Floral Characteristics and Environmental Factors for Increasing Natural Outcrossing Rate for F_1 Hybrid Seed Production of Rice *Oryza sativa* L. (English summary on pp. 329)

イネ F_1 採種時の自然交雑率を高める花器形質と環境条件

加藤 浩¹⁾・生井 兵治

(筑波大学農林学系, 新治郡桜村, 〒305)

栽培イネは花器構造上自殖性が強いので F_1 雑種の種子親として使われる雄性不稔個体上の結実率は低く、経済的採種は困難な現状にある。したがって、イネの受粉生態や花器形質を調査し、高い自然交雑率が確保できる種子親、花粉親の特性を明らかにするとともに、 F_1 採種圃で自然交雑が高頻度で起こる条件を明らかにする必要がある。そこで本研究では、種子親・花粉親の花器形質と自然交雑率の関係を調査した。一方、 F_1 採種時の種子親の自然交雑率にかかわる要因として空中花粉量と風速を取り上げ、自然交雑率との関係を調査した。その結果、種子親の花器形質として、柱頭露出しやすい性質は自然交雑率を高めることと密接に関係していることが明らかとなった。さらに、柱頭露出穎花率、雌蕊または柱頭が大きいことならびに、各穎花の開穎時間が長く、かつ開穎角度が大きいことは相互に正の相関関係を持ち、しかも、これらは自然交雑による結実率向上とかかわることがわかった。また、花粉親の花器形質として、葯抽出時の葯内花粉残存数の多い品種が、多数の花粉を空中に放出する上で優れていることが明らかとなった。種子親の結実率と空中花粉量および風速との関係については、空中花粉量が多く風速が 2~3 m/sec の場合には自然交雑による結実率が高いことがわかった。以上のことから、よく柱頭が露出する種子親と葯抽出時の花粉残存数が多い花粉親を用い、2~3 m/sec の風速下で採種を行えば、効率の高いイネの F_1 採種が可能と考えられた。

KEY WORDS : *Oryza sativa*, hybrid seed production, outcrossing rate, stigma protrusion, residual pollen, air-borne pollen, wind velocity

緒 言

最近、多くの研究者がイネ F_1 雑種の実用化に関心を持っている (SHINJO 1975, VIRMANI *et al.* 1981, VIRMANI and EDWARD 1983, KANEDA 1986)。イネ F_1 雑種の実用化には F_1 種子の経済的大量採種が不可欠であるが、雄性不稔個体上の結実率は低い (CHANG 1979, AZZINI and RUTGER 1982)。このような低い結実率を示す原因の一つは、栽培イネが通常は高い自殖性を示し他家受粉が著しく起こりにくい花器形質を備えているためである。したがって、イネの花器形質や受粉生態を調査し、高い自然交雑率を確保する種子親、花粉親の特性を明らかにするとともに、高頻度で他家受粉が起こる条件を明らかにする必要がある。

他殖性すなわち自然交雑率に関係する花器形質として、野生稻では OKA and MORISHIMA (1967) が雌蕊長、葯長、開穎と開葯の時間差を調査している。また、インド型品種については PARMAR *et al.* (1979 a, b) が、種子親としては開穎時間が長く、雌蕊が長く、柱頭の露出率が高く閉穎後も柱頭が露出していること、また、花粉親としては、葯が大きいことと花糸が長く葯が穎花の外によく飛び出すことが望ましいものと推測している。これらの推定に対し、前報 (加藤・生井 1987)

1986 年 10 月 4 日受領

¹⁾ 現 農業研究センター, 筑波郡谷田部町, 〒305

では農林水産省生殖質保存管理室の保存品種のうち、自然交雑により形質に分離が生じたと考えられる雑駁な保存品種がそうでない保存品種に比べて柱頭露出しやすいことから、柱頭露出と自然交雑とのかかわりを指摘した。しかし、どのような花器形質がイネの他殖性にかかわっているかに関する直接的知見はほとんどない。そこで著者らは、前報で自然交雑率との関係を指摘した柱頭露出と、それ以外の種子親の花器形質である雌蕊および柱頭の大きさ、雌蕊の開度、開穎時間および開穎の開度との相関関係を調査した。さらに、これら花器形質を異にする数品種を用いて、雄性不稔種子親としての自然交雑による結実率を調査することにより、種子親の花器形質と自然交雑率との関係の究明を試みた。また、花粉親の花器形質として、単に葯が大きく花粉数が多いだけでなく、開穎し葯が穎花の外に抽出した時点における葯内の花粉残存数が多いことが重要であると考え、この花粉残存数と空中放出花粉量の関係について調査をした。また、空中放出花粉量と風速の関係についても調査した。

イネで他家受粉が行われる場合には、空中花粉量が大きくかかわってくると考えられる。実際、コムギでは種子親の自然交雑率と空中花粉量の関係が指摘されている (BITZER and PATTERSON 1967)。また、一般に他殖性風媒作物においては、自然交雑率に対して風速が最も大きく関係している (WHITEHEAD 1983)。したがって、栽培イネ F_1 採種圃においても他家受粉による自然交雑率に、風速と空中花粉量が大きくかかわっていると考えられる。この点に関して、中国では紐を引いて開穎時の穂をゆらし花粉の拡散を図り結実率の向上を図っている (LIN and YUAN 1980)。また、アメリカでもヘリコプターにより風を起こし花粉を拡散させている (栗原・上田 1984)。しかし、イネの受粉生態の詳細は明らかにされていない。そこで、イネの雄性不稔個体の自然交雑による結実率と空中花粉量および風速の関係を調査し、効率の高い F_1 採種に適する条件の解明を試みた。

材料および方法

試験 1. 種子親としての花器形質間の相関

種子親の花器形質間の相関関係をみるため、1983 年に、温帯日本型の 16 品種 32 点 (Table 1) について花器形質を各品種 3 個体について連続して 3 日間測定した。柱頭露出穎花率は各品種について日ごとに約 50 穎花を用いて、柱頭露出している穎花数を数えることにより調べた。また、雌蕊長は、2 本に枝分かれした雌蕊の基部から柱頭の先端までの長さとし、2 本に枝分かれした雌蕊の基部と柱頭の 2 つの先端の 3 点を基準に、雌蕊開度を測定した (Fig. 1)。柱頭長は柱頭毛が着生した部分の長さとした。雌蕊長、柱頭長および雌蕊開度については、毎日各供試材料について開穎中の 30 穎花を採取し、3 対 1 の酢酸アルコールで固定後、顕微鏡下でマイクロメータを用いて測定した。開穎開始 1 時間後の穎花の開度は毎日供試材料について、開穎を始めてから 1 時間後の 30 穎花を酢酸アルコールで固定後、内穎と外穎の作る開度を測った。なお、自然交雑率の試験に種子親として用いた一部の供試材料については、開穎中の 10 穎花を取り出し、これらの柱頭毛長、1 穎花あたりの柱頭の体積を測定した。1 つの穎花に 2 本ある柱頭の体積は、柱頭の直径と柱頭長をもとにし、柱頭が円柱であると仮定して算出した。

試験 2. 種子親の自然交雑率にかかわる花器形質ならびに風速と空中花粉量

種子親の自然交雑による結実率と花器形質の関係に関する調査を 1984 年 8 月 21 日と 23 日に行い、種子親の結実率に対する風速および空中花粉量の影響をみるための調査を 1984 年 8 月 21 日から 9 月 18 日までの間に行った。花粉親としては、筑波大学農林技術センターの 1 区画 30 a からなる総面積 2.3 ha の水田に、栽植密度 $25\text{ cm} \times 35\text{ cm}$ で、区画ごとに播種期を変えて栽培したコシヒカリまたは日本晴のうち、調査時に出穂・開花中のイネ集団を用いた。したがって、30 a

Table 1. 32 samples of 16 Temperate Japonica cultivars used in this study

Name of sample	Acc. No. in NIAR ¹⁾	Sample number of previous report ²⁾	Name of sample	Acc. No. in NIAR ¹⁾	Sample number of previous report ²⁾
Koshihikari		3	do. (Majiri)	040723	73
Reimei ³⁾		8	Murasaki (Majiri)	020153	77
Nihonmasari		14	Oba Mochi	040730	82
Akamai	070158	32	Sekiyama	020108	87
Aka Wase	020575	37	do.	020206	88
do. (Majiri) ⁴⁾	030122	38	do.	020207	89
Chosen Mochi ³⁾	020116	47	do. (Majiri) ³⁾	020109	90
do.	020224	48	do. (Majiri)	020208	91
do. (Majiri)	020117	49	Shakkinkiri (Majiri)	040733	93
Honmyo	030113	58	Tachi Mochi ³⁾	020105	99
do. (Majiri)	030114	59	do. (Majiri)	020204	100
do. (Majiri)	040728	60	Tokushige	020112	104
Kuro Mochi	080289	62	do. (Majiri)	020113	105
do.	080295	63	do. (Majiri)	020215	106
Mizukuchi Mochi	040734	71	do. (Majiri)	020216	107
do. (Majiri)	040722	72	Yamasaka (Majiri)	070114	111

¹⁾ National Institute of Agrobiological Resources.

²⁾ KATO and NAMAI (1987).

³⁾ Used as seed parent for the study of natural outcrossing rate and measured length of stigma-hair and volume of the stigma lobes.

⁴⁾ (Majiri) means contamination.

の水田全面のイネ集団が花粉親となる。種子親としては、試験1で供試した品種のうちから、前報(加藤・生井 1987)で自然交雑率との関係が示唆された柱頭露出の程度を基準に供試品種を選んだ。すなわち、温帯日本型の中では最も柱頭露出顕花率が高い部類に属する 関山 (NIAR. Acc. No. 020109), 中程度である朝鮮糯 (同 020116) および細胞質雄性不稔系統のレイメイ, さらに、低い部類に属する立糯 (同 020105) を用いた (Table 2)。なお、レイメイは旧農業技術研究所生理遺伝部遺伝科第6研究室より、その他の供試品種は同種子貯蔵管理室より分譲を受けたものである。これらを 1/5000 a のワグネルポットに1個体植えて栽培し、関山、朝鮮糯および立糯については温湯除雄して用いた。開花開始後4日から10日目の花粉親水田に、10時30分から午後3時まで4時間30分、これら4品種を1品種につき4ポットずつ、花粉

Fig. 1. Diagram showing the portions of the stigma measured.

A : Stigma length

A+B : Pistil length

C : Internal angle of the stigma lobes

D : Length of stigma-hair

E : Diameter of stigma

$2\pi(E/2)^2A$: Volume of the stigma lobes

F : Angle between lemma and palea at 1 hr. after flowering

Table 2. Floral characteristics of seed parent for making an estimation of natural outcrossing rate in Temperate Japonica rice

Floral characteristics	Cultivar			
	Sekiyama	Reimei	Chosen Mochi	Tachi Mochi
1) % spikelet with protruding stigma	50.0%	24.1%	21.6%	9.3%
2) Shape of pistil or stigma				
Pistil length	1.95 mm	1.62 mm	1.70 mm	1.50 mm
Stigma length	1.31 mm	0.99 mm	1.13 mm	0.96 mm
Internal angle of the stigma lobes	68.6°	82.5°	72.3°	84.8°
Length of stigma-hair	0.45 mm	0.39 mm	0.31 mm	0.38 mm
Volume of the stigma lobes	1.47 mm ³	0.81 mm ³	0.60 mm ³	0.89 mm ³
3) Angle between lemma and palea at 1 hr. after flowering	14.4°	2.8°	7.5°	0.5°

Fig. 2. Rotor pollen sampler in the experimental paddy field.

親の株間に花粉親の穂と高さを揃えて置いた。なお、種子親の調査個体の穂にあらかじめ袋かけを行い、花粉親水田中に搬入し所定の位置に設置後、静かに除袋した。搬入に際しては、人為的な花粉の拡散を起こさないため花粉親個体にできるだけ触れないように心がけた。これらの種子親は試験の前日の夕方から 18°C、暗黒条件下に置き、調査時刻前に開穎しないようにした。レイメイ以外の品種については 10 時に温湯除雄し薬の機能をなくした。温湯除雄直後に開穎が始まるので、開穎した穎花に水性ポスターカラーマーカー

で赤い色を塗り、さらに柱頭が露出している穎花は青い色を塗って区別し、これらの穎花について結実の有無を調査した。本試験のレイメイは雄性不稔系統なので自殖はしないが、開穎を促すため、他の品種と同様の温湯除雄処理を行った。各品種の自然交雑による結実率の調査期間はレイメイでは 8 日間、朝鮮糯では 4 日間、関山では 3 日間、立糯では 2 日間であった。各品種の日ごとの調査穎花数は約 100 穎花ずつであった。

花粉親水田の空中花粉量は、著者の一人生井が設計した特注の回転式孢子採集器 (Fig. 2) を各区のイネ集団の中心部に回転子が穂高と同じ高さになるように設置し、11 時から 10 分間作動させ空中花粉をワセリンを塗布したスライドガラス上に採取した。スライドガラスに付着した花粉数を検鏡し、(スライドガラス 1 cm² あたりの花粉数) / {(スライドガラス 1 cm² あたり触れた空気 (量) × (イネ花粉の捕集効率)} の式から空気 1 l あたりの空中花粉量を推定した (生井・加藤 1987)。なお、捕集効率は、花粉の比重と大きさをもとに算出し (狩野 1977, 西山 1982)、イネの場合は捕集効率 0.934 になる。10 分間本器を作動させたとき、付着花粉数が X 粒/cm² とすれば、1 l あたりの空中花粉量 (Y) は X 粒 / (456 l × 0.934) から X/426 として算出される。風速は、花粉親水田から約 500 m 離れた筑波大学水理実験センターが測定した地上 1.6 m の値を用いた。

試験 3. 花粉親の空中放出花粉量にかかわる花器形質と風速

花粉親の花器形質として重要であると考えられる花粉残存数と、空中放出花粉量の関係を調査するために、花粉残存数が多い水口糯 (NIAR. Acc. No. 04723) と少ない赤早生 (同 030122) の

2つの早生品種を供試し、空中放出花粉量を比較した。1985年に、筑波大学農林技術センターの2.3 haの水田中に100 m離れた6 m²の区を2つとり、一つの区に水口糯、もう一つの区に赤早生を植えた。一区あたり1畦24個体植えの畦を5畦とり、120個体のイネを植えこれを花粉源とした。調査は周辺のイネが未出穂で、両品種が開穎の最盛期となった8月7日から9日に行った。なお、調査を行った3日間はいずれも晴天で最高気温が30°C以上で、日ごとの平均湿度が68～71%の範囲にあるほぼ同様の気象条件であった。

葯内の総花粉数や葯抽出時の花粉残存数を算出するため、各品種について、開穎の最盛時刻に葯が穎花の外に抽出した時点の穎花を40穎花ずつ3日間採取した。葯内の総花粉数は、40穎花から1本ずつ取り出した40個の葯の長さを測り、鈴木(1981)による葯長と葯内の総花粉数との回帰式、 $Y=1,277X-1,172$ (Y : 葯内の総花粉数, X : 葯長) から推定した。花粉残存率を加藤・生井(1987)と同様の方法で算出し、葯内の総花粉数と花粉残存率の積から葯あたり花粉残存数を算出した。

次に、試験2と同様に花粉源の区内に回転式孢子採集器を設置し、9時から11時55分まで15分ごとに10分間作動させ都合12回にわたり空中花粉をスライドガラス上に採取し、空気1 lあたりの空中花粉量を求めた。開穎開始穎花数は、各品種10個体の日ごとの開穎穂数を調べ、さらに4穂の開穎開始穎花数を空中花粉量の測定と同じく15分ごとに調べることによって、単位面積あたりの値として算出した。風速は試験2と同様に筑波大学水理実験センターの測定したものをを用いた。

結 果

試験1. 種子親としての花器形質間の相関

供試した16品種32点の花器形質の平均値と変異幅をTable 3に示した。柱頭露出穎花率は平均21.2%で、ほとんど露出しないものから、半分以上の穎花で柱頭露出するものまでであった。雌

Table 3. Mean value and range of floral characteristics for seed parent in the 32 samples of Temperate Japonica cultivars

% spikelet with protruding stigma	Pistil length	Stigma length	Internal angle of the stigma lobes	Angle between lemma and palea at 1 hr. after flowering
21.2% (2.0—55.1)	1.62 mm (1.25—1.99)	1.10 mm (0.84—1.52)	73.6° (50.8—108.5)	4.5° (0.5—14.4)

Table 4. Correlation coefficients among floral characteristics for seed parent in the 32 samples of 16 Temperate Japonica cultivars

	Pistil length	Stigma length	Internal angle of the stigma lobes	Angle between lemma and palea at 1 hr. after flowering
% spikelet with protruding stigma	0.679**	0.655**	—0.381*	0.365*
Pistil length		0.953**	—0.519**	0.553**
Stigma length			—0.523**	0.458**
Internal angle of the stigma lobes				—0.315

*, ** Significant at the 5% and 1% level, respectively.

蕊長 (Fig.1, A+B) は平均 1.62 mm, 柱頭長 (A) は平均 1.10 mm, 雌蕊開度 (C) は平均 73.6°, 開穎開始して 1 時間経過した後の穎花の開度 (F) は平均 4.5° で, それぞれの花器形質に変異がみられた。

花器形質間の相関係数を Table 4 に示した。雌蕊開度と開穎開始して 1 時間経過した後の穎花の開度との間を除き, 他のすべての花器形質間に有意な相関関係がみられた。柱頭露出穎花率, 雌蕊長, 柱頭長および開穎開始して 1 時間経過した後の穎花の開度の間の相関係数はすべて正であった。一方, 雌蕊開度と柱頭露出穎花率, 雌蕊長および柱頭長の相関はそれぞれ負であった。

試験 2. 種子親の自然交雑率にかかわる花器形質ならびに風速と空中花粉量

種子親の花器形質として重要と考えた柱頭露出と結実率の関係をみるため, 関山, レイメイおよび立糯の 3 品種の結実率を同時に調査することができた 8 月 21 日, 23 日における柱頭露出した穎花と柱頭露出しなかった穎花の結実数を比べた結果を Table 5 に示した。関山では柱頭露出した穎花のうち結実粒数 48, 非結実粒数 6 であったのに対し, 柱頭露出しなかった穎花では結実粒数 123, 非結実粒数 54 であり, 柱頭露出した穎花の結実粒数は柱頭露出しなかった穎花の結実粒数より χ^2 検定 (1% 水準) で有意に大きかった。柱頭露出した穎花としなかった穎花の結実率はそれぞれ 88.8% と, 69.4% で, その差は約 20% であった。レイメイでは χ^2 検定の結果は有意ではないが, 柱頭露出した穎花の結実率が数値の上では約 20% 大きかった。なお, 立糯では柱頭露出した穎花がみられなかった。各品種の結実率を比べてみたところ, 柱頭露出穎花率が高い関山は 67.7% と最も大きく, 次いで柱頭露出穎花率が中程度の細胞質雄性不稔レイメイは 62.0% であり, 柱頭露出穎花率の低い立糯は 50.9% と最小で, 関山と立糯の結実率には有意な差がみられた。

次に, 種子親の自然交雑による結実率と風速および空中花粉量の関係を Fig.3 に示した。8 月 21 日から 9 月 18 日までで最も高い結実率は空中花粉量 19.5 粒/l, 風速 1.9 m/sec のとき関山の

Table 5. Seed set percentage of male sterile and hot water emasculated spikelets which were exposed to air-borne pollen for 4.5 hours in the paddy field

Cultivar	Date	Spikelet with protruding stigma			Spikelet without protruding stigma			% Seed set of all spikelets	χ^2 value
		Set	Empty	% seed set	Set	Empty	% seed set		
Sekiyama	Aug. 21	43	5		94	26		81.5	
	Aug. 23	5	1		29	28		53.9	
	Total	48	6	88.8	123	54	69.4		8.09**1)
	Mean							67.7 a ²⁾	
Reimei	Aug. 21	17	3		39	14		76.7	
	Aug. 23	0	0		9	10		47.4	
	Total	17	3	85.0	48	24	66.6		2.53
	Mean							62.0 ab	
Tachi Mochi	Aug. 21	0	0		81	50		61.8	
	Aug. 23	0	0		6	9		40.0	
	Total	0	0	—	87	59			—
	Mean							50.9 b	

¹⁾ Significant at 1% level of probability.

²⁾ Means followed by the same letter do not differ at 5% level probability according to Duncan's Multiple Range Test.

Table 6. Correlation coefficients for 8 days among seed set percentage in male sterile line of Reimei, the number of air-borne pollen and wind velocity in the 0.3 ha paddy field in which pollen parents were blooming

	The number of air-borne pollen/l	Wind velocity (m/s)
Seed set percentage	0.918**	0.827*
The number of air-borne pollen/l		0.868**

*, ** Significant at 1% and 5% level of probability, respectively.

示した 81.5% であった。同日にレイメイは 76.7%, 立糯は 61.8% で、それぞれ品種内では最高の値を示した。全体を通じて最も低い結実率はレイメイの示した 0% でこのときの空中花粉量は 0.1 粒/l, 風速は 0.8 m/sec であった。また、関山と朝鮮糯で空中花粉量が約 1.5 粒/l と少ない日でも風速が約 2.0 m/sec のときには約 50% の結実率が得られた。レイメイでは、8 日間の調査期間中において結実率と空中花粉量および結実率と風速に $r=0.918^{**}$, 0.827^{*} とそれぞれ有意な正の相関がみられ、さらに、空中花粉量と風速との間にも $r=0.868^{**}$ という有意な正の相関がみられた (Table 6)。なお、関山、朝鮮糯および立糯については調査期間が 2~4 日と短く、かつ調査日にかたよりがあったりしたため、結実率、空中花粉量および風速の間に明らかな相関関係はみられなかった。全品種を用いて結実率と空中花粉量および結実率と風速の相関係数を算出したところ、 $r=0.762^{*}$, 0.806^{*} とそれぞれ有意な正の相関関係 (自由度 15) がみられた。

試験 3. 花粉親の空中放出花粉量にかかわる花器形質と風速

葯抽出時の花粉残存数が多い水口糯と少ない赤早生の空中花粉量を比べた結果を Fig. 4 に示した。水口糯の開穎時刻は 4 月 7 日と 8 日では 9 時から 11 時 15 分、9 日では 9 時 15 分から 11 時 30 分までだったのに対し、赤早生は 7 日では 10 時から 11 時 30 分、8 日では 9 時 45 分から 11 時 15 分、9 日では 9 時 45 分から 11 時 30 分までであり、水口糯は赤早生に比べて早い時刻から長時間にわたって開穎していた。また、3 日間の開穎開始穎花数の最多時刻をみると、水口糯では 10:15, 10:30, 10:30 と 3 日間で変動が少なかったのに対し、赤早生では 11:15, 10:30, 11:00 と 1 時間近い変動がみられた。ところで、Fig. 3 から風速が約 2.0 m/sec の場合には、空中花粉量が約 1.5 粒/l と少ないにもかかわらず約 50% の結実率が得られた。この約 1.5 粒/l 以上の空中花粉量が、水口糯では 8 月 7 日には 2 時間、8 日には 1 時間 45 分、9 日には 2 時間 15 分と安定して約 2 時間であるのに対し、赤早生では 7 日は 1 時間 15 分、8 日は 45 分、9 日は 1 時間 45 分と変動が大きかった (Fig. 4)。開穎開始穎花数と空中花粉量の関係を見る

Fig. 3. Influences of the number of air-borne pollen and wind velocity on seed set percentage of Sekiyama, Tachi Mochi, Chosen Mochi which were emasculated by hot water as well as male sterile line Reimei placed for 4.5 hr into the 0.3 ha paddy field in which pollen parents were blooming.

Fig. 4. Changes of the number of flowering spikelets and air-borne pollen with time.

Table 7. Number of air-borne pollen, number of flowering spikelets and number of residual pollen per anther

Date	No. of air-borne pollen/l	No. of flowering spikelets/day·m ²	No. of flowering spikelets necessary for releasing 1.5 air-borne pollen/l ¹⁾	No. of residual pollen	% residual pollen	Anther length (mm)	Wind velocity (m/sec)
Mizukuchi Mochi							
Aug. 7	2.63	1,446	824	644	30.2	2.59	2.1
Aug. 8	1.77	1,364	1,155	981	45.7	2.60	2.2
Aug. 9	3.32	1,106	499	1,171	56.9	2.53	0.9
Mean	2.57	1,305	826	932 ^{a2)}	44.2a	2.57	1.7
Aka Wase							
Aug. 7	2.05	1,776	1,299	20	1.1	2.35	1.9
Aug. 8	1.28	3,804	4,457	26	1.4	2.40	2.3
Aug. 9	4.01	2,929	1,095	25	1.3	2.44	0.9
Mean	2.44	2,836	2,283	23b	1.2b	2.39	1.7

¹⁾ $N_{1.5} = 1.5 \times (N_f \div N_p)$ $N_{1.5}$: No. of flowering spikelets necessary for releasing 1.5 air-borne pollen/l. N_f : No. of flowering spikelets/day·m². N_p : No. of air-borne pollen/l.²⁾ Means followed by the same letter or without letter do not differ at 5% level probability.

と、水口糯で8月7日に最も開穎開始穎花数が多かった10時15分から30分にかけて、空中花粉量も最も多かった。さらに、水口糯の8月8日10時30分、赤早生の8月7日の11時15分および8月8日の10時30分にも開穎開始穎花数のピークと空中花粉量のピークが一致した。

次に、開穎開始穎花数と空中放出花粉量の関係を品種間で比べるため、調査期間3日間の開穎穎花

Table 8. Correlation coefficients between seed set percentage of Aug. 21 and 23 in Table 5 and floral characteristics for seed parent in Table 2

	Correlation coefficients between floral characteristics and % seed set ¹⁾
1) % spikelet with protruding stigma	0.942
2) Shape of pistil or stigma	
Pistil length	0.901
Stigma length	0.808
Internal angle of the stigma lobes	-0.838
Length of stigma-hair	0.839
Volume of the stigma lobes	0.683
3. Angle between lemma and palea at 1 hr. after flowering	0.851

¹⁾ Degree of freedom=1.

数と空中花粉量の平均値をとって比べたところ (Table 7), 日ごとの平均開穎穎花数は水口糯では 1,305 穎花/m², 赤早生では 2,836 穎花/m² と水口糯が赤早生の半分以下であったのに対し, 平均空中放出花粉量は水口糯 2.57 粒/l, 赤早生 2.44 粒/l で, ほぼ同数であった. さらに, 1.5 粒の花粉を空中に放出するのに必要な 1 m² あたり平均開穎穎花数を算出したところ, 赤早生の 2,283 穎花に対して水口糯は 825 穎花で 1.5 粒/l の花粉を放出でき, 水口糯は約 1/3 の穎花数で赤早生と同量の花粉を空中に放出した. 葯長については水口糯で 2.57 mm, 赤早生で 2.39 mm であり, 葯内花粉数は 2,109, 1,880 とほぼ同じである. しかし, 1 葯あたり花粉残存数は水口糯の 932 粒に対し, 赤早生ではわずか 23 粒で約 1/40 であった. なお, 花粉残存率はそれぞれ 44.2%, 1.2% であり水口糯は赤早生より高い値を示した. 1.5 粒/l の空中に放出するのに必要な開穎穎花数を日ごとにみると, 水口糯の場合 8 月 8 日が 1,155 穎花と最も多く, 次いで 7 日が 823 穎花であり, 9 日には 499 穎花と少なかった. 赤早生でも同様に, 8 月 8 日が 4,456 穎花で最も多く, 8 月 9 日は 1,095 穎花と最も少数でも空中花粉量が多かった. ちなみに, 8 月 8 日には 2.2 m~2.3 m/sec の風速であり, 次いで 7 日には 1.9~2.1 m/sec であったのに対し, 9 日には 0.9 m/sec であった.

考 察

本研究では, イネ F₁ 雑種を実用化するため, F₁ 雑種採種圃場において種子親と花粉親の間に高い頻度で自然交雑が起こる条件を明らかにしようとした.

コムギでは, 空中花粉量が種子親上の結実率に影響することが知られている (BITZER and PATTERSON 1967). また, 一般に他殖性風媒作物においては, 自然交雑率に対して風速が最も大きく影響する (WHITEHEAD 1983). 本試験では, イネの雄性不稔種子親の結実率に対する空中花粉量ならびに風速の効果を実証した. この場合, 50% 以上の結実率を得るには, 2~3 m/sec の風速と 1.5 粒/l 以上の空中花粉量が必要であることが明らかとなった.

風速と空中花粉量の関係についてみると, 30 a の花粉源を用いた試験 2 では風速と空中花粉量の間には正の相関があり, 6 m², 5 畦からなる小さい花粉源を用いた試験 3 では, 風が強い日には開穎した穎花数に対して空中花粉量の減少が観察された. この理由について, 著者らは次のように考察した. すなわち, 試験 2 では花粉源が大きいために, 2 m/sec 程度の強い風があると風がない場合に比べて花粉親からの花粉が比較的遠くまで運ばれて, 花粉源水田の内部では花粉が濃縮される

ので空中花粉量が増え、結果として風速と空中花粉量の間に正の相関が生じたと考えられる。これに対し、試験3では花粉源が小さいので、2 m/sec 程の風があると花粉が花粉源の内部から運び出されてしまい、結果として風が強い日には空中花粉量が減ってしまったと思われる。中国で行っている F_1 採置においては、花粉親2畦の隣に種子親4畦などのように花粉親と種子親が交互に栽植される(原田 1983)。したがって、実際の F_1 採種においては、風が約 2 m/sec と強い場合には花粉源から放出された花粉は種子親の畦に流されるので、花粉源内部の空中花粉量は減るが、種子親上では増えるものと考えられ、種子親の結実率に対する風の効果は著しく大きいものと結論した。

これまでに、PARMAR *et al.* (1979 b) は、よく柱頭露出する穎花を持つ品種では不稔薬を持つ場合が多いことから、柱頭が露出するという花器形質は、自殖が不十分なとき自然交雑によりそれを補うためのものであるという推定を行っている。また、著者らは前報(加藤・生井 1987)において、柱頭露出と自然交雑の関係を明らかにした。しかし、これらの報告は、柱頭露出など種子親の花器形質と自然交雑率の関係を直接的に証明したものとはいえない。

本試験では、柱頭が露出した穎花の結実率が露出していない穎花の結実率より高いという結果を得たことにより、柱頭露出という特性が自然交雑率を高める花器形質であることを確かめることができた。さらに、結実率が高い品種は柱頭露出穎花率が高く、雌蕊開度が小さく、雌蕊、柱頭または柱頭毛が長く、開穎開始して1時間経過した後でも穎花が大きく開穎しているという傾向がみられた。一方、自然交雑率との関係が明らかとなった柱頭露出穎花率とそれ以外の種子親の花器形質である雌蕊長、柱頭長および開穎開始して1時間経過した後の穎花の開度は、相互に正の相関関係を持つグループであり、これらは雌蕊開度に対しては負の相関があることが試験1から明らかになった。したがって、雌蕊または柱頭が大きいことおよび長時間にわたり穎花が大きく開くことは、自然交雑を促進させる特性であることがわかった。また、雌蕊開度については、日本型イネでは、他の自然交雑を促進する花器形質と負の相関があるため、自然交雑による結実率とも相関が現れたものと思われる。なお、インド型品種では、開穎時間の長さが1時間以上におよぶ品種はほとんど無いことが報告されている(PARMAR *et al.*, 1979 a)。これに対し今回供試した日本型品種では開穎時間が1時間以上であり、雌蕊が45分間は外気に触れることが望ましいので(NAMAI and KATO 1987)、この形質についてはインド型品種よりむしろ日本型品種に優れたものがあると思われる。

本試験の結果、空中花粉量が種子親の結実率と大きくかかわっていることがわかった。したがって、花粉親の花器形質としては空中に多数の花粉を放出することが重要である。

本試験では、花粉残存数が異なる2品種を用い、その空中への花粉放出量を比べた。その結果、花粉残存数の多い品種は、空中に多数の花粉を放出することがわかった。前報(加藤・生井 1987)で述べたように、葯内花粉数にかかわる葯長と花粉残存率には相関関係がみられず、葯長のみを花粉親の花器形質として選抜を行ったのでは花粉残存率が高まる保証はない。品種間における花粉残存数と空中放出花粉量の比をみると、赤早生は水口糯の約 1/40 の花粉残存数であったが、空中花粉を 1.5 粒/l 放出するのに要する開穎穎花数はそれほど多くなく、約 3 倍であった。この原因について著者らは次のように考えた。開穎し葯が穎花の外に抽出したときに葯内にある残存花粉は、穎花内で放出された花粉に比較して穎花外の空間に放出されやすいが、一方では、葯が穎花から抽出する以前の開葯により穎花内に放出された花粉でも、ある程度穎花の外に飛散しうるものと思われる。したがって、花粉親として優れた品種を育成するには、花粉残存率と葯長の両形質に着目して花粉残存数と葯内総花粉数の多い品種を選ぶ必要がある。

さらに、イネの開穎時刻は、本試験の赤早生の場合にみられたように晴れていても日により1時間程度の変動を示すことがある。また、曇りとか雨の場合には、さらに大きな変動を示し、開穎が

遅れる (PARMAR *et al.*, 1979 a). これに対して, 自然交雑による高い結実率を得るためには, 開穎時刻の変動が少ない品種を種子親と花粉親に選び, 開穎時刻を一致させればよいのであるが, 開穎時刻に関する日変化は大きいので種子親と花粉親の開穎時刻を完全に一致させることは容易ではない. この点, 花粉親の開穎時間をできるだけ長くすることにより, 種子親の開穎時刻の変動を補うことができる. また, 花粉親の空中放出花粉量は開穎開始穎花数に強く依存していた. したがって, 花粉親個体の花粉残存数が多く, 開穎穎花数が多くかつ開穎時間が長い品種は F_1 採種時の花粉親として優れていると思われる.

以上のことから, イネで F_1 採種効率の向上を図るための花器形質としては, 種子親では柱頭が露出し, 柱頭および雌蕊が大きく, 各穎花の開穎時間が長いこと, 花粉親では花粉残存数が多く, 開穎開始時間が早くしかも長時間にわたって次々に開穎することが, 自然交雑率を高め結実率を飛躍的に向上させる上で優れている. 環境条件としては, まず開穎を阻害するような雨とか曇りという気象条件でないことが必要で, さらに花粉が飛散し自然交雑するためには 2~3 m/sec の風速と 1.5 粒/l 以上の空中花粉量が必要であることがわかった. 今後, NAMAI and KATO (印刷中) が指摘したとおりイネに関して本研究のような受粉生物学的研究がさらに進展し, 花粉親からの花粉の飛散距離や効率的大量採種が可能な種子親・花粉親の栽植様式が明らかとなれば, イネ F_1 雑種の実用化が可能となるものと思われる.

謝 辞

本論文の校閲をいただいた筑波大学農林学系菊池文雄教授に心から謝意を表します. また, 本研究のため貴重な材料を頂いた旧農業技術研究所種子貯蔵管理室ならびに同生理遺伝部遺伝科第 6 研究室に心より感謝します.

引用文献

- AZZINI, L. E. and J. N. RUTGER 1982. Amount of outcrossing on different male steriles of rice. *Crop Sci.* **22**: 905~907.
- BITZER, M. J. and F. L. PATTERSON 1967. Pollen dispersal and cross-pollination of soft red winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci.* **7**: 482~484.
- CHANG, T. T. 1979. Hybrid rice. In "Plant Breeding Perspective". SNEEP, J. and A. J. Th. HENDRIKSEN (eds.), PUDOC, Wageningen, Netherlands. 173~174.
- 原田哲夫 1983. 中国のハイブリッド稲. 農業技術 **38**: 252~255.
- KANEDA, C. 1986. Rice breeding for extremely higher yielding ability by Japonica-Indica hybridization. *JARQ.* **19**: 235~240.
- 狩野 武 1977. 衝突による粒子捕集の理論 "粉体粒子の挙動" 狩野 武著, 産業技術センター, 東京. 371~392.
- 加藤 浩・生井兵治 1987. 日本型イネの F_1 採種における自然交雑率を高める花器形質の品種間差異. 育雑 **37**: 75~87.
- 栗原 眞・上田洋一 1984. 驚異の技術革新. "謎のコメが日本を狙う" 栗原 眞・上田洋一著, 日本放送出版協会, 東京. 185~192.
- LIN, S. C. and L. P. YUAN. 1980. Hybrid rice breeding in China. In "Innovative Approaches to Rice Breeding". Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines. 35~51.
- NAMAI, H. and H. KATO 1987. The number of pollen grains deposited upon a pistil assuring seed setting of male sterile seed parent in rice (*Oryza sativa* L.). *Japan. J. Breed.* **37**: 98~102.
- NAMAI, H. and H. KATO (in printing) Pollination biology of Japonica rice: Improving characteristics of pistil and stamen-The key to increase natural cross pollination rate and seed set percentage for hybrid seed production in japonica rice cultivars. *Proc. of Intl. Sympo. on Hybrid Rice.*
- 生井兵治・加藤 浩 1987. 改良型回転式空中花粉捕集器ならびに Durham 型花粉捕集器による 1 リットル当り空中花粉量の推定. 花粉誌 **33**: 7~14.
- 西山岩男 1982. イネの花粉発育時期の簡便な判定法. 育雑 **32**: 97~99.

- OKA, H. I. and H. MORISHIMA 1967. Variations in the breeding systems of wild rice, *Oryza perennis*. *Evolution* **21** : 249~258.
- PARMAR, K. S., E. A. SIDDIQ and M. S. SWAMINATHAN 1979 a. Variation in components of flowering behavior of rice. *Indian J. Genet.* **39** : 542~550.
- , ——— and ——— 1979 b. Variation in anther and stigma characteristics in rice. *Indian J. Genet.* **39** : 551~559.
- SHINJO, C. 1975. Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L. *Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus* **22** : 1~57.
- 鈴木正一 1981. イネにおける障害型耐冷性と花器形質との関係. I. 葯長および柱頭長の品種間差異と栽植密度の影響. *育雑* **31** : 57~64.
- VIRMANI, S. S., R. C. CHAUDHARY and G. S. KHUSH 1981. Current outlook on hybrid rice. *Oryza* **18** : 67~84.
- and I. B. EDWARDS 1983. Current status and future prospects for breeding hybrid rice and wheat. *Adv. Agron.* **36** : 145~214.
- WHITEHEAD, D. R. 1983. Wind pollination : some ecological and evolutionary perspectives. In "Pollination Biology". REAL, L. (ed.), Academic Press, London. 97~108.

Summary

For practical use of F_1 hybrid in rice it is necessary to raise natural outcrossing rate. This can be done by improving floral characteristics to fit cross-pollination and determining favorable conditions for natural outcrossing. In our previous report (KATO and NAMAI 1987), we observed that contaminated cultivars of Temperate Japonica which were considered to be a result of natural outcrossing exhibited a larger number of protruding stigmas than ordinary cultivars which were not contaminated. This suggests that stigma protrusion contributed to high natural outcrossing rate. However there is practically few reports confirming the correlations between natural outcrossing rate and floral characteristics. Accordingly, we studied several floral characteristics of seed parent and pollen parent influencing natural outcrossing rate. The former included stigma protrusion, shape of pistil and stigma, and angle between lemma and palea at 1 hr after flowering, and the latter, the number of residual pollen at the stage of anther protruding from spikelet. In wind pollinated crops, wind velocity is generally the most important factor for successful wind pollination (WHITEHEAD 1983). In wheat, the amount of air-borne pollen was related to natural outcrossing rate (BITZER and PATTERSON 1967). Thus we also studied the correlation among natural outcrossing, wind velocity and the number of air-borne pollen.

The correlations of floral characteristics for seed parent were investigated using 32 samples of 16 cultivars of Temperate Japonica (Table 1). In order to measure natural outcrossing rate, potted seed parents were placed in a 0.3 ha paddy field with pollen parent. The pollen parent was either Koshihikari or Nipponbare, whereas the seed parents consisted of Sekiyama (Majiri) (NIAR. Acc. No. 020109), Tachi Mochi (do. 020105) and Chosen Mochi (do. 020116) which were emasculated by hot water as well as male sterile line, Reimei. Pollen releasing was studied using two cultivars namely, Mizukuchi Mochi (Majiri) (do. 040723) and Aka Wase (Majiri) (do. 030122) which were clarified to possess different number of residual pollen at anther protruding stage. They were planted in 6 m² plots and compared in terms of the number of air-borne pollen, the number of flowering spikelets and the number of residual pollen. In both studies the rotor pollen samplers developed by NAMAI (Fig. 2) were used to measure the number of air-borne

pollen (NAMAI and KATO 1987).

As for floral characteristics of seed parent, spikelet with protruding stigma showed higher seed set percentage than the one without protruding stigma (Table 5). Other characteristics such as large pistil, large stigma and large angle between lemma and palea were positively correlated with the percentage of spikelet with protruding stigma (Table 4). In addition, cultivars which showed larger values for these characteristics revealed higher natural outcrossing rate (Table 8).

Maximum seed set percentage of seed parent was 81.5% for Sekiyama, and in this case the number of air-borne pollen was 19.5/l at 1.9 m/sec wind velocity (Fig. 3). Even with a small number of air-borne pollen of ca. 1.5/l, and a wind velocity of ca. 2.0 m/sec, Sekiyama and Chosen Mochi exhibited ca. 50% seed set. Seed set percentage was positively correlated with wind velocity and the number of air-borne pollen (Table 6). Therefore, more than 1.5 air-borne pollen/l and 2~3 m/sec wind velocity were estimated to be necessary to get over 50% seed set.

As for pollen parent, Mizukuchi Mochi and Aka Wase showed 2.57 and 2.44 air-borne pollen/l on average, respectively (Table 7). Mizukuchi Mochi released the similar amount of pollen to Aka Wase, even though the number of flowering spikelets was less. This may be caused by larger number of residual pollen of Mizukuchi Mochi. Residual pollen were considered to have higher scattering ability in the air than pollen released in the spikelet. Thus it was suggested that the favorable floral characteristic for high scattering ability was not simply a large number of pollen, but in particular, a large number of residual pollen which induced an increase of pollen releasing in the air.

We concluded that in order to achieve high natural outcrossing rate, such floral characteristics as high percentage of stigma protrusion for seed parents and large number of residual pollen for pollen parents were necessary. Furthermore, the essential conditions were 2~3 m/sec wind velocity and more than 1.5 airborne pollen/l. As we have stated in the previous report (NAMAI and KATO, in printing), for hybrid rice cultivars, a lot of researches on pollination biology have to be done, especially for those cultivars which are to be cultivated practically and extensively,

H. KATO¹⁾

H. NAMAI

Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba, Sakura, Niihari 〒 305

¹⁾ Present address : *National Agriculture Research Center, Yatabe, Tsukuba, 〒 305*