

コムギの一穂粒数の決定に関する発育形態学的研究

豊 田 正 範

目次

緒 言 1

第 1 章 幼穂形成過程の走査型電子顕微鏡観察 5

第 2 章 小穂数および小花数の決定過程のモデリング 22

第 3 章 一穂粒数の変異に関わる要因の解析 41

第 4 章 小穂の位置別着粒数の変異に関わる要因の解析 65

総合考察 84

要 旨 90

謝 辞 95

引用文献 96

緒 言

日本の平成 15 年産のコムギ生産量は 85 万 5200 トンであるが、これは日本のコムギ総需要量である約 630 万トンの約 14%に過ぎず、そのほとんどを輸入に依存している状況である。コムギの自給率の向上が求められている現在、西日本のコムギ産地では、栽培面積の拡大と共に、収量の増加が大きな課題となっている。しかし、西日本の暖地・温暖地におけるコムギ栽培では播種適期である 1 1 月頃に降雨に見舞われることが多く、そのため播種がしばしば 1 2 月以降にずれ込むことも多い。天候に左右される作期によって収量が変動することは、コムギの安定供給という面で大きな障害である。また、これらの地域では水稻作との作業競合や、コムギの収穫期における梅雨を回避するため、早生化が重要な育種目標になっている（藤田 1997、田谷 1993）。しかし、早生化によって生育時期が短縮されることに伴って収量が低下することも同時に懸念されている。実際、コムギの早生品種の収量は低いレベルにあり、一穂小穂数が少ないことによる一穂粒数の減少が低収の原因であることが指摘されている（田谷 1993）。したがって、西日本のコムギ産地においては、播種期の変動に伴う収量の不安定性をいかに安定化させるか、早生化とそれに伴う低収量というジレンマをいかに克服していくかという大きな課題を抱えている。

作期の変動に伴う収量の不安定性や早生化に伴う低収量という課題を解決していくためには、迂遠なようでも、収量の形成過程の詳細を理解しておくことが必要と考えている。コムギの収量形成を解析する場合のアプローチとしては、乾物生産とその分配特性に着目する物質生産学的もしくは作物生理学的な視点と、収量を収量構成要素に分解した上で各構成要素の決定過程および収量に対する寄与を検討する発育形態的な視点の、主に二つの立場がある（Frederick and Bauer 1999、白岩 2003、Slafer ら 1999）。これまで国内で行われたコムギの収量形成に関する研究を振り返ると、乾物生産とその分配特性に関しては古くから研究が活発に行われてきた（高ら 1978、高・玖村 1973、1975、1978、清水・津

野 1957、高橋ら 1988a、1988b、1989、田谷 1993)。一方、収量構成要素に関する研究は、穂数あるいは分けつに集中しており（中條ら 1989、1990、Fujita ら 2000、福嶋ら 2001b、片山 1951、李ら 1993、李・山崎 1993、1994a、1994b、佐藤ら 1993）、小穂数や一穂粒数の決定に関しては最近までほとんど研究が行われてこなかった（福嶋ら 2001a、Itoh ら 1998a、1998b）。したがって、収量の形成過程を詳しく理解していく上では、国内における研究が立ち後れている一穂粒数の決定に関する問題について検討する必要がある。ここでいう一穂粒数とは、最終的に子実を实らせた小花数のことである。そのため、一穂全体における小花という器官の数の推移が前提となるため、小花に関する発育形態学的な研究が基礎となる。そこで、播種から成熟までにおける一穂粒数の決定過程に関する既往の知見を整理しておく。

圃場に播種されたコムギの種子が吸水して生長を開始すると、茎頂では葉原基の形成が再開する。コムギの種子中には通常 3~4 枚の葉原基が既に分化しているため（Baker and Gallagher 1983a、末次 1954、Williams 1975）、出芽時の葉原基数はおおよそ 5 枚である。一つの葉原基が分化してから次の葉原基が分化するまでの間隔は葉間期（Plastochrone）と呼ばれるが（森田 2001、Wilhelm and McMaster 1995）、通常は葉位に係わらずほぼ一定である（Baker and Gallagher 1983b、Delecolle ら 1989）。やがて春化と日長の影響を受けて、栄養相から生殖相への生育相の転換が起こり、小穂の形成が開始される。小穂は穂軸に沿って左右交互に互生するが、先端部の小穂はそのひとつ下の小穂に対して 1/4 の開度で着生する（Bonnett 1966）。先端の小穂が分化した時点が頂端小穂分化期であり、この時点で一穂全体の小穂数が確定する。頂端小穂分化期の数日前から、穂の中央部やや基部側の小穂において小花原基の分化が開始し、そこから穂の先端側および基部側の小穂に向かって小花の分化が順次、進行していく（稲村ら 1955）。このため、小穂と小花、および小花を構成する雄蕊や雌蕊等の花器器官の分化は部分的にオーバーラップしながら進行する（McMaster 1997）。

小花は各小穂の基部から向頂的に分化する。小穂あたりの分化小花数は直線的に増加した後、次第に緩やかになり最大数に達することが、一部の特定の小穂について報告されている (Kirby 1988)。一穂全体における小花の分化数は、止葉が完全に抽出する頃に最大数に達するとされているが (Baker and Gallagher 1983b, Kirby 1988)、この頃、各小穂では下位の数個の小花を除いて、大部分の小花は途中で発育を停止している。このため、開花期において受精可能な小花、すなわち、内穎、外穎、雌蕊、雄蕊の花器の形成が認められる小花の数は、全分化小花の半分以上となることもある (Yu ら 1988)。開花可能な小花は、開花、受精を経て成熟期に子実を形成するが、その中には不稔、子実の発育停止、脱粒等による数の減少が含まれるため、最終的な一穂粒数はさらに少なくなる。

以上のように、小穂は比較的大型で、幼穂形成の前半において有限型の分化をするため、定量的に取り扱いやすく、ある程度検討が進んでいる。一方、一穂粒数の場合は、前提となる小花の形成が穂の中での位置によって時期的にずれており、しかも小穂の形成過程と部分的に重なりながら、無限型の分化を示すという特徴がある。また、最終的に稔実する粒数を取り扱うためには、分化しても開花しない小花や、開花しても稔実しない小花も含めて検討する必要がある。そのため、一穂あたりの全分化小花数を定量的に取り扱うことは、これまであまり行われてこなかった。

そこで、本研究においては、西日本の暖地・温暖地におけるコムギ栽培を想定して、安定的に収量を向上させていくための一つのアプローチとして、研究が相対的に立ち後れている一穂粒数の決定に着目し、現状における問題点をより深く理解するとともに、これを栽培的・育種的に改善していくための基礎的知見を得ることを目的に、定量的な検討を行った。

まず第1章においては、本研究の前提として幼穂の形成過程を走査型電子顕微鏡を中心にして詳細に観察した。その結果、一穂全体におけるすべての小花を追跡して定量的な取り扱いができるようになった。第2章では、第1章における詳細な形態観察をもとに、一

穂あたりの分化小花数の決定に関与する葉・小穂、および小花の分化数の決定過程を、モデルを利用しながら定量的に検討し、分化速度と分化期間の2つの要因の重要性を指摘した。このモデリングを利用して、第3章においては品種や栽培条件の違いによる一穂粒数の差について解析した。なお、以上の解析においては、一穂粒数を全体として取り扱うか、小穂あたりの平均の粒数を取り扱っている。そこで、さらに実態に即して検討するために、第4章では小穂の位置別に、小穂あたり粒数の変異を小花の分化開始時期と分化速度に着目して検討した。これらの結果を踏まえて、総合考察では一穂粒数を「分化最大数－退化数」としてとらえ、退化数に関する推察も含めて考察した。

第1章 幼穂形成過程の走査型電子顕微鏡観察

コムギの穂の形態とその形成過程については古くから研究されており (Percival 1921、Lersten 1987)、組織形成についても Barnard (1954) による詳細な報告がある。コムギの幼穂形成過程については、国内では稲村ら (1955) による基準が今日でも広く用いられているが、これは、末次 (1949、1954)、和田 (1936) による幼穂分化過程に関する観察に基づいて生育段階を整理するとともに、詳細な実体顕微鏡を用いた観察結果を加えたものである。海外では、Bonnett (1936、1966)、Fisher (1973) が幼穂の形成過程について報告し、また、Nerson ら (1980)、Gardner ら (1985) が走査型電子顕微鏡観察に基づいた生育段階の基準を提示しているほか、Andersen (1954)、George (1982)、Klepper ら (1983) による報告もある。

以上の研究によって、コムギの幼穂形成過程の概要についてはすでに明らかになっているが、ある特定の生育段階における幼穂の形態を明らかにすることに重点をおいた研究が多い。本研究では小穂や小花といった器官の分化数の決定過程を定量的に理解することが目的のひとつであり、そのためには各器官の分化期間を特定することが不可欠である。しかし、これまでの報告を再点検すると、葉の分化と小穂の分化との境界については、統一した基準が示されていない。

そこで本章では、本研究で供試する品種の幼穂形成過程を詳細に把握するために、幼穂の形成過程を稲村ら (1955) の生育段階の基準を利用しながら走査型電子顕微鏡で詳細に観察した。また、その結果を踏まえて、器官の分化数の決定過程を定量的に捉えるため必要な器官分化の基準や生育段階の境界時期について考察した。

材料と方法

1. 供試材料と栽培概要

供試したコムギ品種は、西日本の暖地・温暖地で栽培されるイワイノダイチ、さぬきの夢 2000 およびチクゴイズミの 3 品種である。イワイノダイチは九州農業試験場で育成されたコムギ品種で秋播性程度は IV (塔野岡 2000)、さぬきの夢 2000 は香川県農業試験場で育成された品種で秋播性程度は I~II (多田 2002)、チクゴイズミは九州農業試験場で育成された品種で秋播性程度は I~II (氏原ら 1995) である。これらの品種を 2001 年 11 月から 2002 年 5 月にかけて、香川大学農学部内の試験圃場 (畑地) において栽培した。播種期は早播き (11 月 2 日播種)、標準播き (11 月 20 日播種) および遅播き (12 月 5 日播種) の 3 播種期を設けた。播種様式はドリル播き状の条播とし、長さ 1.2m の播種溝を 20cm 間隔で配列した試験区において、1 列に 40 粒の種子を約 3cm 間隔で播種した。覆土後、除草剤のペンディメタリン (ゴーゴーサン乳剤 30、BASF) を土壌表面に散布した。基肥は化成肥料で N、 P_2O_5 、 K_2O をそれぞれ 6.0、4.8、6.0 kg/10a 施用した。追肥は節間伸長期に硫安で N を 2.0kg/10a 施用した。

2. 材料の採取と観察手順

出芽時から開花期の約 6 週間前まで、毎週 1 回の間隔でコムギを採取した。主茎の幼穂 (栄養相では茎頂) を含む部分を切り出し、ホルマリン : 酢酸 : 50%エタノールを 5:5:90 の割合で混合した FAA 溶液で固定した。固定する際に、特定葉位の葉身を一部残すか、あるいは除去する葉数をサンプリングごとに統一して、解剖時に葉原基の葉位を同定した。固定材料を流水で水洗した後、水を満たしたシャーレの中で実体顕微鏡を用いて幼穂部を摘出した。エタノールシリーズで脱水後、酢酸イソアミルで置換し、臨界点乾燥を行った。蒸着には白金を使用し、走査型電子顕微鏡 (S-2150 日立) で写真を撮影した。なお、幼穂の形成過程については品種や播種期による大きな違いは認められなかったもので、本章では品種や播種期を込みにしたうえで、稲村ら (1955) による生育段階を利用して記載した。

結 果

第Ⅰ期

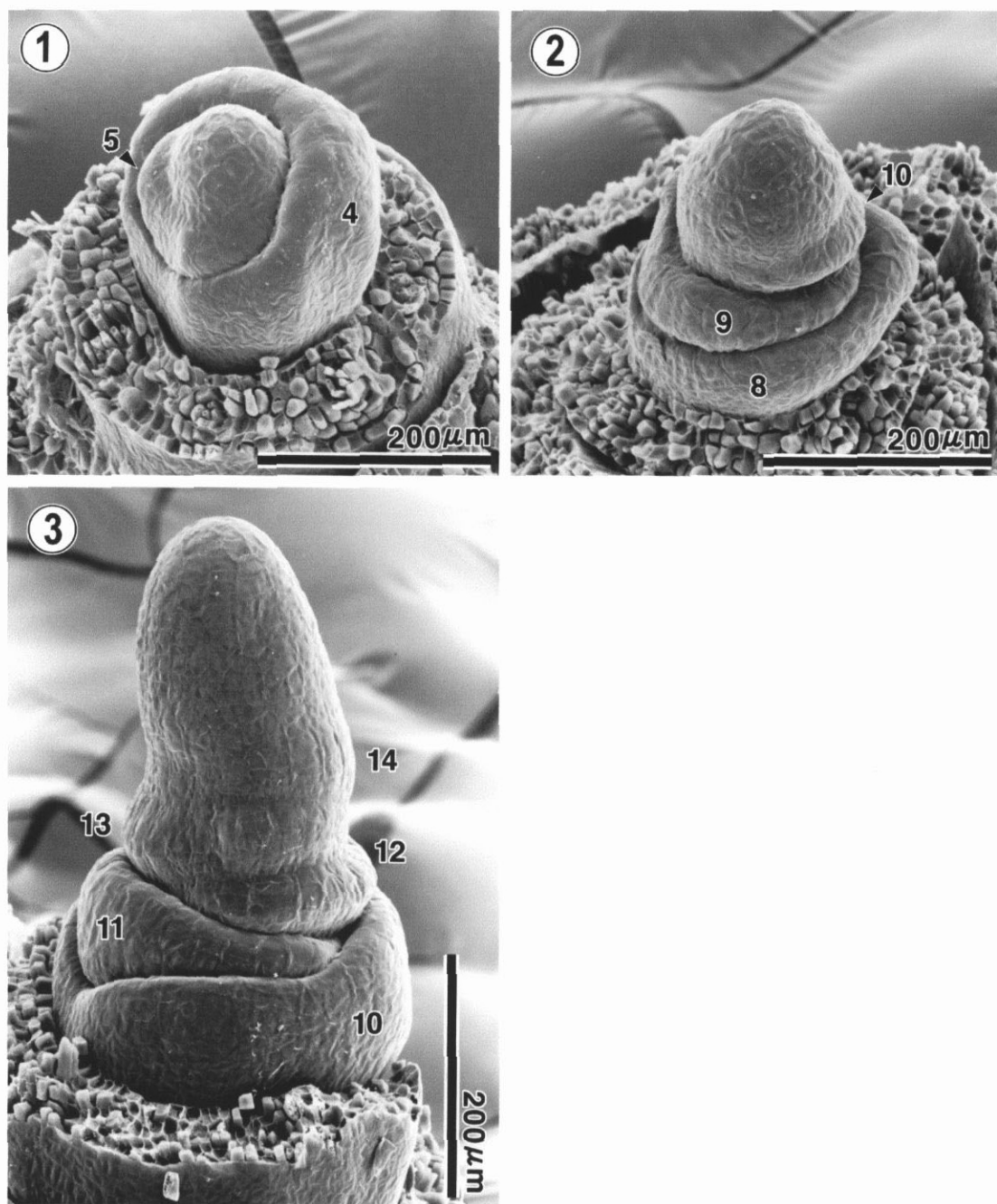
コムギの種子が発芽すると、茎頂では葉原基形成が再開され、規則的に葉原基が分化する。第1-1図①は出芽時の生長点部分であるが、ドーム状の茎頂分裂組織の幅は約0.1mm程度で、高さはそれよりやや短い。4枚目の葉が茎頂の周囲をフード状に囲み、茎頂の左下部に第5葉の葉原基が分化している。コムギ種子の胚の中にはすでに3枚の葉原基が分化していることが報告されており (Baker and Gallagher 1983a、末次 1954、Williams 1975)、この場合は出芽までに2枚の葉原基が分化したことになる。葉原基は1/2の互生で着生し、中肋側から周縁側にむけて生育が進み、やがて茎頂をフード状に覆うようになる。止葉以前の葉原基の分化期間を第Ⅰ期とする。

第Ⅱ期

止葉原基の分化開始をもって第Ⅱ期とする。第1-1図②では、最上位の葉原基から茎頂分裂組織の先端までが第Ⅰ期よりやや長くなっている。この段階では、第1葉から第10葉までの原基が分化しているが、この品種・作期での主稈葉数は平均10枚であったことから、この最上位の原基は止葉である可能性が高い。これを止葉原基とすると、この次に分化する11番目の原基は苞の原基であり、それより頂端側に穂が形成されることになる。ただし、止葉原基と苞原基との区別はさらに生育が進んだ段階で分かることであり、この時期に形態的な観察だけで両者を判別することは容易ではないことが確認された。

第Ⅲ期～第Ⅴ期

第Ⅲ期から第Ⅴ期は苞原基の分化時期であるが、この時期、基部側の苞原基は環境条件



第1-1図. 走査型電子顕微鏡で撮影したコムギ幼植物の茎頂. ①: 出芽時の茎頂 (稲村ら (1955) の分類基準の第Ⅰ期, 以下同様). ②: 止葉原基の分化期 (第Ⅱ期). ③: 苞原基の分化期 (第Ⅲ~Ⅳ期). 図中の数字は第1葉の原基から起算した原基の分化順序を表す (以下の図も同様).

の如何によって比較的容易に葉に変化するため、稈と穂の境界部分は流動的である（和田 1936）。和田（1936）および稲村ら（1955）も、形態学的な観察結果から第Ⅲ期、第Ⅳ期、第Ⅴ期を区別する明確な基準を示していないが、苞の分化数と幼穂の伸長程度を判断基準として、第 1－1 図③を第Ⅲ～Ⅳ期、第 1－2 図④を第Ⅴ期と同定した。

第 1－1 図③の幼穂長（最下部の苞の下から穂の先端までの長さ）は約 0.4mm、第 1－2 図④の幼穂長は約 0.5mm であり、第Ⅱ期から第Ⅴ期にかけて茎頂はさらに縦長に伸長している。第 1－2 図④を正面から見ると 5 個の苞原基の分化が認められるが、穂の側面からみると、小穂原基はまだ分化していないことが確認できる。

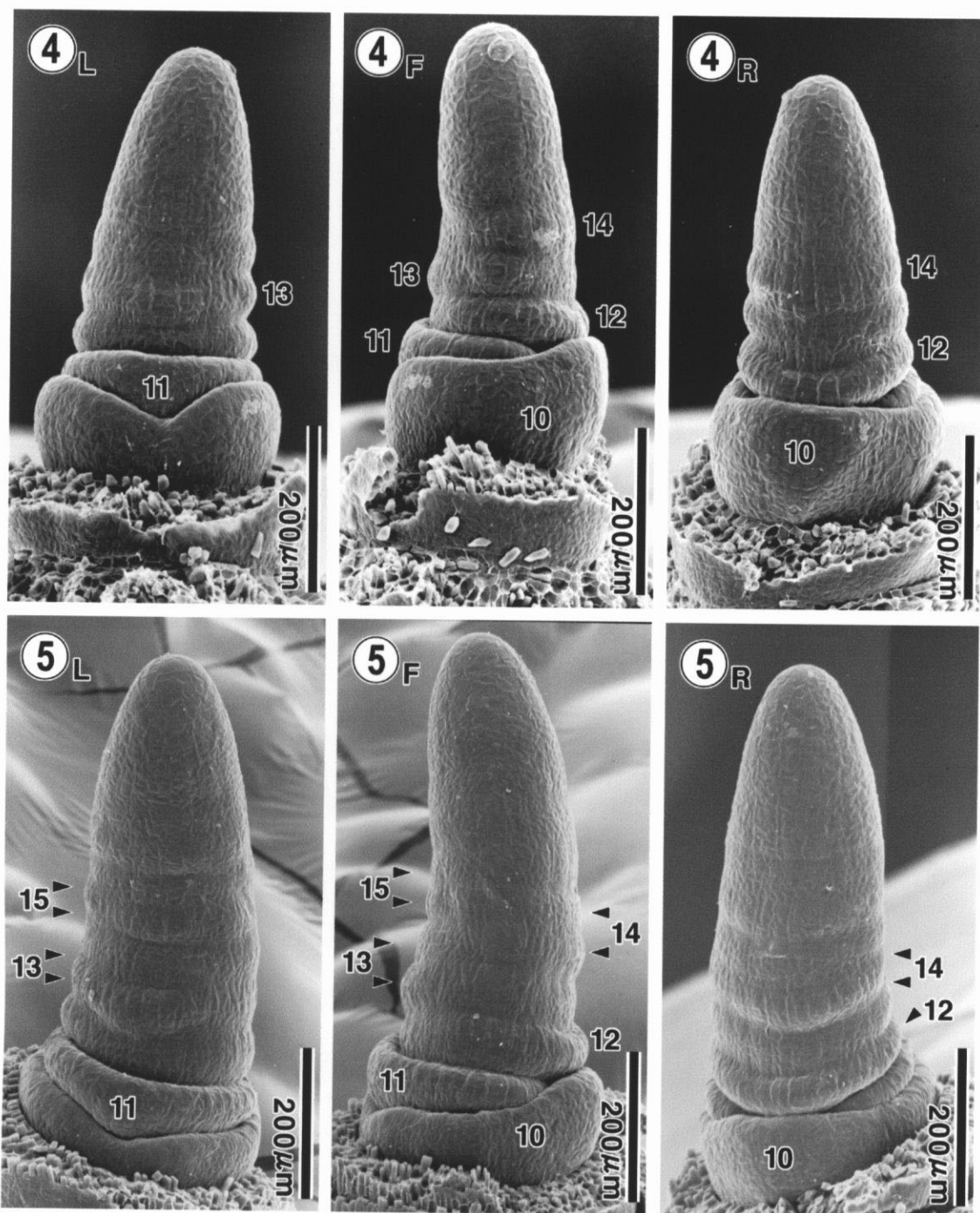
第Ⅵ期

第Ⅵ期は小穂原基が分化を開始した段階である。第 1－2 図⑤の幼穂長は約 0.7mm であり、第Ⅴ期よりもさらに縦に伸長している。幼穂の最基部から数えて 4 番目から 6 番目の苞原基のところで、それぞれ苞原基の頂端側に小穂原基の分化が認められ、苞原基と小穂原基が二重隆起として認められる。第Ⅴ期までは、苞の原基と葉の原基を形態的に区別することが困難であるのに対し、第Ⅵ期の二重隆起は、コムギが生殖相にあることを示す最初の明瞭な形態的特徴である。

小穂原基の分化は幼穂の中央付近で開始し、そこから頂端側および基部側に向かって順次進行していくが、その様相は両方向で異なる。すなわち、小穂分化開始部から基部側では既に苞原基が分化しているため、苞原基の分化が小穂原基の分化に先行する。一方、頂端側では小穂原基の分化が先行し、その後に苞原基が分化する（和田 1936）。

第Ⅶ期

和田（1936）によれば、第Ⅶ期は穂の最基部における苞の腋に小穂原基が分化した時から、幼穂の中央部分に護穎の原基が分化する前までの期間である。稲村ら（1955）は第Ⅶ



第1－2図. 苞分化期から小穂分化期のコムギの幼穂. 同じ丸数字の写真は同一個体であり, Fは幼穂の正面, Lは左側面, Rは右側面から撮影したことを示す (以下の図も同様). ④: 苞原基の分化期 (第V期). ⑤: 小穂原基の分化開始期 (第VI期). 図中の原基の分化順序の数字に隣接する二つの矢印は二重隆起を示し, 上位の隆起が小穂原基, 下位の隆起が苞原基である (以下の図も同様).

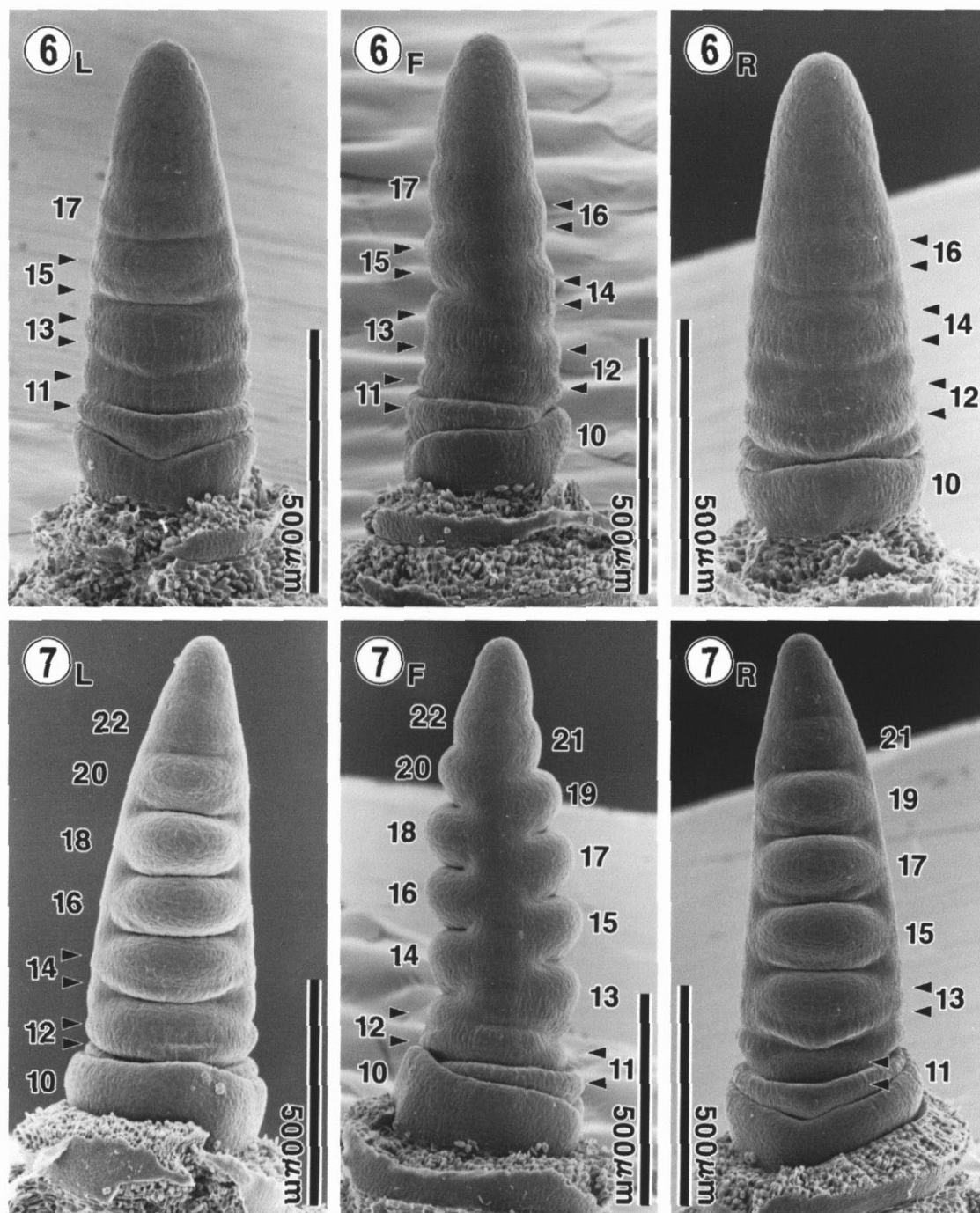
期をさらに前期と後期に区分したが、前期は最下位の苞原基の部分まで二重隆起が認められた時期、後期は小穂原基の発育が進んで突起は丸みを増し、二重隆起が不明瞭になった時期としている。第1-3図⑥の幼穂長は約0.9mmであり、幼穂の最基部より一つ上位の苞の腋には小穂原基の分化がみられるが、最基部に小穂原基が分化しているかどうかは苞に隠れて確認できない。しかし、第1-3図⑥は、稲村ら(1955)の第2図1および3に示されている第Ⅶ期前期の実体顕微鏡写真とほぼ同じ生育時期であるため、ここでは第1-3図⑥を第Ⅶ期前期と判断した。第1-3図⑦の幼穂は第Ⅶ期後期であり、幼穂長は約1.2mmである。小穂原基が発達して丸みを増し、苞原基はその下にわずかに認められる。なお、和田(1936)によれば、第Ⅶ期は稈と穂とを初めて明確に区別できる時期である。

第Ⅶ期

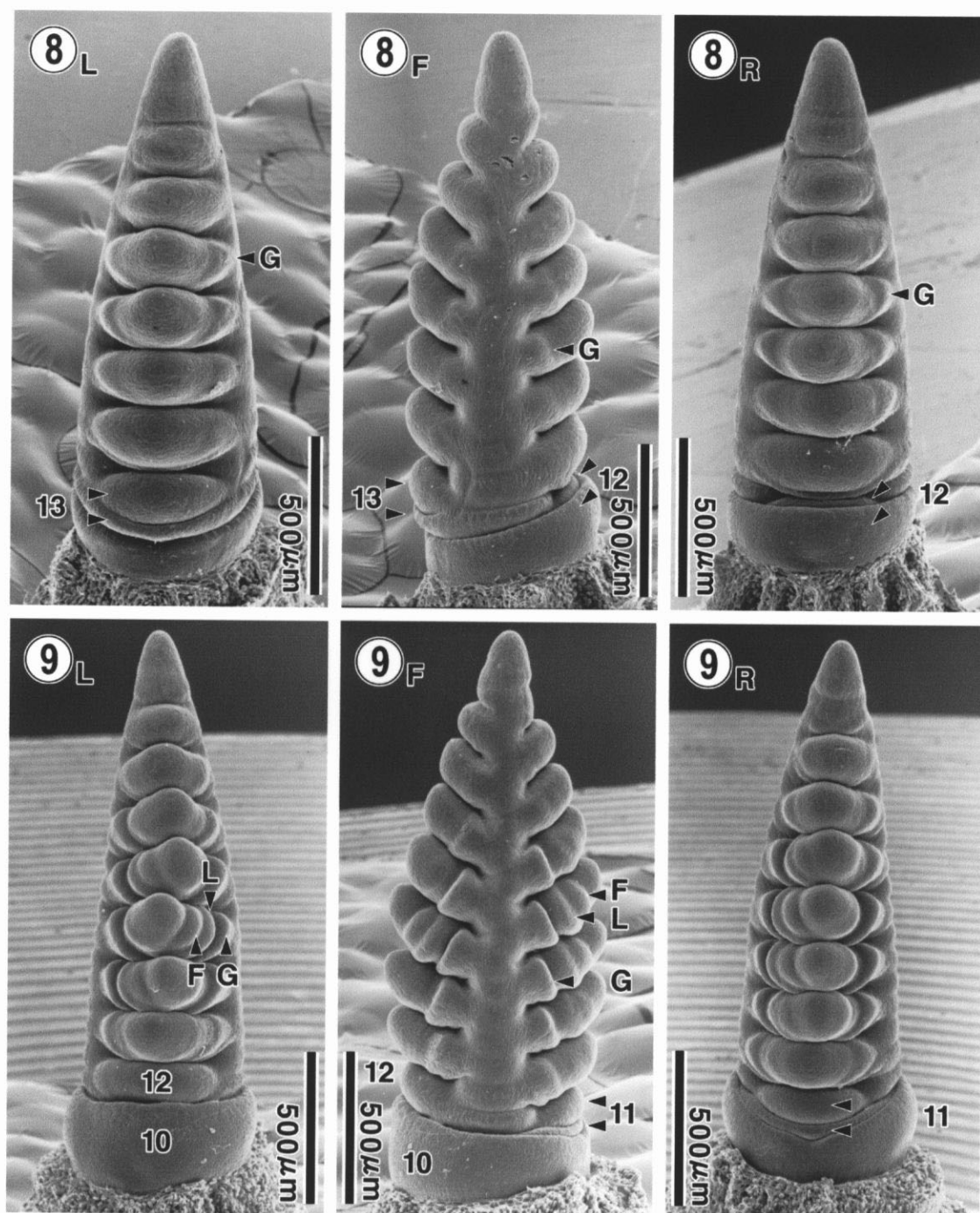
第Ⅶ期の特徴は、頂端小穂の分化と穂中央部の小穂原基における護穎の分化である。護穎原基の分化は、第1-4図⑧から明らかなように、幼穂の中央部分に縦のシワとして容易に認められる。また、各小穂基部の左右に一つずつ分化する護穎原基は、左右ほぼ同時に分化するようである。このように護穎原基の分化は明瞭に確認できるのに対し、頂端小穂の分化の確認はそれほど容易ではない。第1-4図⑧の幼穂先端部の右下に原基が認められるが、この原基が頂端小穂より下位の小穂原基であるか、あるいは頂端小穂の護穎原基であるかを形態的に判別することは難しい。

第Ⅸ期

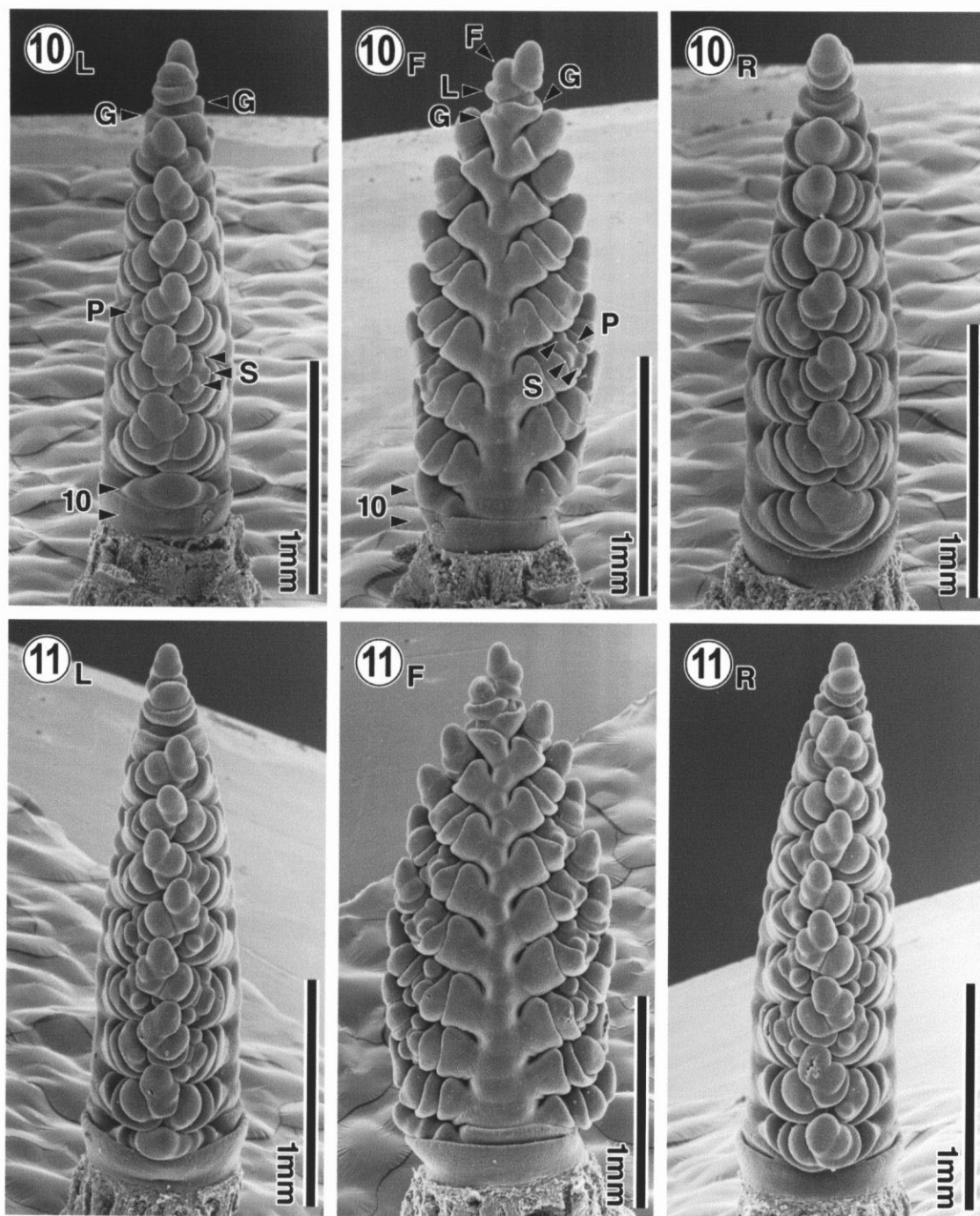
第Ⅸ期は、小花が分化する時期であり、前期、中期、後期の3つに区分できる。ここで、前期は一小穂内で護穎および第1、第2小花と順次分化している時期、中期は中央部の小穂で第1小花の外穎・内穎・雄蕊・雌蕊の分化が見られる時期、後期はこのような小花内部の諸器官の分化が上下の各小穂、さらに第2小花以降にも及ぶ時期である(稲村ら1955)。



第1－3図. 小穂分化期のコムギの幼穂. ⑥: 幼穂最基部の小穂原基が分化する時期 (第Ⅶ期前期). ⑦: 小穂原基が発達して丸みを増し, 苞は不明瞭となる (第Ⅶ期後期).

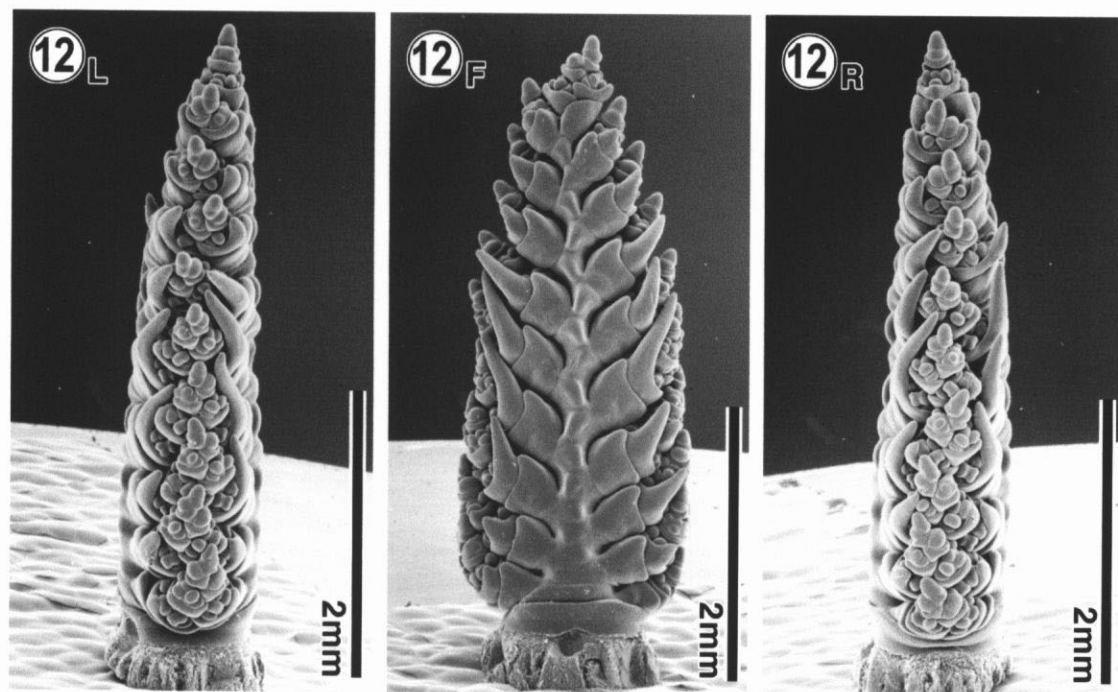


第1 - 4図. 護穎原基の分化開始から小花原基の分化開始期のコムギの幼穂. ⑧: 幼穂中央部の小穂から護穎原基が分化する時期 (第Ⅷ期). ⑨: 幼穂中央部の第一小花の小花原基と外穎原基が分化する時期 (第Ⅸ期前期).
G: 護穎原基, F: 小花原基, L: 外穎原基.

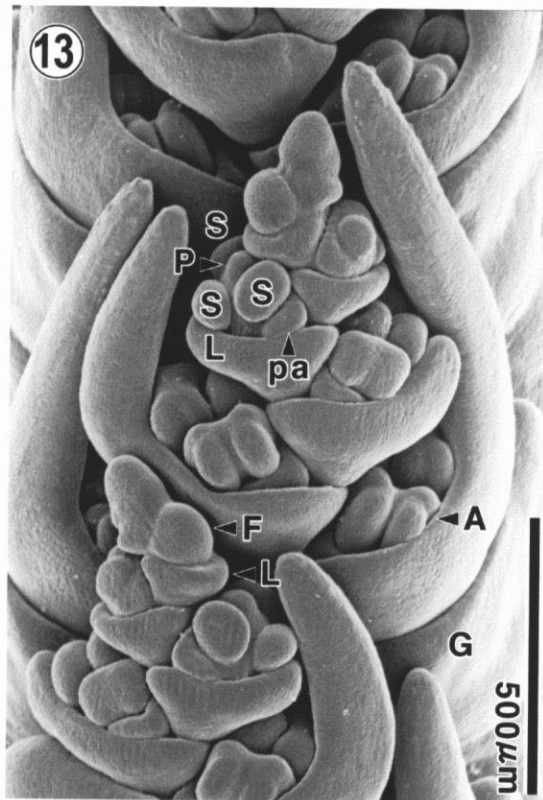


第1—5図. 小花の分化時期のコムギの幼穂. ⑩: 幼穂中央部の第1小花から雄蕊, 雌蕊が分化する (第IX期中期). ⑪: 雄蕊, 雌蕊の分化が上下の小穂および幼穂中央部の第2小花まで及ぶ (第IX期後期).

G: 護穎, F: 小花, L: 外穎, S: 雄蕊, P: 雌蕊.



第 1－6 図. 開花期の約 6 週間前の幼穂. ⑫: 小花内の花器器官がさらに発達し, 外穎の先端の芒の伸長が認められる (第 X 期).



第1－7図. 第X期の幼穂中央部の拡大.

A：葯, G：護穎, F：小花原基, L：外穎, S：雄蕊, P：雌蕊, pa：内穎.

第 1 - 4 図⑨は第IX期前期の幼穂であるが、中央部分の小穂において、段状にみえる護穎原基の上部に、第 1 小花の外穎原基の突起とドーム状をした未分化の小花原基が認められる。各小穂を正面から見て、第 1 小花が小穂軸の左右どちら側から発生するかは決まっていないと考えられる。第 1 - 5 図⑩は第IX期中期であり、第 1 小花のドーム状のふくらみが分化して、3 つの雄蕊原基と、それらに囲まれた小穂軸側に雌蕊原基の分化が認められる。内穎原基は雌蕊原基と小穂軸との間に分化しているため、この写真では確認できない。なお、花器の分化の様子は拡大写真を第 1 - 7 図⑬に示してある。第 1 - 5 図⑪は第IX期後期であり、穂の基部側の 3 つ、および先端側の 4 つの小穂を除く全ての小穂で第 1 小花が分化し、また、幼穂の中央部分では第 2 小花の分化が認められる。幼穂長は第 1 - 4 図⑨が約 1.9mm、第 1 - 5 図⑩と⑪は約 2.5mm である。分化小花数は第 1 - 4 図⑨が 7 個、第 1 - 5 図⑩が 30 個、第 1 - 5 図⑪が 48 個である。

第 X 期

第 X 期は各小花内の花器がさらに発達する時期であるが、第 1 - 6 図⑫にみられるように、下位小花外穎の芒の伸長を基準として第IX期後期と区別できる（稲村ら 1955）。第 1 - 6 図⑫は開花期の 6 週間前で、幼穂長は約 4.5mm であり、穂首節間を第 I 節間とした場合の第IV節間に 1cm 程度の節間伸長が認められた。この後幼穂は急速に伸長して、開花期の 3 週間前に約 4cm、2 週間前には収穫時の穂長と同じ 8cm に達している。また、第 1 - 6 図⑫の分化小花数は 92 個であるが、この約 2 週間後には最大数である 130 個に達した。

考 察

1. コムギの幼穂形成における生育段階

コムギの幼穂形成過程における生育段階については、すでに引用した稲村ら（1955）に

よる規準が現在、広く用いられている。海外における研究成果（Andersen 1954、Gardner ら 1985、George 1982、Klepper ら 1983、Nerson ら 1980）については Gardner ら（1985）が比較検討を行っているが、これに稲村ら（1955）の基準を加えたものを第 1 - 1 表に示した。

海外の研究成果と比較すると、稲村ら（1955）の規準は、苞の分化から二重隆起の出現までを 3 つの生育時期に区分している点が特徴である。しかし、稲村ら（1955）や和田（1936）も指摘しているように、この間のⅢ、Ⅳ、Ⅴの 3 つの生育段階を外部形態から同定することは難しい。実際には、苞が分化しているが小穂原基が分化していない段階を第Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ期とし、茎頂の長さや分化した苞の原基数を参考にして第Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ期を同定することになる。

また、海外の基準（Gardner ら 1985、George 1982、Nerson ら 1980）では、頂端小穂に護穎原基の分化が認められる時期を頂端小穂分化期としているのに対し、稲村ら（1955）は第Ⅷ期を頂端小穂の分化時期としている。実際には、和田（1936）が述べているように、第Ⅷ期に頂端小穂が分化することで小穂数が決定すると考えられる。しかし、この時期、幼穂先端部の側面に分化する原基が頂端小穂より下位の穂原基であるか、あるいは頂端小穂の護穎原基であるかは形態上判別すること難しく、それを確認できるのは、頂端小穂の護穎が分化する第Ⅸ期前期頃になる。このことは、次に考察する小穂の分化開始期をどのように特定するかという問題と同様に、形態観察だけで小穂の分化期間を特定するのは困難であることを示している。

2. 葉、小穂、小花の分化期間

器官の分化数の決定過程を定量的に把握するためには、各器官の分化の開始時期と終了時期の特定が不可欠となる。しかし、葉と小穂の分化期間の境界については、これまで統一した基準は示されていない。これは栄養相から生殖相への転換点に関連する問題で、穂の分化という場合、苞原基の分化開始をさす場合と、小穂原基の分化開始をさす場合とが

第 1－1 表. コムギ幼穂の分化基準の比較

稲村ら (1955)	Gardner ら (1985)	Nerson ら (1980)	George (1982)	Andersen (1954)	Klepper ら (1983)	
I ①	0	0	1-2	1	1.0-1.9	
II ②	1.0	1	3			
III ③	2.0	2	4-5	2		
IV ③				3		
V ④						
VI ⑤	3.0	3	5-6	4	2.0-2.5	
VII前期 ⑥	4.0	4-5	7		3.0	
VII後期 ⑦			8-10	5		
VIII ⑧	5.0	6	11	6	4.0	
IX前期 ⑨	6.0	6-7		7	5.0-6.0	
IX中期 ⑩	7.0	8		8	7.0	
IX後期 ⑪	8.0	9	12	9-11		
X ⑫, ⑬						

表中の丸数字は第 1－1 図から第 1－7 図の写真番号を示す.

あるので、注意が必要である（末次 1954）。

苞は普通葉と、小穂は腋芽と、護穎は前葉と形態学的に相同と考えられる（和田 1936）。すなわち、低位の腋芽は分げつとなるが、高位の葉腋は分化しても分げつまで発育しない。また、穂の直下の葉腋には腋芽が形成されず、それより高位葉（苞）の葉腋に分化する腋芽が発育して小穂となる（Barnard 1954）。このように考えると、最初に分化する生殖器官は小穂原基ということになる。実際、小穂原基の分化は二重隆起として容易に確認できるため、従来から二重隆起期を生殖相への転換点とすることが多かった（Bonnett 1936、Fisher 1973、稲村ら 1955）。しかし、最初に二重隆起を確認できる時点で、すでに3つ程度の二重隆起が認められるのが普通である（第1－2図⑤）。また、最終的な小穂数に対する二重隆起期に分化している小穂原基数の割合は品種や栽培環境によって大きく異なる（Delecolle ら 1989）。したがって、本研究のように、小穂数の決定過程を分化期間と分化速度から検討する場合は、二重隆起期を相転換の基準にすることはできない。

一方、苞は幼穂の発育に伴って次第に不明瞭となり、出穂時には僅かにその痕跡をとどめる程度になるが（末次 1954）、形成する位置がそれぞれの小穂の基部であることから穂の構成器官の一つと考えられる。そこで、苞原基の分化以降を生殖相とする報告も多い（Baker and Gallagher 1983b、Delecolle ら 1989、Kirby ら 1987、Stern and Kirby 1979）。ここで、最初の苞が分化した時を小穂の分化開始期とすれば、通常葉の分化期間が栄養相、小穂の分化以降が生殖相に一致する。したがって、本研究では、苞原基と小穂原基を対として取り扱い、穂の最基部の小穂と対をなす苞原基が分化した時を小穂の分化開始期と定義した。ただし、止葉原基と苞原基とを、形態観察の結果だけから区別することは困難である（Barnard 1954、和田 1936）。したがって、小穂の分化開始時期を特定するには、原基数の推移のモデリングなどの方法を検討する必要がある。

小花の分化は、葉や小穂の分化とその様相が大きく異なる。まず、葉や小穂は頂端の小穂が分化した時点で最終的な数が決まる有限型であるが、小花は各小穂軸上に向頂的に分

化する無限型の分化であり (Bonnett 1966)、分化した小花の一部が退化する点も小穂の形成と異なっている。小花の分化開始は、「外穎の原基と対をなした未分化の半球状の構造が認められた時」として定義され (Whingwiri and Stern 1982)、形態観察によって容易に同定できる (第1－4図⑨)。しかし、小穂あたりの分化小花数の推移については研究が少なく (Kirby 1988)、特に小花の分化終了期をどう特定するかは大きな問題である。

以上、従来の研究成果を利用しながら、本研究で扱うコムギ品種の幼穂形成過程の詳細を走査型電子顕微鏡を用いて明らかにした。また、これまでの研究では、葉と小穂の分化期間の境界が曖昧であったので、観察結果をもとに、穂の最基部の小穂と対をなす苞原基が分化した時点を小穂分化開始期と定義した。また、葉と苞の分化はそれが開始した時点においては両者を形態的に区別することは容易でない。さらに、今回の走査型電子顕微鏡観察の結果、すべての小花の分化を追跡することができるようになり、一穂小花数の検討ができるようになったが、小花の分化終了期も形態観察だけで特定するのは困難であった。このため、小穂や小花の分化数の推移については別のアプローチも必要である。

第2章 小穂数および小花数の決定過程のモデリング

第1章における走査型電子顕微鏡による詳細な観察の結果、小穂および小花の分化過程が明らかとなり、一穂における小穂数および小花数を定量的に取り扱えるようになった。ただし、詳細な形態観察によっても器官の分化開始時期と終了時期を特定することは必ずしも容易でないため、本章ではモデルを利用した検討を行った。一穂当たり分化小花数は小穂数と小穂当たり平均分化小花数との積に分解できるが、小穂の分化は頂端のものが分化した時点で最終的な数が決まる有限型であるが、小花の場合は無限型の分化であるとともに、分化した小花の一部が退化する点で小穂の形成と異なっている。そこで、小穂数および小花数の推移にそれぞれ適当なモデルをあてはめ、器官の分化開始期および終了期の特定を行い、両者の推移を器官の分化速度と分化期間という観点から検討した。

材料と方法

1. 材料の栽培

材料の栽培は 1999 年秋から 2000 年春にかけて、香川大学農学部内の圃場（畑地）で行った。供試品種は秋播性程度が I~II のチクゴイズミ（氏原ら 1995）を供試し、1999 年 11 月 26 日に播種した。小穂や小花の分化数に変異をつくることを目的に、窒素追肥をしない区（N6）、2kg/10a の窒素を、主茎の幼穂が二重隆起期（稲村ら（1955）の分類基準の第 VI 期）に追肥する区（N8DR）、および頂端小穂分化期（同、第 IX 期前~中期）に追肥する区（N8TS）の 3 処理区を設けた。追肥時期は主茎の幼穂を週 1~2 回ずつ実体顕微鏡で観察した結果に基づいて決定した。基肥として N、 P_2O_5 、 K_2O の各成分を 6kg/10a 播種前に施用し、窒素の追肥には硫酸を使用した。播種様式はドリル播き状の条播とし、1 列の長さを 1.2m、列間を 20cm として、1 列に 40 粒の種子を約 3cm 間隔で播種した。覆土後、除草剤のペンデ

イメタリン（ゴーゴーサン乳剤 30、BASF）を土壌表面に散布した。なお、いずれの区画も出芽率は約 9 割であったため、栽植密度は全区画とも約 150 個体 m^2 であった。試験区構成は 15 列を 1 区画（3.2m×1.2m）とした 3 反復の乱塊法とした。倒伏防止策として、各条間に直径 9mm、長さ 1.2m の園芸用支柱を条と平行するように水平に挿入し、地上面から 60cm の高さで固定した。

2. 生育調査と収量調査

毎週 1～2 回、各処理区から 12 個体（4 個体×3 反復）を採取し、生育調査用と分化原基数調査用とに無作為に二分し、生育調査用のサンプルを用いて主茎の葉齢と小穂数を調査した。収穫期の 6 月 2 日には、各処理区 30 個体（10 個体×3 反復）の主茎の穂を採取し、70℃ の通風乾燥機で 1 週間乾燥した後、各小穂別に粒数と粒重を調査した。また、これと別に各反復当たり 3 列を地際で刈り取り、網室内で 1 ヶ月はざ干しした後、全乾物重、収量および穂数を測定した。

3. 分化原基数の調査

分化原基数調査用のサンプル（各処理区 6 個体）は、主茎の幼穂（栄養相では茎頂）を含む部分を切り出して、ホルマリン：酢酸：50%エタノールを 5:5:90 の割合で混合した FAA 溶液で固定した。栄養相から分化小花数の最大期頃までの固定材料は、流水で水洗した後、水を満たしたシャーレの中で実体顕微鏡を用いて幼穂を摘出した。エタノールシリーズで脱水後、酢酸イソアミルで置換し、臨界点乾燥を行った。蒸着には白金を使用し、走査型電子顕微鏡（S-2150 日立）を用いて葉および小穂の分化数と幼穂長を計測した。なお、第 1 章における幼穂形成の観察結果に基づいて、苞と小穂の二重隆起は一对の原基として取り扱った。また、小花の外穎原基と対をなした未分化の半球状の構造が認められた時点小花の分化とした（Whingwiri and Stern 1982）。なお、幼穂長が 5mm 以上となる 3 月 22

日以降のサンプルは、走査型電子顕微鏡ではなく実体顕微鏡観察を用いて調査した。

4. モデル

(1) 時間軸としての有効積算温度

コムギの生育は温度によって大きな影響を受けることが分かっているため、播種時を 0°Cd とし、次式によって算出した有効積算温度を時間軸として用いることにした。

$$\text{有効積算温度} = \sum [(T_{\text{max}} + T_{\text{min}}) / 2 - T_b]$$

ここで、 T_{max} と T_{min} は一日の最高および最低気温、 T_b は基準温度であり、本研究では 0°C を採用した (Cao and Moss 1997)。なお、気温は圃場に隣接した気象観測施設で計測した地上 1.5m の気温を用いた。

(2) 小穂数決定過程のモデリング

一つの小穂が分化してから次の小穂が分化するまでの間隔はいずれの小穂の場合も一定であり、小穂の分化数の推移は時間軸に対して直線をなす。このとき、小穂の分化開始時期と終了時期がわかれば、小穂数の決定過程は分化期間と分化速度という二つの要素に分解することが可能となる。しかし、小穂の分化開始時期については、茎頂で分化した原基がその後、葉あるいは小穂のどちらに発育するかを外部形態から判別することは困難であり、第 1 章における詳細な観察の結果を参考にしても、形態観察だけから小穂の分化開始時期を特定することはできない。そこで、葉と小穂を込みにした原基数の推移に対して、以下に述べるモデル式を適用することにした。すなわち、葉あるいは小穂の分化数はいずれも時間軸に対して直線的に推移するが、小穂の分化速度は葉の分化速度の 2~4 倍であることが明らかにされている (Baker and Gallagher 1983b, Holmes 1973, Kirby 1974, Lucas 1972)。したがって、時間軸に対する葉数と小穂数の推移を表すそれぞれ傾きの異なる直線の交点が葉と小穂の分化の境界点である。このような考え方を基に、葉の分化期間、小穂の分化期間、および小穂の分化が終了して以後の原基数が一定となる期間にそれぞれ傾き

の異なる 3 本の連続した直線を当てはめる線形スプラインモデル（第 2－1 図）が考案されている（Delecolle ら 1989、Ewert 1996、Grieve ら 1993、Stern and Kirby 1979）。このモデルは、数学的には次式で定義される。

$$Y = \begin{cases} \alpha + \beta_1 x, & 0 < x \leq D_1 \\ \alpha + \beta_1 D_1 + \beta_2 (x - D_1), & D_1 < x \leq D_2 \\ \alpha + \beta_1 D_1 + \beta_2 (D_2 - D_1), & D_2 < x \end{cases} \quad [1]$$

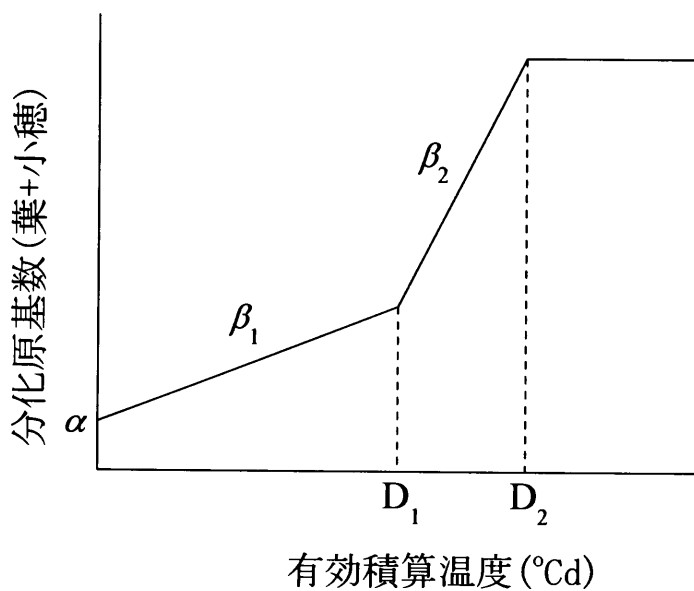
この式で、 Y は分化原基数（葉＋小穂）、 x は有効積算温度、 α はモデルの切片で、播種時の種子中で既に分化している葉数を表す。直線の接合点である D_1 と D_2 は順に原基の分化速度の変化点、および分化の終了点であり、 β_1 は D_1 までの原基の分化速度、 β_2 は D_1 から D_2 までの原基の分化速度である。ここで、分化の終了点である D_2 はすなわち頂端小穂分化期であり、また前述のように葉と小穂の分化速度は異なることから、分化速度の変化点である D_1 は小穂分化開始期と考えられる。そこで、本研究において実測した分化数のデータに線形スプラインモデルを適用し、各パラメータの推定値を算出した。なお、本研究では種子中の分化葉数（ α ）を直接確認していないが、これまでの研究成果（Baker and Gallagher 1983a、末次 1954、Williams 1975）に基づいて 3 とした。

（3）一穂当たり小花数決定過程のモデリング

一穂当たり小花数の決定過程に関しても分化期間と分化速度に還元して定量的に理解することを試みた。小花の分化数の推移を予備的に検討したところ、左右非対称のロジスティック曲線状の推移を示したことから、次式で表される Gompertz の生長モデル（Causton and Venus 1981、Hunt 1982）を適用することにした。

$$Y = Ae^{-be^{-kx}} \quad [2]$$

この式で、 Y は一穂当たり小花数、 x は有効積算温度、 A は Y の飽和水準、 e は自然対数の底であり、 b と k はそれぞれ曲線の位置と増加率に關与するパラメータである。実測した分化数のデータに Gompertz の生長モデルを適用して各パラメータの推定値を算出した。小花



第2-1図 線形スプラインモデルの概念図. D_1 : 原基の分化速度の変化点 (小穂分化開始期), D_2 : 原基の分化の終了点 (頂端小穂分化期), β_1 : 葉の分化速度, β_2 : 小穂の分化速度, α : 種子中で分化している葉数 (ここでは3).

の分化開始期は小花数が1の時とした。分化終了時については、Gompertz の生長モデルでは一穂当たり小花数は飽和水準である A には到達できないことから、 A の95%の時点小花の分化終了時とした (Darroch and Baker 1990)。

いずれのモデル ([1]~[2]) においてもパラメータの推定には統計ソフト SAS (NLIN プロシージャ) を利用した (SAS institute 1995、Schabenberger and Pierce 2002)。

結 果

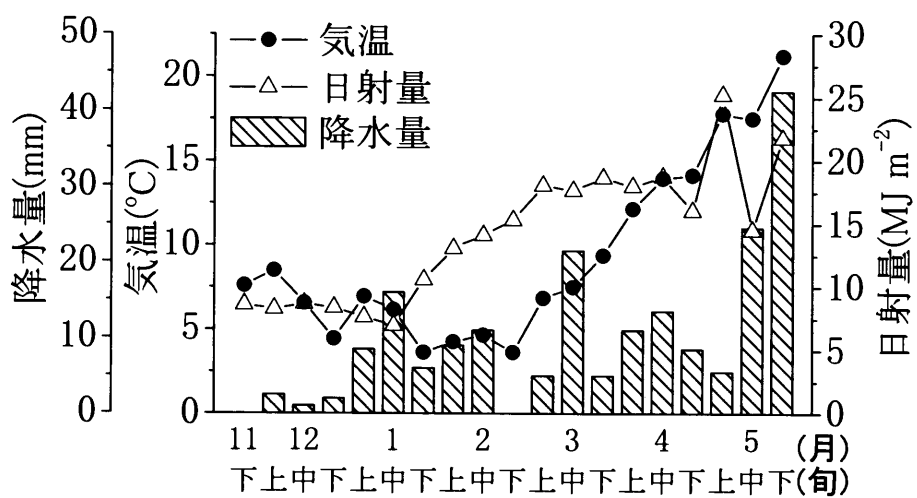
1. 気象および生育の概況

(1) 気象の概況

栽培期間中の気象概況を把握するため、圃場に隣接した気象観測施設で測定した平均気温、日射量および降水量を示した (第2-2図)。気温は2月下旬に平年よりも大きく低下したが、全般的には平年並みか平年よりも高く、特に1月上旬から中旬と5月上旬および下旬の気温が平年よりも高かった。降水量は5月中旬と下旬に多く、1月と3月はほぼ平年並みであったが、その他の月は平年よりも少なく、栽培期間中の積算降水量は193mmであった。

(2) 生育の概況と収量

12月7日から出芽が始まり、12月9日には8割以上が出芽した。幼穂の実体顕微鏡観察を行い、第1章における観察結果を参考にして、二重隆起期は2月1日 (407°Cd)、頂端小穂分化期は3月1日 (529°Cd) と判断し、この時期にそれぞれ追肥を行った。出穂期は4月19日 (1017°Cd)、開花期は4月26日 (1120°Cd)、成熟期は6月2日 (1816°Cd) であり、いずれも施肥処理による影響はなかった。生育は良好であり、病虫害の発生や凍霜害はみられなかった。収穫調査の結果、いずれの調査項目にも施肥処理による有意な処理間差は認められず、全処理区の平均値は穂数、収量および全乾物重の順に、628本 m^{-2} 、691 gm^{-2} 、1696 gm^{-2}



第2-2図 圃場に隣接した気象観測施設で計測した生育期間中の旬別気温、日射量および降水量。

であった（第2－1表）。

生育期間中および収量調査時の全てのデータを用いて、各処理区における主茎の葉数と小穂数の平均値を求めたところ、葉数は9.3～9.5枚、小穂数は15.2～15.3個であった（第2－2表）。葉数、一穂粒数、一穂粒重、小穂当たり粒数は窒素追肥区が高かったが、いずれも有意な処理間差は認められなかった。

2. 幼穂の発育過程

走査型電子顕微鏡で最初に幼穂を観察したサンプルは1月18日（355°Cd）に採取したもので、茎頂の高さは約0.2mmであり、第9～10番目の原基が分化していた。1月21日（365°Cd）には高さが約0.3mmに伸長し（第2－3図①）、二重隆起が認められた2月1日（407°Cd）には幼穂長が約0.5mmとなった（第2－3図②）。2月23日（504°Cd）には幼穂の中央やや基部側の小穂において最初の小花の分化を認められ、この時の幼穂長は約1.4mmであった（第2－3図③a、b）。3月1日（529°Cd）には幼穂長が約2mmとなり、頂端小穂の護穎原基の上部に小花が分化した（第2－3図④a、b）。3月22日（683°Cd）の幼穂長は約5mmであり、下位小花では雄蕊、雌蕊の形成と芒の伸長が進み、小穂当たりの小花数は最大で7～8個であった（第2－3図⑤a、b）。なお、3月22日の調査（683°Cd）以降は、下位小花の発達した外穎が上位小花を覆い隠してしまうため、実体顕微鏡下で下位小花の外穎をひとつずつ取り除きながら調査を行った。小花分化数はこの後も増加し、4月5日（830°Cd）頃に小花数の最大期に達した。

3. 小穂数決定過程のモデリング

有効積算温度に対する葉と小穂の合計の分化数の推移を第2－4図に示した。この関係に線形スプラインモデルを当てはめた結果、N6とN8DRの処理区別、また両処理区を込みにして取り扱ったいずれの場合においても0.996以上の高い決定係数が得られた（第2－4

第 2－1 表 収穫調査の結果.

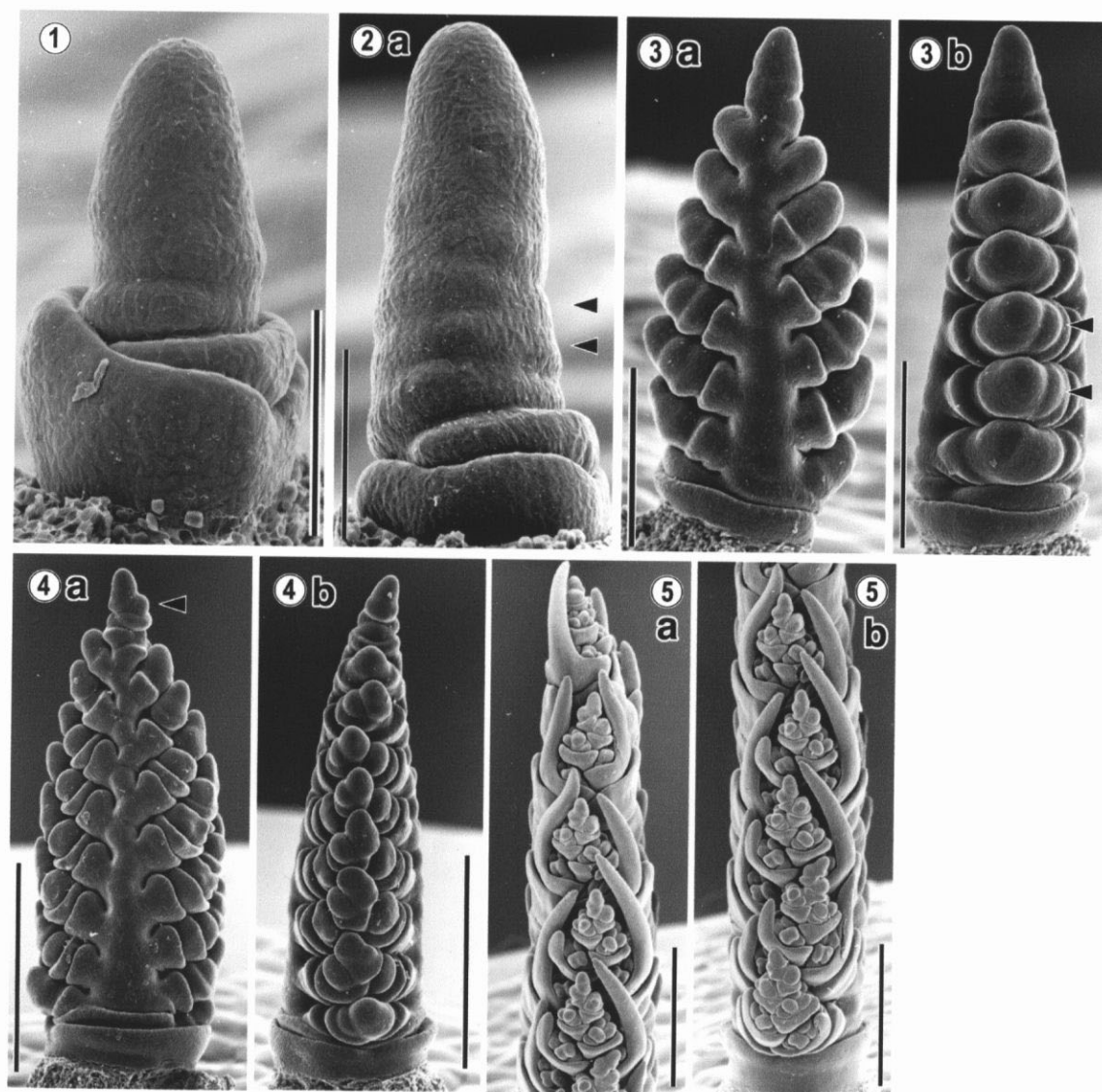
処理区	穂数 本 m ⁻²	収量 g m ⁻²	地上部乾物重 g m ⁻²
N6	628 ± 21 a	648 ± 18 a	1702 ± 23 a
N8DR	624 ± 24 a	730 ± 51 a	1687 ± 83 a
N8TS	632 ± 8 a	695 ± 15 a	1699 ± 32 a

表中の数値は 3 反復の平均値 ± 標準誤差. 同一英文字間には 5%水準で差がないことを示す (Tukey の HSD 検定).

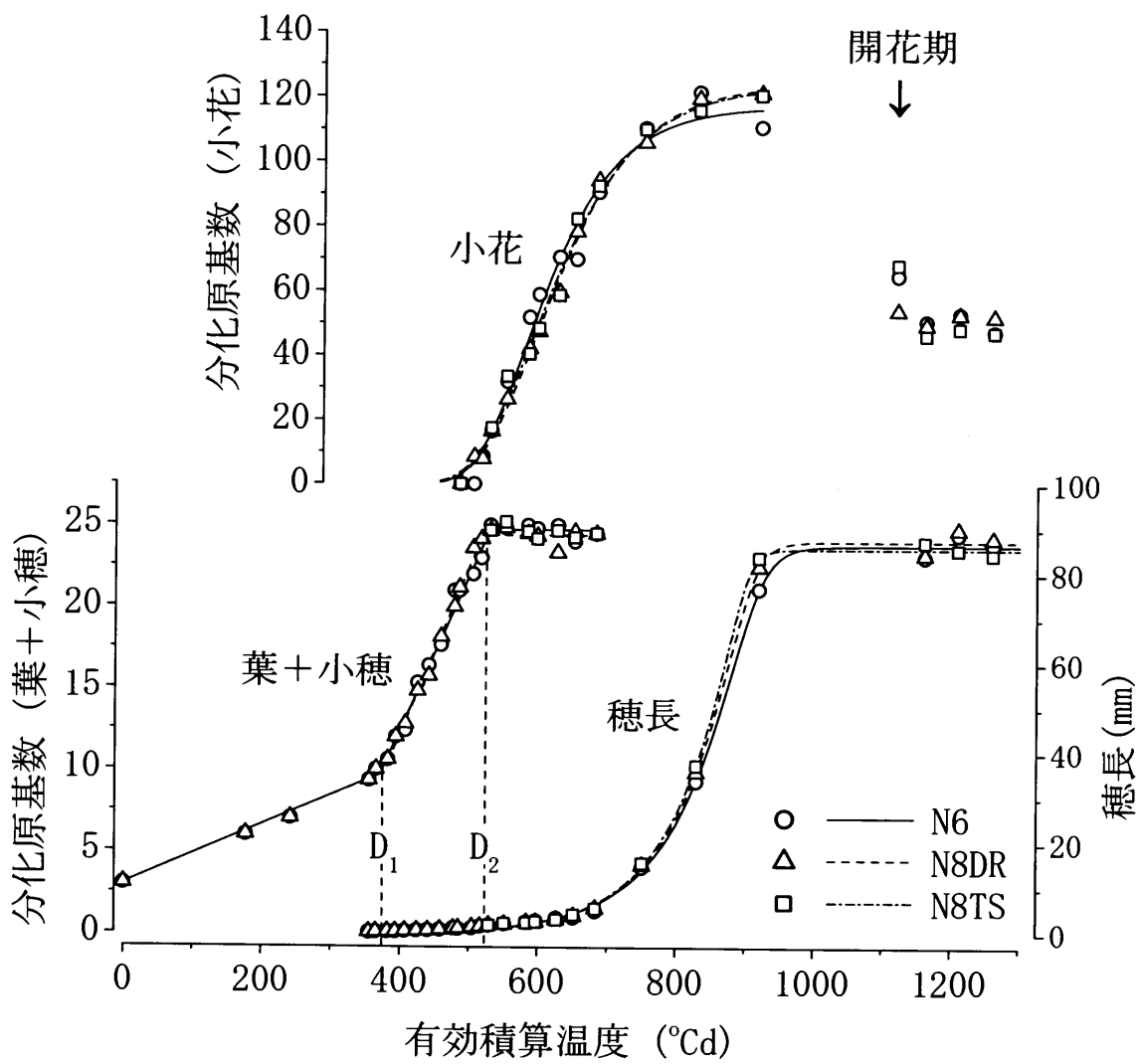
第2-2表 観察された全データによる主茎の葉数と小穂数の平均値, および収穫時における収量関連形質.

処理	葉数	小穂数	一穂粒数	一穂粒重 (g)	一粒重 (mg)	小穂あたり粒数
N6	9.3 a (n=48)	15.3 a (n=88)	38.0 a	1.421 a	37.3 a	2.5 a
N8DR	9.5 a (n=54)	15.2 a (n=93)	39.2 a	1.508 a	38.5 a	2.6 a
N8TS	9.4 a (n=53)	15.3 a (n=93)	41.7 a	1.549 a	37.0 a	2.7 a

同一英文字間には5%水準で差がないことを示す (Tukey のHSD 検定).
 葉数および小穂数の数値は括弧内に示すデータ数の平均値, 収量関連形質の数値は3反復区の平均値を示す.



第2—3図 走査型電子顕微鏡で撮影した主茎幼穂の形成過程. ①花芽分化期頃 (稲村ら (1955) の第IV期にあたる, 以下同様), ②二重隆起期 (第VI期), ③小花の分化開始期 (第IX期前期), ④頂端小穂分化期 (第IX期前~中期), ⑤穎花分化期 (第X期). 写真のサンプルの採取日と有効積算温度は本文中に記載した. 図中の矢印は二重隆起 (②), 小花原基 (③b) および頂端小穂に分化した小花原基 (④a) を示す. ③と④において, a は穂の正面, b は側面であり, ⑤は a が穂の先端側, b が穂の基部側を示す. 図中のスケールバーは, 200 μ m (①と②), 500 μ m (③) および 1mm (④と⑤) を表す.



第2-4図 分化原基数(葉+小穂と小花)および穂長と有効積算温度との関係。図中のシンボルは実測値、直線と曲線はモデルによる推定線。

図、第2－3表)。有効積算温度と分化数との関係、およびパラメータには、両処理区間に明確な違いはみられなかった。 D_1 を小穂分化開始期、 D_2 を頂端小穂分化期としてモデル式から推定した主茎の葉数は9.7～9.8枚、小穂数は14.6～15.0個であった。一方、実測値は葉数が9.3～9.5枚、小穂数が15.2～15.3個であり(第2－2表)、両者の差は、葉が0.3～0.4枚、小穂は0.3～0.6個といずれも小さかった。そこで、 D_1 および D_2 の値をそれぞれ小穂分化開始期および頂端小穂分化期として、葉と小穂の分化期間および分化速度について検討した。

両処理区を込みにして算出した小穂分化開始期と頂端小穂分化期の有効積算温度は、それぞれ374°Cd(1月24日、播種後59日目)と523°Cd(2月28日、播種後94日目)であった。小穂分化期間は35日間、有効積算温度で149°Cdであった。葉と小穂の分化速度は、それぞれ0.0181葉(°Cd)⁻¹と0.0995小穂(°Cd)⁻¹、分化間隔は55.4(°Cd)葉⁻¹と10.0(°Cd)小穂⁻¹であり、小穂の分化が葉よりも5.5倍速かった。このように、一穂における小穂数の推移については、小穂の分化速度と分化期間に規定されることが明らかとなった。

4. 一穂当たり小花数決定数のモデリング

小花の分化を最初に確認できたのは2月23日(504°Cd)のサンプルであった。その後、小花数は700°Cd付近まで直線的に増加したが、やがて増加は次第に緩やかとなり、830°Cd付近で一穂当たりおよそ120個に達した(第2－4図)。分化小花数の最大期から開花期の1120°Cdまでに、全分化小花の6割以上が発育を停止した。このため、開花時において、開花可能とみられる小花、すなわち、完全な雄ずいと雌ずいが形成された小花の数は50程度であった。収穫時の一穂粒数は全処理区の平均で約40粒であったことから(第2－2表)、開花可能と考えられる約50個の小花のうち、10個程度が開花しなかったり、不稔であったり、あるいは脱粒したことになる。

小花の分化開始から最大期において、有効積算温度に対する小花数は左右非対称のロジ

第 2 - 3 表 葉と小穂の分化数と有効積算温度との関係における線形スプラインモデルのパラメータ推定値とモデルにより推定した葉と小穂の分化数、分化期間および分化間隔.

処理区	R ²	β_1	β_2	D ₁ (°Cd)	D ₂ (°Cd)	小穂分化 期間 (°Cd)	分化数		分化間隔 [(°Cd) 器官 ⁻¹]	
							葉	小穂	葉	小穂
N6	0.996	0.0181	0.0957	371	528	157	9.7	15.0	55.4	10.4
N8DR	0.997	0.0181	0.1034	376	517	141	9.8	14.6	55.4	9.7
両区こみ	0.996	0.0181	0.0995	374	523	149	9.7	14.8	55.4	10.0

R²はモデルの決定係数.

第2-4表 一穂あたり小花の分化数と有効積算温度との関係における Gompertz モデルのパラメータ推定値とモデルにより推定した小花の最大分化数および分化期間.

処理区	R ²	A	b	k	最大分化数 (=0.95A)	分化数最大時 積算温度 (°Cd)	分化開始時 積算温度 (°Cd)	小花分化 期間 (°Cd)
N6	0.983	117.5	2874.8	0.0138	111.6	794	465	329
N8DR	0.996	124.7	1387.8	0.0122	118.5	835	463	372
N8TS	0.990	124.1	1164.1	0.0120	117.9	835	457	378
全区こみ	0.988	122.0	1624.0	0.0128	115.9	821	462	360

R²はモデルの決定係数.

スティック曲線状の推移を示した。この関係に Gompertz の生長モデルを適用したところ、いずれの処理区においても高い決定係数を得た（第 2－4 図、第 2－4 表）。モデルのパラメータには処理間に明確な違いがみられなかったので、以下、全処理区のデータを込みにして算出した結果について述べる。小花の分化開始期（小花数=1）をモデル式から推定したところ、462°Cd、播種後 79 日目の 2 月 13 日であった。同様に分化数が最大となる時期は、有効積算温度は 821°Cd、播種後 131 日目の 4 月 5 日であった。小花の分化開始期から分化数が最大となるまでは 52 日間、360°Cd であった。

ただし、小花数は分化初期にはほぼ直線的に増加したため、この部分（3 月 22 日の調査以前、 $\leq 683.4^{\circ}\text{Cd}$ まで）のデータに直線回帰式を当てはめ（ $y=0.481x-236.6$ 、 $r=0.990$ 、 $p<0.001$ ）、この式から小花の分化開始時期（小花数=1）を求めたところ、頂端小穂分化期の 29°Cd （7 日）前である 494°Cd （2 月 21 日、播種後 87 日）となり、小花数が直線的に増加する期間中の分化速度（直線回帰式の傾き）は 0.481 小花（ $^{\circ}\text{Cd}$ ） $^{-1}$ と推定された。この小花の分化開始期から Gompertz のモデルで推定した分化数の最大期までの小花の分化期間 は 327°Cd （44 日間）であった。このように、一穂における小花数の推移は、小花の分化速度と分化期間によって規定されることが明らかとなった。

考 察

1. 小穂数決定過程のモデリング

第 1 章で検討したように、本研究では苞と小穂の二重隆起を一組として扱い、穂の最基部の小穂と対をなす苞原基が分化した時点を小穂分化開始期と考えている。しかし、茎頂で分化した原基が葉あるいは小穂のどちらに発育するかを形態観察から判別することは困難であり、第 1 章における走査型電子顕微鏡による詳細な観察によっても小穂の分化開始時期を特定することはできない。そこで、小穂の分化開始時期を特定するためにモデルを

利用した。本研究で用いた線形スプラインモデルによる葉と小穂の合計数の推定値は、 D_2 以降の全データに対して残差の平方和が最小となるように求められた水平線であり、当然この推定値は観察値とほぼ一致する。一方、葉と小穂の数の割合は D_1 の位置によって変動するため、 D_1 の位置を正しく推定することがこのモデルでは特に重要となる。ただし、 D_1 はあくまでも原基の分化速度の変化点であり、これを小穂の分化開始とするには、原基の分化速度の変化点と実際の小穂分化開始が一致していることを確認する必要がある。従来
の報告では、両者が必ずしも一致するとは限らないことが指摘されているが (Delecolle ら 1989、Griffiths ら 1985、Halse and Weir 1974、Kirby 1974)、本研究の結果では、 D_1 を小穂分化開始期、 D_2 を頂端小穂分化期として算出した葉数と小穂数の推定値と実測値との差は、葉が 0.3~0.4 枚、小穂が 0.3~0.6 個と僅かであり (第 2-2 表、第 2-3 表)、モデルによる葉と小穂の推定値と観察値はほぼ一致していた。この結果は、葉数と小穂数の決定過程を定量化する手法として線形スプラインモデルが有効であることを示唆している。

2. 一穂当たり小花数の決定過程のモデリング

一穂全体における小花の分化数を把握するには、高さが数ミリの幼穂に十数個分化している小穂の、それぞれの中で分化している小花を観察する必要がある。第 1 章における電子顕微鏡観察でも明らかなように、特に頂端小穂分化期以降の幼穂の形状は急速に複雑さを増していくため、小花の観察には解像度と焦点深度が同時に要求される。本研究で用いた走査型電子顕微鏡による観察はこれらの点で実体顕微鏡による観察よりも優れており、すべての分化小花を対象とすることができた。しかし、幼穂長が 4~5mm を超える時期になると、下位小花の内・外穎が上位小花を包み込むように発達してくるため、実体顕微鏡下でこれらを一つ一つ取り除きながら分化した小花数を確認する作業が必要となる。一穂当たり小花数の推移を調査した報告数は非常に限られているのは (Yu ら 1988、Li ら 1997、Li ら 2001、Miralles ら 1998)、小花の観察に多大の時間と労力を必要とするためと考え

られる。そのため、それらの数少ない報告では必ずしも精度の高いデータが得られているわけではない。そのため、小花数の推移を表す方法も、シグモイド曲線や多項式を利用するもの (Yu ら 1988、Li ら 2001)、直線で近似するもの (Li ら 1997、Miralles ら 1998) などいくつかの試みがあり、詳細が明らかでなかった。本研究で得られた結果では、小花の分化開始から最大期にかけての小花数の推移は、左右非対称のロジスティック曲線状の推移を示した。そこで、この関係に Gompertz の生長モデルを適用したところ、いずれの処理区においても高い決定係数が得られ、小花の分化数の推移は Gompertz の生長モデルで近似できることが明らかとなった (第 2-4 図、第 2-4 表)。しかし、小花の分化初期においては、Gompertz のモデルによる推定曲線と観察値との間に若干のずれがみられたため、小花数が直線的に増加する部分には直線回帰式を適用して検討した。

以上の検討の結果、一穂全体の分化小花数の推移については、とくに最大数に達するための過程について明らかにすることができた。ただし、一穂小花数が最大値に達したのち、退化する小花 (Kirby 1988) があるため、これらを差し引いたものが最終的に稔実した一穂粒数となる。このように小花の退化過程は一穂粒数の決定について検討する上で極めて重要であるが、ある特定の時点における形態観察から、個々の小花が発育を継続している途中にあるのか、あるいはすでに生育を停止しているかを判断することは困難であり、本研究では最大期における小花数と開花期における小花数とを測定するにとどまり、最大期から開花期までの退化小花数の推移を詳細に把握することはできなかった。したがって、小花が退化していく過程を同定するための基準、あるいは簡便な方法論の確立は、今後に残された大きな課題である。

以上のように、小穂数の決定過程については、有効積算温度に対する葉と小穂の合計した原基数の推移に線形スプラインモデルを適用することが有効であり、検討の結果、葉数および小穂数の増加過程をそれぞれの分化期間と分化速度という 2 つの要因に還元して捉

えることができた。また、幼穂の形成過程における小花数の推移についてはこれまで信頼に値する定量的な報告がほとんどなく、不明な点が多かった。第1章における走査型電子顕微鏡による詳細な観察に基づいて定量化が可能となったが、検討の結果、左右非対称のロジスティック曲線状の推移を示した。そこで、Gompertzの生長モデルを適用したところ、小花数の決定過程も分化期間と分化速度に還元して検討できることが明らかとなった。ただし、最終的な一穂粒数の決定についてさらに詳細に検討するためには、小花の退化過程について精度の高いデータを得る必要がある。

第3章 一穂粒数の変異に関わる要因の解析

第1章における幼穂形成過程の詳細な観察結果をもとにして、また形態観察だけでは十分なところを補う意味で、第2章において小穂数および一穂当たりの分化小花数の推移をモデルを利用して把握した。その結果、小穂数および分化小花の最大値は、いずれも分化速度と分化期間の2つの要因に着目して解析できることが明らかとなった。また、最終的に稔実する粒数については、分化小花の最大値が決定して以後の小花の退化過程なども検討することが必要であることも確認できた。そこで、第3章においては、西日本の暖地・温暖地で栽培される幾つかの品種を、播種期を変えて栽培し、小穂数および一穂粒数に変異が生じることを確認した上で、その変異を各器官の分化速度と分化期間の観点から検討した。また、最終的に稔実した粒数が決まる過程で重要と考えられた小花の退化についても、品種や播種期による変異について検討した。

材料と方法

1. 材料の栽培と収量調査

2001年11月から2002年5月にかけて、香川大学農学部内の圃場（畑地）において、イワイノダイチ、さぬきの夢2000およびチクゴイズミの3品種を栽培した。イワイノダイチは九州農業試験場で育成されたコムギ品種で秋播性程度はⅣ（塔野岡 2000）、さぬきの夢2000は香川県農業試験場で育成された品種で秋播性程度はⅠ～Ⅱ（多田 2002）、チクゴイズミは九州農業試験場で育成された品種で秋播性程度はⅠ～Ⅱ（氏原ら 1995）である。処理として早播き（11月2日播種）、標準播き（11月20日播種）および遅播き（12月5日播種）の3区を設けた。播種様式はドリル播き状の条播とし、長さ1.2mの播種溝を20cm間隔で配列し、1列40粒の種子を播種した。覆土後、除草剤のペンディメタリン（ゴーゴー

サン乳剤 30、BASF) を土壌表面に散布した。試験圃場を播種期によって 3 区画に分け、各区画に 3 品種を 4 反復で配置した。基肥は化成肥料で N、 P_2O_5 、 K_2O をそれぞれ 6.0、4.8、6.0kg/10a 施用した。追肥は節間伸長期に 2kg/10a の N を硫酸で施用した。

収穫期に反復区当たり 10 個体を採取し、個体当たりの穂数と粒重、および主茎の稈と穂の長さ、乾物重、小穂数、一穂粒数、一穂粒重を調査した。千粒重は一穂粒重を一穂粒数で割って求めた。

2. 分化原基数の調査とモデリング

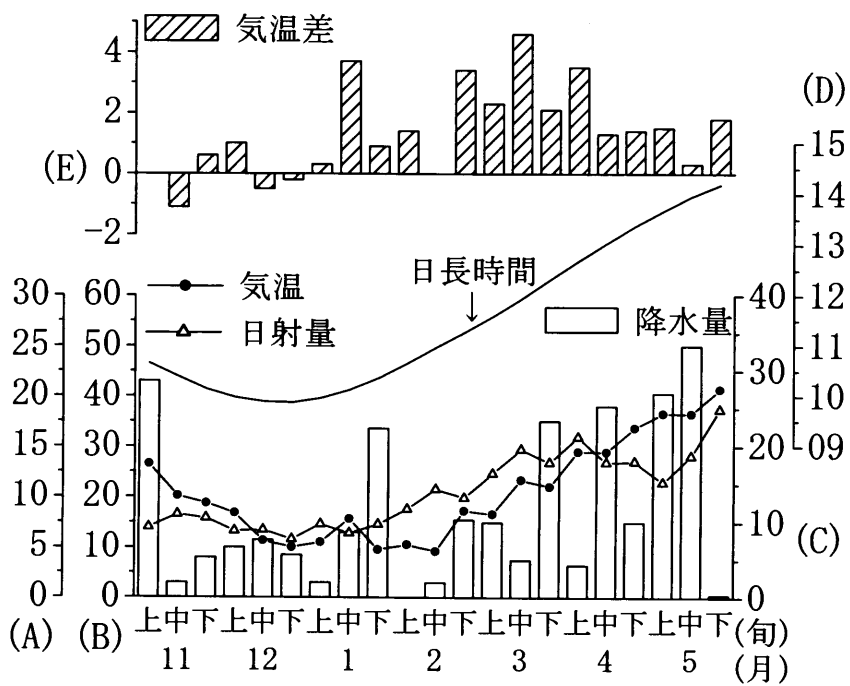
出芽以降、毎週各区から 4 個体 (1 個体 \times 4 反復) ずつサンプリングした主茎の茎頂または幼穂を、第 1 章と同じ要領で走査型電子顕微鏡 (幼穂長が約 5mm を超えるサンプルは実体顕微鏡) を用いて観察し、葉、小穂、小花の分化数を調査した。その結果を利用して、播種時を 0°Cd とした有効積算温度 (基準温度は 0°C) と葉と小穂の分化数との関係に線形スプラインモデル、小花の分化数との関係には Gompertz の生長モデルを適用し、各器官の分化数が決定する過程を分化期間と分化速度に着目して解析した。なお、小花の分化期間は、Gompertz の生長モデルで推定した分化開始期 (小花数が 1 の時点) から分化終了期 (小花数が飽和水準の 95% となった時点) までとし、分化期間中の有効積算温度毎に計算した分化速度の平均値を平均小花分化速度 (β_3) とした。

結 果

1. 気象および生育の概況

(1) 気象の概況

第 3 - 1 図に実験期間中の圃場における旬別平均気温、日射量、降水量、日長時間を示した。また、実験期間中の気温を平年値と比較するために、圃場から約 9 km 北西に位置す



第3-1図 実験期間中(2001年11月~2002年5月)の圃場の旬別平均気温、日射量、降水量、日長時間、および高松地方気象台における同期間中の気温と過去30年間(1971-2000年)の気温の平年値との差。A: 気温(°C), B: 降水量(mm), C: 日射量(MJ m⁻²), D: 日長時間(hr), E: 高松地方気象台における実験期間中の気温の平年値との差(°C)。

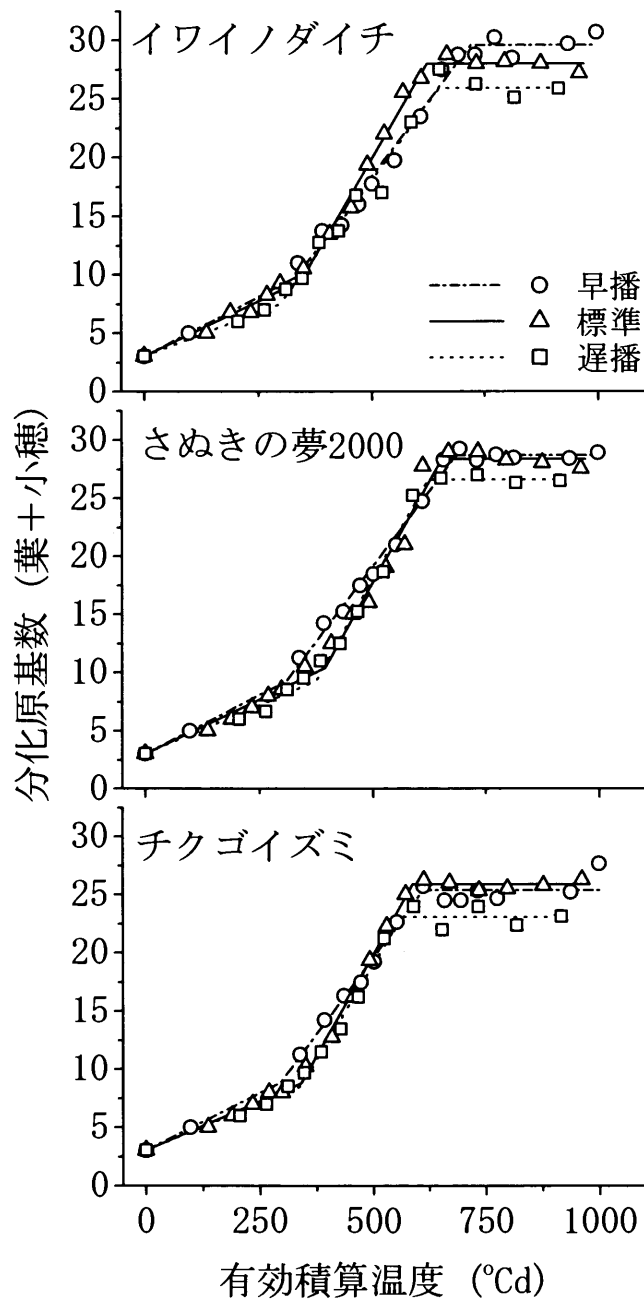
る高松地方気象台における同期間中の気温と過去 30 年間（1971～2000 年）の平均気温との差を示した（注：気象庁電子閲覧室 <http://www.data.kishou.co.jp> 最終閲覧日 2003 年 9 月 12 日）。なお、日長時間は計算式（Jones 1992）によって求めた値である。2002 年の春は記録的な高温傾向にあり、高松地方気象台における 1 月中旬から 5 月にかけての平均気温は、2 月中旬を除いて平年値を大きく上回った。

（2）生育の概況

播種から出芽が揃うまでの日数は早播きが 8 日、標準播きが 13 日、遅播きが 19 日であり、播種期が遅いほど出芽までの日数が長くなった。早播きは播種後の多量の降雨（第 3－1 図）によって除草剤の薬害が発生したため、品種の平均出芽数は 84 個体 m^{-2} （イワイノダイチ）～97 個体 m^{-2} （さぬきの夢 2000）と少なかった。ただし、出芽しなかった場所は土壌表面が窪んでいる場所や覆土が浅い場所に集中していたため、出芽した部分に限ると標準播きの栽植密度に比べて大きな違いはみられなかった。標準播きの出芽率はいずれの品種もほぼ 100%であり、平均出芽数は 160 個体 m^{-2} であった。遅播きの平均出芽数はチクゴイズミが 100 個体 m^{-2} と少なく、さぬきの夢 2000 とイワイノダイチが順に 115 個体 m^{-2} と 120 個体 m^{-2} であった。生育はいずれも良好であり、病虫害の発生や凍霜害は特にみられなかった。開花期は早播きが 4 月 7～8 日、標準播きが 4 月 15～16 日、遅播きが 4 月 18～20 日で、いずれもチクゴイズミが早い傾向にあった。成熟期はチクゴイズミが早く、さぬきの夢 2000 が遅い傾向にあったが明確な違いはなかった。このため、早播きは 5 月 21 日、標準播きは 5 月 28 日、遅播きは 5 月 30 日に全品種を同日に収穫した。

2. 葉数と小穂数決定過程のモデリング

有効積算温度と分化原基（葉＋小穂）数との関係は、品種や播種期に関わらずいずれも同様の傾向を示し、分化速度の変化点は約 350 °Cd、分化終了は約 650 °Cd 付近にあった（第 3－2 図）。これらの関係に線形スプラインモデルを適用したところ、いずれの品種と播種



第3-2図 主茎の分化原基（葉+小穂）数と有効積算温度との関係。図中のシンボルは実測値，折れ線はモデルによる推定線。

第3-1表 葉と小穂の分化数と有効積算温度との関係に適用した線形スプラインモデルのパラメータ推定値と決定係数 (R^2), パラメータの推定値をモデルに代入して求めた葉数と小穂数, およびそれぞれの分化期間中の平均気温と平均日長時間.

品種	播種期	R^2	β_1		β_2	D_1 (°Cd)	D_2 (°Cd)	D_2-D_1 (°Cd)	葉数		小穂数		平均気温(°C)		平均日長(時:分)	
			葉(°Cd) ⁻¹	小穂(°Cd) ⁻¹					葉	小穂	葉	小穂	葉	小穂	葉	小穂
イワイノダイチ	早播	0.992	0.0204	0.0510	334.1	721.8	387.8	9.8	19.8	5.9	10.5	5.9	10:20	10:04		
	標準	0.997	0.0189	0.0663	345.2	624.0	278.9	9.5	18.5	5.7	6.8	5.7	9:58	10:30		
	遅播	0.989	0.0151	0.0520	298.3	651.9	353.6	7.5	18.4	6.4	6.3	6.4	9:57	10:58		
さぬきの夢2000	早播	0.997	0.0204	0.0516	310.4	685.4	375.0	9.3	19.3	6.3	10.6	6.3	10:21	10:00		
	標準	0.991	0.0188	0.0694	394.3	653.4	259.0	10.4	18.0	5.7	6.9	5.7	9:58	10:38		
	遅播	0.995	0.0168	0.0698	375.5	623.7	248.2	9.3	17.3	6.9	5.9	6.9	10:04	11:10		
チクゴイヅミ	早播	0.990	0.0200	0.0523	296.2	610.5	314.4	8.9	16.5	6.4	10.8	6.4	10:22	9:56		
	標準	0.998	0.0170	0.0692	340.2	587.0	246.8	8.8	17.1	5.7	6.9	5.7	9:58	10:24		
	遅播	0.993	0.0162	0.0649	338.8	563.9	225.1	8.5	14.6	6.0	6.2	6.0	10:00	10:55		

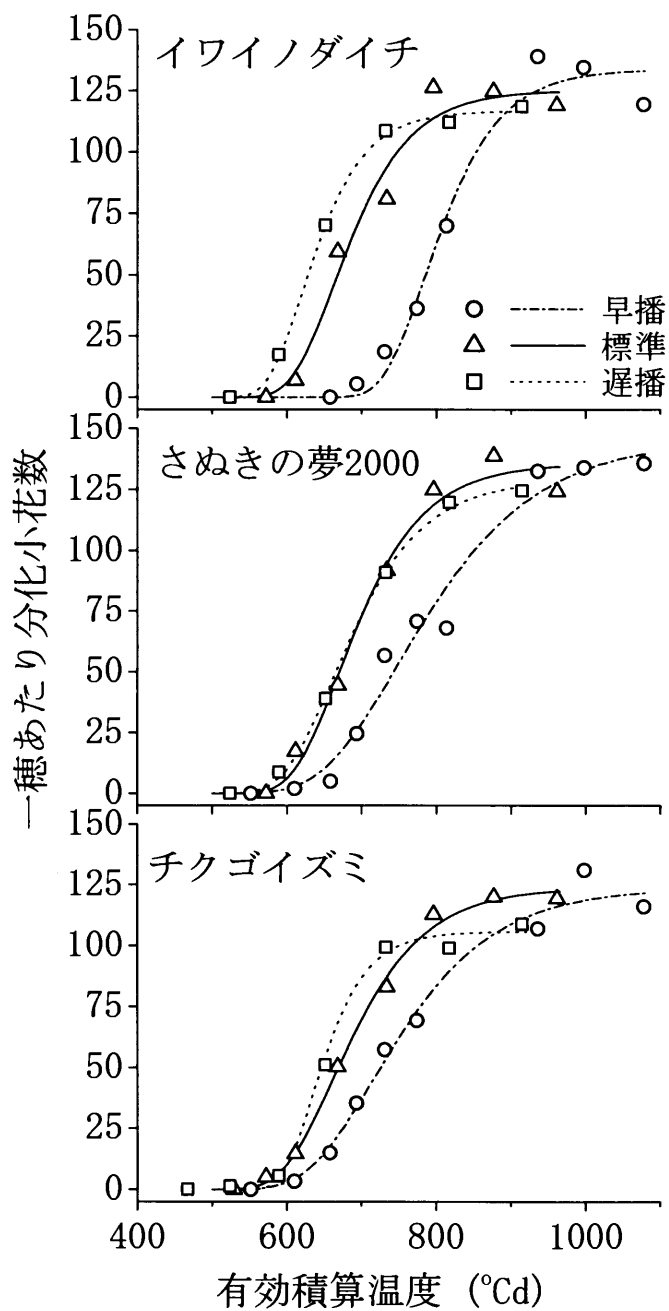
本表以下の図表において, 早播, 標準, 遅播はそれぞれ早播き, 標準播き, 遅播きを表す.
 β_1 と β_2 は順に葉と小穂の分化速度, D_1 と D_2 は順に原基の分化速度の変化点 (小花分化開始期), および分化の終了点 (頂端小穂分化期) であり, D_1 は葉の分化期間, D_2-D_1 は小穂の分化期間を表す.

期においても高い決定係数が得られた（第3－1表）。モデルのパラメータから推定した葉数と小穂数をみると、イワイノダイチとチクゴイズミの葉数は遅播きほど少なかったが、さぬきの夢2000は標準播きが多く、これに次いで早播きと遅播きが同数であった（第3－1表）。小穂数は、イワイノダイチとさぬきの夢2000では遅播きほど少なかったが、チクゴイズミは標準播き、早播き、遅播きの順に多かった。葉の分化速度はイワイノダイチ遅播きの $0.0151 \text{ 葉} (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ からイワイノダイチ、およびさぬきの夢2000早播きの $0.0204 \text{ 葉} (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ の変異が認められ、いずれの品種も播種期が早いほど葉の分化速度は速かった。イワイノダイチの葉の分化期間は早播きと標準播きに比べて遅播きが短かったが、さぬきの夢2000とチクゴイズミでは早播きが短く、標準播きと遅播きがほぼ同程度であった。小穂の分化速度は葉の分化速度の2.5倍から4.2倍速く、イワイノダイチ早播きの $0.0510 \text{ 小穂} (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ からさぬきの夢2000遅播きの $0.0698 \text{ 小穂} (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ の変異が認められた。小穂の分化期間は、さぬきの夢2000とチクゴイズミで早播きほど長かったが、イワイノダイチでは播種期との間に一定の傾向はみられなかった。

3. 一穂当たり分化小花数の決定過程のモデリング

有効積算温度に対する小花分化数の推移をみると、イワイノダイチは播種期が早いほど小花の分化開始は遅かったが、さぬきの夢2000とチクゴイズミでは早播きが遅く、標準播きと遅播きがほぼ同時期であった（第3－3図）。分化小花数の最大値はいずれの品種も播種期が早いほど多い傾向にあった。これらの関係に Gompertz の生長モデルを適用したところ、いずれの品種と播種期においても高い決定係数が得られた（第3－2表）。

Gompertz の生長モデルから推定した小花の分化開始期は、いずれの品種も播種期が早いほど遅くなる傾向にあり、イワイノダイチの早播きは他の2品種の早播きに比べて特に遅かった。分化小花数の最大値（以下、一穂当たり分化小花数とする）は播種期が早いほど多く、また、その時期は遅くなる傾向にあった。品種別にみた一穂当たり分化小花数は



第3-3図 一穗あたり分化小花数と有効積算温度との関係。図中のシンボルは実測値，曲線はモデルによる推定線。

第3-2表 小花の分化数と有効積算温度との関係に適用した Gompertz モデルのパラメータ推定値と決定係数 (R^2)，モデルにより推定した
 分化小花数の最大値とその時の有効積算温度，小花の分化開始時，小花の平均分化速度 (β_3)，および分化期間中の平均
 気温と平均日長時間。

品種	播種期	R^2	A	b	k	分化小花数 の最大値	小花分化 開始時 ($^{\circ}\text{Cd}$)	最大小花数 時の GDD ($^{\circ}\text{Cd}$)	小花の 分化期間 ($^{\circ}\text{Cd}$)	β_3 小花($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$	平均 気温 ($^{\circ}\text{C}$)	平均 日長 (時:分)
イワイノ ダイチ	早播	0.979	133.8	1397699	0.0180	127.1	698	951	253	0.497	6.4	11:02
	標準	0.974	125.2	117201	0.0176	119.0	574	832	258	0.456	8.1	11:25
	遅播	0.999	116.8	666526	0.0216	110.9	549	758	210	0.524	10.2	11:47
さぬきの 夢 2000	早播	0.977	145.2	1526	0.0098	138.0	585	1053	468	0.292	7.0	10:56
	標準	0.986	135.6	46029	0.0160	128.8	571	856	285	0.447	8.2	11:26
	遅播	0.999	129.2	21012	0.0150	122.7	557	860	303	0.401	10.3	11:59
チクゴ イズミ	早播	0.986	123.7	3183	0.0112	117.5	577	981	404	0.288	6.5	10:50
	標準	0.997	123.9	16649	0.0147	117.7	555	865	310	0.376	7.9	11:23
	遅播	0.996	105.7	7859974	0.0250	100.5	574	754	180	0.550	10.3	11:50

A は分化小花数の飽和水準， b と k はそれぞれ曲線の位置と増加率に関するパラメータ．最大小花数時の GDD は分化小花数の最大値の時の
 有効積算温度．

さぬきの夢 2000 が多く、チクゴイズミが少なかった。小花の分化期間は早播きと標準播きにおいて、イワイノダイチが他の 2 品種よりも短かった。小花分化の相対生長率に相当するパラメータ k は 0.0098~0.0250 の範囲、小花の分化速度 (β_3) は 0.288~0.550 小花($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$ の範囲にあった。イワイノダイチとさぬきの夢 2000 において、 k および小花の分化速度と播種期との間には一定の傾向がみられなかったが、チクゴイズミでは遅播きほどこれらの値が大きくなる傾向にあった。

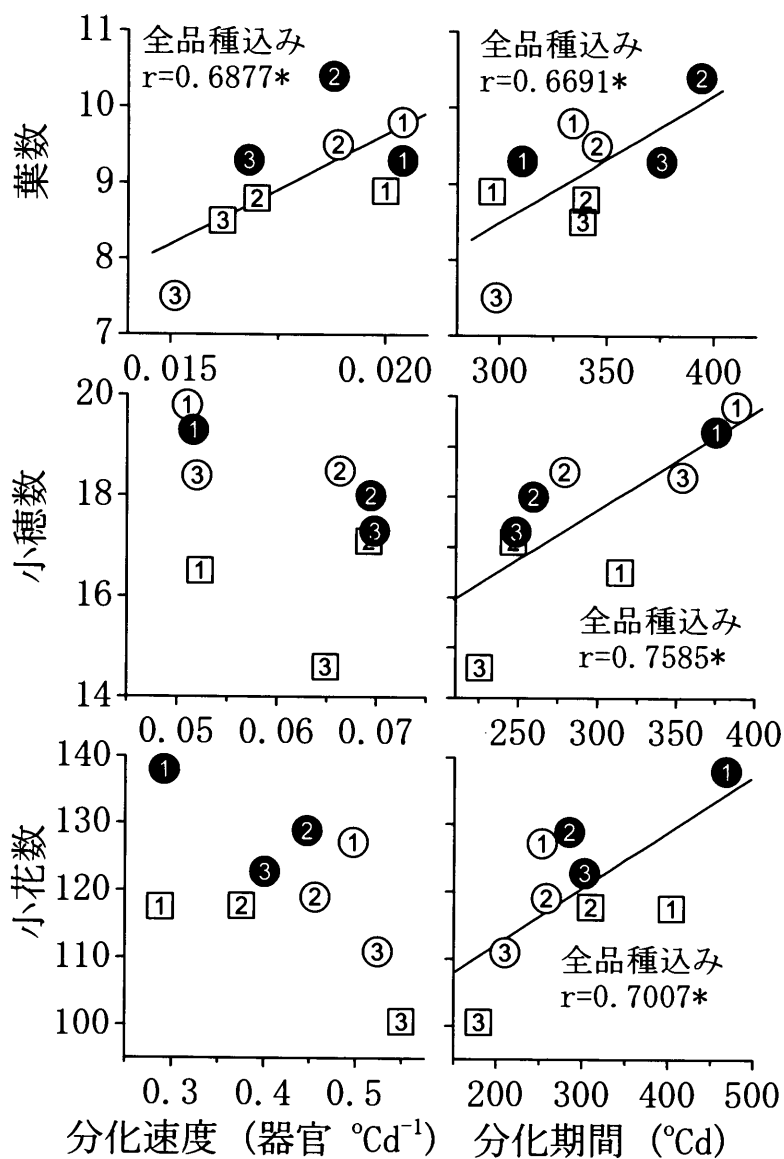
4. 器官分化数と分化速度・分化期間との関係

播種期による葉数、小穂数および小花数の変異を分化速度と分化期間に着目して考察するため、分化数（葉と小穂は第 3 - 1 表のモデル推定値、小花は第 3 - 2 表の一穂当たり分化小花数）と分化速度 (β_1 、 β_2 、および β_3) および分化期間 (D_1 、 D_2-D_1 、および第 3 - 2 表の小花の分化期間) との関係を検討した (第 3 - 4 図)。

品種別にみた葉数と葉の分化速度、および分化期間との関係はいずれも有意性が認められなかったが、全品種を込みにしてみると、いずれも 5%水準で有意な正の相関関係が認められた。葉の分化速度と分化期間との間には、品種別、全品種込みのいずれの場合も有意な関係は認められなかった。

品種別の小穂数と小穂の分化速度および分化期間との関係にはいずれも有意性が認められなかった。全品種を込みにした場合も、小穂数と分化速度との間には相関関係は認められなかったが、小穂数と分化期間との間には 5%水準で有意な正の相関関係が認められた。小穂の分化速度と分化期間との関係には、全品種を込みにした場合には 0.1%水準、品種別ではさぬきの夢 2000 に 5%水準のそれぞれ有意な負の相関関係が認められた。

品種別の一穂当たり分化小花数と小花の分化速度および分化期間との間に有意な関係は認められなかったが、全品種を込みにした場合、一穂当たり分化小花数と分化期間との間には 5%水準で有意な正の相関関係が認められた。しかし、小穂数が異なる場合の分化小花

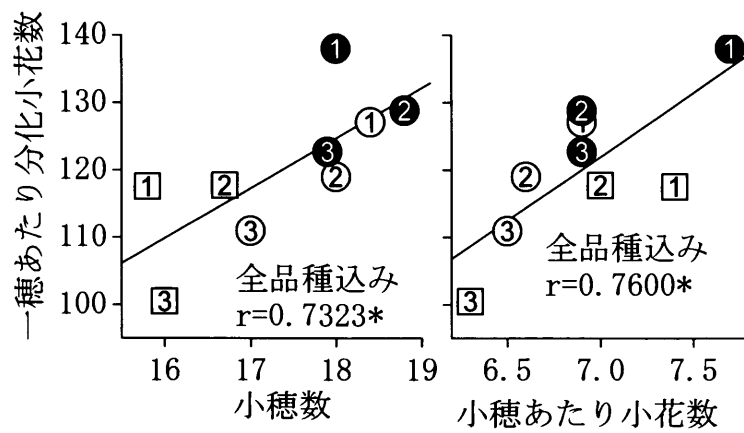


第3-4図 葉、小穂、小花の分化数と分化速度および分化期間との関係。図中のシンボルは○がイワイノダイチ、●がさぬきの夢 2000、□がチクゴイズミ、またシンボル中の数字は1が早播き、2が標準播き、3が遅播きを表す。*;5%水準で有意。

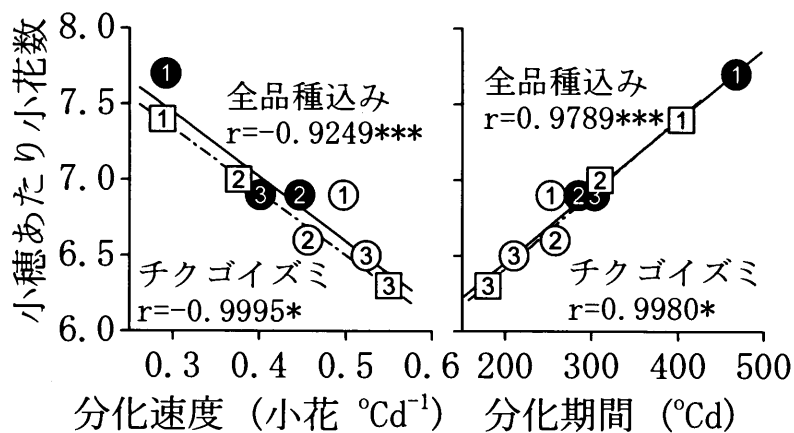
数の変異を、その分化速度や分化期間の関係から単純に比較することはできないと考えられる。そこで、一穂当たり分化小花数を小穂数と小穂当たりの分化小花数（以下、小穂当たり小花数とする）に分解し、これらの相互関係ならびに小穂当たり小花数と小花の分化速度および分化期間との関係を検討した。その結果、全品種を込みにした場合、一穂当たり分化小花数は小穂数および小穂当たり小花数の双方と有意な正の相関を示したが、その品種間差は小穂数と、播種期間差は小穂当たり小花数との関係が強い傾向がみられた（第3－5図）。また、小穂当たり小花数と分化速度との間に負の、分化期間との間には正の、いずれも 0.1%水準で有意な相関関係が認められた（第3－6図）。品種別にみた場合、チクゴイズミには全品種込みの場合と同様の関係が 5%水準の有意性で認められたが、イワイノダイチとさぬきの夢 2000 における相関係数は有意ではなかった。ただし、これらの品種でも、分化期間が長い早播きで小穂当たり小花数が多かった。なお、小花の分化速度と分化期間との間には、全品種込みの場合に 0.1%水準で有意な負の相関関係（ $r=-0.9635$ ）が認められた。また、有意性は認められないものの、品種別の相関係数は $-0.9955\sim-0.8541$ の高い範囲にあった。

5. 一穂粒数の変異とその要因

収穫期の一穂粒数を品種間で比較すると、イワイノダイチが少なく、さぬきの夢 2000 が多かったが、播種期による一穂粒数の変異は品種によって異なっていた（第3－3表）。しかし、二要因分散分析の結果、品種と播種期のいずれも一穂粒数に対する有意な効果が認められた。そこで、一穂粒数の変異について、一穂当たり分化小花数（第3－2表）、開花期と収穫期の小花生存率および稔実率（第3－3表）から検討した。なお、小花生存率は一穂当たり分化小花数に対する開花期小花数、あるいは収穫期の一穂粒数の百分率、稔実率は開花期の小花数に対する一穂粒数の百分率である。一穂当たり分化小花数は開花期までに 60～70%が退化し、開花期の小花数は 41.1～53.2 個、小花生存率は 33～43%となった。



第3-5図 一穂あたり分化小花数と小穂数および小穂あたり小花数との関係。図中のシンボルは第3-4図と同じ。*;5%水準で有意。



第3-6図 小穂あたり分化小花数と小花の分化速度および分化期間との関係。図中のシンボルは第3-4図と同じ。*,***;5%,0.1%水準で有意。

稔実率には 72～100%の範囲、収穫期の小花生存率には 26～42%の変異が認められた。これらの要因には播種期や品種による特定の傾向は無く、いずれも一穂粒数との間に相関関係は認められなかったが、収穫期の小花生存率はチクゴイズミの標準播きを除いて、遅播きほど高かった。そこで、一穂粒数の変異に対する各要因の関与の程度を明らかにするため、一穂粒数を従属変数、一穂当たり分化小花数と収穫期の小花生存率を説明変数とする重回帰分析をおこなった。その結果、決定係数は 0.1%水準で有意であり、標準偏回帰係数の割合から推定した一穂粒数に対する寄与率は、一穂当たり分化小花数が約 4 割、収穫期の小花生存率が約 6 割であった（第 3－4 表）。また、説明変数の収穫期の小花生存率を開花期の小花生存率と稔実率に置き換えて再度分析したところ、決定係数がさらに高い重回帰モデルが得られた（第 3－5 表）。検討の結果、一穂粒数の変異には一穂当たり分化小花数、開花期の小花生存率、稔実率のいずれの要因も深く関与していることが明らかとなったが、品種によって多少傾向が異なっていることが窺えた。

続いて、遅播きほど小花生存率が高まる原因を同化産物の分配特性から検討するため、穂と稈との乾物重の割合を検討した。その際、開花期までに穂に転流する同化産物量を示す指標として成熟期の殻重（穂重から粒重を除いた重さ）を用いた（Fischer and Stockman 1980、Fischer 1985）。まず、収穫期の穂と稈の形態形質をみると、稈長、穂長は遅播きほど短く、稈の乾物重は遅播きほど軽くなっており、二要因分散分析の結果、いずれにも播種期による有意な効果が認められた（第 3－3 表）。一方、殻重には播種期による一定の傾向がなく、効果の有意性も認められなかった。また、穂と稈との乾物重の割合を表す穂重稈重比（全体の重さ（殻重＋稈乾物重）に対する穂の重さ（殻重）の百分率）を比較したところ、いずれの品種も遅播きほど穂重稈重比が高いことが明らかとなった。小花生存率と穂重稈重比との関係は、品種別、全品種込みに関わらずいずれも有意な相関関係が認められなかったが、イワイノダイチ（ $r=0.9868$ 、 $p=0.103$ ）とさぬきの夢 2000（ $r=0.9836$ 、 $p=0.135$ ）は比較的高い正の相関関係にあった。

第3-3表 収穫期の主茎の収量形質と形態形質，および開花期小花数，稈実率および開花期と収穫期の小花生存率.

品種	播種期	一穂粒数	一穂粒重 (g)	穂長 (cm)	穀重 (g)	稈長 (cm)	稈乾物重 (g)	穂重 比 (%)	開花期 小花数	稈実率 (%)	小花生存率 (%)	
											開花期	収穫期
イワイノ ダイチ	早播	33.5	1.337	9.4	0.372	79.1	1.51	19.7	46.3	72	36	26
	標準	33.5	1.323	9.4	0.316	84.7	1.13	22.0	41.7	80	35	28
	遅播	37.7	1.358	8.4	0.329	68.7	0.98	25.0	47.2	80	43	34
さぬきの 夢2000	早播	42.6	1.461	8.3	0.298	76.4	1.50	16.5	49.8	85	36	31
	標準	42.2	1.518	8.0	0.326	80.6	1.16	22.0	53.2	79	41	33
	遅播	41.1	1.359	6.2	0.332	61.7	1.13	22.7	41.1	100	33	34
チクゴ イズミ	早播	40.7	1.542	8.8	0.330	82.5	1.83	15.4	48.1	85	41	35
	標準	36.3	1.402	8.6	0.396	82.3	1.31	23.3	48.6	75	41	31
	遅播	41.9	1.549	7.5	0.396	66.2	1.28	23.7	41.9	100	42	42
品種		***	**	***	***	**	***	***	---	---	---	---
播種期		*	ns	***	ns	***	***	**	---	---	---	---
品種×播種期		ns	ns	*	***	ns	ns	**	---	---	---	---

表中の数字は4反復区の平均値(開花期小花数，稈実率および小花生存率を除く). 穀重は一穂重から一穂粒重を引いた重さ. 穂重稈重比は穀重と稈乾物重の合計に対する穀重の百分率. 稈実率は開花期小花数に対する一穂粒数の百分率. 小花生存率は一穂あたり分化小花数に対する開花期の小花数，あるいは収穫期の一穂粒数の百分率.

*, **, ***, ns ; それぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意, 5%水準で有意ではないことを示す.
開花期小花数，稈実率および小花生存率は反復区毎のデータがないため分散分析を実施していない.

第3－4表 一穂粒数を従属変数，一穂あたり分化小花数と収穫期の小花生存率を説明変数とした重回帰分析の結果¹⁾．

説明変数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	寄与率 (%)	F 値
一穂あたり分化小花数	0.323	0.949	41.7	390.0 ***
収穫期の小花生存率	1.064	1.326	58.3	761.1 ***

¹⁾ 重回帰式の切片は-34.732、決定係数は0.992 ($p<0.001$)．

*** : 0.1%水準で有意．

第 3－5 表 一穂粒数を従属変数，一穂あたり分化小花数，開花期の小花生存率，稔実率を説明変数とした重回帰分析の結果¹⁾．

説明変数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	寄与率（％）	F 値
一穂あたり分化小花数	0.344	1.011	32.8	704.7 ***
収穫期の小花生存率	0.939	0.930	30.1	678.2 ***
稔実率	0.422	1.145	37.1	1273.0 ***

¹⁾ 重回帰式の切片は-74.292、決定係数は 0.996（ $p<0.001$ ）．

***：0.1%水準で有意．

考 察

1. 葉数の決定過程

コムギの秋播き栽培において、播種期を遅らせると主茎の葉数は次第に減少することが報告されているが（福嶌ら 2001a、Kirby ら 1985、1987、Stapper and Fischer 1990）、本研究においてモデルパラメータから推定した葉数も、さぬきの夢 2000 の早播きを除いて播種期が遅いほど少なくなった（第 3－1 表）。全品種を込みにした場合、葉数は分化速度と分化期間の両者の影響を受けていたが（第 3－4 図）、分化速度はいずれの品種も早播きほど速く（第 3－1 表）、このため早播きほど葉数が増加したと推察された。葉の分化速度は分化期間中の平均気温と正の相関関係にあることが報告されているが（Baker and Gallagher 1983b、Kirby ら 1987、Miglietta 1989）、本研究においても、葉の分化速度と分化期間中の平均気温（第 3－1 表）との相関係数はいずれの品種においても高く（ $r=0.7978\sim0.9984$ ）、チクゴイズミでは 5%水準の有意性が認められた。全品種込みの場合には 1%水準の有意な正の相関関係が認められ（ $r=0.854$ 、 $p<0.01$ ）、気温が高いほど葉の分化速度が速まる傾向が示された。

葉の分化期間には日長と春化が関係するので、品種の秋播性を考慮する必要がある。秋播性程度がⅣのイワイノダイチの小穂分化開始期は、早播きで全品種中最も遅く、遅播きでは最も早かったが（第 3－1 表）、これは春化に必要な低温に遭遇するまでの期間が早播きで長く、遅播きで短かったためと考えられる。これに対し、秋播性程度がⅠ～Ⅱのさぬきの夢 2000 とチクゴイズミの花芽分化は春化をほとんど必要としないため、葉の分化期間は主に日長に影響されると考えられる（Hay and Ellis 1998）。実際、葉の分化期間と分化期間中の平均日長時間（第 3－1 表）との関係には、さぬきの夢 2000（ $r=-1.000$ 、 $p<0.01$ ）とチクゴイズミ（ $r=-0.9984$ 、 $p<0.05$ ）のいずれにも有意な負の相関関係が認められた。し

たがって、これらの品種における葉の分化期間は、主に日長時間によって決定されると推察される。

2. 小穂数の決定過程

小穂数は、イワイノダイチとさぬきの夢 2000 では播種期が遅いほど少なく、チクゴイズミは標準播き、早播き、遅播きの順に多かった（第 3－1 表）。さぬきの夢 2000 とチクゴイズミでは、早播きの分化速度が遅く、遅播きほど分化期間が短かったが、イワイノダイチでは早播き、遅播きの分化速度が遅く、分化期間が長かった（第 3－1 表）。小穂の分化速度と小穂数との間に有意な相関関係はなかったが（第 3－4 図）、小穂数と分化期間との間には全品種を込みにした場合に有意な正の相関関係が認められた。また、小穂の分化速度と分化期間との間には強い負の相関関係が存在した。Stern and Kirby (1979) は 4 品種の播種期を変えて栽培した結果、小穂数はほとんど変化しなかったが、播種期が遅いほど小穂の分化速度は速く、分化期間は短くなったことを報告している。このような小穂の分化速度と分化期間の相互補償的な関係が認められるメカニズムやその生理的な意義については明らかにされていない (Allison and Daynard 1976、Delecolle ら 1989、Rahman and Wilson 1977、Ewert 1996)。

これまでに、小穂の分化速度と温度および日長との間に正の相関関係が認められることが指摘されているが (Allison and Daynard 1976、Delecolle ら 1989、Kirby ら 1987、Rahman and Wilson 1977、Rawson 1971、Stern and Kirby 1979)、本研究の結果では、小穂の分化速度および分化期間は、全品種込みでも、品種別にみても、平均気温あるいは平均日長時間（第 3－1 表）との間に一定の傾向は認められなかったが、今後継続して小穂の分化速度、分化期間と環境要因との関係についてさらに検討を進めていく必要がある。

3. 一穂当たり分化小花数の決定過程

一穂当たり分化小花数はいずれの品種も遅播きほど減少する傾向にあり（第3-2表）、全品種を込みにすると、一穂当たり分化小花数と分化期間との間には正の相関関係が認められた（第3-4図）。この結果は、一穂当たり分化小花数に関する数少ない定性的な報告（Whingwiri and Stern 1982、Li ら 2001、Ewert 1996）と矛盾しない。なお、一穂当たり分化小花数は小穂数と小穂当たり小花数との積と考えることができる。そこで、これらの相関関係を検討した結果、一穂当たり分化小花数と小穂数および小穂当たり小花数とは、全品種込みの場合、いずれも有意な正の相関関係にあった（第3-5図）。しかし、品種別の分化小花数は小穂数、播種期別の分化小花数は小穂当たり小花数の方により強く影響されていた。すなわち、播種時期に関わらず品種別の一穂当たり分化小花数はさぬきの夢 2000 が多く、チクゴイズミが少なかった（第3-2表）が、これはさぬきの夢 2000 の小穂数が多く、チクゴイズミの小穂数が少ないことが原因であった。また、いずれの品種においても、播種期が早いほど一穂当たり分化小花数が多い傾向がみられた（第3-2表）が、これは早播きほど小穂当たり小花数が多いためと考えられた。さらに、小穂当たり小花数と小花の分化速度および分化期間との関係を検討した結果、小穂当たり小花数と分化速度との間に負の、分化期間と間には正の、いずれも密接な関係が認められた（第3-6図）。また、小穂の場合と同様に、小花の分化速度と分化期間の間にも負の相関関係が存在することが明らかとなった。

なお、Ewert（1996）は小花の分化速度と日長との正の相関関係をライコムギで認めているが、本研究では、チクゴイズミにおいて、分化速度と分化期間中の平均気温（第3-2表）との間に正の（ $r=0.9994$ 、 $p<0.05$ ）、分化期間と平均気温との間に負の（ $r=0.9982$ 、 $p<0.05$ ）、それぞれ有意な相関関係が認められた。また、全品種を込みにした場合に分化期間と分化期間中の平均日長時間（第3-2表）との間に負の相関関係が認められた（ $r=0.6925$ 、 $p<0.05$ ）。これらのことから、遅播きほど小花の分化は長日条件下で進行するため分化期間

が短縮し、小穂当たりの分化小花数が増加せず、分化小花数の減少につながったと推察される。

4. 一穂粒数の変異とその規定要因

一穂粒数の変異の要因を、一穂当たり分化小花数（第3－2表）と開花期、収穫期の小花生存率、および稔実率（第3－3表）から検討した結果、収穫期の小花生存率はチクゴイズミの標準播きを除いて遅播きほど高かったが、その他は特定の傾向は認められなかった。重回帰分析の結果から、一穂粒数の変異には一穂当たり分化小花数、開花期の小花生存率、稔実率のいずれも密接に関与していることが明らかとなったが（第3－5表）、品種によって多少異なる傾向も認められた。すなわち、さぬきの夢2000の場合、一穂当たり分化小花数と収穫期の小花生存率は有意な負の相関関係にあり（ $r=-0.9973$ 、 $p<0.05$ ）、このため、播種期による一穂粒数の変異は小さくなった。イワイノダイチもさぬきの夢2000とほぼ同じ傾向であったが、遅播きの開花期の小花生存率が特に高かったため、遅播きの一穂粒数が多い結果となった。チクゴイズミの一穂当たり分化小花数も早播きほど多く、開花期の小花生存率はいずれの播種期もほとんど同じであったが、稔実率が低いことにより、標準播きの一穂粒数が最も少なくなった。このように、一穂当たり分化小花数から一穂粒数が決定するまでの様相は品種間でそれぞれ異なっていることも明らかとなった。

ただし、収穫期の小花生存率はチクゴイズミの標準播きを除いて、遅播きほど高かったもので、穂と稈との乾物重の分配の視点から検討した。分化小花数の最大期から開花期までの期間は穂と稈との間で同化産物の競合が最大となる時期であり（Brooking and Kirby 1981、Fischer and Stockman 1980、Kirby 1988）、この期間中に穂へ転流する同化産物の割合が増加すると小花の生存率が向上すると考えられている（Siddique ら 1989、Slafer and Andrade 1993）。今回の結果では、殻重には播種期の影響が無かったが、稈の乾物重は遅播きほど減少したため、穂重稈重比はいずれの品種も遅播きほど高かった（第3－3表）。こ

のことから、遅播きは早播き、標準播きに比べて穂への同化産物の分配割合が多く、このため小花生存率が高まったと推察される。

以上、品種と播種期を組み合わせる栽培した結果、小穂および一穂粒数に変異が認められたので、それぞれの器官の分化速度と分化期間とに着目して検討したところ、いずれの要因も深く関係しているが、分化期間と密接に関係している場合が多いことが確認されるときともに、分化速度と分化期間との間に補償的な関係が認められることが明らかとなった。小穂や小花の分化速度は主として温度、分化期間は主として日長に大きく影響されることが推察されたが、両者が相互に関係するため、各環境要因の影響には一定の傾向は認められず、品種によって栽培試験のデータを蓄積する必要がある。

以上は、一穂当たり分化小花数の最大値についての問題であるが、最終的に稔実する一穂粒数は、最大の一穂当たり分化小花数が決定した後に退化する小花や、開花しても稔実しない小花を差し引いたものとして決まることになる。したがって、分化小花数が最大となった後の小花の挙動について解析する必要がある。第1章における幼穂の形成過程に関する詳細な観察から明らかなように、ある時点で特定の小花が生育を継続しているか、すでに終了しているかを判断することは、少なくとも現時点では不可能に近く、開花した小花数および稔実した粒数を確認することができるに留まっている。一穂粒数の決定過程を詳細に理解するためには、一穂当たりの分化小花数の最大値が決定して以後の過程も詳細に検討する必要があるが、開花した小花数や稔実した粒数である程度、議論を進めておくことも意味があると考えている。すなわち、一穂当たりの分化小花数の最大値が品種や栽培条件によって変異することは確認されているが、その中で開花しなかったり、開花しても稔実しないものの数や割合にも変異が認められ、最終的に稔実する粒数が分化小花数の最大値の半分以下である場合がほとんどであることを考えると、分化小花数を増やすこととともに、あるいはそれ以上に最終的な稔実粒数の割合を上げる必要がある。本研究の範

囲では詳細な議論をするデータを持ち合わせていないが、穂重と稈重の間における乾物の分配が関係していることを示唆するデータは得られている。

第4章 小穂の位置別着粒数の変異に関わる要因の解析

前章までにおいて、詳細な形態観察やそれに基づくモデリングによって、一穂における小穂数および粒数について検討し、それぞれの分化期間および分化速度が重要なポイントになることを明らかにした。しかし、そこでは一穂粒数を全体として取り扱うか、一穂粒数を小穂数と小穂当たりの平均粒数との積と考えて検討を進めていた。しかし、実際の小穂当たり粒数は小穂の位置によって異なっている。小花の分化速度や分化期間についてさらに詳細に検討するためには、このような考え方だけでは不十分で、穂軸に沿った小穂の位置に着目して、小穂当たり粒数の変異の要因をみていく必要がある。そこで、まず西日本で栽培されているコムギ4品種の小穂当たり粒数の分布を検討した。その上で、小穂位置による小穂当たり粒数の変異について、小穂位置別の分化小花数の問題を、小花の分化開始時期と分化速度に着目して検討した。

材料と方法

1. 小穂位置別着粒数の品種間差

1998年から2003年にかけて香川大学農学部圃場（畑地）において、西日本において重要であるダイチノミノリ、イワイノダイチ、さぬきの夢2000およびチクゴイズミの4品種を慣行栽培した。播種様式はいずれもドリル播き状の条播とし、1列1.2m、列間20cmとした。列当たり40粒（1998年播種は60粒）を11月19日から26日の間に播種した。出芽率はいずれも90%以上であり、栽植密度はおよそ150個体 m^{-2} （1998年播種は225個体 m^{-2} ）である。雑草防除には播種後に除草剤のペンディメタリン（ゴーゴーサン乳剤30、BASF社）を土壌表面に散布した。施肥はNを6～10kg/10a、 P_2O_5 を4.8～10kg/10a、 K_2O を6～10kg/10aの範囲で施用した。成熟期の主茎を対象に、一穂粒数、小穂数、穂長および稈長を計測す

るとともに、小穂の位置別に粒数を調査した。

2. 遮光と窒素追肥による小穂当たり粒数の変異

1997 年から 1998 年にかけて香川大学農学部の間場（畑地）において栽培したコムギ品種ダイチノミノリを、材料として供試した。播種様式はドリル播き状の条播とし、長さ 1.2m、列間 20cm の列に、1 列当たり 60 粒を 11 月 25 日に播種した。播種前に N、 P_2O_5 、 K_2O をいずれも 10kg/10a 全量基肥で施用した。処理区として、主茎幼穂の二重隆起期から 15 日間の遮光処理を行った遮光区、二重隆起期に窒素追肥を行った窒素追肥区、および対照区（無処理）の 3 区を設け、反復数を 3 とした。遮光区には群落の上部 10cm の高さに遮光率 51% の寒冷紗を設置した。窒素追肥は、二重隆起期に 5kg/10a の N を硝酸アンモニウム水溶液で施用した。二重隆起期は週 1～2 回、主茎の幼穂を実態顕微鏡で観察して決定した。幼穂の発育過程は 2 月 5 日から 3 月 2 日までの期間中に 6 回、各処理区から 9 個体採取して走査型電子顕微鏡観察により小穂数、小花数、幼穂長を測定した。2 月 16 日、2 月 24 日、3 月 2 日のサンプルは小穂位置別に分化小花数、および雄蕊、雌蕊が分化した小花数を調査した。二重隆起期の 2 月 5 日と頂端小穂分化期頃の 2 月 21 日の個体乾物重を調査して、この小穂分化期間中の相対生長率を算出した。また、2 月 21 日の乾燥試料を粉碎して非構造化炭水化物含有量、および窒素含有量を測定した。炭水化物については、乾燥粉末試料からエタノールと温水で抽出し、アンスロン硫酸法で定量した水溶性炭水化物量と、残渣をオートクレーブで糊化分散後、 α アミラーゼで澱粉を糖化して定量した澱粉量の合計を非構造化炭水化物量とした。N は CHN コーダー（MT-3 ヤナコ）で定量した。成熟期の 5 月 16 日には各処理区 60 本の主茎の穂につき小穂位置別に小穂当たり粒数を調査した。

3. 小穂位置別にみた小花の分化と退化

第 2 章で材料としたチクゴイズミを対象とした。材料の栽培、処理区の設定、試験区の

構成および分化原基数の調査については、第2章で記載したとおりである。有効積算温度と各小穂別の小花数の関係には直線回帰式を適用し、直線回帰式の傾きを小花の分化速度とした。また、収穫期に着粒が認められた小花のうち、それぞれの小穂における最上位の小花が分化した時点をも最終生存小花分化期とした。最終生存小花分化期は、有効積算温度と小花数との直線回帰式に収穫時の小穂当たり粒数を代入して推定した。

結 果

1. 小穂位置別着粒数の品種間差

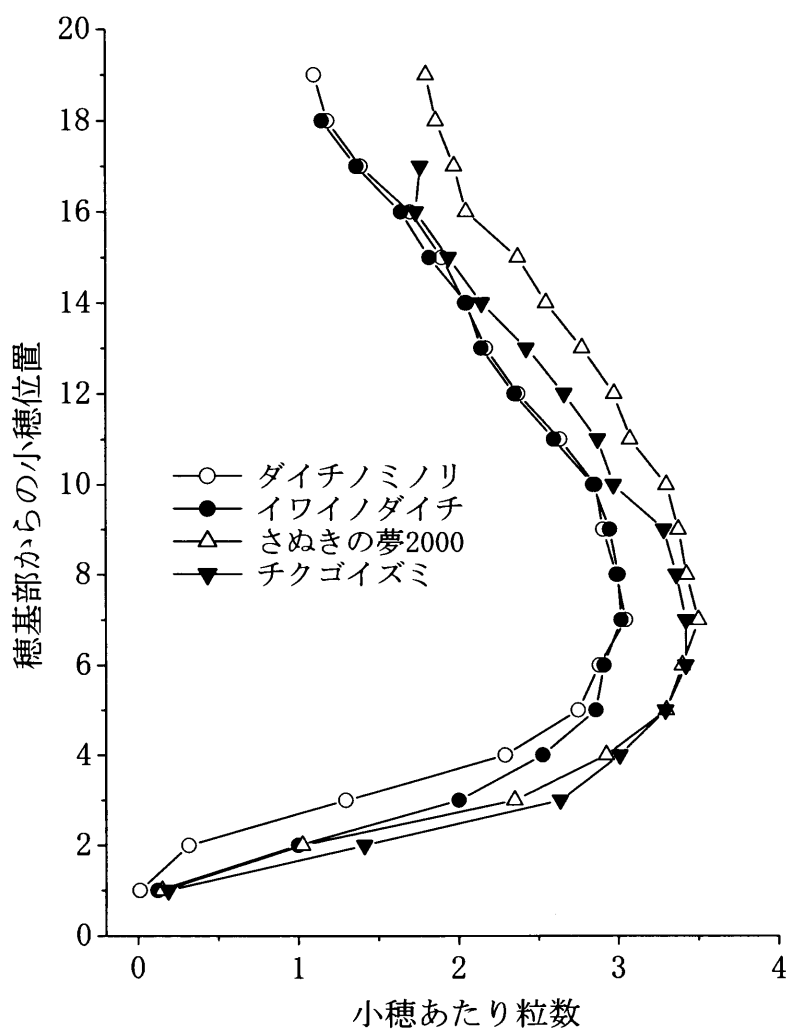
ダイチノミノリ、イワイノダイチ、さぬきの夢 2000 およびチクゴイズミについて、主茎の一穂粒数、小穂数、小穂当たり平均粒数、穂長、稈長および穂長稈長比の比較を行った(第4-1表)。一穂粒数はダイチノミノリとイワイノダイチが約 37 粒と少なく、チクゴイズミは 40 粒、さぬきの夢 2000 は 45.1 粒で最も多かった。小穂数はダイチノミノリとさぬきの夢 2000 が共に 18.7 個で多く、次いでイワイノダイチの 18.0 個であり、チクゴイズミは 16.2 個と他の 3 品種と比べて特に少なかった。一穂平均の小穂当たり粒数はダイチノミノリとイワイノダイチが共に 2.0 粒であり、さぬきの夢 2000 とチクゴイズミは約 2.5 粒であった。穂長はさぬきの夢 2000 の 8.0cm からイワイノダイチが 9.4cm の範囲に変異し、ダイチノミノリとチクゴイズミはこの中間の約 8.5cm であった。さぬきの夢 2000 の稈長は 79.2cm で他の 3 品種の平均値 83.1cm よりも有意に短かった。穂長稈長比はダイチノミノリとイワイノダイチが約 10% で、さぬきの夢 2000 とチクゴイズミよりも有意に高かった。

小穂位置別の小穂当たり粒数の分布を第4-1図に示した。いずれの品種も小穂当たり粒数は第7小穂付近が最も多く、そこから頂端側および基部側に向かって次第に減少していた。ただし、頂端側への減少に比較して、基部側への減少の方が急激であり、特に、全

第4-1表 主茎の一穂粒数, 小穂数, 一穂平均の小穂当たり粒数, 穂長および稈長の品種間差.

品種	一穂粒数	小穂数	小穂当たり粒数	穂長 (cm)	稈長 (cm)	穂長稈長比 (%)
ダイチノミノリ (n=168)	37.5 c*	18.7 a	2.0 b	8.4 b	83.7 a	10.1 a
イワイノダイチ (n=98)	36.4 c	18.0 b	2.0 b	9.4 a	83.6 a	10.0 a
さぬきの夢 2000 (n=80)	45.1 a	18.7 a	2.4 a	8.0 c	79.2 b	9.1 b
チクゴイズミ (n=173)	40.0 b	16.2 c	2.5 a	8.5 b	81.9 a	9.5 b

*:異なるアルファベット間に5%水準の有意差がある (Tukey のHSD 検定).
穂長稈長比: 穂長 ÷ (穂長 + 稈長) × 100



第4-1図 小穂位置別粒数の品種間差.

品種の第 1 小穂およびダイチノミノリの第 2 小穂にはほとんど着粒が認められなかった。一穂粒数の多少を小穂の位置別についてみると、かならずしもすべての小穂において同様に粒数が変化しているわけではなく、一穂粒数が多い品種ほど、まず基部側、続いて頂端側の小穂当たり粒数が多いことが分かった。

2. 遮光と窒素追肥による小穂当たり粒数の変異

小穂分化期間中の個体乾物重と相対生長率は追肥区で高く、遮光区で低かったが、いずれも対照区との有意差は認められなかった（第 4－2 表）。遮光区の非構造的炭水化物含有量は対照区と追肥区よりも有意に少なかったが、追肥区の窒素含有量は他の処理区と有意差はなかった。頂端小穂分化期は対照区と窒素追肥区が 2 月 24 日であり、遮光区は 1 日遅れて 25 日であった。幼穂長と小穂数の推移に処理間差は無かった（第 4－2 図）。小花の分化は各処理区とも頂端小穂分化期の約 10 日前である 2 月 13 日から 2 月 16 日の期間中に開始した。頂端小穂分化期と 3 月 2 日における一穂当たり分化小花数は、窒素追肥区で増加、遮光区で減少する傾向にあった。

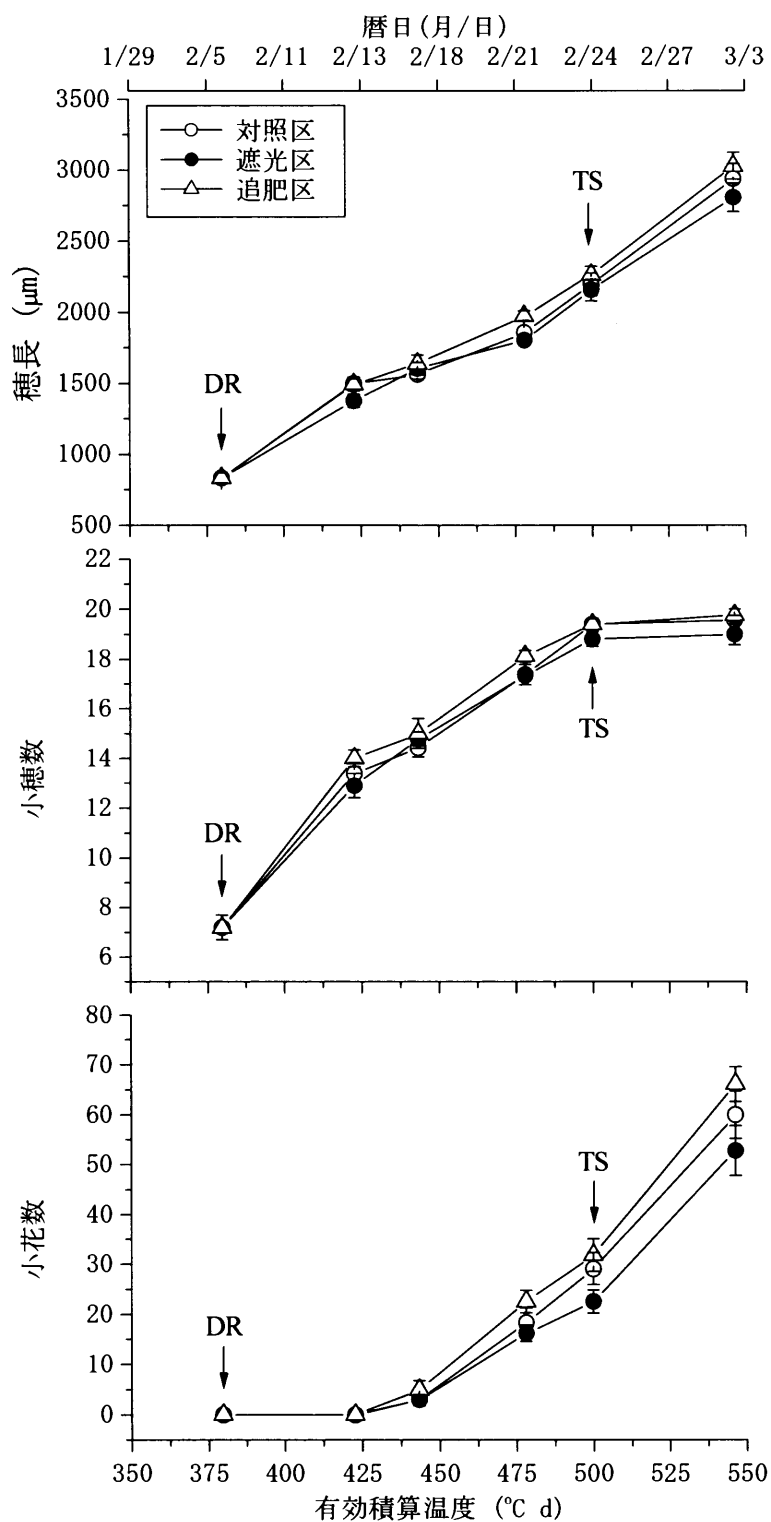
小穂位置別にみた小花の分化順序は、いずれの処理区でも同じであった。最初的小花は第 6 小穂から分化し、穂の先端側および基部側に向けて分化が進行した（第 4－3 図）。頂端小穂分化期の小穂当たり分化小花数は第 6 小穂と第 7 小穂が最も多かった。遮光区ではほぼ全ての小穂位置で小花分化が遅れたが、特に幼穂中央部分で遅れが目立った。一方、窒素追肥では穂の中央部分から上部の小穂にかけて分化が促進する傾向にあった。なお、穂の最基部小穂の小花分化は第 15 小穂または第 16 小穂と同時期であり、第 16 小穂より上位小穂の小花分化が最も遅かった。

成熟期に着粒していた小花のうち、頂端小穂分化期までに分化していた小花の割合は 62～74%、その約 1 週間後の 3 月 2 日までに分化していた小花の割合は 92～98%であった。この割合は遮光区で低く、窒素追肥区で高かった（第 4－3 図、第 4－3 表）。このように、

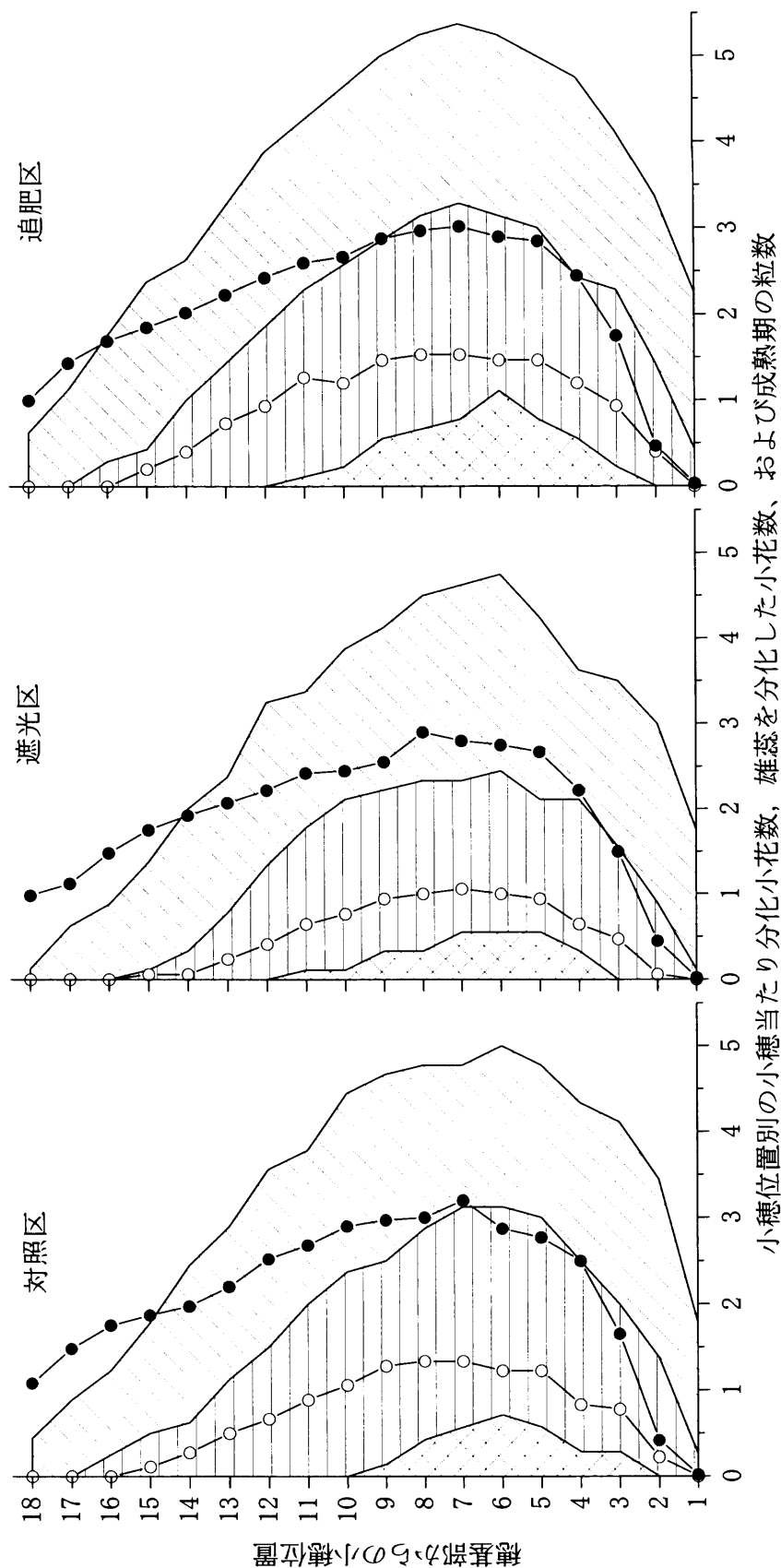
第 4－2 表 2 月 2 1 日における個体乾物重、非構造化炭水化物（NSC）と窒素含有量、
および二重隆起期（2 月 5 日）から 2 月 2 1 日までの期間中の相対生長率.

処理区	個体乾物重 (mg 個体 ⁻¹)	NSC 含有量 (mg 個体 ⁻¹)	窒素含有量 (mg 個体 ⁻¹)	相対生長率 (mg g ⁻¹ d ⁻¹)
対照区	784.0 ab*	68.7 a	38.4 a	42.4 ab
遮光区	716.0 b	37.2 b	38.7 a	36.8 b
追肥区	930.0 a	71.5 a	48.0 a	45.0 a

* 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4-2図 有効積算温度を基準にした穂長，小穂数および小花数の推移．図中のDRは二重隆起期，TSは頂端小穂分化期を示す．図中の縦棒は標準誤差．



第4-3図. 異なる日付における小穂当たり小穂数、雄蕊を分化した小穂数(3月2日), および成熟期の粒数の小穂別の分布.

第 4－3 表 分化小花数，一穂あたりの小花分化速度，成熟期まで生存した小花のうち下記の調査日までに分化した小花割合、および雄蕊、雌蕊が分化した小花数.

調査日	処理	分化小花数	小花分化速度 小花 (°Cd) ⁻¹	分化小花数 の割合 (%) ²⁾	雄蕊が分化 した小花数	雌蕊が分化 した小花数
2 月 24 日 (500 °Cd)	対照区	29.1 ab ¹⁾	---	68.2	2.5 a	0.3 a
	遮光区	22.6 b	---	61.8	0.8 a	0.0 a
	追肥区	31.9 a	---	73.7	3.4 a	1.0 a
3 月 2 日 (546 °Cd)	対照区	60.0 a	0.551	92.8	23.4 a	14.4 a
	遮光区	52.8 a	0.488	91.5	17.6 a	10.3 a
	追肥区	66.1 a	0.604	95.7	27.6 a	17.9 a

¹⁾：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.

²⁾：成熟期まで生存した小花のうち、調査日の時点で分化していた小花数の割合。

第4－4表 成熟期における小穂位置別の小穂当たり粒数.

穂基部からの 小穂位置	対照区	遮光区	追肥区
18	1.08 a*	0.98 a	1.00 a
17	1.48 a	1.12 b	1.44 a
16	1.75 a	1.48 b	1.69 a
15	1.87 a	1.75 a	1.85 a
14	1.97 a	1.92 a	2.02 a
13	2.20 a	2.07 a	2.23 a
12	2.52 a	2.22 b	2.43 ab
11	2.68 a	2.42 b	2.60 ab
10	2.90 a	2.45 c	2.67 b
9	2.97 a	2.55 b	2.88 a
8	3.00 a	2.90 a	2.97 a
7	3.20 a	2.80 b	3.02 ab
6	2.87 a	2.75 a	2.90 a
5	2.77 a	2.67 a	2.85 a
4	2.50 a	2.22 a	2.45 a
3	1.65 a	1.50 a	1.75 a
2	0.42 a	0.45 a	0.47 a
1	0.02 a	0.02 a	0.03 a

*: 小穂位置別の処理区間の比較において、異なるアルファベット間に 5%水準で有意差があることを示す.

成熟期に子実を形成した小花のほぼ全ては頂端小穂分化期の約 1 週間後には分化していた小花であり、第 16 小穂や第 17 小穂などの頂端部分に着粒したものがそれ以降に分化した小花であった。

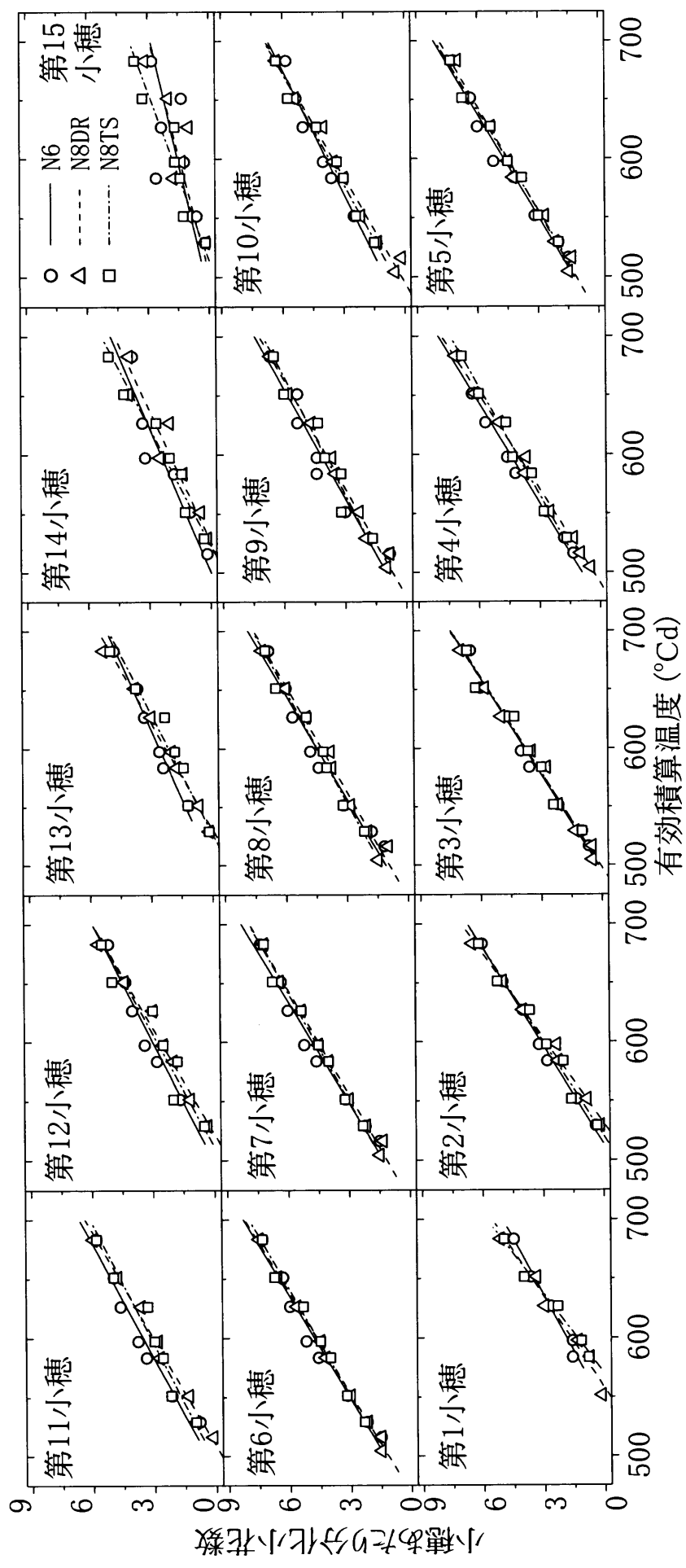
雄蕊の形成は 2 月 21 日から頂端小穂分化期までの期間中に開始し、雌蕊は頂端小穂分化期以降に開始した。これらの形成も窒素追肥区で早まり、遮光区で遅かった（第 4－3 図、第 4－3 表）。3 月 2 日において、小穂当たり分化小花数は穂の中央部分の小穂と穂の先端側および基部側の小穂では大きな差があったが、雄蕊が形成されている小花の数には小穂位置による差は分化小花数の差に比べて小さかった（第 4－3 図）。

成熟期における一穂粒数は対照区が 39.0、窒素追肥区が 38.3 であり、これらと比較して遮光区は 34.7 と有意に減少していた。遮光区の小穂当たりの粒数は穂の中央部分と先端側的小穂で有意に減少し、窒素追肥区ではほぼ全ての小穂で小穂当たりの粒数が減少していたが、第 10 小穂のみ有意性が認められた（第 4－4 表）。

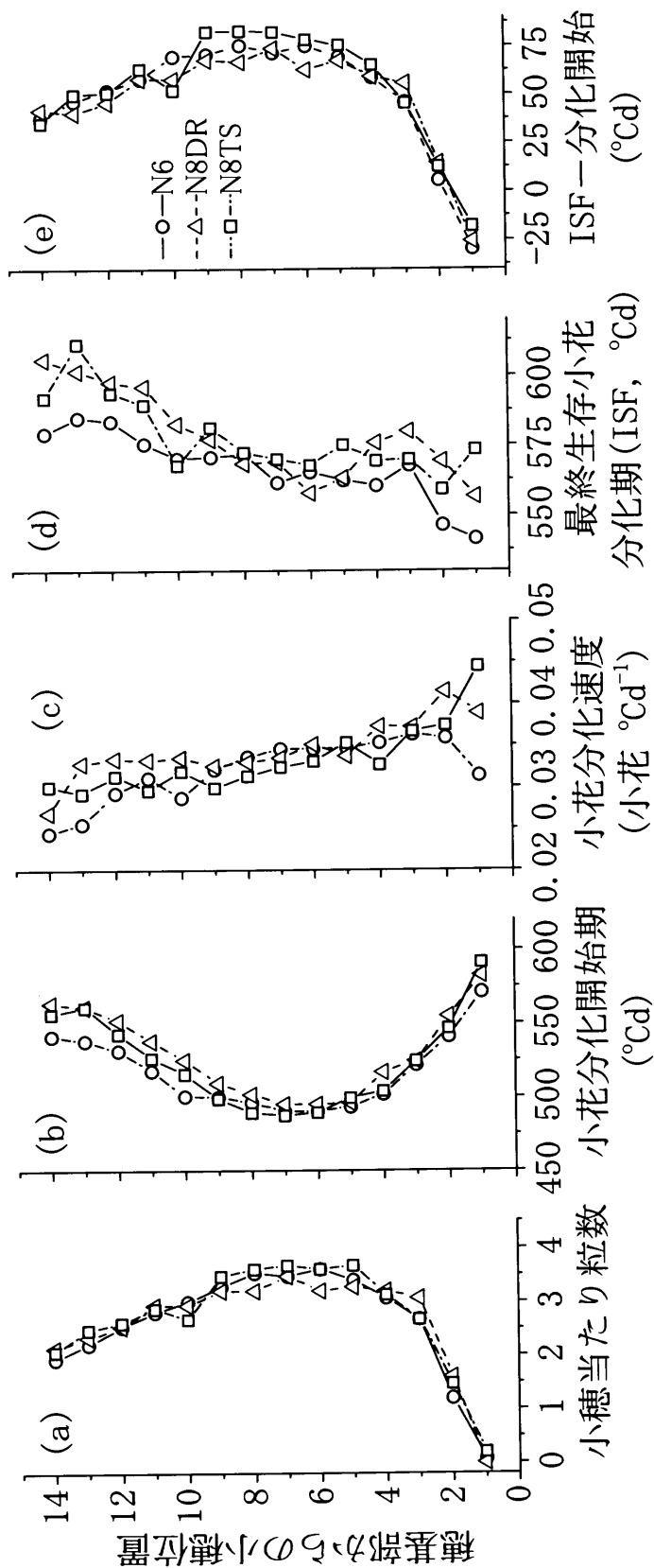
3. 小穂位置別にみた小花の分化と退化

一穂当たり分化小花数が有効積算温度に対して直線的に増加する期間（ $\leq 683.4^{\circ}\text{Cd}$ ）は、小穂別にみた分化小花数も有効積算温度に対して直線的に増加していた。第 15 小穂を除く全ての小穂と処理区において、有効積算温度と分化小花数との間に有意な正の相関関係が認められたので（第 4－4 図）、両者の間に得られた直線回帰式に基づいて、第 15 小穂を除く全ての小穂別に分化速度や小花分化開始期の解析を進めた。

第 2－2 表（第 2 章）に示したように、収穫時の一穂当たり粒数は全処理区を平均すると約 40 粒であった。これを小穂別にみると、穂の基部側で最も少なく、第 5～第 8 小穂付近が最大となり、それより上位は頂端小穂に向けて次第に減少していた（第 4－5 図 a）。



第4-4図 小穂別の分化小花数と有効積算温度との関係.



第 4—5 図 小穂位置別の収穫時の小穂当たり粒数 (a), 小穂分化開始期 (b), 小穂分化速度 (c), 最終生存小花分化期 (ISF) (d), および小花の分化開始から最終生存小花分化期までの期間 (e)

各小穂別の小花の分化開始期（小花数が 1 の時）を直線回帰式から推定したところ、いずれの処理区においても幼穂中央付近の小穂が早く、穂の先端側および基部側に向かって次第に遅くなった（第 4－5 図 b）。全処理区のデータを込みにして計算した結果、小花の分化開始が最も早いのは第 7 小穂で（492°Cd、2 月 20 日）、最も遅いのは第 1 小穂（583°Cd、3 月 8 日）であり、その差は 91°Cd（17 日）であった。小花分化開始期の分布は小穂当たり粒数の分布に対してほぼ完全な対称形を示しており、いずれの処理区においても両者の間には有意な負の相関関係が認められた（ $r=-0.855\sim-0.955$ 、 $p<0.001$ ）。小花分化速度（直線回帰式の傾き）は穂の基部側的小穂で多少のばらつきがあったが、穂の基部から先端側に向かって次第に遅くなる傾向にあった（第 4－5 図 c）。全処理区のデータを込みにして計算した結果、分化速度が最も速いのは第 1 小穂の 0.0383 小花($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$ 、最も遅いの第 14 小穂の 0.0270 小花($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$ で、その差は 0.0113 小花($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$ であった。最終生存小花分化期も穂の基部側的小穂に多少ばらつきがあったが、穂の基部から先端側に向かって次第に遅れる傾向にあり、541°Cd（3 月 3 日）から 611°Cd（3 月 13 日）の範囲に分布した（第 4－5 図 d）。小穂の位置による最終生存小花分化期の変異は、小花分化開始期の変異と比べて小さかった。このため、小花分化開始期から最終生存小花分化期までの期間は全ての小穂で一定ではなく、穂の中央部分の小穂で長く、穂の基部側と先端側的小穂で短かった（第 4－5 図 e）。

考 察

1. 小穂位置別の着粒数に関する品種間差

各品種の一穂粒数および関連形質は、さぬきの夢 2000 は小穂数と小穂当たり平均粒数がいずれも多く、一穂粒数が最も多かった。チクゴイズミの一穂粒数はさぬきの夢 2000 に次いで多かったが、これは、チクゴイズミの小穂数は特に少ないものの、小穂当たり平均粒

数が全品種中最も多いことに起因していた。ダイチノミノリとイワイノダイチの一穂粒数は約 37 粒と少なかったが、これは小穂当たり平均粒数がいずれも 2.0 粒と少ないことが原因であった。

一穂粒数を全体として、あるいは小穂数×小穂当たり粒数と考えて平均値で考えると以上のような品種間差異が認められた。これを小穂位置別の小穂当たり粒数の分布でみると、いずれの品種も全体としては同じような傾向を示していたが、詳細にみると品種の特徴も認められた。たとえば、チクゴイズミは、穂の中央部から先端側の小穂で粒数が相対的に少なかったが、基部側では相対的に多い傾向が認められた。

2. 遮光と窒素追肥による小穂当たり粒数の変異

次に、栽培条件を変えた場合に、小穂の位置別の粒数がどのように変化するかについて検討した。その結果、成熟期における小穂当たり粒数の分布は、頂端小穂分化期の 1 週間後における小穂当たり分化小花数の分布よりも、雄蕊の分化した小花数の分布に近く（第 4－3 図）、小穂当たり分化小花数は穂中央の小穂と先端の小穂とで大きな差があるのに対して、雄蕊の分化した小花数の差は小さかった。このことは、各小穂においては上位に位置する小花ほど花器の形成が遅いことを示している。たとえば、成熟期における第 6 小穂の小穂当たり粒数は全処理区平均で約 3 粒であるが、3 月 2 日には第 5 小花までが分化しているのに対し（第 4－3 図、第 4－4 表）、第 17 小穂と第 18 小穂の小穂当たり粒数は全処理区平均で 1～1.5 粒であるが、3 月 2 日の時点で第 1 小花までしか分化していない。すなわち、第 6 小穂の第 4 小花は、第 17 小穂の第 1 小花よりも早く分化するにも関わらずほとんどが退化するのに対して、第 17 小穂の第 1 小花はほぼ全てが成熟期まで生存している。この結果は、小花の生存や退化には小花の分化開始期だけではなく、分化後の小花の発育速度が密接に関係していることを示唆している。また、各小穂において上位の小花ほど雄蕊の形成が遅かったことから、分化後の小花の発育速度は主に小花の穂上位置によって規

定されるものと推察される。

遮光区では一穂当たりの小花分化速度や雄蕊の形成が遅れていたが（第4－3図、第4－3表）、頂端小穂分化期の非構造的炭水化物含有量の低下が示すように（第4－2表）、これは同化産物の不足が原因であることは明らかである。同様に、穂上位置による小花の発育速度の差にも同化産物量が関わっていると考えられるが、その場合、発育中の小花のシンク活性や維管束連絡がどのように関係しているかについて今後、検討する必要がある。

一方、頂端小穂分化期における非構造的炭水化物含有量は追肥区で最も多かったが、対照区との間に有意差は認められなかった（第4－2表）。しかし、一穂当たりの小花分化速度が速かったことから、頂端小穂分化期と3月2日における分化小花数が増加し、雄蕊や雌蕊の分化した小花数も処理区中最も多かった（第4－3図、第4－3表）。Langer and Hanif (1973) と Whingwiri and Stern (1982) は、小花の分化速度や分化期間は窒素量によって影響されず、小穂当たりの小花数は変化しないとしているが、Peltonen (1992, 1993) と Peltonen-Sainio and Peltonen (1995) は窒素量の増加により小花の分化が促進し、分化小花数の最大値も増加したことを報告しており、今のところ定説はない。本試験では分化小花数の最大値まで調査していないが、一穂当たりの小花分化速度や花器形成が促進される傾向は確認されている。ただし、そのような小花の分化速度や発育の促進は、必ずしも成熟期の一穂粒数の増加に結びつかなかった。出穂期までの窒素施用は小花の着粒能力を向上させることが報告されているが (Darwinkel 1983, Langer and Liew 1973, Peltonen 1993, Sibony and Pinthus 1988, Whingwiri and Kemp 1980, Whingwiri and Stern 1982)、今回の結果で粒数が増加しなかった原因については、窒素追肥によって稈の生長も促進し、その結果、穂と稈との同化産物の競合が強まった可能性が考えられる。実際、収穫期の穀重と稈+葉鞘の乾物重から計算した穂重稈重比（(全体の重さ（穀重+稈乾物重）に対する穂の重さ（穀重）の百分率、第3章）は、対照区の24.3%に対して、追肥区は23.3%、遮光区は23.2%であり、対照区と追肥区および遮光区の間に有意差が認められた。

3. 小穂位置別にみた小花の分化の開始と速度

以上のように、栽培条件によって小穂の位置別の粒数に変異が認められた点について、発育形態学的な視点から検討しておきたい。本章でも確認したように、小穂の位置別にみた粒数は穂の中央部分で多く、基部側および先端側の小穂に向かって次第に減少するの分布を示す現象自体はすでに報告されている (Kirby 1974, Sibony and Pinthus 1988, Miralles ら 1998)。それぞれの小穂における小花の分化は穂の中央部分に位置する小穂から開始し、穂の基部側と先端側の小穂に向けて分化が進行する (Langer and Hanif 1973, Kirby 1974)。したがって、小穂当たり粒数の決定には小花の分化開始期が深く関与していると推察されるが、両者の関係はあまり検討されていない (Kirby 1974)。本研究の結果から、一穂当たり小花数が直線的に増加する期間中 ($\leq 683.4^{\circ}\text{Cd}$)、有効積算温度と小穂別の小花数の間には、第 15 小穂を除いた全ての小穂において有意な正の相関関係が認められた (第 4 - 4 図)。そのため、この直線回帰式を利用することによって、小穂当たり粒数の決定に関与する小穂位置別の小花分化開始期、小花分化速度、最終生存小花分化期および小花分化開始期から最終生存小花分化期までの期間を推定することが可能となった。

小穂別の小花分化開始期は、幼穂中央付近の第 7 小穂で最も早く、穂の先端側および基部側に向かって次第に遅くなり、第 1 小穂が最も遅かった (第 4 - 5 図 b)。このような小花分化開始期の分布は、小穂の分化開始時期と密接に関係していることが推察される。すなわち、苞原基と小穂原基を対として取り扱い、このいずれかが分化する時期をみると、分化は穂の基部から頂端側に向けて進行するが、分化の順序は小穂の位置によって異なり、穂の基部側ほど苞原基が、反対に穂の先端側ほど小穂原基の分化が先行する (第 1 章、稲村ら 1955)。このため、小穂原基の分化は穂の中央部分で最も早く、穂の先端側および基部側が遅くなる。小花の分化開始期の分布は、このように決まる小穂原基の分化の順序を反映した結果と考えられる。

また同時に、小花の分化速度は穂の基部から先端側に向かって次第に遅くなる傾向にあり、全処理区を込みにして計算した結果では、最も速いのは第1小穂の $0.0383 \text{ 小花}(\text{°Cd})^{-1}$ 、最も遅いの第14小穂の $0.0270 \text{ 小花}(\text{°Cd})^{-1}$ であった（第4－5図c）。このような検討が可能となったのは、一穂全体のすべての小花を小穂別に検討することができたからであるが、小花分化開始期に係わらず、小花の分化速度がこのような分布を示したのは、光合成産物の供給やその基盤となっている維管束の走行や連絡が関係している可能性が考えられる。Whingwiri ら（1981）によると、穂の先端側ほど穂軸から小穂へ入る維管束数が少なく、個々の維管束も小さくなる。遮光実験の結果なども参考にすると、このような維管束の形態が同化産物量の供給に影響を与えるために分化速度が異なる可能性が考えられる。

以上のように、一穂粒数を小穂の位置別にみると変異が認められた。これは、一つには小穂の位置によって小花の分化開始に遅速があるためであるが、小花の分化速度も影響している。小花の分化は穂軸のほぼ中央部分から開始して、先端側と基部側が遅れるが、分化が開始した小花の分化速度は基部側から先端側に向かって遅くなる傾向があり、両者の相互関係によって小穂別にみた最終的な粒数が決まることになる。

以上のように、小穂位置別の粒数の変異について、小花の分化開始期と分化速度とに着目して検討した結果、小穂当たり粒数の分布には両要因が関係しているものの、小穂位置による小花の分化速度の変異は分化開始期ほど大きくはなかった。また、分化した小花が生存するか退化するかは、比較的短い期間内に全ての小穂位置でほぼ一斉に決定すると考えられるため、小穂分化開始期が早い小穂ほど小穂当たり粒数が多い傾向が認められることになる。ただし、小穂数が異なる品種間では、小穂の位置別にみた小花の分化開始時期と分化速度との関係が異なる可能性があるので、別途、検討する必要があると考えられる。

総 合 考 察

西日本において広く栽培されている品種を中心として、コムギにおける収量形成を、収量構成要素、とくに一穂粒数に着目して検討した結果は、以上のようなものであった。ここでは、これらの結果について、研究手法の問題を含めて総合的に考察したい。

1. 発育形態学的研究とモデリング

コムギの収量形成を収量構成要素、とくに収量を規定しているという意味で重要であるにも関わらず、相対的に研究が立ち遅れている一穂粒数に着目して定量的に研究する場合、すべての小穂およびすべての小花の形成過程を詳細に捉えておく必要がある。コムギの幼穂形成については古くから研究が行なわれており (Bonnett 1936、1966、Fisher 1973、Gardner ら 1985、稲村ら 1955、Lersten 1987、Nerson ら 1980、Percival 1921、末次 1949、1954、和田 1936)、その概要についてはすでに明らかとなっているが、一穂全体の小花の数を確定するためのすべての小花を対象とした詳細な観察が不足していたことと、小穂および小花の分化の開始時点と終了時点の特定が必ずしも明確になっていなかったという 2 つの大きな問題点が残されていた。前者の問題については、本研究において走査型電子顕微鏡を中心としながら、実体顕微鏡による観察も組み合わせて幼穂形成の全期間を通じて詳細な観察を行なった結果、小花の分化開始を明確に特定することができたため、一穂の全小花数を定量的に把握することが可能となった。従来、小穂数についてはある程度研究が行なわれていたが、一穂全体の小花数を定量的に取り扱うことができていなかった点について、本研究の結果、かなり前進したといえる。

後者の問題に関し、小花の分化過程については詳細な検討が可能となったものの、退化過程を捉えることは方法論上の制約から現段階ではできておらず、小花の分化最大数と、

最終的に稔実した粒数で議論せざるを得ないところは問題として残されている。また、本研究における詳細な形態観察を行なっても、それぞれの器官が分化を開始した時点で、将来的にどの器官になるかを判別することは不可能であるといつてよい。そこで、器官分化と密接に関係する有効積算温度を指標として、各器官の数についてモデルを利用して検討した。その結果、形態観察だけでは推定が難しかった各器官の分化の開始時期と終了時期を特定することが可能となり、それを踏まえて、分化期間の長短を高い精度で議論できるようになった。同時に、分化速度も算出できるようになり、小穂および小花の分化数を分化速度と分化期間という2つの要因から考察することが可能となった。その結果、器官によって、あるいは品種や栽培条件によって常に同じ結果が得られているわけではないが、分化器官数が分化速度と分化期間の両者に規定されている様相を明らかにできた。

2. 一穂の小穂数および小花数の決定過程

以上のように、本研究で採用した詳細な形態観察とそれに基づくモデリングによって、一穂の小穂数および小花数を高い精度で定量的に取り扱うことが可能となり、分化速度と分化期間の影響を検討できた。その結果を簡単にとりまとめると、各器官の数は分化開始時期の遅速によって規定される側面と、分化が開始してからの形成速度によって規定される側面があることを明らかにできた。すなわち、前者の分化開始時期は、小穂の場合も小穂に形成される小花の場合も、穂軸のほぼ中央部分が最も早く、先端側と基部側に向かって遅れる傾向が認められた。一方、小穂の位置別に詳細な検討を行なった結果、小花の分化速度は小穂の位置別に異なっており、基部側から先端側に向かうにしたがって遅くなる傾向が認められた。そのため、両者の相互関係によって最終的な分化数が決まることになるが、実際には分化開始時期に比較して分化速度の変異が相対的に小さいため、最終的な分化数は分化開始時期によって大きく規定されることになる。これに関連して、もう一つ大きなポイントは、小花の分化開始時期や分化速度の違いに関わらず、分化した小花が生

存するか、退化するかは、比較的短い時間内に全ての小穂でほぼ一斉に決定するというこ
とである。この点も、本研究の結果、明らかになった重要な点である。

3. 一穂粒数の制御と利用の可能性

本研究の結果、一穂粒数の形成に関わる小穂と小花の分化数は分化速度と分化期間の両
者によって大きく影響を受けることが明らかとなった。これらは、温度、日長および春化
によって影響を受ける (Hay and Kirby 1991、Slafer 1996、Slafer and Rawson 1994)
が、有効積算温度と日長は相互に関連しながら変化するし、年次変動もあり、その反応は
品種によっても異なる。したがって、各器官の分化数を規定する分化速度や分化期間に、
気象要因や遺伝要因がどの様に関与しているかを明らかにしていくことが重要である。一
穂粒数という観点からいえば、温度と日長条件が大きく変化する播種期は重要なポイント
である。

本研究では西日本におけるコムギ作を想定し、そこで広く栽培されている主要品種を中
心に検討を行なった。西日本では播種適期である11月頃に降雨に見舞われることが多く、
播種が12月以降に遅れることも多い。このような播種期の遅れが収量や収量構成要素に及
ぼす影響を明らかにすることは、コムギ生産量の予測や改善を行う上で必須の情報である。
播種期ひいては作期は経済性や前後作との関係なども考慮しなければならないため、単独
で決まる問題ではないが、播種期の違いによる一穂粒数の変異を有効積算温度と日長に規
定される分化速度と分化期間に着目して検討することができるようになった。ただし、有
効積算温度と日長に対する反応は品種の遺伝的背景によっても異なるので (Slafer 1996、
Slafer and Rawson 1994)、最適な作期については拙速に一般化せず、品種と地域ごとの
生態条件と栽培管理とを考慮してデータを蓄積しながら、他の要因との関係も考慮して決
めて行くことになるであろう。

4. 一穂における小花の分化数と退化数、およびその制御

以上は、一穂において分化した小花の最大数についての議論である。実際には、最終的に稔実した粒数は、それより少なくなる。それは、分化が開始しても開花に至らない小花があることと、開花しても稔実しない小花があるためである。この問題についても定量的な検討を行なった結果、最終的に稔実した粒数は、小花の分化数と開花期の生存率と稔実率の3者によって大きな影響を受けていることが明らかとなった。すでに述べたように、ある時点における形態観察によって、小花が発育途中にあるか、発育を停止して退化途中にあるかを判別することは現時点ではできないといつてよい。そのため、小花の生存と退化の様相を推測するために小花の発育段階の分類基準（Waddington ら 1983）に従って、発育段階の進み具合から判断する方法が用いられているが（Gonzalez ら 2003、Langer and Hanif 1973、Yu ら 1988）、調査に時間がかかるため、調査対象は数個の小穂に限られており、このような方法を一穂全体のすべての小花に適用するのは現実的ではない。また、Sibony and Pinthus (1988) は収穫期の穂を観察し、全ての小花位置について着粒を含む最終的な小花の発育段階を示しているが、成熟期の穂は上位小花が完全に退化して鮮度を失っているため、観察が技術的に極めて難しい点が問題であるし、今回、研究対象としている西日本における栽培品種について同じ手法が使える保証はない。したがって、小花の退化過程については研究手法の開発を含めて、今後に残された大きな問題であり、現時点では分化最大数と最終的に稔実した粒数だけから議論せざるをえないが、それでもある程度の考察は可能である。少なくとも、分化最大数と稔実粒数の値が品種や栽培条件によって異なることが明らかとなった点は意義があると考えている。

今後、一穂粒数を増加させようとするれば、分化最大数を増やすか、退化数を減らすか、あるいはその両者かということになる。栽培面からの取り組みとして、分化最大数を増やすためには分化速度や分化期間に影響を与える積算温度と日長を効果的に利用するような作期の設定や、肥培管理が考えられる。前者の問題については、播種期の問題として簡単

ではあるがすでに触れたところである。後者の肥培管理に関連して、一穂粒数に対する窒素の影響はこれまでの研究結果から統一的な見解が得られていないが、少なくとも節間伸長期における窒素施肥によって増加することを示す報告は多い (Darwinkel 1983、Langer and Liew 1973、Peltonen 1993、Sibony and Pinthus 1988、Whingwiri and Kemp 1980、Whingwiri and Stern 1982)。したがって、幼穂の形成過程の詳細な観察を前提として、いつ、どれくらい窒素を施肥することが小花の分化最大数を増やし、退化数を減らすかという視点からの検討が必要となる (Peltonen 1992、1993、Peltonen-Sainio and Peltonen 1995)。すなわち、最終的に稔実する粒数が分化最大数の半分以上になるような場合は、退化する小花の数が問題となる。すでに述べたように個々の小花が形成過程にあるか退化過程にあるかは方法論上の制約から困難なところがあるが、単に最終的な差し引きだけでなく、小花の退化過程を検討することによってこれを減少させるためのヒントが得られる可能性があるだろう。現段階では、矮化剤などの使用によって、物質分配をある程度制御して穂と茎葉部との競合を緩和することが考えられる。収穫指数をあげることができれば、言い換えると全体のバイオマス生産量を下げずに、穂への同化産物の分配割合を増やすことができれば、収量構成要素としての一穂粒数を増やす（退化数を減らすことを含めて）ことができる可能性が大きい。すなわち、一穂粒数の増加には、開花期の 20～30 日間の期間中に、より多くの同化産物を穂に転流させて退化する小花数を減らすことが重要であると指摘されている (Brooking and Kirby 1981、Fischer and Stockman 1980、Siddique ら 1989、Slafer and Andrade 1993、Stockman ら 1983)。これには同化能力の向上や同化産物の競合器官である稈への転流を抑えることが必要である。前者に対しては個葉光合成速度、受光体勢、日射利用効率等の検討が必要であり、後者に対しては短稈化や、穂と稈の生育時期をずらして競合を回避する (Gonzales ら 2003、Slafer ら 2001) などの方法が考えられる。栽培の改善だけでなく育種的な改良も考慮しなければならないことはいうまでもない。

以上、本研究においては、コムギの幼穂形成に関する詳細な形態観察とそれに基づくモデリングによって、収量構成要素の一つである一穂粒数を定量的に検討することができるようになった。その結果、一穂粒数が小穂および小花の分化速度と分化期間の相互関係を含んだ大小によって規定されること、また最終的に稔実した粒数を問題とするには小花の分化過程に関する理解を深めながら、対象地域の生態的・社会的条件を考慮した栽培試験が必要と考えられる。もちろん、収量の向上は一穂粒数のような個別の要因の改善によって大幅に増加することは少ないであろうが、少なくとも重要な形質の一つである一穂粒数を育種的・栽培的に増加させるための基礎的な知見が得られたと言える。

要 旨

日本では現在、コムギの自給率の向上が求められており、西日本のコムギ産地では、栽培面積の拡大と共に、収量の増加が大きな課題となっている。しかし、これらの地域は播種適期の11月頃に降雨に見舞われることが多く、播種が遅れると収量が変動するため、コムギの安定供給という面で大きな障害となっている。また、これらの地域では、水稻作との管理作業の競合や、収穫期における梅雨を回避するために早生化が重要な育種目標になっているが、生育期間の短縮による収量の低下も懸念されている。これらの課題を解決していくためには、収量の形成過程を収量構成要素に着目して詳しく理解することが必要であり、特に国産コムギについての研究が相対的に立ち後れている一穂粒数の決定過程について検討する必要がある。一穂粒数を検討するためには一穂全体における小花の数の推移を把握することが前提となるため、発育形態学的な視点から現状における問題点をより深く理解するとともに、これを栽培的・育種的に改善していくための基礎的知見を得ることを目的として、小花数の定量的な検討を行った。

1. 走査型電子顕微鏡による幼穂形成過程の観察

一穂粒数の決定過程を発育形態学的に解析するためには、一穂全体におけるすべての小穂の形成、およびすべての小花の分化と退化過程に関する詳細な観察が前提となる。コムギの小穂の形態やその形成過程については古くから研究されており、幼穂形成過程の概要については既に明らかになっている。しかし、本研究において小穂や小花の分化数を定量的に取り扱うためにはそれぞれの分化期間を特定する必要があるが、従来の研究ではその点が厳密ではなかった。そこで、本研究で扱う西日本で栽培されているコムギ主要品種の幼穂形成過程を、走査型電子顕微鏡を用いて詳細に観察した。その観察結果を基に、これまで曖昧であった葉と小穂の分化期間の境界について、「穂の最基部の小穂と対をなす苞原

基が分化した時点を小穂分化開始期」と定義した。また、走査型電子顕微鏡と実体顕微鏡による観察を組み合わせることで、すべての小花の分化を追跡することができるようになり、一穂小花数の検討ができるようになった。ただし、形態観察のみから小穂の分化開始期や小花の分化終了期を厳密に特定することが困難であることも明らかとなった。

2. 小穂数および小花数の決定過程のモデリング

コムギの幼穂においては、穂軸に沿って向頂的に小穂が分化する過程と、それぞれの小穂においてやはり向頂的に小花が分化する過程とが、部分的に重なりながら進行する。その場合、小穂の分化は頂端のものが分化した時点で数が決まる有限型であるが、小花の場合は無限型の分化であるとともに、分化した小花の一部が退化する点で小穂の形成と異なっている。そこで、両者をそれぞれ定量的に捉えるために、幼穂の形成過程に関する詳細な形態観察を踏まえて、小穂数および小花数の決定過程のモデリングを試みた。まず、小穂についてみると、栄養相における葉の分化の延長として小穂の形成に先立つ苞の分化があるが、外部形態の観察だけで葉と苞のいずれが分化したかを判別することは困難である。そこで、有効積算温度に対する葉、苞および小穂の累積数の推移を検討したところ、葉の分化期間、小穂の分化期間、および小穂の分化終了以降の3つの期間に、それぞれ勾配の異なる連続した3本の直線をあてはめる線形スプラインモデルを適用することが有効であった。この結果を利用して、葉数および小穂数の増加過程をそれぞれの分化期間と分化速度という2つの要因に還元して考察することが可能となった。一方、幼穂の形成過程における小花数の推移についてはこれまでほとんど報告がなく、不明な点が多かった。本研究において、走査型電子顕微鏡による詳細な観察に基づいて定量化を試みたところ、有効積算温度に対する一穂の小花数の推移は左右非対称のロジスティック曲線状の推移を示した。そこで、両者の関係に Gompertz の生長モデルを適用したところ、うまくあてはまり、小花数の決定過程も分化期間と分化速度に還元して検討できることが明らかとなった。ただ

し、粒数の決定過程における小花の退化については、さらに客観的に判断するための基準の確立が必要である。

3. 一穂粒数の変異に関わる要因の解析

西日本の暖地・温暖地で栽培されているコムギ品種イワイノダイチ、さぬきの夢 2000、チクゴイズミを、播種期を変えて(早播き、標準播き、遅播き)栽培したところ、小穂数および一穂粒数に変異が認められることが確認できた。その変異に関わる要因について分化速度と分化期間に着目して検討したところ、いずれの要因も深く関係しているが、とくに分化期間が大きく影響していることが確認されるとともに、分化速度と分化期間との間に補償的な関係が認められることが明らかとなった。小穂や小花の分化速度は主として温度、分化期間は主として日長に大きく影響されることが推察されたが、両者が相互に関係するため、各環境要因の影響には必ずしも単純な一定の傾向は認められなかった。また、「一穂粒数＝分化小花数－退化小花数」と考えて検討を進めた結果、遅播きしたものほど分化小花数の最大値は少ないが小花の生存率が高まる傾向が認められた。なお、最終的に稔実する粒数が分化小花数の最大値の半分以上である場合が多いことを考えると、分化小花数を増やすこととともに、あるいはそれ以上に退化小花数をへらすことで最終的な稔実粒数の割合を上げる必要があると考えられた。この点に関しては、穂重と稈重の間における乾物の分配が退化小花数の多少に関係していることが示唆された。

4. 小穂の位置別着粒数の変異に関わる要因の解析

以上は、一穂粒数を全体として取り扱うか、一穂粒数を小穂数と小穂当たりの平均粒数との積と考えて検討を進めてきた。しかし、穂の構造の実態に即して小花の分化速度や分化期間についてさらに詳細に検討するためには、穂軸に沿った小穂の位置に着目して、小穂当たり粒数の変異について検討する必要がある。そこで、まず西日本で栽培されている

コムギ4品種の小穂当たり粒数の分布を確認した上で、小穂位置による小穂当たり粒数の変異について、小花の分化開始時期と分化速度に着目して検討した。小穂当たり粒数はいずれの品種においても第7小穂付近で最も多く、そこから頂端側および基部側に向かって次第に減少していた。ただし、一穂粒数の多少を小穂の位置別についてみると、かならずしもすべての小穂において同様に粒数が増減しているわけではなく、一穂粒数が多い品種ほど、まず基部側、続いて頂端側の小穂当たり粒数が多くなっていることが分かった。このような小穂の位置別の粒数について検討した結果、小花の生存や退化には小花の分化開始期だけではなく、分化後の小花の発育速度も密接に関係していることが示唆された。しかし、小穂あたり粒数の変異は、これまで小花の分化速度や分化期間の視点から検討されていない。そこで、有効積算温度に対する小穂別の小花数の推移をみたところ、すべての小穂において両者の間に有意な正の相関関係が認められ、直線回帰式を利用して小穂位置別の小花分化開始期、小花分化速度、および生存する最上位の小花が分化する時期（最終生存小花分化期）を推定することが可能となった。小穂の位置別の小花分化開始期は、幼穂中央付近の小穂で最も早く、そこから穂の先端側および基部側に向かって次第に遅くなった。小穂の位置別の小花分化速度は穂の基部から先端側に向かって次第に遅くなる傾向に、また、最終生存小花分化期は穂の先端側に向かうほど遅れる傾向にあったが、いずれも小花の分化開始期ほど変異が大きくなかった。また、分化した小花が生存するか退化するかは、比較的短い期間内にすべての小穂においてほぼ一斉に決定するため、概して小穂分化開始期が早い小穂ほど小穂当たり粒数が増えることが明らかとなった。

以上、本研究においては、コムギの幼穂形成に関する詳細な形態観察とそれに基づくモデリングによって、収量構成要素の一つである一穂粒数を定量的に検討することができるようになった。その結果、一穂粒数が小穂および小花の分化速度と分化期間の相互関係を含んだ大小によって規定されることが明らかとなった。最終的に稔実した粒数を問題とす

るには小花の退化過程についてさらに理解を深める必要があるが、本研究の結果、一穂粒数を栽培的・育種的に増加させるために役立つ基礎的な知見が得られた。

謝 辞

本研究の遂行ととりまとめにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科教授の森田茂紀博士、ならびに香川大学農学部生物生産学科教授の楠谷彰人博士には多大なご配慮とご助言、始終懇切なご指導とご校閲を賜った。ここに謹んで心から感謝の意を表する。

また、香川大学農学部生物生産学科教授の浅沼興一郎博士、香川大学農学部附属農場助教授の諸隈正裕博士には、研究遂行にあたり有益なご助言と多大なご協力を賜った。香川大学農学部生物生産学科教授の山内高圓博士には電子顕微鏡観察を遂行するにあたり多大なご助言とご協力を賜った。このほか、実験の遂行にあたり、香川大学作物学研究室の多くの専攻生から多大なご協力を得た。ここに記して、これらの方々に対して厚く感謝の意を表する。

引 用 文 献

- Allison, J.C.S. and Daynard, T.B. 1976. Effect of photoperiod on development and number of spikelets of a temperature and some low-latitude wheat. *Ann. Appl. Biol.* 83:93-102.
- Andersen, S. 1954. A method for determining stages of development in wheat. *Physiol. Plant.* 7:513-516.
- Baker, C.K., Gallagher, J.N. 1983a. The development of winter wheat in the field 1. Relation between apical development and plant morphology within and between seasons. *J. Agric. Sci. Camb.* 101:327-335.
- Baker, C.K., Gallagher, J.N. 1983b. The development of winter wheat in the field 2. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. *J. Agric. Sci. Camb.* 101:337-344.
- Barnard, C. 1954. Histogenesis of the inflorescence and flower of *triticum aestivum* L. *Aust. J. Bot.* 3:1-24.
- Bonnett, O.T. 1936. The development of the wheat spike. *J. Agric. Res.* 53:445-451.
- Bonnett, O.T. 1966. Development of wheat spike. Inflorescences of maize, wheat, rye, barley and oats: Their initiation and development. *Univ. of Illinois Agric. Expt. Stn. Bull.* 721:31-48.
- Brooking, I.R. and Kirby, E.J.M. 1981. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: the effects of a Norin 10 dwarfing gene, Gai/Rht2. *J. Agric. Sci. Camb.* 97:373-381.
- Cao, W. and Moss, D.N. 1997. Modelling phasic development in wheat: A conceptual integration of physiological components. *J. Agric. Sci. Camb.* 129:163-172.

- Causton, D.R. and Venus, C.J. 1981. The biometry of plant growth. Edward Arnold, London. 1-307.
- 中條博良・紅谷文夫・三本弘乗 1989. 西日本早生コムギ品種における分けつの消長. 日作紀 58:611—616.
- 中條博良・藤田明彦・三本弘乗 1990. コムギにおける分けつの消長と乾物重および窒素吸収. 日作紀 59:245—252.
- Darroch, B.A. and Baker, R.J. 1990. Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. Crop Sci. 30:525-529.
- Darwinkel, A. 1983. Ear formation and grain yield of winter wheat as affected by time of nitrogen supply. Neth. J. Agric. Sci. 31:211-225.
- Delecolle, R., Hay, R.K.M., Guerif, M., Pluchard, P. and Varlet-Grancher, C. 1989. A method of describing the progress of apical development in wheat, based on the time-course of organogenesis. Field Crops Res. 21:147-160.
- Ewert, F. 1996. Spikelet and floret initiation on tillers of winter triticale and winter wheat in different years and sowing dates. Field Crops Res. 47:155-166.
- Fischer, R.A. and Stockman, Y.M. 1980. Kernel number per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.): Responses to preanthesis shading. Aust. J. Plant Physiol. 7:169-180.
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. J. Agric. Sci. Camb. 105:447-461.
- Fisher, J.E. 1973. Developmental morphology of the inflorescence in hexaploid wheat cultivars with and without the cultivar Norin 10 in their ancestry. Can. J. Plant Sci. 53:7-15.
- Frederick, J.R. and Bauer, P.J. 1999. Physiological and numerical components of wheat yield. In E.H. Satorre and G.A. Slafer eds., Wheat: Ecology and physiology of yield

determination, Food Products Press, New York, 45-65.

藤田雅也 1997. 凍霜害回避型コムギに関する育種学的研究. 九州農試報 32:1-50.

Fujita, R., Ueno, K. and Yamazaki, K. 2000. The Development of coleoptile tillers in relation to seedling vigor in early-maturing varieties of spring type wheat. Plant Prod. Sci. 3:275-280.

福寫陽・楠田幸・古畑昌巳 2001. 暖地における早播きした秋播性コムギ「イワイノダイチ」の穂の發育. 日作紀 70:499-504.

福寫陽・楠田幸・古畑昌巳 2001. 暖地における早播きした秋播性コムギ「イワイノダイチ」の分けつの發育. 日作紀 70 : 173-178.

Gardner, J.S., Hess, W.M. and Trione, E.J. 1985. Development of the young wheat spike: A SEM study of Chinese spring wheat. Amer. J. Bot. 72:548-559.

George DW 1982. The growing point of fall-sown wheat: a useful measure of physiologic development. Crop Sci. 22:235-239.

Gonzalez, F.G., Slafer, G.A. and Miralles, D.J. 2003. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. Field Crops Res. 81:29-38.

Grieve, C.M., Lesch, S.M., Maas, E.V. and Francois, L.E. 1993. Leaf and spikelet primordia initiation in salt-stressed wheat. Crop Sci. 33:1286-1294.

Griffiths, F.E.W., Lyndon, R.F. and Bennett, M.D. 1985. The effects of vernalization on the growth of the wheat shoot apex. Ann. Bot. 56:501-511.

稲村宏・鈴木幸三郎・野中舜二 1955. 麦類の幼穂分化過程の調査基準. 農林省農林経済局統計調査部 試験研究資料別冊 No.6:1-16.

Halse, N.J. and Weir, R.N. 1974. Effects of temperature on spikelet number of wheat. Aust. J. Agric. Res. 25:687-695.

- Hay, R.K.M. and Kirby, E.J.M. 1991. Convergence and synchrony - a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42:661-700.
- Hay, R.K.M. and Ellis, R.P. 1998. The control of flowering in wheat and barley : What recent advances in molecular genetics can reveal. *Ann. Bot.* 82:541-554.
- Holmes, D.P. 1973. Inflorescence development of semidwarf and standard height wheat cultivars in different photoperiod and nitrogen treatments. *Can. J. Bot.* 51:941-956.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London. 1-248.
- Itoh, H., Ueno, K. and Yamazaki, K. 1998a. Effect of the interaction between cultural condition and genotype on spike morphogenesis in spring wheat. *Plant Prod. Sci.* 1:56-61.
- Itoh, H., Ueno, K. and Yamazaki, K. 1998b. Analysis of spike development of three spring wheat genotypes under various cultural conditions. *Plant Prod. Sci.* 1:258-263.
- Jones, H.G. 1992. Plants and microclimate : a quantitative approach to environmental plant physiology. 2nd ed.. Cambridge University Press, Cambridge. 1-428.
- 片山佃 1951. 稻・麦の分蘖研究－稲・麦の分蘖秩序に関する研究－. 養賢堂, 東京. 1-117.
- Kirby, E.J.M. 1974. Ear development in spring wheat. *J. Agric. Sci. Camb.* 82:437-447.
- Kirby, E.J.M., Appleyard, M. and Fellowes, G. 1985. Effect of sowing date and variety on main shoot leaf emergence and number of leaves of barley and wheat. *Agronomie* 5:117-126.
- Kirby, E.J.M., Porter, J.R., Day, W., Adam, J.S., Appleyard, M., Ayling, S., Baker, C.K., Belford, R.K., Biscoe, P.V., Chapman, A., Fuller, M.P., Hampson, J, Hay, R.K.M., Matthews, S., Thompson, W.J., Weir, A.H., Anne-Willington, V.B. and Wood, D.W.

1987. An analysis of primordium initiation in Avalon winter wheat crops with different sowing dates and at nine sites in England and Scotland. *J. Agric. Sci. Camb.* 109:123-134.
- Kirby, E.J.M. 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18:127-140.
- Klepper, B., Tucker, T.W. and Dunbar, B.D. 1983. A numerical index to assess early inflorescence development in wheat. *Crop Sci.* 23:206-208.
- 高 清 吉 ・ 玖 村 敦 彦 1973. コムギの光合成と物質生産に関する研究 第 1 報 生育各期における個体群の CO₂ 交換の日変化の特徴. *日作紀* 42:227-235.
- 高 清 吉 ・ 玖 村 敦 彦 1975. コムギの光合成と物質生産に関する研究 第 2 報 個体群の物質収支と日射エネルギー利用効率について. *日作紀* 44:335-342.
- 高 清 吉 ・ 玖 村 敦 彦 1978. コムギの光合成と物質生産に関する研究 第 3 報 生育に伴うコムギ個体群の光合成能力ならびに呼吸能力の推移. *日作紀* 47:63-68.
- 高 清 吉 ・ 玖 村 敦 彦 ・ 村 田 吉 男 1978. コムギの光合成と物質生産に関する研究 第 6 報 圃場における光合成抑制について量的評価. *日作紀* 47:293—299.
- Langer, R.H.M. and Hanif, M. 1973. A study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 37:743-751.
- Langer, R.H.M. and Liew, F.K.Y. 1973. Effects of varying nitrogen supply at different stages of the reproductive phase on spikelet and grain production and on grain nitrogen in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 24:647-656.
- Lersten, N.R. 1987. Morphology and anatomy of the wheat plant. In E.G. Heyne ed., *Wheat and wheat improvement*, 2nd ed., Agronomy Monograph Series No.13, American Society of Agronomy Publication, Madison. 33-75.
- Li, A.G., Trent, A., Wall, G.W., Kimball, B.A., Hou, Y., Pinter, P.J.Jr, Garcia, R.L.,

- Hunsaker, D.V. and Lamorte, R.L. 1997. Free-air CO₂ enrichment effects on rate and duration of apical development of spring wheat. *Crop Sci.* 37:789-796.
- Li, C., Cao, W. and Dai, T. 2001. Dynamic characteristics of floret primordium development in wheat. *Field Crops Res.* 71:71-76.
- 李建民・原田二郎・山崎耕宇 1993. コムギにおける分げつの生育に関する研究 第2報 出葉・出根関係に着目した分げつ出現の再検討. *日作紀* 62:534—539.
- 李建民・山崎耕宇 1993. コムギにおける分げつの生育に関する研究 第1報 主成分分析による形態的特徴の解析. *日作紀* 62:518—524.
- 李建民・山崎耕宇 1994a. コムギにおける分げつの生育に関する研究 第3報 分げつの生育特性とその有効化. *日作紀* 63:460—466.
- 李建民・山崎耕宇 1994b. コムギにおける分げつの生育に関する研究 第4報 シュートの高度に着目した有効分げつの形態的特徴に対する解析. *日作紀* 63:467—472.
- Lucas, D. 1972. The effect of day length on primordia production of the wheat apex. *Aust. J. Biol. Sci.* 25:649-656.
- McMaster, G.S. 1997. Phenology, development, and growth of the wheat (*Triticum aestivum* L.) shoot apex: a review. *Adv. Agron.* 59:63-118.
- Miglietta, F. 1989. Effect of photoperiod and temperature on leaf initiation rates in wheat (*Triticum* spp.). *Field Crops Res.* 21:121-130.
- Miralles, D.J., Katz, S.D., Colloca, A. and Slafer, G.A. 1998. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. *Field Crops Res.* 59:21-30.
- 森田茂紀 2001. 作物形態学講座6 ライフサイクルと生育診断. *日作紀* 70:271-275.
- Nerson, H., Sibony, M. and Pinthus, M.J. 1980. A scale for the assessment of the developmental stages of the wheat (*Triticum aestivum* L.) spike. *Ann. Bot.* 45:203-204.

- Peltonen, J. 1992. Ear developmental stage used for timing supplemental nitrogen application to spring wheat. *Crop Sci.* 32:1029-1033..
- Peltonen, J. 1993. Grain yield of high- and low-protein wheat cultivars as influenced by timing of nitrogen application during generative development. *Field Crops Res.* 33:385-397.
- Peltonen-Sainio, P. and Peltonen, J. 1995. Floret set and abortion in oat and wheat under high and low nitrogen regimes. *Eur. J. Agron.* 4:253-262.
- Percival, J. 1921. The wheat plant. A monograph. Duckworth and Co., London. 1-463.
- Rahman, M.S. and Wilson, J.H. 1977. Determination of spikelet number in wheat. I Effect of varying photoperiod on ear development. *Aust. J. Agric. Res.* 28:565-574.
- Rawson, H.M. 1971. An upper limit for spikelet number per ear in wheat, as controlled by photoperiod. *Aust. J. Agric. Res.* 22:537-546.
- SAS institute 1995. The NLIN procedure, SAS/STAT user's guide, Fourth ed. Vol 2. SAS institute, Cary. 1135-1193.
- 佐藤暁子・小柳敦史・和田道宏 1993. 低リン酸濃度適応性の異なるコムギ品種のリン含有率と分けつ出現率の関係. *日作紀* 62:257—260.
- Schabenberger, O. and Pierce, F.J. 2002. Contemporary statistical models for the plant and soil sciences. CRC Press, Boca Raton. 1-738.
- 清水強・津野幸人 1957. 主要作物の収量予測に関する研究 II. 圃場条件下における麦類の光合成作用. *日作紀* 26:100-102.
- 白岩立彦 2003. 7-4 収量形成. 温故知新—日本作物学会創立 75 年周年記念総説集 148-155.
- Sibony, M. and Pinthus, M.J. 1988. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 61:473-479.

- Siddique, K.H.M., Belford, R.K., Perry, M.W. and Tennant, D. 1989. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 40:473-487.
- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M. and Perry, M.W. 1989. Ear:stem ratio in old and modern wheat varieties; Relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crops Res.* 21:59-78.
- Slafer, G.A. 1996. Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *J. Agric. Sci. Camb.* 126:403-419.
- Slafer, G.A., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., Gonzalez, F.G. and Whitechurch, E.M. 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. *Euphytica* 119:191-197.
- Slafer, G.A. and Andrade, F.H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Res.* 31:351-367.
- Slafer, G.A., Araus, J.L. and Richards, R.A. 1999. Physiological traits that increase the yield potential of wheat. In E.H. Satorre and G.A. Slafer eds., *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*, Food Products Press, New York. 379-415.
- Slafer, G.A. and Rawson, H.M. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 21:393-426.
- Stapper, M. and Fischer, R.A. 1990. Genotype, sowing date and plant spacing influence of high-yielding irrigated wheat in southern New South Wales. I. Phasic development, canopy growth and spike production. *Aust. J. Agric. Res.* 41:997-1019.

- Stern, W.R. and Kirby, E.J.M. 1979. Primordium initiation at the shoot apex in four contrasting varieties of spring wheat in response to sowing date. J. Agric. Sci. Camb. 93:203-215.
- Stockman, Y.M., Fischer, R.A. and Brittain, E.G. 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat (*Triticum aestivum* L.). Aust. J. Plant Physiol. 10:585-594.
- 末次勲 1949. 麦類に於ける所謂「幼穂形成期」に就いて. 農業及園芸 24:38.
- 末次勲 1954. 第五章 内部形態より見た発育過程. 戸荻義次・安間正虎編 麦作新説. 朝倉書店, 東京. 61-77.
- 多田伸司 2002. 小麦新品種「さぬきの夢 2000」の育成と展望. 農業技術 57:155-159.
- 高橋肇・中世古公男・後藤寛治 1988a. 春播コムギの短稈および長稈品種の収量性と稈構成物質の消長. 日作紀 57:53—58.
- 高橋肇・中世古公男・後藤寛治 1988b. 春播コムギ・長稈品種ハルヒカリおよび半矮性系統 2-47 の乾物分配特性について. 日作紀 57:522—526.
- 高橋肇・中世古公男・後藤寛治 1989. 乾物分配率からみた春播コムギの生育相と品種特性との関係. 日作紀 58:91—95.
- 田谷省三 1993. 暖地における早生コムギ品種の収量性に関する育種学的研究. 九州農試報 27:333-398.
- 塔野岡卓司 2000. 早播き・早期収穫栽培に適した小麦秋播型早生品種「イワイノダイチ」の育成. 農業技術 55:311-315.
- 氏原和人・藤田雅也・吉川亮・谷口義則 1995. 小麦新品種「チクゴイズミ」の育成. 九州農試報 28:195-217.
- 和田栄太郎 1936. 小麦の穂の分化過程に就て. 農業及園芸 11:607-615.
- Waddington, S.R., Cartwright, P.M. and Wall, P.C. 1983. A quantitative scale of spike

- initial and pistil development in barley and wheat. *Ann. Bot.* 51:119-130.
- Whingwiri, E.E. and Kemp, D.R. 1980. Spikelet development and grain yield of the wheat ear in response to applied Nitrogen. *Aust. J. Agric. Res.* 31:637-647.
- Whingwiri, E.E., Kuo, J. and Stern, W.R. 1981. The vascular system in the rachis of wheat ear. *Ann. Bot.* 48:189-201.
- Whingwiri, E.E. and Stern, W.R. 1982. Floret survival in wheat : significance of the time of floret initiation relative to terminal spikelet formation. *J. Agric. Sci. Camb.* 98:257-268.
- Wilhelm, W.W. and McMaster, G.S. 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci.* 35:1-3.
- Williams, R.F. 1975. The shoot apex and leaf growth. Cambridge Univ. Press, London. 1-256.
- Yu, Z.W., Van Sanford, D.A. and Egli, D.B. 1988. The effect of population density on floret initiation, development and abortion in winter wheat. *Ann. Bot.* 62:295-302.