

シンポジウム「北海道における草地生産の可能性と問題点」

育種的にみた生産性向上の可能性

植田 精一（北農試）

I はじめに

亜寒帯南限に位置するといわれる北海道で栽培される牧草は、種々の環境要因の影響を厳しくうけている。永年生牧草においては、夏季（生育期間）から冬季にわたり環境の圧力をうける。一般的には両者を問題とすべきだが、ここでは、主として生育期間における立地環境からみた草地の潜在的生産力について、乾物生産生態の面から考えてみたい。そして、同時にこれが育種研究への連動と、今後の育種的な対応での生産性向上の可能性を探ってみたい。

II 立地環境からみた北海道草地の生産性

1. 太陽放射からみた日本と外国との比較

作物生産は、本質的には太陽放射に支配されている。世界的にみると、わが国の太陽放射は $80 \sim 120 \text{ kcal/cm}^2/\text{year}$ の範囲にあり、欧州やカナダ内陸なみである。東京を例にとると $100 \text{ kcal/cm}^2/\text{year}$ で、西南暖地はこれ以上、東北・北海道ではこれより低い。北海道ではヨーロッパ程度とみられるが、冬の条件は一層かこくである（図1参照）。

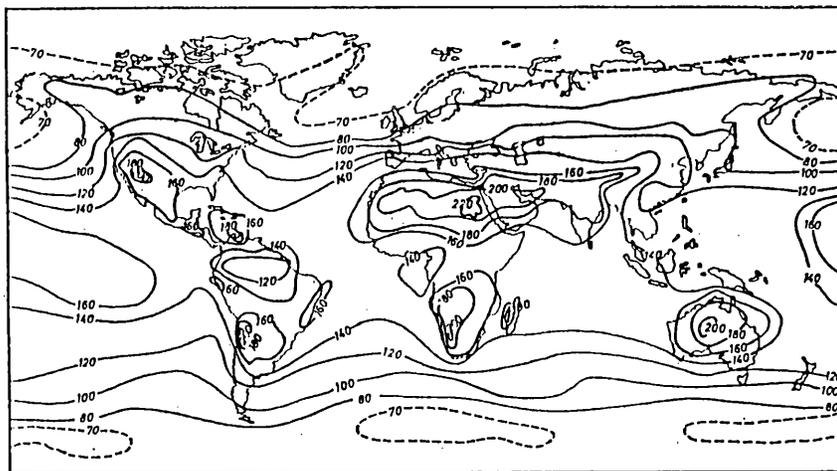


図1 地表面上における年間総太陽放射 ($\text{kcal/cm}^2/\text{year}$)

2. 乾物生産性の比較

太陽エネルギーの変換率を3%と仮定したときの乾物収量は、東京で 31 t/ha/year となり、ヨーロッパよりやや高く、N.Z.やU.S.A.よりは低い。実際には年間通じてエネルギー変換率3%は無理である。世界各地で報告されたmax CGRは英国における *L. perenne* $13 \sim 16 \text{ g/m}^2/\text{day}$ 、*D. glomerata* で約

19 g/m²/day だが、オオムギやビートでははるかに高い値となっている。このmax CGRを得たときのエネルギー変換率は、4%以上を示す。これも一つの潜在的生産力の考え方であるが、年間を通じての考えかたの方がより实际的である。

3. 試験研究データにみられる通年の生産力とエネルギー変換率

多肥栽培下における乾物生産量の例としては、英国での*L. perenne*で、16.7~25.2 t/ha/year, オランダでの*L. perenne*で22.2 t/ha/year, N. Z.での*L. perenne*で26.6 t/ha/year, *D. glomerata*で22.0 t/ha/year などがある。これらのエネルギー変換率は、2.0~3.0%である。しかし暖地型牧草の乾物生産量は、はるかに高く、例えばU. S. A.南部における*Cynodon dactylon*では22~30 t/ha/yearを示すが、エネルギー変換率は低い。このような点から、北海道の草地について以下に比較検討してみる。

4. 北海道における寒地型牧草の生産性

牧草の乾物生産は人為、自然環境に支配されるが、後者では土壌、生物要因以外に気象要因によって支配される面が大きい。北海道の気象条件による地域区分は種々試みられているが、一般には有効積算温度による場合が多い。これに日射量を加味して作物の生育反応とのからみで地域分類を行うと、さらに地域的な差が明確になる。積算温度で一樣な地域であっても、更に細分化される。このような複雑な地域性のある北海道内で、地域的な牧草の乾物生産を知ることは技術研究の面、行政面からも重要であるが、実測を行うことは技術上無理である。このため乾物生産研究の応用が考えられる。植物(牧草)の群落光合成量(乾物生産量)を推定する手法として有名な門司・佐伯(1953)の群落光合成式があり、これの牧草群落への適用は有効であることが知られているが、若干の問題点もある。このため窪田ら(1972)は、群落のCO₂収支から牧草の乾物生産量を推定する乾物生産式を数学的手法により創出し、モデル化した。このモデルは各地の気温・日射量がわかればその地点の乾物生産量の推定が可能で次式で示される。

$$W = \frac{\alpha}{r} (1 - e^{-rt}) + \frac{\alpha}{r-a} (e^{-rt} - e^{-at}) + W_0 e^{-rt}$$

Wは刈取り後の任意の日(t)の乾物重量, W₀は刈取り時(再生開始時 t=0)の乾物重量, α, aは群落光合成量に関する係数, rは植物体の呼吸速度を示す係数である。

この式を利用するためには、類似の地点における各草種の光合成量, 呼吸量の実測値が必要である。現在は残念ながらオーチャードグラスでしか実測値がない。

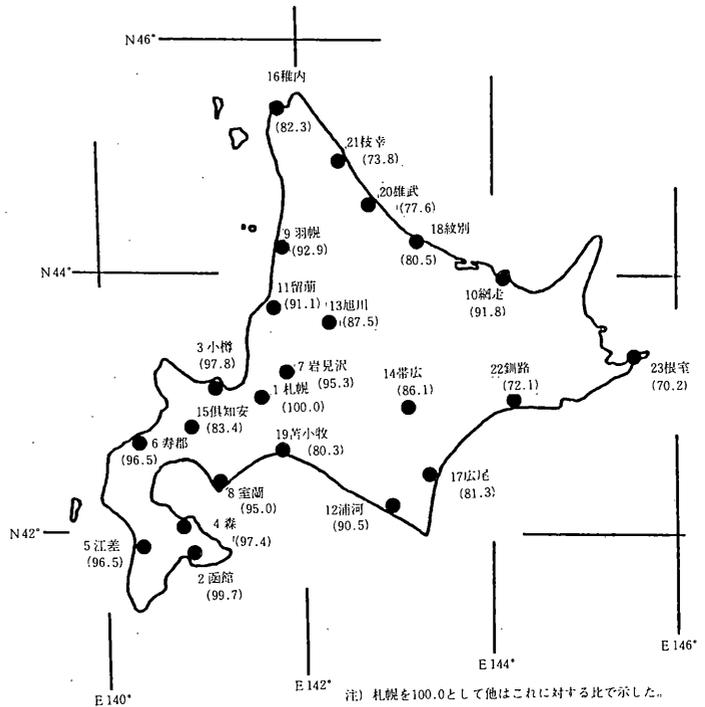
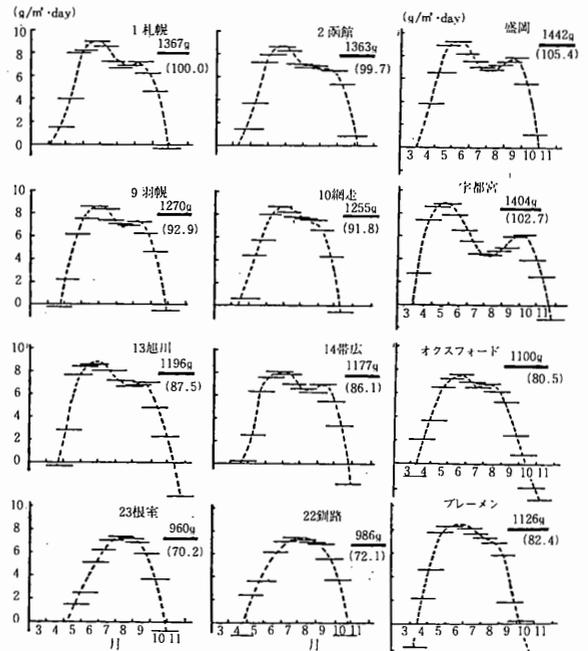


図2 北海道各地のオーチャードグラスの年間の乾物生産力の推定値

北海道内の代表的な 23 地点をとって、乾物生産式から推定した各地点のオーチャードグラスの年間の乾物生産力の推定値は、札幌を 100 とした場合に 100~70 に分散し、根室の $960 \text{ g/m}^2 \cdot \text{生育期間}$ (6℃以上) から札幌の 1367 g/m^2 にまでばらつく(図2参照)。これによると地域別の生産力分級が可能であり、同時に CGR の季節変化のパターンも特徴的に示される(表1, 2, 図3参照)。全生育期間を通しての平均 CGR は、5.97 (札幌)~4.79 (苫小牧) の程度である。また気温と日射の季節的な組合せは、気温・日射ともに高い時期が生産に有効に働くが、地域により生育適温帯と高日射量の時期がずれている。このような地域、例えば苫小



注) 一は年間の乾物生産量の推定値 $\text{g/m}^2 \cdot \text{year}$ 。()は札幌の推定値を 100.0 とした場合の指数。一は刈取間隔 45 日間の平均 CGR を示す。

図3 北海道各地におけるオーチャードグラスのCGRの季節変化

表1 北海道各地におけるオーチャードグラスの年間の乾物生産力

ランク		地 点
A	100 ~ 96	札幌, 函館, 小樽, 森, 江差, 寿都, 岩見沢
B	95 ~ 90	室蘭, 羽幌, 網走, 留萌, 浦河
C	89 ~ 85	旭川, 帯広
D	84 ~ 80	倶知安, 稚内, 広尾, 紋別, 苫小牧
E	79 ~ 75	雄武
F	74 ~ 70	枝幸, 釧路, 根室

注) 札幌における年間の乾物生産量を 100.0 とし、他はこれに対する比で示した。

表2 北海道における代表的な地点(7地点)における気象条件とオーチャードグラスの乾物生産

地 点	生産期間 (気温 6℃以上の期間)							年 間		
	日 数	平均 気温	平均 日射量	積算 気温	積算 日射量	乾物 生産量	平均 CGR	エネルギー 利用効率	平均 気温	平均 日射量
札幌	229	14.0	373.3	3206	85485	1367	5.97	$\times 10^{-6}$	7.8	300.0
函館	229	13.9	370.0	3183	84730	1363	5.95		8.2	305.9
枝幸	199	12.8	335.6	2547	66784	1010	5.08		5.5	258.9
根室	199	11.8	330.5	2348	65769	960	4.82		5.7	292.0
網走	214	12.5	374.8	2676	80207	1255	5.86		5.9	295.6
倶知安	229	12.4	344.8	2839	78959	1140	4.98		6.2	269.1
苫小牧	229	12.5	341.9	2862	78295	1097	4.79		6.9	293.2

注) 気温:℃, 日射量: $\text{cal/cm}^2 \cdot \text{day}$, 乾物生産量; D. M. g/m^2

* エネルギー利用効率とは、日射量 $1 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{day}$ 当たりの乾物生産量 D. M. $\text{g/m}^2 \cdot \text{day}$ を示す。

表3 道内4地点の気温, 日射量の月別変化

月		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Ann
札幌	気温	-5.1	-4.4	-0.6	6.1	11.8	[15.7]	20.2	21.7	16.9	10.4	3.7	-2.3	7.8
	日射	124	187	305	403	[461]	[457]	426	390	333	250	153	107	300
網走	気温	-6.6	-7.1	-2.9	3.9	9.3	[12.6]	[19.2]	19.0	15.7	9.9	3.0	-3.0	5.9
	日射	130	201	319	390	[431]	[432]	413	370	336	248	157	114	295
苫小牧	気温	-5.1	-4.5	-1.0	4.4	9.2	13.0	[17.7]	20.4	16.6	10.4	3.9	-1.9	6.9
	日射	165	227	332	393	[428]	374	351	335	327	263	180	138	293
根室	気温	-4.8	-5.6	-2.2	3.0	7.1	10.0	14.3	[17.1]	15.4	10.6	4.6	-1.2	5.7
	日射	162	231	342	389	[421]	385	350	327	316	256	181	140	292

オーチャードグラスの年生産力指数, 札幌(100); 網走(92); 苫小牧(80); 根室(70)

日射; cal/cm² day, ; 高日射量あるいは生育適温

牧や根室は潜在的生産力が低い(表3参照)。

また世界の各地における年生産量とエネルギー利用効率をながめた場合、北海道は、ほぼ平均的地点かそれ以下となっていて、前出のmax CGRよりかなり低い。(図4参照)。この推定値は潜在的生産力としては実際に近いが、道内全体としてはまだこのレベルに達していない。ここに栽培研究の挑戦する余地がある。温度・光条件が定量値であるとすれば、今後この壁を破るためには、作物自体の遺伝的改良にその手段を求めなければならない。

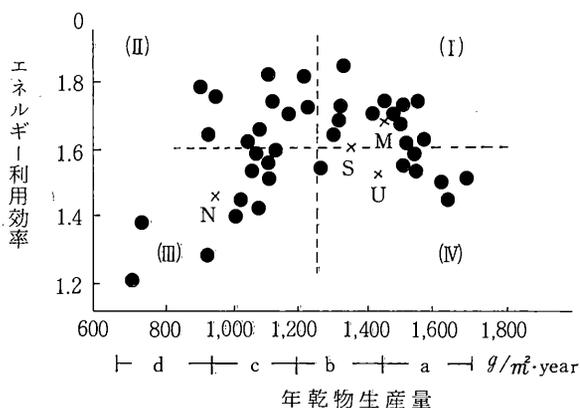


図4 世界各地の年生産量とエネルギー利用効率

(M: 盛岡, N: 根室, S: 札幌, U: 宇都宮窪田, 1978)

III 牧草生産力の育種的対応による向上の可能性

一般に牧草の生産力は、群落光合成速度を高めることにより生産力が增大する。群落光合成速度は、大きくわけて三つの要因からなる。すなわち個葉光合成速度、LAI、受光態勢で構成される。牧草育種において多収性品種を育成するためには、群落光合成速度を高める方向への選抜が必要であるが、これに関する主要因である個葉の光合成速度を選抜する便法が考えられている。

1. 個葉の光合成速度とSLA、葉身N含量の関係

個葉の光合成速度はCO₂分析により測定するが、多数個体の選抜には、時間、労力的に無理がある。このためSLAを指標として判定が可能となっている。窪田・植田(1977)はチモシーについて、個葉の光合成速度とSLAの間に全期間を通じて有意な負の相関があることを報告したが、この関係は出穂期に最も強くなり(r = 0.76**), かつ品種間差も認められた。例えば個葉の光合成速度が高くSLAの低い品種としてはClimax, 個葉の光合成速度が低く、SLAの高い品種としてはS51などがある。江柄・植田(1985)はトールフェスクにおいてもやや相関係数は下がるが同様な関係を見とめ、また両草種とも

単位葉面積当たりN含有量とPmaxの相関係数も高いことを報告した。

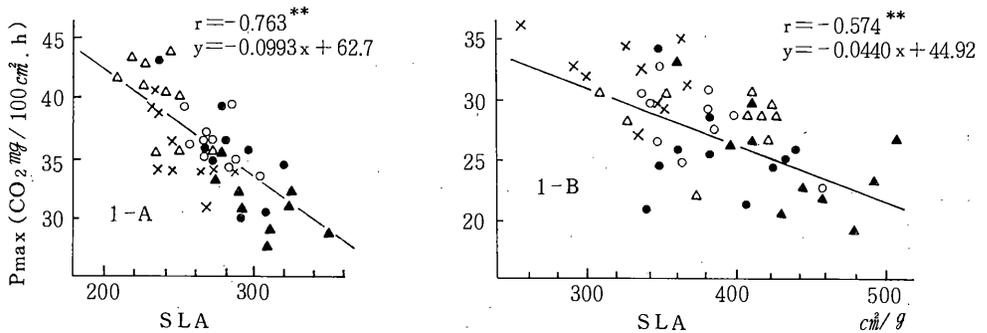


図5 チモシーにおいて6月(1-A)および10月(1-B)に観測された
光合成速度(Pmax)と比葉面積(SLA)の関係

●, Clair; ○, Senpoku; ×, Climax; △, Heidemij; ▲, S51

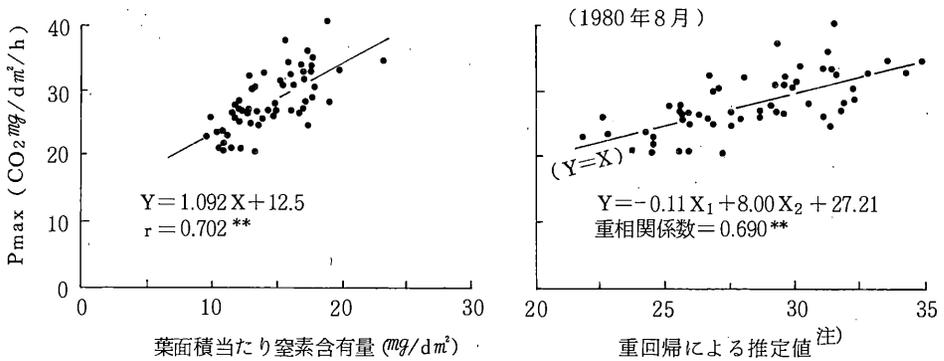


図6 トールフェスクの葉面積当たり窒素含有量とPmaxとの関係
及び推定値と実測値との関係

注) SLA(X₁)および葉身窒素含有率(X₂)によるPmaxの推定値

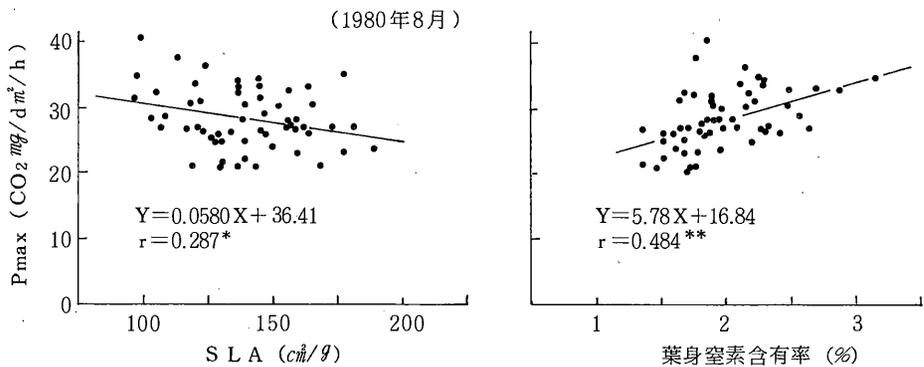


図7 トールフェスクのSLA, 葉身窒素含有率とPmaxとの関係

(江柄, 植田: 牧草生産力に関する種・品種生態)

以上の点から個葉の光合成速度の優れた遺伝子型を選抜する簡便法として、SLA, 単位葉面積当たりN含有量が利用し得るものと考えられる(図5, 6, 7参照)。

2. 草型と乾物収量及び光合成速度

イネやムギ類等においては、すでに“草型育種”と呼ばれているように、群落の受光態勢の関連に注目して吸光係数Kの小さい草型を選抜することが行われている。牧草は水稻やムギなどのように個体単位(株を含む)から構成される群落でないため、草型改良はより重要であるにもかかわらず、選抜はより困難である。チモンシについて江柄(表4, 5未発表)は、草型と草高などと乾物生産力の関係を検討した。その結果、必ずしも明確な関係はみとめられなかったが、群落当たり総光合成速度(Pg)は各草型とも湾曲葉を人為的に直立化したモデル群落(格子)の方が明らかに高く、葉面積当たりPgも同様の傾向を示している。以上の点

表4 チモンシ個体群の草型・草高と乾物収量 (江柄, 未発表)

調査時期	タイプ(栄養系No)	C区(対照)		L区(格子)	
		草高	収量	草高	収量
1984. 7月	中間型(148)	132	1133	152	1087
"	立性型(148)	103	938	127	938
"	湾曲型(149)	102	937	124	1055
1984. 10月	立性型(113)	34	279	38	254
"	湾曲型(149)	36	248	44	310

注) 草高cm, 乾物収量g/m²

表5 チモンシの草型を異にする個体群の光合成速度(江柄ら, 未発表)

調査時期	草型・処理	群落当たり ※			葉面積当たり			LAI	吸光係数 K
		Pa	Rd	Pg	Pa	Rd	Pg		
1984. 7月	中間型・対照 (113)	64.3	13.0	77.3	10.2	2.0	12.2	6.42	0.31
"	" 格子	98.6	15.0	113.5	15.9	2.4	18.3	6.32	0.35
"	立性型・対照 (148)	35.2	10.5	45.6	8.4	2.6	11.0	4.16	0.48
"	" 格子	89.1	14.0	103.0	19.5	3.1	22.6	4.62	0.44
"	湾曲型・対照 (149)	57.6	13.3	70.9	10.8	2.6	13.3	5.73	0.34
"	" 格子	94.0	14.2	108.2	12.6	1.9	14.6	7.64	0.28

※ 光合成速度 CO₂ mg/dm²/h, Pg: 総光合成, Pa: みかけの光合成, Rd: 暗呼吸

からイネ科牧草では草高が高く、着葉角度が直立に近い草型のタイプが乾物生産性が高いことが推論できる。牧草のように育種過程では個体選抜され、実際の栽培では高密度に、かつ他種との混植散播される作物にあっては、その改良は困難を極める。しかしこの江柄らの実験は、今後の育種において乾物生産要因の選抜を組み入れることが極めて有効であることを示唆して、この点は高く評価すべきであろう。

3. オーチャードグラス野生種の光合成速度

D. glomerata ssp.のSLAとPmaxの関係をみると、2x野生種のPmaxが栽培種4xよりも高い傾向がある。SLAとPmaxの相関係数は0.75くらいであり、上記と同様な関係がある。栽培種成立の過程でこのように高いPmaxが失われたことは、おそらく適応と4x化の問題とみられるが、今後はこのような遺伝子型を栽培種へ導入し有効利用を進める育種が必要である(表6参照)。

表6 *Dactylis glomerata* および *D. glomerata* ssp. の光合成速度 (江柄, 未発表)

species	SLA (cm ² /g)	葉身 N (%)	葉面積当 たり N	葉面積当たり速度 ※		
				Pa	Rd	Pmax
<i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>juncinella</i>	198	5.22	26.37	38.2	15.5	53.7
<i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>judaica</i>	226	4.60	20.38	27.4	13.5	40.9
<i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>ibizensis</i>	201	4.64	22.97	24.3	11.5	35.9
<i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>lusitanica</i>	282	4.82	17.13	22.0	11.8	33.9
<i>Dactylis glomerata</i> 栽培種	217	3.78	17.43	15.6	9.9	25.5
<i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>aschersoniana</i>	267	3.96	14.78	11.8	7.9	19.7

※ CO₂mg/dm²/h, Pa : みかけの光合成, Rd : 暗呼吸, Pmax : 最大可能総光合成

4. 牧草育種におけるハイブリッド品種の利用

昭和39年, 牧草育種組織の再編強化以降, 国立研究機関においては13草種59品種の育成が行われ, 草地生産性向上にはたした貢献は極めて大きい。この中では生産性が常に第一目標とされているが, 最近の育成品種にあつては, 各種の障害抵抗性や広域適応性を旨としたものも公表され始めている。しかし, これまで行われてきた従来の育種法, 例えば, 集団選抜法, 母系選抜法, 合成品種法等にあつては, 10年10%アップのサイクル程度が限界とみられる。今後この壁を破る試みとしては, バイテク育種技術の適用, 広く遺伝資源を求めての種属間交雑やハイブリッド育種の実用化等が必要であろう。他殖性作物において発展したハイブリッド育種は, 最近では自殖性の水稻やコムギ等への応用が始まり話題となっている。しかし, トウモロコシでは現在の品種はすべてハイブリッド品種であり, 1950年代の後半より, 複交配, 3系交配等が用いられ, その後1960年初めよりT型細胞質雄性不稔(CMS)を用いた単交配品種へと発展した。1979年におけるU.S.A.のトウモロコシ品種は, 100%がハイブリッド品種で占められ, そのうち単交配が88.4%, 3系交配10.4%, 複交配1.2%となり, この発展の過程と生産性向上の相関が高いことは周知である。1972年 W. R. Childers と D. K. Barns は Evolution of hybrid alfalfa (1972) の中で1954-1965における主要作物の生産性向上の指数を示している。これによると,

表7 主要作物における多収性の変化 (W.R.Childers & D.K.Barns)

作物	単位	1954	1965	増加率(%)
Corn grain	Bushel	37.1	73.1	97
Sorghum grain	Bushel	19.0	50.1	164
Barley	Bushel	28.5	43.5	53
Soybeans	Bushel	20.1	24.4	21
Corn silage	Ton	7.5	10.6	41
Alfalfa, alfalfa mix	Ton	2.10	2.48	18
Clover, timothy mix	Ton	1.43	1.53	7

ハイブリッド品種の進んでいるソルガム(実取り), トウモロコシ(実取り)の増加率は極めて高く, それぞれ164%, 97%を示し, 他の作物を圧倒している(表7参照)。

牧草育種においては, この分野の研究は立ち遅れがめだち, とくに実用品種育成をめざした研究は世界

的に少ない。しかし、バイオ育種による画期的な新生物品種の創出には50年単位の時間が必要であり、一方、従来の育種法で10年10%アップサイクルとすれば、やはり牧草においても当面CMS等を利用したハイブリッド品種の育成に期待する以外にない。

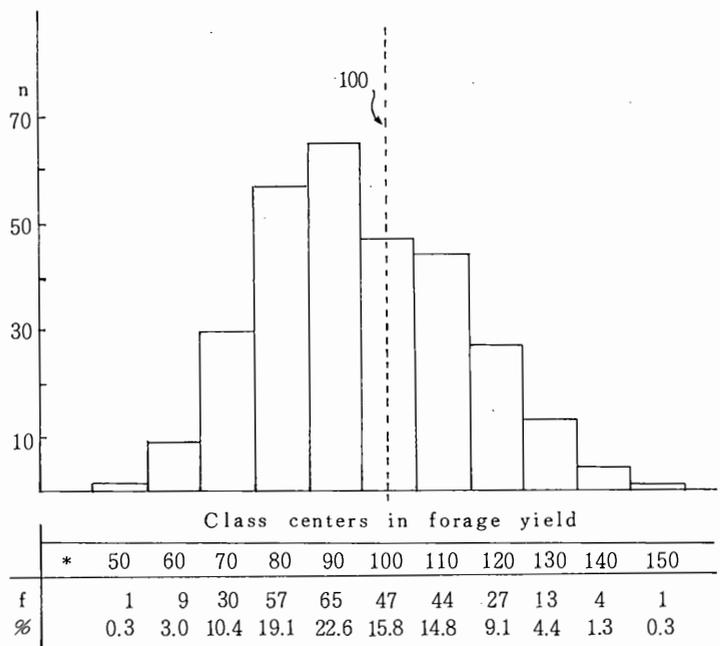
このような状況の中で、細胞質雄性不稔の探索、それらの系統の改良、利用によるハイブリッド育種への挑戦も試みられている。北海道農試では、ここ数年来、アルファルファの細胞質雄性不稔系統の導入、育成を行ってきた。これまで維持系統13、花粉親系統6を育成し実用品種育成への足がかりが得られている。この過程において、単交配によるヘテロシス効果を検討した。供試された26の優良栄養系による2面交配後代288系統の収量分布は、ほぼ正規型となり、標準品種対比の収量比でみると120をこえるものが45系統(15%)出現し、そのうち5系統の収量比は140~150%であった。この結果はアルファルファにおいて、組合せ能力について注意深く選抜をすれば、超多収性品種育成の可能性を含んでいることを示唆している(図8参照)。

表8 オーチャードグラス単交配にみられるヘテロシス効果(佐藤・川端, 1982)

交雑組合せ	個体重	中間親比(%)		高収親比(%)	
		\bar{X}	範囲	\bar{X}	範囲
PF1 ~ 8 × PM1	1341	117	106 ~ 133	109	104 ~ 124
PF1 ~ 8 × PM2	1468	129	119 ~ 132	118	95 ~ 130
PF1 ~ 8の \bar{X}	1092				
PF1 ~ 8の \bar{X}	1098				
F1の \bar{X}	1317				

またオーチャードグラスについては、草地試験場において、細胞質雄性不稔系統を育成し、これを用いて単交配によるヘテロシス効果を確認している。この試験では種子親系統8、花粉親2を組合わせて検討した。その結果は、中間親比(個体重)で106~133の多収を示し、高収親比でも95(1系統のみ)~130を示している。このような点からみると、オーチャードグラスにおいてもハイブリッド育種による超多収品種育成の可能性が極めて高いといえよう(表8参照)。

アルファルファ、オーチャードグラス両草種においては、その後実用品種育成への努力が続けられているが、残されている問題点も多い。すなわち、一つは遺伝子型が均一化



* 後代の収量は対照品種ソアを100とした比率で示した
 図8 アルファルファ26優良栄養系の2面交配後代における収量の頻度分布

することによる環境適応性の低下が懸念されること、細胞質雄性不稔を維持するため維持系統を交配して行く過程でおきる自殖劣勢の克服、採種栽培体系の開発、新しい細胞質雄性不稔遺伝子の探索等がある。ここでは今後解決すべき問題点の指摘にとどめるが、現在解決のための試みが次々に行われていることを付記する。

IV おわりに

これまで述べて来た状況からみると、牧草類において超多収品種育成への突破口として、当面は細胞質雄性不稔を利用したハイブリッド品種育成と実用化が有効な手段となる。このためには、乾物生産研究の知見や病害抵抗性研究など育種支持部門を含めた支援が解決のかぎとなるものと考えられる。育種研究者の透徹した洞察力と科学的経験、総合的な判断力をもった頭脳に期待するところ大である。

引用文献

- 1) Childers, W. R. and D. K. Barns (1972) Evolution of hybrid alfalfa. *Agric. Sci. Rev.* 10 (3) : 11 - 18.
- 2) Cooper, J. P. (1970) Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. *Herb. Abst.* 40 : 1 - 15.
- 3) 江柄勝雄・植田精一 (1985) 牧草生産力に関する種・品種生態 第1報 トールフェスクにおける個葉光合成能の品種・系統間差異. *北海道農試場報* 143 : 115 - 122.
- 4) 窪田文武・梶 和一 (1974) 北海道におけるオーチャードグラス草地の乾物生産力の推定. *北海道農試場報* 109 : 115 - 130.
- 5) 窪田文武・植田精一 (1981) 飼料用トウモロコシの栽培環境と生産性 I. トウモロコシの気象生産力の地域間差. *日草誌* 27 : 168 - 173.
- 6) 窪田文武・植田精一 (1977) チモシー個葉の光合成速度と SLA (比葉面積) との関係. *日草誌* 23 : 101 - 107.
- 7) 佐藤信之助・川端習太郎 (1982) 雄性不稔の利用によるオーチャードグラスのヘテロシス育種. *農林水産技術会議編研究成果* 138 : 158 - 165.
- 8) 植田精一 (1981) 気象要因と芝草 (牧草類) の生育. *北海道芝草研究会報* 5 : 25 - 34.
- 9) Wareing, P. E. and J. P. Cooper (1971) Potential crop production. Heinemann Educational Books. UK.