

野幌森林公園の農地跡に成立した草原の変遷 — 外来草本とササの関係 —

Succession of grassland on abandoned farmlands in the Nopporo Forest Park

— Relationship between alien herbaceous species and a dwarf bamboo —

ABSTRACT

西川 洋子*・島村 崇志*・宮木 雅美**
NISHIKAWA Yoko*, SHIMAMURA Takashi*,
MIYAKI Masami**

受付：2020年10月31日

受理：2020年12月10日

* 自然環境部生物多様性保全グループ

** 元 酪農学園大学

Changes in the coverages of three alien plant species (*Dactylis glomerata*, *Solidago gigantea* subsp. *serotina*, *S. altissima*) and a native dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) were investigated within a monitoring plot (6-m wide and 40-m long) during 15 years (2000–2014) at a grassland established in abandoned farmland in the Nopporo Forest Park. Abundance of *D. glomerata* rapidly decreased and disappeared by 2010. Two *Solidago* species developed dense patches by branching short rhizomes, but these patches had broken down gradually. Only *S. senanensis* had increased and become dominant in this site by 2011. It is revealed that early successional invasive species tended to be replaced by dwarf bamboo owing to vigorous vegetative propagation ability by rhizome elongation.

Corresponding Author NISHIKAWA Yoko
nishikawa-yoko@hro.or.jp

Keywords: Abandoned farmlands, Succession, Rhizome habits, *Sasa senanensis*, Alien herbs

はじめに

河川敷，造成地，休耕地などには，しばしば外来植物の大群落形成されている。外来植物の定着，蔓延をもたらす要因として，外来種の旺盛な繁殖力と，市街地化や農地整備など土地利用の変化による外来植物の生育適地の増加が挙げられる³⁾。外来植物の大群落は種多様性の低い単調な植生景観をつくりだす傾向があり，生態系や生物多様性への影響が懸念され⁶⁾，適切な対応を検討すべきである。外来種群落がどの程度の期間維持されるのか，また遷移の過程でどのように他の植物群落へと置き換わるのかについての知見は，外来植物群落の管理上重要である。

1968年以降耕作が行われていない農地跡に成立した草原において，主要な外来種であるカモガヤ (*Dactylis glomerata*)，オオアワダチソウ (*Solidago gigantea* subsp. *serotina*)，セイタカアワダチソウ (*S. altissima*) と，周辺の森林から侵入したクマイザサ (*Sasa senanensis*) について，植被率の変化を2000年から15年間調査した。優占種の推移と，地下茎の伸長様式の種間比較から，外来植物群落からクマイザサ群落への遷移のプロセスを明らかにした。

調査地

調査地は，北海道立自然公園野幌森林公園の江別市文京台地区に位置する (43° 03′ N, 141° 30′ E; 図 1)。この地域は戦後の開拓により農地として利用されてきたが，1968年に森林公園に編入され，耕作が行われなくなった⁵⁾。その後，ほとんど人の手が加えられないまま放置され，カモガヤなどの牧草，オオアワダチソウ，セイタカアワダチソウ，ユウゼンギク (*Symphytichum novi-belgii*) などの外来種や，隣接する森林から侵入したクマイザサなどが生育する草原となっている。

方法

優占種のモニタリング及び全出現植物の調査

モニタリングで着目した植物種は，調査を開始した2000年時点で優占していた外来植物3種 (カモガヤ，オオアワダチソウ，セイタカアワダチソウ) と，在来種のクマイザサである。カモガヤは，牧草として1860年代に日本に導入されたイネ科草本であり，北海道～九州の畑地，河原，路傍，空き地など様々な場所で見られる⁷⁾。オオアワダチソウとセイタカアワダチソウは，明治時代中期に北アメリカから観賞

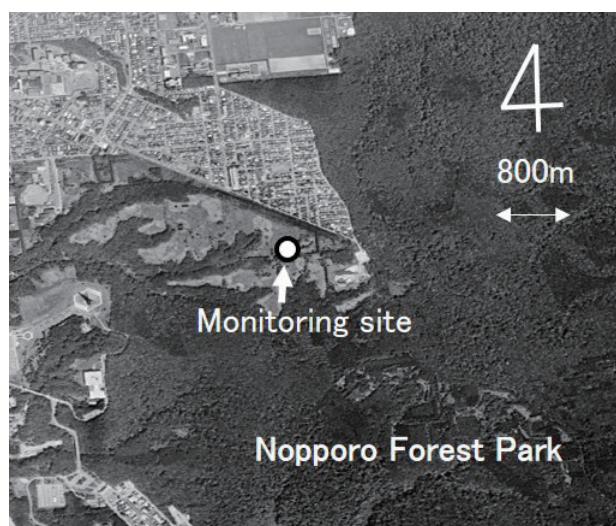


図1 調査地位置図。

国土地理院ウェブサイト 航空写真 HO20011X (2001年6月28日撮影) を使用して作成。

Fig.1 Location of the monitoring site.

This map is based on the aerial photograph HO20011X (Date: June 28, 2001) published by Geospatial Information Authority of Japan.

用、あるいは蜜源植物として導入されたキク科アキノキリンソウ属の高茎草本であり、ほぼ全国に分布するが、北海道ではオオアワダチソウの方が優勢である⁷⁾。北海道における開花期はオオアワダチソウが7月下旬から9月、セイタカアワダチソウが8月下旬から10月である¹³⁾。一方、在来種のクマイザサは、北海道、本州の低地から山地に分布し¹³⁾、野幌森林公園の林床に広く分布する。

草原南東部の上記4種が群落を形成する場所(図1)に、6m×40mの調査区を設定した。調査区を1m×1mに区切り、合計240区画について4種それぞれの植被率(%)を2000～2014年の9月上旬に毎年測定した。また、2000年には、調査区の北東側1列の40区画について、全ての出現種の植被率と自然草高を測定した。

地下茎の掘り取り調査

オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ、クマイザサはいずれも地下茎を発達させながら分布を拡大する。地下茎の伸長様式を比較するため、2014年9月にそれぞれのパッチの最前線に位置する株をそれぞれ20～40株程度掘り取り、当年伸長した地下茎の長さとお数を測定した。

データ解析

主要4種の草高及びカモガヤを除く3種の地下茎の長さとお数の種間比較を行うため、Kruskal-Wallis testを用いて分散分析を行った後、Bonferroniの方法によるPairwise.t.testを用いた多重比較を行った。オオアワダチソウとセイタカアワダチソウの地下茎数についてはBrunner-Munzel.testを用いて比較を行った。解析は、R version 3.4.4¹¹⁾により行い、Brunner-Munzel.testはパッケージbrunnermunzelを使用した。

結果

モニタリング開始時の状況

モニタリングを開始した2000年には、調査区の区画は3種の外来種(カモガヤ、オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ)と在来種クマイザサのいずれかが優占していた(図2)。

カモガヤは187区画で確認され、オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ、クマイザサの3種が優占する区画以外の50区画では植被率が 74.9 ± 1.6 (平均値±標準誤差)%で優占していた(図3a)。また、カモガヤは他の3種が優占する区画でも $7.6 \pm 0.9\%$ の低い植被率で生育しており(表1, 図3), 3種と比較して草高が低いため(それぞれ $p < 0.001$; 図4), 群落の下層を占めていた。

草原全域には、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウそれぞれの同心円状のパッチが多数確認された。調査区では、オオアワダチソウの生育が確認された114区画で、これらのうち優占する43区画の植被率は $81.6 \pm 1.7\%$ 、非優占区画の植被率は $16.7 \pm 2.0\%$ であった(表1, 図3b)。一方、セイタカアワダチソウは85区画で生育しており、優占する61区画の植被率は $79.8 \pm 1.8\%$ 、非優占区画は $22.8 \pm 3.5\%$ であった(表1, 図3c)。オオアワダチソウとセイタカアワダチソウは優占する区画のまとまりが3カ所に別れており、調査区内にはそれぞれ3つのパッチの一部が含まれていた(図3b, c)。これら2種が生育する区画には、カモガヤやクマイザサのどちらか、あるいは両種が低い植被率で生育していたが、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウが互いに混生することはほとんどなく、2種がともに生育する区画は2区画のみであった(図3)。

クマイザサは草原周辺に存在する森林からの距離が近い南東側から、主要外来種3種を取り囲むように分布しており、調査区では179区画で生育が確認された(図3d)。クマイザサが優占する区画は91区画、植被率は $85.7 \pm 1.5\%$ で、クマイザサが優占する区画のまとまりは4カ所に別れていた(表1, 図3d)。非優占区画では、植被率は $16.9 \pm 1.4\%$ であった(表1)。

40区画の調査で確認された主要4種以外の出現種は8種で、いずれの区画においても優占種となることはなかった(表2)。これらの中では、ナガハグサ(*Poa pratensis*)が比較的広く分布しており、調査した40区画のうち35区画で確認され、生育する区画の植被率は $7.6 \pm 1.2\%$ であったが、他の植物の植被率はそれぞれ平均2%以下であった(表2)。花茎をつけたオオアワガエリ(*Taraxacum officinale*)を除き、いずれの植物も草高は100cm以下で(表2)、カモガヤを除く主要3種の下層に生育していた。その後の調査で、ミズナラ(*Quercus crispula*)、タラノキ(*Aralia elata*)、サルナシ(*Actinidia arguta*)、ナワシロイチゴ(*Rubus parvifolius*)、

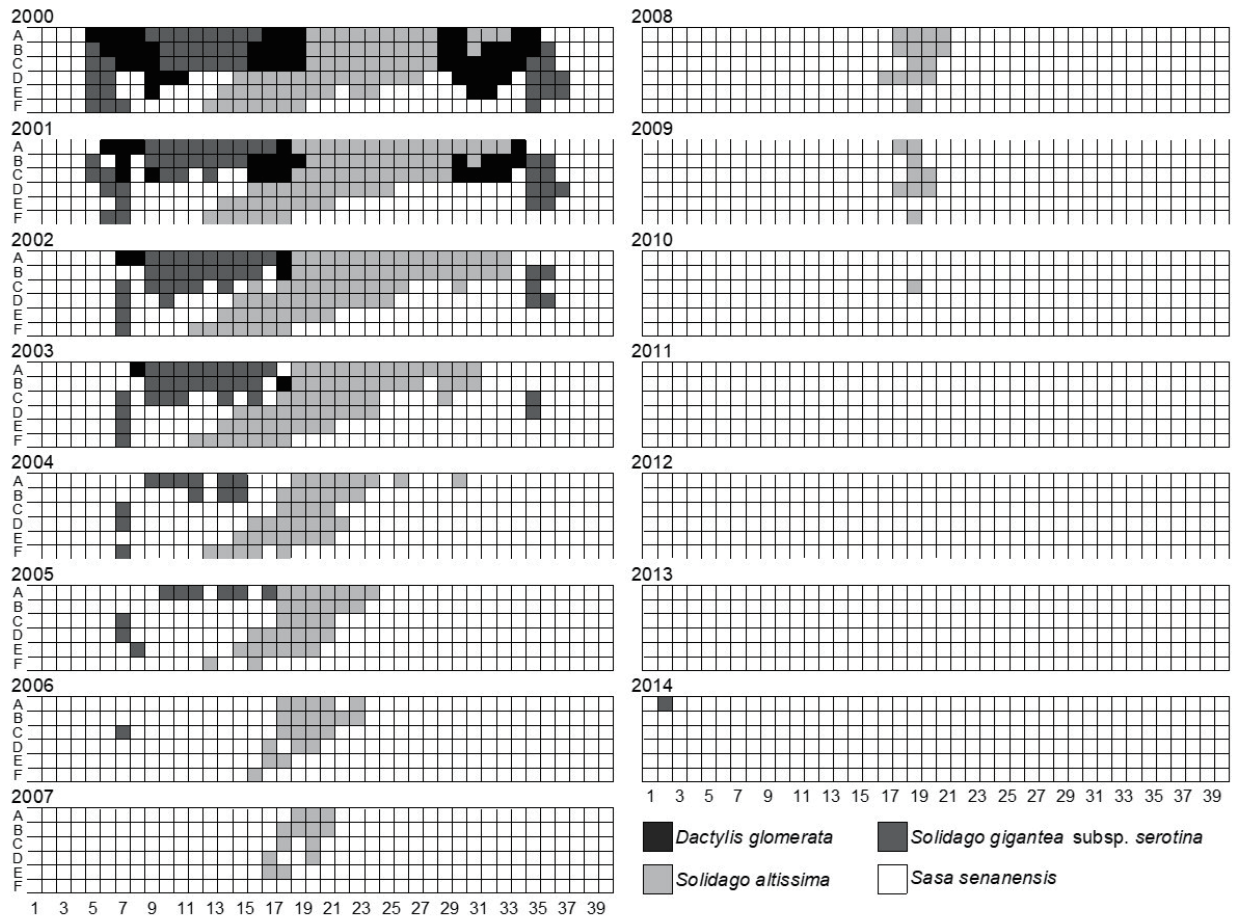


図2 2000年から2014年までの調査区内の各区画における優占種の経年変化。

各区画で最も植被率が高い種を示す。同じ植被率を持つ優占種が複数存在した場合は、最も草高が高い種を示した。

Fig.2 Transition of the dominant plant species in each grid within the monitoring site from 2000-2014.

Plant species with the highest coverage in each grid is shown. When there were multiple species having the same coverage, the tallest species was indicated as a dominant species.

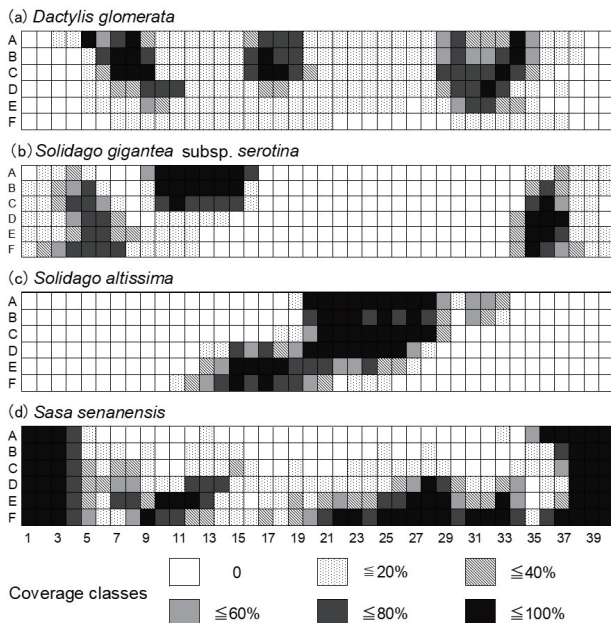


図3 2000年における調査区内各区画の主要4種の植被率階級。

Fig.2 The distributions of coverage classes of four major species in the monitoring site in 2000.

表1 2000年における調査区の主要4種の植被率。

Table 1 The coverage of four major species in the monitoring site in 2000.

	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Solidago gigantea</i> subsp. <i>serotina</i>	<i>Solidago altissima</i>	<i>Sasa senanensis</i>
All grids	25.6±2.3 N=187	41.2±3.3 N=114	63.7±3.2 N=85	51.9±2.8 N=179
Dominant grids	74.9±1.6 N=50	81.6±1.7 N=43	79.8±1.8 N=61	85.7±1.5 N=91
Non-dominant grids	7.6±0.9 N=137	16.7±2.0 N=71	22.8±3.5 N=24	16.9±1.4 N=88

それぞれの種が生育する (1) 全区画, (2) そのうち共存種と比較して植被率が高かった優占区画, (3) それ以外の非優占区画について, 平均値±標準誤差を示す。

Mean value ± SE of coverage across (1) all grids, where each species grows, (2) dominant grids, where each species showed higher coverage compared to other coexisting species, and (3) non-dominant grids were shown.

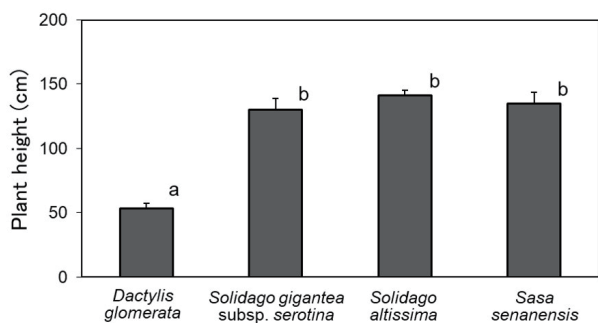


図4 2000年における調査区内北側40区画の主要4種の平均草高 (cm).

平均値と標準誤差を示す. a-b : $p < 0.001$.

Fig.2 Mean plant height (cm) of four major species across 40 grids on the north side of the monitoring site in 2000.

Error bars indicate standard error. a-b : $p < 0.001$.

表2 2000年における調査区内北東側40区画に出現した主要4種以外の植物の植被率, 草高, 出現区画数.

Table 2 The coverage, plant height, and the number of grids, where other species than four major species recorded across 40 grids on the north-east side of the monitoring site in 2000.

Plant species	Coverage (%)	Plant height (cm)	Number of grids
<i>Poa pratensis</i>	7.6 ± 1.2	35.7 ± 2.0	35
<i>Equisetum arvense</i>	0.5 ± 0.2	29.8 ± 3.1	14
<i>Taraxacum officinale</i>	0.2 ± 0.1	99.3 ± 8.2	9
<i>Phleum pratense</i>	0.3 ± 0.2	10.2 ± 2.4	5
<i>Trifolium pratense</i>	0.3 ± 0.2	10.8 ± 2.8	4
Poaceae sp.	0.1 ± 0.1	23.7 ± 9.3	3
<i>Plantago lanceolata</i>	2.0	25.0	2
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	0.1	6.0	2

平均値±標準誤差を示す.

Mean value ± SE are shown.

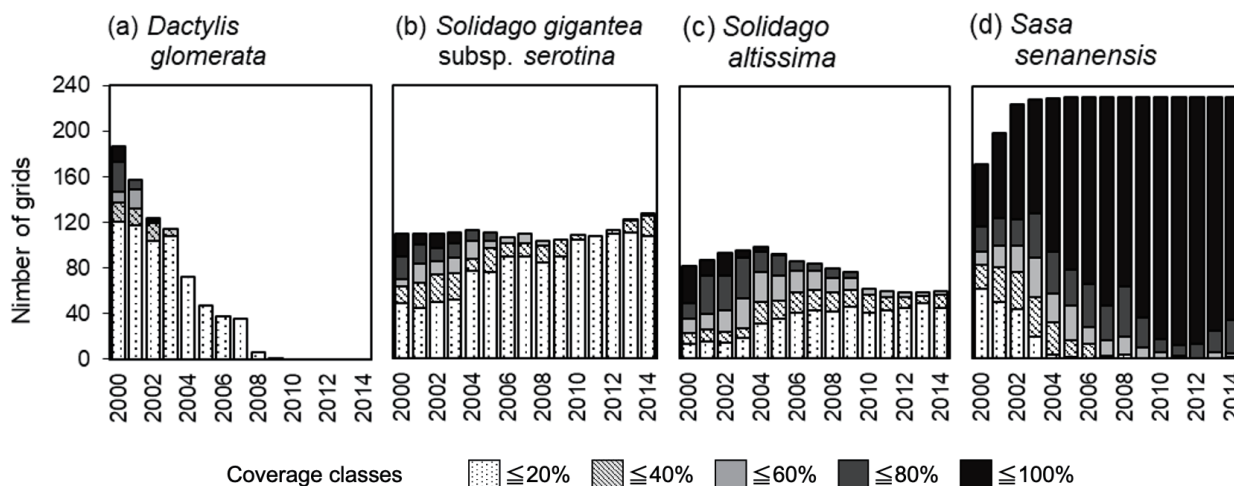


図5 主要4種の植被率階級別区画数の経年変化.

Fig.5 Transition of the coverage class distributions of four major species, expressed as the number of grids.

サイハイラン (*Cremastra appendiculata*) が確認されたが, 2012年以降に確認されたタラノキ, サルナシ, サイハイランを除き, 1-4年で消失した.

経年変化

カモガヤは急速に減少し, 2004年には全ての区画で植被率が10%以下となって優占する区画がなくなり, 2010年には生育する区画数が0になった (図2, 図5a).

オオアワダチソウの生育区画数は大きな変化がなかったが, 植被率は低下する傾向がみられた (図5b). 徐々に優占する区画の連続性が失われ, 2007年以降は優占する区画がなくなり, パッチとしてのまとまりがみられなくなった (図2). 2011年にはオオアワダチソウが生育する113区画すべてで植被率が20%以下, そのうち106区画が10%以下になった (図5b).

セイタカアワダチソウは, 生育区画が2004年まで増加し, その後減少して, 2011年以降は60-61区画で推移した (図5c). 区画数の変化にかかわらず, 植被率は減少傾向を示した (図5c). 2005年頃にはパッチのまとまりがみられなくなり, 優占する区画数は2011年に0になった (図2). 2014年には, セイタカアワダチソウが生育する61区画すべての植被率は60%以下になり, そのうち35区画が10%以下になった (図5c).

クマイザサは年々分布を広げ, 2005年にはすべての区画で生育が確認され, 植被率も増加傾向を示した (図5d). 2011年にはすべての区画でクマイザサが優占種になった (図2). 2012年以降に調査区の一部で植被率の低下がおきたが, 2014年は1区画を除き全てクマイザサが優占種であり, 205区画では植被率が80%以上であった (図2, 図5d).

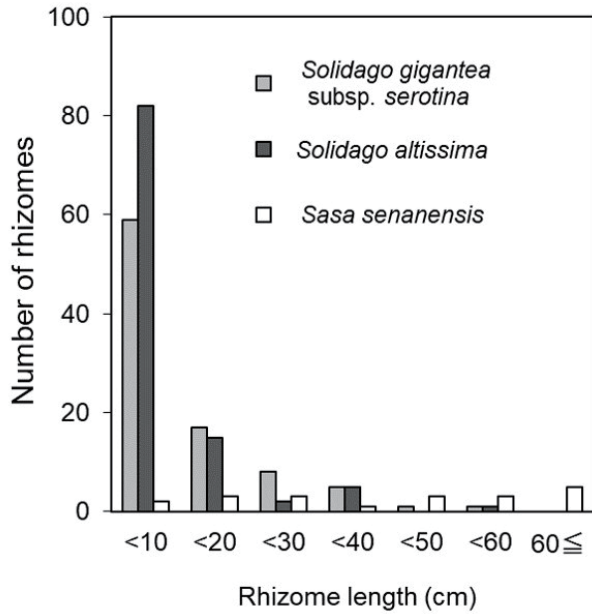


図6 オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ、クマイザサにおける地下茎の1年間の平均伸長量の頻度分布。
Fig.6 Frequency distribution of mean annual rhizome growth of three major species (*Solidago gigantea* subsp. *serotina*, *S. altissima* and *Sasa senanensis*).

地下茎の伸長様式

オオアワダチソウとセイタカアワダチソウの地下茎の1年間の伸長量はそれぞれ 9.2 ± 1.3 (平均±標準誤差) cm 及び 6.1 ± 0.9 cm で、有意な差は認められず ($p = 1$)、10cm 未満の短い地下茎の割合がそれぞれ 65% と 78% と高い割合を占めた (図6)。クマイザサの伸長量は 65.7 ± 15.9 cm で、他の2種と比較して有意に長かったが (それぞれ $p < 0.001$)、5cm から最も長い 230cm まで変異が大きかった (図6)。

また、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウの株当たりの地下茎の本数はそれぞれ 3.8 ± 0.3 本及び 4.8 ± 0.4 本で、有意な差は認められなかった ($p = 0.135$; 図7)。クマイザサは全ての株で 1 本であった。

オオアワダチソウとセイタカアワダチソウは定着した株を中心に様々な方向に短い地下茎を伸ばす傾向がみられるのに対し、クマイザサは 1 本の地下茎を比較的長く伸ばした。

考察

オオアワダチソウとセイタカアワダチソウの群落形成

オオアワダチソウとセイタカアワダチソウは、ともに同心円状のパッチを形成していた。これら 2 種は、株から多くが 10cm 以下の短い地下茎を様々な方向に複数伸長させていた。実験的に圃場に移植したセイタカアワダチソウでは、地下茎の平均長が 42cm、平均本数が 9.9 本と、本研究で得られた野外個体より値は大きい、比較的短い地下茎を多数伸長させていた⁴⁾。このような地下茎伸長の性質によって、

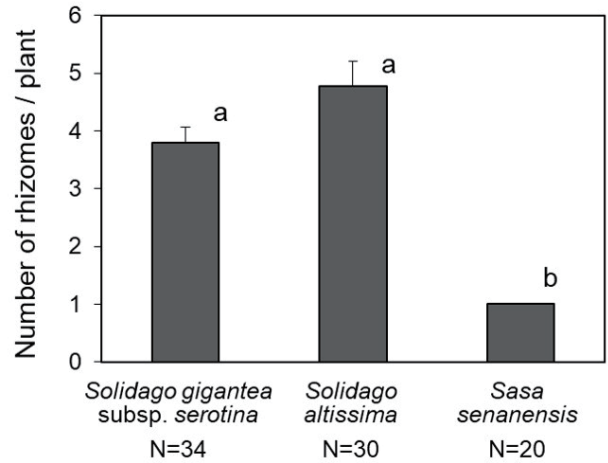


図7 オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ、クマイザサの株あたり平均地下茎数。
平均値と標準誤差を示す。a-b: $p < 0.001$ 。
Fig.7 Mean number of rhizomes per plant of three major species (*Solidago gigantea* subsp. *serotina*, *S. altissima* and *Sasa senanensis*).
Error bars indicate standard error. a-b: $p < 0.001$.

親株の周辺に多数の地上茎を発生させ、着実に占有面積を広げつつ、密生したパッチを形成する²⁾⁴⁾。また、セイタカアワダチソウや近縁のキク科植物では、他の植物の生育を阻害する化学物質によるアレロパシーが知られており³⁾、純群落を形成する要因の一つと考えられている。

本研究でも確認されたように、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウの群落が混ざることではない。これは、アレロパシーによる他植物の生育阻害とともに、地下部も地上部も高密度なパッチを形成するため、同心円状のパッチが拡大する過程で異種と出会うと、同じような形態的特徴を持つ種間の資源を巡る競争により、それ以上の拡大が進みにくいという可能性も考えられる。

外来種 3 種の分布の衰退

カモガヤは、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウのパッチの隙間に比較的高い植被率で生育していたが、クマイザサの分布拡大にともなって衰退した。カモガヤの衰退は、密生する 3 種のパッチの下層で被陰されたことが主要因と考えられる。

一方、クマイザサの植被率増加とともに、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウも植被率の低下が進み、パッチのまとまりが認識できなくなった。セイタカアワダチソウは、全国的に一時大繁殖したが、1980 年頃から植生遷移の進行に伴いスキヤクズが優占する群落に変化しつつあると報告されている³⁾。セイタカアワダチソウが持つアレロパシーは、他の植物の生育阻害だけではなく、セイタカアワダチソ

ウ自身の発芽も抑制するため、植生遷移に伴うセイタカアワダチソウの衰退の要因の一つされている⁹⁾¹⁰⁾。また、密度効果が生長に及ぼす影響を調べた実験では、高密度で栽培した場合に植物高が低下し、地上茎の根際直径も細くなり、地上部の現存量が低下することが示され¹⁾、高密度のパッチ形成によってパッチの維持が困難になることが示唆された。

周辺の森林から侵入したクマイザサは、オオアワダチソウやセイタカアワダチソウのパッチの内部へも長い地下茎を伸ばし、分布を広げていった。クマイザサは、野幌森林公園の森林内で広く生育がみられるチシマザサと比較しても、地下茎長が長く、地上茎の密度も著しく高い¹⁴⁾。発達したクマイザサ個体群では網目状に地下茎が分布しており、単軸型地下茎を長く伸ばす分布拡大に加え、ごく短い仮軸型地下茎により地上茎を密に発生させることが明らかになっている¹²⁾。このように、オオアワダチソウとセイタカアワダチソウのアレロパシーと高密度化による衰退、地下茎伸長による旺盛な栄養繁殖能力をもつクマイザサの侵入と分布拡大によって、クマイザサが単独で優占するようになったと考えられる。

草原の遷移

本研究の調査区は、森林に近い場所に設定したため、調査区内は外来草本群落は衰退し、クマイザサ一種が優占種となった。クマイザサは調査区外においても分布を拡大し続けると予想される。周辺の森林からの種子分散などによる木本種の侵入が絶えず繰り返されていると考えられるが、調査区で確認されたミズナラやハルニレの稚樹が数年で消失したように、オオアワダチソウ、セイタカアワダチソウ、クマイザサといった高茎草本群落の発達により木本の生長が阻害され、森林に移行することは困難と考えられる。何らかの原因で攪乱が起こらない限り、クマイザサが優占する安定したササ草原が維持されると考えられる。

まとめ

本研究によって、農地跡に一時的に優占していたオオアワダチソウやセイタカアワダチソウの外来種群落は、クマイザサの分布拡大とともに衰退することが明らかになった。クマイザサが優占種となった後は、自然遷移による森林への移行が困難であると考えられた。森林への移行を促すには、稚樹の生育を阻害しないよう、クマイザサの刈取など人為的な管理が必要と考えられる。

引用文献

- 1) 榎本敬 (1979) セイタカアワダチソウに関する生態学的研究 第2報 生長および繁殖に及ぼす密度効果. 農学研究, 58, 79-92.
- 2) 榎本敬, 中川恭二郎 (1977) セイタカアワダチソウに関する生態学的研究 第1報 種子および地下茎からの生長. 雑草研究, 22, 26-32.
- 3) 藤井義晴 (1990) 4. 植物のアレロパシー. 化学と生物, 28, 471-478.
- 4) 行永寿二郎, 井子欽也, 伊藤幹二, 嶋田資久 (1975) セイタカアワダチソウの生態に関する2,3の観察とassulamによる防除. 雑草研究, 19, 46-50.
- 5) 北海道野幌森林公園事務所 (1994) 道立自然公園野幌森林公園要覧.
- 6) 角野康郎 (2010) 種生物学シリーズ 外来生物の生態学 進化する脅威とその対策. 種生物学会編, 文一総合出版, 東京.
- 7) 国立環境研究所「侵入植物データベース」
<http://www.nies.go.jp/biodiversity/invasive/DB/detail/80600.html>, 2020年10月13日確認
- 8) 日本生態学会 (2002) 日本における侵略的外来種ワースト100 in 外来種ハンドブック. 監修:村上興正, 鷲谷いづみ, 地人書館, 東京.
- 9) Numata, M., Kobayashi A., Ohga, N. (1974) Studies in Urban Ecosystems. pp. 22-25.
- 10) Numata, M., Kobayashi A., Ohga, N. (1973) Fundamental Studies in the Characteristics of Urban Ecosystems. pp. 59-64.
- 11) R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 12) 西條好迪 (1990) 林内および林外におけるクマイザサの地上部現存量とその関連形質. 日本草地学会誌, 35, 358-362.
- 13) 梅沢俊 (2018) 北海道の草花. 北海道新聞社.
- 14) 矢島崇, 渡辺訓男, 渋谷正人 (1977) チシマザサとクマイザサの稈高と地上部・地下部器官量の変化. 日本林学会誌, 79, 234-238.

要 旨

野幌森林公園の農地跡に成立した草原の主要な外来種3種(カモガヤ, オオアワダチソウ, セイタカアワダチソウ)と, 森林から侵入した在来種クマイザサの優占度の変化を2000年から2014年まで15年間記録した. 優占度は6 m × 40 mの調査区における1 m²区画の植被率で示した. カモガヤは早期に衰退し, 2010年に消失した. オオアワダチソウとセイタカアワダチソウは様々な方向に短い地下茎を伸ばし, 高密度のパッチを形成したが, 徐々にパッチとしてのまとまりがなくなった. 一方でクマイザサは年々分布を広げ, 2011年には調査区内の全区画で優占種になった. 地下茎伸長による旺盛な栄養繁殖能力をもつクマイザサの侵入と分布拡大によって, クマイザサが優占する草原に変化したと考えられる.