

トウモロコシの栄養生理学的研究(第8報)

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	田中, 明 早川, 嘉彦
巻/号	42巻6号
掲載ページ	p. 237-242
発行年月	1971年6月

トウモロコシの栄養生理学的研究 (第8報)

ヘテロシスの栄養生理学的解析

田中 明*・早川嘉彦*

緒 論

米国におけるトウモロコシの収量は 1930 年代に一代雑種の導入によって飛躍的に上昇した。そして今日では実際栽培の大部分が単交配または複交配品種によって占められている。わが国においても現在ではトウモロコシのみならず、多くの作物で一代雑種が広くとり入れられている。

このような実際栽培における目覚ましい成果にもかかわらず、ヘテロシス（雑種強勢）が起こる機作については遺伝学的にいろいろ仮説が立てられてはいるが、生理的には不明な点が多い。

この種の研究は 1930 年代から、主にトウモロコシについて進められてきたが、ASHBY¹⁾、BURKHOLDER ら²⁾、SARKISSIAN ら³⁾、CHERRY ら⁴⁾はトウモロコシを用い、JENNINGS⁵⁾、KAWANO ら⁶⁾は水稻を用いて乾物重におけるヘテロシスは幼植物時にすでに認められると報告している。

WHALEY⁷⁾、BERNSTEIN⁸⁾は F₁-hybrid（雑種第 1 代）はその parents（近親交配系統）よりも発芽直後の生長速度が大きいことを、トマトとトウモロコシで示した。さらに SARKISSIAN ら³⁾はトウモロコシで発芽時に F₁-hybrid はその parents より根や茎の伸長が早く、また呼

吸速度も大きいことを示した。

KEMPTON ら⁹⁾は生育各時期の植物重に見られるヘテロシスが、胚または種子重に認められるヘテロシスによることをトウモロコシについて報告した。しかし、HATCHER¹⁰⁾はトマトで胚重が必ずしも F₁-hybrid の最終的な乾物重とは関係がないことを示した。

ASHBY¹⁾はトウモロコシについて幼植物の葉の光合成速度が F₁-hybrid で parents より大きいことを示した。また SARKISSIAN ら³⁾はトウモロコシの幼植物で新鮮重または乾物重あたりの CO₂ 吸収力が F₁-hybrid で parents より大きいことを報告している。しかし、MURAMOTO ら¹¹⁾は綿のヘテロシスが単葉光合成能の差によるものではなく、葉面積伸長速度の差によると報告した。さらに、HEICHEL¹²⁾によればトウモロコシで単葉光合成能について遺伝的にかけはなれた parents の組み合わせにおいてのみ、ヘテロシスが認められることを示した。

以上のごとく、乾物重におけるヘテロシスの発現し始める生育時期や、これが生じる原因については一致した知見は得られていない。そこで本報告ではトウモロコシの子実収量に認められるヘテロシスを、乾物生産の面から解析した実験結果を報告する。

実験方法および結果

実験 1. 子実収量と全乾物重との関係

実験方法：第 1 表に示す単交雑種 (F₁-hybrid) とその両親の近親交配系統 (parental inbred line) (以下それぞれ hybrid と parents と呼ぶ) 13 組を用いて、子実および乾物重を比較した。

栽培方法は N : P₂O₅ : K₂O = 150 + 50* : 150 : 150 kg/ha (* 播種後 70 日目追肥) を施与した北海道大学農学部 1 圃場に、栽植密度は 40 cm × 40 cm で 1 株 1 本立として、1969 年 5 月 14 日播種した。5.6 m の畦に 1 品種ずつ (品種、系統を一括して品種と呼ぶことにする) を播種し、2 反復を作った。播種後 70 日目に 1 株おきに半数を採取し、残り半数はそのまま生育させ、9 月 28 日に収穫した。以上の栽培法によって全生育期間を通じて各個体はほぼ孤立個体として生育した。なお、13 組のうち、No. 8, No. 10, No. 11, No. 12 の 4 組については parents

第 1 表 実験に供した 13 組の近親交配系統と単交雑種

No.	近親交配系統				単交雑種	
	略号	略号	略号	略号	略号	
1	W 153 ^R	A	W 25	B	W 153 ^R × W 25	AB
2	OH 43	C	OH 45	D	OH 43 × OH 45	CD
3	W 9	E	WM 13 ^R	F	W 9 × WM 13 ^R	EF
4	W 23	G	W 28	H	W 23 × W 28	GH
5	C 13	I	C 30	J	C 13 × C 30	IJ
6	P 39	K	P 51 ^B	L	Golden Cross Bantam	KL
7	D 403	M	D 405	N	D 403 × D 405	MN
8	T 102	O	T 107	P	T 102 × T 107	OP
9	OH 51 ^A	Q	WF 9	R	OH 51 ^A × WF 9	QR
10	Ma 21547	S	C 13	I	Golden Beauty	SI
11	W 49	U	WH	V	W 49 × WH	UV
12	A 357	W	OH 40 ^B	X	A 357 × OH 40 ^B	WX
13	N 21	Y	N 19	Z	N 21 × N 19	YZ

* 北海道大学農学部 (札幌市北 9 条西 9 丁目)
昭和 45 年 11 月 9 日受理
日本土壤肥料学雑誌 第 42 巻 第 6 号 p. 237~242 (1971)

の発芽が不良であったため個体数が少なく、幼穂形成期までで実験を中止した。

採取試料については葉面積、地上部全乾物重、子実収量の調査を行なった。

実験結果: Hybrid はその parents よりも、子実収量が高く子実収量と収穫期の全乾物重との間には正の相関が認められた (第 1 図)。ただし、子実重/全乾物重比は一般に hybrid で高い値を示した (第 2 表)。

収穫期の全乾物重と播種後 70 日目のそれとの間には正の相関が認められた (第 2 図)。

播種後 70 日目における地上部重と葉面積との関係を見ると、これらの値はともに hybrid でその parents よりも大きく、地上部重の大きいものはそれに比例して葉面積も大きかった (第 3 図)。

Hybrid はその parents に比べ、発芽に要する期間が短かく、また抽承期も早い (第 2 表) ため登熟期間が長かった。

実験 2. Hybrid と parents の単葉光合成能 (po)

実験方法: 第 1 表中の No. 1, No. 4 および No. 8 の 3 組み合わせを均一な条件下に生育させるために水耕栽培した。水耕方法は温室内で 1969 年 10 月 21 日パーミキュライトに播種し、水道水を給水しつつ 10 日間生育させた後、16l ポットに 1 ポットあたり 4 個体を移植し、1 品種につき 5 ポット、計 20 個体を生育させた。水耕液は N, K=60ppm, P, Ca, Mg=20ppm, Fe=3ppm, Mn=1ppm の組成を持ち、pH5.3 ~ 5.8 に調節し、1 週間に 1 回培養液を交換した。

po の測定は着生単葉につき、山口¹³⁾が報告した方法に準じて行なった。なお、測定結果は呼吸の値を $Q_{10}=2$ として 25°C に温度補正した後、50klux 下の見かけの光合成能の値に加え po 値とした。一組の hybrid とその parents になるべく短期間中に測定できるようにして 12 月 2 日~14 日 (播種後 42 ~ 54 日目) に測定した。

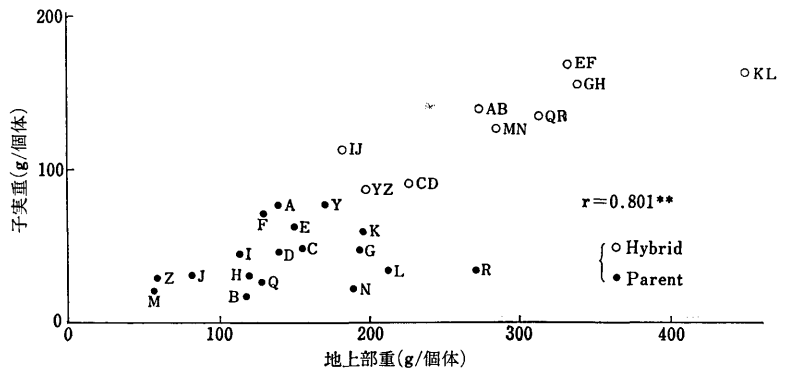
po は葉位により異なるので、測定葉の選択が重要になる。まず一品種につき 20 個体中で

第 2 表 13 組の hybrid と parents 発芽日と絹糸抽出日

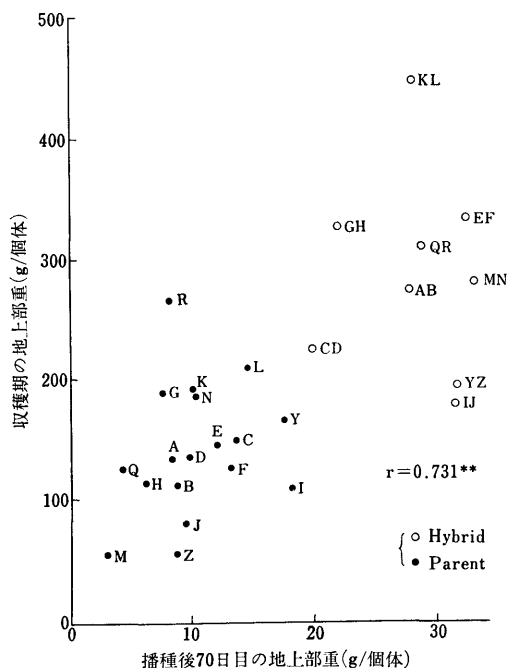
	播種後日数		子実重 比 全重 (%)		播種後日数		子実重 比 全重 (%)
	発芽日	絹糸抽出日			発芽日	絹糸抽出日	
A	27	86	54.9	O	22	—	—
B	24	101	15.9	P	27	—	—
MPV*	25.5	93.5	35.4	MPV	24.5	—	—
AB	18	81	51.2	OP	20	—	—
HA**	+7.5	+12.5		HA	+4.5	—	—
C	24	97	31.9	Q	22	102	20.2
D	25	102	33.1	R	31	99	12.9
MPV	24.5	99.5	32.5	MPV	26.5	100.5	16.6
CD	22	92	40.1	QR	20	89	43.3
HA	+2.5	+7.5		HA	+6.5	+11.5	
E	20	90	42.0	S	21	—	—
F	20	85	55.6	I	21	—	—
MPV	20.0	87.5	48.8	MPV	21.0	—	—
EF	18	81	46.2	SI	18	—	—
HA	+2.0	+6.5		HA	+3.0	—	—
G	22	102	24.7	U	24	—	—
H	24	102	25.3	V	27	—	—
MPV	23.0	102.0	25.0	MPV	25.5	—	—
GH	20	85	50.6	UV	20	—	—
HA	+3.0	+17.0		HA	+5.5	—	—
I	21	74	39.3	W	28	—	—
J	22	87	38.1	X	27	—	—
MPV	21.5	80.5	38.7	MPV	27.5	—	—
IJ	21	81	62.2	WX	19	—	—
HA	+0.5	-0.5		HA	+8.5	—	—
K	22	96	31.0	Y	21	86	45.3
L	21	99	16.5	Z	20	86	50.6
MPV	21.5	97.5	23.8	MPV	20.5	86.0	47.9
KL	20	92	36.3	YZ	19	78	44.0
HA	+1.5	+5.5		HA	+1.5	+8.0	
M	25	97	35.6	HA の 平 均 値	+4.9	+9.5	
N	21	104	11.6				
MPV	23.0	100.5	23.6				
MN	16	83	44.6				
HA	+7.0	+17.5					

* MPV : Mid parent value (両親の平均値)

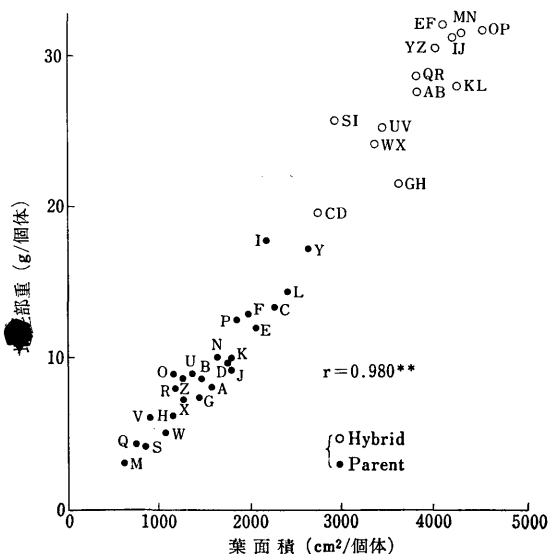
** HA : Hybrid advantage (Hybrid-MPV)



第 1 図 9 組の hybrid とその parents の収穫期における子実収量 (15% 水分) と地上部重との関係 (図中の A, B 等は第 1 表中の品種名略号である)



第2図 9組の hybrid とその parents の収穫期および播種後70日目における地上部重の関係



第3図 13組の hybrid とその parents の幼穂形成期における地上部重と葉面積との関係

生育のそろったもの8個体を選び、そのうち2個体について葉位別に po を測定し、その生育時期にはほぼ最高の po を示す葉位を決定した(第3表)。そして、このようにして決定した最高光合成能を示す葉位の po を残り6個体について測定した。

第3表 個体内における葉位による単葉光合成能 (po) (mgCO₂・dm⁻²・hr⁻¹) の相違

W 153 ^R			W 25			W 153 ^R ×W 25			
測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	
1	6	40.9	1	6	18.9	1	6	30.7	
	7*	40.2		7*	34.7		7	42.0	
	8	37.3		8	36.7		8*	40.4	
2	6	36.5	2	6	18.6	2	5	13.5	
	7*	35.2		7*	24.9		6	27.4	
	8	33.2		8	22.7		7*	29.0	
							8	31.6	
								9	22.0
T 102			T 107			T 102×T 107			
測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	
1	7	28.5	1	6	25.0	1	6	31.6	
	8*	26.1		7*	22.7		7	34.5	
	9	30.0		8	22.6		8*	39.3	
2	7	25.9	2	6	16.7	2	6	25.2	
	8	28.7		7*	21.1		7	27.1	
	9*	28.2		8	11.5		8*	29.1	
						9	30.3		
W 23			W 28			W 23×W 28			
測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	測定個体 No.	葉位	po	
1	6	13.9	1	9	40.5	1	8	38.5	
	7*	18.5		10	38.2		9	28.9	
	8	20.5		11*	59.7		10*	22.9	
2	6	13.1	2	8	34.2	2	8	37.9	
	7*	19.3		9	35.6		9*	47.8	
	8	20.4		10	56.7		10	37.1	
						11*	23.8		

* 最上位の完全展開葉，なお葉位は下より数えた値

なお、最高の po を示す葉位が個体により著しく異なる品種については、最高が予測される 2~4 葉について測定し、その中の最高値をその個体の代表値とした。測定後植物体は葉身、葉鞘+茎、根にわけ 70°C で数日間通風乾燥し乾物重を求めた。

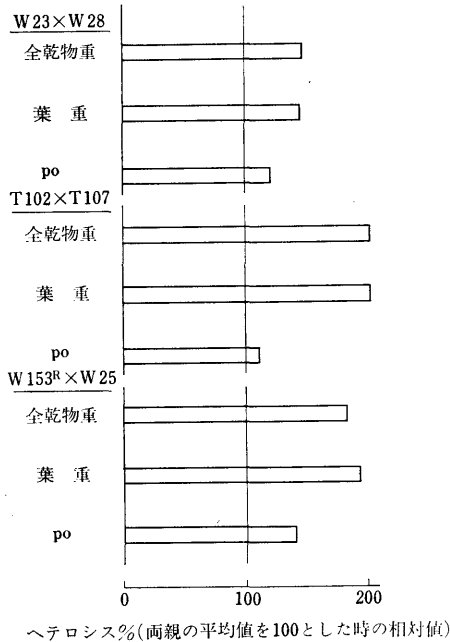
実験結果：Parents の po の平均値 (Mid-parent-value) と hybrid の po を比較すると、W 153^R×W 25 の組み合わせについては統計的に有意差 (1% level) が認められたが、他の 2 組み合わせでは有意差は認められなかった (第5表、第4図)。

また、高い値を示す parent (higher parent) と hybrid を比較した場合、W 153^R×W 25 のみが higher parent を凌駕し (1% level で有意)、他の 2 組み合わせでは higher parent と hybrid との間には有意差が認められなかった。

第 4 表 13 組の hybrid とその parents 間の種子重, 胚重, 胚重/種子重, 幼植物体重および生長効率についての分散分析結果

形質	種子重	胚重	胚重/種子重	幼植物体重	生長効率		
播種後日数	—	—	—	5	8	5	8
Hybrid 対 parents	N. S.	N. S.	N. S.	**	**	N. S.	N. S.

** : 1% level で有意差あり
N. S. : 有意差なし



ヘテロシス%(両親の平均値を100とした時の相対値)
第 4 図 播種後 50 日目頃の全乾物重, 葉重および po におけるヘテロシスの度合

実験 3. Hybrid と parents の幼植物生長速度

実験方法: 第 1 表の 13 組の hybrid と parents を用い, 各品種につき重量が各組とも同じになるように, 50 粒ずつの種子を 2 組用意した。1 組はそのまま 70°C で 5 日間乾燥し, 乾物重を求めた。他の 1 組は脱塩水で常に湿らせてあるパーミキュライトに播種し, 暗所で 25°C で発芽させ, 5 日目に幼植物を採取し, 種子部と幼植物にわけ, おのおの 70°C で 5 日間乾燥し, それぞれの乾物重を測定し, その値から生長効率を算出した¹⁵⁾。

別にそれぞれの品種の種子 20 粒ずつを用意し, 冷暗所で脱塩水に 2 日間浸漬し, 軟化させて胚と胚乳を分離し, 乾燥秤量した。

両実験とも 2 連で行なった。

実験結果: 幼植物体重には hybrid とその parents 間には統計的に有意差が認められた (第 4 表, 6 表)。し

かし, 生長効率, 種子重および胚重などには hybrid とその parents 間には統計的な有意差は認められなかった。

考 察

9 組の hybrid と parents の組み合わせを多肥下に孤立個体として生育させ, 子実収量と乾物重との関係を求めた結果 (第 1 図), hybrid は収穫期の子実収量と乾物重で明瞭なヘテロシスを示した。子実収量における hybrid の高収性は, その大きい全乾物重に由来すると結論できる。ただし, 子実重/全重比は hybrid で高い傾向が認められた。

第 5 表 3 組の hybrid と parents の単葉光合成能 (mgCO₂·dm⁻²·hr⁻¹)

測定個体 No.	品種	W 153 ^R	W 25	W 153 ^R ×W 25
1		32.3	31.3	42.3
2		26.8	28.8	41.3
3		24.5	28.6	38.1
4		23.8	27.3	36.9
5		23.4	26.7	33.9
6		22.5	23.8	33.0
平均		25.6	27.8	37.6
測定葉位		6	7	8

MPV* : 26.7, % H** : 141

測定個体 No.	品種	T 102	T 107	T 102×T 107
1		41.2	28.5	38.4
2		40.5	28.4	36.0
3		39.4	26.9	34.4
4		35.9	25.1	34.1
5		35.5	23.3	33.1
6		31.7	21.5	32.4
平均		37.4	25.6	34.7
測定葉位		8	7	8

MPV : 31.5, % H : 110

測定個体 No.	品種	W 23	W 28	W 23×W 28
1		23.5	56.7	47.3
2		23.3	47.6	40.5
3		22.4	46.0	39.4
4		20.6	41.8	38.5
5		20.5	36.6	35.4
6		20.4	34.9	34.5
平均		21.8	43.9	39.3
測定葉位		8	10~11	8~11

MPV : 32.9, % H : 119

* MPV : Mid parent value

** % H : MPV を 100 とした時の hybrid の相対値

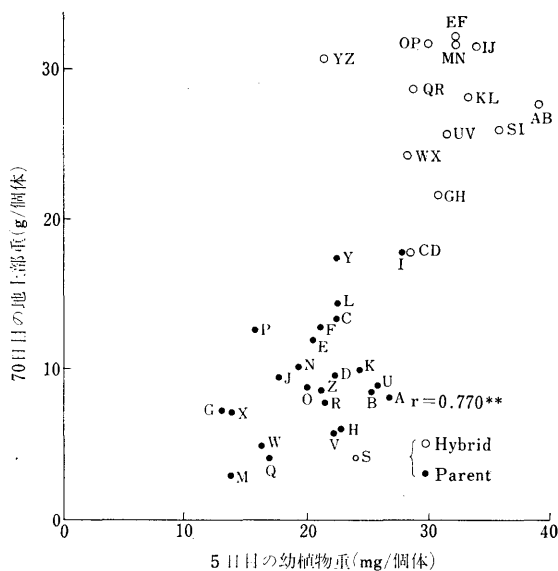
第6表 13組の hybrid とその parents の種子重、胚重、および幼植物体重と生長効率

品 種	種子重 mg	胚 重 mg	幼植物 体 重 mg	生長効率 %
A	227	16.4	22.6	62.3
B	286	33.7	25.3	75.4
AB	241	21.9	38.9	72.9
C	248	21.2	22.3	68.6
D	212	17.0	22.6	69.0
CD	226	21.8	28.2	71.2
E	170	15.2	20.6	73.2
F	198	19.8	21.2	65.9
EF	185	18.1	32.2	70.8
G	137	8.8	13.2	66.2
H	240	25.0	23.0	66.1
GH	161	16.0	30.6	72.1
I	307	49.3	28.1	67.7
J	151	25.6	17.8	67.2
I J	250	35.1	33.7	68.0
K	156	20.7	24.5	61.1
L	251	37.9	22.3	56.9
KL	180	30.4	33.1	65.7
M	157	14.2	14.0	66.4
N	164	10.3	19.2	66.4
MN	189	14.9	32.2	69.5
O	163	13.1	20.0	60.3
P	176	14.8	15.7	52.8
OP	253	28.4	30.0	60.1
Q	155	12.2	17.1	70.1
R	153	13.2	21.4	67.9
QR	215	20.7	28.7	69.3
S	169	31.5	24.1	62.2
I S	307	49.3	28.1	67.7
S I	222	38.4	35.8	66.3
U	201	22.1	25.7	72.3
V	310	25.5	22.5	62.8
UV	222	22.0	31.6	70.6
W	180	10.8	16.5	61.4
X	202	13.9	13.7	79.4
WX	203	16.3	28.3	72.6
Y	281	34.4	22.5	69.8
Z	253	29.8	21.4	70.6
YZ	318	39.5	21.3	67.7

* 数字はすべて2連で行なった実験の平均値

Hybrid の全乾物重は、幼穂形成期頃にすでに parents より大きかった（第2図）。また、この時期には葉面積も同様に hybrid で大きく、hybrid と parents とを比べて葉面積と乾物重の間に正の相関が認められた（第3図）。このことから、hybrid で葉面積が大きいことがその大きい乾物重に結びついていると考えることができる。

3組の hybrid と parents の組み合わせを用い、po を測定した結果によると、3組とも Mid-parent-value と比較して、hybrid で高い値を示したが、そのうち1組についてのみ統計的有意差が認められた。また、higher parent と比較すると hybrid は必ずしも高い値を示さ



第5図 13組の hybrid と parents の播種後70日目の地上部重と播種後5日目の幼植物体重との関係

ず、1組についてのみ統計的に有意差を示した。そしていずれの場合も葉重におけるヘテロシスの割合に比べれば、po におけるヘテロシスの割合は小さく、乾物生重におけるヘテロシスは、po よりもむしろ葉面積に支配されると考えられる（第4図）。

13組の hybrid と parents を用いた実験1と実験3の結果によると、播種後70日目の乾物重と発芽5日目の幼植物重との間には正の相関が存在した（第5図）。すなわち、乾物重に見られるヘテロシスは発芽直後にすでに存在すると考えることができる。しかし、種子重、胚重またはこの時期の生長効率にはヘテロシスは認められなかった（第4表）。それゆえ、発芽直後におけるヘテロシスは大きい生長速度に帰因すると考えなければならぬ。

上記のことに加えて、hybrid は parents よりも絹糸抽出期が数日ないし10日ほど早く（第2表）、その結果、登熟期間が長く、子実重/全重比が大きいことも高い子実収量性の原因の一つとなっている。

要 約

13組の F₁-hybrid とその parental inbreds を多肥下孤立個体として生育させ、子実収量と収穫期および播種後75日目の乾物重の測定を行なった。ついで3組を水耕栽培し、播種後50日目前後の乾物重、葉重および単葉光合成能の測定を行なった。さらにさきの13組を暗所で発芽させ、種子重、胚重、幼植物重、生長効率の測

定を行なった。そして、これらの実験結果を総合して、子実収量におけるヘテロシス発現の機作を論じた。

その結果を要約すると下記のごとくである。

1) F_1 -hybrid の高収性は、主としてその大きい全乾物重に由来する。これに加えて絹糸抽出期が数日ないし 10 日ほど早く、登熟期間が長く、子実重/全乾物重比が大きいこともその原因となっている。

2) F_1 -hybrid の全乾物重は生育中期においてすでに parental inbreds より大きく、また乾物重あたりの葉面積は F_1 -hybrid と parental inbreds では差がない。すなわち、 F_1 -hybrid が大きい乾物重を示すのは、単葉光合成能におけるヘテロシスよりも、葉面積におけるヘテロシスに強く帰因している。

3) F_1 -hybrid とその parental inbreds の乾物重の差は播種後 5 日目にすでに存在した。しかし、種子重、胚重、または生長効率にはヘテロシスは認められなかった。それゆえ、生長速度におけるヘテロシスが乾物重におけるヘテロシスの原因と考えられる。

参考文献

- 1) ASHBY, E. : *Ann. Bot.*, N. S. 44, 457 (1930)
- 2) BURKHOLDER, P. R. and MCVEIGH, I. : *Amer. J. Bot.*, 30, 801 (1943)
- 3) SARKISSIAN, I. V., KESSINGER, M. A. and HARRIS, M. : *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 51, 212 (1964)
- 4) CHERRY, J. H., HAGEMAN, R. H., RUTGAR, J. N. and JONES, J. B. : *Crop Sci.*, 1, 133 (1963)
- 5) JENNINGS, P. R. : *Internat. Rice Comm. Newsletter*, 16, 24 (1967)
- 6) KAWANO, K. and TAKAHASHI, M. : 育種誌 19, 335 (1969)
- 7) WHALEY, W. G. : *Amer. J. Bot.*, 26, 609 (1969)
- 8) BERNSTEIN, L. : *Amer. J. Bot.*, 30, 801 (1943)
- 9) KEMPTON, J. H. and MCLANE, J. W. : *J. Agr. Res.*, 64, 65 (1942)
- 10) HATCHER, E. S. J. : *Ann. Bot.*, N. S. 4, 735 (1940)
- 11) MURAMOTO, H., HESKETH, J. and EL-SHARKAWAY, M. : *Crop Sci.*, 5, 163 (1965)
- 12) HEICHEL, G. H. : Ph. D. Thesis, Cornell Univ. (1968)
- 13) 山口淳一 : 土肥誌 42, 26 (1971)
- 14) 田中 明・山口淳一・今井雅子 : 土肥誌 42, 33 (1971)
- 15) 田中 明・山口淳一 : 土肥誌 40, 38 (1969)