草地における雑草の競争

東北大学農学研究所 嶋 田 饒

Yutaka SHIMADA : Interspecific Competition among Plants in Grassland

1. はじめに

“草地における家畜の生産目的にそわない、また有害・有毒な植物”を草地雑草ということが出来るが、具体的には、家畜にとり栄養価値が低いか、きつ食しない植物、機械的に家畜の体に害をあたえる植物、家畜がきつ食し直接的あるいは副次的に有毒作用をおよぼす植物、価値のある飼草植物の生育を圧倒する植物などである。これらの植物についても、生育時期、家畜の種類による嗜好性、有害・有毒作用の程度などにより、また放牧、採草か、生草あるいは乾草による給与方法のちがいによつて、その評価がことなる。以上は主に野草地に出現する草種を対象としているが、牧草地の場合には、播種した牧草以外の植物はすべて雑草ということができる。しかしながら、草地雑草についての研究はほとんどなされていない現状にあるので、草地における雑草の競争について述べることはむづかしい。草地では一般作物とことなり、生産と消費がくりかえされている。すなわち家畜のための放牧あるいは採草が行なわれており、またその維持管理として野草地では火入れ、牧草地では施肥が一般になされている。このような草地植生にたいする人為的な攪乱圧によつて、群落内では種内、種間、種外関係をとおして草種の交代現象がみられ、いわゆる遷移がおこる。

そこでこの攪乱圧の条件のもとでの草地における雑草の競争を、種間関係としてとらえる立場から、筆者の資料を中心にしてのべることにする。

2. 野草地における雑草の競争

東北地方における野草地の植生遷移は、生重量を指標としてみると、第1図および第2図に示したごとく、攪乱圧が加わるとススキ型からワラビ型へてシバ型への系列がみとめられる。この系列の中で明らか

なごとく、家畜の飼草として利用される重要な草種であるススキおよびシバと、家畜にとり副次的に有毒作用をおよぼすワラビの3草種が単位面積当たりの重量が高く、群落のなかで優占する。他の草種は重量からみると低い。

これら3草種相互間の関係については、嶋田¹⁾がワラビを中心に報告した。そこでは群落に出現する草種は、群落内で各草種独自に動くのではなく、草種群として動くことを明らかにした。ススキおよびマメ科、シバ、ワラビおよび灌木、イネ科、その他の草種の5群である。ま

B: 灌木 L: ヤマハギ M: ススキ P: ワラビ
Z: シバ G: イネ科 Leg: マメ科 H: その他草類

第1図 生重量組成による植生遷移 (1957 年調査)

B 灌 木 L: ヤマハキ M: ススキ P: ワラビ
Z: シバ G: イネ科 Leg: マメ科 H: その他草類

第2図 生重量百分率組成による植生遷移
(1957年調査)

た前述した系列においてススキ型からワラビ型まで、ワラビ型からシバ型までの群落について、生重量百分率による相関係数を算出すると、前者の系列ではワラビとススキとの間には -0.885 で高い負の相関がみとめられるが、後者の系列では $+0.369$ となり、逆の関係となった。ワラビとシバの関係は前者の系列では相関はないが、後者の系列では -0.962 で極めて高い相関がみとめられた。ススキとシバの関係も、同じく後者の系列においてのみ -0.566 の相関がみとめられた。ワラビの動態は、攪乱圧による他の草種の地下部容積の減少によるワラビ根茎の伸長ということによつて左右されている。これは一つの地下部の生育場所を獲得するための種間競争とみることができるが、これには攪乱圧があるという一つの条件が存在している。

この攪乱圧としての放牧あるいは採草による草種の反

応を重量からみたのが第3図である。ススキ型草地を1958年9月6~7日に各処理区を刈取り、1959年にはⅠ：6月30日および9月7日、Ⅱ：8月8日、Ⅲ：9月7日に刈取り、Ⅳは放任し、1960年9月7日に各区を刈取った結果である。図に示されるごとく、全重では、1958年にたいし1960年には、Ⅰでは21.4%、Ⅱでは40.9%、Ⅲでは43.3%、Ⅳでは61.9%で、全重に大きく影響しているのはススキの刈取りにたいする再生力が低いことである。

群落内の草種間の関係を生重量百分率でみると、この間の関係がかなり明かとなる。ススキの減少にともない、相対的にワラビその他の草種の動きが大きい。これは出現草種の刈取りにたいする反応の仕方、それにとまう群落内の種外関係の変化をとおして種間の競争あるいは相互関係が生ずるからである。

そこで出現する草種とこれらの動きについて、1960年8月下旬に調査した結果をもとにして述べる。第1表に対象とした草地の重量組成を、第2表に出現する草種およびその頻度を示した。C草地はススキの地上部現存量が最高と考えられるススキ型群落、B草地は普通とみられるススキ-ワラビ型群落、A草地はススキが減退しワラビがやや優占しているワラビ-ススキ型群落である。これらの草地に出現した草種数は、それぞれ64、62、67種で大差はないが、攪乱圧のちがいによる群落の全生重量には大きな差があり、 $C > B > A$ の順に低い。この中でススキの生重量百分率が低下するにつれワラビのそれが高くなっていることは、前述の結果と同じである。このような重量からみた $C > B > A$ の系列で、群落における各草種の関係を群落と草種の出現頻度の出現

第1表 ススキ型草地の地上部現存量と
生重量百分率組成

草 地	A (ワラビ- ススキ型)	B (ススキ- ワラビ型)	C (ススキ型)
標 本 数 1×1m	40	40	40
全生重量 (g/m ²)	929	1,200	2,339
$\bar{x} \pm f.05S\bar{x}$	887~971	1,131~1,269	2,150~2,528
S	131	216	592
C.V.s	14.1	18.0	25.3
	%	%	%
灌 木	4.5	1.4	0.4
ヤ マ ハ キ	1.2	4.7	0.1
ス ス キ	26.4	41.4	80.1
ワ ラ ビ	34.8	20.7	1.5
シ バ	0.3	0.1	0
イ ネ 科	21.0	12.4	2.2
マ メ 科	0.2	0.1	0.02
そ の 他	11.7	19.3	15.8

注 1) 東北大学農学部付属川渡農場大尺牧区 1960年8月下旬調査
2) A, B, Cについては本文41頁右側19行以下を参照されたい。

第3図
刈取処理による草種の動き
(1960.9 全重 kg/m^2)
(1958.9 全重 kg/m^2)

注 1) 東北大学農学部付属川渡農場
大尺牧区における調査
2) I, II, III, IV については
本文 41 頁右側 2 行以下参照
3) 実線: 1960年, 破線: 1958年

第4図 出現草種と頻度 (信頼度=60% の場合の信頼限界の幅で示す)

注 1) 群落型欄の A, B, C については本文 41 頁右段 19 行以下を参照のこと。→ は遷移の方向を示す。 2) *印の「増減」は出現草種の増減を意味する。

確率の信頼限界* からみたのが第4図である。C→B→A の群落の系列で出現頻度の高くなる草種として、オオチドメ、アリノトウグサ、オトギリソウ、センブリ、キジムシロ、低くなる草種はキンミズヒキ、ノハナショウブがみられる。また A, B, C のそれぞれの群落のように、その群落に頻度の高い、または低い草種もみられる。これは攪乱にともなう群落における種の遺伝的形質と種間、種外関係の結果としてみる事ができる。

つぎにこれらの草種が群落の空間をどのように利用しているかを、その階層構造から示したのが第5図である。この草地はススキ型であるが、全生重量は 1m^2 当り 671.9g で、ススキのそれは 32.2% 、ついでイネ科のトダシバ、オオアブラススキが多い。 $16 \times 16\text{m}$ に出現した

* 頻度は調査回数中、ある草種の観測された回数の百分率で示す。母集団群落での出現確率を信頼度 60% で信頼限界の幅で第4図に示した。

第2表 出現草種とその頻度（数字は種数）

草 地 頻度 (%)	出 現 草 種		
	A (ワラビーススキ型)	B (ススキ-ワラビ型)	C (ス ス キ 型)
81~100	ススキ, ワラビ, ヒカゲスゲ, オオアブラス スキ, ミツバツチグリ, スミレ, オオチド メ, トダシバ, アリノトウグサ, オカトラノ オ, オトギリソウ (11)	ススキ, ワラビ, トダシバ, チゴユリ, オオ アブラススキ, ミツバツチグリ, オカトラノ オ, ウマノアシガタ, ヒメシダ, ヒカゲス ゲ, ニガナ, トリアシショウマ (12)	ススキ, ミツバツチグリ, ノハナシヨウブ, キンミズヒキ, トリアシショウマ, ニガナ (6)
61~80	センブリ, ヒメハギ, ニガナ, オミナエシ, オトコヨモギ, ヤマハギ, キジムシロ (7)	アリノトウグサ, ノハナシヨウブ, ノコンギ ク, キンミズヒキ, オミナエシ, ヒメハギ, オオチドメ (7)	ヒメシダ, カワラスゲ, ヤマヨモギ, ワラ ビ, フキ, オカトラノオ, ノゲシ, イタドリ (8)
41~60	トリアシショウマ, タニウツギ, ノコンギク (3)	イタドリ, スミレ, シバ, オトギリソウ, ヤ マハギ, ノアザミ, ヒメノガリヤス (7)	ノコンギク, トダシバ, ツリガネソウ, オオ アブラススキ, チゴユリ (5)
21~40	チゴユリ, シバ, ヤマユリ, スカボ, バッコ ヤナギ, シバスケ, ウツボグサ, シラヤマギ ク, ノアザミ, フユノハナワラビ, サイトウ ガヤ (11)	キジムシロ, センブリ, シラヤマギク, エゾ リンドウ, コナスビ, タニウツギ (6)	ウマノアシガタ, スミレ, ベンケイソウ, ゴ マノハグサ, ナワシロイチゴ (5)
1~20	カキラン, ヤマゴボウ, エゾリンドウ, コバ ギボウシ, アキカラマツ, タガネソウ, フ キ, センボンヤリ, ヒトツバヨモギ, ミズナ ラ, ノゲシ, ヤマトキソウ, ヒヨドリバナ, モジズリ, ヤマヨモギ, ネズミノオ, ヒメシ ダ, スズメノヒエ, キキョウ, メドハギ, ア キノキリンソウ, マツ, ナデシコ, ハナヤス リ, オドリコソウ, ツツジ, コナスビ, ナン バンギセル, ノギラン, ゴマノハグサ, キン ミズヒキ, ノハナシヨウブ, ヒメノガリヤ ス, ウメバチソウ, アカンデ (35)	ウツボグサ, フユノハナワラビ, ヤマヨモ ギ, アキカラマツ, ヤマブキショウマ, シバ スケ, サイトウガヤ, ヌスビトハギ, バッコ ヤナギ, ナンバンギセル, オトコヨモギ, ゲ ンノシヨウコ, フキ, カキラン, サルトリイ バラ, スカボ, ヤマハハコ, トンボソウ, ヤ マユリ, オオバコ, ツリガネソウ, アキノキ リンソウ, ノアザミ, ウメバチソウ, リンド ウ, ヒヨドリバナ, ネズミノオ, ヤマゴボ ウ, ナワシロイチゴ, メドハギ (30)	サイトウガヤ, フユノハナワラビ, ツルマ メ, ヨブスマソウ, ネコノメソウ, ノアザ ミ, オトコヨモギ, ヒカゲスゲ, オオチド メ, ヤマブキショウマ, ゲンノシヨウコ, リ ンドウ, エゾリンドウ, オトギリソウ, シラ ヤマギク, モメンズル, オミナエシ, ノダ ケ, イモノコズル, ヒメノガリヤス, スカ ボ, ヤマゴボウ, ナンバンギセル, ナルコユ リ, ノコギリソウ, アキカラマツ, シオガマ ギク, ナルコスゲ, タチツボスミレ, ノアザ ミ, イタヤカエデ, タニウツギ, ウツボグ サ, シバスケ, コバギボウシ, ハンゴンソ ウ, ヤマハギ, ヌスビトハギ, ヒヨドリバ ナ, トコロ (40)
計	67	62	64

注) A. B. C については第1表の注2) 参照

草種数は 55 種で、群落の階層に属する種数の全草種数にたいする百分率の分布型は、対数正規型へのあてはまりがよい。このことは出現する草種が群落内での生活空間を占める位置づけがきめられていることを示し、優占種の生長にともなう群落内の種外関係の変化をとおして出現草種の頻度の動きが生ずるものと考えられる。群落の階層が攪乱された場合には、攪乱にたいする草種の反応と群落への草種の侵入によつて種間関係に影響をおよぼすが、その結果は外見上の階層のすみわけ関係としてとらえられているにすぎない。群落内においては、種外関係としての光・養分・水分の要求度の異なる草種間の競争は行なわれているので注目しなければならない。

第6図には、階層構造と生重量の1例を示した。出現する草種数は下層に多いが、生重量では優占種が高い値を示している。群落内への草種の侵入は、ワラビのよう

に根茎の伸長によるものと、埋土種子および結実種子の発芽によつてなされるものがあるが、前者の場合には、地下部における各草種の根系の種間関係によつて規制される。後者の場合には、群落下層の種外関係が大きく関係してくる。群落構造からみて、下層へ透入する光の量と質は発芽に影響を与えるからである。とくに光発芽性種子では赤色部の光質の要求度が高いと考えられる。光質と草地植物種子の発芽については、他の機会にゆずる(嶋田^{2,3)})。

以上のように、雑草の競争を、放牧・採草・火入れが行なわれる野草地での攪乱条件下で、種間関係としてみる立場からのべた。しかし野草地の雑草としてあげられるものは、ワラビその他家畜に対して有毒・有害草種であることは明らかであるが、出現草種を雑草として判定することはむづかしい。例えば、第7図に示したように、

第5図 草丈別出現草種数の分布型 (1959.7.29)

草丈 (cm)	0~10	11~20	21~30	31~40	41~50	51~60	61~70	71~80	81~90
草種数	4	15	14	11	5	0	3	1	2
草種数比	7.3	27.3	25.4	20.0	9.1	0	5.5	1.8	3.6

調査地 青森県上北郡十和田町奥瀬 野々沢採草地
調査面積: 16×16m

同じススキ型の草地であつても、家畜の種類によつて採食植物とその嗜好性は異なる。黒マルは、積算優占度 (SDR_2) にその家畜の嗜好比 (嗜好の程度) を乗じた値で、 SDR_2 の値と一致する場合にはその植物は放牧中によく採食される。しかし SDR_2 の白マルが黒マルより高い値ほど嗜好性は低い。さらに、採食されない草種は家畜にとって不要であるので、この時期においては雑草といふことができる。しかしいずれの草種が雑草であるかどうかは、家畜側からのみでなく、土壌浸蝕の面からも考慮されなければならない。今後の研究に俟つところが大い。

3. 牧草地における雑草の競争

1種もしくは数種の牧草を播種し栽培管理された牧草群落を、家畜を飼育するために利用するところが牧草地である。牧草は野草に比べてより作物化の進んでいる植

物であるから、利用管理の方法いかんによつては群落にたいする攪乱の程度が異なり、収量をも大きく左右する。これは牧草以外の侵入してくる雑草の種類とその量に関係してくる。

牧草地の場合には、牧草以外の草種は雑草と考えることができるので、その競争についても、前述の野草地の場合と同じく人為的な攪乱条件のもとでの種間関係から述べる。

1958年9月上旬に東北大学農学部付属川渡農場のヨモギーススキ型となつている耕地を耕起し、orchard,

第6図 階層構造と生重量

red clover, ladino clover に Italian rye grass を混播した甲地区と、timothy を混播した乙地区の牧草地をつくつた。ここに刈取回数を年3回 (約60日間隔) および5回 (約30日間隔)、追肥の有無の2要因を考慮して試験処理区を設けた。年3回刈取りで追肥した区をa区、しない区をc区、年5回刈取りでは同じくb区、d区とした。1959年および1960年に処理を行なつた。年

第7図 採食植物と嗜好性（ススキ型草地，6月中旬放牧）

地区では 1m^2 当たり 570g ，乙地区のそれは 440g であつた。

1960年には，牧草収量についてみると，追肥をした a，b 処理区と，しない c，d 処理区の間に大きな差が認められ，牧草は肥料によりその生長量を左右される。したがつて雑草の侵入は群落の構造の変化に対応するから，利用管理との関係が大きい。雑草量と雑草率について第3表に示したが，追肥と刈取り回数の多い b 処理区の牧草収量が高いが雑草量も多く，牧草の約2分の1前後である。しかし a 処理区についてみると，乙地区の雑草量は甲地区より多く，雑草率も高い。これは，甲地区では播種翌年には Italian rye grass の生長が速かで，群落の階層を密にし，雑草の侵入と生長を抑制したものである。しかし無追肥の c 処理区では，乙地区の雑草率は低く，この関係が逆になっている。これは前年の無追肥による初期生長が刈取りにより阻害された結果と考えられる。

1959年に出現した雑草の種数は，甲地区 28 種，乙地区 26 種で，刈取後追肥区にヨモギ，エゾノギシギシが，無追肥区にはヒメスイバ，アキノキリンソウが多く出現した。刈取回数の多い区には，乙地区ではメヒシバの出現が高

間の牧草収量と雑草量を第8図に示した。

播種翌年の 1959 年における牧草収量は，甲地区では b 処理区が他の処理区より高く，乙地区では処理区間に有意差は 5% レベルで認められなかつた。これにたいし雑草量では両地区とも b 処理区が高く，他の処理区間には有意差が認められなかつた。b 処理区の雑草量は，甲

く，甲地区では差は認められなかつた。刈取回数の少ない区ではヨモギ，スギナの出現が高い。乙地区の d 区にススキが出現した。

1960 年に出現した雑草の種数は甲，乙地区とも 40 種で，処理により出現頻度の高くなる草種は，追肥区ではエゾノギシギシ，追肥によるより刈取回数の多いことに

第8図

年度別、処理別年間牧草収量および雑草量

注 1) a, b 刈取後追肥 c, d 刈取後無追肥
2) a, c 年3回刈取 b, d 年5回刈取

第3表 1960年における 1m² 当たり年間雑草量および雑草率

処理区	甲 地 区		乙 地 区	
	雑草量	雑草率	雑草量	雑草率
a	793 ^g	24.4 [%]	1,452 ^g	46.8 [%]
b	1,605	45.5	2,448	58.2
c	727	58.4	496	28.9
d	493	72.7	598	63.1

注) 1) 甲地区、乙地区については本文44頁右側、9行以下を参照されたい。

2) 処理区 a, b, c, d については本文44頁右側、下から5行以下を参照されたい。

因るものはコスカグサ、メヒシバ、無追肥区ではヒメスイバ、ヒメジョオン、ヒメムカシヨモギ、ヂシバリ、ヨモギ、ノミノツヅリ、アキノキリンソウ、さらに刈取回数が高くなることに因るものはススキであつた。

しかし、1960年の雑草について、主要草種の生重量百分率組成をみると第9図に示すとおりである。この図から、生産量の高い草種はエゾノギシギシとコスカグサであることが知られる。

また、無追肥区に蘚類が出現したことは、牧草地管理の上で興味がある。出現した蘚類はヒョウタンゴケ (*Funaria hygrometrica* (L.) Sibth.) とホソハリガネゴケ (*Bryum caespiticium* L.) で、両者は混生して出現するが、前者の方が出現量が多い。地表を被覆する割合を第10図に示したが、追肥区には全く出現しなかつた。

第9図 雑草の生重量百分率組成の動き (1960)

注) a, b, c, d および甲地区、乙地区については第8図および第3表の注) 参照

第 10 図 藓類（ヒヨウタンゴケ + ホソハリガネゴケ）の被度（1960 年 10 月）

注）甲地区，乙地区および a, b, c, d については第 3 表および第 8 図の注）と同じ

牧草地を管理する場合に追肥を行なわないと雑草の侵入がいちじるしいことは前述のとおりであり，追肥をしているか否かの指標としてこの藓類を利用することができる。

つぎに 1961 年に，カヤ刈場として利用していた草地を耕起して牧草地を造成し，乳牛の輪換放牧をしてきた仙台市郊外の坪沼にある大八山放牧場について，1966 年 6 月に 4B 牧区と 1 牧区の植生調査を行なった。1×1m ワクを 50 個抽出し，その頻度を出現確率で示したのが第 11 図である。1 牧区は 4B 牧区より雑草の侵入がいちじるしく，前者の牧区では 46 種，後者の牧区では 61 種である。1 牧区の雑草のうち，4B 牧区より多く出現する草種は，ミツバツチグリ，オトコヨモギ，キジムシロ，ススキ，ヒメジョオン，シバスゲ，ニガナ，ヨモギ，ノコンギクなどである。

これらの草種はススキ型群落の草種が多く，牧草の生育を保護しなければ，牧草は侵入雑草との競争に負けてススキ型群落へ移行することが予測される。

以上，刈取りおよび放牧による牧草地における雑草の競争についてのべた。

牧草地における牧草と雑草との競争は，放牧・採草の時期と回数および追肥の程度にともなつて牧草の生長量が左右される。それによつて侵入雑草の草種数とその出現頻度は影響を受けることになる。雑草の競争は，野草地の項で草種の種間相互関係としてのべたごとく，牧草群落内での牧草を含めた種間・種外関係をとおして行なわれる。

草地における雑草の競争は，家畜を飼育する目的で放牧・採草を行なう条件のもとでなされるが，それは出現する草種の動態を，群落内における種間関係としてとらえる立場でのべてきた。草地の雑草の問題は，家畜と草と環境とが有機的にからみあつている草地生態系の動きのなかでとらえなければならないが，未解決の問題が多く残っている。問題提起の形でのべたが，参考となれば幸せである。

第 11 図 雑草の出現頻度（信頼度 60 % の場合の信頼限界の幅で示す）

注）大八山放牧場における調査

引用文献

- 1) 嶋田 鏡：ワラビの生態－野草地におけるワラビの動態－，雑草研究 1, 70～77 (1962)。
- 2) 嶋田 鏡：草地植物種子の発芽と光，草地生態 7, 48～53 (1966)。
- 3) 嶋田 鏡：草地植物種子の発芽と光 (Ⅱ)，草地生態 8, 12～17 (1966)。