

Studies on Forage Quality and Root Lodging Resistance in Breeding of Silage Maize (*Zea mays* L.)

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): maize, silage, stover digestibility, Brix, lodging resistance, heterosis, flint, dent 作成者: 濃沼, 圭一 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00001875

サイレージ用トウモロコシの高品質・耐倒伏性育種に関する研究

濃沼圭一¹⁾

(2001年5月10日 受理)

要 旨

濃沼圭一 (2001) サイレージ用トウモロコシの高品質・耐倒伏性育種に関する研究. 九州沖縄農研報告 39: 79-125.

デント種・フリント種間での雑種強勢を最大限に利用した高品質・耐倒伏性トウモロコシ品種の効率的な育種法の確立を目的に研究を行った。

茎葉消化性の指標形質としての稈汁ブリックス値は品種・系統間差異が大きく、稈汁ブリックス値の高い系統はフリント種自殖系統とそれらのF₁組合せに多いことが判明した。稈汁ブリックス値とそれを乾物率で補正した推定糖含量の部位別変動から、着雌穂節直上の節間部を茎葉消化性評価の際の最適測定部位として決定した。また、自殖系統間交雑の世代平均分析により、稈汁ブリックス値と推定糖含量は主として相加的に遺伝することを明らかにし、これらを指標とした高茎葉消化性系統の選抜法について考察した。一方、HPR 値 (引倒し法評価値) を指標とする耐倒伏性の非破壊・計量的簡易検定法を開発し、本法がF₁系統の評価に有効であること、自殖系統の評価には HPR 値の一定親F₁ 平均値による後代検定が有効であることを明らかにした。また、在来フリント種の耐倒伏性が集団改良によりデント種並の水準に向上していることを確認し、耐倒伏性が十分に改良されたデント種・フリント種自殖系統間では耐倒伏性と収量のいずれにも雑種強勢が発現し、耐倒伏性・多収品種を効率的に育成できること、デント種×フリント種F₁ 組合せの耐倒伏性向上には一般組合せ能力の的確な評価が重要であることを明らかにした。

キーワード: トウモロコシ, サイレージ, 茎葉消化性, ブリックス, 耐倒伏性, 雑種強勢, フリント, デント.

目 次

I. 緒言	80	3. 引倒し力を用いた耐倒伏性簡易検定法のF ₁ 親自殖系統への適用	99
II. 茎葉品質の指標形質としての稈汁ブリックス値の変異と遺伝	81	IV. 耐倒伏性についての選抜効果と遺伝解析	101
1. 稈汁ブリックス値の系統間差異と収量関連形質との関係	83	1. 集団改良による在来フリント種の耐倒伏性の向上	102
2. 稈汁ブリックス値と推定糖含量の系統間差異と部位別変動	86	2. 耐倒伏性についての組合せ能力と多収性との関係	108
3. 稈汁ブリックス値と推定糖含量についての組合せ能力	89	3. 耐倒伏性についてのデント種・フリント種間での組合せ能力	111
III. 耐倒伏性の非破壊・計量的・簡易検定法の開発	92	V. 総合考察	114
1. 引倒し力による根系強度の評価法	93	VI. 摘要	116
2. 引倒し力を用いた耐倒伏性簡易検定法の開発	95	引用文献	118
		Summary	123

I. 緒 言

トウモロコシ (*Zea mays* L.) は、世界で約1億4千万ヘクタールで栽培され、コムギ、イネと並ぶ三大作物となっている。トウモロコシの単位面積当たりの生産力は主要穀物中で最高水準にある。その用途は直接食用とされるほか加工食品、工業原料用など多岐にわたるが、家畜飼料としての利用が最も多い。飼料としての利用は世界的には子実が主体であるが、雌穂と茎葉から成る地上部全体を収穫してサイレージ調製するホールクロップ・サイレージは、乳牛および肉牛の高エネルギー自給粗飼料として高く評価されている⁵⁶⁾。わが国でのトウモロコシ栽培の大部分はホールクロップ・サイレージ用であり、自給粗飼料生産の基幹作物として約10万 ha が栽培されている⁷⁰⁾。

わが国の畜産生産は輸入穀物に大きく依存しており、トウモロコシ子実の輸入量は約1200万トンにのぼる。しかし、トウモロコシの国際需給は主要生産国である米国の生産動向に大きく左右されるとともに、経済発展に伴うアジアでの飼料用穀物需要の増大によって逼迫する傾向にあり⁶⁸⁾、購入飼料に依存する畜産経営を不安定なものにしている。このような状況の下、自給飼料の生産基盤を強化し畜産経営の安定化を図る上でサイレージ用トウモロコシの役割は今後一層強まることが予想される。

現在、わが国では栽培品種の大部分を米国等からの導入品種に依存している。しかし、導入品種はわが国向けに育成されたものではないので、わが国の高温・多湿な栽培環境への適応性が必ずしも十分とはいえないこと、わが国の普及の実状に関係なく品種の改廃が行われていること等の問題点が指摘されている⁵⁷⁾。このため、わが国の栽培環境への適応性が高く、種子の安定供給が可能な国産優良品種の育成が強く求められている。

トウモロコシの普及品種は、生産力が極めて高く生育の揃いが良好な自殖系統間交雑 F_1 品種が主流となっている^{17,57)}。 F_1 品種の特性は、親自殖系統自体の特性に加えて両親の組合せに起因する雑種強勢の程度によって大きく影響される。 F_1 親自殖系統の育種母材となる在来品種は、地理的分布や粒質、形態的特徴、細胞遺伝学的特性などに基づいていくつかの品種群に分類されており^{15,81)}、雑種強勢を最

大限に利用する見地から、種々の品種群間での組合せ能力の評価が精力的に行われてきた^{14,21,32,44,59,72)}。これらの研究成果として、それぞれの栽培地域において多収な F_1 を効率的に得るための組合せ方式が明らかにされている^{16,57)}。それらの組合せ方式を基本として、循環選抜等による母材の改良と自殖系統の育成が並行して進められ、これにより多収 F_1 品種の育成が図られている。

わが国でのトウモロコシ育種は1937年に開始された。当初は、自殖系統間交雑 F_1 品種よりも採種が容易な品種間交雑 F_1 品種の育成に主眼が置かれ、その母本となった在来品種や導入品種の収集と評価が行われた⁹⁹⁾。

わが国の在来品種は、天正年間(1573~1592年)に伝来したとされるカリビア型フリント種と明治時代に入ってから導入された北方型フリント種に大別される。前者は富士山麓、四国、九州の3地域を中心として東北地方南部以南の各地に分布し、後者は北海道から関東地方にかけて分布している^{98,100)}。

山崎¹⁰¹⁾は、品種間交雑 F_1 組合せの生産力を調査し、北米デント種とカリビア型在来フリント種との間で雑種強勢が特に著しく発現することを明らかにした。その後、この知見を基礎として、多くの品種間交雑 F_1 品種が育成された。1970年代後半以降、わが国においても導入品種の普及により自殖系統間交雑 F_1 品種が主流となった。それに伴い、国公立機関での品種育成も品種間交雑 F_1 品種から自殖系統間交雑 F_1 品種へと変化した。デント種×フリント種の組合せによる F_1 品種の育成は現在でも育種の基本方式となっている^{23,67,65)}。

サイレージ用トウモロコシ品種の生産力は、家畜の乳肉生産に直結する栄養収量で評価される。実際の育種試験では、茎葉および雌穂の栄養価がそれぞれ品種間で一定であることを前提に、乾物中の雌穂重割合に基づいて栄養価が評価されている^{58,70)}。しかし、最近、茎葉部の消化性に顕著な品種間差異のあることが明らかにされ、茎葉品質についての育種の重要性が認識されるようになってきた^{10,29,30)}。

一方、わが国では、台風の接近等によって倒伏が多発する。倒伏の発生は、収量低下のほか、収穫作業の効率低下や収穫ロスの増大、土砂の混入による飼料品質の劣化など多くの問題を引き起こす^{54,64)}。望月⁵⁶⁾によると、昭和56年8月に台風15号が本州

から北海道を縦断した際には、全国で3万ヘクタールのサイレージ用トウモロコシに倒伏の被害が生じ、12万トンの減収がもたらされたという。このため、耐倒伏性はサイレージ用トウモロコシにおける最も重要な育種目標の一つとなっている。しかし、従来、在来フリント種の耐倒伏性は育種の進んだデント種に比べて劣っており、そのことがデント種×フリント種による実用F₁品種を育成する上での大きな障害となっていた⁵⁷⁾。

わが国におけるデント種・フリント種間に発現する雑種強勢についての研究は、収量を中心に進められてきたが、これまで茎葉品質および耐倒伏性についてはほとんど検討されていなかった。このような背景から、本研究では、デント種・フリント種間の雑種強勢を最大限に利用して高品質・耐倒伏性品種を効率的に育成する上での基礎的知見を得るとともに、的確な選抜法を確立しようとした。

在来フリント種にはカリビア型と北方型の2群があることはすでに述べたが、本研究では、暖地および温暖地向きの育種素材を対象としたことから、カリビア型フリント種を供試材料に用いた。また、トウモロコシの倒伏には根元から倒れる「転び」と稈が折れる「折損」の2つの型があるが、わが国での倒伏は台風などの降雨を伴う強風によって発生することが多く、その主体は転び型倒伏である⁵⁷⁾。そこで、ここでは転び型倒伏に限定して研究を行った。以下、転び型倒伏を単に「倒伏」、それに対する抵抗性を「耐倒伏性」と記す。

本研究の全体構成はチャート1に示す通りである。まず、Ⅱ章において茎葉品質の育種改良を図るため、茎葉消化性の簡易な指標として稈汁ブリックス値をとりあげ、その遺伝的変異と遺伝様式を明らかにしようとした。Ⅲ章では、耐倒伏性育種の効率化を図るため、自然倒伏を待たなくても育種材料の耐倒伏性を的確に評価できる非破壊・計量的な簡易検定法の開発を試みた。さらに、Ⅳ章では、在来フリント種を対象に耐倒伏性の向上を図る上での集団改良の効果を明確にするとともに、デント種・フリント種間における耐倒伏性についての雑種強勢の発現、および耐倒伏性と収量との遺伝的関係を明らかにしようとした。

本研究は大部分を九州農業試験場畑地利用部（現、九州沖縄農業研究センター畑作研究部、場および部

の現名は以下同じ）で行い、一部を草地試験場育種部（現、草地畜産研究所作物開発部、場および部の現名は以下同じ）で行った。

本論文の作成に当たり、懇切なるご教示とご校閲の労を賜った九州大学大学院生物資源環境科学研究科教授吉村淳博士ならびに同教授窪田文武博士、同教授福山正隆博士に心から深謝申し上げる。

本研究の遂行およびとりまとめにあたっては、終始、九州農業試験場畑地利用部飼料作物育種研究室（現、とうもろこし育種研究室）池谷文夫元室長（現、企画調整部研究交流科長）のご指導と激励をいただいた。また、同研究室伊東栄作研究員（現、主任研究官）のご協力と、宮崎県農業総合試験場都城支場（現、畑作園芸支場）野崎國雄技師および同藤田勝見技師（現、同試験場情報経営部流通利用科長）のご便宜をいただいた。稈汁ブリックス値および耐倒伏性検定法に関する研究は草地試験場育種部育種第2研究室（現、ヘテロシス研究室）井上康昭元室長（前、飼料作物開発部長）のご指導のもとに開始したものであり、同研究室加藤章夫研究員（現、ミズーリ大学客員研究員）のご協力とご助言をいただいた。さらに、草地試験場望月昇元場長には本研究の端緒となる多くの示唆と激励を賜った。論文をとりまとめるにあたっては、九州農業試験場畑地利用部中嶋紘一元部長（現、国際協力事業団）および草地試験場育種部寺田康道元部長（現、日本飼料作物種子協会）にご助言と激励を賜った。九州農業試験場および草地試験場の業務科職員ならびに臨時職員の方々には調査および栽培管理などにご尽力いただいた。ここに記して、深く感謝申し上げる。

Ⅱ. 茎葉品質の指標形質としての稈汁ブリックス値の変異と遺伝

従来、わが国のサイレージ用トウモロコシの育種試験では、茎葉および雌穂の栄養価は部位別に大きく異なるが、各部位の栄養価には品種間差異がないことを前提にホールクロップの栄養価（TDN 割合）の評価が行われてきた⁶⁹⁾。しかし、最近、茎葉部の消化性に著しい品種間差異があることが明らかにされ^{10,29,30)}、消化性の評価の重要性が認識されるようになった。

茎葉消化性の育種を効率的に進めるためには、家畜試験によらずに消化性を効率的に評価するための

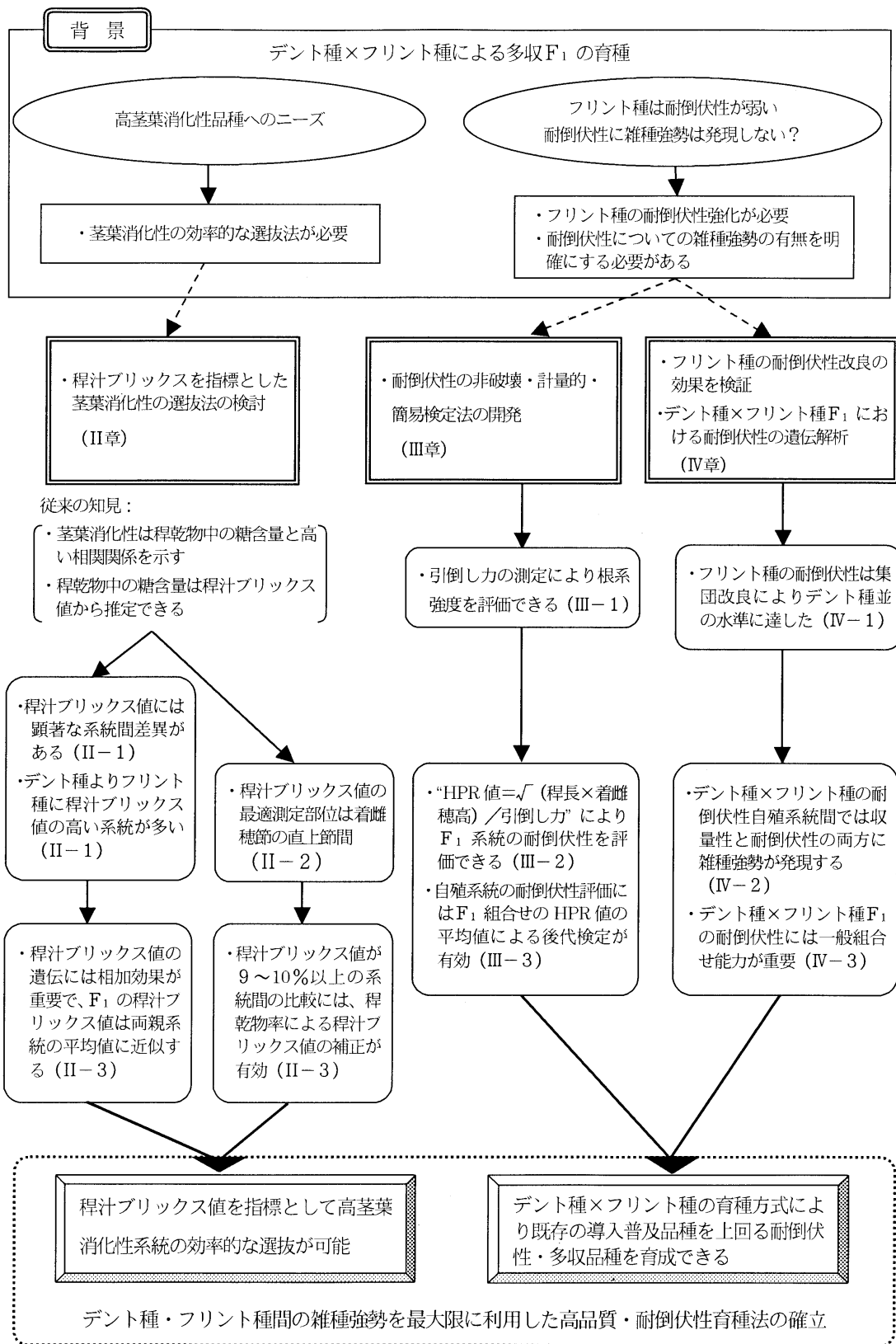


チャート1. サイレージ用トウモロコシの高品質・耐倒伏性育種に関する研究 概念図

方法が必要である。これまでに、*in-vitro* 法^{1,46)} や近赤外反射光分光法 (NIRS)^{30,47,52)} の利用が考案されているが、これらの方法でも試料調製と分析に要する労力と時間を考えると、実際の育種への利用にはなお困難を伴う。

一方、トウモロコシおよびソルガムの茎葉部の消化性が、稈乾物中の可溶性糖類の含量との間に正の高い相関関係を示すことが最近相次いで報告された^{40,74)}。トウモロコシの稈に含まれる可溶性糖類は、ほとんどがショ糖、果糖およびブドウ糖の単少糖からなる⁹⁴⁾。斉藤ら⁷⁴⁾ は、着雌穂節近傍の節間の単少糖含量と茎葉消化率との間に $r=0.9$ 程度の相関があることを明らかにした。また、稈の搾汁液のブリックス値 (以下、稈汁ブリックス値と略記する) と乾物中の単少糖類含量との間にも $r=0.6\sim 0.4$ 程度の相関関係のあることが報告されている^{6,12,49,94)}。これらの知見は、稈汁ブリックス値を測定することによって稈乾物中の単少糖含量を推定し、間接的ではあるが極めて容易に茎葉消化率を推定できることを示している。これまで、トウモロコシの稈の糖含量および稈汁ブリックス値に関して、その品種・系統間差異^{93,95)}、生育ステージに伴う変化^{9,22,84,93)}、節位による変動^{6,22,93)} などが明らかにされている。しかし、これらの研究は、子実生産との関連での一時貯蔵器官としての稈の役割解明、あるいはアルコール原料としての糖生産特性の解明を目的としたものであり、ホールクロップ・サイレージ利用を目的とした研究はほとんど行われていない。そのため、稈汁ブリックス値を茎葉消化性の選抜指標として利用するためには、これまでの研究成果をふまえて、いくつかの基本的要因についてさらに整理しておく必要がある。

まず、育種素材における稈汁ブリックス値の遺伝的変異を明らかにするとともに、それと収量関連形質との関係を把握する必要がある。

次に、測定部位の問題がある。これまでも稈の糖含量の部位による変動については若干の報告がある^{6,22)}。しかし、その品種・系統間差異と測定時の誤差の大きさが測定部位によってどのように変動するかについては不明で、最適測定部位を決めるためには、この点を明確にする必要がある。

また、稈乾物率の影響についても検討する必要がある。ソルガムでは、稈乾物率が大きく異なる材料

の場合には、稈汁ブリックス値は乾物中の糖含量と必ずしも一致しないことが指摘されている⁴⁷⁾。この場合には、稈汁ブリックス値を稈乾物率で補正することにより、茎葉消化率のより正確な指標が得られると考えられる。

本章では、これらの点を明らかにするとともに稈汁ブリックス値の遺伝様式を解明し、稈汁ブリックス値を指標として高茎葉消化性育種の効率化を図ろうとした。

1. 稈汁ブリックス値の系統間差異と収量関連形質との関係

本節では、茎葉消化性の指標形質として稈汁ブリックス値に着目し、育種材料における系統間差異を明らかにするとともに、親自殖系統と F_1 組合せとの関係について検討した。また、稈汁ブリックス値と早晚性、雌穂および茎葉の部位別収量、乾物率などの収量関連形質との関係について検討し、稈汁ブリックス値の茎葉消化性の指標としての有効性およびその育種的改良の可能性について考察した。

材料および方法

試験は1987年と1988年の2年間にわたり栃木県西那須野町の草地試験場 (北緯36度55分、東経139度55分、標高320m) で行った。土壌は粗粒質黒ボク土、年平均気温は12.3℃、年間降水量は1630mmである。施肥量は、アール当り堆肥400kg、N-P₂O₅-K₂O: 2.0-2.0-1.5kgで、その内のN1.0kgを6葉完全展開期前後と雄穂抽出期前後の2回に分けて追肥した以外は、すべて基肥として施用した。

自殖系統 (育成途中の S_4 および S_5 世代系統を含む) については、1987年には12系統、1988年には27系統を供試した。1987年には栽植密度417本/アール (80×30cm)、1区13個体の無反復で4月23日に、1988年には500本/アール (80×25cm)、1区16個体の2反復乱塊法で4月27日にそれぞれ播種した。

稈汁ブリックス値の調査は、1987年には絹糸抽出期後約50日目の9月15日 (黄熟後期～完熟期) に一斉に、1988年には絹糸抽出期後35日目 (黄熟中期) に系統毎に、試験区中央部の5個体について、着雌穂節直上の節間中央部を長さ約1.5cmで切除した後、プライヤーで押しつぶして搾汁液を採取し、手持ち式屈折計を用いて行った。

F_1 については、1987年には47組合せ、1988年に

は21組合せを供試した。栽植密度 556本/アール (80×22.5cm), 1区36個体の2反復乱塊法で, 1987年には5月11日, 1988年には5月10日に播種した。稈汁ブリックス値の調査は, 各F₁の黄熟中期に試験区中央部の5個体について, 前述した自殖系統と同様の方法で行った。また, 系統適応性検定試験実施要領 (農林水産省草地試験場1990) に準じて, 収量およびその関連形質を調査した。

結 果

生育期間中の気象条件は, 1987年には生育中期の6月下旬と絹糸抽出期直前の8月上旬に一時的に低温・寡日照条件になったほかは, ほぼ平年並みに推移した。これに対して, 1988年には全般に低温・寡日照で推移し, とくに節間伸長期の7月の最高気温は平年を4.6℃下回る22.4℃, 日照時間は平年比で46%の89.2時間にすぎず, 登熟期の8月中旬から9月下旬にかけての日照時間は平年比で66%の197.8時間にとどまった。

稈汁ブリックス値についての分散分析の結果を第1表に示した。系統間差異は, 無反復で試験を行った1987年の自殖系統を除く全ての試験で1%水準で有意であった。第2表および第1図に示すように, 稈汁ブリックス値は自殖系統とF₁のいずれでも低温・寡日照条件となった1988年には1987年より全般

に低かった。

育成途中のS₄およびS₅世代系統を除く自殖系統の稈汁ブリックス値は第2表に示す通りで, 1987年には8.5~14.4%, 1988年には4.6~12.3%の顕著な系統間変異が認められた。稈汁ブリックス値の高い系統はデント種よりもフリント種に多かった。

一方, 第1図に示すように, F₁の稈汁ブリックス値にも, 自殖系統と同様に, 1987年には5.1~11.5%, 1988年には2.8~10.6%の顕著な系統間差異が認められた。デント種×フリント種の組合せ (以下, D×Fと略記) には, デント種×デント種の組合せ (以下, D×Dと略記) に比べて稈汁ブリックス値が高いF₁が多く認められ, とくに1987年にはこの傾向が著しかった。

第2図に示すように, 稈汁ブリックス値にはF₁と中間親との間に正の高い相関関係が認められた。また, F₁と中間親との関係には, 組合せの種類, すなわちD×FとD×Dによる違いは認められなかった。

F₁における稈汁ブリックス値と収量関連形質との間の相関係数を第3表に示した。絹糸抽出期との相関は有意でなく, 稈汁ブリックス値の高低に対して早晚性の影響は認められなかった。一方, 茎葉乾物率と稈汁ブリックス値との間には, 1987年には

Table 1. Analysis of variance for percent Brix of stalk juice ^{a)}

Source		1987		1988	
		d.f.	M.S. ^{b)}	d.f.	M.S. ^{b)}
Inbred lines	Genotype (G)	16	27.397**	21	56.823**
	Between Flint and Dent	1	94.720**	1	113.152**
	Within Flint or Dent	15	22.909**	20	54.007**
	Block (B)			1	2.320
	Error (G × B)			21	9.800
	Residual	61	5.751	176	5.574
	Total	84		219	
Hybrids	Genotype (G)	46	24.725**	20	41.860**
	Between D × F and D × D ^{c)}	1	37.155**	1	0.405
	Within D × F or D × D	45	24.449**	19	44.042**
	Error (G × B)	46	4.895	20	5.325
	Residual	376	2.458	168	3.320
	Block (B)	1	0.305	1	1.630
	Total	469		209	

** : Significant at P<0.01.

a) Percent Brix of stalk juice was measured at the internode just above the top ear on 35 days after silking (mid dent stage).

b) Mean squares

c) D × F: Dent × Flint hybrids, D × D: Dent × Dent hybrids.

Table 2. Percent Brix of stalk juice, endosperm type and days to silking of inbred lines

Inbred line	Endosperm type ^{a)}	Days to silking		Percent Brix ^{b)}	
		1987	1988	1987	1988
Na26	F	96	103	14.4	12.3
Na27	F	103	106	14.1	11.9
Na 8	D		99		11.8
Na 2	F		101		10.9
Na14	D		102		10.8
Na16	D	101		13.3	
Na 7	D	97	99	13.0	9.6
Na19	D	100	100	13.0	9.3
H84	D	95	98	14.6	9.0
Na22	F	94	100	11.8	8.6
H93	D	101		10.5	
Na18	D	99	100	8.5	8.4
Na25	D		97		7.6
Na21	F		94		7.4
Na23	D	101	101	9.5	6.7
Pa91	D	101	104	8.8	6.7
Na 4	F		101		6.7
Na20	D		102		6.4
Na28	F		99		6.3
Na15	D		99		6.0
Ki 4	D		87		4.8
Oh43Ht	D		97		4.7
H99	D		91		4.6
Mean of dent inbred lines		99	98	11.4	7.6
Mean of flint inbred lines		98	101	13.4	9.2

a) D: Dent, F: Flint.

b) Measured on September 19 (late dent stage to full ripening stage) in 1987 and on 35 days after silking (mid dent stage) in 1988.

$r = 0.265^{ns}$ と有意な相関関係は認められなかったが、1988年には $r = 0.692^{**}$ の正の相関関係が認められた。また、乾物雌穂重割合と稈汁ブリックス値との間には、1987年には $r = -0.487^{**}$ の有意な負の相関関係が認められたが、1988年には有意な相関関係は認められなかった。

考 察

本試験の結果、稈汁ブリックス値には大きな系統間差異があること、 F_1 と中間親との関係から稈汁ブリックス値が遺伝的特性であることが明らかになった。また、茎葉消化性は稈乾物中の可溶性糖類の含量との間に正の相関関係を示すことが知られている^{40,74}。したがって、稈汁ブリックス値は茎葉消化率の指標として有効であり、稈汁ブリックス値の高い自殖系統を用いることにより茎葉消化率の高い

F_1 品種の育成が可能であると考えられた。

自殖系統では、稈汁ブリックス値の高い系統はデント種よりもフリント種に多く、 F_1 では $D \times F$ で稈汁ブリックス値が高い傾向が認められた。 F_1 と中間親との関係には $D \times F$ と $D \times D$ による違いは認められなかったことから、 $D \times F$ の高稈汁ブリックス値は、主として片親に用いられたフリント種自殖系統の高稈汁ブリックス値に起因していると推察された。

一方、茎葉乾物率と稈汁ブリックス値の間には、年次間変動は大きいものの正の相関関係が見られ、稈への単少糖の蓄積によって茎葉乾物率が高まる傾向のあることが示唆された。また、稈の含水率の多少そのものが稈汁ブリックス値の高低に関与している可能性も考えられた。これと関連して、稈汁ブ

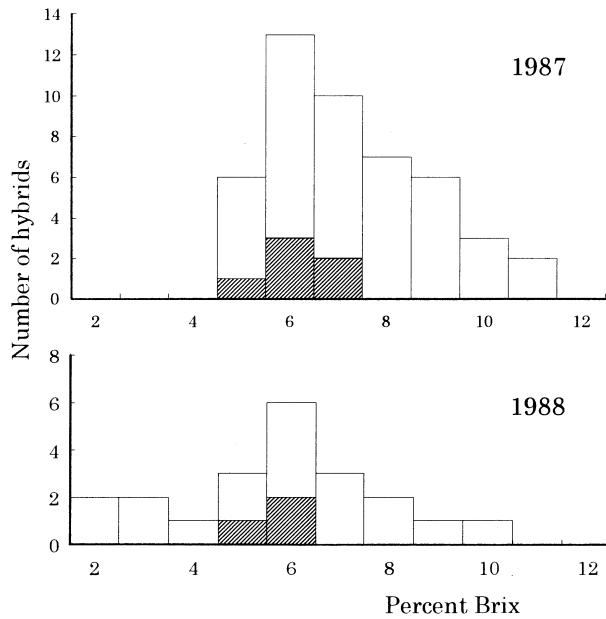


Fig. 1 Frequency distribution for percent Brix of stalk juice in hybrids

□ : Dect × Flint. ▨ : Dent × Dent

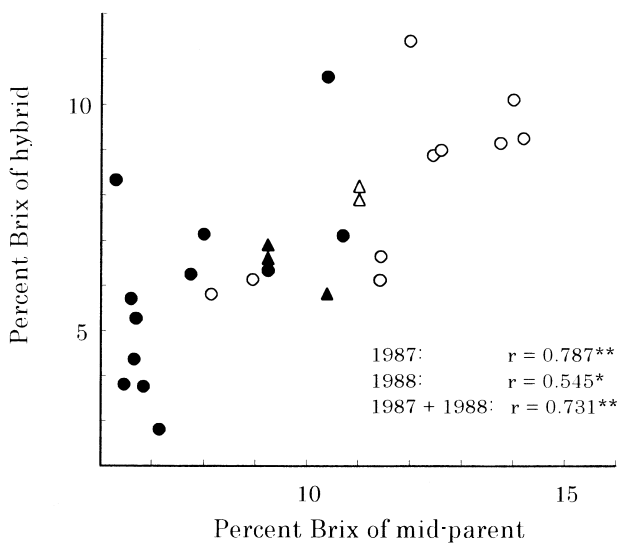


Fig. 2 Relationship between hybrids and mid-parent values in percent Brix of stalk juice

○ : Dect × Flint in 1987,
△ : Dent × Dent in 1987,
● : Dect × Flint in 1988,
▲ : Dent × Dent in 1988,

**, *: Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

リックス値による茎葉消化率の推定を行う際の乾物率による補正の要否が問題となるが、この点についてはⅡ-2およびⅡ-3節で検討する。

また、乾物茎葉重および乾物総重と稈汁ブリックス値との間に正の相関関係が認められたことは、稈

Table 3. Correlation coefficients of percent Brix of stalk juice with the traits related to yield in hybrids

Trait ^{a)}	Correlation coefficient ^{b)}	
	1987 (n=47)	1988 (n=21)
Days to silking	0.103	0.432
DM% of Stover	0.265	0.692**
DM% of Ear	0.169	0.493*
Stover DM yield	0.527**	0.665**
Plant DM yield	0.365*	0.507*
Ear DM yield	-0.026	-0.378
Ear content in total DM	-0.487**	-0.129

a) DM: Dry matter.

b) **, *: Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

に蓄積される単少糖類が茎葉および地上部全体の乾物収量にある程度貢献しており、稈汁ブリックス値は消化率の間接的な指標であるとともに多収性を構成する1要因となっていることを示唆している。黄熟期には、糖類は茎葉乾物の7.6~16.7%を占めており⁷⁴⁾、その多少が収量に及ぼす影響は無視できないと考えられる。また、岩田³⁵⁾は、絹糸抽出期の前後それぞれ20日間に稈汁ブリックス値が低い場合には無雌穂個体および不稔雌穂の割合が増加することを明らかにしている。このように、稈に蓄積される糖類は、収穫時にはそれ自体が収穫物中の乾物の一部を構成するとともに、生育過程では雌穂の稔実程度に影響を及ぼすことによってホールクロップの乾物収量に関与していることが推察される。

一方、これまでの報告では、雌穂への乾物蓄積が稈および茎葉部への単少糖類の蓄積に影響することが指摘されている^{22,29)}。本試験でも、1987年には乾物雌穂重割合と稈汁ブリックス値との間に有意な負の相関が認められたことから、稈汁ブリックス値を指標として稈の消化性を改良する際には、雌穂収量の低下を招かないように留意する必要があると考えられた。

2. 稈汁ブリックス値と推定糖含量の系統間差異と部位別変動

本節では、稈汁ブリックス値および稈汁ブリックス値と稈乾物率から推定した乾物中の糖含量（以下、推定糖含量と略記する）を対象に、節間別の系統間差異と誤差の大きさを比較した。これにより、稈汁ブリックス値の稈乾物率による補正が系統間差異に

及ぼす影響を調査するとともに、稈汁ブリックス値を茎葉消化率の選抜指標として利用する際の最適測定部位を明らかにしようとした。

材料および方法

稈汁ブリックス値の異なる実験F₁系統、Na26×Na7（稈汁ブリックス値高×高）、Na26×Oh43Ht（同、高×低）、Oh43Ht×Na20（同、低×低）の3組合せを供試した。試験は宮崎県都城市の九州農業試験場畑地利用部（北緯31度45分、東経131度1分、標高180m）で行った。土壌は粗粒質黒ボク土、年平均気温は12.3℃、年間降水量は1630mmである。供試系統の種子を1989年5月15日に栽植密度667本/アール（75×20cm）で2粒点播し、6～7葉期に間引いて1本立とした。試験配置は1区1畦20個体、3反復乱塊法とした。施肥量は、アール当り堆肥300kg、炭酸苦土石灰15kg、N-P₂O₅-K₂O:0.9-1.9-0.7kgで、その内のN-K₂O:0.7-0.6kgを3～4葉期と6～7葉期の2回に分けて追肥した以外は、すべて基肥として施用した。

稈汁ブリックス値と稈乾物率の調査は、各供試系統の黄熟中期（絹糸抽出期の約30日後）に行った。各供試系統の絹糸抽出期は、Na26×Na7が7月1日、Na26×Oh43Htが7月2日、Oh43Ht×Na20が7月5日であった。調査は各区5個体について節位別に行い、着雌穂節直上の節間部を0とし、各節間部に対して上方に向かって+1、+2……、下方に向かって-1、-2……の番号を付した。ブリックス値の測定は、各節間の生重を秤量後、節間中央部を切断してプライヤーで押しつぶし、1～2滴の搾汁液を採取して行った。また、各節間部の乾物重は、80℃で48時間の通風乾燥後に測定した。

これらの測定値から、次式により推定糖含量を算出した。

$$\text{推定糖含量(\%)} = (\text{生重(g)} - \text{乾物重(g)}) \times \text{ブリックス(\%)} / \{ (100 - \text{ブリックス値(\%)}) \times \text{乾物重(g)} \}$$

分散分析は、稈汁ブリックス値と推定糖含量について節位別に行い、5%水準での最小有意差を求めるとともに、これらの結合分析を行って全体的な傾向を検討した。

結果

稈汁ブリックス値および推定糖含量についての分散分析の結果は第4表に示す通りで、ブリックス値

と推定糖含量のいずれでも、節位および系統間に1%水準で有意差が認められた。また、節位別に見ると、第3図に示すように、-6および-5節間部を除く全節間部で有意な系統間差異が認められた。

第3図に示すように、稈汁ブリックス値と推定糖含量は、ともに-6節間部から0節間部に向かってほぼ直線的に増加した。これに対して、上位の0～

Table 4. Analysis of variance for percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content at individual internodes of maize hybrids

Source	d.f.	Mean squares	
		Percent Brix	Estimated sugar content
Internode	11	26.804**	189.455**
Hybrid	2	203.127**	2647.634**
Hybrid × Internode	22	1.914**	36.120*
Error	72	0.547	19.638

** , * : Significant at P<0.01 and P<0.05 levels of probability, respectively.

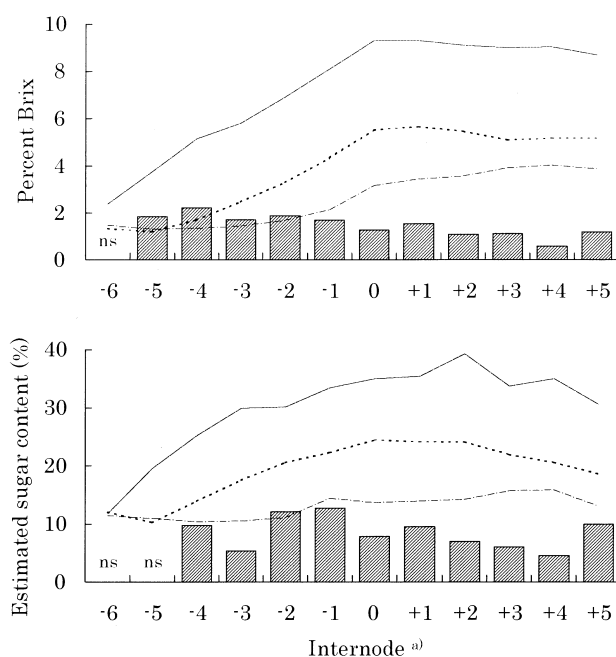


Fig. 3 Percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content at individual internodes of three hybrids, with least significant differences at P<0.05 (LSD_{.05})

— : Na26 × Na7, ····· : Na26 × Oh43Ht,

- - - : Oh43Ht × Na20,

▨ : LSD_{.05}, ns: Not significant.

a) Internode number above (+) or below (-) the top ear; the internode just above the top ear is shown as 0.

+5節間部ではブリックス値はほぼ一定であり、推定糖含量は上位の節間部でわずかに低下する系統も認められた。このような変化のパターンは、稈汁ブリックス値が高いNa26×Na7で最も顕著で、ブリックス値と推定糖含量の系統間差異は下位の節間部から0節間部にかけて上位になるほど拡大した。

系統間の順位は、-4～+5節間部で一定していた。0～+5節間部での変異幅は上位になるほどやや縮小する傾向を示し、系統間差異は0節間で最も大きく、稈汁ブリックス値および推定糖含量には、

Table 5. Dry matter content of individual internodes in three hybrids

Internodes ^{a)}	Dry matter content (%)		
	Na26 × Na7	Na26 × Oh43Ht	Oh43Ht × Na20
+5	23.9	22.4	23.4
+4	22.0	20.7	21.3
+3	22.6	19.8	20.5
+2	22.2	19.4	20.3
+1	22.5	19.9	20.3
0	22.7	19.4	19.2
-1	20.8	17.0	13.8
-2	20.2	14.3	13.2
-3	16.9	12.9	12.3
-4	17.6	11.1	11.6
-5	16.8	10.6	10.9
-6	10.8	10.0	11.3

a) See Fig.3.

Table 6. Coefficient of variation for percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content at individual internodes

Internodes ^{a)}	Coefficient of variation (%)	
	Percent Brix	Estimated stalk sugar content
+5	8.8	21.2
+4	4.2	8.4
+3	8.2	11.2
+2	7.8	12.6
+1	11.1	17.1
0	9.2	14.2
-1	15.5	23.9
-2	21.0	25.9
-3	23.3	12.2
-4	35.9	26.0
-5	38.9	29.1
-6	22.8	7.4

a) See Fig.3.

それぞれ6.1%および10.5%の変異幅が認められた。これらの2形質における実験誤差の大きさも節間部によって異なり、とくに系統間差異が大きかった0～+5節間部における5%水準での系統間の最小有意差は、0節間部と+2～+4節間部で小さかった。

第5表に示した供試3F₁系統の乾物率についても、稈汁ブリックス値と同様の節間別変動が認められ、下位の-6から0節間部にかけて直線的に増加して0節間部よりも上位の節間部ではほぼ一定していた。しかし、乾物率の系統間差異の変動は、稈汁ブリックス値とは異なり、下位の-5～-1節間部で大きかったのに対して0節間部よりも上位の節間部では小さかった。

次に、第6表に示すように、稈汁ブリックス値と推定糖含量の実験誤差の大きさを変異係数で比較したところ、下位の4節間部を除く全ての節間部で、稈汁ブリックス値の方が推定糖含量より小さかった。

考 察

稈の節位による糖含量の変動に関して、乾物中の糖含量が地際部から着雌穂節にかけて増加し、着雌穂節の上部ではほぼ一定していることが報告されている^{22,94)}。本研究で見られた稈汁ブリックス値および推定糖含量の変動もこれと同様であった。

一方、稈汁ブリックス値および推定糖含量の系統間差は、着雌穂節より上位の節間部で大きかった。CAMPBELL and HUME⁶⁾は着雌穂節近傍の節間について本研究の推定糖含量と同様の方法で可溶性固形分含量を調査し、その値と稈全体の糖含量との間に0.90**～0.92**の相関を認めた。また、齊藤ら⁷⁴⁾は着雌穂節近傍の節間部の単少糖含量と全茎葉の消化率との間に0.91～0.75の相関を認めている。これらの報告と本試験での結果、さらにはサンプリングの容易さを考慮して総合的に判断すると、着雌穂節直上の節間部が品種・系統間の比較を行う際の最適測定部位であると結論された。

一方、雌穂より上位の節間部では乾物率の系統間差異は小さく、雌穂よりも上位の節間部で稈汁ブリックス値を測定すれば乾物率の違いによる影響を最小限にとどめることができると推察された。また、変異係数で示された誤差の大きさは、下位の4節間部を除く全ての節間で稈汁ブリックス値の方が推定糖含量よりも小さく、稈汁ブリックス値の方が測定精度が高いことが示された。このように、本試験に

おける系統間差異の範囲では、稈汁ブリックス値の乾物率による補正の効果は認められなかった。

トウモロコシの茎葉消化率は個体間での変動が大きく、サンプリング個体数が少ない場合には大きな誤差要因となることが指摘されている⁷⁴⁾。本試験では、1系統あたり1区5個体2反復、計10個体のサンプリングを行った。着雌穂節直上の節間部では、ブリックス値と推定糖含量のいずれでもこれらの値が高・中・低の3系統間の差異を検出することができた。このことから、品種比較試験等における反復のある試験では、ブリックス値の調査は1区5個体以上を目安に行えば、供試系統を高・中・低の3群に識別するための精度は得られると推察された。

3. 稈汁ブリックス値と推定糖含量についての組合せ能力

本節では、自殖系統間とそのF₁組合せおよび分離世代の稈汁ブリックス値および推定糖含量について、MATHER and JINKS⁵⁰⁾の方法で世代平均分析を行い、相加・優性効果を推定した。また、稈汁ブリックス値の稈乾物率による補正の要否についてさらに詳細に検討するため、分離世代における稈汁ブリックス値と推定糖含量との相関関係を調べた。これらの結果をもとに、稈汁ブリックスを指標にした高茎葉消化性系統の効率的な選抜法について検討した。

材料および方法

稈汁ブリックス値の高いNa26とNa7、稈汁ブリックス値の低いOh43Ht、およびこれらの交雑後代を供試した。これらのうち、Na7とOh43Htはデント種、Na26はフリント種の自殖系統である。Na26×Oh43HtとNa7×Oh43Htの2つの単交雑組合せについて、それぞれ両親、F₁、F₂および戻し交雑第1代(B₁、B₂)を供試した。

両親とF₁は1区1畦16個体、F₂、B₁およびB₂は1区5畦80個体とし、栽植密度533本/アール(75×25cm)、2反復乱塊法で1990年4月25日に播種した。施肥等の栽培法は前節と同様である。

稈汁ブリックス値および推定糖含量の調査は、前節と同様の方法により、絹糸抽出期後30日目(黄熟中期)に着雌穂節直上の節間を対象に、両親、F₁では各区10個体、F₂、B₁、B₂では各区50個体について個体別に行った。世代別の分散は、反復別に算出した後、それらをこみにした値を求めた。

相加・優性効果の推定は、MATHER and JINKS⁵⁰⁾の世代平均分析によって行った。また、稈汁ブリックス値と推定糖含量との相関係数は、各分離世代について2反復の全データ(100個体)をプールして算出した。

結 果

各世代間の関係および分離世代における稈汁ブリックス値および推定糖含量の頻度分布は第4図および第5図に示す通りで、いずれの形質でもほぼ同様の結果であった。一方、供試2組合せを比較すると、Na7×Oh43Htの組合せでは各世代平均の分布に偏りは見られなかったのに対し、Na26×Oh43Htの組合せでは、F₁と分離世代の分布が両親との関係において相対的に高い値に偏る傾向を示した。しかし、第7表に示すように、各世代平均値間の関係の偏りを示すA、B、Cの値はいずれの組合せでも有意ではなかった。

また、第8表に示すように、各世代平均の実測値が期待値に良く当てはまることが χ^2 検定により示され、いずれの形質についても相加・優性モデルへの適合性が確認された。

第8表に示した稈汁ブリックス値と推定糖含量についての相加・優性効果の推定値は、Na26×Oh43Htの推定糖含量を除き、いずれも相加効果が優性効果の約3倍の値を示した。t検定の結果、相加効果は全て1%水準で有意であった。これに対して、優性効果はNa7×Oh43Htでは5%水準で有意であったが、Na26×Oh43Htでは有意ではなかった。

分離世代における稈汁ブリックス値と推定糖含量との関係は第9表に示す通りで、いずれの組合せでも $r=0.608^{**} \sim 0.977^{**}$ の高い正の相関関係が認められた。相関係数を世代別に見ると、稈汁ブリックス値が9~10%以上の個体が大部分を占めるB₁世代では低く、逆に稈汁ブリックス値が9~10%以上の個体が少ないB₂世代では高かった。また、第6図に示したF₂世代の散布図からは、いずれの組合せでも稈汁ブリックス値が9~10%以上では推定糖含量との相関関係が低い傾向が認められた。

考 察

Na26×Oh43Htにおける稈汁ブリックス値と推定糖含量に見られた各世代間の関係は、F₁と分離世代の値が相対的に高い方に偏っているように観察さ

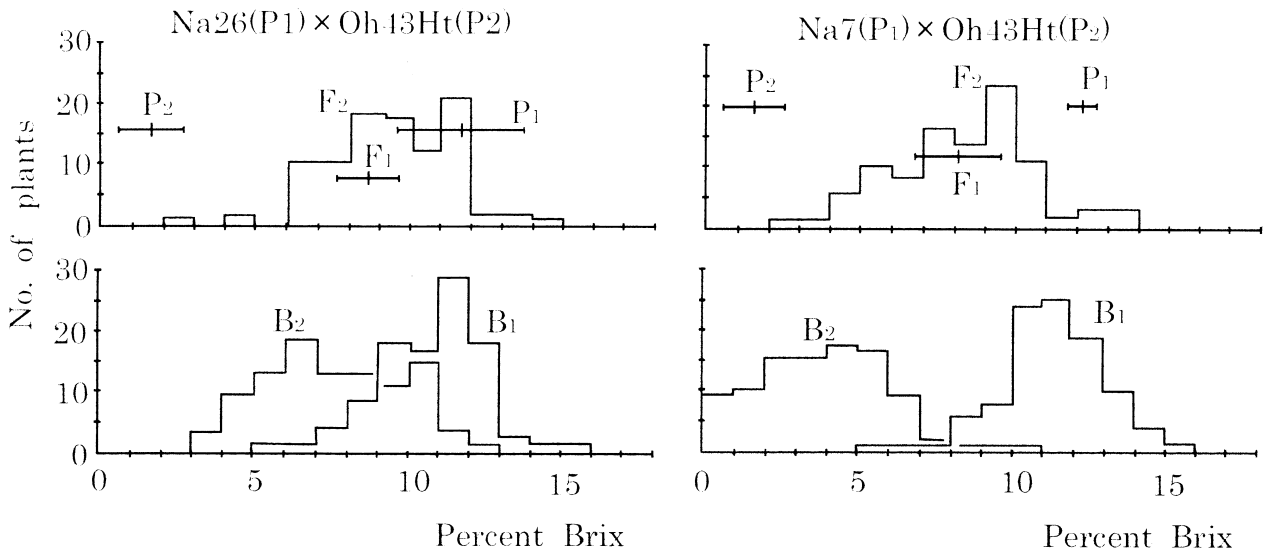


Fig. 4 Frequency distribution for percent Brix of stalk juice in F_2 and backcross generations (B_1, B_2) of Na26 (P_1) \times Oh43Ht (P_2) and Na 7 (P_1) \times Oh43Ht (P_2)
 Generation mean and standard deviation are shown for P_1, P_2 and F_1 .

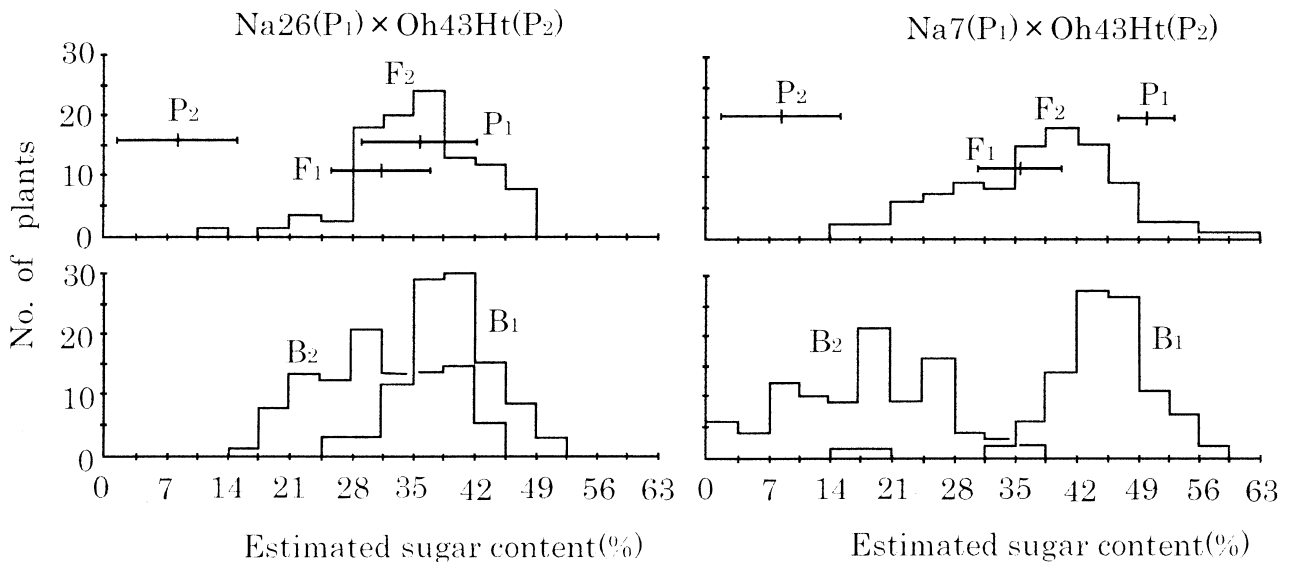


Fig. 5 Frequency distribution for estimated stalk sugar content in F_2 and backcross generations (B_1, B_2) of Na26 (P_1) \times Oh43Ht (P_2) and Na 7 (P_1) \times Oh43Ht (P_2)
 Generation mean and standard deviation are shown for P_1, P_2 and F_1 .

れた。II-1節でのNa26 (P_1) の稈汁ブリックス値は、2か年平均で13.4%でありNa 7の11.6%を約2%上回っていたが、本試験での平均値は11.7%でNa 7の12.0%と同水準であった。この原因は本試験の範囲では明らかにし得ないが、Na26の稈汁ブリックス値がさらに2%程度高いと仮定すれば、Na26 \times Oh43Htの各世代の分布はNa 7 \times Oh43Htのそれに一層近いものとなると推察された。

稈汁ブリックス値および推定糖含量の遺伝では、

いずれの形質でも相加効果が重要であることが示された。優性効果は、Na 7 \times Oh43Htでは5%水準で有意となったが、Na26 \times Oh43Htでは有意でなかった。優性効果の推定値の大きさは2組合せではほぼ同等であったが、Na26 \times Oh43HtではNa26のブリックス値が低かったこととその変動幅が大きかったことが影響していると推察された。

このように優性効果の有意性についてはなお不確定な部分が残るが、両形質の遺伝における優性効果

Table 7. Generation means (mean \pm standard error) and scaling test for percent Brix of stalk juice, and estimated stalk sugar content a,b,c)

	Percent Brix				Estimated sugar content			
	Na26 \times Oh43Ht		Na7 \times Oh43Ht		Na26 \times Oh43Ht		Na7 \times Oh43Ht	
	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)
	m.	s.e.	m.	s.e.	m.	s.e.	m.	s.e.
P ₁	11.68	± 23.0	11.95	± 0.54	36.52	± 6.05	49.52	± 3.00
B ₁	10.70	± 1.65	11.38	± 1.69	39.18	± 5.08	44.98	± 6.35
F ₁	8.56	± 0.97	8.13	± 1.40	31.33	± 3.21	35.03	± 4.71
F ₂	9.46	± 2.19	8.12	± 2.38	35.80	± 6.27	37.53	± 9.23
B ₂	7.60	± 2.20	4.15	± 2.34	30.83	± 7.11	18.84	± 9.41
P ₂	1.54	± 1.09	1.54	± 1.09	8.50	± 5.65	8.50	± 5.65
A	1.16	^{ns}	2.67	^{ns}	10.52	^{ns}	5.42	^{ns}
B	5.10	^{ns}	-1.37	^{ns}	21.82	^{ns}	-5.85	^{ns}
C	7.52	^{ns}	2.74	^{ns}	35.53	^{ns}	22.06	^{ns}

a) A = 2 B₁ - P₁ - F₁, B = 2 B₂ - P₂ - F₁, C = 4 F₂ - 2 F₁ - P₁ - P₂.

b) ns: Not significant.

c) m.: mean, s.e.: Standard error.

Table 8. Estimates of the genetic parameters and the results of joint scaling test for percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content a,b)

	Percent Brix				Estimated sugar content			
	Na26 \times Oh43Ht		Na7 \times Oh43Ht		Na26 \times Oh43Ht		Na7 \times Oh43Ht	
	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)
m	7.05		6.75		26.00		29.13	
[d]	5.15	**	5.27	**	13.75	**	20.75	**
[h]	1.88	^{ns}	1.71	*	7.45	^{ns}	6.72	*
$\chi^2(3)$	1.747		0.698		3.618		0.577	
P	0.75-0.50		0.90-0.75		0.50-0.25		0.95-0.90	

a) m: mean, [d]: additive effect, [h]: dominant effect.

b) **, *: Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively; ns: Not significant.

Table 9. Correlation coefficient between percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content in segregating generations a,b)

Generation	Na26 \times Oh43Ht		Na7 \times Oh43Ht	
	(P ₁)	(P ₂)	(P ₁)	(P ₂)
F ₂ (n=100)	0.853	**	0.876	**
B ₁ (n=100)	0.722	**	0.608	**
B ₂ (n=100)	0.917	**	0.977	**

a) Calculated using individual plant data.

b) **: Significant at $P < 0.01$.

の重要性は相加効果のそれよりもかなり低いと結論される。このことは、フロント種 \times デント種の Na26 \times Oh43Ht とデント種 \times デント種の Na 7 \times Oh43Ht の 2 組合せで同様であり、稈汁ブリックス値に関して F₁ と中間親との間に高い正の相関があることを認めた II-1 節の結果と一致している。

一方、稈汁ブリックス値と推定糖含量との間には

分離世代で高い正の相関関係が示されたが、稈汁ブリックス値が 9~10% 以上では両者の相関関係はやや低い傾向が認められた。単少糖含量との相関関係は、稈汁ブリックス値を乾物率で補正することによって高まることが報告されており⁶⁾、ブリックス値が 9~10% を超える場合には、稈汁ブリックス値を乾物率で補正した推定糖含量を用いて茎葉消化性の評価を行うことが望ましいと考えられた。

本試験と II-1 節および II-2 節の結果を総合して考えると、稈汁ブリックス値は、自殖系統の育成試験や組合せ能力検定試験などの多数の系統を予備的に選抜する段階での茎葉消化性の評価に有効に利用できると考えられた。

また、選抜された稈汁ブリックス値が高い系統間の比較には、補足的に推定糖含量を利用することが望ましいと考えられた。このようにして選抜された少数の系統については、酵素法¹⁾ などによって繊

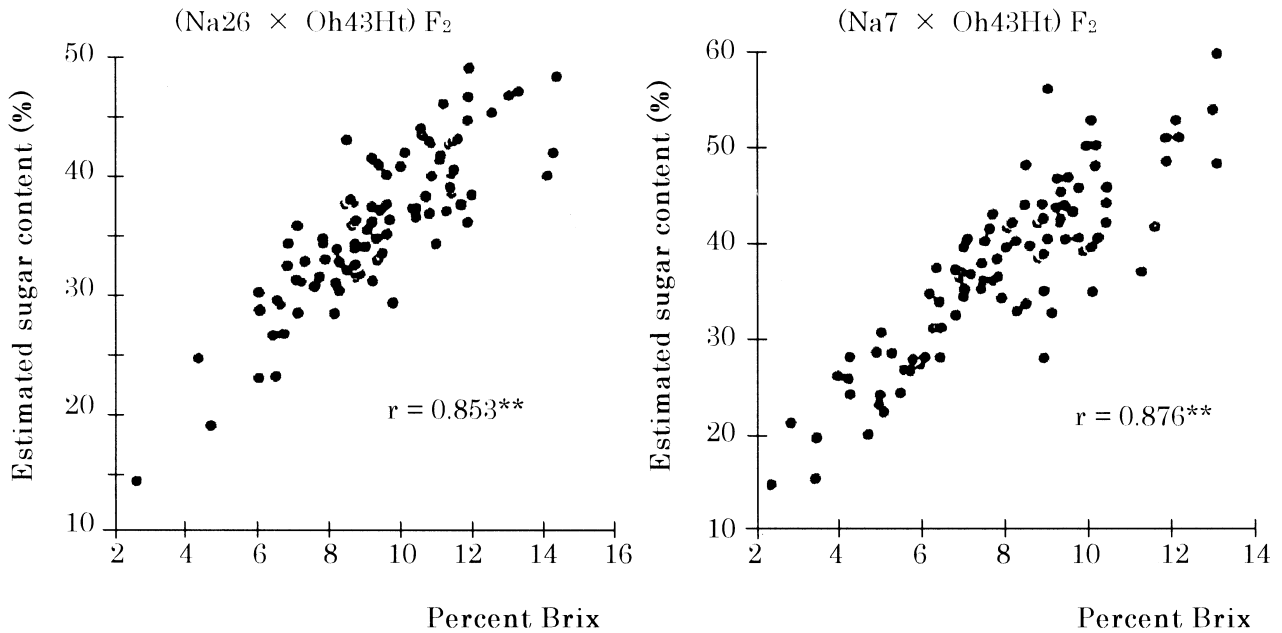


Fig. 6 Relationship between percent Brix of stalk juice and estimated stalk sugar content in F₂ generation
 **: Significant at $P < 0.01$.

維の消化性を含めた評価を行うことにより、高茎葉消化性系統をより効率的かつ的確に選抜することができるかと推察された。

Ⅲ. 耐倒伏性の非破壊・計量的・簡易検定法の開発

耐倒伏性は、通常、倒伏の多少によって評価される。しかし、倒伏は、発生時の風雨や圃場の状態、生育段階などの影響を受けやすく、台風の襲来頻度が高い西南暖地においても必ずしも毎年発生するとは限らない。このため、耐倒伏性を的確に評価するには、通常、数年間の試験を要する。九州農試では倒伏の発生を助長する晩播・密植下での検定法³¹⁾を併用してきたが、基本的な問題の解消には至っていない。耐倒伏性育種を効率的に進めるためには、その的確な評価・検定法を確立する必要がある。

わが国では台風などの降雨を伴う強風により根の支持力が低下することが多く、トウモロコシで見られる倒伏と折損の2つの型のうち、主として倒伏が発生し(写真1)、折損の発生は少ない。この点で、折損に相当する挫折が主体のイネや麦類とは大きく異なる。耐倒伏性には主として根系の強度が関与しているのに対して、折損抵抗性には稈の強度が関与しており、倒伏と折損とはそれぞれ別個の検定法が必要とされる。

イネや麦類の検定法では、栽培現場での重要度が高い挫折に関する研究がほとんどで、倒伏に関する研究は少ない^{19,97)}。また、米国におけるトウモロコシの主要生産地帯では、わが国のような台風による倒伏被害はなく、耐倒伏性よりも登熟後期に稈の老化に伴って発生する折損に対する抵抗性が重視されている。そのため、折損抵抗性については、稈の破碎強度や穿孔抵抗などを指標とした人為的評価法^{77,89,103)}が開発され、それらを用いて抵抗性品種の育成が進んでいるが、それに比べて転び型倒伏抵抗



Photo 1. Lodging due to rainstorm by Typhoon No.10 on 7-8 August in 1992
 See the plants with root lodging were much more than those with stalk breakage.

性に関する研究は少ない。

耐倒伏性の評価法としては、根の引抜き抵抗^{4,20,66,71,96,104)}、根塊の重量や大きさ⁸⁸⁾など根系強度に着目した検定法が検討されている。わが国では、これらの評価法を基礎にして、根系強度と地上部特性を含む複数の形質を用いて耐倒伏性を計量的に評価する方法が考案されている^{13,33,37)}。これらのうち、石毛らは、引抜き抵抗、重心高、生体重の3形質を用いた判別関数値による検定法を開発し、全国4場所の試験によりその有効性を確認した³³⁾。しかし、この方法は、多くの労力を要し、植物体の破壊を伴うため採種を必要とする個体選抜には適用できない。

イネの耐倒伏性検定では植物体の引倒しあるいは押倒しに要する荷重（以下、引倒しに要する荷重を“引倒し力”と記す）による評価法が研究されている^{51,87)}。これと関連してトウモロコシでは、雄穂基部を地際まで引倒した際の復元パターンによって自殖系統の耐倒伏性と折損抵抗性を同時に評価する「引倒し法」⁴¹⁾が考案され、実用的な自殖系統の育成に活用されてきたが、このままでは耐倒伏性を計量的に評価することができない。また、引倒しの際に測定される引倒し力と実際の倒伏との関係についても検討されているが、雄穂基部を地際まで引倒すので稈長の長いF₁への適用は困難である。

このように、既存の耐倒伏性検定法にはその適用場面で種々の制約があり、より効率的に育種に活用するためには簡易・非破壊で、かつ計量的な検定法の確立が必要である。上述した評価法のうち、引倒し力は測定が簡便で、しかも非破壊・計量的に測定できる利点があり、測定方法を修正することにより、育種の様々な場面での耐倒伏性評価に利用できる可能性がある。

また、これまでの知見から、耐倒伏性は根系強度と地上部自重の大小関係として把握できることが示されている^{33,86)}。これらのうち、根系強度の評価には上述の引倒し力の利用が考えられる。一方、地際部にかかる地上部自重の大きさ、すなわち自重モーメントについては、その最大値が“地上部生体重×重心高”により求められる^{85,86)}。ここで、重心高は着雌穂高と相関が高いことが明らかにされており³³⁾、生体重は稈長と相関があることが経験的に知られている。

本章では、これらの知見をもとに、引倒し力を用

いて耐倒伏性を非破壊・計量的に検定するための方法を確立しようとした。

1. 引倒し力による根系強度の評価法

本節では、従来の引抜き抵抗に代わる根系強度の評価法として、非破壊的に測定可能な引倒し力に着目し、引抜き抵抗および根塊重との相関関係を中心に、その有効性について検討した。

材料および方法

過去数年間の圃場での倒伏個体率および倒伏程度の判定に基づき、耐倒伏性強の W59E, H93, Pa91, H95rhm, 耐倒伏性中の A664, W452, C123Ht, CI90C, B52, 耐倒伏性弱の ND241, Va35rhm, B64, CI31A の計13自殖系統を供試した。これらの材料は、早生から晩生までの系統を含んでいる。

供試系統は、1988年に草地試験場で1区1畦16個体、2反復分割区法により、主区に引倒し力測定区と引抜き抵抗測定区、細区に系統を配置して4月27日に播種した。栽植密度は500本/アール(80×25cm)とした。

絹糸抽出期の14~16日後に引倒し力、引抜き抵抗および根塊重を調査した。

引倒し力は、畦中央部の10個体についてトウモロコシの稈基部に取り付けたアルミニウム管製の固定器具を地表から80cmの高さで水平方向に弧を描くように引倒し、植物体が45°傾くまでに要する最大荷量をデジタル式荷重計(イマダ DPS-20)で測定した。この測定方法は、引倒しの高さと引倒し角度が異なる点を除き、第8図に示す方法と同様である。

引抜き抵抗は、畦中央部の10個体のうち1個体おきに5個体について稈を高さ約20cmの部分で切断し、地際部分に綿製のロープを結束して垂直方向に引抜く際の最大負荷重をばね秤を用いて測定した。

根塊重は、引抜き抵抗の測定直後に、引抜かれた根塊の重量を測定した。

分散分析は調査法ごとに乱塊法のデータとして行った。

結 果

引倒し力、引抜き抵抗および根塊重に関する分散分析の結果を第10表に示した。いずれの形質についても有意な系統間差異が認められた。

第11表には、各調査形質の測定値とそれらの変動係数(CV)を示した。供試系統の引倒し力は47.48

～8.93Nで、系統間差異が大きかった。引倒し力の大小は耐倒伏性が中と弱の系統の間で若干の食い違いはあったが、これまでの圃場観察による耐倒伏性の程度とほぼ一致した。また、引倒し力のCVは12.9%で、引抜き抵抗の8.9%よりやや大きかったが、根塊重の22.6%より小さかった。

第12表および第7図に示すように、引倒し力と引抜き抵抗および根塊重との間には、それぞれ $r = 0.811^{**}$ および $r = 0.863^{**}$ の高い正の相関が認められた。

考 察

本節では、根系強度の評価法としての引倒し力の

有効性について、従来報告されている引抜き抵抗および根群の重量との整合性に基づいて検討した。

引倒し力については、櫛引⁴¹⁾が、耐倒伏性の評価法として雄穂基部を地際まで引倒す方法を考案している。しかし、この方法では、引倒し力の測定時に生ずる稈のしなりが反映されるため、根系強度の評価にそのまま適用することはできない。そこで、本試験では稈基部に固定器具を取付けることにより、稈のしなりの影響を排除して根系強度のみを評価しようとした。その結果、引倒し力と引抜き抵抗および根塊重の間には高い正の相関が認められ、引倒し力が根系強度の指標として有効であることが示さ

Table 10. Analysis of variance of horizontal and vertical pulling resistance and weight of root clump in 13 inbred lines

Source	d.f.	Mean squares		
		HPR ^{a)}	VPR ^{b)}	Weight of root clump
Inbred	12	228.272**	191897.6**	14.093**
Block	1	4.138	2203.8	0.213
Error	12	8.180	4123.7	1.272

** Significant at $P < 0.01$.

a) Horizontal pulling resistance.

b) Vertical pulling resistance.

Table 12. Correlation coefficient between horizontal and vertical pulling resistance and weight of root clump in 13 inbred lines

Measurement	Vertical pulling resistance	Weight of root clump
Horizontal pulling resistance	0.811**	0.863**
Vertical pulling resistance		0.782**

** Significant at $P < 0.01$.

Table 11. Stalk length, ear height, values of horizontal and vertical pulling resistance and weight of root clump of inbred lines

Inbred line	Resistance to root lodging ^{a)}	Horizontal pulling resistance	Vertical pulling resistance	Weight of root clump	Stalk length	Ear height
		(N)	(N)	(kg)	(cm)	(cm)
H93	R	47.48	1273.3	10.40	172	79
Pa91	R	35.41	2266.3	7.34	166	57
B52	M	33.75	924.1	6.14	176	85
H95rhm	R	25.51	990.8	8.84	153	71
W452	M	20.90	765.2	3.96	162	64
B64	S	20.11	265.9	4.52	183	87
CI31A	S	19.52	557.2	5.81	117	51
A664	M	19.13	496.4	3.53	155	63
Va35rhm	S	18.54	474.8	3.45	143	68
W59E	R	14.72	728.9	2.36	84	29
C123Ht	M	11.77	655.3	3.25	137	48
CI90C	M	11.48	602.3	4.47	131	51
ND241	S	8.93	387.5	0.87	116	39
LSD.05		6.28	140.3	2.46	8	5
CV (%)		12.9	8.9	22.6	2.4	3.4

a) Based on percentage and degree of root lodging in the experimental field; R: Resistant, M: Moderate, S: Susceptible.

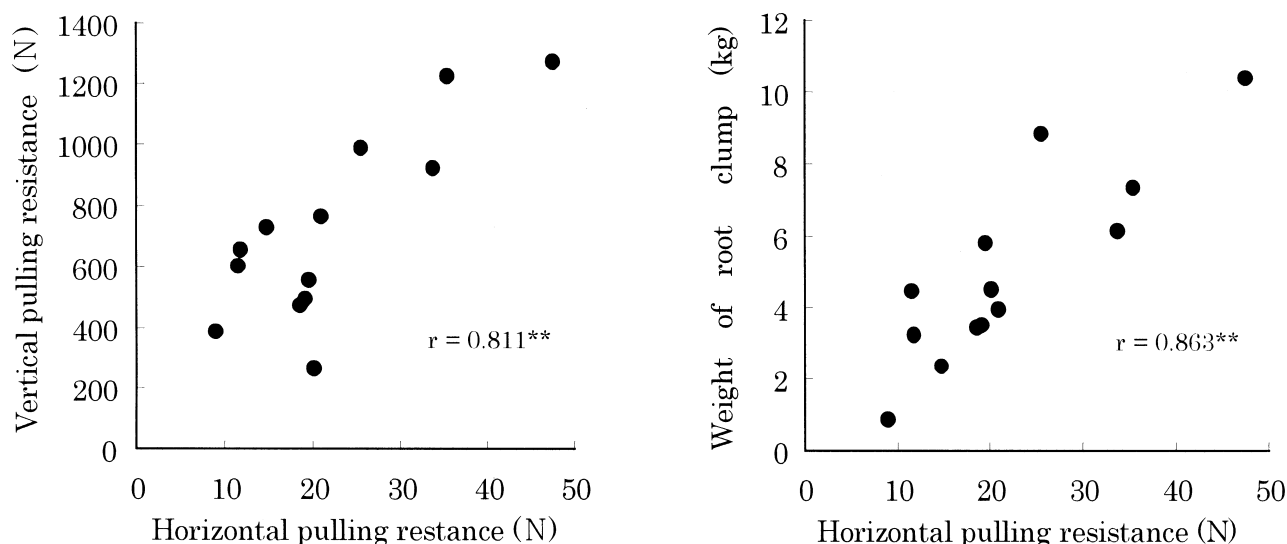


Fig. 7 Relationships of horizontal pulling resistance with vertical pulling resistance and weight of root clump in 13 inbred lines

HPR: Horizontal pulling resistance, VPR: Vertical pulling resistance.

** : Significant at $P < 0.01$.

れた。

本試験での引倒し力は、地上80cmの一定の高さで測定しているため、根の固定モーメント^{56,86)}を反映した数値であると考えられる。

引倒し力は、従来の引抜き抵抗による評価法に比べて測定が容易で、しかも非破壊的に測定できるため、トウモロコシの耐倒伏性を検定する際の根系強度の評価に有効に利用できると考えられた。

2. 引倒し力を用いた耐倒伏性簡易検定法の開発

前節では引倒し力の測定が、根系強度の評価に有効であることを明らかにした。しかし、上述のように耐倒伏性は根系強度と地上部自重の大小関係として把握する必要がある。そこで、本試験では、根系強度の指標として引倒し力、地上部自重の指標として稈長および着雌穂高を用い、耐倒伏性の非破壊・計量的な検定法を確立しようとした。

材料および方法

供試系統と栽培方法

過去数年間の試験で耐倒伏性が強～極強と判定された10自殖系統およびこれらの間の片ダイアル交雑45F₁組合せに耐倒伏性の強い市販の3F₁品種(タカネミドリ, P3358, G4743)を加えた計58品種・系統を供試した。これらのうち1F₁組合せ(Na28×Mi21)は、種子量不足のため一部の試験

に供試できなかったため、試験結果の解析はこの組合せを除外した57品種・系統について行った。供試自殖系統は第13表に示す通りで、5系統がデント種、5系統がフリント種である。

試験は九州農業試験場畑地利用部で実施した。圃場の土質は粗粒質黒ボク土である。施肥等の栽培方法はII-2節と同様である。

Table 13. Derivation and endosperm type of parental inbred lines

Inbred	Derivation	Endosperm type
Na 7	P3424	Dent
Na36	(H93 × Pa91) P3358 ²	Dent
Mi18	(Oh43 × H84) H84	Dent
Mi25	(H84 × Pa91) H84	Dent
H95rhm	Oh43 × CI90A	Dent
Na28	JF1C1 ^{a)}	Flint
Mi22	JF2C2 ^{a)}	Flint
Mi36	(JF1C1)S ₃ × Tateishi-1	Flint
Mi21	Hyuga-kôn ^{b)}	Flint
Mi15	Hyuga-kôn ^{b)}	Flint

a) Breeding populations developed from Japanese native varieties belonging to Caribbean flint type.

b) Synthetic variety developed from 3 dent and 5 flint open-pollinated varieties.

耐倒伏性検定

1991年と1992年に、引倒し力の測定と、比較として判別関数値による耐倒伏性検定を行った。供試系統は、1区1畦20個体、2反復乱塊法により、1991年は4月23日、1992年は4月14日に播種した。

引倒し力の測定は、絹糸抽出期の18~21日後に、各区の畦両端の2個体を除く16個体のうち1個体おきに8個体を対象とし、前節の方法を一部修正して行った。すなわち、アルミニウム管製の固定器具をトウモロコシの稈基部に装着し、この固定器具を地表から高さ1 mで稈と直角の方向に弧を描くように垂直から約20~30°傾くまで引き倒すのに要する最大荷重をデジタル式荷重計（イマダ DPRS-50T）で測定した（写真2、第8図）。また、稈長と着雌穂高を、最晩生系統の絹糸抽出期の10~14日後に各区10個体について調査した。これらの測定値から、根系強度と地上部自重を総合した耐倒伏性の指標として、引倒し法評価値（以下、horizontal pulling resistance を略して HPR 値と記す）を次式により算出した。

$$\text{HPR 値} = \frac{\sqrt{\text{稈長 (cm)} \times \text{着雌穂高 (cm)}}}{\text{引倒し力 (N)}}$$

判別関数値の調査は石毛ら³³⁾の方法により、次のように行った。まず、引抜き抵抗は、引倒し力調査時に各区中央部16個体のうち引倒し力調査対象外の8個体を地表から高さ約15cmで刈り取り、刈株に綿ロープを結束して垂直方向に引抜くのに要する荷重をデジタル式荷重計（イマダ DPRSH-500T-R）で測定した。また、地上部生体重と重心高は、引倒し力測定後の8個体を地際から刈り取って測定した。判別関数値（Z）は、引抜き抵抗（ X_1 ）、地上部生体重（ X_2 ）、重心高（ X_3 ）から、次式で算出した。

$$Z = 0.413 - 2.207 \frac{(X_1 - \mu_1)}{\sigma_1} + 0.315 \frac{(X_2 - \mu_2)}{\sigma_2} + 1.740 \frac{(X_3 - \mu_3)}{\sigma_3}$$

ただし、 $\mu_1 \sim \mu_3$ および $\sigma_1 \sim \sigma_3$ は、それぞれ $X_1 \sim X_3$ の平均値および標準偏差で、自殖系統と F_1 を込みにして反復別に算出した。



Photo 2. Aluminum stick and digital force gauge used for measurement of horizontal pulling resistance (left) and the stick attached to base of the stalk (right)

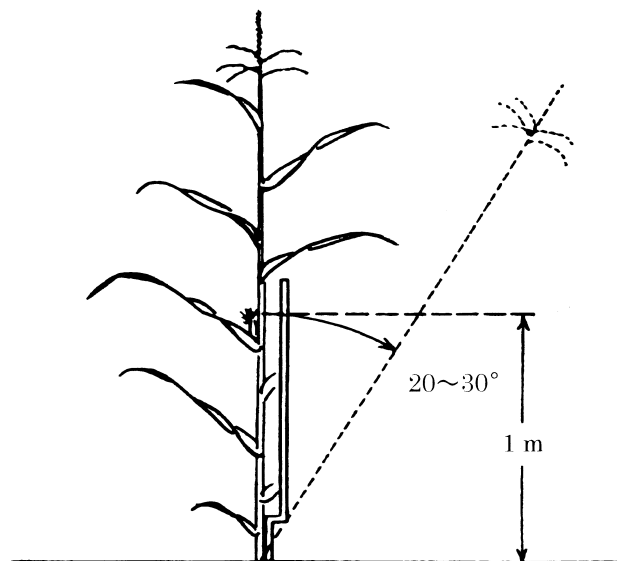


Fig. 8 Measurement of horizontal pulling resistance

Note: Horizontal pulling resistance is the maximum pulling force recorded when an aluminum stick attached to base of a stalk is pulled at 1 m height from the ground level and inclined at 20 - 30 degrees from the vertical.

倒伏個体率の調査

供試系統の耐倒伏性の指標を得るため、1991年~1993年の3か年にわたり倒伏個体率の調査を行った。試験は1区2畦40個体、2反復乱塊法により、1991年は4月25日、1992年は4月14日、1993年は4月14

Table 14. Correlation coefficients among above-ground characteristics relating to root lodging resistance in 10 inbred lines and 47 hybrids

Group	Year	Correlation coefficient between		
		Stalk length and Fresh weight	Ear height and Height of gravity center	$\sqrt{\text{Stalk length} \times \text{Ear height}}$ and Fresh weight \times Height of gravity center ^{a)}
Inbred lines (n=10)	1991	0.869**	0.984**	0.961**
	1992	0.801**	0.955**	0.949**
	Mean	0.858**	0.974**	0.976**
Hybrids (n=47)	1991	0.536**	0.902**	0.972**
	1992	0.714**	0.932**	0.865**
	Mean	0.751**	0.933**	0.881**
Inbred (n=57)	1991	0.824**	0.970**	0.915**
	1992	0.866**	0.967**	0.948**
	Mean	0.913**	0.973**	0.955**

** : Significant at $P < 0.01$.

a) This product is equivalent to the maximum moment of plant weight with respect to base of the stalk.

Table 15. F - values in analysis of variance for characteristics relating to root lodging resistance

Year	Source	d.f.	F-values			
			$\sqrt{\text{Stalk length} \times \text{Ear height}}$	Horizontal pulling resistance	Discriminant function value ^{a)}	HPR value ^{b)}
1991	Genotype	56/56	26.52**	7.03**	8.79**	4.63**
	Inbred	9/9	53.49**	7.05**	15.32**	2.57
	Hybrid	46/46	9.23**	3.86**	6.67**	4.29**
1992	Genotype	56/56	45.26**	4.44**	9.16**	2.39**
	Inbred	9/9	43.10**	7.36**	9.31**	5.06**
	Hybrid	46/46	14.08**	2.99**	3.87**	2.22**
2 Years	Year (Y)	1/56	1214.59**	466.50**	0.00	58.27**
	Genotype (G)	56/56	16.71**	4.87**	3.72**	1.86**
	Inbred	9/9	21.77**	1.67	4.31**	0.77
	Hybrid	46/46	9.71**	2.99**	2.30**	2.92**
	Y \times G	56/114	3.50**	1.83**	3.37**	2.27**

** : Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

a) Calculated using discriminant function for root lodging resistance by ISHIGE et al. (1983).

b) HPR value = $\sqrt{\text{Stalk length (cm)} \times \text{Ear height (cm)}} / \text{Horizontal pulling resistance (N)}$

日播種で行った。調査は、全系統の平均絹糸抽出期の25~40日後に行った。垂直から30°以上傾いた場合を倒伏とし、全個体中での個体率で示した。

各年次の倒伏発生の時期およびその主因は、1991年には雄穂抽出期直前にあたる6月15日の風雨（最大瞬間風速14.5m/sec., 降水量86.5mm）、1992年には黄熟中~後期にあたる8月7~8日の台風10号（最大瞬間風速44.6m/sec., 降水量178.5mm）、1993年には黄熟初期にあたる7月27日の台風5号

（最大瞬間風速14.9m/sec., 降水量108.5mm）と7月29日の台風6号（最大瞬間風速23.7m/sec., 降水量74.0mm）であった。

結 果

調査形質間の相関係数を第14表に示した。稈長と地上部生体重、および着雌穂高と重心高の間には、自殖系統およびF₁のいずれでも有意な正の相関が認められ、“ $\sqrt{\text{稈長} \times \text{着雌穂高}}$ ”の値と最大自重モーメント（“ $\text{地上部生体重} \times \text{重心高}$ ”の値）の間にも

Table 16. F-values in analysis of variance for percentage of lodged plants a)

Year	Source	d.f.	F-values
1991	Genotype	56/56	4.49**
	Inbred	9/9	7.55**
	Hybrid	46/46	3.52**
1992	Genotype	56/56	9.20**
	Inbred	9/9	19.77**
	Hybrid	46/46	8.37**
1993	Genotype	56/56	3.72**
	Inbred	9/9	2.90
	Hybrid	46/46	3.90**
3 Years	Year (Y)	2/112	319.29**
	Genotype (G)	56/112	3.95**
	Inbred	9/18	4.22**
	Hybrid	46/92	4.22**
	Y × G	112/171	2.79**

** : Significant at $P < 0.01$.

a) Arcsine transformed data were used.

高い相関が認められた。

第15表に示すように、“ $\sqrt{\text{稈長} \times \text{着雌穂高}}$ ”および引倒し力についての系統間差異は、自殖系統の引倒し力で2か年を通じた系統間差異が有意でなかったほかは、いずれも有意であった。また、HPR値の系統間差異は F_1 ではいずれの年次にも有意であったが、自殖系統では1992年にのみ有意となった。倒伏個体率についても、第16表に示すように、1993年の自殖系統を除く全ての系統間差異が有意となった。

系統別の倒伏個体率の頻度分布を第9図に示した。各年次とも大きく偏った分布を示し、年次間の変動も大きかった。しかし、3か年平均値の系統分布には大きな偏りは見られず、30%台にピークをもつほぼ左右対称な分布を示した。

そこで、供試品種・系統の倒伏個体率の3か年平均値を耐倒伏性の指標とし、これとの相関を判別関数値とHPR値で比較した。その結果は第17表に示す通りで、判別関数値では、2か年平均値の場合には F_1 で $r = 0.277$ 、自殖系統で $r = 0.382$ と低く、年次別に見ても1991年の F_1 での $r = 0.357^*$ を除くといずれも有意ではなかった。これに対してHPR値では、2か年平均値の場合には F_1 で $r = 0.631^{**}$ 、自殖系統で $r = 0.564$ で、判別関数値よりも高い相関を示した。これらの傾向は年次別に見ても同様であり、自殖系統では有意な相関は得られなかったが、 F_1 ではいずれの年次にも1%水準で有

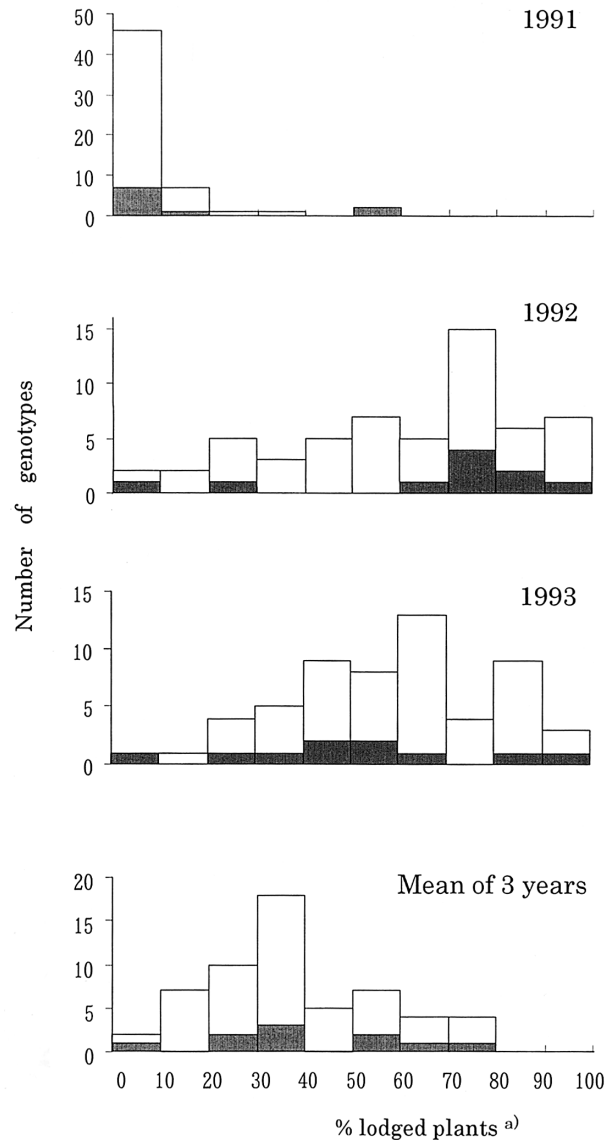


Fig. 9 Frequency distribution for percentage of lodged plants in 10 inbreds and 47 hybrids

■ : Inbred, □ : Hybrid

a) Estimated from arcsine transformed data.

意な相関が得られた。

考 察

“ $\sqrt{\text{稈長} \times \text{着雌穂高}}$ ”の値は、自殖系統と F_1 のいずれでも、最大自重モーメントとの相関が高く、非破壊的に測定できる地上部自重の指標として有効であると考えられた。一方、引倒し力が引抜き抵抗と高い相関関係を示し、根系強度の非破壊的な評価に有効であることは前節で述べた通りである。判別関数値³³⁾では、根系強度に関係する引抜き抵抗と地上部自重に関係する地上部生体重および重心高を用い、根系強度と地上部自重のバランスとして耐倒伏

性が総合的に検定される。本試験では、以上の結果とこれまでの知見を総合して非破壊的な検定法とするため、“ $\sqrt{\text{稈長} \times \text{着雌穂高}}$ ”を引倒し力で除して求めたHPR値によって耐倒伏性を評価しようとした。

HPR値による検定法の有効性を検討するにあたっては、供試系統の倒伏個体率を3か年調査し、その平均値を耐倒伏性の指標として用いた。前述のように、倒伏個体率から系統本来の耐倒伏性を判定する場合には、3～4回の観察を必要とする。本試験での倒伏個体率の3か年平均値は、偏りのない正規分布に近い分布を示し、系統本来の耐倒伏性を反映した指標とみなして問題はないと考えられた。

HPR値との比較に用いた判別関数値は、従来の検定法の中では最も精度が高いと考えられるが、本試験における倒伏個体率との相関は予想外に低かった。その原因としては、供試系統の変異幅の違いがあげられる。最近の育種の進展により育種素材の耐倒伏性は大幅に向上していることから、実際の育種場面では一定水準以上の耐倒伏性を備えた育種材料を評価できる耐倒伏性検定法の確立が求められている。このため、本試験では耐倒伏性が強～極強の変異幅の限られた材料を用いた。これに対して、判別関数値は耐倒伏性が弱～強の変異幅の広い材料を対象に開発された³³⁾。判別関数値は材料の統計的な分布に依存する性質をもっており、このような変異幅の違いが本試験での結果に反映したものと推察される。同様の問題は判別関数を利用した他の検定法³⁷⁾についても懸念されるが、判別関数式の各定数を修正することによって、本報のような変異幅の小さい材料についても耐倒伏性をより高い精度で評価し得る可能性がある。

HPR値による耐倒伏性検定法は判別関数値よりも倒伏個体率との相関が高く、耐倒伏性が一定水準以上にある系統の耐倒伏性をより正確に評価することができた。本法は、判別関数のように材料の統計的な分布には依存しないので、耐倒伏性レベルが異なる材料にも幅広く適用できると考えられる。とくにF₁については、簡易検定法として十分に有効であると考えられた。もちろん、実際の育種の場面でHPR値だけに基づいて耐倒伏性の選抜を行うことには一定の限界が想定される。しかし、F₁組合せ能力検定試験等における単年度のHPR値を指標に

Table 17. Correlation coefficients of two evaluation methods with percentage of lodged plants in 10 inbred lines and 47 hybrids^{a)}

Evaluation method	Year	Correlation coefficient ^{b)}	
		Inbred lines (n=10)	Hybrids (n=47)
HPR value	1991	0.558	0.626**
	1992	0.291	0.455**
	Mean	0.564	0.631**
Discriminant function value	1991	0.318	0.357**
	1992	0.398	0.043
	Mean	0.382	0.277

a) Percentage of lodged plants is mean of three years from 1991 to 1993. Estimated from arcsine transformed data.

b) **, *: Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

1 / 2 程度の系統を選抜あるいは淘汰することは十分可能と考えられ、耐倒伏性育種の効率化に役立つものと期待される。九州農業試験場では、この方法により、組合せ能力検定試験での耐倒伏性F₁組合せの選抜に効果を上げており、「ゆめちから」等の育成品種の育成に活用された。

一方、自殖系統については、HPR値の系統間差異が有意でない年次もあり、その有用性を十分に明らかにすることはできなかった。本法の自殖系統への適用については、次節でさらに検討を加える。

HPR値の算出には、稈長、着雌穂高および引倒し力の測定値が必要である。しかし、稈長と着雌穂高は通常の育種試験で必須の調査項目となっているので、新たに引倒し力を測定するだけで対応できる。引倒し力の測定は、絹糸抽出期後20日目前後の生育時期に行う必要があるが、この点さえ注意すれば測定自体はきわめて容易である。ちなみに本報での1区8個体の測定に要する時間は2～3分程度であった。

本検定法は植物体の破壊を要しないので、選抜された系統や個体から採種し、その後代を得ることも可能である。また、耐倒伏性を計量的に評価できるので、計量遺伝学的な解析にも利用できる有利性がある。

3. 引倒し力を用いた耐倒伏性簡易検定法のF₁親自殖系統への適用

前節では、引倒し力を用いたトウモロコシ耐倒伏

性検定法を開発してF₁での有効性を確認したが、自殖系統での有効性については明確にできなかった。耐倒伏性F₁を効率的に育成するためには親自殖系統の耐倒伏性評価も重要であることから、本試験では、本検定法の自殖系統への適用方法について検討した。

材料および方法

以下の2試験を行い、HPR値と倒伏個体率との相関を調査した。

試験1：自殖系統についての試験

1994～1996年に九州農業試験場畑地利用部で試験を実施した。耐倒伏性が強～極強のデント種10、フリント種3の計13自殖系統を、75×20cm (667本/アール)、1区20個体、2反復で、1994年は4月27日、1995年は4月20日、1996年は4月18日に播種した。施肥等の栽培法は前節と同様である。

HPR値の調査は1994年と1995年に、倒伏個体率の調査は1994年と1996年に、いずれも前節と同様の方法で行った。本試験における倒伏発生の時期およびその主因は、1994年には絹糸抽出期の前後にあたる7月23～24日の台風7号(最大瞬間風速22.3m/sec., 降水量41mm)、1996年には絹糸抽出期の前後にあたる7月18日の台風6号(最大瞬間風速37.2m/sec., 降水量252mm)であった。

試験2：ダイヤレル交雑F₁組合せについての試験

前節の試験における10自殖系統間の片ダイヤレル交雑45F₁組合せのHPR値および倒伏個体率のデータを用いた。一部の試験に供試できなかった1F₁組合せ(Na28×Mi21)については、欠測値を補完して以下の解析を行った。

各親自殖系統について、それぞれ9F₁組合せのデータからHPR値および倒伏個体率の一定親F₁平均値を算出した。また、HPR値については任意のF₁組合せを除外して組合せ数を減らした場合の一定親F₁平均値を算出し、上で求めた9F₁組合せについての倒伏個体率の一定親F₁平均値との相関を求めた。

各組合せ数についてのHPR値の一定親F₁平均値の算出は、単年度と2か年平均について行った。その際、単年度については、年次別にそれぞれ2回の計4回行い、2か年平均については年次別のそれぞれ2個の算出値を相互に組み合わせて計4回行っ

Table 18. Correlation coefficients of HPR value with percentage of lodged plants in 13 inbred lines ^{a)}

	Year		
	1994	1995	Mean ¹⁾
Correlation coefficient	0.631*	0.224	0.528

** : Significant at $P < 0.05$.

a) HPR values are mean of 1994 and 1995.

Percentages of lodged plants are mean of 1994 and 1996. Estimated from arcsine transformed data.

Table 19. Correlation coefficients between two years for HPR value, its components and percentage of lodged plants in 13 inbred lines ^{a)}

Trait	Correlation coefficient ¹⁾
HPR value	0.273
$\sqrt{\text{Stalk length} \times \text{Ear height}}$	0.655*
Horizontal pulling resistance	0.330
Percentage of lodged plants	0.442

** : Significant at $P < 0.05$.

a) Correlation coefficient between 1994 and 1995 for HPR value, $\sqrt{\text{Stalk length} \times \text{Ear height}}$ and horizontal pulling resistance, and that between 1994 and 1996 for percentage of lodged plants.

た。

いずれの試験でも、倒伏個体率の平均値の算出には逆正弦変換値を用いた。

結 果

自殖系統におけるHPR値と倒伏個体率との相関は、第18表に示すように年次によって大きく異なり、1994年には有意な相関が得られたが、1995年および2か年平均値では有意な相関は得られなかった。

自殖系統のHPR値とその構成要素および倒伏個体率について、年次間の相関係数を第19表に示した。いずれの形質についても年次間の相関係数は低く、有意な相関関係が見られたのは“ $\sqrt{\text{稈長} \times \text{着雌穂高}}$ ”のみであった。また、HPR値の相関係数は、倒伏個体率のそれよりさらに低かった。

一方、HPR値および倒伏個体率についての一定親F₁平均値間での相関は第20表に示す通りで、自殖系統についての相関よりも顕著に高かった。相関には自殖系統の場合と同様に年次による変動が見られ、1992年の相関は $r = 0.660^*$ とやや低かった。しかし、いずれの年次にも有意な相関が得られた。

Table 20. Correlation coefficients of HPR value with percentage of lodged plants for mean of hybrids with common parental lines in a half diallel set among ten inbred lines ^{a)}

	Year		Mean
	1991	1992	
Correlation coefficient	0.942**	0.660**	0.933**

*: Significant at $P < 0.05$.

a) Percentage of lodged plants was mean from 1991 to 1993. Estimated from arcsine transformed data.

F₁組合せ数ごとに延べ4回ずつ算出したHPR値の一定親F₁平均値と倒伏個体率との相関係数について、その最高値と最低値を第21表に示した。相関は、HPR値の一定親F₁平均値の算出に用いたF₁組合せ数が減少するとともに低下した。とくに、単年度の場合には8F₁組合せの一定親F₁平均値でも有意な相関が得られない場合が見られた。一方、2か年平均の場合には、4組合せまで減少しても有意な相関が得られた。

考 察

自殖系統におけるHPR値と倒伏個体率との相関は、前節の結果と同様に全般に低かった。また、年次間の相関関係から、自殖系統におけるHPR値の年次間変動は倒伏個体率のそれより大きいことが示された。本実験における1994年と1996年の倒伏はほぼ同じ生育ステージに発生しており、そのことが倒伏個体率の年次間変動を小さくしたと推察される。しかし、HPR値の年次間変動が倒伏個体率のそれより大きかったことは、前節において自殖系統のHHR値では系統×年次交互作用が大きく複数年次を通じた系統間差異が認められなかったことと符合している。これらのことから、HPR値によって自殖系統の耐倒伏性を直接検定することには一定の限界があると考えられた。その原因としては、生育量が小さな自殖系統では、F₁と比べて、引倒し力の測定値に及ぼす固定器具の重量の影響が相対的に大きいこと、地上部および地下部における生育量が相対的に不安定であることなどが考えられる。

これに対して、HPR値および倒伏個体率についての一定親F₁平均値間にはいずれの年次にも正の有意な相関が得られ、F₁親自殖系統としての耐倒伏性をHPR値を用いて一定親F₁平均値で検定できることが判明した。

しかし、一定親F₁平均値の算出に用いるF₁組合せ数を減らすと、単年度成績では8F₁組合せでも相関係数の最低値が有意水準以下になる場合も見られた。これは1992年の相関が低かったことによると推察されたが、こうした測定年次による変動を考慮すれば、できる限り複数年のデータに基づいて評価を行うことが望ましい。

以上のように、F₁親自殖系統の耐倒伏性についての遺伝的能力はHPR値の一定親F₁平均値によって評価することができるが、その際に必要なF₁組合せの数は、単年度の場合には9組合せ、2か年の場合には各年次4組合せ延べ8組合せ程度であると結論された。

IV. 耐倒伏性についての選抜効果と遺伝解析

耐倒伏性の遺伝について、櫛引⁴¹⁾は、F₁の倒伏個体率は両親の中間か耐倒伏性が弱い方の親に近い値を示すとしており、石毛ら³³⁾は、耐倒伏性の判別閾数値についてF₁は両親の中間の値をとっている。このように、これまでの研究では、耐倒伏性に関してはF₁での雑種強勢の発現は期待できず、耐倒伏性の弱い親系統を用いて耐倒伏性の強いF₁組合せを得ることは困難であると考えられていた。このため、導入デント種×在来フリント種を基本方式とする国産優良F₁品種の育成試験では在来フリント種の耐倒伏性の向上が急務とされてきた。

在来品種をはじめとする育種素材の特性を改良する手段として、集団改良がきわめて有効であることが多くの事例によって明らかにされ^{17,58)}、耐倒伏性についてもその効果が報告されている^{48,89,90)}。

集団改良が精力的に進められている米国では、折損抵抗性の向上に主眼が置かれているため、耐倒伏性の集団改良に関する報告は数少ない。しかし、THOMPSON⁹⁰⁾は折損を含む自然倒伏に基づいて7サイクルの循環選抜を行った結果、主に折損抵抗性の向上を認めたが、5～7サイクル目の集団では耐倒伏性の向上も認められたことを報告している。

一方、耐倒伏性およびその関連形質の遺伝に関して、PETERS *et al.*⁷³⁾ および FINCHER *et al.*¹¹⁾ は、根系強度の指標である引抜き抵抗には相加効果と優性効果がともに有意であるが、相加効果の方がより重要であることを報告している。また、石毛ら³³⁾は、根系強度の指標である引抜き抵抗には優性効果が認

Table 21. Correlation coefficient between hybrid mean of HPR value calculated from different number of crosses and the hybrid mean of percentage of lodged plants for 10 parental inbred lines in half diallel set^{a)}

HPR - value	Correlation Coefficient ^{b)}	Number of crosses for calculating hybrid mean of HPR-value						
		8	7	6	5	4	3	2
One year	Highest	0.963**	0.945**	0.897**	0.911**	0.880**	0.818**	0.860**
	Lowest	0.569	0.484	0.452	0.461	0.289	0.051	0.047
Mean of Highest	Highest	0.936**	0.941**	0.932**	0.873**	0.929**	0.871**	0.891**
	Lowest	0.837**	0.713**	0.773**	0.697*	0.737*	0.358	0.296

** , * : Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

a) Percentage of lodged plants is mean of 9 hybrids for 3 years from 1991 to 1993.

b) The highest and the lowest value of four calculations in each number of crosses.

められるが地上部の特性も含めた総合形質としての耐倒伏性の指標である判別関数値には優性効果が認められなかったとしている。しかし、濃沼ら³⁹⁾は台風による倒伏個体率についての遺伝解析を行い、耐倒伏性についての有意な優性効果を認めた。

このように、耐倒伏性の遺伝における優性効果の関与については見解が分かれている。また、わが国の公的育種の基本方式となっているデント種・フリント種間での雑種強勢を耐倒伏性との関連で検討した研究はほとんど見られない。

以上のような背景から、本章では、フリント種育種素材の耐倒伏性の向上を図る上での集団改良の効果を明らかにするとともに、耐倒伏性についての優性効果の発現をデント種・フリント種間における雑種強勢との関連で明らかにしようとした。

1. 集団改良による在来フリント種の耐倒伏性の向上

本試験では、カリビヤ型在来フリント種に由来する育種母材の耐倒伏性の向上を図るため、2つの育種母材集団を対象に、耐倒伏性を主な目標として集団改良を実施するとともに、改良年次の異なる集団の耐倒伏性を比較し、その効果を検討した。

材料および方法

(1) 供試集団

集団改良は2集団を対象に行った。ひとつは、カリビヤ型在来フリント種に由来する合成集団（以下、MF集団と記す）で、フリント種の構成割合は100%である。その原集団は、草地試験場育成の育種集団JF2C2, JF3C1の2集団⁵⁸⁾と8つの在来品種に由来するS₂およびS₃世代系統から合成された。もうひとつは、合成品種ヒュウガコーンから選抜を

開始した集団（以下、MC集団と記す）である。原品種のヒュウガコーンは、{諸塚-3×GCB1Ⅲ}×{上長川-1×ホワイトデントコーン}×{(安別当×千葉八街在来)×(神金-1×白石-1)}の品種間複々交配の後、放任受粉を行って育成された。構成親8品種のうち、諸塚-3, 上長川-1, 安別当, 神金-1, 白石-1の5品種がカリビヤ型在来フリント種であることから、在来フリント種の構成割合は約63%と推定される。

MFおよびMC集団の改良は基本的には集団選抜と循環選抜を組み合わせた方式で行い、各年次の集団は次の方法で養成した（第10図, 第11図）。その際、MF集団では遺伝構成の拡大を図るため、各年次ごとに1~10品種・集団, 延べ10品種・集団に由来する系統が集団外から導入された（第10図）。これらのうち、1989年および1990年にはそれぞれ4品種および1品種に由来する系統が新規に導入されたが、それ以外はいずれも原集団の構成系統と同じ品種・集団に由来する系統が再度導入されたものである。

旧集団の後代のうち耐倒伏性、ごま葉枯病抵抗性などで選抜されたS₀~S₃世代系統種子と集団外からの導入系統の種子を等量混合した後、75×20cm（667本/アール）の栽植様式で4月上旬に隔離圃場に播種して約700個体を栽培した。その後、開花期までに不良個体を除去するとともに、開花期の前後には極早生および極晩生の個体を淘汰し、残った個体間で放任受粉を行った。絹糸抽出期の約40日後に、耐倒伏性および緑度保持に優れたものを15個体を目安に選抜した。選抜個体の任意交配種子を穂別に採種し、翌年S₀世代系統として選抜と自殖を開始するとともに、増殖のため選抜雌穂の等量混合種子か

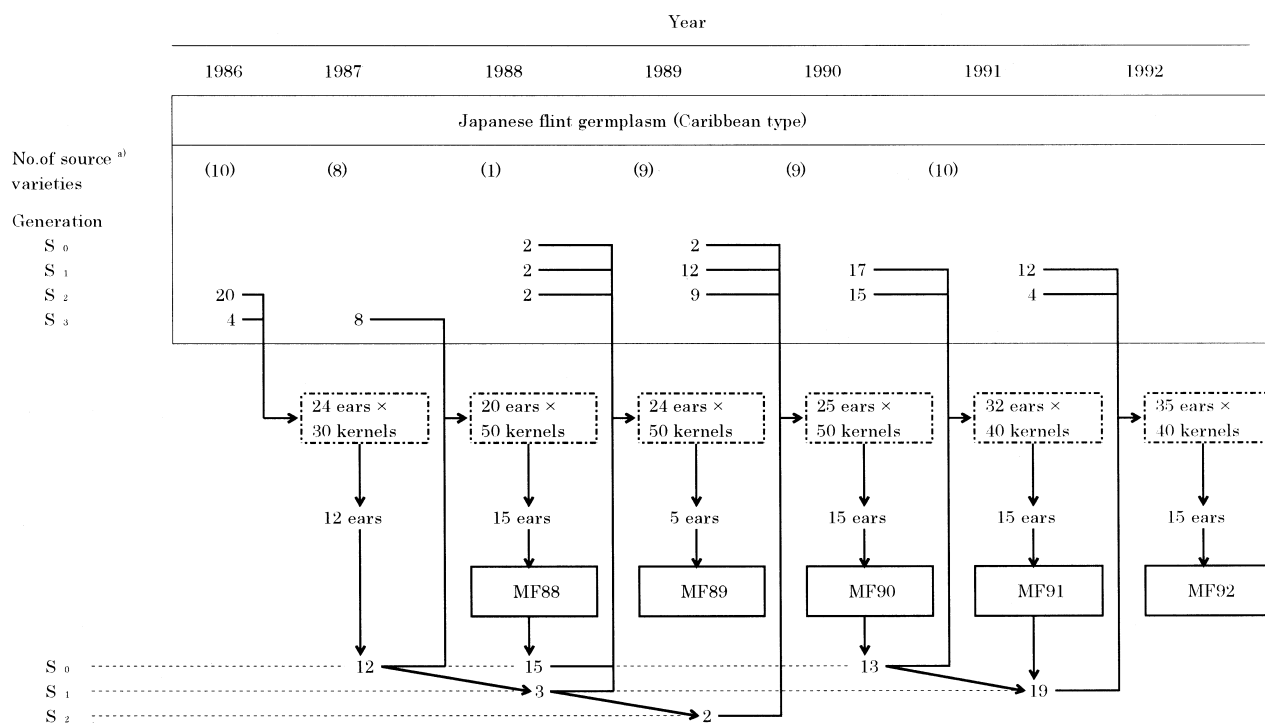


Fig. 10 Procedure for improvement of MF populations

□ : Open pollination

a) Number of the source varieties or populations from which the newly introduced lines were derived. All the source varieties and populations after 1987 are common to those in 1986, except that the lines originating from the other four and one source varieties were newly introduced in 1989 and 1990, respectively.

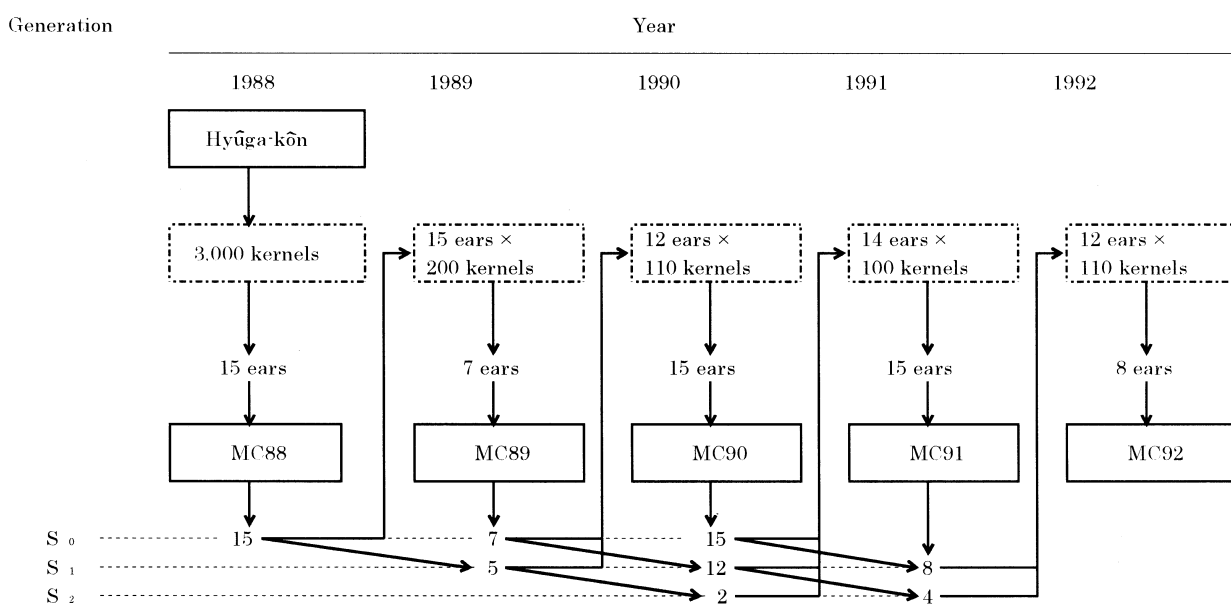


Fig. 11 Procedure for improvement of MC populations.

□ : Open pollination

ら52個体を栽培して袋掛けによる任意交配を行った。以上のように養成した選抜年次別の集団はそれぞれの集団名に隔離圃場で放任授粉を行った年次を付し、MF 88Comp., MC 88Comp. (MF, MCの1988年の放任授粉集団)のように表記した。

上記の集団改良は、1987年から1989年までは宮崎県総合農業試験場都城支場において、1990年以後は九州農業試験場畑地利用部において実施した。

(2) 耐倒伏性の評価

耐倒伏性の評価は、九州農業試験場畑地利用部の試験圃場(宮崎県都城市)において実施した。施肥はII-2節と同様に行った。

耐倒伏性の評価は、実際の倒伏程度だけでは的確な評価が困難であることから、人為検定法による

評価も行った。人為検定法については、III-2節において、石毛ら³³⁾の判別関数値による検定法は耐倒伏の変異が小さい材料に対して検定精度が低下する傾向が認められたのに対して、HPR値による検定法は耐倒伏性の変異幅が小さい材料の評価にも有効であることが示された。そこで、本試験では、供試材料の耐倒伏性の変異幅が明らかでないため、これら2つの検定法を併用して耐倒伏性の評価を行った。

試験1：倒伏個体率と判別関数値による評価

1992年に倒伏個体率と石毛らの判別関数値に基づいて耐倒伏性を評価した。MF集団ではMF 88~91Comp.の4集団、MC集団では原品種のヒュウガコーンとMC 88~91Comp.の5集団に対照としてデ

Table 22. Analysis of variance for characteristics relating to root lodging resistance in breeding populations of maize (Experiment 1)

Source of variation	d.f.	Days to silking	% lodged plants	Discriminant function value ^{a)}	Root-pulling resistance	Fresh weight ^{b)}	Height of Gravity center
Population	9	10.139**	15.238	14.516**	13883.9**	0.0689**	207.47**
Block	1	0.050	0.162	0.000	6915.5	0.0022	28.80
Error	9	0.494	6.532	1.821	1804.5	0.0055	12.58

** , * : Significant at $P < 0.01$.

a) Calculated using discriminant function for root lodging resistance by ISHIGE *et al.* (1983) .

Populations with smaller values are more resistant to root lodging.

b) Fresh weight of above - ground part.

Table 23. Changes in characteristics relating to root lodging resistance as a result of population improvement in maize (Experiment 1)

Population	Days to silking	% lodged plants	Discriminant function value ^{a)}	Root-pulling resistance	Fresh weight ^{b)}	Height of Gravity center
		(%)		(N)	(kg)	(cm)
MF88Comp.	86	0.0	1.49	513	1.07	104
MF89Comp.	87	0.0	2.49	496	1.11	107
MF90Comp.	90	0.0	-0.64	619	1.07	107
MF91Comp.	89	0.0	-2.64	651	1.04	103
Hyûga-kôn	92	4.2	2.93	655	1.56	129
MC88Comp.	92	7.5	3.48	629	1.45	130
MC89Comp.	92	5.0	1.67	631	1.29	121
MC90Comp.	92	0.9	1.37	644	1.31	121
MC91Comp.	88	0.0	-1.04	681	1.37	111
MD90Comp.	87	0.0	-4.98	812	1.08	106
Mean	89	1.8	0.41	633	1.23	114
LSD _{0.05} ^{c)}	2	—	3.05	96	0.17	8

a,b) See Table 22.

c) Least significant difference at $P < 0.05$ for population means in each year.

ント種改良集団MD90Comp.を加えた計10集団を供試した。これらのうち、MF 91Comp.とMC 91Comp.については、袋掛け任意交配で増殖する前の等量混合種子を供試した。供試系統は、75×20cm(667本/アール)、1区9.0m²、60個体の2反復乱塊法により4月30日に播種した。

各集団の絹糸抽出期の約20日後に倒伏個体率、引抜き抵抗、地上部生体重、重心高を調査した。調査は、倒伏については全個体、その他の形質については畦両端の各3個体を除外した中央部の各区40個体を対象に行った。まず1個体おきに20個体について引抜き抵抗を測定し、他の20個体については地上部生体重と重心高を測定した。判別関数値(Z)は、Ⅲ-2節に示した方法で算出した。

試験2：HPR値による評価

1994年に引倒し法によって耐倒伏性を評価した。試験1の材料にMF 92Comp., MC 92Comp.およびMD 92Comp.の3集団を加えた計13集団を、75×25cm(533本/アール)、1区9.0m²、48個体の2反復乱塊法により、4月27日に播種した。調査は、畦両端の各2個体を除いた畦中央部の個体を対象に、各区30個体について、各集団の絹糸抽出期の約20日後に引倒し力と稈長および着雌穂高を調査した。各試験区の平均値から、Ⅲ-2節に示した方法でHPR値を算出した。

結 果

試験1：倒伏個体率と判別関数値による評価

生育期の気象条件は少雨・多日照の傾向で、生育は順調であった。生育期間中に台風の接近はなく、倒伏の発生はMC集団でわずかに見られた程度であった。第22表に示すように、調査形質についての集団間差異は、倒伏個体率を除く全形質で有意であった。

各集団における調査形質の平均値は第23表に示す通りである。絹糸抽出期は、MF集団ではやや晩生化したのに対してMC集団ではわずかに早生化し、早晚性の集団間差が縮小する傾向が認められた。

倒伏個体率の集団間差異は有意ではなかったが、MC集団の倒伏個体率は改良年次が進むほど低下する傾向を示し、ヒュウガコーンおよびMC 88Comp.の倒伏個体率がそれぞれ4.2%および7.5%であったのに対してMC 91Comp.では倒伏の発生は見られなかった。

引抜き抵抗は、MF, MCいずれの集団でもMD 90Comp.より有意に低かった。しかし、MF集団の引抜き抵抗は年次とともに増大し、MF 91Comp.ではMF 88Comp.を138N上回った。MC集団では年次別の集団間に有意差は認められなかったが、MC 91Comp.の引抜き抵抗はそれ以前の年次の集団よりやや高かった。

生体重は、MF集団では年次別の集団間に有意差が認められなかったのに対し、MC集団では年次とともに低下した。しかし、MC集団の生体重は、年次が進んだ集団でも、MFおよびMD集団より高い水準を維持していた。

重心高は、生体重と同様にMF集団では年次別の集団間に有意差はなく、MD 90Comp.とほぼ同程度であった。MC集団の重心高は、MFおよびMD集団よりも有意に高かったが、年次とともに低下し、MC 91Comp.の重心高はヒュウガコーンおよびMC 88Comp.よりも18~19cm低かった。

耐倒伏性の判別関数値は第23表および第12図に示す通りである。若干の変動はあるものの、MFおよびMC集団のいずれでも改良年次が進むにつれて低下し、耐倒伏性が強まる傾向を示した。MF 91Comp.およびMC 91Comp.の判別関数値はともに負の値となり、原集団より有意に小さかった。MF集団の判別関数値は、MC集団より低く耐倒伏性がより強い傾向を示したが、MD 90Comp.との比較では、有意差はないが耐倒伏性がやや弱い傾向にあった。

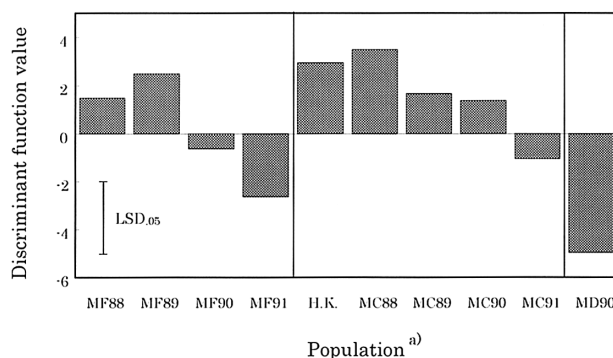


Fig. 12 Discriminant function value for root lodging resistance of breeding populations in maize (Experiment 1; 1992)

a) H. K. : Hy u ga - kōn

試験2：HPR値による評価

第24表に示すように、全ての調査形質について集

Table 24. Analysis of variance for characteristics relating to root lodging resistance in breeding populations of maize (Experiment 2)

Source of variation	d.f.	Days to silking	HPR value ^{a)}	Horizontal pulling resistance	Stalk length	Ear height
Population	12	15.955**	0.4658**	47.945**	1282.89**	969.71**
Block	1	0.615	0.0880	11.485	0.15	15.38
Error	12	1.032	0.0983	6.420	52.49	25.30

** : Significant at $P < 0.01$.

a) $HPR \text{ value} = \sqrt{\text{Stalk length (cm)} \times \text{Ear height (cm)}} / \text{Horizontal pulling resistance (N)}$

Table 25. Changes in characteristics relating to root lodging resistance as a result of population improvement in maize (Experiment 2)

Population	Days to silking	HPR value ^{a)}	Horizontal pulling resistance	Stalk length	Ear height
			(N)	(cm)	(cm)
MF88Comp.	72	5.49	32.4	256	124
MF89Comp.	72	5.09	34.9	254	124
MF90Comp.	73	4.23	41.3	244	124
MF91Comp.	73	4.67	36.1	245	116
MF92Comp.	73	4.33	39.4	245	119
Hyûga-kôn	79	5.17	44.9	308	174
MC88Comp.	78	5.07	44.5	305	166
MC89Comp.	78	5.29	40.9	294	157
MC90Comp.	79	5.03	41.3	283	153
MC91Comp.	74	4.25	41.4	252	123
MC92Comp.	76	3.90	48.9	267	136
MD90Comp.	73	4.54	38.2	255	118
MD92Comp.	71	4.68	32.6	229	102
LSD ₀₅ ^{b)}	2	0.68	5.5	16	11

a) $HPR \text{ value} = \sqrt{\text{Stalk length (cm)} \times \text{Ear height (cm)}} / \text{Horizontal pulling resistance (N)}$

b) Least significant difference at $P < 0.05$ for population means in each year.

団間に有意差が認められた。各集団における調査形質の平均値は第25表に示す通りである。

絹糸抽出期は、試験1と同様にMF集団とMC集団の早晩性の差が年次とともに縮小した。

引倒し力は、MF集団ではMF91Comp.でわずかな低下が見られた以外は、年次とともに増加する傾向を示し、MF90および92Comp.ではMD集団より大きな値を示した。MC集団ではヒュウガコーンからMC91Comp.にかけて3.5N低下したが、MC92Comp.ではMC91Comp.より7.5N増加して最高値を示した。

稈長および着雌穂高は、MF集団ではMF90Comp.で稈長が約10cm、MF91Comp.で着雌穂高が8cm低下し、年次の進んだ集団ではMD90Comp.とほぼ同程度であった。MC集団では、M

C91Comp.の稈長を除くといずれの年次の集団もMD集団より高かったが、ヒュウガコーンからMC91Comp.まで一貫して低下し、その間、稈長は56cm、着雌穂高は51cm低下した。しかし、MC92Comp.では稈長、着雌穂高ともにMC91Comp.より約15cm増加した。

HPR値は第24表および第13図に示す通りである。MF、MC、MDの3集団間での差異は明確ではなかった。しかし、MF、MCそれぞれの集団内での差は明瞭であり、いずれの集団でもHPR値は改良年次とともに低下し、耐倒伏性が向上していることが示された。MF集団のHPR値は、MF91Comp.でわずかに増加したが、MF92Comp.で再び低下し、MF90~92Comp.ではMD集団と同程度かやや低い値を示した。また、MC集団でも同様の低下傾向が

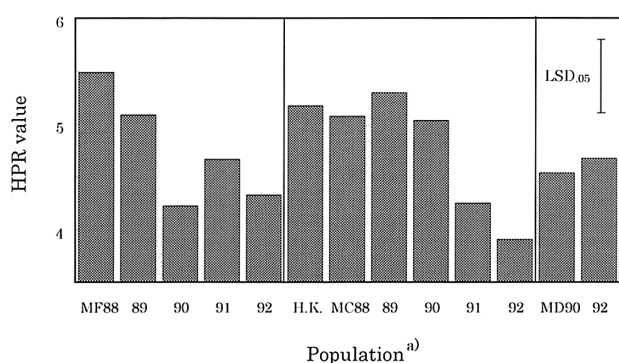


Fig. 13 HPR value of breeding populations of maize (Experiment 2 ; 1994)

a) H. K.: Hyûga-kôn

示され、とくにMC 89から92Comp.にかけては、HPR 値の直線的な低下が見られた。MC 91および92Comp. のHPR 値はMD 集団より低く、MC 92Comp. とMD 92Comp. との間には有意差が認められた。

考 察

本試験に供試した集団の改良方法は、基本的には集団選抜と循環選抜の組合せであり、MC 集団ではこの基本に沿って改良が進められた。一方、MF 集団では、毎年原集団以外に由来する系統を多数導入しながら改良が進められた。したがって、MF 集団の集団改良は狭義の循環選抜とはいえないが、カリビア型フリント種の育種素材を対象に循環的(Cyclic)に改良を行ったことから、広義の循環選抜とみなすことができる。CRAMER and KANNENBERG⁸⁾は、相互に組合せ能力が高い2系列の育種母材を対象に、それぞれの系列の育種素材を改良段階に応じていくつかの階層に分け、下位の階層からの遺伝子導入によって遺伝的変異の縮小を防ぎつつ、エリート集団の改良を図る育種システムを提案し、これをHOPEと名づけた。本報における育種集団では、HOPEのような明確な階層構造は想定していないが、MF 集団はカリビア型フリント種育種素材の最上位の階層に位置する集団に相当し、各年次のMF 集団の特性は、その時点での育種改良の到達水準を示している。

本試験では、このような集団改良による耐倒伏性の向上を計量的に評価するため、倒伏個体率、判別関数値およびHPR 値による評価を行った。倒伏個体率についてはMC 集団でのみ改良の効果が認められたが、統計的な有意差はなかった。自然倒伏は供

試材料の耐倒伏性と気象条件の相互作用によって決まるため、耐倒伏性を自然倒伏で評価する場合には数年間にわたる試験を要することが多く、上記の結果もこのような自然倒伏による評価の限界を示すものといえる。

これに対して、判別関数値およびHPR 値による評価では集団間の差異は明確であり、人為検定法を用いることにより耐倒伏性をより短期間に的確に評価できることが示された。

前述のように判別関数値を用いた場合には、耐倒伏性の変異が小さい材料に対しては検定精度が低下するという問題がある。しかし、本試験の供試集団の耐倒伏性の変異は比較的大きく、検定精度の低下は生じていないと考えられた。このことは、判別関数値とHPR 値による評価の全体的傾向がほぼ一致していることから支持される。

改良年次が進んだ集団の耐倒伏性については、MF およびMC 集団のいずれでも判別関数値ではMD 集団よりやや弱く、HPR 値ではMD 集団よりやや強いという異なる評価結果となった。いずれの検定法が本来の耐倒伏性をよりの確に反映しているのかについては本試験の範囲では明らかにはし得ないが、試験年次の違いも影響していると推察された。

このように細部には整合性が欠ける点も見られるが、いずれの検定法によっても、MF, MC の2 集団の耐倒伏性が改良年次が進むとともにMD 集団並の水準にまで改良されていることを確認することができた。このことは、在来フリント種に対する集団改良が耐倒伏性の向上にきわめて有効であることを実証している。今後、これらの育種集団を素材に用いることにより耐倒伏性に優れたフリント種自殖系統をより効率的に育成できると期待される。

耐倒伏性は、根系強度と地上部の自重モーメントの2つの要因のバランスによって決まる総合的な形質である⁸⁾。本試験では、これらの要因のうち根系強度の指標として、試験1では引抜き抵抗、試験2では引倒し力、自重モーメントの指標として、試験1では地上部生体重と重心高、試験2では稈長と着雌穂高を調査した。これらの指標形質に見られた集団改良に伴う変化の様相は、MF 集団とMC 集団でやや異なっていた。MF 集団では、引抜き抵抗と引倒し力は増大したが、重心高と生体重には大きな変化は見られず、稈長と着雌穂高の低下もわずかで

あった。このことから、MF集団の耐倒伏性の向上には主として根系強度の増大が寄与していると推察された。これに対しMC集団では、引抜き抵抗には大きな変化はなく、引倒し力もMC91Comp.まではむしろ低下傾向を示したが、重心高、稈長および着雌穂高の低下と生体重の減少が顕著であった。これらの傾向から、MC91Comp.までの耐倒伏性の向上には地上部の自重モーメントの低下が寄与していると推察された。しかし、MC92Comp.ではこのような様相に変化が見られ、引倒し力が顕著に増大するとともに、稈長、着雌穂高もやや増加し、MF集団と同様に根系強度の増大に起因する耐倒伏性の向上が認められた。

地上部全体を収穫対象とするサイレージ用トウモロコシでは、地上部生体重の低下は収量の低下に結びつく。また、重心高は着雌穂高との間に極めて高い相関を示す³³⁾が、着雌穂高を低くする方向への集団改良が子実収量の低下をもたらした事例も報告されている³⁶⁾。したがって、耐倒伏性の改良に際しては、地上部の生育量の低下を極力抑えつつ根系強度の強化を図ることが重要である。このような見地から、MF集団の耐倒伏性の改良は望ましい方向に進んでいると考えられ、MC集団においてもMC92Comp.で示されたような根系強度の強化を進めることにより、耐倒伏性の向上を図る必要があると考えられる。

2. 耐倒伏性についての組合せ能力と多収性との関係

前節では、デント種より劣っていたフリント種育種母材の耐倒伏性が集団改良によってデント種並の水準にまで強化されたことが実証された。

耐倒伏性が向上したフリント種およびデント種育種母材間で耐倒伏性についての雑種強勢が発現するか否かは、デント種×フリント種によるF₁育種を進める上で重要な問題である。本節では、耐倒伏性で選抜したデント種およびフリント種のエリート自殖系統とそれらの間のF₁組合せを供試し、ダイアレル分析による耐倒伏性の遺伝解析を行うとともに、自殖系統およびF₁組合せの耐倒伏性と収量性を粒質との関係で比較・検討した。これにより、デント種×フリント種F₁組合せにおける雑種強勢の発現様式を明らかにしようとした。

材料および方法

耐倒伏性が強～極強のデント種およびフリント種自殖系統各5、計10系統(第13表)と、それらの間の片ダイアレル交雑F₁45組合せを対象に、Ⅲ-2節で得られた1991～1993年の倒伏個体率および1991～1992年のHPR値のデータを用いて遺伝解析を行った。

また、上記の倒伏個体率の調査区では、1991～1992年に、各系統の黄熟中期に各区10個体について系統適応性検定試験実施要領⁶⁹⁾に準じて乾総収量を調査し、これを生育日数で除して日当たり乾総収量を算出した。

供試自殖系統のうちMi15は合成品種「ヒュウガコーン」に由来するが、フリント種の構成割合が高く粒質がフリントであることからフリント種として供試した。また、供試系統のうち1993年の試験に供試できなかったため、第3章第2節では解析から除外したF₁組合せ“Na28×Mi21”については、本試験では1993年のデータを欠測値として扱い、解析に含めた。

倒伏個体率については逆正弦変換値を用い、ダイアレル分析による相加・優性遺伝効果の推定は、MORLEY-JONES⁶⁰⁾の方法で行った。また、群別平均値間の差の検定は、SASのGLMプロシージャ(SAS

Table 26. Analysis of variance for percentage of lodged plants and HPR value in a half-diallel set among 10 inbred lines

Source	% lodged plants ^{a)}		HPR value ^{b)}	
	d.f.	M.S.	d.f.	M.S.
Year (Y)	2	64703.0**	1	175.100**
Block / Y	3	116.1	2	6.856**
Entry	54	835.6**	54	5.294**
a	9	3960.3**	9	11.993*
b ₁	1	634.4	1	24.440
b ₂	9	201.2	9	3.345
b ₃	35	201.0**	35	3.525**
Y × Entry	107	194.8**	54	2.860**
Y × a	18	388.3**	9	3.301**
Y × b ₁	2	877.1**	1	52.509**
Y × b ₂	18	308.5**	9	3.215**
Y × b ₃	69	94.8	35	1.237
Pooled error	161	75.6	108	1.068

*: Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

a) Arcsine transformed data were used. There were missing data of one hybrid in 1993 were included.

b) $HPR \text{ value} = \sqrt{\text{Stalk length (cm)} \times \text{Ear height (cm)}} / \text{Horizontal pulling resistance (N)}$

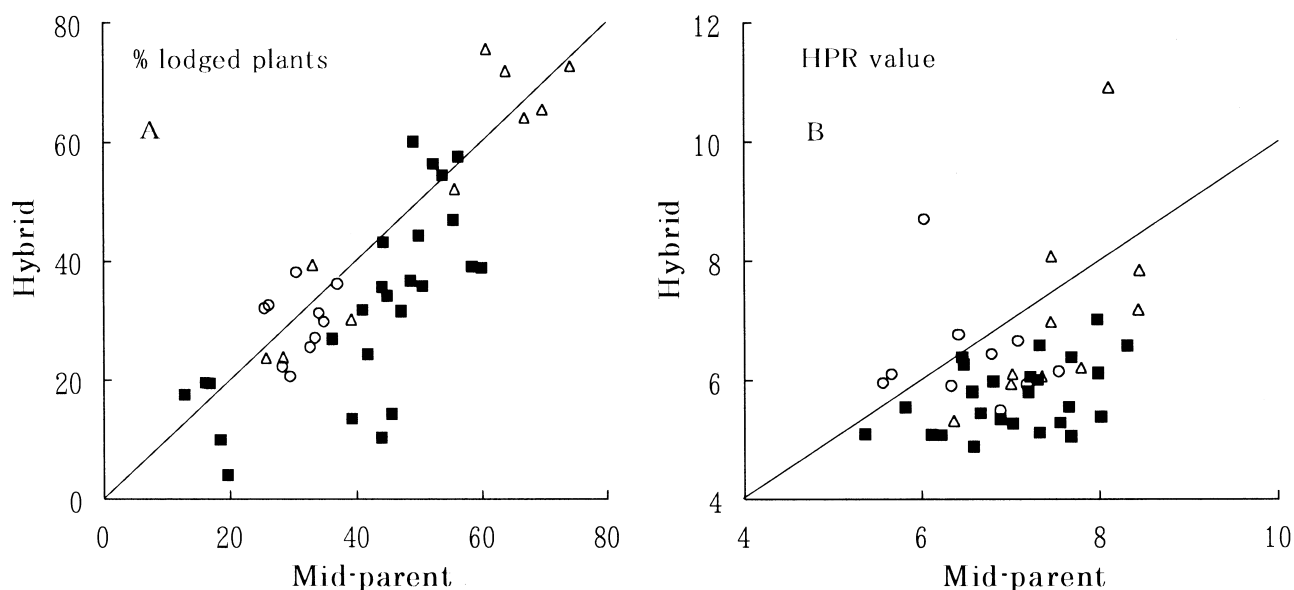


Fig. 14 Relationships of the F_1 hybrids with their mid-parents for the percentages of lodged plants and HPR values in a half-diallel set among 10 inbred lines

■: Dent × Flint, △: Dent × Dent, ○: Flint × Flint.

Diagonal lines represent 1 : 1 relationship ($y = x$).

A) Mean from 1991 to 1993. B) Mean from 1991 to 1992.

Institute Inc., U.S.A.) を用いて TUKEY 検定により行った。

結 果

第26表に分散分析の結果を示した。倒伏個体率と HPR 値のいずれでも、系統間差異および系統×年次の交互作用がともに有意であった。また、試験期間中の生育条件が年次間で大きく異なったことから、年次間差異も有意であった。ダイアレル分析の結果は、倒伏個体率と HPR 値のいずれでもほぼ同様であった。すなわち、相加効果を示す“a”項と個別の F_1 組合せに起因する優性効果を示す“ b_3 ”項は有意であったが、平均優性効果を示す“ b_1 ”項と親系統に起因する優性効果を示す“ b_2 ”項は有意ではなかった。また、年次との交互作用は、“ b_3 ”項については有意でなかったが、“a”項、“ b_1 ”項および“ b_2 ”項についてはいずれも有意であった。

倒伏個体率および HPR 値についての、 F_1 と中間親との関係を第14図に示した。倒伏個体率では、 F_1 組合せは中間親とほぼ同程度かやや低い値を示した。また、HPR 値では、 F_1 組合せは、中間親に対して、倒伏個体率の場合よりも相対的に低い値を示した。 F_1 組合せを、デント種×デント種、フリ

ント種×フリント種およびデント種×フリント種の3グループに群別して比較すると、デント種×フリント種は、倒伏個体率と HPR 値のいずれもデント種×デント種およびフリント種×フリント種よりも散布図の下方に分布する傾向にあり、中間親に対して相対的に低い値を示した。また、倒伏個体率および HPR 値が最も低い F_1 組合せはいずれもデント種×フリント種であった。

第27表には、デント種およびフリント種自殖系統間、上記の3グループの F_1 組合せ間における倒伏個体率、HPR 値および日当り乾総収量の平均値の比較を示した。倒伏個体率の平均値はデント種自殖系統では51.7%、フリント種自殖系統では31.1%であり、デント種×デント種 F_1 組合せの51.9%およびフリント種×フリント種 F_1 組合せの29.5%は、それぞれデント種およびフリント種自殖系統の平均値と同程度であった。しかし、デント種×フリント種 F_1 組合せでの倒伏個体率の平均値は30.9%で、デント種およびフリント種自殖系統を込みにした平均値の41.4%、デント種×デント種およびフリント種×フリント種 F_1 組合せを込みにした平均値の40.7%のいずれよりも低かった。

HPR 値についても、グループ間に倒伏個体率と

Table 27. Means of percentage of lodged plants, HPR value, rate of dry matter production (RDMP) and days to silking in different groups of inbred lines and hybrids in a half-diallel set among 10 inbred lines ^{a)}

Group	No. of entries	% lodged plants ^{b)}	HPR value ^{c,d)}	RDMP ^{c,e)} (g/m ² /day)	Days to silking ^{c)}
Inbred					
Dent	5	51.7A	7.62A	7.9A	88A
Flint	5	31.1B	6.95A	8.3A	89A
Hybrid					
Dent × Flint	25	30.9a	5.73a	13.3a	82a
Dent × Dent	10	51.9b	7.07b	12.0b	83ab
Flint × Flint	10	29.5a	6.41ab	12.4b	84b

a) Values followed by the same letter do not differ at $P < 0.05$ by TUKEY' s Studentized Range Test. Comparison was made within inbred lines and hybrids, respectively.

b) Mean of three years from 1991 to 1993.

c) Mean of two years from 1991 to 1992.

d) See footnote b) of Table 26.

e) RDMP = Whole-plant, dry-matter weight / Days from planting to harvesting.

同様の対応関係が認められた。HPR 値の平均値は、デント種×デント種 F_1 組合せでは7.07, フリント種×フリント種 F_1 組合せでは6.41で、それぞれデント種およびフリント種自殖系統の7.62および6.95より0.5程度低かったものの、親子間にはほぼ同様の対応関係が見られた。これに対して、デント種×フリント種 F_1 組合せでの HPR 値の平均値は5.73で、デント種×デント種およびフリント種×フリント種 F_1 組合せを込みにした平均値の6.74より1.0程度低かった。

一方、日当り乾総収量は、デント種×フリント種 F_1 組合せでデント種×デント種およびフリント種×フリント種 F_1 組合せより有意に高かった。絹糸抽出期まで日数は、デント種×フリント種 F_1 組合せでデント種×デント種およびフリント種×フリント種 F_1 組合せよりやや短かった。

考 察

本節では、耐倒伏性を倒伏個体率と HPR 値によって評価した。既に述べたように、倒伏個体率による評価は環境条件や生育段階の影響を受けるため、単年度のデータでの的確な評価を行うことには限界がある。そのため、本節では、倒伏個体率を3か年にわたって調査した。一方、HPR 値は、一定の生育段階での根系強度と地上部生育量とのバランス関係に基づいて、品種・系統の耐倒伏性をよりの確に評価することができる。倒伏個体率では、HPR 値の場合に比べて、フリント種自殖系統およびフリント種×

フリント種 F_1 組合せが相対的に低い値を示したものの、ダイアレル分析の結果は倒伏個体率と HPR 値ではほぼ同様であった。したがって、倒伏個体率および HPR 値による評価のいずれでも、耐倒伏性を的確に把握することができたものと推察される。

耐倒伏性の相加効果と優性効果はともに有意であったが、優性効果のうち“ b_1 ”項と“ b_2 ”項は有意ではなかった。“ b_1 ”項と“ b_2 ”項は年次との交互作用が大きく、これには年次間での環境条件の変動が大きかったことが影響していると考えられた。濃沼ら³⁹⁾は、耐倒伏性について“ b_1 ”および“ b_2 ”項に相当する遺伝効果が有意であることを報告したが、単年度限りの試験であったため年次との交互作用については考慮されていなかった。

一方、倒伏個体率と HPR 値のいずれでも“ b_3 ”項は有意であったが、“ b_3 ”項×年次の交互作用は有意ではなかった。PETERS *et al.*⁷³⁾は、根の引抜き抵抗に関して、一般組合せ能力 (GCA) と年次との交互作用は有意であったが、本試験での“ b_3 ”項に相当する⁷⁸⁾ 特定組合せ能力と年次との交互作用は有意でなかったことを報告している。これらの結果は、耐倒伏性についての特定組合せ能力が、一般組合せ能力よりも環境条件に対して安定していることを示唆している。

デント種×フリント種 F_1 組合せの倒伏個体率と HPR 値は、デント種×デント種およびフリント種×フリント種 F_1 組合せのそれより低かった。この

ことから、デント種とフリント種との間の優性効果は耐倒伏性の向上に寄与していると推察された。これに対して、石毛ら³³⁾は、耐倒伏性についての優性効果は認められなかったとしている。石毛らの研究では耐倒伏性が弱から強までの広い遺伝的変異をもった材料が用いられたが、本試験では耐倒伏性が強以上の変異の限られた材料を用いた。このような供試系統の違いも試験結果に影響したものと推察される。

日当たり乾総収量に示されたように、デント種×フリント種F₁組合せは、デント種×デント種およびフリント種×フリント種F₁組合せを上回る多収性を発揮した。耐倒伏性が根系強度と地上部生育量とのバランス関係であることを考えると、収量の増加が耐倒伏性の低下に結びつくことが懸念される。耐倒伏性と収量との間のこのような負の相関については、いくつかの実例が示されている^{2,90)}。しかし、F₁組合せにおいて乾物収量と耐倒伏性との間に関係は認められなかったとする報告もある¹⁸⁾。これに関連して、THOMPSON⁹⁰⁾は、2つの集団に対して耐倒伏性についての循環選抜を実施した結果、子実収量の低下を認めたが、遠縁なテスターとのF₁組合せではこのような子実収量の低下はほぼ完全に回復したことを報告している。本試験において、デント種・フリント種間の優性効果が乾物収量だけでなく根系強度と地上部生育量とのバランス関係を示すHPR値にも認められたことから、デント種・フリント種間の優性効果は地上部生育量よりも根系強度に顕著に発現すると推論された。

以上の結果から、耐倒伏性の強い自殖系統を親系統として用いた場合、デント種・フリント種間の優性効果は収量のみならず耐倒伏性にも発現することが明らかになった。したがって、耐倒伏性が十分に改良されたデント種とフリント種の自殖系統を組み合わせることによって、耐倒伏性・多収F₁品種を効率的に育成することができると考えられた。

3. 耐倒伏性についてのデント種・フリント種間での組合せ能力

前節では、耐倒伏性の強いデント種およびフリント種自殖系統の間には、収量と耐倒伏性のいずれにも雑種強勢が発現することを明らかにした。しかし、デント種×フリント種の組合せ方式により耐倒伏

性・多収品種を効率的に育成するためには、耐倒伏性についての組合せ能力の発現様式を収量との関係でさらに明確にする必要がある。そこで、本試験では、対象をデント種×フリント種の単交雑F₁組合せに限定し、耐倒伏性についての遺伝解析を行うとともに、耐倒伏性と収量との関係を検討した。

材料および方法

過去数年間の試験で耐倒伏性が強～極強と判定されたデント種7、フリント種7の計14自殖系統を用い、1992年にデント種自殖系統を種子親、フリント種自殖系統を花粉親として総当り交雑を行った。得られた49F₁組合せに、比較として耐倒伏性の強い5F₁品種を加えた計54品種・系統を供試した。交配に用いた自殖系統は第28表に示す通りで、それらのうち「ヒュウガコーン」由来のMi15は、前節と同様にフリント種系統として供試した。

試験は1区20個体、2反復乱魂法で、1993年4月17日播種で実施した。施肥等の栽培方法はⅡ-2節と同様である。

耐倒伏性の評価は、前節と同様に倒伏個体率およびHPR値に基づいて行った。倒伏個体率は各系統の黄熟中期に調査した。倒伏発生の主因は、糊熟期にあたる7月29～30日の台風6号による風雨で、そ

Table 28. Derivation of 14 parental inbred lines^{a)}

Inbred line	Derivation
Dent	
Mi30	P3358 ² × (A664 × H84 ²)
Mi31	P3358
Mi19	[(B37Ht × H84) × Mo17Ht] × P3358
Mi37	P3358 ² × (A664 × H84 ²)
H95rhm	Oh43 × CI90A
Na 7	P3424
Na43	(H93 × Pa91) × P3358 ²
Flint	
Mi15	Hyuga - kôn
Mi27	JF3C1
Mi32	(JF1C1) _{S₃} × Tateishi- 1
Mi36	(JF1C1) _{S₃} × Tateishi- 1
Mi35	JF3C1
Na28	JF1C1
Na50	(JF1C1) _{S₃} × Tateishi- 1

a) JF1C1 and JF 1 C3 are breeding populations developed from Japanese native varieties belonging to Caribbean flint type.

Hyuga-kon is a synthetic variety developed from 5 flint and 3 dent open-pollinating varieties.

Table 29. Analysis of variance for characteristics relating to root lodging resistance in 49 hybrids between 7 dent (female) and 7 flint (male) inbred lines^{a)}

Source	d.f.	Mean squares				
		% lodged plants	HPR value	Horizontal pulling resistance	Stalk length	Ear height
Block	1	26.33	0.039	0.65	51.44	90.16
Hybrids	48	269.41**	1.458**	53.23**	248.25**	242.95**
Female (dent)	6	1075.77**	5.918**	197.71**	935.40**	765.82**
Male (flint)	6	714.77**	2.696**	106.27**	640.14**	984.18**
Female × Male	36	60.79	0.508	20.31*	68.41**	32.27
Error	48	50.56	0.305	10.62	18.15	20.29
CV (%)		51.5	11.3	16.1	2.0	4.2

** , * : Significant at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively.

a) Design II of COMSTOCK and ROBINSON (1948) was used.

の間の最大瞬間風速は23.7m / sec., 降水量は154mmであった。HPR値は、各系統の絹糸抽出期の約10日後に稈長と着雌穂高、約20日後に引倒し力を調査し、Ⅲ-2節に示す方法で算出した。

また、前節と同様に、各系統の黄熟中期に各区10個体について乾総収量を調査し、これを生育日数で除して日当たり乾総収量を算出した。

組合せ能力についての分散分析は、COMSTOCK and ROBINSON⁷⁾のDesign IIにより行った。また、倒伏個体率については逆正弦変換値を用いて分析した。

結 果

分散分析の結果は、第29表に示す通りで、倒伏個体率とHPR値のいずれでも同様であった。すなわち、一般組合せ能力に相当する種子親および花粉親の効果はともに1%水準で有意であったが、特定組合せ能力に相当する種子親×花粉親の交互作用は有意ではなかった。また、平均平方の値は、種子親の効果が花粉親の効果より大きかった。

HPR値の構成形質である引倒し力、稈長および着雌穂高の3形質のうち、着雌穂高ではこれらとほぼ同様の結果であったが、引倒し力および稈長では種子親および花粉親の効果に加えて種子親×花粉親の交互作用も有意であった。しかし、これらの形質でも、種子親×花粉親の交互作用は、種子親および花粉親の効果の1/5から1/10以下であった。

供試自殖系統の一定親F₁平均値は第30表に示す通りである。倒伏個体率およびHPR値のいずれかについて、一定親F₁平均値がすべての比較品種より低い自殖系統が、デント種には4系統、フリン

ト種には3系統認められた。

HPR値の構成形質のうち、稈長および着雌穂高についての一定親F₁平均値は、デント種、フリント種ともに比較品種とほぼ同程度であった。一方、引倒し力の一定親F₁平均値は、全般に比較品種よりも高い傾向を示し、デント種の4系統とフリント種の5系統では、すべての比較品種より高い値を示した。

個々のF₁組合せにおける倒伏個体率あるいはHPR値と日当たり乾総収量との関係を第15図に示した。倒伏個体率と日当たり乾総収量との間には明瞭な関係は認められず、比較品種よりも倒伏個体率が低く、かつ日当たり乾総収量が高い組合せも見られた。HPR値と日当たり乾総収量との関係についても、同様の結果が示された。

考 察

本試験での遺伝解析の結果は、倒伏個体率とHPR値ではほぼ一致し、いずれの評価法でも供試材料の耐倒伏性を的確に評価できたものと推察された。

分散分析の結果からは、デント種×フリント種のF₁組合せの耐倒伏性には、一般組合せ能力が重要であることが示された。前節では、耐倒伏性についての特定組合せ能力が有意であることを述べたが、それにはデント種×フリント種での雑種強勢が、デント種×デント種およびフリント種×フリント種のそれよりも大きいことが影響していた。本試験と前報の結果を併せて考えると、デント種×フリント種の組合せに限定した場合には、特定組合せ能力の重要性は低いと推察された。

また、特定組合せ能力に相当する種子親×花粉親

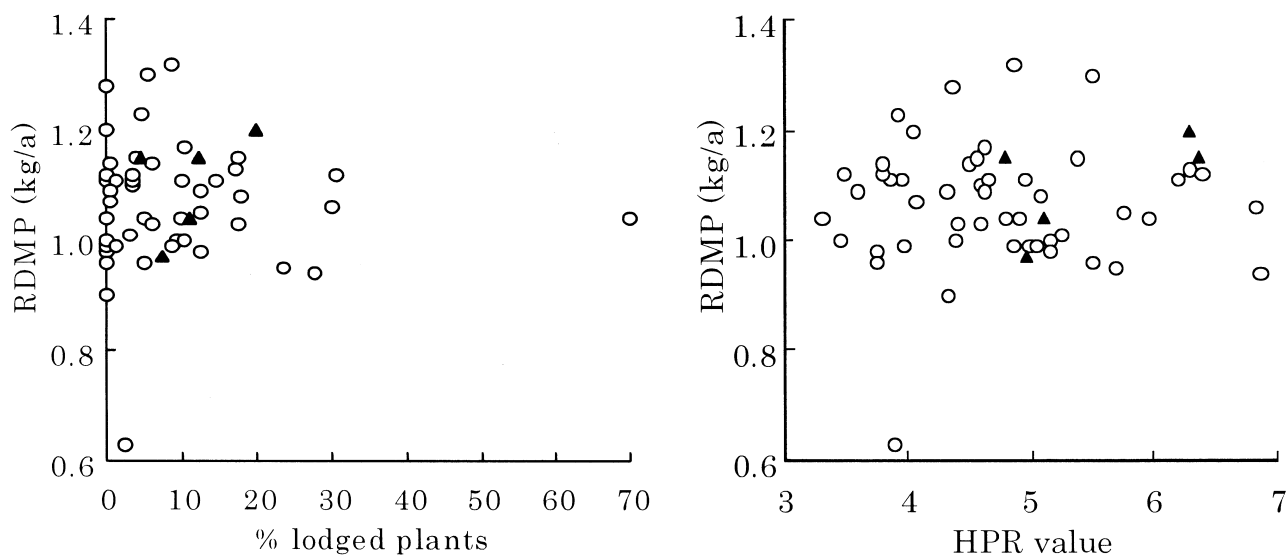


Fig. 15 Relationship of percentage of lodged plants and HPR-value with rate of dry matter production (RDMP) in 49 F₁ hybrids between 7 dent and 7 flint inbred lines^{a)}

○ : Dent × flint hybrids, ▲ : Check hybrids.

$$a) \text{RDMP} = \frac{\text{Whole-plant. dry matter yield}}{\text{Days from planting to harvesting}}$$

Table 30. Characteristics relating to root lodging resistance of 7 dent and 7 flint inbred lines combined in F₁ hybrids^{a)}

Inbred	% lodged plants	HPR value	Horizontal pulling resistance (N)	Stalk length (cm)	Ear height (cm)
Dent					
Na 7	0.2	3.99	37.6	206	107
Mi30	1.6	4.13	35.3	208	98
Na43	1.5	4.38	33.4	203	100
Mi31	5.7	4.40	35.3	217	109
H95rhm	11.3	5.36	30.4	214	118
Mi19	11.5	5.45	30.0	226	115
Mi37	20.3	5.56	26.8	205	103
Flint					
Na28	1.1	4.28	34.3	201	100
Mi36	1.8	4.31	34.0	201	104
Mi35	3.8	4.32	35.0	210	102
Mi15	4.7	4.83	35.0	223	121
Mi27	6.8	4.94	32.9	211	117
Na50	7.8	5.22	29.3	214	103
Mi32	21.6	5.37	28.3	211	103
Check hybrids					
P3358	4.7	4.82	31.8	215	108
Takanemidori	7.5	4.99	27.7	208	92
P3352	11.2	5.13	29.2	212	106
G4743	20.0	6.31	25.1	222	113
P3472	12.4	6.39	25.7	223	121

a) Mean of 7 hybrid combinations for each inbred line.

の交互作用は、引倒し力および稈長では有意であったにも関わらず、倒伏個体率および HPR 値では有意にはならなかった。引倒し力および稈長はそれぞれ根の強度および地上部生育量の指標であり、前者の増大は耐倒伏性を向上させ、後者の増大は耐倒伏性を低下させる効果を持つこと⁸⁶⁾から、総合形質である耐倒伏性では、地上部と地下部に発現した特定組合せ能力が互いに打ち消し合ったものと推察された。

一方、倒伏個体率および HPR 値と日当り乾総収量との間には明瞭な関係は認められず、耐倒伏性が強く多収な F₁ 組合せも見られた。このことは、デント種×フリント種での雑種強勢が耐倒伏性と収量のいずれにも発現することを示した前節の結果と符合している。供試 F₁ 組合せの中には、耐倒伏性と収量がともに比較品種より優れる系統も認められ、デント種×フリント種の組合せ方式には耐倒伏性と収量の向上を同時に図る上での有利性があることが改めて確認された。

これと関連して、供試自殖系統の一定親 F₁ 平均値は、稈長と着雌穂高では比較品種と同程度であったのに対して、引倒し力では比較品種より高かった。このことは、デント種×フリント種の F₁ 組合せでは、雑種強勢が地上部生育量よりも根の強度で顕著に発現することを示唆している。

以上の結果から、多収性育種の基本となるデント種×フリント種の F₁ 組合せの耐倒伏性の向上には一般組合せ能力の評価が重要であることが明らかになった。また、耐倒伏性は地下部での雑種強勢に大きく依存しているため、収量と耐倒伏性の向上を同時に実現することは可能であると考えられた。

V 総合考察

サイレージ用トウモロコシは単位面積当たりの生産力が高く、家畜の嗜好性にも優れる高エネルギー飼料として評価が高く、自給飼料生産の基幹作物となっている。購入飼料への依存度が高いわが国の畜産経営を安定させ、さらなる発展を図る上で、トウモロコシの果たす役割は今後ますます高まると考えられる。本研究では、わが国の国公立機関において多収性を目指した育種の基本となっているデント種×フリント種の組合せにより、現在広く普及している導入品種を凌駕する高品質・耐倒伏性品種

を育成するための基礎的知見を得ようとした。そのため、まず、稈汁ブリックス値の系統間差異と遺伝様式を明らかにし、茎葉消化性の改良を効率的に進めるための選抜指標として稈汁ブリックス値が有効であることを明らかにした。次に、耐倒伏性の簡易検定法を開発して耐倒伏性系統の選抜を効率化するとともに、在来フリント種の耐倒伏性が集団改良によってデント種並の水準にまで向上していること、耐倒伏性の強い自殖系統ではデント種・フリント種間の雑種強勢が従来から知られていた生産力に加えて耐倒伏性にも発現することを明らかにした。以下、本研究の結果をふまえ、高品質・耐倒伏性育種の今後の方向について考察したい。

1. 品質育種の展望と課題

わが国のサイレージ用トウモロコシ育種における品種・系統の栄養価の評価は、乾物中の雌穂重割合に基づいて行われてきたが、茎葉消化性についての品種間差異の重要性が認識され²⁹⁾、その改良に向けて育種的取り組みが始められている。本研究では、茎葉消化性を間接的にではあるが、きわめて簡易に評価するための指標として稈汁ブリックス値に着目し、それを利用する上での基礎となる系統間差異および遺伝様式について検討した。稈汁ブリックス値およびそれを乾物率で補正した推定糖含量には顕著な系統間差異が見られ、高消化性系統の選抜に利用できることが示された。

稈汁ブリックス値は、茎葉消化性と密接に関係している稈の糖含量に着目した指標である。サイレージ用トウモロコシでは、茎葉乾物中の7.6~16.7%を占める糖類⁷⁴⁾は収量を構成する1要素としての側面をもっており、稈汁ブリックス値の高い系統は茎葉収量の点でも有利な特性を備えていると考えられる。しかし、雌穂のデンプン蓄積と稈の糖類蓄積との間には同化産物の分配における競合関係が示されており^{22,76,93)}、本研究でも稈汁ブリックス値と乾雌穂重割合の間には負の相関関係が認められた。したがって、ホールクロップの消化性および栄養収量の向上を効率よく進めるためには、稈の糖含量と乾雌穂重割合の向上を同時に進めるための合理的な選抜法を確立する必要がある。

稈汁ブリックス値は主として相加的に遺伝することから、稈汁ブリックス値についてのデント種・フ

リント種間での雑種強勢の発現は期待できない。しかし、生産力に顕著な雑種強勢が発現するデント種×フリント種F₁組合せでは、デント種×デント種F₁組合せに対して相対的に同化産物量が大きいことが推察され、稈の糖含量と雌穂収量をより高い水準で両立することが可能であると考えられる。

一方、茎葉消化性の改良を図るためには、糖含量だけでなく繊維の消化性についても考慮する必要がある。わが国で粗飼料の消化性分析に一般的に用いられている酵素法¹⁾では、まず、試料中の有機物は細胞内容物(OCC)と細胞壁物質(OCW)とに分けられ、さらにOCWは消化性の良否により高消化性繊維(Oa)と低消化性繊維(Ob)とに分けられる。これらのうちOCCとOaを合計した含量が高いほど消化性は高まる。OCCはその大部分が糖類から成り、稈汁ブリックス値で推定される成分である。これに対して、Oa含量やOa/OCWの値は繊維成分の消化性を示し、稈汁ブリックス値による評価法ではこの部分は未知のままである。しかし、わが国の暖地・温暖地向きの育種材料に関して、茎葉部の高消化性成分含量の遺伝的変異の大部分はOCCの変異に起因しておりOa含量の遺伝的変異は小さいことが報告されている^{34,62)}。したがって、茎葉消化性の改良には、当面、糖含量の向上を図ることが効果的であり、稈汁ブリックス値を指標とした選抜は有効であると考えられる。稈汁ブリックス値を指標に稈の糖含量の向上を進めつつ、より長期的な視点から、繊維成分の消化性についての変異の拡大と育種的改良を図ることにより、茎葉消化性の一層の向上が可能になると考えられる。

2. 耐倒伏性育種の展望と課題

導入品種並の耐倒伏性を備えた国産優良F₁品種の育成を効率的に進めるためには、倒伏の発生を待たずに耐倒伏性的な評価が可能な検定法を確立する必要があった。そのため、本研究では、HPR値による耐倒伏性の非破壊・計量的・簡易検定法を開発し、これにより耐倒伏性を地上部の生育量と地下部の根系強度とのバランス関係として計量的に評価することが可能となった。HPR値による耐倒伏性評価の結果、在来フリント種育種素材の耐倒伏性は、集団改良によってデント種並の水準にまで向上したことが明らかになった。これにより、デント種×フ

リント種による実用品種を育成する上での障害となっていた在来フリント種の耐倒伏性の弱さが解消され、耐倒伏性・多収品種の育成に向けて展望が開かれた。本研究では、デント種に比べて劣っていた在来フリント種の耐倒伏性の向上に重点を置いたが、フリント種改良集団の耐倒伏性がデント種並の水準に達したことから、今後は、デント種およびフリント種双方の耐倒伏性の向上を並行して進めていく必要がある。集団改良による耐倒伏性の向上を、組合せ能力や病害抵抗性などの重要形質との関係も含めて把握することにより、育種素材における耐倒伏性の向上がどこまで可能なのかを明らかにしていくことも重要な課題であろう。

耐倒伏性の強いデント種およびフリント種自殖系統間のF₁組合せでは、収量のみならず耐倒伏性にも雑種強勢が発現することが明らかになった。このことは、デント種・フリント種間の雑種強勢が、地上部の生育量よりも地下部の根系強度により強く発現することを示唆している。このような雑種強勢の発現パターンは、デント種とフリント種の組合せによるF₁育種が、耐倒伏性と多収性の両立を図る上できわめて有利な方式であることを示している。

九州農業試験場では、暖地向きの耐倒伏性F₁品種として、1994年には「さとゆたか」、1996年には「はたゆたか」を育成した^{24,26)}。これらの品種では両親にデント種自殖系統が用いられた^{25,27)}が、その後、耐倒伏性フリント種自殖系統の育成が進み、1997年にはデント種×フリント種によるF₁品種「ゆめそだち」を育成した。「ゆめそだち」は、現在普及している極強レベルの導入品種並の耐倒伏性を示すとともに、それらを10%程度上回る顕著な多収性を示す²⁸⁾。本品種のこうした優れた特性は、デント種・フリント種間での雑種強勢に負うところが大きいと推察される。これまで多収性の面から注目されてきたデント種×フリント種の組合せ方式は、今後、耐倒伏性育種においても中心の持つ有力な手法となる。

トウモロコシやイネの根系強度には、根の量^{79,63)}、根数や伸長方向^{18,66)}、根の太さ⁸³⁾ およびその強度^{5,55)}などの形質が関与している。今後、根系強度についてのデント種・フリント種間での雑種強勢の発現様式をこれら個々の形質との関係で明らかにすることにより、育種母材の選抜やF₁親系統の選定に際し

てのより明確な指針が得られると考えられる。

一方、耐倒伏性の向上に伴い、今後は、折損抵抗性の重要性が高まることが予想される。すなわち、耐倒伏性の強い品種・系統では、強風時の稈への負荷が大きく、折損の発生が助長されることが懸念される。倒伏と折損の発生がともに少ない品種を育成するためには、根系と稈との強度のバランスをとりながら両形質の改良を進めていく必要がある。そのためには、折損抵抗性についての計量的な検定法の開発が不可欠である。また、折損抵抗性との関連では、稈強度と消化性成分およびリグニン含量などの飼料品質との関係が検討されている^{3,45,91,92)}が、必ずしも明確な結論は得られていない。この点については今後さらに検討する必要がある。

最近急速に発展している遺伝子操作等に関わる分子生物学分野での研究成果は、品種育成の場面に大きな変革をもたらそうとしている。そこで、最後に、今後の高品質・耐倒伏性育種における分生生物学的手法の利用について触れてみたい。まず、品質育種との関連では、糖代謝やリグニン合成に関する酵素遺伝子の操作が有効であると考えられる。牧草では、消化性向上を目的に遺伝子組換えによりリグニン合成に関与する酵素遺伝子のアンチセンス DNA を導入しリグニン含量を低下させる試みがなされている^{38,67,82)}。この手法はトウモロコシの茎葉消化性の向上にも有効と考えられるが、その際に留意すべき点もある。すなわち、トウモロコシではリグニン合成を阻害し消化性を高める効果を持つ褐色中肋遺伝子、とくに *bm3* 遺伝子^{42,61)} の利用が試みられてきたが、この遺伝子を導入すると折損抵抗性や収量性が低下すること^{53,105)} から実用品種の育成は現在でも困難な状況にある。遺伝子組換えによるリグニン合成系の阻害によって *bm3* 遺伝子と同様の問題を生じることがないか検討する必要があるだろう。

茎葉消化性に関わる茎葉の糖含量および繊維成分の消化性や、耐倒伏性および折損抵抗性に関する根系および稈の強度などはいずれも量的な遺伝形質であり、環境変動を受けやすく個体レベルでの的確な評価が難しい。これらの量的遺伝形質の選抜効率を高めるためには、量的形質を支配する遺伝子座の DNA マーカー (QTL マーカー)^{43,102)} が有効と考えられる。茎葉消化性や耐倒伏性についての QTL マーカーが利用できれば、幼苗段階で個体レベルの

評価が可能となり、選抜効率の飛躍的な向上が期待できる。QTL 解析の対象には環境変動が小さく高精度の評価が可能な形質が求められる⁷⁵⁾。そのような形質として茎葉消化性では糖含量のほか酵素分析やデタージェント分析による繊維画分の含量があげられる。一方、耐倒伏性では、それに関係する根系や根の諸形質の遺伝および環境変動についての知見は必ずしも十分ではない。耐倒伏性の QTL 解析を着実に進めるためには、本研究で取り上げた HPR 値や引倒し力のほか、根系あるいは個々の根の形態や組織構造などについて一層の研究蓄積を図るとともに、解析のための実験材料の養成を進めることが重要である。

本研究でその有効性が実証されたデント種×フリント種による雑種強勢育種をさらに発展させるためには、DNA マーカーを用いた雑種強勢推定法の活用が期待される。米国を中心に、RFLP マーカーや PCR マーカーの多型情報に基づく両親系統間の近縁度から F₁ 組合せにおける雑種強勢の発現程度を推定する方法が研究されている。米国における最も一般的な組合せ方式である自殖系統 B73 および Mo17 やその近縁系統間の組合せを対象とした場合には、この手法で F₁ 系統の収量性のある程度予測することが可能である⁸⁰⁾。しかし、この手法では対象とする材料の由来によって有効なマーカーが異なるので、わが国で用いられているデント種およびフリント種自殖系統とそれらの F₁ 組合せを材料として同様の研究を進める必要がある。

今後、これらの研究を通じて、デント種×フリント種の組合せを基本とした高品質・耐倒伏性育種が一層進展するものと期待される。

VI. 摘 要

これまで、サイレージ用トウモロコシでは栄養価の向上を図るため、乾物中の雌穂重割合を高めることに重点を置いて育種が行われてきた。しかし、最近、茎葉部の消化性に品種間差異のあることが明らかにされ、その育種改良が始められている。一方、わが国では、アメリカ導入デント種と在来フリント種との間に発現する雑種強勢を利用した自殖系統間の単交雑 F₁ 品種の育成が進められてきた。しかし、在来フリント種の耐倒伏性は導入デント種より著しく劣っていたため、実用的な F₁ 品種を育成するこ

とがきわめて困難な状況にあった。また、デント種とフリント種の間に見られる雑種強勢についての研究は、収量を中心に進められてきており、茎葉品質や耐倒伏性についてはほとんど検討されていなかった。

以上のような背景から、本研究では、デント種・フリント種間での雑種強勢を最大限に利用した高品質・耐倒伏性品種を効率的に育成する上での基礎的知見を得るとともに的確な選抜法を確立しようとした。そこで、まず、茎葉消化性の指標形質としての稈汁ブリックス値の変異と遺伝様式を検討した。次に、耐倒伏性の非破壊・計量的・簡易検定法の開発を試みた。また、在来フリント種の耐倒伏性向上への集団改良の効果を検討するとともに、耐倒伏性の遺伝解析を行い、雑種強勢の発現およびそれと収量との遺伝的関係を検討した。結果の概要は次の通りである。

1. 茎葉品質の指標形質としての稈汁ブリックス値の変異と遺伝

(1) 稈汁ブリックス値には、自殖系統およびF₁のいずれにも顕著な系統間差異が認められた。稈汁ブリックス値が高い系統は、自殖系統ではデント種よりフリント種に、F₁ではデント種×デント種よりデント種×フリント種の組合せに多かった。F₁の稈汁ブリックス値は中間親との間に有意な正の相関を示した。これらのことから、稈汁ブリックス値は遺伝的な特性であり、高稈汁ブリックス値の自殖系統は茎葉消化性に優れたF₁品種の育成に有効に利用できるかと推察された。一方、稈汁ブリックス値は乾物雌穂重割合との間に負の相関を示し、これを指標として茎葉消化率を改良する際には雌穂収量の低下を招かないように留意する必要があると考えられた。

(2) 稈汁ブリックス値と推定糖含量は、いずれも地際から着雌穂節直上の節間部にかけて直線的に増加し、それより上位の節間部ではほぼ一定であった。それらの系統間差異は着雌穂節直上の節間部で最大となり、系統間の最小有意差は着雌穂節より上位の節間部では下位の節間部より小さかった。これらのことから、着雌穂節直上の節間部が、稈汁ブリックス値を茎葉消化率の選抜指標として利用する際の最適測定部位であると結論された。

(3) 自殖系統間の単交雑2組合せを用いた世代平均分析により、稈汁ブリックス値および推定糖含量についての相加・優性効果を推定した。いずれの形質でも相加効果は優性効果の約3倍の値を示し、優性効果は、2組合せ中の1組合せでは有意ではなかった。このことから、F₁組合せの稈汁ブリックス値および推定糖含量は両親系統の平均値から近似的に推定できると考えられた。各分離世代の個体間における稈汁ブリックス値と推定糖含量の間の相関係数は、 $r=0.608^{**} \sim 0.977^{**}$ と高かったが、ブリックス値が9～10%以上ではやや低い傾向が認められた。高茎葉消化性系統の簡易選抜では、まず稈汁ブリックス値によって多数系統を一次評価した後、選抜系統を対象に推定糖含量による二次評価を行うことが望ましいと考えられた。

2. 耐倒伏性の非破壊・計量的・簡易検定法の開発

(1) 13自殖系統について測定した引倒し力には大きな系統間差異が認められ、引倒し力と引抜き抵抗および引抜き根重との間には高い正の相関（それぞれ、 $r=0.811^{**}$ および $r=0.863^{**}$ ）が見られた。これらのことから、引倒し力を用いて根系強度を評価できると考えられた。

(2) 耐倒伏性が根系強度および地上部の生育量と密接に関係していることに考慮して、耐倒伏性の指標としてのHPR値を次式により算出した。

$$\text{HPR 値} = \frac{\sqrt{\text{稈長 (cm)} \times \text{着雌穂高 (cm)}}}{\text{引倒し力 (N)}}$$

HPR値および石毛らの判別関数値の2か年平均値と倒伏個体率の3か年平均値との相関は、F₁と自殖系統のいずれもHPR値（F₁では $r=0.631^{**}$ 、自殖系統では $r=0.564$ ）が判別関数値（F₁では $r=0.277$ 、自殖系統では $r=0.382$ ）を上回ったが、自殖系統での相関は有意ではなかった。本法は、耐倒伏性の非破壊・計量的な検定法としてF₁系統の評価に利用できる。

(3) HPR値による耐倒伏性検定法のF₁親自殖系統への適用方法について検討した。自殖系統におけるHPR値と倒伏個体率との相関は低く、HPR値によって自殖系統の耐倒伏性を直接検定することには一定の限界があると考えられた。一方、HPR値およ

び倒伏個体率についての一定親 F_1 平均値間には有意な正の相関が得られ、親自殖系統の耐倒伏性をHPR値を用いた後代検定によって評価できると推察された。その際に必要な F_1 組合せ数は、単年度の試験では9組合せ、2か年の試験では各年次4組合せ、延べ8組合せ程度である。

3. 耐倒伏性についての選抜効果と遺伝解析

(1) 在来フリント種育種母材の耐倒伏性の向上を図るため、MF、MCの2つの育種集団を対象に集団改良を行った。いずれの集団でも、耐倒伏性は改良年次とともに向上し、改良年次の進んだ集団ではデント種改良集団並の水準に達していた。集団改良に伴う耐倒伏性関連形質の変化は2つの集団でやや異なり、MF集団では根系強度の増大、MC集団では地上部の生育量の減少が顕著であった。

(2) 倒伏個体率およびHPR値についてダイアレル分析を行った。いずれの形質でも同様の結果が得られ、相加効果は倒伏個体率では1%水準、HPR値では5%水準で有意であった。また、優性効果のうち平均優性効果(b_1 項)および系統優性効果(b_2 項)は有意でなかったが、特定組合せ能力(SCA)に相当する特定優性効果(b_3 項)は1%水準で有意であった。デント種×フリント種 F_1 組合せは、デント種×デント種 F_1 組合せおよびフリント種×フリント種 F_1 組合せより倒伏個体率とHPR値が低く、日当り乾物収量が高かった。これらのことから、耐倒伏性のデント種およびフリント種自殖系統間では、耐倒伏性と収量のいずれにも優性効果が発現し、耐倒伏性が十分に改良されたデント種およびフリント種自殖系統の組合せにより耐倒伏性・多収 F_1 品種を効率的に育成できると考えられた。

(3) デント種×フリント種 F_1 組合せにおける倒伏個体率とHPR値についての一般組合せ能力(GCA)と特定組合せ能力およびそれらと乾総収量との関係を検討した。倒伏個体率とHPR値のいずれでも、一般組合せ能力(GCA)は1%水準で有意であったが、特定組合せ能力は有意ではなかった。耐倒伏性と日当り乾総収量との間には明瞭な関係は認められず、いくつかの F_1 組合せは耐倒伏性と日当り乾総収量がともに対象の市販品種を上回った。これらのことから、デント種×フリント種 F_1 組合せ

における耐倒伏性の向上にはGCAを的確に評価することが重要で、収量の向上と耐倒伏性の強化は同時に実現することが可能であると考えられた。

引用文献

- 1) 阿部 亮(1988) 炭水化物成分を中心とした飼料分析法とその飼料栄養評価法への応用. 畜試研究資料 2 : 1-75.
- 2) ACOSTA, A. E. and P.L.CRANE (1972) Further selection for lower ear height in maize. *Crop Sci.* 12, 165-167.
- 3) ALBRECHT, K. A., M. J. MARTIN, W. A. RUSSELL, W. F. WEDIN and D. R. BUXTON (1986) Chemical and in vitro digestible dry matter composition of maize stalks after selection for stalk strength and stalk-rot resistance. *Crop Sci.* 26: 1051-1055.
- 4) BECK, D. L., L. L. DARRAH and M. S. ZUBER (1987) An improved technique for measuring resistance to root pulling in maize. *Crop Sci.* 27: 356-358.
- 5) BECK, D. L., L. L. DARRAH and M. S. ZUBER (1988) Effect of sink level on root and stalk quality in maize. *Crop Sci.* 28 : 11-18.
- 6) 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.
- 7) COMSTOCK, R. E. and H. F. ROBINSON (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4 : 204-266.
- 8) CRAMER, M. M. and L. W. KANNENBERG (1992) Five years of HOPE: The hierarchical open-ended corn breeding system. *Crop Sci.* 32: 1163-1171.
- 9) DAYNARD, T. B., 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.
- 10) DEINUM, B. and J. J. BAKKER (1981) Genetic differences in digestibility of forage maize hybrids. *Neth. J. Agric. Sci.* 29 : 93-98.
- 11) FINCHER, R. R., L. L. DARRAH and M. S. ZUBER (1985) Root development in maize as measured by vertical pulling resistance. *Maydica* 30 : 383-394.
- 12) 福見良平・熊井清雄・丹比邦保(1984) サイレージ用ソルガムの栽培と利用に関する研究 IV. 稈長が収量と器官比率に及ぼす影響ならびに稈の単少糖類とブリックス糖度との関係. 日草誌30 (別) : 241-242.

- 13) 源馬琢磨・釣岡 勉 (1973) トウモロコシ耐倒伏性程度の一指標. 日本育種・作物学会北海道談話会会報 **13**: 50.
- 14) GERRISH, E. E. (1983) Indications from a diallel study for interracial maize hybridization in the corn belt. *Crop Sci.* **23**: 1082-1084.
- 15) GOODMAN, M. M. and W. L. BROWN (1988) Races of corn. p.33-79. In: G.F.SPRAGUE and J.W.DUDLEY, Ed., Corn and corn improvement 3rd ed., ASA, CSSA, SSSA Publ., Madison, Wisconsin, USA.
- 16) GRACEN, V. E. (1986) Sources of temperate maize germplasm and potential usefulness in tropical and subtropical environments. p.127-172. In: N. C. BRADY, Ed., Advances in Agronomy 39, Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- 17) HALLAUER, A. R., A. W. RUSSELL and K. R. LAMKEY (1988) Corn breeding. p.463-564. In: G. F. SPRAGUE and J. W. DUDLEY, Ed., Corn and corn improvement 3rd ed., ASA, CSSA, SSSA Publ., Madison, Wisconsin, USA.
- 18) HEBERT, Y., Y. BARRIERE and J. C. BETHOLEAU (1992) Root lodging resistance in forage maize: Genetic variability of root system and aerial part. *Maydica* **37**: 173-183.
- 19) 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) p.166-183. 農業技術協会, 東京.
- 20) HOLBERT, J. R. and B.KOEHLER (1924) Anchorage and extent of corn root systems. *J. Agr. Res.* **27**: 71-78.
- 21) HOLLAND, J. B. and M. M. GOODMAN (1995) Combining ability of tropical maize accessions with U. S. germplasm. *Crop Sci.* **35**: 767-773.
- 22) HUME, D. J. and D. K. CAMPBELL (1972) Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.* **52**: 363-368.
- 23) 池谷文夫・野崎國彦・藤田勝見・向井 康・福田武美・高田康之 (1990) 暖地向き飼料用トウモロコシ育種における本邦在来品種由来自殖系統の組合せ能力の比較. 宮崎総農試研報 **25**: 53-65.
- 24) 池谷文夫・濃沼圭一・伊東栄作・野崎國彦・藤田勝見 (1997a) サイレージ用トウモロコシの新品種「さとゆたか」の育成とその特性. 九州農試報告 **32**: 75-98.
- 25) 池谷文夫・濃沼圭一・伊東栄作・井上康昭・野崎國彦・藤田勝見・望月 昇 (1997b) サイレージ用トウモロコシの F₁ 親自殖系統「Mi23」の育成とその特性. 九州農試報告 **32**: 99-112.
- 26) 池谷文夫・濃沼圭一・伊東栄作・野崎國彦・藤田勝見 (1998a) サイレージ用トウモロコシの新品種「はたゆたか」の育成とその特性. 九州農試報告 **33**: 11-33.
- 27) 池谷文夫・濃沼圭一・伊東栄作・井上康昭・野崎國彦・藤田勝見・望月 昇 (1998b) サイレージ用トウモロコシの F₁ 親自殖系統「Mi19」の育成とその特性. 九州農試報告 **33**: 35-47.
- 28) 池谷文夫・濃沼圭一・伊東栄作 (1999) サイレージ用トウモロコシの新品種「ゆめそだち」の育成とその特性. 九州農試報告 **35**: 49-69.
- 29) 井上直人・袖山栄次・西牧 清・中村茂文 (1989) 飼料用トウモロコシ交雑種における茎葉部の消化性の品種間差異. 日草誌 **35**: 50-60.
- 30) 井上直人・阿部 亮・袖山栄次・西牧 清・中村茂文・滝沢康孝 (1990) 近赤外反射分光法を利用したトウモロコシホールクロップサイレージの可消化有機物含量の原料段階における推定. 日草誌 **36**: 20-31.
- 31) 井上康昭・岡部 俊 (1981) 密植・晩播によるトウモロコシの耐倒伏性評価. 北海道農試研報 **129**: 17-23.
- 32) INOUE, Y. (1984) Specific combining ability between six different types of maize (*Zea mays* L.) obtained from a diallel set of eleven open-pollinated varieties. *Japan. J. Breed.* **34**: 17-28.
- 33) 石毛光雄・山田 実・志賀敏夫 (1983) 判別関数を用いた耐倒伏性の評価とその計量遺伝的検討. 農技研報 **D35**: 125-152.
- 34) 伊東栄作・池谷文夫・濃沼圭一 (1995) 飼料用トウモロコシ育種母材集団に見られた茎部消化性の変異. 育種 **45** (別2): 236.
- 35) 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. 東北農試研報 **46**: 63-129.
- 36) JOSEPHSON, L. M. and H. C. KINCER (1977) Selection for lower ear placement in two synthetic populations of maize. *Crop Sci.* **17**: 499-502.
- 37) KATO, A. (1998) Relationship between root lodging and five nondestructively-determined traits in maize. *Maydica* **43**: 65-74.
- 38) 河野朋恵・坂谷洋一郎・内山徹哉・霍田真一・明石 良・川村 修 (1998) パーズフットトレフォイルにおけるアンチセンス CAD (Cinnamyl Alcohol Dehydrogenase) 遺伝子の導入とその発現. 日草誌 **44** (別): 106-107.
- 39) 濃沼圭一・池谷文夫・伊東栄作 (1992) トウモロコシの転び型倒伏抵抗性にみられた相加・優性効果. 九州農試報告 **27**: 239-247.
- 40) 熊井清雄・福見良平・丹比邦保 (1984) サイレージ用ソルガムの栽培と利用に関する研究 V. ソルガム稈の乾物消化率に及ぼす ADF, 単少糖類, 全炭水

- 化物ならびにリグニンと珪酸の影響. 日草誌**30** (別): 243-244.
- 41) 櫛引英男 (1979) トウモロコシ耐倒伏性の簡易検定法. 北海道立農試集報**42**: 21-27.
- 42) LECHTENBERG, V. L., L. D. MULLER, L. F. BAUMAN, C. L. RHYKERD and R. F. BARNES (1972) Laboratory and in vitro evaluation of inbred and F₂ populations of brown mid-rib mutants of *Zea mays* L. *Agron. J.* **64**: 657-660.
- 43) LEE, M. (1995) DNA markers and plant breeding programs. p.265-344. In: *Advances in agronomy* vol.55, Academic Press, New York, USA.
- 44) LONNQUIST, J. H. and C. O. GARDNER (1961) Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implication in breeding. *Crop Sci.* **1**: 179-183.
- 45) LOURENCO, M. E. V., I. C. ANDERSON and W. F. WEDIN (1986) Stover forage quality as affected by stalk strength in maize (*Zea mays* L.). p.101-106. In: O. DOSTRA and P. MIEDEMA, Ed., *Breeding of Silage Maize*, Pudoc, Wageningen.
- 46) MARTEN, G. C., R. D. GOODRICH and J. G. LINN (1975) Evaluation of laboratory methods for determining quality of corn and sorghum silages: II. Chemical methods for predicting in vivo digestibility. *Agron. J.* **67**: 247-251.
- 47) MARTEN, G. C., J. S. SHENK and F. E. BARTON Eds. (1985) *Near Infrared Spectroscopy (NIRS): Analysis of forage quality*. U. S. D. A. Agricultural Research Service, Agriculture Handbook, No. 643.
- 48) MARTIN, M. J. and W. A. RUSSELL (1984) Response of a maize synthetic to recurrent selection for stalk quality. *Crop Sci.* **24**: 331-337.
- 49) 正岡淑邦・金子恒雄・荒智 (1988) 手持ち式屈折計によるソルガム中の糖濃度測定とその信頼性. 関東草試研誌**12** (2): 1-4.
- 50) MATHER, K. and J. L. JINKS (1982) *Biometrical Genetics*. 3rd ed. Chapman and Hall, London. p.65-81.
- 51) 松尾喜義・小松良行・上村幸正 (1986) 簡易な水稻倒伏抵抗性測定装置. 農業技術 **41**: 223-225.
- 52) MELCHINGER, A. E., G. A. SCHMIDT and H. H. GEIGER (1986) Evaluation of near infra-red reflectance spectroscopy for predicting grain and stover quality traits in maize. *Plant Breeding* **97**: 20-29.
- 53) MILLER, J. E., J. L. GEADELMANN and G. C. MARTEN (1983) Effect of the brown midrib allele on maize silage quality and yield. *Crop Sci.* **23**: 493-496.
- 54) MINAMI, M. and A. UJIHARA (1991) Effects of lodging on dry matter production, grain yield and nutritional composition at different growth stages in maize. *Japan Jour. Crop Sci.* **60**: 107-115.
- 55) MIYASAKA, A. (1969) Studies on the strength of rice root. I. Strength of rice seedling root. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **38**: 321-326.
- 56) 望月 昇 (1982a) 最近のトウモロコシ品種と育種事情「1」I. 最近のトウモロコシ品種と日本の気象. 農及園**57**: 873-879.
- 57) 望月 昇 (1982b) 最近のトウモロコシ育種と育種事情「3」II. 海外の育種と日本の育種(2) 農及園 **57**: 1109-1114.
- 58) 望月 昇・阿部二郎・井上康昭・濃沼圭一 (1985) トウモロコシ優良F₁品種親系統の育種に関する研究. 6. 石垣島での冬期世代促進によるフリント育種集団の合成と循環選抜. 日草誌**31** (別): 118-119.
- 59) MOLL, R. H., W. S. SALHUANA and H. F. ROBINSON (1961) Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* **2**: 197-198.
- 60) MORLEY-JONES, R. (1965) Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity* **20**: 117-121.
- 61) MULLER, L. D., R. F. BARNES, L. F. BAUMAN and V. F. COLENBRANDER (1971) Variations in lignin and other structural components of brown mid-rib mutants of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* **11**: 413-415.
- 62) 村木正則・門馬榮秀 (1998) トウモロコシ (*Zea mays* L.) 茎葉消化性の簡易検定における稈汁ブリックス値の有効性とその稈乾物率による補正の効果. *Grassland Science* **43**: 418-423.
- 63) MUSICK, G. J., M. L. FAIRCHILD, V. L. FERGASON and M. S. ZUBER (1965) A method of measuring root volume in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* **5**: 601-602.
- 64) 仲野博之 (1983a) サイレージ用トウモロコシの栽培技術 8. 倒伏の防止, 「北海道のトウモロコシの栽培技術」 p.139-141. (仲野博之編) 農業技術普及協会, 北海道江別市.
- 65) 仲野博之 (1983b) 作物品種育種の実際. トウモロコシ「ヘイゲンワセ」, 「作物育種の理論と方法」 p.386-390. (村上寛一監修, 生井兵治・秋浜友也・菊池文雄・望月 昇・志賀敏夫・山田実共編) 養賢堂, 東京.
- 66) 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.
- 67) 新美光弘・坪井桂子・野々垣祐子・明石 良・川村 修 (1998) アンチセンスCAD (Cinnamyl Alcohol Dehydrogenase) 遺伝子を導入したバースフットトレフォイルの飼料化学的性状. 日草誌**44** (別): 108-109.
- 68) 日本貿易振興会 (1996) アグロトレードハンドブック

- ク'96, p.126-132.
- 69) 農林水産省草地試験場(1990) 牧草・飼料作物系統適応性検定試験実施要領(改訂第2版). 資料平成2-4. p.20-25.
- 70) 農林水産省統計情報部(1998) 耕地及び作付面積統計. p.106-107.
- 71) PENNY, L. H. (1981) Vertical pull resistance of maize inbreds and their testcross. *Crop Sci.* **21** : 237-240.
- 72) PATERNIANI, E. and J.H.LONNQUIST (1963) Heterosis in interracial crosses of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* **3** : 504-507.
- 73) 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.
- 74) 齊藤祐二・前田光裕・秋山典昭(1996) 部分採取によるとうもろこし茎葉消化性の簡易評価法. 草地試験報 **53** : 161-162.
- 75) SANGUINETI, M. C., M. M. GUILIANI, G. GOVI, R. TUBEROSA and P. LANDI (1998) Root and shoot traits of maize inbred lines grown in the field and in hydroponic culture and their relationships with root lodging. *Maydica* **43** : 211-216.
- 76) SAYRE, J. D., V. H. MORRIS and F. D. RICHEY (1931) The effect of preventing fruiting and of reducing the leaf area on the accumulation of sugar in the corn stem. *J. Am. Soc. Agron.* **23** : 751-753.
- 77) SIBALE, E. M., L. L. DARRAH and M. S. ZUBER (1992) Comparison of two rind penetrometers for measurement of stalk strength in maize. *Maydica* **37** : 111-114.
- 78) SINGH, M. and R. K. SINGH (1984) A comparison of different methods of half diallel analysis. *Theor. Appl. Genet.* **67** : 323-36.
- 79) SPENCER, J. T. (1940) A comparative study of the seasonal root development of some inbred lines and hybrids of maize. *J. Agric. Res.* **61** : 521-538.
- 80) STUBER, C. W. (1994) Heterosis in plant breeding. p.227-251. In: JANICK, J. Ed., Plant breeding reviews vol.12, John Wiley and Sons, New York, USA.
- 81) SUTO, T. and Y. YOSHIDA (1956) Land and crops of Nepal Himalaya. Scientific Results of the Japanese expeditions to Nepal Himalaya. Vol. II. Characteristics of the oriental maize., 1952-1953. Fauna and Flora Res. Soc., Kyoto Univ.
- 82) 高溝 正・蝦名真澄・藤森雅博・秋山典昭・荒谷博・宇垣正志・小松敏憲(1998) CAD (Cinnamyl Alcohol Dehydrogenase) アンチセンス cDNA を導入した組換えトールフェスクの作出. 日草誌 **44** (別) : 120-121.
- 83) 滝田 正・櫛淵欽也(1983) 直播栽培適応型水稻品種育成における根の太さの選抜の意義と選抜法. 農研センター研報 **1** : 1-8.
- 84) 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.
- 85) 谷 信輝(1963) 耕地風に関する研究. 農技研報 **A10** : 1-100.
- 86) 谷 信輝・鈴木義則(1967) トウモロコシの倒伏. 農業気象 **23** : 31-32.
- 87) 寺島一男・秋田重誠・酒井長雄(1992) 直播水稻の耐倒伏性に関与する生理生態的形質, 第1報 押し倒し抵抗測定による耐転び型倒伏性の品種間比較. 日作紀 **61** : 380-387.
- 88) THOMPSON, D. L. (1968) Field evaluation of corn root clumps. *Agron. J.* **60** : 170-172.
- 89) THOMPSON, D. L. (1969) Selection for stalk quality. *Proc. 24th Annu. Corn and Sorghum Res. Conf., Am. Seed Trade Assoc.* : 7-14.
- 90) THOMPSON, D. L. (1972) Recurrent selection for lodging susceptibility and resistance in corn. *Crop Sci.* **12** : 631-634.
- 91) TWUMASI-AFRIYIE, S. and R. B. HUNTER (1982) Evaluation of quantitative method for determining stalk quality in short-season corn genotypes. *Can. J. Plant Sci.* **62** : 55-60.
- 92) 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.
- 93) VAN REEN, R. and W. R. SINGLETON (1952) Sucrose content in the stalks of maize inbreds. *Agron. J.* **44** : 610-614.
- 94) WIDSTROM, N. W., M. O. BAGBY, D. M. PALMER, L. T. BLACK and M. E. CARR (1984) Relative stalk sugar yields among maize populations, cultivars and hybrids. *Crop Sci.* **24** : 913-915.
- 95) WIDSTROM, N. W., M. E. CARR, M. O. BAGBY and L. T. BLACK (1988) Distribution of sugar and soluble solids in the maize stalk. *Crop Sci.* **28** : 861-863.
- 96) WILSON, H. K. (1930) Plant characters as indices in relation to the ability of corn strains to withstand lodging. *J. Am. Soc. Agron.* **22** : 453-458.
- 97) 八木忠之(1998) イネの強稈性に関する育種学的研究. 北陸農試報 **41** : 19-78.

- 98) 山田 実 (1986) トウモロコシの起源と特性. 「農業技術大系. 作物編 7 トウモロコシ. 基礎編」, 追記第8号, p.17-27. 農産漁村文化協会, 東京.
- 99) 山崎義人 (1950) とうもろこし研究の15年. 農業技術 **5**, (6) 45-47: (7) 43-45, (8) 42-44.
- 100) 山崎義人 (1952) とうもろこし 「総合作物学. 食用作物編. 麦の部, 雑禾穀の部」 (佐々木喬監修) p.160-167. 地球出版, 東京.
- 101) 山崎義人 (1954) 玉蜀黍. 「育種学各論」 (浅見与七・盛永俊太郎・伊藤寿刀・野口弥吉・松尾孝嶺編) p.453-481. 養賢堂, 東京.
- 102) 矢野昌裕・春島嘉章 (1986) 分子マーカーを利用したイネ量的形質の遺伝解析. 育種学最近の進歩 **36**: 29-32.
- 103) ZUBER, M. S. and C. O. GROGAN (1961) A new technique for measuring stalk strength in corn. *Crop Sci.* **1**: 378-380.
- 104) ZUBER, M. S. (1968) Evaluation of corn root systems under various environments. *Proc. 23rd Corn and Sorghum Res. Conf.*, Am.Seed Trade Assoc.: 67-75.
- 105) ZUBER, M. S., T. R. COLBERT and L. F. BAUMAN (1977) Effect of brown mid-rib-3 mutant in maize (*Zea mays* L.) on stalk strength. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* **79**: 310-314.

Studies on Forage Quality and Root Lodging Resistance in Breeding of Silage Maize (*Zea mays* L.)

Keiichi KOINUMA

Summary

To improve the quality of silage maize in Japan, emphasis has been placed on increasing the dry matter ear content. However, genotypic differences in stover digestibility were recently recognized, and breeding programs to improve stover digestibility have been initiated. Development of single-cross hybrids between US dent and Japanese native flint groups has been the basic system of breeding in Japan, because the single-cross hybrids exhibited a significant heterosis effect in favor of productivity. However, the markedly low root lodging resistance of the Japanese flint group has been a constraint in development of root lodging resistant hybrid cultivars in this system. The studies on heterosis between US dent and Japanese flint groups have been aimed primarily at grain yield increase and rarely at improving stover quality and root lodging resistance, even though these traits are significant for silage maize.

The present studies were carried out to identify appropriate selection methods for developing hybrids with superior forage quality and root lodging resistance. Attempts were also made to acquire an in-depth understanding of the heterosis expression mechanism in US dent and Japanese flint cross hybrids. For this purpose, genotypic variations and the inheritance of percent Brix of stalk juice were first investigated as indicators of stover digestibility. The development of a non-destructive and quantitative evaluation method for root lodging resistance was then attempted. Finally, the effect of population improvement on the enhancement of root lodging resistance in the breeding materials of Japanese flint was investigated, and the inheritance of root lodging resistance was analyzed to reveal the expression of heterosis and its relationship with the yield.

1. Genotypic variation and inheritance of percent Brix of stalk juice as indicators of stover quality

a) The percent Brix of stalk juice varied significantly among the inbred products and also among the hybrids. High-percent Brix was found more frequently in flint inbreds and dent \times flint hybrids than in dent inbreds or dent \times dent hybrids. A significant positive correlation of the percent Brix between hybrids and mid-parents indicates that the percent Brix is genetically controlled and that inbreds with a high percent Brix show promise for developing hybrids with high stover digestibility. However, a negative correlation between the percent Brix of stalk juice and dry matter ear content was observed, which suggests that a careful selection for higher percent Brix is required to avoid any loss of ear yield (Tables 1 to 3 and Figs. 1 to 2).

b) The percent Brix and estimated stalk sugar content (ESSC) increased linearly from the lowest internode up to the one just above the top ear and maintained almost constant values above it. The

differences among hybrids reached the maximum for both traits at the internode just above the top ear. The least significant differences for both traits at internodes above the top ear were smaller than at internodes below the top ear. These results confirm that the internode just above the top ear is most suitable for measuring the percent Brix as an indicator of stover digestibility (Tables 4 to 6 and Fig. 3).

c) The additive and dominance effect for the percent Brix of stalk juice and ESSC, estimated using a generation mean analysis for two crosses, indicated that the additive effect was approximately three times as large as the dominance effect for both traits. Estimates of the dominance effect were small in both crosses and not significant in one of the two crosses. These results indicate that the percent Brix of F_1 hybrids can be approximately estimated from the mid-parental values. The percent Brix was highly correlated ($r = 0.608^{**}$ to 0.977^{**}) with the ESSC in segregating generations, although the correlation was somewhat lower when the percent Brix was higher than 9 to 10%. Therefore, it is desirable for indirect selection of stover digestibility that the selected materials with high percent Brix be initially re-evaluated for ESSC (Tables 7 to 9 and Figs. 4 to 6).

2. Development of a non-destructive and quantitative evaluation method for root lodging resistance

a) The horizontal pulling resistance varied widely among 13 inbreds and was highly correlated with the root pulling resistance ($r = 0.811^{**}$) and the weight of the root clump ($r = 0.863^{**}$). These results suggest that the strength of the root system can be evaluated by the horizontal pulling resistance (Tables 10 to 12 and Fig. 7).

b) The horizontal pulling resistance value (HPR value) was calculated to evaluate the root lodging resistance, which is considered to be closely related to the strength of the root system and the size of the above-ground parts; the following formula was used for the calculation.

$$\text{HPR value} = \frac{\sqrt{\text{Stalk length (cm)} \times \text{Ear height (cm)}}}{\text{Horizontal pulling resistance (N)}}$$

The two years' mean HPR value and that for the discriminant function value of the root lodging resistance (DF value) reported by Ishige *et al.* (1983) were compared for correlation with the three years' mean of the percentages of lodged plants. The correlation coefficients of the HPR values ($r = 0.631^{**}$ in hybrids, $r=0.564$ in inbreds) were higher than those of the DF values ($r = 0.277$ in hybrids, $r = 0.382$ in inbreds). However, the correlation was not significant in the inbreds. These results indicate that the HPR value is non-destructively measurable and efficient for a quantitative evaluation of the root lodging resistance of hybrids (Tables 14 to 17).

c) The HPR value was applied to evaluate the root lodging resistance of inbreds. Based on the low correlation between the HPR value and the percentage of lodged plants in the 15 inbreds tested, it was considered that HPR values are not always useful for directly evaluating inbreds. However, a significant positive correlation was observed between the HPR value and the percentage of lodged plants for the hybrid mean of each inbred, i.e., the mean of the hybrids in which the inbred was involved as a parent. These results suggest that the root lodging resistance of inbreds can be efficiently evaluated based on the hybrid mean of the HPR value, and that nine crosses in a single-year experiment or four crosses a year in two-year experiments are required for an appropriate evaluation (Tables 18 to 21).

3. Selection efficiency and genetic analysis for root lodging resistance

a) A cyclic selection was attempted for two breeding populations, MF and MC, to improve the root

lodging resistance of Japanese native flint. The HPR value and DF value indicated that the root lodging resistance of both populations clearly increased with the selection cycle and that the root lodging resistance of the advanced populations reached almost the same level as the US dent population. The changes in the traits related to root lodging resistance differed between the two populations. The MF populations clearly demonstrated increasing root system strength with the selection cycle. In contrast, the decreased size of the above-ground parts was notable in the MC populations (Tables 22 to 25 and Figs. 12 to 13).

b) Diallel analysis was conducted for the percentage of lodged plants and the HPR value. Almost the same results were obtained for both traits. The additive effects (a) were significant ($P < 0.01$ for the percentage of lodged plants and $P < 0.05$ for the HPR value). The dominance effects averaged over all hybrids (b_1) and those due to parental inbreds (b_2) were not significant, but the dominance effects due to specific combinations (b_3), i.e. the specific combining ability (SCA) effects, were significant ($P < 0.01$). The percentages of lodged plants and the HPR values were lower in the dent \times flint hybrids than in the dent \times dent and flint \times flint hybrids. In contrast, the rates of dry matter production were higher in the dent \times flint hybrids than in the dent \times dent and flint \times flint hybrids. These results indicate that the heterosis between the dent and flint inbreds is expressed in the root lodging resistance as well as in the dry matter production and that hybrids with a high yielding ability and high resistance to root lodging can be developed effectively by combining dent inbreds with flint inbreds if the root lodging resistance is adequately improved (Tables 26 and 27 and Fig. 14).

c) General and specific combining ability effects for root lodging resistance and the relationship of the root lodging resistance with the whole plant yield were investigated in F_1 hybrids between dent and flint inbreds. Although the general combining ability (GCA) effect was highly significant ($P < 0.01$), the specific combining ability (SCA) effect was not significant for either the percentage of lodged plants or the HPR value. No definite relationships were detected between the root lodging resistance and the rate of dry matter production in the hybrids. Some hybrids showed a higher root lodging resistance and also a higher yielding ability than the check commercial hybrids. These results indicate that the evaluation of the GCA effect for root lodging resistance of parental inbreds is important in breeding dent \times flint hybrids, and also suggest that hybrids with a high root lodging resistance can be developed along with an improvement of the whole plant yield (Tables 29 and 30 and Fig. 15).

Keywords : maize, silage, stover digestibility, Brix, lodging resistance, heterosis, flint, dent.