HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動と草地の空間的不均一性動態の予測
Author(s)	多田, 慎吾
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第11387号
Issue Date	2014-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k11387
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/55813
Type	doctoral thesis
File Information	Shingo_Tada.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動と草地の空間的不均一性動態の予測

北海道大学 大学院農学院

生物資源科学専攻 博士後期課程

多田 慎吾

1. 緒論 ----------1
1.1. 背景および目的
1.2. 研究史
1.2.1. 草食動物の採食時移動行動研究
1.2.2. 草食動物のモデリング研究とその中での移動行動の位置づけ

2. 草地および群内個体が放牧牛の食草移動行動へ及ぼす影響の数理的解析 ----------11
2.1. 草地の草高と空間的不均一性が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響のフラクタル解析による検討
2.2. 群内個体の移動行動が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響のネットワーク解析による検討

3. ニューラルネットワークと遺伝的アルゴリズムを用いた食草移動行動シミュレーションモデルの構築 ----------38
3.1. 食草移動行動シミュレーションモデルの構築
3.2. 構築したシミュレーションモデルの妥当性の検証
3.2.1. 草地の草高と空間的不均一性の影響のモデル予測値と実測値との比較
3.2.2. 放牧頭数の影響のモデル予測値と実測値との比較

4. 食草移動行動モデルを利用した食草移動行動と放牧草地の空間的不均一性動態のシミュレーション ----------56
4.1. シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動に影響を及ぼす要因の検討
4.2. シミュレーションモデルを用いた放牧草地の空間的不均一性動態の検討
4.2.1. 空間的不均一性動態予測に必要な要因の検討
4.2.2. 空間的不均一性動態予測に必要なモデル内の行動更新間隔の検討

5. 食草移動行動シミュレーションモデルによる放牧期を通した草地の空間的不均一性動態予測 ----------81

6. 結論 ----------92

7. 要約 ----------94

1. 緒論

1.1. 背景および目的

反芻家畜は、人間が直接食物として利用できない植物の繊維質を利用して人間が利用可能な乳や肉を生産できるといった点で有用な家畜である。この特徴を十分に生かすためには、粗飼料主体での飼養が必要である。粗飼料主体の飼養方法の中でも、放牧飼養は飼料や糞尿の管理に要するコストや労働量が小さく、家畜を適度に運動させることができる利点がある。一方、放牧飼養を活用したより効率的な家畜生産のためには、家畜の放牧草地からの採食量を高めることが重要である。

放牧草地からの採食量には草地の空間的不均一性が大きく関連する(Vallentine, 2000)。空間的不均一性とは放牧草の生長、あるいは採食を受ける頻度や程度が放牧草地の場所間で異なることによる放牧草の質および量の空間的なばらつきのことを示す(図 1-1)。草食動物は空間的に不均一な環境下では、採食場所の選択、すなわち、食草移動行動の調節を介して採食効率を高めることができる(Dumont and Gordon, 2003)。一方で、草食動物の採食はその空間的不均一性をつくりだし、増加させ、あるいは減少させる要因でもあり(Adler et al., 2001; 図 1-2)、この過程にも、草食動物の食草移動行動は密接に関連する(Parsons and Dumont, 2003)。空間的不均一性の増加は放牧草の局所的な過生長あるいは枯渇、これに伴う牧草生長速度の低下といった現象を介して草地の牧草生産量にも影響しうる。このように草地の空間的不均一性は草食動物の食草移動行動に加え放牧草地の生産性と関連し、放牧草地からの採食量に影響する。

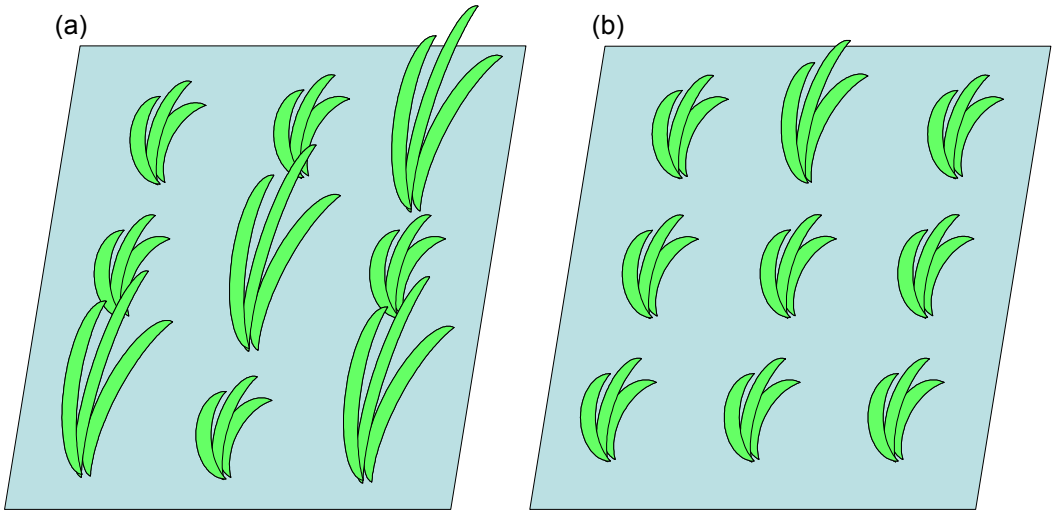


図 1-1. 草地の空間的不均一性の模式図

* (a)の草地は草高が高い放牧草と低い放牧草が混在する空間的不均一性が比較的高い草地
(b)の草地はほぼ一面が草高の低い放牧草で占められる空間的不均一性が比較的低い草地

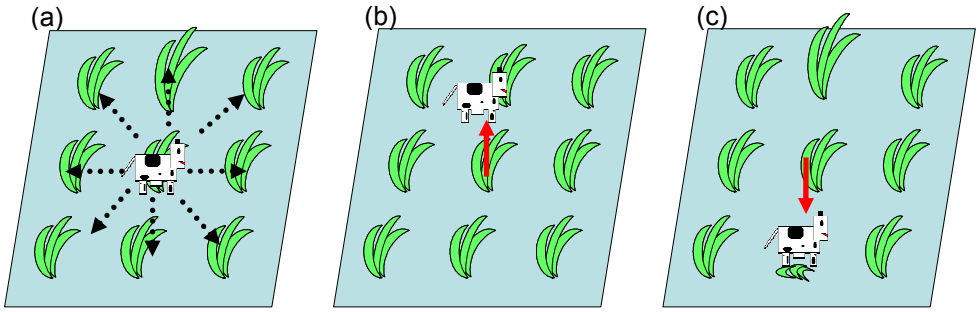


図 1-2. 放牧家畜の食草移動行動による草地の空間的不均一性の変動

* (a) 放牧家畜は移動行動により到達できるどの放牧草も採食しうる
(b) (a)の状態から上方へ移動し、食草した場合: 唯一他の地点の放牧草よりも草高が高い放牧草が被食され、放牧地一面の放牧草が同じ草高となった。すなわち空間的不均一性が低下した
(c) (a)の状態から下方へ移動し、食草した場合: 周囲と同じ草高の放牧草が被食され草高の短い草となり、放牧地全体として草高のバラツキが高くなった。すなわち空間的不均一性が増加した

放牧家畜の放牧草地からの採食量を高めるという観点から、草地の空間的不均一性の動態

を管理、制御することが求められる。草食動物の草地での食草移動行動と、その結果としての草地状態の動態は、社会関係、餌資源の量および空間的分布、これらの時間空間的変動といった様々な要素が相互に関連し合った結果であり、典型的な複雑系であるとみなせる(Dumont and Hill, 2004)。複雑系とは、複数の要因が相互に作用しあい、その結果として環境が変動し、さらにこれに伴い要因間の相互作用も変化する、といったサイクルを繰り返し続ける結果、全体としての挙動をみせる系のことを指す(Dumont and Hill, 2004)。複雑系の挙動としてみられる現象は個々の要因間の関係をそれぞれ定量化できたとしても理解・予測することができない。したがって、放牧家畜の食草移動行動や草地の空間的不均一性を検討するにあたっても影響する要因についての理解だけでなく、それらが相互に作用し合った結果を検討することが必要である。

放牧家畜の食草移動行動や草地の空間的不均一性を検討する手法としてシミュレーションモデルを用いることが提案されている(Beecham and Farnsworth, 1998; Dumont and Hill, 2004; Marion et al., 2005; Swain et al., 2007)。シミュレーションモデルでは、系に含んだ要因全てを同時に検討することができるため、複雑系の挙動を把握するのに有効である(Dumont and Hill, 2004)。さらにシミュレーションモデルに遺伝的アルゴリズムと呼ばれる最適解探索アルゴリズムを組み合わせることで、移動行動のような複雑な現象をも検討可能なモデルを構築しうる(Morales et al., 2005)。しかし実際には、シミュレーションモデルの構築は研究者が任意に設定した前提、仮定を基になされることが多く、放牧家畜のような動物の実際の行動メカニズムを踏まえたうえで、シミュレーションモデルが構築されることが少ない。その結果、管理等への応用に堪えうるような移動行動シミュレーションモデルは現在まで得られていない。

実際の草食動物の移動行動はスケールの異なる空間的採食階層で分けて検討されてきた

(Bailey et al., 1996)。Bailey et al. (1996) は大型草食動物が採食行動を行なう空間的採食階層を小さなスケールから順にバイト、Feeding station (FS)、パッチ、Feeding site、Camp および Home range の 6 つに区分した。それぞれのスケールでは行動に影響する要因が異なる(Bailey et al., 1996)。すなわち、Feeding site、Camp および Home range のような大きなスケールでは地形や水場までの距離といった非生物的要因が採食行動に大きく影響を与え、バイト、FS およびパッチのような小さなスケールでは、餌資源の量や質、もしくは社会関係などのような生物的要因が採食行動に大きく影響を与える。移動行動についても同様で、大きなスケールでは餌場や水場を探す目的の移動が主であり、この移動に食草はほとんど伴わない。したがって、草地の空間的不均一性に関連して重要なのは FS、パッチといった小さなスケールの実際に採食を伴う移動行動である。

これらのことから本研究では、以下を課題として、放牧牛の食草移動行動および草地の空間的不均一性動態を予測する食草移動行動シミュレーションモデルを構築することを目的とした。

① FS～パッチレベルの食草移動行動に影響を及ぼす要因の検討

② 食草移動行動シミュレーションモデルの構築

③ 放牧草地における食草移動行動および空間的不均一性動態について実際の行動とモデルによる予測との比較および実用性の検証

1.2. 研究史

1.2.1. 草食動物の採食時移動行動研究

FS～パッチレベルの小さなスケールでの草食動物の移動行動について、餌資源が及ぼす影

響に関する検討は主に植物群落のパッチのスケールで多く為されてきた。餌資源のパッチとは同様の質もしくは種類の餌が空間的に密集した場所を指す。Distel et al. (1995)は草地を刈り込んで草高の異なるパッチが並んだ環境を人工的に作成し、ウシの採食行動を観察した。彼らは最適採餌理論により時間あたり採食量が最も高まる1つのパッチ当たり滞在時間を計算し、実際のウシのパッチ滞在時間は最適採餌理論による予測と質的に一致することを示した。Gross et al. (1995)はプラスチックのパイプに固定したアルファルファ(*Medicago sativa* L.)を間隔をおいて設置してそれぞれをパッチとみなし、ヒツジのパッチ間移動行動を検討した。そして、観察されたヒツジはその時点で最も近い位置にある植物に移動するという移動行動を示した。また、WallisDeVries et al. (1999)も草地を格子状に刈りこんで牧草の草高や質が異なるパッチをつくってウシを放牧し、ウシは好ましいパッチ内を集中的に移動する傾向(地域集中型探索)を示したと報告した。これらの結果から、餌資源がパッチ状に分布しているのであれば、草食動物は餌資源に応じて移動行動を調節することがうかがえる(de Knegt et al., 2007)。

移動行動に影響を及ぼす可能性のあるもう 1 つの大きな要因として、社会関係が挙げられる(Estevez et al., 2007)。社会関係についてもパッチレベルでの検討が多く報告されている。例えば、Fritz and de Garine-Wichatitsky (1996)はアンテロープの採食行動を観察し、群頭数が大きいほど、1 つの餌パッチでの滞在時間は短く、また、餌資源量の少ないパッチを選ぶ傾向が小さかったと報告した。Parsons and Dumont (2003)は放牧地内に濃厚飼料を入れたボウルを設置し、放牧家畜にその場所を学習させると、学習した個体が群の他個体を先導することを報告した。また、ヒツジは採食に好ましいパッチがあったとしても親和個体との個体間距離が長い場合は、そのパッチでの採食時間が短いことが報告されている(Dumont and Boissy, 2000; Sibbald

and Hooper, 2003)。このように群の他個体の存在や行動が採食中の草食動物の移動行動に影響することが明らかとなっているが、これらの影響の検討も餌資源パッチの利用と関連付けて行なわれることが多かった。

しかし、草食動物はしばしば餌資源が空間的に連続して存在する草原のような、パッチの定義しづらい環境下で採食を行なう(Searle et al., 2005)。中でも放牧家畜は、人工的に改良された空間的に均一な放牧草地で採食を行なう。このようにパッチの定義が難しい状況下の草食動物については、FS を 1 つの小さなパッチとみなして検討した研究がある(Focardi et al., 1996; WallisDeVries et al., 1999)。FS は草食動物が前足を動かさずに採食できる範囲と定義され、移動の観点からは最小のスケールであると考えられる。これらの研究の結果、FS 内の餌資源量により FS 滞在時間が異なること、放牧草地全体の餌資源の量や質により FS 間歩数が変化するといった知見が得られた(Roguet et al., 1998, Garcia et al., 2003)。しかし、FS を最適採餌理論のパッチとして扱い、採食時間当たりの採食量が最大となる最適な FS 滞在時間を予測することを試みた研究では、FS ごとの滞在時間を予測することは難しいと結論付けている(Focardi et al., 1996; WallisDeVries et al., 1999; Searle et al., 2005)。このため近年では、動物側の観点から、連続する FS の集合を食草パッチ(Feeding patch; FP)とみなして移動行動を解析する試みや(Shingu et al., 2010; Kondo, 2011)、連続する FS と FS 間の移動の連なりをそのまま食草移動経路として解析する試みが発展してきた(Garcia et al., 2005; Tada et al., 2012)。

さらに近年、人工衛星を利用する位置データ測位システムである GPS (global positioning system) の小型化、軽量化および高精度化が著しく、動物行動の研究に広く用いられている(Tomkiewicz et al., 2010)。2007 年からは MSAS と呼ばれる補強信号送信システムが正式に運

用され、日本でもディファレンシャル GPS (DGPS) の利用が可能となった。DGPS とは補正信号を利用することで位置測定精度を向上させる技術であり、これを利用した数 cm 単位での位置データ測定が可能な機器が一般的に利用できるほどに普及してきている。このような機器の利用によりこれまで主に技術的な問題から困難であった草食動物の FS～パッチレベルの小さなスケールの空間的データの取得も容易となってきた(Tomkiewicz et al., 2010)。これらの解析手法、データ取得技術を組み合わせることで、パッチの定義しづらい環境下の草食動物の食草移動行動について、草地状態および社会関係の影響を明らかにできることが期待される。

1.2.2. 草食動物のモデリング研究とその中での移動行動の位置づけ

放牧草地の草量の変動あるいは空間的不均一性動態を実際に綿密に調査することは難しく、現在まで、数理モデルによる検討がいくつかなされてきた。古くは、Noy-Meir (1975)が被食者-捕食者モデルを、植物を被食者、草食動物を捕食者として放牧システムに当てはめ、微分方程式を用いて動物の数と餌資源量の変動を試算した例がある。しかし、このモデルには草地の空間的な観点が全く含まれていなかった。

一方、この点を補える手法にシミュレーションモデリングがある。草食動物の行動を検討したシミュレーションモデルとしては、Individual-based model と呼ばれるものが個体群生態学の分野で比較的多く用いられてきた(e.g. Roese et al., 1991, Turner et al., 1993, Moen et al., 1997)。個体群生態学は主に群の個体数の変動を問題とする研究分野である。これを検討する際に重要となる各個体の生存率に影響する要因として、個体の採食行動が重要視されてきた。群の各個体は類似した採食行動をとるであろうが、各々の生理的状態、あるいは直面する環境に応じて、

採食行動は個体間で全く同一なものとはならない(Roese et al., 1991)。このような個体間の違いを考慮に入れた上で、個体-環境間の相互作用の結果としての個体の採食行動、すなわち採食効率を検討するために、各個体を個々の要素として扱って構成されたシミュレーションモデルが Individual-based model である。さらに、動物の採食行動を問題にする場合、各個体の空間的位置は餌資源の分布と関連して重要な要素である。草食動物の採食行動は、このような空間的な側面を含む Spatially explicit individual-based model を用いて検討されてきた。

草食動物の採食行動を扱った Spatially explicit individual-based model は概ね以下のようなものである。動物の生息環境は正方形、あるいは正六角形のセルを二次元平面上に敷き詰めたものとして表される。これらの各々のセルには餌資源の種類や量といった特性が付与される。一方、動物はあらかじめ設定された移動行動規則に従い、この生息環境の中で採食行動をとる。シミュレーションは設定された日数だけ続き、シミュレーション終了時の個体のエネルギー貯蔵量や生存率を算出することができる(Beecham and Farnsworth, 1998)。

こうしたモデリング手法の発展の中、Marion et al., (2005)は放牧システムを模した Spatially explicit individual-based model を提案した。彼らは放牧草地の草量や空間的不均一性の変動を考慮するに当たってはこのような空間的な観点を導入することが重要であること、また、彼らのモデルを用いて草量や空間的不均一性の変動を計算できる可能性を示した。しかし、ほとんどの Spatially explicit individual-based model では、構築の中で、前提あるいは仮定として用いられる動物の移動行動規則がモデルのアウトプットに大きく影響することが指摘されている(e.g. Turner et al., 1993; Moen et al., 1997; Oom et al., 2005)。実際に Swain et al., (2007)は Marion et al., (2005)のモデルを拡張していくつかの移動行動規則を当てはめ、モデルの予測は

移動行動の違いにより大きく異なることを指摘した。

一方、このような移動行動の重要性にも関わらず、モデルの中で用いられる移動行動規則は単純に隣接するセルへ移動する、最もその個体にとって好ましいセル(例えば餌を多く含むセル)へ移動するなど、理論的根拠をもって設定されることは少なかった(Viscido et al., 2002)。正確な空間的不均一性動態の予測のためには放牧家畜の移動行動についても考慮に入れたモデルが必要である。しかしながら、放牧家畜の移動行動は草地状態の動態、個体の生理的状態、社会関係、餌資源の量および空間的分布、また、これらの時間空間的変動といった様々な要素が相互に関連し合って構成される複雑系の一部であるともいえ(Dumont and Hill, 2004)、理論的根拠のある移動行動規則をもとめることは困難であった。

近年、複雑なシステムの中での動物の行動について、適応的な観点からみた最適な解(行動)を探索する手段として、Individual-based model と遺伝的アルゴリズムを組み合わせる手法が提案されている(Huse et al., 1999)。遺伝的アルゴリズムとは、自然選択の理論を元にした最適解の探索方法であり、その流れは以下のように要約される。

1. あるパラメータをもつ個体を複数用意する。
2. 各個体の適応度がそのパラメータから計算される
3. 適応度の高い個体ほど、自身と近い特徴(パラメータ)を受け継ぐ子孫を次世代に多く残す
4. 次世代の個体を用いて、2～3 を繰り返す。
5. 以上の手順を、集団内の個体のパラメータが収束するまで、何世代にもわたって繰り返し、最終的な集団内の個体のパラメータを最適解とする。

Individual-based model と組み合わせると、シミュレーションの終了時の適応度の高い個体、例

えば、エネルギー蓄積量が高い個体が優先的に選択され、その個体のもつ行動的特徴をより多くの次世代の個体に受け継がせるという手順を繰り返す、ということになる。

草食動物の移動行動にこの手法を具体的に適用した例として、Morales et al. (2005)の報告がある。彼らは GPS を用いてシカの 1 日ごとの移動距離、転向角度のデータを得ており、これを、遺伝的アルゴリズムにより最適な行動をとるとされたモデル内のシカの移動行動と比較した。その結果、転向角度の度数分布には、実際のシカとモデルのシカとでかなりの類似性がみられたが、実際のシカの 1 日あたりの移動距離はモデルのシカのそれより長かった。Morales et al. (2005)はこの違いの原因として、生息環境内の餌資源の量を多く見積もりすぎた可能性があること、群維持のための移動の影響を考慮に入れなかったことなどを挙げている。

この例以外にも、Individual-based model と遺伝的アルゴリズムを組み合わせたアプローチを用いて、動物の移動パターンを検討した例がいくつか報告されている(Hancock et al., 2006, Hancock and Milner-Gulland, 2006)。実際の動物の移動行動との定量的な比較を行なった例は少ないが、動物の行動がその環境で生活する上で適応的であるという観点から定量的な予測をたて、検証するという方法は、動物の行動の機能に関する仮説を確かめる上で有効な手段である(Krebs and Davies, 1981)。様々な要因が影響することが予想され、その機能は複雑なものであると思われる動物の移動行動に対して定量的な予測を与えてくれるという点で、この手法は有用かもしれない。以上のことより、シミュレーションモデルに遺伝的アルゴリズムを組み合わせる手法が放牧牛の行動予測にも有用であることがうかがわれる。

2. 放牧牛の食草移動行動に影響を及ぼす要因の数理的解析

2.1. 草地の草高と空間的不均一性が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響のフラクタル解析による検討

(1) 目的

過去の研究から、餌資源がパッチ状に分布する環境下では、草食動物は好ましいパッチに長く滞在できるような採食移動戦略をとることができると示されている (Dumont et al., 2000; Fortin, 2003)。しかし、管理された放牧草地のように餌資源が比較的一様に分布する環境下での草食動物の採食移動戦略は明らかになっていない。放牧草地のようなパッチが存在しない環境下でも放牧管理や放牧期により草地の草高や空間的不均一性は異なり、放牧家畜もこれに応じて異なる採食移動戦略をとることも考えられる。また、パッチが存在しない環境下では草食動物は FS レベルあるいは、一連の FS の集合体と定義される Feeding Patch (FP) レベルで移動行動の調節をしたという報告もある(Shingu et al., 2010; Kondo, 2011)。本節では FS～FP スケールの食草移動行動を DGPS で観測し、草地の草高と空間的不均一性の違いが放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響についてフラクタル解析により検討した。

(2) 材料および方法

1) 供試草地

本試験は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション生物生産研究農場第二農場の(43°05′ N, 141°20′ E)、イネ科牧草主体マメ科牧草混生草地 0.9 ha を用いた。イネ科牧草の主な草種はオーチャードグラス(*Dactylis glomerata* L.)、マメ科牧草の主な草種はシ

ロクローバ(*Triforium repens* L.)であった。施肥は 5 月(N 27.3kg/ha、P2O5 68.4kg/h)、7 月、8 月および 9 月(N 50.9 kg/ha, P2O5 9.2 kg/ha, K2O 40.0 kg/ha)に行なった。

2) 供試動物および試験処理

6 頭のホルスタイン種非搾乳牛を放牧試験に用いた。供試牛の平均体重は 736±68kg であった。これらの供試牛は試験期間以外の時期にも同一の群で放牧されていた。草地の草高と空間的不均一性が異なる状況下での放牧牛の食草移動行動を観察するために、相対的に草地の草高および空間的不均一性の高かった期間(8 月 29 日～9 月 9 日)、および草高および空間的不均一性の低かった期間(9 月 29 日～10 月 11 日)にそれぞれ試験を行なった。この草高および空間的不均一性の高かった期間の草地を H 草地、低かった期間の草地を L 草地とした。放牧は昼夜放牧とし、ミネラルブロックおよび水は自由摂取させた。

3) 草地調査

各放牧試験開始前に、50 × 50 cm のコドラートを、16 ヶ所にランダムに設置し、草高および草量を測定した。草高はコドラートごとに 5 地点について測定し、平均値を算出した。草量はコドラート内の牧草を地際で刈り取り、測定した。すなわち、サンプル採取後に 60℃の通風乾燥機で 48 時間乾燥させ、乾物含量を測定した。

草地の空間的不均一性を評価するために各試験期前にライジングプレートメーター(Ashgrove, Hamilton, New Zealand)を用いて圧縮草高を測定した。圧縮草高は、一定面積のプレートを測定地点にのせ、その下の草を圧縮した際の高さであり、その地点の草量を高い精度で推定でき

ることが示されている(MiceheL, 1982)。測定は、同一の測定者が草地全体を網羅するように歩き、その測定者が 3 歩移動するごとの地点で行なった。各期間それぞれ合計で約 450 地点の測定を行なった。

4) 食草行動の観察

行動観察は草食動物が活発に食草する夕方の時間帯(Gibb et al., 1998)の、1 時間(15:00～16:00)の間に行なった。いずれの観察日にも試験牛は観察時間を通して採食した。それぞれの草地で 1 日 1 頭の行動観察を 2 度反復し、草地ごとに計 12 日間の試験を行なった。観察は、試験を通して同一の観察者が放牧牛の食草行動をビデオ撮影することで行ない、これを用いてバイトおよびフィーディングステーション(FS)行動の解析を行なった。バイトは飼料の 1 噛み、FS は草食動物が前肢を動かさずに採食できる範囲と定義される(Bailey et al., 1996)。ビデオ記録からバイトの回数、ウシが前肢を動かした時間および FS 間歩数をもとめた。また、これと同時にディファレンシャル GPS(DGPS; Hemisphere A-100)を用いて、0.2 秒間隔で放牧牛の位置データを得た。試験的にこの DGPS を用いて同一の測定地点の測位を行なった結果、測定誤差は 0.2m 未満であった。DGPS 受信機は頭絡を用いてウシの頭頂部に固定されるようにし、バッテリーおよびデータロガーはナイロン製のバッグを用いてウシの首元に装着した(図 2-1)。こうすることで、放牧牛が食草行動を阻害されることなく、その頭部の位置データを記録することができた。DGPS による位置データとビデオ記録から前肢を動かした時間とを同期させることで、放牧牛の 1 歩移動するごとの頭部の位置データを得た。

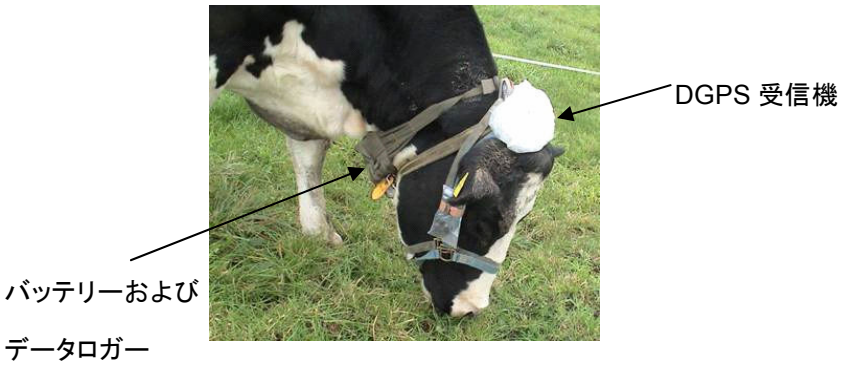


図 2-1. 放牧牛への DGPS の装着

5) FP 内移動、FP 間移動の定義

草食動物の観点から、FP は FS の集合であると定義される(Bailey et al., 1996)。本試験では FP はある歩数以上の FS 間移動により区分されるものとし、その閾値となる歩数は FS 間歩数の log-survivor 解析により推定した。この方法はミール持続時間などを定義するのに用いられた、Morita et al. (1998)、Tolkamp et al. (1998)や DeVries et al. (2003)の方法を元にしたものである。この方法では、頻度分布が 2 つのランダム過程の混合からなるという前提の下、対数変換した FS 間歩数の頻度分布に 2 つのポアソン分布を適合させるというものである(図 2-2)。すなわち、1 つ目の分布は FP 内の移動歩数を、2 つ目の分布は FP 間の移動歩数を示す分布であるとした。これら 2 つの分布の適合は最尤法により行なった。FP を定義する閾値となる FS 間歩数は、これら 2 つの分布が交わる点である(図 2-2)。このようにして観察日ごとに各ウシについて閾値となる FS 間歩数をもとめ、その歩数より小さな FS 間移動と FS からなる移動を FP 内の移動、その歩数より大きな FS 間移動を FP 間移動とした。

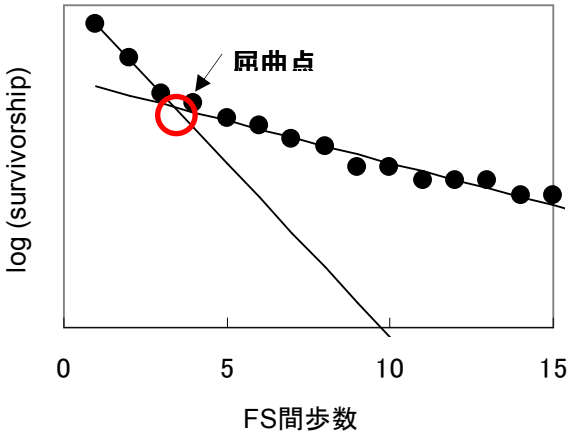


図 2-2. FS 間歩数の対数生存曲線

6) フラクタル解析

食草移動経路を定量化するのにフラクタル解析を用いた。フラクタル解析により食草移動経路の階層構造(階層スケール)を明らかにし、さらにそのスケールごとの経路の歪曲度をフラクタル次元として表し定量化することができる(図 2-3. ; Doerr and Doerr 2004; Nams and Bourgeois 2004; Garcia et al., 2005)。歪曲度の指標となるフラクタル次元 D は以下の式から得られる (Mandelbrot, 1967)。

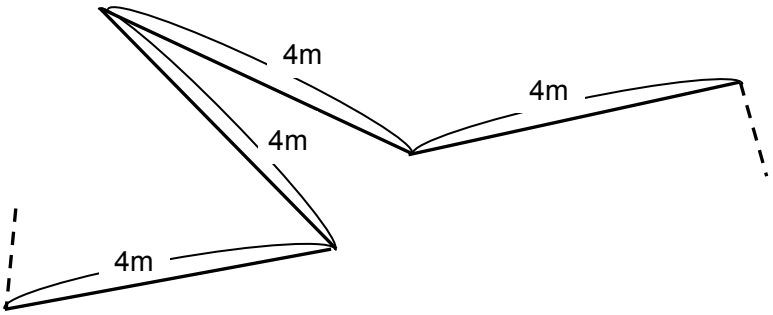
$$\log L(\lambda) = (1- D)\log \lambda+\log k$$

L(λ)はスケール λ の物差しで測定した経路の長さ、k は定数である。すなわち、log λ を x 軸に、logL(λ)を y 軸にとったグラフの直線の傾きが 1- D となる。経路が歪曲しているほど、物差しのスケールを大きくした際に無視される長さが大きくなるためグラフの直線の傾きは急になり、D は大きな値をとる。経路が直線であれば長さが過小評価されることはなく、グラフの直線の傾きは 0 となり、D は最小値 1 をとる。Fractal program (Nams and Bourgeois, 2004)の FractalMean

estimator を用いて、得られた食草移動経路について L(λ)を測定した。なお、常に、λ の最小値は 0.1m に、最大値は 20m に設定した。また、プロットするデータの個数は 200 とした。

移動パターンに階層構造がない場合、logλ-logL(λ)グラフの傾きはスケール λ によらず一定であり、フラクタル次元は 1 つの値をとる(Sugihara and May, 1990; Wiens et al., 1993; Etzenhouser et al., 1998)。一方、移動パターンがスケール間で異なる構造を持つ場合(Fritz et al., 2003; Johnson et al., 2002)、そのような形状のフラクタル次元はスケール λ に依存して変化する(Sugihara and May, 1990; Nams, 2005)。フラクタル解析ではこの性質を利用して、形状の階層構造についての情報を得る。すなわち、フラクタル次元が特定のスケールで変化するならば、それはその形状の構造がそのスケール間で異なることを示す(図 2-3a; Krummel, 1987)。このスケールは logλ-logL(λ)グラフの傾きの変化、すなわち屈曲点として示される(図 2-3b)。

(a)



(b)

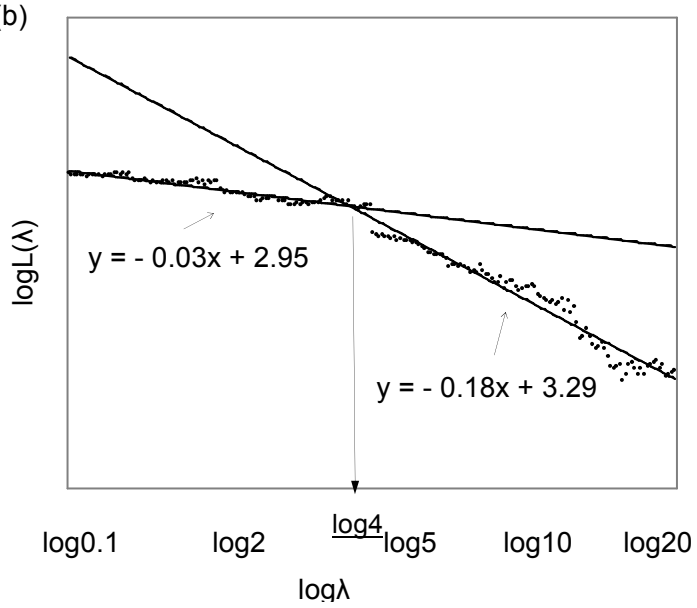


図 2-3. (a) 形状の階層構造

*1 スケール間でフラクタル次元が異なる形状で、4m より小さなスケールでは直線(フラクタル次元≒1)であるが、4m より大きなスケールでは歪曲(フラクタル次元＞1)

(b) この形状の logλ-logL(λ)グラフ

*2 回帰直線の交わる点(屈曲点)から、4m のスケールを境に経路の階層構造が区分されることが示される

*3 4m 未満のスケールでの経路のフラクタル次元(歪曲度)を d1、4m より大きなスケールでの経路のフラクタル次元を d2 とすると、回帰直線の傾きより、d1 は 1.03、d2 は 1.18 と計算される

放牧牛の食草移動経路のフラクタル解析によりえられた logλ-logL(λ)グラフの一例を図 2-4 に示した。このグラフの屈曲点の有無あるいは位置をもとめるために、logλ-logL(λ)グラフに対して 1 本の直線による回帰、2 本の直線による折れ線回帰および 3 本の直線による折れ線回帰を最小 2 乗法により行なった。さらに、それぞれの回帰直線の適合度を評価するのにそれぞれの場合について赤池情報量基準(AIC)を算出した(Johnson et al., 2004)。本試験のいずれの食草移動経路についても AIC は 3 本の直線による折れ線回帰をした場合に最も小さな値をとったことから、食草移動経路には 2 つの屈曲点を境にするフラクタル次元の異なる 3 つのスケールが存在するとみなし(図 2-4)、それぞれの屈曲点の位置および各スケールのフラクタル次元を算出した。

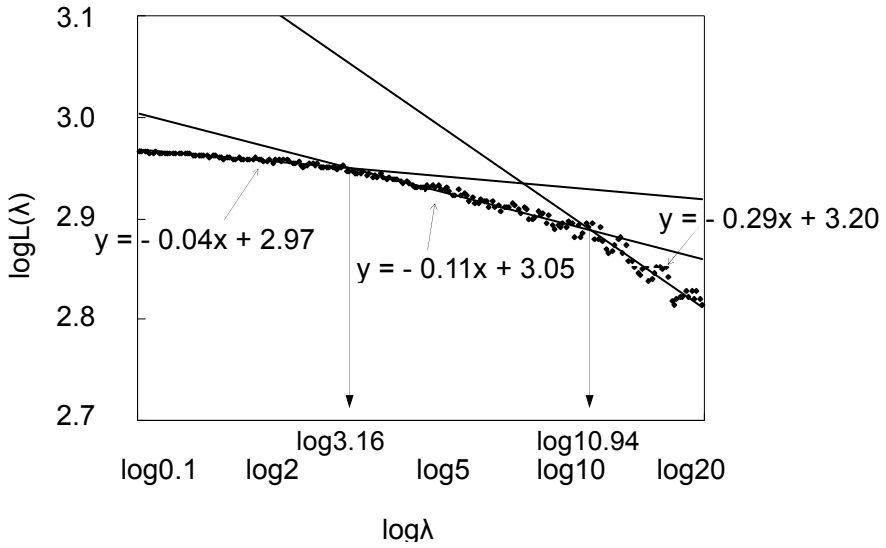


図 2-4. 実測値からえられた logλ-logL(λ)グラフの一例

*1 2 つの屈曲点が示され、1 つ目の屈曲点の位置は 3.16、2 つ目の屈曲点の位置は 10.94 である。これらスケールを境に経路の階層構造が区分される

*2 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を d1、1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を d2、2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度 d3 とすると、回帰直線の傾きより、d1 は 1.04、d2 は 1.11、d3 は 1.29 とそれぞれ計算される

7) 統計解析

圧縮草高の度数分布の有意差検定は χ2-検定により行なった。草地の効果については線形混合モデルを用いて検討した。本試験では同一の個体から反復してデータサンプリングを実施したので、偽反復を避けるために(Hurlbert, 1984)、個体を変量効果としてモデルに含めた。よって、草地(H 草地 or L 草地)を固定効果、個体を変量効果とするモデルを R 2.6.2 統計ソフトウェア (R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いた一般線形モデルにより解析した。

(3) 結果

1) 草高、草量および圧縮草高

平均草高は H 草地で 30.0 cm、L 草地で 22.3 cm、また、草量は H 草地で 4.1 t DM/ha、L 草地で 3.4 t DM/ha であり、草高、草量ともに H 草地で L 草地より高かった。平均圧縮草高についても H 草地で L 草地より高かった(H 草地: 29.3 cm、L 草地: 15.5 cm)。圧縮草高の度数分布も草地間で有意に異なり($P < 0.05$)、H 草地で L 草地より裾の広い分布をとった(図 2-5)。

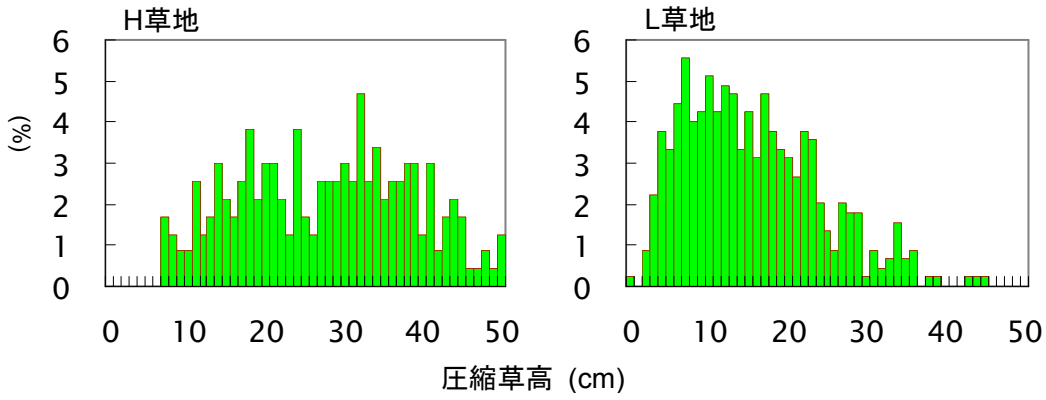


図 2-5. 圧縮草高の度数分布

2) 食草行動

放牧牛の FS 内行動について表 2-1 に示した。放牧牛のバイト速度は H 草地において L 草地よりも遅かった(P < 0.01)。FS 滞在時間は H 草地において L 草地よりも長かったが(P < 0.05)、FS ごとのバイト数は両草地でほぼ同じ値であった。

表 2-1. 放牧牛の FS 内行動

	H草地	L草地	P値
バイト速度 (/min of 採食時間)	40.0	52.6	<0.01
バイト速度 (/min of FS滞在時間)	49.7	61.6	<0.01
バイト数/FS	8.5	7.8	N.S.
FS滞在時間 (sec)	10.4	7.6	<0.05

FP を定義する閾値となる FS 間歩数は両草地でほぼ同じ値であった(H 草地: 1.6 歩、L 草地: 1.9 歩)。放牧牛の FP 内行動について表 2-2 に示した。FP 内歩数および歩幅については草地間に有意な差はみられなかった。一方、1 歩ごとの転向角度は H 草地で L 草地より大きかった(P < 0.05)。

表 2-2. 放牧牛の FP 内行動

	H草地	L草地	P値
歩幅 (m/step)	0.56	0.57	N.S.
平均移動歩数	14.6	18.5	N.S.
転向角度 (度/step)	57.9	52.7	<0.05

放牧牛の FP 間行動について表 2-3 に示した。草地間で FP 間移動歩数および 1 歩ごとの歩幅について有意な差はみられなかった。一方、1 歩ごとの転向角度は FP 内移動と同様に H 草地

でL草地より大きかった(P < 0.05)。

表 2-3. 放牧牛の FP 間行動

	H草地	L草地	P値
歩幅 (m/step)	0.68	0.71	N.S.
平均移動歩数	6.6	8.9	N.S.
転向角度 (度/step)	34.3	25.1	<0.01

食草移動経路のフラクタル解析の結果について表 2-4 に示した。フラクタル解析により、屈曲点により示される 2 つのスケールで区分される、フラクタル次元(経路の歪曲度)が異なる 3 つの構造が存在することが示された。1 つ目の屈曲点は両草地でともに 1m より小さなスケールでみられ、このスケールはH草地でL草地より小さかった(P < 0.05)。これは直進して転向するまでの距離が H 草地で L 草地より短く(図 2-3 参照)、H 草地では 1m 未満のスケールで経路がより歪曲したことを示す。2 つ目の屈曲点については 7～10 m(平均して約 8 m)の範囲にみられ、草地間でこのスケールに有意な差はみられなかった。スケールごとの歪曲度についてはいずれの 3 つのスケールにおいても草地間で有意な差はみられなかった。要約すると、1m より小さなスケールを除けば、草地間で食草移動経路の形状に違いはみられなかった。フラクタル解析の結果を模式的に表したものを図 2-6 に示した。

表 2-4. 食草移動経路のフラクタル解析の結果

	H草地	L草地	P値
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.40	0.67	<0.05
2つ目の屈曲点の位置(m)	6.97	9.92	N.S.
フラクタル次元（歪曲度）			
d1	1.04	1.04	N.S.
d2	1.09	1.09	N.S.
d3	1.23	1.35	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

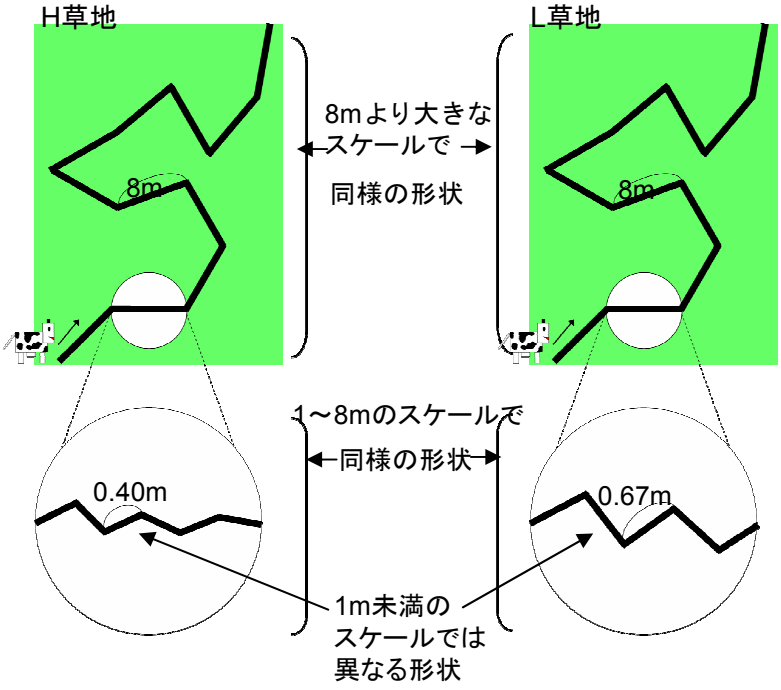


図 2-6. 本試験での食草移動経路の模式図

(4) 考察

草高および草量が高い草地ではバイト速度が低下し、FS 滞在時間が増加するといった行動パターンがみられることはこれまでにも報告されている(e.g. Roguet et al., 1998)。本試験ではこのことに加え、草量および空間的不均一性が高い草地(H 草地)と低い草地(L 草地)との間の食草移動経路の違いがウシの 1 歩レベルのスケールでのみみられた。本試験では 1 歩ごとの転向角度が H 草地で L 草地より大きく、ウシのほぼ 1 歩のスケールより小さなスケールでの食草移動経路の歪曲度が H 草地で L 草地より高かった。そしてこの違いは FP 内移動および FP 間移動の両方で共通してみられた。これらの結果から、 非パッチ状環境下で採食する放牧牛の移動行動調節は、1 歩のスケールでの食草移動経路の調節と採食する FS の選択から成り立っていると考えられる。

餌資源がパッチ状に存在する環境下では、草食動物は小さなスケールで歪曲度の高い移動パターン(地域集中型探索)をとったことが報告されている(WallisDeVries et al., 1999; Dumont et al., 2000; Fortin, 2003)。このような移動パターンをとることで、好ましいパッチにより長く滞在することができる(Fortin, 2003)。このように、餌資源がパッチ状に存在する環境下では動物の食草移動行動はそのパッチのスケールによってある程度特徴づけられる。

一方、本試験のような非パッチ状環境下では餌資源の集合としてのパッチを同定、定義することが難しいため(Searle et al., 2005)、FP を定義し(Shingu et al., 2010; Kondo, 2011)、パッチスケールの食草移動行動を検討した。しかし、過去のパッチ状環境下での食草移動行動に関する報告とは異なり(e.g. Distel et al., 1995; Gross et al., 1995; WallisDeVries et al., 1999)、FP スケールでの移動行動調節はみられなかった。すなわち、本試験のように餌資源が空間全体に存

在するような状況下では、放牧牛の移動経路は隣接する地点の草高や草量にしか反応していないことが示唆された。

本試験では放牧牛が実際に選択したFSの草高を調査していないので、FS選択に影響を及ぼした要因が局所的な草地の草高であるという明確な証拠はない。しかし、草食動物は放牧草の量および質が高い場所で食草することを好むことが知られている(Bailey et al., 1996)。例えばWallisDeVries et al. (1999) は、草高が高い場所と低い場所がモザイク状に存在する放牧地を人為的に作成し実験を行ない、放牧牛はより可消化量摂取速度が高くなるパッチでより多くのFSを選択したことを示した。本試験の相対的に植生が不均一であった草地(H草地) では、均一であった草地(L草地) で食草する場合と比較して放牧牛は好ましいFSと好ましくないFSを視覚的に区別しやすかったのかもしれない。すなわち、H草地における1歩スケールの食草移動経路の歪曲度の高さは放牧牛の量もしくは質の高い FS に対する選択性の強さを示している可能性が考えられる(Garcia et al., 2005)。

また、ウシが1歩単位で食草移動行動を調節できるということは、放牧草地の空間的不均一性はFSスケールで変動しうることを示唆する。すなわち、動物が 1 歩ごとに食草する地点と食草しない地点を区別して採食することができるならば、採食されて草量が減少する地点と採食されずに草が生長する地点との空間的な間隔の最小値は動物の 1 歩のスケールとなる。このため、人工的に管理された放牧地のように継続的に被食を受ける草地では、放牧草の空間分布がパッチ状になりにくいのかもしれない。

(5) 小括

草高および空間的不均一性の高い草地もしくは草高および空間的不均一性の低い草地で 6 頭のホルスタイン種非搾乳牛を放牧し、草地間で食草移動行動を比較することで、草地の草高と空間的不均一性が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響について検討した。草地の草高および空間的不均一性が高い場合、放牧牛は FS 滞在時間を長くし、1 歩レベルの小さなスケールの移動経路の歪曲度を高めるとことが示された。餌資源が空間的に連続して存在する状況下ではこの移動経路調節により好ましい FS を選択しやすくなるのかもしれない。このようにウシは餌資源の量や分布の違いに対して 1 歩単位での移動行動を調節することで対応できることが明らかとなった。

2.2. 群内個体の移動行動が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響のネットワーク解析による検討

(1) 目的

放牧牛は群居性の動物であり群れを維持するには移動場所の決定や行動を起こすタイミングに関して群内の個体が協調して一つの選択肢を選ぶという集団的意思決定を行なう(Conradt and Roper, 2000)。放牧牛の食草移動行動の理解、また、そのモデリングのためには、放牧牛群が集団的意思決定に至るメカニズムを明らかにする必要がある。

移動行動時の集団的意思決定は先導・追従関係として解析することができるが(Dumont et al., 2005)、これには時間的な決定(移動が発生するタイミングについての決定)と空間的な決定(群が向かう空間的方向についての決定)との 2 つの側面が存在する。また、意思決定の機序には様々な機序がみられる。大きく分類すると、集団の各個体が同等に決定に寄与する場合と、特定の個体が決定に大きな影響力をもつ場合とに分けられる。草食動物の移動に関しては、過去に Dumont et al. (2005) は長距離の採食場所間の移動では、群の移動を高頻度で先導する個体が存在することを報告した。食草移動行動においても群内個体の移動行動が影響することは示唆されているが(Sato 1982; Tada et al., 2012)、その集団的意思決定の機序についてはこれまで明らかとなっていない。以上のことから、本節では、放牧牛の食草移動行動における時間的および空間的な決定に対する群内個体の移動行動の影響の有無およびその機序を明らかにすることを目的として、放牧牛の移動に関する先導・追従関係をネットワーク解析により検討した。

(2) 材料および方法

1) 供試草地

本試験は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション生物生産研究農場第二農場の(43°05′ N, 141°20′ E)、0.9 ha もしくは 0.7 ha のイネ科牧草主体マメ科牧草混生草地を用いた。イネ科牧草の主な草種はペレニアルライグラス(*Lolium perenne* L.)、マメ科牧草の主な草種はシロクローバ(*Triforium repens* L.)であった。

2) 供試動物および放牧管理

平均体重が 736±68kg の 8 頭のホルスタイン種非搾乳牛を放牧試験に用いた。先導・追従行動に群の個体構成が影響する可能性を考慮し、群の個体構成が異なる計 4 パターンの牛群(各群 4 頭)を設けて実験を行なった。放牧時間は 15:00～翌 9:00 とし、ミネラルブロックおよび水は自由摂取させた。

3) 草地調査

各放牧試験開始前に、50 × 50 cm のコドラートを、草地ごとに 8 ヶ所にランダムに設置し、草高および草量を測定した。草高はコドラートごとに 5 地点について測定し、平均値を算出した。草量はコドラート内の牧草を地際で刈り取り、サンプル採取後に60℃の通風乾燥機で48時間乾燥させ、乾物含量を測定した。

4) 食草行動の観察

行動観察は草食動物が活発に食草する夕方の時間帯(Gibb et al., 1998)の、放牧開始から 1 時間(15:00～16:00)の間に行なった。観察は、計 4 人の観察者が 1 頭ずつ放牧牛の食草行動をビデオ撮影することで行ない、牛群の全個体の食草行動を同時に記録した。これを用いて FS 行動の解析を行なった。ビデオ記録からウシが前肢を動かした時間および FS 間歩数をもとめた。また、これと同時に、前節と同様に DGPS を用いて、0.2 秒間隔で放牧牛の位置データを得た。DGPS による位置データとビデオ記録から前肢を動かした時間とを同期させることで、放牧牛の 1 歩移動するごとの頭部の位置データを得た。

5) FP 内移動、FP 間移動の定義

前節と同様に、FS 間歩数の log-survivor 解析により FP を定義する閾値となる FS 間歩数をもとめ、放牧牛の移動行動を FP 内移動および FP 間移動に分類した。

6) 先導・追従行動の解析

各 FP 内、FP 間移動について DGPS により得た位置データから、進行方向、移動前後の平面座標および群内の各個体との進行方向の角度差を算出した。各 FP 内、FP 間移動について、進行方向の前方左右の 45°の範囲に他個体が存在し(図 2-7 (a))、その個体との個体間距離が各個体がランダムに分布するとした場合と比較して近く(図 2-7 (b))、かつ進行方向の角度差が 45°以下であったとき(図 2-7 (c))、その移動には進行方向に関して相互に関連があったとみなした。これらの移動において前方に存在した個体は空間的に先導、後方から移動した個体は空間的に

追従したとした。また、時間的に先に移動した個体を時間的に先導、続いて移動した個体を時間的に追従したとした。

観察時間中の先導・追従の回数をもとにネットワーク図を作成した(図 2-8)。これを用いて、1時間当たりの先導頻度、追従頻度(先導あるいは追従した回数の全合計) を算出した。さらにこのネットワーク図から以下の式より媒介中心性を算出した(Freeman et al., 1991)。媒介中心性は自分以外の個体間の先導・追従関係を仲介する度合いを表す(Freeman et al., 1991)。

$C_f(i)$＝点 i を通る経路数の総和 / ネットワークの経路数の総和

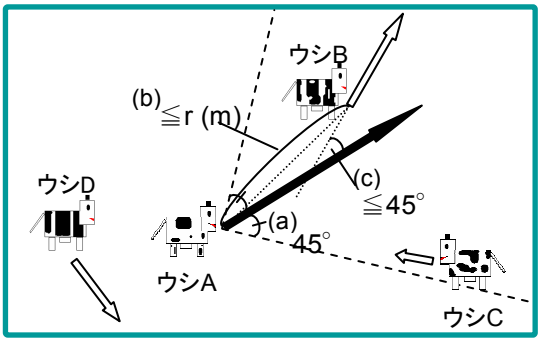


図 2-7. 先導・追従関係の評価

* 矢印は進行方向; r は各個体がランダムに分布するとした場合の最近接個体間距離; この場合、ウシ A とウシ B との間に進行方向に関して相互に関連があったとみなした

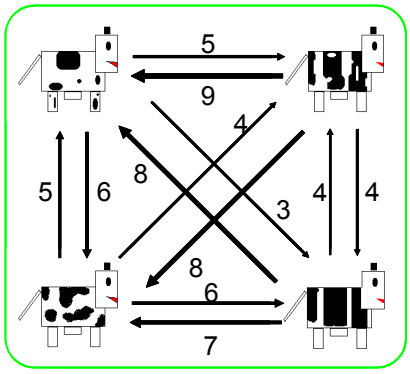


図 2-8. 実測値からえられたネットワーク図の一例

矢印に付した数値は追従の回数を示す

7) 統計解析

個体、牛群、草地の固定効果およびこれらの間の交互作用を含む一般線形モデルを R 2.6.2 統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いて構築し解析した。交互作用の効果が有意でなかった場合、その交互作用項は誤差項にプールして解析を行なった。

(3) 結果

観察された移動のうち、先導・追従関係があったとみなされた移動は FP 内移動では 28.1 (回/hr)、FP 間移動では 36.7 (回/hr)であった。図 2-9～12 に各移動の移動歩数の度数分布とその内の先導・追従移動の割合を示した。FP 内移動については歩数と先導・追従移動の割合に関連はみられなかったが(図 2-9、10)、FP 間移動については移動歩数が多い移動において先導した移動、追従した移動がともに多く観察された(図 2-11、12; $P<0.05$)。

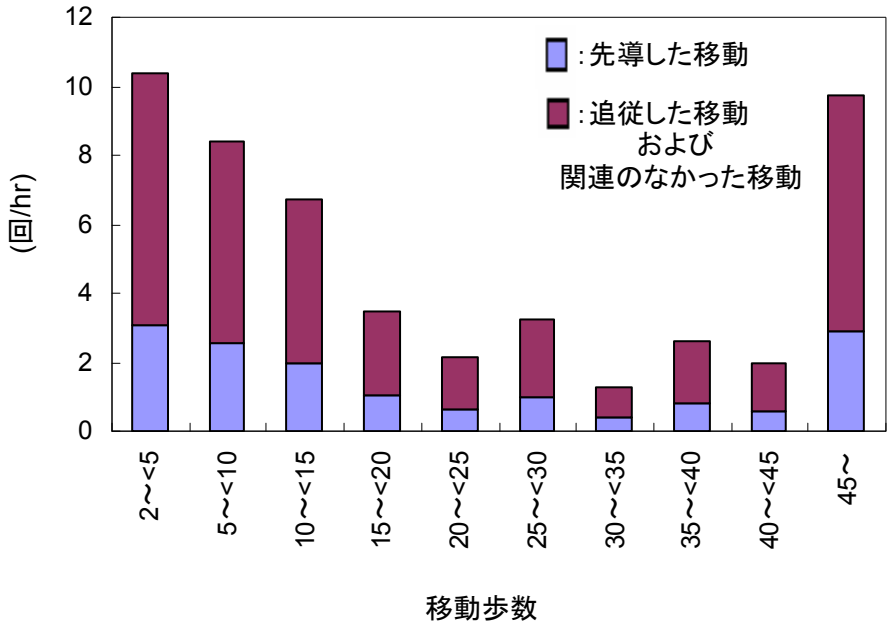


図 2-9. FP 内歩数の度数分布(先導した移動の割合)

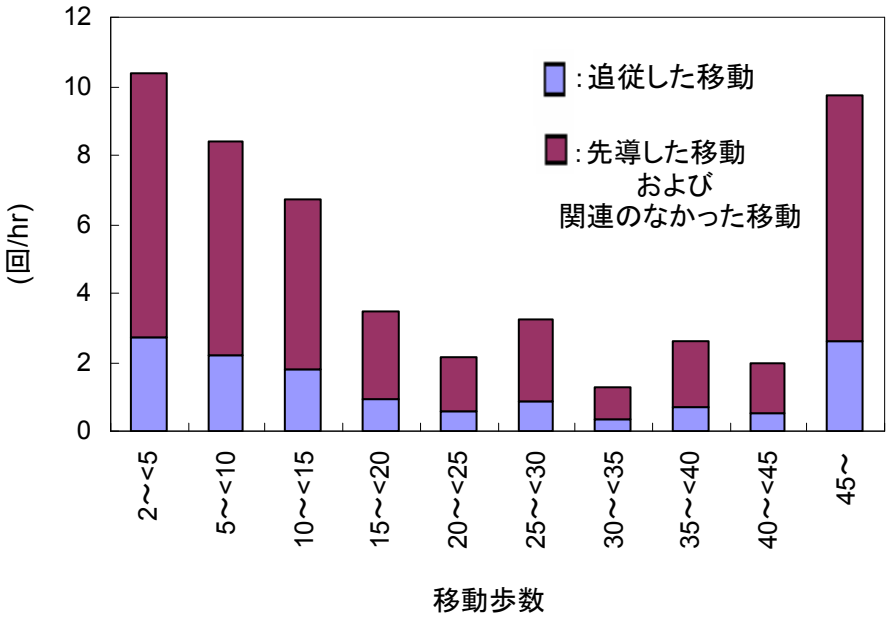


図 2-10. FP 内移動歩数の度数分布(追従した移動の割合)

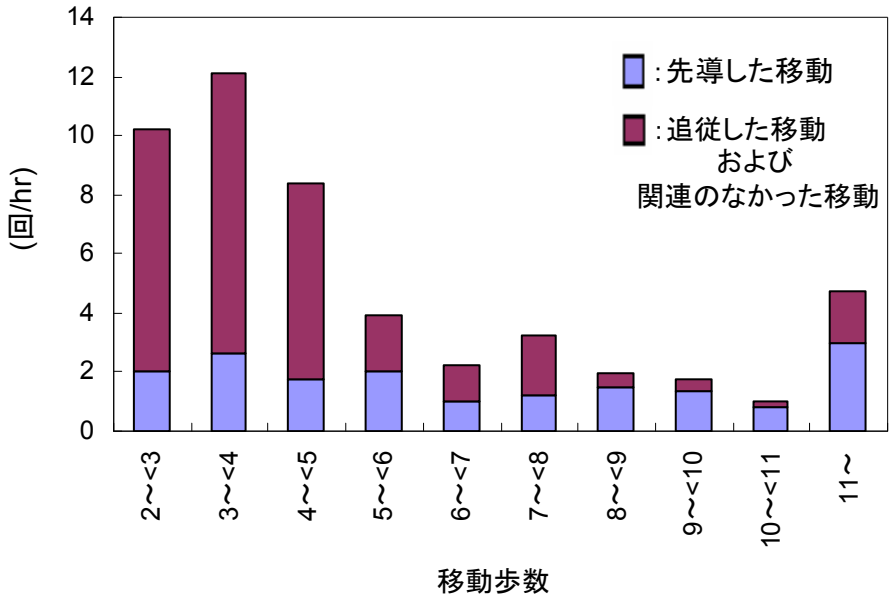


図 2-11. FP 間歩数の度数分布(先導した移動の割合)

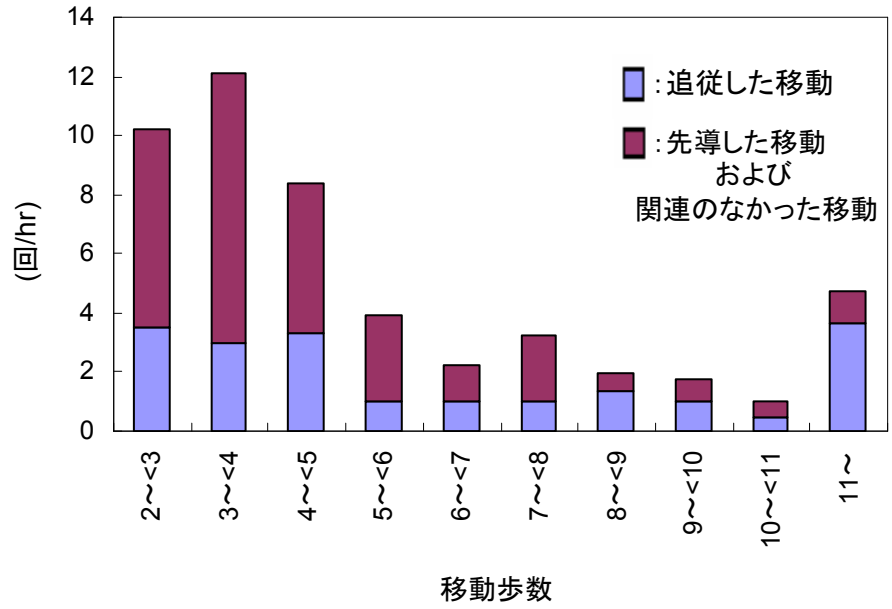


図 2-12. FP 間移動歩数の度数分布(追従した移動の割合)

時間的な先導頻度、追従頻度について、牛群間、草地間の差および牛群×個体、牛群×草地、個体×草地、牛群×個体×草地の交互作用はみられなかった。そのため、表 2-5 に個体ごとにまとめた 1 時間当たりの先導頻度、追従頻度および媒介中心性の平均値を示した。1 時間当たりの先導頻度、追従頻度ともに個体間に有意な差はみられず、移動が起きるタイミングについて明確な先導性、追従性を示す個体は存在しなかった。

表 2-5. 個体ごとの先導・追従頻度および媒介中心性(時間的)

	個体番号								
	1150	1170	1184	1188	1193	1213	1216	1217	個体間差
FP内移動									
先導頻度 (回/hr)	14.0	15.6	9.6	8.0	14.0	11.2	15.6	12.4	N.S.
追従頻度 (回/hr)	8.8	8.4	8.4	7.2	14.0	15.5	12.4	11.0	N.S.
媒介中心性	0.23	0.21	0.30	0.24	0.22	0.28	0.25	0.24	N.S.
FP間移動									
先導頻度 (回/hr)	10.4	13.2	9.0	8.0	9.2	14.4	14.0	11.0	N.S.
追従頻度 (回/hr)	9.2	11.6	10.0	9.2	10.0	9.3	10.0	12.0	N.S.
媒介中心性	0.14	0.24	0.24	0.15	0.26	0.22	0.18	0.21	N.S.

他個体間の進行方向の角度差の平均値は、FP 内移動で 56.8°、FP 間移動で 68.8°であり、いずれもランダムに移動するとした場合と比較して小さかった(表 2-6; $P<0.01$)。すなわち、食草時の移動の進行方向は群の他個体と統計的に一致した。

表 2-6. 個体間の進行方向の違い(度/移動) の平均値

	実測値	ランダム	P値
FP内移動	56.8	92.1	<0.01
FP間移動	68.8	96.3	<0.01

一方、空間的な先導・追従関係に関するいずれの結果にも、牛群間、草地間の差および牛群×個体、牛群×草地、個体×草地、牛群×個体×草地の交互作用はみられなかった。表 2-7 に個体ごとの 1 時間当たりの先導頻度、追従頻度および媒介中心性の平均値を示した。1 時間当たりの先導頻度、追従頻度ともに個体間に有意な差はみられず、Feeding Patch 間の移動が起きるタイミングについて明確な先導性、従属性を示す個体は存在しなかった。一方、FP 内および FP 間移動の 1 時間当たりの空間的な先導頻度、追従頻度(回/hr) には、ともに個体間に有意な差はみられず、空間的に明確な先導性、追従性を示す個体は存在しなかった。

表 2-7. 個体ごとの先導・追従頻度および媒介中心性(空間的)

	個体番号								
	1150	1170	1184	1188	1193	1213	1216	1217	個体間差
FP内移動									
先導頻度 (回/hr)	13.3	16.1	12.7	9.3	8.3	13.3	17.6	11.1	N.S.
追従頻度 (回/hr)	7.9	8.9	7.9	7.9	16.3	15.5	12.6	11.0	N.S.
媒介中心性	0.19	0.18	0.24	0.25	0.31	0.22	0.22	0.27	N.S.
FP間移動									
先導頻度 (回/hr)	9.0	11.0	9.0	9.4	11.0	16.9	13.3	12.4	N.S.
追従頻度 (回/hr)	8.4	9.3	9.8	5.8	10.7	13.3	8.6	13.1	N.S.
媒介中心性	0.27	0.23	0.18	0.29	0.36	0.24	0.14	0.28	N.S.

(4) 考察

本試験の放牧牛には、時間的にも空間的にもFP 内移動、FP 間移動の両方で先導・追従関係がみられた。しかし、このいずれの先導・追従関係においても明確な先導性、従属性を示す個体は確認されず、どの個体も同じ頻度でその決定に寄与しうることが示された。

以上の結果は、過去の比較的長距離の移動における先導追従関係を検討した報告とは異なる。Kondo et al. (1980)は乳牛においても異なる場所間の移動に空間的先導性があることを指

摘し、放牧地においても Dumont et al. (2005)が、離れた放牧地間を移動する放牧牛群の移動には、高頻度で群を先導する個体が存在したことを報告した。また、放牧地内に濃厚飼料を入れたボウルを設置し、放牧家畜にその場所を学習させると、学習した個体が先導個体として振舞うなど(Parsons and Dumont, 2003)、経験のある個体が先導者となるという報告もいくつかみられる(Bailey et al., 1998)。

これらの報告と本試験との結果の違いは、このような明確な対象のある移動と食草時の移動とは集団的意思決定に至る機序が異なることを示唆する。本試験で検討した放牧条件下では採食可能な放牧草が空間内にほぼ一面に存在した。したがって採食に好ましいことが理由で目的地となる場所は存在しなかった。このような環境下で、放牧牛が 1 歩単位で採食する FS を選択する場合(前節より)、移動ごとに好ましい/好ましくない FS が周囲に存在する機会は偶発的なものになりやすいと思われる。この場合、好ましいFSを選択するための移動、あるいは、好ましくないFSを避けるための移動の開始タイミングや移動方向も偶発的に決まる。したがって、個体は群を維持しつつ FS を選択して移動した結果、どの個体も同じ頻度で先導・追従したのかもしれない(Barnard and Sibly, 1981)。

一方、濃厚飼料を限られた場所で給与したり、パッチ状に草が生えていたりする場合は好ましい移動場所が明確である。このような状況では、経験や知識をもたない個体もそれらをもつ個体を空間的に追従することでその場所に到達することができ、時間的に追従することでその場所をともに利用することができる。放牧草地で採食に好ましい場所、例えば、一帯に葉が再生したばかりの放牧草が存在し、まだ採食されていないような場所が存在したとしても、その一帯の放牧草が被食されてしまえば周囲と同様の採食場所になるというように、経験や知識の要素は反映さ

れにくいと思われる。したがって、放牧条件下のウシの食草移動において明確な先導性を示す個体が存在しないことは充分に考えられる。

本試験の結果は群管理の観点からも重要である。大規模放牧地では、特定の放牧区画を高頻度で利用する個体を放牧家畜群に導入するとその個体が先導個体として働き、その放牧区画の家畜群全体としての利用を促進できたことが報告されている(Bailey et al., 2006; Searl et al., 2010)。また、動物にヘッドセットを装着し音声および電気信号を与え、放牧家畜に侵入してほしくないエリアを認知させる Virtual fencing と呼ばれるシステムが検討されているが(Anderson, 2007; Schwager, 2008)、このシステムでも少数の個体の行動制御により群全体の移動行動を管理することが念頭に置かれている(Schwager, 2008)。これらは家畜群内の移動行動の個体差を群管理に応用する手法である(Searl et al., 2010)。しかしながら、本節で検討した食草時の移動に関しては、群内で明確な先導性・追従性を示す個体はみられなかった。このため、FS～パッチスケールの採食場所の群レベルでの制御を、特定の個体の導入といった手段により行なうことは難しいのかもしれない。

(5) 小括

ホルスタイン種非搾乳牛 4 頭からなる牛群を放牧し、食草移動時にみられる先導・追従関係を解析することで、群内個体の移動行動が放牧牛の食草移動行動に及ぼす影響について検討した。群内個体が長距離の FP 間移動をしたとき、その個体を追従する頻度が多く、移動が開始するタイミングに群内個体の移動の影響があることがうかがわれた。また、各放牧牛の進行方向は各個体がランダムに移動するとした場合より一致しており、移動の方向にも群内個体の影響があ

ることがうかがわれた。しかし、このようなタイミング、進行方向に関する影響いずれにも、群内で有意に高い先導、追従性を示す個体はみられなかった。以上のことから、群内のどの個体も同程度これらの影響に寄与しうることが示された。

3. ニューラルネットワークと遺伝的アルゴリズムを用いた食草移動行動シミュレーションモデルの構築

前章では、FS～FP レベルの食草移動行動において重要である草地の草高と空間的不均一性および群内個体の移動行動の影響を明らかにした。これらの知見を元にして、食草移動行動および空間的不均一性動態を表しうるシミュレーションモデルを構築できると考えられた。本章では明らかとなった行動メカニズムを模したシミュレーションモデルを構築し(3.1.)、その妥当性の検証を試みる(3.2.)。

3.1. シミュレーションモデルの概要

Repast for Java ツールキットを用いてウシの食草移動行動を表すシミュレーションモデルを以下のように構築した。

1) シミュレーションモデル内の放牧草地

草地は１辺の長さが 0.5m である正六角形セルの集合体として表されるとした(図 3-1)。正六角形セルは正方形のセルを用いる場合と比較して、ユークリッド距離とセル数を元に数えた距離に差がみられないという点で利点がある(Birch et al., 2007)。隣接する２つのセルの中心間の距離(0.87 m)はほぼ放牧牛の１歩の歩幅と一致する。各セルにそれぞれパラメータとして草量を設定できるようにした。

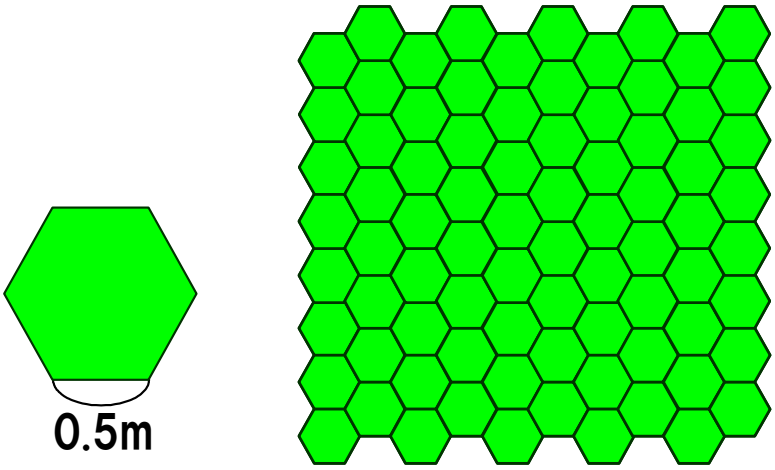


図 3-1. シミュレーションモデル内で放牧草地を構成する正六角形セル

2) シミュレーションモデル内の放牧牛 -意思決定プロセスの構造-

シミュレーションモデル内の放牧牛の意思決定プロセスのフローチャートを図 3-2 に示した。ウシは単位時間ごとにそのセルにとどまり採食するか、隣接するセルの 1 つに移動するかのいずれかの行動をとるものとした。採食をする場合にはウシは現在のセルに留まり、採食量を増加させる。採食量は Laca et al. (1994)の直角双曲線により決定されるとした。すなわち、単位時間当たりの採食量は滞在するセルの草量が減少するほど小さくなるとした(Laca et al., 1994)。採食しない場合には現在のセルに隣接する 6 つのセルのいずれのセルに移動するか選択する。すなわち、シミュレーションモデル内のウシは(1)現在のセルで採食するか否か、および、(2)どの方向に移動するか、の 2 つの意思決定プロセスをもつ。現在のセルで採食するか否かの決定には、現在のセルの草量および他個体の FP 間移動持続時間が影響するとした。これは草食動物の FS 滞在時間は草量に影響するという過去の報告(e.g. Roguet et al., 1998) と、より長い FP 間移動において他個体との先導･追従関係がより多く観察されたという前章の結果に基づいて設定し

た。どの方向に移動するかの決定には、現在のセルおよび隣接するセルの草量と最近接個体の進行方向が影響するとした。これは放牧牛が草地の草高と空間的不均一性の違いに対して 1 歩スケールの移動行動を変化させたという前章 2.1.の結果と、FP 内および FP 間の移動いずれにおいても群の個体間の進行方向の一致の程度はランダムに移動するとした場合より高かったという前章 2.2.の結果に基づいて設定した。

これらの決定は以上の要因とシミュレーションモデル内の個体各々が固有にもつ“遺伝子パラメータ”からなされるとした。遺伝子パラメータが異なれば影響する要因が全く同じ状況下でも、なされる決定は異なる。本シミュレーションモデルの構築段階での目標は遺伝的アルゴリズムを用いて最適な食草移動行動を発現する遺伝子パラメータを決定することである。

遺伝子パラメータは具体的には意思決定プロセスを模したニューラルネットワークにおいて用いた。どの方向に移動するかを決定するニューラルネットワークを図 3-3 に示した。このニューラルネットワークは一層の入力層、一層の中間層および一層の出力層から構成されており、また、入力層は 13(影響する要因の数)のノード(節)、中間層は 12(任意に設定)のノード、出力層は 6 つ(取りうる選択肢の数)のノードからなる。そして各々のノードはそれぞれ重み値をもつ直線で結ばれている。この各々の直線がもつ重み値として、遺伝子パラメータを用いた。入力層の値をもとに図に示したように中間層の値を計算し、さらにその中間層の値を基に出力層の値を計算することができる。6 つの出力層の値のうち最大の値をとったものに対応する方向のセルへ移動するとした。現在のセルで採食するか否かの意思決定についても同様にニューラルネットワークを用いた。

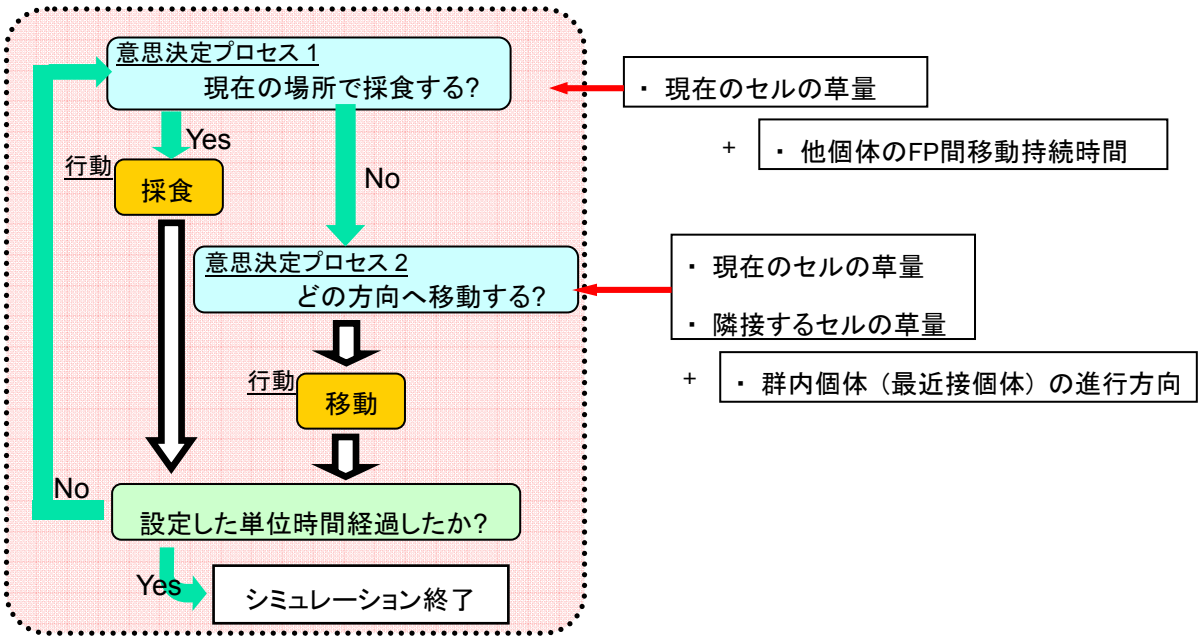


図 3-2. シミュレーションモデルの構成

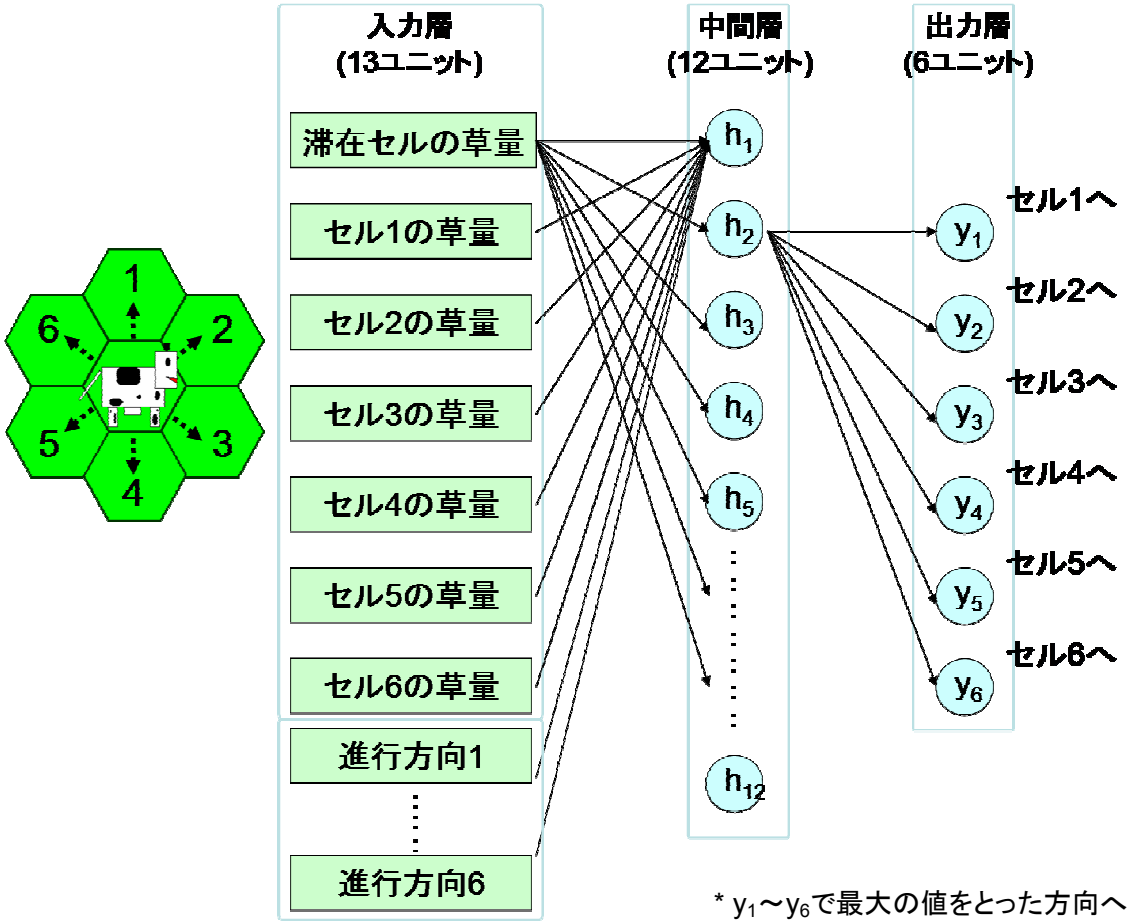


図 3-3. 移動方向を決定するニューラルネットワーク

・ 各々の矢印にはある値のパラメータが割り当てられている

・ 例えば中間層h1には入力層から13の矢印w0～w12

・ h1=セル0の草量×w0 + セル1の草量×w1 + セル2の草量×w2

+ セル3の草量×w3 + セル4の草量×w4 + セル5の草量×w5 + セル6の草量×w6

+ 進行方向1×w7 + 進行方向2×w8 + 進行方向3×w9

+ 進行方向4×w10 + 進行方向5×w11 + 進行方向6×w12

3) 遺伝的アルゴリズムの適用

本シミュレーションモデルでは時間当たりの採食量をシミュレーションモデル内のウシの適応度の指標とした。すなわち、遺伝的アルゴリズムを用いて、時間当たり採食量が最大となるような遺伝子パラメータの組み合わせを決定した。遺伝的アルゴリズムの適用過程は以下の通りである。

まず、遺伝子パラメータをランダムに 1000 パターン生成する。これを第 1 世代とする。その遺伝子パラメータをもつシミュレーション放牧牛を用いて、ある時間(例えばシミュレーションモデル内での 2000 単位時間)のシミュレーションを行なうことで、それぞれの遺伝子パラメータを時間当たり採食量の観点から評価することができる。次にそれらの遺伝子パラメータの内から 2 つを選抜し、遺伝子パラメータの組み換えを行ない、第２世代の遺伝子パラメータを生成する。この際に、選抜される確率は時間当たり採食量が高かった遺伝子パラメータでより高いとした。すなわち、この過程は適応度が高い個体ほど次世代により多くの子孫を残すという自然選択を模したものである。ここで、遺伝子パラメータの組み換えとはランダムに決定される組み換え点を境に遺伝子パラメータをつなぎなおすことで新たな遺伝子パラメータを生成することである。また、この過程において低い割合(0.001)で、突然変異を模した遺伝子パラメータのランダムな変化が起こるとした。この操作を繰り返し、第 2 世代の遺伝子パラメータが 1000 パターン得られたのであれば、再び同様の過程を繰り返し、第 3 世代の遺伝子パラメータが得られる。以上を何度も繰り返し、第 2000 世代の遺伝子パラメータが得られるまで繰り返す。本論文では第 2000 世代の遺伝子パラメータのうち最大の適応度を示したものを、最も適応的な遺伝子パラメータであるとみなした。すなわち、この遺伝子パラメータをもつシミュレーション放牧牛がそのシミュレーション条件下で最適な食草移動行動を示す。図 3-4 に世代の進行に伴う、時間当たり採食量の世代内平均値の推移

の一例を示した。この図から、世代を経るごとに個体群内に適応的な食草移動行動をとる遺伝子パラメータが増加することが示唆される。

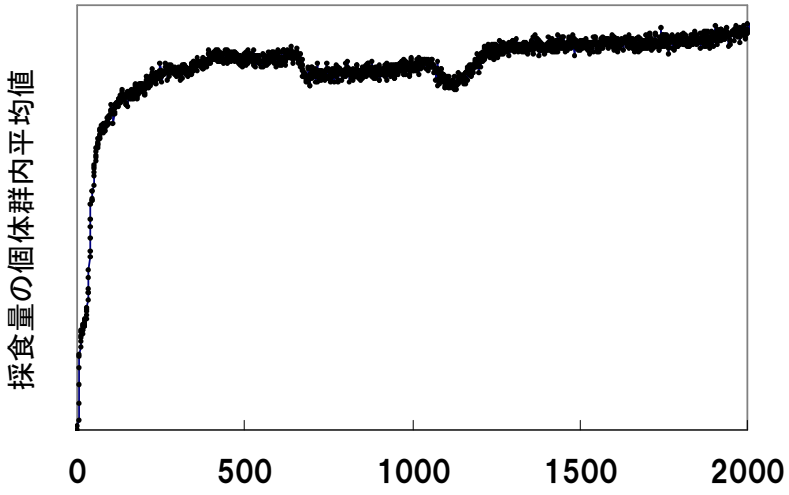


図 3-4. 世代の進行に伴う時間当たり採食量の世代内平均値の推移

3.2. 構築したシミュレーションモデルの妥当性の検証

構築したシミュレーションモデルが実際の放牧牛の食草移動行動を表現できることを検証するために、本節では実際に観測された食草移動行動とシミュレーションモデルにより予測された食草移動行動との比較を行なった。

3.2.1. 草地の草高と空間的不均一性の影響のモデル予測値と実測値との比較

(1) 目的

前章 2.1.で示されたように、草地の空間的不均一性が高いとき放牧牛は食草移動経路の 1 歩スケールでの歪曲度を高くした。本節ではシミュレーションモデル内で、平均草高が高く、空間的不均一性が高い草地(H 草地)、および平均草高が低く、空間的不均一性が低い草地(L 草地) で採食するウシの食草移動行動をもとめ、これを前章 2.1.の結果と比較した。

(2) 材料および方法

1) シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動の予測

前節で述べたように放牧草地は 1 辺の長さが 0.5m である正六角形セルの集合体として表されるとし、草地の形状および面積は前章 2.1.の試験と同じとなるよう設定した。各々のセルの草量は実際に測定した圧縮草高の平均値および標準偏差に基づいて設定した。すなわち、H 草地では 29.3±12.1cm, L 草地では 15.5±8.7cm であった。前節で述べたように遺伝的アルゴリズムを適用し、採食量/3600 単位時間が最大となるような食草移動行動をとる遺伝子パラメータを H 草地、L 草地それぞれについて得た。この遺伝子パラメータをもつ個体からなる牛群で 3600 単

位時間のシミュレーションを行ない(n=12)、食草移動行動の予測値を得た。データ解析は前章2.1.と同様の方法で行なった。

2) 統計解析

草地の固定効果を R 2.6.2 統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いて検定した。

(3) 結果および考察

食草移動行動の実測値とモデルによる予測値を表 3-1 に示した。予測値では H 草地で L 草地より FS 数は少なく(P<0.01)、この傾向は実際の観察結果と一致した。一方、FS 間歩数については、実測値では草地間で違いがみられたものの予測値では草地間に差はみられなかった。

食草移動経路のフラクタル解析により、実測値、予測値ともに経路の形状には 1m より大きなスケールでは草地間で違いはみられなかった。実測値ではフラクタル次元 d1 に差はみられなかったものの、1 つ目の屈曲点の位置が H 草地で L 草地より小さかった(P<0.05)。これは直進して転向するまでの距離が H 草地で L 草地より短く、1m 未満のスケールで経路がより歪曲したことを示す。一方、モデルから予測された経路では、1 つ目の屈曲点の位置が H 草地で L 草地より小さく(P<0.01)、さらにフラクタル次元 d1 も H 草地で L 草地より大きかった(P<0.01)。すなわち、1m 未満のスケールでは H 草地で L 草地より経路の歪曲度が高かった。このように、予測した食草移動経路の草地間の違いは実際の放牧牛のそれと一致した。

以上のように、シミュレーションモデルと遺伝的アルゴリズムを組み合わせた手法により、2 つ

の草地間での放牧牛の食草移動行動の違いは予測することができた。

表 3-1. 食草移動行動の実測値(一部は表 2-1、4 のデータの再掲)およびモデル予測値

	実測値		P値	予測値		P値
	H草地	L草地		H草地	L草地	
FS数 (/hr)	295.9	432.1	<0.01	320.0	360.7	<0.01
FS間歩数 (/hr)	187.2	299.9	<0.01	177.5	202.6	N.S.
FS滞在時間 (s)	10.40	7.60	<0.05	13.17	11.54	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.40	0.67	<0.05	0.71	0.77	<0.01
2つ目の屈曲点の位置(m)	6.97	9.92	N.S.	7.83	8.63	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.04	1.04	N.S.	1.12	1.09	<0.01
d2	1.09	1.09	N.S.	1.15	1.13	N.S.
d3	1.23	1.35	N.S.	1.32	1.35	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

3.2.2. 放牧頭数の影響のモデル予測値と実測値との比較

(1) 目的

放牧頭数が増加すると放牧牛の食草移動経路が直線的になることが示されており(Tada et al., 2012)、また、放牧頭数の増加には群内個体との移動方向の合致が伴った(多田, 2006)。本節では放牧頭数を変化させた放牧試験を行ない、実際に観察される行動とシミュレーションモデルによる予測値との比較を行なった。

(2) 材料および方法

1.6ha のイネ科主体マメ科混生草地に、ホルスタイン種乾乳牛 6 頭もしくは 3 頭を 1 日 5 時間(08:00～13:00)放牧した。食草移動行動および位置データの測定は前章 2.1.と同様にして行なった。また、これと同じ放牧条件をシミュレーションモデル内で再現し、前節と同様にして食草移動行動各値の予測値を得た。

1) 供試草地

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション生物生産研究農場第二農場(43°05′ N, 141°20′ E)の、イネ科牧草主体マメ科牧草混生草地 1.6 ha を用いた。イネ科牧草の主な草種はペレニアルライグラス(*Lolium perenne* L.)、マメ科牧草の主な草種はシロクローバ(*Triforium repens* L.)であった。施肥は 5 月(N 27.3kg/ha、P2O5 68.4kg/h)、7 月、8 月および 9 月(N 50.9 kg/ha, P2O5 9.2 kg/ha, K2O 40.0 kg/ha)に行なった。

2) 供試動物および試験処理

6頭のホルスタイン種非搾乳牛を放牧試験に用いた。供試牛の平均体重は778±60kgであった。これらの供試牛は試験期間以外の時期にも同一の群で放牧に用いていた。これらの 6 頭のうち3頭を観察対象牛とした。放牧頭数の影響を検討するために、この3頭のみを放牧する3頭群および 6 頭を放牧する 6 頭群の 2 処理を設けた。放牧は観察時間中に活発な食草行動がみられるよう 08:00 - 13:00 h の時間制限放牧とし、ミネラルブロックおよび水は自由摂取させた。

3) 草地調査

各放牧試験開始前に、50 × 50 cm のコドラートを、17ヶ所にランダムに設置し、草高および草量を測定した。草高はコドラートごとに 5 地点について測定し、平均値を算出した。草量はコドラート内の牧草を地際で刈り取り、サンプル採取後に 60℃の通風乾燥機で 48 時間乾燥させ、乾物含量を測定した。

また、草地の圧縮草高をライジングプレートメーター(Ashgrove, Hamilton, New Zealand)を用いて測定した。測定は、同一の測定者が草地全体を網羅するように歩き、その測定者が 3 歩移動するごとの地点で行なった。合計で約 500 地点の測定を行なった。

4) 食草行動の観察

行動観察は放牧開始から 1 時間行なった。それぞれの草地で 1 日 1 頭の行動観察を 2 度反復し、処理ごとに計 6 日間の試験を行なった。観察は、前章 2.1.の方法と同様に、ビデオ撮影とDGPS により行なった。

5) FP 内移動、FP 間移動の定義

前章 2.1.と同様の方法で行なった。

6) フラクタル解析

前章 2.1.と同様の方法で行なった。

7) 個体間の進行方向の違いの評価

それぞれの FP 内移動、FP 間移動の開始点から終了点群の中心座標および各個体の移動ベクトルを生成し、またそれらと同じ時間帯における群の他個体の中心座標についても移動ベクトルを生成した。これらのベクトルの角度差を個体間との移動方向の違いとみなした(Focardi and Pecchioli. 2005)。

8) シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動の予測

草地の形状および面積は実際の放牧試験と同じとなるよう設定した。各々のセルの草量は実際に測定した圧縮草高の平均値および標準偏差に基づいて設定した(13.5±5.1cm)。3.1.で述べたように遺伝的アルゴリズムを適用し、採食量/3600 単位時間が最大となるような食草移動行動をとる遺伝子パラメータを 3 頭群、6 頭群それぞれの場合について得た。この遺伝子パラメータをもつ個体からなる牛群で 3600 単位時間のシミュレーションを行ない(n=12)、食草移動行動の予測値を得た。データ解析は実際の観測データと同様の方法で行なった。

9) 統計解析

放牧頭数の効果について線形混合モデルを用いて検討した。実際の放牧試験では同一の個体から反復してデータサンプリングを実施したので、偽反復を避けるために(Hurlbert, 1984)、個体を変量効果としてモデルに含めた。よって、放牧頭数を固定効果、個体を変量効果とするモデルを R 2.6.2 統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いて解析した。シミュレーションによる予測値については放牧頭数を固定効果とする線形モデルを lmer 関数を用いて解析した。

(3) 結果および考察

食草移動行動の実測値およびモデル予測値を表 3-2 に示した。実測値については FP 内移動における他個体との移動方向の角度差には放牧頭数処理間で差がみられなかった。一方、FP 間移動については 6 頭群で 3 頭群より移動方向の角度差が小さかった。移動経路の形状については 1m 未満の小さなスケールでは処理間に違いはみられなかったが、1～約 7 m のスケールにおいて経路の歪曲度が 6 頭群で 3 頭群より有意に低く($P<0.05$)、約 7 m 未満のスケールでも 6 頭群で 3 頭群より歪曲度が低い傾向を示した($P=0.067$)。

予測値については、FP 内、FP 間の両方の移動については 6 頭群で 3 頭群より移動方向の角度差が小さいという結果が得られた($P<0.01$)。この結果は FP 間移動については実測値が示した傾向と一致した。また、モデルから予測された食草移動経路のフラクタル解析により、経路の構造には 1m より大きなスケールでは処理間で違いはみられなかったが、1m 未満のスケールでは 6 頭群で 3 頭群より経路直進性が高かったことが示された($P<0.01$)。この傾向も、実際に観測

された食草移動経路においても同様にみられた。このように、シミュレーションモデルと遺伝的アルゴリズムを組み合わせた手法により、放牧頭数の違いによる放牧牛の食草移動行動への影響を予測することができた。

表 3-2. 放牧頭数が食草移動経路に及ぼす影響(実測値およびモデル予測値)

	実測値		P値	予測値		P値
	H草地	L草地		H草地	L草地	
他個体との移動方向の違い						
FP内移動(度)	53.8	46.4	N.S.	48.2	32.2	<0.01
FP間移動(度)	70.2	36.7	<0.05	49.3	29.2	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.80	0.66	N.S.	0.76	0.77	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	8.33	7.65	N.S.	7.46	6.32	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.03	1.04	N.S.	1.08	1.09	N.S.
d2	1.15	1.13	<0.05	1.13	1.11	<0.01
d3	1.36	1.31	<0.10	1.22	1.20	<0.01

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

時間当たりの採食量を適応度とした遺伝的アルゴリズムで放牧頭数の影響を予測可能であったことは、この放牧頭数に対する放牧牛の行動調節も採食効率の観点から説明可能であることを示唆している。群での採食による採食効率に関する利益の 1 つは、既に他個体が採食した餌場を後で訪れる頻度を低下させることである(Krebs and Davis, 1984; Beauchamp and Ruxton, 2005)。ウシは群として採食することもあり、放牧頭数の増加が既に他個体が採食した FS に移動する頻度を増加させ、結果として時間当たりの食草量を低下させることは充分に考えられる。放牧牛において移動経路の直進性の増加は自らが採食した場所を再び訪れる頻度を低下させ

た(Tada et al., unpublished)。これと同様に、移動経路の直進性を高め、かつ、他個体と食草時の進行方向を一致させて移動することで、群の他個体と採食場所が重なる頻度を抑えることができるのかもしれない。このように、放牧頭数の食草移動行動への影響が採食効率と関連付けられることから、放牧頭数と放牧草地の割当草量や空間的不均一性といった要因との交互作用についても検討する必要がある。

4. 食草移動行動モデルを利用した食草移動行動と放牧草地の空間的不均一性動態のシミュレーション

4.1. シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動に影響を及ぼす要因の検討

(1) 目的

前章で構築したシミュレーションモデルは、検討した放牧条件のもとでの放牧牛の食草移動行動の変化を予測することができた。本節では、放牧管理において管理しうる要因である放牧頭数、牧区面積および草地の空間的不均一性、これら相互の関連を検討するために、本シミュレーションモデルを用いて放牧頭数、牧区面積および草地の空間的不均一性の 3 つの要因を併せて検討した。

(2) 材料および方法

1) シミュレーションモデルによる放牧牛の食草移動行動の予測

2 通りの放牧頭数(3 頭群もしくは 6 頭群)、2 通りの牧区面積(0.7ha もしくは 1.4ha)および 2 通りの草地の空間的不均一性(草量の CV が 50%もしくは 25%; 前章までの圧縮草高で表すと 20±10cm もしくは 20±5cm)を組み合わせた、計 8 通りの状況下の放牧牛の食草移動行動を、シミュレーションモデルを用いてもとめた。モデルの構成および最適行動の算出手順は前章で示した通りである。得られた食草移動経路をフラクタル解析により比較した。

2) 統計解析

放牧頭数、牧区面積、草地の空間的不均一性を固定効果とする一般線形モデルを R 2.6.2

統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いて解析した。放牧条件間の比較は Holm の多重比較により行なった。

(3) 結果

表 4-1 に各放牧条下における放牧牛の食草移動経路のフラクタル解析の結果を示した。前章までを踏まえ、本節では 1 つ目の屈曲点の位置およびフラクタル次元 d1 で示される値を 1m より小さなスケールでの経路の特徴として説明する。本節でも前章までの結果と一致して、その他の条件が同じであれば草量の CV が高い不均一な草地で均一な草地よりも 1m より小さなスケールでの経路の歪曲度が高かった。また、その他の条件が同じであれば 6 頭群より 3 頭群で 1m より大きなスケールでの経路の歪曲度が低かった。放牧地の面積が大きいとき 1m より大きなスケールでの経路の歪曲度が低かった。そして、これらの要因間には交互作用もみられた。すなわち、放牧頭数増加による経路の直進傾向の増加は牧区面積が大きく、草地の空間的不均一性が低いときにより顕著にみられた。

表 4-1. 草地の状態、牧区面積および放牧頭数の影響の検討

	均一草地				不均一草地			
	小面積		大面積		小面積		大面積	
	3頭群	6頭群	3頭群	6頭群	3頭群	6頭群	3頭群	6頭群
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.78 [a]	0.83 [a]	0.81 [a]	0.81 [a]	0.73 [b]	0.78 [ab]	0.77 [ab]	0.71 [b]
2つ目の屈曲点の位置(m)	10.23	8.96	8.94	7.88	9.33	8.37	9.13	11.52
フラクタル次元 (歪曲度)								
d1	1.09 [ab]	1.07 [b]	1.08 [b]	1.07 [b]	1.09 [a]	1.09 [a]	1.10 [a]	1.08 [a]
d2	1.13 [a]	1.10 [b]	1.13 [a]	1.09 [c]	1.14 [a]	1.13 [a]	1.12 [a]	1.10 [b]
d3	1.32 [a]	1.31 [a]	1.23 [b]	1.21 [c]	1.31 [a]	1.29 [ab]	1.25 [b]	1.20 [c]

a, b, c: 異なる文字間に有意差あり (P<0.05)

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

(4) 考察

本研究の放牧牛シミュレーションモデルを用いることで、食草移動行動に対する放牧頭数、牧区面積および草地の空間的不均一性の影響とこれらの交互作用を検討することができた。前章までで検討した放牧頭数増加による影響 すなわち、中～大スケールでの経路の直進傾向の増加および草地の不均一性増加による影響、すなわち、小スケールでの経路の歪曲度の増加は他の要因がどんな条件であれ普遍的にみられた。しかし、放牧頭数増加による影響の程度は他の要因により影響された。すなわち、放牧頭数増加による経路の直進性の増加は牧区面積が大きく、草地の空間的不均一性が低いときより顕著にみられた。時間当たり採食量を適応度とした遺伝的アルゴリズムで放牧牛の食草移動行動が予測可能であったということは、この放牧牛の行動調節も採食効率の観点から説明可能であることが示唆している。

群での採食による採食効率に関する利益の 1 つは、既に他個体が採食した餌場を後で訪れる頻度を低下させることである(Krebs and Davis, 1984; Beauchamp and Ruxton, 2005)。牧区面積が大きいとき放牧頭数増加によって、より経路の直進性が増すのはこれによる利益が大きいためかもしれない。

草地の空間的不均一性が低いとき、放牧頭数増加によってより経路の直進性が増加しやすいのは、草食動物によくみられる採食行動と社会行動のトレードオフの関係から説明できるかもしれない(e.g. Dumont and Boissy, 2000; Sibbald and Hooper, 2003)。ヒツジのパッチでの採食時間は、そのパッチでの採食と親和個体との個体間距離の維持の 2 つの両立しない行動への欲求により影響された(Sibbald and Hooper, 2003)。すなわち、ヒツジはパッチの餌資源が採食にとって好ましい場合はやや個体間距離が離れる場合でもパッチで採食することをよく選んだが、そうでない場合はパッチで採食せず個体間距離を維持することをよく選んだ(Sibbald and Hooper, 2003)。本試験では、草地の空間的不均一性が高いとき、好ましい FS と好ましくない FS の差が大きいため、空間的不均一性が低いときよりも放牧牛の FS 選択に対する欲求が強いと考えられる。このとき、放牧牛は 1 歩レベルのスケールでの経路の歪曲度を増加させる(第 3

章 3.2.1.)。一方、放牧頭数が多いとき、放牧牛は 1 歩より大きなスケールでの経路の直進性を増加させる(第 3 章 3.2.2.)。草地の空間的不均一性が低いとき、放牧頭数増加による経路の直進性増加が顕著であったのは、FS 選択への欲求が相対的に弱かったため、放牧頭数の増加による経路の直進性の増加を妨げてまで、FS を選択する移動を行なわなかったためと思われる。

草地管理の観点から検討するにあたっても、以上の結果は重要であると思われる。本節の、放牧頭数、牧区面積および草地の空間的不均一性の 3 つの要因間に交互作用が存在するという結果は放牧強度が同じでもこれらの要因が異なれば放牧牛の食草移動行動も大きく異なることを示す。本節で検討した放牧条件でいえば、3 頭群-小面積の組み合わせと 6 頭群-大面積の組み合わせからなる計 4 つの放牧条件は放牧強度の点では全て共通の条件である。しかし、先に述べたように放牧頭数の増加による移動経路の直進性の増加が著しい均一草地の 6 頭群-大面積の条件と、これとは逆の条件の不均一草地の 3 頭群-小面積とでフラクタル解析の結果を比較してみると、2 つ目の屈曲点の位置を除いた全ての項目で値が異なった($P<0.05$)。どのスケールでも均一草地の 6 頭群-大面積では不均一草地の 3 頭群-小面積よりウシの食草移動経路の歪曲度が低かった。この他の同じ放牧強度の条件同士の比較でも放牧頭数、牧区面積もしくは草地の空間的不均一性のいずれかの影響により食草移動行動に違いがみられた。しかしながら、この食草移動行動の違いが放牧草地の不均一性動態に直接作用するかはまだ不明確である(Laca, 2009)。したがって次節では、本シミュレーションモデルを応用して放牧草地の不均一性動態の検討を行なった。

4.2. シミュレーションモデルを用いた放牧草地の空間的不均一性動態の検討

前節より、放牧条件により食草移動行動が異なることが示された。本節では放牧草地の草高の度数分布変化を空間的不均一性の変化とみなし、実際に測定した度数分布データと本研究で構築したシミュレーションモデルの予測値を比較することで、本モデルの空間的不均一性予測における有用性を検証した。

4.2.1. 空間的不均一性動態予測に必要な要因の検討

(1) 目的

これまでの検討により、放牧牛の食草移動行動には草地の草高と空間的不均一性および群の群内個体の移動行動が大きく影響することが示された。そこで、これらの要因が放牧草地の不均一性動態の変化にとって果たす役割の重要性をそれぞれ検討した。本節では、①草地の草高と空間的不均一性の影響のみを検討したモデル、②群内個体の移動行動の影響のみを検討したモデルおよび③これらの両要因を検討したモデルから得られる行動および草地の不均一性動態の予測と、実測したデータを比較することで不均一性動態を検討するにあたって重要となる要因を明らかにすることを目的とした。

(2) 材料および方法

1) 実際の放牧牛の食草移動行動および放牧地における空間的不均一性動態の測定

1)-1 供試草地、供試動物および放牧方法

前章 2.1.と同様の方法で行なった。ただし、本節では測定した行動データのうち試験前半の、各個体の 2 反復の測定データのうちの 1 回目のデータのみを用いた。

1)-2 圧縮草高の測定

測定方法は前章 2.1.と同様であったが、測定は草地ごとに放牧試験開始前(0 日目)および放牧試験開始後の 1 日目に実施した。

2) シミュレーションモデルによる食草移動行動および空間的不均一性動態の予測

前章までと同様のシミュレーションモデルを用いて食草移動行動および空間的不均一性動態の予測を試みた。空間的不均一性動態の予測にとってそれぞれの要因が果たす役割の重要性を明らかにするために、①草地の草高と空間的不均一性の影響のみを検討したモデル(草地モ

デル)、②群内個体の移動行動の影響のみを検討したモデル(群内個体モデル)、および③これらの両要因を検討したモデル(草地-群内個体モデル)、計 3 種のモデルについて検討した。放牧頭数、草地の形状および面積は実際の放牧試験と同じとなるよう設定した。各々のセルの草量は実際に測定した放牧試験開始前の圧縮草高の平均値および標準偏差に基づいて設定した。シミュレーションモデル内の 1 単位時間は実際の時間の 1 秒に対応するものとし、3.1.で述べたように遺伝的アルゴリズムを適用し、採食量/実際の採食時間が最大となるような食草移動行動をとる遺伝子パラメータをもとめた。ただし、1)-1 の放牧条件のモデリングの際には、採食時間は実測した採食時間の群の平均値と設定した。この遺伝子パラメータをもつ個体からなる牛群で再び同じ単位時間のシミュレーションを行ない、放牧後の各セルの草量を記録した。

3) 統計解析

草地(H 草地 or L 草地)を固定効果、個体を変量効果とする一般線形モデルを R 2.6.2 統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008) の lmer 関数を用いて解析した。

(3) 結果

放牧牛の食草移動行動および移動経路の実測値を表 4-2 に示した。前章の結果と同様に時間当たりの FS 数および FS 間歩数は H 草地で L 草地より少なく($P<0.05$)、FS 滞在時間は H 草地で L 草地より長かった($P<0.05$)。また 1 つ目の屈曲点の位置が H 草地で L 草地より大きく($P<0.05$)、小さなスケールでは H 草地の移動経路は L 草地より歪曲していたことがうかがえる。(図 2-6 参照)

表 4-2. 実際の食草移動行動および移動経路

	H草地	L草地	P値
FS数 (/hr)	273.8	403.6	<0.01
FS間歩数 (/hr)	232.7	294.8	<0.05
FS滞在時間 (s)	10.2	7.9	<0.05
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.43	0.86	<0.05
2つ目の屈曲点の位置(m)	7.55	9.14	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)			
d1	1.03	1.04	N.S.
d2	1.07	1.11	N.S.
d3	1.25	1.33	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

草地モデルの食草移動行動および移動経路の予測値を表 4-3 に示した。この予測値においても、時間当たりの FS 数および FS 間歩数は H 草地で L 草地より少なく($P<0.05$)、FS 滞在時間は H 草地で L 草地より長く($P<0.05$)、また、1m より小さなスケールで H 草地の移動経路は L 草地より歪曲していることが示された。しかし、表 4-2 の実測値と比較すると、FS 間歩数が極端に少なく、また、1 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールの経路の歪曲度も非常に高い値をとった。

表 4-3. 草地モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地	L草地	P値
FS数 (/hr)	442.0	467.2	<0.01
FS間歩数 (/hr)	50.7	53.6	<0.01
FS滞在時間 (s)	8.04	7.56	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.72	0.76	<0.01
2つ目の屈曲点の位置(m)	4.64	3.63	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)			
d1	1.11	1.08	<0.01
d2	1.35	1.32	N.S.
d3	1.49	1.52	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

次に、群内個体モデルの食草移動行動および移動経路の予測値を表 4-4 に示した。このモデルの予測値においても時間当たりの FS 数および FS 間歩数は H 草地で L 草地より少なく(P<0.01)、FS 滞在時間は H 草地で L 草地より長かった(P<0.01)。しかし、実測値でみられた小スケールでの経路の形状の違いは、この予測値にはみられなかった。一方、実測値との間の FS 間歩数および 1 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールの経路の歪曲度の値の違いは、草地モデルの予測値との間のそれよりも小さく抑えられていた。

表 4-4. 群内個体モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地	L草地	P値
FS数 (/hr)	351.5	454.7	<0.01
FS間歩数 (/hr)	106.5	208.4	<0.01
FS滞在時間 (s)	10.01	7.23	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.74	0.75	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	6.98	7.53	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)			
d1	1.11	1.09	N.S.
d2	1.18	1.16	N.S.
d3	1.35	1.34	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

草地-群内個体モデルの食草移動行動および移動経路の予測値を表 4-5 に示した。このモデルでは草地モデルの予測値と同様に、実測値にみられた草地間の FS 数、FS 間歩数、FS 滞在時間および 1m より小さなスケールでの経路の歪曲度の違いを、予測することができた。さらに草地モデルでみられたような FS 間歩数および 1 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールの経路の歪曲度の実測値との間の大きな乖離もやや抑えられた。

表 4-5. 草地-群内個体モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地	L草地	P値
FS数 (/hr)	340.0	462.9	<0.01
FS間歩数 (/hr)	110.5	212.7	<0.01
FS滞在時間 (s)	10.24	7.66	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.71	0.77	<0.01
2つ目の屈曲点の位置(m)	7.83	8.63	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)			
d1	1.12	1.09	<0.01
d2	1.15	1.13	N.S.
d3	1.32	1.35	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

図 4-1、2 に放牧開始から 1 日後の圧縮草高の度数分布の実測値およびモデルによる予測値を示した。H 草地では、実測値と草地モデルおよび群内個体モデルの予測値は有意に異なった(P<0.01)。草地-群内個体モデルの予測値では圧縮草高の度数分布間には有意な違いはみられなかった。L 草地では、実測値と草地モデルの度数分布は有意に異なったが(P<0.01)、実測値と群内個体モデルおよび草地-群内個体モデルの度数分布間には有意な違いはみられなかった。

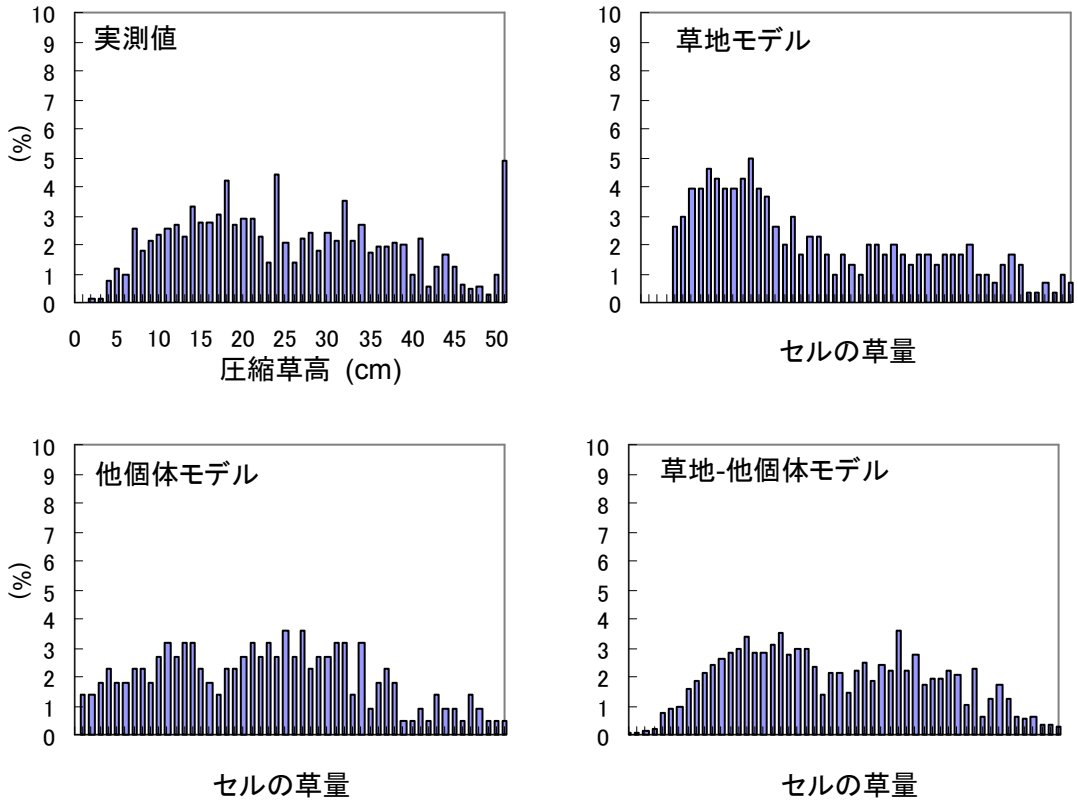


図 4-1. 放牧開始から 1 日後の圧縮草高の度数分布(モデル予測値および実測値; H 草地)

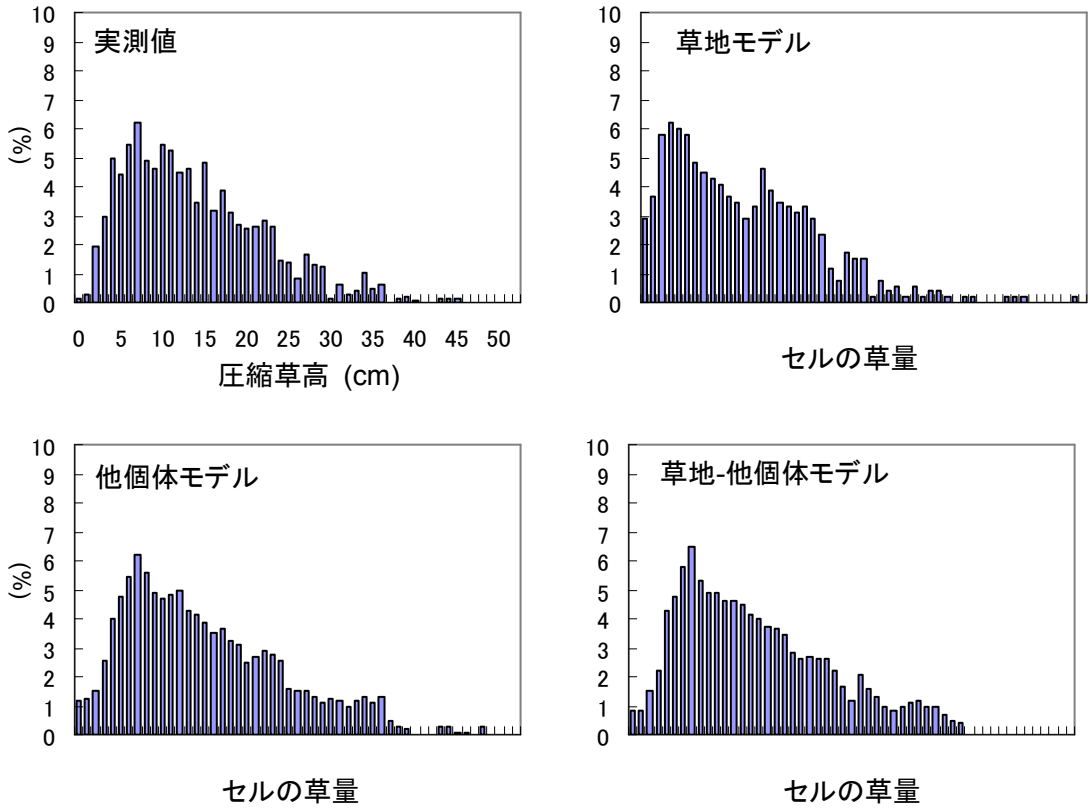


図 4-2. 放牧開始から 1 日後の圧縮草高の度数分布(モデル予測値および実測値; L 草地)

(4) 考察

本試験では食草移動行動に影響を与える要因として草地の草高と空間的不均一性の影響のみを検討したモデル(草地モデル)、群内個体の移動行動の影響のみを検討したモデル(群内個体モデル)、およびこれらの両要因を検討したモデル(草地-群内個体モデル)、計 3 種のモデルによる食草移動行動および圧縮草高の度数分布の予測値について実測値との比較を行なった。草地モデルは草地の違いによる行動の違いを予測することができた。しかしながら、実測値と比較して時間あたりの FS 間歩数が極端に少なく、また 1m より大きなスケールでの経路の歪曲度も極端に高かった。これらのことから、草地モデルのウシは FS 間の食草を伴わない移動をほとんどせず、放牧草地の限られたごく一部の場所を集中的に利用するといった食草行動をとったと考えられる。結果として圧縮草高の度数分布は低草高の頻度が実測値と比べて著しく増加しており、圧縮草高の度数分布の予測はできなかったと判断できる。

群内個体モデルでは、草地の違いによる行動の違いを予測することはできなかったが、草地モデルよりも時間あたりの FS 間歩数および 1m より大きなスケールでの経路の歪曲度は実測値に近い値をとった。この結果、L 草地の圧縮草高の度数分布を予測できたと判断できる。しかしH草地の圧縮草高の度数分布は実測値のそれと有意に異なった($P<0.01$)。このことから、群内個体モデルでは比較的草地の空間的不均一性が低く FS の空間的な選択性が低い条件では、草地の空間的不均一性の変化を適切に予測できた。しかしながら、草地の空間的不均一性が高く放牧牛の移動行動に大きく影響する条件では、群内個体モデルによる予測はできなかった。

草地-群内個体モデルは草地の違いによる行動の違いを予測することができ、また、群内個体モデルと同様に、草地モデルよりも時間あたりの FS 間歩数および 1m より大きなスケールでの経路の歪曲度は実測値に近い値をとった。これらの結果、両草地での圧縮草高の度数分布を予測できた。

草地-群内個体モデルは草地モデルと比較すると、群内個体の移動行動の影響をモデルに含めたことにより、草地モデルでは予測することができなかった FS 間の食草を伴わない移動およ

び経路の直進性を予測することができた。したがって、実際の放牧牛の食草移動行動にみられる FS 間の移動や直進的な移動といった特徴は個体間の先導追従行動によって形成されるものであることが示唆される。また、草地-群内個体モデルは群内個体モデルと比較すると、草地の影響を導入したことにより、草地の空間的不均一性が高く放牧牛の移動行動に大きく影響すると思われる H 草地にて 1m 未満のスケールで移動経路の歪曲度が高いことを予測できた。1m より大きなスケールでの移動経路の形状は群内個体モデルでもほぼ予測できたが、第 2 章 2.1. で述べたように実際の放牧牛は 1 歩単位での移動行動を調節し FS を選択することができるものと考えられた。以上のことから、草地と群内個体の両要因ともが食草移動行動の予測の改善に寄与し、これらのモデルへの導入が放牧草地の空間的不均一性動態の正確な予測にもつながったと判断された。

4.2.2. 空間的不均一性動態予測に必要なモデル内の行動更新間隔の検討

(1) 目的

放牧の進行に伴い草地の草量が変化し、これにより放牧牛の食草移動行動が変化することは、過去の報告(e.g. Roguet et al., 1998)や、前節 4.1.の検討から明らかとなっている。さらに前節 4.1.より、草地の草高と空間的不均一性の違いに伴い群内個体が及ぼす食草移動行動への影響も変化することが示唆された。これらのことから、シミュレーションモデルで放牧草地の空間的不均一性を予測するにあたっても放牧期間内での食草移動行動変化を時系列で検討する必要があると思われる。

本研究のモデルにおいてこれを検討するには、モデル内で放牧期間の進行に伴い逐次最適行動を計算しなおす必要がある。しかし、実際の放牧牛の食草移動行動の変化を反映する時間間隔は不明確である。そこで本節では、放牧牛の食草移動行動および草地の不均一性動態の検討において、シミュレーションモデル内での適切な最適行動の更新頻度を検討することを目的とした。このためにモデル内で 1 ミールごとに最適行動を計算する場合、1 日ごとに最適行動を

計算する場合、1 週間ごとに最適行動を計算する場合の 3 パターンの予測結果と実測データの比較を行なった。

(2) 材料および方法

1) 実際の放牧牛の食草移動行動および放牧地における空間的不均一性動態の測定

1)-1 供試草地、供試動物および放牧方法

前章 2.1.と同様の方法で行なった。ただし、本節では放牧期間の進行に伴う食草移動行動の変化について検討するために、測定した行動データを試験前半の各個体の 2 反復の測定データのうちの 1 回目のデータ(前期データ)と試験後半のデータ各個体の 2 反復の測定データのうちの 2 回目のデータ(後期データ)とに分けて解析した。

1)-2 圧縮草高の測定

測定方法は前章 2.1.と同様であったが、測定は草地ごとに放牧試験開始前(0 日目)、放牧試験前期終了時(6 日目)および放牧試験終了後(12 日目)に実施した。

2) シミュレーションモデルによる食草移動行動および空間的不均一性動態の予測

前節 4.2.1.と同様の方法で行なった。ただし、本節では食草移動行動および空間的不均一性動態の予測にとって適切な最適行動の更新間隔を検討するために、放牧開始時と放牧試験前期終了時の状況下で遺伝的アルゴリズムにより最適行動をもとめたモデル(6 日モデル)、放牧開始時からモデル内での 1 日経過ごとに最適行動をもとめたモデル(1 日モデル)、放牧開始時からモデル内での朝および夕のミールが終了するごとに最適行動をもとめたモデル(半日モデル)の 3 通りのシミュレーションモデルについて検討した。行動データは行動更新間隔が異なるこれら 3 通りのシミュレーションそれぞれについて、試験前半の 6 日間と後半の 6 日間の期間で平均して示す。また、3 つのシミュレーションごとに試験終了時(試験 12 日目)の圧縮草高の度数分布を記

録した。

3) 統計解析

試験の期間(前期もしくは後期)を固定効果、個体を変量効果とするモデルを R 2.6.2 統計ソフトウェア(R Development Core Team, 2008)の lmer 関数を用いて解析した。圧縮草高の度数分布の実測値と予測値間の有意差検定は χ2-検定により行なった。

(3) 結果

図 4-3 に放牧試験の進行に伴う圧縮草高の度数分布の推移を示した。両草地で放牧の進行に伴い圧縮草高は低下した。

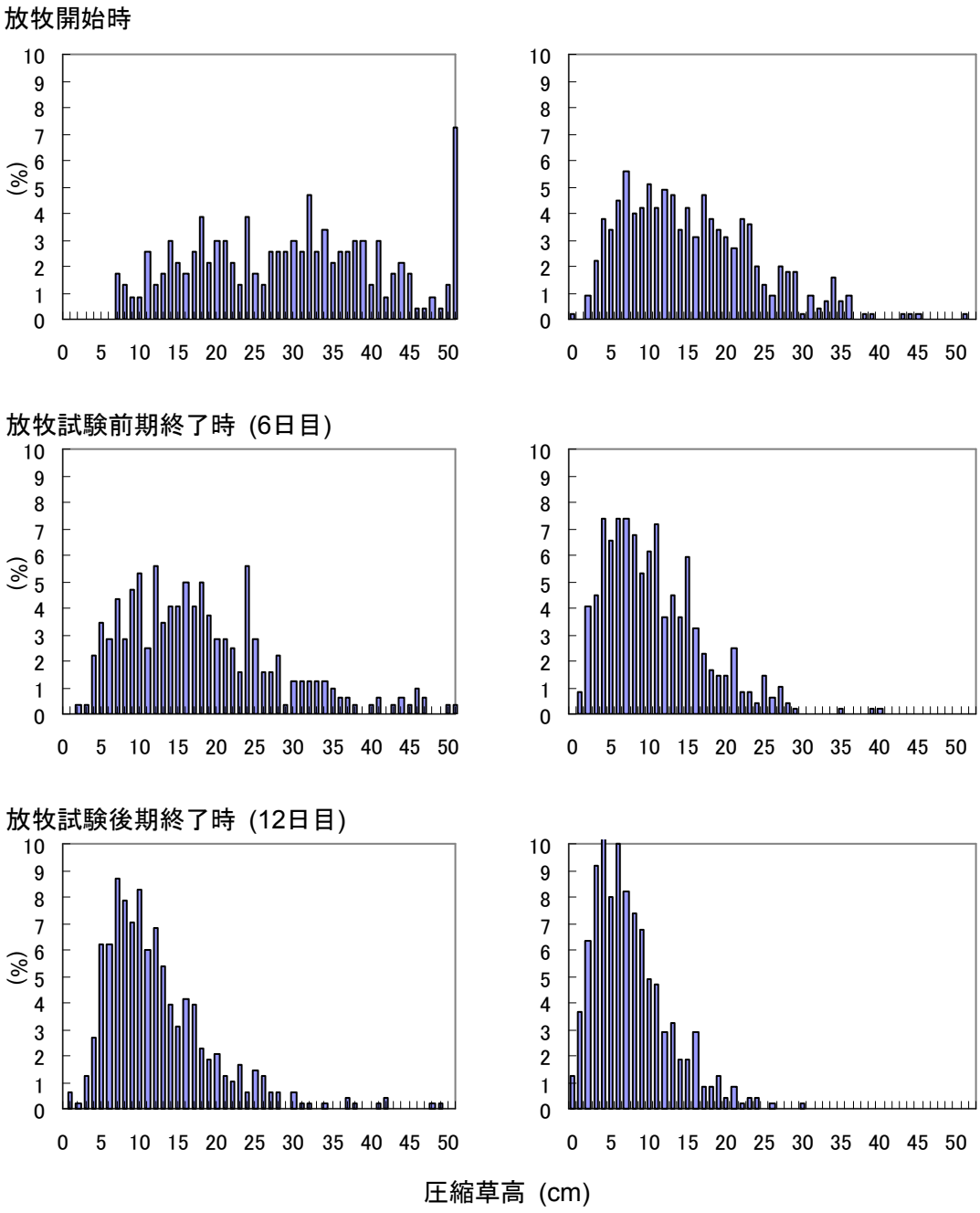


図 4-3. 放牧試験の進行に伴う圧縮草高の度数分布推移(左列:H 草地、右列:L 草地)

表 4-6 に実際に観測された食草移動行動について、試験前期と後期に分けて示した。H 草地では時間当たりの FS 数および FS 滞在時間に前期後期間の差はみられなかったが、FS 間歩数は試験後期に多かった(P<0.05)。一方 L 草地では H 草地とは逆に、FS 間歩数は前期後期間の差はみられなかったが、時間当たりの FS 数は試験後期に試験前半より多かった(P<0.05)。また FS 滞在時間は試験後期に試験前半より短かった(P<0.05)。移動経路のフラクタル解析の結果については両草地で試験の前期と後期との間に差はみられなかった。

表 4-6. 実際の食草移動行動および移動経路

	H草地		P値	L草地		P値
	前期	後期		前期	後期	
FS数 (/hr)	273.8	318.0	N.S.	403.6	460.7	<0.01
FS間歩数 (/hr)	232.7	141.8	<0.05	294.8	305.0	N.S.
FS滞在時間 (s)	10.2	10.5	N.S.	7.9	7.3	<0.05
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.43	0.42	N.S.	0.86	0.59	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	7.55	6.02	N.S.	9.14	8.48	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.03	1.04	N.S.	1.04	1.03	N.S.
d2	1.07	1.10	N.S.	1.11	1.07	N.S.
d3	1.25	1.23	N.S.	1.33	1.31	N.S.

* d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

表 4-7～9 に最適行動をもとめる間隔の異なる 3 通りのシミュレーションモデルによる食草移動行動予測値を示した。6 日モデルの L 草地における予測値では、時間あたり FS 数および FS 滞在時間について実測値と同様の放牧の進行に伴った変化がみられた。すなわち、時間当たりの FS 数は試験後期に試験前半より多く(P<0.01)、FS 滞在時間は試験後期に試験前半より短かった(P<0.01)。しかし、同モデルの H 草地における予測値は実測値とは異なり、時間当たりの FS 数は試験後期に試験前半より多く(P<0.01)、FS 間歩数には差がみられず、FS 滞在時間は試験後期に試験前半より短かった(P<0.01)。一方、1 日モデルおよび半日モデルでは時間あたり FS 数、FS 間歩数および FS 滞在時間に、実測値と同様の放牧の進行に伴った変化がみられた。

表 4-7. 6 日モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地		P値	L草地		P値
	前期	後期		前期	後期	
FS数 (/hr)	356.2	409.8	<0.01	472.8	495.6	<0.01
FS間歩数 (/hr)	108.5	115.8	N.S.	168.4	179.4	N.S.
FS滞在時間 (s)	9.64	8.63	<0.01	7.31	6.85	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.72	0.78	N.S.	0.78	0.81	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	8.15	7.56	N.S.	8.90	9.21	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.10	1.10	N.S.	1.09	1.07	<0.01
d2	1.15	1.14	N.S.	1.13	1.13	N.S.
d3	1.33	1.35	N.S.	1.36	1.35	N.S.

表 4-8. 1 日モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地		P値	L草地		P値
	前期	後期		前期	後期	
FS数 (/hr)	315.0	363.9	N.S.	438.2	478.1	<0.01
FS間歩数 (/hr)	170.6	128.8	<0.01	231.6	242.2	N.S.
FS滞在時間 (s)	9.9	9.6	N.S.	7.6	7.1	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.73	0.74	N.S.	0.72	0.78	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	7.58	6.97	N.S.	9.02	8.84	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.08	1.06	N.S.	1.07	1.06	N.S.
d2	1.09	1.12	N.S.	1.12	1.10	N.S.
d3	1.31	1.30	N.S.	1.29	1.29	N.S.

表 4-9. 半日モデルにより予測された食草移動行動および移動経路

	H草地		P値	L草地		P値
	前期	後期		前期	後期	
FS数 (/hr)	323.4	356.8	N.S.	415.2	475.6	<0.01
FS間歩数 (/hr)	180.2	135.5	<0.01	215.4	226.3	N.S.
FS滞在時間 (s)	10.33	9.70	N.S.	8.25	7.31	<0.01
1つ目の屈曲点の位置(m)	0.75	0.77	N.S.	0.73	0.76	N.S.
2つ目の屈曲点の位置(m)	8.05	7.69	N.S.	8.59	8.56	N.S.
フラクタル次元 (歪曲度)						
d1	1.08	1.07	N.S.	1.08	1.07	N.S.
d2	1.13	1.12	N.S.	1.13	1.11	N.S.
d3	1.29	1.33	N.S.	1.32	1.35	N.S.

* 表 4-7～9 において、d1 は 1 つ目の屈曲点の位置より小さなスケールでの経路の歪曲度を、d2 は 1 つ目の屈曲点と 2 つ目の屈曲点との間のスケールでの経路の歪曲度を、d3 は 2 つ目の屈曲点の位置より大きなスケールでの経路の歪曲度を示す

図 4-4、5 に放牧試験終了時の圧縮草高の度数分布の実測値およびモデルによる予測値を示した。両草地で実測値と 6 日モデルの予測値は有意に異なったが($P<0.01$)、実測値と 1 日モデルおよび半日モデルとの間には有意な違いはみられなかった。

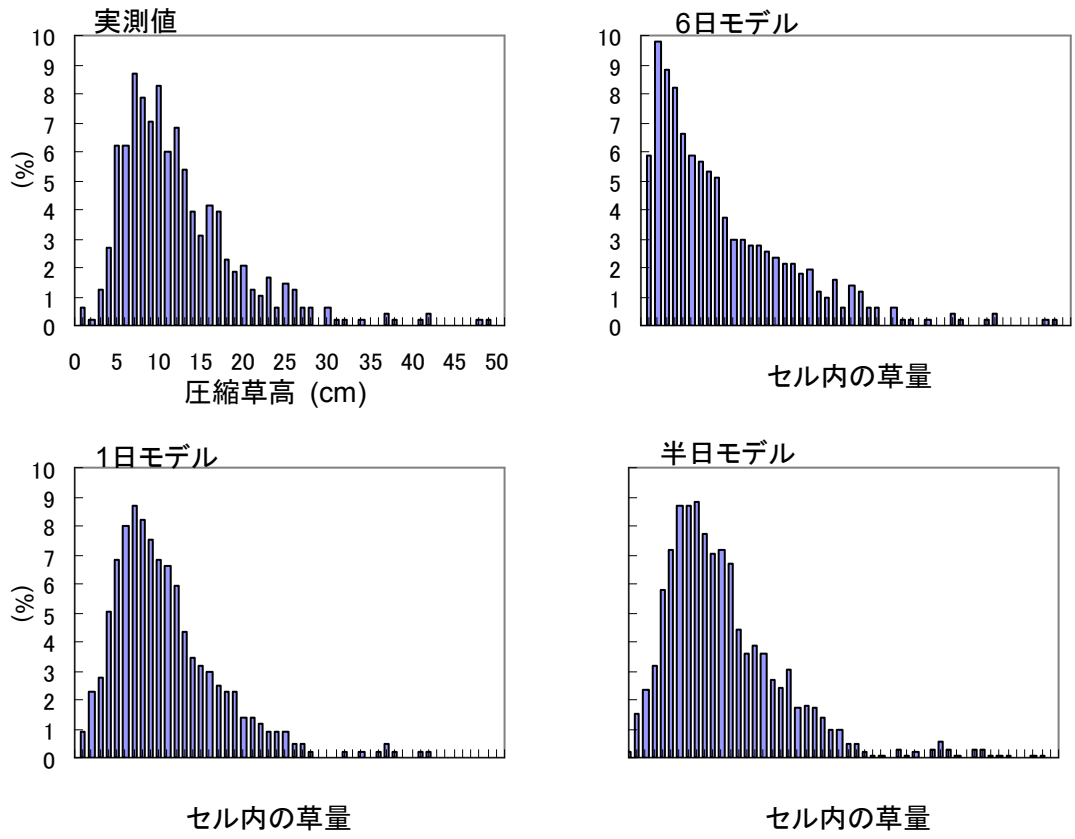


図 4-4. 放牧試験終了時の圧縮草高の度数分布(モデル予測値および実測値; H 草地)

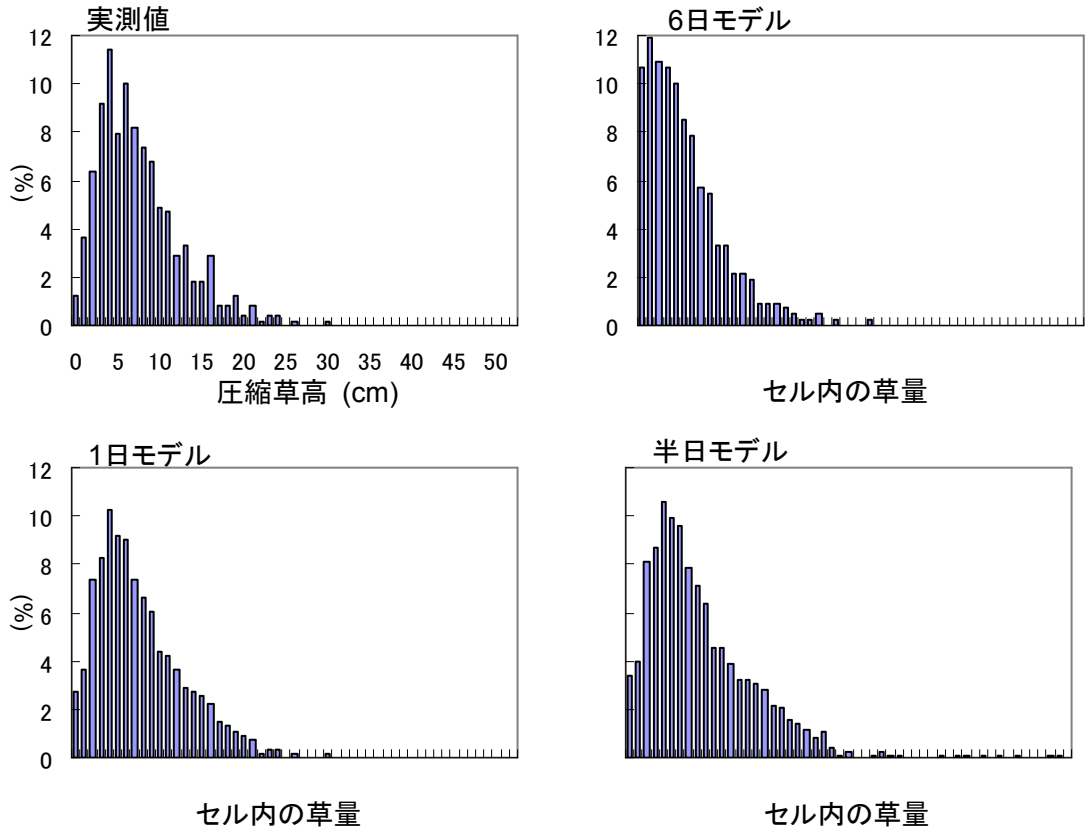


図 4-5. 放牧試験終了時の圧縮草高の度数分布(モデル予測値および実測値; L 草地)

(4) 考察

本節では、食草移動行動および空間的不均一性動態の予測にとって適切な最適行動の更新間隔を検討するために、6 日モデル、1 日モデル、半日モデルの 3 通りのシミュレーションモデルについて検討した。この結果、6 日モデルでは放牧の進行に伴う行動の変化を予測できなかった。本試験では放牧期間の進行に伴い、放牧草地の草量が低下した。実際の放牧牛では草地の草高や草量の低下により、FS 滞在時間の低下や(Roguet et al., 1998, Garcia et al., 2003)、1 歩スケールでの経路の直進性の増加(第 2 章 2.1.)、といった食草行動の調節がみられる。最適行動の更新間隔が長かった6 日モデルでは、放牧草地の草量の低下に対するこのような放牧牛の行動を表せなかった。最適採餌理論における、単純なパッチ環境下での最適パッチ利用のルールはそのパッチでの採食速度が餌場全体の平均採食速度まで低下したとき、そのパッチを離脱することである(Stephens and Krebs, 1986)。本研究のシミュレーションモデルの予測からも放牧地の草量が低いとき、FS 滞在時間は短いという結果が出ている。最適行動の更新間隔が長かった 6 日モデルでは放牧草地の草量が減少しても、その FS 利用をやめる草量の閾値が、放牧草地全体の草量が高かった時点のままであったということは充分に考えられる。すなわち、モデル内のウシは放牧草地全体の草量が減少すると 1 つの FS をより早く離脱するのが効率的であるにも関わらず、最適行動の更新間隔が長かったためそういった行動を取れなかった可能性がある。

6 日モデルでのこのような食草行動は、草地の空間的不均一性に関しても実測値とは異なる予測をすることにつながる。6 日モデルでは圧縮草高の度数分布が実測値と比較して低草高の頻度が高い左寄りの形状を示した。これは実際の放牧牛よりも 1 つの FS でより多く採食した結果であると考えられる。

一方、6 日モデルに対し 1 日モデルと半日モデルでは食草移動行動をほぼ予測することができ、結果として圧縮草高の度数分布の形状も実測値と非常に類似したものとなった。これは 1 日もしくは半日間隔のシミュレーションモデル内放牧牛の最適行動更新が、放牧期間の進行に伴う草

量の減少による影響、また、これに伴って変化しうる群内個体の移動行動の影響(前節 4.1.)による食草移動行動の変化を表せたことを示す。

1 日モデルと半日モデルとの間に予測結果の大きな違いはみられず、どちらの更新間隔でも本節での食草移動行動および空間的不均一性動態の予測にとっては充分であったと判断される。しかし、どちらの更新間隔がより現実の放牧牛の食草移動行動変化を反映する間隔として適切であるかは判断しづらい。本研究のモデルの食草移動行動予測における、放牧牛が最適に行動する、すなわち、常に時間当たり食草量を最大となるよう行動する、という前提が完全に正しいならば、更新間隔が短いに越したことはない。これは行動の更新間隔が短すぎて更新前後で予測される行動に差異がなかったとしても、それがその時点での最高の精度の予測であることに変わりはないためである。逆に更新間隔が長いほど短い時間間隔で起こりうる行動の変化を即時に予測できない危険性が増す。

しかしながら、行動生態学分野において最も重要な、動物が常に最適な行動をとるという前提の正しさを完全に証明することはできない(Krebs and Davies, 1981)。動物が最適な行動をとるほど充分に適応できない理由として、動物が最適な行動をとるよりも早く周囲の環境が変動すること、新しい最適行動の進化に必要な遺伝的変異が充分に存在しないことが挙げられる(Krebs and Davies, 1981)。これら 2 つの理由はともに放牧牛にも当てはまりうる。実際の放牧牛が放牧期の進行による草地の変化やそれに伴う群内個体の影響の変化に対して、即座に反応して時間当たり食草量が最大となるような行動をとるとは限らない。即時にそのような最適な行動をとることができないのであれば、シミュレーションモデル内で行動の更新間隔が実際に行動の変化がみられる間隔より短い場合、モデルの予測は現実の行動とは即さないものとなる。2 つ目の遺伝的変異の問題についても、家畜は生産性や飼養に有用な性質を選抜されてきた動物であることから、この過程が最適行動の発現を妨げる方向に働くことも充分考えられる。

以上のように 1 日モデルと半日モデルのどちらとも適切である可能性がある。本研究では食草移動行動および空間的不均一性動態の予測が目的であり、このような応用にとっては計算に要

する時間やコンピュータの性能および計算量が少ないことも望まれる性質である。この観点から本研究では、食草移動行動および空間的不均一性動態を充分に予測できると判断された、1 日間隔の更新間隔を基準に以下の検討をすすめることとした。

5. 食草移動行動シミュレーションモデルによる放牧期を通した草地の空間的不均一性動態予測

(1) 目的

前節までの検討から、放牧草地の空間的不均一性動態予測において食草移動行動への草地および群内個体の移動行動の両要因が重要であり、また、モデル内での放牧期間内の食草移動行動の変化は 1 日間隔程度の最適行動の更新を行なうことで予測が可能であることを示した。本章ではこれらを踏まえ、本研究のモデルが様々な放牧条件下での放牧草地における長期的な空間的不均一性動態を検討可能であるか検証する。

(2) 材料および方法

1) 実際の放牧地における空間的不均一性動態の測定

1)-1 供試草地

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション生物生産研究農場第一農場の、イネ科牧草主体マメ科牧草混生草地約 2ha を約 0.66ha ずつの 3 つの牧区に分割して用いた。イネ科牧草の主な草種はペレニアルライグラス(*Lolium perenne* L.)、マメ科牧草の主な草種はシロクローバ(*Triforium repens* L.)であった。また、4 月下旬(N 45.4kg/ha、P2O5 39.4kg/ha、K2O 45.4kg/ha)、8 月上旬(N 27.3kg/ha、P2O5 23.7kg/ha、K2O 27.3kg/ha)、9 月上旬(N 27.3kg/ha、P2O5 23.7kg/ha、K2O 27.3kg/ha)の 3 度、市販の肥料を施与した。

1)-2 放牧方法

3 つの牧区において、それぞれ放牧開始時草高および放牧強度が異なった条件下で、定置放牧を行なった。放牧開始時草高が高く(14.7cm)、放牧強度を 6 頭/ha とした牧区を HL (High-Low) 区、放牧開始時草高が低く(8.2cm)、放牧強度を 6 頭/ha とした牧区を LL (Low-Low) 区、放牧開始時草高が高く(13.7cm)、放牧強度を 7.5 頭/ha とした牧区を HH (High-High) 区とした。放牧は朝の搾乳前(5:30～8:00)の 2 時間半と、夕の搾乳後(17:00～

19:30) の 2 時間半の、1 日計 5 時間とした。放牧開始日は LL 区が 4 月 26 日、HL 区および HH 区が 5 月 6 日であり、放牧終了日は全牧区とも 10 月 16 日であった。

1)-3 供試動物および飼養管理

13 頭のホルスタイン種泌乳牛を、平均の産次および体重がほぼ等しくなるように 4 頭、4 頭および 5 頭の 3 つの群に分け、3 つの牧区に 1 群ずつ割り当てた。すなわち、HL 区では 4 頭/0.66ha、LL 区では 4 頭/0.66ha、HH 区では 5 頭/0.66ha であった。試験期間中に乾乳期に入った牛について、その 13 頭とは別のホルスタイン種泌乳牛と入れ替えを行なった。入れ替えは HL 区の群で 8 月 25 日に 1 頭、LL 区の群で 5 月 18 日に 1 頭、HL 区の群で 8 月 24 日に 1 頭、8 月 31 日に 1 頭の計 4 頭について行なった。

放牧時以外の時間帯には、つなぎ牛舎で飼養管理を行なった。搾乳は 1 日に 2 回、8:30～と 16:00～に行なった。牛舎内ではサイレージ、濃厚飼料、ミネラル塩、水を給与した。サイレージについては、放牧開始から 9 月 20 日まではコーンサイレージとグラスサイレージを乾物重量で 1:1 の割合で混合したものを、それ以降はグラスサイレージを自由摂取させた。濃厚飼料については、放牧開始から 5 月 23 日までは市販の配合飼料(原物中 CP 16.0%、TDN 73.5%)を、それ以降は同じ配合飼料と圧片トウモロコシを原物重量で 1:1 の割合で混合したものを、各牛、乳量の 1/4 量を 1 日量として朝、夕の 2 回に分けて給与した。ミネラル塩および水については自由摂取させた。

1)-4 圧縮草高の測定

3 つの各牧区について放牧開始前と、それ以降は放牧期間を通して約 2 週間おきに、圧縮草高を測定した。測定はライジングプレートメーター(ASH GROVE, New Zealand)を用いて、1m おきに設定した 11 本のライン上の、1m 間隔の地点について行なった。測定地点数は 1 本のラインについて 61 点、よって 1 牧区で計 671 点であった。

1)-5 牧草再生量の測定

プロテクトケージを各処理区で 4 点ランダムに設置し，プロテクトケージ内の草量を地際で刈取り重量を測定した。プロテクトケージ内外の草量から牧草再生量を求めた(遠藤, 2004)。

2) シミュレーションモデルによる空間的不均一性動態の予測

本章前節までの方法でモデルによる空間的不均一性動態の予測を試みた。ただし、前章4.2.1.での検討結果より、モデルは草地および群内個体の影響を考慮したものとし、また、前章4.2.2.での検討結果より、モデル内での 1 日経過ごとにその時点の状況下での最適行動を求めるものとした。放牧条件のモデリングの際には、実際の採食時間は 1 日の放牧時間である 5 時間であったと仮定した。さらに、実際に測定した牧草再生量を元に(図 5-1)、シミュレーション内で 1 日ごとに各セルの草量が一定量ずつ増加するとした。実際に圧縮草高の測定を行なった間隔に合わせて、モデル内でのその時点の圧縮草高の度数分布を記録した。

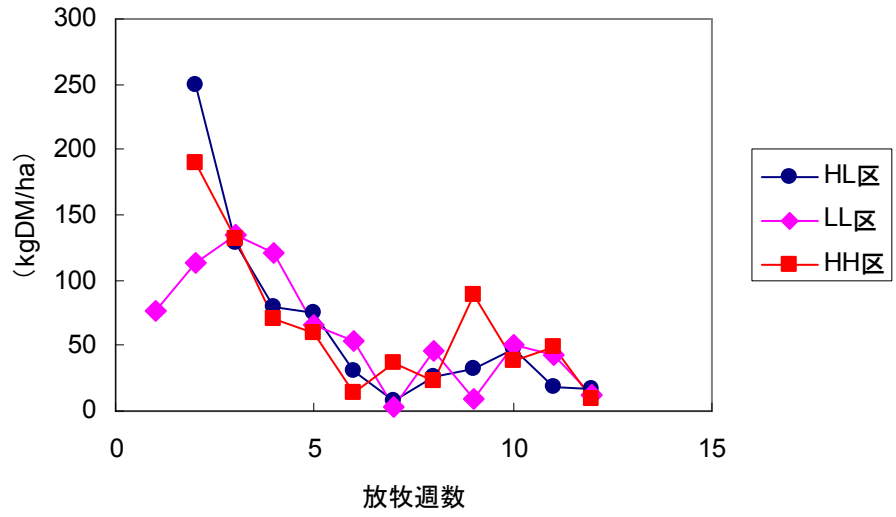


図 5-1. 放牧草再生量の推移

3) 統計解析

圧縮草高の度数分布の実測値と予測値間の有意差検定を χ2-検定により行なった。

(3) 結果

図 5-2～4 に各試験処理での圧縮草高の度数分布の実測値を、図 5-5～7 に各試験処理の条件のもと、シミュレーションモデルにより予測した圧縮草高の度数分布を示した。部分的には実測値と予測値のとの間で圧縮草高の度数分布間に有意な違いがみられることもあった(HL 区: 5 月 20 日、9 月 16 日、9 月 30 日; LL 区: 9 月 15 日、9 月 28 日、10 月 14 日; HH 区: 5 月 20 日、9 月 16 日) ($P<0.05$)。しかし、どの試験処理においても、実測値と予測値の度数分布の形状は概ね類似していた。図 5-8、9 に示した放牧期間の進行に伴う圧縮草高の標準偏差の推移からもこのことがうかがえた。

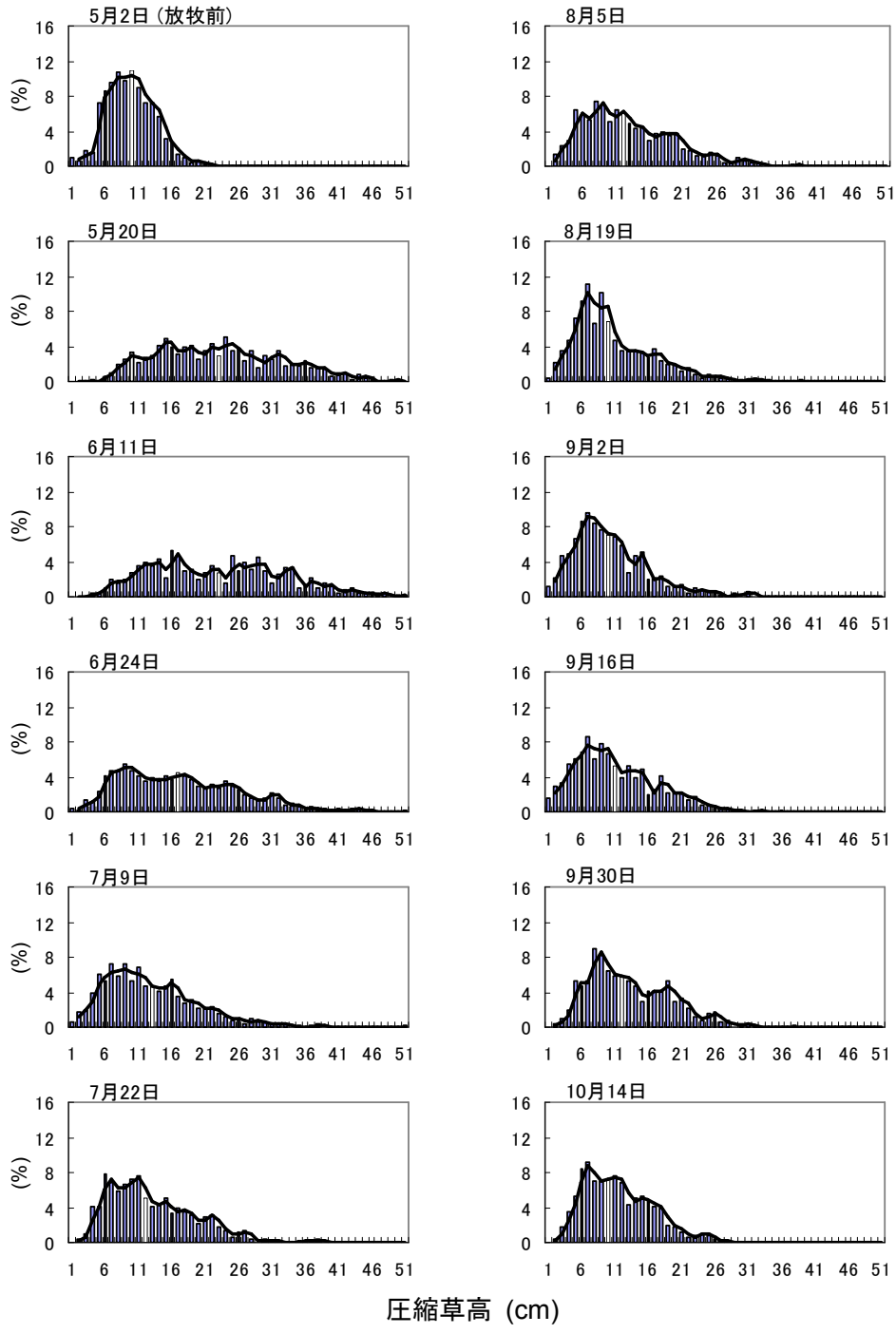


図 5-2. 圧縮草高の度数分布の推移(HL 区; 観測値)

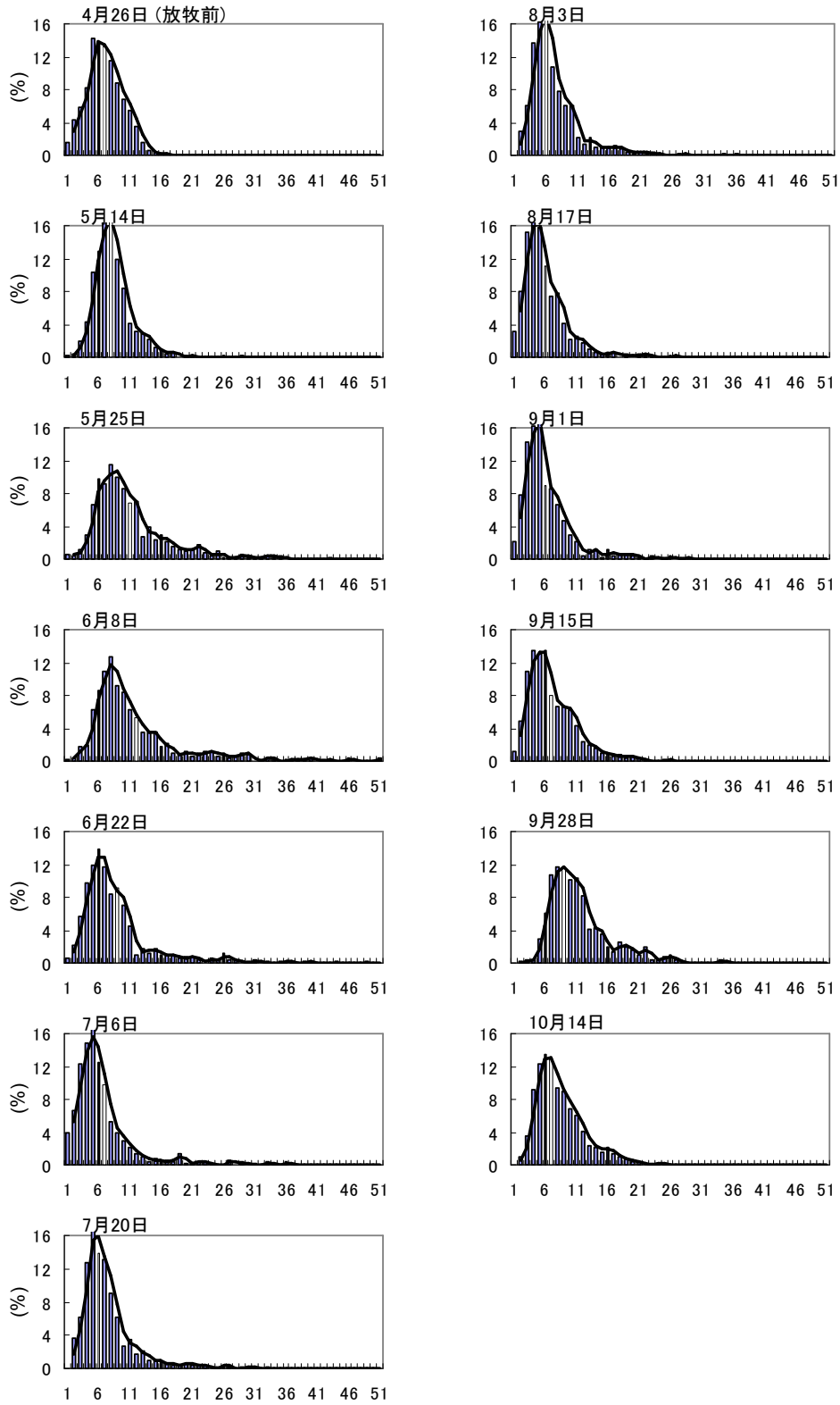


図 5-3. 圧縮草高の度数分布の推移(LL 区; 観測値)

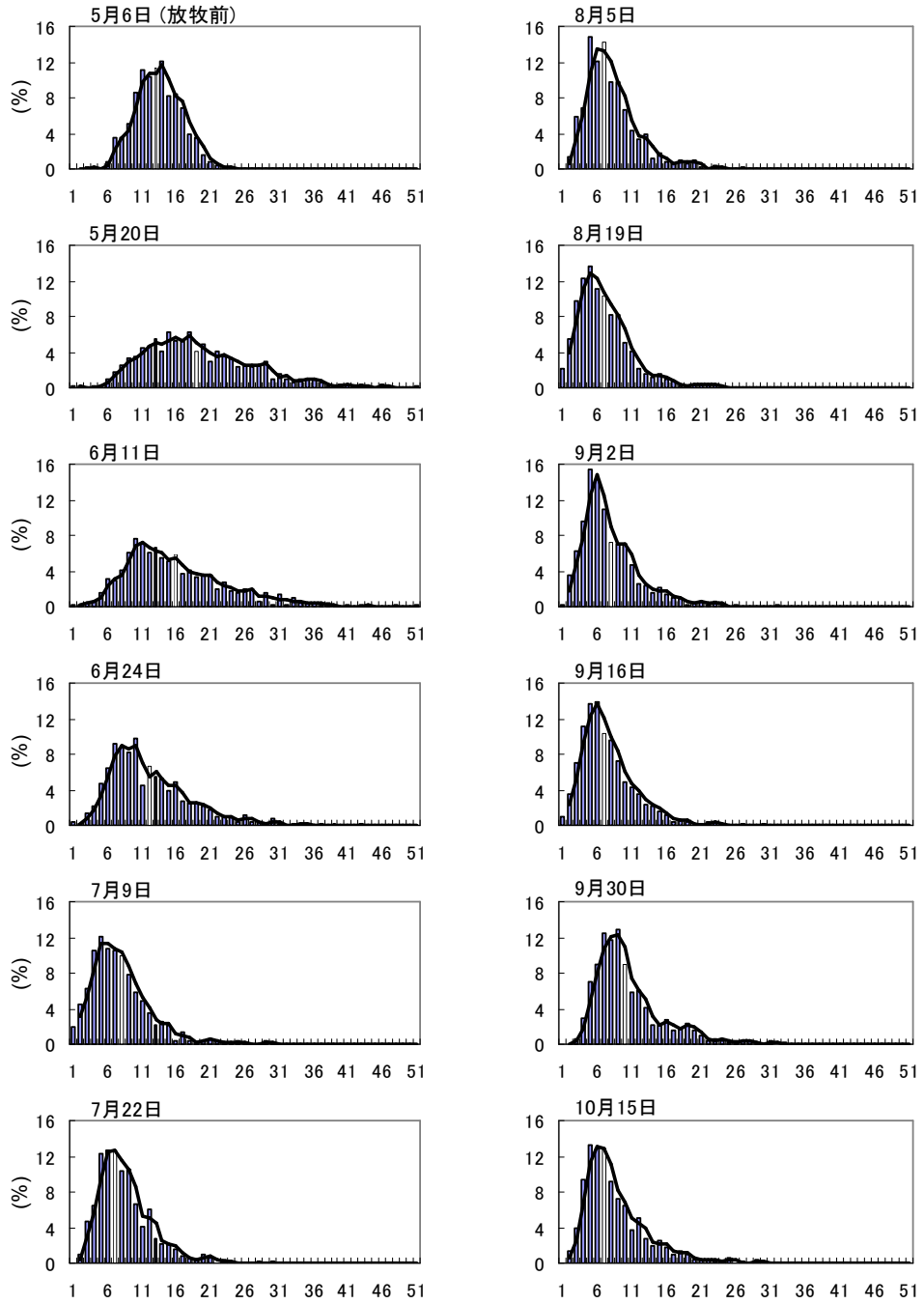


図 5-4. 圧縮草高の度数分布の推移(HH 区; 観測値)

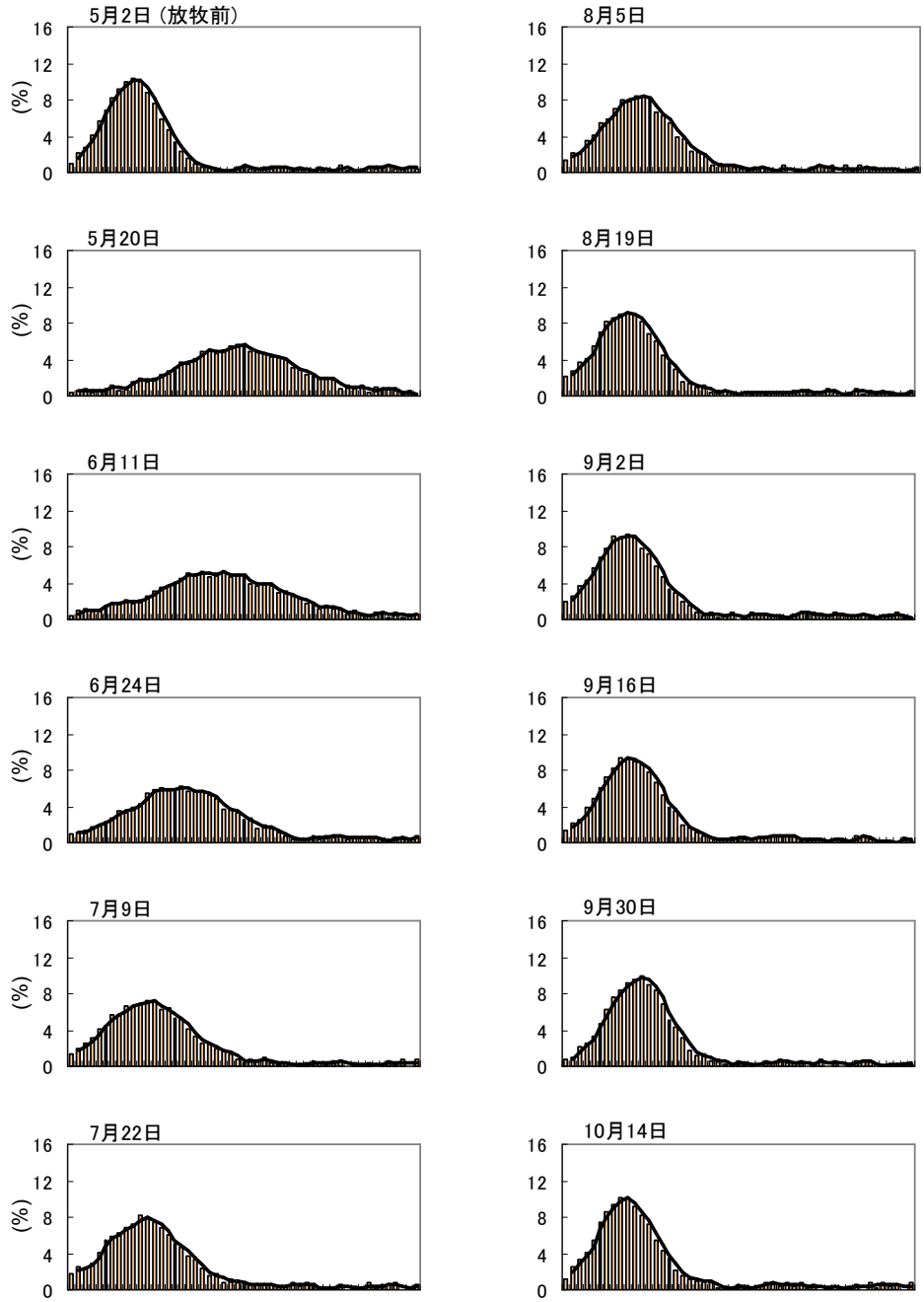


図 5-5. 圧縮草高の度数分布の推移(HL 区; モデル予測値)

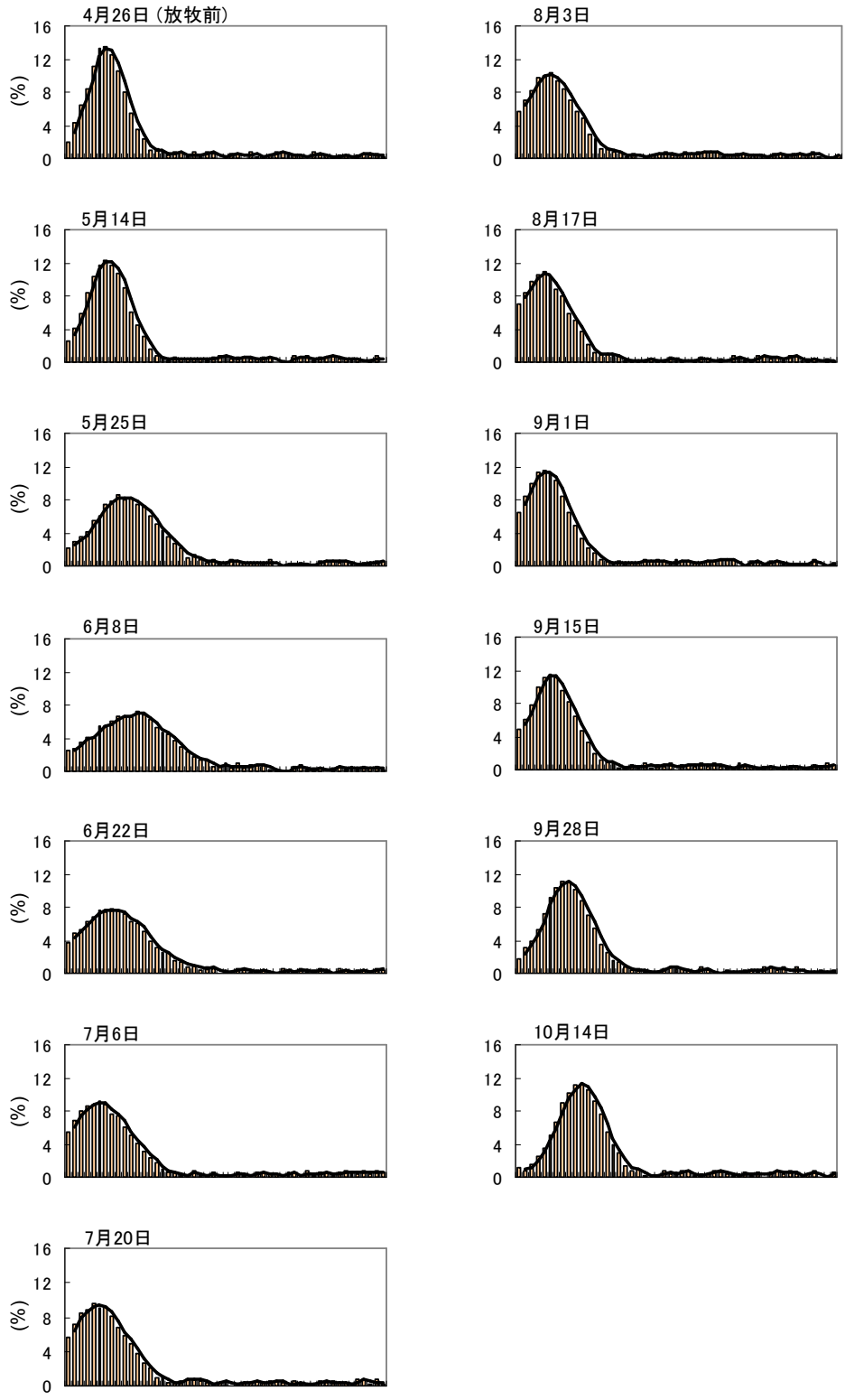


図 5-6. 圧縮草高の度数分布の推移(LL 区; モデル予測値)

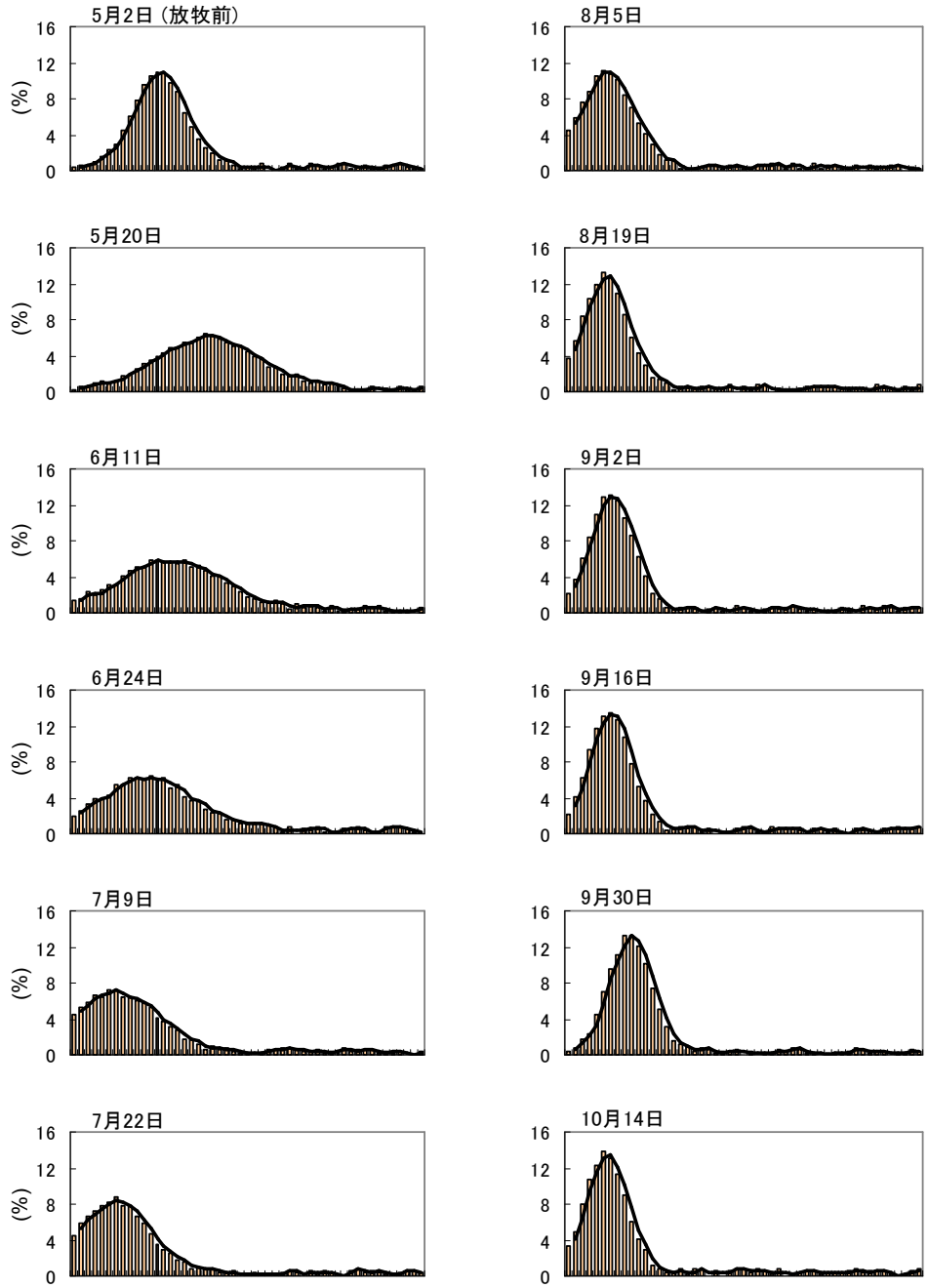


図 5-7. 圧縮草高の度数分布の推移(HH 区; モデル予測値)

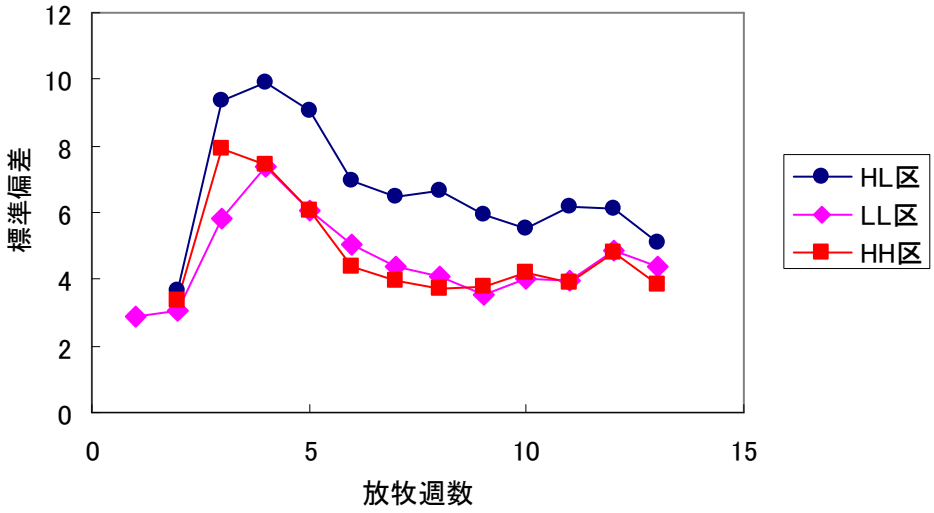


図 5-8. 実際に観測された圧縮草高の標準偏差の推移

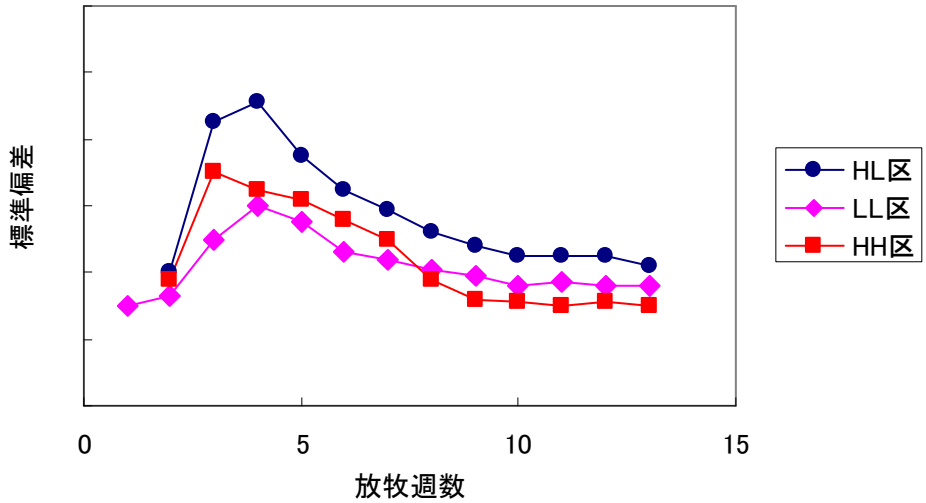


図 5-9. シミュレーションモデルから得られた草量の標準偏差の推移

(4) 考察

本試験では実測値と完全に一致する圧縮草高分布を予測することはできなかったものの、放牧の進行に伴う圧縮草高の度数分布の変化は概ね再現することができた。したがって、本研究で構築した放牧牛の食草移動行動シミュレーションモデルを用いて、放牧草地の不均一性動態の長期的予測が可能であることが示された。本モデルから、草高を低く保ち、また、放牧頭数を多くすることで、草高のばらつきの少ない均一な草地を維持できることが予測できた。放牧管理にとって、放牧地全体を採食させつつ、放牧草現存量とのバランスをとり放牧草の局地的な枯渇や過生長を避けることは草地の放牧草再生量や家畜の食草量の観点から非常に重要である。従来は、放牧地面積当たりの放牧頭数や放牧開始日および放牧日数などを設定することで経験的にこれを達成することが試みられてきた。今後、このような目標のための適切な放牧条件を検討するのに本モデルを用いることが期待される。

実測値と予測値との間で違いがみられた時期は、HL 区とHH 区における放牧開始直後および全ての処理での放牧期終盤であった。実際の HL 区とHH 区では放牧開始直後に放牧草量の急激な増加(スプリングフラッシュ)がみられた(図 5-1)。また、全ての処理で放牧期終盤は放牧草再生量が低下した(図 5-1)。これらの放牧草再生量が不安定な時期には、放牧草再生量を過大もしくは過小に評価した可能性があり、これがモデルの予測値の違いにつながったと思われる。HL 区と HH 区の放牧開始直後の時期は放牧草再生量が非常に大きい値として測定されたためモデル内でも牧草の生長速度が非常に高く設定されたが、実際の生長速度はこれより緩やかだったのかもしれない。その結果、草量の度数分布を予測できなかった可能性がある。また、これとは逆に放牧期終盤には放牧草再生量を過小評価したため、モデル予測に失敗した可能性がある。

本節での予測には食草時間、時間当たりの採食量といった情報が必要であったことも指摘しておくべき点である。食草時間に関しては、本試験で検討したのは短時間の時間制限放牧であり、放牧牛が放牧時間中は常に活発に食草することを想定した放牧条件であった。しかし、昼夜

放牧など放牧時間が長い放牧であれば、食草が活発でない時間も充分に存在する。この結果、本研究のシミュレーションモデルでは草地の草量の平均値を低く推定するかもしれない。放牧牛の食草時間および食草行動は併給飼料の給与によっても低下し、さらに放牧草成分の季節変化によっても変化する。また、放牧地での排糞場所の忌避、放牧草の質といった、その他の食草移動行動や草地の空間的不均一性に影響しうる要因を導入していない。モデル内での時間当たりの採食量についても文献値に基づいて決定したが(Laca et al., 1994)、よりその草地に即した値を用いることでより正確な予測が可能と考えられる。

しかしながら、上記のようなその他の食草移動行動に影響を及ぼしうる要因をモデル内で考慮せず、放牧草地の草高と空間的不均一性および群内個体の移動行動の 2 つの要因だけを導入したモデルが、少なくとも本研究で検討した放牧条件の範囲では、放牧草地の空間的不均一性動態を検討することができた。したがって、これら 2 つの要因が放牧牛の食草移動行動および放牧草地の空間的不均一性動態予測にとって特に重要であり、本研究で構築した食草移動行動モデルは草地管理や食草量の観点から効率的な放牧条件を検討するのに利用しうると考えられた。

6. 結論

放牧家畜の食草移動行動とこれに伴う草地の空間的不均一性の変動は草地状態の動態、餌資源の量および空間的分布、社会関係、また、これらの時間空間的変動といった様々な要素が相互に関連し合って構成される複雑系である。複雑系の挙動は個々の要因間の関係をそれぞれ定量化できたとしても理解・予測することができないため、系に含んだ要因全てを同時に検討することができるシミュレーションモデルの応用が有効な手段として提案されてきた。しかしながら、①放牧家畜の食草移動行動への影響の定量化そのものが困難であること、②シミュレーションモデル内での移動行動規則のモデル予測結果への重要性にも関わらず、その理論的根拠のある定義が困難であること、の 2 点が放牧家畜の食草移動行動および草地の空間的不均一性動態の予測をこれまで妨げてきた。本研究ではいくつかの数理的手法を用い、これらの課題を以下のようにそれぞれ解決した。

放牧家畜の食草移動行動にとって特に重要な草地の草高および空間的不均一性の影響を検討するにあたって、移動経路の形状を定量化する手段としてフラクタル解析を用いた。これにより放牧牛は餌資源の量や分布の違いに対して 1 歩単位での移動行動を調節することを明らかにした。また、放牧牛は群を維持しつつ食草移動することから、群内個体間の食草時の先導追従関係を検討するためにネットワーク解析を用いた。食草移動時には群内個体が移動のタイミングおよび進行方向に影響したが、ネットワーク解析により、群内のどの個体も同等の頻度で他個体を時間的・空間的に先導、追従することが示された。

以上のように明らかにした食草移動行動への草地の草高および空間的不均一性と群内個体の影響を踏まえ、意思決定プロセスをニューラルネットワークモデルで表し、これに遺伝的アルゴリズムと呼ばれる最適化手法を適用し、シミュレーションモデル内で時間当たりの食草量が最大となる行動を予測できるようにした。この予測結果は様々な放牧条件下の実際の放牧牛の食草移動行動と一致し、この手法によりモデル内で理論的根拠のある移動行動をもとめることができたといえる。

以上の過程を経て構築したシミュレーションモデルにより、放牧期間を通した放牧草地の空間的不均一性の増減と推移の様相を予測することができ、少なくとも本研究で検討した放牧条件の範囲では、本モデルが放牧草地の空間的不均一性動態の予測に有用であった。したがって、本研究のモデルは草地管理や食草量の観点から効率的な放牧条件の検討に利用しうる。

7. 要約

1) 放牧家畜の食草移動行動と草地の空間的不均一性は相互に関連し変動するが、家畜の放牧草地からの採食量を高めるためには、この動態を管理、制御することが求められる。本研究では、放牧牛の食草移動行動とそれに伴う草地の空間的不均一動態を予測する食草移動行動シミュレーションモデルを構築することをめざした。

2) 第 2 章では、動物の実際の行動メカニズムを踏まえたシミュレーションモデルを構築するための第一段階として、放牧牛の食草移動行動に影響を及ぼす要因の検討を行なった。第 2 章 2.1.では草地の草高と空間的不均一性の影響を明らかにするために、草高および空間的不均一性の高い草地(H 草地)と草高および空間的不均一性の低い草地(L 草地)で 6 頭のホルスタイン種非搾乳牛を放牧し、食草移動行動の Feeding Station(FS)レベルでの解析と移動経路のフラクタル解析を行なった。FS 滞在時間が H 草地で L 草地より長く($P<0.05$)、移動経路については 1 歩レベルのスケールでの経路の歪曲度が H 草地で L 草地より大きかった($P<0.05$)。これらのことから、放牧牛は餌資源の量や分布の違いに対して 1 歩単位での移動行動を調節することが明らかとなった。

3) 第 2 章 2.2.では、食草移動時の群内個体の移動行動の影響を明らかにするために、ホルスタイン種非搾乳牛 4 頭からなる牛群を放牧し、食草移動時にみられる先導・追従関係のネットワーク解析を行なった。他個体が食草を伴わない長距離の移動をしたとき、その個体を追従する頻度が多く、移動が開始するタイミングに群内個体の影響があることが示唆された。また、各放牧牛の進行方向は統計的に一致しており($P<0.01$)、移動の方向にも群内個体の影響があることが示唆された。しかし、このような時間的、空間的な影響のいずれにも、群内で有意に高い先導、追従性を示す個体はみられなかった。これらのことから、群内の各個体は群内個体の食草移動

行動に時間的、空間的に影響するが、どの個体も同程度その影響に寄与しうることが示された。

4) 第 3 章 3.1.では、第 2 章の結果を踏まえ、放牧牛の食草移動行動シミュレーションモデルを構築した。そして第 3 章 3.2.1.で、草地の草高と空間的不均一性が異なる条件下での放牧牛の食草移動行動をモデルにより予測し、予測した食草移動行動と実際の放牧牛の食草移動行動調節との比較を行なった。モデルの予測は、実際の放牧牛が草地の違いに対して 1 歩単位での食草移動行動を変化させたことを再現できた。第 3 章 3.2.2.では、放牧頭数が異なる場合の放牧牛の食草移動行動をモデルにより予測し、予測した食草移動行動と実際の放牧牛の食草移動行動調節との比較を行なった。モデルは、放牧頭数が多いとき移動時の進行方向の個体間の一致度が高いこと、また、移動経路の直進性が高いことを予測することができた。以上のことから、構築したモデルは実際の放牧牛の食草移動行動を表現しうると判断した。

5) 第 4 章 4.1.では構築したモデルを用いて、放牧管理において制御しうる要因である草地の空間的不均一性、放牧頭数および牧区面積の 3 つの要因がそれぞれ異なる場合の食草移動行動をシミュレートした。この結果、これらの食草移動行動への影響には要因間の交互作用がみられた。すなわち、放牧強度(もしくは、放牧家畜 1 頭当たりの放牧草割当量)が同じでも食草移動行動は異なり、これが空間的不均一性の変化にも影響する可能性が考えられた。

6) 第 4 章 4.2.では、放牧草地の草高の度数分布変化を空間的不均一性の変化とみなし、本研究の食草移動行動シミュレーションモデルを応用した空間的不均一性予測の有用性を検証した。第 4 章 4.2.1.で放牧開始から 1 日経過後までの短期間の草高の度数分布変化予測を、①草地の影響のみを検討したモデル、②群内個体の影響のみを検討したモデルおよび③これらの両要因を検討したモデルの 3 つのモデルにて試みた。その結果、③の草地と群内個体の両要因を考慮した場合のみ草地の草高の度数分布変化を予測することができ、第 4 章 4.1.で示唆されたよ

うに空間的不均一性の予測にあたってもこれら２つの要因を検討することの必要性が示された。

7) 第４章 4.2.2 では、放牧開始から 12 日経過後までの中期間の草高の度数分布変化予測を、①モデル内の半日ごとに最適行動を再計算するモデル、②1 日ごとに最適行動を再計算するモデル、③6 日ごとに最適行動を計算するモデルの 3 つのモデルにて試みた。この結果、①、②の半日もしくは 1 日ごとに最適行動を計算するモデルで食草移動行動および草地の空間的不均一性変化を予測することができ、中長期的な不均一性動態予測を行なうには、モデル内で 1 日間隔程度での行動の更新が必要であると判断された。

8) 第 5 章では第 4 章 4.2.の検討を踏まえ、草地と群内個体の両要因を考慮し、モデル内の 1 日ごとに最適行動を計算するモデルを用いて、放牧期全体の長期間にわたる草高の度数分布変化予測を、草地の草高と空間的不均一性および放牧頭数が異なる放牧条件それぞれについて試みた。検討した放牧条件は、①放牧開始時草高が高く、放牧強度を(4 頭/0.66ha) とした処理、②放牧開始時草高が低く、放牧強度を(4 頭/0.66ha)とした処理、③放牧開始時草高が高く、放牧強度を 5 頭/0.66ha とした処理の計 3 通りであった。いずれの放牧条件においても、モデルにより予測された草高の度数分布変化は 2 週間ごとに実際に測定した度数分布の変化とよく合致した。

9) 以上のように本研究にて、様々な条件下での放牧牛の食草移動行動および草地の空間的不均一性動態を検討可能な食草移動行動シミュレーションモデルを構築することができた。

参考文献

Adler, P.B., Raff, D.A., Lauenroth, W.K., 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia 128, 465–479.

Anderson, D.M. (2007). Virtual fencing—Past, present, and future. The Rangelands Journal, 29, 65–78.

Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca, E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M., Sims, P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. Journal of Rangeland Management. 49, 386–400.

Bailey, D.W., VanWagoner, H.C., Weinmeister, R., 2006. Individual animal selection has the potential to improve uniformity of grazing on foothill rangeland. Rangeland Ecology and Management 59, 351–358.

Barnard, C.J., Sibly, R.M. 1981. Producers and Scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. Animal Behavior. 29. 543-550.

Beauchamp G., and Ruxton G.D. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? Oikos. 111, 403–407.

Beecham J.A., Farnsworth K.D. 1998. Animal foraging from an individual perspective: an object orientated model. Ecological Modelling. 113:141-156.

Birch, C.P.D., Oom, S.P. and Beecham, J.A. 2007. Rectangular and hexagonal grids used for observation, experiment and simulation in ecology. Ecological Modelling, 206, 347-359.

Conradt L, Roper T.J. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 267, 2213-2218.

DeVries T.J, von Keyserlingk M.A.G, Weary D.M. and Beauchemin KA. 2003. Measuring

the feeding behavior of lactating dairy cows in early to peak lactation. Journal of Dairy Science 86, 3354-3361.

Distel, R.A., Laca, E.A., Griggs, T.C., Demment, M.W., 1995. Patch selection by cattle: maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. Applied Animal Behaviour Science. 45, 11–21.

Doerr, V.A.J., Doerr, E.D., 2004. Fractal analysis can explain individual variation in dispersal search paths. Ecology. 85. 1428-1438.

Dumont B, Boissy A. 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. Behavioural Processes 49, 131-138.

Dumont, B., Gordon, I.J., 2003. Diet selection and intake within site and across landscapes. In: Mannetje, L.'t., Ramírez-Avilés, L., Sandoval-Castro, C., Ku-Vera, J.C. (Eds.), Matching herbivore nutrition to ecosystems biodiversity. Proceeding of the sixth international symposium on the nutrition of herbivores. Mérida, Yucatan, Mexico. pp: 175-194.

Dumont, B. and Hill, D. 2004. Spatially explicit models of group foraging by herbivores: What can agent-based models offer? Animal Research, 53, 419- 428.

Dumont B, Boissy A, Achard C, Sibbald AM. and Erhard HW. 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. Applied Animal Behaviour Science 95, 55-66.

遠藤哲代. 2006. 泌乳牛の定置放牧における放牧地の草地構造、牧草生産および利用の関係. 北海道大学大学院農学研究科修士論文.

Estevez, I., Andersen, I.L., Nævdal, E., 2007. Group size, density and social dynamics in farm animals. Applied Animal Behaviour Science. 103, 185–204.

Etzenhouser, M.J., Owens, M.K., Spalinger, D.E., Murden, S.B., 1998. Foraging behavior

of browsing ruminants in a heterogeneous landscape. Landscape Ecology. 13, 55–64.

Focardi, S., Marcellin, P., Montanaro, P., 1996. Do ungulates exhibit a food density threshold? A field study of optimal foraging and movement patterns. Journal of Animal Ecology. 65. 606-620.

Focardi, S., Pecchioli, E., 2005. Social cohesion and foraging decrease with group size in fallow deer (*Dama dama*). Behavioural Ecology and Sociobiology. 59, 84–91.

Fortin, D., 2003. Searching behavior and use of sampling information by free-ranging bison (*Bos bison*). Behavioural Ecology and Sociobiology. 54. 194-203.

Fritz, H., Said, S., Weimerskirch, H., 2003, Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 270. 1143-1148.

Garcia, F., Carrere, P., Soussana, J.F., Baumont, R., 2003. The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season. Journal of Agricultual Science. 140, 113–124.

Garcia, F., Carrere, P., Soussana, J.F., Baumont, R., 2005. Characterisation by fractal analysis of foraging paths of ewes grazing heterogeneous swards. Applied Animal Behaviour Science. 93, 19–37.

Hancock, PA and Milner-Gulland, EJ. 2006. Optimal movement strategies for social foragers in unpredictable environments. Ecology. 87. 2094-2102.

Hancock, PA, Milner-Gulland, EJ, Keeling, MJ. 2006. Modelling the many-wrongs principle: The navigational advantages of aggregation in nomadic foragers. Journal of Theoretical Biology. 240. 302-310.

Huse G, Strand E, Giske J. 1999. Implementing behaviour in individual-based models using neural networks and genetic algorithms. Evolutionary Ecology 13, 469–483.

Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological. Monograph. 54. 187-221.

Johnson, C.J., Parker, K.L., Heard, D.C., Gillingham, M.P., 2002. Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. Journal of Animal Ecology. 71. 225-235.

Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution. 19. 101-108.

de Knegt, H.J., Hengeveld, G.M., Langevelde, G.M., de Boer, W.F., Kirkman, K.P., 2007. Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. Behavioral Ecology. 18, 1065–1072.

Kondo S. 2011. Recent progress in the study of behavior and management in grazing cattle. Animal Science Journal. 82, 26-35.

Kondo S, Terashima H and Nishino S. 1980. Leader-follower relationship in steer calves and lactating dairy cows. Journal of the College of Dairying 8, 371-379.

Krebs, J.R and Davis, N.B., 1993. An Introduction to Behavioural Ecology, 3rd ed. Blackwell Science, Oxford.

Laca et al., 1994. Effects of canopy structure on patch depression by grazers. Ecology. 75. 706-716.

Laca EA. 2009. New approaches and tools for grazing management. Rangeland Ecology and Management 62, 407-417.

Mandelbrot, B., 1967. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension. Science 156, 636–638.

Marion, G., Swain, D.L., Hutchings, M.R., 2005. Understanding foraging behaviour in spatially heterogeneous environments. Journal of Theoretical Biology 232, 127–142.

Michell, P., 1982. Value of a rising-plate meter for estimating herbage mass of grazed perennial ryegrass-white clover swards. Grass and Forage Science, 37 : 81-87.

Morales, J.M., Haydon, D.T., Frair, J., Holsiner, K.E., Fryxell, J.M. 2004. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. Ecology. 85. 2436-2445.

Morales JM, Fortin D, Frair JL, Merrill EH. 2005. Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. Landscape Ecology. 20, 301-316.

Morita, S., Devir, S., Ketelaar-de Lauwere, C.C., Smits, A.C., Hogeveen, H., and J.H.M. Metz (1996). The effect of concentrate intake on subsequent roughage intake and eating behavior of cows in an automatic milking system. Journal of Dairy Science. 79.1572-1580.

Nams, V.O., 2005. Using animal movement paths to measure a response to spatial scales. Oecologia, 143. 179-188.

Nams, V.O., Bourgeois, M., 2004. Fractal analysis measures habitat use at different spatial scales: an example with American marten. Canadian Journal of Zoology. 82. 1738-1747.

Noy-Meir, I., 1975. Stability of Grazing Systems: An Application of Predator-Prey Graphs. Journal of Animal Ecology. 63. 459-481.

Oom, S.P., Beecham, J.A., Legg, C.J., Hester, A.J., 2004. Foraging in a complex environment: from foraging strategies to emergent spatial properties. Ecological Complexity 1, 299–327.

Parsons, A.J., Dumont, B., 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. Animal Research. 52. 161-179.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Roguet, C., Prache, S., Petit, M., 1998. Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. Applied Animal Behavior Science. 56, 187–201.

Sato, S., 1982. Leadership during actual grazing in a small herd of cattle. Applied Animal Ethology. 8. 53-65.

M. Schwager, C. Detweiler, I. Vasilescu, D. M. Anderson and D. Rus, “Data-Driven Identification of Group Dynamics for Motion Prediction and Control,” Journal of Field Robotics, June-July, 2008, vol. 25, no. 6-7, pp. 305-324.

Searle, K.R., Hobbs, N.T., Shipley, L.A., 2005. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. Oikos. 111. 417-424.

Searle, K.R, Hunt LP., Gordon, IJ., 2010. Individualistic herds: Individual variation in herbivore foraging behavior and application to rangeland management. Applied Animal Behavior Science. 122, 1–12.

Shingu Y, Kondo S and Hata H. 2010. Differences in grazing behavior of horses and cattle at the feeding station scale on woodland pasture. Animal science journal 81, 384-392.

Sibbald AM, Hooper RJ. 2003. Trade-offs between social behaviour and foraging by sheep in heterogeneous pastures. Behavioural Processes 61, 1-12.

Sugihara, G., May, R.M., 1990. Applications of Fractals in Ecology. Trends in Ecology and Evolution. 3. 79-86.

Swain, D.L., Hutchings, M.R., Marion, G., 2007. Using a spatially explicit model to understand the impact of search rate and search distance on spatial heterogeneity within an herbivore grazing system. Ecological Modelling. 203, 319–326.

多田慎吾. 2006. 放牧牛の食草移動経路に対するフラクタル解析の応用. 北海道大学大学院農学研究科修士論文.

Tada, S, Takahashi M, Ueda K, Nakatsuji H, Kondo S. 2013. Fractal analysis for quantification of grazing paths of cows on homogeneous pastures. Behavioural Processes. 92, 107–112.

Tada, S, Ueda K, Kondo S. unpublished. Use of fractal analysis to evaluate the effects of sward condition, group size, and paddock area on the grazing paths of cows.

Tolkamp BJ, Allcroft DJ, Austin EJ, Nielsen BL and Kyriazakis II. 1998. Satiety splits feeding behaviour into bouts. Journal of Theoretical Biology. 194, 235–250.

Tomkiewicz, S. M.; Fuller, M. R.; Kie, J. G.; Bates, K. K. 2010. Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 365, 2163-2176.

Vallentine, J.F., 2000. Grazing Management. Academic Press.

Viscido SV, Miller M and Wethey DS. 2002. The dilemma of the selfish herd: the search for a realistic movement rule. Journal of Theoretical Biology. 217, 183-194.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A., 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia. 121, 355–363.

Ward, D., Saltz, D., 1994. Foraging at different spatial scales: Dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. Ecology. 75, 48–58.

Wiens, J.A., Crist, T.O., Milne, B.T., 1993. On quantifying insect movements. Environmental Entomology. 22. 709-715.

謝辞

本論文の論文審査の労をとって頂いた近藤誠司教授、小林泰男教授、森田茂教授、上田宏一郎准教授、三谷朋弘特任助教には本当にご迷惑をおかけししましたが、お引き受けくださり、貴重なご指摘を多くいただきました。深く感謝いたします。近藤誠司教授、上田宏一郎准教授には実験の計画、実施の段階から多くの御指導、御協力を頂きましたことを加えて感謝いたします。本研究の遂行あたり、中辻浩喜講師、高橋誠助教には懇切な御指導を頂きました。

畜牧体系学研究室には長い間ご厄介になり先に卒業された先輩方、同期のメンバー、後輩達、また、現在在籍している院生に学生達と、たくさんの面々にはご迷惑をかけてばかりでしたが、本研究の遂行、研究生活のみならずあらゆる面で御協力、御支援を頂き、本論文執筆の大きな助けとなって頂きました。

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション生物生産研究農場の技官の方々にも供試牛の日常の飼養管理のみならず、実験の実施にあたっても多くの御協力を頂きました。さらに、実験にあたり、農場のウシ達は供試牛として食草行動を行なってくれました。

本研究は以上の各位、ならびに御支援を頂いた数多くの方々の御助力により遂行できたものであり、ここに深く感謝の意を表します。