

トウモロコシにおける雑種強勢発現機構の 発育形態学的解析

南 峰 夫

信州大学農学部 生物資源開発学講座

Analytical Studies on High Yielding Ability of Hybrid Maize from the Standing Point of Developmental Morphology

Mineo MINAMI

Laboratory of Plant Breeding, Faculty of Agriculture,
Shinshu University

In order to elucidate the mechanisms of high yielding ability in hybrid maize from the standing point of developmental morphology, growth phases, leaf and stalk morphology and yield components of hybrids were compared with those of their parents, and the relationships between yield components and developmental morphology were discussed.

The results obtained are summarized as follows :

(1) Hybrids required less days (degree days) than parents from sowing to tassel-initiation and from silk-elongation to silking. The former change prolonged reproductive phase and the latter made rapid escape from mutual shading and kept large leaf area in hybrids through rapid stalk-elongation and leaf-expansion. In contrast, hybrids required more days (degree days) than parents in the period from ear-initiation to silk-elongation, which was ear-floret-differentiation phase. The prolongation of this phase increased number of florets per ear.

(2) Morphological changes and heterosis in leaf area and stalk-volume were observed in hybrids. The leaves and internodes were divided into four groups according to their growth phases. Leaf area and internode-volume in the third (part from the leaf fully expanded at ear-initiation to ear-born leaf) and the fourth (part above ear-born leaf) group were remarkably increased, which corresponded to ear-floret-differentiation phase and grain-filling phase, respectively. Therefore, it was thought that the increase of number of florets per ear and high percentage of ripened grain resulted from expansion of the third and the fourth group.

(3) Heterosis in grain yield resulted from increase of number of grains per ear, which consisted of remarkable increase of number of florets per ear and high percent-

age of ripened grain.

(4) Leaf area and internode-volume in the third and the fourth group showed positive correlation with grain yield and number of grains per ear, but those in the first and the second group showed negative ones with number of grains per ear.

These results explicated the relationships between high yielding ability and the developmental- and morphological changes in hybrid maize.

Key words: *Zea mays*, developmental morphology, growth phase, heterosis, yield component. (Jour. Fac. Agric. Shinshu Univ. 28 : 155-164, 1991)

要 旨

トウモロコシの子実収量における雑種強勢発現の機構を发育形態学的に解析するために、 F_1 とその両親系統について生育相と葉、稈の形態および収量構成要素を比較調査し、发育形態の変化と収量の関係を検討した。得られた結果は以下の通りである。

(1) F_1 は播種～雄穂分化期、および絹糸伸長始期～絹糸抽出期の短縮と雌穂分化期～絹糸伸長始期の延長を示した。これらの変化は相対的な生殖生長期間の延長と、穎花分化期間の延長による分化穎花数の増加、および急速な稈の伸長と展葉による相互遮蔽の回避と葉面積の早期確保をもたらした。

(2) F_1 は雑種強勢による全葉面積と稈体積の増大を示した。葉と節間（植物単位）を生育相に対応した4単位群に分けてみると、雌穂分化期展開葉から着雌穂葉の間の第3単位群と、着雌穂葉より上の第4単位群の大きさが増大した。前者は穎花形成期における、後者は登熟期における活動中心であることから、両単位群の増大が分化穎花数の増加と高い登熟歩合を実現していると考えられた。他方、雄穂分化期～雌穂分化期の間に展開する第2単位群の大きさは減少した。

(3) F_1 の子実収量には明らかな雑種強勢が認められた。それは分化穎花数の著しい増加と、高い登熟歩合の確保による登熟粒数の増加によっていた。

(4) 第3、第4単位群の大きさは子実収量および登熟粒数と正の、第1、第2単位群の大きさは登熟粒数と負の、それぞれ有意な単相関または偏相関係数を示した。

これらの結果は F_1 の示す多収性を发育形態学的に説明し、第1、第2単位群を小さくし、その後の第3、第4単位群を大きくすることで、 F_1 は子実収量の雑種強勢を実現していると考えられた。

キーワード: トウモロコシ、雑種強勢、収量構成要素、发育形態学、生育相。

緒 論

トウモロコシでは雑種強勢利用による一代雑種品種がすでに広く普及しており、多収品種育成のための遺伝学的、育種学的研究が進んでいる。しかし、子実収量における雑種強勢の発現は、作物の収量成立過程としての F_1 個体の发育形態の結果である。したがって、このような視点から F_1 における发育形態の変化およびそれらと収量構成要素の関係を明らかにし、多収性（雑種強勢）の発現機構を解明することは、栽培学的にも育種学的にも重要な意味を持つ。そこで本研究では、育成経過の明らかな日本産 F_1 品種とその両親系統を供試し、

トウモロコシの子実収量における雑種強勢の発現機構を発育形態学的に解析した。

なお、本研究は文部省科学研究費58860003によるものである。

材料および方法

第1表に示した長野県中信農業試験場育成のF₁ 3品種とその両親5系統を供試した。中信農業試験場（塩尻市）において5月20日に555本/a（90×20cm）の栽植密度で播種した。施肥量はN, P, Kそれぞれ1.2, 1.2, 0.9kg/aで、Nは半量を追肥とした。試験は3反復乱塊法で行った。

まず生育相を区分するため、絹糸抽出期まで経時的な植物体の解剖観察と展開葉数の調査を行い、雄穂分化期、雌穂分化期ならびに絹糸伸長始期を明らかにした。絹糸抽出期後は子実を経時的に採取し、澱粉蓄積始期と生理的成熟始期（Black layer 形成期）を決定した。これに基づいて各生育相の所要日数、有効積算温度を算出した。有効積算温度（degree days）は中信農業試験場で公定の気象観測法により測定したものをTollenaarら（1979）の式により算出した。

絹糸抽出直前に第1雌穂の分化穎花数の調査を行い、完全穎花と判定できるものについて一列当たり穎花数と列数を計数した。

絹糸抽出期に節位別に葉と稈の形態および葉面積を測定し、節間稈体積を節間長と稈径から次式により算出した。

$$\text{節間稈体積} = 1/4\pi \times \text{稈短径} \times \text{稈長径} \times \text{節間長}$$

成熟期に1区20個体を収穫し、子実収量および収量構成要素を調査した。

なお、本研究では超優性を雑種強勢とした。

第1表 供試材料およびその生育ステージと展開葉数の関係

F ₁	♀親 ♂親	雄穂分化期		雌穂分化期		絹糸伸長始期		絹糸抽出期	
		日数	(差)	日数	(差)	日数	(差)	日数	(差)
タカネワセ		5	(4) ¹⁾	9	(5.3)	14.3	(5.3)	19.6	
桔合成81号		7	(4)	11	(4.8)	15.8	(5.9)	21.7	
桔合成84号		6	(3)	9	(4.3)	13.3	(4.6)	17.9	
中間親		6.5	(3.5)	10	(4.6)	14.6	(5.3)	19.8	
長交 B411号		6	(3)	9	(5.3)	14.3	(5.8)	20.1	
桔合成81号		7	(4)	11	(4.8)	15.8	(5.9)	21.7	
¹²¹⁸ Oh545		6	(3)	9	(1.6)	10.6	(5.9)	16.5	
中間親		6.5	(3.5)	10	(3.2)	13.2	(5.9)	19.1	
ムツミドリ		7	(4)	11	(6.2)	17.2	(5.9)	23.1	
桔合成95号		7	(4)	11	(4.3)	15.3	(6.3)	21.6	
⁸⁴⁵ めじろとうきび24		7	(4)	11	(6.7)	17.7	(6.0)	23.7	
中間親		7	(4)	11	(5.5)	16.5	(6.2)	22.7	

¹⁾ カッコ内の数字は生育ステージ間の葉数の差

第2表 生育ステージ別有効積算温度 (degree days) および日数

F ₁ ♀親 ♂親	生育ステージ ¹⁾						全期間
	(1)~(2)	(2)~(3)	(3)~(4)	(4)~(5)	(5)~(6)	(6)~(7)	
タカネワセ	314(32) ²⁾	185(17)	197(16)	108(9)	146(11)	463(42)	1413(127)
桔合成81号	412(41)	206(18)	154(12)	150(12)	170(13)	381(44)	1472(140)
桔合成84号	404(40)	132(12)	131(11)	125(10)	173(13)	442(40)	1408(126)
中間親	408(41)	169(15)	143(12)	138(11)	171(13)	411(42)	1440(133)
長交 B411号	369(37)	144(13)	195(16)	132(11)	181(13)	420(44)	1441(134)
桔合成81号	412(41)	206(18)	154(12)	150(12)	170(13)	381(44)	1472(140)
Oh545	423(42)	171(15)	74(6)	186(15)	180(13)	421(46)	1456(137)
中間親	417(42)	188(17)	114(9)	168(14)	175(13)	401(45)	1464(139)
ムツミドリ	412(41)	194(17)	165(13)	124(10)	185(14)	376(42)	1456(137)
桔合成95号	440(44)	215(18)	117(9)	164(13)	168(13)	392(46)	1495(143)
めじろとうきび24	380(38)	213(19)	188(15)	140(11)	170(13)	364(41)	1456(137)
中間親	410(41)	214(19)	153(12)	152(12)	169(13)	378(44)	1476(140)

¹⁾ (1)播種期 (2)雄穂分化期 (3)雌穂分化期 (4)絹糸伸長始期 (5)絹糸抽出期 (6)澱粉蓄積始期 (7)生理的成熟始期

²⁾ かつこ内の数字は日数

結果および考察

(1) 生育相にみられる変化

両親系統と F₁ の各生育相の所要日数を比較すると、F₁ における特徴的な変化として、播種から雄穂分化期までの日数および絹糸伸長始期から絹糸抽出期までの日数の短縮、ならびに雌穂分化期から絹糸伸長始期までの期間の延長が認められた。この所要日数の変化に応じて有効積算温度も増減した (第2表)。

雄穂分化期には全葉原基の分化が終了しているが、主稈葉数は減少していない (第3表) ので、雄穂分化期までの所要日数 (有効積算温度) の減少は葉原基分化速度の増加によっている。これは細胞レベルでの雑種強勢による細胞分裂の活性化によると推察される (Quinby and Liang 1969, Shinha and Khanna 1975)。

雄穂分化期まで日数の短縮と、それに伴う雌穂分化期の前進は、全生育期間に占める生殖生長期間の比率の増加をもたらした。また絹糸伸長始期から絹糸抽出期の間は最も相互遮蔽の著しい時期であり (Torigoe and Kurihara 1981)、展葉速度の増加によるこの期間の短縮は相互遮蔽を解決すると同時に、増大した葉面積を早く展開し、光合成を確保するものであった。

一方、雌穂分化期から絹糸伸長始期の期間は雌穂の穎花分化期に当り、この期間の延長 (有効積算温度の増加) は穎花分化速度の増加とともに総穎花数 (穎花分化速度×有効積算温度) を増大させた (第3表)。

有効登熟期間 (澱粉蓄積始期から生理的成熟始期) は日数では中間親並みかやや短縮の傾

第3表 絹糸抽出期における形態形質および分化穎花数

F ₁	♀親 ♂親	絹糸抽出期 月 日	稈長 cm	着雌穂高 cm	主稈葉数	着雌穂葉位	第1雌穂分化穎花		
							列数	一列穎花数	総穎花数 ¹⁾
タカネワセ		8. 2	240	121	19.6	14.3	16.7	39.1	650.5
桔合成81号		8.11	225	131	21.7	15.8	13.8	35.4	500.2
桔合成84号		8. 1	187	83	17.9	13.3	16.5	37.4	618.3
中間親		8. 6	206	107	19.8	14.6	15.2	36.4	559.3
長交 B411号		8. 5	257	127	20.1	14.3	16.0	44.9	714.7
桔合成81号		8.11	225	131	21.7	15.8	13.8	35.4	500.2
Oh545		8. 6	154	41	16.5	10.6	15.5	40.2	613.3
中間親		8. 9	189	86	19.1	13.2	14.7	37.8	556.8
ムツミドリ		8. 9	317	186	23.1	17.2	12.0	46.7	561.3
桔合成95号		8.12	280	150	21.6	15.3	9.6	54.3	518.2
めじろとうきび24		8.11	256	138	23.7	17.7	14.0	30.9	432.0
中間親		8.12	268	144	22.7	16.5	11.8	42.6	475.1

¹⁾ 列数と一列穎花数から算出

向を示したが、有効積算温度では減少していなかった。

以上のことから、F₁における生育相の変化は、雄穂分化期を早めることにより相対的に生殖生長期間を長くし、その中で穎花分化期間を延長して分化穎花数を増大し、その後急速に伸長展葉して相互遮蔽を避けるとともに、大きな葉面積を早期に展開することで高い登熟歩合を保ち、多収性を可能にしているものと推測された。

(2) 葉および稈の形態的变化

絹糸抽出期における形態的形質を第3表に示した。稈長に雑種強勢が認められ、特に着雌穂節より上の部分の伸長が大きかった。しかし着雌穂節から上の葉数は増加せず、ほぼ一定であり、この部分の葉群がより立体的に配置されていた。

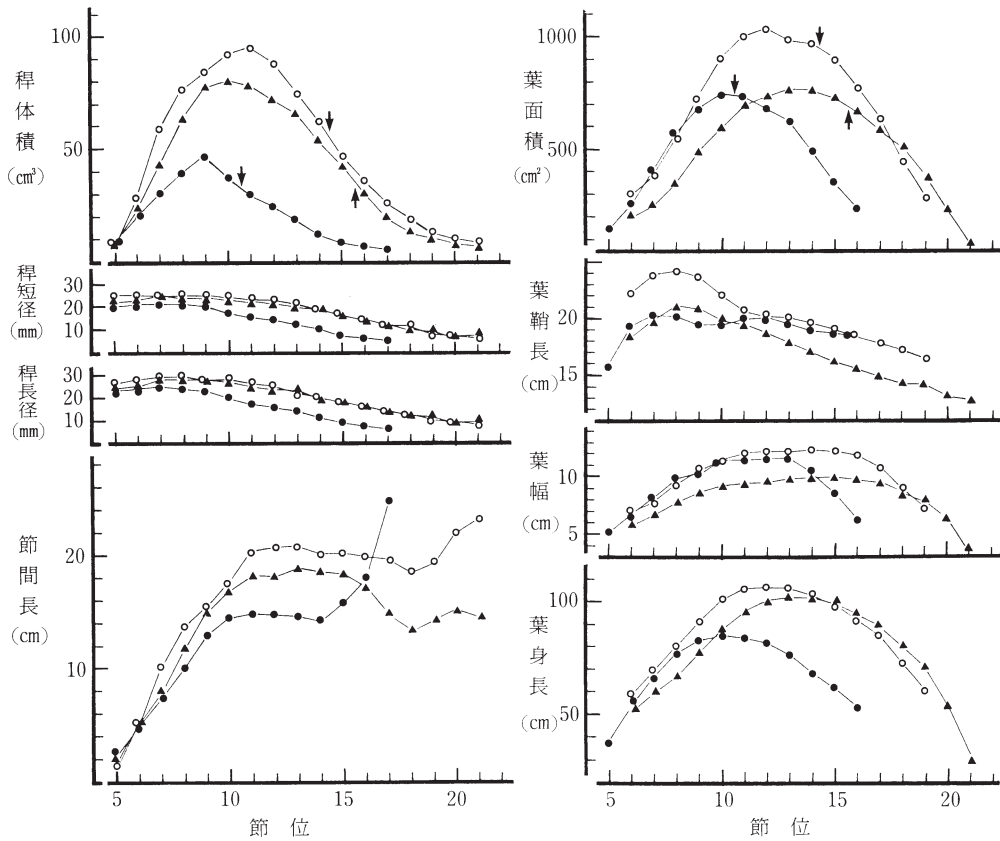
全葉面積と稈体積に雑種強勢が認められた(第3図)ので、主稈の節位(葉位)別に葉および稈の形態を調査した。第1図にその一例を示した。

F₁の示す葉面積の雑種強勢は着雌穂節前後において大きく、着雌穂節以下では葉身長、それ以上では葉幅の増大が主に寄与していた。ところが、さらに上位の葉では主に葉身長の減少により葉面積が減少した。この形態的变化は上位葉の葉面積の増大を適度に抑制し、節間の伸長とともに群落内部への光透過効率を確保していた。

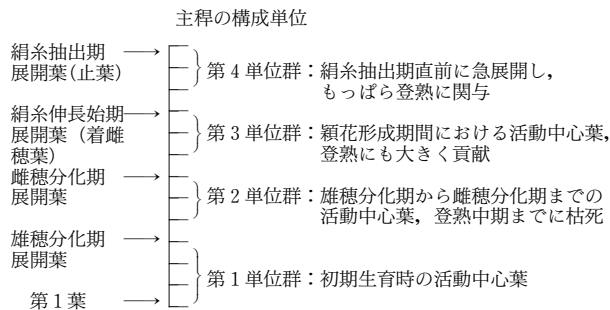
稈体積においてもほぼ同様に着雌穂節前後での節間長の増加による増大がみられた。稈体積の増大は子実収量と密接な関連のある個体乾物重の増大につながることから、多収を実現するためのソース態勢の量的拡大が準備されたことを示すと思われる。

このような葉および稈でみられた節位ごとの形態的变化は、生育ステージに応じた発育形態の結果である。そこで生育ステージを基準として区分され、収量成立上の役割が異なる4つの植物単位群(第2図 鳥越ら1981)に群別して形態の変化を考察した。

タカネワセと長交 B411号の2品種は第3、第4単位群の増大と第2単位群の減少を示し

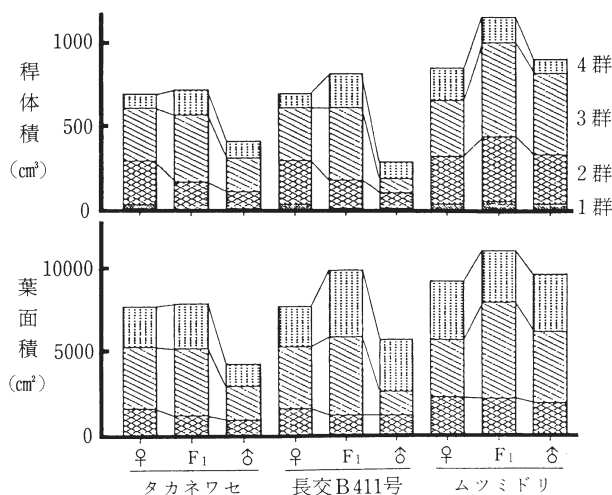


第1図 長交 B411号 (○) と両親系統 (●, ▲) の節位別形態 (図中の矢印は着雌穂節位を示す)



第2図 生育ステージによる植物単位群の分割モデル (鳥越ら1981から作成)

た。特に第3単位群の大きさが著しく増大し、全体の約50%を占め、母本における比率より大きいことが特徴として認められた。ムツミドリにおいても同様な第3単位群の著しい増大が認められたが、第2、第4単位群では前2品種と異なる変化を示した(第3図)。これは



第3図 単位群別葉面積と稈体積（交配組合せは第1表を参照）

前2品種が子実用，後者が茎葉収量に重点をおいた青刈りサイレージ用品種であることと関係していると推察される。

第3単位群は雌穂分化期展開葉から着雌穂葉の間の植物単位群で，穎花形成期における活動中心であり，第4単位群はもっぱら登熟に関与する（第2図）ことから，第3，第4単位群の増大が次に述べる分化穎花数の増大と高い登熟歩合の確保（第4表）をもたらしていると考えられる。

(3) 収量構成要素の変化

子実収量に明らかな雑種強勢が認められたので，収量構成要素に分解して各要素の変化を検討した（第4表）。

収量 YIELD は登熟粒数 GN と一粒重 GW に，GW はさらに有効登熟期間 EFP と粒乾物生長速度 GGR に分解される ((1)式)。

$$\text{YIELD}(\text{g}/\text{m}^2) = \text{GN}(\text{no.}/\text{m}^2) \times \text{EFP}(\text{degree days}) \times \text{GGR}(\text{g}/\text{degree days}) \cdots \cdots (1)$$

GN は分化穎花数 FN と登熟歩合 PRG により決定される。FN は一列穎花数と列数の積であり，両者の増加による明らかな雑種強勢を示した。PRG は FN の増加にもかかわらず低下せず，FN の増加が GN の雑種強勢に直結していた（第4表）。一方，GW を構成する EFP と GGR はともに増加方向への部分優性の傾向を示したが，GW では雑種強勢はみられず，正の完全優性または部分優性を示した。

これらの収量構成要素間の単相関関係をみると，GN は EFP と正の相関を，一方 GW は EFP と負の，GGR と正の有意な相関をそれぞれ示した。EFP と GGR は負の相関関係を示した。YIELD は GN，GW，GGR と有意な正の相関を示したが，EFP との相関関係は認められなかった（第5表）。

以上の結果から，F₁における子実収量の雑種強勢は，分化穎花数の著しい増加と，高い登

第4表 収量構成要素

F ₁	♀親 ♂親	分化 穎花数 FN no./m ²	登熟 粒数 GN no./m ²	登熟 歩合 PRG %	一粒 重 GW mg	有効登 熟期間 EFP d. d ¹⁾	粒乾物 生長速度 GGR mg/d. d ¹⁾	子実 収量 YIELD g/m ²
タカネワセ		3613	3058	85	257	463	0.555	923
桔合成81号		2775	2181	78	250	381	0.656	641
桔合成84号		3423	2958	86	178	442	0.403	618
中間親		3099	2569	82	214	411	0.521	630
長交 B411号		3968	3291	83	254	420	0.605	987
桔合成81号		2775	2181	78	250	381	0.656	641
Oh545		3402	1987	58	188	421	0.447	441
中間親		3089	2084	68	219	401	0.546	541
ムツミドリ		3113	2586	83	359	376	0.955	1092
桔合成95号		2875	2114	73	385	392	0.982	958
めじろとうきび24		2397	2142	89	297	364	0.816	750
中間親		2636	2128	81	341	378	0.902	854

1) degree days

第5表 収量構成要素間の単相関係数行列

収量構成要素	登熟粒数 GN	一粒重 GW	有効登熟期間 EFP	粒乾物生長速度 GGR	子実収量 YIELD
GN	1.000	-0.226	0.597***	-0.349	0.526**
GW		1.000	-0.550**	0.977***	0.670***
EFP			1.000	-0.709***	-0.062
GGR				1.000	0.594***
YIELD					1.000

,* それぞれ1%, 0.1%水準で有意

熟歩合の確保による登熟粒数の増加によって実現されていることが明らかになった。

(4) 収量構成要素と発育形態の関係

これまでみたように、F₁の子実収量(シンク)における雑種強勢の成立過程は、栄養器官である葉と稈(ソース)の発育形態学的変化に支えられている。生育相の変化とその意義についてはすでに考察した。ここでは生育ステージにより群別した単位群と収量構成要素の関係をソース・シンク関係としてとらえ、生育にともなう形態的变化の意義を検討する。

収量および収量構成要素と単位群別葉面積、稈体積との単相関係数、ならびに他の3単位群を固定した時の偏相関係数を第6表に示した。単相関係数から、第1, 第2単位群はGNと負の、GGRと正の相関関係を、第3, 第4単位群はGGRおよびYIELDと正の相関関係を持つものと考えられた。偏相関係数では、第3単位群とGNとの間に有意な正の偏相関が認められた。

第6表 単位群別葉面積および稈体積と収量構成要素の相関関係

収量構成要素	葉面積				稈体積			
	1群	2群	3群	4群	1群	2群	3群	4群
単相関係数								
GN	-0.623***	-0.510**	0.334	-0.001	-0.588**	-0.379*	0.222	0.401*
GGR	0.468**	0.946***	0.603***	0.452*	0.847***	0.893***	0.652***	0.388*
YIELD	-0.180	0.407*	0.827***	0.461*	0.219	0.456*	0.761***	0.737***
偏相関係数 ¹⁾								
GN	0.053	-0.578**	0.674***	-0.137	-0.108	-0.255	0.537**	0.255
GGR	-0.064	0.846***	0.371*	0.268	0.360	0.181	0.021	0.671***
YIELD	-0.139	0.141	0.637***	0.023	-0.019	-0.002	0.458*	0.690***

¹⁾ 偏相関係数は、他の3単位群の葉面積または稈体積を固定したときのものである

*, **, *** それぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意

これらの単位群の大きさと収量構成要素の相関関係は F_1 の多収性を発育形態学的に説明した。すなわち、 F_1 は登熟粒数と負の相関関係を持つ第1, 第2単位群を相対的に小さくし、その後の穎花分化期間と登熟期間に活動中心となる第3, 第4単位群の相対比率と絶対値を大きくすることで分化穎花数と登熟粒数を確保し、子実収量の雑種強勢を実現していると考えられた。

田中・藤田(1971)、田中・森定(1971)は登熟期間中の乾物生産はソースよりもシンクにより主に支配され、最近の多収性 F_1 品種は大きいシンク(一穂粒数)を持っていることを指摘している。また、同じ熟期の日本産と米国産 F_1 品種を比較すると、初期生育量の小さい米国産品種の方が高い子実収量を示すことが、経験的にも実験的(南・中村1982)にも報告されていることは、本研究の結果と関連して興味深い。

本研究の結果から、単位群構成(大きさ)を人為的に制御することで、より大きな多収性を実現する可能性が考えられる。しかし、耕種的方法による単位群構成数の変化はほとんどない(鳥越ら1981)ことから、育種的方法による制御が必要となる。したがって、今後異なる単位群構成を持つ親系統を用いて、多様な発育形態を持つ F_1 を育成し、収量との関係を検討するとともに、 F_1 における単位群構成の遺伝機構について明らかにする必要がある。

引用文献

- 南 峰夫・中村茂文 1982 C_3 , C_4 , CAM 植物個体群における光エネルギー利用に関する比較作
物学的解析—トウモロコシ— 昭和56年度委託事業報告書, 長野県中信農業試験場。
- Quinby, J. R. and G. H. Liang 1969 Leaf number and duration to floral initiation and flowering
of sorghum parents and hybrids. Can. J. Genet. Cytol. 11: 275-280.
- Shinha, S. K. and R. Khanna 1975 Physiological, biochemical, and genetic basis of heterosis.
Adv. Agron. 27: 123-174.
- 田中 明・藤田耕之輔 1971 トウモロコシの栄養生理学的研究(第7報) 乾物生産における
Source と Sink の相対的意義の解析 土肥誌42: 152-156.

- ・森定伸充 1971 ————— (第9報) 子実生産性の品種間差異 土肥誌42: 304-308.
- Tollenaar, M., T. B. Daynard and R. B. Hunter 1979 Effect of temperature on rates of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Sci.* 19: 363-366.
- Torigoe, Y. and H. Kurihara 1981 Developmental morphology and yield determining process of maize. *JARQ* 15: 85-91.
- 鳥越洋一・渡辺寛明・栗原 浩 1981 トウモロコシの収量成立に関する基礎的研究 (第4報) 発育形態にみられる規則性とその品種間差異 日作紀50 (別2): 55-56.