

シバ草地構成種の草食家畜を利用した種子散布と分布域拡大

東北農業試験場草地部草地管理研究室 福田 栄 紀

はじめに

放牧草地に生える植物は、草食家畜によってその地上部が繰り返し採食される。このような環境下では、植物は個体群の維持を主に栄養繁殖によって図っているが⁷⁾、種子繁殖にもかなりの部分を依存していることが知られている^{1, 2, 9)}。では、採食圧が常時かかる放牧草地において植物はいつ開花・結実し、どのようにして種子を散布し、発芽・定着を図っているのだろうか。この一連の種子繁殖の過程は、草食家畜の行動と密接な関連を持ちながら行われていることが予想され、放牧草地を構成する植物の個体群維持や分布域の拡大を考えるうえで大変興味深い課題である。

そこで、試験としてわが国在来の野草放牧地であるシバ草地に、牛とヤギを放牧した後に、引き続き二次林の伐採跡地に牛、ヤギ別々に放牧するということを10年間毎年繰り返した。目的は、シバ草地の中のどの様な草種がどのようにして伐採跡地に侵入するのか、その種子はどのような特性を持っているのか、また侵入後どの様な草種が定着し優占化するのか、木本類も含め植生全体はどう遷移するのか、さらにこれらの事柄に対し草食家畜はどのような役割を担っているのかを知るためである。それにより森林の伐採跡だけでなく、過疎や高齢化で放棄され木々が侵入し始めた農地や荒れた林地、あるいは

は道路の法面等に家畜を放牧して、そこに生える植物をエサ資源として利用したり、農林地が荒れないよう保全する技術の開発に資する。

1. 家畜の排糞とともに散布される種子

東北農業試験場のシバ草地にはシバやその他の野草だけでなく、外来の牧草や雑草も混生していたが、それら構成草種の種子はそこに放牧されていた家畜の排糞によって伐採跡地に侵入した。主要な種子としてシバ、シロクロバ、ヒメスイバの種子が両畜種の糞中に多量に含まれていた(表-1)。量的には少ないが、エゾノギシギシ、オランダミミナグサ、ウシハコベ等も含まれていた。糞中種子の数は伐採跡地への入牧後の経過日数とともに減少した。また、糞中種子の組成は季節により大きく異なり、シバ、シロクロバ、ヒメスイバ等は夏の方が秋より多かった。

表-1 シバ草地から伐採跡地へ夏に入牧後、経過日数別に排泄された糞中に含まれる主要種子数

経過日数		0	1	2	3
牛	シロクロバ	137.0	78.6	37.1	11.4
	シバ	112.3	36.8	18.9	6.1
	ヒメスイバ	83.5	24.1	5.3	2.8
	エゾノギシギシ	2.2	0.9	2.5	0.03
ヤギ	シロクロバ	3.7	1.0	0.5	0.6
	シバ	45.5	6.6	3.2	2.2
	ヒメスイバ	1.7	0.05	0	0
	エゾノギシギシ	0.04	0.04	0	0

注) 牛は生糞100cc当たりの、ヤギは生糞25粒当たりの平均種子数

2. 糞の中から発芽してくるシバ草地の種子

それらの糞中種子は、当年秋から糞上に発芽してくるが(表-2, 写真-1), 翌春により大

表-2 伐採跡地で夏に排泄された牛糞上の当年秋における主要実生数の推移

月 日	9.17	10.31	11.30
シロクローバ	1.0	5.7	9.3
シバ	0.6	0.8	0.5
ヒメスイバ	1.1	4.3	6.2
オランダミミナグサ	0.0	1.5	1.6

注) 牛糞57個における1個当たりの平均値



写真-1 牛糞上から発芽してくるシバ草地構成種

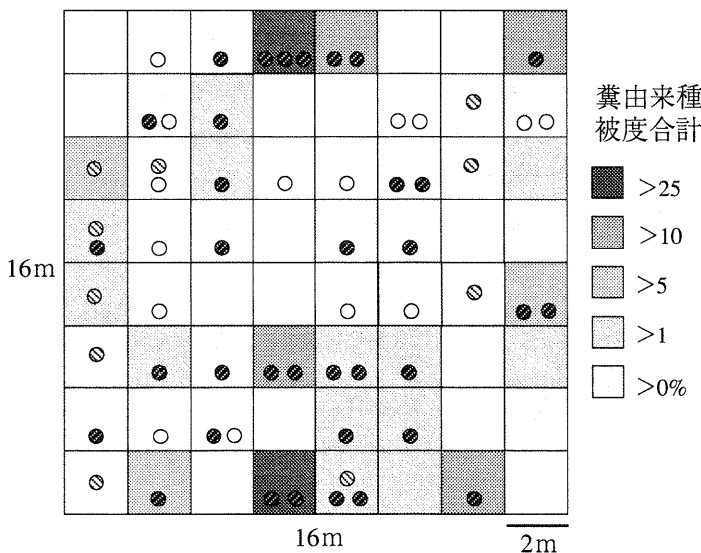


図-1 放牧開始1年目の牛糞の排出時期別分布と翌年における糞由来草種の合計被度の分布との関係

夏の間 秋の間
●: 入牧後14日以内の糞 ○: 入牧後15日以降の糞
◎: 入牧後9日以内の糞

きな発芽のピークを持った^{2, 3, 10)}。特にシバは秋より翌春の発芽が大半を占めた。これらの発芽個体はギャップとしての糞上にあるため、周囲の植物からの底陰の影響が少なく、光と糞中養分を十分に利用して有利に成長し、定着個体となる可能性が高い^{2, 9)}。糞の分布と排糞翌年のシバ草地構成種の被度の分布とは高い相関を示し、糞を拠点に伐採跡地にシバ草地構成種の分布域が広がることが明らかとなった(図-1)。糞が排泄された時期別にみると、糞の周囲へのシバ等の拡がり方は秋の糞より夏の糞ほど、またシバ草地から入牧後間もない時期に排泄された糞ほど大きかった。

3. 糞上実生の定着と家畜による林床落葉層の攪乱

春、糞上から発芽した各草種の実生は、糞が落葉層上よりも裸地上に位置した方が秋の残存個体数が多かった(表-3)。落葉層上の糞は特

に夏以降乾燥が著しく、実生が多数枯死するためである。放牧家畜は林床落葉層を攪乱し表土を露出させるが、そのことが糞と表土を密着させ糞上実生の水分条件を改善し、実生の生存率を高めることに貢献すると考えられた。一方、林床落葉層が除去されると、先駆樹種の埋土種子の休眠が打破され、その発芽が促進された。しかし、それら各先駆樹種の実生は家畜の踏圧攪乱により枯死する割合が、放牧草地構成種のいずれよりも高かった(図-2)。家畜の踏圧攪乱に対する抵抗性は、草地構成

表-3 伐採跡地における落葉層の有無が牛糞上の実生数の推移に及ぼす影響

月 日		5.21	7.24	11.5
裸地区	シバ	0.0	52.8	41.5
	シロクローバ	4.1	3.0	1.9
	ヒメスイバ	0.2	1.0	0.5
落葉層区	シバ	0.0	51.5	9.0
	シロクローバ	14.8	2.5	0.5
	ヒメスイバ	0.4	0.5	0.0

注) 各処理区の牛糞10個における糞1個当たりの平均値

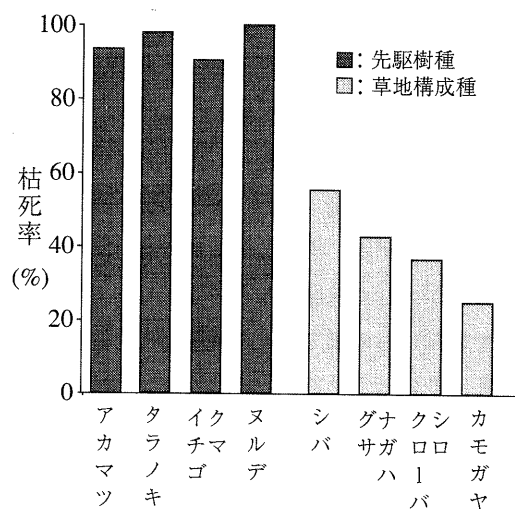


図-2 牛の踏圧を受けた先駆樹種及び草地構成種の実生枯死率

種の実生は相対的に強く、先駆樹種の実生は弱いと考えられる。これらのことから、家畜の踏圧は、林床落葉層を攪乱して裸地率を高め、侵入してきたシバ草地構成種の実生・定着を促進する一方、先駆樹種に対しては実生を促進した後、その実生の枯死を促進するよう作用することが示唆された。結果的に林床における先駆樹種の埋土種子群を破壊することに寄与すると言える。

4. シバとシロクローバ種子の消化管通過に伴う発芽特性の変化

牛の第1胃内滞留の前後におけるシバ種子の

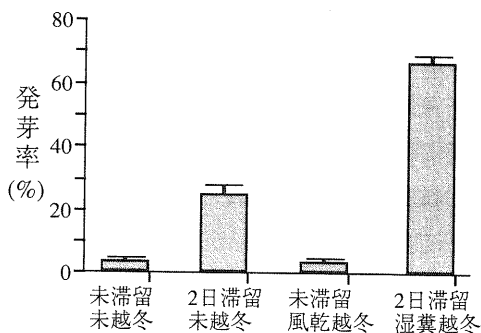


図-3 シバ種子の発芽に及ぼす牛の第1胃内滞留及び越冬条件の影響

- 注1) 未滞留未越冬：採取種子の当年秋の発芽率
 2) 2日滞留未越冬：胃内に2日間滞留させた種子の当年秋の発芽率
 3) 未滞留風乾越冬：採取種子を風乾状態で越冬させた後の発芽率
 4) 2日滞留湿糞越冬：胃内に2日間滞留させた種子を湿糞中で越冬後の発芽率

発芽率の変化、また越冬条件が翌春の発芽率に及ぼす影響を30系統のシバを用いて調べた。牛の胃内に2日間滞留することによりシバ種子の発芽率は大幅に上昇した。また野外の牛糞中で越冬することにより滞留種子の発芽率はさらに上昇した(図-3)。一方、風乾条件での越冬では翌春の発芽率の上昇はほとんど認められなかった。シバの種子は草食家畜による採食や糞中からの発芽に適した特性を持つと考えられた。このような種子繁殖特性をシバが持つに至った背景には、草食動物による選択圧の関与が示唆される。

シロクローバの種子には種皮色に関し、黄色から茶色までの変異が観察されたが、その色によって硬実と軟実種子の割合には著しい差があった(表-4)。即ち、色別の硬実率は高い順に黄色84%、中間色69%、茶色45%であった。こ

表-4 シロクローバの種皮色別の種子特性

種皮色	硬実率	軟実率	死亡率
黄色	84.3	13.1	2.6
中間色	69.3	26.7	4.0
茶色	44.9	51.7	3.6

のことから結実後地表に直接落下して直ちに発芽する種子の割合は、種皮色によって大きく異なると考えられた。種皮色の変異と他の形質、特に硬実特性との関連を扱った報告⁸⁾は稀であるが、種皮色における変異と硬実特性における変異とには密接な対応関係があると言える。

では牛に採食され、第1胃内に滞留したシロクロローバ種子の発芽特性は滞留時間とともにどう変化するのであろうか。腹部に穴の開いた牛の胃の中に種子を種々の時間滞留させ、硬実、軟実、死亡種子の各種子数割合の経時的な変動

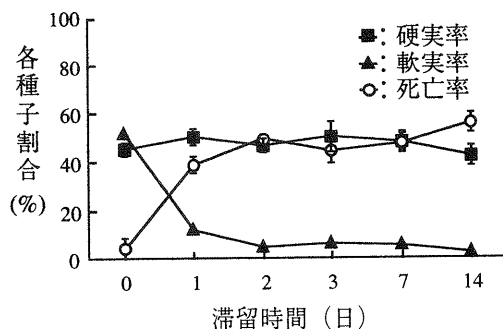


図-4 牛の第1胃内におけるシロクロローバの種子特性の経時変化

パターンを調べた⁴⁾。図-4には茶色種子についての結果を示したが、各種皮色とも概ね同様の傾向を示した。即ち、硬実率は緩やかに単調減少する傾向、軟実率は滞留開始の最初の1日で急激に減少した後、ほぼ一定の値を維持する傾向、死亡種子率は滞留開始の最初の1日で急激に増加した後、緩やかな増加を続けるという傾向を示した。これら3つの種子区分の相互に関連し合った指数関数的な変動パターンから、種皮は第1胃内で種々の消化作用を受けて変質し、その変質に伴い硬実は打破され軟実へ、軟実はさらに死亡種子へと種皮色に応じた一定の速度で変化すると推察された。

20℃での発芽試験の場合、未滞留種子の発芽のピークは各種皮色とも最初の7日の間に出現

したが、胃内に1日滞留した種子ではこの未滞留種子で見られた発芽ピークが消失した。しかし、滞留期間が2日以上になると再びこの発芽のピークが認められた。このことから次の2つのことが示唆された。1) 1日という滞留時間は、未滞留種子に含まれる最初の7日の発芽ピークに発芽するような発芽速度の速い軟実種子が死亡するには十分な滞留時間である。2) しかし、胃内滞留により硬実種子に対する打破が本格的に進展し、胃内から回収後7日以内に発芽ピークができるまでに多数軟実化が進展するには不十分な滞留時間と考えられる。

通常、種子も含め採食された植物片は消化管内に約2日間滞留する^{5, 6)}。その間シロクロローバの硬実種子は、当初の硬実の程度に応じて硬実打破が大きく進展するものからほとんど進展していないものまで様々な段階のものを含みながら、そのほとんどが生存したまま糞中種子として草地内に広く散布され、種子の空間的散布に貢献すると考えられる。また、硬実種子は糞が分解された後も埋土種子として長期間存続し、空間的散布がなされた後の時間的散布にも貢献すると考えられる。一方、軟実種子は草食家畜に採食された場合、ほとんどが1日以内の短時間に死亡するため、草食動物を介した種子繁殖には貢献できず、もっぱら結実後直接地表に落下した際の発芽に貢献すると考えられる。草地内で結実した種子の経路として、放牧牛に採食される場合と、直接地表に落下する場合の2つがあるが、硬実種子はその両者に、また軟実種子は後者に適した発芽行動をとると考えられる。種皮色別では、黄色種子は両者に、また茶色種子は後者に貢献する種子の割合が高いと言える。シロクロローバは同一頭花上に軟実から硬実まで幅広い変異を持つ種子を生産するが、このよう

な硬実特性における変異の存在は、草食家畜が放牧された条件下でのシロクロバの種子繁殖

表-5 牛放牧区における糞由来草種の被度(%)の経年変化

年	93	94	95	96	97	98
シバ	0.07	1.8	6.6	14.7	31.0	58.2
シロクロバ	1.6	1.8	4.2	6.8	3.1	3.6
ヒメスイバ	0.7	0.3	0.4	0.5	0.3	0.2
カモガヤ	0.1	0.4	0.9	0.5	0.3	0.2
オオチドメ		0.03	0.1	0.9	4.0	10.6
ヌカボ		0.01	0.1	0.3	0.3	0.4

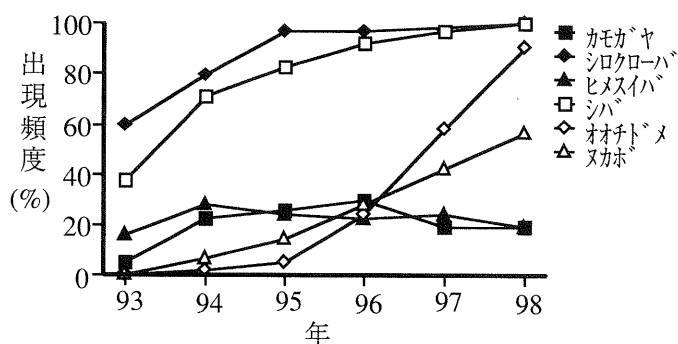


図-5 牛糞由来草種の出現頻度の経年変化
注) 2m四方の定置枠64個中の出現頻度

の成功度を高めることに貢献すると考えられる¹¹⁾。

5. 侵入後、減少する草種と増加する草種

伐採跡地に侵入当初、被度の増加が大きく、

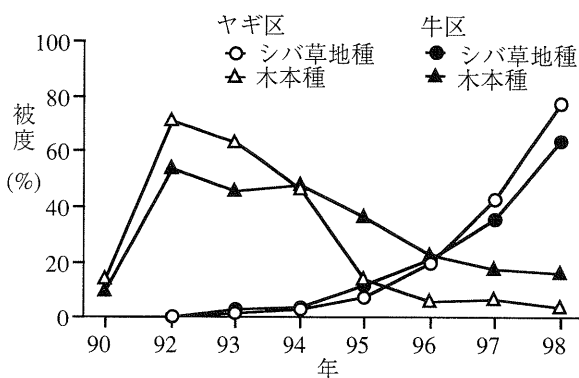


図-6 ヤギ放牧区と牛放牧区の木本類とシバ草地由来種の各被度合計の経年変化

よく繁茂した草種は外来牧草とその随伴雑草であった。表-5にはその代表例として、牛放牧区におけるカモガヤ、シロクロバ、ヒメスイバの各被度の経年変化を示した。これらの他に、同様の变化パターンを示した草種として、ナガハグサ、ハルガヤ、オランダミミナグサ、ウシハコベ、エゾノギギシ、ヘラオオバコ等が挙げられる。しかし、これら外来の牧草や雑草の繁茂は侵入後3、4年目までにピークを迎えた

後、出現頻度は維持されるものの(図-5)、被度は経年的に減少する傾向にあった。ただし、シロクロバは排糞の周囲等でパッチ状に繁茂し、今後とも個体群を維持する可能性が比較的高いと考えられた。一方、シバ草地の優占草種であるシバとその随伴野草であるオオチドメやヌカボは侵入当初の被度の増加は僅かであったが、経

年的に被度、出現頻度ともに漸増し優占化するパターンを示した(表-5, 図-5, 図-6)。

シバ草地は野草放牧地として長年にわたり人為的な施肥管理等が特になされないで維持されてきた。外来牧草の多くが当初繁茂しながら、

経年的に減少した要因としては以下のことが考えられる。外来牧草は、施肥条件下での生育は優れるが、この伐採跡地のように施肥管理がなされない放牧地では、伐採直後の林床落葉層の分解による養分供給が比較的高いと考えられる時期においては生育はよいが、長期にわたる無施肥条件下では野草等との競争関係で不利になるためと考えられる。一方、このような無施肥条件下で長年個体群を維持してきたシバをはじめとする各野草種は、

低土壌養分環境により適応した生育特性を持つが、そのことがこれらの野草種が次第に増加してきた要因の1つと考えられる。

6. 畜種の違いによるシバの増え方の差

動くことができない植物のなかには動物の採食から身を守るために、体内に採食防御物質と言われる動物の嫌がる物質を含むものがある。牛は葉の中に、この採食防御物質であるタンニンが少ない樹種はよく食べたが、多い樹種は食べるのを嫌った。そのため牛放牧区ではタンニンの多いクリやヌルデ等の樹種は生き残り易かった。一方、ヤギはタンニンの量に関係なくどの樹種もよく食べた。そのためヤギ放牧区の方が木本類の衰退が早かった。木本類の衰退に伴い、その下で庇陰されがちであったシバ草地構成種は次第に増えた。その中でシバは、侵入6年目にヤギ放牧区、牛放牧区ともに最も優占して、被度は各々70, 60%近くになり、どちらもシバ草地状となった。シバの増え方は木の衰退の早いヤギ放牧区のほうが速かった(写真-2, 図-6)。

木の種類によって葉の中のタンニン含量が大きく異なること、また牛とヤギの例にみられた



写真-2 放牧10年目の伐採跡地

左：ヤギ放牧区

右：牛放牧区

どちらもシバが地表を被うが、牛放牧区の方がクリ、ヌルデ等の木が残りやすい。

ように家畜の種類によってそのタンニンに対する採食反応が大きく異なることの二つが、伐採跡地の木の生き残り、さらには侵入してきたシバ草地構成種の拡大、またその植生全体の変化に大きな影響を及ぼすことが明らかになった。草食家畜は、1) その採食機能によって伐採跡地の木本類を抑圧し、2) 排糞機能によって自らの「エサ植物」の種子を持ち込み、3) 踏圧機能によってその発芽と定着を促進する働きを持つ。これら3つの機能を一体的に働かせて草食家畜は、森林へ向かう遷移の初期ステージにある伐採跡地等の植生をシバ草地へ向かってシフトさせる、植生遷移の偏向をもたらす強力な作用をもつ要因と言える。

7. 草と草食動物との間の相互適応

植物群集は草食動物の絶え間ない採食を受け、様々な影響を受けてきた。この植物体の一部または全部を取り去る採食圧という生物的環境に対し、個々の植物種はその生き残りをかけて「対採食」戦略を獲得してきた。

食べられることを積極的に利用して生き残ろうとする『被食戦略』と、

食べられないようにして生き残ろうとする『防御戦略』である。

ここでは草食動物と長い関わり合いを持って進化、あるいは育種されたため『被食戦略』を発達させた、放牧草地を構成する植物種を主に取り上げた。また、伐採跡地に出現し『防御戦略』を持ついくつかの木本類も対象とした。木本類から放牧草地の草まで、多様な「対採食」戦略を持つこれらの植物種同士が、一方で互いに資源をめぐり競争しながら、他方で草食動物や家畜の採食を受けつつ、どのように自らの存続を確保し、分布域を拡げようとしているのか、群

集内で繰り広げられているその複雑でダイナミックな種間関係の様相を、主に草食家畜による種子散布にスポットを当て10年間の野外データの結果から述べた。

シバ草地での放牧中、草食家畜は茎葉とともに様々な種子を食べるが、そのうち草食家畜の消化管を無事通過できる耐性を獲得し、しかも糞の中からでも発芽できる能力を獲得した植物の種子のみが伐採跡地に糞とともに侵入してきたのである。ここに紹介したような、草食動物の採食と排糞行動をうまく利用して分布域を拡大しようとする「エサ植物」の種子繁殖戦略、またその「エサ植物」の戦略に乗りながら、自らの「エサ場」を広げようとする草食動物の採餌戦略、さらにこれら「エサ植物」と草食動物との間に見られる種々の相互適応や共進化の問題はたいへん魅力的な課題である。

引用文献

- 1) CHAPMAN, D.F. (1987) Natural re-seeding and *Trifolium repens* demography in grazed hill pastures. II. Seedling appearance survival. *Journal of Applied Ecology* 24, 1037-1043.
- 2) 福田栄紀(1992)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. 東北大学学位論文.
- 3) 福田栄紀, 目黒良平, 八木隆徳(1996)種子の第1胃内滞留がその発芽特性に及ぼす影響. 東北農業研究49, 21-22.
- 4) 福田栄紀, 吉田雅俊, 尾上桐子, 松本繁, 目黒良平(1998)牛の第1胃内におけるシロクローバ種子集団の硬実性の状態推移モデル. 日本草地学会誌43(4):398-405.
- 5) GARDENER, THE LATE C.J., J.G. McIVOR and ANNE JANSEN(1993) Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and survival in faeces. *Journal of Applied Ecology* 30, 63-74.
- 6) GARDENER, THE LATE C.J., J.G. McIVOR and ANNE JANSEN(1993) Survival of seeds of tropical grassland subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology* 30, 75-85.
- 7) HARPER, J.L. (1977) Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- 8) SILVERTOWN, J.W. (1984) Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seed. *American Naturalist* 124, 1-16.
- 9) TURKINGTON, R. and J.L. HARPER(1979) The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. III. The establishment and growth of *Trifolium repens* in natural and perturbed sites. *Journal of Ecology* 67, 231-243.
- 10) WELCH, D. (1985) Studies in the grazing of herbage moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *Journal of Applied Ecology* 22, 462-472.
- 11) WESTOBY, M. (1981) How diversified seed germination behavior is selected. *American Naturalist* 118, 882-885.