

貯水型深水栽培における  
水稲の分けつ性および収量性

Tillering and Yield of Rice under  
a Water-Storage Type Deep-Irrigation Regime

東北大学大学院農学研究科  
資源生物科学専攻  
石橋俊明

## 目 次

緒言	1
第1章 貯水型深水栽培における水稻品種の分けつ性および収量性	7
第1節 材料と方法	8
第2節 結果	11
第3節 考察	23
第2章 深水栽培における収量性の QTL 解析	28
第1節 材料と方法	29
第2節 結果	33
第3節 考察	42
第3章 イネ多げつ性突然変異体の分けつ動態からみた分けつ数の遺伝的 制御機構	47
第1節 材料と方法	49
第2節 結果	51
第3節 考察	70
第4章 QTL 解析を用いた深水栽培による補償関係の解析	73
第1節 材料と方法	74
第2節 結果	75
第3節 考察	87
総合考察	91

摘要	98
引用文献	103
謝辞	111

## 緒言

水田は、様々な環境保全機能を持つが、それは、水稻栽培の最も基本的な環境を提供する水を貯えることによるものである。この貯水することによる水田の環境保全機能は近年、都市近郊での洪水防止や気象環境安定に効果があることから注目されている（例；畠中 2007, 寺内 2000）。

水田の持つ環境保全機能の中でも、水資源の確保に関する機能は特に重要である。年降水量は長期的にみると低減傾向にあること、1970年以降、少雨の年が多くなっており、さらに少雨年の降水量の絶対量が少なくなっていることなどから、将来、水資源の確保が困難になることが憂慮されている（国土交通省土地・水資源局水資源部）。懸念される渇水被害の拡大を軽減するためには、水量が豊富な時期の河川水をより多く貯水しておく必要があるが、貯水量の増大を図るためにダムをさらに建設することは、適地の確保が困難であるため容易ではない（国土交通省関東地方整備局河川部）。後藤ら（1999）は、貯水の場合として水田を考え、さらに現在の一般的な水稻栽培（慣行栽培）の水管理が貯水できるようなシステムになっていないことから、水田の貯水機能を高めた栽培法（貯水型深水栽培法）を考案した。さらに、後藤ら（1999）は、貯水型深水栽培によって一時的な水不足による被害を軽減できる可能性を、具体的な河川の流水量から示し、また水田における貯水量を概算した結果、膨大な量の貯水量を確保できることを示した。こういったことから、貯水型深水栽培は、渇水被害を軽減する手法として注目に値する。

また、水資源には、表流水のみならず地下水も挙げられる。地下水の使用量は減少傾向にある。しかし、近年、渇水発生頻度が増加しているが、渇水による被害がさらに拡大すると、地下水への依存度が高まると予想される（宮下 2007）。また、地球温暖化が原因とみられる海水面の上昇により、特に沿岸部の地下水の塩濃度が上昇し、地下水の水資源としての質が低下すると予想されているが、地下水の塩濃度の上昇を軽減するには、その涵養量を増加させ

ることが効果的であることが指摘されている（神野・広城 2006）. 貯水期間の延長，貯水量の大幅な増大が図られている貯水型深水栽培では，慣行栽培と比べ，水田の環境保全機能の一つである地下水涵養機能が向上していると考えられることから，この栽培法は地下水の塩濃度上昇を抑制する可能性がある.

深水栽培はこれまでも多収技術として農家に取り入れられてきた. その目的や条件により最大水深や深水開始時期など様々であるが（有田・熊谷 2007，後藤 1996，大江 2005），それらの目的は障害型冷害の軽減，雑草抑制，多収効果といった栽培上の利点であることが多い（後藤 1996）. よって，貯水型深水栽培には水田の持つ貯水機能を強化するという本来の目的とともに，こういった栽培上の利点を兼ね備えていることが求められる. 実際，貯水型深水栽培では，障害型冷害の軽減も目的とされ，減数分裂期に水深が最大となるよう設計されている（後藤ら 1999）. さらに，貯水型深水栽培法では，生育初期から水深を高めかつ最大水深が高いというように，様々ある深水栽培の中でも，継続した強い深水管理をする栽培であることから，雑草の抑制も期待される. このように，貯水型深水栽培は，水田における貯水量の増大を図りつつ，障害型冷害の軽減，雑草抑制といった栽培上の利点も兼ね備えた栽培法と考えられる.

さらに，貯水型深水栽培を栽培体系として確立するには，慣行栽培と同程度の収量を得ることが極めて重要であり，このことが第一段階の大きな目標と考えられる. それは，まず，慣行栽培は，松島（1957）をはじめとするこれまでの膨大な知見が生かされ確立された“完成された”栽培体系であり，そこにおいて，水管理は，施肥技術と共に高い収量を得るための生育制御技術としての役割を持っている. これに対し，貯水型深水栽培では，そういった“完成された”栽培体系において重要な役割を果たす水管理が大きく変更されているためである.

すなわち，慣行栽培の水管理では（第 1 図），移植後から活着期（5 月下

旬) までは水深を 5cm~7cm 程度に保ち, その後の分けつ期には, 分けつの出現を促進し, 土地面積当たりの葉面積を確保するため, 水深を 2~3cm に管理する. 6 月中旬から下旬までは間断灌漑し, 7 月はじめから 7 月下旬まで中干しする. その後は, 8 月中旬の出穂期には間断灌漑をせず 2~5cm 程度の浅水に管理することを除き, 間断灌漑を続ける. 中干しとは有効分けつ決定期から最高分けつ期にかけて, 水田に貯まった水を排し水田の土壌表面に亀裂が入る程度に土壌を乾かす作業である. そもそも水稻の多収には, 出穂までは過繁茂を避けながらも十分なシンク (穂数および一穂粒数) を確保すること, および出穂以後収穫までの登熟期に光合成を効率よく行えるような受光態勢の良い群落を作り上げることが必要であるが (秋田 1996, 後藤 2003), 中干しは慣行栽培における群落制御の手段として重要な位置付けにある. すなわち, 慣行栽培では, 過剰な分けつ (主に無効分けつ) の出現による過繁茂が問題となるため, 中干しによって, 土壌中の窒素を脱窒させイネの窒素吸収を抑え, さらに水分ストレスを与えることで, 過剰な分けつの出現を抑え, 受光態勢を向上させることが必要になる. さらに, 中干し, 間断灌漑は, 土壌中に酸素を供給し根腐れを防止すること, 土壌硬度を高めることで水稻の耐倒伏性を向上させることなどを目的としている (後藤ら 2000). このように, 中干し, 間断灌漑といった水管理は, 慣行栽培の根幹をなす極めて重要な栽培技術である.

一方, 貯水型深水栽培法では, 現時点では, 栽植密度, 一株植え付け苗数, 施肥法などは慣行栽培を基本に組み立てており, 水管理のみが大きく異なっている栽培体系である. 貯水型深水栽培では, 深水開始は, 早すぎると活着前の水稻にとってはストレスになること, および移植後の初期分けつの出現が抑制され穂数不足, ひいては減収につながることを懸念されるため, 6 月中旬までは慣行区と同様の水管理をする. その後, 最上位完全展開葉のカラーが水面の下にくるように, イネの生育に伴って水位を徐々に上げ, 障害型冷害を軽減するために最大の水深が 7 月下旬に 25~30cm 程度に達するように管理する. 8 月下旬までその水深を維持し, その後, 一日かけて徐々に水を落と

す. このように, 貯水型深水栽培では, 水田の貯水能力を最大限に引き出すために, 慣行栽培で必須とされている中干し, 間断灌漑といった水を落とす管理はされない. このことが, 貯水型深水栽培において収量を落とすのではないかという懸念の大きな理由となっている. すでに水稻品種ササニシキでは, 貯水型深水栽培法によって年次を問わず, 一般的な水管理で栽培した場合と同程度の収量が得られることが確認されており (後藤ら 1999, Goto ら 2002, Ishibashi ら 2007, 中村ら 2003, 菅井ら 1999), また東北地方において作付面積が最も多い水稻品種ひとめぼれについても同様の確認が進められているが (斎藤ら 未発表), さらに他の多くの品種についてもこの点を確認しておく必要がある.

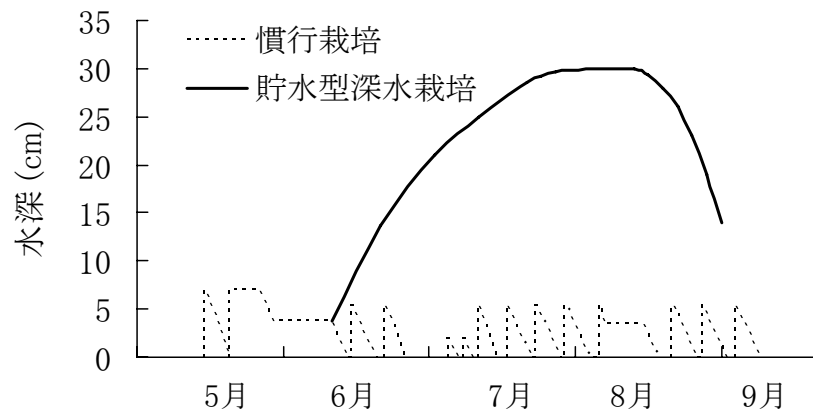
深水栽培は多収栽培技術として篤農家に取り入れられており (薄井 1999), さらに貯水型深水栽培における水管理は, 篤農家による深水栽培における水管理がモデルとなっている (後藤ら 1999). よって, 貯水型深水栽培に多収栽培技術の要素を取り入れることができる可能性がある. しかも, 篤農家は, 食味, 品質等を考慮せずに育成された多収品種ではなく, コシヒカリのような市場性の高い良食味の品種によって 10a あたり約 800kg (玄米重換算) 以上の高収量を得ている (薄井 1999). 現在の日本の稲作では, 良食味の品種の栽培が前提となっていることから, 品種を変えずに栽培技術で増収できることは極めて大きな利点となる. 篤農家薄井氏の多収技術としての深水栽培における水稻の収量構成要素 (薄井 1999) を, 薄井氏の水田がある福島県中通りの平均的な収量構成要素と収量, すなわち穂数 410 本 $m^{-2}$ , 一穂粒数 70 粒, 平方メートルあたり粒数 29000 粒, 10a あたりの収量 522kg (農林水産省東北農政局・福島農政事務所 (2007) より概算) と比較すると, 穂数はおよそ 360 本 $m^{-2}$ とやや少ないものの一穂粒数が 130 粒と極めて多く, その結果, 平方メートルあたりおよそ 47000 粒もの粒数を確保している. また, このことに加え, 登熟歩合や千粒重が高い. 深水栽培により, 水稻の一穂粒数が多く, その結果, 単位面積当たりの粒数, 収量が高くなっていることが認識できる. そして, このような

篤農家による深水栽培での多収となる道筋に関しては、深水管理によって分げつ出現を抑制し、そのことが稈を太くし、ひいては一穂粒数を多くするという説明があるように、深水栽培は一穂粒数の増加に関して、より積極的な意味をもつことが窺える。この“補償的に働く因果関係”は、貯水型深水栽培によって多収を図るために有効に活用したいものではあるが、作物学的な究明は、ほとんどなされていない。それは、因果関係の確定に困難があるからであった。

量的形質遺伝子座 (QTL) 解析法はこれまで「収量と収量構成要素」、  
「根の発育と乾燥ストレスによる減収の軽減程度」といった形質間の相互関係の解明に大きな役割を果たしてきた (例; Li ら 2005, Yin ら 2002)。深水栽培による“補償的に働く因果関係”の解析に対して QTL 解析法を援用した場合、例えば、深水栽培による分げつ出現の抑制に関する QTL の中に、稈の肥大や一穂粒数の増加に関する QTL と同じ領域に検出され、しかも補償的に作用するものがあれば、補償的な因果関係の存在がより強く示唆されると考えられる。このように、QTL 解析により深水栽培による分げつ出現の抑制と稈の肥大、一穂粒数の増加との補償的な因果関係をより詳細に解析できるのではないかと考えた。そこで、本論文では、深水栽培、慣行栽培における分げつ性、収量性を QTL 解析した。また、この実験により、深水栽培による補償的な因果関係の解析のみならず、深水栽培において個体レベルの収量が高い品種はどのような特性を備えるのか、その特性は慣行栽培とどのように異なるのかを検証できると考えられる。

本論文では、1) 貯水型深水栽培法が東北地方で栽培される多くの品種にも対応できる栽培技術であるかどうかを検討すること、2) 貯水型深水栽培法を多収技術とすることを目指し、深水栽培による分げつ出現の抑制と稈の肥大、一穂粒数の増加の“補償的な因果関係”を検証することを主たる目的とした。





第1図 貯水型深水栽培の水管理.

## 第1章 貯水型深水栽培における水稲品種の分けつ性および収量性

貯水型深水栽培法の普及には、多くの栽培品種において、現在の一般的な水管理での栽培（慣行栽培）より収量が低下しないことが重要である。すでに水稲品種ササニシキでは、貯水型深水栽培によって年次を問わず、現行の栽培法と同程度の収量が得られることが確認でき（後藤ら 1999, Goto ら 2002, Ishibashiら 2007, 中村ら 2003, 菅井ら 1999）、水稲品種ひとめぼれについては同様の確認が進められている（斎藤ら 未発表）。しかし、他の栽培品種についての確認はなされていない。特に、あきたこまち、はえぬきは、東北地方において作付面積の広い品種であることから、貯水型深水栽培での収量性を調査する必要がある。また、宮城県では、ひとめぼれへの作付けの集中が問題となっており、これを緩和するために早晩性の異なる様々な奨励品種、優良品種の作付けが進められていることから（宮城県 2000）、これらの品種についてもこの点を検討する必要がある。

一方、深水栽培は多収栽培技術として篤農家に取り入れられていることから、貯水型深水栽培法に多収栽培技術の要素を取り込むことができる可能性がある。篤農家による深水栽培での多収となる道筋は、深水管理によって分けつ出現を抑制し、そのことが稈を太くし、ひいては一穂粒数を多くすると説明される。よって、貯水型深水栽培法を多収技術として発展させるためには、深水栽培による分けつ出現の抑制が一穂粒数の増加に関係するかどうかを明らかにする必要がある。

本章では、東北地方で栽培される多くの品種において、慣行栽培と比べ貯水型深水栽培において収量が低下しないかどうかを確認すること、および深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加に関係があるかどうかを検証することを目的とし、東北地方の主要品種を供試し、2002年から2005年にわたり慣行栽培および貯水型深水栽培での生育、収量性を比較した。

## 第1節 材料と方法

東北地方で栽培されている品種から10品種を選んだ(第1—1表)。それらを2002年～2005年において、宮城大学食産業学部の実験水田(軽埴土)で一般的な水管理(慣行区)および貯水型深水管理(深水区)のもとで栽培し、調査、解析をした。なお、2003年は冷害年であった。

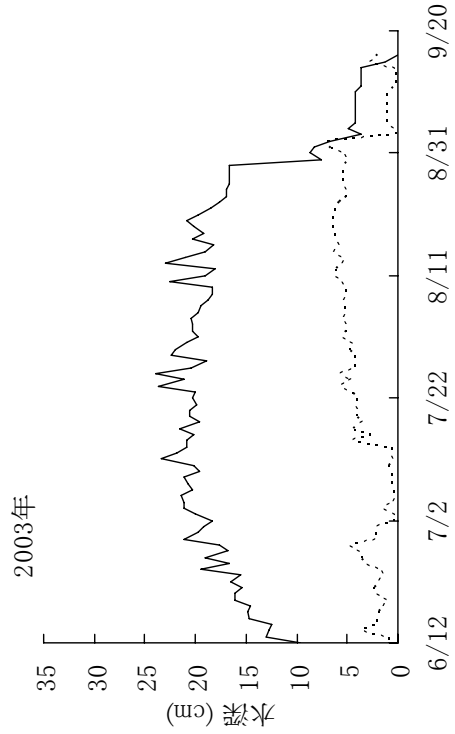
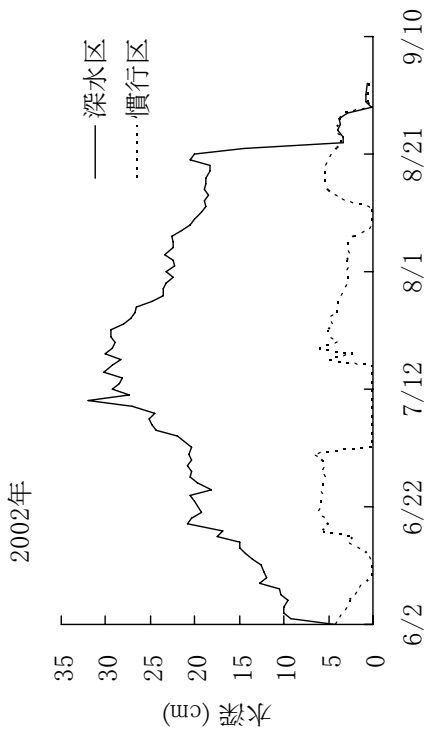
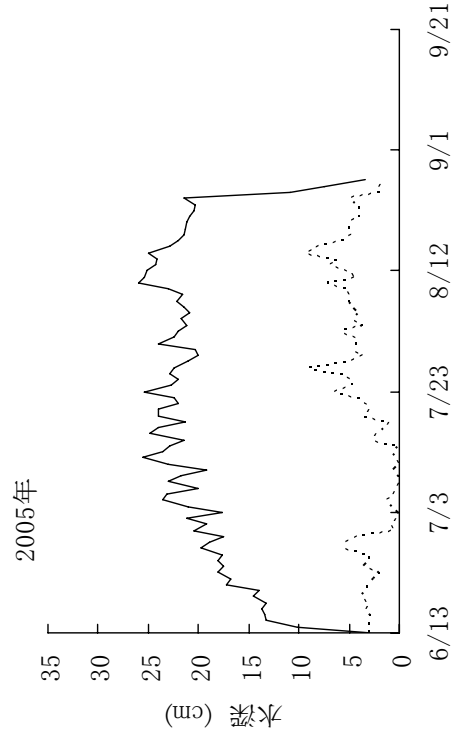
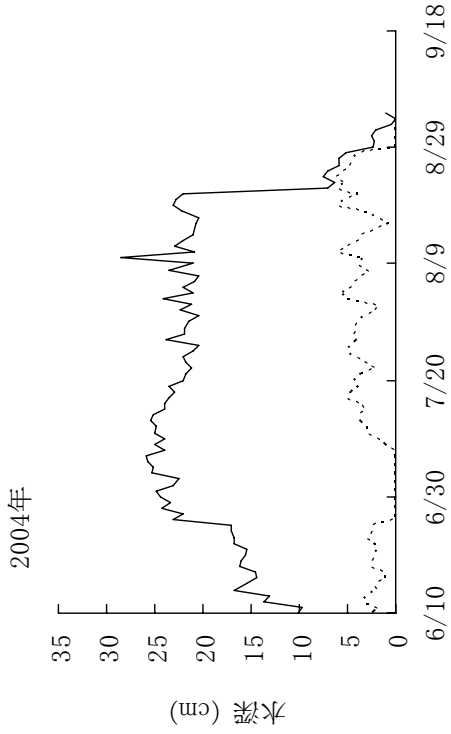
供試品種の構成は、ササニシキ、ひとめぼれを除いた宮城県の奨励品種を中心としつつ、さらに東北地方において宮城県と緯度が近い県の主要品種およびそれに準ずる品種を加え、出穂期の早晩、草型、耐倒伏性、耐冷性を網羅したものとした。具体的には、宮城県の奨励品種(おきにいり、こいむすび、こころまち、ヤマウタ)および東北地方での作付面積が大きく秋田県、山形県の主要品種である、あきたこまち、はえぬき(宮城県2006)を供試した。ゆめむすびは、宮城県の稲作において重要課題であった作期分散を目的に育成された晩生の品種であり、試験開始当時は宮城県の優良品種であった(宮城県2001)。さらに、岩手県の奨励品種であった、たかねみのり、ゆめさんさを供試した。特に、たかねみのりは試験開始前年まで岩手県での作付面積がうるち品種の中では第4位であり、現在においても、岩手県の早生品種の育成において基準とされる品種である。初星は、愛知県で育成された品種であるものの、福島県における古くからの主要品種であり、試験開始前年においてもコシヒカリ、ひとめぼれに次ぐ3番目の栽培面積を占めていた(宮城県2006)。

水管理をメインプロットとし品種をサブプロットとし試験区を設計した。まず一枚の水田をU字溝と板で区切り、東側を慣行区、西側を深水区とした。各水管理区に各品種、同面積を割り当てた(8.5m<sup>2</sup>)。

乾籾換算100gの密度で播種し育苗した苗を5月中旬に移植した。2002年は5月10日、2003年は5月12日、2004年は5月17日、2005年は5月16日に移植した。水田への施肥は、基肥に緩効性窒素入り肥料(施与される窒素の40%が緩効性窒素)を、成分で1m<sup>2</sup>あたり窒素7.5g、リン酸10.5g、カリ9.0gを施用した。

本試験の水管理は後藤ら（1999）に従った（緒言第 1 図）。その結果、各年、おおまかには設計通りの水管理ができた（第 1—1 図）。

最高茎数は、2 条×6 株で配置された 12 株の茎数を定期的に調査することで求めた。出穂期は 50%の穂が出穂した日とした。収量、収量構成要素は、2 条×5 株の 10 株を 1 反復とし、それを各サブプロットから 5 箇所刈り取ることによって 5 反復とし、調査した。一穂籾数は、反復ごとに、総籾数を穂数で除し算出した。登熟歩合は、粒厚 1.8mm 以上の玄米数を総籾数で除し算出した。また、千粒重、収量は粒厚 1.8mm 以上の玄米の重さを、玄米水分含量を 15.5%に補正し求めた。水温は、温度データロガー（Thermo Recorder おんどとり Jr. TR—52, TANDD 社）を用いて測定した。なお、温度データロガーの外付け温度センサには、直射日光が当たらないように発泡スチロールで覆った。最高茎数は 12 反復、収量および収量構成要素は 5 反復として各年、品種、水管理およびそれらの交互作用を 2 元配置の分散分析によって解析した。さらに、40 事例（10 品種×4 年）について、水管理による各形質の差の有意性を t 検定によって検出した。これらの統計解析にはソフトウェア JMP（Windows NT v5.0, SAS Institute Inc.）を用いた。



第1-1図 各年の水管理.

## 第2節 結果

### 1. 気象状況

2002年では、移植期の5月中旬にやや低温、低日照に遭遇したものの、5月の月平均気温、日照時間は平年並みであった(第1—2図)。6月、7月の平均気温は平年並みであった。日照時間は、6月は平年を25%上回り、7月は平年並みであった。ただ、分けつ急増期にあたる6月下旬～7月上旬にかけて気温、日照時間が平年値をかなり下回る期間がみられた。8月以降では、8月中旬の日照時間が平年値の31%程度であったものの、月平均気温、月日照時間は平年並みであった。

2003年では、5月、6月は気温、日照時間も平年並みであった(第1—2図)。しかし、7月は、平均気温が平年値を下回る日が多く、7月の月平均気温は18.4℃と観測史上最も低いことに加え、月平均日照時間は平年の27%程度であった。8月は、上旬および下旬の気温は平年並みであったものの中旬は平年値を下回る日が多く、8月中旬の平均気温も観測史上最も低かった。また、8月の日照時間も平年の50%程度とかなり少なかった。2003年には、7月および8月の悪天候により冷害が発生し、試験地のイネの収量は、他の年と比べ極めて低かった。

2004年では、5月下旬は低温、少照であったものの、その後は生育期間を通し月平均気温、月日照時間が平年値を大きく上回る日が多く、天候に恵まれた年であった(第1—2図)。

2005年では、移植期にあたる5月中旬の平均気温が低く日照時間も短く、5月の平均気温、日照時間も平年値をやや下回った(第1—2図)。6月は中旬の日照時間が平年値の半分程度であったものの月平均気温および日照時間は平年並みであった。7月は上旬と下旬の日照時間が平年値を大きく下回った(それぞれ平年値の22%、75%)。その結果、7月の月平均気温は平年並みであるものの日照時間は平年値の75%程度となり平年値をかなり下回った。8月は、月平均気温は平年値をやや上回ったものの日照時間は平年値と比べ

やや短かった。つまり、日照は 8 月上旬、下旬は平年並みであったものの、中旬は平年の 55%程度であった。9 月は月平均気温、日照時間とも平年値を上回った。

このように 2003 年は冷害年であったことから、2003 年と他の 3 年を分けて解析することとした。

## 2. 平年における深水栽培の生育、収量性への影響

### 最高茎数

まず、10 品種の平均値を年次間で比較すると、2002 年の慣行区の最高茎数は他の年と比べ少なかった（第 1—1 表）。これは、2002 年では茎数急増期にあたる 6 月下旬の天候不順によると考えられた（第 1—2 図）。最高茎数の品種平均値を水管理の間で比較すると、各年、深水区で有意に少なかった。また、各年とも、最高茎数における品種×水管理交互作用は有意であった。多くの品種において深水管理により最高茎数は減少したが、減少率（相対値）は品種によって大きく異なった。つまり、最高茎数の品種×水管理交互作用は、深水管理による分けつ出現の抑制程度が品種によって異なっていることを示していた。

### 出穂期

出穂期を年次間で比較すると、良好な天候の 2004 年では他の 3 年と比較して出穂が早かった（第 1—1 表）。出穂期の品種平均値を水管理で比較すると、2002 年、2004 年、2005 年ではほとんど差はなく、品種ごとにみてもその差は、-2 日から+1 日程度であり小さかった。

### 収量および収量構成要素

深水栽培が収量および収量構成要素に及ぼす影響を比較した。

試験地のある仙台市の平均収量は 10a あたり 2002 年では 517kg、2004 年は 538kg、2005 年では 510kg であった（宮城県 2006）。本試験の収量の品種平均値は慣行区、深水区とも仙台市の平均収量を大きく上回っていた（第 1

—2 表).

収量の品種平均値は、2004 年で最も高く、2002 年、2005 年と続いた。水管理の影響を品種平均値で見ると、2002 年では水管理による差はなく、2004 年、2005 年は深水区でやや高かった。また、3 年とも有意な品種×水管理交互作用がみられた。

深水栽培による収量への影響を品種ごとにみると、ほとんどの品種で深水区は慣行区と同程度であった。また、深水区で収量が有意に高い事例がみられた（2004 年のあきたこまち、ヤマウタ、ゆめさんさ、2005 年のたかねみのり）。一方、深水区で収量が低い例がみられたが（2004 年のゆめむすび）、栽培年次の仙台市の平均収量を上回った。また、これらの品種は他の年次では、慣行区と同程度もしくはそれ以上の収量を確保していた。

3 年間の慣行区と深水区の収量の間には有意な正の相関関係がみられた（第 1—3 図）。つまり、慣行区での収量が高い事例ほど深水区の収量が高い傾向がみられた。

**穂数**における水管理の影響を品種の平均値で見ると 2004 年では慣行区と同程度である一方、2002 年、2005 年では、慣行区と比べ深水区で少なかった（第 1—2 表）。穂数における品種×水管理交互作用は 3 年とも有意であった。穂数が深水区で有意に多かったのは 2004 年のゆめさんさ、2005 年のゆめむすびだけであり、その他では慣行区より有意に少ないもしくは同程度であった。つまり、深水管理による穂数の減少程度は品種によって異なっていた。

一**穂粒数**は、2005 年では他の年と比べ多い傾向が見られた（第 1—2 表）。水管理の影響を品種の平均値で見ると、2002 年、2005 年では深水区で有意に多く、2004 年では慣行区と同程度であった。また、品種×水管理交互作用は 3 年とも有意であった。30 事例のうち、深水区の一穂粒数が慣行区を有意に下回る事例は 13%（4 例）と少なく、逆に深水区の一穂粒数が慣行区を有意に上回る事例は全事例のうち 33%（10 事例）であった。また、慣行区と深水区の一穂粒数に有意差がない事例は 53%（16 事例）と、かなり多いものの、



それらの中には深水管理によって一穂籾数が増加傾向にある事例がかなりみられた。

**m<sup>2</sup>あたりの籾数**は、品種の平均値をみると2002年では深水区で有意に少なく、2004年、2005年では慣行区と同程度であった（第1—2表）。また、3年とも有意な品種×水管理交互作用がみられた。ほとんどの事例で慣行区と同程度もしくは有意に減少しており、有意に増加した事例は2004年のゆめさんさのみであった。

**登熟歩合**は、2005年では他の2年と比べやや低かったが、この要因の一つにm<sup>2</sup>あたりの籾数が多いことが考えられる（第1—2表）。水管理の影響を品種平均値でみると、3年とも深水区で高かった。また、2004年、2005年では有意な品種×水管理交互作用が認められた。登熟歩合の深水栽培に対する反応を事例ごとにみると、深水管理によって登熟歩合が低下する事例はほとんどみられなかった。このように、登熟歩合における品種×水管理交互作用は深水管理による登熟歩合の増加率の品種間差を示していた。

**千粒重**は、2005年では2002年、2004年と比べ低い傾向がみられた（第1—2表）。一方、2002年は他の年と比べ高い傾向がみられたが、この一因としてm<sup>2</sup>あたり籾数がやや少ないことが考えられる。千粒重は3年とも慣行区と比べ深水区で有意に高かった。また、3年とも有意な品種×水管理交互作用が認められた。事例ごとにみると、深水管理によって千粒重が有意に高くなっている事例は全事例の50%（15事例）、同程度の事例が全事例の37%（11事例）と、これらで全事例の87%を占めており、減少した事例は少なかった。このように、深水栽培による千粒重の増加率には品種間差がみられた。

#### **深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂籾数の増加との関係**

2003年の事例は除いた2002年、2004年、2005年の30事例（10品種×3年）において、穂数と一穂籾数の深水栽培に対する応答の関係を解析した（第1—2表）。30事例のうち、最高茎数は26事例、穂数は16事例と、多くの事例において深水区で分けつ数、穂数は少なかった。

深水区で穂数が少ない事例のうち、8 例において一穂粒数は増加せず、残りの 8 例において一穂粒数は増加した。一穂粒数が増加した 8 例のうち、深水区の  $\text{m}^2$  あたり粒数が慣行区と同程度であるのは 6 例、慣行区と比べ少なかったのは 2 例となった。8 例のうち唯一収量が上がる事例（2005 年のたかねみのり）においても、その増収要因は登熟歩合、千粒重の向上にあり、 $\text{m}^2$  あたりの粒数が慣行区を上回るわけではなかった。すなわち穂数は減少し一穂粒数は増加したものの、深水栽培による一穂粒数の増加は穂数の減少を補償したに過ぎなかった。

また、穂数は有意に減少しないものの一穂粒数が有意に増大した事例が 2 例あった（2002 年のおきにいり、はえぬき）。これらでは有意ではないものの数値としての穂数は減少する傾向にあることから、有効分けつの出現が抑制され一穂粒数が増大した事例とみることも可能であった。

このように、深水栽培による分けつ出現の抑制が一穂粒数の増加に結びついていた事例や分けつ出現が抑制されたものの一穂粒数の増加に結びついていない事例がみられた。また、分けつ出現の抑制に対する一穂粒数の補償作用の程度は事例によって異なることが分かった。

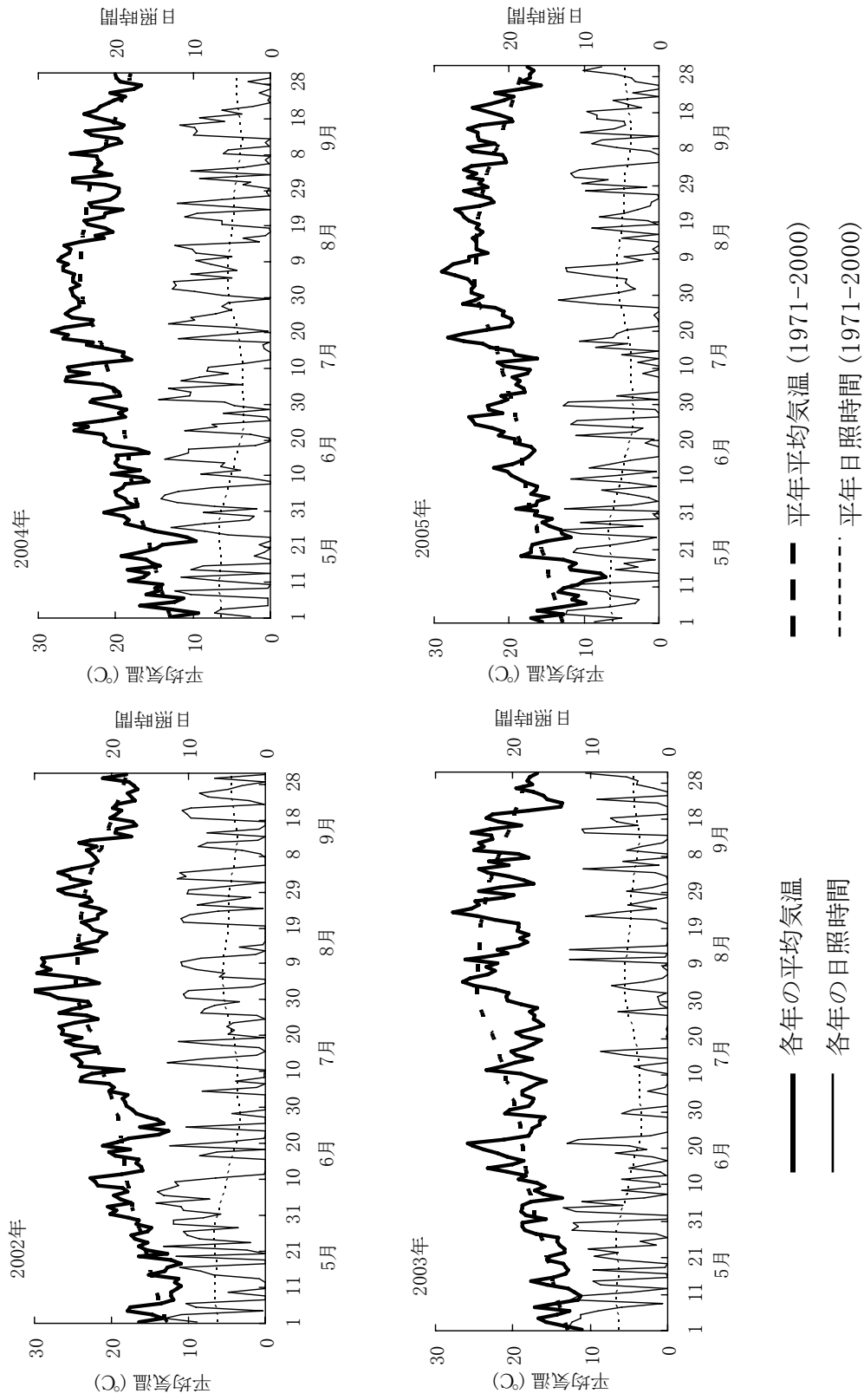
### 3. 冷害年における深水栽培の生育、収量性への影響

最高茎数および出穂期において冷害の影響が見られた。すなわち、最高茎数（品種の平均値）は例年と比べ少ない傾向が見られたが、特に深水区においてその傾向は顕著であった。出穂期は平年と比べ著しく遅かった。また、出穂期を水管理の間で比較すると、品種の平均値で見るとほぼ同時期であるものの、品種ごとに見ると、慣行区と比べ深水区で出穂がかなり（4 日）遅れる品種もあった。

2003 年の収量は慣行区、深水区とも他の年と比べ著しく低かった。深水区の収量は慣行区を大きく上回っており、深水栽培による冷害軽減効果が確認できた。

収量構成要素について、2003 年の 10 品種の平均値を平年と比較すると、穂数、 $m^2$  あたりの籾数、登熟歩合、千粒重は平年と比べ低かった。特に、登熟歩合は平年と比べ極めて低く、冷害の影響が顕著にみられた。一方、一穂籾数は平年と同程度であった。

各収量構成要素における水管理の影響を 10 品種の平均値で見ると、穂数は平年と同様、深水区で少なかった。一穂籾数は深水区で高かったが、その増加率は 8%となり平年をやや上回った。 $m^2$  あたりの籾数は、平年同様、慣行区と比べ深水区でやや少ない傾向が見られた。登熟歩合は、深水区が慣行区を大きく上回った。千粒重は深水区で高く、さらに平年と比べ、深水栽培による千粒重の増加率はやや大きかった。



第1-2図 生育期間の平均気温と日照時間.

第1-1表 貯水型深水栽培が最高茎数，出穂期に及ぼす影響．

最高茎数 (m <sup>-2</sup> )	2002年			2003年			2004年			2005年					
	慣行	深水	% <sup>1)</sup>	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%			
あきたこまち	831	718	86	768	511	67	***	768	564	73	***	722	524	73	***
おきにいり	579	501	87	498	363	73	***	707	509	72	***	618	483	78	***
こいむすび	579	501	87	722	424	59	***	788	481	61	***	642	433	67	***
こころまち	564	525	93	642	337	52	***	666	586	88	*	697	474	68	***
たかねみのり	409	320	78	446	366	82	***	788	549	70	***	553	400	72	***
はえぬき	670	438	65	583	396	68	***	733	625	85	**	723	514	71	***
初星	731	494	68	561	385	69	***	648	472	73	***	644	433	67	***
ヤマウタ	575	379	66	500	376	75	**	762	586	77	***	611	501	82	**
ゆめさんさ	512	327	64	516	379	73	***	829	685	83	***	729	527	72	***
ゆめむすび	533	379	71	649	357	55	***	768	559	73	***	679	387	57	***
平均	598	458	77	588	389	66	***	746	562	75	***	662	467	71	***
品種 <sup>2)</sup>	***			***			***	***			***	***			***
水管理	***			***			***	***			***	***			***
品種×水管理	**			***			***	***			***	***			***

出穂期	2002年			2003年			2004年			2005年		
	慣行	深水	差 <sup>4)</sup>	慣行	深水	差	慣行	深水	差	慣行	深水	差
あきたこまち	8/6	8/4	-2	8/20	8/21	1	8/1	8/1	0	8/7	8/6	-1
おきにいり	8/7	8/7	0	8/15	8/19	4	8/1	8/1	0	8/9	8/8	-1
こいむすび	8/11	8/12	1	8/23	8/25	2	8/7	8/7	0	8/13	8/14	1
こころまち	7/31	7/30	-1	8/7	8/7	0	7/28	7/27	-1	8/1	8/1	0
たかねみのり	7/30	7/29	-1	8/7	8/5	-2	7/27	7/27	0	7/31	7/31	0
はえぬき	8/6	8/6	0	8/17	8/21	4	8/1	8/2	1	8/7	8/7	0
初星	8/7	8/5	-2	8/16	8/19	3	8/1	8/1	0	8/8	8/7	-1
ヤマウタ	7/30	7/29	-1	8/5	8/5	0	7/26	7/26	0	7/31	7/30	-1
ゆめさんさ	8/6	8/5	-1	8/14	8/15	1	7/30	7/30	0	8/5	8/4	-1
ゆめむすび	8/14	8/12	-2	8/25	8/26	1	8/7	8/7	0	8/13	8/14	1
平均	8/5	8/4	-1	8/14	8/16	1	7/31	7/31	0	8/6	8/6	0

- 1) 慣行区の値に対する深水区の値 (%). 2) 分散分析により\*, \*\*, \*\*\* はそれぞれ 5%, 1%, 0.1% で有意であることを示し, ns は有意でないことを示す. 3) t 検定による慣行区と深水区の値の比較, 有意水準は分散分析と同様. 4) 深水区と慣行区の出穂期の差.

第 1—2 表 貯水型深水栽培が収量および収量構成要素に及ぼす影響.

収量 (g m <sup>-2</sup> )	2002年			2003年			2004年			2005年		
	慣行	深水	% <sup>1)</sup>	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%
あきたこまち	679	577	85 ns <sup>3)</sup>	207	309	150 *	562	656	117 **	515	503	98 ns
おきにいり	702	757	108 ns	301	418	139 ***	701	671	96 ns	678	672	99 ns
こいむすび	630	601	95 ns	498	499	100 ns	629	644	102 ns	557	510	92 ns
こころまち	678	640	94 ns	28	293	+ <sup>4)</sup>	591	625	106 ns	602	611	101 ns
たかねみのり	597	580	97 ns	17	141	+	647	637	99 ns	578	660	114 ***
はえぬき	533	555	104 ns	305	382	125 **	638	629	99 ns	613	578	94 ns
初星	650	583	90 ns	186	364	195 ***	683	654	96 ns	601	631	105 ns
ヤマウタ	585	580	99 ns	126	397	+	623	671	108 *	588	642	109 ns
ゆめさんさ	615	608	99 ns	115	257	+	574	657	114 **	607	623	103 ns
ゆめむすび	616	576	94 ns	351	419	119 ***	740	683	92 *	603	641	106 ns
平均	629	606	96 ***	213	348	163 ***	639	653	102 ***	594	607	102 ***
品種 <sup>2)</sup>	***			***			***			***		
水管理	ns			***			***			*		
品種×水管理	**			***			***			**		

穂数 (m <sup>-2</sup> )	2002年			2003年			2004年			2005年		
	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%
あきたこまち	538	444	83 *	420	419	100 ns	564	518	92 ns	414	367	89 *
おきにいり	445	421	95 ns	304	319	105 ns	416	429	103 ns	380	367	97 ns
こいむすび	445	377	85 ***	436	365	84 *	481	431	90 *	458	405	88 **
こころまち	444	406	92 **	413	302	73 ***	452	476	105 ns	435	392	90 **
たかねみのり	342	297	87 **	326	291	89 ns	507	461	91 *	423	350	83 ***
はえぬき	437	406	93 ns	389	307	79 **	509	481	94 *	495	434	88 *
初星	581	401	69 ***	410	326	79 ***	493	446	90 *	451	423	94 ns
ヤマウタ	377	333	88 ns	322	338	105 ns	418	440	105 ns	422	395	93 ns
ゆめさんさ	419	367	88 *	356	329	93 ns	453	488	108 *	508	436	86 **
ゆめむすび	396	373	94 ns	363	317	87 *	444	436	98 ns	345	371	108 *
平均	442	383	87 ***	374	331	89 ***	474	460	97 ***	433	394	91 ***
品種	***			***			***			***		
水管理	***			***			ns			***		
品種×水管理	***			***			***			***		

1) 慣行区の値に対する深水区の値 (%). 2) 分散分析により, \*, \*\*, \*\*\* はそれぞれ 5%, 1%, 0.1% で有意であることを示し, ns は有意でないことを示す. 3) t 検定による慣行区と深水区の値の比較, 有意水準は分散分析と同様. 4) + は相対値が 200 を超えることを示す.

第 1—2 表 貯水型深水栽培が収量および収量構成要素に及ぼす影響.

一穂粒数	2002年			2003年			2004年			2005年						
	價行	深水	%	價行	深水	%	價行	深水	%	價行	深水	%				
あきたこまち	78.4	72.2	92	ns	91.8	80.9	88	*	76.8	77.6	101	ns	96.4	95.4	99	ns
おきにいり	73.5	77.3	105	*	87.0	85.1	98	ns	90.3	83.3	92	*	96.2	101.8	106	ns
こいむすび	80.1	82.9	104	ns	69.7	74.0	106	ns	72.4	77.4	107	*	66.8	76.2	114	*
こころまち	74.7	74.1	99	ns	76.5	77.3	101	ns	69.5	66.5	96	*	79.3	88.0	111	***
たかねみのり	79.6	87.0	109	ns	77.5	97.5	126	*	66.0	68.6	104	ns	83.0	102.1	123	***
はえぬき	61.5	70.6	115	*	65.9	95.0	144	***	68.8	72.6	106	ns	74.7	80.1	107	ns
初星	57.7	66.0	114	*	61.2	70.0	114	**	71.8	76.6	107	**	78.7	82.5	105	ns
ヤマウタ	78.8	82.7	105	ns	90.5	97.4	108	ns	87.1	86.7	99	ns	100.3	104.9	105	ns
ゆめさんさ	65.1	74.3	114	**	68.8	83.5	121	**	63.5	62.8	99	ns	72.8	77.0	106	***
ゆめむすび	78.5	69.8	89	*	78.3	70.5	90	ns	72.8	68.3	94	**	78.6	78.0	99	ns
平均	72.8	75.7	104		76.7	83.1	108		73.9	74.1	100		82.7	88.6	107	
品種	***			***			***		***			***				***
水管理	**			***			ns		ns			***				***
品種×水管理	***			***			***		***			**				**

粒数 (10 <sup>3</sup> m <sup>-2</sup> )	2002年			2003年			2004年			2005年						
	價行	深水	%	價行	深水	%	價行	深水	%	價行	深水	%				
あきたこまち	41.9	31.9	76	**	38.5	33.9	88	ns	43.2	40.2	93	ns	39.6	34.9	88	**
おきにいり	32.6	32.6	100	ns	25.8	27.2	105	ns	37.5	35.8	95	ns	36.4	37.4	103	ns
こいむすび	35.7	31.3	88	*	30.3	27.0	89	*	34.8	33.4	96	ns	30.6	30.8	100	ns
こころまち	33.1	30.1	91	**	31.4	23.4	74	***	31.4	31.6	101	ns	34.5	34.4	100	ns
たかねみのり	27.2	25.8	95	ns	24.9	27.9	112	***	33.4	31.6	94	ns	35.1	35.6	101	ns
はえぬき	26.8	28.8	107	ns	25.6	28.9	113	*	35.0	34.9	100	ns	36.6	34.7	95	ns
初星	33.5	26.4	79	**	25.1	22.8	91	ns	35.4	34.2	97	ns	35.5	34.9	98	ns
ヤマウタ	29.6	27.5	93	ns	29.0	32.9	113	**	36.4	38.1	105	ns	42.3	41.4	98	ns
ゆめさんさ	27.3	27.2	100	ns	24.4	27.4	112	*	28.7	30.6	107	**	37.0	33.5	91	**
ゆめむすび	31.1	26.0	84	*	28.4	22.3	78	***	32.3	29.8	92	ns	27.1	28.9	107	ns
平均	31.9	28.8	90		28.4	27.4	97		34.8	34.0	98		35.5	34.7	98	
品種	***			***			***		***			***				***
水管理	***			*			ns		ns			ns				ns
品種×水管理	***			***			***		***			**				**

表の注釈は前頁と同様.

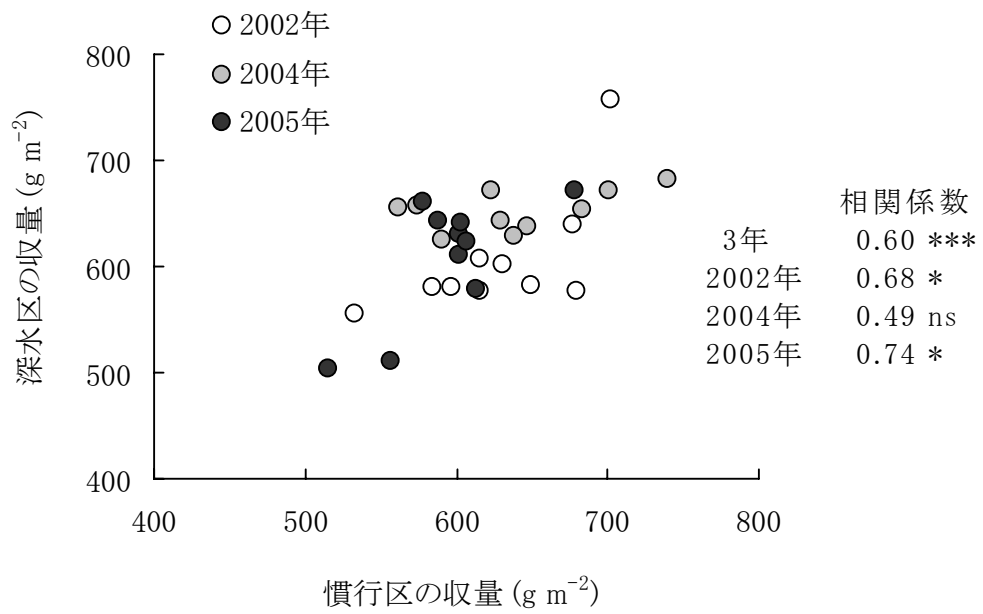
第1—2表 貯水型深水栽培が収量および収量構成要素に及ぼす影響.

登熟歩合 (%)	2002年			2003年			2004年			2005年		
	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%
あきたごまち	72.4	78.9	109	72.4	47.1	162	60.4	74.2	123	65.5	69.9	107
おきにいり	84.8	89.3	105	53.1	69.2	130	80.1	81.0	101	85.1	80.9	95
こいむすび	77.3	83.7	108	77.2	85.9	111	79.9	85.0	106	84.4	75.9	90
こころまち	90.5	91.0	100	5.2	65.8	+	89.6	93.1	104	86.8	87.3	101
たかねみのり	90.9	90.4	99	3.9	27.2	+	89.7	91.4	102	78.5	84.2	107
はえぬき	82.6	84.1	102	59.6	69.4	117	82.8	82.9	100	81.5	82.6	101
初星	81.2	87.4	108	36.7	73.1	199	85.9	84.2	98	81.4	84.6	104
ヤマウタ	84.4	90.9	108	23.2	63.8	+	81.2	83.6	103	71.3	77.3	108
ゆめさんさ	89.5	90.1	101	23.4	46.3	198	87.6	92.2	105	78.5	86.9	111
ゆめむすび	83.3	89.6	107	59.9	81.4	136	93.1	93.8	101	89.9	90.9	101
平均	83.7	87.5	105	37.1	62.9	170	83.0	86.1	104	80.3	82.1	102
品種	***	***		***	***		***	***		***	***	
水管理	***	***		***	***		***	***		*	*	
品種×水管理	ns	ns		***	***		***	***		***	***	

千粒重 (g)	2002年			2003年			2004年			2005年		
	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%	慣行	深水	%
あきたごまち	22.4	22.9	102	18.4	19.3	105	21.5	22.1	103	19.9	20.6	104
おきにいり	25.4	26.0	103	22.0	22.3	101	23.4	23.1	99	22.0	22.2	101
こいむすび	22.9	23.1	101	21.3	21.5	101	22.6	22.7	100	21.6	21.9	101
こころまち	22.6	23.4	104	17.5	19.1	109	21.0	21.3	101	20.1	20.3	101
たかねみのり	24.2	24.8	103	17.7	18.5	104	21.6	22.1	102	21.0	22.1	105
はえぬき	24.0	23.0	96	20.0	19.1	96	22.0	21.7	99	20.5	20.2	98
初星	23.9	25.3	106	20.2	21.9	109	22.5	22.7	101	20.8	21.4	103
ヤマウタ	23.5	23.2	99	18.8	18.9	101	21.0	21.1	100	19.5	20.1	103
ゆめさんさ	25.2	24.8	98	20.1	20.2	101	22.8	23.3	102	20.9	21.4	102
ゆめむすび	23.9	24.7	104	20.6	23.1	112	24.6	24.5	100	24.8	24.4	98
平均	23.8	24.1	101	19.7	20.4	104	22.3	22.5	101	21.1	21.5	102
品種	***	***		***	***		***	***		***	***	
水管理	**	**		***	***		***	***		***	***	
品種×水管理	***	***		***	***		*	*		***	***	

表の注釈は前頁と同様.





第 1—3 図 慣行区と深水区の収量の関係.

### 第3節 考察

#### 慣行栽培と比較した貯水型深水栽培における収量性

本試験の主な目的は、東北地方で栽培される複数の品種の収量が、貯水型深水管理によってどのような影響を受けるのかを明らかにすることであった。貯水型深水栽培における収量を慣行栽培と比較したところ、ほとんどの事例で同程度の収量であり、また増収した事例もみられた（第1—2表）。このように、貯水型深水栽培法によって、いずれの品種でも標準の水管理と同程度、あるいはそれ以上の収量を上げることが可能であると考えられた。さらに、冷害年では、慣行区、深水区とも平年と比べ収量は低かったものの、慣行区と比べ深水区の収量が顕著に高かったことから、貯水型深水栽培による冷害軽減効果を確認することができた（第1—2表）。よって、貯水型深水栽培法は環境保全型栽培技術、冷害軽減技術として普及できる栽培法と考えられた。

#### 貯水型深水栽培による登熟歩合に対する冷害の軽減程度

一般的に登熟歩合が低くなる要因には、不稔および受精後の穎果の発育停止が挙げられる。2003年には不稔が多発していたことから、これが2003年の登熟歩合の低さの主要因であると考えられる。一般的に、出穂10～11日前を中心とする約7日間は冷害危険期とよばれており、この期間の低温は高頻度の不稔を引き起こし収量に深刻な被害を及ぼす（農業・生物系特定産業技術研究機構2006）。供試品種の中でも、こころまち、たかねみのり、ヤマウタといった、早生品種の登熟歩合は他の品種と比べ著しく低かった（第1—2表）。清水・伊藤（2004）のように冷害危険期を出穂14日前から8日前と仮定すると、これらの品種の冷害危険期は7/22から7/30と推定される。早生品種の登熟歩合が著しく低いのは、この期間の日最低気温が14.8℃～16.5℃と顕著に低かったことが理由と考えられた（第1—4図）。一方、それ以降に出穂した品種の登熟歩合は前述の品種と比べ比較的高かったが、これは、これらの品種の冷害危険期にあたる7/30以降の気温が急激に上昇したためと考えられる（第

1—4 図).

本実験では減数分裂期の水深を 21~24cm 程度に管理したが、これは低温対策として有効と考えられる水深である (本庄ら 1982, 小林・佐竹 1979). その結果、登熟歩合は大きく向上した. 特に、こころまち、たかねみのり、ヤマウタといった、減数分裂期の気温が極めて低く大きな障害型冷害を受けた品種の登熟歩合の増加率 (深水区の登熟歩合/慣行区の登熟歩合) は 200 を超えており、それ以降に出穂した品種と比べ高かった. このように、これらの品種では、深水栽培の登熟歩合は慣行区を大きく上回った (第 1—2 表). 減数分裂期の水温と気温をみると (第 1—4 図), 7/22 から 7/30 のような気温が低い期間の深水区の水温はそれ以降の比較的気温が高い期間と比べ深水区の水温が気温を大きく上回っていた. このことから本試験での品種×水管理交互作用の一因として、出穂期の品種間差が挙げられる. しかし、この期間の水温は気温を大きく上回ったとはいえ、日最低水温は 18℃を下回る日もあったことから、深水区でも不稔が多く登熟歩合が低かった品種があると考えられる. 実際、たかねみのりは出穂日がこころまち、ヤマウタと同時期にあったにも関わらず、深水区の登熟歩合は顕著に低かった. このように、出穂期が同時期である品種を比較しても登熟歩合にみられる深水管理による冷害の軽減効果には品種間差がみられた. こころまちにおける深水栽培による登熟歩合の向上の要因には、深水栽培によって  $m^2$  あたりの籾数が少なくなったことによる受精後の穎果の退化の減少も含まれている可能性がある. しかし、少なくとも、たかねみのり、ヤマウタに関しては、 $m^2$  あたりの籾数が深水栽培によって増えていることから、2003 年の登熟歩合における品種×水管理交互作用の要因として、耐冷性のような出穂期以外の品種間差も推察された.

#### 深水栽培の補償的な因果関係を利用した多収の説明

本章におけるもう一つの目的は深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂籾数の増加に関係があるのかどうかを検証することであった. 結果に示したように、

本試験では、分けつ出現が抑制され（最高莖数および穂数の減少）、かつ一穂粒数が増加した事例がみられたことから、深水栽培を多収技術として取り入れている篤農家がよりどころとしている考え方である深水管理による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加の補償作用を貯水型深水栽培で発現させることは可能であると考えられた。しかし、それらの中には、深水栽培による穂数の減少を補完する程度に一穂粒数が増加した事例がある一方、一穂粒数が増加しても穂数の減少を補償しきれず、深水栽培によって単位面積あたりの粒数が減少した事例もみられた。さらに分けつ出現の減少が一穂粒数の増加に結びつかない事例もみられた。これらのことから、深水栽培による補償作用の程度は品種や栽培環境によって変動するものと考えられた。

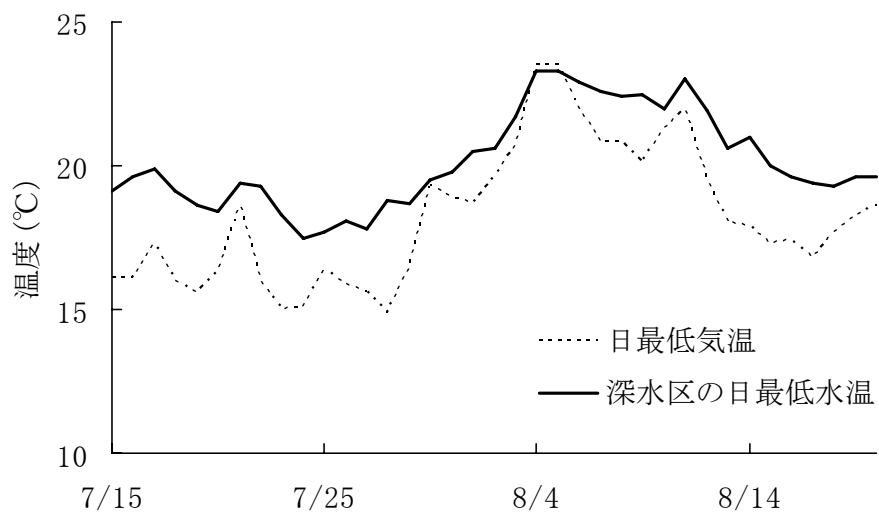
しかし、深水栽培によって分けつ出現が抑制され一穂粒数が増加した事例においても、単位面積あたりの粒数の増加には至らなかった。すなわち、深水管理による一穂粒数の増加が穂数の減少を補償し、深水区の  $\text{m}^2$  あたりの粒数が慣行区と同程度となったに過ぎなかった（第 1—2 表）。こういった事例での深水区の一穂粒数は最高値でも 102 粒（2005 年のたかねみのり）であり（第 1—2 表）、篤農家の深水栽培による多収の水稻が備える高いレベルの一穂粒数には到達していなかった。よって、貯水型深水栽培を増収技術とするには、さらなる検討が必要であると考えられた。

#### 平年における貯水型深水栽培による登熟歩合、千粒重の向上

登熟歩合、千粒重は、冷害年であった 2003 年のみならず平年においても貯水型深水栽培によって増加した（第 1—2 表）。深水栽培により水稻の出穂期から登熟期における群落構造、受光体勢が良好になることが報告されているが（後藤ら 2002, 大喜多ら 2004）、このことが登熟歩合や千粒重の向上に結びついた可能性が考えられる。実際、篤農家の深水栽培による多収の水稻が持つ“大きな穂”には多い一穂粒数だけではなく重い千粒重も含まれている（後藤 1996）ことから分かるように、深水栽培された水稻の良好な登熟性は経験的

にも認められている。しかし、登熟歩合、千粒重の向上は、単に貯水型深水栽培によって単位面積当たりの籾数が減少したことによる補償作用である可能性もある。こういったことは、他の栽培法において認められている (Pham ら 2004)。

実際、深水区において登熟歩合もしくは千粒重が増加した事例の多くは、慣行区と比べ深水区で $m^2$ あたりの籾数が少ない事例であったことから、深水栽培における登熟歩合もしくは千粒重の向上は、単位面積あたりの籾数の減少の補償作用として現れたと考えられた。しかし、中には、貯水型深水栽培によって $m^2$ あたりの籾数の減少を伴わず、登熟歩合もしくは千粒重が向上した事例もみられた (2002 年のおきにいり, 2004 年のこころまち, 2005 年のこころまち, たかねみのり, 初星, ヤマウタ)。特に、他の年と比べ登熟歩合、千粒重が低かった 2005 年において、貯水型深水栽培によって単位面積あたりの籾数が減少せずに登熟歩合、千粒重が向上した事例が多く見られたことは注目に値する。冷害年ではなくとも登熟歩合、千粒重が例年と比べやや低い年において、貯水型深水栽培が登熟歩合および千粒重の低下を防いだことから、この栽培法は、年次に対する収量の低下を軽減する栽培技術となる可能性があると考えられた。



第 1—4 図 2003 年の減数分裂期における日最低気温および日最低水温.

## 第 2 章 深水栽培における収量性の QTL 解析

第 1 章でみたように、貯水型深水栽培によって分けつ出現は抑制され、一穂粒数は増加し、水稻の草型は穂重型に近づく傾向にあるというように、貯水型深水栽培でのイネの生育は慣行栽培と異なる。よって、貯水型深水栽培に適する品種は慣行栽培と異なる可能性がある。

本論文では、QTL 解析法を援用し、深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数増加の補償的な因果関係の解析を試みようとしているが、さらに、貯水型深水栽培および慣行栽培で収量性の QTL 解析をすることによって、深水栽培による補償的な因果関係の解析のみならず、貯水型深水栽培において個体レベルの収量が高い品種はどのような特性を備えるのか、その特性は慣行栽培とどのように異なるのかを検証できると考えられる。また、慣行栽培と比べ、深水条件で大きく問題となるような品種特性を収量構成要素から明らかにし、それを補うための栽培上の方策を示唆できることも期待される。本章では、このような考えから、慣行栽培および貯水型深水栽培で収量性の QTL 解析を行った。

## 第 1 節 材料と方法

### 解析集団

本論文においては、貯水型深水栽培の対象として、ジャポニカ品種を考えていることから、ジャポニカ品種同士の交配に由来する近交系の一つであるアキヒカリ×IRAT109 の戻し交配由来近交系 (BILs) 101 系統 (アキヒカリ/IRAT109//アキヒカリ) を供試した (Yamagishiら 2004). また、本解析集団は数少ないジャポニカ品種同士の交配による組み換え近交系であることに加え、出穂期の超越分離や極度の不稔といった収量性の遺伝解析に妨げとなる要因が少ないことから収量性の遺伝解析に優れた解析集団であると考えられる (根本・安井 2006). アキヒカリ (温帯ジャポニカ) と比べ、IRAT109 (熱帯ジャポニカ) は、少げつ性で穂が大きい品種である. この解析集団は、BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> から単粒系統法によって育成された (Yamagishiら 2004). 多型が検出された 116 個の SSR マーカーで連鎖地図を作成した (第 2—1 図).

### 表現型の解析

2004 年および 2005 年に、宮城大学食産業学部実験水田 (38° 22' N, 140° 82' E) において圃場試験を行った.

BILs および両親を、慣行の水管理 (慣行区) および貯水型深水管理 (深水區) の 2 つの水管理で栽培した. 5 月中旬に、水田に播種後 22 日の苗を、4 列で構成された各プロットに、各系統 16 株を、1 株 1 個体 (条間 30cm, 株間 15cm) で移植した. 2 つの水管理は別の水田で行なった. 完全無作為化法により、BILs は 2 反復、両親は 10 反復設けた. 施肥は、耕起前に行い、複合化成肥料を成分で 1 m<sup>2</sup>あたり窒素 7.5g, リン酸 9.7g, カリ 8.1g を施与した. 標準区および深水區の水管理は第 1 章と同様の設計に従った. 2 年とも、大まかには設計どおりに水管理ができた (第 2—2 図).

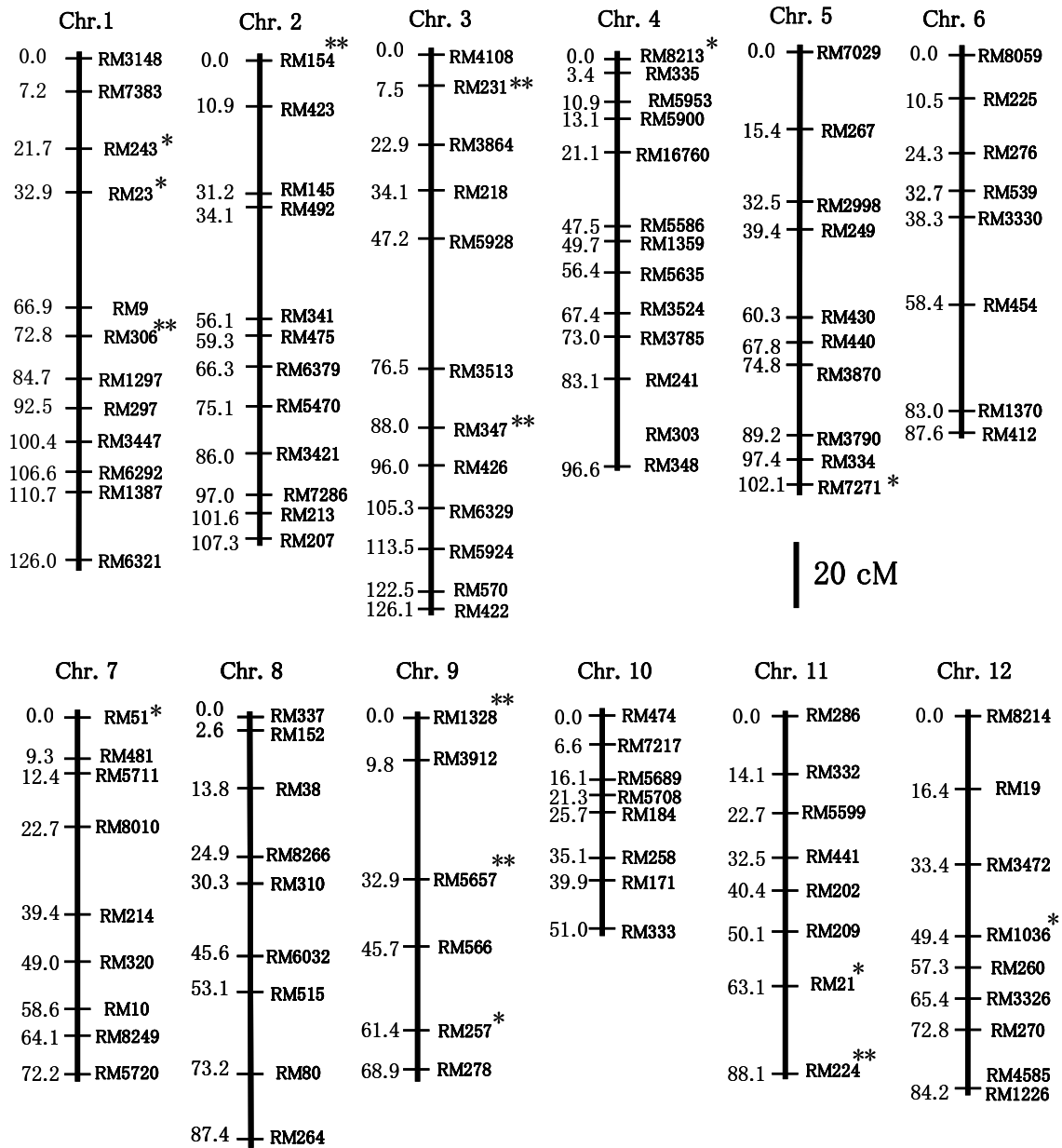


## 収量および収量構成要素の調査

各系統，合計で8株（＝各プロットの中央4株×2反復）の形質を調査した。登熟後，収穫し，1ヶ月間風乾した。その後，穂数を調査し，脱穀した。収量は株全体のもみ重を乾物重で表した。一穂粒数は，一株粒数を穂数で除して求めた。登熟歩合は，登熟粒数を全粒数で除して算出した。千粒重は，登熟したもみ重を登熟粒数で除し，乾物重で表した。反復間の平均をQTL解析に用いた。

## データ解析および QTL マッピング

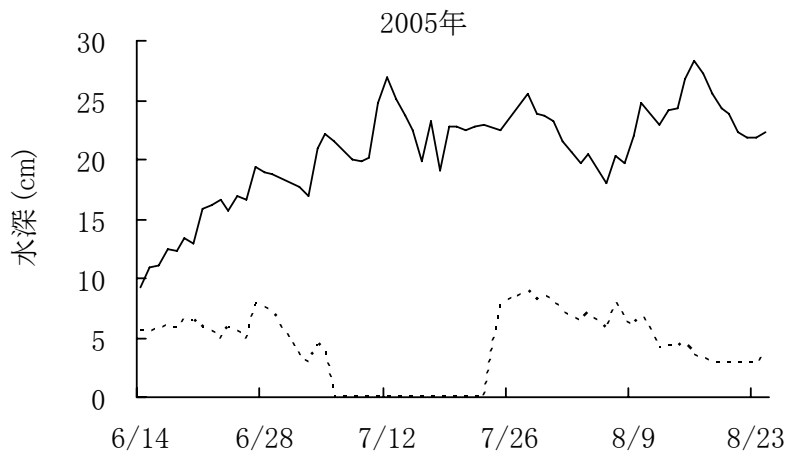
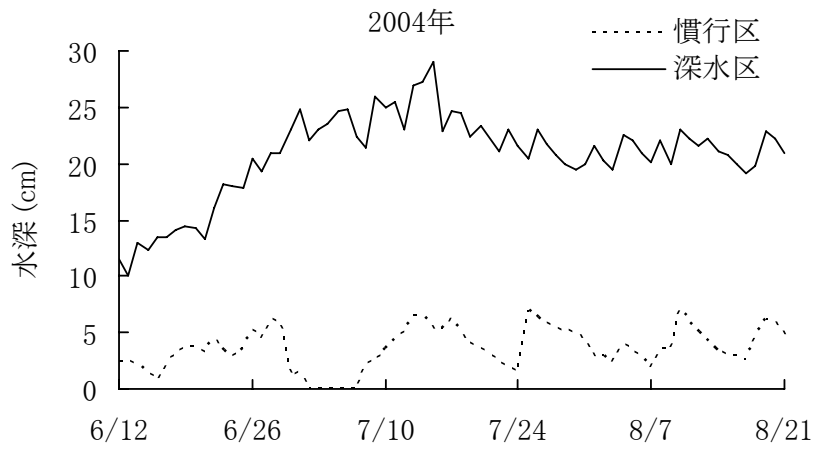
ソフトウェア JMP (Windows NT v5.0, SAS Institute Inc.) を用い，各年，遺伝子型，水管理およびそれらの交互作用を2元配置の分散分析によって解析した。連鎖地図の作成は，MAPMAKER/EXP ver 3.0 を用いて構築した (Lander ら 1987)。QTL 解析には，ソフトウェア Windows QTL Cartographer ver.2.0 による複合区間マッピング法を用いた (Wang ら 2003)。閾値は 1000 回のパーミュテーションテスト ( $P < 0.05$ ) で決定した。



第 2—1 図 本章で用いた解析集団における連鎖地図。

図中の横棒はマーカーの位置を示し、右にマーカー名、左に地図距離 (cM) を示した。

\*, \*\*はそれぞれ、マーカーの分離の歪みが 5%, 1%水準で有意であることを示す。



第 2—2 図 各年の水管理.

## 第 2 節 結果

### 近交系および両親の収量および収量構成要素

両親，近交系（平均値）とも慣行区と比べ，深水区で穂数が少なく，一穂  
籾数は多かったが，その他の形質には，収量を含めて，顕著な差はなかった。  
2004 年の収量を除き，遺伝子型×水管理交互作用は有意であった（第 2—1  
表）。

収量について，2004 年の慣行区ではアキヒカリと IRAT109 の間に有意な差  
はみられないものの深水区ではアキヒカリが IRAT109 と比べ有意に多かった。  
一方，2005 年では慣行区，深水区ともアキヒカリの収量が IRAT109 を大きく上  
回った。年次，水管理問わず穂数，登熟歩合はアキヒカリが IRAT109 を有意に  
上回り，一穂籾数および千粒重は逆に IRAT109 がアキヒカリを大きく上回った。  
ただし，2005 年の深水区の一穂籾数についてはアキヒカリ，IRAT109 の間に有  
意な差はみられなかった（第 2—1 表）。

形質の分布は，登熟歩合を除き，正規分布に近い分布を示した。登熟歩合  
は，左裾広がり分布を示した。収量，一穂籾数に関しては，両親を上回る方  
向，下回る方向のいずれにも明瞭な超越分離が認められた。穂数では，両親  
を上回る方向に明瞭な超越分離が認められた。登熟歩合では，両親を下回る  
方向に超越分離が認められた。千粒重に関しては，明瞭な超越分離は見られ  
なかった（第 2—3 図）。

### 相関解析

年次，水管理の異なる 4 つの栽培環境における収量および収量構成要素  
の相関解析によると（第 2—2 表），慣行区では，収量と相関が高かった収量構  
成要素は登熟歩合であった。一方，深水区では，年次を問わず収量と登熟歩  
合，収量と穂数の相関係数は同程度であった。収量と一穂籾数との相関は，2  
年とも慣行区では有意であったものの深水区では有意ではなかった。また，千  
粒重と収量との有意な相関は，どの栽培環境でもみられなかった。

穂数は、どの栽培環境においても一穂粒数と強い負の相関関係が見られたことから、穂数およびの一穂粒数の収量に対する効果は、互いの補償作用によって弱められているとみられた。また、穂数は登熟歩合とは関係が見られなかったが、千粒重とは有意な強い負の相関関係にあった。

一穂粒数は、登熟歩合とはそれほど強い関係がみられなかったものの、千粒重とは有意な正の相関関係にあった。

登熟歩合は、他の形質と比べ収量構成要素間の相関関係はそれほど強くなかった。このことから、登熟歩合は他の収量構成要素による補償作用を大きく受けていないことが示唆されるが、このことにより、登熟歩合と収量との相関が強くなっていると考えられた。

千粒重は、栽培環境に関わらず穂数と強い負の相関関係にあった。また、多くの栽培環境において、一穂粒数とは正の相関がみられた。

また、年次ごとに慣行区と深水区の収量について相関解析すると、相関係数は2004年では0.53、2005年は0.52となり、2年とも0.1%水準で有意な正の相関がみられた。このように、慣行区の収量によって深水区の収量は2004年、2005年それぞれにおいて29%、27%説明された。

#### 収量および収量構成要素の QTL 解析

穂数の QTL は、慣行区では両年とも第 3, 5, 6, 12 染色体に1つずつ検出された(第 2—4 図, 第 2—3 表)。深水区では、慣行区で検出された QTL のうち、第 3, 12 染色体の 2 つの QTL が検出された。水管理に共通して検出された 2 つの穂数の QTL のうち、第 3 染色体の QTL の LOD 値、寄与率は水管理によって大きく変化しなかった。一方、第 12 染色体の QTL の LOD 値、寄与率は、慣行区と比べ深水区で大きく上昇した。このように、第 5, 6 染色体の QTL は貯水型深水栽培によって作用が極めて小さくなるのに対し、第 12 染色体の QTL は貯水型深水栽培によって作用力が高まるというように、水管理に対する交互作用は QTL によって異なっていた。相加効果の方向は、年次、水

管理によって変わらなかった。第 5 染色体長腕の QTL はアキヒカリと比べ穂数の少ない IRAT109 の対立遺伝子が穂数を増やし、それ以外の QTL はアキヒカリの対立遺伝子が穂数を増やした。このように、穂数の QTL は水管理の影響を強く受ける一方、年次に対しては極めて安定していた。

一穂粒数の QTL は、2004 年の慣行区では第 5, 6, 12 染色体に1か所ずつ検出された (第 2—4 図, 第 2—3 表)。2004 年の深水区ではそのうちの第 12 染色体の QTL のみが検出された。第 5, 6 染色体の QTL は深水栽培によって LOD 値が極めて小さくなるのに対し、第 12 染色体の QTL は深水栽培によって LOD 値、寄与率が高まった。このように、2004 年ではすべての一穂粒数の QTL が水管理に対し交互作用を示したが、水管理に対する交互作用は、QTL によって異なっていた。

一方、2005 年では第 3 染色体、第 5 染色体中央部、第 5 染色体長腕末端部の計 3 か所で検出された。そのうち、第 3 染色体、第 5 染色体長腕末端部の QTL は 2004 年の一穂粒数の QTL と同一領域に検出された。第 5 染色体中央部の QTL は深水区でのみ検出されたものの、その他の QTL の LOD 値、相加効果は水管理によって大きく変わらなかった。すなわち、QTL の水管理に対する顕著な交互作用はみられなかった。また、2004 年に検出された第 12 染色体の QTL が 2005 年では見られなかったことが注目された。このように、穂数と異なり、一穂粒数の QTL は水管理のみならず年次によっても大きく異なった。相加効果の方向は、年次、水管理によって変わらなかった。第 5 染色体の QTL は IRAT109 と比べ一穂粒数の少ないアキヒカリの対立遺伝子が一穂粒数を増やしたが、それ以外は全て、IRAT109 の対立遺伝子が一穂粒数を増やした。

第 5 染色体中央部の QTL を除き、一穂粒数の QTL は穂数の QTL と同一領域に、しかも補償し合う向きに作用していた。

登熟歩合の QTL は、第 1, 4, 6, 7, 8, 12 染色体に 1 か所ずつ検出された (第 2—4 図, 第 2—3 表)。これらではすべて、IRAT109 と比べ登熟歩合の高い

アキヒカリの対立遺伝子が登熟歩合を高めた。年次、水管理によって共通した QTL は見られず、QTL の構成には年次、水管理による一定した傾向は認められなかった。

千粒重の QTL は、第 1, 6, 8 染色体に 1 か所ずつ検出された (第 2—4 図, 第 2—3 表)。第 6 染色体の QTL は年次、水管理に関わらず検出された。また、第 1 染色体の QTL は慣行区で検出されたが、深水区においても LOD ピークは認められた。このように千粒重の QTL は年次、水管理の違いは比較的小さかった。QTL の相加効果の方向は年次、水管理によって変わらなかった。検出された QTL は全て、アキヒカリと比べ千粒重が高い IRAT109 の対立遺伝子が千粒重を高めた。

#### 収量の QTL と収量構成要素の QTL の関係

収量の QTL は 2004 年の慣行区で 1 つ (第 11 染色体中央部)、2005 年の深水区で 2 つ (第 4 染色体中央部, 第 12 染色体長腕) 検出された (第 2—4 図, 第 2—3 表)。このうち、第 11 染色体の収量の QTL の領域には、有意な収量構成要素の QTL は確認されなかった。第 4 染色体中央部の収量の QTL は、同一領域に検出された効果の大きい登熟歩合の QTL (寄与率 25%) によるものと考えられた。2005 年の深水区における第 12 染色体長腕の QTL は穂数の QTL と一致した。

しかし、収量の QTL と一致しない収量構成要素の QTL がみられた。これは、収量構成要素の QTL の多くが補償しあう方向に作用しているためと考えられる。例えば、2004 年の第 5, 12 染色体, 2005 年の第 5 染色体の穂数の QTL の正の効果 (アキヒカリの対立遺伝子が穂数を増やす効果) は一穂粒数の負の効果 (アキヒカリの対立遺伝子が穂数を減らす効果, つまり IRAT109 の対立遺伝子が一穂粒数を増やす効果) によって相殺されていた。また、2004 年の第 6 染色体の穂数の QTL の正の効果は、一穂粒数, 千粒重の QTL の負の効果によって相殺されていた。

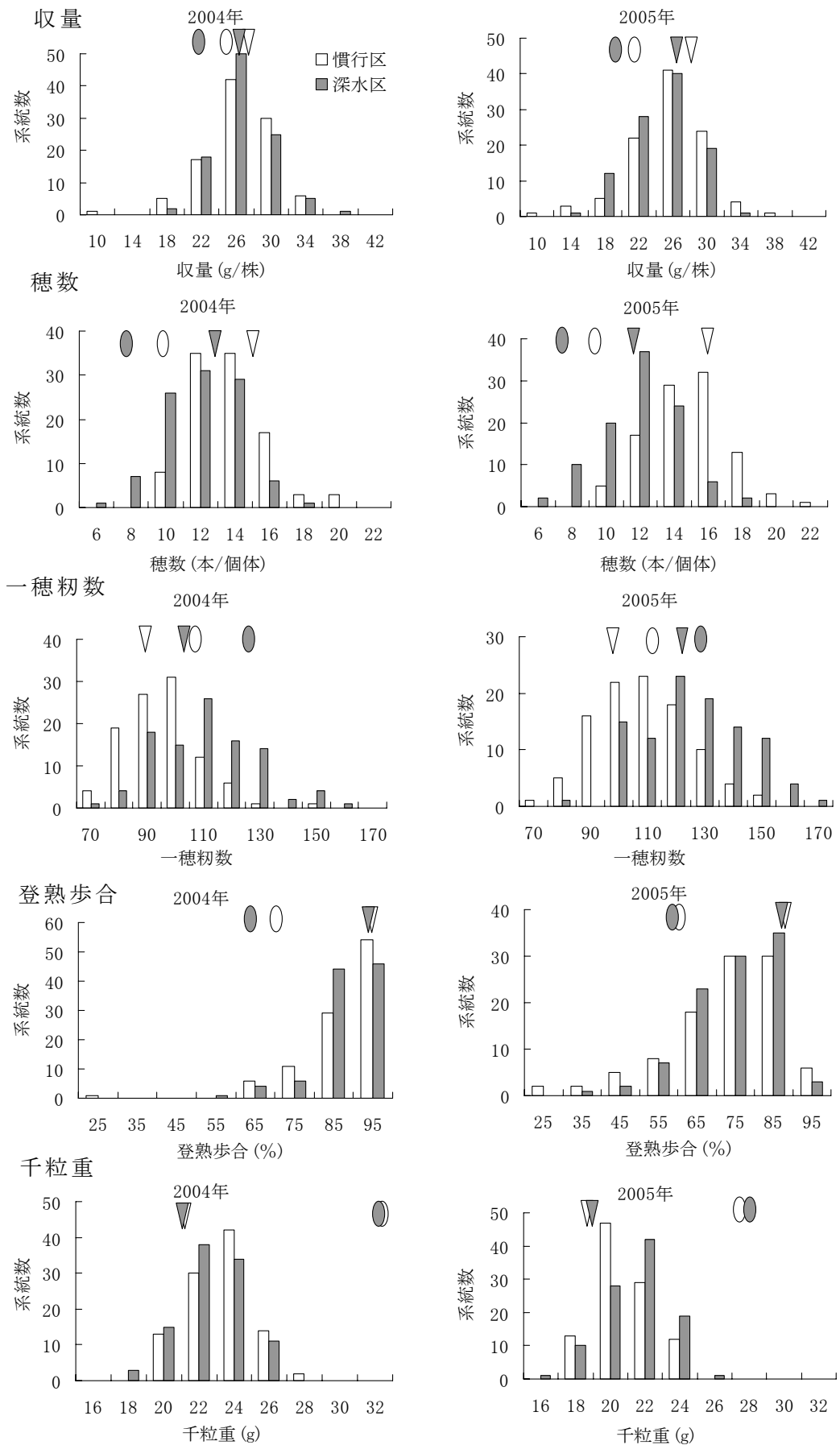
第 2—1 表 近交系，両親の収量および収量構成要素.

形質	水管理 アキカ		IRAT 109		近交系		遺伝子型 水管理	遺伝子型 ×水管理
	慣行	深水	a	ab	平均	範囲		
2004年	収量 (g/個体)	28.1	27.0	26.1	26.1	26.6	10.4 - 34.2	ns
				23.4	26.7	19.8	- 36.7	ns
	穂数 (本/個体)	15.1	12.9	10.0	10.0	13.5	8.4 - 20.4	**
				8.3	11.9	6.8	- 18.3	***
	一穂粒数	92.0	104.2	107.1	107.1	95.6	66.5 - 149.7	*
				122.5	110.2	72.7	- 157.0	***
	登熟歩合 (%)	95.0	94.6	70.4	70.4	86.9	28.9 - 97.5	***
				64.4	87.6	52.1	- 97.2	ns
	千粒重 (g)	21.3	21.2	32.4	32.4	23.2	19.1 - 28.2	***
				32.1	22.7	18.3	- 26.6	***
2005年	収量 (g/個体)	28.8	27.0	22.2	22.2	25.4	10.0 - 38.3	**
				19.8	24.5	12.6	- 32.7	*
	穂数 (本/個体)	17.0	12.7	10.3	10.3	15.0	9.0 - 23.4	*
				7.8	11.8	5.9	- 17.5	***
	一穂粒数	99.3	123.7	113.2	113.2	108.4	71.0 - 147.8	*
				128.6	125.5	83.8	- 174.3	***
	登熟歩合 (%)	88.1	88.1	61.0	61.0	72.3	26.8 - 92.9	***
				59.2	74.8	31.0	- 93.5	**
	千粒重 (g)	18.9	19.2	27.9	27.9	20.8	17.0 - 24.8	*
				28.8	21.3	17.0	- 25.2	***

分散分析の結果, \*, \*\*, \*\*\*は, それぞれ 5%, 1%, 0.1% で有意であることを示す.

両親については, 形質ごとに Turkey の HSD 検定した結果, 異なるアルファベット間には 5% で有意差があることを示す.





第 2—3 図 各形質の度数分布.

三角はアキヒカリ, 楕円は IRAT109 の値を示す.

第 2—2 表 収量および収量構成要素の相関関係.

2004年 慣行区	穂数	一穂粒数	登熟歩合	千粒重	収量
穂数		-0.62 ***	0.12 ns	-0.48 ***	0.35 ***
一穂粒数			-0.11 ns	0.23 *	0.25 *
登熟歩合				-0.24 *	0.51 ***
千粒重					0.06 ns
収量					

2004年 深水区	穂数	一穂粒数	登熟歩合	千粒重	収量
穂数		-0.73 ***	0.06 ns	-0.49 ***	0.28 **
一穂粒数			-0.23 *	0.25 *	0.16 ns
登熟歩合				-0.24 *	0.28 **
千粒重					0.11 ns
収量					

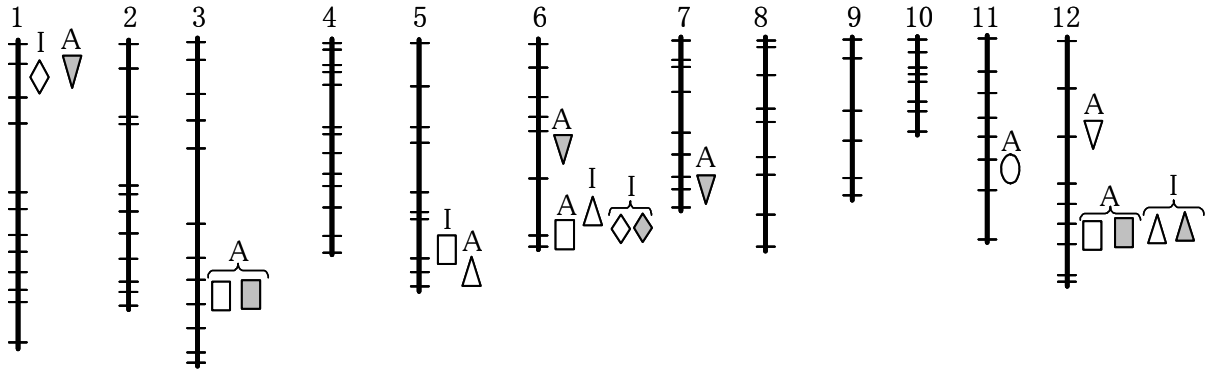
2005年 慣行区	穂数	一穂粒数	登熟歩合	千粒重	収量
穂数		-0.58 ***	-0.06 ns	-0.50 ***	0.16 ns
一穂粒数			-0.14 ns	0.19 ns	0.23 *
登熟歩合				-0.10 ns	0.67 ***
千粒重					0.03 ns
収量					

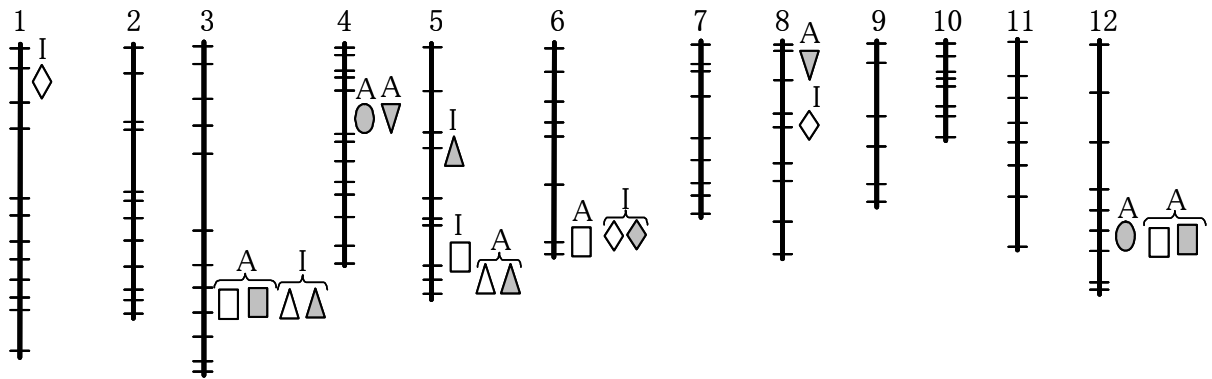
2005年 深水区	穂数	一穂粒数	登熟歩合	千粒重	収量
穂数		-0.60 ***	-0.14 ns	-0.50 ***	0.38 ***
一穂粒数			-0.16 ns	0.27 **	0.14 ns
登熟歩合				-0.13 ns	0.39 ***
千粒重					-0.01 ns
収量					

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

2004 年



2005 年



	収量	穂数	一穂 粒数	登熟 歩合	千粒重
慣行区	○	□	△	▽	◇
深水区	●	■	▲	▼	◆

第 2—4 図 収量および収量構成要素の QTL の連鎖地図上の位置。

図中の番号は染色体番号を示す。横棒はマーカーの位置を示す。

染色体の上方を短腕側とした。

A, I はそれぞれアキヒカリ, IRAT109 の対立遺伝子が形質値を高めることを示す。

第2—3表 収量および収量構成要素のQTLの位置および  
遺伝パラメータ.

年次	水管理	形質	染色体	位置 (cM)	LOD	相加効果 <sup>1)</sup>	寄与率 (%)	閾値		
2004年	慣行区	収量	11	58.1	3.17	1.60	13.67	2.99		
		穂数	3	100.0	3.19	0.85	10.05	3.10		
			5	86.9	5.06	-1.02	14.74			
			6	83.0	4.71	0.92	11.59			
			12	69.4	5.37	1.02	14.63			
		一穂籾数	5	97.4	3.77	5.28	11.16	3.00		
			6	68.4	3.03	-6.87	21.16			
			12	67.4	5.21	-6.98	18.72			
		登熟歩合	12	33.4	3.99	4.24	12.91	3.34		
		千粒重	1	9.2	3.82	-0.70	12.51	2.98		
			6	78.4	7.39	-1.10	31.47			
			深水区	収量	-				3.01	
				穂数	3	102.0	3.07	0.85	8.65	3.07
					12	67.4	10.74	1.50	34.26	
			一穂籾数	12	67.4	11.34	-13.65	40.50	3.12	
			登熟歩合	1	11.2	4.57	3.88	20.98	3.26	
				6	52.3	4.25	4.08	20.30		
				7	68.1	3.33	3.41	13.41		
			千粒重	6	74.4	5.27	-1.11	30.34	3.09	
	2005年	慣行区	収量	-					2.84	
穂数			3	98.0	4.18	1.02	12.01	3.06		
			5	93.2	6.21	-1.29	18.35			
			6	76.4	3.51	1.11	15.39			
			12	67.4	4.85	1.10	13.84			
一穂籾数			3	104.0	3.95	-6.14	10.55	3.12		
			5	97.4	8.69	9.37	23.86			
登熟歩合			-					3.48		
千粒重			1	9.2	4.37	-0.72	14.99	3.05		
			6	80.4	7.23	-1.04	27.48			
			8	28.9	3.64	-0.64	10.63			
			深水区	収量	4	41.1	3.33	1.71	15.34	2.96
					12	67.4	12.43	2.79	38.83	
				穂数	3	104.0	3.49	0.84	9.07	3.08
				12	72.8	9.67	1.55	28.32		
			一穂籾数	3	102.0	3.26	-6.59	10.03	3.11	
				5	45.4	3.12	-6.90	12.28		
				5	97.4	6.29	8.96	17.34		
			登熟歩合	4	41.1	3.80	6.44	24.74	3.12	
				8	4.6	4.07	6.13	18.08		
		千粒重	6	76.4	4.46	-0.97	26.16	3.06		

<sup>1)</sup> 相加効果が正であることは、アキヒカリの対立遺伝子が形質値を高めることを示す。

### 第3節 考察

#### 2005年の深水区の第12染色体の収量のQTLの発現機構

2005年の深水区で穂数のQTLと同一領域に検出された収量のQTLは、極めて大きい遺伝効果を持っていた（寄与率38.8%）（第2—3表）。このように、穂数は収量と直接関わっていることがQTLレベルで確認されたが、同じ深水区でも2004年にはこの染色体領域には収量のQTLはおろかLODピークすら認められなかった。これは、2004年にはこの領域に一穂粒数のQTLが存在し、その結果、穂数と一穂粒数、それぞれの効果が相殺されたためと考えられた。このことは、穂数と一穂粒数との間の補償的な因果関係（補償関係）を示すが、こういった年次の違いによる補償関係の有無が収量のQTLの現れ方の年次変動を大きく規定していた。一方、第12染色体のQTLと異なり、穂数の一穂粒数への補償作用が年次を問わず現れるQTL（第5染色体）もあった。穂の形態は、おおまかには、①1次枝梗数、②1次枝梗あたりの穎花（1次枝梗に直接着生する穎花および2次枝梗に着生する穎花）の2つに分割できる。そこで、一穂粒数のQTLが①、②のどちらのQTLに対応するのかを明らかにするために、慣行区の主茎の穂を対象に、穎花数及び1次枝梗数を予備的にQTL解析した（第2—4表）。その結果、第5染色体の1穂粒数のQTLは1次枝梗数のQTL、第12染色体のQTLは1次枝梗あたりの穎花数のQTLに対応していた（第2—3、2—4表）。一般的に、1次枝梗あたりの穎花数の品種間差は、1次枝梗から直接分化する穎花数にはほとんど因らず、2次枝梗数の品種間差によるとされる（小林・今木 1997）。このことから、1次枝梗あたりの穎花数のQTLはおそらく2次枝梗数のQTLと推察される。よって、一穂粒数を決定する形態的な要因のうち、1次枝梗数は穂数の補償作用を安定して受けるのに対し、1次枝梗あたりの穎花数（おそらく2次枝梗数）は穂数の補償作用を受けたり受けなかったりすると考えられた。

こうした補償作用の機構がとくに問題となるのは貯水型深水栽培であった。すなわち、同じ2005年でも慣行区では、この領域では補償作用がみられない

にも関わらず収量の QTL が現れなかったが、これは貯水型深水栽培によって穂数の QTL の数が減り、作用力の大きな単一の QTL (第 12 染色体の QTL) が穂数の変異の大部分を支配するようになったためと考えられる (第 2—3 図, 第 2—1 表). 以上の解析結果は、貯水型深水栽培においては、少げつ穂重性の強い品種は、少ない穂数を補償するような一穂粒数が得られず、多げつ性品種と比べ個体あたりの収量性が劣る場合もあることを示す. よって、少げつ穂重性の強い品種を深水栽培する場合には、こういった弱点を補うために、穂数の確保に努めること、もしくは一穂粒数を積極的に増加させる栽培技術を取り入れることが必要であると考えられた.

#### 同じ解析集団を用いて行われた収量性の QTL 解析との比較

本章と同じ解析集団を用いて、慣行栽培での収量性の QTL 解析が東京で行われている (小笠原ら 2007). 本章の結果を小笠原ら (2007) と比較すると、第 1 染色体短腕末端側および第 6 染色体長腕末端側に千粒重の QTL が検出された点、第 5 染色体長腕末端側、第 6 染色体長腕末端側の穂数と一穂粒数の QTL との補償関係がみられる点が一致した. このように、これらの QTL は、栽培環境が変わっても比較的安定して作用する QTL とみられる. 一方、本章において検出された第 3, 12 染色体長腕領域の穂数、一穂粒数の QTL は小笠原ら (2007) では検出されていなかった. また、収量については、第 4 染色体の QTL が共通していたのみであり、それぞれの研究でのみ検出された収量の QTL がかなり存在した (第 1 染色体長腕側、第 6, 9 染色体短腕側; 小笠原ら (2007), 第 11 染色体中央部; 本章)(第 2—4 図). 第 3, 12 染色体長腕領域の QTL およびこれらの収量の QTL は、東京と宮城の間における、イネの生育の地域間差に強く関与しているのかもしれない.

#### 2004 年の慣行区の第 11 染色体の収量の QTL

2004 年の慣行区の第 11 染色体の収量の QTL の領域には有意な収量構成

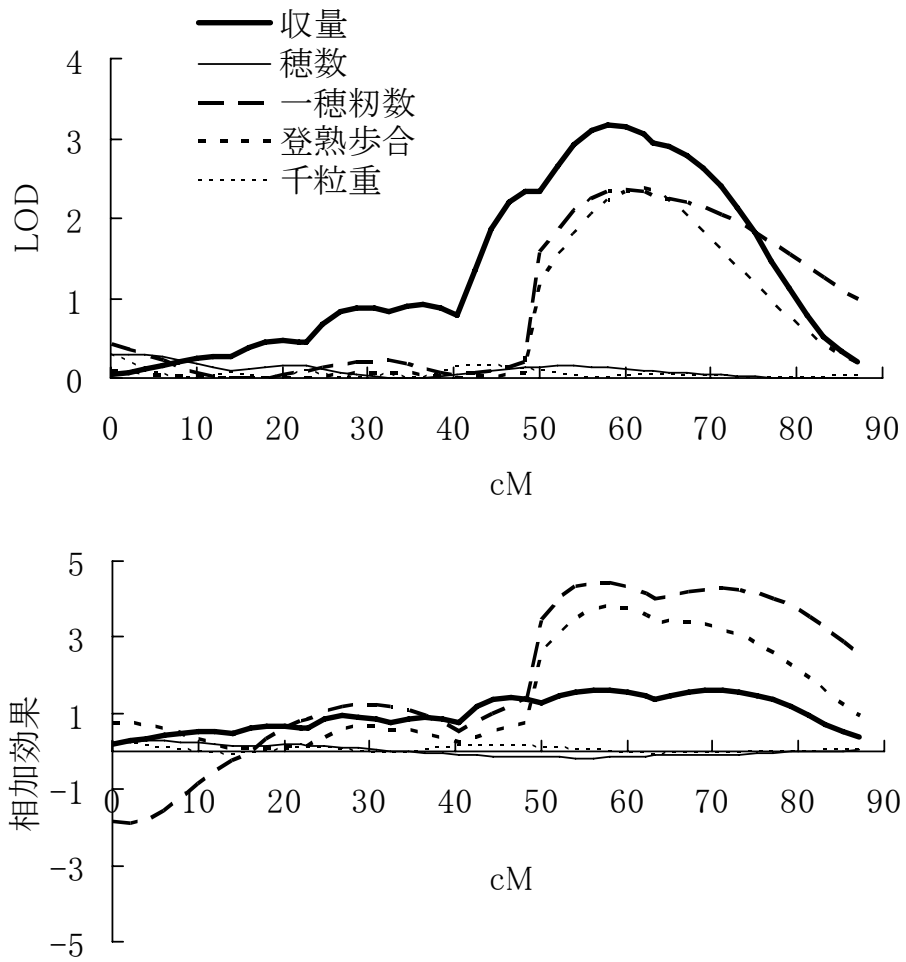
要素の QTL は見られなかった。しかし、収量の QTL と同一方向に作用する一穂粒数、登熟歩合の LOD ピーク (LOD2.4 程度) が認められたことから、これらの相乗作用によりこの収量の QTL は現れたものと考えられた (第 2—5 図)。一般的に、一穂粒数の増加は個体あたりの粒数の増加をもたらす、登熟歩合に負の作用をもたらすと考えられる。しかし、この QTL は一穂粒数と登熟歩合に正の多面効果を示したことから、育種上有用な QTL と考えられる。興味深いことに、本章と同じ解析集団を用い根の発育形態の QTL を調べた Horii ら (2006) によると、この領域には、アキヒカリの対立遺伝子 (本章で検出された収量、一穂粒数、登熟歩合の QTL と同一方向に作用する対立遺伝子) が根の乾物重を増加させる QTL が検出されている。このことから、一穂粒数と登熟歩合の正の多面効果と、根の旺盛な発育との関連が示唆された。

第 2—4 表 穂の形質の QTL の位置および遺伝パラメータ.

	形質	染色体	位置 (cM)	LOD	相加効果 <sup>1)</sup>	寄与率 (%)	閾値
2004年	主茎籾数	1	11.2	3.29	-8.07	10.99	2.94
		5	97.4	5.47	10.29	14.66	
		6	54.3	2.94	-8.06	10.40	
		12	49.5	4.59	-9.09	13.07	
	1次枝梗数	5	97.4	6.34	0.80	20.80	2.93
	1次枝梗あたり籾数	1	114.7	4.47	0.59	14.51	3.06
12		63.4	8.03	-0.81	22.55		
2005年	主茎籾数	1	110.7	3.11	8.91	7.35	2.98
		5	97.4	8.17	16.59	21.69	
	1次枝梗数	5	97.4	8.70	0.95	24.99	3.02
	1次枝梗あたり籾数	1	86.7	5.93	0.82	17.20	3.05
		6	14.5	4.22	0.71	13.19	
		12	51.5	7.61	-0.88	21.92	

<sup>1)</sup>相加効果が正であることは、アキヒカリの対立遺伝子が形質値を高めることを示す.





第 2—5 図 2004 年の第 11 染色体における収量および収量構成要素の LOD 値.

### 第 3 章 イネ多げつ性突然変異体の分げつ動態からみた分げつ数の遺伝的制御機構

第 2 章において、穂数の QTL の同一領域に収量の QTL が検出された。このことから、収量を論じる上で穂数、ひいては分げつ数の遺伝的制御の重要性が改めて認識された。イネの分げつ数の増加速度は、主に出葉間隔と各節位ごとの分げつ出現率という 2 つの要素から構成されている (後藤 2003)。これらに関連した変異体は、イネの分げつ数の遺伝的制御機構を明らかにする上で重要な解析材料となる。これまで各要素に関する様々な突然変異体が得られており、例えば出葉間隔では、*plastochron 1* (Ito ら 1998), *2* (Kawakatsu ら 2006), *3* (Kawakatsu and Nagato 2005), *aberrant panicle organization 1* (Ikeda ら 2005), *compact shoot and leafy head 1* (Zhu ら 2007), *leafy head 2* (Xiong ら 2006) や合川 1 号由来の *Ltn* (Araki ら 2003) が知られており、それぞれ詳細な解析が行われている。

また、分げつ芽の形成に関連する遺伝子としては *Monoculm 1* (Li ら 2003) や *Lax panicle*, *Small panicle* (Komatsu ら 2003) が知られる。しかし、一般的に栽培されている水稻品種の分げつ性を考える上では、こういった分げつ芽の形成よりも、形成された分げつ芽が分げつとして生長するプロセスを制御する遺伝子がより重要になろう。それは、現在の栽培品種では、止葉節に分げつ芽が分化することはまれであっても、基本的には各節位に 1 つの分げつ芽が形成される (後藤 2003)。そのため、分げつ数の遺伝変異は、分げつ芽が成長し分げつとして出現するか、それとも分げつ芽が休眠し分げつとして出現しないかによるためである。これまで多げつ性の変異体として多く得られている遺伝子は、分げつ芽から分げつへの発育に関わると考えられるが、その変異体のほとんどは多げつ矮性の表現型を示し、草丈が短くなる (Hasegawa ら 2005, 蓬原・菊池 1990, Mao ら 2007, Yamamoto ら 2005, Zou ら 2005)。そういった中、*fine culm 1* 変異体 (*fc1*) はそれほど草丈が低くならず多げつ化するという

点で、数多くある多げつ矮性変異体と異なっている。さらに、*Fine Culm 1* (*FC1*) 遺伝子は、トウモロコシの少げつ性の主働的な遺伝子である *Teosinte Branched 1* のイネ相同遺伝子であることから (根本ら 2001, Takeda ら 2003), イネにおいても、分げつ性の遺伝的制御機構を考える上でとりわけ注目すべき遺伝子であると考えられる。すでに *FC1* の分子遺伝学的な解析は進んでいるものの、*fc1* の表現型 (分げつ性) は詳細に解析されていない。

本章では、*fc1* および数ある多げつ矮性変異体の中から、野生型が *fc1* と同じ農林 8 号である *Dwarf 53* (*D53*) を選び、これらの分げつ性を野生型と比較し解析することで、分げつ数の遺伝的制御機構の一端を明らかにしようとした。

## 第 1 節 材料と方法

まず、2003 年に *fc1* の分げつ性を調べた。日本型水稻品種農林 8 号、*fc1* 突然変異体 (*fc1*)、さらにインド型品種 IR24、*fc1* 遺伝子を戻し交配により IR24 の遺伝的背景に導入した準同質遺伝子系統 (*fc1-IR*) (Yoshimura ら 1997) を供試した。*fc1* 遺伝子は loss of function であると考えられている (Takeda ら 2003)。

播種前に 1/5000a ワグネルポットに土壌を充填し、さらに土壌表面に浅く穴をあけ、そこに育苗培土 110g (N : 77mg, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> : 132mg, K<sub>2</sub>O : 66mg) を置いた。

2003 年 5 月 3 日に *fc1*, *fc1-IR* についてはポットあたり 1 粒、農林 8 号、IR24 については 2 粒の催芽粉を播種し、幼苗期をガラス室で育てた。5 月 22 日に露地に出し、以後、湛水状態とし、6 月 3 日に間引きして 1 ポットに 1 個体とした。播種後 32 日目から週 1 回、液肥 6ml (N:240mg, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:60mg, K<sub>2</sub>O:90mg) を約 200ml の水で薄めて与えた。液肥は硫酸アンモニウム 189g, 燐酸 2 ナトリウム 12 水塩 50.0g, 塩化カリウム 24.0g を水に溶かして 1000ml としたものを用いた。病虫害の防除は適宜農薬散布により行った。*fc1*, *fc1-IR* はそれぞれ 6 個体、農林 8 号、IR24 はそれぞれ 8 個体について、抽出した葉全てに印をつけて主茎と分げつの生長 (草丈, 葉齢) の調査をほぼ 1 週間に 1 回行った。

さらに、2004 年に多げつ型矮性変異体 *Dwarf 53 (D53)* (岩田ら 1977) とその野生型である農林 8 号を供試し、分げつ性を調査した。2004 年 5 月 29 日に *D53* はポットあたり 1 粒、農林 8 号は 4 粒の催芽粉を播種し、ビニールハウスで育てた。6 月 9 日に露地に出し、6 月 15 日に湛水状態とした。農林 8 号の間引きは 6 月 18 日に行い、1 ポットに 1 個体とした。*D53* は 5 個体、農林 8 号は 8 個体につき、分げつ性を調査した。その他の栽培概要は *fc1* の試験と同様である。

分げつの表記、解析については後藤 (2003) によった。つまり、第 1 葉 (不完全葉) 葉腋から発生した分げつを 1 号分げつとし T1 で表した。高次分げつ

については、T の後に主茎からの節位を次位順に並べて  $T\alpha_1-\alpha_2\cdots\alpha_n$  のように記した。例えば、2号分げつ (T2) の第3葉節位から出現した2次分げつは T2-3 で、その T2-3 の第1葉節位からの3次分げつは T2-3-1 と表した。プロフィール節 (各分げつの最も基部の節位) は p で表し、T2 のプロフィール節位から出現した2次分げつは T2-p と記した。

また、主茎の幼穂分化開始期は、主茎葉齢の推移から補葉齢 3.5 の時の播種後日数を求めることによって推定した (後藤ら 1990)。

## 第 2 節 結果

### *fc1* の分けつ性

#### 茎数の推移

茎数は、*fc1*の方が農林 8 号より多く推移した。また、*fc1-IR*の方が IR24 より多く推移した。最高分けつ期は 4 系統ともほぼ同じ調査日に確認された（第 3—1 図）。最高分けつ数は *fc1*では農林 8 号の 1.9 倍、また、*fc1-IR*は IR24 の 1.6 倍であった。

#### 草丈の推移

草丈は生育期間を通して *fc1* と比べ、農林 8 号が高く推移したものの、その差は小さく、有意な差とならない調査日も 30%ほどあった（第 3—2 図）。*fc1-IR* と IR24 についても差は小さく、また、*fc1-IR*の方が高い時期があり傾向ははっきりとしなかった（第 3—2 図）。このように、*FC1* の欠損による草丈への影響は極めて小さかった。

#### 母茎の出葉と分けつの出現の同調性

一般的に、イネの分けつ出現のタイミングは、母茎の出葉と高度に同調している（片山 1951）。すなわち、母茎の抽出中の葉位から下に数えて 3 番目の葉の節位の分けつが出現し始め、それより早いタイミングで分けつが出現すること、すなわち、母茎の抽出中の葉位から下に数えて 1 番目、2 番目の葉の節位から分けつが出現することはない。*fc1*、*fc1-IR*においても、野生型と同様、この規則性より早いタイミングでの分けつ出現は観察されなかった。

#### 葉齢の推移および止葉葉位

*fc1*と農林 8 号は播種後 91 日目までは同様に推移した（第 3—3 図）。幼穂分化開始期にあたる播種後 99 日目以降、*fc1*の主茎葉齢は農林 8 号に比べ、やや遅れ始めた。また、*fc1-IR*の主茎葉齢は IR24 より播種後 60 日目から有意に遅れ始めた（第 3—3 図）。しかし、*fc1*、*fc1-IR*ともに野生型に対する葉齢の遅れの程度は極めて小さかった。このように、*FC1* の欠損による出葉速度への影響は極めて小さかった。主茎の止葉葉位は、農林 8 号が 17.0、*fc1*は 17.5

であった。また、IR24 が 17.8, *fc1-IR* は 17.0 であった。また、野生型と変異体に共通して出現した分げつ位について、それぞれの分げつ位での止葉葉位を解析したところ、各分げつの農林 8 号と *fc1* との葉数は、平均で 0.14 枚農林 8 号が多い程度であり、葉数に顕著な違いは見られなかった。IR24 と *fc1-IR* についても同様の解析を行ったところ、IR24 の方が平均で 1.5 枚葉数は多かった。これは、*FC1* の変異による影響ではなく、*fc1-IR* は準同質遺伝子系統であり、幼穂形成期に関わる QTL までもが置換されたなどの理由が考えられる。

### 出穂性

*fc1* の主茎の出穂は農林 8 号と比べ、6.1 日遅れた。また、*fc1-IR* の出穂は IR24 より 4.3 日早かった。個体としての出穂開始日においても、農林 8 号と比べ *fc1* では 5.4 日遅く、IR24 と比べ、*fc1-IR* では 8.8 日早かった。

### 次位別の分げつ数

*fc1* は農林 8 号と比べて、また *fc1-IR* も IR24 と比べ 2 次分げつ、3 次分げつ、4 次分げつが極めて多かった。*fc1* では 5 次分げつの出現も見られた (第 3—4 図)。

### 節位ごとの分げつ出現率

1 次分げつの出現率を出現節位ごとにみると、T1 は、農林 8 号では 50% の出現率であったのに対し *fc1* では 100% 出現した (第 3—1 表)。また、IR24 では全く出現しなかったのに対し、*fc1-IR* では 100% 出現していた。一方、主茎の第 1 節より上の節位から出現する 1 次分げつの出現率に顕著な差は見られなかった。

2 次分げつの節位別の出現率を第 3—2 表に示した。さらに、節位別の分げつ出現率の傾向を把握しやすくするために、個体あたりの 2 次分げつ数を出現節位別に求め、第 3—5 図に示した。Tx-p は 1 次分げつのプロフィール節から出現した 2 次分げつ (T1-p, T2-p, T3-p, T4-p…) をまとめており、同様に Tx-1 は 1 次分げつの第 1 節から出現した 2 次分げつ (T1-1, T2-1, T3-1, T4-1…) をまとめて表している。*fc1* では農林 8 号と比べ、T1 から出現する 2 次分げつ

(T1—y)が多かった(第3—2表). また, *fcI*は農林8号と比べ, 1次分げつのプロフィール節から出現する2次分げつが顕著に多く, 出現率が高かった(第3—5図, 第3—2表). プロフィール節より上の節位からの2次分げつ(Tx-1, Tx-2…)の数, 出現率に顕著な違いは見られなかった. IR24ではプロフィール節からの分げつはまったくみられなかったことに加え, Tx-1も*fcI-IR*と比べやや少なかった. それは, T2-1, T3-1, T4-1の出現率がそれぞれ, 0%, 75%, 50%と低いことによっていた(第3—2表). *fcI-IR*では, T1から出現する2次分げつが多くみられた(第3—2表). また, T2-1が83.3%, T3-1, T4-1が100%の出現率であり, IR24のような1次分げつの第1節からの分げつ出現率の低さはみられなかった. さらに, *fcI-IR*では, IR24では全く出現しなかった, 1次分げつのプロフィール節からの分げつ出現もみられた. しかし, その出現率は*fcI*のように顕著に多くなく, 農林8号よりやや多い程度であった(第3—5図, 第3—2表). 高節位の分げつ出現率は, IR24でやや高い傾向がみられるが, これは, 止葉葉数が*fcI-IR*と比べIR24で多いためと考えられる.

3次分げつについても同様にみると, *fcI*はT1由来の3次分げつや1次分げつのプロフィール節から出現する2次分げつ(Tx-p)に由来する3次分げつが多く出現した(第3—3表). また, 2次分げつ同様, *fcI*は農林8号と比べ, 2次分げつのプロフィール節からの分げつ出現率が高かった. 一方, 高節位の分げつ出現率にはほとんど差は見られなかった. また, IR24の3次分げつの出現率は2次分げつと同様のパターンを示した. つまり, プロフィール節位からの分げつ出現はまったくみられなかった(第3—4表). さらに, 母茎である1次分げつ, 2次分げつが比較的低節位である場合(T2-2, T2-3, T3-1, T3-2, T4-1), その第1節および第2節から出現する3次分げつの出現率は低い傾向がみられた. *fcI-IR*では, IR24と比べT1由来の3次分げつが多く出現した(第3—4表). また, 2次分げつ同様, IR24の第1節および第2節から出現する3次分げつの出現率の低さはみられなかったものの, プロフィール節からの分げつ出現率は*fcI*のように顕著に高くなく, 農林8号と同程度であった. 高節位の分け



つ出現率は IR24 の方が高い傾向が見られるが、これは 2 次分げつと同様、止葉葉数が *fc1-IR* と比べ IR24 で多いためと考えられる。

このように、分げつ次位問わず、また遺伝的背景を問わず、*FC1* の変異によって基部節位の分げつ出現率が高くなった。

## ***D53* の分げつ性**

### **茎数の推移**

茎数は、播種後 35 日目以後、*D53* が多く推移した (第 3—6 図)。播種後 35 日目以降の茎数増加速度を求めた (第 3—4 表)。茎数増加速度は、調査日間の茎数差を日数で除し求めたが、これは、1 日あたりに増加した分げつ数のことであり、第 3—6 図のプロット間の直線の傾きを示している。農林 8 号の茎数増加速度は、播種後 40 日目から 48 日目にかけて最高値となり、その後茎数増加は遅くなった (第 3—4 表)。播種後 58 日目から播種後 67 日目には茎数増加はほとんど見られず、推定された幼穂分化期 (播種後 64 日目) に相当する播種後 67 日目に最高分げつ期を迎え (第 3—6 図)、その後、茎数は減少した。*D53* の茎数増加速度は、播種後 48 日目～播種後 58 日目に最も高くなった。すなわち、農林 8 号で茎数増加が鈍り始めた時期に茎数増加が加速した。幼穂分化期 (播種後 62 日) にあたる播種後 58 日目から播種後 67 日目にかけての茎数増加速度は前調査日間 (播種後 48 日目～播種後 58 日目) のおよそ 80% と、減少したものの、高い茎数増加速度を示した。その後、茎数増加速度は急速に低下するものの、農林 8 号の様に負の値をとらず、出穂開始期においても (播種後 100 日目) 少ないながらも茎数は増加し続けた。このように、*D53* では無効分げつ期が見られなかった。

### **草丈の推移**

草丈は、調査開始した播種後 25 日目から農林 8 号が高く推移した (第 3—7 図)。両者とも止葉の抽出が完了した播種後 99 日目に草丈の差が最大となり、その時期の農林 8 号の草丈 (地上表面から止葉の先端までの長さ) は *D53* の

およそ 1.4 倍となった。

### 母茎の出葉と分けつの出現の同調性

*D53* では、*fc1* および野生型と同様、母茎の抽出中の葉位から下に数えて 3 番目の葉の節位の分けつが出現し始め、それより早いタイミングでの分けつの出現は観察されなかった。

### 葉齢の推移および止葉葉位

主茎葉齢は播種後 20 日目から 40 日目まで農林 8 号がやや高かったものの、その差は最大でも 0.3 と小さく、また、播種後 48 日目以降では差はみられなかった (第 3—8 図)。主茎の止葉葉位は、農林 8 号が 17.0、*D53* が 16.8 とほとんど差は見られなかった。このように、*D53* の変異による出葉速度への影響は認められなかった。農林 8 号と *D53* に共通して出現した分けつ位ごとに、分けつの止葉葉位の差をとると、その平均は 0.3 枚であり、農林 8 号と *D53* の間に大きな差は見られなかった。

### 出穂性

主茎の出穂は *D53* が農林 8 号と比べ、約 3.5 日遅かった。各個体の出穂開始日は、*D53* が農林 8 号より 1.3 日早い程度であり、大きな差は見られなかった。このように、*D53* の変異による生殖生長への移行の時期への影響は極めて小さかった。

### 次位別の分けつ数

分けつ数を次位別にみると、全次位において *D53* の茎数が多く、5 次分けつの出現もみられた (第 3—9 図)。

### 節位ごとの分けつ出現率および有効化率

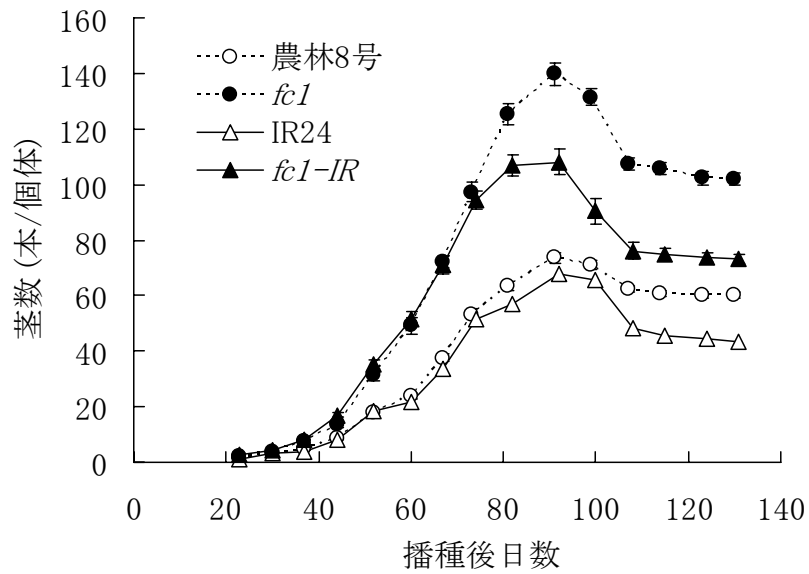
1 次分けつの出現率を節位ごとにみると、T1 は農林 8 号では全く出現が見られなかったものの *D53* では 100% 出現していた (第 3—5 表)。T2 から T9 については、農林 8 号、*D53* ともに出現率は 100% であった。また、農林 8 号では T10 より高節位の分けつはまったく出現しなかったのに対し、*D53* では T10 が 100%、T11 が 60%、T12 が 20% 出現した。このように *D53* では農林 8 号より 3

節高位まで分げつの出現がみられた。さらに、これらの分げつは全て有効化した。

2次分げつの節位別の出現率を第3—6表に示した。また、*fc1*における解析と同様、個体あたりの2次分げつ数を出現節位別に求め、第3—10図に示した。まず、*D53*では、農林8号では出現しなかったT1から出現する2次分げつが多かった(第3—6表)。また、*D53*は農林8号と比べ、1次分げつのプロフィール節からの2次分げつ(Tx-p)が多く、出現率が高かった(第3—10図、第3—6表)。しかし、その出現率は*fc1*ほど顕著に高くなかった。さらに、*fc1*と異なり、*D53*では、農林8号と比べ、プロフィール節より上の節位の分げつが顕著に多く、出現率が高かった。農林8号では、例えば、T3-5といった生育後期に比較的高い節位から出現する分げつの有効化率が低く、多くが無効化した。それに対し、*D53*では農林8号より1~3節高位まで分げつ出現が続き、しかもこれらはすべて有効化した(第3—6表)。

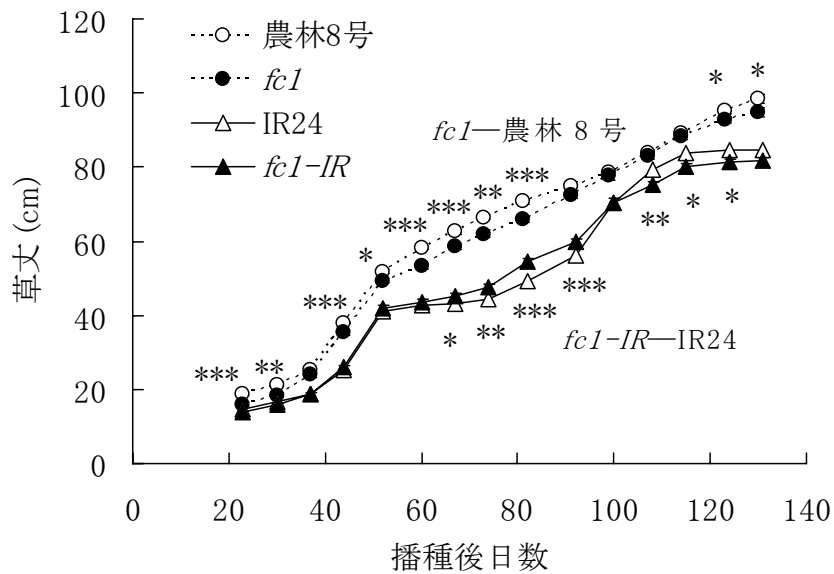
3次分げつの節位別の出現率においても、1次、2次分げつと同様の傾向が見られた。すなわち、*D53*では、農林8号ではまったく出現しなかったT1に由来する3次分げつ、および農林8号では出現率の低かった1次分げつのプロフィール節から出現する2次分げつ(Tx-p)に由来する3次分げつが多く出現した(第3—7表)。また、2次分げつ同様、*D53*では農林8号と比べ、2次分げつのプロフィール節からの分げつ出現率が高かった。さらに、1次、2次分げつ同様、*D53*では農林8号より1~3節高位まで分げつ出現が続き、しかもこれらはすべて有効化した。

以上より、*D53*の多げつ性は、1) T1 およびプロフィール節から出現する分げつの出現率が高いこと、2) 高節位からの分げつ出現率も高く、生殖生長期に移行した後も茎数増加が続くこと、3) 無効分げつとなる茎がほとんど見られないため、分げつの無効化による茎数の減少がおこらないことの3点が挙げられた。



第 3—1 図 *fc1* の茎数の推移.

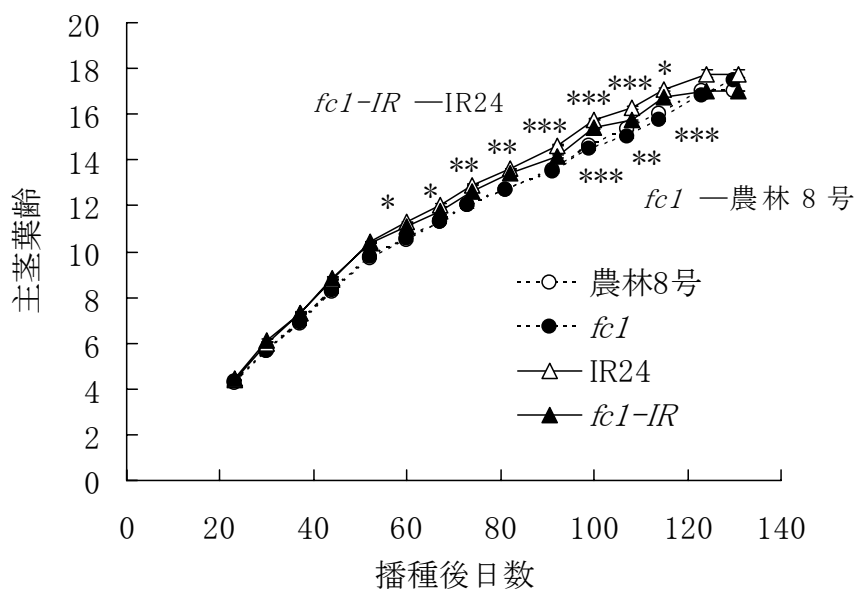
平均値±標準誤差で示した. 標準誤差はシンボルの範囲内.



第 3—2 図 草丈の推移.

平均値±標準誤差で示した. 標準誤差はシンボルの範囲内.

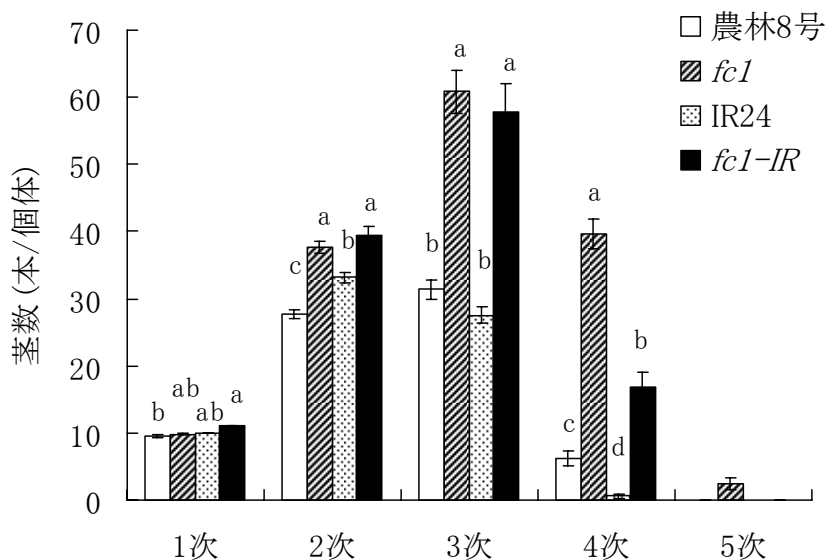
t 検定の結果, \*, \*\*, \*\*\*は, *fc1*と農林 8 号, *fc1-IR*と IR24 の草丈には, それぞれ 5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す.



第 3—3 図 主茎葉齢の推移.

平均値±標準誤差で示した. 標準誤差はシンボルの範囲内.

t 検定の結果, \*, \*\*, \*\*\*は, *fc1*と農林 8 号, *fc1-IR*と IR24 の主茎葉齢には, それぞれ 5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す.



第 3—4 図 次位別の分けつ数.

図中の縦棒は標準誤差を表す.

Tukey の多重比較により,次位ごとに異なるアルファベット間には 5%水準で有意差があることを示す.

第 3—1 表 *fc1* と野生型における 1 次分げつ  
の出現率 (%) の比較.

	農林 8号	<i>fc1</i>	IR24	<i>fc1-IR</i>
T12	0	0	0	0
11	0	0	100	100
10	100	83	100	100
9	100	100	100	100
8	100	100	100	100
7	100	100	100	100
6	100	100	100	100
5	100	100	100	100
4	100	100	100	100
3	100	100	100	100
2	100	100	100	100
1	50	100	0	100

出現率は, 出現した分げつ数を個体数で除し, 百分率で示した.

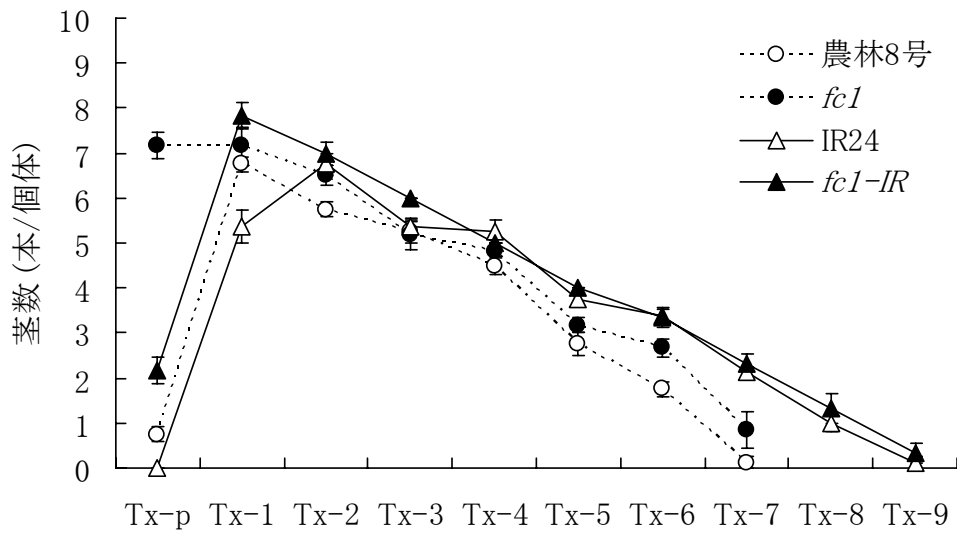
第 3—2 表 *fc1* と野生型における 2 次分げつの出現率 (%) の比較.

		農林 8号	<i>fc1</i>	IR24	<i>fc1-IR</i>	
T 1 -	10	0	0	-	17	
	9	0	0	-	33	
	8	0	17	-	67	
	7	0	50	-	100	
	6	100	100	-	100	
	5	75	100	-	100	
	4	100	100	-	100	
	3	75	67	-	100	
	2	0	67	-	100	
	1	0	67	-	83	
	p	0	33	-	67	
T 2 -	10	0	0	0	0	
	9	0	0	13	0	
	8	0	0	88	67	
	7	13	33	100	100	
	6	88	100	100	100	
	5	100	100	100	100	
	4	100	100	100	100	
	3	100	100	100	100	
	2	100	100	100	100	
	1	100	100	0	83	
	p	13	100	0	50	
T 3 -	9	0	0	0	0	
	8	0	0	13	0	
	7	0	0	100	33	
	6	38	67	100	100	
	5	100	100	100	100	
	4	100	100	100	100	
	3	100	100	100	100	
	2	100	100	100	100	
	1	100	100	75	100	
	p	0	100	0	17	
	T 4 -	8	0	0	0	0
7		0	0	13	0	
6		0	0	100	33	
5		38	17	100	100	
4		100	100	100	100	
3		100	100	100	100	
2		100	100	100	100	
1		100	100	50	100	
p		0	100	0	0	
T 5 -		7	0	0	0	0
		6	0	0	43	0
	5	0	0	86	0	
	4	100	83	100	100	
	3	100	100	100	100	
	2	100	100	88	100	
	1	100	100	100	100	
	p	13	50	0	0	
	T 6 -	5	0	0	0	0
		4	0	0	88	0
		3	88	50	100	100
2		100	100	100	100	
1		100	100	100	100	
T 7 -	5	0	0	0	0	
	4	0	0	50	0	
	3	0	0	50	0	
	2	75	83	100	83	
	1	100	100	100	100	
T 8 -	3	0	0	0	0	
	2	0	0	63	17	
	1	75	50	100	100	
	p	0	83	0	33	
	T 9 -	3	0	0	0	0
2		0	0	25	0	
1		0	0	13	17	
p		0	67	0	0	

p はプロフィール節を表す.

出現率は, 出現した分げつ数を個体数で除し, 百分率で示した.

-は, 母茎が出現しなかったため, その嬢分げつが出現しなかったことを示す.



第 3—5 図 2 次分げつの着生節位別茎数.

図中の縦棒は標準誤差を表す.





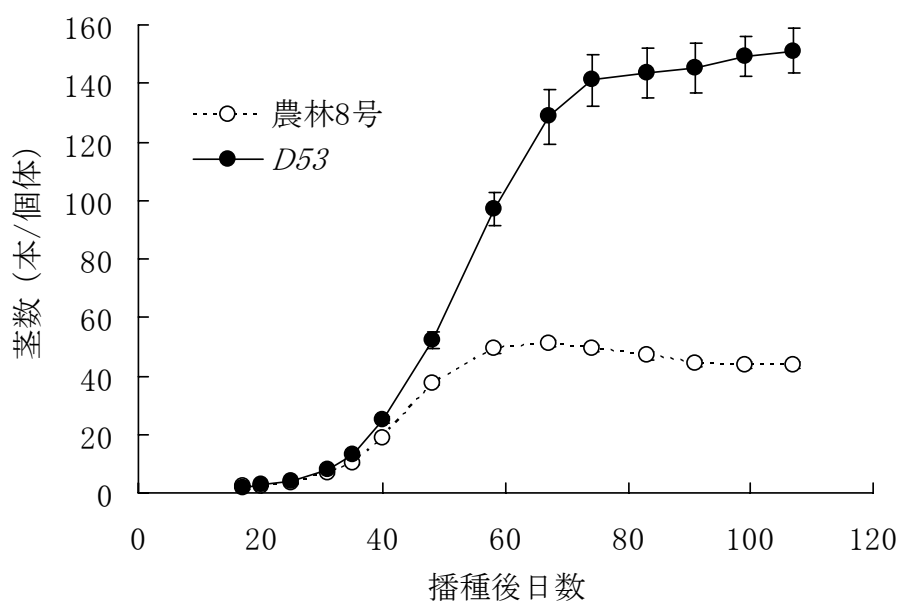
第 3—4 表  $fcI-IR$  と野生型における 3 次分げつの出現率 (%) の比較.

分げつ位	IR24	$fcI-IR$	分げつ位	IR24	$fcI-IR$	分げつ位	IR24	$fcI-IR$
T1-p-7	0 (-)	0 (-)	T2-p-8	0 (-)	0 (-)	T3-p-6	5	17 (100)
6	0 (-)	17 (33)	7	0 (-)	17 (33)	5	4	25 (50)
5	0 (-)	33 (67)	6	0 (-)	33 (67)	4	3	13 (25)
4	0 (-)	50 (100)	5	0 (-)	50 (100)	3	2	25 (50)
3	0 (-)	50 (100)	4	0 (-)	50 (100)	2	1	0
2	0 (-)	50 (100)	3	0 (-)	50 (100)	1	p	0
1	0 (-)	33 (67)	2	0 (-)	50 (100)	p	0	0
p	0 (-)	0	1	0 (-)	33 (67)			
			p	0 (-)	0			
T1-1-7	0 (-)	0 (-)	T2-1-9	0 (-)	0 (-)	T3-1-7	6	13 (17)
6	0 (-)	17 (25)	8	0 (-)	17 (20)	5	0	0
5	0 (-)	50 (75)	7	0 (-)	0	4	63 (83)	83
4	0 (-)	67 (100)	6	0 (-)	17 (20)	3	75 (100)	100
3	0 (-)	67 (100)	5	0 (-)	83 (100)	2	38 (50)	100
2	0 (-)	67 (100)	4	0 (-)	83 (100)	1	0	100
1	0 (-)	67 (100)	3	0 (-)	83 (100)	p	0	0
p	0 (-)	0	2	0 (-)	83 (100)			
			1	0 (-)	83 (100)			
T1-2-7	0 (-)	0 (-)	T2-2-7	0 (-)	0 (-)	T3-2-5	4	88
6	0 (-)	17	5	13 (14)	17 (20)	4	3	100
5	0 (-)	50	6	38 (43)	33 (40)	3	2	100
4	0 (-)	83	4	88 (100)	83 (100)	1	1	63
3	0 (-)	100	3	88 (100)	83 (100)	p	0	0
2	0 (-)	100	2	63 (71)	83 (100)			
1	0 (-)	17	1	0	0			
p	0 (-)	0	p	0	0			
T1-3-6	0 (-)	0 (-)	T2-3-7	0	0	T3-3-5	4	38
5	0 (-)	17 (20)	6	13	0	4	3	63
4	0 (-)	50 (60)	5	0	0	3	2	100
3	0 (-)	83 (100)	4	50	33	2	1	100
2	0 (-)	83 (100)	3	100	100	1	1	88
1	0 (-)	83 (100)	2	88	100	p	0	0
p	0 (-)	17 (20)	1	50	100			
			p	0	0			
T1-4-5	0 (-)	0 (-)	T2-4-5	0	0	T3-4-5	4	13
4	0 (-)	17	4	50	17	4	3	13
3	0 (-)	17	3	75	67	3	2	75
2	0 (-)	83	2	100	83	2	1	88
1	0 (-)	83	1	100	100	1	1	100
p	0 (-)	0	p	0	0	p	0	33
T1-5-5	0 (-)	0 (-)	T2-5-3	0	0	T3-5-3	3	63 (71)
4	0 (-)	0	2	50	67	2	2	50 (57)
3	0 (-)	0	1	100	100	1	1	25 (29)
2	0 (-)	50	p	0	17	p	0	33
1	0 (-)	83						
p	0 (-)	0						
T1-6-3	0 (-)	0 (-)	T2-6-3	0	0			
2	0 (-)	17	2	25	0			
1	0 (-)	33	1	25	33			
p	0 (-)	0	p	0	0			
T1-7-2	0 (-)	0 (-)						
1	0 (-)	17						
p	0 (-)	0						

出現率は、出現した分げつ数を個体数で除し、百分率で示した。

() 内には、出現した分げつ数を母基数で除し、百分率で示した。

-は、母基が出現しなかったため、その嫌分げつが出現しなかったことを示す。



第 3—6 図 D53 の茎数の推移.

平均値 ± 標準誤差を示した.

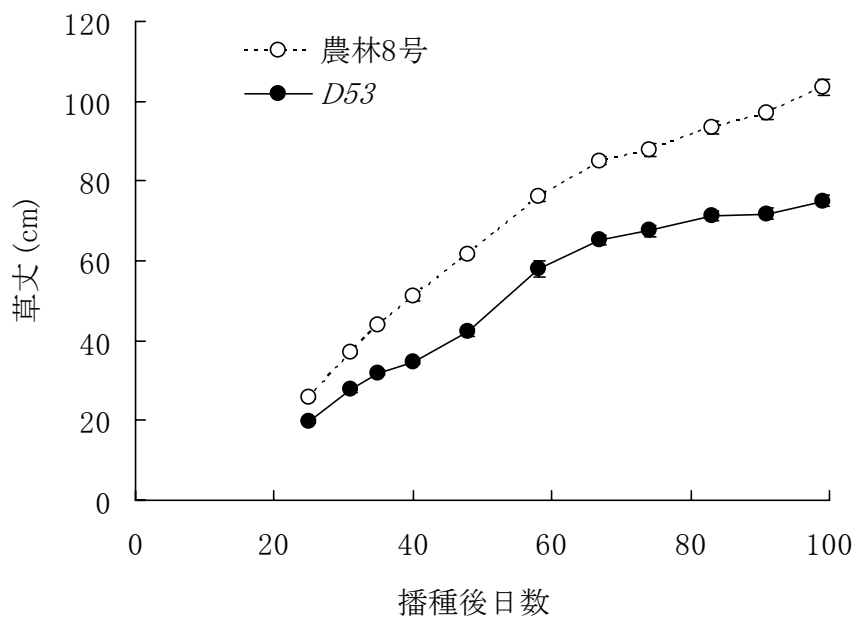
農林 8 号の標準誤差はシンボルの範囲.

第 3—4 表 茎数増加速度.

播種後 日数	農林8号		D53	
35-40	1.8	± 0.1	2.4	± 0.2
40-48	2.3	± 0.1	3.5	± 0.3
48-58	1.2	± 0.1	4.5	± 0.3
58-67	0.2	± 0.1	3.5	± 0.5
67-74	-0.2	± 0.1	1.8	± 0.3
74-83	-0.3	± 0.0	0.3	± 0.1
83-91	-0.3	± 0.1	0.2	± 0.1
91-99	-0.1	± 0.0	0.5	± 0.3
99-107	0.0	± 0.0	0.3	± 0.2
107-115	0.0	± 0.0	0.0	± 0.0

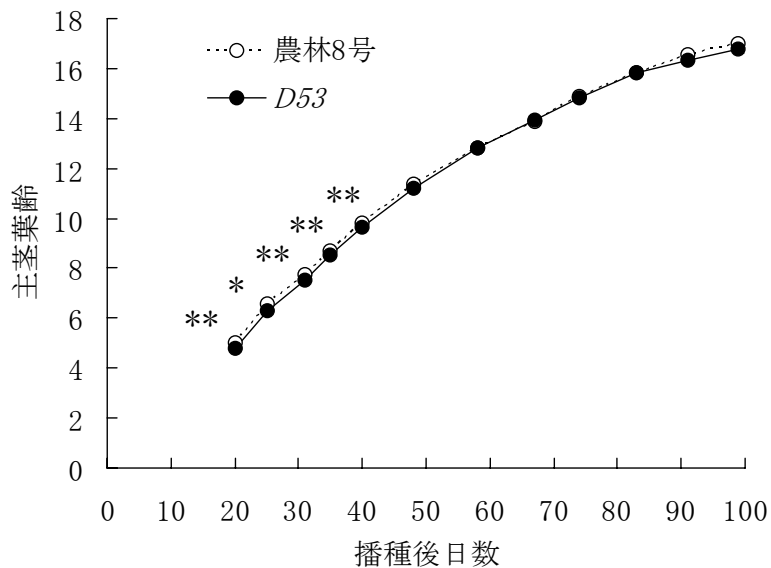
茎数増加速度は、調査日間の茎数の差を日数で除し求めた.

平均値 ± 標準誤差を示した.



第3—7図 草丈の推移.

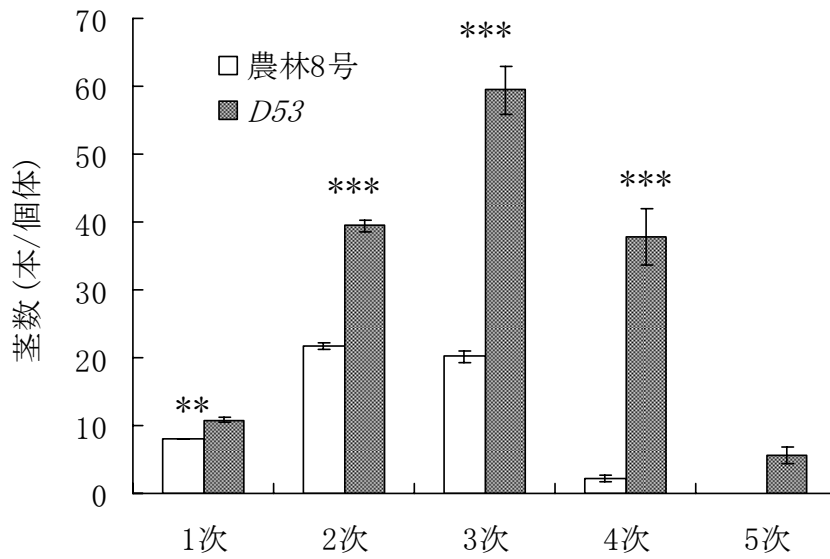
平均値±標準誤差を示した. 標準誤差はシンボルの範囲内.



第3—8図 主茎葉齢の推移.

平均値±標準誤差で示した. 標準誤差はシンボルの範囲内.

t検定の結果, \*, \*\*は, D53と農林8号の主茎葉齢にはそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示す.



第 3—9 図 次位別の分けつ数.

図中の縦棒は標準誤差を表す.

分けつ次位ごとの t 検定により, \*\*, \*\*\*は, D53と農林 8 号の茎数には, それぞれ 5%, 1%水準で有意差があることを示す.

第 3—5 表 D53と野生型における 1 次分けつの出現率 (%) の比較.

	農林8号		D53	
	出現率	有効化率	出現率	有効化率
T 13	0	-	0	-
12	0	-	20	100
11	0	-	60	100
10	0	-	100	100
9	100	100	100	100
8	100	100	100	100
7	100	100	100	100
6	100	100	100	100
5	100	100	100	100
4	100	100	100	100
3	100	100	100	100
2	100	100	100	100
1	0	-	100	100

出現率は, 出現した分けつ数を個体数で除し, 百分率で示した.

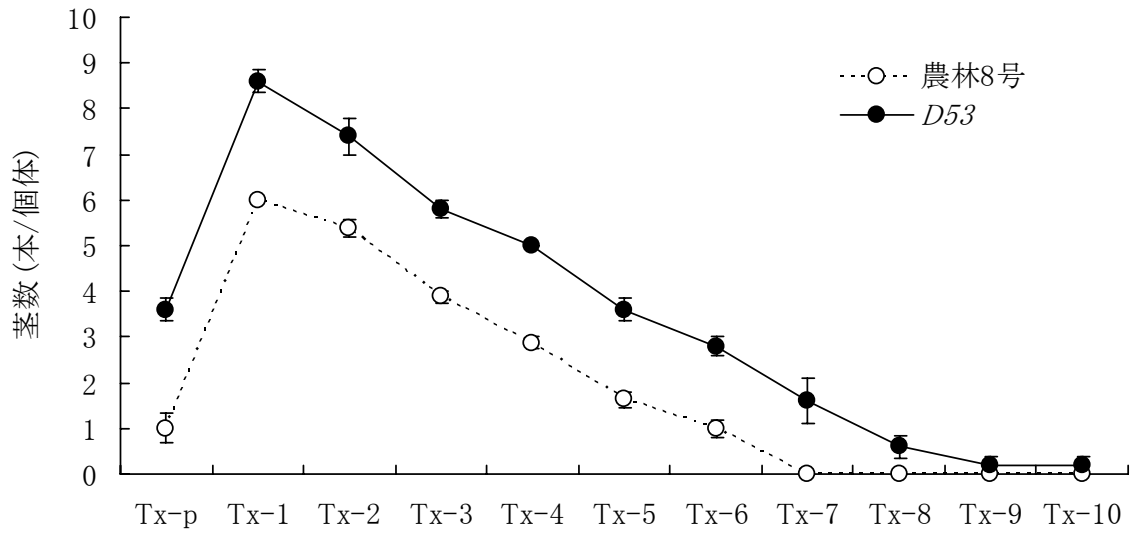
第3—6表 D53と野生型における2次分げつ(%)の出現率の比較.

	農林8号		D53			農林8号		D53	
	出現率	有効 化率	出現率	有効 化率		出現率	有効 化率	出現率	有効 化率
T 1- 11	0 (-)		0		T 4- 6	0		0	
10	0 (-)		20	100	5	0		100	100
8	0 (-)		20	100	4	75	83	100	100
7	0 (-)		40	100	3	100	100	100	100
6	0 (-)		80	100	2	100	100	100	100
5	0 (-)		60	100	1	100	100	100	100
4	0 (-)		100	100	p	0		40	100
3	0 (-)		80	100	T 5- 5	0		0	
2	0 (-)		80	100	4	13	0	100	100
1	0 (-)		80	75	3	88	100	100	100
p	0 (-)		0		2	100	100	100	100
T 2- 10	0		0		1	100	100	100	100
9	0		20	100	p	25	100	60	67
8	0		20	100	T 6- 4	0		0	
7	0		80	100	3	0		80	100
6	88	71	100	100	2	100	38	100	100
5	100	100	100	100	1	100	100	100	100
4	100	100	100	100	p	50	100	0	
3	100	100	100	80	T 7- 4	0		0	
2	100	100	100	100	3	0		20	100
1	100	100	100	100	2	38	33	100	100
p	0		60	100	1	100	63	100	100
T 3- 9	0		0		p	13	0	80	100
8	0		20	100	T 8- 3	0		0	
7	0		40	100	2	0		60	100
6	13	0	100	100	1	0		100	100
5	63	60	100	100	p	0		40	100
4	100	100	100	100	T 9- 2	0		0	
3	100	100	100	100	1	0		80	100
2	100	100	100	100	p	0		20	100
1	100	100	100	100					
p	13	100	60	100					

p はプロフィール節を表す.

出現率は, 出現した分げつ数を個体数で除し, 百分率で示した.

-は, 母茎が出現しなかったため, その嬢分げつが出現しなかったことを示す.



第 3—10 図 2 次分げつの出現節位別茎数.

図中の縦棒は標準誤差を表す.

第3—7表 D53と野生型における3次分けつ (%) の出現率の比較.

D53			D53			D53			D53		
農林8号 出現率	有効 化率	出現率	農林8号 出現率	有効 化率	出現率	農林8号 出現率	有効 化率	出現率	農林8号 出現率	有効 化率	出現率
T1-1-6	0 (-)	0	T2-p-10	0 (-)	0	T3-p-5	0	0	T4-p-3	0	0
5	20 (33)	100	8	0 (-)	20 (33)	4	0	40 (67)	1	0	20 (50)
4	40 (67)	100	9	0 (-)	0	3	0	60 (100)	0	0	20 (50)
3	40 (67)	100	7	0 (-)	0	2	0	60 (100)	p	0	100
2	80 (100)	100	6	0 (-)	0	1	0	60 (100)			
1	40 (67)	100	5	0 (-)	20 (33)	p	0	20 (33)	T4-1-3	0	0
p	20 (33)	100	4	0 (-)	40 (67)			40 (67)	2	50	80
T1-2-8	0 (-)	0	3	0 (-)	40 (67)	T3-1-6	0	0	1	100	50
7	20 (25)	100	2	0 (-)	40 (67)	5	0	20	p	63	100
6	0	0	1	0 (-)	40 (67)	4	0	60		0	100
5	0	0	p	0 (-)	0	3	0	80	T4-2-3	0	0
T1-2-8	0 (-)	0	T2-1-6	0	0	2	0	100	2	25	100
7	20 (25)	100	5	0	20	1	0	100		0	100
6	40 (50)	100	4	13	100	p	0	100	T4-2-3	0	0
5	60 (75)	100	3	100	63			100	2	38	100
4	80 (100)	100	2	100	100	T3-2-4	0	0	1	0	100
3	0	0	1	100	100	3	0	60	p	0	100
2	0	0	p	0	100	2	75	88		0	100
1	80 (100)	100	T2-2-7	0	0	p	88	57	T4-3-2	0	0
T1-3-5	0 (-)	0	6	0	20	T3-3-3	0	0			
4	20 (25)	100	5	0	20	2	0	100	T4-4-2	0	0
3	40 (50)	100	4	0	20	1	75	33	1	20	100
2	60 (75)	100	3	13	80	p	50	25	p	0	0
1	40 (50)	100	2	100	100	T3-4-3	0	0			
p	0	0	1	100	100	2	0	60	T5-p-3	0	0
T1-4-5	0 (-)	0	p	75	83	1	0	80	2	13 (50)	0
4	20	100	T2-3-4	0	0	p	13	0	1	0	40 (100)
3	40	100	3	0	60 (75)			0	p	0	20 (50)
2	60	100	2	75	80 (100)			0			100
1	60	100	1	100	100			0	T5-1-3	0	0
p	20	100	p	88	86			0	2	80	100
T1-5-3	0 (-)	0	T2-4-4	0	0			0	1	0	100
2	40 (67)	100	3	0	60			0	p	0	100
1	40 (67)	100	2	25	100			0			100
p	0	0	1	75	33			0	T5-2-3	0	0
T1-6-3	0 (-)	0	p	38	100			0	2	38	100
2	0	0	T2-5-3	0	0			0	1	0	20
1	20 (25)	100	2	0	60			0	p	0	20
p	0	0	1	0	100			0			100
			p	0	100			0	T6-1-2	0	0
T2-6-2	0	0	T2-6-2	0	0			0	1	0	80
1	0	0	1	0	20			0	p	0	60
p	0	0	p	0	0			0			67
								0	T7-p-2	0	0
								0	1	0	20 (25)
								0	p	0	100
								0			60
								0	T7-1-1	0	0
								0	p	0	60

出現率は、出現した分けつ数を個体数で除し、百分率で示した。

() 内には、出現した分けつ数を母基数で除し、百分率で示した。

-は、母基が出現しなかったため、その嫌分けつが出現しなかったことを示す。



### 第3節 考察

#### 他の多げつ矮性変異体と *D53* との分げつ性の比較

多げつ矮性変異体は、これまで数多く同定されており (Hasegawa ら 2005, 蓬原・菊池 1990, Yamamoto ら 2005, Zou ら 2005), そのうちのいくつか (*d3*, *d10*, *d14*, *d17*, *d27*) については分げつ性の調査が行われている (Ishikawa ら 2005, 大西・高牟禮 1997). 大西・高牟禮 (1997) は、これら 5 つの変異体は野生型と比べ、出葉速度に違いがないこと, T1, 高節位の分げつ出現率が高いことを報告している. さらに、変異体の一つに分げつ性を詳細に解析し、プロフィール節からの分げつ出現が多いこと, 高節位の分げつもすべて有効化することも認めており、5 つの多げつ矮性変異体は同様の分げつ性を示すと考えている. また、Ishikawa ら (2005) もこれらの変異体は、野生型と比べ T1, 高節位の 1 次分げつの出現率が高いことを確認している. このように、これらの変異体の多げつ性は、本章の *D53* と極めてよく似ていた. このことから、分げつ性が解析されていない多げつ矮性変異体も含め、これまで同定された多げつ矮性変異体は、同様の多げつ性を示すと考えられる.

#### *FC1* と多げつ矮性遺伝子との比較

一般に、イネの分げつ休眠は、基部の節位および伸長茎部上の節位を中心とした高節位の分げつ芽でおこる. *FC1*, *D53* とも、変異がおこっても、母茎の抽出葉から数えて 3 番目の葉の節位からの分げつが出現し始めるという分げつ出現の規則性が保たれていたこと、出葉速度にほとんど変異が認められなかったこと、生殖生長への移行のタイミングはほぼ同時期であったことから、2 つの遺伝子は節位ごとの分げつ出現率に作用すると考えられた. そこで、節位ごとの分げつ出現率を解析した結果、*FC1* は高節位分げつを抑制せず、もっぱら基部節の分げつの休眠を促進していた (第 3—1, 3—2, 3—3 表). 一方、*D53* は、基部節位および高節位の分げつの休眠を促していた (第 3—5, 3—6, 3—7 表). このように、分げつ出現を抑制する節位は遺伝子によって異なっていた

ことから、イネの基部の節位と高節位で分けつ休眠の遺伝的制御は異なることが明らかとなった。

また、イネにおける多げつ化と草丈との負の関係は数多く報告されている (Cuiら 2004, Liら 2003, Yanら 1998, Yanら 1999)。しかし、*FCI* の草丈に及ぼす影響は多げつ矮性遺伝子と比べ極めて小さかった。このように、多げつ化には草丈の大きな減少を伴う要因と、草丈の減少をそれほど伴わない要因があることが示された。

### 異なる遺伝的背景における *FCI* の分けつ抑制について

農林 8 号ではプロフィール節からの分けつが若干出現したのに対し、IR24 では全く出現しなかった。さらに、IR24 では T2-1 が出現せず、T3-1, T4-1 の出現率も低かったが、こういった分けつ性は農林 8 号では認められなかった。このように、ジャポニカ品種と比べ、プロフィール節以外の節位の分けつが休眠しやすい分けつ性は他のインディカ品種においても認められており (後藤ら 2004, 中村ら 2003)、筆者も IR36, Dular でこのことを確認している。このことから、このような分けつ性は、インディカ品種の基本的特性である可能性がある。

*fc1-IR* では T1, プロフィール節からの分けつ出現が見られたことから (第 3—1, 3—3 表)、IR24 においても *FCI* は T1, プロフィール節分けつの出現の抑制に関与していると考えられる。さらに、IR24 では出現率の低い、プロフィール節以外の基部節位 (第 1 節, 第 2 節) からの分けつが *fc1-IR* ではほぼ 100% 出現したことから、IR24 ではプロフィール節以外の基部節位 (第 1 節, 第 2 節) からの分けつに対しても *FCI* による抑制作用が認められた。しかし、*fc1-IR* ではプロフィール節からの分けつ出現率は *fc1* ほど高くなく、農林 8 号と同程度であった。すなわち、IR24 では *FCI* の変異によって、プロフィール節位の分けつ芽の休眠は完全に打破されなかった。このことから、IR24 では、基部節位の分けつ出現の抑制はもっぱら *FCI* のみによるのではなく、*FCI* を介さずに基部節の分けつ出現を抑制する遺伝子座が少なくとももう一つ存在することが推察された。この遺伝

子座は、上記で指摘したインディカ品種特有の分げつ特性に関連する遺伝子座かもしれない。例えば、Miyamoto (2004) らはインド型品種 IR36 の対立遺伝子が基部節位の分げつ出現を抑制する方向に働く QTL を複数、検出しているが、今回、存在が推定された遺伝子座はその中のいずれかである可能性がある。

### トウモロコシとイネにおける *TBI* の作用の違い

Hubbard ら (2002) はトウモロコシの *tb1* 変異体と野生型の茎数を比較しているが、それによると、野生型は主茎のみであるのに対し、*tb1* は主茎も含め茎数が 13.7 本と極めて多げつ化し、また、野生型では出現しない主茎の下位 5 つの節に着生する分げつが *tb1* では出現した。しかし、イネにおいては、*TBI* (= *FC1*) の変異によって、農林 8 号では、もっぱら T1 およびプロフィール節の分げつ、IR24 においては基部節位 (T1, プロフィール節および第 1 節, 第 2 節) の分げつ休眠が部分的に打破されたに過ぎなかった。このように、イネにおいて *TBI* の分げつ抑制の対象となる節位は少なかったことから、その作用はトウモロコシと比べ、限定的で効果の小さいものと考えられる。このような、トウモロコシとイネにおける *TBI* の作用力の違いは、トウモロコシとイネの分げつ数における進化の様態の違いを反映した一つの事例と考えられる。すなわち、イネの分げつ数の遺伝変異は幅広くかつ連続的であるが、これは、トウモロコシのように *TBI* 一つの遺伝子の作用が強大であるのとは異なり、作用力の小さい多くの遺伝子が働いていることによるものと考えられる。このことは、イネでは多くの分げつ数の QTL が報告されていることによって裏付けられている。

#### 第 4 章 QTL 解析を用いた深水栽培による補償関係の解析

深水栽培による多収について、篤農家は、深水栽培によって分けつの出現を抑制し、そのことが稈を太くし、一穂粒数を多くすると説明している。しかし、この“補償的に働く因果関係”に関しては、作物学的に解明されているわけではない。よって、貯水型深水栽培によって多収を図るには、この“補償的に働く因果関係”を明らかにする必要がある。

QTL 解析法は、これまで「収量と収量構成要素」、「根の発育と乾燥ストレスによる減収の軽減程度」といった形質間の相互関係の解明に大きな役割を果たしてきた（例；Li ら 2005, Yin ら 2002）ことから、深水栽培による補償的な因果関係の解析に対しても有効なアプローチとなる可能性がある。具体的には、深水栽培による分けつの出現の抑制に関する QTL の中に、稈の肥大や一穂粒数の増加に関する QTL と同じ領域に検出され、しかも補償作用を示すものがあれば補償的な因果関係の存在が示唆されると考えられる。このような考えに基づき、本章では QTL 解析法を援用し、深水栽培がイネの成長に与える影響の中での補償的な因果関係の解析を試みた。

## 第 1 節 材料と方法

第 2 章と同じ材料, すなわち, 慣行栽培, 貯水型深水栽培したアキヒカリ×IRAT109 の戻し交配由来近交系 (BILs) 101 系統および両親を供試した. 生育調査をし, 最高茎数を確認した. 収穫後, 1 ヶ月間風乾し, 稈の太さを測定した. 稈の太さは, 主茎の上から 3 番目の節の直上部の葉鞘を含めた短径と長径をデジタルキャリパーで測り, 楕円と仮定して算出した. 統計解析および QTL 解析は, 第 2 章と同様に行ったが, 2004 年の稈断面積は 1 反復のみの値を QTL 解析した.

環境への応答性に関する QTL の検出方法としては, コントロール区の形質値に対する処理区の形質値の比率を QTL 解析する方法が用いられている (Babu ら 2003, Li ら 2005, Lian ら 2005, Zheng ら 2003). 本章でも, 貯水型深水栽培による分けつ出現の抑制, 稈の肥大, 一穂粒数の増加に関する QTL を, 深水区の形質値と慣行区の形質値の比率 (深水区/慣行区) を百分率で表した相対値を QTL 解析することによって検出した.

## 第2節 結果

### 1. 最高茎数, 穂数, 稈断面積, 一穂籾数の深水栽培に対する応答程度

両親, 近交系の平均値のいずれにおいても, 最高茎数, 穂数は深水区で少なく, 稈断面積, 一穂籾数は大きかった (第4—1表). 両親間で比較すると, 最高茎数, 穂数は年次, 水管理問わずアキヒカリで多く, 稈断面積, 一穂籾数は逆に IRAT109 が大きかった. しかし2005年の一穂籾数は, 深水区ではアキヒカリ, IRAT109 の間に有意な差はみられなかった.

両親の貯水型深水栽培に対する応答程度 (相対値) について, 最高茎数は, 2004年の IRAT109 でやや大きく, 2005年では同程度であった. 穂数の相対値は両年とも同程度であった. 稈断面積の相対値はアキヒカリで大きかった. すなわち, アキヒカリのほうが深水栽培による稈の肥大程度が大きかった. 一穂籾数の相対値については, 2004年では両親の間に差はなかったものの, 2005年ではアキヒカリがやや相対値は大きかった. すなわち, 深水栽培による一穂籾数の増加程度がアキヒカリの方が大きかった.

最高茎数, 穂数, 稈断面積, 一穂籾数とも遺伝子型×水管理交互作用は有意であった. 相対値は, 最高茎数, 穂数は100を下回り, 稈断面積, 一穂籾数は100を上回る分布を示していた. つまり, 最高茎数および穂数の遺伝子型×水管理交互作用は, 深水栽培によるそれぞれの減少程度の系統間差を示し, 稈断面積および一穂籾数の遺伝子型×水管理交互作用は, 深水栽培によるそれぞれの増加程度の系統間差を示していた.

各形質は正規分布に近い分布を示した. 貯水型深水栽培に対する諸形質の応答性も含め, いずれの形質でも超越分離がみられた (第4—1, 4—2, 4—3, 4—4図).

### 2. 相関解析

年次, 水管理の異なる4つの環境において, 最高茎数, 穂数と稈断面積, 一穂籾数には有意な負の相関, 稈断面積と一穂籾数には有意な正の相関が

認められた。また、両年とも、各形質の相対値の間にも同様の相関が認められた（第 4—2 表）。

### 3. QTL 解析

**最高茎数**の QTL は、慣行区では第 6, 12 染色体に 1 つずつ、第 5 染色体に 2 つ、計 4 個検出された（第 4—3 表）。一方、深水区では、慣行区で検出された 4 個のうちの第 5 染色体の中央部の QTL、第 12 染色体の QTL の 2 個だけが有意な QTL として検出された。年次による影響をみると、第 5 染色体の 2 つの QTL および第 12 染色体の QTL は年次問わず検出された。また、2004 年の慣行区では第 6 染色体、2005 年の深水区では第 5 染色体中央部に有意な QTL は検出されなかったものの、LOD ピークは認められた。よって、QTL の構成に年次による違いはほとんど無いとみられた。年次、水管理に関わらずとも第 12 染色体の最高茎数の QTL の作用力が他の QTL と比べ極めて大きかった。

QTL の相加効果の方向は、年次、水管理によって変わらなかった。第 5 染色体長腕の QTL は、アキヒカリと比べ茎数の少ない IRAT109 の対立遺伝子が茎数を増やし、それ以外の QTL ではアキヒカリの対立遺伝子が茎数を増やした。このように、最高茎数の QTL は水管理の影響を強く受ける一方、年次に対してはきわめて安定していた。

最高茎数の相対値の QTL は、2004 年には第 5 染色体長腕末端の最高茎数 QTL と同一領域に検出された。2005 年にはこの領域には有意ではないものの LOD2.8 の QTL がみられた。また、2004 年には第 12 染色体にも QTL が検出された。これらの QTL はアキヒカリの対立遺伝子が相対値を高める方向に作用した。

**穂数**の QTL については、第 2 章に記述した。

穂数の相対値の QTL は両年とも、第 5, 第 12 染色体の最高茎数、穂数の QTL 領域に検出された。両 QTL とも、アキヒカリの対立遺伝子が相対値を高め

る方向に作用した。

**稈断面積**の QTL は、両年とも、第 3, 5, 6, 12 染色体に一か所ずつ検出された。このうち、第 5 染色体の QTL は慣行区のみで、第 3, 12 染色体の QTL は深水区でのみ検出され、水管理で共通して検出されるのは第 6 染色体の QTL のみであった。相加効果の方向は年次、水管理によって変わらなかった。第 5 染色体の QTL はアキヒカリの対立遺伝子が稈断面積を大きくし、それ以外は IRAT109 の対立遺伝子が稈断面積を大きくした。このように、稈断面積の QTL は、水管理の影響を強く受ける一方、年次に対しては極めて安定していた。稈断面積の QTL はすべて、最高茎数もしくは穂数の QTL と同一の染色体領域に検出され、補償しあう方向に作用した。

稈断面積の相対値の QTL は両年とも、第 5, 12 染色体長腕末端の稈断面積 QTL と同一領域に検出された。また、2004 年には、第 11 染色体上にも QTL が検出されたが、この QTL 領域には、慣行区および深水区の稈断面積の QTL は検出されなかった。これらの QTL はすべて IRAT109 の対立遺伝子が相対値を高めた。

一穂粒数の QTL については、第 2 章に記述した。

一穂粒数の相対値の QTL は、2004 年には第 5, 12 染色体に検出された。2 つの QTL とともに IRAT109 の対立遺伝子が深水栽培による一穂粒数の相対値を高めていた。一方、2005 年では相対値の QTL は検出されなかった。

#### 4. 深水管理による分けつ出現抑制、稈肥大、一穂粒数増加の QTL の関係

最高茎数、穂数、稈断面積、一穂粒数の相対値の QTL の関係を調べたところ、2004 年では、それらの QTL が、第 5 染色体長腕末端と第 12 染色体長腕末端の領域に検出された（第 4—5 図）。どちらの領域でも、それぞれの QTL においては、IRAT109 の対立遺伝子が深水栽培によって分けつ出現を抑制し、稈を肥大させ、一穂粒数を増加させる効果を高めた。このように、2 つの染色体領域では、深水栽培による補償的な因果関係がみられた。



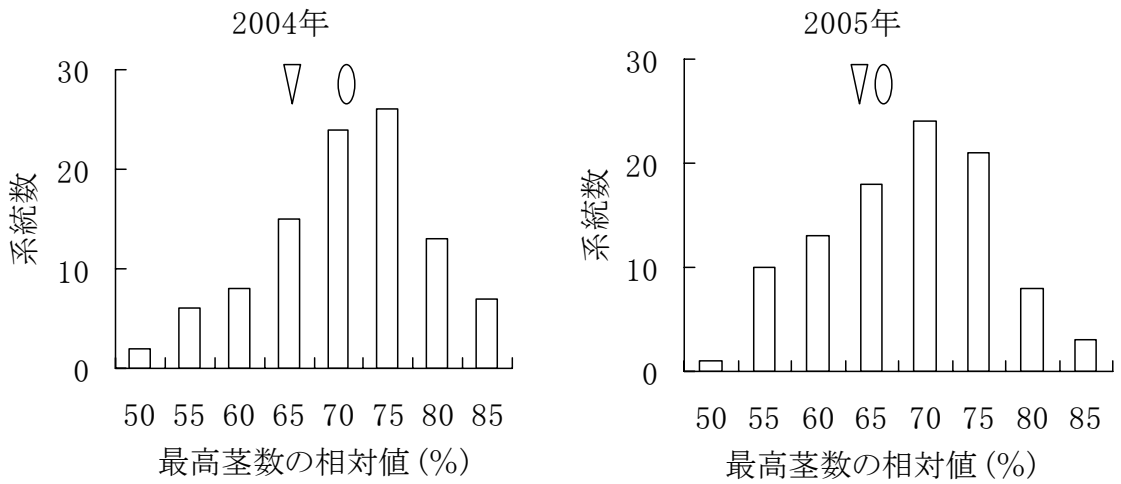
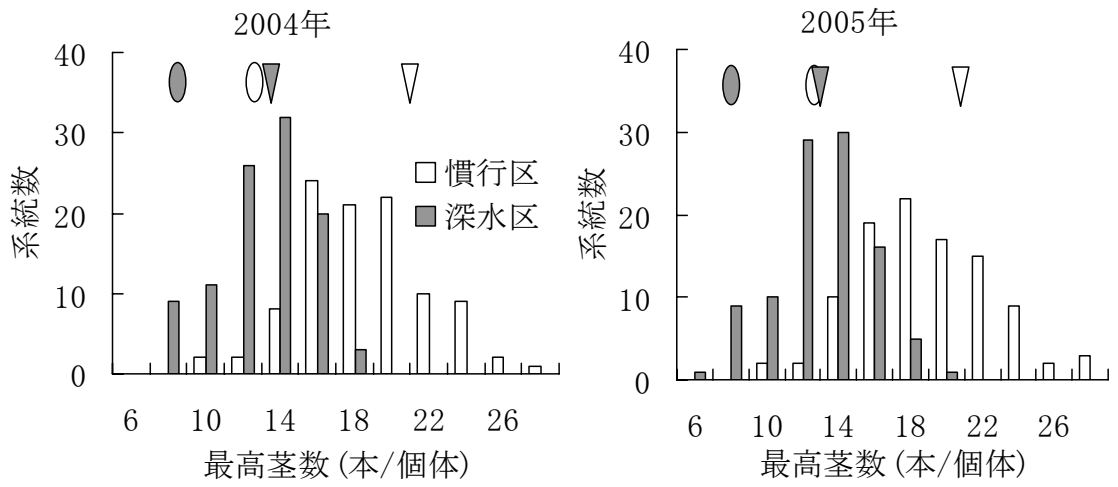
一方, 2005 年では, 2004 年と同様に, 第 5 染色体長腕末端, 第 12 染色体長腕末端の領域で最高茎数, 穂数, 稈断面積の相対値の QTL が検出されたものの, 深水栽培による一穂粒数の相対値の QTL は検出されなかった.

第 4—1 表 近交系および両親の最高茎数, 穂数, 稈断面積および一穂粒数.

	形質	水管理	アキヒカ	IRAT		近交系		範囲		遺伝子型	水管理	遺伝子型 ×水管理	
				109		平均							
2004年	最高茎数 (本/個体)	慣行	21.0	a	13.0	b	18.3	10.4	-	27.6	***	***	*
		深水	13.8	b	9.2	c	12.9	7.1	-	18.4			
		相対値	65.5		71.0		70.7	49.6	-	86.3			
	穂数 (本/個体)	慣行	15.1	a	10.0	c	13.2	8.4	-	20.4	***	***	**
		深水	12.9	b	8.3	d	11.7	6.8	-	18.3			
		相対値	85.6		83.7		88.6	61.4	-	117.0			
	稈断面積 (mm <sup>2</sup> )	慣行	15.3	c	28.1	b	19.2	10.6	-	37.6	-	-	-
		深水	24.4	b	35.9	a	25.4	15.9	-	39.1			
		相対値	159.5		127.9		134.6	94.0	-	193.8			
	一穂粒数	慣行	92.0	c	107.1	b	96.0	66.5	-	149.7	***	***	*
		深水	104.2	bc	122.5	a	110.4	72.7	-	157.0			
		相対値	113.2		114.4		115.7	89.4	-	149.9			
2005年	最高茎数 (本/個体)	慣行	21.1	a	13.2	b	18.7	9.1	-	27.9	***	***	**
		深水	13.3	b	8.7	c	12.8	6.1	-	20.1			
		相対値	62.8		65.9		69.0	45.9	-	93.6			
	穂数 (本/個体)	慣行	17.0	a	10.3	c	14.5	9.0	-	23.4	***	***	*
		深水	12.7	b	7.8	d	11.5	5.9	-	17.5			
		相対値	74.4		76.3		79.2	46.5	-	111.7			
	稈断面積 (mm <sup>2</sup> )	慣行	13.6	d	28.5	b	18.8	10.9	-	34.7	***	***	***
		深水	19.9	c	33.0	a	22.9	14.8	-	38.0			
		相対値	145.9		115.7		123.2	81.1	-	171.1			
	一穂粒数	慣行	99.3	c	113.2	b	108.6	71.0	-	147.8	***	***	*
		深水	123.7	ab	128.6	a	126.0	83.8	-	174.3			
		相対値	124.5		113.6		116.3	96.9	-	141.8			

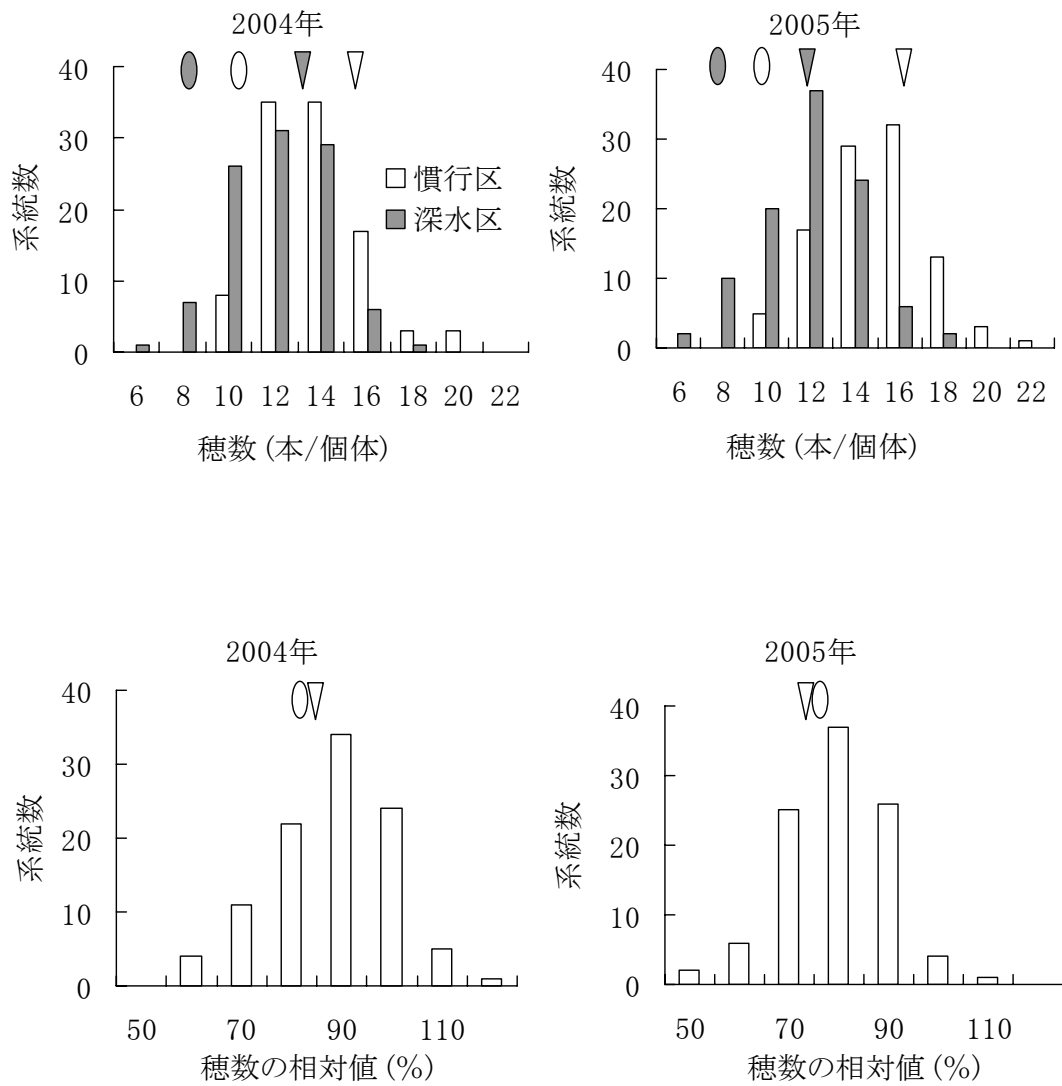
分散分析の結果, \*, \*\*, \*\*\*は, それぞれ 5%, 1%, 0.1% で有意であることを示す.

両親については, 形質ごとに Turkey の HSD 検定した結果, 異なるアルファベット間には 5%水準で有意差があることを示す.



第4—1図 最高茎数の度数分布。

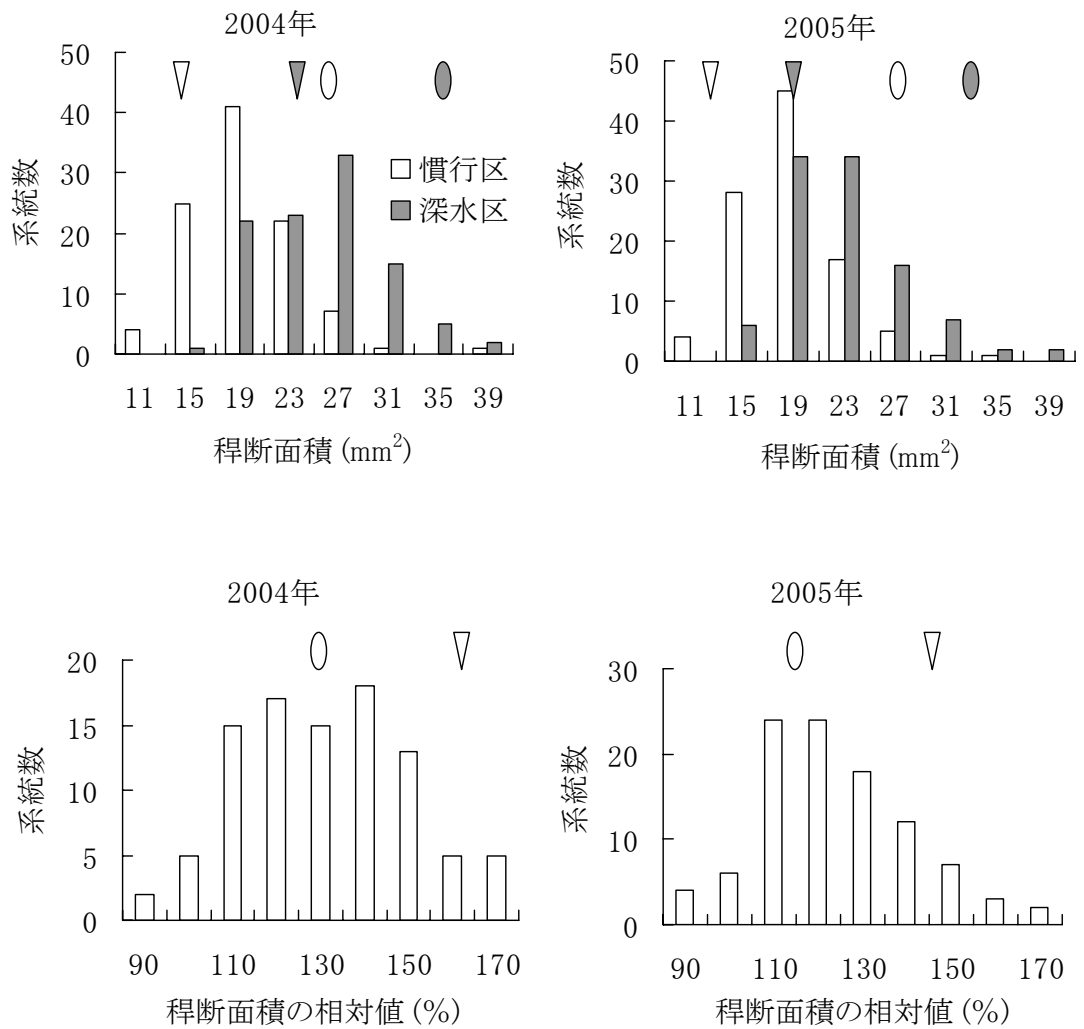
三角はアキヒカリ, 楕円は IRAT109 の値を示す。



第 4—2 図 穂数の度数分布.

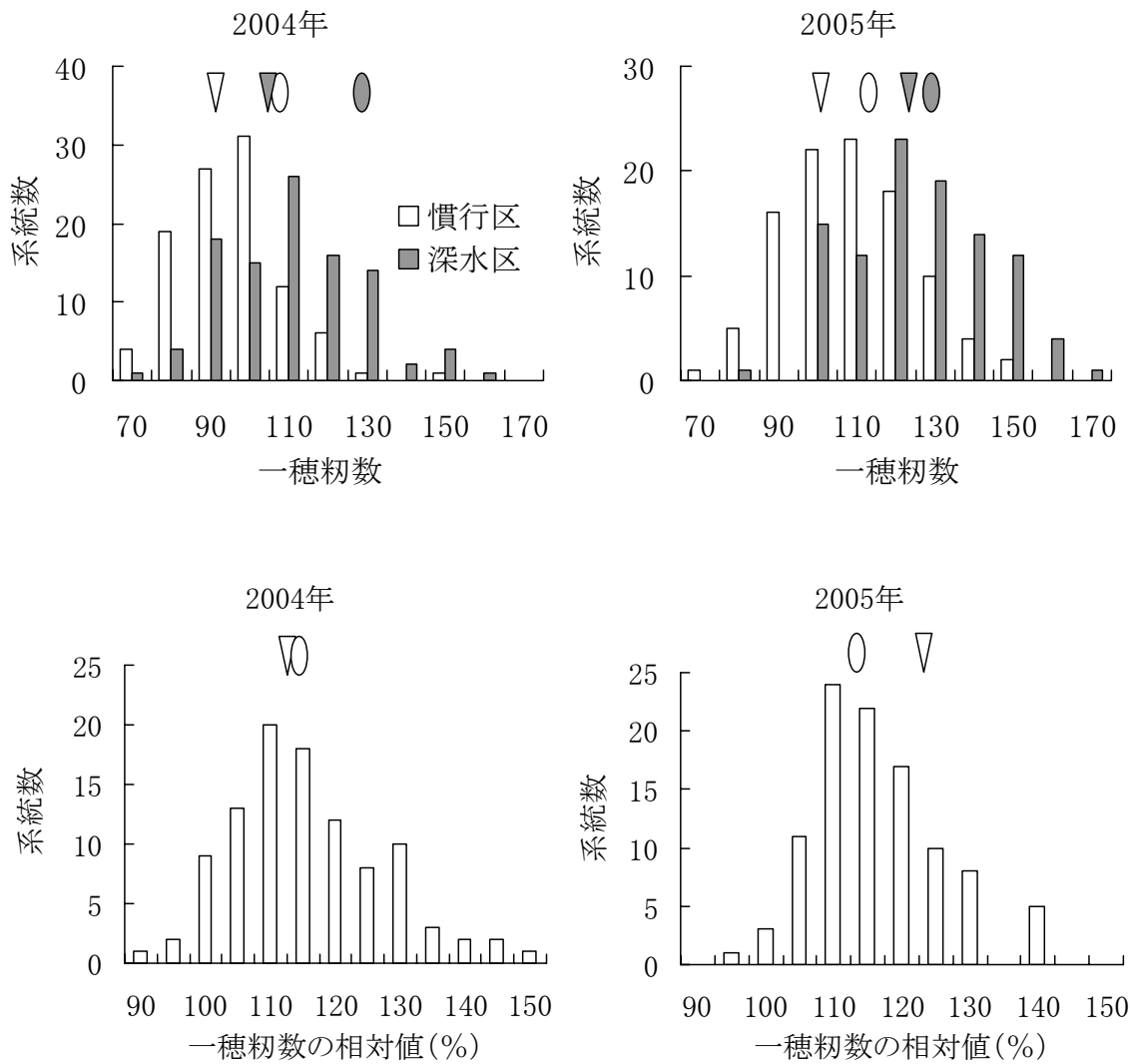
三角はアキヒカリ, 楕円は IRAT109 の値を示す.

注) 上段に示した慣行区および深水区の穂数の度数分布は,  
第 2—3 図を再掲.



第 4—3 図 稈断面積の度数分布.

三角はアキヒカリ, 楕円は IRAT109 の値を示す.



第 4—4 図 一穂粒数の度数分布

三角はアキヒカリ, 楕円は IRAT109 の値を示す.

注) 上段に示した慣行区および深水区の穂数の度数分布は, 第 2—3 図を再掲.

第 4—2 表 形質間の相関関係.

慣行区	最高茎数	穂数	稈断面積	一穂粒数
最高茎数		0.87 ***	-0.59 ***	-0.60 ***
穂数	0.85 ***		-0.66 ***	-0.62 ***
稈断面積	-0.58 ***	-0.62 ***		0.50 ***
一穂粒数	-0.55 ***	-0.58 ***	0.62 ***	

深水区	最高茎数	穂数	稈断面積	一穂粒数
最高茎数		0.94 ***	-0.66 ***	-0.71 ***
穂数	0.95 ***		-0.68 ***	-0.73 ***
稈断面積	-0.57 ***	-0.60 ***		0.64 ***
一穂粒数	-0.58 ***	-0.60 ***	0.56 ***	

相対値	最高茎数	穂数	稈断面積	一穂粒数
最高茎数		0.75 ***	-0.40 ***	-0.39 ***
穂数	0.76 ***		-0.34 ***	-0.45 ***
稈断面積	-0.43 ***	-0.50 ***		0.32 **
一穂粒数	-0.50 ***	-0.49 ***	0.33 **	

斜線より右上は 2004 年, 左下は 2005 年の相関係数を示す.  
 \*\*, \*\*\*はそれぞれ 1%, 0.1%水準で有意であることを示す.

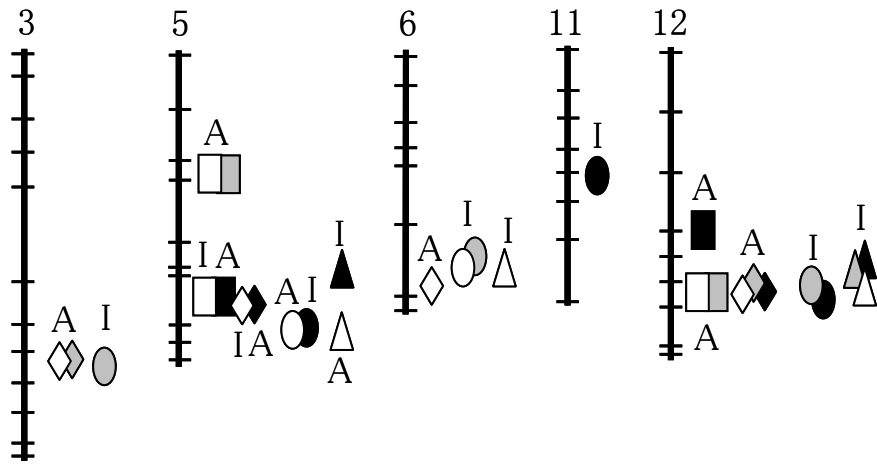
第 4-3 表. 同定された QTL の位置および遺伝パラメータ.

年次	形質	水管理	染色体	位置 (cM)	LOD	相加効果 <sup>1)</sup>	寄与率 (%)	閾値		
2004年	最高茎数	慣行区	5	41.4	3.04	1.13	8.7	2.98		
			5	84.9	4.08	-1.42	12.6			
			12	69.4	8.73	2.03	24.6			
			深水区	5	41.4	3.68	0.84	9.5	3.13	
				12	69.4	12.20	1.76	36.0		
				5	84.9	3.63	3.96	17.7	3.09	
		相対値	12	47.4	4.02	3.65	16.9			
			穂数	慣行区	3	100.0	3.19	0.85	10.1	3.10
					5	86.9	5.06	-1.02	14.7	
					6	83.0	4.71	0.92	11.6	
				深水区	12	69.4	5.37	1.02	14.6	
					3	102.0	3.07	0.85	8.7	3.07
	12	67.4			10.74	1.50	34.3			
	相対値	5	86.9	3.85	5.17	14.0	3.14			
		12	67.4	6.44	6.68	22.6				
		稈断面積	慣行区	5	99.4	8.09	2.41	22.5	3.01	
				6	76.4	5.64	-2.18	21.1		
				3	104.0	3.22	-1.86	10.6	3.09	
			深水区	6	66.4	4.28	-2.47	22.0		
	12			65.4	4.50	-2.05	13.2			
	5			95.2	7.07	-12.51	22.6	2.99		
	相対値	11	42.4	4.45	-10.47	14.2				
		12	72.8	4.47	-9.80	11.9				
		一穂籾数	慣行区	5	97.4	3.77	5.28	11.2	3.00	
6				68.4	3.03	-6.87	21.2			
12				67.4	5.21	-6.98	18.7			
深水区			12	67.4	11.34	-13.65	40.5	3.12		
	5		69.9	3.94	-5.77	14.8	3.10			
	12		61.4	6.65	-6.88	26.9				
2005年	最高茎数	慣行区	5	84.9	3.45	-1.30	9.0	3.11		
			6	85.0	4.16	1.32	9.4			
			12	67.4	11.55	2.38	29.9			
			深水区	12	72.8	9.16	1.75	26.3	3.01	
				相対値	-				3.08	
				穂数	慣行区	3	98.0	4.18	1.02	12.0
	5	93.2	6.21			-1.29	18.4			
	6	76.4	3.51			1.11	15.4			
	深水区	12	67.4		4.85	1.10	13.8			
		3	104.0		3.49	0.84	9.1	3.08		
		12	72.8		9.67	1.55	28.3			
	相対値	5	84.9	3.94	5.48	19.2	2.93			
		12	76.8	4.30	5.58	17.9				
		稈断面積	慣行区	5	97.4	6.38	2.01	16.8	3.14	
				6	76.4	4.95	-2.15	21.3		
				3	111.3	5.25	-2.20	16.0	3.34	
			深水区	6	70.4	6.48	-2.85	31.4		
	12			74.8	5.10	-2.54	18.3			
	5			97.4	3.62	-7.11	11.6	3.15		
	相対値	12	76.8	6.17	-11.43	27.1				
		一穂籾数	慣行区	3	104.0	3.95	-6.14	10.6	3.12	
				5	97.4	8.69	9.37	23.9		
				3	102.0	3.26	-6.59	10.0	3.11	
			深水区	5	45.4	3.12	-6.90	12.3		
5				97.4	6.29	8.96	17.3			
相対値	-						3.02			

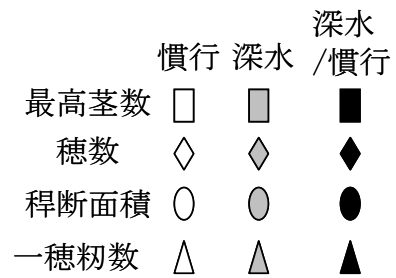
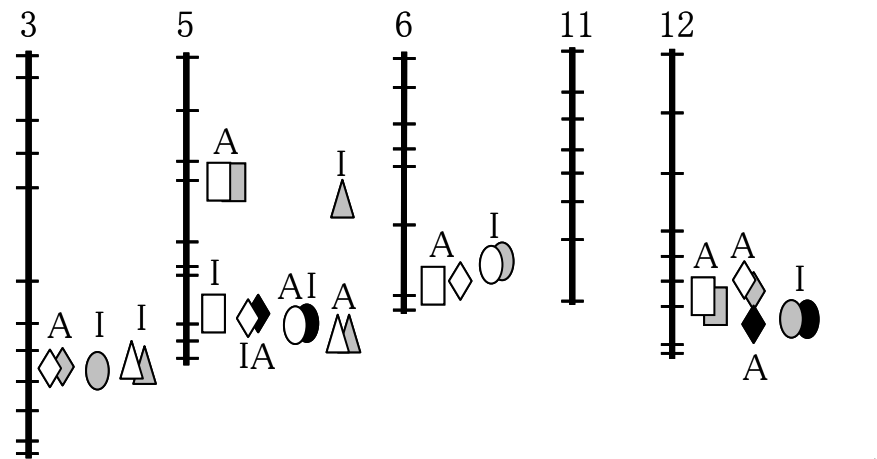
<sup>1)</sup> 相加効果が正であることは、アキヒカリの対立遺伝子が形質値を高めることを示す。



2004 年



2005 年



第 4—5 図 貯水型深水栽培による分けつ出現の抑制と稈の肥大，一穂粒数の増加の QTL の関係．

図中の番号は染色体番号を示す．横棒はマーカーの位置を示す．

染色体の上方を短腕側とした．

A, I はそれぞれアキヒカリ, IRAT109 の対立遺伝子が形質値を高めることを示す．

### 第3節 考察

本章では深水栽培による分けつ出現の抑制，稈の肥大，一穂籾数の増加の関係を，QTL 解析を通して検討した。

その結果，深水栽培による分けつ出現の抑制と稈の肥大，分けつ出現の抑制と一穂籾数の増加の QTL は同じ領域に位置し，しかも補償する方向に作用していた。このことから，深水栽培による分けつ出現の抑制によって，稈が肥大し，一穂籾数が増加するという補償的な因果関係の存在が QTL レベルで示唆された。しかし，2005 年の QTL 解析の結果では，深水栽培による分けつ出現の抑制，稈の肥大の QTL が検出された領域に一穂籾数の増加の QTL はみられなかった。このように，深水栽培による分けつ出現の抑制と稈の肥大に関わる QTL は，環境によっては一穂籾数の増加の QTL に結びつかない場合があった。このことは，深水栽培による補償的な因果関係は存在するが，一穂もみ数に対する補償作用は条件によっては必ずしも現れないこと，すなわち補償作用の程度は栽培環境によって変動することを示していると考えられる。これは，第 1 章において，貯水型深水栽培によって分けつ数，穂数が減少したものの一穂籾数の増加に結びつかなかった事例，一穂籾数が増加しても穂数の減少を補償しきれないことによって単位面積あたりの籾数が減少した事例，穂数の減少を一穂籾数の増加が補完した事例など，補償程度が様々であったことを説明していると考えられる。

実際，篤農家は深水栽培によって極めて多い単位面積当たりの穎花数を確保している。そして，それは単位面積当たりの穂数の多さによるものではなく，一穂籾数が極めて多いことによる。そういった深水栽培によって多収をあげている篤農家の栽培概要をみると，深水管理に加え，慣行栽培と異なる施肥体系，疎植，ポット苗といった栽培技術が組み込まれていることが多い（例；薄井 1999）。つまり，篤農家は，基肥を抑え気味にし，慣行栽培では追肥しない出穂 40 日前に多くの追肥をし，穂肥を，慣行栽培よりやや早い時期である出穂 30 日前に行っている。また，栽植密度は本試験の半分程度にして疎植栽培を

している. 本章における深水栽培による補償作用の程度は変動するという見方から, 篤農家は補償作用の程度, すなわち深水栽培による分けつ出現の抑制に対する一穂籾数の増加効果を, これらの栽培技術によって高めていると考えることができる. 本論文の第1章では, 貯水型深水管理による一穂籾数の増加は穂数の減少を補償するかもしれないにとどまり, 深水区での単位面積当たりの穎花数が慣行区を上回らない事例がほとんどであった. これは, 篤農技術の深水栽培とは異なり, 水管理以外の栽培管理が慣行栽培と同様であることによる可能性がある.

篤農家の深水栽培の多収要因である穎花数の多い穂は, 2次枝梗が多いだけでなく, 1次枝梗が多いことが特徴である. 現在の慣行栽培では, 一穂もみ数を, 2次枝梗の増加を含めた1次枝梗に着生する籾数によって確保する方向づけがなされており, 1次枝梗数を増加させることにはそれほど目が向けられていない. 一方, 篤農家は, 2次枝梗に着生する穎果は, 1次枝梗に着生する穎果と比べ登熟が遅く登熟歩合が低いことから, 一穂籾数を確保するにあたり, 1次枝梗を多くすることに重点を置いている (薄井 1999). 深水栽培での一穂における1次枝梗が多いことについては, 深水栽培による茎の肥大が茎の大維管束数の増加を伴っており, このことによって, 穂首節の大維管束数が増加し, 1次枝梗数が多くなると説明されることがある. しかし, 上田ら (2007) は, ポット栽培し深水処理した水稻の伸長節間及び穂の形態を調査し, 深水処理による一穂籾数の増加は2次枝梗数もしくは2次枝梗に着生する穎花数の増加によること, 深水処理による伸長節間の大維管束数および穂首節大維管束数の増加は確認されず, 1次枝梗の増加がみられなかったことを報告している. さらに, 後藤ら (未発表) も, ポット栽培した水稻を深水処理し各伸長節間の内部形態を調査したところ, 稈断面積は増加したものの, それは主に破生通気組織の発達, 基本柔組織の細胞数の増加によるものであり, 大維管束数の増加によらないこと, さらに一穂籾数が顕著に増加しなかったことを報告している. このように, 今のところ, 実験的な深水処理による茎および穂首節間の大維管束

数の増加は報告されていない。

しかし、実際、多収技術としての深水栽培において、穎花数の多い穂は1次枝梗が多いという特徴を持っている。穂首節間大維管束数は止葉から数えて1～2枚下の葉令までに決定されると推察されている（崔ら 1995）。ここから、一穂あたりの1次枝梗数を増加させるには、播種から始まる栄養成長期間全般の栽培管理を、茎の大維管束数が増加するように方向づける必要があると考えられる。これは、篤農家による育苗、栽植密度、施肥、水管理といった水稻の栄養成長期間の栽培管理が、茎の大維管束、ひいては1次枝梗の分化を促すものとなっていることと一致する。

小林ら（2001）は、水稻品種日本晴を異なる栽植密度、穂首分化期の窒素追肥量を組み合わせ水田で栽培し、これらが一穂穎花数を構成する要素に及ぼす影響を解析した。それによると、分化1次枝梗あたりの分化2次枝梗数は穂首分化期の追肥量の影響を大きく受けるのに対し、一穂あたりの分化1次枝梗数は栽植密度の影響を大きく受け、疎植によって増加した。苗に関しては、実験的には確かめられていないものの、茎の大維管束数は、マット苗と比べポット苗で多いと予想され、苗の段階で大維管束数は異なっているものと考えられる。さらに、マット苗と比べ、ポット苗は活着が良く、このことによっても、移植後、ポット苗では大維管束数が多く分化すると考えられる。施肥については、多収の深水栽培における出穂40、30日前の追肥が茎の大維管束の分化、1次枝梗数を促していると予想される。このような、深水栽培を構成する様々な栽培技術が1次枝梗を積極的に増加させていると考えられる。

第1章および上田ら（2007）、後藤ら（未発表）の結果によって、深水管理だけでは1次枝梗数の増加を介した一穂粒数の顕著な増加は実現しない可能性が考えられた。一方、多収技術としての深水栽培においては、深水管理以外にも慣行栽培と異なる様々な栽培技術が取り入れられているが、そこにおいては1次枝梗数が多く、粒数が多い穂が形成されている。これらのことから、深水管理は、1次枝梗数の多さには直接寄与しないものの、深水管理が過繁

茂を抑制することによって、それ以外の様々な栽培技術の適用を可能にする条件を作り出しており、このことが 1 次枝梗数の多い穂を形成していると解釈することができる。このように、篤農家の深水栽培の多収要因である極めて多い一穂粒数は、深水管理に他の管理要因が加わることによって、つまり、深水管理と他の栽培技術によって成立する可能性がある。よって、今後、深水管理と他の栽培技術との組み合わせた栽培体系における収量性を解析する必要があると考えられる。

## 総合考察

貯水型深水栽培法は、水田の貯水することに由来する環境保全機能を高めることを目的とし、慣行栽培と比べ水田の貯水能力を大幅に向上させた栽培法として考案された（後藤ら 1999）。この栽培法を栽培体系として確立するには、まず、貯水型深水栽培法によって慣行栽培と同程度の収量が確保できるかを確認する必要がある。そこで、本論文では、東北地方で栽培される多くの品種において、貯水型深水栽培での収量性を慣行栽培と比較した。さらに、貯水型深水栽培法を多収技術とすることを目指し、篤農家による多収栽培技術としての深水栽培において多収要因の説明に使われる、分げつ出現の抑制と稈の肥大、一穂粒数の増加の“補償的な因果関係”を検証した。また、貯水型深水栽培における品種の適応性、および多げつ性変異体の分げつ動態からイネの分げつ性の遺伝的機構についても検討した。本章では、その内容を踏まえ、今後の課題について述べる。

### 渇水に対する貯水型深水栽培法の有用性

第1章では、4年にわたり東北地方の栽培品種を貯水型深水栽培法と慣行栽培法で育て、収量性を比較した。その結果、貯水型深水栽培法によって慣行栽培法と同程度の収量が確保できた。つまり、収量を落とさずに水田の貯水量を向上させることができた。また、4年のうち、1年は冷害年であったが、貯水型深水栽培による冷害軽減効果が確認できた。貯水型深水栽培の実施には、水田によっては畦畔を高くし、畦畔の幅を広くするなどの圃場整備が必要になるが、第1章での収量性の検討から、この栽培法は普及できる技術となりえる栽培法と考えられた。

後藤ら（1999）は、渇水の被害が大きかった1994年（列島渇水年）の宮城県登米市における北上川の流水量のパターンから貯水型深水栽培の適用例を示している。全国各地の過去、20年間の渇水発生の発生数から（国土交

通省土地・水資源局水資源部 2007), 宮城県をはじめとする東北地方は全国的に見ると渇水の発生が少ない地域である。本来, 大都市やその周辺地域(脇水ら 2002), 四国といった渇水の頻発地域においてこそ, 渇水の軽減技術がより求められることになる。貯水型深水栽培法の活用の可能性を明らかにできたため, 今後は, こういった渇水の頻発地域において, 貯水型深水栽培法を前提とし, 河川の流水量の季節変動や地域の水田面積等を考慮し, 渇水の軽減を目指す水利学的な検討をする必要がある。

### 深水栽培による補償的な因果関係の解析

深水栽培は多収栽培技術として一部の篤農家に取り入れられている。その多収の主因は一穂粒数が増大することによると考えられている。この一穂粒数の増大は, 稈の肥大によってもたらされるとされ, 稈の肥大は深水栽培が分けつ出現を抑制することによるものと説明されている。

本論文では貯水型深水栽培を多収技術へと発展させるにあたり, 深水栽培の補償的な因果関係による多収の説明がよりどころになると考え, 検証した(第 1 章, 第 4 章)。

第 1 章においては, 分けつ数, 穂数が減少し, 一穂粒数が増加した事例が見られたが, 一穂粒数の増加程度は, 深水栽培による穂数の減少分を補完できる程度, あるいはそれ以下にとどまり, 単位面積当たりの粒数は顕著に増加しなかった。さらに第 4 章において, この考え方を, QTL 解析を援用して検証した。その結果, 深水栽培による分けつ出現の抑制, 稈の肥大, 一穂粒数の増加の QTL が同一の領域に検出された。しかし, 年次が変わると, 深水栽培による分けつ出現の抑制, 稈の肥大の QTL は同一領域に検出されたものの, 一穂粒数の増加の QTL はみられなかった。これらのことから, 深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加との補償的な因果関係は本質的には存在するものの, 環境で現れたり現われなかったりすると考えた。深水栽培による分けつ出現の抑制に対するこの補償作用の程度は変動するとみられたが, これは,

裏を返すと何らかの手段でこの補償作用の程度を強くする必要があることを示していると考えた。すなわち、深水栽培による穂数の減少に対する一穂籾数の増加効果を強めることで、単位面積当たりの籾数の減少を防ぎ、さらに穂数の減少による単位面積当たりの籾数の減少を上回るような一穂籾数の増加が成立するように誘導する必要があると考えた。

本章における貯水型深水栽培法は、栽植密度、一株植え付け苗数、施肥法などは慣行栽培を基本に組み立てており、水管理のみが大きく異なっている。一方、篤農家による多収技術としての深水栽培では苗、栽植密度、施肥といった水管理以外の栽培技術も慣行栽培と異なっていることが多い。一例を挙げると、まず、深水管理に加え、ポット苗を疎植栽培している。さらに、慣行栽培では追肥しない出穂 40 日前に追肥をし、慣行栽培よりやや早い時期に穂肥をしている。

篤農家は、一穂籾数の多い水稻を栽培するにあたり、1 次枝梗数を多くすることを重視している。よって、上記の、深水栽培を構成する様々な栽培技術は 1 次枝梗を積極的に増加させるものと考えられる。一方、実験による深水処理だけでは、1 次枝梗数は増加しないことが報告されている（後藤ら 未発表, 上田ら 2007）。本論文の第 1 章では、貯水型深水栽培により一穂籾数が顕著には増加しなかったが、これらの結果とあわせると、そもそも深水管理したのみで 1 次枝梗数は増加せず、一穂籾数は大きく増加しないと考えられた。深水管理は 1 次枝梗数の多さには直接寄与しないものの、過繁茂を抑制することによって、上記のような、慣行栽培とは異なった様々な栽培技術の適用を可能にする条件を作り出しており、これらによって、1 次枝梗数、ひいては籾数の多い穂が形成されることが考えられた。このような考察から、第 4 章では、貯水型深水栽培を多収技術とするには、栽植密度、一株植え付け苗数、施肥法などの水管理以外の他の栽培技術を見直す必要があると考えられた。



## 貯水型深水栽培と品種との関係

本論文では、深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加との補償的な因果関係の解析に QTL 解析を援用した。この際、解析集団の条件は、ジャポニカ品種同士の交配に由来すること、および収量性の遺伝解析に妨げになる要因がなるべく少ないことであった。本論文では、そういった条件を満たした解析集団であるアキヒカリ×IRAT109 由来の自殖系統群を供試したが、この解析集団の両親の草型は大きく異なる組み合わせであった。草型が異なることによる品種の深水栽培適応性については、興味は持たれていたものの、これまでほとんど明らかにされてこなかった（大江 2005）。慣行栽培および深水栽培で収量性の QTL 解析を行うことで、深水栽培による補償的な因果関係の解析とあわせて、深水栽培における個体レベルの収量性と品種の草型との関係を QTL レベルで解析できると考えた。

その結果、検出された収量の QTL はすべてアキヒカリの対立遺伝子が収量を増加させるものであった。その中でも、深水区で検出された第 12 染色体長腕末端の収量の QTL は遺伝効果が大きく、特に注目された。この収量の QTL は穂数の QTL によるものであり、アキヒカリの対立遺伝子が穂数を増加させ、収量を増加させると考えられた。しかし、別の年次では、その QTL のアキヒカリの対立遺伝子の穂数を増やす効果は同一領域の IRAT109 の一穂粒数（1 次枝梗あたりの穎花数）を増加させる QTL の効果に相殺されており、収量の QTL は現れなかった。このように、収量および収量構成要素の QTL から深水栽培に対する品種の適応性を検討したところ、現在の貯水型深水栽培においては、穂数が多い品種が個体レベルの収量が高いと考えられた。

2004 年と比べ 2005 年の一穂粒数は多かったことから、2005 年は、幼穂形成において気象条件もしくは栄養条件が有利であったと考えられる。2005 年は 2004 年と比べ、5 月中旬から 7 月末までの積算気温が 8%、日照が 27% 少なかったが（第 1-2 図）、このことによってイネの成長、ひいては窒素の吸収が抑制され、その分の窒素が 2005 年の幼穂形成期に吸収されたのかもしれない。

このような幼穂形成の年次間差が、1次枝梗数および1次枝梗あたりの穎花数の遺伝子型×年次交互作用をもたらし、一穂粒数の QTL の年次変動につながったと考えられる。しかし、本論文においては、親品種、解析集団とも、最高莖数、収量および収量構成要素の調査のみであり、生育時期ごとに、SPAD 値、乾物重、窒素吸収量といった、イネの収量構成要素を決定づける生育途中の物質生産能力に関する形質を調査していない。このため、これ以上の推察は困難であり、穂数の遺伝変異による一穂粒数への補償作用の年次変動がどのような環境要因によってもたらされたのかは、はっきりしなかった。

### イネの分けつ性の遺伝的制御機構の解析

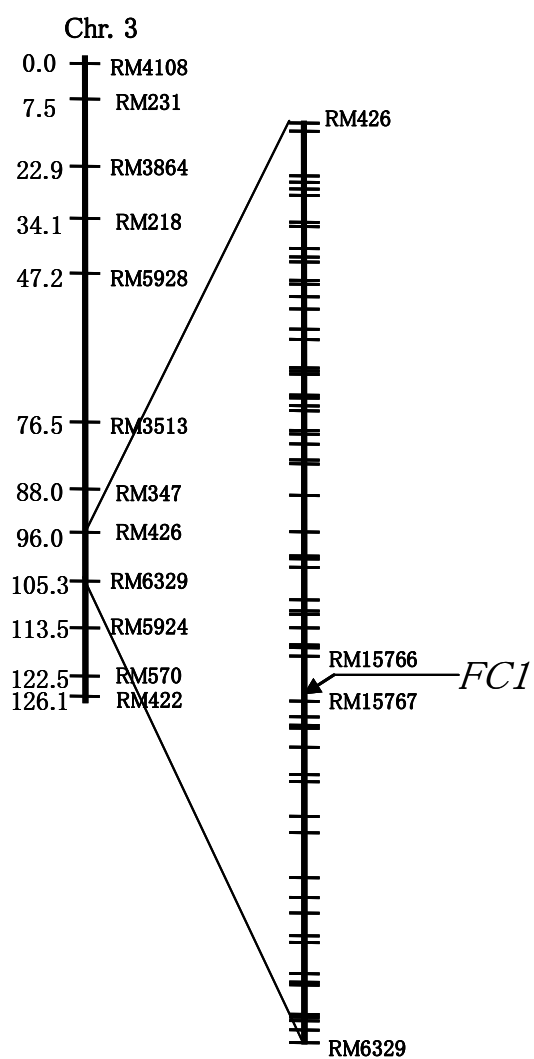
第3章では、第2章において、穂数および分けつ数の遺伝的制御が収量の遺伝変異を大きく左右することが示されたことから、分けつ性の遺伝的制御機構に着目した。イネの分けつ数は、主に出葉間隔と各節位ごとの分けつ出現率に分けられる（後藤 2003）という視点に基づき、同じ野生型を持つ2つの多分けつ性変異体（*fc1* および *D53*）の分けつ性を解析することで、分けつ性に関する遺伝子が、実際のイネの分けつ性においてどのように作用しているのかを解析した。

その結果、両遺伝子とも、節位ごとの分けつ出現を抑制していた点では共通していたが、*FC1* は基部の節位にのみ作用したのに対し、*D53* は基部の節位と高節位両方に作用しており、2つの遺伝子の作用する節位は異なっていた。また、*D53* は分けつを無効化させる遺伝子であった。

こういったイネの多分けつ性遺伝子に関する情報を育種および栽培へ応用するには、「その遺伝子は分けつ数の品種間差の要因となっているのか」、「どのような品種群で大きく変異しているのか」といったような、分けつ数の QTL に関する情報と結びつけることが必要であると考えられる。

*FC1* は、本論文の第2章における第3染色体の長腕領域に検出された穂数の QTL とよく似た位置にあった（第1図）。また、東京大学で育成された亀の

尾×Dular 組み換え近交系（根本 2003）を、2005年に1/5000aワグネルポットで栽培し、最高分げつ期までの10日おきの茎数及び穂数をQTL解析した。その結果、調査日を問わず第3染色体にQTLが検出され、このQTL領域にはFCIが含まれていた。これらの結果から、FCIは、イネの分げつ数の品種間差を構成する遺伝子である可能性が示唆された。今後、これらの茎数のQTLとFCIの対立関係について、解析を進める必要がある。一方、D53をはじめとする多げつ矮性遺伝子に関しては、変異によって生殖成長以降後も高節位まで分げつ出現が続き、しかもほとんどの分げつが有効化した。一般的な栽培品種においては、冷害、穂の切除などによって頂芽優勢が弱まらない限り、高節位の分げつは休眠すると考えられており、高節位の分げつが出現するというような分げつ性を示すイネは栽培品種に限ってはこれまで報告されていない。従って、これら遺伝子の変異は、栽培品種の中では、基部節位および非伸長茎部上の節位の中でも比較的高位の節位の分げつ出現率の品種間差として存在しているのかもしれない。なお、本論文には取り上げなかったが、一年生の野生稲 *O. nivara* の一系統（W106）の分げつ性を予備的に調べてみたところ 幼穂分化開始後のみならず出穂開始後も高節位の分げつが出現し、しかもそれらが有効化した。このように、この野生稲は、多げつ矮性変異体と類似した分げつ性を示していた。これは、イネの分げつ性の自然変異において多げつ矮性遺伝子がどのように活用されているのかを考える上で、極めて興味深い一致である。また、この野生稲は、各茎の出穂日が極めて不斉一であり出穂期が極めて長期にわたるといような、生存戦略の一つと思われる出穂特性を持つが、出現の時期が遅い高節位の分げつの出穂が遅くなる傾向にあった。このことから、多げつ矮性遺伝子は単に一部の野生稲の多げつに関わっているだけでなく、出穂の不斉一性という、その野生稲の生存戦略にも関係している可能性がある。



第 1 図 第 2 章において検出された穂数の QTL 領域と *FC1* の位置の比較.

左はアキヒカリ×IRAT109 自殖系統群に基づく第 3 染色体の連鎖地図, 右は, Gramene による Annotetad Nipponbare Sequence に基づく連鎖地図 (Gramene (Jaiswal ら 2005; <http://www.gramene.org/>)より改変).

## 摘要

### 緒言

水田の貯水機能を大幅に高めるため貯水型深水栽培法が考案された。この貯水型深水栽培には、障害型冷害の軽減や雑草の抑制といった栽培上の利点も期待される。一方で、貯水型深水栽培では、現行の水管理において必須とされる中干しや間断灌漑を行わない。そのため、この栽培法を栽培技術として確立するには収量が下がらないことを確認する必要がある。水稻品種ササニシキ、ひとめぼれでは貯水型深水栽培によって年次を問わず、現行の栽培法と同程度の収量が得られた報告があるが、他の栽培品種については確認されていない。

また、深水栽培は多収栽培技術として篤農家に取り入れられていることから、貯水型深水栽培に多収栽培技術としての要素を取り込むことができる可能性がある。篤農家による深水栽培での多収となる道筋は、深水栽培によって分けつ出現を抑制し、そのことが稈を太くし、ひいては一穂粒数を多くすると説明されている。よって、貯水型深水栽培によって多収を図るには、この“補償的に働く因果関係”を解析する必要があるが、作物学的には明らかになっていない。一方、量的形質遺伝子座（QTL）解析法はこれまで形質間の相互関係の解明に大きな役割を果たしてきた。そこで、深水栽培による“補償的な因果関係”の解析に対してもQTL解析が有効なアプローチとなると考え、QTL解析法を援用した解析を試みた。

本論文では、1) 貯水型深水栽培が東北地方で栽培される多くの品種にも対応できる栽培技術であるかどうかを検討すること、2) 貯水型深水栽培を多収技術とすることを目指し、深水栽培による分けつ出現の抑制と稈の肥大、一穂粒数の増加の“補償的な因果関係”を検証することを主たる目的とした。

## 第1章 貯水型深水栽培における水稻品種の分けつ性および収量性

まず、貯水型深水栽培が東北地方で栽培される多くの品種にも対応できる

技術であるかどうかを検討するために、東北地方で栽培される 10 品種を 2002 年から 2005 年にかけて貯水型深水栽培（深水区）および一般的な水管理で栽培し（慣行区）、その収量性を比較した。その結果、ほとんどの品種で年次を問わず、深水区では慣行区と同程度あるいはそれ以上の収量が得られた。また、冷害年であった 2003 年では、深水区の収量は慣行区を大きく上回ったことから、貯水型深水栽培による冷害軽減効果が確認できた。このことから貯水型深水栽培は、冷害軽減技術、環境保全型栽培技術として普及できる技術となりえる栽培法と考えられた。しかし、本試験では、篤農家による深水栽培に見られるような大きな増収効果を確認できなかった。冷害年である 2003 年を除いた 30 事例を用いて深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加との補償作用について解析した。30 事例のうち、深水栽培によって 86.7%の事例で最高莖数が、53.3%の事例で穂数が減少した。また、一穂粒数については、33.3%の事例で増加したものの増加量はさほど多くなく、さらに 13.3%の事例で減少した。このように、深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加との補償関係は見られたものの、一穂粒数は顕著に増加しなかった。このことから、貯水型深水栽培を増収技術とするには、さらなる検討が必要であると考えた。

## 第 2 章 深水栽培における収量性の QTL 解析

アキヒカリ（温帯ジャポニカ）×IRAT109（熱帯ジャポニカ）戻し交配由来組み換え近交系 101 系統を、2004 年と 2005 年に水田で慣行栽培および貯水型深水栽培し、収量と収量構成要素について QTL 解析をした。収量の QTL は 2004 年の慣行区で 1 つ（第 11 染色体中央部）、2005 年の深水区で 2 つ（第 4 染色体中央部、第 12 染色体長腕）検出された。そのうち、2005 年の深水区における第 12 染色体長腕の QTL は穂数の QTL と同一領域に検出されたが、収量の QTL としては異例の大きさ（寄与率 38.8%）であった。このように、穂数は QTL レベルで収量と関わっていたが、同じ深水区でも 2004 年にはこの染

色体領域には収量の QTL はおろか LOD ピークすら認められなかった。これは、2004 年にはこの領域に一穂粒数の QTL が存在し、その結果、穂数と一穂粒数、それぞれの効果が相殺されたためと考えられた。このように、穂数と一穂粒数との間での補償的な因果関係（補償関係）が年次によって現れなくなることが収量の QTL の現れ方の年次変動を大きく規定していた。また、こうした補償作用の機構がとくに問題となるのは貯水型深水栽培であった。すなわち、同じ 2005 年でも慣行区では、この領域では補償作用がみられないにも関わらず収量の QTL が現れなかったが、これは深水栽培では穂数の QTL の数が減り、穂数の変異は少数の作用力の大きな QTL に左右されるようになったためと考えられた。以上の解析結果は、貯水型深水栽培において、少げつ穂重性の強い品種は、少ない穂数を補償するような一穂粒数が得られず、多げつ性品種と比べ個体レベルの収量性が劣る場合もあることを示すと考えられた。よって、少げつ穂重性の強い品種を貯水型深水栽培する場合には、穂数の確保に努めること、もしくは一穂粒数を積極的に増加させる栽培技術を取り入れることが必要であると考えられた。

### 第 3 章 イネ多げつ性突然変異体の分げつ動態からみた分げつ数の遺伝的制御機構

第 2 章において、穂数の QTL が収量の QTL として現れていたことから、収量を論じるうえで穂数（分げつ数）の遺伝的制御の重要性が改めて認識された。イネの分げつ数の遺伝的な制御機構を解明する上で、多げつ性変異体は重要な情報をもつ。これまで得られている多げつ性の変異体の大半は矮性であるが、*fine culm 1* 変異体 (*fc1*) は草丈に大きな変異を引き起こさずに多げつ化するという点で特異的である。さらに、*Fine Culm 1* 遺伝子 (*FC1*) はトウモロコシの少げつ性の主働的な遺伝子である *Teosinte Branched 1* のイネ相同遺伝子であることから興味深い遺伝子である。本章では、*fc1* および数ある多げつ矮性変異体の一つである *Dwarf 53 (D53)* (*fc1* と同じ野生型に由来する変異

体) の分げつ性を野生型と比較することで、分げつ数の遺伝的制御機構の一端を明らかにしようとした。 *fc1* において、最高茎数は野生型のおよそ2倍と極めて多げつであった。 *fc1* と野生型では、どちらも最高分げつ期以降、一部の分げつが無効化し、茎数は減少した。茎数増加速度を構成するパラメーターである出葉速度と節位ごとの分げつ出現率から *fc1* の多げつ性を検討した。まず、 *fc1* の出葉速度は野生型と同程度であった。しかし、 *fc1* は野生型と比べ、主茎の第1節や各分げつの最下位節であるプロフィール節からの分げつ出現率が極めて高かった。一方、高節位の方分げつ出現率には *fc1* と野生型の間に大きな差は見られなかった。また、 *D53* の最高茎数は野生型のおよそ3倍であった。さらに、 *D53* は *fc1* および野生型と異なり、生殖成長に移行した後も分げつ数が減少せず増加し続けるという極めて特異的な茎数増加パターンを示した。 *D53* の出葉速度は野生型と差はなく、基部節位の方分げつ出現率は *fc1* ほどではないものの野生型と比べ高かった。 *fc1* と大きく異なったのは、 *D53* では野生型より1~3節高位からも分げつが出現した点、ほとんど全ての分げつが有効化した点であった。このように *FC1*、 *D53* とも出葉速度には影響せず、分げつ休眠を制御していた点では共通していたものの、分げつ出現を抑制する節位が異なっていた。このことから、イネの基部節位と高節位とでは分げつ抑制の遺伝的制御機構が異なることが明らかとなった。

#### 第4章 QTL解析を用いた深水栽培による補償関係の解析

深水栽培によって分げつ出現を抑制し、そのことが稈を太くし、ひいては一穂粒数を多くするという篤農家による多収の説明を、QTL解析を用いて検証した。つまり、深水栽培による分げつ出現の抑制に関するQTLの中に、稈の肥大や一穂粒数の増加に関するQTLと同じ領域に検出され、しかも補償的に作用しているものがあれば補償関係の存在がより強く示唆されると考えられる。貯水型深水栽培および慣行栽培した第2章と同じ材料でQTL解析した結果、2年とも深水栽培による分げつ出現抑制のQTLと稈肥大のQTLは同じ染色体



領域に検出され、しかもそれぞれにおいて、IRAT109 の対立遺伝子が深水栽培による分けつ出現の抑制程度を強くする作用および稈の肥大効果を高める作用を示した。深水栽培による一穂粒数増加の QTL は、2004 年には、深水栽培による分けつ出現抑制および稈肥大の QTL と同じ染色体領域に検出され、しかもその QTL では IRAT109 の対立遺伝子が深水栽培による一穂粒数の増加効果を高めていた。このことから、各形質の深水栽培に対する応答には補償関係があることが示唆された。一方、2005 年では、深水栽培による分けつ出現抑制および稈肥大の QTL は 2004 年と同じ領域に検出されたものの、深水栽培による一穂粒数増加の QTL は検出されなかった。このことから、深水栽培による分けつ出現抑制、稈肥大の QTL は、条件（年次）によっては必ずしも一穂粒数増加の QTL に結びつかないこと、つまり補償作用は必ずしも現れないことが示された。

## 総合考察

本論文において、貯水型深水栽培法では現行の栽培法よりも収量が劣ることなく、さらに冷害年では減収が軽減できることが確認できた。しかし、深水栽培を取り入れる篤農家ほどの顕著な増収効果は認められなかった。深水栽培による分けつ出現の抑制と一穂粒数の増加との補償関係を解析したところ、補償関係は見られたものの、深水栽培による一穂粒数の増加は微増に留まった。この問題を QTL 解析から検証したところ、深水栽培による分けつ出現の抑制、稈の肥大、一穂粒数増加の補償作用は存在するものの、条件によっては必ずしも現れないことがあると考えられた。よって、深水栽培による補償作用を安定して強く発現させ、増収に結びつける栽培技術の開発が必要であると考えられた。

## 引用文献

- 秋田重誠 1996. 作物の収量性と草型. 山内章編, 植物根系の理想型. 博友社. 9—34.
- Araki, E., L.A. Ebron, R.P. Cuevas, D. Mercad-Escueta, G.S. Khush, J.E. Sheehy, H. Kato and Y. Fukuta 2003. Identification of low tiller gene in rice cultivar Aikawa 1. *Breed. Res.* 5 (Suppl 1):95.
- 有田博之・熊谷和美 2007. イネの深水栽培に適合的な水田基盤形成の提案 —深水管理実施地区の農家および土地改良区へのアンケート結果に基づく検討—. *農及園* 82:1253—1261.
- Babu, R.C., B.D. Nguyen, V. Chamarerker, P. Shanmugasundaram, P. Chezian, P. Jeyaprakash, S.K. Ganesh, A. Palchamy, S. Sadasivam, S. Sarkarung, L..J. Wade and H.T. Nguyen 2003. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: association between secondary traits and field performance. *Crop Sci.* 43:1457—1469.
- 崔亨吉・金潤植・武岡洋治 1995. 異なる栽培密度, 窒素施肥量におけるイネの穂首節間維管束数と穂の諸形質との関係. *日作紀* 64:216—220.
- Cui, K., S. Peng, Y. Ying, S. Yu and C. Xu 2004. Molecular dissection of the relationships among tiller number, plant height and heading date in rice. *Plant Prod. Sci.* 7:309—318.
- 後藤雄佐・槌山隆・星川清親 1990. 水稻の分けつ性に関する研究 第7報 個体内各茎の葉齢と幼穂発育過程との関係. *日作紀* 59:701—707.
- 後藤雄佐 1996. 水稻の深水栽培とその貯水機能の活用. *農業技術* 51:344—348.
- 後藤雄佐・斎藤満保・中村聡・中村貞二・加藤徹 1999. 水稻の環境保全機能増大を目的とした水稻の貯水型深水栽培法の開発 —東北地方で夏が高温の年の水稻の生育と収量性—. *日作紀* 68:476—481.

- 後藤雄佐・新田洋司・中村聡 2000. 中干し. 作物 I [稲作]. 全国農業改良普及協会, 東京. 94—95.
- Goto, Y., M. Saito, T. Nakamura, K. Sugai, S. Nakamura and T. Kato 2002. Growth and yield of rice under a water storage-type deep-irrigation method. Growth and yield of rice under a water storage-type deep-irrigation method. In J. E. Hill and B. Hardy eds. Proc. of the Second Temperate Rice Conference, IRRI. 189—194.
- 後藤雄佐 2003. 水稻の分けつ性. 日作紀 72:1—13.
- 後藤雄佐・石橋俊明・藤田繭嗣・野田朋・根本圭介 2004. イネ F<sub>1</sub> 雑種の分けつ性. 日作東北支部報 47:33—35.
- Hasegawa, Y., E. Yamamoto, M. Ashikari, T. Sazuka, A. Miyao, H. Hirochika, H. Kitano and M. Matsuoka 2005. Characterization and mapping of *tillering dwarf rice 2*, *tdr2*. Rice Genet. Newsl. 22:48—49.
- 畠中昭二 2007. 水田の持つ気候緩和機能 —都市の温暖化を緩和する水田の働き—. 圃場と土壌 39:12—16.
- 本庄一雄・平野貢・藤瀬一馬・五十嵐正徳 1982. 水稻の減数分裂期における幼穂の位置とかんがい水深について. 日作東北支部報 25:21—24.
- Horii, H., K. Nemoto, N. Miyamoto and J. Harada 2006. Quantitative trait loci for adventitious and lateral roots in rice. Plant Breed. 125:198—200.
- Hubbard, L., P. McSteen, J. Doebley, and S. Hake 2002. Expression patterns and mutant phenotype of *teosinte branched 1* correlate with growth suppression in maize and teosinte. Genetics 162:1927—1935.
- 蓬原雄三・菊池文雄 1990. 矮性の遺伝. 松尾孝嶺ら編, 稲学大成 第3巻 遺伝編. 農山漁村文化協会, 東京. 208—215.
- Ikeda, K., N. Nagasawa and Y. Nagato 2005. *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1* temporally regulates meristem identity in rice. Dev. Biol. 282:349—360.

- Ishibashi, T., Y. Goto, S. Nakamura, M. Kokubun, T. Nakamura and M. Saito 2006. Development of rice cultivation under a water storage-type deep-irrigation regime. *Tohoku J. of Agric. Res.* 57 (3—4):33.
- Ishikawa, S., M. Maekawa, T. Arite, K. Onishi, I. Takemura and J. Kyojuka 2005. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice. *Plant Cell Physiol.* 46:79—86.
- Ito, J., A. Hasegawa, H. Kitano and Y. Nagato 1998. A recessive heterochronic mutation, *plastochron 1*, shortens the plastochron and elongates the vegetative phase in rice. *Plant Cell* 10:1511—1521.
- 岩田伸夫・佐藤光・大村武 1978. イネの連鎖研究. 新たに記載された6遺伝子の所属連鎖群について. *育雑* 27 (別 1):250—251.
- Jaiswal, P., J. Ni, I. Yap, D. Ware, W. Spooner, K. Youens-Clark, L. Ren, C. Liang, B. Hurwitz, W. Zhao, K. Ratnapu, B. Faga, P. Canaran, M. Fogleman, C. Heberd, S. Avraham, S. Schmidt, T. Casstevens, E. S. Buckler, L. Stein and S. Mccouch 2005. Gramene: A genomics and genetics resource for rice. *Rice Genet. Newsl.* 22:9—16.
- 片山佃 1951. 稲麦の分蘖研究. 養賢堂, 東京.
- Kwakatsu, T., J. Itoh, K. Miyoshi, N. Kurata, N. Alvarez, B. Veit and Y. Nagato 2006. *PLASTOCHRON2* regulates leaf initiation and maturation in rice. *Plant Cell* 18:612—625.
- Kwakatsu, T. and Y. Nagato 2005. *PLASTOCHRON3* gene regulates leaf initiation rate and termination of vegetative phase. *Rice Genet. Newsl.* 22:36—38.
- 小林正男・佐竹徹夫 1979. イネの穂ばらみ期冷温による不稔を防止するために有効な灌漑水の深さ. *日作紀* 48:243—248.
- 小林和広・今木正 1997. 1穂穎花数の異なる水稻品種における穂軸節位別にみた2次枝梗と穎花の分化および退化. *日作紀* 66:578—587.

- 小林和広・中瀬寛子・今木正 2001. 穂首分化期の窒素追肥と栽植密度の組み合わせが水稲の面積当たり穎花数に及ぼす影響. 日作紀 70:34—39.
- 国土交通省関東地方整備局河川部. 濁水が起こる原因. (<http://www.ktr.mlit.go.jp/kyoku/river/kassui/kassui4.htm>)
- 国土交通省土地水資源局水資源部. 水利用の安定性の確保. ([http://www.mlit.go.jp/tochimizushigen/mizsei/c\\_actual/actual06.html](http://www.mlit.go.jp/tochimizushigen/mizsei/c_actual/actual06.html))
- 国土交通省土地水資源局水資源部 2007. 第 I 編 安全で安心な水利用に向けて. 平成 19 年版日本の水資源について —安全で安心な水利用に向けて—. 1—33.
- Komatsu, K., M. Maekawa, S. Ujiie, Y. Satake, I. Frutani, H. Okamoto, K. Shimamoto and J. Kyojuka 2003. *LAX* and *SPA*: Major regulators of shoot branching in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100:11765—11770.
- Lander, E.S., P. Green, Abrahamson, A. Barlow, M.J. Daly, S.E. Lincoln and L. Newburg 1987. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1:174—181.
- Li, X., Q. Qian, Z. Fu, Y. Wang, G. Xiong, D. Zeng, X. Wang, X. Liu, S. Teng, H. Fujimoto, M. Yuan, D. Luok, B. Han and J. Li 2003. Control of tillering in rice. *Nature* 422:618—621.
- Li, Z., P. Mu, C. Li, H. Zhang, Z. Li, Y. Gao, X. Wang 2005. QTL mapping of root traits in a doubled haploid population from a cross between upland and lowland japonica rice in three environments. *Theor. Appl. Genet.* 110:1244—1252.
- Lian, X., Y. Xing, H. Yan, C. Xu, X. Li and Q. Zhang 2005. QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theor. Appl.*

- Genet.112:85—96.
- Mao, C., W. Ding, Y. Wu, J. Yu, X. He, H. Shou and P. Wu 2007.  
Overexpression of a NAC-domain protein promotes shoot branching in rice. *New Phytol.* 176:288—298.
- 松島省三 1957. 水稻の収量成立原理とその応用に関する作物学的研究.  
農技研報 A5:1—271.
- 宮城県 2000. 高品質・良食味の宮城米づくり. 稲作指導指針. 宮城県農林水産部農業振興課, 宮城県. 4—8.
- 宮城県 2001. 水稻の奨励品種, 優良品種の区分について. 稲作指導指針.  
宮城県農林水産部農業振興課, 宮城県. 93.
- 宮城県 2006. 稲作指導指針. 宮城県農林水産部農業振興課, 宮城県.
- Miyamoto, N., Y. Goto, M. Matsui, Y. Ukai, M. Morita and K. Nemoto 2004.  
Quantitative trait loci for phyllochron and tillering in rice. *Theor. Appl. Genet.* 109:700—706.
- 宮下規 2007. 地下水利用および地盤沈下対策の現状と課題. *水環境学会誌* 30:484—488.
- 中村聡・斉藤満保・後藤雄介 2003. 水稻貯水型深水管理を中断した場合の生育と収量. *日作紀* 72 (別 1):16—17.
- 中村聡・斉藤満保・後藤雄介・根本圭介 2004. ハイブリッドライスの分けつ性—寒冷地における一事例. *日作紀* 73 (別 1):216—217.
- 根本圭介 2003. 作物創出における生理・生態的アプローチ —QTL解析を用いた作物生産性解明の試み—. *農及園* 78:295—298.
- 根本圭介・安井秀 2006. 量的形質遺伝子座解析法. *日作紀* 75:409—411.
- 根本圭介・田邊麻衣子・竹内英明・平井篤志・堤伸浩・吉村淳 2001. イネにおける *Teosinte branched 1* 相同遺伝子の単離と解析. *日作紀* 70 (別 1):118—119.

- 農業・生物系特定産業技術研究機構 2006. 最新農業技術事典. 農山漁村文化協会, 東京. 703.
- 農林水産省東北農政局・福島農政事務所 2007. 平成 19 年産水稻の収穫量 (福島). 農林水産統計. <http://www.tohoku.maff.go.jp/stinfo/toukei/staff/sokuho07/071207/pdf/fu071207.pdf>
- 小笠原裕介・根本圭介・山岸順子 2007. イネ収量関連形質の窒素環境応答に関する QTL 解析. 日作紀 76 (別 2):228—229.
- 大江真道 2005. 深水による生育相の変化 一草型・分けつ・茎質・根系一. 加除式農業技術大系作物編 1, 農文協, 東京. 追録第 27 号:218 の 2—218 の 19.
- 大喜多教子・大江真道・大門弘幸・原田二郎 2004. 異なる栽植密度における水稻の物質生産構造, 収量に及ぼす深水処理の影響. 日作紀 73 (別 1):28—29.
- 大西一光・高牟禮逸郎 1997. イネの分けつ矮性突然変異体における分けつの発育. 北海道大学農学部農場研究報告 30:37—45.
- Pham, Q.D., S. Sagawa, M. Hirano and E. Kuroda 2004. Varietal differences in the responses of yield components of rice plants to nitrogen-free basal dressing accompanied with sparse planting density in the Tohoku Region of Japan. *Plant Prod. Sci.* 7:109—117.
- 清水博之・伊藤勇樹 2004. イネにおける深水処理が出穂性と稔実率に及ぼす影響. 日育・日作北海道談話会会報 45:15—16.
- 菅井恵介・後藤雄佐・斎藤満保・中村聡・加藤徹・西山岩男 1999. 貯水型深水栽培における施肥法が水稻の生長及び収量に及ぼす影響. 日作紀 68 (別 2):16—17.
- Takeda, T., Y. Suwa, M. Suzuki, H. Kitano, M. Ueguchi-Tanaka, M. Ashikari, M. Matsuoka and C. Ueguchi 2003. The *OsTBI* gene negatively regulates lateral branching in rice. *Plant J.* 33:513—520.

- 寺内光宏 2000. 都市的平坦地域における水田の有する遊水・貯水機能等による洪水防止機能の保全—愛知県扶桑町を事例として—. 農村研究 91:60—74.
- 上田涼平・大江真道・大門弘幸 2007. 日本型水稻品種の深水処理による茎の太さと維管束数および穂形質の関係. 日作紀 (別 2):36—37.
- 薄井勝利 1999. 健全豪快イネづくり. 農山漁村文化協会, 東京.
- 脇水健次・澁谷拓郎・諏訪浩・寒川典昭・吉田雅穂 2002. 今,水は大丈夫か?—過去の大渇水・大干ばつから学んだこと—. 自然災害科学 20:379—401.
- Wang, S., C.J. Basten and Z.B. Zeng 2003. Windows QTL Cartographer, version 2.0. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh. (<http://statgen.ncsu.edu/qtldcart/WQTLCart.htm>)
- Xiong, G., X. Hu, Y. Jiao, Y. Yu, C. Chu, J. Li, Q. Qian and Y. Wang 2006. *LEAFY HEAD2*, which encodes a putative RNA-binding protein, regulates shoot development of rice. Cell Res. 16:267—276.
- Yamagishi, J., N.Miyamoto, S.Hirotsu, R.C.Laza and K.Nemoto 2004. QTLs for branching, floret formation, and pre-flowering floret abortion of rice panicle in a *temperate japonica* × *tropical japonica* cross. Theor. Appl. Genet. 109:1555—1561.
- Yamamoto, E., M. Ashikari, T. Sazuka, A. Miyao, H. Hirochika, H. Kitano and M. Matsuoka 2005. Characterization and mapping of *tillering dwarf rice 1*, *tdr1*. Rice Genet. Newsl. 22:42—44.
- Yan, J., J. Zhu, C. He, M. Benmoussa and P. Wu 1998. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 97:267—274.
- Yan, J., J. Zhu, C. He, M. Benmoussa, P. Wu 1999. Molecular marker-assisted dissection of genotype × environment interaction for



- plant type traits in rice (*Oryza sativa* L.). Crop Sci. 39:538—544.
- Yin, X., S.D. Chasalow, P. Stam, M.J. Kropff, C.J. Dourleijn, I. Bos and P.S. Bindraban 2002. Use of component analysis in QTL mapping of complex crop traits: a case study on yield in barley. Plant Breed. 121:314—319.
- Yoshimura, A., O. Ideta and N. Iwata 1997. Linkage map of phenotype and RFLP markers in rice. Plant Mol. Biol. 35:49—60.
- Zheng, B., L. Yang, W. Zhang, C. Mao, Y. Wu, K. Yi, F. Liu and P. Wu 2003. Mapping QTLs and candidate genes for rice root traits under different water-supply conditions and comparative analysis across three populations. Theor. Appl. Genet. 107:1505—1515.
- Zhu, Q., E. Dennis and N. Upadhyaya 2007. *compact shoot and leafy head 1*, a mutation affects leaf initiation and developmental transition in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Rep. 26:421—427.
- 神野健二・広城吉成 2006. 地球温暖化と地下水塩水化. 水環境学会誌 29:72—76.
- Zou, J., Z. Chen, S. Zheng, W. Zhang, G. Jiang, X. Zhao, W. Zhai, X. Pan and L. Zhu, 2005. Characterizations and fine mapping of a mutant gene for high tillering and dwarf in rice (*Oryza sativa* L.). Planta 222:604—612.

## 謝辞

本研究は、東北大学大学院農学研究科において、作物学分野後藤雄佐准教授の御指導のもとに行われたものであり、研究の遂行ならびに本論文の取りまとめに際して、終始懇切な御指導を頂いた。心より謝意を表する。

また、本研究の遂行にあたり、作物学分野の國分牧衛教授、中村貞二助手、中嶋孝幸助手より多大の助言と激励を頂いた。また、作物学分野の水多和子氏ならびに同分野の卒業生の諸氏、同分野の大学院生と学生諸氏の助言と援助にも謝意を表する。

東京大学大学院農学生命科学研究科栽培学研究室根本圭介教授には、本研究の第 2, 4 章において用いた QTL 解析集団の種子、および第 3 章において用いた変異系統および野生型の種子を分譲していただいた。また、遺伝解析、論文作成、イネの発育、形態形成における考え方に関して多大なる御指導をいただいた。心より謝意を表する。

宮城大学食産業学部水田利用研究室斎藤満保教授、同資源植物生産学研究室中村聡准教授には第 1, 2, 4 章の実験において多大なるご支援をいただいた。さらに、圃場試験の方法、深水栽培の実際に関して御教授いただいた。心より謝意を表する。

旧宮城農業短期大学水田利用研究室および資源植物生産学研究室の卒業生には、第 1, 2, 4 章の調査において多大な御助力をいただいた。心より謝意を表する。

本論文の審査にあたり、御校閲を頂き、多くの適切な御教示を賜った東北大学大学院農学研究科土壌立地学分野南條正巳教授、同植物育種学分野西尾剛教授に対し厚く謝意を表する。

私が今日まで研究と勉学を継続することができたのは、両親、親類、友人、そして諸先輩からの物心両面にわたる暖かい援助の賜である。ここに記して、心から感謝の意を表する。