

第1章 緒論

1-1. チモシーの一般的特性

チモシー(学名: *Phleum pratense* L., 英名: timothy, 和名: オオアワガエリ)は、アワガエリ属 (Genus *Phleum*) に属する多年生のイネ科草本である⁷¹⁾。Clayton⁹⁾によるイネ科植物の分類に従えば、チモシーはコムギ (*Triticum aestivum* L.) やオオムギ (*Hordeum vulgare* L.), ペレニアルライグラス (*Lolium perenne* L.), メドウフェスク (*Festuca pratensis* Huds.), ケンタッキープルーグラス (*Poa pratensis* L.) などと同じイチゴツナギ亜科 (Subfamily Pooideae) に、さらにイチゴツナギ亜科の中ではエンバク (*Avena sativa* L.) と同じカラスムギ連 (Tribe Aveneae) に分類される。チモシーがアワガエリ属の中での唯一の6倍体種 (染色体数42) である^{6, 12)}ことは古くから知られているが、そのゲノム構成については、異質6倍体とする説^{27, 61, 120)}、2セットの同一ゲノムと異なる第3のゲノムのセットとから構成される同質異質6倍体とする説^{73, 74)}および同質6倍体とする説⁷⁾が今日でも併存し、なお決着を見ていない状況である⁶⁾。

形態的には典型的な上繁草であり²⁶⁾、草丈は50cm~1mに達する (図1-1 (a))⁶⁾。分けつ力は極めて旺盛である²⁶⁾。花序は密穂状で長さ5~10cmの円筒形である (図1-1 (c))²⁴⁾。この穂の形状がネコの尾に似ていることから、イギリスではネコの尾を意味するCat's tailと呼ばれる^{6, 71)}。チモシーの形態として特筆すべき点は、地際に稈基部の節間が膨らんだ球茎 (corm) を形成することである (図1-1 (b))⁶⁾。この部分には炭水化物が貯蔵される。根は密であるが分布は浅い^{6, 26)}。

生態面から見ると、チモシーは長日直物である⁷⁶⁾が、その花芽形成には低温が不要であるという説^{58, 79)}と、必要なものと不要なもの両方があるという説⁶⁾が併存している。やや低温で湿潤な環境で旺盛な生育を示し、また地力の劣った場所でもよく生育する²⁶⁾。地下茎はない⁵⁸⁾が、冬季の厳しい低温条件によく耐え、そのLT₅₀値 (50%の個体が枯死する温度) は-20℃に達する^{4, 103)}。その反面、夏の高温や乾燥条件下では生育が不良になる⁹³⁾。生殖様式はライグラス類やフェスク類、あるいはオーチャードグラスなど、他の主要な寒地型イネ科牧草と同じ他殖性である^{58, 92)}。

1-2. チモシー栽培の歴史と現況

チモシーの原産地は温帯アジアないしヨーロッパとされている¹¹³⁾が、耐寒性¹²⁵⁾、広域適応性、永続性⁶⁾および家畜、とくに馬の嗜好性³²⁾に優れ、栽培および種子生産が容易^{12, 58)}であるため、飼料作物として栽培されるようになった。

その栽培化の歴史は必ずしもつまびらかではないが、18世紀初頭にはスウェーデンにおいて Angkampe という名前で、また北米大陸でも Herd's Grass という名前で栽培されていた⁵⁸⁾。今日広く用いられている「チモシー (timothy)」という呼称は、1720年にこの牧草をイギリスからアメリカへ再導入した Timothy Hansen に因ってつけられたものである^{6, 45)}。チモシーの本格的な栽培は、この頃から北米大陸において始められ⁴¹⁾、その後18世紀後半からヨーロッパでも本格的な栽培が始まった¹⁹⁾。

今日、チモシーの栽培はロシア、スカンジナビア半島およびアイスランドを含むヨーロッパ、北米大陸および日本北部において広く見られる⁶⁾だけでなく、北アフリカ、南米大陸やオーストラリアでも見られる^{26, 58)}。2001年版の経済協力開発機構 (OECD) リスト⁷⁰⁾には23か国で育成された127品種のチモシーが登録されており、この登録品種数は1991年版⁶⁹⁾に比べ30品種以上多くなっている。

このうち、カナダでは東部州だけで1982年からの8年間に毎年2000~3600トンの種子が販売され (これは30万~60万haのチモシー草場がこの間毎年新たに造成、更新されたことを意味する)、またアメリカ合衆国でも1987年からの5年間に毎年815~990トンの種子が販売されるなど、両国ではとくにチモシーの栽培が盛んである⁵⁸⁾。

1-3. 北海道でのチモシー栽培の状況

チモシーは、日本に導入された1870年頃以降、北海道内各地での試作を経て、冬の厳しい気象条件に適応し、安定生産を可能にする重要イネ科牧草として北海道での栽培が広まった⁹²⁾。

20世紀半ば以降、農業面および軍事面での馬の重要性の低下に伴い、馬の飼料と位置づけられてきたチモシーの栽培は、世界的に減少に転じた^{12, 13, 28)}。北海道においても、チモシーは「馬と共に去りぬ¹¹⁶⁾」と言われた時期もあったが、その後耐寒性⁹²⁾や牛の嗜好性⁴¹⁾が再評価され、栽培面積は再び増加に転じた¹¹⁶⁾。1966年以降、数次に渡り酪農近代化計画が策定され、土地を基盤とした大規模、低コスト、安定的な酪農経営の普及が推進さ

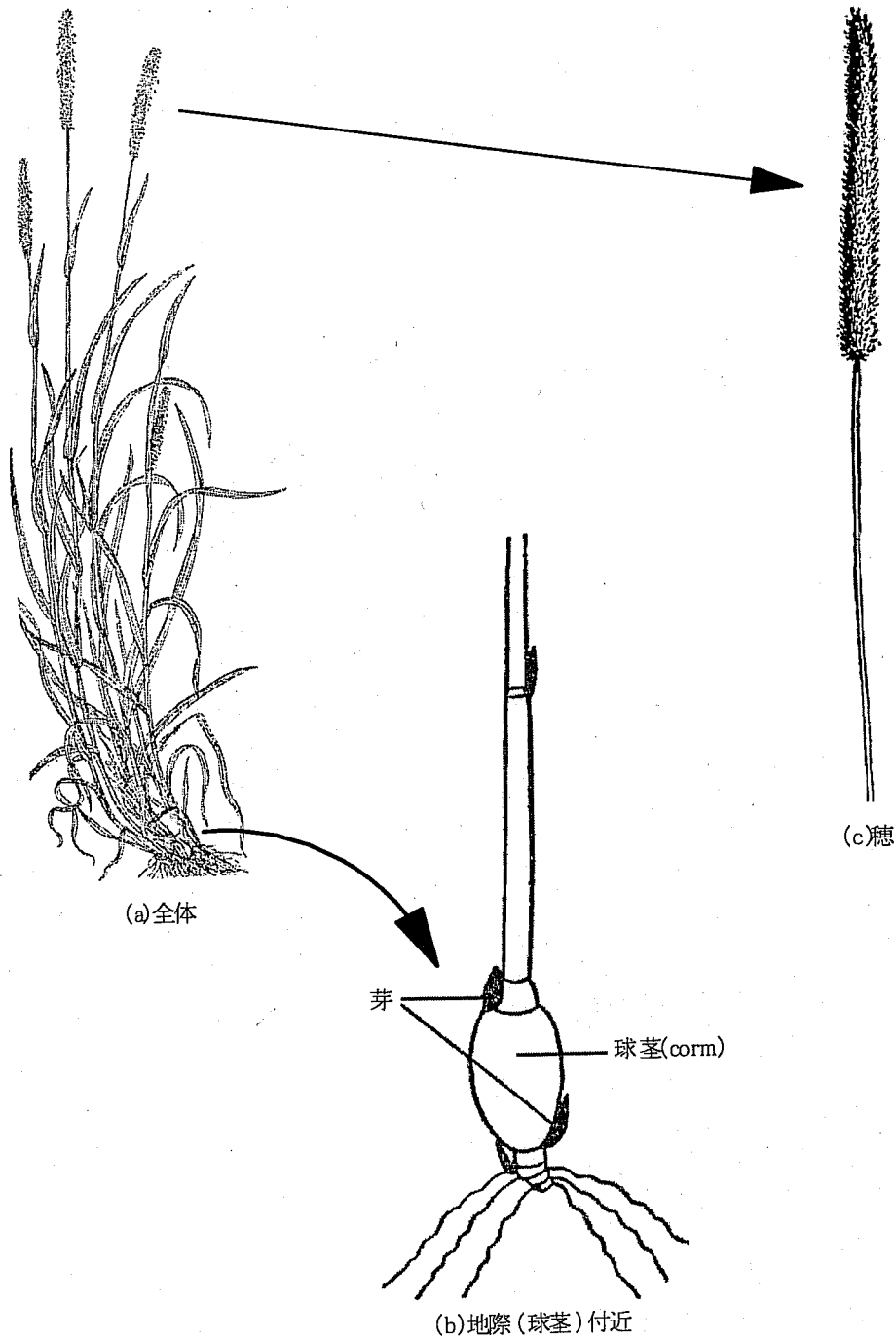


図1-1. チモシーの形態

(a): Ahlgren(1956)²⁾を改写.

(b): 佐藤(1979)⁷⁾を改写.

(c): 川瀬(1956)⁴⁾を改写.

れた。この過程で、北海道の酪農1戸あたりの乳牛の飼養頭数は1966年の7頭から2001年には70頭に、1戸あたりの草地面積も5haから35haと飛躍的に増加した。そしてこの間のチモシーの種子流通量は1967年の476tから2001年には732tとなり、またイネ科牧草全体に占める割合も53%から80%と大幅に増加している。今日チモシー

は北海道の全草地面積58万haの70%以上に作付けられていると推定され¹¹⁾、北海道内の最重要イネ科草種となっている。

1-4. チモシー育種の歴史-海外

チモシーは、19世紀にはヨーロッパおよび北アメリカ

で広く栽培されるようになり¹⁰⁾、それに伴って各地で独自の在来種が出現した⁵⁰⁾。これらの在来種が20世紀初頭から本格的に始まった近代的なチモシー育種⁶⁴⁾の母材となった。1995年版のGrass Varieties in the United States³⁾によると、今日アメリカ国内で流通しているチモシー品種のうち、育成年の比較的古いものの中には、アメリカ合衆国(「Clair」:1971年育成)、カナダ(「Champ」:1967年育成、「Richmond」:1976年育成)、アイスランド(「Korpa」:1962年育種家種子生産)、イタリア(「Toro」:1972年育成)などの、ごく狭い特定の地域に自生していた集団のみを母材としたものがしばしば見受けられる。一方、それ以降に育成された比較的新しい品種群では、既存の一品種から再選抜(「Farol」:1985年育成、非登録品種「Lofer」から再選抜、「Mariposa」:1984年育成、「Richmond」から再選抜)されたり、2品種間で交配されたものの後代(「Argus」:1988年登録、「Kampe II」と「Climax」の交配雑種後代、「Glenmor」:1984年育成、「Climax」と「Lorain」の交配雑種後代、「TM8601」:1994年登録予定(1995年版のため)、「Mohawk」後代および「Mohawk」と「Climax」の交配雑種の後代)が母材とされるケースなどが増えている。これらの品種の育種目標および特性は、表1-1に示したように、1980年代前半までに育成された比較的古い品種群では(茎葉の)収量性、耐病性、多葉性、刈取後の再生が挙げられている。一方それ以降に育成された比較的新しい品種群では、これらの形質に加えて種子生産性、永続性、耐乾性なども挙げられている。1品種あたりの目標、特性の数も、比較的古い品種群では1.8であるのに対し、比較的新しい品種群では2.5と増えている(いずれの場合も、熟期は育種目標、特性として数えなかった)。後述す

る日本での育種でも同様であるが、この傾向の変化の背景には、安定栽培が可能な品種群が普及した後、さらなる粗飼料生産コストの削減を目的とした、酪農家からの新しい要望の出現(要望の多様化)があると考えられる。

1-5. チモシー育種の歴史—日本

日本でのチモシー育種は、もっぱら北海道において行われてきた。日本におけるチモシー育種の始まりは、雪印種苗株式会社における早生品種「ホクオウ」の母材の導入(1943年頃)である。公的機関におけるチモシーの育種は、1964年に当時の農林省が打ち出した飼料作物育種体制の強化により、全国6ヶ所に新たな牧草育種指定試験地が設置され、北海道立北見農業試験場(以下、北見農試)が、その1つとしてチモシー育種を担当したのが始まりである⁶²⁾。北見農試がチモシー育種指定試験地として選定された理由は、冬季の土壤凍結深の平年値が30cmと厳しい気象条件を持ち¹¹⁶⁾、越冬性選抜に適していると考えられたこと、およびチモシーが開花結実する夏季の気候が比較的高温、少雨で、採種を行いやすいためである⁶²⁾。

北見農試がチモシー育種を開始した頃の北海道の流通品種は、明治時代に海外から導入された後、自家採種が繰り返される過程で成立した「北海道在来種」がほとんどであり、民間企業が海外から導入した品種の利用はわずかであった⁵³⁾。この時期は、前述した第一次酪農近代化計画が策定された時期と一致しており、酪農経営の大規模化が図られる中で、それまで以上に良質多収な自給粗飼料への要望が強まっていた。

このような情勢の中、当時重点的に取り組まれた育種

表1-1 アメリカ合衆国で流通しているチモシー品種の育種目標の推移⁶³⁾

特性 (改良された形質)	1982年以前に育成 された11品種	1983年以降に育成 された11品種
(草)収量	3 (15%)	10 (37%)
耐病性	4 (20%)	4 (15%)
耐寒性	5 (25%)	3 (11%)
多葉性	3 (15%)	3 (11%)
種子収量	0	3 (11%)
永続性	0	2 (7%)
耐乾性	0	1 (4%)
再生良好	5 (25%)	1 (4%)
1品種あたり特性数	1.8	2.5

注)1995年版の「Grass Varieties in the United States」³⁾に掲載されているチモシー品種(ただし芝草用、放牧用を除く)のうち品種育成(登録)年が記載され、かつ育種経過や栽培上の特性についての記述がある22品種を、1982年以前に育成された11品種(「Drummond」, 「Climax」, 「Bounty」, 「Champ」, 「Clair」, 「Toro」, 「Basho」, 「Timfor」, 「Richmond」, 「Salvo」および「Hokuo」と、1983年以降に育成された11品種(「Winmor」, 「Mariposa」, 「Farol」, 「Argus」, 「Glenmor」, 「Nike」, 「Korpa」, 「Carola」, 「Alma」, 「Dynasty」および「TM8601」)とに分け、重点的に改良された形質をそれぞれのグループごとに集計したもの。カッコ内は各グループにおける割合。

目標として、各熟期別の品種の育成と耐病性の改良が挙げられる。

チモシーにおける熟期の種内変異は、北見地方における出穂始で1ヶ月以上と広い²⁰⁾にも関わらず、当時北海道で栽培されていた品種はほとんどが早生に属しており⁵³⁾、このことが同時に自給粗飼料の品質向上の妨げとなっていたと考えられる。すなわち、前述の酪農近代化計画などにより、酪農家1戸あたりの草地面積は当時すでに拡大傾向にあったが、これに伴って酪農家が1番草収穫に要する期間も1ヶ月前後と長期にわたっていた。しかし、採草用チモシーの1番草の収穫適期は出穂始～出穂期の1週間ほどしかなく、ほとんど全ての草地に同熟期のチモシーだけが栽培されていた当時の状況下では、必然的に収穫されるチモシーの大半が刈遅れによる低品質なものになっていると考えられた⁹²⁾。この問題の解決には、極早生（北見農試での平均出穂始が6月9日）から晩生（同7月4日）までの各熟期別に育成された優良品種を各酪農家へ普及させることを通じ、刈遅れによって生じる低品質な粗飼料の割合を減少させることが必要と考えられた⁵³⁾。このような考えに従い、各熟期別に優良品種を育成することが、主要な目標の1つとして掲げられた。

一方耐病性については、斑点病 (*Cladosporium phlei* (Gregory) de Vries) に対する抵抗性の改良が、収量性や越冬性と同様に、育種開始直後から重点目標の1つとなった。これは、本病害が収穫物の量および質を低下させるだけでなく、幼苗に発生した場合には植物体を枯死させ⁹²⁾、結果として草地造成の失敗に結びつくなど、とくに北海道東部（道東）で大きな被害を出してきた⁶⁵⁾ ことに加え、当時流通していた北海道在来種の多くが、外国品種に比べ本病害に対する抵抗性に劣る傾向があった⁸¹⁾ ことによる。初期の育成品種はもっぱら圃場検定によって選抜が行われ、その成果も確実に上がっていった¹¹⁰⁾。さらに1970年代後半からは、より多くの材料を早

期に検定できる幼苗接種検定法が確立された¹⁰⁸⁻¹¹⁰⁾結果、斑点病抵抗性育種は大きく前進した¹¹¹⁾。

これらの育種目標に加え、越冬性や収量性についても選抜を重ねた結果、今日までに表1-2に示した品種が北見農試により育成された。まず1969年に、「北海道在来種」を母材として集団選抜法により「センボク」が育成された^{50, 112)}。この品種は「北海道在来種」に比べ10%以上の多収性とやや強い耐病性を有していた。しかし生産現場からはさらなる耐病性と収量性の向上が求められたため、1977年にはこれらの点においてさらに改良された「ノサップ」が育成された。「ノサップ」は、多肥条件で多収を示した4後代系統の親栄養系（在来種由来の2栄養系とヨーロッパ品種由来の2栄養系）から育成された合成品種である¹¹⁴⁾。また、同じ1977年には「ホクシュウ」が、1980年には「クンプウ」が、それぞれ育成された。「ホクシュウ」は主にヨーロッパ由来の品種を素材とし、集団選抜法によって越冬性と耐病性について繰り返し選抜され、北海道での安定栽培に充分耐え得るまでに改良された晩生品種である¹¹⁵⁾。一方「クンプウ」は、アメリカの品種「Clair」と在来種の1つ「日高系」とを母材とし、母系選抜法により育成された極早生品種⁵²⁾で、やはり越冬性と耐病性の改良に重点が置かれた。両品種の北見農試での平均出穂始の差は4週間近くあり、この時点で熟期別の優良品種育成は大きく目標に近づいた。そしてこれが完全に達成されたのが、1992年の中生の2つの合成品種、「アケシ」および「キリタツ」の育成によってである^{21, 22)}。両品種は前述した斑点病の幼苗検定が育成過程で用いられた最初の品種であり、とくに「アケシ」の斑点病抵抗性は非常に高いレベルにある。

1-6. 北海道のチモシー育種に対する新たな要望

チモシー栽培面積が今日まで拡大してきた背景には、

表1-2 北見農試で育成されたチモシー品種の特性¹⁾

品 種 名	育成年	熟期	育種法	越冬性 ²⁾	収量性 ³⁾	再生力 ²⁾	病害抵抗性 ⁴⁾	
							斑点病	すじ葉枯病
北海道在来種	—	早生	—	8	100	2	5	5
センボク	1969	早生	集団選抜法	8	111	5	6	6
ノサップ	1977	早生	合成品種法	8	120	8	7	7
ホクシュウ	1977	晩生	集団選抜法	5	121	7	5	7
クンプウ	1980	極早生	母系選抜法	7	115	8	4	4
アケシ	1992	中生の早	合成品種法	8	128	7	8	7
キリタツ	1992	中生の晩	合成品種法	8	123	7	7	7

注) 1) 下小路 (1991)⁸⁷⁾を改写。

2) 1: 極不良～9: 極良の評点評価。

3) 北海道在来種を100とした場合の比で示した。

4) 1: 極弱～9: 極強の評点評価。

1975年以降、北海道草地の大半を占める道東において大規模な冬枯れが繰り返し発生し、チモシーと並んで同地方の主要イネ科草種であったオーチャードグラスが大きな被害を受けたことにより、オーチャードグラスから耐寒性に優れるチモシーへと栽培を切り替える酪農家が相次いだこと⁹²⁾がある。また、各育種機関が北海道内での安定栽培を可能にするチモシー優良品種の育成を熟期別に進め^{116, 129)}、酪農家の要望に応じてきたことも大きいと思われる。しかし近年の生乳価格の低迷、ガット・ウルグアイラウンドの合意による酪農製品の輸入自由化などにより、北海道の酪農家はこれまで以上に安価で良質な自給粗飼料を生産する必要に迫られている。このような中でチモシーに対する要望も、これまでの「安定栽培」を求める水準から、さらに「作りやすさ」や「低コスト化」などを求める水準へと高度化してきている。とくに近年改良の要望が強まってきた形質としては、以下のものが挙げられる。

(1) 1番草における耐倒伏性

前述したように、収量性に優れるチモシー優良品種が育成され、さらにそれらが広く普及し始めた1980年代後半から、最も収量が多い1番草⁴⁰⁾の倒伏の問題が顕在化してきた。一般に直立性の作物にあっては、直立していることによって受光態勢が最良となり、また葉身の展開などの生育過程も順調となり、収量も高くなる³³⁾ため、このような作物にとっては、倒伏はすなわち減収の大きな要因となる。また、チモシーのような飼料作物では、倒伏による受光態勢、言い換えれば同化効率の悪化が植物体内の糖含量の低下をも招くため、結果として収穫物の量だけでなく品質の低下につながる^{18, 63)}という、子実作物にはない問題もある。さらに、多年生であるチモシーでは、倒伏で下敷きになった茎葉が長期間遮光されることでその個体が枯死し、草地の個体密度が低下して裸地が多くなるため、経年化、つまり造成からの年次が経過するとともに、雑草が侵入して草地が荒廃する^{18, 91, 119)}可能性が高くなるなど、その影響が当該番草にとどまらず後々まで及ぶ。このように、チモシー草地の倒伏は低コストかつ良質な自給粗飼料の生産にとって大きな障害となる。

チモシー1番草を刈取る際の水分含量は、北見農試作況圃場での単播草地の平年値で約77%である⁴⁶⁾が、これを乾草(望ましい水分含量は15%⁹⁵⁾)やサイレージ(ロールベールサイレージの場合で同50%⁵¹⁾)に調製する場合には、刈取後に予乾が必要となるため、実質的に雨天時には刈取作業が行えない。したがって、当該時期に降雨が多い年には1番草の収穫が滞りがちになる。このような場合、収穫の遅れたチモシーは、生長によりその草

丈が高くなるだけでなく、雨滴がその茎葉や穂に付着して稈の上部が重くなることで、より一層倒伏の危険が高まる。とくにチモシー栽培が盛んな釧路、根室地方においては、チモシー1番草の収穫期に当たる6月～7月の降水日数が多いため、耐倒伏性の改良に対する酪農家の要望は極めて強い。

(2) 1番刈後の競合力

チモシーを採草利用した場合、他の寒地型多年生イネ科牧草に比べ、1番刈後の再生力が不良である^{3, 41, 128)}ことは広く知られている。この再生力不良が、他草種との競合に弱いことの一因であるという指摘⁸⁹⁾が、これまでもなされてきた。

チモシーの再生力不良の原因の一部は、その形態上の特徴にある。すなわち、オーチャードグラスなど他の寒地型イネ科牧草では、採草利用された場合の1番刈後の再生芽が刈取られた切り口から現れるのに対し、チモシーの再生芽は、地際にある球茎(図1-1(b))から現れる⁹⁾。つまり、チモシーの再生芽は他の草種に比べ低い位置から発生するため、再生時の光をめぐる他の草種との競合において不利となる。また、1番草刈取から2番草の再生時期は、北海道では通常6月下旬からの1ヶ月ほどとなるが、この時期は気温が高く、また降水量も少ない。すなわち冷涼、湿潤な気候を好み、他の寒地型牧草に比べ耐暑性の劣るチモシー^{12, 13)}にとっては不利な気象条件である¹²⁸⁾。

一般にチモシーを含む寒地型多年生イネ科牧草は、同じ多年生のマメ科牧草と混播されることが多い。これは、マメ科牧草の根に共生する根粒菌によって固定される空中窒素が、やがてイネ科牧草にも利用され、結果としてイネ科牧草とマメ科牧草を合わせた収穫物全体の量や品質が高まるという利点¹¹⁸⁾を最大限活用するために行われる。しかし、競合力に劣るチモシー品種をマメ科牧草と混播した場合、草地の経年化とともにイネ科牧草の比率が低下することが多い^{82, 88)}ため、結果として乳牛に鼓脹症などの疾病を引き起こす可能性²⁰⁾が指摘されている。また、このような品種はマメ科牧草だけでなく雑草との競合にも劣る懸念がある。耐倒伏性の部分で触れたように、雑草の侵入は植生の悪化を通じて草地の荒廃につながるため、この問題も耐倒伏性同様、低コストかつ良質な自給粗飼料の生産の見地からは深刻である。

(3) 種子生産性

これまで日本において、チモシーをはじめとした飼料作物の多収性とえば、それはすなわち栄養体(茎葉)が多収であることを指していた。しかし、サイレージ用トウモロコシなどのいわゆる「F1作物」では、商業上の

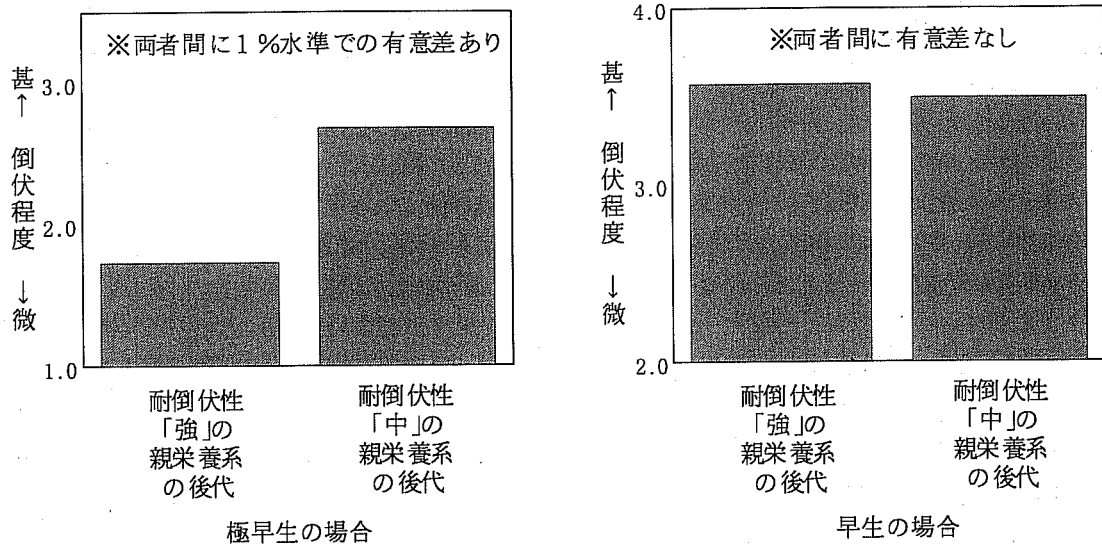


図1-2. 過去の試験における耐倒伏性の選抜効果

基礎集団において、耐倒伏性が「強」および「中」と判断された栄養系群の後代系統の倒伏程度を示す。極早生（左）では顕著な選抜効果が確認されたが、早生（右）では選抜効果が全く確認されなかった。

成功のためには栄養体の生産性同様、種子生産性が優れることも重要視されている⁷⁷⁾。また牧草についても、海外では「品種の商業的な成功は、茎葉だけでなく種子の生産性にも依存している¹⁴⁾」と言われるほど、種子生産性向上についての関心が高い。

チモシーは、寒地型牧草の中では比較的採種についての問題が少ない草種とされてきた²³⁾。しかし、種子生産性に基づく増殖率の良否は、優良品種の早期普及と安価な種子提供を左右する重要な要素であると考え、北見農試では1995年以降種子生産性の改良を主要育種目標の1つに加えることとなった⁹²⁾。

1-7. 耐倒伏性、競合力、種子生産性の改良についてのこれまでの知見

(1) 1番草での耐倒伏性

- 一部の民間育成品種には、既存の品種よりも耐倒伏性に優れるものがある^{89, 90, 107)}。
- 晩生採草用系統育成試験においては、耐倒伏性の選抜効果が比較的高かった⁹¹⁾。
- 一部の採草用系統育成試験においては、必ずしも耐倒伏性の選抜効果が明確でなく、多交配後代系統や育成系統が、期待通りの耐倒伏性を示さなかった(図1-2)。
- 1番草で倒伏が発生しやすい時期は、節間伸長期～穂孕み期、および出穂期の2時期あり、その原因は、前者では節間伸長茎の急激な伸長、後者では1茎重の増

加である¹⁸⁾。

(2) 1番刈後の競合力

- 1番刈後の競合力の良否は、再生の良否と関連がある^{62, 88)}。
- 一般に熟期が早い品種、系統ほど、雑草やマメ科牧草との競合力に優れる^{6, 88)}。
- オーチャードグラスとの競合条件に置かれたチモシー後代系統群の収量性と、他の草種との競合がない条件でのそれとの間には、ほとんど相関がなかった²⁰⁾。

(3) 種子生産性

- 一般に熟期の早い品種、系統ほど、種子生産性が優れる^{23, 54)}。
- 選抜の進んだ集団では、茎葉の収量性と種子の収量性との間に関連がない⁸⁰⁾。
- 熟期の異なる品種系統間で観察される種子収量の変異は、1穂あたり種子数および千粒重と密接に関連している^{23, 54)}。

このように、競合力、種子生産性については、その良否と、熟期や(草の)収量など、他の重要な形質との関連性についての報告はあるものの、具体的な育種上の成果についての報告はない。したがって、それらの改良の成果を安定的に得るために必要な情報、すなわち広義、狭義の遺伝率や、G(遺伝要因)×E(環境要因)の交互作用の大きさ、つまりその形質の環境に対する安定性

などについての報告もない。また、耐倒伏性については、これまで一定の育種上の成果の報告はあるが、遺伝率など、育種学的な情報な手法に言及したものは無いのが現状である。

1-8. 本研究の目的

本研究では、今日チモシー育種に対して強く求められているこれら3形質、すなわち1番草における耐倒伏性、1番刈後における競合力および種子生産性について、その効果的な育種改良方法、すなわち当該形質の改良の成果を短い時間と少ない労力で安定的に得るための選抜方法の検討を目的として、各種試験を行った。

(1) 1番草における耐倒伏性 (第2章)

- 1) 由来および選抜過程が異なる2つの栄養系群において、1番草の耐倒伏性を調査した後、それぞれ優良と判断された栄養系を選抜、交配して後代系統を作出した。
 - 2) これらの後代系統群を同一の後代検定試験に供試し、1番草の倒伏程度を6~10日おきに3回調査した。したがって、各倒伏程度調査時の生育段階は、それぞれ異なっていた。
 - 3) 1)と2)の調査結果の比較、および2)での各倒伏程度調査結果相互間の比較から、
 - i) 各生育段階におけるチモシーの耐倒伏性が、互いに異なる形質として捉えられるべきものであること。
 - ii) 各生育段階ごとの耐倒伏性の狭義の遺伝率が高いこと。
- の2点を示した上で、その効果的な改良法を検討した。

(2) 1番刈後の競合力 (第3章)

- 1) 由来および選抜過程が異なる3つの栄養系群から、それぞれ優良と判断された栄養系を選抜、交配して後代系統を作出した。3群のうちの1群は、シロクロバ (*Trifolium repens* L.) との競合条件下での生育によって重点的に選抜されたものであった。
- 2) これら3群の後代系統群を、一括して2つの後代検定試験に供試した。2つの試験の一方はシロクロバとの競合条件下で行われ、他方は他草種との競合がない条件下で行われた。
- 3) 1)と2)の結果を比較することにより、
 - i) 1番刈後の競合力は狭義の遺伝率の高い形質であること。
 - ii) 1番刈後の競合力は、他草種との競合がない条件

での試験結果からは的確に推定できないこと。の2点を示した上で、その効果的な改良法を検討した。

(3) 種子生産性 (第4章, 第5章)

- 1) 同一熟期 (早生) に属する多数の栄養系を調査した結果から、種子収量と各構成要素との関係を調べた。
 - 2) 同一栄養系群の種子生産性を2000年と2002年に調査し、さらに2002年には、それらの後代系統の種子生産性も、同一圃場で一括して調査 (親子同時検定) した。
 - 3) 1)と2)の結果から、
 - i) チモシーの種子収量の選抜指標としては、1穂種子重あるいは種子密度 (穂1cmあたりの種子重) を採用するのが有効であること。
 - ii) 種子生産性は年次間の変動がやや大きい、すなわち環境に対してやや不安定な形質であること。
 - iii) 同一の環境条件下では、種子生産性の狭義の遺伝率が高いこと。
- の3点を示した上で、その効果的な改良法を検討した。
- 4) 3)の知見から、チモシー種子生産性の改良に役立つ、栄養系の簡易検定法を開発した。

上記の各考察を踏まえた上で、総合考察 (第6章) では、北海道のチモシー、あるいは選抜が進んだ他の他種性、多年生寒地型牧草において、諸形質の育種をさらに効果的に行うための、新しい育種方法を考案、提示した。本研究は、早生の採草用チモシーを材料として行われたが、これらの結果を踏まえて考察された各形質の効率的な選抜方法が、チモシーの他の品種育成試験においても適用され、さらには他の草種の育種においても応用されることを通じ、日本の自給粗飼料の良質化、低コスト化に寄与することが本研究の究極的な目標である。

1-9. 謝辞

本稿を草するにあたり、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター教授中嶋博博士および独立行政法人農業技術研究機構北海道農業研究センター作物開発部イネ科牧草育種研究室長 (兼北海道大学北方生物圏フィールド科学センター客員教授) 山田敏彦博士には、終始懇切丁寧なご指導とご校閲を賜った。また、北方生物圏フィールド科学センター教授由田宏一博士および北海道大学大学院農学研究科教授佐野芳雄博士には大変多くの有益なご助言とご教示を賜った。謹んで感謝申し上げる。

前述の通り、本研究は北海道立北見農業試験場 (北見農試) 作物研究部牧草科 (農林水産省牧草育種指定試験

地)におけるチモシー育種試験の中で行われたものである。本研究実施中に北見農試場長および研究部長として在任された三分一敬博士, 土屋貞夫博士, 児玉不二雄博士, 宮浦邦晃博士, 今友親氏および阿部晴記氏には, 研究期間全体を通じて暖かい激励とご支援を賜った。また現北見農試場長松川勲氏, 現北見農試作物研究部長菊地治己博士および現北海道立畜産試験場環境草地部長大原益博氏には, 本稿の取りまとめにあたり数々の有益なご助言とご指導を賜った。

本研究の実施にあたっては, 前北見農試牧草科長下小路英男氏および現北見農試牧草科長吉澤晃氏から, 終始親切なご指導・ご鞭撻を賜った。また各試験の設計・実施の際には, 牧草科研究職員鳥越昌隆氏(現北海道立十

勝農業試験場), 藤井弘毅氏および佐藤公一氏から数々の有益なご助言を頂いた。圃場および温室における各試験の実施時には, 北見農試栽培研究部管理科所属職員および臨時職員の皆様の, また実験補助およびデータの収集にあたっては, 牧草科所属の臨時職員小川直子氏, 三浦信子氏, 眞利子美和氏および中川志津江氏の多大なご協力を頂いた。

さらに帯広畜産大学名誉教授嶋田徹博士からは, 本研究を学位論文として取りまとめることをお勧め下さり, また本稿の作成にあたっては, 終始非常に暖かい激励とご助言を賜った。

ここに記して, 各位に衷心より感謝の意を表する。

第2章 チモシー1番草の耐倒伏性の効果的な改良方法

緒言

1966年以降、数次に渡り酪農近代化計画が策定され、土地を基盤とした大規模な酪農経営の普及が推進された。また1975年以降、それまでチモシーと並んで道東での栽培面積が多かったオーチャードグラスに、雪腐大粒菌核病による冬枯れの被害が数回にわたり大規模に発生した。これらのことにより、寒地型イネ科牧草の中で最も冬枯れに強いチモシーは、とくに道東で急速に栽培面積が増加し⁹²⁾、今日では北海道における最も重要なイネ科牧草となっている^{37, 92)}。しかしこれに伴い、チモシーに対する酪農家の要望も、以前の「安定栽培」を求める水準から「作りやすさ」や「低コスト化」などを求める水準へと高度化してきている⁹²⁾。この中でも1番草の耐倒伏性については、1番刈後の競合力と同様、オーチャードグラスと比較した場合のチモシーの欠点の1つ¹⁰⁷⁾として、近年改良を求める声がとくに強まっている。

耐倒伏性は多くの作物において安定・多収要因として重要視され^{35, 72, 78, 121)}、多くの研究が作物学的ならびに育種遺伝学的観点から行われている^{10, 33, 42, 47, 67)}。イタリアンライグラスやチモシーを含む多くの作物で、すでに耐倒伏性に優れた品種が育成されている^{90, 104, 107, 122, 130)}。また、その狭義の遺伝率や選抜効果については、イネ^{88, 121)}とイタリアンライグラス⁹⁶⁻⁹⁸⁾でおおむね高かったとの報告がある。

採草用チモシー1番草の耐倒伏性（以下「チモシーの耐倒伏性」という）についても、その選抜効果が比較的高いという報告⁹¹⁾もあるが、緒論でも触れた（図1-2）ように、一部の品種育成試験では耐倒伏性の選抜効果が明確でない場合があり、改良の成果が安定的に得られる育種方法の確立が望まれている。

本研究では、育種による耐倒伏性の効果的な改良方法を検討するために、早生の栄養系とその後代系統における1番草の耐倒伏性を調査した。後代系統に対する調査は6~10日間隔で3回行われた。その調査結果から、耐倒伏性が生育段階と密接に関連していることが明らかになった。したがって、耐倒伏性の効果的な改良方法の議論は、生育段階との関連を踏まえながら進めることとした。

材料および方法

(1) 親栄養系に対する調査と選抜

親栄養系は2群の評価試験に由来している。一つは、1993年に早生の328栄養系を2反復で栽植し、1994年から2年間、1番草を出穂期刈りとする年3回刈りで栽培した試験である。栽植方法（畦間60cmの条植）、施肥量（早春はN-P₂O₅-K₂O=7.5-15.0-7.5kg/10a）などは、北見農試における一般的な栄養系評価試験と同様に行われた。1995年の1番草で出穂始（試験区あたり3本が出穂した日）と倒伏程度（調査日6月20日。無または微を1、甚を9とする評点評価で、この基準は本研究の全試験に共通）を調査し、また、全番草で耐病性、草勢を調査した。同年に耐倒伏性、草勢、耐病性に優れた31栄養系を選抜し、翌年これらの中で交配を行った後、種子収量が多かった18栄養系を選抜し、後述する後代系統の親栄養系とした。以後、この18親栄養系およびその後代系統をA群と呼ぶ。

親栄養系が由来したもう一つの群は、1995年に早生の200栄養系を5反復で栽植した試験である。この試験は、1996年に種子生産性の検定を行うために開始され、栽植方法は60cm×90cmの個体植、早春の施肥量はN-P₂O₅-K₂O=6.0-6.9-6.0kg/10aとされたが、他の点については、同年の出穂期まで、A群の栄養系評価試験と同一の方法で栽培された。同年に出穂始と出穂茎の反発力（調査日6月18日）を調査した。同年に全栄養系の中で交配を行った後、種子収量が多かった25栄養系を選抜し、後述する後代系統の親栄養系とした。以後、この25親栄養系およびその後代系統をB群と呼ぶ。

出穂茎の反発力（F）は、実際に倒伏が発生しなくても耐倒伏性の調査・選抜が行える方法として筆者らが考案した指標¹⁰⁰⁾である。具体的には、倒伏していない出穂茎（穂孕み状態のものでもよい）を横方向に軽く叩き、茎が叩かれてから元の場所に戻ってくるまでの時間（T）を測定する。また、その時の株の草丈（H）をあわせて調査する。一般にHが大きいほどTも大きくなるが、Hが同じであればTがより小さな栄養系、すなわち出穂茎の反発力がより強く、叩かれた茎がより短い時間で元の場所に戻ってくる栄養系の方が、耐倒伏性がより優れていると見なす。出穂茎の反発力（F）は下式で求められる。

$$F = H^{(2+a)} / (T^2)$$

(HおよびTの単位はそれぞれcm, ミリ (1/1000) 秒。
aはHとFとの相関係数がゼロになるように決定される定数。この栄養系群ではa=0.12であった。)

この出穂茎の反発力と実際の倒伏との間に有意な相関があることは、既に確認されている¹⁰⁾。

なお、本章ではこれ以降、倒伏程度と出穂茎の反発力の2形質を総称して、「耐倒伏性の指標」と呼ぶ。

(2) 後代検定試験

1998年にA・B両群の後代系統を含む56品種系統を用い、後代検定試験を開始した。各品種系統はシロクローバ中葉型品種「ソーニャ」と交互条播(チモシー畦とシロクローバ畦の間隔は30cm)された。1999年の1番草で、出穂始(m²あたり3本が出穂した日)と倒伏程度とを調査した。

チモシーの1番草では、節間伸長開始後、風雨などの外力により倒伏が発生する¹¹⁾。作物の倒伏には、挫折型、湾曲型、転び型、開帳型の4型がある⁵⁾が、出穂期以前のチモシーの倒伏は、茎の挫折の見られない湾曲型がほとんどを占めるので、その後好天が数日続いた場合には、株の基部に近い節が屈折することにより、茎が再び起き上がってくる。また、その後別の風雨によって再び倒伏が発生した場合、品種系統間の倒伏の序列が、前回の倒伏の時とは異なることがある。これらのことを踏まえ、後代検定試験における倒伏程度は、倒伏を発生させる風雨があった、6月8日、14日および24日の計3回調査した。

(3) 耐倒伏性調査時の生育段階の親子間差の推定のための試験

耐倒伏性の親子相関を考察する過程で、耐倒伏性が生育段階と密接に関連していることが判明した。このため、異なる年次に調査されている親栄養系と後代系統について、それぞれの耐倒伏性を調査した時の両者の生育段階の差、すなわち「耐倒伏性調査時の生育段階の親子間差」を推定する必要が生じた。そこで、この推定を出穂始のデータを用いて行うため、以下の2試験を実施した。

まず、チモシー早生品種「ノサップ」について、1991～1997年に個体植試験と条播試験を並行して実施し、それぞれにおいて出穂始を調査した。両試験は毎年隣接し

た圃場に設けられた。

また、1998年には「ノサップ」およびA・B両群の後代系統を同じ個体植試験に供試し、それらの出穂始を調査した。この個体植試験においては、「ノサップ」についてのみ1999年にも出穂始を調査した。

結果および考察

(1) 後代検定試験における倒伏程度の調査結果

後代検定試験における出穂始の全平均は6月15日であった。6月8日、14日および24日の倒伏程度の調査結果を表2-1に示した。生育段階が進むにつれて全体に倒伏が増える傾向が見られたが、寄与率、すなわち「3回の調査のうちの1回の結果をもって他の調査結果の変動の何パーセントを説明できるか」という指標は、最も高い場合でも23.7%にとどまっていた。つまり、調査日によって品種系統間の倒伏程度の傾向が明らかに異なっていた。

(2) 耐倒伏性の親子相関の調査結果

A群の親栄養系と後代系統における出穂始と倒伏程度の調査結果を、表2-2および図2-1に示した。また、B群の親栄養系と後代系統における出穂始と耐倒伏性の指標の調査結果を、表2-3および図2-2に示した。6月14日に後代系統を調査した結果を用いた場合、A群ではやや高い程度の親子相関しかなかったが、B群では有意に高い親子相関が得られた(B群の親栄養系で調査されている出穂茎の反発力は数値が大きいほど耐倒伏性が優れるという指標であるため、後代系統の倒伏程度との相関は負となるが、ここでは絶対値の大きな負の相関を「高い相関」と呼ぶ)。しかし、6月24日に後代系統を調査した結果を用いた場合は6月14日の場合と異なり、A群では有意に高い親子相関が得られたが、B群ではごく低い相関しか見られなかった。このようにA群とB群では、耐倒伏性の親子相関の傾向が明らかに異なっていた。

表2-1 後代検定試験における3回の倒伏程度¹⁾の調査結果とその相互間の寄与率²⁾

倒伏程度 調査日 ³⁾	平均	標準 偏差	最高 値	最低 値	広義の遺 伝率(%) ⁴⁾	lsd (5%) ⁴⁾	寄与率(%)		
							6月8日	6月14日	6月24日
6月8日	1.47	0.36	2.75	1.00	32.0	0.83	—	2.1	2.3
6月14日	2.14	0.55	3.50	1.00	28.7	1.30	2.1	—	23.7
6月24日	6.17	1.54	8.00	1.50	77.0	2.05	2.3	23.7	—

注) 1) 1:無または微～9:甚の評点評価。

2) n=56。数値はいずれも4反復の平均値。

3) いずれも1999年。

4) 分散分析からの推定値。

表2-2 A群親栄養系および後代系統の出穂始と倒伏程度の調査結果¹⁾

調査対象	調査年	倒伏程度の調査日 ²⁾ ①	平均		倒伏程度調査時の生育段階の親子間差 ³⁾	倒伏程度 ⁴⁾ の調査結果		
			出穂始 ²⁾ ②	①と②との差 ③		平均	標準偏差	親子相関 ⁵⁾
親栄養系	1995年	20	18.8	+1.2	—	2.28	1.15	—
後代系統	1999年	8	15.4	-7.4	-12.1	1.54	0.25	+0.199
〃	〃	14	〃	-1.4	-6.1	2.04	0.31	+0.392
〃	〃	24	〃	+8.6	+3.9	6.15	1.68	+0.614**

- 注) 1) n=18.
 2) 6月の日.
 3) 倒伏程度を調査した時の生育段階が親栄養系と後代系統でどれだけ離れていたかを、出穂始を基準として日単位で推定した。具体的には後代系統の③の数値から親栄養系の③の数値を差し引き、さらにその値から3.5(後代系統の出穂始の時の生育段階が、親栄養系のそれに比べ3.5日分若いと推定されたため)を差し引いた(本文参照).
 4) 1:無または微~9:甚の評点評価.
 5) **: 1%水準で有意.

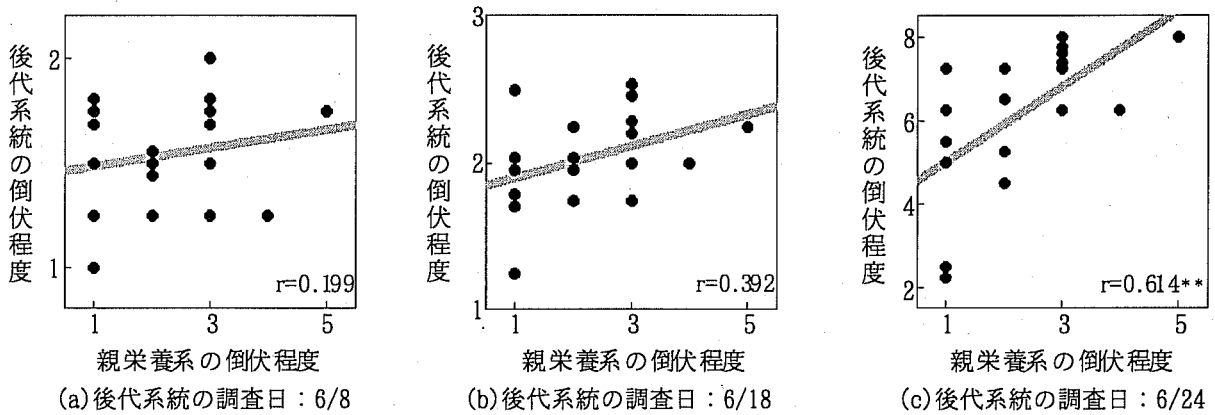


図2-1. A群における倒伏程度の親子相関

グラフは横軸が親栄養系、縦軸が後代系統の数値(1:無または微~9:甚の評点評価)を示す。供試親子数は18組。親栄養系の調査日は1995年6月20日。後代系統の調査年は1999年。 **: 1%水準で有意。

表2-3 B群親栄養系および後代系統の出穂始と耐倒伏性の指標の調査結果¹⁾

調査対象	調査年	耐倒伏性の指標の調査日 ²⁾ ①	平均		耐倒伏性の指標調査時の生育段階の親子間差 ³⁾	耐倒伏性の指標 ⁴⁾ の調査結果		
			出穂始 ²⁾ ②	①と②との差 ③		平均	標準偏差	親子相関 ⁵⁾
親栄養系	1996年	18	23.1	-5.1	—	11.1	1.75	—
後代系統	1999年	8	14.8	-6.8	-5.3	1.53	0.42	-0.122
〃	〃	14	〃	-0.8	+0.7	2.20	0.61	-0.509**
〃	〃	24	〃	+9.2	+10.7	6.00	1.35	-0.145

- 注) 1) n=25.
 2) 6月の日.
 3) 耐倒伏性の指標を調査した時の生育段階が親栄養系と後代系統でどれだけ離れていたかを、出穂始を基準として日単位で推定した。具体的には後代系統の③の数値から親栄養系の③の数値を差し引き、さらにその値から3.6(後代系統の出穂始の時の生育段階が、親栄養系のそれに比べ3.6日分若いと推定されたため)を差し引いた(本文参照).
 4) 親栄養系においては出穂茎の反発力(数値が大きいほど耐倒伏性が優れることを示す。算出方法は本文参照)。後代系統においては倒伏程度(1:無または微~9:甚の評点評価).
 5) **: 1%水準で有意.

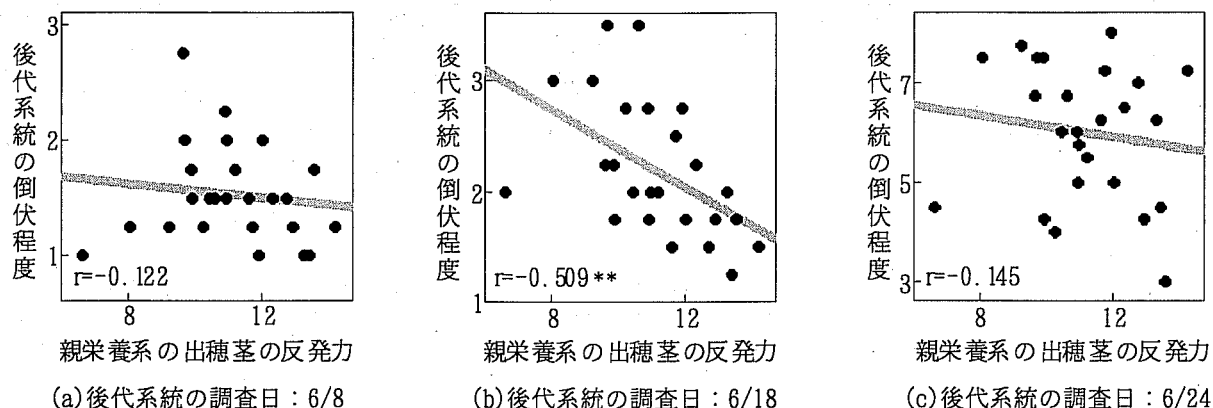


図2-2. B群における倒伏程度の親子相関

グラフは横軸が親栄養系（出穂茎の反発力、数値が大きいほど耐倒伏性が優れる、算出方法などは本文参照）、縦軸が後代系統（倒伏程度、1:無または微~9:甚）の数値を示す。供試親子数は25組。親栄養系の調査日は1996年6月18日、後代系統の調査年は1999年。*: 1%水準で有意。

(3) 耐倒伏性と生育段階との関連についての仮説

藤井ら¹⁰⁾は採草用チモシーの1番草の倒伏について、同一年に供試された早生品種「ノサップ」と晩生品種「ホクシュウ」の倒伏の起こり方がやや異なっていたことから、倒伏が発生しやすい時期は、穂孕み期よりもさらに前の生育段階である節間伸長期と、出穂始期の2時期あるが、その原因は前者では下位節間の急伸長、後者では1茎重と稈長の増加である、つまり両時期の間で、その原因が異なると論じている。本研究では耐倒伏性の傾向が後代系統の調査日によって明らかに異なっていた。そこで、生育段階と耐倒伏性とを関連づけて議論することが必要と考え、耐倒伏性について以下の作業仮説を立てた。

- 1) 耐倒伏性は、生育段階ごとに異なる要因によって支配されている。したがって、異なる生育段階の耐倒伏性は、互いに異なる形質として捉えられるべきである。
- 2) 同程度の生育段階における耐倒伏性の親子相関は高い。

これらの作業仮説が正しければ、上記(1)で示された、後代検定試験における3回の倒伏程度の調査結果（品種系統の平均の出穂始からみて、3回の調査時の生育段階は、6月8日が穂孕み期、6月14日が出穂始期、6月24日が出穂期の後期に当たる）の相互間の寄与率が低いことが、1)の作業仮説により説明される。また上記(2)で示された、3回の後代系統に対する倒伏程度の調査結果によって耐倒伏性の指標の親子相関が大きく変動し、かつ、A群とB群では、親子相関が最も高くなる後代系統の調査日が異なるという結果も、1)と2)の作業仮説から、「A群とB群の親栄養系は、互いに異なる生育

段階においてその耐倒伏性の指標が調査されていて、A群においては6月24日時点での後代系統の生育段階が、またB群においては6月14日時点での後代系統の生育段階が、それぞれ親栄養系の耐倒伏性の指標調査時の生育段階に最も近かったため、これらの場合に親子相関が最も高くなった」という形で説明できる。

(4) 耐倒伏性の指標調査時の生育段階の親子間差の推定

上記(3)に示した仮説を証明するためには、耐倒伏性の指標を調査した時の生育段階が、親栄養系と後代系統（両者は互いに異なる年次に調査されている）との間でどれくらい離れていたか、すなわち耐倒伏性の指標調査時の生育段階の親子間差を推定する必要がある。もし最も親子相関が高い場合と最も生育段階の親子間差が小さい場合とが一致すれば、上記(3)に示した作業仮説が証明されたと見なせる。

そこで、生育段階と密接に関連し、親栄養系、後代系統の双方で調査されている出穂始を用いて、この推定を試みた。この推定には

- i) 親栄養系群における平均出穂始と耐倒伏性の指標の調査日との差。
- ii) 後代系統群における平均出穂始と耐倒伏性の指標の調査日との差。
- iii) 親栄養系群の平均出穂始と後代系統群の平均出穂始の間の生育段階の差、すなわち出穂始時の生育段階の親子間差（以後この数値を Δ とする）。

の3つの数値が必要となる。このうちi)とii)は表2-2、表2-3から簡単に求められるが、iii)の Δ の算出

には、A、B各群の親栄養系と後代系統とを同一年次に供試した試験における出穂始のデータが必要である。しかし、本研究における一連の試験の過程ではこのような試験を設ける機会がなかったので、その代替として「材料および方法」の(3)に示した、早生品種「ノサップ」を用いた試験の出穂始のデータから、 Δ を算出することとした。

1991年～1997年の同品種の個体植試験と条播試験の出穂始の調査結果を表2-4に示した。条播試験での出穂始は個体植試験での出穂始の平均値より5.1日早く、これは個体植試験での標準偏差2.9日の1.8倍に相当する数値であった(いずれも7か年の平均)。

また、1998年におけるA・B両後代系統群の個体植試験での出穂始の標準偏差の平均値は、それぞれ2.3日、2.4日で、「ノサップ」の3.0日より小さかった。また、1999年の「ノサップ」の出穂始の標準偏差は2.5日であった。

以上の結果を踏まえ、 Δ を以下のように求めた。

まず、出穂始のような熟期関連形質は、チモシーにおいても他の植物同様、ポリゾーンに支配され、かつ高い遺伝率を持つと考えられる。また、チモシーは自家不和合性であり、各個体および集団は、熟期を含む諸形質において相当のヘテロ性を有していると考えられる。以上の2点から、「個体植された特定の後代系統の出穂始の分布は、日々の気象変動の影響を除けば、親栄養系の出穂始を中心とした一定の範囲に分布し、その分布は正規分布に近似できる」と考え、さらに「個体植された後代系統の出穂始の平均値は、親栄養系の出穂始とほぼ同じである」という考察(本節ではこれを便宜的に「考察①」と呼ぶ)を導いた。また、「ノサップ」の出穂始の分布も、日々の気象変動の影響を除けば正規分布に近似できると考えた。

また、表2-4において、「ノサップ」の条播試験での出穂始 μ_R は、各年とも個体植試験での出穂始の平均値 μ_S よりも数日早かったが、各年とも両試験圃場は隣接し

ており、両者の気象その他の環境条件は同一と見なせる。このことから、 μ_R と μ_S との差 δ の発生理由について、「品種系統全体について見た場合の生育の進み方は、条播でも個体植でもほぼ同じである。しかし、条播試験において畦を構成する多数の個体の中には、熟期が平均よりも相当早いものが混在しており、それらの穂が平方メートルあたり3本出穂した日が μ_R となる。したがって、 μ_R は μ_S よりも常に早くなる」という考察(本節では便宜的に「考察②」と呼ぶ)を導いた。

考察①および②をまとめると、ある後代系統の条播条件での出穂始の時の生育段階Xは、個体植された同じ後代系統の平均出穂始の時の生育段階Yよりも若く、さらにYはその親栄養系の出穂始の時の生育段階Zと同一である、ということになる。

次に1999年におけるXとY(=Z)との生育段階の差、すなわち Δ について、個体植試験の出穂始の標準偏差を用いて、その定量を試みた。

まず表2-4の結果から、 Δ は個体植された系統の出穂始の標準偏差の1.8倍であるという仮説を立てた。また、1998年の個体植されたA・B両群の後代系統の出穂始の標準偏差の平均がそれぞれ2.3日、2.4日だったこと、および上述したように、1998年と1999年の個体植された「ノサップ」の出穂始の標準偏差がそれぞれ3.0日、2.5日だったことから、A・B両群の1999年における Δ を、表2-5に従って、それぞれ3.5日、3.6日と推定した。

こうして得られた Δ を上記(1)、(2)とともに用いて、耐倒伏性の指標調査時の生育段階の親子間差を算出した結果を、表2-2(A群)および表2-3(B群)の該当欄に示した。たとえば、A群の親栄養系に対する倒伏程度の調査は平均出穂始の1.2日後に行われ、また、後代系統に対する6月8日の倒伏程度の調査は平均出穂始の7.4日前に当たる。したがって、この場合の倒伏程度調査時の生育段階の親子間差Dは、この2つの数値と Δ (=3.5)を用いて、

表2-4. 1991～1997年の「ノサップ」個体植条件での出穂始の平均値・標準偏差と同条播条件での出穂始の比較

調査年次	個体植試験での出穂始の平均 ¹⁾ (μ_S)	個体植試験での出穂始の標準偏差(σ)	条播試験での出穂始 ¹⁾ (μ_R)	μ_S と μ_R との差(δ)	δ/σ
1991	11.5	2.5	8	3.5	1.4
1992	22.5	3.1	16	6.5	2.1
1993	25.7	3.9	19	6.7	1.7
1994	15.5	2.8	12	3.5	1.3
1995	17.9	2.2	14	3.9	1.8
1996	24.5	3.3	18	6.5	2.0
1997	23.2	2.4	18	5.2	2.2
平均	20.1	2.9	15.0	5.1	1.8

注) 1) 6月の日。

$$D = (-7.4) - (+1.2) - 3.5 = -12.1 (\text{日})$$

すなわち、後代系統の倒伏程度調査日の生育段階の方が、親栄養系のそれに比べ12.1日若いということになる。

(5) 耐倒伏性と生育段階との関係、および育種による耐倒伏性の効果的な改良方法

表2-2および表2-3に示した「倒伏程度（または耐倒伏性の指標）調査時の生育段階の親子間差」と倒伏程度（または耐倒伏性の指標）の親子相関との関係を見ると、A、Bいずれの群においても、最も生育段階の親子間差が小さい時に最も親子相関が高く、生育段階の親子間差が大きくなるにつれて親子相関が低くなる傾向が見られた。すなわち上記(3)に示した作業仮説が正しいと考えられた。

本研究の場合、親子相関 r_{PO} と狭義の遺伝率 h^2 はそれぞれ、

$$r_{PO} = C_{PO} / (\sigma_P \cdot \sigma_O)$$

$$h^2 = 2 C_{PO} / (\sigma_P^2)$$

(ただし C_{PO} は親子の共分散、

σ_P 、 σ_O はそれぞれ親および子の標準偏差)

と表されるので、 r_{PO} と h^2 との関係は、

$$r_{PO} = h^2 \times \{\sigma_P / (2 \times \sigma_O)\}$$

と表される。本研究では親子を同一年に調査しておらず、またB群においては、親栄養系の耐倒伏性の指標に倒伏程度ではなく出穂茎の反発力を用いているため、 σ_P と σ_O を単純に比較できない。しかし、少なくとも表2-2に示したA群の σ_P 、 σ_O からは、 $\{\sigma_P / (2 \times \sigma_O)\}$ が極端に大きくなるとは考えにくい。したがって、表2-2、

表2-3で示された、親子が互いに近い生育段階にある場合に見られた、耐倒伏性の指標の高い親子相関は、各生育段階ごとの耐倒伏性の狭義の遺伝率が高いことの表れであると考えることができる。

以上のことから、「チモシー1番草の耐倒伏性は、生育段階ごとに互いに異なる複数の要因によって支配されており、それらの要因の狭義の遺伝率は高い」と結論された。これに従えば、さらに耐倒伏性の効果的な改良方法について、

i) 1回の個体選抜でも相当程度の効果が期待できる。

ii) 調査は、節間伸長期以後の各生育段階ごとに必要である。

という考察を導くことができる。

耐倒伏性の狭義の遺伝率または選抜効果については、イネ^{88, 121)}やイタリアンライグラス⁹⁸⁻⁹⁹⁾で高いという報告があり、また耐倒伏性の品種系統間差の傾向が生育段階によって異なることに言及している報告は、イネ¹²¹⁾、トウモロコシ⁴⁷⁾、ダイズ⁴²⁾に見られる。しかし、各生育段階の耐倒伏性を別個の形質として取り扱い、各々の狭義の遺伝率にまで言及している報告は他の作物にもない。前出の藤井ら¹⁸⁾は、節間伸長期と出穂始期以降の倒伏の原因として、前者は下位節間の急激な伸長、後者は1茎重と重心高の増加を指摘しているが、本研究では、具体的にどの要因が各生育段階における耐倒伏性を決定づけているか、という問題までは踏み込むことができなかった。今後多数のチモシー品種系統（または栄養系）について、その耐倒伏性の推移と解剖学的な形質とを比較することにより、この問題の解決を図ることが求められる。

表2-5 A・B両群における出穂始時の生育段階の親子間差

①条播された後代系統の出穂始時の生育段階Xは、個体植された後代系統の平均出穂始時の生育段階Y(=親栄養系の出穂始時の生育段階Z)よりも若い。

②①におけるXとYの間(=ZとYの間)の生育段階の差 Δ (単位:日)は、「ノサップ」における過去の試験結果(表2-4参照)から、個体植された後代系統の出穂始の標準偏差の1.8倍であると推定される。

③②より、群名PのQ年における Δ を $\Delta(P, Q)$ 、個体植試験の標準偏差を $\sigma(P, Q)$ と表すと、 $\Delta(P, 1999)$ は以下の式で推定される。

$$\Delta(P, 1999) = [\sigma(P, 1998) \times \{\sigma(N, 1999) / \sigma(N, 1998)\}] \times 1.8$$

ただしNは「ノサップ」である。

④したがって、1999年におけるA群の Δ 、すなわち $\Delta(A, 1999)$ は、 $\sigma(A, 1998) = 2.3$ 、 $\sigma(N, 1999) = 2.5$ 、 $\sigma(N, 1998) = 3.0$ (本文参照)なので、以下のように推定される。

$$\Delta(A, 1999) = \{2.3 \times (2.5/3.0)\} \times 1.8 = 3.5 (\text{日})$$

⑤同様に、 $\Delta(B, 1999)$ は、 $\sigma(B, 1998) = 2.4$ なので、以下のように推定される。

$$\Delta(B, 1999) = \{2.4 \times (2.5/3.0)\} \times 1.8 = 3.6 (\text{日})$$

今回利用した耐倒伏性の指標調査時の生育段階の親子間差の推定法は、異なる年次に栽培された親子の生育段階を極力客観的に比較するための試みであったが、各年の出穂前後の日々の気象変動については考慮できなかったことを考えると、この推定方法は不完全であったと言わざるを得ない。実際には、異なる年に栽培された

親子の生育段階の推移を完全に把握・比較することは困難であるため、1番草の耐倒伏性と生育段階との関連をより明確に結論づけるためには、親子を同一年次に同一圃場で栽培する親子同時検定（第6章「総合考察」）を行った上で、それらの耐倒伏性の比較を行うことが必要となろう。

第3章 採草用チモシーの1番刈後競合力の 効果的な改良方法

緒言

近年チモシーの栽培面積が増加するとともに、いくつかの形質について、育種による改良を求める酪農家からの要望が近年強まってきたが、その中でも1番刈後の競合力は1番草における耐倒伏性と同様、オーチャードグラスと比較した場合のチモシーの欠点の1つ⁹²⁾として、とくに改良を求める声が強い。

この問題については、競合力と密接に関連があると指摘されているチモシーの再生力³⁷⁾の改良が重点的に行われてきた結果、優良品種の再生力はかつての「北海道在来種」に比べ格段に向上した⁹²⁾。しかし今日でも、依然として北海道の酪農家からは競合力改良についての強い要望が出されており、さらなる改良に向けた育種面からの取組が求められている。一方で、チモシーの競合力そのものを育種面から積極的に研究した例は少なく、早生の品種系統ほど競合力が優れるという報告^{13, 92)}と、他草種との競合がない条件（以後これを無競合条件と呼ぶ）とオーチャードグラスとの競合条件とで同一後代系統群を並行して試験したところ、両者の2番草の収量性にはほとんど相関がなかったという報告²⁰⁾があるのみである。他のイネ科牧草では、オーチャードグラス、ペレニアルライグラスおよびトールフェスクの3草種について、各草種の多数の品種を混播草地と単播草地とに供試した結果、前2草種では、単播草地での分けつサイズの大きな品種の方が混播草地での優占度が高かったのに対し、トールフェスクでは、逆に単播草地での分けつサイズの小さな品種の方が混播草地での優占度が高かった、という杉山らの報告⁹⁹⁻¹⁰¹⁾がある。また、Hillらはトールフェスクにおいて、エンドファイト *Neotyphodium coenophialum* Morgan-Jones and Gamsに感染した個体の競合力が、感染していない個体に比べ優れていたと報告している³¹⁾。しかし、これらの草種の競合力は、実際の草地の維持管理上問題となることが少ないこともあり、これらの知見を育種による競合力の改良に直接的かつ積極的に結びつけた研究は行われていない。

そこで、本研究では早生の栄養系群とその後代系統を用い、競合力の狭義の遺伝率が高いか否か、および競合条件の試験を行うことなく競合力の推定を行うことが可能か否かを検討した。そしてこれらの検討結果から、チモシーの競合力を育種により効果的に改良する方法を考

察した。

材料および方法

(1) 親栄養系の調査と選抜

親栄養系は2群の評価試験に由来している。一方は1992年から4年間、早生の99栄養系を供試した試験である。各栄養系は4反復、畦間60cmで条植されたが、そのうちの2反復の畦間にのみ、移植後（1992年）にシロクローバ大葉型品種「エスパンソ」を播種した。今日、北海道においてチモシーの混播相手として最も一般的なマメ科牧草はアカクローバであるが、アカクローバは直根性の草種のため、試験区内に均一な競合条件を創出することが難しい。ランナーを持ち、裸地を均一に覆うシロクローバ⁹²⁾を用いれば、この均一性の問題を解決できると判断し、本研究における混播草種、すなわちチモシーの競合力の検定には全てシロクローバを採用した。（この2反復では翌1993年の春以降、シロクローバのランナーがチモシー畦内に侵入し、シロクローバとの競合条件が創出された。）もう一方の2反復にはシロクローバを播種せず、適宜雑草防除を行い無競合条件を保った。無競合条件の試験区に対しては、1993～1995年に通常の採草用の管理（出穂期に1番刈を行う年3回刈。施肥量：早春が $N-P_2O_5-K_2O=7.5-15.0-7.5$ kg/10a、1番刈後が同 $4.5-0.0-4.5$ kg/10a、2番刈後が同 $3.0-0.0-3.0$ kg/10a）を行いながら形質、収量調査を行った（調査項目を表3-1に示した）。シロクローバとの競合条件（以後これを単に競合条件と呼ぶ）の試験区では、1、2番刈後の施肥を行わず、また調査は1番草の生草収量および2、3番草の草勢しか行わなかったが、他の点は無競合条件の試験区と同様に栽培、管理が行われた。調査終了後にシロクローバに対する競合力、すなわち競合条件下での生育が良好な13栄養系を選抜した。1996年に、これらの栄養系の間で交配を行った後、種子収量が多かった9栄養系を再選抜した。以後、この9栄養系およびその後代系統をA群と呼ぶ。

親栄養系が由来したもう一方の群は、1993年から3年間、早生の328栄養系を2反復、無競合条件で栽植した試験である。これらの栄養系は、1994～1995年にA群の無競合条件の試験区と同じ方法で栽植、管理、調査された。調査終了後に草勢、耐病性の優れた31栄養系を選抜した。

1996年に、これらの栄養系の間で交配を行った後、種子収量が多かった18栄養系を再選抜した。以後、この18親栄養系およびその後代系統をB群と呼ぶ。

(2) 後代検定試験

A・B両群の後代系統、種子収量のみで選抜された別のもう1群の後代系統群、および標準品種などからなる56品種系統を、1997年に60cm間隔、4反復で条播し、無競合条件の後代検定試験を開始した。1999年に通常の管理(A群親栄養系の無競合条件の試験と同じ)を行いながら、収量、形質調査を行った(調査項目を表3-1に

示した)。

また、1998年に、この無競合条件の後代検定試験と同一の品種系統を用いて、シロクロバとの競合条件の後代検定試験を開始した。この試験圃場は、無競合条件の後代検定試験に隣接した圃場に設けられた。チモシー各品種系統は、4反復でシロクロバ中葉型品種「ソーニャ」と交互に条播された(播種時のチモシーとシロクロバの間隔は30cmである。翌1999年春以降、シロクロバのランナーがチモシー畦内に混入して競合条件が創出された)。同年に、A群親栄養系の競合条件の試験と同様な管理を行いながら、表3-1に示した形質、収量調査

表3-1 各試験において調査された形質

調査形質	調査対象				
	親栄養系			後代系統	
	A群		B群		
	競合条件 ¹⁾	無競合条件 ²⁾	無競合条件 ²⁾	競合条件 ¹⁾	無競合条件 ²⁾
1 番草					
・越冬性 (1:極不良~9:極良の評点)	—	○	○	○	○
・早春草勢 (1:極不良~9:極良の評点)	—	○	○	○	○
・出穂始	—	○	○	○	○
・茎の固さ (1:極軟~9:極剛を触感で評点)	—	—	—	—	○
・茎数密度 (1:極疎~9:極密の評点)	—	—	—	—	○ ³⁾
・斑点病罹病程度 (1:無または微~9:甚の評点)	—	○	○	○	○
・刈取時草丈 (cm)	—	○	○	○	○
・乾物収量 (kg/a)	○ ⁴⁾	○	○	○	○
2 番草					
・再生 (1:極不良~9:極良の評点)	—	○	○	○	○
・出穂茎割合 (畦または株内の茎が全く出穂していない状態を1, 全て出穂した状態を9とする評点) ..	—	○	○	○	○
・節間伸長茎割合 (畦または株内の茎が全く節間伸長していない状態を1, 完全に節間伸長した状態を9とする評点)	—	○	○	○	○
・茎数密度 (1:極疎~9:極密の評点)	—	—	—	○	—
・斑点病罹病程度 (1 番草と同じ)	—	○	○	—	○
・シロクロバ混入度 (チモシー畦中へのシロクロバランナーの混入の程度について, 1:無または微~9:甚の評点)	—	—	—	○	—
・刈取時草丈 (cm)	—	○	○	○	○
・乾物収量 (kg/a)	—	○	○	○	○
・刈取時草勢 (1:極不良~9:極良の評点評価)	○	—	—	—	—
3 番草					
・再生 (2 番草と同じ)	—	○	○	○	○
・節間伸長茎割合 (2 番草と同じ)	—	○	○	○	○
・斑点病罹病程度 (1 番草と同じ)	—	○	○	—	○
・シロクロバ混入度 (2 番草と同じ)	—	—	—	○	—
・刈取時草丈 (cm)	—	○	○	○	○
・乾物収量 (kg/a)	—	○	○	○	○
・刈取時草勢 (2 番草と同じ)	○	—	—	—	—

注) 1) シロクロバとの競合条件を指す。
 2) 他草種との競合がない条件を指す。
 3) 試験2年目のみ調査。
 4) 生草収量の調査を行った。

を行った。収量調査の際には、収穫物中にシロクローバがわずかに混入していたが、224試験区(56品種系統×4反復)全てでチモシーとシロクローバの選別を行うことは困難であったため、収穫物が全てチモシーであると見なして秤量した。

(3) 競合力の指標

本研究では品種系統の競合力を、競合条件下の後代検定試験の2・3番草における乾物収量(単位kg/a. 多収なほど競合力が高い)とシロクローバ混入度(評点が低いほど競合力が高い)の2形質で評価することとした。以後、この2形質を「競合力の指標」と呼ぶ。

結果および考察

(1) 2番草の競合力の指標の変異

競合条件の後代検定試験における2番草の競合力の指標についての調査結果の概要を表3-2に示した。乾物収量では全4反復平均の最高値と最低値との間に2倍以上の差が見られるなど、大きな品種系統間差があった。また、分散分析の結果から推定された両形質の広義の遺伝率も高かった。

一方、2番草の競合力の指標と1番草での出穂始との相関は低かった。チモシーにおいては晩生のものほど競合力が劣ることが知られている⁹²⁾が、この結果は競合力の改良が熟期の早生化を伴わなくても充分可能であることを示している。

(2) 2番草の競合力関連形質の特定

2番草の競合力と関連の深い形質を特定するため、2番草の競合力の指標を従属変数、競合条件の後代検定試験で調査された他の5形質、すなわち再生、出穂茎割合、節間伸長茎割合、茎数密度および刈取時草丈(表3-1)を独立変数の候補とする重回帰分析を行った。各候補を独立変数として採用するか否かの判断は、 F_{IN} 値を2.0とした変数増加法⁹⁰⁾に従った。

この結果を表3-3に示した。乾物収量、シロクローバ混入度のいずれを従属変数とした場合でも、独立変数として採用されたのは節間伸長茎割合(評点が高いほど競合力が強い)と再生(良好なほど競合力が強い)の2形質だけであった。このことから、これら2形質が2番草の競合力を決定づける主要因であると結論した。以後これらを「2番草競合力関連形質」と呼ぶ。

熟期の異なるチモシー品種を比較した場合、晩生品種ほど競合力が弱く、この理由の1つとして、晩生品種ほど1番刈後の再生が不良であるため、という説明がなされている^{88,92)}。本研究でも、1番刈後の再生が2番草競合力関連形質の1つに選択され、競合力改良における再生の重要性が再確認された。

杉山らはオーチャードグラス・ペレニアルライグラスおよびトールフェスクの競合力(杉山らは「競争力」という言葉を使っているがここでは「競合力」に統一する。両者の意味は同じと考えられる)が、単播(無競合)条件での平均1茎重と密接に関連していると報告している。本研究では1茎重を調べていない(1茎重は簡便かつ非破壊的に調べることができず、事業育種の中で大規模に調査することは難しい)ので、杉山らの研究結果との単純な比較、議論はできないが、通常1茎重と負の相

表3-2 競合条件の後代検定試験における2番草の競合力の指標の調査結果の概要¹⁾

競合力の指標	平均	標準偏差	最高値	最低値	広義の遺伝率(%) ²⁾	1番草出穂始との相関係数 ³⁾
乾物収量	28.3	4.21	36.5	18.0	80.7	-0.023
シロクローバ混入度 ⁴⁾	3.0	0.81	5.3	1.5	77.8	+0.097

注) 1) 数値は全て4反復の平均値。
 2) 分散分析の結果からの推定値。
 3) 2形質とも有意性なし。
 4) 評点方法については表3-1を参照。

表3-3 競合条件の後代検定試験における2番草の競合力の指標を従属変数とした重回帰分析

①乾物収量を従属変数とした場合			②シロクローバ混入度を従属変数とした場合		
順位 ¹⁾	形質(独立変数) ²⁾	累積寄与率	順位 ¹⁾	形質(独立変数) ²⁾	累積寄与率
1	節間伸長茎割合	0.7669	1	節間伸長茎割合	0.6640
2	再生	0.8036	2	再生	0.7258

注) 1) F_{IN} 値を2.0とした変数増加法に従って独立変数に採用された順位。
 2) 各形質の評価方法などは表3-1を参照。茎数密度・出穂茎割合及び刈取時草丈は、いずれの場合も変数として採用されなかった。

関がある茎数密度（1:極疎～9:極密の評点評価、無競合条件の1番草で調査）と競合力の指標との間の相関は低かった（表3-4）。このことからオーチャードグラスなど他の寒地型イネ科牧草とチモシーとでは、競合力に影響を与える機構が異なる可能性があると考えられる。

(3) 2番草の競合力の狭義の遺伝率

チモシーの2番草の競合力の効果的な育種改良法を議論するためには、その狭義の遺伝率を検討することが不可欠である。本研究ではこれを、

- 1) A, B両群の2番草の競合力関連形質の親子相関
- 2) シロクローバ競合条件の後代検定試験での2番草競合力の指標および関連形質についての、A群（その親栄養系は競合条件下での生育で選抜された）と他の後代系統群との比較

の2方法で行うこととした。

- 1) A, B両群の2番草の競合力関連形質の親子相関
この結果を図3-1に示した（なお、親栄養系において該当形質が複数回調査されている場合は、全調査の平均値を親栄養系の数値とした）。各形質の親子相関 r_{po} は、A・B群ともにほぼ同じであった。18組の親子が対象となったB群の r_{po} は、再生・節間伸長茎割合のいずれにおいても有意に高かった。再生については、Higuchiら³⁰⁾が別の集団における親子相関として0.40（5%水準で有意）を報告しており、今回の調査結果もおおむねこれと一致する。

この親子相関から狭義の遺伝率を検討した。本研究の場合、同一後代系統に属する個体は互いに半兄弟の関係にあるため、親子相関 r_{po} および親子回帰から求められる狭義の遺伝率 h^2 はそれぞれ、

$$r_{po} = C_{po} / (\sigma_p \cdot \sigma_o)$$

$$h^2 = 2C_{po} / (\sigma_p^2)$$

（ただし C_{po} は親子の共分散、

σ_p, σ_o はそれぞれ親および子の標準偏差）

と表されるので、 r_{po} と h^2 との関係は、

$$r_{po} = h^2 \times \{ \sigma_p / (2\sigma_o) \}$$

となる。本研究では親子を同一年に供試していないため、 σ_p と σ_o を単純に比較できないが、図3-1に示したそれぞれの σ_p と σ_o の大きさを考慮すると、親子を同一条件下で試験した場合に $\{ \sigma_p / (2\sigma_o) \}$ が極端に大きくなるとは考えにくい。したがって、図3-1に示した親子相関の高さは、2番草競合力関連形質の狭義の遺伝率が高いことを示すと考えられる。

- 2) 競合条件の後代検定試験での2番草競合力の指標および関連形質についての、A群と他の後代系統群との比較

この結果を表3-5に示した。乾物収量と再生については、A群後代系統が他の後代系統群よりも1%水準で有意に優れていた。また、シロクローバ混入度と節間伸長茎割合については、有意ではなかったもののA群後代系統が他の後代系統群よりもやや優れる傾向を示した。この結果もまた、競合力の選抜効果、つまり狭義の遺伝率が高いことの表れと考えられる。

以上の2点から、2番草の競合力の狭義の遺伝率は高いとの結論に達した。

(4) 2番草の競合力関連形質の無競合、競合両条件の後代検定試験間の比較

本研究では、同一の品種系統を用いた無競合、競合両条件の後代検定試験が、同一年に互いに隣接する圃場で行われた。もし、競合条件で見られた2番草の競合力の指標や関連形質についての品種系統間の序列が無競合条件でも維持されていれば、競合条件の試験を行うことなく競合力を的確に判断できることになり、競合力の効果的な選抜に大きく寄与することになる。この可能性を、

- 1) 2番草の競合力の指標および関連形質についての両試験間の寄与率の調査
- 2) 競合条件の2番草のシロクローバ混入度を従属変数、同年に無競合条件の1, 2番草で調査された全13形質（表3-1）を独立変数とする重回帰分析の2方法で検討した。

- 1) 2番草の競合力の指標および関連形質についての両試験間の寄与率の調査
寄与率は乾物収量で38.2%、節間伸長茎割合で46.9%、

表3-4. 無競合条件の後代検定試験における1番草の茎数密度と競合条件の後代検定試験における2番草の競合力の指標および関連形質との関係（相関係数）¹⁾

形質 ²⁾	無競合条件での2年目1番草の茎数密度
競合条件での2番草の再生	+0.030
節間伸長茎割合	-0.010
シロクローバ混入度	+0.080
乾物収量	-0.021

注) 1) いずれも5%水準で有意性なし(n=56)。

2) 各形質の測定、評価方法などは表3-1を参照。

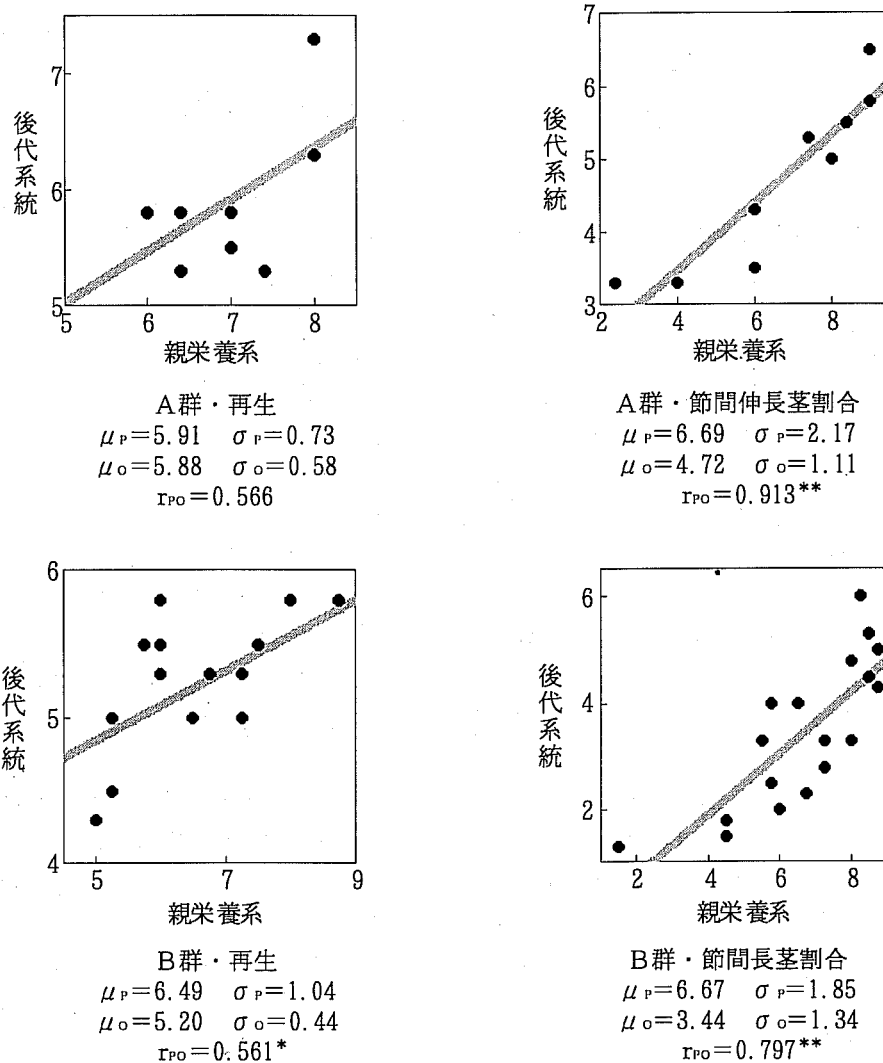


図3-1. 2番草の競合力関連形質の親子相関図

グラフは横軸が親米養系、縦軸が後代系統の数値(評点)を示す。
 各形質の評点方法は表3-1を参照。供試親子数はA群が9組、B群が18組。
 A群の親米養系の数値は1992~1993年の無競合条件の試験区における全調査の平均。
 B群の親米養系の数値は1994~1995年の全調査の平均。
 後代系統の数値はA・B両群とも無競合条件の試験における1999年の調査。
 μ_p 、 μ_o はそれぞれ親米養系、後代系統の平均値。 σ_p 、 σ_o はそれぞれ親米養系、後代系統の標準偏差。
 r_{po} は親子相関。*および**：それぞれ5%および1%水準で有意。

再生で19.4%であった。両試験は同一年に隣接圃場で調査されたにもかかわらず、いずれの場合も寄与率、つまり両試験間の一致度は50%に達しなかった。このことは、無競合条件の試験結果から競合力を的確に推定することが難しいことを示唆している。

2) 競合条件の2番草のシロクローバ混入度を従属変数、無競合条件の1、2番草で調査された全13形質を独立変数とする重回帰分析

この重回帰分析から得られた累積寄与率は53%にとどまった。これは、無競合条件の1、2番草で調査された

全ての形質をもってしても、2番草の競合力の指標の変異の約半分しか説明できないことを意味しており、1)の結果同様、無競合条件の試験結果から競合力を的確に推定することの難しさを示すと考えられた。

以上の2点に加え、表3-5に示したように、競合条件で示されたA群後代系統の2番草での多収性が、無競合条件では明らかでなかった(すなわち無競合条件と競合条件では2番草の収量性の傾向が異なっている)ことから、競合力の選抜を無競合条件の試験結果だけからの確に行うことは難しいとの結論に達した。

表3-5. 競合・無競合両条件の後代検定試験における2番草競合力の指標およびその間連形質についての、A群（親栄養系がシロクローバとの競合条件下での生育で重点的に選抜された）後代系統と他の後代系統群との比較

形 質 ¹⁾	A群後代系統群 ²⁾		他の後代系統群 ³⁾		t 値 ⁴⁾
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	
競合条件の試験の2番草の乾物収量	31.9	2.5	27.9	4.0	2.844**
〃 シロクローバ混入度	2.50	0.54	3.03	0.79	1.897
〃 再生	5.75	0.86	4.64	0.90	3.299**
〃 節間伸長茎割合	6.94	0.83	6.26	1.29	1.501
無競合条件の試験の2番草の乾物収量	19.0	1.4	18.3	1.5	1.238

注) 1) 各形質の測定, 評点方法などは表3-1を参照.

2) 系統数9.

3) 系統数43.

4) **: 1%水準で有意.

古谷²⁰⁾は、無競合条件とオーチャードグラスとの競合条件の2条件で並行して行われたチモシー後代検定試験の収量の品種系統間変異がほとんど一致しないことを見出している。競合条件での収量性の傾向が無競合条件のそれと異なっている点で、本研究の結果は古谷の知見と共通するが、今後はシロクローバに対する競合力が、オーチャードグラスや、北海道においてチモシーと最も頻繁に混播されるアカクローバ、さらには雑草を含む他の草種に対する競合力と同義であるか否かの確認が必要となろう。

(5) 3番草の競合力

北海道で栽培される採草用チモシーは年2回刈の場合もあるが、地域および品種によっては年3回刈も少なくない。著者らは3番草における競合力も2番草同様に重要であると想定し、3番草でも2番草と同様の調査を行った。

3番草の2つの競合力の指標、すなわち乾物収量とシロクローバ混入度のうち、分散分析の結果有意な品種系統間差が見られたのはシロクローバ混入度のみであった。乾物収量で有意な品種系統間差が現れなかったのは、チモシーは3番草の絶対的な収量が少なく、収穫時のシロクローバの混入割合が相対的に高くなり、結果として測定された収量の品種系統間差が小さくなったことによると考えられる。したがって、本研究では、3番草の競合力はシロクローバ混入度で評価した。

表3-6に、競合条件の後代検定試験の2・3番草の各形質と3番草のシロクローバ混入度との相関係数を示した。3番草のシロクローバ混入度は、3番草の他の形質との相関が低かった一方で、2番草の競合力と関係がある形質との相関が高かった。このことは、2番草生育時にチモシー畦内に侵入したシロクローバのランナーが3番草生育時にもそのまま残存し、3番草のシロクロー

バ混入度の評価に大きく影響していると同時に、3番草生育時に新たに発生する競合が、2番草に比べ小規模であることの表れとみなされる。

このことから、3番草での競合力の評価は2番草ほど重要ではなく、競合力の検定は2番草で重点的に行うべきであると考えられた。

(6) 育種によるチモシーの1番刈後の競合力の効果的な改良方法

今回実施した競合条件の試験は、無競合条件に比べ圃場の造成に多くの労力を必要とする。育種事業の省力化のためには、無競合条件の試験結果をもって競合力を的確に推定できることが望ましいが、今回の試験結果は、競合条件の試験の実施が競合力の効果的な改良に不可欠であることを示している。しかし今回の結果はまた、チモシー2番草の競合力が狭義の遺伝率の高い形質であること、すなわち1回の個体選抜でも競合力を相当程度改良できることをも示している。現在の北見農試における採草用チモシーの育種では、基礎集団など個体選抜の段

表3-6. 競合条件の後代検定試験における3番草のシロクローバ混入度と他の形質との間の相関係数¹⁾

形 質 ²⁾	3番草 シロクローバ 混入度
2番草の再生	-0.611**
〃 節間伸長茎割合	-0.594**
〃 シロクローバ混入度	0.806**
〃 乾物収量	-0.635**
3番草の再生	-0.130
〃 節間伸長茎割合	0.074
〃 刈取時草丈	0.051
〃 乾物収量	0.219

注) 1) n=56. **: 1%水準で有意.

2) 各形質の測定, 評価方法は表3-1を参照.

階では畦間または株間にシロクローバを播種した競合条件で実施している一方で、後代検定試験は無競合条件でのみ実施している。圃場管理のための労力と競合力の選抜効果を考え併せた場合、各段階で競合・無競合両条件の試験を同時並行させることなく、競合力について相当程度の改良が期待できるという点で、現在採用されている試験方法は、育種による競合力の効果的な改良方法として考えられる最良策の1つと言えるだろう。

本研究においては、1番刈を親栄養系、後代系統ともに出穂期に行ったが、近年根釧地方では、チモシー主体草地の刈取を出穂期よりも早める「早刈り」が奨励され普及しつつある³⁸⁾。シロクローバとの混播草地でチモシーの早刈りが行われた場合、出穂期刈りの場合に比べ、チモシー割合が低下する^{43,44,75)}ことが知られているが、この原因は、早刈りでは刈取時のチモシー球茎への養分

蓄積量が出穂期刈りの場合に比べかなり少ないため、刈取後の再生速度がより遅くなり、シロクローバとの光をめぐる競合において、より一層不利になることにあると考えられている⁴⁴⁾。したがって、もし1番草節間伸長期から出穂期にかけての、球茎への養分転流の進み方について、品種系統(あるいは個体)間に大きな差があれば、早刈りした場合の2番草での競合力の品種系統間差の傾向は、出穂期刈りの場合に比べ大きく異なることも予想される。将来、早刈りがより多くの酪農家に採用されることになれば、早刈り条件下での競合力を重点的に高めた品種の育成を求められることも考えられる。このような品種の育成のためには、まず早刈り条件下での競合力と、今回検定した競合力とがどの程度一致するかを検定する必要があるだろう。

第4章 チモシー種子生産性の効果的な改良方法

緒言

草地では茎葉生産が直接の目標となるため、牧草育種において種子生産性は茎葉の生産性に比べ考慮されることは少ない^{11, 40, 80)}。しかし、牧草品種の商業的な成功は、茎葉だけでなく種子の生産性にも依存している¹⁴⁾。チモシーは、採種栽培が容易で比較的種子収量も多く、種子が小さい球状であることにより精選も簡単で、種子品質が良好である²³⁾ため、種子生産についての問題は少ないとされてきた¹²⁾。しかし、近年の栽培現場における低コスト、良質粗飼料生産技術に対する要望の高まりとともに、優良品種の早期普及ならびに安価な種子の供給の必要性から、チモシー育種においても種子生産性改良の重要性が強く指摘されている²³⁾。

また、最近はこのような事情に加え、北見農試における育種法の変化によっても、種子生産性改良の重要性が高まっている。すなわち10年ほど前までチモシー育種法として最も頻りに採用されていた合成品種法では、基礎集団など個体選抜試験の次段階として、採種を伴う試験、すなわち多交配試験がある³⁴⁾ので、この試験における種子収量をもって、優良個体(栄養系)の種子生産性を検定できる機会があった。しかし近年ではしばしば合成品種法に替えて母系選抜法が採用される⁹²⁾。母系選抜法は1サイクルの選抜に要する時間が合成品種法に比べ短い。ため、情勢の変化に応じた育種目標の修正がより柔軟に行え、また狭義の遺伝率の高い形質をより効率的に改良できる利点がある。反面、選抜個体が採種試験を経ることなく育成系統の親栄養系になるため、通常は系統育成時まで各親栄養系の種子生産性が(少なくとも直接的に)検定されることはない。合成系統でも母系選抜系統でも、再現性(系統内の遺伝子頻度が採種を行った年次や場所により変化することを防ぐ)の見地から、その育種家種子は全構成親栄養系の種子が等量混合されることにより作られる⁵⁷⁾。したがって、系統を構成する親栄養系の中に、1つでも種子生産性の劣るものがあると、その系統の育種家種子の生産に膨大な時間と労力を要することになる。この点からも、チモシーの種子生産性の効率的改良の重要性は増大してきている。

寒地型イネ科牧草の種子生産性については、とくにオーチャードグラスとライグラス類で広く研究されている。後藤ら²⁵⁾は主にヨーロッパ由来のオーチャードグラス25品種において、茎葉収量と種子収量との間に高い正の相関が見られることを見出した。小松⁴⁸⁾は、熟期が異

なるオーチャードグラス8品種を用いた採種試験の結果から、早生品種ほど種子収量が多い傾向があること、1穂種子重が種子収量と最も密接に関連していることなどを見出した。一方矢萩ら¹²³⁾は、同熟期のオーチャードグラスの6品種系統を用いた試験において、穂数の方が1穂種子重よりも種子生産性との関連が密接だったことから、穂数を種子生産性の選抜指標とするべきであると論じている。イタリアンライグラスの種子生産性について杉信らは、種子収量を左右する形質は1穂種子重であるが、種子収量の選抜効果は高くなかったと報告している⁹⁶⁻⁹⁸⁾。ペレニアルライグラスの種子生産性を詳しく研究したElgersma^{15, 17)}は、1穂種子数が種子収量と密接に関連していること、全穎花数の15~20%程度しか収穫可能な種子を稔らせていないと考えられること、および品種系統間の1穂種子数の良否の序列は環境により変わりうることを報告している。

チモシーの種子生産性については、嶋田ら⁸⁰⁾が、選抜の進んだ集団では茎葉の生産性と種子の生産性との間に関連がないことを報告している。また、増谷ら⁵⁴⁾は熟期が早いものほど種子収量が多いことを見出した。さらに古谷ら²³⁾は、熟期の異なる品種系統間の種子収量とその構成要素を検討し、チモシーにおいて種子生産性が1穂当たり種子数と千粒重によって決定されていることを認めた。しかし、種子生産性の育種を進めるためには、同熟期の個体(あるいは品種系統)間の種子収量の違いが何に起因するかを明らかにし、そしてその要因の広義、狭義の遺伝率、および環境に対する安定性を把握し、さらにそれらの知見に基づいた効率的な育種法が確立されなければならない。本研究ではこの目的のため、まず第1段階として、同一の熟期(早生)に属する栄養系群の種子収量の違いがどの種子収量構成要素に起因しているかを調べ、併せて一般栽培上重要な形質と種子収量との関係を調べた。

4-1. 種子収量とその構成要素および各形質との関係

材料および方法

供試材料として、早生の200栄養系を選び、1995年6月28日、これらを北見農試圃場内に乱塊法5反復で個体植(栽植間隔60cm×90cm)した。以後、倒伏の発生を防止するための支柱を株際に設けるなど、採種栽培のための管理^{55, 60, 92)}を行いながら(採種年の早春の施肥量は、N

-P₂O₅-K₂O=6.0-6.9-6.0kg/10aとした), 1996年に各株ごとに採種を行った. 同年には種子収量など表4-1-1に示した形質を調査した. 以後本章および次章では, この試験を試験4Aと呼ぶ.

結果および考察

(1) 熟期と種子収量の関係

チモシーは自家不和合性の風媒花であるため, 開花期に他の個体の花粉が充分にない環境では種子収量は低下する. 試験4Aに供試した200栄養系の開花期と種子収量との関係(図4-1-1)でも, 両者の間には $r = -0.184^{**}$ ($n=200$) の有意な負の相関があり, 開花期の遅い個体の種子収量が減少する傾向が見られた. しかし, 開花期が全体の平均(7月19.9日)±標準偏差(2.00日)の範囲内にあった139栄養系では, 両者の間に相関が認められなかった ($r = +0.015$). このことから, この139栄養系においては開花期の違いが種子収量に影響を与えていないと判断した. 以後, 種子収量と各構成要素との関係については, この139栄養系を用いて検討した.

(2) 種子収量と各構成要素との関係

種子収量および各形質の分散分析結果を表4-1-2に示した. 種子収量の変異幅は6.4~60.2g/株であり, 平均が29.5g/株, 標準偏差が11.4g, 分散分析結果から推

定される広義の遺伝率は約90%であった.

種子収量および各構成要素相互間の相関係数を表4-1-3に示した. 種子収量を穂数と1穂種子重に分けた場合, 後者の方が前者に比べ非常に密接な関係にあった. 次いで, 1穂種子重とそれを構成する2形質, すなわち1穂種子数および千粒重との関係を見ると, 前者の方が後者に比べ高い相関係数を示した. さらに, 1穂種子数とそれを構成する2形質, すなわち穂長および穂1cmあたり種子数との関係を見ると, 後者の方が前者より高い相関係数を示した. なお穂1cmあたり種子数と穂の太さとは無関係であった.

古谷ら²³⁾による熟期が異なる品種系統群を用いた試験では, 種子収量は1穂種子数・千粒重の双方に強く影響されていたが, 今回の試験結果では, 種子収量と千粒重との関係が密接でなかった. しかし古谷らの試験においても, 同じ熟期(中生の早)に属する4品種系統(北見13~15号および「アッケシ」)における種子収量との相関は, 1穂種子数とでは高いが, 千粒重とでは低い. このことから, 千粒重と種子収量との深い関係は熟期が異なる個体群または品種系統群を試験した場合に見られる結果であり, 同一の熟期内の個体群または品種系統群を用いた場合には, 1穂種子数が主要な種子収量構成要素になると考えられる. いずれにしても, チモシーの種子生産性は穂数や穂長など, 採種を行わなくても容易に計測できる形質(外観形質)との関係が密接でなく, その確

表4-1-1. 試験4Aで調査した形質

形質	調査日	単位	測定・計算・評点法
(1) 種子収量構成要素に関する形質			
穂長①	7. 10	cm) 株の上部の 2穂を測定
穂の太さ	7. 10	cm	
穂数②	(採種後)	本/株	収穫後に調査 300粒の重量から算出
千粒重③	(同上)	mg	
種子収量④	(同上)	g/株	(4/②) × 1000
1穂種子重⑤	(同上)	mg/穂	
1穂種子数⑥	(同上)		(5/③) × 1000
穂1cmあたり種子数	(同上)		⑥/①
(2) 生育期節 ¹⁾ に関する形質			
出穂始	6月の日		3穂/株が出穂した日
開花始	7月の日		3穂/株が開花した日
開花期	7月の日		半分の穂が開花した日
採種期	8月の日		株が採種適期に達した日
(3) 栽培形質			
越冬性	5. 10		1:極不良~9:極良
早春草勢	5. 20		同上
出穂始の草丈	6. 19	cm	
出穂期の草丈	7. 2	cm	
斑点病罹病程度	7. 3		0:無, 1:微~9:甚
出穂期倒伏程度	6. 28		同上
草型	6. 19		1:直立~9:開帳

注) 調査日は全て1996年のもの.

1) 出穂始, 開花始など, 暦日で計測される形質の総称.

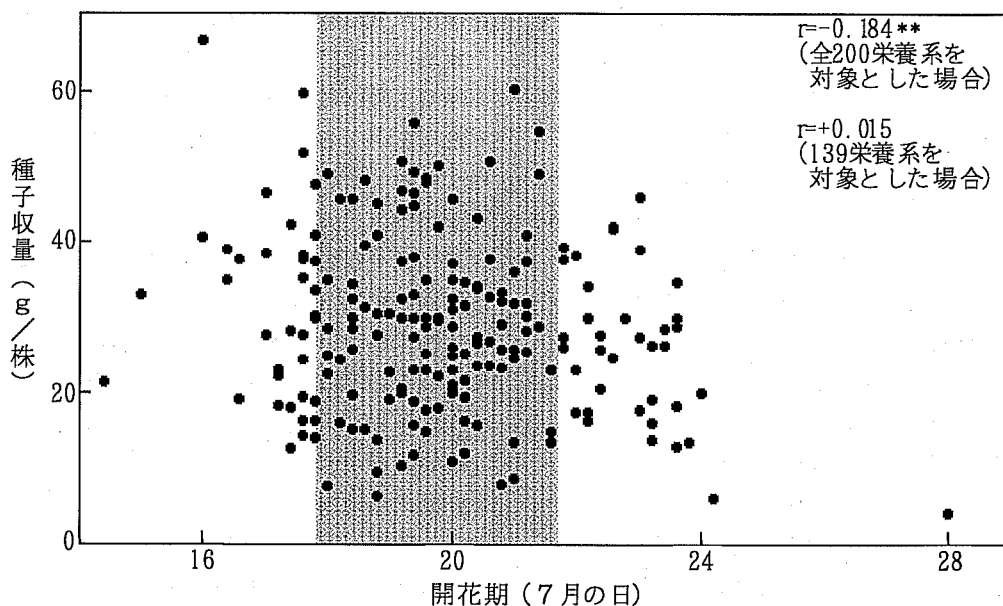


図4-1-1. 試験4 Aにおける200栄養系の開花期と種子収量との関係
 ■■■■■ 開花期が全体の平均(7月19.9日)±標準偏差(2.00日)の部分
 (この部分に139栄養系が含まれる. 本文参照)

** : 1%水準で有意.

表4-1-2. 試験4 Aにおける139栄養系の調査結果

形 質	平均	標準偏差	1sd(5%) ¹⁾	広義の遺伝率(%) ¹⁾
(1) 種子収量構成要素に関する形質				
種子収量	29.5	11.4	9.94	90.2
穂長	12.6	2.0	1.50	92.5
穂の太さ	6.61	0.70	0.879	79.5
穂数	193	42	42.0	87.0
千粒重	362	60	38.0	94.7
1穂種子重	157	61	54.9	89.5
1穂種子数	431	146	137.8	88.6
穂1cmあたり種子数	34.5	10.9	11.03	86.7
種子密度 ²⁾	12.6	4.7	4.34	89.0
(2) 生育期節(出穂始, 開花期など)に関する形質				
出穂始	23.0	2.3	1.56	94.0
開花始	16.0	1.0	1.10	83.8
開花期	19.7	1.1	1.43	78.0
採種期	19.1	3.1	0.78	99.2
出穂始～採種期の日数	58.1	3.3	1.76	96.4
出穂始～開花始の日数	24.0	1.9	1.43	92.6
開花始～採種期の日数	34.1	3.0	1.33	97.5
(3) 栽培形質				
越冬性	4.9	0.9	1.18	75.9
早春草勢	5.0	0.8	0.90	83.2
出穂始の草丈	98	8	7.7	88.6
出穂期の草丈	129	8	9.0	82.4
草型	5.4	1.4	1.31	88.1
出穂期倒伏程度	1.0	2.1	2.44	83.3
斑点病罹病程度	4.9	1.4	1.60	82.1

注) 各形質の調査日などについては表4-1-1を参照.

1) 分散分析結果からの推定値.

2) 穂1cmあたり種子重 (mg/cm).

実な検定のためには実際に採種を行わなくてはならないと判断された。

オーチャードグラスやライグラス類など、他の主要な自家不和合性の寒地型イネ科牧草においても、1穂種子数（または1穂種子重）が種子生産性と密接に関連していることが報告されている^{1, 14, 94, 96)}。また Elgersmaは、ペレニアルライグラスの1穂種子重と穂長や穂の太さなどとの関連が薄いことを報告している^{14, 16)}。今回チモシーにおいて得られた結果も、これらの草種における報告と同様であった。この試験結果から、育種によるチモシー種子生産性の改良のためには、1穂種子重、あるいは1穂種子重を穂長で除した穂1cmあたり種子重（以後これを種子密度と呼ぶ）を、選抜指標として採用することが有効であると判断された（本節では種子収量を構成する1要素として穂1cmあたり種子数を用いたが、この形質の算出のためには千粒重の測定を全供試材料に対して行う必要がある。種子収量との関係が薄い千粒重の計測を省略することで、より多くの材料の種子生産性を効率的に検定できるため、本研究では今後、種子密度を穂1cmあたり種子数に替えて用いることにした）。表4-1-3の最下段に示したように、試験4Aにおける種子密度

と種子収量および穂1cmあたり種子数との相関係数は、それぞれ0.735**、0.901**と高く、また分散分析結果から推定された種子密度の広義の遺伝率も、約89%と高かった（表4-1-2）。以後本研究では、これら2形質と種子収量とを総称して「種子生産性の指標」と呼ぶ。

(3) 種子収量と生育期節（暦日で計測される形質）との関係

各生育期節（出穂始、開花期など、暦日で計測される形質の総称）と種子収量および各構成要素との関係を表4-1-4に示した。出穂始、開花期が早く、採種期のおそい栄養系、すなわち出穂始～開花期～採種期の各生育期節間の日数が長い栄養系ほど種子収量（構成要素の中では穂長と千粒重）が多くなる傾向であった。しかし種子収量およびその構成要素に対して10%以上の寄与率（相関係数の自乗値）をもつ形質はなかった。

増谷らおよび古谷らの、熟期の異なる品種系統群を用いた試験^{23, 54)}では、熟期の早い品種系統ほど種子収量が多い傾向があった。しかし本試験の結果は、熟期を早生化させなくても種子収量を改良することが充分可能であることを示している。

表4-1-3. 種子収量および各構成要素相互間の相関係数¹⁾

形質 ²⁾	穂1cmあたり種子数	穂の太さ	穂長	千粒重	1穂種子数	1穂種子重	穂数	種子収量
種子収量	0.714**	0.047	0.306**	0.316**	0.804**	0.832**	0.288**	
穂数	-0.190*	0.084	0.111	-0.285**	-0.148	-0.241**		
1穂種子重	0.836**	-0.010	0.274**	0.481**	0.910**			
1穂種子数	0.891**	0.048	0.356**	0.107				
千粒重	0.167	-0.075	-0.100					
穂長	-0.082	0.059						
穂の太さ	0.024							
種子密度 ³⁾	0.901**	-0.032	-0.111	0.556**	0.784**	0.913**	-0.277**	0.735**

注) 1) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意。

2) 調査, 測定, 評点方法などは表4-1-1を参照。

3) 穂1cmあたり種子重(mg/cm)。

表4-1-4. 各生育期節¹⁾と種子収量および各構成要素との関係

	種子収量	穂数	穂長	穂1cmあたり種子数	千粒重
出穂始①	-0.195*	-0.124	-0.127	-0.111	0.030
開花期②	-0.111	0.084	-0.056	-0.123	-0.149
開花期	0.015	-0.060	0.048	0.045	-0.027
採種期③	0.178*	0.003	0.204*	0.049	0.256**
①～③の日数	0.299**	0.088	0.278**	0.121	0.219**
①～②の日数	0.179*	0.194*	0.125	0.070	-0.114
②～③の日数	0.220**	-0.025	0.229**	0.091	0.315**

注) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意 (n=139)。

1) 出穂始, 開花期など, 暦日で計測される形質の総称。

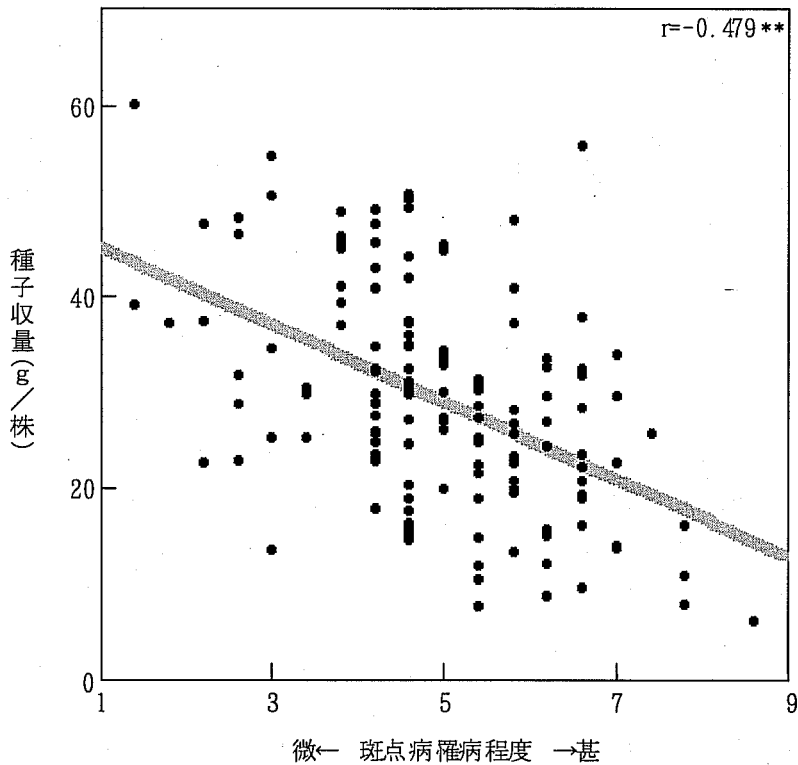


図4-1-2. 試験4Aにおける139栄養系の斑点病罹病程度と種子収量の関係

**：1%水準で有意.

(4) 種子収量と栽培形質との関係

一般（採草用としての）栽培上重要な形質と種子収量との相関係数を表4-1-5に示した。多くの相関が有意に高かったが、これらはいずれも育種上の正の相関、すなわち栽培上重要な形質が優れるほど種子収量が多くなるという相関であった。一例として、斑点病罹病程度と種子収量との関係を図4-1-2に示した。罹病程度の高い栄養系には種子収量が低いものが多い傾向があったが、これは斑点病の被害が増えるにつれ栄養系の生育自体が不良となったため、結果として種子収量が低い栄養系が多くなったものと考えられる。罹病程度の低い栄養系群には種子収量が高いものから低いものまでばらつ

きが大きかったため、斑点病抵抗性で一定以上の強い選抜を行っても、種子収量の効率的な改良には結びつかないが、斑点病抵抗性と種子収量という2形質を並行して改良することは充分可能と考えられた。種子収量と有意な相関が見られた他の一般栽培上重要な形質との関係についても同様な傾向にあり、したがって、一般栽培上重要な形質の改良と種子生産性の改良は充分両立すると判断された。

4-2. 種子収量およびその選抜指標の年次変動と狭義の遺伝率

前節の試験から、育種によるチモシーの種子生産性の改良のためには1穂種子重、あるいは種子密度が選抜指標として有効であることがわかったが、これら種子生産性の指標の狭義の遺伝率および環境に対する安定性などについての知見はない。したがって、第2段階の試験として以下の3試験を行い、種子生産性の指標の年次変動と狭義の遺伝率について検討した。

表4-1-5. 種子収量と栽培形質との間の相関係数

形質 ¹⁾	相関係数 ²⁾	形質 ¹⁾	相関係数 ²⁾
越冬性	0.168*	出穂期倒伏程度	
早春草勢	0.331**		-0.081
出穂始の草丈	0.210*	斑点病罹病程度	
出穂期の草丈	0.382**		-0.479**
草型	0.159		

注) 1) 各形質の測定、評点方法などは、表4-1-1を参照。

2) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意。

材料および方法

(1) 早生42栄養系を用いた採種試験(2000年採種)

耐倒伏性と競合力に優れる早生42栄養系を供試材料とし、1999年8月31日に、これらを北見農試圃場内に多交配配置12反復で個体植(栽植間隔:60cm×90cm)した。*Epichloe typhina* Tul.によって引き起こされる「がまの穂病^{65, 82)}」を予防するため、移植直前に各栄養系の根をトリホリン乳剤250倍液に24時間浸漬した⁸³⁾。その後、採種のための栽培管理を行いながら(採種年の施肥量は試験4Aと同様とした)2000年に各栄養系ごとに採種を行った。同年には表4-2-1に示した形質を調査した。以後本章および次章では、この試験を試験4Bと呼ぶ。

(2) 早生11栄養系を用いた採種試験(2002年採種)

試験4Bに供試された42栄養系から無作為に選ばれた11栄養系を、2001年8月25日に、試験4Bとは別の北見農試内圃場に、乱塊法3反復で再度個体植(栽植間隔:60cm×50cm)した。移植前のトリホリン乳剤処理は行わなかった。その後、採種のための栽培管理を行いながら(採種年の施肥量は、N-P₂O₅-K₂O=7.5-15.0-7.5kg/10aとした)、翌2002年に採種を行った。同年には表4-

2-2に示した形質を調査した。以後本章および次章では、この試験を試験4Cと呼ぶ。

(3) 早生11多交配後代系統を用いた試験(2002年採種)

試験4Cに供試された早生11栄養系の多交配後代系統(試験4Bにおいて2000年に採種された種子)と早生品種「ノサップ」の計12品種系統を、2001年7月11日に、試験4Cと同一圃場に乱塊法3反復で条播(畦間60cm, 畦長1.5m)した。播種密度は100g/aとした。その後、採種のための管理を行いながら(採種年の施肥量は試験4Cと同様)、翌2002年に採種を行った。また、採種前および採種時に表4-2-2に示した各形質を調査した。以後本章および次章では、この試験を試験4Dと呼ぶ。

結果および考察

(1) 試験4B, 4Cにおける種子収量と各構成要素の関係

試験4Bおよび4Cにおける各栄養系の種子収量および形質調査結果を、表4-2-3および表4-2-4に

表4-2-1. 試験4Bにおける調査項目

形質	調査日	単位	測定・計算・評点法
越冬性	5. 3		1:極不良~9:極良
出穂始		6月の日	株あたり3本が出穂した日
穂数	7. 4	本/株	立毛状態で実測
穂長①	7. 4	cm	代表的な穂を株あたり1本採取して計測 ¹⁾
穂1cmあたり穎花数②	7. 4	個/cm	実測, 計算 ²⁾
1穂穎花数	7. 4	1000個	①×②/1000
1穂種子重③	(採種後)	mg	採種時に代表的な穂を株あたり1本採取して実測 ¹⁾
種子密度 ³⁾	(")	mg/cm	③および③測定と同時に計測した穂長から算出
千粒重	(")	mg	400粒の重量から算出
種子収量	(")	g/株	実測

注) 調査日は全て2000年のもの。

1) 栄養系は12反復で個体植されていた。

2) ①で採取した穂の各々について、穎花40個分の長さを穂の上部・中部・下部の3ヶ所でmm単位で実測し、そこから穂1cmあたり穎花数を計算で求めた。

3) 穂1cmあたり種子重。

表4-2-2. 試験4Cおよび4Dにおける調査項目

形質	調査日	単位	測定・計算・評点法
越冬性	5. 3		1:極良~9:極不良
出穂始		6月の日	株または畦あたり3本が出穂した日
穂数	7. 4	本/株 ¹⁾	株全体または1.5m畦の中間部分60cmの穂数を立毛状態で実測
開花始		7月の日	株または畦あたり3本が開花した日
穂長①	(採種後)	mm	代表的な穂5本(株の場合)または10本(畦の場合)の平均値
1穂種子重②	(")	mg	"
種子密度 ²⁾	(")	mg/cm	10×②/①
種子収量	(")	g/株 ³⁾	株または畦の全ての穂からの種子収量

注) 1) 試験4Dにおいては本/畦。

2) 穂1cmあたりの種子重。

3) 試験4Dにおいてはg/畦。

表4-2-3. 試験4Bの調査結果

栄養系番号 ¹⁾	越冬性	出穂始	穂数	穂長	穂1cmあたり穎花数	1穂穎花数	1穂種子重	種子密度	千粒重 ²⁾	種子収量
1	4.4	17	65.2	169	135	2.28	337	21.6	457	11.6
2	4.8	18	75.9	200	91	1.81	543	28.7	579	17.6
5	4.7	19	114.8	165	106	1.77	616	38.8	507	24.5
7	5.0	15	104.1	170	79	1.35	484	26.4	551	23.2
8	4.8	16	76.6	138	100	1.37	768	55.1	680	23.1
11	4.5	20	79.8	183	102	1.85	595	32.4	440	26.3
18	4.7	19	105.1	155	102	1.57	598	40.4	565	34.5
21	4.5	16	65.2	273	145	3.96	865	32.9	432	23.4
27	5.0	17	89.4	176	98	1.72	861	48.0	671	35.4
28	4.8	18	52.9	219	111	2.45	780	36.4	481	27.9
33	4.2	18	74.7	171	131	2.25	518	32.4	485	16.7

試験4Cと重複して供試された11栄養系を対象とした場合

平均	4.8	17.5	82.2	184	109	2.03	633	35.7	532	24.0
標準偏差	0.23	1.5	19.20	36.6	20.0	0.733	167.3	9.59	86.3	7.15
種子収量との 相関係数 ³⁾	.763**	.205	.381	-.036	-.396	-.202	.640*	.614*	.388	(1.00)

全41栄養系²⁾を対象とした場合

平均	4.7	18.3	69.2	170	107	1.83	575	21.0	548	33.4
標準偏差	0.55	1.6	20.34	31.6	21.3	0.606	178.1	6.76	90.3	8.65
種子収量との 相関係数 ³⁾	.635**	-.312*	.341*	.365*	.026	.238	.654**	.673**	.010	(1.00)

注) 各形質の測定、計測、評点法は表4-2-1を参照。

1) 試験4Cと重複して供試された11栄養系のみ結果を示した。

2) 千粒重のみ40栄養系(本文参照)。

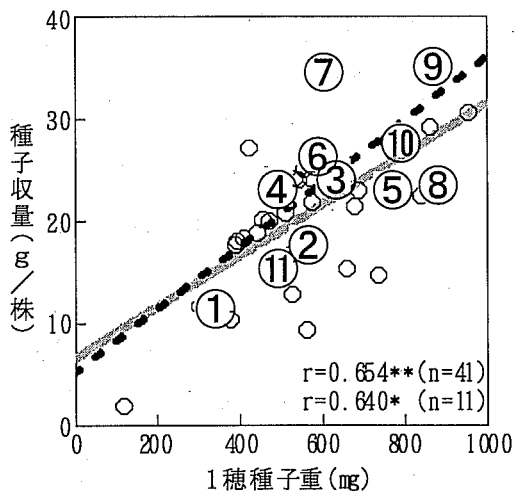
3) *, **:それぞれ5%, 1%水準で有意。

それぞれ示した。また、両試験における種子収量と1穂種子重の関係を図4-2-1に示した。試験4Bに供試した42栄養系のうち、1栄養系(No. 40)は穂の形が著しく奇形で全く種子がつかなかったため、結果の検討はこの栄養系を除いた41栄養系で行った。また、別の1栄養系(No. 38)は、種子収量が非常に少ないため、千粒重の計測が行えなかった。したがって、千粒重が関係する事項の検討については、この栄養系をも除いた40栄養系で行った。

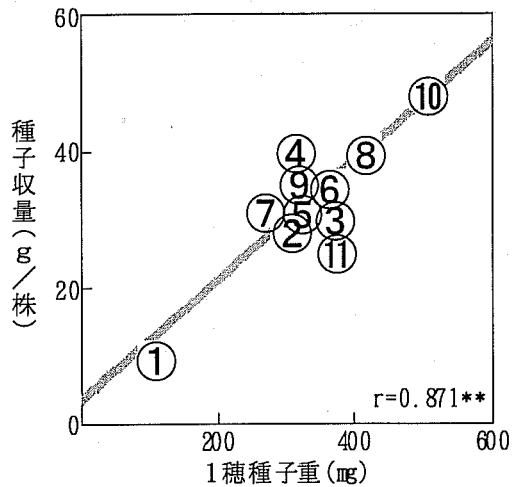
両試験においても試験4A同様、穂数よりも1穂種子重が種子収量と密接な関係にあり、また穂長よりも種子密度の方が1穂種子重と密接な関係にあった(表4-2-5)。この点において3試験の結果は一致するが、試験4Bでは4Aや4Cに比べ、穂数の種子収量への寄与率がやや高かった。この理由として、試験4Bでの栄養系の移植の時期と方法にやや問題があったことが考えられる。すなわち、試験4Aの栄養系が6月に移植されたのに対し、試験4Bの栄養系は8月に移植された。また、試験4Cでは行われなかった移植前のトリホリン乳剤処理が4Bでは行われたが、この処理は移植後の生育を不

良にさせる欠点がある。したがって、試験4Bに供試された栄養系の一部は、移植後の生育がトリホリン乳剤による影響を受けて不良となり、移植年のスタンド確立が不十分で茎数が十分に増えないままに越冬し、その影響が翌年の採種時まで残ったと考えられる。実際、試験4Aにおける越冬性(数値が低いほど越冬性が優れる)と種子収量の相関係数は0.168だったのに対し、試験4Bでのそれは0.635であった。また、試験4Cでのそれは0.558と試験4Bに近い値であったが、株あたり穂数の変動係数(標準偏差を全平均で割った値)は試験4Bでは29.4%だったのに対し、試験4Cでは12.0%しかなかった。移植前にトリホリン乳剤処理が行われなかった試験4Cでは、移植年の生育が総じて良好で、翌年の越冬性が優れる栄養系とそうでない栄養系間の茎数(≒穂数)の絶対的な差が小さかったため、穂数が種子収量に与える影響が、試験4Bに比べ小さくなったものと考えられる。このことから、試験4Bの種子収量については、穂数を考慮しつつ、データを多少注意して取り扱う必要があると考えられた。

また、試験4Bにおいては計算により1穂穎花数を求



(a) 試験4 B (2000年採種) の場合



(b) 試験4 C (2002年採種) の場合

図4-2-1. 試験4 B, 4 Cにおける1穗種子重と種子収量との関係

両図の○で囲まれた番号は、試験4 Cにおける栄養系番号を示す。また(a)の小さい印は、他の30栄養系を示す。
 (a)の灰色の実線および黒の点線は、それぞれ全41栄養系および試験4 Cと重複している11栄養系についての回帰直線を示す。
 *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意。

表4-2-4. 試験4 Cの調査結果

栄養系番号 ¹⁾	越冬性	出穂始	穂数	開花始	穂長	種子収量性の指標		
						1穗種子重	種子密度	種子収量
1(1)	4.7	9	142	7	148	102	7.0	9.3
2(2)	4.3	16	171	12	138	297	21.0	28.5
3(5)	4.7	12	163	7	118	343	29.3	33.3
4(7)	5.0	8	170	7	153	312	20.4	39.4
5(8)	4.7	9	141	7	120	325	27.8	31.8
6(11)	4.7	12	119	6	127	351	27.8	31.6
7(18)	5.0	14	171	7	129	285	21.1	30.9
8(21)	5.3	10	144	7	180	402	24.0	39.2
9(27)	4.3	13	167	10	143	317	21.5	35.0
10(28)	5.7	11	153	11	175	503	28.7	48.1
11(33)	3.7	11	128	8	131	368	28.3	25.5
平均	4.7	11.4	152	8.1	142	326	23.4	32.1
標準偏差	0.53	2.38	18.3	1.97	20.7	97.4	6.47	9.73
遺伝率(% ²⁾	63.0	96.3	45.2	85.8	60.2	71.7	70.3	87.8
種子収量との相関係数 ³⁾	.558	.010	.260	.256	.413	.871**	.664*	(1.00)

試験4 Bの同形質との寄与率(種子収量性の指標のみ)(%)⁴⁾

全11栄養系について見た場合	44.4	26.0	37.6
年次変動の大きい10栄養系 ⁵⁾ について見た場合	17.4	4.5	10.4

注) 各形質の測定, 計測, 評点法は表4-2-1を参照。

1) カッコ内は試験4 Bにおける栄養系番号を示す。

2) 分散分析結果から推定された広義の遺伝率。

3) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意。

4) 2000年に同じ栄養系群から採種を行った試験4 Bとの間で, 試験結果がどの程度一致するかを示す指標。

5) 試験4 Bと4 Cの間で種子収量性の序列の変動が大きかった10栄養系(本文参照)

表4-2-5. 1穂種子重と種子生産性に関連する他の形質との相関

(a) 試験4Bの場合					(b) 試験4Cの場合		
形質	穂長	1穂穎花数	種子密度	千粒重	形質	穂長	種子密度
1穂種子重	0.431**	0.320*	0.794**	-0.062	1穂種子重	0.335	0.847**

注) n=41 (ただし千粒重のみn=40. 本文参照).
 (a), (b)共通) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意.

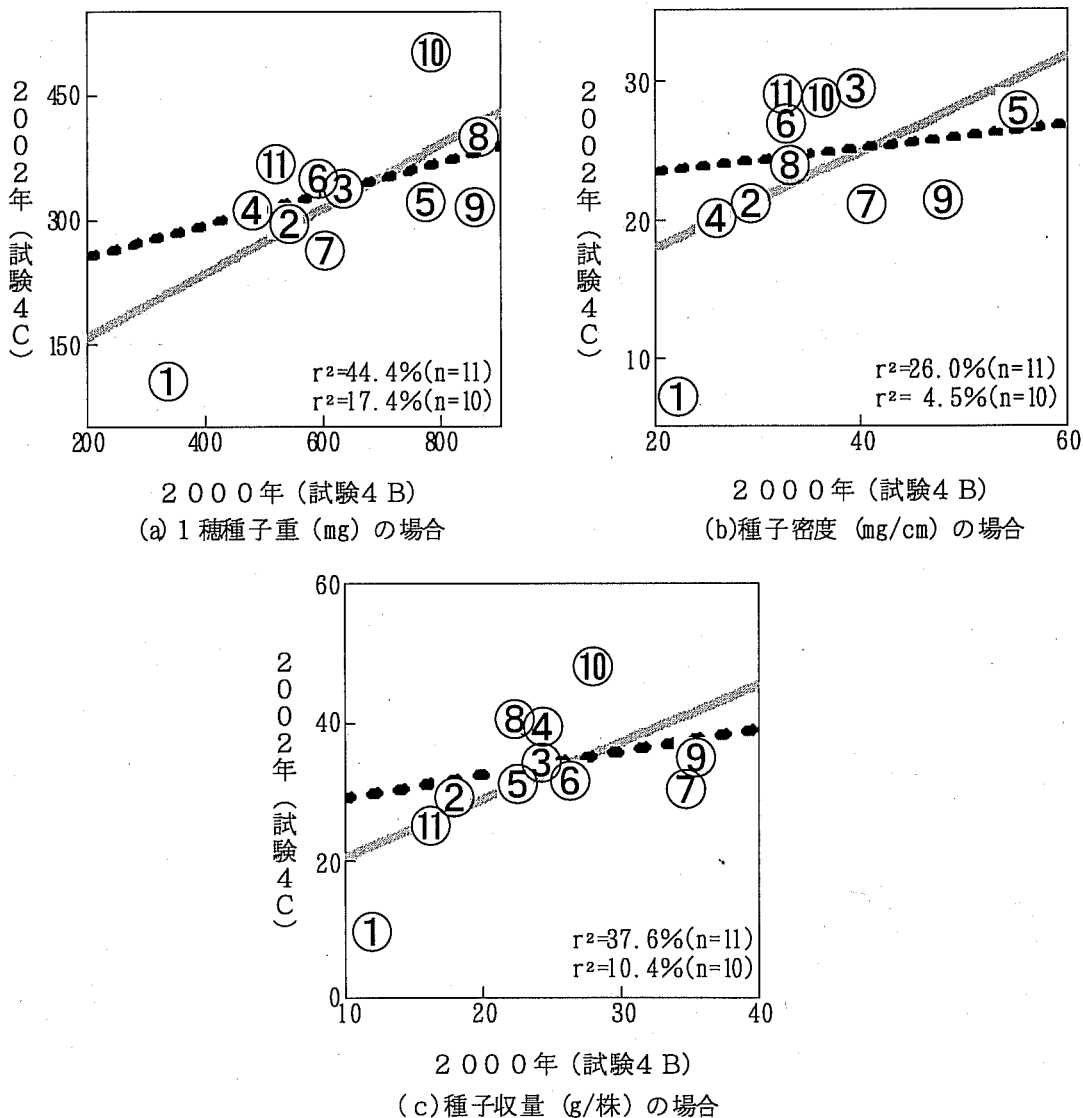


図4-2-2. 種子密度と1穂種子重の年次間変動

両図の○で囲まれた番号は、試験4Cにおける栄養系番号を示す。
 灰色の実線および黒の点線は、それぞれ全11栄養系について、および圃場試験で種子収量性の
 序列の年次間変動が大きかった10栄養系 (本文参照) についての回帰直線を示す。

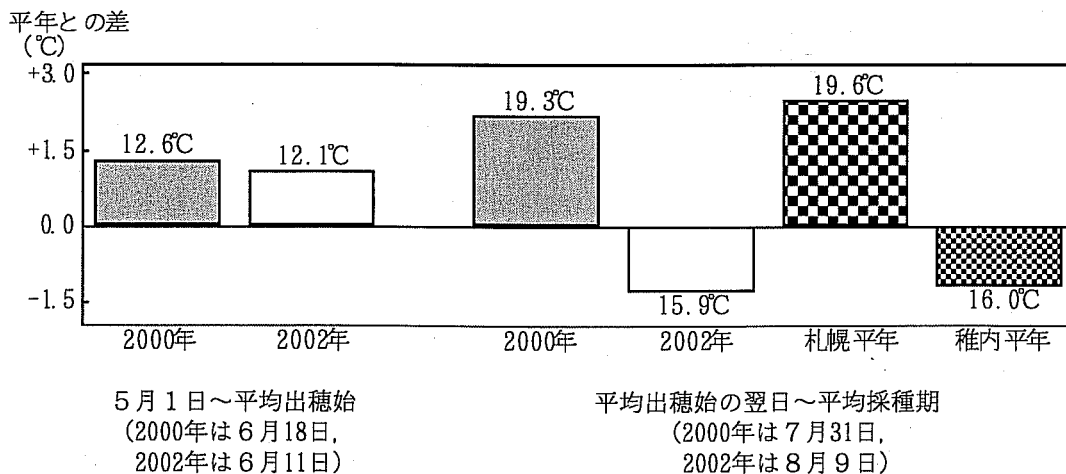


図4-2-3. 2000年と2002年の北見農試近傍のアメダスポイント（常呂郡置戸町境野）における気温

各棒グラフ近傍の数値は実気温を、またグラフの高さは平年値との差を示す。ただし「札幌平年」のグラフの高さは6月18日（2000年の平均出穂始の翌日）～7月31日（同年の平均採種期）の札幌と境野の平年値の差を、また「稚内平年」のグラフの高さは6月12日（2002年の平均出穂始の翌日）～8月9日（同年の平均採種期）の稚内と境野の平年値の差を、それぞれ示す。（気象庁提供のデータを編集）

めた（表4-2-1）が、表4-2-5に示したように、これと1穂種子重との相関は $r=0.320$ とあまり高くなかった。また、千粒重と1穂種子重との関係は $r=-0.062$ とごく低いことから、1穂種子重は1穂頭花数よりも稔実率により強く影響されたと推定される。Elgersmaは、種子生産性の劣るペレニアルライグラス品種では種子生産性の優れるものに比べ、稔実率が低いことを見出している¹⁰⁾が、チモシーの種子生産性の良否も、ペレニアルライグラスと同様に、主に稔実率によって決定されている可能性があると考えられた。

(2) 種子生産性の指標の年次変動

試験4Bと4Cは、同一栄養系を異なる年次に採種したものであるため、両者の結果から種子生産性の年次変動を検討できる。この様子を表4-2-4の最下段および図4-2-2に示した。寄与率（ r^2 ）、すなわち双方の試験結果の一致度は、1穂種子重で44.4%、種子密度で26.0%、種子収量で37.6%であり、いずれもその寄与率が50%に満たなかったことから、種子生産性の2か年の調査結果の間の一致度は充分には高くないと結論された。

個々のデータを見ると、2000年（試験4B）において3形質ともに最も劣った栄養系No.1（本節での栄養系番号は試験4Cのものを用いる）は、2002年（試験4C）においても同様に劣った。しかしそれ以外の10栄養系については両年次間での序列の変動が大きく、これら10栄養系について見た場合の1穂種子重、種子密度および種

子収量の3形質の年次間寄与率は、それぞれ17.4%、4.5%、10.4%と低くなった。

本研究の試験結果からは、このような大きな年次変動が発生した原因を特定できないが、1つの可能性として、両年の出穂始以降の気温の違い（図4-2-3）が考えられる。今、便宜的に5月1日から平均出穂始（2000年の試験4Bで6月11日、2002年の試験4Cで6月18日）までを生育期間の前期、その翌日から平均採種期（試験4Bで7月31日、4Cで8月9日）までを同後期と分けると、前期の平均気温は両年ともほぼ同じだったが、後期では、両年の平均気温に3.4°Cの差があった（2000年：19.3°C、2002年：15.9°C）。これは、この時期の札幌と稚内の平均気温の平年値（それぞれ19.6°C、16.0°C）の差に匹敵する（2002年に気象庁から提供されたデータによる）。温度と種子生産性との関係についてElgersmaは、ペレニアルライグラスの花粉管伸長速度を異なる温度条件で調べた結果、種子親の遺伝子型と温度との間に有意な交互作用があったと報告している¹⁰⁾。もしチモシーにも同様な交互作用が存在すれば、これが種子生産性の年次変動の大きさとなって現れる可能性があると考えられる。

以上のように、チモシーの種子生産性は年次による振れがやや大きい、つまり環境に対しやや不安定な面を持つ形質と言わざるを得ず、その選抜を行う場合、緩い選抜（種子収量が少ないものを落とす）なら1か年のデータでも充分可能であるが、厳しい選抜（種子収量が多いものだけを選ぶ）を行う際には、複数年にわたって、あるいは複数の異なった環境条件下で行われた試験結果が

不可欠と考えられた。

種子生産性の研究が進んでいるオーチャードグラスやライグラス類では、環境、とくに採種を行う場所が変わることで、品種系統間あるいは個体間の種子収量の序列が大きく変わり、したがって育成地での種子生産性の選抜が増殖地を含む他の場所での種子生産性の改良に必ずしも結びつかないことが報告されている^{94,123,124)}。CaslerらおよびBarkerらは、アメリカ合衆国のオーチャードグラスにおいてこの問題を克服するため、Convergent / Divergent Methodによる種子生産性の改良を試みた⁵⁾。この方法は、種子生産性の改良は種子生産地帯で行われるべきとの判断に基づき、(粗飼料生産のための)栽培が盛んな同国の東海岸において一般栽培特性の選抜

を、そして種子生産が盛んな同国西海岸において種子生産性の選抜を、それぞれ交互に行う一種の循環選抜であり、一定の成果を上げたことが報告されている。本研究では、試験地を変えた場合のチモシーの種子生産性の反応については検討できなかった。しかし、今回見られた年次変動から推定すれば、チモシーにおいても他の主要な寒地型イネ科牧草同様、試験地が異なれば、種子生産性の品種系統間の序列が異なる可能性が大きい。北見農試で育成されたチモシー品種は、北見農試以外の日本国内での増殖後、海外で再度増殖された後に市販されるが、優良品種の普及に要する時間を確実に短縮するためには、育成地だけでなくこれらの種子増殖地での種子生産性の検定も必要となろう。

表4-2-6. 試験4Dの調査結果

品種 系統名 ¹⁾	越冬 性	出穂 始	穂 数 ²⁾	開花 始	穂 長	1穂 種子重	種子 密度	種子 収量 ³⁾
1	5.0	8	147	4	140	186	13.3	60.0(85)
2	5.0	10	158	6	120	239	19.9	70.0(99)
3	5.0	8	183	6	129	276	21.5	77.9(110)
4	5.3	8	194	6	138	245	17.6	65.2(92)
5	5.3	8	171	6	116	250	21.6	77.0(109)
6	4.7	9	180	5	130	196	15.1	57.9(82)
7	4.7	9	185	5	126	193	15.5	73.2(104)
8	5.3	8	157	6	142	304	21.3	86.7(123)
9	5.0	9	171	6	121	167	13.9	66.2(94)
10	5.0	9	159	6	134	255	19.0	77.7(110)
11	5.0	8	192	5	130	268	20.6	66.5(94)
ノサップ	5.7	9	173	5	123	217	17.6	70.5(100)
全平均	5.1	9	173	6	129	233	18.1	70.7
系統 ⁴⁾ 平均	5.0	9	173	6	130	234	18.1	70.8(100)
系統 ⁴⁾ 標準偏差	0.21	0.7	15.7	0.7	8.5	43.1	3.18	8.66
広義の遺伝率(% ⁵⁾	0.0	60.1	24.3	29.4	71.7	48.8	39.1	21.9
種子収量との 相関係数 ⁶⁾	.314	-.159	-.186	.593	.017	.709*	.716*	(1.00)
試験4C(2002年採種)の結果を用いた場合								
親子相関 ⁶⁾	.151	.845**	.038	.402	.657*	.566	.637*	.560
狭義の遺伝率(% ⁷⁾	—	48.9	—	28.0	53.8	50.1	62.6	—
試験4B(2000年採種)の結果を用いた場合								
親子相関 ⁶⁾	.245	.456	.704*	—	.528	.211	.230	.215
狭義の遺伝率(% ⁷⁾	—	41.6	—	—	24.4	14.6	11.9	—

注) 各形質の測定、計測、評点法は表4-2-1を参照。

1) 系統名1~11は、試験4Cにおける栄養系番号1~11の多交配後代系統である。

2) 1.5mの畦の中間部分60cmの穂数。

3) カッコは「ノサップ」に対する百分比。

4) 「ノサップ」を除く11系統を指す。

5) 分散分析結果からの推定値。ただし計算上遺伝率が負となる場合はゼロとした。

6) *, **: それぞれ5%, 1%水準で有意。

7) 片親回帰の手法による推定値。ただし評点評価である越冬性と、親子で計測単位の異なる穂数および種子収量については、この計算を行わなかった。

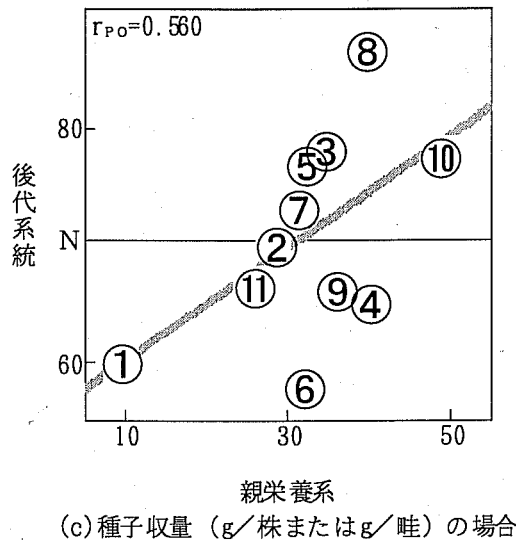
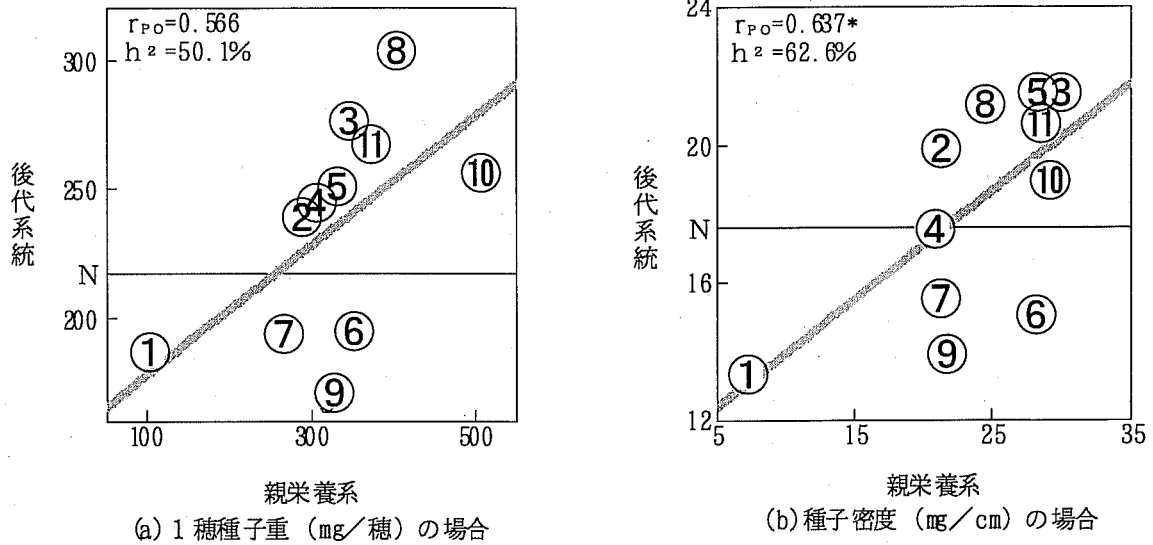


図4-2-4. 種子収量と1穂種子重の親子相関 (r_{Po}) および狭義の遺伝率 (h^2)

h^2 の計算には片親回帰の手法を用いた。

ただし種子収量については親子で計測単位が異なる (親: g/株, 子: g/m²) ため、遺伝率の計算を行わなかった。両図の○で囲まれた番号は、試験4Cにおける栄養系番号 (=試験4Dにおける系統番号) を示す。また「N」と書かれた部分にある横線は、当該形質における「ノサップ」の試験結果を示す。*: 5%水準で有意。

(3) 種子生産性の指標の狭義の遺伝率

試験4Dは試験4Cと同一年次に同一圃場で行ったものであり、供試材料には試験4Cで供試した栄養系の多交配後代系統 (以下後代系統と略記) が含まれているので、両者を比較することにより種子生産性の狭義の遺伝率を検討できる。この結果を表4-2-6および図4-2-4に示した。

試験4Dの種子収量と1穂種子重、あるいは種子密度との間の相関は前述した各試験とほぼ同様に高かったが、試験4C、すなわち親栄養系に比べ、分散分析結果

から推定された広義の遺伝率が低く、とくに種子収量では21.9%と低かった。これは、試験4Dで検定されている後代系統の遺伝的変異が、4Cで検定されている親栄養系に比べ小さいことによると考えられる。理論的には後代系統の遺伝的変異 (標準偏差) は親栄養系のその1/2倍になるため、広義の遺伝率の算出基礎となる後代系統の遺伝分散は、親栄養系のその1/4倍になる。試験4Dでは反復数を親 (試験4C) と同じ3としたが、今後後代系統群を用いて種子生産性の検定を行う場合には、(親) 栄養系群を用いた場合よりも反復数を増やすな

ど、試験精度の向上に対する配慮が必要になる。

供試された全11組の親子の結果を基に、片親回帰の手法によって推定された狭義の遺伝率は1穂種子重で50.1%、種子密度で62.6%であった。種子収量については親子で栽植様式が異なる（親はg/株、子はg/畦、表4-2-2）ため、この手法での狭義の遺伝率の推定はできなかったが、その親子相関は0.560であった。1穂種子重・種子密度の狭義の遺伝率の推定値がいずれも50%を超え、また種子収量において子の広義の遺伝率が21.9%と低かったにもかかわらず親子相関が0.5を超えたことから、同一環境条件下におかれた場合のチモシーの種子生産性の狭義の遺伝率は高いとの結論に達した。

Caslerら⁹⁾は前述の Convergent / Divergent Method において、オーチャードグラスの1穂種子重の実現遺伝率が3~23%であったと報告している。また、杉信ら^{97, 98)}は、種子生産性について選抜したイタリアンライグラスの集団の後代の種子収量が母集団と大差なかったことから、イタリアンライグラスの種子生産性の選抜効果は低いと論じている。チモシーの種子生産性の狭義の遺伝率についてはこれまで報告がないが、今回得られた狭義の遺伝率の数値はCaslerら、あるいは杉信らの報告と比較するとかなり高い。この原因は、狭義の遺伝率の測定の方法の違いに起因していると考えるのが妥当であろう。すなわち、Caslerらは実現遺伝率、つまりある年次における種子生産性で選抜した個体の後代の種子生産性を、異なる年次で評価している。杉信らのイタリアンライグラス種子生産性の選抜効果の検定方法も同様である。それに対し今回は、親子を同じ年に同じ圃場で、すなわち同一の環境条件下で検定している。前述したように、チモシーや他の主要な寒地型イネ科牧草の種子生産性は環境の影響を受けやすい形質である。したがって、杉信らやCaslerらの研究で、種子生産性の狭義の遺伝率

（あるいは選抜効果）が高くならなかった一因として、親子の種子生産性の検定年次（=環境条件）の違いが関与している可能性がある。本研究においても、親のデータとして2000年に採種された試験4Bの結果を用いた場合、計算される狭義の遺伝率（表4-2-6の最下段の数字）は11.9~14.6%（狭義の遺伝率が推定できない種子収量の親子相関は0.215）に低下し、Caslerらがオーチャードグラスで行った報告と大差はなくなる。

また早生の標準品種（現在の流通品種）「ノサップ」の種子生産性と、供試された11後代系統の種子生産性の平均値は同程度であった（表4-2-6、図4-2-3）。種子生産性の指標の狭義の遺伝率が高く、また試験4Cで観察された種子生産性の指標の変動係数が28~30%だったことを考え併せると、今後種子生産性の改良を念頭に置いた育種により、「ノサップ」の種子生産性を上回る優良系統を育成できる余地が充分にあると考えられた。

以上のことから、チモシーの種子生産性には、(a)試験年次など、環境が変わることにより序列が大きく変化する、こと、および(b)同一環境条件下で評価・推定される狭義の遺伝率が高いこと、という2つの特徴があり、したがってその効果的な改良のためには、1回の検定を基に選抜を行う場合は複数回の選抜が必要であり、また1回の個体選抜しか行わない場合は複数の環境条件下における検定が求められる、との結論に達した。

先にチモシーの種子生産性の検定について、その試験は育種場所だけでなくそれ以外の種子増殖予定地でも行われるべきだと論じたが、この節で得られた知見、すなわち栄養系の方が後代系統よりも高い広義の遺伝率を得やすいことを考えると、より少ない労力、面積で同程度の精度の検定を行うためには、可能な限り栄養系を材料とするべきであろう。