

作物の形質発現の変動性よりみた収量安定性に関する研究 IV

水稻の稈長および各節間長の個体内変異について

中西宏夫・森 重之・水野和彦・村上道夫

HIROO NAKANISHI, SHIGEYUKI MORI, KAZUHIKO MIZUNO and MICHIO MURAKAMI

Studies on the yield stability viewed from the point of character
manifestation variability of crops IV

On the intra-plant variations of culm length and internode length in rice

要旨 : 稈長の1個体内における変異を各節間長の個体内変異に分解して検討するために、水稻11品種を供試し、各品種20個体について全分けつの上位4節間長と第5節間以下の総節間長を調査し、各節間長の個体内変異が稈長のそれに及ぼす効果を分析した。

稈長の個体内変異はいずれの節間長におけるよりも大きく、また各節間の間では第1節間長の変異が最大となり、第2、第3節間長の変異は概して小さかった。一方、この個体内変異を各々の長さとの割合でみた場合には、下位節間長の変異がかなり大きい値を示した。稈長と各節間長との個体内相関はいずれの場合にも正の値を示し、各節間が長くなる程長稈になる傾向を示したが、この関連性は第2節間において最小であった。稈長の個体内変異に対する各節間長の個体内変異の寄与率は、品種によってかなり異なるパターンを示したが、一般に第1節間における寄与が最大で、第2節間の寄与はきわめて小さかった。

緒 言

わが国における水稻の単位面積当たりの収量は、明治以後著しく増大してきている。この多収性のかくとは多くは多くの要因が関与しているが、そのうちとくに多肥栽培に適した短稈かつ耐倒伏性品種の育成という育種効果が大きく貢献していることは言うまでもない。たとえば、フジミノリに放射線を照射して作出されたレイメイなどはその顕著な事例である¹⁾。このような状況に応じて、最近とくに稈長の遺伝変異に関する研究^{2), 3), 4)}あるいは稈長と他の農業形質との関連性を考察した研究^{5), 6), 7)}が積極的に行なわれるようになってきた。また、矮性遺伝子の同定とそれらのリンケージ

関係を究明しようとした研究も数多くなされてきている^{8), 9), 10), 11)}。高橋らは矮性遺伝子は稈長に占める各節間長の構成比、すなわち節間長比を変異させることを明らかにし、矮性型発現様式には4つの型が存在すると指摘している¹²⁾。さらに高橋らは矮性遺伝子の発現力は気温などの環境条件の変化によって、またIAA oxidase 活性や GA₃ などの植物調節物質の濃度が異なることによってかなり変異することを報告している^{13), 14)}。

ところで、現在までの稈長の変異に関する報告の多くは主稈あるいは個体の代表稈の形質発現力にもとづいて分析されたものであるが、水稻などの多分けつ型作物の稈長の変異を解析するためには、集団内の個体間

Table 1. Varieties used in the experiment

1. Toyonishiki	7. Nōrin No. 6
2. Hatsunishiki	8. Nōrin No. 22
3. Hōnenwase	9. Sachikaze
4. Nakateshinsenbon	10. Nihonbare
5. Chūjō No. 2	11. Reihō
6. Kujū	

変異あるいは遺伝子型の差異による変異を分析するとともに、1個体内における分けつ間変異に対しても検討を加えることは、群落構造や受光体勢を考察する上からもかなり重要なことであると考えられる¹⁵⁾。しかしながら、この個体内変異の面より稈長の形質発現の様相を考察した研究は殆んど認められず、わずかに戸田ら¹⁶⁾および武田ら¹⁷⁾が報告しているにすぎない。従って筆者らは、稈長の個体内変異が生起する機構を解析するとともに、この変異が収量性といかなる関係にあるかを検討するために、現在諸種の試験を遂行中である。

本実験は、上述のような見地より、まず稈長とそれを構成する各節間長の個体内変異を分析し、さらに両者の相互関係を考察することによって、稈長の個体内変異に関する基礎的知見を得ようとして行なったものである。

実験材料および方法

本実験に供試した水稻品種は第1表に示す11品種であるが、これらの品種の選定に際してはすでに筆者らが報告した結果^{15), 18), 19)}に基づいて、稈長の長短および稈長の1個体内における変動性の大きさを基準として選定した。すなわち、稈長の個体内変動性の大きい品種としてトヨニシキ、ハツニシキおよびハウネンワセを、小さい品種として中生新千本、中稈2号およびクジュウを、長稈品種として農林6号および農林22号を、短稈品種としては幸風、日本晴およびレイホウを採用した。これらの11品種を1978年5月15日に本学附属農場の苗代に播種し、6月30日に各品種81個体を栽植密度22cm×22cmの1株1本植えで本田に定植した。以後の栽培管理は本研究の慣行法に準じた。各品種の成熟期に20個体を任意に抽出し、各個体別に全分けつ稈について各節間長を測定した。各節間は穂首節間より下位節間に向って第1～第5節間としたが、第6節間以下の節間は第5節間に組み入れた。従って、本実験における第5節間長は第5節間以下の下位節間の長さの総和である。

稈長および各節間長の個体内変動性の分析指標としては個体内標準偏差および個体内変異係数を用いたが、

この個体内変動性のとらえ方に関してはすでに報告したとおりである¹⁸⁾。

結果および考察

第1図は各品種の平均節間長（第1～第5の各節間長各々について1個体内の全分けつ平均値をもとめ、これを各品種20個体について平均した値である。）と各節間長の稈長に占める割合、すなわち、節間長比を示したものである。稈長および各節間長の個体内変動性を考察する前に、本図によって、まず各節間長の品種間変異を検討することにした。最長稈品種の農林6号(品種番号7)から最短稈品種の幸風(品種番号9)に至るまで、いずれの品種においても第1節間が最も長く、下位節間になるに従って節間長は順次小さくなっており、 d_m 型や d_6 型等の特異な節間長比を示す品種は認められない。また、第2表の標準偏差より明らかのように、各節間長の品種間変異はいずれも稈長のそれに比べてきわめて小さく、また各節間の間でみれば品種間変異の差は概して小さい。しかし、これを変異係数、すなわち各節間の長さの割合でみた品種間変異でみれば、下位節間になるに従って値が大きくなり、下位節間長はその長さの割には大きい品種間変異を示すことがわかる。この変異係数でみた品種間変異は節間長比においても類似した傾向を示し、上位3節間長の変異はかなり小さいのに対し、第5節間以下の総節間長の品種間変異はきわめて大きい値を示している。小西²⁰⁾は世界の各地域より収集した大麦100品種の調査結果より、変異係数でみた各節間長の品種間変異は第3節間において最も小さく、それより上位あるいは下位節間になるに従って大きくなり、第6以下の節間で最大なることを報告しているが、水稻においても下位節間に関してはこれと同様の傾向にあるものと思われる。倒伏抵抗性の面より水稻の稈および節間長について考察すれば、一般に短稈で、かつ第4、第5の下位節間が短かくて太い品種が耐倒伏性に秀れることが知られており、放射線育種によって育成されたレイメイはその典型であるが¹⁾、上述のように下位節間長にかなり大きい品種間変異が存在することは、耐倒伏性品種育成の可能性が大きいことを示唆するものである。

第3表は稈長と各節間長の1個体内における分けつ間変異、すなわち個体内変動性を検討するために、個体内標準偏差および個体内変異係数を個体別に算出し、各品種20個体について平均した値を示したものである。まず標準偏差についてみれば、稈長の個体内変動はいずれの節間長の個体内変動よりも大きい。また各節間の間では第1節間長の変動性が最も大きく、第4、第

Table 2. Varietal variation in culm length, internode length and internode length pattern

		C. L.	1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~
Internode length	±s(cm)	11.8	3.8	2.7	3.4	2.6	2.1
	CV(%)	14.5	11.0	13.1	21.6	30.2	51.2
Internode length pattern	±s(%)		3.6	1.4	1.4	2.0	2.5
	CV(%)		8.5	5.7	7.6	19.3	52.8

Note: C. L.; culm length 1 st~4th; first internode to fourth internode
 5 th~; all the internodes below the 5th internode

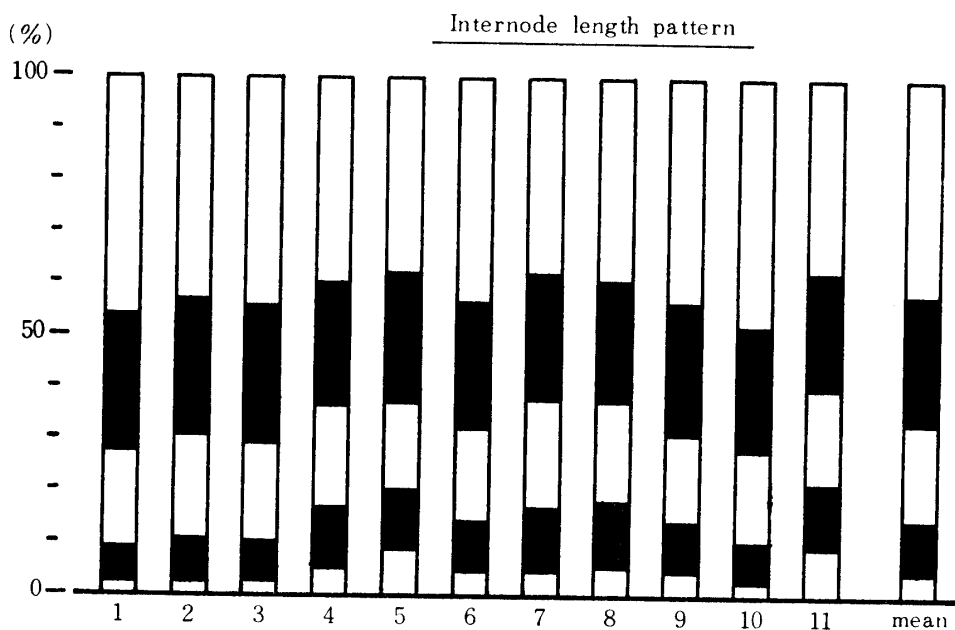
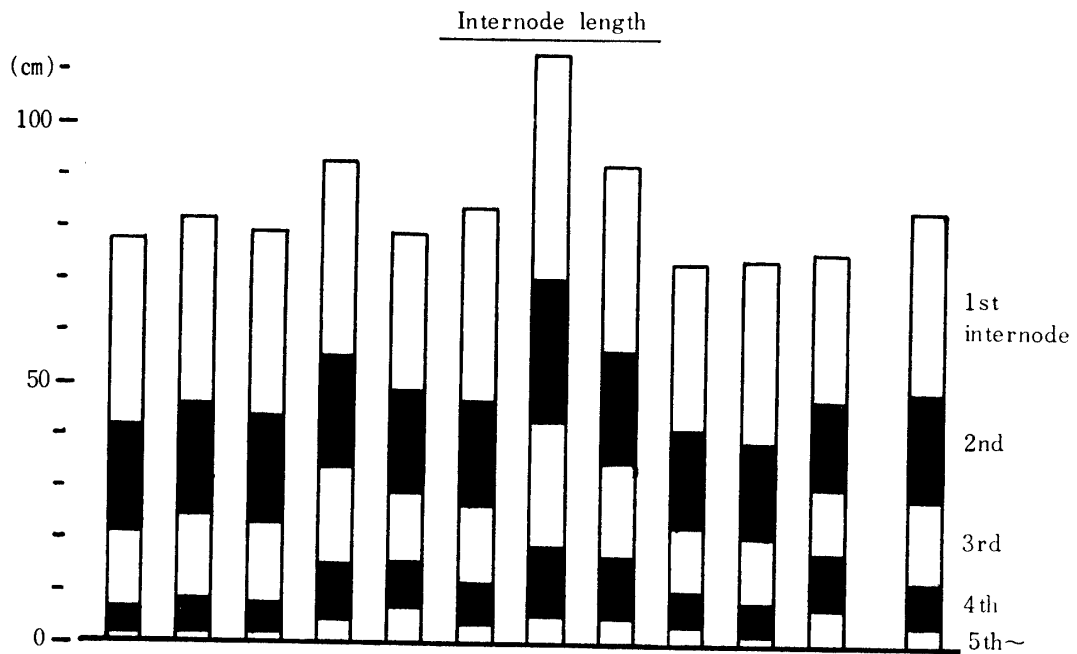


Fig. 1 Internode length and internode length pattern of the varieties
 Note: The figures 1~11 represent the varieties listed in table 1
 5 th~ is all the internodes below the 5th internode

Table 3. Intra-plant variability in culm length and internodes

Variety	Standard deviation (cm)						Coefficient of variation (%)					
	C. L.	1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~	C. L.	1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~
1	6.76	3.52	2.06	2.28	2.62	0.89	8.7	9.8	10.1	16.2	48.6	56.9
2	6.81	3.26	1.41	2.26	2.62	1.63	8.3	9.2	6.5	14.2	38.9	93.2
3	6.50	3.50	1.43	1.95	2.68	1.30	8.2	10.0	7.2	13.3	42.8	76.6
4	6.05	3.54	1.45	1.43	2.47	2.57	6.5	8.8	6.6	7.8	22.6	56.1
5	4.50	2.65	1.59	1.31	1.31	2.45	5.7	8.9	8.0	9.8	14.2	35.7
6	5.79	3.72	1.73	1.71	1.67	1.67	7.1	10.4	8.5	11.7	21.2	49.4
7	10.00	4.65	2.77	2.45	3.32	3.26	8.9	11.0	10.1	10.4	24.1	61.3
8	6.22	3.39	1.54	1.53	2.38	2.88	7.1	9.5	7.2	8.4	20.4	57.1
9	5.17	3.36	1.80	1.45	1.71	1.68	7.1	10.6	9.7	11.8	24.5	46.6
10	5.38	3.45	1.68	1.67	1.89	1.24	7.3	9.8	9.3	13.4	30.1	57.1
11	4.71	2.53	1.83	1.67	1.65	2.51	6.2	9.0	10.7	12.0	18.1	34.5
mean	6.17	3.42	1.75	1.79	2.21	2.01	7.4	9.2	8.5	11.7	27.8	56.8

Note: Figures are means of values calculated for 20 plants

5以下の下位節間長がこれに次ぎ、第2、第3節間長は概して低い個体内変動性を示している。一方、変異係数によってこの個体内におけるバラツキを各節間の長さとの割合という面より考察すれば、表より明らかなようにいずれの品種においても稈長の値が最も小さく、各節間長の総和である稈長の形質発現は1個体内においては相対的に安定しているものと考えられる。次に各節間の間を検討すれば、一般に第2節間長の値が最も小さく、これに次いで第1、第3節間長の順になっている。戸田ら¹⁶⁾も変異係数によって第3節間までの個体内変動を分析し、一般に稈長<第1<第2<第3節間長の順になることを報告しているが、第1、第2節間長の順位が異なる以外は本結果と一致している。しかし、上位3節間の間での差異は比較的小さいが、第4節間になると変異係数の値はかなり増大し、第5節間以下の総節間長ではきわめて大きい値を示しており、下位節間はその長さの割合で見れば、大きい個体内バラツキを示している。また、この変異係数の品種間変異に関しては、上位節間においてはいずれの品種もほぼ同程度の値を示しているのに対して、下位節間では、とくに第5節間以下のハツニシキ（品種番号2）とレイハウ（品種番号11）の値にみられるように、変異係数の値にはきわめて大きい品種間差異を示している。

以上のように、1個体内における各節間長の変動性は節間が異なることによってかなり異なるものと考えられるが、次に、個体内における稈長の変異と各節間長の変異との関連性を検討するために、各個体内にお

Table 4. Intra-plant correlation coefficient between culm length and the five internode lengths

Variety	1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~
1	0.638	0.471	0.619	0.484	0.569
2	0.588	0.392	0.611	0.637	0.627
3	0.678	0.269	0.646	0.611	0.593
4	0.499	0.180	0.454	0.604	0.700
5	0.487	0.324	0.425	0.431	0.585
6	0.656	0.442	0.445	0.481	0.430
7	0.643	0.356	0.618	0.566	0.614
8	0.616	0.298	0.350	0.561	0.674
9	0.686	0.460	0.210	0.398	0.466
10	0.695	0.455	0.476	0.362	0.435
11	0.404	0.243	0.597	0.458	0.553
mean	0.599	0.354	0.496	0.508	0.568

Note: Figures are means of correlation coefficient values calculated for 20 plants

ける稈長とそれを構成する各節間長との個体内相関係数を算出した。第4表はこの相関係数を各品種20個体について平均した値を示したものである。いずれの品種においても稈長と各節間長との相関係数はすべて正の値を示しており、1個体内において各々の分けつ稈を構成する節間が長くなる程、その総和である稈長は長くなる傾向を示しており、かつ1分けつ内の各節間長の間にも正の関連性があるものと推察される。また、品種別に検討すれば、日本晴のように下位節間との相

関よりも上位節間との相関が高い品種が存在する一方、中生新千本や農林22号のように下位節間との相関の方が高い品種があることなどより、全品種を通じての一定した傾向は認められない。しかし、一般に第2節間長と稈長との関連性が最も低く、第1および第5以下の節間長との関連性が高い傾向が認められる。このように、個体内における稈長と節間長との関連性もまた節間が異なることによってかなり異なるものと推察されるので、以下に稈長の個体内変異に及ぼす各節間長の個体内変異の寄与度を検討することにした。この寄与程度（寄与率）は次のような方法によって推定した。個体内の各稈長のその個体における平均稈長からの偏差は、その稈を構成する各節間の長さの当該節間の長さの個体平均値からの偏差の和であるので、第1～第5の各節間別に稈長の個体内変異（分散）への総効果をもとめて、それを%表示することにした。すなわち、以下の計算式によって寄与率を推定した。

$$\frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \bar{Y})^2}{n-1} = \frac{\sum_{i=1}^n \{(x_{i1} - \bar{x}_1) + \dots + (x_{i5} - \bar{x}_5)\}^2}{n-1} \quad \dots\dots ①$$

$\left\{ \begin{array}{l} Y_i = i \text{ 分けつ の長さ, } \bar{Y} = \text{稈長の個体平均値} \\ x_{i1}, \dots, x_{i5} = i \text{ 分けつ の第1} \sim \text{第5節間長} \\ \bar{x}_1, \dots, \bar{x}_5 = \text{第1} \sim \text{第5節間長の個体平均値} \\ n = \text{分けつ数} \end{array} \right\}$

ここに、 $x_{i1} - \bar{x}_1 = D_{i1}, \dots, x_{i5} - \bar{x}_5 = D_{i5}$

とすれば①式の分子の $\{ \}^2$ は $(D_{i1}^2 + D_{i2}^2 + D_{i3}^2 + D_{i4}^2 + D_{i5}^2)$ $\dots\dots ②$

②式を展開すれば、

$$D_{i1}^2 + D_{i2}^2 + \dots + D_{i5}^2 + 2D_{i1}D_{i2} + 2D_{i1}D_{i3} + \dots + 2D_{i4}D_{i5}$$

ここで、 $2D_{i1}D_{i2}$ のような項を次のように比例配分し、

$$2D_{i1}D_{i2} \left\{ \begin{array}{l} \frac{2D_{i1}D_{i2}|D_{i1}|}{|D_{i1}|+|D_{i2}|} \dots\dots (D_{i1} \text{ にもとづく効果}) \\ \frac{2D_{i1}D_{i2}|D_{i2}|}{|D_{i1}|+|D_{i2}|} \dots\dots (D_{i2} \text{ にもとづく効果}) \end{array} \right.$$

とすれば、 D_{i1} 、すなわち第1節間長の偏差にもとづく総効果は、

$$\sum_{i=1}^n \left\{ D_{i1}^2 + \frac{2D_{i1}D_{i2}|D_{i1}|}{|D_{i1}|+|D_{i2}|} + \dots + \frac{2D_{i1}D_{i5}|D_{i1}|}{|D_{i1}|+|D_{i5}|} \right\}$$

となる。従って、各節間の偏差にもとづく総効果を①式の分子で除せば、稈長の個体内変異に対して各節間長の個体内変異が占める割合、すなわち寄与率となる。第2図は以上の計算方法によって得た寄与率（%）を各品種20個体について平均した値を図示したものである。稈長の個体内変異に対する節間長の個体内変異の寄与は、一般に第1節間において最も大きくなる傾向を示しており、第1図に示したように、平均節間長が最大である第1節間のバラツキは稈長の個体内におけるバラツキに対しても最大の影響を及ぼしている。一方、第5以下の総節間長はその長さは最小であったが、その個体内変異は稈長の個体内変異に対してかなり大きい寄与を及ぼし、とくに品種番号4、5、11の中生新千本、中稈2号およびレイホウにおいては第1節間におけるよりも大きい値を示している。しかし、トヨ

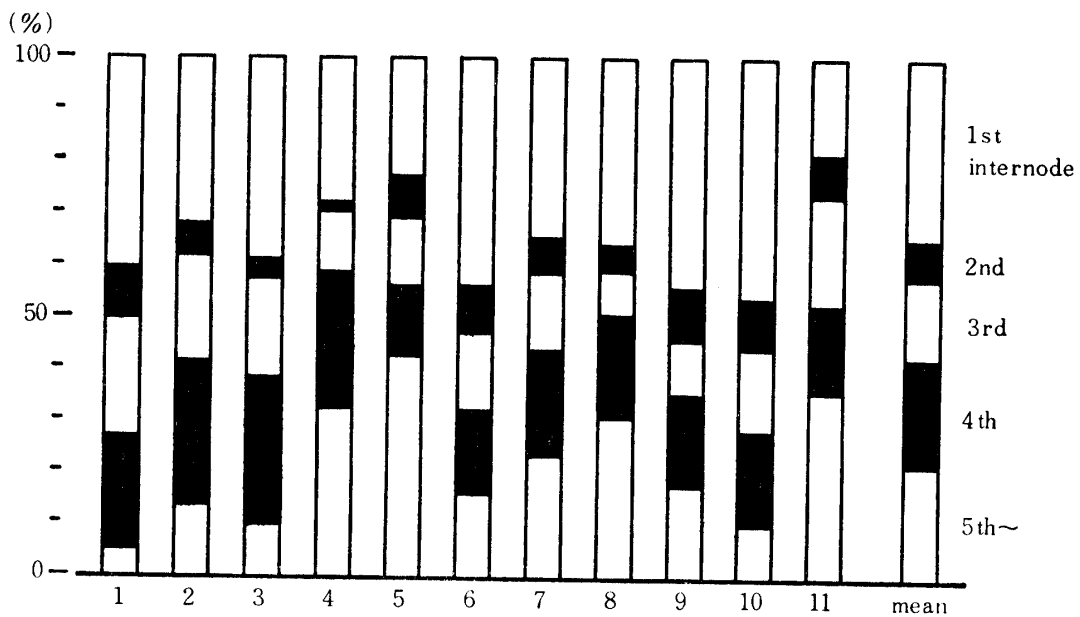


Fig. 2. Contribution rate of the intra-plant variation in the five internode lengths to the intra-plant variation in culm length

ニシキ（品種番号1）のように殆んど効果を及ぼさない品種もあり、第5表に示すように第5以下の総節間の寄与率の品種間差は最も大きく、品種によってかなり寄与程度が異なっている。また、第4節間もその長さの割にはかなり大きい寄与率を示している。従って、第4節間および第5以下の総節間は其の長さが短かくても、稈長の個体内変異に及ぼす効果の面よりみれば無視し得ない機能を有しているものと推察される。第2節間の寄与率はきわめて小さい値を示す傾向にあるが、これは稈長との個体内相関係数が他の節間に比較して低いこと（第4表）あるいは個体内変異が小さいこと（第3表）などと考えあわせると、第2節間の個体内変動性は小さく、かく稈長の個体内変異とは比較的独立に発現されているものと考えられる。なお、本図の全品種平均に関する各節間の大小の順位と第4表で示した稈長と各節間長との個体内相関の平均についての大小の順位とが一致し、稈長と節間長の関連性が高い節間程、稈長の変異に対しても大きい寄与を及ぼす傾向が認められる。従って次にこの関係を品種間で検討するために、稈長と節間長との個体内相関係数とこの寄与率との品種間相関を各節間別に推定した。その結果は第6表に示すとおりである。いずれの節間においても正の相関が認められ、第1～第4節間ではきわめて高い有意相関を示している。このことは、稈長と節間長との個体内相関が高い品種における程各節間長の個体内変異が稈長のそれに対して及ぼす寄与も大きくなる傾向を示すものであり、両統計量の間にはか

Table 5. Standard deviation among the varieties' contribution rates calculated in fig. 2

1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~
8.68	2.88	4.64	5.05	12.23

Table 6. Correlation coefficient between the intra-plant correlation coefficients calculated in table 4 and the contribution rates calculated in fig. 2

1 st	2 nd	3 rd	4 th	5 th~
0.961**	0.851**	0.821**	0.823**	0.405

なり深い関連性があるものと思われ。

以上の結果、各節間のうちで最も長い第1節間長は個体内におけるバラツキが最も大きく、さらに稈長との個体内相関あるいはその個体内変動が稈長のそれに及ぼす寄与の程度に関しても最大であること、一方、第4節間および第5以下の全節間は其の長さが短かい

割には大きい個体内変動を示すとともに稈長の個体内変異に対する寄与の点でも重要な要因であること、これに対して、第2節間長の個体内変異は一般に小さく、また稈長の変異に及ぼす効果の面においてもかなり小さいことなどが明らかとなった。しかしながら、上述のような稈長と各節間長の個体内変動性と両者の相互関連性がいかなる遺伝的要因によって発現されるものであるかを検討するためには、今後、上記の個体内変異に関する諸種の統計量を雑種集団に対しても適用し、それらの遺伝力あるいは遺伝相関の面より考察することが必要であると考えられる。

引用文献

- 1) 蓬原雄三・鳥山国土・角田公正 (1967) : 育雑, **17**, 85-90.
- 2) 赤藤克己・林喜三郎・鈴木 勲・福永公平・大川博通 (1958) : 植物の集団育種法研究, 養賢堂, 153-162.
- 3) 堀江正樹・斎尾乾二郎・畑村又好・伊藤綾子 (1964) : 育雑, **14**, 130-140.
- 4) Okuno K. and T. Kawai (1978) : Japan. J. Breed., **28**, 336-342.
- 5) 赤藤克己・根井正利・福岡寿夫 (1958) : 植物の集団育種法研究, 養賢堂, 77-88.
- 6) 佐本四郎・金井大吉 (1975) : 育雑, **25**, 1-7.
- 7) Okuno K. and T. Kawai (1978) : Japan. J. Breed., **28**, 243-250.
- 8) 長尾正人・高橋万右衛門 (1952) : 育雑, **1**, 237-240.
- 9) ————・—————・森村克美 (1964) : 北大農学部邦文紀要, **5** : 89-96.
- 10) 高橋万右衛門・木下俊郎 (1968) : 北大農学部附属農場報告, **16**, 33-41.
- 11) 木下俊郎・高橋万右衛門 (1970) : 育雑, **20**別冊 2, 114-115.
- 12) 高橋万右衛門・武田和義 (1969) : 北大農学部邦文紀要, **7**, 44-50.
- 13) 高橋成人 (1974) : 育雑, **24**別冊 1, 48-49.
- 14) ———— (1977) : 同上, **27**別冊 2, 116-117.
- 15) 中西宏夫・森 重之・力石 定, 村上道夫 (1977) : 京府大学報, 農**29**, 1-7.
- 16) 戸田 修・足立尹男・松下真一郎 (1970) : 育雑, **20**別冊 2, 196-197.
- 17) 武田和義・斎藤健一 (1978) : 同上, **28**別冊 1, 70-71.
- 18) 村上道夫・森 重之・中西宏夫・村田孝志 (1975)

- : 京府大学報, 農27, 1-10.
19) ————— · 中西宏夫 · 森 重之 · 中野 学(1976) : 同上, 農28, 10-17.
20) 小西猛朗(1972): 育雜, 22別冊1, 165-166.

Summary

The relationship between the intra-plant variation of culm lengths, and the intra-plant variations of the five internodes lengths in 11 paddy rice varieties was investigated. Twenty mature plants in each variety were sampled, and the upper four internodes lengths and the total length of remaining internodes of all the culms contained within a plant were examined.

The intra-plant variation of the first internode lengths was largest of the five internodes lengths variations, whereas the variations of the second and

the third internodes lengths were small. All the intra-plant correlation coefficients between culm length and the internodes lengths were positive. The relationship was smallest in the second internode length. The patterns of contribution rates due to the intra-plant variations of the five internodes lengths, to that of culm lengths varied with different varieties. In general, the contribution rate due to the first internode length was largest, whereas that due to the second internode length was very small.