HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	放牧草地におけるチモシー近隣個体群間の分化
Author(s)	平野, 繁; 島本, 義也; 津田, 周彌
Citation	北海道大学農学部牧場研究報告, 13, 79-89
Issue Date	1988-01-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/48923
Type	departmental bulletin paper
File Information	13_79-89.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北大・牧場研究報告　13：79－89（1987）

放牧草地におけるチモシー近隣個体群間の分化

平野　　繁[1)]・島本　義也・津田　周彌
（北海道大学農学部工芸作物学講座）

要　　旨

平野　繁・島本義也・津田周彌（1987）放牧草地におけるチモシー近隣個体群間の分化。北大農学部付属牧場研究報告13：79－89

放牧草地に生育するチモシーの個体群間の変異および放牧草地で生ずる環境ストレスを模擬した処理に対する反応から，近隣個体群間の分化を検討した。得られた結果は，次のように要約された。

1）放牧草地のコドラート内に生育するチモシーの個体群間に分化が，重さに関する形質で，観察された。

2）対照区に比較して，浸水は葉茎部の割合を高く，根部の割合を低く，刈取りと鎮圧は，葉茎部の割合を低く，鱗茎部と根部の割合を高くした。鎮圧は分げつと鱗茎の数を増加させた。

3）浸水で一茎重，刈取りで葉茎重に処理に対する反応に個体群特異性が観察されたが，放牧草地で頻繁に起っている冠水や採食によるストレスに対する適応型の分化の結果とは考えられなかった。

4）放牧草地におけるチモシーの近隣個体群間の分化の過程について考察した。

キーワード：個体群変異，近隣個体群，放牧草地，チモシー，ストレス

緒　　言

チモシーは，北海道の寒冷地域に適した草種であり，この地域での放牧草地の基幹草種となっている。他の寒冷型牧草種と同様に，チモシーは明治の初頭に北海道に導入されて，ほぼ一世紀を経過した。その間に生じた逃亡型に種々の生態型が観察されている（湯本，1983）。一方，牧草植物は，草地生態条件のもとで，異なる環境ストレスを受けたと思われる近隣個体群の間にも，分化が観察されている（Jain and Bradshow, 1966 ; Turkington and Harper, 1979）。

平野ら（1987）は，放牧草地内の牧区を異にする個体群の変異を調査し，個体群間の分化を検討した。本報告は，放牧草地のコドラート内の異なる環境条件のもとに生育していた牧草植物群落から，チモシーを採集し，それらを均一な環境条件のもとで栽培し，放牧草地におけるチモシーの個体群間分化を検討することである。さらに，放牧草地の牧草植物が頻繁に遭遇すると思われる環境ストレスを模擬した処理を施し，各個体群の各処理に対する反応の結果より，近隣個体群間の適応的分化を検討することである。

謝　辞 ― 本研究を遂行するにあたり，終始御協力を戴いた澤田　均博士に謝意を表します。また，実験材料の採集に多大な御便宜を計ってくださいました北海道大学農学部附属牧場の関係各位に御礼を申しあげます。

1）現東京農業大学農学部

材料と方法

本実験に供試した材料のチモシーは，北海道大学農学部附属牧場の放牧草地の牧区Ⅰaに設置した定置コドラートから採集した。この放牧草地の牧区は，1965年に蹄耕法で造成され，5月中旬から11月までの間，約40頭の牛が輪換放牧されている。この草地に播種されたチモシー品種はクライマックスである。この草地は，オーチャードグラスが優占しているが，このコドラートは比較的チモシーの被度が高かった。

Fig. 1に示した8箇所に生育しているチモシー個体群から，各々数個体を株で採集した。一つの個体群で採集した個体が，同一ジェネット（種子に起原した個体）からのラメットであることを避けるため，最短で約20cmの間隔をおいた株を採集の対象とした。各々の個体群の生育場所は，互いに近接しているが，生態条件を異にする。採集時点での生態的特性と採集個体数をTable 1に示した。

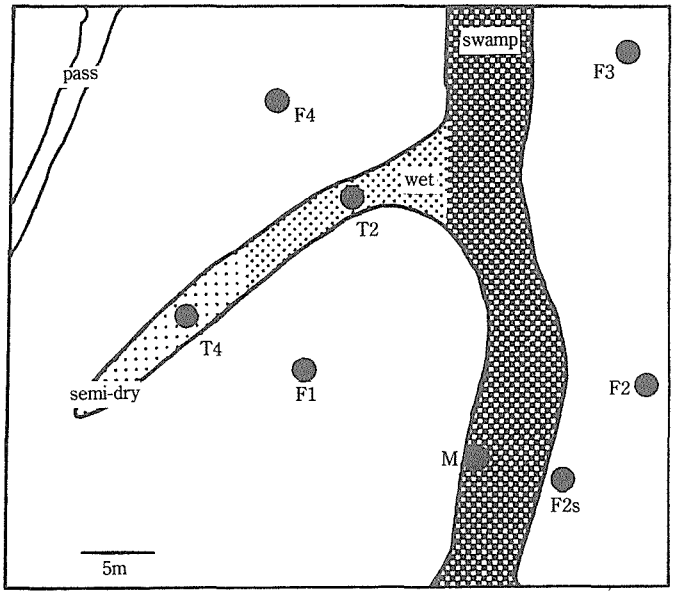


Fig. 1. Map of the collection sites in quadrat of pasture, Livestock Farm, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

Table 1. Materials collected and habitat informations

Population	No. of sample	Topograph	Moisture condition	Main associated species	Main disturbance
F1	6	Flat	Dry	*Dactylis glomerata*	Weak grazing
F2	7	Flat	Dry	*Poa pratensis*	Heavy grazing & trampling
F3	7	Flat	Dry	*Phleum pratense*	Weak grazing
F4	5	Flat	Dry	*Dactylis glomerata*	Weak grazing
F2S	4	Slope	Dry	*Dactylis glomerata*	Weak grazing
M	4	Marsh	Stagnant	*Carex stipata*	Little
T2	5	Less slope	Wet	*Trifolium repens*	Little
T4	6	Less slope	Less dry	*Dactylis glomerata*	Medium grazing

1981年秋に，各個体群から採集した各個体について，一つの株に適当数の分げつが入るように株を分割し，ジーフィポットに定植した。温室で冬期間を過し，1982年春に直径10cmのビニールポットに移植し，屋外で1年間生育させた。1983年5月6日，各個体について5等分に株分けし，上記と同じビニールポット4個に1株づつと素焼鉢（ビニールポットと同容積）に1株を移植した。5月15日に全個体に施肥（ポット当り，ハイポネックス1000倍液を100 cc）した。ビニールポットの移植された2個は，対照区とした。他の2個のビニールポットと素焼鉢は，放牧草地において牧草植物が頻繁に遭遇するストレスを模擬した処理を施した。処理の方法は，Table 2に示した。尚，いずれのポットにも畑土を使用した。

Table 2. Regimes and methods of treatment simulating the stress in pasture

Regime	Pot	Method	Stress
Cutting	Vinyl plastic	Four cuts; May 31, June 28 July 20, August 13	Grazing
Pressing	Unglazed	The same cut as cutting regime and six times of press (July 1, 2, 20, 21, August 13, 14,). 20 presses per each time by woody disc (10 cm diameter) with about 1.2 kg weight	Grazing and trampling
Submerging	Vinyl plastic	Submerged pots in water pool after May 31	Heavy recipitation

11月2日に各ポット毎に，土壌を洗い落した後，分げつ数と鱗茎数（鱗茎の形成がみられる分げつ）を調査した。また，各株を葉茎，鱗茎，根の部分に分割し，80℃で48時間，熱風乾燥器に入れた後，各部位の重さを測定した。

結　　果

個体群間変異

供試した個体群の対照区の調査結果を，乾物重について Fig. 2(a)に，分げつ数と鱗茎数について Fig. 2(b)に，一茎重（葉茎重／分げつ数）と一鱗茎重（鱗茎重／鱗茎数）について Fig. 2(c)に示した。これらの形質について，個体群間と個体群内個体間の変異を検定するために実施した分散分析の結果を Table 3 に示した。

Table 3. Differences in various characters among populations

Analysis of variance		Mean Squares							
		Dry Weight				Number of		Dry Weighter per	
Variation	d. f.	All	Shoot	Haplocorm	Root	Tiller	Haplocorm	Tiller	Haplocorm
Between Population	7	1.182*	0.334*	0.0064*	0.244*	2.85	0.94	19.9*	1.47
Within Population	36	0.444	0.149	0.0038	0.128	7.21	1.31	9.1	1.19
Error	44	0.559	0.158	0.0026	0.132	7.07	1.00	7.7	0.76
Index of Populational Difference#		0.232	0.264	0.109	0.141	−	−	0.178	0.040

*：significant at the 5% level.

#：$\delta_B^2/(\delta_B^2+\delta_W^2)$, where δ_B^2 and δ_W^2 are Between-population and Within-population variances, respectively.

−：no estimate.

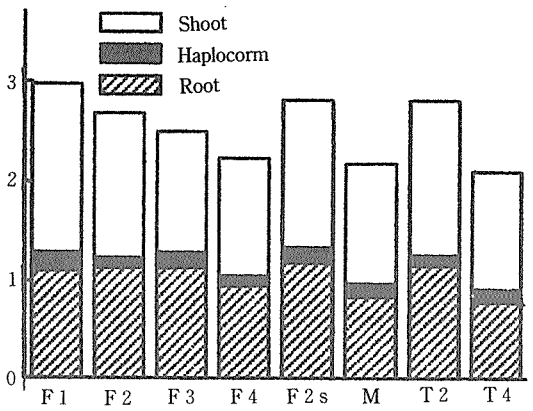
個体群内個体間の変異が有意となる形質はなかったが，個体群間の差異がいくつかの形質で，観察された。特に乾物重に関する形質に個体群間差異が顕著であった。全体の乾物重は，個体群Ｆ１，Ｆ２ＳとＴ２が高く，個体群Ｆ４，Ｍ，Ｔ４が低かった。しかし，個体群Ｆ１とＴ２は葉茎部の乾物重が高いのに対し，個体群Ｆ２Ｓは，鱗茎部の乾物重が高い。一方，乾物生産量の低い三つの個体群は，いずれも根部の乾物重が低いが，全体に対する根部の乾物重の割合が特に低いことはなかった。分げつ数は個体群Ｍが多く，鱗茎数は個体群Ｆ２とＦ４が少ない傾向にあったが，これらの数に関する形質の個体群間変異は，統計的には有意でなかった。一茎重と一鱗茎重は，共に，個体群Ｆ１とＴ２が大きく，個体群Ｍが小さかった。

個体群間の変異性を表す指数を Table 3 の下側に示した。葉茎が個体群間変異が大きく，その次に一茎重であった。分げつ数と鱗茎数の数に関する形質には個体群間変異が観察されなかった。

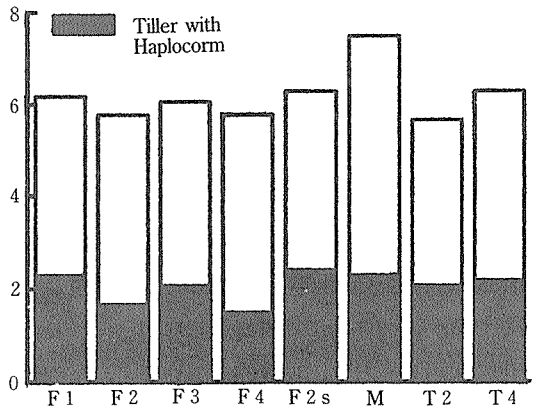
形質間の相関関係

放牧草地に生育するチモシーの形質間相関関係を明らかにするため，対照区の結果をもとに，個体群間と個体群内個体間に分割して求めた相関係数を Table 4 に示した。

a) Dry Weight (g)



b) Number of Tiller



c) Dry Weight (g) per

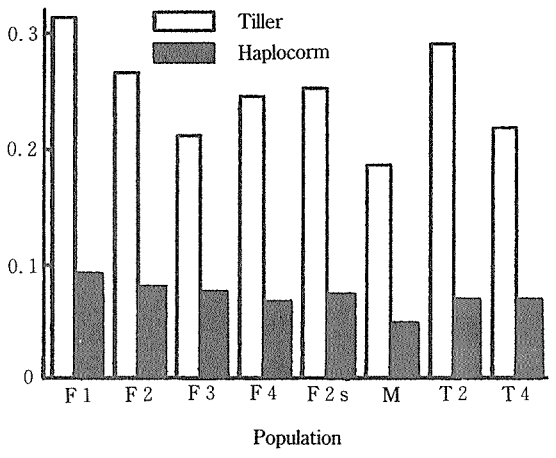


Fig. 2. Plant size characters of timothy collected from the adjoining populations in pasture.

Table 4. Correlation coefficient of between-population (upper) and witin-population (lower) between the characters.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Dry Weight								
1) Overall		0.93**	0.52	0.86**	−0.39	0.22	0.83**	0.70*
2) Shoot	0.99**		0.51	0.63	−0.28	0.24	0.91**	0.01
3) Haplocorm	0.51**	0.33*		0.30	0.26	0.65	0.35	0.75*
4) Root	0.91**	0.66**	0.49**		−0.50	0.06	0.53	0.54
Number of								
5) Tiller	0.45**	0.38*	0.61**	0.39*		0.52	−0.56	−0.55
6) Haplocorm	0.45**	0.27	0.69**	0.49**	0.73**		−0.07	0.04
Dry Weight per								
7) Tiller	0.19	0.34*	−0.43**	0.08	−0.64**	−0.56		0.70*
8) Haplocorm	−0.18	−0.11	−0.07	−0.23	−0.29	−0.59**	0.23	

**,*：Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

生育量を表わす葉茎重，鱗茎重，根重の相互の間には正の相関関係が観察された。前述のように，これらの３つの形質において，個体群間に分化が観察されたが，互いの相関関係は，個体群間で小さく，個体群内個体間において大きいことがわかった。すなわち，生育量を表す葉茎重，鱗茎重，根重の間の正の相関関係は，個体群間に起因する部分は小さい。分げつ数と鱗茎数の間には，個体群内個体間に高い正の相関関係があった。一茎重と一鱗茎重の間には，個体群間に正の相関関係が観察されるが，個体間には観察されなかった。したがって，この両形質の結びつきは，個体群間の分化に起因しており，環境的でないことを示唆している。

個体間では，全重が，葉茎，鱗茎，根の各部位重と高い相関関係を示した。さらに，分げつ数が，葉茎，鱗茎，根の各部位重と相関関係を，鱗茎数が鱗茎，根の各部位重と相関関係を通して全重に寄与している。それに対して，個体群間では，全重が，葉茎と根の各部位重と相関関係を示し，さらに，一茎重が葉茎重との相関関係を通して全重に寄与している。また，鱗茎重が大きい個体群は，鱗茎数ではなく，一鱗茎重が大きいことがわかった。このように，個体群間と個体間では，形質間の相関関係の様相を異にした。

処理効果

多雨による冠水，家畜による採食と踏圧によるチモシーの生育に対する影響を明らかにするため，それらのストレスを模擬した浸水，刈取り，鎮圧の処理実験を実施した。処理別に調査形質の平均値，および，対照区と処理区との比較，処理区の相互間の比較のための最小有意差をTable 5に示した。

放牧草地において，そこで生育している牧草植物が遭遇したであろうストレスを模擬した処理は，総て生育量を抑制する効果があった。しかし，形質によって差異があり，葉茎重や根重には大きく，鱗茎重には小さく，処理効果が現れた。また，葉茎重には，刈取り処理の効果が，根重

Table 5. Effects of treatments on various characters of timthy collected in pasture

Treatment	Dry. Weight (g/plant)				Number of		Dry Weight (mg) per	
Regime	Overall	Shoot	Haplocorm	Root	Tiller	Haplocorm	Tiller	Haplocorm
Control	2.55	1.38	0.13	1.03	6.1	2.0	250	74
Submerging	1.97	1.24	0.11	0.62	6.1	1.8	232	68
Cutting	1.44	0.64	0.13	0.68	6.6	2.8	102	49
Pressing	1.64	0.74	0.14	0.76	7.3	2.9	112	53
L. S. D. 1	0.19	0.11	0.017	0.09	0.8	0.3	25	9
L. S. D. 2	0.22	0.13	0.020	0.10	0.9	0.4	29	10

L. S. D. 1 for control versus treatment.
L. S. D. 2 for among treatments

には，浸水処理の効果が，顕著に現れた。鱗茎重は，対照区と比較して，浸水処理では減少したが，刈取り区と鎮圧区ではその効果はほとんど観察されなかった。

分げつと鱗茎の数に関する形質は，鎮圧処理によって分げつ数が，刈取りと鎮圧の処理によって鱗茎数が，増加する傾向にあった。一茎重と一鱗茎重は，共に同じ傾向を示し，対照区と比較して，刈取りと鎮圧の処理では減少したが，浸水処理では，その効果がほとんどなかった。

資源配分におよぼす処理効果を検討するため，各処理における全乾物重に対する各部位の乾物重の割合と鱗茎形成率（分げつの内，鱗茎を形成している割合）を Table 6 に示した。対照に対して，浸水処理により，葉茎部へ配分が多くなり，根部への配分が少なくなるが，鱗茎部への配分は変らない。刈取り処理においては，鱗茎部と根部への配分を多くし，葉茎部への配分を極端に低くした。鎮圧処理は，刈取り処理と同じ傾向を示しているので，鎮圧を施す前の刈取りによる効果と思われる。鱗茎形成率は，刈取りと鎮圧の処理によって高くなる傾向を示した。

Table 6. Effects of submerge, cutting and pressing on resources allocation of timothy collected in pasture.

Treatment	Resources Allocation (%)			Rate (%) of
Regime	Shoot	Haplocorm	Root	Haplocorm#
Control	56.3	6.6	37.1	32.8
Submerging	67.8	7.5	24.7	29.5
Cutting	46.3	11.4	42.3	42.4
Pressing	48.0	10.6	41.4	39.7

: Number of haplocorm/Number of tiller.

個体群と各処理との相互作用

Table 7 は，個体群と各処理との相互作用を知るために，対照区と各々の処理区とを組合せて，分散分析を行った結果である。

浸水処理で一茎重に，刈取り処理で葉茎重に統計的に有意な個体群との相互作用が観察された。さらに，両者の場合とも，個体群間の変異も有意に検出されていた。このことは，浸水処理における一茎重と刈取り処理における葉茎重が，対照のときの個体群の特性が処理環境において

Table 7. *Analyses of variance in various characters for the interaction of population with the treatment.*

Sources of Variation	df	Mean Squares							
		Dry Weight				Number of		Dry Weight# per	
		Overall	Shoot	Haplocorm	Root	Tiller	Haplocorm	Tiller	Haplocorm
Plant	43	0.569	0.223	0.42	0.132	8.26	1.63	18.7**	1.65**
BP	7	1.274*	0.487*	0.78	0.286*	3.53	1.76	37.7*	2.08
WP	36	0.432	0.172	0.35	0.102	9.18	1.61	15.0*	1.57**
Submer. (S)	1	9.764**	0.562	2.37	4.933**	0.14	1.23	9.6	1.12
Plant x S	43	0.227	0.097	0.20	0.047	2.67	0.64	4.8	0.76
BP x S	7	0.277	0.127	0.13	0.038	4.12	0.66	10.8*	0.59
WP x s	36	0.217	0.091	0.21	0.048	2.39	0.63	3.7	0.80
Plant	43	0.549	0.182	0.48*	0.148	8.92	1.50	8.7	1.04
BP	7	1.048	0.364**	0.81	0.258	7.85	1.96	17.2*	1.32
WP	36	0.451	0.146	0.42	0.127	9.13	1.41	7.1	0.98
Cutting (c)	1	35.780**	16.221**	0.02	3.761**	6.06	17.51*	638.8**	18.84**
Plant x C	43	0.159	0.053	0.27	0.037	3.17	0.97	3.2	0.47
BP x C	7	0.225	0.104*	0.13	0.029	2.37	0.94	4.6	0.32
WP x C	36	0.146	0.043	0.29	0.039	3.34	0.98	2.9	0.50
Plant	43	0.473	0.154	0.49*	0.140	11.65	2.08**	9.1	1.15
BP	7	1.073*	0.348*	0.69	0.290*	7.64	1.02	16.6	1.54
WP	36	0.357	0.116	0.46	0.111	12.43*	2.28**	7.7	1.07
Pressing (P)	1	24.007**	12.092**	0.10	2.115**	36.38*	21.88**	554.8**	1.35**
Plant x P	43	0.229	0.086	0.21	0.043	4.67	0.70	3.1	0.43
BP x P	7	0.315	0.136	0.25	0.039	2.81	0.26	4.9	0.36
WP x P	36	0.212	0.076	0.21	0.044	5.03	0.78	2.7	0.45
Error	44	0.559	0.158	0.26	0.132	7.07	1.00	7.7	0.76

**, *: significant at the 1% and 5% levels, respectively.
#: ×1000
Plant, treatment, Plant x treatmnt tested against error.
BP tested against WP, where BP and WP stood for Between population and Between plant within population, respectively.

も相対的に維持されている一方で，処理に対してある個体群が特異的に反応していることを示している。Warwick（1980）は，*Plantago major* と *Poa annua* で踏圧模擬処理に対する反応に個体群間差異を観察しているが，本実験のチモシーでは鎮圧処理に対してそのような傾向は観察されなかった。

考　　察

放牧草地の比較的近隣から採集したチモシー個体群の間に，いくつかの形質で，分化がみられた。一つの品種が播種された放牧草地において，個体群間に分化が生れる原因として次の三つのことが考えられる。1）その個体群が生育していた生態条件による条件づけ効果，2）限られた比較的小規模の隔離のもとで有性繁殖をしている個体群に働く機会的浮動効果，あるいは，3）その個体群が生育していた生態条件が淘汰圧となって，非適応的な遺伝子型の淘汰効果である。

冷涼地帯に適応した寒地型の牧草植物では，耐凍性における条件づけ効果が知られているが，一般的な量的形質には観察されない。さらに，本実験は，採集後，2年間にわたり均一条件のもとで材料を維持してきたので，条件づけによる個体群間の分化とは考えられない。

一般に，放牧草地においては，自然下種した種子からのジェネット加入が，ほとんど観察されず（Silander, 1962），有性繁殖個体群とはみなされない（島本，1985）。本実験に供試したチモシーを採集したコドラートにおける動態調査においても，自然下種した種子から芽生えまでは加入が認められたが，ジェネットとして定着することはなかった。したがって，ジェネットの加入がない草地条件では，機会的浮動による個体群間分化は生じえないであろう。

それでは，本実験で観察された個体群間の分化は淘汰効果による適応的分化であろうか。採集したときの個体群の生育していた場所の生態条件は確かに異なる（Table 1）。しかし，その主な生態条件を模擬した処理に対する反応に必ずしも個体群の特異性が明白でなかったことから（Table 7），観察された分化を単純に適応的分化とは考えられない。

一般に，生態型の分化は，その個体群が淘汰圧となる一定の環境ストレスに繰り返し遭遇した結果と考えられる（Turesson, 1925 and 1930; Clausen *et al*, 1948）。それに対し，各々の近隣個体群に懸る環境ストレスは，繰り返し起るものと，その時々で異なる種類の環境ストレスがあり，特に，後者のものが多いであろう。ある時にある強い環境ストレスが淘汰圧となって，個体群の遺伝的構造を変化させ（Harberd, 1961; Snaydon, 1970; Snaydon and Davies, 1971; Davies and Snaydon, 1976; Warwick and Briggs, 1978），ある時は他の強い環境ストレスが淘汰圧となって個体群の遺伝的構造を変化させる。このようにして個体群の遺伝的分化に，そのときどきの環境ストレスが寄与するのであろう。したがって，このことが本実験では，現時点で観察される生態条件に対する個体群の適応的分化が観察できなかった理由であろう。

放牧草地に生育している牧草植物は，種々の異なる環境条件のもとにあり，ときには，それが死亡の原因となるような淘汰圧のもとで，個体群の個体数を減少させながらその個体群の遺伝的

構成が，より適応的なものへと，元の個体群から変化したのであろう。この実験で観察された近隣個体群間の分化は，ジェネットの減少過程における種々の，そして，時間的と空間的に異なる環境ストレスによる非適応的遺伝子型の淘汰の結果と思われた。

引 用 文 献

CLAUSEN, J., D. D. KECK and W. M. HIESEY (1948) Experimental studies on nature of species. III Environmental resonses of climatic race of *Achillea.* Carnegie Inst. Wash. Pub., : 581

DAVIES, M. S. and R. W. SNAYDON. (1976) Rapid population differentiation in a mosaic environment. 3 . Measures of selection pressures. Heredity 36, 59－66 .

HARPER, J. L. (1977) Population biology of plants. Academic Press., London

HARBERD, D. J. (1961) Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra* L. New Phytol. 60, 184－206

平野　繁・澤田　均・島本義也・津田周彌（1987）人工草地におけるチモシーの収量形質の個体群間変異 北大牧場研報13, 67－78

JAIN, S. K. and A. D. BRADSHAW (1966) Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I The evidence and theoretical analysis. Heredity 22, 407－441

島本義也（1985）草地の遺伝的管理　育種学最近の進歩　26, 97－106

SILANDER, J. A. (1979) Microevolution and clone structure in *Spartina patens.* Science 203, 658－660

SNAYDON, R. W. (1970) Rapid population differentation in a mosaic environment. I The responce of *Anthoxanthum odoratum* populations to soils. Evolotion 24, 257－269

SNAYDON R. W. and M. S. DAVIS (1971) Rapid population differentation in a mosaic environment. II Morphological variation in *Anthoxanthum odoratum.* Evolotion 26, 390－405

TURESSON, G. (1925) The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas 6 , 147－236

TURESSON, G. (1930) The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas 14, 99－152

TURKINGTON, R. and J. L. HARPER (1979) The growth distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in permanent pasture. 1 Ordination, pattern and contact. J. Ecol. 67, 201－218

WARWICK, S. I. and D. BRIGGS (1978) The genecology of lawn weeds. I Population differentation in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. New Phytol., 81, 711－723

WARWICK, S, I. (1980) The genecology of lawn weeds. VII The response of different growth forms of *Plantagho major* L. and *Poa annua* L. to simulated trampling. New Phytol., 85, 461－469

湯本節三（1983）チモシー自生集団における気候的生態型の分化に関する研究　北海道大学博士論文

Variations among the populations of timothy (*Phleum pratense* L.) adjacently growing in pasture.

Shigeru HIRANO, Yoshiya SHIMAMOTO and Chikahiro TSUDA

(Laboratory of Industrial crops, Faculty of Agriculture, Hokkaido University)

1) Present address: Faculty of Agriculture, Tokyo Agriculture University

In order to investigate on the morphological variations among the populations of timothy adjacently growing in pasture, the populational variations and the response to the artificial stresses simulated the natural stresses frequently occurring in pasture were examined. The results summarized as following.

1) It was found that plant size characters differed among the populations adjoining each other.

2) Compared with the control, the submerging simulated heavy recipitations produced high proportion of shoot and low one of root, and both the cutting and pressing simulated grazing and trampling, respectively, produced low proportion of shoot and high proportions of haplocorm and root.

3) The interactions of populations with submerging and cutting treatments were significantly found in dry weight per tiller and shoot weight, respectively. It was not found, however, that the population was an adaptive form to such a stress as heavy recipitation or grazing.

4) Differentiation among the adjoining population of timothy in pasture was discussed by the selection pressure of various sources of environmental stress.

Key words: Populational variation, Ajacent population, Pasture, Timothy, Stress