

寒地型イネ科牧草の1番草における葉面積拡大の草種間差異と それに関与する葉の形態的要因

松 中 照 夫・川 田 純 充*・安 永 崇

Principal Morphological Factor Responsible for Increase in Leaf Area of Temperate Grass Species in the First Growing Period

Teruo MATSUNAKA, Yoshimitsu KAWATA* and Takashi YASUNAGA
(October 2001)

緒 論

これまで、オーチャードグラス (*Dactylis glomerata* L.), チモシー (*Phleum pratense* L.), メドウフェスク (*Festuca pratensis* Huds.) の1番草における個体群生長速度 (CGR) の草種間差異をもたらす要因が葉面積指数 (LAI) であり²⁾, その草種間差異をこれら寒地型イネ科牧草3草種の1番草におけるN吸収の面から検討を加えてきた^{2,4)}。とくに前報⁴⁾では、これら3草種のN吸収能における草種間差異を検討し、N吸収能の差異が葉面積拡大に直接反映して葉面積の草種間差異をもたらしていることを報告した。しかし、葉面積の拡大が個葉の面積増加に起因するのか、あるいは、葉数の増加によるものかというような形態的な面での解析は不十分だった。そこで本報では、葉面積の拡大に草種間差異をもたらす要因を葉の形態的な面から明らかにしようとした。

わが国でのこの種の研究は少ない。津川・佳山⁶⁾は、クズの茎葉生産に関する基礎的な知見を得るため、1茎当たり葉面積、1茎当たり茎長、部位別乾物重の月別変化を調査した。しかし、この研究における1茎当たり葉面積の概念は、その季節変化の特徴を報告しただけにとどまり、葉面積の拡大を解析的に明らかにしていない。また、松田ら³⁾は、乾物生産過程と密接な関係を持つ LAI の経時的変化を茎数密度と1茎当たり葉面積から検討している。しかし松田らの供試作物は、暖地型飼料作物であるネピアグラスとトウモロコシである。

本報告でとりあげる寒地型イネ科牧草の葉面積拡

大における草種間差異とその発現要因を、形態的な面から解析的に明らかにした報告も多くはない。Ryle⁵⁾は、環境条件を一定にして水耕栽培試験をおこない、培養液の窒素 (N) 濃度を高めるとオーチャードグラスの葉面積が増加し、それが個葉の葉面積増加に由来すること、さらに、その増加が葉身長増加によることを指摘している。これと同様の結果は、圃場条件でも認められている⁷⁾。また、葉身長の増加によらずN施与量の影響は刈取り間隔によって変化し、刈取り間隔が長いほどその影響程度が大きくなるとの報告がある⁸⁾。しかし、これらの報告は、いずれも草種間差異の発現要因について十分に検討していない。

材料および方法

1. ポット試験

試験は酪農学園大学内のガラス室で実施した。供試草種はオーチャードグラス (品種: オカミドリ, 以下 OG), チモシー (品種: ノサップ, 以下 TY) およびメドウフェスク (品種: トモサカエ, 以下 MF) である。

北海道農業試験場(現, 北海道農業研究センター)の造成後3年目の草地から、1997年4月27日に各草種の萌芽期における植物体を掘取り採取した。1個体の中で最大の茎を選び(以下、主茎とよぶ)、小分けつを除去したものを移植苗とした。これらを移植するポットは1/5000 a ワグネルポットで、これに、本学圃場土(灰色台地土に分類される)の表層土3.0 kgに基肥(過石を用い P₂O₅として1.0 g, 硫加を用い K₂Oとして1.0 g)を十分混合したものを

酪農学部酪農学科土壌植物栄養学

Department of Dairy Science (Soil Fertility and Plant Nutrition), Faculty of Dairy Science, Rakuno Gakuen University, Ebetsu, Hokkaido 069-8501, Japan

* 同上 (現, スラリーシステムエンジニアリング, 札幌市東区)

Present address: Slurry system engineering Co., Ltd., Higashi-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0909, Japan

充てんした。このポットに上記の移植苗を15個体移植した(4月28日)。植物体の定着後、間引きを行い、ポット当たり12個体の栽植密度とした。間引き直後に、硫酸、過石、硫酸を用い、ポット当たりN、P₂O₅、K₂Oとして0.5g、1.0g、0.5g施与した。本試験は3反復で実施した。

2. 生育調査

移植後20日目(節間伸長始期、5月17日)と40日目(1番草収穫時である出穂期、6月6日)に、全茎数、全葉数および主茎における葉位別の葉幅と葉身長をすべて測定した。その後、植物体の地上部を地際5cmの高さで刈取り採取した。採取した刈取り部は、葉鞘を含む茎部と葉身部に分離し、葉身部の葉面積を自動葉面積計(LI-COR社製LI-3100 Area Meter)で測定した。さらに主茎については、葉身部を最上位完全展開葉とその他の葉身部とに分け、それぞれの葉面積を測定した。葉面積測定後、刈取り部を70℃で48時間以上通風乾燥し、乾物重を計測した。

3. 葉面積に關与する要因

葉面積を単位面積当たりで考えたものがLAIである。それゆえ、LAIは1茎当たり葉面積と単位面積当たりの茎数の積と考えることができる。また、1茎当たり葉面積は、1葉当たり葉面積と1茎当たり葉数の積で与えられる。したがって、単位面積当たりの葉面積拡大は、1葉当たり葉面積、1茎当たり葉数、それに単位面積当たりの茎数の3要因から解析できる。

同様に、本試験では葉面積をポット当たりで考え、以下のような要因で葉面積の拡大を解析した。まず、

$$\begin{aligned} \text{全葉面積} &= 1 \text{ 茎当たり葉面積} \\ &\quad \times \text{ポット当たりの全茎数} \end{aligned}$$

さらに、上記の1茎当たり葉面積は、

$$\begin{aligned} 1 \text{ 茎当たり葉面積} &= 1 \text{ 茎当たり葉数} \\ &\quad \times 1 \text{ 葉当たり葉面積} \end{aligned}$$

と表現できる。したがって、最終的にポット当たりの全葉面積は以下の3因子に分けて検討することができる。

$$\begin{aligned} \text{全葉面積} &= 1 \text{ 茎当たり葉数} \times 1 \text{ 葉当たり葉面積} \\ &\quad \times \text{ポット当たりの全茎数} \end{aligned}$$

1葉当たり葉面積は、ポット当たりの全葉面積を全葉数で除して算出した。また、1茎当たり葉数は、ポット当たりの全葉数を全茎数で除して算出した。なお、主茎の葉数は、ポット当たりの主茎の葉数をすべて計測し、これを主茎数(12本)で除して求めた。

結 果

1. 部位別乾物重と刈取り部乾物重および草丈

節間伸長始期の刈取り部乾物重はTY>MF≧OGだった(表1)。この時期では、いずれの草種も葉部の乾物重が刈取り部乾物重の大部分を占めていた。出穂期における刈取り部乾物重はTY>OG≧MFであった。この草種間差異は、節間伸長始期とは異なり、ほぼ茎部乾物重の草種間差異に由来した(表1)。

草丈の草種間差異は、節間伸長始期および出穂期とも、ほぼ刈取り部乾物重の草種間差異に対応していた(表1)。すなわち、節間伸長始期における草丈はTY>MF>OGであり、出穂期におけるそれはTY>OG>MFだった。

表1 節間伸長始期および出穂期における部位別乾物重と刈取り部乾物重および草丈

調査時期	草種	部位別乾物重(g pot ⁻¹)		刈取り部乾物重(g pot ⁻¹)	草丈(cm)
		葉部	茎部		
節間伸長始期	OG	0.9	0.2	1.1	25.3
	TY	1.8	0.7	2.5	36.5
	MF	1.1	0.6	1.7	33.3
出穂期	OG	5.2	4.2	9.4	61.8
	TY	4.6	7.4	12.0	69.5
	MF	4.3	3.9	8.2	56.5

表2 節間伸長始期および出穂期における各草種の全葉面積、1葉当たり葉面積、1茎当たり葉数および全茎数

草種	全葉面積(cm ² pot ⁻¹)			1葉当たり葉面積(cm ² 葉 ⁻¹)			1茎当たり葉数(葉 本 ⁻¹)			全茎数(本 pot ⁻¹)		
	節間伸長始期	出穂期	増加量*	節間伸長始期	出穂期	増加量	節間伸長始期	出穂期	増加量	節間伸長始期	出穂期	増加量
OG	229.2	1070.8	841.6	2.92	7.10	4.18	3.9	3.4	-0.5	20	45	25
TY	351.4	954.4	603.0	3.75	5.74	1.99	7.4	4.3	-3.1	13	38	25
MF	159.8	480.6	320.8	2.08	2.59	0.51	3.2	2.7	-0.5	24	69	45

* 増加量 = 出穂期 - 節間伸長始期

2. 全葉面積, 1葉当たり葉面積, 1茎当たり葉数および全茎数

節間伸長始期における全葉面積は, TY が最大で, ついで OG となり, MF の全葉面積は 3 草種のうち最も少なかった(表 2)。出穂期になると, 最大の全葉面積を示したのは OG で, 次に TY, 最も少なかったのは MF だった。節間伸長始期から出穂期までの全葉面積の増加量は, OG>TY>MF の順であった。

全葉面積に関与する 3 要因のうち, 1 葉当たり葉面積と全茎数は, いずれの草種も節間伸長始期から出穂期にかけて増加した。これに対し, OG と MF の 1 茎当たり葉数はほとんど変化せず, TY のそれは大きく減少した(表 2)。節間伸長始期から出穂期までの 1 葉当たり葉面積の増加量は, OG>TY>MF であり, 全葉面積のこの期間における増加量と対応した(表 2)。ところが, 全茎数のこの期間における増加量の草種間差異は, MF>OG=TY となって, 全葉面積の増加量とは対応しなかった(表 2)。

3. 主茎における最上位完全展開葉の葉面積

光合成が活発におこなわれていると考えられる主茎の最上位完全展開葉の葉面積は, ほぼ全葉面積と同様の傾向を示した(表 3)。すなわち, 節間伸長始期における最上位完全展開葉の葉面積の草種間差異は TY>OG>MF であり, 出穂期におけるそれは OG>TY>MF の順だった(表 3)。

表 3 主茎の最上位完全展開葉の葉面積

草種	葉面積 (cm ² pot ⁻¹)	
	節間伸長始期	出穂期
OG	72.23	146.01
TY	99.00	137.02
MF	63.80	61.84

4. 節間伸長始期から出穂期までの主茎 1 本当たりの葉数, 葉位別葉身長および葉位別葉幅の増加量

節間伸長始期における主茎 1 本当たりの葉数は OG, TY, MF でそれぞれ 4 葉, 8 葉, 6 葉であった(図 1 a, 1 b)。このときの葉位別葉身長をみると, いずれの草種も上位葉の葉身は長く, 下位葉になるほど葉身が短くなる傾向を示した(図 1 a)。主茎の最上位完全展開葉の葉身長は, 節間伸長始期において草種間差異が認められ, TY≧OG>MF であった(図 1 a)。また, この時期における葉幅の草種間差異は, OG≒TY>MF であった(図 1 b)。

出穂期における主茎の葉数を, 節間伸長始期のそれと比較すると, 見かけ上, OG では主茎の葉数が 3 葉, TY, MF では 2 葉増加した(図 1 a, 1 b)。ただし, MF の第 1 葉, 第 2 葉は, 出穂期ですでに枯死, 脱落しており, 実際の生葉数は節間伸長始期と同様, 6 葉であった。したがって, MF の主茎の場合, 節間伸長始期から出穂期までの葉数の増加は, 事実上認められない。

両調査時期における主茎の葉位別葉身長, 葉位別

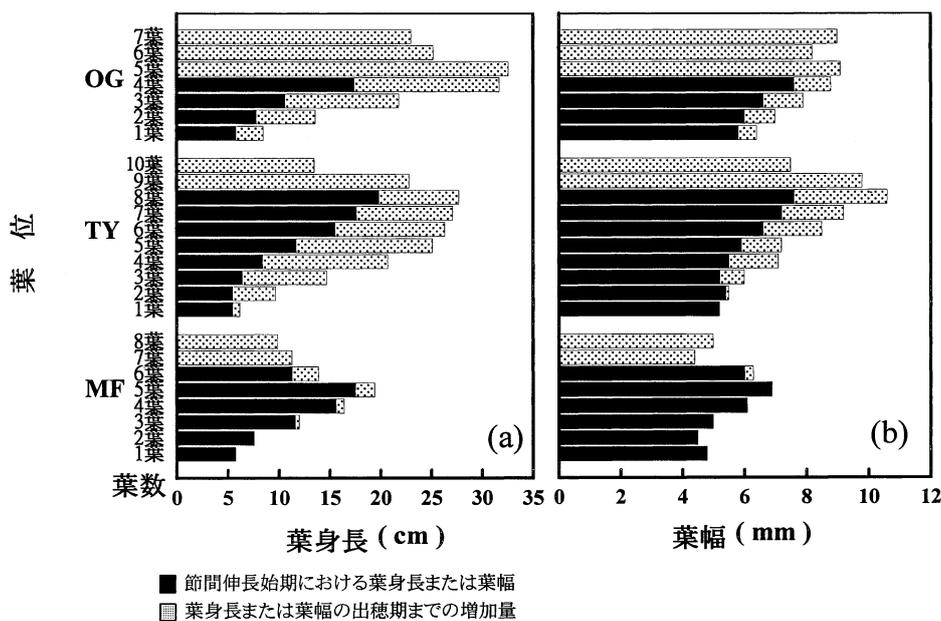


図 1 節間伸長始期における主茎の葉位別葉身長 (a) および葉幅 (b) とそれらの出穂期までの増加量

表4 節間伸長始期および出穂期における主茎の平均葉身長および平均葉幅

草種	平均葉身長 (cm)			平均葉幅 (mm)		
	節間伸長始期	出穂期	比率*	節間伸長始期	出穂期	比率
OG	10.4	22.3	2.1	6.5	8.1	1.2
TY	11.3	19.4	1.7	6.1	7.6	1.2
MF	11.6	13.8	1.2	5.6	5.6	1.0

*: 比率 = 出穂期 / 節間伸長始期

葉幅から、各草種の平均葉身長および平均葉幅を算出し、節間伸長始期に対する出穂期の主茎の葉身長、葉幅の比率を求めた(表4)。その結果、節間伸長始期に比較し、出穂期の主茎の葉身長、葉幅は、OGでそれぞれ2.1倍、1.2倍、TYで1.7倍、1.2倍、MFは1.2倍、1.0倍であった(表4)。したがって、いずれの草種も葉幅の増大よりも葉身長の増大のほうが顕著だった。また、その増大には草種間差異が認められ、OG>TY>MFであった。

考 察

本試験において、全葉面積はいずれの草種も節間伸長始期から出穂期にかけて大きく増大した。ところが、全葉面積に関与する3要因のうち、1葉当たり葉面積と全茎数はこの期間に増加したのに対して、1茎当たり葉数はむしろ減少した。それゆえ、この期間における全葉面積の増加に関与する要因は、1葉当たり葉面積と全茎数の2要因であると考えられる。この2要因のうち、1葉当たり葉面積の節間伸長始期から出穂期にかけての増加量は、同期間の全葉面積の増加量、およびその草種間差異とよく対応していた。ところが、全茎数のこの期間における増加量の草種間差異は、全葉面積の増加量と対応していなかった。したがって、全葉面積の増加とその草種間差異は、ほぼ1葉当たり葉面積の増加とその草種間差異によってもたらされると考えられる。

そこで、この1葉当たり葉面積を節間伸長始期から出穂期にかけて増加させる要因とその草種間差異の発現要因を、主茎の葉身長と葉幅の面から検討してみる。

先に述べたように、節間伸長始期から出穂期にかけての主茎における1葉当たり葉面積の増大は、いずれの草種もおもに葉身長の増加によるもので、葉幅の影響は小さい。この結果は、既往のイネ科牧草個葉の葉面積増加がおもに葉身長の増加に起因しているという報告とも一致する^{5,7,8)}。もともと、イネ科

植物では、細胞生長の完了した葉身部分が伸長中の組織によって押し上げられて葉が展開し、葉身の伸長によって葉面積が拡大するため、葉身長の増加が個葉の葉面積拡大に関与するのであろう。ただし、葉身長の増加程度にはOG>TY>MFの草種間差異が生じており、これが、1葉当たり葉面積の増大の草種間差異をもたらしたと考えることが出来る。

以上のことから、節間伸長始期から出穂期までの全葉面積の増大とその草種間差異は、葉身長の増加とその増加程度の違いが、1葉当たり葉面積の増大とその草種間差異に反映して生じると結論づけられる。

なお、本試験では節間伸長始期から出穂期における葉面積の増加量を中心に検討した。しかし、その期間の全葉面積増加量が最大だったOGは、牧草の採草利用における最終的な収穫部位である刈取り部の乾物重において供試した3草種のうち最大ではなかった。むしろ、節間伸長始期において最大の葉面積を示していたTYの刈取り部乾物重が3草種中最大だった。TYで特筆すべきことは、節間伸長始期から出穂期にかけての葉面積増加量そのものがOGより少なくとも、節間伸長始期においてすでに、1葉当たり葉面積や葉数、さらに受光条件の最も良く光合成が最も活発におこなわれる最上位完全展開葉の葉面積など、光合成を行う場が他の2草種より多い。これが、TYの旺盛な節間伸長を保障し、効率よく乾物生産に結びつけているのであろう。

つまり、節間伸長始期以降になって旺盛に葉面積を拡大することよりも、1番草において最大のCGRを示す節間伸長期⁹⁾に入る前に、すでに葉面積を十分に確保しておくことのほうが、最終的な刈取り部乾物重に対して有利に働くことが示唆される。このことは、葉面積の拡大量よりも拡大する時期のほうが、牧草の乾物生産には重要であることをも示していると思う。

ただし、本試験はポット条件であって、光は上位葉から下位葉まで十分に供給されている。光が制限因子になりやすい圃場の群落条件でも、上記と同様の結果が得られるかについては、改めて検討して見る必要がある。

要 約

同N施与量のポット栽培で、1番草における葉面積の拡大とその草種間差異の発現要因を、葉の形態面の違いから検討した。いずれの草種も、全葉面積は節間伸長始期から1番草収穫時である出穂期まで拡大した。この全葉面積の拡大には草種間差異が認

められ、その拡大が最も大きかったのはオーチャードグラスで、ついでチモシー、最も小さかったのがメドウフェスクだった。この草種間差異は、おもに1葉当たり葉面積の増加程度の違いによって生じていた。さらに、その1葉当たり葉面積の拡大における草種間差異は、葉身長を増加量の違いに起因した。

したがって、節間伸長始期から出穂期までの全葉面積の増大とその草種間差異は、葉身長の増加とその増加程度の違いが、1葉当たり葉面積の増大とその草種間差異に反映して生じると結論づけられる。

謝 辞

本試験を遂行するにあたり、北海道農業試験場(現、北海道農業研究センター)の早川嘉彦 首席研究官には、多大なるご援助をいただいた。また、葉の調査には、本学土壌植物栄養学研究室の院生、4年目学生諸氏の昼夜に分かたぬ絶大なご協力を得た。記して厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 1) 平沢 正：作物学総論(堀江 武・吉田智彦・巽 二郎・平沢 正・今木 正・小葉田 亨・窪田文武・中野淳一著)。朝倉書店。東京。pp. 79-81 (1998)。
- 2) 川田純充・松中照夫：イネ科牧草の窒素栄養と1番草乾物生産における草種間差異。日草誌 44, 80-85 (1998)。
- 3) 松田義信・窪田文武・縣 和一・伊藤浩司：ネピアグラス (*Pennisetum purpureum* SCHUMACH.) の高位生産性解明, 1. ネピアグラスとトウモロコシの乾物生産特性の比較。日草誌 37, 150-156 (1991)。
- 4) 松中照夫・高橋ひかる：イネ科牧草の1番草における窒素吸収能の草種間差異とその発現要因。日草誌 47, 502-508 (2001)。
- 5) Ryle, G. J. A.: Effect of two levels of applied nitrogen on the growth of S37 cocksfoot in small simulated swards in a controlled environment. *J. Brit. Grass. Soc.*, 25, 20-29 (1970)。
- 6) 津川兵衛・佳山良正：クズの乾物生産ならびに葉面積の拡大に関する研究, I. 越冬茎の節から発生した当年茎の乾物重ならびに葉面積。日草誌 27, 267-271 (1981)。
- 7) Wilman, D. and Wright, P. T.: Some effect of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herb. Abst.*, 53, 387-393 (1983)。
- 8) Wilman, D. and Pearse, P. J.: Effects of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in field swards. *J. Agric. Sci. Camb.*, 103, 201-211 (1984)。

Summary

A pot experiment was carried out to elucidate the differences among temperate grass species, such as orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.), timothy (*Phleum pratense* L.) and meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.), in the increase in leaf area from the beginning of internode elongation stage to the heading stage (the time of first cutting). Measurements included total area of leaves (total leaf area), total number of tillers and total number of leaves in each pot. From these data, we divided the total leaf area into the following components: individual leaf area (the leaf area per leaf), the number of leaves per tiller and the number of tillers. Leaf blade length and leaf width of each leaf were also measured on main stems to clarify which component is responsible for increasing the leaf area.

Between the two growth stages, orchardgrass showed the greatest increase in the total leaf area, followed by timothy, with that of meadow fescue the least. It appeared that the difference in the total leaf area among the grasses was due to the difference in the leaf area per leaf. Moreover, the difference among species in the leaf area per leaf was the result of the differences in the development of leaf blade length. Leaf blade length was therefore the principal factor responsible for the increase in total leaf area between the two growth stages, under our experimental conditions.