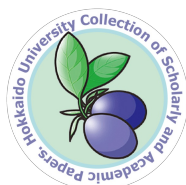




HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	異なる土壌に生育するチモシー(Phleum pratense L.)自生集団の分化
Author(s)	鈴木, 敬二; 島本, 義也
Citation	北海道大学農学部牧場研究報告, 14, 43-51
Issue Date	1990-02-20
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/48930
Type	departmental bulletin paper
File Information	14_43-51.pdf



異なる土壤に生育するチモシー (*Phleum pratense* L.) 自生集団の分化

鈴木 敬二*・島本 義也

(北海道大学農学部工芸作物学講座)

要 旨

鈴木敬二・島本義也(1989)異なる土壤に生育するチモシー (*Phleum pratense* L.) 自生集団の分化, 北大農学部附属牧場研究報告14:43-51

生育地の土壤を異にするチモシー自生集団間に, 土壤要因に起因する遺伝的分化が生じているか否かを検討する目的で, 生育地の土壤を用いて相反移植試験を行った。得られた結果は, 次のように要約された。

1) 株集団を用いた試験においても, 種子集団を用いた試験においても, 調査した多くの形質について, 集団分化が認められた。

2) 生育地の土壤による差異は大きく, 淘汰圧として土壤要因が働くことが示唆された。

3) いくつかの形質で, 集団と生育地の土壤との相互作用が認められた。しかし, 生育地の土壤に対する特異的な反応は明確でなく, また, 集団間に表現型安定性の差は認められなかった。したがって, チモシー自生集団の土壤要因に対する適応的分化は明らかでなかった。

キーワード: 自然集団, 集団分化, 土壤要因, チモシー

緒 言

チモシーは, 北海道の基幹草種として放牧と採草の両方の利用に広く供されている。この草種は, 1874年に北海道渡島郡七重町に導入されて以来, 約1世紀の間に北海道全域にその栽培域を広めた。一方, その間に, 逸出種として, 路傍や人家周辺の空き地, 荒廃草地などに広く自生している。

湯本(1983)は北海道全域からチモシーの自生集団を収集し, 生態遺伝的研究を行い, 道内に自生する集団は, 大きく道北・道東群と道南・道西群に二分でき, これらの間で, 季節生産性や高温および低温での生育などに差が認められ, 気候要因によって両群が遺伝的に分化していることを示した。さらに, いくつかの形質では群内の集団間にも差が認められ, 群内の集団間分化が生じている可能性を示唆した。

本試験は, 生育地の土壤の性質を異にする札幌周辺の自生集団を用いて, 土壤要因によってチモシーの集団間に分化が生じているか否かを検討することを目的とした。

*現北海道大学附属図書館

材料および方法

1) 収 集 方 法

試験に供試した5集団の生育地を図1に示した。5月初旬、各地点においてランダムに約10個体を選び、株で収集した。収集後はポットに移植し、試験に供試するまで屋外で維持した（以下、株集団という）。また、8月中旬、同じ生育地においてランダムに5個体を選び、その個体に結実した種子を採取した（以下、種子集団という）。種子は試験に供試するまで室温で保存した。一方、各収集地点において、2回土壌の収集を行った。土壌は収集後、天日乾燥し、ふるいにかけた後、保存した。土壌分析および試験には、2回に分けて収集した土壌を各々等量混合して使用した。

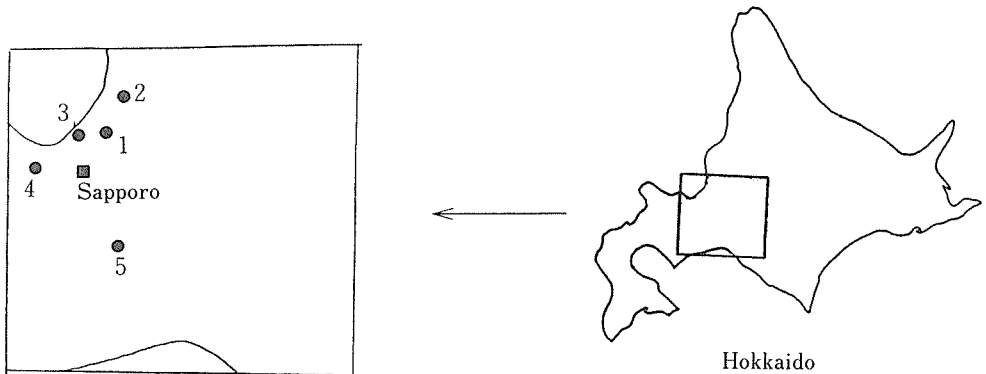


Fig. 1 Sites of five natural populations of timothy ramet and seed collected. Numbers indicate population code.

2) 土 壌 分 析

土壌の化学的成分を、土壌植物栄養診断器（柳田式、木屋製作所）を用いて分析した。分析した土壌特性は、アンモニア態窒素、硝酸態窒素、磷酸、加里、石灰、マンガン、アルミニウム、酸化鉄および亜酸化鉄の計9成分と磷酸吸収力およびpHである。各成分値は、所定の試液を加えた後、比色表により評価し、各土壌について、5点を分析した。

3) 試 験 方 法

株集団試験

各株集団の株を分げつ単位に分割し、1本の分げつを各集団の生育地の土壌を詰めた直径7.5cmのビニルポットに5月23日に移植した。移植後、地上高5cmで切り取り、新しく発生した分げつを調査した。試験は、各区あたり5個体を供試し、2反復で実施した。

調査形質は、草丈（9月、括弧内は調査月、以下同じ）、分げつ数（9月および11月）、地上部

重および根重（11月）である。重量は、80℃で24時間乾燥した乾物重である。また、地上部重と根重の和を個体重、地上部重を根重で割った値を S / R 比とした。

種子集団試験

採取した5集団の種子を、5月14日に1%寒天培地に播種し、5月22日に各集団の生育地の土壌を詰めた直径7.5cmのビニルポットに移植した。試験には、各集団につき5家系（同一個体に結実した種子群をいう）を供試し、1家系あたり6個体を供試した。1ポットには1個体を移植した。最初の1週間で個体が定着しなかったポットには補植を行った。調査形質は、草丈（6月および8月）、葉数（6月）、分げつ数（8月および11月）、地上部重（11月）、根重（11月）、個体重および S / R 比の9形質である。なお、個体重および S / R 比は株集団試験と同様にして求めた。

なお、両試験において、試験期間中に死亡した個体については、測定値を0として分析に加えた。また、ポットの下には、根が下の土壌に伸長することを防止する目的でベニア板を敷いた。

結 果

1) 土 壌 分 析

各集団の生育地の土壌特性の平均値を表1に示した。分散分析の結果、磷酸吸収力を除いた全ての特性で、5ヶ所の生育地間に有意な差が認められた。

特性間の相関係数行列を用いて、主成分分析を行い、土壌の化学的性質による生育地の類別を試みた。第3主成分までの固有値、累積寄与率および因子負荷量を表2に示した。第1、2および3主成分までで、全変動の約70%が説明された。各集団の生育地の土壌標本について、第1と第2の主成分スコアの散布図を図2に示した。同一生育地の土壌標本は同一の位置にあり、生育地間で交叉することはなかった。したがって、各生育地の土壌の化学的性質は、異なっていることがわかった。

Table 1. Chemical composition of soil in the five natural populations

Populations	pH	Concentrations (mg/100g)									
		NH ₄ -N	NO ₃ -N	K	P	Lime	Mn	Al	Fe ³⁺	Fe ²⁺	P-a#
1	5.0	23	17	268	4.4	0.6	2.5	250	96	80	1200
2	6.4	15	7	90	3.1	0.7	1.0	50	220	96	680
3	5.2	14	9	70	6.1	0.5	2.5	160	250	100	1000
4	5.6	24	20	128	5.5	2.5	5.1	100	52	50	1040
5	5.9	27	7	112	5.9	0.5	2.3	52	120	76	920
F-test	**	**	**	**	n.s.	**	**	**	**	**	**

note) ** and n.s. are significant at 1% level, and nonsignificant, respectively.

: Capacity of phosphate absorption.

Table 2. Principal component analysis for edaphic features in the five natural populations

Soil factors	Factor loadings		
	Z1	Z2	Z3
pH	0.53	-0.72	-0.16
NH ₄ -N	-0.60	-0.18	-0.41
NO ₃ -N	-0.60	0.10	0.26
K	-0.58	0.48	-0.45
P	-0.11	0.18	0.78
Lime	-0.66	-0.57	0.25
Mn	-0.64	-0.23	0.38
Al	-0.42	0.85	-0.08
Fe ³⁺	0.85	0.29	0.27
Fe ²⁺	0.81	0.49	0.05
P-a	-0.46	0.37	0.17
Eigen value	3.96	2.38	1.39
Accumulated proportion	0.36	0.58	0.71

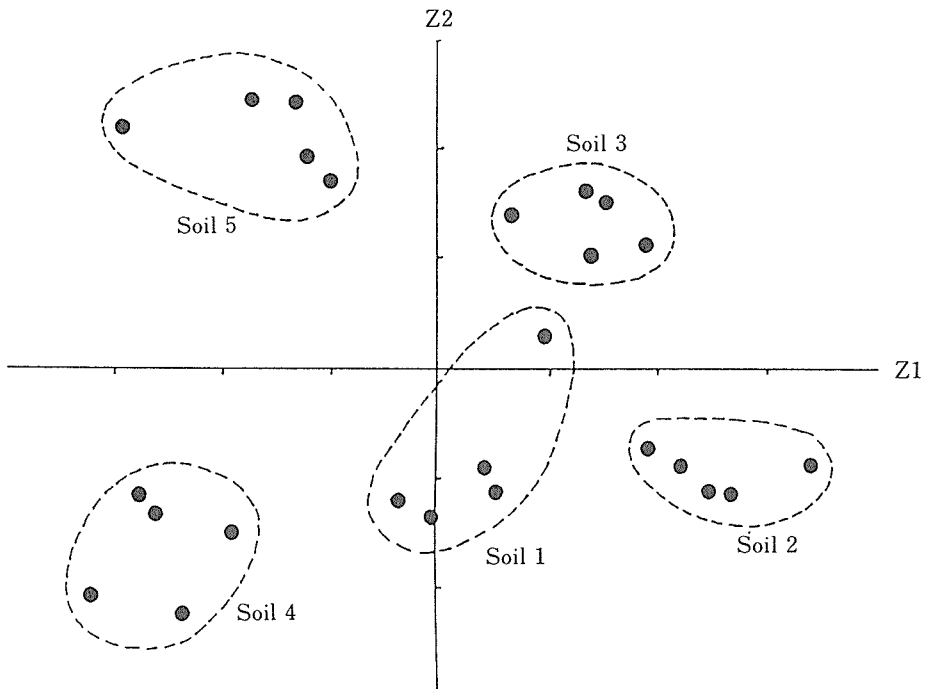


Fig. 2 The first (Z1) and second (Z2) principal component scores of five soil samples in the five population sites.

2) 株 集 団

調査した形質について、分散分析の結果を表3に示した。集団間には、根重を除いた全ての形質で有意な差が認められた。また、草丈、9月の分げつ数、地上部重およびS/R比で集団内個体間変異が有意であった。草丈とS/R比は、集団間変異が集団内変異より有意に大きいとはいえなかった。一方、分げつ数の2回の調査と個体重は、集団内変異より集団間の変異の方が大きく、集団間の分化が明確であった。地上部重も、集団間変異が大きい傾向を示した。生育地の土壌による効果は5つの形質で大きく表われた。特に根重については、集団間に変異が認められなかったが、生育地の土壌間には大きな変異が認められた。各集団がその生育地の土壌に適応した分化をしているとすれば、生育地の土壌に対して特異的に反応するはずである。表3の分散分析表の自生集団と生育地の土壌の相互作用をみると、地上部重およびS/R比が統計的に有意であり、集団がある特定の土壌で特異的な反応を示していることがわかる。図3に示された両形質の各土壌における各集団の平均値をみると、地上部重では、集団4の生育地土壌3での重量が生育地土壌2と5での重量より有意に大きかった。また、S/R比では、集団4の生育地土壌3での値が他の全ての生育地土壌での値より大きく、集団3の生育地土壌3での値が生育地土壌1と5より、また、集団1では生育地土壌2での値が生育地土壌1より、生育地土壌3での値が生育地土壌4での値より、それぞれ有意に大きかった。しかし、このことが、生育地の土壌要因に対して、自生集団の適応的分化と関連があるか否かは明らかでない。

Finlay and Wilkinson (1963) は、作物の品種の表現型安定性を比較するのに、種々の環境のもとで得られた収量の環境平均値に対する一次回帰係数を用いることを提案した。表現型安定性の高い品種は、種々の環境に対して同等の生育を示し、回帰係数は零に近い値を示す。一方、環境変動に敏感な品種は、回帰係数が1より大きいことを示した。そこで、交互作用による変動を環境指標(土壌平均値から総平均値を引いた値)に対する一次回帰と回帰からの残差に分割し、

Table 3. Analysis of variance for several characters of natural populations in ramet experiment.

Variation	d.f.	Mean Squares						
		Plant		Tiller no.		Plant weight(g)		Shoot/Root ratio
		height(cm)	Sep.	Nov.	Shoot	Root	Total	
Plants(G)	24	1,431**	4.34**	2.88**	0.13**	1.09	1.71*	0.017**
Between Populations(P)	4	1,800**	9.92**	7.27**	0.26**	1.48	2.80*	0.021*
Within Populations(W)	20	1,357**	3.23**	2.00	0.10**	1.01	1.49	0.016**
Soils(S)	4	650*	8.09**	2.86	0.11*	2.90**	3.92**	0.014
G × S	96	172	1.25	1.65	0.04	0.58	0.74	0.010*
P × S	16	189	1.68	2.03	0.06*	0.37	0.49	0.015**
W × S	80	168	1.17	1.57	0.03	0.62	0.79	0.009
Replicate	1	281	0.40	0.00	0.01	0.32	0.43	0.001
Error	124	188	1.09	1.59	0.03	0.73	0.95	0.007

note) All items tested against error

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

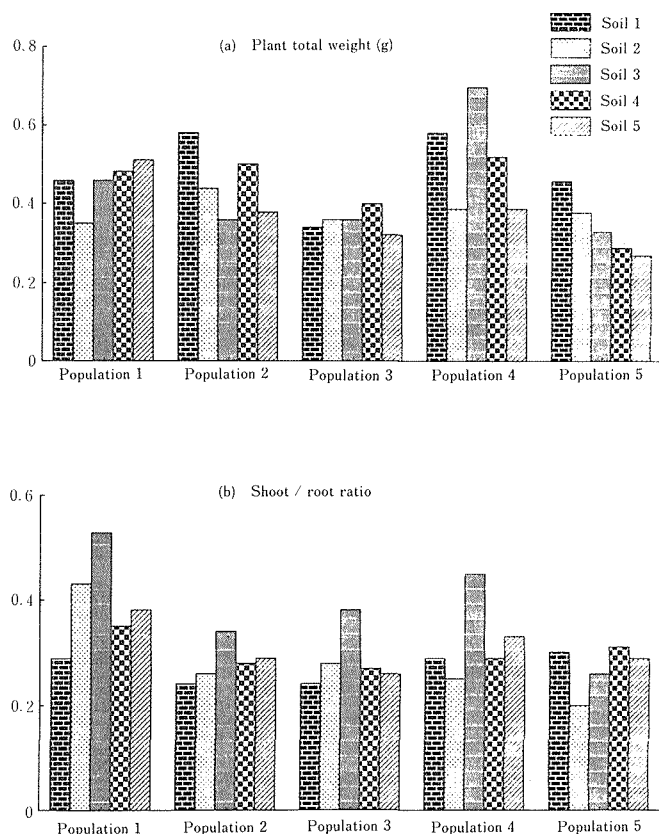


Fig. 3 Population means of plant total weight and shoot/root ratio in various native soils in ramet population experiment.

有意な相互作用が環境変動に対する集団間の表現型安定性に起因するものであるか否かを検討した。その結果、両形質とも各集団の回帰係数間に有意な差はなく（回帰による平均平方のF値：地上部重=1.84, S/R比=1.15), 集団間に表現型安定性の差は認められなかった。したがって、両形質に観察された集団の生育地土壌に対する特異的反応は、必ずしも、生育地土壌と結びついたものではないと考えられる。

3) 種 子 集 団

調査した形質について、分散分析の結果を表4に示した。調査した9形質のうち、6形質で集団間に差異が認められた。一方、集団内家系間差異は、8形質で統計的に有意であった。S/R比は集団間の方が集団内家系間に比べ有意に大きな変異を示した。また、全形質で生育地の土壌の効果は、非常に大きく表われた。

集団と生育地土壌の相互作用は、8月調査の分けつ数のみで有意であった。図4に各生育地の土壌での分けつ数の平均値を示した。集団1では、生育地土壌4と5での分けつ数が土壌1での

土壤要因によるチモシー自生集団の分化

Table 4. Analysis of variance for several characters of natural poplations in seed experiment

Variation	d.f.	Mean Squares							
		Plant height(cm)		Tiller no.		Plant weight(g)			Shoot/Root ratio
		June	Aug.	Aug.	Nov.	Shoot	Root	Total	
Families(F)	24	12.39**	346.1**	3.16**	14.32**	23.19**	0.043**	0.59**	0.91**
Between Populations(P)	4	7.43	135.2	4.53**	12.26*	45.49**	0.019	0.55*	0.76*
Within Populations(W)	20	13.38**	388.3**	2.89**	14.73**	18.73*	0.048**	0.60**	0.93**
Soils(S)	4	75.08**	3,727.4**	31.69**	81.19**	99.43**	0.588**	3.09**	6.32**
F × S	96	5.23	125.8*	1.12	5.34**	8.23	0.022	0.29**	0.40**
P × S	16	7.41	110.7	1.43	9.52**	8.75	0.025	0.20	0.26
W × S	80	4.80	128.9*	1.06	4.52	8.12	0.021	0.31**	0.43**
Error	625	5.16	98.1	1.06	3.71	6.99	0.020	0.17	0.27

note) All items tested against error

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

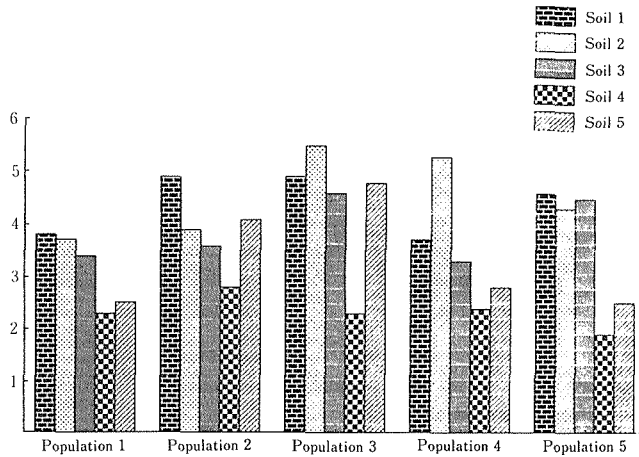


Fig. 4 Population means of tiller numbers at August in various native soils in seed population experiment.

分げつ数より有意に少なかった。逆に、集団 2，4 および 5 では、各々の生育地の土壌での分げつ数が他の土壌での分げつ数に比べ特異的に少ない場合があった。しかしながら、この関係は 11 月の調査では観察されなかった。また、環境指標に対する一次回帰において、集団間に差はなく（回帰による平均平方の F 値は 1 以下）、集団間に表現型安定性の差は見られなかった。

考 察

一般に、土壤要因は、時間的には安定であり、空間的に変動する（Beckett, 1967）。したがって、土壤要因による選択圧は恒常的に働き、異なる土壌に生育する集団は遺伝的に分化することが知られている（Levins, 1962, 1964; Maynard Smith, 1966）。実際、多くの植物で土壤要因による集団の分化が報告されている（Ramakrishnan, 1965 a, b; Jain and Bradshaw, 1966;

Snaydon, 1970; Snaydon and Davies, 1972)。

本試験に供試した集団間には、株集団試験では7形質のうち6形質で、種子集団試験では9形質のうち6形質で有意な差が認められ、集団は遺伝的に分化していると考えられる。両試験で調査した16形質のうち、集団と生育地の土壌との相互作用が認められた形質は3形質であった。しかし、株集団試験の2形質では、生育地の土壌に対する特異的な反応は認められず、種子集団試験の分けつ数でも8月に認められた特異的な反応が11月では認められなかった。このように、生育地の土壌と結びついた集団分化の様相が明確には表われなかった。一方、生育地の土壌の効果は有意に認められ、とくに種子集団を用いた試験では全ての形質で大きな差を示した。このことは、土壌要因が淘汰圧として働く可能性を示唆している。

株集団を供試した試験では集団内個体間の変異は小さく、生育地の環境による淘汰圧は十分強いものと考えられる。しかし、種子集団を供試した試験では、大きな集団内変異が観察された形質も存在した。このことは、生育地での集団の歴史が環境要因に対する適応的遺伝子型を固定させるには到っていないことを示唆している。

特定の環境要因に適応した遺伝的分化を考察する上で、どのような形質に着目するかが問題である。湯本(1983)は、チモシーの北海道における北東群と南西群の群間に、季節生産性や高温下での発芽能力のような気候と密接に関連する形質で、気候条件に起因する集団の分化を認めている。本試験では個体の形態的形質のみの観察であったが、土壌要因と密接な関連を有する生理的形質についての検討が必要であろう。

引用文献

- BACKETT, P. (1967) Lateral changes in soil variability. J. Aust. Inst. Agri. Sci. 33, 172-179.
- FINLAY, K. W. and G. N. WILKINSON (1963) The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Aust. J. Agri. Res. 14, 742-754.
- JAIN, S. K. and A. D. BRADSHAW (1966) Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I The evidence and theoretical analysis. Heredity 22, 407-441.
- LEVINS, R. (1962) Theory of fitness in a heterogeneous environment. I The fitness set and adaptive function. Amer. Natur. 96, 361-378.
- LEVINS, R. (1963) Theory of fitness in a heterogeneous environment. II Developmental flexibility and niche selection. Amer. Natur. 97, 75-90.
- MAYNARD SMITH, J. (1966) Sympatric speciation. Amer. Natur. 100, 637-650.
- RAMAKRISHNAN, P. S. (1965 a) Studies on edaphic ecotypes in *Euphorbia thymifolia* L. I Seed germination. J. Ecol. 53, 157-162.
- RAMAKRISHNAN, P. S. (1965 b) Studies on edaphic ecotypes in *Euphorbia thymifolia* L. II Growth performance, mineral uptake and inter-ecotypic competition. J. Ecol. 53, 705-714.
- SNAYDON, R. W. (1970) Rapid population differentiation in a mosaic environment. I The response of *Anthoxanthum odoratum* populations to soils. Evolution 24, 257-269.
- SNAYDON, R. W. and M. S. DAVIES. (1972) Rapid population differentiation in a mosaic environment. II Morphological variation in *Anthoxanthum odoratum*. Evolution 26, 390-405.
- 湯本節三(1983)チモシーの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

Differentiation among the natural populations of timothy (*Phleum pratense* L.) in various edaphic conditions

Keiji SUZUKI * and Yoshiya SHIMAMOTO

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

In order to investigate on the differentiation among the natural populations of timothy in various edaphic conditions, two experiments, ramet and seed, of reciprocal transplant were carried out. The results summarized as following.

- 1) The differentiations among the populations were found in several characters examined in both experiments.
- 2) The effects of edaphic factors on morphological characters were clearly found. It was suggested that edaphic factors could operated as a selection pressure.
- 3) The interactions of populations with edaphic conditions were found in some characters. It was not shown, however, that the population responded adaptively to its native edaphic condition. And the phenotypic stabilities of natural populations were not different from each other. Therefore, it was not elucidated whether the differentiation among the natural populations of timothy was caused by an adaptation to their edaphic conditions or not.

Key words: Natural population, Population differentiation, Edaphic factor, *Phleum pratense*

* Present address : University Library, Hokkaido University