

博士論文

チベット高原北部金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 優占野草地に
おけるヤク (*Bos grunniens*) の2季輪換放牧システムの評価：
暖季放牧地と寒季放牧地における採食行動, 植物の種多様性
および現存量

**Evaluation of two-season rotational grazing of yak (*Bos grunniens*)
in *Potentilla fruticosa* rangeland in northern Qinghai-Tibetan
Plateau : Grazing behaviour, floral diversity and biomass in
warm-season and cold-season paddocks**

李 国梅

目次

第1章	緒論	1
第2章	チベット高原北部金露梅 (<i>Potentilla fruticosa</i>) 優占野草地における暖季放牧地と寒季放牧地でのヤク (<i>Bos grunniens</i>) の採食行動および採食植物	
第1節	目的	9
第2節	材料および方法	9
第3節	結果	12
第4節	考察	14
第5節	摘要	17
第3章	チベット高原北部金露梅 (<i>Potentilla fruticosa</i>) 優占野草地における暖季放牧地と寒季放牧地での植物の種多様性と現存量	
第1節	目的	31
第2節	材料および方法	31
第3節	結果	32
第4節	考察	33
第5節	摘要	36
第4章	チベット高原北部金露梅 (<i>Potentilla fruticosa</i>) 優占野草地における暖季放牧地と寒季放牧地でのヤク (<i>Bos grunniens</i>) の夜間繫留地からの距離による植生の変動	
第1節	目的	43
第2節	材料および方法	44
第3節	結果	45
第4節	考察	47
第5節	摘要	51
第5章	総合考察	66
参考文献		75
総合摘要		83
Summary		86

第1章 緒論

ヒマラヤ山脈の北側に広がるチベット高原（図 1-1）には、中国の草地総面積の約三分の一を占める自然草地が広がっている。その中で、寒冷高地に位置する草地の面積は約 0.7 億 ha でチベット高原の草地総面積の 49%を占めている。高寒金露梅草地（Alpine shrub of *Potentilla fruticosa* and coarse grasses meadow）（図 1-2 および図 1-3）は青海省の標高 3200–4000m 地域に広く分布する草地型である（周ら 1986, 周 2001）。この栄養価の高い野草資源を豊富に持つ寒冷高地の草地が高原畜産の基礎となっており（周 2001）、数千年にわたり広大な野草地でヤク・ヒツジ・ヤギなどの通年放牧がなされてきた。しかし、近年、地球温暖化の影響によりチベット高原の乾燥化、砂漠化が進行し（武 2001）、過放牧などによって植生の荒廃が進み、草地植物の種多様性や持続的な家畜生産性の低下・喪失が懸念されている。この地域は黄河、長江、メコン川の源流部に位置し、植生の荒廃による草地環境の劣化は、中国のみならず、アジア大陸、ひいては地球の広範な地域の環境にも大きな影響を及ぼしつつある（図 1-4）。

ヤク（*Bos grunniens*, ウシ科）（図 1-5）はチベット高原を中心に飼育されている家畜であり、中国青海省およびチベット自治区における標高 2500–5400m の高原に広がる自然草原地帯には、およそ 1400 万頭が遊牧あるいは放牧により飼育されている（張 1989）。ヤクはこの地域の遊牧民族の生活に不可欠な存在であり、遊牧生産方式の歴史は有史以前に遡ることができるほどに長い伝統をもっている。しかし近年、遊牧民の人口増加に伴い、食糧確保のために飼育頭数を増大させ、過放牧状態を引き起こして草地を荒廃させる要因となっている（武 2001）。

チベット高原の寒冷な高地の草地（Alpine meadow, 以下、高寒草地）は、家畜の放牧や薬草採取、鼠虫害により様々な攪乱を受けていることが報告されている（XIA *et al.* 1991, MA *et al.* 1995, JIANG *et al.* 1998, LIU *et al.* 1999a）。放牧が本草地での主な土地利用方式であるが、家畜の採食と踏圧がその支配的な攪乱要因である（WANG *et al.* 1991, OSEM *et al.* 2002, HOU *et al.* 2003, HOU *et al.* 2004, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005）。

植物群落の種多様性やその生産力については、多くの研究者によって注目されてきた（QUINN *et al.* 1987, MILCHUNAS *et al.* 1988, 西脇ら 1999, 烏ら 1999, QIN and DU 2005）。

植物群落の種組成、現存量や多様性は群落を特徴づける生態的な特性であり (Quinn *et al.* 1987, MILCHUNAS *et al.* 1988, 西脇ら 1999), 種組成や多様性は群落の質的な豊かさを示し、現存量や安定性は生態系の量的な状態と攪乱に対する回復力を示す指標となることが報告されている (烏ら 1999)。

草食動物は、草地生態システムでの植物種組成を調節する役割を持ち、資源利用者であると同時にシステム本体の調節者である。家畜の放牧行動は、草と家畜との関係では一次生産から二次生産への過程中的重要な因子であり、家畜の生産性を決定するとともに草地評価の指標にもなる。草食反芻家畜の放牧での行動は採食、反芻、休息、排泄、飲水、移動などに分けられるが、その中で主なものは採食と反芻行動で、その他の行動は採食行動の変化に伴い変動する (ARNOLD and DUDZINSKI 1978)。大型草食動物の生息圏である草地・草原の植生は、一般に空間的に不均一である。たとえば、草量が多く草高が高い群落もあればその逆もある。また、栄養価の高い植物もあれば低い植物もある。さらに、ある草種が優占している群落もあれば他の草種が優占している群落もある。このような空間的に不均一な植生に対し、大型草食動物は選択採食を行う。選択採食による植生利用 (採食) の時間的空間的不均一性は、植生の時空的構造を変化させ、さらにこの植生変化がフィードバックして草食動物の採食に影響を与えるため、採食を通しての草食動物と植生との相互関係は非常に複雑である (ZHAO and CUI 1999)。大型動物の採食行動は、バイト (一噛み)、喫食速度、移動速度、フィーディングステーション (FS; 立位状態で前脚を動かさずに首の動きだけで採食される範囲)、パッチ (歩行とともに採食行動が中断なく行われる連続した FS)、植生、放牧地の面積や形状および景観といった様々な時空的スケールにおいて捉えることができる (SENFTE *et al.* 1987)。短時間で質的および量的にできるだけ多くの植物を摂取するように行動することが家畜にとっての最適戦略である (VALLENTINE 1990)。

野草放牧草地管理の目標の1つは、持続的な利用は勿論、優良な草種の割合を高めること、そして植物の種多様性を維持し保護することである (McNAUGHTON 1992)。家畜の放牧は、最も経済的な自然草地の利用管理方式であり、草地植物群落に対する非常に複雑な攪乱方式でもあり、植物群落にプラスとマイナスの両面の影響を与える (BELSKY 1986, BELSKY 1987, WEST 1993, McINTYRE *et al.* 1999, OSEN *et al.* 2002, ZHOU *et al.* 2002)。家畜の放牧方式、放牧強度、放牧季節および放牧家畜種は、草地の植生に大きな影響を及ぼすことが報告されている (BERENDSE 1985, YI *et al.* 2001, GAN *et*

al. 2005, PENG and WANG 2005, MILCHUNAS *et al.* 1988, ANDERSEN and CALOV 1996, HUMPHREY and PATTERSON 2000, HART *et al.* 2001, LI *et al.* 2002, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, LI *et al.* 2006)。家畜の過放牧は、野草放牧草地における生物多様性の喪失をもたらし、持続的な家畜生産を損なう主要な要因 (WANG *et al.* 1995, ZHOU *et al.* 2003) であり、植物群落構成への影響は放牧強度よりも放牧季節の方が大きい (WHITTAKER 1969) との報告もある。

チベット高原では、4季 (春, 夏, 秋および冬) もしくは3季 (春秋, 夏および冬) に放牧地を分け、水と草を求めて周年遊牧するのが従来の自然草地の利用方式であった。しかし、近年、中国政府による遊牧民の定住化政策により、野草放牧地は夏 (暖季) と冬 (寒季) の2季に分けて輪換放牧により周年利用されることが多くなってきた。周年放牧を行っているチベット高原の多くの高寒草地では、過放牧による植生の荒廃が生じている (LIU *et al.* 1999b, ZHOU *et al.* 2003, ZHOU *et al.* 2004b, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。現在までに、ヤクの放牧における採食行動の季節および地域による違い (HASEGAWA *et al.* 2006), 放牧強度が草地植生に及ぼす影響 (LI *et al.* 2002, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005) に関する研究がなされているが、放牧季節が草地植生に及ぼす影響に関する報告 (WHITTAKER 1969, YUAN *et al.* 2004) は少ない。特に、暖季と寒季の2季区分による長期輪換利用が野草放牧草地におけるヤクの採食行動および草地植生へ与える影響についてはほとんど研究がなされていない。

そこで本研究では、暖季放牧地と寒季放牧地における放牧ヤクの採食行動および植物の種多様性と現存量を比較分析して、暖寒2季輪換放牧がチベット高原の野草地生態系に与える影響を評価し、植物の種多様性と現存量を維持し、草地の劣化と砂漠化の進行を防ぎ、現在の暖寒2季輪換システムに代わる持続的な家畜生産を保証する放牧方式の検討を行うための基礎資料とすることを目的とした。すなわち、チベット高原北部金露梅優占野草地における暖季放牧地と寒季放牧地での第2章ではヤクの採食行動および採食植物、第3章では植物の種多様性と現存量、第4章ではヤクの夜間繫留地からの距離による植生の変動について比較分析し、第5章で総合考察を行った。

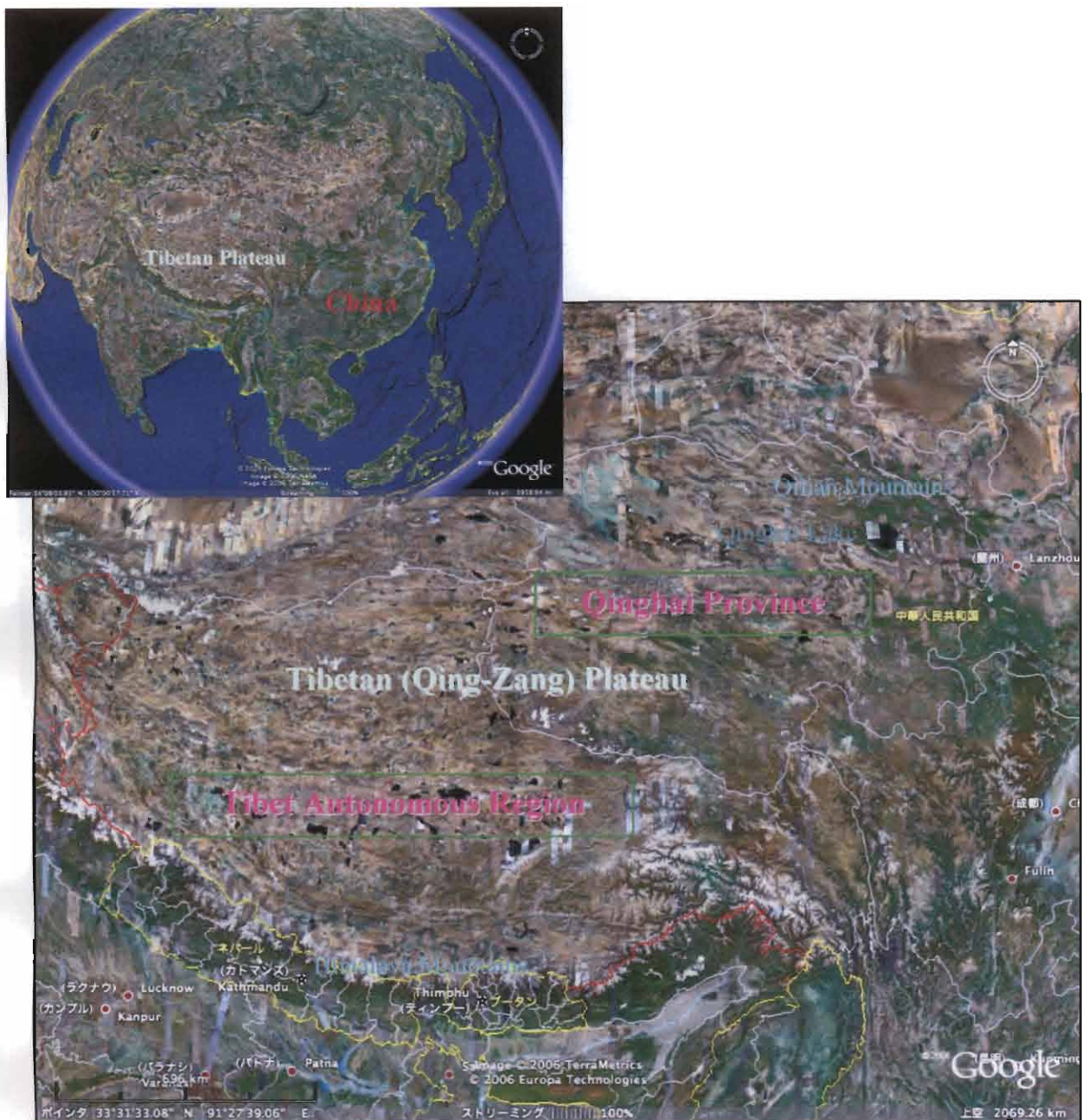


Fig. 1-1. Satellite image of Tibetan (Qing-Zang) Plateau extending over Qinghai Province and Tibet Autonomous Region at the northern site of Himalaya Mountains.

White lines are the borders between provinces and yellow lines are those between countries.



Fig. 1-2. Alpine shrub of *Potentilla fruticosa* and coarse grasses meadow.



Fig. 1-3. *Potentilla fruticosa*.

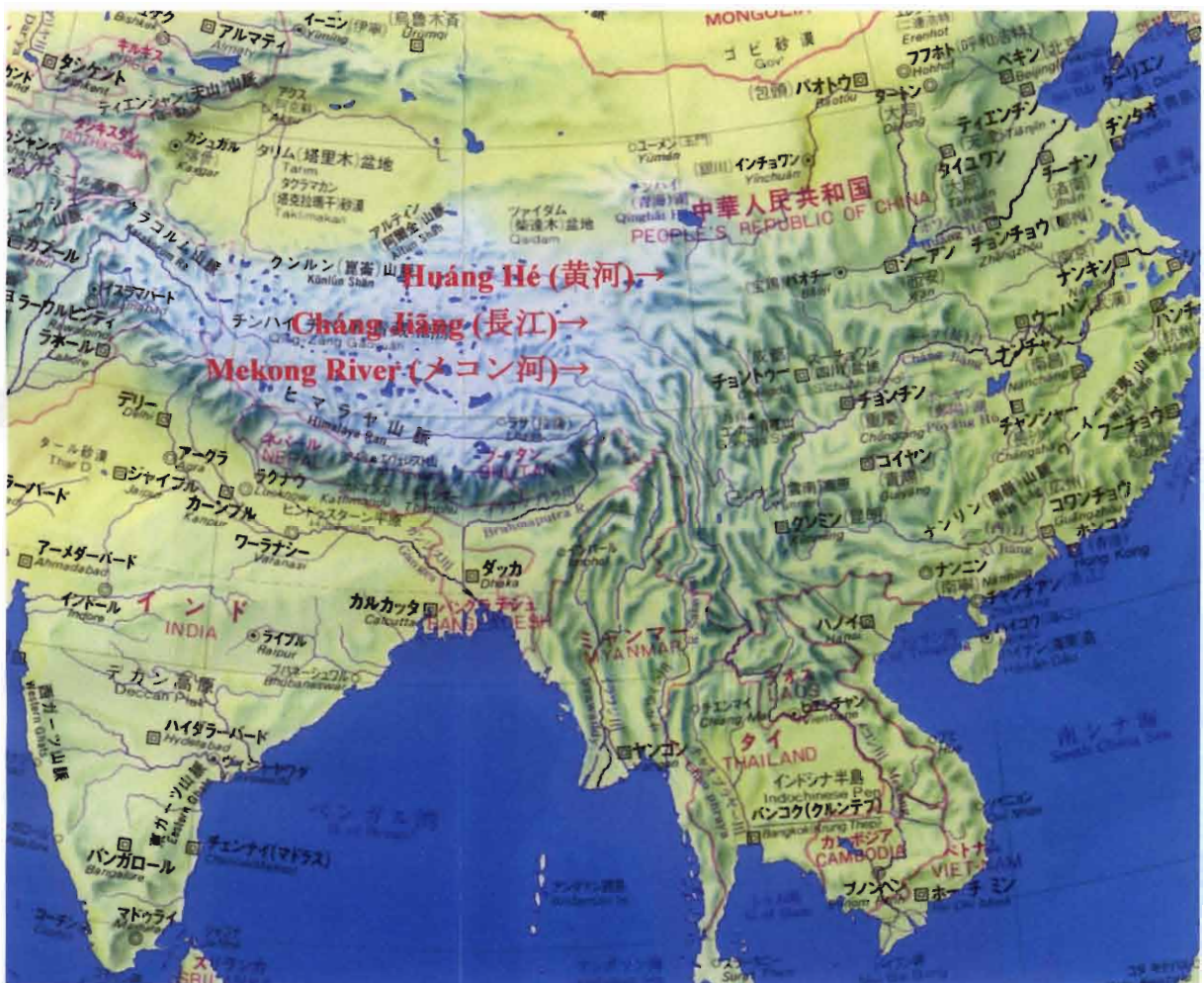


Fig. 1-4. Three rivers of Huáng Hé, Cháng Jiāng and Mekong River rise in Tibetan Plateau.



Fig. 1-5. Yak (*Bos grunniens*). Upper: a female and a calf, and lower: a male.

第2章 チベット高原北部金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 優占野草地における 暖季放牧地と寒季放牧地でのヤク (*Bos grunniens*) の採食行動および採食植物

第1節 目的

草食動物による選択採食は採食行動や最適採食戦略理論の核心的な問題であり、放牧生態学研究の基本的な問題の一つでもある。家畜の選択採食とそれに影響する要因については詳細な論述がなされている (ARNOLD and HILL 1972)。放牧家畜による植物の選択採食に影響する要因としては、植物の種構成、空間構造、現存量、栄養成分、形態的特徴、味とにおい、生育季節と生育期などがあり、植物の多くの要因が関わっている (BLACK and KENNEY 1984, O'REAGAN 1993)。放牧家畜は採食の過程で一定の植物選択性を示すことが多く、特に草地の植物構成が多様で、植生分布が複雑で、利用可能な牧草が豊富な時に家畜の採食植物選択性は強いが、草地植生組成が比較的単純であれば、家畜は弱い選択性しか示さない (ARNOLD 1966)。近年、放牧生態学の発展により放牧家畜の行動に関する研究が多く行われているが、草地植生と放牧ヤクの採食行動との関係に対する検討はいまだ行われていない。そこで、本章では、金露梅の優占する暖寒 2 季輪換放牧草地において、放牧ヤクの採食行動、採食植物、牧区内位置とその季節による変動を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料および方法

2.1 調査地、放牧地および家畜管理

調査地の位置を図 2-1 に示した。調査地は、中国チベット高原北部祁連山脈北支脈南側 (37°35'N 101°25'E) に位置する中国青海省門源回族自治州皇城郷の緩斜面野草放牧地で、標高は 3280—3340m、年間降水量は 509.3mm、気温は -31.5—27.5°C である。野草放牧地は *P. fruticosa* (金露梅) が優占種で、*Kobresia humilis*, *Poa pratensis*, *Elymus nutans*, *Kobresia capillifolia* などが次に優占する種である。

放牧地パドック (牧区) 配置図を図 2-2 に示した。本放牧地では過去 20 年間以上に

わたり、暖季放牧パドック（WSP）では面積 31.9 ha に約 50 頭のヤクを 4 月中旬から 10 月中旬まで約 185 日間、寒季放牧パドック（CSP）では面積 23.2 ha に約 45 頭のヤクを 10 月中旬から翌年の 4 月中旬まで約 180 日間放牧する輪換放牧が行われ、年により野草の生育量に従って利用期間の調整を行っている。畜舎はなく、夜間は住居に近接するパドックにヤクを繋留し、朝から夕方まで草地に放牧した。飲水は日中 1-2 回パドックに隣接する川で行わせた。夏季は朝 8 時から 19 時まで、冬季は朝 8 時 30 分から 18 時まで放牧を行った。

2.2 植生調査

WSP において 2005 年 8 月 6-10 日、CSP において 12 月 26-30 日に、50 m のライントランセクトを 24 本設置し、系統抽出ポイント法によって 1 m 間隔で出現した植物種名および草高（または樹高）を記録し、植物種ごとの出現頻度と植物高を求めた。また、パドック毎に 50 cm × 50 cm のコドラート法で植物の植被率および種別の被度を求めた。

植物種 i の優占度を種の重要値（Importance value, 以下：IV）（任 1998）で表した。

$$IV_{3i} = (HT_i' + C_i' + Fi')/3$$

ここで、 HT_i' 、 C_i' 、 Fi' は群落構成種の植物高（HT）、被度（C）および出現頻度（F）の合計をそれぞれ 100% としたときの植物種 i の相対値である。

2.3 採食植物と採食量の調査

2.3.1 採食植物

ヤクは警戒心が強く接近しにくいいため、採食植物は糞の顕微鏡による検査法（SPARKS and MALECHECK 1968, SANDERS *et al.* 1980, VAVRA and HOLECHEK 1980）を用いて推定した。糞は 24 時間の排糞全量を採取して供試した。なお、*Kobresia* spp, *Poa* spp, *Astragalus* spp, *Polygonum* spp, *Carex* spp, *Aster* spp, *Potentilla* spp, *Gentiana* spp などの植物については属単位で集計した。

植物種 i の採食割合は以下のように求めた。

採食割合：PDi（Proportion in diet）= 植物種 i の細胞壁破片数/全植物細胞壁破片数

2.3.2 植物選択性

植物種 i のヤクによる選択性を Preference index および Ivlev's electivity index（Ivlev 1961）の 2 つの変数により評価した。

Preference index：PI $_i$ = PDi / IV $_i$

Ivlev's electivity index：IEI $_i$ = (PDi - IV $_i$) / (PDi + IV $_i$)

2.3.3 採食量

採食量は全糞採取による 4N 塩酸不溶灰分 (AIA) 法によって推定した。採食植物は模擬サンプリング法により採取し、電子レンジを用いて恒量になるまで乾燥して分析に供した。

$$\text{採食量} = \text{排糞量} \times \text{糞中 AIA 含量} / \text{草中 AIA 含量}$$

体重当たり採食量を推定するために、ヤクの胸囲と体長を測定し、以下の式 (張 1989) を用い体重を推定した。

$$\text{ヤクの体重 (W)} : W = (\text{胸囲}^2 \times \text{体長}) \times 0.75 / 10800$$

2.4 行動調査

2.4.1 採食行動調査

WSP では 2005 年 8 月 8・9 日の 2 日間 (図 2-3), CSP では 2005 年 12 月 27・28・29 日の 3 日間 (図 2-4), 3 頭のヤクの採食行動の観察を行った。観察は朝の放牧開始後に採食行動が安定してから行い、9 時-12 時を午前 (AM), 14 時-17 時を午後 (PM) とし、1 頭につき午前と午後各 20 分間観察した。観察時間中には、各パッチにおける採食開始と終了時間 (採食時間), バイト数, 歩 (ステップ) 数およびフィーディングステーション (FS) 数, さらにパッチ間の移動時間と歩数を記録した。

2.4.2 行動位置調査

WSP では 2005 年 8 月 8・9・10 日 8:00-19:00, CSP では 2005 年 12 月 27・28・29 日 8:30-18:00 に、ヤク 5 頭の頭部上に GPS 受信機 (BGDL-II, (株) 光電製作所) (福田 2002, FUKUDA *et al.* 2003) を装着し、パドック内での位置の緯度・経度を記録した。それらの緯度・経度データを用い、WSP および CSP の夜間繫留パドックへのゲートからのヤクの直線距離を以下の Hubeny の距離計算式 (Hubeny 1988) を用いて計算した。子午線曲率半径および卯酉線曲率半径は、国際基準座標系に準拠した世界測地系に基づく測量法施行令第 2 条の 2 に定める楕円体の値により計算した。

$$DST = \sqrt{((M \times dLA)^2 + (N \times \cos(aLA) \times dLO)^2)}$$

ここで、

DST = 2 点間距離

aLA = 2 点の平均緯度 (ラジアン)

dLA = 2 点の緯度差 (ラジアン)

dLO = 2 点の経度差 (ラジアン)

$$M (\text{子午線曲率半径}) = 6335439 / \sqrt{(1-0.006694 \times \sin(aLA))^2}^3$$

$$N (\text{卯酉線曲率半径}) = 6378137 / \sqrt{(1-0.006694 \times \sin(aLA))^2}$$

である。

2.5 統計処理

データは平均値 ± 標準偏差で示し、パドックまたは時間を要因として、Wilcoxon test により有意差が示された場合に、処理区間の差の検定を Tukey-Kramer test または student t-test により行った。

第3節 結果

3.1 植生

出現種数は WSP では 24 属 37 種、CSP では 30 属 44 種で、いずれも *P. fruticosa* が優占種であった。WSP では *K. humilis* が次に優占する種で、*P. pratensis*, *Potentilla anserina*, *Ptilagrostis dichotoma*, *Leontopodium nanum*, *E. nutans*, *Carex atrofusca* などとその次に優占する種となっていたのに対して、CSP では *P. pratensis* が次に優占する種で、イネ科の *Stipa purpurea*, *E. nutans*, カヤツリグサ科の *C. atrofusca*, *K. capillifolia* およびタデ科の *Polygonum viviparum* など草高の高い種がその次に優占する種であった。

3.2 ヤクの採食植物

WSP と CSP におけるヤクの採食植物を表 2-1 に示した。WSP と CSP ではそれぞれ 19 および 16 の草本種の採食が確認された。WSP では *Kobresia* spp (28.8%) と *Poa* spp (22.1%) が最も多く採食され、続いてイネ科の *P. dichotoma* (7.0%) , *E. nutans* (5.5%) , キク科の *L. nanum* (5.4%) およびマメ科の *Astragalus* spp (5.3%) が多く採食された。これらにイネ科の *S. purpurea* (5.2%) を加えた上位 7 種 (属) の採食割合は 79.3% となった。CSP では *Poa* spp (35.9%) の採食が最も多く、次に *S. purpurea* (14.1%) , *Kobresia* spp (13.3%) , *E. nutans* (8.3%) , *L. nanum* (6.9%) , *Astragalus* spp (6.3%) の順で、これら上位 6 種 (属) が 84.7% を占めた。なお、WSP・CSP ともに木本植物の採食はみられなかった。

3.3 ヤクによる植物選択性

Preference index と Ivlev's electivity index (表 2-1) によると、WSP では *Astragalus* spp

が最も好まれ、続いて *S. purpurea* > *Androsace umbellata* > *Taraxacum mongolicum* > *Gueldenstaedtia diuersifolia* > *Poa* spp の順に好まれた。CSP では *Saussurea superba* が最も好まれ、続いて *Astragalus* spp > *L. nanum* > *A. umbellata* > *Kobresia* spp > *Poa* spp, *S. purpurea* の順で好まれた。他方, *Carex* spp, *Potentilla* spp, *Koeleria cristata*, *Helictotricum tibeticum* は WSP と CSP の両方で避けられた。*T. mongolicum* は WSP では好まれたが、CSP では採食されなかった。

採食植物の相対優占度、採食割合、Preference index および Ivlev's electivity index 間の相関係数を表 2-2 に示した。ヤクの採食植物各種の割合と草地植生構成植物各種の相対優占度との間に WSP ($r=0.909$, $p<0.0001$) と CSP ($r=0.934$, $p<0.0001$) でともに高い相関が認められた。しかし、採食植物各種の割合と Preference index (WSP: $r=0.184$ および CSP: $r=0.188$, $p>0.05$) との間の相関は低く、Ivlev's electivity index とは WSP で $r=0.288$ ($p>0.05$), CSP では $r=0.488$ ($p<0.05$) であった。

3.4 ヤクの採食量

WSP と CSP におけるヤクの採食量を表 2-3 に示した。ヤクの採食量は WSP では 5045 g/head/day で、CSP では 4274 g/head/day であった。1 頭当たりの採食量では両牧区の間には有意差が認められなかったものの、体重当たりの採食量は、WSP では 33.4 gDM/kgBW/day, CSP では 20.5 gDM/kgBW/day で、WSP が CSP よりも多かった。代謝体重当たりの採食量も WSP>CSP ($p<0.05$) となった。

3.5 ヤクの採食行動

成雌ヤクの WSP および CSP での採食行動を表 2-4 に示した。パドック間で比較すると、単位時間当たり訪問パッチ数、パッチ内採食時間、パッチ内ステップ速度、パッチ間移動時間およびパッチ間ステップ速度には差はなかったが、パッチ当たりバイト数 (67.4 vs. 37.2 bites/patch), パッチ当たり FS 数 (7.1 vs. 5.9 FS/patch), パッチ内歩数 (6.1 vs. 2.5 steps/patch), パッチ内バイト速度 (1.2 vs. 0.7 bites/sec) は WSP が CSP よりも有意に大きかった ($p<0.001$)。逆に、パッチ間歩数は WSP が CSP よりも有意に少なかった (4.4 vs. 5.8 steps, $p<0.01$)。

AM と PM を比較すると、WSP では、単位時間当たり訪問パッチ数、パッチ内採食時間、パッチ当たりバイト数、パッチ内バイト速度、パッチ当たり FS 数、パッチ内ステップ速度、パッチ間歩数、パッチ間ステップ速度に差はなかったが、AM が PM よりもパッチ内歩数 (7.2 vs. 5.2 steps/patch) は有意に多く ($p<0.05$), パッチ間移動時間

(7.7 vs. 13.0 sec) は有意に短かった ($p < 0.05$)。CSP では、AM が PM よりも、単位時間当たり訪問パッチ数 (0.7 vs. 1.3 patches/min) は少なく、パッチ内採食時間 (71.9 vs. 41.4 sec/patch) とパッチ間移動時間 (13.8 vs. 5.8 sec) が長く、パッチ当たりバイト数 (51.7 vs. 29.1 bites/patch)、パッチ当たり FS 数 (10.1 vs. 3.5 FS/patch) およびパッチ間歩数 (8.8 vs. 4.1 steps) が有意に多かった ($p < 0.05$)。パッチ内バイト速度、パッチ内歩数、パッチ内ステップ速度およびパッチ間ステップ速度には差はなかった。

3.6 ヤクの放牧行動軌跡と位置

図 2-5 に WSP、図 2-6 に CSP での 3 日間のヤク 5 頭の放牧行動軌跡を示した。3 日間とも WSP では西側牧柵中間点または夜間繫留パドックへのゲートを通して、CSP では南端の夜間繫留パドックへのゲートを通して、西側柵に隣接する川で 1 日に 1-2 回の飲水を行った。

表 2-5 に WSP と CSP における時間帯ごとの夜間繫留パドックからの直線距離でのヤクの位置を示した。平均距離は WSP が 449.2m、CSP が 334.2m であった。時間帯ごとに距離を比較すると、いずれのパドックも P1 が最も大きく P2 が最も小さかった ($p < 0.001$)。

図 2-7 に WSP と CSP における夜間繫留パドックからの直線距離 100m ごとのヤクの位置分布割合を P1・P2・P3 の時間帯ごとに示した。100m ごとの分布割合は、WSP では P1 が 1.6-22.7%、P3 が 2.0-31.2% で、全体に分布したが、飲水行動の行われる時間帯の P2 ではゲート位置 (325m) 近傍の 300-400m が 76.8% を占め、500m 以上の地点には分布しなかった。CSP では、P1 が 0.3-16.0% の範囲で全体に分布したが、P2 では 500m 以下に 4.4-30.0%、P3 では 600m 以下に 7.0-30.4% の分布を示した。

第 4 節 考 察

家畜の選択採食性は季節によって大きく変化する。夏は植物が成長するため、植物が相対的に豊富で、家畜の植物に対する選択性も高くなる。冬には植物の現存量が減少する一方であるから、採食選択性も低くなるとされている (ZHAO and CUI, 1999)。また、植物の嗜好性、形態学的特徴、植物の生育季節および気候、地形などが放牧家畜の植物選択性に影響を及ぼす (HEADY 1964, COOK 1959, NAGY 1969, HANLEY and HANLEY

1982, O'REAGAN and MENTIS 1989, O'REAGAN and TURNER 1992, OWENS *et al.* 1991)。嗜好性の高い植物あるいは植物体の嗜好性の高い部位が家畜に選択される確率が高い。牧草の化学成分と嗜好性とは関連が高く、タンパク質含量と牛の選択性とは正の相関を示すが、粗繊維含量とは負の相関を示すことが知られている (COOK 1959)。本放牧地ではWSPにおいて採食された植物は19種 (または属) で、上位 7種 (属) の採食割合は79.3%を占めていたのに対してCSPでは16種 (属) で、上位 6種 (属) で84.7%を占めていた。WSPでは *Astragalus* spp, *A. umbellata*, *T. mongolicum*, *G. diuersifolia* など柔らかくてタンパク質含量の高い広葉草本が好まれ、次いで *Poa* spp などであったが、CSPでは *S. superba*, *Astragalus* spp のほかにキク科植物の *L. nanum* が好まれた。他方、*Potentilla* spp, *Helictotrichon tibeticum*, *Carex* spp, *K. cristata* など茎が硬くて葉の少ない植物はWSPとCSPの両方で避けられた。*T. mongolicum* はWSPでは好まれたが、CSPでは選択されなかった。また、ヤクの採食植物各種の割合と草地植生構成植物各種の相対優占度との間にWSPとCSPでともに高い相関が認められた。しかし、採食植物各種の割合と嗜好性を示す指数との間の相関は低かった。これらのことから、ヤクの摂取量の多い植物と嗜好性の高い植物とは一致せず、草地の可食草種資源の変化に伴い変動することが明らかになった。CSPでは広葉草本の採食が少なかったが、これは、ヤクがCSPに10月16日に入牧してから調査時の12月27日までの2ヵ月半に、広葉草本植物が枯死し、ヤクの採食、踏み付けと強い風で可食部が少なくなり、硬くて嗜好性の低い茎のみが残っていたためであると考えられる。

採食行動については、WSP において AM と PM とを比較すると、採食時間、パッチ内バイト数、バイト速度、FS 数、パッチ間歩数には差がなかったが、パッチ内歩数は AM が PM よりも多く、パッチ間移動時間は短かった。これは、WSP では採食行動が相対的に安定してはいるが、午後には午前よりもパッチの選択が強くなったことを示していると考えられる。また、夜間は繫留され採食できないため、ヤクは AM には採食量を多くして空腹を満たそうとし、空腹がある程度満たされた PM にはパッチに対する選択を高めていたと考えられる。

WSP でのバイト速度は 1.2 bites/sec と非常に高かった。WSP の野草は短い、柔らかくて採食しやすいため、バイト速度が高かったと考えられた。ヤクは補助飼料の給与なしで周年放牧されているため、体重も季節によって大きく変動する。夏から秋にかけては栄養価の高い野草の摂取により体重が増加するが、冬季には草地に残っている枯れた

野草では生命維持分の栄養しか摂取できず、体重は大きく減少する（張 1989）。ヤクは夏から秋にかけて栄養分とエネルギーを貯蓄して 5 月中旬までの長い冬を越す野生動物的な本能から、バイト速度を極限まで高めていると推測される。

CSP では WSP と比較しパッチ内バイト数が 0.55 倍と少なく、バイト速度が遅く（0.58 倍）、FS 数（0.83 倍）とパッチ内歩数（0.41 倍）が少なく、パッチ間歩数は多く 1.32 倍であった。また、CSP では PM には AM と比較し、単位時間当たり訪問パッチ数は 1.9 倍に増加したが、パッチ内採食時間は 0.57 倍、パッチ内バイト数 0.56 倍、FS 数 0.34 倍に減少し、パッチ間移動時間と歩数も減少した。

ヤクのパドック内位置分布は時間帯により異なっていた。WSP と CSP のどちらも P1 にはパドック全体に分布し、飲水行動の行われた P2 には牧柵ゲート付近に分布したが、P3 には WSP では全域に分布はしたが WSP と CSP の両牧区ともに 300m から 500m に多く分布した。

採食量は WSP で 33.4 gDM/kgBW/day、CSP で 20.5 gDM/kgBW/day で、WSP が CSP よりも多かった ($p < 0.05$)。しかし、ヤクは本来 1 年 1 産の動物であるにもかかわらず 2 年に 1 産しかしておらず（Zi 2003）、暖季には寒季に減少した体重を回復させるための栄養は摂取できていても、繁殖に配分するだけの十分な栄養は摂取できていないと考えられた。

冬に野草が枯死すると、可食草量が少なくなると採食植物探索に費やす時間が多くなり、粗繊維の含有量が高く栄養価も低くなり、咀嚼に時間がかかるため、採食速度が遅くなり、採食時間は長くなる。採食時間の延長とともに、家畜が移動に使うエネルギーは増加し、生産に利用できるエネルギーは減少するから、短い時間内で多くの野草を摂取することが家畜にとっての最適戦略である（VALLEN-TAINE 1990）。草量が多くて質が高いとき、家畜の採食時間は短くなるが、草量が少なく質が低いときには採食時間が長くなる（VALLEN-TAINE 1990）。草量が少なくなると、バイトサイズが制限される。家畜は採食時間とバイト速度を増やして採食量の減少を補償しようとする。しかし、バイトサイズがさらに小さくなると、補償の効果は弱まり、採食時間も減少するため 1 日当たり摂取量は減少する（BURLISON *et al.* 1991）。WSP では野草の草高が低くて現存量は少なかった（Li *et al.* 2006）ため、バイト数とバイト速度を増やして採食したと考えられ、CSP では草高は高いが、草が枯死していたため草質が低下して、採食量も低かったと考えられた。GILLINGHAM *et al.*（1997）も鹿の調査で同様の結果を報告している。

これらのことから、ヤクの採食植物種選択は優占度に影響され、パドックと時間帯により採食行動とその位置を変え牧区全体を利用することで栄養摂取を最大にしようとしていたが、暖季には寒季に失った体重を回復させることはできても繁殖に必要な養分は摂取できず、寒季には維持要求量も満たすことができていないことが明らかとなった。暖季と寒季両季節ともに、ヤクは十分な栄養を摂取していない状態にあり、長期暖寒 2 季輪換放牧による草地の劣化がヤクの生産性にも影響を及ぼしていると推察された。

第 5 節 摘 要

暖寒 2 季輪換放牧金露梅 (*P. fruticosa*) 優占草地 (暖季放牧地 : WSP, 寒季放牧地 : CSP) において放牧ヤクの採食行動, 採食植物の選択, パドック内位置とそれらの放牧季節による違いについて検討した。その結果, WSP と CSP において, いずれも *P. fruticosa* が優占種であった。WSP では *K. humilis* が続いて優占する種で, *P. pratensis*, *P. anserina*, *P. dichotoma*, *L. nanum*, *E. nutans*, *C. atrofusca* などがその次に優占する種となっていたのに対して, CSP では *P. pratensis* が続いて優占する種で, イネ科の *S. purpurea*, *E. nutans*, カヤツリグサ科の *C. atrofusca*, *K. capillifolia* およびタデ科の *P. viviparum* など草高の高い草種がその次に優占する種であった。採食植物は, WSP では *Kobresia* spp (28.8%) と *Poa* spp (22.1%) が最も多く, 上位 7 種 (属) の採食割合は 79.3% で, 19 種 (属) の採食を確認した。CSP では *Poa* spp (35.9%) の採食が最も多く, 次に *S. purpurea* (14.1%) , *Kobresia* spp (13.3%) が多く採食された。上位 6 種の採食割合が 84.7% で, 16 種 (属) の採食が確認された。WSP と CSP でともに木本植物の採食はなかった。WSP では *Astragalus* spp が最も好まれ, 続いて *S. purpurea* > *A. umbellata* > *T. mongolicum* > *G. diuersifolia* > *Poa* spp の順に好まれた。CSP では *S. superba* > *Astragalus* spp > *A. umbellate* > *L. nanum* > *Kobresia* spp > *Poa* spp の順に好まれた。*Carex* spp, *Potentilla* spp, *K. cristata*, *H. tibeticum* は WSP と CSP の両方で避けられた。ヤクの採食植物各種の割合は草地植生構成種の相対優占度との間に WSP と CSP でともに高い相関を示したが, 嗜好性を示す指数との間の相関は低く, 摂取量の多い植物と嗜好性の高い植物とは一致しなかった。体重当たり日採食量は WSP で 33.4 gDM/kgBW/day, CSP で 20.5 gDM/kgBW/day で, WSP が CSP よりも多かった ($p < 0.05$)。しかし本来 1

年1産のヤクが2年に1産しかしていないことから、暖季に繁殖に必要な栄養は摂取できていないと考えられた。採食行動を午前（AM）と午後（PM）で比較すると、WSPではパッチ内採食時間とパッチ間移動時間はともにAMがPMよりも長く（ $p<0.001$ ）、パッチ内FS数とバイト数はいずれもPMがAMよりも有意に多かった（ $p<0.0001$ ）。CSPではWSPよりもパッチ内バイト数が少なく、バイト速度が遅く、FS数とパッチ内歩数が少なく、パッチ間歩数は多かった。また、PMにはAMと比較し、単位時間当たり訪問パッチ数は1.9倍に増加したが、パッチ内採食時間は0.57倍、パッチ内バイト数0.56倍、FS数0.34倍に減少し、パッチ間移動時間と歩数も減少した。ヤクのパドック内位置分布を時間帯により比較すると、WSPとCSPのどちらもP1（WSP：8:02-12:00, CSP：8:32-12:00）にはパドック全域に分布し、飲水行動の行われたP2（WSP：12:02-15:30, CSP：12:02-15:00）には牧柵ゲート付近に分布したが、P3（WSP：15:32-19:00, CSP：15:02-18:00）にはWSPではパドック全域に、CSPでは600m以内に分布した。

これらのことから、ヤクの採食植物種選択は優占度に影響され、パドックと時間帯により採食行動とその位置を変えて栄養摂取を最大にしようとしていたが、暖季と寒季の両季節ともに、十分な栄養を摂取できていない状態にあり、草地の劣化がヤクの生産性にも影響を及ぼしていると推察された。

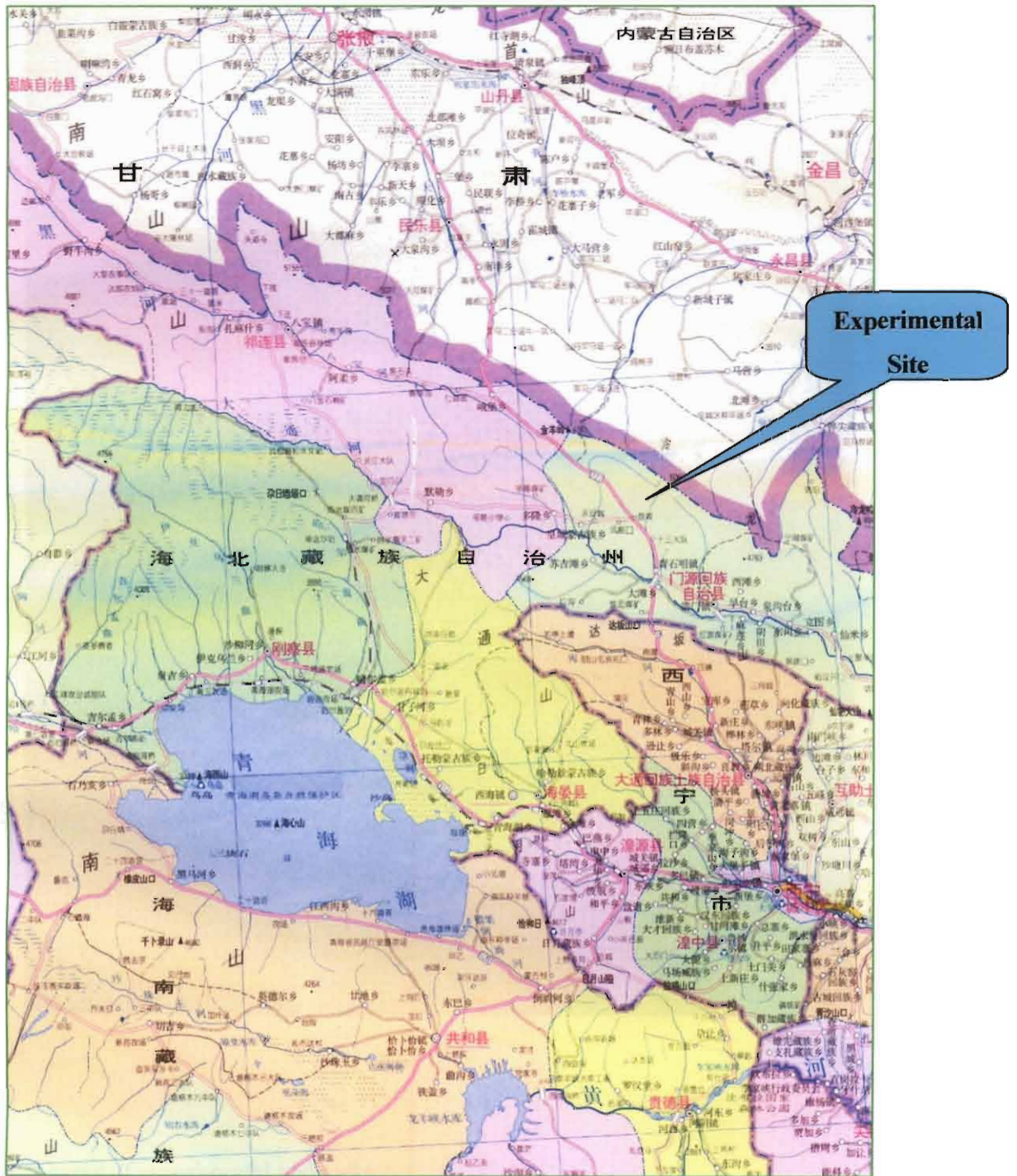


Fig. 2-1. Experimental site in Mengyuan Prefecture, Heibei State, Qinghai Province, China.



Fig. 2-2. Layout of experimental paddocks .

Yaks were rotationally grazed between WSP in warm season (mid-April to mid-October) and CSP in cold season (rest of the year) and were kept in the night paddock during night. The latitudes and longitudes of fence line were recorded with GPS receiver and the lengths of fence lines were calculated from those data.



Fig. 2-3. Observation of grazing behaviour of yaks in warm-season paddock.



Fig. 2-4. Observation of grazing behaviour of yaks in cold-season paddock.

Table 2-1. Selection by yaks of major herbaceous plants in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Species (genus)	Proportion in paddock ¹		Proportion in diet		Preference index		Ivlev's electivity index	
	WSP ²	CSP ²	WSP	CSP	WSP	CSP	WSP	CSP
<i>Kobresia</i> spp	22.67	7.55	28.85	13.26	1.27	1.76	0.12	0.27
<i>Poa</i> spp	13.94	24.07	22.09	35.92	1.58	1.49	0.23	0.20
<i>Ptilagrostis dichotoma</i>	6.99	2.91	6.95	2.28	0.99	0.78	0.00	-0.12
<i>Elymus nutans</i>	5.61	8.60	5.52	8.28	0.98	0.96	-0.01	-0.02
<i>Leontopodium nanum</i>	6.64	3.31	5.35	6.92	0.81	2.09	-0.11	0.35
<i>Astragalus</i> spp	1.96	1.11	5.29	6.33	2.70	5.70	0.46	0.70
<i>Stipa purpurea</i>	2.25	9.45	5.21	14.06	2.32	1.49	0.40	0.20
<i>Lancea tibetica</i>	2.81	0.56	3.20	0	1.14	0.00	0.06	-1.00
<i>Polygonum</i> spp	2.25	5.77	3.11	1.91	1.38	0.33	0.16	-0.50
<i>Carex</i> spp	4.17	7.04	2.87	2.54	0.69	0.36	-0.18	-0.47
<i>Potentilla</i> spp	9.29	2.79	2.79	1.36	0.30	0.49	-0.54	-0.34
<i>Androsace umbellata</i>	1.20	0.65	2.50	1.21	2.08	1.86	0.35	0.30
<i>Koeleria cristata</i>	5.28	4.15	2.10	2.28	0.40	0.55	-0.43	-0.29
<i>Saussurea superba</i>	0.83	0.16	1.23	1.25	1.48	7.69	0.19	0.77
<i>Taraxacum mongolicum</i>	0.62	0.88	1.21	0	1.95	0.00	0.32	-1.00
<i>Helictotrichon tibeticum</i>	3.92	3.67	0.80	1.15	0.20	0.31	-0.66	-0.52
<i>Plantago asiatica</i>	3.92	0	0.41	0	0.10	—	-0.81	—
<i>Gueldenstaedtia diuersifolia</i>	0.23	0	0.41	0	1.78	—	0.28	—
<i>Thalictrum alpinum</i>	1.86	0.40	0.21	0	0.11	0.00	-0.80	-1.00
<i>Draba oreades</i>	0	1.97	0	1.15	—	0.58	—	-0.26
<i>Ligularia virgaurea</i>	0	1.40	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Aster</i> spp	1.13	3.21	0	0	0	0.00	-1.00	-1.00
<i>Anaphalis lactea</i>	0	1.87	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Ranunculus brotherusii</i>	0	0.55	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Pedicularis kansuensis</i>	0	1.25	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0	0.41	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Notopterygium forbesii</i>	0.45	1.07	0	0	0	0.00	-1.00	-1.00
<i>Carum buriaticum</i>	0.16	1.01	0	0	0	0.00	-1.00	-1.00
<i>Melandrium apricum</i>	0	0.67	0	0.10	—	0.15	—	-0.74
<i>Ephedra sinica</i>	0	1.75	0	0	—	0.00	—	-1.00
<i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.87	0.87	0	0	0	0.00	-1.00	-1.00
<i>Gentiana</i> spp	0.07	0.93	0	0	0	0.00	-1.00	-1.00

¹Importance value.

²WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

Table 2-2. Correlation coefficients among proportion in paddock (Importance value), that in diet, preference index and Ivlev's electivity index of major herbaceous plants in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

	Proportion in paddock ²	Proportion in diet	Preference index
WSP¹			
Proportion in paddock	—	—	—
Proportion in diet	0.909***	—	—
Preference index	-0.172	0.184	—
Ivlev's electivity index	-0.051	0.288	0.945***
CSP¹			
Proportion in paddock	—	—	—
Proportion in diet	0.934***	—	—
Preference index	-0.023	0.188	—
Ivlev's electivity index	0.317	0.488*	0.806***

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Importance value.

*p<0.05, ***p<0.001.

Table 2-3 Herbage intake of yak cows in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

	Body weight of yak (kg)	Fecal output (g/head/day)	AIA ¹ in feces (%)	AIA in herbage (%)	Herbage intake (g/head/day)	Herbage intake (g/kgBW/day)	Herbage intake (g/kgBW ^{0.75} /day)
WSP ²	150.3±6.9 ^b	1666±269	10.47±0.12	3.45±0.13	5045±767	33.4±3.7 ^a	117.0±14.2 ^a
CSP ²	212.0±22.0 ^a	1493±86	10.33±0.06	3.61±0.04	4274±247	20.5±2.7 ^b	77.7±8.6 ^b

Values are expressed as mean ± standard deviation.

¹ Acid insoluble ash.

² WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

^{ab} Means with different superscripts within a column differ significantly at $p < 0.05$ by student t-test.

Table 2-4. Foraging behavior of yak cows in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Item	Paddock ¹ and period ²						P value	
	WSP			CSP			Paddock	Period
	All	AM	PM	All	AM	PM		
Number of patches observed	218	104	114	367	132	235	—	—
Number of patches visited per minute, patches/min	0.9±0.3	0.9±0.3 ^{ab}	1.0±0.3 ^{ab}	1.0±0.4	0.7±0.2 ^b	1.3±0.4 ^a	ns	*
Foraging time per patch, sec/patch	55.9±66.3	62.6±79.3 ^{ab}	49.7±51.3 ^{bc}	52.4±52.6	71.9±63.7 ^a	41.4±41.5 ^c	ns	***
Bite number per patch, bites/patch	67.4±76.4	71.7±81.2 ^a	63.4±71.9 ^{ab}	37.2±36.2	51.7±43.9 ^b	29.1±28.1 ^c	***	***
Bite rate within a patch, bites/sec	1.2±0.4	1.2±0.3 ^a	1.3±0.5 ^a	0.7±0.2	0.7±0.2 ^b	0.7±0.3 ^b	***	***
Number of feeding stations per patch, FS/patch	7.1±7.7	8.2±9.0 ^a	6.2±6.1 ^{ab}	5.9±16.9	10.1±27.2 ^a	3.5±3.6 ^b	***	***
Number of steps within a patch, steps/patch	6.1±7.7	7.2±9.0 ^a	5.2±6.1 ^b	2.5±3.6	2.5±3.7 ^c	2.5±3.6 ^c	***	***
Step rate within a patch, steps/sec	0.17±0.21	0.15±0.13	0.18±0.27	0.16±0.19	0.15±0.12	0.17±0.21	ns	ns
Moving time between patches, sec	10.5±18.1	7.7±18.0 ^b	13.0±17.9 ^a	8.6±12.3	13.8±18.2 ^a	5.8±5.8 ^b	ns	***
Number of steps between patches, steps	4.4±5.9	4.1±5.9 ^b	4.6±5.8 ^b	5.8±9.7	8.8±14.6 ^a	4.1±4.6 ^b	**	***
Step rate between patches, steps/sec	0.86±1.02	0.86±0.79	0.86±1.20	0.85±0.96	0.89±0.86	0.83±1.00	ns	ns

Values are expressed as mean ± standard deviation.

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Observations were carried out during the periods from 9:00 to 12:00 (AM) and from 14:00 to 17:00 (PM) for three animals.

*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, and ns by Wilcoxon test.

^{abc}Means for AM and PM with different superscripts within a row differ significantly by Tukey-Kramer test (p<0.05).

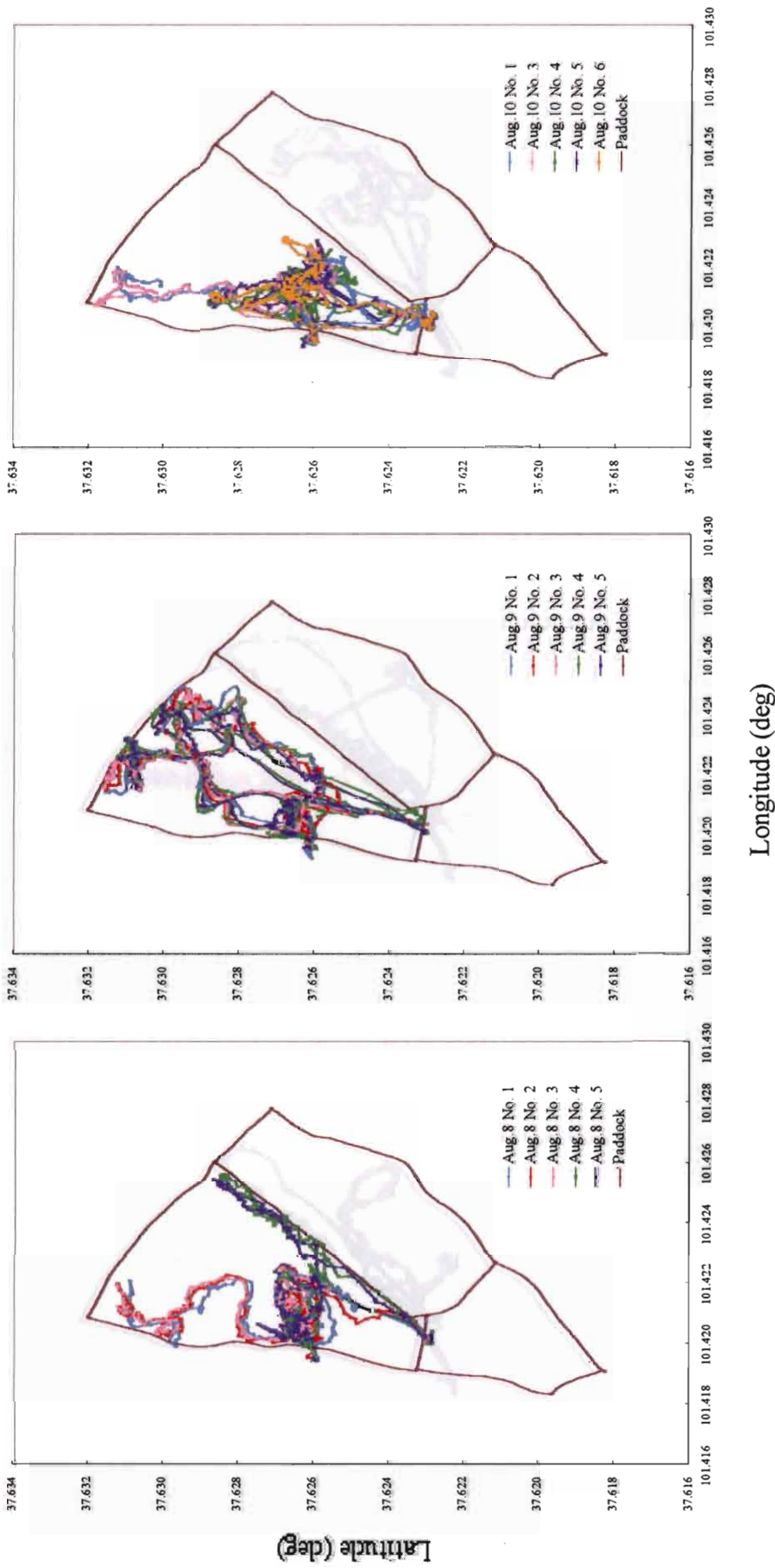


Fig. 2-5. Trackings of five yaks in warm-season paddock from 8:02 to 19:00 on three consecutive days.

The latitudes and longitudes of five yaks were recorded every 2 min by GPS receivers

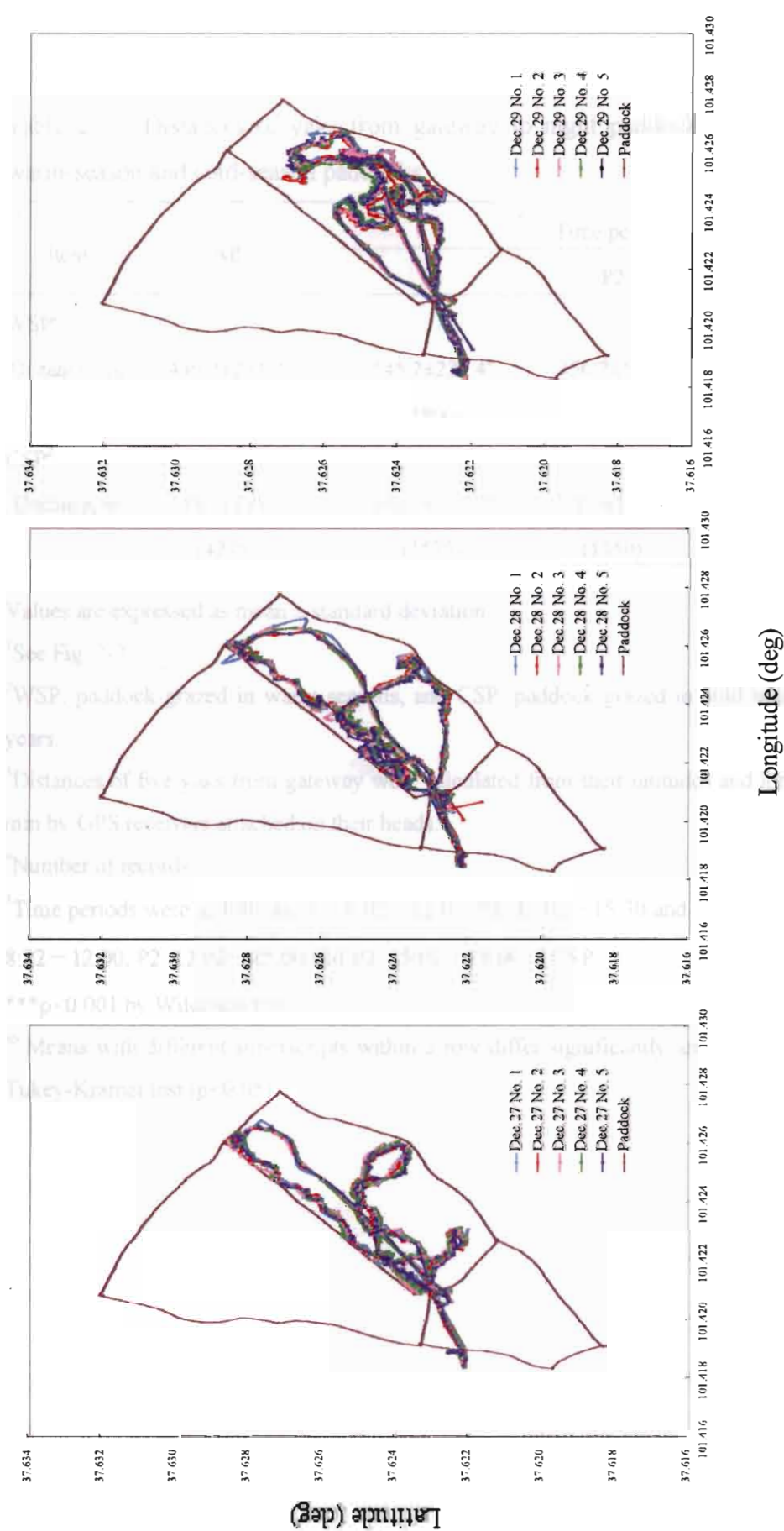


Fig. 2-6. Trackings of five yaks in cold-season paddock from 8:32 to 18:00 on three consecutive days.

The latitudes and longitudes of five yaks were recorded every 2 min by GPS receivers.

Table 2-5. Distances of yaks from gateway to night paddock¹ according to time periods in warm-season and cold-season paddocks.

Item	All	Time period ⁵			P value
		P1	P2	P3	
WSP ²					
Distance ³ , m	449.2±223.9 (4950) ⁴	545.2±229.4 ^a (1800)	356.7±55.7 ^c (1575)	431.9±273.8 ^b (1575)	***
CSP ²					
Distance, m	334.2±185.6 (4275)	436.3±213.7 ^a (1575)	211.3±106.5 ^c (1350)	338.0±131.1 ^b (1350)	***

Values are expressed as mean ± standard deviation.

¹See Fig. 2-2.

²WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

³Distances of five yaks from gateway were calculated from their latitudes and longitudes recorded every 2 min by GPS receivers attached on their heads.

⁴Number of records.

⁵Time periods were as follows; P1: 8:02–12:00, P2: 12:02–15:30 and P3: 15:30–19:00 in WSP, and P1: 8:32–12:00, P2: 12:02–15:00 and P3: 15:02–18:00 in CSP.

***p<0.001 by Wilcoxon test.

^{abc}Means with different superscripts within a row differ significantly among time periods (P1, P2, P3) by Tukey-Kramer test (p<0.05).

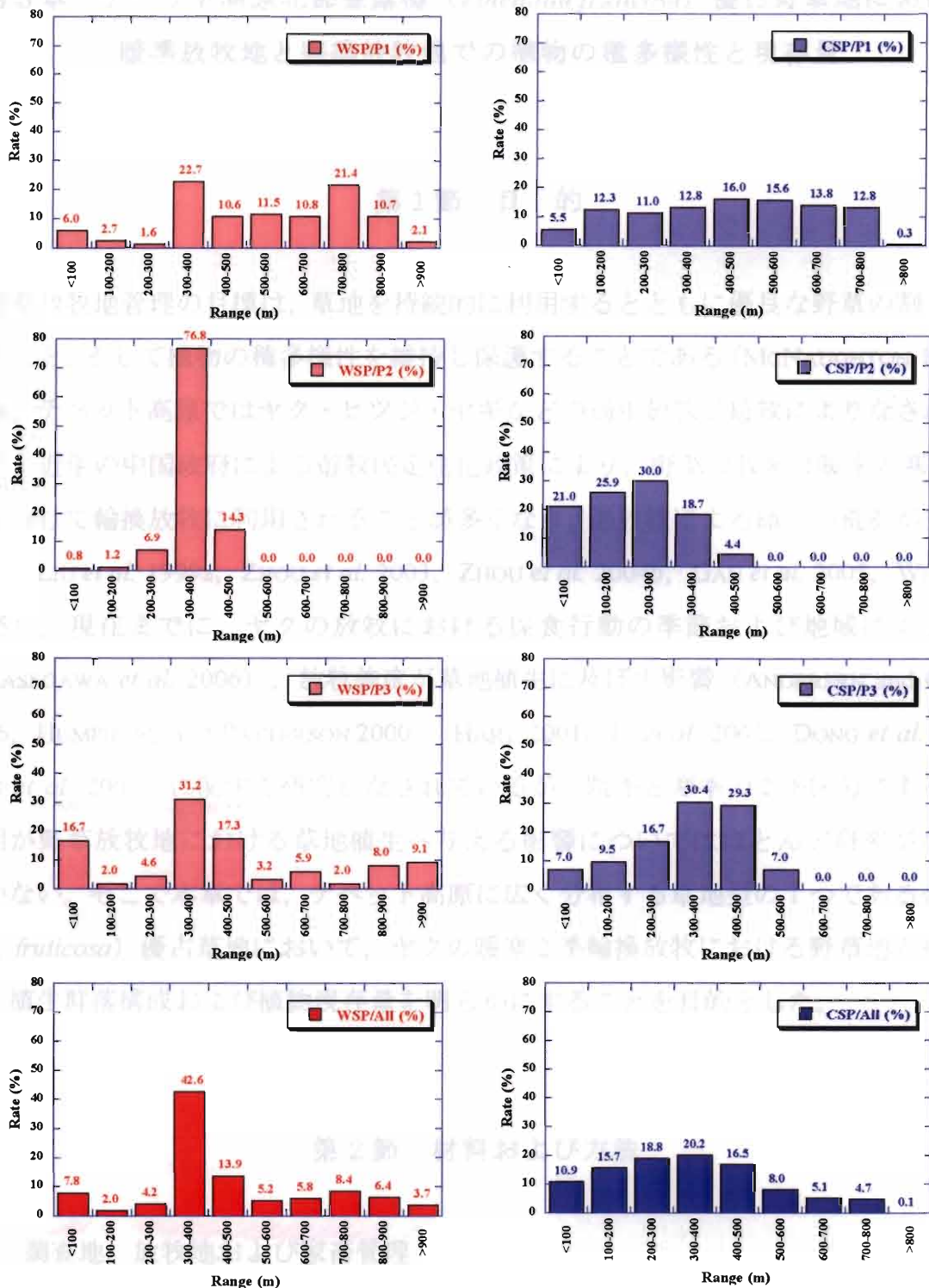


Fig. 2-7. Distribution of yaks by the distances from gateway to night paddock in warm-season and cold-season paddocks.

The latitudes and longitudes of five yaks were recorded every 2 min by GPS receivers. Day time was divided into three periods as follows; P1: 8:02—12:00, P2: 12:02—15:30 and P3: 15:30—19:00 in WSP, and P1: 8:32—12:00, P2: 12:02—15:00 and P3: 15:02—18:00 in CSP.

第3章 チベット高原北部金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 優占野草地における 暖季放牧地と寒季放牧地での植物の種多様性と現存量

第1節 目的

野草放牧地管理の目標は、草地を持続的に利用するとともに優良な野草の割合を高めること、そして植物の種多様性を維持し保護することである (McNAUGHTON 1992)。従来、チベット高原ではヤク・ヒツジ・ヤギなどの通年放牧が遊牧によりなされてきたが、近年の中国政府による遊牧民定住化政策により、野草放牧地は暖季と寒季の2季に分けて輪換放牧に利用されることが多くなり、過放牧による植生の荒廃が生じている (LIU *et al.* 1999a, ZHOU *et al.* 2003, ZHOU *et al.* 2004b, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。現在までに、ヤクの放牧における採食行動の季節および地域による違い (HASEGAWA *et al.* 2006)、放牧強度が草地植生に及ぼす影響 (ANDERSRN and CALOV 1996, HUMPHREY and PATTERSON 2000, HART 2001, LI *et al.* 2002, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005) に関する研究がなされているが、暖季と寒季の2季区分による長期利用が野草放牧地における草地植生へ与える影響についてはほとんど研究がなされていない。そこで本章では、チベット高原に広く分布する草地型の1つである金露梅 (*P. fruticosa*) 優占草地において、ヤクの暖寒2季輪換放牧における野草地の種多様性、植生群落構成および植物現存量を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料および方法

2.1 調査地、放牧地および家畜管理

第2章と同様である。

2.2 調査方法

2005年8月8-10日に、コドラート法によりWSPおよびCSPの両牧区において1m×1mコドラート18点で出現種数、群落高、被度の調査を行った。植生調査は50cm×50cmコドラート10点で行い、調査後に植物体をすべて地際から刈取り、植物種ご

とに分け、電子レンジを用いて恒量となるまで乾燥して個々の種の乾物重量を測定し、地上部現存量とした。また、ライントランセクトによる1 m 間隔サンプリング（系統抽出ポイント法）を各区で1224回反復し、植物種の出現頻度と草高を求めた。図3-1にWSP、図3-2にCSPの写真を示した。

2.3 データ解析

各草種の重要値および種多様性の算出をそれぞれ以下の式に従って行った。

2.3.1 重要値 (Importance value, IV) (任 1998)

$$IV_{4i} = (HTi' + Fi' + Ci' + Wi') / 4$$

ここで、HTi', Fi', Ci', Wi' は群落構成種の草高 (HT), 出現頻度 (F), 被度 (C) および乾物重量 (W) のそれぞれの合計を100%としたときの草種 i の相対値である。

2.3.2 種多様性 (MA *et al.* 1995)

豊富指数 : $S = n$

Shannon-Wiener 種多様度指数 : $H' = -\sum_{i=1}^n P_i \times \ln(P_i)$

Simpson 種多様度指数 : $D = 1 / \sum_{i=1}^n (P_i)^2$

Pielou 均等度指数 : $E = H' / \ln(S)$

ここで、n は草地の植物種数、Pi は種 i の相対重要値である。

2.4 統計処理

データは平均値 ± 標準偏差で示し、パドックを要因として、Wilcoxon test により検定を行った。

第3節 結果

3.1 植物の種多様性

表3-1に、WSPとCSPにおける植物の種多様性を示した。CSPでは44種（イネ科：7、カヤツリグサ科：6、広葉草本：27、灌木：4）が出現し、WSPでの37種（イネ科：6、カヤツリグサ科：5、広葉草本：23、灌木：3）よりも多かった。また、WSPではShannon-Wiener 指数、Simpson 指数および Pielou 均等度指数のすべてでCSPよりも低かった。

3.2 群落特性

WSPとCSPにおける群落特性を表3-2に示した。WSPの植被率および群落高はともにCSPよりも有意に低かった ($p < 0.01$)。種数密度は、WSPが7-16 種/m²で、CSP (17-22 種/m²) よりも少なかった ($p < 0.001$)。

3.3 地上部現存量

WSPとCSPの地上部現存量を表3-3に示した。地上部現存量は、WSPでは177.0 g DM/m²で、CSPでは251.0 g DM/m²であった。構成割合は、WSPではGramineae 2.3% (4.1 g DM/m²)、Cyperaceae 7.8% (13.7 g DM/m²) および*P. fruticosa* (金露梅) 71.3% (126.2 g DM/m²) に対し、CSPではそれぞれ14.7% (37.0 g DM/m²)、4.6% (11.5 g DM/m²) および61.0% (153.1 g DM/m²) であった。栄養価の高い植物であるイネ科植物の地上部現存量はWSPがCSPよりも有意に低かった ($p < 0.01$)。

3.4 植物種組成

WSPとCSPの植物種組成を表3-4に示した。WSPとCSPにおいて、いずれも *P. fruticosa* が優占種であった。WSPでは *K. humilis* など草高が低く放牧に強い草種、*P. anserina* のような匍匐性で踏圧に強い草種と *L. nanum* のようなヤクの嗜好性が低い草種が *P. fruticosa* の次に優占する種になっていたのに対して、CSPでは *P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い草種が *P. fruticosa* の次に優占する種であり、*K. humilis*, *P. anserina*, *L. nanum* および *Lancea tibetica* などの短草型草種の出現頻度、被度および優占度がともに低かった。

第4節 考察

攪乱は自然の植物群落にとって普遍的な生態的変動要因であり (烏ら 1999, OSEM *et al.* 2002), 群落構造や現存量に影響を与える (西脇ら 1999, 烏ら 1999)。チベット高原の高寒草地はヤク・ヒツジ・ヤギなどの放牧や薬草の採取、鼠虫害などにより様々な攪乱を受けている (NOY-MEIR 1989, JIANG 1998, LIU *et al.* 1999a)。放牧は高寒草地で行われている主な土地利用方式であるが、家畜の採食と踏圧が支配的な攪乱要因である (OSEM *et al.* 2002, HOU and REN 2003, HOU *et al.* 2004, ZHOU *et al.* 2004a, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。調査地を管理している農家への聞き取りによると、本調査地は入植当初には WSP と CSP とともに同様の草地植生であ

り、20年間にわたり WSP と CSP に分けてヤクの放牧を行ってきた。これらのことから、両放牧地の植生の違いには、攪乱要因としてのヤクの選択採食と踏み付けの度合いの放牧季節による違いが影響していると推測された。

草種構成の変化に関する研究は、複雑に相互作用する生物群集に関する研究ととらえることができる。草地の草種構成は環境と草種の複雑な相互作用のバランスの上に成り立っており、管理方式の違いによって大きく変化する (MILTON 1940, NOY-MEIR 1989)。この草種構成の変化には、放牧強度 (ZHOU *et al.* 2004a, DONG *et al.* 2005)、放牧季節 (WHISENANT and WAGSTAFF 1991, YUAN *et al.* 2004) および家畜の選択採食 (BERENDSE 1985, WANG *et al.* 2001, SONG *et al.* 2006) が要因として重要である。また、放牧強度と放牧時期は植生生育型の組成にも影響を与え、放牧圧が強まると、ヤクに採食されにくい *K. humilis* などのカヤツリグサ科の短草型草種とバラ科の *P. anserine* のような匍匐性で踏圧に強い草種の優占度が上昇する (YUAN *et al.* 2004, LIU *et al.* 2005)。これは、植物群落に加えられた攪乱に対する群落構成種の反応の違いによるものである。すなわち、群落構成種の中で、踏圧に強く、家畜の嗜好性が低いか被食に対する再生能力の高い種は、放牧条件下で群落内の優占度が高くなり、その逆の種は低下する。WSP では *K. humilis* などの短草型草種と *P. anserina*, *L. nanum*, *L. tibetica* などの草種構成割合が高くなっており、*P. pratensis*, *E. nutans* および *K. capillifolia* などヤクの嗜好性の高い長草型種の構成割合は低かったが、CSP では逆の結果となっていた。WSP では *P. pratensis*, *K. capillifolia* などの長草型草種主体の草種構成から *K. humilis*, *P. anserine* など短草型草種主体の草種構成に変化したと考えられる。植物群落の構成は草高と被度によっても反映される。被食の指標となる自然草高を複数の草種で見ると、WSP では *P. pratensis*, *E. nutans* と *K. capillifolia* などの長草型草種だけでなく、短草型草種でヤクの嗜好性が低い広葉草本である *P. anserina*, *L. nanum* および *L. tibetica* と優占種である木本植物 *P. fruticosa* の草高も低かった。また、被度でも *K. humilis*, *P. anserina* など短草型草種が高く、*P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* と *Carex scabrirostris* などが低かったことから、強い被食圧を受けていることが明らかとなった。これは、草地の放牧利用開始時の草種構成が同じであっても、その後の放牧管理、すなわち、ヤクの暖寒2季輪換放牧による被食圧の違いによって異なる植生へ移行したと推測された。今回示された暖季と寒季両放牧地間の植生の違いには、被食圧と放牧時期の違いが大きく影響したと考えられた。

放牧は草地群落における植物の種多様性の推移に影響を及ぼすが、放牧強度の違いによってその影響の程度は異なる (NOY-MEIR 1989)。適切な放牧では、草地のバイオマスが増加し (NOY-MEIR 1989, YUAN *et al.* 2004)、多くの植物種が共存でき (TILMAN 1997)、植物の種多様性を高めるが、過放牧など不適切な管理利用は草地の植被率と植物の種多様性を低下させ (HOBBS AND HUENNEKE 1992, ZHOU *et al.* 2004b)、群落構成を変え、高寒草地を荒廃させる最も根本的な原因となっている (ZHOU *et al.* 2003, ZHOU *et al.* 2004b, GAN *et al.* 2005)。WSPの植被率はCSPよりも有意に低く ($p < 0.01$)、草地の荒廃の激しさを表していると考えられる。種の多様性の尺度の一つである種数密度でも、WSPでは7-16種/m²で、CSPの17-22種/m²よりも有意に低かった ($p < 0.001$)。これは、高い被食圧で攪乱が持続し植物の種多様度が低下したためと考えられる。豊富指数、多様度指数および均等度指数はWSP ($S=37$, $H'=2.72$, $D=0.88$ および $E=0.75$) がCSP ($S=44$, $H'=3.08$, $D=0.92$ および $E=0.81$) よりも低かった。これは植物の成長期に長期間にわたり強い強度で放牧が行われたため、ヤクを選択採食により (SONG *et al.* 2006)、イネ科など直立型で草高の高い種が頻繁に採食されて被度と豊富度がともに低下し、種子繁殖を行う植物が減少したと考えられる。そして、頻繁な採食と踏圧は土壤の物理性 (硬度、透水性および保水性) を悪化させ、植物の光合成器官である葉および栄養繁殖にも障害を与え、これらに対して耐性の低い広葉植物を絶滅に近いほど減少させたと考えられる。その結果、採食性の低く再生力および踏圧耐性の高い *K. humilis* などの栄養繁殖型の植物や *P. anserina* などの匍匐型植物の優占度が高くなり、植物の種多様性が低下したと考えられる。一方、CSPでは、春 (4月中旬) から秋 (10月中旬) までの間はヤクの放牧が行われなかったために植物の有性繁殖が可能となり、自然下種による繁殖が可能となった後に放牧を行うために種子繁殖を行う植物への放牧の影響は弱く、植生変動への影響が小さかったと考えられる。また、限られた面積での放牧によりヤクに長い寒季を越えさせるため、採食草量が不足するにつれヤクを選択採食が弱くなり、枯死葉を含めて植物が地際まで徹底的に食べ尽くされて、特定の植物種の優占が抑えられ、新たな種に侵入と定着の機会が与えられ、優占度の低い種の生存を可能にし、CSPの種多様性が高くなったと考えられた。

草地を持続的に利用するための管理目標は、それを可能にする優良な野草の割合を高くすること、そして植物の種多様性を保護することである (MCNAUGHTON 1992)。

しかしながら、WSPでは、ヤクによる頻繁な採食によって Gramineae, Cyperaceae などの優良な野草種が再生するための十分な回復期間がなく、特に早春には、植物現存量が少ないため被食圧が高く、植物は再成長のため大量の貯蔵養分を消費し、夏季の成長に大きな影響を及ぼしていると推測される。休牧を取り入れた草地の小区画輪換放牧 (FRISINA and KEIGLEY 2004, PENG and WANG 2005) により、家畜の放牧行動や放牧範囲をある程度制御し、早春の植物の初期成長期における強い強度の放牧を避け、植物に貯蔵養分の蓄積と十分な再生の期間を保障することが、本草地の持続的利用と植物の種多様性の保護につながると考えられる。

以上のことから、チベット高原北部における金露梅優占草地では、ヤクの放牧季節の違いが草地植生に強い影響を与え、暖季放牧地では草地群落の構成が単純化し、植物の種多様性が低下し、植物の地上部現存量が特に長草型の草種で減少して荒廃が進んでいる、これに対し、寒季放牧地では植物の種多様性は高く保たれていることが明らかとなった。

第5節 摘要

チベット高原北部の金露梅優占草地において、ヤクの暖寒2季輪換放牧における野草地の種多様性、植生群落構成および植物現存量を明らかにすることを目的とした。暖季放牧地 (WSP) では 37 種 (イネ科: 6, カヤツリグサ科: 5, 広葉草本: 23, 灌木: 3), 寒季放牧地 (CSP) では 44 種 (イネ科: 7, カヤツリグサ科: 6, 広葉草本: 27, 灌木: 4) が出現した。WSP は CSP と比較し、植物種数, 豊富指数, 種多様度指数および Pielou 均等度指数が低く, 植被率および群落高が有意に低かった ($P < 0.01$)。出現種数は, WSP (7-16 種/m²) が, CSP (17-22 種/m²) よりも有意に少なかった ($P < 0.001$)。また, 栄養価の高い野草であるイネ科植物の地上部現存量は, CSP よりも低かった ($P < 0.01$)。WSP では *K. humilis*, *L. nanum*, *P. anserina* などの草高が低く, 放牧耐性の高い植物が金露梅の次に優占する種になっているのに対し, CSP では *P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い植物が金露梅の次に優占する種になっていた。これらのことから, ヤクの長期にわたる放牧季節の違いが WSP の草地植生に強い影響を与え, 種多様性が低下し, 長草型のイネ科草種の地上部現存量が減少し, 著しく荒廃したと考えられた。



Fig. 3-1. Warm-season paddock in August, 2005.



Fig. 3-2. Cold-season paddock in August, 2005.

Table 3-1. Species diversity of plants in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Paddock ¹	Richness Index (No. of sp. by plant category)	Shannon-Wiener Diversity Index	Simpson Diversity Index	Pielow Evenness Index
WSP	37 (Gramineae : Cyperaceae : forbs : shrubs = 6 : 5 : 23 : 3)	2.72	0.88	0.75
CSP	44 (Gramineae : Cyperaceae : forbs : shrubs = 7 : 6 : 27 : 4)	3.08	0.92	0.81

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

Table 3-2. Vegetation characteristics in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Paddock ¹	Vegetation coverage (%)	Height of community (cm)	Number of species (species/m ²)
WSP	61.6±12.4**	11.9±6.9**	12.0±2.7***
CSP	91.2±6.7	22.6±4.3	19.4±2.0

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

** p<0.01 and *** p<0.001.

Table 3-3. Aboveground biomass (gDM/m²) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Paddock ¹	Gramineae	Cyperaceae	<i>Potentilla fruticosa</i>	Others
WSP	4.1±1.4**	13.7±13.4	126.2±74.4	33.0±36.0
CSP	37.0±20.3	11.5±8.0	153.1±85.6	49.4±12.1

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

** p<0.01.

Table 3-4. Floral characteristics of major species in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Species	Botanical characteristics and paddock by grazing season ¹							
	Frequency (%)		Plant height (cm)		Coverage (%)		Importance Index	
	WSP	CSP	WSP	CSP	WSP	CSP	WSP	CSP
<i>Potentilla fruticosa</i>	16.73	9.31	15.94	30.57	8.46	10.63	27.52	20.13
<i>Kobresia humilis</i>	24.70	2.61	2.37	2.79	15.18	3.96	13.29	0.78
<i>Poa pratensis</i>	9.94	18.22	7.48	17.62	8.76	27.38	6.76	14.14
<i>Leontopodium nanum</i>	6.10	2.94	0.60	11.40	6.31	3.41	6.68	2.81
<i>Potentilla anserina</i>	6.59	2.53	0.63	2.08	7.11	1.66	4.70	1.51
<i>Ptilagrostis dichotoma</i>	0.30	0.98	55.16	44.86	0.10	3.41	3.72	2.26
<i>Elymus nutans</i>	2.56	11.27	9.49	18.38	3.33	7.30	3.63	7.37
<i>Hippophae thibetana</i>	1.08	0.16	6.44	10.75	0.83	0.10	3.59	0.52
<i>Spiraea alpina</i>	0.98	2.12	12.71	22.10	0.10	0.61	3.42	3.42
<i>Koeleria cristata</i>	0.39	3.19	10.85	20.33	0.10	3.96	2.81	2.85
<i>Carex scabrirostris</i>	6.99	7.68	2.22	7.91	1.43	6.45	2.68	4.29
<i>Helictotrichon tibeticum</i>	0.20	3.02	18.33	16.48	0.51	0.75	2.12	2.20
<i>Lancea tibetica</i>	4.63	1.23	0.29	1.89	1.97	0.02	1.82	0.44
<i>Polygonum viviparum</i>	2.85	0.08	0.26	24.00	1.54	0.10	1.31	3.67
<i>Potentilla nivea</i>	2.85	0.16	0.86	0.35	0.95	0.12	1.17	0.10
<i>Thalictrum alpinum</i>	2.56	0.33	1.27	2.13	0.99	0.10	1.15	0.18
<i>Kobresia capillifolia</i>	3.15	6.86	2.12	16.83	0.50	8.47	1.07	5.78

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 year.

第4章 チベット高原北部金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 優占野草地における 暖季放牧地と寒季放牧地でのヤク (*Bos grunniens*) の 夜間繋留地からの距離による植生の変動

第1節 目的

草食動物による攪乱は植物群落の変動要因の一つであり (NOY-MEIR *et al.* 1989, WANG 2001), 群落構造や植物現存量に影響を与える (西脇ら 1999, 烏ら 1999)。家畜の放牧は草地群落の構成および植物種の種多様性の推移に影響を及ぼすが、放牧強度の差によって影響の程度は異なる (NOY-MEIR *et al.* 1989)。適切な放牧では、草地の現存量が増加し (NOY-MEIR *et al.* 1989), 多くの植物種が共存でき (TILMAN 1997), 草地植物の種多様性の増加に有益であるが、過放牧など不適切な管理と利用は草地の植被率と植物種の多様性を減少させ (HOBBS AND PATTERSON 1992), 群落構造を変え、草地の退行遷移を引き起こし、草地を荒廃させる最も根本的な原因となる (GRIME *et al.* 1973, MILCHUNAS *et al.* 1988, WANG *et al.* 2002)。

草食動物の採食行動と空間的分布は、景観、地形や水場の位置、採食植物の量と質などの時空的変動により変化する (BAILEY *et al.* 1996, SENFT *et al.* 1987)。放牧はチベット高原の高寒草地で行われている主な土地利用方式であるが、家畜の採食と踏圧が支配的な攪乱要因である (WANG *et al.* 1991, OSEM *et al.* 2002, HOU *et al.* 2003, HOU *et al.* 2004, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。広大な草地では、地形、水、日陰、風雨、放牧施設 (牧柵, ゲート) などの要因によって生じる放牧圧 (採食, 踏圧, 排泄) の強弱が、植生の時空的変異に影響を及ぼすと考えられる。

植物群落の現存量あるいは種組成や種多様性は群落を特徴づける生態的な特性であり、特に種組成や種多様性は群落の豊かさを示し、現存量や安定性は生態系の量的状態と攪乱に対する回復力を示す指標となることが報告されている (烏ら 1999)。また、ヤクの放牧における採食行動の季節および地域による違い (HASEGAWA *et al.* 2006), 放牧季節と放牧強度が草地植生に及ぼす影響 (MILCHUNAS *et al.* 1988, ANDERSEN and CALOV 1996, HUMPHREY and PATTERSON 2000, HART *et al.* 2001, Li *et al.* 2002, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, Li *et al.* 2006) に関する報告はなされている。しかし、ヤク

の暖・寒2季輪換放牧における採食圧の空間的変異が草地植生に与える影響についてはほとんど研究がなされていない。

本章では、暖・寒2季に輪換放牧を行った金露梅優占草地において、ヤクの夜間繫留地からの距離（WANG 1997）による野草地の種多様性、植生構造および植物現存量の変動について明らかにすることを目的とした。

第2節 材料および方法

2.1 調査地、放牧地および家畜管理

第2章と同様である。

2.2 調査方法

2.2.1 調査地点

2006年7月31日から8月5日に、WSPとCSP両牧区において夜間繫留パドックへのゲートを基点0 m（以下BP）とし、BPからの距離により、50 m以内を近接地（以下CP）、250 m地点を近距離地（以下NP）、500 m地点を中距離地（以下MP）、750 m地点を遠距離地（以下FP）とした（図4-1、図4-2、図4-3）。

2.2.2 植生および現存量

2006年8月1日～5日の5日間に、WSPとCSP内の各地点において、それぞれ50×50 cm² コドラートを50 m間隔で4点、計16点/パドック、総計32点で植生と地上部現存量の調査を行い、コドラート内の植被率、群落高および全出現種の被度、植物高を測定した。植物をすべて地際から刈取り、植物種ごとに重量を測定した後、電子レンジを用いて恒量になるまで乾燥して乾物率を測定し、個々の種の乾物重量を地上部現存量とした。なお、コドラートは*P. fruticosa*（金露梅）群落を避け、測定地点が*P. fruticosa*群落と重なった場合、基点方向にずらして下層植生を調査した。

2.2.3 *P. fruticosa*の被度および植物高

*P. fruticosa*の被度はラインインターセプション法によって各牧区で50 m測尺を6回張り、その遮断距離の合計を300で割った値とし、植物高は各0.5 mおよび1 mで出現した株を測定し、平均値を算出した。なお、WSPとCSP両牧区のCPでは*P. fruticosa*は出現しなかった。

2.3 データ解析

各牧区の平均植被率，平均群落高，出現種数を求め，*P. fruticosa* および各牧区各植物種の平均被度，平均草高を求めた。これらの数値から各植物種の重要値および種多様性を以下の式に従い算出した。

2.3.1 優占度

植物種 *i* の優占度を種の重要値 (Importance value, 以下 IV) で表した。

$$IV_{2i} = (HTi' + Ci') / 2$$

ここで，HTi'，Ci'は群落構成種の植物高 (HT) の合計および被度 (C) の合計をそれぞれ 100%としたときの植物種 *i* の相対値である。

2.3.2 種多様性

第3章と同様である。

2.3.3 統計処理

データは平均値 ± 標準偏差で示し，パドックまたは調査地点距離を要因として，Wilcoxon test により有意差が示された場合に，処理区間の差の検定を Tukey-Kramer test により行った。

第3節 結果

3.1 群落特性

WSPとCSPにおいて，*P. fruticosa*群落の特徴を被度と植物高で調査し，草本植物については植被率，群落高，種数密度および地上部現存量の調査を行った。

3.1.1 *P. fruticosa* 群落構造の特性

P. fruticosa の被度 (図 4-4) は，WSP では FP が 20.9%で最も高く，次いで MP (16.6%) と NP (15.7%) の順であった。CSP では NP の 16.6%が最も高くなり，次いで FP (13.3%)，MP (11.7%) の順であった。

P. fruticosa の植物高 (図 4-5) は，WSP では FP (33.0cm) と MP (31.2cm) が NP (24.1cm) に比べて高かった ($p < 0.05$)。CSP では FP (38.1cm) が MP (29.8cm) と NP (31.2cm) よりも高かった ($p < 0.05$)。

3.1.2 草本植物の植被率，群落高，種数密度

草本植物の植被率 (図 4-6) は，WSP では $FP > MP > NP > CP$ の順で，夜間繫留パ

ドックからの距離が小さくなるにつれて減少した ($p<0.05$)。CSP では FP (98.8%) が NP (90.0%) よりも有意に高く ($p<0.05$)、MP と CP 間では有意差が認められず、夜間繫留パドックからの距離に伴う植被率の変動傾向は明瞭ではなかった。

草本植物の平均群落高 (図 4-7) は、WSP では $FP>MP>CP>NP$ の順となり、FP が 4.1cm で NP の 2.4cm よりも有意に高かった ($p<0.05$)。CSP では $MP>FP>NP>CP$ の順であったが、4 地点間には差はなかった ($p>0.05$)。

夜間繫留パドックからの距離が草本植物の種数密度に及ぼす影響を表 4-1 に示した。WSP と CSP の両牧区において、CP では NP, MP および FP よりも低かった ($p<0.05$)。

3.1.3 草本植物の地上部現存量

草本植物の地上部現存量 (図 4-8) は、WSP では FP (169 gDM/m²) と MP (170 gDM/m²) が NP (101 gDM/m²) と CP (100 gDM/m²) よりも有意に高かった ($p<0.05$)。CSP では、 $FP>MP>NP>CP$ の順であり、FP (402 gDM/m²) が CP (259 gDM/m²) よりも有意に高かった ($p<0.05$)。

3.1.4 主要な草本植物の植生変化

夜間繫留パドックからの距離が WSP と CSP における主要草本植物の被度に及ぼす影響を表 4-2 に示した。被度は、WSP では夜間繫留パドックからの距離が小さくなるにしたがって *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia*, *C. atrofusca*, *T. mongolicum* などが減少し、*P. anserina*, *Plantago asiatica* などが増加した。*K. humilis* の被度は距離の減少にしたがい、NP までは上昇したが、CP ではもっとも低かった。CSP でも暖季と同様に *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia* などヤクに好まれる草種の被度は距離が小さくなるにしたがって減少したが、CP では *P. anserina* の被度が 63% を占め、著しく高くなった。

夜間繫留パドックからの距離が WSP と CSP における主要な草本種の草高に及ぼす影響を表 4-3 に示した。草高は、WSP では距離が大きくなるにしたがって *E. nutans*, *K. capillifolia*, *K. humilis*, *C. atrofusca*, *T. mongolicum* などヤクの嗜好性が高い野草で高くなったが、*P. anserina* と *P. asiatica* では FP を除いて低下した。CSP では草高と距離の間に一定の傾向がみられなかった。

3.2 植物種組成

夜間繫留パドックからの距離が WSP と CSP における植物の種組成に及ぼす影響を表 4-4 に示した。WSP においては、CSP よりもイネ科植物種数が少なく、FP では草高

の高い草種である *E. nutans*, *K. capillifolia* が *P. fruticosa* に次いで優占度が高く, *K. humilis*, *P. viviparum*, *C. atrofusca*, *T. mongolicum* が続いた。また, 距離が小さくなるにしたがって放牧耐性の高い *K. humilis* 以外の草高の高い草種の優占度が低下し, 匍匐性で踏圧に強く, 第2章で明らかになった様に, ヤクの嗜好性の低い草種である *P. anserina* と *Plantago asiatica* の優占度が増加した。MPでは *K. humilis* と *P. anserina* が優占度の高い草種で, *E. nutans*, *K. capillifolia*, *P. viviparum*, *C. atrofusca*, *L. nanum* がそれに続く草種であった。NPでは *P. anserina* と *K. humilis* が優占度の高い草種で, *E. nutans*, *P. viviparum*, *P. pratensis*, *Astragalus adsurgens* がそれに続く草種であった。また, *Aster flaccidus*, *P. asiatica* などヤクが採食しない広葉草本の種数と優占度が高かった。CPでは *P. anserina* が最も優占度が高く, *P. asiatica*, *Carum buriaticum* がそれに次ぐ草種で, ヤクの採食性が低いと考えられる草種はほとんど見られなかった。CSPにおいては, FP, MP, NPの3地点間では草種構成に大きな差はなく, いずれもイネ科植物と *K. capillifolia*, *P. viviparum*, *T. mongolicum*, *A. adsurgens* などの採食性の高いと考えられる優良な草種であったが, CPでは草種が急に減少し, *P. anserina* が最も優占度の高い草種となり, *E. nutans* と *P. pratensis*, *C. atrofusca*, *P. viviparum*, *K. humilis* などが次いで優占度の高い草種であった。

3.3 植物種の多様性

夜間繫留パドックからの距離が植物の種多様性に及ぼす影響を表 4-5 に示した。WSPにおいては, 総種数はNPの29種が最も多く, CPの13種が最も少なかった。Simpson指数とPielou均等度指数はMPで最大値を示したが, Shannon-Wiener指数はNPの2.43が最大値であった。Simpson指数とShannon-Wiener指数およびPielou均等度指数はいずれもCPが他の距離地点と比較し低かった ($p < 0.05$)。CSPにおいては, 総種数はFPの36種が最も多く, CPの16種が最も少なかった。Simpson指数とShannon-Wiener指数およびPielou均等度指数はいずれもFPからNPまでは距離が小さくなるにしたがい増加したが, CPでは最も低い値を示した ($p < 0.05$)。

第4節 考察

広大な草地では, 地形, 水, 日陰, 風雨, 放牧施設 (牧柵, ゲート) などの要因に

よって生じる放牧圧（採食，踏圧，排泄）の空間的変異により，植生にも空間的変異が見られる。放牧強度実験は，家畜の放牧頭数と採食量によって放牧圧を設定して実施するのが一般的である（ANDERSEN and CALOV 1996, HUMPHREY and PATTERSON 2000, HART *et al.* 2001, LI *et al.* 2002, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2006）。面積の広い牧区を対象にした研究では，放牧地出入口あるいは家畜の飲水地点からの距離で相対放牧圧を推定する方法（烏ら 1999, YANG *et al.* 1999, WANG *et al.* 2001, WANG *et al.* 2002, WANG *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005）や，植生の遷移によって間接的に放牧圧の推定を行なう方法（ZHOU *et al.* 1987, 烏ら 1999, WEI *et al.* 2005, ZHOU *et al.* 2006）が報告されている。放牧家畜による採食と踏圧，排泄およびそれらによる草地での養分の分布状態の変化は，草地生態系における植物群落の構成，草種組成および生産性に重要な働きを持つ（GRIME *et al.* 1973, NOY-MEIR 1989, LIU *et al.* 2005, 宋ら 2006）ことが報告されている。放牧強度は放牧草地の植生組成，種多様性，生産性および土壌理化学性状にさまざまな影響を及ぼし，適度な放牧は草地の種多様性および生産性を維持・向上させるが，過放牧はそれらを低下させ，草地の荒廃を引き起こす（GRIME *et al.* 1973, MILCHUNAS *et al.* 1988, WANG *et al.* 2002）。チベット高原の野草放牧地でも，放牧強度の増加に伴って，地上部現存量はイネ科植物およびカヤツリグサ科植物が低下し広葉草本が著しく増加し（WANG and ZHOU 1991, HAN *et al.* 1993, WANG *et al.* 1995, LIU *et al.* 1999a, ZHOU *et al.* 2004b），草種構成が単純化する（ZHANG *et al.* 1990, LIU *et al.* 1999a, ZHANG *et al.* 2001, WANG *et al.* 2002）。更に，強い放牧強度による過放牧は高寒草地を荒廃させる根本的な原因であると報告されている（WANG and ZHOU 1991, ZHOU *et al.* 1995, MA *et al.* 1998, LIU *et al.* 1999a, ZHANG *et al.* 2001, 周 2001）。*P. fruticosa* 優占草地で行ったヒツジの放牧強度に関する試験では，夏の放牧地において，放牧強度が高まるにしたがって，*P. fruticosa* の葉もヒツジに頻繁に採食されるようになり，枯死個体が増加し，植物高と被度は共に低下したと報告されている（WANG *et al.* 2002）。本研究においても，WSP では距離が小さくなるにしたがって *P. fruticosa* の植物高と被度はともに低下したが，CSP では一定の傾向が見られなかった。このことは，WSP では，早春と晩秋の牧草の量が極端に少ない時期に，ヤクにより *P. fruticosa* の葉が採食されたが，夜間繫留パドックからの距離により被食度が異なった影響と考えられる。CSP においては，入牧時は現存量が多く *P. fruticosa* が採食されず，その後の気温の低下により葉は枯死し採食できなくなるため，*P. fruticosa* へのヤクの採食による影響は

小さかったと考えられる。また、WSP では、草本植物でも距離が小さくなるにしたがって地上部現存量が減少し、下層植生の植被率は $FP > MP > NP > CP$ の順で、群落高は $FP > MP > CP > NP$ の順に低くなった。群落の構成種の優占度も変化し、*P. anserina*, *P. asiatica* などのヤクの嗜好性が低い種の群落内での優占度が高くなり、ヤクに好まれる *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia* などの優先度は低下した。*K. humilis* の被度は NP までは上昇したが、CP では最も低かった。これらの WSP と CSP 両牧区間および同一牧区内での時空的変動は、距離によって生じた放牧圧の時空的変動により引き起こされたものと考えられる。本調査農家では、朝から夕方までは放牧し、搾乳作業と獣害や盗難を防ぐために、夜にはヤクを住宅近傍のパドックに繋留する。ヤクの放牧行動については、午前中と夕方帰牧前の時間帯に採食行動のピークがあることが観察されている（長谷川ら 2005）。特に、ヤクは夜間に採食行動を行えず、午前中には空腹であるために採食行動が集中し、移動時間が短くて採食時間が長く、摂取速度が速くて採食バイト数が多いことが観察されている（宋ら 2006）。また、夜間繋留パドックに川の飲水地点が近接しており、飲水前後に毎回同じ経路で歩行と採食を繰り返す。これらの行動は距離が小さくなるほど多くなるため、同一パドック内においても放牧圧の大きな勾配が形成されたと考えられる。牧区の形状は、CSP では夜間繋留パドック側 263m、北側 223m でほぼ四角形であったが、WSP では夜間繋留パドック側が 164m、北側が 591m の扇形となっており、この形状も WSP で生じた放牧圧の勾配の一因と考えられた。

放牧家畜の採食行動は植物群落に直接的に影響し、異なる放牧強度では家畜の選択が異なり（BERENDSE *et al.* 1985, WANG 2001, SONG *et al.* 2006）、植物が受ける影響の差によって草地群落構造と植物組成も変化する。カヤツリグサ科の *K. humilis* は、高寒草地での放牧家畜の採食と踏圧に強い代表種である。放牧強度はその栄養繁殖に大きく影響し、典型的な勾配反応特性を持つと報告されている（ZHU *et al.* 1994）。イネ科の *E. nutans* とバラ科の *P. anserina* は高寒草地での指標となる重要な種で、放牧採食に異なる反応を示し、群落中の優占度の増減が草地の遷移方向を示すことが報告されている（周ら 2001, LIU *et al.* 2005）。すなわち、適度な放牧は *E. nutans* の栄養成長に有利であるが、過放牧は自然下種による有性繁殖を抑制するため優占度が低下する。また、過放牧条件下での家畜の採食は植物種間競争を低減し、*P. anserina* の優占度を高め栄養成長と有性繁殖を共に促進し、更に優占度が上昇するため、*P. anserina*

は高寒草地の退行遷移を示す主要指標種であると報告されている (LIU *et al.* 2005)。本研究では、WSP において、夜間繫留パドックからの距離が小さくなるにしたがって、優良な草種である *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia* などの優占度は減少し、採食性の低い *K. humilis* などカヤツリグサ科の短草型草種とバラ科の *P. anserina* のような匍匐性で踏圧に強い草種の優占度が高くなり、放牧圧が高い CP では *P. anserina* が最も優占度の高い種であった。WSP では、距離が大きくなるにしたがって、主要な植物の *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia*, *C. atrofusca*, *T. mongolicum* などの被度が増加し、*P. anserina*, *P. asiatica* などでは減少した。このことは、放牧により嗜好性の高い草種の成長が抑制され、嗜好性の低い *P. anserina* はより多くの成長空間と栄養を獲得しやすくなり、成長と更新が速くなったと考えられる。特に夜間繫留地に接する CP の場合、ヤクの頻繁な採食と歩行で優良な野草の成長が抑制され、重度の踏圧を受け、また、多量の排泄物から養分を吸収利用できるため、*P. anserina* が優占したと推測される。更に長期間にわたって強度の放牧圧がかかると、草地は生態的価値と放牧利用価値のない“黒土型”裸地 (ZHOU *et al.* 2003) に遷移し、砂漠化する恐れがある。

被食の指標となる植物高を複数の植物種で見ると、WSP では夜間繫留パドックからの距離が小さくなるにしたがって、*P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* などの長草型草種だけでなく、*K. humilis* など短草型草種と *P. anserina*, *L. nanum*, *L. tibetica* などヤクの嗜好性が低い広葉草本および優占種である木本植物 *P. fruticosa* の植物高も低くなった。また、夜間繫留パドックからの距離が小さくなるにしたがって *K. humilis* や *P. anserina* など短草型草種の被度は高くなり、*P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* などの草種の値は低くなり、草地の生産性と放牧地としての利用価値が低下した。これらのことから、夜間繫留地から放牧地への出口を基点とした距離による放牧圧の違いが *P. fruticosa* の優占する自然放牧草地に強い影響を与え、CP および NP では重度の退行遷移が起きていることが明らかとなった。

放牧による攪乱は高寒草地の遷移と安定性に影響を及ぼし、種多様性の変化は草地の退行遷移状況を反映する (WHITTAKER 1969, 山本ら 1998, 烏ら 1999, 周 2001, WANG *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。多様化した群落では生態系の安定性が増加し、種数の増加はより多くの利用可能な資源の供給となり、草地の生態的価値が高まることが知られている (ZHANG 1990, YUAN *et al.* 2004, LIU *et al.* 2005) が、本研究では、

WSP においては、総種数は NP の 29 種が最も多く、Simpson 指数と Pielou 均等度指数は MP で最大値を示したが、Shannon-Wiener 指数は NP の 2.43 が最大値であった。種数密度も、距離が小さくなるにしたがって上昇し、NP では最大値を示した。しかし、NP では *P. anserina* と *K. humilis* が優占度の高い主要な種で、*E. nutans*, *P. viviparum*, *P. pratensis* などがそれに次ぐ種であるが優占度が低く、*A. flaccidus*, *A. adsurgens* などヤクが採食しない広葉草本の種数と優占度が MP と FP よりも高くなった。また、NP では草本植物の群落高、植被率、草本植物の地上部現存量は、いずれも CP よりは高かったが MP と FP よりは低かった。以上のことから、群落の種多様性が高いことは必ずしも優良草地を意味しないと考えられる。優良な草地とは、家畜の嗜好性が高く栄養価の高い草種の割合が高い草地を指すと考えられるが、種多様度指数は群落を構成する草の質とは関係なく決定する指数である。種多様性が高くても、群落構成種に家畜の嗜好性の高い種が少なければ、その草地は生態的価値はあるが、家畜生産的価値は低い。また、家畜の嗜好性の高い種が多くても喫食によって草高が低くなると放牧草地としての利用価値は減少する。そのため、今後嗜好性も考慮に入れた各草種の現存量と被度によって放牧草地を評価すべきであると考えられる。

第 5 節 摘 要

暖季（4月中旬～10月中旬）と寒季（10月中旬～4月中旬）の2季にヤクの輪換放牧を行ったチベット高原北部の金露梅優占野草地において、夜間繫留パドック（基点:BP=0m）からの距離（近接地点:CP=50m以内、近距離地点:NP=250m、中距離地点:MP=500m、遠距離地点:FP=750m）が野草地の植生、植物現存量および種多様性に及ぼす影響について検討した。暖季放牧地（WSP）では、距離が大きくなるにしたがい、*P. fruticosa* の被度と植物高がともに増加し、下層植生の被度と群落高がともに高くなった ($p < 0.05$)。WSP において FP では *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い草種が主要な種であったが、距離が小さくなるにしたがい、匍匐性で踏圧に強く、嗜好性の低い草種である *P. anserina* と *P. asiatica* の優占度が高くなった。*K. humilis* の被度は FP から NP までは増加したが、CP では最も低かった。寒季放牧地（CSP）では、FP、MP および NP 各地点間には *P. fruticosa* の被度と植物高、下層植生の被度

と草高および草種の組成では一定の傾向が認められず、いずれもイネ科植物と *K. capillifolia*, *P. viviparum*, *T. mongolicum*, *A. adsurgens* などであったが、CP では草種数が急に減少し、*P. anserina* が最も優占度が高かった。下層植生の草本植物の現存量は WSP では FP (169 gDM/m²) と MP (170 gDM/m²) が NP (101 gDM/m²) と CP (100 gDM/m²) より多く ($p < 0.05$)、CSP では FP (402 gDM/m²) がもっとも多く、CP (259 gDM/m²) が最も少なかった ($p < 0.05$)。WSP と CSP のいずれにおいても、種数密度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数および Pielou 均等度指数は NP で最大、CP で最小となった ($p < 0.05$)。ヤクの暖季・寒季 2 季輪換放牧地において、夜間繫留パドックからの距離によって生じる放牧圧の違いによって植生構造、植物現存量および種多様性が変動し、寒季放牧地よりも暖季放牧地で特にその影響は大きいことが明らかとなった。

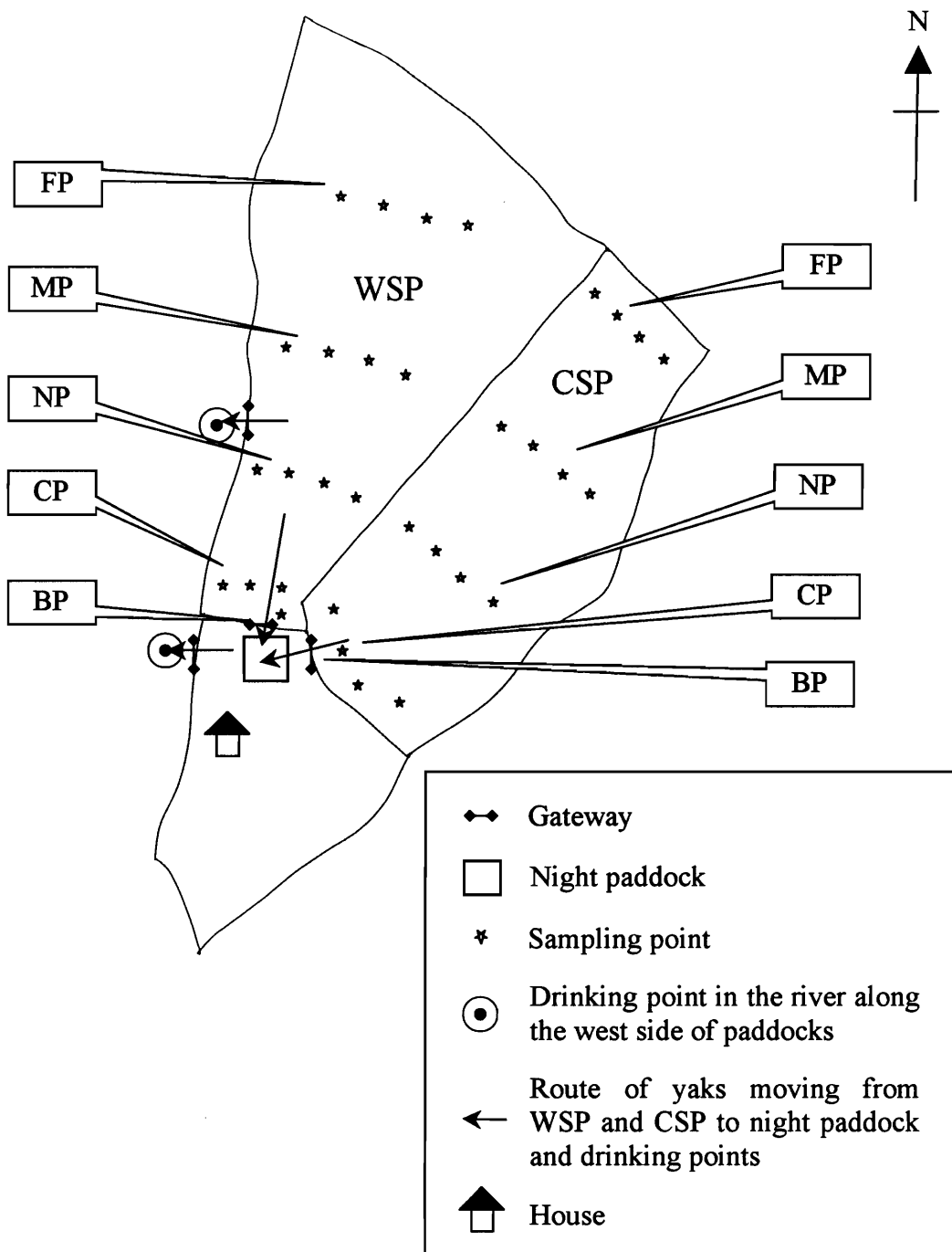


Fig. 4-1. Layout of experimental paddocks showing points for vegetation sampling.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

BP: base point (=0m), CP: close point (≤ 50 m), NP: near point (=250m), MP: middle point (=500m) and FP: far point (=750m) from the gateway to the night paddock.



Fig. 4-2. Warm-season paddock (left) and cold-season paddock (right).



Fig. 4-3. View of warm-season paddock from night paddock.

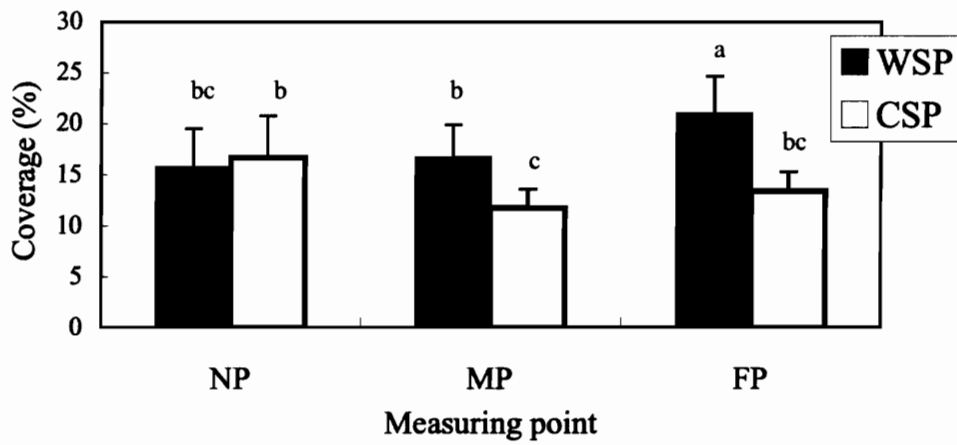


Fig.4-4. Coverage of *Potentilla fruticosa* in locations differing in distance from the night paddock (NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *P. fruticosa* alpine rangeland.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

^{a, b, c} $p < 0.05$.

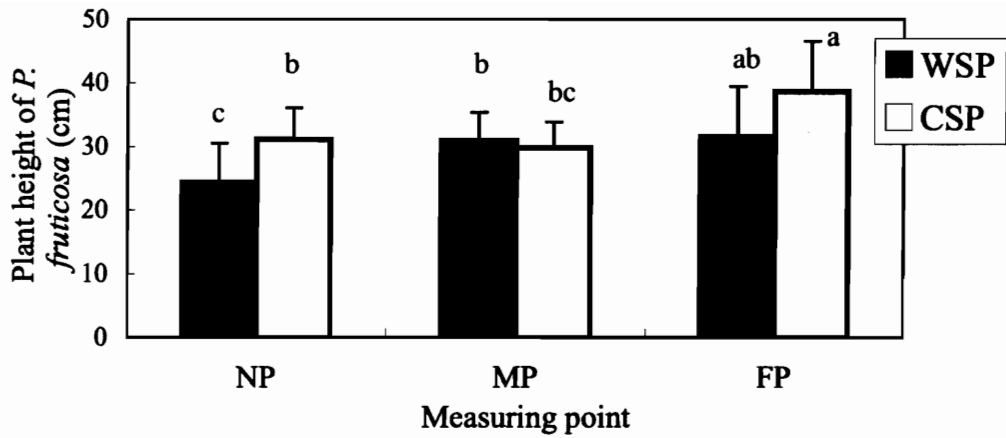


Fig.4-5. Height of *Potentilla fruticosa* in locations differing in distance from the night paddock (NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *P. fruticosa* alpine rangeland.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

^{a, b, c} $p < 0.05$.

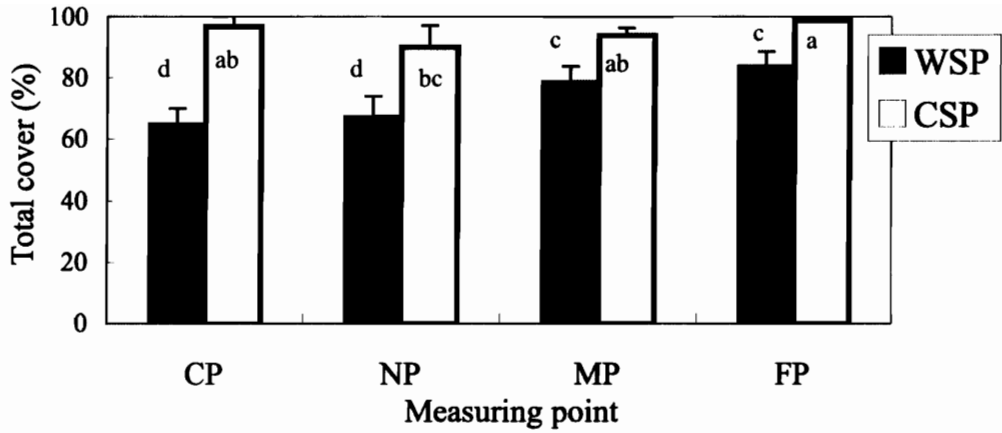


Fig.4-6. Plant cover in locations differing in distance from the night paddock (CP, $\leq 50\text{m}$; NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *P. fruticosa* alpine rangeland.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

a, b, c, d $p < 0.05$.

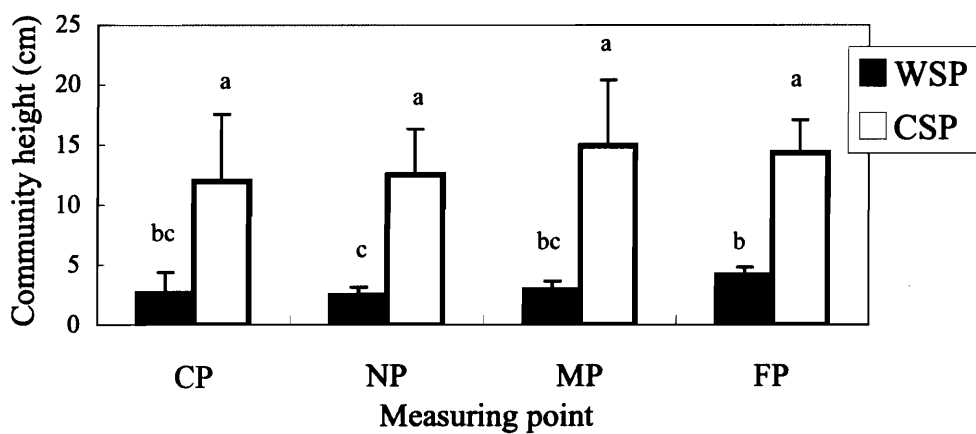


Fig.4-7. Community height in locations differing in distance from the night paddock (CP, ≤ 50 m; NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *P. fruticosa* alpine rangeland.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

^{a, b, c} $p < 0.05$.

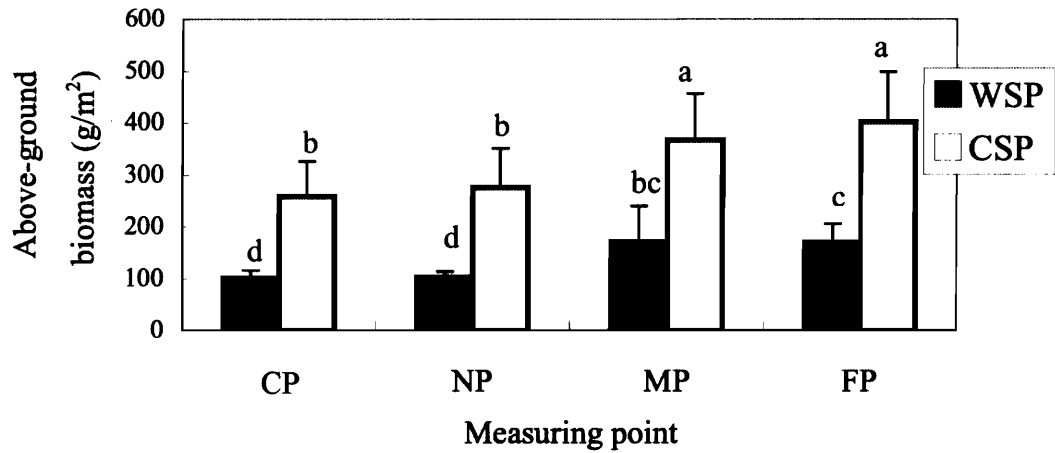


Fig.4-8. Above-ground biomass in locations differing in distance from the night paddock (CP, $\leq 50\text{m}$; NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m) in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *P. fruticosa* alpine rangeland.

WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

a, b, c, d $p < 0.05$.

Table 4-1. Number of species (/0.25m², mean±SD) in locations differing in distance from the night paddock in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Paddock ¹	Measuring point ²			
	CP	NP	MP	FP
WSP	7.0±1.0 ^b	16.0±3.6 ^a	14.2±2.2 ^a	14.0±0.8 ^a
CSP	9.3±1.2 ^b	19.0±3.5 ^a	18.7±3.2 ^a	17.5±2.8 ^a

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Close (CP, ≤50m), near (NP, 250m), middle (MP, 500 m) and far (FP, 750m) points from the gateway to the night paddock as base point (0m).

^{a,b}p<0.05 by student-t test.

Table 4-2. Coverage (%) of herbaceous plants in locations differing in distance from the night paddock in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Species	Paddock ¹ and measuring point ²							
	WSP				CSP			
	CP	NP	MP	FP	CP	NP	MP	FP
<i>Elymus nutans</i>	2.3	7.4	8.2	17.2	18.0	17.4	21.2	23.5
<i>Poa pratensis</i>	0	1.0	1.2	2.5	2.0	6.2	21.2	13.7
<i>Kobresia capillifolia</i>	0	0.1	4.0	7.7	0	5.7	8.7	11.1
<i>Kobresia humilis</i>	7.3	21.0	20.0	13.5	5.0	0	5.5	5.0
<i>Carex atrofusca</i>	0	1.0	6.5	9.0	4.2	4.2	0	4.2
<i>Taraxacum mongolicum</i>	2.0	2.1	3.0	4.7	1.7	2.2	2.1	3.9
<i>Polygonum viviparum</i>	0	2.0	7.5	5.2	3.7	8.7	5.6	15.2
<i>Potentilla nivea</i>	0.2	1.5	0.7	2.2	2.3	0.4	7.0	1.2
<i>Potentilla anserina</i>	36.7	34.0	17.2	9.7	63.3	8.5	1.0	14.2
<i>Astragalus adsurgens</i>	0	0.9	5.0	0.5	0	7.5	7.7	8.7
<i>Plantago asiatica</i>	10.3	5.4	1.2	1.6	2.0	0	10.0	0
<i>Lancea tibetica</i>	0.3	1.4	1.6	1.7	0.2	4.0	0	3.7

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Close (CP, $\leq 50\text{m}$), near (NP, 250m), middle (MP, 500m) and far (FP, 750m) points from the gateway to the night paddock as base point (0m).

Table 4-3. Height (cm) of major herbaceous plants in locations differing in distance from the night paddock in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Species	Paddock ¹ and measuring point ²							
	WSP				CSP			
	CP	NP	MP	FP	CP	NP	MP	FP
<i>Elymus nutans</i>	2.6	3.9	4.1	10.6	25.8	21.2	25.3	29.7
<i>Poa pratensis</i>	-	4.5	2.3	4.7	25.0	27.0	25.7	20.7
<i>Kobresia capillifolia</i>	-	5.5	7.7	11.2	-	16.8	20.9	16.3
<i>Kobresia humilis</i>	2.4	3.1	3.5	4.3	11.2	-	-	9.4
<i>Carex atrofusca</i>	-	2.3	4.2	4.6	11.6	11.1	16.8	14.5
<i>Taraxacum mongolicum</i>	0.9	1.6	2.1	4.0	8.9	14.5	15.1	21.4
<i>Polygonum viviparum</i>	-	4.3	3.7	7.0	18.1	20.1	22.3	19.5
<i>Potentilla nivea</i>	0.8	1.5	1.2	1.9	6.4	5.8	4.5	8.9
<i>Potentilla anserina</i>	3.0	1.3	1.6	3.1	11.4	6.7	7.1	8.7
<i>Astragalus adsurgens</i>	-	4.7	3.6	4.0	-	8.5	12.3	12.0
<i>Plantago asiatica</i>	2.9	1.3	1.2	1.6	7.8	-	-	-
<i>Lancea tibetica</i>	0.5	0.7	0.8	1.1	1.2	3.1	3.2	3.8

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Close (CP, ≤50m), near (NP, 250m), middle (MP, 500m) and far (FP, 750m) points from the gateway to the night paddock as base point (0m).

Table 4-4. Importance value of plant species in locations differing in distance from the night paddock in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Species	Paddock ¹ and measuring point ²							
	WSP				CSP			
	CP	NP	MP	FP	CP	NP	MP	FP
<i>Elymus nutans</i>	7.47	6.08	9.38	12.49	19.84	12.48	14.27	15.58
<i>Poa pratensis</i>	0	3.24	1.47	2.45	7.28	6.32	6.03	6.65
<i>Poa subfastigiata</i>	0	0	0	0	0	1.19	0	1.08
<i>Koeleria cristata</i>	0	0	0	0	0	5.68	3.88	5.08
<i>Poa annua</i>	0	0	0	0	0	6.66	6.26	1.04
<i>Stipa purpurea</i>	1.93	1.85	1.80	0	0	0.91	3.33	1.29
<i>Festuca sinensis</i>	0	0	0	0	0	3.34	1.43	2.41
<i>Kobresia humilis</i>	8.74	18.19	14.02	9.63	5.30	0	0	3.17
<i>Carex atrofusca</i>	0	3.11	7.38	8.14	6.64	2.83	3.83	1.78
<i>Kobresia capillifolia</i>	0	1.90	9.12	14.48	0	4.84	3.81	8.19
<i>Taraxacum mongolicum</i>	4.95	3.74	4.17	6.14	2.94	3.14	5.22	4.70
<i>Polygonum viviparum</i>	0	4.87	8.48	9.16	6.57	8.23	6.42	7.41
<i>Potentilla nivea</i>	2.03	2.28	1.57	2.54	2.20	0.71	1.25	1.01
<i>Potentilla anserina</i>	36.86	19.73	11.13	2.29	33.13	5.44	4.55	4.96
<i>Potentilla bifurca</i>	2.43	1.51	3.00	0.66	1.04	0	0	1.42
<i>Plantago asiatica</i>	13.69	3.56	1.78	1.91	2.85	0	0	0
<i>Leontopodium nanum</i>	0	2.67	7.93	6.08	0	1.97	2.32	2.16
<i>Pedicularis kansuensis</i>	0	1.31	0.72	0	0	0	0	1.70
<i>Lancea tibetica</i>	2.28	1.98	1.67	1.99	0.67	2.36	1.44	1.86
<i>Anaphalis lactea</i>	0	0.62	0	0	0	0.32	0	0.58
<i>Aster flaccidus</i>	0	3.49	0.65	0.53	0	3.62	4.29	1.65
<i>Aster ageratoides</i>	0	0	0	2.95	2.70	3.19	4.61	2.71
<i>Saussurea superba</i>	0	0	0	0.29	1.74	0	0	0
<i>Artemisia capillaris</i>	0	0.83	1.57	3.20	0	0.31	0	0
<i>Ligularia virgaurea</i>	0	0	0	0	0.55	0	1.98	1.23
<i>Thalictrum alpinum</i>	0	2.66	1.58	4.00	0.27	1.32	1.56	0.78
<i>Trollius pumilus</i>	0	0	0	0	0	0.99	0	0.69
<i>Ranunculus spp.</i>	2.32	1.29	0	0	0	1.40	1.85	0.81
<i>Hippophae thibetana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1.05
<i>Pedicularis longiflora</i>	0	0	0	1.20	0	0.92	1.01	0.4
<i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0	0.98	0	1.44	0	1.93	2.00	1.71
<i>Notopterygium forbesii</i>	0	0	0	0	0	0.28	0.76	0
<i>Carum buriaticum</i>	13.57	0	0	0	2.16	1.33	0	2.42
<i>Polygonum sphaerostachyum</i>	0	2.17	1.20	0	0	0	0	1.11
<i>Polygonum sibiricum</i>	2.94	1.06	0	0	2.35	1.36	4.02	1.32
<i>Spiraea alpina</i>	0	0	0	0	0	0	1.01	0.80
<i>Geranium pylzowianum</i>	0	1.02	0.31	0.45	0	2.72	3.96	1.32
<i>Ephedra sinica</i>	0	0	0	0	0	1.08	1.64	1.66
<i>Astragalus adsurgens</i>	0	4.47	5.83	1.21	0	4.64	5.28	5.94
<i>Astragalus polycladus</i>	0	0	2.49	0	0	6.08	1.33	0
<i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	0.79	3.18	1.34	1.70	1.73	0	0	0
<i>Gentiana sinoornata</i>	0	1.70	1.41	5.04	0	1.85	0.32	0.51
<i>Swertia franchetiana</i>	0	0	0	0	0	0.56	0.3	0
<i>Gentiana straminea</i>	0	0.52	0	0	0	0	0	0
<i>Gentianopsis paludosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1.81
No. species	13	29	24	24	16	34	31	36

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Close (CP, ≤50m), near (NP, 250m), middle (MP, 500m) and far (FP, 750m) points from the gateway to the night paddock as base point (0m).

Table 4-5. Species richness and diversity indices of plant communities in locations differing in distance from the night paddock in rotationally grazed warm- and cold-season paddocks in *Potentilla fruticosa* alpine rangeland.

Item	CP ²	NP	MP	FP
Richness Index (No. species)				
WSP ¹	13	29	24	24
CSP	16	34	31	36
D (Simpson Diversity Index)				
WSP	0.777±0.047 ^b	0.880±0.045 ^a	0.891±0.020 ^a	0.875±0.024 ^a
CSP	0.766±0.026 ^b	0.921±0.010 ^a	0.914±0.024 ^a	0.903±0.038 ^a
H'(Shannon-Wiener Diversity Index)				
WSP	1.68±0.17 ^b	2.43±0.30 ^a	2.42±0.15 ^a	2.33±0.15 ^a
CSP	1.82±2.71 ^b	2.71±0.16 ^a	2.67±0.22 ^a	2.59±0.23 ^a
E (Pielou Evenness Index)				
WSP	0.865±0.031	0.881±0.040	0.915±0.017	0.884±0.028
CSP	0.815±0.010 ^b	0.923±0.015 ^a	0.916±0.032 ^a	0.907±0.042 ^a

¹WSP: paddock grazed in warm seasons, and CSP: paddock grazed in cold seasons by yaks for over 20 years.

²Close (CP, ≤50m), near (NP, 250m), middle (MP, 500m) and far (FP, 750m) points from the gateway to the night paddock as base point (0m).

^{a, b}p<0.05.

第5章 総合考察

ヒマラヤ山脈の北側に広がるチベット高原には、中国の草地総面積の約三分の一を占める自然草地が広がっており、高寒金露梅草地 (Alpine shrub of *Potentilla fruticosa* and coarse grasses meadow) は青海省の標高 3200–4000m 地域に広く分布する草地型である (周ら 1986, 周 2001)。数千年にわたりこの広大な野草地で家畜の通年放牧が遊牧によりなされてきたが、近年、地球温暖化の影響によりチベット高原の乾燥化、砂漠化が進行し (武 2001)、過放牧などによって植生の荒廃が進み、草地植物の種多様性や持続的な家畜生産性の低下・喪失が懸念されている。また、この地域は黄河、長江、メコン川の源流部に位置し、植生の荒廃による草地環境の劣化は中国のみならず、アジア大陸、ひいては地球の広範な地域の環境にも大きな影響を及ぼしつつある。中国政府による遊牧民の定住化政策により、野草放牧地は暖季と寒季の2季に分けて輪換放牧により周年利用されることが多くなってきた。周年放牧を行っているチベット高原の多くの寒冷な高地の草地 (高寒草地) では、過放牧による植生の荒廃が生じている (LIU *et al.* 1999a, ZHOU *et al.* 2003, ZHOU *et al.* 2004b, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。そこで本研究は、暖寒2季輪換放牧が野草地生態系に与える影響を、放牧ヤクの採食行動および植物の種多様性と現存量から評価し、チベット高原生態系における植物の種多様性と現存量を維持し、草地の劣化と砂漠化の進行を防ぎ、現在の暖寒2季輪換システムに代わる持続的な家畜生産を保証する放牧方式の検討を行うための基礎資料とすることを目的とした。

暖寒2季輪換放牧金露梅 (*P. fruticosa*) 優占草地 (暖季放牧地: WSP, 寒季放牧地: CSP) において放牧ヤクの採食行動、採食植物の選択、パドック内位置とそれらの放牧季節による違いについて検討した。WSP と CSP において、いずれも *P. fruticosa* が優占種であった。WSP では *K. humilis* が続いて優占する種で、*P. pratensis*, *P. anserina*, *P. dichotoma*, *L. nanum*, *E. nutans*, *C. atrofusca* などがその次に優占する種となっていたのに対して、CSP では *P. pratensis* が続いて優占する種で、イネ科の *S. purpurea*, *E. nutans*, カヤツリグサ科の *C. atrofusca*, *K. capillifolia* およびタデ科の *P. viviparum* など草高の高い草種がそれらに続いて優占する種であった。採食植物は、WSP では *Kobresia* spp (28.8%) と *Poa* spp (22.1%) が最も多く、上位7種 (属) の採食割合は 79.3% で、19種 (属) の採食を確認した。CSP では *Poa* spp (35.9%) の採食が最も多

く、次に *S. purpurea* (14.1%) , *Kobresia* spp (13.3%) が多く採食され、上位 6 種の採食割合が 84.7% で、16 種 (属) の採食が確認された。WSP では *Astragalus* spp が最も好まれ、続いて *S. purpurea* > *A. umbellata* > *T. mongolicum* > *G. diuersifolia* > *Poa* spp の順に好まれた。CSP では *S. superba* > *Astragalus* spp > *A. umbellate* > *L. nanum* > *Kobresia* spp > *Poa* spp の順に好まれた。*Carex* spp, *Potentilla* spp, *Koeleria cristata*, *Helictotricum tibeticum* は WSP と CSP の両方で避けられた。採食量は WSP で 33.4 gDM/kgBW/day, CSP で 20.5 gDM/kgBW/day で、WSP が CSP よりも多かった ($p < 0.05$) が、本来 1 年 1 産のヤクが 2 年に 1 産しかしていないことから、暖季に繁殖に必要な栄養は摂取できていないと考えられた。採食行動は、WSP ではパッチ内採食時間とパッチ間移動時間はともに AM が PM よりも長く ($p < 0.001$)、パッチ内 FS 数とバイト数はいずれも PM が AM よりも多かった ($p < 0.0001$)。CSP では WSP よりもパッチ内バイト数、バイト速度、FS 数とパッチ内歩数が小さく、パッチ間歩数は多かった。また、PM には AM と比較し、単位時間当たり訪問パッチ数は 1.9 倍に増加したが、パッチ内採食時間、パッチ内バイト数、FS 数、パッチ間移動時間と歩数は減少した。ヤクのパドック内位置分布は、WSP と CSP のどちらも P1 (WSP : 8:02–12:00, CSP : 8:32–12:00) にはパドック全域に分布し、飲水行動の行われた P2 (WSP : 12:02–15:30, CSP : 12:02–15:00) には牧柵ゲート付近に分布したが、P3 (WSP : 15:32–19:00, CSP : 15:02–18:00) には WSP ではパドック全域に、CSP では 600m 以内に分布した。

家畜の採食選択性は季節によって大きく変化する。夏は植物が量・質ともに豊富で、家畜の植物に対する選択性は高くなる。冬には植物の現存量が減少し、採食選択性は低くなる (ZHAO and CUI, 1999)。また、植物の嗜好性、形態学的特徴、植物の生育季節および気候、地形などが放牧家畜の植物選択性に影響を及ぼす (HEADY 1964, COOK 1959, NAGY 1969, HANLEY and HANLEY 1982, O'REAGAN and MENTIS 1989, O'REAGAN and TURNER 1992, OWENS *et al.* 1991)。植物の化学成分と嗜好性とは関連が高く、タンパク質含量と牛の選択性とは正の相関を示すが、粗繊維含量とは負の相関を示すことが知られている (COOK 1959)。WSP では柔らかくてタンパク質含量の高い広葉草本がヤクに好まれ、WSP と CSP の両方で *Astragalus* spp, *S. purpurea*, *A. umbellate* が好まれたが、*Potentilla* spp, *H. tibeticum*, *Carex* spp, *Koeleria cristata* などの茎が硬くて葉の少ない植物は WSP・CSP の両方で避けられた。また、採食植物各種の割合と草地植生構成植物各種の相対優占度との間に WSP と CSP でともに高い相関が認めら

れたが、採食植物各種の割合と嗜好性を示す指数との間の相関は低かった。これらのことから、ヤクの摂取量の多い植物と嗜好性の高い植物とは一致せず、草地の可食草種資源の変化に伴い変動することが明らかになった。

採食行動では、WSPにおいて、採食時間、パッチ内バイト数、バイト速度、FS数、パッチ間歩数にはAMとPM間に差がなかったが、パッチ内歩数はAMがPMよりも多く、パッチ間移動時間は短かった。夜間は繫留されているため、ヤクはAMには採食量を多くして空腹を満たそうとし、空腹がある程度満たされたPMにはパッチに対する選択を高めていたと考えられる。WSPでのバイト速度は1.2 bite/secと非常に速かった。ヤクは夏から秋にかけては栄養価の高い野草の摂取により体重が増加するが、冬季には草地に残っている枯れた野草では生命維持分の栄養しか摂取できず、体重は大きく減少する（張 1989）。ヤクは夏から秋にかけて栄養分とエネルギーを貯蓄して5月中旬までの長い冬を越すために、バイト速度を極限まで高めていたと推測される。

採食量はWSPで33.4 gDM/kgBW/day, CSPで20.5 gDM/kgBW/dayで、WSPがCSPよりも多かった ($p < 0.05$)。しかし、ヤクは本来1年1産の動物であるにもかかわらず2年に1産しかしておらず (Zi 2003)、暖季には寒季に減少した体重を回復させるための栄養は摂取できていても、繁殖に配分するだけの十分な栄養は摂取できていないと考えられた。

冬に野草が枯死すると、可食草量が少なくなり、粗繊維の含有量が高く栄養価も低くなり、咀嚼に時間がかかるため、採食速度が遅くなり、採食時間は長くなる。採食時間の延長とともに、家畜が移動に使うエネルギーは増加し、生産に利用できるエネルギーは減少するから、短い時間内で多くの野草を摂取することが家畜にとっての最適戦略である (VALLENZAINE 1990)。草量が多くて質が高いとき、家畜の採食時間は短くなるが、牧草の量が少なく質が低いときには採食時間が長くなる (VALLENZAINE 1990)。草量が少なくなると、家畜は採食時間とバイト速度を増やして採食量の減少を補償しようとする。しかしバイトサイズがさらに小さくなると、採食時間も減少して1日当たり摂取量が減少する (BURLISON *et al.* 1991)。WSPでは野草の草高が低くて現存量は少なかった (Li *et al.* 2006) が、バイト数と速度を増やして採食したと考えられ、CSPでは草高は高いが、草が枯死して草質が低下し、採食量も低かったと考えられた。

これらのことから、ヤクの採食植物種選択は優占度に影響され、ヤクはパドックと

時間帯により採食行動とその位置を変えて栄養摂取を最大にしようとしていたが、暖季と冬季の両季節ともに、十分な栄養を摂取できていない状態にあり、草地の劣化がヤクの生産性にも影響を及ぼしていると推察された。

ヤクの暖寒2季輪換放牧地における種多様性、植生群落構成および植物現存量について検討を行った。出現種数はWSP(37種)がCSP(44種)よりも有意に少く($P<0.001$)、WSPはCSPと比較し、植物種数、豊富指数、種多様度指数およびPielou均等度指数が低く、植被率および群落高が有意に低かった($P<0.01$)。また、栄養価の高いイネ科植物の地上部現存量は、WSPがCSPよりも低かった($P<0.01$)。WSPでは*K. humilis*, *L. nanum*, *P. anserina*などの草高が低く、放牧耐性の高い植物が金露梅に続いて優占する種になっているのに対し、CSPでは*P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia*など草高の高い植物が金露梅に続いて優占する種になっていた。

攪乱は自然の植物群落にとって普遍的な生態的変動要因であり(烏ら 1999, OSEM *et al.* 2002)、群落構造や現存量に影響を与える(西脇ら 1999, 烏ら 1999)。チベット高原の高寒草地は様々な攪乱を受けており(ROY-MEIR 1989, JIANG 1998, LIU *et al.* 1999a)、放牧による家畜の採食と踏圧がその支配的な攪乱要因である(OSEM *et al.* 2002, HOU and REN 2003, HOU *et al.* 2004, ZHOU *et al.* 2004b, DONG *et al.* 2005, GAN *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。本調査地は入植当初にはWSPとCSPともに同様の草地植生であり、20年間以上にわたりWSPとCSPに分けてヤクの放牧を行ってきた。両放牧地の植生の違いには、攪乱要因としてのヤクの選択採食と踏み付けの度合いの放牧季節による違いが影響していると推測された。

草地の草種構成は、管理方式の違いによって大きく変化し(MILTON 1940, ROY-MEIR 1989)、放牧強度(ZHOU *et al.* 2004a, DONG *et al.* 2005)、放牧季節(WHISENANT and WAGSTAFF 1991, YUAN *et al.* 2004)および家畜の選択採食(BERENDSE 1985, WANG *et al.* 2001, SONG *et al.* 2006)が要因として重要である。放牧圧が強まると、ヤクに採食されにくい短草型草種と匍匐性で踏圧に強い草種の優占度が上昇する(YUAN *et al.* 2004, LIU *et al.* 2005)。WSPでは*K. humilis*などの短草型草種と*P. anserina*, *L. nanum*, *L. tibetica*などの草種構成割合が高くなっており、*P. pratensis*, *E. nutans*および*K. capillifolia*などヤクの嗜好性の高い長草型種の構成割合は低かったが、CSPでは逆の結果となっていた。自然草高を複数の草種で見ると、WSPでは長草型草種だけでなく、短草型草種でヤクの嗜好性が低い広葉草本である*P. anserina*, *L. nanum*および*L.*

tibetica と優占種である木本植物 *P. fruticosa* の草高も低かった。また、被度も短草型草種が高く、*P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* などが低かったことから、強い被食圧を受けていることが明らかとなった。

放牧は草地群落における植物の種多様性の推移に影響を及ぼす。適切な放牧では、草地のバイオマスが増加し (NOY-MEIR 1989, YUAN *et al.* 2004), 多くの植物種が共存でき (TILMAN 1997), 植物の種多様性を高めるが、過放牧など不適切な管理利用は草地の植被率と植物の種多様性を低下させ (HOBBS and HUENNEKE 1992, ZHOU *et al.* 2004b), 群落構成を変え、高寒草地を荒廃させる最も根本的な原因となっている (ZHOU *et al.* 2003, ZHOU *et al.* 2004b, GAN *et al.* 2005)。植被率、種数密度は WSP が CSP よりも有意に低く (それぞれ $p < 0.01$, $p < 0.001$), 豊富指数, 多様指数および均等指数も低かったことは、草地の荒廃の激しさを表し、高い被食圧で攪乱が持続し植物の種多様度が低下したと考えられた。これは WSP では植物の成長期に長期間にわたり高い強度で放牧が行われたため、ヤクの選択採食 (SONG *et al.* 2006) により、イネ科など直立型の草高の高い種が頻繁に採食されて被度と豊富度がともに低下し、種子繁殖を行う植物が減少したためと考えられる。そして、採食されにくく再生力および踏圧耐性の高い *K. humilis* などの栄養繁殖型の植物や *P. anserina* などの匍匐型植物の優占度を高くし、植物の種多様性を低下させたと考えられた。一方 CSP では、春 (4月中旬) から秋 (10月中旬) までの間はヤクの放牧が行われなかったために植物の有性繁殖が可能となり、植物が枯れてから放牧を行うために種子繁殖を行う植物への放牧の影響は弱かったと考えられる。また、限られた面積での放牧によりヤクに長い寒季を超えさせるため、採食草量が不足するにつれヤクの選択採食が弱くなり、枯死葉を含めて植物が地際まで徹底的に食べ尽くされて、特定の植物種の優占が抑えられ、新たな種に侵入と定着のチャンスが与えられ、優占度の低い種の生存を可能にし、CSP での植物の種多様性が高くなったと考えられた。

暖寒 2 季ヤク輪換放牧地において、夜間繫留地 (基点:BP=0m) からの距離 (近接地点:CP=50m 以内, 近距離地点:NP=250m, 中距離地点:MP=500m, 遠距離地点:FP=750m) が野草地の植生、植物現存量および種多様性に及ぼす影響について検討した。WSP では、距離が大きくなるにしたがい、*P. fruticosa* の被度と植物高がともに増加し、下層植生の被度と群落高がともに高くなった ($p < 0.05$)。WSP において FP では *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い草種が主要な種であったが、距離が小さくな

るにしたがい、匍匐性で踏圧に強く、嗜好性の低い草種の優占度が高くなった。CSPでは、FP・MP・NP各地点間には *P. fruticosa* の被度と植物高、下層植生の被度と草高および草種の組成では一定の傾向が認められず、CPでは草種数が急に減少した。下層植生の草本植物の現存量はWSPではFP (169 gDM/m²) とMP (170 gDM/m²) がNP (101 gDM/m²) とCP (100 gDM/m²) より多く ($p < 0.05$)、CSPではFP (402 gDM/m²) がもっとも多く、CP (259 gDM/m²) が最も少なかった ($p < 0.05$)。WSPとCSPのいずれにおいても、種数密度、Simpson指数、Shannon-Wiener指数およびPielou均等度指数はNPで最大、CPで最小となった ($p < 0.05$)。

広大な草地では、地形、水、日陰、風雨、放牧施設（牧柵、ゲート）などの要因によって生じる放牧圧（採食、踏圧、排泄）の空間的変異により、植生にも空間的変異が見られる。放牧家畜による採食と踏圧、排泄およびそれらによる草地での養分の分布状態の変化は草地生態システム中の植物群落の構成、草種組成および生産性に重要な働きを持つ（GRIME *et al.* 1973, NOY-MEIR 1989, LIU *et al.* 2005, 宋ら 2005）。放牧強度は放牧草地の植生組成、種多様性、生産性および土壌理化学性状にさまざまな影響を及ぼし、適度な放牧は草地の種多様性および生産性を維持・向上させるが、過放牧はそれらを低下させ、草地の荒廃を引き起こす（GRIME *et al.* 1973, MILCHUNAS *et al.* 1988, WANG *et al.* 2002）。チベット高原の野草放牧地でも、放牧強度の増加に伴って、地上部現存量はイネ科植物およびカヤツリグサ科植物が低下し広葉草本が著しく増加し（WANG and ZHOU 1991, HAN *et al.* 1993, WANG *et al.* 1995, LIU *et al.* 1999a, ZHOU *et al.* 2004b）、草種構成が単純化し（ZHANG *et al.* 1990, LIU *et al.* 1999a, ZHANG *et al.* 2001, WANG *et al.* 2002）、過放牧は高寒草地を荒廃させる根本的な原因であると報告されている（WANG and ZHOU 1991, ZHOU *et al.* 1995, MA *et al.* 1998, LIU *et al.* 1999a, ZHANG *et al.* 2001, 周 2001）。*P. fruticosa* 優占草地で行ったヒツジの放牧強度に関する試験では、夏の放牧地において、放牧強度が高まるにしたがって、*P. fruticosa* の葉がヒツジに頻繁に採食されるようになり、枯死した *P. fruticosa* の株と群落が増加し、植物高と被度は共に低下したと報告されている（WANG *et al.* 2002）。本研究においても、WSPでは距離が小さくなるにしたがって *P. fruticosa* の植物高と被度はともに低くなったが、CSPでは一定の傾向が見られなかった。これは、WSPでは、早春と晩秋の牧草の量が極端に少ない時期に、ヤクによる *P. fruticosa* の葉の採食は行われたが、夜間繫留パドックからの距離により被食度が異なったためと考えられる。CSPにおいては、

入牧時は野草が豊富で *P. fruticosa* が採食されず、その後気温の低下により葉は枯死し採食できなくなるため、ヤクの採食による影響は小さかったと考えられる。また、WSP では、草本植物でも距離が小さくなるにしたがって地上部現存量が減少し、下層植生の植被率は $FP > MP > NP > CP$ の順で、群落高は $FP > MP > CP > NP$ の順に低くなった。群落の構成種の優占度も変化し、*P. anserina*, *P. asiatica* などのヤクの採食嗜好性が低い種の群落内での優占度が高くなり、ヤクに好まれる *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia* などは低下した。同一パドック内でこのような変化を引き起こしたのは、距離によって生じた放牧圧の違いによると考えられる。ヤクの放牧行動は、午前中と夕方帰牧前の時間帯に採食行動のピークがあることが観察された（長谷川ら 2005）。ヤクは夜間繫留されるため、午前中には空腹で採食行動に集中し、移動時間が短くて採食時間が長い。また、摂取速度が速くて、採食バイト数が多い（宋ら 2006）。また、川の飲水地点も夜間繫留パドックに近接しており、飲水前後に毎回同じ経路で歩行・採食する。これらの行動は距離が小さくなるほど多くなるため、同一パドック内においても大きな放牧圧の勾配が形成されたと考えられる。また、牧区の形状は CSP では夜間繫留パドック側 263m、北側 223m でほぼ四角形であったが、WSP では、夜間繫留パドック側が 164m、北側が 59 m の扇形となっており、この形状も WSP で生じた放牧圧の勾配の一因と考えられた。

放牧家畜の採食行動は直接に植物群落に影響し、異なる放牧強度では家畜の選択が異なり（BERENDSE *et al.* 1985, WANG 2001, SONG *et al.* 2006）、植物が受ける影響の差によって草地群落構造と植物組成も変化する。カヤツリグサ科の *K. humilis* は、高寒草地での家畜の放牧採食に強い植物の代表種である。放牧強度はその栄養繁殖に大きく影響し、典型的な勾配反応特性を持つと報告されている（ZHU *et al.* 1994）。イネ科の *E. nutans* とバラ科の *P. anserina* は高寒草地での重要な種で、採食に対しては異なる反応を示し、それらの群落中の優占度の増減が草地の遷移方向を示すことが報告されている（周ら 2001, LIU *et al.* 2005）。適度な放牧は *E. nutans* の栄養成長に有利であるが、過放牧はその有性繁殖を抑制するため優占度が低下する。*P. anserina* は高寒草地の退行遷移の過程を示す主要指標種であり、過放牧条件下での家畜の採食は植物種間競争を低減し、*P. anserina* の栄養成長と有性繁殖をともに高めるためその優占度が上昇する（LIU *et al.* 2005）。本研究では、WSP において、夜間繫留パドックからの距離が小さくなるにしたがって、優良な草種である *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia*

などの優占度は減少し、ヤクに採食されにくい *K. humilis* などカヤツリグサ科の短草型草種とバラ科の *P. anserina* のような匍匐性で踏圧に強い草種の優占度は高くなった。CP では *P. anserina* が最も優占度の高い種であった。主要な植物の被度は、WSP では距離が大きくなるにしたがって *E. nutans*, *P. pratensis*, *K. capillifolia*, *C. atrofusca*, *T. mongolicum* などが増加し、*P. anserina*, *P. asiatica* などが減少した。これは、放牧により嗜好性の高い野草の成長が抑制され、嗜好性の低い *P. anserina* はより多くの成長空間と栄養を獲得しやすくなり、成長と更新が速くなったと考えられる。夜間繫留地から放牧地への出口を基点とした距離による放牧圧の差が *P. fruticosa* の優占する自然放牧草地に強い影響を与え、CP および NP では重度の退行遷移が起きていることが明らかとなった。更に長期間にわたって重度の放牧圧がかかると、草地は生態的価値と放牧利用価値のない“黒土型”裸地 (ZHOU *et al.* 2003) に遷移し、砂漠化する恐れがあると考えられた。

放牧による攪乱は高寒草地の遷移と安定性に影響を及ぼし、種多様性の変化は草地の退行遷移状況を反映する (WHITTAKER 1969, 山本ら 1998, 烏ら 1999, 周 2001, WANG *et al.* 2005, WEI *et al.* 2005)。多様化した群落では生態システムの安定性が増加し、種数の増加はより多くの利用可能な資源を供給し、草地の生態的価値が高まることが知られている (ZHANG 1990, YUAN *et al.* 2004, LIU *et al.* 2005) が、本研究では、WSP においては、総種数は NP の 29 種が最も多く、Simpson 指数と Pielou 均等度指数は MP で最大値を示したが、Shannon-Wiener 指数は NP の 2.43 が最大値であった。種数密度も、距離が小さくなるにしたがって上昇し、NP では最大値を示した。しかし、NP では *P. anserina* と *K. humilis* が優占度の高い主要な種で、*E. nutans*, *P. viviparum*, *P. pratensis* などがそれに続く種であるが優占度が低く、*A. flaccidus*, *A. adsurgens* などヤクが採食しない広葉草本の種数と優占度が MP と FP よりも高くなった。また、NP では草本植物の群落高、植被率、草本植物の地上部現存量は、いずれも CP よりも高かったが MP と FP よりも低かった。以上のことから、群落の種多様性が高いことが必ずしも草地が優良なことを意味しないと考えられる。優良な草地とは家畜の嗜好性が高く栄養価の高い草種の割合が高い草地を指すと考えられ、種多様性が高くても、群落構成種のなかに家畜の好む種が少なければ、その草地は生態的価値はあるが、家畜生産的価値は低い。また、家畜の採食嗜好性の高い種が多くても喫食によって草高が低くなると放牧草地としての利用価値は減少する。そのため、今後嗜好性を考慮し

た各草種の現存量と被度で放牧草地を評価すべきであると考えられる。

草地管理の目標は、草地の持続的利用を可能にする優良な野草の割合を高くすること、そして植物の種多様性を保護することである (McNAUGHTON 1992)。しかしながら、WSP では、ヤクによる頻繁な採食で Gramineae, Cyperaceae などの優良な野草は再生するための回復期間がなく、特に早春には、植物現存量が少ないため被食圧が高く、植物は再成長のため大量の貯蔵養分を消費し、夏の成長と活力に大きな影響を及ぼしていると推測される。チベット高原北部における金露梅優占草地では、ヤクの放牧季節の違いが草地植生に強い影響を与え、暖季放牧地では草地群落の構成が単純化し、植物の種多様性が低下し、植物の地上部現存量が特に優良な野草で減少して荒廃が進んでいるが、寒季放牧地では植物の種多様性は高く保たれていることが明らかとなった。野草放牧地の植物種多様性および生態系を良好に保ち、家畜の生産を継続的に維持・向上させるためには、多くの畜産農家が、従来 of 4 季もしくは 3 季に放牧地を分けて周年遊牧する慣行的な利用方式から、野草放牧地を暖季と寒季の 2 季に分けて周年放牧利用する方式に変わっていることから、現実にあった方式として、牧道の設置と小区画での短期輪換放牧あるいは休牧を取り入れた輪換放牧方式を検討することが必要と考えられた。休牧を取り入れた草地の小区画輪換放牧 (FRISINA and KEIGLEY 2004, PENG and WANG 2005) により家畜の放牧行動や放牧範囲をある程度コントロールし、早春の植物の初期成長期における高強度の放牧を避け、植物に貯蔵養分の蓄積と再生の期間を保障することが、草地の持続的利用と植物の種多様性の保護につながると考えられる。

以上のことから、ヤクの暖寒 2 季輪換放牧において、放牧季節がヤクの採食行動と草地植生に大きな影響を与え、夜間繁留地からの距離が植生構造、植物の地上部現存量および種多様性に大きな影響を及ぼし、暖季放牧地でその影響が大きいことが明らかとなった。チベット高原に広がる野草放牧地の劣化・砂漠化を防ぎ、植物の種多様性を適正に維持し、生態系を良好に保ち、家畜の生産を維持・向上させるためには、現行の暖寒 2 季輪換放牧に代わる方式の検討が急務であり、全放牧地を小区画に分割しての短期輪換放牧や、休牧を取り入れた放牧方式などの検討が、今後、更に必要であると考えられた。

参考文献

- ANDERSEN, U. V. and B. CALOV, Long-term effects of sheep grazing on Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). *Hydrobiologia*, 340: 277-284. 1996.
- ARNOLD, G. W. and J. HILL, Chemical factors affecting selection of food plants by ruminants. In: *Phytochemical Ecology*, HARBORNE, J. B. (ed). Academic Press, London, pp. 72-99. 1972.
- ARNOLD, G. W., The special senses in grazing animals. 2. Smell, taste and touch and dietary habits in sheep. *Australian Journal of Agricultural Research*, 17: 531-542. 1966.
- ARNOLD, G. W. and M. DUDZINSKI, *Ethology of free-ranging domestic animals*. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp.198. 1978.
- BAILEY, D. W., J. E. GROSS, E. A. LACA, L. R. RITTENHOUSE, M. B. COUGHENOUR, D. M. SWIFT and P. L. SIMS, Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49: 386-400. 1996.
- BELSKY, A. J., Does herbivory benefit plants ? A review of the evidence. *American Naturalist*, 127: 870-892. 1986.
- BELSKY, A. J., The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *American Naturalist*, 129: 777-783. 1987.
- BERENDSE, F., The effects of grazing on the outcome of competition between plant species with different nutrient requirements. *Oikos*, 44: 35-39. 1985.
- BLACK, J. L. and P. KENNEY, Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*, 35: 565-578. 1984.
- BURLISON, A. J., J. HODGSON and A. ILLIUS, Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass and Forage Science*, 46: 29-38. 1991.
- COOK, C., The effect of site on palatability and nutritive content of seeded wheatgrasses. *Journal of Range Management*, 12: 289-292. 1959.
- DONG, Q., X. ZHAO, Y. MA, Q. LI, Q. WANG and J. SHI, Studies on the relationship between grazing intensities for yaks and plant groups in *Kobrecia Parva* alpine meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 7: 334-338. 2005. (In Chinese with English abstract).
- FRISINA, M. R. and R. B. KEIGLEY, Habitat changes, Mount Haggin Wildlife Management Area. *Rangelands*, 26: 3-13. 2004.
- 福田 明, GPSによる渡り鳥の追跡. マイクロメカトロニクス (日本時計学会誌), 46

- (4) : 1-8. 2002.
- FUKUDA, A., K. MIWA, E. HIRANO, M. SUZUKI, H. HIGUCHI, E. MORISHITA, D. ANDERSON, S. WAUGH and R. Phillips, BGDL II – A GPS data logger for birds. *Memoirs of National Institute of Polar Research*, 58: 234-245. 2003.
- GAN, Y., Z. LI, Q. WANG, B. ZE, G. LUO, Y. REN and Y. CHEN, Study on grazing degenerating succession of subalpine meadow in northwestern of Sichuan Province. *Acta Agrestia Sinica*, 13: 48-52. 2005. (In Chinese with English abstract).
- GILLINGHAM, M. P., K. L. PARKER and T. A. HANLEY, Forage intake by black-tailed deer in a natural environment: bout dynamics. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1118-1128. 1997.
- GRIME, J. P., Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242: 344-347. 1973.
- HAN, F., G. BEN and S. SHI, Study on some plant growth characteristics under different grazing intensities in alpine bushland. *Acta phytocologica et geobotanica sinica*, 17: 331-338. 1993. (In Chinese with English abstract).
- HANLEY, T. A. and K. A. HANLEY, Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangeland. *Journal of Range Management*, 35: 152-158. 1982.
- HART, R. H., Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecology*, 155: 111-118. 2001.
- HASEGAWA, N., R. SONG, M. KOZONO, S. IDOTA, A. NISHIWAKI, G. LI, A. FUKUDA and Q. ZHOU, Differences in yak (*Bos grunniens*) grazing behaviour and chemical composition of feces in the southern and northern Qinghai-Tibetan Plateau in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 15 (Suppl): 286-288. 2006.
- 長谷川信美・宋 仁徳・李 国梅・井戸田幸子・小藺正治・秋田 優・福田 明・馮 生青・周 玉清・周 青平, 中国青海省北部野草地におけるヤク (*Bos grunniens*) の行動. *日本草地学会誌*, 51 (別) : 372-373. 2005.
- HEADY, H., Palatability of herbage and animal preference. *Journal of Range Management*, 17: 76-82. 1964.
- HOBBS, R. J. and L. F. HUENNEKE, Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337. 1992.
- HOU, F., S. CHANG, Y. YU and H. LIN, A review on trampling by grazed livestock. *Acta Ecologica Sinica*, 24: 784-789. 2004. (In Chinese with English abstract).
- HOU, F. and J. REN, Evaluation on trampling of grazed Gansu wapiti (*Cervus elaphus kansuensis* Pocock) and its effects on soil property in winter grazing land. *Acta Ecologica Sinica*, 23: 486-495. 2003. (In Chinese with English abstract).

- HUBENY, I, A computer program for calculating non-LTE model stellar atmospheres. *Computer Physics Communications*, 52:103-132.
- HUMPHREY, J. W. and G. S. PATTERSON, Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology*, 37: 986-996. 2000.
- Ivlev, V. S., *Experimental ecology of the feeding fishes*. Yale University Press, New Haven.
- JIANG, X., Relationship of population quantities of Plateau Pika with vegetation homogeneity. *Acta Prataculturae Sinica*, 7: 60-64. 1998. (In Chinese with English abstract).
- LI, G., S. IDOTA, N. HASEGAWA, R. SONG, Y. WANG and S. FENG, Effect of long-term seasonal grazing of yak (*Bos grunniens*) on botanical diversity of potentilla fruticosa alpine rangeland in Qing-Zang Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*. 15: 149-151. 2006.
- LI, J., Z. LI and J. REN, The effects of grazing on grassland plants. *Acta Prataculturae Sinica*, 11: 4-11. 2002. (In Chinese with English abstract).
- LIU, J., Z. ZHU and W. ZHENG, Responses of two plant species to grazing practice in alpine and cold meadow under grazing and grazing-suspension. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25: 2043-2047. 2005. (In Chinese with English abstract).
- LIU, W., L. ZHOU and X. WANG, Responses of plant and rodents to different grazing intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 19: 376-382. 1999a. (In Chinese with English abstract).
- LIU, W., Q. WANG, X. WANG, L. ZHOU, Y. LI and F. LI, Ecological process of forming "black-soil-type" degraded grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 7: 300-307. 1999b. (In Chinese with English abstract).
- MA, K., J. HUANG, S. YU and L. CHEN, Plant community diversity in Dongling mountain, Beijing, China: II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica*, 15: 268-277. 1995. (In Chinese with English abstract).
- MA, Y., B. LANG, H. YANG and Y. MA, Improvement of yak production on deteriorated "black soil" grassland. *Grassland of China*, 4: 61-63. 1998. (In Chinese with English abstract).
- MCINTYRE, S., S. LAVOREL, J. LANDSBERG and T. D. A. FORBES, Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional trait. *Journal of Vegetation Science*, 10: 621-630. 1999.
- MCNAUGHTON, S. J., The propagation of disturbance in savannas through food webs. *Journal of Vegetation Science*, 3: 301-314. 1992.
- MILCHUNAS, D. G., O. E. SALA and W. K. LAUENROTH, A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132:

87-106. 1988.

- MILTON, W. E. J., The effect of manuring, grazing and cutting on the yield, botanical and chemical composition of natural hill pastures. I. Yield and botanical section. *Journal of Ecology*, 28: 326-356. 1940.
- NAGY, J., T. HAKONSON, and K. KNOX, Effects of quality on food intake in deer. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 34: 146-154. 1969.
- 西脇亜也・佐藤衆介・大竹秀男・篠原 久・菅原和夫, 放牧地の草種構成と種多様性に及ぼす異なる放牧管理の影響-北上山系に同時に入植した酪農家2戸の放牧地の植生-. *日本草地学会誌*, 45: 52-58. 1999.
- NOY-MEIR, I., M. GUTMAN and Y. KAPLAN, Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310. 1989.
- O'REAGAIN, P. J., Plant structure and the acceptability of different grasses to sheep. *Journal of Range Management*, 46: 232-236. 1993.
- O'REAGAIN, P. J. and M. T. MENTIS, Sequence and process of species selection by cattle in relation to optimal foraging theory on an old land in the Natal Sour Sandveld. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, 6: 71-76. 1989.
- O'REAGAIN, P. J. and J. R. TURNER, An evaluation of the empirical basis for grazing management recommendations for rangeland in Southern Africa. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, 9: 38-49. 1992.
- OSEM, Y., A. PEREVOLOTSKY and J. KIGEL, Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, 90: 936-946. 2002.
- OWENS, M. K., K. L. LAUNCHBAUGH and J. W. HOLLOWAY, Pasture characteristics affecting spatial distribution of utilization by cattle in mixed brush communities. *Journal of Range Management*, 44: 118-123. 1991.
- PENG, Q. and N. WANG, The effects of different grazing systems on the grassland vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 26: 27-30. 2005. (In Chinese with English abstract).
- QIN, G. and G. DU, Similarity, species diversity, and interannual variability in total aboveground biomass in alpine meadow plant community. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25: 979-984. 2005.
- QUINN, J. F. and G. R. ROBINSON, The effects of experimental subdivision on flowering plant diversity in a California annual grassland. *Journal of Ecology*, 75: 837-856. 1987.
- 任 継周, 草業科学研究方法. 北京. 農業出版社, pp. 1-29. 1998

- SANDERS, K. D., B. E. DAHI and G. SCOTT, Bite-count vs. fecal analysis for range animal diets. *Journal of Range Management*, 32: 146-149. 1980.
- SENF, R. L., M. B. COUGHENOUR, D. W. BAILEY, L. R. RITTENHOUSE, O. SALA and D. M. SWIFT, Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37: 789-799. 1987.
- SONG, R., N. HASAGAWA, S. IDOTA, G. LI, A. NISHIWAKI, C. JIU, N. XU and Q. ZHOU, Botanical composition, aboveground biomass and grazing behaviour of yak (*Bos grunniens*) in the southern rangeland of Qinghai Province, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 15 (Suppl): 289-291. 2006.
- 宋 仁徳・長谷川信美・李 国梅・井戸田幸子・長谷川岳子・秋田 優・松隈聖子・喬 扎西・馬 存寿・馮 生青・周 玉清. 中国青海省北部金露梅優占放牧地における成雌ヤクの採食行動. *日本草地学会誌*, 52 (別) : 336-337. 2006.
- 宋 仁徳・雷 豪清・李 国梅・馬 更禄・徐 寧・井戸田幸子・長谷川信美・西脇亜也. 中国青海省南部の野草放牧地におけるクチグロナキウサギ (*Ochotona curzoniae*) による被害. *日本草地学会誌*, 51 (別) : 10-11. 2005.
- SPARKS, D. R. and J. C. MALECHEK, Estimating percentage dry weights in diets using a microscope technique. *Journal of Range Management*, 21: 164-165. 1968.
- TILMAN, D., Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78: 81-92. 1997.
- VALLENTEINE, J. F., *Grazing Management*. Academic Press, San Diego. 1990.
- VAVRA, M. and J. L. HOLECHEK, Factors influencing microhistological analysis of herbivore diets. *Journal of Range Management*, 32: 371-374. 1980.
- WANG, B., Approach to grassland grade classified in Qinghai Province. *Pratacultural Science*, 14: 20-22. 1997. (In Chinese with English abstract).
- WANG, G., J. REN and Z. ZHANG, Studies on the population diversity of plant community in Hexi mountain-oasis-desert area, Gansu, China, II Impacts of grazing pressure on species diversity in steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 11: 31-37. 2002. (In Chinese with English abstract).
- WANG, Q., L. ZHOU and F. WANG, Effect analysis of stocking intensity on the structure and function of plant community in winter-spring grassland. *Alpine Meadow Ecosystem*, 4: 364-373. 1995. (In Chinese with English abstract).
- WANG, Q. and X. ZHOU, The growth rhythm of the grasses populations and their adaptability of environment in *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*,

- 15: 168-175. 1991. (In Chinese with English abstract).
- WANG, Q., X. ZHOU, Y. ZHANG, X. ZHAO and Y. ZHANG, The effect of grazing on growth and biomass of *Potentilla fruticosa*. *Alpine Meadow Ecosystem*, 3: 89-95. 1991. (In Chinese with English abstract).
- WANG, S., The dietary composition of fine wool sheep under different stocking rates and relationship between dietary diversity and plant diversity in Inner Mongolia steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 21: 237-243. 2001. (In Chinese with English abstract).
- WANG, Y., X. WEI and P. YANG, Effects of over-grazing on vegetation degradation of *Kobresia pygmaea* meadow in Naqu, Tibet. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 41: 32-38. 2005. (In Chinese with English abstract).
- WEI, X., P. YANG, S. LI and H. CHEN, Effects of over-grazing on vegetation degradation of the *Kobresia pygmaea* meadow and determination of degenerative index in the Naqu prefecture of Tibet. *Acta Pratacullturae Sinca*, 14: 41-49. 2005. (In Chinese with English abstract).
- WEST, N. E., Biodiversity of rangelands. *Journal of Range Management*, 46: 2-13. 1993.
- WHISENANT, S. G. and F. J. WAGSTAFF, Successional trajectories of a grazed salt desert shrubland. *Vegetatio*, 94: 133-140. 1991.
- WHITTAKER, R. H., Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symposium on Biology*, 22:178-196. 1969.
- 武 体運. 青海省の草原現状、問題及び草地生産能力の改善について. *青海牧畜獣医雑誌*, 31: 41-42. 2001. (In Chinese).
- 烏 云娜・中村 徹・林 一六, 内モンゴルシリンゴル草原における群落の種多様性と現存量. *日本草地学会誌*, 45: 140-148. 1999.
- XIA, W., X. ZHOU, J. LIU and X. ZHANG, The bio-community in the region of alpine meadow. *Alpine Meadow Ecosystem*, 3: 1-7. 1991. (In Chinese with English abstract).
- 山本嘉人・八木隆徳・斉藤吉満・桐田博充, 放牧によるススキ型草地の植生遷移に伴う群落の種多様年数 H' の変化. *日本草地学会誌*, 44: 122-126. 1998.
- YANG, L., J. LI and Y. YANG, β -diversity of grassland communities along gradient of grazing disturbance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10: 442-446. 1999. (In Chinese with English abstract).
- YI, R., I. HAYASHI, T. NAKAMURA and M. SIYOMI, Changes in floristic composition of grasslands according to grazing intensity in Inner Mongolia, China, *Grassland Science*, 47: 362-369. 2001.

- YUAN, J., X. JIANG, W. HUANG and G. WANG, Effects of grazing intensity and grazing season on plant species diversity in alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 13: 1-8. 2004. (In Chinese with English abstract).
- ZHAO, G. and Z. CUI, Selective grazing of animals and the response of plants. *Grassland of China*, 1: 62-67. 1999.
- ZHANG, Y., A quantitative study on characteristics and succession pattern of alpine shrub lands under different grazing intensities. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 14: 358-364. 1990. (In Chinese with English abstract).
- ZHANG, Z., Significance, problem and suggestion of highland pasture animal husbandry in Tibet, China. *Pratacultural Science*, 18: 1-5. 2001. (In Chinese with English abstract).
- 張容昶. 中国のヤク. 甘肅. 科学技術出版社, pp. 2-29. 1989. (In Chinese).
- 周興民·王質彬·杜慶, 青海植被. 西寧. 青海人民出版社, 1986. (In Chinese).
- ZHOU, H., L. ZHOU, X. ZHAO, W. LIU, Z. YAN and Y. SHI, Influence of grazing disturbance on alpine rangeland. *Grassland of China*, 24: 53-61. 2002. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, H., L. ZHOU, X. ZHAO, Y. ZHOU, W. LIU and Z. YAN, Effect of fencing on lightly and heavily grazing *Potentilla fruticosa* shrublands. *Acta Arestla Sinica*, 12: 140-144. 2004a. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, H., X. ZHAO, Y. TANG, L. ZHOU, W. LIU and L. YU, Effect of long-term grazing on alpine shrub vegetation in Qinghai-Tibet Plateau. *Grassland of China*, 6: 1-11. 2004b. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, H., L. ZHOU, X. ZHAO, W. LIU, Z. YAN and Y. SHI, Degraded process and integrated treatment of "black soil beach" grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers. *Chinese Journal of Ecology*, 22: 51-55. 2003. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, H., X. ZHAO, L. ZHOU, L. ZHAO and F. HAN, Effects of different grazing intensities on growth of *Potentilla anserina* clones. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26: 1021-1029. 2006. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, L., Q. WANG, J. ZHAO and Q. ZHOU, Studies on optimum stocking intensity in pasturelands of alpine meadow. *Alpine Meadow Ecosystem*, 4: 365-418. 1995. (In Chinese with English abstract).
- ZHOU, X., Q. WANG, Y. ZHANG, X. ZHAO and Y. LIN, Quantitative analysis of succession law of the alpine meadow under the different grazing intensities. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 11: 276-286. 1987. (In Chinese with English abstract).

- 周 興民, 中国嵩草草甸 (*Kobresia meadow of China*) 北京. 科学出版社, 2001. (In Chinese).
- ZHU, Z., G. WANG and S. ZHAO, Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 14: 40-45. 1994. (In Chinese with English abstract).
- ZI, X. D., Reproduction in female yaks (*Bos grunniens*) and opportunities for improvement. *Theriogenology*, 59: 1303-1312. 2003.

総合摘要

チベット高原では広大な野草地を利用してヤク (*Bos grunniens*)・ヒツジなどの放牧が行われてきたが、近年、地球温暖化や過放牧などによる植生・土壌の荒廃・劣化が懸念されている。過放牧の原因の1つとして、中国政府の遊牧民定住化政策により、従来は4季(春, 夏, 秋, 冬)もしくは3季(春秋, 夏, 冬)の遊牧方式で利用されてきた草地が、2季輪換放牧により利用されるようになったことが挙げられているが、その詳細な実態は解明されていない。本研究では、チベット高原草地生態系の保全管理と持続的資源利用の基礎資料を得ることを目的とし、北部金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 優占草地におけるヤクの暖寒2季輪換放牧システムを、暖季放牧地 (warm-season paddock, WSP; 4月中旬-10月中旬) と寒季放牧地 (cold-season paddock, CSP; 10月中旬-4月中旬) におけるヤクの採食行動と採食植物、植物の種多様性と現存量にもとづいて評価した。

まず、WSP と CSP における放牧ヤクの採食行動、採食植物の選択、行動位置とそれらの放牧季節による違いについて検討した。WSP と CSP において、いずれも *P. fruticosa* が優占種であった。WSP では *K. humilis* が続いて優占する種で、*P. pratensis*, *P. anserina*, *P. dichotoma*, *L. nanum*, *E. nutans*, *C. atrofusca* などその次に優占する種となっていたのに対して、CSP では *P. pratensis* が続いて優占する種で、イネ科の *S. purpurea*, *E. nutans*, カヤツリグサ科の *C. atrofusca*, *K. capillifolia* およびタデ科の *P. viviparum* など草高の高い草種がその次に優占する種であった。採食植物は、WSP では *Kobresia* spp (28.8%) と *Poa* spp (22.1%) が最も多く、上位7種(属)の採食割合は79.3%で、19種(属)の採食を確認した。CSP では *Poa* spp (35.9%) の採食が最も多く、次に *S. purpurea* (14.1%), *Kobresia* spp (13.3%) が多く採食された。上位6種の採食割合が84.7%で、16種(属)の採食が確認された。WSP と CSP でともに木本植物の採食はなかった。WSP では *Astragalus* spp が最も好まれ、続いて *S. purpurea* > *A. umbellata* > *T. mongolicum* > *G. diuersifolia* > *Poa* spp の順に好まれた。CSP では *S. superba* > *Astragalus* spp > *A. umbellate* > *L. nanum* > *Kobresia* spp > *Poa* spp の順に好まれた。*Carex* spp, *Potentilla* spp, *K. cristata*, *H. tibeticum* は WSP と CSP の両方で避けられた。ヤクの採食植物各種の割合は草地植生構成種の相対優占度との間に WSP と CSP でともに高い相関を示したが、嗜好性を示す指数との間の相関は低く、摂取量の

多い植物と嗜好性の高い植物とは一致しなかった。体重当たり日採食量は WSP で 33.4 gDM/kgBW/day, CSP で 20.5 gDM/kgBW/day で, WSP が CSP よりも多かった ($p < 0.05$)。しかし本来 1 年 1 産のヤクが 2 年に 1 産しかしていないことから, 暖季に繁殖に必要な栄養は摂取できていないと考えられた。採食行動を午前 (AM) と午後 (PM) で比較すると, WSP ではパッチ内採食時間とパッチ間移動時間はともに AM が PM よりも長く ($p < 0.001$), パッチ内 FS 数とバイト数はいずれも PM が AM よりも有意に多かった ($p < 0.0001$)。CSP では WSP よりもパッチ内バイト数が少なく, バイト速度が遅く, FS 数とパッチ内歩数が少なく, パッチ間歩数は多かった。また, PM には AM と比較し, 単位時間当たり訪問パッチ数は 1.9 倍に増加したが, パッチ内採食時間は 0.57 倍, パッチ内バイト数 0.56 倍, FS 数 0.34 倍に減少し, パッチ間移動時間と歩数も減少した。ヤクの牧内位置分布を時間帯により比較すると, WSP と CSP のどちらも P1 (WSP : 8:02–12:00, CSP : 8:32–12:00) には牧区全域に分布し, 飲水行動の行われた P2 (WSP : 12:02–15:30, CSP : 12:02–15:00) には牧柵ゲート付近に分布したが, P3 (WSP : 15:32–19:00, CSP : 15:02–18:00) には WSP では牧区全体に, CSP では 600m 以内に分布した。これらのことから, ヤクの採食植物種選択は優占度に影響され, ヤクは牧区と時間帯により採食行動とその位置を変えて栄養摂取を最大にしようとしていたが, 暖季と寒季の両季節ともに, 十分な栄養を摂取できていない状態にあり, 草地の劣化がヤクの生産性にも影響を及ぼしていると推察された。

次に, WSP と CSP における植物の種多様性, 植生群落構成および植物現存量について検討した。WSP では 37 種 (イネ科 : 6, カヤツリグサ科 : 5, 広葉草本 : 23, 灌木 : 3), CSP では 44 種 (イネ科 : 7, カヤツリグサ科 : 6, 広葉草本 : 27, 灌木 : 4) が出現した。WSP は CSP と比較し, 植物種数, 豊富指数, 種多様度指数および Pielou 均等度指数が低く, 植被率および群落高が有意に低かった ($P < 0.01$)。出現種数は, WSP (7–16 種/m²) が, CSP (17–22 種/m²) よりも有意に少なかった ($P < 0.001$)。また, 栄養価の高い野草であるイネ科植物の地上部現存量は, CSP よりも低かった ($P < 0.01$)。WSP では *K. humilis*, *L. nanum*, *P. anserina* などの草高が低く, 放牧耐性の高い植物が金露梅の次に優占する種になっているのに対し, CSP では *P. pratensis*, *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い植物が金露梅の次に優占する種になっていた。これらのことから, ヤクの長期にわたる放牧季節の違いが WSP の草地植生に強い影響を与え, 種多様性が低下し, 優良な野草の地上部現存量が減少し, 著しく荒廃した

と考えられた。

最後に、WSP と CSP において、夜間繫留パドック（基点:BP=0m）からの距離（近接地点：CP=50m 以内，近距離地点：NP=250m，中距離地点：MP=500m，遠距離地点：FP=750m）が野草地の植生，植物現存量および種多様性に及ぼす影響について検討した。WSP では，距離が長くなるにしたがい，*P. fruticosa* の被度と植物高がともに増加し，下層植生の被度と群落高がともに高くなった ($p<0.05$)。WSP において FP では *E. nutans*, *K. capillifolia* など草高の高い草種が主要な種であったが，距離が短くなるにしたがい，匍匐性で踏圧に強く，嗜好性の低い草種である *P. anserina* と *P. asiatica* の優占度が高くなった。*K. humilis* の被度は FP から NP までは増加したが，CP では最も低かった。CSP では，FP, MP および NP 各地点間には *P. fruticosa* の被度と植物高，下層植生の被度と草高および草種の組成では一定の傾向が認められず，いずれもイネ科植物と *K. capillifolia*, *P. viviparum*, *T. mongolicum*, *A. adsurgens* などであったが，CP では草種数が急に減少し，*P. anserina* が最も優占度が高かった。下層植生の草本植物の現存量は WSP では FP (169 gDM/m^2) と MP (170 gDM/m^2) が NP (101 gDM/m^2) と CP (100 gDM/m^2) より多く ($p<0.05$)，CSP では FP (402 gDM/m^2) がもっとも多く，CP (259 gDM/m^2) が最も少なかった ($p<0.05$)。WSP と CSP のいずれにおいても，種数密度，Simpson 指数，Shannon-Wiener 指数および Pielou 均等度指数は NP で最大，CP で最小となった ($p<0.05$)。ヤクの暖季・寒季 2 季輪換放牧地において，夜間繫留パドックからの距離によって生じる放牧圧の違いによって植生構造，植物現存量および種多様性が変動し，寒季放牧地よりも暖季放牧地で特にその影響は大きいことが明らかとなった。

以上より，ヤクの暖寒 2 季輪換放牧において，放牧季節がヤクの採食行動と草地植生に大きな影響を与え，夜間繫留地からの距離が植生構造，植物の地上部現存量および種多様性に大きな影響を及ぼし，暖季放牧地でその影響が大きいことが明らかとなった。植物の種多様性を適正に維持し，生態系を良好に保ち，家畜の生産を維持・向上させるためには，現行の暖寒 2 季輪換放牧に代わる方式の検討が急務であり，全放牧地を小区画に分割しての短期輪換放牧や，休牧を取り入れた放牧方式などを検討することが必要と考えられた。

**Evaluation of two-season rotational grazing of yak (*Bos grunniens*)
in *Potentilla fruticosa* rangeland in northern Qinghai-Tibetan Plateau :
Grazing behaviour, floral diversity and biomass in warm-season and cold-season
paddocks**

Summary

Domesticated herbivores like yaks (*Bos grunniens*), sheep etc. are grazed in the vast alpine rangelands of Qinghai-Tibetan Plateau. Degradation of rangelands has been caused by overgrazing with increase of domestic animals following rise of population besides global warming. Two-season-rotational-grazing system between warm-season and cold-season paddocks have been spreading in Qinghai-Tibetan Plateau as accompanied by the decline in nomadism with three- or four-season grazing system under the 'permanent settlement' policy of Chinese government. The purpose of this research is to obtain the fundamental data for conserving biodiversity and sustainable utilization of rangeland in Qinghai-Tibetan Plateau. In this study in northern Qinghai Province, the effects of rotational grazing of yak in two seasons (warm: mid-April to mid-October, and cold: mid-October to mid-April) for over 20 years on vegetation, floral diversity and biomass of rangeland in addition to grazing behaviour of yaks were investigated in *Potentilla fruticosa*-dominant rangeland which is distributed widely over Qinghai-Tibetan Plateau.

Firstly, grazing behaviour, diet selection and trackings of yaks were investigated in warm-season and cold season paddocks (WSP and CSP, respectively). *P. fruticosa* was dominant species both in WSP and CSP. Subdominant species was *K. humilis* followed by *P. pratensis*, *P. anserine*, *P. dichotoma*, *L. nanum*, *E. nutans* and *C. atrofusca* in WSP and was *P. pratensis* followed by *S. purpurea*, *E. nutans*, *C. atrofusca*, *K. capillifolia* and *P. viviparum* which were tall in height in CSP. Portion in diet was greatest in *Kobresia* spp (28.8%) followed by *Poa* spp (22.1%) among grazed plants, that of upper 7 species was 79.3% and 19 species (or genus) were grazed in WSP. In CSP, that was greatest in *Poa* spp (35.9%) followed by *S. purpurea* (14.1%) and *Kobresia* spp (13.3%) , that of upper 6 species (or genus) was 84.7% and 19 species (or genus) were grazed. *Astragalus* spp was preferred most in WSP and then *S. purpurea* > *A. umbellata* > *T. mongolicum* > *G. diuersifolia* > *Poa* spp, and the rank in CSP was *S. superba* > *Astragalus* spp > *A. umbellate* > *L. nanum* > *Kobresia* spp > *Poa* spp. *Carex* spp, *Potentilla* spp, *K. cristata* and *H. mongolicum* were avoided by

yaks both in WSP and CSP. Correlation coefficient between the proportions of plant species in diet and in paddock were significantly high both in WSP ($r=0.909$, $p<0.001$) and CSP ($r=0.934$, $p<0.001$), but that between the proportion in diet and the indices of selectivity were low. Proportions of plant species in diet did not consist with the values of selectivity indices. Intake was greater in WSP (33.4 gDM/kgBW/day) than in CSP (20.5 gDM/kgBW/day) ($p<0.05$). It was considered that yaks could not have sufficient intakes both in WSP and CSP because yak cows calve only once every two years even though body weights of yaks increased in warm seasons after having decreased in cold seasons when the intake would be under maintenance level.

On grazing behaviour, in WSP, foraging time within a patch and moving time between patches were greater in morning (AM) than in afternoon (PM) ($p<0.001$), numbers of feeding stations (FS) and bites within a patch were greater in PM than in AM ($p<0.0001$). Number of bites within a patch, bite rates, number of FS and steps within a patch were smaller and steps between patches were greater in CSP than in WSP. Number of patches visited per minute, foraging time and number of bites within a patch and number of FS in PM were 1.9, 0.57, 0.56 and 0.34 hold of those in AM. Yaks were distributed over the whole areas in P1 (WSP : 8:02–12:00, CSP : 8:32–12:00) and near the gateways to drinking points in P2 (WSP : 12:02–15:30, CSP : 12:02–15:00) in WSP and CSP, and in P3 (WSP : 15:32–19:00, CSP : 15:02–18:00) over the whole areas in WSP and within 600m from gateway to night paddock in CSP. It is considered that yaks could not have sufficient intake both in WSP and CSP even though yaks tried to maximize nutritional intake by selecting plant species, changing foraging behaviour and distributions in paddocks.

Secondly, species diversity and biomass of plants was investigated in WSP and CSP. In WSP, 37 species (Gramineae : Cyperaceae : forbs : shrubs = 6 : 5 : 23 : 3) appeared and 44 (Gramineae : Cyperaceae : forbs : shrubs = 7 : 6 : 27 : 4) did in CSP. WSP was smaller in values of Richness, Shannon-Wiener, Simpson and Pielou Evenness Indices than CSP. Vegetation coverage and community height were significantly lower in WSP than in CSP ($p<0.01$). Number of plant species was significantly smaller in WSP (7-16 species/m²) than in CSP (17-22 species/m²) ($p<0.001$). Aboveground biomass of Gramineae was significantly lower in WSP than in CSP ($p<0.01$). Subdominant species in WSP were *K. humilis*, *L. nanum* and *P. anserina* which were short in height and grazing-resistant, while those in CSP were *P. pratensis*, *E. nutans* and *K. capillifolia* which were tall in height. It was considered that long-term rotational grazing of yak in warm and cold seasons decreased floral diversity and

biomass of plants, especially in Gramineae in WSP as compared with those in CSP, and the deterioration was going on in WSP.

Lastly, spatial variability in vegetation (cover, height, biomass, species diversity) was evaluated in WSP and CSP, focusing on the distance to a night paddock (CP, $\leq 50\text{m}$; NP, 250m; MP, 500m; FP, 750m). In WSP, coverage and height of *P. fruticosa* and the coverage and community height of the understory increased as the distance to the night paddock increased ($p < 0.05$). *E. nutans* and *K. capillifolia* which were tall in height were main species in the FP. The dominance values of *P. anserina* and *P. asiatica* which were prostrate, trampling-tolerant and avoided by yak increased as the distance to the night paddock decreased. Coverage value of *K. humilis* increased from the FP to the NP but was smallest in the CP among the measuring points. In CSP, the coverage and plant height of *P. fruticosa* and understory did not show significant differences among FP, MP and NP. Floristic composition of understory was Gramineous plants, *K. capillifolia*, *P. viviparum*, *T. mongolicum*, *A. adsurgens* and others. In the CP, number of plant species decreased steeply and dominance value of *P. fruticosa* was greatest among the plant species. Biomass of understory plants in WSP was greater in FP (169 gDM/m²) and MP (170 gDM/m²) than NP (101 gDM/m²) and CP (100 gDM/m²) ($p < 0.05$), and that in CSP was greatest in FP (402 gDM/m²) and smallest in CP (259 gDM/m²) ($p < 0.05$). Both in WSP and CSP, the values of species density and Simpson, Shannon–Wiener and Pielou evenness indices were greatest in NP and smallest in CP among measuring points ($p < 0.05$). It was indicated that the distance to the night paddock caused spatial variety in vegetation and the influence was especially greater in WSP than in CSP.

From these results, it is considered that alternative grazing systems to two-season rotational grazing just like rest-rotation grazing system or rotational grazing among paddocks of smaller areas should be investigated for sustaining botanical diversity and an ecological system of rangeland, besides enhancing efficiency of animal production in Qinghai-Tibetan Plateau.

謝 辞

本研究の遂行および論文作成にあたって、研究計画から実行、学位論文の作成まで、始終懇切丁寧なご指導を賜りました宮崎大学農学部長谷川信美 助教授、平田昌彦 教授、鹿児島大学農学部中西良孝 教授、宮崎大学農学部井戸田幸子 助手に心から厚く御礼申し上げます。

また、調査ならびに研究遂行にあたりご指導とご協力をいただいた宮崎大学農学部西脇亜也 教授、園田立信 教授、藤代 剛 助手、静岡大学工学部福田 明 教授に深く感謝いたします。

また、本論文の作成に当たり、丁寧なご指導を賜りました琉球大学農学部川本康博 教授、に心から厚く御礼申し上げます。

また、博士課程での留学生活につき、多大な経済的ご援助をくださいました（財）日本国際協力財団ならびに理事長の神内良一 様に心から厚く御礼申し上げます。

本研究の遂行にあたり、ご協力いただいた中国青海大学畜牧獣医科学院馬 有泉 院長、郭 志宏 研究員、青海省海北州門源回族自治州草地ステーションおよび畜牧獣医ステーションの研究員15名の方々と、調査地管理者の周 薩氏、曲 永琴氏ご夫妻に感謝いたします。

また、実験分析にあたり、ご協力を下さった宮崎大学農学部家畜管理研究室、生物資源利用学科の学生諸君に感謝します。

最後に、精神的に支えてくれた家族全員に心から感謝いたします。

なお、本研究は日本学術振興会科学研究費補助金（課題番号 15255020，研究代表者：長谷川信美，および課題番号 16・04482，研究代表者：長谷川信美，共同研究者：宋 仁徳）による助成を受けた。