

# 形質発現の変動性よりみた収量安定性に関する研究 I

水稻諸形質の個体内および個体間変動量について

村上道夫・森 重之・中西宏夫・村田孝志

MICHIO MURAKAMI, SHIGEYUKI MORI, HIROO NAKANISHI  
and TAKASHI MURATA

Studies on the yield stability viewed from the point of character  
manifestation variability I Character variation of rice varieties,  
statistically valued within and between plants

**要旨:** 作物の適応性あるいは収量安定性と諸形質の発現力の変動性との関係を栽培環境条件の変化と関連して考察するために、水稻12品種を供試して、密度変化に伴う諸形質の個体内変動量(内CV)と個体間変動量(間CV)の変異について検討した。

- 1) 諸形質の変動性程度は形質の種類によって異なり、稔性は内、間両CVともに最も低く、粒数と収量はかなり高い値を示す。
- 2) 個体内変動と個体間変動とでは、いずれの形質においても内変動の方が大きく、稔性を除いては、2倍以上の差異を示している。
- 3) 間CVの分散分析における密度要因は全形質ともに有意であり、一般に密度変化が変動性に及ぼす影響は、個体内よりも個体間において強く現われることが認められる。
- 4) 供試品種の栽培地の地域性と個体内変動量との間にはかなり高い関連性が認められ、さらに内CVの分散分析における品種要因はいずれの形質においても有意であり、個体内の変動性には高い遺伝力が存在するものと思われる。

## I 諸 言

一般に作物の生産においては、作柄の安定ということが最も重要であることは言うまでもない。しかし作物の形質発現に対しては、栽培地の気象、土壌条件や病虫害の発生などと、きわめて密接に関係するばかりでなく、年次によってもかなり大きく変動することが知られている。このように形質発現と環境条件との相互作用には複雑な要因が関与しているが、現在、これを作物の適応性の面より追求し、その機構を解明せんとする試みが多くなされている。松尾(1971)および後藤(1973)などは、適応性とは生物が環境変動に対して安定した生育反応を示し、個体の生存および子孫

の繁殖を全うするような遺伝子組成を意味するので、農作物の栽培では広い地域にわたり、気象条件の異なる長い年次を通じて安定した高収量を上げる場合をさすのが妥当であり、適応性の高い遺伝子型を選抜する必要があると述べている。そのためには場所、年次を変えて生産性を検定し、その結果から適応性の有無を推定する方法がとられている。すなわち品種の安定性を評価する方法として Finlayら(1963)は多数の品種を数多くの場所(条件下)において栽培したとき、各環境条件下の平均収量に対する各供試品種の収量の回帰係数をもって安定性の指標とし、さらに Eberhartら(1966)は回帰よりの偏差をも考慮すべきであるとしている。また、一方では Hanson(1970)、奥野ら

京都府立大学農学部作物学育種学研究室

Laboratory of Crop Science and Plant Breeding, Faculty of Agriculture,  
Kyoto prefectural University, Kyoto, Japan.

要旨は昭和48年日本育種学会第44回講演会にて発表  
昭和50年7月31日受理

(1971)などは多変量解析法を適用して安定性の評価方法を考案している。

以上のように、収量の安定性の検定については、それぞれ異なる視点に立って推定されているが、一方森島(1974)も指摘するように、個体は発育に伴って形質を環境条件に応じて変える、すなわち **Phenotypic plasticity** といわれる遺伝子型の可変性があり、収量の安定性は発育過程における生育の型の安定性と可変性との組合せによって決定すると推論しているが、本問題はさきわめて複雑な諸要因の複合結果であると考えて差支えない。そこで筆者らは、作物の収量を構成する諸形質は、その形質発現に当って常にある範囲の変動性を伴って生育をつづけるものであると考え、この変動性の生起する機構を解明することによって、形質発現の安定性を考察しようとした。本報はまずわが国各地域の代表的な水稻品種を供試して、稲体1個体の内部における形質発現の変動性と、水稻の栽培集団内に生起するそれとを調査し、両変動と形質値との関係、ならびに両変動性の関連性を形質別および栽植密度別に解析することにより、形質発現の変動性生起に関する基礎的知見をえようとして行なったものである。

## II 実験材料および実験方法

まず最初に本実験における形質発現の変動性のとらえ方およびその指標について言及しておく。変動性が個体内部に起る場合に、その変動量の指標として個体内変動係数(以後内 CV と称する)を用いたが、これは1個体内の各稈の形質発現力の変異により算出した変動係数を、区内10個体について平均したものである。一方、個体間変動量の指標としては個体間変動係数(以後間 CV と称する)を用いたが、これは区内10個体の個体平均値の間の変異によりもとめた変動係数をさすものである。第1図は内 CV と間 CV の変異の様相を稈長を例にとって図化したものである。一般に、個体内の変動は、各形質の発育時期における個体内の生理的条件および外部環境条件の変化によって異なるものであり、同一器官相互間の養水分の収奪競争などによっても生起するものと考えられる。一方、個体間の変動は各個体の遺伝子型の差異や土壌の不均一性および個体間に生起する競争などによって構成されるものである。さらにこれらの変動性は、収量構成に対してかなり大きい影響力を及ぼすものと推察される。

以上のような視点より筆者らは既に(村上ら:1971)水稻数品種の上記変動性の様相を調査し、内、間 CV は、遺伝的特性と推察されるが、これは品種、形質の

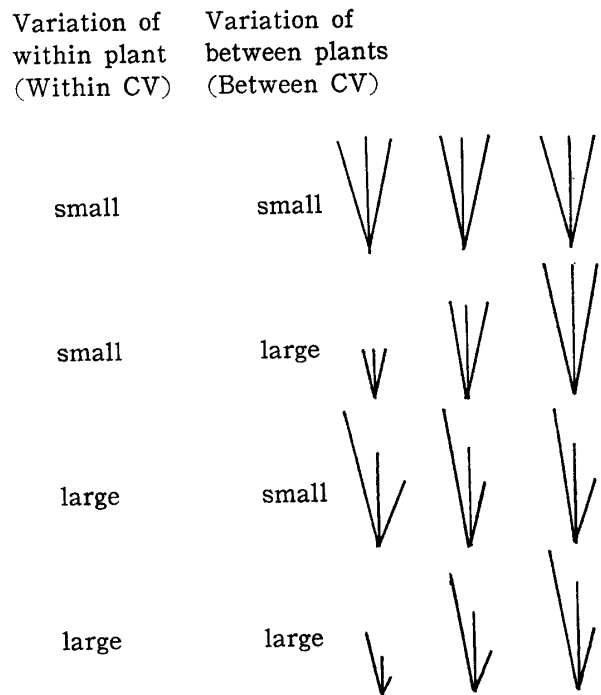


Fig. 1. The patterns of the variation of within and between plants in culm length

CV : Coefficient of variation

種類あるいは栽植密度の異なることによってかなり特殊な偏倚を示すという知見をえている。そこで本実験では、この間の様相をさらに詳しく解析するために、品種数および反復数を増加して、栽植密度変化が形質の発現とその変動性に及ぼす影響を調査し、さらに各条件下における内、間 CV の関係を形質別に考察し、形質発現の変動性が環境変化によっていかに変動するかを検討することを目的として行なったものである。

本実験の供試品種は、第1表に示すように、現在わが国各地域における主要品種である12品種を選定した。1972年5月16日に苗代に播種し、6月29日に3密度水準区を設け、4回反復の乱塊法によって定植した。各密度区における栽植株数は第2表に示すとおりであり、いずれも1株1本植とした。施肥、中耕、除草などの栽培管理は本学付属農場の慣行法に従った。

生育は概して良好であったが、密植区において成熟後に倒伏する区が観察された。また第1表の出穂期にみられるように、中生新千本およびレイホウは出穂がかなり遅延し、成熟後期の低温により登熟が不十分となりかつ不稔粒も増大したが、これはおそらく当該品種が本学農場と同様の気象条件下で発現する特性の一つと考え、調査から除外せずに分析に供した。

各試験区の構成は、疎植区:1区6列,60個体,標準植区:1区5列,75個体,密植区:1区4列,100

Table 1. Rice varieties used in the experiment and their heading dates

No.	Variety Name	District	Heading date	Days from sowing to heading
1.	Toyonishiki	Tôhoku	Aug. 21	97
2.	Sasanishiki	Tôhoku	Aug. 19	95
3.	Reimei	Tôhoku	Aug. 18	94
4.	Koshijiwase	Hokuriku	Aug. 18	94
5.	Hônenwase	Hokuriku	Aug. 22	98
6.	Koshihikari	Hokuriku	Aug. 19	95
7.	Akibare	Tôkai Kinki	Aug. 29	105
8.	Nihonbare	Tôkai~Kyûshû	Aug. 30	106
9.	Nakateshinsenbon	Chûgoku	Sep. 8	115
10.	Tôsan 38	Shikoku	Sep. 2	109
11.	Reihô	Kyûshû	Sep. 16	123
12.	Kujû	Kyûshû	Aug. 31	107

Table 2. Planting density

Density	Planting space	No. of plants/m <sup>2</sup>
Sparse	23cm×30cm	14.5
Standard	15cm×30cm	22.2
Dense	9cm×30cm	37.0

個体であり、各区とも中央部より無作為にそれぞれ10個体を抽出して調査個体とした。調査形質は、個体の稈別に、稈長、穂長、粒数（不稈粒を含む）穂重および稈性を測定し、穂数および籾収量については個体当りの値を求めた。

### III 実験結果および考察

#### 1. 栽植密度の変化に伴う個体内および個体間両変動量の変異

各密度区における形質値（形質平均値）、内CVおよび間CVの品種平均値を求めたが、その結果は第3表に示すとおりである。これによって形質発現に対する

Table 3. Mean values of character, coefficients of variation (CV) of within and between plants in the three densities.

		Culm length	Panicle length	No. of kernels	Panicle weight	Fertility	No. of panicles	Yield
Character values	Sparse	72.27	19.42	102.72	2.44	93.33	20.32	42.12
	Standard	74.12	19.02	97.17	2.22	92.32	15.55	29.48
	Dense	75.01	18.46	89.30	1.95	92.29	10.66	17.99
Within CV(%)	Sparse	9.62	10.61	26.69	31.68	5.77		
	Standard	9.60	10.84	26.34	32.41	6.30		
	Dense	9.14	10.99	25.75	32.64	6.41		
Between CV(%)	Sparse	3.37	3.47	9.10	11.26	2.91	23.49	22.37
	Standard	3.78	3.62	8.82	12.63	3.66	25.26	25.46
	Dense	4.22	4.68	11.05	15.42	4.28	27.10	29.29

Note: The units of character values are as follows: Culm length, Panicle length; cm. Fertility; %. Panicle weight, Yield; grams.

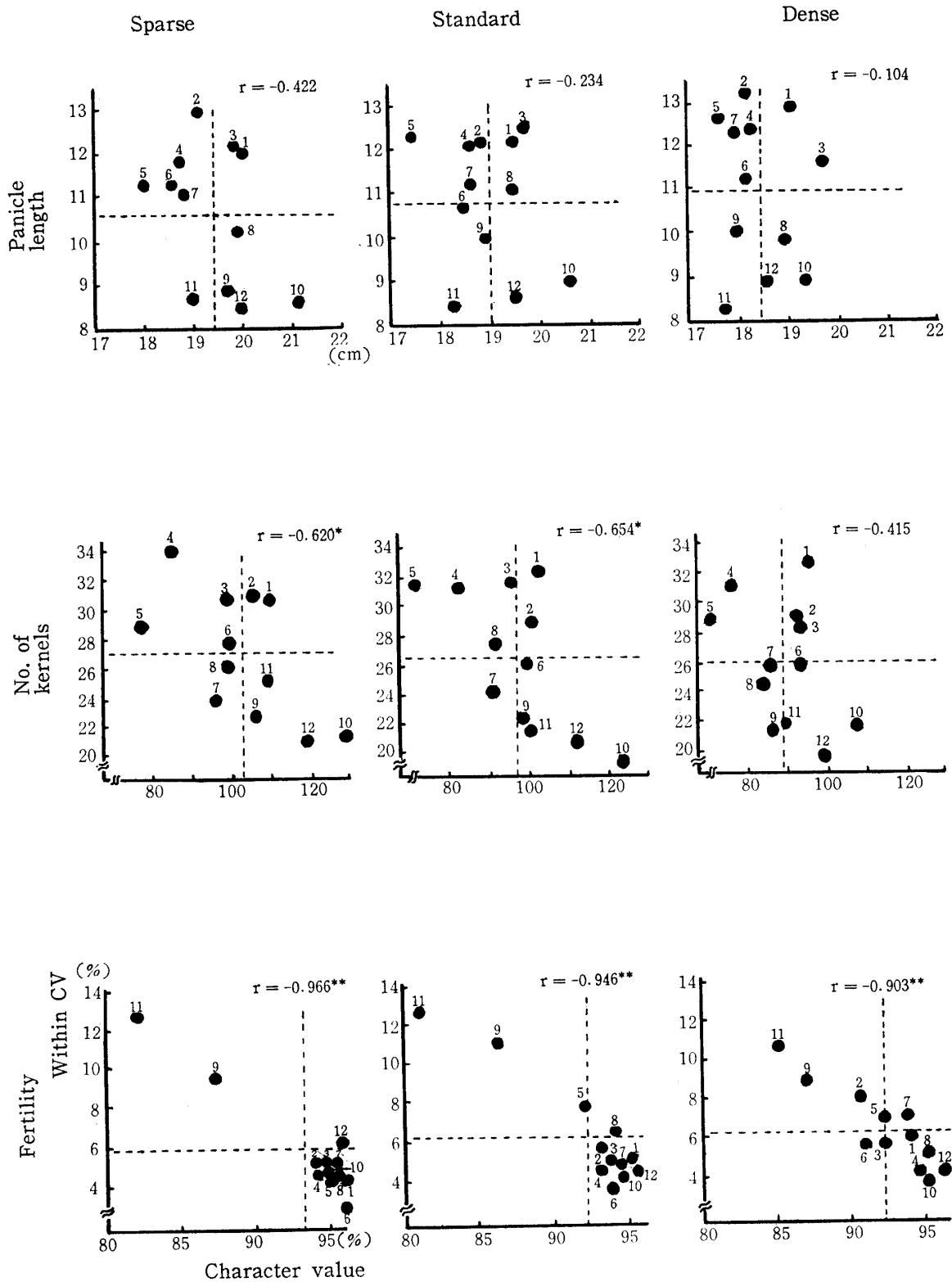


Fig. 2. Relationship between character values and coefficients of variation (CV) of within plant

\* and \*\* show significance at the 5% and 1% level, respectively

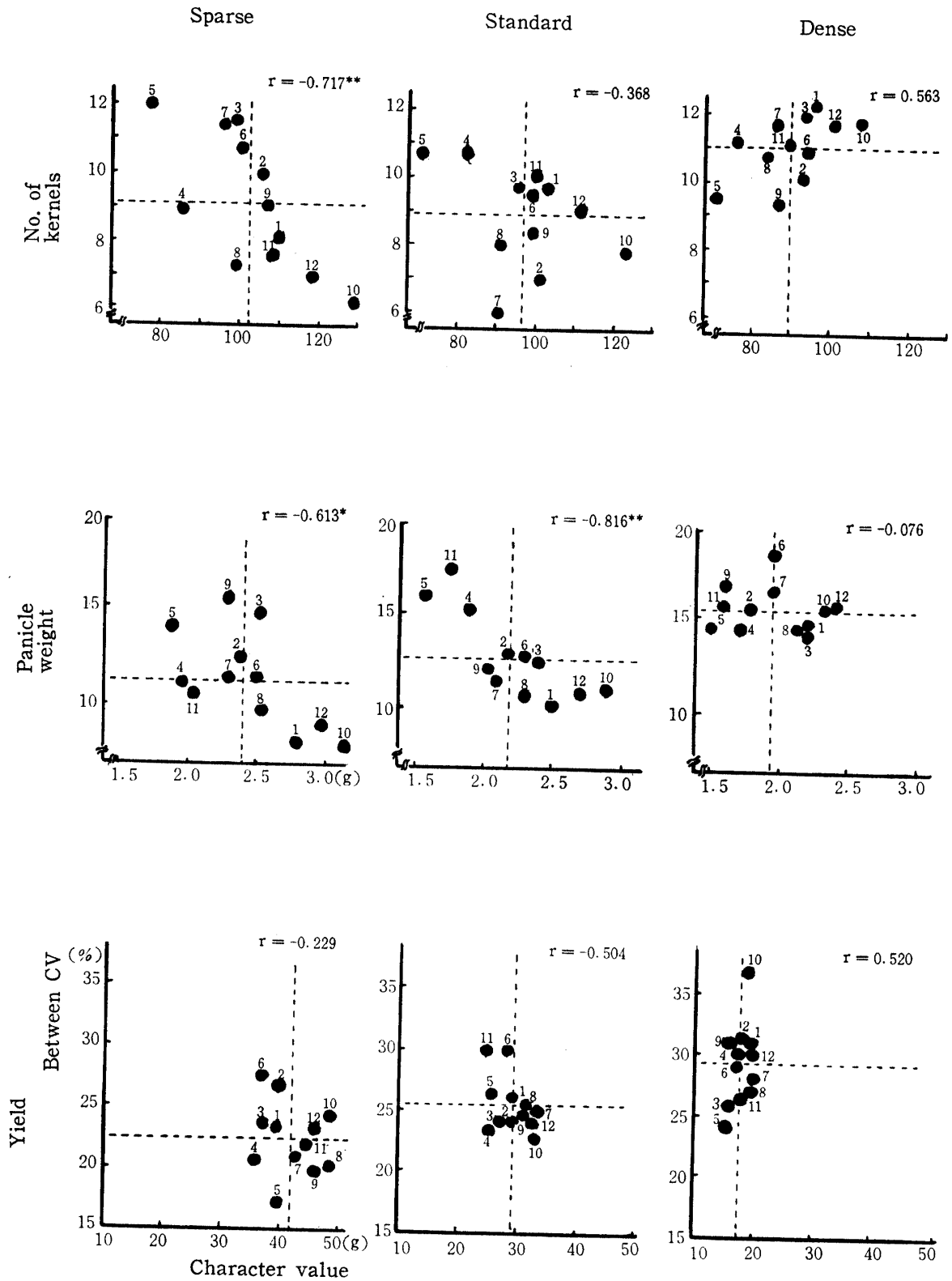


Fig. 3. Relationship between character values and CV of between plants

\* and \*\* show significance at the 5% and 1% level, respectively

栽植密度の効果を検討すれば、密度の変化はいずれの形質に対してもかなり大きい影響を与えている。稈長は、密度の増加に伴って伸びる傾向を示しているが、これは密植化によって受光量に対する競合が激しくなる結果、草丈の伸長が増大したものと推察され、他の作物においても認められる現象である。一方、その他の諸形質は密度増加に伴って減少する傾向を示し、この傾向はとくに穂数と収量において顕著である。すなわち、密植化は個体当りの占有土壌容積および受光空間が減少し、養分吸収ならびに日射利用に関して不十分な条件下におかれ、そのために生理、生態的機能の発現が抑制される結果、諸形質の発現力が減退したものと考えられる。

個体内、個体間両変動量の形質間比較を行えば、稈性は内、間両 CV とともに最も低い値を示し、本形質はかなり変異の小さい安定形質と考えられ、稈長と穂長など長さに関する形質がこれに次いで低い値を示している。これに対して穂重と粒数は両 CV とともにかなり大きい値を示し、さらに穂数と収量の間 CV はきわめて高い値を示している。このように形質の変動性程度は、個体内、間ともに、形質の種類によってかなり変異することが明らかである。

第2図は穂長、粒数および稈性の値と個体内 CV との関係栽植密度別に示したものである。いずれの形質においても負の相関を示しており、形質値が低い値を示す品種は概して個体内の変動が大きく、とくに稈性においてこの傾向が顕著に認められる。しかし密度が増すにつれてこの相関関係は減少し、この傾向は稈長や穂重においてもほぼ同様に認められている(図は省略)、低稈性の中生新千本(品種番号9)およびレイホウ(品種番号11)の内 CV は、逆にかなり大きい値を示している。これはこの2品種が登熟期にうける低温障害程度が一様でなく、個体内の穂の発育速度の遅速によってかなり異なる稈実程度をあらわすことを示唆するものである。

第3図は粒数、穂重および収量の値と間 CV との関係を示したものである。密度変化がこの両統計量との関係に及ぼす影響は、内 CV と形質との関係におけるよりも大きい。しかし、密度変化に伴うその増減傾向は、形質によって異なる反応を示している。すなわち、粒数の疎植区においては、両者間に有意な負の相関が認められるが、標準植区ではこの負の相関がかなり減少し、密植区では正の相関を示すようになり、密度が異なることによって全く逆のパターンを示している。穂重の疎植および標準植区においては有意な負の相関を示しているが、密植区では、形質値、変動性と

ともに品種間差異が小さくなり、全く相関を示さないようになる。また、密度変化が収量の相関関係に及ぼす影響は、密度が異なることによってかなり著しく偏倚している。このことは、収量はその構成形質の複合結果であり、さらに最も長期間にわたって形成される形質であるために、環境の変化がこの相関関係に及ぼす影響もきわめて複雑な機構によって支配されていることを推察させるものである。

第4図は内 CV と間 CV との関係を図示したものである。内 CV を品種ごとに検討すれば、東北、北陸地方に栽培されている品種(品種番号1~6)は、稈長、穂長および粒数に関して、西南暖地地方の品種(品種番号7~12)よりも内 CV が大きい値を示しており、さらに西南暖地地方品種は収量性の点でも概してすぐれているが、(第3図)、このことは試験地の本学農場が西南暖地に属しているためであろう。すなわち、本試験地において12品種を同時に栽培したことは、全品種に最適環境条件を付与したことにならず、その結果、例えば供試品種の出穂期に対してかなり大きい変異を生起させ、さらにこれが諸形質の発現に対してもかなり著しい影響を及ぼしたものと考えられる。第1表に示すとおり、東北、北陸地方の品種の本学圃場における到穂日数はいずれも100日未満で短く、西南暖地地方の品種のそれは100日以上が確保されている。このように、東北、北陸地方の品種は生育期間の短縮によって、形質が十分に発現しえないことにより、各稈の間の変動性が大きくなったものと思われる。この点に関して Matsuo ら(1972)は、水稻品種の収量安定性は到穂日数の場所間変動と関連性があることを報告している。異なる環境条件で安定な収量をあげるためには、適度な生育期間が確保され、品種の能力を十分に発現できることが最も肝要である。従って、出穂期と個体発育の安定性との関係を解明することは、今後に残された重要な課題の一つであると考えられる。

個体内変動に対する密度の影響は、いずれの形質においてもかなり小さく、品種ごとに検討しても大きい変異を示すものは認められない。従って、密度変化による諸品種の内 CV の変化は比較的小さく、東北地方品種と、西南地方品種との差異は、両地方品種間の発育型の相違によるものと考えられる。一方、間 CV は、いずれの形質においても密植になるに従ってかなり増大している。このことはすでに形質値の項でのべたように密植条件下では1個体の占有する土壌容積ならびに空間が著しく小さくなり、個体間における養分吸収および日射利用に関する競合が激しくなるために、各

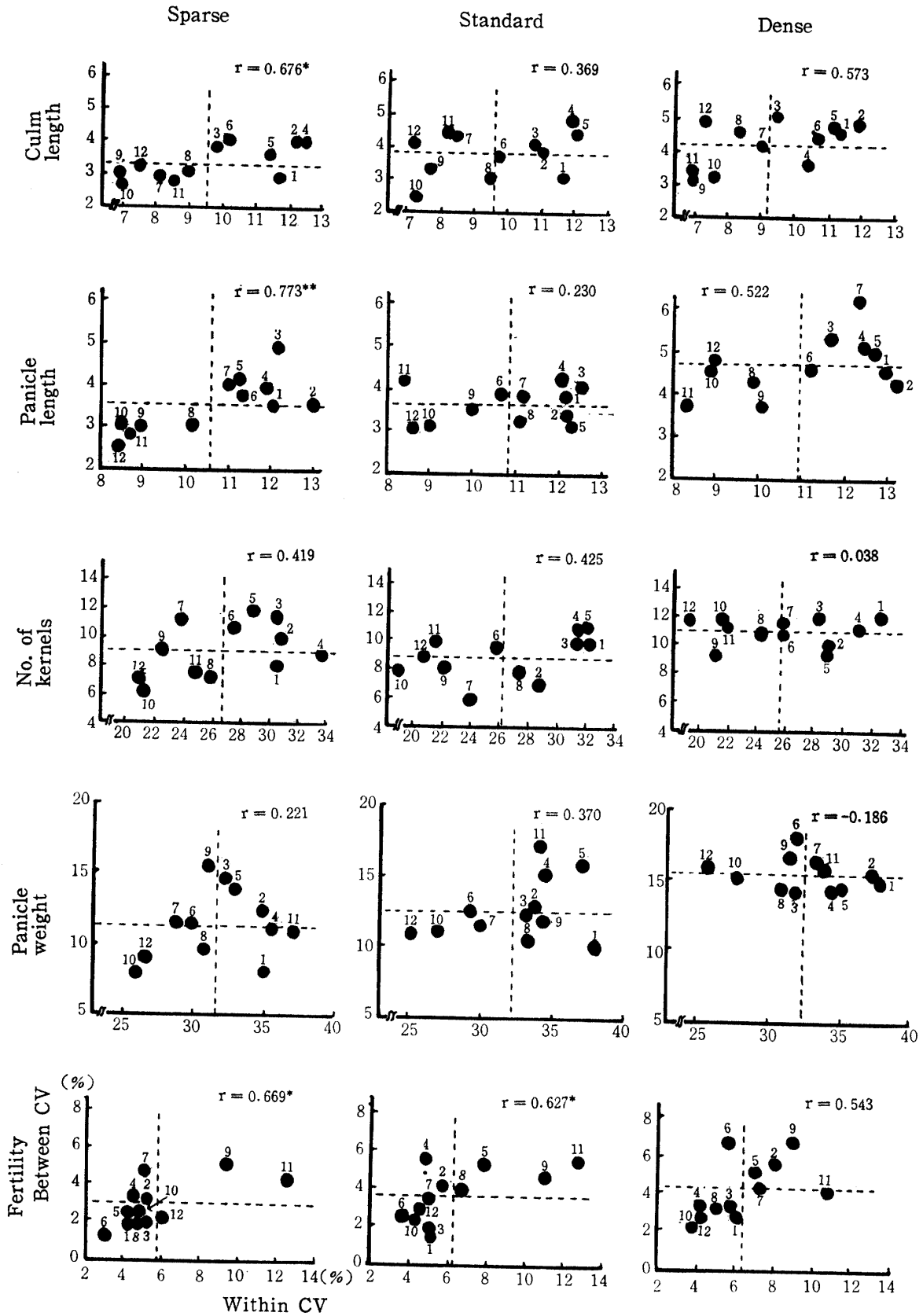


Fig. 4. Relationship of Within CV and Between CV

\* and \*\* show significance at the 5% and 1% level, respectively

個体の均一発育が阻害されるためであると推察される。

一方内 CV と間 CV との関係について考察すれば、一般にいずれの形質においても正の相関を示しており、個体内変動の大きい品種は概して個体間変動も大きいことが認められる。密度変化がこの両者の関係に及ぼす影響は、形質の種類によって異なっているが、稈長や穂長のように長さに関する形質がきわめて類似した反応を示していることは注目に値する。さらに内 CV は間 CV よりも大きく、稔性を除く他の形質では 2 倍以上にもおよんでいることが判明した。

以上のように本試験の結果、栽植密度の変化は内 CV よりも間 CV に対してより強い影響を与えることが明らかとなったが、筆者ら(村上ら:1974)が草型の全く異なる *Coix* 属植物においてえた知見は、これとは逆の傾向を示していた。すなわち環境条件の変化が形質発現の変動性に及ぼす影響は、植物の種類によっても異なり、変動性に関して種の特異性が存在することを推察させるが、この点に関しては、さらに多く

の作物の種類ならびに草型を変えて供試し、検討ならびに考察を行なう必要があると考える。

## 2. 分散分析による変動量の解析

栽植密度別に諸形質とその変動性について検討すれば上述のような結果がえられたが、さらに形質値、内 CV および間 CV についての関係を詳細に分析するために、密度を込みにして分散分析を行なった。第 4 表はその結果をまとめたものである。形質値について検討すれば、品種および密度はいずれの形質においても有意差を示している。さらに、稈長および穂長を除く他の形質においては、品種×密度の交互作用において有意性が認められる。このことは、密度変化に伴う品種の反応は一様でなく、品種の種類によって異なった反応を示すことを意味するものであり、作物の形質は環境条件との複雑な相互作用の下にあって発現していくものと考えられる。

次に内 CV について検討すれば、品種は 5 形質ともに有意性が認められる。このことは、統計的にみて個体内部の変動性は品種の特性であり、さらにこれはか

Table 4. Analyses of variance for Character values, CV of Within and Between plants

	Source of variation	df	Culm length	Panicle length	No. of kernels	Panicle weight	Fertility	No. of Panicles	Yield
Character values	Variety(V)	11	248.48**	6.54**	1801.26**	1.52**	180.98**	51.88**	75.15**
	Density(D)	2	93.67**	11.07**	2183.25**	2.91**	20.27**	1118.49**	6989.42**
	Replication(R)	3	39.07**	0.12	14.29	0.09**	21.88**	5.61	8.49
	V×D	22	4.36	0.32	38.27**	0.03**	7.95*	4.58*	21.82**
	V×R	33	6.01	0.32	50.44**	0.07**	5.17	5.21**	6.63
	D×R	6	2.22	0.04	9.34	0.02	3.19	5.11	8.42
	Error	66	8.01	0.24	14.75	0.02	3.77	2.35	5.26
Within CV	Variety(V)	11	40.50**	30.68**	226.51**	137.24**	67.29**		
	Density(D)	2	3.52*	1.77	10.51	12.02	5.52		
	Replication(R)	3	0.81	0.50	2.59	31.25*	14.27**		
	V×D	22	1.13	0.85	6.26	9.55	4.80		
	V×R	33	1.71**	1.43	9.55*	14.10	4.86		
	D×R	6	1.44	0.92	3.88	11.47	1.87		
	Error	66	0.77	0.91	5.51	10.76	3.18		
Between CV	Variety(V)	11	2.83	3.05**	8.32	21.42	14.16**	103.51**	38.37
	Density(D)	2	8.66**	20.64**	72.24**	215.92**	22.79**	156.11**	578.04**
	Replication(R)	3	3.98	0.34	3.31	3.44	14.29*	97.57*	75.04
	V×D	22	1.07	0.92	10.08	14.15	5.12	33.28	31.66
	V×R	33	2.12	0.92	8.01	12.58	4.66	48.83	35.12
	D×R	6	0.51	3.81**	13.14	19.82	3.31	53.95	28.31
	Error	66	1.56	0.90	9.54	11.31	3.96	33.89	50.28

Note: Numerical values indicate mean squares

\* and \*\* show significance at the 5% and 1% level, respectively



なり高い品種間遺伝力が存在することを示唆するものである。さらに表示するように、密度に有意性を示す形質は稈長のみであるが、これは密植区における稈長の内変動がやや減少（第3表、第2図）することによるものである。

これに対し、間CVの分散分析においては、密度には全形質に有意性が認められ、品種に有意性を示す形質は穂長、稔性および穂数の3形質のみである。上述のように変動性に及ぼす密度の影響は、個体内においてよりも個体間において大きいことが本分析によっても明らかにされた。なお、両変動量の品種×密度の交互作用はいずれの形質においても有意性を示さず、また他の多くの交互作用中においても有意性の認められる形質はきわめて少ない。このことは、変動性を個体内と個体間に分けて検討する場合には、変動性の変異がいかなる要因によって主に支配されているかを比較的容易に考察することができることを示唆するものである。

以上の分析の結果、水稻品種群における諸形質の変動性は、形質の種類、個体の内部と個体間、栽植密度および品種の種類が変化することによって、その偏倚の様相がかなり異なることが明らかになった。さらに個体内変動性には本分析結果よりかなりの遺伝力が存在することが推定された。しかし、総合形質としての収量あるいはその変動性と諸形質の変動性との相互関連性を、栽培環境条件の変化と関連して総合的に考察するためには、今後、栽培地域、年次、作期、施肥などの環境諸条件を変化させて諸形質の変動性をより詳細に分析することが必要である。また、Allardら(1964)によれば、収量安定性を促す機構としては、個体および集団のgenetic bufferingが重要であると指摘している。従って、これらの緩衝能力と収量およびその構成形質の変動性との関連性についても検討することが必要である。そのためには、上述の分析方法を雑種集団、さらには他殖性集団に対して適用し、その結果にもとづいて形質発現機構の解明と、安定性についてのより詳細な解析ができるものと思われされる。

#### 引用文献

- 1) Allard, R. W. and A. D. Bradshaw(1964) : Crop Sci., 4 : 503—507.
- 2) Eberhart, S. A. and W. A. Russel(1966) : Crop Sci., 6 : 36—40.
- 3) Finlay, K. W. and G. N. Wilkinson (1963) : Aust. J. Agric. Res., 14 : 742—754.
- 4) 後藤寛治 (1973) : 作物学 : 37—39. 朝倉書店

- 5) Hanson, W. D. (1970) : Theoret. Appl. Genetics, 40 : 226—231.
- 6) 松尾孝嶺 (1971) : 育種学要論 : 76—78. 養賢堂
- 7) Matsuo, T., F. Kikuchi and K. Kumagai (1972) : Japan.J. Breed., 22 : 83—91.
- 8) 森島啓子 (1974) : 育種ハンドブック : 113—122. 養賢堂
- 9) 村上道夫・中西宏夫・原田賢之 (1971) : 育種, 21別冊2 : 84—85.
- 10) 村上道夫・森 重之・中西宏夫・蜂谷陽一(1974) : 育種, 24別冊2 : 82—83.
- 11) 奥野忠一・菊池文雄・奥野千恵子・塩見正衛・田淵ひろみ (1971) : 農技研報告, A—18 : 93—143.

#### Summary

The present paper is the first report of a series of investigation on the relationship between yield stability and variabilities of character manifestaion in connection with differences in environmental conditions. The 12 rice varieties were cultured under three density levels, and the effect of density on the variations which occurred within a plant (Within CV) and between plants (Between CV), was examined.

The results are summarized as follows :

- 1) The degree of variability varied to some extent by the difference in the sort of character. Among all the characters investigated, fertility showed the lowest values in both Within CV and Between CV. Number of kernels and panicle weight, on the other hand, showed high values.
- 2) The values of Within CV of all the characters except in fertility, amounted more than twice that of Between CV
- 3) As the result of analysis of variance on Between CV, the density effects were significant in all the characters, and it was recognized that the difference in density influenced more strongly the variability in between plants than that in within a plant.
- 4) The close relationship was recognized between the locations where those varieties are ordinarily cultured and variation in within a plant. The variety effects were significant in

all the characters in the analysis of variance on Within CV, so that it is suggested that there is high heritability on the variability in within a plant.