Katsumi KATAOKA, Eriko TAKAGAKI and Yoshiko Ikegami : Relationships between Yield Stability and Phenotypic Plasticity of Characters related to Photosynthesis in Rice Varieties. (English summary on p. 70)

イネ品種における収量安定性と光合成 関連形質の表現型可変性との関係

片岡 勝美・高垣えり子・池上 美子

(玉川大学農学部, 町田市)

収量安定性の異なるイネの3品種を用いて温度, 日射量およびN-施用量の異なる条件下で生育させ, 主要な生育時期別に乾物重, 葉身窒素含有率および葉面積を調べ, また葉位別の気孔数, 大きさおよび葉脈間距離について調べて, これら諸形質の表現型可変性と収量安定性との関係について考察した。その結果, 収量安定性の大きい品種では分げつ盛期の葉面積の可変性が大きく, 幼穂形成期での可変性が小さかった。また幼穂形成期における葉面積の可変性の小さい品種では同時に窒素含有率および気孔数の可変性も小さいことが認められた。このことからイネ品種の収量安定性は幼穂形成期における葉面積の可変性が小さく, かつその時期の光合成能率が余り変動しないことと関連している可能性のあることが推察された。

緒 言

植物の発育過程において表現される種々の形態的ならびに生理的形質は, それぞれの時期における環境の変化に対応して表現型が変る。このような表現型可変性の程度は形質により, また環境変化の度合いによって異なるが, 何れも品種特有の遺伝子型と環境との相互作用の結果として表現されるものである。

岡 (1967) および MORISHIMA・OKA (1975) は作物の収量安定性を FINLAY・WILKINSON (1963) の方法により回帰係数で求め, 係数が小さい品種ほど収量安定性が高いとし, IBP の国際稲適応性試験 (IRAE) の Phase B のデータより, イネの収量安定性は分げつ期に決定される穂数の可変性と生育後期に決定される穂長, 稈長および千粒重の安定性によってもたらされていることを認め, また安定多収を与える一般適応性 (松尾 1978) は収量決定期における同化能率があまり外界条件に影響されない鈍感性に支えられていること, また異なる発育段階に決定される収量形質の間の補償的関係が緩衝機構として発達すること, などの性質に依存すると考えている。

しかし松尾らの実験結果 (松尾ら 1978, 1979) では, 水稻品種の収量安定性の程度と収量構成要素などの形態的な収量関連形質の表現型可変性の程度との間には必ずしも密接な関連性はなかった。

そこで著者らは従来の研究 (KIKUCHI ら 1975) で収量安定性に明らかな差異が見られた水稻3品種について, 光合成機能に関連のある諸形質の異なる環境に対する変動の程度を主要な生育時期別に調べ, これらの諸形質の表現型可変性の程度と収量の安定性との関係について検討した結果を報告する。

材料および方法

収量安定性の高い品種の代表として Taichung Native 1 および Panbira, 安定性の低い品種の

1979年11月22日受領

代表としてコシヒカリの計3品種(KIKUCHI ら 1975)を供試した。

供試環境は乾物重、窒素含有量および葉面積の調査に関しては窒素施用量2水準および日射量2水準の組合せで計4環境とした。窒素施用区は1ポット当り、硫安 1.30 g, 過石 4.06 g および塩加 0.60 g を施し、無窒素区は硫安を除き過石と塩加とを施用した。日射条件は自然区と30%遮光区とした。気孔に関する調査では温度が2水準で自然区と高温処理区(自然光グロースキャビネット, 昼間 33°C, 夜間 28°C)とし、施肥量は2水準で窒素施肥区と無窒素区の組合せで計4環境とした。

栽培はいずれもワグナーポットの 1/5000 a を用いて1ポット当り2本植とした。

植物全体乾物重, 葉身乾物重, 全葉面積および葉身窒素含有率の調査は, 移植期, 分けつ最盛期, 幼穂形成期および出穂期の4時期に各試験区とも5個体ずつ行った。収穫後には一株穂重およびその他の収量関連形質の調査を各区で10個体ずつ行った。

気孔数, 気孔の大きさ(長径)および葉脈間距離の調査は, 第4葉から止葉までの各葉について, それぞれが伸長展開を完了したときに背軸面の中央部付近の2ヶ所をスンプ法を用いてプリント検鏡測定した。調査個体は各試験区とも5個体とした。

窒素含有率はマイクロケルダール法で定量し, 窒素含有量は葉身の乾物重に葉身窒素含有率を乗じて算出した。

Table 1. Analysis of variance of panicle weight per hill (yield)

Sources	df	SS	MS	F
Variety (V)	2	196.44	98.22	3.74
Fertilizer (F)	1	281.28	281.28	10.70**
Solar Radiation (S)	1	287.40	287.40	10.93**
V×F	2	2.88	1.44	0.05
V×S	2	40.32	20.16	0.77
F×S	1	10.90	10.80	0.41
V×F×S	2	2272.44	1136.22	43.20**
Error	108	2840.27	26.20	

** : Significant at 1% level

これらの測定値について, 品種と環境の2因子の乱塊法による分散分析を行い (Table 1 に一株穂重の例を示す), それにもとづいて環境間分散比を算出した。ここにいる環境間分散比とは品種別に求めた環境間分散比を, 上記の分散分析から得られた誤差分散で割ったものである。

本実験における収量安定性は一株穂重の環境間分散比によって表し, 同様に各種の形質の表現型可変性もそれぞれの環境間分散比で表した。

結果および考察

供試3品種の特性のうち, 出穂到達日数および成熟期における諸形質についての品種平均値を Table 2 に示した。この表における一株穂重をもって収量とみなすとき Panbira が最も多収でコシヒカリがこれにつぎ, Taichung Native 1 が最も少収であったが統計学的な有意差はなかった。

一株穂重(収量)について行った一般的分散分析の結果を Table 1 に示した。これによると環境×品種の相互作用に有意性のあることが認められたので, それぞれの品種について環境間分散比を求めた。それらの値を Table 2 に示した。

Table 2 にみるように環境間分散比の数値の品種間差異は小さいが, 数値の大きさはコシヒカリ, Panbira, Taichung Native 1 の順となり, 従来の結果(KIKUCHI ら 1975, 松尾ら 1978, 1979)と同じく Taichung Native 1 および Panbira の安定性がコシヒカリより大きいことを示した。

次に供試3品種について生育時期別に乾物重, 葉面積および窒素含有量の平均値および環境間分

Table 2. Varietal means of heading time and some other characters at the maturing stage, and variance ratios (variance for environment/variance for error) of panicle weight per hill

Variety	Heading time (date)	Culm length (cm)	Panicle length (cm)	Panicle count per hill (number)	Panicle weight per hill (g)	Weight of single panicle (g)	Variance ratio of panicle weight
Koshihikari	103.50	68.42	16.84	8.65	11.86	1.36	6.27**
Panbira	100.75	81.16	19.76	6.65	12.66	1.94	5.84**
Taichung Native 1	110.50	49.37	18.98	8.03	9.64	1.21	5.21**

** : Significant at 1% level

Table 3. Varietal means of dry weight, leaf area and nitrogen content and their variance ratios (F=variance for environment/variance for error)

a. Total dry weight (g/plant)						
Variety	Active-tillering stage		Panicle formation stage		Heading time	
	Means	F	Means	F	Means	F
Koshihikari	8.13	2.95*	16.93	11.26**	20.65	1.63
Panbira	10.15	11.56**	22.06	28.10**	27.91	23.60**
Taichung N-1†	7.55	6.10**	16.95	12.01**	16.86	2.93*
b. Dry weight of leaf (g/plant)						
Koshihikari	2.54	2.78	7.24	10.52**	4.21	2.24
Panbira	2.92	3.92*	7.41	5.41**	4.93	13.48
Taichung N-1	2.40	4.88**	4.54	5.77**	4.85	6.60**
c. Leaf area (cm ² /plant)						
Koshihikari	507.88	3.65	812.43	32.64**	718.68	0.26
Panbira	513.50	6.36**	714.40	17.54**	718.28	0.52
Taichung N-1	502.95	34.16**	714.53	15.07**	1,100.08	0.34
d. Nitrogen content in leaf blades (%)						
Koshihikari	3.17	39.25**	2.70	21.97**	2.61	7.77**
Panbira	2.84	11.13**	2.38	13.20**	2.35	11.05**
Taichung N-1	3.14	8.82**	2.59	9.78**	2.40	7.28**
e. Nitrogen content leaf blades (mg. plant)						
Koshihikari	0.08	3.03*	0.19	5.03**	0.11	0.91
Panbira	0.08	1.55	0.18	1.48	0.11	0.02
Taichung N-1	0.08	3.90*	0.12	1.89	0.12	1.74

*** : Significant at 5% and 1% level, respectively

† : Taichung Native 1

散比を Table 3 に示した。

この表によって全乾物重からみた各品種の生育量を比較すると、Panbira が最も大きく、次いでコシヒカリ、Taichung Native 1 の順となっている (Table 3-a)。生長様式を葉身乾物重で見ると、Panbira とコシヒカリが幼穂形成期で、Taichung Native 1 が出穂期において最大となっており、それぞれの品種の特徴を示していることがわかる (Table 3-b)。葉面積の分けつ期における品種間差異は少ないが、その後、コシヒカリが幼穂形成期に最大となって出穂期で減少し、生育後期の葉

の枯れ上りが早いことを示している。Panbira は幼穂形成期と出穂期との間で大差なく、一方、Taichung Native 1 は出穂期において最大となった (Table 3-c)。この Taichung Native 1 の出穂期における葉面積の増大は、コシヒカリと逆に生育後期の葉の枯れ上りが遅いことを示すものであり、出穂期の全乾物重と比較して葉身の乾物重が多いことにも現れている。また Table 2 の出穂到達日数で見られるように、Taichung Native 1 が他の品種より出穂が遅かったことも影響しているものと考えられる。

葉身中の窒素含有率はいずれも生育が進むにつれて減少するが、コシヒカリは幼穂形成期および分けつ期とも他の品種より高い値を示した (Table 3-d)。葉身の窒素含有量は各品種とも分けつ期において低く、コシヒカリと Panbira では幼穂形成期で最大となり出穂期で低下したが、Taichung Native 1 では幼穂形成期と出穂期とで変化なかった (Table 3-e)。

各形質の環境間分散比は生育時期によりかなり変動し、その数値の品種間順位は時期により異なった。

Fig. 1. Change of number and length of stomata and vein interval on leaf blades due to leaf position in three rice varieties

以上のような形質の表現型可変性の程度は、品種がその生育の途中でおかれる環境の変化に反応しながら、収量の形成に至るまでの間に行なう生育調節作用の程度を示しているものと考えられる。従ってそれら形質の可変性が収量の安定性と高い相関を示すときには、それらの形質の調節が収量の安定性と深い関係にあることが推察される。供試3品種について、これらの形質の分散比と一株穂重との分散比との間の関係を図示したところ、Fig. 2-a に見られるように、分けつ盛期および幼

次に各品種の気孔の大きさおよび葉脈間距離の平均値の葉位による変化を Fig. 1 に示した。

単位葉面積当りの気孔数は各品種とも葉位が上るとともに増加し、気孔の大きさはそれに反比例して減少しているが、葉脈間距離と葉位との間には明確な関係がみられなかった。これらはいずれも環境によって変動した。

そのうち分けつ盛期に最大展開葉となった止葉より5枚目の葉 (L_5) と幼穂形成期に最大展開葉となった止葉より3枚目の葉 (L_3) について、各品種の平均値と環境間分散比を Table 4 に示した。

L_3 と L_5 の気孔数における環境間分散比は L_3 においてコシヒカリが他の品種より有意に大きく、 L_5 ではコシヒカリと Taichung Native 1 が有意に大きかった。気孔の大きさについても同様な結果を得た。葉脈間距離では L_3 における Panbira が有意な大きい値を示した。その他は分散比も小さく有意差が認められなかった。

Table 4. Varietal means of number and length of stomata and vein interval on L_3 and L_5 leaves and their variance ratios (F=variance for environment/variance for error)

Variety	Number of stomata (No./mm ²)				Length of stomata (μ)				Vein interval (μ)			
	L_3 †		L_5 †		L_3		L_5		L_3		L_5	
	Mean	F	Mean	F	Mean	F	Mean	F	Mean	F	Mean	F
Koshihikari	426.5	13.72**	263.3	9.19**	19.4	30.93**	22.8	6.60**	183.1	0.40	198.7	1.00
Panbira	454.0	1.39	331.8	2.13	18.2	0.79	19.8	0.19	190.3	14.36**	214.5	0.34
Taichung Native 1	697.9	1.04	474.4	9.75**	16.1	0.39	18.4	7.52**	166.5	1.51	181.2	0.41

** : Significant at 1% level

† : L_3 and L_5 stand for the third and the fifth leaves from the flag leaf, respectively

Fig. 2. Relationship of variance ratios (variance for environment/variance for error) of leaf area with those of panicle weight per hill (a), nitrogen content of leaf blades (b) and number of stomata (c)

穂形成期の葉面積の分散比と一株穂重の分散比との間に密接な関係が認められた。すなわち収量安定性の高い Taichung Native 1 にみるように葉面積の分散比が分げつ盛期では大きく、続く幼穂形成期では小さいことが、一株穂重の安定性と関連しており、これが収量の安定性を高めているものと考えられる。

次に分げつ盛期と幼穂形成期における葉面積の分散比と葉身中のN濃度および気孔の分散比との関係をみると (Fig. 2-b, c), 幼穂形成期で葉面積の環境変動が小さいものは、N濃度および気孔数の環境変動も小さいことが認められる。

葉身中のN濃度および気孔数の多少はその葉 (または個体) の光合成能率の大小と密接な関係にあることがすでに報告されている (武田・玖村 1959; 村田・長田 1959; 津野ら 1959; HEICHELら 1959; 吉田 1967, 1977)。したがって幼穂形成期に葉面積の環境変動の小さい品種はその時期の光合成能率の環境変動も小さいことが推察される。以上のことから収量安定性の高い品種は幼穂形成期の葉面積の環境変動が小さいこととともに、単位葉面積当りの光合成能率の環境変動もまた小さくなっているものと推察される。

一方、出穂期においては、これらの形質の可変性と収量安定性との間の関係は明らかでなかった。

作物はその発育の途中でおかれる種々の環境に反応して生育を調節しながら最終的な収量を形成するに至るものと考えられるが、松尾・印南 (1979) によれば収量構成要素の可変性と収量の安定性との関係は、明確でないとしている。本実験の結果では、Taichung Native 1 のような収量安定

性の高い品種は分けつ期において葉面積が環境の変化に反応して大きく変動をし、それにつづく幼穂形成期における葉面積の変動を小さくし、同時にその時期における光合成能力の変動も小さくすることによって、出穂後の穀粒生産の環境変動が小さくなり、最終的な収量の安定性がもたらされていることが示唆される。しかし分けつ盛期や幼穂形成期における葉面積の変動が出穂後の穀粒生産の変動にどのような関連性をもっているかについては、まだ不明であり、植物生理学あるいは発育学的な検討によって、その因果関係を明確にしていく必要がある。またさらに多数の収量安定性の異なる品種についても調査を進め、以上の関係の普遍性をたしかめ、同時に光合成能力についても測定を行って、光合成能力の可変性と収量安定性との関係をも明確にしていきたいと考えている。

謝 辞

本研究を遂行するに際し、御指導を賜った玉川大学農学部教授松尾孝嶺博士に謝意を表します。

引用文献

- HEICHEL, G. H. and R. B. MUSRAVA 1969. Varietal difference in net photosynthesis of *Zea mays* L. Crop Sci. 9: 483-490.
- KIKUCHI, F., K. KUMAGAI and S. SUZUKI 1975. Evaluation of adaptability by Finlay and Wilkinson's method. Adaptability in plant. JIBP SYNTHESIS 6: 17-35.
- 松尾孝嶺・上田恒義 1978. 作物の適応性に関する解析的研究 I. 施肥量と日射量の変動によるイネ品種の収量安定性と収量関連形質の表現型可変性との関係。玉大農研報 19: 47-54.
- ・印南友雄 1979. ———— II. 温度およびN施肥量の変化に対するイネ品種の安定性について。育雑 29: 312-317.
- MORISHIMA, H. and H. I. OKA 1975. Phenotypic plasticity, growth pattern and yield stability. JIBP SYNTHESIS 6: 133-140.
- 村田吉男・長田明夫 1959. 水稻の光合成に関する研究。第12報。肥料三要素供量と光合成能力との関係。日作紀 28: 184-187.
- 岡 彦一 1967. 作物品種の季節適応性、地域適応性および収量安定性—光の機構と選抜—。育種学最近の進歩 8: 42-47.
- 武田友四郎・玖村敦彦 1959. 水稻における収量成立過程の解析。第3報。窒素と日射の複合条件が水稻の同化呼吸及び物質生産に及ぼす影響。日作紀 28: 175-178.
- 津野幸人・稲葉伸由・清水 強 1959. 主要作物の収量予測に関する研究 V. 水稻群落の乾物生産と体内窒素並びに日射量との関係。日作紀 28: 188-190.
- 吉田智彦 1976. オオムギの気孔数について。I. 気孔数と光合成速度との関係。育種 26: 130-136.
- 1977. ————. II. 気孔の分布数の品種間差および遺伝力。育種 27: 91-97.

Summary

Three rice varieties differing in yield stability, i. e., Koshihikari (low), Panbira (high) and Taichung Native 1 (high), were grown under the different combinations of environments consisting of two levels each of N-fertilizer and solar radiation, or of two levels each of N-fertilizer and temperature. Dry weight and total leaf area per plant and nitrogen content in leaf blades were measured at three stage of plant growth, i. e., active tillering stage, panicle formation stage and heading time. Number and size of stomata and interval of veins on leaf blade at each leaf position were also measured. Following the analysis of variance of each character, ratios of variance for environment to that for error were calculated for each variety. Yield stability and phenotypic plasticity were expressed by the variance ratios of the respective characters.

The values of variance ratio of leaf area per plant were negatively correlated with those of panicle per plant (yield) at the active tillering stage, whereas they were posi-

tively correlated with to each other at the panicle formation stage. At the stage of panicle formation, variance ratios of leaf area were also positively correlated with the variance ratios of nitrogen content in the leaf blade and with those of the number of stomate per leaf area.

It was shown that phenotypic plasticity of leaf area at the stage of active tillering was larger in a variety of higher stability than in a variety of lower stability, but their relationships were reversed at the stage of panicle formation. The phenotypic plasticity of nitrogen content and stomatal numbers of leaf blades were smaller at the stage of panicle formation in a variety of higher stability.

From the results mentioned above, it was presumed that yield stability of rice varieties might be brought about by the small plasticity of leaf area and photosynthetic capacity at the stage of panicle formation.

K. KATAOKA

E. TAKAGAKI

Y. IKEGAMI

Faculty of Agriculture, Tamagawa University, Machida, Tokyo 194