

氏 名(本籍)	わた 渡 なべ 邊 なり 也 やす 恭
学位の種類	博 士 (農 学)
学位記番号	農 博 第 5 8 7 号
学位授与年月日	平 成 11 年 12 月 9 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研 究 科 専 攻	東北大学大学院農学研究科畜産学専攻 (博士課程)
学位論文題目	放牧利用人工草地におけるミノボロスゲ(<i>Carex albata</i> Boott)の侵入・優占化機構
論文審査委員	(主 査) 教 授 菅 原 和 夫 教 授 山 岸 敏 宏 教 授 太 田 實

論文内容要旨

人工草地では、造成後の時間経過に伴い雑草が侵入し、牧養力の低下が生じることが多い。人工草地の牧養力を長期間に亘って維持するためには、播種牧草の優占度を維持し、その他の草種の侵入、優占化を防ぐ必要がある。ミノボロスゲ (*Carex albata* Boott) は、野草地、特にシバ型草地の随伴種として、北海道南部から本州、九州にかけて広く分布するが、その優占度は低い。しかし、放牧利用人工草地が経年化したとき、ミノボロスゲが侵入し、時に優占群落を形成することがある。野草地で優占度の低いミノボロスゲが放牧利用人工草地で優占群落を形成する要因については明らかとなっていない。本研究では、放牧利用人工草地へのミノボロスゲの侵入・優占化機構について、放牧草地生態系における草、家畜および土壌環境の相互関連性およびミノボロスゲの個生態の面からその解明を目指した。

1. 放牧利用人工草地におけるミノボロスゲの侵入実態と家畜による利用

ミノボロスゲの放牧利用人工草地への侵入経路、優占化と土壌条件、および、放牧家畜による採食利用の実態について調査を行った。

1) 人工草地への侵入経緯および経路を知ることが目的として、植生や管理の異なる土地におけるミノボロスゲの出現実態を中心とした植生調査を実施した。ミノボロスゲの被度は、放牧利用人工草地、特に荒廃した人工草地で最も高かった(表 1)。他に、シバ草地および放牧草地の縁の路傍で高く、攪乱が頻繁に起こる場所で優占度が高まることが明らかとなった。一方、安定した群落であるススキ優占植生や木本およびササ優占植生では、ミノボロスゲの被度は低いかあるいは全く出現しなかった。ミノボロスゲの被度は植生の群落高と負の相関関係にあることが明らかとなった(図 1)。

2) 放牧利用人工草地において、植物の被度と土壌や地形などの環境要因との関係について重回帰分析により解析を行った。ミノボロスゲの被度は、腐植土層の厚さと正の相関を持ち、土壌 pH と負の相関を持った(表 2)。一方、播種牧草であるペレニアルライグラスとシロクローバの被度は、土壌 pH と正の相関を持った。ミノボロスゲおよびペレニアルライグラスと土壌 pH との関係は、他の放牧利用人工草地でも確認された(表 3)。これらのことから、土壌 pH が低くなった地点で牧草が衰退し、ミノボロスゲが優占すると推察された。また、腐植土層の厚い場所でのミノボロスゲの優占は、

ミノボロスゲが深根性の植物であること、および、播種牧草の根が土壤中浅い場所に集中的に分布することが関係したと推察される。

3)人工草地内の植物の出現頻度および家畜による採食頻度を家畜の入牧直後から経時的に調査した。その結果、ミノボロスゲは、ペレニアルライグラスおよびオーチャードグラスと異なり、放牧開始直後には、家畜に採食されないが、放牧日数の経過にともない、採食利用が増加することが明らかとなった(図2)。人工草地で、牧草よりも後れて採食されるミノボロスゲは、牧草と比較して、草高が常に高くなり、物質生産における競争で有利になると考えられる。この選択採食機構により、採食利用性の低いミノボロスゲの光環境は良好に保持され、生長と種子生産が確保されたものと考えられる。

4)ミノボロスゲの現存量および採食量の季節変化を調査した。その結果、ミノボロスゲの現存量は出穂茎の多い7月に430-460gDM/m²と大きかった(図3)。また、家畜による採食量も7月に増加した。7月は、入牧後1カ月経過した時期であり、選択採食による牧草現存量の減少がミノボロスゲ採食量の増加をもたらしたのと考えられる。8月以降、ミノボロスゲの現存量は減少し、採食量も低下した。ただし、晩秋に一定量の現存量が残存した年は採食量も再び増加した。

5)ミノボロスゲと他の牧野草との栄養価を比較した。その結果、ミノボロスゲの粗タンパク含量は低く、ADFおよびADL含量が高いことが明らかとなった(表4)。ミノボロスゲの採食利用性の低さはこの栄養価の低さに関係したと考えられる。しかし、比較的高い粗タンパク含量を維持した7月と10月には、ミノボロスゲの採食量は高く、一方、粗タンパク含量が低下した9月には採食量も低下していたことから、ミノボロスゲの採食量の季節変化は、粗タンパク含量の季節変化により強く影響されたと考えられる。

2. 放牧地におけるミノボロスゲの種子生産と散布

ミノボロスゲは叢生型の草型を示すことから、ミノボロスゲの放牧地での分布域の拡大には種子の生産と散布が重要といえる。そこで、放牧地におけるミノボロスゲの種子形成、種子生産量およびその散布機構について調査を実施した。

1)ミノボロスゲの開花直前に、他個体による受粉を阻止するため茶封筒により袋掛けした区と袋掛けを行わずに放任した区を設定し、自家和合性を調べた。1穂当たり稔実種子数は袋掛け区と放任区で

有意差はなかった（表 5）。したがって、ミノボロスゲの自家和合性は高く、自殖で多数の種子形成が可能であることが明らかとなった。この性質は、個体群密度が小さい環境においても、確実に種子を形成し、個体群を維持・拡大させるために重要であると考えられる。

2)ミノボロスゲの単位面積当たりの種子生産量を把握するために、出穂茎密度と1穂あたりの種子数を調査し、その種子生産量を推定した。その結果、ミノボロスゲは108,237粒/m²の種子を生産すると推定された（表 6）。ススキは6553-7896粒/m²、シバは1500粒/m²の種子を生産すると報告されており、ミノボロスゲはこれらと比較して多産性で、種子の散布機会を多くもつ種であると判断される。

3)ミノボロスゲ種子が家畜糞中種子として散布される可能性について検討した。放牧地において新鮮糞を季節ごとに採取し、糞中種子の種同定を行い、それぞれの種子数を測定した。その結果、ミノボロスゲ種子は5月中旬の糞にはほとんど含まれなかったが、6月下旬と7月下旬には、それぞれ1308粒/kg FW Dungおよび580粒/kg FW Dungと多数含まれた（表 7）。ミノボロスゲ種子は、6月下旬から8月下旬まで放牧家畜の糞中に含まれ、最もよく家畜に散布されることが明らかとなった。

4)ミノボロスゲの優占群落のある牧区からミノボロスゲのほとんど出現しない牧区への家畜の移動により、糞中種子としてミノボロスゲ種子が持ちこまれる可能性について検討した。その結果、転牧1日目の糞中には、ミノボロスゲ種子が1293粒/kg FW Dung含まれていた。しかし、転牧3日目と6日目には、ミノボロスゲ種子はそれぞれ159粒/kg FW Dungおよび23粒/kg FW Dungと著しく減少した（表 8）。すなわち、ミノボロスゲ種子が牧区間を家畜とともに移動し、糞中種子として散布されること、および種子の採食からおよそ1-2日後に糞中への排出のピークがあることが明らかとなった。家畜による種子散布機構は、ミノボロスゲの放牧地における分布域の拡大に大きな役割を果たしたと判断される。

3. ミノボロスゲ種子の発芽戦略

ミノボロスゲ種子の休眠解除条件の検討および野外におけるミノボロスゲ埋土種子集団の実態について調査を実施した。

1) 発芽試験によりミノボロスゲ種子の休眠解除機構を検討した。

ミノボロスゲ種子は、休眠を示し、その休眠解除には長期の冷湿処理、すなわち越冬による後熟が必要であった（表 9）。さらに、後熟した種子の発芽率は、光と変温の両条件がそろったときに著しく増加した（表 10）。このミノボロスゲ種子の休眠解除機構は、他草種の種子と比較して厳格であり（表 11）、草地で裸地検出機構として働くと推察された。

2) 植生と管理の異なる草地の土壌試料をミノボロスゲの種子散布期直前に採取し、発芽法により埋土種子調査を実施した。その結果、全ての調査土壌からミノボロスゲ種子の発芽が観察され、ミノボロスゲ種子は土壌中で1年以上活性を保つ、持続的な埋土種子集団を形成していることが明らかとなった（表 12）。特に、人工草地およびシバ草地では、その埋土種子密度は高く、ミノボロスゲが優占している地点では 10,000 粒/m²以上、優占の見られない地点でも 1,000 粒/m²以上存在した（図 4）。これらの草地が、もし裸地化したならば、ミノボロスゲ種子の休眠が解除され、ミノボロスゲ優占草地になると推測される。

4. 放牧地内の裸地環境とミノボロスゲ種子の休眠解除

放牧地に、裸地環境として以下の3つの処理区を設置し、埋土種子によるミノボロスゲと他草種の発芽実生数、土壌温度および地表面の光量子密度を測定した；①地上部植生とリター層を除去した裸地区、②地上部植生を除去し、地表面をリターで被覆したりター被覆区、③地上部とリター層ともそのままとした無処理区。

ミノボロスゲは他草種と異なり、裸地区でのみ発芽した（表 13）。裸地区では、他の2区と比較して地表面の温度の日較差が大きく、また光量子密度が著しく高かった（表 14, 15）。裸地区では、ミノボロスゲ種子の休眠解除に必要な光と変温の両条件が満たされたことにより、ミノボロスゲ埋土種子の発芽が生じたと考えられる。放牧地へのミノボロスゲの侵入・定着において、地表面の露出した裸地が種子の休眠を解除させる環境を提供していることが明らかとなった。

放牧利用人工草地に生育する植物は、資源をめぐる「競争」、土壌酸性化による「ストレス」、家畜や草地管理作業による「攪乱」の3つの圧力を受けたと推察される。安定した環境下では、牧草は資源獲得能力に優れており、「競争」に有利であったと考えられる。

一方、ミノボロスゲの現存量は、放牧地で比較的大きかったが、「競争」能力は牧草にやや劣ると推察される。しかし、「攪乱」環境下で、ミノボロスゲは、厳格な休眠解除機構と埋土種子特性により裸地に侵入し、自家和合性と多産性により種子生産の確保および糞中種子散布の機会を増加させた。また、家畜の嗜好性が低く個体の損失が少なかった。一方、牧草は裸地検出機構および持続的な埋土種子集団を持たず、裸地への実生の補充が困難であった。また、家畜の選択採食により種子生産の確保が困難であり、個体の損失も大きかった。すなわち、「攪乱」環境下での生活にミノボロスゲの方が牧草よりも適していた。さらに、ミノボロスゲは、土壌酸性度が高い地点で優占し、「ストレス」耐性をもっていたと考えられる。しかし、牧草の多くは酸性ストレスに対する抵抗性が低かった。

これらのことから、ミノボロスゲは牧草よりも攪乱環境および酸性環境に対して耐性を持っていたと推察され、その特性により、これらの環境を提供した放牧利用人工草地で侵入・優占化が可能であったと判断された。

Table 1. Coverage (%) of *Carex albata* and community height (cm) in different management or vegetation sites.

	Sown pasture A	Sown pasture B	Sown pasture C	Zoysia	Miscanthus A	Miscanthus B	Miscanthus C	Road side A	Road side B	Bank	Shrub	Deciduous forest	Young Japanese cedar
Community height (cm)	43.0	51.0	99.0	38.0	65.3	148.0	140.1	18.0	69.7	54.5	228.0	65.9	85.3
Mean of coverage (%)	58.3	8.8	12.5	0.2	10.0	3.8	1.1	0.1					

In each site, vegetation research using 1×1 m quadrat were carried out at an interval of 10 m along a line. Values are means of ten quadrats. Sown pasture A, B, Zoysia and Miscanthus A have been used for grazing. Sown pasture C and Miscanthus B have been used for cutting.

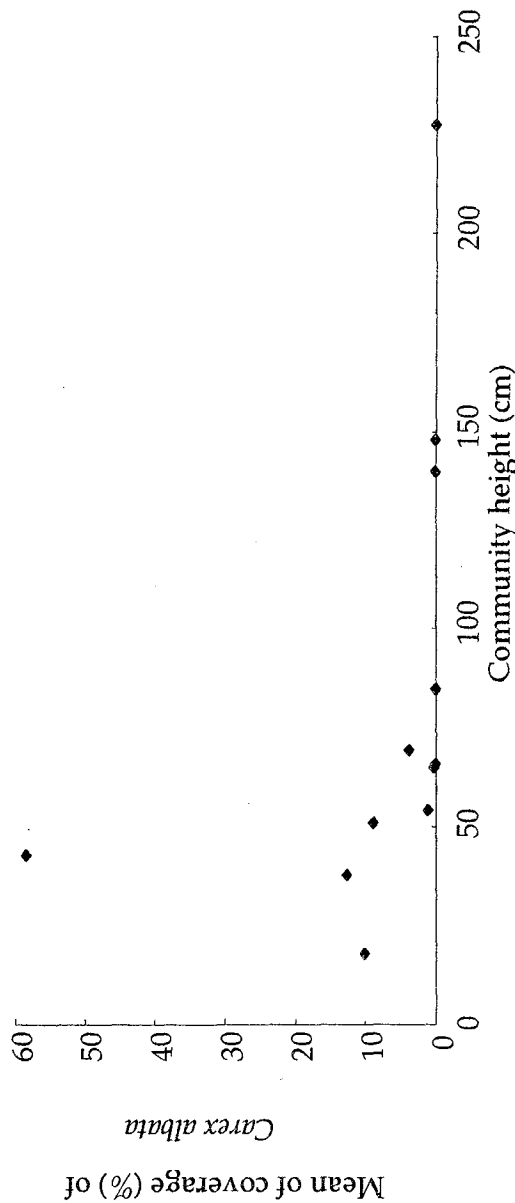


Figure 1. The relationship between coverage (%) of *Carex albata* and community height (cm). $r_s = -0.814$, $p < 0.01$.

Table 2. Effects of environmental factors on the distribution of *Carex alбата*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* at the experimental site in sown pasture for grazing.

Environmental factor	<i>Carex alбата</i>		<i>Lolium perenne</i>		<i>Trifolium repens</i>	
	Standard partial regression coefficient	Significance	Standard partial regression coefficient	Significance	Standard partial regression coefficient	Significance
Soil moisture	-0.052	NS	-0.168	NS	-0.126	NS
Soil hardness	0.21	NS	0.243	NS	-0.062	NS
Slope degree	0.173	NS	-0.181	NS	0.200	NS
Depth of humus layer	0.283	p<0.05	0.09	NS	-0.208	NS
Soil pH	-0.263	p<0.05	0.273	p<0.05	0.260	p<0.05
Intercept	75.371	NS	-25.645	NS	-7.191	NS

n=60. Multiple regression analysis was performed. Dependent variable was coverage of *C. alбата*, *L. perenne* or *T. repens*. Independent variable was environmental factors. Each multiple regression equation was significant (*C. alбата* F=3.207, p<0.05, *L. perenne* F=3.468, p<0.01, *T. repens* F=3.233, p<0.05). The experimental site is in Katsura-shimizu paddock.

Table 3. Soil pH at *Carex alбата* dominant site and *Lolium perenne* dominant site in sown pasture for grazing.

Paddock name	Dominant grass factor	
	<i>Carex alбата</i> site	<i>Lolium perenne</i> site
Daishaku	4.38 ± 0.13	4.36 ± 0.15
Rokkaku	3.77 ± 0.08	5.09 ± 0.42
Katsura-shimizu	4.31 ± 0.06	4.58 ± 0.08

Values are means ± s.e. of four replicates. Two-way ANOVA was performed. The difference of soil pH between dominant grasses was significant (F=10.62, p<0.01). The difference of soil pH between paddocks was not significant (F=0.09, p=0.91). There was a significant dominant grass × paddock-interaction (F=0.66, p<0.01).

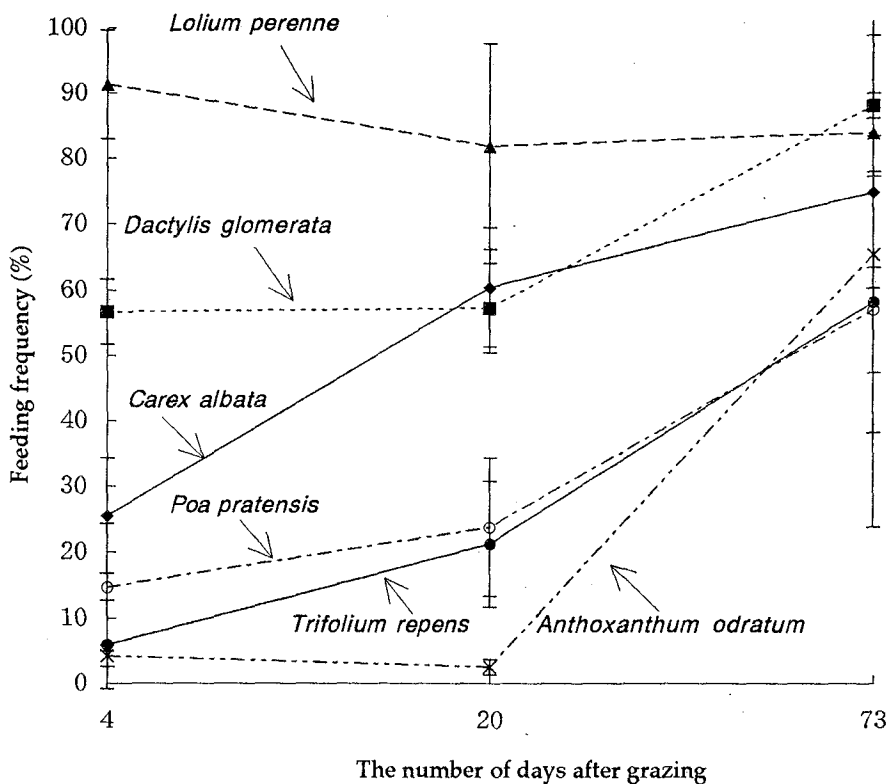


Figure 2. Changes of feeding frequency (%) of plant species at 4 days, 20 days and 73 days after beginning of grazing to sown pasture.

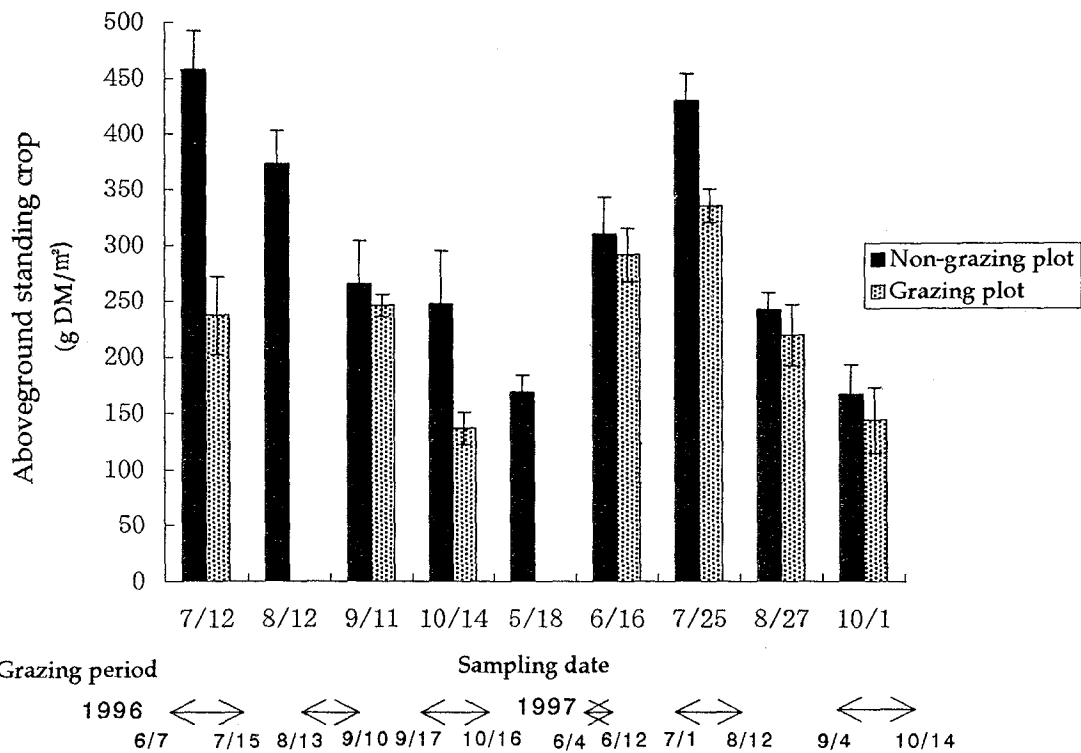


Figure 3. Seasonal changes of aboveground standing crop (g DM/m²) of *Carex albata* in sown pasture. \longleftrightarrow shows a grazing period. Bar shows standard error.

Table 4. Seasonal changes of crude protein (%), acid detergent fiber (%) and acid detergent lignin (%) contents of plant species in sown pasture for grazing.

	Date in 1996				Annual mean
	12-Jul.	12-Aug.	11-Sep.	14-Oct.	
Crude protein (%)					
<i>Carex albata</i>	14.6	13.6	9.0	16.2	13.4
<i>Agrostis alba</i>	17.1	18.7	17.0	-	17.6
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	11.7	17.4	17.8	20.4	16.8
<i>Dactylis glomerata</i>	17.3	14.5	14.8	20.1	16.7
<i>Lolium perenne</i>	17.0	-	17.2	15.7	16.6
<i>Poa pratensis</i>	13.8	20.0	20.2	19.7	18.4
Acid detergent fiber (%)					
<i>Carex albata</i>	38.9	42.6	36.8	38.8	39.3
<i>Agrostis alba</i>	33.2	35.5	32.9	-	33.9
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	37.6	36.4	32.9	28.9	34.0
<i>Dactylis glomerata</i>	31.4	38.3	37.3	29.2	34.1
<i>Lolium perenne</i>	33.0	-	30.9	32.5	32.1
<i>Poa pratensis</i>	35.5	35.9	33.0	32.4	34.2
Acid detergent lignin (%)					
<i>Carex albata</i>	5.3	9.3	7.0	8.4	7.5
<i>Agrostis alba</i>	7.1	7.8	6.1	-	7.0
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5.5	6.8	5.8	5.1	5.8
<i>Dactylis glomerata</i>	5.3	8.6	8.0	4.7	6.7
<i>Lolium perenne</i>	5.7	-	4.7	4.7	5.0
<i>Poa pratensis</i>	8.7	8.6	6.4	5.4	7.3

— shows no data.

Table 5. The number of seeds per a spike of *Carex albata* set by closed-pollination and open-pollination.

	Mean (no. seeds / a spike)	Standard error
Closed-pollination	82.3	4.3
Open-pollination	89.9	9.7

Values are means and s.e. of 7 replicates. In closed-pollination, we covered a spike by a paper bag before flowering of *Carex albata* and retrieved the spike after 2 months. ANOVA was performed. But the difference between treatments was not significant ($p=0.49$).

Table 6. The plant coverage (%), spike density (/ m²), number of seeds (/ a spike) and seed production (/ m²) of *Carex albata* in *C. albata* dominant site.

Mean of coverage (%)	Spike density (/ m ²)	No. seeds (/ a spike)	Seed production (/ m ²)
78 ± 6	1024 ± 99	106 ± 5	108237 ± 10509

Values are means ± s.e. of three replicates.

Table 7. Seasonal changes of the number of seeds in dung (/ kg FW dung) excreted by cattle grazed in sown pasture.

	Date in 1999			
	19-May	24-Jun.	27-Jul.	29-Aug.
Viable seed				
<i>Carex albata</i>	1	1308	580	28
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		6	155	5
<i>Carex phacota</i>			28	
<i>Rumex acetosella</i>		23	54	4
<i>Rumex obtusifolius</i>				7
<i>Trifolium repens</i>			5	
<i>Zoysia japonica</i>	1	2	181	17
Not identified species	1	7	3	2
Total	3	1346	1006	63
No viable seed				
<i>Carex albata</i>	1	5941		

Rokkaku and Katsura-shimizu paddock were used for grazing.

Table 8. Changes of the number of seeds in dung (/kg FW Dung) excreted by cattle moved to pasture B from pasture A.

	The number of days after moving			Significance
	1 day	3 day	6 day	
<i>Carex albata</i>	1293 ± 468a	159 ± 55b	23 ± 11b	F=6.56, p < 0.05
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	123 ± 31a	58 ± 14ab	35 ± 12b	F=4.79, p < 0.05
<i>Carex phacota</i>	19 ± 14	4 ± 2	5 ± 2	F=1.07, NS
<i>Rumex acetosella</i>	3 ± 3	0 ± 0	0 ± 0	F=1.00, NS
<i>Zoysia japonica</i>	20 ± 6	23 ± 7	16 ± 8	F=0.30, NS
<i>Carex</i> sp. (not identified)	1 ± 1	8 ± 6	43 ± 21	F=3.16, NS
Others	11 ± 3	9 ± 5	9 ± 3	F=0.07, NS

Values are means ± s.e. of four replicates. Values sharing the same letter do not differ significantly ($p < 0.05$) within same rows according to Fisher's PLSD test performed after ANOVA.

Table 9. Effects of various treatments to seeds on germination percentages of *Carex albata* under constant temperature (25 °C) in light.

Treatment	Germination percentages	Standard error
Control	2.7 ^a	0.3
Scarification by sandpaper	2.6 ^a	0.3
Wet heat at 50 °C for 10 minutes	4.7 ^a	0.4
Dry heat at 50 °C for 1 week	8.3 ^a	0.9
Gibberellin 100 ppm	5.5 ^a	0.5
Gibberellin 1000 ppm	6.6 ^a	0.6
Chilling for 18 days	2.2 ^a	0.5
Chilling for 1 month	5.3 ^a	1.1
Chilling for 6 months	24.7 ^b	14.3

Means not sharing a common superscript differ significantly ($p < 0.01$).

Table 10. Germination percentages of *C. albatata* for fresh seeds, seeds stored in dry at room temperature for 1 year and seeds chilled at 4 °C for 6 months after dry storage at room temperature for 6 months. The germination test was made under alternating temperature regime (25°C/15°C) in light.

Treatment	Germination percentages	Standard error
Fresh seeds	10.0 ^a	4.0
Seeds stored in dry at room temperature for 1 year	30.0 ^b	5.8
Seeds chilled at 4 °C for 6 months after dry storage at room temperature for 6 months.	93.5 ^c	3.7

Means not sharing a common superscript differ significantly ($p < 0.01$).

Table 11. Germination percentages of seeds of plant species under several controlled conditions of temperature and light.

	25°C/15°C		25°C		Main effects		Interactions
	Light	Darkness	Light	Darkness	Light	Temperature	
<i>Carex albatata</i>	94.7 ^a	11.3 ^b	24.7 ^b	8.0 ^b	F=45.7, $p < 0.001$	F=24.6, $p < 0.01$	F=20.3, $p < 0.01$
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	90.7 ^a	89.3 ^a	77.3 ^b	26.7 ^c	F=104.9, $p < 0.001$	F=224.1, $p < 0.001$	F=94.4, $p < 0.001$
<i>Carex dolichostachya</i>	76.0 ^a	30.0 ^b	21.3 ^b	0 ^c	F=80.3, $p < 0.001$	F=127.0, $p < 0.001$	F=10.8, $p < 0.05$
<i>Dactylis glomerata</i>	72.7 ^a	68.0 ^a	63.3 ^a	44.0 ^b	F=8.4, $p < 0.05$	F=16.1, $p < 0.01$	F=3.1, NS
<i>Lolium perenne</i>	91.3 ^a	91.3 ^a	90.7 ^a	90.7 ^a	F=0.0, NS	F=0.1, NS	NS
<i>Poa pratensis</i>	59.3 ^a	66.0 ^a	5.3 ^b	6.0 ^b	F=1.3, NS	F=317.8, $p < 0.001$	F=0.9, NS
<i>Rumex obtusifolius</i>	88.0 ^a	62.7 ^b	46.7 ^c	0 ^d	F=64.1, $p < 0.001$	F=133.7, $p < 0.001$	F=5.6, $p < 0.05$

All seeds tested are fresh seeds except *C. albatata* seeds. In *C. albatata*, we tested seeds chilled at 4°C for 6 months after dry storage at room temperature for 6 months. Within rows, means not sharing a common superscript differ significantly ($p < 0.05$).

Table 12. Coverage (%) of *Carex albata* and germinable soil seed density (/m²) in the surface soil (10cm) of different management or vegetation sites.

	Sown pasture A	Sown pasture B	Zoysia	Miscanthus A	Miscanthus B	Miscanthus C	Shrub	Significance
Mean of Coverage of <i>Carex albata</i> (%)	58.3%	8.8%	12.5%	0.2%	0%	0%	0.1%	
Buried seeds density (/m ²)								
<i>Carex albata</i>	78580 ± 23900a	47460 ± 24450b	16200 ± 3530b	130 ± 50c	150 ± 50c	80 ± 30c	30 ± 30c	p < 0.05
<i>Agrostis clavata</i>	600 ± 290bcd	1010 ± 660bcd	1910 ± 560a	130 ± 70d		970 ± 380abc	650 ± 130ab	p < 0.05
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	10 ± 10b	540 ± 400ab	170 ± 90ab		10 ± 10b		220 ± 90a	p < 0.05
<i>Carex incisa</i>	15330 ± 11340a	1340 ± 890ab	40 ± 30b					p < 0.05
<i>Carex nervata</i>	30 ± 30bc	160 ± 100abc	60 ± 20bc	100 ± 60bc	10 ± 10c	110 ± 40ab	220 ± 60a	p < 0.05
<i>Carex phacota</i>	7920 ± 3870a	1260 ± 1030b	640 ± 490b	80 ± 50b	80 ± 50b	10 ± 10b		p < 0.05
<i>Lysimachia japonica</i>	50 ± 40b	40 ± 40b	60 ± 40b	730 ± 230a	10 ± 10b	1260 ± 690a	40 ± 20b	p < 0.05
<i>Miscanthus sinensis</i>				220 ± 80a	630 ± 270a	600 ± 190a	30 ± 20b	p < 0.05
<i>Plantago asiatica</i>		1240 ± 1200ab	620 ± 310a	60 ± 50b	10 ± 10b	20 ± 20b		p < 0.05
<i>Potentilla freymiana</i>	180 ± 80b	110 ± 50b	100 ± 50b	570 ± 220a	90 ± 30b	270 ± 100ab	260 ± 80ab	p < 0.05
<i>Rumex obtusifolius</i>	1830 ± 670	1770 ± 920						NS
<i>Weigela hortensis</i>	340 ± 180bc	180 ± 120c		550 ± 240ab	240 ± 80bc	80 ± 30c	760 ± 150a	p < 0.05
<i>Zoysia japonica</i>			490 ± 210					
Total	106320 ± 24660a	60160 ± 25990b	25480 ± 7040c	3690 ± 680d	1730 ± 410e	4730 ± 730d	2970 ± 210de	p < 0.05

Values are means ± s.e. of ten replicates. Germinable soil seed density was transformed to log₁₀ (number + 1) for improved homogeneity of variance before ANOVA. Values sharing the same letter do not differ significantly (p < 0.05) within the same rows according to Fisher's PLSD test performed after ANOVA. Sown pasture A, B, Zoysia and Miscanthus A have been used for grazing. Miscanthus B has been used for cutting. Miscanthus C and Shrub have had no management for 50 and 10 years, respectively.

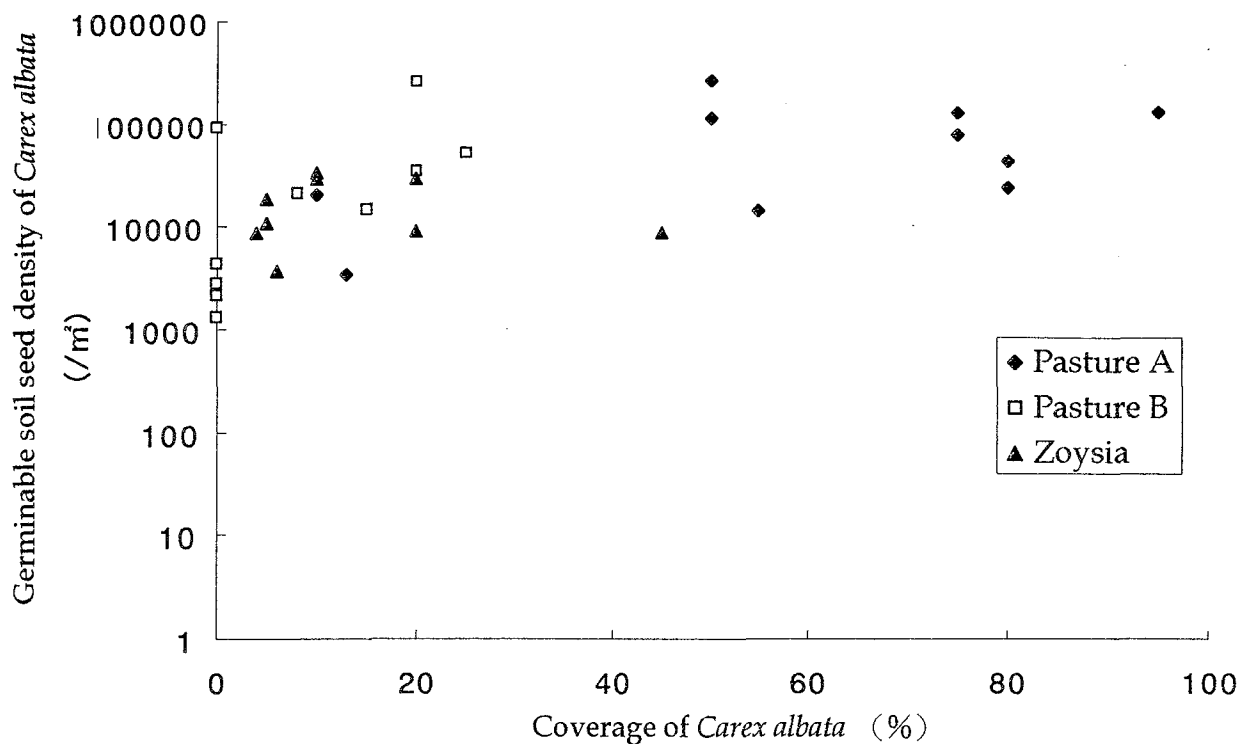


Figure 4. The relationship between coverage and germinable soil seed density of *Carex albata* $r_s=0.627$. $p < 0.01$. $n=29$.

Table 13. The number of seedlings germinating in untreated, litter cover and artificial bare ground plots.

	Untreated plot (/ m ²)	Litter cover plot (/ m ²)	Artificial bare ground plot (/ m ²)	Significance
<i>Carex albata</i>	0 ± 0 ^a	0 ± 0 ^a	350 ± 159 ^b	F=33.7, p < 0.05
<i>Agrostis alba</i>	8 ± 8 ^a	142 ± 74 ^b	233 ± 68 ^b	F=45.4, p < 0.05
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	392 ± 93 ^a	1042 ± 436 ^b	1033 ± 646 ^b	F=27.0, p < 0.05
Compositae spp.	0 ± 0	8 ± 8	17 ± 17	F=1.0, NS
<i>Poa</i> spp.	17 ± 17	8 ± 8	100 ± 76	F=0.6, NS
<i>Rumex acetosella</i>	0 ± 0	8 ± 8	0 ± 0	F=1.0, NS
<i>Rumex obtusifolius</i>	0 ± 0 ^a	17 ± 17 ^a	350 ± 128 ^b	F=249.3, p < 0.05
<i>Viola</i> spp.	8 ± 8	75 ± 29	267 ± 229	F=6.5, NS

Values are means ± s.e. of three replicates. ANOVA was performed on the root transformed data, $(x + 0.5)^{1/2}$.

^{a,b} Values in the same row with different superscripts are different ($p < 0.05$) as determined by Fisher's PLSD test performed after ANOVA.

Table 14. Daily mean temperature (°C), daily maximum temperature (°C), daily minimum temperature (°C) and daily fluctuation of temperature (°C) at 1 cm of soil depth in untreated, litter cover and artificial bare ground plots.

	Untreated plot	Litter cover plot	Artificial bare ground plot	Significance
Daily mean temperature (°C)	17.8 ^a	18.3 ^b	18.0 ^a	F=5.4, p<0.05
Daily maximum temperature (°C)	19.5 ^a	20.5 ^b	23.1 ^c	F=43.6, p<0.05
Daily minimum temperature (°C)	16.6 ^a	16.5 ^a	14.6 ^b	F=67.8, p<0.05
Daily fluctuation of temperature (°C)	2.9 ^a	3.9 ^b	8.6 ^c	F=70.8, p<0.05

n=31. ^{a,b,c} Values in the same row with different superscripts are different (p<0.05) as determined by Fisher's PLSD test performed after ANOVA. The measurements had been carried out for one month from September 17th to October 17th 1998.

Table 15. Photon flux density ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) on the soil surface in untreated, litter cover and bare ground plots.

Untreated plot	Litter cover plot	Artificial bare ground plot	Significance
1.0±0.6 ^a	0.3±0.3 ^a	234.3±7.8 ^b	F=882.2, p<0.01

Values are means ± s.e. of three replicates. ^{a,b} Values with different superscripts are different (p<0.01) according to Fisher's PLSD test performed after ANOVA. The measurement was carried out at cloudiness in October 16th 1998.

論文審査結果要旨

永年牧草導入による人工草地は長年月にわたり安定的生産が望まれる。しかし、造成後、経年的に在来雑草が侵入し、牧養力の低下を来すことが多い。ミノボロスゲは多くの放牧利用人工草地で優占群落を形成することが確認されているが、その侵入・優占化の機構は殆ど明かとなっていない。

著者はまず森林から草地、路傍まで多くの植生型におけるミノボロスゲの存在実態の調査を実施した。その結果、ミノボロスゲは人工草地の中でも、放牧利用草地で最も多く出現し、家畜の存在がその侵入・群落形成にとって大きな要因となっていることが明かとなった。ひきつづき行った調査で、ミノボロスゲは導入牧草とくらべ栄養価や嗜好性が低いこと。その結果放牧地ではまず牧草が先行して採食され、ミノボロスゲの採食は牧草の現存量の低下後に増加する。このころ多くのミノボロスゲで種子形成が行われることが明かとなった。ミノボロスゲの種子形成能を調べた結果、ミノボロスゲは自家和合性であり、 $108,237$ 粒/ m^2 もの多量な種子が形成されること。家畜の糞中から発芽能をもった多量の種子が検出され、家畜の採食により種子が牧区を越えて、糞とともに散布されることも明かとなった。すなわち、ミノボロスゲは侵入地で一個体でも種子生産が可能で、増殖・群落拡大に有利な特性を備えていること。しかも多産性で、種子の散布機会を多く持つ戦略を備えていること。放牧家畜はミノボロスゲに対し、栄養生長期は好適な光環境を提供するとともに、採食が種子運搬機能となることが判明した。つぎに著者はミノボロスゲの発芽戦略について、休眠解除条件の検討と放牧地での埋土種子集団形成の実態についての調査を実施した。その結果、ミノボロスゲの発芽には、長期の冷湿処理の後、光と変温の両条件が必要で、牧草や他の草地雑草とくらべ発芽条件が狭いこと、また草地で持続的埋土種子集団を形成することを明かとした。これは実際の草地では越冬後に一定の裸地空間でのみ発芽するという、裸地検出機構として機能していると判断された。最後に著者は放牧地内に設定した裸地での温度、光環境と埋土種子の発芽の相互関連について現地試験を実施し、一連の基礎実験・調査から得られた考えの妥当性を確認した。

本研究は、ミノボロスゲの個生態と放牧地特有の家畜の介在環境に着目し、放牧利用人工草地への侵入・優占化機構を解明したもので、草地生態学の進展に大きく寄与するのみでなく、草地農業に対し技術的指針を与えるものとして高く評価される。よって審査委員一同は本論文の著者を博士(農学)の学位を授与するに値するものと判定した。