



Title	水稻の表現型可変性に関する研究 : Ⅰ. 早生品種における個体内および個体間変異
Author(s)	堀川, 洋; HORIKAWA, Yoh; 後藤, 寛治 他
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 20, 73-80
Issue Date	1977-02-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/13342
Type	departmental bulletin paper
File Information	20_p73-80.pdf



水稻の表現型可変性に関する研究

I. 早生品種における個体内および個体間変異

堀川 洋・後藤寛治

(北海道大学農学部)

自殖性作物において、品種によって個体間変異の大きさが異なることは、しばしば指摘されてきたが、それを品種に固有な性質として解析した例は少ない。著者らは、北海道で育成された水稻品種について、株内および株間の変異について、品種間および環境条件による差異を追求しているが、最初に早生および極早生品種について得られた結果を報告する。

一般に早生品種は低収である上に、穂揃日数が長いので1株内の穂の間で登熟が揃いになりがちなため、実際栽培における役割は極めて少ない現状である。しかし、稲作の不安定性や稚苗または中苗の機械移植の普及に関連して、早生品種の特性をさらに詳しく調査しておくことが必要と認められる。また、収穫の機械化にともなって、形態的には稈長、また生理的には登熟の斉一性などが強く要求されるようになった。このことは、品種の早晩にかかわらず、作物の栽培環境への適応という観点から検討しておくべき形質と考えられる。

ここでは、品種内の個体内および個体間の変異は、遺伝子型と環境との相互作用の結果生ずるものとし、形質発現の安定性については、その指標として揃い度を用い、比較的に安定性が高いと思われる出穂日にかかわる形質を重点的に扱うことにした。

この実験は、早生および極早生品種を移植日を変えて栽培し、出穂にかかわる諸形質の揃い度が、どのように変化するかを究明する目的で行なわれた。

I. 材料および方法

供試材料は、農林9号、農林15号、農林33号、はやもち、きよかぜ、はやみのり、はつとかち、USSR-3の8品種で、これらを1973年5月15日に畑苗代に播種し、慣行より2ないし4週間遅い6月15日(早植区)および6月25日(晩植区)の2回に分けて本田に移植した。栽植様式は、1株1本植、栽植密度は15cm×30cmとし、2反復の乱塊法によった。なお、移植時における葉令は、全品種の平均で、早植区が5.21、晩植区が6.19であった。

調査は、各区において10個体を対象とし、各個体の全分けつについて、出穂日、稈長および穂長を測定した。なお、出穂日は、3日ごとに記録した。

II. 実験結果

1. 平均値の変異

移植日の早晩の差異に対する諸形質の平均値の変異を第1表に示した。なお、出穂日、稈長および穂長については、株内分けつの平均値を、また穂数および穂重については、株当りの成績を用いた。

第1表から明らかのように、平均値についての品種間および移植日の差異は顕著であった。各形質ごとに移植日の早晩による差異を全供試品種の平均で比較すると、出穂日については、早植区で8月6.7日であるのに対して晩植区では8月7.6日であり、早植によりわずかに発育が促進した。稈長および穂長については、2, 3の品種で移植

Table 1. Mean performances of some characters.

Variety	Mean heading date *		Culm length (cm)		Ear length (cm)		Ear numbers		Ear weight (g)	
	E	L**	E	L	E	L	E	L	E	L
Norin No. 9	6.2	7.5	59.8	50.8	16.4	14.7	30.8	19.6	20.5	17.4
Norin No. 15	3.7	6.4	53.3	47.4	14.1	12.9	19.9	14.9	19.5	17.7
Norin No. 33	4.9	5.4	62.7	57.5	16.2	14.4	19.7	14.2	10.7	10.2
USSR-3	6.5	6.9	64.6	64.8	15.3	15.4	20.1	18.1	13.7	11.5
Hayamochi	6.9	7.7	56.7	57.8	12.8	13.1	28.1	26.1	17.8	16.8
Kiyokaze	8.0	7.6	64.3	58.2	16.4	15.5	27.3	18.1	16.5	14.0
Hayaminori	8.5	9.3	58.5	54.8	12.8	12.6	27.2	20.0	25.0	22.0
Hatsutokachi	9.1	9.8	71.0	66.6	15.5	15.7	29.0	20.9	13.4	12.2
mean	6.7	7.6	61.4	57.2	14.9	14.3	25.3	19.0	17.8	15.9

*Number of days after Aug. 1st.

**E and L represent early and late transplanting, respectively.

Table 2. Intra-plant variations of three characters.

Variety	Variance of heading date		Variance of culm length		Variance of ear length	
	early*	late*	early	late	early	late
Norin No. 9	9.3	33.6	44.2	40.2	4.1	2.9
Norin No. 15	44.4	43.8	30.1	50.2	2.2	3.0
Norin No. 33	47.4	56.1	47.3	112.7	2.4	3.7
USSR-3	8.1	9.1	40.5	34.0	3.8	5.2
Hayamochi	4.4	7.5	57.0	32.9	3.4	3.6
Kiyokaze	25.0	59.0	51.7	86.3	3.4	4.7
Hayaminori	9.7	17.6	48.9	42.6	3.2	3.2
Hatsutokachi	12.9	39.2	47.7	93.9	3.0	4.9

*early and late represent the time of transplanting.

These abbreviations are used in Table 5.

日の早晚による影響はみられなかったが、全体的には早植は晩植に比べて良い生育を示した。すなわち、稈長については早植区で61.4 cm、晩植区で57.2 cmであった。株当りの穂数および穂重については、全品種が早植区で高い値を示し、穂数は早植区で25.3本、晩植区で19.0本であり、穂重は早植区で17.8 g、晩植区で15.9 gであった。

このように、早植は、晩植に比べて出穂が早し、生育量も大きく、生育、収量に好影響をもたらすことがわかった。

2. 個体内変異

出穂日、稈長、穂長の個体内変異の評価は、株

内における分けつ間の分散によった。

第2表には、出穂日の分散、稈長の分散および穂長の分散について品種と移植日との関係を示した。

出穂日の分散は、農林33号および農林15号で極めて大きな値を示し、株内の出穂期間が長く不揃いであったが、移植日の差異による変化はみられないか、小さかった。一方、はやもち、USSR-3、はやみのりは、出穂日の分散が小さく、よく揃っており、移植日の差異に対しても安定していた。また、きよかぜ、はつとかち、農林9号は、晩植することにより、出穂の揃い度が大幅

に悪化した。このように、早生品種の中でも、出穂の揃い度に関して大きな品種間差異がみられ、また移植日の早晩に対する反応も様々であった。

第3表には、出穂の個体内変異の性質が明らかに異なる農林15号、きよかぜ、USSR-3について、その実体を詳細に検討するために、出穂頻度分布を百分率で示した。

出穂は、3品種のいずれも移植日の差異にもかかわらず、8月7日に最大の頻度を示したが、前半の出穂期間に長短があり、揃い度の良否は主としてこの期間に左右されている。揃い度の悪い農林15号は、前半長期間にわたり散発的に出穂するのに対して、揃い度の良いUSSR-3は、短期間に集中的に全分けつの出穂を完了している。両品種の頻度分布では、移植の早晩による差異はみられないが、きよかぜは晩植することにより、前半の出穂が早まり、しかも後半の出穂が遅延するために、株内の揃い度が悪化する。

出穂日の株内の平均値と出穂日の分散の間には、負の相関関係があり、出穂期が早い品種は、揃い度が悪い傾向がみられたが、統計的には有意とは認められなかった ($r = -0.483$)。

稈長の個体内変異は、第2表から明らかかなよう

に、早植区では品種間差異は小さいが、晩植区において品種間差異が顕著となった。農林33号、はつとかち、きよかぜは、晩植により稈長の分散が拡大するのに対して、他の品種では変動が小さい。株内の平均稈長と稈長の分散の間には、わずかに正の相関関係が認められたが ($r = 0.492$)、有意ではなかった。

稈長の分散は、品種間差異も小さく、また移植日の差異に対しても、農林9号で晩植による分散の減少がみられた他は、大きな変化は認められなかった。

第4表には、個体内変異に関する分散分析の結果を示した。

出穂日については、1%水準で有意な品種間差異が認められた。また、移植日の差異も1%水準で有意であり、晩植することにより個体内変異が増大することが明らかとなった。稈長の分散および穂長の分散については、品種間および処理間差異は、統計的に有意でなかった。

個体内変異の形質間相互の関係については、出穂日の分散と稈長の分散の間に5%水準で有意な正の相関係数 ($r = 0.636$) が得られたが、他の形質間には密接な関係は認められなかった。なお、

Table 3. The distribution of frequency of ear emergence.

Variety	Transplanting date	Jul. 17	20	24	27	31	Aug. 3	7	10	14	17
Norin No.15	early	7	3	2	2	16	8	42	20		
	late	5	6	2	2	11	11	27	11	25	
Kiyokaze	early			5	1	4	9	32	26	23	
	late		4	8	5	3	3	27	12	26	12
USSR-3	early					16	14	47	21	2	
	late				1	12	6	56	22	3	

Table 4. Analysis of variance for intra-plant variation.

Source of variation	d. f.	Mean square		
		Variance of heading date	Variance of culm length	Variance of ear length
Replication	1	40.95	230.32	0.09
Variety (V)	7	1211.59**	1108.87	1.59
Transplanting date (T)	1	1365.03**	1963.92	2.40
V × T	7	173.75	916.77	1.81
Error	15	71.52	435.52	1.62

**Significant at the 1% level.

Table 5. Inter-plant variations of three characters.

Variety	Variance of heading date		Variance of culm length		Variance of ear length	
	early	late	early	late	early	late
Norin No. 9	14.8	65.4	508.1	539.5	3.4	6.7
Norin No. 15	79.1	48.8	123.1	315.8	1.9	1.9
Norin No. 33	69.7	122.5	450.9	1116.1	4.4	4.8
USSR-3	4.9	14.2	325.2	486.2	2.9	2.6
Hayamochi	3.8	4.0	484.7	202.3	1.5	1.7
Kiyokaze	46.6	72.7	843.3	1871.4	4.1	6.6
Hayaminori	32.1	14.6	377.2	213.5	0.7	1.6
Hatsutokachi	77.1	156.1	280.1	1657.4	1.5	6.3

Table 6. Analysis of variance for inter-plant variation.

Source of variation	d. f.	Mean square		
		Variance of heading date	Variance of culm length	Variance of ear length
Replication	1	1443	1605	0.54
Variety (V)	7	6544**	622325**	10.94
Transplanting date (T)	1	3636	1132260**	17.68
V × T	7	1439	347829**	3.37
Error	15	1367	63701	8.77

**Significant at the 1% level.

穂数と個体内変異との間には、出穂日の分散とは $r = -0.615$ 、稈長の分散とは $r = -0.120$ 、穂長の分散とは $r = 0.388$ の相関係数が得られ、穂数の多い品種で出穂の個体内変異が小さい傾向がみられた他は、穂数の多少と個体内変異の大きさとの間には、直接的な関係は認められなかった。

3. 個体間変異

つぎに、各品種の個体内分散の個体間変異を、反復ごとに試験区内 10 個体間の分散に基づいて算出した。

第 5 表は、出穂日の分散、稈長の分散、穂長の分散の個体間変異について、品種と移植日の早晩との関係を示したものである。

出穂日の分散の個体間変異は、品種間差異が明らかであるが、移植日に対しては、品種により様々な反応を示した。はつとかちと農林 33 号は、供試品種の中で個体間変異が大きく、とくに晩植区で変異の増大を示した。一方、はやもちと USSR-3 の変異は、極めて小さく、移植日による差異も小さかった。

なお、出穂の個体内変異と個体間変異との間には、1%水準で有意な正の相関々係が認められ ($r = 0.908$)、個体内変異の大きい品種は、個体間変異も大きいことが明らかとなった。

稈長の分散の個体間変異についてみると、早植区では品種間差異は小さかったが、晩植区において、きよかせ、はつとかち、農林 33 号のように変異が大幅に拡大する品種と、ほとんど変化を示さない品種に分れた。稈長の分散とその個体間変異の相関々係は、2つの移植日の平均でみると、1%水準で有意な正の関係 ($r = 0.805$) が認められた。これは、晩植区において特に個体内変異が大であった品種が、個体間変異も大であったことによる。

穂長の個体間変異は、移植日の差異に対して安定している品種と晩植によって増大する品種があったが、品種間差異および処理間差異は、どちらも小さかった。

個体間変異の形質間相互の関係では、稈長の分散と穂長の分散の間に高い正の相関々係 ($r = 0.$

794)があった。

第6表は、個体間変異に関する分散分析の結果である。

出穂日の分散の個体間変異には、1%水準で有意な品種間差異が認められた。また、稈長の分散については、品種間差異、移植日間差異および品種と移植日との相互作用が、それぞれ1%水準で有意と認められた。穂長の分散については、いずれの要因についても統計的に差異は検出されなかった。

これらのことから、遺伝的にホモな個体からなるとされる品種が、ある環境条件下で生育した時に発現する個体間変異の大きさは、品種に固有な性質によるものであり、形質によっては環境条件の変動に対して、個体間変異の大きさが変化することが明らかになった。

III. 考 察

本試験で扱った個体内変異は、水稻の出穂日、稈長、穂長についての株内分けつ間の分散である。分けつは、その発生に一定の秩序があり、各器官の発育にも分けつ間で差がみられる。したがって、水稻の個体内変異は、株内の斉一性、つまり揃い度を表わす指標となる。このような変異は、一般に穂揃性と呼ばれている。イネ・ムギ類における個体内あるいは分けつ間の変異が小さく、よく揃った表現を示す性質は、同時性(synchrony)⁶⁾とも言われている。

本試験で用いた品種は、極早生、早生品種に限定したが、これらの中には、出穂期が早いにもかかわらず穂揃いの良い品種が2、3見出された(第2表)。しかし、一般的には、早生品種ほど穂揃性が悪い傾向を示すことが、水稻⁸⁾、オオムギ¹¹⁾の研究において報告されている。また、今回の調査結果によると、出穂日、稈長および穂長の個体内変異は、穂数および各形質の株内の平均値とは密接な関係は得られなかった。したがって、穂揃性は、1つの独立した形質として選抜の対象になるものと考えられる。

穂揃性は、時間的不揃い(出穂の揃い度)と空間的不揃い(稈長、穂長の揃い度)に区分される⁹⁾。

本試験の結果では、出穂の揃い度と稈長の揃い度の間には、あまり高くはないが正の相関関係がみられた($r=0.636$)。

また、穂揃性は、移植日の早晚によって変動し、2、3の品種では、出穂日の分散および稈長の分散が、晩植することによって増大した。これらの品種は、苗代日数の増大によって長期間にわたって弱小分けつを発生した結果、揃い度が低下した。

本試験では、個体内変異を1つの独立した形質とみなし、さらにその個体間変異について品種および環境との関係を調査した。

同一遺伝子型が同一環境条件下で生育した時には、個々の個体は均一な表現型を示すものと考えられる。しかし、第4表および第5表からも明らかのように、出穂日の分散および稈長の分散の個体間変異の大きさには、品種間差異が検出された。確かに、実験圃場において人為的に可能な限り均一な環境を設定しても、なお土壌、肥料などによる機会的誤差や実験誤差が、環境分散の一部を構成することになる。それにもかかわらず、環境分散に品種間差異が検出されたことは、品種に固有な性質による個体間レベルでの安定性に差異があることを示す。

形質発現の際に生ずる発育誤差の程度が、遺伝的支配によることは、ショウジョウバエの胸側部剛毛数の左右非対称性^{5,10)}、タバコの花器の個体内変異⁷⁾あるいは草丈と開花期の個体間変異²⁾などで明らかにされている。生物は、発育過程中に種々なる環境変動を受ける。それにもかかわらず、生物には与えられた条件下で、その影響に抗して一定の形態に導こうとする発育的ホメオスタシス³⁾、および外的変動を緩衝し生理的狀態を安定に保とうとする生理的ホメオスタシス⁴⁾が知られている。このような性質を支配する能力が、同一環境内で機会的に起る微小な変動によって生ずる環境分散の大きさを制卸しているものと考えられる。Gotoh¹¹⁾は、長期間自殖をくり返したトウモロコシの雄穂の枝梗数について、個体間変異の大きさが系統によって異なることを見出し、この環境分散は植物自身の自己調節能力によるものと考えた。

自殖性作物における個体間変異は、環境変動に対する安定性を研究するための一つの手段であるが、本試験で設定した移植日の早晚に対して、個体間変異がどのような反応を示すかを知ることは興味ある点である。第6表の個体間変異に関する分散分析の結果によると、出穂日の分散と穂長の分散については移植日の差異が個体間変異の大きさに及ぼす影響は明らかでなかったが、稈長の分散については、環境条件の差異が個体間変異の大きさに有意な差異を与えた。また、品種と移植日との相互作用も有意であった。これは、第5表からも明らかであるが、きよかせ、はつとかち、農林33号が晩植区で個体間変異が増大したことによる。しかし、他の品種では、移植日の差異に対して変化を示さなかった。品種によるこれらの反応のちがいは、植物の生育にとってストレスを加えた条件と考えられる晩植区で、ホメオスタシスが弱くなり個々の生育に乱れを生じた遺伝子型と、そのような環境においても一定のホメオスタシスを維持しえた遺伝子型の差異によるものと考えられる。

この試験では、揃い度を1つの形質として扱い、その個体間変異と移植日との関連について論議したが、与える環境の種類によっても揃い度が異なるものと思われる。著者らは、北海道で育成された水稻品種を用い、栽培環境との関連について一連の実験を進めているが、それらの結果については、つぎの機会に報告する。

IV. 摘 要

北海道の水稻早生8品種を供試し、移植日に早晚の差を与えて、出穂日、稈長および穂長の個体内および個体間変異を調査した。なお、個体内変異の指標としては、個体内分散を用い、また個体間変異には、個体内変異の試験区内10個体間の分散を用いた。

1. 供試材料の移植日の差異に対する反応は、一般に早植区は、晩植区と比較して出穂期が早く、稈長および穂長が長く、穂数が多く、高収であった。

2. 出穂日の個体内変異には、明らかな品種間差

異が認められた。また、晩植により変異は増大し、穂揃いが悪化した。しかし、稈長および穂長の個体内変異には、品種間差異は認められず、また移植日の早晚による影響もみられなかった。

3. いずれの形質においても、個体内変異と穂数および各形質の株内の平均値とは、密接な関係は認められなかったので、揃い度は1つの独立した特性とみなされた。

4. 出穂日および稈長の個体間変異の大きさには、有意な品種間差異が検出された。とくに、稈長の個体間変異については、早植区で品種間差異は小さかったが、晩植区で変異が増大する品種と、ほとんど変化を示さない品種があり、品種と移植日との間に相互作用が認められた。

5. 個体内変異と個体間変異の間には、いずれの形質についても、正の相関関係があった。このことより、個体内における揃い度と個体間の変動は、平行的関係にあるものと考えられた。

6. 特定の品種の個体間変異が晩植条件下で増大したことは、生育を阻害する環境において形質発現の安定性が低下した結果によるものと考えられた。

謝 辞

供試材料をご提供くださった農林省北海道農業試験場作物第1部柴田和博氏に深く感謝の意を表します。

なお、本研究の遂行にご協力下さった北海道大学農学部附属農場作物第1部職員渡辺春雄、宮本孝一、南エツの諸氏に深く感謝します。

引用文献

- 1) GOTOH, K. (1959) : Intra-inbred line variation in number of tassel branches of corn. Jap. Jour. of Bot. 17 : 1-13.
- 2) JINKS, J. L. and K. MATHER (1955) : Stability in development of heterozygotes and homozygotes. Proc. Roy. Soc., B. 143 : 561-576.
- 3) LERNER, I. M. (1954) : Genetic homeostasis. OLIVER and BOYD, EDINBURGH.
- 4) LEWONTIN, R. C. (1957) : The adaptation of population to varying environments. Cold Spring Harbor

- Symposia 22 : 395-408.
- 5) MATHER, K.(1953) : Genetical control of stability in development. *Heredity* 7 : 297-336.
- 6) PARODA, R. S.(1971) : Importance of synchrony of ear emergence in plant breeding programmes. *Nature* 233 : 351-352.
- 7) PAXMAN, G. J. (1956) : Differentiation and stability in the development of *Nicotiana rustica*. *Annals of Botany* 20 : 331-347.
- 8) 酒井寛一, 柴田和博 (1965) : イネの穂揃度の育種学的研究第II報, 育種 15 : 215.
- 9) ——— (1965) : 量的形質における発育遺伝学の開発, 育種学最近の進歩 第6集 : 62-69.
- 10) THODAY, J. M. (1955) : Balance, heterozygosity and developmental stability. *Cold Spring Harbor Symp.* 20 : 318-326.
- 11) 安田昭三, 沖永康男 (1973) : オオムギ品種における穂揃性の検討, 農学研究 54 : 173-183.

Studies on Phenotypic Plasticity in Paddy Rice Plants

I. Intra- and Inter-Plant Variation in Early Varieties of Paddy Rice Plants

Yoh HORIKAWA and Kanji GOTOH

(Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo)

Summary

Recently it has been noticed that the variations of agronomic characters within a plant are important characteristics in breeding programmes, especially with respect to the mechanization in agriculture and the quality of crop plants. The magnitudes of intra-plant variation on heading seem, in general, to be negatively associated with heading date. One object of this experiment was to ascertain intra-plant variation of heading date in early varieties of rice. On the other hand, it has been sometimes found differences in phenotypic variance among individual plants between varieties. It is interesting to analyze the differences between varieties of such a variance in relation to the environmental changes.

Eight varieties in early group were grown under two different transplanting times, namely, at June 15 and 25 in 1973. Heading date, culm and ear length were recorded for all tillers within a plant. The magnitudes of intra-plant variation on each character were expressed by variance among tillers within a plant, and those of inter-plant variation were estimated by variance of intra-plant variation between ten plants within a plot.

1. The performances of materials used in this experiment showed, as a whole, earlier heading date, longer culm and ear length, more ears and higher yields in early planted plot than those in late one (Tab. 1).

2. The difference between varieties on intra-plant variation of heading date was remarkable, whereas those of culm and ear length were not. Intra-plant variation of heading date in late planted plot were larger than that in early one, but the difference between transplanting time did not affect the variation of culm and ear length (Tab. 2 and 4).

3. The correlations between intra-plant variation of three characters mentioned above and ear numbers were rather low, so they might be regarded as independent characteristics each other.

4. The differences between varieties on inter-plant variation of heading date and culm length were highly significant. Inter-plant variation of culm length showed the interaction between variety and transplanting time, that is, individual variation was affected by changes of environmental conditions differently, due to varieties (Tab. 5 and 6).

5. Some varieties manifested large individual variation in late planted plot which was unfavorable condition to grow for plants. It might be able to assume that the ability to stabilize genic expression might be weakened in such a condition.

6. Correlation coefficient between intra- and inter-plant variation in the examined varieties were 0.908** on heading date, 0.805** on culm length and 0.420 on ear length, respectively.