

牧草の再生に及ぼす温度と光の影響について

北海道農試、草地開発部

西村 格

牧草の生産は、1回の利用で最大の生産を得ようとする一般の作物と異なり、刈取や放牧を行なうたびに再生して来る生産物を含めて、年間を通じ、あるいは数年間を通して、最大の生産を上げる事を目的とするものであり、再生の良否は草地の生産性を左右する重要な要素であることは言うまでもない。したがって再生の研究は古くから多くの研究者によつて数多く取り扱われて来た。

実際栽培管理法の違い、すなわち刈取の頻度、刈取の高さ、刈取の時期や施肥条件の違いと、環境条件との相互作用によつて非常に複雑なものとなつている。

再生の解析にあたって、従来は刈取直後、新しい同化組織が再生する以前の、一般に「依存生長期」と呼ばれる時期の問題と、その後再生新葉が展開して、その光合成作用によつて生長をつづける時期の問題に大別して考えられている。

こゝでは、環境とくに温度と光がこの2つの時期の牧草生育に、どの様に影響を与えているか、今までにおこなわれて来た再生の研究の中で見てみたいと思う。

I 再生初期における貯蔵養分の役割とその環境条件による変化

牧草の再生は、栽培方法や草種・環境条件等によつてことなること、その際体内成分、特に貯蔵養分の含有量が問題となること、そしてその量の多い事が刈取や放牧などによる頻繁な利用に耐え得る条件であることを、1920年代の終りに Albert や Graber が指摘した。牧草再生の研究はこゝに始まつたといえよう。

刈取や放牧によつて、植物体から同化組織が再生するまでの期間、刈株や根に貯蔵されている貯蔵養分に新葉の生長が依存すると考えるのは当然であろう。そこで最初に、この期間にどのような貯蔵養分が使われるかについての研究がなされた。

Sullivan と Sprague は perennial ryegrass を材料として、刈取り操作によつて、刈り残された株や根の炭水化物と窒素の動きを経時的に測定し、貯蔵養分の内、特に炭水化物の場合は Fructosan が再生初期に利用され、これが再生に重要な役割をはたしていることを報告した。Fig 1 に示したように、地上部の刈取によつて炭水化物は、刈取直後から11日目まで急激に減少し、その後再び蓄積されている。この炭水化物は再生に必要素材と呼吸の基質とに使用されるであろうと考えられていたが、その後 O^{14} を用いたトレーサー法による実験によつてその事実が証明された。

これによると牧草が刈取直後、貯蔵養分に大きく依存して生長するのは、約一週間ぐらいの期

間であり、その後は新葉の同化に大きく依存するとされている。したがって、炭水化物含有量の多少は、初期再生の良否につながる場合が多い。特に著しい炭水化物の不足は生育適温下であつても多くの個体枯死につながる場合すらあることが知られている。

炭水化物の含有量は草種や品種によつてことなるので、刈取後の回復速度も品種や草種で違ふことが知られている。

炭水化物含有量はまた生育環境によつても大きく変動するものであり、これを証明する実験は数多く見られる。

まず温度条件の面では、通常の生育温度の範囲では、温度が高まるにつれて、株や根における炭水化物含有率及び量が低下し、刈取後の炭水化物含有量の回復も悪化する (Fig. 2)。これは光合成量が最高に達する温度を越えても呼吸量が増加しつゞけるので、高温になるほど光合成量に対する呼吸量の割合が高くなるからである。低温では光合成量・呼吸量ともに低いが生長量も少い、反面個体総量に対する貯蔵器官の割合は増加する。また高温になるに従つて葉身の窒素含有量が低下し、老化も早く進む等によるものと考えられる。低温と同時に適度な夜温の低下は炭水化物含有量の増加に促進的な効果をもたらすことも知られている。また高い地温は根の呼吸量を増し、活力を低下させるので、根や株の炭水化物量を低下させる要因の一つとなりうるであろうと考えられる。

光条件の影響としては、光の強度と日長の変化にわけて考えられるが、草地のような群落にあつては光が強いほど一般に同化量は増加し、個体や単葉での測定のように光の飽和点はあまり考えなくても良い。また光が強いほど葉数・葉面積・莖数・及び株や根の量等は増加するが、伸長量は若干抑えられる。このため、光が強くなるに従つて、一般的には貯蔵態炭水化物濃度は高くなり、刈取後の回復も良いとされている。日長の影響については、日本で栽培されている牧草が一般に長日植物であるため、前処理としての低温や短日の必要性は別として、長日条件下では、単に葉の伸長が促進されるだけでなく、生殖生長に入り莖が伸長するものが多い。一方短日条件下では、分けつ数の増加がみられ、伸長量は減少し、同化された炭水化物は貯蔵器官に転流、貯蔵されるであろうと考えられる。

このような温度や日長の変化は一年を通じて季節の変化となり、自然条件で栽培されている牧草にも常に影響を与えているわけである。従つて Smith らの試験で代表される様に、株や根に貯蔵される炭水化物の含有率は、一般に季節的变化をするものである (Fig. 3)。

炭水化物はイネ科においては主として Stubble (刈株)、マメ科にあつては、主として根とクラウンに貯えられるが、越冬前の低温短日間に貯蔵されたこれら炭水化物は越冬中、雪積下の暗黒中で呼吸によつて消耗され若干減少し春を迎える。春の生育適温のもと長日条件となり、急激な伸長をするために利用されて著しく減少する。このためイネ科牧草では穂孕期頃に最低となり、その後成熟期まで再び、徐々に蓄積される。夏の間は、高温・長日条件で呼吸による消耗と器官の老化のため多少減少し、低温・短日の秋を迎え再び急激な蓄積を始め、越冬態勢に入る

というパターンを繰返すわけである。

この貯蔵器官における炭水化物含有率の季節変化が、実際の栽培上“夏枯れ”、“冬枯れ”、“草地密度の減少”等につながり、再生に重要な役割をはたしているわけである。

しかし、最近この再生に最も重要であると考えていた炭水化物の他に、蛋白質が再生に重要であると言う論文も見受けられる。すなわちTable 1に見られるようにMiltorpeとDavidsonの研究によると、Sullivanら以来考えられて来た貯蔵養分としての炭水化物だけでなく、再生の素材と呼吸の基質としての炭素が不足する場合には、蛋白質から相当量供給されるであろうとされている。この点、多窒素を施用した場合、株に貯蔵される炭水化物含有量が少なく、刈株に残る葉身の量が少なくても、高温・乾燥条件下でないかぎり、良い再生を示す事など考え合せると、今後どのような条件の場合に蛋白質が再生に重要な役割をはたしているかを研究する事は重要な再生研究の課題の一つとなりうるのではなかろうかと考える。

II 再生後期における温度と光条件の役割

刈株の根における貯蔵養分の含有率や量が環境条件によって変化し、初期の再生に重要な役割をはたすわけであるが、これと同時に依存生長期以後の一般に独立生長期と呼ばれている時期の再生も環境によって大きく影響されることは当然予測される。しかし環境要因の影響を牧草の後期再生に限定して見た試験は比較的少ない。従つて、こゝでは牧草の生育が環境条件、主として温度と光の影響をどの様に受けるかを、この時期の再生に関連づけて考えて見たいと思う。

まずこの時期の再生に関連した温度の問題では、従来日本で栽培されていた牧草がほとんど北方型の牧草であつたことから、夏期の高温時にいわゆる“夏枯れ”が起り、この原因追究のため大きくとりあげられて問題とされた。外国では、古くから知られていたが、わが国の試験結果を例に見ると、一般に北方型牧草の生育適温は15°Cぐらいであり、高いものであつても20°C前後に見かけの同化量の最大値がある点に問題があり、南方型牧草が35°C前後の生育適温であるのに比較すると著しく低いことがわかる。

武田らの試験を見るとLadino cloverでは20°C前後に乾物生産の最適温度があるが、25°Cを越える条件を与えると、刈取後約一週間を過ぎてから新葉の速度が衰退する上、葉身の老化が早く起ることによつて枯葉が増加し、総同化量が減少していく。この反面、呼吸量は温度とともに増加することから、乾物生産が減少するとされている。Friendらの実験においても高温では葉の増加が少なくRGRの減少率が早いこと、葉面積が早く減少することなど老化の早いことが示されている。また高温の場合前項でも述べた様に貯蔵器官の割合が減少すると同時に貯蔵器官の量と貯蔵養分の含有量や率も減少するので、高温時の刈取の繰返しは、再生に必要な刈株におけるエネルギー源が不足し、この両面から高温時の乾物再生量を減ずるといわれている(Fig 4)。

北方型牧草では、北日本の夏の温度範囲であつても、高温による再生障害は起り得るわけで、

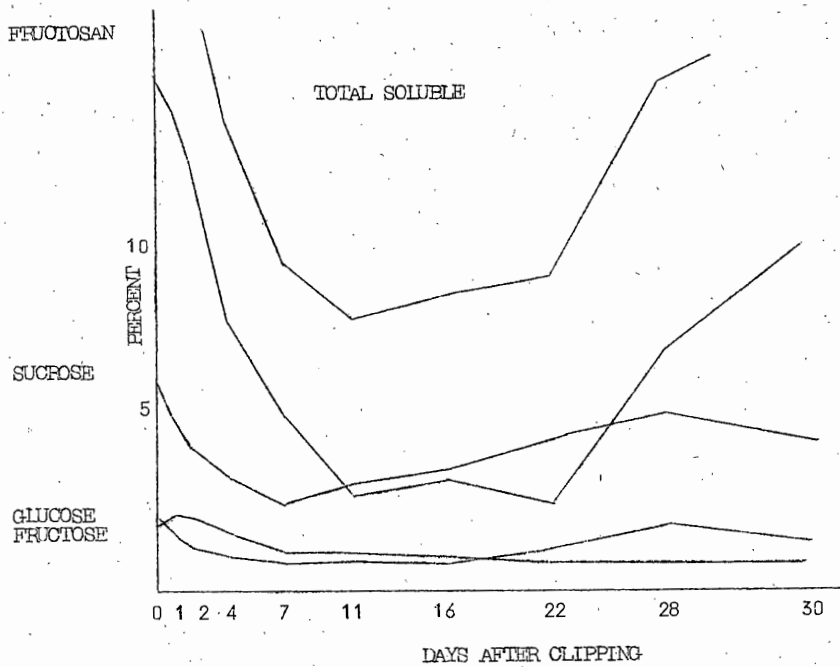
実際の草地においては高温時の低刈りは施肥条件とも関連し個体の枯死にまでつながる場合が多く、単なる再生不良にとどまらず、草地密度の低下をきたし、草地の生産力や永続性の減退の原因となるわけである(Fig. 5)。

一方生育適温以下の温度条件下では、光合成量が減少するとともに、葉重や葉の大きさ等も生育適温下より小さく、個々の葉の伸長・拡大が遅れることが知られている。したがって一般には、貯蔵器官の割合が高くなり、同化産物は貯蔵器官に転流し、貯蔵養分量も多いと云う条件にかかわらず再生量は減少する。栽培上から見た低温下の再生の問題は日長の関連が大きいがこの点について後で触れることにしたいと思う。再生における温度の問題で、Friendらの小麦などにおける実験に見られる様な、日較差のある場合の生育適温の範囲はあまり知られていないが、これを品種レベルで知る事が、育種や栽培の研究を進める上に、また実際の栽培上からも要求されて来るものと思われる(Fig. 6)。

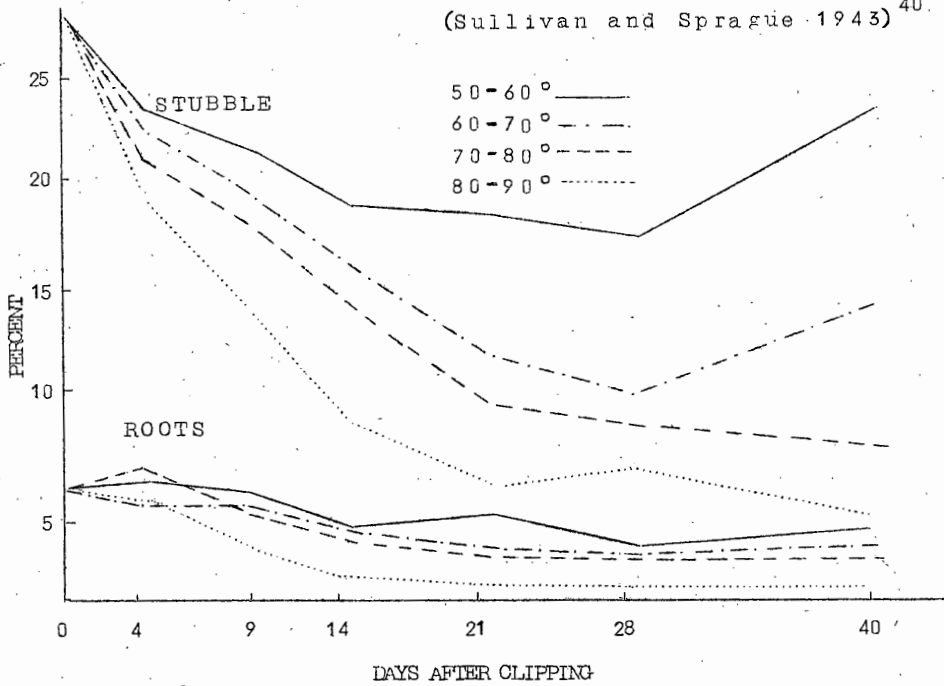
次に、光条件の問題では、まず光の強度が問題にされる。一般に光が強くなるほど植物では葉の長さ、重さが減少する。この反面葉の厚み、個体当り葉面積、葉数、分けつ数等が増加する事が知られている。しかも個体や単葉の場合の同化と異なり、群落を形成する草地にあつては自然光の範囲では光の飽和点をあまり考える必要がないので、RGR、NARは光が強いほど増加し、生育量も多いと言う傾向がどの実験でも見られている。従つて温度条件の相互作用を無視すると、この時期の再生量は光が強いほど多いものと思われる。

また日長条件が再生に与える影響については、短日条件では貯蔵器官や貯蔵養分量が増加することを述べたが、再生後期は長日条件下で著しい生育量の増大が見られ、これが日長条件を変えた場合の再生全体に大きく影響を与えるようである。すなわちAlberdなどの実験に見られるように、長日になるに従つて分けつ発生は減少するが、葉面積・葉重や莖重が増加し、クロロフィル含有量も増加するので、1日当りの乾物生産量は増加することが知られている。これとともに一般の北方型牧草は長日植物なので、長日条件下では栄養生長から生殖生長への転換が起り、このため長日条件下の牧草群落では生産構造が短日条件下のものとなるものが多く、受光態勢も良好となり、乾物生産量も増加する。この点、熊井らの実験が示しているように、秋の再生量の減少が温度の低下以上に、短日の影響によつていふことで明らかである。

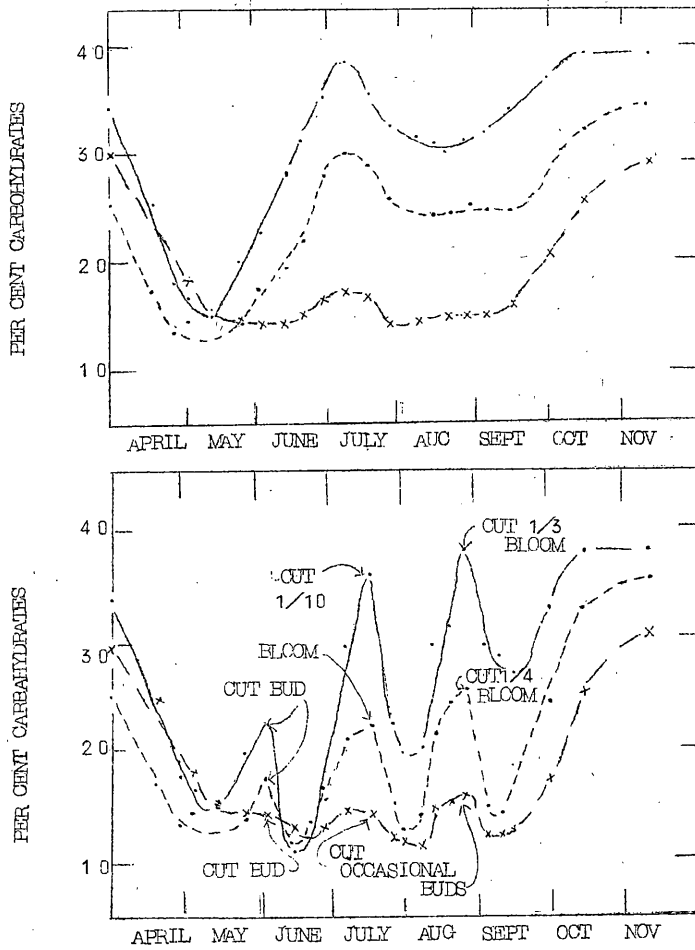
再生に関与する数多い要因のうち、温度と光に限定し、そのアウトラインを見て来たが、まだ解決しなければならぬ基礎的な問題が多く、現象面から一步踏みこんで「なぜか」となると、現在の問題をとりあげてもよくわからないのが実状で、そのような面からの研究がのぞまれる。



第1図 perennial ryegrass の刈株における刈取後36日間の炭水化物濃度の変化
(Sullivan and Sprague 1943)⁴⁰



第2図 温度条件を変えた場合、perennial ryegrass の刈株と根における刈取後の fructosan 濃度の変化
(Sullivan and Sprague 1949)⁴¹



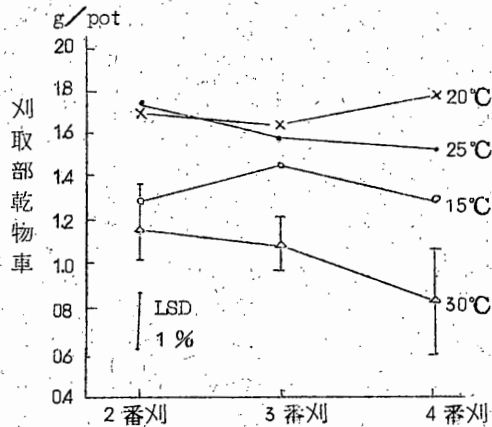
第3図 刈取らない場合(上图)と年3回刈の場合(下图)の根におけるTAC濃度の季節的变化

- alfalfa
 - - - - - red clover
 - x - - - x - - - birdsfoot trefoil
- (Smith 1962)³⁹

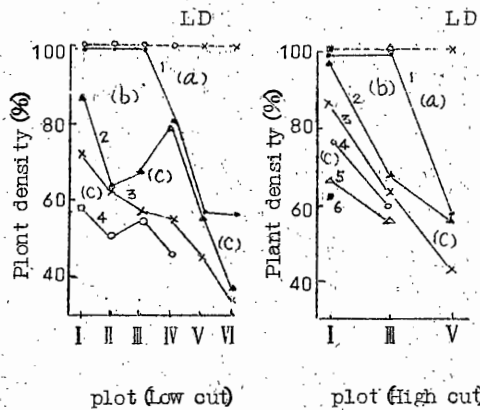
第1表 炭水化物濃度の違うオーチャードグラスで、刈取後2日間の再生に寄与した炭素構成の変化 (グルコース当量 mg)

	茎の炭水化物含有量(乾物中%)		
	19.9%	10.0%	3.7%
光合成量から呼吸量を引いた量	-88	-142	-120
新しい生育量	-177	-85	-43
計算上不安定な物質からの変化量	-265	-227	-163
測定による炭水化物からの変化量	-202	-56	+3
計算上蛋白質からの変化量	-63	-171	-166

(Davidson and Milthorpe 1965)¹⁰



第4図 刈取時期別刈取部（葉身と葉柄）の乾物重の推移に及ぼす温度の影響（武田、県 1966）⁴⁴



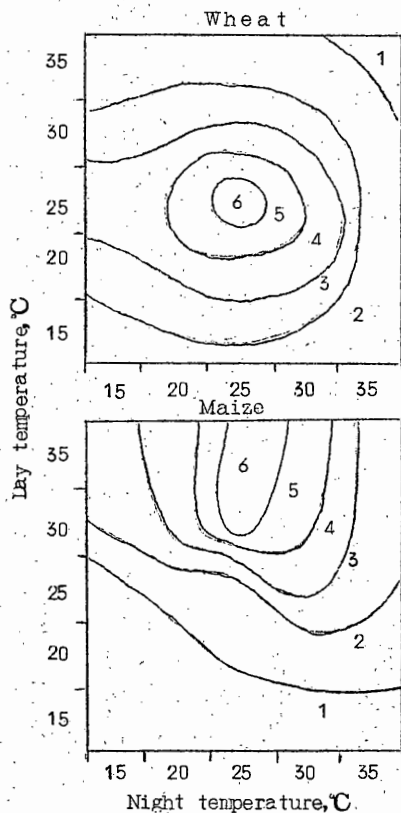
第5図 栽植密度、刈取時期、刈取の高さを異にするオアシス草地における個体数減少経過

注1) HD: 100% = 445 個体/m²
LD: 100% = 20 個体/m²

- 2) plot I: 一番刈の発育段階 生殖生長初期
 // II: // 穂孕期
 // III: // 出穂始期
 // IV: // 穂揃期
 // V: // 開花盛期
 // VI: // 成熟期

3) Low cut: 刈取高さ 5~7cm
High cut: // 10~12cm

- 4) a: 相互遮蔽による枯死
 b: 刈取による枯死
 (i) 刈株の炭水化物濃度の低い場合
 c: 刈取による枯死
 (ii) 高温・乾燥による場合
 (佐藤、西村、伊東)³⁶



Per cent of maximal dry weight
 6 = 100-90
 5 = 90-80
 4 = 80-60
 3 = 60-40
 2 = 40-20
 1 = 20-0

第6図 昼・夜温の変動による乾物生産量の変化（但し、日長1.2時間、日射量 $1.15 \text{ cal cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ）
 (Friend and Helson)²⁰

参 考 文 献

- 1 Alberda, Th. 1966 Proc. X Intern. Grassl. Congr. 140~147
- 2 _____ 1966 The Growth of Cereals and Grasses 200~212
- 3 Albert, W. B. 1927 J. Amer. Soc. Agron. 19, 624~654
- 4 Bean, E. W. 1964 Ann. Bot. N. S. 28, 427~443
- 5 Beinhart, G. 1962 Plant Physiol. 22, 279~290
- 6 Brown, R. H., Blaser, R. E. 1965 Crop Sci. 5, 577~582
- 7 Blackman, G. E., Black, J. N. 1959 Ann. Bot. N. S. 23, 51~63
- 8 Colby, W. G., Drake, M., Oohara, H., Yoshida, N. 1966
Proc. X Intern. Grassl. Congr. 151~155
- 9 Cooper, J. P., Calder, D. M. 1964 J. Brit. Grassl. Soc. 19, 6~14
- 10 Davidson, J. N., Milthorpe, F. L. 1965 J. Brit. Grassl. Soc. 20,
15~18
- 11 Davies, A. 1965 J. Agric. Sci. 65, 213~221
- 12 Eastin, T. D., Teel, M. R., Langston, R. 1964 Crop Sci. 4, 555~559
- 13 江原薫, 前野休明 1966 日草誌 12, 9~13
- 14 Feltner, K. C., Massengale, M. A. 1965 Crop. Sci. 5, 585~588
- 15 Friend, D. J. C. 1961a Can. J. Bot. 39, 51~63
- 16 _____, Helson, v. A., Fisher, J. E. 1962 _____ 40, 939~955
- 17 _____, _____, _____ 1962 _____ 40, 299~1311
- 18 _____, _____, _____ 1965 _____ 43, 15~28
- 19 _____, Fisher, J. E., Helson, V. A. 1963 _____ 41, 1663~1674
- 20 _____, 1966 The Growth of Cereals and Grasses. 181~199
- 21 Graber, L. F. 1931 Plant Physiol. 6, 43~71
- 22 Harrison, C. M. _____ 9, 83~105
- 23 星野正生, 大泉久一, 1968 日作紀 37, 82~86
- 24 川鍋祐夫, 吉原 潔, 上野昌彦 1959 _____ 27, 361~362
- 25 Kendahl, W. A. 1958 Agron. J. 50, 657~659
- 26 熊井清雄, 野本達雄, 長沢 忠. 1968 日草誌 (別号), 19
- 27 May, L. H., Davidson, J. L. 1958 Aust. J. Agric. Rec. 9, 767~777
- 28 Milthorpe, F. L., Davidson, J. L. 1966 The Growth of Cereals
and Grasses 241~255
- 29 Murata, Y., Iyama, J. 1963 日作紀 31, 315~320
- 30 Okajima, H., Smith, D. 1964 Crop Sci. 4, 315~320

- 31 Reynolds, J. H., Smith, D. 1962 Crop Sci. 2, 333~335
- 32 Ryle, G. J. A. 1966 Ann. Appl. Biol. 57, 257~268
- 33 ————— 1966 ————— 57, 269~279
- 34 ————— 1967 ————— 59, 297~308
- 35 佐藤 庚, 西村 格, 伊東睦泰, 1965 日草誌 11, 151~159
- 36 ———, ———, ———, 1965 ——— 11, 160~167
- 37 ———, ———, ———, 1967 ——— 13, 128~142
- 38 Smith, D. 1950 Plant Physiol. 25, 702~710
- 39 ————— 1962 Crop Sci ————— 2, 75~78
- 40 Sullivan, J. T., Sprague, V. G. 1943 Plant. Physiol 18, 656~670
- 41 —————, ————— 1949 ————— 24, 706~719
- 42 武田友四郎, 泉和一 1966 日作紀 34, 264~274
- 43 ———, ——— 1966 ————— 34, 275~280
- 44 ———, ——— 1966 ————— 34, 281~286
- 45 戸刈義次, 武田友四郎, 丸田宏, 1956 ————— 34, 254~259
- 46 Ward, C. Y., Blaser, R. E. 1961 Crop Sci 1, 366~370
- 47 Weinmann, H. 1947 Plant Physiol. 22, 279~290