

シンポジウム「北海道における牧草の生産性向上と育種の役割」

主要気候帯における草種・品種の適応性と育種効果

嶋田 徹(帯広畜産大学)

草地において牧草集団が遭遇する環境は極めて複雑多様である。場所や季節により、また管理や利用方法により、それらは著しく異なっている。このような千差万別の環境のもとで生産的な品種というものは、環境適応に関してどのような特性をもつ集団なのであろうか。生物の環境に対する適応はダーウィン以来の概念であるが、厳密な定義を与えることは甚だ困難であり、数量的に適応性を評価する方法も確立されていない。⁹⁾また植物が環境に適応する様式も極めて複雑であり、これを詳しく調査して分析することも容易でない。それ故、牧草集団の適応体系を全体的に知ることはほとんど不可能に近い。しかし草地における観察から、草地の生産性に影響を及ぼしている主要な環境要因を指摘することは可能であり、さらにその要因に対する牧草集団の適応体系を調査することもある程度可能である。ここでは北海道の草地に生育する牧草集団の遺伝子構成に、最も大きな影響力をもっと考えられる冬の寒冷気候をとりあげ、環境適応の実体とその育種の意義について若干述べてみたい。

1. 冬季環境からみた地帯区分と寒冷適応

植物の生育に影響を及ぼす冬の環境要因として、気温、積雪、土壌凍結など多くの要因があげられ、それぞれについての地帯区分図も用意されている。しかし植物の越冬環境としては、これら要因の地方的な組合せが全体として越冬植物にどのような影響を及ぼしているかが重要で、このことに関して気候的な資料はあまり多くを答えてくれない。その答えはやはり植物自身から聞いてみるのが最良の方法なのであろう。越冬能力を異にする種間や種内個体群間の地理的分布の比較は、この意味から植物生態学的にみた冬の環境の優れた地帯区分を用意する。

北海道における落葉広葉樹と常緑針葉樹の森林区分は、この最も有名な例であるが、草地生態学的には大きすぎて利用価値は低い。最近、林業試験場北海道支場から報告された「北海道ササ分布図¹¹⁾」は、この意味で北海道における冬季気候区分の最も優れた全体像を提供している。図1はその概略図であるが、実際には縮尺20万分の1で整理されているので、図から冬の環境が同質な地帯をかなり詳細にわたって区分することができる。北海道の平地部におけるササ植生は大きくミヤコザサとクマイザサ植生に区分されるが、クマイザサはミヤコザサに比較して越冬性が劣るので、分布は越冬環境が温和な多雪地帯に制限される。図1では道北から道南まで日本海側はクマイザサ地帯となっており、越冬環境が緩やかだが、日高から道東にかけてはミヤコザサ地帯となっており、越冬環境が厳しいことが認められる。網走地方は道東地方ではあるがクマイザサの分布域に入り、他の地方とは区別される。両者の分布の境界線はミヤコザサ線と呼ばれている。関東から東北地方にかけては、ミヤコザサ線は最大雪積深50cmの等深線に一致し、これより太平洋岸沿にミヤコザサは分布する⁵⁾。北海道ではミヤコザサ線は、50cm等深線をこえ、日高から十勝、釧路、根室では100cm等深雪線と重なる。

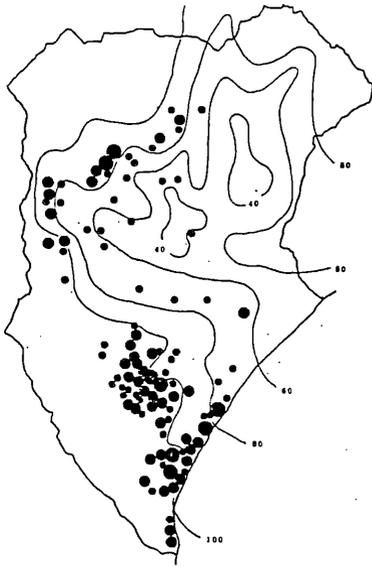


図2. 十勝地方におけるススキの植生分布と平均最大積雪深の関係

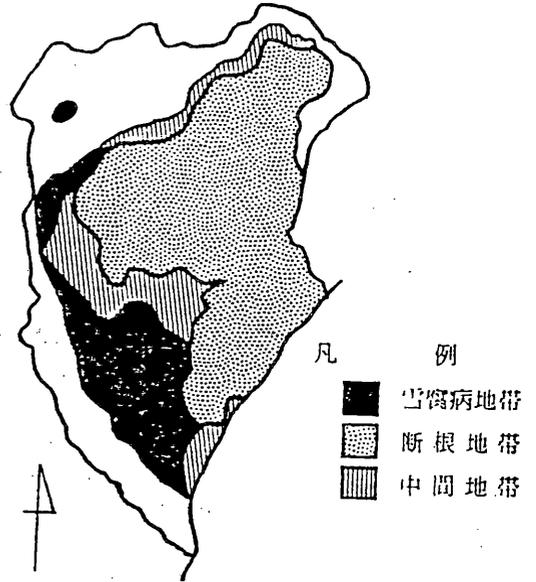


図3. 雪腐病害と凍上害よりみた十勝の地帯区分(小松、1983)

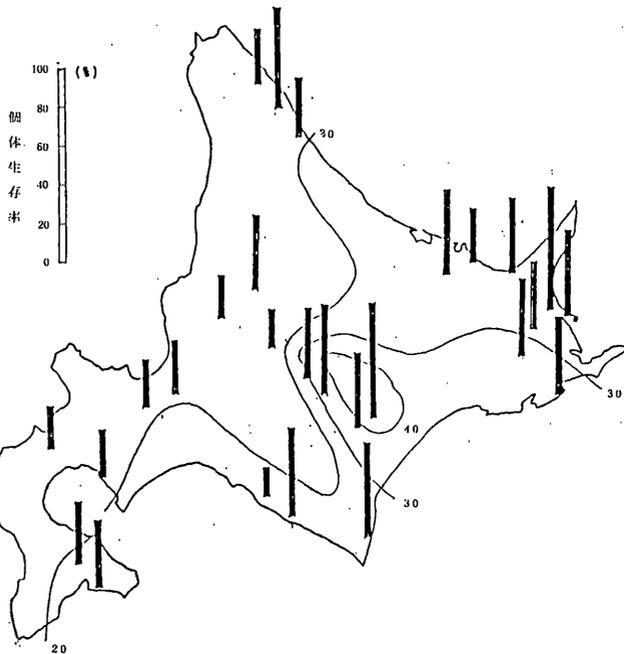


図4. 北海道各地から収集したオーチャードグラスの地方集団の耐凍性(凍結処理後の個体生存率)と最大土壌凍結深(cm)との関係

植生分布は境界線を境として All or Non であるので、同一分布内の環境変動については何の情報も提供しない。このような情報は同一種の地方集団間変異を比較することにより得ることができる。北海道各地から収集したオーチャードグラス地方集団について耐凍性を比較した結果は、ササ分布の場合と同様な地理的変異を示した(図4)。太平洋側東部からの集団の耐凍性は明らかに高く、越冬性について自然選択が強く働いていることが認められた。また集団の耐凍性は地域の冬の寒さの程度とは相関せず、寒さから植物を保護するに十分な積雪が発生するまでに、植物が受ける寒さの程度と相関していた。それ故、北海道においては根雪の早さが地域の冬の厳しさを決定する最も重要な要因となっていることが推察された。越冬性がオーチャードグラスより大きいチモシーについても、道北集団と道南集団の間に耐凍性の差異が認められている¹⁸⁾。また北海道および東北地方の古いアルファルファ草地から収集したアルファルファ個体群についても、越冬性に関連する形質に明らかに地理的勾配が認められている¹⁵⁾。アルファルファでは紫花種 (*Medicago sativa*) に比較して黄花種 (*M. falcata*) の方が越冬性が大きいので、黄花種の血を多くひく雑色種 (*M. media*) 個体に越冬性が優れたものが多い。このような個体は一般に匍匐性の草型、黄紫色の花色、晩生、春の旺盛な草勢、初秋早くからの休眠などの特性を示す傾向がある。図5に示した結果では道東、道北、道央・道南、東北地方の順序で、そのような個体の

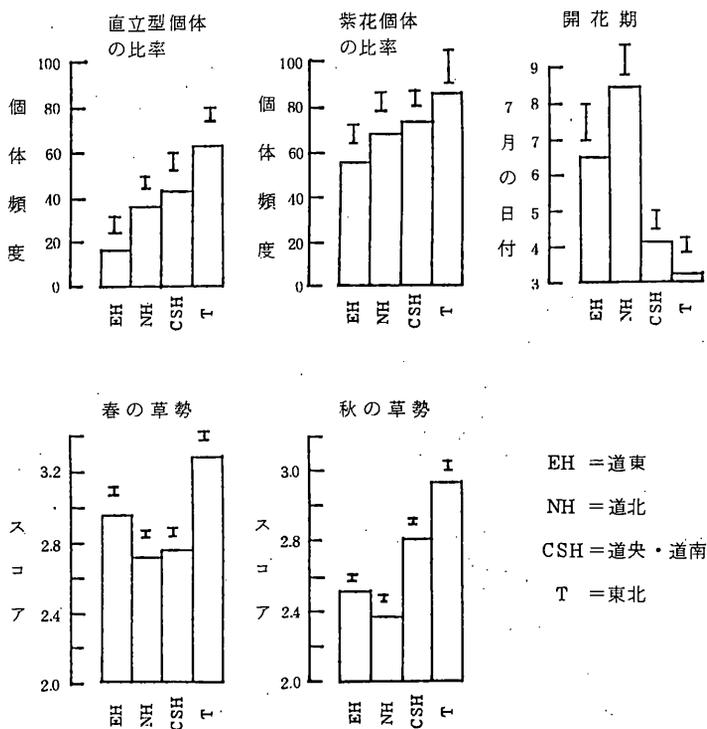


図5. 北海道および東北の古い草地から収集されたアルファルファ個体の特性(杉信ら、1980)

頻度が高くなっていることが認められ、越冬性に関してアルファルファ集団に働く自然選択圧の大きさが各地帯でかなり異っていることを示している。

以上述べてきた結果から北海道における冬季環境の地帯区分を行うと、道東部、道北部、道央・道南

部の3地帯に概略区別することができ、これらの順序で越冬環境が厳しくなっていることが認められる。これらのうち道東部、とくに日高、十勝、釧路、根室の太平洋側東部の少雪、土壌凍結地帯は最も厳しい越冬環境をもつので、そこで栽培される草種・品種には他の地帯におけるよりも優れた越冬性が要求されている。また越冬環境を決定する最も重要な要因としての積雪は、同一地方においても地形により著しく異なっている。斜面の方位や標高、さらには防風林や草地の起伏との位置的関係により冬枯れ被害を著しく異にする場合がよく観察される。地帯区分とあわせて、このような箇々の草地の地形的な特徴に由来する越冬環境の変動についても、よく知っておくことは栽培管理上大切なことであろう。

2. 適応形質と生産形質の関係

地方集団はそれぞれの冬の厳しさの程度にあわせて越冬性を増大させているが、それにとまって他の特性の適応的な変化も認められる。耐凍性および休眠性の増大がその最も顕著な傾向であるが、このうち休眠性の増大は季節生産性や年間収量と関係が深く、越冬性の増大がこれらの生産形質と負の相関関係にあることが危惧されている。北海道における越冬環境の厳しさの程度は地域によりかなり異なるが、そこで栽培される品種に地帯区分を設ける必要があるのか、また同一地帯においても、年次的に変動する越冬環境の厳しさのどの水準に合わせて品種に越冬性を賦与すべきなのか、などが育種上の問題となろう。これらの問題について現在まだ答えはない。以下これらの問題に関連して若干述べてみたい。

日本各地から収集したススキの地方集団について、寒冷気候に対する適応の様相を示すと図6および

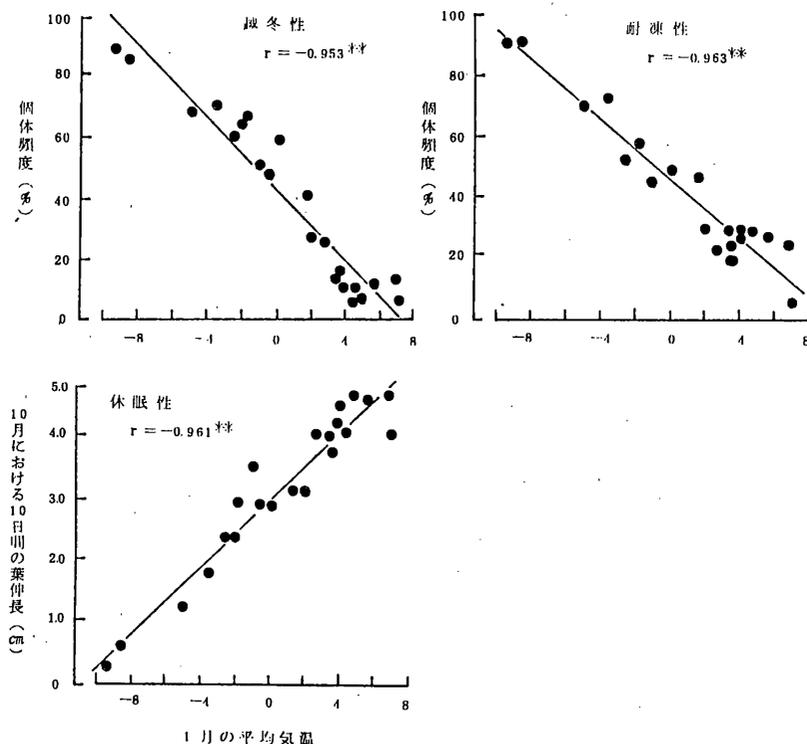


図6. 日本各地から収集したススキの地方集団の越冬性、耐凍性および休眠性程度と生育地の1月の平均気温との関係

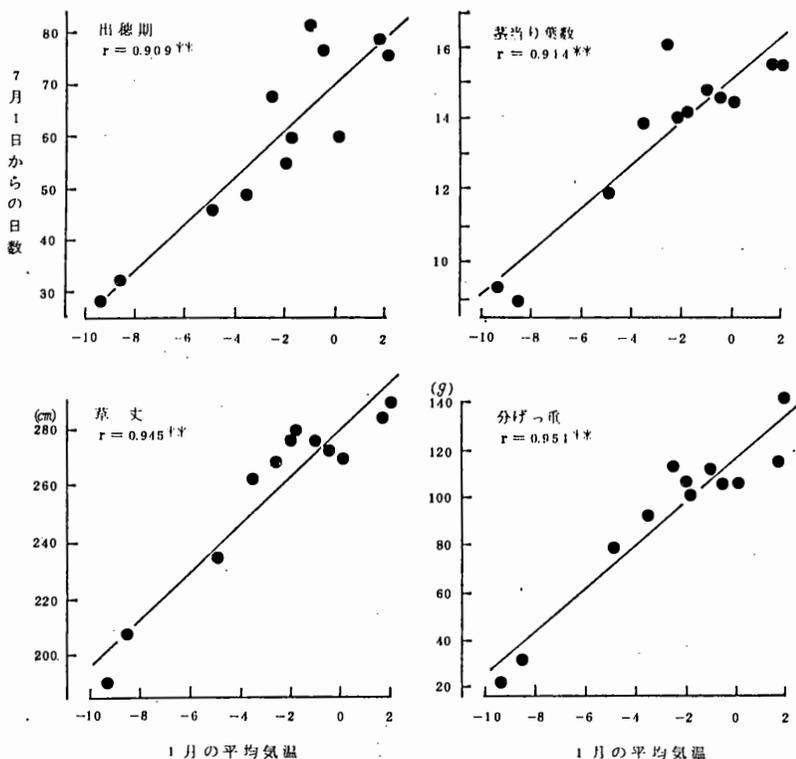


図7. 日本各地から収集したススキの地方集団の生育特性と1月の平均気温との関係

図7のようであった。¹²⁾各集団の帯広における越冬率は生育地の冬の寒さの程度と相関し、明らかな地理的勾配を示した。越冬性は耐凍性および休眠性程度と密接な相関関係にあり、北方集団ほど耐凍性および休眠性程度が大きい。また生育地の冬の厳しさの程度は生育期間の長さとの負の関係にあり、北方集団ほど種子形成期間を除いた後に残される栄養生長期間は短い。その結果、北方集団ほど早生、矮生、個体重が小さくなる。かくして種子生産を行って生活史を完結させるための制約が、植物体の生長量(収量)を制限する最大要因となっていることがわかる。チモシーやオーチャードグラスの北海道在来種は導入品種に比較して早生で種子収量が非常に高いが、恐らく同様な適応の結果と考えられる。ところで牧草栽培のように種子生産を必要としない場合には、越冬できる範囲内で、旺盛に栄養生長を継続する南方集団のような集団で収量はより大きくなる。かくして一般的に最も生産的な集団というものは、不良環境に原因する減収効果を克服できる範囲で、より良好な生育環境に適応した集団であることが予想される。一般に厳しい環境ストレスに適応した集団は、多収性の育種素材として不適であるといわれるが、その理由の多くは恐らくこのような関係によっているのであろう。長日性で再生過程を含む牧草の場合、これらの関係はさらに複雑なものになることが予想される。

休眠性は寒地型牧草に広く認められる適応形質があるが、同一草種の品種間にも大きな変異が存在することが認められている。⁸⁾休眠は秋に日長がある日長以下に達すると始まるが、休眠が始まると牧草個体は一般に匍匐し、多げつとなり、矮生化してくる。これらの形態的变化は植物ホルモンの変化、すな

わちABAの増大とGAの減少の結果と考えられている^{4, 8)}ところで同様な形態形成反応は、牧草に踏圧ストレスを与えた場合にも認められる¹²⁾。すなわち、牛やトラックターをまねて毎日牧草にローラーをかけると、牧草個体は秋の休眠の場合と同様に匍匐し、多げつになり、矮生化してくる。これは接触形態形成反応として一般に知られているところのものであるが、この反応にも休眠の場合と同様な植物ホルモンが関与していることが認められている¹⁴⁾。オーチャードグラス品種とアルファルファ品種に日長による休眠処理と踏圧処理を施し、両処理に対する品種の反応性を比較したところ、反応性の程度に密接な正の相関関係が認められた(図8、図9)¹²⁾。休眠性は寒冷ストレスに対する適応形質と考えられるので、

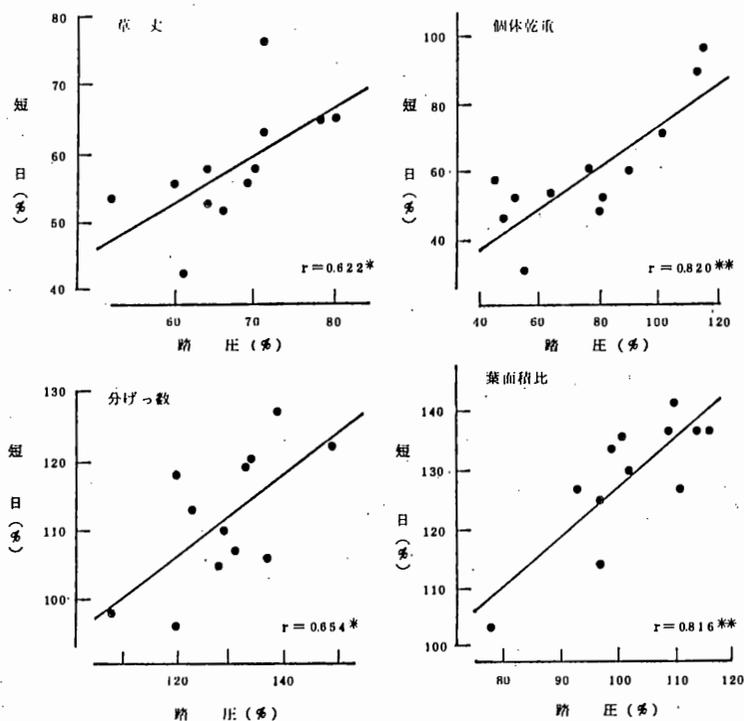


図8. 短日処理と踏圧処理に対するオーチャードグラス12品種の反応性(それぞれ長日および無踏圧に対する比率)

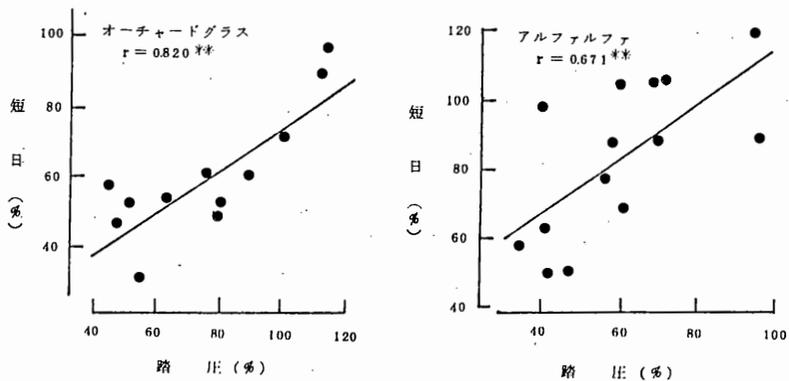


図9. 短日処理と踏圧処理に対するオーチャードグラス12品種とアルファルファ14品種の個体重の反応性

この相関は寒冷ストレスに対して反応型の品種は、踏圧ストレスに対しても反応型であることを示唆している。ところでこの反応性には形態的反応だけでなく、乾物生産の減少も含まれるので、結局反応型の品種は両環境ストレスに対して抵抗性であるが、ストレス下では乾物生産性が低いことになる。牧草が生育中に受ける環境ストレスは寒冷ストレスだけでなく、水分ストレスや高温ストレスなど極めて多様である。このような環境ストレスに対する適応の生理的過程もまた生産性と関連をもつことが予想され、適応形質と生産形質の関係を考えるとき重要な問題となるものと考えられる。

3. 適応集団の育種的有效性

アカクローバ、チモシーおよびオーチャードグラスの北海道在来集団は、北海道の気候や栽培環境に適応し、生産性も高く、育種素材としての価値も非常に高いことが知られている。例えば、図10は北

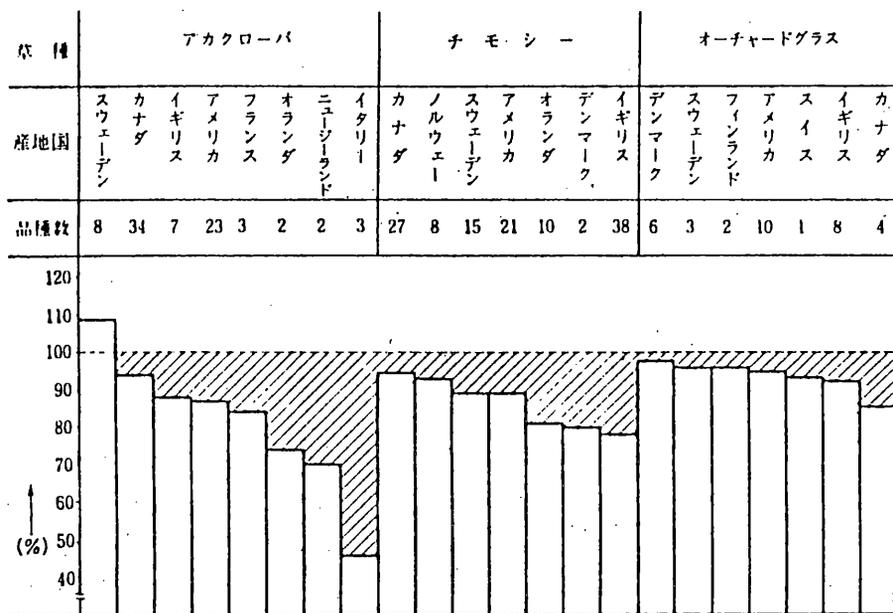


図10. 北海道在来種を100とした導入品種の
相対平均収量(鈴木、1973)

海道において導入試験に供試された導入品種の国別平均収量を在来種の収量と比較したものであるが、¹⁶⁾アカクローバにおけるスウェーデン品種を除いて、在来種より多収な外国産品種群は認められない。また、¹³⁾図11は世界各地から導入したオーチャードグラス品種について耐凍性を比較したものであるが、品種の耐凍性は品種の育成地の冬の寒さと密接に相関していること、北海道育成品種に匹敵する耐凍性をもつ品種はカナダ、北欧および一部のアメリカ産品種だけであること、したがってその他の国からの導入品種は耐凍性の関係から北海道の栽培には問題が残ることなどが認められる。北海道在来種が北海道において何故生産性が高いのか、現在まで解析した試みはないが、越冬性が重要な要因となっている

ことは疑いのないところであろう。しかし、北海道在来種はあくまで一地方系統であり、その特性は種全体の変異からみれば自ら偏ったところにある。したがって在来種がもたない特性を示す品種を栽培するためには、外国からの導入品種か、それを素材として新品種を育成することが必要である。その際、北海道は寒地型牧草の栽培地域としては緯度的に低い位置にあり、また冬の環境が極めて厳しいなどの特異的な栽培環境をもっているため、導入先の検討には世界的規模での環境変異と気候適応に関する種生態学的知識が不可欠である。

アラスカにおける品種導入試験において、寒さがアラスカとあまり変わらないカナダやアメリカから導入した品種は越冬できなかったのに、寒さがアラスカよりむしろ温和なスウェーデンやノルウェーの品種がよく越冬したことを認め、休眠を

開始するための日長に対する適応の重要性が指摘されている。^{3, 6)} この他低温生長性や低温下における光合成速度など、寒冷適応に関して多くの生態型の変異が知られている。^{1, 2, 10)} 寒冷気候に対する適応体系のより詳細な理解は、北海道に適する品種を効果的に育成するための貴重な情報を提供するものと考えられる。

引用文献

1. Cooper, J. P. (1964) J. Appl. Ecol. 1, 45-61。
2. Eagles, C. F. (1967) Annl. Bot. 31, 31-39。
3. Hodgson, H. J. (1964) Crop Sci. 4, 302-305。
4. Irving, R. M. (1969) Plant Physiol. 44, 801-805。
5. 伊藤浩司・新宮弘子 (1983) 北方林業 35, 17-20。
6. Klebesadel, L. J. (1971) Crop Sci, 11, 609-614。
7. 小松輝行 (1983) 十勝農学談話会報 24, 92-101。
8. 熊井清雄 (1974) 草地試研報 5, 137-265。
9. 岡彦一 (1977) 第3回日本雑草学会シンポジウム講演要旨、1-14。
10. Olle Bjorkman (1966) Brittonia 18, 214-224。

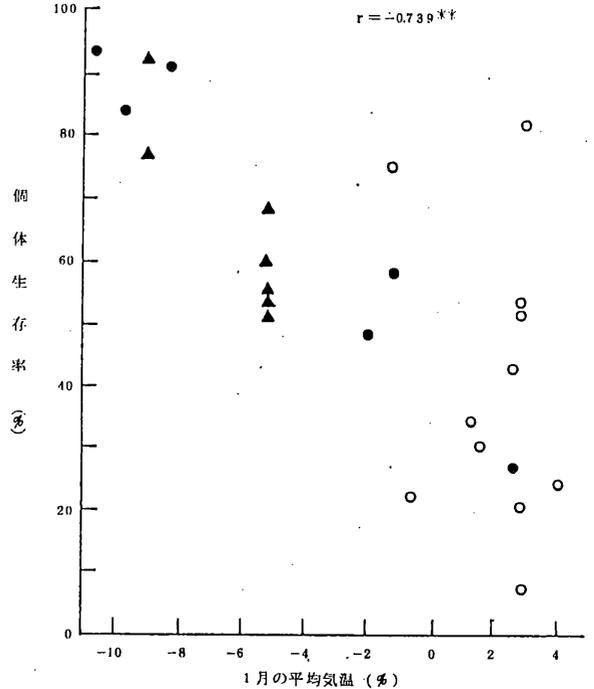


図 11. 世界各地から収集したオーチャードグラス品種の耐凍性と育成地の1月の平均気温の関係：ヨーロッパ品種（白丸）、北アメリカ品種（黒丸）、日本品種（黒三角）

11. 林業試験場北海道支場(1983) 北海道ササ分布図概説。
12. 嶋田徹、未発表。
13. 嶋田徹・新発田修治(1984) 日草誌 29、283-289。
14. 菅 洋(1981) 遺伝 35、20-24。
15. 杉信賢一ら(1980) 日草誌 26、109-118。
16. 鈴木茂(1973) 遺伝 27、49-50。
17. 土谷富士夫(1983) 北海道の農業気象 35、39-46。
18. 湯本節三(1982) 博士論文。