

## 原著論文

## 日本型イネ品種における穂首維管束系と収量構成要素との関係

笹原英樹・福山利範

(新潟大学大学院自然科学研究科, 新潟市, 〒950-2181)

## 摘要

穂首維管束系と収量構成要素との関係を調査するため、1998年に温帯日本型に属するイネ29品種(日本産22品種および中国産7品種の在来、改良品種)を1区9個体、2反復で栽培した。穂首節間大維管束数(以下、大維管束数)は9.6から18.9の変異を示し、品種間で有意に異なっていた。次に、一次枝梗あたりの大維管束数(維管束比)を求めたところ、これらの品種は1.2を境に低維管束比群(低比群)と高維管束比群(高比群)の2つに判別できた。これら2群の間では出穂日に差異はみられなかったが、稈長は高比群が、穂数は低比群が有意に大きかった。また、高比群は種子稔性が若干低かったものの、二次枝梗上粒数が低比群よりも有意に多く、粒重は両群で大きな違いはみられなかった。したがって、高比群では過剰の大維管束が二次枝梗上穎花の増加を促すだけでなく、増加した穎花への光合成産物の転流にも関わっていると考えられた。しかし、高比群の品種は二次枝梗上穎花数が多く穂重が重い反面、穂数が少ないために一株粒重は低比群よりも低くなっていた。以上のことから、維管束比の高い品種を育成することで日本型品種、特に穂重型品種では、収量性をさらに改善できるものと思われる。

キーワード: 維管束比, 穂首節間大維管束, 二次枝梗上穎花, 収量構成要素, 登熟

## 緒言

作物の登熟能力を向上させるためにはソースおよびシンク能力の改良に加えて、両者間の維管束による光合成産物の転流能力、すなわち運搬能力を上げることも重要と考えられる。エンバク(*Avena sativa* L.)やコムギ(*Triticum aestivum* L.)では、穂首節間(最上位伸長節間)の大維管束数あるいはその節部面積と収量との間に高い正の相関が認められている(Housely and Peterson 1982, Evans *et al.* 1970, Natrova and Natr 1993)。イネ(*Oryza sativa* L.)においても、穂首大維管束と収量およびその関連形質との関係についていくつかの報告がある。林(1976)は、穂数型品種「ハウネンワセ」において、大維

管束数と一穂粒数および一穂重との間に高い正の相関のあることを認めた。また、亀島ら(1987)は、韓国、中国および日本で育成された超穂重型品種において、一粒あたりの大維管束面積が大きいほど登熟歩合、収量の高い傾向があると報告している。しかし、これらの報告は穂数型と穂重型のそれぞれで行われており、これら両者を含む様々な品種における維管束と収量関連形質の関連については検討の余地がある。

一方、周知のごとくアジアの栽培イネはインド型および日本型に大きく分化しており、この両者間で穂首維管束と穂の一次枝梗との関係が顕著に異なることが明らかにされている。すなわち、インド型品種は一次枝梗数の1.3~2.3倍の穂首大維管束を有するのに対して、日本型品種は0.9~1.4倍であり、この差異は両品種群を判別する際に有効な特性の一つとされている(Fukuyama and Takayama 1995, Fukuyama *et al.* 1996)。笹原ら(1982)は、インド型品種は日本型品種に比べて枝梗が太く、穂首の大維管束数および断面積の大きいことを認め、これが登熟盛期の穂重増加速度を高めることと関係していると推察している。また、Osada *et al.* (1983)はインド型および日本型品種間で登熟日数を比較し、前者が明らかに短いことを制御温度下で明らかにした。その原因として、インド型品種が日本型よりも一次枝梗に対して多くの大維管束を有することにより、光合成産物の転流効率を高めていることも考えられる。しかしながら、穂首維管束と登熟との関係を調べる場合、インド型あるいは日本型のように遺伝的に大きく異なる材料を用いると、維管束系のみならず、その他の多くの要因(遺伝的背景)の影響も考えられる。そこで、本研究では、まず日本型に属する品種のみを用いて穂首維管束系と収量およびその関連形質との関係について検討した。

## 材料および方法

供試材料は、日本在来12品種、育成10品種および中国在来7品種の計29品種で、農林水産省農業生物資源研究所および新潟県農業総合研究所から分譲されたものである。これらの品種は、佐藤(1991)の判別方法によりいずれも温帯日本型であることが確認された。さらに予備的調査により、維管束比の変異が大きいこと、8月15日までに収穫し、新潟で登熟可能であることを基準として選定した。1998年に、これらの品種を栽植密度25cm ×

25cm, 一株1本植えて, 1区9個体, 2反復の乱塊法により標準栽培した. 施肥は, 10aあたり基肥として N:4.8kg, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:7.2kg, K<sub>2</sub>O:6.4kg, 穂肥として N:1.5kg, K<sub>2</sub>O:1.5kgを与えた. 出穂日は試験区毎に, 穂数, 稈長は株毎に調査し, 完熟後, 各個体の最長稈の穂を採取した. 採取した穂について, 穂首節より1cm下の穂首節間大維管束数を解剖顕微鏡で調査し, 同じ穂の一次枝梗数を調べて維管束比(一次枝梗あたりの大維管束数)を求めた. さらに, 一次枝梗, 二次枝梗別に穎花数とその稔性, およびそれぞれの籾重を測定した. 稔性については肉眼および触感調査により行い, 不完全粒を含む値である. 籾収量は試験区毎に調査し, 一株籾重, 一穂籾重を算出した. なお, 籾重は, 不稔粒のみを除き不完全粒も含めて測定した.

## 結果

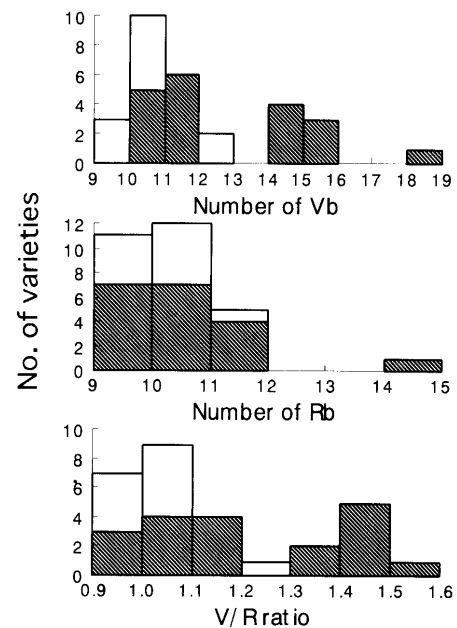
分散分析の結果, すべての形質について品種間では有意な差異が認められたが, 反復間差は有意ではなかったため, 以下の解析結果は2反復の平均値で表示した.

大維管束数, 一次枝梗数および維管束比の品種平均値およびその頻度分布を Table 1, Fig. 1に示した. 大維管束数の最も少ない品種は「とみひかり」で9.6本, 最も多いものは中国の在来品種「Kunkeng 4」の18.9本であった. 品種の頻度分布をみると, 11本をピークとし9~13本の変異を示す21品種, 14~16本の7品種および18.9本の1品種の3群に分かれていた. 大維管束の少ない21品種では, 改良品種および在来品種がそれぞれ10および11品種と相半ばしていたが, 大維管束の多い2品種群はいずれも在来品種で占められていた. 一次枝梗数についてみると, 「Kunkeng 4」が14.1本と特に多かったが, 残りの品種は9~12本で, その品種間変異は大維管束数に比べ小さかった. また, 改良品種および在来品種間でも特に差は認められなかった. 維管束比では, 最小値が「銀坊主中生」の0.92, 最大値は「高山もち」の1.53であった. 頻度分布は1.0と1.4付近にピークのある二頂分布を示し, 維管束比によって29品種は明らかな2群に分けられた. これら2群の境界は, 維管束比の値によって品種を整理した Table 1によると, 1.15の「大正坊主」と1.27の「マンゲツモチ」の間で明瞭な不連続性がみられる. そこで, 維管束比が1.15以下の20品種を低維管束比群(以下, 低比群), 1.27以上の9品種を高維管束比群(高比群)とした. 低維管束比群には改良品種, 在来品種が混在したが, 高維管束比群では改良品種は「マンゲツモチ」のみで, 残りは全て在来品種であった.

維管束比の分布について正規性が認められなかったことから, 品種を要因とする分散分析を行い, 品種の偏差平方和を高比群-低比群の群間差による効果とそれ以外の要因(群内変異)に分割し, 群内変異を基に群間差のF検定を行い, 以下の種々の形質について高比群と低比群

**Table 1.** The origin and the number of large vascular bundles (Vb), primary rachis branches (Rb) and the ratio of Vb to Rb (V/R ratio) in 29 japonica varieties

Variety	Origin	Native or improved	No. of Vb	No. of Rb	V/R ratio
Ginbouzu nakate	Toyama	Native	10.8	11.8	0.92
Koshihikari	Fukui	Improved	10.4	10.8	0.97
Hirotsugu wase	Mie	Native	10.3	10.6	0.98
Fudou nishiki	Shiga	Native	11.4	11.7	0.98
Hourei	Aichi	Improved	10.6	10.8	0.98
Niigata 7	Niigata	Improved	10.3	10.4	0.99
Hokuriku 152	Niigata	Improved	10.1	10.2	1.00
Koshihibiki	Niigata	Improved	9.9	9.9	1.01
Tomihikari	Toyama	Improved	9.6	9.4	1.01
Niigata 18	Niigata	Improved	10.3	10.1	1.02
Umesaburo	Fukushima	Native	10.6	10.1	1.04
Xisan 0041	China	Native	11.9	11.4	1.05
Gohei wase	Akita	Native	10.4	10.0	1.05
Yukinosei	Niigata	Improved	9.8	9.3	1.05
Shinano mochi 3	Nagano	Improved	12.3	11.5	1.07
China 85-144	China	Native	11.2	10.2	1.10
Shimehari	Niigata	Native	10.3	9.3	1.11
Daishi	Shiga	Native	11.0	9.8	1.13
China 86-6	China	Native	11.1	9.7	1.15
Taisyoubouzu	Akita	Native	11.0	9.6	1.15
Mangetsu mochi	Saitama	Improved	12.4	9.8	1.27
China 84-594	China	Native	15.0	11.5	1.33
Kunkeng 4	China	Native	18.9	14.1	1.34
Fukuyama	Niigata	Native	14.6	10.4	1.41
Sheng 86 yu 20	China	Native	15.6	10.8	1.44
China 459	China	Native	15.5	10.7	1.46
Mochi	Fukui	Native	14.1	9.7	1.46
Mizukuchi ine	Yamanashi	Native	14.8	10.1	1.48
Takayama mochi	Toyama	Native	15.2	9.9	1.53



**Fig. 1.** Frequency distributions of 29 japonica varieties.

Uppermost: the number of large vascular bundles(Vb), Middle: the number of primary rachis branches(Rb) and Bottom: the ratio of Vb to Rb(V/R ratio) Open and shaded histograms refer to the improved and native varieties, respectively.

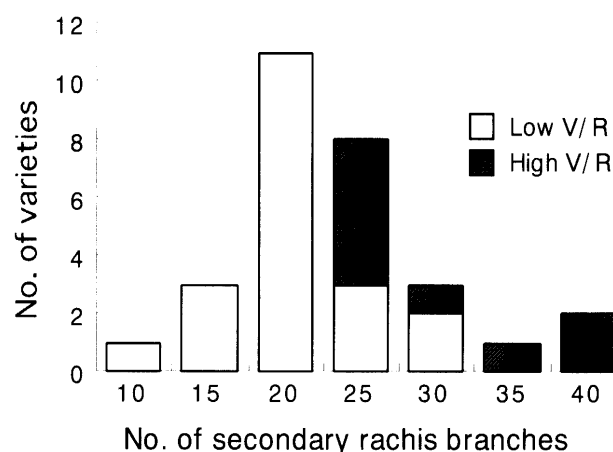
**Table 2.** Difference in agronomic traits between the varietal groups with high ( $> 1.2$ ) and low ( $\leq 1.2$ ) V/R ratio

Trait	Variety		High V/R - Low V/R
	Low V/R ratio	High V/R ratio	
Heading date	Aug.1	July 31	- 0.5
Culm length	84.9	93.8	8.9*
No. of panicle	15.1	11.1	- 4.0***
No. of vascular bundles	10.7	15.1	4.4***
No. of rachis branches			
Primary branch	10.3	10.8	0.5
Secondary branch	18.3	26.9	8.6***
No. of spikelets/ panicle	110.0	142.1	32.1*
Primary branch	58.9	57.6	- 1.3
Secondary branch	51.1	84.5	33.4***
Seed fertility(%)			
Primary- branch grain	95.4	92.7	- 2.7**
Secondary- branch grain	92.9	87.6	- 5.3*
No. of grains			
Primary branch	56.2	53.3	- 2.9
Secondary branch	47.3	72.3	25.0***
Grain weight(mg)			
Primary- branch grain	25.5	26.3	0.8
Secondary- branch grain	21.7	21.7	0.0
Grain weight/ panicle(g)	2.1	2.7	0.6***
Grain weight/ plant(g)	29.0	26.0	- 3.0*

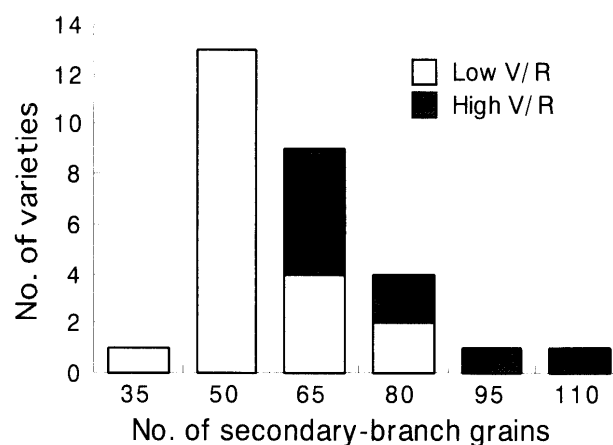
\*, \*\* and \*\*\* indicate the significant differences at the 5, 1 and 0.1% probability levels by analysis of variance, respectively.

の差の有無を検討した。その結果を Table 2 に示す。まず、出穂日は低比群の平均が8月1日、高比群が7月31日とほとんど同じであった。したがって、登熟期間の環境要因は両群間で大きな違いはないとみなされた。稈長は、低比群の84.9cmに対して高比群が93.8cmと5%水準で有意に高かった。逆に、穂数は低比群が15.1本で高比群より4本多く、その差は0.1%水準で有意であった。

大維管束数は低比群10.7本に対して高比群が15.1本と有意に多かったが、一次枝梗数では両群間に差は認められなかった。したがって、低比群、高比群の差異は主として大維管束数の差に依存しているといえる。一方、二次枝梗数は Fig. 2 にも示されるように2群間の差異が明らかで、低比群の18.3本に対して高比群は26.9本と多く、その差8.6本は0.1%水準で有意であった。30本以上の二次枝梗を持つ3品種は、いずれも中国の在来品種であった。1穂穎花数は低比群が110、高比群が142.1と有意な差がみられたが、これは二次枝梗上の穎花数の違いによるもので、一次枝梗上の穎花数はほぼ同じであった。これら一次、二次枝梗上の種子稔性をみると、一次枝梗では低比群の方が2.7%高く、1%水準で有意、二次枝梗では低比群が5.3%高く、5%水準で有意であった。穎花数および種子稔性の結果から、一次枝梗および二次枝梗上の

**Fig. 2.** Frequency distribution of secondary rachis branch number in 29 japonica varieties.

Open and shaded histograms refer to the variety with low ( $\leq 1.2$ ) and high ( $> 1.2$ ) V/R ratio, respectively.

**Fig. 3.** Frequency distribution of the number of secondary-branch grains in 29 japonica varieties.

Open and shaded histograms refer to the variety with low ( $\leq 1.2$ ) and high ( $> 1.2$ ) V/R ratio, respectively.

穂実粒数は低比群でそれぞれ56.2および47.3、高比群では53.3および72.3であり、Fig. 3にも示したように二次枝梗上粒数について2群間の差が顕著であった。高比群の中では中国の在来品種「Sheng 86 yu 20」および「Kunkeng 4」の二次枝梗上粒数が、それぞれ103.1および88.8と特に多かった。

一次および二次枝梗別に穂実粒重をみると、低比群の一次枝梗上粒の一粒重は25.5mgであり高比群の26.3mgと有意な差はなかった。また、二次枝梗上粒については2群とも21.7mgと同じであった。しかし、1穂粒重は低比群が2.1g、高比群が2.7gと0.1%水準で有意に後者が大であった。一次および二次枝梗上の穂実粒重ではいずれも有意差はなかったことから、1穂粒重の2群間の差は大部分が1穂粒数、特に二次枝梗上粒数の差異に基づくものと推察される。一方、1株粒重については低比群が高比群よりも3g重く、その差は5%水準で有意であった。1穂粒重では高比群が大きかったにもかかわらず、1株粒重では低比群が大きくなったのは低比群で穂数の多いためと推定された。

## 考察

本研究では、穂首維管束系と収量およびその関連形質との関係を調べるために温帯日本型の29品種が供試されたが、これらは維管束比が1.2以下の低比群20品種と1.3以上の高比群9品種に分けられた。高比群には、中国の在来3品種、日本在来4品種および育成1品種(マンゲツモチ)が含まれていた。「マンゲツモチ」はその育成系譜上に中国在来品種「杜稻」を有しており(伊藤ら1964)、これが維管束比を高めた可能性も考えられる。Fukuyama and Takayama(1995)は日本の在来・改良204品種の維管束比を調査したが、1.2~1.4を示す品種はわずかに8に過ぎず、頻度分布も連続的であった。また、笹原ら(1997)は日本在来品種132品種について維管束比を調査したが、日本型で1.4を越えるものは8品種のみであった。本実験で、29品種が維管束比の高低により2群に分かれた理由としては、供試品種数が少なかったこと、中国の在来品種を含むこと、維管束比が環境条件の影響を受けたことなどが考えられるが、温帯日本型内で維管束比の分化があるかどうかについては、さらに検討する必要がある。

日本型品種の穂首節間および穂軸内の維管束走向については、猪ノ坂(1958)、川原ら(1968)により詳細に調査され、穂軸の大維管束は各一次枝梗原基の基部に1つずつ分化し、一次枝梗中を向頂的に発達すると同時に穂軸内を向基的に伸長し、穂軸節間の維管束と連絡する。したがって、この場合は維管束比が原則として1となる。最近、福嶋・秋田(1997)は、維管束比が2のインド型品種「IR36」と1の日本型品種「むさしこがね」の維管束走向を観察した結果、穂首大維管束には一次枝梗由来の大型のもの(Vp)と一次枝梗基部の二次枝梗由来の小型のもの(Vs)とがあり、日本型品種では通常Vsはみられず、その結果維管束比はほぼ1となるのに対して、インド型品種では上位の一次枝梗からは1本のVp、中~下位の一次枝梗からは1本のVpの他に2本のVsが穂軸中に入り、維管束比が高くなることを明らかにした。本実験で用いた高比群の品種の維管束走向は未確認であるが、インド型のようにVsの存在によって維管束比が高くなったとも考えられる。

高比群と低比群で1穂穎花数を比較したところ、一次枝梗上では差がなかったが二次枝梗上の穎花は高比群で有意に多かった。武岡(1977)によれば、一穂穎花数の決定に大きな影響を与える穂首分化期から穎花分化始期は、穂首節間大維管束が止葉と一次枝梗とを連絡する時期に当たり、幼穂の発育が穂首節間の維管束形成と深く関連していることを示唆している。高比群の品種の一次枝梗に上述のVsが連絡しているとすれば、退化しやすい二次枝梗を維持し、二次枝梗あたりの穎花数も多く分化できる能力があると考えられる。さらに、高比群・低比群の間で二次枝梗上穎花の稔性については若干の差があるもの

の、その初重については差が認められなかったことから、Vsは穎花の分化のみならず光合成産物の転流にも機能していると推測される。実際、1穂初重は高比群が有意に大きく、シンクサイズの増大とともに登熟も過剰な大維管束によって保証されていたと解釈された。しかしながら、一株初重についてみると高比群は低比群に比べて有意に小さかった。これは、本実験材料では、高比群の品種は低比群よりも穂数が少ないことによるものと推定された。高比群の品種は低比群に比べ長稈で穂数が少ない傾向がみられ、特に中国在来3品種「Kunkeng 4」「Sheng 86 yu 20」「China 459」は穂数がいずれも10本以下と少なく、長稈穂重型であった。したがって、穂重型、穂数型と維管束比との関係については、両者の品種数を増やして、さらに検討する必要がある。

穂数と一穂重は負の相関関係にあり、両者をともに増加させることは困難であるとされている。石原(1997)は今後の多収性品種の備えるべき性質の一つとして長稈少分け穂重型をあげており、また、小松ら(1984)は多収性外国稲10品種について調査し、1品種(IR36)は日本晴よりも穂数が多かったが、残りの品種は穂数が少なく一穂初数が極めて多い短稈少穂の穂重型品種であること、そしてこれらの品種の大部分が偏穂数型の日本晴よりも高収量であることを報告している。したがって、維管束比を高めることにより一穂粒数の増大を計るならば、仮に穂数が少なくても多収化に貢献できる可能性があると考えられる。日本品種の調査では高維管束比のものは極めて稀であること(Fukuyama and Takayama 1995 および笹原ら1997)から、維管束比を考慮して二次枝梗数を増加させるという選抜はこれまでほとんどなかったものと推察される。したがって、日本型品種、特に穂重型品種では高維管束比による1穂のシンクサイズの増大により収量性をさらに改良できる余地があると考えられる。

## 謝辞

本実験に用いた材料を提供していただいた農林水産省農業生物資源研究所および新潟県農業総合研究所に対し深く感謝いたします。

## 引用文献

- Evans, L.T., R.L. Dunstone, H.M. Rawson and R.F. Williams (1970) The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Aus. J. Biol. Sci.* 23: 743-752.
- 福嶋 陽・秋田重誠(1997) イネにおける穂軸の大維管束の走向と分化時期の品種間差異. *日作紀* 66: 24-28.
- Fukuyama, T. and T. Takayama (1995) Variations of the vascular bundle system in Asian rice cultivars. *Euphytica* 86: 227-231.

- , T., H. Sasahara and Y. Fukuta (1996) New characters for identification of Indica and Japonica rice. *Rice Genet. Newsl.* 13: 48–50.
- 林 把翠 (1976) 水稻の大維管束数と穂の形成に関する研究 第1報 稈の大維管束数と草型との関係. *日作紀* 45: 322–327.
- Housley, T.L. and D.M. Peterson (1982) Oat stem vascular size in relation to kernel number and weight. I. Controlled environment. *Crop Sci.* 22:259–263.
- 猪ノ坂正之 (1958) 水稻の第1次枝梗と上位葉との相互連絡について. *日作紀* 26: 197–198.
- 石原 邦 (1997) 1996年度日本作物学会シンポジウム [2] 1. 収量ポテンシャルを探る 作物の生理生態からみた多収性-水稻を例として. *農及園* 72: 555–560.
- 伊藤隆二・小野敏忠・榑淵欽也・谷口 晋・庭山 考・橋爪 厚・根岸節郎・中根 晃 (1964) 水稻新品種「マンゲツモチ」について. *農事試験場報告* 6: 1–8.
- 亀島雅史・松尾喜義・小松良行 (1987) 多収性外国稲の品種生態の解析 8. 超穂重型品種の穂首節間における大維管束数とその大きさ. *日作紀* 56(別2): 55–56.
- 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 (1968) 稲の形態形成に関する研究. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. *茨城大学農学部学報* 16: 7–41.
- 小松良行・金 忠男・松尾喜義・片山信浩・片岡考義 (1984) 多収性外国稲の品種生態. *四国農試報* 43: 1–37.
- Natrova, Z. and L. Natr (1993) Limitation of kernel yield by the size of conducting tissue in winter wheat varieties. *Field Crops Research* 31:121–130.
- Osada, A., Y. Ishizaki and S. Suzuki (1983) Difference in the number of days for ripening of grains between japonica and indica rice varieties. *Japan. J. Trop. Agr.* 27: 59–66.
- 笹原英樹・瀬戸陽江・福山利範 (1997) 日本在来水稻における維管束系の変異について. *育雑* 47(別2): 142.
- 笹原健夫・児玉憲一・上林美保子 (1982) 水稻の穂の構造と機能に関する研究 第4報 穂軸節位別二次枝梗初数のちがいによる穂型の分類. *日作紀* 51: 26–34.
- 佐藤洋一郎 (1991) アジア栽培稲のインド型 日本型品種群における初型の差異. *育雑* 41: 121–134.
- 武岡洋治 (1977) 水稻における穂首節間大維管束の分化発達と一次枝梗大維管束の連絡様式. *日作紀* 46: 58–66.

### Effects of vascular bundle system in a peduncle on the yield components of japonica rice (*Oryza sativa* L.) varieties.

Hideki Sasahara and Toshinori Fukuyama

Graduate School of Science and Technology, Niigata University, Niigata 950–2181, Japan.

The relationship between the vascular bundle system in a peduncle and the yield components was investigated using 29 temperate-japonica rice varieties, *Oryza sativa* L., which consisted of 22 Japanese and 7 Chinese improved and native varieties. Nine plants of each variety were cultivated in the field in 1998 with two replications. The number of large vascular bundles (Vb) in a peduncle differed significantly between the varieties ranging from 9.6 to 18.9. According to the ratio of the number of Vb to the number of primary rachis branches, V/R ratio, the 29 varieties were divided into 2 groups; those with high (>1.2) and low ( $\leq$ 1.2) V/R ratio. No difference was found in heading date between the varieties with high and low V/R ratio, but the culm length and panicle number were respectively, higher and lower in the varieties with a high V/R ratio than in those with a low V/R ratio. The varieties with a high V/R ratio

showed a larger number of spikelets and grains on the secondary rachis branches, but no difference was observed in the grain weight between the 2 groups. It was assumed that the excess of vascular bundles in the varieties with a high V/R ratio indicated that the secondary-branch spikelets had developed and well filled with photosynthetic products. The varieties with a high V/R ratio showed a heavier panicle weight, but lower grain weight per plant because of the lower number of panicles as compared with the varieties with a low V/R ratio. The significance of the vascular bundle system in breeding for a high yielding ability was discussed.

Key Words: V/R ratio, large vascular bundle in a peduncle, secondary-branch spikelet, yield component, grain filling.