スイートコーンの雌穂先端部における発育不良粒の発生要因について

萩原 勲・志村 勲・石原 邦

東京農工大学農学部 183 府中市幸町

Factors Controlling Caryopsis Development at the Ear Tip of Sweet Corn

Isao Ogiwara, Isao Shimura and Kuni Ishihara

Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Saiwaicho, Fuchu, Tokyo 183

Summary

To determine the causes of the development of the unfilled grains consisting of unfertilized and poorly ripened grains at the tip of an ear of sweet corn (cv. Honey Bantam 36), the relationships between (i) pollen shedding time and pollen viability, (ii) silk (style) elongation and pollination/fertilization time of florets, and (iii) the fertility of florets and filling ability of caryopses were investigated.

1. Pollen shedding from tassel florets lasted from 2 days before to 6 days after the first silk appearance (FSA). The germination ratio of the shedded pollen decreased significantly 6 days after FSA.

2. Silk emergence from florets proceeded acropetally; silk from the 30 th to 40 th tip florets from the base of the ear emerged 4 to 6 days after FSA. These silks were pollinated and the egg in the ovary fertilized between 6 to 8 days after FSA.

3. Bagging an ear to prevent open-pollination resulted in mostly unfertilized grains; whereas, comparable hand-pollination developed into normal, filled grains. Consequently, florets at the ear tip were receptive and capable of developing into normal grains as late as 10 days after FSA.

4. Hand-pollination florets, 6 days after FSA under natural conditions (without bagging), resulted in partially filled grains.

We attribute the presence of unfertilized grains at the corn ear tip to lack of viable pollen for pollination and the development of the poorly ripened grains to an insufficient supply of current photosynthates.

緒 言

著者らは前報(萩原ら, 1994)でスイートコーンの雌穂先端部に着生する発育不良粒の形態形成論的観察から, 発育不良粒を不受精粒と登熟不良粒とに識別する基準を確立し, 不受精粒と登熟不良粒の発生率が栽培条件や品種間で異なることを明らかにした。このことから, 発育不良粒の発生要因を解明するには, 受精障害と登熟障害とに分けて検討することが重要であることを指摘した。

雌穂における発育不良粒の発生は雄穂と雌穂の開花

期のずれ(Du plessis・Dijkhuis, 1967; Herrero・Johnson, 1981), 花粉の量や発芽能力の低下(Hallら, 1982; Herrero・Johnson, 1980), 穎果の胚のうの異常(Moss・Downey, 1971), 絹糸の苞葉外への不抽出(Herrero・Johnson, 1981; 西川・工藤, 1973), 受精後における穎果の登熟不良(Schoperら, 1987; Westgate・Boyer, 1986; 山田・大石, 1985)などによって生じることが報告されている。

そこで, 本研究は雌穂先端部に着生する発育不良粒を不受精粒と登熟不良粒とに分け, それぞれの発生要因を解明するため, 花粉の飛散期間とその受精能力, 雌穂先端部における穎花の絹糸抽出時期と受粉・受精時期およびそれら穎花の受精と登熟能力を明らかにし

1993年7月7日 受理。本報告の一部は園芸学会平成3年度春季大会において発表した。

ようとした。

材料および方法

実験には1989年4月27日に播種したスイートコーン *Zea mays* L. var. *saccharata* L. H. Bailey 'ハニーバンタム 36' (サカタのタネ) を用いた。栽植様式は条間90 cm, 株間90 cm ($120 \text{ 株} \cdot \text{a}^{-1}$) とし, 施肥, 栽培方法などは前報 (荻原ら, 1994) と同様に行った。

実験1. 花粉発芽率と花粉飛散部位の経時的変化

花粉は雄穂小花からの花粉飛散開始日 (80%以上の個体の花粉が飛散を開始した7月5日), 雌穂の絹糸抽出開始日 (75%以上の個体の絹糸が抽出開始した7月7日) および絹糸抽出開始2日後, 4日後, 6日後, 8日後に雄穂から採集し, ただちに発芽率を調査した。すなわち, 花粉は雄穂を午前9時から10時の間に軽く揺すって, 雄穂の下部に置いた箱の中に集め, これを当日に飛散する花粉とみなした。花粉の発芽率は山田 (1982) の発芽培地を一部改変したショ糖10%, 寒天1.5%, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 0.03%, H_3BO_3 0.01%を含む寒天培地に花粉を置床して, 恒温室 (28°C) で2時間培養した後に, アセトカーミン染色を行い光学顕微鏡で約500粒を調査した。なお, 花粉管が花粉粒の2倍以上に伸長した花粉を発芽花粉として, 発芽率 (発芽花粉数/観察した全花粉数 $\times 100$) を算出した。また, 雄穂の花粉飛散部位は花粉の各採取時期に調査した。葯が裂開し黄色になっている小花からは花粉が飛散しているとみなし, この小花のある部位を雄穂の花粉飛散部位とした。

実験2-1. 雌穂穎花における絹糸抽出部位の経時的変化

絹糸抽出開始日 (7月7日) と絹糸抽出開始2日後, 4日後, 6日後にそれぞれ5雌穂を採取し調査材料とした。採取した雌穂は雌穂長と基部から1 cm 間隔で穎花の絹糸長を測定した。また, 苞葉から絹糸が抽出している穎花と抽出していない穎花について, 雌穂上の着生部位を調査した。なお, 絹糸抽出4日後および6日後には雌穂中央部や基部の穎花の絹糸が黒褐変したり, 穎花から離脱していたために, これらの絹糸長は測定しなかった。

実験2-2. 雌穂穎花における受粉・受精の経時的変化

実験区には絹糸抽出開始日 (7月7日) と絹糸抽出開始2日後, 4日後, 6日後, 8日後に受粉を防ぐため, 雌穂をパラフィン紙袋で被覆した処理区とこのよ

うな処理を行わない対照区とを設けた。処理前の雌穂は対照区と同様に自然受粉とし, 雌穂の被袋はそれぞれの処理日の午後4時から5時の間に行った。絹糸抽出24日後 (7月31日) には各処理区ごとに5雌穂を採取して, FAA液 (ホルマリン: 酢酸: 80%エタノール=5:5:90) で固定し, 調査材料とした。調査にあたっては胚珠の長さが5 mm 以下, あるいは胚珠が萎縮している穎果を発育不良粒とみなした。また, 雌穂先端部の発育不良部位長 (穎果が発育不良を起こす部位の長さ) は発育不良部位が最長と最短の穎果列の長さを測定し, その平均値とした。さらに, 前報 (荻原ら, 1994) で示した形態的特徴に基づき, 穎果を発育粒, 不受精粒および登熟不良粒とに分けて, それぞれの発生率 (各粒別数/全粒数 $\times 100$) を求めた。

実験3. 除袋後に受粉処理した雌穂穎花の受精状況

実験区には絹糸抽出前から雌穂を被袋し, 絹糸抽出6日後まで被袋処理をし, その後に除袋して自然受粉とした区, 抽出10日後まで被袋処理をし, その後に自然受粉とした区, 絹糸抽出6日後まで被袋処理をし, その後に人工受粉をした区, 絹糸抽出10日後まで被袋処理をし, その後に人工受粉をした区を設けた。雌穂の被袋処理は絹糸抽出前の7月4日に行い, 7月7日に絹糸抽出開始した個体のみを実験に供試した。人工受粉に用いた花粉は5月1日および5月5日に播種した 'ハニーバンタム 36' から採取した。花粉は人工受粉を行う直前の午前9時から10時の間に採取し, その花粉を用いて雌穂の絹糸が黄色となるまで受粉を行った。調査には各処理区ごとに5雌穂を絹糸抽出24日後 (7月31日) に採取し, FAA液で固定した材料を用いた。各区の雌穂穎果における胚珠の長さ (縦長) は雌穂上の任意の二列を選び, 穎果を縦断した後に実体顕微鏡または光学顕微鏡で測定した。胚珠の長さを測定した穎果は実験2-2と同様な方法で形態区分し, 発育粒と不受精粒とに分けた。

実験4. 追加受粉した雌穂穎果の発育状態

実験区には追加受粉区と対照区とを設けた。追加受粉区には絹糸抽出5日後まで自然条件下においた個体を用い, 受粉は絹糸抽出6日後 (7月13日) からそのすべてが茶褐色になる絹糸抽出15日後 (7月22日) まで, 雨天日を除き毎日人工受粉を行った。なお, 追加受粉用の花粉の採取および人工受粉は実験3と同様に行った。調査には各処理区ごとに5雌穂を絹糸抽出24日後 (7月31日) に採取し, FAA液で固定し

た材料を用いた。各区の雌穂穎果における胚珠の長さ(縦長)は發育不良部位の最長と最短の穎果列について測定した。胚珠の長さを測定した穎果は実験2-2と同様な方法で形態区分し、發育粒、不受精粒および登熟不良粒とに分けた。

結 果

実験1. 花粉発芽率と花粉飛散部位の経時的变化

採取時期別の花粉発芽率と花粉飛散部位を第1図に示した。花粉の飛散は絹糸抽出2日前から始まり、絹糸抽出6日後にはほぼ終了した。絹糸抽出2日後までに採取した花粉は、雄穂の主梗や先端部に近い一次枝梗の小花から飛散した花粉で、その発芽率は高く、79%以上であった。絹糸抽出4日後の花粉は、雄穂中央部や基部に位置する一次枝梗の小花から飛散したもので、発芽率は低下し35.9%であった。さらに絹糸抽出6日後の雄穂はその基部に位置する一次枝梗の一部の小花から花粉が飛散しているだけで、花粉量は著しく少なく、発芽率も6.5%と著しく低かった。なお、絹糸抽出8日後には花粉が採取できなかった。

実験2-1. 雌穂穎花における絹糸抽出部位の経時的变化

採取時期別の絹糸長、雌穂長および苞葉から絹糸が抽出している穎花と抽出していない穎花における雌穂上の部位を第2図に示した。絹糸抽出開始日の雌穂は約7cmで、絹糸は基部から数えて15粒目の穎花まで抽出していた。絹糸抽出2日後には雌穂長が約9cm

となり、絹糸は約26粒目の穎花まで抽出が認められた。絹糸抽出4日後には雌穂長が約11cmとなり、絹糸は約32粒目の穎花まで抽出がみられたが、33粒目から41粒目までの穎花の絹糸長は短くまだ抽出していなかった。絹糸抽出6日後には基部から約39粒目の穎花までの絹糸が抽出していた。この時期には先端部穎花のほとんどで絹糸が抽出し、基部穎花からの絹糸先端部はやや縮れて茶褐色を呈していた。また、稈に対して発生角度の広い雌穂では、先に抽出した基部穎花の絹糸が遅れて抽出した先端部穎花の絹糸を覆い、先端部穎花の絹糸に花粉が付着しにくい状態にあるものもみられた。

実験2-2. 雌穂穎花における受粉・受精の経時的变化

絹糸抽出後の雌穂被袋処理による雌穂先端部の發育不良部位長と穎果の形態別の発生率を第1表に示した。絹糸抽出開始2日後以降の被袋区では發育粒の発生率は74% (基部から約30粒目まで) で、対照区(81.4%)よりも小さかった。また、雌穂先端部の發育不良部位長は対照区に比べて長く、發育不良粒はすべて不受精粒であった。絹糸抽出4日後、6日後および8日後以降の被袋区では、雌穂先端部の發育不良部位長および發育粒の発生率は対照区と同程度であったが、絹糸抽出4日後および6日後以降の被袋区では、対照区に比べて登熟不良粒の発生率が少なく、不受精粒の発生率はそれぞれ14.3%、14.0%と多かった。絹糸抽出8日後以降の被袋区では、不受精粒の発生率

Fig. 1. Changes in pollen germination rate and the positions of florets with shedding pollen on tassel in 'Honey Bantam 36' sweet corn. Dots in tassel show the positions of florets with shedding pollen. P: first day of pollen shedding. S: first day of silk appearance.

が1.2%を示し、絹糸抽出6日後以降の被袋区よりも10%以上も少なく、その発生率は対照区の4.9%とほぼ等しかった。

実験3. 除袋後に受粉処理した雌穂穎花の受精状況

絹糸抽出前から抽出数日後まで雌穂を被袋処理し、除袋後に自然受粉や人工受粉した雌穂穎果の胚珠の長さと同様の形態を第3図に示した。絹糸抽出6日後まで被袋処理し、その後に自然受粉とした区では、胚珠の肥大した发育粒がわずかしら認められず、胚珠の肥大しない发育不良粒はすべて不受精粒であった(第3図A)。絹糸抽出10日後まで被袋処理し、その後に自然受粉とした区では、发育粒が認められず、发育不良粒のすべてが不受精粒であった(第3図B)。次に、絹糸抽出6日後まで被袋処理し、その後に人工受粉した区では、自然受粉とした区(第3図A)に比べて雌穂基部の发育粒数はわずかに増加し、先端部のほとんどが发育粒であった(第3図C)。絹糸抽出10日後まで被袋処理し、その後に人工受粉した区では、雌穂基部のすべてが不受精粒で、先端部のすべてが发育粒であった(第3図D)。

実験4. 追加受粉した雌穂穎果の发育状態

絹糸抽出6日後まで自然受粉させ、その後に追加受粉(人工受粉)した雌穂穎果の胚珠の長さと同様の形態を第4図に示した。追加受粉区では胚珠の肥大した发育粒が雌穂基部から33粒目まで、胚珠の肥大しない发育不良粒が33粒目から42粒目までの先端部に認められ、发育不良粒はすべて登熟不良粒で、不受精粒は観察されなかった(第4図A)。対照区では雌穂先端部に着生した发育不良粒が登熟不良粒と不受精粒とからなる雌穂(第4図B)やすべて登熟不良粒からなる雌穂(第4図C)が認められた。追加受粉区の发育

粒および发育不良粒の発生は対照区と比べて差異がなかった。

考 察

雌穂先端部に着生する发育不良粒には不受精粒と登熟不良粒が観察される(荻原ら, 1994)。この不受精粒が発生する原因の一つには、花粉の量的な問題から受粉・受精のできない場合が考えられる(Hallら, 1982; Jacob・Pearson, 1991)。トウモロコシは雄穂先熟性であり、雌穂先端部の絹糸が抽出しているときに花粉が飛散していなければ、先端部の穎花は受精し得ないので、雄穂と雌穂における開花期の同調性が問題

Fig. 2. Changes in silk length (A), ear length (B), and length of ear parts with emerged silk (C) and non-emerged silk (D) beyond the husk in 'Honey Bantam 36' sweet corn. S₁ and S₂: first day of silk appearance.

Table 1. The effect of bagging^z 'Honey Bantam 36' sweet corn ears on unfilled tip length and occurrence of filled, poorly ripened, and unfertilized grains.

Time of bagging (days after first silk appearance)	Ear length (cm)	Unfilled ^y tip length (cm)	No. of grains/ ear row	Filled ^y grains (%)	Unfilled grains ^y	
					Poorly ripened (%)	Unfertilized (%)
From 2 days	18.5 ± 0.4 ^x	4.2 ± 0.7	38.5 ± 0.6	74.0 ± 1.6	0	26.0 ± 1.6
From 4 days	18.8 ± 0.7	2.7 ± 0.9	38.5 ± 1.5	80.5 ± 3.0	5.2 ± 3.3	14.3 ± 5.2
From 6 days	18.9 ± 0.3	2.7 ± 0.8	39.3 ± 1.5	79.7 ± 4.3	6.3 ± 1.1	14.0 ± 3.4
From 8 days	19.0 ± 0.3	2.7 ± 0.6	40.1 ± 0.9	84.0 ± 2.3	14.8 ± 3.1	1.2 ± 1.2
Control	18.5 ± 0.7	2.4 ± 0.8	39.8 ± 1.8	81.4 ± 5.2	13.7 ± 4.3	4.9 ± 2.1

^z Ears were covered with paraffin-coated paper bag to prevent pollination.

^y Means of two ear rows which had the longest and shortest lengths of unfilled part at the ear tip.

^x Values are mean ± SE.

Fig. 3. Diagrams of 'Honey Bantam 36' sweet corn ears depicting ovule length and grain types induced by open-vs. hand-pollination after bagging. Ears of all treatments were covered prior to silk emergence with paraffin-coated paper bags to prevent pollination. A and B : Open-pollinated ear after the bags were removed 6 and 10 days after the first silk appearance (FSA), respectively. C and D : Hand-pollination ear after the bags were removed 6 and 10 days after FSA, respectively. Measured and unmeasured caryopses are shown unbroken and broken lines, respectively. Grains from two ear rows which had the longest and shortest lengths of unfilled part at the ear tip were divided morphologically into 2 categories as filled (■) and unfertilized (□).

Fig. 4. Diagrams of 'Honey Bantam 36' sweet corn ears depicting ovule length and grain types induced by supplementary hand-pollination (without bagging). A : Supplementary hand-pollination done daily 6 to 15 days after the first silk appearance (FSA). B and C : Controls. Measured and unmeasured caryopses are represented as unbroken and broken lines, respectively. Grains from two ear rows which had the longest and shortest lengths of unfilled part at the ear tip were divided morphologically into 3 categories as filled (■), poorly ripened (▨), and unfertilized (□).

となる。実験1, 2の結果, 雄穂小花からの花粉の飛散は絹糸抽出2日前から始まり, 絹糸抽出4日後までに抽出する雌穂基部や中央部の穎花の絹糸には受精能力のある花粉が十分に供給されていた(第1図, 第1表)。しかし, 雌穂先端部の穎花(基部から数えて30粒目から最先端まで)の絹糸は雌穂からの絹糸抽出開始4日後から6日後までの間に抽出し(第2図), この時期における花粉の飛散量は, 絹糸抽出4日後までに比べて著しく少なかった(第1図)。このことは先端部穎花の絹糸は抽出が遅く, 十分な花粉が供給されていないことを意味している。また, 花粉は飛散していても, 発芽力や受精能力を保持していなければ, 穎花は受精せず登熟しない(Herrero・Johnson, 1980)。先端部穎花からの絹糸が抽出する時期(絹糸抽出6日後)に飛散している花粉の発芽率は極めて低く(第1図), 実験3で絹糸抽出6日後まで被袋処理し, その後に除袋して自然受粉とした雌穂には, 发育粒がわずかしき認められなかった(第3図)。これらのことから, 先端部穎花の絹糸が抽出する時期には受精能力をもった飛散花粉の量が極めて少ないと考えられる。しかし, 実験2-2において, 絹糸抽出6日後に被袋した雌穂に比べて絹糸抽出8日後に被袋した雌穂では不受精粒が著しく減少しており(第1表), 先端部穎花ではこの間に受精が行われたことを示している。

次に, 先端部穎花の受粉・受精能力およびその保持期間が問題となる。西川・工藤(1973)は雌穂における部分不稔は絹糸が苞葉外へ抽出しないために穎花が不受精となって生じるとしたが, 実験2-1で先端部穎花からの絹糸のほとんどが絹糸抽出6日後までに苞葉外へ抽出していた(第2図)。また, 穎花には胚のうが異常となる場合も報告されている(Moss・Downey, 1971)が, 著者らは前報(荻原ら, 1994)で絹糸の抽出した先端部穎花の胚のうに異常がみられないことを観察した。さらに, 実験3で絹糸抽出6日後および10日後まで被袋処理し, その後に除袋して人工受粉した雌穂では先端部にほとんど不受精粒がなく, 最先端部の穎果まで发育粒となった(第3図)。これらのことから, 雌穂先端部の穎果は少なくとも絹糸抽出10日後頃まで柱頭や胚のうは正常で, 受精能力を保持しており, 養分輸送経路なども含めて正常に機能し, 十分な同化産物が供給されれば登熟する能力を保持していることがわかった。

以上のことから, 雌穂先端部における不受精粒は穎花に異常があるのでなく, 穎花が受精するのに必要な

受精能力をもった花粉が十分に受粉されないために発生することが明らかとなった。なお, 雌穂先端部の不受精粒の発生については, すでに抽出した基部穎花からの絹糸が雌穂の先端を覆い, 先端部穎花からの絹糸に花粉が付着しにくい状態にある物理的な影響も考えられる。また, トウモロコシにおける花粉の飛散は, 垂直分布で地上15m(浦野, 1963), 水平距離で300m(Mikhailら, 1976)におよぶことが知られている。しかし, 花粉源に近いほど雌穂穎花の受精率が高いという報告例(Paterniani・Stort, 1974; 荻原・栗原, 1989)や, 栽植密度を低くした場合に不受精粒が増加した前報(荻原ら, 1994)での成績を考慮すれば, 雌穂穎花の受粉・受精に関与する花粉は主に隣接した個体から飛散するものであると考えられる。

さらに, 雌穂先端部における登熟不良粒についてみると, 実験2-2で絹糸抽出4日後以降に被袋処理した雌穂では処理日によって登熟不良粒および不受精粒の発生率が異なっていたが, 发育粒の発生率は対照区とほとんど同じであった(第1表)。このことは, 本実験に用いたスイートコーンでは发育粒となった穎果は絹糸抽出4日後までに受精した穎花であって, その後に受精した雌穂先端部の穎花は登熟できなかったことを示している。また, 実験4で追加受粉した雌穂先端部には対照区と同程度の发育不良粒があり, この发育不良粒はそのすべてが登熟不良粒であった(第4図)。すでに述べたように, 雌穂基部や中央部の穎花が不受精粒となって发育しないと, 先端部の穎果は完全に登熟した(第3図)。これらのことから, 雌穂先端部における登熟不良粒は, 穎果の登熟能力が失われていたのではなく, 先端部の穎果まで完全に登熟させるための同化産物量が不足していたことによって発生したと考えられる。また, 前報(荻原ら, 1994)において, 栽植密度の高いほど发育不良粒が多くなるのは登熟不良粒の発生率が増加することと関係していることから, 雌穂先端部における登熟不良粒の発生原因をさらに明らかにするには, それら穎果に供給される同化産物の量や分配について検討する必要がある。

摘 要

スイートコーン‘ハニーバンタム36’の雌穂先端部の穎果に发育不良粒が発生する原因を解明するため, 花粉の飛散期間とその受精能力, 雌穂先端部における穎花の絹糸抽出時期と受粉・受精時期およびそれら穎花の受精と登熟能力を検討した。

1. 雌穂小花からの花粉の飛散は雌穂からの絹糸抽

出2日前から抽出6日後までで、花粉の発芽率は絹糸抽出6日後には著しく低下した。

2. 絹糸抽出は雌穂の基部から先端部位の穎花に向かって進んだ。雌穂先端部の穎花（雌穂基部から数えて30粒目から40粒目）の絹糸抽出は絹糸抽出開始4日後から6日後の間で、受粉・受精は絹糸抽出6日後から8日後の間であった。

3. 絹糸抽出6日後および10日後まで被袋し、その後に自然受粉とした区では、雌穂先端部のほとんどの穎果が不受精粒であったが、人工受粉した区では先端部の穎花に发育粒が認められた。このことから、雌穂先端部の穎花は絹糸抽出10日後でも受精能力および登熟能力をもっていることが明らかとなった。

4. 絹糸抽出6日後まで自然受粉し、その後に追加受粉（人工受粉）を行った場合、雌穂先端部に着生した发育不良粒のすべてが登熟不良粒であった。

以上のことから、雌穂先端部における不受精粒の発生は穎花が受精するのに必要な受精能力をもった花粉が十分に受粉されないことによるものであり、登熟不良粒の発生は穎果に供給される同化産物量の不足が関係していると考えられた。

引用文献

- Du Plessis, D. F. and F. J. Dijkhuis. 1967. The influence of the time lag between pollen shedding and silking on the yield of maize. *S. Afr. J. Agric. Sci.* 10 : 667-674.
- Hall, A. J., F. Vilekka, N. Trapani and C. Chimenti. 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollenshedding and silking in maize. *Field Crops Research* 5 : 349-363.
- Herrero, M. P. and R. R. Johnson. 1980. High temperature stress and pollen viability of maize. *Crop Sci.* 20 : 796-800.
- Herrero, M. P. and R. R. Johnson. 1981. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. *Crop Sci.* 21 : 105-110.
- Jacob, B. C. and C. J. Pearson. 1991. Potential yield of maize determined by rates of growth and development of ear. *Field Crops Research* 27 : 281-298.
- Mikhail, S. M., A. E. Gouda and M. K. Hakim. 1976. Effect of isolation distance and number of border rows on the purity of hybrid maize. *Agr. Res. Rev. Egypt* 54. 8 : 11-17.
- Moss, G. I. and L. A. Downey. 1971. Influence of drought stress on female gametophyte development in corn (*Zea mays* L.) and subsequent grain yield. *Crop Sci.* 11 : 368-372.
- 西川広栄・工藤 純. 1973. トウモロコシの機械化栽培における不稔発現機構の解明に関する研究. 東北農試研報. 44 : 51-95.
- 荻原 勲・栗原 清. 1989. スイートコーンの先端不稔の発生に及ぼす受粉の影響. 群馬農業研究 D (園芸). 4 : 9-16.
- 荻原 勲・志村 勲・石原 邦. 1994. スイートコーンの雌穂先端部における发育不良粒の形態. 園学雑. 63 : 353-361.
- Paterniani, E. and A. C. Stort. 1974. Effective maize pollen dispersal in the field. *Euphytica* 23 : 129-134.
- Schooper, J. B., R. R. Johnson and R. J. Lambert. 1982. Maize yield response to increased assimilate supply. *Crop Sci.* 22 : 1184-1189.
- 浦野啓司. 1963. トウモロコシ. p. 44-45. 作物大系第3編. 雑穀類. 養賢堂. 東京.
- Westgate, M. E. and J. S. Boyer. 1986. Silk and pollen water potentials in maize. *Crop Sci.* 26 : 951-956.
- 山田 実. 1982. トウモロコシにおけるF₁個体の花粉が示す選択受精上の有利性とその育種の意義. 農技研報. 33 : 63-119.
- 山田達男・大石昌稔. 1985. スイートコーン雌穂の先端不稔の発生原因と対策. 静岡農試研報. 30 : 1-10.