



Title	メドーフェスクの潜在的変異に関する研究
Author(s)	高橋, 直秀; TAKAHASHI, Naohide
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 24, 1-52
Issue Date	1985-03-10
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/13379">https://hdl.handle.net/2115/13379</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	24_p1-52.pdf



# メドーフェスクの潜在的変異に関する研究

高橋 直秀

（北海道大学農学部附属農場）

## 目 次

第I章 緒 論	1
1. 系統分化	1
2. 品種育成	3
3. 農業的特性	4
4. 北海道の草地における役割	6
第II章 2倍体における変異	7
1. 形態形質の品種間変異	7
2. 収量関連形質の品種間変異	10
3. 生態型の農業的特性	12
第III章 4倍体における変異	16
1. 同質4倍体系統の人為的作出	16
2. 同質4倍体と自然4倍体 ( <i>Festuca pratensis</i> var. <i>apennina</i> ) の農業的特性	20
3. 4倍体の生育特性	24
第IV章 草地条件下における乾物生産特性	29
第V章 近縁野生種 <i>F. pratensis</i> var. <i>apennina</i> との交雑による変異の創出	34
1. 2倍体と var. <i>apennina</i> の交雑	34
—— 3倍体雑種の可能性 ——	
1) 3倍体の特性	34
2) 3倍体雑種の人為的作出	34
2. 同質4倍体と var. <i>apennina</i> の交雑	36
—— 4倍体雑種の可能性 ——	
1) 除雄による交雑	36
2) ペアークロスの場合	37
第VI章 総合論議	42
摘 要	45
引用文献	47
英文摘要	51

## 第I章 緒 論

メドーフェスクは、オーチャードグラス、チモシー、ライグラス類などの主要草種に比べ、日本ばかりでなく世界的にみても試験研究が少なく、その知見も乏しい。そのためメドーフェスクの評価も正確に定まっているとは言いがたい。そこで本論に入る前に、系統分化、品種育成、農業的特

性、北海道草地での役割という4つの観点から、メドーフェスクに関する知見を整理した。

### 1. 系統分化

*Festuca* 属には温帯地域に広く分布する数多くの種が含まれ、BORRILL<sup>12)</sup>によると、これらの種は6つの節 (section) に分けられている。

そのうち *Bovinae* 節には、2倍体のメドーフェスク (*F. pratensis* Huds.) と異質6倍体のトールフェスク (*F. arundinacea* Schreb.) という農業的価値のある2つの種が属している。

メドーフェスクとトールフェスクはともに、温帯地域に広く分布域をもっている。

トールフェスクはメドーフェスクに比べ、種内変異が大きく、ヨーロッパ全体から北アフリカまで広い地域に自生しているが、高緯度地域や山岳地帯などの寒冷地では出現が少なくなる<sup>13)</sup>。それに対して、メドーフェスクはイベリヤ半島、北アフリカなどの地中海性気候に属する地域では自生がみられないが、スカンジナビア半島、ヨーロッパアルプスやトルコの山岳地帯などの寒冷な地域にも多く分布している<sup>13)</sup>。さらに BORRILL<sup>13)</sup>らはトルコの1月の平均気温が-10℃以下の極めて寒冷な地域においてもメドーフェスクの自生が認められることを報告しており、メドーフェスクは寒冷な気候によく適応した草種といえる。両種は、特定の環境に適応したいくつかの染色体レース (chromosome race) を分化している。6倍体のトールフェスクは4倍体、8倍体、10倍体の3つの染色体レースをもち、4倍体の *F. arundinacea* var. *glaucescens* (2n=28) は、中部ヨーロッパの山岳地帯に、8倍体の *F. arundinacea* var. *atlantigena* forma *pseudo-mairei* (2n=56)、と、10

倍体の *F. arundinacea* var. *letourneuxiana* ( $2n=70$ ) は北アフリカのモロッコの山岳地帯に分布している<sup>11,13</sup>。しかし、トールフェスクやその染色体レースにはメドーフェスクのゲノムが含まれているが、ゲノムを供給した他の2倍体種がすべて確定されておらず、これらのレース間のゲノム関係は十分には解明されていない<sup>12</sup>。

メドーフェスクでは、4倍体の染色体レース *F. pratensis* var. *apennina* が分化している。

*var. apennina* は形態的には、メドーフェスクに比べ、黄緑色の長い葉をつけ、出穂茎数が少なく、細くて長い芒をもつ穎をつけ、葉鞘の $\frac{1}{3}$ ~ $\frac{1}{2}$ の部分に刻みがないなどの特徴をもっている。しかし、両種は外観上極めて類似しており、野外では両種を区別することがむずかしい<sup>13</sup>。*var. apennina* は現在までのところ中部ヨーロッパやリガリア地方、ルーマニアの1000 m以上の山岳地帯でしか、発見されておらず、その中でも湿潤で窒素に富む場所、(habitat)に好んで自生することが報告されている<sup>13</sup>。*var. apennina* は、一般にメドーフェスクの普通種より標高の高い地域に分布し、両種の分化の差には、種子休眠性と実生の耐寒性が密接に関係していることがTYLER<sup>99</sup>らによって指摘されている。*var. apennina* は種子休眠性が強く、発芽には数週間の低温処理を必要とするが、実生の耐寒性は弱い。他方、メドーフェスクの普通種は種子休眠性もたないが、実生の耐寒性は強い。したがって、TYLER<sup>99</sup>らは種子による越冬 (*var. apennina*) と実生による越冬 (普通種) の差異が、両者の分布を決定しているものと推察した。また *var. apennina* は自家不和合性をもつ<sup>64</sup>メドーフェスクと異なり、高い自殖率 (70%) を示す<sup>9</sup>。このように、*var. apennina* はメドーフェスクと形態的には極めて類似しているが、自殖率、種子休眠性などの遺伝的あるいは生態的特性には、両者の間に顕著な差異が認められている。CLARK<sup>22</sup>らはメドーフェスクと *var. apennina* のゲノム関係を調査し、*var. apennina* は減数分裂では2価を形成し、異質倍数体的対合を示したが、メドーフェスクとの3倍体雑種では3価を形成し、同質倍数体的対合をすることを報

告している。また、LEWIS<sup>62</sup>はメドーフェスクの人為同質4倍体と *var. apennina* との間の交雑を行ない、 $F_1$  は4価対合の優勢な人為4倍体と2価対合の優勢な *var. apennina* の中間の対合パターンを示すことから、両者のゲノムは完全に相同 (homologous) ではなく、両者のゲノム間にはある程度の分化が生じていることを示唆した。CLARK<sup>22</sup>らは、これらのことから *var. apennina* は完全な同質4倍体でなく、メドーフェスクと近縁な2つのゲノムが結合した部分異質倍数体 (segmental allopolyploid) であると推察した。*Festuca* 属の自然倍数体は2染色体的 (disomic) 遺伝システムによる2価対合に支配されており<sup>54</sup>、またゲノムを供給する2倍体種が確定されておらず、このことが *Festuca* 属の染色体レース間の近縁関係の解明を複雑にしているものと考えられる。

*Lolium* 属と *Festuca* 属は近縁関係にあることが知られている。ヨーロッパの古い草地にはペレニアルライグラス (*Lolium perenne*) とメドーフェスクの自然雑種が生じている<sup>107,71</sup>。それらの雑種には、2倍体と3倍体が含まれ、花粉、種子稔性とも極めて低いが、すぐれた vigor を示し、草地の経年化とともに優勢になってくる<sup>71</sup>。ライグラスとメドーフェスクの間の人為的交雑も JENKIN<sup>55</sup> や CARNAHAN<sup>19</sup> らによって古くから行なわれてきた。しかし、両種間には強い不和合性が存在し、 $F_1$  雑種は人為的には極めて低頻度でしか作出できなかった<sup>55,19,106</sup>。

さらに  $F_1$  雑種は、わずかな雌性稔性はあるものの、完全な雄性不稔であった。

GYMER<sup>47</sup>はライグラスとメドーフェスクの間には胚乳と核の不調和に起因する種子不和合性 (seed incompatibility) が介在していることを指摘している。JAUHAR<sup>53</sup>はイタリアンライグラス、ペレニアルライグラス、メドーフェスクの3草種間で、2種間雑種 ( $2n=14$ )、同質異質3倍体 (auto-allotriploid,  $2n=3x=21$ )、3種間雑種 ( $2n=3x=21$ )、複2倍体 ( $2n=4x=28$ )、同質異質6倍体 (auto-allohexaploid  $2n=6x=42$ )、を作出し、ライグラスとメドーフェスクの染色体の関

係を調査した。雑種は2倍体では2価、3倍体では3価、4倍体では4価、6倍体では6価を形成するなど、3種間の染色体には緊密な相同関係があり、さらに雑種は両親に比べ、キアズマ頻度の低下も認められなかったことから、3種の染色体間には、ほとんど構造的分化が生じていないという結論を得ている。

このようにライグラスとメドーフェスクの間には強い不和合性機構があるものの両種は緊密な関係にあり、JAUHAR<sup>59</sup>らは、イタリアンライグラスとペレニアルライグラスはともにメドーフェスクのゲノムから分化したものと推論した。

以上のように、系統分化からみると、メドーフェスクの特徴として、メドーフェスクのゲノムを含む多数の倍数体種や染色体レースが生じていること、またイタリアンライグラスとペレニアルライグラスにみられるように2倍体レベルにおけるゲノムの分化が著しいことがあげられる。

## 2. 品種育成

Table 1に主要国における寒地型イネ科6草種のOECD登録品種数(1981年版)と総品種に占める割合を示した。6草種合計596品種のうちメ

ドーフェスクは51品種、トールフェスクは40品種が登録されている。総品種数に対する割合では、メドーフェスク、トールフェスクが、それぞれ8.6%、6.7%となり、オーチャードグラス(18.0%)、チモシー(13.9%)、ライグラス類(52.8%)に比べて低くなっている。また、メドーフェスクでは4倍体品種は、1つしか登録されていないのに対し、ペレニアルライグラスでは21、イタリアンライグラスでは40の4倍体品種が登録されており、このことから *Festuca* 属牧草種の育種は、他草種ほど活発に行なわれていないことがうかがえる。国別に総品種数に占める割合でみると、メドーフェスク品種は、カナダ、ノルウェー、スウェーデンなど高緯度に位置する国や、西ドイツ、チェコスロバキアなどの大陸型気候に属する国で高くなっている。

逆に、フランス、イギリス、アメリカ合衆国では極めて少ない。

日本では、メドーフェスクは主に北海道で作付されており、北海道では現在 Tammisto, Trader, Bundy, ファーストの4品種が準奨励品種に指定されている。しかし、そのうち日本で育成された品種は、ファースト1品種だけであり、日本にお

**Table 1.** Numbers of cultivars and percent to total of grasses for meadow fescue (Mf), orchardgrass (Og), Timothy (Ti), tall fescue (Tf), perennial ryegrass (Pr) and italian ryegrass (Ir) bred in each of main countries.

	Mf	Og	Ti	Tf	Pr	Ir	Total
Canada	2 (12.5)	6 (37.5)	7 (43.8)		1 (6.3)		16
Czechoslovakia	2 (13.3)	2 (13.3)	2 (13.3)		2 (13.3)	7 (46.7)	15
Finland	3 (37.5)	1 (12.5)	4 (50.0)				8
Norway	6 (11.3)	15 (28.3)	10 (18.9)	3 (5.7)	9 (17.0)	10 (18.9)	53
Sweden	3 (15.8)	2 (10.5)	5 (26.3)	1 (5.3)	6 (31.6)	2 (10.5)	19
Denmark	8 (11.0)	13 (17.8)	9 (12.3)		29 (39.7)	14 (19.2)	73
W. Germany	8 (15.1)	5 (9.4)	5 (9.4)	1 (1.9)	18 (2.9)	16 (15.6)	53
Netherland	10 (6.4)	9 (5.8)	20 (12.8)	7 (4.5)	90 (57.7)	20 (12.8)	156
France	1 (3.1)	12 (37.5)	3 (9.4)	10 (31.3)	1 (2.9)	5 (15.6)	32
U. K.	2 (4.2)	8 (16.7)	7 (14.6)	5 (10.4)	15 (31.3)	11 (22.9)	48
U. S. A.		9 (26.5)	2 (5.9)	6 (17.7)	14 (41.2)	3 (8.8)	34
Japan	1 (3.8)	7 (26.9)	3 (11.5)	2 (7.7)	3 (11.5)	10 (38.5)	26
other countries	5 (3.8)	18 (28.6)	6 (9.5)	5 (7.9)	13 (20.6)	16 (25.4)	63
Total	51 (8.6)	107 (18.0)	83 (13.9)	40 (6.7)	201 (33.7)	114 (19.1)	596

けるメドーフェスクの育種が立ち遅れていることを示している。

### 3. 農業的特性

発芽及び定着：高畑<sup>97)</sup>らは、発芽特性の草種間差を調査し、イネ科牧草を3つのグループに分類している。それによると、チモシーは、種子の外被が薄く、含水比が50%ぐらいで発芽が可能なおえ、発芽は早く播種後の種子の寿命は短い傾向を示した。それに対してオーチャードグラスは、種子の外被が厚く、含水比100%に達しないと発芽できず、発芽は遅いが吸水後の種子の寿命はながくなる。

そして、メドーフェスクは両種の中間的発芽特性を示した。種子の大きさは、発芽後の実生の生育に深く関連している。

メドーフェスクの1000粒重は約2000mgで、オーチャードグラス約1000mgや、チモシー約400mgに比べ、それぞれ2倍と5倍の大きさである。脇本<sup>101)</sup>は、3草種間の幼植物の生体重は、地上部、地下部ともに、メドーフェスク>オーチャードグラス>チモシーとなり、種子の大きさと順位が一致することを報告している。

したがって、メドーフェスクは、発芽後の初期生育は早い草種といえる。

#### 生育特性

竹田<sup>98)</sup>らは、個体植条件で、メドーフェスクはチモシー、オーチャードグラスより、3回刈区、5回刈区のいずれでも最終刈取時を除くすべての時期で分けつ数が多いことを報告している。また脇本<sup>101)</sup>は、メドーフェスクは播種後52日目で、すでにチモシー、オーチャードグラスより分けつ数が多く、播種後2年目以降においても、この傾向は継続することを報告している。他方、林<sup>48)</sup>によるとメドーフェスクの草高は、一番草、二番草、三番草いずれの時期においても、他の2草種に比べ最低であった。一般にメドーフェスクはオーチャードグラス、チモシーに比べて、横方向(分けつ)の生長は旺盛であるが、縦方向(草高)の生長が劣る傾向にある。

#### 収量性

脇本<sup>101)</sup>は、オーチャードグラス、チモシー、メドーフェスクの3草種の播種後2年目の生産力を比較し、地上部では、オーチャードグラス $\geq$ チモシー>メドーフェスクの順となり、メドーフェスクは他の2草種に比べ、地上部収量は低いが、地下部が著しく大きくなることを報告している。また林<sup>48)</sup>も、同様に年3回刈における年間収量はオーチャードグラス>チモシー $\geq$ メドーフェスクとなることを報告している。両試験とも、3草種間に季節生産性で顕著な差異が認められている。チモシーは、収量が春にかたより、夏から秋にかけて収量が著しく低下するものに対して、オーチャードグラスでは、春の収量に比べ夏と秋の収量の低下は少なく、季節生産性が平準化する傾向にある。そしてメドーフェスクは両種の中間的季節生産性を示した。

このようにメドーフェスクはチモシー、オーチャードグラスに比べ低収で季節生産性は両種の間を示す傾向が認められる。しかし、早川<sup>49)</sup>らは、強度の放牧条件下では、メドーフェスクの草地の生産量はオーチャードグラスにまさり、季節生産もオーチャードグラスより平準化し、メドーフェスクが強度の放牧条件下ですぐれた特性を示すことを報告している。佐藤<sup>84)</sup>、降霜期以前では、オーチャードグラスはメドーフェスクより多収となり、かつ嗜好性の減少も低いことから、メドーフェスクは放牧期間延長用の草種として有望なことを示唆している。さらに佐藤<sup>84)</sup>によると、メドーフェスクはオーチャードグラスに比べ、窒素に対する反応性が低く、多肥区では多収となり、メドーフェスクは低窒素に対する適応性の高い草種と思われる。

#### 越冬性

能代<sup>70)</sup>は、根釧地方のイネ科牧草の越冬性を調査するため、除雪区と無除雪区、雪腐病防除区と無防除区の2処理を組み合わせた試験を行なった。その結果、いずれの処理でも草種間差は明白に表われ、チモシー>メドーフェスク>オーチャードグラスの順に越冬性が低下することを報告してい

る。

また、メドーフェスクは無処理区においても、株の枯死は認められず、根釦地方においてはメドーフェスクの越冬には問題にならないものと思われる。阿部<sup>1)</sup>も、札幌で同様の圃場試験を行ない、同様の結果を得ている。さらに阿部<sup>1)</sup>は、幼苗時における耐凍性の検定を行ない、チモシー、メドーフェスク、オーチャードグラスの耐凍性の順位は圃場試験の結果と一致することを認めている。

### 混播適性

一般に、メドーフェスクは混播適性のすぐれた草種と言われている。

脇本<sup>10)</sup>によると、メドーフェスクは初期生育が旺盛であり、チモシーとの混播において初期にはメドーフェスクがチモシーを抑制したが、年次の経過とともに、メドーフェスクによる抑制は減少した。オーチャードグラスとの混播においても、メドーフェスクは初期には抑制的であるが、年次を重ねるにしたがい減少した。4年目にはメドーフェスクの優位性が認められなくなり、以後オーチャードグラスが反対に抑制的になったと報告している。一方、チモシーとオーチャードグラスとの混播草地では、チモシーの侵攻性が最も弱く、オーチャードグラスは非常に強いいため、経年化とともにチモシーが消失する。

それに対して、メドーフェスクは他のイネ科草種に対して過度に抑制したり、抑制されることがなく、また赤城<sup>8)</sup>は、弱光耐性がチモシーやオーチャードグラスに比し強いと報じていることから、イネ科草種とのすぐれた混播適性を有しているといえる。

FRAME<sup>4)</sup>らもメドーフェスクはチモシーの随伴牧草としてすぐれた草種であることを報告している。また脇本<sup>10)</sup>は、マメ科牧草との混播では、メドーフェスクはラジノクローバとの共存性は高いが、アカクローバとの組合せでは、抑制する傾向があると報告している。赤城<sup>8)</sup>は、レッドトップを主とするイネ科雑草の侵入程度は、オーチャードグラス草地では著しく低く、逆にチモ

シー主体草地ではイネ科雑草が優勢になり、メドーフェスクは両草種の中間的傾向を示した。

### 嗜好性、栄養価

家畜の飼料として利用する牧草では、草自体の生産力ばかりでなく、嗜好性、栄養価についても考慮する必要がある。嗜好性には糖分含量、蛋白質含量、粗繊維割合などが関係しており、BLAND<sup>10)</sup>は、糖分含量や蛋白質が多いほど、また粗繊維の割合が少ないほど嗜好性が高くなるとした。

安部<sup>2)</sup>らは、寒地型イネ科牧草5種を供試し、各番草ごとに全糖、粗脂肪、粗リグニン含量を組合せた総合評価によって、嗜好性を推定した。それによると、一番草ではチモシーが最も嗜好性がよく、二番草ではメドーフェスク、三番草では再びチモシーが最高となった。概して、各番草ともチモシー、メドーフェスクの嗜好性がすぐれ、オーチャードグラスとトールフェスクは低い値を示した。

また早川<sup>4)</sup>らは、オーチャードグラス、ペレニアルライグラス、メドーフェスクの草地にめん羊を放牧したところ、メドーフェスク草地では、他の2草種に比べ採食率が高く、すぐれた嗜好性をもっていることを報告している。佐藤<sup>8)</sup>らも同様の試験により、メドーフェスク草地では、オーチャードグラス草地に比べ、採食率が高くなることを報告している。*Festuca* 属牧草種は、一般に嗜好性が低いと言われているが、上記の試験からは、メドーフェスクはチモシーに比べ嗜好性は、やや劣るものの、オーチャードグラスより嗜好性が高いことは明らかである。MILES<sup>6)</sup>らは、イネ科4草種の様々な栄養成分を比較した。in vitroの消化率と可溶性炭水化物は、ペレニアルライグラス>メドーフェスク=トールフェスク>オーチャードグラスの順となり、蛋白質含有率ではオーチャードグラスが最も高い値を示した。他方、石栗<sup>5)</sup>は、TDN(全可消化養分)含量とDCP(可消化粗蛋白質)含量を調査し、TDN含量は、チモシー>メドーフェスク>オーチャードグラス、DCP含量は、メドーフェスク>チモシー>オーチャードグラスの順となることを報告している。

試験結果は必ずしも一致していないが、概してメドーフエスクは、オーチャードグラスに比べ、TDN 含量, 消化率, 可溶性炭水化物含量などが高くなる傾向を示す。

また, Ca, Mg, P, K, Na などの無機成分含量は, オーチャードグラスとメドーフエスクで類似しているが, チモシーでは両草種より低いことが報告されている<sup>75)</sup>。さらに脇本<sup>10)</sup>は, 窒素, 燐酸, カリの養分吸収速度は, オーチャードグラス>メドーフエスク>チモシーの順となり, メドーフエスクの養分吸収速度は両種の間になることを報告している。

以上のことをまとめ, Table 2 に 3 草種の農業的諸特性に関する相対的關係を示した。

メドーフエスクは, オーチャードグラス, チモシーに比べ顕著な特徴は認められないが, 逆に大きな欠点もなく, 総合的にはすぐれた農業的特性をもつ草種と考えられる。

#### 4. 北海道の草地における役割

北海道の牧草作付面積は, 昭和 56 年には 54 万 ha を数え, そのうち道南地方は 5%, 道央地方は 23%, 道東北地方は 72% を占めており, 牧草地の大部分は道東北地方に偏在している。また, 主要イネ科牧草の種子需要量をみると, 昭和 56 年ではチモシー 810 t, オーチャードグラス 255 t, メドーフエスク 106 t, イネ科牧草の総需要量に対する比率でみると, それぞれ 64.6%, 20.4%, 8.4% となっている。

メドーフエスクは全道の混播草地に広く普及しているが, チモシー, オーチャードグラスに対し, 2 次草種として用いられているために, 種子の需要量は他の 2 草種に比べ低くなっている。

オーチャードグラスは, 道南, 道央地方では多収ですぐれた季節生産性を示し, これらの地域の基幹草種になっている一方, 道東地方では, その

**Table 2.** Comparisons of main agronomic characters among orchardgrass, meadow fescue and timothy.

	Orchardgrass	Meadow fescue	Timothy
Seed size	intermediate	large	small
Tillering	intermediate	high	low
Plant height	high	low	high
Potential yield	high	low	intermediate
Seasonal growth	uniform through seasons	intermediate	less productive in autumn
Palatability	low	intermediate	high
Absorption of minerals	high	intermediate	low
Winter hardiness	low	intermediate	high
Competitive ability with weed grass	high	intermediate	low

越冬性が大きな問題となっている。昭和50年には、道東の11万2千haに及ぶ牧草地に雪腐病が異常発生し、オーチャードグラスは著しい被害を蒙った<sup>72)</sup>。被害は一番草で特に著しく60-90%の減収となった。

さらに、被害は当年ばかりでなく、翌年にも及び、雪腐病が異常発生した草地では、その後も引き続き雪腐病の被害が再現される傾向にあった<sup>73)</sup>。そのため道東地方では、オーチャードグラスは極めて不適切な草種となっている。チモシーは越冬性が高く、道東地方では基幹草種となっており、北海道における種子需要量も非常に高くなっている。本草種は、一番草収量は高いが夏から秋にかけて収量の低下が著しい。さらに、チモシーは低カリ適応性が低く、カリ、燐酸、カルシウムの不足しがちな火山灰土、泥炭土の多い道東地区では、草地の経年化とともに、レッドトップやケンタッキーブルーグラスなどのイネ科雑草の侵入を受け草地の生産力が著しく低下するようになる<sup>85)</sup>。このように、チモシー主体の草地は永続性に大きな問題を残している。したがってオーチャードグラスとチモシーは、ともに道東地方において高い適応性を示す草種とは言いがたい。メドーフェスクは、さきに述べたように他草種に比べ際立った特徴はないが、総合的にすぐれた特性をもっているため、現在利用されている以上のポテンシャルをもった草種と考えられる。さらに、メドーフェスクは越冬性が高く、道東地方でも充分耐えられることから、育種的手段により、その欠点である低収性を克服することが可能ならば、これらの地域において基幹草種となることも考えられる。川端<sup>57)</sup>らは、メドーフェスクはトールフェスクに比べ、変異の幅が狭いことを報告し、メドーフェスクの育種に際しては、まず変異を拡大することの重要性を指摘している。メドーフェスクは2倍体であり、さらに多くの染色体レース、倍数体種をもち、*Lolium* 属牧草種とも近縁関係にあるため、倍数化や、種間、属間交雑などの育種的方法の利用が容易であるものと考えられる。

本研究は、以上の見地から育種的手段によって、メドーフェスクの変異性、特に収量性の変異を拡

大できるかどうかについて検討を加えたものである。

## 第II章 2倍体における変異

### 1. 形態形質の品種間変異

メドーフェスクの品種比較試験については、日本では川端<sup>57)</sup>らの報告があるのみである。その中で、川端<sup>57)</sup>らは、メドーフェスクは品種間変異の幅が狭いことを指摘している。そこで、本試験では世界各国で育成された品種を供試し、品種間にみられる諸形質の変異パターンを解析した。なお解析にあたっては、統計的手法として、多形質の変異を2、3の総合特性値として表わすことのできる主成分分析法を用いた。

#### 材料および方法

Table 3に供試品種を示した。供試品種は10か国にわたる50品種であり、そのうち6品種はseed lotの異なる2つのサンプルで調査した。カナダで育成されたTraderを除き、他の品種はすべてヨーロッパ諸国で育成された品種である。なお、スウェーデンで育成されたSvalöfs 01225とオランダで育成されたFestinaは4倍体品種である。各品種ともペーパーポットで育苗した苗を1975年に実験圃場に移植し、翌1976、1977年に調査を行なった。

試験区は畦幅0.5m、株間0.25mの個体植であり、区制は2反復乱塊法を用いた。

調査は主に開花期における形態形質につき行なった。調査形質は、早春の生育習性、稈長、穂長、止葉下第一葉の葉長と葉幅、出穂茎数、出穂茎重、平均一出穂茎重、栄養茎数、栄養茎重、全茎数、個体重、出穂始日の13形質である。なお、生育習性の調査は、1(ほふく型)から5(立ち型)までの評点で行なった。出穂始日の調査は1977年に1反復約25個体につき行なった。

他の形質は1976年、1反復5個体、計10個体につき調査した。

Table 3. Cultivars examined and their originated country.

Cultivar	Country	Cultivar	Country
1. Tammisto	Finland	26. $\phi$ tofte	Denmark
2. Valto	Finland	27. Pajbjerg 68-2-13	Denmark
3. Trader	Canada	28. Pajbjerg 68-2-27/71	Denmark
4. N. F. G. (A) <sup>1)</sup>	W. Germany	29. Trifolium	Denmark
5. N. F. G. (B) <sup>1)</sup>	W. Germany	30. Winge Pajbjerg	Denmark
6. Neuga (A)	W. Germany	31. Leto Daenfeldt	Denmark
7. Neuga (B)	W. Germany	32. Pajbjerg-pf-179	Denmark
8. Fiola	W. Germany	33. Pajbjerg-s68-2-13/72	Denmark
9. Merbeen	Belgium	34. Bundy	Netherlands
10. Daphne	France	35. Comtessa	Netherlands
11. Nalade	France	36. Festina <sup>2)</sup>	Netherlands
12. Sequana	France	37. Garanta (A)	Netherlands
13. Marbury	U. K.	38. Lw. 42-38	Netherlands
14. S. 53	U. K.	39. Sceempter	Netherlands
15. S. 215	U. K.	40. Barbarossa	Netherlands
16. Løken	Norway	41. Barkas	Netherlands
17. Svalöfs Sena (A)	Sweden	42. Dufa	Netherlands
18. Svalöfs Sena (B)	Sweden	43. Garanta (B)	Netherlands
19. Bottinia 2	Sweden	44. Largo	Netherlands
20. Irene	Sweden	45. Belimo (A)	Netherlands
21. Svalöfs 01225	Sweden	46. Belimo (B)	Netherlands
22. Weihenstephan	Denmark	47. Bergamo (A)	Netherlands
23. Arva $\phi$ tofte	Denmark	48. Bergamo (B)	Netherlands
24. Joma	Denmark	49. RemKo	Netherlands
25. Marsk-2	Denmark	50. Rossa	Netherlands

Note: 1); (A) and (B) show the same variety, but their seed samples are originated from different seed lots.

2); Autotetraploid variety

## 結果

各形質の分散分析の結果、葉長を除く全形質に有意な品種間差異が認められた。Table 4に13形質間の相関係数を示した。一出穂茎重と出穂茎数、全茎数の間には負の出穂茎重、個体重との間には正の有意な相関係数がみられ、一出穂茎の大きな品種は茎数が少なく、多収になる傾向にある。出穂始日は栄養茎数、栄養茎重、全茎数と正の有意な関係にあり、晩生品種は茎数が多く、一番草に占める栄養茎の比率が高くなっている。

Table 4の相関行列に基づき、主成分分析を行ない、その固有値、因子負荷重をTable 5に示した。第3主成分までで、全分散の約72%が占められている。第1主成分は、稈長、穂長、葉長、葉幅、一出穂茎重で正の高い値を、出穂茎数、栄養茎数、全茎数で負の高い値をとっている。したがって、第1主成分は大きな茎を少数つける(茎重型)、小さな茎を多数つける(茎数型)という草型を表わしているものと考えられる。第2主成分は、稈長を除くすべての形質で正の値をとっており、特

**Table 4.** Correlation coefficients among characters in 50 cultivars of meadow fescue.

	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)
(1) Growth habit	.047	.010	.116	.003	.255	.352*	-.053	-.018	.160	.359*	-.057	.092
(2) Culm length		.275	.478**	.299	-.473**	.152	-.422**	-.191	-.591**	.136	-.372	.471**
(3) Ear length			.644**	.244	-.034	.283	.085	.213	.020	.314*	.290	.274
(4) Leaf length				.361*	-.216	.380**	-.220	-.021	-.286	.382**	-.118	.478**
(5) Leaf width					-.353*	.445**	-.088	.205	-.321	.457**	-.212	.677**
(6) Number of heading tillers						.261	.134	-.159	.819**	.243	.055	-.613**
(7) Dry weight of heading tillers							-.100	.001	.132	.990**	-.235	.585**
(8) Number of vegetative tillers								.850**	.676**	-.043	.612**	-.143
(9) Dry weight of vegetative tillers									.373*	.070	.519**	.199
(10) Number of total tillers										.152	.388**	-.540**
(11) Dry weight of total tillers											-.204	.595**
(12) First heading date												-.199
(13) Mean heading tiller weight												

Note. \*: Significant at 5%.

\*\*: Significant 1%.

**Table 5.** Eigen values and factor loading of principal components.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
(1) Growth habit	.137	.333	.433
(2) Culm length	.702	-.268	-.111
(3) Ear length	.364	.454	-.270
(4) Leaf length	.680	.218	-.104
(5) Leaf width	.661	.255	-.218
(6) Number of heading tillers	-.488	.414	.709
(7) Dry weight of heading tillers	.578	.636	.428
(8) Number of vegetative tillers	-.525	.622	-.476
(9) Dry weight of vegetative tillers	-.189	.615	-.658
(10) Number of total tillers	-.667	.662	.253
(11) Dry weight of total tillers	.567	.678	.381
(12) First heading date	-.479	.400	-.510
(13) Mean heading tiller weight	.852	.218	-.277
Eigen value	4.150	2.948	2.221
Cumulative %	31.9	54.6	71.7

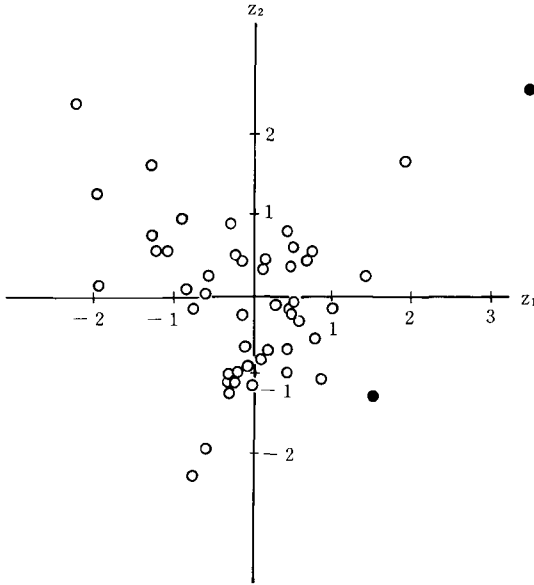


Fig. 1. Scatter diagram of the varietal scores in the Z1-Z2 plane.

Note: ○ ;Diploid cultivar  
● ;Tetraploid cultivar

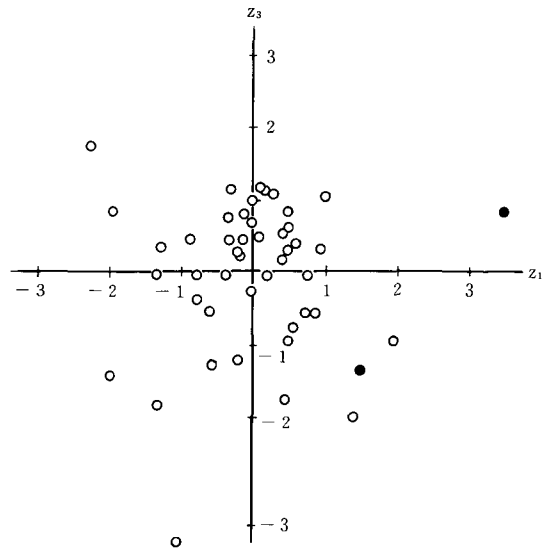


Fig. 2. Scatter diagram of the varietal scores in the Z1-Z3 plane.

Note; The symbols are the same as in Fig. 1

に出穂茎重, 栄養茎重, 個体重でその値が高くなっている。したがって, 第 2 主成分は個体のサイズ, つまり多収性を表わしているものと考えられる。第 3 主成分は, 栄養茎重, 出穂始日で負の高い値をとっていることから, この主成分は早晩性と生殖生長期における栄養生長性を表わしているものと考えられる。Fig. 1 に各品種の第 1 成分と第 2 主成分のスコアの散布図を示した。

4 倍体は第 1 主成分で高い値を示し, 草型で著しい茎重型となっている。しかし, 第 2 主成分(収量性)に関して両品種には一定の傾向がみられなかった。それに対して, 2 倍体品種では数品種を除く大部分の品種が図の中心附近に集まり, 第 1 主成分と第 2 主成分には, 大きなばらつきは認められない。

Fig. 2 に, 第 1 主成分と第 3 主成分のスコアの散布図を示した。Fig. 2 においても数品種を除く 2 倍体品種の多くは, 図の中心附近に集まっており, Fig. 1 と同じ分布パターンをとっている。このことから, メドーフェスク品種の多くは, 草型(第 1 主成分), 多収性(第 2 主成分), 早晩性と生殖生長期における栄養生長(第 3 主成分)に関

して比較的類似した遺伝的背景をもっているものと推察される。

## 2. 収量関連形質の品種間変異

前試験同様メドーフェスク品種の諸特性について主成分分析法を適用して解析した。

なお, 本試験ではメドーフェスクの生態型を供試材料に加え, 開花期における収量, 形態形質の他に, 少回刈区と多回刈区の 2 水準の刈取処理を設け, 収量性について, さらに検討を加えた。

### 材料および方法

Table 6 に供試材料を示した。供試材料は 8 か国にわたり育成された 2 倍体 14 品種, 前試験と同じ 4 倍体 2 品種, それにヨーロッパ中央アルプスの標高 1400 m に由来する生態型 1 系統の合計 17 品種, 1 系統である。

1979 年, ペーパーポットにより育苗した苗を実験圃場に移植し, 翌 1980 年に調査を行なった。試験区は畦幅 0.5 m, 株間 0.25 m の個体植で, 2 反復乱塊法とした。

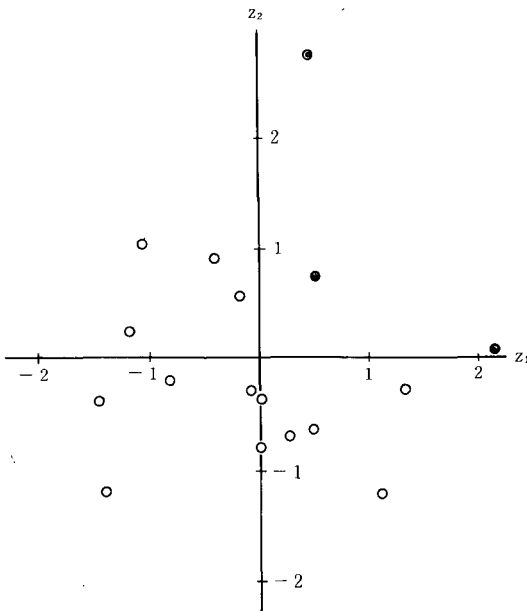
各品種 1 反復 5 個体, 計 10 個体を開花期に合せ



**Table 8.** Eigen values and factor loading of principal components.

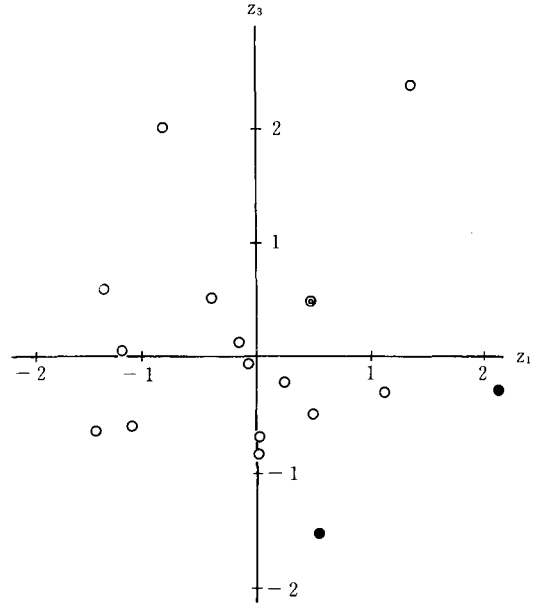
	$Z_1$	$Z_2$	$Z_3$
(1) Culm length	.761	-.243	.309
(2) Ear length	.885	-.052	.247
(3) Leaf length	.798	-.080	-.118
(4) Leaf width	.826	.177	-.366
(5) Dry weight of vegetative tillers	.133	.436	.765
(6) Dry weight of heading tillers	.672	-.699	-.004
(7) Number of heading tillers	-.453	-.751	.157
(8) First heading date	-.063	-.256	.867
(9) Mean heading tiller weight	.891	.012	-.135
(10) Number of spikelets	.347	.785	.054
(11) Total dry weight at 3 cutting	.565	-.653	-.011
(12) Total dry weight at 5 cutting	.711	.284	.097
(13) Regrowth ability	.096	.901	.080
Eigen value	5.108	3.343	1.730
Cumulative %	39.3	65.0	78.1

ことから早晩性を表わしているものと考えられる。Fig. 3 に第1主成分と第2主成分, Fig. 4 に第1主成分と第3主成分における各品種のスコアの散布図を示した。4倍体の1品種 Savalöfs 01225 は第1主成分で極めて高い値をとり、前試



**Fig. 3.** Scatter diagram of the varietal scores in the  $Z_1$ - $Z_2$  plane.

Note: ○;Diploid  
●;Tetraploid  
◎;Natural strain



**Fig. 4.** Scatter diagram of the varietal scores in the  $Z_1$ - $Z_3$  plane.

Note: Symbols are the same as in Fig. 3

験と同様に顕著な茎重型を示し、多収であった。他方、生態型は第2主成分で極めて高い値をとっており、この系統は少回刈区に比べ多回刈区ですぐれた収量性を示すことが認められる。

2倍体品種は、4倍体や生態型に比べ、第1、第2主成分のスコアの絶対値がともに2以下を示し、両主成分に関して2倍体品種には大きな差異は生じていない。他方、第3主成分でも同様に、2品種を除き2倍体品種はすべて絶対値が1以内の値にあり、この主成分についても、大きな変異は認められなかった。

以上の結果から、2倍体品種間には、草型と多収性(第1主成分)、再生力(第2主成分)、早晩性(第3主成分)などの農業的に重要な特性に関して、大きな差異はないといえる。それに対して、4倍体品種は草型と多収性について、また生態型は再生力について顕著な特徴をもつことが認められた。

### 3. 生態型の農業的特性

前試験の結果、生態型は再生力に関してすぐれた特性をもつことが認められた。そこで本試験で

は、メドーフェスクの生態型を供試し、主に収量性につき、さらに検討を加えた。

### 材料および方法

供試材料は、イギリスのウェールズ植物育種研究所より分譲をうけた。生態型 10 系統と品種 Trader である (Table 9)。生態型はすべて、イタリアのリガリア地方 (標高 900 m 以上の山岳地帯) に由来した系統である。

1981 年に、ペーパーポットで育苗した苗を実験圃場に移植し、翌 1982 年に調査を行なった。試験区は、畦幅 1 m、株間 0.5 m の個体植であり、2 反復乱塊法とした。

前試験と同様に、開花期における収量、形態形質の他、年間 3 回刈区と 5 回刈区の 2 水準の刈取処理を設け、各刈取時に個体乾物重を測定した。

**Table 9.** Materials examined and the latitude and the altitude of their collecting sites.

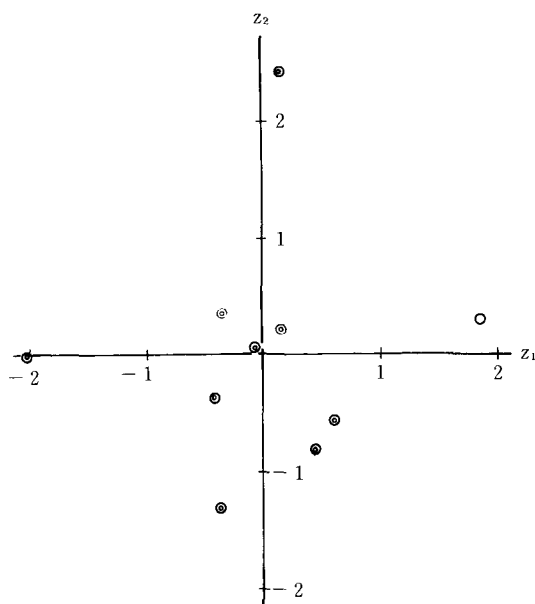
Strain	Country	Region	Latitude	Altitude(m)
Bf1056	Italy	Garessio	44	1000
Bf1057	Italy	Garessio	44	1380
Bf1060	Italy	Casotto	44	1235
Bf1068	Italy	Colle di Tende	44	1300
Bf1069	Italy	Colle di Tende	44	1300
Bf1071	Italy	Colle di Tende	44	1100
Bf1072	Italy	Colle di Tende	44	1100
Bf1075	Italy	Limone	44	950
Bf1076	Italy	Limone	44	950
Trader	Canada	-	-	-

### 結果

開花期における主要な 21 形質を用いて、主成分分析を行ない、Table 10 に、その固有値と因子負荷量を示した。第 2 主成分までで全分散の約 72% が説明された。第 1 主成分の因子負荷量は、出穂茎重で 0.875 と正の高い値を、栄養茎重で -0.722 という負の高い値をとっている。したがって、第 1 主成分は生殖生長期における旺盛さは、生殖生長と栄養生長の相対性を表わしているものと考えられる。第 2 主成分は、平均一出穂茎重が 0.804 の正の高い値を、出穂茎数では -0.761 という負の高い値をとっていることから、草型を表わしているものと考えられる。

**Table 10.** Eigen values and factor loading of principal components obtained from 21 characters in natural strains and cultivar.

	Z1	Z2
(1) DW of 1st crop	.839	-.327
(2) DW of heading tillers	.875	-.298
(3) DW of vegetative tillers	-.722	.019
(4) Vegetative tillers per total DW	-.870	.179
(5) Number of heading tillers	.520	-.761
(6) Mean heading tiller weight	.371	.804
(7) Culm length	.681	.173
(8) Attachment height of the 3rd leaf	.781	-.466
(9) Attachment height of the 2nd leaf	.875	-.367
(10) Attachment height of the flag leaf	.919	.016
(11) Ear length	.784	.405
(12) The 1st internode length	-.429	.297
(13) The 2nd internode length	-.429	.297
(14) The 3rd internode length	.687	-.480
(15) Number of spikelets per ear	.576	.616
(16) Number of florets per ear	-.317	-.380
(17) Rachis length	-.140	.801
(18) Leaf length	.729	.631
(19) Leaf width	.279	.919
(20) Culm width	.234	.946
(21) Heading stage	-.588	-.397
Eigen value	8.567	6.567
Cumulative %	40.8	72.1



**Fig. 5.** Scatter diagram of scores in natural strains and cultivar in the Z1-Z2 plane.  
Note: ○ ;Diploid cultivar(Trader)  
● ;Natural strains

Fig. 5 に、各系統、各品種の第 1 主成分と第 2 主成分のスコアの散布図を示した。

第 1 主成分では、品種 Trader が生態型のすべての系統に比べ高い値をとっており、Trader と

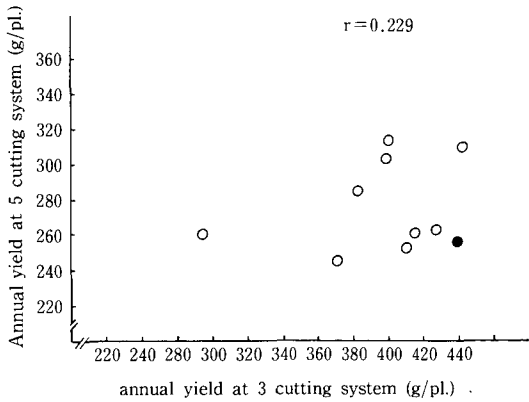


Fig. 6. Relationship between annual plant yield at 3 and 5 cutting systems.

Table 11. Standard deviations of first heading date between cultivars in meadow fescue, orchardgrass and tall fescue.

	n	mean*	sd	
Meadow fescue	50	8.2	1.598	1)
	16	5.6	1.332	2)
	27	7.0	1.821	3)
Tall fescue	21	4.4	2.739	4)
	21	9.8	5.807	5)
Orchardgrass	49	-0.5	4.267	6)
	25	6.7	3.484	7)

Note: \*: Days from 1st June,  
 1): Data from section 1,  
 2): Data from section 2,  
 3): After Kawabata<sup>57)</sup>,  
 4): Unpublished data,  
 5): After Sugiyama<sup>96)</sup>,  
 6): After Gotoh<sup>46)</sup>,  
 7): After Gotoh<sup>45)</sup>.

生態型間には顕著な差異が認められる。

したがって、生態型は Trader に比べ生殖生長期における栄養生長が盛んになる傾向がある。他方、草型を表す第2主成分には生態型の系統間に大きな差異が生じている。

前試験の結果、生態型は少回刈区に比べ、多回刈区ですぐれた収量を示した。

Fig. 6 に、3回刈区と5回刈区の年間収量の相関関係を示した。年間収量は3回刈区が5回刈区より高くなった。また、両刈取区間の年間収量の間には相関関係が認められなかった。一般に、生態型は Trader に比べ、3回刈区では低収となっ

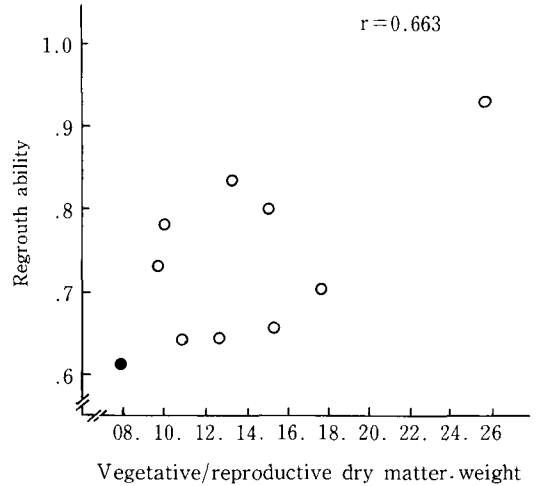


Fig. 7. Relationship between regrowth ability and vegetative/reproductive dry matter weight.

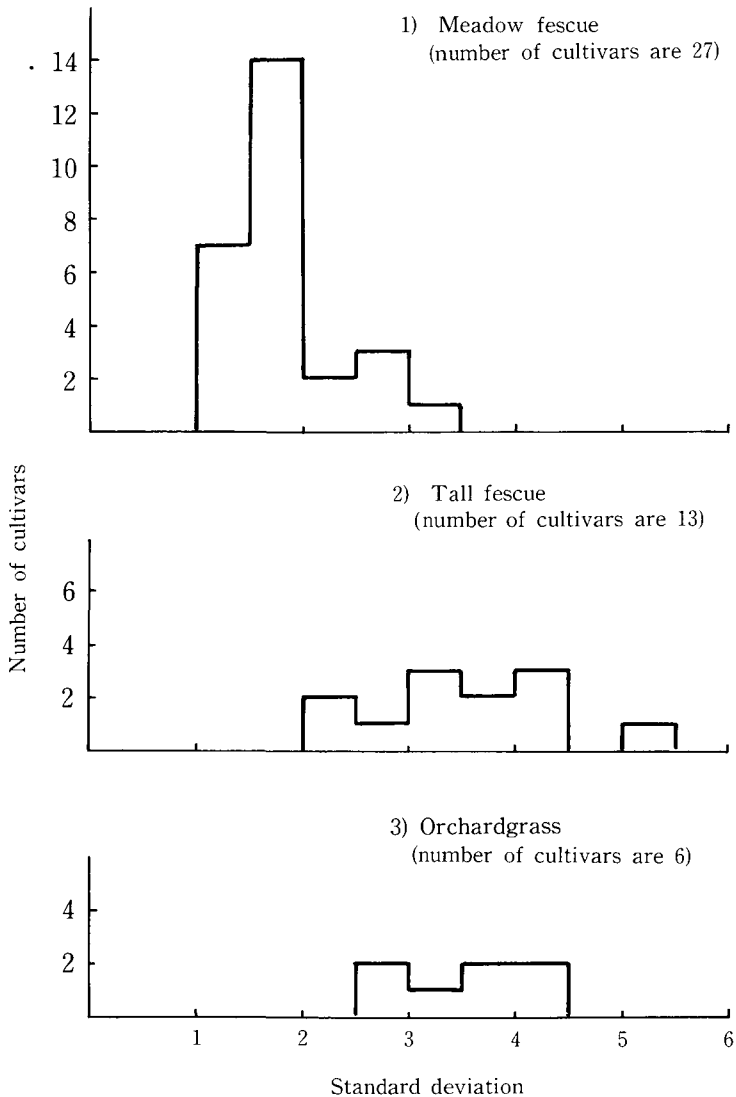
ているが、5回刈区で多収となる傾向がみられる。

さらに、Fig. 7 に再生力指数と栄養茎重/出穂茎重の間の関係を示した。両形質間には  $r=0.663$  という有意な正の相関関係が認められ、出穂茎に対する栄養茎の割合が高いほど、少回刈区に対する多回刈区での収量の割合が高くなる傾向がある。生態型は、いずれの系統も品種 Trader より再生力指数が高く、栄養茎重の割合も高くなっている。したがって、前試験の結果と同様に、生態型は品種に比べ、生殖生長期においても栄養生長が盛んで、かつ頻繁な刈取や放牧条件下でも、収量を高く維持できるものと考えられる。

## 考察

主成分分析の結果、メドーフェスク品種間には、各主成分のスコアに大きな変異はなく、多くの品種は散布図で中心附近に集まる傾向にあった。これは、メドーフェスク品種の遺伝的背景が狭いことによるものと推察される。川端<sup>57)</sup>らも、メドーフェスクとトールフェスクの品種比較試験を行ない、メドーフェスクはトールフェスクに比べ、変異の幅が狭いことを指摘している。

そこで、メドーフェスクと他の草種との変異の大きさを比較するために、メドーフェスク、トールフェスク、オーチャードグラスの3草種につき、



**Fig. 8.** Comparisons of within cultivar variation of first heading date among 3 grass species.

Note: 1) ; After Kawabata et al.<sup>57)</sup>

2) ; After Kawabata et al.<sup>57)</sup>

3) ; After Gotoh<sup>46)</sup>

品種間における出穂始日の標準偏差を Table 11 に示した。いずれの草種についても、育成国の異なる品種が供試されており、各草種の品種間変異の大きさを代表しているものと考えられる。メドーフェスクは、3つの試験ですべて標準偏差が1.9以下となっている。それに対して、トールフェスク、オーチャードグラスでは、すべての試験で標準偏差が2以上となっており、メドーフェスク

は、トールフェスクやオーチャードグラスに比べ、品種間変異の幅が狭くなっていることが認められる。

さらに、同じ3草種につき、品種内変異の大きさを比較するために、Fig. 8に出穂始日の品種内標準偏差のヒストグラムを示した。

3草種間で供試品種は著しく異なるが、1品種につき、すべて50個体以上を供試している。

Fig. 8に示されているように、メドーフェスクの多くの品種が1.9以下の標準偏差をとっているのに対して、トールフェスク、オーチャードグラスでは、いずれの品種でも2以上の値をとっている。したがって、メドーフェスクは、トールフェスクやオーチャードグラスに比べ、品種間変異ばかりでなく、品種内変異も小さくなっており、メドーフェスクの変異の幅が他草種に比べ、著しく狭いことが認められる。

STEBBINS<sup>95)</sup>は、複数以上のゲノムを有することによって、倍数体は2倍体の祖先種より、変異の幅も分布域も広がる可能性があることを指摘している。メドーフェスクが2倍体でありことが、トールフェスク(6倍体)やオーチャードグラス(4倍体)に比べて、変異の幅が狭いことの一因と考えられる。

*Festuca* 属は、メドーフェスクのゲノムをもつ多くの倍数体種や染色体レースを含み、さらに、*Lolium* 属牧草種とも近縁な関係にある。したがって、系統分化の点でもメドーフェスクは、様々な変異を種内に蓄積する方向より、むしろ多価対合を抑制する遺伝システムや不和合性などの、生殖的隔離機構が発達することにより、種分化を通じて変異を拡大する方向に進化してきた種と考えられる。

SIMONSEN<sup>90)</sup>や、他の研究者は、メドーフェスクやペレニアルライグラスの収量性の変異の多くは相加的であり、特定組合せ能力より、一般組合せ能力が重要であることを報告している。現在の牧草育種は、一般組合せ能力の後代検定に基づく合成品種育種法が主流となっている。したがって、育種の成否は、すぐれた遺伝子型をどのように評価し、優良な遺伝子をどれだけ集団中に集積するかにかかっている。しかし、メドーフェスクの変異の幅が狭いことは、この育種法に立つ場合、大きな欠点となるため、メドーフェスクの育種に際しては、川端<sup>57)</sup>らが指摘しているように、まず変異を拡大することが先決と考えられる。生態型は、品種に比べ生殖生長期の栄養生長が盛んで多刈区での収量性がすぐれるという特徴が認められた。

したがって、生態型は放牧適性、永続性などの特性に対しては、優良な遺伝子源となるものと考えられる。しかし、生態型は少刈区では低収であり、生産力や他の農業形質については、さらに他の育種的手段により、変異を拡大することが必要と思われる。

### 第三章 4倍体における変異

前章では、メドーフェスクは、他草種に比べ変異の幅が狭いため、変異を拡大することの必要性を指摘した。しかし、生態型の利用を含め、2倍体レベルでは、メドーフェスクの収量性の変異を著しく拡大できないものと思われる。そこで本章では、人為同質4倍体と自然4倍体、*F. pratensis* var. *apennina* を供試し、4倍体の利用によるメドーフェスクの変異の拡大の可能性について検討した。

#### 1. 同質4倍体系統の人為的作出

前試験の結果、同質4倍体の品種は著しく多収になることが見出された。そこで、本試験では、コルヒチン処理によって同質4倍体を作成し、倍数化がメドーフェスクの農業的諸特性に与える影響について検討した。

#### 材料および方法

倍数化の母材として、カナダで育成された品種 Trader を用いた。Trader は晩生で、ほふく型の特徴をもつ品種である。1974年、春に発芽種子を0.1%濃度のコルヒチン溶液に30分間浸漬し、水洗後ペーパーポットに播種し、温室で約60日間育苗の後、5月中旬圃場に移植した。翌年、減数分裂期に染色体を顕鏡し、4倍体と認められた11個体を選抜した。さらに翌年、11個体間で多交配を行ない、個体別に種子を採種した。個体別に採種した種子を系統とし、ペーパーポットで育苗後、5月に圃場へ移植した。試験区は、畦幅1m、株間0.5mの3反復乱塊法を用いた。

なお、比較のため品種 Trader も同時に供試した。施肥は成分量で早春に、N, P, K, それぞれ

10 a 当り、4, 6, 7.5 kg, 一番草刈最後 N, P, それぞれ 2, 3 kg, 二番草刈取後 N, K, それぞれ 1, 2 kg を分施した。

調査は、各系統、品種の開花期に行ない、1 反復 5 個体を 2 反復、計 10 個体について測定した。調査形質は、稈長、穂長、止葉下第 2 葉の葉長と葉幅、茎太、出穂茎数、葉重歩合である。出穂始日は全個体につき調査した。収量調査は 7 月中旬の開花期（一番草）と 8 月下旬（二番草）について行ない、収穫物を 80℃ 48 時間乾燥の後、乾物重を調査した。

### 結果

Table 12 に、Trader と同質 4 倍体 11 系統につき、主要な農業形質の平均値を示した。同質 4 倍体系統間には、すべての形質で大きな差異が生じている。しかし、同質 4 倍体系統は、Trader に比し、一般に乾物率が減少し、平均一茎重、稈長、葉長、葉幅が増加する傾向にあった。Fig. 9 に、同質 4 倍体と Trader を個体単位で比較するために、平均一茎重、穂長、出穂始日、葉長、葉幅、葉重歩合、乾物率の頻度分布を示した。系統平均値の結果と同様に、平均一茎重、葉長、葉幅、出穂始日では同質 4 倍体の分布が Trader に比し増

加傾向にあり、乾物率では減少傾向を示した。

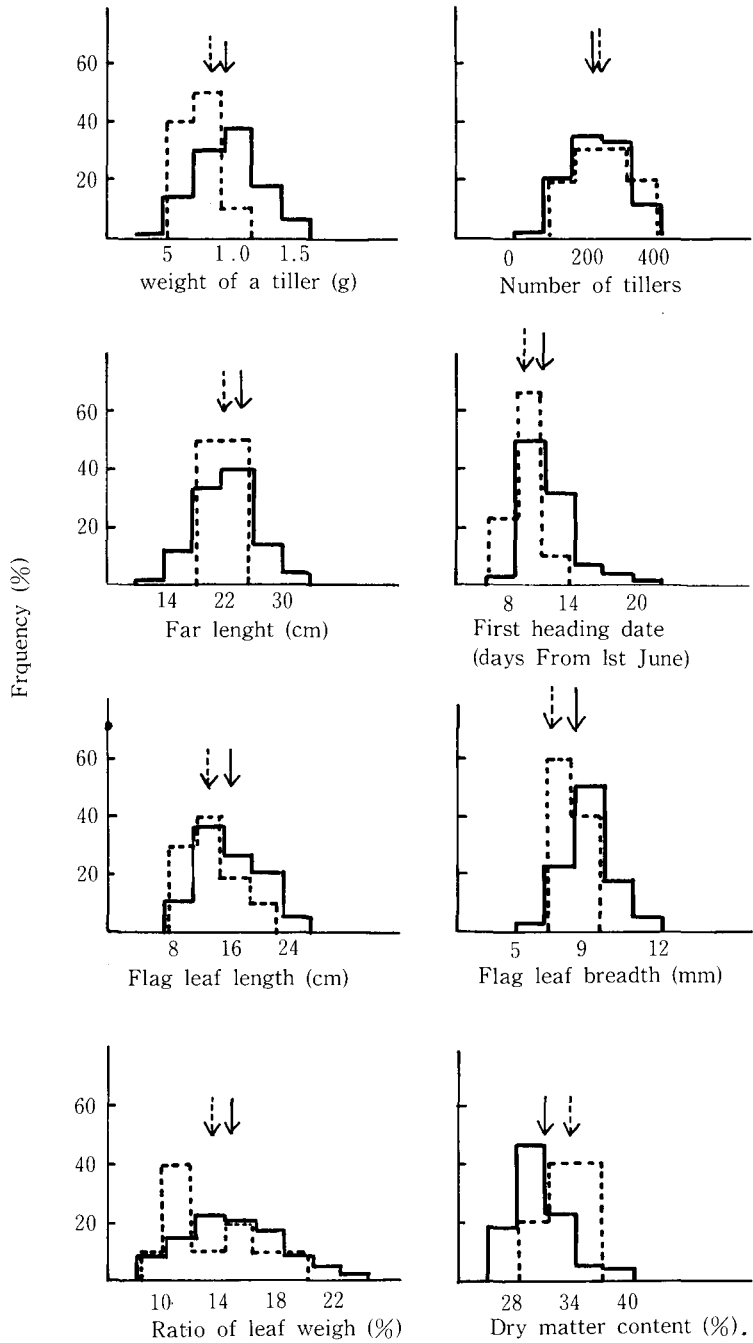
穂長では、同質 4 倍体の分布は Trader に比べて、増減両方向に拡大した。同質 4 倍体が両方へ広がる分布パターンは、稈長、第 1 節間長などの高さにかかわる形質で共通にみられた。茎数については、同質 4 倍体と Trader の間には分布パターンに差異がみられず、倍数化によって必ずしも茎数が減少するわけではない。Table 13 に、主要な農業的形質の分散分析を示した。Trader と同質 4 倍体間に有意差の認められた形質は、葉幅、平均一茎重、出穂始日、乾物率であった。つまり、倍数化によって葉と茎のサイズの増加、乾物率の低下、晩生化という特徴が生じた。乾物率の低下、茎と葉のサイズの増加については他の実験結果とも一致するが、晩生化については他の結果とは一致しない<sup>90,89,36,37,4,100</sup>。他方、稈長、葉幅、二番草収量を除く他の形質では、すべて同質 4 倍体系統間に有意差が認められた。

特に平均一茎重、出穂始日、乾物率については、同質 4 倍体系統間に顕著な差異がみられ、一茎重の増加、晩生化、乾物率の低下の程度は系統間で大きく異なることを示している。Fig. 10 に、Trader と各 4 倍体系統の一番草と二番草収量を示した。同質 4 倍体では 5 系統で合計収量が Trader

**Table 12.** Mean values of some agronomic characters for each of autotetraploid strains and its original diploid cultivar, Trader.

strain	Yield of 1st crop (g)	No. of tillers	Mean tiller wt. (g)	Dry matter content (%)	First heading date 1)	Culm length (cm)	Leaf length (cm)	Leaf breadth (cm)	Ratio of leaf weight (%)	Yield of aftermath (g)	Plant type index 2)
1	199.98	195	1.33	30.58	10.9	112.1	15.0	9.3	14.23	69.41	6.56
9	218.96	220	1.12	29.51	10.8	111.6	19.2	9.8	14.61	60.76	5.20
11	224.55	238	1.20	31.18	14.0	118.3	16.7	8.0	12.64	60.85	5.03
6	239.99	249	1.15	29.90	11.5	105.1	16.2	9.6	14.39	74.33	4.79
4	225.30	251	1.15	32.19	10.5	109.3	14.5	8.3	12.57	53.14	4.78
10	273.68	267	1.08	30.90	11.4	114.0	14.5	8.6	13.22	77.25	3.94
2	283.00	296	1.00	29.28	11.9	105.6	16.3	8.7	16.30	87.32	3.32
8	312.11	354	0.94	27.34	12.8	109.7	17.6	9.6	17.98	95.94	2.63
3	306.13	356	0.93	30.90	11.0	103.1	22.6	10.6	17.09	75.89	2.61
7	268.61	353	0.83	34.26	9.3	105.3	14.2	7.3	13.97	86.46	2.19
5	233.08	378	0.77	36.62	9.3	105.1	19.3	8.6	12.67	80.52	1.96
Tetraploid mean	253.22	287	1.05	31.15	11.2	109.0	16.9	9.0	14.52	74.72	4.01
Trader	258.60	304	0.83	33.77	9.0	105.7	14.8	7.4	13.21	85.56	2.66
Lsd	47.52	96	0.29	3.62	1.4	9.2	3.4	1.8	1.29	NS	0.93

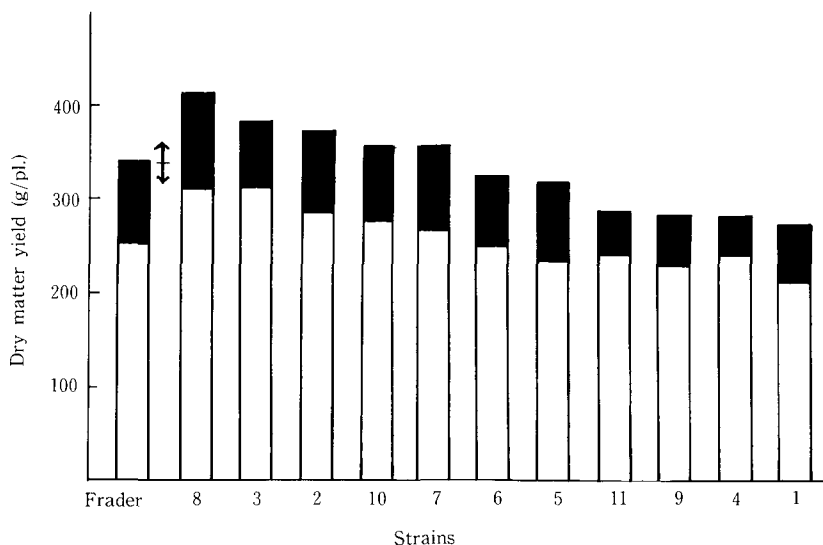
Note. 1): Days from 1st June. 2): Plant weight/(no. of tillers)<sup>2</sup>



**Fig. 9.** Histograms of some characters in diploid (-----) and tetraploid (———)  
 Note: —— ;Tetraploid mean    ----- ;Diploid mean

**Table 13.** Analysis of variance for some characters in diploid cultivar "Trader" and 11 strains of autotetraploid derived from Trader by colchicine treatment.

	Mean square			
	All strains and cultivar	Within tetraploid	Diploid vs tetraploid	Error
Df	11	10	1	11
Yield of 1st crop	3826.07**	4200.69**	79.90	789.14
Yield of aftermath	323.22	333.96	215.73	187.67
Total yield	4930.31**	5322.31**	1010.29	522.51
Plant height	41.98	44.19	19.86	17.95
Leaf length	13.03**	13.49**	8.36	2.46
Leaf breadth	1.98**	1.73	4.48*	0.70
Mean tiller weight	0.0632*	0.0609*	0.0862*	0.0714
No. of tillers	7241.05*	7920.14*	450.07	1947.89
First heading date	6.29**	5.71**	13.72**	0.68
Dry matter content	13.10**	13.10**	13.05	2.67
Ratio of leaf weight	22.68**	24.36**	5.86	1.66

**Fig. 10.** Yield of 1st crop and aftermath of each tetraploid strain and cultivar, Trader.Note:  ;1st crop  ;aftermath

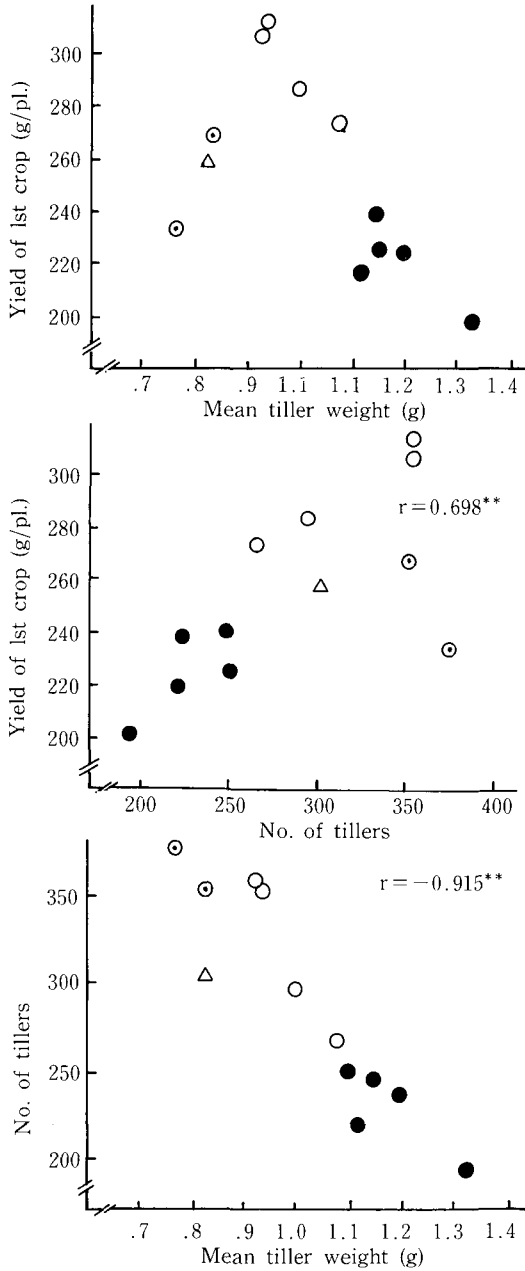
よりまさり、そのうち3系統で有意に多収となった。

Table 14 に、主要な収量形質間の相関係数を示した。一番草収量は、茎数、葉重歩合、二番草収量と正の有意な相関関係があり、逆に、一茎重、稈長、茎太とは有意でないが負の関係を示している。

牧草収量は、その構成要素である一茎重と茎数の積で表わされるが、草型は両者の比で表わすことができる。個体乾物重/(茎数)<sup>2</sup>の値を草型指数

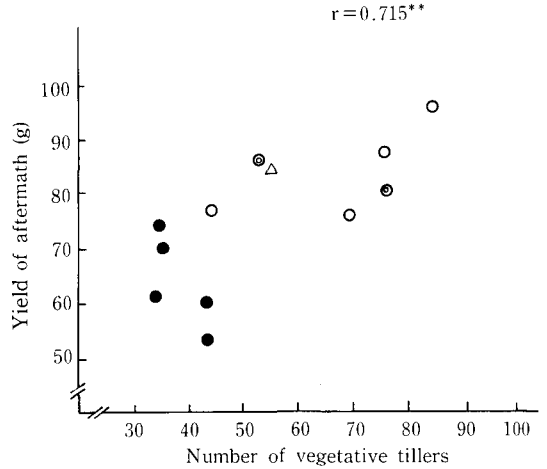
とし、それを基準にして、4倍体系統を分類した。その結果、4倍体系統は3群に大別され、草型指数が2.4以下を茎数型、2.5~4.0を中間型、4.1以上を茎重型とした。人為4倍体では一茎重が増加するため、11系統の内訳は、茎重型5、茎数型2、中間型4と茎重型に含まれる系統が多くなった。一番草収量とその構成要素である一茎重と茎数の関係を Fig.11 に示した。

中間型系統では、すべて Trader より多収であった。逆に、茎重型系統はすべて低収であり、



**Fig. 11.** Relationships among yield of 1st crop, mean tiller weight and no. of tillers  
 Note: ○ ;Tiller number type ○ ; Medium type  
 ● ;Tiller weight type △ ; Trader

茎数型系統がその中間にある。茎重型系統では茎数と収量との間に正の高い相関関係がみられ、茎数の少ないことが制限要因になっていると思われる。



**Fig. 12.** The relationship between number of vegetative tillers and yield of aftermath.  
 Note: ○ ;Tiller number type ○ ; Medium type  
 ● ;Tiller weight type △ ; Trader

る。Table 14 の相関関係に示されているように、一茎重と茎の太さ、稈長には密接な関係がある。本試験では、一茎重は稈長  $r=0.653$  よりも茎の太さ  $r=0.911$  と高い相関関係があり、倍数化による一茎重の増加は稈長よりもむしろ茎の太さによる影響が大きい。Fig.12 に、二番草収量と出穂期における栄養茎数との間の関係を示した。

二番草収量と栄養茎数は  $r=0.715$  と正の高い相関関係を示す。茎重型系統は栄養茎数も少なく、中間型、茎数型系統に比し、いずれも低収であり、倍数化によってもたらされる一茎重の過度の増加は一番草ばかりでなく、その後の再生にも影響し、年間収量の著しい低下を招くものと考えられる。

## 2. 同質 4 倍体と自然 4 倍体

(*F. pratensis* var. *apennina*)

### の農業的特性

前試験の結果、品種 Trader からコルヒチン処理によって育成した同質 4 倍体系統は、Trader に比べ一茎重が増加し、晩生化し、乾物率も低下する傾向にあった。また、同質 4 倍体は、平均すると Trader と収量に差異がみられなかったが、系統間には大きな変異が生じた。

**Table 14.** Correlation coefficients among yield of 1st crop, no. of tillers, mean tiller weight, dry matter content, first heading date, plant height, leaf length, leaf breadth, ratio of leaf weight, yield of aftermath and stem thickness.

	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
(1) Yield of 1st crop	0.698*	-0.566	-0.277	0.125	-0.415	0.300	0.190	0.717**	0.725**	-0.556
(2) No. of tillers		-0.909**	0.384	-0.322	-0.639*	0.358	-0.079	0.326	0.664*	-0.870**
(3) Mean tiller weight			-0.525	0.534	0.653	-0.243	0.272	-0.142	-0.672	0.911**
(4) Dry matter content				-0.722**	-0.302	-0.101	-0.587*	-0.670*	-0.018	-0.464
(5) First heading date					0.615*	0.110	0.309	0.320	-0.415	0.554
(6) Plant height						-0.273	-0.116	-0.330	-0.486	0.766**
(7) Leaf length							0.718**	0.484	0.004	-0.069
(8) Leaf breadth								0.645*	-0.088	0.336
(9) Ratio of leaf weight									0.526	-0.182
(10) Yield of aftermath										-0.615*
(11) Stem thickness										

Note. \*: significance at 5% level    \*\*: significance at 1% level.

本試験では、前節の同質4倍体系統の他に、同質4倍体数品種とメドーフェスクの自然4倍体 *F. pratensis* var. *apennina* を供試し、これら4倍体の農業的特性について比較、検討した。なお、*var. apennina* の諸特性については、第1章で述べたとおりである。

#### 材料および方法

Table 15 に、供試材料を示した。2倍体品種は、育成国がカナダ、フィンランド、スウェーデン、ポーランド、日本、デンマーク、オランダ、イギリスの8か国にわたるが、その他イタリアの標高1400mの山岳地帯に由来する生態型1系統を用いた。また、同質4倍体は、スウェーデンとオランダで育成された2品種と著者がTraderを母体として育成した4系統である。*var. apennina* の2系統は、いずれもスイスの標高1700mの山岳地帯に由来したものである。

1979年、ペーパーポットで育苗した苗を6月中旬に実験圃場に移植し、翌1980年調査を行なった。実験区は、畦幅0.5m、株間0.25mとし、2反復乱塊法とした。各形質、1反復5個体の計10個体につき、開花期にあわせて刈取り、乾物重、形態形質の調査を行なった。また、年間3回刈区と5回刈区の刈取処理を設け、各刈取時には1反復5個体の計10個体につき各々の乾物重を求めた。

**Table 15.** Cultivars and strains examined and their originated countries.

Ploidy	Cultivars	Countries	Ploidy	Cultivars	Countries
2n	Trader	Canada	4n	Sva. 01225	Sweden
2n	Ensign	Canada	4n	Festina	Netherlands
2n	Valto	Finland	4n	EE	Japan
2n	Tammisto	Finland	4n	E	Japan
2n	Bottinia-II	Sweden	4n	M	Japan
2n	Skneszouicho	Poland	4n	L	Japan
2n	First	Japan			
2n	Yukizirusi-gosei-1	Japan			
2n	Leto	Denmark	4n	var. <i>apennina</i> -1	Switzerland
2n	Mana	Denmark	4n	var. <i>apennina</i> -2	Switzerland
2n	Bundy	Netherlands			
2n	Perdita	U. K.			
2n	Bf 945	Italy(1400m)			

#### 結果

Table 16 に、全品種、系統間で有意差の認められた21形質につき、分散分析の結果を示した。なお、供試した品種、系統を2倍体、同質4倍体、*var. apennina* の3群に分け、群間と群内に分散を分割して検定を行なった。

再生力指数については、*var. apennina* は個体数の不足のため1系統のみを用いている。

なお、収量については品種、系統間に有意差は認められず、2倍体と同質4倍体は平均すると大きな差異は認められなかった。

しかし、群間の差異は、Table 16 に示したすべての形質で有意と認められた。また、一般的に、群間の分散は、群内の分散に比べて、著しく高い

**Table 16.** Analysis of variance for main agronomic characters among diploid, autotetraploid and *var. apennina*.

	Mean square				Error
	Between group	Within group			
		Diploid	Autotetraploid	<i>Var. apennina</i>	
Weight of heading tillers (g/pl.)	1514 **	297	126	15	143
Number of heading tillers per plant	20654 **	1026 *	987	576	746
Mean heading tiller weight (g)	0.495 **	0.011	0.052 **	0.02	0.0061
Plant type index	139.9 **	0.4	28.8 **	8.0	3.32
Weight of vegetative tillers (g/pl.)	359 **	11	4	7	6.5
Vegetative part per total weight <sup>1)</sup>	598 **	28.7 **	12.7	3.3	5.48
Culm length (cm)	423.7 **	97.5 *	150.6 *	37.2	38.2
Ear Length (cm)	82.3 **	4.2 **	12.5 **	2.2	0.88
The first internode length (cm)	237.5 **	15.8	20.7	13.0	8.4
Attachment height of flag leaf (cm)	130.6 **	12.2	7.6	10.2	5.16
Leaf length (cm)	78.8 **	6.7 *	9.3 *	17.8 *	2.4
Leaf width (mm)	20.65 **	0.47	0.31	3.18 **	0.19
No. of spikelets per ear	407 **	149 **	67 **	22	6.2
No. of florets per spikelet	8.26 **	1.08 **	1.32 **	0.08	0.20
No. of florets per plant	89291 **	2979	2747	5844 **	1439
100 seeds weight (g)	1.543 **	0.014	0.100 **	0.0001	0.0063
First heading rate <sup>2)</sup>	32.6 **	3.38 **	15.80 **	1.24	0.46
Regrowth ability <sup>3)</sup>	1.579 **	0.102 **	0.042	---	0.0286

Note: 1): Values transformed in arc sign. 2): Days from 1st June.  
3): Annual yield under 5 cutting system per annual yield under 3 cutting system.

**Table 17.** T-test of mean values of main agronomic characters between diploid, autotetraploid and *var. apennina*.

	T value		
	2n-tetra.	2n-apennina	tetra.-apennina
Weight of heading tillers	- 2.24 **	3.51 **	4.59 **
No. of heading tillers per plant	7.66 **	7.18 **	2.08
Mean heading tiller weight	-12.71 **	- 3.57 **	4.28 **
Plant type index	-10.01 **	- 5.87 **	0.93
Weight of vegetative tillers	1.74	- 9.85 **	-10.16 **
Vegetative part per total weight	3.34 **	-13.58 **	-14.57 **
Culm length	- 4.48 **	- 2.31 *	1.92
Ear length	-13.63 **	- 2.47 *	5.86 **
The first internode length	- 6.17 **	- 5.41 **	- 1.32
Attachment height of flag leaf	- 3.18 **	- 6.86 **	- 4.45 **
Leaf length	- 7.19 **	- 5.05 **	- 0.38
Leaf width	-12.40 **	-10.45 **	- 2.26 *
No. of spikelets per ear	- 7.16 **	-10.12 **	- 5.09 **
No. of florets per spikelet	0.15	9.14 **	7.33 **
No. of florets per plant	5.38 **	6.75 **	3.04 **
1000 seeds weight	-21.73 **	9.43 **	13.86 **
First heading date	-11.38 **	1.52	8.21 **
Regrowth ability	0.07	- 4.20	- 3.93 **

値をとっており、諸形質にみられる品種、系統間変異の多くは、2倍体、同質4倍体、*var. apennina*の間の差異に由来するといえる。群間の差異をさらに詳しく検討するために、Table 17に2倍体と同質4倍体、2倍体と*var. apennina*、同質4倍体と*var. apennina*の3つの組合せについて、平均

値のt検定の結果を示した。また、Fig.13には2倍体、同質4倍体、*var. apennina*の主要形質の平均値の比較を示した。形質は、いくつかのグループに分けることができる。まず、2倍体と同質4倍体、2倍体と*var. apennina*の比較で、符号がともに同じ形質は、2倍体に対する4倍体の特徴を

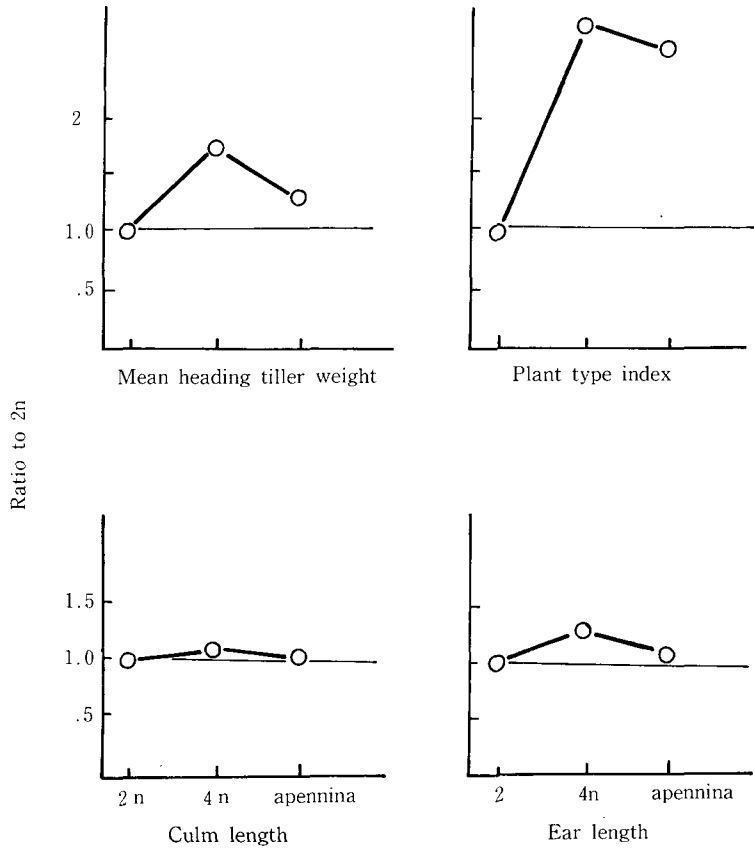


Fig. 13-1. Comparisons of mean values of main agronomic characters among diploid, autotetraploid and naturally occurring tetraploid *var. apennina*, represented by ratio to mean value of 2n.

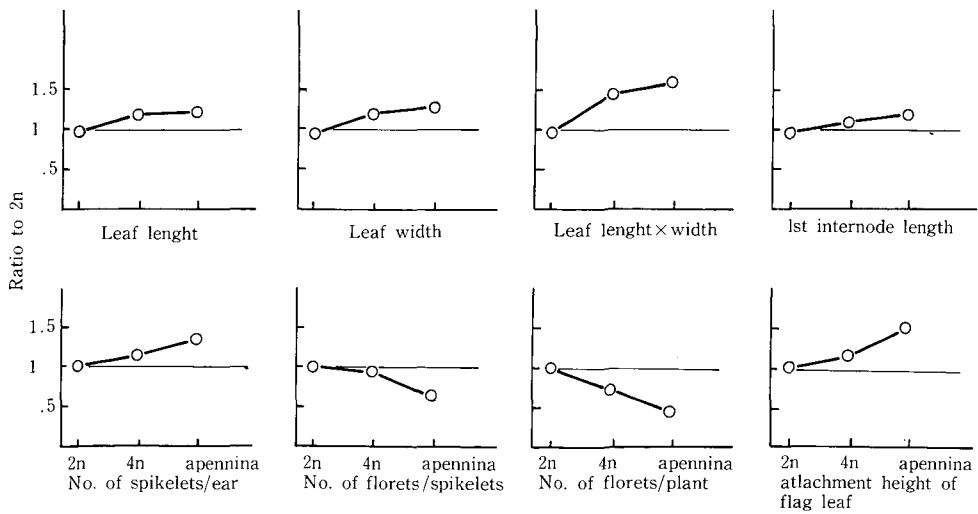


Fig. 13-2. Comparisons of mean values of main agronomic characters among diploid, autotetraploid and naturally occurring tetraploid *var. apennina*, represented by ratio to mean value of 2n.

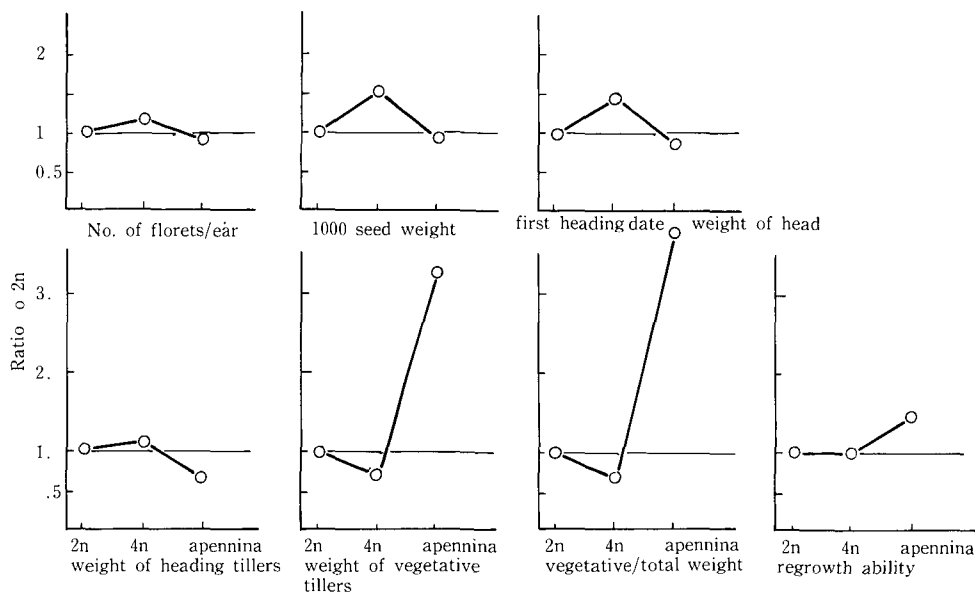


Fig. 13-3. Comparisons of mean values of main agronomic characters among diploid, autotetraploid and naturally occurring tetraploid *var. apennina*, represented by ratio to mean value of 2n.

表わましている (Fig.13-1, 2)。

このグループに属する形質として、一出穂茎重、稈長、穂長、各節間長、葉長、葉幅、出穂茎数、一穂あたりの小穂数、個体あたりの小花数があげられる。

同質4倍体と *var. apennina* はともに、2倍体に比べ一出穂茎やサイズが大きくなるが、出穂茎数、小穂数、小花数は減少する傾向にある。他方、2倍体と *var. apennina*、同質4倍体と *var. apennina* の比較で符号が同じ形質は、*var. apennina* に独特の形質である (Fig.13-3)。このグループに属する形質として、開花期における栄養茎重、栄養茎重/個体重、再生力指数があげられる。

*var. apennina* は生殖生長期における栄養生長が盛んで、少回刈区に比べ多回刈区での収量性がすぐれているという特徴が認められる。

前章で示したように、2倍体の生態型も、*var. apennina* と同様の特徴を有しており、2倍体、4倍体を問わず、生態型は実用品種に比べ、生殖生長が盛んで、多回刈区ですぐれた収量性を示すといえる。最後に、同質4倍体独特の特徴として、1000粒重が重くなり、出穂始日が遅れることがあ

げられる。倍数化によって種子のサイズが増加することが知られているが<sup>95)</sup>、*var. apennina* には、この特徴が認められなかった。

### 3. 4倍体の生育特性

本試験では2倍体、同質4倍体、*var. apennina* の生育特性を明らかにする目的で、播種当年における葉数、茎数、乾物重の経時的推移と播種後3か年にわたる乾物重の経年的推移について検討した。

#### 材料および方法

供試材料は、2倍体として品種 Trader, Trader のコルヒチン処理から育成した人為同質4倍体系統、そして *var. apennina* である。次の2つの試験を行なった。

#### 試験 1

1982年4月10日に播種し、温室で27日間育苗した後、5月7日に圃場に移植した。

栽植密度は、0.5 m × 0.25 m の個体植で、区割は、4反復乱塊法を用いた。肥料は移植前に N、

P, K, それぞれ 10 a あたり, 4, 6, 7.5 kg, さらに 8 月中旬には, N, K それぞれ 2, 3 kg を分

圃場に移植後, 1 系統あたり 1 反復 5 個体につき, 5 月上旬より 10 月下旬までに, 主茎のすべての葉の出葉時期と伸長測度を測定した。葉の伸長開始期と伸長期間は EDWARD<sup>36,37)</sup> の方法に準じて算出した。生育調査は圃場移植後, 5 月 7 日(播種後 27 日), 5 月 29 日(49 日), 6 月 21 日(72 日), 7 月 10 日(91 日), 8 月 1 日(113 日), 8 月 26 日(138 日), 9 月 13 日(156 日), 10 月 9 日(182 日), 10 月 28 日(201 日) の 9 回にわたり行なった。調査は, 1 系統, 1 反復 5 個体につき, 地下部を掘取り, 水洗いした後, 葉身, 葉鞘(地上部)と根部に分解し, 乾物重を測定した。また, 同時に分けつ数も調査した。

## 試験 2

1980 年, ガラス温室で育苗の後, 6 月に圃場に移植した。栽植密度は, 1 m×0.5 m の個体植とし, 区制は 2 反復乱塊法とした。

肥料は, 移植前に N, P, K それぞれ 10 a あたり 4, 6, 7.5 kg, 一番草刈取後に N, K それぞれ 2, 3 kg を施用した。調査は, 1 区 1 反復 5 個体につき, 播種当年は 10 月に, 翌 2 年目からは, 出穂~開花期にかけて一番草を, 8~9 月にかけて二番草を刈取り, 個体乾物重を測定した。また, 一番草調査時には, あわせて出穂茎数も調査した。

## 結果

Fig.14 に, 3 系統の主葉茎数の経時的推移を示した。まず, Trader は生育前半に葉数が多くなったが, 120 日を過ぎる頃には, *var. apennina* が逆転した。また, 同質 4 倍体の葉数は, 生育期間を通じて他の 2 系統より少なかった。Fig.15 に, 葉位別の伸長開始期と伸長期間を示した。*var. apennina* は, Trader より葉の伸長期間が短かく, このことが *var. apennina* の葉数の多い原因となっている。

他方, 同質 4 倍体では, 伸長期間が Trader と変わらないが, 出葉間隔が長くなる傾向が認められる。

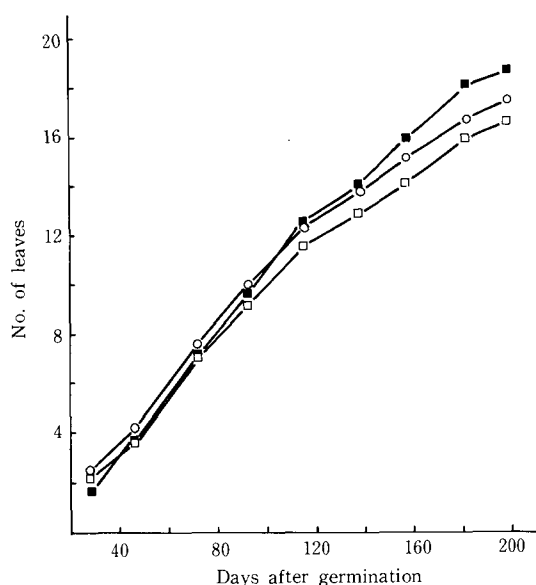


Fig. 14. Leaf number on the main tiller at successive harvest dates.

Note: ○;Trader □;Syn. 4n ■; *var. apennina*

Fig.16 に, 個体あたりの分けつ数の経時的推移を示した。分けつ数は, 生育期間を通じ, Trader が常に多く, 同質 4 倍体は最低であった。また, *var. apennina* は両者の中間を示した。他方, 一茎重については (Fig.17), 同質 4 倍体は, Trader より著しく高い値で推移し, 同質 4 倍体の茎数が少なく, 一茎重が大きくなるという特徴は, 生育の初期から認められる。*var. apennina* の一茎重は, Trader と同じか, やや小さく, 同じ 4 倍体であっても, 同質 4 倍体と *var. apennina* は, 葉や分けつの生育に関して著しく異なった特徴を示した。

Fig.18, 19, 20 にそれぞれ, 個体あたりの地上部乾物重, 根乾物重, 全乾物重の推移を示した。同質 4 倍体は地上部乾物重, 根乾物重ともに, 初期から他の 2 系統より高く推移している。しかし, 100 日を過ぎる頃から Trader の生育が同質 4 倍体に追いつき, 以後, Trader がややまさる傾向がみられる。特に, 根部において Trader は同質 4 倍体よりすぐれた生育を示した。他方, *var. apennina* は, すべての時期で, 地上部, 根部とも最も生育が悪かった。3 系統の 100 粒重を比較すると, Trader 197 mg, *var. apennina* 217 mg, 同

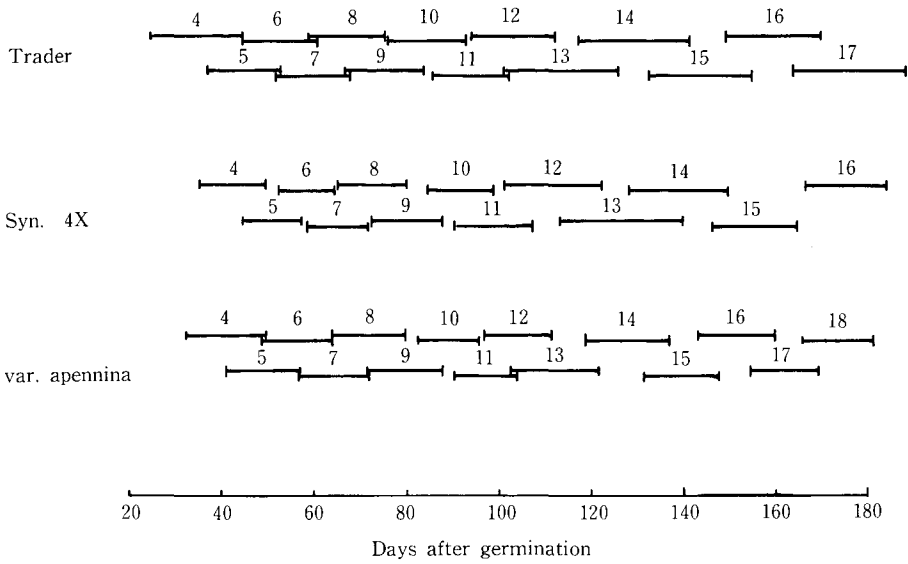


Fig. 15. Timing and duration of growth of successive leaves.

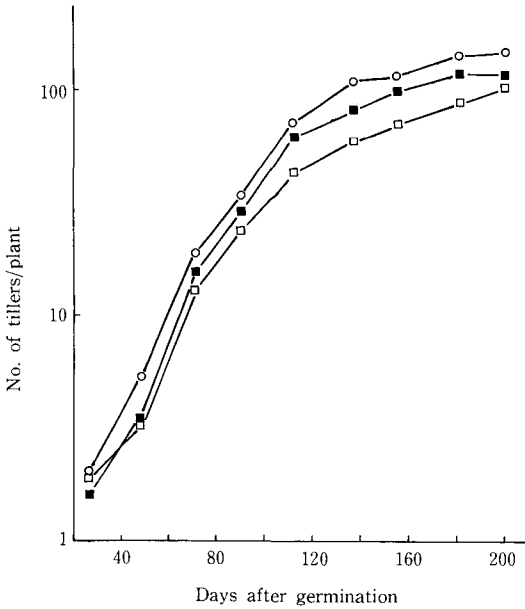


Fig. 16. Tiller number per plant at successive harvest dates  
Note: Symbols are the same as in Fig. 14.

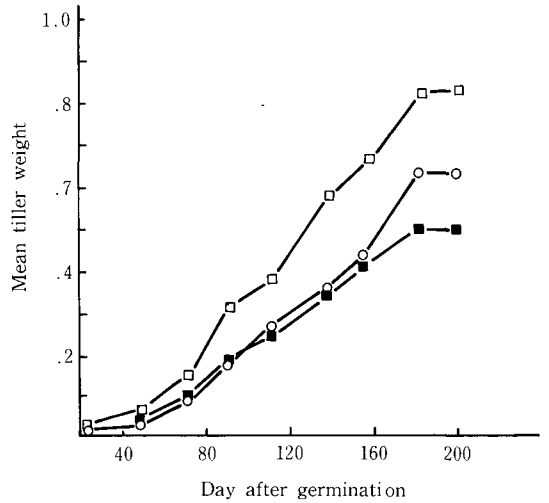
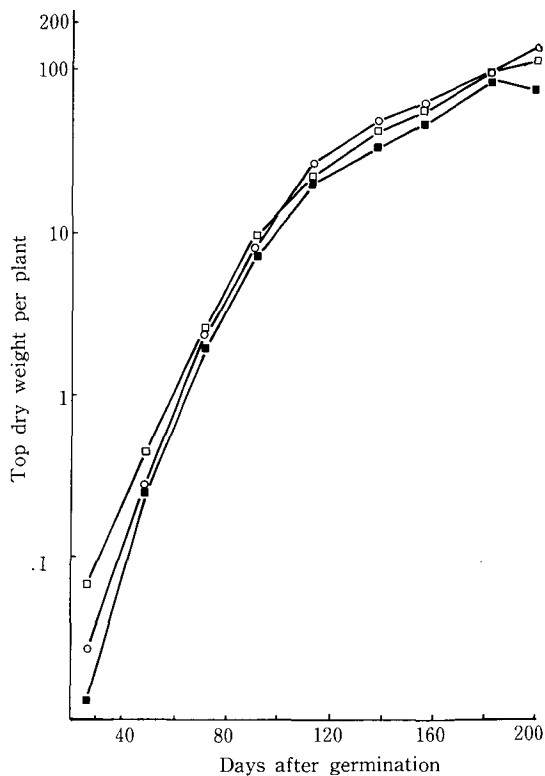


Fig. 17. Mean tiller weight at successive harvest dates  
Note: Symbols are the same as in Fig. 14

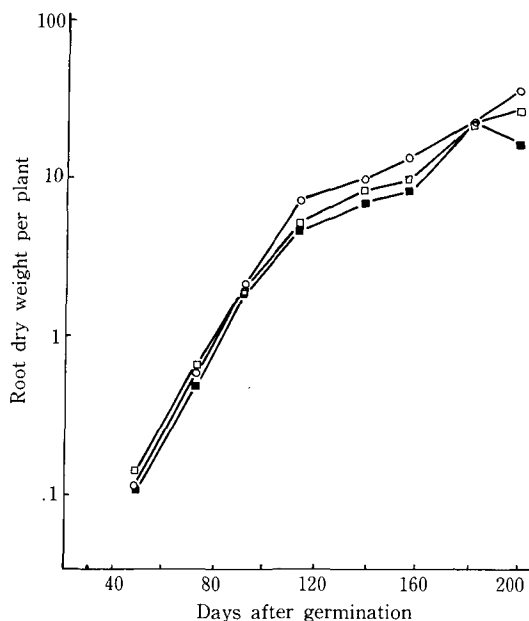
質4倍体346 mgとなり、同質4倍体の種子が著しく大きくなった。同質4倍体の初期生育が、すぐれているのは、種子のサイズが大きいことによるものと考えられる。しかし、生育が進むにつれ、同質4倍体の優位性は減少し、発芽後100日頃に

は、同質4倍体とTraderの乾物重には、全く差異がみられなくなった。

Table 18に、播種当年、播種後2年目、3年目における個体乾物重、出穂茎数の値を示した。播種当年ではTraderの乾物重が最も高かった。しかし、翌年よりvar. apenninaがTraderより多収となり、3年目ではvar. apenninaは、Traderに比べ、一番草で1.5倍、二番草で約2倍と著し



**Fig. 18.** Top dry weight per plant at successive harvest dates.  
Note: Symbols are the same as in Fig. 14.



**Fig. 19.** Root dry weight per plant at successive dates  
Note: Symbols are the same as in Fig. 14

い高収を示した。

出穂茎についても同様に、*var. apennina* は2年目でTraderの約半分であったが、3年目には、Traderより出穂茎数が多くなった。

このように、*var. apennina* は播種当年の生育

は悪いものの、年次を経るにしたがって、すぐれた生育を示した。これは前節で示したように、*var. apennina* は生殖生長に比べ栄養生長が相対的に旺盛なことから、個体の永続性が高くなるためと考えられる。

**Table 18.** Number of heading tillers and plant dry weight of 1st crop and aftermath for diploid cultivar(Trader) autotetraploid and *var. apennina* at the year of sowing, the 2nd year and the 3rd year.

	Plant dry weight (g/pl.)					No. of heading tillers	
	1st year	2nd year		3rd year		2nd year	3rd year
		1st	2nd	1st	2nd		
Trader	88 (100)	328 (100)	122 (100)	101 (100)	56 (100)	390 (100)	133 (100)
Autotetraploid	59 (67)	320 (98)	109 (90)	110 (109)	70 (125)	214 (55)	83 (63)
<i>var. apennina</i>	60 (67)	342 (104)	165 (136)	157 (155)	111 (198)	204 (52)	174 (131)
Significance	NS	NS	*	**	**	**	**

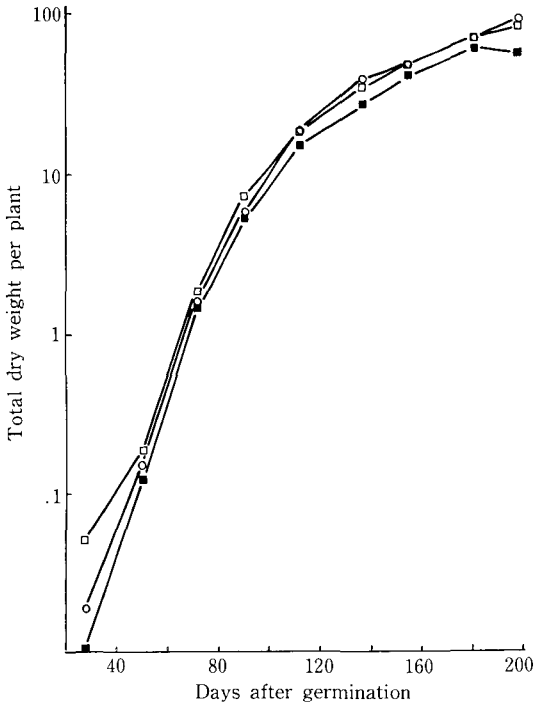


Fig. 20. Total dry weight per plant at successive harvest dates.  
Note: Symbols are the same as in Fig. 14

### 考 察

1949年よりオランダでは、イタリアンライグラスとペレニアルライグラスの同質4倍体育種に着手し、1963年には、同質4倍体品種が、はじめて登録された<sup>34)</sup>。現在(1981年)までにOECDに登録をうけた同質4倍体品種は、ペレニアルライグラスで21、イタリアンライグラスで40を数え、ライグラス類では倍数体育種が大きな貢献をしている。

また、マメ科のアカクローバも同質4倍体育種が活発になされており、イギリスでは総計41品種のうち同質4倍体品種が12を占めている<sup>42)</sup>。

ライグラス類では、同質4倍体の農業的特性について多くの知見が報告されているが、以下にイネ科牧草における同質倍数の可能性について検討したい。

同質4倍体は2倍体より、生草収量では多収となるが、4倍体は乾物率が低いいため乾物収量では差が小さくなること多くの試験研究の結果認め

られている<sup>4,100,105,5)</sup>。

本試験においても、同質4倍体は育成系統、既成品種ともに平均すると2倍体品種との間に乾物収量に差異は認められなかった。

したがって、染色体の倍加が多年性牧草では収量増加の手段としては、あまり有効でないことが示唆される。

他方、本試験において同質4倍体の中には2倍体品種に比べ、著しく多収な品種、系統が存在し、また他の多くの試験においても、同質4倍体の品種、系統間には収量に著しい差異のあることが認められている<sup>105,5)</sup>。

AHLOWALIA<sup>5)</sup>は、無選抜で維持されたC<sub>2</sub>世代の同質4倍体系統は、収量に対して選抜を受けた4倍体品種より低収なことを報告している。WIT<sup>105)</sup>も、同質4倍体の集団では、2、3世代の系統選抜によって多収な系統が得られたことを報告している。さらに、種子収量においても、選抜により同質4倍体は2倍体より多収になることが認められている<sup>105)</sup>。

したがって、染色体の倍加自体は収量増加の有効な手段とはなり得ないものの、選抜を加えることによって2倍体より多収な4倍体品種を育成することは可能であると考えられる。同質4倍体が2倍体に比べ、すぐれた嗜好性や栄養価をもつことが多くの研究者によって指摘されている。ライグラスでは、4倍体品種は2倍体品種より可溶性糖含量、可消化有機物含量、消化率が高く粗繊維割合が低くなることが報告されている<sup>104,6,31,18)</sup>。

さらに、4倍体のペレニアルライグラスの草地に放牧された牛は、2倍体の草地に放牧された牛より泌乳量が増加すること<sup>18)</sup>、また4倍体のイタリアンライグラスの草地は、2倍体に比べ牛や羊の増体量が大きいことが報告されている<sup>31)</sup>。また、耐病性や越冬性などでも、同質4倍体は2倍体よりすぐれた特性を示すことがある。SJØSETH<sup>91)</sup>は、赤クローバの同質4倍体は2倍体より耐霜性が弱くなることを報告している。しかし、WEXELSEN<sup>103)</sup>は、ライ麦では同質4倍体が2倍体よりも耐霜性は弱いものの越冬性が高くなることを報告している。安達<sup>3)</sup>らによると、ペレニアルライグ

ラスの同質4倍体品種は2倍体品種に比べ高い越冬性を示すという。

他方、耐病性についてもペレニアルライグラスの同質4倍体品種は、2倍体品種より冠さび病<sup>3)</sup>や斑点病<sup>104)</sup>に対する抵抗性が高いことが認められている。

このように、同質4倍体は栄養価、嗜好性、越冬性、耐病性などの質的特性については、2倍体よりすぐれた能力をもち、そして、これらの特性には染色体の倍加それ自身が影響しているものと考えられる。

したがって、牧草では同質倍数体は、量的というよりは、むしろ質的な特性の向上に対して、有効な育種的手段となりうるものと考えられる。そして、前章で示したように、メドーフェスクの2倍体品種間には変異の幅が狭いこと、またライグラスなどに比べて同質4倍体の育種が遅れていることから、倍数化は今後のメドーフェスクの育種にとって大きな役割を果すものと考えられる。

メドーフェスクの自然4倍体 *var. apennina* は、2倍体の生態型系統と同様に、生殖生長期における栄養生長がさかんで、永続性が高く、多刈区ですぐれた収量性を示す傾向が認められた。しかし、*var. apennina* には、その他の農業的特性にすぐれた特徴がみられず、種子収量も低いことから、*var. appennina* 自身の農業的利用はむずかしいものと思われる。

ライグラス類や、メドーフェスクの人為同質4倍体集団には、種々の異数体が比較的高頻度で含まれていることが知られている。

異数体の頻度は、種によっても異なり、イタリアンライグラスで43–60%<sup>68)</sup>、ペレニアルライグラスで48–55%<sup>104,68)</sup>、メドーフェスクで27%<sup>88)</sup>と、メドーフェスクはライグラスに比べて異数体の頻度が低くなっている。

異数体は、一般に正4倍体と比較して、生育、収量、採種量が劣る傾向にあり<sup>69)</sup>、異数体頻度の高い同質4倍体集団は収量性の低下を招くものと推察される。永田ら<sup>68)</sup>は、正4倍体から異数体が出現する頻度、異数体から正4倍体が出現する頻度および異数体の適応値の3つの変数によって、異

数体の頻度は4倍体集団中で平衡に達することを指摘している。したがって、同質倍数体集団では異数体の出現は避けられないものと考えられる。

#### 第IV章 草地条件下における乾物生産特性

個体植条件下における品種の生産力が、超密植な草地条件下において反映されるとは限らない。それは、草地の生産力が各個体のもつ草勢ばかりでなく、個体群の特性である群落構造によっても強く支配されているからである。楠谷<sup>60)</sup>らや RHODES<sup>77,78,79)</sup>らは、同一草種内の品種間、あるいは遺伝子型間には吸光係数、葉身角度、分げつ角度などの群落構造に係わる形質に大きな変異のあることを報告している。さらに、RHODES<sup>80)</sup>は、これらの群落構造に係わる形質を対象とした選抜をすることによって、収量が増加することを報告している。したがって、利用目的に応じた品種の選定や育種過程における選抜対象形質の選定など、実際の栽培、育種の成果をあげるためにも、各草種の乾物生産特性について明らかにしていくことが必要と考えられる。

本試験では、生態型を含む倍数性の異なるメドーフェスクの多様な系統を供試し、メドーフェスクの品種、系統間にみられる乾物生産特性の差異を明らかにし、草地条件下でのメドーフェスクの生産力を支配している要因を探ることを目的としたものである。

#### 材料および方法

供試材料は6品種、4系統である。その内訳は、2倍体として4品種(Leto, Trader, First, Bundy)とウェールズ植物育種研究所(Welsh plant breeding station)より分譲を受けたイタリア山岳地帯由来の1系統(Bf 945)、4倍体として2品種(Festina, svalöfs 01225)と、著者が、育成した2系統(EE, M)、そして、メドーフェスクの自然4倍体 *F. pratensis var. apennina* と2倍体メドーフェスクの間の交雑によって生じた3倍体雑種である。

1979年5月に、1区4 m×2 mとし、1 m<sup>2</sup>当

り 2.5 g の播種量で散播し草地を造成した。

区制は 2 反復乱塊法で行なったが、3 倍体雑種は完全不稔で種子ができなかったため、栄養茎を株分けして 10 cm×10 cm の方形植で栽植し草地とした。

肥料は、越冬直後に N, P, K, 10 a あたり、4, 6, 7.5 kg, 一番草刈取後に N, K, それぞれ 2, 3 kg の割合で施肥した。

生育調査は、1980 年に、造成 2 年目の草地で、出穂前 2 回、出穂期 1 回、二番草刈取前 1 回の 4 回行ない、また、刈取調査は出穂期と 8 月下旬の 2 回行なった。

調査方法は、1 区 25 cm×25 cm を地ぎわから刈取り、葉身部と茎部に分け、葉面積、乾物重を測定し、あわせて形態形質について調査を行なった。

また、出穂期には、Leto, Bundy, 生態型 Bf 945, Svalöfs 01225, 人為 4 倍体系統 EE, 3 倍体雑種の 6 品種、系統につき、層別刈取を行ない、各層別に部位別乾物重、葉面積、相対照度を測定した。

## 結 果

Table 19 に、各品種、系統の出穂期における主要形質の平均値を示した。出穂茎重割合を除き、

すべての形質で有意な品種、系統間差異が認められた。また、出穂日、稈長、出穂茎重割合には、倍数性のちがいによる差異はみられなかったが、一出穂茎重、出穂茎数、草型指数では、2 倍体と 4 倍体間に著しい差異が認められた。一般に 4 倍体は、一出穂茎重が大きく、出穂茎数が少なくなる傾向にあり、そして、4 倍体における一出穂茎重の増加は、稈長より茎太の増加に因っていると思われる。又、栄養茎についても出穂茎と同様に、4 倍体は一茎重が大きく、茎数が少なくなる傾向が認められた。

Table 20 に、各品種、系統の 1980 年と 1981 年の 2 か年における、一番草と二番草の合計収量、さらに、両年の平均収量を示した。'80 年、'81 年ともに各番草の収量には、品種、系統間に有意差は認められず、群落条件におけるメドーフェスクの生産力に大きな変異はないといえる。また、2 倍体と 4 倍体間にも両年を通じて収量には差異は認められなかった。Table 21 に、早春の再生開始時 ( $T_0$ ) から出穂 4 週間前 ( $T_1$ )、出穂 4 週間前から出穂 2 週間前 ( $T_2$ ) の 2 つのステージにおける、CGR, NAR, MLAI と主要形質との間の相関関係を示した。 $T_0$  から  $T_1$  では、CGR と MLAI は 0.85 という正の高い相関関係にある。

**Table 19.** Heading date, culm length, mean weight of heading tillers, no. of heading tillers, plant type index and ratio of heading tillers weight to total dry matter weight.

	Heading date 1)	Culm length (cm)	Mean weight of heading tillers (g)	No. of heading tillers (/m <sup>2</sup> )	Plant type index (x10 <sup>4</sup> )	Heading tillers total weight (%)
Bf 945	8.0	80	0.29	1960	2.92	71
Leto	8.5	77	0.42	2056	3.27	84
Trader	7.5	85	0.44	2128	3.27	80
First	7.5	83	0.33	1432	3.67	69
Bundy	12.5	62	0.38	1104	5.52	62
EE 2)	13.0	78	0.47	1136	6.54	61
M 2)	13.0	83	0.53	1280	6.57	79
Festina	8.5	83	0.53	1184	7.09	83
Sva. 01225	9.0	82	0.56	1128	7.89	71
Triploid	6.0	94	0.68	1088	10.02	72
Diploid mean	8.8	77	0.37	1736	3.73	73
Tetraploid mean	10.9	82	0.53	1182	7.02	73
LSD	10.9	10	0.36	85.4	3.49	NS

Note. 1): Days from 1st June. 2): Induced autotetraploid strain derived from Trader.

**Table 20.** Dry matter yields of 10 cultivars under sward condition at 2nd and 3rd year after sowing.

	2nd year (g/ m <sup>2</sup> )			3rd year (g/ m <sup>2</sup> )			Mean of both years		
	1st	2nd	total	1st	2nd	total	1st	2nd	total
Bf 945	1011	279	1290	1064	277	1341	1038	283	1321
Leto	1000	369	1369	1285	285	1570	1143	298	1441
Trader	1082	377	1459	1455	414	1869	1269	375	1644
First	1039	418	1457	1412	342	1754	1226	373	1599
Bundy	850	405	1255	1276	354	1630	1063	377	1440
EE 1)	943	381	1324	1281	478	1759	1112	377	1489
M 1)	951	437	1388	1224	284	1508	1088	361	1449
Festina	932	472	1095	1258	296	1554	1095	391	1486
Sva. 01225	955	365	1318	1681	269	1950	1318	284	1602
Triploid 2)	1050	506	1556	1515	482	1997	1283	477	1760
Diploid mean	996	370	1366	1298	334	1632	1147	352	1499
Tetraploid mean	945	414	1359	1361	332	1693	1153	373	1526

Note. 1): Autotetraploid induced from Trader.

2): Triploid derived from crossing between *var. apennina* and meadow fescue.

**Table 21.** Correlation coefficients among crop growth rate (CGR), net assimilation rate (NAR), mean leaf area index (MLAI) and some morphological characters at vegetative stage.

	T0—T1			T1—T2		
	CGR	NAR	MLAI	CGR	NAR	MLAI
NAR	.243			.881**		
MLAI	.853**	.290		.826**	.470	
Mean tiller weight	.841**	.271	.694*	.446	.312	.506
No. of tillers	-.176	.288	-.043	.228	.287	.051
Plant height	.812**	-.172	.889**	.319	.024	.629
Leaf length	.768**	.219	.641*	.012	.061	.007
Leaf width	.883**	.427	.589	.063	-.125	.343
Leaf angle	.023	.116	-.020	-.304	-.509	.102
SLW	-.367	-.883**	.092	-.387	-.360	-.348
C/F	.089	.262	-.098	.717*	.397	.880**

Note. T0: 21th April T1: 4 weeks before heading stage

T2: 2 weeks before heading stage.

\*: Significance at 5% level \*\*: Significance at 1% level.

また、この時期には、CGRとMLAIはともに、茎重、草高、葉長との間に正の有意な相関関係を示し、生育初期においては、一茎重の大きなものが葉面積が大きく、乾物生産上有利となった。T<sub>1</sub>

からT<sub>2</sub>までは、CGRは、MLAIおよびNARと正の高い相関関係を示した。この時期では、CGRと一茎重の相関関係は $r=0.45$ と比較的低いが、T<sub>2</sub>時における乾物重と一茎重の間には $r=0.67$ という有意な相関関係があり、一茎重の大きなことの有利性は生育が進んでも維持される。

また、C/F比とCGRおよびMLAIは正の高い相関関係を示し、茎の割合が高いほど葉面積が大きく、CGRが高いという結果となった。Table 22に、二番草収量と主要形質との間の相関関係を示した。二番草収量と一茎重、葉身角度との間には、それぞれ $r=0.80$ 、 $r=0.73$ という正の高い相関関係があり、二番草においても一茎重の大きなものが高収を示すという結果となった。

以上のことから、栄養生長期においては、メドーフェスクでは季節にかかわらず、一茎重が大きく茎数が少ないもの(茎重型)が、一茎重は小さい

**Table 22.** Correlation coefficients between yield of 2nd crop and some morphological characters.

	Weight of a tiller	No. of tillers	Plant height	Leaf length	Leaf width	Leaf angle	SLW	C/F
Yield of 2nd crop	.796**	-.452	.547	.513	.211	.729*	-.213	-.123

**Table 23.** Correlation coefficients among dry matter weight(DW), leaf area index(LAI), extinction coefficient(K), culm length(CL), flag leaf height(FLH), penultimate leaf height(PLH), C/F ratio and vegetative tillers to total dry matter weight(VWR) at heading stage.

	LAI	K	CL	FLH	PLH	C/F	VWR
DW	-.942**	.921**	.902*	.944**	.986**	.766	-.627
LAI		-.956**	-.800	-.893*	-.943**	-.817*	.624
K			.817*	.930**	.965**	.723	-.570
CL				.966**	.920**	.440	-.394
FLH					.973**	.575	-.569
PLH						.713	-.531
LWR							-.822*
VWR							

Note. \*: Significance at 5% level. \*\*: Significance at 1% level.

**Table 24.** Correlation coefficients among extinction coefficient(K) and leaf area per unit area of each vertical layer.

	Leaf area						
	0-10cm	10-20cm	20-30cm	30-40cm	40-50cm	50-60cm	60-70cm
K	-.602	-.872*	-.865*	-.780	-.176	.771	.943**
0-10cm		.898*	.674	.042	-.596	-.797	-.713
10-20cm			.818*	.395	-.295	-.829*	-.712
20-30cm				.579	.181	-.734	-.712
30-40cm					.632	-.375	-.834*
40-50cm						.188	-.337
50-60cm							.720
60-70cm							

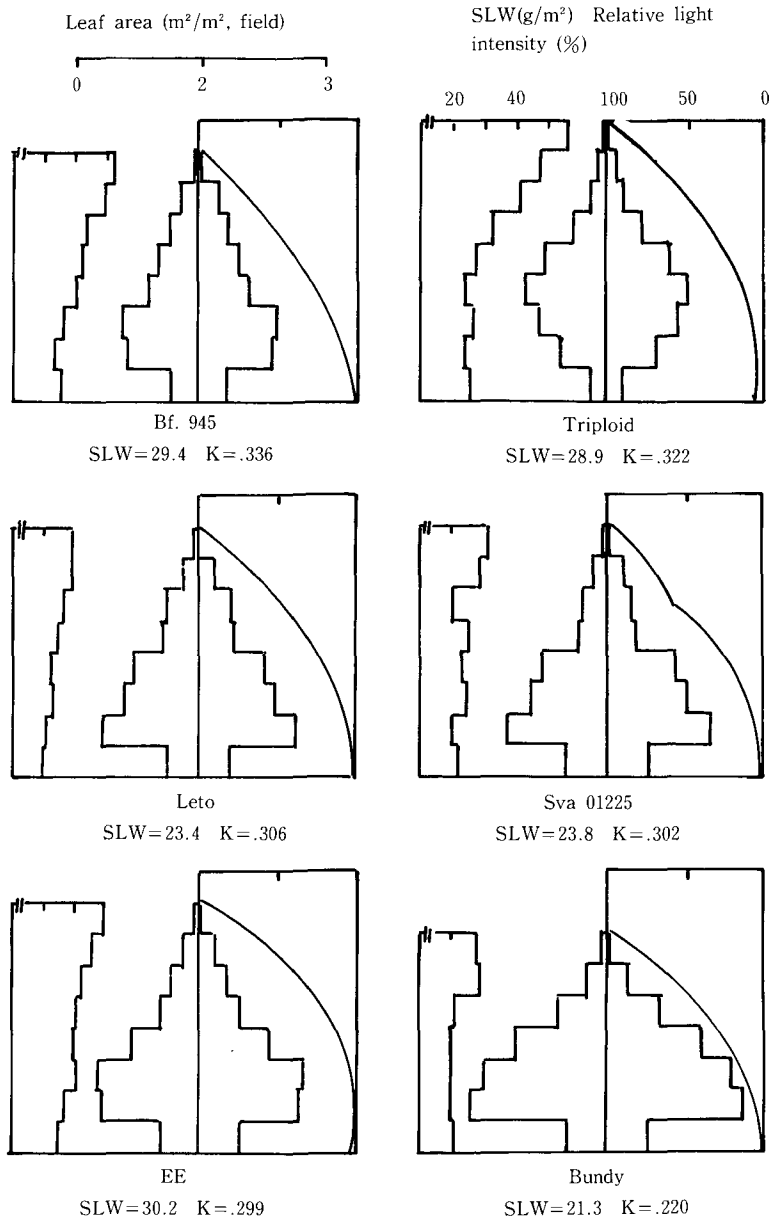
Note. \*: Significance at 5% level \*\*: Significance at 1% level.

が茎数が多いもの（茎数型）より乾物生産上有利といえる。

Table 23 に、出穂期の収量と吸光係数、形態形質との間の相関関係を示した。なお、ここでは層別刈取に供試した6品種のみを扱っている。出穂期収量と LAI の間には  $r = -0.94$  という負の、また、吸光係数との間には  $r = 0.92$  という正の極めて高い相関関係が認められた。さらに、吸光係数は、稈長、止葉着葉高、止葉下第1葉の着葉高との間には正の有意な、また、LAI、C/F比との間には負の有意な相関関係を示している。つまり、稈長や着葉位置が高く、葉面積が小さいほど吸光係数が高く、多収になる傾向にあった。このように、吸光係数は葉面積の大きさばかりでなく、群

落内における、光と葉面積の垂直分布パターン相互間の関係を調べるため、Table 24 に、吸光係数と高さ10 cm ごとの各層にある葉面積との間の相関関係を示した。

吸光係数は、0~40 cm までの各層の葉面積とは負の相関関係を示し、逆に、50~70 cm までの各層の葉面積とは正の高い相関関係を示している。さらに、0~40 cm までの群落の下層にある葉面積と、50~70 cm までの上層にある葉面積とは互いに負の高い相関関係にある。つまり、本試験で供試した品種、系統間には、相対的に群落の上層に葉面積が多く、下層に少ない型と、逆に上層に少なく下層に多い型の2つのタイプがある。そして、相対的に葉面積が上層に多く、下層に少ない



**Fig. 21.** Vertical distribution of leaf area, relative light intensity and specific leaf weight (SLW) through the canopy of heading stage.

タイプは吸光係数が高く、収量も多くなるのに対して、葉面積が上層に少なく下層に多いタイプは吸光係数が低く、収量も少なくなる傾向にあった。

Fig.21に、供試した6品種、系統の葉群構造図と相対照度、SLWの垂直分布を示した。

吸光係数には、0.220~0.336までの変異が認め

られた。生態型 Bf 945 と 3 倍体雑種は吸光係数が高く、葉群構造も、つり鐘型を示しているのに対して、Bundy は吸光係数が低く、下層の葉面積が著しく大きな三角形型を示している。また、Leto, Svalöfs 01225, EE は両者の中間となっている。

また、すべての品種、系統で SLW は下層から上

層になるほど増加しており、しかも、その増加程度には、品種、系統間差異がみられる。一般に、吸光係数の高い生態型 Bf 945 と 3 倍体雑種では、上層の SLW が下層よりも著しく高い値をもっているのに対して、吸光係数の低い Bundy では、上層と下層の SLW の差が小さくなっている。さらに全葉面積の平均 SLW と吸光係数との間には  $r=0.71$  という正の高い相関関係があり、吸光係数の高い品種、系統ほど葉が厚くなる傾向にあった。

### 考察

本試験では、栄養生長期においては、一番草、二番草ともに一茎重が大きなものが、乾物生産の高い傾向にあった。メドーフエスクばかりでなく、多くのイネ科牧草についても、相互遮蔽の生じている栄養生長期の群落では、一茎重と乾物生産の間に正の関係があることが指摘されている<sup>60,56,108</sup>。これは、イネ科牧草では一般に、一茎重が大きいと、群落の受光体制がすぐれ、その結果、群落の乾物生産速度が早くなるからである。

出穂期には、本試験で供試した品種、系統は、相対的に上層に葉面積が多く、下層に少ない型と、上層に少なく下層に多い型の 2 種類の葉群構造に分けることができた。前者は、出穂期の乾物重、吸光係数、稈長、出穂茎葉の着生位置、SLW がともに高く、LAI が高くなり、後者は逆の傾向を示した。

窪田<sup>59</sup>らは、群落光合成の理論式から、群落各葉層の光合成量を求めた。それによると、吸光係数の比較的高い群落では光合成量が上層に片寄り、下層では著しく小さくなるのに対して、吸光係数の比較的低い群落では光合成量が各層に分散している。

出穂期の乾物増加量の多くは、出穂茎の増加によって、もたらされている。したがって、出穂期の群落光合成量を最大にするためには、群落全体への光の透過率をよくすることより、むしろ出穂茎の葉の光合成量を最大にすることが重要と考えられる。

## 第 V 章 近縁野生種 *F. pratensis* var. *apennina* との交雑による変異の創出

前章までの実験の結果、生態型はすぐれた再生力を示し、放牧型品種育成の遺伝子源として有望なこと、また、同質 4 倍体系統間には収量性に関して、広い変異が生じ、選抜によって多収系統の育成が可能なが示唆された。本章では、収量性の変異をさらに拡大するための手段として、亜種間交雑をとりあげ、近縁野生種 var. *apennina* とメドーフエスクの 2 倍体あるいは、同質 4 倍体との交雑が収量性を向上するための有効な手段となり得るか、どうかを検討した。

### 1. 2 倍体と var. *apennina* の交雑 —— 3 倍体雑種の可能性 ——

#### 1) 3 倍体の特性

ウェールズ植物育種研究所より分譲された var. *apennina* の種子サンプル中に、非常に旺盛な生育をし、花粉、種子ともに完全不稔の個体が含まれていた。これらの個体は、根端の染色体を調査した結果 3 倍体であることがわかった。この 3 倍体は、var. *apennina* の種子増殖中、2 倍体のメドーフエスクの花粉が混入して生じたものと考えられる。

Table 25 に、3 倍体と var. *apennina*、そして 2 倍体品種 Trader の収量と草型に関する平均値を示した。栽植密度は、1 m×0.5 m の個体植条件で、播種翌年の開花期（一番草）と 8 月下旬（二番草）に刈取りを行なった。

一番草、二番草ともに、3 倍体は var. *apennina* と Trader に対して、約 2 倍以上多収となった。

その要因について検討すると、一出穂茎重と稈長は 3 倍体と、var. *apennina* の間に大きな差異がなかったが、3 倍体では出穂茎数が著しく増加している。したがって、3 倍体の多収性は分げつのサイズの増加ではなく、分げつ数の極端な増加によってもたらされたものといえる。

#### 2) 3 倍体雑種的人為的作出

3 倍体の多収性が明らかになったので、2 倍体

**Table 25.** Yield and plant type in triploid hybrid between *var.apennina* and meadow fescue.

	n	Plant dry weight (g)			No. of heading tillers	Mean heading tiller weight (g)	Culm length (cm)
		1st	2nd	total			
<i>var. apennina</i>	4	103	37	140	120	. 68	109.4
Triploid	13	270	106	376	347	. 64	115.4
Diploid	13	141	43	184	237	. 52	93.4

品種 Trader を *var. apennina* と人為的に交雑することによって、3倍体雑種を作出し、その特性を調査した。

#### 材料および方法

交雑親には、品種 Trader を用いた。各系統それぞれ4個体を用いて、正逆両方に4組合せの交雑を行った。交雑には、圃場より採取した開花直前の出穂茎を供試した。除雄は、温湯除雄法により、43℃ 8分間処理と43℃ 15分間処理の2水準で行なった。その後、除雄した穂を花粉親の穂とともに、交配袋に入れ、切穂状態で培養した。培養液には3%のシュクロース溶液に0.015%の亜硫酸を添加したものをを用いた<sup>86)</sup>。さらに、各交配母本4個体を切穂状態で多交配を行なった。

交雑より約4週間後に採種し、25℃で風乾した。その種子を8月1日に播種、育苗し、9月に圃場に移植した。なお、*var. apennina* の種子は強い休眠を示し、発芽しなかったため交配母本と同じ seed lot に由来する種子を代用して、圃場に移植した。栽植密度は1 m×0.5 mの個体植とした。

翌年、交配親、および雑種 F<sub>1</sub> の花粉染色率と種子稔性を調査した。花粉染色率は、各個体1500粒以上の花粉粒について、種子稔性は圃場で放任受粉の後、各個体2穂について調査した。

#### 結果

Table 26 に交雑後の種子の結実率を示した。

交配親の結実率は約50%前後であった。

交雑による F<sub>1</sub> 種子の結実率は、除雄の処理時による差異は認められたが、交雑の正逆による差はわずかであった。F<sub>1</sub> 種子の結実率は、8分間の

**Table 26.** Seed setting in crosses between Trader and *var. apennina* after hot water emasculatation under culture of cut ear.

	Period of emasculatation (min.)	No. of florets	No. of seeds	Seed setting rate (%)
Trader x <i>apennina</i>				
1 x 1	15	117	18	15.4
	8	93	17	18.3
2 x 2	15	111	0	0.0
	8	105	41	39.0
3 x 3	15	144	7	4.9
	8	123	11	8.9
4 x 4	15	189	6	3.2
	8	150	28	18.7
<i>apennina</i> x Trader				
1 x 1	15	273	18	6.6
	8	210	25	11.9
2 x 2	15	237	3	1.3
	8	147	20	13.6
3 x 3	15	285	28	9.8
	8	249	65	26.1
4 x 4	15	240	7	2.9
	8	195	23	11.8

温湯処理においては8.9~39%で、両親の $\frac{1}{2}$ ~ $\frac{1}{3}$ の値であった。*var. apennina* の自生地であるヨーロッパ山岳地帯には、メドーフェスクとの自然交雑による3倍体雑種が生じていることも報告されている。

これらのことから、メドーフェスクと *var. apennina* は、容易に交雑し、3倍体雑種をつくることは明らかである。Fig.22 に、3倍体雑種 *var. apennina* および Trader の個体乾物重の散布図を示した。平均収量では、3倍体雑種(59.8 g)が Trader (27.6 g) と *var. apennina* (20.6 g) に比べ約2倍近く多収になっている。

3倍体雑種は、劣弱な個体のみならず、すべての個体が一定の収量に達している。

このように、メドーフェスクと *var. apennina* の間の人為的交雑によって作出した3倍体雑種

と、個体植条件下では両親に比べて著しく多収となった。

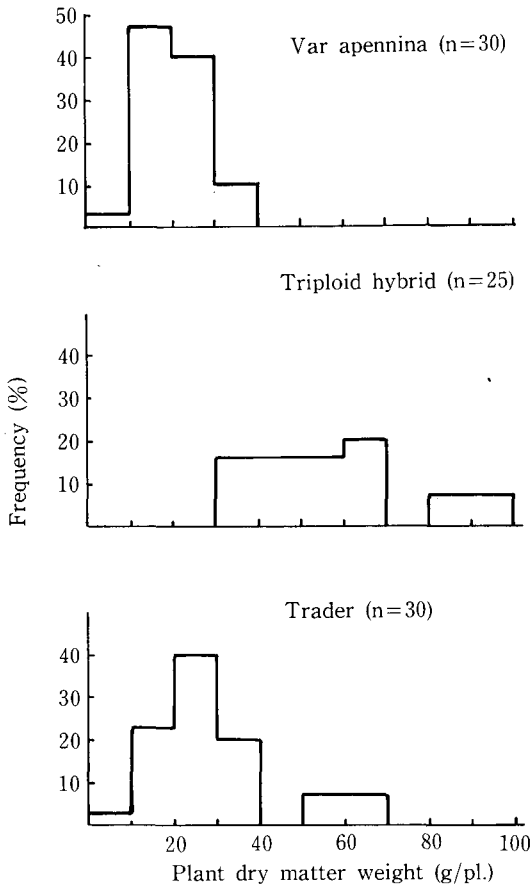


Fig. 22. Histograms of dry matter yield per plant in Trader (♀) and *var. apennina* and their triploid hybrids.

## 考 察

メドーフェスクと *var. apennina* の交雑によって生じた3倍体雑種は、両親に比べて個体植条件下で著しい多収を示した。しかし、前章で示したように、草地条件下では、この3倍体の多収性は認められなかった。

横方向の生長(分げつ)にとって十分な空間のある個体植条件下では、3倍体は活発な分げつ力によって旺盛な生育をする。

しかし、草地のような超密植条件下では、横方向の生長は著しい抑制をうけるため、草地条件での高い生産力を得るには、縦方向(稈長、草丈)

の生長が重要となる。3倍体雑種の多収性が、草地条件下でみられなかったのは、3倍体雑種の強勢が稈長や一茎重などの分げつサイズの増加によってではなく、分げつ能力の増加によって、もたらされたからである。しかし、放牧条件のように群落が常に強い相互遮蔽を受けない場合には、すぐれた分げつ能力をもつ3倍体雑種は、再生力がすぐれているため、その多収性を発現できるものと考えられる。

3倍体雑種は、花粉、種子稔性がともに完全不稔であるため、一代雑種の形でしか利用できず、実際の育種上、3倍体雑種の利用には大きな困難がある。しかし、次の方法は応用できそうに思われる。一つは、FORSTER<sup>38,40</sup>が提案した両親を混植し、採種することによって、両親と雑種の混合集団を育成するという不完全一代雑種の方法と、あと一つはコルヒチン処理によって染色体を倍加し、稔性を回復させる方法である。

しかし、草地条件下では、3倍体雑種は顕著な多収性を示さないことから、3倍体の利用は、その育種的労力の割には、実効の少ない方法と考えられる。

## 2. 同質4倍体と *var. apennina* の交雑

### — 4倍体雑種との可能性 —

#### 1) 除雄による交雑

メドーフェスクの同質4倍体と *var. apennina* を交雑することによって、4倍体雑種を作出し、その収量性、稔性を検討した。

#### 材料および方法

交雑方法ならびに圃場での栽植方法は前節と同様である。また、交配母本として同質4倍体品種 *Festina* を用いた。

#### 結 果

Table 27に、交雑後のF<sub>1</sub>種子の結実率を示した。結実率は、正逆交雑で差がみられ、同質4倍体の *Festina* を母親にした場合低くなった。一般に、結実率は2倍体のメドーフェスクを親にした場合より低くなった。

**Table 27.** Seed setting in crosses between Autotetraploid and *var. apennina* after hot emasculation under culture of cut ear.

	Period of emasculation (min.)	No. of florets	No. of seeds	Seed setting rate (%)
autotetraploid x <i>apennina</i>				
1 x 1	15	198	3	1.5
	8	177	13	7.3
2 x 2	15	123	0	0.0
	8	123	8	6.5
3 x 3	15	189	0	0.0
	8	141	4	2.8
4 x 4	15	255	5	2.0
	8	204	6	2.9
<i>apennina</i> x autotetraploid				
1 x 1	15	252	8	3.2
	8	240	0	0.0
2 x 2	15	288	5	1.7
	8	219	17	7.8
3 x 3	15	240	3	1.3
	8	194	41	21.1
4 x 4	15	240	4	1.7
	8	252	44	17.5

**Table 28.** Plant dry matter weight and pollen stainability and seed setting rate of hybrids between autotetraploid and *var. apennina*.

	Plant weight (g)	Pollen stainability (%)	Seed setting rate (%)
1	68	41.5	7.0
2	71	30.3	8.2
3	140	1.6	0.6
4	95	59.7	4.5
5	33	56.9	47.7
6	41	...	37.0
7	23	0.0	0.8
8	19	17.0	5.2
9	215	8.5	2.2
10	72	15.5	7.7
11	35	10.3	1.1
12	19	7.5	0.0
13	257	0.0	0.8
Mean	84	22.6	10.2
Festina (4n)	47	96.7	...
<i>var. apennina</i>	21	97.9	...

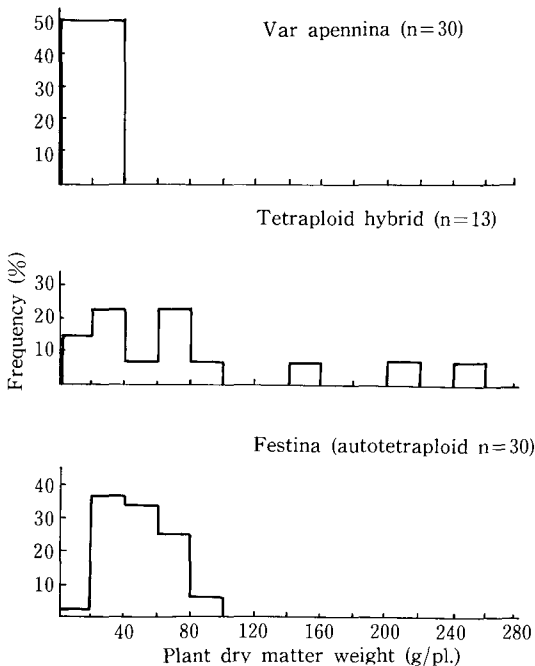
**Fig. 23.** Histograms of dry matter weight per plant in Festina (♀), *var. apennina* and their tetraploid hybrid

Table 28 に、得られた雑種個体の個体乾物重、花粉の染色率、放任受粉下における種子の結実率を示した。また、Fig.23 に、*var. apennina*, Festina

および3倍体雑種の個体の個体乾物重の散分図を示した。4倍体雑種の平均収量は Festina の2倍、*var. apennina* の4倍と、雑種は著しい多収を示した。しかし、4倍体雑種内には、個体乾物重に極めて大きな変異が生じている。3倍体雑種では、すべての個体が一定の収量を示したのに対して、4倍体雑種は、多数の劣弱な個体を含むとともに、低頻度であるが、*var. apennina* の収量の10倍という極めて多収な個体を含んでいる。

4倍体雑種には、花粉総性で50%以上の個体も含まれているが、多くの個体は比較的低い値をとっている。種子の結実率はさらに低く、2個体を除き10%以下であった。

## 2) ペアークロスの場合

多くの雑種個体を得るため、同質4倍体と *var. apennina* 間で、ペアークロスによる隔離、採種を行ない、4倍体雑種の収量性について検討した。

## 材料および方法

交雑親として、Trader より育成した同質4倍体系統を用いた。メドーフェスクの開花期に2 m以上の草丈となるライ麦畑に隔離圃場を設け、ペ

アークロスを行なった。

なお、*var. apennina* は自殖率が高いため、同質4倍体だけから採種した。

その種子を翌年の早春に温室で育苗し、6月に圃場に移植した。栽植密度は1 m×0.5 mで、区制は2反復乱塊法とした。肥料は、1年目の移植前に成分量でN, P, Kそれぞれ10 a当り、4, 6, 7.5 kg, 2年目の早春に同様に4, 6, 7.5 kg, 一番草刈取後に、N, Kそれぞれ2, 3 kgを施用した。

播種後2年目の開花期をめぐりに刈取り、個体乾物重、稈長、出穂茎数を調査した。

供試個体は、同質4倍体、*var. apennina* をともに約100個体、4倍体雑種は全個体につき行なった。ただし、一出穂茎については、同質4倍体、*var. apennina* とともに25個体を、出穂始日は全個体につき調査した。

同質4倍体と*var. apennina*の間には、葉色と葉舌の着葉位置のずれ（以後葉舌間長と略す）に顕著な差異が認められたので調査対象とした。なお、葉色は、富士フィルム株式会社製作のグリー

ンメーターGIMを用い、1個体3葉、1葉あたり3回の測定を行なった。

## 結果

本試験では、除雄は行なわれなかったため、4倍体の雑種集団には同質4倍体の自殖による個体も含まれており、雑種個体と自殖個体を区別することが必要である。Fig.24に示したように、出穂始日、グリーンメーターで測定した相対葉緑素含量、葉舌間長の3形質に関して、同質4倍体と*var. apennina*には顕著な差異が生じている。そこで、これら3形質に基づき雑種指数<sup>8)</sup>を算出し、4倍体の雑種個体を評価した。方法は、次の通りである。各形質の値を10に区切り、*var. apennina*の値が低くなる方向から、1から10までのスコアを与え、3形質のスコアの合計を雑種指数とした。Fig.25に*var. apennina*、同質4倍体、4倍体雑種集団の雑種指数のヒストグラムを示した。*var. apennina*の雑種指数の最大値は14、同質4倍体の最小値は20となり、両集団間の雑種指数は、かさねず両方向に分かれた。そして、雑種集団

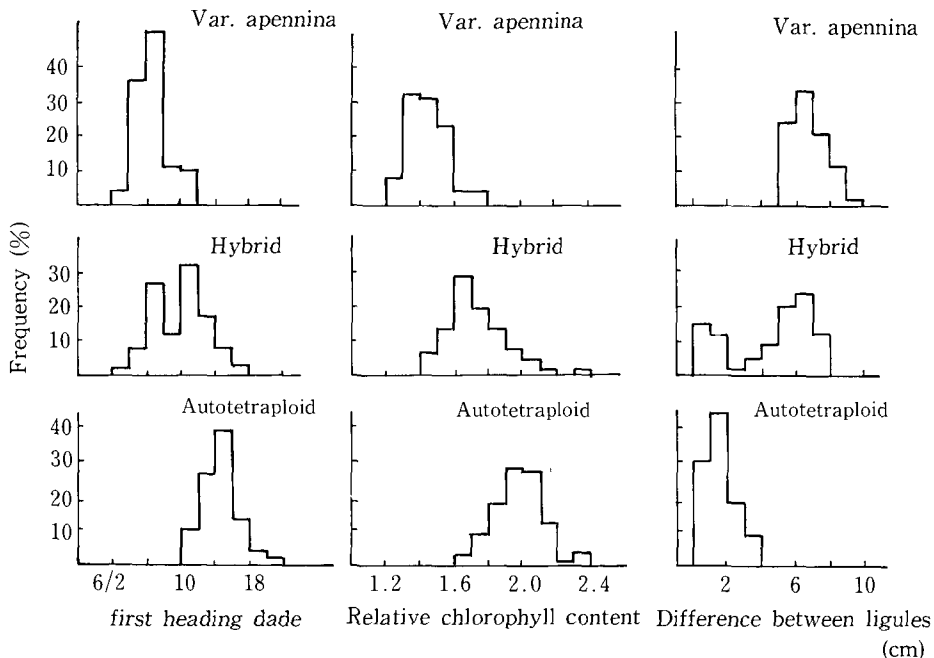
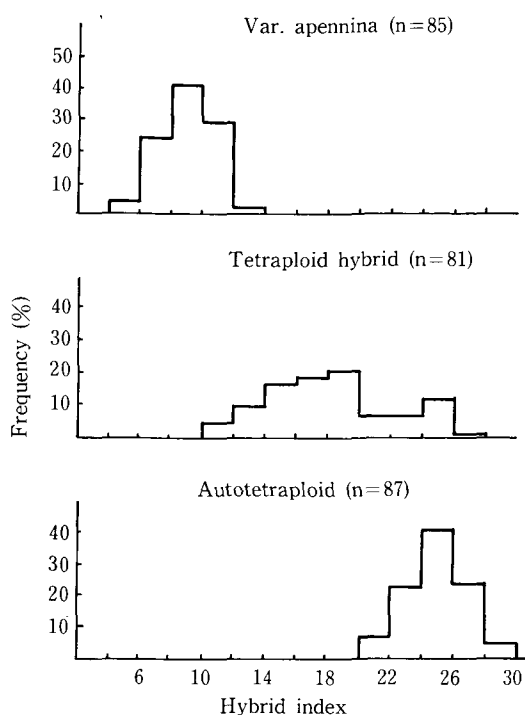


Fig. 24. Histograms of first heading date, relative chlorophyll content and difference between ligules in *var. apennina*, autotetraploid and their tetraploid hybrid.

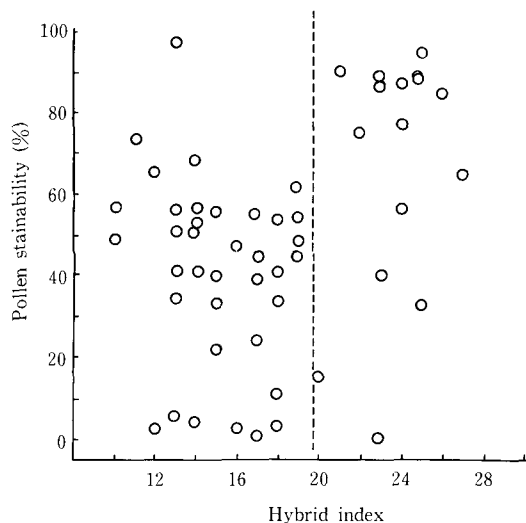


**Fig. 25.** Histograms of hybrid index calculated from first heading date, relative chlorophyll content and length between flag leaf attachment position in *var. apennina*, autotetraploid and their tetraploid hybrid.

が、その中間に分布している。ここでは、20以上の値をとる個体を除き雑種個体とした。

Fig.26に、雑種指数と花粉染色率の散布図を示した。20以上の雑種指数をもつ個体の中には花粉染色率の低い個体も含まれるが、多くは70%以上の高い値をとっており、雑種指数によって自殖個体を判別できたものと考えられる。Fig.24に示したように、雑種は出穂始日、相対葉緑素含量、葉舌間長では、両親の中間的分布をとっている。Fig.27に、3集団の個体乾物重を示した。雑種集団は、前試験と同様に著しい変異を示した。最小クラスの個体の頻度は、雑種集団で最も高くなっている。

しかし、雑種集団には、*var. apennina*や、同質4倍体の2倍以上の収量を示す、著しく多収な個体が含まれている。Fig.28に、3集団の稈長、平均一出穂茎重、出穂茎数のヒストグラムを示した。4倍体雑種は、個体乾物重と同様に、これら3形



**Fig. 26.** Relationship between hybrid index and pollen stainability in tetraploid hybrid population.

質についても広い変異を示し、稈長や平均一出穂茎重などの分けつサイズも、著しく大きな個体が出現した。Table 29に、個体乾物重が100g以上をとる個体の個体乾物重、出穂茎数、一出穂茎重、稈長、出穂始日、花粉染色率を示した。また、Table 29の下部には、*var. apennina*と同質4倍体、2倍体品種Traderの平均値を示してある。

4倍体雑種の個体乾物重は、平均しても、*var. apennina*や同質4倍体、Traderより高くなっている。3倍体雑種とは異なり、4倍体雑種の多収個体は、出穂茎数ばかりでなく、一出穂茎重や稈長などの分けつサイズも増加している。花粉染色率でも、4倍体雑種の多収な個体は、38%以上の比較的高い値を示した。

### 考 察

LEWIS<sup>62)</sup>は、メドーフェスクの同質4倍体と、*var. apennina*間の交雑を行ない、細胞遺伝学的に詳細な研究を報告している。それによると、F<sub>1</sub>雑種は減数分裂で2価が優勢であるが、3価と4価も低頻度ながら形成され、同質4倍体と異質4倍体の中間的な対合を示した。又、花粉稔性は多くの個体が、70%以上の値をとり、比較的高くなったが、種子稔性は本試験の結果と同様に平均して

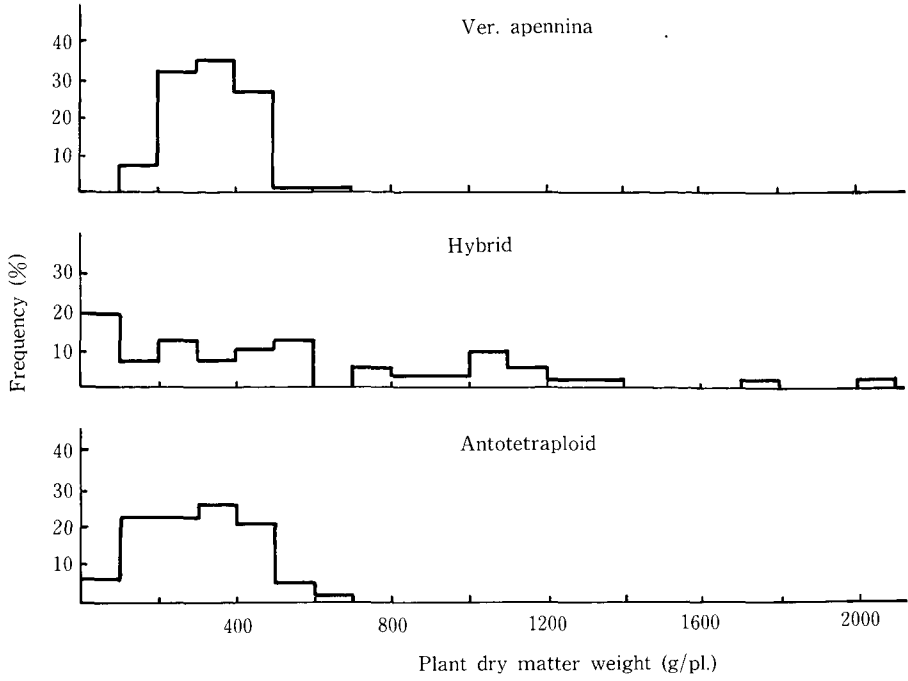


Fig. 27. Histograms of plant dry matter weight in *var. apennina*, autotetraploid and their hybrid.

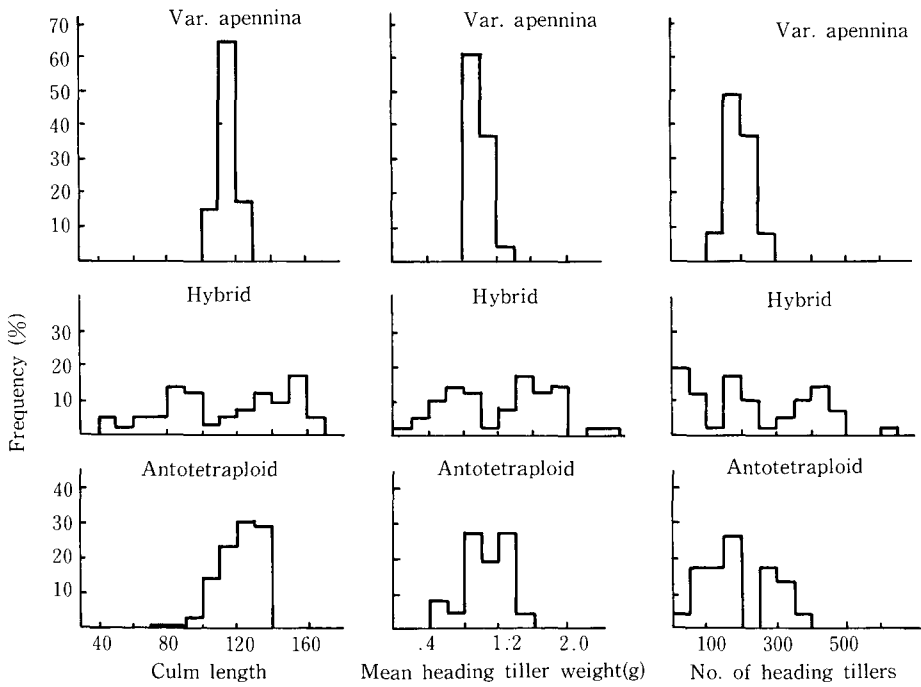


Fig. 28. Histograms of culm length, mean heading tiller weight and No. of heading tillers in *var. apennina*, autotetraploid and their hybrid

**Table 29.** Some agronomic characters of hybrids with high yielding ability and mean values of parents and hybrids populations.

Strain no.	Plant dry weight (g/pl.)	No. of heading tillers	Mean weight of heading tillers (g)	Culm length (cm)	First 1) heading date	pollen stainability (%)	Heading tillers per plant weight (%)
hybrid 112	1767	470	1.94	141	11	67.8	52
216	1107	351	2.27	148	14	41.0	72
243	1005	425	1.88	162	14	53.0	80
314	2021	600	2.49	135	13	48.7	74
340	1147	431	1.58	154	14	44.4	60
406	1124	404	1.88	156	12	47.7	67
408	1042	423	1.65	145	15	38.6	67
410	1058	360	1.95	152	16	44.1	66
421	1212	475	1.75	151	12	39.7	69
436	1356	477	1.65	131	12	40.4	58
mean	1283	442	1.90	148	13	46.5	67
hybrid mean	575	234	1.23	114	10	40.5	51
<i>apennina</i>	335	200	.99	115	7	---	72
autotetraploid	307	194	1.05	121	14	---	77
Trader(diploid)	332	---	---	---	---	---	---

Note. 1): days from 1st June.

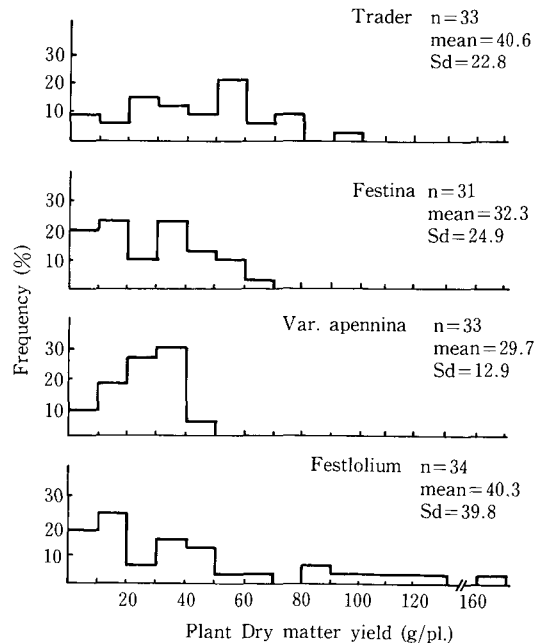
10%前後と低い値を示した。したがって、4倍体雑種を利用するためには、種子稔性を向上させることが、まず必要である。

*Festuca* 属倍数体種には、多価対合を抑制する遺伝子が存在することが知られており<sup>54)</sup>、この遺伝子は、雑種後代の染色体の安定化をもたらし、稔性の向上に著しい効果をもつ<sup>40)</sup>。

実際に、WEBSTER<sup>102)</sup>らは、トールフェスクとライグラス間の交雑によって生じた極めて稔性の低い雑種集団から、選抜によって安定した減数分裂をもち、両親と同じく、種子稔性の高い系統をえている。さらに、メドーフェスクと *var. apennina* のゲノムの間には、ある程度の相同関係があり、また、F<sub>1</sub> 雑種個体の中に、種存稔性の比較的高い個体も含まれていることから、稔性の高い個体を選抜することは可能と考えられる。

4倍体雑種の平均収量は、両親に比べ著しく高くなった。しかし、3倍体雑種とは対照的に、雑種集団は劣弱な個体から、極めて多収な個体までを含み、収量の個体間変異は著しく高くなった。

Fig.29 に、*Festuca* 属と、*Lolium* 属の属間交雑から育成した品種 (タンデム) の個体重のヒストグラムを示した。



**Fig. 29.** Histograms of dry matter weight per plant in the year of sowing in Trader(2n), Festina(4n), *var. apennina* and a cultivar of Festolium.

*Festuca-Lolium* 品種には、本試験の4倍体雑種集団と同様に、集団中に低頻度であるが、極めて多収な個体を含み、個体重の個体間変異は著しく、多収となっている。したがって、種属間交雑によって生じた集団が、収量関連形質の個体間変異が著しく増加し、低頻度ではあるが極めて多収な個体を含むのは、一般的特徴と考えられる。

牧草は、比較的多様な環境で粗放に栽培されることから、他の作物と比べて個体が均一である必要はない。かえって、混播や異なる管理様式など多様な環境にさらされるため、集団中にある程度の変異を含むことは、集団の安定性を増加させることにもなる。さらに、草地という超密植条件下では、個体間の競争も極めてきびしく、播種から1年後には、すでに、その90%の個体が枯死することが報告されている<sup>20,21)</sup>。そのため、草地生産力を向上させるためには、必ずしもすべての個体を均一に多収にする必要はない。それよりも、BRESE<sup>16)</sup>が指摘しているように、たとえ集団に多数の低収な個体が含まれていても、ある頻度で極めて多収な個体が入っている方が合理的といえる。したがって、4倍体雑種が劣弱な個体を多く含む、個体間の変異が極めて広くなくても、実際栽培上あまり問題とはならないものと考えられる。

4倍体雑種の多収個体は、3倍体雑種とは異なり、茎数ばかりでなく、稈長や一茎重などの分けつのサイズも増加した。

草地生産力が増加するためには、分けつのサイズが大きくなることが重要であり、したがって、4倍体雑種は個体植条件ばかりでなく草地条件下でも多収となる可能性をもつものと考えられる。このことから、メドーフェスクの同質4倍体と *var. apennina* の間の雑種は、メドーフェスクの収量性の向上にとって、非常に可能性の高い方法と考えられる。

## 第VI章 総合論議

他の作物とは異なり、牧草が栽培されるようになったのは、比較的最近になってからである。BORRILL<sup>14)</sup>によると、西ヨーロッパでは、17世紀

の中頃から野草地を牧草として利用し始め、18世紀の後半から、漸く播種によって草地を造成するようになった。

しかし、採種は、20世紀に入るまで路傍や野草地から人為的選抜を加えずに行なわれていた。

牧草の育種は、イギリスで1931年にJENKIN<sup>55)</sup>が、後代検定に基づく合成品種法を提唱してから本格的となった。オランダにおいても、1948年より大規模な牧草育種計画が始まっている<sup>34)</sup>。したがって、牧草育種は、わずかに50年ぐはいの歴史をもっているにすぎず、イネやムギなどのように古くから人為的選抜を受けてきた作物とは対照的である。

そのため、牧草では、品種と生態型の間に明確な差異はみられず、生態型を育種素材として容易に利用することができる<sup>16,58,30,15)</sup>。

1960年代より、ウェールズ植物育種研究所では、ヨーロッパ、北アルプス、トルコへの10数回の探検により、各牧草の多数の生態型を収集した<sup>30)</sup>。これらの生態型には、長期間の自然淘汰によって、各々の環境条件に適した広い変異が生じている。COOPER<sup>28,29,65,63)</sup>らは、生態型系統間にみられる低温条件下での生長速度や耐寒性の変異は、自生地の気象要因、特に冬期間の寒さが関係していることを明らかにした。そして、冬期間温暖な地中海地域や北アフリカの系統は、低温下でも活発に生長することから、生育期間を延長するための育種母材として用いられている<sup>82,83)</sup>。

また、ヨーロッパの古い草地には、葉が多く、密に分げつを形成する永続性や放牧適性のすぐれたタイプが存在することが認められている<sup>14)</sup>。このように、生態型には、多くの育種の価値をもつ変異が生じている。しかし、生態型は、ストレスのきびしい環境で生育していることから、耕地のような肥沃な条件下では、一般に多収とならず、収量性向上のための育種素材とは、直接ならないものと思われる。

イネ科牧草の集団の遺伝的構造については、ライグラスを中心に多くの研究が行なわれてきた。COOPER<sup>23,24)</sup>は、出穂日について、ライグラスは表現型の一様性にもかかわらず、集団内には多量の遺

伝的変異が存在し、しかも、それらの変異は相加的であることを明らかにした。また、出穂日のほか、出葉速度や分けつ速度などの収量に関する形質の変異も、多くは相加的であることが報告されている<sup>27,50,51</sup>)。このように、イネ科牧草の農業形質には、相加的な遺伝子効果に基づく変異が存在し、選抜によく反応するといえる。

現在の牧草育種法の主流である合成品種法の特徴は、後代検定によって、すぐれた組合せ能力をもつ個体を識別し、それらを相互に交配することによって、集団中の優良な遺伝子の頻度を高めることにあるといえる。

しかし、牧草は他殖性であるため、個体は異型接合的な状態にあり、量的形質に関して、集団から優良な遺伝子型を得る確率は低い。そのうえ、育種が進むほど、集団中の優良な遺伝子の頻度をさらに高めることが、むずかしくなり、また選抜基準を高くすることによって、近交が生じてくることも考えられる。したがって、ある程度、育種が進んだ段階では、合成品種法などの遺伝子頻度の変化に基づく育種法では、収量などの量的形質を改良することはむずかしくなる。

変異の幅が狭いメドーフェスクでは、特にこれらの育種法によっては、大きな成果は期待できないものと思われる。

1937年にコルヒチンが発見され、染色体の倍数化が人為的に容易になって以来、倍数性育種に多くの期待が集まってきた<sup>50</sup>)。しかし、それから40年以上を経過した現在までに、倍数体育種が成功した例は極めて少なく、倍数体育種、特に同質倍数体育種に対する評価は低くなっている<sup>39</sup>)。STEBBINS<sup>94</sup>)は、すでに、1957年に倍数体育種には、多くを望めないことを指摘している。それは、染色体の倍数化によって細胞のサイズは増加するものの、同時に分枝や分けつが減少するため、必ずしも植物体の増大に結びつかないこと、また多価対合による染色体の分離の乱れや植物体の生理的不調和による花粉、種子稔性、さらに活力の低下がもたらされることになる<sup>93</sup>)。

STEBBINSは<sup>94</sup>)、同時にその中で、倍数体育種を成功させるための条件として、倍数体の特徴を活

かせる種を慎重に選ぶこと、また染色体の倍数化とともに交雑をおこない、遺伝子プールの拡大と、遺伝子の新しい組み換えをつくることの2つをあげている。DEWEY<sup>39</sup>)は、同質倍数体の育種が期待できる種の条件として、(1)染色体数が少ないこと、(2)収穫部位が栄養体であること、(3)他殖性であること、(4)多年性であること、(5)栄養繁殖をすること、という5つの条件を提示した。

その点、多年性牧草は上記の多くの条件をみたしていることから、同質倍数体の育種にとっては、最も適切な材料と考えられる。

しかし、倍数化自体によって、イネ科牧草の収量は増加しないことは、本試験の結果や他の多くの報告<sup>4,100,74,105</sup>)から明らかである。

しかし、同質4倍体系統間には、収量に広い変異が生じ、それが、多収な4倍体系統を育成することに有効なことが示唆される。

ところで、polysomicな遺伝様式をとる同質倍数体では、異型接合の効果が非常に重要になることが多くの作物で認められている。

4倍体のトウモロコシ<sup>81</sup>)、アルファルファや<sup>17,76</sup>)、クレスティドウイトグラス<sup>32</sup>)では、近交係数の予測値に比べて、実際の近交弱勢の程度が大きいことが報告されている。これは、同質4倍体では、duplex (AAaa)の状態でも座内の相同遺伝子間(AとA, aとa)に近交効果が生じ、同じ遺伝子型をもつ2倍体(Aa)より収量性が低下するためである。

このように、同質倍数体では座内に4つ以上の遺伝子があるため、2倍体以上に異型接合の効果が重要になるといえる。

実際、牧草においてSIMONSEN<sup>90</sup>)は、2倍体と同質4倍体のメドーフェスクの遺伝的変異を調査し、生体収量では、4倍体は2倍体に比べ、一般組合せ能力(GCA)による分散が大きくなっているものの、特定組合せ能力(SCA)による分散はさらに大きくなり、同質4倍体ではSCAの効果が相対的に重要になってくることを指摘している。

したがって、同質倍数体の育種では、優良な遺伝子の頻度を高めるばかりでなく、異型接合のレ

ベルの高い個体の頻度を高くすることが重要と思われる。集団の異型接合のレベルは遺伝子頻度と座内の複対立遺伝子数によって決められている。このため、同質倍数体育種にとっては、原集団の遺伝的ベースをできるだけ広くし、複対立遺伝子の数を増すこと、つぎに集団の遺伝分散を低下させるほどの過度の選抜を行なわないことが必要と思われる。

個体植条件下での活力が、必ずしも草地条件下においても、同様に発揮されるわけではない。それは、超密植な条件下では、分けつが抑えられるために、個体植のように遺伝子型のポテンシャルを発揮できなくなるからである。したがって、草地生産力を向上するには、横方向の生長(分けつ)が抑えられているために、縦方向の生長、つまり草丈を高くすることが重要である。相互遮蔽が生じている場合、群落の乾物生産には群落構造が大きな役割をもってくる。

一般に、栄養生長期、生殖生長期ともに、一茎重や草丈の大きなものが、受光体制にすぐれ、群落構造の上でも分けつの大きなものが、草地生産力も高くなるといえる。

オーチャードグラス、チモシー、トールフェスクは、メドーフェスクより草地生産力は高い。これは、これらの草種がメドーフェスクより大きな分けつをもつことによると思われる。したがって、メドーフェスクの草地生産力を高めるには、分けつサイズを増加させることが必要である。

しかし、これらの草種は、それぞれ特有の分けつ特性を持ち、草種の分けつサイズには、一定の制限がある。そのため、遺伝子頻度の変化に基づく通常の育種法では、分けつサイズのわずかな変化は可能なものの、大きな変化は期待できない。また、倍数化によって一茎重は増加するが、それは主に茎が太くなることによってであり、草丈や稈長などの高さの増加はもたらさない。

本試験で示したように、近縁野生種との亜種間交雑によって後代に著しい変異が生じ、特に稈長、一茎重、分けつ数、個体重などの収量関連形質には、大小両方向に超越分離が生じた。一般に種属間交雑は、分けつサイズの著しい変異を産み出す

という点では、適切な方法といえる。そして、多年性牧草では、前章で考察したように、草地生産力の向上にとって、すべての個体が均一に大きくなる必要はなく、集団中に多収な個体が、ある一定の頻度で含まれていればよいものと考えられる。したがって、多年性牧草の収量の飛躍的増加という点では、種属間交雑は大きな可能性を秘めた方法と思われる。

他の多くの作物でも、種属間交雑は行なわれてきたが、その目的は、病害抵抗性や品質などの特性について、他種からのすぐれた遺伝子を導入することであった<sup>76)</sup>。個体間の均一性が要求される多くの作物では、種属間交雑が多年性牧草ほど量的形質の改良に有効でないものと思われる。しかし、FREY<sup>44,61)</sup>らは、エンバクで近縁野生種から病害抵抗性遺伝子を導入する過程で著しい多収因子の導入に成功している。これは、近縁野生種が収量関連形質に関し、潜在的に栽培種の遺伝子と epistatic な効果を示す遺伝子をもっていたためである。一般に、種属間交雑の後代には、劣悪形質の連鎖や稔性の低下など多くの障害が生じ、通常の育種法より、多数の手続きを要する<sup>92)</sup>。しかし、近縁野生種には、栽培種の遺伝子と好ましい相互作用を示す遺伝子が含まれていることも考えられ、近縁野生種を利用した種属間交雑法は、収量関連形質の改良にとって未知の可能性をもつ方法と考えられる。他殖性作物のトウモロコシやテンサイでは、最近、広く一代雑種が利用されており、育種法は、「遺伝子頻度」の変化に基づく方法から、優良な「遺伝子型」を利用するという方向に移っている。栽培が粗放で、しかも多様な環境で生育する多年性牧草にとっては、「遺伝子型」を利用した育種法は、経済的な点でも集団の安定性という点でも欠点を持ち、実用的でない。しかし、「遺伝子頻度」の変化に基づく育種法もまた、育種が進めば進むほど育種効果が低くなるという欠点を持っている。

草地条件下で混播して栽培される多年性牧草では、生態的側面と遺伝子の側面をふまえ、今後は、新たな育種戦略をつくっていくことが要望される。

## 摘 要

メドーフェスクは、北海道ではオーチャードグラス、チモシーに次ぐ重要なイネ科牧草であるが、草収量が（以下単に収量という）低いことから、現在では2次草種にとどまっている。しかし、越冬性、嗜好性、混播適応性が高いなど、比較的すぐれた特性を示すことから、道東地方のように冬期間低温で、土壤養分の乏しい地域でも、今後広く栽培される可能性をもっている草種といえる。

一方、メドーフェスクの品種育成は、他の草種に比べ立ち遅れており、実際育種の面では、遺伝的変異の幅が狭いことが大きな弱点となっている。しかし、メドーフェスクは2倍体であり、そのゲノムを共有する倍数体種が多い上、*Lolium* 属牧草とも近縁関係にあることから、倍数化や種属間交雑などの育種的手法が容易に適用できる利点をもっている。

本論文は、生態型や近縁野生種の導入、倍数化、種間交雑法の利用によって、メドーフェスクの農業的特性と、とくに収量性の変異拡大の可能性を探り、同時に今後の育種への利用の可能性を論じたものである。

本論文は6章よりなり、そのうち緒論(第1章)と総合論議(第VI章)を除き、つぎに結果の概要を各章別にまとめて示した。

### I. 2倍体における変異

1. 世界各地で育成されたメドーフェスク50品種を供試し、出穂期の形態形質について調査した。主成分分析を適用した結果、草型、多収性、生殖生長期における栄養生長性を表わす3主成分がえられた。各主成分の散布図によると、多くの品種が、図の中心付近に集まる共通の変異パターンがみられ、供試品種間には大きな変異は認められなかった。

2. メドーフェスクの2倍体品種14、4倍体品種2、生態型1系統を供試し、3回刈と5回刈の刈取処理を設け、各区の年間収量、出穂期の形態形質を調査した。主成分分析の結果、草型と多収性、再生力、早晩性を表わす3つの主成分がえら

れた。各主成分の散布図では、2倍体品種は、前試験と同様中心付近に集まるパターンを示した。

しかし、4倍体品種は、草型で著しい茎重型を、また生態型では、すぐれた再生力を示すことが認められた。

3. ヨーロッパ由来の生態型10系統と品種Traderを供試し、出穂期の形態形質と3回刈と5回刈の2つの刈取処理区の年間収量を調査した。生態型は一般に、出穂、開花期における栄養生長が旺盛で、少回刈区に比べ多回刈区の収量のすぐれる傾向にあった。

このことから、メドーフェスクの生態型は、放牧用品種の育成にとって貴重な遺伝子源となることが推察された。

4. メドーフェスク、トールフェスク、オーチャードグラスの3草種につき出穂始日の変異を比較したところ、メドーフェスクで品種間と品種内の標準偏差の値が低く、種内変異の幅が狭いことが認められた。このため、メドーフェスクの育種上、まず変異の幅を拡大することが重要であるとされた。

### II. 4倍体における変異

1. 2倍体品種Traderを母材として、コルヒチン処理により、同質4倍体11個体を作出した。これら11個体を多交配し、後代検定を行なった。その結果4倍体は2倍体品種Traderより、一出穂茎と葉のサイズが増加し、晩生化し、乾物率が減少することが認められた。4倍体系統は、平均収量ではTraderと差異が認められなかったものの、4倍体系統には収量の大きな変異がみられ、Traderより有意に多収な系統が3系統えられた。

多収な系統は、草型指数(個体重/(茎数)<sup>2</sup>)では中間型を示した。4倍体系統は一般に、倍数化により過度に一茎重が増加する反面、分けつ力の低下を伴ない、一番草、二番草ともに低収となった。

2. 2倍体15品種、同質4倍体6品種、系統、自然4倍体*F. pratensis* var. *apennina* 2系統を供試し、これらの農業的特性を比較した。

なお *var. apennina* は、メドーフェスクの近縁野生種で、ヨーロッパの 1000 m 以上の山岳地帯に自生している。

同質 4 倍体と *var. apennina* はともに 2 倍体品種に比べ、一出穂茎や葉のサイズが大きくなるが、出穂茎数、小穂数、小花数が減少する傾向を示した。さらに *var. apennina* は、2 倍体と同質 4 倍体に比べ、種子生産量は少ないが、出穂、開花期に栄養生長が旺盛で、少回刈区に比べ多回刈区で多収となるなど、すぐれた再生力をもつことが認められた。

3. 2 倍体品種 Trader, Trader から育成された同質 4 倍体系統および *var. apennina* を供試し、播種当年における生育特性を比較した。

同質 4 倍体は年間を通じ 2 倍体, *var. apennina* より分けつ数が少なく、一茎重が大きくなった。また、同質 4 倍体は生育初期には、地上部、地下部重ともに、Trader や *var. apennina* に比べ高く推移したが、播種後 100 日を経過する頃から Trader との差が認められなくなった。また、*var. apennina* は、すべての時期で地上部、地下部とも生育が最も劣った。

4. Trader, 同質 4 倍体系統および *var. apennina* を供試し、播種当年、2 年目、3 年目の収量と出穂茎数を比較した。*var. apennina* は播種当年の生育は悪いものの、年次を経るにつれて生育が旺盛となり、3 年目には最高の収量を示し、さらに出穂茎数の減少程度が最も低かった。したがって *var. apennina* は、再生力ばかりでなく、永続性についてもすぐれた能力をもっていることが認められた。

### III. 草地条件下における乾物生産特性

2 倍体 6 系統, 同質 4 倍体 3 系統, *var. apennina* とメドーフェスク間の 3 倍体雑種の計 10 系統を供試し、群落条件下における乾物生産特性を比較した。系統間には 2 年間を通じて年間収量に差異は認められなかった。

一番草 (早春), 二番草 (夏) とともに、栄養生長期には、一茎重の大きなものが多収となる傾向が認められた。生殖生長期では、稈長が高く、止葉

や止葉下第一葉高が高いものほど多収となった。一般に草地のような超密植条件では、横方向 (分けつ) の生長が抑えられるため、稈長や、それに伴う一茎重の増加など、縦方向への生長を大きくすることが乾物生産上重要と思われた。

### IV. 近縁野生種 *F. pratensis var. apennina* との交雑による変異の創出

1. メドーフェスクの 2 倍体と *var. apennina* の間で交雑を行ない、3 倍体雑種を作出した。3 倍体雑種は、分けつ能力が著しく増加し、個体植条件下では両親より多収となった。しかし、3 倍体雑種は、一茎重、稈長などの分けつサイズが増加しないため、群落条件下では、その多収性は發揮されなかった。

F<sub>1</sub> 種子の結実率は両親の  $\frac{1}{2}$  ~  $\frac{1}{3}$  であったが、F<sub>1</sub> 個体は完全不稔であり、3 倍体雑種の農業的利用は、種子生産の面で問題を残している。

2. メドーフェスクの同質 4 倍体と *var. apennina* の間で交雑を行ない、4 倍体雑種を作出した。4 倍体雑種は、収量に関する個体間変異が著しく、極めて低収な個体から両親の 2 倍以上という極めて多収な個体まで幅広い変異が生じた。多収個体は、分けつ数ばかりでなく、一茎重、稈長なども著しく増加した。また、低頻度ではあるが、花粉稔性や種子稔性の高い個体も生じた。

個体の死亡率が極めて高い草地条件下では、すべての個体が多収である必要はないこと、分けつサイズが著しく増加すること、選抜によって稔性が向上する可能性があることなどを考慮すると、メドーフェスクの同質 4 倍体と *var. apennina* 間の 4 倍体雑種は、メドーフェスクの今後の育種にとって大きな可能性をもつ方法と結論できる。

### 謝 辞

北海道大学農学部後藤寛治教授には、研究の計画、実施、取まとめに至るまで細部にわたり、懇篤なご指導を賜りました。

同じく津田周彌教授、木下俊郎教授には、ご校閲と示唆を与えられました。

本研究を遂行するにあたりましては、附属農場

喜多富美治教授、杉山修一助手をはじめ、農学部食用作物学教室教官各位から、ご指導とご助言を頂きました。また、北海道農業試験場草地開発第二部牧草第二研究室の皆様のご厚意とご援助を、また大学院片岡政之兄、附属農場技官青木宏兄を始め職員の方々の協力を受けました。本研究を草するにあたり、上記の皆様に対し、ここに深く感謝の意を表します。

## 引用文献

1. 阿部二郎：牧草の越冬性に関する諸要因。育種学会最近の進歩, 18 : 67-75. 1977
2. 安部道夫, 松原 守, 兼子達夫：イネ科主要草種の全糖, 粗脂肪, 粗リグニン成分。北海道草地研究会報, 6 : 39-41. 1972
3. 安達 篤, 宮下淑郎, 荒木 博：ペレニアルライグラスにおける越冬性の品種間差異について。北農試研報, 114 : 173-193. 1976
4. AHLOOWALIA, B. S. : Performance of diploid and tetraploid varieties of ryegrass in spring. *Ir. J. Agric. Res.* **9** : 225-236. 1970
5. AHLOOWALIA, B. S. : Performance of diploid varieties and their tetraploid progeny in perennial ryegrass. *Ir. J. Agric. Res.* **10** : 333-340. 1971
6. ALDER, F. E. : Preliminary results of a comparison between tetraploid ryegrass, *Nature* **203** : 546-547. 1964
7. ALDER, F. E. : Comparison of diploid and tetraploid ryegrasses in animal production experiments. *J. Brit. Grassld. Soc.* **23** : 310-316. 1968
8. ANDERSON, E. : Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* **28** : 280-307. 1953
9. BEAN, E. W. : Seed production characteristics of tetraploid meadow fescue. *Rep. Welsh Pl. Breed. Stn.* for 1973 : 53. 1974
10. BLAND, B. F. and J. W. DENT : Animal preference in relation to the chemical composition and digestibility of variety of cocksfoot. *J. Brit. Grassld. Soc.* **19** : 306-315. 1964
11. BORRILL, M., B. F. TYLER and I. JONES : Studies in *Festuca*. I. A chromosome atlas of *Bovinae* and *Scariosae*. *Cytologia* **36** : 1-14. 1971
12. BORRILL, M. : Studies in *Festuca*. III. The contribution of *F. scariosae* to the evolution of ployploids in section *Bovinae* and *Scariosae*. *New Phytol.* **71** : 523-532. 1972
13. BORRILL, M., B. F. TYLER and W. G. MORGAN : Studies in *Festuca*. VII. Chromosome atlas (part 2). An appraisal of chromosome race distribution and ecology, including *F. pratensis* var. *apennina*. (De Not.) Hack, tetraploid. *Cytologia* **41** : 219-236. 1976
14. BORRILL, M. : Temperate grasses. In Evolution of crop plants. *Longman, London and New York* 137-142. 1976
15. BREESE, E. L., P. T. THOMAS and R. HUGHES : Perspectives in grass breeding. *Rep. Welsh Pl. Breed. Stn.* for 1970. 1971
16. BREESE, E. L. and M. D. HAYWARD : The genetic basis of present methods in forage crops. *Euphytica* **21** : 324-336. 1972
17. BUSBICE, T. H. and C. P. WILSE : Inbreeding depression and heterosis in autotetraploid with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica* **15** : 52-67. 1966
18. CASTLE, M. E. and J. N. WATSON : A comparison between a diploid and a tetraploid ryegrass for milk production. *J. Agric. Sci., Camb.* **77** : 69-76. 1971
19. CARNAHAN, H. L. and H. D. HILL : *Lolium perenne* L. x tetraploid *Festuca elatior* L. triploid hybrids and colchicine treatments for including autoallohexaploids. *Agr. J.* **47** : 258-262. 1955
20. CHARLES, A. H. : Differential survival of cultivate of *Lolium*, *Dactylis* and *Phleum*. *J. Br. Grassld. Soc.* **16** : 69-75. 1961
21. CHARLES, A. H. : Differential survival of plant types in swards. *J. Br. Grassld. Soc.* **19** : 198-204. 1964
22. CLARK, J., P. CHANDRASEKHAN and H. THOMAS : Studies in *Festuca*. IX. Cytological studies of *Festuca pratensis* var. *apennina*. *Z. Pflanzenzüchtg* **77** : 205-214. 1976
23. COOPER, J. P. : Studies on growth and development in *Lolium*. IV. Genetic control of heading response in local population. *J. Ecol.* **42** : 521-556. 1954
24. COOPER, J. P. : Selection and population structure in *Lolium*. I. The initial populations. *Heredity* **13** : 317-340. 1959
25. COOPER, J. P. : Selection and population structure in *Lolium*. II. Genetic control of ear emergence. *Heredity* **13** : 445-459. 1959
26. COOPER, J. P. : Selection and population structure in *Lolium*. III. Selection for date of ear emergence. *Heredity* **13** : 461-479. 1959
27. COOPER, J. P. and K. J. R. EDWARDS : The genetic control of leaf development in *Lolium*. 1. Assessment of genetic variation. *Heredity* **16** : 63-82. 1961
28. COOPER, J. P. : Climatic variation in forage grasses. 1. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactyles*. *J. Appl. Ecol.* **1** : 45-61. 1964

29. COOPER, J. P. and J. R. MCWILLIAM : Climatic variation in forage grasses. 11. Germination, flowering and leaf development in Mediterranean populations of *Phararis tuberosa*. *J. Appl. Ecol.* **3** : 191-212. 1966
30. DAVIS, W. E., B. F. TYLER, M. BOTTILL, J.P. COOPER, H. THOMAS and L. BREESE : Plant intro-duction at the Welsh plant breeding station. *Rep. Welsh Pl. Breed. Stn.* for 1972. 1973
31. DENT, J. W. and D. T. A. ALDRICH : Soulube carbohydrate content of varieties of tetraploid ryegrass. *Nature* **198** : 905. 1963
32. DEWEY, D. R. : Inbreeding depression in diploid, tetraploid and hexaploid crested wheatgrass. *Crop Sci.* **6** : 144-197. 1966
33. DEWEY, D. R. : Some application and misappli-cations of induced polyploidy to plant breeding. In polyploidy; biological relevance. (Ed.) W. H. Lewis. *Plenum Press*. New York 445-470. 1980
34. DIJK, G. E. van : Grass breeding in the Netherlands. *Euphytica* **15** : 163-170. 1966
35. EASTON, H. S. : Performance of aneuploids in an autotetraploid ryegrass population. *N. Z. J. Agric. Res.* **16** : 35-37. 1973
36. EDWARD, K. J. R. : Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 1. Basic patterns of leaf development in *Lolium multiflorum* and *L. perenne*. *Genet. Res.* **9** : 233-245. 1967
37. EDWARD, K. J. R. : Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 11. Analysis of selection lines *Genet. Res.* **9** : 247-257. 1967
38. FORSTER, C. A. : A study of the theoretical expecta-tion of F<sub>1</sub> hybridity resulting from bulk interpopula-tion hybridization in herbage grasses. *J. Agric. Sci., Camb.* **76** : 295-300. 1971
39. FORSTER, C. A. : Interpopulational and inter-variational F<sub>1</sub> hybrids in *Lolium perenne*, heterosis under simulated-sward conditions. *J. Agric. Sci., Camb.* **76** : 401-409. 1971
40. FORSTER, C. A. : Interpopulation and intervariational F<sub>1</sub> hybrids in *Lolium perenne*, performance in field sward conditions. *J. Agric. Sci. Camb.*, **80** : 463-477. 1973
41. FORSTER, C. A. : Prospected for the development of F<sub>1</sub> hybrid varieties of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and other herbage grasses. *J. Agric. Sci., Camb.* **81** : 33-37. 1973
42. FRAME, J. : The potential of tetraploid red clover and its role in the United kingdom. *J. Br. Grassld. Soc.* **31** : 139-152. 1976
43. FRAME, J., R. D. HARKESS and I. V. HUNT : The effect of companion grasses in timothy production in swards cut for conservation. *J. Br. Grassld. Soc.* **28** : 213-218. 1973
44. FREY, K. J. : Plant breeding in the seventies, useful genes from plant species. *Egypt. J. Genet. Cytol.* **5** : 460-482. 1976
45. 後藤寛治, 川端習太郎, 森 行雄 : オーチャードグラス品種の草取量と種子取量にみられる変異. 北農試彙報, **93** : 84-88, 1968
46. 後藤寛治 : 個体植えによるオーチャードグラス品種の評価. 北農試彙報, **94** : 79-92. 1969
47. GYMER, P. T. and W. J. WHITTINGTON : Hybrids between *Lolium perenne* L. and *Festuca pratensis* Huds. 1. Crossing and incompatibility. *New Phytol.* **72** : 411-424. 1973
48. 林 満 : 北海道における主要草種の生育特性. 北海道草地研究会報, **4** : 12-24. 1968
49. 早川康夫, 佐藤康夫 : 永年放牧地の特性と管理. 3報 季節生産の平準化に及ぼす草丈と代表的放牧用草種. 北農試彙報, **97** : 17-27. 1970
50. HAYWARD, M. D. and E. L. BREESE : The genetic organization of natural populations of *Lolium perenne* L. 111. Productivity. *Heredity* **23** : 357-368. 1968
51. HAYWARD, M. D. and G.F. NSOWAH : The genetic organization of natural populations of *Lolium perenne* L. IV. Variation within populations. *Heredity* **24** : 521-528. 1969
52. 石栗敏機 : 刈取の回次および間隔を異にしたイネ科牧草の飼料価値. 日草誌, **21** : 154-158. 1975
53. JAUHAR, P. P. : Chromosome relationships between *Lolium* and *Festuca*. *Chromosoma* **52** : 103-131. 1975
54. JAUHAR, P. P. : Genetic control of diploid-like meiosis in hexaploid tall fescue. *Nature* **254** : 595-597. 1975
55. JENKIN, T. J. : Interspecific and intergenetic hy-bbrids in herbage grasses. XVI. *Lolium perenne* and *Festuca pratensis* with reference to *Festuca lolioacea*. *J. Genet.* **53** : 379-441. 1955
56. JONES, R. J., C. J. NELSON and D. A. SLEPER : Seedling selection for morphological characters associated with yield of tall fescue. *Crop Sci.* **19** : 631-634. 1979
57. 川端習太郎, 後藤寛治 : 最近海外より導入したトールフェスクおよびメドースェスク品種の生産力と諸特性にみられる変異性. 北海道農試研究資料, **2** : 1-52. 1973
58. 川端習太郎 : 牧草育種における生態型への利用. 育種学最近の進歩, **13** : 93-97. 1973

59. 窪田文武, 梶 和一, 鎌田悦男: 牧草の乾物生産。IV 報 牧草の乾物生産におよぼす吸光係数の影響。日草誌, **17**: 243-250. 1971
60. 楠谷彰人, 杉山修一, 後藤寛治: オーチャードグラスの生産性に関する研究。IV. 草地状態におけるオーチャードグラス品種の乾物生産特性。日草誌, **25**: 7-15. 1980
61. LAWRENCE, P. L. and K. J. FREY: Inheritance of grain yield in oat species cross (*Avena sativa* x *A. sterilis*). *Egypt. J. Genet. Cytol.* **5**: 400-409. 1976
62. LEWIS, E. J.: Studies in *Festuca*. IV. A Phyletic study of *Festuca pratensis* var. *apennina* (De Not.) Hack., hybridization with synthetic tetraploid *F. pratensis* Huds. *Genetica* **47**: 59-64. 1977
63. LORENZETTI, F., B. F. TYLER, J. P. COOPER and E. L. BREESE: Cold tolerance and winter hardiness in *Lolium perenne*. I. Development of screening techniques for cold tolerance and survey of geographical variation. *J. Agric. Sci., Camb.* **76**: 199-209. 1971
64. LUNDQVIST, A.: Self-incompatibility in *Festuca pratensis* Huds. *Hereditas* **47**: 542-562. 1961
65. MACCOLL, D. and J. P. COOPER: Climatic variation in forage grasses. III. Seasonal changes in growth and assimilation in climatic races of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca*. *J. Appl. Ecol.* **4**: 113-127. 1967
66. MILES, D. G., G. GRAFFITH and R. J. K. WALTER: Variation in the chemical composition of four grasses. *Rep. Welsh. Pl. Breed. Stn.* for 1963: 110-114. 1964
67. MORGAN, W. G. and H. THOMAS: Cytogenetic studies in the *Lolium/Festuca* complex. *Ann. Rep. Welsh. Pl. Breed. Stn.* for 1980: 109-110. 1981
68. NAGATA, T. and T. OKABE: Frequency of aneuploids in autotetraploid populations of italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.). *Jap. J. Breed.* **28**: 205-210. 1978
69. 永田 保: 同質4倍体イタリアンライグラスにおける異数体の特性。日本育種学雑誌, **29**: 別冊1, 218-219. 1979
70. 能代昌雄, 平島利昭: 牧草の耐寒性に関する研究。I 北海道根釧地方におけるイネ科牧草の凍害と雪腐大粒菌核病害。日草誌, **23**: 289-294. 1978
71. OBRIEN, T. A., W. J. WHITTINGTON and P. SLACK: Competition between perennial ryegrass, meadow fescue and their natural hybrid, variation in growth rate and in the proportion of each species with time. *J. Appl. Ecol.* **4**: 501-512. 1967
72. 及川 寛, 田辺安一, 大原益博: 十勝地方における雪腐病による被害の異常発生。I 気象経過と被害の関連。北海道草地研究会報, **10**: 80-84. 1976
73. 及川 寛, 田辺安一, 大原益博, 山川政明: 十勝地方における雪腐病による牧草被害の異常発生。II. 土地条件及び草地造成後の経過年数など被害との関連。北海道草地研究会報, **10**: 84-87. 1976
74. 岡部 俊: イタリアンライグラスの育種に関する基礎的研究。北陸農試報, **17**: 129-284. 1975
75. 小倉紀美, 石田 淳, 阿部英男: 放牧型牧草種及び刈取回次別無機成分含量。北海道草地研究会報, **11**: 98-100. 1977
76. PANELLA, A. and F. LOREZETTI: Selfing and selection in alfalfa breeding programmes. *Euphytica* **15**: 248-258. 1966
77. RHODES, I.: The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium spp.*). *J. Agric. Sci., Camb.* **73**: 315-319. 1969
78. RHODES, I.: The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium spp.*). II. Yield, canopy structure and light interception. *J. Agric. Sci., Camb.* **77**: 283-292. 1971
79. RHODES, I.: The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium spp.*). IV. Canopy characters and their relationship with sward yields in some intra population selections. *J. Agric. Sci., Camb.* **84**: 345-351. 1975
80. RHODES, I. and S. S. MEE: Changes in dry matter yield associated with selection for canopy characters in ryegrass. *Grass and forage science* **35**: 35-39. 1980
81. RICE, J. S. and J. W. DUKLEY: Gene effects responsible for inbreeding depression in autotetraploid maize. *Crop Sci.* **14**: 390-393. 1974
82. ROBSON, M. J. and O. A. JEWISS: A comparison of British and North African varieties of tall fescue. II. Growth during winter and survival at low temperatures. *J. Appl. Ecol.* **5**: 179-190. 1968
83. ROBSON, M. J. and O. A. JEWISS: A comparison of British and North African varieties of tall fescue. III. Effects of light, temperature and day length on relative growth rate and its components. *J. Appl. Ecol.* **5**: 191-203. 1968
84. 佐藤康夫: 放牧期間延長に関する研究。2報 晩秋に伸長する草種を用いた放牧試験。北海道草地研究会報, **6**: 57-59. 1972
85. 赤城仰哉: 草地の維持管理と更新。北海道草地研究会報, **14**: 14-22. 1980
86. 清水矩宏: 牧草類の切穂の人工培養による種子の形成と発芽習性。I. 数種寒地型牧草における切穂の人工

- 培養による種子形成の可能性。日草誌, **23**: 295-300. 1978
87. SIMMONSEN, Ø: Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne* L. *Hereditas* **75**: 157-188. 1973
88. SIMMONSEN, Ø: Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Festuca pratensis*. *Hereditas* **79**: 73-108. 1975
89. SIMMONSEN, Ø: Genetic variation in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne*. *Hereditas* **84**: 133-156. 1977
90. SIMMONSEN, Ø: Genetic variation in diploid and autotetraploid populations of *Festuca pratensis*. *Hereditas* **85**: 1-24. 1977
91. SJØSETH, H.: Studies on frost hardiness in diploid and autotetraploid red clover (*Trifolium pratense*) and winter rye (*Secale cereals*). *Hereditas* **43**: 679-682. 1957
92. STALKER, H. T.: Utilization of wild species for crop improvement. *Adv. in Agr.* **33**: 111-147. 1980
93. STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. *Columbia University Press*, New York. 1950
94. STEBBINS, G. L.: Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. In Genetics in plant breeding. *Brookhaven symposia in biology No.9. Brookhaven National Laboratory*, Upton, New York 37-52. 1956
95. STEBBINS, G. L.: Chromosome evolution in higher plants. *Addison, Wesley*. 155-201. 1971
96. 杉山修一, 高橋直秀, 後藤寛治: *Festuca* 属における潜在の変異に関する研究。III. トールフェスク生態型にみられる諸特性の変異。日草誌, **26**: 256-266. 1980
97. 高畑 滋, 早川康夫: 不耕起草地造成における発芽と定着に関する研究。I 表面播種した牧草種子の発芽特性。北農試彙報, **97**: 1-8. 1970
98. 竹田芳彦, 田辺安一: イネ科牧草の株形質に関する研究。I 4種イネ科牧草の株の大きさの推移。北海道草地研究会報, **13**: 72-75. 1980
99. TYLER, B. F., M. BORRILL and D. CHORLTON: Studies in *Festuca*. X. Observations on germination and seedling cold tolerance in diploid *Festuca pratensis* and tetraploid *F. pratensis* var. *apennina* in relation to their altitude distribution. *J. Appl. Ecol.* **15**: 219-226. 1978
100. VAN BOGAETT, G.: A comparison between colchicine induced tetraploid and diploid cultivars of *Lolium species*. In ploidy in fodder plants. *Reports of the Eucarpia Fodder Crop Section. Zürich*. 61-78. 1975
101. 脇本 隆: 混播牧草の草種構成に関する研究。北海道大学学位論文。1980
102. WEBSTER, G. T. and R. C. BUCKNER: Cytology and agronomic performance of *Lolium-Festuca* hybrid derivatives. *Crop Sci.* **11**: 109-112. 1971
103. WEXELSEN, H., K. ASTVEIT and M. BRAGD: Some data on selection in tetraploid rye. *Euphytica* **10**: 244-256. 1961
104. WILKINS, P. W.: Infection of *Lolium* and *Festuca* spp. by *Drechslera siccans* and *D. catenaria*. *Euphytica* **22**: 106-113. 1973
105. WIT, F.: Tetraploid italian ryegrass. *Euphytica* **7**: 47-58. 1958
106. WIT, F.: Hybrids of ryegrasses and meadow fescue and their value for grass breeding. *Euphytica* **8**: 1-12. 1959
107. WIT, F.: Natural and experimental hybrids of ryegrasses and meadow fescue. *Euphytica* **13**: 294-304. 1964
108. ZARROUGH, K. M. and C. J. NELSON: Regrowth of genotypes of tall fescue differing in yield per tiller. *Crop Sci.* **20**: 540-544. 1981

# Studies on the Potential Variability in Meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.)

Naohide TAKAHASHI

(Experiment Farms, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Japan)

## Summary

Meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.), an important temperate grass species, has a high winter hardiness, palatability and mixing ability, but on the other hand it has a rather low productivity. Thus, improvement of the productivity is the most important objective in the breeding of meadow fescue.

The breeding of meadow fescue is not so successful as in other species such as timothy, orchardgrass and perennial ryegrass, because this species has a narrow genetic variability in many agronomic characters available for the selection. However, in meadow fescue there appears to be a further possibility of genetic improvement. This species is a diploid and is closely related to the grass species of *Lolium* as well as *Festuca*, and thus polyploidization by colchicine treatment and interspecific hybridization can be applied to the breeding easily. Particularly, *F. pratensis* var. *apennina* which is a naturally occurring tetraploid species of meadow fescue may be a promising material for the improvement because of its close affinity to meadow fescue.

The purpose of this study is to clarify the possibility of broadening the genetic variability in agronomic characters, particularly in productivity by means of introduction of natural strains (ecotypes), polyploidization and interspecific hybridization.

### I. Variability in diploid.

1. Variation in the main agronomic characters at the flowering stage was analyzed in 50 cultivars by principal component analysis. Three components were extracted, which may represent plant type, productivity and vegetative growth at the flowering stage. Many cultivars were situated around the central part in the scatter diagrams of each component. This seems to indicate the narrow genetic variability in these characters among cultivars of meadow fescue.

2. Main morphological characters and annual yields under three and five cutting systems were investigated in 14 diploid cultivars, 2 autotetraploid cultivars and a natural strain originating from European Alps. Principal component analysis was also applied and three components, namely, plant type, regrowth ability and earliness were extracted. Diploid cultivars showed similar patterns of distribution in the scatter diagrams of each component to those of the former experiment; namely they showed the narrow genetic variability, too. In contrast, autotetraploid and the natural strain showed distinctive properties. Autotetraploid had few but large tillers, and the natural strain showed a high regrowth ability.

3. The main morphological characters at the flowering stage and annual yield in the three and five cutting systems were investigated in the diploid cultivar (Trader) and ten natural strains originating from mountain areas in Liguria. Natural strains showed better vegetative growth at the reproductive growth stage and showed higher productivity in the frequent cutting system than diploid cultivars. Thus it can be said that natural strains of meadow fescue are probably good genetic resources for the breeding of the cultivars for grazing.

4. The range of genetic variation in the first heading date of meadow fescue, orchardgrass and tall fescue was compared. Standard deviation of both between and within cultivars in meadow fescue was lower than those in orchardgrass and tall fescue. Hence, broadening the genetic variability seems to be the most important project in the breeding of meadow fescue.

## II. Variability in tetraploid.

1. Eleven autotetraploid plants were obtained from Trader by colchicine treatment. Polycross progenies among these strains were evaluated. Autotetraploid strains showed larger but fewer tillers, lower dry matter content and later maturity than Trader. A large variation in the yield among strains of autotetraploid was found. Three strains showed significantly higher annual yield (per plant) than Trader. This result indicates the possibility of breeding high yield autotetraploid cultivars.

2. The main agronomic characters were compared among 15 diploid, 6 autotetraploid and 2 naturally occurring tetraploid species (*F. pratensis* var. *apennina*). Both tetraploid types tended to have larger tillers and leaf size, but fewer heading tillers, spikelets and florets per plant. *F. pratensis* var. *apennina*, particularly, showed lower seed production, but had a higher vegetative growth at the flowering stage and better regrowth ability than diploid and autotetraploid.

3. Growth patterns of Trader, an autotetraploid strain derived from Trader and var. *apennina* were investigated in the first, second and third years after sowing. Autotetraploid had larger but fewer tillers throughout the season. Autotetraploid showed a higher growth rate in both shoot and root than Trader in the early growth stage of the first year, but no difference was found between them in the late growing season (about 100 days after sowing). Although var. *apennina* was the least productive in both shoot and root growth in the first year, this species became increasingly productive as the years passed. On the third year, var. *apennina* showed the highest yield and the least decrease in number of the heading tillers. Var. *apennina*, although less productive in the first year, showed a good regrowth ability and persistency

## III. Variation in dry matter production under sward.

Dry matter production of 6 diploids, 3 autotetraploids and a triploid hybrid derived from crossing between var. *apennina* and meadow fescue was evaluated. There was no significant difference between the yield of strains in the second and the third year after sowing. Production was correlated positively with tiller size during the vegetative growth stage and with culm length and heights of the flag and the penultimate leaves during the reproductive growth stage. Tiller size may be the most important character in determining the dry matter production under sward conditions.

## IV. Crossing between meadow fescue and *F. pratensis* var. *apennina*.

1. Triploid hybrids were made by crossing between diploid and var. *apennina*. All plants of triploid hybrid obtained showed higher tillering ability and productivity than both parents under the spaced planting conditions, but no change in tiller size was seen. But its superiority to parents was not seen under sward conditions because greater tillering ability of triploid hybrid was restricted under close plant density. The setting rate of F<sub>1</sub> seeds was a half to one third high as the parents, but all F<sub>1</sub> triploid plants were completely sterile. Thus, the breeding of triploid hybrid leaves problems unsolved in seed production.

2. Tetraploid hybrids were made by crossing between autotetraploid and var. *apennina*. Tetraploid hybrids showed a large variation in productivity ranging from the unproductive plant with only a few tillers to the very productive ones with a more than two times higher yields than both parents. The productive plants of tetraploid hybrids also vary in fertility. Hybrid plants generally showed a low fertility, but there were some that showed high pollen or seed fertility. Under sward conditions which cause a high mortality rate within one year, it would not be necessary for all plants to be uniformly productive. Thus a wide range of variation of tetraploid hybrid will not be a critical problem for actual application. In addition, increase in fertility may be possible by selection. Thus, utilization of tetraploid hybrid seems to be a promising way for the further improvement of productivity in meadow fescue.