九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

LoliumとFestucaの種・属間雑種に関する研究

永松, 土巳
九州大学農学部育種学教室

大村, 武
九州大学農学部育種学教室

峯, 浩昭
九州大学農学部育種学教室

https://doi.org/10.15017/22914

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 21 (1), pp.35-45, 1964-01. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

Lolium と *Festuca* の種・属間雑種に関する研究*

永松土巳・大村　武・峯　浩昭

Studies on the interspecific and intergeneric hybridizations between *Lolium* and *Festuca*

Tsutsumi Nagamatsu, Takeshi Omura and Hiroaki Mine

緒　　言

畜産の振興は，わが国農業政策の重点課題に取上げられ，その成否は将来の農村の浮沈にかかわるとさえ考えられている．そのためには，まず飼料の生産確保が欠くべからざる条件となるが，山野草に依存してきた従来の飼養管理方法では高度の畜産業は育たない．わが国の気候風土に適した優良な土着の山野草や飼料作物を欠くことは本問題の大きな隘路となつている．欧米からの導入飼料作物では直ちにこの要望に応じえないうらみがあり，ここに新飼料作物育種の重要性が痛感される．

トール・フェスクおよびメドウ・フェスクは夏の高温・乾燥に極めて強く，適応性の大きい永年性作物である．かつ，耐寒性もあり，暖地では冬期間も緑色を保持するが，飼料価値は劣つている．一方，永年性のペレニアル・ライグラスおよび1年性のイタリアン・ライグラスは冬期温暖で湿潤な地方に適し，飼料価値も高いが，夏期の高温・乾燥には弱い．

この研究は飼料価値は高いが，高温・乾燥に弱い *Lolium* と高温・乾燥に強い *Festuca* との属間交雑により，両者の優良形質を兼ね備えた，わが国暖地向牧草の育成の可能性を検討する目的で企図された研究の一部である．

Lolium と *Festuca* の属間雑種を最初に試みた人は Garton といわれているが成果は明らかでない（Mac Alpine 1898）．*Lolium* と *Festuca* の属間交配による F_1 植物および戻し交配による BF_1 植物の育成に最初に成功した人は Jenkin(1933) で，同時代の研究者として Nilsson(1930), Holmberg (1930), Peto(1933) らがあり，彼等は自然雑種および人工雑種について，主として細胞遺伝学的研究を行なつている．ついで，Meyer (1939), Crowder (1953) により育種の基礎的研究が行なわれ，一方，Carnahan, Hill (1955), Hertzsch (1955), Beddow (1953), Wit (1958) らは実用化への努力をつづけてきた．このような諸外国における研究に対し，わが国では，飼料作物の育種は日が浅く，近年ようやくその開始をみたとはいえ，この方面の研究はほとんど着手されていない．

本研究は綜合研究「種属間交雑による牧草の育種に関する基礎的研究」の分担課題として，九州大学農学部育種学教室において，1961年4月から1963年3月まで2カ年にわたつて行なわれたもので，主として峯浩昭によつて推進され，供試した母本の材料は本学栽培学教室江原薫教授の好意によるものである．

材料および方法

本研究ではつぎの4種を使用した．

1. *Lolium perenne* L. (Perennial ryegrass) 2n=14
2. *Lolium multiflorum* Lam. (Italian ryegrass) 2n=14
3. *Festuca arundinacea* Schreb. (Tall fescue) 2n=42
4. *Festuca pratensis* Huds. (Meadow fescue) 2n=42

交配は5月中旬から6月上旬にかけて，すべて屋外の圃場において，人為的に除雄・授粉を行なつた．なお一部の F_1 植物および両親個体に袋掛けを行ない，自家稔性程度を検討した．

成熟期に両親と F_1 植物について稈長・穂長・穂数・1穂全小穂数・穂の節数・1次枝梗数・芒の有無等の形質調査を行なつた．稈長・穂長は，各個体について最長のものから5本を選んで測定した．1穂全小穂数・穂の節数・1次枝梗数は各個体中最高の草丈を示すもの1穂を選んで調査した．

* 育種学教室業績．
日本育種学会第22回講演会にて発表．

花粉母細胞観察のため，4月中旬から5月中旬にわたつて，両親と F_1 個体の穂を採取した．穂は出穂後1週間前後経過したものを選び，醋酸アルコール（1：3）で24時間固定した後，70％アルコールに移し，2°C の冷蔵庫に貯蔵し，随時アセトカーミンおしつぶし法によつて染色顕鏡した．花粉稔性は開花日の葯についてアセトカーミン染色により，濃染正形粒を稔性花粉として％で示した．

実験結果

1. 交雑親和性

両親間に交雑が可能か否かは種・属間交雑の育種の出発点に横たわる重要な問題である．

(1) 属間交配の成績；1961年の交配は，*Lolium* を母にした組合わせだけを行ない，1962年には相反交雑を実施した．2カ年の総計で，全授粉小花数3122に対して271個体，すなわち8.7％の強健な F_1 植物を得た．交雑成功率は，交雑方向によつて異なり，*Lolium* すなわち染色体数の少ない種を母にした場合は初年目は11.2％，2年目は11.7％であつた．これに対し，2年目の逆交雑，すなわち染色体数の多い *Festuca* を母にした場合には僅かに0.7％にすぎなかつた．このような組合わせ方向による交雑成功率の違いは，*L. pereune* を含む組合わせにおいて，特に明瞭であつた．すなわち，*L. perenne*×*F.* sp. では12.1％と高く，*L. multiflorum*×*F.* sp. では4.5％と低かつた．第1表に属間交雑の結果を示した．この表で発芽歩合は着粒数に対する割合を示し，雑種個体の％は授粉小花数に対する割合で示した．

Table 1.　Results of intergeneric crosses of *Festuca* and *Lolium*.

Cross combination	Year	No. of florets pollinated	Caryopsis developed No.	Caryopsis developed %	Germination No.	Germination %	Hybrid plants No.	Hybrid plants %
L. perenne × *F. arund.*	1961	1035	428	41.4	163	38.1	122	11.8
L. perenne × *F. arund.*	1962	137	71	51.8	30	42.3	20	14.6
reciprocal	1962	185	15	8.1	0	0.0	0	0.0
L. perenne × *F. prat.*	1961	264	146	55.3	91	62.3	56	21.2
L. perenne × *F. prat.*	1962	42	26	61.9	16	61.5	10	23.8
reciprocal	1962	69	12	17.4	1	8.3	1	1.4
L. mult. × *F. arund.*	1961	551	217	39.4	53	24.4	35	6.4
L. mult. × *F. arund.*	1962	38	17	44.7	1	5.9	0	0.0
reciprocal	1962	225	15	6.7	7	46.7	3	1.3
L. mult. × *F. prat.*	1961	465	152	32.7	44	28.9	23	4.9
L. mult. × *F. prat.*	1962	47	26	55.3	1	3.8	1	2.1
reciprocal	1962	64	31	48.4	0	0.0	0	0.0
Total		3122	1156	37.0	407	35.3	271	8.7

(2) 種間交配の成績；授粉小花数290に対して，84個体すなわち29％の健全な F_1 植物を得た．種間交雑と属間交雑とを比較してみると，着粒率は種間で40％，属間で37％と大差はないが，発芽率，雑種個体生存率では大いに異なり，発芽率では種間では74.2％と高く，属間では35.2％と半ばにも達しない．雑種個体生存率では授粉小花数に対して種間では29.0％，属間では8.7％，発芽数に対しては種間では97.7％，属間では66.6％で，いづれの面からみても，種間の場合が属間に比して著しく勝つている．なお種間交雑の

Table 2.　Results of interspecific crosses of *Festuca* and *Lolium* in 1962.

Cross combination	No. of florets pollinated	Caryopsis developed No.	Caryopsis developed %	Germination No.	Germination %	Hybrid plants No.	Hybrid plants %
F. prat. × *F. arund.*	77	27	35.1	24	88.9	24	31.2
F. arund. × *F. prat.*	82	22	26.8	20	90.9	20	24.4
L. mult. × *L. perenne*	94	55	58.5	39	70.9	37	39.4
L. perenne × *L. mult.*	37	12	32.4	3	25.0	3	8.1
Total	290	116	40.0	86	74.2	84	29.0

場合，*L. perenne*×*L. multiflorum* の組合わせでは交雑成功率が他の3組合せの場合よりも明らかに低く，1/3 前後にすぎなかつた．

(3) 戻し交配の成績；F_1 植物に両親を戻し交配した場合は，第3表に示す如く，全交配小花数 2298 に対して，僅かに3粒の種子が得られたが，これらはすべて発芽しなかつた．

Table 3. Results of backcrosses in 1962.

Cross combination	No. of florets pollinated	Caryopsis developed No.	Caryopsis developed %	Germination No.	Germination %
(*L. perenne* × *F. arund.*) × *L. perenne*	646	0	0.0	0	0.0
(*L. perenne* × *F. arund.*) × *F. arund.*	617	0	0.0	0	0.0
(*L. perenne* × *F. prat.*) × *L. perenne*	247	0	0.0	0	0.0
(*L. perenne* × *F. prat.*) × *F. prat.*	209	1	0.5	0	0.0
(*L. mult.* × *F. arund.*) × *L. mult.*	151	0	0.0	0	0.0
(*L. mult.* × *F. arund.*) × *F. arund.*	204	2	1.0	0	0.0
(*L. mult.* × *F. prat.*) × *F. mult.*	140	0	0.0	0	0.0
(*L. mult.* × *F. prat.*) × *F. prat.*	84	0	0.0	0	0.0
Total	2298	3	0.1	0	0.0

(4) 同系交配の成績；2個体からそれぞれ1穂ずつを選び，一緒に袋掛けを行ない，自然に相互授粉を行なわせた．その結果は第4表に示す通りで，全く着粒をみなかつた．

Table 4. Results of inbreeding (sib-crossing) in 1962.

Cross combination	No. of florets calculated	Caryopsis developed No.	Caryopsis developed %
(*L. perenne* × *F. arund.*) × (*L. perenne* × *F. arund.*)	717	0	0.0
(*L. perenne* × *F. prat.*) × (*L. perenne* × *F. prat.*)	441	0	0.0
(*L. mult.* × *F. arund.*) × (*L. mult.* × *F. arund.*)	568	0	0.0
(*L. mult.* × *F. prat.*) × (*L. mult.* × *F. prat.*)	637	0	0.0

5) 自殖の成績；*Lolium* と *Festuca* は共に一般には他家授精作物とされているが，F_1 植物と両親の自家稔性の程度をみるために，袋掛けを行ない自殖を試みた．その結果は第5表に示す如く，F_1 植物では全然種子が得られなかつたが，両親ではある程度の自殖種子が得られ，とくに *F. arundinacea* では 29.4 %とかなり高い自然率がみられた．自然状態では両親の場合は種子が非常に脱落しやすく，比較調査はできなかつた．

Table 5. Results of selfing in 1962.

Materials	No. of florets calculated	Caryopsis developed No.	Caryopsis developed %
L. perenne×*F. arundinacea*	767	0	0.0
L. perenne×*F. pratensis*	200	0	0.0
L. multiflorum×*F. arundinacea*	473	0	0.0
L. multiflorum×*F. pratensis*	220	0	0.0
F. arundinacea	541	159	29.4
F. pratensis	921	64	7.0
L. perenne	552	9	1.6
L. multiflorum	389	15	3.9

2. 形態的特性

雑種種子は，両親に比し発芽が不揃いで，初期生育は劣るが，その後は順調な生育を示し，強健な雑種植物が多数育成された．しかし，矮小な個体から親と同程度の大きさのものまで広い変異がみられた．F_1 植物の外観は，概して *Festuca* に類似し，例えば *Lolium* の穂状花序に対して，F_1 植物の穂は *Festuca* と同じ円錐花序を呈し，葉は *Festuca* よりもやや繊細である．なお F_1 はすべて永年性であつた．以下に両親と比較した形態的特性のいくつかについて変異の概略をのべることとする．

(1) 稈長；F_1 植物 209g 個体，親植物 162 個体について測定し，変異の幅と平均値を第1図に示した．図から明らかなように，稈長は *Festuca* が概して長く，F_1 は *Lolium* と同程度かまたはやや短かかつた．かつ，F_1 では変異の幅が両親よりも大きかつた．F_1 の組合わせ別では *L. perenne*×*F.* sp. の方が 65 cm前後

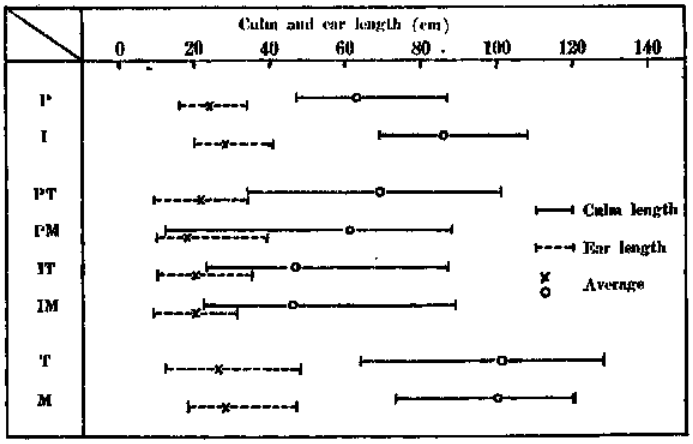


Fig. 1. Morphological characteristics measured for plants of F_1, *Lolium* and *Festuca*.

Abreviations in the Figs. 1—3.

P : *Lolium perenne* L. (Perennial ryegrass)
I : *L. multiflorum* Lam. (Italian ryegrass)
T : *Festuca arundinacea* Schreb. (Tall fescue)
M : *F. pratensis* Huds. (Meadow fescue)
PT : F_1 of *L. perenne* × *F. arund.*
PM : F_1 of *L. perenne* × *F. prat.*
IT : F_1 of *L. mult.* × *F. arund.*
IM : F_1 of *L. mult.* × *F. prat.*
Length of line represents the range of variation.

で長く，*L. mult.*×*F.* sp. では約 46 cm で短かかつた．

2) 穂長；F_1 の穂長は 20cm 前後で，両親よりもやや短かく，変異の幅は両親の中間値を示した．しかし F_1 および両親の間に特に著しい差はみられなかつた（第1図）．

(3) 穂数；第2図に示すように，F_1 の穂数は *Festuca* と同程度かやや少なかつた．*L. perenne*×*F. arund.* の F_1 では平均 24.4 本で *F. pratensis* の 28.2 本に近く，他の3組合わせでは *F. arundinacea* の 18.3 本に近い値を示した．*Lolium* の穂数は *Festuca* よりも多く，特に *L. perenne* では平均 51.9 本で最高を示した．変異の幅はいずれも大きく，中でも *Lolium* が

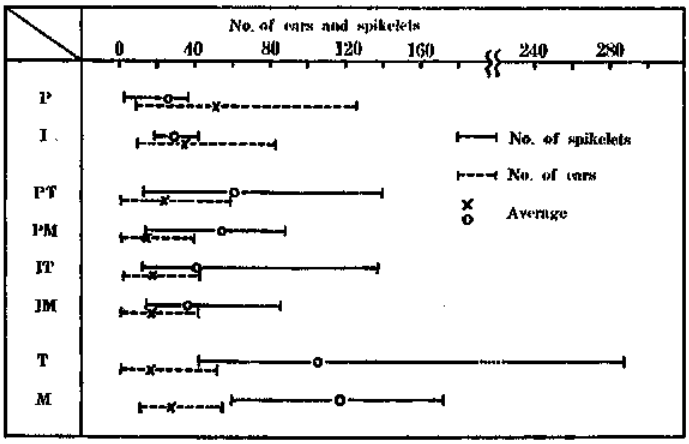


Fig. 2. Morphological characteristics measured for plants of F_1, *Lolium* and *Festuca*.

著しく，F_1 と *Festuca* では大差はなかつた．

(4)　1穂全小穂数；F_1 植物243個体，親植物194個体について調査した．*Festuca* は1穂平均100小穂以上を着生してもつとも多く，F_1 がこれにつぎ，*Lolium* は平均28小穂で少ない．個体変異の幅は *F. arundinacea* がもつとも著しく，*L.* sp.×*F. arund.*, *F. pratensis*, *L.* sp.×*F. prat.* の順となり，*Lolium* が最少であつた（第2図）．

(5)　1次枝梗数；第3図に示す如く，F_1 は両親の中間的な値を示すが，変異の幅は両親よりも大きい．F_1 組合わせ別にみると *L. perenne*×*F.* sp. が平均約12本で多く，*L. mult.*×*F.* sp. では平均約8本であつた．*Lolium* では通常殆んど分枝はみられなかつた．

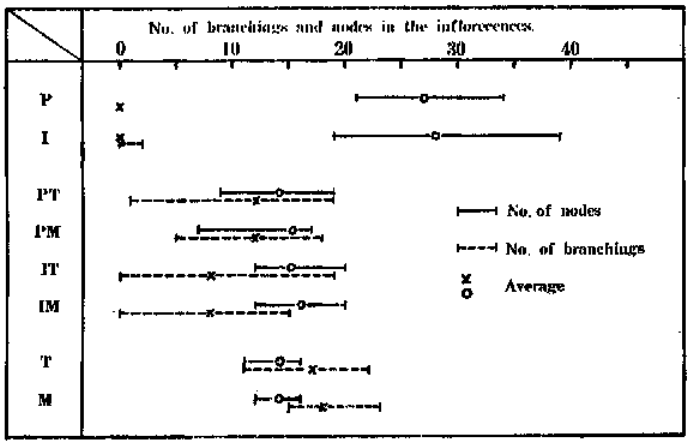


Fig. 3. Morphological characteristics measured for plants of F_1, *Lolium* and *Festuca*.

(6)　花序の節数；第3図に明らかなように，*Lolium* はとくに多く，F_1 は平均値，変異の幅ともむしろ *Festuca* に近い中間値を示した，すなわち，*Lolium* では28前後なのに F_1 の各組合わせでは15前後で，*Festuca* では13.5の値を示した．

(7)　芒の有無；*L. perenne* には芒がなく，*L. multiflorum* は長芒を有する．*Festuca* は一般に極めて短かい芒を有するが中には無芒の個体も介在した．F_1 では *L. perenne*×*F.* sp. の組合わせは無芒で，*L. mult.*×*F.* sp. では短芒を有するものと無芒のものがあつた．芒の有無，長短を＋＋，±，－で代表すると，第6表に示すとおりに総括できる．

Table 6. Development of awns.

Materials	Degree of awn development
L. perenne	－
L. multiflorum	＋＋
F. arundinacea	±
F. pratensis	±
L. perenne × *F. arund.*	－
L. perenne × *F. prat.*	－
L. mult. × *F. arund.*	±
L. mult. × *F. prat.*	±

(8)　種子の重さ；種子の重さは100粒重で表わした．F_1 では各組合わせとも稔実種子が100粒以下であつたので，比例計算によつて100粒重を算出した．その結果は第7表に示すように，F_1 種子はどの組合わせにおいても両親より軽かつたが，種間交雑種子は，属間交雑種子よりやや重かつた．

(9)　発芽性；両親と F_1 では置床条件が異なるので別々に記載し，種間および組合わせ間の比較に止める．両親の発芽締切日数および置床温度は次のようにした．

発芽歩合締切日数……10日
発芽勢締切日数……5日
置床温度……31℃

結果は第8表に示すように，発芽歩合は *L. multiflorum* が52％で他の3種よりも低く，発芽勢は *L. mult.* が37％，*F. prat.* が45％で *L. perenne*, *F. arund.* よりかなり悪かつた．また平均発芽日数は，発芽勢の低いものが概して長かつた．

F_1 の発芽締切日数および置床温度は次のようにした．

発芽歩合締切日数……30日

Table 7. Weight of 100 grains of hybrid and parent seeds.

Materials (Intergeneric hybrids)	Weight of 100 grains (g)	Materials (Interspecific hybrids and parents)	Weight of 100 grains (g)
L. perenne × *F. arund.*	0.137	*F. prat.* × *F. arund.*	0.152
reciprocal	0.103	reciprocal	0.134
L. perenne × *F. prat.*	0.138	*L. mult.* × *L. perenne*	0.190
reciprocal	0.078	reciprocal	0.151
L. mult. × *F. arund.*	0.121	*L. perenne*	0.248
reciprocal	0.090	*L. mult.*	0.260
L. mult. × *F. prat.*	0.121	*F. arund.*	0.270
reciprocal	0.086	*F. prat.*	0.250

Table 8. Germination of parents.

Materials	Percentage of germination	Germinating energy (%)	Mean days of germination
L. perenne	79	72	4.1
L. multiflorum	52	37	5.1
F. arundinacea	88	80	4.3
F. pratensis	78	45	5.6

発芽勢締切日数……10日

置床温度……23°C±2°C

結果は第9表に示す如く，属間交配では *L. perenne* ×*F. arund.*, *L. perenne*×*F. prat.*, *F. arund.*×*L. mult.* は他の F_1 に比べて，発芽歩合，発芽勢とも高かつた．平均発芽日数は，*F. arund.*×*L. mult.*, *F. prat.*×*L. mult.* では5～6日で，他の組合わせでは10日以上を要した．なお，*F. arund.*×*L. perenne* と *F. pratensis* ×*L. mult.* の雑種種子は全く生えなかつた．種間交配では *L. perenne*×*L. mult.* の組合わせが，他の組合わせよりも，発芽歩合，発芽勢とも著しく劣り，平均発芽日数も長かつた．種間と属間とを比較すると，種間雑種の F_1 は属間雑種の場合よりも発芽歩合，発芽勢とも高く，平均発芽日数も短かかつた．

Table 9. Germination behavior of hybrid seeds.

Materials	Percentage of germination	Germinating energy (%)	Mean days of germination
L. perenne × *F. arund.*	42.3	23.9	10.7
reciprocal	0.0	0.0	—
L. perenne × *F. prat.*	61.5	30.8	11.0
reciprocal	8.3	0.0	15.0
L. mult. × *F. arund.*	5.9	0.0	14.0
reciprocal	46.7	46.7	5.6
L. mult. × *F. prat.*	3.8	3.8	6.0
reciprocal	0.0	0.0	—
F. prat. × *F. arund.*	88.9	74.1	6.8
reciprocal	90.9	90.9	5.6
L. mult. × *L. perenne*	70.9	63.6	6.4
reciprocal	25.0	16.7	9.3

(10) 出穂・開花；両親の出穂は4月中旬から5月中旬にみられ，開花は5月中旬から6月上旬にみられる．F_1 植物では両親に比して出穂始・開花始ともややおくれるが，出穂期間および開花期間は長い(第10表)．1穂の開花順序は，普通頂端の近くから始まり，順次上下に移行する．1小穂での開花順序は，最下位の小花に始まり，順次上位の小花に移行する．1日の開花最盛期は，*Lolium* では午前9～12時で，*Festuca* で

Table 10. Date of first heading and flowering in hybrid and parent plants.

Materials	Date of first heading		Date of first flowering	
L. perenne × *F. arund.*	April	12	May	13
L. perenne × *F. prat.*	April	26	May	14
L. mult. × *F. arund.*	April	29	May	20
L. mult. × *F. prat.*	May	2	May	24
L. perenne	April	13	May	8
L. mult.	April	17	May	16
F. arund.	April	9	May	6
F. prat.	April	11	May	15

は午前11時～午後3時の間であつた．F_1 植物では両親と同じ時間にまたがり，午前9時～午後3時頃までに最盛期がみられた．

3. 細胞学的観察

両親の染色体数は，花粉母細胞の観察で *L. perenne*, *L. multiflorum* は n=7, *F. arundinacea*, *F. pratensis* は n=21 であつた．*F. pratensis* にはこの外，2n=14, 28, 70 の報告もあるが，本研究材料ではこのような植物は見出されなかつた．F_1 植物では 2n=28 の染色体数が確認された．

(1) 第1分裂期の染色体行動；移動期における両親の染色体は，環状または棒状を呈し，もつともよく拡がつてみえる．F_1 植物の場合には，親植物のように明瞭な環状または棒状とはならず，形が不規則で，種々の形状のものが観察された．中期に入ると両親および F_1 植物とも染色体は赤道板に集結し，重合し，粘着性を増す傾向がみられる．なお，F_1 植物の第1分裂中期の染色体では，2価と多価の判別がかなり困難だつたので，1価の頻度だけの観察に止めた．F_1 植物の花粉母細胞における1価染色体の出現頻度は，0から最高11までが観察された．1細胞当りの1価染色体数は平均値で，*L. perenne*×*F. arund.* の場合は 3.55, *L. perenne*×*F. prat.* は 3.22, *L. mult.*×*F. arund.* は 3.86, *L. mult.*×*F. prat.* は 3.10 で大差はなく，モードは *L. mult.*×*F. prat.* で2，他の組合わせでは4であつた．

両親植物では，1価の頻度は極めて少なく，1細胞当りの平均で *L. perenne* では 0.40, *L. multiflorum* では 0.20, *F. arundinacea* では 0.18, *F. pratensis* では 0.20 であつた（第11表）．親植物の移動期の染色体対合について観察した結果は，第12表の通りで，4種とも多価対合はみられず，99%以上が2価対合を示し，極めて稀に1価染色体が観察された．

Table 11. Frequency of PMCs with different number of univalents at metaphase I in hybrid and parent plants.

Materials	No. of PMC observed	Number of univalents										
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9—11	Aver.
L. perenne × *F. arund.*	100	2	8	19	18	30	9	9	4	1		3.55
L. perenne × *F. prat.*	100	4	5	24	22	31	9	3		2		3.22
L mult. × *F. arund.*	100	8	11	9	17	25	7	10	1	7	5	3.86
L. mult. × *F. prat.*	100	1	8	32	20	24	8	7				3.10
L. perenne	50	42		7				1				0.40
L. mult.	50	45		5								0.20
F. arnnd.	100	91		9								0.18
F. prat.	50	45		5								0.20

Table 12. Diakinesis configurations in *Festuca* and *Lolium* plants.

Materials	No. of cells observed	Univalents (%)	Bivalents (%)	Multivalents (%)
L. perenne	50	0.6	99.4	0.0
L. multiflorum	50	0.0	100.0	0.0
F. arundinacea	50	0.7	99.3	0.0
F. pratensis	50	0.5	99.5	0.0

(2) 第1分裂中期以降の減数分裂の異常性；第1分裂および第2分裂の後期において，F_1 植物では，遅滞染色体，染色体橋，断片染色体等の異常が観察された．遅滞染色体の頻度は，染色体橋，断片染色体よりも圧倒的に多く，また第1分裂時の遅滞染色体は，大部分が分裂しかけている1価染色体として観察された．第2分裂期の遅滞染色体，染色体橋，断片染色体の頻度は，第1分裂期の場合よりも少ない．第1およ

び第2分裂後期の異常染色体はそれぞれ第1分裂の終期および4分子期に小核を形成する．上記の染色体異常は組合わせによつてとくに著しい差はみられなかつた（第13表）．

Table 13. Meiotic irregularities of F_1 hybrids.

F_1 hybrids	No. of cells observed	AI Laggards range	AI Laggards aver.	AI Bridges range	AI Bridges aver.	AI Fragments range	AI Fragments aver.	No. of cells observed	Micronuclei at TI range	Micronuclei at TI aver.
L. perenne × *F. arund.*	80	0–13	4.66	0–3	0.13	0–6	0.20	80	0–8	2.13
L. perenne × *F. prat.*	100	0–10	2.68	0–3	0.09	0–4	0.17	40	0–7	1.48
L. mult. × *F. arund.*	80	0–13	4.59	0–3	0.36	0–8	0.43	80	0–7	2.16
L. mult. × *F. prat.*	100	0–13	2.94	0–2	0.16	0–2	0.18	100	0–8	1.34
		AII						No. of tetrads observed	No. of micronuclei per tetrad	
L. perenne × *F. arund.*	200	0–10	2.14	0–1	0.04	0–2	0.04	100	0–12	4.31
L. perenne × *F. prat.*	200	0–7	1.84	0–2	0.02	0–3	0.05	100	0–11	3.74
L. mult. × *F. arund.*	130	0–8	2.73	0–1	0.05	0–5	0.12	100	0–8	2.78
L. mult. × *F. prat.*	130	0–11	2.47	0–2	0.05	0–2	0.05	100	0–11	5.13

(3) 花粉稔性；全 F_1 植物243個体，親植物40個体について花粉稔性を調査した．F_1 植物の24％すなわち，58個体では葯が退化していて，花粉稔性の調査ができなかつた．その他の F_1 植物の花粉稔性は0～10.9％で，組合わせ別の平均では *L. perenne*×*F.* sp. で0.1％，*L. mult.*×*F. arund.* で1.1％，*L. mult.*×*F. prat.* で0.3％とどの組合わせでも非常に悪かつた．なお，F_1 植物の葯は完全に退化したものから，親品種と同程度に発達したものまで，種々の段階のものがあつたが，よく発達したものでも，親品種の葯に比べて粘着性をおびており，裂開難の様相が強かつた．親植物の花粉稔性は約25％から95％にわたる広い変異がみられ，とくに *F. pratensis* と *L. perenne* では花粉稔性の悪い個体が多かつた（第14表）．

Table 14. Variations of pollen fertility.

F_1 hybrid	No. of plants tested	No. of plants with degenerated anthers	Pollen fertility (%) 0	1	2	3	4	5	6—11	aver.
L. perenne × *F. arund.*	125	41	78	2	3	1				0.1
L. perenne × *F. prat.*	59	10	46	3						0.1
L. mult. × *F. arund.*	36	7	21	3	2					1.1
L. mult. × *F. prat.*	23	0	21	2						0.3
		20	30	40	50	60	70	80	90	100	
F. arund.	16						3	12	1		84.2
F. prat.	8	1	1	1		1	2	2			61.6
L. perenne	8	2	2	1	1		1	1			48.2
L. mult.	8					2	2	4			77.3

考　　察

Lolium と *Festuca* との属間雑種による F_1 植物は，比較的容易に作成できたが，F_1 と両親との戻し交雑では1個体も得られなかつた．これは F_1 が高い花粉不稔を示すと同様に，雌性細胞にも著しい欠陥があるものと推察される．本実験と同様に Crowder も戻し交雑に失敗している．しかし，Jenkin はかなり稔性のある戻し交雑第1代を得ることに成功し，戻し交雑を数回繰り返えすことによつて，稔性は徐々に回復し，片方の親に近づいていつたと報告している．従つて F_1 が高い雌性不稔を示すとしても，完全な雌性不稔ではなく，まれに種子の発達を示す場合もありうるものと考えられる．Jenkin の場合，全授粉小花数は約17,000に達し，得られた戻し交雑の個体は30個体，すなわち0.12％であつた．従つて本材料でも今後さらに広範囲の交配を実施することによつて，後代植物の作出も不可能ではあるまい．

F_1 植物の特性については，形質によつて *Lolium* に近いものもあれば，*Festuca* に近い値を示すものもあ

り，広汎な変異がみられたが，全体的には *Festuca* の外観に近かつた．このことは両親がともに他殖性植物であり，遺伝的にも著しく不純であつたこと，栽植密度，土壌条件などが十分均一でなかつたこと，および *Festuca* の高倍数性に起因するものと考えられる．

Buchner, Hill, Burrus らは，乳塊法によつて F_1 植物と両親との形態的比較を行ない，*L. mult.*×*F. arund.* の交雑において，稈長等の6形質が両親よりも強勢を示し，茎長等の3形質が両親の中間値を示したと報じている．本実験での F_1 植物と両親との比較は一応の指標を示しているものと考えられるが，詳細な検討は，さらに精密な実験にまちたいと考えている．

1年性の *L. multiflorum* と *F.* sp. との F_1 植物は永年性化した．この F_1 植物に広汎な戻し交雑を行なつて，後代の育成と選抜に努めれば優良な多年性牧草の作出も可能ではあるまいか．

雑種植物における第1分裂中期の1細胞当たりの1価染色体数の出現頻度は，Buchner らの場合，*L. perenne*×*F. arund.* で 1.44～3.68，平均2.74，*L. mult.*×*F. arund.* で 0.66～2.44，平均 1.34 で本実験でのそれぞれ 3.55，3.86 に比しかなり少ない．Carnahan, Hill の場合は *L. perenne*(2x)×*F. pratensis* (4x) の3倍体雑種において，2.40～4.92，平均 3.26 で本実験での *L. perenne*×*F. pratensis* の平均 3.22 とほぼ等しい．Crowder は *L.* sp.×*F. arund.* の F_1 について，観察した全染色体数に対する1価染色体数の割合は9%で，2価染色体が約 80 %を占めたと報じている．また Petoは 5 F_1 植物について調査した結果，1価染色体は 0～2.4 %にすぎず，約 92 %以上が2価対合を示したと報じている．このように，*Lolium* と *Festuca* の属間雑種における染色体の行動は研究者により，供試材料によつて，かなり異なつた結果が報告されている．Crowder は *Lolium* のゲノムと *Festuca* の3ゲノムの中の一つは相同であり，*Festuca* は同・異親接合をなすものとのべているが，現段階では，このような結論は早計にすぎはしないかと附言したい．本実験では，第1分裂中期以降の遅滞染色体を始め，その他の染色体異常や小核の出現頻度は，Carnahan, Hill, や Buchner らの結果よりもやや高い値を示した．

Lolium と *Festuca* の属間雑種では交雑親和性が比較的高いことと，第1分裂中期における1価染色体の出現頻度が少ないことを考え合わせると，*Lolium* のゲノムと *Festuda* のゲノムとは部分相同であり，系統発生学的にもある程度の関係があるように考えられるが，Crowder の言うように完全な相同性は認められない．

F_1 植物の高い不稔性を改善する方法として複2倍体の育成が考えられる．この問題に関連して，すでに Myer は *L. perenne* を倍化して，3倍体・4倍体および異数体を作出して，それらの細胞遺伝学的研究を行なつている．また Essad は *L. perenne*(4x)×*F. pratensis* (4x) の F_1 作出に成功し，期待通り稔性が高かつたと報じている．Wit は *L. multiflorum* の4倍体を作出して2倍体との収量比較を行なつており，Hertzsch は *F. prat.* (4x)×*L. mult.* (4x) において稔性ある F_1 の育成に成功し，その後，後代の選抜に力を注いでいる．このように *Lolium* および *Festuca* の倍数体作出は比較的容易であるとの実績に照して，本研究においても，複2倍体育成の必要性を痛感し，化学的あるいは物理的処理法を適用して，鋭意検討中である．

摘　　要

1. 本研究は *Lolium* と *Festuca* の属間雑種から，両者の勝れた形質を兼ね備えた，わが国暖地向き牧草の育成の可能性を検討する目的で，九州大学農学部育種学教室で着手された成果を報告するものである．

2. 交配には *Lolium perenne* L., *L. multiflorum* Lam., *Festuca arundinacea* Shreb., *F. pratensis* Huds. の4種を用い，これら4種間における種・属間交雑の難易性，形態的特性の比較，細胞学的研究の3方面から検討された．

3. *Lolium* と *Festuca* の交雑成功率は，交雑の方向によつて異なり，染色体数の少ない *Lolium* を母にした場合によい成果があげられ，かつ，*perenne* の場合が *multiflorum* の場合よりも成功率は高かつた．

4. 種間交雑の場合は，属間交雑に比して，着粒率，発芽状態，雑種個体の作出などすべての点で勝れていた．

5. F_1 植物に両親を戻し交雑した結果では後代植物を得ることはできなかつた．

6. 両親は一般に他殖性作物とされているが，かなりの自殖種子が得られ，とくに *F. arund.* では 29.4 %の自殖率がみられたが，F_1 植物の自殖では全く種子が得られなかつた．

7. F_1 植物の外観は，全般的には *Festuca* に近い中間性を示し，とくに花序は円錐花序を呈し，葉は *Festuca* よりも繊細になり，またすべての F_1 植物が永年性となつた．

8. F_1 植物の稈長は *Lolium* に近いかやや劣り，麦

異の幅が広く穂長は両親より短かく，穂数は *Festuca* に近い値を示した．

9. F_1 植物の1穂全小穂数，花序の節数および1次枝梗数は，いずれも両親の中間値を示した．

10. F_1 植物の花粉母細胞における1価染色体の出現頻度は0から最高11まで観察され，組合わせで若干の相違がみられたが，1細胞当りの平均では3.10～3.86で著しい差はなかつた．両親では1価の出現頻度は極めて少なく，1細胞当りの平均で0.18～0.40で，ほとんど正常な2価対合がみられた．

11. F_1 植物では第1および第2分裂後期において遅滞染色体，染色体橋，断片染色体等の異常が観察され，第1分裂終期および4分子期にかなり高頻度の小核が見られた．

12. F_1 個体の24％では葯が退化して花粉が認められなかつたが，残余の F_1 植物でも花粉稔性は0.1～1.1％と著しく低かつた．親植物では25％から95％までの広い個体変異がみられた．

13. 戻し交雑の結果から F_1 植物は雄性不稔であるばかりでなく，雌性不稔と推定した．

14. *Lolium* のゲノムは *Festuca* のゲノムと部分相同性を示し，両属間に系統発生的な関係が存在するものと推定した．

15. *Lolium* と *Festuca* の属間雑種から新らしい牧草を育成する仕事を推進するためには，さらに広汎な戻し交雑の採用と F_1 植物から複2倍体植物を育成する必要がある旨を論議した．

参 考 文 献

1) Bosemark, N. O., 1954. On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. I. Cytological investigations. Hereditas, 40 : 346-376.

2) Buckner, R. C., Hill, H. D. and Burrus, P. B. Jr., 1961. Some characteristics of perennial and annual ryegrass × tall fescue hybrids and of the amphidiploid progenies of annual ryegrass × tall fescue. Crop Science, 1 : 75-80.

3) Carnahan, H. L. and Hill, H. D., 1955. *Lolium perenne* L. × tetraploid *Festuca elatior* L. Triploid hybrids and colchicine treatments for inducing autoallohexaploids. Agron. Jour., 47 : 258-262.

4) Crowder, L. V., 1953. A simple method for distinguishing tall and meadow fescue. Agron. Jour., 45 : 453-454.

5) ——, 1953. Interspecific and intergeneric hybrids of *Festuca* and *Lolium*. Jour. Hered., 44 : 195-203.

6) ——, 1953. A survey of meiotic chromosome behavior in tall fescue grass. Amer. Jour. Bot., 40 : 348-354.

7) ——, 1956. Morphological and cytological studies in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and meadow fescue (*F. elatior* L.). Bot. Gaz., 117 : 214-223.

8) Essad, M. S., 1956. Analyse cytogenetigue de deux amphidiploides *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* Huds. Comptes rendus des seances de l'Academie des sciences, 243 : 203-206.

9) Hertzsch, W., 1659. Gattungskreuzungen zwischen den Gattungen *Festuca* und *Lolium*. A. Kreuzungen zwischen künstlich hergestellten autotetraploidem *Festuca pratensis* und autotetraploidem *Lolium multiflorum*. Züchter, 29 : 203-206.

10) ——, 1961. Gattungskreuzungen zwischen den Gattungen *Festuca* und *Lolium*. C. Die F_1-Bastarde, ihr Verhalten und ihr Aussehen. Zeitsch. Pflanzenzüch., 45 : 345-360.

11) Holmberg, O. R., 1930. Ein unzeifelhafter Bastard zwischen *Festuca pratensis* Huds. und *Lolium multiflorum* Lam., Botaniska Notiser, 91-95.

12) Hulewicz, D., 1957. Eine neue Methode zur Colchicinbehandlung der Gräser. Züchter, 27 : 299-300.

13) Jenkin, T. J., 1933. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. Initial crosses. Jour. Genet., 28 : 205-264.

14) ——, 1954. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. VI. *Lolium italicum* A. Br. intercrossed with other *Lolium* types. Jour. Genet., 52 : 282-299.

15) ——, 1954. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses VII. *Lolium perenne* L. with other *Lolium* species. Ibid., 52 : 300-317.

16) ——, 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. IX. *Festuca arundinacea* with some other *Festuca* species. Jour. Genet., 53 : 81-93.

17) ——, 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XI. Some of the breeding interactions of *Festuca pratensis*. Jour. Genet., 53 : 100-104.

18) ——, 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVI. *Lolium perenne* and *Festuca pratensis* with references to *Festuca loliacea*. Jour. Genet., 53 : 379-441.

19) ——, 1955. Interspecific and intergeneric

hybrids in herbage grasses. XVII. Further crosses involving *Lolium perenne*. Jour. Genet., 53 : 442–466.

20) ——, 1959. Fescue species (*Festuca* L.). Handbuch der Pflanzenzüch., 6 : 418–434.

21) ——, 1959. The Ryegrasses (*Lolium* L.). Ibid., 6 ; 435–452.

22) Myers, W. M., 1939. Colchicine induced tetraploidy in perennial ryegrass. Jour. Hered., 30 : 499–504.

23) ——, 1944. Cytological studies of a triploid perennial ryegrass and its progeny. Ibid., 35 : 17–23.

24) Nilson, F., 1930. *Lolium multiflorum* Lam. × *Festuca gigantea* Vill. Ein neuer Gattungbastard. Botaniska Notiser, 81–90.

25) ——, 1930. Einige Resultate von Isolations- und Bastardierungs-versuchen mit *Lolium multiflorum* Lam. und *Lolium perenne* L.. Botaniska Notiser, 161–200.

26) Peto, F. H., 1930. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. Jour. Genet., 28, No. 1 ; 113–157.

27) 柴田寛三 1956 禾本科牧草数種の核型分析. 植雑., 69 : 165–168.

28) Wit, F., 1958. Tetraploid italian ryegrass (*L. mul.* Lam.). Euphytica, 7, No. 1, 47–58.

29) ——, 1959. Hybrids of ryegrasses and meadow fescue and their value for grass breeding. Euphytica, 8 : 1–12.

Summary

For the purpose of creating new forage crop suitable to warmer region of Japan, the authors intended to raise the interspecific and intergeneric hybrids using four main graminae harbacious plants, perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), Italian ryegrass (*L. multiflorum* Lam.), tall fescue (*Festuca aruudinacea* Schreb.) and meadow fescue (*F. pratensis* Huds.).

For the first step, we studied on the crossability between these species, comparison of the morphological characteristics and cytological analysis of hybrid plants. The results obtained are as follows.

1. Intergeneric hybridization was not so hard, although the results were different in cross combinations, namely, we could get the hybrid plants more easily when *Lolium* sp. were used as maternal plants than reciprocal crosses. The interspecific hybridization was much easier than the intergeneric hybridization. But, back crosses to F_1 plants by parental species were very hard, and we got only three hybrid seeds which did not germinate.

Furthermore, we could not get any seeds by sib-crossing between different F_1 plants or selfing in all hybrid plants tested. The percentage of seed setting by selfing differed in species and it was about 30 % in tall fescue against 1.6 % in perennial ryegrass. The results were compiled in Tables 1–5.

2. General appearance of hybrid plants resembled more to *Festuca* sp. than to *Lolium* sp., although dimentions of such characters as culm length, ear length, number of ears per plant, number of rachis per ear and number of nodes per ear were intermediate or resembled more to either parental species. Hybrid seeds were very light compared with parental seeds, and interspecific hybrid seeds were pretty heavier than intergeneric ones. In general, the degree of variation was large in hybrid populations. All hybrid plants delayed somewhat in the date of heading and flowering than parental species and showed long duration of flowering time. About 24 % of the hybrid plants had completely degenerated anthers and the other showed very high pollen sterility ranging from 0.1 to 1.1 %. The data on measured characters were presented in Figs. 1–3, Plate 4 and Tables 6–10.

3. As haploid chromosome number was 7 in *Lolium* sp. and 21 in *Festuca* sp., genus hybrid plants contained 28 chromosomes in somatic cells. In the meiotic division of the hybrid plants, it was not so easy to distinguish complete configurations, then we counted the number of univalent chromosomes for convenience. The frequency of univalent chromosome varied widely from 0 to 11 in either cell of the same anther or different plant. But, the average number of univalents did not differ so widely in cross combinations, ranging from 3.10 in *L. mult.*×*F. prat.* to 3.86 in *L. mult.*×*F. arund.*

Such irregularities as chromosome bridges, laggards and fragments were also frequently observed in later stages of reduction division. From these analysis we supposed that the genome of *Lolium* sp. is semi-homologous to some genome of *Fastuca* sp. The results of cytological studies were compiled in Tables 11–14 and some microphotographs are presented in Plates 5 and 6.

4. We are now going to produce fertile amphidiploid plant by colchicine treatment or γ-ray irradiation of hybrid seeds or F_1 plants.

Explanation of Plate 6

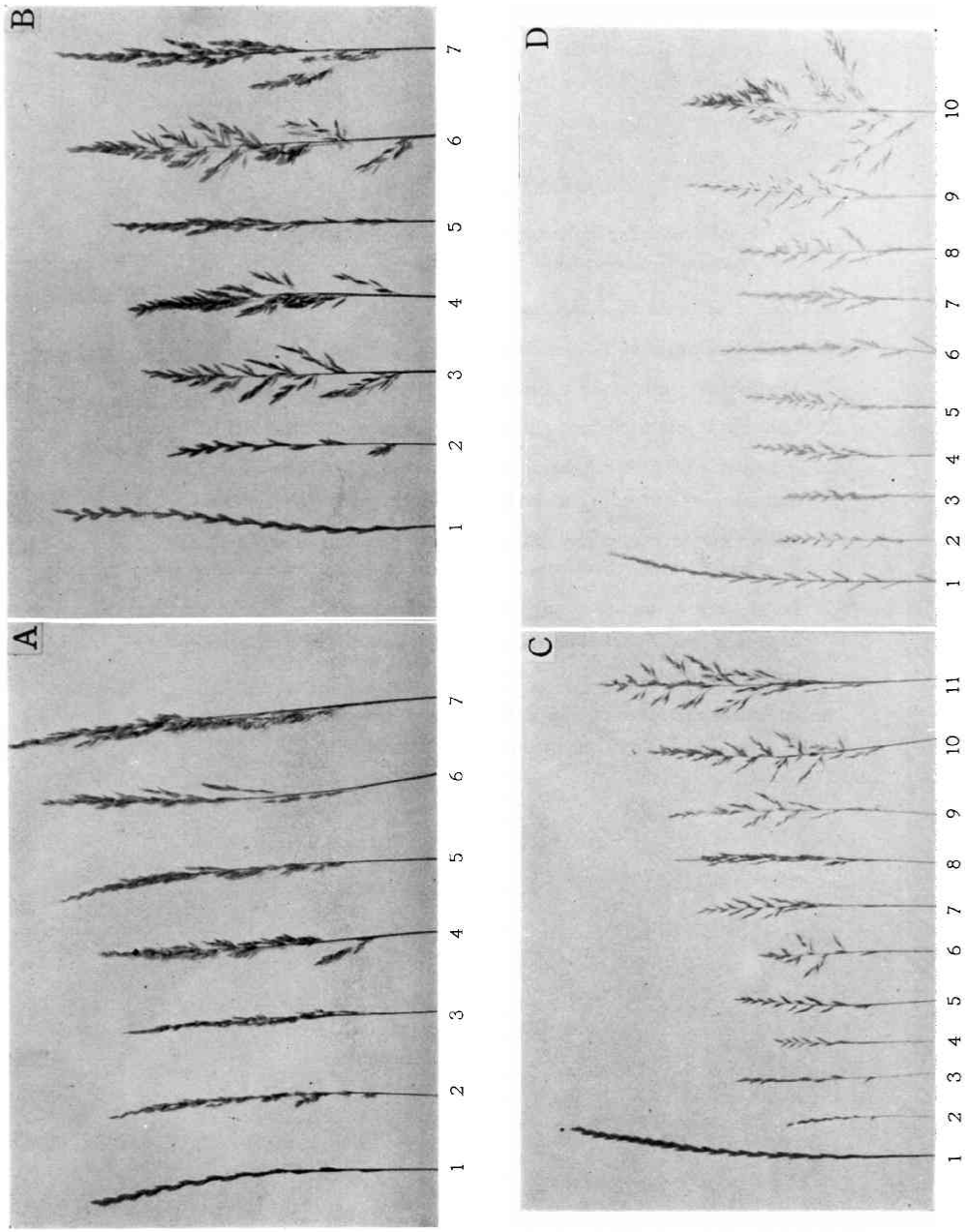
Inflorescences of parents and F_1 plants.

A. Inflorescences of parents and intergeneric hybrid plants.
   1. *L. perenne*
   7. *F. arundinacea*
   2–6. F_1 plants between 1×7

B. Inflorescences of parents and intergeneric hybrid plants.
   1. *L. perenne*
   7. *F. pratensis*
   2–6. F_1 plants between 1×7

C. Inflorescences of parents and intergeneric hybrid plants.
   1. *L. multiflorum*
   11. *F. arundinacea*
   2–10. F_1 plants between 1×11

D. Inflorescences of parents and intergeneric hybrid plants.
   1. *L. multiflorum*
   10. *F. pratensis*
   2–9. F_1 plants between 1×10

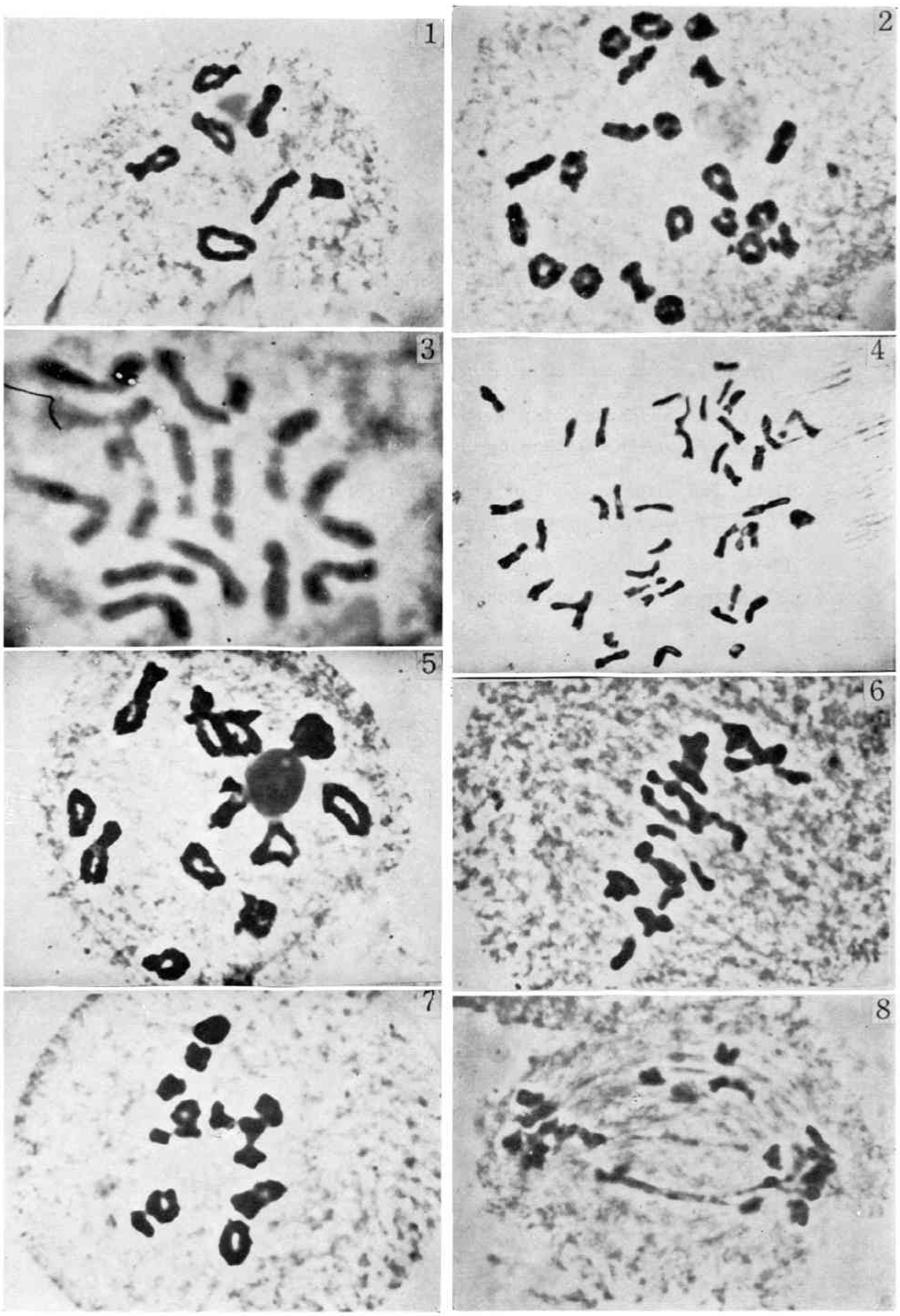


Lolium と *Festuca* の種・属間雑種

Explanation of Plate 7

Microphotographs of root tips and pollen mother cells of parents and F_1 hybrids.

1. Late diakinesis of *L. perenne* (n=7).
2. Late diakinesis of *F. arundinacea* (n=21).
3. Metaphase plate of root tip cell of *L. perenne* (2n=14).
4. Metaphase plate of root tip cell of *F. arundinacea* (2n=42).
5. Diakinesis of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. arundinacea*, bivalent and multivalent configurations are seen.
6. Side view of the lst metaphase plate of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. arundinacea*, univalent and multivalent are seen.
7. Polar view of the lst metaphase plate of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. arundinacea*, univalent, bivalent and multivalent are seen.
8. lst anaphase plate of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. arundinacea*, showing bridges and laggards



Lolium と *Festuca* の種・属間雑種

Explanation of Plate 8

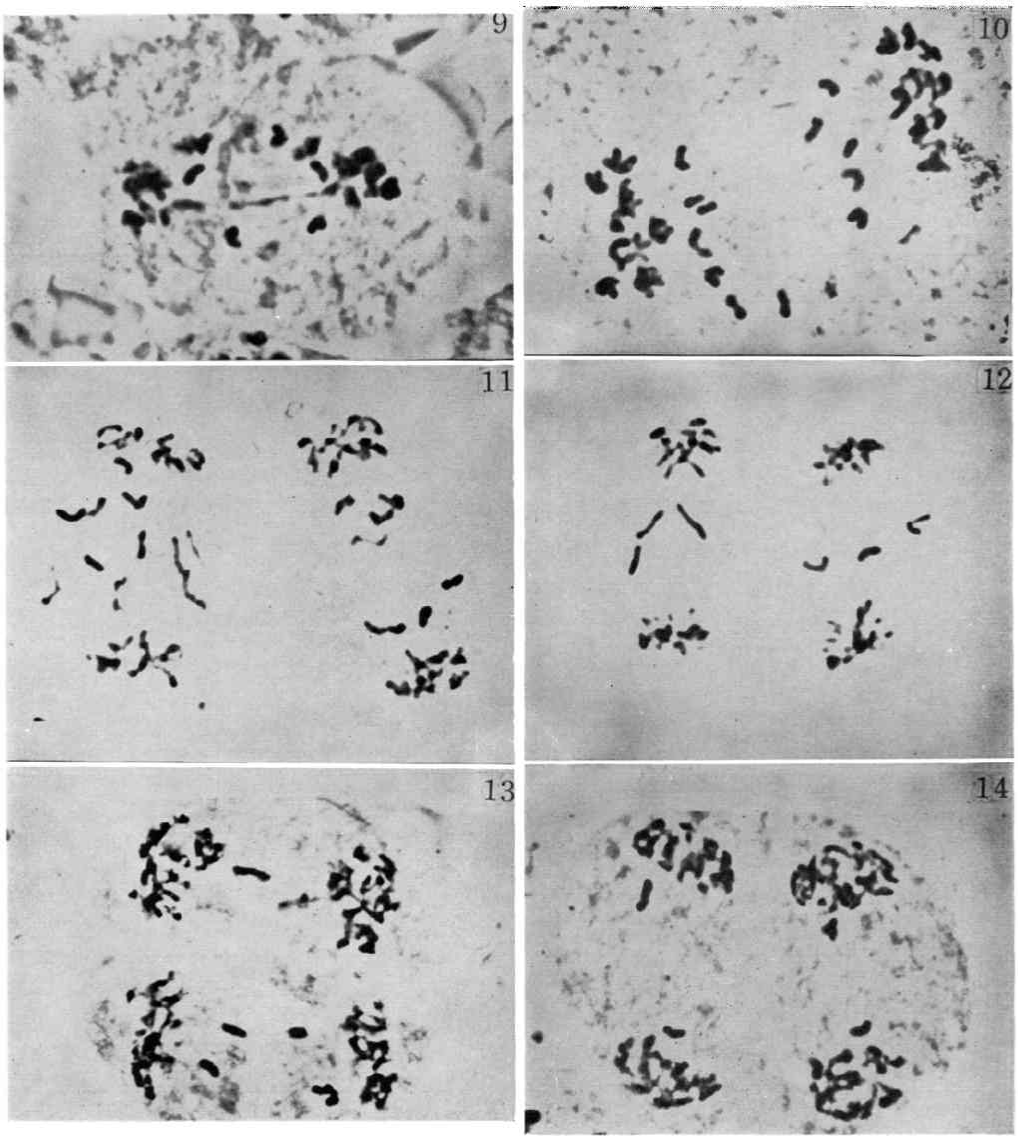
Microphotographs of root tips and pollen mother cells of parents and F_1 hybrids (continued).

9. 1st anaphase plate of genus hydrid plant between *L. multiflorum* and *F. arundinacea*, showing bridges and divided laggards.

10. Late 1st anaphase plate of genus hybrid plant between *L. multiflorum* and *F. arundinacea*, showing divided univalent laggards.

11–12. 2nd anaphase plate of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. pratensis*, showing laggards.

13–14. 2nd telophase of genus hybrid plant between *L. perenne* and *F. pratensis*, showing exclusion of laggards.



Lolium と *Festuca* の種・属間雑種