鞘の窒素含有率は登熟期間を通じて低下し，FS1の窒素含有率は出穂期 0.6%から成熟期 0.3%になった．藤坂5号では出穂期 0.7%，成熟期 0.4%とFS1より高かった．藤坂5号の穂の窒素含有率は出

穂後 14 日にかけて低下したが，それ以後はあまり変化せず，成熟期 1.2%であった．FS1では出穂後 14 日から窒素含有率が低下し，成熟期は 0.8%であり，登熟期間を通して藤坂5号がFS1を上回った(図 2-3-1B)．

(3)炭素蓄積量の推移

器官別炭素蓄積量の推移を図 2-3-2 に示す．個体当たり炭素蓄積量は，藤坂5号では出穂期 17.4 g から出穂後 42 日 24.7 g，FS1では 20.7 g から 32.1 g となった(図 2-3-2A)．穂の炭素蓄積量は，藤坂5号では出穂期 1.8 g から出穂後 21 日にかけて急激に増加し，成熟期には 10.2 g に増加したのに対し，FS1ではほとんど増加しなかった(図 2-3-2B)．成熟期における穂の炭素分配割合は，FS1が 9%，藤坂5号が 41%であった．稈＋葉鞘の炭素蓄積量は，藤坂5号では出穂後 7 日以後，減少し，出穂後 21 日から成熟期までほぼ一定に推移し，成熟期は 7.9 g であった．FS1では出穂後 28 日まで増加して 18.5 g となり，その後低下し，成熟期は 13.6 g であった(図 2-3-2C)．稈＋葉鞘への炭素分配割合は，FS1では出穂後 7～28 日は 60%以上を占めていたが，成熟期には 42%に低下した．藤坂5号では，出穂後 7 日まで 50%以上を占めていたが，成熟期には 32%であった．FS1の遅発分げつの炭素蓄積量は 8.2 g で(図 2-3-2D)，炭素分配割合は 25%を占めた．葉身の蓄積量は低下するが，登熟後期はFS1の方が藤坂5号より多く推移した(図 2-3-2E)．根の炭素蓄積量は，FS1が藤坂5号より大きい傾向があり，出穂後 21 日までは系統間に有意差はなかったが，出穂後 21～28 日にかけて，FS1の炭素蓄積量が増加したため，その後は有意差があった(図 2-3-2F)．出穂後 42 日における根の炭素分配割合はFS1では 11%，藤坂5号では 7%であった．

(4)窒素蓄積量の推移

2000 年ポット栽培試験の器官別窒素蓄積量の推移を図 2-3-3 に示す．個体当たりの窒素蓄積量は，藤坂5号は 0.46 ～ 0.50 g，FS1は 0.44 ～ 0.49 g の間で登熟期間を通じてほぼ一定に推移し，系統間に有意差はみられなかった(図 2-3-3A)．穂の窒素蓄積量は，藤坂5号では出穂期 0.05 g から出穂後 42 日に 0.28 g まで増加し，窒素分配割合は，出穂期 11%から大きく増大し出穂 21 日以降は 50%以上となったが，FS1では 0.05 g ～ 0.07 g で，窒素分配割合は 12 ～ 14%とほぼ一定に推移した(図 2-3-3B)．稈＋葉鞘の窒素蓄積量は，藤坂5号は出穂後 7～14 日にかけて減少し，出穂後 21 日以後は 0.08 ～ 0.09 g，窒素分配割合は 17 ～ 31%で推移した．FS1では出穂後 14 日まで増加し，出穂後 14～28 日にかけては 0.20 ～ 0.21 g，窒素分配割合は 21 ～ 43%で推移したが，その後低下した(図 2-3-3C)．FS1の遅発分げつの窒素蓄積量は成熟期に 0.14 g となり(図 2-3-3D)，窒素分配割合は 32%を占めた．葉身の窒素蓄積

量は，藤坂5号では出穂期 0.24 g(窒素分配割合 49%)から急激に低下し，出穂 21 日以後は 0.08 ～ 0.04 g(同 16 ～ 7%)で推移した．FS1では出穂期 0.18 g(同 40%)から緩やかに低下し，出穂 21 日以後 0.12 ～0.6 g(同 25 ～ 13%)で推移した(図 2-3-3E)．根の窒素蓄積量は，藤坂5号は減少する傾向にあったが，FS1は出穂後 14 日から 21 日にかけてわずかに増加し(図 2-3-3F)，出穂後 42 日の根の窒素分配割合は藤坂5号 7%に対して，FS1は 13%であった．

(5)CN 比

葉身，稈＋葉鞘および穂の CN 比の推移を図 2-3-4 に示す．葉身の CN 比は，FS1では 18 ～27，藤坂5号では 17 ～ 32 の範囲内で推移し，出穂後 21 日以降は藤坂5号がFS1を上回った．両系統とも稈＋葉鞘の CN 比は増加するが，とくに，FS1の出穂後 28 日以降の増加が顕著であった．穂の CN 比は，登熟期間を通じてFS1では 41 ～ 53，藤坂5号では 34 ～38 の範囲で推移した．

3．考察

イネの登熟過程において，デンプン・糖類等の有機成分および窒素・リン酸等の無機成分が登熟の進行に伴って穂に集積され，その結果として葉身の枯死や根の機能衰退が促進される(Mae and Ohira 1981)．そのため穂のシンク機能の喪失は，出穂後のイネの生理に大きな影響を与えると考えられる．

藤坂5号では，稈および葉鞘の炭素蓄積量が減少し，穂の炭素蓄積量が増加するのに対して，FS1の稈および葉鞘の炭素蓄積量は，出穂期以降著しく増加したことから，登熟期間中の光合成産物および出穂期までの貯蔵物質は，稈と葉鞘中に留まったと考えられる．また，登熟後期におけるFS1の根の炭素蓄積量は，藤坂5号のおよそ 2 倍になったので，FS1では根へも炭水化物が転流したと考えられる．

FS1の乾物重は藤坂5号より大きく推移していたために，個体当たり窒素含有率は相対的に低下した．しかし，FS1の葉身の窒素含有率の低下は藤坂5号よりも緩やかであった．イネにおける開花期の穂除去処理が成熟期の葉身のタンパク質量を高めることから(Nakano ら 1995)，FS1においても葉身内の窒素化合物が登熟後期まで維持されたと考えられる．穂の窒素含有率は，登熟期間を通じて藤坂5号がFS1よりも高かった．これは藤坂5号の穂では登熟が進行した結果，子実内でタンパク質が合成され，蓄積が進んだことを示している．

FS1の稈＋葉鞘の CN 比は他の部位と比較して高い値を示し，登熟後期に顕著になった．これはFS1の稈+葉鞘の窒素含有率が，出穂後 28 日以降急激に低下しているためで，遅発分げつへ

の窒素の転流を示していると考えられる.

個体当たりの窒素蓄積量は, 両系統とも登熟期間を通じてほぼ一定に推移した. これは出穂期までに土壌中の窒素が利用され尽くし, 根からの新たな窒素吸収が制約されたことが原因と考えられる. ポットに充填した培土中の窒素含有量と化成肥料の追肥量から 1 ポット当たりの窒素供給量を計算すると 1.22 g であるが, 1 ポット植物 2 個体が出穂期までに吸収した窒素量は本実験結果から約 1 g と計算され, 窒素吸収率は約 82%となる. 栽培中は常時湛水条件で栽培したので脱窒など窒素損失もあったと考えられ, 実際の窒素吸収率はこれを上回ると推測できる. ポット栽培により根の成長はかなり制限を受けていたことも推測され, イネが吸収できる窒素量はかなり制約を受けていたことが推定される.

一般に穂に蓄積する窒素の約 70 ～ 80%は他器官から穂に転流する窒素であり, このうち約6割が葉身から, 4 割が稈と葉鞘から移動する(Mae 1997). 藤坂5号の葉身および稈＋葉鞘の窒素蓄積量は登熟の進行とともに減少しているため, 葉身および稈＋葉鞘の窒素は穂に転流したと考えられる. FS1の葉身の窒素蓄積量は低下しているが, 藤坂5号と比較して低下程度は緩やかであった. FS1では葉身の窒素蓄積量の減少とともに稈＋葉鞘の窒素蓄積量が増加しているため, 葉身の窒素が稈＋葉鞘に保持され, 最終的には遅発分げつに窒素が分配されたと考えた. しかし, FS1では穂の代わりに稈, 葉鞘, 遅発分げつ, 根の窒素量が増加するが, これらを合計しても藤坂5号の穂の集積量に及ばないことがわかった.

以上のように, 子実がシンクとして機能しないFS1は, 対照系統の藤坂5号とは異なる炭素および窒素の蓄積経過を示した. 村山ら(1957b)による除穂実験では, 稈, 葉鞘, 根に還元糖, 非還元糖, デンプンなどの炭水化物が蓄積することが報告されている. 藤坂5号では葉身および稈＋葉鞘から登熟の進行とともに窒素が流出し, また, 登熟後期には根からも転流がみられ, これらの部位から転流した窒素は穂に集積した. FS1でも葉身の窒素蓄積量は減少したが, その程度は藤坂5号より緩やかで, 他部位の増加, とくに遅発分げつの成長がみられた. これは稈に炭素および窒素が蓄積したことが, 遅発分げつの出現を促進し, また, これらの遅発分げつの成長が炭素および窒素の集積を促進したと考えられる. しかし, 遅発分げつの出現には, 頂芽優勢や植物ホルモンとの関係も考えられ(高橋 1994), さらに研究が必要である.

藤坂5号の各部位からの窒素および炭水化物の流出は, その生理機能を減退させると推測でき, 藤坂5号の葉身の枯死が早く, 根量も登熟後期に減少した. FS1では出穂後は炭水化物や窒素が稈, 葉鞘, 根, 遅発分げつに分配され, その結果, 葉身の枯死を抑制し, 根の機能が維持され, 乾物生産の増大につながると考えた.

第4節　根重および茎基部からの出液速度

第1節における乾物分配の解析から，穂がシンクとして機能しない雌性不稔系統FS1では光合成産物が根に分配されることが明らかになった．そこで本節では，物質生産と根の成長との関係を明らかにするために，2000 年ポット栽培および 2004 年水田栽培試験の根重の推移を比較する．また，茎基部からの出液速度を測定し，出液中のサイトカイニン濃度を定量する．.

1．材料および方法

第1節の 2000 年ポット栽培実験および 2004 年水田栽培実験の，FS1と藤坂5号の根乾物重を比較するとともに，出液速度および出液中のサイトカイニン濃度を測定した．

(1)茎基部からの出液速度の測定

2000 年ポット栽培の出穂期(0DAH)から 7 日ごとに成熟期(42DAH)まで，FS1と藤坂5号のそれぞれ 2 ポット 4 個体を選んで，茎基部からの出液速度を測定した．出液採取は測定日の午前 8 時から 10 時まで行った．地上部を土壌面から約 5 cm の高さで切断し，切断面に重量を測定した脱脂綿を載せてプラスチックフィルムをかぶせ，2時間後に脱脂綿を回収して重量を測定した．2時間の重量増加量を茎基部からの出液量として出液速度を算出した(森田・阿部 1999a)．

2004 年水田栽培では，出穂期(0DAH)から 10 日ごとに 50 日後(50DAH)まで，各反復5個体について，ポット栽培と同様の方法により出液速度を測定した．

(2)サイトカイニンの生物検定

2004 年出液試料のサイトカイニン濃度を生物検定法により定量した．出液量測定後の脱脂綿に重量の約4倍量の 80%エタノールを加え，吸引ろ過により出液を抽出した．抽出液はロータリーエバポレータにより減圧蒸留して水溶性残渣とした．水溶性残渣をろ紙でろ過した後，Sep-pak C18 Cartridge に流し，蒸留水 2 ml で洗った後に 40%メタノール 20 ml でサイトカイニンを溶出させた．溶出液はロータリーエバポレータで減圧濃縮し，水溶性残渣を生物検定に供した．

生物検定にはアマランサス(*Amaranthus caudatus* L.)を用いた(Biddington and Thomas 1973)．アマランサス種子約 0.2 gを1%寒天培地 50 mlを入れた腰高シャーレに播き，27℃に設定したインキュベータ内で3日間培養した．3 cmプラスチックシャーレにろ紙を2枚敷き，チロシン 2 mg ml^{-1} を含む 1/37.5M リン酸緩衝液 0.5 mlと検定試料 0.5 mlを含ませ，そこに種皮を外したアマランサスの子葉および上胚軸 10 個を置いた．検量線作成のために検定試料の代りにサイトカイニン標準溶液としてベンジルアミノプリン(BA)を使用して濃度 10^{-5}, 10^{-6}, 10^{-7}, 10^{-8} Mに調整した溶液を

用いた．アマランサスを置いたシャーレは 27℃に設定したインキュベータ内に置いた．20 時間後，アマランサスを 1 mlプラスチックチューブに回収し，蒸留水 1 mlを入れて，凍結と解凍を2回繰り返した．サイトカイニン濃度に比例してアマランサスの色素（βシアニン）含量が増加するので，分光光度計（SmartSpec 3000，バイオラッド）により，色素抽出液の波長 542 nmと 620 nmの吸光度の差から色素量を決定し，標準溶液の検量線から検定試料のサイトカイニン濃度を定量した．

2．結果

（1）根乾物重の推移

2000 年ポット栽培では，登熟期間を通じて藤坂5号の根重はやや減少したのに対して，FS1の根重はわずかではあるが増加し，成熟期には藤坂5号の 3.9 g に対して，FS1の根重は 8.1 g と約 2 倍になった（図 2-1-1F）．根の乾物分配率は出穂後 28 日以降，FS1の方が高く推移した．

2004 年水田栽培でも出穂 20 日以降，FS1の方が藤坂5号より根重が大きかった（図 2-1-2F）．出穂後 40 日の乾物分配率はFS1が 5.4%，藤坂5号が 4.5%であった．

（2）出液速度の推移

2000 年ポット栽培の個体および根重当たりの出液速度の推移を図 2-4-1に示す．個体当たり出液速度は両系統とも出穂以降低下した．出穂後 14 日までは系統間差はなかったが，それ以後は，FS1の出液速度が高く維持されていた（図 2-4-1A）．根重当たりに換算した出液速度には系統間差はみられなかった（図 2-4-1B）．

2004 年水田栽培の出穂後の個体および根重当たりの出液速度の推移を図 2-4-2 に示す．ポット栽培個体と異なり，出液速度の低下程度は穏やかであったが，個体当たり出液速度はFS1の方が藤坂5号よりもやや高く推移した（図 2-4-2A）．しかし，根乾物重当たり出液速度には明確な系統間はみられなかった（図 2-4-2B）．

（3）出液中サイトカイニン濃度

出液中のサイトカイニン濃度の推移を比較すると（表 2-4-1），出穂期と出穂後 40 日の測定を除いては，FS1が藤坂5号よりも高く推移した．さらにFS1では藤坂5号が枯死した出穂後 50 日でもサイトカイニンが検出された．

3．考察

雌性不稔系統FS1では登熟期間中の根乾物重の増加が認められ，イネでは穂がシンクとして機能しないことの代替器官として，根もシンクの一部の役割を担っていることが確認された．

出液速度は根の活力の指標として用いられ(山口ら 1995), 根の活力と葉身の老化との間には関係が認められている(延・太田 1973). 出液速度は穂ばらみ期を最高として, 出穂期以降急激に低下する(折谷 1990). 水田で栽培した水稲の出穂後の出液速度の推移でも同じ傾向がみられるとともに, 穂を切除すると出液速度の低下が減少する(森田・阿部 1999b). 本研究では, 個体当たり出液速度は登熟後半には藤坂5号よりFS1の方が高く維持されるが, 根重当たり出液速度には明確な差はみられなかった. これらのことから個体当たり出液速度の系統間差は, 根量の差によると推察される.

出液中サイトカイニン濃度は藤坂5号よりFS1の方が高い傾向がみられた. サイトカイニンは根から地上部に送られて葉の老化抑制に寄与するといわれている(折谷 1990, Soejima ら 1995). また, 登熟期間中の出液速度は光合成速度に関係しているとされる(黒田・玖村 1990a). 多数の水稲品種を調査した実験で登熟期間中の出液速度の減少率は葉色の低下と有意な相関があると報告されている(楠谷ら 2000). 多収性品種では根の発達が吸水能力を高め, 光合成速度を高く維持しているという報告もある(蒋ら 1988). FS1の個体当たり出液速度は藤坂5号よりも高く維持され, 出液中のサイトカイニン濃度も高い傾向があった. また, 第2節で登熟後期の光合成速度と SPAD 値の相関が高いことが確認されていることから, FS1では地上部へ送られるサイトカイニン量が多く, 葉身の老化抑制に寄与していることがうかがわれる. イネの物質生産にとって根の活性維持・量的拡大は重要である(玖村 1990). FS1で観測された根重の増加は, 出液速度やサイトカイニン量の増加を通して登熟期間中の物質生産の増加に寄与していると考えられる.

第5節　穂切除が物質生産と分配に及ぼす影響

植物の物質生産に関する研究では穂などのシンク器官を除去することで，シンク・ソース関係の変化が物質生産に及ぼす影響が解析されてきた．第5節では，雌性不稔系統FS1の穂を除去し，対照品種の藤坂5号と比較することにより，シンク器官としての穂の存在とシンク機能それぞれの物質生産への影響を解析する．

1．材料および方法

(1)栽培および処理

雌性不稔系統FS1と藤坂5号を供試して，2005 年と 2006 年に実験を実施した．

4 月中旬に水稲用育苗培土(くみあい粒状培土K)を充填したポット苗用株播き育苗箱に 1 区画 1 粒づつ播種し，ビニルハウス内で育苗した．5 月中旬に 6 葉苗を栽植密度 22.2 株m^{-2}(30 cm × 15 cm)，1株1本植えで本田に移植した．基肥として代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安 800)でN 5 g m^{-2}，P_2O_5 12 g m^{-2}，K_2O 12 g m^{-2}を施用し，硫安(N21%)を分げつ期(N 2 g m^{-2})と幼穂形成期(N 3 g m^{-2})に追肥した．穂切除区と対照区を設定し，穂切除区では穂揃期にすべての穂を穂首節で切除した．2005 年は1区当たり 7 m^2の2反復，2006 年は1区当たり 8 m^2の3反復で実験を行った．

(2)乾物重および出液速度の測定

出穂期(0 DAH)から 10 日ごとに完熟期(出穂後 50 日，50 DAH)まで乾物重測定を行った．調査に先立って各反復 9 ないし 12 個体の穂数と稈長を調査し，穂数が平均値に近い 3 ないし 5 個体を乾物重測定用に採取した．採取した個体はよく洗浄し根を除去して穂，葉身，稈＋葉鞘，枯葉および遅発分げつに分別した．各部位は個体ごとに袋に入れて通風乾燥機で 105℃で2時間，80℃で4日間乾燥させ，重量を測定した．2005 年は各測定時に各ブロックの残り個体のうち穂数が中庸に近い残り 4 個体について，第4節に記述した森田・阿部(1991a)の方法により午前 8 時から 10 時まで茎基部からの出液速度を測定した．

(3)成長解析

部位別乾物重データから第1節(36 頁参照)と同様に各成長関数を計算した．

(4)光合成速度測定

2006 年に水田栽培用に育苗した苗を水田移植と同日に 1/5000a ワグナーポットに移植した．ポットには育苗培土(くみあい粒状培土 K)1.5kg と赤玉土 1.0kg を混合したものを充填した．ポットは

12 個準備し，1ポット当たりFS1と藤坂5号を1個体ずつ移植した．生育期間中はコンテナに 2 ポットずつ入れて湛水状態とした．追肥として化成肥料(N:P:K=14:14:14)を 6 月 20 日に 3 g，7 月 7 日に 5 g を各ポットに施用した．穂を切除する穂切除区 6 ポットと対照区 6 ポットを光合成速度の測定に供した．

出穂はポット間でばらついたが，藤坂5号は 7 月 22 日，FS1は 8 月 1 日を出穂期（0DAH）として測定を開始した．出穂は個体内でもばらついていたので，各個体の主稈およびそれに出穂の近い茎を選び，個体あたり 1 ないし 2 本の茎の止葉および第2葉の光合成速度および気孔コンダクタンスを測定した．測定は携帯型光合成蒸散測定システム（LI-6400，LI-COR社）を用いて，第2節と同様の方法で行った（39 頁参照）．光強度（光合成有効放射量）は，止葉は 1400 μmol m^{-2} s^{-1}，第2葉は 1200 μmol m^{-2} s^{-1}とした．光合成測定後，SPAD値を葉色計により測定した．

出穂期（0DAH）の光合成測定後，穂切除区のポットは，穂を穂首節で切除した．同じ葉について，出穂期調査の翌日（1DAH），4 日後（4DAH），10 日後（10DAH），20 日後（20DAH），30 日後（30DAH）および 40 日後（40DAH）に光合成速度ならびに関連形質を測定した．

水田栽培個体についても，対照区と穂切除区の1反復から 10 個体を選び，同様の方法で 0DAH 0 から 40DAH までの止葉および第2葉の光合成速度および関連形質を測定した．

（5）非構造性炭水化物の定量

2005 年に採取した部位別乾物試料について，乾物重秤量後の試料をサイクロンサンプルミル（SFC-F1，UDY 社）を用いて粉砕し，非構造性炭水化物（グルコース，フルクトース，スクロース，デンプン）の定量を行った．

粉砕試料約 20 mg を 1 ml プラスチックチューブにとり，80％エタノールを加え，70℃で 1 時間処理後，遠心分離（5000 rpm，4 ℃，10 分間）を 3 回行い，集めた上澄みを遊離糖（グルコース，フルクトース，スクロース）の分析試料とした．

遊離糖を抽出した残渣に 0.2 N KOH/100 mM エタノール溶液 0.6ml を加え，95℃で 2 時間処理した．3 M 酢酸緩衝液（pH 4.4）とグルコアミラーゼを加え，60℃で 2 時間処理した．遠心分離（10000 rpm，4 ℃，10 分間）を 2 回行い，集めた上澄みに 1 M KOH を加えて，デンプンの分析試料とした．

分析試料中のグルコース，フルクトースおよびスクロースの定量は酵素法（Bergmeyer and Bernt 1974）により行い，デンプンはグルコース換算で表示した．遊離糖とデンプンを合計したものを非構造性炭水化物とした．

（6）窒素蓄積量の定量

非構造性炭水化物含有量を測定した同じ粉砕試料について，窒素含有率を測定し，器官別窒素蓄積量を定量した．窒素含有率の測定および蓄積量の計算は第3節と同じである(49 頁参照)．

2．結果

(1)穂の有無が乾物生産と分配に及ぼす影響

対照区と穂切除区のFS1と藤坂5号の草姿を図 2-5-1 に示す．2005 年のFS1の出穂日は 7 月 28 日で藤坂5号の 7 月 23 日より 5 日遅かった．出穂期のFS1と藤坂5号の稈長および穂数は 73 cm と 74 cm，11.7 本と 10.9 本であった．2006 年はFS1の出穂日は 7 月 29 日で藤坂5号の 7 月 20 日より 9 日遅かった．

出穂後の乾物重の推移を図 2-5-2(2005 年)および図 2-5-3(2006 年)に示す．2005 年は藤坂5号は対照区・穂切除区とも 40DAH に最大になり，50DAH には倒伏によりやや減少した(図 2-5-2D)．穂切除区では 10DAH 以降の茎重減少はみられず，20DAH 以降は遅発分げつ重が増加した(図 2-5-2E)．FS1では対照区・穂切除区ともに 50DAH に全乾物重が最大となり，DAH20 以降は遅発分げつが増加した(図 2-5-2A および B)．個体当たり最大乾物重には系統間および処理間とも有意差はなかった．2006 年は全乾物重の増加傾向にはやや違いがあったが，器官別の分配は 2005 年とほぼ同じで，穂切除によって藤坂5号でも遅発分げつ重が増加した(図 2-5-3E)．FS1，藤坂5号ともに全乾物重には処理間に有意差はなかった．器官別にはFS1では遅発分げつ重は穂切除区が対照区より大きく，藤坂5号では穂切除により遅発分げつが増加するとともに，稈＋葉鞘の乾物重も有意に増加した．

登熟期間中の成長関数を図 2-5-4(2005 年)および図 2-5-5(2006 年)に示す．2005 年は個体群成長速度は両系統とも 0-10DAH では対照区より穂切除区がやや低く，10-20DAH と 30-40DAH では穂切除区の方が高い傾向があった．相対成長率と純同化率の変化も同様であった．葉重比は穂切除区の方が高い傾向にあった．2006 年はFS1では主な成長関数には処理間に明瞭な差はなかったが，藤坂5号では個体群成長速度および純同化率は，0-10DAH では対照区より穂切除区がやや低く，20DAH 以降は穂切除区で高い傾向がみられた．

(2)穂の有無が光合成に及ぼす影響

FS1と藤坂5号の出穂期以降の光合成速度の推移を図 2-5-6 に示す．水田栽培個体では光合成速度の変動が大きかった(図 2-5-6B)．ポット栽培個体では両系統とも出穂後は光合成速度は低下するが，穂切除区と対照区の間には出穂 1 日後(1DAH)，4 日後(4DAH)および 10 日後(10DAH)まで差はみられなかった(図 2-5-6A)．FS1では，止葉の光合成速度は 30DAH まで切

除区・対照区ともほぼ同じ値で推移した．藤坂5号では，20DAH 以降は止葉，第2葉とも穂切除区が対照区よりも高く推移した．

SPAD 値の推移を図 2-5-7 に示す． SPAD 値は，FS1では穂切除区と対照区でほぼ同様に推移するのに対して，藤坂5号では対照区は急速に低下するが，穂切除区はFS1と同様に推移した．両系統とも気孔コンダクタンスには，処理区間に大きな差はみられなかった（データ省略）．

(3)穂の有無が出液速度に及ぼす影響

出穂後の出液速度の変動には系統間に差があったが，FS1では，処理区間に差はなく推移し，藤坂5号では，穂切除区の方が対照区より高く推移した（図 2-5-8）．

(4)遅発分げつの成長

遅発分げつの成長経過として個体当たり遅発分げつの数と乾物重および遅発分げつ1本当たり乾物重の推移を図 2-5-9 に示す．藤坂5号の対照区では，遅発分げつは成熟期になってわずかに観察されるだけだが，穂切除区ではFS1と同様に遅発分げつが出現した．FS1では両区とも 20DAH から遅発分げつが観察されるが，50DAH では穂切除区の方が遅発分げつ重が大きくなった．

(5)非構造性炭水化物含量の比較

成熟期（40DAH）における地上部の非構造性炭水化物蓄積量を図 2-5-10 に示す．藤坂5号の対照区は，デンプンが穂に，糖類（グルコース，フルクトース，スクロースの合計）が稈＋葉鞘に多く蓄積し，非構造性炭水化物蓄積量は穂切除区よりも多かった．FS1は対照区，穂切除区ともに稈＋葉鞘と遅発分げつが貯蔵器官となり，非構造性炭水化物蓄積量に処理間差はなかった．

(6)窒素蓄積量の比較

成熟期（40DAH）における地上部の窒素蓄積量を図 2-5-11 に示す．藤坂5号の対照区では穂が最も多くの窒素を集積し，全体の蓄積量は 8.9 g m^{-2}であった．これに対して穂切除区は遅発分げつが蓄積を集積したものの全体の蓄積量は 7.6 g m^{-2}であった．FS1の蓄積量は藤坂5号の穂切除区と同等で，対照区 7.9 g m^{-2}，穂切除区 7.6 g m^{-2}であったが，遅発分げつの占める割合は穂切除区の方が高かった．

3．考察

既往の研究では，穂切除によりイネの乾物生産は影響されない（村山ら 1957a,b），増加する（Nakano ら 1995），増加する場合と減少する場合と品種により異なる（趙ら 1981，秋田ら 1996）ことが報告されている．また，穂切除によって止葉の光合成速度が低下する場合（津野・清水 1962），

影響を受けない場合(趙ら 1981, 翁・陳 1991), 高く維持される場合(Nakano ら 1995)が報告されている.

光合成を行う主要な器官は葉身であるが, イネやムギ類の葉鞘や穂, マメ類やナタネの莢など葉緑体を含む器官も光合成を行っている(玖村 1988). イネの穂の光合成は物質生産上, 無視できるとも言われるが(津野 1975), 穂の光合成速度は止葉の約 1/6 にもなり, 群落上位の受光上有利な位置にあることから, ソース器官としての役割も無視できないとの報告もある(石原ら 1990). 一方, 群落上で穂の位置を下げることによって物質生産および収量が向上するという報告(Setter ら 1995,1996)や品種によっては穂による遮光程度が物質生産に及ぼす影響が大きいとされる(齋藤ら 1997). また, 物質生産において炭水化物を集積するために籾が積極的な役割を担っているという報告がある(徐・太田 1982).

イネの穂切除実験では以上のような穂の物質生産上におけるシンク機能以外の役割が無視されるとともに, 切除処理がイネの生理に影響を及ぼすことが考えられる. 本実験では穂切除直後からの光合成速度低下はみられず, 光合成反応には穂切除の影響はなかった. しかし, 穂切除により止葉葉身の光合成速度が低下する報告もあるので(石原ら 1989), 穂切除による物質生産への負の影響についてはさらに検討が必要である.

FS1, 藤坂5号ともに穂切除区と対照区との間に最終的な乾物重に有意差はなかった. しかし, 成長解析により乾物生産過程をみると, 2005 年は両系統とも出穂直後は穂切除区の成長速度がやや低い傾向があった. 止葉および第2葉の光合成速度には穂切除の影響はみられなかったことから, この成長速度の低下は穂の切除により穂の光合成による寄与分が失われたことが原因の一つと推定される. 2005 年の 0-10DAHの個体群成長速度の対照区と穂切除区との差は, FS1は 3.8, 藤坂5号は 6.4 g m^{-2} day^{-1}であった. 石原ら(1990)は1穂当たり光合成速度を 1.35 mg hr^{-1}と報告している. この測定値から個体当たり穂数 10 本, 光合成を活発にしていた時間を 8 時間と仮定して光合成量を推定すると 2.4 g CO_2 m^{-2}になる. しかし, 石原ら(1990)は同時に穂の暗呼吸速度はみかけの光合成速度に匹敵するとしているので, 固定されたCO_2の多くは夜間の暗呼吸により失われると考えられる. したがって, 穂切除による成長速度の低下要因については, 上位葉から下位葉まで含めた葉身の光合成活性を含めた解析が必要である.

一方, 出穂 30 日以降では穂切除区が対照区よりも成長速度が大きい傾向があった. 穂切除区では両系統とも遅発分げつ重の増加が切除した穂重を補っていた. つまり, 切除した穂重分の乾物重は主に遅発分げつ重の増加によって補償されており, 後半の成長速度の差は遅発分げつの成長量の差が反映していると考えられる.

出液速度の推移には系統間に差がみられたが，処理間については，FS1では差がみられないのに対して，藤坂5号では顕著な処理間差があり，穂切除区の出液速度は高く推移した．藤坂5号の穂切除区では，FS1と同様に根への炭水化物の蓄積により，量および活性が維持されたものと推定される．

炭水化物蓄積の動向は，藤坂5号の穂切除区ではFS1と同様に稈および葉鞘にデンプンの蓄積がみられるとともに，遅発分げつにデンプンが蓄積していた．

本実験では，FS1，藤坂5号とも登熟初期には穂切除の影響が成長速度の低下としてみられるものの，登熟後半には遅発分げつ重の増加により全乾物重の処理間差はなくなった．結果として穂の損失と穂のシンク機能のみの喪失では乾物生産量には差がないことが明らかとなったが，成長関数の動向や物質分配にはすべてが有意ではないが処理間の差がみられることから，さらに詳細な研究が必要である．

第6節　要約

穂というイネにおける最大のシンク器官の機能が失われている雌性不稔系統FS1と，その育成の反復親である藤坂5号を材料として，シンク機能喪失が物質生産および分配に及ぼす影響を解析した結果，イネでは子実のシンク機能喪失による乾物生産の減少はないと結論した．器官間の乾物分配を解析すると，FS1では穂の代わりに出穂直後は稈と葉鞘が，出穂3週以降は遅発分げつがシンクとして機能するとともに根への乾物分配も多くなることが明らかとなった．

葉身の光合成速度は出穂以降低下するが，止葉・第2葉とも登熟後期にはFS1の光合成活性が藤坂5号よりも高く維持されていた．光合成速度は気孔コンダクタンスとの相関が高いが，登熟後期には葉身の窒素濃度と関連する SPAD 値との相関が高くなることから，FS1では葉身の老化抑制により光合成活性が維持されると考えられる．また，出穂以降の茎切断面からの出液速度がFS1の方が藤坂5号よりも高く維持されていた．根への乾物分配の増加が出液量の増加を通じて葉身へ送られるサイトカイニン量の増加となり，葉身の老化抑制に寄与していることが推定された．

穂は窒素の大きなシンクでもある．FS1では穂の代わりに稈，葉鞘，遅発分げつ，根の窒素量が増加するが，これらを合計しても藤坂5号の穂の集積量に及ばないことがわかった．子実の窒素のシンクとしての機能が大きく，FS1の稈＋葉鞘，遅発分げつ，根の増加では完全には補償できないことを示している．稈への炭水化物および窒素の蓄積は，遅発分げつの成長を支え，これが新たなシンクになることもFS1の特徴である．

FS1の穂切除により乾物生産量には有意差はみられないことから，シンク機能のみの喪失とシンク器官の喪失が物質生産へ及ぼす影響の差および穂の生産上における役割は小さいものと結論した．しかし，穂切除による乾物重の減少は遅発分げつの増加により補償されており，物質生産過程の差異についてはさらに解析が必要である．

以上の解析により，イネでは子実のシンク機能喪失により出穂直後は稈と葉鞘が，その後は遅発分げつが代りのシンクとなることにより，乾物生産の阻害はないことがわかった．また，窒素が茎葉へ保持されること，および根重増による地上部へ送られるサイトカイニン量の増加が，葉身の老化を抑制し，光合成活性を高く維持していることがわかった．

表 2-1-1　FS1および藤坂5号の成熟期における成長形質

A) 2000年ポット栽培

系統	稈長 cm	穂数	穂長 cm	遅発分げつ数		
				高位節	低位節	合計
FS1	89.7	13.2	20.4	12.5	15.7	28.2
藤坂5号	73.6	14.0	16.5	2.5	1.5	4.0
	**		**	**	**	**

注) 3ポット6個体の平均値, **は系統間に1%水準で有意差があることを示す

B) 2004年水田栽培

系統	稈長 cm	穂数	止葉 SPAD値	遅発分 げつ数
FS1	90.0	10.8	34.6	15.6
藤坂5号	83.1	11.5	22.1	0.0
	**		**	**

注) 2反復の平均値, **は系統間に1%水準で有意差があることを示す.

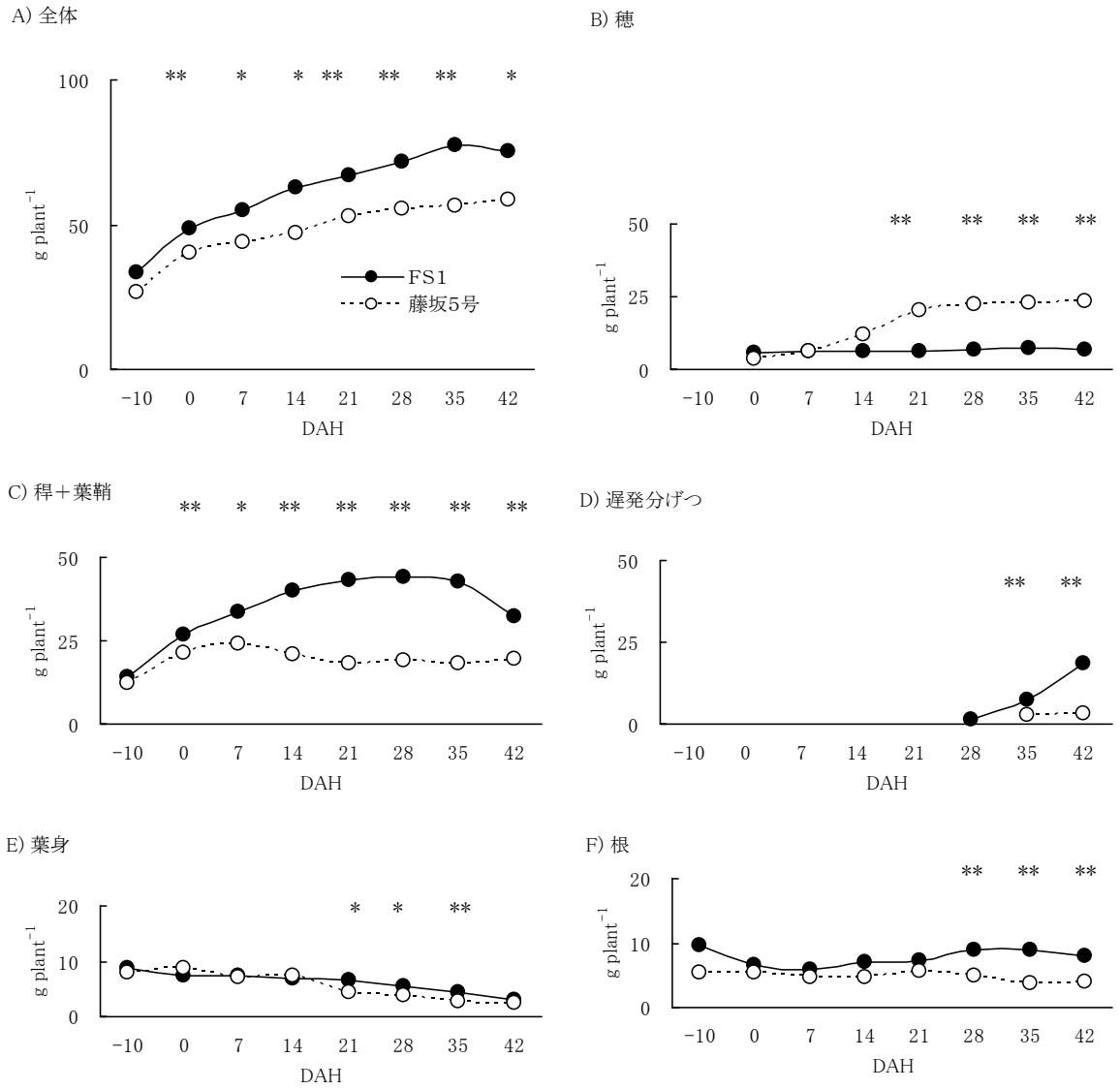


図 2-1-1　FS1および藤坂5号の個体当たり器官別乾物重の推移（2000 年ポット栽培）

*および**は，ポットを反復とした3反復のt検定により 5%および 1%水準で系統間に有意差があることを示す．
DAH：出穂後日数

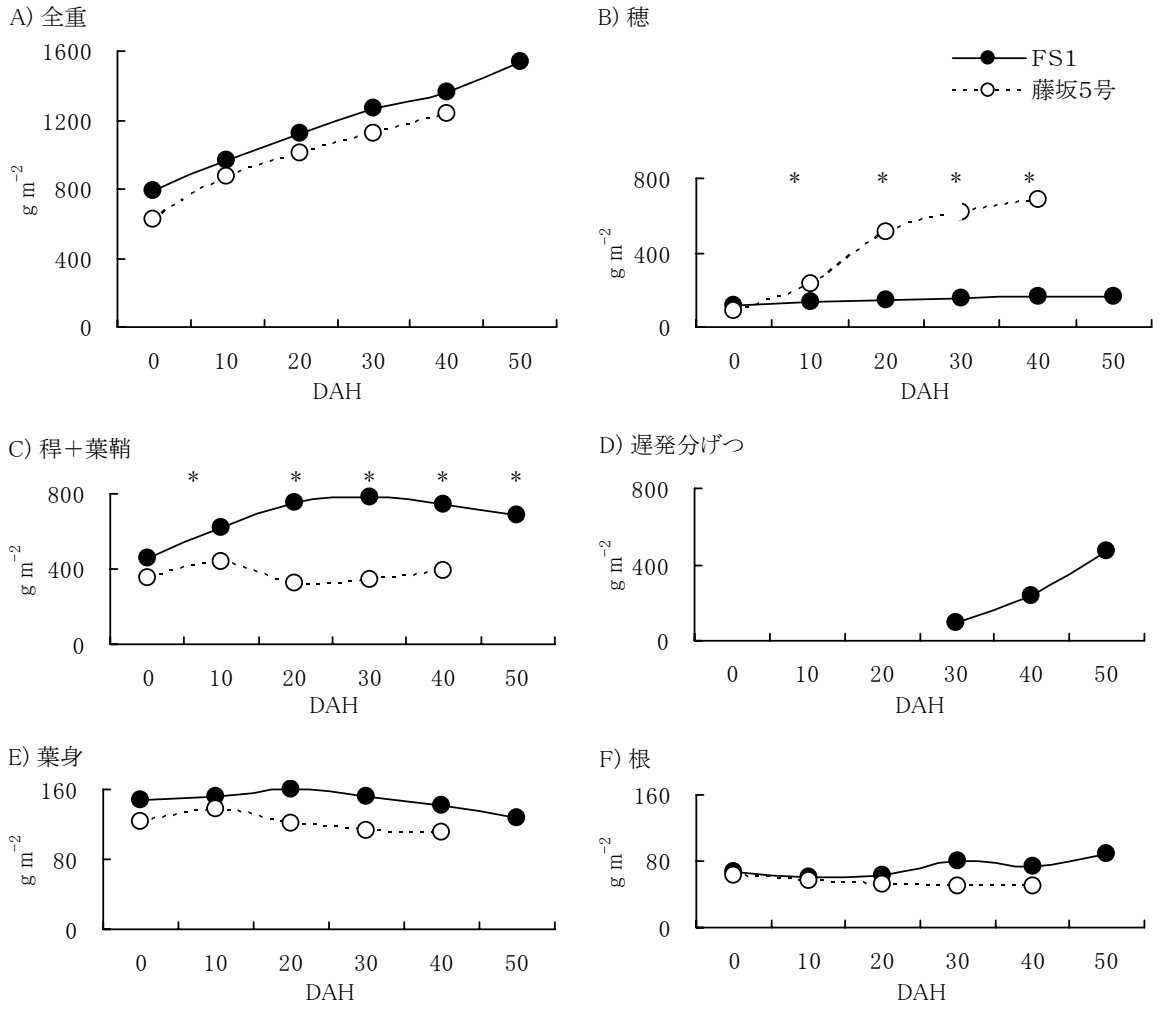


図 2-1-2　FS1および藤坂5号の器官別乾物重の推移(2004 年水田栽培)

＊は, 2 反復の t 検定により系統間に 5%水準で有意差があることを示す.
なお, 藤坂5号は遅発分げつの出現は観察されなかった.
DAH:出穂後日数

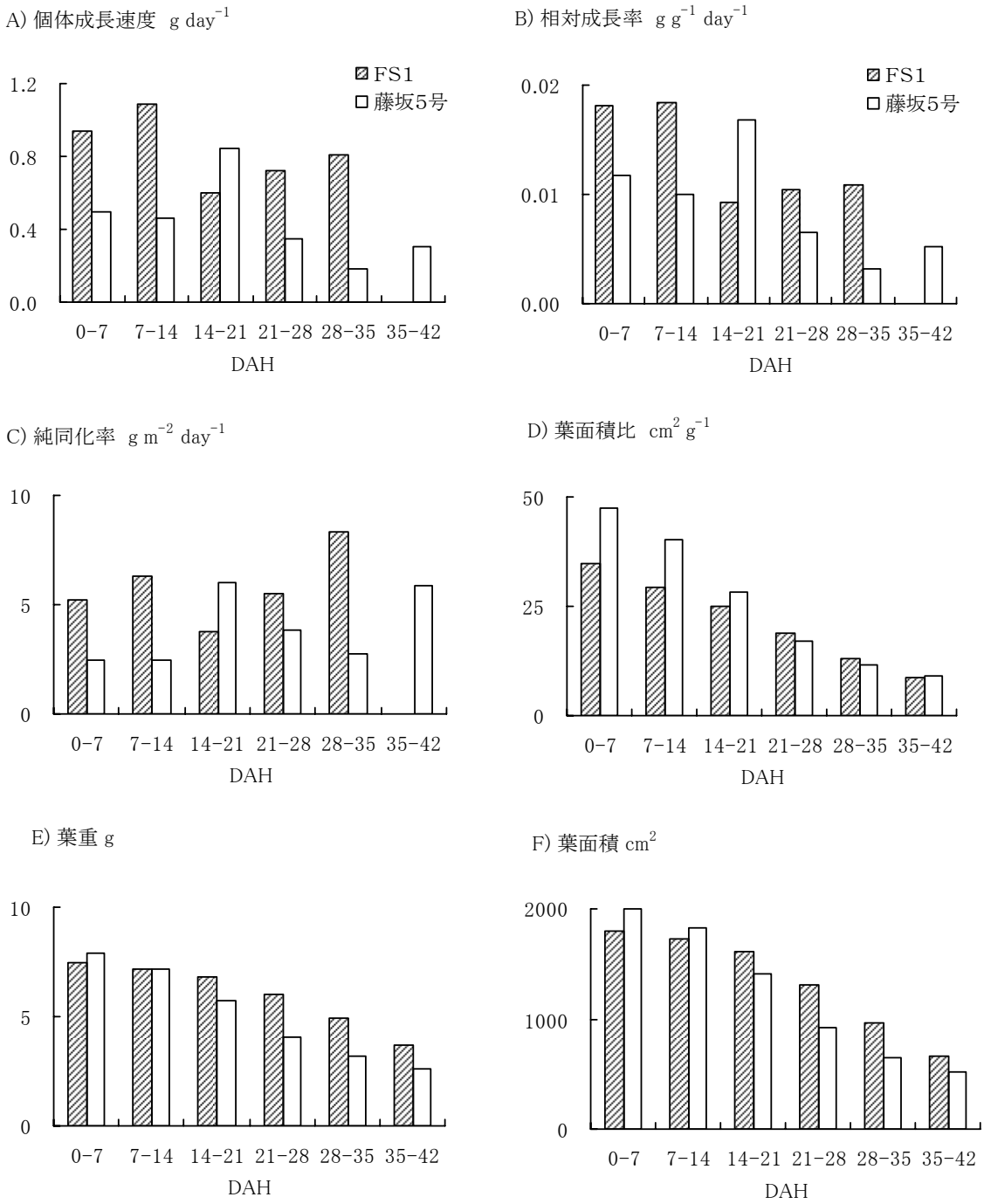


図 2-1-3 FS1および藤坂5号の出穂後の成長関数の推移(2000 年ポット栽培)

DAH:出穂後日数

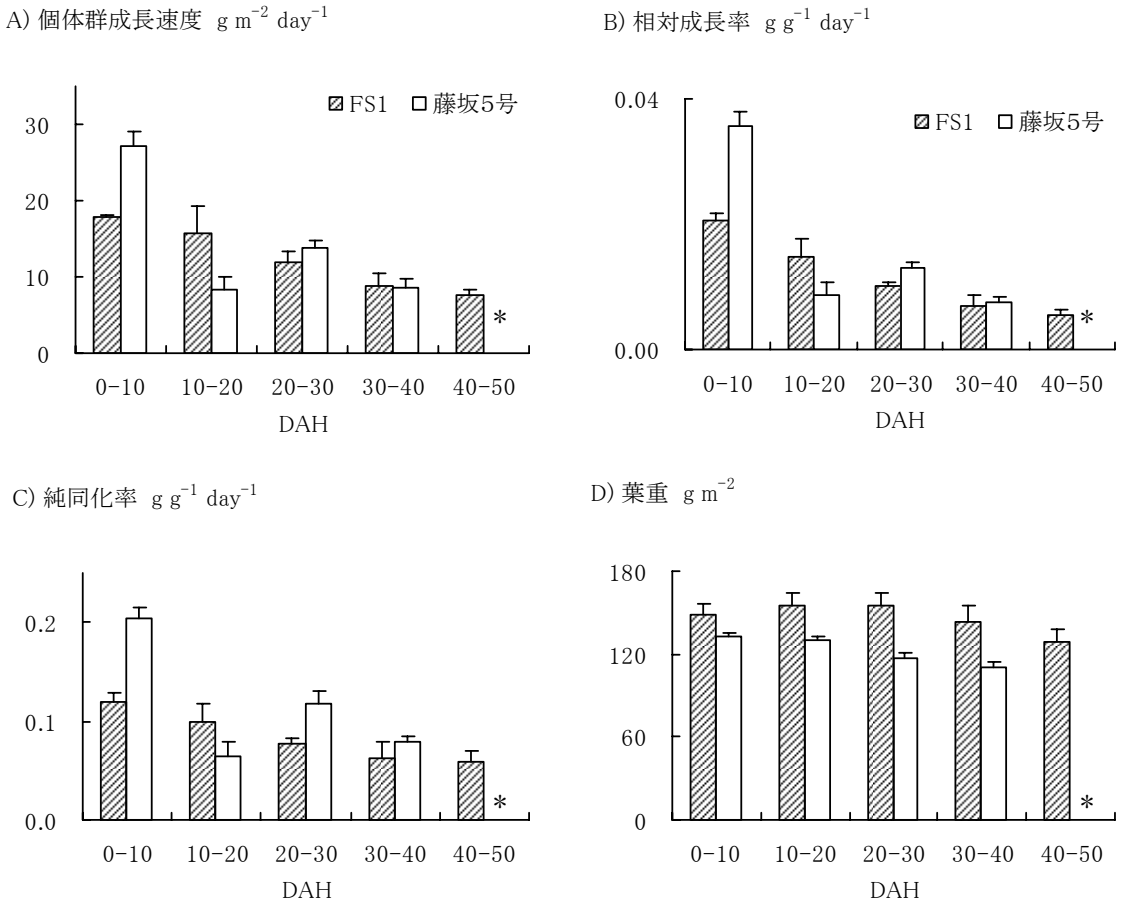


図 2-1-4 FS1および藤坂5号の出穂後の成長関数の推移(2004 年水田栽培)

DAH:出穂後日数, 縦線は2反復の標準誤差
*: DAH40-50 の藤坂5号は枯死のためにデータなし.
純同化率は葉重当たりで示す.

表 2-1-2 ^{13}C処理後に収穫した個体の部位別^{13}C濃度

部位	系統	^{13}C濃度 (Atom excess %, ‰表示)	
		2日＊	23日＊
葉身	FS1	6.1	8.6
	藤坂5号	4.8	6.3
稈＋葉鞘	FS1	9.4	3.5
	藤坂5号	1.9	5.4
枯葉	FS1	1.2	7.6
	藤坂5号	3.5	3.8
穂	FS1	10.3	2.6
	藤坂5号	10.6	14.8
根	FS1	10.1	10.2
	藤坂5号	1.4	6.8
遅発分げつ	FS1	－	13.0
	藤坂5号	－	6.9

2000年ポット栽培2個体の平均値

＊：$^{13}CO_2$処理後の日数

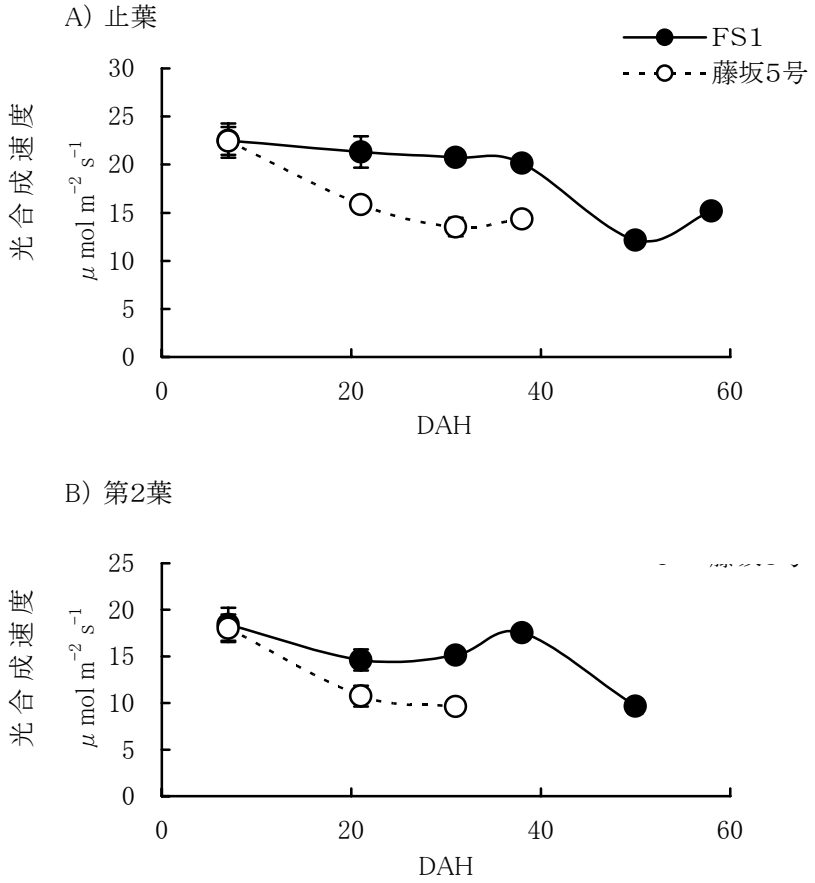


図 2-2-1　FS1および藤坂5号の止葉(A)および第2葉(B)の出穂後の光合成速度の推移

(1999 年水田栽培, 10 個体の平均値, 縦線は標準誤差)
DAH:出穂後日数

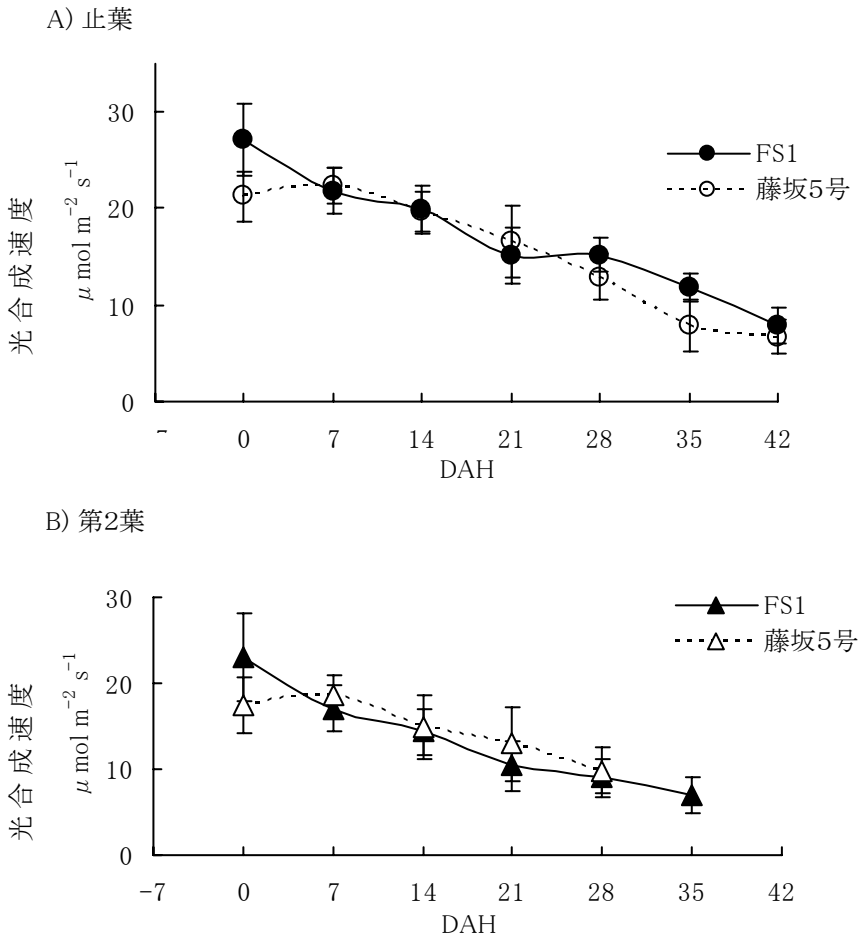
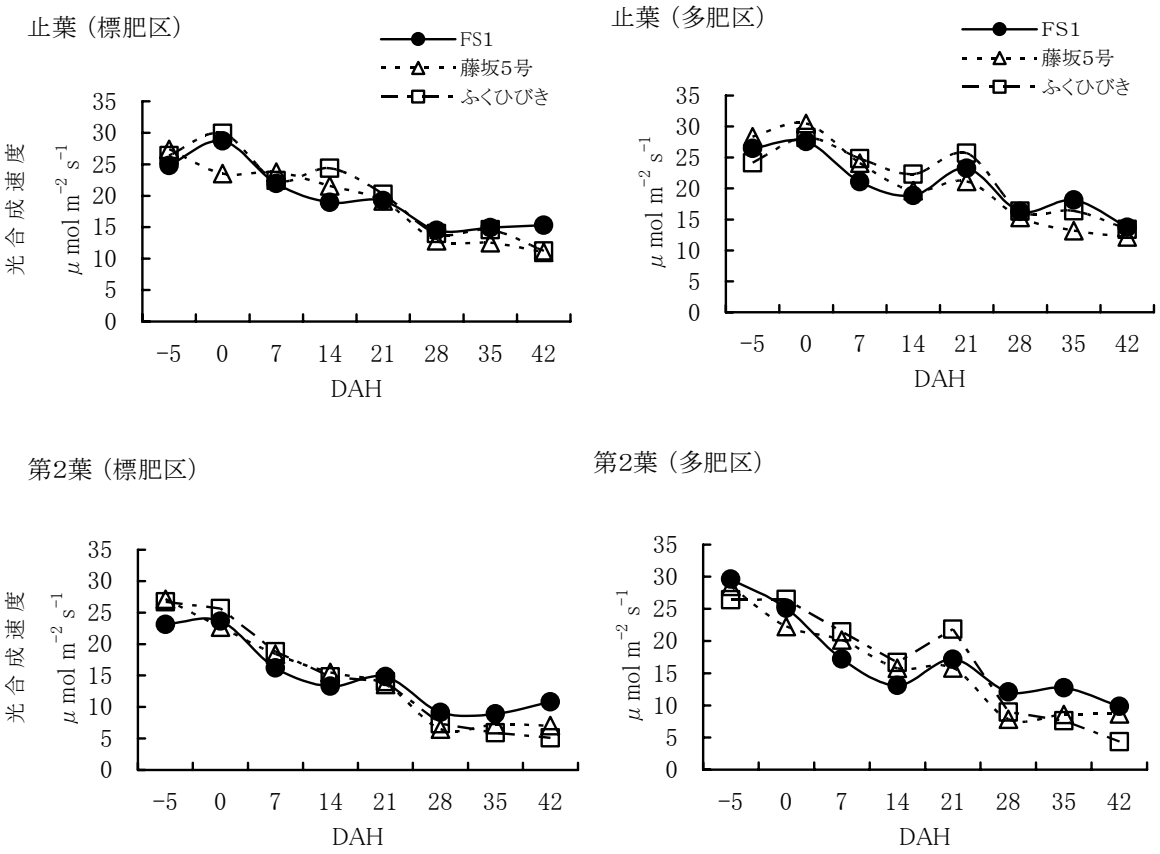


図 2-2-2　FS1および藤坂5号の止葉(A)および第2葉(B)の出穂後の光合成速度の推移

(2000 年ポット栽培, 6 個体の平均値, 縦線は標準誤差)
DAH:出穂後日数



分散分析表

葉位	要因	出穂後日数							
		-5	0	7	14	21	28	35	42
止葉	系統	NS	NS	**	**	**	NS	**	**
	施肥	NS	NS	NS	*	**	**	**	NS
	交互作用	NS	**	**	NS	*	NS	NS	*
第2葉	系統	NS	NS	**	*	*	**	**	**
	施肥	NS	NS	**	NS	**	**	**	NS
	交互作用	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS

*, ** ： それぞれ5%, 1% 有意　　NS： 有意差なし

図 2-2-3 FS1, 藤坂5号およびふくひびきの窒素標肥区および多肥区における出穂後の止葉および第2葉の光合成速度の推移並びに分散分析 （2001 年水田栽培）

DAH:出穂後日数

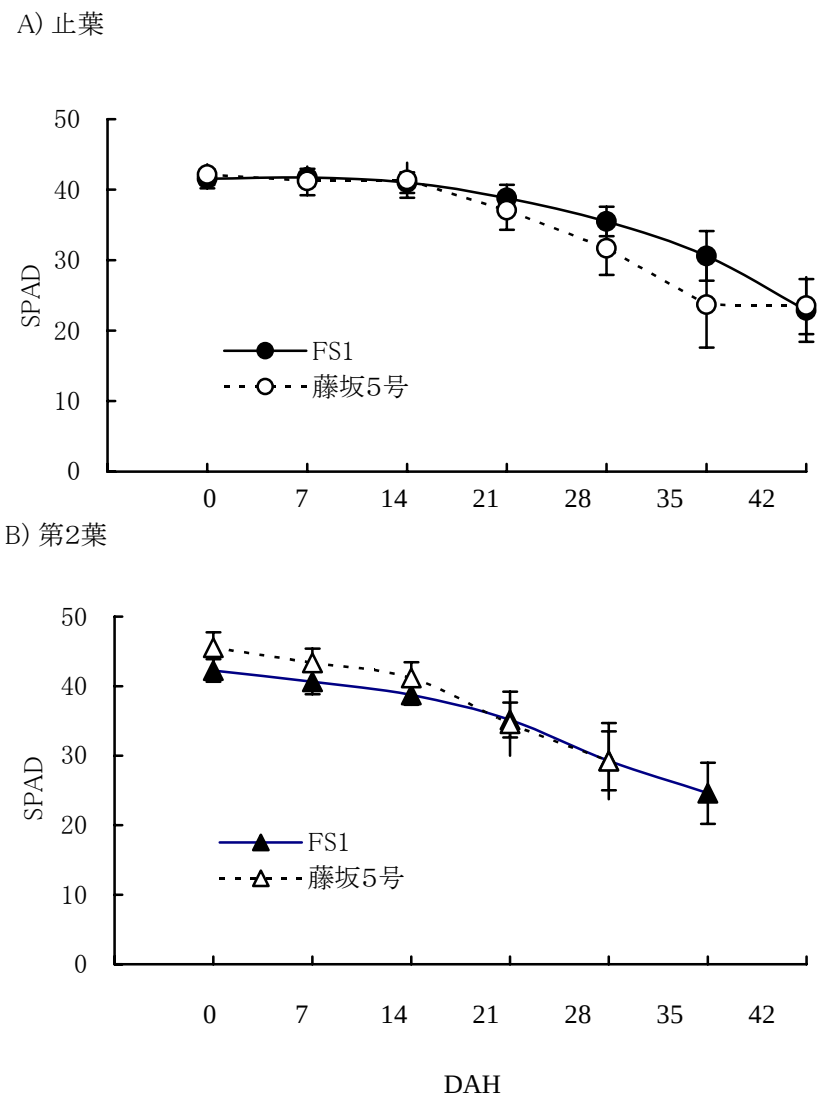


図 2-2-4　FS1および藤坂5号の止葉(A)および第2葉(B)の出穂後の SPAD 値の推移

(2000 年ポット栽培, 6 個体の平均値, 縦線は標準誤差)
DAH:出穂後日数

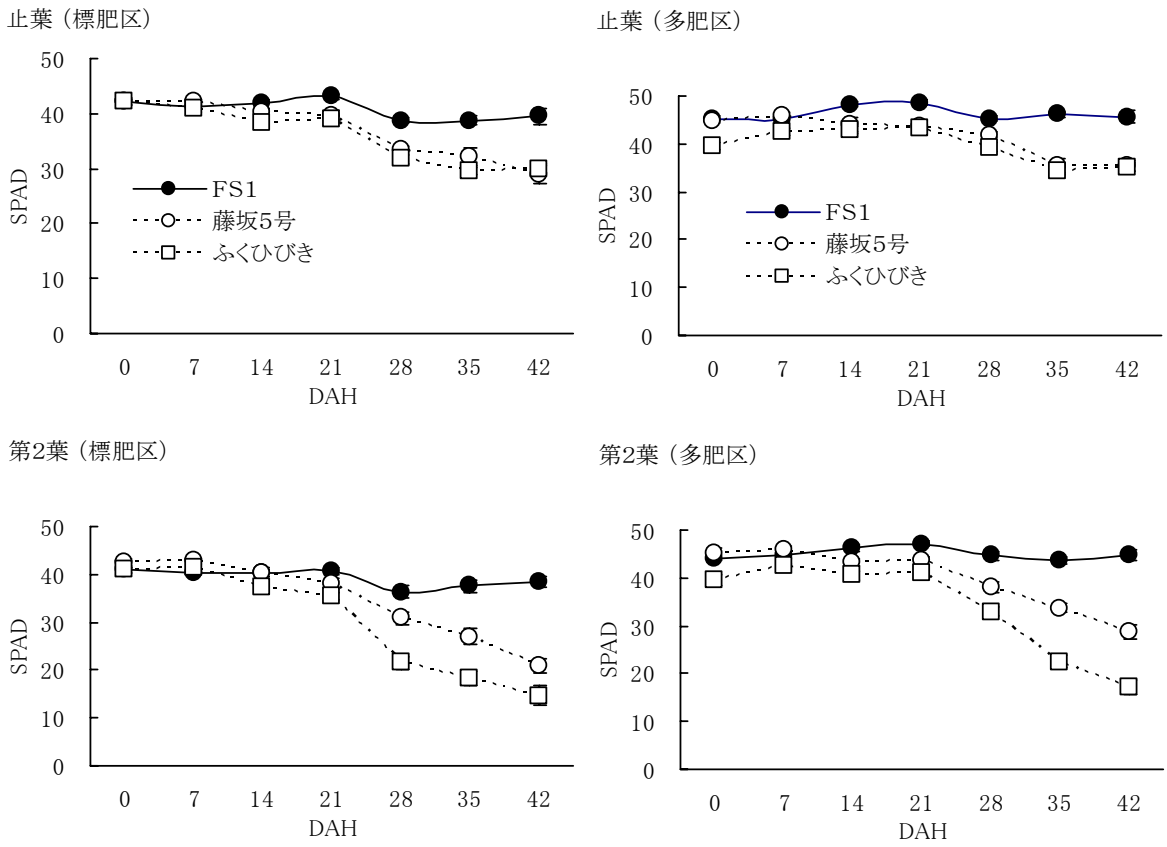
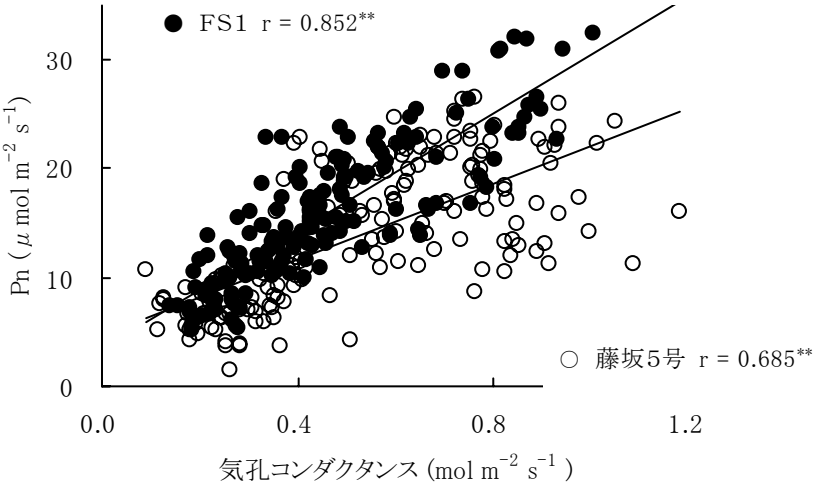


図 2-2-5　FS1，藤坂5号およびふくひびきの窒素標肥区および多肥区における SPAD 値の推移
（2001 年水田栽培，縦線は 6 個体の標準誤差）

DAH：出穂後日数

A



B

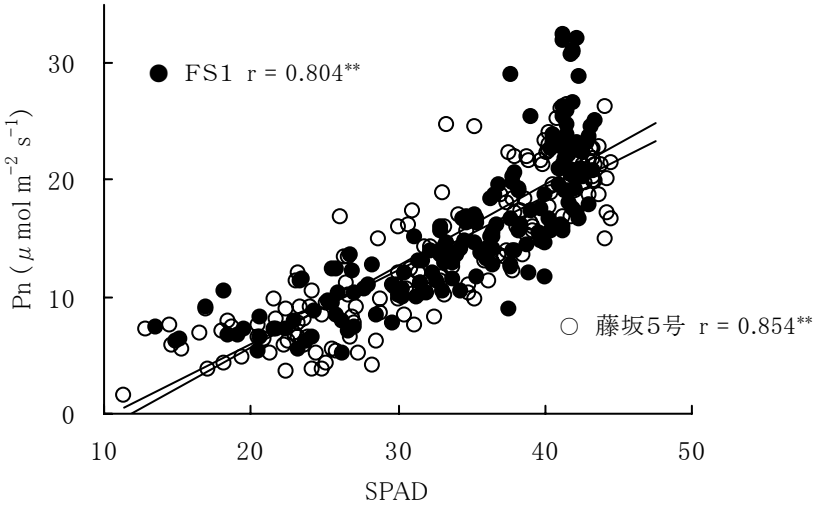


図 2-2-6 出穂後の気孔コンダクタンスと光合成速度(Pn)との関係(A)および SPAD 値と光合成速度(Pn)との関係(B) (2000 年ポット栽培)

**: 1%水準で有意な相関があることを示す.

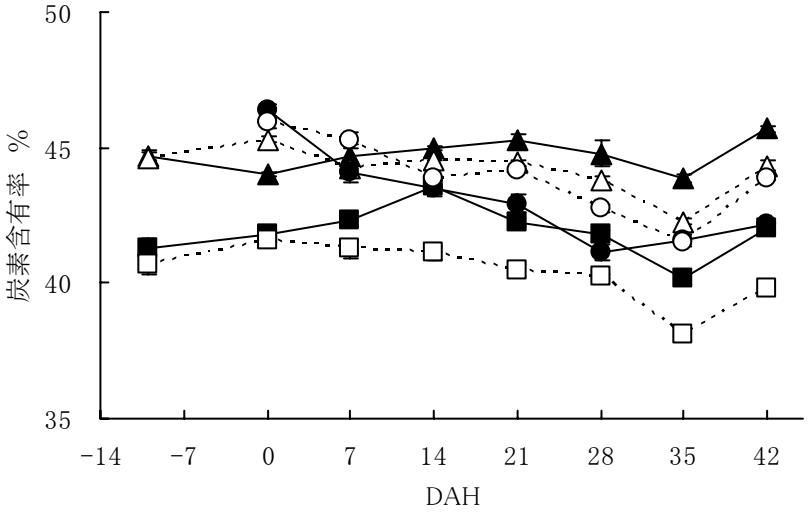
表 2-2-1　止葉および第2葉の出穂後の光合成速度と気孔コンダクタンス
およびSPAD値との相関係数#　(2001 年水田栽培)

出穂後日数	止葉		第2葉	
	気孔コンダクタンス	SPAD	気孔コンダクタンス	SPAD
−5	0.746 ***	0.423 **	0.611 ***	0.222
0	0.821 ***	0.012	0.711 ***	−0.036
7	0.678 ***	0.111	0.639 ***	0.201
14	0.756 ***	−0.352 *	0.694 ***	−0.094
21	0.677 ***	0.418 ***	0.386 **	0.332 *
28	0.393 ***	0.559 ***	0.418 ***	0.557 ***
35	0.790 ***	0.489 ***	0.769 ***	0.773 ***
42	0.725 ***	0.505 ***	0.821 ***	0.783 ***

*, **, ***:それぞれ5, 1, 0.1%水準で有意であることを示す.

#:標肥区および多肥区のFS1, 藤坂5号およびふくひびきの測定値をすべて込みにした相関係数

A) 炭素含有率



B) 窒素含有率

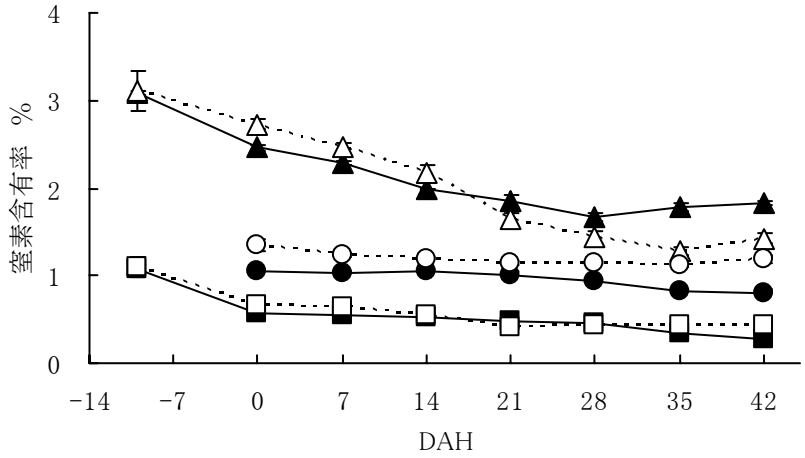


図 2-3-1 FS1および藤坂5号の葉身, 稈＋葉鞘および穂の炭素含有率(A)
および窒素含有率(B)の推移 (2000 年ポット栽培)

● FS1 穂, ○ 藤坂5号 穂; ▲ FS1 葉身, △ 藤坂5号 葉身;
■ FS1 稈＋葉鞘, □ 藤坂5号 稈＋葉鞘

DAH: 出穂後日数

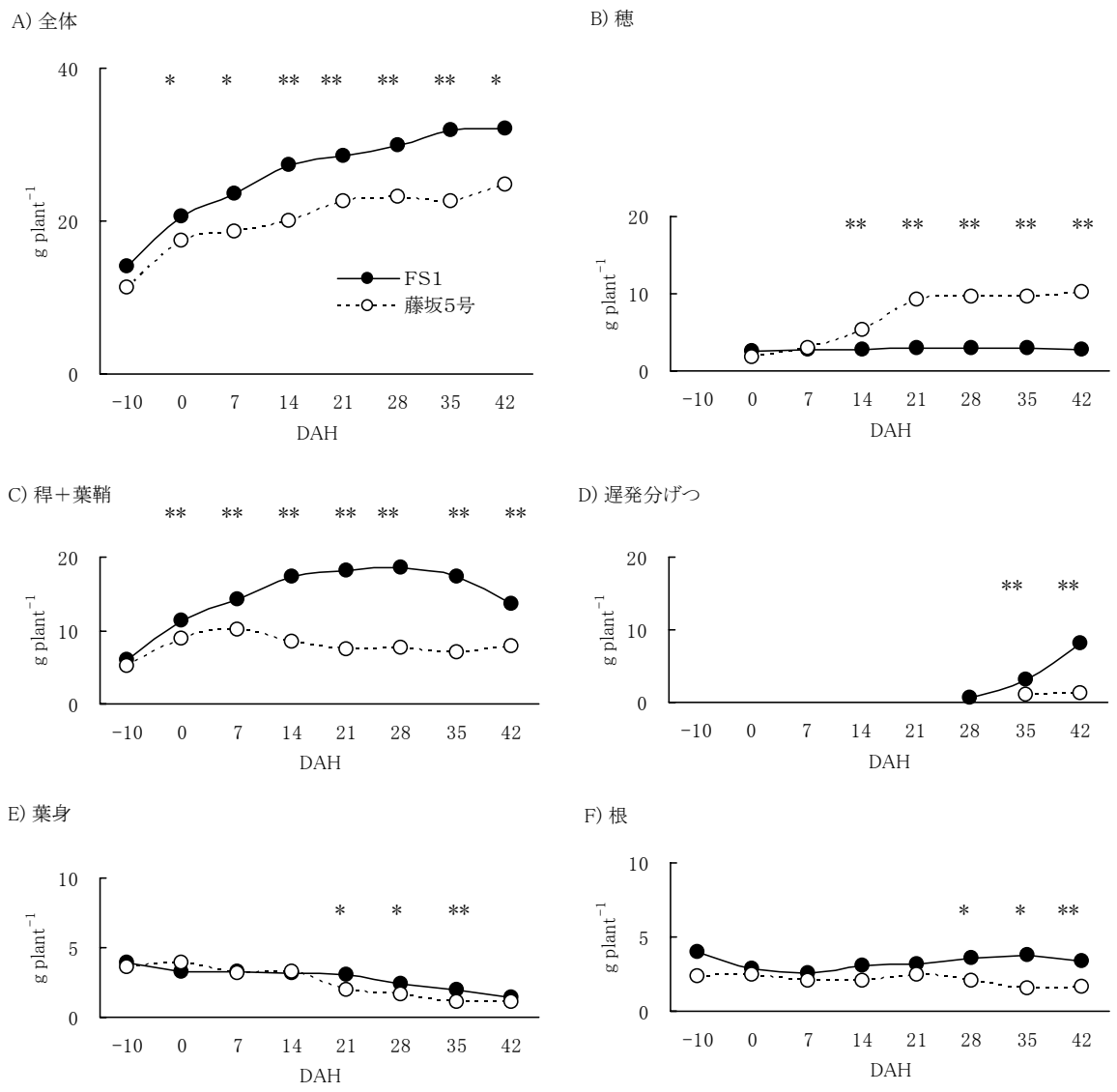


図 2-3-2　FS1および藤坂5号の器官別炭素蓄積量の推移 （2000 年ポット栽培）

*および**は，ポットを反復とした 3 反復のt検定により 5%および 1%水準で系統間に有意差があることを示す．
DAH：出穂後日数

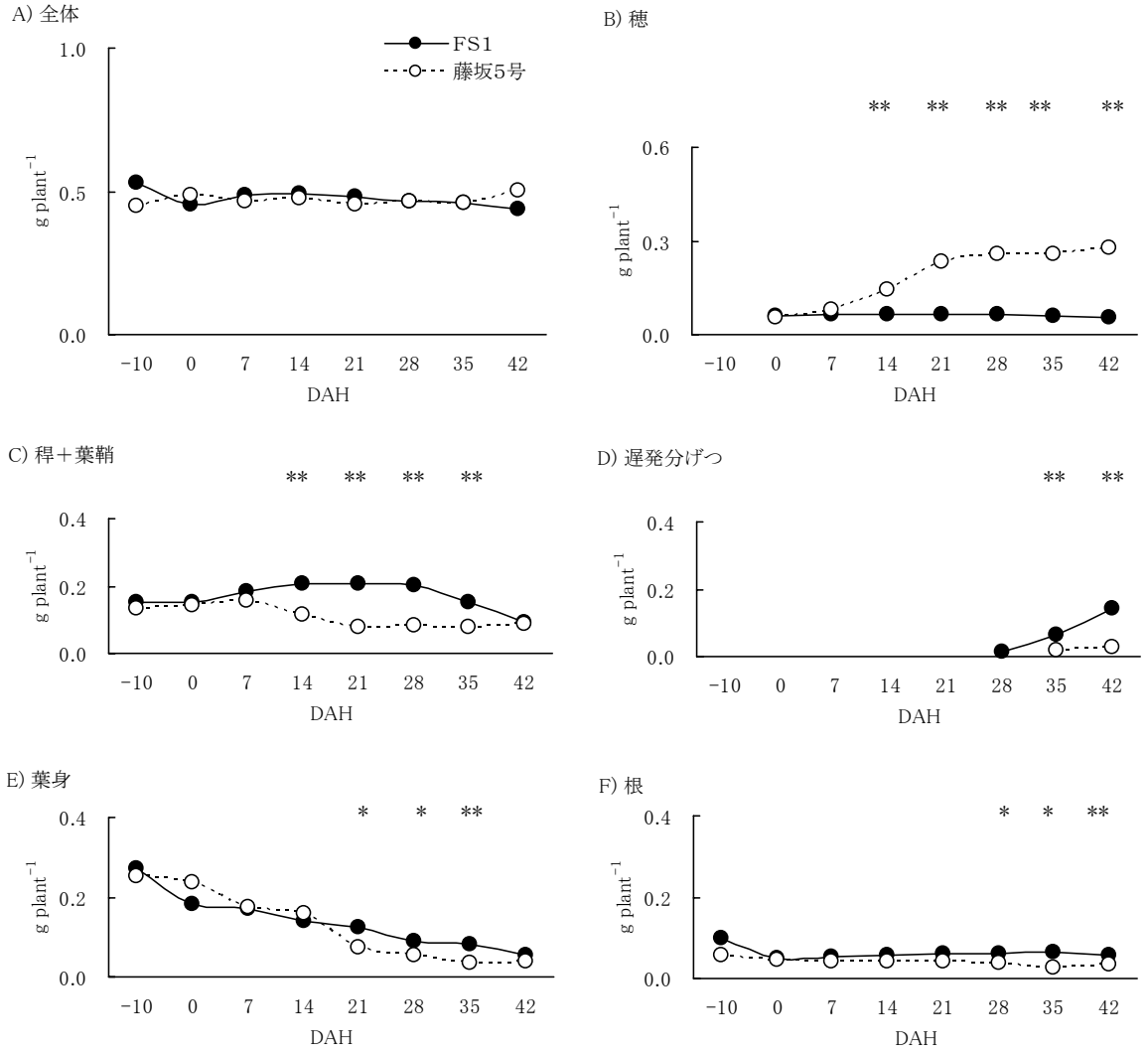


図 2-3-3 FS1および藤坂5号の出穂後の器官別窒素蓄積量の推移（2000 年ポット栽培）

*および＊＊は，ポットを反復とした 3 反復のt検定により 5%および 1%水準で系統間に有意差があることを示す．
DAH：出穂後日数

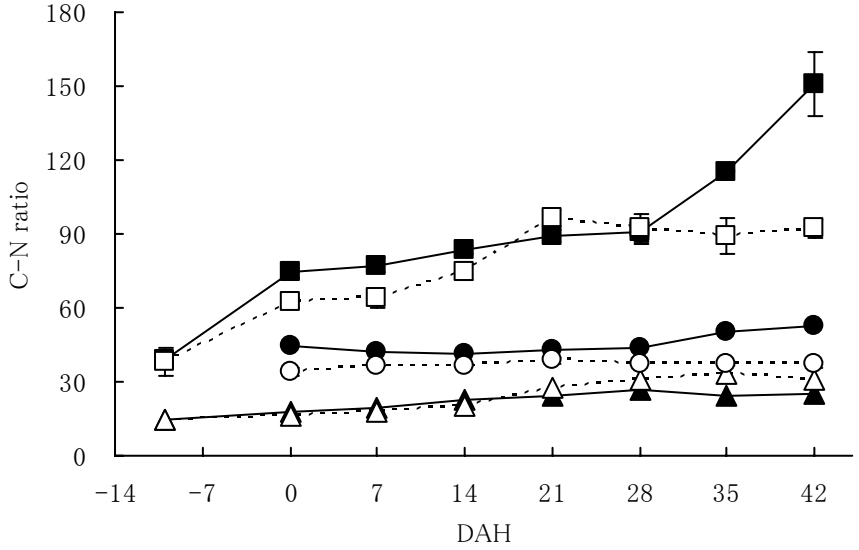
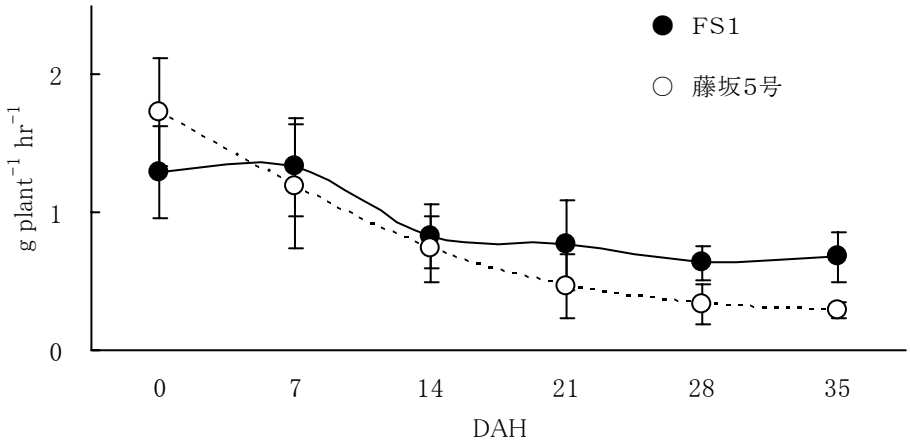


図 2-3-4　FS1および藤坂5号の葉身，稈＋葉鞘および穂の CN 比の推移
（2000 年ポット栽培，縦線は 3 反復の標準誤差）

● FS1　穂，○ 藤坂5号　穂；▲ FS1　葉身，△ 藤坂5号　葉身；
■ FS1　稈＋葉鞘，□ 藤坂5号　稈＋葉鞘

DAH：出穂後日数

A) 個体当たり出液速度



B) 根重当たり出液速度

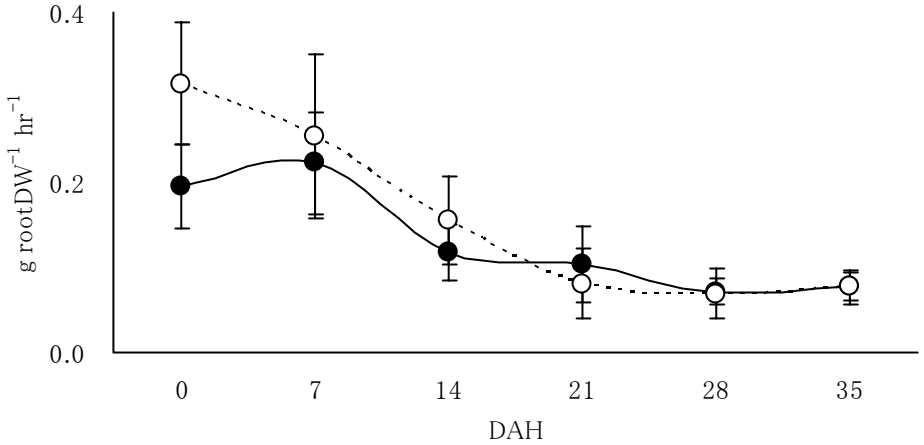
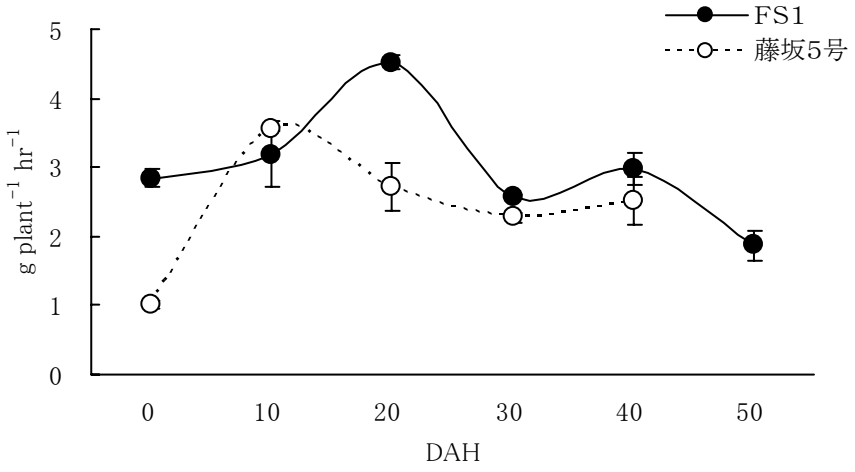


図 2-4-1　出穂後の個体当たり出液速度(A)および根重当たり出液速度(B)

縦線はポットを反復とした 3 反復の標準誤差
DAH:出穂後日数

A) 個体当たり出液速度



B) 根重当たり出液速度

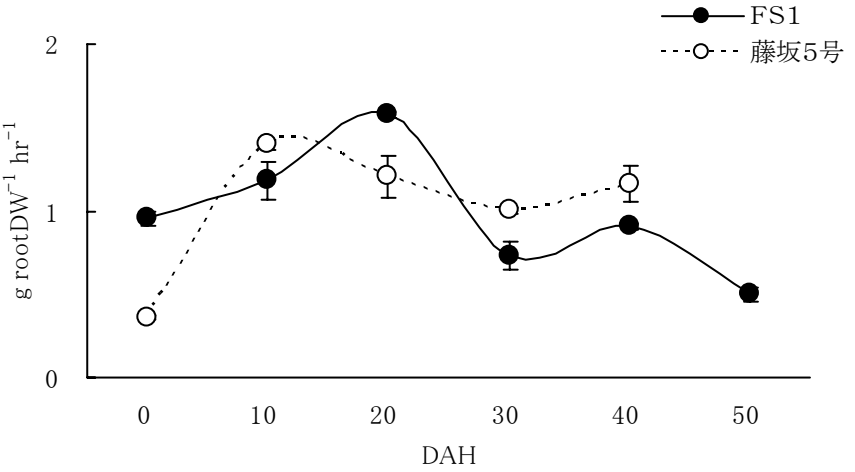


図 2-4-2　出穂後の個体当たり出液速度(A)および根重当たり出液速度(B)の推移
(2004 年水田栽培)

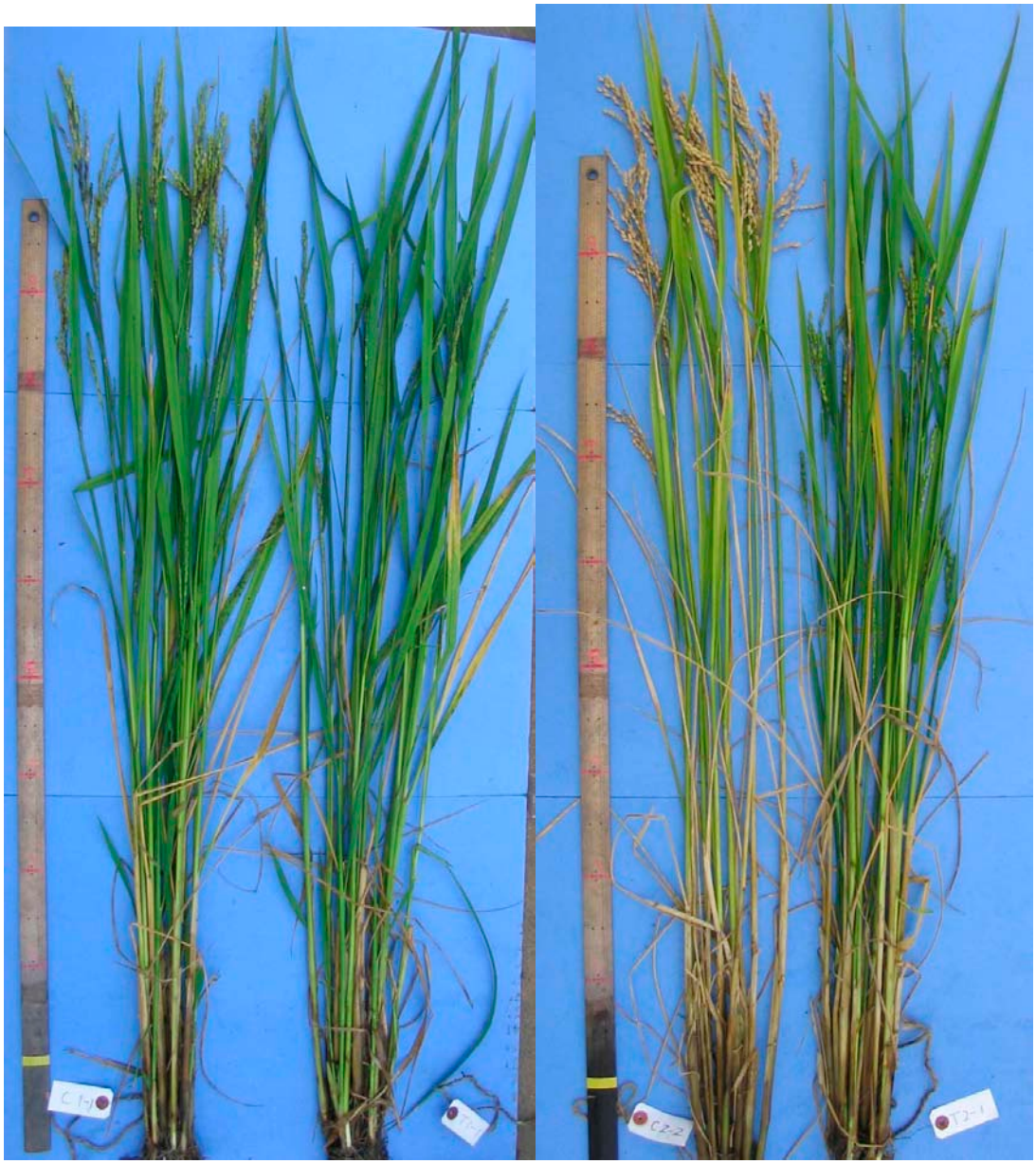
縦線は 2 反復の標準誤差
DAH:出穂後日数

表 2-4-1　出穂後の出液中サイトカイニン濃度の推移 （2004 年水田栽培）

× BA 10^{-9} M 相当量

系統	出穂後日数					
	0	10	20	30	40	50
FS1	3.9	33.3	22.9	48.2	6.3	22.5
藤坂5号	13.5	4.4	9.2	7.1	13.6	−

根部からの出液を反復分（10～20ml、2～5個体分相当）をまとめて濃縮・抽出し、アマランサスの生物検定に供した.



対照区　　穂切除区　　対照区　穂切除区

FS1　　藤坂5号

図 2-5-1　穂切除試験の収穫期におけるFS1および藤坂5号の草姿

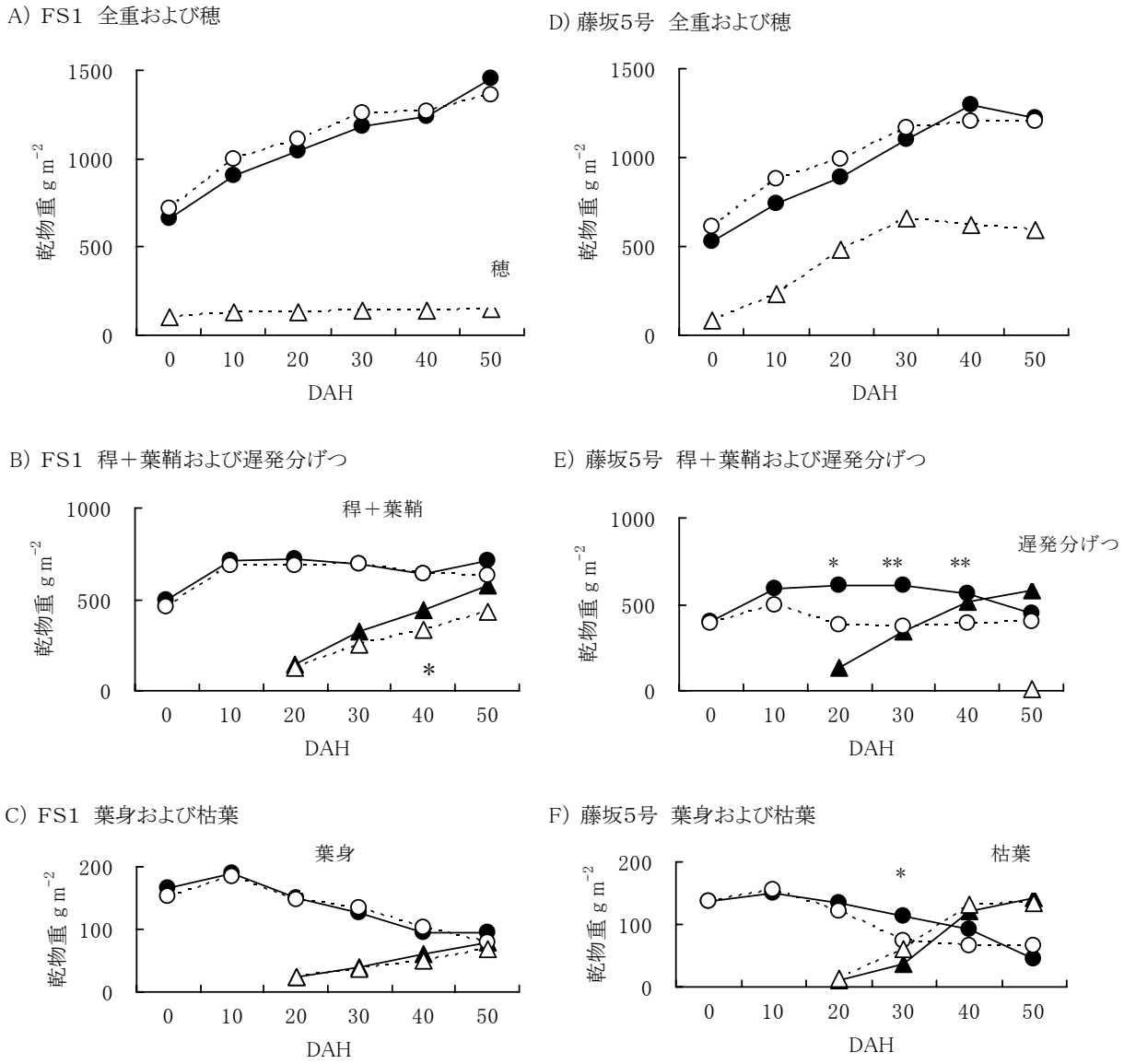


図 2-5-2 穂切除がFS1(A, B,C)および藤坂5号(D,E,F)の単位面積当たり器官別乾物重の推移に及ぼす影響 (2005 年水田栽培)

○: 対照区, ●: 穂切除区

DAH:出穂後日数

**および*は, それぞれ 2 反復のt検定により処理間に1%および 5%水準で有意差があることを示す.

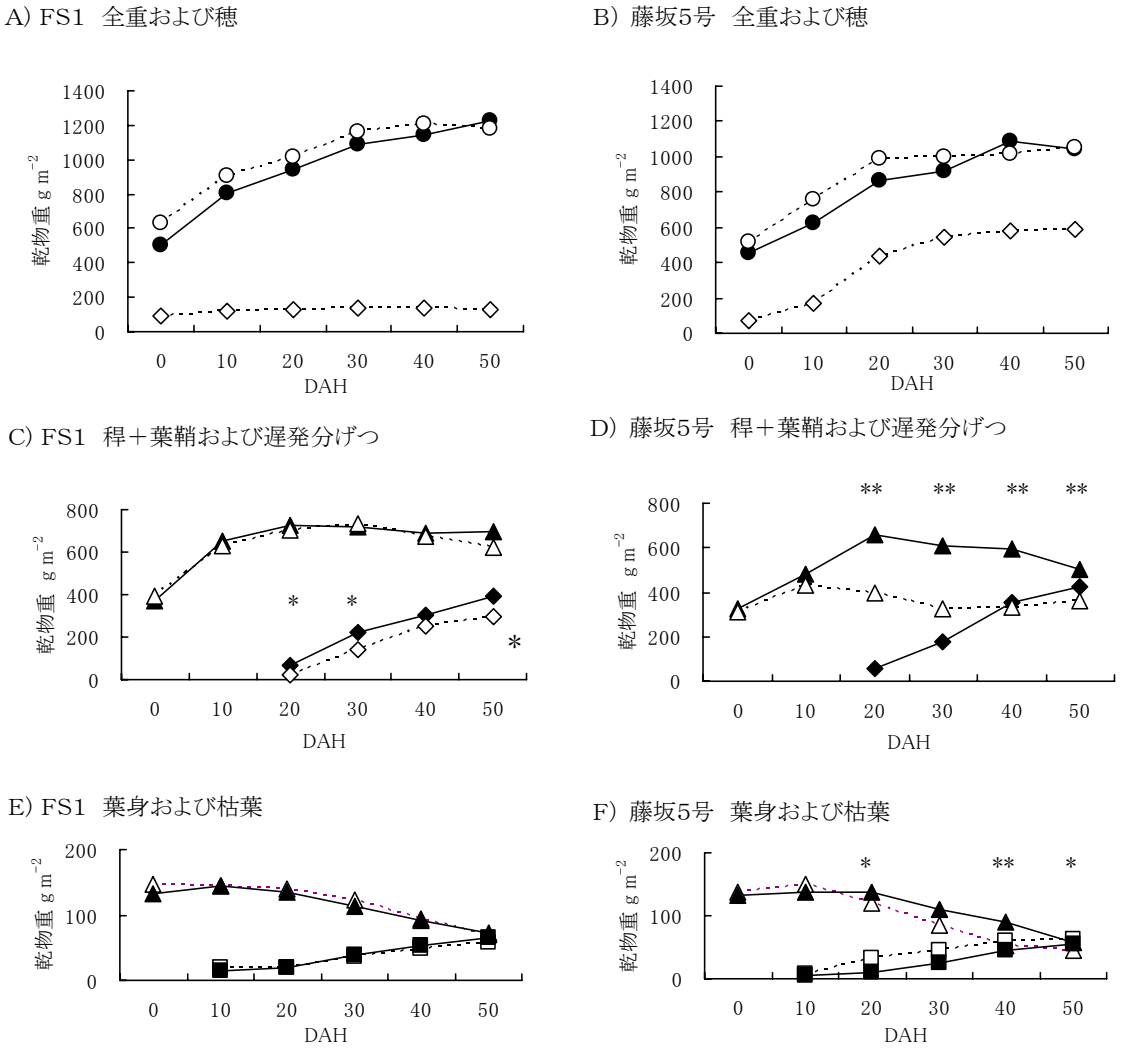


図 2-5-3 穂切除がFS1(A, B,C)および藤坂5号(D,E,F)の単位面積当たり器官別乾物重の推移に及ぼす影響 (2006 年水田栽培)

○: 対照区, ●: 穂切除区

DAH:出穂後日数

**および*は, それぞれ 3 反復のt検定により処理間に 1%および 5%水準で有意差があることを示す.

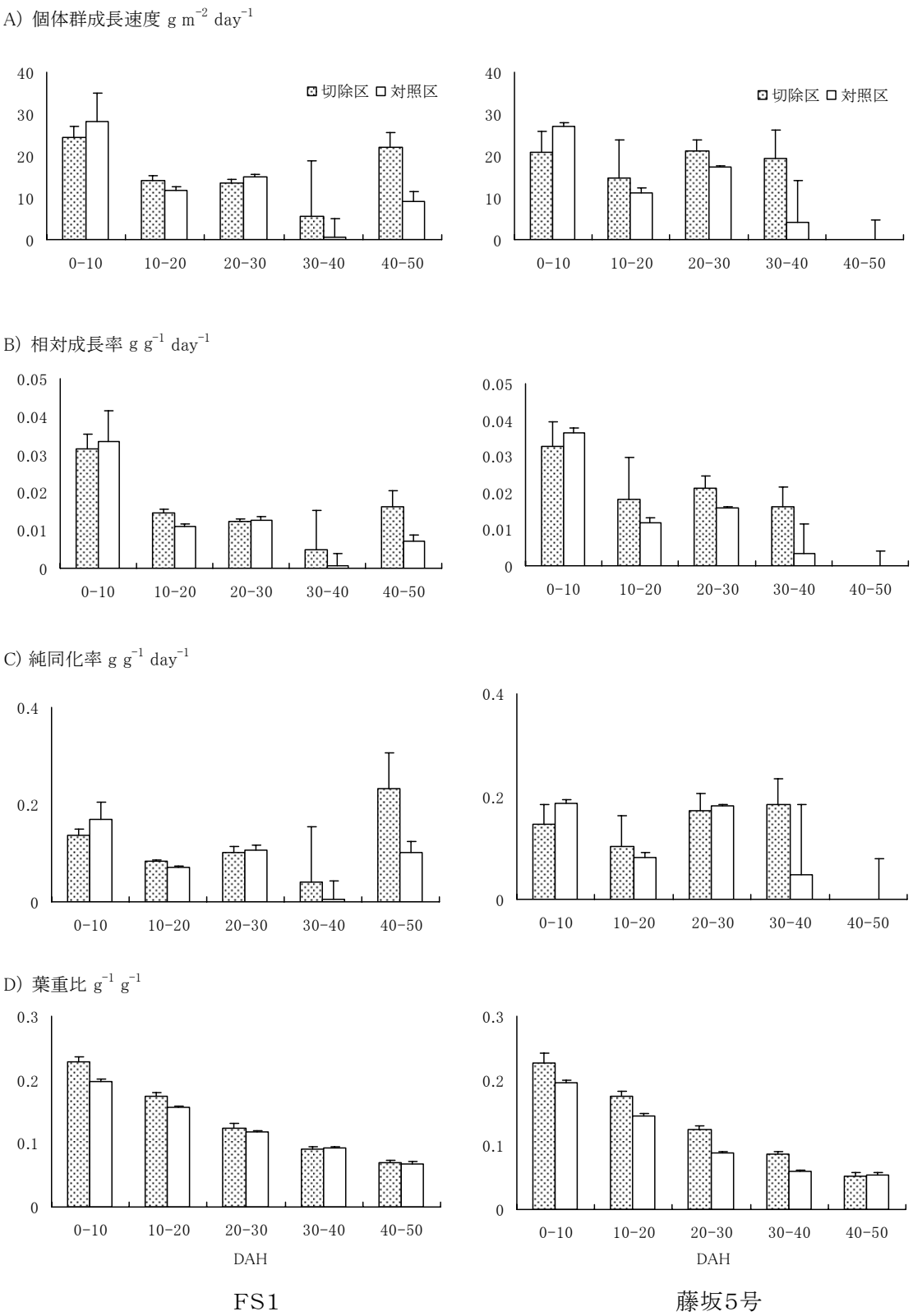


図 2-5-4 穂切除がFS1と藤坂5号の成長関数の推移に及ぼす影響(2005 年)

縦線は 2 反復の標準誤差, 純同化率は葉重当たりで示す.
DAH:出穂後日数

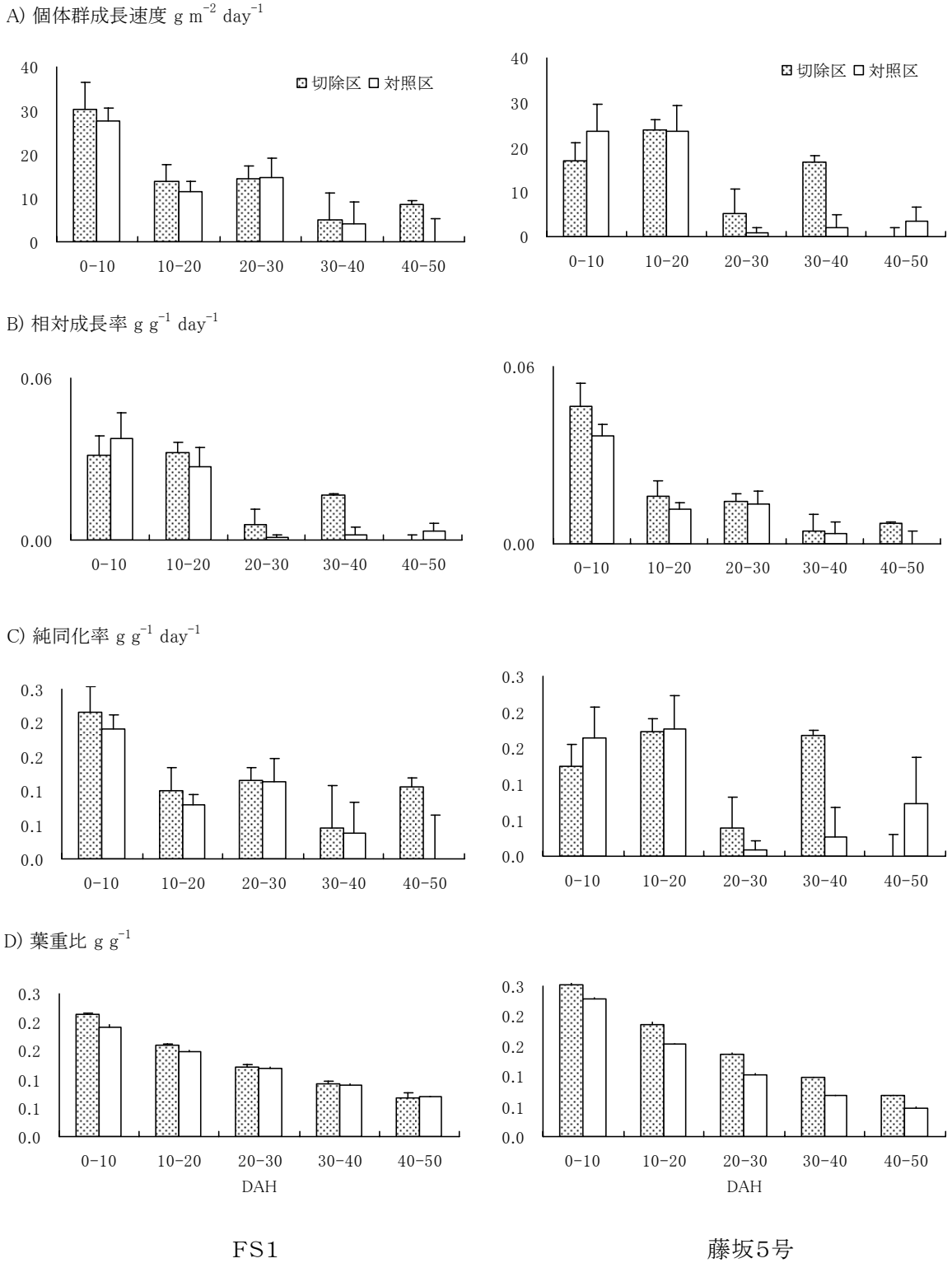
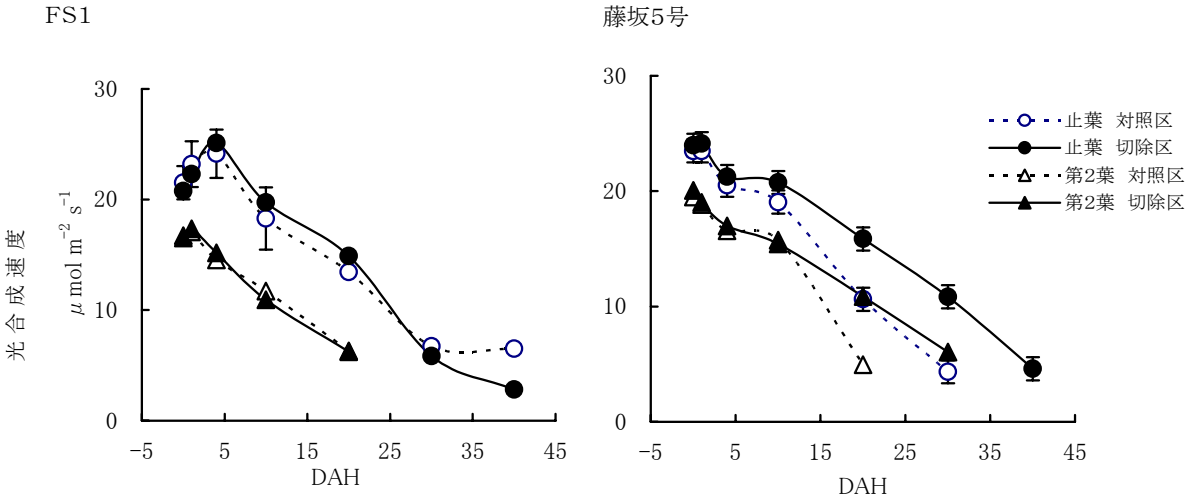


図 2-5-5 穂切除がFS1と藤坂5号の成長関数の推移に及ぼす影響 (2006 年)

縦線は3反復の標準誤差, 純同化率は葉重当たりで示す.
DAH:出穂後日数

A) ポット栽培個体



B) 水田栽培個体

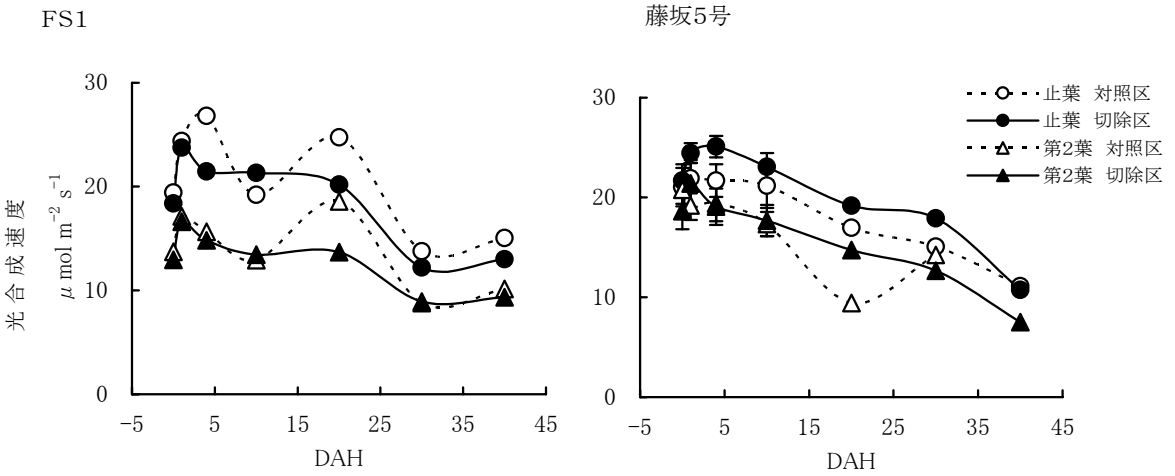


図 2-5-6 穂切除がFS1および藤坂5号の止葉および第2葉の光合成速度の推移に及ぼす影響（2006 年）

A) ポット栽培個体，6～10 個体の平均値，B) 水田栽培個体，6～10 個体の平均値
縦線は標準誤差， DAH:出穂後日数

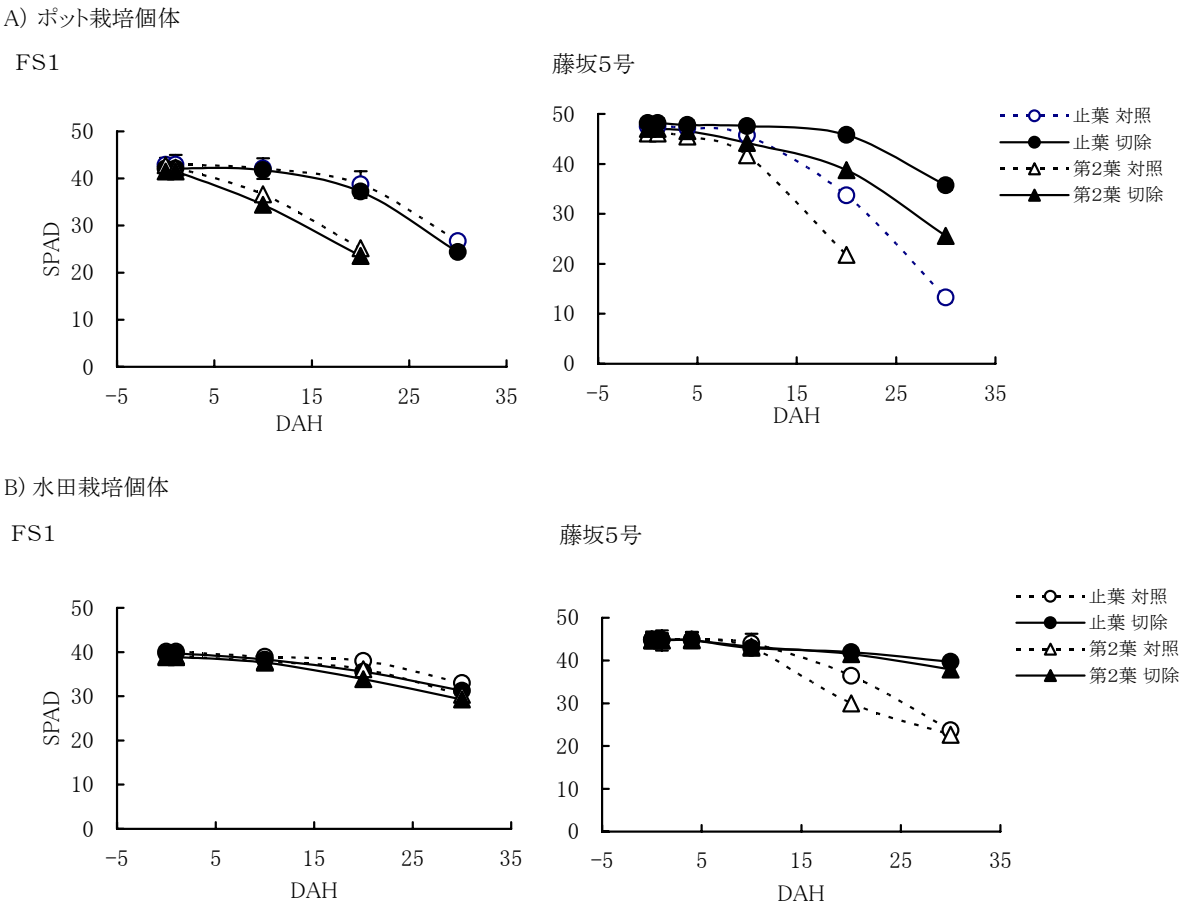
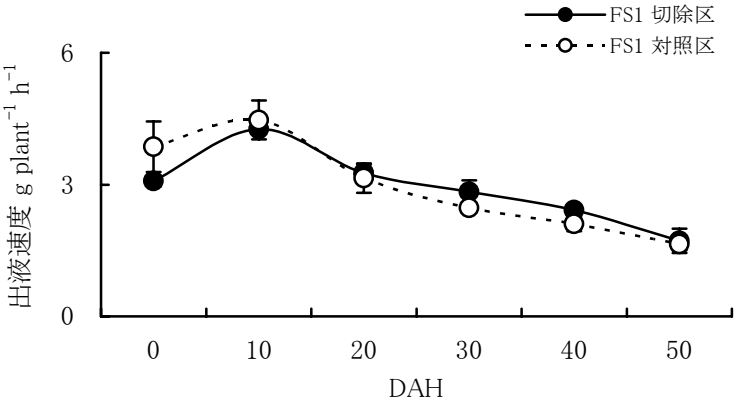


図 2-5-7　穂切除がFS1および藤坂5号の止葉および第2葉の SPAD 値の推移に及ぼす影響（2006 年）

A）ポット栽培個体，6～10 個体の平均値，B）水田栽培個体，6～10 個体の平均値
縦線は標準誤差，DAH：出穂後日数

A) FS1



B) 藤坂5号

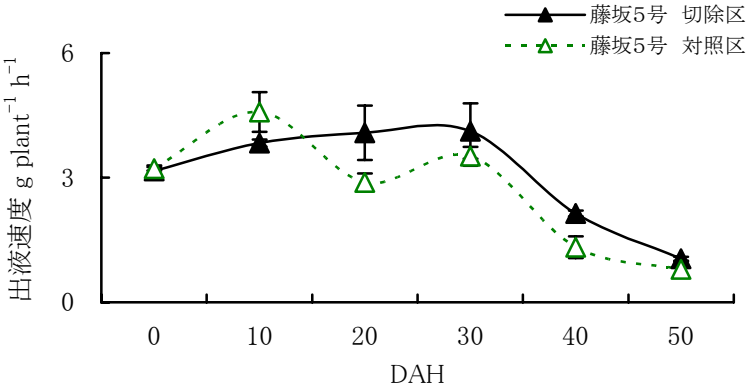
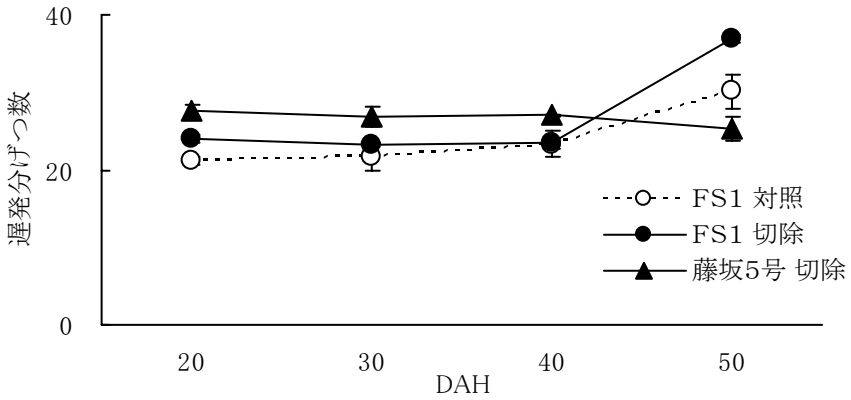


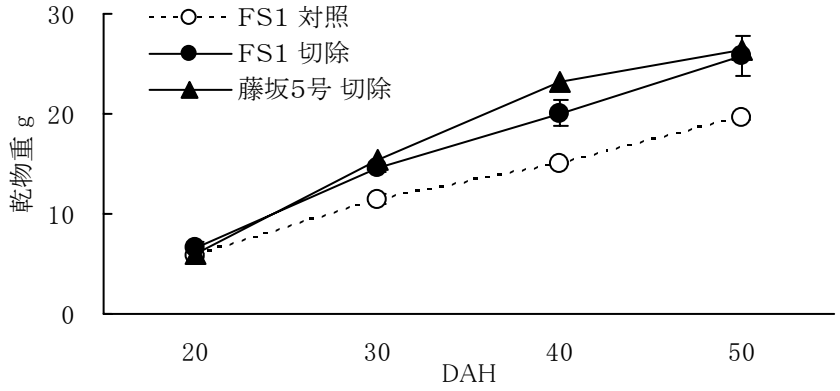
図 2-5-8 穂切除がFS1および藤坂5号の個体当たり出液速度の推移に及ぼす影響
(2005 年水田栽培)

縦線は 2 反復の標準誤差, DAH:出穂後日数

A）個体当たり遅発分げつ数



B）個体当たり遅発分げつ重



C）1本当たり遅発分げつ重

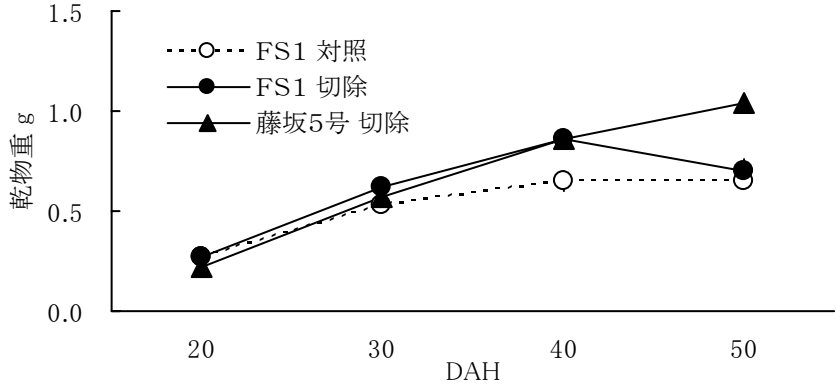


図 2-5-9 FS1および藤坂5号の穂切除試験における個体当たり遅発分げつ数(A). 個体当たり遅発分げつ重(B)および遅発分げつ1本当たり乾物重(C)の推移 (2005 年)

縦線は 2 反復の標準誤差, DAH:出穂後日数

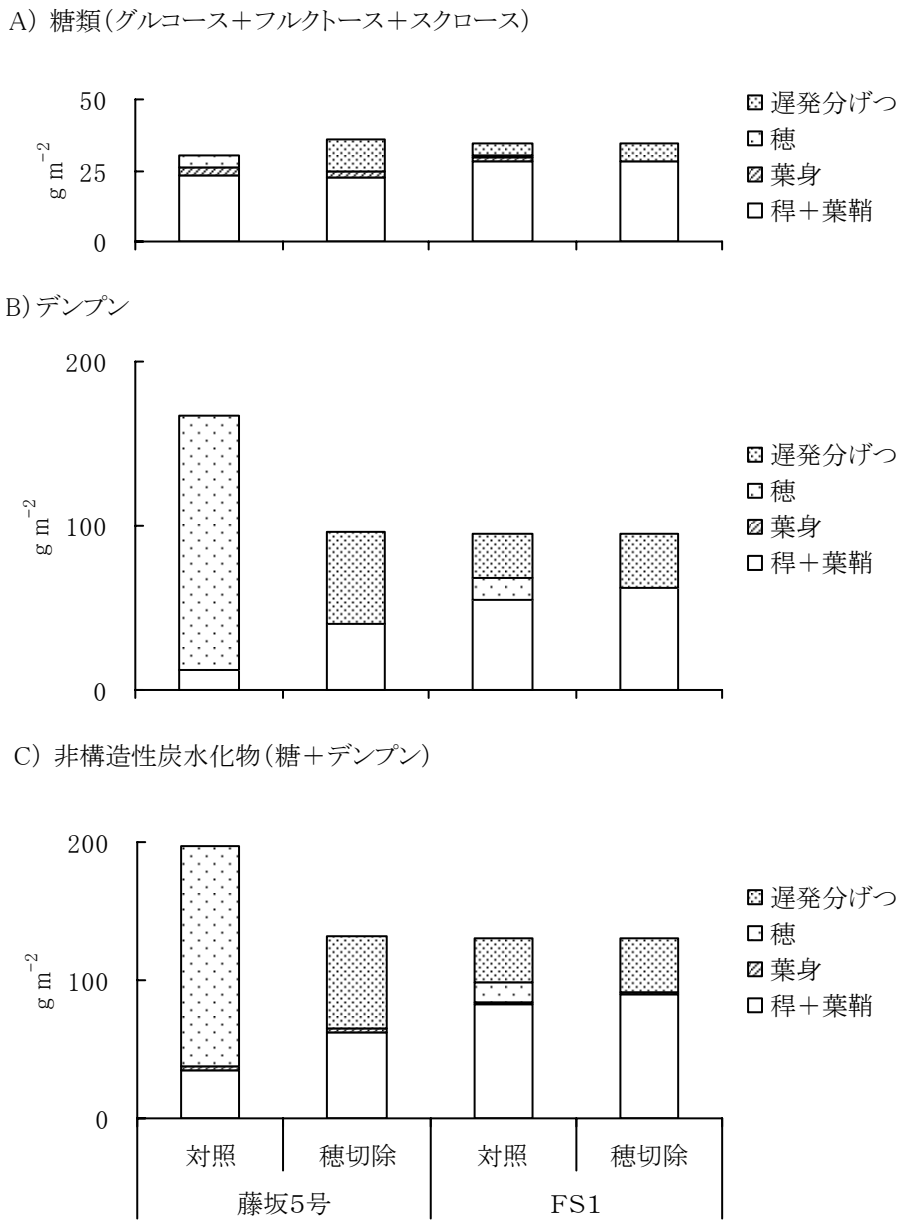


図 2-5-10 穂切除が藤坂5号およびFS1の地上部の非構造性炭水化物蓄積量に及ぼす影響(2005 年, 出穂後 40 日)

蓄積量は, 器官別乾物重に各含有率(グルコース換算量)をかけて積算した.

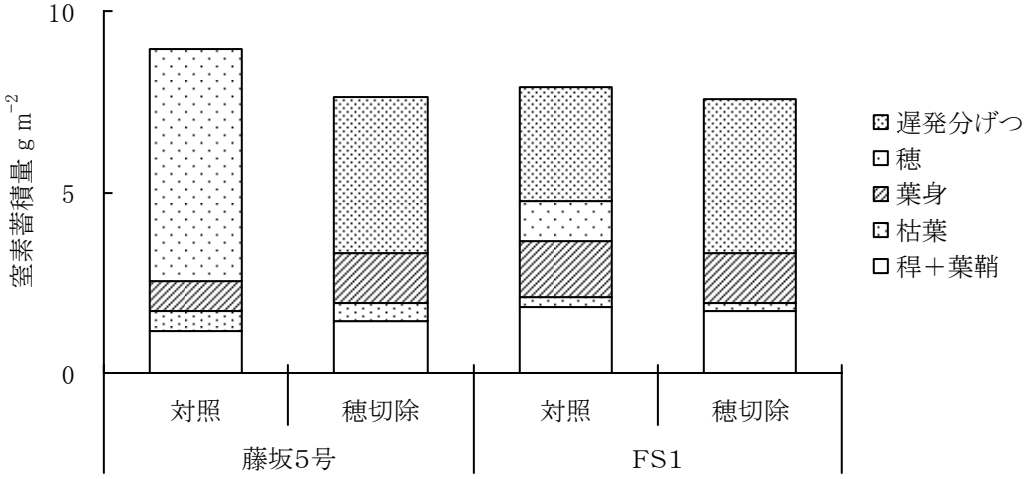


図 2-5-11 穂切除が藤坂5号およびFS1の地上部窒素蓄積量に及ぼす影響
（2005 年，出穂後 40 日）

蓄積量は，器官別乾物重に窒素含有率をかけて積算した．

第3章

雌性不稔イネの栽培条件と地上部乾物収量との関係

第2章では，雌性不稔系統FS1と対照品種・藤坂5号を材料として，穂のシンク機能喪失が物質生産および分配特性に及ぼす影響を解析した．FS1では穂の代わりに稈，葉鞘，根および遅発分げつの栄養成長器官が光合成産物のシンクとなるが，窒素のシンク機能を完全には代替しないために，葉身の老化が抑制されて光合成活性が維持されることを明らかにした．

第3章では，このようなFS1の物質生産特性を生かし，バイオマス資源として水田での利用可能性を検討するため，FS1の栽培条件と地上部乾物収量との関係を明らかにする．第1節では，FS1の地上部乾物収量と窒素施肥の関係を明らかにする．第2節では，FS1の生育途中に刈り取り，刈り株からの再生量および窒素蓄積量と刈り取り回数および窒素施肥量との関係を明らかにする．

第1節　地上部乾物収量に及ぼす窒素施肥の影響

FS1は出穂後，栄養成長器官が光合成産物のシンクとなることによって，物質生産量が増加する可能性が示唆された．そこで本節では物質生産に大きな影響を及ぼすと考えられる窒素施肥量を変えて栽培し，FS1の地上部乾物収量を晩生多収性品種と比較する．また，FS1は出穂後に遅発分げつが出現・成長することが特徴である．そこで出穂後の窒素追肥が地上部乾物収量に及ぼす影響を明らかにするとともに，乾物収量を飼料イネ品種と比較する．さらにFS1の飼料イネとしての利用可能性として，可消化養分総量および粗タンパク質含有率を評価する．

1．材料および方法

(1)窒素施肥量の影響

雌性不稔系統FS1，出穂期に関する同質遺伝子系統ERとLRおよびホシユタカを供試した．ERとLRはマレーシア品種 Morak Sepilai と藤坂5号の雑種に藤坂5号を4回戻し交雑した系統である．ERの出穂期は藤坂5号と同じで，LRはERより約 30 日晩生である．この2系統はFS1と同様に藤坂5号の遺伝的背景をもつ系統として供試した．また，ホシユタカは乾物生産量が高い多収性品種として比較対象とした．2002 年は全系統を，2003 年はFS1，LRおよびホシユタカを供試して，筑波大学農林技術センターで実験を実施した．

4 月中旬に水稲用育苗培土(くみあい粒状培土K)を充填した育苗箱に 1 箱当たり約 20g (800 粒)を播種し，ビニルハウス内で育苗した．5 月中旬に栽植密度 22.2 株 m^{-2} (30 cm × 15 cm)，1株1本植えで本田に移植した．基肥として代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安800)でN 5 g m^{-2}，P_2O_5 12 g m^{-2}，K_2O 12 g m^{-2}を施用した．

窒素施肥条件として 2002 年は標肥区(N 10 g m^{-2})と多肥区(N 20 g m^{-2})を設け，1区 6 m^2の 3 反復で栽培した．窒素追肥は硫安(N 21%)で分げつ肥(標肥区 3 g m^{-2}，多肥区 6 g m^{-2})，穂肥(標肥区 2 g m^{-2}，多肥区 4 g m^{-2})および実肥(多肥区のみ 5 g m^{-2})に分けて施用した．2003 年は標肥区(N 10 g m^{-2})と多肥区(N 25 g m^{-2})を設け，1区 7 m^2の 3 反復で栽培した．窒素追肥は尿素(N 46%)で分げつ肥(標肥区 3 g m^{-2}，多肥区 9 g m^{-2})，穂肥(標肥区 2 g m^{-2}，多肥区 8 g m^{-2})および実肥(多肥区のみ 3 g m^{-2})に分けて施用した．

各系統の出穂期および収穫期に各反復 5 個体の地上部を採取した．ただし，FS1は収穫期として，2002 年は出穂後約 40 日(40DAH)と晩生品種の成熟期(70DAH)に，2003 年は 30DAH と 70DAH に採取した．測定に当たっては，各反復中央部 10 ないし 15 個体の穂数を計測して，そ

の平均値に近い 5 個体を採取した．採取した個体は草丈，最長稈長，止葉 SPAD 値を計測し，水洗後，葉身，稈＋葉鞘，枯葉，穂，遅発分げつに分別し，80℃で 3 日間乾燥させた後に重量を測定した．また，5 個体のうち 2 個体について，自動面積計（AAM-9，林電工）で葉身面積を測定した．

（2）出穂後の窒素追肥の影響

2－1） 2005 年実験

実験は独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター谷和原水田圃場（以下，谷和原水田とする）で実施した．供試系統はFS1，ホシユタカおよびクサホナミである．各系統の種子はスポルタックスターナ 200 倍液＋スミチオン 1000 倍液で消毒後，3 日間浸種した．3 月 30 日に催芽種子を水稲用育苗培土を充填した株播きポット育苗箱に 1 区画 1 粒播種し，ビニルハウス内で育苗した．4 月 28 日に 5 葉苗を栽植密度 22.2 株 m^{-2} （30 cm × 15 cm），1 株 1 本植えで本田に移植した．

窒素追肥量の異なる標肥区 （N 10.4 g m^{-2})と追肥区(N 13.8 g m^{-2})を設けた．両区とも基肥として代かき前に複合化成肥料(14-14-14)でN 7 g m^{-2}， P_2O_5 7 g m^{-2}， K_2O 7 g m^{-2}，FS1の幼穂形成期にNK化成肥料でN 3.4 g m^{-2}，K 3.4 g m^{-2}を追肥した．追肥区にはFS1の出穂 20 日後にN 3.4 g m^{-2}，K 3.4 g m^{-2}を施肥した．各区 1.5 m × 3.6 mの 3 反復として栽培を行った．

FS1の出穂期（7 月 14 日，但しクサホナミ，ホシユタカは 7 月 13 日），ホシユタカの出穂期（8 月 17 日，但しFS1は 8 月 18 日，クサホナミは 8 月 11 日），ホシユタカの黄熟期（9 月 15 日，但しFS1は 9 月 19 日）の 3 回抜取り調査を行った．各反復 12 株の穂数を調査し，平均値に近い 4 個体を葉身，稈＋葉鞘，穂，遅発分げつに分別し，85℃で3日間乾燥後，重量を測定した．

乾物重秤量後の試料は，粉砕し，CN コーダ（MT-600，ヤナコ）で炭素および窒素含有率を測定するとともに，酵素法により非構造性炭水化物濃度を定量した．測定方法は第2章第5節（51 頁参照）と同じである．

2－2） 2006 年実験

FS1とクサホナミを供試して，筑波大学農林技術センター水田で栽培した．両系統の種子はベンレートT200 倍液で消毒後，3 日間浸種した．4 月 18 日に催芽種子を水稲用育苗培土を充填した株播きポット育苗箱に 1 区画 1 粒播種し，ビニルハウス内で育苗した．5 月 18 日に， 6 葉苗を栽植密度 22.2 株 m^{-2} （30 cm × 15 cm），1 株 1 本植えで本田に移植した．

窒素追肥量の異なる標肥区 （N 10 g m^{-2})と追肥区(N 15 g m^{-2})を設けた．両区とも基肥として代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安 800)でN 5 g m^{-2}， P_2O_5 12 g m^{-2}， K_2O 12 g

m^{-2}を施用し，硫安(N 21%)を分げつ期にN 2 g m^{-2}，幼穂形成期にN 3 g m^{-2}を追肥した．追肥区には硫安を8月2日(FS1出穂後5日)にN 3 g m^{-2}，8月10日(出穂後13日)にN 2 g m^{-2}を施用した．各区7 m^2の3反復として栽培を行った．

FS1の出穂期(7月28日，但しクサホナミは7月27日)，クサホナミの出穂期(8月26日，但しFS1は8月25日)，クサホナミの黄熟期(9月27日，但しFS1は9月26日)の3回の時期に各品種を抜取った．各反復12株の穂数を調査し，平均値に近い3個体を葉身，稈＋葉鞘，穂，遅発分げつに分別し，80℃で4日間乾燥後，重量を測定した．

9月10日に各区6個体の主稈あるいは強勢分げつの止葉，第2葉および遅発分げつの止葉の光合成速度，気孔コンダクタンスおよび SPAD 値を測定した．測定方法は第2章第2節(39 頁参照)と同じである．

(3)可消化養分総量(TDN)および粗タンパク質含有率の測定

2003 年に独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構作物研究所の生産力検定試験にFS1および対照品種としてクサホナミを供試した．4 月 18 日に催芽種子を水稲用育苗培土を充填した株播きポット育苗箱に1区画1粒播種し，ビニルハウス内で育苗した．5月14日に5葉苗を栽植密度22.2 株 m^{-2} (30 cm × 15 cm)，1株3本植えで本田に移植した．基肥として複合化成肥料(16-16-16)でN 7 g m^{-2}， P_2O_5 7 g m^{-2}， K_2O 7 g m^{-2}を施肥した．

収穫期に5株を刈り取り，60℃で48時間乾燥後，粉砕し，1 mm 篩を通した粉砕試料 100～200 ml を可消化養分総量(TDN)および粗タンパク質含有率の測定に使用した．TDNは近赤外分析法により以下の式により推定した．

$$TDN = 16.651 + 1.495 \times (OCC + Oa) - 0.012 \times (OCC + Oa)^2$$

ただし，OCC は細胞内容物，Oa は高消化性繊維である．

2．結果

(1)窒素施肥量が地上部乾物収量に及ぼす影響

2002 年の出穂期および収穫期の成長形質を表 3-1-1 に示す．出穂日は，ERは7月23日，FS1は7月27日，LRは8月23日，ホシユタカは8月29日であった．早生系統と晩生系統との間には約1ヶ月の差があったが，標肥区と多肥区の間には差がなかった．窒素多肥により出穂期の草丈，SPAD 値，稈長，穂数，葉面積は増加する傾向が認められたが，有意差はなかった．収穫期の稈長および穂数にはFS1を除いて窒素多肥による有意差はみられなかった．FS1の遅発分げつ出現には窒素多肥の影響はみられず，個体当たり約 20 本であったが，収穫期の延長によ

り新たな分げつが出現した.

2003 年の出穂期および収穫期の成長形質を表 3-1-2 に示す. 7 月の日平均気温は 2002 年より約 5 ℃低かったため, 出穂が遅れ, 出穂日は, FS1の標肥区 8 月 7 日, 多肥区 8 月 10 日, LRは標肥区 8 月 30 日, 多肥区 9 月 3 日, ホシユタカは標肥区 9 月 8 日, 多肥区 9 月 10 日であった. 出穂期には, FS1の草丈, SPAD 値および稈長, LRの草丈, 稈長および穂数, ホシユタカの SPAD 値で窒素多肥による有意な増加がみられた. しかし, 収穫期にはFS1の稈長と穂数を除くと窒素多肥の影響は明確ではなかった.

2002 年の出穂期および収穫期の地上部乾物重を図 3-1-1 に示す. FS1の出穂期および出穂後 40 日の乾物重はERに比べて大きかったが, 晩生のLRおよびホシユタカに比べて小さかった. いずれの系統も地上部乾物重には窒素標肥区と多肥区との間に有意差はなかった. 乾物重を移植から収穫までの生育日数で除して計算した生育期間中の平均乾物重増加速度は, FS1が標肥区 450, 多肥区 472 mg day^{-1}で, ERの 401～426 mg day^{-1}よりは大きく, 晩生系統LRの 446～467 mg day^{-1}, ホシユタカの 420～450 mg day^{-1}とほぼ等しかった. しかし, 晩生系統の成熟期まで収穫期を延長したFS1の地上部乾物重(70DAH)は出穂後 40 日(40DAH)から増加したものの, 晩生系統の収穫期乾物重には及ばなかった.

収穫期の乾物分配割合は, 早生のERでは穂が約 60%, 茎葉が 40%, 晩生のLRおよびホシユタカでは穂が約 40%, 茎葉が 60%であった. FS1は 40DAHに穂 12%, 茎葉 62%, 遅発分げつ 25%, 70DAHには穂 11%, 茎葉 50%, 遅発分げつ 40%となった. この間の遅発分げつ重増加は 200 ～ 244 g m^{-2}であったが, 全乾物増加量は 118 ～ 140 g m^{-2}であった.

2003 年の出穂期および収穫期の地上部乾物重を図 3-1-2 に示す. FS1の出穂期および出穂後 30 日の地上部乾物重は多肥区でやや大きいが, LRおよびホシユタカより小さかった. 晩生品種の成熟期まで収穫を延長した場合のFS1の乾物重(70DAH)は, 30DAH から増加したものの, 2002 年と同様に晩生系統の乾物重には及ばなかった. 成熟期の乾物分配割合の傾向も 2002 年の傾向と同様であった.

(2)出穂後の窒素追肥の影響

2-1)地上部乾物収量

2005 年実験(谷和原水田)の地上部乾物重の比較を図 3-1-3 に示す. FS1の出穂期に当たる1回目の地上部乾物重は, クサホナミ, ホシユタカよりFS1の方が大きかったが. ホシユタカの出穂期に当たる2回目にはFS1と他系統との差がなくなり, 3回目の地上部乾物重はFS1の 1555 ～ 1570 g m^{-2}よりもクサホナミの 1828 ～ 1895 g m^{-2}, ホシユタカの 1899 ～ 1919 g m^{-2}の方が大き

くなり，いずれの時期も追肥の効果は認められなかった．

2006 年実験（筑波大学水田）の地上部乾物重の比較を図 3-1-4 に示す．2006 年は 2005 年に比べて乾物重は小さいが，最終地上部乾物重は，FS1は標肥区 1213，追肥区 1440 g m^{-2}，クサホナミは標肥区 1305，追肥区 1530 g m^{-2}となり，窒素追肥により地上部乾物重が増加した．追肥によってFS1では遅発分げつの乾物分配率が 31.5%から 38.1%に増加した．

追肥約 1 ヶ月後の止葉，第2葉および遅発分げつ葉身の光合成速度，気孔コンダクタンスおよび SPAD 値の比較を図 3-1-5 に示す．測定時期はクサホナミでは出穂後 14 日，FS1では出穂後 40 日に当たるので，クサホナミの光合成速度，気孔コンダクタンス，SPAD 値はFS1よりも大きかった．FS1では追肥により光合成速度は高く維持されているとともに，遅発分げつ葉身の光合成速度はクサホナミと同程度の値を示した．

2－2）窒素蓄積量

2005 年最終収穫時の地上部窒素蓄積量を図 3-1-6 に示す．窒素蓄積量は，FS1の標肥区 10.3，追肥区 12.4 g m^{-2}，ホシユタカの標肥区 10.8 g m^{-2}，追肥区 12.3 g m^{-2}，クサホナミの標肥区 11.9 g m^{-2}，追肥区 13.1 g m^{-2}となり，系統間差は小さかったが，追肥により増加した．ホシユタカおよびクサホナミでは穂および葉身への分配量が多いのに対して，FS1では遅発分げつに多く分配された．

2－3）非構造性炭水化物含有量および TDN 含量

2005 年最終収穫時の茎葉部の非構造性炭水化物蓄積量を図 3-1-7 に示す．FS1ではクサホナミ，ホシユタカに比べて非構造性炭水化物は葉身に少なく，稈＋葉鞘と遅発分げつに蓄積した．有意差はないが，追肥により非構造性炭水化物蓄積量は低下する傾向にあった．

FS1の TDN 含量は 56.1%で，クサホナミの 59.3%より少なく，粗タンパク質含有率は 6.45%で，クサホナミの 6.53%よりやや低かった．

3．考察

藤坂5号を遺伝的背景に持ち出穂期が近いERに比べて，FS1の地上部乾物重は大きかったが，出穂から収穫までの乾物増加量はほぼ同じであった．2002 年と 2003 年の気象条件が異なるため地上部乾物重に差があるが，両年とも生育期間が約1カ月長い晩生系統に比べると，FS1の乾物重は小さかった．また，晩生系統の収穫期までFS1の収穫を延長しても，その期間の乾物増加量は，晩生系統に比べて少なく，地上部乾物重は晩生系統に及ばなかった．

乾物重の窒素多肥による増加率は，2002 年はER 6.3%，FS1 6.2%，LR 5.5%，ホシユタカ

7.8%, 2003 年はFS1 11.8%, LR 10%, ホシユタカ 11.3% となり, 窒素施用量が多い 2003 年(25 g m^{-2})は 2002 年(20 g m^{-2})より高いが, 系統間差は小さかった. 窒素多肥によりFS1の遅発分げつ重は増加するものの, その増加の半分は茎葉からの分配であると考えられ, 遅発分げつの物質生産に対する寄与は小さかった. 本実験では, 窒素は分げつ期から穂揃い後までの期間に分施したので, 遅発分げつの葉身成長への効果は小さかったと考えられる.

2005 年(谷和原水田)の地上部乾物重には施肥間差はみられなかったが, 窒素蓄積量は追肥区で増加した. 追肥窒素は植物体に吸収されたが, 乾物重増加には寄与しなかった. FS1の乾物収量は飼料イネ品種に及ばなかったが, 追肥区の窒素蓄積量はほぼ同じで, 窒素は優先的に遅発分げつに分配されたと考えられる. しかし, 窒素追肥による乾物重の増加はみられなかった. クサホナミとホシユタカも同様に窒素蓄積量の増加が乾物生産量に反映しなかった. 窒素吸収時期が遅く, 物質生産にとって好適な気象条件下になかったこと, 1株1本植えのため, 穂数が少なく, 十分なシンクが確保できなかったことが考えられる. ホシユタカの葉身および稈＋葉鞘に非構造性炭水化物が蓄積していることは, 穂数不足によるシンク不足を反映していると考えられる.

一方, 2006 年の窒素追肥実験では, 地上部乾物重は窒素追肥により増加した. 筑波大学水田は土壌肥沃度が低く, 谷和原水田に比べて乾物収量が低い水準にあること, 追肥窒素量を増加したこと, 穂揃い後約1週と2週の時期に施肥したこと, などが原因と考えられる. 窒素追肥によりクサホナミでは穂重の増加が, FS1では稈＋葉鞘と遅発分げつの増加が顕著であった. 窒素追肥により上位葉の老化が遅れ, 光合成活性が高く維持されるが(Miah ら 1997), FS1の止葉および第2葉の光合成速度は成熟期を過ぎた後でも高い値を維持していた. 遅発分げつの葉身も, 面積は小さいが, 高い光合成速度を示した. FS1の追肥区の止葉および第2葉の SPAD 値は, 40 近い値を維持しており, 追肥により葉身の老化が抑制されていることがわかる.

以上の結果から, FS1は晩生系統には及ばないものの早生系統に比べて, 地上部乾物収量は大きいことが確認された. また, 出穂後の窒素追肥によって葉身の光合成活性が維持されるとともに, 遅発分げつの葉身が増加し, 全乾物重の増加に寄与する可能性も示された. FS1は乾物収量の 90%近くを茎葉が占めて炭水化物が蓄積する. 水田の有効活用と自給飼料生産のためにイネの畜産利用が見直されている中で(永西 2002), 茎葉デンプン蓄積イネとして不稔イネの飼料価値も研究されている(永西ら 1995, 永西・四十万 1998). FS1の TDN 含量および粗タンパク質含有率は, 飼料用品種クサホナミよりやや低いが, 一般に報告されているイネホールクロップサイレージの平均値よりも大きく劣ることはなく(石田 2002), 地上部乾物収量の 90%近くを茎葉が占めることを考慮すれば, FS1の飼料としての利用可能性は十分にあると考えられる.

第2節　地上部乾物収量に及ぼす分げつ期および出穂期の刈り取りの影響

水田の有効活用方策として，水稲を飼料として利用することが検討されている（永西　2002，富田　2002）．稲作と畜産の有機的結合を図る一手段として，水稲を生育途中で一度青刈りし，飼料として利用するとともに再生稲から子実生産を得るための栽培法が検討されており（大西・堀江 1990），青刈り時期がイネの再生に及ぼす影響として再生茎の特徴が調べられている（後藤・星川 1988，吉田・穂園　1995）．FS1は通常は休眠している分げつを出穂後に出現させる特徴を持つ．遅発分げつの成長には茎中に蓄積された炭水化物および窒素が関与することが報告されている（佐藤 1959）．また，刈り株からの再生量には残り株中に残存する炭水化物含量が影響する（Ichii and Sumi 1983，Turner and Jund 1993）．第2節では生育途中の刈り取り処理を窒素施肥と組み合わせて行い，FS1の地上部乾物収量の積算値および窒素蓄積量を対照品種と比較することによって，FS1の刈り取り再生利用による飼料としての利用可能性を検討する．

1．材料および方法

雌性不稔系統FS1，藤坂5号および出穂期が同時期で日本型多収性品種とされるふくひびきを供試し，2001 年に筑波大学農林技術センター水田において実験を実施した．

（1）栽培

種子をトリフミン乳剤 300 倍液で消毒後，3 日間浸種した．4 月下旬に催芽種子を水稲用育苗培土（くみあい粒状培土K）を充填した育苗箱に 1 箱当たり 20 g（約 800 粒）の密度で播種し，ビニルハウス内で育苗した．5 月中旬に 5 葉苗を栽植密度 22.2 株m^{-2}（30 cm × 15 cm），1 株 1 本植えで本田に移植した．基肥として代かき前に複合化成肥料(くみあい複合燐加苦土安 800)で N 5 g m^{-2}，P_2O_5 12 g m^{-2}，K_2O 12 g m^{-2}を施用した．

窒素施肥処理2水準および刈り取り処理3水準の分割区法で1区 1.8m×1.8mの2反復として実験を行った．窒素施肥は標肥区（N 8g m^{-2}）と多肥区（N 15g m^{-2}）として，標肥区には穂肥（3 g m^{-2}）のみ，多肥区には分げつ肥（N 3 g m^{-2}），穂肥（N 5 g m^{-2}）および実肥（N 2 g m^{-2}）に分けて硫安(N 21%)を追肥した．刈り取り処理は刈り取り回数により3回刈り区(分げつ期，出穂期および成熟期)，2回刈り区(出穂期および成熟期)および1回刈り区(成熟期)とした．

（2）乾物重測定

刈り取り処理ごとに表 3-2-1 に示す日程で収穫し，部位別に乾物重を測定した．なお，1 回刈り区は成熟期の 9 月上旬に収穫したが，3 回刈り区および 2 回刈り区では，出穂期刈り取り後の再

生茎の成熟後に収穫したため，成熟期の刈り取りは約 1 ヵ月後の 10 月上旬であった．分げつ期および出穂期は地際から 10 cm の高さで，成熟期は地際から収穫した．各反復 6 個体ずつ収穫し，個体ごとに分げつ期は葉身および稈＋葉鞘，出穂期は葉身，稈＋葉鞘および穂，成熟期は葉身，稈＋葉鞘，穂，遅発分げつに分別し，80℃の通風乾燥機で 72 時間以上乾燥後，重量を測定した．なお，分げつ期および出穂期には，草丈，茎数，SPAD 値および葉面積を測定した．葉面積は面積計(AAM 9，林電工)を用いて各反復 6 個体のうち 2 個体の葉面積を測定し，葉乾物重から比葉面積(葉面積/乾物重)を計算し，他の 4 個体の葉面積は葉乾物重に比葉面積を乗じて推定した．また，成熟期には稈長，穂数および遅発分げつ数を調査した．

(3)再生株の光合成測定

2回刈り区および3回刈り区の出穂期刈り取り株から再生した個体について，8 月 24 日に，8 個体を無作為に選び，最上位完全展開葉の光合成速度，気孔コンダクタンスおよび SPAD 値を第2章第2節と同様に測定した(39 頁参照)．

(4)炭素および窒素蓄積量の測定

乾物重測定後，各反復から 3 個体ずつ，サイクロンサンプルミル(SHC-F1，UDY 社)を用いて，器官別に粉砕した．粉砕試料は CN コーダ(MT-600，ヤナコ)を用いて全炭素および窒素含有率を測定し，反復ごとに器官別平均値を求めた．各個体の器官別乾物重に平均含有率をかけて，個体当たりの炭素含有量および窒素含有量を求めた．

2．結果

(1)刈り取り回数による地上部乾物収量の比較

出穂日はFS1は 7 月 20 日，藤坂5号は 7 月 16 日，ふくひびきは 7 月 18 日であった．各刈り取り時の成長形質を表 3-2-2 に示す．1回刈り区(成熟期)の稈長はFS1，藤坂5号，ふくひびきの順に長く，FS1の多肥区のみ穂数が多かった．2回刈り区，3回刈り区でも有意ではないが，FS1の多肥区で穂数および出穂期の葉面積が多かった．

地上部積算乾物重を図 3-2-1 に示す．1回刈り区の個体当たり乾物重は，藤坂5号およびふくひびきでは標肥区と多肥区に差がなかったが，FS1は多肥区でやや増加した(図 3-2-1A)．穂への乾物分配率は，藤坂5号およびふくひびきの 60 ～ 63%に対して，FS1は約 16%で，稈＋葉鞘が 41 ～ 42%，遅発分げつが 25%を占めていた．

2回刈り区の積算乾物重は，藤坂5号およびふくひびきでは標肥区と多肥区の差はなかったが，FS1は標肥区 39.5 g，多肥区 51.5 g で，多肥区のFS1の乾物重が最大であった(図 3-2-1B)．

穂への分配率は，藤坂5号およびふくひびきが 34 ～ 40%に対して，FS1は 17 ～ 18%と低く，稈＋葉鞘への分配率が高かった．

3回刈り区の積算乾物重も，藤坂5号およびふくひびきでは標肥区と多肥区の差は小さく，FS1では標肥区 29.9 g，多肥区 40.7 g で，多肥区のFS1の乾物重が最大であった（図 3-2-1C）．

(2)再生株の光合成速度および関連形質

出穂期刈り取り株から再生した個体の最上位完全展開葉の光合成速度，気孔コンダクタンスおよび SPAD 値を図 3-2-2 に示す．FS1の光合成速度は他の2系統に比べて低かった．FS1とふくひびきの光合成速度に施肥区間および刈り取り区間の差はないが，藤坂5号では3回刈り区でやや高かった．FS1の気孔コンダクタンスおよび SPAD 値は他系統に比べて低かった．

(3)刈り取り回数による積算窒素蓄積量の比較

個体当たり炭素蓄積量は乾物重の傾向と同じであった（データ省略）．

刈り取り区ごとの個体当たり窒素蓄積量を図 3-2-3 に示す．1回刈り区の窒素蓄積量には系統間の有意差はないが，FS1では標肥区と多肥区の差が大きかった（図 3-2-3A）．藤坂5号およびふくひびきの穂の窒素蓄積量は全体の 73 ～ 76%を占めるのに対して，FS1のそれは 15%と少なく，葉身，稈＋葉鞘および遅発分げつがそれぞれ 30 ～ 31%， 21 ～ 25%， 25 ～ 31%を占めた．2回刈り区の積算窒素蓄積量はFS1の多肥区で最大値を示した（図 3-2-3B）．藤坂5号およびふくひびきでは葉身，稈＋葉鞘および穂の割合がそれぞれ 38 ～ 43%，23 ～ 26%および 31 ～ 37%に対して，FS1ではそれぞれ 45%，38 ～ 41%および 14 ～ 16%であった．3回刈り区の積算窒素蓄積量もFS1の多肥区が最大であった（図 3-2-3C）．藤坂5号およびふくひびきでは葉身，稈＋葉鞘および穂がそれぞれ 41 ～ 44%，21 ～ 24%および 33 ～ 37%を占めるのに対して，FS1ではそれぞれ 53 ～ 54%，34%および 12 ～ 13%であった．

3．考察

FS1，藤坂5号およびふくひびきの生育様相は，ふくひびきの草丈がやや低かったことを除けば出穂期まではほぼ同様であった．窒素施肥の効果はFS1のみでみられ，茎数と出穂期の葉面積が多肥区で多かった．藤坂5号とふくひびきには施肥効果はみられなかったが，系統間の生育反応の違いによるものか，さらに検討が必要である．

地上部乾物重は，1回刈り区では標肥区，多肥区とも系統間に有意差はなかった．2回刈り区の積算乾物重には有意差はないが，標肥区では藤坂5号が最大で，多肥区ではFS1の増加が顕著であった．3回刈り区の積算乾物重もやはり標肥区では藤坂5号，多肥区ではFS1が最大であ

った．刈り取り回数が増えるにつれて積算乾物重は減少するが，1 回刈り区の乾物重に対する比率は，2回刈り区では藤坂5号 82～86%，ふくひびき 72～74%に対して，FS1では標肥区 80.6%，多肥区 93.5%であり，3回刈り区でも藤坂5号 63～65%，ふくひびき 52～61%に対して，FS1では標肥区 60.9%，多肥区 73.9%となり，FS1は窒素多肥条件により途中刈り取りによる積算乾物重の減少程度が小さくなるのが特徴であった．

出穂期の刈り取り後に再生した個体の最上位完全展開葉の光合成速度は，多肥区ではFS1が藤坂5号およびふくひびきに比べて低かった．この低下は SPAD 値および気孔コンダクタンスの低下を伴っており，FS1再生株では，葉身の窒素濃度の低下とともに，気孔の閉鎖も光合成の限定要因として作用していたものと考えられる．FS1の再生株の上位葉の光合成活性は必ずしも高くないにもかかわらず，多肥条件ではFS1の積算乾物重が最大になっていた．再生株の成長形質をみると，FS1の茎数，葉面積が多肥区で増加している．したがって，FS1の多肥区での乾物生産増加には，再生株で窒素を茎数の増加と新たな葉の展開に消費して葉面積を拡大したことが寄与したものと考えられる．

積算乾物重は刈り取り回数の増加につれて減少したのに対して，積算窒素蓄積量は標肥区および多肥区とも差は小さいが，2回刈り区が最大で，ついで1回刈り区，3回刈り区の順になった．多肥区ではFS1の蓄積量が最大で，標肥区の蓄積量に対する多肥区の比率は藤坂5号およびふくひびきの約 110%に対して，FS1では1回刈り区 138%，2回刈り区 146%，3回刈り区 145%であった．窒素多肥に対するFS1の特異な反応は，穂の代わりに稈，葉鞘，遅発分げつという可変的器官がシンクとして機能しているためと考えられる．

本実験におけるFS1の多肥区の単位面積当たり積算乾物重は，1回刈り区 1223 g m^{-2}，2回刈り区 1167 g m^{-2}，3回刈り区 903 g m^{-2}であり，対照とした藤坂5号およびふくひびきに比べて著しく勝るものではなかった．しかし，FS1は茎葉がシンクがとなるために窒素蓄積量が多い特徴があり，青刈り飼料としての利用可能性が考えられる．また，種子が稔実しないために，転作作物としての飼料イネとして作付けした場合に飯米として市場に流通する心配がなく，水田を活用した転作作物として有望ではないかと思われる．そのためには今後さらに施肥の量や時期，刈り取りの時期や回数を検討していくことにより，乾物収量を増加させる栽培技術を開発するとともに，飼料イネとしての成分的価値を評価することが必要である．

第3節　要約

水田栽培における雌性不稔イネFS1の地上部乾物収量は，同じ反復親に藤坂5号を持ち，同熟期の系統に比べて大きいが，生育期間が1ヶ月長い晩生系統に比べると小さかった．また，窒素多肥条件により有意な乾物収量の増加は認められなかった．晩生系統の収穫時期までFS1は成長を継続したが，延長期間の乾物増加量は晩生系統の登熟期間中の乾物増加量に比べて少なく，最終的な地上部乾物収量は晩生系統には及ばなかった．この間，FS1の遅発分げつ重は増加するものの，その半分は茎葉からの分配であると考えられ，窒素多肥条件でも遅発分げつの物質生産に対する寄与は小さかった．そこでFS1の出穂後に窒素施肥を行い，地上部乾物収量への効果を検討した．2005 年栽培では乾物収量に追肥効果はみられなかったが，FS1の窒素吸収量は多く，対照とした飼料イネ品種とほぼ同じになった．2006 年栽培では出穂後の窒素追肥により遅発分げつが増えることによって乾物収量が増加する傾向がみられた．

FS1を栽培途中で収穫し再生量を積算した場合の乾物生産量は，対照とした藤坂5号およびふくひびきに比べて著しく勝るものではなかった．しかし，窒素多肥条件ではFS1の刈り取り再生量が対照品種と比べて多かった．また，再生株の茎葉が主要なシンクとなるために窒素蓄積量が多くなる特徴が認められ，茎葉を利用する青刈り飼料としての利用が期待される．

以上の乾物収量の解析から，FS1は同熟系統に比べて乾物収量は多いが，晩生多収性系統には及ばなかった．しかし，FS1の出穂後の窒素追肥によって乾物収量の向上が期待できた．また，窒素施肥と組み合わせた刈り取り再生栽培利用の可能性が示された．

表 3-1-1　窒素施肥試験（2002 年）の出穂期（A）および収穫期（B）における成長形質

A) 出穂期

系統	施肥	出穂日	草丈 (cm)	SPAD	稈長 (cm)	穂数	葉面積 (cm^2)
FS1	標肥区	7月27日	110 a	40.7 a	75.4 a	10.3 a	1502 a
	多肥区	7月27日	114 a	43.1 a	79.0 a	11.4 a	1740 a
ER	標肥区	7月23日	105 a	43.7 a	70.6 a	9.7 a	1220 a
	多肥区	7月23日	105 a	46.8 a	70.9 a	10.4 a	1320 a
LR	標肥区	8月23日	121 a	37.6 a	91.6 a	8.9 a	1913 a
	多肥区	8月23日	125 a	37.9 a	90.8 a	9.5 a	2118 a
ホシユタカ	標肥区	8月29日	110 a	40.3 a	81.7 a	9.7 a	1978 a
	多肥区	8月29日	114 a	39.5 a	83.3 a	10.2 a	2213 a

B) 収穫期

系統	施肥	収穫日	稈長 (cm)	穂数	遅発分げつ数	葉面積 (cm^2)
FS1（1）	標肥区	9月4日	84.6 a	11.0 a	19.9 a	1250 a
	多肥区	9月4日	88.6 b	11.7 b	20.0 a	1882 b
FS1（2）	標肥区	10月2日	85.0 a	11.1 a	29.1 a	−
	多肥区	10月4日	87.2 a	11.3 a	23.6 a	−
ER	標肥区	9月1日	81.6 a	10.4 a	0.0 a	−
	多肥区	9月1日	84.0 a	10.6 a	0.0 a	−
LR	標肥区	10月5日	99.4 a	8.8 a	0.0 a	−
	多肥区	10月6日	101 a	9.5 a	0.0 a	−
ホシユタカ	標肥区	10月11日	83.3 a	8.9 a	0.1 a	−
	多肥区	10月12日	86.1 a	9.9 a	0.5 a	−

注）異なる英小文字は各系統内の施肥処理間において3反復のt検定により，5%水準で有意差があることを示す．

FS1（1）は出穂後40日（DAH40）を目安とした収穫，FS1（2）は晩生系統の収穫期に合わせた収穫（DAH70）

表 3-1-2　窒素施肥試験（2003 年）の出穂期（A）および収穫期（B）における成長形質

A) 出穂期

系統	施肥	出穂日	草丈 (cm)	SPAD	稈長 (cm)	穂数
FS1	標肥区	8月7日	110 a	42.1 a	77.2 a	9.6 a
	多肥区	8月10日	119 b	44.2 b	85.6 b	10.9 a
LR	標肥区	8月30日	119 a	37.1 a	94.1 a	7.8 a
	多肥区	9月3日	128 b	39.8 a	106 b	9.2 b
ホシユタカ	標肥区	9月8日	−	40.7 a	90.5 a	9.9 a
	多肥区	9月10日	−	45.0 b	93.9 a	9.1 a

B) 収穫期

系統	施肥	収穫日	稈長 (cm)	穂数	遅発分げつ数
FS1（1）	標肥区	9月6日	80.3 a	9.6 a	20.0 a
	多肥区	9月6日	85.3 b	10.5 a	21.5 a
FS1（2）	標肥区	10月12日	80.2 a	9.2 a	21.4 a
	多肥区	10月12日	84.9 a	10.2 b	21.9 a
LR	標肥区	10月11日	98.8 a	9.2 a	0.0 a
	多肥区	10月12日	104.1 a	8.9 a	0.0 a
ホシユタカ	標肥区	10月20日	91.4 a	9.4 a	0.0 a
	多肥区	10月20日	95.7 a	9.6 a	0.0 a

注）異なる英小文字は，各系統内の施肥処理間において3反復のt検定により，5%水準で有意差があることを示す．

FS1（1）は出穂後30日（DAH30）を目安とした収穫，FS1（2）は晩生系統の収穫期に合わせた収穫（DAH70）

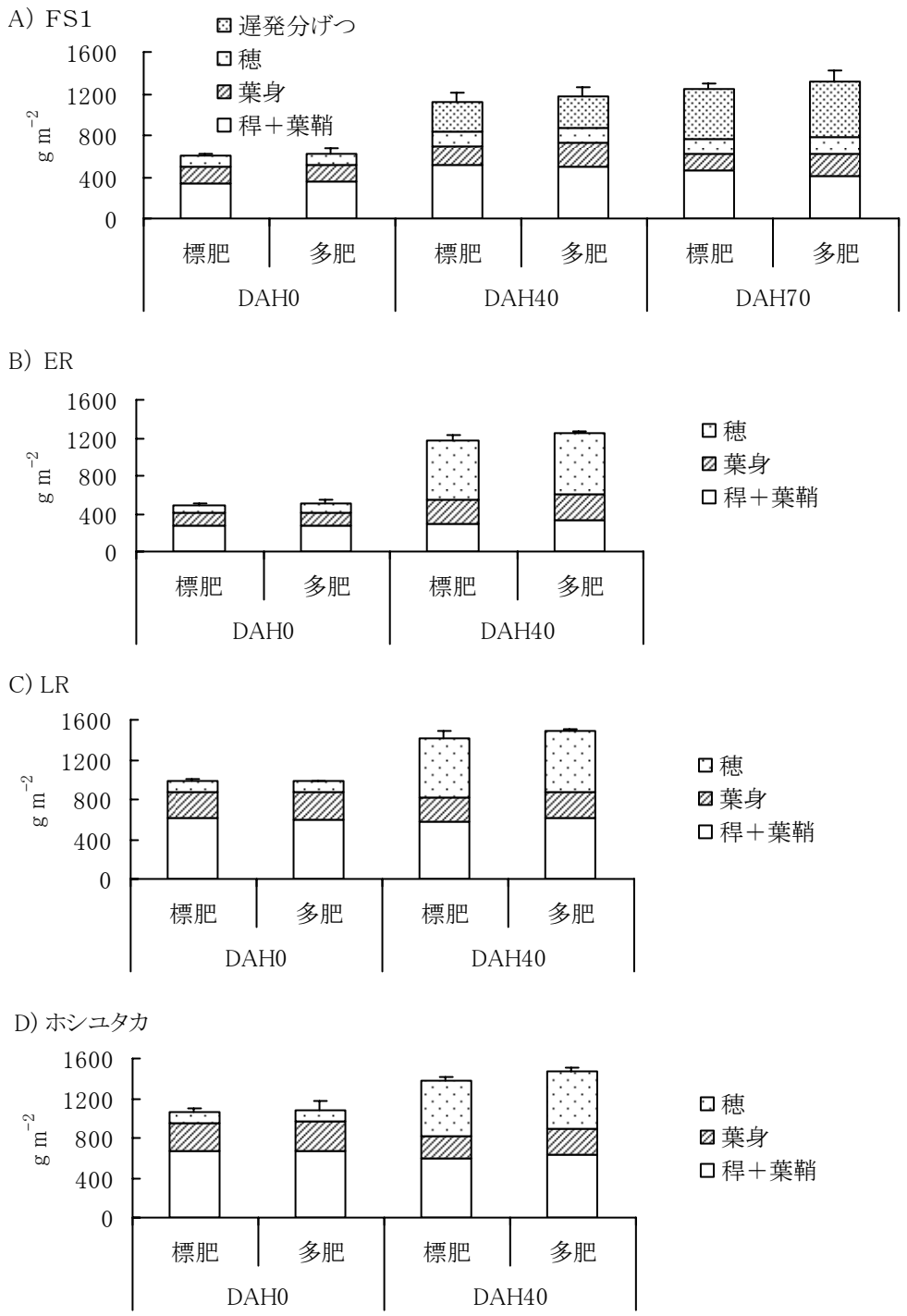


図 3-1-1 窒素施肥試験(2002 年)の出穂期および収穫期におけるFS1(A), ER(B), LR(C)およびホシユタカ(D)の地上部乾物重の比較

DAH0:出穂期, DAH40:出穂後 40 日, DAH70:出穂後 70 日
縦線は 3 反復の標準誤差

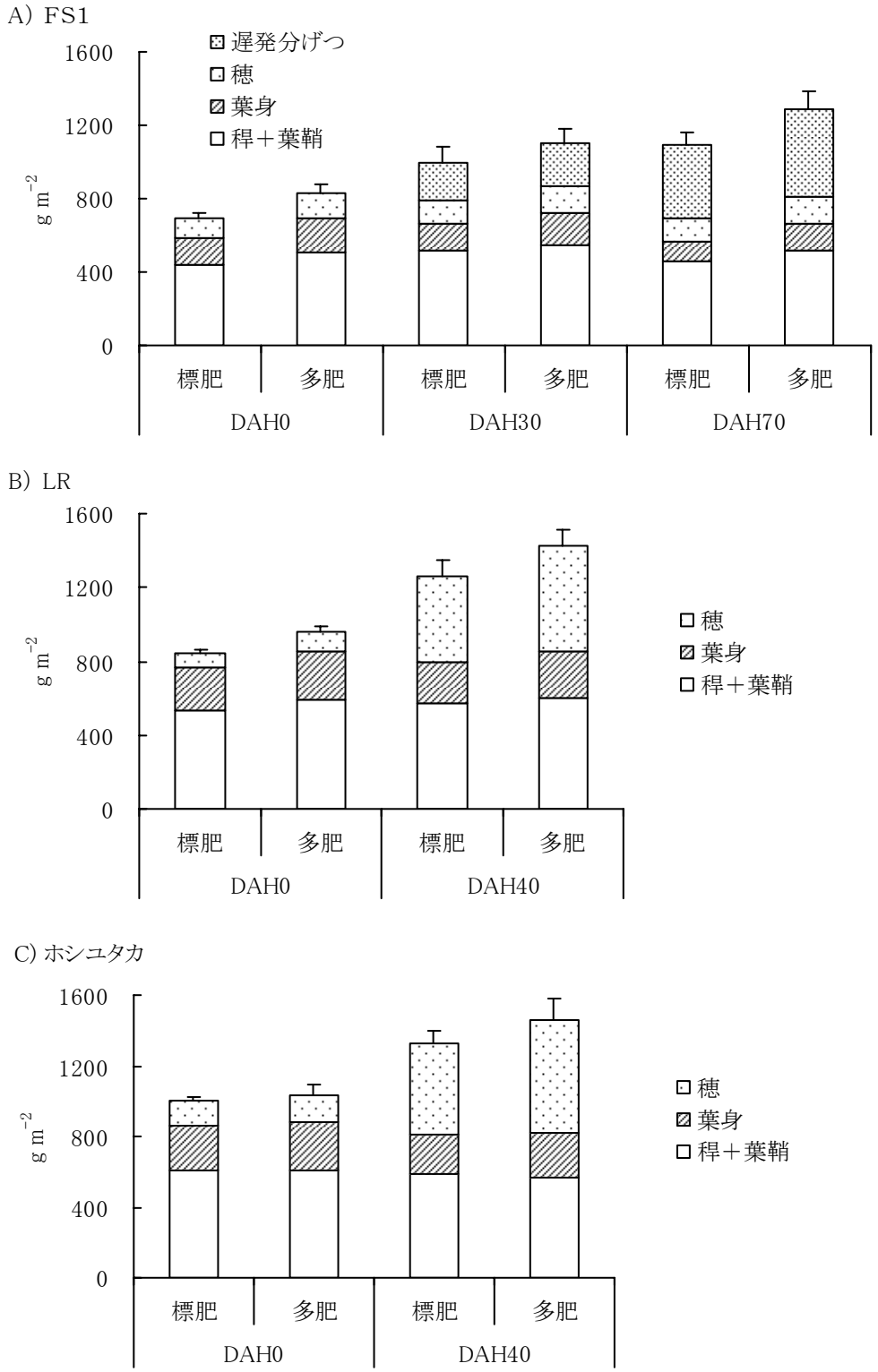


図 3-1-2　窒素施肥試験(2003 年)の出穂期および収穫期におけるFS1(A), LR(B)およびホシユタカ(C)の地上部乾物重の比較

DAH0:出穂期, DAH30:出穂後 30 日,　DAH40:出穂後 40 日, DAH70:出穂後 70 日
縦線は 3 反復の標準誤差

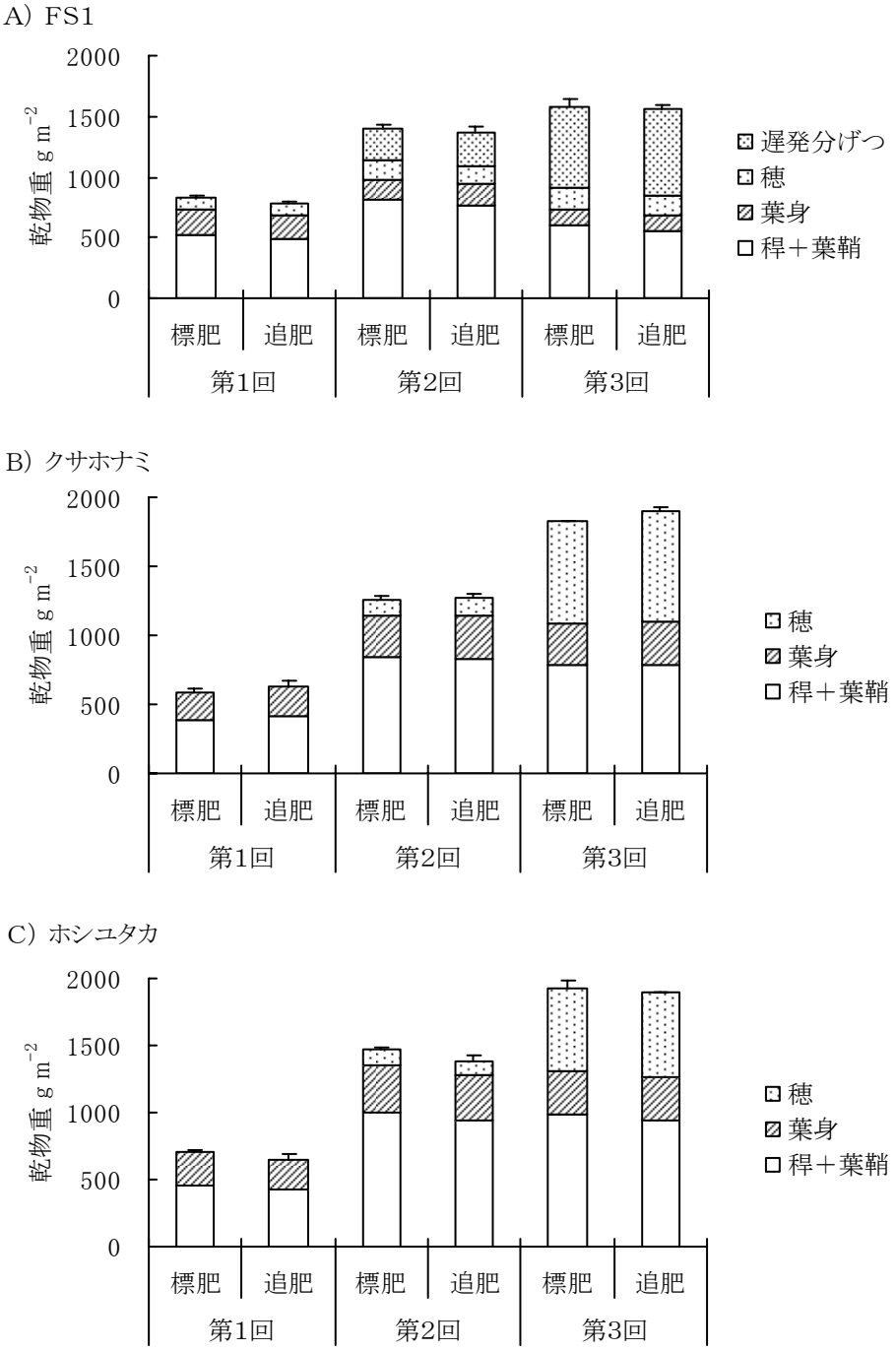


図 3-1-3　FS1の出穂後の追肥がFS1(A), クサホナミ(B)およびホシユタカ(C)の地上部乾物重に及ぼす影響(2005 年谷和原水田)

第1回　FS1:7 月 14 日, クサホナミ:7 月 13 日, ホシユタカ:7 月 13 日
第2回　FS1:8 月 18 日, クサホナミ:8 月 11 日, ホシユタカ:8 月 17 日
第3回　FS1:9 月 19 日, クサホナミ:9 月 15 日, ホシユタカ:9 月 15 日
縦線は 3 反復の標準誤差

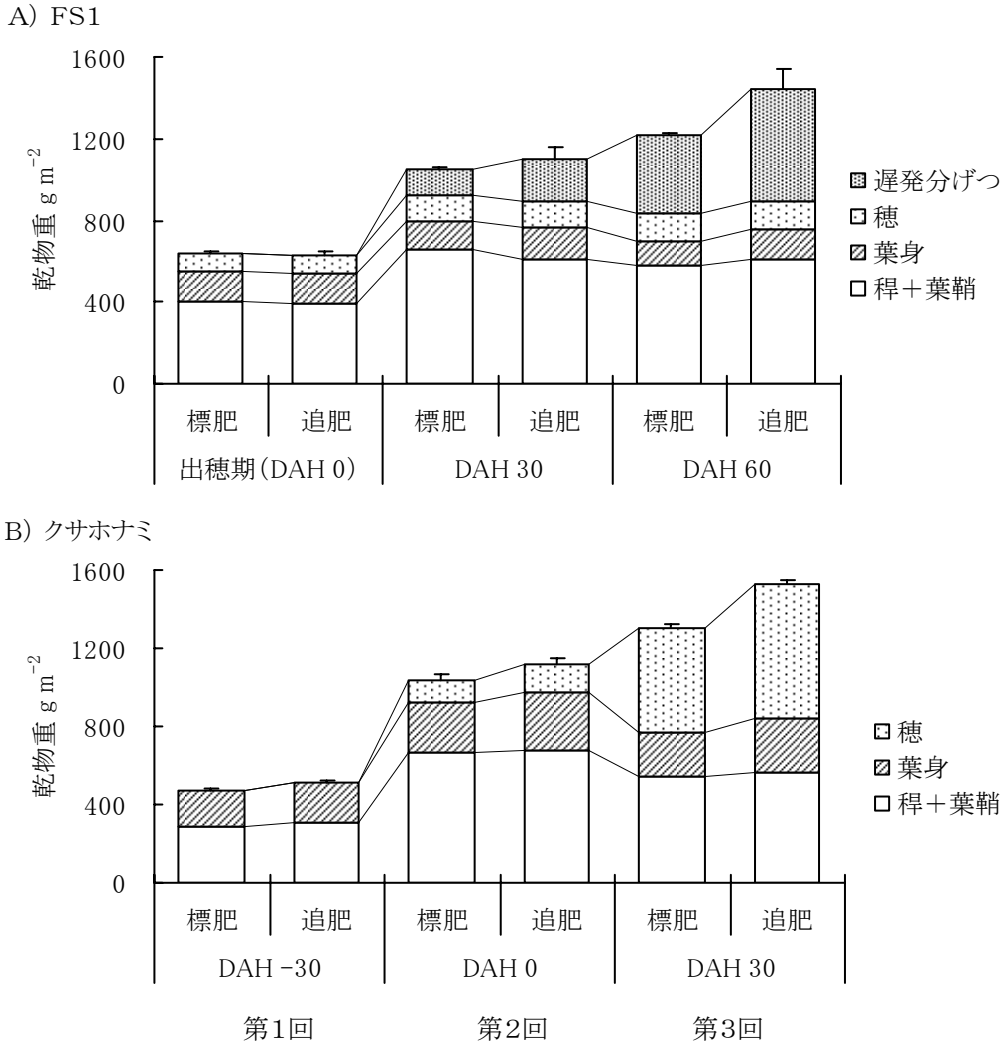
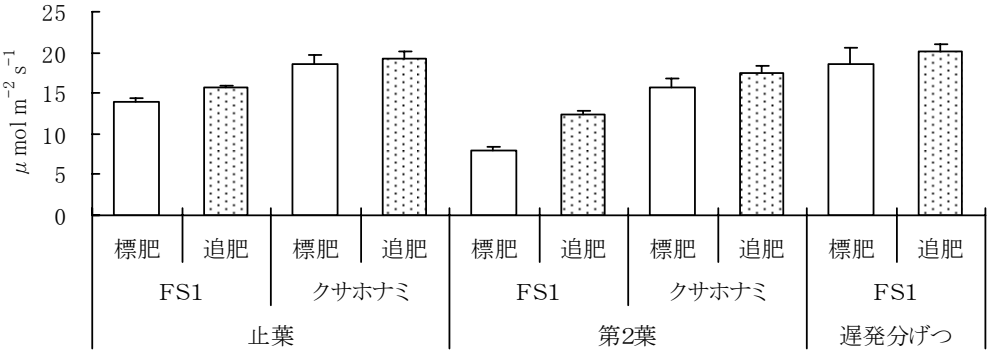


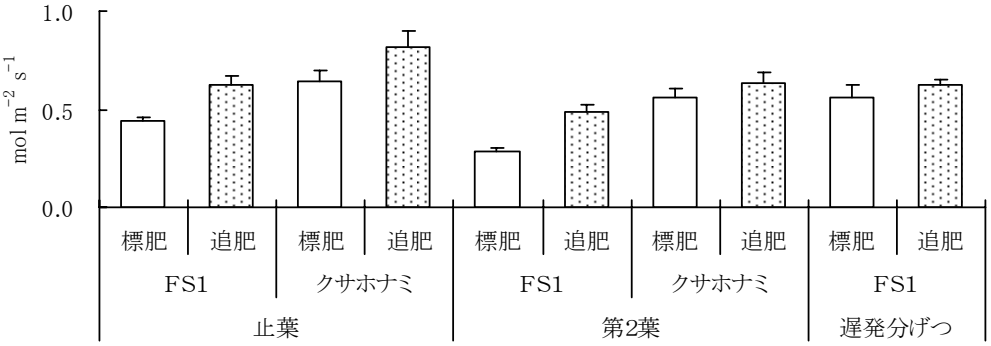
図 3-1-4　FS1の出穂後の窒素追肥がFS1(A)およびクサホナミ(B)の地上部乾物重に及ぼす影響(2006 年筑波大学水田)

第1回(FS1出穂期)　FS1:7 月 28 日, クサホナミ:7 月 27 日
第2回(クサホナミ出穂期)　FS1:8 月 25 日, クサホナミ:8 月 26 日
第3回(クサホナミ黄熟期)　FS1:9 月 26 日, クサホナミ:9 月 27 日
窒素追肥は 8 月 2 日と10 日に計 5 g m^{-2} を施肥した.
縦線は 3 反復の標準誤差
DAH:出穂後日数

A) 光合成速度



B) 気孔コンダクタンス



C) SPAD値

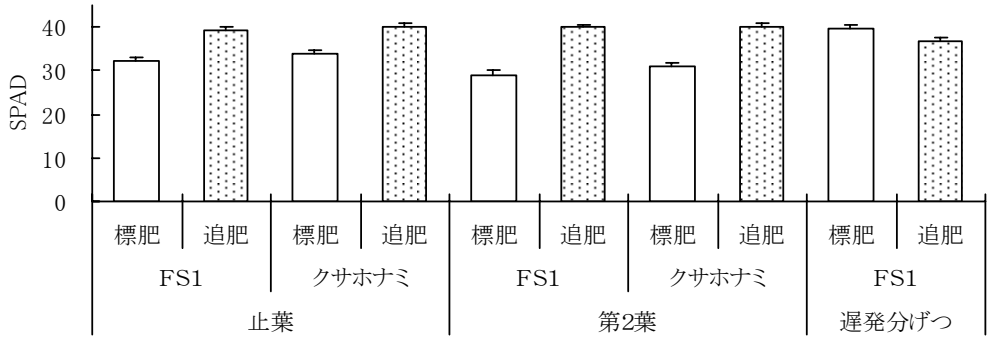


図 3-1-5 追肥1ヶ月後における止葉，第2葉および遅発分げつ葉身の光合成速度(A)，気孔コンダクタンス(B)および SPAD 値(C)の比較

測定日： 2006 年 9 月 10 日，光強度 1200 μ mol m^{-2} s^{-1}
6 個体の平均値，縦線は標準誤差

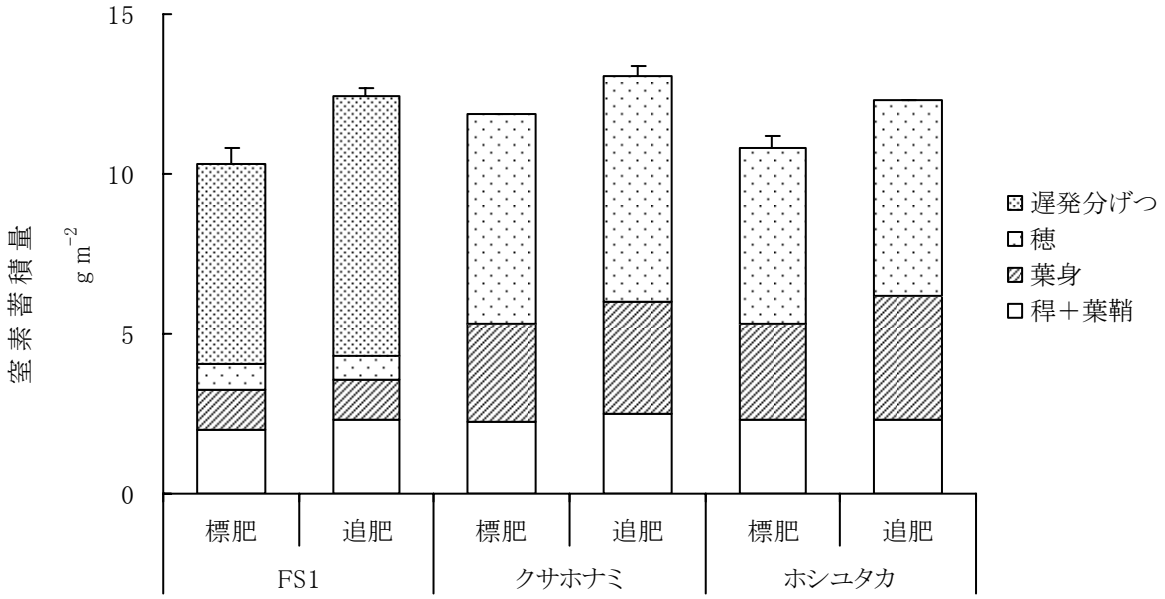


図 3-1-6 出穂後追肥試験の最終収穫時における地上部窒素蓄積量の比較
（2005 年谷和原水田）

縦線は 3 反復の標準誤差

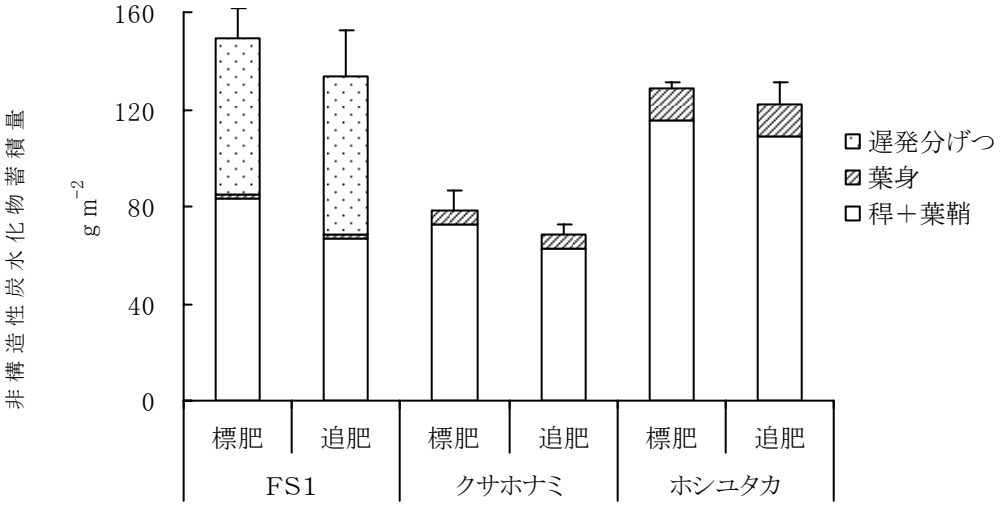


図 3-1-7　出穂後追肥試験の最終収穫時における茎葉部の非構造性炭水化物蓄積量(グルコース換算量)の比較
(2005 年谷和原水田)

器官別乾物重に非構造性炭水化物(グルコース, フルクトース, スクロースおよびデンプン)含有率をかけて積算した.
縦線は 3 反復の標準誤差

表 3-2-1　刈り取り再生試験（2001 年）における各刈り取り区の収穫日

処理区	収穫時期	FS1	藤坂5号	ふくひびき
1回刈り区	成熟期	9月7日	9月3日	9月6日
2回刈り区	出穂期	7月24日	7月19日	7月24日
	成熟期	10月4日	10月3日	10月4日
3回刈り区	分げつ期	6月27日	6月27日	6月27日
	出穂期	7月25日	7月21日	7月25日
	成熟期	10月4日	10月3日	10月4日

注：標肥区と多肥区は同日に収穫した.

表 3-2-2　1回刈り区（A），2回刈り区（B）および3回刈り区（C）の収穫時期別の成長形質の比較

A) 1回刈り区　（成熟期）

系統	施肥	稈長 (cm)	穂　数 (本/個体)	遅発分げつ (本/個体)
FS1	標肥	90.5 a	10.3 a	21.5 a
	多肥	94.3 a	12.6 b	19.0 a
藤坂5号	標肥	87.3 a	10.3 a	0 a
	多肥	86.4 a	10.6 a	0.3 a
ふくひびき	標肥	73.0 a	10.2 a	0 a
	多肥	75.2 a	10.1 a	0.5 a

B) 2回刈り区　（出穂期）　（成熟期）

系統	施肥	穂　数 (本/個体)	SPAD	葉面積 cm^2／個体	稈長 (cm)	穂　数 (本/個体)
FS1	標肥	10.2 a	42.3 a	1357 a	57.8 a	12.8 a
	多肥	11.8 a	43.4 a	1634 a	62.8 b	14.2 a
藤坂5号	標肥	11.7 a	44.9 a	1739 a	56.2 a	10.9 a
	多肥	11.1 a	45.1 a	1573 a	57.6 a	11.8 a
ふくひびき	標肥	10.0 a	38.6 a	1259 a	40.5 a	12.5 a
	多肥	10.5 a	41.1 a	1400 a	41.7 a	10.8 a

C) 3回刈り区　（分げつ期）

系統	施肥	茎数 (本/個体)	SPAD	葉面積 cm^2／個体
FS1	標肥	8.7 a	44.8 a	452 a
	多肥	11.7 a	46.3 a	607 a
藤坂5号	標肥	7.6 a	45.4 a	453 a
	多肥	9.7 a	47.0 a	520 a
ふくひびき	標肥	8.2 a	43.7 a	405 a
	多肥	8.6 a	43.7 a	384 a

（出穂期）　（成熟期）

系統	施肥	穂　数 (本/個体)	SPAD	葉面積 cm^2／個体	稈長 (cm)	穂　数 (本/個体)
FS1	標肥	8.7 a	43.0 a	728 a	57.8 a	10.8 a
	多肥	11.4 a	43.3 a	1076 a	62.0 a	12.4 a
藤坂5号	標肥	8.3 a	44.2 a	704 a	55.5 a	10.7 a
	多肥	8.9 a	44.0 a	676 a	55.5 a	11.8 a
ふくひびき	標肥	8.1 a	42.4 a	656 a	40.6 a	8.5 a
	多肥	8.3 a	42.1 a	721 a	43.1 a	11.3 a

注）異なる英小文字は各系統内の施肥処理間において2反復のt検定により5%水準で有意差があることを示す.

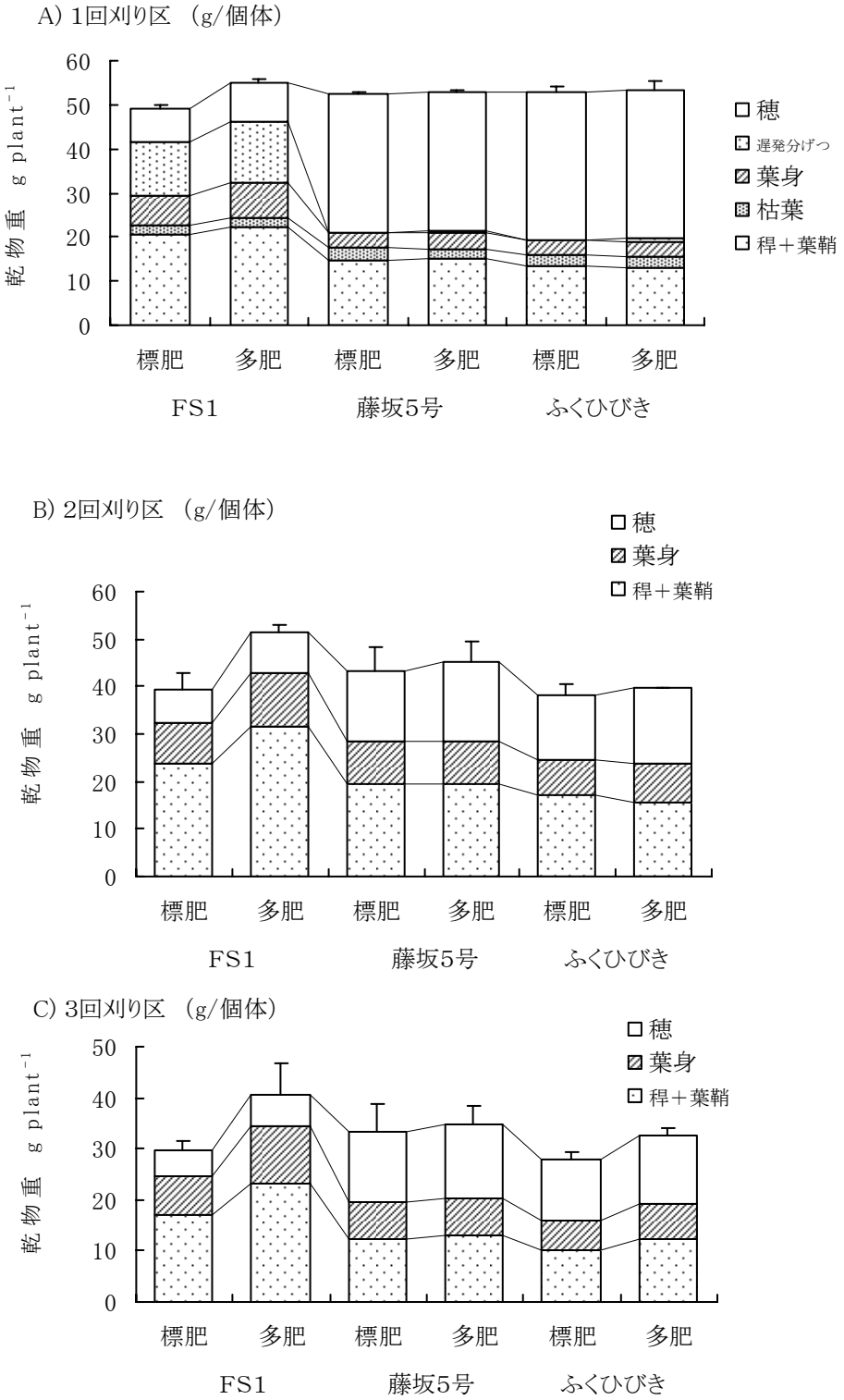
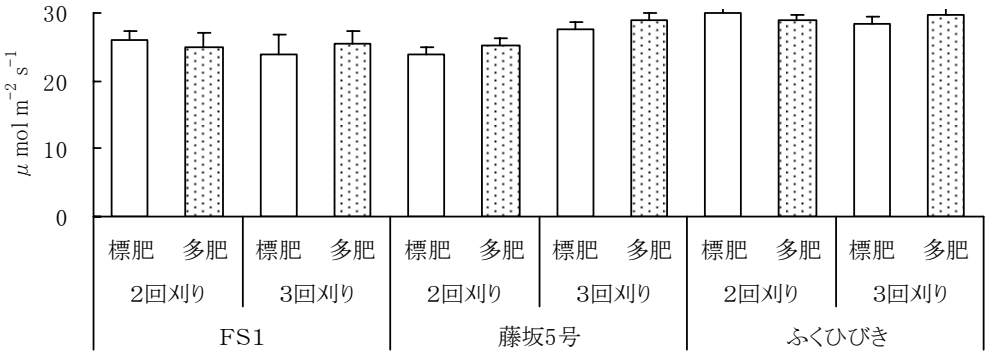


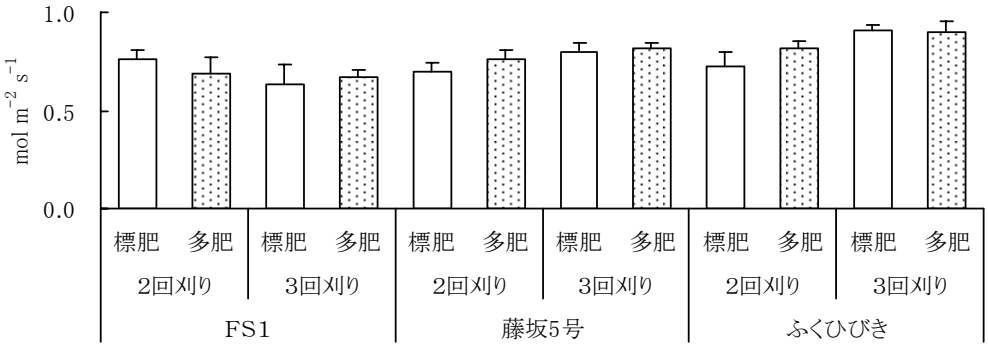
図 3-2-1　1回刈り区(A)，2回刈り区(B)および3回刈り区(C)の個体当たり積算乾物重の比較

縦線は 2 反復の標準誤差

A) 光合成速度



B) 気孔コンダクタンス



C) SPAD値

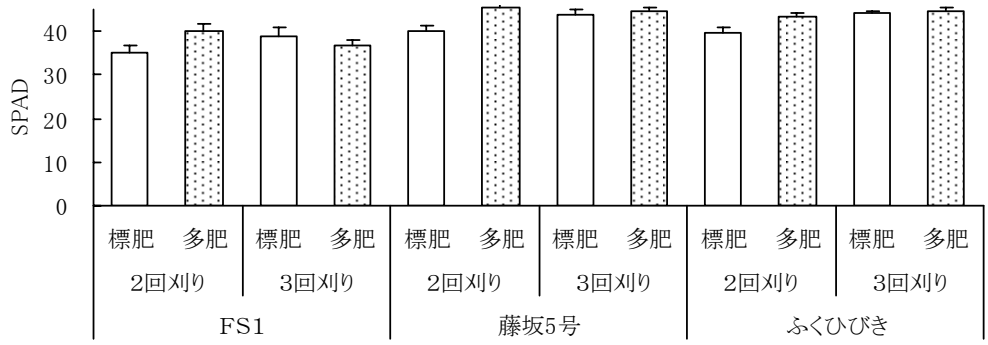


図 3-2-2　再生株の最上位完全展開葉の光合成速度(A)，気孔コンダクタンス(B)および SPAD 値(C)の比較

2回刈り区および3回刈り区の出穂期刈り取り株からの再生株 8 個体の平均値，縦線は標準誤差
測定日　2001 年 8 月 24 日，　光強度　　1200　μ mol m^{-2} s^{-1}

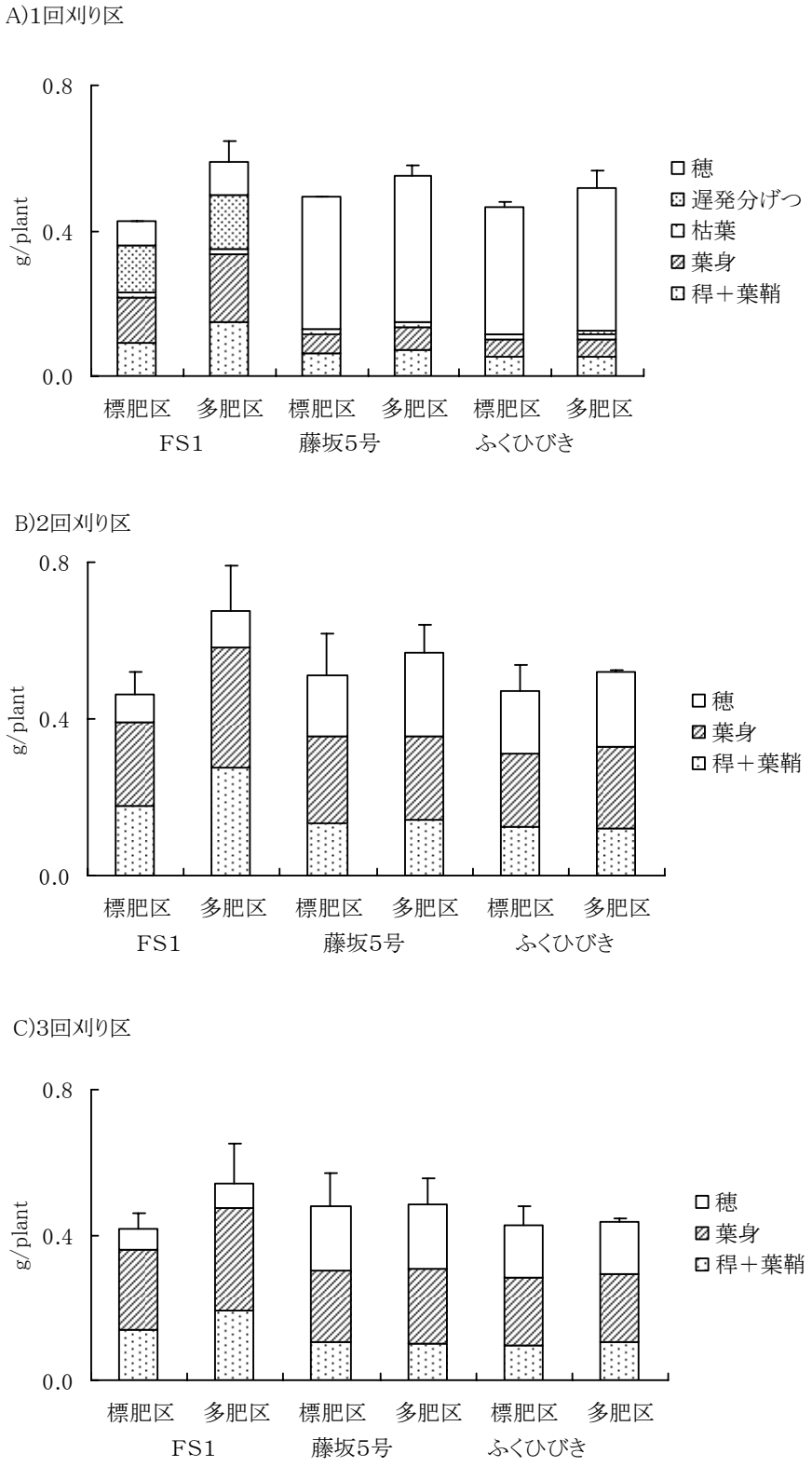


図 3-2-3　1回刈り区（A），2回刈り区（B）および3回刈り区（C）の個体当たり積算窒素蓄積量の比較
縦線は 2 反復の標準誤差

第4章

総合考察

イネの物質生産と収量形成過程において，子実は光合成産物および無機元素のシンクとして重要な役割を果たしている．イネの物質生産および転流機構における子実のシンク機能の果たす役割を解明するため，穂を切除することによって光合成や乾物生産および分配過程を明らかにしようとする研究が行われてきた．しかし，人為的な穂の切除は，植物体に傷害を与えて物質代謝を変化させる可能性がある．また，穂は光合成能力を持ち，受光上有利な位置にあるので個体群光合成にも影響を及ぼすことが考えられる．従来の穂切除実験では，これらの影響が排除できない．そこで本研究では，雌性不稔系統イネと系統育成の反復親である藤坂5号を供試材料として，出穂期以降の物質生産過程を比較することによって，イネの物質生産および転流機構におけるシンクとしての穂の役割を解明しようとした．第1章では，穂のシンク機能喪失がイネの成長に及ぼす影響を明らかにするために，雌性不稔系統FS1の出穂までと出穂以降の成長を藤坂5号と比較した．また，FS1の研究および栽培利用上の前提条件として稔実特性を明らかにした．第2章では，雌性不稔系統FS1と藤坂5号の出穂以降の乾物生産および窒素蓄積過程を解析した．また，FS1と藤坂5号を穂切除して乾物生産過程を解析することによって，「穂の喪失」と「シンク機能の喪失」の影響を明確にした．第3章では，雌性不稔イネのバイオマス利用の可能性について栽培面から検討するため，FS1の窒素施肥法を変えたときの地上部乾物収量を多収性品種と比較するとともに，栽培途中に刈り取り，再生量を評価した．総合考察では，イネの出穂以降の物質生産および転流機構について，雌性不稔系統イネを材料として明らかになったことを中心にして，(1)雌性不稔イネの生育および稔実特性，(2)雌性不稔イネの物質生産および分配特性，(3)雌性不稔イネのバイオマス資源としての利用，それぞれについて議論する．

1. 雌性不稔イネの生育および稔実特性

雌性不稔系統FS1と藤坂5号の出穂日は年次により数日異なるが，出穂期までの葉齢，茎数，草丈などに明確な差はみられず，FS1の出穂までの生育は藤坂5号とほとんど変わらないと結論した．しかし，出穂後の成長にはFS1と藤坂5号に明確な差がみられた．出穂後はFS1の草丈が藤坂5号よりも長く，上位3節間の伸長により稈長が長くなるとともに，穂長および上位葉身長がFS1の方が長かった．これらの形質は出穂前後から伸長していることから，稈への同化産物の蓄積の結果というよりは，FS1と藤坂5号の遺伝的差異と考えられる．

FS1の出穂後の成長の特徴は，遅発分げつの出現・成長である．FS1は出穂2週以降になると，ほぼすべての茎から1ないし2本の遅発分げつが出現した．高位節の分げつ芽は栽培イネでは休眠しており，穂の切除によって伸長することが知られている(Oritani and Yoshida 1971，高橋 1992)．また，コムギおよびオオムギの穂を開花時に切除した実験でも遅発分げつが出現した(Koide and Ishihara 1992a)．イネの遅発分げつの出現には稈への炭水化物および窒素の蓄積が関係するとされる(佐藤 1959)．第2章第5節の穂切除実験では，藤坂5号の穂切除区でFS1と同様に遅発分げつが観察された．したがって，FS1では同化産物の稈への蓄積が遅発分げつの成長を促したと推定できる．しかし，茎頂部の頂芽優勢により腋芽の成長が抑制されているが(高橋 1994)，シンク機能喪失により穂による頂芽優勢が解除されて高位節からの分げつが伸長したとも考えられる．伸長節位ごとに遅発分げつの出現を調べたところ，第2節からの分げつが成長すると，第3節からの分げつ出現が抑えられる，頂芽優勢的な性質が認められた．また，遅発分げつが観察されるのは早くとも出穂2週以降であり，遅発分げつの出現とともに稈＋葉鞘の重量が減少し，CN比が増加した．以上のことから，シンク機能喪失によって頂芽優勢が失われ，稈および葉鞘の炭水化物と窒素が遅発分げつの成長を支えたと考えられる．今後，穂のシンク機能喪失と遅発分げつ成長との因果関係について，植物ホルモンの動態に関する研究が必要である．

本実験におけるFS1の個体当たりの平均稔実率は0.5 ～ 6.9%の範囲にあり，水田栽培個体の平均値は2.9(2005年) ～ 5.0%(2001年)であった．個体内変異として分げつ次位や出現節位，穂上位置による差異は小さかった．穂ばらみ期の日照時間と稔実率との間には有意な相関がみられたことから，胚のう形成時の炭水化物代謝が稔実率に影響すると考えられる．

以上のことから，雌性不稔イネの出穂期までの生育は反復親である藤坂5号とほぼ同等であるが，稔実率は極めて低く，実質的に穂のシンク機能を失っていると考えてよい．このため，雌性不稔イネでは通常は休眠している分げつが出穂後に出現する特異な生育特性を持つことが明らかになった．

2. 雌性不稔イネの物質生産および分配特性

雌性不稔系統FS1と藤坂5号の出穂後の乾物生産を比較したところ，ポット栽培ではFS1の乾物増加量が大きいが，水田栽培では系統間の差は認められず，子実のシンク機能喪失によって乾物生産は減少しないことが確認された．FS1では，出穂直後は稈と葉鞘が，出穂2週以降は遅発分げつが新たなシンクとなり，炭水化物はこれらに分配され，根への乾物分配も藤坂5号に比較して多かった．

FS1と藤坂5号ともに，上位葉の個葉光合成速度は出穂以降，次第に低下したが，FS1では出穂後の日数が経過しても比較的高く維持され，藤坂5号よりも長期にわたって光合成活性を維持した．しかし，ポット栽培のFS1の出穂後の乾物増加量は，藤坂5号より大きかったが，水田栽培では系統間の乾物重増加量に有意差はみられなかった．ポット栽培では，FS1の純同化率が高く推移するとともに，葉面積も大きいことから，葉の光合成機能と葉面積の両面が高い成長速度に寄与していることが推定された．水田栽培では，FS1の葉重が大きいが，純同化率が低いために，出穂後の乾物生産量は変わらないと推定できる．つまり，ポット条件では葉身の老化が抑制されて葉面積の減少と光合成機能の低下が少ないことが，物質生産が高まる要因となったが，水田条件では葉重は増加するが，個体群内の光の競合のため，個々の葉身が光合成機能を十分に発揮できないことが純同化率低下の原因と考えられる．

イネの子実は炭水化物だけでなく窒素の大きなシンクでもある．子実のシンク機能喪失によって，窒素の蓄積および分配過程は乾物重および炭素とは大きく異なった．FS1の稈＋葉鞘，遅発分げつおよび根の窒素蓄積量を合計しても藤坂5号の穂の窒素蓄積量には及ばなかった．稈と葉鞘の窒素のシンク機能は子実に比べて不十分なため，FS1では葉身からの窒素転流が抑制されて窒素含量が高く維持され，光合成活性の維持に寄与していると考えられる．また，稈の炭水化物と窒素は，通常は休眠状態にある節からの分げつの成長を支え，この遅発分げつが新たな炭水化物と窒素のシンクになると考えられる．

出穂後にFS1の根乾物重の増加が認められ，穂のシンク機能の代替器官として，根も一部の役割を担っていることが確認された．根量の増加には遅発分げつの成長に伴う新根の発生も無視できないと考えられる．FS1では登熟期間中の茎基部からの個体当たり出液速度が藤坂5号よりも高く維持され，出液中のサイトカイニン濃度も高かった．根への乾物分配の増加が，主に出液量の増加を通じて葉身へ送られるサイトカイニン量の増加となり，葉身の老化抑制に寄与していることが推定された．

FS1と藤坂5号の穂を切除することにより,「穂全体(穎花, 内外穎, 枝梗, 穂軸すべてを含めた器官)」と「穂のシンク機能」それぞれが物質生産と分配に及ぼす影響を解析した. 両系統ともに穂切除区と対照区間に最終的な乾物重に有意差はなかったが, 物質生産過程を解析すると, 穂切除直後には成長速度が対照区より低い傾向にあった. 出穂後の上位葉光合成速度には穂切除の影響はみられなかったので, 穂切除直後の成長速度低下は, 葉身光合成の低下によるものではないと考えられ, 穂の光合成が物質生産に貢献している可能性が示唆された. しかし, 既往の文献をもとに試算したところ, 穂の光合成量だけでは成長速度の差は説明できず, また, 穂切除により止葉の光合成速度が低下する報告もある(石原ら 1989). 穂切除直後の成長速度低下の原因については, 穂の光合成速度を実測して検討する必要がある. 一方, 出穂後 30 日以降では対照区に比べて穂切除区の成長速度が大きい傾向にあり, 穂の乾物重損失分まで補償して最終的な乾物生産量には差がなくなった. この穂切除区の成長速度増加は, 遅発分げつ重の増加によるものであった. FS1の対照区・穂切除区ともに遅発分げつが出現・成長するが, 穂切除区の方が遅発分げつ重が大きくなり, その物質生産への寄与によって, 切除された穂の乾物重および穂切除直後の成長速度の低下を補償していた. このように「穂そのもの」と「穂のシンク機能」の喪失は, 最終的な乾物重は同じになるが, 物質生産過程に及ぼす影響には差異が認められた.

雌性不稔イネの物質生産および分配的特長をまとめると, 以下のような植物体内の物質の動態が考えられる(図 4-1). イネでは登熟期間中の穂が最大のシンク器官であり, 最終的に乾物生産全体の 40～60%を集積するが, FS1では主に稈・葉鞘, 遅発分げつおよび根に分配される. 根重の増加は導管液中のサイトカイニンを通じて葉身の老化抑制に寄与する. また, 登熟中の穂は窒素の最大のシンクでもあり, その大部分は茎葉からの転流によるものである. FS1では, 稈と葉鞘が穂の窒素シンクとしての機能を完全には代替できない. このため, 葉身からの窒素転流が抑制されて葉身の光合成活性が比較的高く維持される. 稈と葉鞘へ蓄積された炭水化物や窒素は, 遅発分げつの成長を支え, この遅発分げつが新たなシンク器官になる.

以上のことから, イネでは子実のシンク機能を喪失しても稈と葉鞘が代りのシンクとなり, 葉身の老化が抑制されると同時に, 遅発分げつの成長が促進され, 物質生産はむしろ増加する可能性のあることが明らかとなった.

3. 雌性不稔イネのバイオマス資源としての利用

FS1の穂はシンクとして機能しないために, 対照品種の藤坂5号に比べて植物体の老化が遅延し, 遅発分げつが成長する. この特性を水田栽培で活用できれば乾物生産の増大につながり, バ

イオマス資源として利用できることが示唆された．しかし，普及のためには，地上部乾物収量を増加させる適切な栽培技術の開発が必要である．

まず水田で窒素施肥量を変えてFS1の地上部乾物収量を評価した．FS1は同熟期の系統に比べて地上部乾物収量が大きいが，多窒素条件にしても晩生系統に比べると小さかった．FS1の特徴である遅発分げつ重は増加するが，その増加の約半分は茎葉からの再分配と考えられ，慣行の施肥時期では施肥量を増加しても遅発分げつの物質生産に対する寄与は比較的小さかった．

遅発分げつの物質生産機能を高める方策として，FS1の出穂後に窒素追肥を行い，地上部乾物収量を飼料イネ品種と比較した．出穂後1週目と2週目に窒素追肥を分けた栽培では，標肥条件に比べて地上部乾物重の増加がみられた．出穂後の窒素追肥によって，葉身の老化が抑制されて光合成活性が維持されるとともに，遅発分げつ量が増加し，その葉身の光合成も乾物重増加に貢献すると推定された．雌性不稔イネを利用して飼料イネなど晩生多収性品種と同等の地上部乾物収量を得るためには，FS1の晩生化など育種的改良，また栽培面からは植え付け本数の検討などが必要であるが，出穂以降の窒素施肥により遅発分げつの物質生産機能を向上させることが，乾物生産の増加につながると期待できる．

FS1を生育途中で刈り取り，窒素施肥量を変えて再生栽培した場合の地上部乾物生産量を検討した．窒素標肥区では，FS1の地上部乾物積算量は藤坂5号と同程度であった．窒素多肥区では，2回刈り区・3回刈り区のFS1の積算乾物生産量が大きい傾向がみられ，窒素蓄積量も藤坂5号に比べて多かった．FS1では再生株の窒素のシンクが子実ではなく，茎葉であるため，この特徴を生かした青刈り飼料としての利用が考えられる．第2章では，出穂後に炭水化物と窒素が稈と葉鞘，根に蓄積することを明らかにした．したがって，FS1の再生イネとしての利用可能性の検討には，出穂以降の刈り取りと再生量の評価および成分分析が必要である．

ホールクロップサイレージ向けのイネ品種としては，多収性（TDN収量），耐倒伏性，耐病虫性，脱粒性，耐肥性などが評価される（稲発酵粗飼料生産・給与技術マニュアル，稲発酵粗飼料推進協議会 2002）．飼料イネの育種に当たっては，可消化養分総量（TDN）含量の向上と籾消化性の向上が課題になっている（根本 2002）．FS1のTDNと粗タンパク質含量は，飼料イネ品種の平均値に比べてやや低いが大きな差は認められなかった．地上部乾物重の分配割合をみると，通常品種では穂が 40～50％を占めるのに対して，FS1では穂の占める割合は約 10％で，残りは遅発分げつを含む茎葉が占める．つまり，地上部乾物収量が飼料用品種で 1.8 t ha^{-1}，FS1で 1.4 t ha^{-1}としても，茎葉の乾物収量は，飼料用品種約 0.8 t ha^{-1}となるが，FS1では約 1.2 t ha^{-1}となる．FS1は，消化困難な籾が少なく，茎葉の割合が多いので，乾物収量の低さを補うことができると考えら

れる. さらに, 穂が実らないことから窒素多肥条件にしても倒伏の心配はない.

不稔イネの飼料利用については, 永西ら(1995), 永西・四十万(1998)が細胞質雄性不稔系統の飼料価値を調べている. 正常イネのサイレージに比べて不稔イネは栄養価と栄養収量が全体的に低いが, 茎葉部の可溶性炭水化物量や生体内乾物消化率が高いことから, 茎葉部主体のイネ飼料として期待されている(永西ら 1995). 細胞質雄性不稔系統は稔性回復系統の交配による維持が必要である. 系統の維持や稔性の固定度の点から, 雌性不稔イネの方が取り扱いが容易であると考えられる. FS1は雌性不稔ではあるが, わずかに稔実する穎果があり, その種子によって維持される. 環境条件によって稔実率が大幅に上昇すると, 茎葉飼料としての利用価値はないが, 一方で安定的な種子確保が必要である. FS1の稔実率調査では, 環境条件による大幅な変化はなかったが, 調査年次によって1%未満から 7%までの変動があった. 採種栽培では幼穂発育期を日射条件の最も良い時期に合わせることにより, 種子生産量を増加させる可能性がある.

本研究では, イネ雌性不稔系統FS1と対照品種・藤坂5号の出穂以降の物質生産および分配特性を解析することによって, イネでは子実のシンク機能喪失による物質生産の阻害はないことを明らかにした. 本研究の特徴は, 雌性不稔系統を材料とすることによって, 穂の切除処理なしに子実のシンク機能が喪失した場合のイネの物質生産および分配機構を明らかにしたことである. これによりポット栽培の個体レベルおよび水田栽培の個体群レベルの物質生産過程を解析して, その差異を明らかにしたことは新しい知見である. また, 穂切除実験を組み合わせることによって, 穂切除の物質生産への直接的影響と遅発分げつ成長への影響を明らかにすることができた. 穂と物質生産の関係について得られた知見は, 従来の穂切除実験結果を総合したものをほぼ裏付けるものであった(村山ら 1957a,b, 趙ら 1981, Nakano ら 1995, 秋田ら 1996). しかし, それらの研究は, それぞれ個体レベルで物質生産過程の一部を解析したものがほとんどであった. 本研究では, 個体および個体群について, 出穂後の葉身光合成の推移および乾物生産と分配過程を解析して, 出穂後のイネの老化と物質生産の関係を明確にすることができた. これらの知見は, 雌性不稔イネの物質生産増加ばかりでなく, 今後のイネの子実収量および乾物収量向上の研究につながるものである.

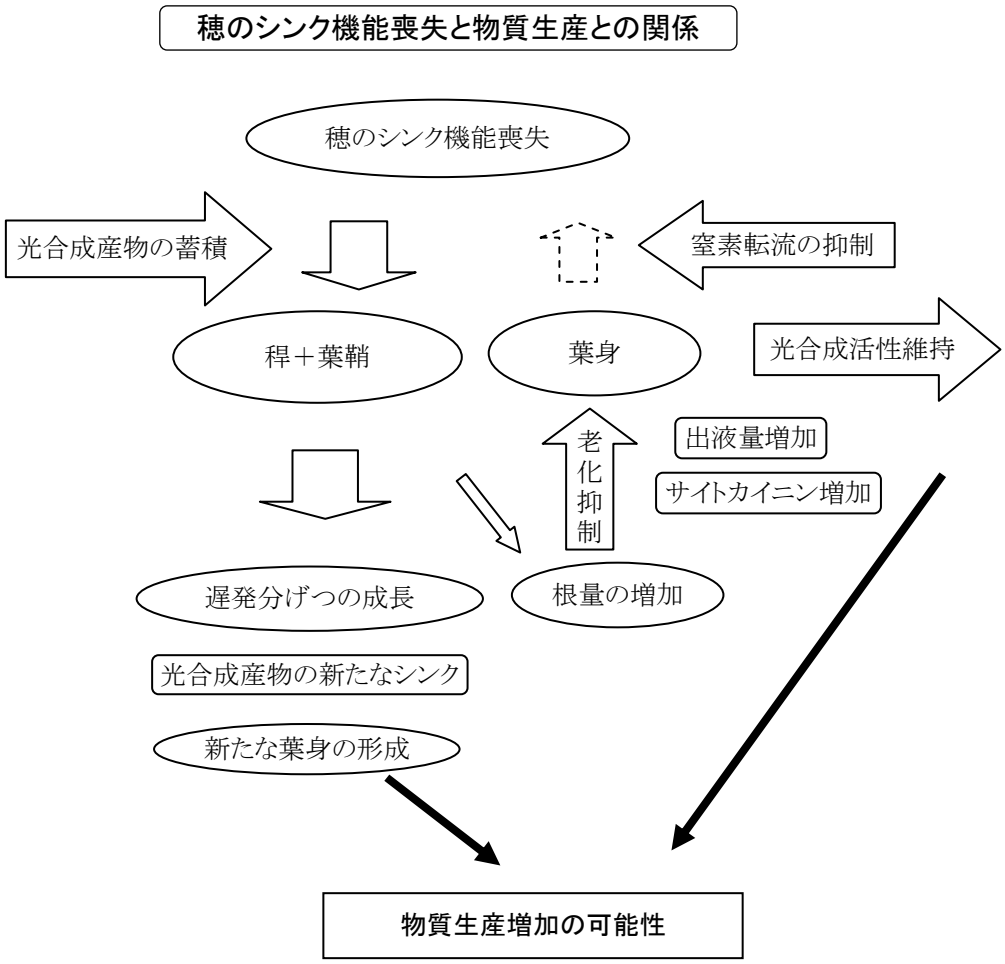


図4-1 穂のシンク機能喪失がイネの物質生産と分配に及ぼす影響（模式図）

摘 要

作物の収量向上を物質生産面から考える上で，光合成産物や無機成分の蓄積器官であるシンクと生産器官であるソースとの相互関係は重要な視点である．本研究では，子実のシンク機能喪失が物質生産および分配に及ぼす影響を明らかにするために，穂がシンクとして機能しない雌性不稔系統イネ（FS1）と系統育成の反復親である通常品種藤坂5号を供試材料として，出穂期以降の物質生産過程を解析した．さらに，FS1の特異な物質生産および分配特性の水田でのバイオマス利用の可能性を検討するために，窒素多肥条件および刈り取り処理条件を設定して水田栽培での地上部乾物収量を測定した．

1．雌性不稔イネの生育および稔実特性

FS1と藤坂5号の出穂期までの生育に差はみられなかったが，出穂日は年次により数日の差があった．FS1では出穂2週以降になると，ほぼすべての茎から遅発分げつが出現した．FS1の平均稔実率は 0.5 ～ 6.9%であり，実質的に子実はシンク機能を失っていると考えた．

2．雌性不稔イネの物質生産および分配特性

出穂後の個体当たり乾物増加量は，ポット栽培ではFS1が藤坂5号より多かったが，水田栽培では系統間に差がなく，穂のシンク機能喪失による乾物生産の減少はなかった．FS1では穂の代わりに出穂直後は稈と葉鞘が，出穂2週以降は遅発分げつがシンクとして機能するとともに根への乾物分配も多くなることが明らかになった．

止葉および第2葉の光合成速度は出穂以降低下するが，登熟後期にはFS1の光合成活性は藤坂5号よりも高く維持されていた．また，FS1では出穂以降の茎基部からの出液速度が藤坂5号よりも高く維持され，出液中のサイトカイニン濃度が高かった．根への乾物分配の増加が出液量の増加を通じて葉身へ送られるサイトカイニン量の増加となり，葉身の老化抑制に寄与していることが推定された．

穂は窒素の大きなシンクでもある．FS1では穂の代わりに稈，葉鞘，遅発分げつ，根の窒素量が増加するが，これらを合計しても藤坂5号の穂の集積量に及ばない．このため葉身から穂への窒素転流は抑制され，光合成活性の維持に寄与していると考えられた．稈への炭水化物および窒素の蓄積は，遅発分げつの成長を支え，これが新たなシンクになることもFS1の特徴である．

FS1の穂切除区と対照区間の乾物生産量に有意差はみられなかったため，「穂のシンク機能の

喪失」と「シンク器官の喪失」が物質生産へ及ぼす影響の差および穂の生産上における役割は小さいものと結論した．しかし，穂切除直後は成長速度の低下が認められた．穂切除による乾物重減少と初期の成長速度低下による物質生産量の低下は，遅発分げつの増加により補償されており，穂切除は物質生産過程に影響することが明らかとなった．

以上の解析により，イネでは子実のシンク機能喪失により茎葉が代りのシンクとなるため，葉身の老化が抑制されるとともに，遅発分げつの成長が促進されることが明らかとなり，この特性を利用したバイオマス生産の可能性が示唆された．

3．雌性不稔イネのバイオマス資源としての利用

雌性不稔系統FS1は，窒素多肥により同熟系統に比べて地上部乾物収量が大きく，成長期間の延長が認められたが，晩生系統に比べると乾物収量は小さかった．FS1の出穂後の窒素追肥により地上部乾物重は増加する傾向があり，遅発分げつの増加により，その葉身による光合成が乾物収量向上に寄与すると考えた．

FS1を栽培途中で収穫し，再生量を積算した場合の地上部乾物収量および窒素蓄積量を評価した．FS1の積算乾物収量は窒素標肥条件では対照系統と同等であったが，窒素多肥条件では多くなるとともに，窒素蓄積量の増加が認められた．

FS1の可消化養分総量 TDN と粗タンパク質含有率は飼料イネ品種に比べてわずかに低いが，乾物収量の約 90％が遅発分げつを含めた茎葉であった．今後，栽培および育種面の改良による乾物収量の向上とともに，栄養成分の向上や稔実率の制御が必要であるが，稲発酵粗飼料あるいは茎葉飼料としてFS1の水田での利用が期待できる．

謝 辞

本研究の遂行に当たりましては，筑波大学大学院生命環境科学研究科生物圏資源科学専攻丸山幸夫教授には終始懇切丁寧なご指導をいただきまして，本論文のとりまとめに導いていただきました．ここに衷心より深く感謝申し上げます．筑波大学大学院生命環境科学研究科生物圏資源科学専攻坂井直樹教授，同専攻奥野員敏教授，同研究科先端農業技術科学専攻梅本貴之助教授（独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構作物研究所）には，本論文のとりまとめに当たりまして大変に有意義な示唆をいただき，ご校閲の労をとっていただきました．謹んで御礼申し上げます．

筑波大学大学院生命環境科学研究科生物圏資源科学専攻横尾政雄前教授には研究の端緒を作っていただくとともに，研究遂行ならびに論文のとりまとめにあたりまして貴重なご助言をいただきました．雌性不稔系統イネならびに同質遺伝子系統 ER および LR の種子を分譲していただきまして，深く感謝申し上げます．

第3章第1節窒素追肥試験の実施に当たりましては，実験計画から材料の採取，調査まで独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター関東飼料イネ研究チーム石川哲也主任研究官にご指導いただきました．また，雌性不稔イネのTDN含量および粗タンパク質含量の測定は，同機構作物研究所企画管理室研究調整役根本博博士にご指導いただきました．お忙しい中ご指導をいただきました両氏に厚く御礼申し上げます．

圃場実験においては，材料の栽培から収穫まで筑波大学大学院生命環境科学研究科および生物資源学類の学生各位には大変な援助をいただきました．小林恵子，小木曽映里，川村周一，穐吉由布香，野村加奈子，上田卓司，畠山知之，佐藤大の卒業生の皆さんに御礼申し上げます．また，実験および論文とりまとめ中，ご援助いただきました生命環境科学研究科志水勝好講師，白井靖子技術職員はじめ作物学・比較環境農学研究室の皆様に感謝いたします．

なお，本研究の大半は筑波大学農林技術センターにて実施いたしました．職員の皆様のご協力に感謝申し上げます．

引用文献

秋田重誠・石川哲也・藤澤弘幸　1996. 水稲個体群における穂揃期穂切除処理が登熟期乾物生産量に及ぼす影響. 日作紀　65(別 1):86-87.

秋田重誠　1997. 水稲単収向上技術の現状と課題. 農業および園芸　72:113-122.

Amano T., Q. Zhu, Y. Wang, N. Inoue and H. Tanaka 1993. Case studies on high yields of paddy rice in Jiangsu province, China I. Characteristics of grain production. Jpn. J. Crop Sci. 62:267-274.

Azcon-Bieto, J. 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. Plant Physiol. 73:681-686.

Bergmeyer, H.U. and E. Bernt 1974. Sucrose. In H.U. Bergmeyer ed., Methods in enzymatic analysis. Vol.3, 2nd. ed., Academic Press, New York. 1176-1179.

Biddington, N.L. and T.H. Thomas 1973. A modified *Amaranthus* betacyanin bioassay for the rapid determination of cytokinins in plant extracts. Planta 111:183-186.

趙東三・横井誠一・村田吉男　1981. 水稲の光合成と乾物生産に関する研究　第3報　穂切除が光合成, 乾物生産および収量構成要素に及ぼす影響. 日作紀　50:67-71.

Cock, J. H. and S. Yoshida 1972. Accumulation of ^{14}C-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent reditribution and respiration in the rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 41:226-234.

永西修・四十万谷吉郎・太田久稔　1995. 雄性不稔が稲(*Oryza sativa* L.)茎葉部の化学成分と *in vitro* 乾物消化率に及ぼす影響. Grassland Science 41:74-75.

永西修　1998. 雄性不稔稲の生育時期別・部位別化学成分とサイレージの栄養価. Grassland Science 44:260-265.

永西修　2002. 稲わらの飼料としての再評価. Grassland Science 48:371-378.

Gifford R.M., J.H. Thorne, W.D.Hitz and R.T. Giaquinta 1984. Crop Productivity and photoassimilate partitioning. Science 225:801-808.

Goldschmidt E.E. and S.C. Huber 1992. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. Plant Physiol. 99:1443-1448.

後藤雄佐・星川清親　1988. 青刈り水稲の再生に関する研究　第2報　青刈り後新たに出現した分げつについて. 日作紀 57:59-64.

Gucci, R., C. Xiloyannis and J.A. Flore 1991. Gas exchange parameters, water relations and carbohydrate partitioning in leaves of field-grown *Prunus domestica* following fruit removal. Physiol. Plant. 83:497-505.

Herold, A. 1980. Regulation of photosynthesis by sink activity - The missing link. New Phytol. 86:131-144.

星川清親　1990. Ⅲ生殖器官の形態と発育. 第2章開花・受精, 穎果の発達. 稲学大成第一巻 形態編. 農文協, 東京. 273-306.

北條良夫　1978. 物質生産過程における source と sink との相互関係. 農業技術.33:309-316.

Ichii M. and Y. Sumi 1983. Effect of food reserves on the ratoon growth of rice plant. Japan. J. Crop Sci. 52:15-21.

稲発酵粗飼料推進協議会　2002.　稲発酵粗飼料の生産. 稲発酵粗飼料生産・給与技術マニュアル. 7−10.

石井龍一　2002. 世界の作物の生産状況, 需給. 作物学事典. 日本作物学会編. 養賢堂, 東京. 7-12.

石田元彦　2002. 稲発酵粗飼料研究の現状と展望(2)－稲発酵粗飼料の飼料特性－.　農業技術　57:463-467.

石原邦・中谷英夫・平沢正　1989. イネの穂切除が乾物の生産と分配および止葉の光合成に及ぼす影響.　日作紀 58(別 2):105-106.

石原邦　1990. Ⅲ物質生産の生理機構. 第3章内部要因と光合成・呼吸. 第3節葉内水分. 稲学大成第2巻生理編. 農文協, 東京. 451-455

石原邦・清田悦子・今泉信之　1990. イネの穂の蒸散, 光合成の特徴－葉身と比較して. 日作紀 59:321-326.

蒋才忠・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2報　個葉光合成速度の相違とその要因. 日作紀 57:139-145.

Jiang, C.Z., K. Ishihara, K. Satoh and S. Katoh. 1999. Loss of the photosynthetic capacity and proteins in senescing leaves at top positions of two cultivars of rice in rice in relation to the souce capacities of the leaves for carbon and nitrogen. Plant Cell Physiol. 40:496-503.

Khan R.I. and M.A. Choudhuri 1991. Effect of spiklet removal on the whole plant senescence of rice. Biol. Plant. 33:105-114.

Koide K. and K. Ishihara 1992a. Effects of ear removal on dry matter production and its partitioning in wheat and barley. Jpn. J. Crop Sci. 61:651-658.

Koide K. and K. Ishihara 1992b. Effects of ear removal on photosynthesis of the flag leaf during grain filling in wheat. Jpn. J. Crop Sci. 61:659-667.

国際連合経済社会局　2005. World population prospects: The 2004 Revision. www.un.org/esa/population/unpop.htm

国際連合食料農業機構　2006　統計データベース, FAOSTAT, http://faostat.org/site/

玖村敦彦　1988. 作物の収量形成過程. 玖村敦彦・江幡守衛・石井龍一・中條博良・松本重男・前田和美・中世古公男・縣和一. 新版食用作物学. 文永堂出版, 東京. 16-29.

玖村敦彦　1990. Ⅲ物質生産の生理機構. 第7章物質生産・物質配分からみた多収性の生理. 第2節物質生産・物質配分からみた収量向上戦略. 稲学大成第二巻生理編. 農文協, 東京. 576-581

黒田栄喜・玖村敦彦　1990a. 圃場条件下における水稲個葉の光合成の実態とその解析　第5報 上位葉の光合成の長期的にみた変動. 日作紀　59:113-119.

黒田栄喜・玖村敦彦　1990b. 水稲個葉の光合成速度における新旧品種間差異　第2報　気孔伝導度における品種間差異の生理学的基礎. 日作紀　59:293-297.

黒田栄喜・玖村敦彦　1990c. 水稲個葉の光合成速度における新旧品種間差異　第3報　窒素含量および窒素－光合成関係からみた個葉光合成の品種間差異の生理学的基礎. 日作紀 59:298-302.

楠谷彰人・崔晶・豊田正範・浅沼興一郎　2000. 多収性品種の品種生態に関する研究－出液速度の品種間差異－.　日作紀 69:337-344.

Lafitte,H.R. and R.L. Travis 1984. Photosynthesis and assimilate partitioning in closely related lines of rice exhibiting defferent sink:source relationships. Crop. Sci. 24:447-452.

Lubis, I., T. Shiraiwa, M. Ohnishi, T. Horie and N. Inoue 2003. Contribution of sink and source sizes to yield variation among rice cultivars. Plant Prod. Sci. 6:119-125.

Mae, T. and K. Ohira 1981. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plants (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Physiol. 22:1067-1074.

Mae, T. 1997. Physiological nitrogen efficiency in rice: Nitrogen utilization, photosynthesis, and yield potential. Plant and Soil 196:201-210.

Makino, A., T. Mae, and K. Ohira 1983. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves. Changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development thorough senescence. Plant Physiol. 73:1002-1007.

Makino, A., T. Mae, and K. Ohira 1985. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in rice leaves from emergence through senescence. Quantitative analysis by carboxylation/oxygenation and regeneration of ribulose 1,5-bisphosphate. Planta 166:414-420.

Makino, A., T. Mae, and K. Ohira 1988. Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. Planta 174:30-38.

Makino, A. and T. Mae 1999. Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO_2. Plant Cell physiol. 40:999-1006.

Maruyama, K. H. Araki and H. Kato 1991. Thermosensitive genetic male sterility induced by irradiation. IRRI Rice Genetics II. 227-232.

Miah, M.N.H., T. Yoshida,and Y. Yamamoto 1997. Effect of nitrogen application during ripening period on photosynthesis and dry matter production and its impact on yield and yield components of semidwarf indica rice varieties under water culture conditions. Soil Sci. Plant Nutr. 43:205-217.

Morita, K. 1980. Release of nitrogen from chloroplasts during leaf senescence in rice (*Oryza sativa* L.).　Ann. Bot. 46:297-302.

森田茂紀・阿部淳 1999a. 出液速度の測定・評価方法.　根の研究 8:117-119.

森田茂紀・阿部淳　1999b. 農家水田で栽培した水稲の出穂後の出液速度. 日作紀　68(別号2):168-169.

村山登・吉野実・川原崎裕司　1957a. 水稲の登熟過程における物質の動態に関する研究（第1報）無機成分の動態. 土肥誌 28:323-326.

村山登・吉野実・川原崎裕司　1957b. 水稲の登熟過程における物質の動態に関する研究（第２報）有機成分の動態. 土肥誌 28:361-364.

Nakano, H., A.Makino and T.Mae. 1995. Effects of panicle removal on the photosynthetic characteristics of the flag leaf of rice plants during the ripening stage. Plant Cell Physiol. 36:653-659.

根本博　2002. 稲発酵粗飼料研究の現状と展望（2）－稲発酵粗飼料用水稲の品種改良－. 農業技術　57：371-375.

農林水産省大臣官房統計部　2005. 平成 17 年産水陸稲の収穫量. http://www.maff.go.jp/toukei/sokuhou/data/suirikutou2005/suirikutou2005.htm

農林水産省生産局畜産部　2006. 稲わらをめぐる状況

農林水産省総合食料局　2003. 米政策大綱. http://www.syokuryo.maff.go.jp/system/komet14.htm

農林水産省総合食料局　2006. 平成 16 年度食料需給表. http://www.kanbou.maff.go.jp/www/fbs/fbs-top.htm

大西政夫・堀江武　1990. 水稲の青刈り利用と再生稲の子実生産に関する研究　第1報　作期および青刈りの時期と高さが青刈り稲並びに再生稲の収量, 飼料価値に及ぼす影響. 日作紀 59：419-425.

Ookawa, T., Y. Naruoka, T. Yamazaki, J. Suga and T. Hirasawa 2003. A comparison of the accumulation and partioning of nitrogen in plants between two rice cultivars, Akenohoshi and Nipponbare, at the ripening stage. Plant Prod. Sci. 6:172-178.

Ookawa, T., Y. Naruoka, A. Sayama, and T. Hirasawa 2004. Cytokinin effects on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and nitrogen partitioning in rice during ripening. Crop Science 44: 2107-2115

Oritani T. and R. Yoshida 1971. Studies on nitrogen metabolism in crop plants XI. The changes of abscisic acid and cytokinin-like activity accompanying with growth and senescence in the crop plants. Proc. Crop Sci. Japan 40:325-331.

折谷隆志　1990. Ⅰ発育の生理. 第4章発育と老化. 第3節老化のメカニズム. 稲学大成第二巻生理編. 農文協, 東京. 109-119.

大杉立　2003. シンク・ソースの分子機構から作物の収量向上を考える. 化学と生物 41：366-372.

Peng, S. K.G. Cassman and M.J. Kropff. 1995. Relationships between leaf photosynthesis and nitrogen content of field-grown rice in tropics. Crop. Sci. 35:1627-1630.

Peng, S., R.C. Laza, R.M.Visperas, A.L.Sanico, K.G. Cassman and G.S. Khush 2000. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. Crop. Sci. 40:307-314.

斉藤邦行・柏木伸哉・木下孝宏・石原邦　1991a. 水稲多収性品種の乾物生産特性の解析　第3報　個葉光合成速度の比較. 日作紀 60:65-74.

斉藤邦行・柏木伸哉・木下孝宏・石原邦　1991b. 水稲多収性品種の乾物生産特性の解析　第4報　穂への同化産物の分配. 日作紀 60:255-263.

齋藤邦行・米谷幸一郎・黒田俊郎　1997. 穂による遮光程度が水稲の乾物生産に及ぼす影響－日本晴・タカナリ・中国 117 号の比較. 日作紀 66（別 1）：126-127.

佐藤庚 1959 稲の組織内澱粉に関する研究 第 6 報 高節位側芽の生長について. 日作紀 28:30-32.

佐藤庚・佐々木秀一 1987. トウモロコシの腋芽の発達に及ぼす頂芽除去及び剪葉の影響. 日作紀 56:351-355.

Sawada, S., S. Enomoto, T. Tozu and M. Kasai 1995. Regulation of the activity of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in response to changes in the photosynthetic source-sink balance in intact soybean plants. Plant Cell Physiol. 36:551-556.

徐錫元・太田保夫 1982.水稲の登熟に及ぼす籾殻の役割 第2報 登熟過程における籾殻の光合成および呼吸代謝の推移. 日作紀 51:105-109.

Setter, T.L., E.A. Conocono, J.A. Egdane and M.J. Kropff 1995. Possibility of increasing yield potential of rice by reducing panicle height in the canopy I. Effects of panicles on light interception and canopy photosynthesis. Aust. J. Plant Physiol. 22:441-451.

Setter, T.L., E.A. Conocono and J.A. Egdane 1996. Possibility of increasing yield potential of rice by reducing panicle height in the canopy II. Canopy photosynthesis and yield of isogenic lines. Aust. J. Plant Physiol. 23:161-169.

Soejima, H., T. Sugiyama and K. Ishihara 1995. Changes in the chlorophyll contents of leaves and in levels of cytokinins in root exudates during ripening of rice cultivars Nipponbare and Akenohoshi. Plant Cell Physiol. 36:1105-1114.

高橋 清 1992 イネの高節位分げつの茎の発育相の解析. 日作紀 61:49-55.

高橋 清 1994. 作物生産と植物生長調節物質. 石井龍一編. 植物生産生理学. 朝倉書店, 東京. 145-165.

巽二郎 1994. 光合成同化産物の転流と蓄積. 石井龍一編. 植物生産生理学. 朝倉書店, 東京. 54-75.

富田育稔 2002. 稲発酵粗飼料研究の現状と展望(1)－稲発酵粗飼料の生産・給与技術の概要－. 農業技術 57:365-370.

津野幸人・清水強 1962. 主要作物の収量予測に関する研究 Ⅳ. 登熟期における水稲光合成能力と葉身窒素含量との関係について. 日作紀 30:325-328.

津野幸人・佐藤亨・宮本広志・原田典正 1975. 作物体各部位におけるCO_2収支に関する研究 第2報 水稲の葉鞘および穂の光合成速度. 日作紀 44:287-292.

Turner F. T. and M. F. Jund 1993. Rice ratoon crop yield linked to main crop stem carbohydrates. Crop Sci. 33:150-153.

Wada Y. and G. Wada 1991. Varietal difference in leaf senescence during ripening period of advanced indica rice. Jpn. J. Crop Sci. 60:529-536.

Wada, Y., K. Miura and K. Watanabe 1993. Effects of source-to-sink ratio on carbohydrate production and senescence of rice flag leaves during the ripening period. Jpn. J. Crop Sci. 62:547-553.

Wang Z., Y. Yin, M. He and H. Cao 1998. Source-sink manipulation effects on postanthesis photosynthesis and grain setting on spike in winter wheat. Photosynthetica 35:453-459.

翁仁憲・武田友四郎・縣和一・箱山晋　1982a. 水稲の子実生産に関する物質生産的研究　第1報　出穂期前に貯蔵された炭水化物および出穂後の乾物生産が子実生産に及ぼす影響. 日作紀　51:500-509.

翁仁憲・武田友四郎・縣和一・箱山晋　1982b. 水稲の子実生産に関する物質生産的研究　第2報　出穂期前に乾物生産力の品種間差. 日作紀　51:510-518.

翁仁憲・陳清義　1991. 水稲葉身に蓄積した非構造性炭水化物が光合成速度に及ぼす影響. 日作紀 60:320-321.

山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子　1995. 水稲の茎基部からの出液速度に関与する要因の解析. 日作紀 64:703-708.

横尾政雄　1984. イネの遠縁交雑に由来する雌性不稔. 育雑 34:219-227.

吉田宣夫　2005. 飼料イネーその本格化に向けて. 今何が問われているかー. 農業技術　60:49-54.

吉田智彦・穂園咲子　1995. 早期水稲再生芽の生長に関する研究. 日作紀　60:1-6.

徐銀発・大川泰一郎・石原邦　1997. 水稲多収性品種タカナリの収量と乾物生産過程の解析. 日作紀　66:42-50.

延圭復・太田保夫　1973. 水稲葉の老化と根の活力との関係について. 日作紀 42:13-17.