

作物生理・細胞工学

水稻品種ササニシキとハバタキの収量、乾物生産とこれに関わる生理生態的性質の比較

浅沼俊輔・二戸奈央子・大川泰一郎・平沢正

(東京農工大学大学院農学府)

要旨：収量など複雑な量的形質の改良をめざして DNA マーカーを用いた育種を行う上では、改良しようとする形質やそれらの遺伝子座の機能を明確にしておくことが必要となる。本研究では、QTL 解析研究に用いられているインド型多収性水稻品種ハバタキが日本型品種ササニシキと比較して多収となる要因をソース能、いいかえると乾物生産能力の見地から解析した。ハバタキはササニシキと比較して収量は $60\sim120\text{ g m}^{-2}$ 高く、これは専ら高い収穫指数によっていた。ハバタキが高い収穫指数を示したことには出穂前に茎葉に蓄積され、出穂後に穂に転流される同化産物量の多さに加え、穂ばらみ期から登熟期に生産される同化産物の多さに関わっていた。ハバタキの同化産物生産量の多かった要因として上位葉で穂ばらみ期から登熟前期の午前における光合成速度（最大光合成速度）が高いことと、蒸散の大きくなる午後でも高い光合成速度を維持することがあげられた。ハバタキは総根長、根表面積のいずれもササニシキより大きく、根から葉までの水の通導抵抗が小さかったことから、高い吸水能力によってハバタキが午後でも高い光合成を維持することが推察された。今後の多収水稻育成においてハバタキのもつ高い最大光合成速度と吸水能力に関わる QTL を見出し、日本型品種に導入していくことが有効であることが示唆された。

キーワード：乾物生産、光合成、光合成の日中低下、根長、収穫指数、収量、水稻、水の通導抵抗。

ゲノム配列解読などにより重要な農業形質に関与する遺伝解析が最近大きく進展し（山本・矢野 2007, 矢野 2007）、多くの DNA マーカーも開発され、育種効率の大幅な向上が期待されている。収量など複雑な量的形質の改良をめざして DNA マーカーを作出し、これを育種に用いて十分な効果を発揮させるためには、改良しようとする形質や作出する DNA マーカーによって示される遺伝子座の機能を明確にしておくことが必要となる。

1989 年に農林水産省北陸農業試験場で育成されたインド型水稻品種ハバタキは、非主食用米目的の多収品種で、多くの地域での収量試験で増収が認められている（小林ら 1990）。従来の日本の栽培品種と遺伝的背景の大きく異なる多収性のハバタキに着目し、DNA マーカーを用いた育種研究の材料として、ササニシキの一部にハバタキの染色体断片を導入した染色体断片置換系統群（CSSLs）、あるいは両品種の戻し交配組み換え自殖系統群（BILs）などの量的形質遺伝子座（QTL）解析のための実験系統群が作出されている（平山ら 1999, Ando ら 2008, イネゲノムリソースセンター 2008）。そしてこれらの QTL 解析集団を用いて、収量の向上に関係する QTL の推定が行われ、すでにいくつか成果が報告されている。たとえば、Nagata ら（2002a, b）は、第 1, 6 染色体上にシンクサイズを増加する効果のある QTL を検出し、第 1, 4, 5, 7, 11, 12 染色体上に非構造炭水化物（NSC）蓄積を増加させる QTL を見出した。

また、第 1 染色体上には穎花数を増やす効果のある遺伝子座のあることが明らかとなり、遺伝子（*Gn1*）が単離され、この遺伝子はサイトカイニン分解に関わる遺伝子（*OsCKX2*）であることが明らかにされている（Ashikari ら 2005）。

ソース、シンクに着目した時には、ハバタキの多収要因はシンクサイズが大きいことにあると言われている（小林ら 1990）。しかし、収量を支える両輪の一つである、大きなシンクを支えるソース側の要因は明らかではない。そこで、本研究は、ササニシキ、ハバタキを用いた多収形質の QTL 解析のための基礎として、ソース能に着目してハバタキの多収要因を、収量、乾物生産とこれに関わる生理生態的性質の違いを明らかにすることによって検討した。

材料と方法

1. 栽培方法

ササニシキとハバタキを 2005 年、2006 年および 2007 年に東京農工大学農学部附属広域都市圏フィールドサイエンス教育研究センターの水田（多摩川沖積土壌）に生育させた。3 ヶ年の栽培条件はほぼ同様であったので、乾物生産と子実収量を比較した 2005 年と 2006 年を中心に栽培方法を記す。育苗箱に播種し、ビニルハウス内で育苗を行い 4 葉抽出期に移植した。2005 年の播種日、移植日はそれぞれ 4 月 28 日、5 月 26 日、2006 年の播種日、移植日はそれ

ぞれ4月27日, 5月18日であった。両年とも栽植密度は22.2株/m² (30×15 cm) で1株3本植え, 肥料はすべて基肥で堆肥約2 t/10 a, 化成肥料をN, P₂O₅, K₂O各成分で5, 13.6, 7.2 kg/10 a施用した(うちNの2/3は緩効性肥料(LP50:LP100 = 1:1)を用いた)。両年とも1反復約16 m²とし, 3反復の乱塊法で配置した。

2006年には1/2000 aワグネルポットに生育した水稻も用いた。ポットには水田土壌と畑土壌を1:1の割合で混合した土壌を詰め, 基肥として化成肥料(14-14-14)を7 g/ポット施用した。2006年の播種日, 移植日はそれぞれ6月10日, 7月1日であった。栽植密度は3株/ポット, 1株3本植えとし, 野外で湛水状態で生育させた。8月17日にNを成分で0.5 g/ポット追肥した。

2. 収量および乾物生産

圃場においては収量測定株の採取は2005年, 2006年はそれぞれ9月21日, 10月1日に行った。部分刈り収量の調査のため, 各反復から約1 m²を2~3箇所刈り取った。収量はササニシキは粒厚1.8 mm以上, ハバタキは粒厚1.6 mm以上の玄米を精玄米とし, 水分率14.5%での値とした。収穫指数は精玄米重(乾物)を地上部乾物重で割って求めた。収量構成要素と収穫期地上部乾物重の調査では, 各反復とも圃場約1 m²に生育するすべての株の穂数を測定し, 地上部乾物重の測定では, 各反復とも穂数の平均的な6株(2005年), あるいは8株(2006年)を選んで供し, 収量構成要素の測定では両年とも穂数の平均的な4株を供した。登熟歩合はササニシキは粒厚1.8 mm以上, ハバタキは粒厚1.6 mm以上の玄米数を株全体の粒数で割って求めた。

乾物重, 葉面積の測定は, 2006年5月30日, 7月26日(穂ばらみ期), 8月27日(登熟中期), 9月30日(収穫期)に行った。各反復とも圃場約1 m²の株の茎(穂)数をすべて測定し, 平均的茎数をもつ株6~8株を選んで採取した。うち3株については葉身, 茎, 穂に分け, 1株は全葉身の葉面積を自動面積計(AAM-9, 林電工社製)で測定し比葉面積を求め, 残り2株の葉面積を葉身重に比葉面積を乗じて算出した。乾物重は80℃で3日間以上通風乾燥して測定した。残りの株は根を切除した後, 全地上部乾物重を測定した。

またポットに生育する水稻の一部は株間の相互遮へいを減らすため, 出穂約3週間前に平均的茎数を示す1株を残して他の2株は刈り取って孤立個体とした。出穂期と出穂29日後の乾物重と葉面積を各品種とも4~6ポットずつ測定した。

3. 光合成速度と拡散伝導度

光合成速度は圃場において一日のうちで最大値を示す午前中の値(最大光合成速度)を2006年の穂ばらみ期と登熟中期に, そして光合成速度と拡散伝導度の日変化を2006年および2007年の出穂期から登熟期間中の晴天日に測定

した。葉の光合成速度および拡散伝導度はいずれも携帯用光合成蒸散測定装置(LI-6200, LI-COR社製)を用い, 閉鎖系で測定した。予め葉緑素計(SPAD-502, コニカミノルタセンシング社製)を用いて止葉の葉色値の平均的な主茎を選び, 最大光合成速度の測定には展開完了した上位3葉を, 日変化の測定には止葉を測定に供した。測定は同化箱内CO₂濃度が約370 μL L⁻¹に達した時に開始し, 8秒間の測定を連続して3回行い, その平均値を測定値とした。測定に用いた光は最大光合成速度の測定では光合成有効放射(PAR)が1200 μmol m⁻² s⁻¹以上の自然光あるいは人工光(San Ace 25, 林時計工業社製), 日変化の測定では1200 μmol m⁻² s⁻¹以上の自然光のみであった。拡散伝導度の日変化は光合成速度の日変化の測定結果を確認するため, 測定の簡便な拡散ポロメータ(LI-1600, LI-COR社製)を用いて光合成速度測定とは異なる日にも測定した。

4. 水の通導抵抗

蒸散している作物の根の吸水能力を表わす指標となる根から葉までの水の通導抵抗(R)は, Hirasawa and Ishihara (1991)にならって次のように測定した。すなわち, 湛水状態に生育している水稻の主茎の止葉を用い, 蒸散速度(T)をエアシール型の差込式同化箱にて着葉のまま測定した。蒸散速度が一定となった後, 言い換えると定常状態となった後, 葉の木部の水ポテンシャル(Ψ_{leaf})を測定し, 根から葉までの水の通導抵抗を次式によって算出した。

$$R = (\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}}) / T \quad (1)$$

土壌は湛水状態であるのでΨ_{soil} = 0とみなすことができる。したがって(1)式は

$$R = -\Psi_{\text{leaf}} / T \quad (2)$$

となる。

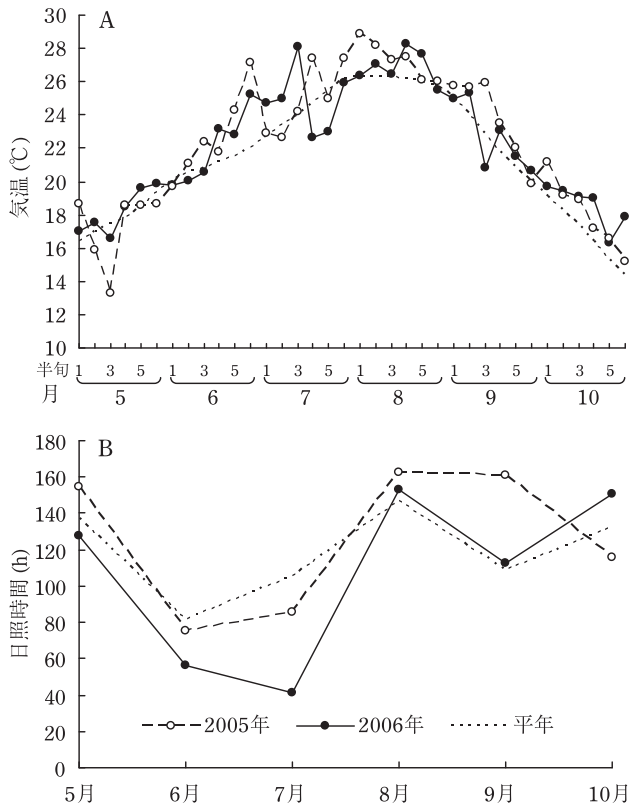
同化箱へ送り込む空気露点を10 ± 0.1℃, 流量を6.67 × 10⁻⁵ m³ s⁻¹とし, 同化箱に送り込む空気と同化箱から出てくる空気露点は露点計(MODEL 660, EG & G社製)で測定した。

葉の木部の水ポテンシャルは, プレッシャーチェンバー(6000, Soil Moisture Equipment社製)を用い以下のように測定した。すなわち, 蒸散速度の測定直後に, 葉身呼吸を吹き込み湿度を高くしたポリエチレン袋に入れ, 直ちに葉身基部で切断し, 内壁に湿った濾紙を貼り付けたチャンバーに入れ密閉した。チャンバーは圧縮空気を用いて0.003 MPa s⁻¹の速度で加圧した。

測定は圃場では2006年8月22日~27日, ポットでは2006年9月22日, 23日のいずれも登熟中期に行った。

5. 根量と葉面積の測定

根量は登熟中期に各品種6ポットのうち, ポット当たりの穂数が平均的な3ポットを選び, そのうち1ポットについて根長と根表面積を測定した。残りの2ポットについては根乾物重との比から根長および根表面積を算出した。ま



第1図 2005年および2006年の5月から10月の半月期別平均気温 (A) および月間日照時間 (B).
東京管区気象台 (府中市) によるデータ. 平年の値は30年間 (1971~2000) の月間平均値.

ず, ポットに生育する水稻の根をポットから取り出し, 根に付着している土壌を丁寧に水道水で洗い流した後, 根長と根の表面積を画像解析装置 (Win-Rhizo REG V 2004b, Regent 社製) を用いて測定した. また, 各ポットの葉身の面積を前述の面積計で測定した. 根の乾物重は80℃で3日間以上通風乾燥して測定した.

結 果

1. 気象条件と出穂日

気温は, 2005年は6月~10月は全体として平年より高く推移し, 特に6月下旬, 8月上旬, 9月上旬に高い期間

第1表 ササニシキとハバタキの地上部乾物重, 部分刈り収量と収穫指数の比較.

年次	品種	地上部乾物重 (g m ⁻²)	部分刈り収量 (g m ⁻²)	収穫指数 (%)
2005 年	ササニシキ	1474 ± 72	643 ± 23	36.8 ± 0.4
	ハバタキ	1534 ± 140	768 ± 23	42.7 ± 2.0
		N.S.	**	**
2006 年	ササニシキ	1538 ± 56	679 ± 12	33.3 ± 0.9
	ハバタキ	1492 ± 25	732 ± 32	38.5 ± 1.0
		N.S.	#	**

平均値 ± 標準偏差 (n=3). 地上部乾物重は収穫期の値. **, #, N.S. はそれぞれ1%水準で有意差があること, 10%水準で有意差があること, 有意差がないことを示す (t検定).

があった (第1図). 2006年は6月下旬~7月中旬に気温の高い期間があったが, その他の期間はほぼ平年並であった. 日照時間は2005年は6, 7, 8月はほぼ平年並であったが, 9月は平年を上回った. 2006年は6月と7月に平年を下回り, 特に7月は曇天が多く, 日照時間は平年の約半分であった. 8月と9月は平年並であった.

このような気象条件の下で, 出穂日は2005年はササニシキ8月3日, ハバタキ8月5日, 2006年はササニシキ8月5日, ハバタキ8月6日であった.

2. 収量および乾物生産

まず両品種の収量を比較すると, ハバタキがササニシキに比べ2005年は有意に大きく, 2006年は大きい傾向があり ($P = 0.053$), 両品種の差は60~120 g m⁻²であった (第1表). 両品種の収穫期地上部乾物重に違いは無かったので, ハバタキは収穫指数が大きいことによって高い収量を実現していたことになる. 収量の違いを収量構成要素からみると, 両年ともハバタキはササニシキより穂数, 千粒重は小さいが, 1穂穎花数がササニシキの約2.3倍 (2005年), 1.9倍 (2006年) と著しく大きく, このため単位面積当たり穎花数がササニシキの約1.6倍 (2005年), 1.4倍 (2006年) 大きいことによって収量が高かったことになる (第2表).

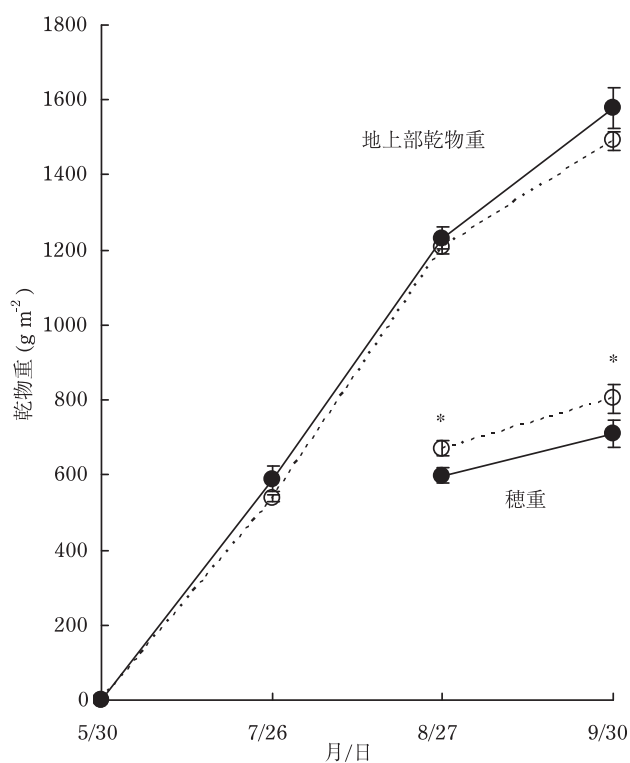
両品種の乾物重の推移を2006年に比較すると, 穂重は,

第2表 ササニシキとハバタキの収量構成要素の比較.

年次	品種	穂数 (株 ⁻¹)	1穂穎花数	穎花数 (10 ³ m ⁻²)	登熟歩合 (%)	千粒重 (g)
2005 年	ササニシキ	14.1 ± 0.2	94.3 ± 2.9	29.5 ± 0.9	92.8 ± 2.0	23.5 ± 0.0
	ハバタキ	9.7 ± 1.5	220.7 ± 31.5	46.6 ± 1.4	86.9 ± 2.0	19.0 ± 0.3
		**	**	***	*	***
2006 年	ササニシキ	15.2 ± 0.6	101.6 ± 4.0	34.2 ± 0.4	86.8 ± 1.3	22.9 ± 0.2
	ハバタキ	10.9 ± 0.5	190.8 ± 8.1	46.4 ± 4.0	88.3 ± 1.9	17.9 ± 0.5
		***	***	**	N.S.	***

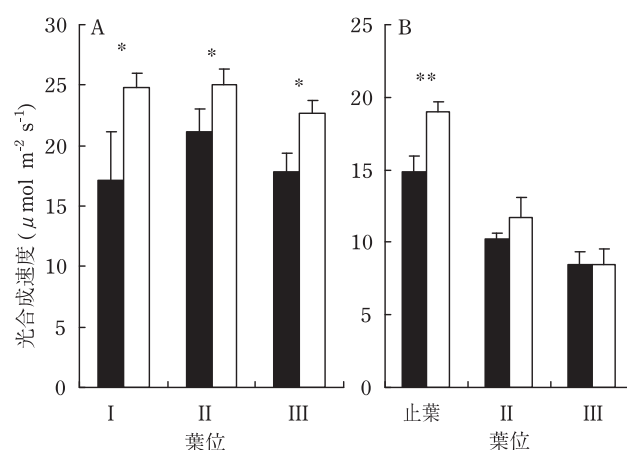
平均値 ± 標準偏差 (n=3). 千粒重は水分率14.5%の値. ***, ***, * はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す (t検定).

登熟中期の8月27日にはササニシキ 599 g m^{-2} に対しハバタキ 671 g m^{-2} とすでにハバタキの穂重が有意に大きく、この違いは収穫期まで維持された(第2図)。地上部乾物重はいずれの測定日においても有意差は認められなかった。しかし、穂重が急激に増加する穂ばらみ期の7月26日か

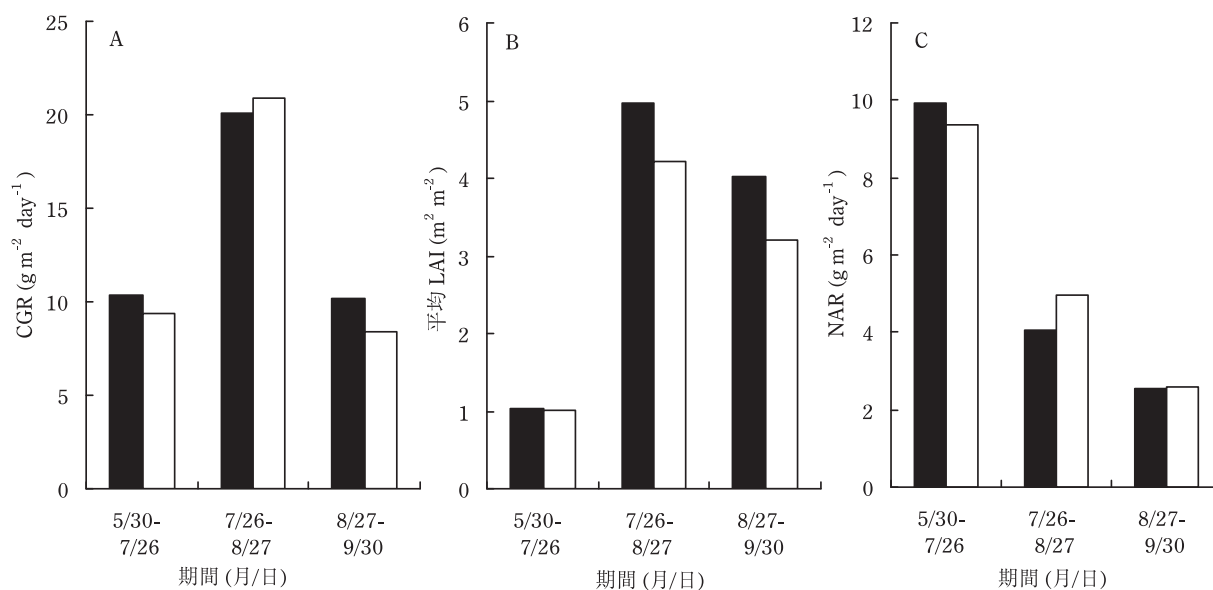


第2図 ササニシキとハバタキの地上部乾物重と穂重の推移(2006年)。
●はササニシキ, ○はハバタキを示す。図中の縦棒は標準偏差 ($n=3$) を示す。* は5%水準で有意差があることを示す (t検定)。

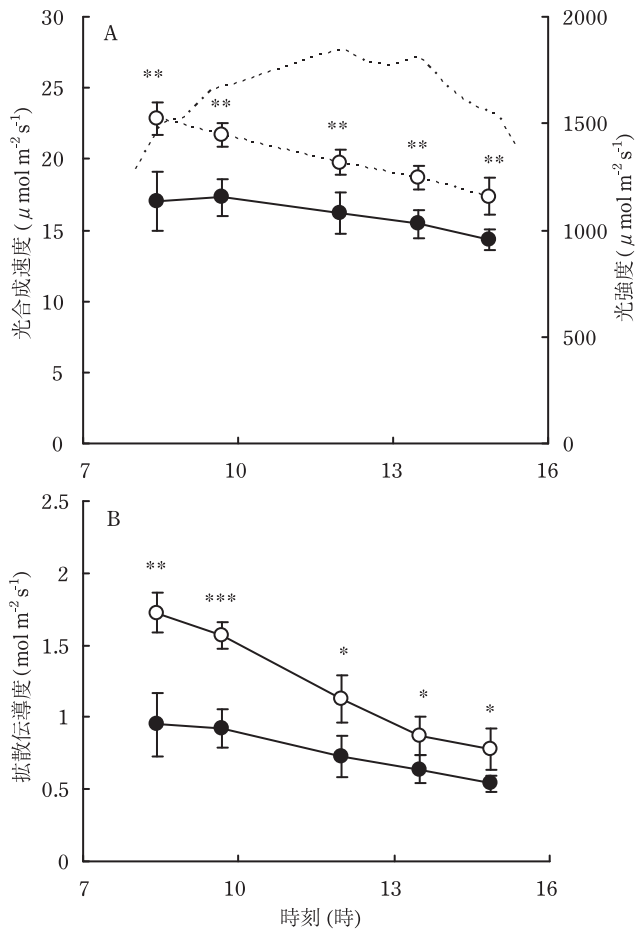
ら登熟中期の8月27日の期間に着目すると、乾物重は7月26日はハバタキがササニシキより小さい傾向があったが、8月27日には全く差がなくなり、個体群成長速度(CGR)はササニシキに比較してハバタキが約4%大きかった(第3図)。この期間の平均葉面積指数(平均 LAI)はササニシキに比べハバタキが小さかったが、純同化率(NAR)はハバタキが23%大きく、ハバタキはササニシキに比較して葉面積が小さいにも関わらずNARが大きいことによってCGRが大きくなることが分かった。そこで、NARが相違する要因を個葉光合成速度に着目して検討した。



第4図 圃場に生育するササニシキとハバタキの穂ばらみ期(A)と登熟中期(B)における葉位別光合成速度の比較(2006年)。
■はササニシキ, □はハバタキを示す。測定はいずれも午前8時30分~11時の間に測定した。A図のI, II, III葉はそれぞれ展開完了最上位葉, それより1葉下, 2葉下の葉を示す。B図のII, III葉はそれぞれ止葉より1葉下, 2葉下の葉を示す。図中の縦棒は標準偏差 ($n=3$) を示す。*, ** はそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示す (t検定)。



第3図 ササニシキとハバタキの個体群成長速度(CGR, A), 平均葉面積指数(平均 LAI, B), 純同化率(NAR, C)の比較(2006年)。
■はササニシキ, □はハバタキを示す。



第5図 圃場に生育するササニシキとハバタキの登熟中期における止葉の光合成速度 (A) と拡散伝導度 (B) の日変化 (2007年, 8月21日)。

●はササニシキ, ○はハバタキを示す。光強度 (···) は太陽光に対して垂直面における値。図中の縦棒は標準偏差 (n=4) を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す (t検定)。

第3表 圃場に生育するササニシキとハバタキの根から葉までの水の通導抵抗 (R) の比較 (2006年, 登熟中期)。

品種	蒸散速度 (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Ψ_{leaf} (MPa)	R (10 ⁶ MPa s m ⁻¹)
ササニシキ	3.81 ~ 10.46	-0.72 ~ -0.24	4.14 ± 0.24
ハバタキ	4.36 ~ 11.31	-0.74 ~ -0.19	3.31 ± 0.21*

Ψ_{leaf} は葉身本部の水ポテンシャルを表わす。蒸散速度と Ψ_{leaf} は R を求めた時のそれぞれの測定範囲を示す。R の値は平均値 ± 標準偏差 (n = 3)。* は品種間に5%水準で有意差があることを示す (t検定)。

3. 個葉の光合成速度

まず, 光合成速度が一日の間で最大値を示す午前の光合成速度を測定した (第4図)。その結果, 穂ばらみ期ではすべての葉でハバタキがササニシキに比較して有意に大きかった。登熟中期では光合成速度が老化によって大きく低下した II, III 葉では両品種に有意差は無かったが, 止葉ではハバタキはササニシキに比較して有意に大きい値を維持していた。

つぎに, 晴天日において両品種の光合成速度並びに拡散伝導度の日変化を登熟中期に測定した (第5図)。その結果, ハバタキはササニシキに比べ光合成速度が午前中に大きく, 蒸散の盛んな午後でも高い光合成速度を維持していることが認められた (第5図A)。光合成速度と密接な関係のある拡散伝導度は, ハバタキでは日中の低下が大きかったが, ササニシキに比較すると一日を通じて大きな値を維持していた (第5図B)。このようなハバタキがササニシキに比較して拡散伝導度, 光合成速度が一日を通じて大きく維持していることは, 出穂期から登熟期間を通じて認められた (図表略)。

4. 水の通導抵抗と根量

蒸散の盛んな晴天日の日中でも高い拡散伝導度を維持することができることに関わる要因として, 根から葉までの水の通導抵抗 (以下, 水の通導抵抗) が小さいことが考えられる。圃場に生育する水稻の登熟中期における水の通導抵抗は, ササニシキ 4.14×10^6 MPa s m⁻¹ に対しハバタキ 3.31×10^6 MPa s m⁻¹ とハバタキがササニシキより有意に小さかった (第3表)。このような水の通導抵抗の品種間の相違は登熟期間を通じて認められた (図表略)。

両品種の間で水の通導抵抗の相違する要因を検討するため, 1/2000 a ポットに生育する水稻を用いて, 登熟期に根の吸水能力に大きく影響する根長と根の表面積を両品種で比較した (第4表)。ポットに生育した水稻でも水の通導抵抗に圃場と同様な品種間差が見られ, ハバタキはササニシキに比較して水の通導抵抗が有意に小さいことが認められた。根長および根表面積のいずれもハバタキはササニシキのそれぞれ約1.2倍, 約1.3倍と有意に大きかった。ハバタキはササニシキに比較して葉面積は小さいので, 根長 / 葉面積, 根表面積 / 葉面積は, ハバタキはササニシキに比べ一層大きくなった (第4表)。

第4表 ポットに生育するササニシキとハバタキの葉面積, 根量および根から葉までの水の通導抵抗 (R) の比較 (2006年, 登熟中期)。

品種	葉面積 (m ² /株)	根長 (km/株)	根表面積 (m ² /株)	根長/葉面積 (m cm ⁻²)	根表面積/葉面積 (m ² m ⁻²)	R (10 ⁶ MPa s m ⁻¹)
ササニシキ	0.151 ± 0.016	1.44 ± 0.09	1.36 ± 0.08	0.96 ± 0.14	9.12 ± 1.36	7.78 ± 2.53
ハバタキ	0.125 ± 0.003	1.70 ± 0.08	1.74 ± 0.08	1.36 ± 0.04	13.94 ± 0.37	4.96 ± 0.87
	*	*	**	**	**	*

平均値 ± 標準偏差 (n=6)。*, ** はそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示す (t検定)。

考 察

ハバタキの収量は2005年と2006年の両年ともササニシキに比較して $60\sim 120\text{ g m}^{-2}$ 多くなった。ハバタキの高い収量を収量構成要素からみるとハバタキはササニシキに比較して1穂穎花数が著しく大きく、単位面積当たり穎花数が大きくなることによって千粒重が小さくても収量が大きくなった(第1表、第2表)。収穫期地上部乾物重には両品種の間で違いがなく、収穫指数はハバタキが明らかに高かったことから、ハバタキの収量の大きい要因は専ら高い収穫指数によっていた(第1表)。そこでまず、収穫指数の高い要因について検討する。

子実に蓄積される炭水化物は、出穂前に稈や葉鞘に蓄積され、出穂後に穂へ転流される「出穂前の蓄積分」と、出穂後の光合成によって作られる「出穂後の同化分」に由来し、これらが大きくなると収穫指数は増加する。まず出穂前の貯蔵蓄積炭水化物に着目すると、出穂期における稈や葉鞘に蓄積された非構造性炭水化物(NSC)量はハバタキがササニシキに比べ大きいことが示されており(Nagataら2002b)、「出穂前の蓄積分」の多さが高い収穫指数の一要因であることが推察される。一方、「出穂後の同化分」は一般に収量の60%~80%を生産するとされる(村山ら1955, 松島・和田1958, Vergaraら1964, Cockら1972, 斎藤ら1991)。出穂直前の穂ばらみ期の7月26日の地上部乾物重は、ハバタキがササニシキより小さかったが、穂ばらみ期から登熟中期のCGRがハバタキが大きく、その結果8月27日には両品種の間に乾物重の違いはなくなった(第2図)。7月26日~8月27日の地上部乾物増加量はササニシキ 642 g m^{-2} 、ハバタキ 670 g m^{-2} とハバタキが約 30 g m^{-2} 大きかった。以上の結果は「出穂後の同化分」が大きいこともハバタキの高い収穫指数をもたらしていたことを示している。

そこで次に、登熟前期のCGRが高い要因を解析した。その結果、ハバタキはササニシキに比較して平均LAIが15%小さかったが、NARは23%高く、ハバタキはLAIが小さいにも関わらず、NARが大きいことによって高いCGRをもたらしていたことがわかった(第3図)。

NARには受光態勢、個体群内への CO_2 拡散などに関わる個体群構造、個体群を構成する各葉身の光合成速度に関わる。個体群構造による影響を除くため、1/2000 aポットに孤立個体で生育させてもハバタキのNARはササニシキに比較して大きいことに変わりはない(図表略)。このことはハバタキのNARが高かったことには個葉光合成速度が高いことが関与していることを示すものである。

そこでつぎに個葉光合成速度について検討する。水稻は晴天日の日中に気孔閉鎖により光合成速度が低下する(石原・斎藤1987)。午前中の最大光合成速度(最大光合成速度)が大きいこととともに、蒸散の大きくなる日中に光合成速度を大きく維持することが、高い乾物生産のために重

要である。そこで個葉光合成速度を一日の間で光合成速度が最大値を示す午前の値と晴天日の午後に着目して比較する。まず最大光合成速度を比較すると、ハバタキはササニシキに比べ穂ばらみ期ではI~III葉が、登熟中期でも止葉において光合成速度が高かった(第4図)。次に一日を通じての光合成速度を晴天日に比較すると、光合成速度は両品種とも午後には低下したが、ハバタキがササニシキに比較して一日を通じて高い光合成速度を維持することが登熟期間を通じて認められた(第5図)。以上のことからハバタキはササニシキに比較して、光合成速度は午前から午後まで一日を通じて高いことが穂ばらみ期から登熟中期までの期間のNARを高く維持することに関わっているものと推察された。

次に、ハバタキの午前の光合成速度が高いことについて考える。葉の窒素含量は光合成速度に大きな影響を及ぼすので、可能性の一つとしてハバタキの葉の窒素含量が高いことが考えられる。併せて、タカナリと他の品種の光合成速度の違いにみられるように(小澤ら2005)、葉の窒素含量が等しくても気孔伝導度が大きいことによって光合成速度が大きくなる可能性が考えられる。この点については現在検討を進めている。午前の最大光合成速度の違いは登熟中期のII, III葉に見られるように登熟が進むと認められなくなり、止葉でも登熟後期になると両品種に相違が認められなくなった(図表略)。これらのことは、老化過程における葉の光合成速度の低下程度に着目すると、ハバタキにはササニシキに勝る特徴は認められないことを示すものである。

一方、日中の蒸散速度の大きい条件で光合成速度を高く維持することには、根から葉までの吸水を含む水の輸送能力に関わる。根から葉までの水の通導抵抗はハバタキで有意に小さく、ハバタキは吸水能力が高いことが明らかとなった(第3表)。水の通導抵抗の違いは専ら根の水の通導抵抗の相違によって起こる(Hirasawa and Ishihara 1991)。根の吸水能力は、根長、根表面積等で表わされる根量と、根の単位表面積あたりの水伝導度の二つに分けて考えられる(平沢2001)。さらに地上部への水供給には根表面積(根量)/葉面積比も関わる。この値がハバタキで大きかったことは(第4表)、吸水面積/蒸散面積比もハバタキが大きいことを意味している。このことが本研究で測定した水の通導抵抗がハバタキで小さいことと密接に関わっているものと考えられる。注目すべきは、根長、根表面積のいずれもハバタキが大きく、水の通導抵抗には絶対的根量の多さが明らかに関わっていることである。このことは根量に関わるハバタキの形質を他の品種に導入すれば根の絶対量を増加させる可能性を示すものである(第4表)。なお、根の単位表面積あたりの水伝導度については根の形態(Miyamotoら2001)あるいはアクアポリンなど細胞の膜の水透過性に関わる性質が関与すると考えられるが、両品種に相違があるのかどうかは今後検討していきたいと考えて

いる。

以上の結果に基づいてハバタキの特徴をソースに着目して整理すると、穂ばらみ期から登熟中期の最大光合成速度が大きいこと、および吸水能力が大きいことによって午後でも高い光合成速度を維持していることがあげられる。インド型品種ハバタキのこのような形質に関わる QTL を見出し、日本型の品種に導入することによって、日本型品種の乾物生産、ひいては収量を高めることが出来る可能性がある。一方ハバタキは個葉光合成速度が高いにも関わらず、LAI が小さいために穂ばらみ期から登熟前期の乾物生産に及ぼす光合成速度が高いことの影響が小さくなっていた。日本型品種の LAI の大きい特性をハバタキに導入することができれば、他用途利用水稻としてのハバタキの乾物生産ひいては収量を一層高めることが出来る可能性がある。

引用文献

- Ando, T., Yamamoto, T. Shimizu, X.F. Ma, A. Shomura, Y. Takeuchi, S.Y. Lin and M. Yano 2008. Genetic dissection and pyramiding of quantitative traits for panicle architecture by chromosomal segment substitution lines in rice. *Theor. Appl. Genet.* 116 : 881 – 890.
- Ashikari, M., H. Sakakibara, S. Lin, T. Yamamoto, T. Takashi, A. Nishimura, E. R. Angeles, Q. Qian, H. Kitano and M. Matsuoka 2005. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309 : 741 – 745.
- Cock, J.H. and S. Yoshida 1972. Accumulation of ^{14}C -labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 41 : 226 – 234.
- Hirasawa, T. and K. Ishihara 1991. On resistance to water transport in crop plants for estimating water uptake ability under intense transpiration. *Jpn. J. Crop Sci.* 60 : 174 – 183.
- 平沢正 2001. 植物の体内水分調節と水輸送. *日作紀* 70 : 477 – 488.
- 平山敏枝・清水博之・林少揚・矢野昌裕 1999. 水稻品種ササニシキとハバタキの BC_2F_4 系統群の作出と RFLP 連鎖地図作成. *育種学研究* 1(別2) : 148.
- イネゲノムリソースセンター 2008. 研究材料の種類. <http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/stock.html>. (2008/2/1閲覧).
- 石原邦・齊藤邦行 1987. 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. *日作紀* 56 : 8 – 17.
- 小林陽・古賀義昭・内山田博士・堀内久満・三浦清之・奥野員敏・藤田米一・上原泰樹・石坂昇助・中川原捷洋・山田利昭 1990. 水稻新品種「ハバタキ」の育成. *北陸農試報* 32 : 65 – 84.
- 松島省三・和田源七 1958. 水稻収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. XLVIII. 水稻登熟機構の研究(9). 出穂前貯蔵炭水化物・出穂後蓄積炭水化物及び出穂時窒素含量が水稻の登熟歩合並びに収量に及ぼす影響. *日作紀* 27 : 201 – 203.
- Miyamoto, N., E. Steudle, T. Hirasawa and R. Lafitte 2001. Hydraulic conductivity of rice roots. *J. Exp. Bot.* 52 : 1835 – 1846.
- 村山登・吉野実・大島正男・塚原貞雄・川原崎裕司 1955. 水稻の生育に伴う炭水化物の集積過程に関する研究. *農技研報* B4 : 123 – 166.
- Nagata, K., Y. Fukuta, H. Shimizu, T. Yagi and T. Terao 2002a. Quantitative trait loci for sink size and ripening traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Breed. Sci.* 52 : 259 – 273.
- Nagata, K., H. Shimizu and T. Terao 2002b. Quantitative trait loci for nonstructural carbohydrate accumulation in leaf sheaths and culms of rice (*Oryza sativa* L.) and their effects on grain filling. *Breed. Sci.* 52 : 275 – 283.
- 小澤智美・大川泰一郎・平沢正 2005. 水稻の個葉光合成速度の品種間差に関わる要因の解析－葉の窒素含量および Rubisco 含量に着目して－. *日作紀* 74(別1) : 100 – 101.
- 斎藤邦行・柏木伸哉・木下孝宏・石原邦 1991. 水稻多収性品種の乾物生産特性の解析. 第4報 穂への同化産物の分配. *日作紀* 60 : 255 – 263.
- Vergara, B.S., R. Lilis and A. Tanaka 1964. Relationship between length of growing period and yield of rice plants under a limited nitrogen supply. *Soil Sci. Plant Nutr.* 10 : 59 – 65.
- 山本敏央・矢野昌裕 2007. 遺伝子情報にもとづくイネのゲノム育種への展開. *科学* 77 : 607 – 613.
- 矢野昌裕 2007. イネ量の形質に関する分子遺伝学的研究およびその育種の展開. *育種学研究* 9 : 135 – 140.

Yield, Dry Matter Production and Ecophysiological Characteristics of Rice Cultivar, Habataki Compared with cv. Sasanishiki : Shunsuke ASANUMA, Naoko NITO, Taiichiro OKAWA and Tadashi HIRASAWA (*Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183-8509, Japan*)

Abstract : In the marker-assisted selection for breeding high-yielding rice, the target traits need to be identified and characterized. Habataki, identified as an indica type and high-yielding cultivar, has been employed in the research for analyzing quantitative trait loci (QTL). In this study, we investigated ecophysiological characteristics contributing to the high grain yield of Habataki compared with Sasanishiki (japonica type). Grain yield was $60\sim 120\text{ g m}^{-2}$ higher in Habataki than in Sasanishiki due to a significantly higher harvest index. Habataki showed a higher crop growth rate (CGR) during the period from the booting to the early ripening stages, which might contribute in part to the higher harvest index in Habataki. Habataki had a higher photosynthetic rate in the morning and maintained a higher rate in midday and afternoon, which might be attributed to the higher CGR during early ripening. Habataki had longer roots with larger surface area and, therefore, lower resistance to water transport from root to leaf than Sasanishiki, which might be attributed to the maintenance of higher photosynthetic rate until afternoon. It would be useful for improving grain yield to identify the QTL related to the high photosynthetic rate and water transport capacity of Habataki, and introduce it into the japonica-type rice.

Key words : Dry matter production, Harvest index, Midday reduction of photosynthesis, Paddy rice, Photosynthesis, Resistance to water transport, Root length, Yield.