

# イネ科牧草の冬枯れの要因と対策

## 1. はじめに

北海道は、冬季の気象条件が厳しいことから、作物生産においては冬枯れへの対策が不可欠である。牧草地においても、冬枯れが発生した場合は生産性の低下の原因となり、枯死部の裸地化や雑草侵入により草地の植生悪化も招く。被害面積が大きい場合は、生産性を回復するために追播や草地の全面更新が必要となり、多大な費用を要することになる。畜産の安定経営のためには、粗飼料の持続的な安定生産が不可欠であり、冬枯れを低減する適切な草地管理が重要である。冬枯れを引き起こす要因とそれに対応した植物の反応を理解することにより、越冬前の管理の重要性を再認識することができる。本報では、冬枯れに関する様々な要因とイネ科牧草の越冬前後の生理的反応についての基礎的な知見について取りまとめた。

## 2. 冬枯れを引き起こす要因

冬枯れは、凍害、アイスシート害（冠氷害）など物理的な要因、雪腐病の罹病、積雪下での生理的消耗など生物的な要因が相互に関連して発生する。これらの要因は、秋季から冬季の気温などの気象条件と排水性など圃場の土壌条件が関連し、場所や年次により発生の状況が異なる。特に凍害や雪腐病の発生は、根雪開始時期や根雪日数の影響が大きく、地域や年次により被害程度が異なる。これらの要因ごとに、発生状況の概要を紹介する。

### 1) 凍害

凍害は、低温に直接曝されることにより、細胞が凍結し破壊され、枯死に至る被害である。北海道の日本海側の多雪地帯では、牧草は積雪下にあり低温に曝されることが少ないため凍害の発生は少ないが、太平洋側とオホーツク海側の少雪地帯において凍害が発生する。細胞の凍結は、細胞外凍結と細胞内凍結の2つに分けられる。細胞外凍結では、細胞

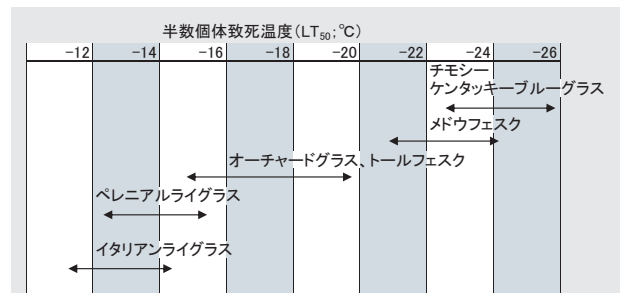


図1 主な寒地型イネ科牧草の耐凍性 (LT<sub>50</sub>: 半数個体致死温度)  
注) 北農研における試験と各種文献より総合的に判断。品種や処理方法により温度が異なる。

壁または細胞間の水が凍結し、細胞内外との水ポテンシャルの差により、細胞内の水が外に移動して脱水状態となる。細胞内凍結では、細胞内に氷の結晶が形成され細胞構造が物理的に損傷を受けることにより、致命的な被害となる<sup>1)</sup> (藤川1996)。イネ科植物の凍結に対する耐性（耐凍性）は、フリーザーを利用して人為的に凍結させることにより、半数個体致死温度 (LT<sub>50</sub>) として評価することができる (図1)。イネ科牧草では、ペレニアルライグラスはLT<sub>50</sub>が-14℃程度で耐凍性が劣り、チモシーはLT<sub>50</sub>が-25℃前後で耐凍性が優れ、オーチャードグラスはその中間である。イネ科牧草は、凍害による枯死を防ぐために、秋季の低温順化の過程において耐凍性を獲得する。積雪量が少なく土壌凍結が発生する北海道東部においては、牧草の耐凍性が重視される<sup>2)</sup> (嶋田・新発田,1984)。また、主に土壌凍結地帯で発生する雪腐大粒菌核病 (*Myriosclerotinia borealis* (Bubak et Vleugel) Kohn) は、越冬初期の凍害による組織の損傷により発生が助長されることから<sup>3)</sup> (能代1980)、土壌凍結地帯での牧草栽培においては耐凍性に優れる草種および品種を選択する必要がある。

### 2) アイスシート害（冠氷害）

アイスシート害（冠氷害）は、植物体が氷に覆われて長期間嫌気状態になり、酸素濃度が低下して枯

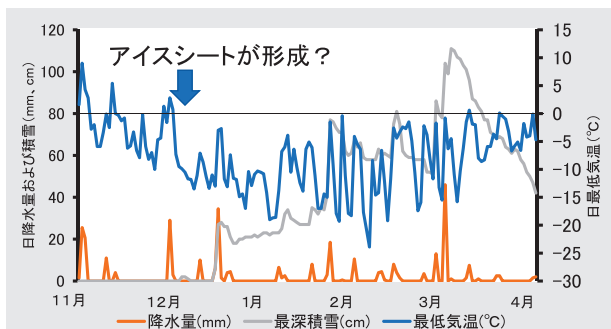


図2 2014-2015年の別海町の気象（気象庁アメダスデータより作図）

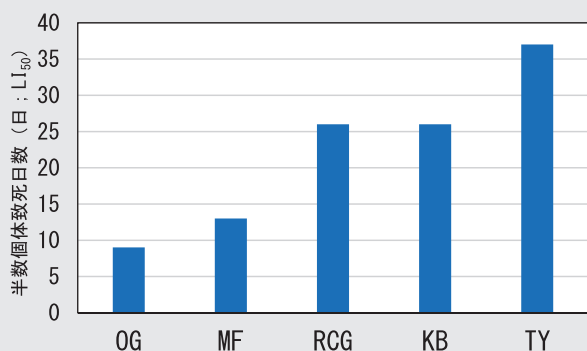


図3 寒地型イネ科牧草の冠氷害耐性（Gudleifssonら1986より作図）

注) OG:オーチャードグラス、MF:メドウフェスク、RCG:リードカナリーグラス、KB:ケンタッキーブルーグラス、TY:チモシー、播種後5週目の幼苗を用いて-10℃氷結処理し半数個体致死日数を算出（値が大きいほど耐性に優れる）、各草種当たり数品種の平均。

死する被害である。北海道では、初冬に降雨があり滞水したまま気温が低下した時に発生する場合があります。低地や水の通り道など排水の良くない場所に局所的に発生する。2014年に道東で冠氷害が発生した時は、12月上旬の降雨の後にアイスシートが形成され、4月まで120日以上水に覆われたと推定される（図2）。氷結条件下では、酸素濃度の低下とともに二酸化炭素濃度が上昇し、嫌気呼吸により乳酸とエタノールが発生する。二酸化炭素と乳酸、エタノールは、単独では植物への影響は小さいが、3つが同時に蓄積すると影響が大きくなり、枯死に至ることが明らかになっている<sup>4)</sup>（Andrews and Pomeroy 1977）。幼苗を利用し人為的に氷結させて冠氷害耐性を調査した試験では、チモシーとケンタッキーブルーグラスがオーチャードグラスやメドウフェスクと比べて冠氷害耐性に優れることが示されている<sup>5)</sup>（Gudleifssonら1986、図3）。冠氷害は、牧草地の滞水しやすい場所などに部分的に発生し、その部分が枯死する場合がある。

### 3) 雪腐病

雪腐病は、冬枯れの最大の要因で、全道各地の牧

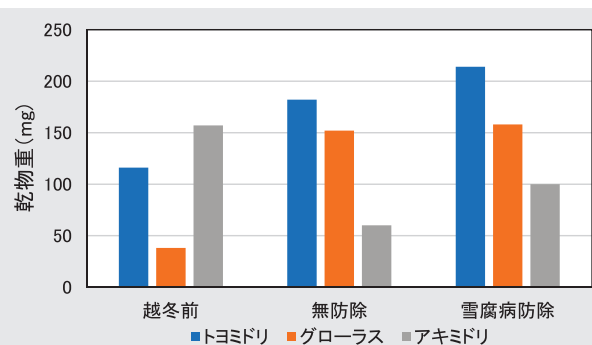


図4 オーチャードグラス品種の雪腐病防除の有無と融雪後の生育との関係（Sanadaら2010より作図）  
注)試験場所は北農研。2003年と2004年の2か年平均。各年の10月に播種後約6週目の幼苗を定植。11月と翌年4月に地上部乾物重を測定。雪腐病防除のためにイミノクタジン酢酸塩とトルクロホスメチルの500倍液を根雪前に散布した区を設置。

草地で発生する。雪腐病の罹病により、枯死による裸地化や萌芽の遅れが発生することから、雪腐病の影響は非常に大きい。オーチャードグラスの幼苗を用いた試験では、雪腐病抵抗性に優れる北農試育成「トヨミドリ」とスウェーデン育成で元北海道優良品種「グローラス」は、越冬前の雪腐病防除と無防除における翌春の生育差は小さいが、雪腐病抵抗性の劣る草地試験場（栃木県）育成の「アキミドリ」では処理間の生育差が大きく、雪腐病が春の再生に及ぼす影響が大きい<sup>6)</sup>（図4、Sanadaら2010）。

雪腐病は、北海道内では数種類発生することが知られている。菌糸は、いずれも気孔や凍害による損傷部などから植物体内に侵入する。雪腐黒色小粒菌核病（*Typhula ishikariensis* Imai.）は、全道各地で発生し、特に日本海側の多雪地帯での発生が多い（写真1a）。雪腐黒色小粒菌核病は、生物型A、B、Cに分類され、北海道内では発生地域がそれぞれ異なることが明らかになっている<sup>7)</sup>（松本1989）。生物型Aは、日本海を中心とした多雪地帯に分布し、生物型Bは太平洋側の少雪地帯に分布し、発病力は生物型Bが強い。子実体（キノコ）を形成せず、土壌中の菌核が感染源となる。

雪腐褐色小粒菌核病（*T. incarnata* Lasch:Fries）は、全道各地で発生し、褐色で粟粒状の菌核を形成して黒色小粒菌核病と混発もする（写真1b）。子実体を形成し初冬に胞子を飛散させ、子実体と胞子が感染源となる。

雪腐大粒菌核病（*M. borealis* (Bubak et Vleugel) Kohn）は、道東の少雪地帯で発生し、病原性が強く5 mm以上の大きな黒色の菌核を形成する。晩秋に子実体を形成、胞子を飛散し感染源となる（写真1c）。道東において、ペレニアルライグラスなど



写真1 ペレニアルライグラスに発生した雪腐黒色小粒菌核病 (a) および褐色小粒菌核病 (b)、雪腐大粒菌核病の子実体 (c)。aとbは札幌市 (2014年4月)、cは芽室町 (2015年11月) で撮影。

抵抗性の劣る草種に雪腐大粒菌核病が発生した場合には被害は甚大で、全面的に枯死する場合がある。

紅色雪腐病 (*Monographella nivalis* (Schaffnit) Muller) は、全道各地で発生し積雪がない状態でも発生する。土壌伝染性で、菌は枯死した感染葉などで生存し、牧草地において感染した部分は融雪直後にピンク色のパッチ状となる。

### 3. 越冬に備えた植物体の反応

イネ科植物は、秋季の低温と短日に反応して生理的および形態的に変化し、冬枯れの各要因に対して耐性を増大させ、この過程を低温順化 (ハードニング) という。低温順化において、細胞膜の構造の変化、不凍タンパク質の蓄積、糖の蓄積、休眠性の変化などが起こるが、寒地型イネ科牧草では糖含量の変化が劇的であることから、この点を中心に紹介する。

寒地型イネ科牧草は、貯蔵養分として多糖類のフルクタンを蓄積する。フルクタンは、フルクトース (果糖) のポリマーでその末端にグルコース (ブドウ糖) を持ち、フルクトースが直鎖状に重合したイ

ヌリンとレバン、分岐状に重合したグラミナンなどに分類される。フルクタンは、低温や乾燥などの環境ストレスに反応して含量が増加することが知られている。イネ科牧草では、秋季の気温の低下と日長の変化に反応して、フルクタンを中心とする糖の冠部 (イネ科植物の地際部) への蓄積が始まる (図5)。根雪初め頃に冠部糖含量が最大となり、光合成のできない積雪下の暗黒条件でエネルギーとして消費さ

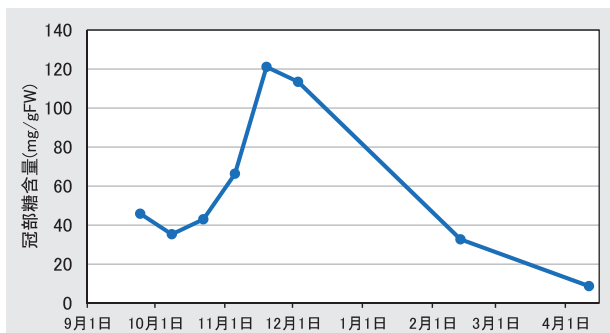


図5 オーチャードグラスの秋季から翌春までの冠部糖含量の変化  
注) 試験場所は北農研。5品種の平均。2002-2003年。札幌において幼苗を9月に移植し、定期的に試料を採取し糖含量を測定。

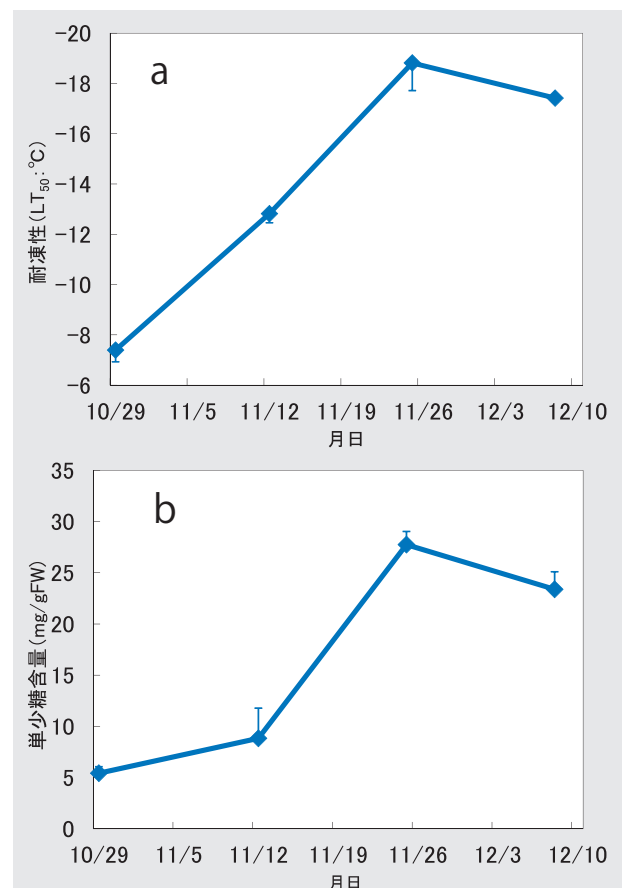


図6 オーチャードグラスの秋季の耐凍性 (a) と冠部糖含量 (b) との変化 (眞田ら2012より作図)  
注) 北農研における幼苗による耐凍性検定試験。単少糖は、スクロース、グルコースおよびフルクトースの合計。



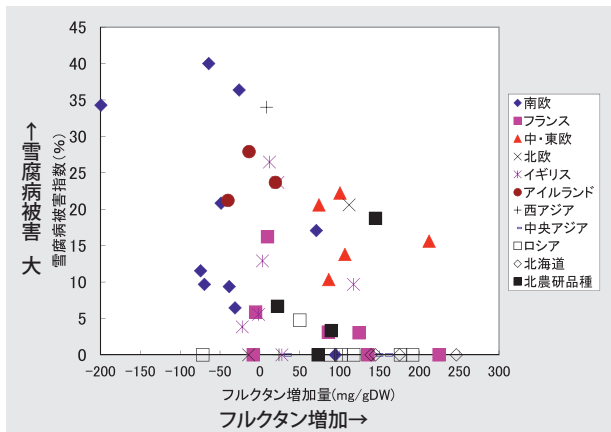


図7 原産地の異なるオーチャードグラス系統における秋季のフルクタン蓄積と雪腐黒色小粒菌核病被害程度との関係 (Sanadaら2007より作図)  
注) 試験場所は北農研。2003-2004年調査。札幌において移植後2年目の個体から試料を9月と11月に採取。雪腐病被害指数は、雪腐病防除区と無防除区の黒色小粒雪腐病罹病程度との差異から算出。

れる。糖類の蓄積により、細胞の浸透圧が高まり凍害を低減することができる。越冬性に優れるチモシーは、他のイネ科牧草に比べて高い重合度（100以上）の直鎖レバン型（ $\beta$  (2,6) 結合型）フルクタンを蓄積することが知られている。イネ科牧草では、越冬前の糖含量と耐凍性および雪腐病抵抗性に関連があることが明らかとなっている。オーチャードグラスでは、秋季の気温の低下に伴って冠部（イネ科植物の地際部）に単少糖（シヨ糖など）を蓄積し、それと同時にLT<sub>50</sub>が低下し耐凍性が高まる<sup>8)</sup>（図6、眞田ら2012）。道東においては、越冬前の冠部糖含量の高いオーチャードグラス品種は、雪腐大粒菌核病の被害程度が小さいことが明らかとなっている<sup>9)</sup>（新発田・嶋田1986）また、オーチャードグラスにおいて原産地の異なるエコタイプ（環境型）の秋季のフルクタン増加量と雪腐病被害程度との関係を調査したところ、フルクタン増加量の多い系統は雪腐病被害程度が小さい傾向がみられた<sup>10)</sup>（図7、Sanadaら2007）。以上のように、冬枯れの要因となる凍害や雪腐病被害を低減するためには、越冬前にイネ科牧草が糖類を十分に蓄えることができるように適切な管理が必要である。

#### 4. イネ科牧草の冬枯れを低減する管理

秋季は、イネ科牧草が越冬に備えて貯蔵養分として糖を蓄積する重要な時期である。イネ科牧草は地際に近い冠部に糖を蓄積するため、極端な低刈や強放牧は貯蔵部を少なくさせることから、刈高や放牧強度には留意する。イネ科牧草が糖を蓄積し越冬態勢を高める時期は、草種や地域により異なる。牧草

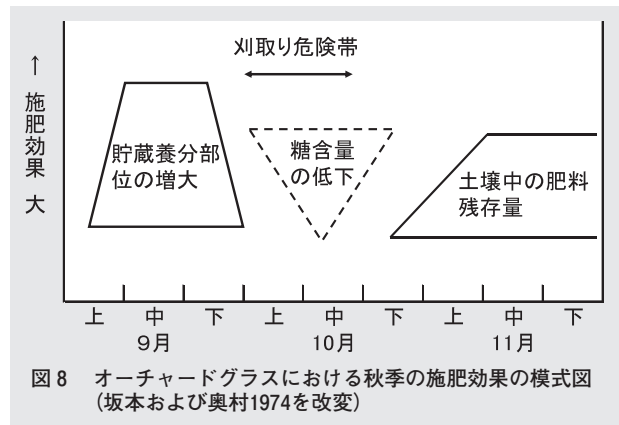


図8 オーチャードグラスにおける秋季の施肥効果の模式図 (坂本および奥村1974を改変)

では、越冬性を高める時期に刈取りを行うと、糖が再生のために消費される。そのため、越冬前の糖含量が減少することから、翌春の1番草収量が減少することが明らかとなっており、この時期を刈取り危険帯と称している。オーチャードグラスの場合、刈取り危険帯は天北地域では10月上旬～中旬、十勝地域では9月中旬～下旬、根釧地域では9月下旬～10月中旬とされている。秋季の生育が良好で低温伸長性に優れるペレニアルライグラスは、これより遅い10月中旬から下旬である。越冬性に優れるチモシーは、秋季の刈取り時期の影響はオーチャードグラスやペレニアルライグラスほど顕著ではないとされている。

刈取り時期とともに施肥の時期は重要で、オーチャードグラスにおいては越冬性を確保するために、刈取り危険帯前の秋施肥が有効であることが明らかとなっている<sup>11)</sup>（図8、坂本および奥村1974）。秋施肥により、越冬のための養分の貯蔵器官である茎数を増加させることに加えて、翌春の1番草の増収効果も期待できる。刈取り危険帯における刈取りと追肥およびスラリー等の散布は、茎部の窒素含量を高めて糖含量を減少させることが明らかとなっており、冬枯れを助長する要因となる。刈取り危険帯を過ぎれば、イネ科牧草は休眠態勢に入っているため肥料分の吸収は少ないので、スラリー等を散布しても越冬への影響はないが、翌春の1番草への増収効果は刈取り危険帯前の散布の方が大きい。一方、チモシーは、1番草後に分けつがあらたに発生し翌春まで維持されることから<sup>12)</sup>（藤井2009）、秋施肥の必要はなく施肥配分は早春：1番草後で2：1が推奨されている<sup>13)</sup>（北海道施肥ガイド2015）。

アイスシート害は、滞水しやすい場所に発生することから、夏季の降雨時に発生場所が予測できるため、このような場所の排水を改良することが被害回

避に結び付く。雪腐病については、刈取り危険帯以降に収穫し、感染源となる残草を少なくすることが被害低減策の一つである。

イネ科牧草の北海道優良品種は、道内各地における評価試験により越冬に問題がないことが明らかにされている。令和元年現在、チモシー17品種、オーチャードグラス7品種、メドウフェスク4品種、ペレニアルライグラス3品種およびフェストロリウム1品種が優良品種に認定されており、冬枯れリスク回避のためにこれらの草種および品種の利用が推奨される。

## 引用文献

- 1) 藤川清三 (1996) 凍結に植物細胞はどのように適応するか. 化学と生物34 : 656-666
- 2) 嶋田徹・新発田修治 (1984) 北海道で栽培されるオーチャードグラス品種に必要とされる耐凍性の程度. 日本草地学会誌29 : 283-289
- 3) 能代昌雄 (1980) イネ科牧草の凍害と雪腐大粒菌核病発生との関連. 日本草地学会誌25 : 386-388
- 4) Andrews C.J., Pomeroy M.K. (1977) Mitochondrial activity and ethanol accumulation in ice-encased winter cereal seedlings. *Plant Physiology* 59:1174-1178
- 5) Gudleifsson B. E., Andrews C. J., Bjornsson H. (1986) Cold hardiness and ice tolerance of pasture grasses grown and tested in controlled environments. *Canadian Journal of Plant Science* 66:601-608
- 6) Sanada Y., Tamura K., Yamada T. (2010) Relationship between water-soluble carbohydrates in fall and spring and vigor of spring regrowth in orchardgrass. *Crop Science* 50: 380-390
- 7) 松本直幸 (1989) 雪腐小粒菌核病菌の種生態学的研究. 北海道農業試験場研究報告152 : 91-162
- 8) 眞田康治・田村健一・山田敏彦 (2012) オーチャードグラスの低温馴化過程における生理的特性の品種間差異. 日本草地学会誌57 : 80-85
- 9) 新発田修治・嶋田徹 (1986) 土壤凍結地帯におけるオーチャードグラスの越冬性と体内成分の関係. I. 貯蔵性炭水化物含有率、耐凍性および雪腐病抵抗性の品種間変異. 日本草地学会誌32 : 102-108
- 10) Sanada Y., Takai T., Yamada T. (2007) Ecotypic variation of water-soluble carbohydrate concentration and winter hardiness in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Euphytica* 153:267-280
- 11) 坂本宣崇・奥村純一 (1974) 晩秋から早春にかけての牧草の生育特性と肥培管理. II. 秋季の施肥時期が翌春収量に及ぼす影響. 北海道立総合研究機構農業試験場集報. 30 : 65-74
- 12) 藤井弘毅 (2009) チモシー (*Phleum pratense* L.) 品種の新旧分けつの季節的交代と各番草の収量構成分けつの発消長. 日本草地学会誌. 55 : 206-216
- 13) 北海道農政部 (2015) 北海道施肥ガイド2015. 197-229. 北海道農政部. 札幌