

トウモロコシの耐倒伏性育種 に関する基礎的研究

南 峰 夫

信州大学農学部生物資源開発学講座

Fundamental Studies on the Breeding of Lodging Resistance in Maize (*Zea mays* L.)

Mineo MINAMI

目 次

第1章 緒 論	2
第2章 倒伏が収量に及ぼす影響	4
第1節 緒 言	4
第2節 倒伏年次と非倒伏年次における収量および収量構成要素の比較	4
第3節 生育時期別の人為倒伏処理が収量および品質に及ぼす影響	8
第4節 摘 要	22
第3章 耐倒伏性の系統間差異とその要因	23
第1節 緒 言	23
第2節 倒伏発生率の系統間差異	23
第3節 折損発生位置の稈および節間内分布	31
第4節 倒伏と重心高の関係	34
第5節 摘 要	39
第4章 倒伏関連形質の測定方法	40
第1節 緒 言	40
第2節 稈貫入抵抗力と折損抵抗力の関係および測定位置	40
第3節 倒伏関連形質の生育ステージによる変化	46
第4節 倒伏関連形質の栽培条件による変化	55
第5節 根の引抜き抵抗力の場所および年次間変動	64
第6節 摘 要	66
第5章 倒伏関連形質の組織・形態学的解析	67
第1節 緒 言	67
第2節 一次根の形態学的解析	68
第3節 支柱根の形成と系統間変異	78
第4節 稈の組織学的観察	85

第5節 摘要	87
第6章 倒伏関連形質の遺伝分析	88
第1節 緒言	88
第2節 ダイアレル分析	88
第3節 摘要	96
第7章 総合考察	97
第1節 耐倒伏性の機構と検定方法	97
第2節 耐倒伏性品種育成のモデル	99
第8章 総括	101
引用文献	105
Summary	114

第 1 章 緒 論

トウモロコシ (*Zea mays* L.) は新大陸起源の作物で、旧大陸における栽培の歴史は新しいにもかかわらず、世界各地で広く栽培され、統計に見られるだけでも90か国で子実生産が行われ (Feed Trade 1981)、イネ、コムギと並ぶ三大穀物の一つとして世界の最も重要な食糧源となっている。これは、トウモロコシの植物学的特性による幅広い環境適応性によるところが大きいが、一代雑種利用による高い生産性を実現した育種の成果でもある。

現在、世界最大の栽培面積 (約2,900万ha) と世界の平均収量 (3 t/ha) の2倍の単位面積収量 (6 t/ha) を誇り、世界の収穫量の40%以上を生産している米国のトウモロコシ栽培の歴史は、F₁品種発展の歴史でもあり、植物育種の偉大な成果である (Baker 1975)。Prior and Russell (1975) によれば、コーンベルト地帯における過去15年間の収量増加は70%以上に達している。

Russell (1974) と Duvick (1977) は、F₁品種が実用化された1930年代から1970年代までのF₁品種の能力を比較調査し、この期間一貫して収量が増加していること、最近の品種は根と稈強度の改良による耐倒伏性強化の結果、高い栽植密度で高い能力を発揮すること、さらに、この期間中の子実収量の増加の約60%は育種の成果であることを指摘している。これらの指摘が示唆するように、F₁品種の収量の向上には親系統の組み合わせ能力の遺伝的改良と並んで、化学肥料、農薬の発達に支えられた多肥密植栽培法の導入による耕種法の改良が重要な役割を果たしているが、多肥密植栽培法の導入を可能にしたのは耐倒伏性の改善である (Prior and Russell 1975, Troyer and Rosenbrook 1983, Meghji et al. 1984)。

このように米国では耐倒伏性の改良は収量の向上に大きく貢献してきたが、それでもなお多収を求めて続く栽植密度と施肥量の増加はその成果を凌ぐ状況にあり、その結果現在でも倒伏によって毎年5~25%の収量損失があると推定される (Zuber and Kang 1978)。倒伏は収量の低下や品質の劣化をもたらすだけでなく、機械収穫における収穫ロスと収穫作業能率を著しく低下させるものであり、さらに上記の状況からも、耐倒伏性の強化は依然としてトウモロコシ育種上の重要課題となっている (Singh et al. 1969, Davis and Crane 1976, Berzonsky

and Hawk 1986, Albrecht and Dudley 1987)。

一方、わが国においては、イネ、ムギ類の倒伏についてはすぐれた研究（松尾1952、瀬古1962、小田ら1966）がなされているが、トウモロコシの倒伏についてはまだ体系的な研究が行なわれていない。これは、1960年代以降青刈サイレージ用栽培が主体となり、それに伴い茎葉繁茂型の品種育成が目標となったこと、また機械収穫が必ずしも前提とされなかったことによるもので、耐倒伏性の強化も十分行われたとは言い難く、耐倒伏性に関する育種学的研究、実際の系統育成ともに米国に比べると大きく遅れている。

このような状況の中で、1970年代中頃から、酪農振興政策とともに、サイレージ用トウモロコシの栽培面積が急増し、1988年には約13万haに達し（第65次農林水産省統計表）、さらに増加を続けている。これはトウモロコシが多収で栄養価が高く、自給粗飼料として優れていることに加え、除草剤と機械の開発による機械化一貫栽培体系が確立され、サイレージ調製利用技術が発展し普及したことによるものである（望月1982）。しかし、これを品種の面から見ると、栽培面積の増加を支えているのは耐倒伏性が強く、機械化栽培に適した米国産F₁種子であって、米国産F₁種子は国内におけるF₁種子需用の90%以上を占めているばかりでなく、今後もそのシェアを伸ばすことが予想される状況にあり、国内F₁採種組織の存立をすら危うくしている（南1981）。この情勢が物語るように、耐倒伏性の強化は、現在わが国のトウモロコシ育種における最も重要な課題となっている（望月1982）。

本研究は以上の観点から、耐倒伏性に優れた親系統および一代雑種品種育成の基礎資料を得ることを目的として、倒伏に関連する形質についてその検定方法ならびに遺伝様式を検討し、育種の方法を論考したものである。

本研究ではまず、倒伏が収量に及ぼす影響とその機構を、作況試験における倒伏発生年と非倒伏年の比較および生育時期別の人為倒伏処理により検討した。つぎに、日本産、米国産を含む多数の品種系統について、倒伏発生率を調査し、耐倒伏性の品種系統間差の存在を確認するとともに、植物体の外部形態と倒伏の発生様相から、倒伏関連形質を明らかにした。また、明らかになった倒伏関連形質について、実際の育種現場で使用する立場から測定部位、測定時期、栽培環境条件など具体的な測定方法を検討した。さらに、倒伏関連形質を構成する稈と一次根の組織・形態学的観察を行い、稈と根張り強度の品種系統間差の機構を考察した。最後に、これら倒伏関連形質についてダイアレル分析法による遺伝分析を行い、耐倒伏性育種の方法について論議した。

なお、トウモロコシの倒伏には後述するように、ころび型、折損型、なびき型の3つの型がある（谷・鈴木1967）が、本論文においては、倒伏と言う場合はすべての型を含めることとし、個々の型を区別する必要がある場合にはそれぞれころび型倒伏、折損、なびき型倒伏と呼ぶことにする。

本研究は、1978年から1983年までは長野県中信農業試験場トウモロコシ育種指定試験地において、また1984年から1986年までは信州大学農学部において実施した。

本研究を遂行するにあたり、終始懇篤な御指導と御鞭撻を賜った信州大学教授氏原暉男博士、同教授俣野敏子博士に心から感謝の意を表す。また本論文の取りまとめにあたり、懇切な御校閲と御教示を賜った京都大学教授山縣弘忠博士に深く感謝する。

長野県中信農業試験場前畑作育種部長中村茂文氏、長野県畜産試験場前草地飼料部長滝沢康

孝氏にはF₁育種の実際についての御指導と貴重な実験材料を頂き、長野県農業総合試験場元場長御子柴公人氏、同元場長関口昭良博士には多大の便宜と御支援を頂いた。ここに厚く謝意を表す。また研究の実施に御協力頂いた長野県中信農業試験場畑作育種部の各位、ならびに信州大学農学部作物・育種学研究室の専攻生諸氏に感謝する。

なお、本研究の一部は昭和58～60年度文部省科学研究費〔試験研究（1）58860003〕及び昭和60年度〔奨励研究（A）60760006〕によるものである。ここに記して謝辞としたい。

第 2 章 倒伏が収量に及ぼす影響

第1節 緒 言

作物の倒伏は収量や品質を低下させることが経験的に知られており、イネ科作物においてはこれらを防止するという観点から多くの研究がなされている（Day 1957, Weibel and Pendelton 1964, Kobayashi and Hitaka 1968a, b, 松崎1976）。しかし、トウモロコシにおいては、長大作物でとくに収穫に多大の労力を要し、倒伏による収穫ロスと収穫能率の低下が著しいことから、耐倒伏性品種育成の立場に立つ研究であっても植物体の形態と物理的強度に関するものが多く（Zuber and Grogan 1961, Loesch et al. 1963, Thompson 1970, Nass and Zuber 1971, Acosta and Crane 1972, Harville et al. 1978）、収量と品質に関するものは数例（Fitzgerald et al. 1968, Zuber and Kang 1978）しかない。

本章はこのような現状に鑑み、倒伏が収量に及ぼす影響を明らかにしたものであって、まず自然状態での倒伏がトウモロコシの収量に及ぼす影響を検討し（第2節）、ついで生育時期別の人為ころび型倒伏および折損処理が、乾物生産と子実収量および栄養成分に及ぼす影響を解析した（第3節）。

第2節 倒伏年次と非倒伏年次における収量および収量構成要素の比較

倒伏が収量に及ぼす影響についてのこれまでの報告は、ほとんどが多肥密植栽培あるいは物理的人為的倒伏処理を行い、その効果は無処理区との比較によって解析したものである（Lau-de and Pauli 1956, Day 1957, Weibel and Pendelton 1964）。これは、同一品種を用いて、同一の栽培条件下で、倒伏と非倒伏状態を自然発生させ、収量を比較することが困難なためである。

そこで本節では、長野県中信農業試験場（前長野県農業試験場桔梗ヶ原分場）において1956年から続けられ、著者もその一部を担当した作況試験のデータを用いて、倒伏年と非倒伏年と比較することにより、自然状態での倒伏が収量に及ぼす影響を明らかにしようとした。この貴重なデータを蓄積されてこられた同場トウモロコシ育種指定試験地の先輩諸氏に深く敬意を表す。

1. 材料および方法

供試材料は第2-1表に示した極早生から極晩生までを含む10品種（6, 9は普通品種、そ

の他は一代雑種品種)である。これらの品種については、1956年から毎年同一の方法で栽培、調査が行われた。すなわち、毎年5月15日(±1日)に、栽植密度37,000本/ha(90×30cm)で播種された。施肥量はN:120(半量を雌穂分化期に追肥)、P₂O₅:110、K₂O:100、苦土石灰:600、堆肥:11,000kg/haである。試験区は1区25㎡、3反復で、生草収量は糊熟期に収穫した1区20個体の茎葉と雌穂の生重量の測定によって求められ、子実収量および収量構成要素は成熟期に収穫した1区37個体について調査された。なお、調査はすべて農林水産省トウモロコシ調査基準(農林水産技術会議事務局1976)に準じて行なわれた。子実収量は水分含量15%換算である。

以上の方法による1956年から1977年までの22年間の試験結果を用い、各品種の平均倒伏程度を算出した。平均倒伏程度を基準として、それより高い年を倒伏年(lodging year)、低い年を非倒伏年(standing year)として区分し、それぞれの平均収量と収量構成要素を比較した。

2. 結果および考察

(1) 平均倒伏程度

倒伏の発生およびその程度は気象要因の影響を受けるため、年次間変動が大きかったが、晩生長稈品種ほど倒伏発生年数の頻度が高く、ほぼ毎年倒伏が発生しており、倒伏程度も大きい傾向が認められた。一方、早生短稈品種においても倒伏程度は小さいものの、ほぼ一年おきに倒伏が発生していた(第2-1表)。

なお、倒伏の発生時期は一部の例外を除いて絹糸抽出期以降であり、また倒伏の型は著しい折損型倒伏の発生した2か年を除いてころび型倒伏であった。

各品種について倒伏年と非倒伏年に区分けしたところ、非倒伏年が若干多いものの、ほぼ同

Table 2-1. Varieties used in this study and their several characteristics averaged over 22 years (1956 to 1977).

No.	Varieties	Maturity	Silking date	Stalk length (cm)	Lodging	
					Degree(±sd) ¹⁾	Frequency(%) ²⁾
1	Koh No. 8	very early	July 29	228	1.2±1.3	57.1
2	Koh No. 7	early	Aug. 1	205	1.0±1.5	35.3
3	Koh No. 2	early	Aug. 3	238	2.0±1.3	75.0
4	Koh No. 3	early	Aug. 3	236	1.4±1.4	54.5
5	Chokoh No. 202	medium	Aug. 5	250	2.2±1.7	72.7
6	Nagano No. 1	medium	Aug. 5	268	3.1±1.7	90.9
7	Chokoh No. 161	late	Aug. 9	277	3.1±1.6	86.4
8	Koh No. 1	very late	Aug. 11	289	3.0±1.6	90.9
9	Nagano No. 25	very late	Aug. 11	278	3.0±1.6	86.4
10	Koh No. 9	very late	Aug. 12	295	2.8±1.9	75.0

1) 0~5 indicate the degree of lodging. 0:0, 1:<10, 2:<20, 3:<40, 4:<60, 5:>60% of plants were lodged.

2) Frequency(%) of years in which there were lodged more than 1.0 degree of lodging.

数ずつに分かれた。したがって、いずれの品種についても倒伏年、非倒伏年それぞれ約10年分のデータを用いることができ、倒伏年と非倒伏年間で収量を比較することが可能であった。

この区分によると早生短稈品種では、非倒伏年の平均倒伏程度は交2号を除いて0.5以下、倒伏年は3前後となり、両年間の比較が可能となった。

一方、晩生長稈品種では非倒伏年の平均倒伏程度は1.5~2.1で非倒伏年とは言い難かった。しかし、倒伏年の平均倒伏程度も4.5~5.0と大きく、倒伏年と非倒伏年間の倒伏程度の差は早生短稈品種の場合と同様であったので、晩生長稈品種においても、この方法により倒伏の影響を検討できるものと考えられた(第2-1図)。そこで晩生品種についても以下便宜的に倒伏年と非倒伏年と呼ぶ。

(2) 子実収量への影響

倒伏年と非倒伏年の子実収量と収量構成要素を第2-2表に示した。交3号を除くすべての品種において倒伏年の子実収量が低く、倒伏が子実収量の低下を導くことが認められた。

倒伏による子実収量の低下は多くの作物で報告されているが(Pendelton 1954, Laude and Pauli 1956, Day 1957, Weibel and Pendelton 1964, 大後1971, 松崎ら1974a, b), その原因として、水稻においては受光態勢の悪化による光合成機能の低下(Kobayashi and Hitaka 1968b, 松崎1976), 同化産物の転流の阻害(Hitaka and Kobayashi 1964, Kobayashi and Hitaka 1968a)が認められている。トウモロコシにおいても受光態勢が子実収量に大きく影響することが報告されており(Pendelton et al. 1968, Duncan 1971, Arihara et al. 1979), 特に子実中の炭水化物の大部分は絹糸抽出期以降の同化産物である(田中・石塚1969) ことが

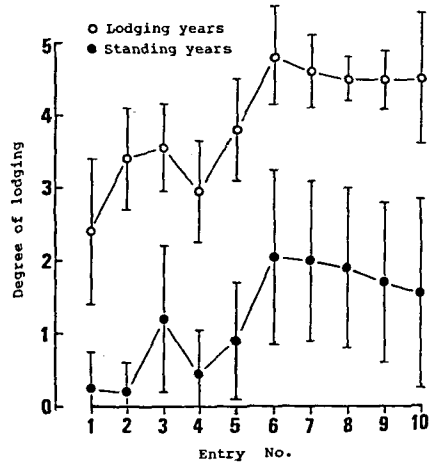


Fig. 2-1.

Mean degree of lodging in lodging years and standing years.

For entry numbers, refer to Table 2-1.

Table 2-2. Grain yield and yield components in lodging years(L) and standing years(S).

No.	Varieties	Yield(kg/ha)		Sterile plants(%)		Grains/ear		100 grain wt. (g)	
		S	L	S	L	S	L	S	L
2	Koh No. 7	7080	6960(98) ¹⁾	0.8	0.4(50)	648	641(99)	29.3	29.1(99)
3	Koh No. 2	6750	6390(95)	1.4	1.2(86)	453	428(95)	38.6	38.4(99)
4	Koh No. 3	7110	7160(101)	1.1	0.1(9)	588	603(103)	31.4	31.1(99)
5	Chokoh No. 202	6550	5990(91)	3.4	5.3(156)	522	491(94)	34.1	34.2(100)
6	Nagano No. 1	6040	5530(92)	8.3	6.8(82)	475	455(96)	36.3	34.8(96)
7	Chokoh No. 161	6620	6110(92)	4.8	4.8(100)	524	488(93)	33.2	33.2(100)
8	Koh No. 1	6640	5840(88)	5.1	6.9(135)	483	446(92)	37.3	36.2(97)

¹⁾ Figure in parenthesis is the percentage of L to S.

ら、登熟期間中の倒伏による受光態勢の乱れが収量低下の原因と考えられる。

子実収量は単位面積内の雌穂数×一穂粒数×一粒重により決定されるのでこれら収量構成要素を比較した(第2-2表)。

まず雌穂数を減少させる不稔個体株率についてみると、倒伏による影響は明らかでなかった。不稔個体株には無雌穂個体(earless plant)と不稔雌穂個体(barren-ear plant)が含まれるが、無雌穂個体の発現は雌穂形成期の諸条件により決定されるので、不稔雌穂の発現のみが倒伏の影響を受ける。しかし、不稔粒の増加による着粒不良雌穂個体は出現しても、完全な不稔雌穂は少ないので、不稔個体株率に明らかな傾向がみられなかったものと推測される。

次に一穂粒数と百粒重をみたところ、百粒重では長野1号と交1号で低下が認められただけであったが、一穂粒数は子実収量の減少したすべての品種で減少し、子実収量と一穂粒数の減少率間には有意な正の相関が認められた(第2-2図A)。したがって本実験で用いた一穂性の品種では、倒伏による子実収量の低下は一穂粒数の減少によると考えられる。

工藤・西川(1968)はトウモロコシで、絹糸抽出期以後(授精完了後)の相互遮蔽による光合成機能の低下は授精子房の発達を停止させて不稔粒にし、一穂粒数を減少させるが百粒重は低下させないことを、また岩田(1973)は登熟期間中の時期別の遮光処理は、登熟後期処理を除いて一穂粒数を減少させるが、百粒重には影響しないことを報告している。倒伏は主に絹糸抽出期以後に発生するが、一穂穎花数はそれ以前に決定されている。したがって、倒伏による一穂粒数の減少は受光態勢の悪化による同化産物の不足が、授精粒の発育停止による不稔粒あるいは屑粒を増加させた結果と考えられる。また、この粒の発育停止は授精後早い時期に生じ、同化産物は残りの登熟粒に集中して蓄積されるので百粒重は低下しない(岩田1973)と考えられる。

倒伏による減収と品種との関係を見ると、絹糸抽出期の遅い晩生品種ほど減収率が大きかった(第2-2図B)。これは、晩生品種ほど倒伏程度が大きく、また長稈で受光態勢の悪化が著しいこと、および登熟期間中の倒伏による子実の減収は登熟ステージが進むほど小さくなる(Laude and Pauli 1956, Day 1957, Weibel and Pendelton 1964, 大後1971)ので、同程度

の倒伏でも晩生品種ほど登熟ステージが進んでいないことによるのであろう。

(3) 生草収量への影響

糊熟期における生草収量を倒伏年と非倒伏年の間で比べたところ、全生体重では、倒伏による減少が長野1号、長交161号で、また長野25号においてもわずかに認められたが、交

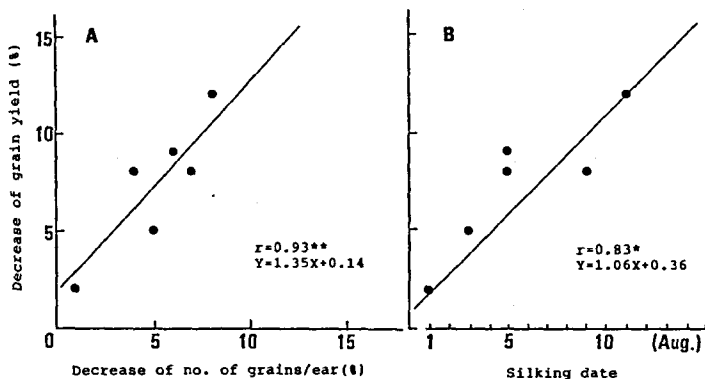


Fig. 2-2. Relationship between decrease of grain yield caused by lodging and decrease of no. of grains/ear(A) and silking date(B).

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

Table 2-3. Fresh forage yield (1,000kg/ha) in lodging years(L) and standing years(S).

No.	Varieties	Total weight		Foliage wt.		Ear weight		% of ear wt.	
		S	L	S	L	S	L	S	L
1	Koh No. 8	42.2	41.8(99) ¹⁾	30.6	30.7(100)	11.6	11.1(96)	27.6	26.7(97)
4	Koh No. 3	46.9	48.8(104)	36.3	38.0(105)	10.6	10.7(101)	22.8	22.0(96)
6	Nagano No. 1	52.9	48.4(91)	41.3	38.1(92)	11.5	10.3(89)	21.7	21.9(101)
7	Chokoh No.161	54.8	52.2(95)	44.0	42.3(96)	10.8	9.9(92)	19.9	19.2(96)
8	Koh No. 1	57.7	57.5(100)	46.8	47.3(101)	10.9	10.2(94)	19.2	17.6(92)
9	Nagano No.25	53.1	51.8(98)	43.6	42.7(98)	9.5	9.1(96)	17.8	17.9(101)
10	Koh No. 9	65.8	65.7(100)	54.2	54.1(100)	11.5	11.6(101)	17.5	17.7(101)

¹⁾ Figure in parenthesis is the percentage of L to S.

3号では逆に増加がみられ、その他の品種では差が認められなかった(第2-3表)。

そこで全生体重を生茎葉重と生雌穂重に分けたところ、生茎葉重も全生体重と全く同様で、倒伏の影響は明らかでなかった。生茎葉重で倒伏の影響が明らかでなかったことについては次のように考えられる。すなわち、生茎葉収量についても、子実収量と同様に受光態勢の悪化による物質生産の減少から、減収が予想されるが、本実験では乾物重と比較していないこと、また茎葉の過繁茂により倒伏する場合がしばしばあること、さらにトウモロコシにおいては、倒伏によりsinkとしての雌穂の発達が制限されると稈がsinkの役割を果たして、稈重が増加する可能性があること(Williams et al. 1968, Daynard et al. 1969, Campbell and Hume 1970, 田中・藤田1971, 岩田1973)などが原因であろう。一方、生雌穂重では交3号、交9号以外で、また生雌穂重率では交1号、長野25号、交9号を除いて、倒伏による低下がみられた。これは前述した子実収量の結果からも妥当な成績であると考えられる。

以上の結果から、倒伏は糊熟期の生草収量のうち全生体重、生茎葉重に対しては明らかな影響を及ぼさないが、生雌穂重および生雌穂重率を低下させ、サイレージ用原料としての栄養価を減少させると考えられる(浦野1963, 飯田1980, Gordon et al. 1968)。

第3節 生育時期別の人為倒伏処理が収量および品質に及ぼす影響

前節において過去22年間の作況試験のデータによる検討から、倒伏がトウモロコシの子実収量およびサイレージ用原料としての栄養価値の減少をもたらすことを認めたが、気象要因や倒伏発生時期、程度が異なる年次間変動を含むデータからは、それ以上の考察はできなかった。しかし、耐倒伏性品種の育成をはかるには、倒伏による減収機構を明らかにしておくことが重要である。

そこで本節では生育時期別に人為的ころび型倒伏と折損処理を行い、これらの処理が乾物生産と子実収量ならびに飼料としての栄養成分に及ぼす影響とその機構について解析する。

1. 材料および方法

供試品種としてF₁品種P3382(Pioneer Hibred Co. USA)を用いた。1985年5月15日に信州大学農学部附属農場において、栽植密度 55,600本/ha(90×20cm)で播種し、慣行栽培を行っ

Table 2-4. Root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatments in this experiment.

Treatments	Method	Growth stage	(date)
Cont.	No treatment(Control)		
RL1	Plants were leveled to the ground more than 60 degrees from perpendicular.	15 days before mid silking	(22 July)
RL2		Mid silking	(6 Aug.)
RL3		15 days after mid silking	(21 Aug.)
RL4		30 days after mid silking	(6 Sept.)
SB1	Stalks were broken at the third internode below the uppermost ear born node.	15 days before mid silking	(22 July)
SB2		Mid silking	(6 Aug.)
SB3		15 days after mid silking	(21 Aug.)
SB4		30 days after mid silking	(6 Sept.)

た。試験区は1区5m×6うねで、ころび型倒伏処理区と対照区は2反復、折損処理区は1反復とした。施肥量はN, P₂O₅, K₂O, それぞれ120, 120, 90kg/haで、Nは半量を雌穂分化期に追肥した。

処理は稈を折らずに株元から60°以上傾ける“ころび型倒伏(Root Lodging 以下RL)”と、着雌穂節の下方第3節間中央部において挫折させる“折損(Stalk Breakage 以下SB)”処理を、絹糸抽出期15日前から絹糸抽出期30日後まで15日おきに4回行った(第2-4表)。着雌穂節下方第3節間は自然状態で折損発生頻度の高い位置である(第3-10図)。処理は全て南北うねに対して、北から西へ60°の方向へ均一に行った。なお、絹糸抽出期15日前の折損処理は雌穂が現れていないので、適当と思われる高さで処理した。

処理後、各植物体は種々の程度に姿勢を回復したので、姿勢が安定した後に、各区20個体について回復姿勢を調査するとともに、最終処理終了後の9月19~21日に群落内の層別葉面積と照度分布を測定した。測定は地表から30cmの高さごとに行い、照度は株間の中央と、うね間の株から両側30cmの地点について各20点ずつを測定し、同時に測定した群落上の照度に対する相対照度として表した。

各処理時期に対照区と前回処理区から、また成熟期には全区から、それぞれ5個体を採取し、雌穂と茎葉の乾物重ならびに葉面積を測定した。雌穂の乾燥は90℃で72時間、茎葉の乾燥は90℃で48時間行った。

成熟期にころび型倒伏処理区(RL)と対照区については各区20個体、折損処理区(SB)については各区10個体の雌穂を収穫し、子実収量と収量構成要素、ならびに雌穂と子実の形態形質を、トウモロコシ調査基準により調査した。

なお、絹糸抽出期15日前処理区(RL1, SB1)については、穎花の発達に及ぼす影響を見るために、絹糸抽出期に各区5個体の第1, 2雌穂について穎花列数と一列当り穎花数を実体顕微鏡を用いて計数した。

成熟期に乾物重調査を行った雌穂および茎葉を各処理区ごとに均一に混合、粉碎して栄養成分を分析した。分析は長野県畜産試験場で農林水産省の公定法(農林水産技術会議事務局1976)に準じて行ない、粗蛋白質(CP), 粗脂肪(EE), 粗繊維(CF), 粗灰分(CA), 可溶性無窒素物(NFE)の含有率を3反復測定した。

なお、対照区では生育期間中自然のころび型倒伏も折損も全く発生せず、処理区との比較が可能であった。

2. 結果および考察

(1) 処理後の回復姿勢と受光態勢

1) 回復姿勢

トウモロコシの植物体はRLおよびSB処理後、稈の屈曲によって植物体上部が再び直立姿勢をとった。しかし、姿勢の回復に要する時間と回復程度は処理時期ならびにRLとSB処理間で明らかに異なった(第2-3図)。

RL1では、処理約3日後に地際部が小さくわん曲するだけで全個体が直立したが、処理時期が遅くなるにつれて回復に要する日数と稈のわん曲の大きさが増加し、RL4では稈最上部がわずかに起き上がるのみでほとんど回復しなかった。SB処理の場合も同様に処理時期が遅くなるほど回復が悪くなった。ただし、SB1区では、回復した個体の姿勢は後期処理区より良好であったが処理時期が節間伸長初期に当たったために、回復せずに枯死した個体が16.4%、折損上部が枯死して下部から分けつが発生した個体が22.4%あった。しかし、節間伸長終了後の処理区(SB2~SB4)ではSB処理による枯死はほとんどなかった。

一方、RL処理とSB処理を同じ処理時期で比較すると、SB処理の方が回復に時間がかかり、回復程度も劣っていた。

Laude and Pauli (1956) は冬小麦で生育時期別の折損処理を行い、節間伸長初期の倒伏は完全に直立姿勢を回復するが、出穂後、回復力は減少し、出穂揃1週間以後は回復しないことを観察し、本実験と同様に出穂後の生育ステージが進むほど姿勢の回復が悪くなることを報告している。

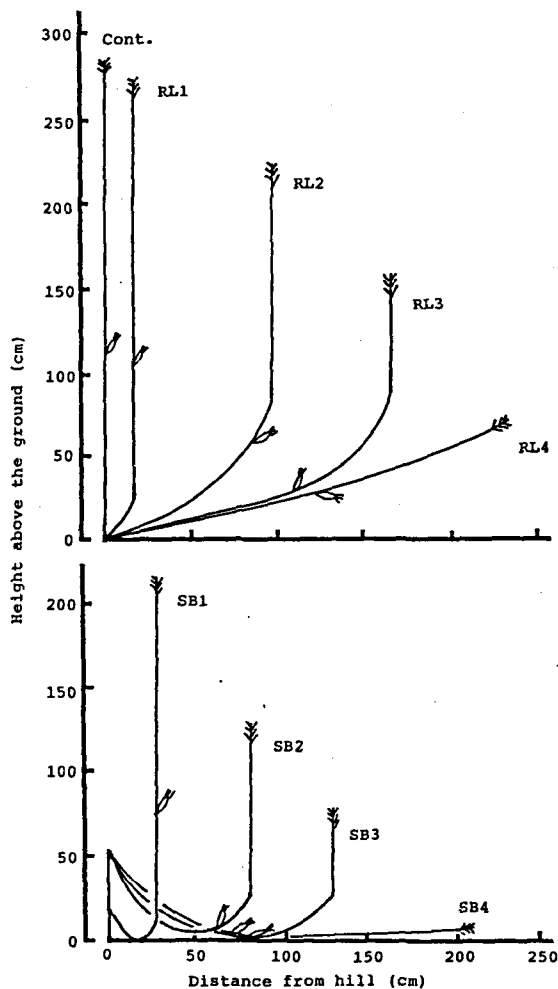


Fig. 2-3.

Plant posture after root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment at four growth stages.

For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

このように倒伏した稈が伸長、屈曲して起き上がる現象は背地性として知られているが、回復程度および速度の差は処理時期による植物体の栄養生長速度の差によるものであろう。すなわち第1回処理時期は急激な節間伸長の時期であり、稈が柔らかくすみやかに起き上がるのに対して、絹糸抽出期後の第2回処理以後は稈の伸長はほぼ停止し、稈も固くなることから回復の速度と程度が悪くなると考えられる。

2) 群落構造と相対照度の変化

以上のような回復姿勢の相違は光合成器官である葉の群落内での空間的配置の差異をもたらし、受光態勢を変化させると考えられたので、姿勢回復後の群落構造と照度分布の変化を調査した。

まず、SB処理およびRL処理が群落を構成する葉面積に与える影響を処理15日後の葉面積でみたところ、SB処理では全区で対照区より葉面積が小さく、SB2区の減少が最大であった。一方、RL処理ではRL2区だけで明らかな減少がみられたが、その減少程度はSB2区より小さかった(第2-4図)。

トウモロコシの葉面積は第2-4図に見られるように絹糸抽出期後に最大となり、その後減少するが、この減少は下位葉の枯死に起因する。したがって、SB3、SB4区で対照区より大きな減少が認められたのは折損処理により地表面と接した葉が枯死したためとみることができる。一方、第1、2回処理では、姿勢の回復が速いRL1区を除いて、葉面積の増加が抑制され、RL2区では対照区が増加しているのに対して増加がみられなかった。またSB2区ではSB1に比べて姿勢回復がかなり劣っていたために、葉面積の増加が抑制された上に枯死葉が増加し、葉面積が減少した。

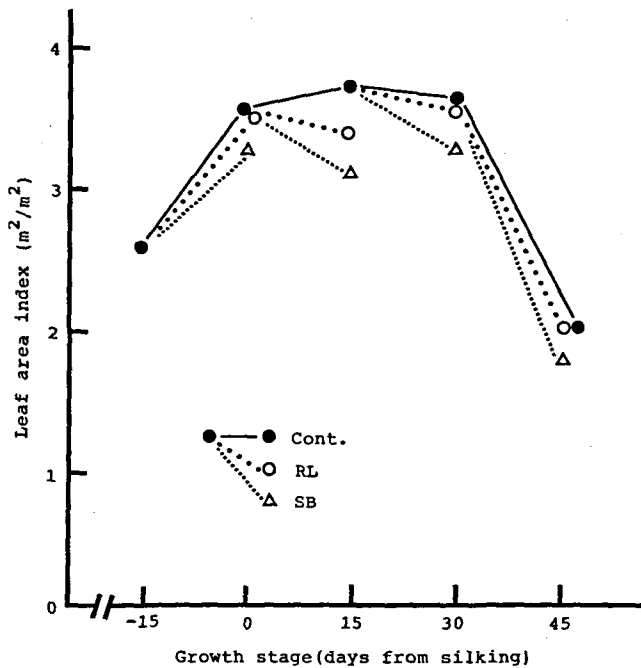


Fig. 2-4.

Effect of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on leaf area index at four growth stages.

第2-5図には葉面積密度と相対照度の垂直分布を示した。直立している対照区では葉面積密度は着雌穂高付近を頂として両側になだらかな山型を描き、上側がやや多いが、これと同じ分布型を示したのはRL1区だけであった。その他の処理区では下層ほど葉面積密度が大きい分布となり、特にSB3、SB4ではほとんどの葉が地表から60cmの範囲内に分布し、トウモロコシ群落の特徴である葉群の立体的配置が失われ、狭い空間内に葉が集中していた。

相対照度の群落内分布のパターンもこの葉群配置の変化に応じて変化した。対照区とRL1区は最高測定点から地上部90cmまで

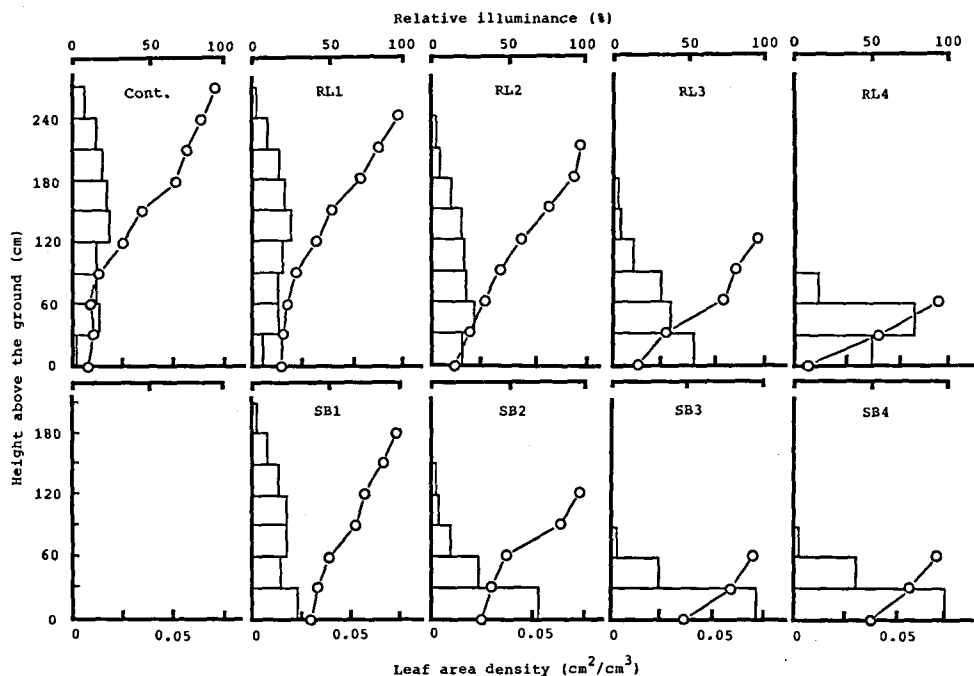


Fig. 2 - 5.

Vertical distribution of leaf area density and relative illuminance after root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment at four growth stages. For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

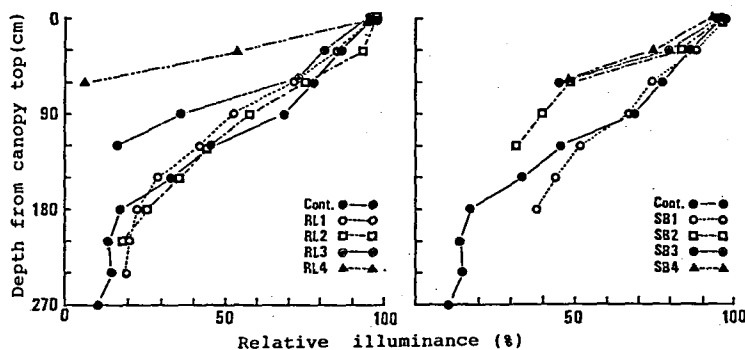


Fig. 2 - 6.

Change of relative illuminance along the depth from canopy top in the canopy after root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment at four growth stages. For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

なめらかな照度の減少を示し、それ以下ではほぼ一定の値となるのに対し、その他の処理区では草冠上から地表面までほぼ直線的に減少がみられた。草高が比較的高いRL2とSB1は相対照度の減少はゆるやかであったが、RL3, RL4, SB2, SB3, SB4区では急激な減少を示した(第2-5図)。

そこで、照度の群落内への進入にともなう減少を最高測定点を揃えて比較したところ、RL3, RL4, ならびにSB2, SB3, SB4区は草冠から同一距離の群落内相対照度が明らかに減少していた(第2-6図)。

一方、相対照度の群落内分布に大きな変化の認められなかったRL1, RL2, SB1区においても、対照区と比べて照度の低下は上層部で大きく、下層部で小さい傾向がみられたので、受光態勢を比較するために累積葉面積指数と相対照度の対数との関係を検討した。その結果、これら3

処理区においても対照区と同様に有意な直線回帰が認められ、吸光係数 (K, Monsi und Saeki 1953) が得られた (第2-7図)。得られた吸光係数は3処理区とも対照区より小さく、これらの処理区では群落内への光の透過に関しては悪化したとは考えられなかった。しかし、地表面での平均相対照度は対照区よりも大きく、特にSB1区では著しかった (第2-5図)。このことは、これらの処理区では葉群に捕捉されずに地表面に投射される光が多く、群落としての受光効率が低下していることを示している。このような受光効率の低下はRL4を除くすべての処理区において認められた。

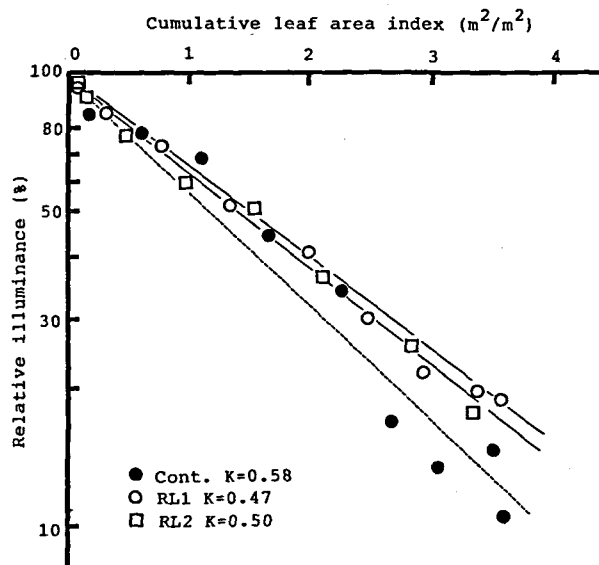


Fig. 2-7.

Relationship between cumulative leaf area index and relative illuminance in the canopy after root lodging (RL) treatment. K=extinction coefficient.

回復姿勢が良好で葉群の立体的配置が保たれたRL1, RL2区で対照区と同様に地表面での相対照度が均一であったこと (第2-8図) から、この2処理区における受光効率低下の原因は葉面積の減少 (第2-4図) によると考えられた。

しかし、その他の処理区では地表面の相対照度が不均一で、相対照度100%の日向部分が多く認められ、その結果として平均相対照度が大きくなっていった。したがって、これらの処理区での受光効率の低下は、不良な回復姿勢に起因する草高の低下と葉群の不均一な分布によると考えられる。SB4区では葉群が疎となった株間では高照度が認められたが、密集したうね間では低照度で、植物体は強度の相互遮蔽下におかれていた (第2-8図)。

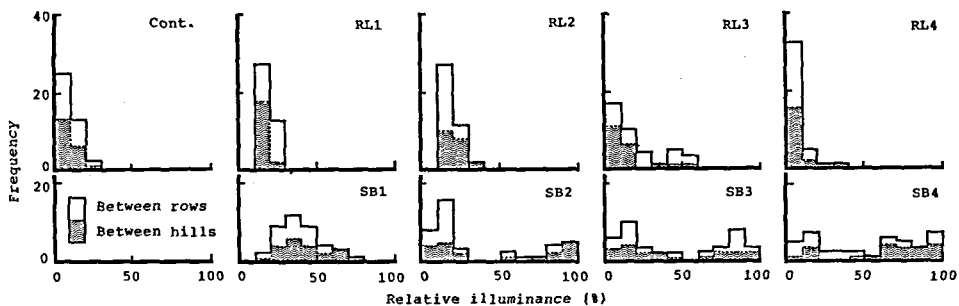


Fig. 2-8.

Frequency distribution of relative illuminance at the ground in the canopy after root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment at four growth stages. Relative illuminance was measured at 20 locations between hills and 20 locations between rows, respectively. For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

RL4区では、わん曲して回復せずに傾斜した植物体が均一に地表0~60cm層を覆ったため(第2-5図)、低い相対照度の分布は均一であったが、光の透過効率が著しく低下し、群落下層の葉群は低照度下にあった(第2-8図)。

以上のように、RL、SB処理は受光態勢に回復姿勢に応じた変化をもたらし、回復の良好なRL1、RL2区では光の透過効率は悪化しなかったが、葉面積の減少による光捕捉効率の低下が、また回復の悪い処理区では草高の著しい低下と葉群の不均一な分布による光捕捉効率の低下ならびに葉群密集部における透過効率の低下が生じた。

Warren Wilson (1960) によれば、群落光合成を最大にする理想的な群落は、入射光が葉群によりすべて捕捉され、しかもすべての葉が均一に光を受けるといった構造を持つ群落である。しかし、ころび型倒伏、折損は群落構造をこれと逆の方向へ変化させており、このことが以下に述べる乾物生産と子実収量の低下をもたらしているものと考えられる。

(2) 乾物生産と子実収量に及ぼす影響

1) 乾物生産速度

対照区の乾物重増加の推移は一般的に認められているパターン(Hanway 1962, 田中・石塚1969, 岩田1973)を示し、黄熟期から成熟期にあたる最終調査で最大となった。処理時期による処理の影響の相違を検討するために、処理区ごとに処理から15日間の乾物重の変化を調査した(第2-9図)。

まず全乾物重については、RL1、RL2、SB1処理では対照区との間に差が観察されなかったが、SB2およびRL、SBの第3、4回処理区では有意な差がみられた。とくに第4回処理区では対照区が増加するのに対して停滞または減少し、処理の影響は処理時期が遅いほど、またRL処理区よりSB処理区の方

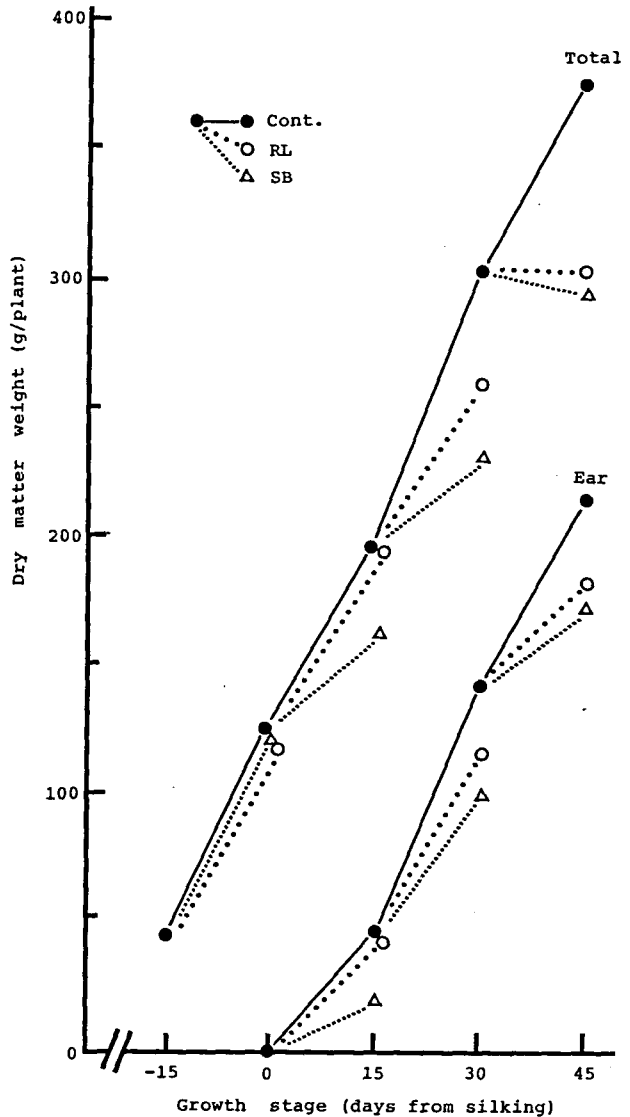


Fig. 2-9. Dry matter production in 15 days after root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment at four growth stages.

が大きかった。

つぎに雌穂乾物重については、全乾物重と同様な傾向が認められたが、第4回処理では全乾物重の増加がなかったにもかかわらず増加し、茎葉からの転流を示唆していた。Hitaka and Kobayashi (1962, 1964) は水稻において挫折倒伏処理により同化産物の穂への移行が妨げられることを認めているが、トウモロコシにおいては、Hoyt and Bradfield (1962) と Duncan et al. (1965) は登熟期間中の剪葉処理によって光合成が制限された場合、また、Daynard et al. (1969) は降霜害によって光合成が制限された場合には、稈に蓄積されていた炭水化物の子実への転流が増大することを報告している。

第2-10図に処理後15日間の生長パラメータを示した。個体群生長速度 (CGR) と相対生長率 (RGR) については全乾物重の場合と同様にRL1, RL2, SB1では対照区よりわずかに低下しただけであったが、

SB2およびRL, SBの第3, 4回処理区では明らかな低下が認められ、処理時期が遅いほど、またRL処理よりSB処理の方が処理の影響は大きかった(第2-10図A, B)。純同化率 (NAR) についてもほぼ同じ結果が得られ、処理時期が遅いほど、またRL処理よりもSB処理の方が低下が大きかった(第2-10図C)。しかし葉面積比率 (LAR) は対照区と処理区間で明らかな差を示さず、むしろわずかながら処理区の方が上回っていた(第2-10図D)。これは処理による乾物重の減少が葉面積の減少より大きかったためである。

生長パラメータ間の関係を検討したところ、NARとCGRの間に高い有意な正の相関が認められた(第2-11図)。したがって処理後15日間の乾

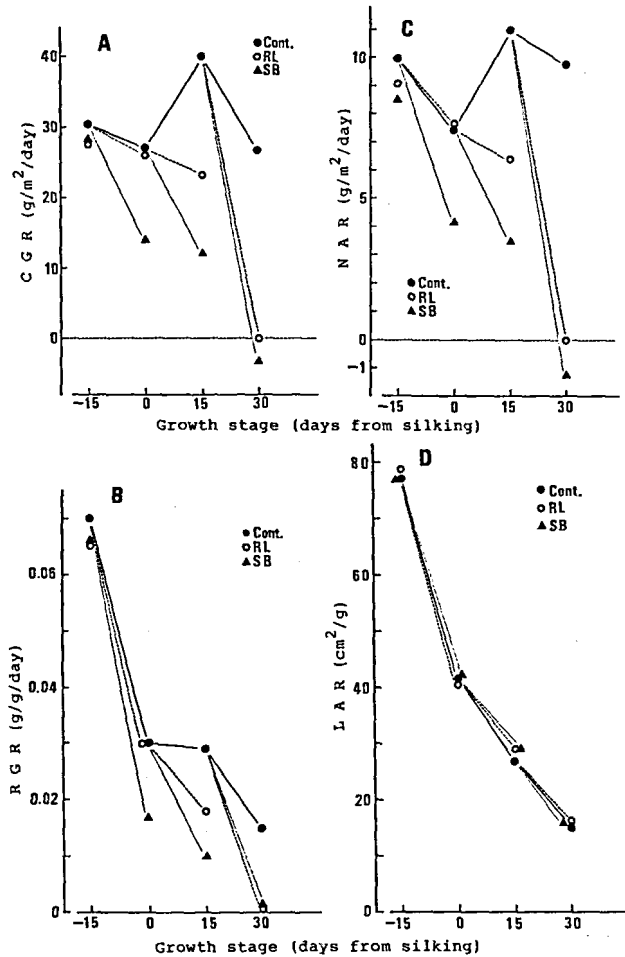


Fig. 2-10.

Effects of root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment on growth parameters in 15 days after treatment at four growth stages.

CGR: Crop growth rate, RGR: Relative growth rate, NAR: Net assimilation rate, LAR: Leaf area ratio.

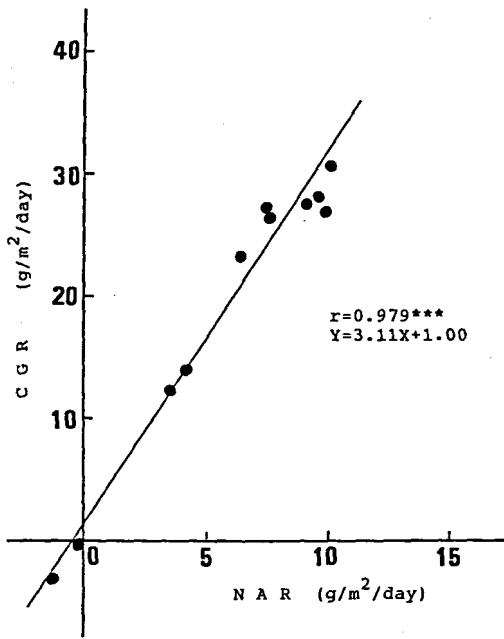


Fig. 2-11.
Relationship between net assimilation rate(NAR) and crop growth rate(CGR) in 15 days after root lodging and stalk breakage treatment.
***:Significant at 0.1%.

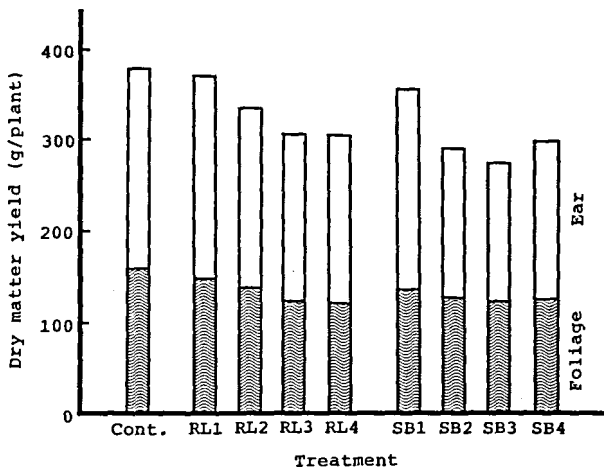


Fig. 2-12.
Effect of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on dry matter yield at four growth stages. For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

物生産量の低下はNARの低下によるものであるとみられる。NARの低下はすでに検討した受光態勢の悪化に起因すると考えられる。成熟期の全乾物重については、処理方法間および処理時期間で有意な差が認められた(第2-12図)。すなわちRL1を除いて処理による減少が明らかであり、RL処理では処理時期が遅いほど小さく、SB処理では第3回処理で最も小さかった。また処理方法間ではSB処理による減少が大きかった。全乾物重を茎葉と雌穂に分けてみると、雌穂乾物重はRL, SB両処理区とも第3回処理で最低となり、特にSB処理で著しい減少が認められる。

成熟期における全乾物重は、処理からの回復姿勢と成熟期までの期間により影響される。そこでまず姿勢が回復、安定した処理15日後から成熟期までの

CGRを検討した。その結果CGRはRL1区を除くいずれの処理区においても対照区より小さく、処理時期が遅いほど、またRL処理区よりSB処理区の方が小さかった(第2-13図点線)。これは回復姿勢の差によるものと考えられる。ついでこの成績(第2-13図点線)を処理から15日間のCGRの低下率(第2-13図実線)と比較したところ、RL2以外はいずれも低下率が小さく、処理15日以後は直立姿勢の回復によりCGRが上昇することが示された。しかし、受光態勢が悪化していること(第2-3図)と、葉面積が減少している

こと(第2-4図)からCGRは対照区より小さくなっているものと考えられる。

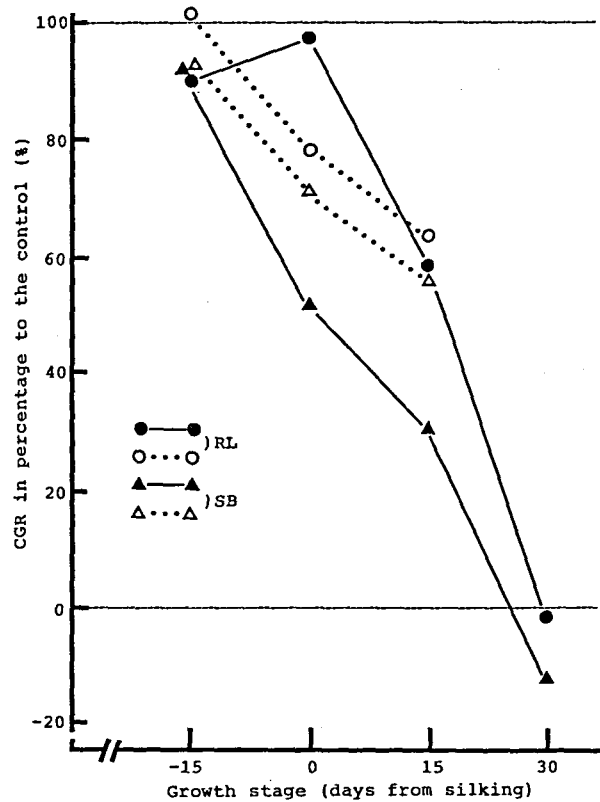


Fig. 2 -13.

Effect of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on crop growth rate(CGR) in 15 days after treatment(●,▲) and since 15 days after treatment to maturing stage(○,△), at four growth stages.

Table 2 - 5. Effects of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on grain yield and yield components at four growth stages.

Treat-ments ¹⁾	Grain yield (g/plant) ²⁾	100 grain weight(g) ²⁾	No. of grains /ear	No. of grains /row	No. of rows /ear
Cont.	193.5(100)a ³⁾	28.2(100)b	688.0(100)ab	47.6(100)a	14.5(100)a
RL1	192.9(100)a	27.5(98)bc	709.0(103)a	46.6(98)ab	14.6(101)a
RL2	162.9(84)bc	25.8(91)de	615.1(89)cd	42.8(91)bc	14.2(98)a
RL3	161.2(83)bc	24.8(88)ef	653.1(95)abc	45.2(95)ab	14.3(98)a
RL4	164.7(85)b	25.3(90)def	664.3(97)abc	46.8(98)ab	14.3(98)a
SB1	158.4(82)bc	29.5(105)a	582.4(85)de	40.9(86)cd	13.9(96)a
SB2	139.4(72)c	26.6(94)cd	534.8(78)e	38.6(81)d	13.9(96)a
SB3	153.2(79)bc	25.5(90)de	626.9(91)bcd	45.1(92)bc	13.9(96)a
SB4	161.5(83)bc	24.1(85)f	671.9(98)abc	46.4(97)ab	14.5(100)a

1) For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

2) Water content is adjusted to 15%.

3) Figures followed with same letter are not significantly different(P=0.05).

2) 子実収量および収量構成要素

子実収量はRL1を除いた全処理区で15~28%減少し、対照区およびRL1との間に有意な差が認められた(第2-5表)。全処理時期を通してSB処理区がRL処理区より低収で、乾物重の場合と同様な処理の影響が認められた。また、処理時期間で比較したところ、RL処理では第2回処理から第4回処理まで差が認められなかった。これに対してSB処理では、有意ではないが、第2回処理以後、処理時期が遅くなるほど、収量の低下が小さくなった。

Weibel and Pendelton (1964) はオオムギで出穂期から10日おきに3回、45°と90°に稈を傾斜させるころび型倒伏処理を行い、倒伏角度が大きいほど、そして処理時期が早いほど、子実収量の減少が大きいことを認めている。また、Day (1957) はコムギで出穂期以後4回の倒伏処理を行い、同様な結果を得ている。早期処理ほど収量の減少が大きくなったのは、彼らの倒伏処理ではともに倒伏状態で植物体を固定して、本実験のRL処理区のような姿勢の回復がなかったためであろう。本実験のSB処理で第1回以外の処理により早期処理ほど収量が低下したのは、第2回以後の処理では姿勢回復が悪い(第2-3図)ためと推察される。

ここで収量低下の要因を収量構成要素別に検討する。

まず、絹糸抽出期15日前の第1回処理は、絹糸抽出期以後の第2~4回処理と異なって穎花の発達期にあたり、分化穎花数に影響を及ぼす可能性があるため、この点を明らかにするために、第1回処理については絹糸抽出期における分化穎花数を調査した(第2-6表)。第1穂の穎花列数には処理による有意な差はみられなかったが、一列穎花数はRL, SB両処理により減少し、対照区と処理区間で有意な差が認められた。その結果、一穂当り穎花数にも差が生じたが、その差は有意ではなかった。また、第2穂ではいずれの構成要素についても有意な差は認められなかった。このように第1回処理区においても、分化穎花数は対照区と差がなく、したがって成熟期における収量構成要素の変化は、受精以後の子実粒の発達過程に対する処理の影響であると考えられた。

そこで、粒列数について調べたところ、第2-5表が示すように全処理時期でRL区よりSB区が小さい傾向はあったが、対照区を含めて処理区間に有意な差は認められなかった。これに対して、一列粒数ではRL2, SB1, SB2, SB3区で対照区より有意な減少が認められ、RL, SB両処理ともに第2回処理区で最低となった。また全処理時期においてRL区がSB区より大きい

Table 2-6. Effect of root lodging and stalk breakage treatment 15 days before silking on floret development of ear.

Treatments	First ear			Second ear		
	No. of rows	No. of florets	No. of florets	No. of rows	No. of florets	No. of florets
	/ear	/row	/ear	/ear	/row	/ear
Control	14.0a ¹⁾	55.7a	781a	14.2a	51.6a	732a
Root lodging	14.8a	52.3b	772a	14.7a	51.1a	750a
Stalk breakage	14.4a	52.4b	751a	14.5a	49.6a	720a

¹⁾ Figures followed with same letter are not significantly different by Duncan's new multiple range test(P=0.05).

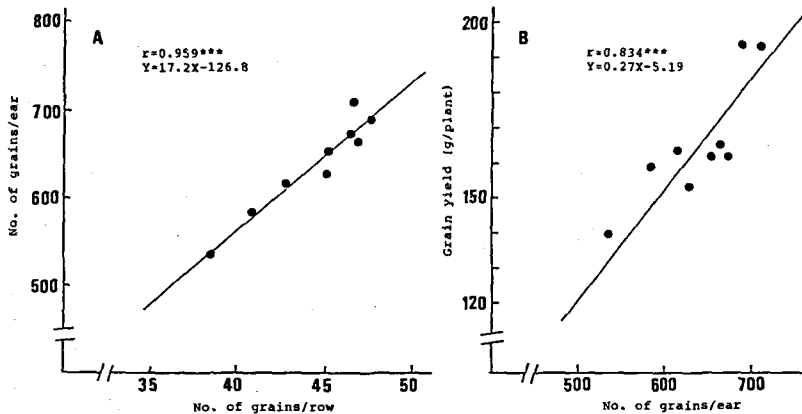


Fig. 2-14.

Relationships between no. of grains/row and no. of grains/ear(A) and between no. of grains/ear and grain yield(B).

***: Significant at 1 and 0.1%, respectively.

傾向が認められた。一列粒数が第2回処理で最低となったのは、第2回処理は絹糸抽出期にあたり、絹糸抽出期直後の時期は受精穎花の発達か退化を決定する重要な時期である(岩田1973, Aldrich et al. 1975) ことから説明できると考えられる。なお、一列粒数と粒列数の積としてとらえられる一穂粒数は、以上の結果を反映して一列粒数の場合と全く同様の結果であった。

つぎに、百粒重を調べたところ、第2-5表で明らかなようにRL1とSB1以外の各処理区で有意な減少が認められた。減少の程度は第4回処理を除き、RL区の方がSB区より大きい傾向を示した。また、SB処理では処理時期が遅いほど低下が大きかったが、RL処理では第2-4回処理間で明らかな差はみられなかった。

個体当り子実収量については、その構成形質である百粒重と一穂粒数の2形質との関係を検討する。子実収量は一穂粒数と有意な正の相関を示し(第2-14図B)、一方、百粒重と子実収量との間に明らかな関係は認められなかった($r=0.339$)。したがって処理による子実収量の減少は一穂粒数の減少によるものと考えられた。これらの結果は前節の自然倒伏での減収要因と一致する。また、一穂粒数は一列粒数と高い正の相関を示し(第2-14図A)、一列粒数の減少が一穂粒数の減少となって子実収量を低下させていることが明らかになった。

3) 雌穂および子実形態の変化

子実収量は雌穂および子実粒の発達と密接に関係していると考えられる。倒伏処理がこれらに及ぼす影響を第2-7表に示した。

雌穂長は、RL1, RL4, SB4では対照区と有意な差を示さなかったが、その他の処理区では短く、急激な雌穂の伸長が開始される絹糸抽出期における第2回処理であるSB2区で最も影響が大きかった。RL1で対照区との差がみられなかったのは、処理後の姿勢回復が速かったためであり、第4回処理で対照区との差がみられなかったのは、処理時期にはすでに雌穂長が決定していたためである。

雌穂長は1列粒数と高度に有意な正の相関関係を示した($r=0.928^{***}$)が、子実収量とも有意な正の相関($r=0.797^{**}$)を示した。SB2区の子実収量が最低となった(第2-5表)

Table 2-7. Effects of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on ear and grain development at four growth stages.

Treat- ments ¹⁾	Ear(mm)		Grain(mm)		
	length	diameter	width	height	thickness
Cont.	192.5(100) ^{a2)}	49.1(100)a	8.14(100)a	11.61(100)ab	3.93(100)a
RL1	189.9(99)a	49.4(101)a	8.31(102)a	11.95(103)a	3.96(101)a
RL2	176.7(92)c	47.8(97)a	8.10(100)a	11.42(98)ab	4.01(102)a
RL3	178.4(93)bc	47.2(96)a	8.14(100)a	11.01(95)bc	3.82(97)a
RL4	185.8(97)ab	47.2(96)a	8.34(102)a	10.98(95)bc	3.88(99)a
SB1	176.5(92)c	47.7(97)a	8.37(103)a	11.39(98)ab	4.00(102)a
SB2	165.8(86)d	46.5(95)a	8.30(102)a	11.06(95)bc	4.04(103)a
SB3	181.4(94)bc	47.2(96)a	8.40(103)a	10.79(93)c	3.94(100)a
SB4	191.0(99)a	48.0(98)a	8.06(99)a	10.99(95)bc	3.76(96)a

1) For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

2) Figures followed with same letter are not significantly different by Duncan's new multiple range test(P=0.05).

のは、雌穂長の発達抑制による一列粒数の減少とこれに起因する一穂粒数の減少によるものと考えられる。他方、雌穂径はほとんどの処理区でわずかに減少したが、減少は有意でなかった。

子実粒の発達をみると、粒の巾、粒の厚さでは処理による有意な変化は観察されなかったが、粒の高さでは子実粒の発達がはじまる第3回以後の処理で、RL、SB区とも減少が認められた。しかし粒の高さと百粒重、子実重との間に密接な関係はみられなかった。

(3) 栄養成分に及ぼす影響

トウモロコシは穀類として重要な食糧であるとともに、家畜用の濃厚飼料としても多用されており、その栄養成分組成は重要な意味を持つ。わが国におけるトウモロコシの栽培は生食用以外はもっぱら家畜の自給粗飼料用としての栽培で、近年は主に黄熟期に刈り取り、雌穂を含む全植物体をサイロに詰め込むホールクローブサイラージ (Whole crop silage) 利用が主体となっている。

したがって、雌穂とともに茎葉の栄養成分も重要である。そこでRL、SB両処理が雌穂と茎葉の栄養成分含有率に及ぼす影響を調査した(第2-8表)。

まず茎葉についてみたところ、全処理区において粗繊維(CF)の増加と可溶性無窒素物(NFE)の減少が認められ、その変化量はSB処理で大きかった。処理時期間で比較した場合には、RL処理では第3、4回処理で、SB処理では第2回以降の処理で変化量が大きかった。CFの増加量とNFEの減少量はほぼ等しく対応しており、CFの増加によってNFEが減少していた。

粗蛋白質(CP)はSB処理で増加し、SB2を底とするV字型の変化を示した。RL処理区においても同様な変化の型を示したが、対照区より増加したのはRL1とRL4だけで、RL2は対照区より下回り、RL3は差がなかった。

粗脂肪(EE)はRL全処理区で増加したが、SB処理では一定の傾向はみられなかった。また、粗灰分(CA)はRL、SB両処理とも処理時期により増減し、一定の傾向は明らかでなかった。

つぎに雌穂についてみたところ、茎葉と同様なCFの増加が全処理区で認められた。しかし、

Table 2-8. Effects of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) treatment on nutritional composition of ear and foliage at four growth stages (% in dry matter).

Treatments ¹⁾	CF ²⁾	CA	CP	EE	NFE
===== Foliage =====					
Cont.	25.60(100)	5.64(100)	5.58(100)	0.63(100)	62.57(100)
RL1	28.78(112)	5.77(102)	5.65(101)	0.69(110)	59.10(94)
RL2	28.87(113)	5.32(94)	5.36(96)	0.77(122)	59.69(95)
RL3	31.17(122)	5.26(93)	5.54(99)	0.73(116)	57.30(92)
RL4	30.71(120)	5.66(100)	5.67(102)	0.81(129)	57.15(91)
SB1	29.40(115)	6.53(116)	6.23(112)	0.98(156)	56.86(91)
SB2	33.16(130)	6.71(119)	5.67(102)	0.56(89)	53.90(86)
SB3	33.66(131)	5.41(96)	5.85(105)	0.77(122)	54.31(87)
SB4	32.94(129)	6.00(106)	6.10(109)	0.42(67)	54.54(87)
===== Ear =====					
Cont.	4.18(100)	1.83(100)	7.15(100)	5.94(100)	80.83(100)
RL1	4.31(103)	1.45(79)	7.02(98)	4.59(77)	82.63(102)
RL2	4.68(112)	1.58(86)	7.41(104)	4.81(81)	81.52(101)
RL3	4.57(109)	1.39(76)	6.56(92)	3.62(61)	83.87(104)
RL4	4.82(115)	1.38(75)	6.60(92)	3.74(63)	83.46(103)
SB1	4.98(119)	1.51(83)	7.62(107)	4.32(73)	81.57(101)
SB2	4.60(110)	1.68(92)	7.13(100)	4.43(75)	82.16(102)
SB3	6.10(146)	1.79(98)	7.76(109)	3.73(63)	80.61(100)
SB4	5.86(140)	1.75(96)	7.44(104)	4.01(68)	80.93(100)

1) For explanation of treatments, refer to Table 2-4.

2) CF: Crude fiber, CA: Crude ash, CP: Crude protein, EE: Ether extract, NFE: Nitrogen free extract.

NFEは変化しないかわずかに増加し、茎葉の場合と異なっていた。

CPは第2回処理を除いてSB区では増加したが、RL区では減少し、CP含有率はSB処理区の方がRL処理区より高かった。

子実中のEE含有率は茎葉に比べてはるかに高いが、全処理区で低下が認められた。低下の程度は第1、2回処理より第3、4回処理で大きくなっていった。

CAは全処理区で低下したが、SB処理区では処理時期が早いほど大きく減少したのに対して、RL処理区では逆に処理時期が遅いほど大きく減少した。

以上、茎葉と雌穂にわけて検討してきたが、植物体全体としてみると第2-15図に示すようであって、全処理区でCFの増加とEEの減少がみられ、その変動の程度はSBの方が大きかった。またRL処理区ではCAの減少が、SB処理区ではCPの増加とNFEの減少が認められた。それ以外には処理方法と処理時期による成分の増減の傾向は明らかでなかった。

栽培条件やストレスにより、子実、茎葉中の栄養成分組成が変化することが水稻(谷・久保

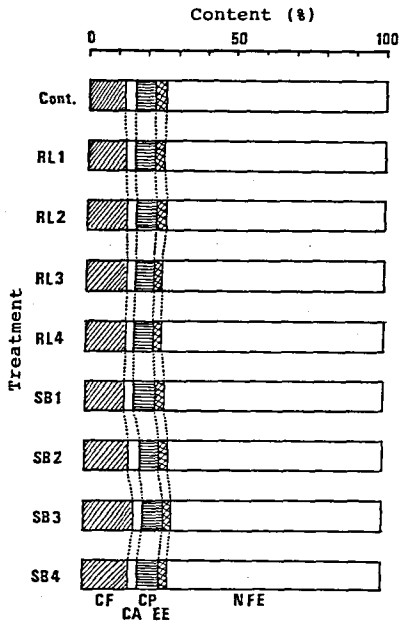


Fig. 2-15.

Effect of root lodging (RL) and stalk breakage (SB) treatment on nutritional composition of whole maize plant at four growth stages. For explanation of treatments, refer to Table 2-4. CF:Crude fiber, CA:Crude ash, CP:Crude protein, EE:Ether extract, NFE:Nitrogen free extract.

1) ころび型倒伏が早生短稈品種ではほぼ一年おきに、晩生長稈品種ではほぼ毎年発生し、晩生長稈品種ほど倒伏程度が大きく、子実収量の減少率も高かった。

2) 倒伏による子実収量の減少は一穂当り子実粒数の減少によるもので、百粒重の低下は認められなかった。

3) 生草収量については倒伏による影響が明らかではなかったが、生雌穂重が減少し、飼料としての栄養価の低下が認められた。

(2) 倒伏による収量低下の機構を解明するために、絹糸抽出期15日前から30日後まで15日おきに4回、人為的ころび型倒伏処理と折損処理を行い、処理による群落構造の変化と乾物生産および子実収量との関係、ならびに栄養成分の変化について解析した。

1) 処理後、植物体は直立姿勢を回復したが、処理時期が遅いほど、またころび型倒伏処理よりも折損処理の方が回復が悪かった。受光効率は姿勢の回復程度により異なったが、葉面積の減少と葉の不均一な分布により低下した。

2) 処理後の乾物生産速度の低下は後期処理ほど、またころび型倒伏処理よりも折損処理の方が大きく、姿勢回復の良好であった1区を除いて、成熟期の乾物収量の減少が認められた。処理後の乾物生産速度の低下は受光態勢の悪化によるNARの低下によるものであった。

1961), コムギ (Laude and Pauli 1956, Weibel and Pendelton 1964), オオムギ (Day and Dickson 1958), トウモロコシ (Zuber et al. 1954, Verasan and Phillips 1978, Remison and Omueti 1982, Kahler et al. 1985) で報告されている。SB処理区において認められた子実中のCP含有率の増加は、コムギ (Laude and Pauli 1956, Weibel and Pendelton 1964) およびオオムギ (Day and Dickson 1958) の人為倒伏処理でも認められているが、このようなCP含有率の増加は子実収量の低下に結び付いており、このため、コムギ、オオムギでも認められているように本実験のトウモロコシにおいても単位面積当りのCP収量を低下させた。

このようころび型倒伏処理、折損処理により栄養成分組成が変化することが認められたが、この変化は乾物収量、子実収量の減少を補償できる変化ではないと考えられる。

第4節 摘要

(1) 倒伏がトウモロコシの収量に及ぼす影響を明らかにするために、同一の10品種を同じ方法で栽培した22年間の作況試験のデータを用いて、倒伏年と非倒伏年の収量を比較した。

3) 子実収量についても乾物収量と同様な倒伏処理による減収が認められた。これは一穂当り子実粒数の減少によるもので、自然倒伏の場合と一致した。

4) 雌穂と茎葉の栄養成分組成は処理方法と処理時期により変化の仕方が異なった。植物体全体としてみた場合、全処理区で粗繊維の増加と粗脂肪の減少が認められ、その程度は折損処理区の方が大きかった。また折損処理では粗蛋白質含量の増加がみられたが、その単位面積当りの収量は減少していた。

第 3 章 耐倒伏性の系統間差異とその要因

第 1 節 緒 言

障害抵抗性の育種を進めるためには、まず障害発生の実態を把握し、抵抗性の系統間差異を明らかにして、抵抗性の素材を見出すとともに、抵抗性に関与する要因を明らかにし、それらについて交配による遺伝解析を行い、育種方法を決定していくのが常道である。

耐倒伏性には地上部形質ならびに地下部形質が複雑に関与しており、それらの形質として植物体の重心高、稈の強度、根の強さなどが報告されている(小田ら1966, 谷・鈴木1967)。谷・鈴木(1967), 望月(1982)は、トウモロコシでは、倒伏を引き起こす外力と地上部を支える固定力、および稈の折損抵抗力の3者間の相対関係により、ころび型、折損型、なびき型の3つの異なる倒伏型が発生すると述べており、また、戸澤(1985), 石毛ら(1983)はこれらの要因を総合した耐倒伏性評価法の必要性を述べている。

実際の育種にあたっては個々の要因について評価し、低重心位置、強稈性、強根性の素材、母本をそれぞれ選抜、育成し、それらを組合せて実用品種を育成することが実際的と考えられる。この観点より、本章では育種試験の中で得られた倒伏に関するデータを用いて、ころび型倒伏と折損発生率の系統間差異について解析し、トウモロコシの耐倒伏性に関与する要因について考察する。また、折損については稈内の折損発生位置の分布から、稈強度の測定位置について検討を加える。

第 2 節 倒伏発生率の系統間差異

ころび型倒伏(root lodging)は、前章で述べたように我が国における倒伏の発生の大部分を占めるもので、地上部の負荷に対して地下部の固定力が支えきれなくなったときに起こる。他方、折損(stalk breakage)は、地下部の固定力より稈の折損抵抗力が弱い時に発生し、我が国では発生頻度は少ないが、収量に対する影響はころび型倒伏よりも大きい。

本節では、植物体の大きさが異なる国内4場所育成の極早生から極晩生の系統と、一般的に耐倒伏性に優ると言われている米国育成系統について、ころび型倒伏と折損の発生率を調査し、地上部形態との関係を検討する。

1. 材料および方法

調査は1979, 80年の2年間長野県中信農業試験場で行った。2年間共通の供試材料として国

内育成16系統、および米国育成22系統を用いた（第3-4表）が、1979年にはそれらに米国育成27系統を加えた合計65系統を、また1980年には米国産44系統を加えた合計82系統を供試し、それぞれ5月18日、5月17日に播種した。なお供試系統は混成品種のヒューガコーン（14）以外はすべて一代雑種である。

両年ともに、栽植密度は55,600本/ha（90×20cm）で、試験区は1区4m×4うねとし、2反復乱塊法とした。施肥、その他の耕種概要は第2章第1節と同様である。

倒伏、折損発生率の調査は1979年は8月27日に、1980年は9月11日に行い、全個体に対する発生割合で示した。なお、ころび型倒伏は垂直方向から30°以上傾いたもの、折損は雌穂より下で稈が挫折したもので、虫害によるものを除いた。その他の生育、収量調査は調査基準によった。

2. 結果

1979年にはころび型の倒伏が発生し、明らかな系統間差が認められたが、折損はほとんど発生せず、調査対象とならなかった。一方、1980年には9月11日に台風13号の影響による強風によって著しい折損が発生し、折損についての系統間差を観察できた（第3-1図）。そこで、ころび型倒伏については主に1979年の、折損については1980年の調査結果を述べて検討をすすめる。

（1）ころび型倒伏の系統間差異

1979年のころび型倒伏率は系統によって0～95%にわたり、大きな系統間差が観察された（第3-1図）。しかし、系統間で絹糸抽出期の差が最大で32日あり（第3-1表）、絹糸抽出期後5日の系統から黄熟期に達している系統までを含み、生育ステージが大きく異なっていたので、発生率と絹糸抽出期との関係を検討した。

絹糸抽出期まで日数ところび型倒伏率の間には、全系統こみで $r=0.288^*$ の有意であるが低い相関係数が得られた。しかし、日本育成系統と米国育成系統に分けた場合、日本育成系統では0.1%水準で有意な正の相関が認められ、晩生系統ほど発生率が高かった。一方、米国育成系統では相関関係は全く認められず、同じ絹糸抽出期の系統間においても大きな差が観察された（第3-2図）。

米国育成系統と日本育成系統のころび型倒伏率を比較すると、絹糸抽出期まで70日以下の極早生系統では、日本育成系統と米国育成系統で差は見られなかったが、70日以上の早生

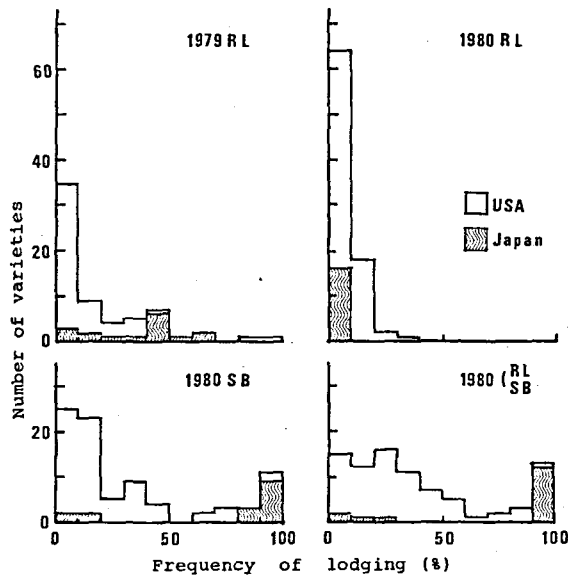


Fig. 3-1.

Varietal differences of root lodging(RL) and stalk breakage(SB) in 1979 and 1980.

Table 3 - 1. Several characteristics of Japanese and USA's maize varieties used in this experiment.

Derivation	No. of varieties	Days to silk			Stalk leng(cm)			Ear height(cm)			Grain wt. (kg/a)			Total dwt. (kg/a)		
		Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean
===== 1979 =====																
Japan	16	64	96	82	152	306	242	37	216	131	33	86	61	66	181	141
USA	49	67	91	80	167	270	229	43	153	108	49	114	83	89	198	154
Total	65	64	96	81	152	306	232	37	216	114	33	114	77	66	198	151
===== 1980 =====																
Japan	16	61	92	78	176	359	274	47	229	145	51	101	75	89	195	146
USA	66	62	90	77	166	335	262	57	198	121	38	117	90	93	183	147
Total	82	61	92	77	166	359	264	47	229	125	38	117	87	89	195	146

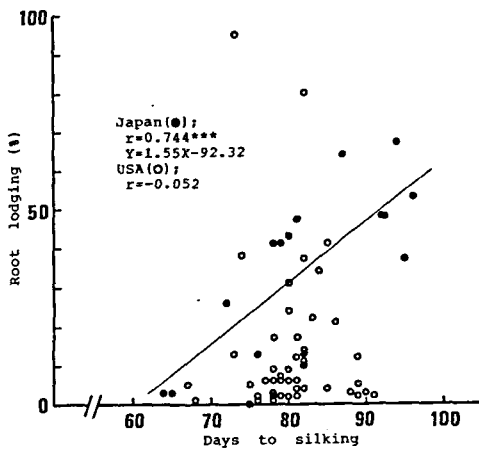


Fig. 3 - 2. Relationship between days to silking and root lodging in Japanese(●) and USA's (○) varieties, 1979. ***:Significant at 0.1%.

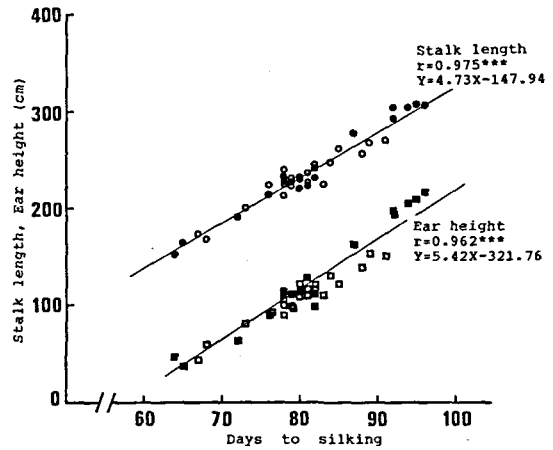


Fig. 3 - 3. Relationship between days to silking and stalk length and ear height in Japanese (●, ■) and USA's (○, □) varieties, 1979. Lines in the figure are regression lines including all varieties. ***:Significant at 0.1%.

から極晩生までの系統では、明らかに日本育成系統の発生率が大きく、米国育成系統の耐ころび型倒伏性がすぐれていた。その結果として、米国育成系統は大部分が10%以下の発生率であるのに対し、日本育成系統は40~50%の系統が多く(第3-1図)、平均では約3倍のころび型倒伏が発生していた。

ころび型倒伏は地上部の負荷が大きいかほど発生しやすい。そこで負荷の要因となる植物体地上部の大きさを示す、稈長、着雌穂高および茎葉乾物重と絹糸抽出期との関係をみたところ、これら3形質と絹糸抽出期の間には、日本育成系統、米国育成系統いずれにおいても高度に有意な正の相関関係が認められ、晩生品種ほど長稈で着雌穂高が高く、茎葉乾物重が大きかった(第3-2表, 第3-3図)。しかし、これら3形質ところび型倒伏率の関係は日本育成系統と米国育成系統で全く異なり、日本育成系統では高度に有意な正の相関関係が認められ、発生率は植物体の大きさに支配されているのに対し、米国育成系統では相関は全く見られなかった

Table 3 - 2. Correlation coefficients between root lodging and several characteristics in Japanese varieties (upper diagonal, d. f. =14) and USA's varieties (lower diagonal, d. f. =47), 1979.

	Days to silking	Stalk length	Ear height	Foliage dry wt.	Ear dry wt.	Grain yield	Root lodging
Days to silk.	--	0.981***	0.979***	0.930***	0.432	0.365	0.744***
Stalk length	0.893***	--	0.980***	0.925***	0.426	0.346	0.750***
Ear height	0.947***	0.914***	--	0.889***	0.337	0.271	0.787***
Foliage dw.	0.725***	0.767***	0.761***	--	0.599*	0.544*	0.709**
Ear dw.	0.531***	0.533***	0.506***	0.666***	--	0.865***	0.326
Grain yield ¹⁾	0.271	0.310	0.252	0.620***	0.734***	--	0.416
Root lodging	-0.052	-0.047	0.024	-0.068	-0.118	-0.222	--

¹⁾ d. f. =38

*, **, *** : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

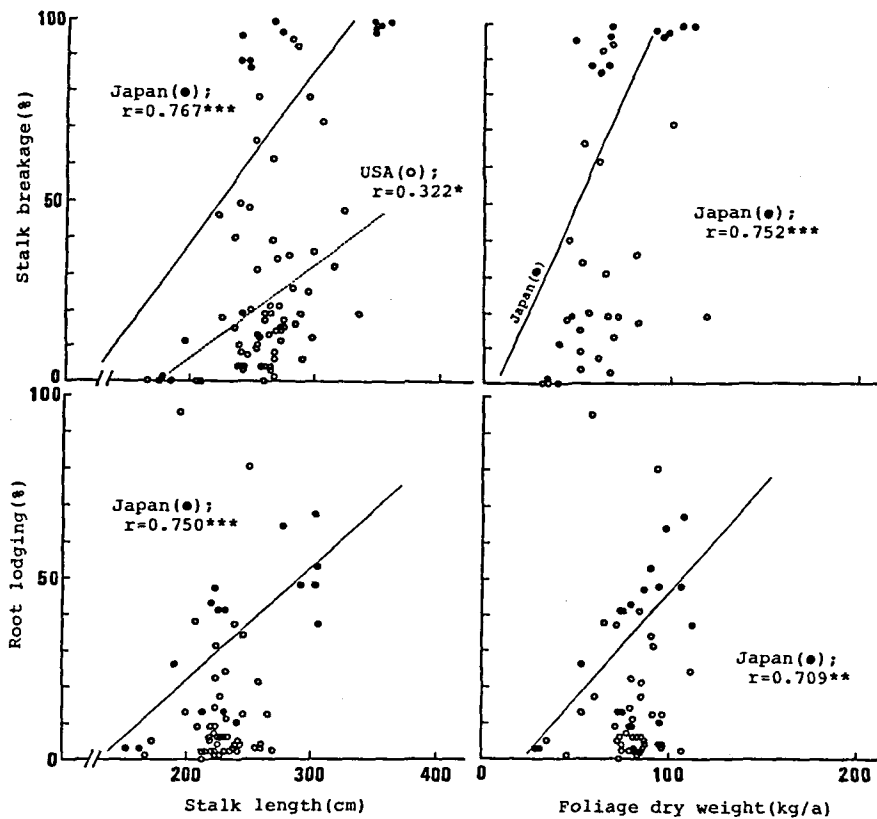


Fig. 3 - 4.

Relationships of stalk length and foliage dry weight with root lodging and stalk breakage.

*, **, *** : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

(第3-2表)。また、同一の稈長、茎葉乾物重で比較すると、米国育成系統の方がころび型倒伏の発生率が低かった(第3-4図)。

(2) 折損率の系統間差異

1980年の9月11日に台風の影響で瞬間最大風速30m以上の強風が吹き、多数の折損が発生した。折損率を調査したところ0~100%にわたる大きな系統間差が観察された(第3-1図)。

上述の1979年の場合と同様に、調査系統間で絹糸抽出期の差が最大で31日もあり、折損発生時の生育ステージは乳熟期から成熟期を過ぎた系統までを含んでいたため、絹糸抽出期まで日数と折損率の関係を検討した(第3-5図)。

絹糸抽出期まで日数と折損率には全体で有意な正の相関($r=0.474^{***}$)が認められ、早生系統ほど折損率が低い傾向を示し、絹糸抽出期まで日数が65日以下の極早生系統では折損はほとんど発生しなかった。しかし、65日以上では系統間差がみられ、特に米国育成系統間での差が著しかった。また、日本育成系統と米国育成系統に分けてみた場合、日本育成系統では、絹糸抽出期と $r=0.812^{***}$ の高い正の相関が認められたのに対して、米国育成系統では $r=0.330^*$ の有意ではあるが低い正の相関が得られた。

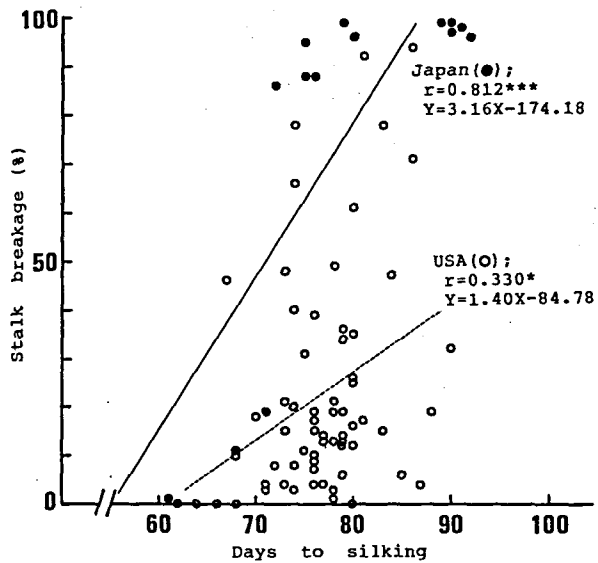


Fig. 3-5. Relationship between days to silking and stalk breakage in Japanese(●) and USA's(O) varieties, 1980.

*,***: Significant at 5 and 0.1%, respectively.

Table 3-3. Correlation coefficients between stalk breakage and several characteristics in Japanese varieties (upper diagonal, d. f. =14) and USA's varieties (lower diagonal, d. f. =64), 1980.

	Days to silking	Stalk length	Ear height	Foliage dry wt.	Ear dry wt.	Grain yield	Root lodging	Stalk breakage
Days to silk.	--	0.978***	0.970***	0.940***	0.348	0.209	-0.334	0.812***
Stalk length	0.870***	--	0.982***	0.967***	0.381	0.236	-0.342	0.767***
Ear height	0.876***	0.929***	--	0.961***	0.277	0.124	-0.364	0.720**
Foliage dw. ¹⁾	0.857***	0.906***	0.901***	--	0.417	0.262	-0.433	0.752***
Ear dw. ¹⁾	0.096	0.190	0.165	0.014	--	0.984***	0.152	0.658**
Grain yield	0.418***	0.503***	0.404**	0.238	0.918***	--	0.235	0.573*
Root lodging	0.391**	0.380**	0.373**	0.349	0.528*	0.553***	--	-0.185
Stalk break.	0.330**	0.322*	0.342**	0.242	-0.003	-0.235	-0.097	--

1) d. f. =21 *, **, ***: Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

折損率とこれら3形質間にも絹糸抽出期と同様な有意な正の相関があり、植物体が大きいほど折損が多い傾向が認められた(第3-3表)。

そこで、稈長、着雌穂高、茎葉乾物重と折損率との関係を育成国別にみたところ、米国育成系統では、それらの値に関係なく折損率20%以下の系統が多く、他方、日本育成系統では折損率が高く、全体の平均は米国育成系統の3倍以上で、明らかに折損抵抗性が劣っていた(第3-4図)。

3. 考 察

(1) ころび型倒伏および折損率の系統間差異とその要因

1979年のころび型倒伏、1980年の折損いずれについても明らかな系統間差が観察された。また日本育成系統と米国育成系統の間にも差が認められ、米国育成系統は耐ころび型倒伏性・耐折損性ともにまさっていた(第3-1図)。

ころび型の倒伏は、地上部の負荷に対して地下部の根の固定力が小さい時に発生する(谷・鈴木1967)。したがって、観察されたころび型倒伏の系統間差は、地上部の負荷となる稈長、茎葉重、および重心高と密接に関係する着雌穂高(Ishige 1980)など、植物体の大きさ、あるいは負荷を支える根張りの強さの系統間差に起因すると考えられる。

そこで、日米育成系統間で稈長、着雌穂高を比較したところ、明らかな差が認められず(第3-3図)、また同じ稈長、茎葉乾物重で比べると、米国育成系統は発生率が低く、明らかに耐ころび型倒伏性にすぐれていた(第3-4図)。一方、日本育成系統ではころび型倒伏率と稈長、着雌穂高、茎葉乾物重の3形質との間に高度に有意な正の相関関係が認められ、晩生長稈系統ほどころびやすくなっていたのに対して、米国育成系統では、植物体の大きさと発生率の間に相関関係は全く認められなかった(第3-2表)。

以上のことから、日本育成系統と米国育成系統のころび型倒伏率の差は、主として、地上部の植物体の大きさ、負荷の差によるものでなく、地下部の根の強さの差によるものと考えられる。また、以上の結果は、日本育成系統においてはころび型倒伏率が植物体の大きさに支配されていること、つまり十分な根の改良が加えられていないことを、他方、米国育成系統ではころび型倒伏率と植物体の大きさは独立しており、根の強化がなされていることを示している。

つぎに、折損は地上部の負荷が稈の折損抵抗力より大きい場合に起こる(谷・鈴木1967)。そこで、地上部の負荷となる稈長、着雌穂高、乾物茎葉重について折損との関係を調べた結果、稈長、着雌穂高、乾物茎葉重が同じであれば、日本育成系統は米国育成系統より折損率が高く、耐折損性が劣っていた(第3-4図)。また、日本育成系統では、これら3形質と折損率間に高い正の相関が認められ、植物体の大きさが折損率に影響していることがうかがわれた。米国育成系統においても、稈長、着雌穂高と折損率との間に有意な正の相関が認められたが、相関係数は $r=0.322^* \sim 0.342^{**}$ で、日本育成系統($r=0.767^{***} \sim 0.720^{**}$)の場合より著しく小さく、さらに乾物茎葉重と折損率の間には有意な相関がみられなかった(第3-3表)。

これらのことから、日本育成系統と米国育成系統の折損率の差は、稈強度の差に起因すると考えられる。また、日本育成系統間の差は植物体の大きさによるものであったが、米国育成系統間の差は、植物体の大きさよりも他の要因、すなわち稈の強度、折損抵抗力が関与しているものと推察された。すなわち、米国育成系統に耐折損性が付与されていることが日米育成系統

間の差を生じる大きな原因と考えられる。

以上のように、耐ころび型倒伏性、耐折損性には日米育成系統間で明らかな差が認められたが、その差は、地上部の負荷に関与する稈長、着雌穂高、茎葉重等の植物体の大きさによるものではなく、地下部の根張り強度、および稈強度の差によるものと考えられる。

これらの結果は、米国において続けられてきた耐倒伏性育種の成果 (Duvick 1977, Meghji et al. 1984) であり、また日本のトウモロコシ育種における耐倒伏性育種の立ち遅れを示すものであろう。従来、日本育成系統は青刈りサイレージ用の茎葉繁茂型品種を目標としてきたため、子実用品種を主目標に育成された米国産系統より稈長、着雌穂高が高く、重心高が高いと言われてきたが、本実験に供試した最近の育成系統は、これらの形質では米国育成系統と差がないものと認められた (第3-3図)。したがって、今後の育成に当っては、根張り強度と稈強度の強化に重点を置く必要があると考えられる。

なお、子実収量、雌穂乾物重では米国育成系統が高く、茎葉乾物重では日米育成系統間に差が認められなかった (第3-1表) が、このことは、稈と根の強化による耐倒伏性の改良は収量の低下を伴わずに達成できるというこれまでの報告を裏付けている (Singh et al. 1970, Zuber and Kang 1978, Twumasi-Afriyie and Hunter 1982a)。

(2) ころび型倒伏と折損との関係

1979年にはころび型倒伏が、また1980年には主に折損が発生した。そこで両年共通して供試した38品種について両者の関係を考察する。

両年の生育を比較すると、1979年は播種後の高温乾燥と7月の異常低温により、生育が遅延して絹糸抽出期が遅れ、稈長も平年を下回ったのに対して、1980年は生育前半に気象条件に恵まれ、絹糸抽出期は早く、稈長も大きく、1979年より明らかに稈長、着雌穂高が高く、地上部の生育量は大きかった (第3-4表)。

したがって、同一の外力を受けた場合、1980年の方が1979年よりも地上部負荷が大きく、ころび型倒伏または折損が起りやすいと考えられる。事実、1979年のころび型倒伏率と1980年の折損ところび型倒伏の合計を比較すると、1980年の方が発生率が高かった (第3-1図)。しかし、両年における倒伏の発生様相の違いは、生育量の違いより、発生時の気象条件の相違によると考えられる。すなわち、1979年は多量の降雨と比較的弱い風が長時間続いたのに対し、1980年はほとんど雨を伴わず、瞬間最大風速30m以上の強風が短時間吹いたことである。

谷・鈴木 (1967) は、トウモロコシ地上部に長時間繰り返して風による荷重がかけられると、根群域の土壌構造が次第に破壊され、根の固定力が弱くなる一方、根の切断も急に増加すること、さらに根の周囲に多量の灌水をすると、土壌が流動化し、根の固定力が急激に低下することを指摘し、ころび型倒伏の発生には雨と風とが同時にあることが必要であると報告している。1979年の状況は、まさにころび型倒伏の発生に適した状況であった。他方、1980年は降雨による根の固定力の低下がないところに、強い風による力が稈にかかったために、根の固定力 > 風による外力 > 稈の折損抵抗力となつて、折損が発生したものと考えられる。

ころび型倒伏と折損の関係を、日本育成系統と米国育成系統についてみると (第3-6図)、日本育成系統では、1979年のころび型倒伏率と1980年の折損率との間に有意な正の相関がある。これは、日本育成系統では植物体の大きさところび型倒伏率、折損率との間に正の相関があり、長稈系統ほどころび型倒伏、折損ともに発生が多いからである。しかし、米国育成系統では

Table 3 - 4. Root lodging, stalk breakage and growth in 1979 and 1980.

No.	Entries	1979				1980				
		Days to silking	Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Root lodging (%)	Days to silking	Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Root lodging (%)	Stalk breakage (%)
1	Heigenwase	64	152	46	3	61	179	61	0	1
2	Wasehomare	65	163	37	3	62	176	47	0	0
3	Hokuyuu	72	191	63	26	68	197	87	2	11
4	Hokukoh No. 36	76	214	88	13	71	243	105	8	19
5	Koh No. 8	78	232	113	41	72	247	115	4	86
6	Takanewase	80	220	113	43	75	240	124	3	88
7	Koh No. 3	81	223	127	47	76	246	126	5	88
8	Azuma Yellow	79	226	111	41	75	240	109	2	95
9	Chokoh No. B411	82	241	112	10	79	266	125	1	99
10	Mutsumidori	87	277	161	64	82	322	177	0	100
11	Chokoh No. B613	82	231	98	13	80	272	117	2	96
12	Koh No. 10	95	306	208	37	90	346	228	0	99
13	Sujishirazu	94	303	204	67	91	351	229	0	98
14	Hyuga Corn	96	305	216	53	92	347	224	0	96
15	Tokoh No. 254	92	303	197	48	89	359	228	0	99
16	Tokoh No. 255	92	292	197	48	90	347	223	1	97
17	1214	91	270	150	2	88	335	163	7	19
18	3B	81	226	109	4	80	266	128	7	61
19	DK24	67	173	43	5	66	206	68	1	0
20	G4321A	78	239	105	3	74	249	108	6	20
21	G4553	80	232	121	24	75	254	125	12	31
22	G4810A	84	246	129	34	81	275	138	23	17
23	G4949A	89	266	153	12	86	305	165	4	71
24	Galion	68	167	59	1	64	185	67	3	0
25	MTC4	80	230	108	6	76	261	118	9	19
26	MTC10A	81	236	116	2	74	252	114	5	66
27	MTC11	83	224	111	22	79	270	124	16	34
28	MTC12	85	261	121	4	81	285	132	5	92
29	P3147	88	256	138	3	86	281	140	3	94
30	P3360	82	240	120	4	79	289	128	8	19
31	P3424	78	224	99	1	76	246	110	10	7
32	P3715	78	226	104	6	74	236	106	6	40
33	XL30A	78	213	90	2	73	241	99	4	4
34	XL32A	79	223	98	7	77	255	115	6	13
35	XL61	79	231	97	2	76	254	105	6	9
36	XL75A	82	244	116	4	79	298	137	17	36
37	XL311	73	200	80	13	70	226	92	3	18
38	XL321	76	223	90	1	73	236	105	4	15

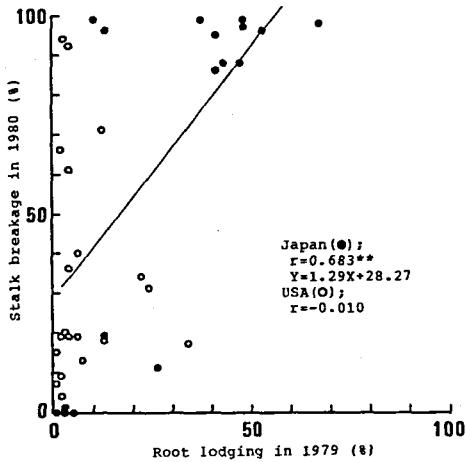


Fig. 3 - 6.

Relationship between root lodging in 1979 and stalk breakage in 1980.

** : Significant at 1%.

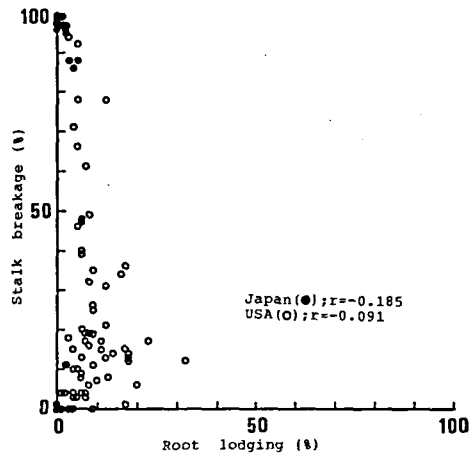


Fig. 3 - 7.

Relationship between root lodging and stalk breakage in 1980.

1979年のころび型倒伏率と1980年の折損率との間に全く関係は認められない。そして、1979年のころび型倒伏率が10%以下の系統、すなわち根の固定力が大きいと推定される系統間で、1980年の折損率に大きな系統間差がみられている。これらの系統では、根の固定力>>稈の折損抵抗力、風による外力であり、各系統の示す稈の折損抵抗力と風の外力の相対的大小関係によって、折損率が決まると考えられる。

つぎに、1980年においても、発生率は低いもののころび型倒伏が観察された。そこで同一年におけるころび型倒伏と折損の関係を検討してみる(第3-7図)。

日本育成系統、米国育成系統ともに、ころび型倒伏率と折損率との間に一定の関係は認められなかった。日本育成系統では、極早生短稈でころび型倒伏、折損ともほとんど発生しなかった系統を除けば、いずれの系統も大部分が折損を生じたために、ころび型倒伏率は10%以下に止まった。しかし、米国育成系統では、1979年のころび型倒伏率との関係についてみた場合と同様、ころび型倒伏率が10%以下の系統であっても系統間で折損率に幅広い差があって、耐ころび型倒伏性、耐折損性ともに強い系統が多く認められた。このことは、強稈、強根性系統の育成が可能であることを示唆している。

第3節 折損発生位置の稈および節間内分布

前節において折損発生率の品種系統間差を認め、稈強度を強化する必要性を指摘した。稈強度の指標形質についてはすでにいくつかの報告がある(Zuber and Grogan 1961, Thompson 1963, Twumasi-Afryie and Hunter 1982a)が、これらを用いて稈強度の測定を行うにあたっては、折損の最も発生しやすい位置において調査するのが基本と考えられる。したがって、稈における折損発生位置について明らかにしておく必要がある。そこで、本節では、圃場条件下での折損発生位置の稈および節間内における分布と発生方向を調査し、稈強度の測定部位について検討する。

1. 材料および方法

第2節で述べたように、1980年9月11日に著しい折損が発生したので、翌12日に第3-5表に示す11系統について折損発生状況を調査した。供試系統は、稈長、着雌穂高を考慮の上、早生から極晩生までを含むようにして選定した。供試番号9-11は第2節の折損発生率を調査した試験区において、また1-8は5月16日播種の生産力検定試験区において調査した。両試験区の栽培管理は同一である。

調査は各系統の折損率を調べるとともに、折損個体について稈長、着雌穂高、折損高、折損節間順位と節間長、さらに節間内での折損位置および折損方向を、1区20個体、1-8は3反復、9-11は2反復で調査した。

節間順位は雌穂着生節から下方に数え、節間内の折損位置は節間を4等分し、節間下部から上部へI-IVとして示した。また、折損方向は出葉方向(L)と、それと直角方向(S)に区分した(第3-8図)。

2. 結果および考察

(1) 折損発生位置の稈および節間内分布

折損高には41-127cmと明らかな系統間差異が認められた。折損高は絹糸抽出期まで日数、稈長、着雌穂高と正の有意な相関を示し、晩生長稈で、着雌穂高の高い系統ほど折損発生位置が高かった(第3-9図)。

折損は、雌穂着生節直下の節間から下方第6節間まで観察されたが、各系統とも第3-5節間で多く(第3-10図)、絹糸抽出期や稈長との関係はみられなかった。例えば、折損高は晩生長系統ほど高かったが、これは晩生系統ほど雌穂着生節位が高く、折損節間以下の節数が多いためであった。

つぎに、折損節間内における折損位置を第3-8図の区分により調査したところ、節間順位にかかわらず、系統による特定の偏りが観察された。そこで、全節間をこみにした節間内分布について、系統間差異を検討した。

G4949A、交10号は節間中央部(II、III)での発生が多かったが、その他の系統は節間両端部(I、IV)、すなわち節の付近での発生が多く、中央部での折損は少なかった。さら

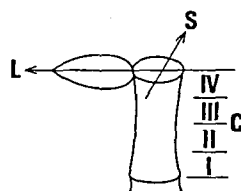


Fig. 3-8.

Schema of direction and division of internode. S is in the direction of short diameter and L is in the direction of long diameter. Internode is divided into four parts equally, from lower end(I) to upper end(IV). C is the center of internode.

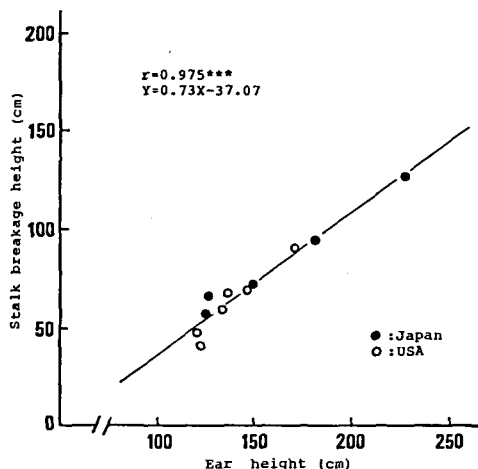


Fig. 3-9.

Relationship between ear height and stalk breakage height(1979).

***:Significant at 0.1%.

に、これらはP3424, G4553, 長交B492号, ムツミドリのように節間基部 (I) に多い系統と、長交B411号のように節間上部 (IV) に多い系統、タカネワセ, G4810A, P3147のように節間両端部ではほぼ均等に発生する系統に分けられた (第3-11図)。

このように、節間内での折損発生位置には系統特異性が認められたが、節間長、あるいは外部形態との関連はみられず、この原因については明らかではない。しかし、このような報告はおそらく初めてであり、今後の説明が必要であろう。

また、折損の発生方向については、全品種ともS方向、すなわち稈の短径方向が8割以上で、折損は稈の短径方向に起こりやすいことが認められた (第3-5表)。

以上の結果から、稈強度の測定は着雌穂節下第3~5節間において、両端部と中央部を含む数か所で、短径方向に測定する必要があると考えられた。実際の測定方法については第4章第2節でさらに検討する。

(2) 節間長と折損率の関係

折損率には16~99%にわたる系統間差がみられ、日本育成系統がいずれも90%以上であるのに対して、米国育成系統は16~94%の変異が認められた。これは第2節と同様の結果である (第3-5表)。第2節の折損率の調査では節間長の測定は行わなかったが、本節の調査では折損節間長を調査したので、折損率と節間長の関係を検討する。

節間長16cmのG4810Aが16%、17cmのP3424が55%の折損率で、これら節間長の短い2品種では折損率が低かった。また、米国産品種では、有意ではないが節間長と折損率間に $r=0.725$ の正の相関係数が得られた。これらのことから、節間長が短いほど折損しにくいと推察される。

節間長を短くすることは、耐折損性だけでなく、着雌穂高を下げて重心位置を低くし、

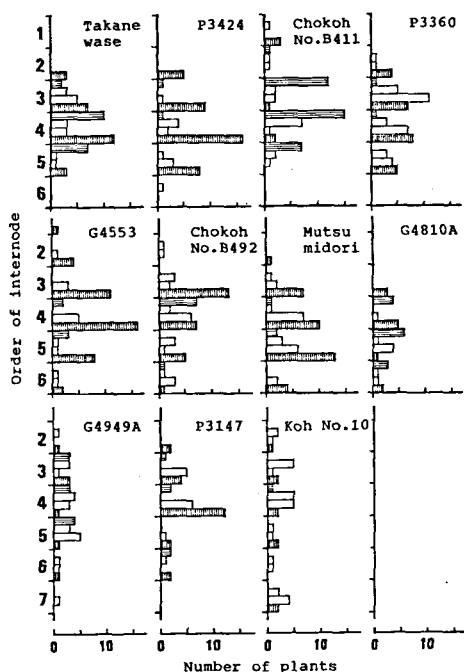


Fig. 3-10.

Distribution of broken sites on maize stalk (1979). Order of internode is counted downward from ear-born node.

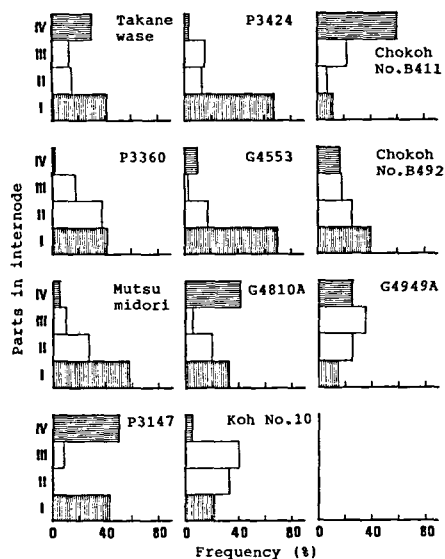


Fig. 3-11.

Frequency distribution of broken sites in maize internodes. Internodes are divided into four parts, from lower end (I) to upper end (IV). See Fig. 3-8.

Table 3-5. Varietal differences in height and direction of stalk breakage (1979).

Entries	Days to silk.	Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Stalk breakage					
				Stalk height (cm)	order ¹⁾	internode length (cm)	breakage frequency (%)	direction ²⁾	
								S (%)	L (%)
1 Takanewase	75	245	126	57	3.8	18	96	85	15
2 P3424	76	259	121	48	4.8	17	55	88	12
3 Chokoh No. B411	79	258	127	66	3.6	19	99	82	18
4 P3360	79	293	137	67	3.6	21	78	88	12
5 G4553	79	260	134	59	4.0	19	91	82	18
6 Chokoh No. B492	80	273	150	72	4.1	20	98	78	22
7 Mutsumidori	83	313	181	94	4.4	22	99	88	12
8 G4810A	84	254	123	41	4.8	16	16	87	13
9 G4949A	85	305	171	90	4.2	21	71	95	5
10 P3147	85	281	148	70	4.4	20	94	83	17
11 Koh No. 10	90	346	227	127	4.5	25	99	93	7

¹⁾ Order of internode is counted downward from ear-born node.

²⁾ For explanation of S and L direction, see Fig. 3-8.

モメントを小さくして、ころび型の倒伏を減少させることにもつながるので、形態的改良の方向として有効と考えられる。

第4節 倒伏と重心高の関係

本章第2節でころび型倒伏率と折損率の系統間差を調査した結果、日本と米国の育成系統間で差が認められ、植物体の大きさが同じ場合、米国育成系統では日本育成系統より耐ころび型倒伏性、耐折損性が強いこと、また植物体の大きさところび型倒伏率および折損率との相関関係がみられないことから、米国の育成系統は根と稈の強化が行われていると考えられた。

一方、日本の育成系統では、植物体の大きさところび型倒伏率、折損率との間に高い正の相関が認められ、倒伏性は稈長、着雌穂高、茎葉重で代表される植物体の大きさに支配されていた。しかし、倒伏の発生を考える場合、単に植物体の大きさではなく、重心高を考慮にいれた、重心高×生体重で表わされるモメントの大きさと関連を考えるのが合理的であろう。

この観点より、ここでは耐倒伏性程度が明らかとなっている日本育成品種について、植物体の大きさと重心高および倒伏との関係を検討する。また、2品種について両親系統との比較を行い、これらの形質のF₁における発現様式を考察する。

1. 材料および方法

供試材料として、旧長野県農業試験場桔梗ヶ原分場（現中信農業試験場）において、1941年から1970年に育成された9品種と、交1号および交3号の両親4系統を用いた（第3-6表）。これらは第2章第2節で述べた作況試験で、その倒伏程度（第2-1表）が明らかになっているものである。

長野県中信農業試験場において、1979年5月15日に栽植密度90×30cm (37,000本/ha) で播種した。施肥、その他の栽培管理は第2章第2節と同様である。

調査項目は第3-6表に示す調査時における植物体の大きさを表す形質(稈長, 着雌穂高, 全生体重)と重心高, モメントおよび倒伏率, ならびに収穫時における収量形質である。測定は絹糸抽出期の約10日後に, 1区6個体, 3反復で行った。

なお, 重心Iは雌穂を着生したままの植物体全体での重心高, 重心IIは雌穂を除去した時の重心高である。また, 倒伏Iは1979年における倒伏個体割合を%で示し, 倒伏IIは本試験と全く同一の栽培方法で行った作況試験で得た22年間の倒伏程度の平均値(0:無~5:甚)である。なお倒伏I, IIとも大部分がころび型倒伏である。

その他の調査はトウモロコシ調査基準によった。

2. 結果および考察

(1) 重心高と倒伏の関係

供試した9品種は, 絹糸抽出期まで日数が78日の極早生から89日の極晩生までを含み, 植物体の大きさを示す稈長, 着雌穂高, 全生体重に大きな品種間差がみられた。それらの重心I, IIは, 交7号のそれぞれ95, 84cmから, 長交161号の130, 119cmまで35cmの品種差があったが,

Table 3-6. Lodging, plant size, and height of gravity center in several hybrids and their parents (1979).

Entries ¹⁾	Gravity center ²⁾		Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Total fresh wt. (g/plant)	Moment (kg·cm)	Days to silk.	Lodging ³⁾	
	I (cm)	II (cm)						I (%)	II degree
Koh No. 8	100	92	224	109	1087(24) ⁴⁾	108.7	78	45	1.2
Koh No. 7	95	84	200	96	1343(30)	127.6	80	31	1.0
Koh No. 3	102	90	222	115	1449(24)	147.8	81	23	1.4
Nagano No. 1	116	105	260	136	1525(21)	176.9	85	52	3.1
Chokoh No. 202	115	103	241	132	1446(23)	166.3	83	43	2.2
Chokoh No. 161	130	119	279	159	1557(20)	202.4	86	61	3.1
Koh No. 1	130	118	295	169	1858(20)	241.5	89	30	3.0
Koh No. 9	130	115	286	181	1976(17)	256.9	89	45	2.8
Nagano No. 25	126	114	286	161	1887(19)	237.8	87	63	3.0
488 Okuzuruwase	107	95	235	129	1846(21)	197.5	91		
Wis531-455, 466	63	57	149	58	681(31)	42.9	76		
439 W. D. C.	111	99	236	127	1645(22)	182.6	89		
159-1 Zairai	112	101	246	143	1879(21)	210.4	91		

1) All varieties are hybrids except Nagano No. 1 and Nagano No. 25.

2) I is height of gravity center of whole plant, and II is that of plant without ear.

3) I is percent of lodging in 1979, and II is the degree of lodging averaged over 22 years, refer to Table 2-1.

4) Figure in parenthesis is the percentage of ear fresh weight to total fresh weight.

Table 3-7. Correlation matrix among lodging, plant size, and height of gravity center.

		Gravity center ¹⁾		Stalk length	Ear height	Total fresh wt.	Moment	Days to silking	Lodging ²⁾	
		I	II						I	II
Gravity center	I	1.000	0.994***	0.977***	0.973***	0.827**	0.931***	0.941***	0.524	0.936***
	II		1.000	0.978***	0.954***	0.775*	0.893***	0.912***	0.561	0.940***
Stalk length				1.000	0.970***	0.840**	0.932***	0.938***	0.498	0.928***
Ear height					1.000	0.893**	0.966***	0.957***	0.430	0.877**
Total fresh wt.						1.000	0.976***	0.945***	0.218	0.750*
Moment							1.000	0.981***	0.340	0.841**
Days to silk.			d. f. =7					1.000	0.330	0.896**
Lodging	I								1.000	0.604
	II									1.000

1) I is height of gravity center of whole plant, and II is that of plant without ear.

2) I is percent of lodging in 1979, and II is the degree of lodging averaged over 22 years, refer to Table 2-1.

*, ***, ***: Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

いずれも着雌穂高より低い位置にあった。また重心 I は重心 II の 8~15cm 上にあった (第 3-6 表)。

絹糸抽出期まで日数, 稈長, 着雌穂高, 全生体重および重心高の相互間には高い正の相関が認められ (第 3-7 表), 晩生品種ほど長稈で全生体重が大きく, 重心 I, II が高くなっていた。その結果として, モメント (重心高×生体重) が相乗的に大きくなり, 力学的にも不安定になることから, 倒伏しやすくなるものと考えられる (第 3-12 図)。

そこで, 倒伏 I とモメントの関係をみると, 倒伏率は 23~63% の品種間差を示すが, モメントとの間に有意な相関関係は認められず, 本実験ではモメントと倒伏の関係は明らかでなかった。

しかし, 倒伏 II, すなわち平均倒伏程度とモメントとの関係をみると, 両者間には $r = 0.841^{**}$ の高い正の相関関係があり, モメントの大きいものほど, すなわち植物体の大きな品種ほど倒伏しやすいことが認められる (第 3-7 表)。また, このことから, 第 2 節で認められた日本育成系統における倒伏率と植物体の大きさととの相関関係は, モメントの大きさととの関係によるものと推察される。

ところで, 第 2 節でみられた植物体の大きさ, モメントと倒伏との関係が本実験では明らかでなかったのは, 供試材料の違いによるものと考えられる。すなわち, 本実験の供試品種は 1970 年以前に育成された, 耐倒伏性の非常に弱いものであるのに対し, 第 2 節の供試系統は, 4 系統を除いてそれ以降に育成された, 耐倒伏性が若干改善されたものであり, 倒伏を引き起こした外力の大きさが, 第 2 節の供試系統では系統間差を発現するのに適当であったのに対し, 本実験の供試品種では外力が大き過ぎて, 全品種に多くの倒伏が発生したためと考えられる。

(2) 重心 I の決定要因

重心 I は晩生の長稈品種ほど高いことが認められた (第 3-7 表) が, 重心 I を決定する要因として, 稈の重心 (重心 II), 雌穂の着生位置 (着雌穂高), および茎葉重と雌穂重の相対関

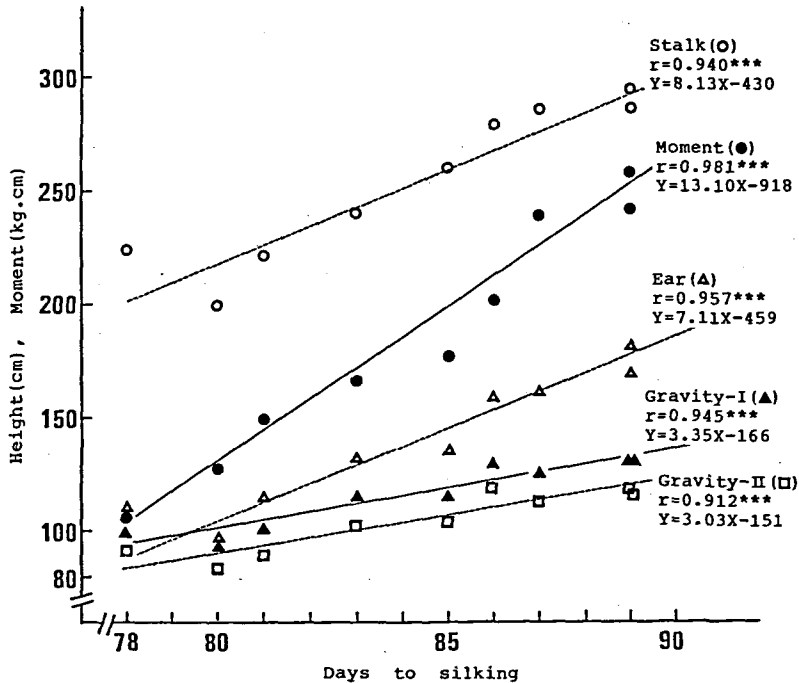


Fig. 3-12.

Relationship between days to silking and height of stalk, ear, gravity center and moment. Gravity-I is gravity center of whole plant and gravity-II is gravity center of plant without ear.

***: Significant at 0.1%.

係（雌穂重歩合）が考えられる。これらの位置関係を第3-12図に示した。いずれの品種においても着雌穂高は重心IIより高く、重心Iは着雌穂高と重心IIの中間にあり、重心II、重心I、着雌穂高の順に高くなっていった。全生体重の20~30%を占める雌穂の着生位置が植物体全体としての重心Iを重心IIより高くしたものである。

雌穂重歩合は着雌穂高が重心Iに及ぼす影響度を左右すると考えられるが、雌穂重歩合は品種と登熟ステージにより変化する。第3-12図に見られるように、晩生品種では着雌穂高の増加に比べて重心Iの変化が小さいが、これは晩生品種の雌穂重歩合が早生品種より小さく、雌穂の着生位置による重心Iへの影響が少ないためと推測される。また、雌穂重歩合は絹糸抽出期の20%前後から、乳熟期には約30%、成熟期には45%以上と、熟期が進むにつれて大きくなる。したがって、絹糸抽出期までは重心Iと重心IIは同位置にあるとみなされるが、熟期が進むとともに重心Iは、第3-12図で示した位置より高くなると推測される。

このように、重心Iの決定には雌穂の着生位置が重要な役割を果たすと考えられ、本試験においても、着雌穂高と重心Iの間に $r = 0.973***$ の相関が認められた。

Ishige (1980) は、本章での供試系統を含む3か年、5か所での449系統の調査から、着雌穂高と重心Iとの高い相関関係を認め、着雌穂高で重心高を推定できることを認めている。圃場での観察、あるいは測定の容易な着雌穂高が重心高と高い相関関係を持つことは、重心高を下げてモメントを小さくし、耐倒伏性の強化を図るうえで、有効な選抜指標となると考えられる。

(3) 重心高と収量との関係

上述したように、耐倒伏性強化の観点から重心 I の低下を図るにあたっては、収量との関係を考慮する必要がある。まず、重心 I と子実収量の関係を見ると、 $r = -0.628$ の有意ではないが 5% 水準に近い負の相関係数が得られた。一方、青刈収量は重心 I が高い品種ほど多く、有意な正の相関 ($r = 0.896^{**}$) が認められ、重心 I の低下は青刈収量を減少させた (第 3-13 図)。この結果は、供試品種が重心 I の低い短稈品種は子実用、重心 I の高い長稈品種は青刈サイレージ用品種とされていることに一致している。

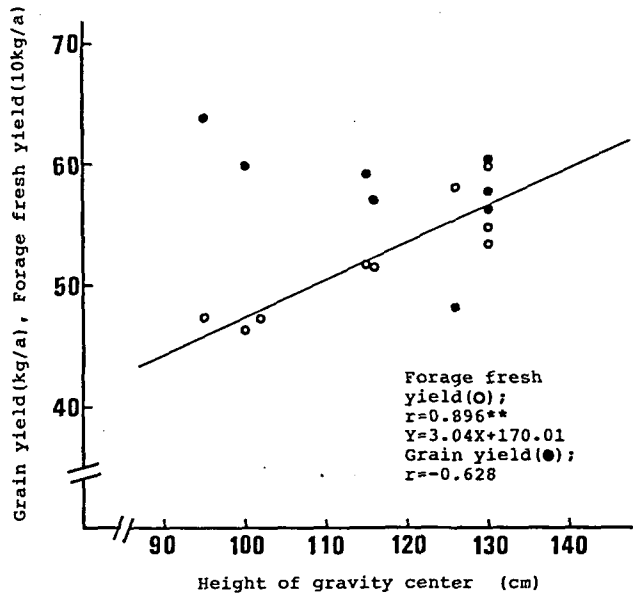


Fig. 3-13.

Relationship between height of gravity center and grain yield (●) and forage fresh yield (○).

** : Significant at 1%.

上記の結果から、子実収量の減少を伴わずに重心 I の低い品種を育成することが可能

であるが、重心 I の低い品種では青刈収量は減少すると考えられる。しかし、耐倒伏性の向上は栽植密度の増加を可能にするので、密植栽培することにより青刈収量は補償できると考えられる。

(4) F₁における重心高の発現

トウモロコシでは雑種強勢利用の一代雑種育種が行われており、育種の立場からは、親系統の重心および関連形質が F₁ でどのように発現するかが注目される。

そこで、F₁ 品種の交 1 号 (439 White Dent Corn × 159-1 在来種) と交 3 号 (488 オクズル早生 × Wis531-455-466) を両親系統と比較した (第 3-14 図)。

交 1 号では稈長、着雌穂高ともに両親系統より大きく、その結果として重心 I、II が高くなり、モメントも増大し、耐倒伏性の観点からは負の雑種強勢として現れた。他方、交 3 号では重心高を含むいずれの形質も両親の

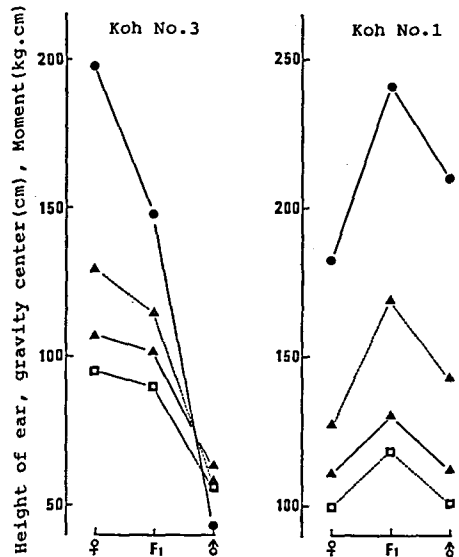


Fig. 3-14.

Height of ear (△), gravity-I (▲), gravity-II (□) and moment (●) in two hybrids and their parents. Gravity-I is gravity center of whole plant and gravity-II is gravity center of plant without ear.

中間となり、母親系統よりは低下したが、中間親よりは高かった。

収量における雑種強勢は、植物体の大きさ（稈長、青刈収量）に現れる場合と、主として雌穂の大きさ（子実収量）に現れる場合があり、茎葉繁茂型の青刈サイレージ用品種として育成された交1号は前者の、子実用品種として育成された交3号は後者の雑種強勢を利用して選抜されたために、この差異が現れたものと思われる。

このように、両親系統の組合わせにより、 F_1 での重心関連形質の発現のしかたは異なったが、地上部のモーメントに関しては耐倒伏性を改善するヘテロシスは無いものと言えよう。したがって、耐倒伏性育種の観点からは根張りの強さと稈強度における雑種強勢の発現に注目するべきであると考えられる。

第5節 摘 要

(1) 倒伏に関与する要因を明らかにするために、ころび型倒伏の発生した1979年と、主に折損が発生した1980年に、日本と米国育成の F_1 系統について倒伏の型と発生率を調査し、それらと地上部形態との関係を検討した。

1) 米国育成系統はころび型倒伏率、折損率ともに日本育成系統より低く、耐倒伏性に優れていたが、日米育成系統間で地上部負荷となる植物体の大きさに差がなく、したがって上記耐倒伏性の差は根と稈の強度の差によるものであった。

2) 米国育成系統では倒伏率と植物体の大きさとの間に相関がみられず、根および稈強度の改良が行われていることが認められた。また、米国育成系統は収量もまさることから、収量の低下なしに耐倒伏性を強化することが可能と考えられた。

(2) 稈強度を改良し、折損抵抗性の強化を図るための基礎として、折損発生位置の稈および節間内の分布と発生方向を調査した。

1) 折損発生の高さは着雌穂高と正の相関を示し、晩生長稈系統ほど折損高が高かった。しかし、節間順位でみると、折損の大部分は着雌穂節下第3～5節間に生じた。

2) 節間内における折損位置は系統によって偏っていた。また折損方向は出葉方向と直角の短径方向がほとんどであった。

3) 上記の結果から、稈の強度を調査する際には、着雌穂節下第3～5節間において、節間両端部と中央部を含む数か所で、短径方向に測定することが必要と考えられた。

(3) 地上部負荷となる植物体のモーメント（重心高×生体重）の構成要因である重心高と倒伏ならびに収量との関係を解析した。

1) 重心高は絹糸抽出期まで日数、稈長、着雌穂高、全生体重と正の相関を示し、晩生品種ほどモーメントが大きく、平均倒伏程度も大きくなった。

2) 重心高は雌穂の着生により上昇し、着雌穂高にほぼ支配されていた。着雌穂高は育種上、重心高を低下させるための有効な選抜指標と考えられた。

3) 重心高の低下により生草収量は減少したが、子実収量は重心高と負の相関を示す傾向がうかがわれたので、子実収量の減少なしに重心位置の低下が可能と考えられた。

第 4 章 倒伏関連形質の測定方法

第 1 節 緒 言

耐倒伏性育種を進めるにあたっては、病虫害抵抗性育種、あるいは他の障害抵抗性育種と同様に、適切な検定方法を確立することが育種の成否を左右する。一方、倒伏の発生には植物体の持つ遺伝的な形態学的、解剖学的性質とともに、栽培方法、気象条件等の、外部環境要因が複雑に関与している。

従来、倒伏の発生を促進する、晩播密植あるいは多肥密植栽培による耐倒伏性の検定が行われてきたが、圃場における実際の倒伏発生率による限り、安定した検定を行うことは困難である。このような観点から、倒伏と密接に関連する植物体の形質を明らかにして、それらにより耐倒伏性を評価する方法が多くの作物で検討されてきた（松尾1952, Chang and Loesch 1972, 北條1976, 宮坂1976）。

トウモロコシでは根系強度の測定法として、根の引抜き抵抗力、冠根の大きさ、根重、根体積など（Musick et al. 1965, Snell 1966, Thompson 1968, Nass and Zuber 1971, Jenison et al. 1981, Penny 1981, Kevern and Hallauer 1983）が、また稈強度の測定法として、稈の押しつぶし抵抗力、稈周縁部硬化組織の厚さ、貫入抵抗力、単位長当りの乾物重など（Russell 1961, Zuber and Grogan 1961, Loesch et al. 1963, Thompson 1970, Davis and Crane 1976, Colbert and Zuber 1978, Foley and Clark 1984）が報告されている。

前章において、日米育成系統間の耐ころび型倒伏性、耐折損性の差の重要な原因が根張り稈強度であることを明らかにし、それらを強化することの必要性を指摘した。本章では以上のような観点から、根系強度の測定法として根の引抜き抵抗力（Root-pulling resistance）を、また、稈強度の測定法として貫入抵抗力（Stalk-penetrating resistance）を取り上げ、両抵抗力を含めた倒伏関連形質について、具体的な測定方法ならびに生育ステージおよび栽培条件による変化を明らかにし、耐倒伏性の検定方法を検討する。

第 2 節 稈貫入抵抗力と折損抵抗力の関係および測定位置

稈の折損抵抗力、すなわち稈の物理的強度は稈の太さ、形態などの外部形態的要因と、稈組織自体の強さを支配する質的要因により決定されており、折損抵抗力の強化を図るには両者の改良が必要である。特に稈組織の質的強化には、茎腐れ（stalk rot）と虫害（corn borer）に対する抵抗性を強くして、これらに起因する折損を減少させることが重視されている（Craig and Hooker 1961, Loesch et al. 1962, Hoffbeck 1964, Cloninger et al. 1970, Chang and Loesch 1972）。

稈の質的強度には組織、細胞レベルにおける諸特性が関与しており、その測定は容易ではない。しかし、実際の育種場面においては、有効かつ非破壊的で、簡易に調査できる方法が望まれる。このようなものとして、稈の貫入抵抗力が報告されている（Colbert and Zuber 1978, Twumasi-Afriyie and Hunter 1982a）。

するとともに、第3章第3節で述べた折損発生位置との関係から、実際の測定方法について検討する。

1. 材料および方法

F₁品種のタカネワセとP3382、およびインブレッドのH84の3系統を、信州大学農学部附属農場において、1984年5月24日に栽植密度55,600本/haで播種し、慣行栽培を行った。

まず折損抵抗力と貫入抵抗力の関係をみるために、絹糸抽出期の約25~30日後に当たる9月3日から5日にかけて、調査個体を地際部で刈り取った後室内に持込み、ただちに稈基部を水につけて乾燥を防ぎつつ両抵抗力を測定した。測定は葉鞘を取り去った着雌穂節上第5節間から着雌穂節下第5節間の中央部でS方向に行った(第3-8図)。また、折損抵抗力に関する葉鞘の効果ならびに測定方向による差を検討するために、P3382の各節間について、葉鞘をつけた状態と取り去った状態でS、L両方向の折損抵抗力を測定した。

次に、節間内の部位による貫入抵抗力の変化を調査するために、タカネワセを用いて、着雌穂節下第2、4節間と着雌穂節上第2節間において、第3-8図に示した4区分のそれぞれ中央部および節間中央部(C)、すなわちIIとIIIの境界部の5か所においてL、S両方向について葉鞘なしで測定した。

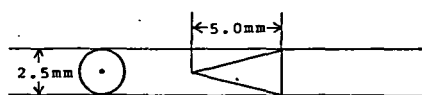


Fig. 4-1. Steel needle used for measurement of stalk-penetrating resistance.

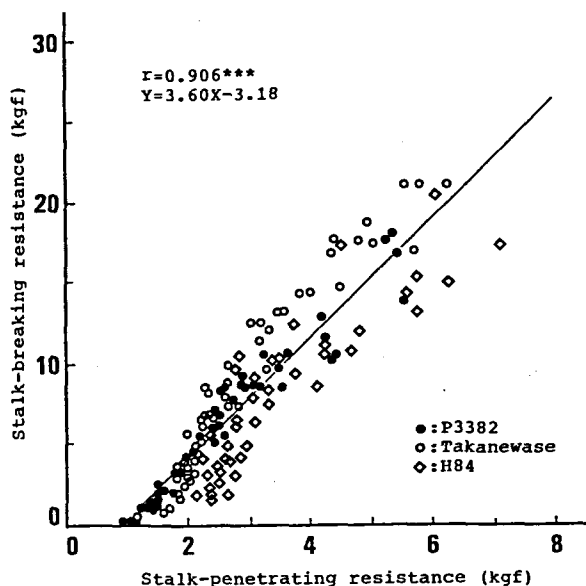


Fig. 4-2. Relationship between stalk-penetrating resistance and stalk-breaking resistance. ***: Significant at 0.1%.

以上の調査はそれぞれ5個体、1反復で行い、同時にS、L方向の稈径を測定した。

さらに9月10日に、3系統について、葉鞘なしの貫入抵抗力を各節間の中央部においてS方向に1区5個体、2反復で測定し、節間による貫入抵抗力の変化と、系統間差を検討した。

折損と貫入抵抗力の測定にはロードセル式小型材料試験機(今田製作所SV-540-40)を用いた。折損抵抗力は支点間距離10cmで、両端自由とした節間中央部において挫折に要する力を、また貫入抵抗力については各測定点で、第4-1図に示す鋼鉄製の貫入針を稈に垂直に突き刺すのに必要な力を測定した。なお荷重速度はともに70mm/minとした。

2. 結果および考察

(1) 稈貫入抵抗力と折損抵抗力の関係

貫入抵抗力と折損抵抗力の関係を第4-2図に示した。各系統内および3系統を込みにした

場合ともに、0.1%水準で有意な正の相関関係が認められ、貫入抵抗力による折損抵抗力の推定が可能であった。しかし、同じ貫入抵抗力の場合、折損抵抗力はインブレットで稈の細いH84が小さく、ついでP3382、タカネワセの順で、稈の太さの順に大きくなっていった。

このため、折損抵抗力(Y)には貫入抵抗力とともに稈の太さが関与していると考えられた。そこで、貫入抵抗力(X_1)と稈断面積(X_2)を説明変数として重回帰分析を行った結果、高度に有意となった(第4-1表)。重回帰式は以下の通りで、折損抵抗力の大部分が貫入抵抗力と稈断面積で決定されていた。

$$Y = 1.999X_1 + 0.023X_2 - 3.917 \quad (R^2 = 0.956)$$

また、貫入抵抗力と折損抵抗力および稈断面積と折損抵抗力との偏相関係数は、それぞれ0.851***と0.869***で有意となり、貫入抵抗力が稈の質的強度の指標として有効と認められた。

(2) 折損抵抗力と貫入抵抗力に及ぼす葉鞘の効果

イネ科作物においては、節間を包む葉鞘が稈強度の補強に重要な役割を果たしていることが認められている(松尾1952, 森谷1962, 北條1976)。そこで葉鞘が折損抵抗力と貫入抵抗力に及ぼす効果を調査した。

葉鞘をつけたままの場合と、取り去った場合の折損抵抗力を節間順位ごとに比較したところ、L, S両方向において、上位節間から下位節間まで、葉鞘つきの方が折損抵抗力が大きく、葉鞘が折損抵抗力の増大に寄与していた(第4-3図)。この折損抵抗力の増大は、上で認められた葉鞘を含む稈断面積の増加によると考えられる(第4-2表)。

葉鞘による稈径の増加はL, S方向で異なり、L方向の増加が明らかに大きかったが、葉鞘による折損抵抗力の増加率は方向で変わらなかった。また、折損抵抗力をL, S方向

Table 4-1. Regression analysis of variance for stalk-breaking resistance.

Source	S. S	d. f.	M. S	F
Regression	3964.9	2	1982.5	1551.9***
Residual	182.7	143	1.3	

*** : Significant at 0.1%.

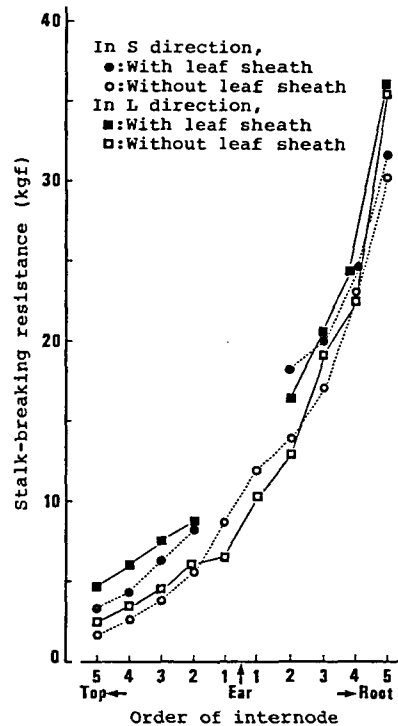


Fig. 4-3.

Effect of leaf sheath attachment on stalk-breaking resistance measured in S and L direction along internodes. Order of internode is counted from ear-born node upward and downward, respectively. For explanation of direction, see Fig. 3-8.

Table 4-2. Stalk diameter in L and S direction, L/S ratio, and cross-sectional area without leaf sheath(A) and with leaf sheath(B) of cultivar "P3382".

Order of internode ¹⁾	Diameter ²⁾ (mm)						Cross-sect. area (mm ²)		
	L		S		L/S ratio		A	B	
	A	B	A	B	A	B			
Top	5	9.0	14.5	6.7	10.7	1.33	1.36	48.5	126.0
	4	10.3	17.9	8.3	12.2	1.24	1.47	68.9	179.5
	3	11.9	20.9	10.2	13.8	1.17	1.51	97.1	237.5
	2	13.5	21.4	12.3	15.3	1.10	1.40	132.3	265.4
Ear	1	14.1	—	16.6	—	0.85	—	186.6	—
	1	18.1	—	17.5	—	1.03	—	250.7	—
	2	20.8	28.9	18.4	20.2	1.13	1.43	303.8	475.8
	3	22.5	27.2	19.3	20.7	1.17	1.31	345.1	451.9
	4	23.4	27.9	20.2	21.2	1.16	1.32	375.1	475.2
Root	5	24.0	28.0	21.0	21.9	1.14	1.28	399.0	490.9

1) Order of internode is counted from ear-born node upward and downward, respectively.

2) For explanation of L and S directions, see Fig. 3-8.

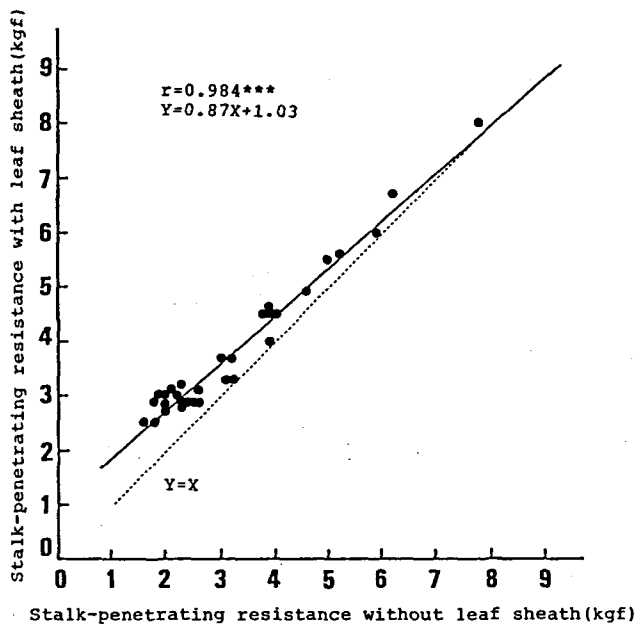


Fig. 4-4.

Effect of leaf sheath attachment on stalk-penetrating resistance in cultivar "P3382".

***: Significant at 0.1%.

間で比べたところ、葉鞘つきの場合、葉鞘なしの場合ともに、着雌穂節より上の節間ではL方向が大きかったが、着雌穂節以下では一定の傾向は認められなかった。

貫入抵抗力についても、折損抵抗力の場合と同様に葉鞘による抵抗力の増大が認められた。その効果は貫入抵抗力が大きくなるほど小さくなり、約8kg以上ではその効果は認められなかった(第4-4図)が、貫入抵抗力の測定は葉鞘をはずして行なうべきであると考えられた。

(3) 節間内部位による貫入抵抗力の変化

上述したように、貫入抵抗力は折損抵抗力との間に高い正の相関関係を有しているので、稈

強度の指標として有効であった(第4-2図)。しかし、第3章第3節で見たように折損発生位置の節間内分布と折損発生方向には偏りが認められる(第3-5表, 第3-11図)ので、貫入抵抗力も節間内部位と方向により異なることが予想された。そこで、節間内部位別、方向別の貫入抵抗力を測定し、節間内における適切な測定部位について検討した(第4-3表)。

まず、S, L方向間で比較したところ、着雌穂節上第2節間ではS, L方向間で差はみられなかったが、着雌穂節下第2, 4節間ではどの部位においても方向間で有意差があり、S方向がL方向よりも大きかった。

つぎに、節間内の部位による変化をみたところ、L方向では着雌穂節下第2, 4節間の部位間で差が見られたが、変動が大きく有意な差とならなかった。一方、S方向では着雌穂節下第4節間の両端部(I, IV)が中央部(II, III)より、また着雌穂節下第2節間のIがII~IVより大きく、節間内部位間で有意な差が認められたが、変動は小さく、調査に適していると考えられた。

そこで、S方向の節間内部位間の相関関係を検討した(第4-4表)。その結果、着雌穂節下第2, 第4節間とも部位間に $r=0.853^{**}\sim 0.973^{***}$ の正の相関があり、特定すればどの部位で測定しても良いと考えられた。しかし、実際の測定場面を想定すると、節間中央部が測定

Table 4-3. Stalk-penetrating resistance (kgf) at different parts in the 2nd and the 4th internode below ear, and the 2nd internode above ear of cultivar "Takanewase", measured in S and L directions without leaf sheath.

Internode	4th below ear		2nd below ear		2nd above ear	
	S	L	S	L	S	L
I	5.53±0.05c ²⁾	4.11±0.17a	4.08±0.16b	2.80±0.52a	3.09±0.05d	3.00±0.08c
II	5.20±0.00b	4.00±0.32a	3.32±0.00a	2.64±0.36a	2.47±0.07c	2.50±0.02b
Part ¹⁾ III	5.23±0.07b	4.15±0.25a	3.32±0.02a	2.73±0.35a	2.25±0.05b	2.13±0.03a
IV	5.43±0.05c	4.53±0.11a	3.16±0.02a	2.85±0.35a	2.04±0.02a	1.98±0.06a
C	4.99±0.07a	4.04±0.36a	3.30±0.10a	2.64±0.40a	2.36±0.08bc	2.28±0.00ab

1) For explanation of parts and direction in internode, see Fig. 3-8.

2) Figures followed with same letter in column are not significantly different(P=0.05).

Table 4-4. Correlation matrix among stalk-penetrating resistance measured at different parts in the 2nd(upper diagonal) and the 4th(lower diagonal) internode below ear of cultivar "Takanewase".

Parts ¹⁾	I	II	III	IV	C
I	--	0.916 ^{***}	0.943 ^{***}	0.881 ^{***}	0.943 ^{***}
II	0.958 ^{***}	--	0.973 ^{***}	0.933 ^{***}	0.854 ^{**}
III	0.963 ^{***}	0.965 ^{***}	--	0.946 ^{***}	0.869 ^{**}
IV	0.853 ^{**}	0.886 ^{***}	0.896 ^{***}	--	0.778 ^{**}
C	0.918 ^{***}	0.909 ^{***}	0.868 ^{**}	0.772 ^{**}	--

1) For explanation of parts in internode, see Fig. 3-8.

2) Stalk-penetrating resistance was measured in S direction without leaf sheath.

,*: Significant at 1% and 0.1%, respectively.

位置を決めやすい。その意味で節間中央部での測定値と I ~ IV との相関関係をみたところ、 $r = 0.772^{**} \sim 0.943^{***}$ で、相関はすべて有意であった。

以上の結果から、貫入抵抗力の測定は節間中央部で S 方向に行うのが適当と考えられる。

(4) 節間順位による貫入抵抗力の変化と測定節間

上述の結果に基づいて各節間の中央部の S 方向について貫入抵抗力を測定したところ、その個体内節間順位による変化は供試 3 系統とも同様で、上位節間から下位節間になるほど貫入抵抗力は大きくなった。F₁ 2 系統では着雌穂節上第 5 節間から着雌穂節下第 3 節間まで、また H 84 は着雌穂節上第 1 節間までゆるやかに増加し、それ以下の節間では急激な増加を示した (第 4 - 5 図)。

H84 はインブレッドであるにもかかわらず、全節間を通じてタカネワセ、P3382 より大きな貫入抵抗力を示した。また、F₁ のタカネワセと P3382 は着雌穂節より上の節間ではほとんど差がなく、それ以下の節間で P3382 が大きくなった。

このように系統間差は最上位節間からみられたが、上位節間では系統間の差は小さく、順位の逆転もみられた。しかし、着雌穂節以下では下位節間になるほど差が大きく、順位も一定で、系統間差が明瞭であった (第 4 - 5 図)。したがって、貫入抵抗力は着雌穂節以下のなるべく下位の節間において測定すべきであると考えられる。

これら 3 系統をこみにして、着雌穂節下の第 1 ~ 第 5 節間までの節間相互間の相関を求めたところ、いずれも $r = 0.978^{***}$ 以上の高い正の相関係数が得られた。したがって節間を特定すればどの節間を用いても良く、しかも F₁、インブレッドの区別なく

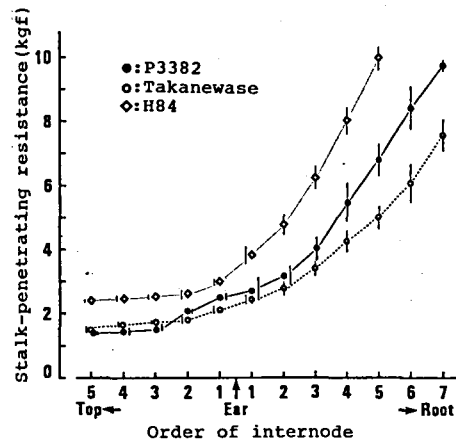


Fig. 4 - 5.

Change of stalk-penetrating resistance along internodes. Order of internode is counted from ear-born node upward and downward, respectively. Vertical bars represent standard errors.

Table 4 - 5. Correlation matrix among stalk-penetrating resistance in the 1st to the 5th internode below ear, including two hybrids and one inbred line.

Internode ¹⁾	1st	2nd	3rd	4th	5th
1st	--	0.998 ^{***}	0.992 ^{***}	0.994 ^{***}	0.978 ^{***}
2nd		--	0.998 ^{***}	0.994 ^{***}	0.982 ^{***}
3rd			--	0.992 ^{***}	0.985 ^{***}
4th				--	0.995 ^{***}
5th					--

1) Order of internode is counted downward from ear-born node.

*** : Significant at 0.1%.

適用できると考えられる（第4－5表）。

しかし、貫入抵抗力を稈強度の指標とした大きな理由は、圃場において立毛状態で、植物体を破壊せずに測定できることであり、圃場で測定しやすいことが必要である。系統間差の明瞭さからは着雌穂節下第4節間以下の下位節間が対象となるが、測定の容易さからは貫入抵抗力があまり大きすぎないことと、節間位置が適度な高さであることが要求される。この観点からすると、第6節間以下は地表面に近く、測定動作が困難であるうえに、H84のように地上部がない場合があり、また貫入抵抗力もかなり大きいことから適当ではない。したがって、稈の貫入抵抗力は着雌穂節下第4ないし第5節間で測定するのが良く、これらの節間は実際の折損発生位置（第3－5表）とも一致するので、その意味からも適当と考えられる。

Colbert and Zuber(1978), Twumasi-Afriyie and Hunter(1982a)はF₁系統を用いて貫入抵抗力を地上部伸長第2ないし第3節間で測定し、稈強度の指標として有効であったと報告している。地上部第2ないし第3節間は本実験のタカネワセ、P3382の場合は着雌穂節下第5または第6節間にあっており、本実験と同様な結果と考えられる。しかし、H84では着雌穂節下第3節間にあたり、地表面を基準にした場合には実際より小さい値として測定されることになる。これはH84の着雌穂節位が全葉数に対して他の2系統より低いためであり、このように着雌穂節位に差がある場合には系統間の比較が意味をなさなくなる。したがって、貫入抵抗力の測定節間は着雌穂節を基準に決めるべきと考えられる。

以上の結果を総合すると、稈貫入抵抗力の測定は着雌穂節下第4ないし第5節間中央部において、葉鞘無しでS方向に測定するのが良いと結論される。

第3節 倒伏関連形質の生育ステージによる変化

耐倒伏性の母本あるいは品種の育成にあたっては、倒伏関連形質の測定を行い選抜していくが、これらの形質は植物体の生育に伴い変化する。したがって、生育ステージによる倒伏関連形質の変化を明らかにし、測定時期について検討しておく必要がある。また開花前に非破壊的に個体別の検定ができれば、育種効率を大きく向上させることができる。

そこで本節ではF₁品種とその親系統を供試して、倒伏関連形質の生育に伴う変化を調査し、適当な測定時期について考察する。

1. 材料および方法

供試材料として第4－6表に示したF₁3系統とその親系統4系統の計7系統を用いた。P3382は米国産F₁、タカネワセは日本産F₁（6×7）で、それぞれ経験的に耐倒伏性強および弱と評価されている。PT81は米国産インブ

Table 4-6. Materials used in this experiment.

No.	Entries	Derivation	Silking date
1	P3382	Commercial hybrid(USA)	5 Aug.
2	PT81	Experimental hybrid(3x4)	30 July
3	H84	Inbred (USA)	10 Aug.
4	A664	Inbred (USA)	4 Aug.
5	Takanewase	Commercial hybrid(6x7)	2 Aug.
6	Kichigosei 81	Synthetic (Japan)	12 Aug.
7	Kichigosei 84	Synthetic (Japan)	3 Aug.

レッド間の単交配実験系統（3×4）である。

信州大学農学部附属農場において、1984年5月24日に栽植密度55,600本/ha（90×20cm）で播種し、慣行栽培を行った。試験区は1区4m×4うねとし、2反復乱塊法を用いた。調査は絹糸抽出前の7月17日から各系統の糊熟期ないし成熟期に当たる9月25日まで2週間おきに6回行った。

各回それぞれまず、根張りの強度として根の引抜き抵抗力を、連続した10個体について測定した。つぎに、地上部負荷の大きさとして引抜いた個体の稈長、着雌穂高、重心高および生雌穂重と生茎葉重を調査した。さらに、5個体については、稈強度として貫入抵抗力を、着雌穂節下第5節間中央部で葉鞘なしでS方向に測定した。貫入抵抗力の測定法は前節と同様である。同時に、測定部位の稈を約5cm採取し、生重および体積を水置換法で測定後、90℃で48時間熱風乾燥して乾重を測定し、稈の体積当りの生体重と乾物重を算出した。

引抜き抵抗力の測定は、つり秤を用いて行った。株の根元と秤の間をひもで結び、チェーンブロックを使用して垂直方向へ1.1cm/sec の速度で引抜き、秤の示す最大値を測定した（第4-6図）。重心高は根元で地下部を切り離し、地上部植物体を指で支えて、水平バランスのとれる支点までの距離を測定した。前章で示したように重心Iは雌穂を着生したままの、重心IIは雌穂をとりさった茎葉だけの時の重心位置である。モメントIは重心I×全生体重、モメントIIは重心II×生茎葉重で算出し、両者の差からモメントに対する雌穂の寄与率を求めた。

2. 結果

(1) 生体重とモメントの変化



Fig. 4-6.
Equipment for measurement of root-pulling resistance.

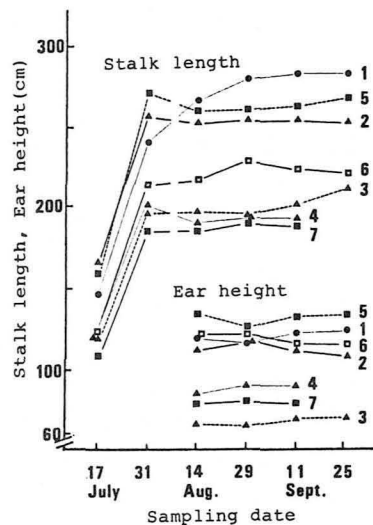


Fig. 4-7.
Stalk length and ear height at six sampling dates. Plant length was measured instead of stalk length before tasseling. For entry numbers, refer to Table 4-6.

Table 4-7. Plant fresh weight and height of gravity center at six sampling dates.

Entries	Sampling dates					
	17 July	31 July	14 Aug.	29 Aug.	11 Sept.	25 Sept.
	===== Foliage fresh wt./Ear fresh wt. (g/plant) =====					
1 P3382	436/ -	775/ -	1057/225	750/338	674/360	694/384
2 PT81	455/ -	667/ -	794/274	502/337	402/346	396/370
3 H84	231/ -	444/ -	577/124	492/237	407/246	449/200
4 A664	217/ -	455/ -	491/141	343/181	179/130	--
5 Takanewase	500/ -	863/ -	1191/361	709/420	707/412	706/397
6 Kichigosei 81	264/ -	740/ -	951/132	778/348	586/297	695/361
7 Kichigosei 84	234/ -	467/ -	592/191	358/239	249/212	--
	===== Ht. of gravity center-I/-II (cm) ¹⁾ =====					
1 P3382	42.8/42.8	86.3/86.3	107.2/98.8	110.0/98.6	111.8/96.5	112.9/95.5
2 PT81	52.9/52.9	92.1/92.1	104.4/90.9	111.3/95.1	108.6/91.6	107.9/89.8
3 H84	37.5/37.5	72.3/72.3	78.9/76.4	77.3/76.3	80.0/77.3	83.0/78.8
4 A664	34.2/34.2	73.2/73.2	79.3/70.4	82.6/71.3	77.1/61.2	--
5 Takanewase	48.0/48.0	98.6/98.6	113.9/97.2	114.1/94.5	113.7/92.5	116.1/94.4
6 Kichigosei 81	34.8/34.8	73.0/73.0	102.2/95.5	107.7/92.6	103.7/89.0	104.0/89.0
7 Kichigosei 84	34.1/34.1	68.4/68.4	72.7/63.5	76.1/64.9	75.4/61.6	--

1) Gravity center-I is gravity center of whole plant and gravity center-II is gravity center of plant without ear.

7月17日の第1回調査以降、絹糸抽出期まで急激な節間伸長がみられ、草丈、全生体重が大きく増大した。絹糸抽出以後は伸長が止まり、稈長、着雌穂高はほぼ一定となった(第4-7図)。

全生体重は晩生のH84と桔合成81号は8月29日、その他の系統は8月14日に最大となり、その後減少した。生茎葉重は全系統とも絹糸抽出期直後の8月14日が最高で、その後下葉の枯れ上がりや、熟期の進行に伴う水分含量の低下により減少した。また、生雌穂重は授精後の雌穂の発達により8月29日まで急激な増加がみられたが、それ以降は植物体の枯れ上がりがみられたA664と桔合成84号は大きく減少し、その他の系統は9月25日までゆるやかな増加、あるいは減少がみられ、一定の傾向はなかった。しかし、雌穂重歩合は熟期の進行につれて増加し、全系統平均で8月14日の約20%から9月11日以降は約40%に達した(第4-7表)。

つぎに重心高をみると、雌穂を除いた茎葉だけの重心(重心II)は、草丈、稈長の変化とほぼ並行した変化を示し、絹糸抽出期まで急激に高くなり、以後ほぼ一定となった。絹糸抽出期以降は雌穂の着生により重心は高くなり(重心I)、重心Iは重心IIより、8月14日には2.5~16.7cm、9月25日には4.2~21.7cm高く、熟期が進んで雌穂重歩合が大きくなるほどその差が大きくなる傾向がみられた(第4-7表)。しかし、この期間中の重心Iの変化は小さく、ほぼ一定とみなされ、雌穂重歩合に関係なく着雌穂高によって推定できた($r=0.943^{***}$, $Y=0.65X+29.61$)。

以上の結果として、モメントは絹糸抽出期直後まで急激に増加し、最大となった後は全生体

Table 4-8. Mean squares for several characteristics associated with lodging.

Source	d. f.	Mean squares ¹⁾				
		Total fresh weight	Gravity height	Moment	Root-pull. resistance	Stalk-penet. resistance
Sampling date(S)	4	925306.0	7956.5	15785.9	5523.9	48.90
Genotype (G)	6	514222.0	1809.7	9067.8	2931.9	21.86
Hybrids(H)	2	195133.0	93.2	3031.1	1444.7	7.00
Parents(P)	3	287538.0	702.1	4491.6	1458.7	25.51
H vs P	1	1832450.0	8561.8	34870.1	10325.7	40.61
S x G	24	25911.7	83.4	658.8	121.8	1.90
S x H	8	17259.5	25.8	361.9	112.8	1.78
S x P	12	24827.3	109.6	480.8	110.4	2.26
S x H vs P	4	46469.0	120.1	1786.7	174.1	1.09
Error	35	2864.1	5.2	28.9	28.5	0.36

¹⁾ All of F test are significant at 0.1% except that S x H vs P for stalk-penetrating resistance is significant at 5 %.

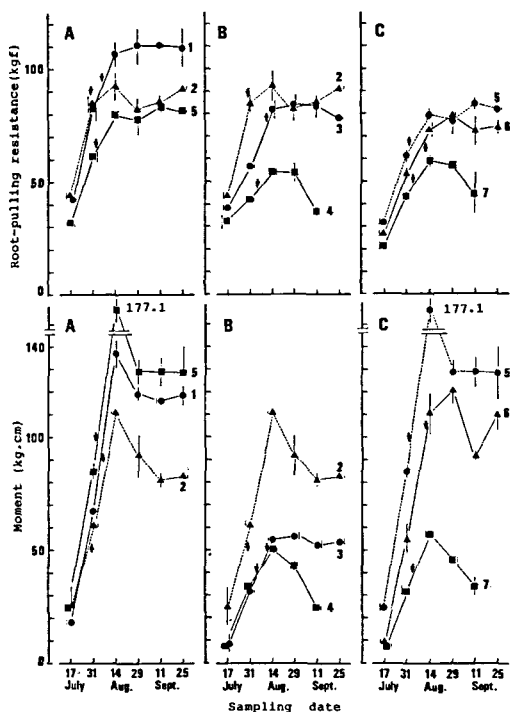


Fig. 4-8.

Moment and root-pulling resistance at six sampling dates in three hybrids(A) and their parental lines (B, C). Arrows indicate silking dates. Vertical bars represent standard errors.

重の変化と平行的に変化し、ほぼ一定か減少した(第4-8図)。また、雌穂重歩合の増加に伴い、モメントに対する雌穂の寄与率が増加し、50%以上となった。

これら草丈、稈長、全生体重には、初期から明らかな雑種強勢が認められ、重心高、全生体重が大きく、モメントが増大しており、この点からは耐倒伏性に関して負の雑種強勢となっていた。また、F₁品種間、両親系統間でも有意な差が認められた(第4-8表)。

(2) 根の引抜き抵抗力の変化

各系統とも引抜き抵抗力は生育ステージが進むにつれて大きくなり、7月17日は20~40kgfであったが、絹糸抽出期後の8月14日には60~110kgfとなり、それ以後は変動はあるもののほぼ一定であった。しかし、枯れ上がりの早かったA664(4)と桔合成84号(7)では9月11日には小さくなった(第4-8図)。

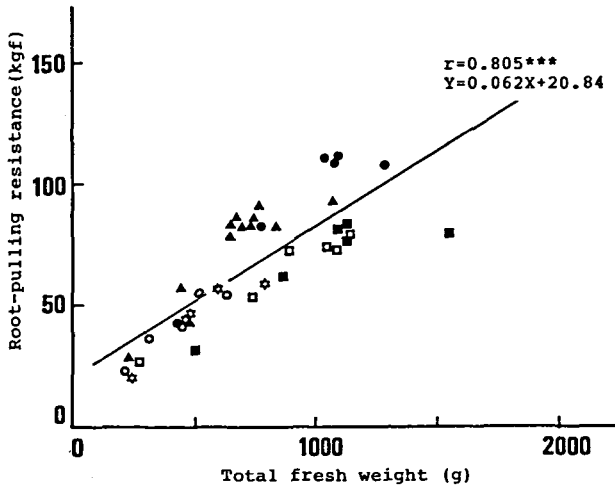


Fig. 4-9.

Relationship between total fresh weight and root-pulling resistance in three hybrids and their parental lines (solid and open symbols, respectively).
 *** : Significant at 0.1%.

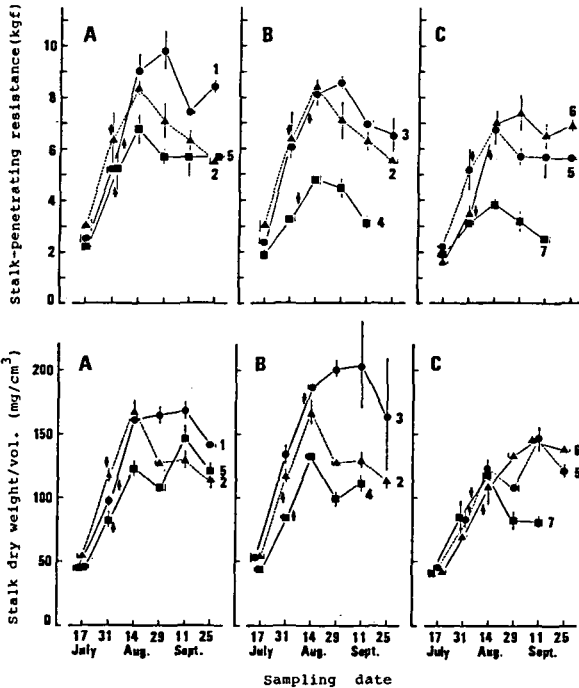


Fig. 4-10.

Stalk-penetrating resistance and stalk dry weight per volume at six sampling dates in three hybrids(A) and their parental lines(B,C). Arrows indicate silking dates. Vertical bars represent standard errors.

F₁間の比較をすると、タカネワセ(5)とP3382(1)およびPT81(2)との差は7月17日の第1回調査から認められたが、P3382とPT81の差は絹糸抽出期以後に認められ、系統間差の発現時期が異なった(第4-8図A)。また、F₁とその両親系統を比較すると、PT81、タカネワセともに初期から雑種強勢が認められ、8月29日以外は両親系統より抵抗力が大きかった(第4-8図B,C)。根の引抜き抵抗力と地上部生育との関係を見ると、全生体重と引抜き抵抗力の間には全調査期間込みで高度に有意な正の相関関係が認められ(第4-9図)、Foth(1962)が報告しているように、地上部と地下部の発達が密接に関係していた。

(3) 稈貫入抵抗力の変化

稈の貫入抵抗力は生育が進むとともに大きくなり、絹糸抽出期直後の8月14日あるいは8月29日に最高となり、7月17日の2~4倍となった。その後は熟期が進むにつれて低下したが、低下のしかたは系統により異なっていた(第4-10図)。

F₁系統についてみると、引抜き抵抗力の場合とほぼ同様、全期を通じてタカネワセが小さく、7月31日の調査で他の2系統、P3382およびPT81との間に差が認められ、P3382とPT81の間には8月29日以後に差が認められた。しかし、最高値に達して以後、PT81が最終調査まで明らかな低下を示したのに対し、タカネワセは8月

Table 4-9. Correlation coefficients among four characteristics at six sampling dates and of all dates combined.

Sampling date	d. f.	Root-pull. resist. vs Stalk-penetrat.	Total fresh weight vs Root-pull. resist.	Stalk dry wt./vol. vs Stalk-penetrat.
17 July	5	0.818*	0.800*	0.789*
31 July	5	0.772*	0.574	0.799*
14 Aug.	5	0.930**	0.567	0.686
29 Aug.	5	0.924**	0.703	0.886**
11 Sept.	5	0.922**	0.840*	0.858*
25 Sept.	3	0.574	0.214	0.517
All	38	0.921***	0.806***	0.884***

***, ***, * : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

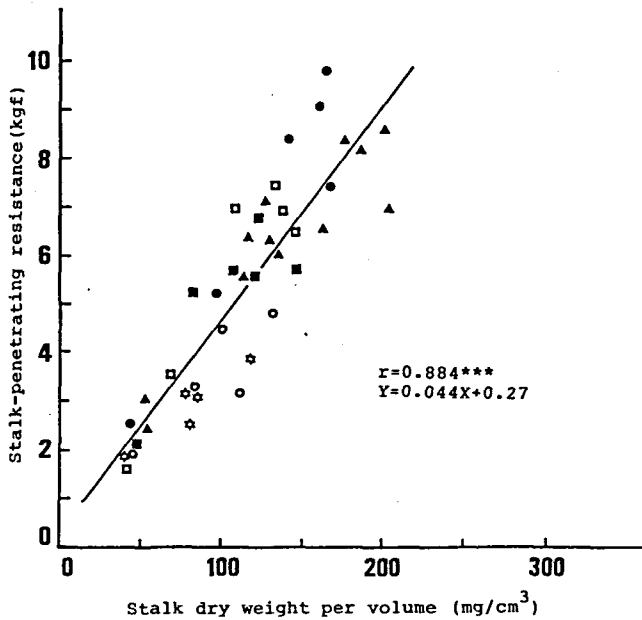


Fig. 4-11.

Relationship between stalk dry weight per volume and stalk-penetrating resistance in three hybrids and their parental lines (solid and open symbols, respectively).

***: Significant at 0.1%.

にした場合も両者間には有意な正の相関関係が認められ、貫入抵抗力が稈中の乾物量によって影響されることが明らかになった(第4-9表, 第4-11図)。

3. 考察

(1) 倒伏関連形質の生育に伴う変化

生育が進むにしたがって生体重, 重心高が大きくなり, これに伴ってモメントが増加し, 絹糸抽出期後に最大となった(第4-8図)。重心高は, 雌穂の着生により大きく上昇したが,

14日以後は低下を示さず, 9月25日には両系統の差は認められなかった(第4-10図A)。また, F₁と両親系統を比較すると, PT81, タカネワセともに初期から8月14日までは両親系統より大きく, 雑種強勢がみられたが, それ以後はそれぞれの母親系統のH84, 桔合成81号より小さくなり, 中間親よりやや大きい値を示した(第4-10図B, C)。

稈の貫入抵抗力と稈形質との関係をみたところ, 貫入抵抗力は稈断面積とは相関を示さず($r=0.125$), 稈の太さとも関係がなかった。しかし稈の体積当り乾物重の変化(第4-10図)とは平行的に変化し, 調査時期別にみた場合も, 全期間をこみ

その後は雌穂の発達による雌穂重歩合の増加にかかわらずほぼ一定で、重心高は着雌穂高により決定されることが判明した。したがって、重心高を下げ、モメントを減少させるためには、着雌穂高の低下を図れば良いと考えられる。

根の引抜き抵抗力は生育とともに大きくなり、絹糸抽出期後に最大となった。その後は、枯れ上がりの認められた2系統を除いて、ほぼ一定で、明らかな低下はみられなかった(第4-8図)。Penny (1981), Jenison et al. (1981), Kevern and Hallauer (1983)は根の引抜き抵抗力について、絹糸抽出期前と後を比較し、本実験と同様に絹糸抽出期後の方が大きいことを報告している。また、Foth(1962), Mangel and Barbar (1974)はトウモロコシの根の生育を追跡調査し、根重、根長で表される根量が、絹糸抽出期後に最大となることを観察している。これらのことから、根量の増大によって引抜き抵抗力が大きくなるものと推察される。

稈の貫入抵抗力は、引抜き抵抗力と同様に、絹糸抽出期直後に最大となったが、その後は低下が認められた(第4-10図)。Colbert and Zuber(1978)は、絹糸抽出期1週間前から5週間後までの貫入抵抗力の変化を測定し、本実験と同様、絹糸抽出期後に最高となり、その後低下することを認めている。

貫入抵抗力の変化は稈の体積当り乾物重の変化と密接に関連していることが判明した(第4-10図)が、絹糸抽出期後の貫入抵抗力の低下は、稈に貯蔵された光合成産物が子実へ転流した結果と考えられる(Hoyt and Bradfield 1962, Daynard et al. 1969, Hume and Campbell 1972, Tollenaar 1977, Twumasi-Afryie and Hunter 1982a)。一方、上述のように引抜き抵抗力の低下が認められなかったのは、根と子実の間には蓄積養分の競合がないためと考えられる。

以上のように、地上部負荷の大きさの指標としてのモメント、地下部の固定力としての根の引抜き抵抗力、稈の折損抵抗力としての稈の貫入抵抗力は相互に関連しながら生育ステージにより変化していた。

そこで、モメントと根の引抜き抵抗力および稈の貫入抵抗力との比率の変化をみたところ、いずれも早生～中生系統のP3382, PT81, A664, タカネワセ、桔合成84号では8月14日、晩生系統のH84, 桔合成81号では8月29日または9月11日に最大となった。すなわち、絹糸抽出期後10～20日が同一の外力を受けた場合に最も倒伏しやすい時期であると考えられるが、このことは経験的に知られている倒伏発生の多い時期と一致している。

なお、耐倒伏性強のP3382と弱のタカネワセを比較したところ、全生育期間を通じてタカネワセはモメント/抵抗力が大きく、倒伏しやすいことが認められた(第4-10表)。

(2) 稈貫入抵抗力と引抜き抵抗力の関係

稈の貫入抵抗力と根の引抜き抵抗力は、 F_i 、両親系統をこみにしてかつ調査全期間を通じて互いに高度に有意な正の相関関係を保っていることが認められた(第4-12図)。また、調査時期別にみた場合にも両者間に高い有意な正の相関が認められたことから、貫入抵抗力の測定によってその時点における根の引抜き抵抗力を推定することができると考えられる(第4-9表)。また、ここでみられた両形質間の相関は表現型だけでなく遺伝相関も高いので(第7-1表)、稈の貫入抵抗力の選抜により根の引抜き抵抗力を同時に改良できると考えられる。Martin and Hershey(1935)はトウモロコシの稈と根の分化と発達を組織形態学的に調査し、稈と根の発達が密接に関連していることを明らかにしており、ここで認められた両形質の関係

Table 4-10. Moment per root-pulling resistance and moment per stalk-penetrating resistance at six sampling dates.

Entries	Sampling dates					
	17 July	31 July	14 Aug.	29 Aug.	11 Sept.	25 Sept.
===== Moment per root-pulling resistance (kg·cm/kgf) =====						
1 P3382	0.44	0.81	1.28	1.08	1.05	1.09
2 PT81	0.57	0.73	1.20	1.12	0.96	0.91
3 H84	0.31	0.57	0.67	0.68	0.63	0.67
4 A664	0.33	0.79	0.93	0.81	0.64	--
5 Takanewase	0.76	1.38	2.23	1.67	1.54	1.57
6 Kichigosei 81	0.34	1.03	1.52	1.54	1.26	1.49
7 Kichigosei 84	0.38	0.74	0.96	0.81	0.77	--
===== Moment per stalk-penetrating resistance(kg·cm/kgf) =====						
1 P3382	7.56	12.96	15.16	12.19	15.06	14.16
2 PT81	8.20	9.67	13.37	13.00	12.92	12.92
3 H84	3.75	5.34	6.75	6.60	7.55	7.26
4 A664	4.00	10.34	10.51	9.64	7.62	--
5 Takanewase	11.44	16.38	26.28	22.72	22.69	23.03
6 Kichigosei 81	5.84	15.67	16.00	16.40	14.18	16.00
7 Kichigosei 84	4.24	10.33	14.82	14.41	13.62	--

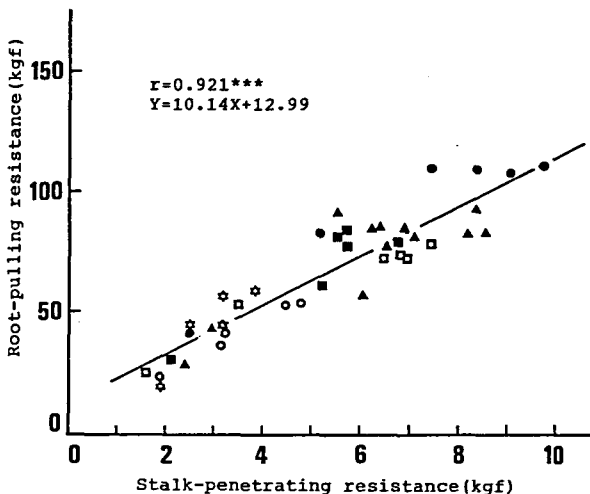


Fig. 4-12.

Relationship between stalk-penetrating resistance and root-pulling resistance in three hybrids and their parental lines (solid and open symbols, respectively).

*** : Significant at 0.1%.

も、稈と根の発達の相互関係によるものと考えられる。さらに、貫入抵抗は圃場において非破壊的に、しかも簡易に測定することが可能であり、この意味からも育種場面では極めて有効な方法と考えられる。

(3) 測定時期の検討

倒伏関連形質は、生育初期から系統間に差を生じていたが、それぞれ生育ステージとともに変化し、かつ変化の仕方が系統により異なっていた(第4-8表)。そこで、各形質の調査時期間の相関関係を求め、これに基づいて測定すべき時期ならびに絹糸抽出期前における早期検定の可能性を検討した(第4-11表)。

倒伏の発生はほとんどが絹糸抽出期後であるので、まず絹糸抽出期後

よって異なるためと考えられる。したがって、絹糸抽出期の近接した系統群ごとに調査するようになればより高い相関が得られるものと推測される。絹糸抽出期前に非破壊的に個体選抜ができることは、自殖系統育成に際しては交配個体数の削減を可能にし、また循環選抜においてはS₀またはS₁系統からの選抜個体をそのまま相互交配に用いることができるため1世代1サイクルを可能にするので、絹糸抽出期後に個体を選抜し翌年相互交配を行なう従来の2年1サイクルに比べると、より効率的であると考えられる (Colbert and Zuber 1978)。

以上のことを総合すると、耐倒伏性の改良に際しては、絹糸抽出期別に群別して各群の絹糸抽出期直前に稈の貫入抵抗力を測定する方法が効率的であり、また育成を完了した親系統やF₁系統における耐倒伏性の評価には、生育初期のモメントと根の引抜き抵抗力による早期検定、あるいは絹糸抽出期後の特定時期における貫入抵抗力の測定が効率的であると考えられる。

第4節 倒伏関連形質の栽培条件による変化

倒伏の発生は品種系統の遺伝的特性とともに栽培環境条件に支配されており、一般に多肥密植栽培によって増加する。トウモロコシにおいても例外ではない (Stringfield and Thatcher 1947, Dungan et al. 1958, 田中ら1969, Genter and Camper 1973, 岩田1973, 戸澤1985)。しかしトウモロコシの場合、栽培に際しては飼料作物という観点から特に多収性が求められるので、収量性にすぐれたF₁品種の普及とともに、栽植密度も施肥量も次第に増加してきている。したがってさらにすぐれた耐倒伏性が必要となっている (Loesch 1972, Prior and Russell 1975, Steele 1978, Troyer and Rosenbrook 1983) が、栽植密度と施肥量を倒伏発生の観点から追求した研究は以外に少ない (Zuber and Grogan 1961, Liebhart and Murdock 1965, 井上・岡部1979, Twumasi-Afriyie and Hunter 1982a, b, Troyer and Rosenbrook 1983)。

また、トウモロコシは飼料作物として、年間を通じて多収を求める牧草その他の飼料作物の作付け体系の中に組み込まれ、前後作との関係からしばしば播種期が移動する (飯田1980) が、播種期の移動によって倒伏関連形質の形質値も変化し、ひいては倒伏率も変化すると考えられる (Musick et al. 1965, Zuber 1966, Genter and Jones 1970, 戸澤1985)。しかし従来、播種期に関する研究は播種期と生育、収量との関係、特に出穂開花反応との関係に関するものがほとんど (Gilmore and Rogers 1958, 浦野・滝沢1965, 田中・原1971, Cross and Zuber 1972, Daynard 1972, 岩田1973, Mederski et al. 1973, Coelho and Dale 1980) で、倒伏との関係を検討した報告は限られている。

本節では以上のような観点から、栽培条件として栽植密度、N施用量および播種期を取りあげ、これらによる倒伏関連形質の変化と倒伏の関係を明らかにし、耐倒伏性の検定に適した栽培条件を検討する。

1. 材料および方法

(1) 栽植密度およびN施用量試験

供試材料としてF₁のタカネワセ、P3382とインブレッドのH84を用い、1984年5月24日に信州大学農学部附属農場において播種した。処理は第4-12表に示す栽植密度3水準 (D1, D2, D3) × N施用量3水準 (N1, N2, N3) の9処理区とした。

栽植密度はうね間90cmで、株間をそれぞれ30, 20, 15cmとして設定した。NはN1区では全量基肥として播種前に条施したが、その他の2区では半量を追肥として7月上旬に施用した。なお、P, Kは各区とも同一とし、それぞれ110, 100kg/haを基肥として施肥した。試験区は1区4m×3うねで、2反復乱塊法とした。

調査は各系統の絹糸抽出期の20日後とし、タカネワセでは8月24日、P3382では8月27日、H84では8月31日に行った。各区10個体について1株おきに根の引抜き抵抗力を測定し、同時に稈長、着雌穂高、重心高、稈径、全生体重、稈の貫入抵抗力を測定した。測定方法は本章第3節と同様である。

(2) 播種期試験

タカネワセとP3382を供試し、信州大学農学部附属農場において、1986年5月14日から6月30日まで4回の播種期(S1, S2, S3, S4)に播種した(第4-12表)。栽植密度は55,600本/haとし、施肥管理は慣行法で行った。

試験区は1区4m×3うねで、2反復乱塊法とした。調査は各播種期の絹糸抽出期の20日後

Table 4-12. Treatments in planting density x nitrogen rate experiment (1984) and sowing-date experiment (1986).

Planting density	Nitrogen rate	Sowing date
D1: 37,000 plants/ha	N1: 60 kg/ha	S1: 14 May
D2: 55,600	N2: 120	S2: 30 May
D3: 74,000	N3: 240	S3: 14 June
		S4: 30 June

に、1区6個体について行った。調査項目、方法は前項(1)の場合と同じである。

2. 結果

(1) 生育およびモメントの栽培条件による変化

はじめに、栽植密度とN施用量が生育に及ぼす影響をみることにする。絹糸抽出期では系統間の差は認められたが、栽植密度、N施用量による差は認められなかった。これに対して、稈長、着雌穂高、重心高、稈径、全生体重では系統間差とともに栽植密度の効果および遺伝子型と栽植密度の交互作用の効果が認められた(第4-13表)。一方いずれの形質においても、N施用量の効

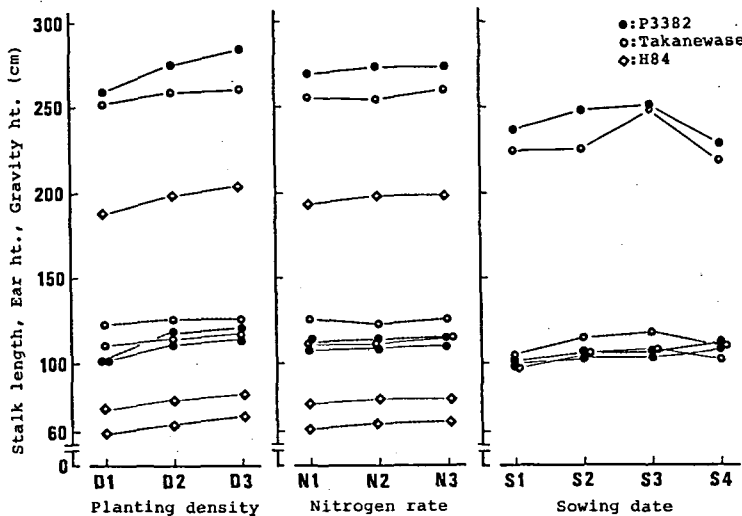


Fig. 4-13.

Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on stalk length (solid lines), ear height (broken lines) and height of gravity center (dotted lines). For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

Table 4-13. Mean squares for several characteristics associated with lodging in planting density x nitrogen rate experiment and sowing-date experiment.

Source	d. f.	Mean squares					
		Days to silking	Ear-born node	Stalk length	Ear height	Gravity height	Total fresh weight ^b
===== Planting density x nitrogen rate experiment in 1984 =====							
Block	1	0.66	0.02	8.7	8.9	4.3	2084.4
Density (D)	2	1.85	0.74**	1376.9***	615.1***	321.6***	869018.8***
Nitrogen (N)	2	0.90	0.08	113.4	23.7	18.0	3911.7
Genotype (G)	2	294.90***	32.73***	28441.6***	18646.8***	6559.1***	2343030.5***
D x N	4	0.13	0.02	12.6	7.5	1.3	5777.0
D x G	4	1.88	0.23**	98.6	111.0**	23.6*	21092.0*
N x G	4	0.51	0.05	23.5	13.1	1.8	2028.0
D x N x G	8	0.69	0.05	43.8	23.2	7.2	2218.7
Error	26	0.89	0.04	60.2	18.8	6.9	5406.3
===== Sowing-date experiment in 1986 =====							
Block	1	0.56	0.06	0.3	1.0	0.3	552.2
Sowing (S)	3	599.56***	2.72***	486.6***	101.5**	46.1**	80724.2**
Genotype (G)	1	14.06***	0.42*	552.2***	144.0**	5.4	15500.2
S x G	3	0.73	0.20	68.9*	35.8	17.0	8506.9
Error	7	0.28	0.07	11.1	9.6	4.3	7539.6

Source	d. f.	Mean squares					
		Moment	Root-pull. resistance	Stalk-penet. resistance	Yield/area		Root lodging
					Dry matter ²⁾	Grain	
===== Planting density x nitrogen rate experiment in 1984 =====							
Block	1	67.5	27.0	0.004	64.9	24.4	0.3
Density (D)	2	5692.5***	3058.5***	14.397***	4307.7***	1174.8***	318.7**
Nitrogen (N)	2	104.4	927.1***	0.484	217.7	32.8	7.8
Genotype (G)	2	50259.7***	9416.7***	31.799***	32387.1**	16679.4***	411.1***
D x N	4	55.8	91.5	0.060	331.1	96.0	35.0
D x G	4	327.1**	370.7***	0.503**	171.8	224.0*	87.6
N x G	4	39.5	41.0	0.296	47.1	29.7	57.6
D x N x G	8	18.2	73.6	0.254	279.5	72.2	17.8
Error	26	71.4	43.3	0.180	214.9	58.7	49.7
===== Sowing-date experiment in 1986 =====							
Block	1	1.2	105.5	0.242	32.3	---	---
Sowing (S)	3	933.4*	664.0*	0.647	2781.4*	---	---
Genotype (G)	1	106.4	5073.0***	14.649***	1155.5	---	---
S x G	3	145.2	105.2	0.161	199.5	---	---
Error	7	104.2	69.0	0.226	400.5	---	---

1) Total fresh weight per plant at 20 days after silking.

2) Total dry matter yield was measured at maturity in 1984 and at 20 days after silking in 1986.

*, **, *** : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

果、およびN施用量と栽植密度、N施用量と遺伝子型、ならびに3要因間の交互作用の効果は認められなかった。そこで、以下N処理3水準を込みにして、栽植密度による前記6形質の変化を述べていく。

各系統とも栽植密度が高くなるにしたがって、稈長、着雌穂高が高くなり、重心高も上昇した(第4-13図)。全葉数、着雌穂節位の栽植密度間差がごく小さい(第4-14表)ことから、これらは節間長が長くなったことによるものと考えられた。また、稈径は栽植密度が大きいほど小さくなっていった。このように、栽植密度が大きくなるほど、稈が細く、節間長が長く、重心高が高くなり、形態的に倒伏しやすくなっていった。

一方、生雌穂重、生茎葉重は栽植密度が高くなるほど小さくなり、個体当り全生体重は減少した(第4-14表)。重心高と全生体重の積であるモメントは重心高の上昇割合よりも全生体重の減少割合の方が大きかったので、栽植密度の増加に伴い小さくなった(第4-14図)。

つぎに、播種期が生育に及ぼす影響をみることにする。全体的な傾向としては、播種期の移動によって多くの形質に有意な変動が生じたことがあげられる(第4-13表)。まず絹糸抽出期は、S1とS2では差がなかったが、S3とS4ではS1、S2に比べて8~20日遅れた。ただし播種期が遅いほど絹糸抽出期まで日数は減少した。全葉数、着雌穂節位はこの絹糸抽出期まで日数

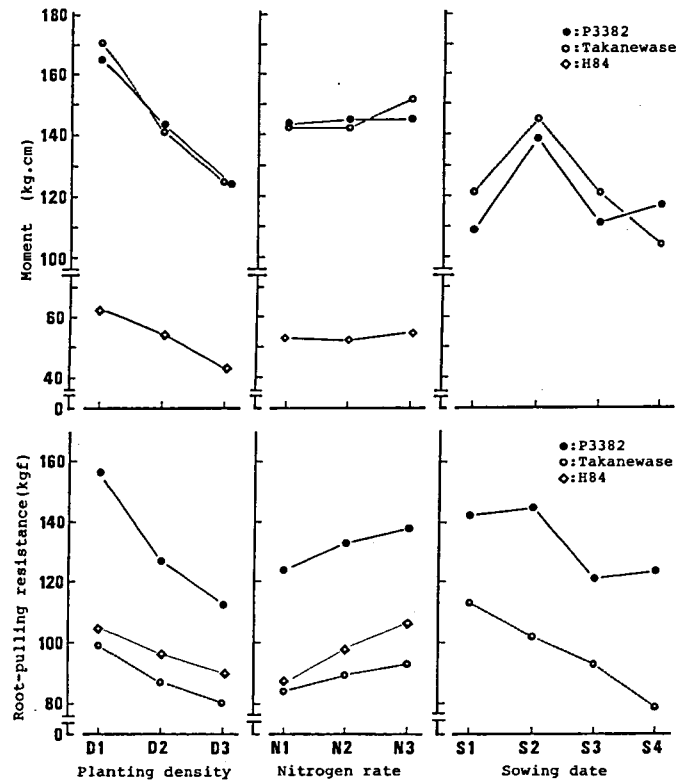


Fig. 4-14.

Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on moment and root-pulling resistance. For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

の変化に応じて変化し、S1とS2の間では差が見られなかったが、S3とS4ではともにS1、S2に比べて1.3~2減少した(第4-14表)。一方、稈長、着雌穂高、重心高は全葉数、着雌穂節位と異なる反応を示し、稈長はS3で最高、S4で最低となったが、着雌穂高と重心高はP3382ではS4、タカネワセではS3で最高となった(第4-13図)。

播種期の遅れによって全葉数、着雌穂節位が減少したにもかかわらず、稈長、着雌穂高が逆にS2、S3、あるいはS4で大きくなったのは、S2、S3、あるいはS4ではS1に比べて初期生育時の気温が高く、下位節間の伸長が大きかったためと考えられる(中村1977)。S4で稈長が小さくなったのは、栄養生長期間が短すぎたためと考えられる。

Table 4-14. Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on growth and yield¹⁾.

Genotype	Treat- ments ²⁾	Days to silking	Number of leaves	Ear- born node	Stalk ³⁾ diameter (mm)	Fresh ⁴⁾ weight (g/plant)	Yield(1000kg/ha)		Root ⁷⁾ lodging (%)
							Dry ⁵⁾ matter	Grain ⁶⁾	
===== Planting density (1984) =====									
P3382	D1	73	19.4	13.9	25.4	1618	18.5	12.3	0.0
	D2	73	19.3	13.9	24.1	1292	19.5	12.6	5.7
	D3	73	19.1	13.6	22.2	1085	22.1	14.1	10.8
Takanewase	D1	71	19.3	14.3	28.2	1539	18.1	9.5	3.6
	D2	73	19.4	14.4	26.1	1239	19.0	11.6	13.7
	D3	72	18.8	13.6	22.7	1076	20.4	12.7	17.8
H84	D1	79	18.9	11.6	19.8	844	10.4	5.7	2.2
	D2	79	18.8	11.7	18.3	680	12.8	6.3	2.4
	D3	80	18.6	11.6	16.8	529	13.8	6.4	2.2
===== Nitrogen rate (1984) =====									
P3382	N1	73	19.2	13.8	24.2	1334	19.9	13.0	6.7
	N2	73	19.2	13.8	23.6	1332	20.2	13.1	4.1
	N3	73	19.3	13.9	23.9	1328	20.1	12.9	5.8
Takanewase	N1	71	19.3	14.2	25.2	1268	18.6	11.1	9.3
	N2	72	19.0	13.9	25.1	1266	19.4	11.6	15.3
	N3	72	19.4	14.2	26.7	1320	19.6	11.2	10.4
H84	N1	79	18.7	11.6	18.3	687	11.9	5.8	5.5
	N2	80	18.8	11.7	17.9	664	12.1	6.1	0.0
	N3	79	18.9	11.7	18.7	702	12.9	6.5	1.3
===== Sowing date (1986) =====									
P3382	S1	89	19.9	14.3	26.1	1088	18.7	--	--
	S2	74	19.8	13.9	25.8	1328	21.5	--	--
	S3	67	18.6	13.0	23.5	1064	16.7	--	--
	S4	63	18.6	13.0	24.9	1084	16.0	--	--
Takanewase	S1	88	20.2	14.7	27.0	1248	21.3	--	--
	S2	73	19.9	14.8	25.7	1418	22.8	--	--
	S3	65	19.1	13.5	26.1	1124	19.7	--	--
	S4	60	18.2	13.0	25.1	1023	15.9	--	--

1) Since there was no significant interaction between planting density and nitrogen rate in all characteristics, means for planting density treatments and nitrogen rate treatments were averaged over nitrogen rates and planting densities, respectively.

2) For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

3) Larger stalk-diameter at the center of 5th internode below ear-born node.

4) Total fresh weight at 20 days after silking.

5) Total dry matter was measured at maturity in 1984 and at 20 days after silking in 1986.

6) Grain yield is adjusted to 15% water content.

7) Root lodging was counted on 23 of August in 1984. No lodging occurred in 1986.

生雌穂重、生茎葉重はともにS2で最大となったが、P3382の場合はS2以外の播種期相互間では差がみられず、タカネワセの場合は播種期が遅いほど減少した。この結果、モメントは両系統ともS2で最大となったが、P3382ではS1、タカネワセではS4で最小となった(第4-14図)。

(2) 根の引抜き抵抗力と稈貫入抵抗力の栽培条件による変化と倒伏率

まず、根の引抜き抵抗力は、着雌穂高、重心高、全生体重、モメントなど植物体地上部の形質と同様に遺伝子型、栽植密度、遺伝子型と栽植密度の交互作用、および播種期に関して変異を示したほか、地上部形質の場合とは異なってN施用量の効果が認められた。しかし、N施用量と遺伝子型、N施用量と栽植密度との交互作用は認められなかった(第4-13表)。

根の引抜き抵抗力は栽植密度が高くなるほど小さくなり、栽植密度がD1からD3へ増加すると、P3382、タカネワセではそれぞれ約30%、20%、H84では約15%低下した。また、N施用量の増加に伴って引抜き抵抗力は増加し、N施肥の効果が認められた。ただし、N1からN3へのN増施に対して、H84では約18%の増加が観察されたが、F1系統では約10%の増加にとどまり、栽植密度の影響に比較して、その変化は小さかった(第4-14図)。

タカネワセでは播種期が遅くなるほど引抜き抵抗力は小さくなったが、S1とS2の間、S2とS3の間の差は有意ではなかった。また、P3382ではS1とS2の間、S3とS4の間では差が認められなかったが、いずれの場合もS3とS4はS1とS2に比べて引抜き抵抗力が有意に低かった(第4-14図)。

つぎに、稈の貫入抵抗力は、遺伝子型、栽植密度、および遺伝子型と栽植密度の交互作用について変異を示したが、N施用量の効果、播種期の効果および遺伝子型と栽植密度間の交互作用を除く各要因間の交互作用の効果については変異が認められなかった(第4-13表)。

貫入抵抗力は栽植密度が大きくなるにつれ急激に低下し、D1からD3になるとP3382とタカネワセでは約30%、H84では20%の低下がみられた。なお、N施用量が増加するにつれて低下(H84)したり、N3で低下(タカネワセ)したりする傾向が、さらには播種期が遅れるにつれて低下する傾向がみられたが、いずれの場合も処理区間差が小さく

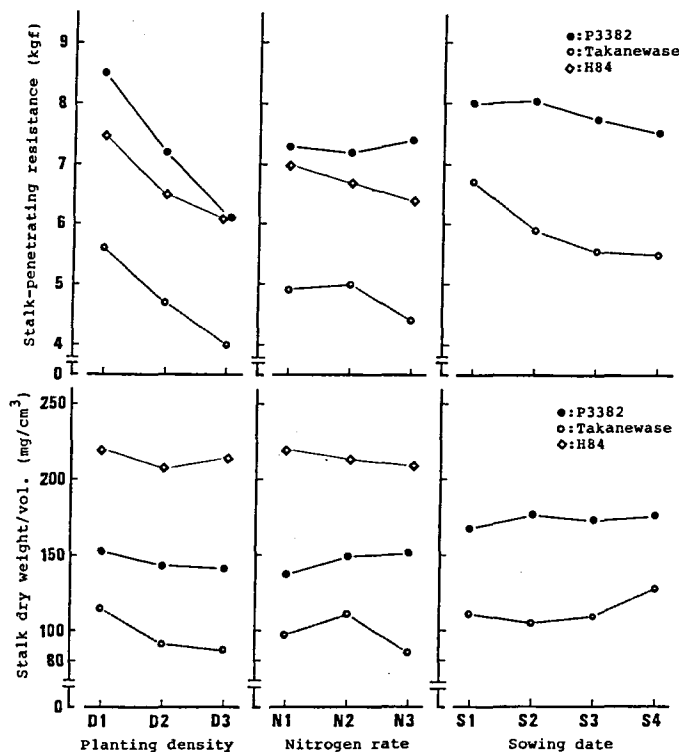


Fig. 4-15. Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on stalk-penetrating resistance and stalk dry weight per volume. For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

有意ではなかった(第4-15図)。

以上のように、Nの効果は明らかでなかったが、栽培条件による倒伏関連形質の変化とともに倒伏率も変化し、F₂系統では栽植密度が高いほど倒伏率が大きかった(第4-13, 14表)。倒伏率と根の引抜き抵抗力との間には $r = -0.471^*$ 、稈の貫入抵抗力との間には $r = -0.693^{***}$ の有意な負の相関関係が認められた。

3. 考察

(1) 倒伏および倒伏関連形質の栽培条件による変化

栽培条件のうち、まず栽植密度とN施用量についてその効果を検討する。

一般に植物体の生育量はN施用量と栽植密度により変化するが、その変化の仕方は遺伝子型により異なり、特に植物体の大きさにより影響される。また、N施用量の効果と栽植密度の効果との間には交互作用が認められ、密植になるほどN施用の効果が高い(Nunez and Kamprath 1969, 岩田1973)。

本実験において植物体の大きさの異なるF₂系統とインブレッッド1系統を供試したところ、生育、収量および倒伏率と倒伏関連形質の大部分において、遺伝子型および栽植密度の効果、ならびに栽植密度と遺伝子型の交互作用の効果が認められた。

しかし、N施用量の効果は根の引抜き抵抗力においてのみ認められ、それ以外の形質ではN施用量の効果ばかりでなくN施用量と遺伝子型、栽植密度との交互作用の効果も全く認められず、Nの効果は明らかでなかった(第4-13表)。この原因は明らかでないが、標準N施用量の半分のN1区で全乾物収量および子実収量がN2, N3区と有意に異ならず、収量水準も高かったことから(第4-14表)、N1区においてもN不足が生じなかったと考えられる。したがって、Nの効果についてはより広い範囲のN施用量について再検討する必要があるであろう。

根の引抜き抵抗力は唯一、N施用量の効果が認められた形質であるが、このことから地下部は地上部より栽培環境の影響を受けやすいと推測される。

また引抜き抵抗力がN増施により大きくなった(第4-14図)ことから、今まで報告されている多肥による倒伏の増加は、地上部の過繁茂によるモメントの増加と、稈強度の低下に起因するものであって、地下部の劣化によるものではなく、地下部は多肥によってむしろ

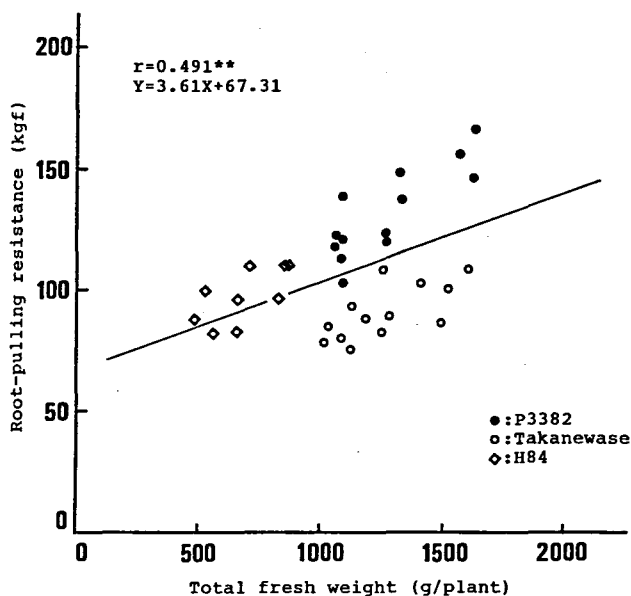


Fig. 4-16.

Relationship between total fresh weight and root-pulling resistance under different field conditions.

** : Significant at 1%.

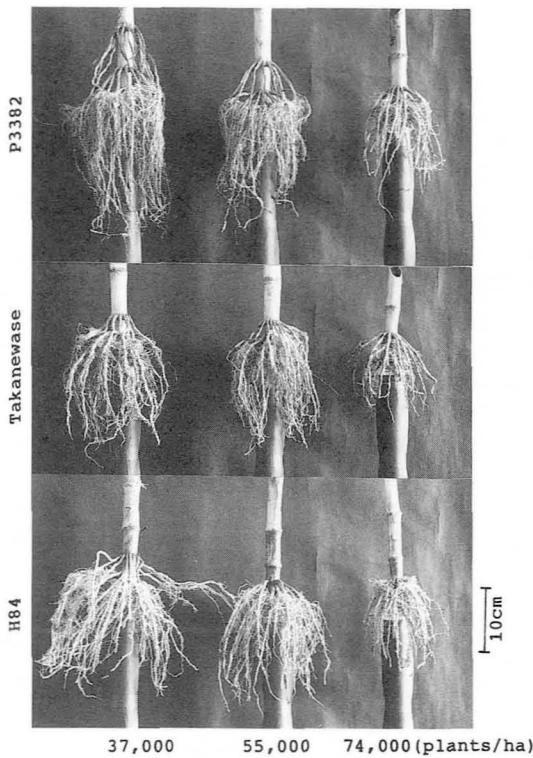


Fig. 4-17.
Effect of planting density on root development.

稈の貫入抵抗と稈の体積当り乾物重との間には前節と同様、有意な正の相関が認められ ($r=0.615^{***}$)、栽植密度の増加に伴う体積当り乾物重の低下の結果として貫入抵抗が低下することが明らかになった (第4-15図)。Williams et al. (1968)、岩田 (1973) が栽植密度が高くなると稈中の炭水化物含有率が低下すると報告していることから、貫入抵抗の低下は密植による個体当りの乾物生産量の減少に起因すると考えられる。

つぎに播種期の効果について検討する。

播種期の効果は稈貫入抵抗を除く諸形質 (第4-13表) で認められたが、倒伏が発生しなかったため、播種期と倒伏との関係は明らかでなかった。ただし、引抜き抵抗は全生体重とほぼ同様な変化を示し、播種期が遅いほど小さくなっていった (第4-14図)。Musick et al. (1965)、Genter and Jones (1970)、戸澤 (1985) は晩播きによるろび型倒伏、折損の発生を増加を報告しており、本試験においても、晩播による稈の徒長と地上部栄養生長量の減少に伴う引抜き抵抗の低下が認められた。これらのことから、晩播ほど倒伏しやすいと考えられる。

(2) 耐倒伏性検定のための栽培条件

耐倒伏性系統の選抜育成にあたっては、他の障害抵抗性育種と同様、的確で効率的な検定方法、すなわち安定的に、しかも遺伝子型間の差が明らかになるように倒伏を発生させる方法を用いることが必要である。しかし、倒伏の発生は風雨などの物理的外力によるものであり、耐

る強化されている可能性が大きい。

一方、栽植密度の効果は絹糸抽出期以外の形質で有意 (0.1%水準) であった (第4-13表)。また栽植密度は多くの形質で遺伝子型と交互作用を示し、栽植密度の増加による根の引抜き抵抗、稈貫入抵抗の低下は、インブレッドよりもF₁系統の方が大きく、F₁系統の中でも植物体の大きいものほど著しかった (第4-14, 15図)。

植物体の地上部生体重と根の引抜き抵抗との間には有意な正の相関が認められた (第4-16図)。このことから、栽植密度の増加に伴って引抜き抵抗が低下する (第4-14図) のは、栽植密度の増加につれて個体当りの生育量が地上部、地下部ともに減少し、根系が小さくなるためと考えられる (第4-17図)。さらに、栽植密度が増加すると群落内の光環境が悪化し、根に炭水化物を供給する下位葉の枯れ上がりが進行して、根の活力が低下すると考えられる (村田1975) が、このことも引抜き抵抗の低下を助長していると考えられる。

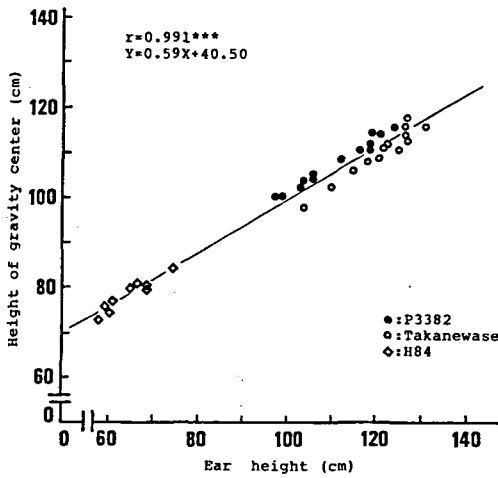


Fig. 4-18.

Relationship between ear height and height of gravity center under different field conditions.

***:Significant at 0.1%.

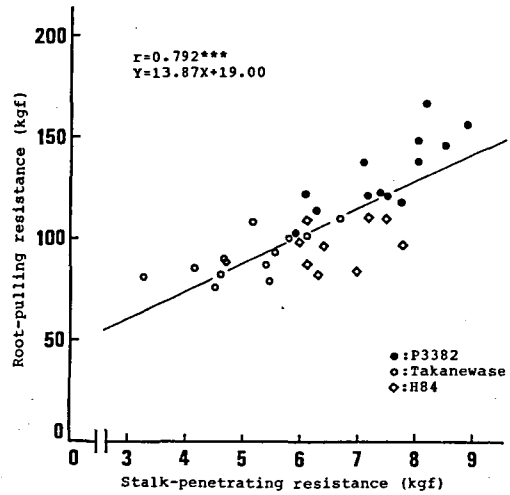


Fig. 4-19.

Relationship between stalk-penetrating resistance and root-pulling resistance under different field conditions.

***:Significant at 0.1%.

病虫害抵抗性の接種検定のように人為的に発生させることは困難である。したがって、倒伏が発生しやすい栽培条件を設定することが重要であるが、本試験の結果から判断すると、耐倒伏性検定の栽培条件として密植，晩播栽培が適当と考えられる。

この密植，晩播栽培での自然倒伏発生率による耐倒伏性の検定は，検定のための特別の労力を必要としないので，F₁系統，インブレッドなどの固定系統，あるいは世代が進み固定度が高くなった育成中の系統を大量に検定する場合に有効であろう。しかし，倒伏率による限り，常に安定した結果を得ることは難しい。

そこで，労力がかかるが，引抜き抵抗力，貫入抵抗力を測定して，より積極的に耐倒伏性を検定することが重要である。しかし，その場合も，測定は密植，晩播条件下で行うべきである。密植，晩播条件下で優れた系統は，疎植，早播き条件下でも耐倒伏性に優れるが，その逆は必ずしも言えないからである。

そして貫入抵抗力と引抜き抵抗力を実際の耐倒伏性の検定に適用するに当たっては，遺伝子型（主として植物体の大きさ）と栽植密度の交互作用が認められたこと（第4-13表），また，今回の播種期試験では播種期と遺伝子型の交互作用が認められなかったが，供試材料の早晩性に大きな変異のある場合には交互作用が予想されることから，検定系統を早晩性と植物体の大きさにより群別し，適した栽植密度，播種期を決定するべきである。例えば本試験に関して言えば，植物体の小さなインブレッドではさらに高い栽植密度が必要であり，また播種期は6月以降とするのが適当と考えられる。

なお，2か年，合計13の異なる栽培環境を通して，稈の貫入抵抗力と根の引抜き抵抗力との間，および着雌穂高と重心高との間に高い正の相関関係が認められた（第4-18，19図）ことから，稈貫入抵抗力は稈強度だけでなく，根系強度についても非破壊的で簡易な指標として使用可能であり，また着雌穂高は重心高の推定に安定して使用できると考えられる。

第5節 根の引抜き抵抗力の場所および年次間変動

第3章で取り上げたように、耐倒伏性に関与する形質として、植物体の大きさと重心高、稈強度、根張りの強さなどがあげられる。これら倒伏関連形質は、本章第3、4節で述べたように、植物体の生育量と密接に関係していた。しかし、植物体の生育が試験場所と年次によって変動することは周知の事実であり、この変動とともに倒伏関連形質も当然変化すると考えられる。そこで、本節では主に根の引抜き抵抗力の試験場所と年次による変動について検討する。

なお、本試験は、トウモロコシの耐倒伏性育種の強化に関する試験として、農林水産省農業技術研究所生理遺伝部（当時）を中心に、北海道立十勝農試、農水省北海道農試、長野県中信農試、宮崎県農試都城支場のトウモロコシ育種研究室が共同で行った研究の一部である。

1. 材料および方法

第4-15表に示す系統を、1979年と1980年に長野県中信農業試験場（塩尻市）と農業技術研究所（茨城県筑波市）において、それぞれ栽植密度55,600本/ha（90×20cm）と62,500本/ha（80×20cm）で5月中下旬に播種し、慣行栽培した。試験番号1～3、16は合成系統、17～19はインブレッド、4～9、20～24は中信農試育成F₁系統、9～15、25～29は米国育成F₁系統である。

これら各系統の絹糸抽出期の20日後に、稈長、着雌穂高、重心高、根の引抜き抵抗力を1区10個体、2反復で調査した。

なお、上記2場所以外においても、各場所の慣行法による栽培と、同様な調査が行われた。

2. 結果および考察

1979、80年とも塩尻においても筑波においても生育に明らかな系統間差が認められたが、塩尻では筑波より全系統で稈長、着雌穂高が大きく、特に1980年の稈長は全系統平均で53cmも高く、生育量に優り、重心高も高かった。根の引抜き抵抗力も、生育に優る塩尻の方が全体に大きい傾向を示した（第4-15表）。また、2年間共通に供試した6系統について年次間変動をみたところ、稈長は塩尻では1979年より1980年の方が大きかったが、筑波では逆に小さかった。しかし、引抜き抵抗力は両地とも1980年の方が著しく大きかった（第4-15表）。

このように場所、年次により生育と引抜き抵抗力には大きな変動がみられた。したがって、引抜き抵抗力の測定値は絶対的なものではなく、同一場所、年次に調査した系統間の相対的な強さを示すものである。そこで、場所、年次を通して相対的な強弱関係が普遍的かどうかを検討した。

塩尻と筑波の場所間相関をみたところ、2年とも全形質で有意な高い正の相関が認められ、塩尻と筑波における相対的順位には共通性があると思われた（第4-16表）。しかし、1979年には2系統（試験番号5、10）、1980年には4系統（20、22～24）で、生育が劣るにもかかわらず、筑波における引抜き抵抗力が大きかった。これら6系統のうち試験番号10を除く5系統はいずれも長野県中信農試で育成され、片親に西日本産のフリント系統が使われていることが注目される。西日本産のフリント在来系統は日長反応性が高いのに対し、米国産デント系統は日長反応性が鈍いことが知られており（中村1977）、引抜き抵抗力の環境に対する反応も系統の

Table 4 -15. Plant size, height of gravity center and root-pulling resistance at Shiojiri and Tsukuba in 1979 and 1980.

Location	Shiojiri				Tsukuba			
	Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Gravity center (cm)	Root-pull. resistance (kgf)	Stalk length (cm)	Ear height (cm)	Gravity center (cm)	Root-pull. resistance (kgf)
===== 1979 =====								
1 Kichigosei No. 88	181	59		67	153	60	70	57
2 Kichigosei No. 90	167	65		44	142	63	69	43
3 Kichigosei No. 159	219	106		80	202	104	94	54
4 Chokoh No. B411	257	132		84	220	103	102	77
5 Chokoh No. B494	253	130		85	231	112	105	98
6 Chokoh No. B498	270	150		94	237	127	112	80
7 Chokoh No. B526	212	84		49	187	83	87	48
8 Takanewase	235	125		62	212	108	98	52
9 Oh545 x Oh43	193	63		65	151	51	67	65
10 Oh545 x Oh45	174	49		63	131	45	59	72
11 G4810A	240	132		92	229	132	112	88
12 G4949A	270	160		78	253	153	121	77
13 XL390	230	131		71	218	128	108	64
14 P3360	257	125		83	224	117	106	73
15 P3715	231	105		98	197	95	92	64
===== 1980 =====								
16 Kichigosei No. 88	188	63	73	128	141	60	71	98
17 Oh545	161	47	60	105	117	42	58	73
18 W128B	165	64	66	85	120	53	60	34
19 J639	233	105	93	92	189	99	90	79
20 Chokoh No. B411	267	127	113	108	217	112	106	114
21 Chokoh No. B490	279	168	130	108	233	153	129	102
22 Chokoh No. B491	279	150	121	119	212	120	110	123
23 Chokoh No. B494	264	124	110	110	216	105	103	119
24 Chokoh No. B498	289	148	123	115	235	135	117	124
25 G4810A	275	142	118	141	205	122	109	136
26 XL311	212	84	90	121	169	78	79	66
27 3B	253	126	111	166	194	112	101	122
28 P3382	270	115	102	175	204	105	95	138
29 P3715	237	107	95	140	181	89	89	115
Mean 1979	226	108	—	74	199	99	94	68
1980	241	112	100	122	188	99	94	103
Total	233	110	100	98	194	99	94	85

Table 4-16. Correlation coefficients of root-pulling resistance and associated characteristics between Shiojiri and Tsukuba, and between 1979 and 1980.

Correlation between ¹⁾	Stalk length	Ear height	Ht. gravity	Root-pull. resist.
Shiojiri and Tsukuba	0.910***	0.975***	0.997***	0.818***
1979 and 1980	0.941***	0.972***	0.976***	0.520

¹⁾ Including two years and two locations, respectively.

***: Significant at 0.1%.

持つ遺伝的背景により異なる可能性が考えられる。

Table 4-17. Root-pulling resistance(kgf) at five locations in 1979 and 1980(cv. P3715).

各形質の2場所こみの年次間相関をとったところ、稈長、着雌穂高、重心高では有意な正の相関が認められたが、引抜き抵抗力では有意な相関が認められなかった(第4-16表)。そこで場所別に年次間の相関をみたところ、有意ではないが、筑波では $r = 0.715$,

Location	1979	1980
Obihiro	122	113
Sapporo	157	143
Tsukuba	63	115
Shiojiri	98	140
Miyakonojyo	102	79

塩尻(F_1 品種のみ)では $r = 0.755$ の相関係数が得られた。

つぎに、5場所の共通品種として供試したP3715について調べたところ、引抜き抵抗力は場所によって相違し、両年とも札幌が最大であった。引抜き抵抗力の年次による変動の仕方も場所によって異なり、帯広、札幌、都城では1979年の方が大きかったが、筑波、塩尻では1980年の方が大きく、場所間の順位は一致しなかった(第4-17表)。

このように各系統の引抜き抵抗力の強さは場所・年次により異なり、P3715を基準とした場合、塩尻ではそれより強い系統は1979年が0、1980年が3系統にすぎなかったのに対して、筑波ではそれぞれ8、6系統となった。この例が示すように、場所によって選抜系統は自ら異なってくる。

したがって、各場所において目標とする強度を示す系統を決定する必要があり、共通の標準品種により比較した場合にも、他の場所における相対的強度は参考程度に止めるべきであろう。さらに場所・年次間変動は系統の遺伝的背景により異なる可能性が推測されるので、異なる遺伝的背景を持つ系統を熟期別に、また F_1 は母本系統と区分して、複数の基準となる系統を設定する必要があると考えられる。

第6節 摘 要

(1) 貫入抵抗力の稈強度検定上の有効性とその測定方法を明らかにするために、貫入抵抗力と折損抵抗力の関係および植物体の部位による貫入抵抗力の変化を調査した。

1) 貫入抵抗力が系統内でも、供試全系統を通じて折損抵抗力と高度に有意な正の相関を示したことから、貫入抵抗力による折損抵抗力の推定が可能であること、貫入抵抗力の測定は稈強度の検定法として有効であることが認められた。重回帰分析の結果、折損抵抗力は稈断面積と貫入抵抗力によりその96%が説明された。

2) 節間内部位と測定方向、葉鞘の有無、ならびに節間順位と貫入抵抗力との関係を調査し、

系統間差の明瞭さと安定性、測定操作の容易さ、および実際の折損発生位置と一致することから、貫入抵抗力の測定は着雌穂節下第4ないし5節間中央部で、葉鞘なしで短径方向に行うのが良いと結論された。

(2) 倒伏関連形質の検定に適した時期と、絹糸抽出期前の早期検定の可能性を明らかにするために、稈貫入抵抗力、根の引抜き抵抗力およびモメントの生育ステージによる変化を調査した。

1) 3形質とも生育ステージが進むにつれて地上部の生育量と並行的に大きくなり、絹糸抽出期直後から2週間後までの間に最高となった。

2) 貫入抵抗力と引抜き抵抗力は全系統、全調査時期を通じて互いに高い正の相関関係を示し、貫入抵抗力による引抜き抵抗力の推定が可能と考えられた。

3) 3形質のうち、生育初期から系統間差が認められ、かつ調査時期間の相関が高いモメントと引抜き抵抗力は、絹糸抽出期よりかなり早い時期に検定し得ることが認められた。

4) 貫入抵抗力は、倒伏抵抗性推定の精度はやや劣るが絹糸抽出期直前の検定が可能であり、かつ非破壊的に検定できるので、個体選抜と相互交配の必要な循環選抜で有効と考えられた。

(3) 耐倒伏性の検定に適した栽培条件を明らかにするために、栽植密度、N施用量および播種期試験を行い、倒伏関連形質の変化を調査した。

1) 栽植密度と播種期の効果がモメント、引抜き抵抗力、貫入抵抗力で認められ、密植、晩播によって両抵抗力が低下し、倒伏しやすくなることが明らかになった。したがって、耐倒伏性検定には密植、晩播栽培が適していると考えられた。

2) N施用量の効果は引抜き抵抗力だけで認められ、N量が増加すると引抜き抵抗力が増大した。

(4) 引抜き抵抗力の試験場所と年次による変化を明らかにするために、国内5場所における2か年の測定値を比較した。

1) 引抜き抵抗力は年次と場所により大きく変動し、変動の仕方は系統によっても異なっていた。したがって、各試験場所において複数の基準となる系統を設定することが必要と考えられた。

第5章 倒伏関連形質の組織・形態学的解析

第1節 緒言

前章までにおいて、稈の貫入抵抗力と根の引抜き抵抗力が耐倒伏性と密接に関連していること、またこれら抵抗力は生育ステージ、栽培条件により変化し、個体の生育量と強く関係していることが明らかになった。両抵抗力によって示される稈および根の物理的強度は、稈および根の物質としての性質と物体としての性質から成り、前者は組織、細胞レベルの特性、後者は稈径、根数などの外部形態的特性と対応していると考えられる。

そこで本章ではまず、一次根系の外部形態の系統間差異および異なる栽培環境下での変化を明らかにし、つぎに稈の組織学的観察を行って物理的強度の構成要因を考察する。さらに、登

Table 5-1. Materials analysed for root characteristics.

No.	Entries	Derivation	Silk- ing date	Total shoot units	No. of rooting shoot units	
					Mean	Range
1	P3382	hybrid	5 Aug.	19.9b ²⁾	8.0b (0.8) ¹⁾	9-7
2	P781	hybrid(3x4)	30 July	19.5b	7.4ab (0.4)	8-7
3	H84	inbred	10 Aug.	18.9ab	7.0a (0.1)	8-6
4	A664	inbred	4 Aug.	18.5a	7.9b (0.1)	8-7
5	Takanewase	hybrid(6x7)	2 Aug.	19.6b	7.8b (0.4)	9-7
6	Kichigosei 81	synthetic	12 Aug.	21.7c	9.1c (0.9)	10-8
7	Kichigosei 84	synthetic	3 Aug.	17.9a	7.6ab (0.3)	8-7

1) Figure in parenthesis is number of shoot unit with brace roots.

2) Figures followed with same letter are not significantly different (P=0.05).

熟期の根系において耐倒伏性に重要な役割を果たしていると考えられる支柱根の形成とその要因について、大きな系統間差が認められたネパール産在来系統を用いて解析する。

第2節 一次根系の形態学的解析

トウモロコシの根張り強度は前章で見たように品種系統間、栽培条件により異なる。根張り強度は、個々の根の組織学的強度と、根数、根長および伸長方向など根系全体としての量的、形態的特性との総合として発現しているため、根張り強度の改良を進めるにはこれらを明らかにしておくことが必要である。

本節では根張りの強さを基本的に支配していると考えられる一次根の外部形態について、系統間差と栽培条件による変動を解析する。

1. 材料および方法

調査に用いた根系はすべて第4章の生育時期別試験および栽培条件別試験で引抜き抵抗力の測定のために引抜いたもので、十分に水洗した後に諸形質を測定した。なお、1984年の生育時期別試験については第4回、すなわち8月29日に採取した根系を供試した。

まず、引抜いた個体から無作為に1区6個体を選び、Pinthus (1967) の方法に準じて、根系の最大および最小開張角度を測定し、6個体中4個体について、出根部位別に基部から一次根を切り取り、種子根を除いた一次根数を計数した。

つぎに、第5要素以上の根について要素当たり5本、計20本について、基部から1 cmにおける直径をマイクロキャリパーを用いて測定した。さらに、基部から5 cmを切り取り、水置換法 (Musick et al. 1965, Nass and Zuber 1971) により体積を求めた後、90°Cで48時間熱風乾燥して乾物重を測定した。

根系の記載には要素 (shoot unit 川田ら1963) の概念を用いた。この場合従来の節位別の分類による第n節根は第n+1要素根に相当する (山崎・埴山1982)。

2. 結果および考察

(1) 出根要素数および根数

供試系統の出根要素数にはH84の7.0から桔合成81号の9.1まで最大2.1要素の系統間差が認

Table 5 - 2. Mean squares for root characteristics (1984).

Source	d. f.	Mean squares					
		No. rooting shoot units	No. of roots		Cross-sect. area/plant	Mean dry wt/vol. ¹⁾	Spread. angle ²⁾
			Total	Brace			
Genotype	6	0.884**	186.3**	72.6*	33045.6***	4543.2**	49.4*
Hybrids(H)	2	0.198	78.1	43.2	23071.4**	982.8	4.7
Parents(P)	3	1.591**	312.4**	114.1*	22773.0***	8340.6**	79.2**
H vs P	1	0.134	24.4	6.9	83811.9***	272.2	53.0*
Error	7	0.107	16.8	16.6	1184.6	422.1	7.5

1) Mean root dry weight per fresh unit volume, weighted with percent of cross-sectional area of each shoot unit to total cross-sectional area.

2) Maximum root-spreading angle.

*, **, *** : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

Table 5 - 3. Number of primary roots on each shoot unit in three hybrids and four parental lines (1984).

Entry No. ¹⁾	Shoot unit order										1~6	7~10	Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
1	3.8c ³⁾	3.1a	3.1a	3.3	4.9	8.8	13.1b	11.5ab (7.9) ²⁾	4.6a	0.0	26.9	29.2b (12.5)	56.1b (12.5)
2	2.3a	3.0a	3.6bc	3.8	4.4	8.6	13.0b	5.0ab (5.0)	0.0a	0.0	25.6	18.0a (5.0)	43.6a (5.0)
3	2.5ab	3.8b	4.1d	4.5	6.1	10.0	8.6a	3.4a (1.9)	0.0a	0.0	31.0	12.0a (1.9)	43.0a (1.9)
4	3.5bc	3.1a	3.6bc	3.5	3.5	8.0	15.6c	12.9b (0.4)	0.0a	0.0	25.3	28.5b (0.4)	53.8b (0.4)
5	3.9c	3.6b	3.4ab	3.8	4.9	8.0	12.4b	9.0ab (3.1)	0.9a	0.0	27.5	22.3ab (4.0)	49.8ab (4.0)
6	4.1c	4.1c	3.8c	4.0	4.9	7.3	9.0a	11.8ab	15.9b	4.9	28.0	41.6c (12.0)	69.6c (4.9)
7	3.5bc	3.0a	3.3a	3.5	4.4	7.0	11.5b	8.8ab (3.9)	0.0a	0.0	24.6	20.3ab (3.9)	44.9a (3.9)
F test ⁴⁾	*	***	**	ns	ns	ns	**	*	*	ns	ns	**	**

1) For entry numbers, refer to Table 5-1.

2) Figure in parenthesis is number of brace roots.

3) Figures followed with same letter are not significantly different(P=0.05).

4) *, **, ***, ns : Significant at 5, 1, 0.1%, and not significant, respectively.

められた (第5-1表)。出根要素数と全要素数との間には有意な正の相関が認められ ($r=0.785^*$), 全要素数が多いほど出根要素数が多かった。これを F_1 と親系統に分けてみると, 全要素数, 出根要素数とも親系統間では差が認められたが, F_1 系統間および F_1 系統と親系統間では有意な差は認められなかった (第5-1表, 第5-2表)。

要素別の一次根数を第5-3表に示す。全系統とも一次根数は第1要素から第4ないし第5要素までは若干の変動を伴いながらもほぼ一定の低い値を示したが, それ以上の要素で急激に増加し, 最高位出根要素の1または2つ下の要素で最高となり, 供試系統の大部分は第7要素で最高となった。この個体内要素による一次根数の変化は山崎・帰山 (1982) の結果とほぼ一致した。

系統間で比較すると, 第1から第3要素までは有意な系統間差が認められたがその差は小さく, また第4から第6要素までは有意差が認められなかった。本実験で調査した個体の範囲では最小の出根要素数が6であったので, 第1から第6要素までの一次根数の合計をみると, 有意な系統間差は認められず, 全系統, 個体を通じて最低限の出根数が確保されているものと推測される。第7要素以上では, 明らかな系統間差が生じ, その結果として全一次根数にも結合

Table 5-4. Mean squares for several root characteristics(1984,1986).

Source	d. f.	Mean squares					
		No. rooting shoot units	No. of roots		Cross sect. area/plant	Mean dry wt/vol. ¹⁾	Spread. angle ²⁾
===== Planting density x nitrogen rate experiment (1984) =====							
Block	1	0.001	0.9	1.6	576.2	329.5	0.2
Density (D)	2	2.293***	601.0***	346.4***	235820.9***	1541.5	242.2***
Nitrogen (N)	2	0.227*	1.7	1.2	16397.4	89.9	23.7
Genotype (G)	2	4.175***	1760.6***	773.5***	806597.5***	105926.0***	174.9***
D x N	4	0.229*	8.2	6.5	16957.9	165.1	3.1
D x G	4	0.375**	56.4**	70.7***	48443.5**	294.7	11.9
N x G	4	0.043	21.0	29.0**	4797.1	288.8	9.4
D x N x G	8	0.086	2.7	9.2	6315.1	1773.8	3.9
Error	26	0.066	12.4	5.1	9051.2	954.6	13.9
===== Sowing date experiment (1986) =====							
Block	1	0.141	0.2	0.1	7207.4	189.8	0.06
Sowing (S)	3	2.510***	176.6***	40.1	48725.1***	21376.2***	22.01***
Genotype (G)	1	0.016	139.5***	351.6**	4542.2	6964.7**	0.76
S x G	3	0.068	3.2	22.1	954.4	680.3	0.97
Error	7	0.051	2.5	14.0	1389.6	427.9	1.67

1) Mean root dry weight per fresh unit volume, weighted with percent of cross-sectional area of each shoot unit to total cross-sectional area.

2) Maximum root-spreading angle.

*, **, *** : Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

成81号の約70本からH84の43本まで最大27本の系統間差が認められ、全根数の差はこれら上位要素での差によっていた。第8要素以上は大部分が支柱根であるが、P3382と桔合成81号では全根数の20%以上が支柱根であり、根系の中で重要な部分を占めていた。

Table 5-5. Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on number of rooting shoot units and root-spreading angle.

Genotype	Treat- ments ¹⁾	No. shoot units		Root-spread. angle(degree)		
		Total	Rooting	Max.	Min.	Max./Min.
===== Planting density (1984) ²⁾ =====						
P3382	D1	19.4	8.8	50.6	45.2	1.12
	D2	19.3	8.0	48.9	40.5	1.21
	D3	19.1	7.5	42.5	35.3	1.21
Takanewase	D1	19.3	8.1	51.8	42.2	1.23
	D2	19.4	7.9	48.6	44.2	1.10
	D3	18.8	7.6	43.6	40.4	1.09
H84	D1	18.9	7.4	55.4	48.2	1.16
	D2	18.8	7.1	52.6	44.5	1.18
	D3	18.6	7.0	51.1	42.0	1.18
===== Nitrogen rate (1984) ²⁾ =====						
P3382	N1	19.2	8.3	47.1	39.2	1.21
	N2	19.2	8.0	47.9	40.1	1.20
	N3	19.3	8.0	46.9	41.6	1.13
Takanewase	N1	19.3	8.0	48.2	41.2	1.17
	N2	19.0	7.8	48.5	42.3	1.14
	N3	19.4	7.8	47.9	43.2	1.11
H84	N1	18.7	7.2	52.8	41.7	1.26
	N2	18.8	7.1	55.4	47.2	1.18
	N3	18.9	7.2	51.6	48.6	1.07
===== Sowing date (1986) =====						
P3382	S1	19.9	9.1	51.2	44.5	1.15
	S2	19.8	8.4	53.3	46.7	1.14
	S3	18.6	7.6	55.7	47.3	1.18
	S4	18.6	7.0	55.4	48.6	1.14
Takanewase	S1	20.2	8.8	51.7	47.2	1.10
	S2	19.9	8.3	52.6	45.4	1.17
	S3	19.1	7.6	57.4	49.8	1.15
	S4	18.2	7.3	55.7	47.5	1.18

1) For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

2) Means for planting-density treatments and nitrogen-rate treatments were averaged over nitrogen rates and planting densities, respectively.

F₁系統と親系統間で比較すると、F₁の根数は少ない方の親系統に近く、一次根数にヘテロシスは認められなかった。

つぎに、栽培条件による要素数、一次根数の変化をみると、全要素数と出根要素数は栽植密

Table 5-6. Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on number of primary roots on each shoot units.

Genotype	Treatments ¹⁾	Shoot unit order							Total
		1~3	4	5	6	7	8	9	
===== Planting density (1984) ²⁾ =====									
P3382	D1	9.8	3.6	5.5	10.0	14.0	17.6(14.8) ³⁾	7.9(7.9)	68.4(22.7)
	D2	10.2	3.6	6.0	10.5	14.0	11.2(9.9)	1.3(1.3)	56.9(11.2)
	D3	10.6	3.7	6.3	10.3	14.0(1.2)	6.4(6.4)	0	51.3(7.6)
Takanewase	D1	10.3	3.9	5.0	8.5	13.0(1.2)	11.7(9.2)	2.0(2.0)	54.3(12.4)
	D2	10.2	3.6	5.0	8.5	13.6	11.2(5.7)	1.3(1.3)	53.3(7.0)
	D3	10.2	3.9	5.2	9.0	12.8(0.7)	4.0(3.4)	0	45.2(4.1)
H84	D1	9.2	4.1	5.4	9.3	12.0(0.5)	3.7(1.5)	0	43.6(2.0)
	D2	7.7	4.0	5.5	9.1	11.4(0.03)	1.0	0	38.7(0.03)
	D3	7.4	4.0	5.0	7.9	10.9	0.1(0.1)	0	35.4(0.1)
===== Nitrogen rate (1984) ²⁾ =====									
P3382	N1	10.3	3.4	5.6	10.0	13.8	14.0(12.7)	3.9(3.9)	61.0(16.6)
	N2	9.9	3.8	6.2	10.3	14.1(1.2)	10.3(8.2)	3.4(3.4)	58.1(12.8)
	N3	10.4	3.7	6.0	10.5	14.1	11.0(10.2)	1.9(1.9)	57.5(12.1)
Takanewase	N1	10.0	3.7	4.9	8.3	12.5	8.8(3.4)	2.1(2.1)	50.2(5.5)
	N2	9.8	4.0	5.2	8.4	13.0(0.7)	8.6(7.3)	1.2(1.2)	50.1(9.1)
	N3	10.8	3.8	5.1	9.3	14.0(1.2)	9.6(7.5)	0	52.5(8.7)
H84	N1	7.6	3.9	4.6	8.4	11.8	1.2(0.6)	0	37.6(0.6)
	N2	8.5	4.3	5.5	8.9	11.6	1.3(0.9)	0	40.0(0.9)
	N3	8.2	4.0	5.7	9.0	10.9	2.3	0	40.0
===== Sowing date (1986) =====									
P3382	S1	10.6	2.8	4.6	7.4	11.4	14.8(4.4)	14.1(14.1)	66.5(19.4)
	S2	11.0	3.1	5.3	9.0	13.0	16.0(8.4)	4.9(4.9)	62.3(13.3)
	S3	11.3	3.8	7.8	11.3	14.3	6.9(6.9)	0	55.1(6.9)
	S4	10.5	3.8	7.8	13.0	16.0(16.0)	0	0	51.0(16.0)
Takanewase	S1	12.1	3.9	4.3	6.1	9.4	13.6(1.9)	12.0(4.0)	61.4(5.9)
	S2	12.0	2.8	4.5	6.3	10.0	14.3(2.1)	4.0	53.8(2.1)
	S3	11.9	3.4	5.1	9.6	12.0	7.6(4.3)	0	49.6(4.3)
	S4	11.3	3.5	4.9	8.8	14.3(1.9)	3.9(3.9)	0	46.5(5.8)

1) For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

2) Means for planting-density treatments and nitrogen-rate treatments were averaged over nitrogen rates and planting densities, respectively.

3) Figure in parenthesis is number of brace roots.

度の増加と晩播により有意に減少し、栽植密度と遺伝子型の交互作用によっても変動した。密植による要素数の減少はF₁系統の方がインブレッドのH84より大きかった。出根要素数ではN施用量の効果が認められたが、N施用量と栽植密度の交互作用の効果も認められ、一定の傾向は明らかではなかった(第5-4, 5表)。

全一次根数は遺伝子型、栽植密度、播種期の効果、および栽植密度と遺伝子型の交互作用の効果を示し(第5-4表)、出根要素数の変化と対応して密植、晩播になるほど減少した。特にP3382の一次根数は栽植密度反応が鋭く、D3ではD1より17本減少した。個体内要素別一次根数をみると、P3382とタカネワセでは第7要素まで栽植密度による変化がなく、第8, 9要素で差が認められた。同様にH84では最上位の第7, 8要素で差が認められた(第5-6表)。したがって、栽植密度による全一次根数の差は最上位2つの出根要素における根数、F₁系統では主に支柱根の数、の差によるものとみることができる。

一方、播種期試験の場合、第8, 9要素では概して早播きほど根数が多くなったが、P3382では第5~7要素で、またタカネワセでは第6, 7要素で播種期が遅いほど根数が多くなった。これは、S3, S4の晩播区で出根要素数の減少に伴い、出根数が最大となる要素順位が低下したためであり、全根数は早播きほど多かった(第5-6表)。

(2) 根の開張角度と引抜き抵抗力の関係

根の開張角度については、最大角度で41~53°, 最小角度で31~44°の系統間変異が観察され、母本系統間でも有意な差が認められた(第5-2表, 第5-7表)。

最大角度と最小角度間には有意な正の相関関係が認められ($r=0.984^{***}$)、最大角度の大きい系統は最小角度も大きかった。しかし、最大/最小比は系統によって異なり、開張角度の小さいA664と桔合成84号でその比率が大きかった。F₁系統の開張角度は開張角度の大きい親系統の開張角度と差がなく、開張角度の大きい方が優性であった(第5-7表)。

開張角度と他の根形質との関係については、出根要素数、全一次根数との関係は全く見られなかったが、引抜き抵抗力とは $r=0.774^*$ の有意な正の相関関係を示し、開張角度が大きいほど引抜き抵抗力が大きい傾向が認められた。

Table 5-7. Root-spreading angle in three hybrids and four parental lines (1984).

Entries	Spreading angle (degree)		
	Maximum	Minimum	Max./Min.
1 P3382	51.6b ¹⁾	43.7b	1.19a
2 PT81	49.3b	42.0b	1.18a
3 H84	52.7b	43.0b	1.25ab
4 A664	42.1a	31.0a	1.36c
5 Takanewase	52.2b	43.8b	1.15a
6 Kichigosei 81	52.3b	44.3b	1.18a
7 Kichigosei 84	41.3a	31.9a	1.32bc

¹⁾ Figures followed with same letter are not significantly different ($P=0.05$).

宮坂(1976)によれば、多くの作物で水平方向への根張りの程度が耐倒伏性に重要であることが報告されており、トウモロコシにおいてもそのことがKoehler et al. (1925), Hall (1934)により指摘されている(宮坂1976)。Jenison et al. (1981)も同様な結果を報告しているが、Ortman et al. (1968)は両者間の相関を認めなかった。

つぎに、栽培条件の影響を検討すると、開張角度には栽

植密度と播種期の効果が認められ、最大角度、最小角度とも密植になるほど小さく、また晩播になるほど大きくなった(第5-5表)。しかし、N施用量の効果と要因間の交互作用の効果は認められなかった(第5-4表)。

Mosher and Miller (1972) はトウモロコシの根は地温が低い時には水平方向へ伸長し、高温では垂直方向へ伸びるとしているが、本実験の晩播きでは地温が高くなっているにもかかわらず、水平方向への広がりが見られ、彼らの報告と異なった。

(3) 一次根直径と断面積および体積当り根乾物重

一次根の直径は個体内の出根要素によって変化した。変化の仕方は全系統でほぼ同じであった(第5-1図上段)。第5要素から第6要素へ急激に直径が増大し、出根数が最大の要素、すなわち最高位出根要素の1ないし2つ下の要素、本実験では第6、または第7要素で最大直径となり、それ以上の要素では小さくなった。この根直径の要素間の変化は根数の変化と一致していた。

山崎・婦山(1982, 1983)はF₁2品種について、要素別に一次根直径を調査し、最高位出根要素の1ないし2つ下の要素で最大となることを認め、本実験と同様の結果を得ている。さらに、一次根数、根直径、稈径がある特定の同一要素を境に急激な増加を示すことを指摘し、要

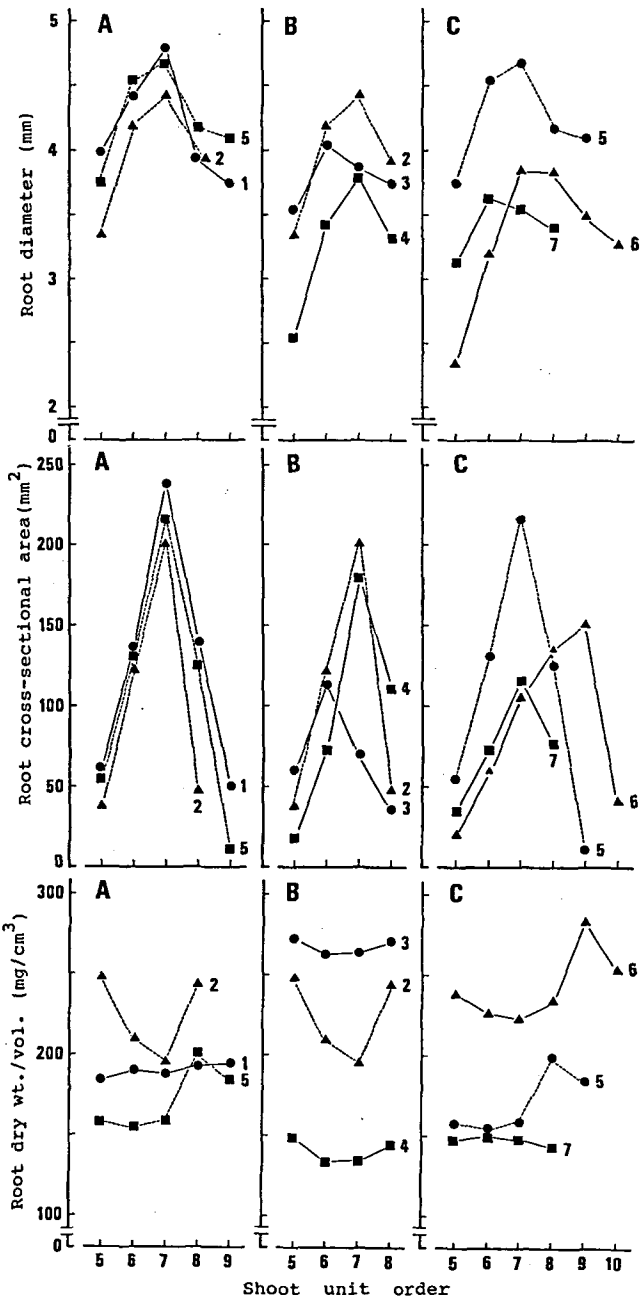


Fig. 5-1.

Changes of root diameter, root cross-sectional area and root dry weight per volume through shoot unit order in three hybrids(A) and their parental lines(B, C). For entry numbers, refer to Table 5-1.

素を構成する諸器官が相互に密接に関連して発育する生長相関現象であろうとしている。

F_1 系統と親系統を比較すると、明らかに F_1 系統の根直径が大きく、雑種強勢が認められた(第5-1図上段B, C)。また F_1 系統間、親系統間でも差が認められた。

根の引抜き抵抗力には根系全体としての根断面積が関与すると考えられるので、根直径から算出した1本当りの断面積と根数の積から要素当り、およびそれを合計した個体当りの根断面積を求めた。

要素当りの根断面積は、H84(3)と桔合成81号(6)を除いて、直径、根数ともに最大となる第7要素を頂点とする逆V字型の変化を示し、上下1要素を加えた3要素で個体当り根断面積の大部分を占めていた(第5-1図中段)。

個体当りの根断面積は、 F_1 系統間、親系統間、および F_1 と親系統間で有意に異なっていた(第5-2表, 第5-2図)。全一次根数にヘテロシスが認められなかった(第5-3表)ことから、 F_1 の個体当り根断面積に現れたヘテロシスは、根直径の増大によるものとみられる。

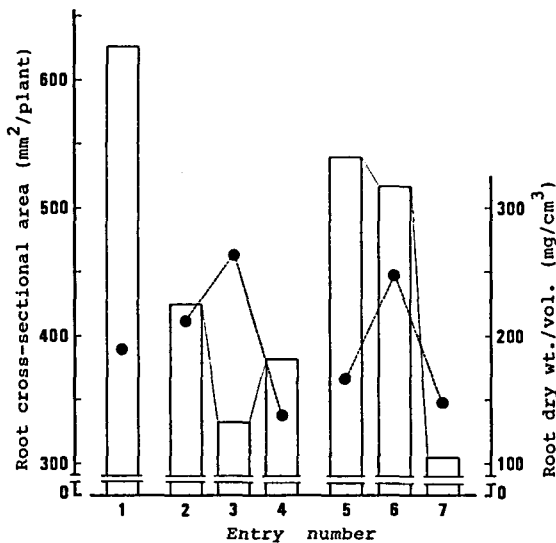


Fig. 5-2.

Total root cross-sectional area per plant and mean root dry weight per volume(●) weighted with cross-sectional area on each shoot unit, above the 5th shoot unit, in three hybrids and their parental lines. For entry numbers, refer to Table 5-1.

Table 5-8. Regression analysis of variance for root-pulling resistance.

Source	S. S	d. f.	M. S	F
Regression	2909.3	2	1454.7	9.255**
Residual	1728.9	11	157.2	

** : Significant at 1%.

一方、断面積とともに重要と考えられる体積当り乾物重については、変動はあるものの第6, 7要素で低くなる傾向が見られた。また系統間差が認められたが、ヘテロシスはみられず、 F_1 は両親系統の間であった(第5-1図下段)。

このように体積当り乾物重は要素により変化したので、系統間の比較を可能にするために、各要素の断面積比率を重みづけた個体当りの平均の体積当り根乾物重を求めた。平均の体積当り乾物重は、 F_1 系統間では有意な差を示さなかったが、親系統間では差を示し、系統によっては2倍近い差があった。また F_1 は両親系統の間となり、親系統との間に有意な差は認められなかった(第5-2表, 第5-2図)。

引抜き抵抗力(Y)には、上述した量的要素としての個体当りの根断面積(X_1)と質的要素としての平均体積当り乾物重(X_2)が関与していると推察されるので、両形質を説明変数として重回帰分析を行ったところ、回帰は有意となった(第5-8表)。重回帰式は次の通りで、引抜き抵抗力の約60%が両形質で説明された。

$$Y = 0.093X_1 + 0.190X_2 + 0.022 \quad (R^2 = 0.627)$$

P3382, タカネワセ, H84の3系統を用いて一次根直径, 断面積および体積当たり乾物重の栽培条件による変化を検討した。

栽植密度と一次根直径の関係をみたところ, P3382のみが栽植密度の増加に伴う根直径の減少を示し, タカネワセとH84では栽植密度の効果がみられなかった(5-3図上段)。しかし,

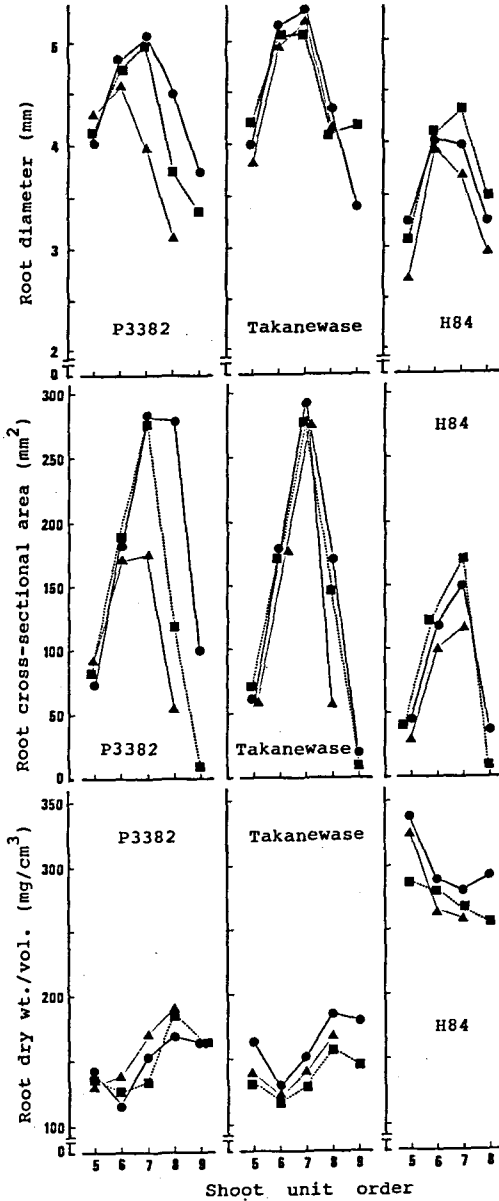


Fig. 5 - 3.

Effect of planting density on root diameter, root cross-sectional area and root dry weight per volume.

●:37,000 ■:55,600 ▲:74,000 plants/ha

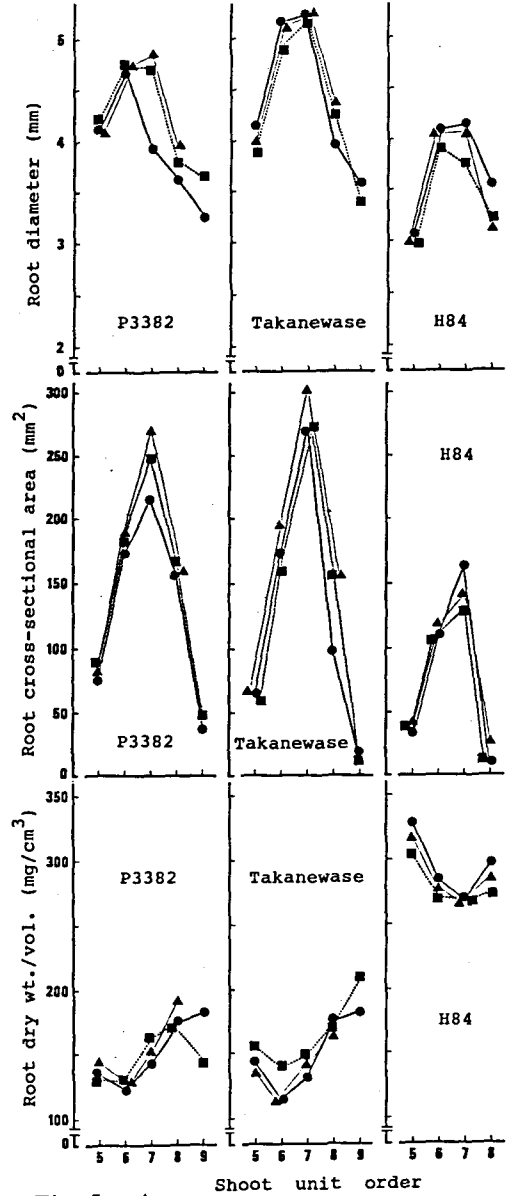


Fig. 5 - 4.

Effect of nitrogen rate on root diameter, root cross-sectional area and root dry weight per volume.

●:60 ■:120 ▲:240 kg/ha

いずれの系統においても栽植密度の増加に伴って根数が減少した（第5-6表）ので、第7要素以上の要素当り断面積が栽植密度の増加とともに減少した（第5-3図中段）。その結果、いずれの系統も栽植密度の増加に伴う個体当り根断面積の減少を示した（第5-6図上段、第5-4表）。

栽植密度と体積当たり乾物重の関係については、タカネワセとH84は疎植（D1）による体積当たり乾物重の増加を示した（第5-3図下段）が、要素当たり断面積で重みづけした平均根乾物重では栽植密度の効

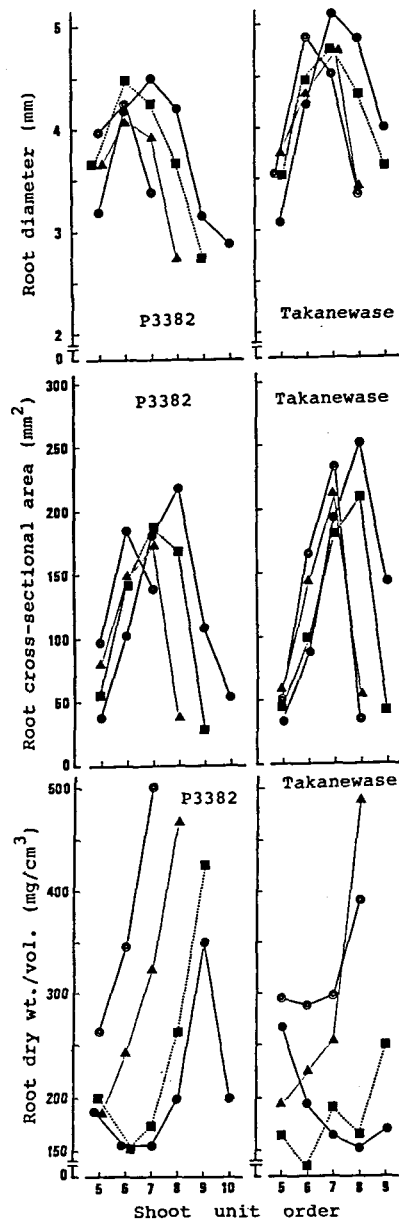


Fig. 5-5. Effect of sowing date on root diameter, root cross-sectional area and root dry weight per volume. ●:14 May ■:30 May ▲:14 June ○:30 June

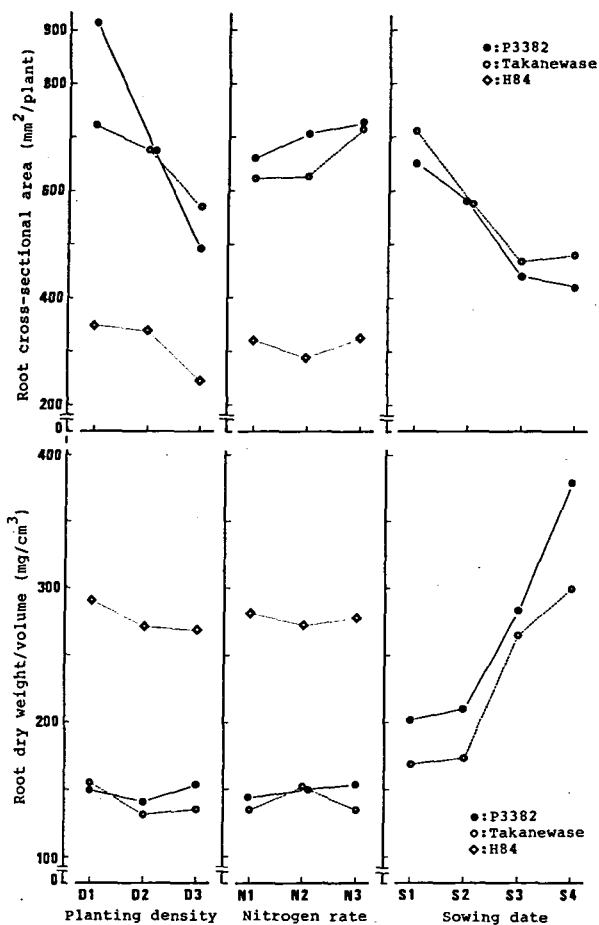


Fig. 5-6. Effects of planting density, nitrogen rate and sowing date on total root cross-sectional area per plant and mean root dry weight per volume weighted with root cross-sectional area on each shoot unit, above the 5th shoot unit. For explanation of treatments, refer to Table 4-12.

果が認められなかった（第5-6図下段）。

N施用量の効果がP3382の一次根直径において認められ、N施用量の増加に伴って根直径が増大した（第5-4図上段）。P3382とタカネワセではN施用量の増加に伴う個体当たり根総断面積の増加の傾向がみられた（第5-6図下段）が、有意な効果ではなかった（第5-4表）。

播種期による根直径の変化をみたところ、晩播によって根直径が最大となる要素が低下したために、同一要素で比較した場合、第7要素以上では根直径は晩播より早播きの方が、第6要素以下では早播きより晩播の方が大きくなっていった（第5-5図上段）。要素当り断面積についても同様な変化がみられ、P3382では第6要素以下、タカネワセでは第7要素以下の要素において早播きより晩播の方が断面積が大きかった（第5-5図中段）。しかし、晩播では上位要素の出根がないために、個体当りの根総断面積は晩播になるほど小さくなった（第5-6図上段）。

体積当り乾物重に及ぼす播種期の効果が明らかに認められ、要素別の体積当り乾物重、平均乾物重ともに晩播になるほど大きくなった（第5-5図下段、第5-6図下段）。

上記の結果から、第4章第4節で認められた密植と晩播による引抜き抵抗力の低下（第4-14図）は、個体当りの根断面積の減少（第5-6図上段）によるものと考えられる。

根形質に対する栽培条件の影響はすでに多くの作物で報告されており（宮坂1976）、本実験においても栽植密度と播種期の効果が大部分の一次根形質で認められた。第4章第4節で考察したように、植物体の地下部と地上部は密接に関連して発達するので、一次根形質で認められた栽植密度と播種期の効果は、地下部を含む植物体の両要因による生育量の変動を表していると考えられる。一方、N施用量の効果は明らかでなかったが、地上部の生育と収量にもNの効果が認められなかった（第4-13表）ことから、N施用量の効果については再度検討する必要がある。

なお、栽培条件のいかにかわらず、インブレッドのH84がF₁のP3382、タカネワセより常に大きな体積当り乾物重を示した（第5-6図下段）ので、育種素材として注目される。

第3節 支柱根の形成と系統間変異

第2節において一次根形質の系統間差、栽培条件による変動、および引抜き抵抗力との関係

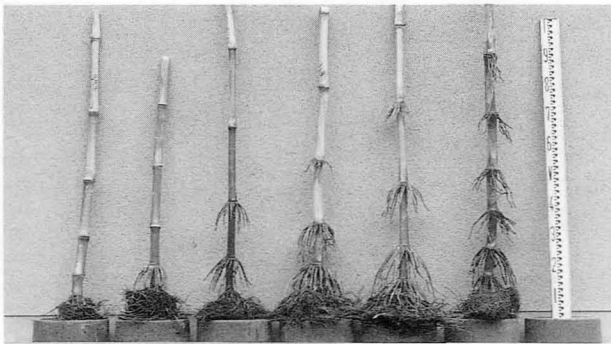


Fig. 5-7.

Variation of brace root development in Nepalese maize. しかし、従来のトウモロコシ

を検討した結果、体積当り根乾物重と根断面積は引抜き抵抗力の決定に関与していることが明らかになった。また、根断面積は上位要素における出根数、すなわち支柱根数に大きく影響されることが判明した。したがって、耐倒伏性育種の立場からすれば、支柱根の形成に関与する要因、あるいは系統間差を明らかにしておく必要がある。

の根に関する報告はほとんどが地中根のみをみつかり、支柱根に注目したものはほとんどみられず、その生理生態的性質については十分解明されていない。研究が行われなかった理由の一つは支柱根の形成についての大きな変異が得られなかったことであろう。

本節では以上のような観点から、支柱根の出根に大きな系統間変異が観察されたネパール産トウモロコシを供試して、支柱根出根要素数の系統間差、ならびに個体内の部位別の支柱根数の変化と絹糸抽出期、全葉数、稈形質などとの関係を調査し、支柱根の形成に関与する要因について考察する。

1. 材料および方法

供試材料はIBPGR（国際植物遺伝資源理事会）が1985年にネパール国から収集したトウモロコシ86系統（南ら1988）と、比較として日本在来系統14系統を用いた。

1986年5月15日に信州大学農学部附属農場において各系統1列20個体を播種した。栽植密度は55,600本/ha（90×20cm）で、施肥、その他の栽培管理は慣行法で行った。なお培土は行わなかった。

調査は10月下旬に行い、根系の記載には前節と同様に要素（shoot unit 川田ら1963）の概念を用いた。

支柱根は出根基部が地上に露出しているものとし、1cm以上伸長したものを発達支柱根（DBR）、長さが1cm以下および根原基のふくらみが肉眼で確認出来るものを未発達支柱根（ABR）として計数し、両者の合計を根原基形成数（DRP=DBR+ABR）とした。

さらに、発達支柱根のうち、伸長して地中まで到達して根としての機能を果たしているものを有効支柱根（EBR）、途中で生育を停止し、根の機能を果たしていないものを無効支柱根（IBR）とした。また、発達支柱根が1本以上ある要素を支柱根出根要素、未発達支柱根だけの要素を未発達支柱根要素とした。

まず、全系統について支柱根出根要素数、および有効支柱根出根要素数を1系統当たり7～16個体について調査した。つぎに、支柱根の形成に差の観察された6系統を選び、各系統5ないし6個体を掘り取り、地下部から地上部までの要素別の根原基形成数とその発達程度を調査し

Table 5-9. Variation of number of shoot units with brace roots and several characteristics in Nepalese and Japanese local maize strains.

Derivation		No. shoot units with brace roots		Stalk length (cm)	Number of leaves	Stalk diameter (mm)	Grain yield (kg/a)	Days to silk.
		All	Effective ¹⁾					
Nepal	Mean	1.4	1.0	236	19.8	17.0	54.3	92
	Max.	4.8	2.0	369	27.8	21.5	90.8	125
	Min.	0	0	97	10.8	10.8	10.3	67
Japan	Mean	0.8	0.7	215	19.1	17.2	62.1	93
	Max.	1.7	1.6	316	21.8	21.4	108.9	102
	Min.	0.1	0.1	150	13.4	10.8	21.7	81

¹⁾ No. of shoot units with effective brace roots grown into the soil.

Table 5-10. Correlation coefficients among number of shoot units with brace roots and several characteristics in Nepalese (upper diagonal, d. f. =84) and Japanese (lower diagonal, d. f. =12) local maize strains.

	1	2	3	4	5	6
	No. shoot units with brace roots	Stalk length	No. of leaves	Stalk diameter	Grain yield	Days to silking
1	—	0.722***	0.793***	0.664***	0.562***	0.813***
2	0.518	—	0.856***	0.849***	0.696***	0.736***
3	0.589*	0.679**	—	0.732***	0.729***	0.938***
4	0.519	0.535*	0.290	—	0.639***	0.615***
5	0.450	0.779**	0.509	0.726**	—	0.620***
6	0.410	0.298	0.593*	-0.176	-0.046	—

***, ***, **: Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

た。同時に節間長と節間中央部の稈直径（長径，短径）を測定し，次式により節間稈体積を算出した。

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

2. 結果

(1) 支柱根出根要素数の系統間差

ネパール産トウモロコシ86系統の支柱根出根要素数は系統平均値で0～4.8の変異を示し，系統間差が認められた（第5-9表）。また個別にみた場合には最高で地上部第6要素，約90cm

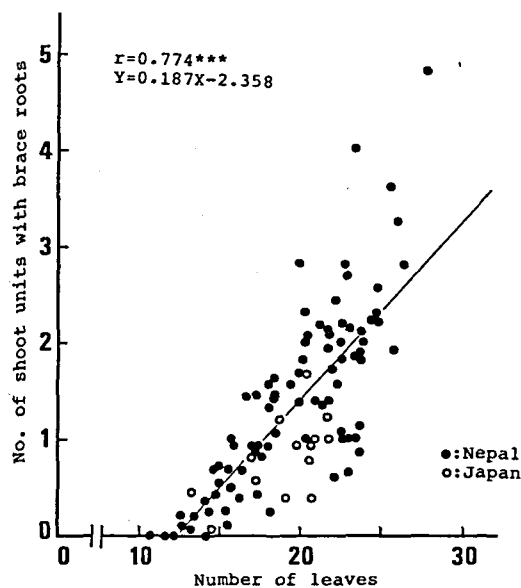


Fig. 5-8.

Relationship between number of leaves and number of shoot units with brace roots.

***: Significant at 0.1%.

の高さからの支柱根の出根が観察された（第5-7図）。これらのうちで地表面に到達し，地中に伸入した有効支柱根の出根要素は系統平均値では地上部第2要素が最高で，個別別では第3要素まで観察されたが，それ以上の要素ではすべて無効支柱根であった。

一方，日本産系統の出根要素数は0.1～1.7で，変異の中，最高値ともにネパール産系統より小さかった。しかし，日本産系統は供試系統数が少なく，絹糸抽出期まで日数をはじめ，稈長，全葉数，稈径，子実収量などの変異中もネパール産系統より小さい（第5-9表）ため，単純に比較することはできないと考えられた。そこで支柱根出根要素数とこれらの形質の相関関係を検討した（第5-10表）。

ネパール産系統では，支柱根出根要素数

は絹糸抽出期まで日数との間に高度に有意な正の相関を示した。また、相互間および絹糸抽出期との間で正の相関関係がみられた稈長、全葉数、稈径、および子実収量との間にも有意な正の相関を示し、晩生長稈で葉数の多い系統ほど支柱根出根要素数が多い傾向が認められた(第5-8図)。

日本産系統ではネパール産系統と同様に支柱根出根要素数は上記の形質との間に正の相関を示したが、相関係数は小さく、有意となったのは全葉数だけであった。これは供試系統の変異巾が小さかったことに起因すると考えられるので、極早生から極晩生系統まで供試系統を増やして再検討する必要がある。

(2) 地下部と地上部出根要素数の系統間変異

ネパール産トウモロコシでは上述したように支柱根出根要素数に大きな系統間変異が観察されたが、系統間差を解析して行くためには地下部と地上部の出根要素数の関係を明らかにしておく必要がある。そこで6系統について地下部と地上部の出根要素数の関係を検討した。

これら6系統の絹糸抽出期まで日数には95日から105日までの変異があり、個体内における根原基の形成は第8要素までから最高第15要素まで観察された。しかし、

地中の要素数は大部分が7または8で、分散分析の結果、有意な系統間差は認められず(第5-11表)、また系統内変異も小さく、ネパール産トウモロコシの地下部要素数はほぼ一定と推測された(第5-9図)。したがって、以後支柱根出根要素数の系統間差を論議する上で、地下部要素数との関係は考慮しなくてもよいと考えられた。

他方、地上部の出根要素数、すなわち支柱根出根要素数は1.2~4.8で、系統間に0.1%水準で有意な差があった。その結果として、全出根要素数も系統間で有意に異なった(第5-11表)。また、未発達根だけを形成した要素数は0.3~1.5で、系統間差は見られたが、系統内変異が大きく、統計的に有意な差とならなかった。

(3) 個体内要素別支柱根数の変化

個体内では上位要素ほど根原基数が多くなることが全個体に共通して認められた。しかし、地上部要素の根原基形成数は系統内個体間で大きく変異し、系統平均値として示すことは不適当と考えられた。そこで、第5-10図に調査個体の具体例を示して、個体内要素別の変化について述べる。

Table 5-11. Mean squares for number of rooting shoot unit(RSU) in Nepalese maize strains.

Source	d. f.	Mean squares		
		RSU under the ground	RSU above the ground	Total RSU
Strain	5	0.945	9.906***	13.893***
Error	28	0.440	0.865	1.225

*** : Significant at 0.1%.

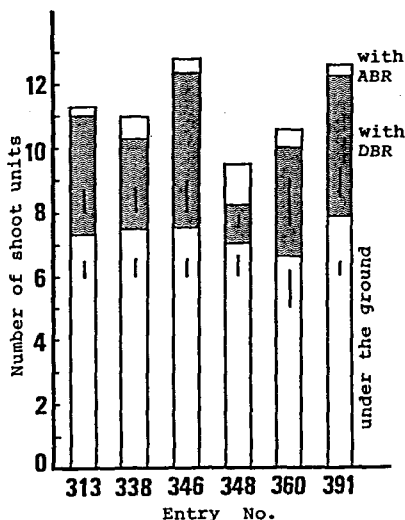


Fig. 5-9.

Variation of number of shoot units with root primordia under and above the ground.
DBR: Developed brace roots.
ABR: Abortive brace roots.

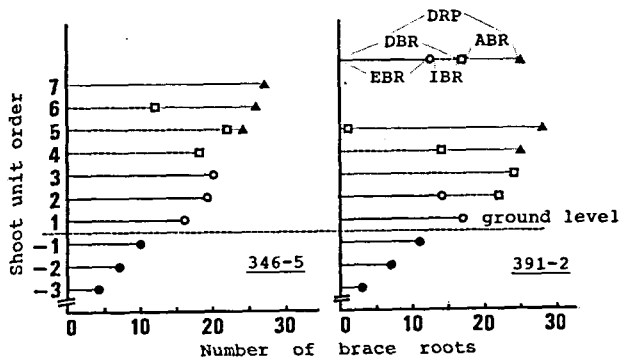


Fig. 5-10.

Changes of number of root primordia differentiated and their development through shoot unit order in two Nepalese maize plants, 346-5 and 391-2. Shoot unit order is counted upward from the ground level. DRP: Differentiated root primordia (DBR + ABR). DBR: Developed brace root longer than 1cm (EBR + IBR). ABR: Abortive brace roots shorter than 1cm. EBR: Effective brace roots grown into the soil. IBR: Ineffective brace roots stopped their growth above the ground.

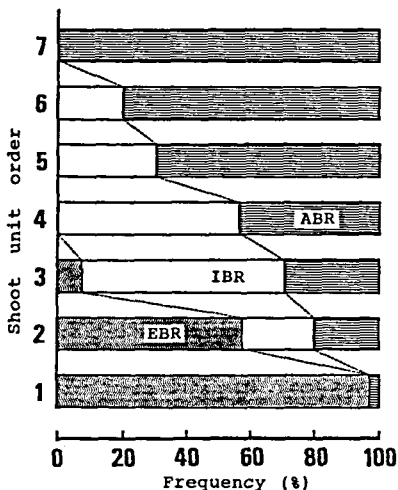


Fig. 5-11.

Changes of root development through shoot unit order above the ground. Shoot unit order is counted upward from the ground level. EBR: Effective brace roots. IBR: Ineffective brace roots. ABR: Abortive brace roots.

これらの結果として、発達支柱根数はそれぞれの個体の最上位根原基形成要素の1ないし2つ下の要素で最多となり、有効支柱根は地上部第3要素以下でのみ認められた。この要素別の発達支柱根数の変化は前節の結果と一致している。

系統346の個体5では地上部第7要素まで根原基の形成が観察され、根原基数は上位要素ほど多かった。そのうち第1～4要素は全根原基が発達支柱根になったが、第5要素では伸長せずに未発達根の状態にとどまるものが出現し、第6要素ではさらに発達支柱根が減少し、第7要素では未発達根のみとなり、発達支柱根数は第5要素で最高となった。しかし、有効支柱根は第3要素までで、第4要素以上ではみられず、有効支柱根数は第3要素が最高であった。

391-2では地上部第5要素まで根原基の形成と発達支柱根が

みられ、上位要素ほど根原基数は多かった。しかし、その発達伸長は上位要素ほど不良で、第4、5要素は未発達根が多く、発達支柱根数は第3要素で最多となった。また、有効支柱根は第2要素まで観察されたが、第2要素の一部は無効支柱根となり、有効支柱根数は第1要素が最も多かった。

このように系統および個体間で変動はあるが、根原基形成数は地中から地上部までを通じて要素順位が高くなるほど多くなっていた(第5-10図)。

しかし、根原基の発達は上位要素ほど悪く、6系統全個体の平均としてみると、地上部第1、2要素で形成された根原基はそれぞれ95、80%が発達支柱根となり、その全部、または大部分が有効支柱根となるのに対し、第3要素では根原基の70%が発達支柱根となるが、有効支柱根は10%以下であった。さらに第4要素以上の上位要素では発達支柱根の割合が減少し、伸長せずに未発達根の状態にとどまるものが大部分となり、第7要素まで未発達根の形成が観察された(第5-11図)。

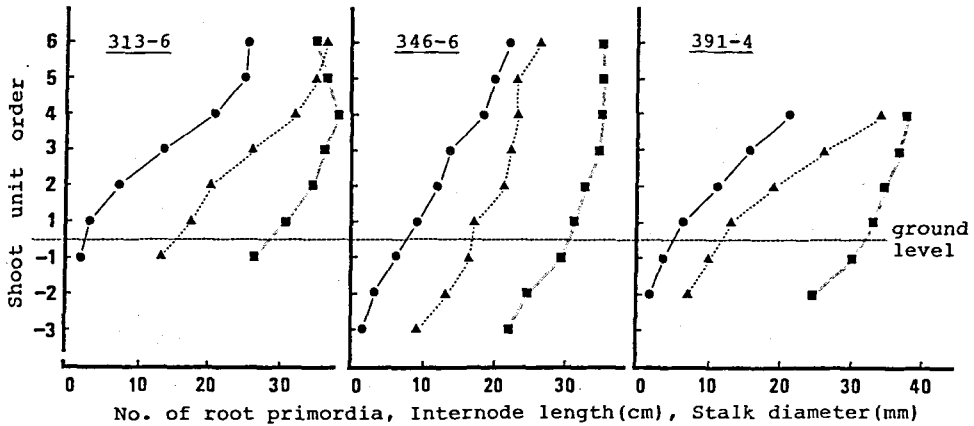


Fig. 5-12.

Correlative changes of number of root primordia(▲), internode length(●) and stalk diameter(■) through shoot unit order. Shoot unit order is counted upward from the ground level.

(4) 支柱根数と稈形質の関係

つぎに各要素における根原基形成数と稈形質の関係をみたところ、根原基形成数は地下部から地上部までの全要素を通じて、各要素における稈直径、節間長の変化に対応した変化を示し、上位要素になるほど大きくなった(第5-12図)。

そこで、稈直径と節間長の両形質から算出した節間稈体積との関係を検討したところ、各系統内および全系統の地下部、地上部を通じて、根原基数は対数変換した節間稈体積との間に高度に有意な正の相関関係を示し、各要素における根原基形成数と各要素を構成する節間稈体積との間に密接な関係のあることが判明した(第5-13図)。

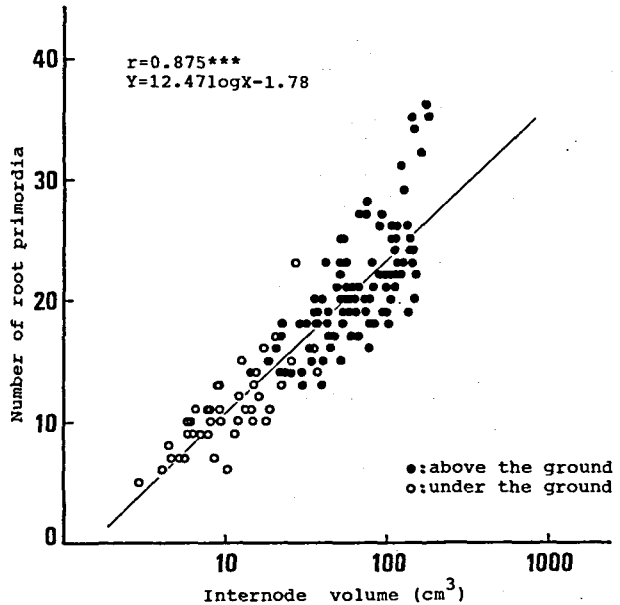


Fig. 5-13.

Relationship between internode volume and number of root primordia differentiated.

***:Significant at 0.1%.

3. 考察

ネパール産トウモロコシ、日本産トウモロコシともに、支柱根出根要素数と葉数の間に有意な正の相関関係のあることが認められ(第5-8図)、支柱根出根要素数は基本的に全要素数(葉数)、あるいは全要素数を規定する絹糸抽出期まで日数により決定されていると考えられた。

したがって、ネパール産トウモロコシで観察された支柱根出根要素数の系統間変異は、絹糸抽出期の系統間変異に起因していると考えられる。

藤井・田中(1959)はトウモロコシで2葉出葉するごとに根節位が1段上昇する規則性を報告しており、葉数の多い晩生系統ほど出根要素数も多くなると考えられる。しかし、地下部出根要素数がほぼ一定である(第5-9図)ことから、上位出根要素は地上部に現れ、その結果として晩生系統ほど支柱根出根要素数が多くなるものと考えられる。

つぎに、各要素における根原基形成数は節間稈体積と密接な正の相関を示し(第5-13図)、地下部の要素についてすでに報告されている、根数と稈直径および節間長との密接な関係(Martin and Hershey 1935, 山崎・帰山1982)が地上部の要素でも認められた。

山崎・帰山(1982)は、主として地下部の観察から、根と稈形質との関連を認め、この関連性は、各要素を構成する器官である節間と根が相互に密接に関連を持って発育することによるものであると説明している。本実験の結果は節間と根の強い関連性がさらに地上部の上位要素まで適用されることを示すものと考えられる。また、系統内だけでなく調査全系統を通じて節間稈体積と根原基数との間に有意な相関関係が認められたことは興味深い。

また、上位要素の支柱根の発達伸長が低位要素に比べて悪いこと(第5-11図)、より上位の要素では根原基の形成さえも認められないことについては、その原因として、上位要素における支柱根原基の分化と発達の時期が、上位節間の急激な伸長および生殖器官の発達時期と競合していることが考えられる。このように、根原基の分化と発達は根原基分化時またはそれ以後の植物体の生理学的条件により影響されると考えられる。前節で認めた疎植による支柱根数の増加(第5-6表)は、稈径の増大、ひいては節間稈体積の増大による根原基形成数の増加と、群落内の光環境、特に下位稈に炭水化物を供給する下位葉(田中・藤田1971)の光環境の改善により、支柱根の発達が促進された結果であろう。

以上の結果を踏まえて、支柱根数の増加を育種の立場から検討すると、支柱根出根要素数は全要素数ならびに絹糸抽出期まで日数と正の相関を示すこと(第5-10表)、および第3要素以上ではほとんど無効支柱根になること(第5-11図)から、支柱根出根要素数の増加を図るのは適当でなく、第1、2要素における根原基形成数の増加とその発達を促進させ、有効支柱根数を増やすことを企図するべきであると考えられる。

そのためには、節間長の伸長を伴わない節間稈体積の増大、すなわち稈径の増加と草型の改善による生理学的状態の改良が考えられる。ただし、稈径の増加は晩生長稈と密接に関連していること(第5-10表)、一方、草型の改良は多収性とも結び付くこと、に留意する必要がある。

前節で供試したP3382は直立葉を持ち、すぐれた草型の品種として知られているが、タカネワセと比べて全要素数、出根要素数ともに差がなく(第5-1表)、稈径が小さいにもかかわらず、有効支柱根数が多く、収量も高かった(第5-6表、第4-14表)。これは、P3382のすぐれた草型によるものと推察される。草型の改良によって支柱根数と収量が増加した一例であろう。この例が示すように、有効支柱根数の増加を図るには、草型を改良し生理学的状態を改善するのが良いと考えられる。

第4節 稈の組織学的観察

耐倒伏性に関連した稈および根の物理的強度は、外部形態とともに、それらを構成する器官の組織、細胞レベルでの特性により決定されている。このようなものとして維管束の数と大きさ、厚膜細胞などの機械組織の発達程度、ならびにそれらの構成成分であるセルロース、リグニン、ケイ酸などの含量の重要性が指摘されている（森谷1962、北條1976）が、トウモロコシの稈についてもその強度とこれらの特性との関係が検討され、特にRindとの関係の重要性が指摘されている（Magee 1948, Chang et al. 1976, Sass 1977, Berzonsky et al. 1986）。

そこで本節では稈の組織学的観察を行い、Rindの発達と貫入抵抗力の関係を検討する。なお、“Rind”とは稈周縁部を取り巻く硬化した部分の呼称で、表皮（epidermis）、下表皮（hypodermis）、それに内接する厚膜化した柔組織（sclerified parenchyma）の細胞層、およびこの部分に分布する維管束と維管束鞘（vascular bundle, bundle sheath）からなり、リグニンの集積と肥厚した細胞壁により特徴付けられる（Murdy 1960, Sass 1977）。対応する正式な学術用語がないので、本論文ではそのままRindと呼ぶことにする。

1. 材料および方法

供試系統としてP3382、タカネワセとH84の3系統を用い、1984年5月24日に信州大学農学部附属農場において、栽植密度55,600本/haで播種し、慣行栽培を行った。試験区は1区4m×3うねで、1反復とした。

絹糸抽出期の20日後に、中央のうねから5個体ずつ採取し、着雌穂節の上下各5節間の節間中央部で貫入抵抗力を測定した。測定は葉鞘なしでS方向（第3-8図）へ行った。その後、測定部位で稈を切断し、直ちに徒手切片を作り、フロログルシン（Phloroglucin）塩酸反応（相見1957）によりリグニンを染色し、顕微鏡観察を行った。なおフロログルシン液は2%アルコール溶液とし、Rindの厚さの測定には接眼マイクロメーターを用いた。

2. 結果および考察

フロログルシン塩酸反応はリグニンを特異的に染色する組織化学反応である（相見1957）。本実験のトウモロコシ3系統においても稈周縁部におけるリグニンの集積が観察され、Rind部分の識別と厚さの測定は容易であった。

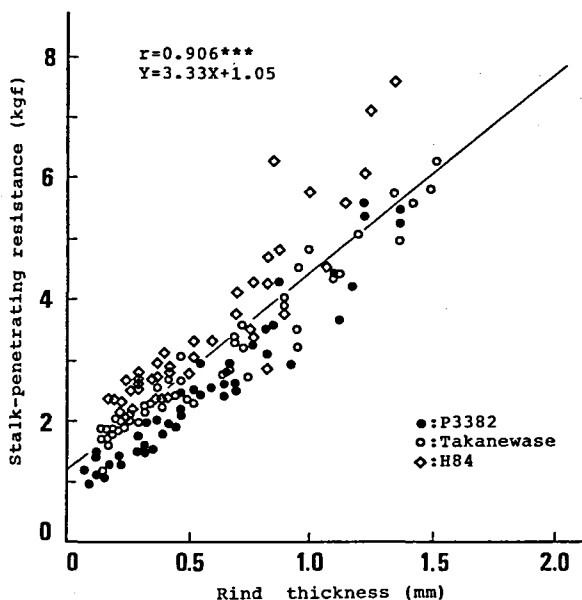


Fig. 5-14.

Relationship between rind thickness and stalk-penetrating resistance.

***: Significant at 0.1%.

(1) 貫入抵抗力とRindの厚さの関係

貫入抵抗力とRindの厚さの関係は第5-14図のようであって、両形質ともに巾広い変異が観察され、各系統内、3系統をこみにした場合ともに0.1%水準で高度に有意な正の相関関係が認められた。Rindの厚さ、すなわち稈周縁部におけるリグニンの集積した機械組織の発達量が大きいほど稈強度が強くなることから、貫入抵抗力は稈の組織レベルにおける強度を示していると考えられる。

Twumasi-Afriyie and Hunter(1982a)はRindの厚さと貫入抵抗力との間に高度に有意な正の相関関係を認め、圃場での倒伏率との間にも有意な相関があることを報告している。さらにBerzonsky and Hawk (1986)はRindの厚さによる選抜で貫入抵抗力の増大を認めている。

他方, Zuber et al. (1980)はRindの厚さとともにRindの構成要素の重要性を指摘し, Chang et al. (1976), Berzonsky et al. (1986)は系統によってRindの構成要素の組織学的特性が異なっていることを観察しているが, 本試験においても, 同一のRindの厚さで比べると, 稈入抵抗力はH84, タカネワセ, P3382の順に小さくなることから, Rindの構成要素に系統間差異があるものと推測され, さらに詳細な観察が必要と考えられる。

(2) Rindの厚さの節位による変化

Rindの厚さの個体内の節間順位による変化を第5-15図に示した。3系統ともに同様な変化を示し、下位節間から上位節間になるにつれてRindの厚さは著しく減少し、着雌穂節下第5節間から第1節間までの間に半分以下になった。

稈の折損抵抗力は断面積と貫入抵抗力で決定されている(第4章第2節)。したがって、上位節間になるほど折損抵抗力が急激に減少する(第4-3図)のは、節間順位の上昇に伴うRindの厚さの減少による貫入抵抗力の低下と、稈断面積の減少との相乗効果によると考えられる。

Thompson (1964)はF₁10系統を2場所、4栽植密度で栽培し、着雌穂節以下の節間のRindの厚さを調査し、本実験と全く同様な結果を得ている。

つぎに、系統間ではすべての節間で差が観察され、最上位2節間を除いて順位はH82>P3382>タカネワセで一定であった。F₁において貫入抵抗力は大きい方が完全優性として発現する(第6-1図)ので、インブレッドであるH84のRindの厚さがF₁2系統より大きいことは育種母本として注目される。

以上のような組織、細胞レベルでの特性を明らかにし、その改良を図ることは、いわば質的改良であり、これを雑種強勢による量的拡大を含む外部形態の改良と組み合わせることにより、稈の物理的強度を一層増大させることが可能と考えられる。

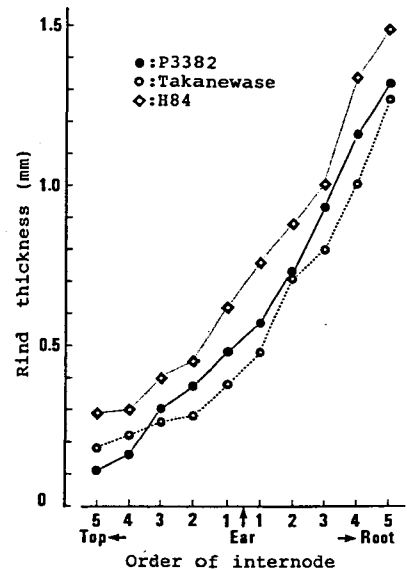


Fig. 5-15.

Change of rind thickness along internodes. Order of internode is counted from ear-born node upward and downward, respectively.

第5節 摘 要

(1) 根の引抜き抵抗力と一次根の形態的特性の関係を解明するために、引抜き抵抗力を測定した根系を用いて、根形質の系統間差と栽培条件による変化を観察した。

1) 要素別の一次根数は全系統で同じ変化を示し、第4ないし第5要素まではほぼ一定の低い値で推移したが、それ以上の要素では急激に増加し、最高位出根要素の1つまたは2つ下の要素で最も多くなった。

2) 全一次根数、根の開張角度、一次根直径ならびに各要素の断面積比率で重みづけした平均の体積当り根乾物重は系統間で有意に異なった。

3) 引抜き抵抗力は一次根総断面積と平均体積当り根乾物重によって約60%が説明できた。また根の開張角度は引抜き抵抗力と正の相関を示し、開張角度が大きいほど抵抗力が大きかった。

4) 全根数は少ない方が完全優性であったが、一次根直径には超優性が認められ、その結果として個体当りの根断面積にヘテロシスが認められた。根の開張角度は大きい方が完全優性で、体積当り根乾物重は両親系統の間であった。したがって、引抜き抵抗力で認められるヘテロシスは根直径の増大による根断面積の増加によると考えられた。

5) これらの一次根形質には栽植密度と播種期の効果が認められ、密植では根数と根直径の減少に伴う一次根総断面積の減少および開張角度の減少が、また晩播では根数の著しい減少による根総断面積の減少が観察され、密植、晩播による引抜き抵抗力の低下と一致していた。

(2) 引抜き抵抗力の増大に寄与している支柱根の形成に関与する要因を明らかにするために、支柱根形成に大きな系統間差が観察されたネパール在来系統について支柱根の形成と絹糸抽出期、全葉数、稈の形態形質との関係を解析した。

1) 支柱根出根要素数と全葉数との間に正の相関関係が認められ、最高で地上部第6要素までの出根が観察された。

2) 根原基形成数は上位要素ほど多く、節間稈体積の対数値と高い正の相関を示した。しかし、支柱根の発達には上位要素ほど悪く、地上部第3要素以上の出根はほとんどが無効支柱根であった。支柱根の発達は植物体の生理学的条件により支配されているといえる。

3) したがって、有効支柱根を増やすには、生理学的条件の改善により、地上部第1、2要素における根原基形成数の増加と発達を促進させることが重要であり、そのためには草型の改良が必要と考えられた。

(3) 稈強度に関与する組織学的要因として報告されているRindの厚さと、稈強度の検定法として有効と認められた貫入抵抗力の関係を明らかにするために、稈の組織学的観察を行った。

1) Rindの厚さと貫入抵抗力は、系統内、系統間いずれにおいても互いに高度に有意な正の相関を示し、両者ともに稈の組織レベルの強度を示すものであることが認められた。

2) Rindの厚さは下位節間から上位節間になるにつれて著しく減少した。

3) 全節間でRindの厚さの系統間差が観察されたが、インブレッドのH84のRindの厚さがF₁より大きく、育種母本として注目された。

第 6 章 倒伏関連形質の遺伝分析

第 1 節 緒 言

前章まで、倒伏に関与する形質とその検定方法について検討してきたが、実際の育種にあたっては、これら倒伏関連形質の遺伝様式を明らかにしておくことが育種を効率的に進め、育種目標を達成するために必要である。

本章ではこのような観点からダイアレル分析法 (Hayman 1954a, b, Griffing 1956, Jinks 1954, Jones 1965, Mather and Jinks 1971) を用いて、倒伏関連形質の遺伝分析を行い、育種上有用な遺伝パラメータを推定し、育種方法を論議する。

第 2 節 ダイアレル分析

ダイアレル分析法による遺伝分析は Yates (1947) 以来多くの作物で報告され、その有効性が認められている (中山1985)。トウモロコシにおけるダイアレル分析法による遺伝分析は Jinks and Hayman (1953) に始まり、以来適用例が多く、種々の形質について解析されている (Griffing 1956, Loesch et al. 1963, Eberhart and Russell 1969, Johnson 1973, Nelson and Scott 1973, Stuber and Moll 1974, Mason and Zuber 1976, Harville et al. 1978, Kaneko and Aday 1980, Rood and Major 1981, Peters et al. 1982, Lee and Brewbaker 1984)。これはトウモロコシでは人工交配による F_1 種子の獲得が容易なこと、ダイアレル分析から供試した親系統についての具体的な組み合わせ能力を知ることができ、実際の F_1 育種に利用できることなどの有利性によるものであろう。

本節ではこれまでの結果から、倒伏関連形質として、根の引抜き抵抗力、稈貫入抵抗力、および重心高の指標としての着雌穂高を取り上げ、それらの遺伝分析をダイアレル分析法を用いて行う。さらに、根の引抜き抵抗力の構成要因であり、これまでに報告のみられない一次根数の遺伝様式についてもダイアレル分析を行う。

1. 材料および方法

米国より導入したインブレッドライン 8 系統, H84, N28ht, A257, Wf9ht, H100, Oh514, B84, A664 の二面交雑 F_1 の片方と親系統を実験に用いた。供試種子は 1981 年に長野県中信農業試験場において人工交配により採種したものである。

1985 年 5 月 15 日に信州大学農学部附属農場において、栽植密度 55,600 本/ha (90×20 cm) で播種し、慣行栽培を行った。試験区は 1 区 1 列 6 m で、2 反復乱塊法とした。

根の引抜き抵抗力と稈の貫入抵抗力の調査は、各系統の絹糸抽出期にあわせて 3 群に分け、絹糸抽出期の 19~25 日後に行った。引抜き抵抗力は 1 区 7 個体について 1 株おきに、貫入抵抗力は着雌穂節下第 5 節間において S 方向 (第 3-8 図) へ葉鞘無しで 5 個体測定した。測定方法は第 4 章で述べた通りである。

また、一次根の計数は、引抜き抵抗力を測定した個体から 4 個体を無作為に選び、根系を十分に水洗し、風乾後、種子根を除く全一次根について行った。

ダイアレル分析は Hayman (1954a, b)、および Jones (1965) の方法により行った。

2. 結果

根の引抜き抵抗力, 稈の貫入抵抗力, 全一次根数, および着雌穂高の2区平均値の片ダイヤレル表を第6-1表に示した。これら4形質には親系統間, F₁間で有意な差が認められた。

Table 6-1. Half diallel tables for root-pulling resistance, stalk-penetrating resistance, no. of primary roots, and ear height.

	1	2	3	4	5	6	7	8	F ₁
	H84	N28ht	A257	Wf9ht	H100	Oh514	B84	A664	mean
===== Root-pulling resistance (kgf) =====									
1	90.8	134.4	112.5	109.2	109.1	125.1	110.0	93.6	113.4
2		125.1	143.0	159.0	114.1	143.3	115.1	109.7	131.2
3			61.7	109.8	113.1	117.2	96.0	85.3	111.0
4				113.1	111.7	114.3	119.6	92.8	116.6
5					73.7	98.9	104.7	75.4	103.9
6						88.3	116.8	82.7	114.0
7		$\bar{P}=86.0$	$\bar{F}_1=110.7$				80.8	83.3	106.5
8								54.3	89.0
===== Stalk-penetrating resistance (kgf) =====									
1	8.48	7.58	7.14	7.73	8.67	8.97	7.58	6.96	7.80
2		6.22	5.50	7.50	7.13	7.58	7.39	7.49	7.17
3			4.16	6.94	6.93	8.63	6.87	5.93	6.85
4				7.16	9.59	9.60	6.02	7.18	7.19
5					7.22	8.97	7.67	5.83	7.83
6						8.72	9.03	7.08	8.55
7		$\bar{P}=6.59$	$\bar{F}_1=7.51$				6.60	6.94	7.36
8								4.22	6.77
===== No. of primary roots =====									
1	45.2	60.6	51.7	42.4	48.7	49.2	51.1	46.4	50.0
2		97.5	61.2	57.3	58.8	57.7	59.6	54.4	58.5
3			50.5	52.1	57.2	49.1	52.8	43.8	52.5
4				52.4	51.3	50.4	52.6	48.7	50.7
5					59.9	47.8	55.9	46.8	52.3
6						50.9	49.7	50.2	50.6
7		$\bar{P}=57.3$	$\bar{F}_1=51.8$				54.7	43.8	52.2
8								47.4	47.7
===== Ear height (cm) =====									
1	51.5	87.8	85.1	80.4	97.7	103.5	101.8	95.5	93.1
2		88.4	98.3	93.0	106.5	114.7	120.1	108.6	104.1
3			65.6	80.1	101.6	114.1	100.5	95.3	96.4
4				63.2	101.8	100.6	97.5	95.5	92.7
5					69.3	110.5	115.7	96.0	104.2
6						96.1	126.4	112.2	111.7
7		$\bar{P}=73.9$	$\bar{F}_1=101.8$				85.7	111.4	110.5
8								72.0	102.1

Table 6 - 2. Analysis of variance for Wr-Vr in the diallel table.

Source	Root-pulling resistance		Stalk-penetrating resistance		No. of primary roots		Ear height	
	M. S.	P	M. S.	P	M. S.	P	M. S.	P
Array	1848.5		0.172	>0.25	182.2	>0.25	1221.5	>0.25
Block	836716.3	<0.001	0.0005		48.0		3844.8	0.05-0.10
Error	8694.3		0.099		132.3		744.7	
	(5, 7, 8) ¹⁾		(2, 7, 8)				(2, 4, 8)	

1) Nos. in parenthesis are interacting arrays, omitted from diallel table.

2) Degrees of freedom of array, block, and error are 7, 1 and 7 for no. of primary roots, and 4, 1 and 4 for the others, respectively.

Table 6 - 3. Joint regression analysis for Wr and Vr in the diallel table.

Source	Mean squares			
	Root-pulling resistance	Stalk-penetrating resistance	No. of primary roots	Ear height
Regression	641632.5***	7.911***	62212.4***	117486.7***
Heterogeneity of regression	2984.2	0.036	100.7	1053.8
Residuals	6953.7	0.176	179.5	1142.0
	(5, 7, 8) ¹⁾	(2, 7, 8)		(2, 4, 8)

1) Nos. in parenthesis are interacting arrays, omitted from diallel table.

2) Degrees of freedom of regression, heterogeneity of regression and residuals are 1, 1 and 12 for no. of primary roots, and 1, 1 and 6 for the others, respectively.

*** : Significant at 0.1%.

(1) ダイアレール分析のための仮定の検定

ダイアレール分析の適用にあたっては次の6つの仮定, すなわち, 1) 2倍性の遺伝をすること, 2) 正逆雑種間に差がないこと, 3) 非対立遺伝子間の相互作用がないこと, 4) 複対立遺伝子がないこと, 5) 親の遺伝子型はホモ接合であること, 6) 関与する遺伝子が親系統間で独立に分布していること, を満足することが必要とされる (Hayman 1954b)。

これらのうち, 1) と 5) は材料の性質から満足されているが, その他については仮定が満たされているか否かを検定する必要がある, 満たされない場合は以後の分析による各種推定値は無効である。そこで各アレーの分散 (Vr) および各アレーの要素と非共通親との共分散 (Wr) を求め, Wr-Vrのアレー間の均一性を検定する分散分析と, ブロック間でWrのVrに対する回帰係数が1と合っているか否かを検定する合同回帰分析を行った (Hayman 1954b, Mather and Jinks 1971)。

その結果, 一次根数ではアレー間でWr-Vrの差が認められず, またWrのVrに対する回帰係数も1と有意に異ならず, 仮定を満足し, 相加・優性モデルに適合した。しかしその他の形質では差があって非対立遺伝子間に相互作用 (エピスタシス) が認められ, 仮定を満たしていなかった。

Hayman(1954b) に従ってその原因となっている親のアレーをダイヤレル表から除去して再検定を行ったところ、引抜き抵抗力は5, 7, 8, 貫入抵抗力は2, 7, 8, 着雌穂高は2, 4, 8をそれぞれ除いた時に仮定が満たされ、相加・優性モデルに適合した(第6-2, 3表, 第6-1図)。したがって、以後の分析はこれらを除いた5×5のダイヤレル表について行った。

(2) ダイヤレル表の分散分析

本実験では正逆交雑に差がないものとして、雑種の片方と親系統のみを調査した。この場合の分散分析法はGriffing(方法2)(1956), およびJones(1965)により示されている。ここではより詳しい分析が可能なJones(1965)の方法により分析した(第6-4表)。

分析対象4形質ともに、交雑親の平均効果を示すa項が有意で、遺伝子の相加的効果が認められた。また優性効果を示すb項もすべて有意であったが、その平均平方はa項より小さく、相加的効果が優性効果より大きいことを示していた。

b項を全体の平均優性偏差(b_1), それぞれの親系統における優性効果(b_2), 個々の F_1 組合せに固有な優性偏差(b_3)に分割すると、 b_1 項はいずれも高度に有意で、優性偏差が一つの方向を向いており(Mather and Jinks 1971), 一般的な優性効果が存在していることを

Table 6-4. Analysis of variance for the diallel table by Jones' method(1965).

Source	Mean squares			
	Root-pulling resistance	Stalk-penetrating resistance	No. of primary roots	Ear height
Block	0.74	0.634	21.02	52.54
a	2001.25**	9.536***	594.80***	1117.03***
b	857.57*	1.072**	58.17*	717.39***
b_1	6402.53***	9.142***	375.71***	6848.02***
b_2	337.64	0.908	132.48***	18.37
b_3	164.52	0.849	16.30	50.49
Error	239.96	0.370	15.62	48.59

¹⁾ Degrees of freedom of block, a, b, b_1 , b_2 , b_3 , and error are 1, 7, 28, 1, 7, 20 and 35 for no. of primary roots, and 1, 4, 10, 1, 4, 5 and 14 for the others, respectively.
*, **, ***: Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

Table 6-5. Statistics from the diallel table.

Statistics	Root-pull. resistance	Stalk-penetrat. resistance	No. of primary roots	Ear height
V_p	716.637	3.389	294.522	320.933
V_r	594.595	1.485	49.843	326.448
W_r	275.574	1.373	77.986	159.047
$V_{\bar{r}}$	162.301	0.664	23.058	85.270
E	239.958	0.370	15.623	48.593

示していた。b₂項はある親系統が他の親系統よりも著しく多くの優性遺伝子を持っている時に有意となる (Mather and Jinks 1971) が、本試験では一次根数のみで有意性が認められた。また b₃項は特定組み合わせ効果を示すが、いずれも有意ではなかった。

(3) 変異成分と遺伝パラメータの推定

上述の分散分析において相加効果、優性効果が認められたので、親の分散V_p、各アレーの分散の平均 $\overline{V_r}$ 、各アレーの要素と非共通親との共分散の平均 $\overline{W_r}$ 、およびアレーの平均値の分散 $\overline{V_r}$ を計算し (第6-5表)、変異成分と遺伝パラメータの推定値を求めた (第6-6表)。なお、環境分散Eの推定値としては第6-4表の分散分析の誤差分散を用いた。またこれらはいずれも反復ごとに求め、変異成分によっては反復間で差がみられたが、優性度や遺伝率などの相対値ではほぼ一致したので、2区平均値で示した。

変異成分の推定値は、検定の結果、大部分が5%以下の水準で有意であったので、育種上有効なパラメータとして、平均優性度、有効因子数、遺伝力などを推定した (第6-6表)。

平均優性度は $\sqrt{H_1}/D$ で示され、 $D=H_1$ 、すなわち $D-H_1=0$ の時は完全優性である。貫入抵抗力では $D-H_1$ が0と有意差を示さず、平均優性度は0.98で完全優性であった。しかし、他の3形質では有意差が認められ、引抜き抵抗力と着雌穂高は $D-H_1 < 0$ で平均優性度はそれぞれ1.70と1.78となり、超優性を、また一次根数では $D-H_1 > 0$ で平均優性度は0.71となり、部分優性を示した。

親系統において優性遺伝子を含む割合uとその対立遺伝子を含む割合vを検討した。その結果、一次根数では高度に有意な $F > 0$ が認められ、 $u > v$ となった。このことは、親系統に含

Table 6-6. Components of variation and estimates of genetic parameters.

Components and parameters	Root-pull. resistance	Stalk-penetrat. resistance	No. of primary roots	Ear height
D	476.68*	3.02***	278.90***	272.34***
H ₁	1368.83*	2.88**	138.98*	867.53***
H ₂	1249.26*	2.54**	75.89	864.20***
F	43.03	0.84	253.67***	-52.64
h ²	1698.24***	2.30***	79.87*	1838.40***
E	239.96*	0.37**	15.62	48.59*
D-H ₁	-892.15*	0.14	139.91*	-595.19***
$\sqrt{H_1}/D$	1.70	0.98	0.71	1.78
$\overline{u}\overline{v}$	0.23	0.22	0.14	0.25
K _D /K _R	1.06	1.33	4.62	0.90
h ² /H ₂	1.36	0.90	1.05	2.12
(Max. P - Min. P) ² /4D	2.54	1.72	2.77	1.82
h ² _N	0.33	0.56	0.56	0.38
h ² _B	0.71	0.84	0.80	0.89

*, **, ***: Significant at 5, 1, and 0.1%, respectively.

まれる一次根数に関与する優性遺伝子の頻度が劣性遺伝子の頻度よりも高いことを示している。平均の対立遺伝子頻度 $\bar{u}\bar{v} = H_2 / 4 H_1$ の値は0.14で、理論的最大値 ($u = v = 1/2$) 0.25の約半分であった。そこで、個々の遺伝子の効果が等しいという仮定の下で優性、劣性両遺伝子の総数の比率 (K_D / K_R) を $(\sqrt{4DH_1 + F}) / (\sqrt{4DH_1 - F})$ から求めたところ4.62となった。この仮定が正しいときには $1/2 \cdot F / \sqrt{D(H_1 - H_2)} = 1$ となるが、ここでは0.99となったことから、個々の遺伝子の効果は等しく、優性遺伝子が劣性遺伝子の約5倍含まれると推定される。その他の3形質ではFは0とは有意に異ならず、 $u = v = 1/2$ となり、優性、劣性対立遺伝子頻度が等しいことが推測された。 $\bar{u}\bar{v} = H_2 / 4 H_1$ の値が0.22~0.25、また K_D / K_R が0.90~1.33となったことから、これら3形質では優性、劣性遺伝子の頻度が等しいと考えられる。 $H_1 - H_2 = 0$ の時には $u = v = 1/2$ となり、 $H_1 - H_2 > 0$ の時には $u \neq v$ となることから、以上の結果は分散分析における b_2 項 ($H_1 - H_2$) の有意性の検定結果 (第6-4表) と一致している。

有効因子数を h^2 / H_2 と (最大親-最小親)² / 4D の2つの方法で推定したところ、着雌穂高の場合を除いて後者の方法による推定値がやや大きかったが、推定有効因子数は1.72~2.77

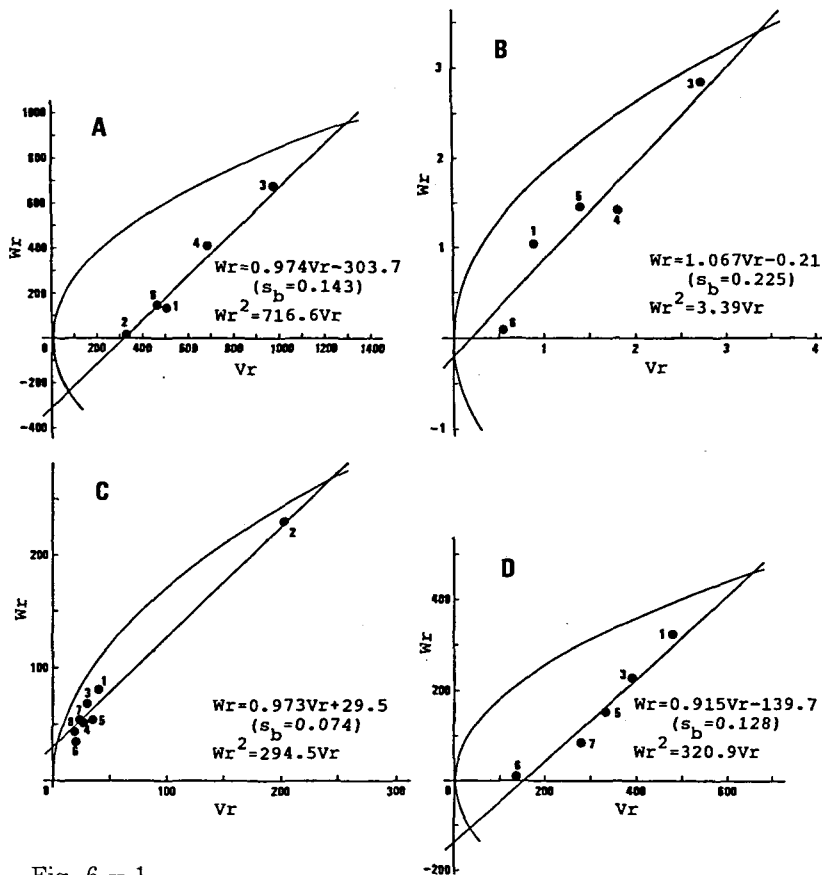


Fig. 6-1.

Wr/Vr graphs for root-pulling resistance(A), stalk-penetrating resistance(B), number of primary roots(C), and ear height(D). For parental name, refer to Table 6-1.

と少なかった。Giesbrecht (1961) は、着雌穂高は着雌穂節位と節間長を支配する6つの遺伝因子により決定されているとしている。Mather and Jinks (1971) によれば、後者の方法は実際値より低い推定値を与える傾向があるので、これらの形質は最低2ないし3以上の有効因子が関与していると推定するべきであろう。

これら4形質の遺伝率を求めたところ、広義の遺伝率は0.71~0.89と比較的高い値を示したが、狭義の遺伝率は引抜き抵抗力と着雌穂高では0.33と0.38と低く、貫入抵抗力と一次根数ではともに0.56であった。

親系統における優性と劣性の対立遺伝子の分布状態を W_r/V_r グラフから推定した(第6-1図)。 W_r と V_r の大きさは親品種に含まれる優性遺伝子の割合が多ければ小さく、劣性遺伝子の割合が多ければ大きくなる。したがって、 W_r/V_r グラフの回帰直線上で原点に近く位置する系統ほど優性遺伝子を多く持ち、原点から右上に離れた系統ほど劣性遺伝子を多く含むことになる。第6-1図から、引抜き抵抗力について優性遺伝子を多く持つ系統から並べると、2, 6, 1, 4, 3の順となり、同様に貫入抵抗力については6, 1, 5, 4, 3, 一次根数については6, 8, 7, 4, 5, 3, 1, 2, 着雌穂高については6, 7, 5, 3, 1の順となる。

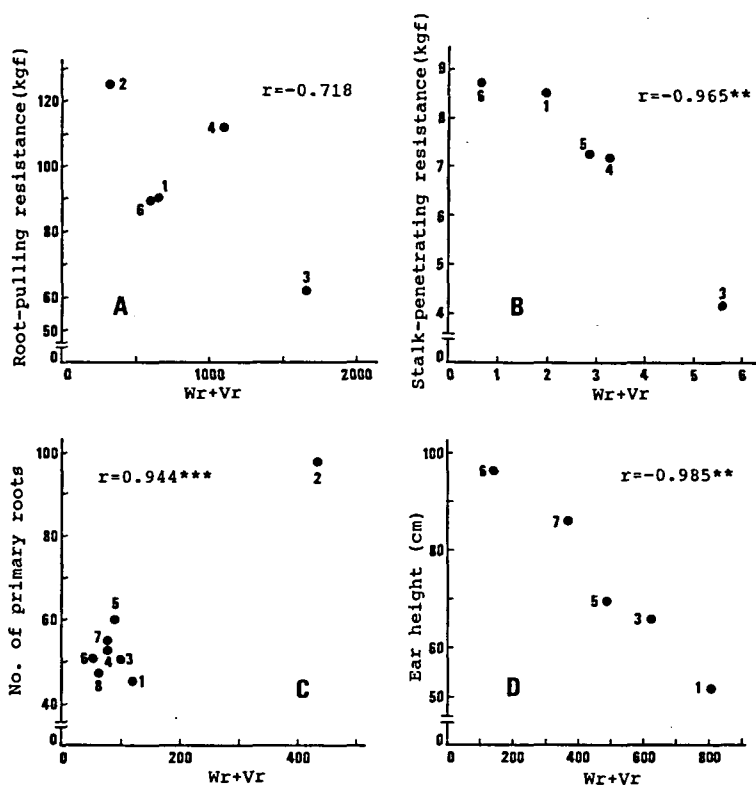


Fig. 6-2.

Relationship between W_r+V_r and parental values (Pr) for root-pulling resistance(A), stalk-penetrating resistance(B), number of primary roots(C), and ear height(D). For parental name, refer to Table 6-1.

第6-1図の W_r/V_r グラフからは優性の程度も知ることができる。完全優性では直線は原点を通り、部分優性ではそれより上に、超優性の場合はそれより下に位置する。引抜き抵抗力と着雌穂高では原点より下を、一次根数では原点より上を、また貫入抵抗力では原点付近を通り、それぞれ超優性、部分優性、完全優性となり、変異成分からの推定と一致している(第6-6表)。

4形質について親の値 Pr と $Wr+Vr$ の相関関係(第6-2図)から優性の方向を検討すると、引抜き抵抗力、貫入抵抗力、着雌穂高では $r=-0.718\sim-0.985^{**}$ の負の相関が認められることから、優性の方向はほとんど正で、これらの値の大きな親ほど優性遺伝子を多く含むとみられる。一次根数では $r=0.944^{***}$ の1に近い正の相関が認められ、優性の方向はほとんど負で、一次根数の多い親系統ほど劣性遺伝子を多く含むことを示している。

3. 考 察

調査した倒伏関連4形質では親系統間に明らかな系統間差があり、その F_1 間でも有意な差が認められた(第6-1表)。分散分析の結果、その変動因として相加効果(a)と優性効果(b)が認められたが、相加効果が優性効果より大きかった(第6-4表)。

Peters et al. (1982)は、引抜き抵抗力について12系統のインブレッドを用いたダイアレル分析を行い、一般組合せ効果(a)、特定組合せ効果(b)ともに有意であるが、一般組合せ効果が大きく、引抜き抵抗力の選抜が可能であることを報告している。また Penny (1981)は32系統のインブレッドと2つのテスター系統間の F_1 について引抜き抵抗力を測定し、両親系統と F_1 の測定値間に有意な相関があり、親系統から F_1 の引抜き抵抗力を推定できることを認めている。これは引抜き抵抗力では一般組合せ能力、すなわち相加効果が大きいことを示すものと考えられる。

貫入抵抗力については、直接分析した報告はないが、Nelson (1968)、Arnold and Josephson (1975)は貫入抵抗力と密接な関係が認められる稈の押しつぶし抵抗力とRindの厚さ(Miller and Myers 1974, Twumasi-Afriyie and Hunter 1982a)について優性効果よりも相加効果の方が大きいことを認め、押しつぶし抵抗力あるいはRindの厚さに対する循環選抜により、貫入抵抗力についても選抜効果を得ている(Martin and Russell 1984, Berzonsky and Hawk 1986)。またAlbrecht and Dudley (1987)は貫入抵抗力について S_1 家系選抜と集団選抜を行い、選抜効果を認めている。これらの報告は貫入抵抗力においても相加効果が大きいことを示している。

着雌穂高についても相加効果が優性効果より大きいことが報告され(Stuber and Moll 1974, Harville et al. 1978, Moreno-Gonzalez and Dudley 1981)、循環選抜による着雌穂高の低下が達成されている(Giesbrecht 1961, Vera and Crane 1970, Acosta and Crane 1972, Josephson and Kincer 1977)。

一次根数については報告が見あたらないが、以上の結果から、これら4形質については相加効果が大きく、相加的遺伝子を集積した一般組合せ能力の高い親系統を育成することが可能かつ重要と考えられる。

一方、優性効果(b)は相加効果より小さいが有意であった。また、bを分割した場合には全体の平均優性偏差(b_1)の平均平方は著しく大きくかつ高度に有意となり、優性偏差が一

つの方向を向いた。

優性の方向は一次根数以外では増加の方向、平均優性度は引抜き抵抗力と着雌穂高では超優性、貫入抵抗力では完全優性、一次根数では部分優性を示し(第6-1図)、 F_1 育種が引抜き抵抗力と貫入抵抗力に関しては有効なことが認められた。また、貫入抵抗力の b_2 項を除けば各形質とも b_2 、 b_3 項が有意でないことから、個々の親系統あるいは F_1 組合せに固有な優性効果、すなわち特定組合せ能力に差はなく、一般組合せ能力の高い系統を組合わせることだけを考慮すれば良いと考えられた。

第6-2図が示すように、引抜き抵抗力、貫入抵抗力および着雌穂高では優性が正の方向であること、またこれらの値が大きい系統ほど優性遺伝子を多く含むと推定されることから、引抜き抵抗力と貫入抵抗力については抵抗力の大きい系統同士の組合せが良く、一方、着雌穂高については劣性遺伝子を多く持つ着雌穂高の低い系統同士を組合わせるべきであると考えられる。また、一次根数では優性の方向が負であり、根数の少ない系統ほど優性遺伝子を多く持つと考えられるので、根数の多い系統同士の組合せが必要である。しかし、本実験の供試親系統内では劣性遺伝子が優性遺伝子より著しく少ないので、劣性遺伝子を多く含む新しい系統を取り入れることが不可欠と考えられる。

以上述べてきたように、ダイアレル分析により倒伏に関連する4形質の遺伝様式についての知見が得られた。これに関連して育種方法について以下に若干の考察を付記しておく。

本実験に用いた親系統は草型の遺伝学的解析のために、異なる草型、特に葉身の形態と角度に注目して選定したものであり(南1986)、倒伏関連形質については全く無作為に選ばれている。しかし、いずれも米国で育成されたデント種のインブレッドであって、すべての遺伝子型の中からランダムに抽出されたものとは言えないので、今回の結果を一般化するには注意を要する。例えば、我が国におけるトウモロコシ育種では日本在来フリント系統を片親に利用するのが基本であり、日本産フリント×米国産デントの交雑で大きな雑種強勢が得られている(浦野1963)ので、米国産のデント系統でなく日本産のフリント系統を供試した場合には異なる結果が得られる可能性もある。したがってこのような育種上の問題については、今後さらに多様な遺伝子型を供試して検討する必要があると考えられる。

第3節 摘 要

耐倒伏性育種を効率的に進める上で必要な遺伝パラメータを推定するために、インブレッド8系統を用いて、引抜き抵抗力、貫入抵抗力、着雌穂高ならびに全一次根数についてダイアレル分析を行った。

1) Jones (1965) の方法で分散分析を行ったところ、4形質とも親の平均効果を示すa項が有意で、遺伝子の相加的効果が認められた。優性効果を示すb項も有意であったが、平均平方はa項より小さく、相加的効果が優性効果より大きかった。

2) Hayman (1954a, b) の方法により変異成分の推定値を求めたところ、大部分が有意であったので育種上有用なパラメータを推定した。

i) 平均優性度より、貫入抵抗力は完全優性、引抜き抵抗力と着雌穂高は超優性、一次根数は部分優性と推定された。

ii) 親系統に含まれる優劣対立遺伝子の割合は一次根数を除いて等しく、一次根数では優性

遺伝子が劣性遺伝子の約5倍含まれると推定された。

iii) 4形質とも有効因子数はいずれも2~3と比較的少なく推定されたが、実際にはこれ以上の数の因子が関与していると推測された。

iv) 4形質の広義の遺伝率は0.71~0.89と高い値を示したが、狭義の遺伝率は引抜き抵抗力と着雌穂高では0.3~0.4、貫入抵抗力と一次根数では0.56であった。

v) W_r/V_r グラフと Pr/W_r+V_r グラフから親系統における優劣遺伝子の分布と、優性の方向が明らかとなった。

vi) 引抜き抵抗力、貫入抵抗力および着雌穂高は優性が正の方向であったこと、およびこれらの値が大きい系統ほど優性遺伝子を多く含むとみられることから、育種上、両抵抗力については抵抗力の大きい系統同士の組合せが良く、着雌穂高については劣性遺伝子を多く含む着雌穂高の低いもの同士の組合せが必要であると判定された。また一次根数は優性の方向が負であったこと、および根数の少ない系統ほど優性遺伝子を多く持つとみられることから、育種上は根数の多い系統同士を組合せる必要があると考えられた。

第7章 総合考察

本研究は、トウモロコシの耐倒伏性品種の育成を目標として、それに必要な基礎資料とするため、倒伏に関与する形質について、その特性、検定方法および遺伝様式を検討したものである。本章ではこれまでに述べた結果を総合して、倒伏発生の機構と検定方法ならびにそれを使った育種方法について論議する。

第1節 倒伏発生の機構と検定方法

倒伏の発生は、植物体を支持する根および稈の力学的強度とそれに対する外力の大きさの相対関係で決定される物理的現象である(谷・鈴木1967, 小田ら1966)。

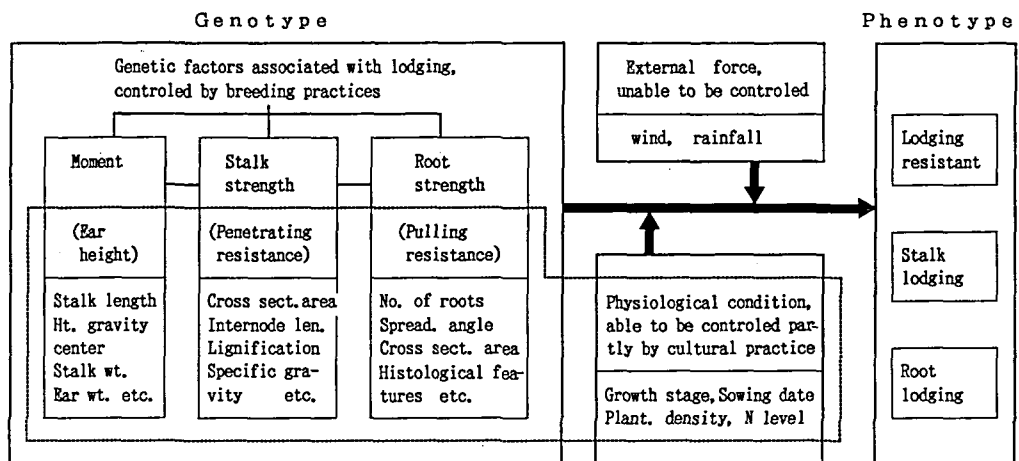


Fig. 7-1. Schema of lodging phenomenon and the factors responsible for lodging.

第3章第2節で述べたように、同一栽培条件下で比較した場合の、すなわち同じ外力を受けた場合の倒伏の発生率および倒伏型については系統間差異、すなわち耐倒伏性に関する遺伝子型間差異が明らかであった(第3-1図)。また、同一系統、すなわち同じ遺伝子型であっても年次間で有意な差が認められた(第3-4表)。このことから明らかなように、圃場で表現型として観察される倒伏の発生あるいは耐倒伏性は、遺伝子型の効果に栽培環境の影響が加わって発現する植物体の力学的性質に物理的外力が作用した結果である。風雨による外力は気象現象として制御できないが、植物体の物理的強度は遺伝的特性およびそれを発揮させる生理学的条件によって支配される生物学的現象であるから、前者は育種の方法により、後者は耕種の方法により制御可能であろう。

一方、倒伏に関連する植物側の要因としては植物体のモメント、稈の折損抵抗力および根張り強度の3つをとりあげることができる。

以上をまとめると倒伏発生の機構は第7-1図のように示すことができるであろう。

この倒伏発生の機構に基づいて耐倒伏性の検定方法を考えると、変動する気象条件によって影響される圃場での倒伏率は安定した耐倒伏性の検定指標とはなり得ないので、上述した植物側の3要因による検定が必要となる。これらはいずれもいくつかの形質の複合したものであるが、育種の立場からは単一形質を利用する簡便で的確な検定方法が望まれる。

まず、外力は植物体に作用して負荷となるが、同一の外力であっても植物体重が大きく、重心高が高いほど、すなわち植物体のモメント(全生体重×重心高)が大きいほど負荷としてかかる外力モメントが大きくなる。したがって植物体モメントを小さくする方向へ選抜することになるが、全生体重を小さくすることは収量の低下に結び付くので、重心高の低下を図るべきである。重心高と最も関係の深い可視形質は着雌穂高であるが、着雌穂高は重心高と高い正の相関関係($r=0.973^{***}$)を示す(第3章第4節)ばかりでなく、圃場での観察あるいは測定が容易であり、重心高の有効な選抜指標と考えられる。

つぎに、稈の折損抵抗力は断面積(太さ)、節間長などの外部形態形質と、体積当り乾物重、炭水化物含量、下皮組織のリグニン集積程度などの組織、細胞レベルの諸特性が、また根張り強度は根数、開張角度、断面積などの形態形質と組織、細胞レベルの特性が複雑に関与する複合形質である(第4章、第5章)が、前者の検定には非破壊的に測定の可能な貫入抵抗力が(第4-2図)、また後者の検定には引抜き抵抗力が有効と考えられる(第4-6図)。

一方、これら3形質の測定値に対する栽植密度、施肥量、播種期などの栽培条件の影響を検討した(第4章第3、4節)ところ、N施用量の効果は予想に反するもので、多肥区で引抜き抵抗力が大きくなった。これに対して、晩播、密植は軟弱徒長の生育を招来し、貫入抵抗力、引抜き抵抗力をともに低下させて倒伏しやすい状態とした(第4-14~16図)。

したがって、高度の耐倒伏性を求めるには晩播、密植栽培の条件下で検定すべきであると考えられる。また遺伝子型と栽植密度間に交互作用が認められ、植物体が大きい系統ほど栽植密度による影響が大きかった(第4-13表)ことから、検定に際しては植物体の大きさによって群別し、それぞれに適した栽植密度を決定すべきであると考えられる。

さらに、倒伏は主に絹糸抽出期後に発生するので、絹糸抽出期後の検定が適当であるが、絹糸抽出期前に検定できれば育種効率を向上できる。そこで3形質の生育ステージによる変化を検討したところ、3形質のうちモメントおよび引抜き抵抗力については全調査時期相互間で有

意な相関関係が認められ、貫入抵抗力については絹糸抽出期以後の時期と絹糸抽出期直前の時期との間で $r = 0.641 \sim 0.822^*$ の相関係数が得られた。したがって、前二者については生育初期の検定が可能、また後者については精度は悪くなるが絹糸抽出期直前の検定が可能と考えられる（第4-11表）。

第2節 耐倒伏品種育成のモデル

本研究で明らかにした検定方法を実際の耐倒伏性の育種過程に取り入れていく仕方は、個々の育成場所における育種の基本方針と具体的な育種操作の流れによって異なってくるであろう。ここでは交雑様式は単交雑とし、日本産フリントとアメリカ産デント由来の各インブレッドの交配組合せとすることを基本（長野県中信農試1981）として論議する（第7-2図）。

F₁育種においては、親系統の育成と、それらの交雑F₁の評価の2段階に分けられるが、F₁の能力は親系統の能力により決定される。すなわち優秀な親系統なくしては優秀なF₁は生まれえないと言える。したがって耐倒伏性に優れたF₁品種の育成には耐倒伏性に優れた親系統の育成が不可欠であり、その親系統を育成するもとなる育種集団の育成と改良が基本となる。

着雌穂高、貫入抵抗力、引抜き抵抗力ともに相加効果が大きい（第6-4表）ので、育種集団に相加的遺伝子を集積して集団を改良することが可能と考えられる。因みに、米国においてはすでに1930年代初頭に、強稈性の育種集団BSSS (Iowa Stiff Stalk Synthetic) が育成され、それを基本集団として耐病虫性や低着雌穂高など多くの育種集団が育成されてきている (Penny and Eberhart 1971, Eberhart et al. 1973, Rogers et al. 1977, Hallauer and Smith 1979, Russell et al. 1979, Oyervides-Garcia and Hallauer 1986)。

したがって、まず日本産在来フリント系統について稈強度の検定と選抜を行い、それらの合成集団を育成して、循環選抜による遺伝子集積を図り、強稈性の育種集団JFSSS (Japan Flint Stiff Stalk Synthetic) を作る必要がある。

一方、米国産デントについてはとりあえず、公開されているインブレッドを導入、評価し、直接利用を行うとともに、市販の強稈性F₁品種あるいは導入した育種集団を素材として、わが国に適応した強稈性のUDSSS (USA Dent Stiff Stalk Synthetic) を育成していかなばならない。

育種集団の改良法にはいくつかの方法が提案されている (Sprague and Eberhart 1977) が、集団選抜を除けば、基本的には個体選抜と自殖、ついで選抜系統間の相互交配による組換えの促進と新集団の養成というサイクルの繰り返しであり、1サイクル2~3年を必要とする。しかし、貫入抵抗力の検定は絹糸抽出期前に非破壊で実施できるため、この検定法を用いれば、

自殖を省略し、選抜個体の相互交配を直接行って年限を短縮し、育種効率を向上させることが可能になる。したがって貫入抵抗力の検定は積極的に用いるべきであると考えられる。しかも貫入抵抗力は根の引抜き抵抗力との間に比較的高い遺伝相関を有

Table 7-1. Phenotypic (upper diagonal) and genotypic (lower diagonal) correlation coefficients.

	Ear height	Root-pull. resistance	Stalk-penet. resistance
Ear height	--	0.305	0.332
Root-pull. resist.	0.338	--	0.678
Stalk-pent. resist.	0.351	0.703	--

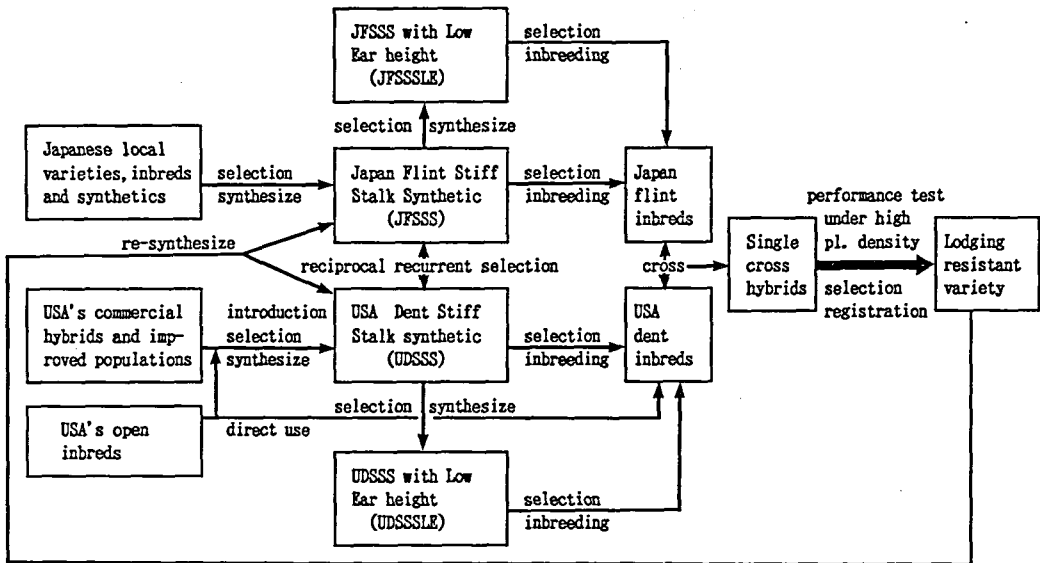


Fig. 7-2. Schematic model of breeding procedures for lodging resistance in maize.

しているの、貫入抵抗力による選抜で引抜き抵抗力も同時に改良できると考えられる (第7-1表)。

また、両集団 (JFSSSおよびUDSSS) 由来のインブレット間の単交雑を改良するためには、以上のように両集団内の改良を図ると同時に、相反循環選抜法を用いて集団間の改良を図ることも重要である (Moll et al. 1977)。

つぎのステップは着雌穂高の低下である。JFSSS、UDSSSから直接的に着雌穂高の低いインブレットを育成することも可能であるが、両集団を基本として強稈性を維持しつつ循環選抜により、強稈性で着雌穂高の低い集団を育成することが長期的観点から望ましい。着雌穂高と貫入抵抗力、引抜き抵抗力の遺伝相関係数は0.34~0.35であり (第7-1表)、貫入抵抗力の検定を行いながら選抜を行うことで、強稈性を維持したままで着雌穂高を低下させることが可能と考えられる。

以上のようにして望ましい遺伝子が集積した改良集団を育成することにより、耐倒伏性にすぐれたインブレットを育成することも容易となるであろう。また、育成したインブレットの交配組合せ選定に際しては、貫入抵抗力、引抜き抵抗力、着雌穂高すべて優性が正の方向にあり、これらの値が大きい系統ほど優性遺伝子を多く含んでいる (第6-2図) のであるから、貫入抵抗力と引抜き抵抗力については抵抗力の大きいインブレット同士、着雌穂高については劣性遺伝子を多く含む着雌穂高の低いインブレット同士を組合せること、つまり両親として耐倒伏性に優れた系統同士を組合せることが重要であると考えられる。

こうして育成されたF₁系統は、予備選抜試験に組入れられると、耐倒伏性だけでなく収量性その他多くの形質が評価される。したがって耐倒伏性評価の観点からは晩播、密植栽培条件での試験が望ましいが、晩播栽培をこの段階で実施することは難しい。しかし、密植栽培は農家の実際栽培の現状にも合うことであるから是非実施すべきであり、実施する場合には第4章第

4節で用いた74,000本/ha以上の密植が必要と考えられる。

以上、耐倒伏性の育種方法について論考してきたが、基本は耐倒伏性に優れた育種集団の育成と改良である。稈強度と着雌穂高の循環選抜による改良の効果がすでに認められている (Vera and Crane 1970, Josephson and Kincer 1977, Undersander et al. 1977, Martin and Russell 1984) ことから、わが国においても、育種集団の倒伏関連形質の改良に力を注ぐことにより、耐倒伏性にすぐれたインブレッドとF₁の育成が実現すると考えられる。

第 8 章 総 括

トウモロコシは高い生産力と優れた環境適応性により、世界の最も重要な作物の一つになっている。わが国においても自給粗飼料用として最も重要な飼料作物となっており、年々作付面積が増大している。

トウモロコシは長大作物で、形態的に倒伏しやすいことから、耐倒伏性の改良が行われてきたが、近年の栽植密度と施肥量の増加に伴い、より高度の耐倒伏性が求められている。しかし、わが国における耐倒伏性育種については立ち遅れが指摘されている。

本研究はこのような観点から、トウモロコシの耐倒伏性育種を進める上で必要な基礎的知見を得るために、倒伏に関与する要因についてその検定方法ならびに遺伝様式を明らかにするとともに育種方法に検討を加えたものである。得られた成果を要約すると以下の通りである。

1. 倒伏が収量に及ぼす影響

(1) 倒伏がトウモロコシの収量に及ぼす影響を明らかにするために、22年間の作況試験のデータを用いて、倒伏年と非倒伏年の収量と収量構成要素を比較した。

1) 晩生長稈品種ではころび型倒伏がほぼ毎年発生し、晩生品種ほど倒伏程度が大きく、子実収量の減少率も高かった。

2) 倒伏による子実収量の減少は一穂当り子実粒数の減少によるもので、百粒重の低下は認められなかった。

3) 生草収量は全重では倒伏による減収はみられなかったが、生雌穂重は減少し、飼料としての栄養価が低下した。

(2) 倒伏による収量低下の機構を解明するために、絹糸抽出期15日前から30日後まで15日おきに、人為的ころび型倒伏処理と折損処理を行い、処理による群落構造の変化と乾物生産および子実収量との関係、ならびに栄養成分の変化について解析した。

1) 倒伏処理後の植物体の姿勢回復は、処理時期が遅いほど、またころび型倒伏処理よりも折損処理の方が悪かった。倒伏処理による葉の立体的配置の破壊による葉の不均一な分布と、葉面積の減少により、群落の受光効率が低下した。

2) 処理後の乾物生産速度の低下は処理時期が遅いほど、またころび型倒伏処理よりも折損処理の方が大きく、姿勢回復の良好であった1区を除いて、成熟期の乾物収量の減少が認められた。処理後の乾物生産速度の低下は受光態勢の悪化によるNARの低下によるものであった。

3) 子実収量についても乾物収量と同様な倒伏処理による減収が認められた。これは一穂当

り子実粒数の減少によるもので、自然条件下での倒伏の場合と一致した。

4) 栄養成分組成は処理方法および処理時期によって、また雌穂と茎葉とで異なる変化を示したが、植物体全体としてみると、全処理区で粗繊維の増加と粗脂肪の減少が認められ、その程度は折損処理区の方が大きかった。また折損処理では粗蛋白質含量の増加がみられたが、その単位面積当りの粗蛋白質収量は減少していた。

2. 耐倒伏性の系統間差異とその要因

(1) 倒伏に関与する要因を明らかにするために、日本と米国育成のF₁系統について倒伏の型と発生率を2年間にわたって調査し、それらと地上部形態との関係を検討した。

1) ころび型倒伏、折損ともに米国育成系統の方が発生率が低かったが、日米育成系統間に地上部負荷となる植物体の大きさに差がなかったことから、上記耐倒伏性の差は根と稈の強度の差によることが明らかになった。

2) 米国育成系統が収量性でもまさっていたことから、収量の低下なしに耐倒伏性を改良することが可能と考えられた。

(2) 折損抵抗性の強化を図るための基礎資料として、折損発生位置の稈および節間内の分布と発生方向を調査した。

1) 折損高は着雌穂高と正の相関を示し、晩生長稈系統ほど折損高が高かった。しかし節間順位でみると、折損の大部分は着雌穂節下第3～5節間に生じた。

2) 節間内における折損位置は系統によって偏っていた。また折損方向は出葉方向と直角の短径方向がほとんどであった。

3) 上記の結果から、稈強度の調査に当っては、着雌穂節下第3～5節間において、節間両端部と中央部を含む数か所で、短径方向に調査することが必要と考えられた。

(3) 地上部負荷となる植物体のモメントの構成要因である重心高と倒伏および収量との関係を解析した。

1) 重心高は絹糸抽出期、稈長、着雌穂高、全生体重と正の相関を示し、晩生品種ほど重心高とモメントが大きく、平均倒伏程度も大きくなった。

2) 重心高は着雌穂高によりほぼ決定されており、着雌穂高は重心高の簡便な指標であった。

3) 重心高の低下は生草収量を減少させたが、子実収量の低下を伴わなかった。

3. 倒伏関連形質の測定方法

(1) 貫入抵抗力の稈強度検定上の有効性とその測定方法を明らかにするために、貫入抵抗力と折損抵抗力の関係および植物体の部位による貫入抵抗力の変化を調査した。

1) 貫入抵抗力が系統内でも、供試全系統を通じても折損抵抗力と高度に有意な正の相関関係を示したことから、貫入抵抗力による折損抵抗力の推定が可能であること、貫入抵抗力の測定は稈強度の検定法として有効であることが認められた。重回帰分析の結果、貫入抵抗力と稈断面積によりその96%が説明された。

2) 節間内部位と方向、葉鞘の有無ならびに節間順位と貫入抵抗力との関係を調査し、系統間差の明瞭さと安定性、測定操作の容易さおよび実際の折損発生位置と一致することから、貫入抵抗力は着雌穂節下第4ないし5節間中央部で、葉鞘なしで短径方向に測定するのが良いと

結論された。

(2) 倒伏関連形質の検定に適した時期と、絹糸抽出期前の早期検定の可能性を検討するために、稈貫入抵抗力、根の引抜き抵抗力およびモメントの生育ステージによる変化を調査した。

1) これらの形質は個体の生育量と密接に関連し、生育が進むにつれて増大し、絹糸抽出期直後から2週間後までの間に最高となった。

2) 貫入抵抗力と引抜き抵抗力は全系統、全調査期間を通じて互いに高い正の相関を示し、貫入抵抗力による引抜き抵抗力の推定が可能と考えられた。

3) 生育初期から系統間差が認められ、かつ生育時期間の相関が高いモメントと引抜き抵抗力は、絹糸抽出期よりかなり早い時期に検定し得ることが認められた。

4) 貫入抵抗力は、倒伏抵抗性推定の精度はやや劣るが絹糸抽出期直前の検定が可能であり、非破壊的に検定できるので、個体選抜と相互交配の必要な循環選抜で有効と考えられた。

(3) 耐倒伏性の検定に適した栽培条件を明らかにするために、栽植密度、N施用量および播種期の試験を行い、倒伏関連形質の変化を調査した。

1) 栽植密度と播種期の効果がモメント、引抜き抵抗力、貫入抵抗力で認められ、密植、晩播によって両抵抗力が低下し、倒伏しやすくなることが明らかになった。したがって、耐倒伏性の検定には密植、晩播栽培が適していると考えられた。

2) N施用量の効果は引抜き抵抗力だけで認められ、N量の増加により引抜き抵抗力が増大した。

(4) 引抜き抵抗力の場所と年次による変化を明らかにするために、国内5場所における2か年の測定値を比較した。

1) 引抜き抵抗力は場所と年次により大きく変動し、変動の仕方は系統によっても異なっていた。したがって各試験場所ごとに基準となる系統を複数設定することが必要と考えられた。

4. 倒伏関連形質の組織・形態学的解析

(1) 根の引抜き抵抗力と一次根の形態的特性の関係を解明するために、根形質の系統間差と栽培条件による変化を観察した。

1) 全一次根数、根の開張角度、一次根直径、一次根総断面積および一次根の平均体積当り乾物重には系統間差が認められ、引抜き抵抗力は一次根総断面積と平均体積当り根乾物重により約60%が説明できた。また開張角度と引抜き抵抗力との間には正の相関関係が認められた。

2) 上記の根形質は栽植密度と播種期により変化し、密植では根数と根直径の減少に伴う一次根総断面積の減少および開張角度の減少が、また晩播では根数の減少による一次根総断面積の減少が認められ、密植、晩播による引抜き抵抗力の低下と一致していた。

(2) 引抜き抵抗力の増大に寄与している支柱根の形成に関与する要因を明らかにするために、支柱根形成に大きな系統間変異が観察されたネパール在来系統について、支柱根の形成と絹糸抽出期、全葉数、稈形質などとの関係を検討した。

1) 支柱根出根要素数と全葉数との間に正の相関が認められ、最高で地上部第6要素までの出根が観察された。

2) 根原基形成数は節間稈体積の対数値と高い正の相関を示し、上位要素ほど多かったが、上位要素では発達が悪く、有効支柱根の大部分は地上部第2要素までであった。

3) 支柱根の発達 は植物体の生理学的条件により影響されるので、草型の改良により生理学的条件を改善し、地上部第1, 2要素の有効支柱根数の増加を図ることが有効と考えられた。

(3) 稈強度に関与する組織学的要因として報告されているRindの厚さと、稈強度の検定法として有効性の認められた貫入抵抗力との関係を明らかにするために、稈組織の観察を行った。

1) Rindの厚さと貫入抵抗力は系統内、系統間いずれにおいても互いに有意な正の相関を示し、両者はともに稈の組織レベルの強度を示すものであることが認められた。

5. 倒伏関連形質の遺伝分析

耐倒伏性育種を効率的に行う上で必要な遺伝パラメータを推定するために、インブレッド8系統を用いて、引抜き抵抗力、貫入抵抗力、着雌穂高ならびに全一次根数についてダイアレル分析を行った。

1) 分散分析の結果、4形質とも遺伝子の相加効果と優性効果が認められたが、相加効果は優性効果より大きかった。

2) 貫入抵抗力は完全優性、引抜き抵抗力と着雌穂高は超優性、一次根数は部分優性であった。また、一次根数は優性の方向が負、その他の形質では正であった。

3) 4形質とも有効因子数は2から3と比較的少なく推定された。また広義の遺伝率は0.7~0.9と比較的高く、狭義の遺伝率は約0.3~0.6であった。

6. 倒伏発生の機構と検定方法ならびに耐倒伏性品種育成のモデル

(1) 以上の結果を総合して、倒伏発生の機構と関連要因を示し(第7-1図)、倒伏発生の機構と検定方法について考察した。

1) 圃場における倒伏の発生率は、安定した耐倒伏性の選抜指標にはなりえず、植物体の力学的性質を対象とする検定が必要なことを明らかにした。

2) 倒伏に関与する植物体側の要因であるモメント、稈の折損抵抗力および根張り強度の検定方法として、それぞれ着雌穂高、貫入抵抗力、引抜き抵抗力が有効であること、検定のための栽培条件は密植、晩播が適していること、および絹糸抽出期前の検定が可能であることを示した。

(2) 日本産フリントとアメリカ産デント由来の各インブレッド間の単交雑組合せを基本として、耐倒伏性品種育成のモデルを提示し(第7-2図)、耐倒伏性品種育成のモデルについて考察した。

1) 引抜き抵抗力、貫入抵抗力、着雌穂高ならびに全一次根数の各倒伏関連形質はいずれにおいても遺伝子の相加効果が大きいこと、したがって循環選抜により耐倒伏性の遺伝子を集積した育種集団を育成することが可能かつ最も重要であることを明らかにした。

2) 耐倒伏性に優れた育種集団を作ることによって、耐倒伏性インブレッドの育成が容易になること、およびこのようにして育成した耐倒伏性インブレッド間の組合せにより耐倒伏性F₁品種の育成が実現できることを示唆した。

引用文献

1. Acosta, A. E. and P. L. Crane 1972. Further selection for lower ear height in maize. *Crop Sci.* 12 : 165-167.
2. Albrecht, B. and J. W. Dudley 1987. Divergent selection for stalk quality and grain yield in adapted x exotic maize population cross. *Crop Sci.* 27 : 487-494.
3. Aldrich, S. R., W. O. Scott, and E. R. Scott 1975. How the corn plant grows. In "Modern corn production. 2nd ed." , A & L Publications, Champaign, Illinois. 1-18.
4. Arihara, J., K. Watanabe, and F. Iwata 1979. Effects of upright leaves on corn grain yield with different weather conditions. *Jap. J. Crop Sci.* 49 : 20-25.
5. Arnold, J. M. and L. M. Josephson 1975. Inheritance of stalk quality characteristics in maize. *Crop Sci.* 15 : 338-340.
6. Baker, H. G. 1975. 雑種トウモロコシ. "植物と文明" 阪本寧男・福田一男訳, 東京大学出版会, 東京. 121-127.
7. Berzonsky, W. A. and J. A. Hawk 1986. Agronomic features of two maize synthetics selected for high and low stalk-crushing strength. *Crop Sci.* 26 : 871-875.
8. —, —, and T. D. Pizzolato 1986. Anatomical characteristics of three inbred lines and two maize synthetics recurrently selected for high and low stalk crushing strength. *Crop Sci.* 26 : 482-488.
9. Campbell, D. K. and D. J. Hume 1970. Evaluation of a rapid technique for measuring soluble solids in corn stalks. *Crop Sci.* 10 : 625-626.
10. Chang, H. S. and P. J. Loesch 1972. Genetic variation of four anatomical traits and their association with stalk quality traits in maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 12 : 271-274.
11. —, —, and M. S. Zuber 1976. Effects of recurrent selection for crushing strength on morphological and anatomical stalk traits in corn. *Crop Sci.* 16 : 621-625.
12. Cloninger, F. D., M. S. Zuber, O. H. Calvert, and P. J. Loesch 1970. Methods of evaluating stalk quality in corn. *Phytopathology* 60 : 295-300.
13. Colbert, T. R. and M. S. Zuber 1978. Effects of sampling dates on estimates of stalk quality in maize. *Can. J. Plant Sci.* 58 : 319-323.
14. Coelho, D. T., and R. F. Dale 1980. An energy-crop growth variable and temperature function for predicting corn growth and development: Planting to silking. *Agron J.* 72 : 503-510.
15. Craig, J. and A. L. Hooker 1961. Relationship of sugar trends and pith density to *Diplodia* stalk rot in dent corn. *Phytopathology* 51 : 376-382
16. Cross, H. Z. and M. S. Zuber 1972. Prediction of flowering dates in maize based on

- different methods of estimating thermal units. Agron. J. 64 : 351-355.
17. 大後美保 1971. 農作物の風害. "農業気象学通論", 養賢堂, 東京. 103-107.
 18. Davis, S. M. and P. L. Crane 1976. Recurrent selection for rind thickness in maize and its relationship with yield, lodging, and other plant characteristics. Crop Sci. 16 : 53-55.
 19. Day, A. D. 1957. Effect of lodging on yield, test weight, and other seed characteristics of spring barley grown under flood irrigation as a winter annual. Agron. J. 49 : 536-539.
 20. ——— and A. D. Dickson 1958. Effect of artificial lodging on grain and malt quality of fall-sown irrigated barley. Agron. J. 50 : 338-340.
 21. Daynard, T. B. 1972. Relationships among black layer formation, grain moisture percentage, and heat unit accumulation in corn. Agron. J. 64 : 716-719.
 22. ———, J. W. Tanner and D. J. Hume 1969. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.). Crop Sci. 9 : 831-834.
 23. ——— 1971. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis. Crop Sci. 11 : 482-485.
 24. ———, A. L. Hatfield, and J. L. Ragland 1965. The growth and yield of corn II. Daily growth of corn kernels. Agron. J. 57 : 221-222.
 25. Dungan, G. H., A. L. Lang, and J. W. Pendelton 1958. Corn plant population in relation to soil productivity. Adv. Agron. 10 : 436-471.
 26. Duvick, D. N. 1977. Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. Maydica 22 : 187-196.
 27. Eberhart, S. A., S. Debela, and A. R. Hallauer 1973. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize populations and half-sib selection in BSSS. Crop Sci. 13 : 451-456.
 28. ——— and W. A. Russell 1969. Yield and stability for a 10 line diallel of single cross and double cross maize hybrids. Crop Sci. 9 : 357-361.
 29. Fitzgerald, P. J., E. E. Ortman, and T. E. Branson 1968. Evaluation of mechanical damage to roots of commercial varieties of corn (*Zea mays* L.). Crop Sci. 8 : 419-421.
 30. Foley, D. C. and R. L. Clark 1984. Mechanical properties of maize stalks from the plant introduction collection. Crop Sci. 24 : 1116-1118.
 31. Foth, H. D. 1962. Root and top growth of corn. Agron. J. 54 : 49-52.
 32. 藤井義典・田中典幸 1959. とうもろこしの根における生育の規則性. 日作紀 28 : 217-218.
 33. Genter, C. F. and H. M. Camper 1973. Component plant part development in maize as affected by hybrids and population density. Agron. J. 65 : 669-671.
 34. ——— and G. D. Jones 1970. Planting date and growing season effects and interactions on growth and yield of maize. Agron. J. 62 : 760-761.

35. Giesbrecht, J. 1961. The inheritance of ear height in *Zea mays*. Can. J. Genet. Cytol. 3 : 26-33.
36. Gilmore, E. C. and J. S. Rogers 1958. Heat unit as a method of measuring maturity in corn. Agron. J. 50 : 611-615.
37. Gordon, C. H., J. C. Derbyshire, and P. V. VanSoest 1968. Normal and late harvesting of corn for silage. J. Dairy Sci. 51 : 1258-1263.
38. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Austr. J. Biol. Sci. 9 : 463-493.
39. Hallauer, A. R. and O. S. Smith 1979. Registration of BS13(S2)C1 and BS16 maize germplasm. Crop Sci. 19 : 755.
40. Hanway, J. J. 1962. Corn growth and composition in relation to soil fertility : I. Growth of different plant parts and relation between leaf weight and grain yield. Agron. J. 54 : 145-148.
41. Harville, B. G., L. M. Josephson, and H. C. Kincer 1978. Diallel analysis of ear height and associated characters in corn. Crop Sci. 18 : 273-275.
42. Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10 : 235-244.
43. ——— 1954b. The theory and analysis of diallel cross. Genetics 39 : 789-804.
44. Hitaka, N. and H. Kobayashi 1962. Studies on the lodging of rice plant (1) Preliminary studies on the impeded translocation in lodged stems. Proc. Crop Sci. Jap. 30 : 116-119.
45. ——— and ——— 1964. ——— (2) Sources of decreasing yield due to lodging. Proc. Crop Sci. Jap. 32 : 270-276.
46. Hoffbeck, L. J. 1964. Relation between stalk breakage of corn and reaction to *Diplodia maydis* and *Gibberella zeae*. Crop Sci. 4 : 573-575.
47. 北條良夫 1976. 作物の倒伏と強稈性. "作物—その形態と機能—下巻" 北條良夫・星川清親編, 農業技術協会, 東京. 166-183.
48. Hoyt, P. and R. Bradfield 1962. Effect of varying leaf area by partial defoliation and plant density on dry matter production in corn. Agron. J. 54 : 523-525.
49. Hume, D. J. and D. K. Campbell 1972. Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. Can. J. Plant Sci. 52 : 363-368.
50. 飯田克実 1980. サイレージ用トウモロコシの栽培技術と作付け体系. 畜産の研究 34 : 413-420.
51. 井上康昭・岡部俊 1979. トウモロコシ耐倒伏性の一検定法. 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報 19 : 26.
52. Isfan, D. 1979. Nitrogen rate - yield - precipitation relationships and N rate forecasting for corn crops. Agron. J. 71 : 1045-1051.
53. Ishige, T. 1980. Estimation of the position of the center of gravity of the maize plant by the ear height. Division of Genetics, NIAS. Annual report 1980.

10-11.

54. 石毛光雄・山田実・志賀敏夫 1983. 判別函数を用いたトウモロコシの耐倒伏性の評価とその計量遺伝学的検討. 農技研報告D35 : 125-152.
55. 岩田文男 1973. トウモロコシの栽培理論とその実証に関する作物学的研究. 東北農試研究報告 46 : 63-129.
56. Jenison, J. R., D. B. Shank, and L. H. Penny 1981. Root characteristics of 44 maize inbreds evaluated in four environments. *Crop Sci.* 21 : 233-237.
57. Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39 : 767-788.
58. ——— and B. I. Hayman 1953. The analysis of diallel cross. *Maize Genetics News Letter* 27 : 48-54.
59. Johnson, G. R. 1973. Diallel analysis of leaf area heterosis and relationships to yield in maize. *Crop Sci.* 13 : 178-180.
60. Jones, R. M. 1965. Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity* 20 : 117-121.
61. Josephson, L. M. and H. C. Kincer 1977. Selection for lower ear placement in two synthetic populations of maize. *Crop Sci.* 17 : 499-502.
62. Kahler, A. L., A. E. Olness, G. R. Sutter, C. D. Dybing, and O. J. Devine 1985. Root damage by western corn rootworm and nutrient content in maize. *Agron. J.* 77 : 769-774.
63. Kaneko, K. and B. A. Aday 1980. Inheritance of resistance to philippine downy mildew of maize. *Phil. Agr.* 63 : 353-377.
64. 川田信一郎・山崎耕宇・石原邦・芝山秀次郎・頼光隆 1963. 水稻における根群の形態形成について、とくにその生育段階に着目した場合の一例. *日作紀* 32 : 163-180.
65. Kevern, T. C. and A. R. Hallauer 1983. Relation of vertical root-pull resistance and flowering in maize. *Crop Sci.* 23 : 357-363.
66. Kobayasi, H. and N. Hitaka 1968a. Studies on the lodging of rice plant(6) On the carbon dioxide assimilation and translocation of assimilate products in the lodged plant. *J. Agr. Met.* 24 : 15-23.
67. ——— and ——— 1968b. ——— (7) On the photosynthetic ability in lodged rice plant. *J. Agr. Met.* 24 : 67-74.
68. 工藤純・西川広栄 1968. 主要作物の機械化栽培法の確立に関する試験成績書. 東北農試機械化栽培第2研究室.
69. Laude, H. H. and A. W. Pauli 1956. Influence of lodging on yield and other characters in winter wheat. *Agron. J.* 48 : 452-455.
70. Lee, M. H. and J. L. Brewbaker 1984. Effects of brown midrib-3 on yields and yield components of maize. *Crop Sci.* 24 : 105-108.
71. Liebhardt, W. C. and J. T. Murdock 1965. Effect of potassium on morphology and lodging of corn. *Agron. J.* 57 : 325-328.

72. Loesch, P. J. 1972. Diallel analysis of stalk quality traits in twelve inbred lines of maize. *Crop Sci.* 12 : 261-264.
73. ———, O. H. Calvert, and M. S. Zuber 1962. Interrelations of *Diplodia* stalk rot and two morphological traits associated with lodging of corn. *Crop Sci.* 2 : 469-472.
74. ———, M. S. Zuber, and C. O. Grogan 1963. Inheritance of crushing strength and rind thickness in several inbred lines of corn. *Crop Sci.* 3 : 173-174.
75. Magee, J. A. 1948. Histological structure of the stem of *Zea mays* in relation to stiffness of stalk. *Iowa State Coll. J. Sci.* 22 : 257-268.
76. Mangel, D. B. and S. A. Barber 1974. Development and distribution of corn root system under field conditions. *Agron. J.* 66 : 341-344.
77. Martin, J. N. and A. L. Hershey 1935. Ontogeny of the maize plant. The early differentiation of stem and root structures and their morphological relationships. *Iowa State Coll. J. Sci.* 9 : 489-503.
78. Martin, M. J. and W. A. Russell 1984. Response of a maize synthetic to recurrent selection for stalk quality. *Crop Sci.* 24 : 331-337.
79. Mason, L. and M. S. Zuber 1976. Diallel analysis of maize for leaf angle, leaf area, yield and yield components. *Crop Sci.* 16 : 693-696.
80. Mather, K. and J. L. Jinks 1971. "Biometrical genetics 2nd ed." Chapman and Hall, London. 249-271.
81. 松尾孝嶺 1952. 栽培稲に関する種生態学的研究. 農技研報告D3 : 1-111.
82. ——— 1971. "育種学", 養賢堂, 東京. 138-156, 295-298.
83. 松崎昭夫 1976. 登熟と多収性. "作物—その形態と機能—下巻" 北條良夫・星川清親編, 農業技術協会, 東京. 147-163.
84. ———・松島省三・富田豊雄 1974a. 水稲収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究 第119報 葉色と葉鞘染色比による窒素制限効果の判定. 日作紀 43 : 161-166.
85. ———・—————・————— 1974b. ————— 第120報 生育量・葉色および葉鞘染色比による窒素制限効果の判定. 日作紀 43 : 167-173.
86. Mederski, H. J., M. E. Miller, and C. R. Weaver 1973. Accumulated heat units for classifying corn hybrid maturity. *Agron. J.* 65 : 743-747.
87. Meghji, M. R., J. W. Dudley, R. J. Lambert, and G. F. Sprague 1984. Inbreeding depression, inbred and hybrid grain yield, and other traits of maize genotypes representing three eras. *Crop Sci.* 24 : 545-549.
88. Miller, T. L. and O. Myers 1974. Correlation of pith cell death with various stalk quality characteristics in two synthetic populations of maize. *Crop Sci.* 14 : 215-217.
89. 南峰夫 1981. 育種とコンピュータ 10. トウモロコシ育種の現場から. 農業技術 36 : 200-204.
90. ——— 1986. 発育形態形質の遺伝様式のダイアレルクロス分析—予備的解析—. 昭和60

年度科研報告書“トウモロコシの理想生育型に関する解析的研究”，信州大学農学部
34-54.

91. ———・高田健・橋口靖・氏原暉男 1988. ネパールにおけるトウモロコシの分化と適応3. 諸形質の地域間差. 育雑 38(別1): 442-443.
92. 宮坂昭 1976. 作物の倒伏と根. “作物—その形態と機能—下巻” 北條良夫・星川清親編, 農業技術協会, 東京. 184-195.
93. 望月昇 1982. 最近のトウモロコシ品種と育種事情(1). 農及園 57: 873-879.
94. Monsi, M. und T. Saeki 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14: 22-52.
95. Moreno-Gonzalez, J. and J. W. Dudley 1981. Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods. Crop Sci. 21: 644-651.
96. 森谷睦夫 1962. 倒伏性の品種生態と検定法. 育種学最近の進歩 第3集: 77-81.
97. Mosher, P. N. and M. H. Miller 1972. Influence of soil temperature on the geotropic response of corn root (*Zea mays* L.). Agron. J. 64: 459-462.
98. 村田吉男 1975. 施肥論. “作物の光合成と物質生産” 戸刈義次監修, 養賢堂, 東京. 330-339.
99. Murdy, W. H. 1960. The strengthening system in the stem of maize. Ann. Mo. Bot. Gard. 47: 205-226.
100. Musick, G. J., M. L. Fairchild, V. L. Ferguson, and M. S. Zuber 1965. A method of measuring root volume in corn (*Zea mays* L.). Crop Sci. 5: 601-602.
101. 中村茂文 1977. 生育のステージと生理、生態. “農業技術体系作物編7. トウモロコシ”, 農文協, 東京. 基礎編: 49-51.
102. 中山林三郎 1985. ダイアレルクロスとそのデータの解析. 農業技術 40: 352-356, 398-402, 448-451, 493-496, 538-541.
103. Nass, H. G. and M. S. Zuber 1971. Correlation of corn (*Zea mays* L.) roots early in development to mature root development. Crop Sci. 11: 655-658.
104. Nelson, S. W. 1968. Observed and expected response to yield and stalk strength to full-sib family selection in a population of maize. Diss. Abstr. 29: 4534-B.
105. Nelson L. R. and G. E. Scott 1973. Diallel analysis of resistance of corn (*Zea mays* L.) to corn stunt. Crop Sci. 13: 162-163.
106. 農林水産技術会議事務局・草地試験場編 1976. 牧草・飼料作物系統適応性検定試験実施要領(改定版).
107. Nunez, R. and E. Kamprath 1969. Relationships between N response, plant population, and row width on growth and yield of corn. Agron. J. 61: 279-282.
108. 小田桂三郎・鈴木守・宇田川武俊 1966. 麦類品種の倒伏に関与する形質ならびに倒伏指数に関する研究. 農技研報告D15: 55-91.
109. Ortman, E. E., D. C. Peters, and P. J. Fitzgerald 1968. Vertical-pull technique for evaluating tolerance of corn root systems to northern and western corn root-worms. J. Econ. Entomol. 61: 373-375.

110. Oyervides-Garcia, M. and A. R. Hallauer 1986. Selection-induced difference among strains of Iowa stiff stalk synthetic maize. *Crop Sci.* 26 : 506-511.
111. Pendelton, J. W. 1954. The effect of lodging on spring oat yield and test weight. *Agron. J.* 46 : 265-266.
112. ———, G. E. Smith, S. R. Winter, and T. J. Johnston 1968. Field investigations of the relationships of leaf angle in corn (*Zea mays* L.) to grain yield and apparent photosynthesis. *Agron. J.* 60 : 422-424.
113. Penny, L. H. 1981. Vertical-pull resistance of maize inbreds and their testcrosses. *Crop Sci.* 21 : 237-240.
114. ——— and S. A. Eberhart 1971. Twenty years of reciprocal recurrent selection with two synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 11 : 900-903.
115. Peters, D. W., D. B. Shank, and W. E. Nyquist 1982. Root-pulling resistance and its relationship to grain yield in F₁ hybrids of maize. *Crop Sci.* 22 : 1112-1114.
116. Pinthus, M. J. 1967. Spread of the root system as indicator for evaluating lodging resistance of wheat. *Crop Sci.* 7 : 107-110.
117. Prior, C. L. and W. A. Russell 1975. Yield performance of nonprolific and prolific maize hybrids at six plant densities. *Crop Sci.* 15 : 482-486.
118. Remison, S. U. and O. Omuetti 1982. Effects of nitrogen application and leaf clipping after mid-silk on yield and protein content of maize. *Can. J. Plant Sci.* 62 : 777-779.
119. Rogers, R. R., W. A. Russell, and J. C. Owens 1977. Expected gains from selection in maize for resistance to corn rootworms. *Maydica* 22 : 27-36.
120. Rood, S. B. and D. J. Major 1981. Diallel analysis of photoperiodic response of maize. *Crop Sci.* 21 : 875-878.
121. Russell, W. A. 1961. A comparison of five types of testers in evaluating the relationship of stalk rot resistance in corn inbred lines and stalk strength of the lines in hybrid combinations. *Crop Sci.* 1 : 393-397.
122. ——— 1974. Comparative performance of maize hybrids representing different eras of maize breeding. In "Proc. 29th Annu. Corn and Sorghum Industry Res. Conf., Chicago, IL. 10-12 Dec." , American Seed Trade Association, Washington, DC. 206-223.
123. ———, G. D. Lawrence, and W. D. Guthrie 1979. Effects of recurrent selection for European corn borer resistance on other agronomic characters in synthetic cultivar of maize. *Maydica* 24 : 33-47.
124. Sass, J. E. 1977. Morphology. In "Corn and corn improvement" Sprague, G. F. (ed.), American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin. 89-110.
125. 瀬古秀生 1962. 水稻の倒伏に関する研究. 九州農試彙報 7 : 419-499.
126. Singh, T. P. 1970. Association between certain stalk traits related to lodging and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 19 : 394-397.

127. ———, M. S. Zuber, and G. F. Krause 1969. Relationship of certain stalk characters with grain yield in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 9: 265-267.
128. Snell, R. S. 1966. Simple apparatus for measuring resistance to root lodging in sweet corn. *Agron. J.* 58: 362.
129. 相見靈三 1957. 組織化学的検査法. “作物試験法” 戸刈義次・松尾孝嶺・畑村又好・山田登・原田登五郎・鈴木直治編, 農業技術協会, 東京. 227-267.
130. Sprague, G. F. and S. A. Eberhart 1977. Corn breeding. In “Corn and corn improvement” Sprague, G. F. (ed.), American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin. 305-362.
131. Steele, L. 1978. The hybrid corn industry in the United States. In “Maize breeding & genetics” Walden, D. B. (ed.), Wiley-interscience, New York. 29-40.
132. Stringfield, D. H. and L. F. Thatcher 1947. Stands and methods of planting for corn hybrids. *J. Amr. Soc. Agron.* 39: 995-1010.
133. Stuber, C. W. and R. H. Moll 1974. Epistasis in maize (*Zea mays* L.). IV. Crosses among lines selected for superior intervariety cross performance. *Crop Sci.* 14: 314-327.
134. 田中明・石塚喜明 1969. トウモロコシの栄養生理学的研究 第2報 生育相の展開にともなう無機養分および炭水化物の集積・移動経過. *土肥誌* 40: 113-120.
135. ———・藤田耕之輔 1971. ——— 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.
136. ———・原徹夫 1971. ——— 第10報 播種期が子実収量に及ぼす影響. *土肥誌* 42: 435-438.
137. 谷信輝・鈴木義則 1967. トウモロコシの倒伏. *農業気象* 23: 31-32.
138. 谷達雄・久保彰治 1961. 米質の化学的内容の変異傾向. *育種学最近の進歩* 第3集: 59-65.
139. Thompson, D. L. 1963. Stalk strength of corn as measured by crushing strength and rind thickness. *Crop Sci.* 3: 323-329.
140. ——— 1964. Comparative strength of corn stalk internodes. *Crop Sci.* 4: 384-386.
141. ——— 1968. Field evaluation of corn root clumps. *Agron. J.* 60: 170-172.
142. ——— 1970. Specific gravity of corn stem sections. *Crop Sci.* 10: 15-17.
143. Tollenaar, M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica* 22: 49-75.
144. 戸澤英男 1985. 寒地におけるホールクロップ・サイレージ用トウモロコシの安定多収への栽培改善と品種改良に関する研究. *北海道立農試報告* 53: 1-129.
145. Troyer, A. F. and R. W. Rosenbrook 1983. Utility of higher plant densities for corn performance testing. *Crop Sci.* 23: 863-867.
146. Twumasi-Afriyie, S. T. and R. B. Hunter 1982a. Evaluation of quantitative methods for determining stalk quality in short-season corn genotypes. *Can. J. Plant Sci.*

62 : 55-60.

147. ——— and ——— 1982b. Lodging-enhancing techniques for use on corn performance trials in short-season areas. *Can. J. Plant Sci.* 62 : 299-304.
148. Undersander, D. J., L. F. Bauman, V. L. Lechtenberg, and M. S. Zuber 1977. Effect of cyclic selection for high and low crushing strength on rind, pith, and whole stalk composition in corn. *Crop Sci.* 17 : 732-734.
149. 浦野啓司 1963. 作物大系第3編 雑穀類 I. トウモロコシ 養賢堂, 東京. 86-91.
150. ——— ・ 滝沢康孝 1965. 播種期を異にした場合のとうもろこしの生育および収量について. (第1報) 密植栽培における生長量. *日作紀* 33 : 443-453.
151. Vera, G. A. and P. L. Crane 1970. Effect of selection for lower ear height in synthetic populations of maize. *Crop Sci.* 10 : 286-288.
152. Verasan, V. and R. E. Phillips 1978. Effects of soil water stress on growth and nutrient accumulation in corn. *Agron. J.* 70 : 613-618.
153. Warren Wilson, J. 1960. Inclined point quadrats. *New Phytol.* 59 : 1-8.
154. Weibel, R. O. and J. W. Pendelton 1964. Effect of artificial lodging on winter wheat grain yield and quality. *Agron. J.* 56 : 487-488.
155. Williams, W. A., R. S. Loomis, W. G. Duncan, A. Dovrat, and A. F. Nunez 1968. Canopy architecture at various population densities and the growth and grain yield of corn. *Crop Sci.* 8 : 303-308.
156. 山崎耕字・帰山長憲 1982. トウモロコシ根系を構成する1次根の外部形態およびその伸長方向. *日作紀* 51 : 584-590.
157. ——— ・ ——— 1983. トウモロコシにおける1次根の直径と2次根の形成 *日作紀* 52 : 59-64.
158. Yates, F. 1947. Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity* 1 : 287-301.
159. Zuber, M. S. 1966. Date of planting studies with corn. *Mo. Agr. Expt. Sta. Bul.* 832.
160. ——— and C. O. Grogan 1961. A new technique for measuring stalk strength in corn. *Crop Sci.* 1 : 378-380.
161. ———, G. E. Smith, and C. W. Gehrke 1954. Crude protein of corn grain and stover as influenced by different hybrids, plant population, and nitrogen levels. *Agron. J.* 46 : 257-261.
162. ——— and M. S. Kang 1978. Corn lodging slowed by sturdier stalks. *Crops Soils* 30 : 13-15.
163. ———, T. R. Colbert, and L. L. Darrah 1980. Effect of recurrent selection for crushing strength on several stalk components in maize. *Crop Sci.* 20 : 711-717.

Fundamental Studies on the Breeding of Lodging Resistance in Maize (*Zea mays* L.)

Mineo MINAMI

Maize (*Zea mays* L.) is the one of the most important food crops in the world because of its high yielding ability and wide adaptability. In Japan, maize is the most important forage crop as a material for whole crop silage.

In recent years, the improvement of lodging resistance in hybrid maize have made considerable progress. However, the increase of planting density and fertilizer application in cultural practice are still being continued for higher yield, which promotes lodging, and this needs further advance in lodging resistance. It is pointed out, however, that the breeding practice for lodging resistance of maize in Japan is far behind that in USA.

From this point of view, the present studies were conducted to get the knowledge necessary for the breeding of lodging resistance in maize. The results obtained are summarized as follows ;

1. Effects of lodging on dry matter production and grain yield

(1) To make clear the effects of lodging on yield and yield components, yield data accumulated for 22 years were divided into "lodging years" and "standing years", then compared between the two.

Root lodging was observed almost every year in late- and long-stalk varieties, and the degree of lodging and the decrease of grain yield were higher in these varieties than in early- and short-stalk varieties (Table 2-1).

The decrease of grain yield by lodging was ascribed to the decrease of number of grains per ear. No decrease of 100 grain weight was observed (Table 2-2, Fig. 2-2A).

Lodging caused no decrease of the total yield of fresh forage, but decreased fresh ear yield and lowered the nutritive value as feed (Table 2-3).

(2) To analyze the mechanism of the decrease of total yield due to lodging, the effects of artificial damages induced by root-lodging treatment and stalk-breakage treatment at different growth stages on the change of canopy architecture as well as those of dry-matter and grain production was investigated.

Recovery of upright posture of plant after the treatments were worse in later treatments than in earlier treatments, and in stalk-breakage treatment than in root-lodging treatment (Fig. 2-3).

The destruction of geometrical structure of canopy caused by the treatment lowered light-intercepting efficiency (Fig. 2-5, Fig. 2-8). Low CGR (Crop growth rate) and

decreased yield of final dry matter resulted from the low NAR (Net assimilation rate) due to the deterioration of light-intercepting characteristics (Fig. 2-11, Fig. 2-12).

The decrease of grain yield due to reduced number of grains per ear was recognized as observed in natural lodging (Table 2-5).

The change of nutrition components due to the treatment differed with not only the method and the time of treatment but also the part of plant (Table 2-8, Fig. 2-15).

2. Varietal difference in lodging resistance and factors responsible for lodging

(1) In order to find out the factors responsible for lodging, the relationships of lodging type and lodging frequency with plant size, an indication of load for lodging, were analyzed for hybrid varieties of Japan and USA.

Whereas no difference of plant size was observed between Japanese and USA's varieties, both root lodging and stalk breakage were significantly less in the latter (Fig. 3-1, Fig. 3-4).

This fact indicated that both stalk and root have successfully been improved for strength in USA's varieties.

(2) To obtain the information about the strengthening of the resistance to stalk breakage, distributions of stalk-breakage sites on stalk and internode, and direction of breakage were investigated.

Height of stalk-breakage site differed with varieties and was positively correlated with ear height, but most of the breakage sites on stalk were distributed from 3rd to 5th internodes below the ear-born node in all varieties (Fig. 3-9, Fig. 3-10). Distribution of the breakage sites within internode differed with varieties, and more than 80 % of breakage occurred in the direction of the short diameter (Fig. 3-11, Table 3-5).

From these results, it was concluded that the stalk strength should be measured in the direction of short diameter at a few sites on an internode of the 3rd to 5th internodes below the ear-born node.

(3) To clarify the role of gravity center in lodging, the relationship of the height of gravity center with lodging were analyzed for several Japanese varieties and their parents.

Later maturing varieties showed larger height of gravity center and moment and eventually showed higher degree of lodging (Table 3-7, Fig. 3-12).

Since a highly significant correlation was observed between the heights of gravity center and ear, the height of ear proved to be an effective indicator of the height of gravity center.

Reduction of the height of gravity center was accompanied by the decrease of forage yield but not by grain yield (Fig. 3-13).

3. Methods for evaluation of moment, stalk strength and root strength

(1) Stalk-penetrating resistance was discussed on its effectiveness in testing stalk strength and on the practical method for its measurement.

Highly significant correlation was observed between stalk-penetrating resistance and stalk-breaking resistance (Fig. 4-2). Most part (96%) of stalk-breaking resistance could be determined by both stalk-penetrating resistance and stalk-cross-sectional area.

Based on the clear difference among varieties, the stable result and the easy operation in the field, it was concluded that the measurement of stalk-penetrating resistance should be made at the center of 4th or 5th internode below the ear-born node and in the direction of short diameter after removing leaf sheath (Fig. 4-5).

(2) To determine the optimum growth stage for evaluating moment, stalk-penetrating resistance and root-pulling resistance, and to know the possibility of evaluation of these characteristics at early growth stage prior to silking, changes of these characteristics were examined at six different growth stages with 15-day interval.

These characteristics increased as growth stage advanced, and showed the maximum value at the stage just after silking or at the next examining date (Fig. 4-8, Fig. 4-10).

These characteristics exhibited apparent varietal differences from the earliest growth stage of the experiment.

Moment and root-pulling resistance showed significant correlations with growth stages through the whole period of experiment and therefore could be evaluated at all the early stages before silking. For stalk-penetrating resistance, early evaluation was possible only just before silking (Table 4-11).

(3) To find out the cultural condition being optimum for testing lodging resistance, the characteristics responsible for lodging were examined with planting density, N level and sowing date.

Moment, stalk-penetrating resistance and root-pulling resistance were significantly decreased with higher planting density and later sowing. The effect of N level was found only in the significant increase of root-pulling resistance (Fig. 4-4, Fig. 4-5).

From these results, the cultural condition with high planting density and late sowing was considered suitable for evaluating lodging resistance.

(4) To make clear the differences in root-pulling resistance among different locations and years, the experimental data on root-pulling resistance at five mutually distant locations for two years were analyzed.

Root-pulling resistance widely varied with locations and years. Hence, it was considered necessary that experiment institutions establish their own standard varieties respectively (Table 4-15).

4. Histological and morphological observation of stalk and root

(1) To elucidate the relationship between root-pulling resistance and root morphology,

several traits of primary roots were examined for the varietal difference and the change due to field condition.

Total number of primary roots, root-spreading angle, cross-sectional area of roots/plant and mean dry weight of roots/fresh unit volume showed varietal differences (Table 5-2).

About 60% of root-pulling resistance was determined by both cross-sectional area/plant and mean dry weight/unit volume. Also, a positive significant correlation was observed between root-spreading angle and root-pulling resistance.

Changes of root traits with high planting density and late sowing corresponded to the decrease of root-pulling resistance (Fig. 5-3~Fig. 5-6).

(2) To clarify the factors related to the formation of brace roots, which contribute to the increase of root-pulling resistance, relationship between the formation of brace roots and several growth characteristics, such as silking time, total number of leaves, and internode volume, was investigated in the Nepalese local maize lines which showed wide variation in the formation and development of brace roots (Fig. 5-7).

Number of shoot units with brace roots was positively correlated with number of total leaves (Fig. 5-8), and number of root primordia was also positively correlated with the internode volume in logarithmic scale, while the roots in higher shoot units were less developed (Fig. 5-10, Fig. 5-13).

Since the development of brace roots was affected by the physiological condition in plant, it was considered to be important for the increase of effective brace roots to make the physiological condition better through the improvement of plant type.

(3) Histological observation of stalk was conducted to know the relationship of rind thickness with stalk-penetrating resistance.

Highly significant positive correlation was observed between the two characters (Fig. 5-14).

5. Genetic analysis of the characteristics responsible for lodging

(1) To obtain useful genetic information for the breeding of lodging resistance in maize, diallel analyses were carried out for four characters, ear height, root-pulling resistance, stalk-penetrating resistance and total number of primary roots.

Variance analysis for diallel tables revealed that additive effect of genes was significant in all of these four characters as dominance effect, and the former was larger than the latter (Table 6-4).

Both ear height and root-pulling resistance, stalk-penetrating resistance, and number of primary roots showed overdominance, complete dominance, and partial dominance, respectively. The direction of dominance was negative in number of roots, while positive in the others (Fig. 6-1, Fig. 6-2).

For these characters, number of effective factors were each estimated at 2 or 3 and

heritability in broad sense was computed at 0.7~0.9 (Table 6-6).

6. Schema of lodging phenomenon and model of breeding for lodging resistance in maize

(1) Based on the results described above, lodging phenomenon and the factors responsible for lodging were schematically presented (Fig. 7-1).

It was clarified that the frequency of lodging occurring in the field was not able to be a stable selection criterion for lodging resistance, but ear height, stalk-penetrating resistance and/or root-pulling resistance were useful and necessary for the evaluation of lodging resistance.

(2) Assuming the single cross combination between inbred lines of Japanese flint and of USA's dent, model of breeding for lodging resistance in maize was represented (Fig. 7-2).

From the fact that the additive effect of genes was large in the characters responsible for lodging, it was proposed that the accumulation of additive genes into the breeding populations by cyclic selection was possible and most of importance for the breeding of lodging resistance.

Establishment of the breeding populations improved for lodging resistance will make it us easy to breed the inbred lines with lodging resistance and, as a result, will enable us to realize high lodging resistance of maize in Japan.