

氏 名(本籍) 福 田 栄 紀

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 第 4 5 2 号

学位授与年月日 平 成 4 年 3 月 13 日

学位授与の要件 学位規則第4条第2項該当

学位論文題目 放牧牛の排糞がシバとシロクローバの共存に果たす役割

論文審査委員(主査) 教授 伊 藤 巖

教授 佐々木 康之

教授 星 川 清 親

論文内容要旨

背景・目的

シバ放牧草地は粗放管理によく耐え、無施肥条件下で安定的に植生及び生産力を維持しやすいほか、環境保全や保健休養機能も優れている。このようなシバ草地に、空中窒素の固定能、家畜に対する高い栄養供給機能をもつマメ科草種を導入することは、安定した草地生産を省力・省資源的に持続・向上させる観点から重要である。そのため、シバ草地におけるシロクロバ（以下 Wc とする）の侵入・定着条件及び維持条件を、放牧牛の排糞との関連で調査した。そして、シバ草地における Wc の密度の変動を決定する主要な要因として考えられた放牧牛の排糞の作用機序を解明することにより、 Wc 個体群システムの密度制御機構を記述するモデルの作成を試みた。そのことにより、草地構成種の安定的維持条件を解明し、草地における糞密度を指標とした草種維持のための適正放牧圧策定の可能性を検討した。さらに、草と草食動物とからなる草地群集において、草食動物の糞によってもたらされるパッチ状の不食過繁地というダイナミックな異質環境が、群集システムの安定性と被食草種の共存機構及び種多様性の増大に果たしている重要な役割を指摘しようとした。

試験方法・材料

主な調査は、草地試験場山地支場内のシバ優占草地で行った。この草地には Wc やその他の牧草も混生しており、5月から9月まで黒毛和種育成牛が放牧されている。1988年秋に草地内に10m×10mの定置調査区を設け、更にこれを50cm四方の小メッシュに分割して、各メッシュごとに Wc 、排糞、不食過繁地の消長を91年秋まで追跡調査した。さらに、その実規模試験をほぼ同様の方法で長野県菅平牧場のシバ放牧草地において行った。

結果・考察

排糞のもつ役割とその群集生態学的考察

草地群集において、草食動物の排糞がその採食圧の空間分布に影響を及ぼし、草種や環境要因の分布に動的な不均一性をもたらすことによって、複数草種の共存、あるいは群集システムの安定性の維持に果たしている役割を考察した。

1) 排糞に起因する動的異質環境

牛は草地上にランダムに排糞し、それらの周囲を一定面積、採食することを回避した（図1）。その間、この不食過繁地内には周囲の被食環境下とは異なる採食圧、及び光、土壤養水分環境がもたらされた（図2、3）。そして、一定期間が経過した後、不食過

繁地は採食を再開され、随時もとの被食環境下へと移行した（図4、表1）。これら一連の過程は、草地内に不食過繁地と被食地という2種類の異質な環境空間をもたらし、それらが混在するモザイク構造を作り出した（図5）。しかも、両異質空間は一定の確率で相互に移行し合うことから、草地内モザイク構造は固定的なものではなく、時間的にも空間的にもダイナミックに変動するものであった。

2) 草種の共存要因としての動的異質環境

草地内の多くの面積を占める被食環境下においてはシバがWcに対して優位に立つが、不食過繁地においてはこのシバとWcとの優劣関係が逆転し、草高の高いWcが優位に立つことができた。その結果、Wcはストロン等その現存量を著しく増加させた（表2、3）。しかし、被食環境下においてもWcは優占するシバターフ内に、ストロンの小片を散在させてかろうじて存続し（図5）、一方、不食過繁地内においても優占するWcの下層にシバは潜在的構造として存続し得た（図2、4）。このことは、2種の異質環境の各々が、その環境下で劣勢に追い込まれる草種が消滅するほどには長く継続せず、それが消滅に至る前に他方の環境に移行するためと考えられる。この両草種の不利な環境下での存続を可能にしている要因としては、各々の環境の継続時間だけでなく、その空間的サイズ、両草種がおもに匍匐茎により増殖する植物であること、それゆえ匍匐茎内の貯蔵物質のやりとりが考えられること、両草種に季節的すみわけや生育特性の可塑性がみられること等が挙げられる。両草種の優劣関係が逆転する2種類の異質環境からなるダイナミックなモザイク空間は、両草種間の不安定な競争的相互作用を調節、安定化させ、両草種間に起こるであろう競争排除を回避させるように作用した。その結果、2草種の安定的共存を局所的にも、また草地全体においても可能にしたと考えられる。また、このようにしてもたらされる多様な草種の存在は、広食性の草食動物の栄養生理にとっても好都合な条件をもたらしていると推察される。

3) Wcと放牧牛間の相互作用の調節要因としての排糞

次に、Wcと放牧牛との関係をみると、不食過繁地においては、牛自身が自らの糞により採食を自己規制する結果となることから、牛の嗜好性が高いWc現存量の急激な減少とその消滅が回避され、Wc個体群の保全が図られる結果となった（図5）。即ち、放牧牛の糞が、Wcと放牧牛との間の相互作用（採食）を調節し、そのシステムの安定性をもたらすのに寄与していると考えられる。

Wcの種子繁殖においても牛は、その糞の落下地点で種子生産を保証するとともに（表4）、糞により硬実種子を広く分散させた（図6）。さらに糞上発芽個体に対しては、周辺既存草を採食することにより光条件を（図7）、また糞により養分条件を確保する

よう作用し、その生育と定着を促進することに寄与した（表5、図8）。これらのことは、草地群集の種組成、各草種の個体群密度、個体群内のクローン構成、さらに草地生産力等の、草地の経年化に伴う低下を牛自身が防止し、それらを高める方向に寄与している、即ち漸進的な草地更新を牛自身が持っている過程として捉えることができる（図9）。

4) Wc-放牧牛間の相互作用のモデル化

放牧草地にみられる草-草食動物間の相互作用において、ある草種の草量は基本的にその草種の成長速度と、それを採食する草食動物の採食速度とによって決定されると従来考えられてきた。しかし、シバ草地に分布するWc個体群においては、その密度を決定する草食動物側の要因として、従来の採食行動に加え、新たに排糞行動が重要な役割を果たすことが明らかになった。そこでこのWcと放牧牛との間に見い出されたような、排糞を介した草-草食動物間の相互依存的な相互作用の定量・予測化のためのモデルの作成を試みた。即ち、排糞がWcの成長速度及び草食動物の採食速度に影響を及ぼすことによって、Wc被覆面積割合を規定することを記述するモデルである。

【モデル】

$$dX/dt = r_1 Z(1-X)X + r_2(1-Z)(1-X)X - F$$

$$F = \begin{cases} k_3 m & \text{if } X(1-Z) \geq a m \\ k_3 m(1-Z)X/a m & \text{if } X(1-Z) < a m \end{cases}$$

$$dZ/dt = k_1 m - k_2 Z$$

X: Wcの被覆面積割合(-)
 Z: 不食過繁地の被覆面積割合(-)
 F: Wcの採食速度(1/day)
 t: 入牧時からの日数(day)
 r₁: 不食過繁地でのWcの増殖速度定数(1/day)
 r₂: 非不食過繁地でのWcの増殖速度定数(1/day)
 a: 採食限界面積(m²/頭)
 m: 牛の頭数(頭/m²)
 k₁: 不食過繁地の形成速度定数(m²/頭/day)
 k₂: 不食過繁地の消失速度定数(1/day)
 (k₂=0 if t<60)
 k₃: 牛の採食速度定数(m²/頭/day)

検証結果

必要なパラメータの値と変数を実測し、モデルを検証した結果、予測値と実測値の挙動はほぼ一致することが確認された（図10）。したがって『排糞行動を取り入れた、草-草食動物間の相互作用』を記述する本モデルは、排糞による採食の自己規制を設定することによって、糞の影響を考慮しないモデルよりも、草食動物の数の変動に対し、

草量の安定性をより表現しやすい形のシステムモデルであると推察される。従って、草食動物の採食条件下において個体群密度が安定的に推移する草種の動態を記述するのに、より適したモデルと考えられる。このことにより草地内の W_c の地上部現存量を放牧牛の頭数により予測する可能性が得られ、糞密度を指標とした、草種の安定的維持のための適正放牧圧策定の端緒を得ることができたと考えられる。

5) まとめ

生物群集には種の安定的共存がみられる。群集生態学の主要な目的は、このシステム安定性と種多様性を説明することにある。まず、糞がこの種多様性に果たす役割についてまとめると、以下ようになる。競争種の共存機構、あるいは種の多様性を説明する主要な仮説として支持されているものに、生物種の移動分散が共存を可能にするという説と微小生息環境の集合が共存を可能にしているという説がある。今回、糞に起因する微小な異質環境が存在し、その異質環境が変動し合うという興味深い野外事例が、草地群集内において発見された。と同時に、その環境の変動は群集システムを構成する生物種自身もたらすということが見いだされた。『システム構成種自身もたらす変動する微小異質環境』という概念は、群集システムにおける競争種の共存機構、種多様性を説明する新たな概念として提起するものと考えられる。

次に、糞がシステム安定性において果たす役割についてまとめると以下ようになる。糞などの排泄物は、個体群システムにおいては悪化環境として、その安定性にとってマイナス要因であると考えられている。しかし、栄養段階の異なる種から構成される群集システムにおいては、その安定性を高める要因として作用することが明らかにされ、それを実証する具体的な野外群集が、今回初めて例示されたといえる。

以上のように本研究において、草食動物の糞は、草地内にダイナミックな環境不均一性をもたらし、草種間の相互作用と草-草食動物間の相互作用の両方を同時に調節し、安定化することによって、草地群集システムの安定性と草種の多様性の増大に寄与する重要な要因であることが解明された。一般的に、捕食者-被食者システムにおける捕食者の役割を解明する際、捕食者の捕食作用にその注意のほとんどが集中されてきた。しかし、今後、両者の関係を理解する上で、その捕食の結果である排泄物や汚染環境が、再利用可能となる過程を通じて、群集システムにおいて果たす役割を詳細に解明していく必要があると思われる。

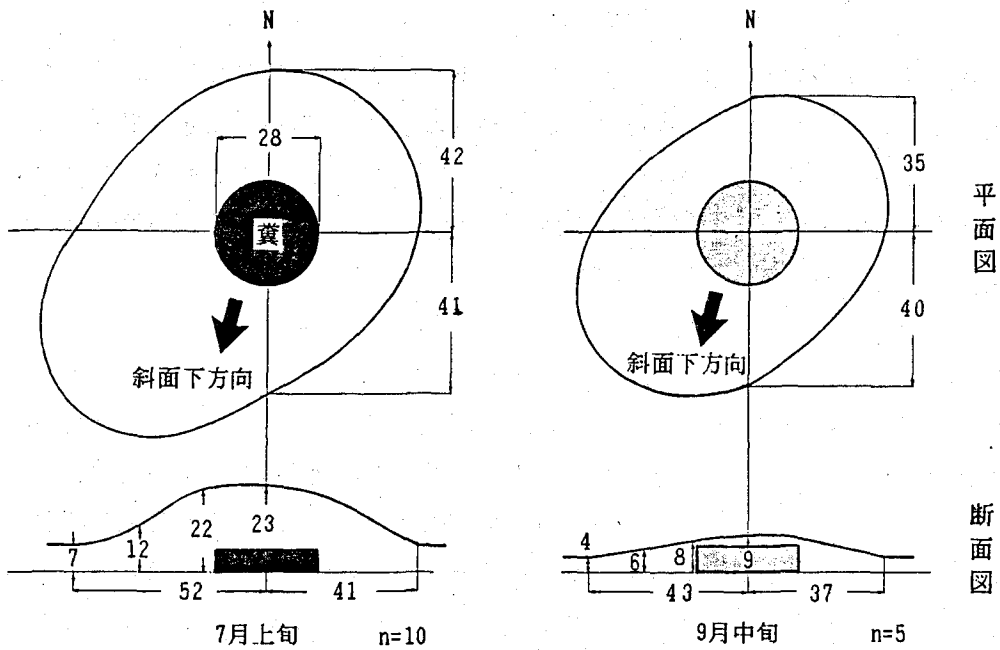


図1. 不食過繁地の形状とその経時変化 (cm) 1989年 山地支場
 注) 不食過繁地は6月上旬形成

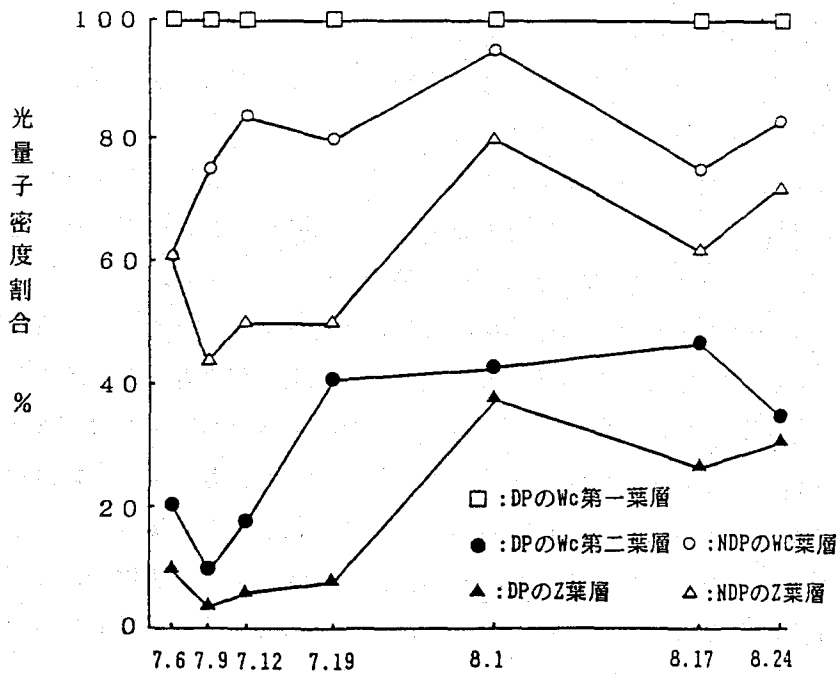


図2. 不食過繁地(DP)と非不食過繁地(NDP)におけるシロクローバ(Wc)及びシバ(Z)の各葉層が受ける光量子密度割合(%)の経時変化
 注) 不食過繁地(n=10)は6月上旬形成

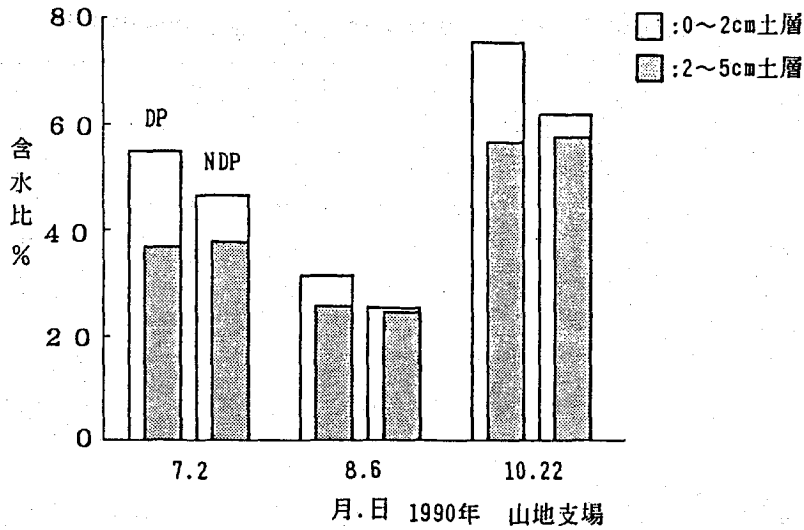


図3. 不食過繁地(DP)と非不食過繁地(NDP)における表層土壌の含水比(%)

注) 7, 8, 10月の各月において0~2cm土層の含水比にDP-NDP間に $P < 0.05$, $P < 0.05$, $P < 0.01$ で有意差あり。(n=20)

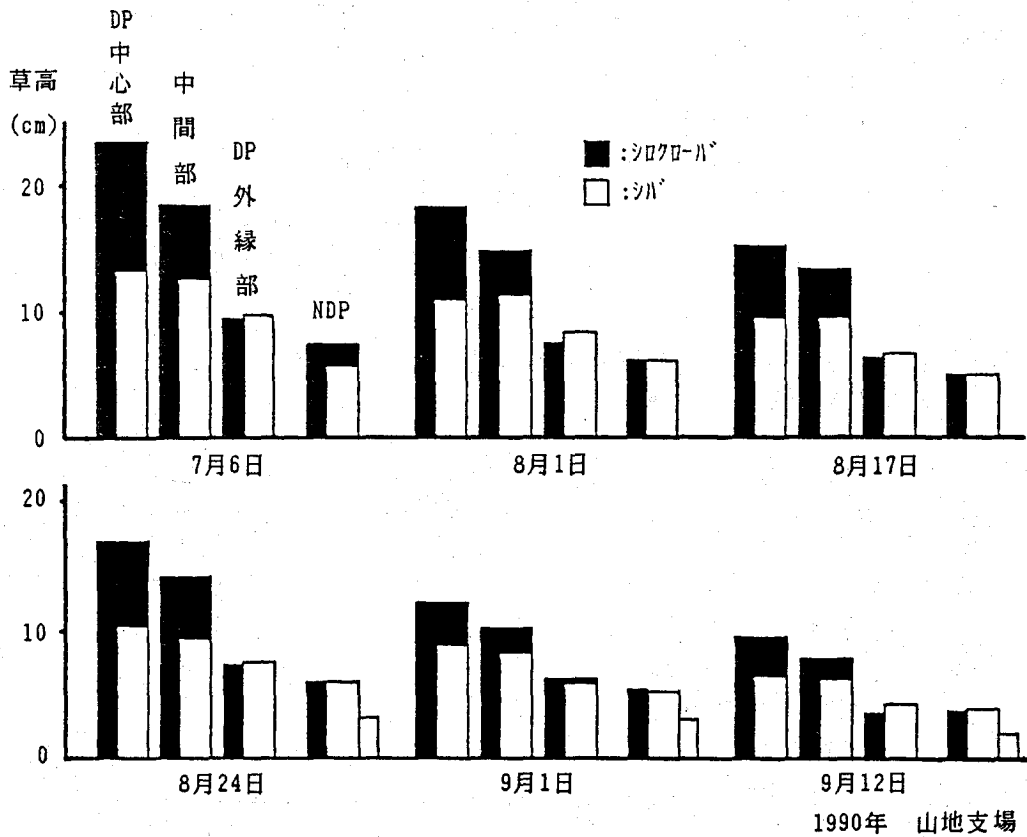


図4. 放牧日数の経過に伴う不食過繁地(DP)と非不食過繁地(NDP)におけるシロクロバとシバの草高の推移

注) 5月31日から6月6日の間に形成された不食過繁地(n=10)

表1. 放牧日数の経過に伴う不食過繁地のサイズ, 採食状況の推移

月日	7.6	7.19	8.1	8.17	8.24	9.1	9.12
短径(cm)	48	45	42	43	46	41	38
長径(cm)	59	61	55	54	54	51	44
面積(m ²)	0.90	0.86	0.73	0.68	0.74	0.61	0.49
採食割合(%)	0	13	48	54		75	82
糞から採食痕 までの距離(cm)	-	40	31	28		12	9

1990年 山地支場

注) 5月31日から6月6日の間に形成された不食過繁地(n=10)

表2. 1988年と'89年の両年次間における各メッシュ内の糞の有無及び排泄年次と
Wc被度の増減との関係

Wc被度の増減別 メッシュ数	糞有りメッシュ (排泄年次)			糞無しメッシュ	計
	88&89年重複	88年のみ	89年のみ		
増加メッシュ数	35 (53)	10 (16)	38 (57)	20 (17)	103
維持メッシュ数	14 (25)	19 (32)	16 (24)	44 (38)	93
減少メッシュ数	7 (12)	31 (52)	13 (19)	53 (45)	104
計	56 (100)	60 (100)	67 (100)	117 (100)	300

注) 括弧内は合計メッシュ数に対する(%)を示す。
調査は両年次とも終牧後に行った。

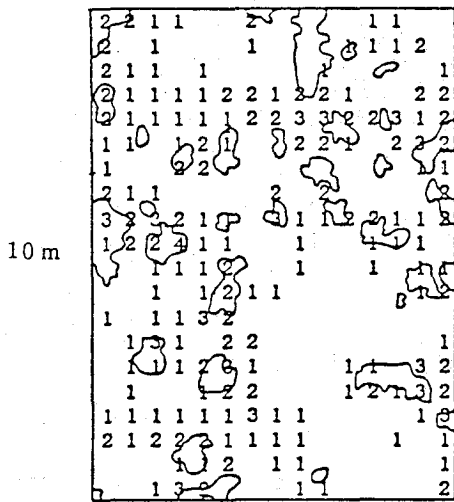
表3. 終牧後のシロクローバの器官別乾物重とストロンの形態に及ぼす
不食過繁地(DP)の影響

項目	DP	非DP
乾物重		
葉部(g)	2.7 (27)	0.2 (14)
ストロン(g)	5.2 (51)	1.2 (68)
根系(g)	2.2 (22)	0.3 (18)
合計乾重(g)	10.1(100)	1.7(100)
形態		
ストロン直径(mm)	2.1	1.7
節数(10cm当り)	7.4	14.7
容積重(g/cm ²)	1.24	1.27
ストロン総延長(cm)	120.1	39.8

1989年 山地支場

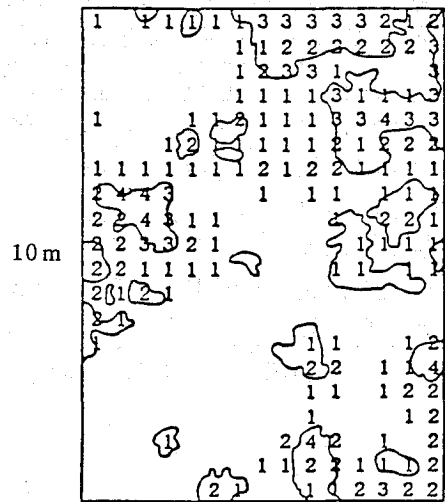
注) 400cm²当り n=10

括弧内は合計乾物重に対する相対値(%)



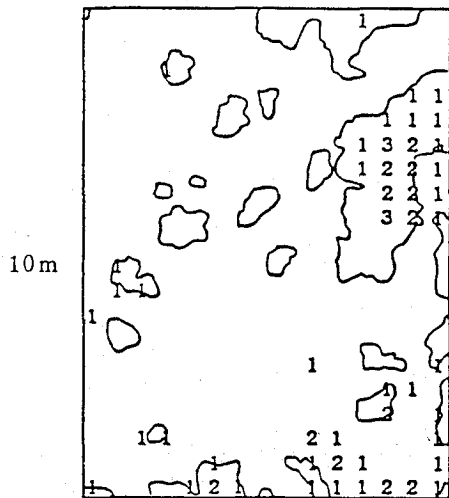
7.5 m

1988年



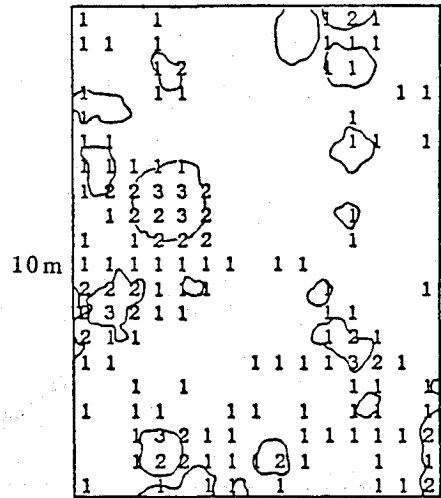
7.5 m

1989年



7.5 m

1990年



7.5 m

1991年

図5. 終牧後における不食過繁地とシロクローバ(Wc)の分布図

注) 実線で囲まれた部分は不食過繁地
 数字はPenfoundの被度階級で示した
 Wcの被度(1以上)

表4. 不食過繁地(DP)と非不食過繁地(NDP)におけるシロクローバの
開花頭花数, 結実頭花数及び落下頭花数の推移

月日	6.27	7.11	7.24	8.8	8.23	9.5	9.19
開花頭花数	15.8	20.7	28.8	36.9	49.3	54.5	8.5
DP 結実頭花数	2.7	8.7	14.2	25.7	38.0	39.7	7.2
落下頭花数				0.7	0.6	2.0	7.3
開花頭花数	0.7	0.8	1.7	1.7	1.1	0.6	0.5
NDP 結実頭花数	0.04	0.4	3.1	0.9	0.8	0.4	0.3
落下頭花数				0.1	0.3	0.2	0.06

注) 8m×8mの調査区における1m²当りの平均頭花数 1991年 山地支場

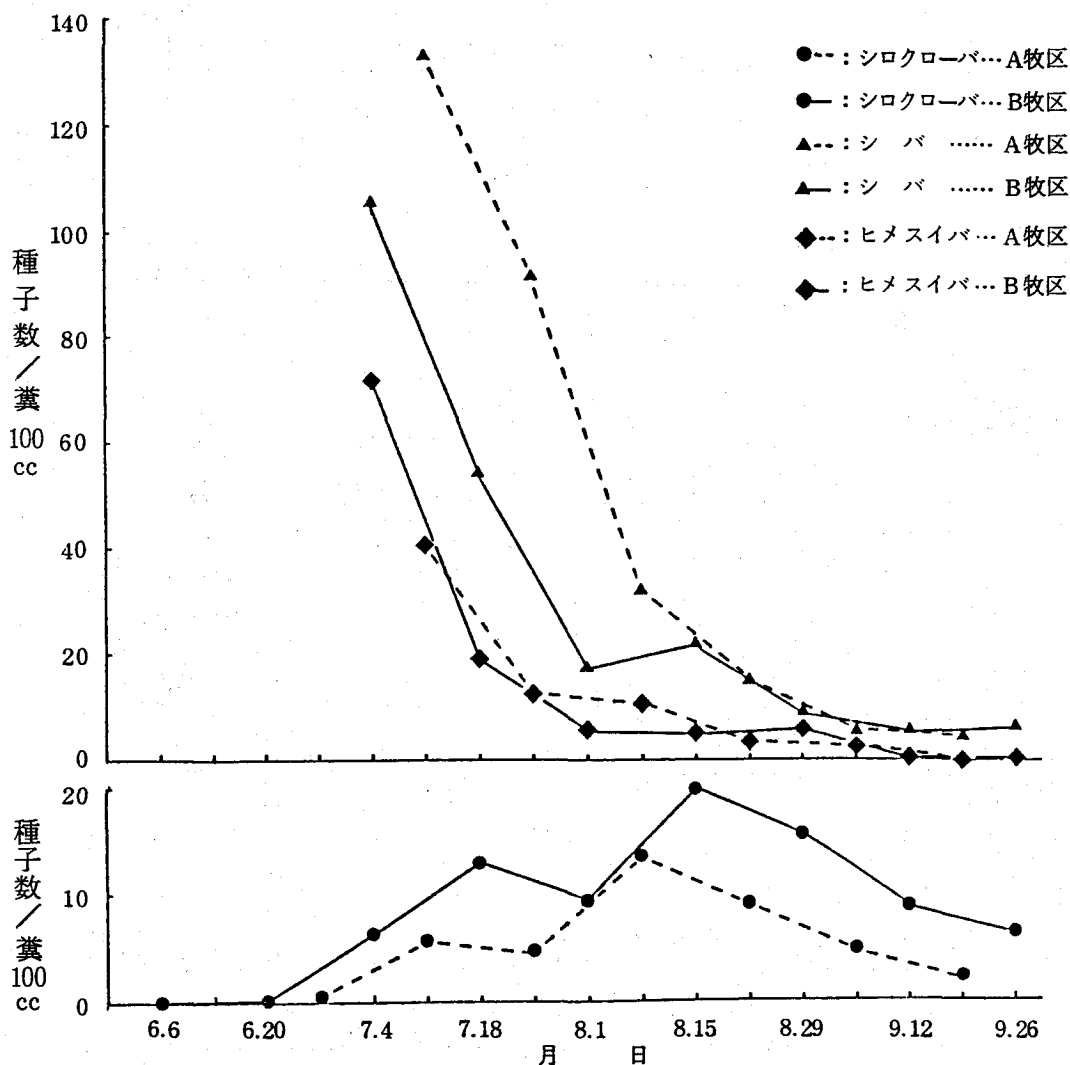


図6. 放牧日数の経過に伴う牛糞 100cc 中に含まれる種子数の推移
(n=20~25) 1991年 山地支場

注) 点線と実線の違いは牧区の違い

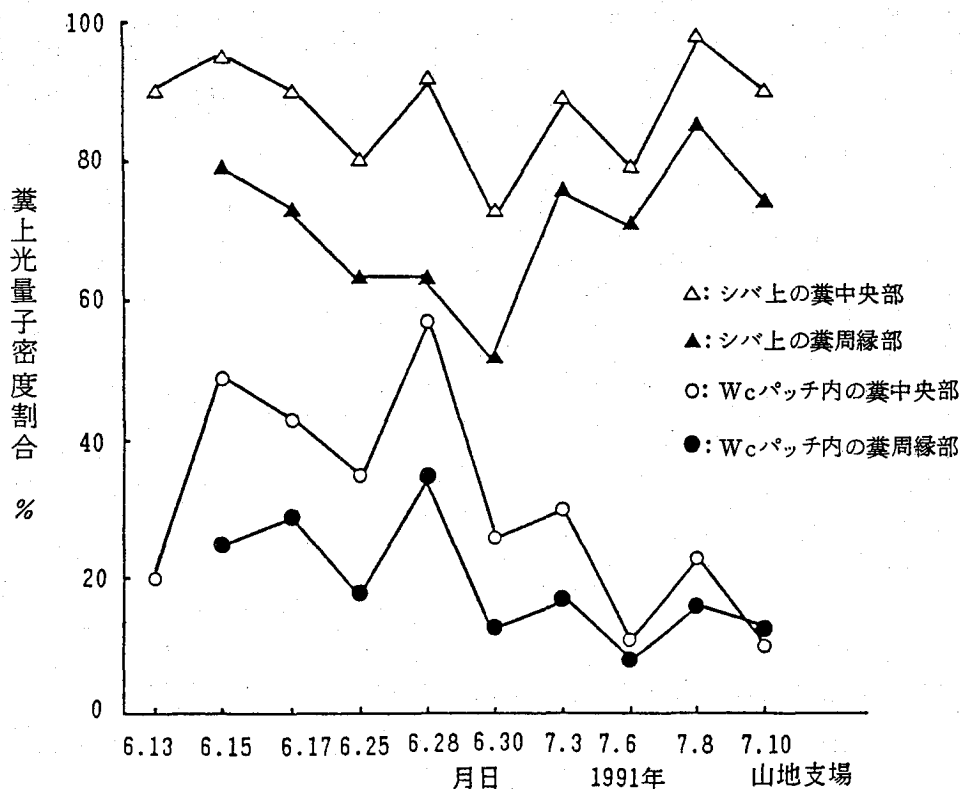


図7. 糞上光量子密度割合(%)の経時変化に及ぼす排糞場所及び糞上での位置の影響

注) 全天の光量子密度を100%とした相対値
各調査箇所数(n=5)において各測定点数(n=5)

表5. 春発芽したシロクロバ個体の生育に及ぼす発芽場所の影響

発芽場所	月日	7.4	8.6	10.17	
糞上	草高 (cm)	8.2	16.0	15.9	
	葉数	13.3	-	-	
	分枝茎の数	2.2	5.0	4.9	
	茎の東西長(cm)	7.8	21.5	31.2	
	分枝茎を持つ 個体数割合(%)	42.0	83.3	90.3	
	月日	5.24	7.2	8.3	9.10
シバ植生内	草高 (cm)	2.3	3.0	4.4	3.1
	葉数	-	3.5	7.2	6.8
	分枝茎の数	0	0.3	1.1	2.9
	茎の東西長(cm)	-	-	-	2.8
	分枝茎を持つ 個体数割合(%)	0	25.0	44.0	72.2

1991年 山地支場

調査開始時の調査個体数 糞上 n=38
シバ植生内 n=56

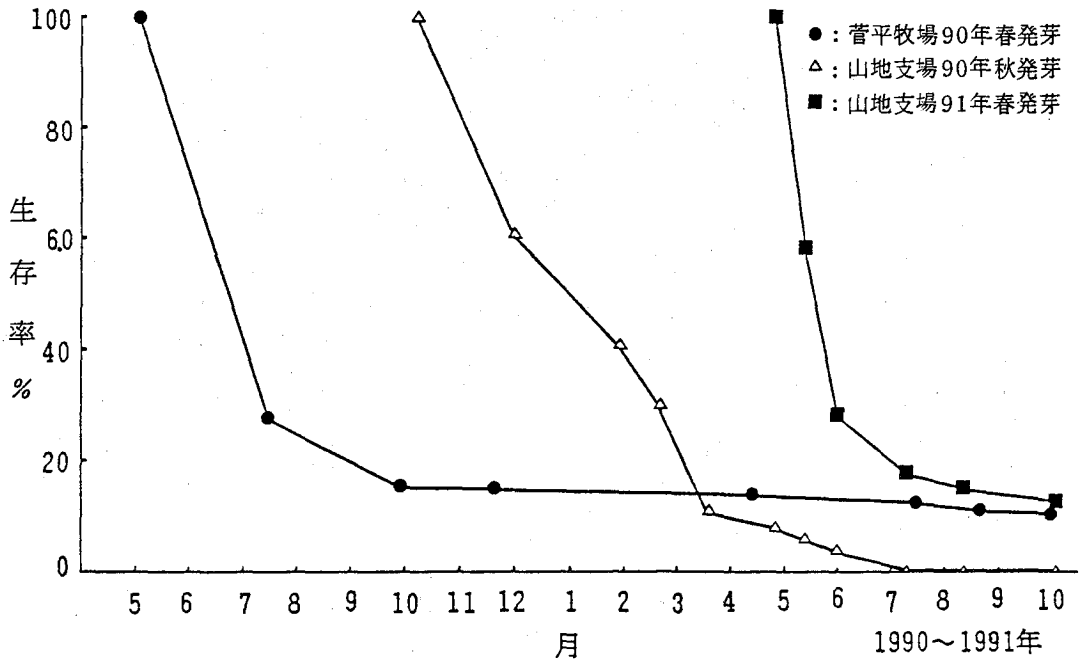


図8. 牛糞上に排糞当年秋及び翌年春に発芽したシロクローバ個体の生存曲線
 調査糞数: 菅平牧場 n=43, 山地支場秋 n=29, 山地支場春 n=31

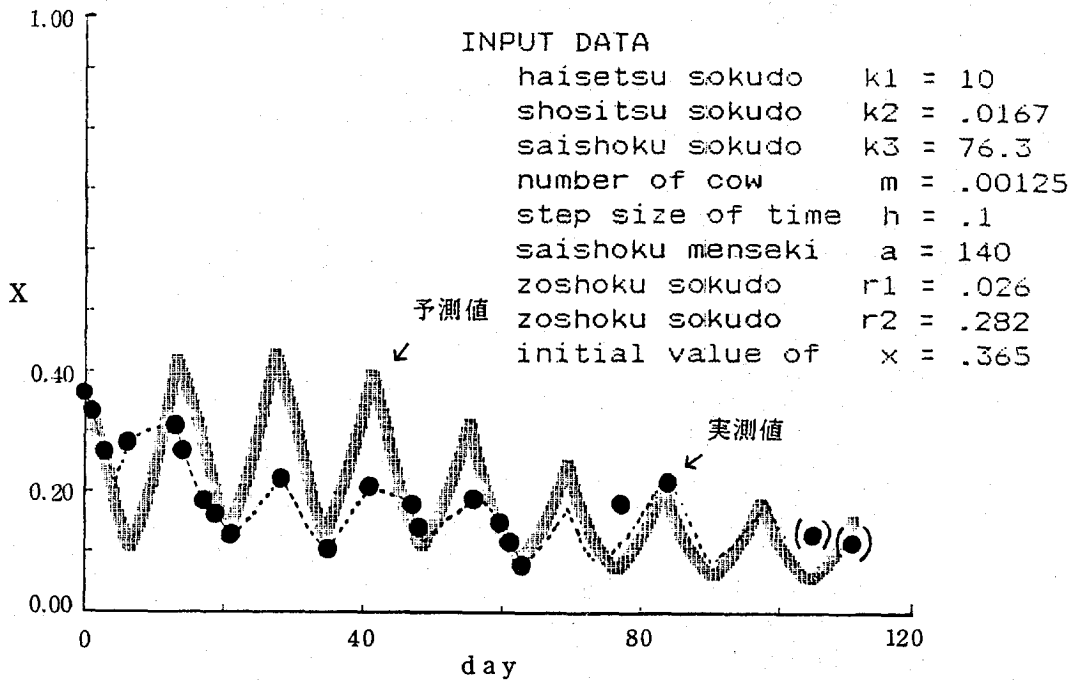


図10. 1990年のX(Wc被覆面積割合)の実測値と予測値
 注) パラメータ aは推定値

審査結果の要旨

放牧牛の放牧圧は採食、踏圧および排糞、排尿の三つの要因によって放牧地に影響をおよぼしている。放牧牛の排糞地点には不食過繁地が形成されるが、著者はシバ草地におけるシロクローバの侵入、定着および維持条件を放牧牛の排糞との関連で研究考察した。放牧牛は草地にランダムに排糞するが、この腐食過繁地内には周囲の被食環境とは異質な採食圧、光および土壌養水分の環境がもたらされるが、一定期間経過後この不食過繁地は再びもとの被食環境に移行する。すなわち、草地内に不食過繁地と被食地という2種類の環境がモザイク構造として形成され、この両異質空間は時間的にも空間的にもダイナミックに変動することを明らかにした。排糞のない被食環境下ではシバがシロクローバに対して優位に立つが、不食過繁地ではこの優劣関係が逆転する。このように両草種の優劣関係が逆転するモザイク空間は不安定な競争的相互作用を調節し、安定的な共存を可能にしていることを明らかにした。また、シロクローバの種子繁殖においても、排糞地点では種子生産を保證するとともに硬実種子を分散させ、養分条件を確保する機能があり、草地群集の種組成、各草種の個体群密度、クローン構成に重要な役割を演じていることを明らかにした。このことから排糞行動を考慮したシロクローバと放牧牛との相互作用の定量・予測化のためのモデルを作成した。このモデルによって放牧強度に対応するシロクローバ地上部現存量を予測することが可能であることを初めて明らかにした。このモデルは適正放牧圧策定の理論的根拠となるものであり、これらの群集生態学的新知見の提起は草地利用学の進展に大きく寄与するものである。よって審査員一同は著者に博士（農学）の学位を授与するに値すると判定した。