特集記事

植物育種における受粉生物学の体系化

生井兵治

(土浦市中荒川沖町, 〒300-1175)

Systematization of pollination biology in plant breeding

Hyoji NAMAI

(15-18 Nakaarakawaoki, Tsuchiura, 300-1175 Japan)

キーワード：種子植物，受粉生物学，生殖様式，適応戦略，花器特性，他殖性，自殖性，自家和合性，自動自家受粉能力，受粉花粉の生殖成功率，受粉花胚珠の生殖成功率，性選択，育種，採種，遺伝資源保全，自然保護

はじめに

受粉生物学は未だ発展途上にあるとはいえ，わが国で最も定評のある岩波生物学辞典(第4版，1996)を読んでも，植物集団の遺伝構造の変化や適応・分化に大きな役割を果たしている受粉過程の動的姿がまったく見えない。その理由は，雄蕊・雌蕊，花粉・胚珠，虫媒・風媒，他殖性・自殖性など受粉・受精に関連する用語解説が，適応・分化や遺伝との関連を欠いているからである。

植物育種学書の多くも，生殖様式に関連して他殖性・自殖性，自家不和合性・自家和合性，風媒受粉・虫媒受粉などを辞書的に説明し，他殖性と自殖性，自家不和合性と自家和合性などを明確に対立する「ピン」と「キリ」の性質として記している。生物現象の総合的理解は進化的観点を欠いては困難なのに，初等・中等教育の理科教育では，他殖性・自殖性の別はもとより進化さえきちんと教えない(生井 2001b, c, 2002a)。

実際には，種子植物の生殖様式は多様であり極めて進化的なので，筆者は植物の生殖過程を受粉生物学的に追究すればするほど，生物現象は固定的な「ピン」と「キリ」だけの世界ではなく，変異性・可変性に富む「ピン」と「キリ」との間の連続的な系として存在することを強く知らされた。このような現象を「あご」と「ほっぺ」の関係になぞらえ，生物現象研究の基礎として，「あご・ほっぺ理論」を提唱した(生井 1998, 2001a, 2002b)。

ところで，筆者は，1950年代後半に東京教育大学農学部で卒論としてアブラナ科植物の遠縁雑種に関する細胞遺伝・育種学的研究を開始し，種属間の生殖的隔離を弱める手法や，雑種植物の継代法などを追究する過程で，

以下の二点に気づいた。①植物は「個体維持と種族維持の矛盾」と「遺伝性に変異性の矛盾」という2つの根源的な大矛盾を巧みに操りながら適応と分化を続けているということ，②生殖過程において受粉花粉の質や量に影響を及ぼす受粉の様態が適応と分化にきわめて重要な役割を果たしているということである(生井 1992)。

1960年代には，受粉の様態が受精・結実や後代の遺伝構造に及ぼす諸作用の総合的解析すなわち受粉生物学的研究は皆無に等しかった。そこで，植物育種における受粉生物学の体系化に努め，研究成果を国内外誌などに発表するほか，国際植物生殖学会などで発表してきた。

これら一連の研究成果は，以下の4項目に集約される。

- (1) 遠縁交雑育種の基礎－種属間の生殖的隔離を弱める方法と効率的な育種法の確立－
- (2) 虫媒受粉植物の保全と採種の基礎－遺伝資源の保全と変異拡大のための採種法の確立－
- (3) 風媒受粉植物におけるF₁種子生産の基礎－イネ一代雑種品種種子の生産技術体系の確立－
- (4) 植物における配偶子レベルの性選択に関する解析の基礎－新概念「受粉花胚珠の生殖成功率」と「受粉花粉の生殖成功率」の提起－

一連の研究成果の概要は，以下に示すとおりである。

1. 遠縁交雑育種の基礎－種属間の生殖的隔離を弱める方法と効率的な育種法の確立－

アブラナ科植物のカブ類×キャベツ類，ダイコン類×キャベツ類などの種属間交雑について，(1)生殖的隔離を受粉生物学的に弱める方法と，(2)細胞遺伝学と受粉生物学との統合という2つの観点から追究した。すなわち，「個体維持と種族維持の矛盾」と「遺伝性に変異性の矛盾」という植物(生物)のもつ2つの根源的特性を命題として，諸現象を統一的に捉えることに努めた。

(1) 生殖的隔離を受粉生物学的に弱める方法

ここでは，(a)貧弱に育てた交配親の利用，(b)自家・他家混合受粉の利用の2点について追究した。

(a) 貧弱に育てた交配親の利用：生育の貧弱な個体を

用いれば、種属間の生殖的隔離が低下し、雑種獲得率が高まる。すなわち、生殖的隔離は、小鉢で貧弱に育てた個体では旺盛な個体よりも弱まり、繁茂した台木上の貧弱な穂木では一層弱まる(細田ら1963, Namai 1971, 細田・生井1973, Namai *et al.* 1980)。これらの現象は、「個体維持と種族維持の矛盾」の帰結の現れとして理解できる(生井1992)。すなわち、植物(生物)は個体維持に至適の状況下では種族維持を容易に図ろうとしないが、個体維持が危うくなると早く何とかして種族維持を図ろうとする根源的特性があるということである。自家不和合性個体において、開花数日後の花や開花末期の花が和合性を示す現象も、同様の帰結と考えられる。

(b) 自家・他家混合受粉の利用：ダイコン類×キャベツ類の属間交雑では、開花当日の自家・他家混合受粉が有効であり、蕾受粉によれば培養可能な雑種胚の獲得率が高まる(皿嶋・生井1979, Namai *et al.* 1980, Namai 1980, 1987b)。これらの現象は、「遺伝性と変異性の矛盾」の帰結の現れとして理解できる(生井1992)。すなわち、植物(生物)が、親の性質をそっくり子孫に伝えるだけでは適応・分化や進化は望めない。植物は、特に生殖過程に関連する遺伝子の形質発現に多様な変異性・可変性を有し、そのことが遺伝的多様性を高め集団としての適応・分化に大きく役立っている。

「個体維持と種族維持の矛盾」と「遺伝性と変異性の矛盾」という生物のもつ2つの根源的特性を基本命題とすれば、植物の生活環の諸現象、なかでも生殖過程の諸現象を統一的に捉えられ、かつ種属間の生殖的隔離を受粉生物学的に弱めることもできる(生井1992, 1998)。

(2) 細胞遺伝学と受粉生物学との統合

ここでは、(a) 複半数体植物の効果的な活用法ならびに、(b) 異数性育種法の2点について追究した。

(a) 複半数体植物の効果的な活用法：細胞遺伝学と受粉生物学を基礎として、複半数体植物の細胞遺伝学的特徴に基づく効果的な活用法を編み出した。すなわち、①染色体の異親対合が少ない個体では、可稔の非還元配偶子が頻繁に形成され、後代で安定した複二倍体植物の人為合成が可能となる。一方、②異親対合が頻繁に生じる個体では、非還元配偶子が少なく、片親との戻し交配によっても結実率は低いが、両親種の片親から他方への有用形質導入が容易である(生井1976, Namai 1987b)。

(b) 異数性育種法：種属間交雑で得た複半数体植物を母親として、片親を反復親とする戻し交配により二基三倍体植物を作出し、これに再び反復親を戻し交配すると、異種染色体を添加された種々の異数性植物が得られる。これらの異数性植物を出発点として、異種染色体添加系統の育成方法や異種染色体を何組も対にもつ新型植物を育成する異数性育種法を提案した(Namai 1987b)。すなわち、ダイコンにキャベツの染色体を1本添加させた異種1染色体添加系統などの作出には、染色体の異親対合

が少ない複半数体植物の利用が成功のカギである(生井1976, Namai 1987b)。また、異種1染色体添加系統の継代に際して少量受粉を施せば、受粉花粉の受精競争が弱められ異数性花粉の交雑率が向上し、花粉からの異種染色体の伝達率が高まる(Namai *et al.* 1991)。

このように、細胞遺伝学と受粉生物学とを統合し、複二倍体植物の人為合成育種や異数性育種を合理的に進めるための理論的裏づけを実験的に提示できた。

以上、アブラナ科植物で行った(1) 種属間における生殖的隔離を受粉生物学的に弱める方法ならびに、(2) 細胞遺伝学と受粉生物学との統合に関する研究成果は、“Brassica Crops and Wild Allies – biology and breeding” (eds. Tsunoda, S. *et al.*) の執筆(Namai *et al.* 1980)ならびに、育種学シンポジウム(皿嶋・生井1979, 生井1998)やGamma Field Symposium(Namai 1987b)での招待講演、ユーゴスラビア(現スロベニア)・リュブリャナ大学での特別講義“Wide-cross breeding and cytogenetics in brassica crops”(1988)を行うなど、国内外で高い評価を受けた。また、筑波大学大学院留学時代に異数性育種について筆者の指導を受けた現韓国農業大学校の李寛鎬教授は、ハクサイとキャベツの種間雑種の異数性育種で作出したキャベツの染色体を何組も対にもつ異種染色体添加型植物(Lee and Namai 1992a, b, 1994)を基に、新型ハクサイ「サンチュ」(2n=40)を育成し、近年、韓国でサラダ菜に替わる焼肉用葉菜としての利用が急増している。

2. 虫媒受粉植物の保全と採種の基礎 – 遺伝資源の保全と変異拡大のための採種法の確立 –

虫媒受粉を主とする(1) 普通ソバ、(2) 自生サクラソウ、(3) アブラナ類、(4) ニンジンを対象として多くの新知見を得るとともに、これら植物遺伝資源の増殖と利用の採種技術を受粉生物学的に体系化した。

(1) 普通ソバの品種分化と栽培環境

ここでは、長花柱花個体と短花柱花個体からなる二異型花柱性で他殖性の普通ソバについて、(a) 地理的分化の実験的解明、(b) 集団内における受粉の動態解明という2つの観点から受粉生物学的追究を行った。

(a) 地理的分化の実験的解明：短日性秋型品種の代表格とされる九州の「宮崎在来」を筑波で夏栽培すると開花期の個体変異が増幅され、早咲き個体から自然受粉で得た次代集団は親集団よりも早咲き個体の割合が高まり、早刈取りすれば早咲き個体の割合が一層高まった。

したがって、「宮崎在来」などの秋型品種には短日要求性の個体変異があり、これらの品種の栽培地が北上すると開花期の個体変異が増幅され、早咲きの中性個体が同類交配して結実しやすいことが分かり、北海道などで栽培される夏型品種の成立過程を実験的に証明できた(南・生井1986a, b)。また、地理的・季節的分断選抜が

広域適応性を付与することも示した(Namai 1983, 1998)。

(b)集団内における受粉の動態解明：①訪花昆虫の種類と頻度の経時変化・日変化，②花型別にみた受粉過程と訪花昆虫の適法受粉効果，③結実に必要な訪花昆虫の飛来頻度と受粉花粉数，④訪花昆虫と風による花粉飛散距離，⑤遺伝資源の採種法と簡易兄弟交配法の確立という5つの観点から追究し，以下のことを明らかにした。

①：野生昆虫の多い日本では，欧米と異なり主要訪花昆虫はハナアブやハエの仲間であり，訪花頻度は9時30分頃～10時30分頃に最も高く，ミツバチは開花盛期の数日間の一時しか飛来しないがハナアブやハエの仲間は毎日休みながらも終日活動する(Namai 1986, 1991)。

②：花器と花粉媒介昆虫の形態の関係から，両花型とも適法受粉されやすいとされてきた(Free 1993)。しかし，12時の1柱頭あたり平均最大適法受粉花粉数と不適法受粉花粉数は長花柱花が8.6粒と15.8粒，短花柱花が14.5粒と4.9粒であり，長花柱花は不適法受粉が多く，葯上の残存花粉数と柱頭上の適法受粉花粉数との間に有意な負の相関が認められ，長花柱花は強い訪花を受けないと適法受粉されない(Namai 1990)。

③：開花盛期には，1粒の適法受粉花粉でも結実するが，高い結実率を得るためには10粒以上の適法受粉花粉が必要であり(Namai and Ohsawa 1986)，訪花昆虫の飛来が5回以上の花は結実率が高い(Namai 1986)。

④：シマハナアブの1飛行距離は多くが10 cm以下であり，隔離網室内の1端に植えた短花柱花個体の花粉による長花柱花個体(畦長2.4 m)の全結実種子数に対する各位置の結実数の割合からみて，虫媒による主要花粉飛散距離は約2 mである。花粉源(4 m²)からの風媒による主要花粉飛散距離は約3 mである(Namai 1986)。

⑤：普通ソバ遺伝資源の増殖の際に集団の遺伝構造を大きく変化させない小規模採種法として，通常よりも疎植(50個体/m)とし，2畦で200個体を1単位とする隔離網室採種法を提示した(Namai 1986)。また，突然変異育種などでの簡易兄弟交配法として，株間隔を3 m以上とする基盤の目状栽培法を確立した(Namai 1989)。

これら(a)，(b)に示した普通ソバをモデルとした他殖性植物の品種分化と栽培環境などに関する一連の受粉生物学的研究によって，他殖性植物遺伝資源の増殖と利用の採種技術について，受粉生物学に体系化できた。

以上の研究は国際的にも高く評価され，国際ソバ学会のFagopyrum誌への特別寄稿「ソバの受粉生物学と繁殖生態学」の要請を受けたり(Namai 1990, 1991)，国内的にも「細胞質雄性不稔」(山口彦之監修)に花粉媒介昆虫の利用を執筆するなど注目された(生井 1985)。

(2) 自生サクラソウにおける花器特性の集団内変異と受粉・結実の様態

都市化した浦和市田島ヶ原と自然に富む長野県八ヶ岳山麓において，他殖性サクラソウ自生集団を受粉生物学

的に追究した。その結果，訪花昆虫の多い八ヶ岳山麓では良く結実するが，訪花昆虫の極めて少ない田島ヶ原では自殖性を獲得した自然四倍体株のみが結実した。したがって，当該植物だけを保全しても集団内に無作為交配が起こらず遺伝的多様性が低下して絶滅する可能性が高いので，地域生態系全体を保全する必要がある(Washitani *et al.* 1991, 1994, 大澤ら 1991)。

本研究は社会的にも高く評価され，小学四年国語教科書に「さくらそうの保護」を執筆した(生井 1996c)。

(3) アブラナ類における花器特性の品種間・品種内変異ならびに花粉媒介昆虫の訪花行動と集団の分化

ここでは，(a)花粉媒介昆虫の訪花行動と集団の分化機構の解析，(b)生殖様式を制御する遺伝的要因の解析，(c)花器特性の品種間・品種内変異の実態の解明という3つの観点から，受粉生物学の追究を行った。

(a)花粉媒介昆虫の訪花行動と集団の分化機構の解明：①花粉媒介昆虫による受粉の動態，②花粉媒介昆虫の他家受粉効率と花粉飛散距離，③花粉媒介昆虫の訪花頻度と生殖様式との関連という3つの観点から追究し，以下のことを明らかにした。

①：ナタネ・カラシナの自殖性やノザワナの他殖性は不完全で，通常は自家花粉と他家花粉の混合・反復受粉で結実して遺伝的多様性を保っており，自家和合性植物でも集団の適応度向上に花粉媒介昆虫は不可欠である(Ohsawa and Namai 1984, 1985, 大沢・生井 1987)。

②：不完全自殖性植物のナタネに対するシマハナアブの他家受粉効率は，1頭あたり平均0.7粒/秒であり，合計7花で総数約250粒の花粉を受粉する。1花上で花粉にまみれたシマハナアブが他の花に移動するとき，第1～3花目の他家受粉効率は約1.2粒/秒であるが，以後激減し第7花目までではほぼ受粉し尽くし，花粉流動の主要範囲は約1.5 m以内である(大沢・生井 1988)。

③：開花期に野生昆虫がほとんどいない樺太(サハリン)やカナダで育成・栽培されるナタネ品種は，花粉媒介昆虫が豊富な地域の品種に比べて高い自動自家受粉結実率を示した。この結果は，花粉媒介昆虫がいちじるしく不足すると自家和合性と自動自家受粉能力の高い個体だけが自殖種子を結実する非無作為交配によって遺伝構造が変化することを示唆する(Namai and Ohsawa 1987)。

(b)生殖様式を制御する遺伝的要因の解析：不完全他殖性植物のダイコン類と不完全自殖性植物のカラシナ類とを供試して受粉生物学の追究を行い，①生殖様式は，個々の遺伝機構に支配される自家和合性と自動自家受粉能力の2要因で決まり，それらの程度は種間・品種間・個体間で「ピン」から「キリ」まで連続的であり(図1)，②他殖性植物から自殖性植物への進化は，自家和合性が向上した後に自動自家受粉能力が向上する経路が主な過程であることを示唆した(図2)(Namai *et al.* 1992)。

(c)花器特性の品種間・品種内変異の実態の解明：カ

ラシナ類を供試して、以下の2点を明らかにした。

①：自家和合性と自動自家受粉能力の程度には多様な品種間・品種内変異があり、自動自家受粉能力の程度は、開葯後の葯と柱頭との接触程度ならびに葯が柱頭の真横か上の近傍に在るかという位置関係に依存し、自家和合性が高くても自動自家受粉能力が低い品種は花粉媒介昆虫が不可欠である(Yashiro *et al.* 1999, 八城ら 2001)。

②：自家和合性を有する品種では自動自家受粉能力が高い個体ほど花粉/胚珠比(P/O比)が小さく、また花粉媒介昆虫排除下において自動自家受粉によって継代すると自動自家受粉能力が向上する(Yashiro *et al.* 1999)。

以上、アブラナ類の生殖様式を自家和合性と自動自家受粉能力の2要因に分け、花器特性の品種間・品種内変異や花粉媒介昆虫の訪花行動と集団の分化について総合的に解析し、植物遺伝資源の増殖・利用と育種のための採種技術の基礎理論を受粉生物学的に体系化できた。

一連の研究は国際的にも高く評価され、ユーゴスラビア(現スロベニア)のリュブリャナ大学で特別講義“Pollination biology of brassica crops”(1988)を依頼された。

図1. 生殖様式は自動自家受粉能力と自家和合性の程度で決まる

(4) ニンジンの花粉流動と風向

他殖性のニンジン採種圃における主要花粉媒介昆虫の一種ヒラタアブは、風向の直角方向に飛行するため風速2~3 m/秒の風でも花粉流動の方向を著しく制限する。また、花粉源から0.5 m地点の雄性不稔性種子親は平均45.2%と高い交雑率を示すが、1 m地点では10.8%, 1.5 m地点では5.9%と低下し、花粉媒介昆虫による主要な花粉飛散距離は1 m以下である(古賀・生井2001)。

したがって、ニンジンその他の虫媒受粉植物における

図2. ダイコン類とカラシナ類における自動自家受粉能力と自家和合性の品種間差異ならびに他殖性から自殖性への進化の経路(Namai *et al.* 1992より改写)。

交雑品種の採種栽培においては、採種圃における花粉媒介昆虫の種類と頻度や風向・風速との関係を考慮して、種子親の畦幅と畦の方向を定める必要がある。

以上、虫媒受粉植物の保全と採種の基礎として、(1)普通ソバの品種分化と栽培環境、(2)自生サクラソウにおける花器特性の集団内変異と受粉・結実の様態、(3)アブラナ類における花器特性の品種間・品種内変異ならびに花粉媒介昆虫の訪花行動と集団の分化、(4)ニンジン花粉流動と風向など一連の受粉生物学的研究を行い、他殖性および自殖性の虫媒受粉植物における保全と採種の方法を実験的ならびに理論的に提示できた。

3. 風媒受粉植物におけるF₁種子生産の基礎—イネ一代雑種種子の生産技術体系の確立—

自殖性の高いイネ品種のF₁種子生産では、風媒による自然他家受粉が不可欠である。そこで、(1)他家受粉しやすい種子親と他家受粉させやすい花粉親の花器特性、(2)採種圃における空中花粉の動態、(3)一代雑種種子の効率的な採種栽培様式などについて受粉生物学的に追究し、風媒受粉植物の種子生産技術を体系化した。

(1) 他家受粉しやすい種子親と他家受粉させやすい花粉親の花器特性

ここでは、温帯日本型イネを主とする多数の品種を供試して、種子親と花粉親の花器特性を解明した。

(a) 他家受粉しやすい種子親の花器特性と品種間差異の解明：①他家受粉しやすい種子親の花器特性については、柱頭が穎花の外に露出すれば他家受粉しやすく($r=0.885^*$)、柱頭露出穎花率が重要特性であり(加藤・

生井 1987a, Namai and Kato 1988), 雌蕊が大きければ柱頭も大きく ($r=0.953^{**}$), 開穎角度は大きく ($r=0.553^{**}$), 柱頭が露出しやすい ($r=0.679^{**}$) (加藤・生井 1987b). 結実に要する十分な他家受粉花粉数を得る開穎時間は約 40 分である (Namai and Kato 1987).

②温帯日本型品種における種子親の花器特性の変異幅は, 雌蕊長が 1.25 ~ 1.99 mm, 柱頭長が 0.84 ~ 1.52 mm, 開穎角度が $0.5 \sim 14.4^\circ$ で, 柱頭露出穎花率は 2.0 ~ 55.1% の範囲で平均 21.2% であり, 在来品種の「まじり系統」群には雌蕊が約 2 mm と長く柱頭露出穎花率が約 50% の品種も見られた (加藤・生井 1987b).

(b)他家受粉させやすい花粉親の花器特性と品種間差異の解明: ①他家受粉させやすい花粉親の花器特性は空中花粉放出量が多いことで, これは日々の各時刻の単位面積あたり開穎穎花数 (加藤・生井 1987b) と穎花から露出直後の葯の残存花粉数に依存し, 残存花粉数は花粉残存率に依存する ($r=0.885^{**}$), 花粉残存率は葯長とは無関係 ($r=0.119$) である (加藤・生井 1987a, 生井 1988).

②温帯日本型品種の花粉親としての花器特性である 1 葯あたり花粉生産量の品種間差異は 900 ~ 2,500 粒であり, 葯が穎花から露出直後の残存花粉数は 1 葯あたり 1,000 粒以下の品種が全体の 8 割を占めたが, 在来品種の「まじり系統」群には花粉残存率 60% 以上で残存花粉数 1,400 粒以上の品種があった (加藤・生井 1987a).

これら (a), (b) に示した花器特性の解析によって, 種子親は各穎花の柱頭が露出しやすく, 花粉親は何日間も多数の穎花が次々に開穎して葯が穎花から露出後に大量の花粉を飛散させることが望ましいことが分かった.

(2) 採種圃場における空中花粉の動態

ここでは, 花器特性が特徴的な日本型イネ数品種を供試して, (a) 空中花粉量の測定法の確立, (b) 花粉親の空中花粉放出量と風速との関係の解析, (c) 雄性不稔性種子親の自然交雑率と風速ならびに空中花粉量との関係の解析, (d) 風による主要な花粉流動の範囲などについて受粉生物学的に追究し, 以下のことを明らかにした.

(a) 空中花粉量の測定法の確立: 本研究では, 短時間ごとの空中花粉量を計る簡易測定法が不可欠である. そこで, 市販の回転式孢子採取器 (白色ワセリンを塗ったスライドガラスを立てて 2 枚装着) を元に, 回転式空中花粉捕集器の特注品を 6 台製作した (生井・加藤 1987). 本器を 10 分間作動させスライドガラス 1 cm^2 あたり付着花粉数 (X) を求めれば, 本器のイネ花粉捕集効率を加味した計算式 ($N=X/426$) で空気 1 l あたり空中花粉量 (N) を算出できる. イネの空中花粉量を多数の地点で長時間測定する場合には, 簡便な国際標準型 (Durham 型) 空中花粉採取器を 1 時間設置して 1 cm^2 あたり付着花粉数を Y として公式 $N=0.0291Y+0.1699$ に代入すれば, 空気 1 l 1 時間あたりの空中花粉量を算出できる.

(b) 花粉親の空中花粉放出量と風速との関係: 採種圃

における風速と空中花粉量との間には高い正の相関関係がみられ (相関係数 $r=0.868^{**}$), 空中花粉量は風速に強く依存しており, 1 m 以下の風は花粉飛散効果が低い (加藤・生井 1987b, Namai and Kato 1988).

(c) 雄性不稔性種子親の自然交雑率と風速ならびに空中花粉量との関係: ①結実に必要な他家受粉花粉粒数, ②雄性不稔性種子親の自然交雑率と風速の関係という 2 つの観点から追究し, 以下のことを明らかにした.

①: 好適条件下では 1 粒の他家受粉花粉でも結実率は 67% となるが, 結実率を 100% にするためには 9 粒以上の他家受粉花粉を必要とする (Namai and Kato 1987).

②: 結実率は風速に強く依存し ($r=0.827^{*}$), 空中花粉量が多いほど高く ($r=0.918^{**}$), 空中花粉が 1.5 粒 1 l で風速 2 ~ 3 m 以上なら柱頭露出穎花の結実率はほぼ 100% となる (加藤・生井 1987b, Namai and Kato 1988).

(d) 風による主要な花粉流動の範囲: 風速 1 m/秒台の採種圃で, 種子親と花粉親の穂高差 (種子親を 25 cm 低い位置: 花粉親と同じ高さ) や風向 (ほぼ風下: 風向から外れた風下) を考慮して, 240 個体の花粉源から 3 m までの各地点の空中花粉量を測定し, 花粉流動の主要範囲を追究した. その結果, 最大空中花粉量は花粉源から 50 cm 風下で花粉親の穂高よりも 25 cm 低位置でみられ, 低位置では花粉源から 1.5 m 地点でも 2 ~ 3 粒 1 l の空中花粉がみられたが, 花粉親の穂高と同じ高さでは 1.5 粒 1 l の範囲は花粉源から 1 m までであり, イネ採種圃内の主要な花粉流動の範囲は花粉源から 1 ~ 1.5 m 以内である (Namai 1987a, 加藤・生井 1987b, 生井 1989).

これら (a) ~ (d) に示した空中花粉測定法の確立と, 花粉親の空中花粉放出量と風速との関係ならびに, 雄性不稔性種子親の自然交雑率と風速および空中花粉量との関係, 花粉流動の主要範囲などの受粉生物学的研究によって, 採種圃における空中花粉の動態を解明できた.

(3) 一代雑種種子の効率的な採種栽培法

上述の研究結果に基づき, (a) 採種圃の状況に基づく各位置における空中花粉量の推定, (b) 単位面積あたり採種量の上限の推定, (c) 最適栽植様式の確立など, イネ一代雑種種子の効率的な採種栽培法を追究した.

(a) 採種圃の状況に基づく各位置における空中花粉量の推定: 実験データに基づき, 採種圃の各位置の空中花粉量 (粒 1 l) を推定する重回帰式を考案した (Namai 1987a, 加藤 1987, 生井 1988, 1989). すなわち, 1 m^2 あたり穎花数 [X(1)], 風速 (m/秒) [X(2)], 花粉源から風下方向への距離 (m) [X(3)], 花粉源の穂の高さからの高さ (m) [X(4)] の 4 要因に基づいて, 簡便な Durham 型花粉採取器によるスライドガラス 1 cm^2 / 1 時間あたり花粉粒数 (Y) は, 次の重回帰式によって求められる.

$$Y=0.01399X(1)+9.219X(2)-11.76X(3)+24.61X(4)+14.83$$

この値 (Y) を既述の公式 $N=0.0291Y+0.1699$ に代入す

れば、各位置の空気1lあたり空中花粉量を推定できる。

(b)単位面積あたり採種量の上限の推定：柱頭露出穎花率50%の雄性不稔性種子親を風速1.5～3.0 m/秒の条件下で10分間だけ空中花粉に暴露させたときの結実率 $[Sp_{(10\text{ min})}]$ は、公式 $Sp_{(10\text{ min})}=2.26N+6.80$ (ただし、Nは1lあたり空中花粉量)で推定できる(Namai 1987a, 加藤 1987, 生井 1988, 1989)。一方、結実に必要な他家受粉に要する開穎時間は約40分間なので(Namai and Kato 1987), 風速1.5 m以上の条件下で栽培された雄性不稔性種子親の他家受粉結実率の上限は、次式で推定できる(Namai 1987a, 加藤 1987, 生井 1988, 1989)。

$$Sp(\text{max})=4(Sp_{(10\text{ min})})=4(2.26N+6.80)$$

(c)最適栽植様式の確立：畦間25 cmで、柱頭露出穎花率50%の種子親の穂高を花粉親より25 cm低く、種子親と花粉親の栽植比を4:2, 6:2, 8:2の3水準、風速2～3 m/秒として1 haあたり採種量を推計した(Namai 1987a, 加藤 1987)。その結果、風速2 m/秒下では、推定空中花粉量(粒/l)は栽植比4:2から順に2.2, 1.7, 1.3, 結実率(%)は順に46.9, 42.0, 38.6となり、採種量(t/ha)は順に1.77, 1.78, 1.75と推定された。また、風速3 m/秒下では、空中花粉量が2割増加し、栽植比4:2区は51.4%の結実率で1.94 tの採種量が見込まれ、他の区でも1.9 t前後の収穫が見込まれるなど、ここで設定した栽植様式の範囲内では、約2 t/haの採種量が期待できる。

中国の栽植様式は、種子親を1株2個体植えて株間13～16 cm(約30万株/ha)、花粉親を1株1本植えて株間13 cm(約4.5万株/ha)で、6:1または8:2の交互植えとなっており、理にかなった方式といえる(生井 1988)。

これら(a)～(c)に示した一代雑種イネ品種の採種圃における一連の受粉生物学的研究に基づき、 F_1 種子生産の最適栽植様式を初めて理論的に提示できた。

以上、風媒受粉植物における F_1 種子生産の基礎－イネ一代雑種種子の生産技術体系の確立－として一連の受粉生物学的研究を行い、効率的採種栽培法を提示した。すなわち、①風速2～3 m/秒の風が吹く採種圃で、②雌蕊が大きく穎花から露出しやすい種子親と、穎花数が多く大きな葯が穎花外に露出後に開葯する花粉親の畦とを交互に風向と直角に配置し、③花粉親2畦に対し種子親5～7畦を幅約1.5 m以内に植える。柱頭露出穎花率100%の種子親を育成できれば、ほぼ100%の結実率が期待でき、1 haあたり約4 tの採種量が見込まれる。

これら一連の研究は、IRRI(1987)“Hybrid rice seed production training course”への講師招聘や、IRRI(1988)“Hybrid rice”(ed. Virmani, S. S.)への執筆依頼を受けるなど、国際的にも高く評価されている。

4. 植物における配偶子レベルの性選択に関する解析の基礎－新概念「受粉花胚珠の生殖成功率」と「受粉花粉の生殖成功率」の提起－

ダーウィンは個体レベルの性選択(sexual selection)を動物の自然選択の一要因と位置づけたが、ショウジョウバエの精子で性選択が確認され(Bateman 1948)、今では配偶子レベルの性選択は動植物に共通の現象として理解されている(Willson 1994, Andersson 1994, 生井 1997d)。主な配偶子レベルの性選択は、雄性配偶子(花粉)間の競争(male competition)と雌性配偶子(胚珠)による雄性配偶子の選り好み(female choice)の2つである。前者は花粉親としてどれだけ種子を実現するかという花粉親能力(siring ability)の問題であり、後者は種子親として個々の胚珠が受精する花粉の選別という問題である。実際には、両者の総合的作用による雌雄両個体間(配偶子間)の相性(affinity)も介在するため、性選択の実態はかなり複雑である(生井 1996b, c)。

そこで、(1)新概念「受粉花粉の生殖成功率」の提起による性選択の実験的・理論的証明、(2)少量受粉法の育種の利用に関する実験的・理論的追究、(3)子房内の胚珠の位置による受精・結実制御の実態解析を行い、植物における配偶子レベルの性選択の実態解明に努めた。

(1)新概念「受粉花粉の生殖成功率」の提起による性選択の実験的・理論的証明

結実率は、親子関係でみると胚珠(雌性配偶子)の何割が結実(生殖成功, reproductive success)し次代に遺伝子伝達したかを表す概念であるが、花粉(雄性配偶子)には同様の概念が無かった。そこで、新概念「受粉花粉の生殖成功率(RSR-P: reproductive success rate of pollen deposited on stigma)」を提起し、結実率を「受粉花胚珠の生殖成功率(RSR-O; reproductive success rate of ovules in flower pollinated)」と呼ばば雌雄両配偶子の生殖成功が統一的に扱えることを世界で初めて示した(Namai and Ohsawa 1986, 1988, 生井 1997d, e, f, 1999a, b, c, d)。

たとえば、カラシナ、普通ソバ、イネを材料として、受粉花粉数の増加にともなうRSR-Oの向上は直線的でなく両者の間には上に凸な正の非直線回帰の関係があり、かつ種固有の上限があることなどを明らかにした(図3)。たとえば、ハカラシナ(1花あたり胚珠数20個)の自家受粉では、受粉花粉数4粒までは結実せず、5粒ではRSR-Oが3.1%, RSR-Pが12.4%で、20粒ではRSR-O, RSR-Pともに24.5%, 100粒ではRSR-Oが51.6%, RSR-Pが10.3%, 500粒ではRSR-Oが81.5%, RSR-Pが3.3%で、1,000粒の受粉花粉でRSR-Oが100%となるがRSR-Pは2.0%ときわめて低い。他のいくつかの観察例でも、パターンは類似している(生井 1999a, b, c, d)。

受粉花粉数が胚珠数以下のときRSR-Oは低いRSR-

Pは最大値を示し、受粉花粉数が多くなるほど花粉間の競争が激しくなり、同時に雌性配偶子による花粉の選り好みが強くなり、簡単には受精しなくなる。

受粉花粉数がきわめて少ない場合にRSR-Oは低いがRSR-Pが最大値を示すという現象は、少量受粉では受粉花粉に生じる性選択の程度が最も小さいことを意味し、このときに両親から次代への遺伝子伝達率や遺伝的変異の大きさが最大となることを実験データに基づき理論的に証明できた。また、多量受粉でRSR-Oが最大値を示す現象は、このとき受粉花粉に生じる性選択の程度が最も高いことを意味し、多量受粉によれば受精競争に強い特定遺伝子型の花粉が生殖にあずかり後代の遺伝的同質性が高まる可能性が高いことも理論的に証明できた(Namai and Ohsawa 1988, 生井 1999a, b, c, d) (表1)。

コーネル大学のBjörkman(1995)は、普通ソバの受粉生物学研究(Namai 1990, 1991)を基礎として普通ソバに

おける受粉花粉数と受精競争との関係を追究し、受粉花粉粒数が30粒以上の場合に雄性配偶子の受精競争が強く生じることを明らかにした。

(2) 少量受粉法の育種的利用に関する実験的・理論的追究

キャベツ1染色体添加型ハクサイを供試して、多量受粉と少量受粉を行い、添加型花粉の生殖成功度を調査して、以下の結果を得た(Namai *et al.* 1991)。多量受粉すれば花粉間の性選択の程度が高い状態で受精・結実するため、受精競争に強いハクサイ染色体だけをもった正常花粉だけが生殖にあずかりやすい。しかし、花当り胚珠数と同程度の花粉数を少量受粉すれば、受粉花粉の間に生じる受精競争の程度が低い状態で受精・結実するため、キャベツ1染色体が添加された異数性花粉の交雑率が向上し、花粉からの異種染色体の伝達率が高まる。

図3. 受粉花粉数の多少と受粉花胚珠の生殖成功率(RSR-O)ならびに受粉花粉の生殖成功率(RSR-P)との関係(生井 1999a)。(カッコ内の個数は1花あたり胚珠数)

表1. 受粉花粉数と受粉花胚珠の生殖成功率(RSR-O)ならびに受粉花粉の生殖成功率(RSR-P)との関係から導かれる収獲種子数ならびに親から子への遺伝子伝達率(Tr)の推計[カラシナ遺伝資源としての1,000粒の花粉を有効に使うにはどう受粉したらよいかという設問に対して、実験データに基づき推計]

受粉花粉粒数	受粉花数	RSR-O(%)	RSR-P(%)	収獲種子数	結実配偶子 / 供試配偶子			Tr (%)
					♀	♂	合計	
10	100	11.8	23.5	236.0	236/2000	236/1000	472/3000	15.7
20	50	24.5	24.5	245.0	245/1000	245/1000	490/2000	24.5
100	10	51.6	10.3	103.2	103/200	103/1000	206/1200	17.2
500	2	81.5	3.3	32.6	33/40	33/1000	66/1040	6.3
1000	1	100.0	2.0	20.0	20/20	20/1000	40/1020	3.9

注) 1花あたり胚珠数：約20個。 $Tr = 2 \times \text{種子数} / (\text{受粉花粉数} + \text{受粉花胚珠数})$ 。Namai and Ohsawa(1988)および(1999c)より改写

(3) 子房内の胚珠の位置による受精・結実制御の実態解析

ダイコンとカラシナについて、子房内の胚珠の位置による結実率の差異を追究した(Namai and Ohsawa 1992, 生井 1997a, b, c). なお、ダイコンでは、中央部から花柱側の胚珠が早く受精することが分かっている。

1花あたり約6個の胚珠をもつ多数のダイコン品種では、蕾受粉(多量受粉)と自動自家受粉(少量受粉)によって調べた結果、結実率はいずれも花柱側では低く、その傾向は少量受粉において特に顕著であった。

1花あたり約20個の胚珠をもつ品種ハカラシナでは、受粉花粉数を変えた人工自家受粉によれば、受粉花粉数が30粒以下ではどの部位も約25%と低く、300粒以上ではどの部位も約80%と高く、胚珠の位置による結実率の差異は認められなかった。しかし、子房中央のやや花柄側の胚珠は、受粉花粉粒数が31~100粒だと花柱側の胚珠よりも結実しにくく、101~200粒だと花柱側や花柄側など他の位置の胚珠よりも結実しにくかった。

このような現象の要因には同化産物の分配などの問題も関係するが、受粉花粉の受精競争による非無作為的受精や、近交弱勢などによる非無作為的幼胚退化など、雌雄配偶子の遺伝的要因による性選択も要因となり得る。

以上、植物における配偶子レベルの性選択に関する解析の基礎として、(1)新概念「受粉花粉の生殖成功率」の提起ならびに性選択の実験的・理論的証明を行うとともに、(2)少量受粉法の育種的利用に関する実験的・理論的追究、(3)子房内の胚珠の位置による受精・結実の制御の実態解析などを行い、以下のことを証明した。

受粉花粉粒数が1花あたり胚珠数と同程度の少量受粉では、花粉の受精競争が生じにくく種々の遺伝子型花粉が受精・結実し、後代の遺伝的変異が拡大する可能性が高い。一方、多量受粉では花粉の受精競争と胚珠による花粉の選り好みが生じやすく特定遺伝子型花粉が受精・結実し、後代の遺伝的同質性が高まる可能性が高い。

これからの展望と期待

筆者による一連の受粉生物学的研究の成果は、「植物遺伝資源集成」(松尾孝嶺監修)への執筆(1989)、雑誌「農業および園芸」(1990~1999)の連載「栽培植物における受粉生物学のすすめ(1)~(62)」、著書「植物の性の営みを探る」(1992)などでも紹介した。他殖性植物を主とした育種と採種の理論と方法を受粉生物学的に体系化した本研究の成果が、植物育種と希少植物保全に寄与することを期待したい。そこで、本稿を閉じる前に、研究の飛躍的進展を希求しながら、(1)受粉生物学の体系、(2)種子生産に関する受粉生物学的考察、(3)生物現象追究の基礎「あご・ほっぺ理論」、(4)人生における「偶然と必然」と大矛盾の四点について記しておきたい。

(1) 受粉生物学の体系

わが国では、種生物学会などで繁殖(生殖)生物学や受粉生物学が近年やっと中心的話題となった。1983年は、“Pollination Biology”を冠した二冊の著書(Real 1983, Jones and Little 1983)と、“Plant Reproductive Ecology”なる著書(Willson 1983)が出版された画期的な年である。Doust and Doust(1988)も、後者と同名の著書を出版した。筆者が「農業および園芸」に連載「栽培植物における受粉生物学のすすめ」を始めた1990年頃は、日本では受粉生物学の黎明期であった(生井 1990a, b, c, b)。

受粉生物学はいまだ発展途上にあり、体系がしっかり固まっではないが、ここに12の柱を立ててみた。

(1)受粉生物学の歴史と植物進化における繁殖体系の意義、(2)繁殖体系へのエネルギー投資量、(3)繁殖様式と花器構造ならびに受粉機構(自家和合性、自動自家受粉能力)、(4)繁殖戦略としての二面性(雌性機能: 雄性機能、開花受粉: 閉花受粉、他家受粉: 自家受粉、他殖性: 自殖性、無性生殖: 有性生殖など)、(5)繁殖様式と生活史戦略の可変性(種子の大きさと数量、草型、生育パターンなど)、(6)繁殖様式と環境(生殖的隔離機構、自家和合性、自動自家受粉能力などの可変性)、(7)受粉戦略と花粉媒介者、(8)雌雄配偶子の性選択、(9)種子親としての結実能力と受容する遺伝子流動の範囲、(10)花粉親としての生殖能力と花粉流動の範囲、(11)集団の遺伝構造と受粉生態、(12)応用受粉生物学。

いずれの項も未解明のことだらけであり、植物繁殖生物学(Richards 1997, Johri and Srivastava 2001)などとも関連させて、総合的な発展を期待したい。

(2) 種子生産に関する受粉生物学的考察

ここで、①混交を防ぐ隔離距離と②交雑品種種子の純度の二点について、受粉生物学的に考えてみたい。

①混交を防ぐ隔離距離: 種子生産現場の採種栽培における隔離距離との関連で、花粉流動と遺伝子流動については古くから研究がある。しかし、この場合の隔離距離は、他品種との混交を完全に防ぐものでなく、市販種子などの純度を保つために混交率を許容範囲以下に抑える目安である。花粉飛散の主要範囲は狭いが、栽培規模や環境要因が異なれば花粉飛散の様相は大きく異なるため、飛散しない範囲は特定できない。したがって、有機栽培農産物との関連では、遺伝子組換え品種の隔離距離に通常の採種栽培における隔離距離の目安を適用することは妥当性を欠く。また、花粉飛散に関するひとつの試験結果から隔離距離を一般化することも妥当性を欠く。

昨今、遺伝子組換え品種の花粉飛散問題に関する論議や検討が、国内外で行われている。しかし、個々の植物の花粉飛散距離を実験的に確かめる際の試験設計が曖昧なまま隔離距離が論議されており、不備は否めない。

②交雑品種種子の純度: 昔のハクサイ栽培では数粒ずつ点播して発芽後に間引いたが、今はセル成型苗の機械

植えが普及したため、種苗会社は他殖性作物種子でさえ純度100%を要求され四苦八苦している。しかし、上記(6)を中心とする(3)~(11)の諸知見に基づけば、農産種子に対して工業製品と同等以上の高純度を要求することは無理である。第一に、自家不和合性も細胞質雄性不稔性も、植物の外的・内的要因の影響を受けて形質発現が不安定だからである。第二に、上記①の混交問題があるからである。また、アブラナ類の種子は、本来、一粒播きでは発芽勢や発芽率が低くなる特性がある。

一粒播き→セル成型苗養成→機械植えという機械化は、植物の特性を無視している。発想を転換し、機械に植物を合わせるよりも、植物の特性に合った機械化を図って欲しい。種苗業者は、「純度100%の種子は無理」と言いにくいが、無理なことは無理と理詰めで主張すれば、農機具メーカーや中間業者や農民も、このような植物の根源的な特性をきっと理解してくれる筈である。

(3) 生物現象追究の基礎「あご・ほっぺ理論」

筆者は、生物現象を追究する際の基本姿勢として「あご・ほっぺ理論」を提唱した(生井1998, 2002b)。

通常の科学論文では、設定条件をできるだけ単純化して、再現性の高い実験結果が機器分析などによって明確な値として得られる研究が尊ばれがちである。しかし、多くの科学論文は、いわば「ピン」か「キリ」だけを論じ、「ピン」と「キリ」の間に位置する諸現象を無視している。実際の生物現象は、「ピン」と「キリ」さえ可変性・変異性に富む。自家和合性・自家不和合性、自殖性・他殖性、虫媒受粉・風媒受粉などという生殖にまつわる問題は、まさにその好例である。したがって、典型的と思われる「ピン」と「キリ」だけを一層単純化して、いくら高価な分析機器を駆使した研究を繰り返しても、生物現象の本質を正しく解き明かすことは不可能であろう。

総合的な基礎研究を疎かにして、不備な法令と安全管理体制の下で、「ピン」と「キリ」だけに目を向けて実用化に走る危険性は、バケツで臨界点に及んだ原子力事故が雄弁に物語る。こうした問題は、昨今話題の殺虫性遺伝子を導入したトウモロコシ品種スターリンクでも見られるとおり、遺伝子組換え植物にも当てはまる。急いで事は仕損じるで、ある面で種々の可能性を秘めた遺伝子組換え技術を、利用困難にする可能性すらある。

「ピン」と「キリ」を単純な系として扱い「ピン」と「キリ」の間に位置する諸々の諸現象を無視した「ピン・キリ研究」の弊害は、原子力や遺伝子組換えの実用化研究だけではない。生物現象の研究には「あご・ほっぺ理論」を基礎とすることの重要性を、強く訴えたい。

(4) 人生における「偶然と必然」と大矛盾

近ごろ、筆者には、日本人という動物集団が生物学的にみて衰退の危機に瀕していると思える。しかし、今からでも、子どもたちが初等・中等教育で農に親しみ、農

の心と食の尊さをしっかり身につければ、「なぜ、どうして?」と不思議に思う心や喜怒哀楽の心、自然を愛し人を愛する心が養われ、衰退の危機から脱せられるに違いない。農は脳と心を肥やし、食は丈夫なからだをつくり職の円滑な遂行を保障するからである(生井2001a)。

今も鮮明に思い出す幼年期の情景は、東京・目黒で見た米軍の焼夷弾爆撃にそなえた隣組の国防婦人会による消防訓練と、競馬場跡での赤トンボ捕りや、道路端の溝でゆらゆら揺れるイトミミズとの戯れである。少年期の情景は、疎開先の栃木の田舎で、饅頭を作れば食べられると米糠が配給されたが、馬糞饅頭は不味く近所の犬さえフンといって舐めもしなかったことである。こうして、少年時代に食べ物を大切にすることを身につけた。

筆者は、戦争で疎開し窮乏生活を強いられたため、戦争を忌み嫌う。しかし、戦争で疎開したから自然に満ちた農村で少年時代を過ごし、高2の春に植物育種学者となる夢を抱くことができた。どん底の家計ゆえ親の許しが得られず、家出受験で超貧乏学生の四年間を過ごしたが、その甲斐あって現在の幸せな生活がある。戦争による疎開と現在の幸せな生活は、人生における「偶然と必然」の不思議であり、筆者にとっての大矛盾である。

少年時代の農村での生活は、里山や土手や川や沼などの自然と、婦人と老人と子どもたちが助け合い耕作する田畑が、恰好の遊び場であり、自然を愛し人を愛する心を養う場であった。経済的、物質的には貧しくても、精神的には豊かで楽しいことだらけの時代であった。

一方、今日の日本の子ども達は、無機的な非自然的生活を強いられ、国連子どもの権利委員会から「日本の子ども達は、きわめて競争的な教育制度のストレスにさらされ、余暇や運動や休息の時間がいないため、发育障害に陥りやすい状態にある。」と勧告される状況にある。

育種の心は、人々に喜ばれる品種を育成することであるが、その真髄は人間愛に満ちた人を一人でも多く育てることであるとの念が日ごとに強くなるこの頃である。

謝 辞

本研究の飛躍的な展開は、恩師細田友雄東京教育大学名誉教授の薫陶と、村上寛一・菊池文雄両筑波大学元教授のご支援ならびに、佐々木皓二博士(現神奈川県農業総合研究所根府川試験場長)、武田善行博士(現野菜茶業研究所茶業研究部育種素材開発チーム長)、南晴文博士(現東京都農業試験場大島園芸技術センター主任研究員)、加藤浩博士(現宮崎県総合農業試験場作物部長)、大澤良博士(現筑波大学農林学系助教授)を始めとする東京教育大学・筑波大学育種学研究室を巣立った多くの学生・院生の助力による。この場を借りて、皆様に厚く御礼申し上げます。

また、性の営みの真髄を喜んで覗かせてくれた種々の植物たちと隔離網室内で献身的な活躍をしてくれたシマ

ハナアブやミツバチたちに、深甚なる謝意を奉げる。

引用文献

- Anderesson, M. (1994) "Sexual Selection" Princeton University Press, Princeton. 1–599.
- Bateman, A. J. (1948) *Heredity* 2: 349–368.
- Björkman, (1995) *Euphytica* 83: 47–52.
- Doust, J. L. and L. L. Doust (1988) "Plant Reproductive Ecology" Oxford University Press, New York, 1–344.
- Free, J. B. (1993) "Insect Pollination of Crops" 2nd Edition. Academic Press, 414–417.
- 細田友雄・生井兵治・後藤純一(1963) *育種* 13: 99–106.
- 細田友雄・生井兵治(1973) *育種学最近の進歩* 13: 62–63.
- Johri, B. M. and P. S. Srivastava (2001) "Reproductive Biology of Plants" Springer-Verlag, Telos, 1–320.
- Jones, C. E. and R. J. Little (eds.) (1983) "Handbook of Experimental Pollination Biology" Van Nostrand Reinhold, New York, 1–558.
- 加藤 浩(1987) 日本型イネの自然交雑に関する受粉生物学的研究 – イネ一代雑種採種効率の向上に関連して – 筑波大学大学院農学研究科 博士論文 1–134.
- 加藤 浩・生井兵治(1987a) *育種* 37: 75–87.
- 加藤 浩・生井兵治(1987b) *育種* 37: 318–330.
- 古賀重成・生井兵治(2001) *育種学研究* 3: 81–86.
- Lee, K. H. and H. Namai (1992a) *Jpn. J. Breed.* 42: 43–53.
- Lee, K. H. and H. Namai (1992b) *Euphytica* 60: 1–13.
- Lee, K. H. and H. Namai (1994) *Euphytica* 72: 15–22.
- 南 晴文・生井兵治(1986a) *育種* 36: 67–74.
- 南 晴文・生井兵治(1986b) *育種* 36: 155–162.
- Namai, H. (1971) *Japan. J. Breed.* 21: 40–48.
- 生井兵治(1976) *東教大農紀要* 22: 101–171.
- Namai, H. (1980) *EUCARPIA Cruciferae Newsl.* 5: 26–27.
- Namai, H., M. Sarashima and T. Hosoda (1980) *In* "Brassica Crops and Wild Allies – biology and breeding –" Tsunoda, S., K. Hinata and C. Gomez-Campo (eds.), Japan Sic. Soc. Press, Tokyo, 191–203.
- Namai, H. (1983) *Buckwheat Research* 1983: 115–118.
- 生井兵治(1985) 花粉媒介昆虫の利用. "細胞質雄性不稔" 山口彦之監修 シーエムシー, 東京, 54–65.
- Namai, H. (1986) *Buckwheat Research* 1986 I: 180–186.
- Namai, H. and R. Ohsawa (1986) *In* "Biotechnology and Ecology of Pollen" Mulcahy, D. L., G. B. Mulcahy and E. Ottaviano (eds.), Springer-Verlag, New York, 423–428.
- Namai, H. (1987a) "Floral structure and behavior in relation to out-crossing in rice." *In* Lecture Handouts: Hybrid Rice Seed Production Training Course. IRRI, Manila. 46–119.
- Namai, H. (1987b) *Gamma Field Symp.* 26: 41–89.
- Namai, H. and H. Kato (1987) *Japan. J. Breed.* 37: 89–102.
- Namai, H. and R. Ohsawa (1987) *EUCARPIA Cruciferae Newsl.* 12: 58–59.
- 生井兵治・加藤 浩(1987) *花粉学会誌* 33: 7–14.
- 生井兵治(1988) *遺伝*. 42: 37–43.
- Namai, H. and H. Kato (1988) Improving pollination characteristics of japonica rice. *In* "Hybrid Rice" Virmani, S. S. (ed.), IRRI, Manila, 165–173.
- Namai, H. and R. Ohsawa (1988) *In* "Sexual Reproduction in Higher Plants" Cresti, M., P. Gori and E. Pacini (eds.), Springer-Verlag, Berlin, 63–68.
- 生井兵治(1989) "植物遺伝資源集成(1)" 松尾孝嶺監修, 講談社サイエンティフィク, 東京, 287–312.
- Namai, H. (1989) *Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat, Orel, USSR.* II: 540–561.
- 生井兵治(1990a, b, c, d) *農および園* 65: 859–862, 981–984, 1097–1100, 1209–1211.
- Namai, H. (1990) *Fagopyrum* 10: 23–46.
- Namai, H. (1991) *Fagopyrum* 11: 35–46.
- Namai, H., K. H. Lee and J. Toyama (1991) *Japan. J. Breed.* 41: 655–659.
- Namai, H. and R. Ohsawa (1992) *In* "Angiosperm Pollen and Ovules" Ottaviano, E., D. L. Mulcahy, M. Sari Gorla and G. B. Mulcahy (eds.), Springer-Verlag, New York, 429–434.
- Namai, H., R. Ohsawa and M. Ushita (1992) *In* "Embryology and Seed Reproduction" Batigina, T. (ed.) Nauka, Leningrad, 387–388.
- 生井兵治(1992) 植物の性の営みを探る. 養賢堂, 東京, 1–240.
- 生井兵治(1996a) さくらそうの保護. 小学国語4上, 教育出版, 東京, 61–71.
- 生井兵治(1996b, c) *農および園* 71: 1245–1248, 1341–1346.
- 生井兵治(1997a, b, c) *農および園* 72: 314–320, 614–618, 834–840.
- 生井兵治(1997d, e, f) *農および園* 72: 939–942, 12434–1248, 1335–1338.
- 生井兵治(1998) *育種学最近の進歩* 40: 63–66.
- Namai, H. (1998) *Adv. Buckwheat Res.* I: 293–300.
- 生井兵治(1999a, b, c, d) *農および園* 74: 713–716, 815–821, 921–926, 1025–1029.
- 生井兵治(2001a) "ダイコンだって恋をする – 農学者「ポコちゃん先生」の熱血よろず教育講座" エスジーエヌ, 東京, 1–225.
- 生井兵治(2001b) *育種学研究* 3(別1): 203.
- 生井兵治(2001c) *育種学研究* 3(別2): 171.
- 生井兵治(2002a) *育種学研究* 4(別1): 281.
- 生井兵治(2002b) *ミツバチ科学* 23: 37–42.
- Ohsawa, R. and H. Namai (1984) *EUCARPIA Cruciferae Newsl.* 9: 42–43.
- Ohsawa, R. and H. Namai (1985) *EUCARPIA Cruciferae Newsl.* 10: 144–145.
- 大沢 良・生井兵治(1987) *育種* 37: 453–463.
- 大沢 良・生井兵治(1988) *育種* 38: 91–102.
- 大沢 良・津村義彦・生井兵治・鷲谷いづみ(1991) *育種* 41: 331–339.
- Real, L. (1983) "Pollination Biology" Academic Press, London. 1–338.
- Richards, A. J. (1997) "Plant Breeding Systems" Chapman & Hall, London, 1–529.
- 皿嶋正雄・生井兵治(1979) *育種学最近の進歩* 20: 63–71.
- Washitani, I., H. Namai, R. Ohsawa and M. Niwa (1991) *Plant Species Biol.* 6: 27–37.
- Washitani, I., R. Ohsawa, H. Namai and M. Niwa (1994) *Jour. Ecol.* 82: 571–579.
- Willson, M. F. (1983) "Plant Reproductive Ecology" John Wiley & Sons, New York, 1–282.
- Willson, M. F. (1994) *Am. Nat.* 144 (Suppl.): 13–39.
- Yashiro, K., Y. Sakai and H. Namai (1999) *Breeding Science* 49: 39–42.
- 八城和敏・大澤 良・牛田典孝・生井兵治(2001) *育種学研究* 3: 21–30.