

わが国在来イネ品種の草型に関する形質間相関

佐藤 洋一郎*・山縣 弘忠**

(*農学部作物・育種学研究室・**京都大学農学部育種学研究室)

Correlation between the Characters Composing Plant Type of Rice Landraces in Japan

Yo-Ichiro SATO* and Hirotada YAMAGATA**

* Laboratory of Crop Science and Plant Breeding, Faculty of Agriculture

** Laboratory of Plant breeding, Faculty of Agriculture, Kyoto University

Abstract: In order to clarify the varietal variation of plant type among rice landraces in Japan, fifteen characters (Table 2) were measured and analysed by statistical methods. The materials were cultivated under two nitrogen levels at a paddy field in Kyoto in 1979. The results obtained are summarized as described below.

By principal component analysis, three latent phases on multi-dimensional variation, reflecting size factor, relative elongation of upper- vs. lower-organs, and that of leaf-blade length vs. internode length, were extracted. This result was very well consistent with some findings obtained in several crops, *i.e.*, mutant lines of rice, cultivated barley, common wheat and oat. Correlation coefficient between the culm length and the score calculated from the first principal component (Z_1 score) was extremely high (Fig. 2). Therefore, it can be concluded that the culm length, which is single and easy to measure, is a good indicator for representing the size factor. The varieties tested could be divided into several groups on the scatter diagram defined by Z_1 and Z_2 axes, mainly by Z_1 axis (size factor), (Fig. 3). This fact suggests that some major gene(s) which controls the size factor or the culm length will successfully be identified by genic analysis.

緒 言

水稻の草型は耐倒伏性や受光体制などを媒介として収量性と結びつく重要な農業形質である。近年の多肥・集約型の栽培環境下では、いわゆる短稈・穂数型、つまり葉身や稈が短く、かつ直立型で穂数の多いものが多収に結びつくとされ、育種の方向もほぼ一貫してこの方向をたどって来たともみることができる。

しかしこのことは、一面では旭、十石などのごく一部の短稈品種を交配親としてくり返し用いる結果をひきおこし、そのために現在の奨励品種を遺伝的に単一化させてきたことも事実である。

このような現状に対し、古くから日本の各地に栽培されてきた在来品種が保有する広い遺伝的変異を保存し利用することは今後のイネ品種育種にとって意義のあることと思われる。筆者らはこのような立場から在来イネ品種の草型変異に注目し、その遺伝学的解析を試みているが、今回は主に九州産の晩生品種群の草型変異を統計的に解析した結果について報告する。

なお、本実験に供試した材料は農林水産省農業技術研究所種子貯蔵管理室より分譲されたものである。また実験は筆者の一人が京都大学大学院在学中に行ったものであり、同大学育種学研究室の各位には多大の援助を頂いた。さらに本学作物・育種学研究室の林喜三郎教授には原稿の校閲を賜りまた助言を頂いた。記して関係各位に感謝する。

実験材料と方法

九州各地産の晩生在来水稻品種28と、比較として近年の改良品種の交配親としてしばしば用いら

れてきた旭および十石の計30品種を供試した。これらの成立地といくつかの特性を Table 1 および Fig. 1 に示す。実験材料は 1979年 5月19日に京都市左京区、京大農場内の苗代に播種し、約40日後の7月1日、同所の本圃に 30×10 cm のスペースで1株1本植えた。肥料水準は硫安、過リン酸石灰、塩化カリウムそれぞれ 2.8, 1.9, 2.8 kg/a の標準肥料区と硫安を3倍にした区(多肥料区)の2区制とし、それぞれ全量を基肥として施用した。1品種あたりの個体数は17で、その中から生育のよく揃った10個体を選びその主稈を調査に供した。調査形質は15形質、すなわち稈長、伸長節間数、穂のほうから数えて1～4番目の葉身長と葉鞘長および1～5番目の節間長であって、各形質の詳細は Fig. 2 に示すとおりである。

Table 1. Varieties tested and their characteristics

No.	Collecting site	Heading date	Culm length
1	Kagoshima pref.	13th. Sep.	130 cm
2	Nagasaki	15	124
3	Miyazaki	17	108
4	do	6	130
5	Kagoshima	26 Aug.	114
6	Nagasaki	8 Sep.	125
7	Miyazaki	12	119
8	Kagoshima	17	140
9	Nagasaki	12	110
10	do	2	122
11	do	2	114
12	Kagoshima	13	118
13	Ooita	12	116
14	Nagasaki	9	90
15	Kagoshima	18	104
16	do	15	97
17	Ooita	19	101
18	Kagoshima	4	93
19	Ooita	9	102
20	Kagoshima	16	100
21	Fukuoka	13	102
22	do	13	98
23	do	18	95
24	Ooita	15	104
25	do	9	92
26	Fukuoka	12	79
27	do	2	76
28	do	11	74
Asahi		1	90
Jukkoku		10	76

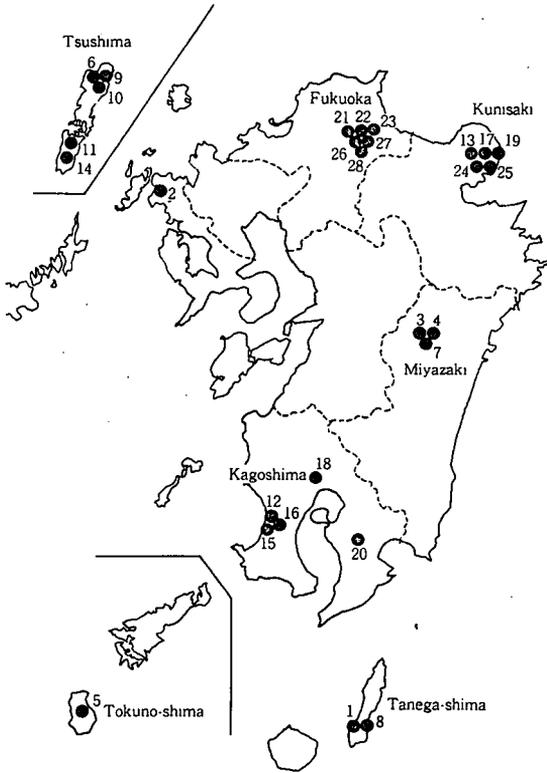


Fig. 1. Collecting sites of the varieties tested.

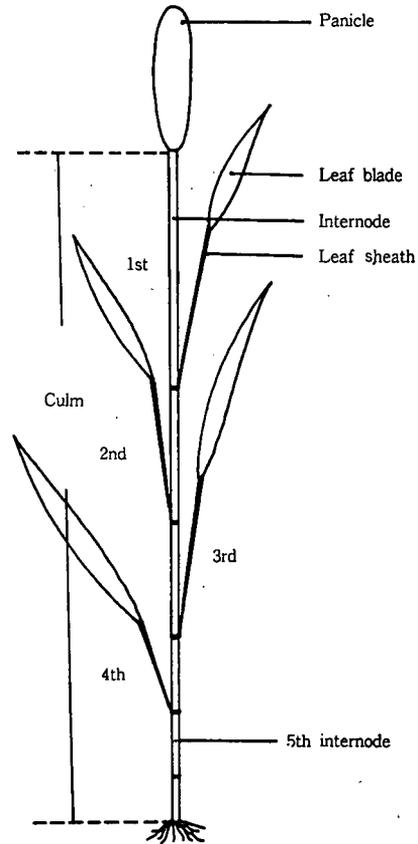


Fig. 2. Explanation for the characters measured.

実験結果

調査した15形質の標準肥料区および多肥料区における品種平均値と品種の変異幅を Table 2 に示す。肥料区間では、いくつかの形質を除き、多肥料区の値が標準肥料区の値を上回っていたがその差はそう大きなものではない。それに対して品種間差はほとんどすべての形質で大きく、最高値が最低値の2～4倍に達することさえあった。たとえば標準肥料区における稈長を例にとると、最高、最低値はそれぞれ140 cm、74 cmで70 cm近くもの開きがある。また、どの形質の場合にも最低値は比較2品種の値より小さかった。

これらの形質が相互にどのような関係にあるかをみるために、稈長と伸長節間数を除いた13形質間の相関係数を求めた。2肥料区間に大きな相違は認められなかったので、Table 3 に標準肥料区での結果を示す。

同表によれば、すべての形質間には正の相関が認められる。このことは形質間の大小関係が品種によってあまり変わらないことを示している。しかし同表を細かく検討すると、形質間の相関関係にはいくつかの規則性があることがわかる。

Table 2. *Varietal mean and range of fifteen characters in standard- and heavy-fertilizer levels*

Character	Standard fertilizer level				Heavy fertilizer level			
	Landraces		comparison		Landraces		comparison	
	Mean	Range	Asahi	Jukkoku	Mean	Range	Asahi	Jukkoku
1 st leaf sheath	29.9	35.4-24.2	29.7	28.5	29.4	35.0-24.2	28.7	26.5
2 nd	25.6	30.5-20.9	24.0	22.5	25.7	31.1-21.1	25.3	22.4
3 rd	27.0	32.6-21.7	23.6	22.1	27.6	33.0-22.2	25.7	26.4
4 th	29.1	33.9-23.6	25.9	23.7	29.2	33.6-22.1	27.5	26.4
1 st leaf blade	31.9	41.0-23.3	31.3	30.0	33.0	44.6-25.2	31.6	27.5
2 nd	47.7	59.4-37.2	44.6	41.4	49.6	61.3-37.4	45.0	41.8
3 rd	55.6	69.5-42.7	50.3	49.1	56.7	65.7-42.0	50.3	43.5
4 th	60.0	75.5-45.5	54.7	45.8	61.3	76.5-45.5	55.0	48.0
1 st internode	36.7	46.2-24.8	34.9	29.4	36.4	45.8-24.6	33.2	29.5
2 nd	23.2	28.0-17.6	19.8	15.2	24.2	27.6-18.1	20.0	15.0
3 rd	18.6	23.7-13.1	16.2	11.6	19.1	24.9-13.4	15.0	13.5
4 th	14.9	24.1- 8.2	11.2	8.1	15.6	22.3-10.8	11.3	9.5
5 th	8.4	15.9- 3.7	5.1	3.0	9.6	17.1- 4.7	5.5	4.7
Culm length	106.2	139.6-74.1	89.9	76.0	110.0	142.8-75.0	92.2	75.8
No. of elongated internodes	7.2	8.3- 6.0	7.4	6.2	7.6	8.4- 5.9	7.3	6.8

Table 3. *Correlation coefficients among 13 characters in standard fertilizer level*

Character	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m
a) 1 st leaf sheath	.84	.77	.77	.68	.65	.70	.60	.82	.67	.52	<i>.24</i>	<i>.14</i>
b) 2 nd		.95	.89	.73	.87	.91	.90	.89	.81	.74	.47	<i>.28</i>
c) 3 rd			.94	.69	.85	.91	.87	.84	.78	.79	.52	<i>.35</i>
d) 4 th				.58	.77	.90	.88	.80	.71	.81	.60	<i>.40</i>
e) 1 st leaf blade					.78	.66	.59	.67	.60	<i>.27</i>	<i>.02</i>	<i>.01</i>
f) 2 nd						.89	.85	.75	.78	.66	<i>.45</i>	<i>.33</i>
g) 3 rd							.96	.85	.73	.78	.59	<i>.44</i>
h) 4 th								.82	.78	.79	.66	<i>.52</i>
i) 1 st internode									.82	.70	<i>.41</i>	<i>.19</i>
j) 2 nd										.71	.53	<i>.37</i>
k) 3 rd											.86	<i>.67</i>
l) 4 th												.89
m) 5 th												

Bold figures : Significant at 1% level.

Italic figures : Non significant

Others : Significant at 5% level.

それは第1に、相関係数が葉鞘、葉身、節間それぞれの相同器官どおしでは高く、逆に葉身と節間のような異なる器官の間ではあまり高くはないこと、第2に相同器官どおしでも隣接する両器官の間では高く、離れるにつれてしだいに低くなることである。

このことは、各器官の長さの相互関係が単に正比例関係としてはとらえきれないことを示している。そこで形質間の関係を総合的に把握するために Table 3 の相関行列に主成分分析を適用した。これにより得られた主成分変異軸とその寄与率を Table 4 に示す。

Table 4. Three vectors of principal components extracted

Character	Component		
	1 st	2 nd	3 rd
1 st leaf sheath	.26	.23	.57
2 nd	.32	.13	.07
3 rd	.31	.07	.04
4 th	.31	-.01	.19
1 st leaf blade	.22	.43	-.40
2 nd	.29	.11	-.48
3 rd	.31	.01	-.19
4 th	.31	-.07	-.25
1 st internode	.29	.16	.29
2 nd	.28	.02	.04
3 rd	.28	-.30	.18
4 th	.21	-.53	.02
5 th	.15	-.57	.14
Contribution (%)	71.3	15.7(88.0)*	3.8(91.8)*

* Total contribution in bracket.

Table 4 によれば、第1主成分を構成するすべての成分は正の値を示し、かつ絶対値はどれもほぼ等しい。この主成分は大きさの因子 (size factor) と呼ばれるもので³⁾、イネ体の全体的な大きさを、いいかえれば上述した正比例関係の部分を表現したものとみることができる。第2主成分では13の成分のうち、穂に近い側の第1～第3葉鞘・葉身・節間 (上部器官) が正、穂から遠い第4以下の器官 (下部器官) が負の値を示している。このことは、上部・下部器官の間でそれらの伸長に一種の競合関係があって、そのどちらが相対的によく伸長するかの品種間差異を表現した主成分と考えられる。それで、この主成分は上部・下部器官の相対伸長を表わすものと言うことにする。さらに第3主成分では4つの葉身長が負、5つの節間長が正の値を示しており、これが葉身・節間での相対伸長を表わしているともみることができる。

これら3主成分の寄与率はそれぞれ71.3%、15.7%および3.8%であって、第1主成分に表わされた全体的な大きさの変異が全体の4分の3近くを占めている。反面、第3主成分の葉身・節間の相対伸長の変異はその大きさから言えばごく小さいものである。3主成分による累積寄与率は90%を越えるので、上述3つの変異軸によって Table 3 に示された形質の変異のほとんどが説明される

ことになる。

次に、第1主成分にもとづいて計算した各品種のスコアと稈長との関係を調べた。その結果は Fig. 3 に示すとおりであって、両者間には高い正の相関関係が認められた。この結果は、第1主成分の寄与率が全体の70%を越えていること (Table 4)、稈長が節間長の総和であることからすれば当然のこととも言えるが、全体的な大きさの程度を稈長という単一の形質できわめてよくとらえることができることを示すものといえる。

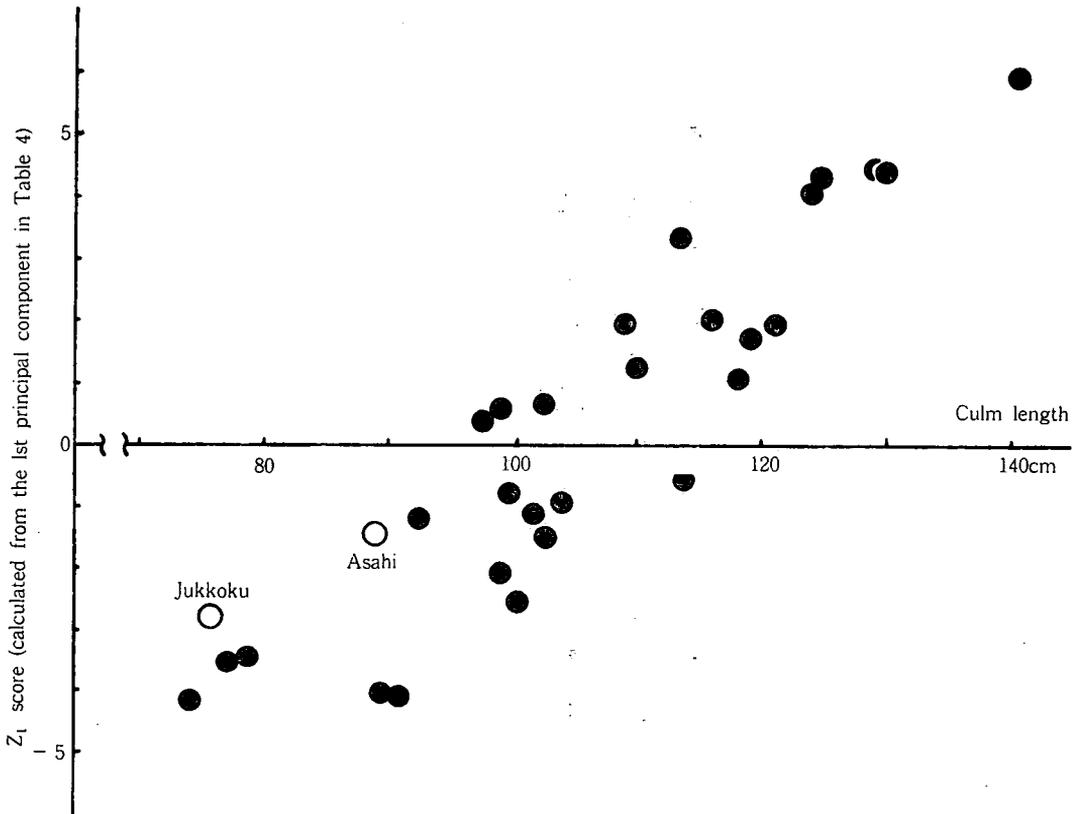


Fig. 3. Relationship between culm length and score calculated from the first component in Table 4.

さらに、Table 4 の3つの主成分スコアによって供試品種の分類を試みた。Fig. 4 に第1および第2主成分スコアによる分布図を示す。

同図によれば、供試品種は図中に一点鎖線で示したように、ほぼ Z_1 スコアの大小によって境界が比較的明瞭な4群に分類できることがわかる。ただし同図中左端下方に位置する2品種(二重丸を付してある)は極端な密穂をもち、また葉身の形状なども特異で他とは明らかに異なっていた。したがってこの2品種を1つの群とみなせば、供試品種全体では5群に分類されることになる。このことから、ここで調査した草型形質に関して、比較的少数の主働遺伝子が抽出できることが期待される。

また、Fig. 4 を別の角度からみると、供試品種がそれぞれの産地ごとに比較的近い位置にかたまって分布する傾向がみられる。たとえば、種子島や宮崎産の品種は例外なく Z_1 スコアが大き

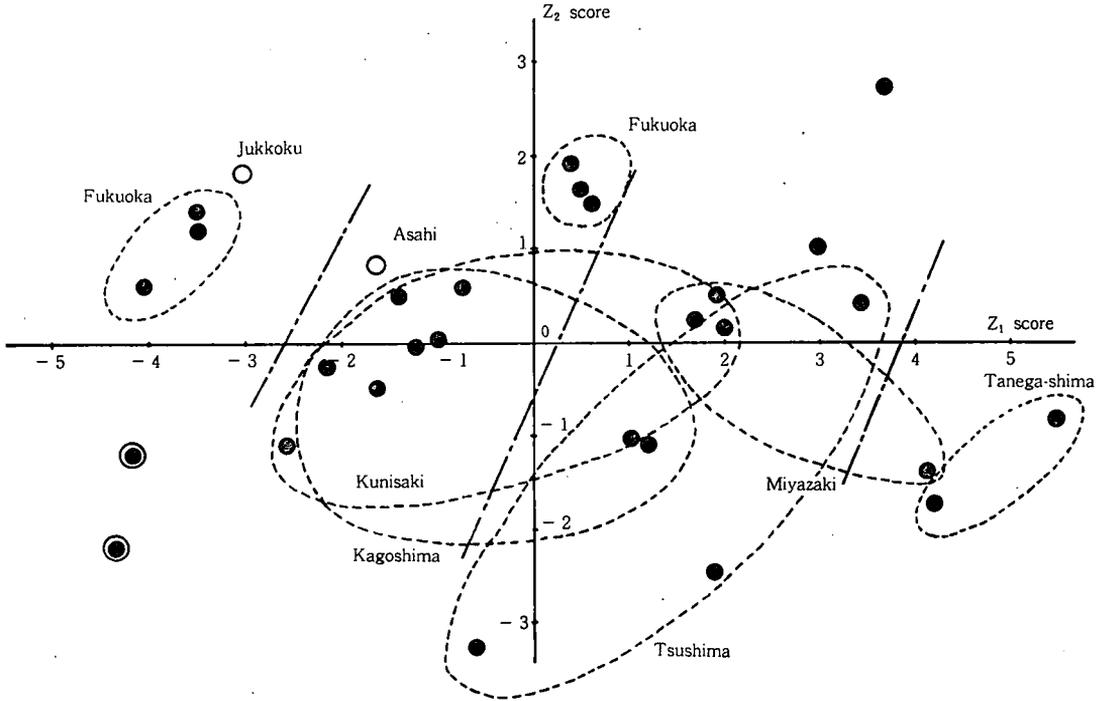


Fig. 4. Classification of varieties by Z_1 and Z_2 scores calculated from the components shown in Table 4.

く、対馬の品種はその大半が Z_1 スコアが 0 以上、 Z_2 スコアが 0 以下であった。

このことの意味は今のところ明らかではないが、日本における水稻の伝播様式や適応を考える上で何らかの情報を提供しているのかもしれない。

考 察

ここに用いた材料は、古くより日本の各地に成立していたとみられる地方品種、いわゆる在来品種である。これらはその産地固有の自然環境や栽培条件、あるいは様々な人為選抜などによって長くそこに適応してきたものと考えられる。したがって、これら在来品種群には近年の改良品種にはみられない多様な遺伝変異が含まれていることが期待できる。

たとえば、草型の大きな支配要因とみられる稈長を例にとると供試品種中には幅広い変異が認められ、かつ最も短稈の品種は旭や十石よりもさらに短稈であった (Table 2)。

一方、稈長、伸長節間数を除いた 13 形質間の相関行列と、これより主成分分析により導出された 3 つの変異相は、Morishima *et al.*²⁾ がイネ品種農林 8 号を原品種とする多くの突然変異系統を用いて得た結果と細部に至るまで極めてよく一致している。このことは、草型変異の大きさが異なる在来品種群と突然変異系統群とで、変異の方向に変わりがないことを示すものとして注目に値しよう。またこの 3 変異相は、イネにとどまらず栽培オオムギ (*Hordeum vulgare*⁴⁾)、普通コムギ (*Triticum aestivum*⁴⁾)、エンバク (*Avena sativa*⁶⁾) にも共通して認められるものであり、それが広範なイネ科作物に普遍的に存在することを示唆している。

3 主成分の寄与率では、第 1 主成分だけで全体の 70 % を越え、第 2、第 3 主成分では 15.7 %、

3.8%とかなり小さかった (Table 4)。後2者のうち第2主成分が表わす上部・下部器官の相対伸長の変異は、発芽から出穂までの日数に依存するとされている¹¹⁾。本実験では供試品種の出穂期はどれもほぼ同じころであった (Table 1) ので、そのために第2主成分の寄与率が小さくなったのであろう。それに対し第3主成分では、それが表わす変異の内容が明瞭で、かつ他の作物に普遍的に認められるものであるにもかかわらず寄与率は極めて小さい。このことから少なくとも本実験に供試した品種に関する限り、稈長あるいは節間長と葉身長との比率はほとんど変わることがないと結論づけることができる。

供試品種がほぼ第1主成分スコアだけによって4~5群に分類できたこと (Fig. 3) は、すでに述べたようにこれら品種群の中から草型変異に関する比較的少数の主働遺伝子が抽出できることを暗示している。稈長と葉身長との比率がほとんど変わらないとする上述の結論からみると、それらの遺伝子は稈長にも等しく作用しているとみるべきであろう。

稈長を大きく短縮する作用をもつ遺伝子は以前から数多く知られ、遺伝行動や形質発現機作が詳細に研究されたものも多い⁸⁾。しかしその大部分は多分に畸型的な形質をもたらすものであって、農業生産上、直接有用とみなされるものはごくわずかである。

それに対し、本実験に対照として用いた品種十石はその短稈性が一つの劣性遺伝子によるものらしいとされてきたが、菊池ら¹¹⁾によればその短稈遺伝子は、多肥条件下で驚異的多収をあげると言われている国際イネ研究所 (IRRI) 育成の品種、IR 8 の短稈遺伝子と同一のものである。

本実験の Fig. 4 によれば、十石と同じ群に属する在来品種数は3である。これら品種の短稈性は果たして作用力の大きな1つの主働遺伝子によるのかどうかは今後の検討にまたなければならぬ。しかしもしそうであるならば、それら遺伝子相互の異同、および十石の短稈遺伝子との異同を明らかにすることが今後に残された課題の1つとなる。

旭についても同様な問題が残されている。旭は、それより長稈の品種とも十石とも異なる群に属している (Fig. 4)。この品種の短稈性が単一の遺伝子によるのか多数の、作用力の小さな遺伝子の集積によるのか、また十石との稈長差が異なる短稈遺伝子によるものであるのか、それとも同一遺伝子の異なる遺伝的背景のもとでの形質発現の差に過ぎないのか、これらも興味ある問題と言えよう。

要 約

わが国水稲在来品種の草型変異を解析する目的で、九州産晩生在来品種の草型関連形質の形質間相関を検討した。その結果以下のことが明らかになった。

1) 在来品種は草型関連形質に関して広い変異をもち、かつ供試品種中には比較品種として用いた旭、十石より短稈のものも認められた。

2) 形質間相関係数から導出された主成分は、全体的大きさ (size factor)、上部・下部の相対伸長、および葉身・節間の相対伸長の3変異を表わした。これら3主成分は広範なイネ科作物に共通してみられるものであった。

3) 第1主成分のスコアと稈長との間には高い正の相関が認められた。検討の結果従来短稈遺伝子と呼ばれてきたものは葉身など他の器官をも等しく短縮するものと推論された。

4) 主成分分析による2つのスコア (Z_1 , Z_2) による分布図から、供試品種は4~5群に分類された。このことから草型関連形質に関する少数の主働遺伝子が抽出できることが示唆された。

文 献

- 1) 菊池文雄・池橋 宏・中根 晃・横尾政雄, イネ半矮性同質遺伝子系統の育成と半矮性遺伝子の同定, 育種学雑誌, **31** (別冊1), 138—139 (1981).
- 2) Morishima, H. and Oka H. I., Analysis of genetic variation in plant type of rice. III, *Japan J. Genet.*, **43**, 181—189 (1968).
- 3) 奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉沢 正, 多変量解析法, p.201, 日科技連, 東京 (1971).
- 4) 佐藤洋一郎・山縣弘忠, 水稻草型の発育遺伝学的研究, I. 近畿作物・育種談話会報, **25**, 23~28 (1979).
- 5) 佐藤洋一郎・池田 滋・石川直幸・菅原哲朗・戸栗敏博・米沢勝衛・山縣弘忠, 普通コムギ(*T. aestivum*)における形態諸形質の変異—いくつかの禾穀類との比較—, 育種学雑誌, **30** (別冊2), 146—147 (1980).
- 6) 武田和義, エンバク属における形態的形質の変異性と相関に関する研究, 弘大農学報, **21**, 9—20 (1973).
- 7) Vergara, B. S., Lilis, R. and Tanaka A., Studies on the internode elongation of the rice plant. I., *Soil Sci. and Plant Nut.*, **11**, 246—250 (1965).
- 8) 山口彦之(編), 形態形成と突然変異. 植物遺伝学 IV, p.416—441, 裳華房, 東京 (1977).

(昭和56年9月26日受理)

(昭和57年2月27日発行)

