

イネ科牧草の群落構造と乾物生産特性*

楠 谷 彰 人・中 世 古 公 男・後 藤 寛 治

(北海道大学農学部)

昭和 51 年 7 月 31 日受理

養水分が充分に供給されている草地の生産力は、年間を通じて投射される光エネルギーの利用効率によって決定される^{3,4,5,6)}。光エネルギーの利用効率は、植物体の遺伝的特性を背景とする受光体制によって左右され、その効率の良否は生育に伴う群落構造の発達を規制する。この意味において、草種あるいは品種の生産力を受光体制や群落構造との関連において解析することは、刈取適期の決定や品種改良上の選抜基準を明らかにする上できわめて重要である。

牧草の群落構造に関しては、これまで多くの研究がなされているが^{7,8,13,14,15,16,17,18)}、これらの研究は主に同一品種について行なわれたものが多く、群落構造の草種ならびに品種間差異について検討されたものは比較的少ない。

本研究は、北海道で栽培されている主要イネ科牧草 7 草種、14 品種について、年間を通じての生育が最も旺盛であり、草種の特性が顕著に現われる出穂 2 週間前から出穂期までを対象に、群落構造の比較を試みた。ここにその結果の概要を報告する次第である。

材料および方法

本試験は、1972年度はオーチャードグラス、チモン一、トールフェスクおよびメドーフェスクの 4 草種、1973 年度はリードカナリーグラス、スムーズブロムグラスおよびペレニアルライグラスの 3 草種について行ない、第 1 表に示すように各草種につき 2 品種、計 14 品種を供試した。

調査は、いずれも慣行法によって栽培された利用 2 年目草地の 1 番草を対象に行なった。区制は 2 反復乱塊法で、各区の面積は、1972 年度は、1.5 m × 4.0 m、1973 年度は 1.5 m × 5.0 m である。両年とも越冬直後の 4 月中旬に、10 アール当り硫酸 20 kg、過磷酸石灰 30 kg、硫酸加里 15 kg の割合で追肥を行なった。

調査時期は、これまでの資料に基づき、各品種の出穂期を想定し、これを基準とした出穂前 2 週間目およ

* 大要は第 156 回講演会 (1973 年 10 月) において発表

Table 1. Varieties examined

Grasses	Varieties	Variety code.
Orchardgrass	Kitamidori	O-1
	Latar	O-2
Timothy	Senpoku	T-1
	Climax	T-2
Tall fescue	Kentucky-31	TF-1
	Hokuryo	TF-2
Meadow fescue	Leto	MF-1
	Trader	MF-2
Reed canarygrass	Frontier	RC-1
	Canada No. 1	RC-2
Smooth brome grass	Maguna	SB-1
	Carlton	SB-2
Perennial ryegrass	Norlea	PR-1
	S 321	PR-2

び出穂期の 2 回とした。出穂期が予定出穂期とずれた場合は、実際の出穂期に調査を行なった。

調査方法は、通常の層別刈取法を用い、25 cm × 25 cm の面積について高さ 10 cm ごとに層別に刈取り、階層別に稈部 (葉鞘を含む) と葉身に分別し、それぞれの乾物重 (80°C, 48 時間乾燥) ならびに葉面積 (自動葉面積測定装置による) を測定するとともに、出穂期には群落 20 カ所における層別の相対照度を測定した。

また、群落構造と乾物性産特性との関係を明らかにするため、上記の方法で得られた資料を基に、出穂前 2 週間における生長パラメータとして乾物生長速度 (CGR: g/m²/day), 平均葉面積指数 ($\overline{\text{LAI}}$: m²/m² · field), 純同化率 (NAR: g/m²/day) ならびに光エネルギー利用効率 (Eu: 乾物 1 g を 4000 カロリーとして計算) を算出した。

本試験は 2 年にわたって行なわれたものであるが、両年とも調査期間中は好天に恵まれ、比較的類似した気象条件を示した。調査期間中の日平均気温および日平均日射量はそれぞれ、1972 年度では 15.1°C, 447 cal/cm²/day, 1973 年度では 15.9°C, 476 cal/cm²/day であった。

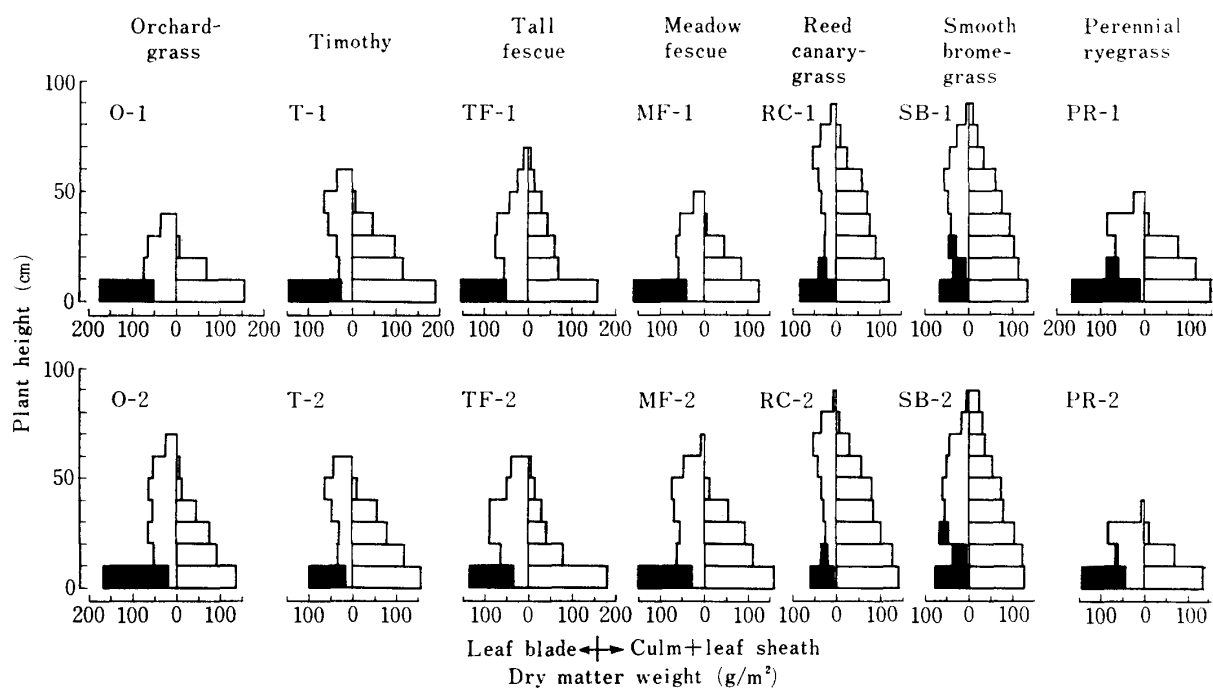


Fig. 1. Differences in productive structure among 14 varieties (two varieties, each of 7 grasses) about 2 weeks before the heading stage.
Note. Shaded parts show dead leaves.

結果および考察

1. 生産構造の時期的推移と品種間差異

第1図は、出穂約2週間前の生産構造図である。同図より明らかなように、草高、葉身ならびに稈部の乾物重の垂直分布は、オーチャードグラスを除いて品種間差異は小さく、草種間に大きな差異が認められる。

葉身乾物重の垂直分布は、その型に基づき4つのタイプに分けられる。すなわち、(1) 上層部に葉量の主体があり、下層になるに従って漸減する逆三角形型を示すもの、(2) 下層部に主体があり上層になるに従って漸減する三角形型を示すもの、(3) 中層部に最大葉量があり、上・下層になるに従い漸減する楕円形型を示すもの、および(4) 各層に比較的均等に分布する長方形型を示すものである。チモシー、リードカナリーグラスおよびペレニアルライグラスは逆三角形型に、トールフェスクおよびスムーズブロムグラスは楕円形型に、メドーフェスクおよびオーチャードグラスのLatarは長方形型に属する。また、オーチャードグラスのキタミドリはLatarに比べ、草高が低く、葉身乾物重の垂直分布も三角形型に近い。

枯死葉は、ほとんどの品種において最下層にのみ認められるが、草高の高いリードカナリーグラスとスムーズブロムグラスでは、10~30 cm 層にも認められ

た。また、開張型の草型を示すペレニアルライグラスは、他の草種に比べ草高が低いにもかかわらず、10~20 cm 層にも枯死葉が認められた。

葉鞘および稈部の乾物重は、いずれの品種も上層から下層にかけて漸増する分布を示した。

第2図に出穂期の生産構造を示した。どの品種も生産構造は、出穂約2週間前に比べ垂直方向へ大きく展開し、枯死葉も30~40 cm 層に認められるほか、葉身および稈部の乾物重の垂直分布も大きく変化した。

葉身乾物重の垂直分布の型は、出穂約2週間前に比べて、楕円形型を示すものが多く、チモシーのClimax、リードカナリーグラス、スムーズブロムグラスおよびペレニアルライグラスのNorleaがこれに属する。また、オーチャードグラスおよびメドーフェスクは長方形型に、チモシーのセンボクおよびペレニアルライグラスのS 321は逆三角形型に、トールフェスクは三角形型に属する。つぎに、出穂約2週間前における分布の型と比較してみると、チモシーのセンボク、メドーフェスク、スムーズブロムグラスおよびペレニアルライグラスのS 321は両生育時期でほぼ同様な型を示したが、他の品種は生育時期により異なった。

稈部における乾物重の垂直分布は、出穂約2週間前と同様、各品種とも上層から下層にかけて漸増する傾向を示す。しかし、供試草種のうちトールフェスク、

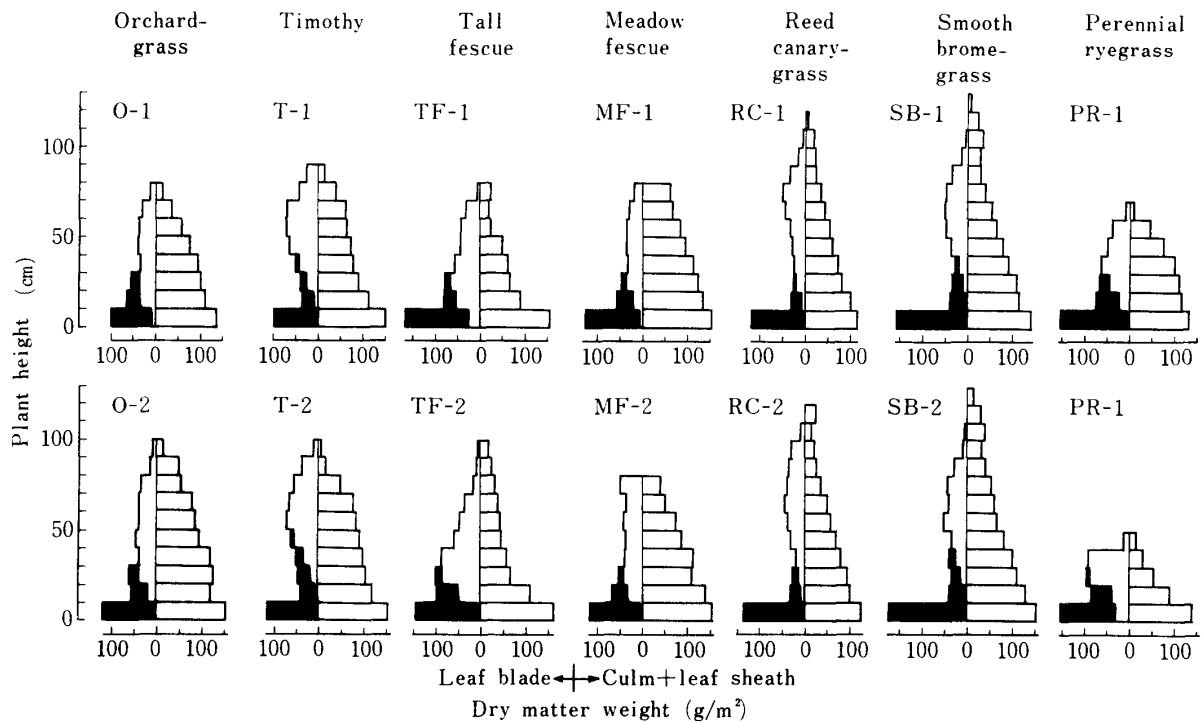


Fig. 2. Differences in productive structure among 14 varieties (two varieties, each of 7 grasses) at the heading stage.

Note. Shaded parts show dead leaves.

リードカナリーグラスおよびスムーズブロングラスは他の4草種が等差級数的なパターンを示すのに対し、等比級数的であり、草種によりやや傾向を異にした。

第1図および第2図から推察されるように、光合成系に対する非光合成系の比（葉鞘+稈の乾物重/葉身乾物重）は層別にみると、品種および生育時期により多少の差は認められるが、一般に下層部ほど大きい。各層をこみにした比の値は、出穂約2週間前では、リ

ードカナリーグラスの Canada No. 1 およびスムーズブロングラスの Maguna が最も大きく (2.50)、トールフェスクのホクリョウが最低 (0.92) で、全品種をこみにした平均値は 1.54 であった。出穂期では、各品種とも前期に比べ大きくなり、全品種の平均値は 2.49 で、その範囲はメドーフェスクの Leto の 3.85 からペレニアルライグラスの S 321 の 1.25 である。また草種別にみると、両生育時期において全草

Table 2. Differences in crop growth rate (CGR), mean leaf area index ($\overline{\text{LAI}}$), net assimilation rate (NAR), light extinction coefficient (K) and efficiency for solar energy utilization (Eu).

Parameters	Grasses Varieties	Orchard- grass	Timothy	Tall fescue	Meadow fescue	Reed canary- grass	Smooth brome- grass	Perennial ryegrass
CGR (g/m ² /day)	1	36.36	24.56	26.53	35.89	20.28	32.09	28.46
	2	44.45	28.27	27.74	41.60	23.17	32.65	26.35
$\overline{\text{LAI}}$ (m ² /m ²)	1	7.66	10.30	8.19	8.18	9.09	9.24	7.17
	2	8.47	10.05	10.65	8.62	8.97	9.49	6.17
NAR (g/m ² /day)	1	4.78	2.39	3.24	4.38	2.23	3.47	3.96
	2	5.13	2.81	2.61	4.83	2.58	3.44	4.27
K*	1	0.31	0.74	0.51	0.54	0.63	0.45	0.72
	2	0.27	0.67	0.50	0.46	0.53	0.40	0.81
Eu (%)	1	4.18	2.32	2.07	2.96	1.72	2.63	2.50
	2	3.58	2.92	2.61	3.30	1.92	2.67	2.21

Note. *: The values at the heading stage.

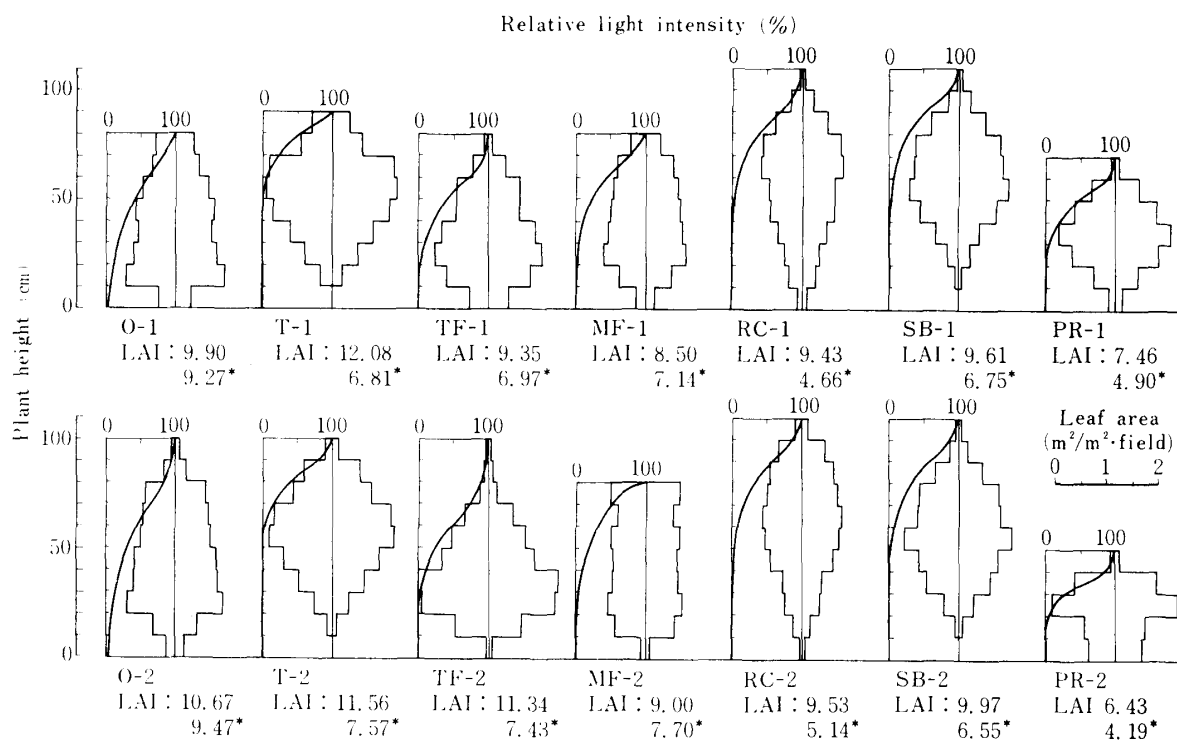


Fig. 3. Vertical distribution of leaf area and relative light intensity within canopy at the heading stage.

Note. *: Leaf area index above the layer indicating the highest leaf area density within canopy.

種の平均値より高い値を示すのは、スミズブロンダラス、低い値を示すのは、トールフェスクおよびペレニアルライグラスであり、他の草種は生育時期により異なる。すなわち、チモシーおよびリードカナリーグラスは、出穂約2週間前では平均値より高い値を示すが、出穂期では低く、オーチャードグラスおよびメドーフェスクはこれと逆に、出穂約2週間前は低く、出穂期では高い値を示した。

2. 生長パラメータの草種ならびに品種間差異とパラメータの相互関係

第2表は、各品種の生長パラメータ、吸光係数およ

Table 3. Correlation coefficients among crop growth rate (CGR), net assimilation rate (NAR), mean leaf area index ($\bar{LAI}$), light extinction coefficient (K) and efficiency for solar energy utilization (Eu).

	NAR	$\bar{LAI}$	K	Eu
CGR	0.860***	-0.171	-0.689**	0.849***
NAR	—	-0.640*	-0.445	0.749**
$\bar{LAI}$	—	—	-0.133	-0.112
K	—	—	—	-0.651*

Note. *: significant at 5% level.

**: significant at 1% level.

***: significant at 0.1% level.

び光エネルギー利用効率を示したものである。前述したように、本試験は2年にわたって行なわれたものであるが、両年とも調査期間中は比較的類似した気象条件下に推移しており、各生長パラメータへの気象条件の差による影響は小さいものと考えられる。

第2表に明らかなように、CGRの値は品種間差異よりも草種間差異が大きい。その範囲はリードカナリーグラスの Frontier における $20.28 \text{ g/m}^2/\text{day}$ からオーチャードグラスの Latar における $44.45 \text{ g/m}^2/\text{day}$ にあり、全品種の平均値は $30.60 \text{ g/m}^2/\text{day}$ である。供試草種のうち高い値を示したものは、オーチャードグラスおよびメドーフェスクで、リードカナリーグラスは最も小さかった。また、品種間では、一般に出穂期の遅い品種ほど高い値を示す傾向が認められた。

つぎに、CGRの支配要因を明らかにするために、草種および品種をこみにしてCGRと各パラメータ間の相関係数を第3表に示した。まず、CGRの直接構成要素であるLAIおよびNARとの関係についてみると、CGRはNARと正の有意な相関を示すが、LAIとの間には相関が認められない。また、NARとLAIの間にも5%で有意な負の相関関係が認められる。第2表に明らかなように、いずれの品種

も平均 LAI が 6 以上の過繁茂群落である。最適葉面積指数を越える過繁茂群落では、CGR は LAI ではなく NAR に支配されることは、これまで多くの研究者により報告されており^{8,10,18)}、本試験の結果もこれを裏づけるものである。

また、CGR は吸光係数 (K) と負、光エネルギー利用効率 (Eu) と正の有意な相関を示した。光エネルギー利用効率は CGR と同様、NAR および吸光係数とそれぞれ正および負の有意な相関を示した。このことは、過繁茂群落においては、乾物生産速度や光エネルギー利用効率は、純同化率および群落内部への光の浸透の良否に大きく左右されることを意味している。

NAR は吸光係数との間に有意な相関を示さなかったが、これは、NAR には吸光係数以外の要因、例えば光合成速度や光合成系と非光合成系の比に関連する呼吸による消耗量の差異等が関与しているためと考えられる。

3. 葉群構造の草種間差異と乾物生産特性との関係

第3図は、出穂期における葉群構造（葉面積の垂直分布）と群落内部の相対照度のプロファイルを示したものである。各層における比葉面積はいずれの品種も下層程大きくなるため、葉群構造は葉乾重の垂直分布と若干異なるが、基本型には変りがない。オーチャードグラスおよびトールフェスクは三角形型、リードカナリーグラスおよびスミズブロムグラスは楕円形型、メドーフェスクは長方形型、チモシーとペレニアルライグラスは品種により逆三角形型と楕円形型を示すものがある。群落内部の相対照度のプロファイルは葉群構造により大きく異なるが、一般に最大葉面積層が低い位置にある三角形型葉群構造を示す品種ほど群落内深部まで光が到達している。LAI は図に示したように、ペレニアルライグラスとメドーフェスクの Leto 以外は、いずれの品種も 9 以上の値 (9~12) を示した。

BROUGHAM²⁾ は、正午に測定した地際の相対照度が 5 % になるとき生長速度が最大となることを明らかにし、この時の葉面積指数を critical LAI と呼んだ。また、梶等¹⁾ は相対照度 5 % を群落の光補償点と仮定し、それ以上の光条件にある LAI は草種により著しく異なることを報告している。そこで、吸光係数を求めた相対照度と LAI の関係式⁹⁾ から、各品種につき相対照度 5 % 以上の光条件にある LAI を求めたところ、その LAI は最大葉面積層より上層の LAI にほぼ一致することが明らかになった。図3に示したように、最大葉面積層より上層の LAI は、品種間差よりも草種間差が大きく、その範囲は 9.47 から 4.19 に

わたっている。供試草種のうちオーチャードグラスが最も大きく（品種平均 9.37）、リードカナリーグラスおよびペレニアルライグラスは小さかった（品種平均 4.90 および 4.55）。

つぎに、最大葉面積層より上層の LAI と吸光係数、CGR および光エネルギー利用効率との関係について検討した。最大葉面積層より上層の LAI は CGR と $r=0.746^{**}$ 、吸光係数と $r=-0.747^{**}$ 、光エネルギー利用効率とは $r=0.842^{***}$ の有意な相関を示し、平均 LAI におけるのとまったく異った結果が得られた。これらの結果は、イネ科牧草においては、地際の相対照度が 5 % 以下になってもなお葉面積を増大させること、相対照度 5 % 以上の光条件にある LAI の草種・品種間差異は、葉群構造と関連する群落内部への光浸透の良否によること、およびこの LAI の大小が乾物生産速度や光エネルギー利用効率を大きく左右することを示唆している。

純同化率は、光合成速度や光合成系に対する非光合成系の比に関連する呼吸による消耗量の他に、気象条件や相互遮蔽等によって左右される複雑なパラメータである。前述したように、葉身乾物重に対する葉鞘を含む稈の乾物重の比は草種や品種により大きく異なっていることから、この比と NAR との相関係数を求めたところ、出穂約 2 週間前の比とは $r=-0.57^{*}$ 、出穂期の比とは $r=-0.21$ であり、出穂期においては有意な関係を示さなかった。第3図に明らかなように、相対照度 5 % 以下の層における葉量は草種により異なり、これらの葉は乾物生産に積極的に働かず、むしろ呼吸による消耗によりマイナスに作用することは容易に推察される。そこで、相対照度 5 % 以下の層における葉身乾物重を非光合成部分（葉鞘+稈）の乾物重に加えて、相対照度 5 % 以上の層における葉乾重との比を算出し、この値と NAR との相関係数を求めたところ、 $r=-0.591^{*}$ の有意な負の相関を示した。

以上の結果より、草種および品種における乾物生産速度や光エネルギー利用効率の差異は、基本的には遺伝的特性を背景とする群落構造の差異、さらにはこれと関連する群落内への光浸透の良否や critical LAI の大小によるものと考えられる。また、critical LAI を越えた群落では、相対照度 5 % 以下の層における葉は、乾物生産にほとんど貢献せず、むしろ呼吸による消耗を増加させるマイナス要因として作用すると考えられ、critical LAI は刈取時期決定の指標となろう。

群落内への光の浸透の良否は、葉群構造（葉の配列）のほかに、葉の形や角度等によっても左右されること

が多く、研究者によって指摘されており^{3,5,12,13,14,15)}、今後この点に関する詳細な検討が必要であろう。

摘 要

イネ科牧草7草種、14品種を供試し、1番草を対象に群落構造の差異を明らかにするとともに、生産構造と乾物生産特性との関係について検討した。

1. 出穂期における葉身乾物重や葉面積の垂直分布は、その型に基づき、三角形型、楕円形型、長方形型および逆三角形型の4つのタイプに分けられた。供試草種のうちトールフェスクは三角形型、リードカナリーグラスおよびスミズブロングラスは楕円形型、オーチャードグラス（葉面積の分布は三角形型）およびメドーフェスクは長方形型、チモシーおよびペレニアルライグラスでは、品種により逆三角形型と楕円形型を示すものが認められた。

2. 出穂前2週間における乾物生産速度および平均葉面積指数には、草種や品種により顕著な差異が認められた。乾物生産速度は純同化率および光エネルギー利用効率と正、吸光係数と負の有意な相関を示したが、平均葉面積指数とは相関を示さなかった。

3. 群落内における光の95%を吸収する葉面積指数は、品種により異なり、この葉面積指数は各品種の最大葉面積層より上層の葉面積指数に相当することが明らかになった。また、この葉面積指数は乾物生産速度ならびに光エネルギー利用効率と正、吸光係数と負の有意な相関を示し、乾物生産速度や光エネルギー利用効率の品種間差異は、相対照度5%以上の光条件にある葉面積の差によることが明らかになった。

4. 純同化率は、出穂2週間前における同化系に対する非同化系の比と負の有意な相関を示したが、出穂期における比とは相関を示さなかった。しかし、出穂期において、相対照度5%以下の層における葉乾物重を非同化系に加えて比を求めて、この比と純同化率との関係を調べたところ、負の有意な相関関係が認められた。このことから、critical LAI を越えた群落では、相対照度5%以下の層における葉は、乾物生産にとってマイナス要因として作用するものと考えられる。

引 用 文 献

1. 梶 和一・窪田文武・鎌田悦男 1972. 牧草の乾物生産 第3報 牧草の乾物生産と最適刈取回数におよぼす吸光係数の影響. 日草誌 17: 235—242.
2. BROUGHAM, R. W. 1958. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. Aust. Jour. Agric. Res. 9: 39—52.
3. COOPER, J. P. 1966. The significance of genetic variation in light interception and conversion for forage-plant breeding. Proc. X Int. Grassld Congr. Helsinki. 715—720.
4. ——— 1970. Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. Herb. Abstr. 40: 1—15.
5. ———, I. RHODES and J. E. SHEEHY 1971. Canopy structure, light interception and potential production in forage grasses. Rep. Welsh Plant Breeding Station for 1970 57—69.
6. HUNT, L. A. and J. P. COOPER 1967. Productivity and canopy structure in seven temperate forage grasses. Appl. Ecol. 4: 437—458.
7. KAWANABE, S. 1969. Comparisons between pure and mixed swards of grass and legume in productive structure and dry matter production. Photosynthesis and Utilization of Solar energy (JIBP/PP Level III Experiments) 31—36.
8. 三田村強 1972. 生長様式の違いがオーチャードグラス草地の乾物生産に及ぼす影響. 日草誌 18: 152—160.
9. MONSI, M. and T. SAEKI 1953. Über die Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. Jour. Bot. 14: 22—52.
10. 西村修一 1971. 飼料作物・牧草の物質生産, 飼料作物・草地の研究(江原薫監修). 養賢堂 東京
11. 大久保忠旦 1971. エネルギー論的にみた牧草生産. 飼料作物・草地の研究(江原薫監修). 養賢堂 東京.
12. RHODES, I. 1969. The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp). I. Leaf length. J. Agric. Sci. Camb. 73: 315—319.
13. ——— 1971. The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp). II. Yield, canopy structure and light interception. J.

- Agric. Sci. Camb. **77**: 283—292.
14. ——— 1971. Productivity and canopy structure of two contrasting varieties of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) grown in a controlled environment. J. Br. Grassld Soc. **26**: 9—15.
15. ——— 1973. The relationship between productivity and components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp). III. Spaced plant characters, their heritabilities and relationship to sward yield. J. Agric. Sci. Camb. **80**: 171—176.
16. 佐藤 庚・西村 格・伊藤睦泰 1965. 草地における密度の維持に関する生態生理学的研究 第2報 栽植密度を異にするオーチャードグラスの生育に伴う生産構造及び体内成分の変化. 日草誌 **11**: 151—159.
17. ——— 1973. 寒地型イネ科4草種の出穂期における生産構造の比較. 日草誌 **19**: 208—214.
18. 武田友四郎 1971 環境要因と物質生産, 飼料作物・草地の研究 (江原薫監修). 養賢堂 東京.

Canopy Structure and Dry Matter production in Grasses

Akihito KUSUTANI, Kimio NAKASEKO and Kanji GOTOH

(Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo 060)

Summary

In order to know the differences of canopy structure and its relationships with dry matter production, productive structure, growth parameters (CGR, LAI, NAR), extinction coefficient (K) and efficiency of solar energy utilization (Eu) were investigated in the primary swards of fourteen varieties of seven grasses (shown in Table 1). The results obtained are summarized as follows:

1. There were little differences in the productive structure of non-photosynthetic system, but the productive structure of photosynthetic system differed considerably among grasses. The grasses could be grouped into 4 different types according to their mode of the vertical distribution of leaf dry weight and leaf area within the canopy. Tall fescue had the greater leaf distribution towards the base of canopy (triangular type); Reed canarygrass and smooth brome grass had the leaf distribution which was most abundant in the middle layers and became smaller towards the base and the top of canopy (oval type); Orchardgrass and meadow fescue had the relatively uniform leaf distribution over all layers (rectangular type). In timothy and perennial ryegrass the varietal difference was found, namely, one was the table type which had a greater leaf distribution towards the top of canopy, and the other was the oval type.

2. CGR indicated highly significant correlation with NAR, but not correlated with LAI. CGR also correlated significantly with K and Eu.

3. The rectangular type canopy, which was found in orchardgrass and meadow fescue could utilize light energy in a better way than other types.

4. Among grasses, there were definite differences in the LAI absorbing 95% of the incoming light within canopy. This LAI, corresponding to the critical LAI, was also in agreement with the LAI above the layer indicating the highest leaf area density within canopy.

5. The critical LAI correlated with CGR ($r=0.746^{**}$), Eu ($r=0.842^{***}$) and K ($r=-0.747^{**}$). On the other hand, NAR indicated negative significant correlation with the ratio of non-productive system to productive system, when the leaf dry weight below 5% light condition was added to non-productive part.

Thus, it was concluded that the critical LAI, not mean LAI, played the most significant role in dry matter production under over-luxuriant canopy.