



Title	水稻の表現型可変性に関する研究： 育苗期の積算温度と表現型の安定性
Author(s)	堀川, 洋; 後藤, 寛治
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 20, 81-88
Issue Date	1977-02-25
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/13343
Type	bulletin (article)
File Information	20_p81-88.pdf



[Instructions for use](#)

水稻の表現型可変性に関する研究

II. 育苗期の積算温度と表現型の安定性

堀川 洋・後藤寛治

(北海道大学農学部)

自殖性作物における個体間変異の大きさは、遺伝的な支配を受けていることが、これまでの研究によって明らかにされている。しかし、これらの表現型変異は、本来的に遺伝的な変異に由来するものではないが、発育の際に生ずる環境的な原因が明確に観察できない誤差の変動とみなされることが多かった。著者らは、自殖性作物における個体間変異を、遺伝子型と環境との相互作用の結果生じたものとして捉え、その表現型変異は、環境の変動に対する形質発現の安定性の差異によるものであるという観点から研究を進めている。

今回の実験は、水稻の育苗期間を調節し、初期生育の温度条件の差異に対する品種の感受性について調査したものであるが、実験の結果、とくに出穂にかかわる形質の個体間変異について、環境条件が形質発現の安定性を強く支配していることが明らかになったので、ここにその概要を報告する。

I. 材料および方法

供試材料は、早晩性の異なるつぎの10品種 極早生;USSR-3, 農林15号, はやもち, 農林33号, きよかぜ, 早生;はやゆき, イシカリ, 中生;しおかり, 晩生;ユーカー, 巴まさり である。

育苗は、陽光恒温器を用い、昼夜を通じて25℃に保持したうえ、1日に2万ルクスの照明を12時間与える方法によった。そして、育苗期間に差異を設け、積算温度条件を4水準、すなわち500, 650, 950, 1100℃とした。以上の処理を加えた苗を、1974年6月6日に本田に移植した。なお、移植時の葉令は、供試品種の平均で、低温区から

高温区にかけて、1.8, 2.4, 3.0, 3.4葉であった。栽植様式は、30cm×15cm, 1株1本植とし、1区20個体からなる2反復の乱塊法によった。

出穂日の調査は、1区につき10個体を対象として3日ごとに行い、個体ごとに出穂茎数を記録した。収穫後に自然乾燥し、1区より任意に5個体を選び、株当りの穂数および穂重を測定した。稈長および穂長は、株内の平均値を用いた。また、出穂日については、株内分けつの平均および分散を、それぞれ平均出穂日および出穂の分散として表示した。

なお、各試験区当りの平均値および個体間変異は、試験区内10個体についての平均および分散によって求めた。

II. 実験結果

1. 平均値の変異

育苗期における積算温度処理が、生育に及ぼす影響をみるために、第1表には調査した6形質について供試した10品種の平均を処理区別に示した。

平均出穂日は、育苗期に加温するほど促進した。しかし、低温区と高温区の差異は、わずかに1.6日であった。出穂日の分散については、500℃区から950℃区にかけてほとんど変化はみられなかったが、1100℃区で分散が増大した。穂数は、わずかではあるが高温区ほど減少した。一方、稈長、穂長および穂重に関しては、積算温度の差異による影響は明らかでなかった。

第2表に、試験区内の平均値に関する分散分析の結果を示した。

Table 1. Variation of mean performances between four environments.

Accumulating temperatures	Mean heading date* (Aug.)	Variance of heading date**	Ear numbers	Culm length (cm)	Ear length (cm)	Ear weight (g)
500°C	14.35	10.36	15.67	64.7	15.6	29.2
650°C	14.19	10.05	15.54	66.9	15.8	29.4
950°C	13.39	10.03	14.14	64.7	15.6	27.4
1100°C	12.75	12.20	14.06	64.4	16.0	28.9

*, ** represent mean, variance among heading date of each tiller within a hill, respectively.

Table 2. Analysis of variance for mean values.

Source of variation	d. f.	Mean square					
		Mean heading date	Variance of heading date	Ear numbers	Culm length	Ear length	Ear weight
Replication	1	2.78	24.12	6.56	33.16	0.43	109.51*
Variety	9	102.50**	176.34**	31.49**	366.45**	11.88**	28.52
Treatment	3	11.15**	21.63**	15.23**	25.71	0.60	16.85
Var.×Treat.	27	1.44	7.53*	2.73	6.55	0.50	15.04
Error	39	1.31	3.85	3.49	12.12	0.52	20.99

** * Significant at the 1, 5% level, respectively.

Table 3. Estimates of mean, regression coefficient(b) and standard deviation from regression(sd²) under four environments. *

Variety	Mean heading date			Variance of heading date			Ear numbers		
	mean	b	sd ²	mean	b	sd ²	mean	b	sd ²
USSR-3	9.43	0.85	0.51	13.39	0.85	2.83	13.71	0.97	0.10
Norin No.15	9.97	0.51	0.91	16.71	0.16	0.11	14.29	0.27	1.35
Hayamochi	11.63	1.16	0.25	10.58	0.33	0.17	15.40	0.87	1.12
Norin No.33	12.05	2.02	0.08	15.99	4.06	4.07	11.79	-0.13	2.30
Kiyokaze	13.21	0.52	0.30	15.24	1.07	0.98	13.00	0.06	0.75
Hayayuki	14.79	1.02	1.32	11.95	0.49	0.16	13.35	2.30	1.40
Ishikari	13.32	1.82	1.81	8.59	2.18	0.79	16.11	1.69	2.25
Shiokari	13.31	0.68	0.01	6.76	0.27	0.42	15.41	0.84	0.62
Yukara	17.60	0.29	1.68	3.79	0.32	0.24	17.84	1.52	2.16
Tomoemasari	21.40	1.09	0.46	4.50	0.42	2.95	17.61	1.65	0.02

*These estimates were obtained from means of Finlay and Wilkinson³⁾.

穂重を除く他の5形質には、いずれも1%水準で有意な品種間差異が認められた。また、平均出穂日、出穂の分散および穂数については、処理間差異がいずれも1%水準で有意と認められたが、残りの3形質には処理間差異は検出されなかった。品種と処理の相互作用は、出穂日の分散についてのみ5%水準で有意性が検出された。

以上の結果から、育苗期における温度条件の差

異は、出穂および穂数に関する形質に対して明らかな表現型差異を生ぜしめたが、その他の形質には、影響はみられないことが明らかになった。

第3表は、処理間差異あるいは品種と処理の相互作用が明らかであった平均出穂日、出穂の分散および穂数について、供試品種の処理の差異に対する安定性を評価するために、各環境における供試品種の平均である環境指標に対する各品種の回

帰係数(b)および回帰からの偏差(sd^2)を4処理の平均値とともに示したものである。これらの数値の算出は、Finlay and Wilkinson³⁾によった。なお、回帰係数の有意性およびその品種間差異の検定⁴⁾を行ったが、本試験で設定した環境数は4であったために回帰からの偏差が大きく、いずれも統計的には有意性が低かった。したがって、ここでは、回帰係数は品種間の相対的な安定性の指標として扱うことにした。

平均出穂日の回帰係数が大きく不安定な品種は、農林33号とイシカリであったが、両品種は、出穂の分散についても環境の差異に対して大きな反応を示した。穂数については、はやゆき、イシカリ、ユーカラ、巴まさりが環境の変動に対して感受性が高い品種であった。なお、平均値と回帰係数との間には、いずれの形質についても密接な関係は認められなかった。また、回帰係数に関する形質間の相関は、平均出穂日と出穂の分散の間に1%水準で有意と認められたが($r=0.812$)、平均出穂日および出穂の分散と穂数の間には全く関連はみられなかった。

2. 個体間変異

個体間変異は、各試験区内10個体の分散によって算出した。第4表には、各品種の個体間変異を4処理の平均で示した。

平均出穂日では、農林33号とはやゆきが大きく、ユーカラとUSSR-3が小さかった。

また、出穂日の個体間変異と早晚性の間には、密接な関係はみられなかった。出穂分散では、一般に早生品種が大きく、中晩生品種が小さかった。穂数では、穂数型品種のユーカラと巴まさりで変異が大きかったが、他の品種の間には大きな差異はなかった。穂長の品種間差異は、極めて小さかった。穂重では、農林33号がとくに大きく、農林15号ときよかぜが小さかった。

個体間変異の形質間相関々係については、平均出穂日と出穂の分散の間に1%水準で有意な正の関係($r=0.829$)がみられた。しかし、他の形質は、いずれも独立であった。

第5表には、積算温度処理別に各形質の個体間変異を全供試品種の平均で示した。

平均出穂日、出穂の分散および穂数の3形質については、500°C区から950°C区の間に大きな差異はみられないが、1100°C区で変異が増大した。稈長と穂長の変異には、積算温度による影響はみられなかった。穂重は、低温区で小さく、高温区で大であった。

第6表に、6形質の個体間変異に関する分散分析の結果を示した。

個体間変異の大きさには、調査した全形質に1%水準で有意な品種間差異が認められた。したがって、個体間変異の大きさは、実験誤差や機会的誤差の他に、遺伝的な差異に強く支配されていることが明らかになった。また、積算温度の差異

Table 4. Differences between varieties in individual variation.

Variety	Mean heading date	Variance of heading date	Ear numbers	Culm length	Ear length	Ear weight
USSR-3	0.92	22.08	6.97	7.50	0.86	32.0
Norin No. 15	1.41	13.88	7.19	5.95	0.46	12.6
Hayamochi	1.10	14.89	9.92	3.43	0.39	36.4
Norin No. 33	2.71	43.37	8.02	10.92	0.44	55.0
Kiyokaze	1.44	25.97	6.66	6.75	0.32	14.2
Hayayuki	2.01	24.80	8.61	4.96	0.25	35.8
Ishikari	1.30	13.27	10.89	2.18	0.38	27.3
Shiokari	1.13	8.92	8.87	5.26	0.23	31.7
Yukara	0.87	2.14	16.27	4.89	0.41	37.4
Tomomasari	1.15	2.87	15.62	4.28	0.23	19.6
mean	1.40	17.22	9.90	5.61	0.39	30.2

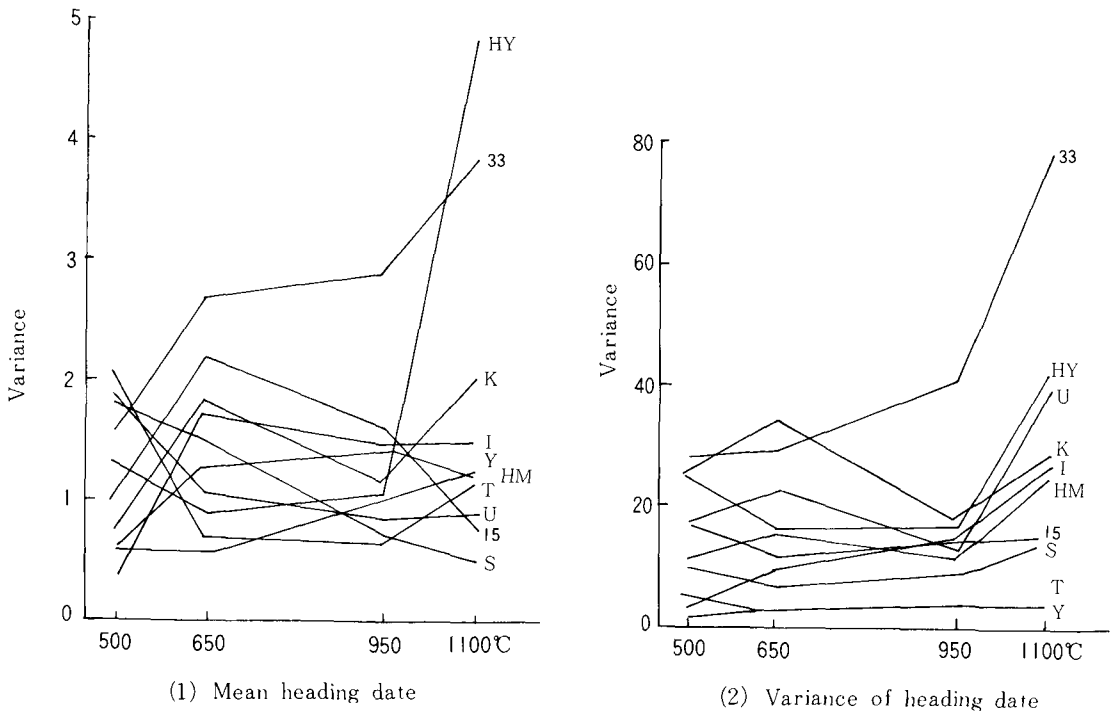
Table 5. Variation of individual variations between four environments.

Accumulating temperatures	Mean heading date	Variance of heading date	Ear numbers	Culm length	Ear length	Ear weight
500°C	1.09	13.56	8.95	6.70	0.40	24.0
650°C	1.45	14.68	10.54	4.87	0.43	25.8
950°C	1.26	13.76	7.66	5.88	0.36	36.9
1100°C	1.80	26.84	12.32	4.99	0.39	33.9

Table 6. Analysis of variance for individual variations.

Source of variation	d. f.	Mean square					
		Mean heading date	Variance of heading date	Ear numbers	Culm length	Ear length	Ear weight
Replication	1	1.68	364.57	5.06	4.57	0.01	518.16
Variety	9	2.51**	1223.76**	91.83**	46.69**	0.27*	1268.24**
Treatment	3	1.83*	828.92**	81.06	14.77	0.02	773.55
Var.×Treat.	27	1.24**	135.71	26.67	17.97	0.13	552.24
Error	39	0.50	138.19	29.25	11.07	0.11	307.80

***Significant at the 1, 5% level, respectively.

**Fig. 1.** Relation between accumulating temperatures in raising stage and inter-plant variation of two characters.

U : USSR-3, 15 : Norin No.15, HM : Hayamochi, 33 : Norin No.33,
 K : Kiyokaze, HY : Hayayuki, I : Ishikari, S : Shiokari,
 Y : Yukara, T : Tomoemasari.

は、平均出穂日では5%水準で、および出穂の分散では1%水準でそれぞれ有意であった。しかし、他の形質では、育苗期の処理の差異は、個体間変異の大きさに影響を及ぼさなかった。また、平均出穂日では、品種と処理の相互作用が1%水準で有意と認められた。

第1図は、個体間変異が積算温度処理あるいは品種と処理の相互作用に関して有意と認められた平均出穂日および出穂の分散について、個体間変異と積算温度との関係をみたものである。

平均出穂日についてみると、はやゆきと農林33号を除いた他の8品種では、温度の変化にもかかわらず変異の大きさが、0.5から2の間で小さく変動している。一方、農林33号は、650°C以上の加温区で他の品種に比べて明らかに大きな変異を示した。また、はやゆきは、500°C区から950°C区の間では他の品種と同じ程度の大きさであったが、1100°C区で急激に変異が増大した。遺伝子型と環境との組合せにより、このような特殊な反応が発現したことは、興味深い現象である。

出穂の分散については、農林33号だけが、高温区ほど変異が増大した。他の品種では、500°C区から950°C区の間で変異の増減がみられるが、その差は小さかった。全体的には、1100°C区で変異が増大する傾向がみられた。

III. 考 察

本試験は、水稻の育苗期に積算温度を調節し、試験区内の平均値と個体間分散の2点について、遺伝子型と環境との相互作用を調査したものである。

一般に、自殖性作物の品種では、遺伝子支配による変異はきわめて小さいと思われるので、本実験でみられた表現型変異は、環境の変動によって引き起された結果によるものと考えられる。供試した水稻品種は、ホモな遺伝子型から構成されているはずであるが、同一環境条件下で生育した時の品種内個体間変異の大きさについて分析したところ、測定した6形質全てに明らかな品種間差異が検出された(第6表)。このことは、個体間変異が、実験誤差や人為的に制御できない本来の環境

変異だけによるものではなく、その一部は遺伝子型に固有な性質に由来し、それには明かな品種間差異が存在することを示している。自殖性作物における、このような個体間レベルでの安定性は、生育過程中的環境の変動にもかかわらず、個々体が一定の形質発現を導びこうとする canalization¹⁰⁾、ホメオスタシス⁶⁾、緩衝作用¹¹⁾あるいは調節能力¹¹⁾の程度によって決まるものと考えられる。

また、本試験において平均出穂日および出穂分散の個体間レベルでの安定性は、育苗期間の環境条件のちがいによっても変化することが、統計的に明らかになった。すなわち、両形質の個体間変異の大きさは、500°C区から950°C区の間では明確な差異はみられないが、1100°C区は他の低温区に比較して顕著な変異の増大が認められた(第5表)。しかし、他の残りの形質では、生育初期の環境条件の差異によって惹起される個体間変異の大きさには変化が認められなかった。これは、育苗期における温度が、その期間にはほぼ器官の分化・形成を行う出穂にかかわる形質に強く作用するが、その他の形質に対して直接的な影響を及ぼさなかったことによるものと考えられる。また、平均出穂日および出穂の分散の個体間変異が最高温度区で増大したことは、ある限界以上の加温がストレスとなり、個々体の形質発現を調節する能力の低下をもたらした結果によるものと推察される。

さらに、分散分析の結果から、平均出穂日についてのみ、品種と処理の間に有意な相互作用が検出された。第1図(1)からも明らかなように、積算温度に対する反応の型に品種により顕著な差異がみられた。はやゆきと農林33号を除く、他の8品種の変異の大きさは、品種によって多少のちがいはみられるが、温度条件の変化にもかかわらず、ほぼ一定の範囲で小さく変動していた。したがって、今回の実験で与えた条件下では、これらの品種は、外的刺激を緩衝し、形質発現の安定性を維持できる能力を具備していたものと考えられる。一方、農林33号は、650°C以上の加温区では、他の品種に比べて明らかに大きな変異を示した。また、はやゆきは、積算温度に対する反応が特異的で

あった。

すなわち、950°C区までの低温区では、変異の大きさは他の品種と大差なかったが、1100°C区において急激な変異の増大がみられた。このことは、はやゆきにとって育苗期における積算温度の950°Cと1100°Cの間に、いわゆる閾 (threshold) があり、それが遺伝子型の発現を強く支配しているものと推察される。同様な現象は、後藤⁵⁾が大豆の矮性個体の発生頻度の観察において見出している。その場合には、生育の極く初期の低温が閾となっており、気温が十分高くなってから播種すると、矮性個体の発生頻度は大幅に減少する。

個体間変異の形質間の相互関係についてみると、平均出穂日と出穂の分散の間のみ密接な関係 ($r=0.829$) が認められたが、他の形質は、互いに独立であった (第4表)。イネの主軸長の多面発現効果に関する研究によると、発育段階の近い形質間では発育不安定性の遺伝相関が高い⁹⁾。

つぎに、試験区内の平均値の環境条件の変動に対する安定性と、これまで述べてきた個体間変異との関係について検討する。

今回の実験では、環境および品種の数が少なかったために、環境指標に対する回帰係数の品種間差異は、あまり大きくなかったので、回帰係数は平均値の変異を評価する尺度とし、品種間の相対的な安定性を表わす数値として扱った。平均値の環境指標に対する回帰係数 (第3表) と個体間変異 (第4表) との相関係数は、平均出穂日では $r=0.601$ 、出穂の分散では $r=0.736$ (5%水準で有意)、穂数では $r=0.556$ であった。いずれの形質についても、両者の間には正の関係がみられたが、明確な結論を引出せるほど高くはなかった。しかし、出穂の分散で5%水準ではあったが有意な関係が認められたことは、品種と環境との相互作用が品種間で明確な場合には (第2表)、個体間変異は、環境の変動に対する潜在的安定性を予測できる指標になるものと考えられる。

環境の差異による試験区内平均値の変動と個体間変異の関係について研究した例は少ない。Perkins and Jinks^{7,8)}は、2つの変異を micro および macro の環境変動に対する感受性として扱い、

Nicotiana rustica の遺伝子型と環境との相互作用について一連の報告を行っている。本実験で調査した個体間変異および環境の変動に対する平均値の回帰係数は、それぞれ彼らの micro および macro の環境変動に対する感受性に対応するものである。彼らによると、両者は一般に相関々係にあるが、特定の形質あるいは環境の種類によっては一定しておらず、少なくともそれらは、独立した遺伝的機構によって支配されているものと考えられた。

本報で扱ったホモな遺伝子型からなる品種内の個体間変異に関して、従来の研究の多くでは、本来的に遺伝的原因によらないが、明確な環境的原因を観察できなかった無方向で任意な変異と考えられていた。今回の実験結果から、個体間変異の大きさは、環境と遺伝子型の相互作用により変動することが明かとなったので、著者らは、それを、Bradshaw²⁾によって定義された環境的原因によって発現した表現型変異の程度、すなわち可変性、あるいは形質発現の安定性の差異によるものと考えた。

IV. 摘 要

水稻の早生から晩生までの10品種を供試し、育苗期間に差異を設けて、試験区内の平均値および個体間変異について形質発現の安定性を調査した。

1. 育苗期間が長く、その間の積算温度が増大すると、出穂が促進し、出穂の分散が増大し、穂数が減少したが、稈長、穂長および穂重に対する影響はみられなかった。

2. 調査した6形質全ての個体間変異の大きさには、有意な品種差異が認められた。また、平均出穂日と出穂の分散の個体間変異は、育苗期間の長い高温区で増大した。これは、加温がストレスとなって、個々体の安定性が低下した結果によるものと推察された。

3. 平均出穂日の個体間変異には、有意な品種と環境との相互作用が見出された。供試品種の多くは、育苗期の温度条件の差異に対して安定であった。しかし、特定の品種では、育苗期の積算温度が閾となって、遺伝子の発現が強く規制され

ていた。また、その閾は、品種により特殊なことが明らかになった。

4. 平均出穂日と出穂の分散については、個体間変異の間に密接な相関($r=0.829^{**}$)がみられたが、その他の調査形質間には、全く関連がみられなかった。

5. 出穂の分散について、育苗期の環境条件の差異による平均値の環境指標に対する回帰係数と個体間変異の間には、正の相関々係($r=0.736^{*}$)がみられた。

引用文献

- 1) ALLARD, R. W. and A. D. BRADSHAW (1964) : Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4:503-508.
- 2) BRADSHAW A. D. (1965) : Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Ad. genetics* 13 :115-155.
- 3) FINLAY, K. W. and G. N. WILKINSON (1963) : The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14:742-754.
- 4) FREEMAN, G. H. and J. M. PERKINS (1971) : Environmental and genotype-environmental components of variability. *VIII. Relations between genotypes grown in different environments and measure of these environments.* *Heredity* 27:15-23.
- 5) 後藤寛治 (1961) 大豆「奥原1号」の表現型変異と環境条件 北海道農業試験場集報第8号1-8.
- 6) LERNER, I. M. (1954) : Genetic homeostasis. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- 7) PERKINS, J. M. and J. L. JINKS. (1971) : Specificity of the interaction of genotypes with contrasting environments. *Heredity* 26:463-474.
- 8) ————— (1973) : The assessment and specificity of environmental and genotype-environmental components of variability. *Heredity* 30:111-126.
- 9) SAKAI, K. and Y. SHIMAMOTO (1965) : A developmental-genetic study on panicle characters in rice, *Oryza sativa* L. *Genet. Res., Camb.* 6:93-103.
- 10) WADDINGTON, C. H. (1959) : Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature* 183:1654-1655.
- 11) WESTERMAN, J. M. and M. J. LAWRENCE (1970) : Genotype-environment interaction and developmental regulation in *Arabidopsis thaliana*. I. Inbred lines : Description. *Heredity* 25:609-627.

Studies on Phenotypic Plasticity in Paddy Rice Plants

II. Inter-Relationship between Accumulating Temperatures in Raising Stage and Phenotypic Stability

Yoh HORIKAWA and Kanji GOTOH

(Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo)

Summary

A considerable amount of evidence has shown that the magnitudes of inter-plant variation in genetically homogeneous populations or those of variation between repetitive structures of single individual are under genetic control. It is sometimes considered that those phenotypic variabilities arise from random changes during development which is not genetic in origin and which has no observable environmental cause.

We are studying from the viewpoint that such variabilities are a measure of the stability of genic expression to environmental fluctuations. This examination was conducted to investigate the sensitivities to temperature conditions during the early of growth. The materials consisted of ten rice varieties with different heading time. They were grown in a controlled-growth cabinet maintained at constant 25°C throughout the raising stage, and basing on the duration of treatment, 4 sub-samples in each variety

were obtained, which were given 500°, 650°, 950° and 1100°C of accumulating temperatures, respectively. Those samples were then transplanted into fields at June 6 in 1974. The data on mean value and variance among individuals in each environment were analyzed.

1. It was shown that the mean heading date, variance of heading date and ear numbers were different between the sub-samples, whereas in the other characters there was no difference (Tab. 1).

2. For all six investigated characters the differences between varieties of inter-plant variation were highly significant. Further it was shown that the magnitudes of its variation on mean heading date and variance of heading date increased at the higher temperature plot (Tab. 5). It might be assumed that they were attributed to the decrease of stability which caused the stress at the higher temperature condition.

3. The interaction between environment and variety was highly significant in the inter-plant variation of mean heading date. Most of the examined varieties were stable to the differences of temperatures. On the other hand, it was found that some ones enlarged inter-plant variation drastically when temperature exceeded the critical range (Tab. 6 and Fig. 1). It was evident that temperature conditions were the threshold to control genic expression strongly.

4. Correlation coefficient between mean heading date and variance of heading date on inter-plant variation was very high, namely, 0.829**, but other characters were found to be independent each other.

5. The stability of mean value evaluated by coefficient of regression to environmental index (Tab. 3) and inter-plant variation (Tab. 4) on variance of heading date correlated positively, namely, 0.736*.