HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	寒地型イネ科牧草の定着過程における個体群動態に関する生態遺伝学的研究
Author(s)	平野, 繁
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第5017号
Issue Date	1996-06-28
DOI	https://doi.org/10.11501/3113530
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51386
Type	doctoral thesis
File Information	000000298721.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

寒地型イネ科牧草の定着過程における個体群動態に関する生態遺伝学的研究

平野　繁

寒地型イネ科牧草の定着過程における個体群動態に関する生態遺伝学的研究

平野　繁

目次

寒地型イネ科牧草の定着過程における個体群動態に関する生態遺伝学的研究

第１章　緒論 ---------- 1

第２章　研究史 ---------- 5

第３章　個体定着過程における個体の死亡とサイズヒエラルキーの変化 -------- 14

第４章　生殖生長の個体間遺伝変異とサイズヒエラルキーの変化との関係 ------ 31

第５章　個体間競争と生殖生長がサイズヒエラルキーの変化におよぼす影響 ---- 60

第６章　刈取り管理がサイズヒエラルキーの変化におよぼす影響 ---------- 78

第７章　生殖生長によるサイズヒエラルキーの変化における
寒地型イネ科草種間差異 ---- 101

第８章　総合考察 ---------- 123

摘要 ---------- 132

引用文献 ---------- 136

第1章

緒論

草地造成においては、多量の種子が播種されるが、出芽し、幼植物となった個体の多くは死亡し、少数の個体で草地が構成され（高崎ら 1970, 石田 1973）、さらに個体サイズの頻度分布は小さい方に歪む（脇本・吉良 1975, 高崎 1980）。この過程は牧草個体群の遺伝的構成からとらえると、牧草種には他殖性に由来する品種内の個体間に遺伝変異（佐藤ら 1969, 川端・後藤 1973, Valentine & Charles 1975, Rogers 1989）があり、多様な遺伝子型の中から少数の遺伝子型が選抜され、その一部が大きな個体サイズを確保する過程である。採草地では結実前に一斉に刈取りが行われるため種子の生産が行われず、一方、放牧草地では散布種子が発芽しても、放牧家畜の攪乱と近接個体の遮蔽によって定着することは稀である（澤田 1987）。このため、牧草個体群では、種子繁殖による新しい個体の加入は、ほとんどないものと考えられる。したがって、確立した草地を構成する牧草個体の遺伝的構成は、草地造成初期の個体減少過程で、決定すると考えることができる（Antonovics 1978）。

草地個体群において大きな個体サイズを確保した遺伝子型は、草地の生産に大きく寄与する。この遺伝子型の特性、ならびに、定着過程を解明することは、牧草の育種（川端 1973, 嶋田 1982）、ならびに、刈取り管理、混播設計などの栽培管理において、草地の生産性に関する基礎的な情報を与えるものと考えられる。

草地個体群は、自然個体群や森林個体群と異なり、採草や放牧利用が行われ、その後の個体の再生によって植生が維持されるのが特徴的である。すなわち、利用されて地上部植

生が除去されるまでは、地上部の生育にともない個体間競争、特に光に対する競争が発生し（Weiner & Thomas 1986）、利用後地上部の競争はなくなり、個体が再生し地上部の生育の進行によって再度光に対する個体間競争が発生する過程を、何度も繰り返すことになる。一般に植物個体群では、発芽の早晩などの要因によって個体サイズに変異が発生し（Terai & Kanda 1978, 渋谷ら 1979, Fowler 1984）、閉鎖草冠（Closed canopy）に達するまでの間に個体間競争によって個体間にサイズの大小、すなわち、個体の優劣関係が生じる。個体群内では、個体間競争によって個体サイズの頻度分布は小さい側に歪み、個体のサイズ順位（サイズヒエラルキー）が発生する。この過程は、初期の個体群密度が高いほど、また、単位面積当たりのバイオマスが大きいほど、個体サイズのレンジが大きくなる（Weiner 1985, Schmitt *et al.* 1987）。特に、造成初期の高密度草地個体群では、播種後初回利用までに、生育の進行によって閉鎖草冠に近づくと、光に対する個体間競争によって生育初期に生じた個体サイズの差が拡大する（脇本・吉良 1975, 平野 1988）。個体の死亡は、個体群内の小さいサイズの個体に発生するため（高崎 1971）、個体の生存および個体サイズを決定する一つの要因として、初回利用時の個体サイズが重要である。さらに、草地個体群では、初回利用後、再生と利用を繰り返すなかで個体が定着していくことから、利用後の個体再生長の良否が個体の生存ならびに生長に重要な要因となる。

草地個体群において、生存や生長に有利な遺伝子型は、①初回利用時までの閉鎖草冠における個体間競争で有利にはたらくように、初回利用までに個体サイズを確保できること、②利用後の個体再生過程が良好で個体サイズが大きくなること、の２点に要約できる。言い換えれば、初回利用時までの個体間競争で「勝者」となり、かつ、利用後の再生が良好

である遺伝子型が、生存や生長に有利であるといえる。

本研究は、単一草種の個体群において、初回利用時までの個体間競争と繰り返される刈取り後の再生に注目して、定着過程の個体群動態を検討することを目的とした。すなわち、単一草種の個体群において、同一個体の継続的調査を行い、個体の生死ならびに再生の良否（サイズヒエラルキーの変化）の過程を明らかにし、草地造成初期における、生存ならびに個体サイズ確保と品種内の遺伝変異との関係を、以下の５点について検討した。

①初回利用時の個体サイズとその後の生死、ならびに、サイズヒエラルキーの変化の過程を明らかにし、個体サイズを変化させる遺伝的要因について検討する。

②個体群から採集した個体を用い、生殖生長への移行程度の個体間遺伝変異とサイズ変化との関係を明らかにする。

③初回利用時の個体間競争と生殖生長によるサイズヒエラルキーの変化との関係を明らかにする。

④個体間競争を制御する草地管理とサイズヒエラルキーの変化との関係を明らかにする。

⑤主要寒地型イネ科牧草５種における造成初期の個体群動態を検討し、本研究で得られた結果の普遍性を検討する。

なお、①～④までの実験には、ペレニアルライグラスを用いた。この草種は、世界的に寒地型牧草の中で最も多く利用されており、分げつ力旺盛で下繁草であり地下茎やほふく茎がないことから、倒伏などの個体の死亡が少なく、個体識別が容易であることから、本研究の目的に適した草種である。

謝辞

本研究遂行、並びに、取り纏めにあたり御指導いただいた北海道大学農学部島本義也教授、同中世古公男教授、同中嶋博教授に深甚なる謝意を表す。

また、論文取り纏めにあたり貴重な御助言をいただいた静岡大学農学部澤田均助教授、並びに、弘前大学農学部杉山修一助教授に深く謝意を表す。

さらに、本研究遂行にあたり、東京農業大学農学部金木良三元教授、東京農業大学農学部田辺猛教授、同元田義春講師、同玉井富士雄講師、東京農業大学富士畜産農場大谷忠助教授の御援助と激励を賜った。ここに記して深く感謝する。

おわりに、７年間にわたる実験の遂行に協力いただいた、東京農業大学農学部農学科作物学研究室の学生諸君、および、論文とりまとめの際に多大なる尽力を惜しまなかった、妻　孝美に厚く感謝の意を表する。

第２章

研究史

１．草地個体群における異なる環境、特に草地管理による遺伝的分化

多様な遺伝子型の中から少数の遺伝子型が生存する過程は、ある淘汰圧による遺伝的分化と考えることができる。これまで、草地個体群の群間および群内において、異なる環境の淘汰圧における遺伝的分化の事例が数多く報告されている。遺伝的分化を発生させる淘汰圧は、個体群間の距離によって大きく異なる。空間的に離れた草地間での淘汰圧は、気候的な相違（Eagles & Williams 1971, Burt *et al.* 1973, Helgadóttir & Snaydon 1986）や、異なる地形による土壌水分や土壌養分の相違（Weddernburn *et al.* 1989, 1990, 1992）に代表される。また、同一個体群内での淘汰圧は、土壌養分（Maeda & Takenaga 1993）などの化学的要因と、群落内の個体間競争（Linhart 1974, Low *et al.* 1977）や、隣接する植物種間の相互作用（田中ら 1973, 1980, Turkington & Harper 1979, Aarssen & Turkington1985a, 1985b, 1985d, Turkington 1989, Taylor & Aarssen 1990）の生物的要因に代表される。さらに、草地利用法（採草と放牧）の相違（Detling & Painter 1983, 堀川 1983, 田中ら 1984a, 1984b, Carman & Briske 1985）や、刈取り頻度の相違（Warwick & Briggs 1978a, 1978b, Rogers & Lush 1989, McKinney & Fowler 1991）、家畜の採食圧の相違（Hickey 1961, Harris 1973, 平野ら1987b, Oesterheld & McNaughton 1988）による、牧草種の遺伝的分化が数多く報告されている。

利用法の相違では、Detling & Painter（1983）が、ウェスタンホィートグラス（*Agropyron smithii*）で、プレイリードッグによる採食地からの採集個体は、非採食地の

個体に比較して、多茎で水平葉が多く採食後の再生に有利な形態形質を持っていることを報告している。堀川（1983）は、オーチャードグラス（*Dactylis glomerata*）において、同一品種で造成された採草地と放牧草地の生存個体の形態形質を比較し、採草地では草丈の高い直立型、放牧草地では多分げつでほふく型の特性を示したことを報告している。Carman & Briske（1985）はイネ科の1種 *Schizachyrium scoparium* において、放牧草地と非放牧草地の個体を比較した結果、放牧草地からの個体は、短く狭い葉を持ち1茎重が小さく、刈取り処理で再生茎が多いことを報告している。

刈取り頻度の相違では、スズメノカタビラ（*Poa annua*）で、頻繁な刈取り管理が行われる個体群ではほふく型の個体が多く、刈取りの行われない個体群では出穂の早い直立型の個体とほふく型の個体が混在していること（Warwick & Briggs 1978a, 1978b）が、ペレニアルライグラス（*Lolium perenne*）において、頻繁に刈取る芝状態の管理を行うと、小さい葉・ほふく生育型・遅い出穂の遺伝子型へ移行する淘汰が生じること（Rogers & Lush 1989）が報告されている。McKinney & Fowler（1991）は、クリノイガ属の1種 *Cenchrus incertus* において頻繁な刈取り管理がされる墓地の個体群と放牧草地の個体群を比較したところ、墓地個体群の個体は、他の牧草種で報告されている放牧草地個体群の特性を持ち、放牧草地個体群の個体は、他の牧草種で報告されている非放牧条件下で示した遺伝的特性を持っていたことを報告し、放牧草地における他草種との逆転現象を、*C. incertus* の非嗜好性が原因と考察している。以上の研究は、放牧利用もしくは頻繁な刈取りと、少ない刈取りの採草利用の間には、異なる淘汰圧がはたらいていることを示唆する。特に、McKinney & Fowler（1991）の結果は、放牧環境でも家畜に採食されない場合は、

採食される牧草種と比較して淘汰圧が異なることを示しており、放牧環境では、家畜の踏圧のみではなく、採食が重要な淘汰圧の一つであることが示唆される。

また、草地の管理や刈取り頻度の相違と同様、放牧の強度の異なる個体群間にも遺伝的分化が報告されている。異なる放牧歴のウェスタンホィートグラスの個体群間で生育型に差異がみられ、放牧強度の大きな個体群では、ほふく型の生育型を示したこと（Hickey 1961）が、強い放牧圧においてメガルカヤ（*Themeda triandra*）個体では、刈取り後の葉面積・生長率・茎数を高く維持すること（Oesterheld & McNaughton 1988）が報告されている。Brougham & Harris（1967）は、ペレニアルライグラスとマナワライグラス（*Lolium perenne* × *L. multiflorum*）の混播集団を用い、採食強度の相違による2種の構成比率変化の速度と方向について1年間検討し、花芽分化が遅くほふく型のペレニアルライグラスは頻度の高い採食環境下で生産性が増加し、緩い採食環境下では花芽分化が早く直立型のマナワライグラスが増加したことを報告している。Harris（1973）は、Brougham & Harris（1967）で用いた草地から採集したペレニアルライグラスを放牧圧の相違から比較し、連続的放牧区から採集した個体は、早い出穂・低い出穂茎比率の特性が認められ、緩い放牧区はシロクローバとの競争に強い傾向が認められたことを報告している。

これらの、牧草個体群における遺伝的分化の報告は、人為的な草地管理も含めた異なる環境に対する非適応的遺伝子型の淘汰の結果を示している。

2．草地管理の進行と生存個体の遺伝的変化

生育環境の相違による牧草種の遺伝的分化ではなく、草地造成からの時間経過による構成個体の遺伝的変化が報告されている。長期間にわたって利用されてきた草地個体群から採集した個体は、草地を造成する際に播種された品種と遺伝的に異なり（Charles 1970, 1971, 1972, 1973, Snaydon 1978, 嶋田 1982, 平野ら 1987a）、造成年次の異なる草地において、個体群を構成する個体の遺伝的特性が変化していることが報告されている（Pike *et al.* 1979, Aarssen & Turkington 1985c, 1985e）。これらの報告は、草地内の均一な草地管理下においても、個体の減少、すなわち、遺伝子型が減少する過程において、ある淘汰圧がはたらき構成個体の遺伝的特性が変化していることを示唆するものである。すなわち、異なる生育環境に対する異なる淘汰ではなく、均一な環境における草地利用の中で、生存や個体サイズ確保に有利な遺伝子型が選抜される可能性が考えられる。

Snaydon（1978）は、草地個体群の遺伝的変化に関する総説の中で、変化が生じる時期を次の３つに区分している。①草地個体群を造成するために播種される種子が、増殖される時期に遺伝的な変化が生じるとしている。採種に適した個体、すなわち、結実までの個体間競争の中で、種子生産量が多い遺伝子型に変化する。②播種された種子が発芽し、生長にともない、地上部が繁茂して閉鎖草冠に至るまでの間に、個体間競争によるサイズの小さい個体の発生とその死亡によって、播種された牧草個体群が有していた遺伝的構成が変化する時期である。より早く大きな個体重が確保される遺伝子型が有利と考えられる。③何度も繰り返される利用と刈取りの中で、草地個体群がおかれた環境に適さない遺伝子型が淘汰され個体群の遺伝的構成が変化する時期である。以上の総説をまとめると、播種

される牧草のもつ遺伝変異が、閉鎖草冠までの個体間競争と、その後の利用管理の中で、環境へ適応することによって遺伝的構成が変化することになる。Snaydon（1978）の区分した３番目の遺伝的変化過程における淘汰圧は、草地の一部に糞尿の浸入が生じた場合の土壌条件の相違（Maeda & Takenaga 1993）や、病気の発生（嶋田 1982）等の淘汰圧が発生しない限り、草地管理（刈取り・放牧）自体が淘汰圧になると考えられる。

Charles（1970, 1971, 1972, 1973）は、ペレニアルライグラスにおいて、長期間にわたって利用されてきた草地から採集した種子と、その草地を造成する際に播種された品種を比較すると、採集個体の遺伝的特性が造成した原品種とは異なることを報告している。放牧草地から採集した種子を均一環境下で栽培し形態形質を原品種と比較すると、葉長・葉数の低下、草型のほふく化がみられ、早生品種を原品種とした場合、採集種子集団は出穂日が遅くなる傾向を報告した。また、造成からの年数の異なる放牧草地から採集した個体を比較した結果、ペレニアルライグラスにおいて、利用年数が増加するほど出穂が遅くなる特性を示すこと（Pike *et al.* 1979）、ペレニアルライグラスとシロクローバ（*Trifolium repens*）では、利用年数が増加するほど出穂茎や花序数が減少して個体サイズが小さくなること（Aarssen & Turkington 1985c）、および、刈取りに対する栄養生長が大きくなること（Aarssen & Turkington 1985c）が報告されている。利用が進むにつれ個体サイズが小さくなる現象は、放牧家畜の採食圧に対する適応であり、草地利用年数の経過によって、生存個体の形態形質の変化が一方向に進行していくことは、草地管理に適応できない遺伝子型が利用を繰り返されるたびに、淘汰されていることを示唆するものである。

3．草地個体群内の遺伝的変異

個体群内の生存個体間に遺伝的変異が存在することが報告されており（Hayward 1970, Burdon 1980a, 1980b, Burdon & Harper 1980, Forde & Suckling 1980, Ennos 1985）、遺伝的分化および遺伝的変化の過程で、選択される遺伝子型が多様であることを示唆している。Hayward（1970）とForde & Suckling（1980）は、ペレニアルライグラス個体群において個体間に大きな変異が存在することを報告をしている。さらに、Burdon（1980a, 1980b）とBurdon & Harper（1980）は、シロクローバ個体群から採集した個体の形態形質、生長率、耐病性に多様性を観察し、また、Ennos（1985）は、シロクローバ個体群において根の生育に個体間変異があり、乾燥環境下における異なる土壌層を利用する、ニッチ（生態的位置：Niche）の分割が生じているとした。

個体群内に変異が存在するメカニズムとして、トレードオフ（Tradeoff：Cody 1966）があげられる。Hartvigsen & McNaughton（1995）は、ネズミノオ属の1種 *Sporobolus kentrophyllus* 草地から採集した個体間で、放牧家畜の尿が加わった場合の草丈と刈取り後の生長率との間には負の関係があることを報告している。尿が競争要因となる場合に、競争に有利な草丈の大きい遺伝子型が刈取り後の生長率が低いことから、草丈が小さく刈取り後の生長率が高い遺伝子型が生存することが可能となる。

また、隣接する草種の遺伝子型の相違による、個体群内での遺伝的分化の発生メカニズムが報告されている。放牧草地から隣接するペレニアルライグラスとシロクローバを採集し、すべての組み合わせで競争実験を行った結果、自然条件下での組み合わせの場合、2草種の収量割合は均等になり（Aarssen & Turkington 1985b）、造成からの年数が異なる

放牧草地の比較では、自然条件下で隣接していた２草種の収量割合は、利用年数が増すほど均等になる傾向にあったこと（Aarssen & Turkington 1985d）が報告されている。すなわち、草種の共存は、競争関係にある種間に特定草種の組み合わせが存在するのではなく（Fowler 1981）、個体対個体の特異的な関係、すなわち、特定の遺伝子型の組み合わせによって成立している。

４．草地個体群における環境の多様性

異なる環境における遺伝的分化、草地管理の中での遺伝的構造の変化の研究は、単一草種で構成された草地ではなく、複数牧草種の混播草地や雑草の侵入草地を対象とした研究が多い。これらの草地では、対象とする種をとりまく空間的・時間的な環境が、放牧や混播草種の生産性の季節変動などによって変化し、複雑な環境となる（島本 1985, Snaydon 1985）。家畜の採食行動は家畜の種類によって異なり（Forbes & Hodgson 1985）、採食のパターンは不均一でパッチを形成する（Hodgson & Ollerenshaw 1969, Morris 1969）。採食行動にともない、排糞・排尿を受けた部分の牧草の生産性は向上する（Day & Detling 1990）。したがって、採食、もしくは、排糞・排尿されたパッチ内とパッチ外で、個体の採食・踏圧・個体間競争の程度は異なるものと考えられる。また、混播草地における牧草種間の接触は、季節的に異なること（Fowler & Antonovics 1981, Aarssen & Turkington 1985a, Thórhallsdóttir 1990a）、草種によって裸地への侵入程度が異なること（Thórhallsdóttir 1990b）から、草地における個体は年次内・年次間で、接触する個体が変化することが示唆される。すなわち、草地における牧草個体の環境は、放牧家畜や隣接

植物種によって複雑となり、時間的に変化していることが考えられる。

同一草地内の個体群の遺伝的分化や遺伝的変異の研究は、対象とする個体群から採集した個体もしくは種子を用いて実施されたもので、個体群におけるそれぞれの遺伝子型のサイズ変化を継続的に検討したものではない（Plotless sampling method : Turkington *et al.* 1985）。したがって、得られた個体間の遺伝的変異から淘汰の過程を検討する際、淘汰圧と考えられる個体の周辺環境は、採集時点に個体がおかれている環境であり、過去に個体が遭遇した環境については考慮ができないため、遺伝的変異が認められても、遺伝的分化の淘汰圧を明確にすることが困難となり、個体群内の生存個体間の遺伝的変異の形成過程を明らかにできない事例が発生するものと考えられる（平野ら 1987a, 1987b）。したがって、草地における遺伝的分化と個体群に存在する遺伝的変異のメカニズムを解明するためには、同一個体を継続的に調査する必要がある。

しかしながら、イネ科牧草では、直立茎の腋芽からの新しい茎や、ほふく茎、空中分げつ（Aerial tillering : Simons *et al.* 1974）、倒伏茎からの個体再生長（澤田・津田 1984）などにより、親個体から離れた場所への栄養繁殖による散布がみられることから、個体の識別が不明瞭となる。したがって、草地において、長期にわたり同一個体を調査することは困難で、空間的・時間的に変化する環境に対する遺伝子型の反応を継続的に把握することは困難と考えられる。継続的な調査のできない条件下で、草地における複雑な遺伝的分化の過程を明らかにするためには、考えられる様々な淘汰圧に対する牧草種の反応を複合体のままではなく、個別に検討した結果をもとに考察することが必要となる。すなわち、環境を複雑にしている淘汰圧（たとえば、放牧家畜による採食・踏圧・排糞・排尿や、季

節的に変化する隣接異種植物）を制限した上で生存個体の遺伝的特性を検討し、淘汰のメカニズムを明らかにすることが必要となる。

牧草個体群の最も単純なモデルは、放牧や雑草侵入のない単一草種の個体群における生存個体の遺伝的変化である。すなわち、牧草の定着過程にみられる、遺伝子型数の減少、および、少数の特定遺伝子型が大きなサイズを確保する過程を制御する牧草種の遺伝的特性を明らかにし、個体の定着過程の普遍的なメカニズムを解明することが、草地における個体群の遺伝的構成を明らかにする基礎情報を提供するものと考えられる。さらに、これらの情報をもとに、草地個体群内に存在する遺伝的変異の維持機構の解明が可能になると考えられる。

第３章

個体定着過程における個体の死亡とサイズヒエラルキーの変化

１．緒言

定着過程の牧草個体群は、多量の種子が播種されるため個体群密度が高い。高密度下の個体群は、生育の進行にともない閉鎖草冠に近づくと、個体間競争によってサイズヒエラルキーが確立し、少数の大きな個体と多数の小さい個体から構成される個体群になる（脇本・吉良 1975, Weiner 1985, Weiner & Thomas 1986, Schmitt *et al.* 1987）。その後、初回利用によって閉鎖草冠が取り除かれた後、個体は再生を行い、生育の進行と共に地上部重を増大させた後、再度利用され、牧草個体群は再生と利用を繰り返すこととなる。

この中で、死亡、もしくは大きなサイズを確保できなかった個体の発生には２つの過程が考えられる。第１は、初回利用までのサイズの小さい個体の再生不良、もしくは、死亡にいたる過程であり、第２は、初回利用時に大きなサイズを確保した個体が、繰り返し利用される中の再生不良による個体サイズの減少と、その後の死亡にいたる過程である（高崎 1971）。第１の過程は、個体群が閉鎖草冠になるまでの個体間競争の結果であり、第２の過程は、刈取り後の再生長に大きな個体間変異が発生することを意味する。

本章は、ペレニアルライグラス秋播個体群を用い、利用１年目である播種２年目１番草から翌年の２番草までの間、同一個体の地上部重を継続的に調査し、初回利用後の個体群動態について、初回利用時の個体サイズとその後の再生長の良否に注目して検討した。特に、初回利用までの個体間競争において、大きなサイズを確保した個体に、刈取り後の再生長に大きな個体間変異が発生（サイズヒエラルキーの変化）した時期を明らかにし、個

体群内で個体サイズを確保することに有利な遺伝的特性を明確にすることを目的とした。

2．材料および方法

実験は1988年から1990年にかけて、東京農業大学農学部の実験圃場（東京都世田谷区）で行った。供試品種はペレニアルライグラスの品種「フレンド」を用いた。深さ30cmから15cmの間に心土として関東ローム層下心土を、その上に表土として関東火山灰黒色表土を客土した圃場に、70cm×70cmの試験区を設け、３反復とした。

1988年９月28日ペーパーポット（径２cm×高３cm）内に１粒ずつ播種し、幼植物を育成した。育苗には、関東ローム層下心土を用い、施肥は行わなかった。同年10月11日、育成した幼植物から生育の均一な個体を選び、2.5cm の個体間距離（1600個体／m²）で圃場に移植した。移植時に元肥として、化成肥料硫加燐安（ＮＰＫ各13%）をm²当り 46ｇ（各成分量6ｇ）を施与した。ペレニアルライグラス草地造成時に基準とされる10ａ当たりの播種種子重と１粒重（江原 1970）から、１m²当たりの種子数が約1700粒であることから、本実験では、造成時の個体群密度を1600個体／m²に設定した。

造成翌年の1989年６月１日に１番草を刈取り、その後１ヶ月ごとの、７月５日、８月３日、９月２日、10月14日に刈取りを行った。利用２年目（1990年）では、５月31日に１番草を、７月10日に２番草の刈取りを行った。刈取りの手順は以下のとおりである。試験区中央に40cm×40cmの調査区（初期個体数 256個体）を設け、刈取り高さ５cmとして、調査区内のすべての個体を対象に刈取り、それぞれの地上部乾物重を80℃24時間乾燥後に測定した。

施肥は、１番草刈取り前に化成肥料硫加燐安を㎡当り 46ｇ（各成分量６ｇ）を1989年では４月19日に、1990年では４月20日に施与し、各刈取り後追肥として化成肥料硫加燐安を㎡当り 23ｇ（各成分量３ｇ）を施与した。

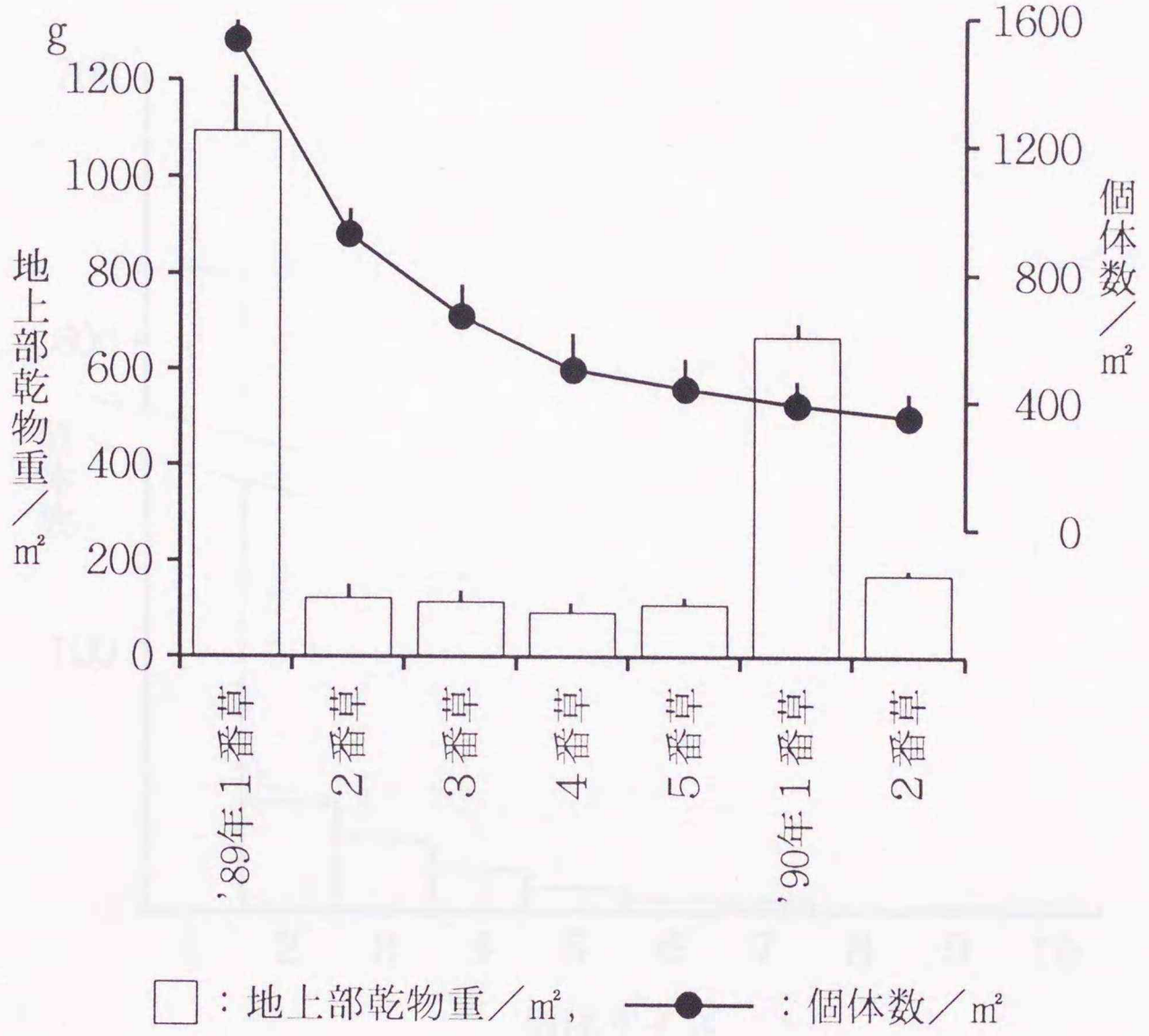
３．結果

1)単位面積当たりの地上部乾物重および個体数の推移

図Ⅲ－１に、反復あたりの地上部乾物重ならびに個体数の推移を示した。1989年６月１日、および、1990年５月31日の１番草で地上部乾物重が大きくなり、その後の再生草の地上部乾物重は低く推移した。出穂した個体は、1989年６月１日の１番草刈取り時に反復当たり12.0個体、1990年５月31日では 5.7個体であった。また、個体数は、1989年の１番草刈取り後に急激に減少し、その後は徐々に減少した。

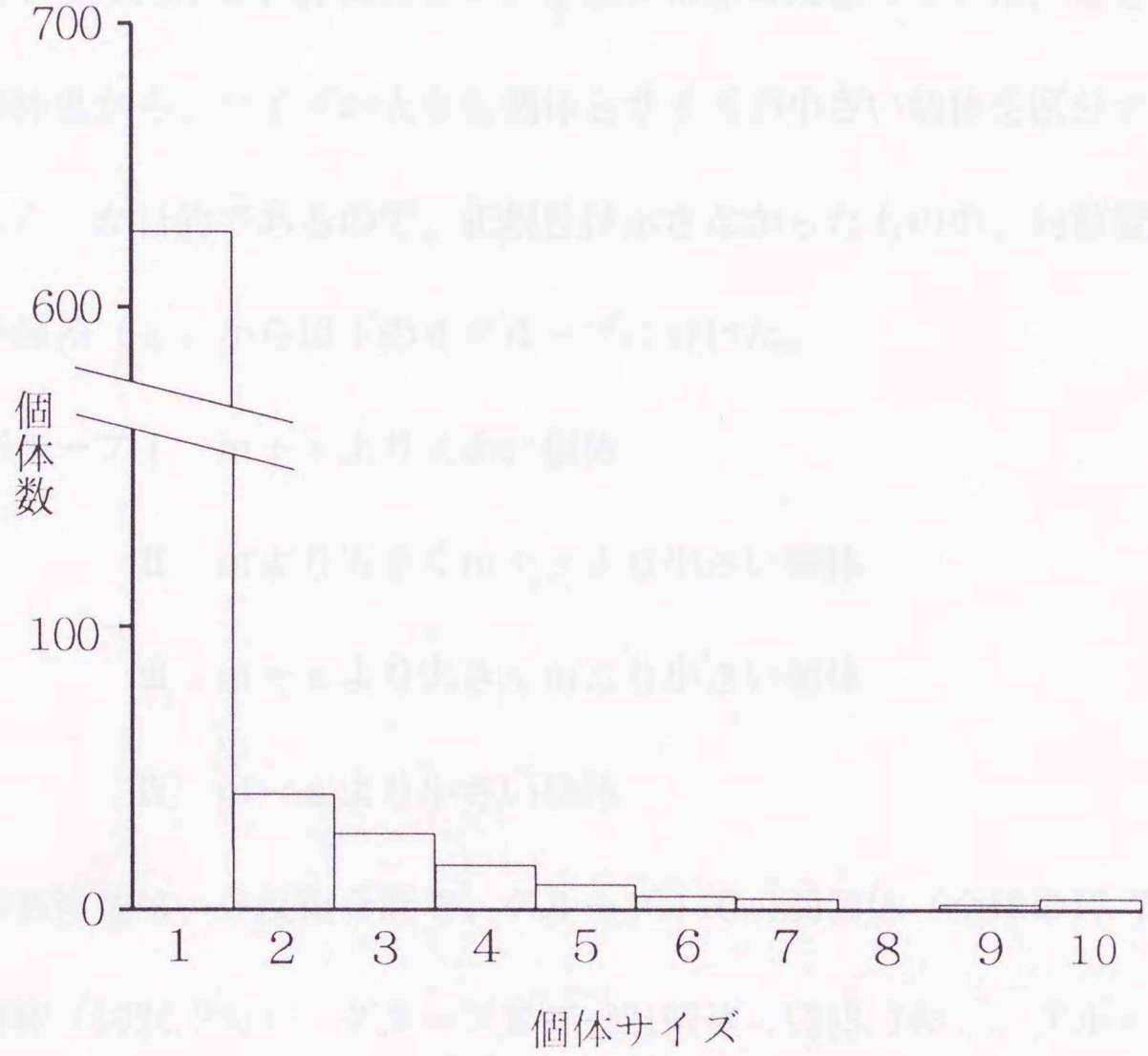
2)利用１年目１番草刈取り時の個体サイズと生存率および生産性との関係

利用１年目１番草刈取り時の個体サイズの分布は、Ｌ字型の頻度分布を示した（図Ⅲ－２）。これは、１番草刈取りまでの閉鎖草冠に到達する過程の中で、個体間競争によってサイズの小さい個体が多数発生したものと考えられた。サイズの小さい個体は刈取り後の再生が不良となるので（高崎 1971）、個体群の中で競争によって生じたサイズの大小を客観的な基準で区分する必要がある。個体重の最大値・最小値から階級を区分する場合、反復により同じ階級の個体であっても個体群におけるサイズ順位は異なる可能性がある。正規分布では平均値を基準に標準偏差の任意の倍数を加除した値より大きな、もしくは、



図Ⅲ－1．単位面積当たりの地上部乾物重ならびに個体数の推移

注）1989年は1番草を6月1日、2番草を7月5日、3番草を8月3日、4番草を9月2日、5番草を10月14日に刈取りを行った。1990年では、1番草を5月31日、2番草を7月10日に刈取りを行った。
図中の縦線は標準誤差を示す。



図Ⅲ－２．利用１年目１番草刈取り時の個体サイズの分布

注）反復ごとの個体重の最小値（１）と最大値（10）から、個体サイズを10階級に分け、各階級に含まれる個体数を３反復合計で示した。

小さな値をとる確率は一定であることから、平均値と標準偏差を用いた階級区分は、個体重の分布幅の大小に関わらず、個体群のサイズ順位に対応すると考えられる。そこで、構成個体の個体重をＬ字型の頻度分布から、正規分布に近づけるために、地上部乾物重の対数変換を行った。対数変換後の平均値と標準偏差から25階級に区分した頻度分布は、図Ⅲ－３に示されるように小さい左側に歪み、正規分布からは偏っていた。ここでは、連続的に変化する個体重から、サイズの大きな個体とサイズの小さい個体を区分する基準を客観的に決定することが目的であるので、正規性は示さなかったものの、対数変換後の平均値（ｍ）と標準偏差（ｓ）から以下の４グループに分けた。

グループⅠ：ｍ＋ｓより大きい個体

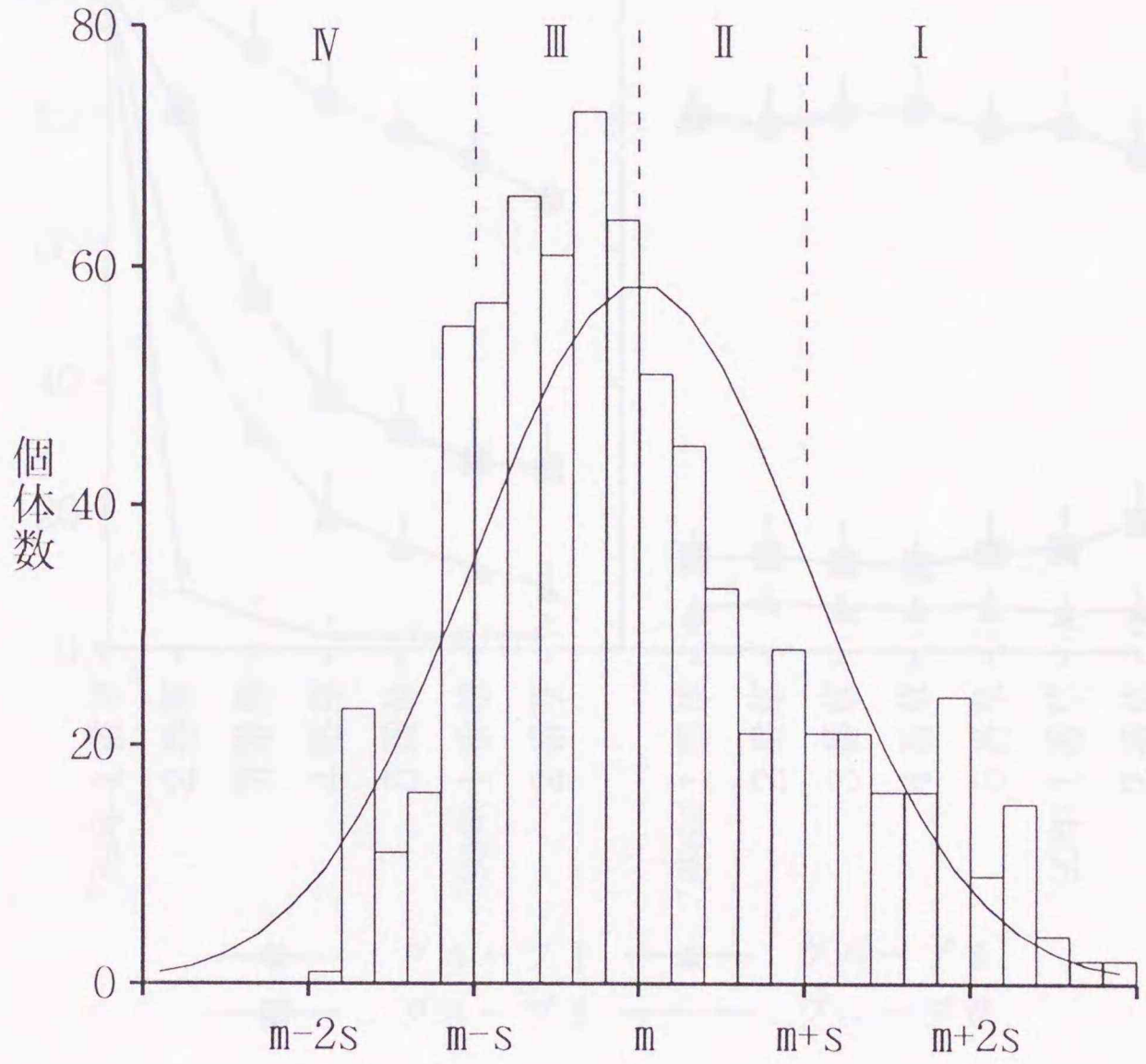
Ⅱ：ｍより大きくｍ＋ｓより小さい個体

Ⅲ：ｍ－ｓより大きくｍより小さい個体

Ⅳ：ｍ－ｓより小さい個体

各グループの個体数は、３反復合計で、グループⅠで 130個体（全体の17.7%）、グループⅡで 178個体（同24.2%）、グループⅢで 321個体（同43.7%）、グループⅣ 106個体（同14.4%）であった。正規分布をする場合、各グループの個体数の理論的な割合は、グループⅠ・Ⅳで15.9%、グループⅡ・Ⅲで34.2%で、図Ⅲ－３に示したように、グループⅢの個体数が期待個体数より大きくなった。

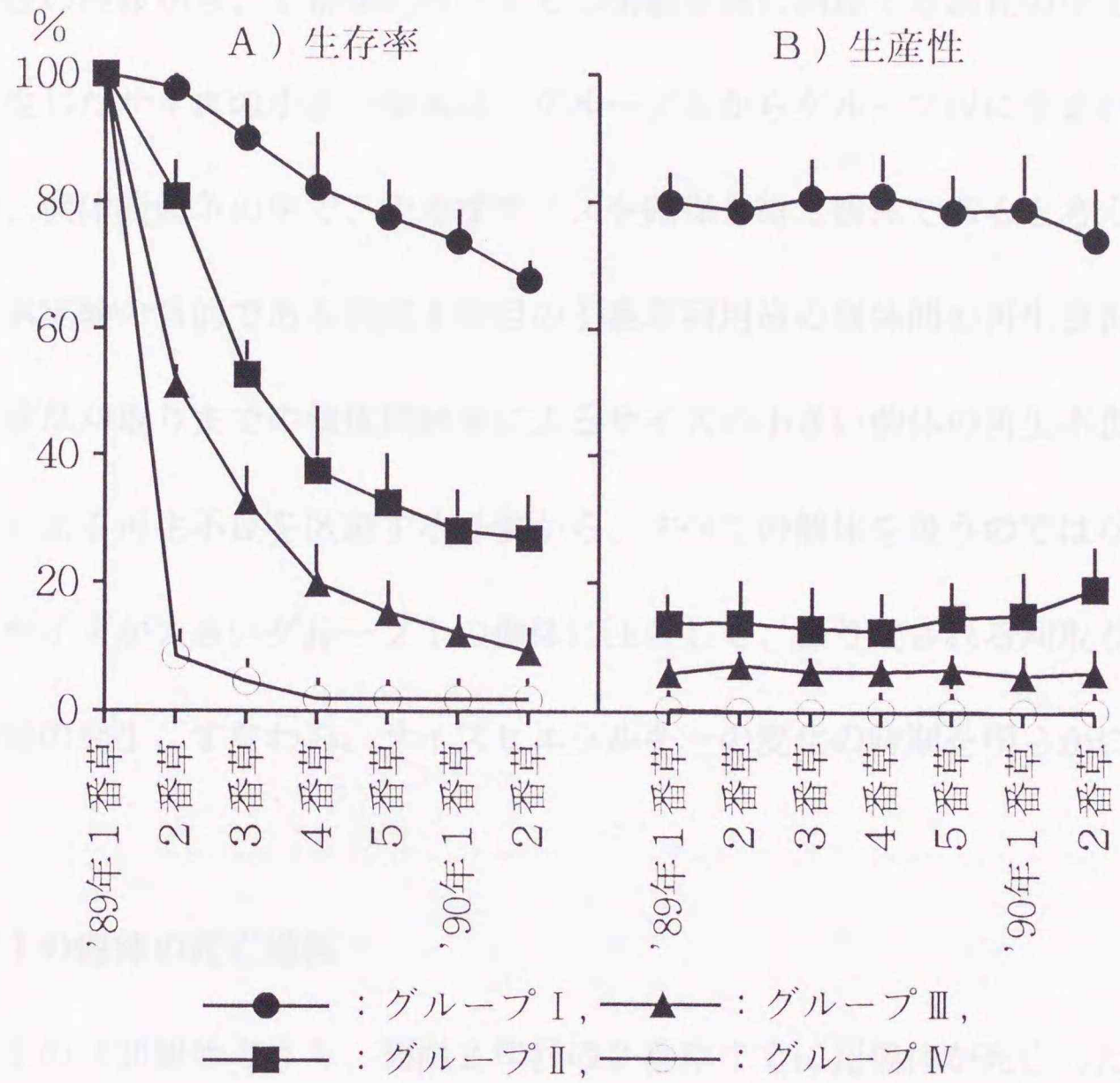
対数変換後のｍとｓで区分した各個体グループの生存率の推移、および、各グループが各刈取り時の全地上部乾物重に占める割合（生産性）の推移を図Ⅲ－４に示した。ここで用いた生産性は、ある刈取り時の各反復における全地上部乾物重に対する各個体グループ



図Ⅲ－３．利用１年目１番草刈取り時の対数変換後の個体サイズの分布

注）反復ごとの個体重を対数変換後の平均値（ｍ）と標準偏差（ｓ）から、個体サイズを25階級（ｍ－2ｓ～ｍ＋3ｓ）に区分し、各階級に含まれる個体数を３反復合計で示した。
実線は、正規分布の理論値を示した。
なお、個体はｍとｓより以下の４グループに区分した。

グループⅠ：m+s より大きい個体
Ⅱ：m より大きく m+s より小さい個体
Ⅲ：m-s より大きく m より小さい個体
Ⅳ：m-s より小さい個体



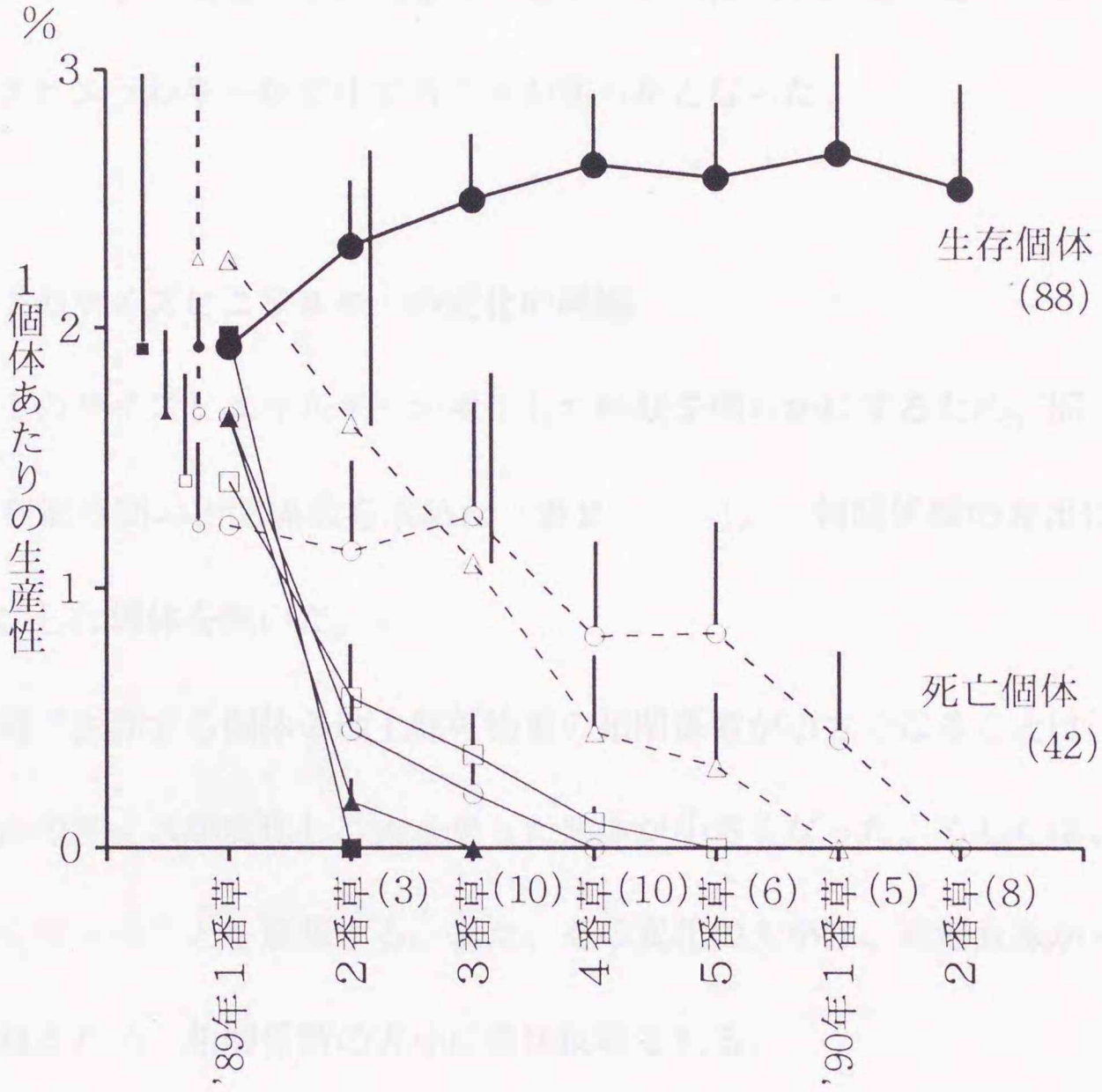
図Ⅲ－4．利用1年目1番草刈取り時の個体サイズと生存率・生産性との関係

注）グループⅠ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳについては図Ⅲ－3参照。
生産性は各グループの全地上部乾物重に対する%。
図中の縦線は標準誤差を示す。

の合計地上部乾物重の割合（%）で表した。各グループの、生存率ならびに生産性は、1番草刈取り時のサイズが大きいグループほど高く推移した。特に、グループⅠは生存率が高く、生産性においてもすべての刈取りで全地上部乾物重の約80%を占めていた。生存率および生産性の推移から、1番草刈取りまでの閉鎖草冠に到達する過程の中で、個体間競争によって生じたサイズの小さい個体は、グループⅡからグループⅣに含まれ、グループⅠの個体が、個体間競争の中で、大きなサイズを確保し得た個体であると考えられた。したがって、本実験の目的である利用1年目の1番草利用後の個体間の再生良否に関する解析では、1番草刈取りまでの個体間競争によるサイズの小さい個体の再生不良と、個体の遺伝的要因による再生不良を区別する必要から、すべての個体を扱うのではなく、1番草刈取り時でサイズが大きいグループⅠの個体に注目して、繰り返される刈取りと再生の中での再生不良の発生、すなわち、サイズヒエラルキーの変化の時期を明らかにする。

3)グループⅠの個体の死亡過程

グループⅠの 130個体のうち、利用2年目の2番草までに42個体が死亡した。図Ⅲ－5には、死亡個体の地上部サイズの推移を、死亡が認められた刈取り日別に示した。地上部個体重は、1番草とその後の再生草との間で大きく異なるため、個体サイズは各刈取り時の各反復における全地上部乾物重に対する個体の地上部乾物重の割合（生産性）で示した。利用1年目に死亡した29個体は、1番草刈取り後生産性が小さくなり、その後死亡した。すなわち、1番草刈取り時でサイズの大きかった個体の死亡は、1番草刈取り後に再生不良が生じ、その後、死亡に至る過程であることが明らかとなった。



図Ⅲ－5．グループⅠ（個体サイズが大きなグループ）の死亡過程

注）—■— ：89年2番草刈取り時枯死個体
—▲— ：89年3番草刈取り時枯死個体
—○— ：89年4番草刈取り時枯死個体
—□— ：89年5番草刈取り時枯死個体
--△- ：90年1番草刈取り時枯死個体
--○- ：90年2番草刈取り時枯死個体

グループⅠは図Ⅲ－3の方法で分類。

図中の（　）内の数字は各区刈取り時で死亡した個体と生存個体数を示す。図中の縦線は標準誤差を示す。

4)グループⅠの個体の利用２年間におけるサイズヒエラルキーの変化

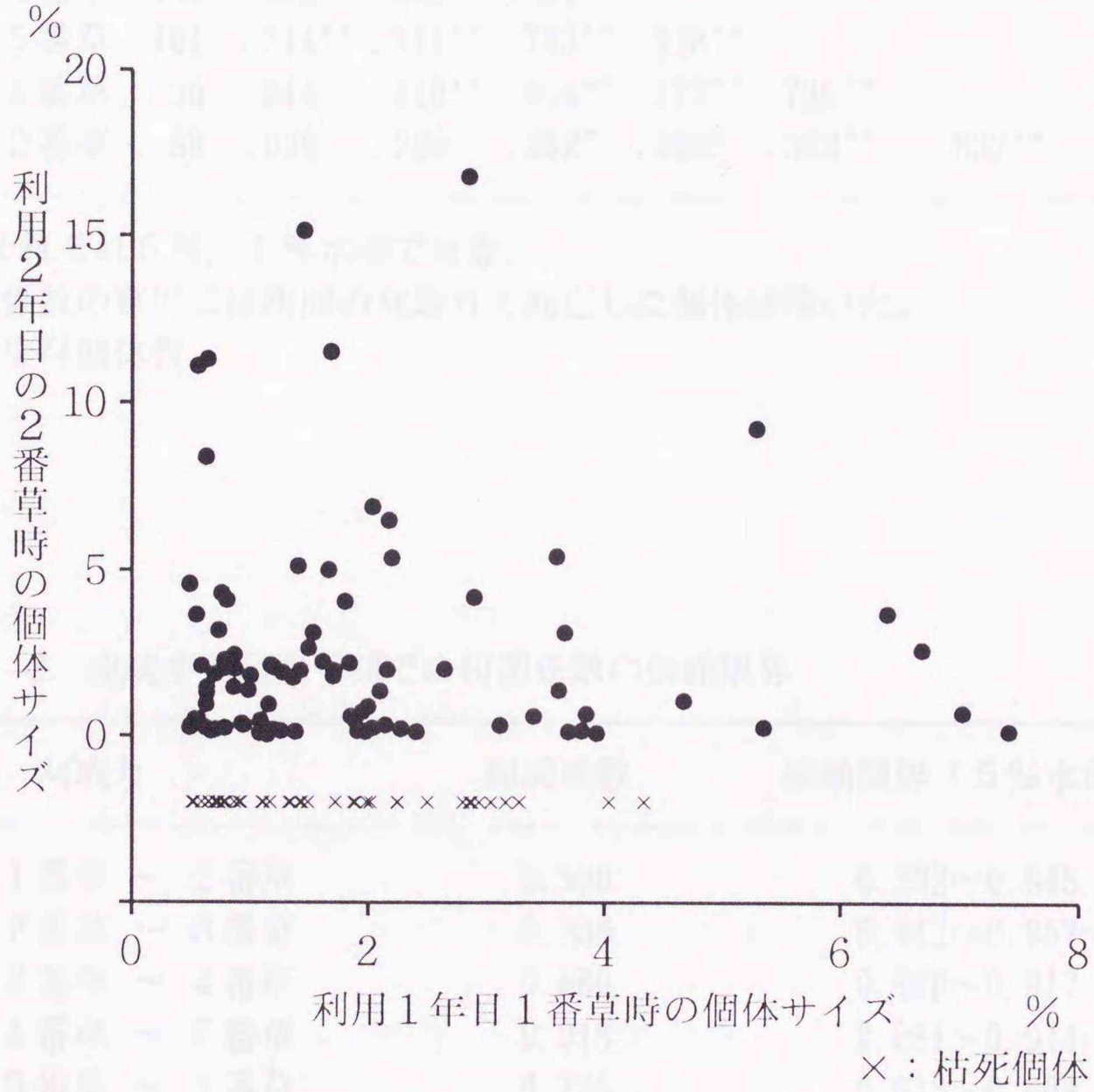
グループⅠに区分された 130個体の利用１年目の１番草時の個体サイズと、利用２年目の２番草時の個体サイズとの関係を図Ⅲ－６に示した。両時点の間では、個体サイズに相関関係は認められず、刈取りと再生を繰り返す中で個体間で再生の良否が生じ、１番草利用時のサイズヒエラルキーが変化することが明らかとなった。

5)グループⅠのサイズヒエラルキーの変化の時期

グループⅠのサイズヒエラルキーが変化した時期を明らかにするため、同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数を求めた（表Ⅲ－１ -1）。相関係数の算出には、次回の刈取りで死亡した個体を除いた。

各刈取り間で生存する個体の地上部乾物重の相関係数が小さくなることは、時間の経過に伴い、個体のサイズが変化し、大きかった個体が小さくなった、もしくは、小さかった個体が大きくなったことを意味する。また、その変化の大小は、回帰直線からの逸脱の程度と考えられるため、相関係数の大小に直接反映される。

連続する刈取りの間で相関係数が小さくなる時期は、各相関係数の信頼限界から（表Ⅲ－１ -2）、①利用１年目の１番草刈取り後、②利用１年目の最終刈取りから翌年１番草の間、の２つの時期であった。



図Ⅲ－６．利用２年間のグループＩ個体のサイズ変化
（利用１年目の１番草と利用２年目の２番草との関係）

注）個体サイズは各個体の全地上部乾物重に対する％で示した。

表Ⅲ－１ -1. グループＩ個体の同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数

			1989年					1990年	
		n	１番草	２番草	３番草	４番草	５番草	１番草	２番草
1989年	１番草	130							
	２番草	127	.530**						
	３番草	117	.477**	.938**					
	４番草	107	.372**	.832**	.880**				
	５番草	101	.244**	.711**	.793**	.918**			
1990年	１番草	96	.044	.419**	.514**	.575**	.725**		
	２番草	88	-.030	.209	.302*	.363**	.563**	.832**	

*, **はそれぞれ５％, １％水準で有意。

注）相関係数の算出には次回の刈取りで死亡した個体は除いた。

ｎ：生存個体数。

表Ⅲ－１ -2. 連続する刈取り間での相関係数の信頼限界

刈取り			相関係数	信頼限界（５％水準）
1989年	１番草	～ ２番草	0.530	0.392～0.645
	２番草	～ ３番草	0.938	0.912～0.957
	３番草	～ ４番草	0.880	0.829～0.917
	４番草	～ ５番草	0.918	0.881～0.944
	５番草	～ １番草	0.725	0.613～0.808
1990年	１番草	～ ２番草	0.832	0.754～0.887

4．考察

1)利用１年目の１番草利用時の個体サイズと生存率との関係

高密度個体群は個体間競争の結果、サイズヒエラルキーが確立し、その後サイズの小さな個体の死亡が発生する。この過程は、「自己間引き」といわれ、Schmitt *et al.*（1987）は小さな個体が負の生長率をとることによって死亡する過程と説明している。また、Weiner & Whigham（1988）は、ワイルドライス（*Zizania aquatica*）の自然集団で個体サイズのレンジは、サイズの小さい個体の密度依存型死亡によって減少したことを報告している。

本実験では、利用１年目の１番草刈取り時点での個体サイズの分布は、対数変換後の分布が正規分布よりも左側に歪む分布を示した（図Ⅲ－３）。これは個体間競争によるサイズの小さい個体の密度依存型死亡が１番草刈取り時までに生じていないと考えることができる。Thomas & Weiner（1989）は、ウスキツリフネ（*Impatiens pallida*）個体群で、小さい個体の発生はみられたが死亡に至らなかったため、個体サイズのレンジの減少がみられないが、倒伏や家畜の採食による小さい個体の死亡が生じ、実質的な自己間引きの現象が発生したとしている。生物的な要因（個体間競争）による死亡ではなく、外部から受ける機械的なはたらき（倒伏・採食）が自己間引きと同じ効果となることが報告されている（Givnish 1986）。すなわち、本実験でみられた、対数変換後の平均値と標準偏差で区分した４グループの利用１年目の１番草刈取り後の生存率の相違は（図Ⅲ－４）、グループⅠ以外の個体に、刈取りによる実質的自己間引きが発生し、死亡したものと考えることができる。すなわち、利用１年目１番草刈取り後の生存率の小さかったグループⅡ～Ⅳの個

体は、個体群内において、いずれは死亡するサイズであったと考えることができる。

2)グループⅠのサイズヒエラルキーの変化とその要因

自己間引きの過程の中で生存しうるサイズの大きな個体（グループⅠ）の中でも、いくつかの個体は繰り返される刈取りの中で死亡した。死亡した個体は、利用1年目の1番草刈取り後に個体サイズが低下する過程をとった（図Ⅲ－5）。利用2年目の2番草まで生存した個体も、利用1年目1番草と利用2年目2番草との間で、個体サイズが変化した（図Ⅲ－6）。サイズヒエラルキーの変化時期を同一個体地上部乾物重の刈取り間の相関係数から検討すると、死亡個体のサイズ低下の時期である利用1年目の1番草刈取り後と、利用1年目の最終刈取りと翌年1番草の間の2つの時期で相関係数が低下した（表Ⅲ－1）。相関係数の低下は、個体（遺伝子型）間で刈取り後の再生力に変異が存在することを意味する。上記2つの時期は、寒地型イネ科牧草において生殖生長の前後にあたることから、刈取り後の再生力の個体間変異について、生殖生長への移行における個体間差異から考察する。

Rogers（1989）はペレニアルライグラスで、川端・後藤（1973）はトールフェスク（*Festuca arundenacea*）とメドウフェスク（*Festuca elatior*）で、出穂日の品種内変異を報告している。さらに、Davies（1976）は、オーチャードグラスにおいて、品種間の茎構成、すなわち、生殖茎と栄養茎の比率に変異が存在することを報告しており、品種内で生殖生長への移行速度（出穂日）と茎構成（生殖茎割合）に個体間変異が存在するものと考えられる。

1番草刈取り前は長日条件下にあたり、寒地型牧草においては生殖生長が促進される時期である（Marshall 1987）。すなわち、生殖茎の節間伸長によって個体の生長速度は大きくなり、草丈・乾物重を増大させる時期である。したがって、利用1年目の最終刈取りから翌年1番草までの間では、生殖生長への移行が早く生殖茎を多く発生させる遺伝子型（早生多穂タイプ）が、生殖生長への移行が遅く生殖茎の発生数が少ない遺伝子型（晩生少穂タイプ）に比較して、個体重を増大させることによってサイズヒエラルキーの変化が起こることが推察された。

次に、生殖生長と刈取り後の再生について検討する。生殖生長と個体群サイズの変動については、一斉開花後の開花茎の死亡による茎数の著しい減少によって、オハグロスゲ（*Carex bigelowii*）の個体群サイズが周期的に変化することが報告されている（Carlsson & Callaghan 1990）。また、田島（1975）は、草地の永続性に必要な特性として、栄養生長と生殖生長の関係が重要であると説明している。ローズグラス（*Chloris gayana*）をはじめ、熱帯のイネ科牧草は、はやく節間伸長をする傾向があるので刈取り後の再生が遅れること（Dovrat *et al.* 1980）、放牧環境下で生産性を維持し永続性に優れた草種の特徴は、生長点が低く栄養茎に対する生殖茎の割合が小さいこと（Branson 1953）、生殖生長時に生殖茎をより多く発生させる草種では密度が低下すること（Neiland & Curtis 1956）、生長点を除去される草種は収量性や永続性が低下すること（Jones 1983）、イネ科牧草の永続性に必要な特性の一つとして、栄養茎に対する生殖茎の割合が重要であること（Booysen *et al.* 1963）、が報告されている。これらの報告は、生殖生長が刈取り後の再生に不利にはたらくことを示唆している。

節間伸長した生殖茎の刈取りは、茎の生長点が除去され再生が腋芽から開始するが、刈取りによって生長点が除去されない栄養茎は刈取られた後、茎自身が再生する（ Davies *et al.* 1972, Davies 1988）ことから、２種の茎の刈取り後の再生様式は異なる。花成誘起した生殖茎と花成誘起していない栄養茎を移植し、収量を比較したところ１番草では生殖茎の収量が大となったが、その後差がなくなるか、栄養茎の収量が大となったことが報告されている（ Bartholomew & Chestnutt 1978）。以上のことは、生殖茎の再生は栄養茎に比較して抑制されることから、再生量は生殖茎の基部にある栄養茎の数とサイズに依存することになる（ Jewiss 1972）。したがって、本実験でみられた、利用１年目の１番草刈取り後のサイズヒエラルキー変化の要因は、早生多穂タイプ個体の刈取り後の再生速度が、晩生少穂タイプ個体に比較して、小さかったために生じた変化と推察することができる。

第４章

生殖生長の個体間遺伝変異とサイズヒエラルキーの変化との関係

１．緒言

前章では、播種後２年間にわたる個体群動態調査の結果、刈取りと再生を繰り返す中で、サイズヒエラルキーの変化が、①利用１年目の１番草刈取り後と、②最終刈取りから翌年１番草の間の、２つの時期に認められた。この時期は長日条件下にあり、多くの寒地型牧草では、生殖生長への移行期とその後の刈取り時期であることから、①生殖茎割合と、②栄養生長から生殖生長への移行速度の個体間変異がサイズヒエラルキーの変化の要因と考えられる。

ペレニアルライグラスにおいて、品種内に出穂日の個体間変異が存在し（Rogers 1989）、その変異がサイズヒエラルキーの変化の要因である可能性が考えられるが、要因をより明確にするためには、個体の出穂日ならびに生殖茎割合の個体間変異と刈取り後の再生との関係、ならびに、生殖茎割合と個体重確保との関係をより詳細に検討する必要がある。そこで、本章では、生殖生長への移行程度の個体間変異と、刈取り後の再生との関係について明らかにすることを目的とした。前章の実験で用いた個体群から採集した個体をポット環境下で栽培し、出穂始日（生殖生長への移行速度）ならびに生殖茎割合（茎構成）の個体間変異、および刈取り後の再生のメカニズムを検討した。さらに、個体群における採集個体のサイズヒエラルキーの変化について、生殖生長の個体間差異の観点から検討した。

また、前章では、播種翌年の初回利用以降の期間でサイズヒエラルキーの変化を検討したが、播種から翌年の初回刈取りまでの閉鎖草冠にいたる競争環境下における、サイズヒ

エラルキーが確立する期間において、生存や生長に有利な個体の遺伝的特性を検討する目的から、個体群を造成した時に用いた品種（原品種）の生殖茎割合の個体間変異を調査し、採集個体と比較した。

2．材料および方法

実験は1991年から1993年にかけて、東京農業大学農学部の実験圃場（東京都世田谷区）で行った。1988年から1990年に調査を行った個体群（第３章の実験）より採集した個体を用いた。利用２年目の1990年９月28日に生存していた３反復合計 100個体の内、1/5000ａワグネルポットに移植し、定着した61個体の中から、利用１年目の1989年１番草刈取り時のグループⅠ（第３章参照）の45個体を本実験の材料に供試した。

1991年各個体の出穂始日を調査した後、1992年９月30日に１茎ずつに株分けし、均一な生育を示した３茎を選び、同年10月14日に、１本立になるよう、関東ローム層下心土を充填した1/5000ａワグネルポットに移植した。反復は、各個体から得られた３茎を３反復とした。

出穂期の1993年６月14日に１番草を刈取り、その後８月４日に再生草の刈取りを行った。なお、刈取り高さは５cmとした。刈取り時に、地際５cmより上に節がある（節間伸長）茎と、５cmより上に節がない（非節間伸長）茎に区分した。さらに、茎の形態から地際５cmより上に節がある節間伸長茎を出穂がみられた出穂茎（ＨＥＴ）、止葉が展開している節間伸長止葉茎（ＦＥＴ）と止葉が展開していない節間伸長非止葉茎（ＥＴ）の３種類に、５cmより上に節のない非節間伸長茎を、止葉が展開している非節間伸長止葉茎（ＦＮＴ）

と栄養生長している栄養茎（ＶＴ）の２種類に分類した。個体ごとに５種類の茎数、ならびに、80℃24時間乾燥後の乾物重を測定した。本実験では、ＶＴ以外の茎をまとめて生殖茎と総称した。

なお、茎の発育段階を定義した略称は、出穂（H：Heading）、止葉（F：Flag leaf）、節間伸長（E：internode Elongated）、非節間伸長（N：Not internode elongated）、栄養生長（V：Vegetative growth）、茎（T：Tiller）を意味する。

施肥は、ポットあたり化成肥料硫化燐安（ＮＰＫ各13%）１ｇ（各成分 7.5ｇ/m²）を、個体移植時の1992年10月14日、１番草刈取り前の1993年４月10日、および、１番草刈取り後に施与した。

また、１番草刈取り後の再生メカニズムを詳細に検討するため、生殖茎割合が異なる10個体を選択し、１番草刈取り時にすべての茎を上記の５種類に区分してマークした後、２番草刈取り時に、再生茎を新生茎と既存茎に区分して乾物重を測定した。さらに、10個体のうち４個体をランダムに選び、１番草刈取り後17日目に、再生茎の発生器官（刈取り後刈り残された栄養茎からの再生と刈り残された生殖茎の節の腋芽からの再生）と茎長を調査した。なお、調査した再生茎はすべて栄養生長茎であったことから、１番草刈取り時の調査のように茎の発育段階の分類は行わなかった。

さらに、個体採集草地を造成した際に用いた種子（品種「フレンド」）を関東ローム層下心土を充填したペーパーポット（１号を３cmに切断）に1992年10月３日に播種し、同年10月14日に均一に生育した 100個体を選び、関東ローム層下心土を充填した1/5000ａポットに各個体を移植したものを供試した。刈取り調査ならびに施肥は採集個体の場合と同様

とした。

3．結果

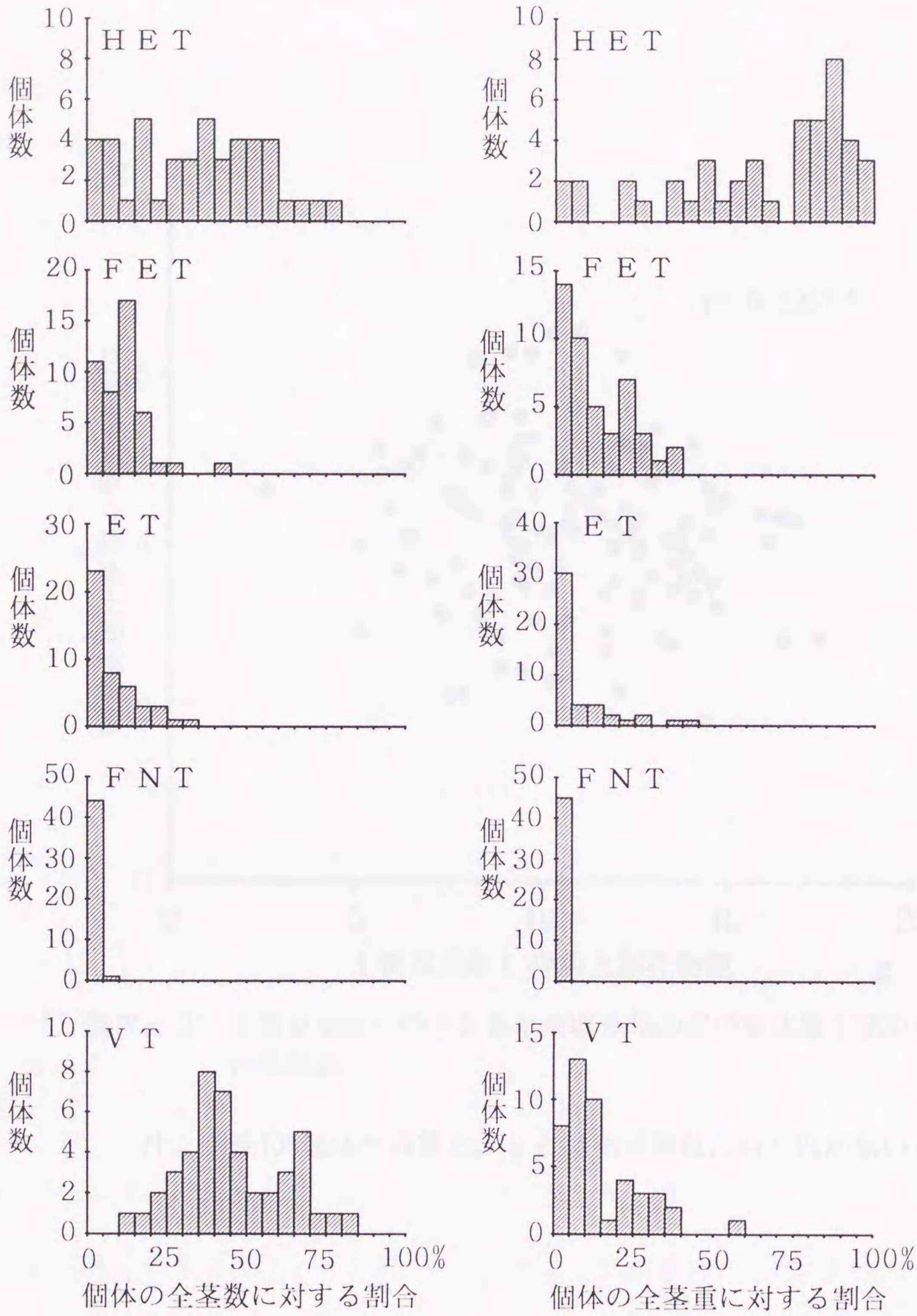
1)１番草の生殖茎割合の個体間変異

１番草の刈取り時の地際５㎝より上に節がある出穂茎（ＨＥＴ）、止葉茎（ＦＥＴ）と、止葉が展開していない非止葉茎（ＥＴ）、地際５㎝より上に節が無い止葉茎（ＦＮＴ）と栄養茎（ＶＴ）の５種類の茎の割合を茎数および茎重ベースで算出し、頻度分布を図Ⅳ－１に示した。各発育段階の茎の割合は、反復である３ポットの平均値を求めた上で、全茎数と全茎重に対する各茎の割合を算出した。

その結果、全茎数と全茎重に対する各茎の割合は、ＦＮＴを除いて、４種の茎に個体間で変異がみられた。ＶＴの割合は、茎数ベースで10～85％の、茎重ベースで０～60％の変異がみられた。ＶＴ以外は生殖茎であることから、採集した45個体は生殖茎割合において、大きな個体間変異が認められた。

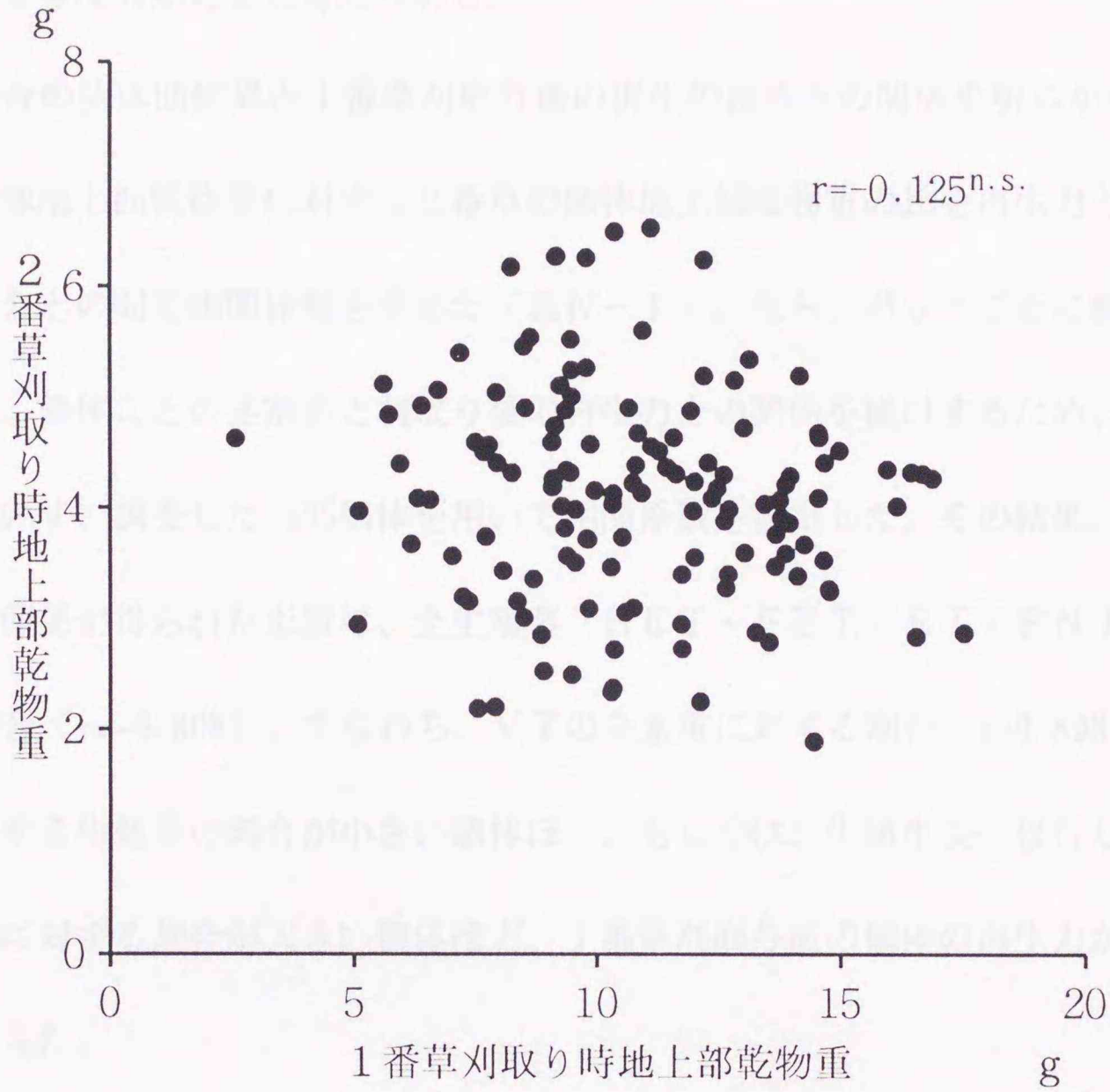
2)生殖茎割合の個体間変異と刈取り後の再生力との関係

調査した 135個体（45×３ポット）を用いて、１番草刈取り時の個体地上部乾物重と、２番草刈取り時の個体地上部乾物重との間の相関係数を求めた（図Ⅳ－２）。１番草の個体重と２番草の個体重の間には、明確な相関関係が認められなかった。このことは、１番草時点で大きな個体重を確保した個体が、必ずしも２番草時点でも大きな個体重を確保するとは限らないことを意味している。逆に、１番草時点で大きな個体重を確保できなかっ



図Ⅳ－１．採集45個体における５種類の茎割合の個体間変異

注）地際５cmより上に節がある茎：ＨＥＴ（出穂茎）、ＦＥＴ（止葉茎）、
ＥＴ（非止葉茎）
地際５cmより上に節がない茎：ＦＮＴ（止葉茎）、ＶＴ（栄養茎）



図Ⅳ－２．１番草刈取り時と２番草刈取り時の間の個体地上部乾物重の相関関係

注）調査135個体から算出。n.s.は相関係数に有意性が無いことを示す。

た個体の一部は、２番草時点で大きな個体重を確保し得たことを意味する。すなわち、２番草の個体重は、１番草の個体重を反映したものではなく、１番草刈取り後の再生過程に個体間で大きな変異があると考えられる。

生殖茎割合の個体間変異と１番草刈取り後の再生の良否との関係を明らかにするため、１番草の個体地上部乾物重に対する２番草の個体地上部乾物重の比を再生力として、５種類の茎の割合との間で相関係数を求めた（表Ⅳ－１）。なお、ポットごとに個体の生育が異なるので、個体ごとの茎割合と刈取り後の再生力との関係を検討するため、３ポットの合計値を用いず、調査した 135個体を用いて相関係数を算出した。その結果、再生力と最も高い相関関係が得られた形質は、全生殖茎（ＨＥＴ・ＦＥＴ・ＥＴ・ＦＮＴ）の全茎重に対する割合（r=−0.808）、すなわち、ＶＴの全茎重に対する割合（r=0.808）であった。全茎重に対する生殖茎の割合が小さい個体ほど、もしくは、生殖生長へ移行していないＶＴの全茎重に対する割合が大きい個体ほど、１番草刈取り後の個体の再生力が高いことが明らかとなった。

生殖茎割合を全茎数から算出した場合、ＦＮＴを除くすべての割合と再生力との相関係数の絶対値は全茎重から算出した生殖茎割合を用いた場合より小さくなった。刈取り後の個体の再生力は茎数から求めた生殖茎割合よりも茎重から求めた割合によって、よりよく説明されることが明らかとなったが、生殖茎割合が増加すると再生力が低下する傾向は同様であった。

以上の結果、個体の再生力と最も相関係数が大きかったのは、ＶＴの全茎重に対する割合であり、今後の解析ではこの特性を個体の区分に使用することとした。

表Ⅳ－１．５種類の茎の割合の個体間変異と１番草刈取り後の再生力との関係

茎の種類	再生力（２番草の個体重／１番草の個体重）との相関係数
全茎数に対する割合	
地際５cmより上に節がある茎	
出穂茎（ＨＥＴ）	-0.705**
止葉茎（ＦＥＴ）	0.035
非止葉茎（ＥＴ）	0.358**
地際５cmより上に節がない茎	
止葉茎（ＦＮＴ）	-0.062
栄養茎（ＶＴ）	0.675**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ	-0.712**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ＋ＥＴ	-0.663**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ＋ＥＴ＋ＦＮＴ	-0.675**
全茎重に対する割合	
地際５cmより上に節がある茎	
出穂茎（ＨＥＴ）	-0.745**
止葉茎（ＦＥＴ）	0.409**
非止葉茎（ＥＴ）	0.511**
地際５cmより上に節がない茎	
止葉茎（ＦＮＴ）	-0.003
栄養茎（ＶＴ）	0.808**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ	-0.775**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ＋ＥＴ	-0.803**
ＨＥＴ＋ＦＥＴ＋ＥＴ＋ＦＮＴ	-0.808**

**は１％水準で有意。

注）相関係数は反復個体をすべて１個体として算出した（45×3＝135個体）。

3) 1番草刈取り時の栄養茎の2番草個体重への貢献度

1番草刈取り後の再生のメカニズムを知るために、再生茎の発生した器官と平均茎長を表Ⅳ－2に示した。再生茎の発生は、刈り残ったＶＴからの再生、3種類の生殖茎（ＨＥＴ・ＦＥＴ・ＥＴ）の腋芽から新たに発生した茎、地中の腋芽から発生した茎の5種類に区分され、1番草刈取り時点で存在した茎からの再生はＶＴのみであった。3種類の生殖茎の中で、ＦＥＴとＥＴは、ＨＥＴと比較して、刈り残し茎の節からの再生茎が多く、平均茎長も大きかった。

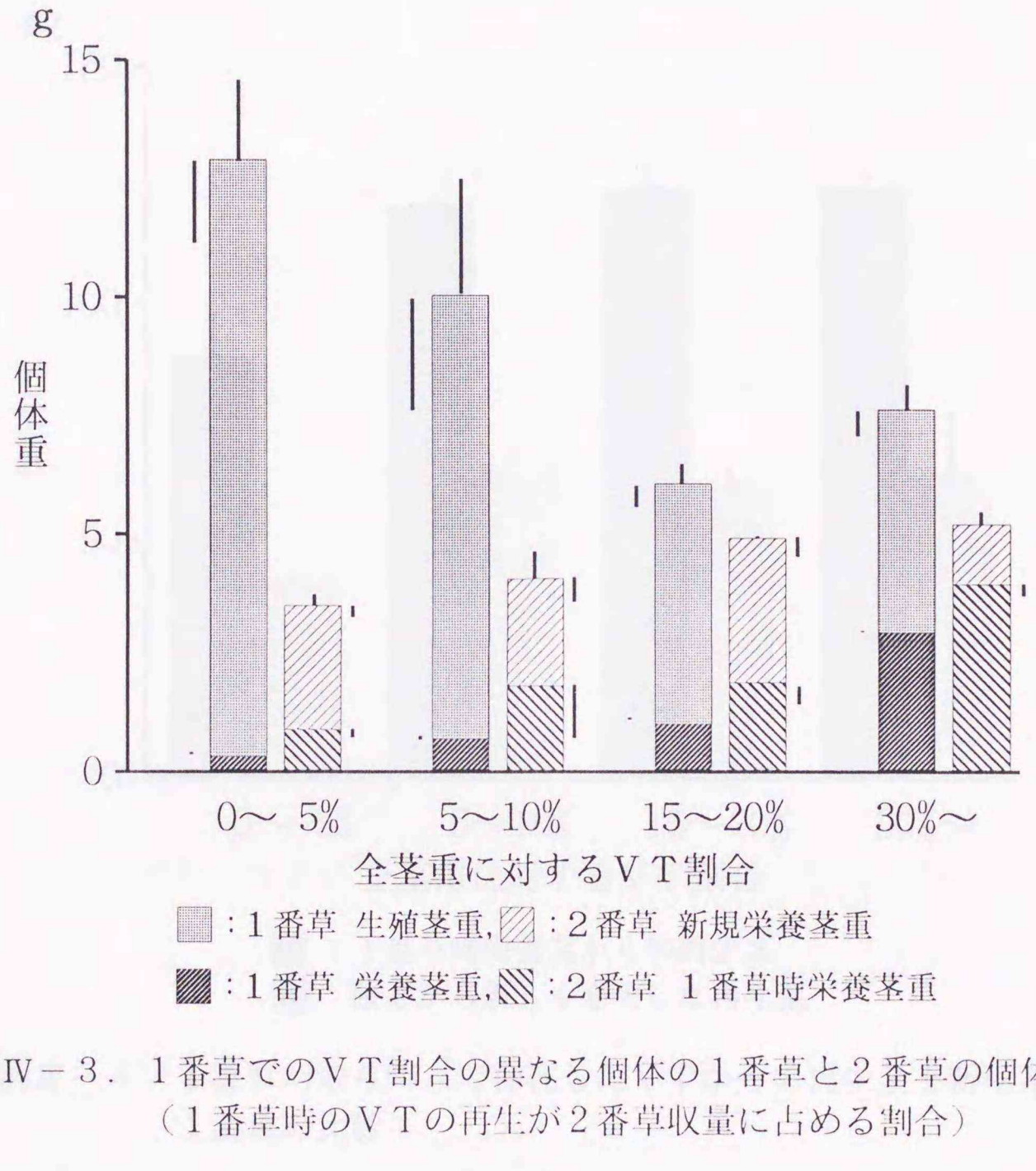
次に、1番草刈取り時点で存在したＶＴからの再生茎が2番草収量に占める割合を調査した。調査に用いた10個体の1番草時点の茎重ベースのＶＴ割合は、 1.5%～40.3%の変異を示したので、各個体のＶＴ割合から、0～5%、5～10%、15～20%、30%以上の4グループに分けて解析を行った。個体数は、0～5%のグループが4個体で、他のグループは各2個体であった。各グループの1番草と2番草の個体重の変化を図Ⅳ－3に示した。1番草時点ではＶＴの割合が低い、すなわち、生殖茎割合の大きな個体が大きな個体重を維持し、生殖茎が個体重確保に貢献していた。しかしながら、1番草刈取り時で個体重が小さくＶＴの割合が高い個体で2番草の個体重は大きくなり、逆に個体重が大きくＶＴの割合が低い個体では小さくなり、1番草刈取り時と2番草刈取り時では個体の大小関係が逆になった。2番草での個体重確保には、1番草刈取り時に存在したＶＴの再生茎重が大きく貢献していたことが明らかとなった。

2番草を構成する1番草刈取り時点で存在したＶＴからの再生茎と刈り残された茎もしくは地中の腋芽から発生した茎の1茎重を図Ⅳ－4に示した。1番草刈取り時に存在した

表Ⅳ－２．１番草刈取り後の再生茎の発生器官と茎長

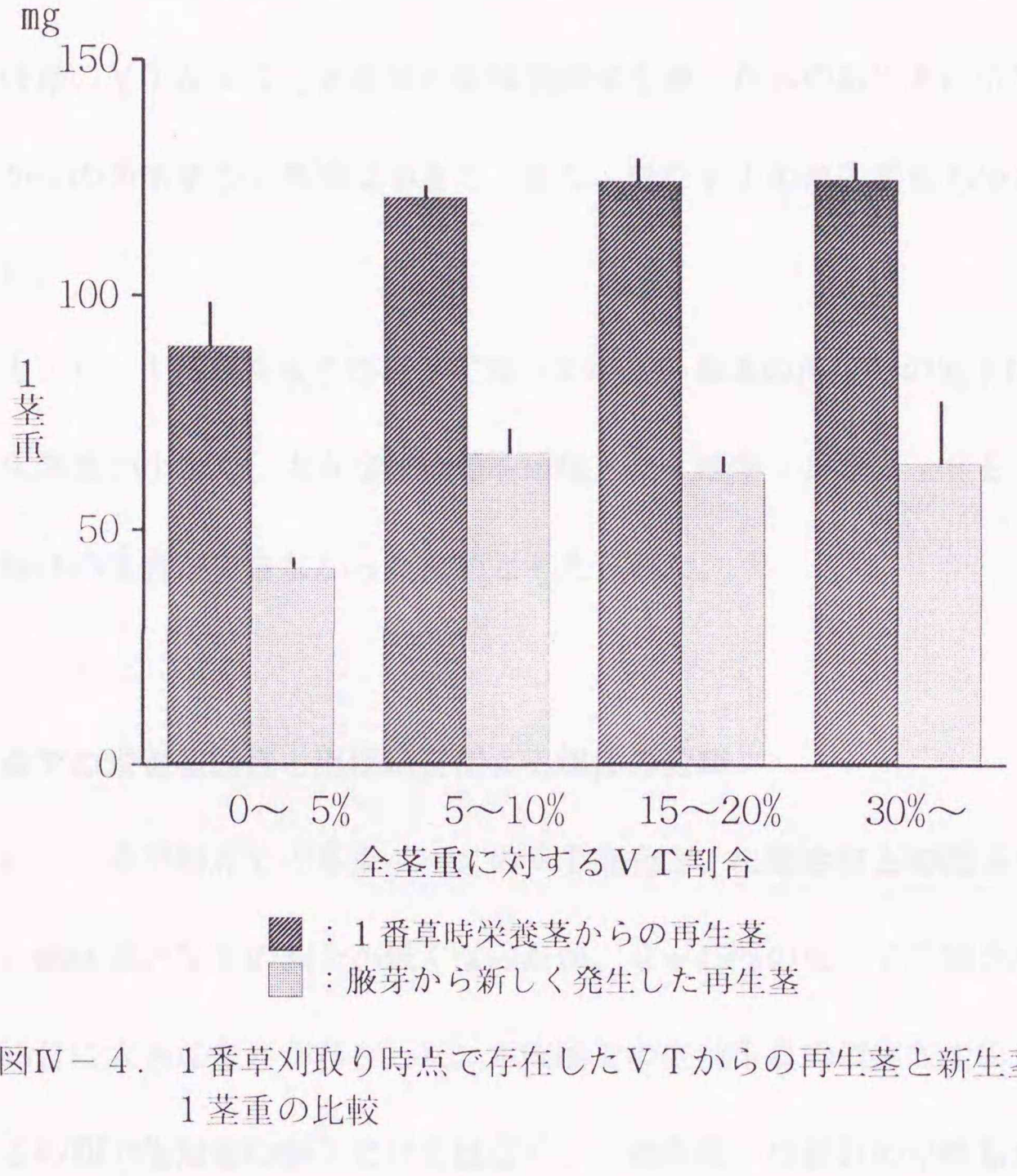
	１番草時点での茎の種類				
	ＨＥＴ	ＦＥＴ	ＥＴ	ＶＴ	合計
１番草時の茎数	70	15	20	54	159
	↓	↓	↓	↓	
再生器官	①	①	①	② ③	
	↓	↓	↓	↓	
再生茎数	91	23	37	46 29	226
１茎あたりの再生数	1.30	1.53	1.85	0.85	
平均茎長(cm)	11.79	15.01	15.98	21.30	12.11
	(±0.41)	(±1.10)	(±0.90)	(±0.85)	(±1.01)

注）再生器官：①刈り残った茎の節の腋芽からの再生
②刈り残ったＶＴの再生
③地中の腋芽からの再生
ＨＥＴ・ＦＥＴ・ＥＴの刈り残し茎の再生は皆無であった。
茎数の算出は再生茎発生調査４個体の合計値とした。
（１番草刈取り後17日目に調査）
平均茎長の（　）は標準誤差を示す。



図Ⅳ－３．１番草でのＶＴ割合の異なる個体の１番草と２番草の個体重
（１番草時のＶＴの再生が２番草収量に占める割合）

注）ＶＴ割合の異なる10個体を調査。各ＶＴ割合グループの個体数は０～５％が４個体、他グループは各２個体。
図中の縦線は標準誤差を示し、棒の上に全個体重の、棒の横に各茎重の標準誤差を示した。



図Ⅳ－４．１番草刈取り時点で存在したＶＴからの再生茎と新生茎の１茎重の比較

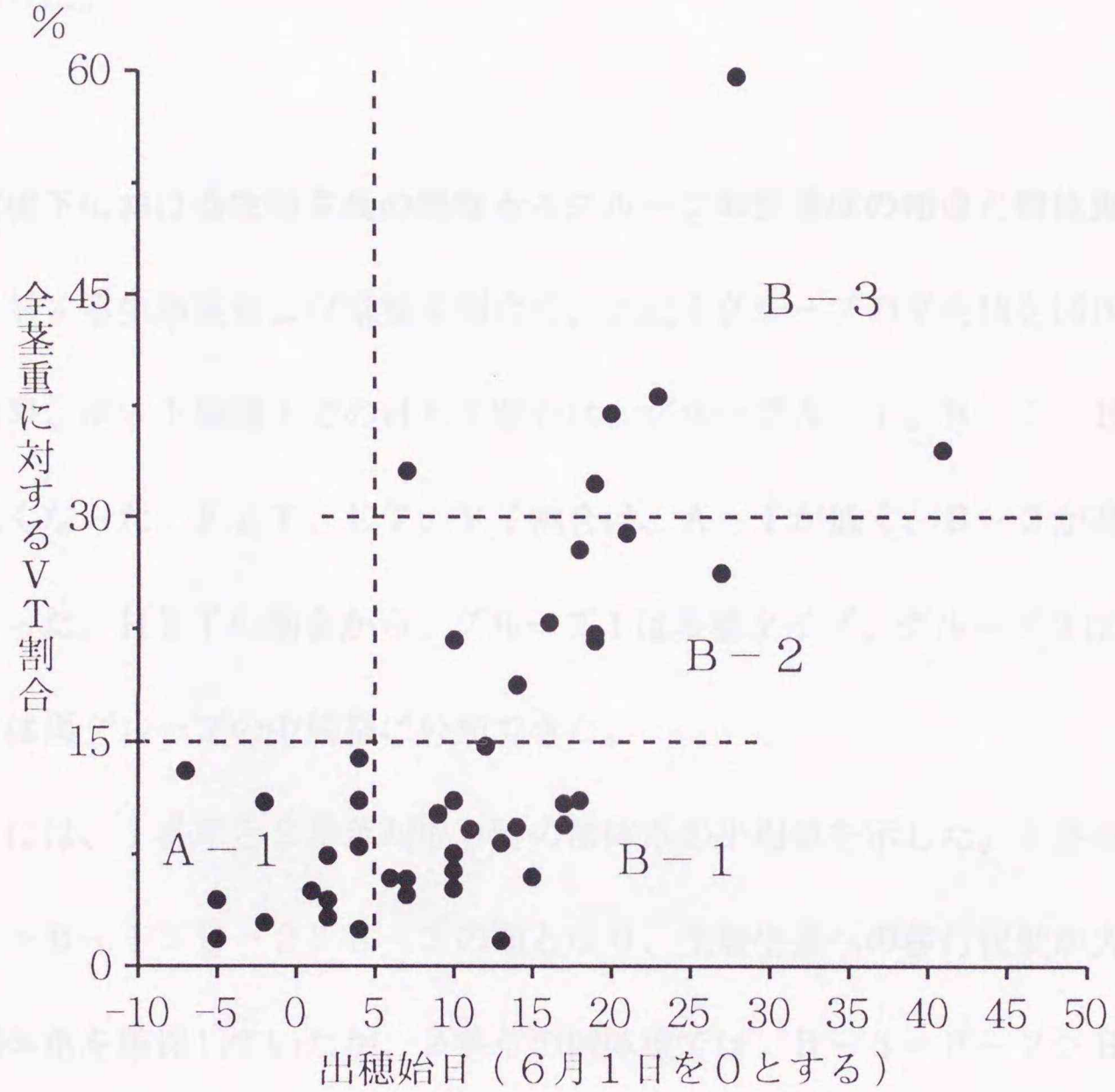
注）茎構成の異なる10個体を調査。
各ＶＴ割合グループの個体数は０～５％が４個体、他グループは各２個体。
図中の縦線は標準誤差を示す。

ＶＴの再生茎は新生茎に比較して１茎重が大きかった。この結果は、刈取り後新たに発生する再生茎は、既存のＶＴに比較して再生速度が遅く、茎重の確保ができなかったことを示す。また、１番草時点でＶＴ割合の低い、すなわち、生殖茎割合の大きい個体では既存ＶＴから再生した茎重も小さくなった。１番草刈取り時にＶＴの茎重ベースの割合が小さい個体は、既存のＶＴが少なく２番草の個体重確保を腋芽からの新生茎に依存し（図Ⅳ－３）、腋芽からの新生茎の１茎重は小さく、また、既存ＶＴの再生茎重も小さいことが明らかとなった。

以上のことから、１番草刈取り時にＶＴ割合の小さい個体の再生力の低下は（表Ⅳ－１）、２番草の新生茎重が小さく、大きな乾物重を確保した生殖茎（ＨＥＴ・ＦＥＴ・ＥＴ）重に匹敵する個体の生育ができなかったためと考えられた。

4) １番草時点での栄養茎割合と出穂始日による個体の分類

図Ⅳ－５に、１番草時点での茎重ベースのＶＴ割合と、出穂始日との関係を示した。出穂始日が早い個体ほどＶＴの割合が低くなったが、０～15%の低いＶＴ割合を示した個体間には出穂始日に大きな変異が存在した。本実験での生殖生長の個体間変異が意味するところは、ある時期の生殖茎の割合だけではなく、生殖生長への移行の早晩も含めたものである。したがって、出穂始日とＶＴ割合から個体を区分した。生殖生長を開始する時期の早晩として、出穂始日を６月５日以前に出穂した個体をＡグループ（早生）とし、６月６日以降に出穂した個体をＢグループ（晩生）とした（図Ⅳ－５）。さらに、ＶＴの茎重ベースの割合を、０～15%、15%～30%、30%以上の３グループに区分し、それぞれ、グル



図Ⅳ－5．採集45個体の出穂始日とＶＴ割合との関係

注）個体の生殖生長の変異は、ポット環境下で栽培した場合の、出穂始日の早晩、および、全茎重に対する栄養茎（ＶＴ）の割合から、Ａ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３の４グループに分類した。
Ａ：出穂始日が６月５日以前。Ｂ：出穂始日が６月６日以降。１：全茎重に対するＶＴ割合が15%以下。２：ＶＴ割合が15～30%。３：ＶＴ割合が30%以上。

ープ１、グループ２、グループ３とした。出穂始日の早晩によるＡとＢと、ＶＴ割合の大小によるグループ１、２、３とを組み合わせて、４グループをＡ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３とした（図Ⅳ－５）。それぞれのグループの個体数は、13個体、18個体、８個体、６個体であった。

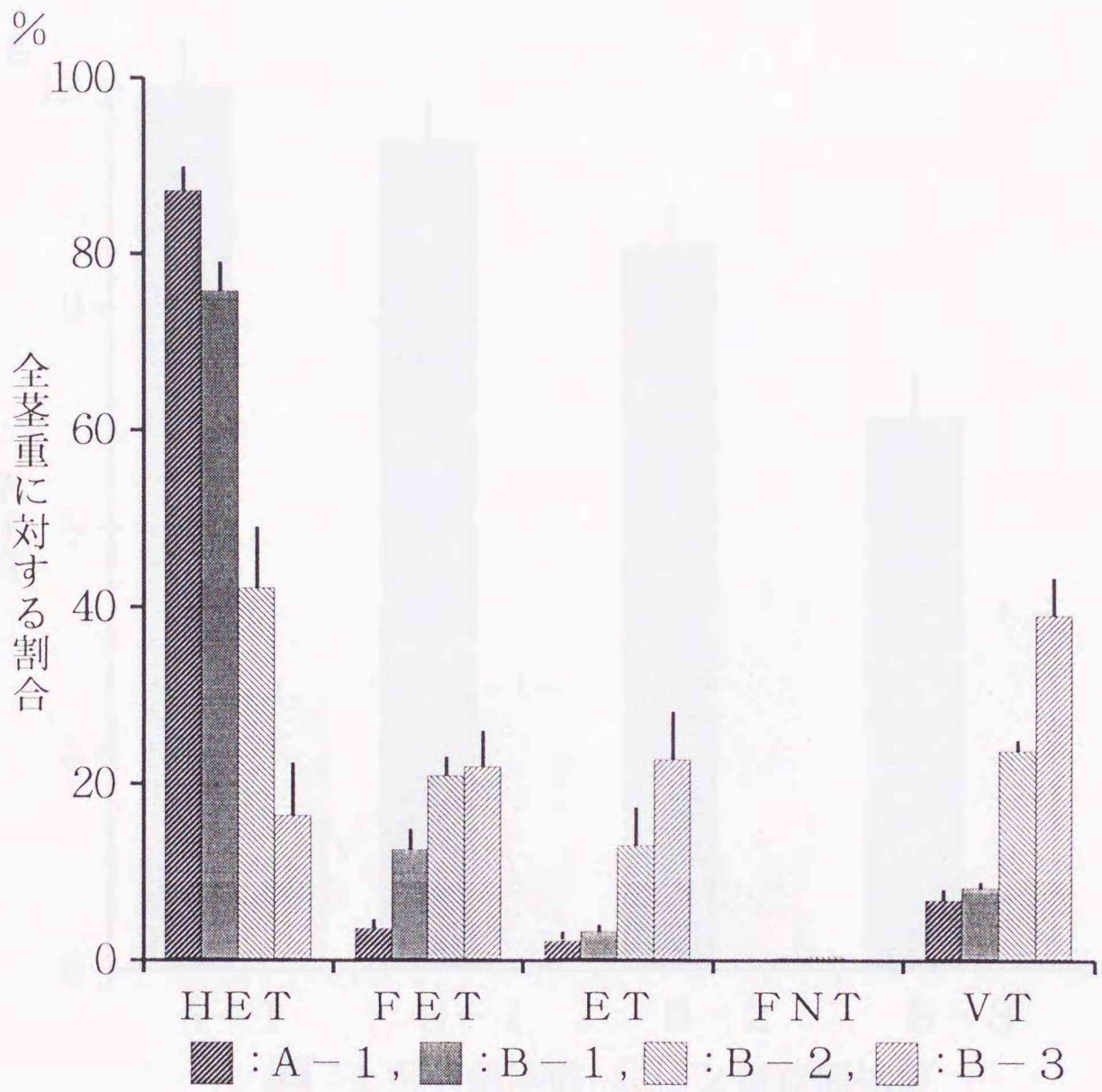
5)ポット環境下における生殖生長の異なる４グループの茎構成の相違と個体重の変化

全茎重に対する生殖茎および栄養茎割合の、上記４グループの平均値を図Ⅳ－６に示した。その結果、ポット環境下でのＨＥＴ割合は、グループＡ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３の順に低くなった。ＦＥＴ、ＥＴ、ＶＴ割合は、Ａ－１が低く、Ｂ－３が高く、ＨＥＴとは逆になった。ＨＥＴの割合から、グループ１は多穂タイプ、グループ３は少穂タイプ、グループ２は両グループの中間型に分類できた。

図Ⅳ－７には、１番草と２番草刈取り時の個体重の平均値を示した。１番草の個体重では、Ａ－１＞Ｂ－１＞Ｂ－２＞Ｂ－３の順となり、生殖生長への移行程度が大きな個体ほど大きな個体重を確保していたが、２番草の個体重では、Ｂ－３＝Ｂ－２＞Ｂ－１＞Ａ－１と、逆の順となった。

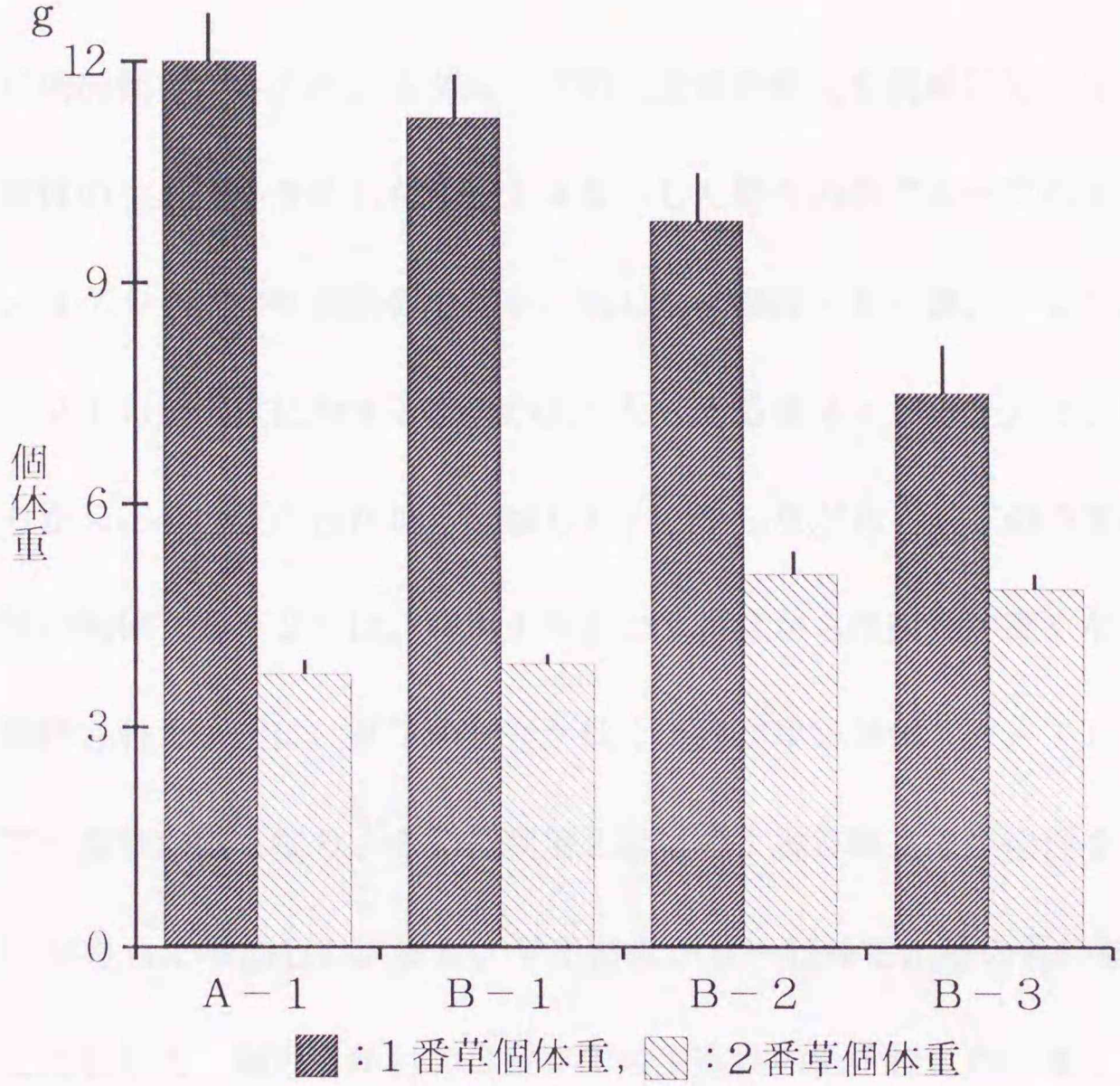
6)圃場環境下における生殖生長の異なる４グループの個体生産性の推移

これまではポット環境下において、採集した45個体の生殖生長の特性の個体間差異と１番草と２番草の個体重変化を検討してきたが、ここでは、調査45個体を採集した第３章で用いた個体群における個体生産性の推移を生殖生長の個体間差異の点から検討する。



図Ⅳ－６．生殖生長への移行程度が異なる個体グループのポット環境下での茎構成

注）Ａ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３は図Ⅳ－５を参照。
図中の縦線は標準誤差を示す。



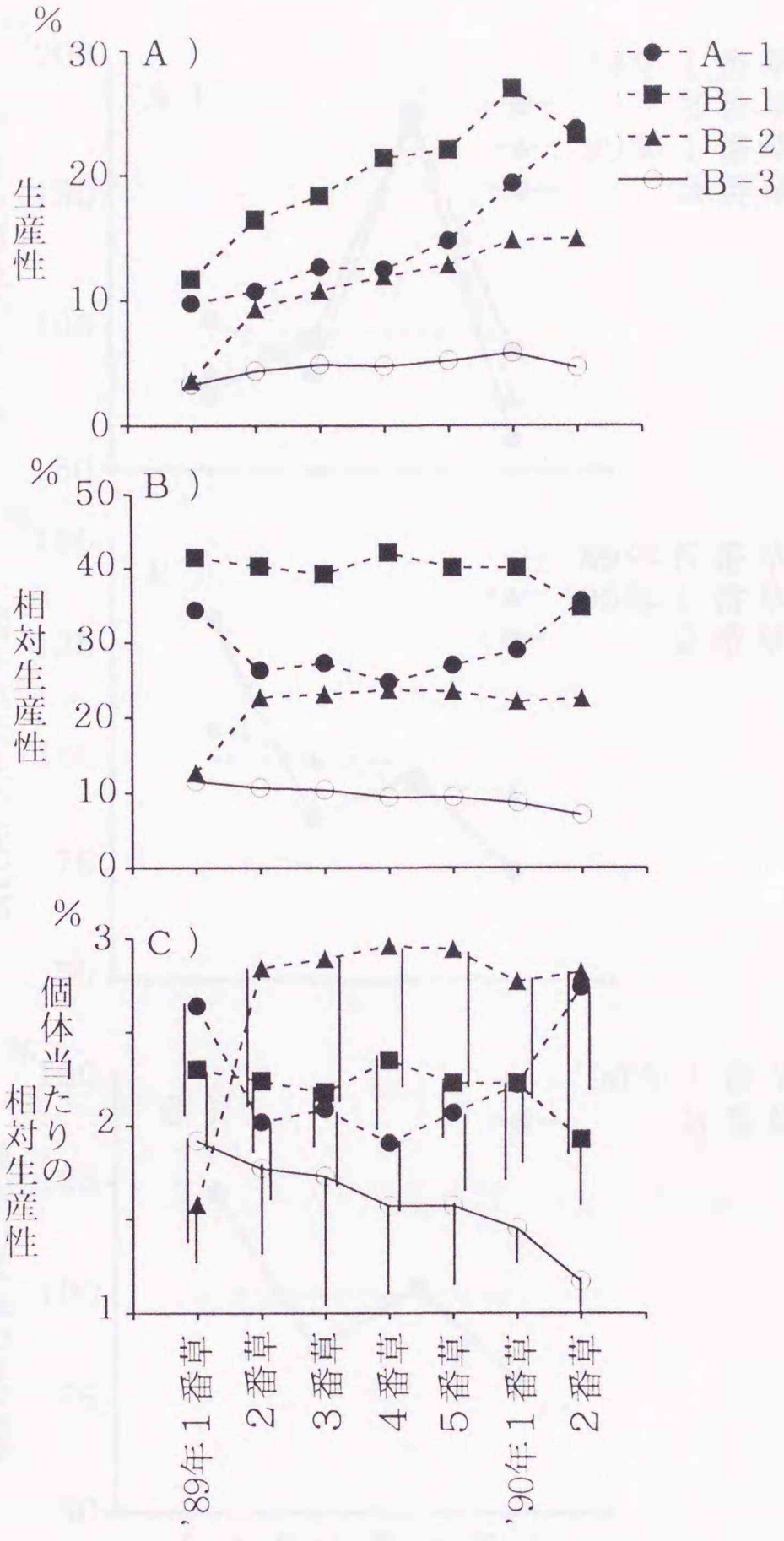
図Ⅳ－7．生殖生長への移行程度が異なる個体グループの
ポット環境下での1番草と2番草での個体重

注）A－1、B－1、B－2、B－3は図Ⅳ－5を参照。
図中の縦線は標準誤差を示す。

調査した45個体をＡ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３の４つのグループに分けて、個体群における生産性の推移を図Ⅳ－８－Ａに示した。ここでの生産性は、各反復における全地上部乾物重に対する各グループ個体の合計地上部乾物重の割合とした。生産性を算出する際に用いた全地上部乾物重には、死亡個体を含むことから、各グループの生産性は刈取りが進むごとに増加傾向がみられ、各グループの生産性の変化を明確にできなかった。そこで、全採集個体の生産性を合計した値を１００とした場合の各グループの生産性を相対生産性として、４グループの生産性の推移を比較した（図Ⅳ－８－Ｂ，－Ｃ）。

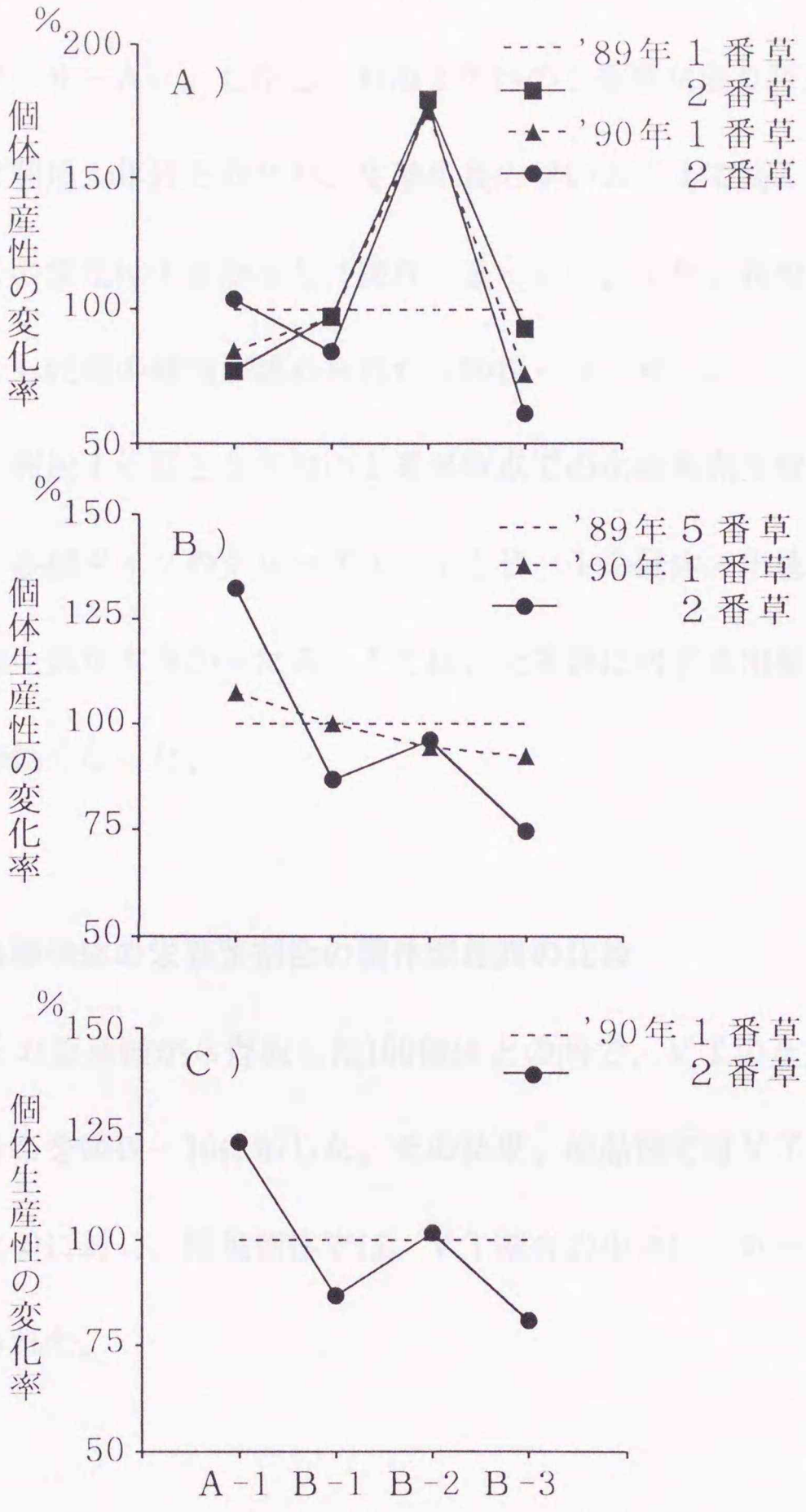
その結果、ＶＴの全茎重に対する割合が30％をこえる個体（Ｂ－３）は、利用１年目の１番草刈取りから、その生産性が低く推移した。しかしながら、ＶＴの全茎重に対する割合が15～30％の個体（Ｂ－２）は、利用１年目の２番草から生産性が高くなり、その傾向はその後も維持された。逆に、ＶＴの割合が低く出穂が早い個体（Ａ－１）は、利用１年目の２番草で生産性が低くなり、その後利用２年目の１番草時点で生産性を回復し、２番草でも生産性がさらに増加した。また、ＶＴ割合が０～15％で出穂の遅い個体（Ｂ－１）は、Ａ－１と比較して、利用１年目の２番草での生産性の低下程度が小さく、利用２年目の１番草での生産性の増加が小さく、その後の２番草で生産性は低下した。

第３章でサイズヒエラルキーの変化の要因と推察した生殖生長時の刈取り後の再生不良と栄養生長から生殖生長への移行時の個体重の増加について、各グループの生産性の変化を検討するために、利用１年目（1989年）の１番草と５番草、利用２年目（1990年）の１番草を基準に、その後の刈取り時の生産性の変化を検討した（図Ⅳ－９）。利用１年目の１番草刈取り時点での生産性を基準としたとき、２番草の生産性はＢ－２で高くなり、Ａ



図Ⅳ－８．生殖生長への移行程度の異なる個体の個体群内での生産性の推移

注）Ａ：各グループの生産性（全収量に対する割合で表示）。
Ｂ：各グループの相対生産性
（全採集個体の生産性を１００にした場合の生産性）。
Ｃ：個体当たりの相対生産性。
Ａ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３は図Ⅳ－５を参照。
図Ｃの中の縦線は標準誤差（マイナス方向）を示す。



図Ⅳ－９．生殖生長の異なる個体の刈取り後の生産性の変化

注）生産性の変化は、採集個体の生産性を１００とした場合の
各グループの相対生産性から算出した。
Ａ：利用１年目（1989年）１番草刈取り時を基準
Ｂ：利用１年目（1989年）５番草刈取り時を基準
Ｃ：利用２年目（1990年）１番草刈取り時を基準
Ａ－１、Ｂ－１、Ｂ－２、Ｂ－３は図Ⅳ－５を参照。

－1、B－3で低くなった。B－2でみられた生産性の増加は、その後の刈取りにおいても継続した（図Ⅳ－9－A）。しかし、利用2年目の1番草刈取り時点を基準とした場合、2番草の生産性は利用1年目と異なり、生殖生長の早いA－1で高くなり、B－1、B－3で低く、B－2の変化は小さかった（図Ⅳ－9－C）。また、利用1年目の最終刈取りを基準とした場合も同様の傾向が認められた（図Ⅳ－9－B）。

表Ⅳ－3には、利用1年目と2年目の1番草時点での出穂茎発生数をグループ別に示した。両年ともに、多穂タイプのグループA－1とB－1の個体に出穂茎が発生した。個体あたりの出穂茎発生数が大きかったA－1では、全茎数に対する出穂茎の割合が利用1年目で高く2年目で低くなった。

7)採集個体と原品種個体の栄養茎割合の個体間差異の比較

採集45個体とその原品種から育成した100個体との間で、VTの全茎重に対する割合を求め、その頻度分布を図Ⅳ－10に示した。その結果、原品種ではVT割合に個体間で大きな変異がみられたのに対し、採集個体では、VT割合の小さい（0～15%）個体の割合が多いことが認められた。

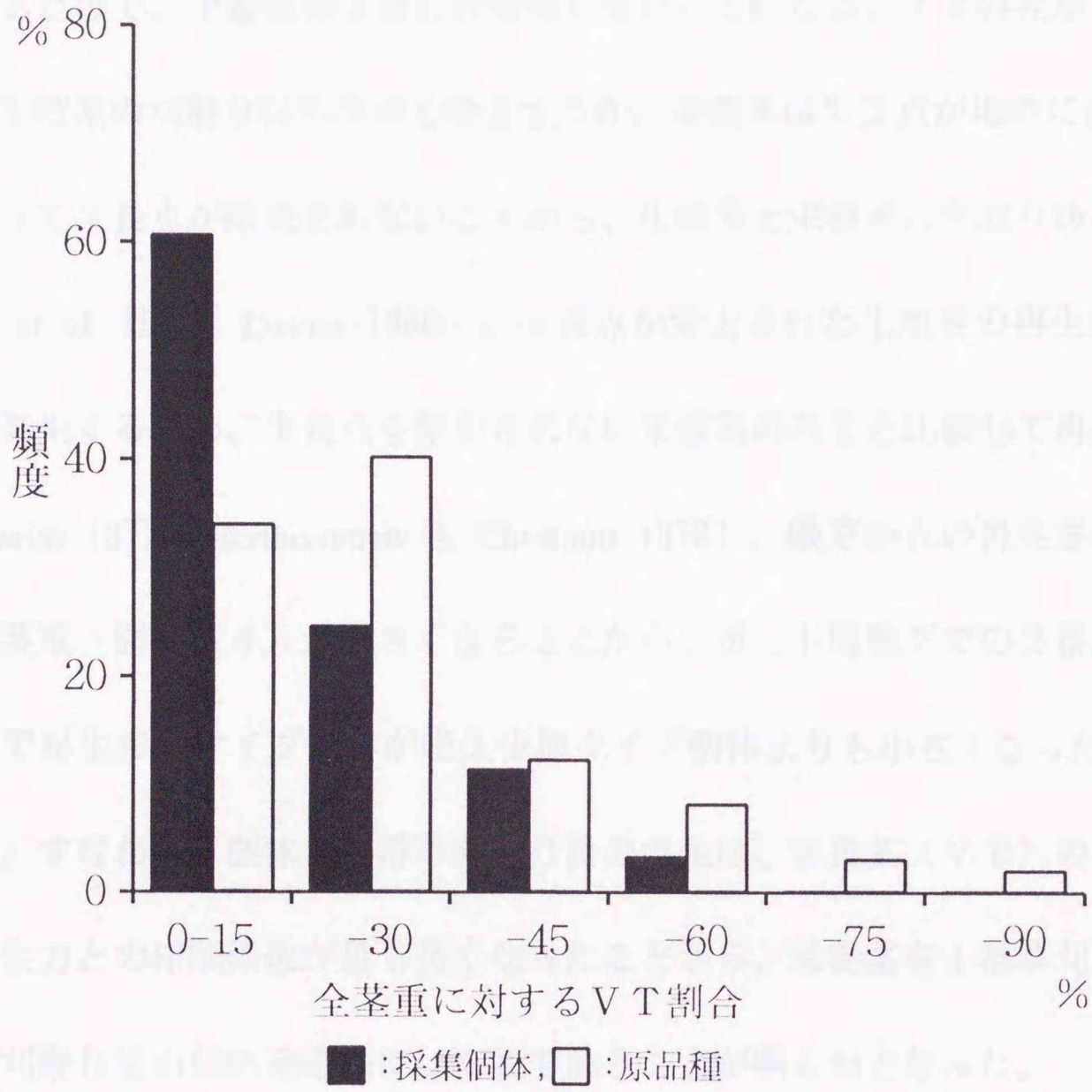
4．考察

1)茎構成の個体間変異と刈取り後の再生力との関係

生殖生長に関わる形質の個体間変異は、個体の茎構成の相違にもとづくことが明らかとなり（図Ⅳ－1）、1番草刈取り後の再生力（2番草個体重／1番草個体重）が、生殖茎

表Ⅳ－３．生殖生長の異なる採集個体の採集個体群での茎構成の年次変化

	全茎数／個体	出穂茎数／個体	出穂茎率（％）
1989年１番草刈取り時			
A－1	8.1	1.5	18.5
B－1	9.8	0.2	2.0
B－2	8.8	0.0	0.0
B－3	7.2	0.0	0.0
1990年１番草刈取り時			
A－1	21.0	1.7	8.1
B－1	19.1	0.7	3.7
B－2	22.4	0.0	0.0
B－3	15.3	0.0	0.0



図Ⅳ－10. 採集個体と原品種個体の栄養茎割合の個体間差異

割合が高くなるほど小さくなった（表Ⅳ－１）。Colvill & Marshall（1984）は、ペレニアルライグラスの生殖茎の同化産物は他の茎に移出しないで下位節間に蓄積され、その後種子と新茎へ再移動することを報告している。すなわち、生殖茎での同化産物は生殖生長に利用されるだけで、栄養茎の生育には寄与しないことになる。イネ科牧草において、節間伸長した生殖茎の刈取りは生長点を除去するが、栄養茎は生長点が地際に存在するため、刈取りによって生長点が除去されないことから、生殖茎と栄養茎の刈取り後の再生は異なる（Davies *et al.* 1972, Davies 1988）。生長点が除去された生殖茎の再生は節の腋芽から再生茎が発生するため、生長点を除去されない栄養茎の再生と比較して再生速度が小さくなる（Jewiss 1972, Bartholomew & Chestnutt 1978）。腋芽からの再生茎は茎長（表Ⅳ－２）と１茎重（図Ⅳ－４）が小さくなることから、ポット環境下での２番草の乾物重は１番草時点で早生多穂タイプ個体が晩生少穂タイプ個体よりも小さくなった（図Ⅳ－３，図Ⅳ－７）。すなわち、個体の１番草刈取り後の再生は、栄養茎（ＶＴ）の全茎重に対する割合と再生力との相関係数が最も高くなったことから、栄養茎を１番草刈取り時に多く持つことが刈取り後の個体重確保には有利であることが明らかとなった。

本実験で分類した５種類の茎構成と再生力との相関係数をみると、１番草刈取り時に、地際５㎝より上に節がある止葉茎（ＦＥＴ）と止葉が展開していない非止葉茎（ＥＴ）の割合と再生力との間に、ＦＥＴでは茎重ベースで、また、ＥＴでは茎数ならびに茎重ベースで、正の相関関係が得られた（表Ⅳ－１）。この２種類の茎では、割合が高まるほど再生力が高くなることを意味し、刈取り後の刈り残された茎の腋芽からの再生茎の発生数および再生茎長が出穂茎（ＨＥＴ）より大きいことから（表Ⅳ－２）、再生力を高くした結

果と考えられた。ＨＥＴは、下位節間に蓄積された同化産物が、穂の発育にともない種子の生産のために移動し、刈り残された茎の同化産物が少なかったのに対し、ＦＥＴとＥＴでは、出穂前であることから下位節間に蓄積した同化産物の移動が少なく、刈り残された茎の同化産物を腋芽の再生に利用することができたために、ＨＥＴの腋芽の再生茎に比較して茎長が大きくなると考えられた（ Colvill & Marshall 1984）。

2)生殖生長の個体間変異とサイズヒエラルキーの変化との関係

個体の栄養茎（ＶＴ）割合と出穂始日から生殖生長の移行程度の早晩で区分した４つのグループ（図Ⅳ－５）は、ポット環境下において１番草時点での茎構成が異なり（図Ⅳ－６）、生殖生長への移行程度の個体間変異を明確に区分できた。ポット環境下では、早く生殖生長へ移行し生殖茎を多く発生させたグループの個体重が、１番草において最大となったが、２番草では４グループの中で最小となった（図Ⅳ－７）。生殖生長への移行と刈取り後の再生力とのトレードオフの現象であると考えられた（ Cody 1966）。頻繁な刈取り条件下におかれるペレニアルライグラスの永続性に必要な形質と種子多産や早い出穂との間には負の相関関係があることが報告されており（ Rogers 1989）、同様な関係が本実験のペレニアルライグラスでも得られた。

しかしながら、調査個体を採集した個体群において、生殖生長の特性で区分した４グループ（図Ⅳ－５）の生産性の推移は、ポット試験の結果とは同様ではなかった。ポット試験との相違点は以下の２点である。第１点は、ポット環境下の２番草で個体重を最大とした晩生少穂タイプのグループＢ－３の草地条件下での生産性が利用１年目の１番草の時点

から低く推移したこと、第２点は、早生多穂タイプのグループＡ－１が利用１年目の最終刈取りから翌年の１番草時点までに、早い生殖生長への移行にともない個体重を確保した後、１番草刈取り後に生産性が大きくなったことである（図Ⅳ－８，図Ⅳ－９）。

ポット試験との第１の相違点は、晩生少穂タイプの遺伝子型（Ｂ－３）が利用１年目の１番草刈取りまでに、閉鎖草冠にいたる間の個体間競争において、生殖茎の発生が少なく、隣接個体の遮蔽によって生育を抑制され、サイズの小さい茎を発生させ（Ong 1978）、刈取り後の再生が抑制されたものと考えられた。

第２の相違点は個体間競争、個体群密度変化、および、茎の栄養生理によって、以下のように考えることができる。相対生産性の平均値で比較した個体生産性の推移（図Ⅳ－８-Ｃ，図Ⅳ－９）では、利用１年目の最終刈取りから翌年の１番草にかけて、グループＡ－１がその生産性を大にしたのに対し、晩生多穂タイプのＢ－１で生産性の増加がみられず、Ｂ－２とＢ－３では生産性が低下した。すなわち、利用１年目の最終刈取りから翌年１番草までの間にグループＡ－１の個体は早生タイプの特徴から生殖茎を発生させ、高い草丈と個体重を確保し、近隣個体を遮蔽することによって、他のグループ個体の刈取り後の再生を不良とし、１番草刈取り後の生産性を相対的に向上させたものと考えられた。また、個体群はサイズの小さい個体の死亡により、利用２年目では密度が小さくなり、個体の生産性は相対的に大となった（図Ⅳ－８－Ａ）。植物の繁殖方法は種子繁殖と栄養繁殖の２つの方法のトレードオフで構成され、個体群の密度増加にともない栄養繁殖へのエネルギー分配が小さくなることが報告されている（Abrahamson 1975，Holler & Abrahamson 1977，Weiner 1988）。また、Ohlson（1988）は、ユキノシタ属の１種

Saxifraga hirculus 個体群において、小さい個体の方が種子繁殖効率が高いことを報告している。グループＡ－１の利用２年目の１番草刈取り時の茎構成は、利用１年目の１番草刈取り時とは異なり、出穂茎割合が小さくなった（表Ⅳ－３）。本実験で用いた個体を採集した個体群の調査では、出穂茎のみの調査であるため、明確な結論は出せないが、個体群密度の変化によって茎構成は利用１年目と２年目の間では異なると考えられる。出穂茎割合が小さいことは、生殖茎割合が同じであっても、ＦＥＴ・ＥＴの割合が大きいことになる。１番草刈取り後の再生力とＦＥＴ・ＥＴ割合の間では、正の相関がみられたことから、刈取りにともなう生長点の除去による再生不良の影響が小さかったこと（表Ⅳ－１）も、利用２年目の１番草刈取り後の生産性が低下しなかった一因であると考えられた。密度に反応した種子繁殖と栄養繁殖の２つの繁殖方法のトレードオフは表現型での変化である（Abrahamson 1979）ことから、個体群の遺伝的変化には影響がない（Low *et al.* 1979）が、生存個体のサイズヒエラルキーの変化の要因としては極めて重要な問題となる。さらに、Ａ－１個体の再生が、利用１年目の１番草刈取り後と利用２年目の１番草刈取りの後で異なることは、生殖茎と栄養茎との間の同化産物の移動によっても説明することができる。利用１年目の高密度での遮蔽環境下では、生殖茎から遮蔽された栄養茎にエネルギーを転流できないため（Ong *et al.* 1978b）、栄養茎重が小さくなり刈取り後に再生不良となるが、低密度では遮蔽が少ないために、栄養茎が光合成によって独自に同化産物の獲得ができることから、刈取り後の再生が抑制されないものと思われる。

茎構成とサイズヒエラルキーの変化との関係において、生殖生長時の刈取り後に早生多穂タイプ個体のサイズ低下がみられることは、生殖生長の個体群動態におけるコスト（犠

牲）と考えることができる（Horvitz 1988）。生殖生長の個体群動態におけるコストは、オハグロスゲ（*Carex bigelowii*）個体群において、一斉開花個体の開花茎の枯死による茎数の著しい減少によるサイズの低下（Carlsson & Callaghan 1990）、メギ科の1種*Podephyllum peltatum*個体群における生殖生長個体の生育不良（Sohn & Policansky 1977）の例があげられる。しかしながら、本実験では早生タイプ遺伝子型に、継続して生産性の低下がみられたわけではなく、年次によって1番草刈取り後の再生力が異なっていた（図Ⅳ－8，図Ⅳ－9）。すなわち、ペレニアルライグラスの生殖生長のコストは、常に一定ではなく変化するものと考えられた。

また、早生多穂タイプのA－1個体と同様の生殖茎割合を示した晩生多穂タイプB－1個体の生産性は、利用2年目の1番草から2番草にかけて低下した（図Ⅳ－8、9）。個体間競争では、B－1個体より生殖生長への移行の早いA－1個体が有利となり、刈取り後の再生では、B－1個体より生殖茎割合の小さいB－2個体が有利となることから、A－1による遮蔽とB－2より高い生殖茎割合が、B－1の生産性を低下させたものと考えられた。

本実験のポット環境下で、早生タイプの遺伝子型は、生殖生長にともない個体重を確保し（図Ⅳ－7）、1番草刈取りまでの個体間競争には有利であるが、1番草刈取り後の再生には不利であった（図Ⅳ－3・図Ⅳ－4・図Ⅳ－7）。しかしながら、採集個体の個体群条件下での生産性の推移は、ポット実験の結果とは一致しなかった。この原因について、個体群内に生じる個体間競争と密度変化との関係が重要であると考えられた。1番草刈取り時の個体間競争の大小と個体再生との関係を第5章で、低密度個体群における生殖生長

とサイズヒエラルキーの変化との関係について第６章で検討する。

3)播種から翌年の初回利用時までの競争環境下における生存個体の遺伝的変化

これまで、利用１年目の１番草刈取り後のサイズヒエラルキーの変化の過程を、生殖茎割合の品種内個体間差異から検討してきた。ここでは、晩秋に播種してから翌年の初回利用時までの期間における、生存に有利な個体の遺伝的特性を検討した。その結果、原品種に比較して採集個体は、ＶＴ割合の小さい、すなわち、生殖生長において多穂タイプの個体の頻度が多かった（図Ⅳ－10）。

本実験で用いた個体を採集した第３章の実験で用いた個体群では、利用１年目の１番草刈取りを出穂始めの時期に行った。したがって、生殖茎の発生により地上部重が大きくなり、光に対する競争が大きかったものと考えられた。採集個体は、利用１年目の１番草時点で、地上部乾物重が大きな個体（グループⅠ）、すなわちサイズヒエラルキー上位の個体である。ＶＴの全茎重に対する割合が小さい、すなわち、生殖生長時期に生殖茎割合が大きい個体が、草丈、地上部乾物重を大きくして、利用１年目の１番草刈取り時までの個体間競争で有利にはたらいた結果、個体数減少の過程の中で、生存する確率が高く、原品種に比較してＶＴ割合の小さい個体の割合が増加したものと考えられた。

草地個体群では利用によって地上部が除去され、個体間競争が中断されることから、初回利用時の早晩によって、早生多穂タイプ個体の競争環境における有利性が異なると考えられる。１番草刈取り時の個体間競争の大小と、早生多穂タイプ個体の有利性については第５章で検討する。

第５章

個体間競争と生殖生長がサイズヒエラルキーの変化におよぼす影響

１．緒言

前章において、ペレニアルライグラス個体群の中から採集した個体間に１番草刈取り時期の出穂始日と生殖茎割合に変異が存在し、生殖生長への移行と刈取り後の再生力の間にはトレードオフの関係が認められた。また、採集個体は原品種に比較して、生殖茎割合が高い個体の割合が大きく、生殖生長への移行時期における刈取り条件下では生殖生長へ早く移行した生殖茎割合の高い個体（早生多穂タイプ）の頻度が多いことが示唆された。

寒地型牧草の季節生産性の中で、１番草刈取りの時期は地上部重が最大となることから（Marshall 1987）、個体間競争が最大となる時期である。生殖生長への移行にともない生殖茎の発生数が増加する中で、生殖生長への移行が遅く生殖茎割合の低い（晩生少穂タイプ）個体は、周辺の早生多穂タイプ個体の遮蔽を受け生育が抑制されると考えられる。しかしながら、生殖生長へ移行した個体は、前章で示したように刈取りによって生長点が除去されることによって再生力は低下する（Jewiss 1972, Bartholomew & Chestnutt 1978）。すなわち、早生多穂タイプ個体は、個体間競争においては有利で、再生においては不利な遺伝子型であると考えられる。

本章では、１番草刈取り時の地上部重の大小、すなわち、個体間競争の大小が、早生多穂タイプ個体の刈取り後の再生におよぼす影響を検討し、早生多穂タイプ個体の生産性が個体間競争における有利性によって増大するのか、刈取り後の再生不良によって減少するのかを明らかにすることを目的とした。播種時の施肥量と１番草刈取り時期が異なるペレ

ニアルライグラス秋播個体群を用い、利用１年目の１番草と２番草を通して同一個体の個体重を調査し、１番草刈取り時における生殖生長への移行と個体間競争の大小が刈取り後のサイズヒエラルキーの変化におよぼす影響を検討する。

2．材料および方法

実験は、1990年から1991年にかけて、東京農業大学農学部の実験圃場（東京都世田谷区）で行った。供試品種はペレニアルライグラスの品種「フレンド」である。試験区は１区画70㎝×70㎝とし、深さ30㎝から15㎝の間に心土として関東ローム層下心土を、その上に表土として関東火山灰黒色表土を客土した。

栽植密度は、第３章同様、個体間距離を 2.5㎝（1600個体／㎡）とし、１番草刈取り時期と基肥量から、早刈基肥標準区（Ｅ１区）、早刈基肥倍量区（Ｅ２区）、遅刈基肥標準区（Ｌ１区）の３区を設け、反復は設けなかった。

1990年 9月30日ペーパーポット（径2㎝×高3㎝）内に１粒ずつ播種し、幼植物を育成した。育苗には、関東ローム層下心土を用い、施肥は行なわなかった。育成した幼植物から均一に生育した個体を選び、同年10月10日に試験圃場へ移植を行った。移植時に元肥として、化成肥料硫加燐安（ＮＰＫ各13%）を用い、基肥標準区では㎡当り 46ｇ（各成分量６ｇ）を、基肥倍量区では㎡当り92ｇ（各成分量 12ｇ）を施与した。

調査は、試験区中央に40㎝×40㎝の調査区を設け、刈取り高さ５㎝として、調査区内のすべての個体を対象に全茎を計数後刈取り、それぞれの地上部乾物重を80℃24時間乾燥後に測定した。その際、刈取り高さ５㎝より上に節が認められた茎を生殖茎、出穂の認めら

れた茎を出穂茎とし、個体当たりの発生茎を計数した。１番草刈取りは、早刈区で1991年５月４日に、遅刈区では同年６月５日に刈取りを行った後、それぞれの区で約40日後の６月18日、および、７月15日に２番草の刈取りを行った。１番草刈取り後追肥として化成肥料硫加燐安を㎡当り 23ｇ（各成分量3ｇ）施与した。

3．結果

1)単位面積当たりの地上部乾物重および個体数の推移

表Ⅴ－１に、各区の１番草および２番草時点の単位面積当たりの地上部乾物重ならびに個体数の推移を示した。１番草刈取り時の地上部乾物重は、Ｅ２区が最大で、ついでＬ１区、Ｅ１区が最小であった。しかしながら、２番草の地上部乾物重では、１番草の地上部乾物重とは異なり、Ｅ１区が最大となり、ついでＥ２区、Ｌ１区が最小となった。また、２番草時点での個体生存率は、Ｅ１区が90％以上と大きく、Ｅ２区およびＬ１区は小さかった。２番草地上部乾物重がＥ１区と比較してＥ２区とＬ１区で低い要因は、Ｅ２区では個体数の減少、Ｌ１区では個体数の減少と１個体重の低下によると考えられた。

2)管理法の相違が個体間競争および生殖生長への移行におぼす影響

第３章同様に、１番草刈取り時の個体地上部乾物重を対数変換後の平均値（ｍ）と標準偏差（ｓ）から、４つのグループに区分した。各グループの１番草刈取り時点での平均個体重、全地上部乾物重に対する割合（生産性）、生殖茎発生個体数ならびに出穂茎発生個体数を表Ⅴ－２に示した。

表Ｖ－１．単位面積当たりの地上部乾物重と個体数の推移

区分	Ｅ１	Ｅ２	Ｌ１
	地上部乾物重（ｇ／㎡）		
１番草	577.19	1401.56	994.69
２番草	253.38	209.44	187.69
	個体数		
１番草	248	248	251
２番草	226	183	185
生存率（％）	91.1	73.8	73.7
	１個体重（ｇ）		
１番草	2.327	5.651	3.963
２番草	1.121	1.144	1.015

Ｅ１区：早刈基肥標準区，Ｅ２区：早刈基肥倍量区，Ｌ１区：遅刈基肥標準区

表Ⅴ－２．１番草刈取り時の個体サイズ別の生産性と生殖生長

個体サイズ　区分	Ｅ１	Ｅ２	Ｌ１
１番草刈取り時平均個体重（ｇ）			
グループⅠ	1.546	3.135	2.908
Ⅱ	0.327	0.872	0.386
Ⅲ	0.092	0.234	0.145
Ⅳ	0.016	0.045	0.043
１番草刈取り時の全地上部乾物重に対する各グループの割合（%）			
グループⅠ	58.59	58.72	74.92
Ⅱ	32.20	31.51	13.11
Ⅲ	8.59	8.99	11.03
Ⅳ	0.62	0.78	0.94
１番草刈取り時の生殖茎発生個体数			
グループⅠ	34（ 97.14）	42（100.00）	41（100.00）
Ⅱ	48（ 52.75）	81（100.00）	41（ 75.93）
Ⅲ	1（ 1.16）	49（ 56.98）	27（ 22.31）
Ⅳ	0	0	0
合計	83（ 33.47）	172（ 69.35）	109（ 43.43）
（ ）は各グループの個体数に対する割合（%）			
１番草刈取り時の出穂茎発生個体数			
グループⅠ	3（ 8.82）	12（ 28.57）	38（ 92.68）
Ⅱ	0	14（ 17.28）	16（ 29.62）
Ⅲ	0	2（ 4.08）	1（ 0.83）
Ⅳ	0	0	0
合計	3	28	55
（ ）は各グループの全個体数に対する割合（%）			

グループⅠ：ｍ＋ｓより大きい個体
Ⅱ：ｍより大きくｍ＋ｓより小さい個体
Ⅲ：ｍ－ｓより大きくｍより小さい個体
Ⅳ：ｍ－ｓより小さい個体
ｍ：地上部乾物重を対数変換後の平均値
ｓ：地上部乾物重を対数変換後の標準偏差

m＋s以上の個体重をもつグループⅠの全地上部乾物重に対する割合は、早刈りをしたE1・E2両区で約60%、L1区で約75%と大きくなり（表Ⅴ－2）、刈取り時期の早晩によって、個体サイズ変異における歪みの程度が異なっていた（図Ⅴ－1）。すなわち、遅く刈取りが行われたL1区では、早い刈取りのE区に比較して、一部の大きな個体がより多くのサイズの小さい個体を生じさせていたと考えられた。個体間競争の大小をあらわすGini係数(注)はL1区で最大となり、強い個体間競争がL1区にはたらいていたことが示唆された（図Ⅴ－1）。

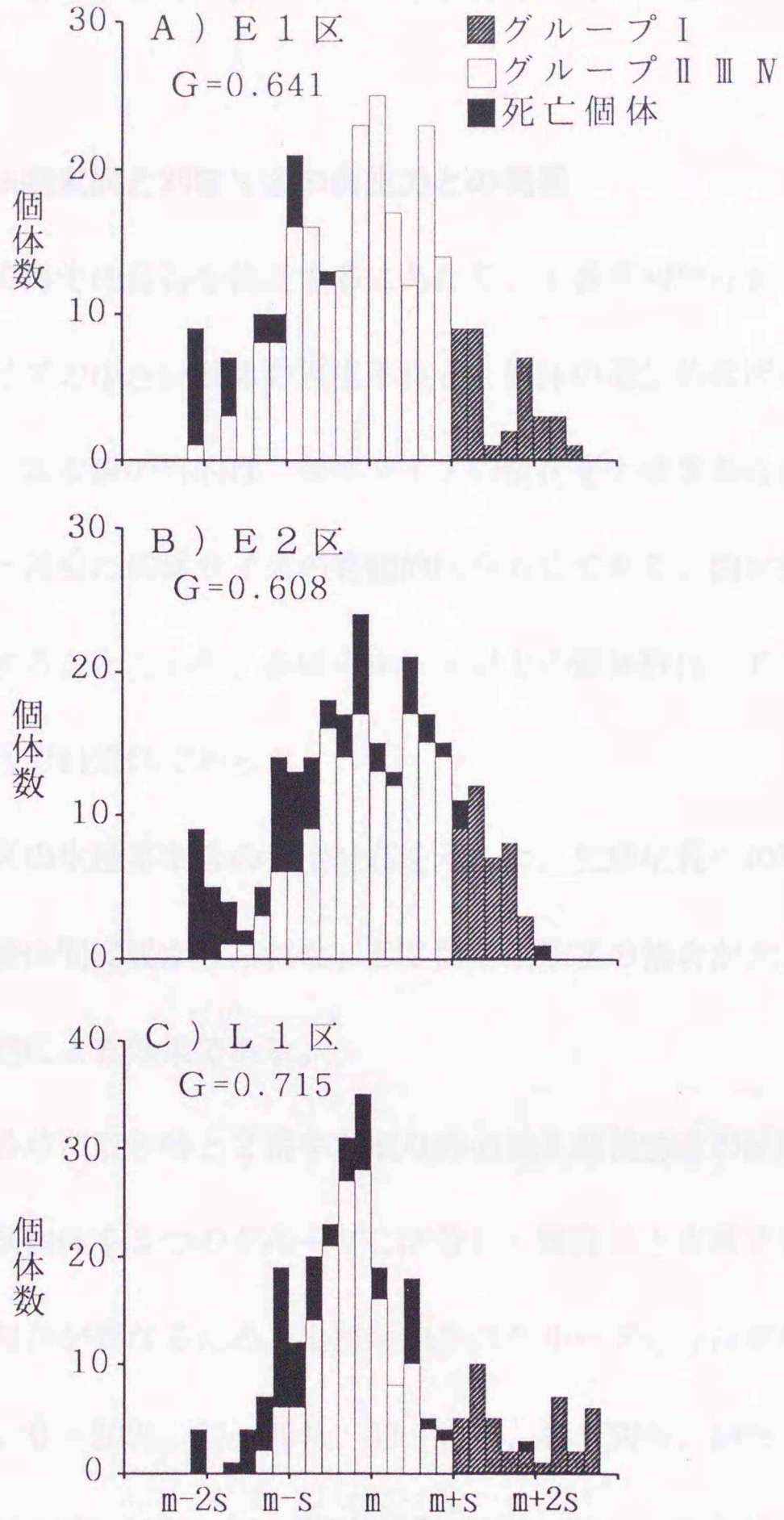
生殖茎が発生した個体は、E2区で最も多く、ついで、L1区で多くみられた（表Ⅴ－2）。また、出穂茎の発生個体は、L1区で最も多く観察された（表Ⅴ－2）。施与する窒素量が多くなるほど出穂が早く、出穂数が多いことがイネ科牧草数種で報告されており（Chadhokar & Humphreys 1973, Pearson & Ison 1987, Ong *et al.* 1978a）、ペレニアルライグラスでも同様の結果が報告されている（Hebblethwaite *et al.* 1980）。本実験では、播種翌年の刈取り前に施肥を行わなかったことから、基肥量が2倍であるE2区で生

(注)

Gini係数は以下の式で求められる（Weiner & Solbrig 1984）。

$G=(\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}|x_i-x_j|)/(2n^2\times m)$（nは個体数、xは測定値、$m=\sum_{i=1}^{n} x_i/n$ をあらわす）

個体サイズの差が大きくなるほどこの値は大きくなる。したがって、個体間競争によってサイズの小さい個体が多数発生する場合Gini係数は大きくなる。



図Ⅴ－１．各区における１番草刈取り時の地上部個体重の対数変換後の頻度分布

注）図中のＧはGini 係数を示す。

ｍ：地上部乾物重対数変換後の平均値

ｓ：地上部乾物重対数変換後の標準偏差

殖生長への移行が早まり、多くの個体に生殖茎が発生したものと考えられた。

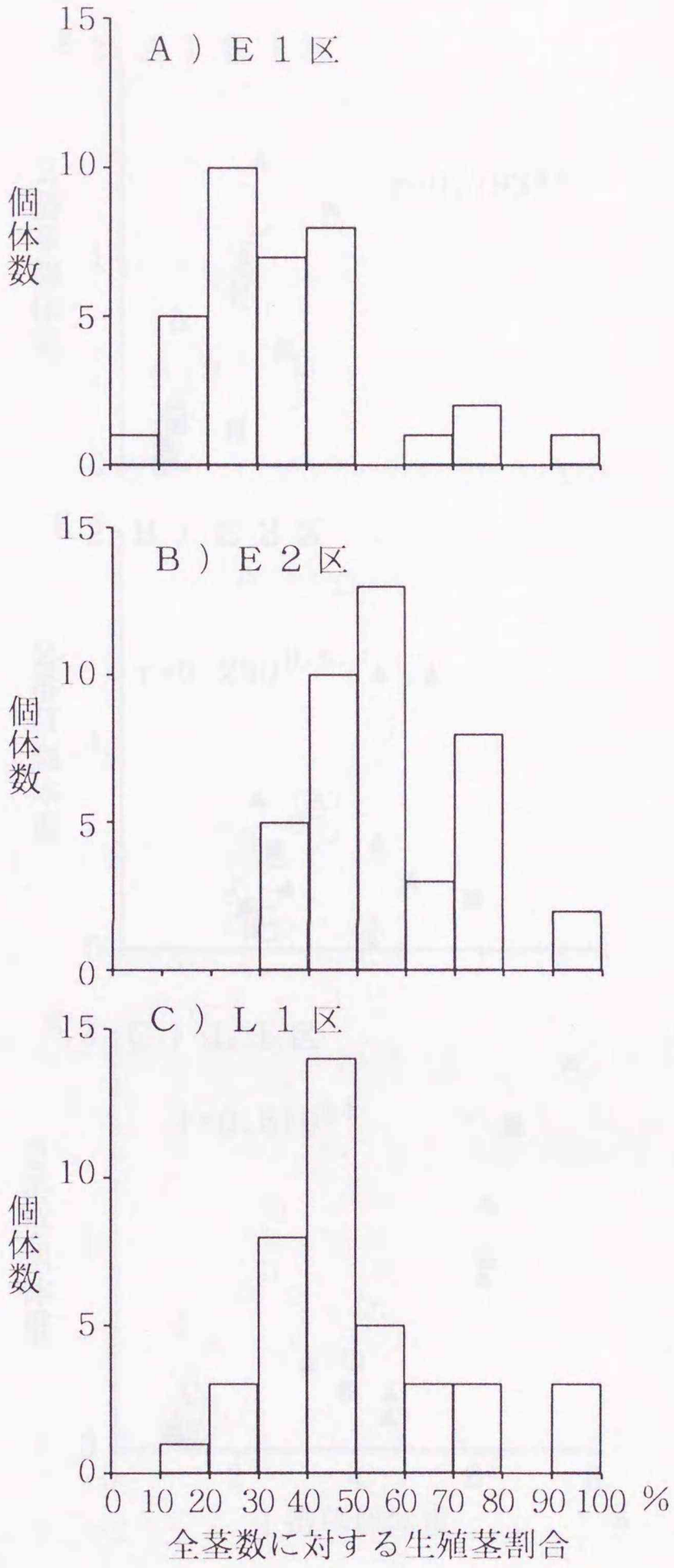
3)生殖茎割合の個体間変異と刈取り後の再生力との関係

１番草刈取り後の再生の良否を検討するにあたり、１番草刈取りまでの個体間競争によると考えられるサイズの小さい個体の再生不良と、個体の遺伝的要因による再生不良を区別する必要がある。本実験の目的は、個体サイズの変化を生殖茎割合から説明することであるため、第３章と同様に個体サイズの客観的区分方法である、個体重でｍ＋ｓ以上の個体を対象に解析をすることとした。各区のｍ＋ｓ以上の個体数は、Ｅ１区で35個体、Ｅ２区で42個体、Ｌ１区で41個体であった。

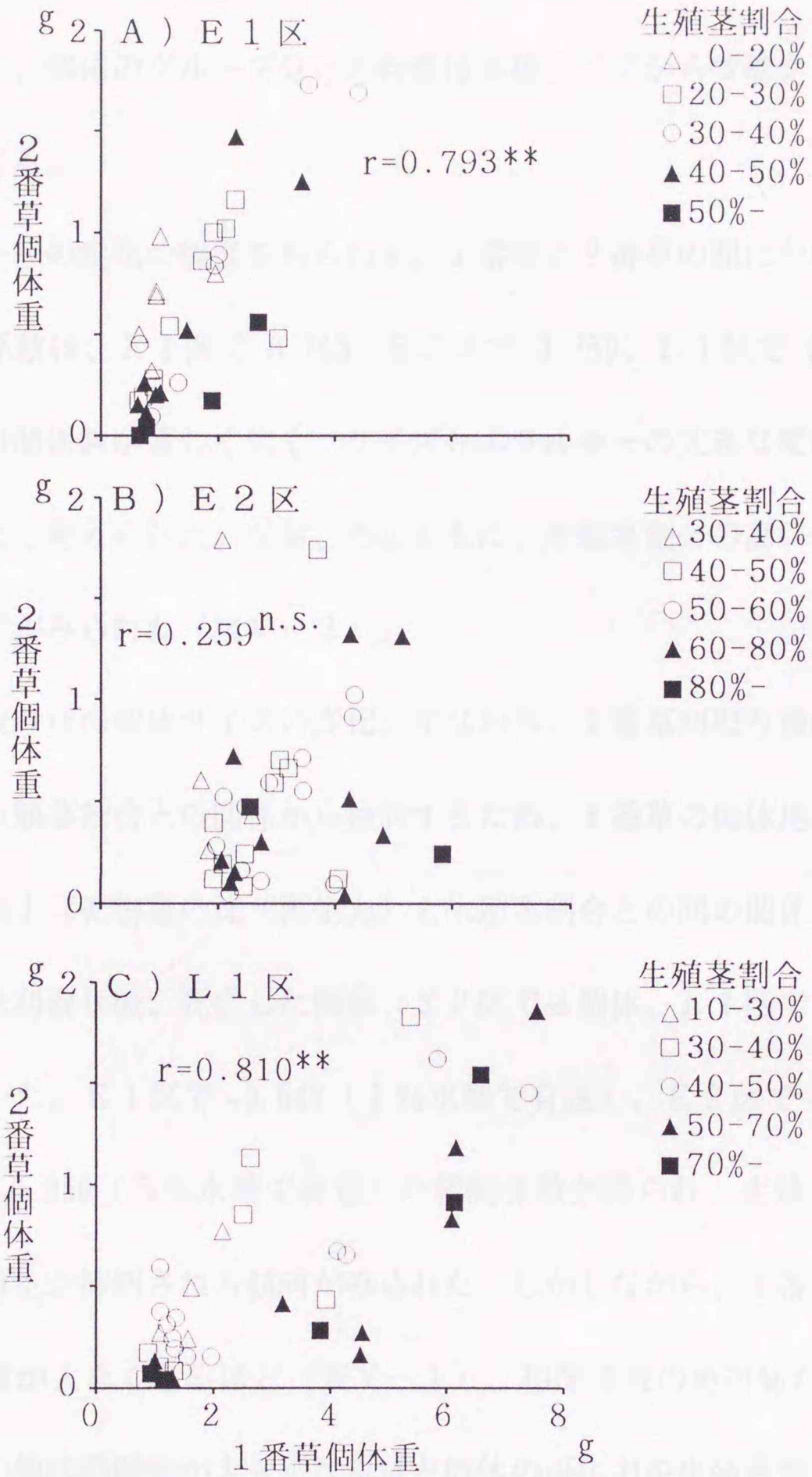
図Ⅴ－２に、各区の生殖茎割合の頻度分布を示した。生殖生長への移行程度、すなわち生殖茎の割合には個体間変異がみられた。Ｅ２区で生殖茎の割合が大きい個体が多かったのは前述の通り多肥による効果である。

図Ⅴ－３には１番草刈取り時と２番草刈取り時の地上部乾物重の関係を示した。各区の生殖茎割合から供試個体を５つのグループに区分し、個体重と生殖茎割合との関係を示した。各区の生殖茎割合が異なるため、生殖茎割合のグループ分けは処理区分によって異なった。Ｅ１区では、０～20%、20～30%、30～40%、40～50%、50%～の５グループ、Ｅ２区では、30～40%、40～50%、50～60%、60～80%、80%～の５グループ、Ｌ１区では、10～30%、30～40%、40～50%、50～70%、70%～の５グループに区分した。このグループ分けは、以下の解析も同様に適用した。

なお、本実験では各個体の出穂始日の調査ができなかったので、生殖生長への移行の早



図Ⅴ－２．各処理区における１番草刈取り時のグループⅠ個体の生殖茎割合の頻度分布



図Ⅴ－３．１番草と２番草の地上部個体重の変化

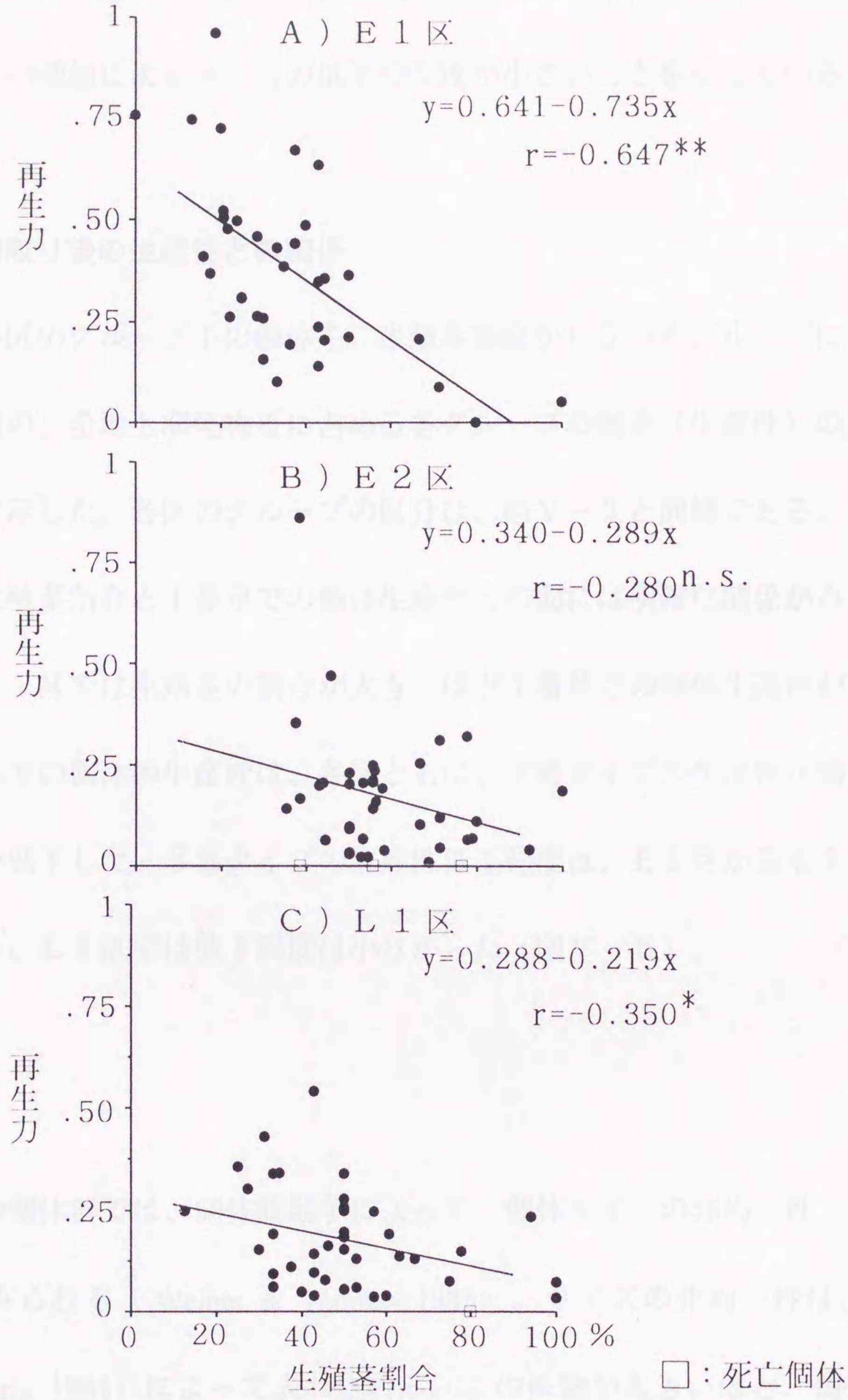
注）相関係数の算出には、１番草刈り取りで、対数変換後の地上部乾物重の平均値＋標準偏差より大きな個体（グループⅠ）を用いた。

晩については直接言及ができない。したがって、生殖生長の個体間差異を生殖茎割合のみで評価したことから、個体のグループ分けの特徴は多穂タイプから少穂タイプへの個体間差異による分類となる。

サイズヒエラルキーの変化の程度をあらわす、１番草と２番草の間における同一個体地上部乾物重の相関係数は、Ｅ１区で 0.793、Ｅ２区で 0.259、Ｌ１区で 0.810となった。Ｅ２区において、相関係数が著しく低く、サイズヒエラルキーの大きな変化が１番草から２番草の間で生じたと考えられた。なお、各区ともに、生殖茎割合の高い個体に、２番草時点でのサイズ低下がみられた（図Ⅴ－３）。

次に、１番草刈取り後の個体サイズの変化、すなわち、１番草刈取り後の再生力の個体間変異について、生殖茎割合との関係から検討するため、１番草の個体地上部乾物重に対する２番草の個体地上部乾物重の比（再生力）と生殖茎割合との間の関係を図Ⅴ－４に示した。なお、１番草刈取り後、死亡した個体（Ｅ２区で３個体、Ｌ１区で１個体）は相関係数の算出から除いた。Ｅ１区で -0.647（１％水準で有意）、Ｅ２区で -0.280（有意性なし）、Ｌ１区で -0.350（５％水準で有意）の相関係数が得られ、生殖茎の割合が大きい個体ほど、その再生が抑制される傾向がみられた。しかしながら、１番草の単位面積当たりの地上部乾物重が大きくなるほど（表Ⅴ－１）、相関係数の絶対値が小さくなった。すなわち、地上部の個体間競争が大きくなるほど個体の再生力を生殖茎割合で説明できる割合が低下したことを示している。他の要因によって再生力に個体間変異が発生していることが示唆された。

また、生殖茎割合と再生力の間に得られた回帰係数の絶対値は、Ｅ１区、Ｅ２区、Ｌ１



図Ｖ－４．１番草刈取り後の再生力と生殖茎割合との関係

注）再生力：（２番草個体重÷１番草個体重）
相関係数の算出には、１番草刈り取りで、対数変換後の地上部乾物重の平均値＋標準偏差より大きな個体（グループⅠ）を用いた。

区の順に小さくなった（図Ｖ－４）。回帰係数の絶対値の低下は、回帰直線の傾きが小さくなり生殖茎割合の増加による再生力の低下の程度が小さいことを示している。

4)生殖茎割合と刈取り後の生産性との関係

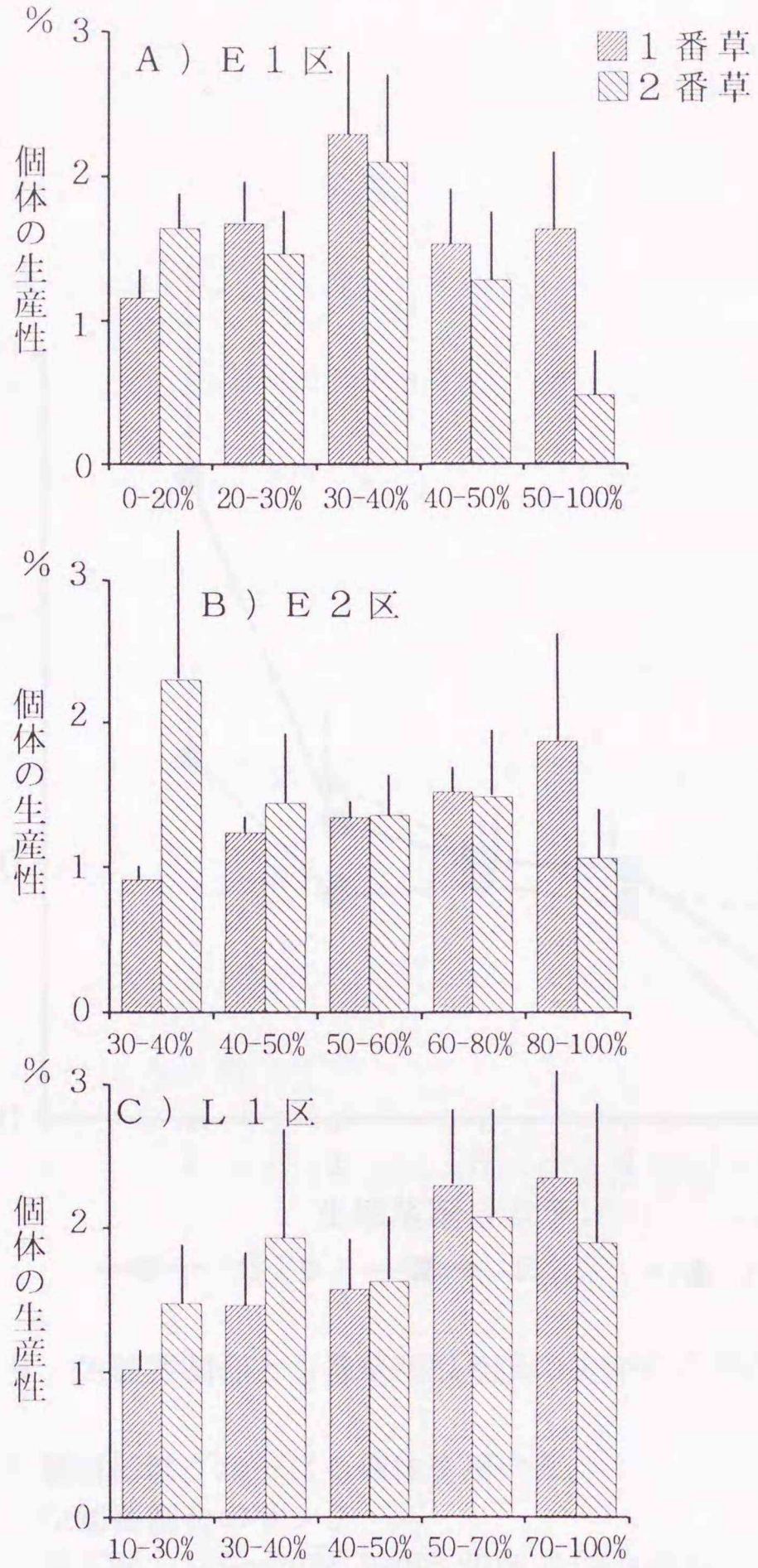
図Ｖ－５に、各区のグループＩの個体を、生殖茎割合から５つのグループに類別し、１番草と２番草の間の、全地上部乾物重に占める各グループの割合（生産性）の変化を個体当たりの平均値で示した。各区のグループの区分は、図Ｖ－３と同様である。

Ｅ１区では、生殖茎割合と１番草での個体生産性との間には明確な関係がみられなかったが、Ｅ２区とＬ１区では生殖茎の割合が大きいほど１番草での個体生産性が大きくなった。また、２番草での個体の生産性は、各区ともに、少穂タイプの生産性が増加し、多穂タイプの生産性が低下した。多穂タイプの生産性低下程度は、Ｅ１区が最も大きく、ついで、Ｅ２区が続き、Ｌ１区では低下程度は小さかった（図Ｖ－６）。

4．考察

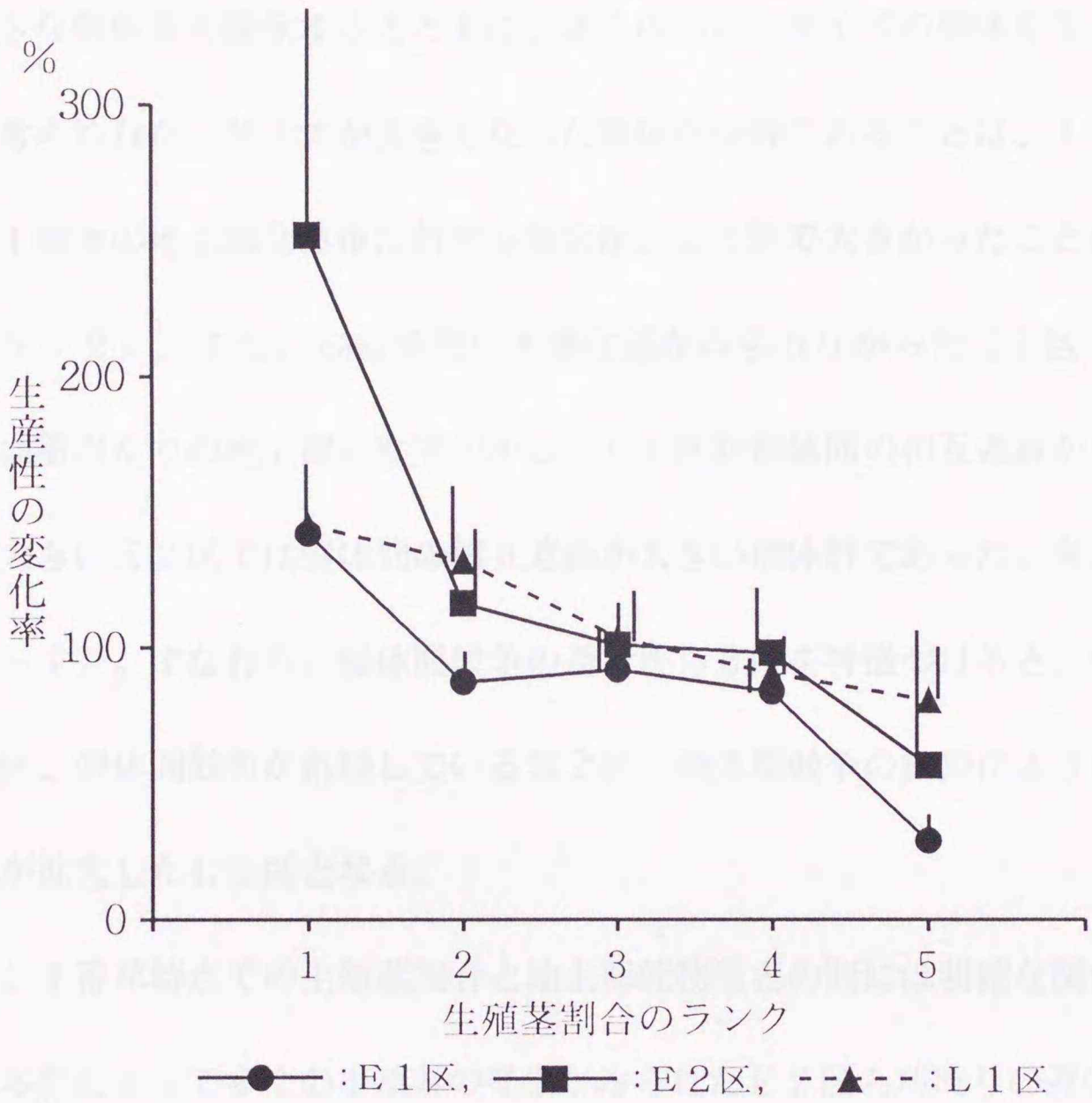
高密度条件下の個体群では、個体間競争によって、個体サイズの非均一性（サイズのレンジ）の拡大がみられる（ Weiner & Thomas 1986）。サイズの非均一性は、 Gini 係数（ Weiner & Solbrig 1984）によって表わされる。この係数が大きいほど、個体サイズのレンジが大きく、遮蔽によってサイズの小さい個体が多数生じているとともに、少数のサイズの大きな個体が生じているものと考えられる（ Weiner & Thomas 1986）。

本実験で用いた３種類の処理を行った個体群では、遅刈区（Ｌ１）は早刈りを行った２



図Ｖ－５．生殖茎割合の個体間変異と１番草と２番草の生産性

注）図中の縦線は、標準誤差を示す。



図Ⅴ－６．生殖茎割合と１番草刈取り後の生産性の変化

注）解析にはグループⅠ個体を用いた。
生殖茎割合のランク
E１区　1: 0～20%, 2:20～30%, 3:30～40%,
4:40～50%, 5:50%～
E２区　1:30～40%, 2:40～50%, 3:50～60%,
4:60～80%, 5:80%～
L１区　1:10～30%, 2:30～40%, 3:40～50%,
4:50～70%, 5:70%～
図中の縦線は標準誤差を示す。

区（Ｅ１とＥ２）に比較してGini係数が大きく、サイズのレンジが大きくなっていた（図Ⅴ－１）。１番草刈取りの遅れによって閉鎖草冠の状態が継続し、個体間競争が長く継続した結果、サイズヒエラルキーが拡大され、少数の個体が競争の「勝者」として生存し、より大きな個体重を確保するとともに、多くの小さいサイズの個体を生じさせた個体群であると考えられた。サイズが大きくなった個体が少数であることは、１番草刈取り時のグループⅠ個体の地上部全体重に対する割合が、Ｌ１区で大きかったことにもあらわれている（表Ⅴ－２）。また、Gini係数に大きな差がみられなかったＥ１区とＥ２区の間では、単位面積当たりの地上部乾物重が小さいＥ１区が個体間の相互遮蔽が小さく、地上部乾物重が大きいＥ２区では個体間の相互遮蔽が大きい個体群であったと考えることができる（表Ⅴ－１）。すなわち、個体間競争の進行から３区を特徴づけると、個体間競争の小さいＥ１区、個体間競争が継続しているＥ２区、個体間競争の結果により個体サイズヒエラルキーが拡大したＬ１区となる。

Ｅ１区は、１番草時点での生殖茎割合と地上部乾物重との間には明確な関係がみられなかったが、多肥によって多くの生殖茎の発生がみられたＥ２区と刈取りの遅いＬ１区では、生殖茎割合が大きいほど地上部個体重が大きくなった（図Ⅴ－５）。多穂タイプ個体は、栄養生長から生殖生長への移行時期においては、個体重を早く確保することが示唆された。すなわち、多穂タイプ個体は、播種翌年の１番草利用が遅い場合と、利用２年目以降の１番草利用時期が遅くなる場合、少穂タイプ個体に比較して、生殖茎の発生によって大きな個体重を確保することから、個体間競争下で生存ならびにサイズ確保に有利になると考えられた。

生殖生長の移行程度と刈取り後の再生力との関係は、刈取り前の生殖茎発生が、刈取り後の栄養茎の発生と生長を抑制することから（Marshall 1987, Colvill & Marshall1984）、負の相関関係（トレードオフ）が成立する。しかしながら、生殖茎割合が異なるトールフェスクとメドウフェスクの品種および系統間の生産性を検定したSugiyama *et al.*（1985）の報告では、多回刈取り区では栄養茎の割合が高い品種の収量性が高くなったが、少回刈取り区では生殖茎の割合が高い品種の収量性が向上した。刈取り頻度の相違は、個体間競争の大小を決定する要因であることから、刈取り後の再生力は個体間競争の大小によって変化するものと考えられた。

本章では、生殖茎割合と再生力との間に得られた直線回帰式の回帰係数（図Ｖ－４）、および、生殖茎割合で区分した個体の生産性の変化（図Ｖ－５，図Ｖ－６）から、１番草刈取り後のサイズヒエラルキー変化の一要因である生殖茎割合の高い個体の１番草刈取り後の再生不良の程度が個体間競争が大きくなるほど小さくなることが明らかとなった。これは、長日条件下での多くの生殖茎の発生が個体間競争に有利にはたらき、大きな個体重を早く確保し、近隣個体を遮蔽することによって、サイズの小さい個体の刈取り後の再生を不良にしたと考えられる。上記の結果は、大きな生殖茎割合は、刈取り後の再生には不利ではあるが、個体間競争には有利な形質であることを示している。特に、Ｌ１区のグループＩ個体にみられた１番草と２番草の間の地上部乾物重の高い相関係数（図Ｖ－３）は、個体間競争によるサイズの小さい個体の再生抑制（Ong 1978）の結果と考えることができる。１番草刈取り時の地上部乾物重が大きかったＥ２とＬ１で、生殖茎割合と再生力の間の相関係数が低下した（図Ｖ－４）のは、個体の生殖茎割合の大小に関わらず、遮蔽に

よる再生抑制が一部の個体に発生したため、再生力を生殖茎割合で説明できる割合が低下したものと考察された。

本実験では、異なる個体間競争条件下における生殖生長の個体間変異によって生じる個体間競争に対する有利性と刈取り後の再生不良とのトレードオフ（Noy-Meir *et al.* 1989, Hartvigsen & McNaughton 1995）の関係が生じているものと考えられた。草地造成後の早い時期の利用（放牧）は、個体間競争を軽減するはたらきがあることから（石田 1973, Campbell & Grime 1992）、個体間競争と刈取り後の再生力との間のトレードオフの関係は、これまでに報告された、草地利用方法の異なる個体群や、放牧頻度や採食圧が異なる個体群の牧草個体の遺伝的分化の結果（Hickey 1961, Brougham & Harris 1967, Harris 1973, Warwick & Briggs 1978a, 1978b, Detling & Painter 1983, 堀川 1983, Carman & Briske 1985, Oesterheld & McNaughton 1988, Rogers & Lush 1989）と一致する結果である。

第６章

刈取り管理がサイズヒエラルキーの変化におよぼす影響

１．緒言

草地利用は採草と放牧に大別される。採草利用では、収量が高く栄養価の高い時期を選んで刈り取られるが、放牧利用では、家畜の嗜好性から草丈の小さい時期を選んで放牧される（伊藤 1972）。したがって、利用開始時期ならびに単位面積当たりの収量から、個体間競争は放牧利用で小さく、採草利用で大きくなると考えられる。前章の結果から、草地管理の相違によって生じる造成後初回利用時の個体間競争の大小が、生殖生長への移行程度の異なる個体の再生を変化させることになる。すなわち、採草利用では早生多穂タイプ個体の地上部重確保が個体間競争に有利にはたらくことから、刈取り後の生産性の減少程度を小さくし、一方、放牧利用では個体間競争が小さいことから、早生多穂タイプ個体が刈取り後の再生不良によって生産性を小さくすることが考えられる。前章では、１番草刈取り後の生産性の変化を追跡したが、利用１年目の１番草刈取り後に生じた個体サイズの低下が、その後の繰り返される利用の中でどのように反映するかを、長期間にわたり継続調査する必要がある。

また、これまでの研究（第３～５章）は個体群密度が高い場合（1600個体／㎡）を扱ってきた。実際の草地では、造成時は多くの種子を播種するが、草種や施肥量などの管理によって差異はあるものの、翌年の１番草刈取り時には、個体群密度が250～550個体／㎡程度になっている（石田 1978）。種子数が多くても個体の定着数が少ないのは、種子と土壌の密着不良や深く播種された場合の出芽不良、雑草害や乾燥ストレスによる死亡が要因

であると考えられる（Miller & Stritzke 1995）。個体群密度の変化は、生殖生長と栄養生長のバランスを変化させることから（Abrahamson 1975, Holler & Abrahamson 1977, Weiner 1988）、これまでの個体移植をした実験的な個体群ではなく、実際の造成草地の個体群を用いて、生殖生長の個体間変異によって生じる個体間競争に対する有利性と刈取り後の再生不良とのトレードオフを検討する必要がある。

本章では、ペレニアルライグラス秋播個体群において、採草利用を想定した年３回刈取り区と放牧利用を想定した年８回（２年目は年６回）刈取り区を設定し、同一個体を継続的に調査し、個体の生産性におよぼす草地管理の影響を検討した。

２．材料および方法

実験は1992年から1994年にかけて、東京農業大学富士畜産農場（静岡県富士宮市）の実験圃場で行った。供試品種はペレニアルライグラスの品種「フレンド」を用いた。１区画3.0m×3.3mの圃場に、化成肥料硫加燐安（N12%、P17%、K12%）40ｇ／㎡を基肥として与え、1992年９月３日に１㎡あたり３ｇの種子を播種し、ローラーを用いて鎮圧した。年間の刈取り回数から、採草利用想定区（少回刈り区）および放牧利用想定区（多回刈り区）の２区を設け、反復は設けなかった。なお、個体の生産性の変化の要因を生殖生長の個体間変異と個体間競争に注目して行うことから、放牧によって生じる踏圧や排糞等の個体の生育に影響をあたえる要因を排除するため、放牧を想定した多回刈取りとした。

調査の手順は以下の通りである。播種翌年の1993年に、圃場内の生育の均一な部分に、多回刈り区で75cm×75cm、少回刈り区で70cm×70cmの調査区を設けた。各区１番草刈取り

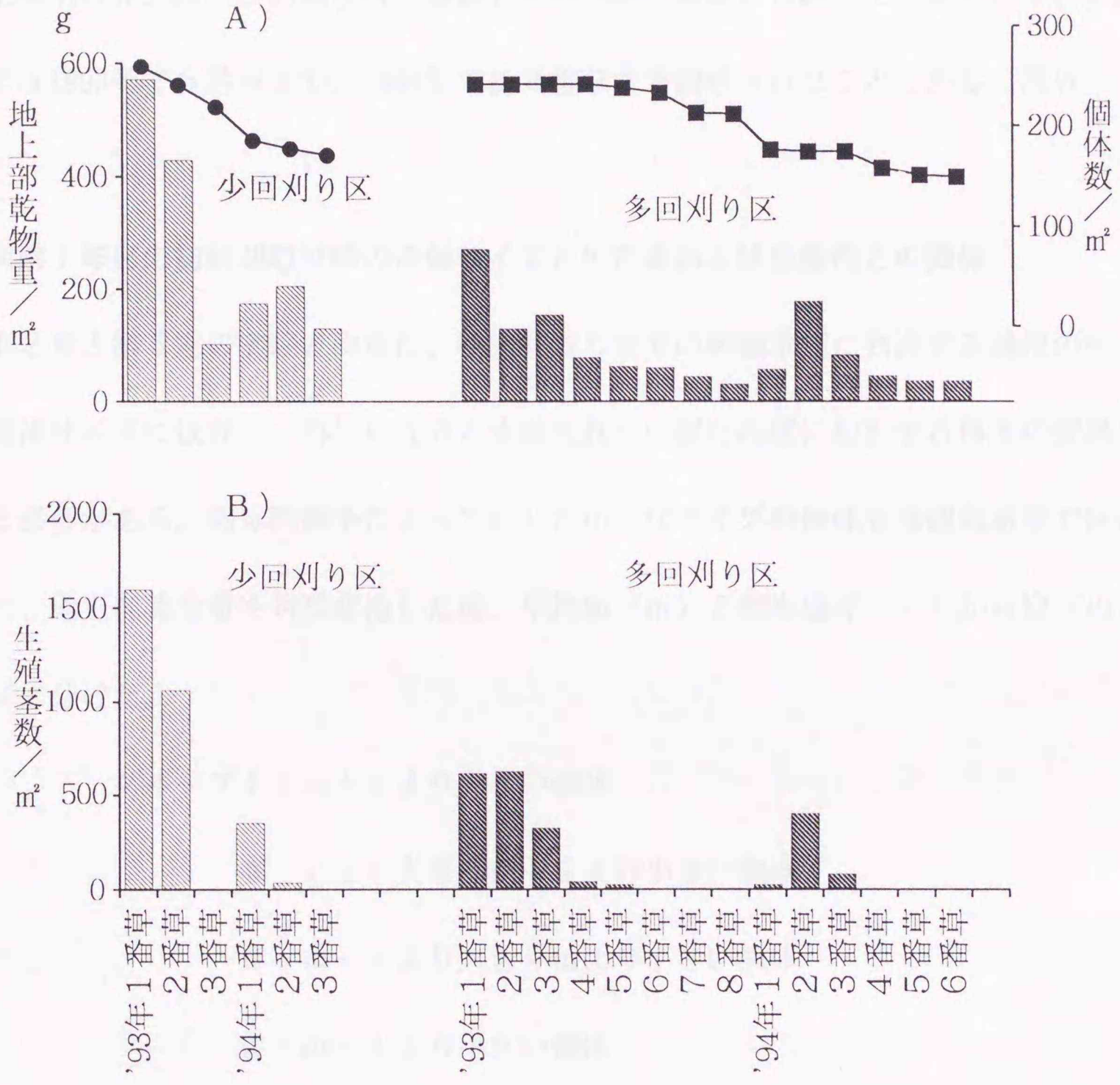
の際に、個体を識別した上でその位置を記録した。刈取り時には、調査区内のすべての個体を対象に個体の全茎を計数後、刈取り高さ５cmとして刈取り、それぞれの地上部乾物重を80℃24時間乾燥後に測定した。刈取り高さ５cmより上に節が認められた茎を生殖茎として計数した。

少回刈り区の刈取りは、利用１年目の1993年では、６月１日に１番草を刈取り、その後ほぼ９週間ごとの、８月１日と10月５日に刈取りを行い（年３回）、利用２年目の1994年では、６月10日に１番草を刈取り、その後ほぼ２カ月ごとの８月10日と10月７日に刈取りを行った（年３回）。多回刈り区の刈取りは、利用１年目の1993年では、５月12日に１番草を刈取り、その後約３週間ごとの５月31日、６月22日、７月11日、７月31日、８月22日、９月13日、10月４日に刈取りを行い（年８回）、利用２年目の1994年では、５月14日に１番草を刈取り、その後約１カ月ごとの６月９日、７月10日、８月９日、９月４日、10月６日に刈取りを行った（年６回）。１番草刈取り前と刈取り後の追肥は、多回刈り区と少回刈り区が年間で同量の施肥量であるように１㎡あたり 120ｇの化成肥料硫加燐安を、各年の最終刈取り前まで、１番草刈取り前と刈取り後に均等に分施し、各年の最終刈取り後、化成肥料硫加燐安40ｇ／㎡を施与した。

３．結果

1)単位面積当たりの地上部乾物重、個体数および生殖茎発生数の推移

図Ⅵ－１に、各刈取り時の単位面積当たりの地上部乾物重、個体数および単位面積当たりの生殖茎数の推移を示した。１番草の地上部乾物重は２年間ともに少回刈り区の方が多



図Ⅵ－１．単位面積当たりの地上部乾物重（A）、個体数（A）、
ならびに生殖茎数（B）の推移

回刈り区に比較して大きかった。また、個体数の推移では、２区の間では差がみられなかった。特徴的であったのは、これまで東京農業大学農学部（東京都世田谷区）で実施してきた実験では、１番草刈取り後の生殖茎の発生はほとんど観察されなかったが、本実験では生殖茎の発生は、少回刈り区で播種翌年の1993年および1994年で２番草まで、多回刈り区では1993年で５番草まで、1994年では３番草まで観察されたことである（図Ⅵ－１）。

2)利用１年目の初回刈取り時の個体サイズと生存率および生産性との関係

第３章と第５章の実験と同様に、初回刈取りまでの閉鎖草冠に到達する過程の中で生じた個体サイズに依存した再生の変異と生殖生長への移行程度に起因する再生の変異を区別する必要がある。個体間競争によって生じた小さなサイズの個体を客観的基準で区分するため、地上部乾物重を対数変換した後、平均値（ｍ）と標準偏差（ｓ）から以下の４グループに分けた。

グループⅠ：ｍ＋ｓより大きい個体

Ⅱ：ｍより大きくｍ＋ｓより小さい個体

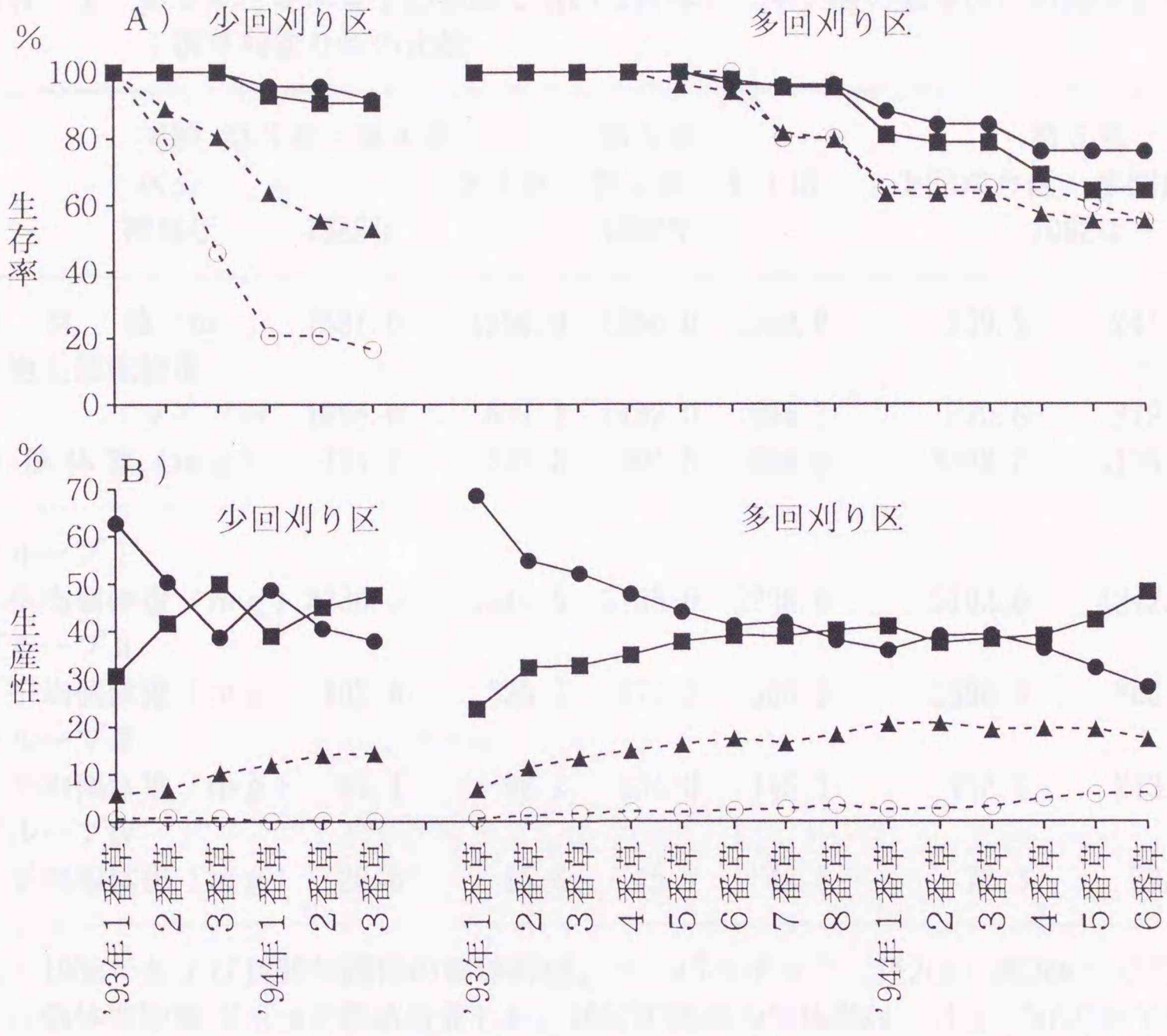
Ⅲ：ｍ－ｓより大きくｍより小さい個体

Ⅳ：ｍ－ｓより小さい個体

各グループの個体数は、少回刈り区でグループⅠが24個体（全体の18.9%）、グループⅡが43個体（同33.9%）、グループⅢが36個体（同28.3%）、グループⅣが24個体（同18.9%）、多回刈り区でグループⅠが25個体（同17.7%）、グループⅡが42個体（同24.2%）、グループⅢが49個体（同43.7%）、グループⅣが20個体（同14.4%）であった。

初回利用時の個体サイズと生存率の推移と各グループが各刈取り時の全地上部乾物重に占める割合（生産性）の推移を図Ⅵ－２に示した。グループ別の生存率は、少回刈り区と多回刈り区ともに、すべての刈取り期において、グループⅠとⅡの生存率が高く推移した。初回利用時の個体サイズの小さいグループⅣの生存率は、少回刈り区が多回刈り区に比較して小さく推移した（図Ⅵ－２）が、個体間競争が大きくはたらいた結果と考えられた。

グループ別の生産性では（図Ⅵ－２）、少回刈り区と多回刈り区ともに、グループⅠの生産性が利用１年目の初回刈取り後から低下し、利用２年目の最終刈取りまでには、グループⅡの方が高くなった。この傾向は、多回刈り区に顕著であった。第３章で報告した個体群では、グループⅠの生産性が常に高く推移し、グループⅡ以下の個体の生産性は常に低く推移したことから、本実験の個体群はこれまでの実験個体群と異なるものと考えられた。そこで、第３章・第４章と第５章で用いた個体群と今回の実験で用いた個体群の、利用１年目の１番草刈取り時の、単位面積当たりの個体数と地上部乾物重、および、各グループの平均個体重を表Ⅵ－１に示した。第３章・第４章および第５章の個体群と比較すると、本実験で用いた個体群は、単位面積当たりの個体数および地上部乾物重が小さく、各グループの平均個体重が大きいことが特徴的であった。本実験で１番草刈取り時の単位面積当たりの個体数が少なかったことは、以下の要因によるもとの考えられる。①播種した品種「フレンド」の種子の１ｇ当たりの粒数は、平均で 323.6粒であったことから、１㎡あたり３ｇ播種した今回の実験での１㎡当たりの種子数は 970.8粒となり、造成時の密度を１㎡当たり1600個体としたこれまでの実験に比較して造成時の個体群密度が小さかった。②これまでの実験では、ペーパーポットで育苗した個体を移植したため、個体の定着が良



図Ⅵ－２．初回刈取り時の個体サイズと生存率・生産性との関係

注）グループⅠ：ｍ＋ｓより大きい個体

Ⅱ：ｍより大きくｍ＋ｓより小さい個体

Ⅲ：ｍ－ｓより大きくｍより小さい個体

Ⅳ：ｍ－ｓより小さい個体

ｍ：地上部乾物重を対数変換後の平均値

ｓ：地上部乾物重を対数変換後の標準偏差

生産性は各グループの全地上部乾物重に対する％。

表Ⅵ－１．第３章～５章までの実験で用いた個体群と本実験の個体群との播種翌年の１番草刈取り時の比較

実験	第３章・第４章		第５章			第６章	
区分		Ｅ１区	Ｅ２区	Ｌ１区		少回刈り区	多回刈り区
播種年	1988年		1990年			1992年	
個体数／m²	1531.0	1550.0	1550.0	1569.0		259.2	241.8
全地上部乾物重（ｇ）／m²	1095.0	577.1	1402.0	994.7		570.8	272.4
１個体重（ｍｇ）	715.2	372.3	904.5	634.0		2202.2	1126.6
グループⅠ							
平均個体重（ｍｇ）	3236.0	1546.0	3135.0	2908.0		5703.0	4212.0
グループⅡ							
平均個体重（ｍｇ）	402.0	326.7	872.3	386.5		2898.0	866.2
グループⅢ							
平均個体重（ｍｇ）	97.1	92.2	234.3	145.1		453.6	213.9
グループⅣ							
平均個体重（ｍｇ）	20.8	15.8	45.1	42.6		78.3	53.5

注）1988年および1990年播種の個体群は、ペーパーポット（径2cm×高3cm）で育苗後、個体間距離 2.5cmで移植造成した。1992年播種の個体群は、３ｇ／m²の種子を散播した。また、1988年および1990年播種の個体群は、東京農業大学農学部（東京都世田谷区）の圃場に、1992年播種の個体群は、東京農業大学富士畜産農場（静岡県富士宮市）の圃場に造成した。

好であったが、本実験では直播をしたことから出芽時の個体の定着が悪かった。③東京と富士宮の気象条件の差から、越冬時にサイズの小さい個体が多く死亡した。以上３つの要因から、本実験の個体群は密度が低くなり、各グループの１個体重が大きく、グループⅡに区分された個体も個体群の生産性への寄与が大きくなったものと考えられた。初回刈取り時の個体サイズによるグループ分けは、個体間競争によるサイズの小さい個体を除くことが目的であったことから、両区のサイズグループ別の生存率と生産性から、グループⅢとⅣがサイズの小さい個体であったと考えることができた。したがって、生殖生長への移行と個体サイズの推移の検討には、グループⅠとⅡの個体を１つのグループとして用いることとした。

3)グループⅠ・Ⅱのサイズヒエラルキーの変化とその時期

表Ⅵ－２に、グループⅠ・Ⅱに区分された個体の、同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数を示した。

連続する刈取りの間で相関係数が低下した時期は、少回刈り区では、①1993年３番草と翌年１番草の間、②1993年１番草と２番草の間、③1993年２番草と３番草の間の順に低下し、多回刈り区では、①1993年８番草と翌年１番草の間、②1993年１番草と２番草の間、③1994年３番草と４番草の間の順で低下した。少回刈り区では1993年２番草時点で生殖茎の発生がみられたことから、多回刈り区の③の時期を除くと、第３章でみられたように、利用１年目の生殖生長後の刈取り後と翌年の生殖生長への移行期の２つの時期に、サイズヒエラルキーの変化がみられたと考えられた。

表Ⅵ－２－1. 同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数（少回刈り区）

刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	67						
	2番草	67	.794**					
	3番草	67	.558**	.831**				
1994年	1番草	63	.437**	.559**	.575**			
	2番草	62	.539**	.545**	.579**	.878**		
	3番草	61	.365**	.341**	.424**	.768**	.908**	

**は１％水準で有意。

注）相関係数の算出にはグループⅠ・Ⅱの個体を用い、次回の刈取りで枯死した個体は除いた。
n：生存個体。

表Ⅵ－２－2. 同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数（多回刈り区）

			1993年						
刈取り日		n	1番草	2番草	3番草	4番草	5番草	6番草	7番草
1993年	1番草	67							
	2番草	67	.806**						
	3番草	67	.839**	.950**					
	4番草	67	.827**	.857**	.927**				
	5番草	67	.632**	.692**	.746**	.888**			
	6番草	65	.599**	.625**	.664**	.812**	.938**		
	7番草	64	.472**	.476**	.491**	.628**	.786**	.901**	
	8番草	64	.409**	.433**	.464**	.567**	.705**	.799**	.896**
1994年	1番草	56	.411**	.280*	.304*	.433**	.524**	.649**	.751**
	2番草	54	.414**	.248	.252	.407**	.490**	.636**	.784**
	3番草	54	.427**	.251	.276*	.443**	.525**	.652**	.777**
	4番草	48	.378**	.186	.229	.364*	.375**	.432**	.497**
	5番草	46	.217	.084	.107	.223	.244	.294*	.373**
	6番草	46	.007	−.058	−.043	.058	.118	.198	.302*

			1993年	1994年					
刈取り日			8番草	1番草	2番草	3番草	4番草	5番草	6番草
1993年	8番草	64							
1994年	1番草	56	.803**						
	2番草	54	.807**	.887**					
	3番草	54	.794**	.857**	.961**				
	4番草	48	.571**	.700**	.824**	.839**			
	5番草	46	.528**	.611**	.735**	.697**	.909**		
	6番草	46	.441**	.549**	.657**	.605**	.818**	.905**	

*, **はそれぞれ５％、１％水準で有意。

注）相関係数の算出にはグループⅠ・Ⅱの個体を用い、次回の刈取りで枯死した個体は除いた。

n：生存個体。

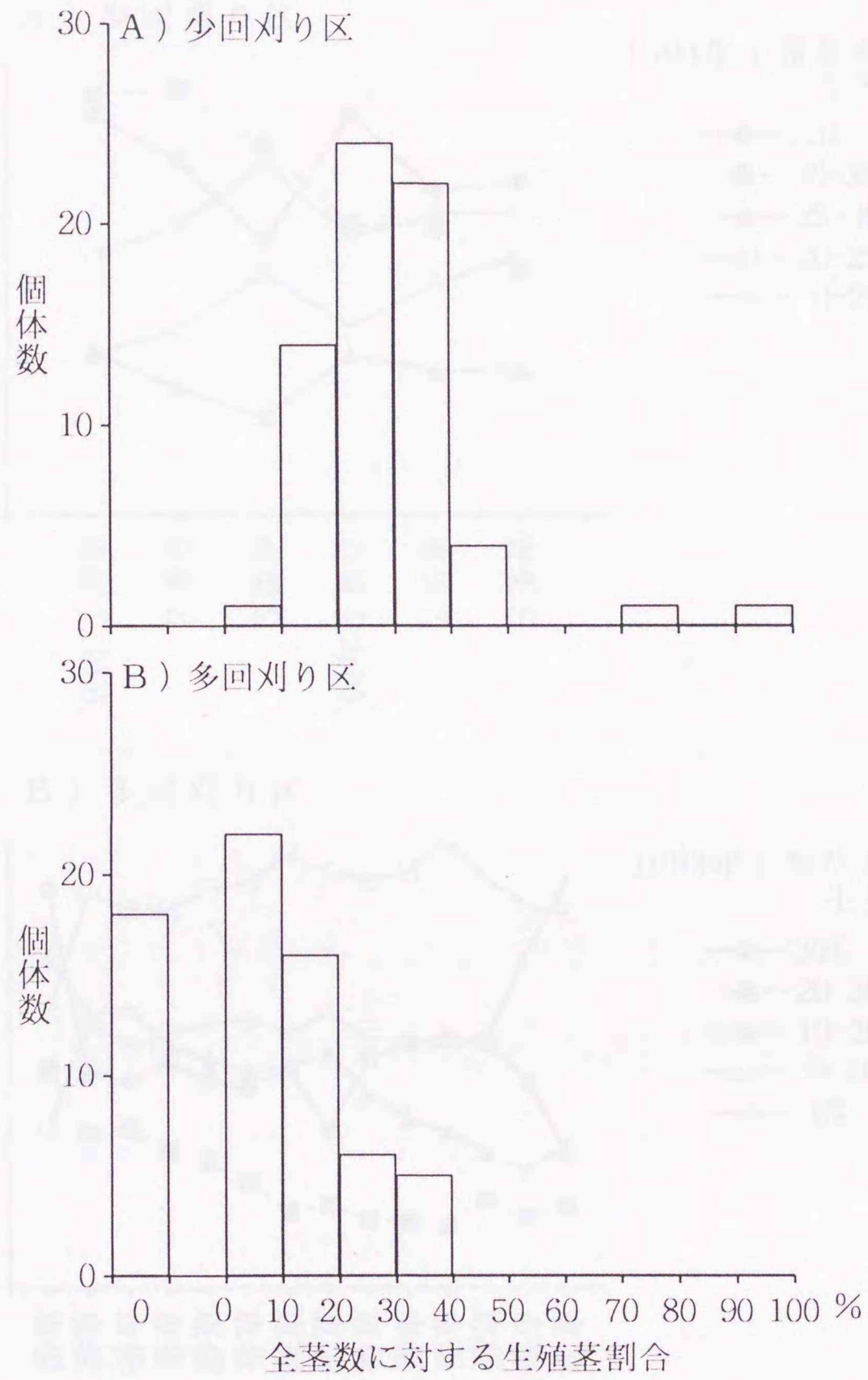
4)利用１年目の生殖茎割合と２年間の生産性の推移

本実験では、生殖茎の発生が利用１年目の１番草だけではなく、その後の刈取りの時点でも認められた（図Ⅵ－１）。利用１年目の生殖茎割合とその後の生産性を検討するには、ある時点での生殖茎割合で調査個体を区分する必要がある。少回刈り区と多回刈り区ともに、利用１年目の１番草と２番草の間の同一個体地上部乾物重の相関係数が相対的に低いことから（表Ⅵ－２）、利用１年目の１番草時点での生殖茎割合の個体間変異をもとにサイズヒエラルキーの変化が生じていたと考えられるので、少回刈り区と多回刈り区ともに１番草の生殖茎割合を用いて個体を分類し、その後の生産性の推移を検討することとした。

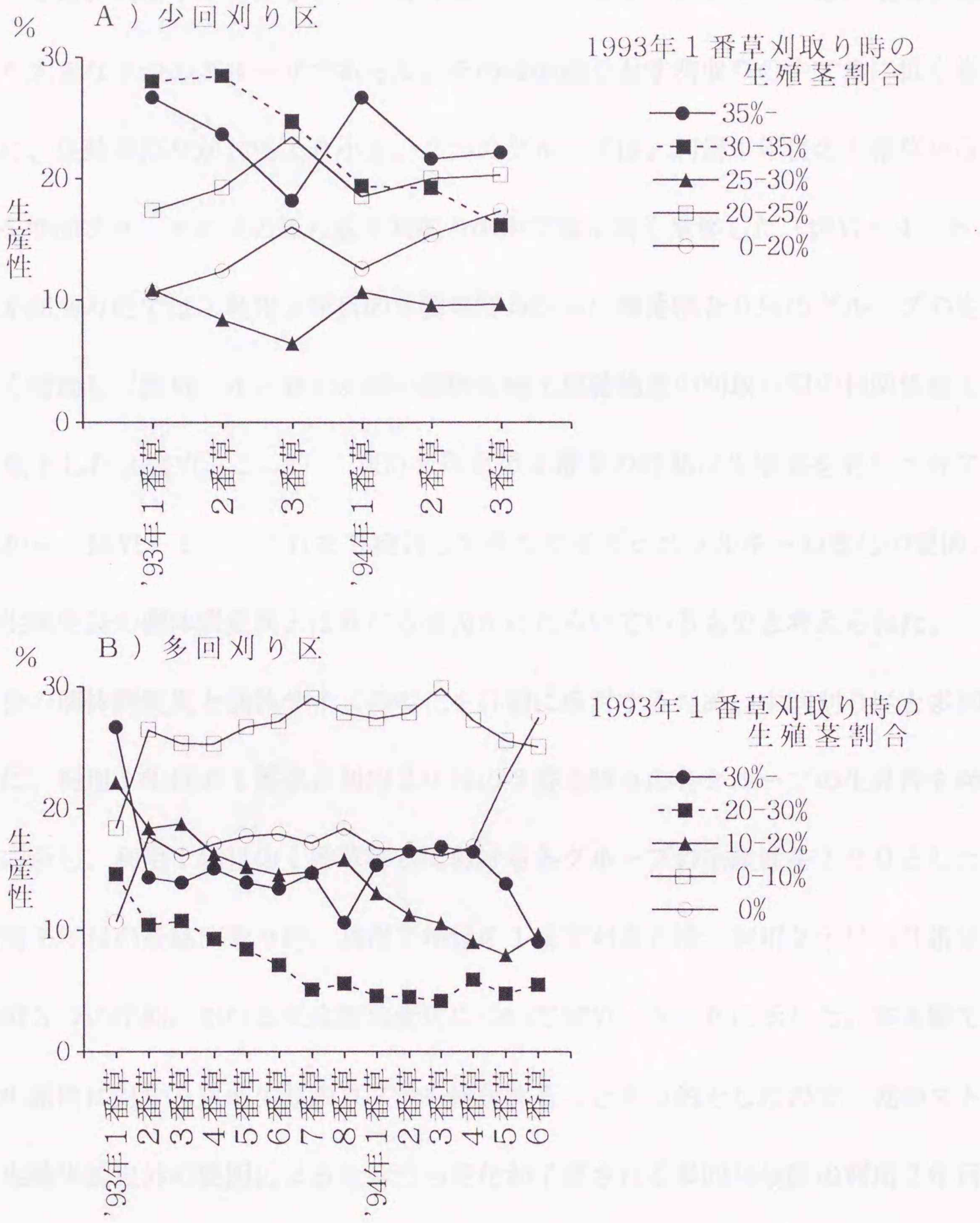
少回刈り区と多回刈り区ともに利用１年目の１番草時点での生殖茎割合（図Ⅵ－３）をもとに５グループに分類し、各刈取り時の全地上部乾物重に対する各グループの合計地上部乾物重の割合の推移を図Ⅵ－４に示した。

なお、本実験も前章の実験同様、各個体の出穂始日の調査はできなかったので、生殖生長への移行の早晩については直接言及ができない。したがって、生殖生長の個体間差異を生殖茎割合のみで評価したことから、個体のグループ分けの特徴は、多穂タイプから少穂タイプへの個体間差異による分類となる。

少回刈り区で、利用１年目の１番草から３番草にかけて生産性が低下したグループは、生殖茎割合が25%より大きな３つのグループであった。このうち、生殖茎割合が35%以上のグループと25～30%のグループは利用２年目の１番草時点で生産性が再び大きくなり、２番草で再度低下した。逆に、生殖茎割合が25%より小さい２つのグループは、利用１年目の１番草刈取り後生産性を増加させ、利用２年目の１番草時点で生産性が低下し、その



図Ⅵ－３．利用１年目の１番草刈取り時のグループⅠ・Ⅱの生殖茎割合の頻度分布



図Ⅵ－４．利用１年目の生殖生長へ個体間変異と生産性との関係

注）生殖生長の変異による区分は、１番草の生殖茎割合を用い各区５水準に区分した。なお、対象個体は、初回刈取り時のグループⅠ・Ⅱ個体を用いた。

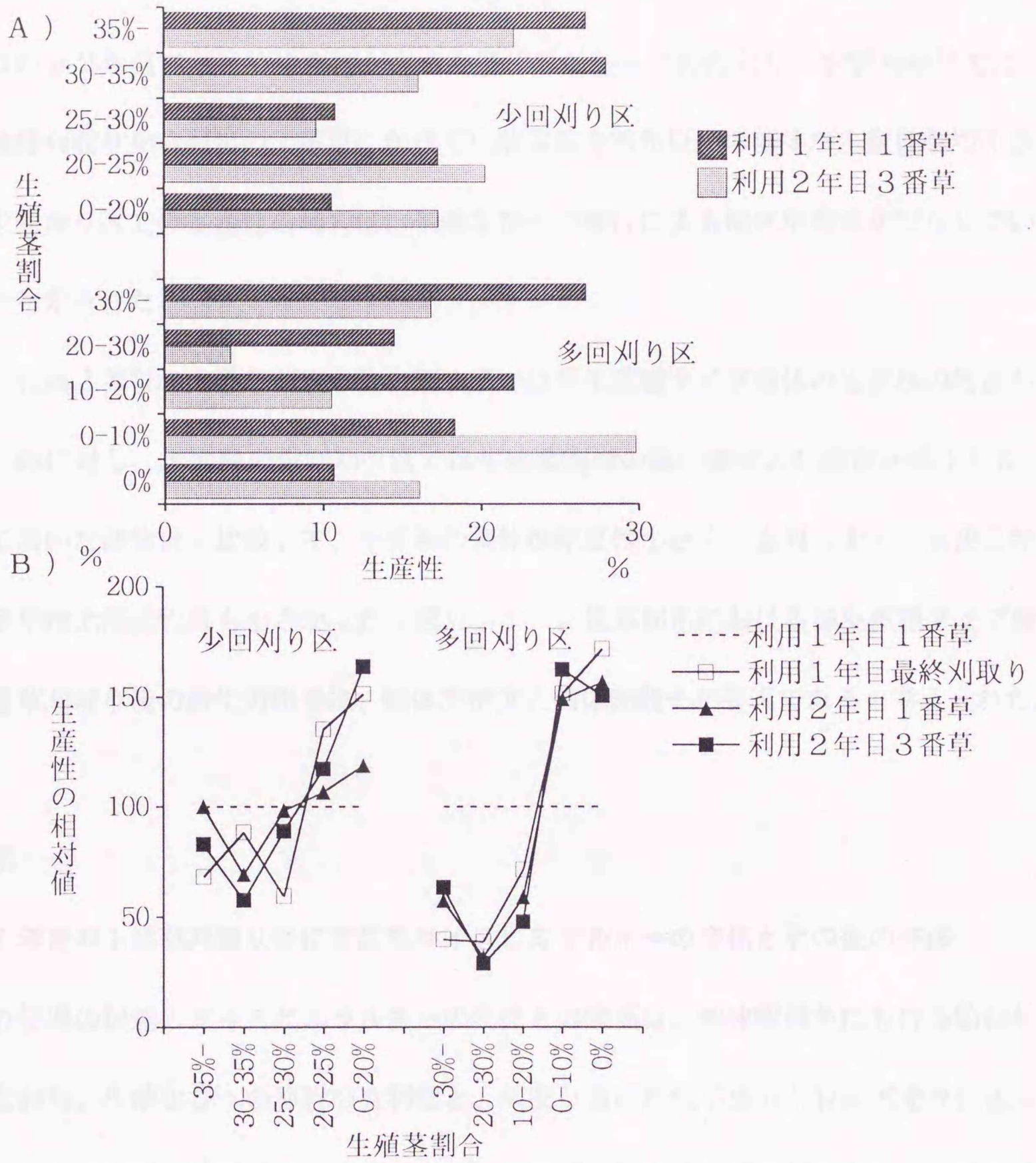
後生産性が増加する傾向を示した（図Ⅵ－４－Ａ）。

多回刈り区では、利用１年目の１番草刈取り後生産性が低下したグループは、生殖茎割合が10％より大きな３つのグループであった。その後の繰り返す刈取りの中で常に低く推移した。逆に、生殖茎割合が10％より小さい２つのグループは、利用１年目の１番草刈取り後生産性を増加させ、その後の繰り返す刈取りの中で常に高く推移した（図Ⅵ－４－Ｂ）。

さらに、多回刈り区では、利用２年目の４番草時点から生殖茎割合０％のグループの生産性が大きく増加し（図Ⅵ－４－Ｂ）、同一個体の地上部乾物重の刈取り間の相関係数もこの時期に低下した（表Ⅵ－２-2）。利用２年目の４番草の時期は生殖茎を発生させていないことから（図Ⅵ－１）、これまで検討してきたサイズヒエラルキーの変化の要因、すなわち、生殖生長の個体間変異とは異なる要因がはたらいているものと考えられた。

生殖茎割合の個体間変異と個体サイズの変化を詳細に検討するため、少回刈り区と多回刈り区ともに、利用１年目の１番草と利用２年目の３番草時点の各グループの生産性を図Ⅵ－５－Ａに示し、利用１年目の１番草時点における各グループの生産性を１００としたときの、利用１年目の最終刈取り時、利用２年目の１番草刈取り時、利用２年目の３番草刈取り時、の３つの時期における生産性の変化について図Ⅵ－５－Ｂに示した。本実験では、個体の生産性に対する生殖生長のコストを検討することを目的としたので、乾燥ストレス等の、生殖生長以外の要因による生産性の変化が予想される多回刈り区の利用２年目の４番草以降を除き、利用２年目の３番草までを生産性変化の対象とした。

両区ともに、利用１年目の１番草時点での生殖茎割合の高い個体の生産性が低下し、その割合の小さかった個体の生産性が増加した。しかしながら、多穂タイプ個体の生産性変



図Ⅵ－５．利用１年目の生殖生長の個体間変異と生産性の変化

注）A：少回刈り区と多回刈り区の利用１年目１番草と利用２年目３番草との比較
B：生殖生長の異なる個体グループの、利用１年目の１番草を基準とした生産性の変化

化の過程は２つの区で異なった。利用１年目の多穂タイプ個体の生産性の低下程度は、少回刈り区に比較して多回刈り区が大きかった。さらに、多回刈り区では、利用１年目の最終刈取りから２年目にかけて生産性が大きく変化しなかったのに対し、少回刈り区では、１年目最終刈取りから翌年の１番草にかけて生殖茎割合35％以上の個体が生産性を増加させた。少回刈り区での生産性の増大は、生殖生長への移行による個体重確保が関与しているものと考えられた。

また、利用２年目の１番草刈取り後、第４章では早生多穂タイプ個体の生産性の増加がみられたのに対し、本実験の少回刈り区では生殖茎割合の高い個体の生産性が低下した。第４章で用いた個体群と比較して、本実験の個体群密度は小さく（表Ⅵ－１）、利用２年目の１番草地上部乾物重も小さかった（図Ⅵ－１）。採草利用における早生多穂タイプ個体の１番草刈取り後の再生の相違は、個体群密度と個体間競争が要因であると考えられた。

４．考察

1)利用１年目の１番草刈取り後に生じたサイズヒエラルキーの変化とその後の推移

刈取り管理の相違とサイズヒエラルキーの変化との関係は、個体間競争における節間伸長、すなわち、生殖生長への移行の有利性と、刈取り後の再生不良のトレードオフによって決定される可能性を前章で示した。本章では、利用１年目の１番草刈取り後の多穂タイプ個体の生産性の低下の程度が少回刈り区に比較して多回刈り区で大きかった（図Ⅵ－５－Ｂ）。多回刈り区の利用１年目の１番草の刈取りは、少回刈り区より早いことから、全地上部乾物重が小さくなった（図Ⅵ－１）。したがって、多回刈り区では早い刈取りによ

る個体間競争の中断が少回刈り区に比較して早く発生したと考えられる。すなわち、個体間競争が大きい少回刈り区の場合、多穂タイプ個体は、生殖茎の確保から個体間競争に有利となり、少穂タイプ個体を遮蔽し、刈取り後の再生を不良にすることから、多穂タイプの生殖生長への移行による刈取り後の再生不良による再生力の低下が相対的に小さくなったものと考えることができる。一方、個体間競争の小さい多回刈り区では、多穂タイプ個体による少穂タイプ個体の遮蔽が生じにくいため、多穂タイプが生殖生長に移行し刈取り後の再生力低下が強くあらわれ、生産性が低下したものと考えられた。（図Ⅵ－５）。

利用１年目で生産性が低下した多穂タイプ個体の生産性は、少回刈り区では利用２年目の１番草で再度増加したのに対し、多回刈り区では生産性が低下したまま継続した。利用開始が早い放牧条件では、生殖茎の発生による個体重確保が不可能となるため、一度低下した生産性が回復しないと考えられた。

2)個体群密度と生殖生長によるサイズヒエラルキーの変化との関係

第３章・第４章と第５章は高密度（利用１年目１番草刈取り時個体数1531～1550個体／㎡）の個体群を用い、本章は低密度（利用１年目１番草刈取り時個体数242～259個体／㎡）の個体群を用いてサイズヒエラルキーの変化を検討した（表Ⅵ－１）。生殖茎割合の個体間変異と１番草刈取り後の個体サイズの変化から（図Ⅳ－９，図Ⅴ－６，図Ⅵ－４－Ｂ）、各個体群の密度と１番草刈取り後の生産性の変化を、生殖生長の早晩に分けて表Ⅵ－３にまとめた。

第４章では、生殖生長への移行程度の個体間差異を出穂始日と生殖茎割合の２点から分

表Ⅵ－３．個体群密度および生殖生長の早晩と再生力との関係

個体群	時期	密度／m²	再生力 早RG	再生力 遅RG
第４章	利用１年目１番草	約1600	低	高
	利用２年目１番草	約 400	高	低
第５章	利用１年目１番草（早刈り）	約1600	低（低）	高
	（早刈り肥料２倍）	〃	低（中）	高
	（遅刈り）	〃	低（高）	高
第６章	利用１年目１番草（多回刈り）	約 250	低（低）	高
	（少回刈り）	約 250	低（高）	高

注）ＲＧ：生殖生長。
（低）（中）（高）は各章で比較した場合の再生力の相対的差異。

類したのに対し、第５章と本章では、個体間差異を生殖茎割合のみで評価した。したがって、正確な定義からは、第５章と本章の場合、生殖生長への移行の早晩と生殖茎割合の大小は同義ではない。しかしながら、論議を簡潔にするため、この章に限り、早生多穂タイプと多穂タイプとは、どちらも生殖生長への資源分配が大きいタイプ、晩生少穂タイプと少穂タイプは、どちらも資源分配が小さいタイプとしてまとめ、それぞれ、早生タイプ、晩生タイプと称して検討を進めることとする。

１㎡あたり1600個体の高密度個体群では相互遮蔽が強く生殖生長をしている個体の栄養茎に同化産物が転流しないことから（Colvill & Marshall 1984）、早生タイプ個体の刈取り後の再生が不利となる（第４章；利用１年目１番草）。この早生タイプの再生不良の程度は、１番草の刈取りが遅く、生殖生長が進行した場合、早生タイプ個体は個体間競争によって周辺の晩生タイプ個体を遮蔽し、刈取り後の再生不良を生じさせるため、再生不良の程度は小さくなるが、早生タイプ個体の生産性が増大することはない（第５章）。草地造成から利用が進み個体群密度が低下（約400個体／㎡）すると、早生タイプ個体の栄養繁殖茎比率が増加する（Abrahamson 1975, Holler & Abrahamson 1977, Weiner 1988）ことと、早生タイプ個体の遮蔽により周辺の晩生タイプ個体の生育抑制が同時に発生し、早生タイプ個体の生産性が１番草刈取り後に増大した。さらに、密度が低下し、１㎡当たり 250個体程度になると、早生タイプ個体は、密度低下によって周辺の晩生タイプ個体を遮蔽する効果が小さくなることから、生殖生長により刈取り後の再生が不良となり、生産性を相対的に低下させる。個体間競争における早生タイプ個体の有利性の個体群密度による変化を表Ⅵ－４にまとめた。生殖生長への移行による競争への有利性と刈取り後の再生

表Ⅵ－４．個体間競争と生殖生長個体の有利性との関係

	個体間競争		
	大（1600個体／㎡）	中（ 400個体／㎡）	小（ 250個体／㎡）
生殖生長個体の			
①栄養茎の遮蔽	大	中	小
②栄養茎数	小	中	大
③栄養茎重	小	中	大
④周辺個体抑制効果	大	中	小
生殖生長個体の再生力	小*	大	小#

＊）競争が大きい場合は草丈確保によって周辺の個体を抑制できるが、栄養茎数および茎重の確保ができないため再生力が低下。

＃）競争が小さい場合は、競争による周辺個体の生育抑制が生じないので、刈取り後の再生不良によって再生力が低下。

不良の関係は、密度の変化による個体間競争の大小によって一方向的に変化するのではなく、複雑な過程をとることが明らかとなった。

3)頻繁な刈取り環境下でのサイズヒエラルキーの変化

多回刈り区において、利用２年目の３番草（1994年７月10日）と４番草（８月９日）の間で同一個体地上部乾物重の相関係数が低下し（表Ⅳ－２-2）、その後個体サイズの変化がみられ、利用１年目の１番草時点で生殖茎割合が０％のグループの生産性が増加した（図Ⅳ－４－Ｂ）。この時期は、生殖生長への移行時期ではないため、これまで検討してきた生殖生長への移行程度では説明ができない。刈取りにより根の生育抑制が発生することが、Dovrat *et al.*（1980）によって報告されていることから、頻繁な刈取りは、地下部生育を抑制していたことが考えられる。本実験の利用２年目にあたる1994年夏は例年にない猛暑が記録された。このような条件下で、頻繁な刈取りがおこなわれた多回刈り区では、地上部が刈取られた後、乾燥ストレスが加わり、サイズヒエラルキーの変化が生じたものと考えられる。

生殖茎が発生しない時期に、同一個体地上部乾物重の刈取り間の相関係数が低下するのは、本章の実験だけではなく、第３章で用いた個体群でも利用１年目の３番草（1989年８月３日）と４番草（９月２日）の間の関係にもみられた（表Ⅲ－１-1）。また、本実験の利用１年目の４番草時点では、わずかな生殖茎の発生はみられるものの、５番草との間の相関係数は３番草と４番草の間の相関係数に比較して低下した（表Ⅵ－２-2）。これらのことから、頻繁に刈取りが行われる環境下における栄養生長時期のサイズヒエラルキ

ーの変化は夏期の乾燥ストレスが要因となっていることが示唆された。

以上の推論に対しては、個体群内に生じる乾燥ストレスの発生過程や、乾燥ストレスに対する再生量の個体間変異等を検討する必要があり、今後の課題としたい。

第７章

生殖生長によるサイズヒエラルキーの変化における寒地型イネ科草種間差異

１．緒言

前章までの結果、ペレニアルライグラスの個体群において、生殖生長への移行程度の個体間差異は、個体の定着ならびにその生産性と密接に関連していることが認められた。この現象が、寒地型イネ科牧草で普遍的な現象であるのか否か、主要草種を用いて検討することを本章の目的とした。

２．材料および方法

実験は1992年から1994年にかけて、東京農業大学富士畜産農場（静岡県富士宮市）の実験圃場で行った。供試草種とその品種は、ペレニアルライグラス「フレンド」、トールフェスク「ケンタッキー３１」、メドウフェスク「ファースト」、オーチャードグラス「アキミドリ」、チモシー（*Phleum pratense*）「ホクオウ」の５草種である。１区画3.0m×3.3mの圃場に、化成肥料硫加燐安（成分量N12%、P17%、K12%）40ｇ／㎡を基肥として与え、1992年９月３日に１㎡あたり３ｇの種子を播種し、ローラーを用いて鎮圧した。各草種１区画の圃場を調査対象とし、反復は設けなかった。

調査の手順は以下の通りである。播種翌年の1993年に、実験区内の生育の均一な部分にペレニアルライグラスで70cm×70cm、他の４草種で45cm×45cmの調査区を設けた。刈取り時には個体の位置を標識した上で、調査区内のすべての個体を対象に個体の全茎を計数後、刈取り高さ５cmとして刈取り、それぞれの地上部乾物重を80℃24時間乾燥後に測定した。

その際、刈取り高さ５cmより上に節が認められた茎を生殖茎として発生数ならびにその乾物重を測定した。

刈取りは、1993年は６月１日に１番草を刈取り、その後９週間ごとの、８月１日、10月５日に刈取りを行い、1994年は、６月10日に１番草を刈取り、その後２カ月ごとの８月10日、10月７日に刈取りを行った。１番草刈取り前と刈取り後の追肥は、１㎡あたり40ｇの化成肥料硫加燐安を施与した。

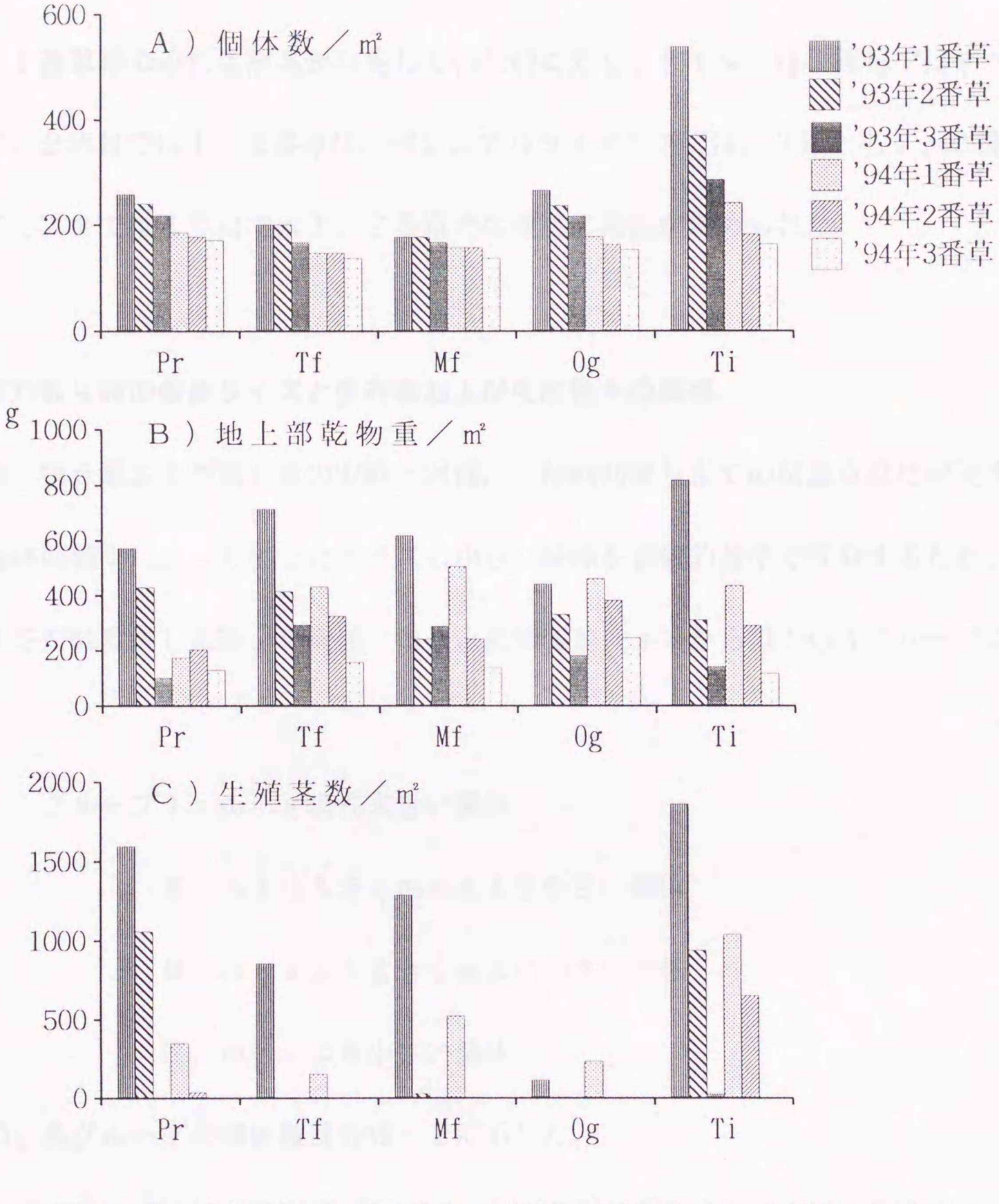
３．結果

1)単位面積当たりの地上部乾物重、個体数および生殖茎発生数の推移

図Ⅶ－１に、各刈取り時の単位面積当たりの地上部乾物重、個体数および生殖茎数の推移を示した。

地上部乾物重では、利用１年目（1993年）の１番草で、チモシーが最も大きく、ついでトールフェスク、メドウフェスク、ペレニアルライグラス、オーチャードグラスの順となった。また、利用２年目（1994年）の１番草では、メドウフェスクが最も大きく、オーチャードグラス、チモシー、トールフェスク、ペレニアルライグラスの順となった。２年目１番草の地上部乾物重は前年に比較して低くなったが、その傾向は、特にペレニアルライグラスで顕著であった。

個体数では、利用１年目の１番草時にチモシーで多かったが、利用２年目の最終刈取り時では、５草種ともにほぼ同数となった。本実験では播種量を１㎡あたり３ｇとしたため、種子サイズの小さいチモシー（江原 1970）の初期の個体数が多くなったものと考えられ



図Ⅶ－１．寒地型イネ科５草種の単位面積当たりの、個体数（Ａ）、
地上部乾物重（Ｂ）、および、生殖茎数（Ｃ）の推移

注）Ｐｒ：ペレニアルライグラス
Ｔｆ：トールフェスク
Ｍｆ：メドウフェスク
Ｏｇ：オーチャードグラス
Ｔｉ：チモシー

た。

生殖茎の発生は、トールフェスク、オーチャードグラスの２草種で、利用１年目、２年目ともに１番草時のみに生殖茎が発生していたのに対し、チモシーは１年目ではすべての刈取りで、２年目では１、２番草に、ペレニアルライグラスでは、２年とも１、２番草に、メドウフェスクでは１年目では１、２番草で生殖茎の発生が認められた。

2) １番草刈取り時の個体サイズと生存率および生産性との関係

第３章、第５章および第６章の実験と同様に、初回刈取りまでの閉鎖草冠に到達する過程で、個体間競争によって生じたサイズの小さい個体を客観的基準で区分するため、地上部乾物重を対数変換した後、平均値（ｍ）と標準偏差（ｓ）から以下の４グループに分けた。

グループⅠ：ｍ＋ｓより大きい個体

Ⅱ：ｍより大きくｍ＋ｓより小さい個体

Ⅲ：ｍ－ｓより大きくｍより小さい個体

Ⅳ：ｍ－ｓより小さい個体

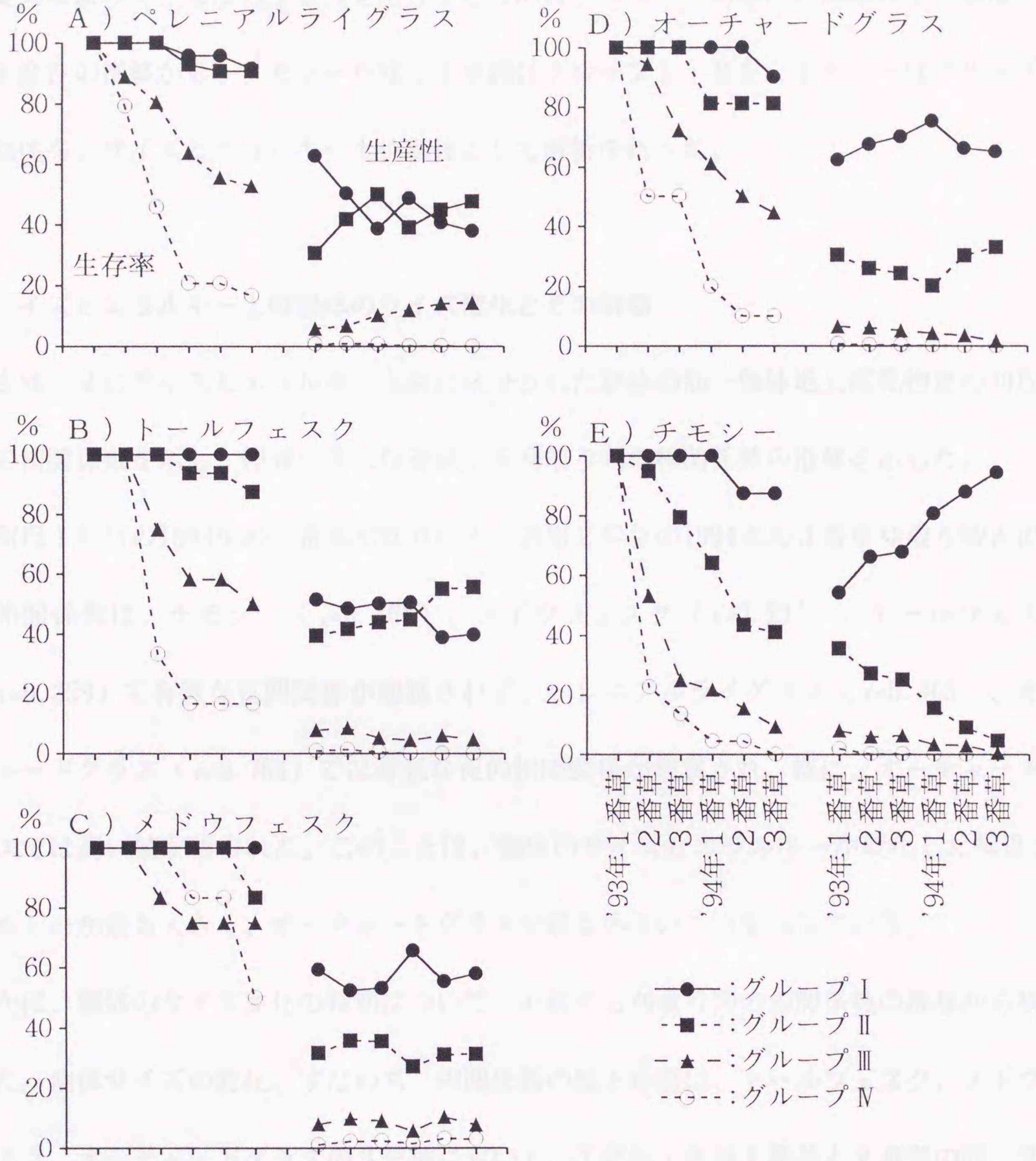
５草種の、各グループの個体数は表Ⅶ－１に示した。

利用１年目の１番草時の各個体グループの生存率と各刈取り時の全地上部乾物重に対する各個体グループの合計地上部乾物重の割合（生産性）の推移を図Ⅶ－２に示した。チモシーを除く４草種はグループⅠ、Ⅱ個体の生存率ならびに生産性が２年間にわたり高く推移したが、チモシー（図Ⅶ－２－Ｅ）ではグループⅡ個体の生存率ならびに生産性が低下

表Ⅶ－１．各草種の１番草刈取り時における個体サイズグループの個体数

草種	グループⅠ	グループⅡ	グループⅢ	グループⅣ	総個体数
ペレニアルライグラス	24 （18.9%）	43 （33.9%）	36 （28.3%）	24 （18.9%）	127
トールフェスク	7 （17.1%）	16 （39.0%）	12 （29.3%）	6 （14.6%）	41
メドウフェスク	6 （16.7%）	12 （33.3%）	12 （33.3%）	6 （16.7%）	36
オーチャドグラス	10 （18.5%）	16 （29.6%）	18 （33.3%）	10 （18.5%）	54
チモシー	16 （14.7%）	39 （35.8%）	32 （29.4%）	20 （18.3%）	107

注）各グループは以下のように区分した。
グループⅠ：m＋sより大きい個体
Ⅱ：mより大きくm＋sより小さい個体
Ⅲ：m－sより大きくmより小さい個体
Ⅳ：m－sより小さい個体
m：地上部乾物重対数変換後の平均値
s：地上部乾物重対数変換後の標準偏差
（ ）内は全個体数に対する割合



図Ⅶ－２．寒地型５草種の利用１年目１番草刈取り時の
個体サイズと生存率、生産性との関係

注）個体の分類は表Ⅶ－１を参照。

した。したがって、サイズの小さい個体の再生不良と、個体間に存在する生殖生長の個体間変異によって生じる再生不良を区分するために、第６章と同様に、個体の生存率ならびに生産性の推移から、チモシーを除く４草種はグループⅠ・Ⅱを、チモシーはグループⅠの個体を、サイズヒエラルキー上位個体として解析を行った。

3)サイズヒエラルキー上位個体のサイズ変化とその時期

表Ⅶ－２にサイズヒエラルキー上位に区分された個体の同一個体地上部乾物重の刈取り間の相関係数を示し、図Ⅶ－３には連続する刈取り間の相関係数の推移を示した。

利用１年目の1993年の１番草刈取り時と、利用２年目の1994年の３番草刈取り時との間の相関係数は、チモシー（r=0.168）、メドウフェスク（r=0.211）、トールフェスク（r=0.359）で有意な相関関係が観察されず、ペレニアルライグラス（r=0.365）、オーチャードグラス（r=0.764）では有意な正の相関関係が観察され、特に、オーチャードグラスでは高い値が得られた。このことは、個体のサイズヒエラルキーが変化した程度は、チモシーが最も大きく、オーチャードグラスが最も小さいことを示している。

次に、個体のサイズ変化の時期について、連続する刈取り間の相関係数の推移から検討した。個体サイズの変化、すなわち、相関係数の低下時期は、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスの３草種において、①利用１年目１番草と２番草の間、②利用１年目３番草と利用２年目１番草の間、③利用２年目１番草と２番草の間で、他の連続する刈取り間と比較して相関係数が低かった（表Ⅶ－２）。また、利用１年目の１番草と２番草で生殖茎が発生したペレニアルライグラスとチモシーでは、前述の３草種の３つの

表Ⅶ－２．同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数

A）ペレニアルライグラス

刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	67						
	2番草	67	.794**					
	3番草	67	.558**	.831**				
1994年	1番草	63	.437**	.559**	.575**			
	2番草	62	.539**	.545**	.579**	.878**		
	3番草	61	.365**	.341**	.424**	.768**	.908**	

B）トールフェスク

刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	23						
	2番草	23	.864**					
	3番草	23	.789**	.932**				
1994年	1番草	22	.577**	.807**	.872**			
	2番草	22	.413	.668**	.759**	.869**		
	3番草	21	.359	.604**	.698**	.836**	.976**	

C）メドウフェスク

刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	18						
	2番草	18	.757**					
	3番草	18	.583*	.955**				
1994年	1番草	17	.580*	.885**	.953**			
	2番草	17	.374	.774**	.884**	.898**		
	3番草	16	.211	.582*	.707**	.740**	.939**	

表Ⅶ－２（続き）．同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数

D）オーチャードグラス

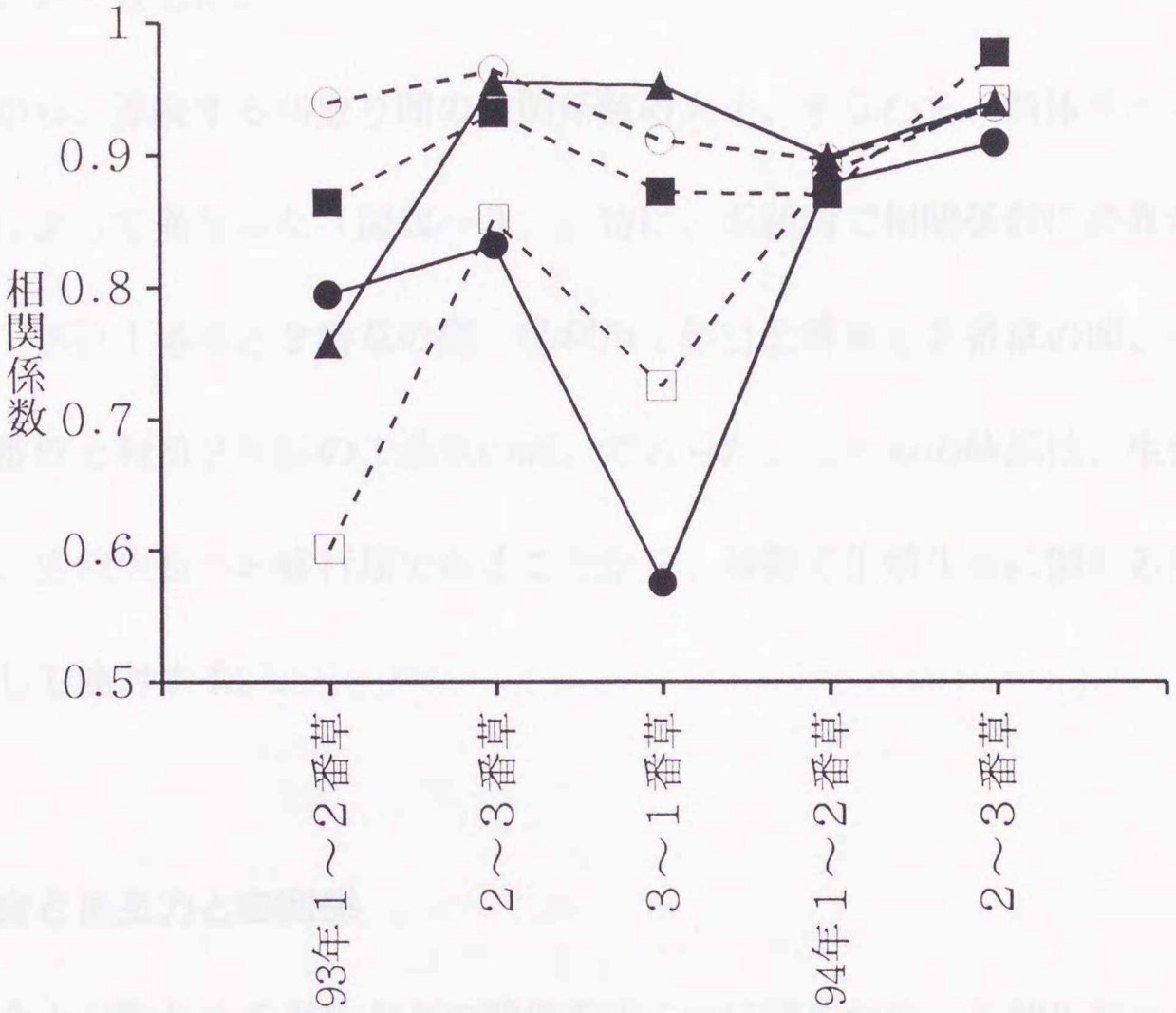
刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	26						
	2番草	26	.940**					
	3番草	26	.888**	.964**				
1994年	1番草	23	.839**	.886**	.911**			
	2番草	23	.772**	.769**	.828**	.896**		
	3番草	22	.764**	.763**	.752**	.790**	.935**	

E）チモシー

刈取り日		n	1993年 1番草	1993年 2番草	1993年 3番草	1994年 1番草	1994年 2番草	1994年 3番草
1993年	1番草	16						
	2番草	16	.601*					
	3番草	16	.649**	.851**				
1994年	1番草	16	.581*	.641**	.725**			
	2番草	14	.325	.344	.622*	.885**		
	3番草	14	.168	.312	.490	.895**	.940**	

*，**はそれぞれ５％、１％水準で有意。

注）相関係数の算出にはグループⅠ・Ⅱの個体を用い（チモシーはグループⅠのみ）、次回の刈取りで枯死した個体は除いた。
n：生存個体。



図Ⅶ－３．連続する刈取りにおける同一個体地上部乾物重の相関係数の変化

注）—●— ：ペレニアルライグラス
-■- ：トールフェスク
—▲— ：メドウフェスク
-⊖- ：オーチャードグラス
-⊟- ：チモシー

時期に加えて、利用１年目の２番草と３番草の間での相関係数が低下した（表Ⅶ－２）。以上の結果、個体サイズの変化の時期は、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラス、チモシーの４草種とも、これまでペレニアルライグラスで確認されてきた時期（発育段階）と一致した。

しかしながら、連続する刈取り間の相関係数の大小、すなわち、個体サイズの変化の程度は、草種によって異なった（図Ⅶ－３）。特に、草種間で相関係数に差異がみられたのは、①利用１年目１番草と２番草の間、②利用１年目２番草と３番草の間、そして、③利用１年目３番草と利用２年目の１番草の間、であった。これらの時期は、生殖生長時期の刈取り後と、生殖生長への移行期であることから、後節で生殖生長に関わる形質の草種間差異と関連して検討する。

4)生殖茎割合と再生力との関係

生殖茎割合と刈取り後の再生力との関係を明らかにするため、生殖生長への移行時期の生殖茎割合と再生力との間の関係を個体ごとに検討した（表Ⅶ－３）。ペレニアルライグラスでは、生殖茎が多く発生した利用１年目の１番草と２番草および利用２年目の１番草時点での生殖茎割合と再生力の間には負の相関が、利用２年目の１番草時の生殖茎割合と利用１年目の３番草と利用２年目の１番草との間の再生力の間には正の相関がえられた。すなわち、生殖茎割合が高い個体は、生殖生長時の刈取り後の再生力が小さく、栄養生長から生殖生長に移行する時期には再生力が大きくなることを示している。トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスの３草種は、生殖茎が発生した利用１年目の１番草

表Ⅶ－３．寒地型５草種における生殖茎割合と再生力との関係

生殖茎割合（%）を算出した刈取り	再生力を算出した時期	個体数	生殖茎割合と再生力との間の相関係数
ペレニアルライグラス			
1993年１番草	1993年１番草～２番草	67	-0.276*
２番草	２番草～３番草	67	-0.703**
1994年１番草	３番草～1994年１番草	63	0.769**
	1994年１番草～２番草	62	-0.344**
トールフェスク			
1993年１番草	1993年１番草～２番草	23	-0.552**
1994年１番草	３番草～1994年１番草	22	0.309
	1994年１番草～２番草	22	-0.331
メドウフェスク			
1993年１番草	1993年１番草～２番草	18	-0.517*
1994年１番草	３番草～1994年１番草	18	0.316
	1994年１番草～２番草	18	-0.421
オーチャドグラス			
1993年１番草	1993年１番草～２番草	26	-0.493*
1994年１番草	３番草～1994年１番草	23	0.421*
	1994年１番草～２番草	23	-0.623**
チモシー			
1993年１番草	1993年１番草～２番草	16	-0.031
２番草	２番草～３番草	16	-0.416*
1994年１番草	３番草～1994年１番草	16	0.519*
	1994年１番草～２番草	14	-0.393
1994年２番草	２番草～３番草	14	-0.698**

*，**はそれぞれ５％、１％水準で有意。

注）相関係数の算出にはグループⅠ・Ⅱの個体を用い（チモシーはグループⅠのみ）、次回の刈取りで枯死した個体は除いた。

および利用２年目の１番草時の生殖茎割合と刈取り後の再生力の間には負の相関が、利用２年目１番草時の生殖茎割合と利用１年目の３番草と利用２年目１番草との間の再生力との間には正の相関がえられた。以上の結果は、これまでのペレニアルライグラスの実験で確認されたサイズヒエラルキーの変化の様相と一致した。しかしながら、トールフェスクとメドウフェスクでは、利用２年目の１番草時の生殖茎割合と、利用１年目３番草と利用２年目の１番草との間の再生力、および、利用２年目１番草と２番草との間の再生力との相関関係は観察されなかった。チモシーでは、利用１年目および２年目の１番草刈取り時の生殖茎割合と刈取り後の再生力との間に相関関係が認められなかった。これは、１番草刈取り後の再生期間中に発生した生殖茎によって（図Ⅶ－１－Ｃ）個体重を確保した個体と、生殖茎を発生させずに個体重が低下した個体が混在したため、相関係数が低下したものと考えられた。しかしながら、この時期を除くとペレニアルライグラスと同様な傾向が認められた。

5)生殖生長に関わる形質の草種間差異とサイズ変化との関係

図Ⅶ－３で示した、同一個体地上部乾物重の連続する刈取り間の相関係数の草種間差異を生殖生長に関わる形質の草種間差異から検討した。表Ⅶ－４に、草種別に各刈取り時の個体あたりの栄養茎数、生殖茎数、生殖茎割合、栄養茎１茎重、生殖茎１茎重、生殖茎／栄養茎１茎重比率を示した。生殖茎割合は生殖生長への移行程度の差を示し、また、生殖茎／栄養茎１茎重比率はこの値が大きいほど生殖茎１茎の発生によって個体重を確保する程度が大きいこと、あるいは、栄養茎が相対的に小さいことから刈取り後の再生力が小さ

表Ⅶ－４．５草種の各刈取り時の個体あたりの栄養茎と生殖茎の発生数と平均１茎重

		全茎数	生殖茎数	生殖茎割合（%）	１茎重(mg) 栄養茎	１茎重(mg) 生殖茎	１茎重比率（生殖茎／栄養茎）
ペレニアルライグラス							
1993年	１番草	37.1	10.9	29.30	34.2	277.1	8.102
	２番草	22.9	7.6	33.12	73.6	231.6	3.147
	３番草	18.0	0.0	－	36.9	0.0	－
1994年	１番草	26.6	2.5	9.42	27.1	214.1	7.900
	２番草	26.9	0.3	1.08	50.7	151.7	2.992
	３番草	21.7	0.0	－	41.0	0.0	－
トールフェスク							
1993年	１番草	29.3	6.6	22.44	89.5	577.5	6.453
	２番草	20.7	0.0	－	159.8	0.0	－
	３番草	13.8	0.0	－	175.8	0.0	－
1994年	１番草	23.0	1.4	6.13	133.2	647.1	4.858
	２番草	18.4	0.0	－	152.5	0.0	－
	３番草	14.3	0.0	－	101.4	0.0	－
メドウフェスク							
1993年	１番草	30.9	12.7	40.93	62.0	411.1	6.631
	２番草	25.3	0.3	1.32	94.3	170.0	1.803
	３番草	24.8	0.0	－	116.3	0.0	－
1994年	１番草	36.7	5.6	15.28	80.3	497.1	6.191
	２番草	32.9	0.0	－	71.9	0.0	－
	３番草	25.1	0.0	－	62.1	0.0	－
オーチャードグラス							
1993年	１番草	13.1	0.9	6.74	202.8	804.3	3.966
	２番草	9.2	0.0	－	262.6	0.0	－
	３番草	8.8	0.0	－	153.0	0.0	－
1994年	１番草	17.4	1.9	10.75	138.4	929.1	6.713
	２番草	18.8	0.0	－	172.1	0.0	－
	３番草	17.8	0.0	－	124.7	0.0	－
チモシー							
1993年	１番草	13.4	11.4	85.05	19.4	491.7	25.345
	２番草	10.9	7.3	66.67	56.7	333.4	5.880
	３番草	12.0	0.3	2.08	97.3	320.0	3.289
1994年	１番草	13.6	9.8	71.56	50.0	436.3	8.726
	２番草	16.0	8.1	50.89	128.3	331.6	2.585
	３番草	18.9	0.0	－	85.6	0.0	－

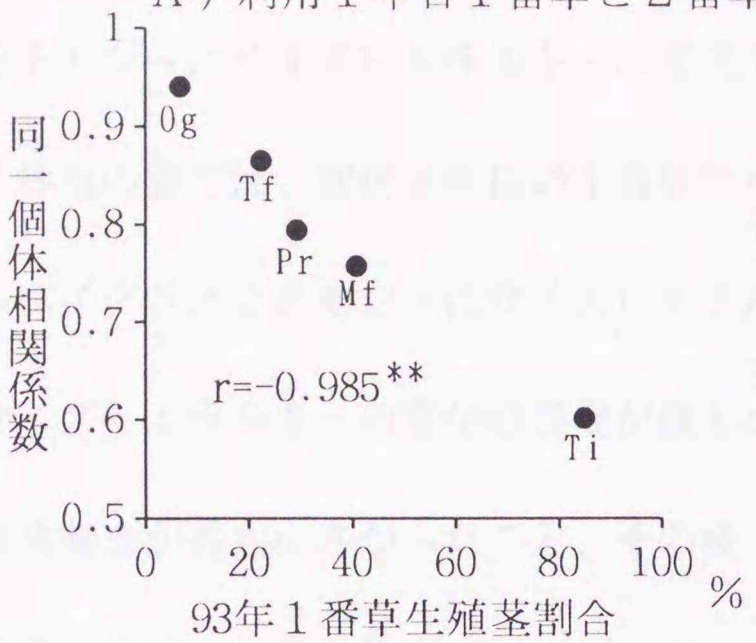
注）利用１年目１番草時点で、グループⅠ・Ⅱ（チモシーはグループⅠ）個体を用いた。

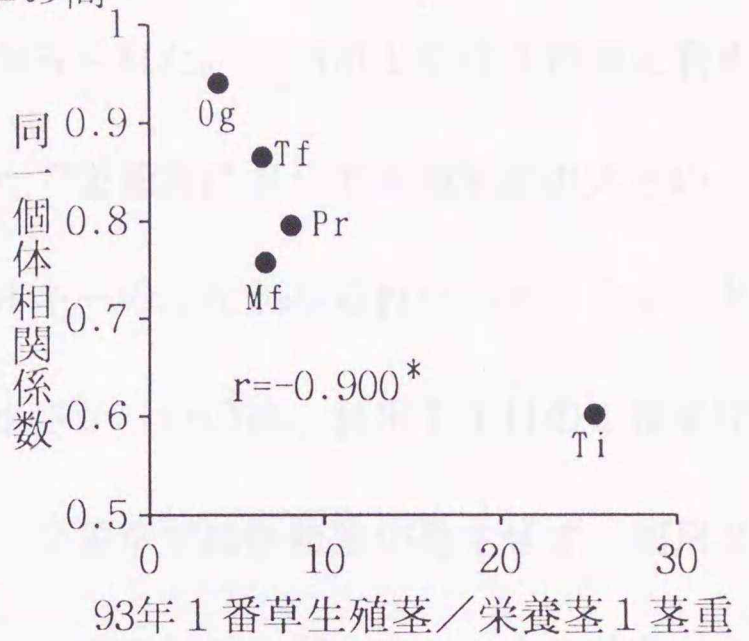
いことを表す指標と考えられる。個体サイズの変化の程度と、草種の生殖生長への移行程度の差異との関係を明らかにするため、相関係数の草種間差異が大きかった、①利用１年目１番草と２番草の間、②利用１年目２番草と３番草の間、③利用１年目３番草と利用２年目の１番草の間の相関係数（図Ⅶ－３）と①利用１年目の１番草、②利用１年目２番草、および、③利用２年目の１番草時点での５草種の生殖茎割合、ならびに、生殖茎／栄養茎１茎重比率との間の関係を図Ⅶ－４に示した。

利用１年目の１番草と２番草の間における相関係数の草種間差異と、利用１年目の１番草時点での、草種間の生殖茎割合および生殖茎／栄養茎１茎重比率の間には有意な相関係数がえられたが、利用１年目の２番草と３番草、および、利用１年目３番草と利用２年目１番草の間における相関係数の草種間差異と、草種間の生殖茎割合および生殖茎／栄養茎１茎重比率の間には相関関係は認められなかった。しかしながら、利用１年目の１番草と２番草の間、および、利用１年目の２番草と３番草の間では（図Ⅶ－４－Ａ、－Ｂ）、個体あたりの生殖茎割合が大きく、生殖茎／栄養茎１茎重比率が大きい草種ほど、同一個体地上部乾物重の相関係数が低下し、個体サイズの変化の程度が大きい傾向があることが明らかとなった。また、利用１年目の３番草と利用２年目の１番草の間では（図Ⅶ－４－Ｃ）、生殖茎／栄養茎１茎重比率が大きい草種ほど相関係数が低下した。すなわち、栄養生長から生殖生長へ移行する時期において、生殖茎の発生によって個体重の増加が大きい草種ほど個体サイズの変化が大きいことが認められた。

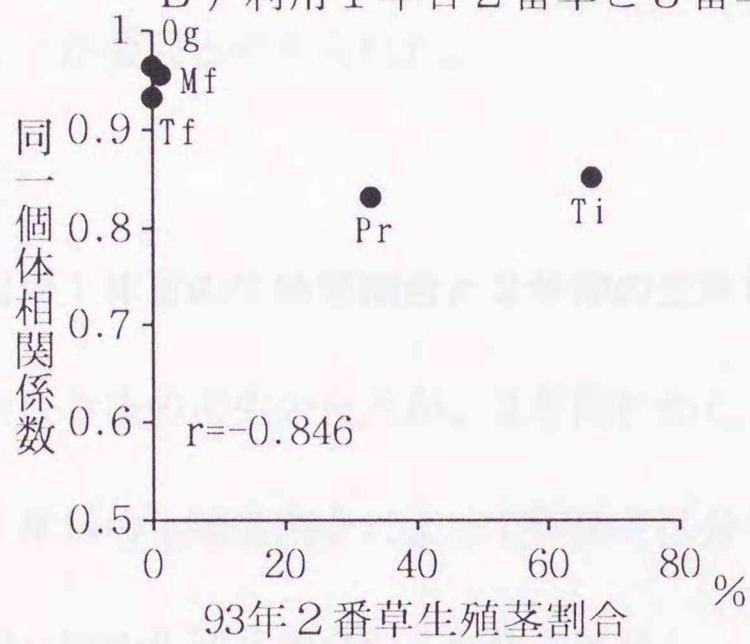
以上の結果をまとめると、①利用１年目１番草と２番草の間では、個体当たりの生殖茎割合が高い草種ほど、サイズヒエラルキーの変化の程度が大きくなった。②利用１年目２

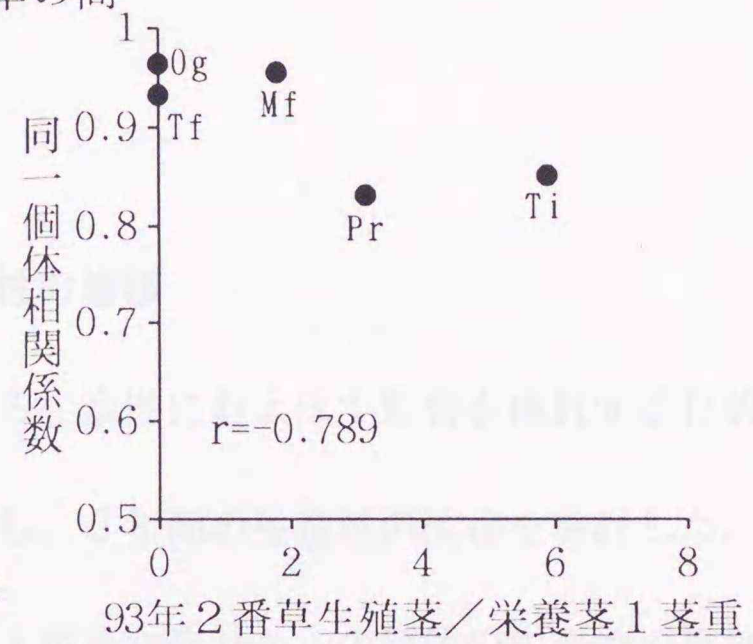
A）利用１年目１番草と２番草の間



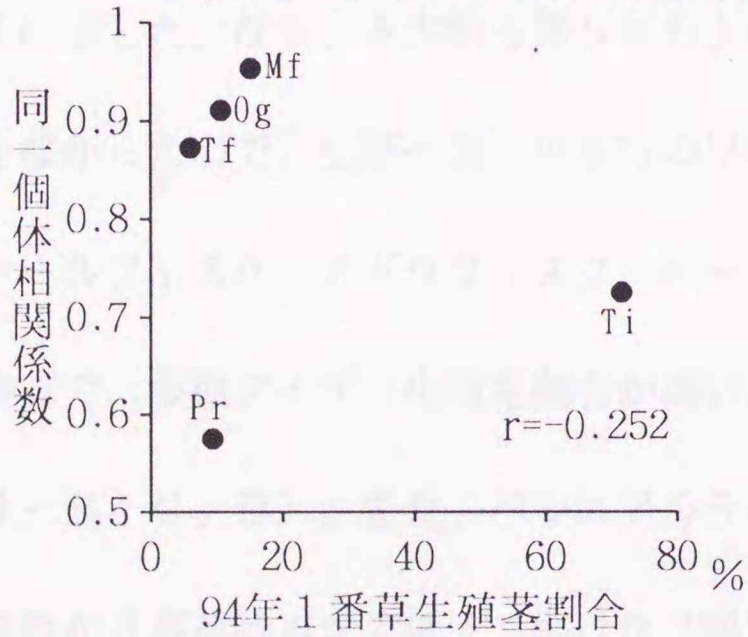


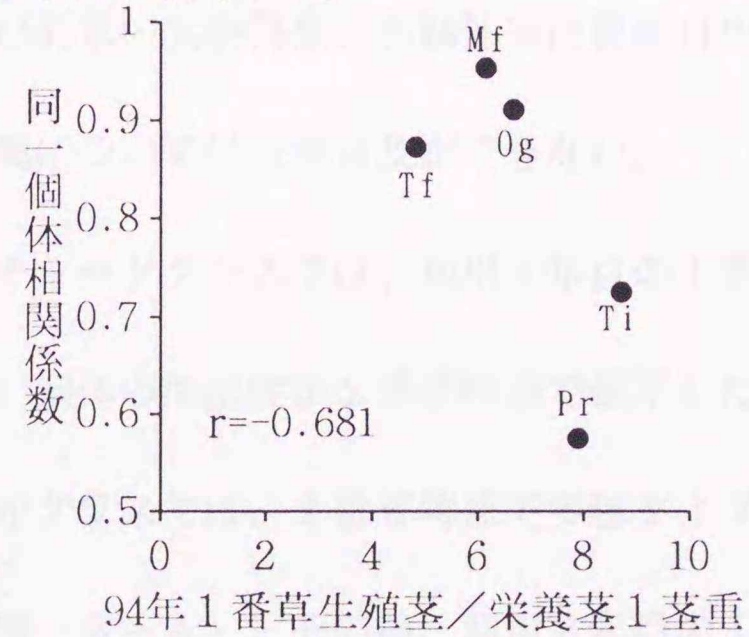
B）利用１年目２番草と３番草の間





C）利用１年目３番草と利用２年目１番草の間





図Ⅶ－４．同一個体地上部乾物重の各刈取り間の相関係数と各刈取り時の生殖茎割合と生殖茎／栄養茎１茎重比率との間の相関係数

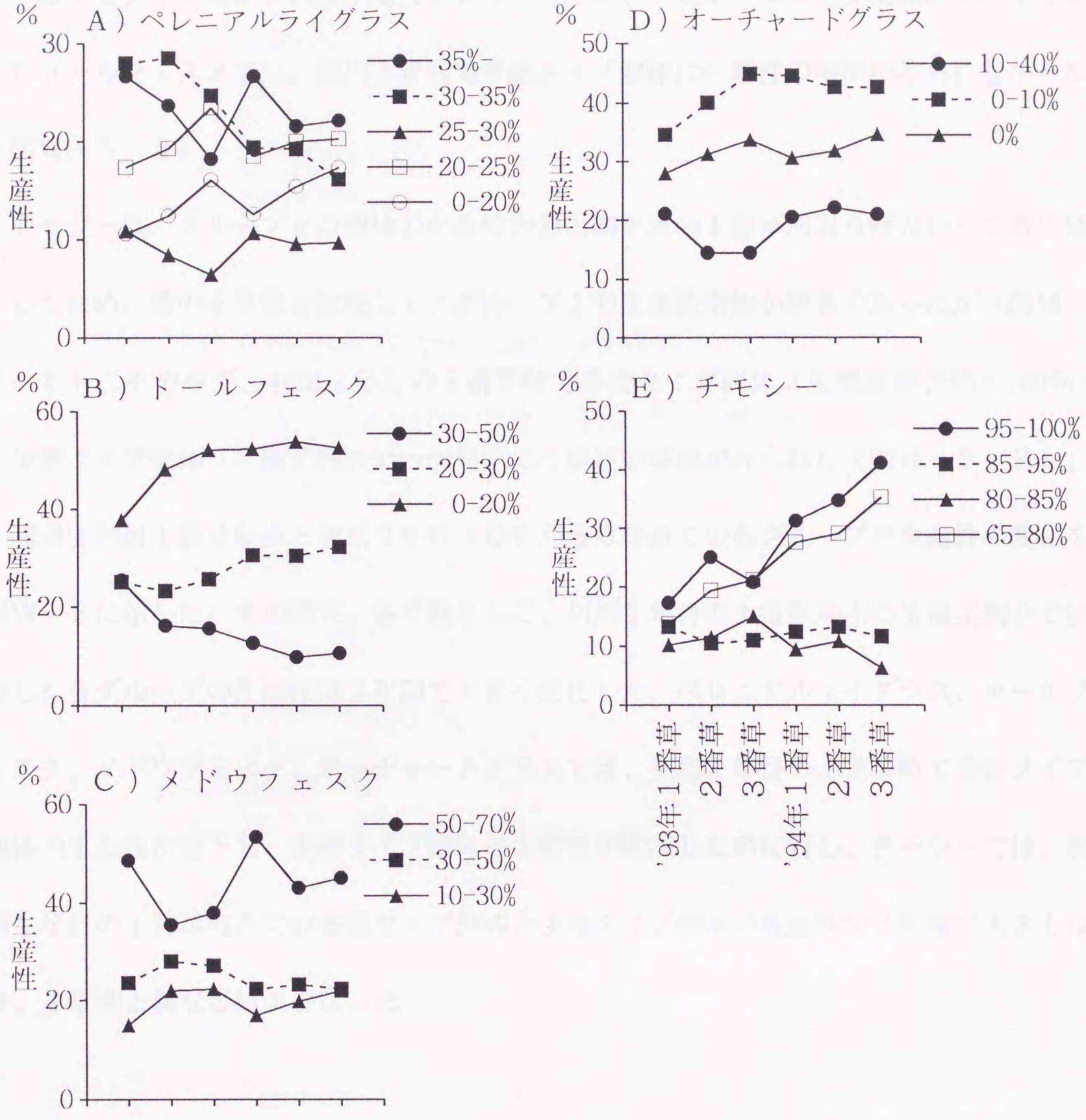
注）図中の草種の略号は図Ⅶ－１と同様。*，**はそれぞれ５％、１％水準で有意。

番草と３番草の間では、２番草で生殖茎が多数発生した（図Ⅶ－１）ペレニアルライグラスとチモシーにサイズヒエラルキーの変化がみられた。③利用１年目３番草と利用２年目の１番草の間では、利用２年目の１番草時点で栄養茎に対して生殖茎重の大きい、ペレニアルライグラスとチモシーにサイズヒエラルキーの変化がみられた。オーチャードグラスがサイズヒエラルキーの変化の程度が最も小さかったのは、利用１年目の１番草時点での生殖茎割合が最も小さかったこと、その後、２番草では生殖茎が発生せず、利用２年目の生殖茎／栄養茎１茎重比率が、ペレニアルライグラスおよびチモシーと比較して小さかったことが要因と考えられた。

6)利用１年目の生殖茎割合と２年間の生産性の推移

刈取り後の再生の良否が、２年間にわたる生産性におよぼす影響を検討する目的で、利用１年目の生殖茎割合によって個体を区分し、２年間の生産性の推移を検討した。１番草刈取り時の生殖茎割合から個体を区分し、１番草刈取りからの個体の生産性の推移を図Ⅶ－５に示した。なお、本実験も第５章および前章の実験同様、各個体の出穂始日の調査はできなかったので、生殖生長への移行の早晩については直接言及ができない。

トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスでは、利用１年目の１番草刈取り時点で、多穂タイプ（生殖茎割合が高い）個体の生産性が２番草時点で低下した（図Ⅶ－５－Ｂ、Ｃ、Ｄ）。また、ペレニアルライグラスでは、１番草時点で多穂タイプ個体の生産性が３番草時点まで低下し続けた（図Ⅶ－５－Ａ）。その後、利用２年目の１番草までに、利用２年目１番草時点での生殖茎／栄養茎１茎重比率が大きかった（表Ⅶ－４）、



図Ⅶ－５．利用１年目の生殖生長の個体間変異と生産性との関係

注）生殖生長への移行程度の個体間差異は１番草の生殖茎割合を用い４水準に区分した。なお、利用１年目１番草時点で、グループⅠ・Ⅱの個体を用いた（チモシーはグループⅠのみ）。

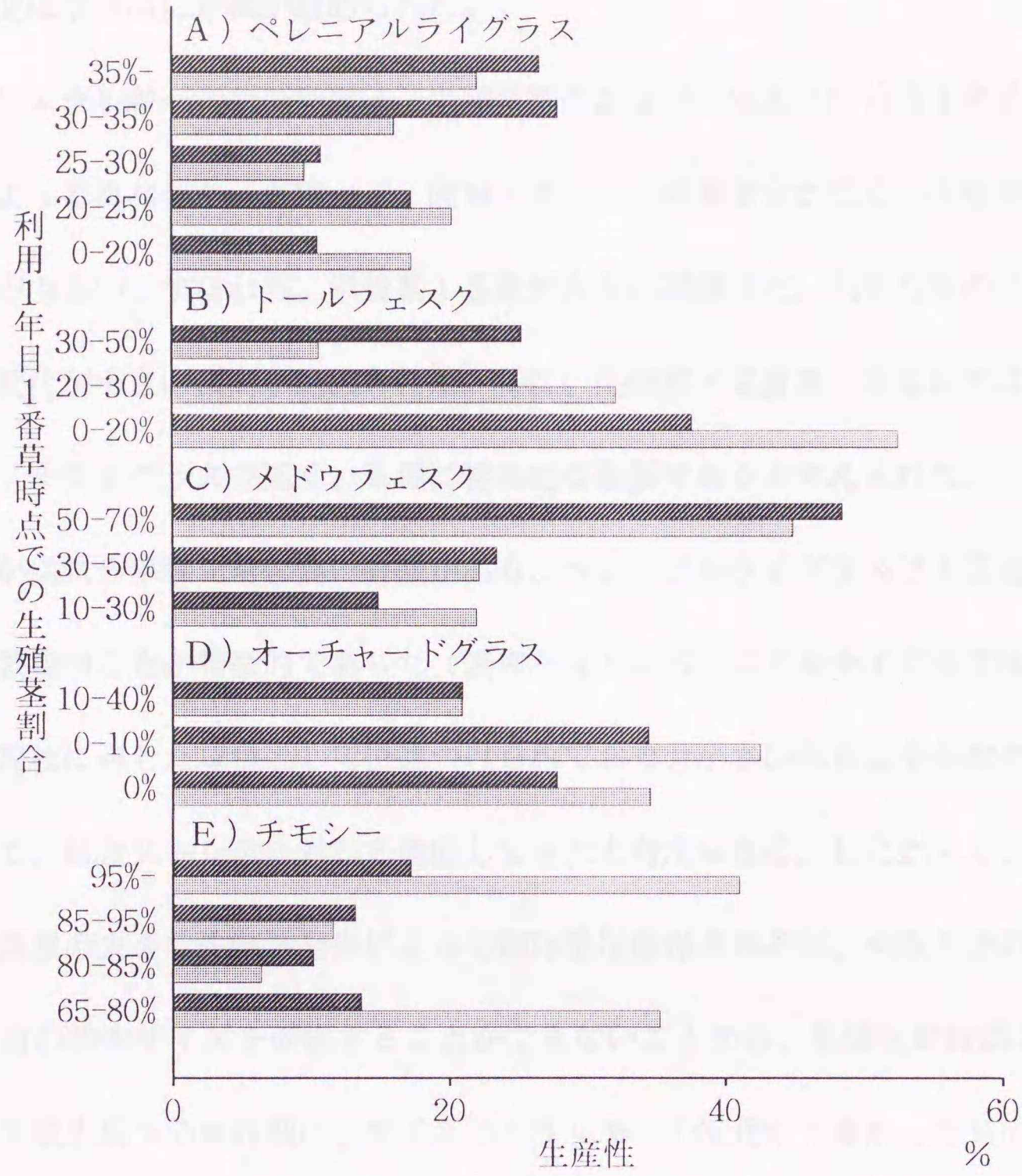
ペレニアルライグラス、メドウフェスクとオーチャードグラスでは、利用１年目１番草時点での多穂タイプ個体が再度生産性を大きくしたが、生殖茎／栄養茎１茎重比率が小さかったトールフェスクでは、利用１年目で多穂タイプ個体に生産性の増加がみられなかった（図Ⅶ－５－Ｂ）。

チモシーは、グループⅡの個体の生産性が利用初年目の１番草刈取り時点から急激に低下したため、他の４草種と比較して、グループⅠの生産性増加が顕著であったが（図Ⅶ－２－Ｅ）、その中で、利用１年目の１番草時で多穂タイプ個体（生殖茎割合95～100％）と少穂タイプ個体（生殖茎割合65～80％）に生産性の増加がみられた（図Ⅶ－５－Ｅ）。

利用１年目１番草時点と利用２年目３番草刈取り時点での各グループの生産性の変化を図Ⅶ－６に示した。その結果、各草種ともに、利用１年目の１番草時点の生殖茎割合で区分した各グループの生産性は２年間で大きく変化した。ペレニアルライグラス、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスでは、利用１年目の１番草時で多穂タイプ個体の生産性が低下し、少穂タイプ個体の生産性が増加したのに対し、チモシーでは、利用１年目の１番草時点での多穂タイプ個体と少穂タイプ個体の生産性が２年間で大きくなり、４草種と異なる結果となった。

４．考察

同一個体地上部乾物重の刈取り間の相関係数の時間的推移（表Ⅶ－２）、生殖茎割合と再生力との相関係数（表Ⅶ－３）、ならびに、生産性の時間的推移から（図Ⅶ－５）、ペレニアルライグラスで確認された生殖生長への移行の個体間変異によるサイズヒエラルキ



図Ⅶ－６．利用１年目の生殖生長の個体間変異と２年間の生産性の変化

ーの変化の様相が、本実験で用いた４草種すべてに認められたが、サイズヒエラルキーの変化の程度は草種間に差異が認められた。

サイズヒエラルキー変化の程度は、生殖茎割合および生殖茎／栄養茎１茎重比率の草種間差異によって異なった（表Ⅶ－４、図Ⅶ－４）。生殖茎割合が低く、生殖茎／栄養茎１茎重比率の小さい、すなわち、栄養茎１茎重が大きい草種ほど、刈取り後のサイズヒエラルキーの変化が小さい傾向が認められた。特に、生殖茎／栄養茎１茎重比率は、チモシーとペレニアルライグラスで高く、草種に特異的な形質であると考えられた。チモシーは生殖茎割合が供試５草種で常に高い特徴があり、ペレニアルライグラスは１茎重の小さい栄養茎を多数持つことが特徴的であった（表Ⅶ－４）。ペレニアルライグラスは、供試５草種の中で放牧に適した草種として位置づけられており、小さい栄養茎を多数発生させることによって、採食ストレスに対して適応してきたと考えられる。したがって、生殖生長時期に、１茎重の大きな生殖茎発生によって個体重は確保されるが、刈取り後の再生によって刈取り前の個体サイズを確保することができないことから、生殖生長時期の刈取り後、および、生殖生長への移行期に、サイズヒエラルキーの変化が大きかったものと考えられた。生殖茎／栄養茎１茎重比率が、チモシーおよびペレニアルライグラスと比較して小さかった、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスの３草種は、採草利用に適した草種であることから、生殖生長時期に刈取られることが多く、その後の再生が良好な個体の選抜の結果、１茎重の大きな栄養茎を持つようになったものと考えられた。

また、生産性の推移においては、ペレニアルライグラス、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスでは、第６章で考察したように、本実験で用いた個体群は個体

密度が低いことから、多穂タイプ個体の競争への有利性が発現せず、少穂タイプ個体の再生の有利性によって、個体の生産性は少穂タイプ個体で高くなった（図Ⅶ－６）。しかしながら、チモシーでは異なる反応を示し、多穂タイプ個体と少穂タイプ個体の生産性が同時に高くなった。少穂タイプ個体の生産性の増加は、他の草種と同様の要因と考えられるが、多穂タイプ個体の生産性の増加は、以下のように考えることができる。チモシーは、再生のための養分を生殖茎基部の球茎に蓄え（Sheard 1968）、生殖茎が刈取られた後の再生養分が確保されていることが、他の寒地型イネ科牧草の再生と大きく異なることが特徴である。したがって、早い生殖茎発生による草丈と個体重の確保が周辺の個体を遮蔽し、刈取り後の再生を抑制するとともに、大きな球茎を確保することから、刈取り後の良好な再生が可能になったと考えられる。しかしながら、利用１年目、２年目ともに２番草から３番草にかけて、再生力と生殖茎割合の間には負の相関関係が認められたことから、チモシーの再生は球茎の大小のみに依存するのではなく、他の４草種同様、茎構成も重要な要因と考えられる。

第８章

総合考察

１．資源配分戦略の品種内変異

寒地型イネ科牧草の出穂始日や生殖茎割合は、資源配分（投資）からみて、次のように言い換えることができる。出穂が早いか遅いかということは、資源を生殖生長に早く配分するか、遅く配分するかということであり、資源配分のスケジュールに関する問題といえる。一方、生殖茎割合大きいか小さいかということは、資源を生殖生長と栄養生長にそれぞれ、どのように配分するかという資源配分の量的パターンに関わる問題といえる。牧草植物においては、資源配分の相違が生殖生長時期の刈取り後の再生力を決定することから、個体の死亡ならびに生産性の変化を生態学的に資源配分戦略という視点で捉えることができよう。

本研究は、他殖性の寒地型イネ科牧草ペレニアルライグラスの１品種内において、資源配分戦略に遺伝変異が存在することを示した。牧草育種において、これまで生態学的視点からの品種開発、育種目標の設定、遺伝資源の評価は行われてこなかった。そのため、資源配分戦略を視点とした品種内変異の分析はなされていない。本研究において、トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラス、チモシーの４種の寒地型牧草は、ペレニアルライグラスと同様に、資源配分戦略を特徴づける諸形質について、大きな変異が観察され、品種内変異は他殖性寒地型牧草でごく一般的なものであると考えられる。この資源配分戦略の多様性の生態的および生産的な意義について以下に考察する。

2．自己間引き過程における遺伝的変化

造成初期の牧草定着過程の動態は、生態学的には自己間引きの過程と見ることができる。本研究では、牧草個体群における自己間引き過程における遺伝的変化の機構を追求した。自己間引きの過程で生存し、牧草個体群の生産性に寄与する機構を明らかにすることは、単に「草地の遺伝的管理」（島本 1985）という面から、草地学分野において重要なだけでなく、「他殖性植物集団の動態と調節」（ Antonovics 1984）の性質を探求するという面から、個体群生態学分野においても貴重な情報を提供すると考えられる。

本研究は、草地造成初期の定着過程における牧草植物の動態を２つのステージに区分してとらえた。牧草種子を晩秋に播種してから翌年初回利用するまでの期間のステージ１とその後の約１年半の期間のステージ２である。特に本研究では、個体が草地生産に寄与する程度の分析に主眼をおいたことから、主にステージ２における個体の生産性の変化に焦点を当てたが、この期間に草地生産に寄与する個体を決定するステージ１における牧草個体群の遺伝的変化は重要である。

ステージ１における遺伝的変化については、播種翌年の初回利用の時期によって生存する遺伝子型が異なることが示唆された。初回利用が遅く生殖生長が進行する場合、長日条件下での生殖茎の発生によって、早生多穂タイプ個体の草丈あるいは地上部重の確保が可能となる。早生多穂タイプ個体は、周辺の晩生少穂タイプ個体を遮蔽することによって生育を抑制することから、早生多穂タイプ個体が生存ならびサイズ確保に有利であることが考えられる。逆に、初回利用が早い場合、早生多穂タイプ個体が生殖茎発生によるサイズ確保する前に、利用が行われて地上部が除去されることから、遮蔽による晩生少穂タイプ

個体の生育抑制の程度が小さくなる。したがって、早生タイプのもつ競争の有利性が発揮されず、早生多穂タイプと晩生少穂タイプが混在して生存する可能性が考えられる。

ステージ２における遺伝的変化について、本研究は、①この間の死亡および個体生産性の変化の機構を明らかにし、ある方向性をもった遺伝的変化が生じていること、②遺伝的変化発生の時期はペレニアルライグラスの生長速度の最も高い、長日条件下の生殖生長期にあたること、③この方向性は刈取り頻度や利用時期などの草地管理法の相違や、個体群密度の相違によって大きく変化すること、の３点である。

上記のステージ２における死亡および個体生産性の変化について、品種内にみられた生殖生長に関する資源配分戦略の多様性と関連して考察する。

Campbell & Grime（1992）は、種の共存や遷移のメカニズムを解明するために、植物種を「競争型」と「攪乱耐性型」の連続体上に位置づけた分析を行なった。本研究で明らかとなった寒地型イネ科牧草にみられた資源配分戦略の多様性を、この「競争型」と「攪乱耐性型」の視点から見ると、出穂が早く、生殖茎の多い早生多穂タイプは、光や栄養素、生育空間をめぐる競争に優れた「競争型」に相当するといえる。これに対して、出穂が遅く、生殖茎の少ない晩生少穂タイプは、家畜による採食や刈取りといった攪乱に対する耐性に優れた「攪乱耐性型」と見なすことができる。本研究では、ペレニアルライグラスをはじめ、いくつかの寒地型イネ科牧草において、競争能力と攪乱耐性能力の間に、生理的および小進化的トレードオフが存在することを示した。すなわち、「競争型」の個体は競争能力には優れるが、刈取り（攪乱）には耐性が小さい。それに対して、「攪乱耐性型」の個体は刈取り（攪乱）には耐性があるが、競争能力には劣る。さらに、高い競争能力と

高い攪乱耐性を合わせ持つ個体は実在しないことを指摘した。

このような植物個体群において、資源配分戦略という視点は、前述の「個体群の遺伝的変化」を分析する上で非常に有効である。つまり、「自己間引き過程における集団の遺伝的構成の変化」という問題は、「自己間引き過程において有利な個体の資源配分戦略はいかなるものか」、「競争型と攪乱耐性型のどちらの戦略が自己間引き過程において有利か」という問題とほぼ同義ということになる。

本研究の結果は、この問題の回答が環境条件で変わることを示唆した。すなわち、頻繁に刈取られる個体間競争が小さい環境下では、「攪乱耐性型」が「競争型」よりも有利であるのに対して、刈取りが少ない個体間競争が大きい環境下では、「競争型」が有利になることを示した。さらに、草地造成からの時間の経過による個体群密度低下が、この結果を変更させることを明らかにした。個体群密度の低下は、個体間競争における個体遮蔽効果を低下させるとともに、栄養生長に対する生殖生長の割合を低下させる（Abrahamson 1975, Holler & Abrahamson 1977, Weiner 1988）。したがって採草利用において、「競争型」は高密度条件下では競争能力が高いが、生殖生長への資源配分が大きいため、刈取り（攪乱）耐性が極めて低くなった。そのため、この時期の刈取り後の生産性は、「攪乱耐性型」の方が高くなった。その後、利用によって個体群密度が低下すると、生殖生長への資源配分の割合が低下することから、刈取り（攪乱）耐性が向上し、「攪乱耐性型」に比較して競争能力が高いことから、刈取り後の生産性確保に「競争型」が有利にはたらく。さらに、個体群密度が低下すると、個体遮蔽効果の低下から「競争型」の競争能力の有利性が低下することから、「攪乱耐性型」個体の生育抑制が発生せず、生殖生長期には「競

争型」の生産性が、栄養生長期には「攪乱耐性型」の生産性が大となり、２つの型の生産性が時間の経過とともに相互に振幅した。

実際の草地造成においては、播種時の種子の空間分布、ならびに、その後出芽する個体の空間分布には大きな変異があると考えられる。また、放牧草地では、家畜の採食行動は草地内で場所的にも時間的にも異なることから（Forbes & Hodgson 1985, Hodgson & Ollerenshaw 1969, Morris 1969）、同一草地内でも、個体群密度、家畜による採食の時期や頻度に大きな変異があると考えられる。ステージ２における個体群の遺伝的変化の方向性が、刈取り頻度や利用時期などの草地管理法の相違や、個体群密度の相違によって大きく変化することから、本研究の結果は、個体群内の生存個体に遺伝的変異が維持される（Hayward 1970, Burdon 1980a, 1980b, Burdon & Harper 1980, Forde & Suckling 1980, Ennos 1985）機構の一つを明らかにするものである。

また、本研究の結果から、草地造成初期の定着過程において隣接する個体が同時に生存するためには、隣接する２つの遺伝子型が、個体間競争のなかで同等の競争能力を発現する場合のみならず、生殖生長期の刈取り前後に、競争能力と刈取り（攪乱）耐性のトレードオフが発生し、２つの遺伝子型の生産性が季節的な変動の中で振幅する場合でも共存が可能と考えられる。これらのことは、Turkington & Harper（1979）、Aarssen & Turkington（1985b, 1985d）、Turkington（1989）、Taylor & Aarssen（1990）が指摘したように、草地内で接触する個体の共存は、特定の遺伝子型の組み合わせによって成立している機構の一つであると考えることができる。

以上のように、本研究の結果は、資源配分戦略の多様性という一面ではあるが、牧草個

体群における個体群生態学的な解析に詳細な情報を提供したものと考えられた。

3．草地生産性の改良

1)寒地型イネ科牧草育種の新視点

牧草育種において、どの形質に着目するか、どの形質の改良を最優先に考えるかということは重要な問題である。これまで、短期的な生産力の指標となる茎葉重や、出穂期、季節生産性、耐病性が主要な育種目標とされてきた。これは、生産性向上や、草地の管理を容易にするために出穂期の変異を品種間に持たせる、病害を軽減するなどの理由からであった。

しかし、このような形質ばかりに着目するのではなく、持続性をより一層高めるような形質、他種とよく調和して草地における種の多様性を維持するような形質に着目すべきであると考えられる。つまり、現実の草地条件によく適合し、長期間、他種と共存しながらその能力を十分発揮するような品種の開発が望まれている。

本研究の結果から、牧草育種において「造成初期の生存と生長を左右する形質」と、「資源配分に関する形質」に着目すべきである。成熟草地の牧草個体群の遺伝的構成は造成初期の定着過程におけるごく短い期間の自己間引きの過程に強く支配されてる。したがって、この定着過程に生存と生長に有利な遺伝子型は実質的にその後の草地生産に寄与することになる。

この資源配分という視点は、出穂始日や生殖茎割合、乾物配分割合といった形質を測定することにより、牧草育種に導入できる。しかし、多年生牧草の資源の配分戦略が、生殖

生長と栄養生長のバランスにとどまらず、刈取りおよび採食後の再生速度を決定する貯蔵物質をも含むことを考えると、本研究におけるこれまでの議論のように、生殖生長と栄養生長のみを考えるのではなく、さらに、貯蔵や再生速度も含めて包括的に資源配分をとらえる必要があろう。

前述したように、定着過程において有利な性質（戦略）は、資源配分戦略からみて「競争型」と「攪乱耐性型」が、草地管理条件の相違から入れ替わるとの結論を得た。すなわち、草地管理法の相違によって、この資源配分の評価は全く異なるものとなる。また、寒地型イネ科牧草のもつ他殖性の特徴から、育成された品種内には資源配分において個体間差異が生じる。異なる草地管理に適する資源配分を中心とした育種目標、ならびに、その品種内変異の大きさの許容範囲が今後の大きな課題である。

2)寒地型イネ科牧草の栽培管理

本研究の結果を、寒地型イネ科牧草の栽培管理の面から考察する。本研究は、成熟草地個体群の牧草個体の遺伝的構成は、牧草の定着過程の管理や利用開始の時期の相違によって大きく変化することを示唆した。このことから、定着過程の管理や利用開始のタイミングに特に注意を払うべきである。利用開始の時期が遅れ、競争的環境が長く続くと、「競争型」の個体が生存しやすくなり、「攪乱耐性型」の個体は集団中から消失するであろう。そうなると、成熟草地において、採食および刈取りの攪乱に弱い個体しか生存しなくなり、草地内からイネ科牧草自体が消失してしまうことになる可能性も考えられる。一方、利用開始の時期が早く、さらに初期の利用頻度が高ければ、「攪乱耐性型」の個体が有利とな

り、「競争型」個体が少なく、草地当たりの生産力は低下する可能性がある。

気象条件の年次変動による草量の変動、天候による刈取り時期の変動、放牧頭数の変動によって、牧草の栽培条件は一定かつ不変ではない。さらに、家畜の採食行動は草地内で場所的にも時間的にも異なり（Forbes & Hodgson 1985, Hodgson & Ollerenshaw 1969, Morris 1969）、採食圧や排糞排尿の有無（Day & Detling 1990）により、個体間競争の様相は草地内で変動する。このような変動に対応するために、「個体群の遺伝的多様性をある程度高く保つ」ことは極めて大切であろう。環境変動へ対応する潜在能力をもたせるという意味で、定着過程の管理や利用開始の時期に特に注意を払い、個体群の遺伝的変異性を縮小させないようにすることが大切であろう。

採草利用においては、単位面積当たりの収量を大きくするために、１番草の刈取りが遅くなる傾向にある。牧草個体定着過程の生殖生長期に競争的環境が長く続くことは、競争能力の高い「競争型」個体の生存率が高くなることを意味する。「競争型」と「攪乱耐性型」個体が共存する場合、「競争型」個体にみられる生殖生長期の刈取り後の再生不良による生産性低下を、「攪乱耐性型」の個体の生産性向上が補填する意味を持つが、競争的環境によって「攪乱耐性型」個体を消失させた場合、「競争型」個体の生産性低下を補填する個体が存在しないことになる。草地全体の再生力の低下は、雑草の侵入などを引き起こし、最終的には草地生産性の低下につながる。上記のことから、資源配分戦略の異なる遺伝子型を共存させることは、安定した生産性の草地を維持するために必要と考えられる。

3)品種選択

ここまで、品種内変異に焦点を当てて資源配分戦略を議論してきたが、品種間にも同戦略の変異は存在する。相対的に見て、多穂型の品種から少穂型の品種、早生品種から晩生品種まで幅広い品種間変異が存在する。これらの多様な品種の中から、異なる草地管理、すなわち、採草利用と放牧利用に対する品種の選択の基準は以下の３点となろう。①頻繁な放牧利用のために管理しやすい攪乱耐性型の品種を選択、②少ない刈取りで大量のバイオマスを得るため競争型の品種を選択、③環境変動に対応するために、複数の品種の混播、が考えられる。複数品種を混播する場合、２つの資源配分戦略の変異幅の大きさと、選択した草地管理に生じる環境変異との関係を明らかにする必要があろう。さらに、草種間に競争型から攪乱耐性型までの幅広い草種間変異があるとともに、各草種の品種間にも変異が存在することから、混播草地造成の際の草種および品種の決定においても、本研究で明らかになった資源配分戦略の視点が利用できると考えられる。

摘　要

本研究は、寒地型牧草の草地造成初期の定着過程における個体の生存ならびにサイズ確保に関わる特性を検討し、個体群の遺伝的構成の変化の方向性を明らかにし、草地の生産性の向上に資することを目的に、イネ科草種の単播実験個体群において、同一個体の継続的調査をもとに、個体の生死ならびにサイズヒエラルキーの変化を考究した。結果は、以下のように要約される。

1）ペレニアルライグラス秋播個体群において、刈取りとその後の再生を繰り返す中で、牧草個体群のサイズヒエラルキーの変化が、①利用１年目の出穂期の１番草刈取り後と、②最終刈取りから翌年１番草の間の、２つの時期に認められた。この時期は、生殖生長への移行期とその後の刈取り時期であり、①生殖茎割合の高い個体の刈取り後の再生不良と、②栄養生長から生殖生長へ早く移行する個体のサイズ確保が、サイズヒエラルキーの変化の要因と推察した。

2）ペレニアルライグラス個体群の中から、サイズヒエラルキー上位の個体を採集し、個体植えした競争のない環境下で比較した結果、１番草刈取り時期に個体間変異が認められる出穂始日と生殖茎割合から、早生タイプと晩生タイプ、および、多穂タイプと少穂タイプに要約できた。さらに、１番草刈取り時期に、個体重の大きい早生多穂タイプ個体と個体重が小さい晩生少穂タイプ個体は、１番草刈取り後、各々の個体重においてサイズヒエラルキーが逆転し、生殖生長への移行程度と刈取り後の栄養生長と

の間にトレードオフが観察された。晩生少穂タイプ個体は生殖生長期の刈取り後の再生に有利性があり、早生多穂タイプ個体は刈取り後に再生不良が発生し、その程度は初回利用時のバイオマスの大小、刈取り管理の相違、ならびに、時間の経過にともなう個体群密度の低下、による個体間競争の大小によって変化した。

3）播種してから翌年初回利用するまでの期間で、地上部重の増加にともなう個体間競争において、早生多穂タイプ個体のサイズ確保と刈取り後の再生との関係を刈取り時期と施肥量の異なるペレニアルライグラスの高密度個体群で検討した。地上部重が大きい（強競争）ときは、早生多穂タイプ個体は長日条件下の生殖生長によって地上部重を確保し、晩生少穂タイプ個体の生育を抑制し、個体間競争において有利であった。さらに、初回利用後、晩生少穂タイプ個体の再生が抑制されることから、刈取り後の再生不良の程度は、地上部重が小さい（弱競争）ときと比較して小さくなった。

4）異なる刈取り管理（採草と放牧）を想定したペレニアルライグラス草地において、サイズヒエラルキーの変化を２年間にわたって検討した。その結果、個体間競争の小さい放牧管理を想定した多回刈り区では、利用１年目の１番草刈取り後に生じた早生多穂タイプ個体の再生不良程度が個体間競争の大きい採草管理を想定した少回刈り区に比較して大きくなった。多回刈り区では、翌年の生殖茎発生によるサイズ確保ができなかったことから、利用１年目で発生した早生多穂タイプの生産性低下（生殖生長によるコスト）は２年目まで継続した。

5）ペレニアルライグラス草地の１番草刈取り時の個体群密度と個体の再生を比較した結果、早生多穂タイプ個体の１番草刈取り後の再生不良程度は個体群密度の低下によって変化した。高密度個体群では、生殖生長への移行にともなって早生多穂タイプ個体のサイズが大きくなるが、相互遮蔽が強いことから、早生多穂タイプ個体の栄養茎の生育が抑制され、刈取り後の再生が抑制された。個体群密度が低下すると、早生多穂タイプ個体の栄養茎割合の増加と遮蔽による晩生少穂タイプ個体の生育抑制によって、早生多穂タイプ個体の刈取り後の生産性が増大した。さらに個体群密度が低下すると、早生多穂タイプ個体の周辺個体への遮蔽効果が小さくなることから、晩生少穂タイプ個体は抑制される程度が小さく、早生多穂タイプ個体は生殖茎の発生により刈取り後の再生が抑制された。

6）寒地型イネ科牧草４草種（トールフェスク、メドウフェスク、オーチャードグラスおよびチモシー）について、生殖茎割合の個体間変異と個体生産性の関係を検討した。その結果、ペレニアルライグラスと同様に、個体群のサイズヒエラルキーの変化が、①利用１年目の出穂期の１番草刈取り後と、②最終刈取りから翌年１番草の間の、２つの時期に認められ、生殖生長への移行程度に起因するサイズヒエラルキーの変化は、寒地型イネ科牧草に普遍的な現象であった。特に、生殖茎数割合が大きく、栄養茎重に対して生殖茎重が大きい草種ほどサイズヒエラルキー変化の程度は大きく、草種間に顕著な差異が認められた。

7）以上の結果をもとに、寒地型イネ科牧草個体群に生じる遺伝的構成の変化の過程について、早生多穂タイプと晩生少穂タイプの遺伝子型における個体間競争と攪乱（刈取り）耐性のトレードオフの観点から考察した。放牧利用条件下では晩生少穂タイプがサイズ確保に有利となり、採草利用条件下では早生多穂タイプが有利となることから、草地管理によって個体群の遺伝的構成は変化すると考えられた。さらに、生殖生長期における刈取り時期や個体群密度の相違による個体間競争の大小によって、2つのタイプの遺伝子型の有利性が変化する。このことは、牧草個体の空間分布や採食圧に変異がある草地において、生殖生長への移行程度の異なる遺伝子型が共存する可能性を示唆しており、草地における遺伝的多様性の維持機構の一つであると考えられた。採草利用において、生殖生長への移行程度の異なる遺伝子型の共存は、生殖生長期における利用後の早生多穂タイプの再生不良を晩生少穂タイプが補填することから、個体群の遺伝的多様性を維持することが安定した生産性の草地を維持するために必要と考えられた。

引用文献

Aarssen, L. W. and R. Turkington. 1985a. Vegetation dynamics and neighbour associations in pasture-community evolution. *J.Ecol.*, 73, 585-603.

Aarssen, L. W. and R. Turkington. 1985b. Biotic specialization between neighbouring genotypes in *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from permanent pasture. *J.Ecol.*, 73, 605-614.

Aarssen, L. W. and R. Turkington. 1985c. Within-species diversity in natural populations of *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from four different-aged pastures. *J.Ecol.*, 73, 869-886.

Aarssen, L. W. and R. Turkington. 1985d. Competitive relations among species from pastures of different ages. *Can.J.Bot.*, 63, 2319-2325.

Aarssen, L. W. and R. Turkington. 1985e. Responses to defoliation in *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from three different-aged pastures. *Can.J.Bot.*, 65, 1364-1370.

Abrahamson, W. G. 1975. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, 56, 721-726.

Abrahamson, W. G. 1979. A comment on vegetative and seed reproduction in plants. *Evolution*, 33, 517-519.

Antonovics, J. 1978. The population genetics of mixtures. *In*: J. R. Wilson(*ed.*), Plant relations in pastures, CSIRO, Melbourne, 233-252.

Antonovics, J. 1984. Genetic variation within populations. *In*: R. Dirzo and J. Sarukhan(*ed.*), Perspectives on plant population ecology, Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 229-241.

Bartholomew, P. W. and D. M. B. Chestnutt. 1978. The influence of vernalization on response to nitrogen of perennial ryegrass. *J.Br.Grassld Soc.*, 33, 145-150.

Booysen, P. de V., N. M. Tainton and J. D. Scott. 1963. Shoot-apex development in grasses and its importance in grassland management. *Herbage Abstracts*, 33, 209-213.

Branson, F. A. 1953. Two new factors affecting resistance of grasses to grazing. *J.Range Mgmt.*, 6, 165-171.

Brougham, R. W. and W. Harris. 1967. Rapidity and extent of changes in genotypic structure

induced by grazing in a ryegrass population. *N.Z.J.Agric.Res.*, 10, 56–65.

Burdon, J. J. 1980a. Intra–specific diversity in a natural population of *Trifolium repens*. *J.Ecol.*, 68, 717–735.

Burdon, J. J. 1980b. Variation in disease–resistance within a population of *Trifolium repens*. *J.Ecol.*, 68, 737–744.

Burdon, J. J. and J. L. Harper. 1980. Relative growth rates of individual members of a plant population. *J.Ecol.*, 68, 953–957.

Burt, R. L. , W. T. Williams and J. F. Compton. 1973. Variation within naturally occurring townsville stylo (*Stylosanthes humilis*) populations; changes in population structure and some agronomic implications. *Aust.J.Agric.Res.*, 24, 703–713.

Campbell, B. D. and J. P. Grime. 1992. An experimental test of plant strategy theory. *Evolution*, 73, 15–29.

Carlsson, B. Å. and T. V. Callaghan. 1990. Effects of flowering on the shoot dynamics of *Carex bigelowii* along an altitudinal gradient in Swedish Lapland. *J.Ecol.*, 78, 152–165.

Carman, J. G. and D. D. Briske. 1985. Morphologic and allozymic variation between long–term grazed and non–grazed populations of bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. frequens. *Oecologia*, 66, 332–337.

Chadhokar, P. A. and L. R. Humphreys. 1973. Effect of tiller age and time of nitrogen stress on seed production of *Paspalum plicatulum*. *J.Agric.Sci.*, 81, 219–229.

Charles, A. H. 1970. Ryegrass populations from intensively managed leys. I . Seedling and spaced plant characters. *J.Agric.Sci.*, 75, 103–107.

Charles, A. H. 1971. Ryegrass populations from intensively managed leys. II . Reaction to nitrogen and *Poa trivialis* L. . *J.Agric.Sci.*, 76, 233–241.

Charles, A. H. 1972. Ryegrass populations from intensively managed leys. III . Reaction to management, nitrogen application and *Poa trivialis* L. in field trials. *J.Agric.Sci.*, 79, 205–215.

Charles, A. H. 1973. A comparison of ryegrass populations from intensively managed permanent pastures and leys. *J.Agric.Sci.*, 81, 99–106.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20, 174–184.

Colvill, K. E. and C. Marshall. 1984. Tiller dynamics and assimilate partitioning in *Lolium perenne* with particular reference to flowering. *Ann.Appl.Biol.*, 104, 543–557.

Davies, A. 1988. The regrowth of grass sward. *In*: M. B. Jones and A. Lazenby (*ed.*), The grass crop. The physiological basis of production. Chapman and Hall, New York, 85–127.

Davies, I. 1976. Vegetative tiller development in cocksfoot. *Rep.Welsh Pl.Breeding stn. for 1975*, 24.

Davies, I. , A. Davies, A. Troughton and J. P. Cooper. 1972. Regrowth in grasses. *Rep.Welsh Pl.Breeding stn. for 1971*, 79–94.

Day, T. A. and J. K. Detling. 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*, 71, 180–188.

Detling, J. K. and E. L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia*, 57, 65–71.

Dovrat, A. , E. Dayan and H. van Keulen. 1980. Regrowth potential of shoot and roots of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) after defoliation. *Neth.J.Agric.Sci.*, 28, 185–199.

Eagles, C. F. and D. H. Williams. 1971. Competition between natural populations of *Dactylis glomerata*. *J.Agric.Sci.*, 77, 187–193.

江原　薫. 1970. 改著飼料作物大要. 養賢堂, 東京, 285–289.

Ennos, J. J. 1985. The significance of genetic variation for root growth within a natural population of white clover (*Trifolium repens*). *J.Ecol.*, 73, 615–624.

Forbes, T. D. A. and J. Hodgson. 1985. Comparative studies of the influence of sward conditions on the ingestive behaviour of cows and sheep. *Grass and Forage Science*, 40, 69–77.

Forde, M. B. and F. E. T. Suckling. 1980. Genetic resources in high–rainfall hill pastures of New Zealand. Ⅱ. Description of the ryegrass collection. *N.Z.J.Agric.Res.*, 23, 179–189.

Fowler, N. 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. Ⅱ. The effects of the experimental removal of species. *J.Ecol.*, 69, 843–854.

Fowler, N. and J. Antonovics. 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. I. Patterns in undisturbed vegetation. *J.Ecol.*, 69, 825–841.

Fowler, N. L. 1984. The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interaction in *Linum*. *J.Ecol.*, 72, 307–318.

Givnish, T. J. 1986. Biomechanical constraints on self-thinning in plant populations. *J.Theor.Biol.*, 119, 139–146.

Harris, W. 1973. Ryegrass genotype–environment interactions in response to density, cutting height, and competition with white clover. *N.Z.J.Agric.Res.*, 16, 207–222.

Hartvigsen, G. and S. J. McNaughton. 1995. Tradeoff between height and relative growth rate in a dominant grass from the Serengeti ecosystem. *Oecologia*, 102, 273–276.

Hayward, M. D. 1970. Selection and survival in *Lolium perenne*. *Heredity*, 25, 441–447.

Hebblethwaite, P. D., D. Wright and A. Noble. 1980. Some physiological aspects of seed yield in *Lolium perenne* L. (perennial ryegrass). *In*: Hebblethwaite, P. D. (*ed.*), Seed production. Butterwarth, London, 71–90.

Helgadóttir, Á and R. W. Snaydon. 1986. Patterns of genetic variation among populations of *Poa pratensis* L. and *Agrostis capillaris* L. from Britain and Iceland. *J.Applied Ecol.*, 23, 703–719.

Hickey, W. C. 1961. Growth form of crested wheatgrass as affected by site and grazing. *Ecology*, 42, 173–176.

平野　繁・澤田　均・島本義也・津田周彌. 1987a. 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・牧場研究報告, 13, 67–78.

平野　繁・島本義也・津田周彌. 1987b. 放牧草地におけるチモシー近隣個体群間の分化. 北大・牧場研究報告, 13, 79–89.

平野　繁. 1988. ペレニアルライグラス高密度個体群の草地造成初期における個体間相互作用. 東京農大農学集報, 33, 53–62.

Hodgson, J. and J. H. Ollerenshaw. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *J.Br.Grassld Soc.*, 24, 226–234.

Holler, L. C. and W. G. Abrahamson. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana*(rosaceae). *Amer.J.Bot.*, 64, 1003–1007.

堀川　洋. 1983. 永年草地のオーチャードグラス個体群における形態的特性. 日草誌, 29, 17–21.

Horvitz, C. C. 1988. Demographic cost of reproduction in a neotropical herb: an experimental field study. *Ecology*, 69, 1741–1745.

石田良作. 1973. 牧草群落における競争. 農業技術, 28, 53–62.

石田良作. 1978. 人工草地の植生構造. VI. 数種イネ科牧草地における個体密度の変化および刈株の分散状態. 日草誌, 24, 154–161.

伊藤　巌. 1972. 積雪寒冷地帯の永年放牧地に関する生態学研究. 北農試研報, 103, 77–158.

Jewiss, O. R. 1972. Tillering in grasses – its significance and control. *J.Br.Grassld Soc.*, 27, 65–82.

Jones, E. L. 1983. The production and persistency of different grass species cut at different heights. *Grass and Forage Science*, 38, 79–87.

川端習太郎. 1973. 牧草育種における生態型の利用. 育種学最近の進歩, 13, 93–97.

川端習太郎・後藤寛治. 1973. 最近海外より導入したトールフェスク (*Festuca arundinacea* Schreb.) およびメドーフェスク (*Festuca pratensis* Huds.) 品種の生産力と諸特性にみられる変異性. 北海道農業試験場研究資料, 2, 1–52.

Linhart, Y. B. 1974. Intra-population differentiation in annual plants. I. *Veronica peregrina* L. raised under non-competitive conditions. *Evolution*, 28, 232–243.

Low, R., A. D. Bradshaw and P. D. Putwain. 1977. Life-history variation in *Poa annua*. *Evolution*, 31, 233–246.

Low, R., A. D. Bradshaw and P. D. Putwain. 1979. Reply to W. G. Abrahamson. *Evolution*, 33, 519–520.

Maeda, Y. and H. Takenaga. 1993. Salt tolerance of reed canarygrass(*Phalaris arundinacea* L.) grown on soil perfused with urine. *J.Japan.Grassl.Sci.*, 39, 116–119.

Marshall, C. 1987. Physiological aspects of pasture growth. *In*: R. W. Snaydon(*ed.*), Ecosystems of the world. Managed grasslands, analytical studies. Elsevier, Amsterdam, 29–46.

McKinney, K. K. and N. L. Fowler. 1991. Genetic adaptations to grazing and mowing in the unpalatable grass *Cenchrus incertus*. *Oecologia*, 88, 238–242.

Miller, D. A. and J. F. Stritzke. 1995. Forage establishment and weed management. *In*: Barnes, R. F., D. A. Miller and C. J. Nelson(*ed.*), Forages(5th edition) Volume I : An introduction to grassland agriculture. Iowa State University Press, Ames, Iowa, 89–104.

Morris, R. M. 1969. The pattern of grazing in continuously grazed swards. *J.Br.Grassld Soc.*, 24, 65–70.

Neiland, B. M. and J. T. Curtis. 1956. Differential responses to clipping of six prairie grasses in Wisconsin. *Ecology*, 37, 355–365.

Noy–Meir, I., M. Gutman and Y. Kaplan. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J.Ecol.*, 77, 290–310.

Oesterheld, M. and S. J. McNaughton. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77, 181–186.

Ohlson, M. 1988. Size–dependent reproductive effort in three populations of *Saxifraga hirculus* in Sweden. *J.Ecol.*, 76, 1007–1016.

Ong, C. K. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 1. The influence of tiller age, size and position. *J.Br.Grassld Soc.*, 33, 197–203.

Ong, C. K., C. Marshall and G. R. Sagar. 1978a. The effects of nutrient supply on flowering and seed production in *Poa annua* L.. *J.Br.Grassld Soc.*, 33, 117–121.

Ong, C. K., C. Marshall and G. R. Sagar. 1978b. The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *J.Br.Grassld Soc.*, 33, 205–211.

Pearson, C. J. and R. L. Ison. 1987. Flowering and seed production. *In*: Pearson, C. J. and R. L. Ison, Agronomy of grassland systems. Cambridge university press, Cambridge, 48–61.

Pike, A., T. McNeilly and P. D. Putwain. 1979. Survivor populations of S23 perennial ryegrass from zero–grazed and set–stocked swards. *Grass and Forage Science*, 34, 89–94.

Rogers, M. E. 1989. Variation in turf-type morphological characters within *Lolium perenne* L. cv. Victorian. *Aust.J.Agric.Res.*, 40, 851-859.

Rogers, M. E. and W. M. Lush. 1989. Comparisons of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) accessions grown as turfs (lawns). *Aust.J.Agric.Res.*, 40, 549-559.

佐藤　庚・西村　格・伊東睦泰. 1969. 草地の密度維持に関する生態生理学的研究. (第6報). オーチャードグラス数種クローンの混合草地におけるクローンの消長に及ぼす窒素施肥量と刈取り時期の影響. 日草誌, 15, 9-15.

澤田　均. 1987. 放牧草地におけるチモシー個体群の繁殖様式と集団構造. 種生物学研究, 11, 15-28.

澤田　均・津田周彌. 1984. 放牧草地におけるチモシーの倒伏茎からの個体再生産. 日生態会誌, 34, 123-128.

Schmitt, J., J. Eccleston and D. W. Ehrhardt. 1987. Dominance and suppression, size-dependent growth and self-thinning in a natural *Impatiens capensis* population. *J.Ecol.*, 75, 651-665.

Sheard, D. W. 1968. Influence of defoliation and nitrogen on the development and fructan composition of the vegetative reproductive system of timoty (*Phleum pratense* L.). *Crop Sci.*, 8, 658-663.

渋谷　功・山田豊一・広田秀憲・伊東睦泰. 1979. 草地群落における競争の変遷に関する研究. Ⅰ. 競争初発因子としての種子の大きさと出芽の遅速. 日草誌, 24, 259-269.

嶋田　徹. 1982. 冬枯れ被害草地に残存した個体群から育成されたオーチャードグラス系統の耐冬性程度. 日草誌, 28, 253-257.

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

Simons, R. G., A. Davies and A. Troughton. 1974. The effect of cutting height and mulching on aerial tillering in two contrasting genotypes of perennial ryegrass. *J.Agric.Sci.*, 83, 267-273.

Snaydon, R. W. 1978. Genetic changes in pasture populations. *In*: J. R. Wilson(*ed.*), Plant relations in pastures. CSIRO, Melbourne, 253-269.

Snaydon, R. W. 1985. Aspects of the ecological genetics of pasture species. *In*: J. Haeck and J.

W. Woldendorp(*ed.*), Structure and functioning of plant populations 2 – Phenotypic and genotypic variation in plant populations –. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 127-152.

Sohn, J. J. and D. Policansky. 1977. The cost of reproduction in the mayapple *Podephyllum peltatum* (Berberidaceae). *Ecology*, 58, 1366-1374.

Sugiyama, S., M. Kataoka, N. Takahashi and K. Gotoh. 1985. The relationship between reproductive and vegetative growth in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and meadow fescue (*F. pratensis* Huds.). *J.Japan.Grassl.Sci.*, 31, 16-25.

田島公一. 1975. 栄養生長と生殖生長－牧草の老化と関連して. 日草誌, 21, 58-65.

高崎康夫. 1971. アルファルファ草地の生産生態に関する研究. 第２報 群落内の枯死個体について. 日作紀, 40, 40-44.

高崎康夫. 1980. アルファルファ草地の生産生態に関する研究. 千葉大園学報, 28, 137-186.

高崎康夫・高橋直秀・横山　珖. 1970. アルファルファ草地の生産生態に関する研究. 第１報 栽植密度を異にするアルファルファ草地の収量と個体数の変動. 日作紀, 39, 144-150.

田中弘敬・宝示戸貞雄・岩崎　穂. 1973. ２, ３の草地管理におけるオーチャードグラス生存株の形質変化. 草地試験場研究報告, 3, 33-42.

田中弘敬・宝示戸貞雄・佐藤信之助・池谷文夫. 1980. 来歴を異にするオーチャードグラス栄養系の放牧、刈取りに対する反応と季節生産性. 日草誌, 25, 285-294.

田中弘敬・宝示戸貞雄・佐藤信之助・池谷文夫・川端習太郎. 1984a. 北関東高標高草地におけるオーチャードグラスの集団構造に及ぼす立地・管理条件の影響. Ⅰ. 植生及び生産量の変化, 日草誌29, 269-275.

田中弘敬・宝示戸貞雄・川端習太郎・佐藤信之助・池谷文夫. 1984b. 北関東高標高草地におけるオーチャードグラスの集団構造に及ぼす立地・管理条件の影響. Ⅱ. 生存株の特性. 日草誌, 29, 276-282.

Taylor, D. R. and L. W. Aarssen. 1990. Complex competitive relationships among genotypes of three perennial grasses: implications for species coexistence. *Am.Nat.*, 136, 305-327.

Terai, K. and M. Kanda. 1978. Mortal response and growth of individual plants in a population

of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). I. Influence of emergence time on interference between individuals. *J.Japan.Grassl.Soc.*, 23, 312–318.

Thórhallsdóttir, T. E. 1990a. The dynamics of a grassland community: a simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. *J.Ecol.*, 78, 884–908.

Thórhallsdóttir, T. E. 1990b. The dynamics of five grasses and white clover in a simulated mosaic sward. *J.Ecol.*, 78, 909–923.

Thomas, S. C. and J. Weiner. 1989. Growth, death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. *J.Ecol.*, 77, 524–536.

Turkington, R. 1989. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. V. The coevolution of competitors. *J.Ecol.*, 77, 717–733.

Turkington, R. and J. L. Harper. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. *J.Ecol.*, 67, 245–254.

Turkington, R., J. L. Harper, P. de Jong and L. W. Aarssen. 1985. A reanalysis of interspecific association in an old pasture. *J.Ecol.*, 73, 123–131.

Valentine, J. and A. H. Charles. 1975. Variation in plasticity within the S. 23 cultivar of *Lolium perenne* L.. *J.Agric.Sci.*, 85, 111–121.

脇本　隆・吉良賢二. 1975. チモシーの同一集団内における個体間の相互作用. 日草誌, 21, 159–168.

Warwick, S. I. and D. Briggs. 1978a. The genecology of lawn weeds. I. Population differentiation in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.*, 81, 711–723.

Warwick, S. I. and D. Briggs. 1978b. The genecology of lawn weeds. II. Evidence for disruptive selection in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.*, 81, 725–737.

Wedderburn, M. E., W. J. Pengelly, M. A. Tucker and M. E. diMenna. 1989. Discription of ryegrass removed from New Zealand North Island hill country. *N.Z.J.Agric.Res.*, 32, 521–529.

Wedderburn, M. E. , M. A. Tucker, W. J. Pengelly and S. F. Ledgard. 1990. Responses of a New Zealand North Island hill perennial ryegrass collection to nitrogen, moisture stress, and grass grub (*Costelytra zealandica*) infestation. *N.Z.J.Agric.Res.*, 33, 405–411.

Wedderburn, W. E. , D. R. Smith, W. J. Pengelly and L. A. Greaves. 1992. Heritability of response to moisture stress in a New Zealand North Island hill country ryegrass collection grown with and without nitrogen fertilizer. *N.Z.J.Agric.Res.*, 35, 41–50.

Weiner, J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66, 743–752.

Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. *In*: J. L. Doust and L. L. Doust(*ed.*), Plant reproductive ecology. Patterns and strategies. Oxford University Press, New York, 228–245.

Weiner, J. and O. T. Solbrig. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61, 334–336.

Weiner, J. and S. C. Thomas. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *OIKOS*, 47, 211–222.

Weiner, J. and D. F. Whigham. 1988. Size variability and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*). *Amer.J.Bot.*, 75, 445–448.

inches 1 2 3 4 5 6 7 8

cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale

C Y M

© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19