

氏 名(本籍) 後 藤 雄 佐

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 第 4 5 5 号

学位授与年月日 平 成 4 年 7 月 16 日

学位授与の要件 学位規則第 4 条第 2 項該当

学位論文題目 水稻における分けつ増加様式の解析

論文審査委員(主 査) 教 授 星 川 清 親

教 授 日 向 康 吉

教 授 菅 洋

助教授 高 橋 清

論文内容要旨

水稻は水田に移植されてから、徐々に分けつを増やし、茎数密度を高め、個体群を構築していく。葉は茎から展開するため、茎数密度は葉の配置にも関与する群落構造上重要な解析要因である。しかも、1茎に1穂だけつくことから、茎数は直接収量に結び付く解析要因でもある。群落構築過程における茎数密度を、より厳密に把握し、管理するためには、分けつの増加様式を正確に知り解析できることが必要不可欠である。

水稻における分けつ増加様式に関しては、片山によって示された「同伸葉理論」が、最も適切なものと考えられていた。過去に、水稻の生育を詳細に観察した報告で、実際の生長と同伸葉理論とは多少のズレを持つことが確認されている。しかし、正確に現象全体を把握することはできず、逆にこのようなズレは同伸葉理論内に誤差として包含されるものとして認識されてきた。

近年、同伸葉理論そのものに疑問が持たれ、現実と一致しない点が強調されたが、理論の基本となる、葉の伸長と分けつ増加様式については、同伸葉理論と異なった形で体系付けるまでには到っていない。その、大きな原因として、葉の出現・伸長・展開について、主茎及び各分けつ間で、適切に比較するためのスケールがないことがあげられる。

そこで、イネ個体の齢を表す葉齢に着目し、その概念を拡張して、全ての茎それぞれの齢を表すものと規定し直した。この、意味の拡大された「葉齢」をスケールとして用い、水稻の茎数増加様式を解析した。

まず、葉齢を齢のスケールとして、主茎及び各分けつの生長を比較する事により、主茎及び各分けつ間の生長速度の差を具体的な数値（相対葉齢差）で示すことができた。これにより、同伸葉理論を形作る重要な要因である仮定〔母茎と孳分けつとの同時的生長〕が成立しないことを明確にし、同伸葉理論の本質に誤りのあることを証明した。

次に、同伸葉理論が、実際とのズレを確認されてからもなお長い期間実用されてきたのは、同伸葉理論には分げつ体系を模式図的明確さで説明できる利点があるためと考えた。そこで、同伸葉理論どおりの生長を仮定したもの（同周期生長と呼んだ）を基準として、その基準からのズレを用いて実際の生長の分げつ増加様式を解析する方法を考案した。

続いて、その解析法を基に、分げつ増加への気温の影響と、分げつ増加様式の品種間差異の解析を行い、さらに圃場で栽培した水稻の生長の解析に適用して、従来では解析できない部分を解析し、いくつかの新知見を得、その有効性を実証できたので、以下に概要を紹介する。

I. 分げつ性からみた水稻個体の生長とその解析法

水稻品種ササニシキ、トヨニシキ、アキヒカリを1/2000 a ポットに1個体植えし、分げつ性を調べた。第1葉（不完全葉）葉腋の分げつを1号分げつ（T1）とし、以下第1図のように呼んだ。

同周期生長を基準として解析するために、各分げつの葉位を、主茎の同伸葉の葉位で表したものを各分げつの「相対葉位」と規定し、さらに、相対葉位で表した各分げつの葉齢を「相対葉齢」と規定した。相対葉齢の利用により、主茎と各分げつ間との生長の差を具体的な数値によって比較することが可能となった。また、同伸分げつを位置づける「相対分げつ位（RTP:算出方法を第1表に示す）」を規定し、これにより相対葉位の算出を容易にした。

栄養生長期後半の観察では、同一日には分げつ次位が高いほど、相対葉位の高い葉が出現し、それに伴いRTPの高い娘分げつが出現した（第2図：同伸葉理論通りの生長ならば、同一日の各茎の葉齢を示す点は縦に一直線に並ぶ）。各分げつの相対葉齢から主茎の葉齢を差し引いた差

を「相対葉齡差（以後Dと表記）」とした。すなわち、Dは主莖と分けつとの生長（葉齡の増加）速度の差の集積を示す。Dは生長とともに増加し、播種後94日目、止葉の抽出直前に最大となった（第3図：例えば、4次分けつにおいては、同伸葉理論より2枚多い葉が展開していたことを示す）。また、Dは分けつ次位が高いほど大きく、ほぼ分けつ次位に比例して増大した。また、Dの大きさには、品種間差があった。

同伸葉理論における分けつ出現の規則性は、厳密に解釈すると、1個体内の主莖及び全ての分けつで葉齡の進む速さが同じである生長（同周期生長）を仮定した上で、抽出中の先端葉より3節位下から分けつが出現（分けつの第1葉が抽出）する規則性によって成立している。しかし、一般には、個体の生長にはDが認められ、同周期生長が行われず、同伸葉理論は成立しない。

次に、Dの影響を除去した莖数増加曲線を構築し、構成分けつ位の面から分けつ性を解析した。これは、実際に出現した分けつが同周期生長のもとではいつ出現するかを求めて莖数増加曲線（同周期生長曲線と呼ぶ）を組み立てたもので、その同周期生長曲線は、ササニシキではS字曲線であったが、アキヒカリでは2つの莖数急増期からなることを確認し、アキヒカリでの2つの急増期の分けつ出現の質的な差を考察できた。

また、Dの影響をふまえて、全ての分けつが出現した場合の莖数増加曲線をシミュレートした。その過程は、まず、同周期生長での莖数を算出（葉齡は自然数）した（第4図:A）。次に、母莖先端葉の抽出割合とそれより3節位下の分けつ出現とのタイミングを調べ、その簡略値（第5-a図）によって0.1刻みの葉齡で莖数を求めた（第4図:B）。それを、実測値を基に仮定したD（第5-b図）で補正した（第4図:C）。

さらに、孤立状態で育てた水稻個体の莖数増加曲線、及び主莖葉齡を

基準とした相対分げつ増加率についても、Dに着目して考察した。

II. 水稻の生長解析への応用

Iで得られた解析法を用いて、温度が分げつ性に及ぼす影響と、品種特性としての茎数増加速度の要因、さらに、圃場での生長を解析した。

まず、水稻の分げつ性に及ぼす温度の影響を解析した。品種ササニシキを1/5000 aポットで育て(1個体/ポット)、葉齢5.8の時から自然光下のファイトトロンで温度処理を行った。昼(6:00-18:00) - 夜を30-25°C (H区), 24-19°C (M区), 17-12°C (L区)とした。個体当たり茎数の推移を、播種後日数でみると茎数増加は高温ほど速かったが(第6図)、主茎葉齢でみると逆に低温ほど速かった(第7図)。主茎葉齢約10.4の時にL区(茎数20.0)とM区(茎数15.7)について、個体を構成する分げつ位ごとの出現率を比較すると、遅く出現した2次分げつと3次分げつ(主にRTP 10と11)で大差がみられた(第2表)。次に、茎数増加を、分げつ構成と、Dとに分けて考えた。まず、Dの影響を除去して考えるため、同周期生長曲線を構築したところ、3処理区の茎数増加曲線はほぼ一致した(第8図)。さらに、同周期生長を仮定した場合に、葉齢11の時までに出現した分げつでは、その分げつ位ごとの出現率は3処理区の間でほぼ一致していた。このことは、従来の同伸葉理論だけからは、温度の影響が主茎葉齢にだけ現れていることになり、主茎葉齢約10.4の時の分げつ位ごとの出現率と大きな矛盾を生じる。続いてDを見ると、2次分げつのDは $L > M > H$ 区で、3次分げつでもDは $M > H$ 区と、低温な区ほど主茎に対する分げつの生長が速くなっていた。このため、主茎葉齢約10.4の時に、M区では出現が始まる前の分げつが、L区で出現していたことが説明された。これらのことから、分げつ増加期において、

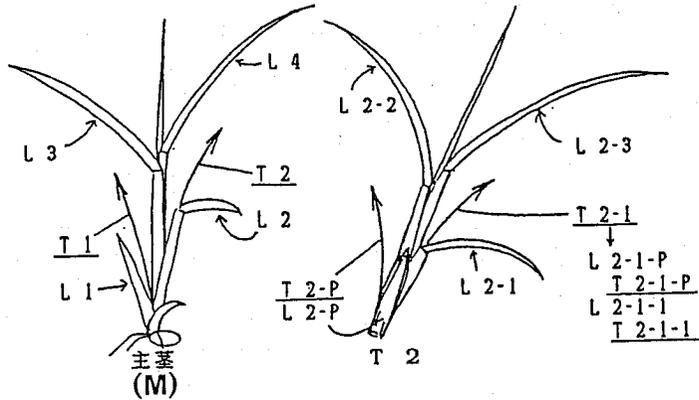
温度は、おもに主茎と分けつ、また、各分けつ間の生長速度のバランスに影響するとの結論を得られた。

次に、少げつ性品種を用いて、茎数増加速度が遅い要因を解析した。供試品種は、偏穂重型とされるアキヒカリと、一般的な栽培条件下では茎数が特に少ない5品種で、1/2000 aポットに1個体植えとした。茎数の増加速度が相対的に遅くなる要因として次の3つを想定した。すなわち、(1)主茎葉齢の増加速度が遅い場合、(2)分けつ位ごとの出現率が低い場合、(3)実測値の茎数増加曲線と同周期生長曲線との差が小さい場合。品種を組み合わせて解析の結果、それらの3要因の存在を確認できた。(3)については、差の生じる主な原因として、Dが考えられたが、直接確認できる品種の組合せはなかった。しかし、分けつ位ごとの出現率が低いのに、Dが大きく、ほぼ同様の茎数増加曲線となる組み合わせがあり、間接的に証明できた。これらは、相対葉齢差Dを用いることにより、初めて解析が可能となった。

さらに、一般的栽培法による水田でのイネの生長を解析した。

基肥量を異にした水田に1株4本植えした水稻個体の分けつ増加様式を調べた。タイムスケールに主茎葉齢をとった場合、増加中期までは、基肥量にかかわらず一致した増加様式となった(第9図)。この結果は、従来では、主茎葉齢の増加の差によって、実際の茎数増加様式に差がでたとのみ判断できるものであった。しかし、厳密には、分けつ位ごとの分けつ出現率(第3表)とはわずかだが矛盾した。Dを用いて解析の結果、基肥量が異なった場合、分けつ位ごとの出現率が異なる上に、異なるDが重なり、外見上茎数の増加様式が一致したことがわかった。

このように、圃場栽培のイネにおいても、従来解明できなかった部分を、相対葉齢差の概念を含めた解析により解明することができた。



第1図 本論文で用いた分げつ位および葉位の表記法。

T : 分げつ位, L : 葉位.

第1表 相対分げつ位 (RTP) の求め方.

分げつ位	分げつ記号	相対分げつ位
1次	$T\alpha_1$	α_1+2
2次	$T\alpha_1-\alpha_2$	$\alpha_1+\alpha_2+4$
3次	$T\alpha_1-\alpha_2-\alpha_3$	$\alpha_1+\alpha_2+\alpha_3+6$
N次	$T\alpha_1-\alpha_2\cdots\alpha_N$	$\Sigma\alpha_i+2N$

α_N 分げつのN次節位。プロフィール節位の場合 ($\alpha_N=P$) は $\alpha_N=0$ として計算する。なお、主茎の相対分げつ位は 0 である。例：T2-3-P ならば、 $2+3+0+6=11$ 。RTP は 11。

第2図 ある個体における主茎と分げつとの相対葉齢の比較とその推移 (ササニシキ)。

分げつ体系を示す図で分げつ記号の T は省略した (M は主茎)。線上の目盛りは主茎および各分げつの葉齢を示し、それらを、相対葉齢により整理させた。() 内は生育途中 (出穂前) に枯死した茎。

その分げつ体系図の上に播種後 52, 82, 105 日目の、主茎及び各分げつの相対葉齢をしるし、線で結んだ (1次分げつを直線で、2次分げつを粗な破線で、3次分げつを密な破線で、4次分げつを細線で、それぞれの母茎とともに結んだ)。なお、◎は出現したばかり (第1葉展開中) の分げつ。

相对菜龄 5

10

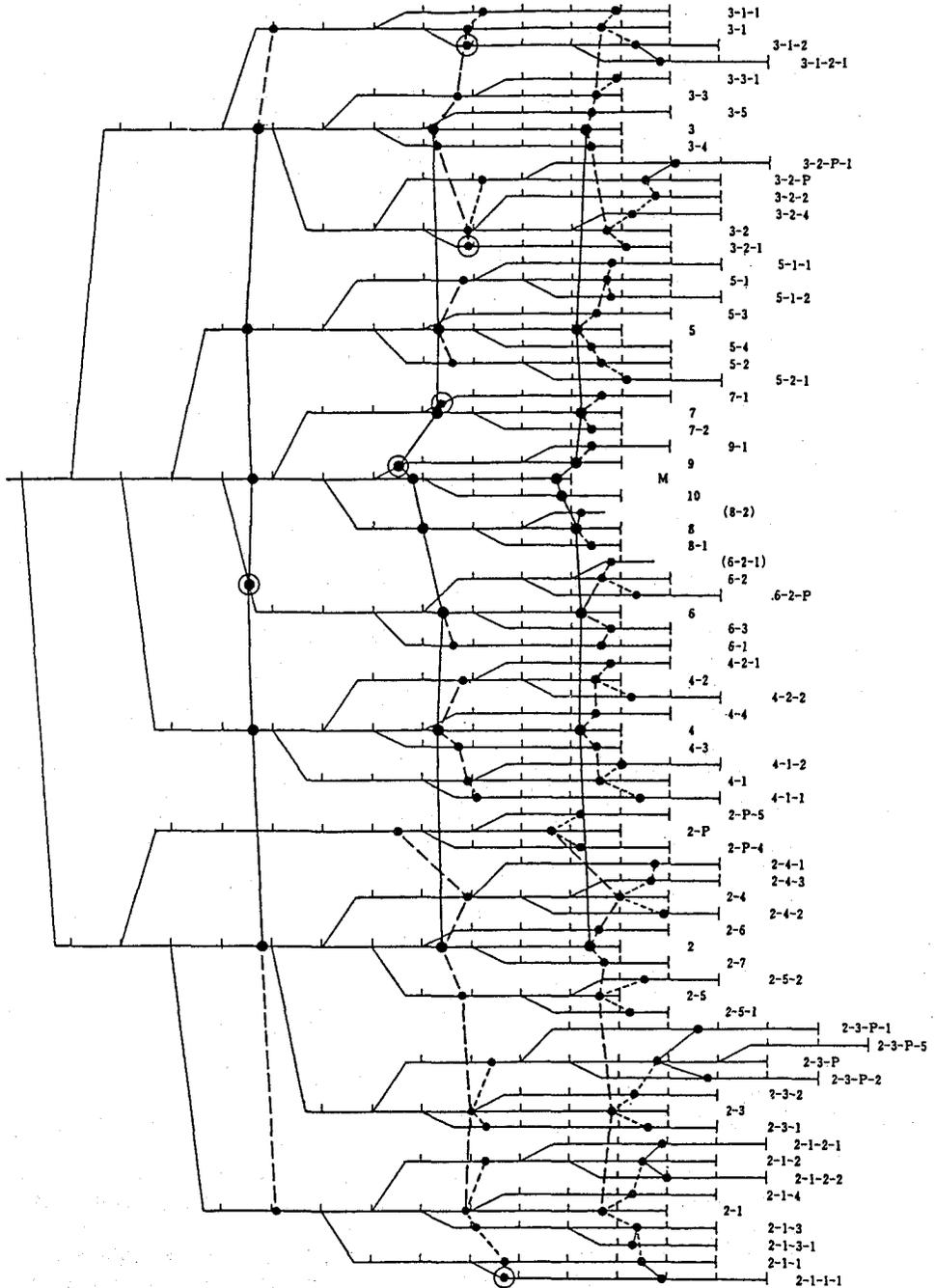
15

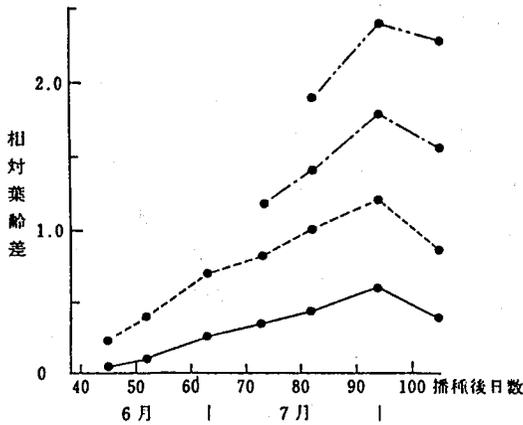
20

(6月19日)
播種後52日目

(7月19日)
同82日目

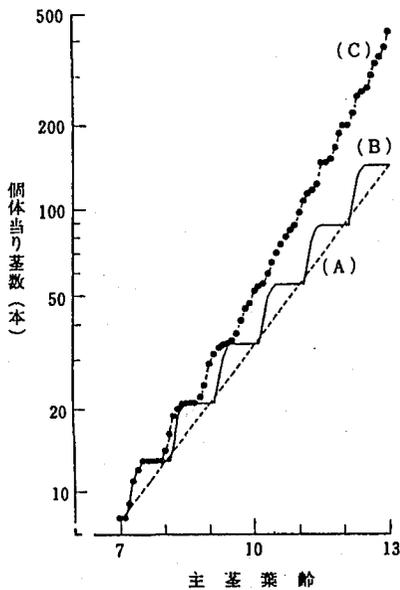
(8月11日)
同105日目





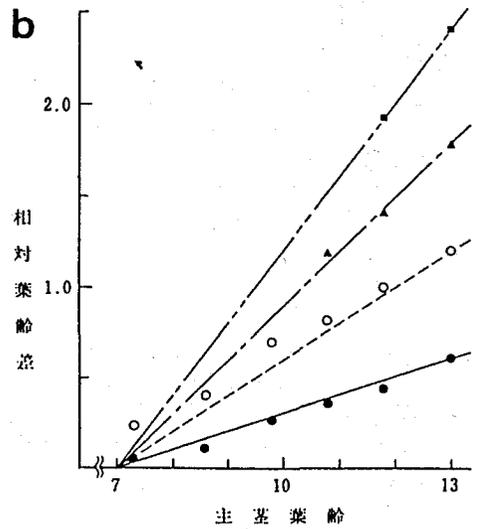
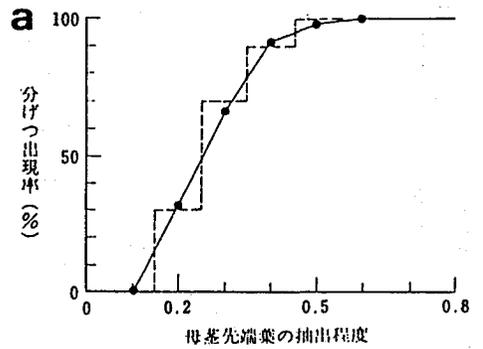
第3図 各分けつの相対葉齢と主茎葉齢の差 (相対葉齢差: D) の推移 (ササニシキ).

——: 1次分けつ, - - - -: 2次分けつ,
 - · - ·: 3次分けつ, - · - ·: 4次分けつ.



第4図 相対葉齢差の仮定を加えた, すべての分けつ芽が出現した場合の茎数増加曲線.

(A) - - - -: 同周期生長した場合,
 (B) ——: (A) に, 第1図に示した母茎先端葉の抽出割合と分けつ出現率との関係の簡略値を加味した場合.
 (C): (B) に相対葉齢差を加味した場合.
 主茎葉齢で0.1刻みで算出し (●) 細かい破線で結んだ.



第5図 茎数増加曲線シミュレートのための仮定.

a 図 母茎先端葉の抽出割合と分けつの出現期.

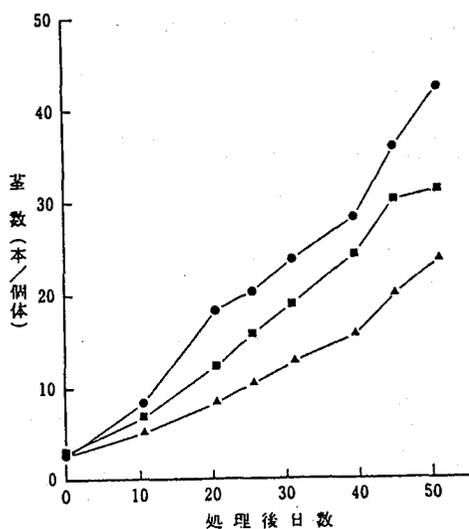
抽出中の母茎先端葉を第 n 葉とした時, $n-3$ 節位の分けつ出現率の推移を示した. 第 n 葉の抽出度は第 $(n-1)$ 葉葉身の抽出完了時を0, 第 n 葉葉身の抽出完了時を1.0としたもの.

●: 実測値,
 - · - ·: 茎数増加曲線シミュレーションのための簡略値.

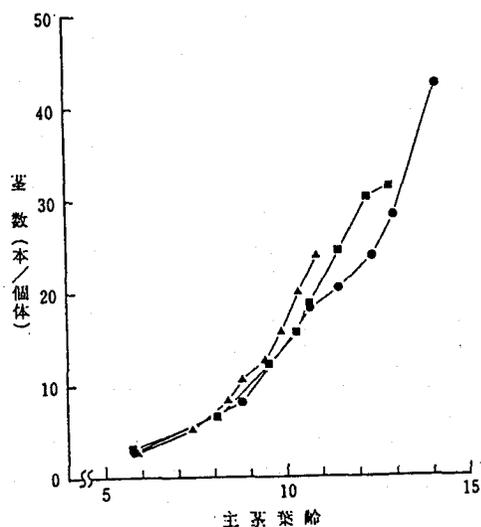
b 図 主茎葉齢と相対葉齢との関係の仮定.

ササニシキにおける実測値 (●: 1次分けつ, ○: 2次分けつ, ▲: 3次分けつ, ■: 4次分けつ) をもとにした相対葉齢差の仮定値.

——: 1次分けつ, - - - -: 2次分けつ,
 - · - ·: 3次分けつ, - · - ·: 4次分けつ.



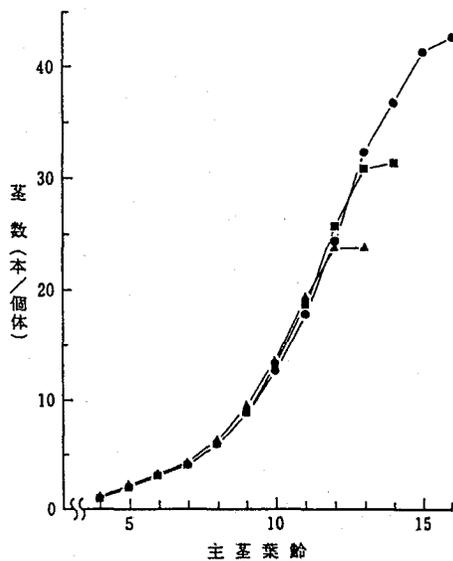
第6図 処理後日数と茎数の関係。
●：H区，■：M区，▲：L区。



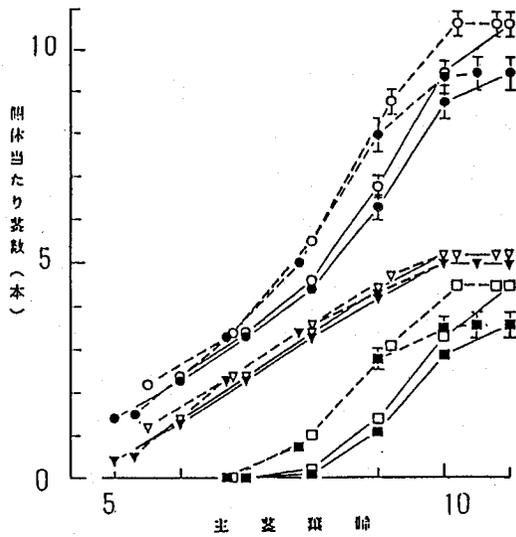
第7図 主茎葉齢と茎数の関係。
●：H区，■：M区，▲：L区。

第2表 L区(主茎葉齢10.4)とM区(同10.3)の個体を構成する分けつの出現率。

	RTP	L区	M区
T1	3	0.17	0
T2	4	1.00	1.00
T3	5	1.00	1.00
T4	6	1.00	1.00
T5	7	1.00	1.00
T6	8	1.00	1.00
T7	9	1.00	1.00
<hr/>			
T1-2	7	0.17	0
T1-3	8	0.17	0
T2-1	7	1.00	1.00
T2-2	8	1.00	0.83
T2-3	9	1.00	1.00
T2-4	10	0.83	0.67
T3-1	8	1.00	1.00
T3-2	9	1.00	1.00
T3-3	10	1.00	0.50
T4-1	9	1.00	1.00
T4-2	10	1.00	0.50
T5-1	10	1.00	0.50
<hr/>			
T2-1-1	10	1.00	0.67
T2-1-2	11	0.67	0
T2-2-1	11	0.67	0
T3-1-1	11	0.33	0



第8図 同周期生長を仮定した場合の茎数の増加。
●：H区，■：M区，▲：L区。



第9図 主茎葉齢をタイムスケールとした茎数増加。

実線は同周期生長を仮定した場合の茎数の増加。

破線は実測値による茎数の増加。

- : N3.0区全茎, ○ : N4.5区全茎,
 - ▼ : N3.0区1次分けつ, ▽ : N4.5区1次分けつ,
 - : N3.0区2次分けつ, □ : N4.5区2次分けつ。
- シンボルの上下に示した範囲は±標準誤差。

第3表 分けつ位ごとの分けつ出現率と有効茎歩合。

RTP*	分けつ	N 3.0		N 4.5	
		分けつ出現率	有効茎歩合%	分けつ出現率	有効茎歩合%
1次分けつ					
4	T 2	0.35	100	0.43	100
5	T 3	0.95	100	0.96	100
6	T 4	1.00	100	1.00	100
7	T 5	1.00	95	1.00	93
8	T 6	0.90	67	1.00	68
9	T 7	0.75	0	0.82	0
2次分けつ					
7	T 2-1	0.05	0	0.21	33
8	T 2-2	0.25	0	0.25	28
	T 3-1	0.75	67	0.89	32
9	T 2-3	0.05	0	0.07	0
	T 3-2	0.80	19	0.82	4
	T 4-1	0.95	11	1.00	7
	T 5-P	0	-	0.04	0
10	T 3-3	0.15	0	0.07	0
	T 4-2	0.20	0	0.50	0
	T 5-1	0.35	0	0.64	0

* RTP: 相対分けつ位

審査結果の要旨

水稻の生育状態をより正確に把握し、解析する新しい方法のひとつとして分けつ増加様式をとりあげて、十余年にわたり研究した。

まず、数十年前から分けつ増加様式の解析の基礎となっている同伸葉同伸分けつ理論について検討した。近年、同理論に現実と一致しない点があることが指摘されていたが、疑問点の検討は不十分で、新たな正確な分けつ増加様式を体系付けるまでには到っていなかった。その原因は、主茎及び分けつの生長を適切に表現し、比較するためのスケールが定められていなかったからである。そこでイネ個体の齢を表す葉齢の概念を各分けつ茎の齢を表す概念へと拡張して、齢のスケールを規定し、これを用いて生長を比較解析した。その結果、主茎及び各分けつ間には、従来信じられていたような正確な「同伸性」はなく、むしろ或生長差が存在することが明らかになり、この生長速度の差を具体的な数値（相対葉齢差）で示すことができた。これにより、同伸葉同伸分けつ理論の主要因である「母茎と孳分けつとの同伸的生長」理論が正確には成立しないことを実証した。

しかし、同伸葉同伸分けつ理論は、分けつ体系を模式図的・総括的に説明できる利点をもつので、この特徴を利用して同伸葉同伸分けつ理論により生長を規定した場合の個体生長（同周期生長）を基準として、その基準と実際の正確な生長とのズレを用いて、分けつ増加様式の正確な把握と解析を行う方法を考案し、実験的にそれを試みて、その方法が妥当で適正であることを明らかにした。

そして新しく求めた解析法を用いて、分けつ増加生長に対する環境条件特に気温の影響を実験し、また、分けつ増加様式の品種間差異についても検討した。またこれが実際の圃場での水稻の生長の解析にも適用できることを認め、従来は解析できなかった新知見も得た。本研究は学会誌にもすでに8報にわたり発表し、分けつ専攻研究者の間でも評価を得ている。

本研究は以上のように作物学に新知見を加えるもので、内容は高く評価し得る。よって本研究者に博士（農学）の学位を授与するに値するものと判定した。