

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 II

水稻諸形質の変動性に対する環境要因の効果について

村上道夫・中西宏夫・森 重之・中野 学

MICHIO MURAKAMI, HIROO NAKANISHI, SHIGEYUKI MORI and MANABU NAKANO

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

The effect of environmental factors on variabilities of
several characters in rice varieties

要旨：環境条件の変化に伴う作物の形質の変動性の変異を解析するために、水稻10品種を3密度、2作期、2年次の計12環境条件下で栽培し、諸形質の個体内変動量（内CV）、個体間変動量（間CV）およびそれぞれの環境間変動量（ECV）の相互関係について考察した。

- 1) 内、間両 CV の形質間差異はきわめて大きい、各々の ECV はいずれの形質においてもほぼ近似した値を示し、環境変化による両変動性の変異にはほとんど形質間差異が認められない。
- 2) 内 CV はいずれの形質においても間 CV よりも大きい、その ECV においては逆に内 CV の方が小さく、さらに分散分析の結果によっても、内 CV に有意性を示す環境要因はほとんど存在しないが、間 CV においてはいずれの環境要因もほぼ全形質にわたって有意性を示し、変動性に対する環境変化の影響は個体内においてよりも個体間において大きく、両変動性はかなり異なった反応を示している。
- 3) 一般に、形質値と内 CV 各々の ECV 間には負の相関を示す傾向が認められ、形質発現力の環境間変動が大きい品種ほど、環境変化によるその個体内変動性の変異は小さい。しかし、内 CV と間 CV 各々の ECV 間には一定の関係は認められず、品種別に検討しても、全形質にわたって特徴のある反応を示す品種は認められない。

I 緒 言

作物の形質発現力およびその安定性を考察する場合に、遺伝子型と環境との相互作用を適確に推定することは、選抜理論の上からも、また品種の安定性を評価する上からもきわめて重要な課題であり、このことはすでに Mather ら (1953) も指摘しているところである。しかし、この遺伝子型と環境との相互作用には多数の複雑な要因が関与しているために、これを適確に

推定することはきわめて困難である。例えば、統計遺伝学的手法に基づいて遺伝統計量を推定する場合に、しばしば遺伝分散が負になり、また遺伝相関が推定不能となる場合が起りうることによっても明らかである。

このような遺伝子型と環境との相互作用力を評価する上での困難性を解決するために、最近に至ってこの相互作用を、より動的にとらえようとする試みがなされてきた。すなわち、Finlay ら (1963) および Eberhart ら (1966) は、環境の生産力に対する各遺伝子型

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51年日本育種学会第49回講演会にて発表
昭和51年7月31日受理

の生産力の回帰係数による方法、または回帰よりの偏差を利用する方法を提起し、これらは相互作用をより詳細に分析することができることを指摘している。また、Pleisted (1960) は分散分析模型におけるこの相互作用の分散を、各々の遺伝子型によって貢献される寄与分に分割する手法を考案し、Wricke (1962, '65) はこの寄与分の値が小さいほど Ökovaenz が高く、安定性が高いとしている。

一方、生物は環境の変化に対応しながら生育するものであるから、個体の生育の型とその量は、各発育段階における遺伝子の形質発現力と環境変化との相互作用が累積した結果と考えて差し支えない。すなわち、酒井 (1965) および島本 (1975) らが指摘するように、同一遺伝子型内の個体間の変動性あるいは個体内の相同器官の変動性は、生育に伴う量的分化と発育不安定性とに分けることができるが、この発育不安定性は各発育過程における環境の変化による developmental noise と canalization (Waddington: 1957) との相互作用によって生起するといわれている。また、この個体内および個体間に生起する変動性は genetic buffering (Allard ら: 1964) と phenotypic plasticity (Bradshaw ら: 1965) との相互作用ないしはバランスによって発現するものとも考えられている。

以上のように、形質発現力の安定性は、集団レベルにおいても個体レベルにおいても、遺伝子型と環境との相互作用によって生起する変動性に強く関連するものと考えられる。このような見地より筆者らは、前報 (村上ら: 1975) において、稲体 1 個体内の相同器官に生起する変動性と個体間に生起する変動性を、栽植密度の変化と関連して考察し、その結果変動性生起機構に関する 2, 3 の知見をえたが、本報ではさらにより詳細に検討するために、年次および作期の 2 要因をあらたに付加して解析し、複数の環境要因の変化がこの両変動性におよぼす効果を考察することによって、形質発現力の変動性ないしは安定性機構を解析するための手がかりを得ようとしたものである。

II 実験材料および実験方法

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関しては、前報 (村上ら: 1975) で述べたと全く同様である。すなわち、変動性が個体の内部に起る場合に、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 個体内の各稈および各種の形質発現力の間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

Table 1. Rice varieties used in the experiment

No.	Variety name	District†
1	Toyonishiki	Tōhoku
2	Sasanishiki	Tōhoku
3	Reimei	Tōhoku
4	Koshijiwase	Hokuriku
5	Hōnenwase	Hokuriku
6	Koshihikari	Hokuriku
7	Akibare	Tōkai Kinki
8	Tōsan 38	Shikoku
9	Kujū	Kyūshū
10	Nihonbare	Tōkai~Kyūshū

†: Districts are the locations where the varieties are ordinarily cultured

Table 2. Planting density and cropping season

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

Cropping season	Sowing date	Transplanting date
Normal	April 28	June 13
Late	May 16	June 29

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求めた変動係数を示すものである。また、環境条件の変化に伴う両変動量および形質値の変異を検討するためには環境間変動係数 (以後 ECV と称する) を指標に用いた。後述するように、本実験においては年次数 2, 作期数 2, 密度数 3 の合計 12 の環境条件区を設けたが、この ECV は各々の統計量のこの 12 環境にわたる変異を表わすものである。

本実験に供試した水稻品種は、第 1 表に示すように 10 品種であるが、これらは現在のわが国各地域における主要品種である。1973, '74 年の両年に、2 栽培時期、3 密度水準区を設け、3 回反復の乱塊法によって栽培した。各作期の播種および定植時期、また各密度区の栽植株数は第 2 表に示すとおりであり、いずれも 1 株 1 本植とした。調査に際しては、各試験区の中央部より無作為にそれぞれ 10 個体を抽出した。調査形質は個体の稈別に、稈長、穂長、粒数 (不稈粒数を含む) および穂重を調査し、穂数および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

前報において、形質値、内 CV および間 CV の各々に関する分散分析によって諸形質の品種間差異を検討した結果、形質値および内 CV に関しては全ての形質に有意性が認められ、品種の形質発現力および個体内部の変動性は品種の特性であり、品種間にかなり大きい遺伝的差異が存在することが推察された。しかし本

実験では視点をかえて、供試品種群全体としての変動性の動向を検討するために、これら3統計量の全品種平均値を求め、これによって環境条件の変化が変動性の変異に対してどのような影響を及ぼすかを検討することとした。

第3表は各環境における形質値、内 CV および間 CV の全品種平均値を示したものであり、その分散分析の結果は第4表に示すとおりである。この両表によ

Table 3. Means of all the varieties on character values, coefficients of variation of within a plant and between plants

		1973				1974						
		N		L		N		L				
Character values	Culm length	A	78.28	74.64	77.48	77.26	Panicle length	A	20.47	20.68	20.42	20.56
		B	79.54	77.30	80.29	78.19		B	19.90	20.44	20.54	20.22
		C	78.35	78.22	80.01	78.78		C	19.51	20.00	20.17	19.77
	Panicle weight	A	2.57	2.68	2.47	2.35	No. of kernels	A	117.0	111.7	116.3	111.7
		B	2.24	2.45	2.34	2.20		B	109.2	109.0	117.6	108.7
		C	1.98	2.22	2.25	2.04		C	101.7	103.4	111.8	104.2
	No. of panicles	A	18.61	16.37	18.42	20.73	Yield per plant	A	42.47	39.90	41.84	43.58
		B	14.56	12.27	13.21	15.13		B	28.97	27.42	28.49	30.35
		C	10.03	8.67	8.42	10.04		C	17.66	17.51	17.56	18.81
	Yield	A	615.9	578.5	606.6	631.9	Yield per plant	A	42.47	39.90	41.84	43.58
		B	643.5	610.6	632.4	673.8		B	28.97	27.42	28.49	30.35
		C	653.4	647.9	649.7	695.9		C	17.66	17.51	17.56	18.81
Within CV (%)	Culm length	A	6.81	7.39	8.03	7.90	Panicle length	A	9.08	8.66	9.07	8.82
		B	6.80	7.19	7.48	7.65		B	9.27	8.66	8.89	9.24
		C	6.83	6.80	6.95	7.46		C	9.49	8.42	8.52	9.62
	Panicle weight	A	26.73	26.24	30.96	28.39	No. of kernels	A	22.92	22.27	25.24	22.88
		B	27.63	26.32	29.28	29.17		B	23.35	21.36	22.32	22.73
		C	29.44	25.27	26.73	30.18		C	23.58	20.52	20.42	22.79
Between CV (%)	Culm length	A	3.03	3.46	3.26	2.56	Panicle length	A	3.35	3.03	2.85	2.60
		B	3.17	3.71	3.40	2.84		B	3.84	3.48	3.42	3.02
		C	3.28	3.90	3.41	3.39		C	4.21	3.72	3.81	3.55
	Panicle weight	A	12.67	9.84	9.82	10.57	No. of kernels	A	8.27	7.61	7.60	6.52
		B	14.18	12.08	12.54	10.92		B	9.64	8.46	8.10	6.90
		C	16.91	13.99	14.07	14.23		C	10.92	9.70	8.92	8.41
No. of panicles	A	22.75	20.01	20.87	15.43	Yield per plant	A	20.88	18.74	21.16	15.51	
	B	22.98	20.41	19.90	17.74		B	24.46	22.47	21.31	19.18	
	C	22.19	21.25	23.15	20.26		C	27.18	24.12	26.47	24.49	

Note: Within CV indicates coefficient of variation among culms or ears contained within a plant. Between CV indicates coefficient of variation among the mean values which are means of all the culms or ears contained within a plant.

The units of character values are as follows: Culm length, Panicle length; cm. Panicle weight, Yield per plant, Yield (per m²); grams. A, B and C indicate sparse, standard and dense planting, respectively. N and L indicate normal and late cropping season, respectively

て、まず形質発現力に対する環境の影響を検討すれば、環境要因中、とくに密度は形質の発現に対する影響力がきわめて大きいことが認められる。すなわち、稈長を除く他の形質においては密度の効果はいずれも有意であり、かつ密植化に伴って形質値は減少する傾向が認められ、この傾向はとくに穂数において顕著である。しかし、収量についてみれば、いずれの年次、作期においても逆に密植区でかなり高い値を示している。これは密植化に伴って個体当たりの形質発現力は低下するが、単位面積当たりの個体数の増加割合が相対的に大きくなることに起因するものである。また作期の効果を検討すれば、稈長や粒数のように、形質発現が出穂期までにおおむね完了する形質では、一般に普通期植の方が高い値を示している。これは普通期植では晩植に比較して到穂迄日数が長くなるために、形態形成が十分に行なわれる結果によるものと考えられる。一方、年次の効果は穂重、穂数、個体当たり収量および収量などにおいて認められるが、穂数および個体当たり収量と、穂重および収量とではその増減方向は逆の傾向を示している。

以上のように、形質発現力に対する環境の効果は単純ではなく、環境の影響力の程度およびその方向性については、形質の種類によってかなり異なる様相を示すことが明らかである。

次に個体内、間両変動性に対する環境の効果を検討すれば、内 CV では稈長の年次にのみ有意性が認められるのに反して、間 CV においては、稈長の作期を除いてはいずれの環境要因もすべての形質にわたって有意な効果を示しており、変動性に対する環境要因の変化の影響は、個体の内部におけるよりも個体間の変動性に対してきわめて顕著に作用することが明らかである。しかし、このように個体間変動に対して有意な効果を及ぼす環境要因間の相互作用は、穂数における年次×密度と、稈長および穂重における年次×作期において有意性が認められるのみであり、それぞれの要因は比較的独立に作用するものと推察される。個体内、間両 CV の形質間比較を行なえば、稈長や穂長のような長さに関する形質は両 CV とともに低く、穂重や粒数のように重さや数に関する形質は両 CV とともにかなり高い値を示し、さらに穂数と個体当たり収量の間 CV は

Table 4. Analysis of variance for character values, CV of within a plant and between plants

	Source of variation	df	Culm length	Panicle length	Panicle weight	No. of kernels	No. of panicles	Yield per plant	Yield
Character values	Year (Y)	1	2.641	0.039	0.020*	27.603	2.466**	3.741*	1647.363**
	Density (D)	2	4.883	0.457*	0.156**	81.503**	85.443**	580.643**	2896.591**
	Season (S)	1	7.696*	0.036	0.001	51.668*	0.000	0.028	114.083
	Y×D	2	0.018	0.030	0.017*	9.021	1.233**	0.023	5.336
	Y×S	1	0.484	0.276*	0.008	24.941	11.468**	6.931**	2970.453**
	D×S	2	0.617	0.004	0.000	1.125	0.026	0.235	177.141
	Error	2	1.388	0.054	0.003	7.904	0.171	0.555	32.216
Within CV	Year (Y)	1	1.110*	0.028	14.257	0.476			
	Density (D)	2	0.273	0.015	0.046	2.274			
	Season	1	0.185	0.068	2.253	2.332			
	Y×D	2	0.058	0.000	1.096	0.949			
	Y×S	1	0.013	0.908	3.786	3.111			
	D×S	2	0.001	0.031	0.361	0.342			
	Error	2	0.099	0.254	6.086	3.210			
Between CV	Year (Y)	1	0.238**	0.472**	4.713*	5.535**	14.485**	7.099*	
	Density (D)	2	0.174**	0.752**	16.753**	0.014**	4.102*	42.306**	
	Season (S)	1	0.008	0.361**	6.106*	2.852**	23.352**	25.375**	
	Y×D	2	0.006	0.010	0.031	0.174	3.107*	1.963	
	Y×S	1	0.686**	0.006	4.248*	0.006	1.498	0.785	
	D×S	2	0.050	0.003	0.170	0.035	1.318	0.741	
	Error	2	0.019	0.004	0.693	0.082	0.659	1.344	

Note: Numerical values indicate mean squares

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

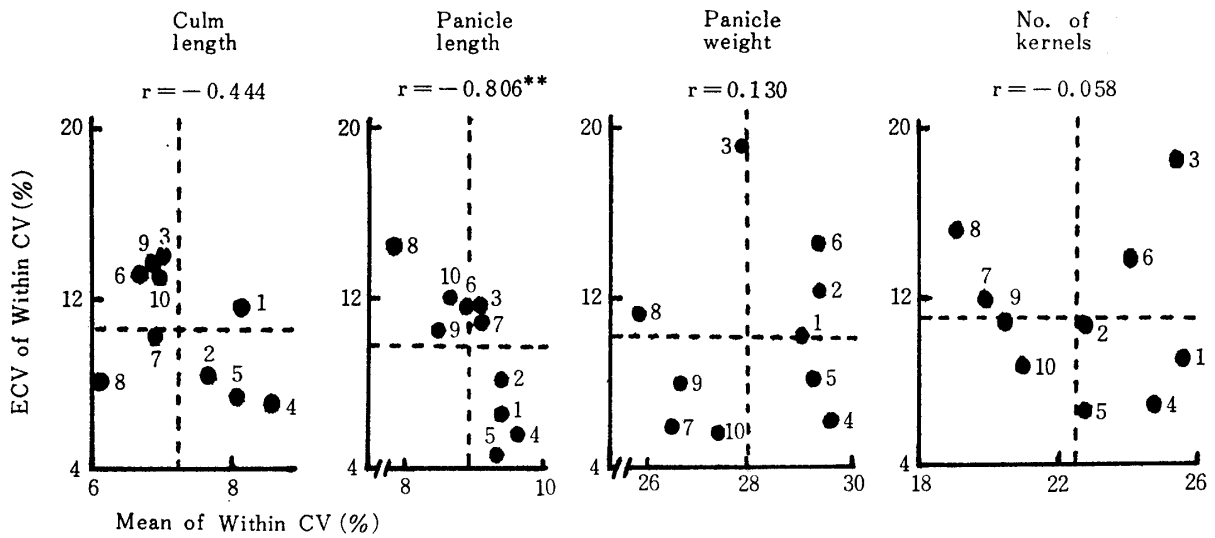


Fig. 1. Relationship between means of Within CV and the environmental coefficients of variation (ECV) of Within CV over the twelve environments

きわめて高い値を示している。このように変動性の程度は形質の種類によって異なることは、前報で認められた結果と全く同様である。

以上によって、供試品種群全体としてみた場合の環境変化と、形質発現力および両変動性との関係を考察したが、次に、この個体内、間両変動性が、設定した全12環境条件下にわたっていかに変異するかを、各々の品種の変異をも含めて検討すれば以下のとおりである。

第1図は、各品種の内CVの全環境下における平均値と、その内CVの環境間変動(ECV)との関係を示したものである。上述のように、穂重や粒数の内CVは稈長や穂長のそれよりも大きく、個体内の変動性は形質が異なることによってかなり大きい差異を示しているが、その環境間変異の平均はいずれの形質においてもほぼ同程度の値を示し、環境条件の変化に伴う個体内変動性の変異にはほとんど形質間差異が認められない。前報においても論じたとおり、この個体内変動性には供試品種の地域特性が認められ、東北、北陸地方で栽培されている品種(品種番号1~6)の内CVは、いずれの形質においても暖地型品種(7~10)よりも大きい値を示す傾向にある。この点に関しては、今後試験地を変えて栽培し、この原因が両地方品種間の遺伝的差異によるものか、あるいは単なる試験地の地域差に基づくものかを検討する必要があると考える。平均値と ECVとの関係を品種別に検討すれば、東山38号(8)はいずれの形質においても個体内変動は最も小さいが、環境変化によるその変動性は、稈長を除く形質においてはかなり大きい値を示している。越路

早生(4)およびハウネンワセ(5)などはこれとは逆の傾向を示し、個体内の変動性は大きいですが、その大きい変動性は環境が変化してもほとんど変わらずに維持されている。なお、レイメイ(3)はいずれの形質においてもかなり大きい個体内変動性を持ち、かつその変動性の環境間変動がきわめて大きい品種であると考えられる。本図より明らかなように、一般に穂重を除く他の3形質では、内CVの平均とその ECVとの間には負の相関を示す傾向が認められ、個体内変動が大きい品種ほど環境条件の変化による変動性の変化が小さいことを示している。

第2図は、各品種の間CVの平均値とその ECVとの関係を示したものである。内CVの場合と同様に、間CVにおいても、その ECVの形質間差異はほとんど認められない。しかし、間CVが最大値を示す品種と最小値を示す品種との差は、穂数や個体当たり収量のようにその差が大きい形質においても4%前後にすぎないのに対して、 ECVの最大と最小との品種間差は10~20%にも及んでいる。このことは、ある特定の環境下における個体間の変動性は環境の種類によって規定されるものであるが、個体間の競争力は環境が異なることによって変化し易く、環境変化に伴う競争力の変異は品種によって著しく異なることを示唆している。一方、個体内変動において示された変動性と地域性との関係はいずれの形質においても認められないが、ただ個体当たり収量においては、環境間変異と品種の地域性との関連性がかなり認められる。すなわち、暖地型品種(7~10)の ECVは北方品種(1~6)よりも高い値を示しており、一般に暖地型品種の収量の個

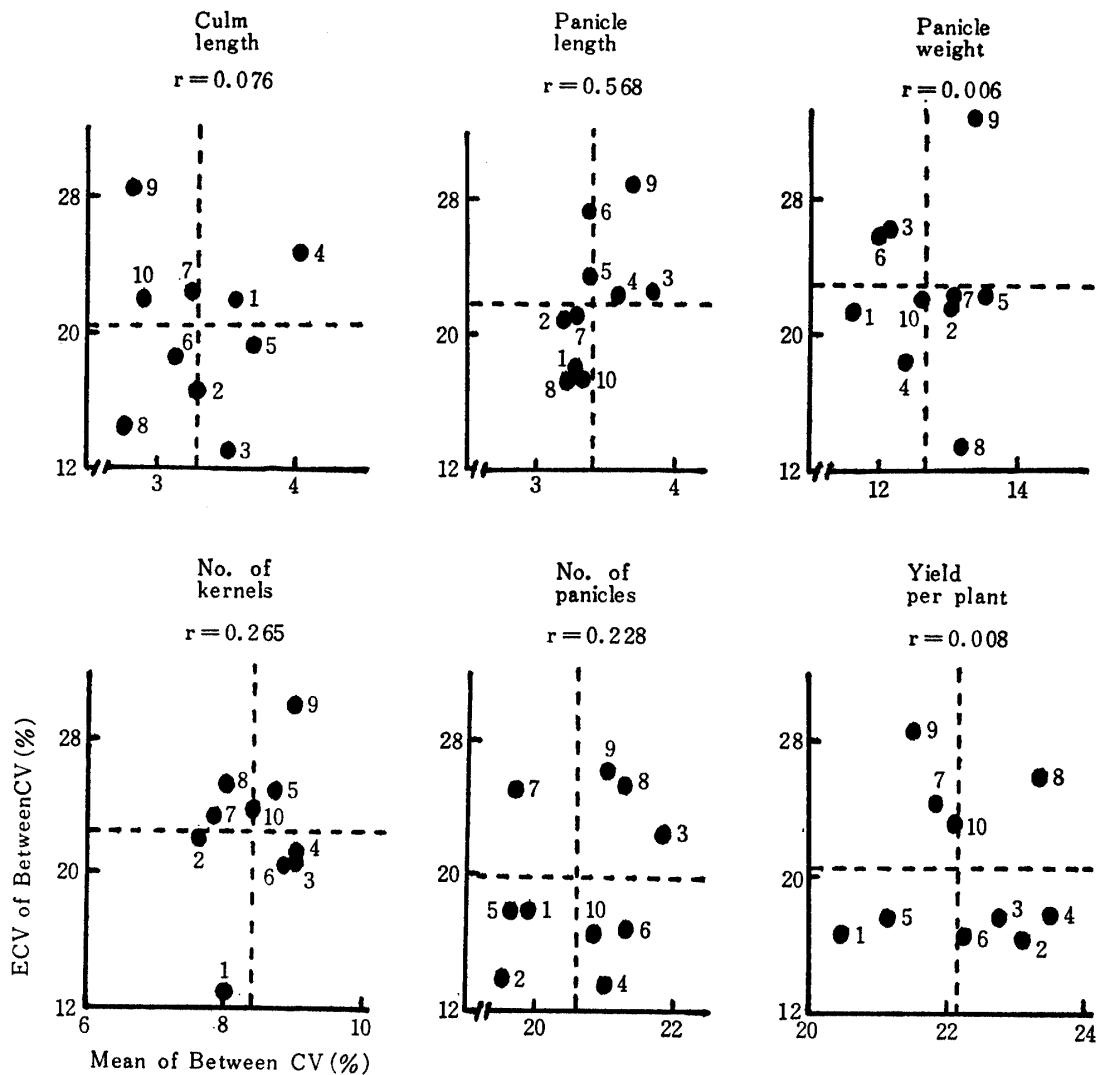


Fig. 2. Relationship between means of Between CV and the environmental coefficients of variation (ECV) of Between CV over the twelve environments

体間変動は環境変化によって大きく変異し、これらの品種の収量の集団内変異には明らかに不安定性が認められる。

第3図は、形質値、内CVおよび間CV 3統計量のそれぞれの ECV の相互関係を示したものである。まず形質値の ECV と内 CV の ECV との関係を検討すれば、稈長と穂重においては有意な負の相関を示し、穂長においても東山36号(8)を除けばかなり高い負の相関関係にあり、一般に形質発現力の環境間変異が小さい品種ほど、個体内の変動性は環境が異なることによって逆に大きく変動することを示している。とくに、レイメイ(3)はいずれの形質においても形質値の ECV は小さいが、内 CV の ECV が大きい品種であり、越路早生(4)とホウネンワセ(5)はこれとは逆の傾向を示す品種である。

一方、形質値の ECV と間 CV の ECV との関係についてみれば、稈長と粒数においては正の相関を、穂長では負の相関を示し、また穂重においてもクジュウ(9)を除けば負の相関を示す傾向にあり、形質によって両者の関係は異なっている。さらに、品種ごとに検討しても、全形質を通じて一定の傾向を示す品種は存在しない。なお、内、間両 CV の ECV の平均値と形質値の ECV の平均値とを比較すれば明らかに、全形質にわたって両 CV の環境間変異は形質値のそれよりも大きく、環境変化に伴う変動性の変異は個体内、間を問わず形質発現力の変異よりも大きいことが認められる。

次に内 CV と間 CV それぞれの ECV の相互関係においても、図示するとおり一定の傾向は認められず、品種別に検討しても全形質を通じて特異な反応を示す

品種は存在しない。しかし、上述の第1図、第2図における両 CV の全品種平均より明らかなように 内 CV はいずれの形質においても間 CV よりも大きく、2~3 倍の値を示しているが、両 CV の ECV すなわち両変動量の環境間変異を本図によって比較すれば、逆に間 CV の ECV の方が内 CV のそれよりも大きく、約 2 倍の値を示している。このことは、環境条件の変化の影響は個体の内部における変動性よりも、個体間の変動性に強く作用することを示すものであって、前述

の分散分析の結果と一致するものである。このような現象は、個体の内部においては生理的ならびに形態発生的にみて、その生長調節機能が環境条件の変化に対応して比較的円滑に働きうるのに対し、個体間においては、このような直接的に作用しうる調節機能が存在せず、加うるに養水分の収奪および受光に関する個体間の競合能力が、環境条件の変化によってきわめて変動しやすいことを示唆するものである。

以上の分析の結果、個体内部に生起する形質発現の

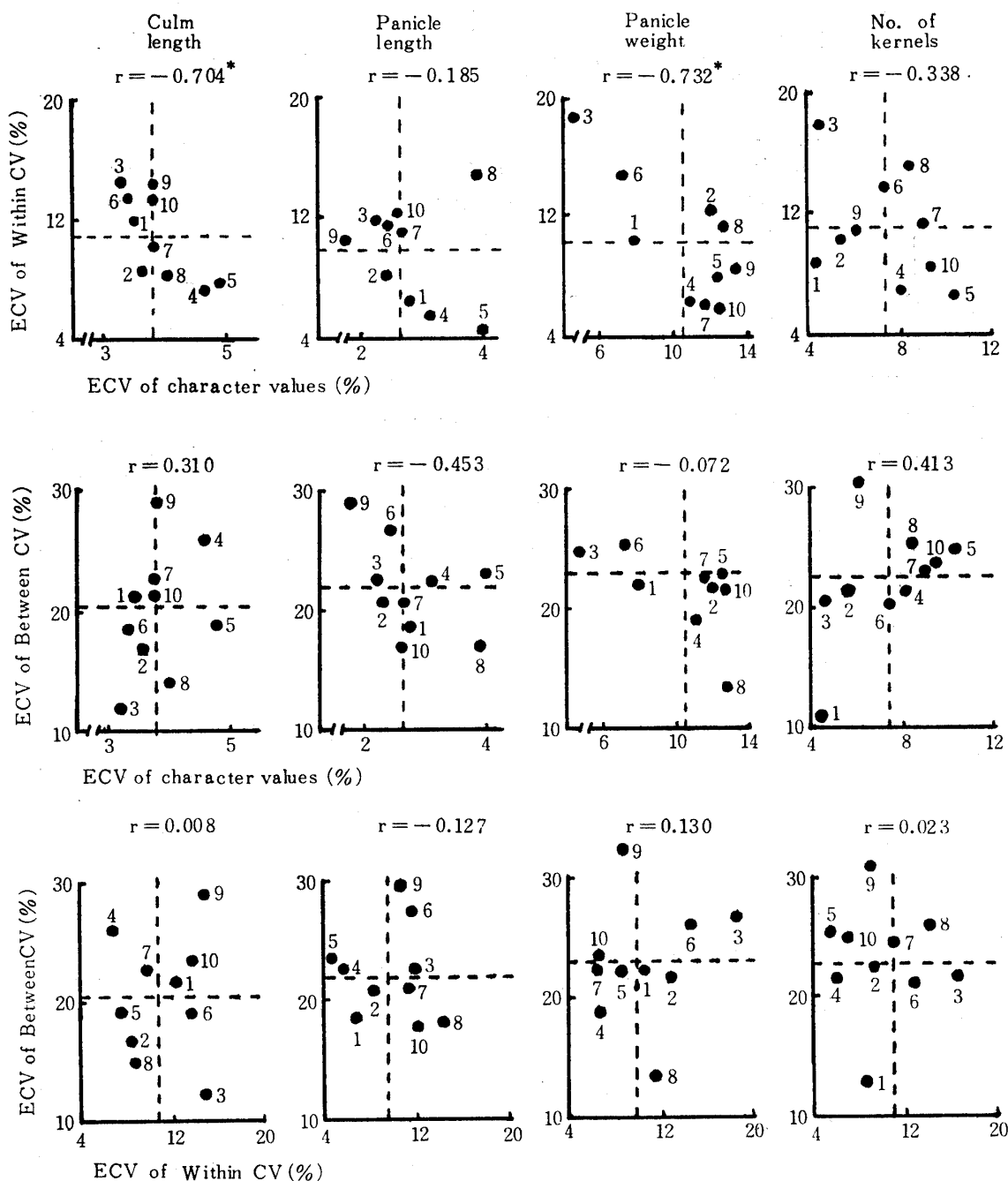


Fig. 3. Interrelationship among the environmental coefficients of variation of character values, Within CV and Between CV

変動性と、個体間に認められる変動性にはかなり本質的な差異が存在することが推察され、しかも両変動性に環境変化を与えてその動向を解析した場合にもかなり異なる反応を示すことが明らかとなった。なお、本実験における変動性の解析に当たってはすべて収穫時期における個体の形質値によって行なったものである。一般に、形質発現が強く決定される生育時期は形質によって異なるのと同様に、変動性の生起に強い影響を及ぼす生育時期もまた形質によって異なるものと考えられる。したがって、今後これらの変動性を、作物の発育段階にしたがって追跡することがきわめて必要であり、あわせて上述の個体の生理要因の変化ならびに競合能力の評価と関連して検討することによって、変動性の生起機構をより適確に把握できるものと思われる。

引用文献

- 1) Allard, R. W. and A. D. Bradshaw(1964) : *Crop Sci.*, **4** : 503—507.
- 2) Bradshaw, A. D.(1965) : *Advances in Genetics*,

13 : 115—155.

- 3) Eberhart, S. A. and W. A. Russel (1966) : *Crop Sci.*, **6** : 36—40.
- 4) Finlay, K. W. and G. N. Wilkinson(1963) : *Aust. J. Agric. Res.*, **14** : 742—754.
- 5) Mather, K. (1953) : *Heredity*, **7** : 297—336.
- 6) 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.
- 7) Pleisted, R. L. (1960) : *Amer. Potato J.*, **37** : 166—172.
- 8) 酒井寛一 (1965) : *育種学最近の進歩*, 第**6**集 : 62—69.
- 9) 島本義也 (1975) : *育種学最近の進歩*, 第**16**集 : 60—64.
- 10) Waddington, C. H. (1957) : *The strategy of the genes*. George Allen and Unwin, London.
- 11) Wricke, G. (1962) : *Z. Pflanzenzüchtg.*, **47** : 92—96.
- 12) — (1965) : *Z. Pflanzenzüchtg.*, **52** : 127—138.

Summary

Variations of variabilities of several characters in rice varieties were studied in relation to difference in environmental conditions. Ten rice varieties were cultured under 12 environments, and the interrelationship among the variabilities which occurred within a plant (Within CV), among plants (Between CV) and the variations of the respective variabilities in environments (ECV) were examined.

As for the degrees of variations of Within CV and Between CV, little difference in characters was recognized, although the large difference was detected in both the CV per se.

The Within CV was larger than the Between CV

in all characters examined. On the other hand, the reverse tendency was shown between the respective ECV. The influence of environmental change was, therefore, larger to the variabilities which occurred among plants than to those within a plant.

Negative correlations were shown between both ECV of character values and Within CV, but not clear relation between both ECV of Within CV and Between CV.

From these results, it is concluded that both the variabilities which occurred within a plant and among plants respond to the change in environmental conditions by fairly different mechanisms.