

トウモロコシの生長と発達

はじめに:この記事はiGrow Cornを参考に作成されたものです。原文及び参考文献については出典元(https://www.researchgate.net/profile/ThandiweNleya/publication/331683778_Corn_Growth_and_Development/links/5c87c7fb92851c831974f6c8/Corn-Growth-and-Development.pdf)をご参照ください。

トウモロコシは、生長するにつれて物理的にも生化学的にも変化し、さまざまな栽培管理上の意思決定に影響を及ぼす。この成長段階の変化を理解することにより、効率的な管理のための情報提供が可能になる。ここでは、トウモロコシの各生長段階について解説する。

序文

トウモロコシが生長して発達する速度はシーズン中に変化する。若いトウモロコシの重量はゆっくり増えるが、葉が茂るにつれて水分以外の乾物が速く蓄積するようになる(図1.1)。通常の生長条件での植物の発達速度は気温に大きく左右されるが、水や栄養素の不足といった環境ファクターが、植物の生長と気温の関係を

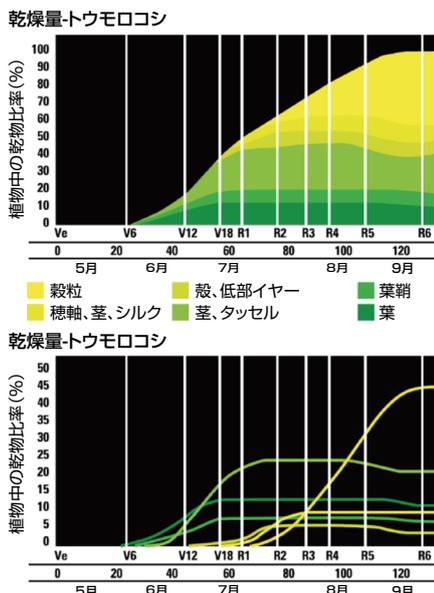


図1.1 トウモロコシへの乾燥物質蓄積の経時変化 (写真提供:アイオワ州)

を変えることがある。サウスダコタ州では、水と窒素(N)がトウモロコシの生長と発達を制御し、最終的には収量に影響する重要な資源要素である。とりわけ植物が急速に生長する時期に水、窒素、またはその他の資源が制限されると、収量が減少することが多い。その他のファクターもトウモロコシにストレスを与えることがあるため、生長が阻害されて収量が減少する。病害虫が蔓延すると、水や栄養素の吸収が妨げられたり、植物がひどい損傷を受けたりして収量低下に至ることがある。雑草は、雑草が存在しなければ発現されるべき多くの遺伝子の抑制(非発現)、水、栄養素、光の直接競争の発生など、トウモロコシの生長に多くの影響を及ぼす(Morilesら、2012)。気温と水から受けるストレスは、栄養素の利用性と害虫への感受性にも影響する。

多くの管理上の意思決定は、作物の生長および発達期を考慮して行われる。例えば、いくつかの殺虫剤製品にはある生育段階での使用に限るというラベルが付いているが、これは作物が損傷したり、望ましくないその他の影響が

現れたりする可能性があるためである。適切な時期に施用した肥料は作物の反応を増大させるが、間違った生長期に施用した肥料は効果を低減させたり負の反応を生じさせたりすることがある。水ストレスは、生育段階によって影響レベルが異なる。その管理効率性、作物のニーズに合った処置を行うことによって改善できる。そのため、効率の最大化には、どのようにトウモロコシが生長、発達するのかを理解することが重要である。

トウモロコシの生長段階

トウモロコシの生長段階には、いくつかの分類整理の方法がある。ただし、サウスダコタ州で最も広く利用されているシステムはアイオワ州の分類整理方法である(Ritchieら、1993)。このシステムでは、トウモロコシの生長と発達を栄養生長(V)期と生殖(R)期に分ける(表1.1)。VE(出芽)は、子葉鞘が土壌表面から現れたときに起こる。出芽後の生長期はV1、V2、V3のように、Vnまでの数字を付けた細分類で指定する。ここで、nはタッセルが現れる(VT)までの襟が見える葉の数である。襟は、葉身がトウモロコシの鞘と茎から剥離するのが目に見える場所であり(図1.2)、植物の生長期は目に見える葉襟の数に基づく。完全には広がっておらず葉襟が見えない、輪生体の中にある葉は含めない。例えば、3枚を超える葉が植物に見えることがあっても、襟が3つある植物はV3植物と呼ばれる(図1.3)。葉の数は、トウモロコシの交配種と環境条件によって変わることが重要



図1.2 トウモロコシの第1、第2、第3葉襟(写真提供:アイオワ州)

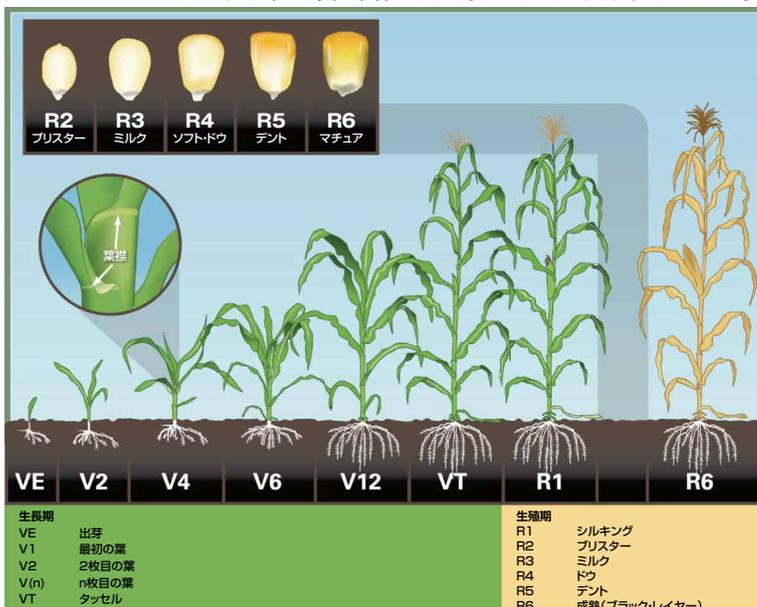


図1.3 サウスダコタ州で一般に見られるトウモロコシの生長期

表1.1 トウモロコシの栄養生長および発達期(出典:Ritchie5、1993)

栄養生長期		生殖期	
VE	出芽	R1	シルキング(穀の外側からシルクが見える)
V1	最初の葉襟	R2	プリスター(穀粒は白く、形は水ぶくれに似ている)
V2	2つ目の葉襟	R3	ミルク(穀粒は外側が黄色く、内部にミルク様の液体がある)
V3	3つ目の葉襟	R4	ドウ(内部のミルク様液体が糊の粘度まで濃くなる)
V(n)	n個目の襟が見える	R5	デント(ほとんどすべての穀粒が窪んでいる)
VT	出穂(タッセルの最後の分岐が完全に見える)	R6	生理的成熟(黒い離層が形成された)

である。サウスダコタでは、V12期後のシーズン初期(成熟度:95d未満)に生殖的発達が始まることもある。晩熟交配種(RM:100 d超)では、V12生長期後にさらに多くの葉が出るのは珍しくない。V6期頃には、茎と節根がますます生長して小さな低い葉が植物から分離する。生長期を決めるときは、この低い葉が失われることを考慮する必要がある。生殖期は、シルキング(R1)で始まって成熟(「ブラック・レイヤー」)(R6)で終わる。

トウモロコシは暖かく湿潤な条件で発芽し、植え付け後4~6日が出芽する。この時期は、最適な気温と土壤水分が極めて重要である。種が発芽するには水を吸収する必要があるため、土壤水分が制限されていると発芽と出芽が遅れる。逆に、水分が多すぎても出芽と根の発達が遅れる。残渣被覆土壌の中や、春の気温が低いと、土壤温度が低いために発芽が遅れることがある。気温が50°F(10°C)では種の発芽が遅れることがある。トウモロコシは、1.5~2.0(1インチ=2.54センチメートル)インチの深さに植え付けるのが理想的である。温かい土壌に浅く(1.5インチ未満)植え付けると、出芽は加速されるが根の発達が妨げられる結果を招くことがある。2インチより深く植え付けると、最初の葉が土壌表面より下に付くことがある。

地上に現れる最初の葉のような構造は子葉鞘(「穂状花序」)であり、その次に真の葉が続く(図1.4)。温かく湿った、通気の良い土壌条件は丈夫な生長と発達を促進する。新しい葉は、茎の先端近くにある単一の

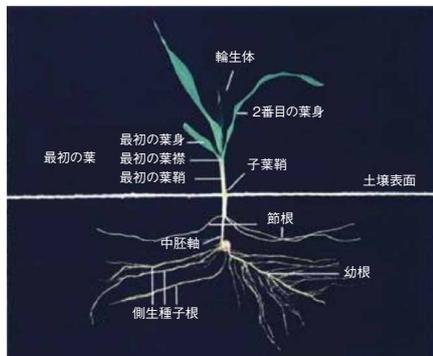


図1.4 種子根と節根を示すトウモロコシの苗 (Ritchie5、1993を修正、写真提供:アイオワ州)

「生長点」で作られる。「生長点」は、植え付け後最長4週間経つまで土壌表面より下にある。生長点が土壌表面より下にあるとき、作物は一般に軽い霜やわずかな電であれば生き延びることができる。一方、この段階のトウモロコシは洪水被害の影響を大変受けやすいため、洪水は大きな収量低下を引き起こすことがある。

トウモロコシの根は、早期生長段階には広く土壌に張ることはなく、植物が発達するにつれて急速に広がる。トウモロコシには種子根と節根がある。種子根は発芽後すぐに現れてV3で生長が止まるが、植物が生きている間ずっと機能し続ける。節根は最初の節形成時(V1)に現れ、穀粒プリスター期まで発達し続ける。節根は、V6生長期までには水と栄養素の主な供給ルートになる。

土壌が冷たく湿潤な場合、生育期間初期に栄養素、特にリン(P)が不足することが多い。普通は、スターター肥料を施用してこの問題を回避する。肥沃度が十分であれば、シーズン初めの栄養素の欠乏は多く

の場合に消滅し、一般に収量は減少しない。生長初期に圃場で雑草を探すことが極めて重要である。

6葉期(V6)~7葉期(V7)

サウスダコタ州のトウモロコシは普通、6月初めから半ばにV6になる。V6期に茎が急速に伸び始め、イヤー芽が発生し始める。新しい葉が約3日ごとに出る一方、低い葉は衰え始める。生長点が土壌表面より上になり、霜や電が大きな損害を生じさせることがある。根系がよく発達して

土壌内に広がり、植物が栄養素を吸収する能力が改善される。V6生長期には、圃場の観察によって肥料を追加する必要があるかどうか決定することが極めて重要である。V6とV8の間で施用するときは、窒素(N)のトウモロコシ植物の側方への施肥(サイドドレス)が最も効果的である。さらに、トウモロコシ根切り虫をはじめとする根を痛める害虫の発生に注意することも極めて重要である。このような害虫の防除法は限られているため、耐性を持つ交配種や遺伝子組み換え交配種を作付けることが最良のオプションである。

8葉期(V8)~11葉期(V11)

この段階に、イヤーの元であるイヤー芽が多く現れる。最終的には、上部の芽の1~2個のみが収穫可能なイヤーを形成する。形成されるイヤーの数はトウモロコシの交配種によって決まり、多産な交配種を低い密度で作付けると、1本に2つ以上のイヤーが形成される。主要栄養素と微量栄養素の欠乏はこの期に現れ始めることがある。これらを是正しないと、栄養素の欠乏は葉の生長を著しく阻害することがある。トウモロコシはV10までは急速に生長し、新しい葉が2~3日ごとに現れる。この生長速度を維持するためにかなりの量の水と栄養素を必要とする。害虫、暑さ、栄養素および/または水の欠乏から受けるストレスは発達を遅らせることがある。

12葉期(V12)以降

植物体に付く葉の枚数は、植物の成熟度とトウモロコシの種類によって決まる。例えば、サイレージ用トウモロコシは、穀粒生産用トウモロコシより葉の枚数が多いことがある。葉の枚数は、成熟度が高いほど多くなる。形成される可能性があるイヤー当たりの穀粒数とイヤーの大きさは、V12生長期に決まる。V12期でのトウモロコシの発達速度は、交配種の成熟度から影響を受ける。早熟交配種はこれらの期を短期間で通過するため、晩熟交配種と比べてイヤーが小さい。密度が高くても水と栄養素が十分であれば、早熟交配種と晩熟交配種の間で収量差は、植え付け密度を上げることによってなくすることができる。V12期でのストレスにより穀粒数が減り、イヤーが小さくなることもある。植物の水需要量はこの生長段階にピークに達し、1日に1/4インチ使用することがある。トウモロコシは、この期に大量の窒素、リン、カリウムも必要とし、利用する。葉を剥ぎ取ってタッセルを壊す激しい電により、収穫が完全に失われることがある。

出穂(VT)

出穂期はシルキングの2~3日前になる(図1.5)。植物はこの段階で最も高くなり、タッセルの最後の分岐まで完全に見ることができ、シルクはまだイヤー芽から現れ



図1.5 VT(出穂)生長期のトウモロコシ。写真提供:Howard F. Schwartz氏(コロラド州立大学)、Bugwood.org

ない。VTとR1(シルク期)の間の期間の長さは、トウモロコシの交配種と環境条件によって変わる。普通、花粉は昼前から夕方にかけて飛散する。この期にはすべての葉が付いているため、その他のどのトウモロコシ生長期よりも降電の影響が非常に大きくなる可能性がある。タッセルが損傷したり完全に失われたりすると、形成される穀粒は極めて少なくなるか、まったくなくなる。

シルク(R1)期

シルク(R1)の出現は生殖段階の第1期を告げる(図1.6)。イヤー上の穀粒の元(胚珠)はそれ自体のシルクを育てる。シルクはV12期の直後に伸び始める。シルクは、R1期で出現



図1.6 シルク出現直後のトウモロコシ。この生長期はR1(シルキング)と呼ばれる。写真提供: Howard F. Schwartz氏(コロラド州立大学)。

してタッセルから放出された花粉を取り込む。シルクが取り込んだ花粉は24時間以内に穂軸上の胚珠を受粉させ、それが発達して穀粒になる。花粉は一般に、湿度と気温が最適な早朝または午前中に飛散する。この段階は最も重要な生殖期の1つであり、環境条件が適していないと収量は大きく減少する。乾燥(低湿度)条件や高温条件(95°F(35°C)超)では、露出したシルクが乾燥し、花粉が機能を失うために受粉が減少する。イヤーは、受粉しないと実を結ばない。シルクは1日に約1.5インチの速度で伸びる。シルクは、花粉を取り込んで発芽するか、または成熟して劣化するまで生長し続ける。干ばつストレスなどの環境条件により、シルクの伸びと出現が遅れることがある。一般に、シルクは出現後わずか5日で劣化し始めるが、10日後までは花粉を受け入れ続ける。好ましい環境条件では、飛散した花粉とシルクの出現の間に同調性があるため、シルクを受容性を心配する必要はほとんどない。トウモロコシ根切り虫の成虫などの害虫は食餌によってシルクを壊すため、収量が減少する可能性がある。損害を最小限に抑えるためには、シルキング(R1)でトウモロコシの根切り虫甲虫の個体数が、駆除コストを上回って発見される場合には駆除すべきである。

カリウム(K)の吸収はシルキングで終わるが、窒素(N)とリン(P)は継続して吸収される。NとPの量に限りがあれば、植物はそれらの栄養素を古い葉から上方の葉や出現する穀粒に移動させて埋め合わせようとする。この期でのNとPの欠乏現象は下方の葉に見られることがある。残念なことに、この時期や出現後期のいずれかで栄養素を施用してもこのような欠乏の埋め合わせにはならない。

穀粒プリスター期(R2)

受粉すると穀粒が形成され始める。R2期の穀粒は白っぽく水ぶくれのような形をしている。穀粒はシルキング後約10~14日経って現れる。シルクはこの期に茶色になり、急速に乾燥する。植物の穀粒充実期間が始まると、デンプンが穀粒に蓄積され始める。幼根、子葉鞘、最初の初期葉は、R2生長期に胚の中で形成される。R2期の穀粒の水分含量は85%程度である。前プリスター期とプリスター期に何らかの大きなストレスが加わると、穀粒の形成が中断されて穂軸上の穀粒数が減少する。植物が生理的に成熟するには、この期に960有効積算気温(GDD;生育日数とも呼ばれる)を必要とする。R2期以降に雨が增え、収量は増えずにドライダウンが遅れ、茎と穀粒の病気を引き起こす恐れがある。

穀粒ミルク期(R3)

穀粒ミルク期は、シルキング後約22日で始まる(図1.7)。この期の穀粒は外側がほぼ黄色でデンプンが急速に蓄積され、ミルク様の白い液

体を含んでいる。内胚乳の細胞分裂が完了する。目に見える穀粒の生長は、主に細胞の増殖とデンプンの蓄積によるもので、穀粒は大きなストレスによって生長が



図1.7 ミルク期。写真提供: Howard F. Schwartz氏(コロラド州立大学)、Bugwood.org

止まることもある。穀粒の水分含量は80%程度で、生理的成熟に達するには約880 GDDを必要とする。R1生長期ほどではないが、この時期のストレスでも穀粒が小さくなって重量が減少することがある。

穀粒ドウ期(R4)

穀粒が成熟してドウ(R4)期になるつれ、穀粒はミルクの濃度から柔らかく粘り気のあるものになる。穀粒はR4で成熟時重量の半分近くを蓄積し終え、穂軸の色は明るい赤色からピンク色の範囲になる。子葉(胚中の初期の葉)がこの段階で4枚形成され、穀粒の水分含量は70%程度になる。穀粒の重量は、好ましくない環境条件や栄養素の欠乏によって減少する可能性がある。

穀粒デント期(R5)

R5生長期にはほとんどすべての穀粒頂部がデント化(くぼみ)し、水分含量は55%程度になる(図1.8)。ミルクレーンと呼ばれる、目立った水平方向の線が穀粒上の黄色い部



図1.8 トウモロコシのR5生長期。写真提供: Howard F. Schwartz氏(コロラド州立大学)、Bugwood.org

分(デンプン質の固体)と白い部分(ミルク様の液体)の間に見られる。穀粒が成熟し、デンプンが硬化するにつれ、この線は穀粒の先端までゆっくり進む。R5段階での硬い霜は、植物を枯らせるため、収量が減少して穀粒の発生が抑えられることがある。この段階にトウモロコシが枯れると、一般的に容積重が軽く、乾燥速度が遅くなる。このリスクは、秋霜の2~3週間前に成熟する交配種を選択することにより低減する。早霜によって植物が枯れてしまった場合、動物飼料用高水分穀粒として作物を収穫しサイロに貯蔵することもできる。

生理的成熟期(R6)

トウモロコシは、シルキング後約55~65日で生理的成熟期(R6)になる。この期には穀粒の乾燥重量が最大に達し、穀粒が生理的に成熟して霜害を受けなくなり、水分含量が30%~35%の範囲になり、デンプン線が穀粒の先端まで進み、ブラック・レイヤーが成熟した穀粒の基部に形成される。ブラック・レイヤーは穀粒の先端から基礎穀粒まで形成される。この段階より後に受ける大きいストレスは、茎やイヤーの完全性が茎腐病のような病気や昆虫の食害のリスクにさらされない限り、穀粒の収量にほとんど影響を及ぼさない。この時期に穀粒用に作物を収穫する場合、作物を圃場で乾燥させることができれば乾燥コストが削減される。水分含量が15%のトウモロコシは、6か月未満であれば安全に貯蔵できる。それより長く貯蔵するには、トウモロコシを12%の水分含量まで乾燥させて腐敗を回避すべきである。交配種には、(葉の数、イヤー、成熟度、ドライダウン、その他の形質に関して)生長と発達に微妙な差がある。乾燥コストやドック使用料がかかるため、早く収穫するのが有利なことはほとんどない。茎が強度を維持し、イヤーが落ちて問題がなく、とりわけ暑く乾燥した条件でイヤーと穀粒が腐るリスクが限ら

れていれば、トウモロコシは圃場に残したままにできる。風による倒伏やイヤーの落下による収穫損失は、ヨーロッパアワノメイガやセイヨウネキリムシに襲われた圃場で大きくなる可能性がある。このような状況では、収穫損失を減少させるための早期収穫と乾燥コストを天秤にかけるべきである。茎の状況、イヤーの保持、イヤー腐れ、穀粒の水分含有量を評価することをお勧めする。

有効積算気温:トウモロコシ交配種の格付け

トウモロコシの生育期間は地域によって異なるため、交配種の特徴を環境条件に合わせる多くの方法が生まれた。トウモロコシの生長速度は主に気温によって制御され、多くの場合、これは有効積算気温(GDD)と呼ばれる計算によって特徴付けられる。ほとんどの種トウモロコシ会社は、交配種の成熟度をGDD(熱単位(HU))に基づいて格付けする。

1日のGDD積算は、最低気温と最高気温の平均から50°Fを引いたものである。この計算で50°Fを引くのは、トウモロコシは50°F未満での生長に限りがあるからである。どの日の最低気温も50°F未満であれば最低気温を50°Fと規定し、気温が86°F超なら最高気温を86°Fと規定する。このGDD計算方法は(86,50)システムと呼ばれることが多い。害虫や作物が異なれば、臨界値も異なる。計算例が第10章にある。

GDDは、植え付け後の日から始めて日ごとに計算する。生育期間に対するGDD積算は場所と年によって異なる。トウモロコシが特定の発達期に達するのに必要なGDD数はかなり一貫している。表1.2と1.3に、植物がある生長期または生殖期に達するのに必要なGDDを示す。トウモロコシ交配種の生育期間の長さはそのGDD要件に直接関係し、晩熟交配種やシーズンが長い交配種は、シーズンがそれより短い交配種より多くのGDDを必要とする。交配種と植え付け日付に基づいてさまざまな生長期の日付を計算するには、U2U(Usable to Useful:使用可能から便利へ)プロジェクトのウェブサイトが使用できる。

表1.2 120日(RM2)交配種に対する葉標とFCIC1トウモロコシ生長期システムの比較

FCIC	葉標	説明	日数/期	GDU/期	播種後日数	播種後 GDU
- 出芽 - 生長期						
-	V0	播種～発芽	5 - 10	100 - 150	5 - 10	100 - 150
-	VE	子葉鞘が開く	2 - 4	66	7 - 14	166 - 216
V2	V1	最初の葉標	3	66	10 - 17	232 - 282
V3	V2	2番目の葉標	3	66	13 - 20	298 - 348
V4	V3	3番目の葉標	3	66	16 - 23	364 - 414
V5	V4	4番目の葉標	3	66	19 - 26	430 - 480
V6	V4	4番目の葉標	3	66	19 - 26	430 - 480
V7	V5	5番目の葉標	3	66	22 - 29	496 - 546
V8	V6	6番目の葉標	3	66	25 - 32	562 - 612
V9	V7	7番目の葉標	3	66	28 - 35	628 - 678
V10	V7	7番目の葉標	-	-	-	-
V11	V8	8番目の葉標	3	66	31 - 38	694 - 744
V12	V9	9番目の葉標	3	66	34 - 41	760 - 810
V13	V10	10番目の葉標	3	66	37 - 44	826 - 876
V14	V11	11番目の葉標	3	66	40 - 47	892 - 942
V15	V12	12番目の葉標	3	66	43 - 50	958 - 1,008
V16	V13	13番目の葉標	3	66	46 - 53	1,024 - 1,074
V17	V14	14番目の葉標	3	66	49 - 56	1,090 - 1,140
V18	V15	15番目の葉標	2	48	51 - 58	1,138 - 1,188
	V17	17番目の葉標	2	48	55 - 62	1,234 - 1,284
	V18	18番目の葉標	2	48	57 - 64	1,282 - 1,332
	V19	19番目の葉標	2	48	59 - 66	1,330 - 1,380
	V20	20番目の葉標	2	48	61 - 68	1,378 - 1,428
	V(n)	n番目の葉標	-	-	-	-
	VT	タッセルが開く - シルクなし	4	100	65 - 72	1,478 - 1,528

値は年、生産環境、場所によって変わる可能性があるため、どの値も概算値である。(出典: USDA-FCIC、トウモロコシ損失調整基準ハンドブック、2007)

¹ 連邦作物保険会社 (FCIC)、米国農務省リスク管理局が運営

² 相対成熟度 (RM)

表1.3 120日(RM2)交配種に対する葉標とFCIC1トウモロコシ生長期システムの比較

生殖期						
シルクが付く シルクが茶色 前プリスター	R1	シルクが付く - 花粉飛散	4	100	69 - 76	1,578 - 1,628
		シルクの75%が茶色	5	125	74 - 79	1,703 - 1,753
		穀粒に液体なし	4	100	78 - 85	1,803 - 1,853
プリスター 前期ミルク	R2	穀粒が水っぽい	4	100	82 - 89	1,903 - 1,953
		穀粒が黄色になり始める	4	100	86 - 93	2,003 - 2,053
ミルク 後期ミルク	R3	穀粒は黄色、固体なし	5	100	91 - 98	2,103 - 2,153
		穀粒は半固体を含む	4	100	95 - 102	2,203 - 2,253
ソフト・ドウ 前期デント	R4	穀粒は粘っこい	5	100	100 - 107	2,303 - 2,353
		穀粒のデント化が始まる	5	100	108 - 115	2,403 - 2,453
	R5	穀粒は柔らかいがデント化	5	125	113 - 120	2,528 - 2,578
デント 後期デント ほぼ成熟		穀粒はデント化したのが乾燥	5	125	118 - 125	2,653 - 2,703
		穀粒胚は固くない	5	125	123 - 130	2,778 - 2,828
成熟	R6	ブラック・レイヤー	5	125	128 - 135	2,903 - 2,953

値は年、生産環境、場所によって変わる可能性があるため、どの値も概算値である。(出典: USDA-FCIC、トウモロコシ損失調整基準ハンドブック、2007)

¹ 連邦作物保険会社 (FCIC)、米国農務省リスク管理局が運営

² 相対成熟度 (RM)

ネットワークに関するご意見、
ご感想をお寄せ下さい。



U.S. GRAINS COUNCIL アメリカ穀物協会

〒105-0001 東京都港区虎ノ門1丁目2番20号
第3虎の門電気ビル11階

Tel: 03-6206-1041 Fax: 03-6205-4960
E-mail: Japan@grains.org

本部ホームページ (英語) : <https://www.grains.org>
日本事務所ホームページ (日本語) : <https://grainsjp.org/>