



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	刈取期の異なるアカクローバ ( <i>Trifolium pratense</i> L.) 単播草地におけるアカクローバの個体数および空間配置の動態
Author(s)	平田, 聡之; Hirata, Toshiyuki; 森下, 浩 他
Citation	北海道大学農場研究報告, 33, 1-8
Issue Date	2003-03-31
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/13459">https://hdl.handle.net/2115/13459</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	33_p1-8.pdf



刈取期の異なるアカクローバ (*Trifolium pratense* L.) 単播草地における  
アカクローバの個体数および空間配置の動態

平田 聡之・森下 浩・由田 宏一・中嶋 博

(北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 生物資源創成領域 生物資源開発分野)

(2003年1月20日受理)

## 緒 言

代表的な採草用マメ科牧草であるアカクローバ (*Trifolium pratense* L.) は、植物学的には生育期間が2から数年である短年生草本に分類されており<sup>6)</sup>、本来、造成後5～10年以上利用される採草用牧草地への利用には適さない草種といえる。しかしながらアカクローバは、その品質、生産性、環境適応能力、およびイネ科牧草との混播適性など多くの形質において優れていることから、最大の欠点である永続性の改善に多くの努力が続けられてきた<sup>5,11,20)</sup>。

これまで、草地学の分野において、アカクローバ単播草地を含めた多くの牧草地における牧草種の収量性の経時的変化と個体群動態との関連について議論がなされている。これらの結果の多くは、造成初期における急激な個体群密度の低下と、生存個体の大型化により、収量性が維持されることを報告している<sup>13,14,17,18)</sup>。

近年、植物生態学の分野で、微小スケールにおける個体の空間的、経時的変化が重大な生態的影響を及ぼすことが報告されているが<sup>1)</sup>、牧草地において、そのような観点で調査された例はほとんど報告されていない。さらに、自然草地における生態的安定性の観点から、自然下種による実生個体の加入が重要な役割を持つことが理解されているが、牧草地では、北原ら<sup>9,10)</sup>のオーチャードグラス主体草地における詳細な報告を除き、特に採草草地における牧草種の収量安定性と自然下種の関係についてはあまり理解されていない。

本研究では、刈取期の異なるアカクローバ単播草地を用いて、1) 自然下種がアカクローバの収

量の安定性に及ぼす影響、および2) 微小スケールにおけるアカクローバ個体の空間的、経時的変動に着目し、アカクローバ個体群の個体数の減少過程および採草量の変動について検討した。

## 材料および方法

## 1. 試験区および栽培管理

供した材料は、北海道の基幹アカクローバ品種のひとつである「ホクセキ」である。調査は、1997年8月7日に北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生物生産研究農場において、播種密度2.0 g/m<sup>2</sup>で造成した刈取期の異なるアカクローバ単播草地2区(各区2×2 m)で行った。播種後の実生個体の定着時に、各調査区あたり1×1 mの固定コドラートを2つ設置し、計4つの試験区を設けた。各試験区は、アカクローバの個体配置を明らかにするために、さらに10×10 cmの分割区に分割した。

刈取は年2回、刈取高5 cmで行った。各試験区の刈取日を表1に示した。調査区は、刈取時期により大きく標準刈区と遅刈区に分類した。施肥は、草地造成時、早春期および刈取後にそれぞれ行った。施した要素量は、草地造成時および早春期で

表1 各試験区における刈取日

	1998年		1999年		2000年
	1回目	2回目	1回目	2回目	1回目
標準刈区					
試験区1	06/23	09/07	06/09	07/26	06/14
試験区2	06/22	09/06	06/10	07/27	06/14
遅刈区					
試験区3	07/08	10/06	06/17	08/17	06/30
試験区4	07/07	10/05	06/16	08/16	06/30

10 aあたり窒素 4.8 kg, リン酸 8.8 kg およびカリウム 8.8 kg, 刈取後で窒素 2.4 kg, リン酸 4.4 kg およびカリウム 4.4 kg であった。

## 2. 調査方法

調査は 1998 年 6 月から 2000 年 7 月までの各刈取時に行った。1998 年では、分割区あたりのアカクロウバの個体数、採草の乾物重および試験区内の草地雑草の乾物重を調査した。1999 年および 2000 年の調査では、さらにアカクロウバ個体の配置を記録したのち、個体別に刈取を行い、採草長、着花茎数および開花した頭花数を調査した。1999 年および 2000 年に採取したアカクロウバ個体は、個体配置の記録および形態形質調査の結果から、1999 年刈取一回目以前から存在した個体を既存個体とし、1999 年以降の採草内に新規に認められた個体を加入個体として類別した。本試験では、金子ら(1969)<sup>8)</sup>の定義した特定の個体(一次個体)から分裂して生じた外部発現型および内部発現型の二次個体は、全て同一個体と見なした。したがって、加入個体は、自然下種により新規に生じた実生個体に由来すると考えられた個体に限定した。採草中に認められた加入個体は、推定される加入時期により 1999 年刈取一回目以前、1999 年刈取一回目から刈取二回目までの間、1999 年刈取二回目以後の 3 群に分類した。試験区 2 では、1999 年刈取一回目のサンプリングの不備から、1999 年刈取一回目の調査はアカクロウバの個体配置の記

録のみ行った。

## 3. 空間分布様式を表す指標

各試験区における個体の空間配置を明らかにするため、個体が観察された分割区の頻度(N)、変動係数(CV)および Morishita(1949)<sup>12)</sup>の  $I\delta$  を求めた。CV および  $I\delta$  は以下のように計算される。

$$CV = s/\mu$$

$$I\delta = q \times \sum n_i(n_i - 1) / N(N - 1)$$

各値は、s は各分割区で観察された個体数の標準偏差、 $\mu$  は分割区あたりの平均個体数、q は分割区の数、 $n_i$  は  $i$  番目の分割区で観察された個体数、N は観察された全個体数をそれぞれ示す。変動係数および  $I\delta$  の値は、ともに大きいほど個体配置の集中度が高く、空間不均一性が高いことを示す。個体配置がランダム配置であるポアソン分布に従う場合、CV および  $I\delta$  はともに 1 となる。

## 結 果

### 1. 個体数および採草量の動態

各刈取区における採草量(DM(g/m<sup>2</sup>))の推移を図 1 に示した。採草量は、標準刈区および遅刈区ともに、調査を開始した 1998 年刈取一回目(播種後 2 年目刈取一回目)で最大値を示し、その後急速に減少した。遅刈区では、播種後 3 年目までの採草量の減少割合は高かったが、播種後 4 年目には一部回復した。これは、播種後 2 年目の刈取二

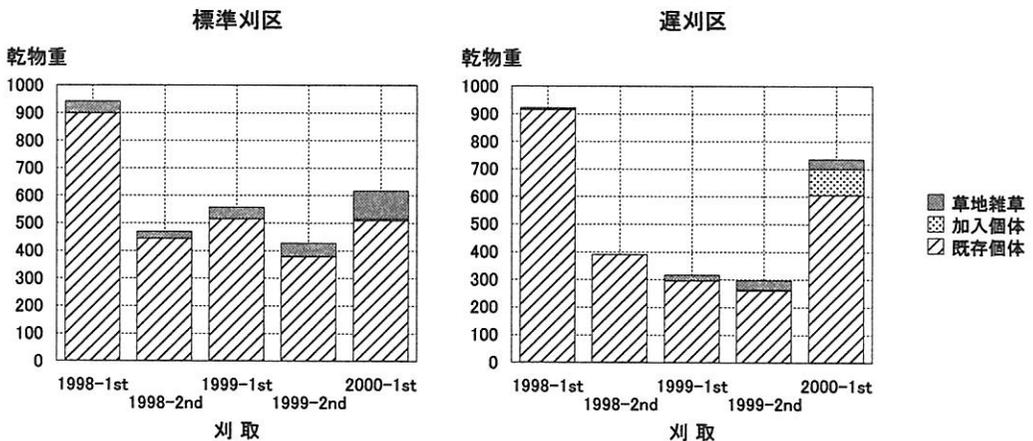


図1 各刈取区における採草量の推移

回目が10月初旬と極端な遅刈であったことから、次年度である1999年度の再生量を抑制したことが原因と考えられた。また、加入個体の収量は、遅刈区の播種後4年目刈取一回目(2000年刈取一回目)で全体の採草量の12.8%を占めたが、標準刈区では、全ての刈取において1%以下であった。全採草におけるイネ科雑草を含む草地雑草の割合は、播種後3年目刈取二回目以降に、約10%(最大値は、標準刈区2000年刈取一回目の16.7%)まで増加したが、本調査期間内におけるアカクローバの個体数動態に与えた影響は小さいものと考えられた。

各刈取区における播種後日数と個体数の関係を図2に示した。縦軸は個体数の常用対数を示している。標準刈区および遅刈区的全アカクローバ個体数は、調査開始時である1998年刈取一回目(播種後2年目刈取一回目)で、それぞれ226個体/m<sup>2</sup>および268.5個体/m<sup>2</sup>であったが、調査終了時の2000年刈取一回目には28個体/m<sup>2</sup>および35.5個体/m<sup>2</sup>まで減少した。1999年以降の加入個体を除く、既存個体の減少率は、標準刈区では1998年でやや高く、その後ほぼ一定であったのにたいし、遅刈区では、1998年および1999年で高く1999年から2000年にかけて低下した。特に遅刈区では、全個体数と既存個体数の推移が大きく異なった。これは、1999年の刈取一回目に遅刈区で加入個体

が多く観察されたことに起因した。

## 2. 自然下種による実生の加入と形質形態の推移

表2に、各刈取区において観察された加入個体数とその後の推移について示した。標準刈区および遅刈区ともに、2000年刈取一回目の調査では、加入個体は認められなかった。標準刈区では、加入個体は1999年刈取一回目および刈取二回目でそれぞれ3個体/m<sup>2</sup>および2.5個体/m<sup>2</sup>観察されたが、調査終了時には0.5個体/m<sup>2</sup>に減少した。遅刈区では、1999年刈取一回目および刈取二回目でそれぞれ57個体/m<sup>2</sup>および12.5個体/m<sup>2</sup>観察され、次回の刈取時までの生存割合は約30%であった。

表2 各刈取区で観察された新規加入個体の個体数 (plants/m<sup>2</sup>)

刈取	加入時期		
	1999-1st	1999-2nd	2000-1st
標準刈区			
1999-1st	3		
1999-2nd	1	2.5	
2000-1st	0	0.5	0
遅刈区			
1999-1st	57		
1999-2nd	19	12.5	
2000-1st	8.5	4	0

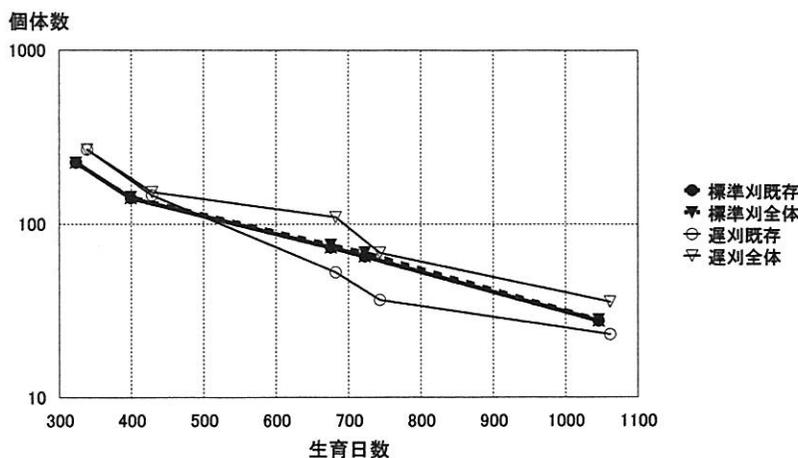


図2 各刈取区におけるアカクローバの個体群密度の推移 (既存個体は1998年に認められた個体を表す。)

1999年以降における、既存個体と加入個体の形態形質の推移を表3に示した。標準刈区では、1999年刈取一回目で観察された既存個体の着花茎数および乾物重が、2000年の調査終了時まで大きく増加した。1999年刈取二回目で認められた加入個体では、2000年刈取一回目まで生存した1個体の乾物重は、既存個体の約50%まで増加したことから、既存個体の2000年における着花茎数および乾物重の増加は、生育期間よりも個体群密度の低下の影響を受けているものと考えられた。遅刈区では、調査した全ての形質において、2000年刈取一回目で顕著に増加した。この結果は、図1で示した採草量の結果と一致している。加入個体では、2000年刈取一回目の調査において、1999年刈取一回目の加入個体は既存個体の50%、1999年刈取二回目の加入個体では10%まで乾物重が増加した。

### 3. アカクローバ個体の空間配置の推移

各試験区における個体が存在した分割区の頻度、変動係数およびI $\delta$ の推移を図3に示した。既存個体の頻度の推移では、標準刈区(試験区1および試験区2)では播種後2年目で減少割合が高く、その後、一定の割合で減少していったに対し、遅刈区(試験区3および試験区4)では1999年刈取二回目まで、減少割合が標準刈区よりも高く、1999年刈取二回目から2000年刈取一回目の減少割合が低かった。変動係数の結果では、既存個体および全個体において全ての調査区で1998年刈取一回目の値がもっとも低く、その後、増加した。I $\delta$ の結果では、既存個体では各試験区間でI $\delta$ の推移に明確な傾向は認められなかったが、全個体の結果では、遅刈区の変動係数が1999年刈取一回目で急激に上昇した後、1999年刈取二回目で急激に低下した。この結果は、遅刈区において、1999年

表3 各刈取区における採草長、開花頭花数、着花茎数および乾物重の個体別平均値の推移

調査区	個体数	採草長(cm)		開花頭花数		着花茎数		乾物重(g)			
		刈取期	加入時期	平均	$\sigma$	平均	$\sigma$	平均	$\sigma$		
標準刈区											
1999-1st											
	既存個体	68		57.73	11.72	0.00	0.00	7.19	5.44	7.56	8.12
	1999-1st	2		6.35	1.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
1999-2nd											
	既存個体	130		64.18	20.97	3.92	7.06	4.14	3.72	5.81	6.55
	1999-1st	2		35.10	15.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.39	0.44
	1999-2nd	5		20.36	12.76	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.10
2000-1st											
	既存個体	55		71.15	16.30	0.70	1.67	14.98	12.83	17.88	16.38
	1999-1st	—		—	—	—	—	—	—	—	—
	1999-2nd	1		73.50	—	0.00	—	8.00	—	9.36	—
遅刈区											
1999-1st											
	既存個体	105		43.43	20.79	1.45	2.31	3.37	3.23	5.70	6.65
	1999-1st	114		3.76	2.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
1999-2nd											
	既存個体	73		52.91	22.62	8.56	12.62	4.29	3.66	7.16	8.88
	1999-1st	38		16.48	7.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.09
	1999-2nd	25		9.46	6.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.05
2000-1st											
	既存個体	46		102.72	12.13	21.85	22.20	12.74	7.66	26.11	18.77
	1999-1st	17		84.86	22.58	6.65	11.14	4.53	5.21	10.13	14.77
	1999-2nd	8		54.06	19.98	1.63	3.85	2.25	1.75	1.99	3.27

刈取一回目で多く観察された加入個体の集中分布の空間配置を示し、1999年刈取二回目以降にそれらの多くが死亡したことに起因していた。

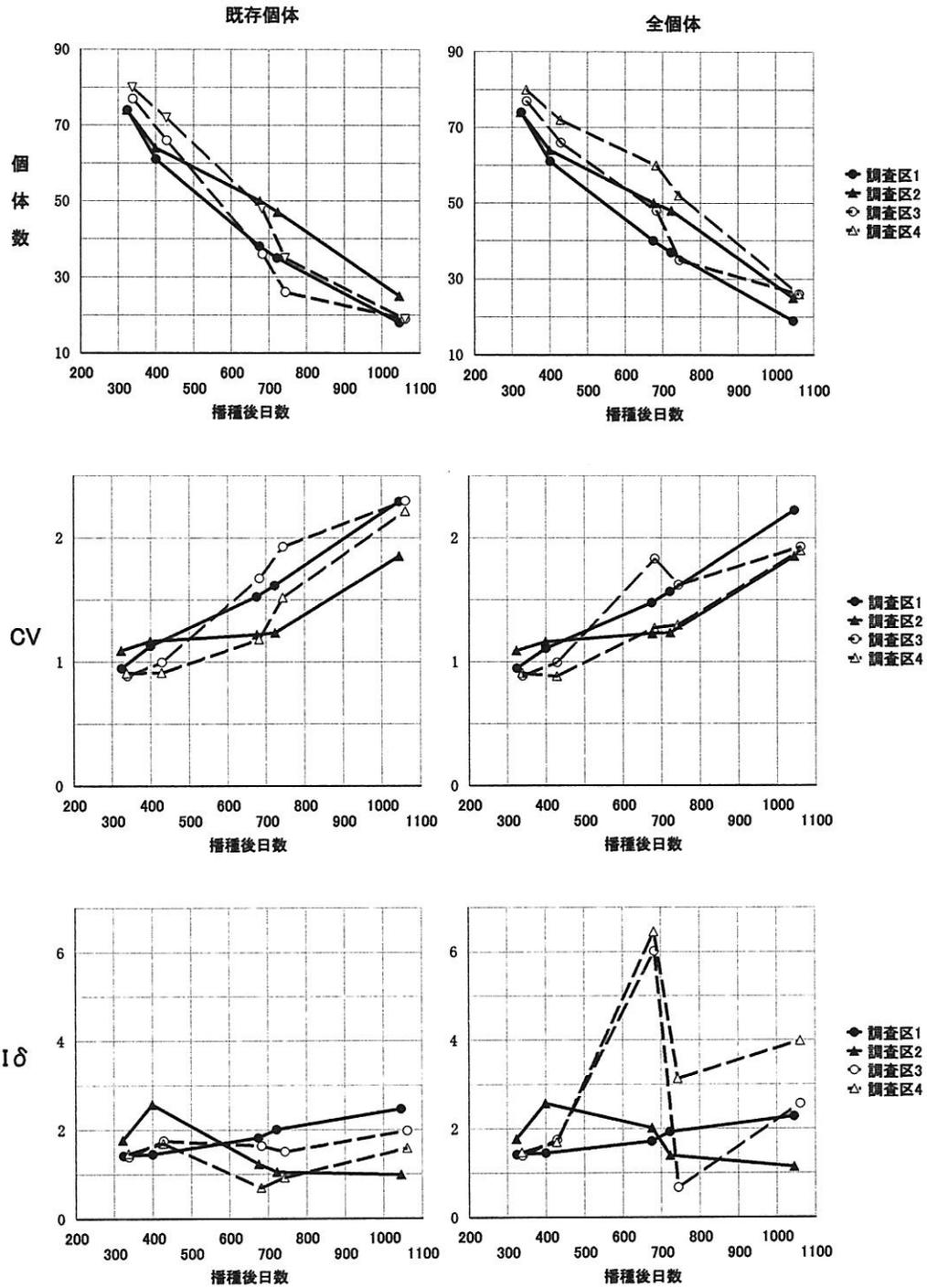


図3 各試験区におけるアカクローバ個体の分布様式の指標(頻度, CV, Iδ)の推移 (既存個体は1998年に認められた個体を表す。)

## 考 察

本研究で調査したアカクローバ単播草地の採草量は、標準刈区および遅刈区ともに播種後2年目刈取一回目で最大値を示した後、標準区ではほぼ一定に、遅刈区では播種後3年目で標準刈区よりも低く、播種後4年目で高くなった(図1)。播種後2年目における刈取日は、播種後3年および4年目よりも遅く、特に遅刈区における刈取二回目は10月上旬であった。播種後2年目の遅刈区では、二番草は結実期の後期に入り、着花茎の倒伏、頭花の地上への落花が認められた。このことが、遅刈区の播種後3年目、特に刈取一回目において個体数の減少割合の増加(図2)、採草量の低下(図1)および加入個体数の増加(表2)をもたらしたと考えられた。播種後2年目の標準刈区における刈取二回目は、9月上旬であり、すでに二番草の結実期に入っていたが、播種後3年目における加入個体数は、遅刈区の約5%にすぎなかった。本試験で供したアカクローバ早生品種「ホクセキ」における二番草では、本試験における栽培環境下において主に9月中旬以降に自然下種が生じたものと考えられた。

調査期間における個体数の動態は、播種後2年目の減少割合が、その後の減少割合よりも高い結果が得られた。この結果は、他の多くの草種における結果と一致している<sup>13,14,17,18</sup>。しかしながら、標準刈区と遅刈区において、特に播種後3年目における個体数の減少過程が異なり、遅刈区で生存率が低いことが示された。Choo(1984)<sup>2)</sup>は、アカクローバについて、播種後1年目の開花個体と未開花個体のその後の生存率が、開花個体で低いことを示した。その原因として種子生産と個体維持にトレードオフがあることを示唆している。本試験における両刈取区において、特に1998年の遅刈区で、Choo(1984)の示唆したトレードオフにより開花個体が死亡し、1999年刈取一回目の加入個体数が増加をもたらしたものと考えられた。

太田(1976)<sup>14)</sup>および澤田・津田(1985)<sup>16)</sup>は、イネ科主体草地において、優占種であるオーチャードグラスやチモシーの空間分布のランダム性が利

用年数が経過するにつれ、強まることを報告している。しかしながら、今回調査したアカクローバでは、そのような傾向は認められず、むしろアカクローバ個体の空間分布の局在性が、経時的に高まる傾向が認められた(図3)。その原因の解明には、微小スケールにおける個体群密度、個体の生育段階の推移、競争の強度、および生存率等との関連性について検討していく必要があるものと考えられる。

アカクローバの収量の持続性にたいする多くの研究は、アカクローバ個体の生存期間の延長を主題とした環境適応能力や耐病性の改善、または生理機能の改良の目的として行われている<sup>2,3)</sup>。これまで、アカクローバ個体の永続性には、冠部から主根上部における生理的または病理的障害である冠部悪化や根部の腐敗が深く関与すること<sup>4,7,15)</sup>、開花個体が未開花個体に比べ永続性が弱いことが報告されている<sup>2,13)</sup>。本研究の結果から、自然下種による個体の加入により採草量の持続性が改善される可能性が示唆された。しかしながら、本研究で得られた個体加入の結果は、比較的草地雑草の少なく、播種密度の高いアカクローバ単播草地(2.0 g/m<sup>2</sup>)における結果であったことを考慮する必要がある。実際に管理・利用されるイネ科牧草・アカクローバ混播草地では、生産される種子数の減少、加入可能なマイクロサイトの減少および競争の激化による生存率の低下が予想される。また、加入個体数の増加とその親個体の生存率とのトレードオフの関係についての理解も必要である。現在、アカクローバが衰退したチモシー・アカクローバ混播草地において、アカクローバ種子の追播によるマメ科率の回復を試みる技術が確立している<sup>19)</sup>。自然下種によってアカクローバの収量の持続性の向上を図るには、これらの追播技術を応用していくことが有効であると考えられる。

## 摘 要

アカクローバ(*Trifolium pratense* L.)の収量の持続性にたいする多くの研究は、アカクローバ個体の生存期間の延長を主題とした環境適応能力や耐病性の改善、または生理機能の改良の目的として

行われてきた。本研究では、刈取期の異なるアカクローバ単播草地を用いて、1) 自然下種がアカクローバの収量の安定性に及ぼす影響、および2) 微小スケールにおけるアカクローバ個体の空間的、経時的変動に着目し、アカクローバ個体群の個体数の減少過程および個々の生存個体の再生能力の変化にともなう採草量の変動について検討した。

自然下種による加入個体は、特に遅刈区の播種後3年目刈取一回目の草地で認められ、播種後4年目には親個体の約50%まで乾物重が増加した。しかしながら、遅刈区では、加入個体数の増加によると考えられた親個体の生存率の低下が示唆された。アカクローバ個体の空間分布の局在性が、経時的に高まる傾向が認められた。

## 謝 辞

本試験地の管理にあたり、北方生物圏フィールド科学センター生物生産研究農場の河合孝雄技官・佐藤浩幸技官にご尽力いただいた。また、北方資源生態学講座植物資源科学分野の学生・院生には、調査にご協力いただいた。ここに記して謝意を表す。

## 引用文献

1. Chesson, P. L. and N. Huntly : Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theor. Pop. Biol.* 28 : 263-287. 1985
2. Choo, T. M. : Association between growth habit and persistence in red clover. *Euphytica* 33 : 177-185. 1984
3. Christie, B. R. and R. A. Martin : Selection for persistence in red clover. *Can. J. Plant Sci.* 79 : 357-359. 1999
4. Christensen, M. J. and H. Koga : Possible causes of poor persistence of red clover stand in Japan. *Bull. Natl. Grassl. Inst.* 49 : 43-49. 1994
5. 我有 満 : 北海道における作物育種 三分一 敬 監修 北海道協同組合通信社 : pp. 264-285. 1998
6. Gillett, J. M. : Clover Science and Technology Agronomy No. 25 Taylor, N. L. (ed.) : pp. 7-69. 1985
7. Gressman, R. M. : Internal breakdown and persistence of red clover. *Crop Sci.* 7 : 357-361. 1967
8. 金子幸司・杉信賢一・小島昌也 : アカクローバの生存維持機構に関する若干の知見. *日草誌* 15 : 59-68. 1969.
9. 北原徳久 : 寒地型牧草の自然下種に関する研究 I. 春期の利用抑制が種子の生産ならびに落花種子の発芽・定着に及ぼす影響. *日草誌* 30 : 375-383. 1985 a
10. 北原徳久 : 寒地型牧草の自然下種に関する研究 II. オーチャードグラスおよびトールフェスクの落下種子量と発芽率の軽時の変化. *日草誌* 30 : 384-388. 1985 b
11. 松村正宏 : 草地の生産生態 後藤寛治編 文英堂出版 pp 61-81. 1987
12. Morishita, M. : Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 2 : 215-235. 1959
13. 西村 格 : アカクローバの生育に及ぼす密度と競争の影響. *日草誌* 16 : 36-45. 1970
14. 太田 顕 : 牧草地の動態 第2報 二, 三の草地における牧草個体の分散構造. *日草誌* 22 : 33-38. 1976
15. Rufelt, S. : Root rot- an unavoidable disease? A discussion of factors involved in the root rot of forage legumes. *Vaxtskyddsnotiser* 6 : 123-127. 1982
16. 澤田 均・津田修彌 : 放牧草地におけるチモシー個体群の分布様式 *日草誌* 30 : 367-374. 1985
17. 高橋康夫・高橋直秀・横山 琥 : アルファルファ草地の生産生態に関する研究 第1報 栽植密度を異にするアルファルファ草地の収量と個体数の変動. *日作紀* 39 : 144-149. 1970
18. 高橋康夫 : アルファルファ草地の生産生態に関する研究 第3報 アルファルファ草地の収量におよぼす密度と品種の影響 *日作紀* 39 : 144-149. 1972
19. 竹田芳彦・山崎 昶・寒河江 洋一郎・蒔田秀夫 : チモシー草地へのアカクローバの追播 第7報 アカクローバ追播時の作業手順と追播草地4年間の生産性. *北草研報* 23 : 32-35. 1989
20. Taylor, N. L. and K. H. Quesenberry : Red Clover Science. *Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture* Vol. 28. Kluwer Academic Publishers : pp. 119-129. 1996

Population dynamics and spatial distribution pattern  
of red clover (*Trifolium pratense* L.) pure stands  
under different cutting management.

Toshiyuki HIRATA, Hiroshi MORISHITA, Koichi YOSHIDA  
and Hiroshi NAKASHIMA

(Section of Bioresource Development

Experiment Farms, Field Science Center for Northern Biosphere

Hokkaido University)

(Received January 20, 2003)

**Summary**

Many studies for improvement of the persistence of red clover population (*Trifolium pratense* L.) are carried out for extension of the survival period of individuals, or improvement of a physiological function. In this study, we focused on 1) effect of natural seeding to sward production of red clover, and 2) spatial and temporal dynamics of red clover population in small scale.

On first cutting time in 1999, many recruitment plants were observed in the late cutting meadow plots. In first cutting time in 2000, their dry matter weight were increased to 50% of parental plants. The parental plants in late cutting plots have higher mortality than standard cutting plots. We suggested that it may be the trade-off between the sustainability of parental plants and recruitment plants production. In red clover pure stand we surveyed, spatial distribution patterns of individuals have been aggregated temporally in small scale.