

中国ムウス砂地の緑化植物の生態と水分生理に関する研究*

小林達明
(緑地植物学研究室)

Studies on Ecology and Water Relations of Revegetation Plants in the Mu-Us Sandy District, China

Tatsuaki KOBAYASHI
(Laboratory of Plant Science for Environment and Landscape Architecture)

ABSTRACT

1. Literature was reviewed about the origin and natural condition of the Mu-Us sandy district in China. The district is not included in climatological desert area, but belongs to desertification area disturbed by human impact. Since it located on the transition zone between desert and steppe and it accumulates great amount of sandy sediment in the Quaternary stratum, the potential risk for desertification is so high. On such basal conditions, desertification was primarily promoted by inappropriate rough agriculture.

The current district is classified into the following four land types as hilly upland, active sand dune, fixed sand dune, and meadow steppe. Each land type is characterized by geological base, water condition, and aeolian operation. The unique ecosystem is established according to the land type. Each land unit is not eternal, that is to say, fixed sand dune and hilly upland change into active sand dune through erosion. In particular, fixed sand dune is so fragile that it was easily desertified by sifting cultivation. On the other hand, active sand dune which is less mobile proceeds to fixed sand dune through land succession.

2. Large stem cutting of *Salix matsudana* is the most popular technique of tree planting in the Mu-Us sandy district. The relationship between the growth condition and the location were studied. The survivorship rate of cuttings was higher on meadow, while that of rooted trees was higher on sandy mound. The growth condition of trees was best at the ground height of 2m above groundwater table and consequently worse both on higher and lower location. Stomatal conductance declined as the ground level was elevated. Anaerobic soil condition developed by higher groundwater table in meadow steppe prevents root growth. On the other hand, trees tend to be exposed to dry condition on sand dune where little water supply is available from the groundwater. The growth condition was closely associated with ground vegetation and, therefore, ground vegetation is considered to be effective as a criterion of the proper location for this planting method.

3. Morphological properties of *Salix matsudana* were studied among different soil moisture conditions, as moist meadow, foot of sand dune, and sand dune. Samples on meadow showed shallow root distribution and high T/R ratio. Samples on sand dune showed deep root distribution and low T/R ratio. Leaf/Fine root ratio on sand dune was much smaller than that on meadow. Leaf on sand dune was small and thick, and that on meadow was

*本論文は京都大学審査学位論文である。

large and thin. Moreover, stomatal distribution pattern was different. Stomatal density on upper leaf surface was significantly higher on sand dune. Assimilation rate per unit leaf area was considered to be similar among samples. Morphological plasticity of *Salix matsudana* was regarded as one process of response to stressed conditions.

4. The variations in leaf conductance of *Salix matsudana* was analysed through pot experiments and field measurements. The result of non-linear regression analysis showed that diurnal variance of field samples was well accounted by two meteorological factors, that is, photon flux density and vapor pressure deficit. Through the whole course of soil moisture depletion in the pot experiment, whole plant hydraulic resistance increased. In first step, midday leaf water potential slightly decreased. In second step, though midday leaf water potential was stable, leaf conductance and pre-dawn water potential declined. In third step, midday leaf water potential also declined. The decline of leaf conductance was accompanied with the decrease of soil moisture content and pre-dawn water potential in severe stressed condition. In the field condition, leaf conductance on sand dune was about half of that on moist meadow. Since pre-dawn water potential was similar, it was suggested that stomatal response on sand dune had been acclimated to less soil moisture condition and the manner of response to stress was different among growing sites.

5. SPAC model was employed for the analysis of water dynamics of *Salix matsudana* trees, planted on moist meadow, foot of sand dune, and sand dune. Calculated value with the model fitted well to measured value. Significant difference was not observed in pre-dawn water potential among samples. Reflected by soil moisture condition, whole tree hydraulic resistance was very high on sand dune and low on meadow. However, on sand dune, root extension was deep and Leaf/Fine root ratio was small, which compensated the high resistance. Leaf conductance was small on sand dune. Transpirational flux density was large on meadow, medium on dune foot, and small on sand dune. Midday leaf water potential was a little lower on sand dune. Since solute potential of leaf cell was lower on sand dune than on meadow, pressure potential was inferred to be same among sites. It was concluded that *Salix matsudana* controlled the water dynamics process in order to maintain turgor through the response on various levels as whole plant, organ, tissue, and cell.

6. *Artemisia ordosica* is the most wide-distributed vegetation in the Mu-U sandy district. It mainly inhabits the sand dune area and plays a great role in sand dune fixation. Dynamic process of *A. ordosica* community was analysed and the mechanism of it concentrating on water relations was studied.

On active sand dunes vegetation coverage was very low and the population consisted of only young plants, however, individual size was largest. On semi-fixed sand dunes vegetation coverage and population density were intermediate. Individual growth was also moderate. Leaf biomass was largest here. The population was constructed of various aged individuals. On fixed dunes vegetation coverage, population density and stand biomass were largest. But individual size was smallest and the vitality of canopy innovation was lowest here. Age structure was too old and seedlings were hardly observed.

On active sand dunes seedling establishment was very hard. Seedlings were observed on the sand dunes where sand mobility was below 10 cm/year. On semi-fixed sand dunes where sand erosion and deposition almost stopped, the condition was favorable for seedling establishment. So the plant community was developed with active sexual reproduction. On fixed sand dunes seedling establishment was also hard. Since sand does not move

any longer there, dispersed seeds are exposed on the ground so that the seeds or seedlings are likely to suffer from drought stress. Under these conditions, the plant community was maintained only by coppicing.

On water relations, the availability of soil moisture decreased in association with the increase of aeolian fine soil component on the course of sand dune fixation. On the other hand, evapo-transpiration increased in association with the development of vegetation. This means that on the fixation process soil water status is degraded and it causes the decline of plant community on fixed sand dunes.

7. The problem and future theme of the researches were discussed. On the knowledge gotten here, revegetation technology here was re-considered. Besides, the planning concept for sustainable land use and the important research theme for planning were presented.

目 次

緒 言	333
第1章 ムウス砂地の成因と自然環境	334
1-1 ムウス砂地の気候	334
1-2 ムウス砂地の地史	335
1-3 人類の時代における砂漠化の歴史	335
1-4 ムウス砂地の植生	336
1-5 砂漠化と植生回復の過程	338
1-6 砂地の緑化技術	340
第2章 ハンリュウの大枝じかざし造林に関する生理生態学的研究	341
2-1 はじめに	341
2-2 立地条件と生育の関係	341
2-2-1 目 的	341
2-2-2 調査地と方法	341
2-2-3 結 果	343
2-2-4 考 察	344
2-3 立地条件の異なるハンリュウの形態的特性	345
2-3-1 目 的	345
2-3-2 方 法	346
2-3-3 結果と考察	346
2-4 ハンリュウの葉面コンダクタンス変化の説明要因	349
2-4-1 目 的	349
2-4-2 方 法	349
2-4-3 結 果	351
2-4-4 考 察	355
2-5 土壌水分条件の異なる立地に生育するハンリュウの水分動態の比較解析	355
2-5-1 目 的	355
2-5-2 方 法	356
2-5-3 パラメーターの算出	358
2-5-4 シミュレーションの結果	359
2-5-5 パラメーターの意味の検討	361
第3章 砂丘の安定化とユウホウ群落の動態に関する生態学的研究	364
3-1 はじめに	364
3-2 材料と方法	364
3-3 結 果	365
3-4 考 察	370
第4章 ま と め	372
4-1 本研究のまとめと今後の課題	372
4-2 応用的課題	373
4-3 ムウス砂地の持続的利用のための環境変化モデル	374
摘 要	375
謝 辞	376
引用文献	376

緒 言

近年、砂漠化の問題が地球環境問題の一つとして注目を集めている。世界各地においては実際に砂漠化によって多くの人々の生活が危機に瀕し、環境難民の発生を引き起こしている。これまで砂漠化からの回復をめざして各地でさまざまな取り組みがなされてきたが、現在のところではその成功例はまだ数少ない。その中で中華人民共和国ムウス砂地の砂漠化対策事業はもっとも長い歴史と経験を持ち、希な成功例の一つとしてよく取り上げられる^[34, 47, 48, 134]。筆者はそのムウス砂地で1986年より日中共同研究^[78]の一員として研究をする機会を与えられた。本論文はその成果をとりまとめたものである。

砂漠化の機構解明、それを阻止するための環境計画、緑化技術の確立は、自然科学から人文科学まで広範な領域の知識を必要とする複合的課題である。ここではそのうちで緑化に主要な役割をはたしている植物を対象にした生態及び生理学的研究について主として報告する。

ムウス砂地は、わが国においては未知の地域で、これまで十分な紹介はされていない。そこで第1章では既往の文献を整理し、ムウス砂地の気候学的、地史的、生態学的位置付けを行い、砂漠化の歴史について概説する。また現在のムウス砂地内の生態学的構造を、土地区分を行うことによって明らかにする。そのほかムウス砂地の緑化技術の考え方とその特徴的な点を説明する。この章は実質的に、以下の章の序論をなす。

第2章では第1章で示した土地区分の中で、湿性草地と砂丘地で主として行われている緑化方法であるハンリュウ (*Salix matsudana*) 造林について、生態学的調査で立地条件と生育状況の関係を明らかにする。また異なる立地に生育する個体について形態的、水分生理的比較を行う。さらに、それらを総合して、SPACモデルによる解析を行い、ハンリュウの個体全体の水分動態よりみた乾燥地への適応様式を考察する。

第3章では砂丘地から固定砂丘地への自然的遷移および緑化に大きな役割をはたしているユウホウ (*Artemisia ordosica*) 群落の動態について生態学的解析を行い、そのメカニズムについて水分生理学的視点より検討を行う。

第4章では以上の研究をまとめて今後に残された研究課題を示す。またムウス砂地の持続的利用を考える上での広範な研究課題について検討する。

なお表題にある「砂地」は普及した表現ではないので、若干の説明を行っておく。中国では砂漠を大きく「砂漠」、「ゴビ」、「砂地」に分類している。「砂漠」、「ゴビ」は気候的な乾燥地域に属し、あわせて「荒漠」と呼んでいる。一方「砂地」は、主として半乾燥地域に属する非成帯的なものであり、人為的な要因が加わって作り出されたものとして区別している^[9, 25, 47, 53]。「砂漠」「緑化」というと、あたかもサハラ砂漠のような広漠たる砂漠を緑にするというイメージで一般に受け取られがちである。しかし本論文の対象地域であるムウス砂地は気候的砂漠でない。そのことを明確にする意味で、本論文では「砂漠」を用いず、「砂地」を用いた。

第1章 ムウス砂地の成因と自然環境

1-1 ムウス砂地の気候

ムウス砂地は黄河中流域のオルドス台地上に広がる面積約40,000km²の地域である。北緯37°から40°、標高1,000mから1,500mの間に広がっている。ムウス砂地の中心部に位置するウシンチ（烏審旗）気象観測所の資料によると、1960年から1980年の年平均降水量は362mm、年平均気温は6.4°Cである[44]。気候帯でいえば、温量指数が80.8で冷温帯に属し、P-E指数は27.7で乾燥帯に属する。

いわゆる冷温帯ステップの南端に位置し、植生が十分に成立する条件にあるといわれている。年平均風速は3.5mであるが3～6月は特に強く、最大風速が17m/sを超える暴風日が平均月に2日以上ある。とりわけ4、5月は暴風日がそれぞれ平均3.8日、3.4日あり、この時期は飛砂現象が著しい[44]。

図1-1に中国の砂漠、砂漠化土地の分布と近接する気象観測所の気候ダイアグラムを示す。気候ダイアグラムは1980年を除く1971年から1981年まで全10年のデータ[17]より作成した。中国における砂漠・砂地の分布は広く東経74°から125°に及び、その北方地域に分布している。

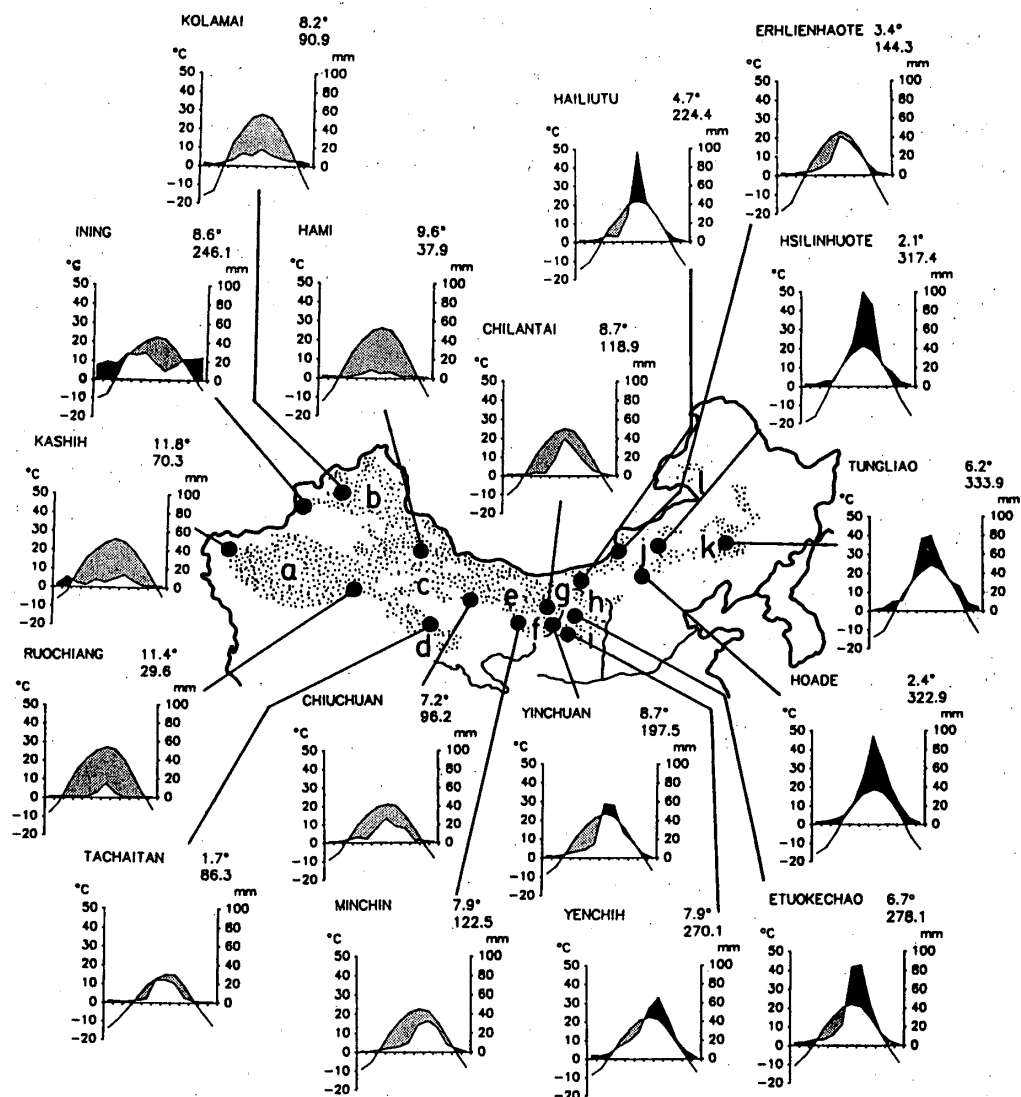


図1-1 中国における砂漠、砂地の分布とその気候

Fig.1-1 Climatic diagram of desert and sandy district in China.

気候ダイアグラム中の黒く塗りつぶした部分は湿潤期を、薄く陰になった部分は乾燥期を示す。ダイアグラム右肩は上から年平均気温・年降水量を示し、左肩は観測所の地名を示す。統計値は1980年を除く1971年から1981年まで10年間のもの。英字は砂漠・砂地名を示し、以下の通り。

- a. タクラマカン砂漠, b. クルパンチュンギド砂漠, c. クムタグ砂漠, d. チャイダム盆地砂漠, e. バダインジヤラン砂漠, f. トングリ砂漠, g. ウランブホ砂漠, h. グブチ砂漠, i. ムウス砂地, j. コンシャンタク砂地, k. ホルチン砂地, l. ホロンバイル砂地

東西方向に環境の傾度があり、東に行くほど夏季の降水が顕著で西端では冬季の降水量が増加しているのがわかる。その間は年間を通して降水量が少なく年中乾燥期である。とりわけオルドス高原西方の寧夏平原を境にその東方では湿潤期間が現れ、更に東に向かうほどその期間が長くなっている。一方、その西方では年間を通して湿潤期間がみられなくなり、顕著なコントラストをなしている。その境界はまた砂漠と砂地の分布域の境界ともほぼ一致している。

この図よりムウス砂地は平均的には東アジアのモンスーンの影響を受ける地域に属していることがわかる。しかしその位置は西方のより乾燥した砂漠地域に接しており気候の年変動の大きい当地ではある割合で干ばつ年が訪れる。黄ら (1980) [61] の報告によると1975年までの500年中で干ばつ年は平均3~4年に一回訪れており、また大干ばつ年は7.7年に一回訪れ、最長で2年にわたる場合もあるという。一方、洪水年は平均9年に一度の割合で訪れている。当地域は気候的な砂漠地域ではないが、気候の年変動は大きく、砂漠地域に隣接し、砂漠化の危険性が高い地域ということができよう。

1-2 ムウス砂地の地史

次にムウス砂地の地質的基盤について検討する。催ら (1986) [103]、任ら (1986) [80] によると、ムウス砂地の存在するオルドス台地の地質構造の起源は中国の中でもっとも古いもので、早期原生代末 (17億年前) に既に形成されていたと考えられている。そのため、基盤は安定し、平坦な地形の基礎となっている。中生代には、オルドスは、内陸性の巨大盆地であり、巨大な湖を形成していたと考えられている。すなわち、現在の台地の基岩である砂岩層はこの時期、とりわけジュラ紀~白亜紀に周囲の山地より流入した大量の堆積物によって形成されたと考えられている [16, 93, 112, 115]。

第三紀にはいり、燕山運動・ヒマラヤ運動によって、オルドス地域も、中国内陸部の隆起と規を一にして隆起し、現在の高原状の地形を形成した [117]。隆起によってオルドスは全体としては堆積的過程から侵食的過程に転ずるが、地塊が安定した構造を保ったために中生代起源の砂岩層と盆地状構造はそのまま維持され、盆地内部では引き続き堆積的過程が卓越した。基岩層の上部には、厚い第四紀地層が存在しているが、それは、このようにして形成されたと考えられている。

こうして、現在のムウス砂地は、地質学的に大きく、次の3つの地域に分けられている [16, 112]。第一は、第四紀の厚い堆積層を有する地域である。東南部を中心に分

布し、地域の大部分を占めている。第二は、中生代起源の基岩よりなる、中西部の波状高平原地域である。第三はごく一部であるが、黄土丘陵上に位置する。第四紀堆積地域の地層断面を調べると、水成の堆積成分とともに、間に風成の砂層をはさんでいるという [22, 23]。そうした砂層の存在は、本「砂地」が、地史的過去に気候的に「砂漠」であったことを示している。とりわけ、晩更新世の乾燥期には、最も広く、流砂地がこの地域をおおっていたと考えられている。現在のムウス砂地の砂の主たる源は、こうした堆積層の侵食の結果と考えられている [7, 16, 21, 60, 61, 93, 112, 115]。高平原地域では中生代起源の基岩 (砂岩) の直接の風化物、あるいは現代の水侵食によって堆積した土砂が砂の源となっている [16, 93, 112]。このような現在の砂の起源が外来のものでなく、当地起源であるという考察は砂の成分と第四紀堆積物や基岩の成分の物理的・化学的分析によって支持されている [93, 102]。

完新世にはいと気候は全体に温暖・湿潤な傾向を示したという。そうした傾向は地質的には暗色黄土質土壌層の形成によって裏付けられる [21]。暗色黄土質土壌層の上部には石斧・石鋤・石箭など新石器時代仰韶文化期 (BC6000~3000年) の遺物が発見され、その時期以前の気候が好適であったことを示す [21]。

1-3 人類の時代における砂漠化の歴史

砂漠化の解釈については、大きく次の二つの考え方がある。第一は、ムウス砂地は気候学的には、乾燥気候に属さず、十分に植生の成立する条件にある地域である。従って、現在の状態は、主として人間の活動によって引き起こされたものとする考え方である。第二は、主因は自然の条件にあり、人為的作用は二次的なものとする考え方である。

従来の、中国の砂漠研究、ムウス砂地の研究では、北京大学地理系ほか (1983) [85]、朱ほか (1981) [112] など、第一の見解を取るものが多い。人間的な要因については、遺跡と史料をもとにした歴史地理学的研究がその論拠になっている。ムウス砂地には榆林北東の前漢時代 (BC2~1c) の缸房村遺跡をはじめとして、漢・唐・宋・明代の多くの遺跡が存在し、現在の砂地中にかつて人類の活発な活動があったことを証明しているという。そのうち紅柳河 (无定河上流) 畔にある白城子 は5世紀初め西夏国の首都として建造された統万城の遺跡として知られている。はじめ緑に恵まれていた統万城が、次第に砂漠化にさらされ、廃墟になっていく様は、侯 (1972) [62] の研究で描かれている。

現在の砂漠化の直接の原因は、人為主因論では、主と

して、清以降の農業開発に帰されている。18世紀中葉以降、清政府による「開放蒙墾」政策によって、ムウス砂区東南部を中心に移民開墾が行われた。そこでとられた農耕方式はきわめて粗放なもので、「遊耕」方式と呼ばれる移動耕作である^[93]。春季に土地を開墾し播種を行った後、一旦家に戻り、秋を待って収穫を行うのである。こうした方法は後述するパラ地（固定砂丘地）において行われたが、1～2年で地力は低下し、すぐさま放棄された。放棄された畑は地表の被覆を持たないため、この地方に特徴的な強風によって面状の侵食を引き起こした。更に、土地を放棄した農民は新たな場所を開墾し、同様に土壌の風食を引き起こした。こうした経営方式が広範に展開されたことが、現在の広域の砂漠化の最も大きな直接的原因とされている^[10, 12, 93, 114]。

そのほかには、過放牧が砂漠化の原因としてあげられている。過放牧は現代の草地劣化の主たる要因であり、主として植生学的な研究がなされている^[12]。史ら(1990)^[111]によると、1949年に177万頭だった牧畜頭数は、1964年には5倍以上の641万頭に増え、その後、増減を繰り返している。その結果、牧畜数は草地の許容量を超え、草地は大面積で劣化が進んだという。

最近、史(1991)^[110]はオルドス台地に関する第四紀地理学の近年の成果をまとめ、ムウス砂地の成因は、気候変動の効果が主因で、人間的要因は二次的な要因にすぎないとし、人為主因論に疑問を投げかけている。様々な分析から、気候変動には周期性があり、それが砂漠化の進展と結びついているとしている。ここ500年来の砂漠化現象については、明・清の開墾時期である1762年から1824年までは、気候周期の湿潤時期であり、農業に適していたが、1824年から1901年は再び乾燥気候となり、砂漠化を招いた。1901年から24年までは再び湿潤になり、開墾が進んだが、1924年から50年は再び乾燥化し、砂漠化が進展した。1950年から65年までは湿潤で、解放直後の開墾を可能にした。しかし1965年から80年始めにかけては、再び乾湿の周期は乾燥相にあった。80年代は気候は湿潤化し、治砂対策も進んで、砂漠化が抑制されたとしている。このように砂漠化には必ず気候周期の乾燥期が一致しており、そのことが砂漠化の主因で、人間活動はそれを誘導したり、加速したりする要素にすぎないとしている。なお史(1991)^[110]は、今後100年の予測までも行っている。

1-4 ムウス砂地の植生

1-4-1 植物地理学的特徴

内蒙古植被(1985)^[14]では、ムウス砂地の植生を、ヨ-

ロッパアジア草原区のうち、夏雨型のアジア州中部亜区に含め、そのうち、黄土高原草原省に区分している。その区系植物地理学的な特徴としては、イネ科の*Stipa breviflora* (短花針茅)、*Stipa bungeana* (本氏針茅、長芒草)といったアジア州中部草原区の代表的な成分を含みながらも、東アジア広葉樹林区系成分のうち、耐乾性のある植物群を含むことである。またキク科の*Artemisia ordosica* (油蒿、黒沙蒿)、イネ科の*Psammochla vilosa* (沙竹)、ガガイモ科の*Pycnostelma lateriflorum* (牛心朴子)といった、ほかであまり見られない植物が広く分布する特徴を持っている^[8]。とりわけ西部のアラバス山地には、特産種が多く分布し、アジア中部乾燥地帯における第三紀遺存植物のレフュジアとなっている^[101]。劉書(1990)^[101]によると、オルドス高原に分布する植物では、種組成としてはキク科が最も多く、33属90種を数える。そのうちでもヨモギ属が最も優勢で23種を占める。次に多いのはマメ科で19属63種を占める。第3位はイネ科で34属55種を占める。第4位はユリ科で15属51種である。

陳昌篤(1983)^[8]は、ムウス砂地の植生分布を整理し、ムウス砂地には東北から西南に向かって気候的な変化があり、バインノール(巴彥淖)からウランツァイタン(烏蘭才登)、マオガイトウ(毛蓋図)、イェンチャンバオ(塩場堡)の一線を境に、東南部が典型草原亜地帯、西北部がより乾性の荒漠草原亜地帯に大きく分けられるとしている。典型草原亜地帯では中生的な植物を含み、超乾生的な植物はほとんど見られない。一方、荒漠草原亜地帯では一般に中生的な植物は存在せず、超乾生的な植物が存在する。

1-4-2 土地分類と植生の分布

次に、ムウス砂地がその大部分を位置する典型草原亜地帯における植生類型の分布を、土地類型毎に整理する。その前に、土地類型の内容と分類の基準について説明する。土地類型は、景観的な類型を基盤にして、地質、地形、土壌、植生などの自然要素を総合的に勘案したものである。陳伝康(1983)^[6]は現地で伝統的に存在するモンゴル語や漢語による土地類型を基本に分類を行っているが、その分類を参考に、より分かりやすくまとめた。陳伝康(1983)^[6]の分類は、流沙、柳湾、半固定巴拉、固定巴拉、梁地、灘地、河谷、湖泊の8類型よりなる。流沙は移動砂丘地である。巴拉は固定砂丘地のことである。半固定砂丘と固定砂丘とに分けてあるが、それらは画然とした区別があるわけではなく連続的なものであり、地形成因的には砂の移動が停止した状態にあるので、ここではまとめて固定砂丘地として扱うことにする。梁地

は地史の項で述べた波状高平原である。灘地は第四紀堆積地域に存在する地下水位の浅い湿性草地である。柳湾はそのうちでヤナギなどの木本植物が繁茂する景観をさすが、条件的には湿性草地に含まれるので、ここでは湿性草地にまとめた。

そこで、土地タイプの大部分を占める移動砂丘地、固定砂丘地、湿性草地、波状高平原をモデル的に示すと、図1-2のようになる。地史的背景で述べたように当地の地質的基盤は中生代起源の砂岩層である。その盆地状の基盤の上に大量の堆積物を蓄積し、地下水を蓄えている。土地タイプは次の3点によって特徴づけられる。

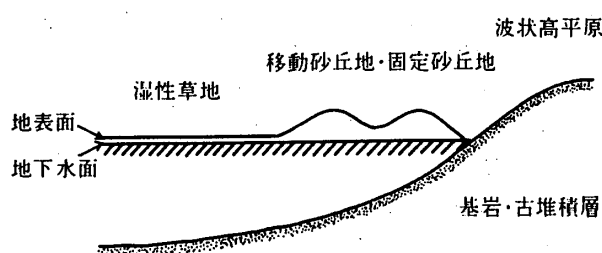


図1-2 ムウス砂地の土地景観と地質構造の概念図

Fig.1-2 Schematic representation of landscape and geological structure in the Mu-Us sandy district.

1) 地形が水成作用について侵食の過程にあるか否か
水侵食過程にある地形をその景観から波状高平原と呼ぶ。砂丘地、固定砂丘地、湿性草地はいずれも第四紀堆積物起源の地形であり、全体に水成作用に関しては堆積・

安定過程にあるといえる。

2) 地形が風成作用を著しく受けているかどうか
移動砂丘は全面的に風成作用の支配下に存在する。その他の類型は外的な攪乱が加わらない限りは基本的に風侵食に対して安定している。

3) 植物への水分の供給が天水によるものか地下水によるものか

湿性草地では地下水位が高く、植物の生育はそこからの水の供給に依存している。波状高平原、移動砂丘地、固定砂丘地では水の供給は基本的に天水に限られる。各類型の内容を表1-1にまとめる。以下、類型の説明において、植物群落の分布については陳昌篤(1983) [8] を、土壌の分布については李孝芳(1983) [9] を参照した。

波状高平原は中生代起源の砂岩によって構成される硬質高平原が主で、その他に第四紀系水成堆積地の被侵食地形である軟質高平原、黄土地帯の黄土丘陵がある。全体の景観はゆるやかな丘陵山地状である。土壌は主として成帯性土壌である栗色土であり、西縁部はより乾燥地型の土壌である石灰質褐色土、東南部の黄土地域では暗色黄土質土壌に覆われている。植物はもっぱら天水によって生育しているためイネ科、マメ科、キク科などの乾性の草本・灌木を主としている。主要な植生としては *Stipa bungeana*・*Lespedeza davurica* (興安胡枝子) 草原、*Artemisia frigida* (小白蒿) 草原、*Caragana korshinskii* (樺条) 低木草原などである。西部の荒漠草原原区では、*Stipa gobica* (戈壁針茅)・*Artemisia frigida* 草原、*Caragana tibetica* (川青錦鶏儿) 低木草原が分布して

表1-1 ムウス砂地における土地の景観類型とその性質

Table 1-1 Land types and their properties in the Mu-Us sandy district.

景観類型	蒙古名	漢名	面積	土壌	主要植生	特徴
波状高平原	ヨウシリ	梁	2408 km ² (6%)	栗色土・褐色土 薄層	針茅 (各種 <i>Stipa</i> 属: イネ科多年草) 興安胡枝子 (<i>Lespedeza davurica</i> : マメ科灌木) 小白蒿 (<i>Artemisia frigida</i> : キク科多年草)	古い起源の基盤 土壌の乾燥
砂丘地	マンハ	流沙	14408 km ² (36%)	移動風積砂土	裸地 沙米 (<i>Agriophyllum arenarium</i> : アカザ科一年草)	砂の流動 夜層の乾燥砂層
固定砂丘地	バラ	固定砂地	14586 km ² (37%)	上層は栗色土など成帯性土壌 下層は風積砂土	油蒿 (<i>Artemisia ordosica</i> : キク科灌木) 樺条 (<i>Caragana korshinskii</i> : マメ科灌木) 臭柏 (<i>Sabina vulgaris</i> : ヒノキ科常緑性針葉樹)	有機物・窒素含量増加 土壌の乾燥
湿性草地	サイゲン	灘地・草甸	5447 km ² (14%)	湿草地性風積砂土など 腐植層土壌の存在 一部泥炭層の存在 塩性土壌	寸草 (<i>Carex stenophylla</i> : イネ科多年草) 碱茅 (<i>Puccinellia tenuifolia</i> : 同上) 飯蕨子草 (<i>Calamagrostis pseudophragmites</i> : 同上) 蘆草 (<i>Aneurolepidium dasystachys</i> : 同上) 荻草 (<i>Achnatherum splendens</i> : 同上)	2 m 以内に地下水位存在 グライ層 塩類化

景観類型	土壌への水分の供給	地表面の安定性	砂漠化の危険性	土地利用	緑化・造林方法
波状高平原	天水	安定	中	放牧地 低い土地生産性	土地の保全
砂丘地	天水	極めて不安定			沙米・油蒿・樺条 (<i>Hedysarum mongolicum</i> : マメ科灌木・飼料作物) などの播種・移植 防砂垣の設置
固定砂丘地	天水	安定またはほとんど安定	極めて大砂による埋没もあり	過去耕地として開墾されたが、一般に2~3年栽培すると荒廃して砂質化しやすいため現在は保護している	植生の保護・土地の保全
湿性草地	地下水・天水	安定	小砂による埋没あり	放牧地・牧草地・一部農耕地 当地の人々の生活の本拠	旱柳 (<i>Salix matsudana</i> : ヤナギ科高木) 大枝じかざし「高杆造林」 沙柳 (<i>S. psammophylla</i> ヤナギ科灌木) のじかざし

いる。土地利用としては放牧地として使われるが草原の生産性はあまり高くなく、家畜の収容力も高いものではない。とりわけ春と初夏は水分不足で小数の山羊や羊の放牧地となるだけである。夏から秋にかけての雨期には草地生産量が高まり牧畜が集中する。

移動砂丘地は字義通り移動する砂丘よりなる。景観的には単独的に砂丘が動いている場合から鎖状に連続する場合まで砂丘の密度は様々である。砂丘と砂丘の間には地下水位の高い湿性の草地が存在することがある。活発な砂丘では冬～春季の季節風の主方向である南東方向へ年に1～3m程度の速度で移動する。地表面が大きく変動するため植物の定着は著しく困難で土壌層は形成されない。植物群落としてはアカザ科の *Agriophyllum arenarium* (沙米) や砂丘型のアシ、*Phragmites communis* (鶏爪蘆葦) や *Psammochloa villosa* がときに疎らに生育するのみである。比高の低い砂丘にはキク科の *Inula salsoides* (沙旋復花) や *Pycnostelma lateriflorum* が生育する^[94]。砂丘の表層には乾砂層と呼ばれる数cmの乾燥した砂層を形成する。乾砂層は天然のマルチとして機能し、砂丘表面からの蒸散を著しく抑制する。広い地域での水収支を考えると砂丘群は蒸発散を抑え、貯留・流出を増大させる役割をはたしている。当然のことながら砂丘自体は人による利用はなされない。

固定砂丘地は移動砂丘地が活動を停止し、地表に土壌層と植生を発達させたものである。景観は波状に起伏した植生に覆われた平原であり、外見上はそれが移動砂丘起源であるとは想像しがたいものである。しかし、土壌断面をとると、土壌の発達には表層に限られ、下層には移動砂丘地と同様の粒径組成を持つ砂土が厚く堆積している。表層の土壌は栗色土・石灰質褐色土である。植生は乾性でかつ砂生植物が中心である。キク科の半灌木である *Artemisia ordosica* はその代表で広範に分布し、その分布面積は全ムウス砂地面積の31.2% (12583.7km²) にも及んでいる。相観的にはほぼ一種で優占する単一的な群落を形成する。その他にはマメ科の *Caragana korshinskii* 群落、ヒノキ科の *Sabina vulgaris* (臭柏、叉子円柏) の低木群落が主なものである。臭柏はこの地の乾性遷移の極相種といわれ、葉量が密な群落を形成する。土壌は有機物・窒素・リンなどの含有量が高く肥えているため、過去よく開発の対象となった。そのため、過去にはかなり広い面積を覆っていたと考えられるが、現在ではその分布は一部に限られ保護されている。一般に固定砂丘地は優良な草地は少ないが放牧地として用いられる。

湿性草地は、乾燥地の植物の生育制限要因である、水分の供給が地下水よりなされるので、他の類型に比べて

著しく草地の生産力が高い。景観的には平坦でイネ科草本を中心とした草原が広がり、ときには地下水位の高いところでは池を点在させている。当地の主要産業である牧畜業を営む人々の主たる生活の場所である。土地は地下水の影響を受けるため、地下水位の深度とその性質が土壌や植生の性質を規定する。地下水の深度が深い場合は湿草地性栗色土や湿草地性石灰質褐色土が形成される。その深度が浅く、水の移動性が比較的大きい場合は湿草地土が形成される。深度が浅く、また内陸流域などで水の移動性が小さく停滞的な場合は土壌の塩類化・アルカリ化傾向が強まり、含塩土 (塩分量0.3%以上)・アルカリ土 (pH8～10) が形成される。とりわけ面積の広い大型の草地では砂丘の影響がなく、粒径の小さな粘性の高い土壌が分布し、塩類化・アルカリ化の傾向は強い。水位が高く土壌が季節的あるいは長期の湛水状態にある場所では沼沢土が分布し泥炭層が形成されている。湿性草地にはカヤツリグサ科の *Carex stenophylla* (寸草) やイネ科の *Phragmites communis* (蘆葦、アシ)、*Puccinellia tenuifolia* (碱茅)、*Calamagrostis pseudophragmites* (仮葦弘子茅、ホスガヤ)、*Aneurolepidium dasystachys* (蘊草) ほか多様な草花が水分条件などの微細な立地条件に応じてすみわけている。沼沢地にはカヤツリグサ科の *Eleocharis palustris* (沼針蘭) や *Juncus lampocarpus* (小花灯心草)、ガマ科の *Typha angustifolia* (狭葉香蒲) などが分布する。木本性の沼沢地群落は「柳湾子」と呼ばれ、*Salix cheilophila* (沙柳) や *Salix microstachya* (烏柳) が分布する。やや塩類化傾向にある土地では *Achnantherum splendens* (芨芨草) が広大な草原を形成している。これら名前をあげた植物はいずれも優良な牧草である。さらに含塩度の高い土地ではアカザ科の *Suaeda corniculata* や *S. heteroptera* (いずれも碱蓬) などの塩生植物が分布している。

1-5 砂漠化と植生回復の過程

1-5-1 各土地類型における砂漠化の過程

砂漠化という観点からすると以上述べたような土地類型は固定的なものではなく、湿性草地を除いたそれぞれの類型は相互移行的な関係にある。波状高平原や固定砂丘地が外的な攪乱によって地表の土壌層が侵食を受け、粒径の大きな砂が流動するようになったものが移動砂丘である。各土地類型における砂漠化の様子を、陳隆享 (1980)^[7] は次のようにまとめている。

波状高平原では面状と斑状の二種類の侵食・堆積様式が見られる。面状の砂漠化は平坦あるいは傾斜の少ない地形で、主として農耕による攪乱によって発生する。地

表面を保護する植生を取り除き耕起を行うと、土壌面は粗鬆となり、風食の容易な条件となる。主として春季の強風によって表土の細粒分が吹散され、土地の裸地化が進行する。その一方で風下面に堆積した土砂は次第に厚さを増し砂丘を形成するようになる。斑状の砂漠化は過放牧や乱伐によって起き、特に水場など畜群の集中する場所で発生する。しかし一般に波状高平原では砂が豊富ではないので、砂漠化の速度は緩慢である。

固定砂丘地は砂漠化の危険性が極めて高く、その速度は急速である。固定砂丘地では地形が起伏し、基質が厚い砂層である。そのため風による侵食が容易に起こり、露出・侵食された下層の大量の砂は容易に砂丘を形成する。歴史の項で述べたように、固定砂丘地は表層の土壌の肥力が高く、また湿地でもないため、畑作の適地として過去において再々開発の対象となってきた。開墾を行い地表を被っていた植物を地下部を含め除去すると、本来再生力の強い当地の植生ももはや回復不能となる。また表層の土壌層は薄いので、耕起によって容易に破壊され、風食の極めて起こりやすい状態になる。過放牧による場合は高平原と同様に畜群の集中する場所より砂漠化する。牧畜は適当な密度に管理されていれば、本来土地保全的な生産形態であるが、解放後の生産力の増強政策によって、草地の劣化は顕著になったという。そうした過密な状況の中でも、土地利用体系は従来のもままであまり変化はなく、土地の劣化を引き起こしている。

湿性草地は基本的に土壌水分条件が良好で土壌は密度の高い草本の根系によって強く緊縛されているので風侵食の危険性はない。しかし外からの砂丘の移動によって植生が埋没される。

1-5-2 砂丘地の遷移過程

砂丘地の植生の遷移過程について、陳昌篤(1983) [8]

は図1-3のようにまとめている。遷移のステージは、大きく一年生草本段階・多年生草本段階・小半灌木段階・灌木段階と4つの段階に区分している。また、土壌の遷移過程については「中国土壌」[15]にまとめられている。

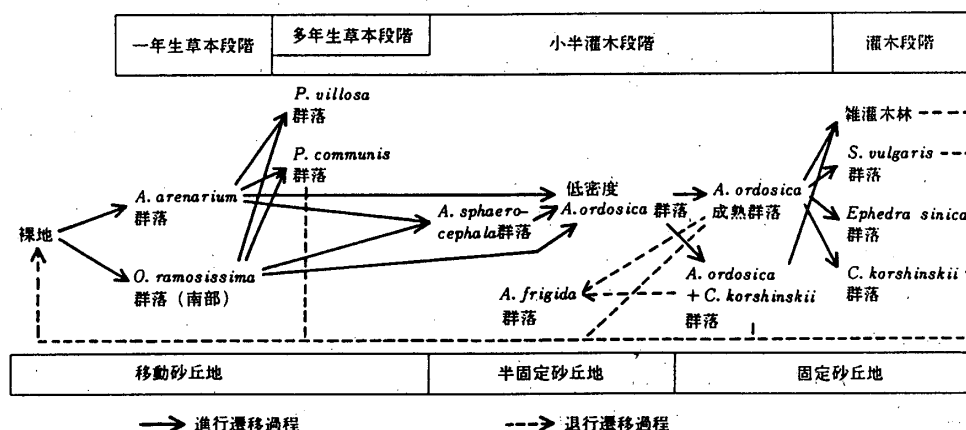
一年生草本段階は土地類型では移動砂丘地と対応し、砂の流動性が高く植生の侵入・定着は困難である。代表的植物は *Agriophyllum arenarium* であり、この植物は特異的に移動砂丘をその生育場所としている。この植物の繁殖は種子の散布に限られる。より移動性の低下した砂丘には *Artemisia sphaerocephala* (籽蒿) や *Artemisia ordosica* などとも侵入しうる。

多年生草本段階はより安定的な砂丘である。地下茎や匍匐茎による繁殖力の強くまた疎らな群落を形成する植物群が主で、*Psammochloa villosa*, *Phragmites communis* がその代表的植物である。

小半灌木段階は砂丘の活動が低下・停止した半固定砂丘の段階である。*Artemisia sphaerocephala*, *A. ordosica* などの小半灌木がその代表的な植物でそれらの優占する群落を形成する。この段階は更に次のように3つの段階に小区分される。第一の段階の代表はより種子繁殖力が強く乾性の植物である *A. sphaerocephala* の群落である。第二の段階は密度の低い *A. ordosica* 群落である。第三の段階は成熟した *A. ordosica* 群落の段階である。この段階では砂の侵食・堆積などの動きは停止し、土壌層の生成がみられる。

この土地の乾性遷移の極相と考えられている灌木段階はバラ科の *Rhamnus erythroxylon* (黒格蘭), *Prunus mongolica* (沙桜桃), *Rhamnus parvifolia* (小葉鼠李) などの混在する雑灌木林, *Sabina vulgaris* 低木群落, *Caragana korshinskii* 群落によって代表される。この段階では栗色土などの成帯性土壌がみられる。

図1-3 ムウス砂地における砂生植生の遷移 (陳(1983) [17] を一部改変)
Fig.1-3 Succession of psammophytic vegetation in the Mu-U's Sandy District.



1-6 砂地の緑化技術

中国における砂漠および砂地における治砂造林技術は「治砂造林学」^[9]にまとめられている。また姚(1986)^[139]は、ムウス砂地をはじめとした実地の経験をまじえて、邦文で紹介を行っている。ここでは当地で行われてきた緑化技術について、さきに述べた土地類型に基づき説明する。

湿性草地には防護林を造成し、風砂から生産の拠点である放牧地・牧草地を保護する。砂丘の周囲、すなわち草地の周辺部には、防風・防砂効果を高めるため、帯状に密な林帯を設置する。防護林帯の減風効果は、風下側で樹高の30倍以内の場所で50~60%の風速の減少が認められるという。草地自体にも格子状の林帯を設置し、より保護効果を高める。林帯の間隔は200~400mと様々である。防護林に用いられる樹種は、ムウス砂地では *Salix matsudana* が中心で、ポプラ属の場合もある。それらは単に防風・防砂機能にとどまらず、飼料生産、燃料生産、工作資材生産などの多くの目的を持っている。これについては2章で詳しく述べる。なお草地そのものについては、より生産力の高い草種の導入がはかれるとともに、採草地や休憩地を組み入れたより計画的な草地管理が追求されつつある。

移動砂丘地には植栽を行い、固定砂丘地への遷移を促す。図1-4に当地の砂丘固定法の代表例である「前擋後拉法」を示し、その考え方を説明する。砂丘の風下側の丘間の低地には *Salix matsudana* (早柳) や *S. psammophila* (沙柳) あるいはポプラ属の樹木を植栽する。この林帯は砂丘からの砂の移動を防ぐとともに、その砂丘に続く砂丘の防風林の役割も果たす。砂丘の風上側3分の1のところまでは *S. psammophila* や *Artemisia ordosica* を植栽する。この砂丘固定植栽は、砂丘の裾の砂の侵食を抑え、砂丘上部への砂の供給を減らす。すると砂丘丘頂部は砂の供給がないため、自然に風食によってその標高を下げる。するとさらにそこに砂丘固定植栽を加える。このような組み合わせで次第に砂丘を平坦にする緑化方法が取られている。やや平坦になった砂丘には、*A. ordosica* のほか、飼料作物としても有用な *Hedysarum mongolicum* などの植栽も行い、砂丘の安定化とともに利用もめざしている。防砂垣は砂丘の地表気流中の風速を弱め、砂の侵食や吹送を防ぐ効果があるので、*A. ordosica* や *S. psammophila* の枝でつくった簡易な防砂垣も併用される場合がある。

固定砂丘地は砂漠化の危険性が高いので、現在では原則的には保護し、開墾を禁じている。実際には放牧地と

して低密度な利用はなされている。波状高平原も同様である。

以上は広範囲の緑化方法だが、道路や鉄道の沿線では、工学的な対策を含め、より厳重で集約的な緑化方法が取られている。すなわち防風・防砂林、固砂植栽を造成するとともに、防砂垣の設置やアスファルト乳剤の散布によってより物理的效果を高めている。

このほか広域の緑化推進法として、飛行機による空中播種も行われている。播种植物は *A. ordosica* や *H. mongolicum* といった移動砂丘の固定に適した先駆的能力の高い植物が選ばれている。しかし、その成功は天候に大きく左右され、現在のところ必ずしも有効な緑化方法とはなっていないようである。

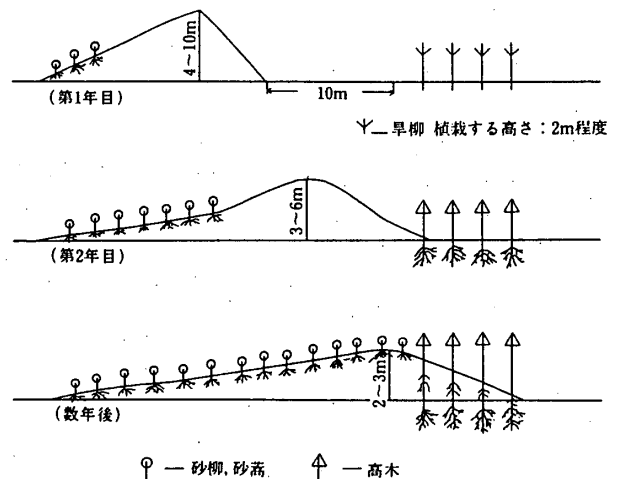


図1-4 砂丘固定植栽の配置パターンの一例，「前擋後拉」法(姚(1986)^[13]より写す)

Fig.1-4 An example of allocation pattern of sand dune fixation planting.

第2章 ハンリュウの大枝じかざし造林に 関する生理生態学的研究

2-1 はじめに

この章では前章で示した土地類型のうち、湿性草地および砂丘地の一部で行われているハンリュウ（旱柳, *Salix matsudana* Koidz.）大径枝のじかざし造林について生理生態学的観点より検討を行う。前章で述べたように、ハンリュウは砂丘固定のための防砂植栽、牧農地の保護のための防護林に広い面積で用いられ、当地の砂地緑化事業の推進に最も寄与してきた樹種である。砂丘の丘間低地や草地に連綿と連なるハンリュウ植栽の景観は、当地の砂地緑化の象徴ともいえる。

ハンリュウは中国東北部から北部に普通に分布する高木種である。乾燥地域内の湿潤地によく生育し、河辺林、低湿地に自生する。土壌は排水のよい砂壤土を好む。黄河流域、華北平原で広く植栽される。日本で植栽されるウンリュウヤナギ (*S. matsudana* Koidz. cv. *Tortuosa*) はハンリュウの一栽培品種である。

ハンリュウ大径枝のじかざし造林法は中国語で「高杆造林」と呼ばれ^[43]、ムウス砂地を含むオルドス地域で広く用いられている造林方法である。現在のところそれに相当する適切な用語が見あたらないのでとりあえず「大枝じかざし造林法」と呼ぶことにする。図2-1-1にこの造林法を概念を示した。挿し木には一般にハンリュウの3~4年生の直径4cm程の大枝を用いる。大枝は小枝を落とし、長さ約3m程の棒状に仕立てる。大枝はあらかじめ1カ月十分に水に浸し、冬季に形成された凍土も解け、水分条件の良い5月頃に植栽する。植栽地にはあらかじめ穴をあけ、地上部2m程を残して1mを地中に埋め込む。挿し木は地中の水分を利用して発根・成長する。当地域のような牧畜地域では植栽された植物はすぐさま家畜の採食の対象となるが、本法では高い位置に樹冠を形成することができるので家畜の採食を避けることができる。また樹皮の被食は樹木の生育にとって致命的なダメージを与え、牧畜地域では大きな問題であるが、ハンリュウの樹皮は同じく発根の良いポプラ類に比べ、木質で厚いので樹皮の食害は少ない。

数年たつとそれはさらに挿し木枝を供給しうるまでに生育する。その間、小枝は間引きして乾燥地には貴重な有機物として、飼料やこまごまとした材料に利用される。その葉は家畜にとって大変良質の飼料であるが、前述のように家畜が自ら自由に食べることはできないので計画的な牧畜経営の支えとなる。十分に大枝が成長するとまたその枝を切り落として挿し木する。挿し木枝を切り落

とされた樹木は高さ2mあまりの杭状の姿になるが、枝はさらに再生し、樹冠を更新する。このような一定の高さでの大枝の剪定・萌芽枝の発生を繰り返す作業法は「頭木作業」と呼ばれている。このようにハンリュウの大枝挿し木造林は緑化の一技術であるだけでなく、広義に砂地生態系における総合的な再生産の技術体系と言うことができる。

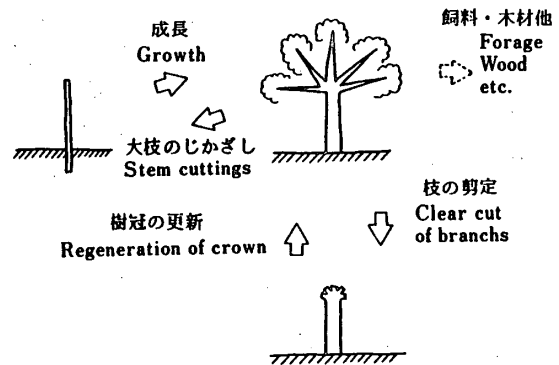


図2-1-1 大枝じかざし造林法を概念

Fig.2-1-1 Schematic representation of the
Large Stem Cutting Method.

2-2 立地条件と生育の関係

2-2-1 目的

ハンリュウの大枝じかざし造林法は当地で全般に良い成績を上げているが、生育状況は多様で、場所によっては大量の枯死個体が見受けられた。そこで本節では立地条件と生育状況との関連を毎木調査によって調べた結果を報告する。また樹木の水分生理状態を反映すると考えられる葉面コンダクタンス調査も行ったので、その結果もあわせて報告する。

2-2-2 調査地と方法

(1) 地形・地表植生と樹木の生育状況の関係

調査はムウス砂地の中央部に設けられたムウス砂地整治開発研究センターの東試験地において行った。研究センターは北緯38°18' 東経109°38', 標高1320mに位置する。試験地内の草地に形成された防護林と隣接する砂丘地に形成された防砂林について毎木調査を行った。防護林では草地を横断して砂丘の丘頂にのび、わりあい多様な環境下にあると思われる長さ約180mのさし木後3年目の林帯を対象に選んだ。林帯は3列の並木によって構成されているが、そのうち真ん中の列を選び、一本おきに既に枯死しているものも含め計100個体調査した。そのほか6年生の個体について8本を調べた。防砂林では1年生の個体を31本調査した。調査は1986年6月に行った。

それぞれの樹木について胸高幹周を測定し、その活力度を5段階に評価した。その評価基準は図2-2-1の通りである。活力度1は一見して健全で樹冠はうっぺいしているもの、活力度2は樹冠が少し小さく、また枝の密度も少し疎である。活力度3は枯れ枝がめだち、樹冠が小さいもの、活力度4は樹冠をほとんど形成していないもの、活力度5は枯死しているものである。活力度5には根元から萌芽再生しているものも含めた。この基準は主観的であるので、胸高幹周を用いて表2-2-1のようにt検定を行った。その結果、活力度1から3の間ではそれぞれ水準2.5%以下の有意差がみられた。一方、活力度3から5の間では幹周に有意差は認められなかったが、活力

度4は樹冠を形成しないもの、活力度5は枯死したものと定性的にははっきりした判断を下せるものである。よって以上の活力度の判定は妥当なものといえる。

各々の樹木が生育する地盤について地形と植生の面から記録を行った。草地については、地形は湿地、平坦地、微高地にわけた。湿地は調査時の状況で地表に水がしみだしているところ、微高地は平坦地より高く、地形に若干の起伏がみられるところとした。砂丘地の防砂林は砂丘の裾に2列に並んでいるが、それについては丘側、丘間低地側に区別した。植生は樹冠下に優占する地表植生を記載した。なお植物の種名の記載は徳岡・金(1989)^[123]に基づいて行った。

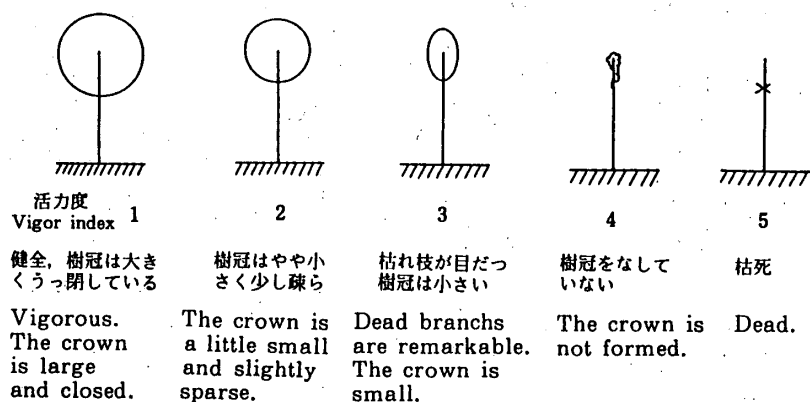


図2-2-1 活力度の評価基準

Fig.2-2-1 Evaluation rule of vigor index.

表2-2-1 各々の活力度に属する3年生の調査木の胸高直径の比較

Table 2-2-1 Evaluation rule of vigor index.

活力度 Vigor index	個体数 No. of samples	平均胸高直径 Mean d. b. h. cm	標準偏差 S. D.	t検定の有意水準 Significant level of t-test
1	21	6.86	0.78	
2	26	5.63	0.86	P<0.001
3	17	5.06	0.36	P<0.025
4	17	4.84	0.60	P<0.3
5	8	4.65	0.89	P<0.5

(2) 地盤高と樹木の生育状況との関係

当地のような乾燥地で砂質の土壌の地域では樹木の生育のためには土壌水分、特に地下水からの水分の供給が重要な要素であると考えられる。立地と生育状況の関係を特に地下水との関係から調べるために、1986年に毎木調査を行った当時3年生の林帯から90本を対象にして、1987年5月に胸高直径・樹高を測定するとともにその地盤高を測定した。また林帯の中に水位計を設置し、水位を測定した。当調査地は極めて平坦な地形であり、地下水面もほぼ水平と考えられる。よって時期を限定すれば、それぞれの樹木についてそのときの地下水位からの距離

を知ることができる。

(3) 葉面コンダクタンス調査

個々の樹木の水分生理的な状態の一つの指標として各々の樹木の葉面抵抗、葉面コンダクタンスを測定した。葉面抵抗は葉内から大気への水分移動、すなわち蒸散における抵抗で、全抵抗より境界層抵抗を除いたものである。気孔の分布・形状・開閉状態などによって決まるパラメーターで、コンダクタンスはその逆数である。測定は1987年5月26日、6月17日、7月18日の3日間行った。5月26日は57本、6月17日は54本、7月18日は12本の個体について調べ、7月18日は特に砂丘の裾の低地から丘頂にかけて分布するもののみ調べた。3日はいずれも晴天であった。測定は11時から14時までの蒸散が盛んで、比較的、気孔開度の安定していると思われる時間帯に次々に移動しながら測定した。測定には定常型ポロメーター(LI-COR社, LI1600)を用いた。測定値は1個体につき2回の測定を行い、平均の値を求めた。

2-2-3 結果

(1) 地形・地表植生と樹木の生育状況の関係

表2-2-2に調査木の平均胸高直径を示した。この資料からすると、さし木後初期は年に1.05cm, 3~6年では年に1.43cm成長していることになる。表2-2-3より当年生さし木では丘間地、湿地では死亡個体がなく、湿性の環境の方が発根が良く、活着率が高いことがわかる。一方表2-2-4より、3年目の個体では逆に湿地の死亡率が100%で、微高地での死亡率が低い。活着したあとの成長の過程では湿地の乾湿の較差が大きく、嫌氣的な環境が不利に働くものと思われる。活力の評価にもだいたい微高地に良好がみうけられる。

表2-2-5に示すように、微地形と地表植生の関係においては割合ははっきりと植物がすみわけているのが認められる。表2-2-6はさきに判定した樹木の活力とその地表植生との関連を示したものである。その関係について χ^2 検定を利用して判定を下した。まず、表全体について検定を行うと、 $\chi^2=92.42$, 自由度40となり、各々の活力の分布が、裸地を含む11の下層植生類型に対して同様であるとする仮説は有意水準0.5%で棄却される。よって活力と下層植生とは十分に関係があることになる。次に各々の活力個体と植生について検定を行った。例えば、活力度1と*Elymus dahuricus*との関係では、活力度1と*E. dahuricus*, 活力度2~5と*E. dahuricus*, 活力度1と*E. dahuricus*以外, 活力度2~5と*E. dahuricus*以外の4つの組み合わせの表をつくり、 χ^2 検定を行った。その結果、活力度1と*E. dahuricus*, 活力度2と*Melilotus suaveolens*, 活力度4と*Calamagrostis* spp., 活力度5と*Carex* spp.では、有意水準0.5%で極めて有意な関係があると判定された。

表2-2-2 植栽後年数の異なる調査木の胸高直径の比較

Table 2-2-2 Comparisons of mean DBH of sample trees among different age classes.

植栽後年数 Years after planting yr	平均胸高直径 Mean d.b.h. cm	標準偏差 S. D.	増 加 量 Increment cm/yr
0	3.47	0.48	
3	5.57	1.07	1.05
6	9.87	1.63	1.43

表2-2-3 当年植栽された樹木の死亡率

Table 2-2-3 Mortality rate of current planted trees.

立 地 Location	死 亡 率 Mortality %
砂地 Sand dune	
丘側 Higher side	45
低地側 Lower side	0
微高地 Mound	4
湿地 Damp ground	0

表2-2-4 植最後3年目の樹木の活力度と死亡率

Table 2-2-4 Vigor and mortality of 3 years trees.

立地 Location	活力度 Vigor index					死 亡 率 Mortality %
	1	2	3	4	5	
微高地 Mound	16	8	—	2	2	7
平坦草地 Plain meadow	5	13	15	11	13	23
湿地 Damp ground	—	—	—	—	3	100

表2-2-5 地表植生と立地の関係

Table 2-2-5 Relationships between ground vegetation and its location.

立 地 Location		植生 Vegetation										
		A.s.	C.k.	E.d.	M.s.	P.t.	Cal.	P.c.	Car.	B.m.	T.p.	B.G.
微高地	Mound	1	1	15	—	1	—	—	—	—	—	2
平坦草地	Plain meadow	—	—	6	16	12	9	6	12	1	—	—
湿地	Damp ground	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—

A.s. *Agriophyllum squarrosum*

E.d. *Elymus dahuricus*

P.t. *Puccinellia tenuifolia*

P.c. *Phragmites communis*

B.m. *Bolboschoenus maritimus*

B.G. 裸地 bare ground

C.k. *Cynanchum komarovii*

M.s. *Melilotus suaveolens*

Cal. *Calamagrostis* spp.

Car. *Carex* spp.

T.p. *Triglochin palustre*

表2-2-6 樹木の活力度と地表植生の関係. 地表植生の略字は表2-2-5を参照のこと.

Table 2-2-6 Relationships between tree vigor index and ground vegetation.
See table 2-2-5 for species symbols.

活力度 Vigor index	植生 Vegetation											Total
	E.d.	M.s.	A.s.	C.k.	P.c.	P.t.	Cal.	Car.	B.m.	T.p.	B.G.	
1	13 ⁺⁺⁺	5	—	—	—	—	—	1	—	—	2	21
2	12	10 ⁺⁺⁺	1	—	5 ⁺	1	—	—	—	—	2	30
3	2	—	—	—	—	2	2	2	—	—	2	10
4	1 ⁻	—	—	1	1	4	6 ⁺⁺⁺	—	—	—	4	17
5	3	1	—	—	1	4	1	5 ⁺⁺⁺	1	1	4	21
Total	31	16	1	1	7	11	9	8	1	1	13	100

正の相関 Positive correlation : + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.005$

負の相関 Negative correlation : - $P < 0.05$; -- $P < 0.01$; --- $P < 0.005$

(2) 地盤高と樹木の生育状況との関係

図2-2-2に地盤高と胸高直径・樹高の関係を示す. 地盤高は5月28日の地下水位を基準として, それからの比高を示した. いずれも地盤高200cm前後で最も大きい値を示し, それより地下水位の浅いところでは著しく低い値を示すようになる. その領域では, 地下水位が浅いことから過湿害が起きていること, また根域が狭まることによって間接的に生育阻害が起きているものと考えられる. 一方, 地盤高200cm以上では成長量が急激に低下し,

200cm以下とは全く異なった条件にあることが示唆される. すなわち, この領域は, 当調査地では移動砂丘上にあたる. また胸高直径・樹高ともそれ以上に地盤高が上昇しても, あまり顕著な影響は見られない. このことから地盤高200cm以上の流砂地では, その生育と地下水はあまり関係がないものと考えられる.

(3) 葉面抵抗調査

図2-2-3に地盤高と葉面抵抗, 葉面コンダクタンスの関係を示す. 地盤高は5月28日の最高水位を基準とする. 葉面コンダクタンスは地盤高によって異なり, 全体として地盤高と負の相関関係があることがわかる. このことは植物の水分状態はそれぞれ異なり, また地盤高と緊密な関係にあることを示唆している. 次に測定日毎に比較すると, 5月28日より6月17日の方が全般に値が低く, とりわけ5月26日に地盤高の低い位置でみられた0.7cm/s以上の高いコンダクタンスが6月27日には見られない. さらに7月18日には地盤高の低い部分のデータはないが, 地盤高が上がると葉面抵抗が著しく上昇する. 1987年は6月, 7月と晴天が続き, 例年に比べ降水量は少なく, より乾燥した状態であった. そのため6月, 7月と進むにつれて地下水位も5月28日に比べると6月17日は15.5cm, 7月18日には24.5cm低下している. このような乾燥によって6月さらには7月の方がより植物の水分生理状態は乾燥化し, 葉面コンダクタンスを下げる結果をもたらしているものと考えられる.

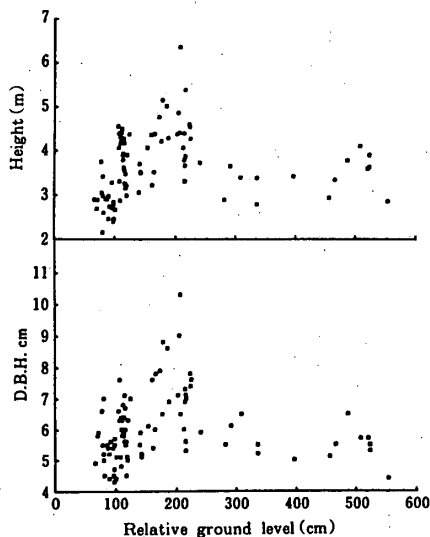


図2-2-2 地盤高の違いによるハンリュウの胸高直径と樹高の変化. 地盤高は1987年5月28日の地下水位を基準に示されている.

Fig.2-2-2 Changes of DBH and height of *Salix matsudana* according to relative ground level. Relative ground level is represented as the height above groundwater table on May 29, 1987.

2-2-4 考 察

植物の生理的挙動は環境に対する植物個体の総合的・主体的な反応様式であり, 葉面コンダクタンスはその一つの表現とすることができる. 葉面コンダクタンスは一

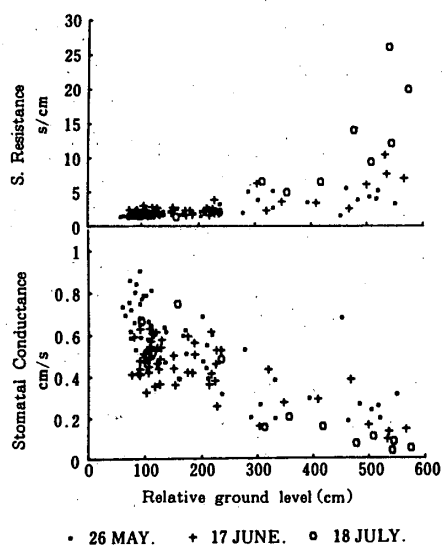


図2-2-3 地盤高の違いによるハンリュウの葉面コンダクタンス・葉面抵抗の変化

Fig.2-2-3 Changes of leaf conductance and resistance of *Salix matsudana* according to relative ground level.

般に、光・大気湿度・気温などの気象的要因、土壌水分と力学的によく関連する水ポテンシャル、内生的なホルモンなどの影響を受けるといわれる^[69]。その値が気象的要因のそれほど違わないと考えられる同一地域で個体によって大きく異なり、しかも地下水面からの距離によって勾配を持つということは、当地の個体が土壌水分の影響を強く受けていることを示すといえよう。

ハンリュウの生育は地下水からの距離と関係があり、当調査地では200cm前後が最も良好で、それ以上でもそれ以下でも生育状況は悪化した。また葉面コンダクタンスも地盤高が上がるにつれて次第に低下し、樹木の生理状態にも変化がみられた。そのような生理状態や生育状態の違いは、どのような原因で生じたものなのであろうか。増田ほか(1988)^[72]は今回の調査地の個体の根の分布を調べ、地下水面からの距離が短く、生育も良くない個体では、地表面下30cmまで泥炭が存在し、根の分布は地表面下10~20cmに限られ、草本との根の競争がみられると述べている。また地下水面と地表面の距離が約150cmで生育状況も良好だった個体では、深さ40~70cmの層を中心に、根系がよく発達し、腐植の混合もみられた。一方、地下水面からの距離が約3mの砂丘に生育する個体では、根系は草地に生育する個体に比べ著しく疎らで、また極めて広い分布を持つことを報告している。

増田ほか(1988)^[73]の同一調査地の土壌含水量の調査によると、地下水面より1m以内では、明らかに地下水からの水の供給があり湿潤な環境にあるが、それ以上で

は土壌水の分布は3%以下と少なく、かつ極めて安定している。また観察によると、地下水面の上方には30cm前後のグライ層が発達しており、ハンリュウの根の発育はグライ層および泥炭層では不良であった。また地下水面から1m以上の土壌水分の少ない部分ではたいへん疎らなものとなっていた。よって根の生育に好適な環境は、地下水の供給があり、しかも過湿でない、地下水面より30cmから1mの間に限られるといえる。鈴木(1989)^[119]によると、地下水面は1988年5月上旬より7月上旬にかけて約70cm変動しており、年および時期によって変動が激しいことがわかる。そのため根の生育にとって好適な範囲はより狭いものと考えられる。以上のことから、地盤高が地下水位から200cm前後で最も良い成長を示したのと考えられる。当地においては、地下水からの距離が、ハンリュウの立地の主要な要因と考えてよさそうである。

そのほか砂丘上では風によって砂が侵食され、根が露出したり、著しいものでは倒れた個体も見られた。砂丘上の個体では、水分条件以外にも風による侵食も大きな生育制限要因と考えられる。調査地外では堆積面で砂に埋められ埋没した個体も存在した。草地においても、土壌水分条件以外に塩分、腐植の含有など土質の違いが存在し、その生育に影響を与えているようである。また主要な立地要因と述べた地下水位自体も変動するため、造林適地の選択の基準としては必ずしも適当とは言えない。そうした意味では、植生は立地環境の総体的な表現と考えることができる。とりわけ当地では植生に立体的な階層構造がないため、地表の植生が庇陰の影響を受けることがなく、よく立地環境を代表していると考えられる。また植生による判別法は、比較的簡便な方法でありながら、はっきりした基準を与えることができる。今後より多様な条件について調査を積み重ねることによって、立地の有効な診断法とすることができよう。

2-3 立地条件の異なるハンリュウの形態的特性

2-3-1 目的

前節で述べたようにハンリュウの生育状況は立地条件によって異なっていた。今後の合理的な植栽計画のためには、そうした生育状況の違いの原因を探る必要がある。また当地のように、微細な立地によって水分条件の大きく異なる場所で、広い範囲に植栽された樹木を比較検討することは、野外条件下の樹木の水ストレスに対する反応様式を知るためのケース・スタディとして意味がある。次節以降、ハンリュウの水ストレスに対する反応様式を総合的にとらえ、量的な比較を行うためにSPACモデル

による解析を行うが、本節では、水分動態の測定樹木に対して、形態上の比較を行うため、伐倒・掘り取り調査を行ったので、得られた知見について報告する。

2-3-2 方法

調査木は前節の毎木調査を行った林帯のうち、*Carex duriuscula* の散生する地下水位の高い湿性草地から1本、それよりやや地盤高が高く、地下水位が若干低い砂丘の裾に位置する個体から1本、さらに砂丘の中腹より1本を調査木として選んだ。表2-3-1に調査木の植栽後年数と立地を示す。地盤高は1987年7月1日の地下水位に対する比高で示した。地下水位は林帯中に設置された地下水位計によって計測した。比高は地下水位計を基準点にしてトランシット測量によって求めた。湿性草地上のNo.1は、活力度調査の結果では、良、普通、不良、著しく不良のうち、不良とランクされ、地下水位の高い*Carex* 属の優占する草地の個体としては、生育の良い部類に属する。砂丘の裾は裸地であるが、地下水位の位置から、ほぼ*Puccinellia* 草地に相当すると考えられる。No.2の活力度は普通とランクされ、*Puccinellia* 草地に生育する個体としては標準的なものである。砂丘上のNo.3調査木の活力度は、普通とランクされ、砂丘上で活着した個体としては標準的なものである。

伐倒・掘り取り調査は1987年7月に行った。胸高直径、樹高、樹冠幅の長径、短径を測定したのち、地上部を地際より伐倒した。樹冠の長径と短径の平均値を樹冠幅とした。伐倒した地上部は幹、枝、葉に分け、各部の生重を測定した。幹については地際、地上高30cm、その上部の1m毎と、さし穂の上端部にあたる部分について円盤状の小試料を採取し、生重、乾重を測定した。枝、葉については調査木毎にランダムに小試料を採取し、それぞれ生重と乾重を測定した。各調査木について、小試料より各部の乾重/生重比を求め、各部の生重にかけて、地上部各部現存量を推定した。葉の小試料は、生重測定後、写真撮影し、のちに画像解析によって葉面積を求めた。画像解析にはピアス社LA-500のシステムを用いた。

地下部は、根元を中心とした半径1mの円内の根については深さ20cm毎に全量を掘り上げた。それより外に分布する根は、根元を中心として半径1m毎に半円を描き、深さ20cm毎に扇状のブロックを設定し、ブロック内の全量を掘り上げた。掘り上げは根元からブロック中の砂を除去しつつ、根系を追跡していった。林帯の個体の間隔は4m以上で、樹冠も連続しておらず、他個体の根の誤った採取はないとみてよい。掘り上げた根は、すべて、ブロック毎に径級によって分別し、それぞれの乾重を測定した。地下部の現存量は、根元を中心にした半

径1mの円の外側の部分は、掘り上げた量の2倍とし、それに円の内側の量を加えることによって推定した。

各調査木より葉を5枚採取し、スンプ法により気孔密度を、各葉3視野づつ測定した。また湿性草地、移動砂丘地における植栽個体の気孔密度の一般的な分布様式を調べるために、1988年7月にあらためてスンプ法による調査を行った。試験地内のそれぞれの立地より13個体づつ任意抽出し、さらに各個体で5葉づつ葉長を測定したのち試料に供し、各葉1視野づつ測定した。

幹の現存量成長を求めるため、各円盤試料の年輪幅を読みとり、区分求積法によって樹幹解析を行い、材積成長量を求めた。材積成長量に幹の比重をかけて現存量成長を求めた。幹の比重は幹の乾重を樹皮付きの材積で割って求めた。Oren *et al.* (1987)^[83] にならって、幹の成長効率を、幹の成長量を総葉面積または葉乾重で割って求めた。

表2-3-1 調査木の年齢と立地条件

Table 2-3-1 Age and land condition of sample trees.

Tree no.	Age ¹⁾ (years)	Land type	Ground level ²⁾ (m)
1	4	Meadow	0.85
2	4	Foot of sand dune	0.94
3	4	Sand dune	3.22

1) Age shows years after cuttage planting.

2) Ground level is represented as height above groundwater table on July 1 in 1987.

2-3-3 結果と考察

表2-3-2に調査木の形状について示す。地上部のサイズはNo.2が大きく、No.3がやや小さく、No.1が小さかった。根系の到達深度は著しく異なり、No.1個体では30cm、No.2個体では45cmにすぎなかったのに対し、No.3個体では深さ250cmまで根系が達していた。いずれの個体も地下水面近くまで根系が達していたが、地下水面上部に存在するグライ層や泥炭層には根系の分布はほとんどなかった。それらの層で根の生育が阻害されるため、No.1, 2個体では根系の分布が制限されているものと考えられる。なお本調査木の根系分布の詳細については増田ほか(1988)^[72]を参照されたい。

表2-3-3に現存量とその部分重比を示す。現存量は地上部・地下部とも砂丘の裾に生育するNo.2で最も大きく、次に砂丘上個体で、湿性草地上のNo.1ではそれらよりかなり小さかった。葉の現存量は砂丘の裾で大きく、

湿性草地上で小さかった。細根量は地下部現存量と同じ順序で草地上で小さかった。T/R率は湿性草地のNo. 1で大きく、次にNo. 2, No. 3の順序であった。葉量/細根量率は、より立地によって異なり、No. 1で大きく、No. 3で小さかった。

表2-3-2 調査木の形状

Table 2-3-2 Dimensions of sample trees.

Tree no.	DBH (m)	Height (m)	Crown width (m)	Root depth (m)
1	0.059	2.88	1.45	0.30
2	0.070	3.41	2.03	0.45
3	0.065	3.39	2.11	2.50

表2-3-3 調査木の各部現存量と部分重比

Table 2-3-3 Biomass and partial weight ratio of sample trees.

Tree no.	Overground part (kg d.w.)				Underground part (kg d.w.)		Total weight	T/R ratio	Leaf/Fine root ratio
	Stem	Branch	Leaf	Total	Fine root ¹⁾	Total			
1	2.76	0.348	0.349	3.45	0.059	1.80	5.25	1.92	5.94
2	3.91	1.62	1.16	6.70	0.375	4.32	11.02	1.55	3.10
3	3.77	1.48	0.698	5.95	0.305	4.15	10.10	1.43	2.29

1) Diameter<2mm

図2-3-1 にさし木植栽後の材積成長経過を示した。伐倒時までの成長量はNo. 2とNo. 3が大きく、No. 1が小さくなっている。年毎にみると1986年では砂丘上のNo. 3の成長量が砂丘の裾のNo. 2の成長量を上回ったが、1987年では逆の傾向を示した。1984年、1985年は年降水量がそれぞれ 452mm, 424mmと多く、1986年7月には試験地内で地下水位が1987年7月より 60cm以上高い部分も見られた^[52]。そのため、地盤高の低いNo. 1, No. 2では、1985年、1986年は過湿な環境になり、生育が不良であったのではないかと考えられる。一方、1987年は伐倒までの生育季である5月から7月半ばまでの降水量が92.7mmと少なく、乾燥した年であったため砂丘上のNo. 3では生育が劣ったのではないかと考えられる。

表2-3-4に当年の幹成長量、幹成長効率を示す。幹成長効率を求めるのに、生育途中である当年の幹成長量を用いたのは、上述したように当地の環境および樹木の成長量の経年変動が大きく、平均値を用いることは適当でないと判断したためである。葉量あたりの成長効率はNo. 1, No. 2で等しく、No. 3が小さかったが、葉面積あたりでは逆にNo. 3がやや大きかった。葉の寿命が明らかでないこと、現存量の部分重比が立地によって異なっていることなどから、それがそのまま葉の同化率に相当するとは言えないが、同化率の一つの目安と見ることではできよう。そう仮定すると、立地間の同化率の違い

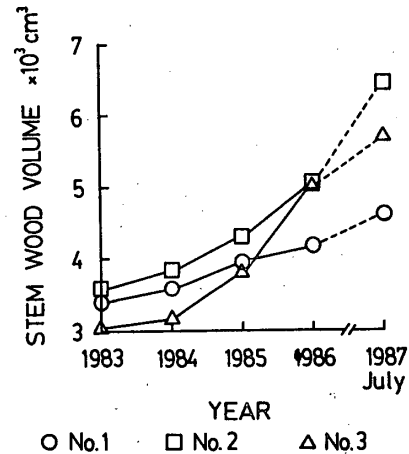


図2-3-1 調査木の幹の材積成長

Fig.2-3-1 Stem wood volume growth of sample trees.

はあまりないことを示唆している。成長量の変動があるにも関わらず、同化率の違いが明かでなかった理由としては、ハンリュウのシュートの成長様式がfree growth型で、環境の変動に対して葉量の調節が行われており、同化率自体は比較的一定に維持されていることが考えられる。

表2-3-5に葉の形態的特徴について示す。全葉面積はNo. 2で大きく、No. 1, No. 3で小さかった。個葉面

積は、砂丘上のNo. 3がNo. 1, 2よりも著しく小さく、また比葉面積についても同様であった。すなわちNo. 3は厚く小さい葉を有しており、ほかの2個体と異なっていた。葉の裏側の気孔密度はNo. 2で最も多く、砂丘上のNo. 3で最も少なかった。また表側の気孔はNo. 3でのみ見られた。No. 1, No. 2では片面気孔、No. 3では両面気孔と、気孔の分布様式に全く異なる性質が見られたので、1988年7月に湿性草地と移動砂丘で各13個体について再調査を行った。その結果、湿性草地上の個体がすべて片面気孔、砂丘上の個体がすべて両面気孔というわけではなかった。しかし表2-3-6に示すように、表側の気孔数は砂丘上のほうが有意に多かった。また葉のサイズは砂丘上の方が草地上より顕著に小さかった。裏側の気孔数は草地上と砂丘上で有意差はなかった。

同一樹種内で、気孔分布様式に変異がみられたことは興味深い。Parkhurst (1978) [84] は、表側の気孔は葉厚の増加にともなうCO₂交換抵抗の増加を軽減することができ、両面気孔は厚い葉でより有利で、気孔分布の様式は主として葉厚に依存しているとしている。また実際の両面気孔植物、片面気孔植物の分布調査から、両面気孔植物の割合は乾性の環境で最も高く、中性の環境で最も低いこと、湿性の環境では再びやや高くなるとしている。Mott *et al.* (1982) [76] は、同種内でも、光条件によって、強光下では両面気孔になり、庇陰環境下では片面気孔になる植物の例があることを述べている。

以上の見解に従い、類推を行うと、ハンリユウは乾燥した立地において小型で肉厚の葉を有し、気孔分布は両面型になりやすいが、湿潤な立地では大型で肉薄の葉を有し、気孔分布は片面型になりやすい性質を有する植物であると考えることができる。また葉の裏側の気孔密度は1987年のNo. 2個体で有意に多かったが、1988年の個体数の多い調査では立地間の差は認められず、気孔密度の個体間の変異が大きいことを示唆している。その原因

が環境によるものか、遺伝的性質によるものかは今回の結果では判定できない。

Pospisilova and Solarova (1980) [87] は文献を整理し、両面気孔植物で表側の気孔が裏側の気孔より水分の欠乏に対して敏感に反応する例を多く示している。Pereira and Kozlowski (1977) [86] は両面気孔の *Eucalyptus camaldulensis* と片面気孔の *E. globulus* の湛水ストレスによる反応を比較し、表側の気孔だけが閉鎖する前者では、全体の気孔が閉鎖する後者に比べて光合成や乾物成長の低下が少ないとしている。移動砂丘のように光に対する競争の少ない環境下では、肉厚で両面に気孔を有する葉は、水ストレスが生じなければ、ガス交換を効率よく行い、高い飽和光合成速度を実現することができ有利であろう。その上、水ストレスが生じた場合に、上述したような微妙な気孔の運動で蒸散を効率よく抑えることができれば、限られた水をすばやく、かつ有効に利用でき、水に対する競争上有利である。一方、水分条件が十分な立地では、群落の密度が高かったり、個体の葉群密度が高い場合が多いであろう。そうした条件下では、庇陰を生じるため、肉薄の葉が有利であるといえよう。

表2-3-4 幹の当年現存量成長量と成長効率

Table 2-3-4 Current year stem wood increment and stem growth efficiency (stem wood increment/unit leaf amount).

Tree no.	Stem wood increment (kg d.w.)	Stem growth efficiency	
		per unit leaf area (kg d.w./m ²)	per unit leaf weight (kg d.w./kg d.w.)
1	0.200	0.0413	0.572
2	0.636	0.0412	0.547
3	0.348	0.0446	0.499

表2-3-5 葉に関する諸形質の比較

Table 2-3-5 Comparisons of leaf properties.

Tree no.	Total leaf area (m ²)	Mean leaf area (cm ²)	Specific leaf area (m ² /kg d.w.)	Density of stomata (mean ¹⁾ ± SE, × 10 ⁴ no./cm ²)	
				Adaxial surface	Abaxial surface
1	4.84	4.06	13.9	0 ± 0a	1.62 ± 0.056a
2	15.4	4.84	13.3	0 ± 0b	2.06 ± 0.082ab
3	7.81	1.76	11.2	0.22 ± 0.036ab	1.49 ± 0.054b

1) Mean of 15 observations for 5 leaves.

Means of stoma density with same letter are significantly different within row by *t*-test, at *P* < 0.01.

表2-3-6 立地間の葉長と気孔分布密度の比較

Table 2-3-6 Comparisons of leaf length and stoma density between sand dune and meadow samples, by *t*-test.

Land type	Leaf length (mean ¹⁾ ± SE, mm)	Density of stomata (mean ¹⁾ ± SE, × 10 ⁴ no./cm ²)	
		Adaxial surface	Abaxial surface
Meadow	60.6 ± 0.59*	0.062 ± 0.0115*	1.74 ± 0.039
Sand dune	45.8 ± 0.43*	0.24 ± 0.031*	1.84 ± 0.059

1) Mean of 65 leaves of for 13 sample trees.

* *p* < 0.01.

2-4 ハンリュウの葉面コンダクタンス変化の説明要因

2-4-1 目的

次節ではハンリュウの水分生理現象を SPAC モデルで説明することを試みる。それには SPAC モデルの重要なサブモデルである蒸散を制御するパラメーター、葉面コンダクタンスを制御する要因について検討する必要がある。葉面コンダクタンスの制御モデルについて、Jarvis (1976) [40] は、既往の文献を整理し、いろいろなタイプの関数を提示している。Yahata (1987) [135] はスギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) の水分動態モデルの作成に際して、そのうち、光量と水ポテンシャルの二要因によって記述するモデルを採用している。一方、亜高山帯や熱帯モンスーン地域の樹木については、年間を通じて光量と大気飽差あるいは葉と大気の絶対湿度差の2つの要因によって記述できるとする報告がある [27, 45, 46, 133]。本研究の調査地である、より乾燥の程度が強い温帯ステップ地域の樹木については、こうした観点の研究はなく、新たな検討が必要である。

そこで本研究ではポット実験と野外測定によって、実験的な土壌の乾燥過程と野外の自然条件におけるハンリュウの葉面コンダクタンスの変化を調べ、その過程を解析した。またその結果から、ハンリュウの葉面コンダクタンスの制御モデルについて検討を行った。

2-4-2 方法

(1) ポット実験

実験は1987年6月に中国内蒙古自治区のムウス砂地開発整治研究センターの実験圃場において行った。材料は、本センター苗圃において育成された挿し木後3年目

のハンリュウ苗木を用いた。苗高は70~80cmであった。苗木は5月上旬に4つのプラスチック製ポットにそれぞれ一本ずつ移植した。土は苗圃土壌を採取して使用した。土壌の水分特性を求めめるために、サイクロメーター (WESCOR社, HR33T, C-52) を用いて水ポテンシャルを測定した。図2-4-1に土壌水分特性を示す。図には後述する野外調査地の砂丘地の砂の水分特性も併示する。苗圃の土壌は細粒分も含み、砂丘地の砂と若干特性を異にしている。

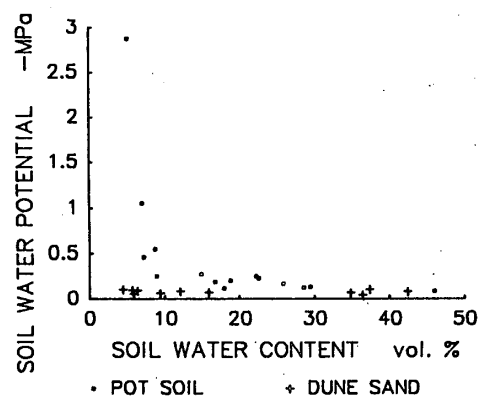


図2-4-1 ポット実験の供試土壌と野外測定調査地の砂丘砂の体積含水率-水ポテンシャル関係。

Fig.2-4-1 Water content-potential relationships of the soil of the pot experiment and the dune sand of the study field.

実験は、予め十分に灌水を継続した供試個体がある時点で灌水を止め、その後の土壌含水量、気孔開度の変化を調べる方法で行った。用意した4ポットのいずれも測定に入る前、6月8日より、自然降雨をさけるためビニールハウスに入れ、夕方、毎日充分に灌水を行った。対照区を1ポット用意し、これには実験期間中は、毎日、夕

方灌水を行った。この個体を個体1とした。個体2のポットは6月18日から、個体3は6月17日から、個体4は6月13日から灌水を停止して、6月18日より全個体一斉に測定を開始し、6月23日まで継続した。

葉面コンダクタンスは定常型ポロメーター (LI-COR 社, LI1600) を用いて測定した。測定は夜明けから日没まで1時間毎に測定することとし、朝7時より夕方20時まで測定した。測定時刻には、各サンプル、3回測定を行い、値を平均した。蒸散速度・光量子束密度・気温・湿度についても、ポロメーターより得られるデータを使用した。大気飽差はその気温と湿度のデータより換算した。

水ポテンシャルはプレッシャー・チャンバー (大起理化, DIK-7000) で測定した木部圧ポテンシャルの値を用いた。測定は夜明け前は全個体について行い、枝葉を1サンプルずつ採取して即座に測定した。日中は3時間に1回ぐらいの割合で測定した。

土壌含水率は各個体をポットごと秤量することによって推定した。実験終了後に土壌と植物体の乾重量、ポットの重量を測定した。そのデータをもとに、実験時のポット重量より土壌の重量含水比を求め、別に求めた土壌の比重から体積含水率を推定した。ポット重量の測定は、毎朝測定開始時に行った。

(2) 野外測定

調査対象木は2-1節の毎木調査を行った林帯から5本を選んだ。うち2本は *Carex duriuscula* (カヤツリグサ科) が優占する湿性草地に生育し、1本は砂丘の裾、2本は砂丘の斜面上に生育していたものであり、測定木No. 1～

3は前節の調査木と同一である。測定木の形状と立地条件を表2-4-1に示す。増田ほか (1988) [72] によると、草地と砂丘地は同一の地下水面を有している。草地では地下水面が浅いために土壌水分量は多い。一方、砂丘上は比高が高いために、地下水位は低く、土壌水分量は少ない。

表2-4-1には葉面コンダクタンス測定直前の同年7月3日の土壌含水率を示した。含水率は2.5, 7.5, 12.5, 22.5, 42.5, 62.5, 82.5, 102.5, 122.5, 152.5, 182.5, 202.5, 222.5cmの各深度で根系の分布する範囲で調べた。No. 4, No. 5 測定木では根系調査を行っていないので、根系の分布が特定できず、含水率も記載していない。しかしその位置からNo. 4はNo. 1と同様、No. 5はNo. 2とNo. 3の中間的な状況にあると思われる。草地上、砂丘の裾の個体の根系の主要な分布は、土壌層の浅い位置にみられるが、その層の土壌水分量は大きかった。砂丘上の個体の根系が主として分布する砂丘中では土壌の含水量は小さかった。しかし砂丘上の個体の根系は深くまで展開し、最も深い位置では土壌含水量は十分に大きかった。

調査対象木の葉面コンダクタンスの測定を1987年7月4・6・8日の3日間終日行った。葉面コンダクタンスの測定はポット実験の場合と同様の方法で行った。調査木のうち草地、砂丘の裾、砂丘の各立地に生育する個体1本ずつについては、水ポテンシャルの測定を行った。水ポテンシャルは夜明け前とコンダクタンス測定時に測定し、夜明け前は各個体につき3点、その後は各個体につき1点測定した。測定はプレッシャー・チャンバー法によって行った。

表2-4-1 野外測定個体の形状と立地条件

Table 2-4-1 Dimensions and land condition of the sample trees of the field measurement.

No.	Age ¹⁾ (years)	DBH (m)	Height (m)	Land type	Ground level ²⁾ (m)	Volumetric soil water content ³⁾					
						Dominant root zone		Deepest root zone		Whole root zone	
						Depth(m)	Content(%)	Depth(m)	Content(%)	Depth(m)	Averaged content(%)
1	4	0.059	2.88	Meadow	0.88	0.225	10.8	0.225	10.8	0~0.30	7.9
2	4	0.070	3.41	Foot of sand dune	0.97	0.215	9.7	0.315	10.8	0~0.45	8.9
3	4	0.065	3.39	Sand dune	3.25	0.825	4.3	2.225	13.9	0~2.50	6.6
4	4	0.049	2.89	Meadow	0.83	-	-	-	-	-	-
5	4	0.056	3.30	Sand dune	2.32	-	-	-	-	-	-

1) Age shows years after cuttage planting.

2) Ground level is represented as height above groundwater table on July 3 in 1987.

3) Soil water content was measured on July 3.

(3) 通水抵抗 (R_p) の解析

気孔コンダクタンスおよび水ポテンシャルを制御する要因の一つとして通水抵抗 (R_p) を求めた。Van Den Honert(1948) [127] によると、定常状態の植物をめぐる水の動きは、位置ポテンシャル差を無視すれば、次のように表現される。

$$E = (\psi_s - \psi_l) / R_p \quad (2-4-1)$$

ここで E は系を移動する水のフラックス密度、 ψ_s は土壌の水ポテンシャル、 ψ_l は葉の水ポテンシャルを示す。 R_p は土壌から葉までの水移動の抵抗である。

ここで夜明け前の水ポテンシャル ψ_0 を ψ_s の推定値として考える。また E は単位葉面積あたりのフラックス密度とし、ポット苗では葉数も少なく、どの葉もほぼ同様に蒸散していると考え、ポロメーターで測定した蒸散速度を用いることとする。すると R_p は次式のように求めることができる [121]。

$$R_p = (\psi_0 - \psi_l) / E \quad (2-4-2)$$

2-4-3 結果

(1) ポット実験の結果

図2-4-2にそれぞれの測定日における各個体の葉面コンダクタンスの変化を示す。個体4と6月23日の個体3をのぞいて、各個体とも朝方9~11時頃まで次第に値が上がり、その後日中気孔開度がやや低下する同じような日変化パターンを示している。早くに灌水を停止した個体4と6月23日の個体3では明らかな気孔閉鎖が認められる。このように明らかな日変化パターンの違いが認められるため、今後はいくつかの観測値のグループに分けて解釈を進める。毎日十分に灌水が行われている対照区個体の観測値を標準グループとする。明らかな気孔閉鎖が認められた個体4および6月23日の個体3を明らかに水ストレスがみられるグループとして強ストレス・グループとする。その他の観測値は明らかな気孔閉鎖は認められないが、灌水は停止して若干の水ストレス下にはあると考えられることから、弱ストレス・グループとした。

図2-4-3に光量子束密度、気温、大気飽差の各微気象要因と葉面コンダクタンスの関係を示した。標準グループと弱ストレス・グループではそれぞれの気象変数と関係がみられる。すなわち光量とは飽和型の関係を示し、気温とは最適値域が存在する一山型の関係を示すように見える。飽差とは1.5kPa以上では負の相関関係を示している。一方、強ストレス・グループでは、これらの要因とは明らかに無相関であった。

図2-4-4には水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの

関係を示す。葉面コンダクタンスは、水分状態にかかわらず光量に従って変化するので、比較の対象になる値として、図2-4-3よりほぼ飽和に達していると思われる光量子束密度 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合の値を大きな記号で示した。ここでは両者の間に明瞭な関係は読み取れない。むしろ弱ストレス・グループと強ストレス・グループは水ポテンシャルの値は同様であるのに、葉面コンダクタンスは異なっている。一方標準グループと弱ストレス・グループは水ポテンシャルは異なっているにもかかわらず、葉面コンダクタンスは同様である。

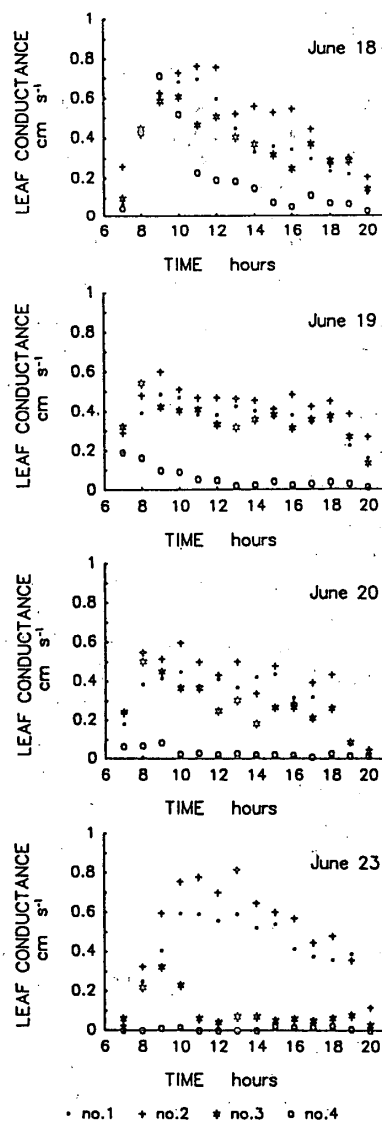


図2-4-2 ポット実験における各供試個体の葉面コンダクタンスの日変化。

Fig. 2-4-2 Diurnal changes of leaf conductance of the samples in the pot experiment. No.1 was kept well watered. Watering was suspended for the others from the following date: No.2, June 18; No.3, June 17; No.4, June 13; respectively.

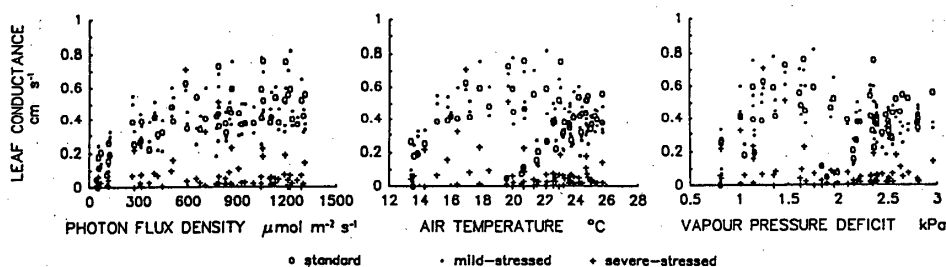
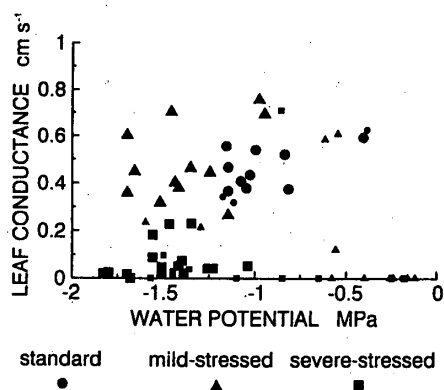


図2-4-3 ポット実験における気象要因と葉面コンダクタンスの関係の散布図。

Fig.2-4-3 Scattered diagram of leaf conductance against meteorological factors in the pot experiment.

図2-4-4 ポット実験における水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係. 図中の大きな符号は光量子束密度が $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合を、小さな符号はそれ以下の場合を示す。Fig.2-4-4 Relationships between water potential and leaf conductance in the pot experiment. Large symbol shows measurement with photon flux density more than $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and small symbol shows that less than $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

以上のように標準グループと弱ストレス・グループでは、葉面コンダクタンスは気象要因によって説明できるようにみえる。そこで、標準グループと弱ストレス・グループの葉面コンダクタンス値について、光量子束密度・気温・大気飽差の各気象要因のうち2変数あるいは3変数を用いて、最小二乗法による非線形回帰分析をおこなった。回帰式はJarvis (1976) [40] が提案したものを用いた。非線形回帰の計算は Gauss-Newton 法と Simplex 法の二つの方法を用いた。モデルの選択にあたっては、収束が得られたもののうちで、赤池の情報量基準(AIC)が最も小さいものを最適として採用した。プログラムは山岡・谷川原 (1983) [136] を使い、パーソナル・コンピュータで計算した。その結果、光量子束密度 Q ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と大気飽差 δe (kPa) を独立変数にとった次のモデルが最も良い適合を示した。

$$g_1 = a_1 Q / (1 + a_2 Q) \cdot (1 - b \delta e) \quad (2-4-3)$$

回帰式のパラメーターは表2-4-2に示す。(2-4-3)式の寄与率は高く、葉面コンダクタンスの日変化が、光量と大気飽差でよく説明できることを示している。なお気温を含めた3変数の式でも、寄与率は0.002上がるだけで、ほとんど違いがなく、気温独自の寄与は無視できる程度であった。その原因としては、短期間の実験であり、その間の気温の変動が小さかったこと、気温と大気飽差の相関が高かったことが考えられる。

表2-4-2 ポット実験の標準グループ、弱ストレス・グループの葉面コンダクタンス・モデルのパラメーターと寄与率

Table 2-4-2 Parameter and ratio of contribution of the leaf conductance model of standard and mild-stressed group in the pot experiment.

a_1	a_2	b	r^2
2.841×10^{-3}	2.166×10^{-3}	0.2083	0.70

図2-4-5に蒸散速度と水ポテンシャルの関係を示す。この関係の回帰直線の傾きがそれぞれのグループの通水抵抗を示している。傾きは負であるから、傾きの絶対値が大きいほど抵抗が大きいことを示す。標準グループの抵抗は小さく、弱ストレス・グループはやや大きかった。強ストレス・グループでは有意な回帰直線が得られなかった。水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係で、標準グループと弱ストレス・グループの葉面コンダクタンスが変わらないのに水ポテンシャルが異なっているのは、弱ストレス・グループで通水抵抗が増大しているためと解釈することができる。

次に土壤乾燥過程における水ポテンシャル、葉面コンダクタンス、通水抵抗の日中平均値と夜明け前の水ポテンシャルの変化を検討する。通水抵抗は(2-4-2)式より求めた。日中平均値は、10時から18時の間がほぼ光量子

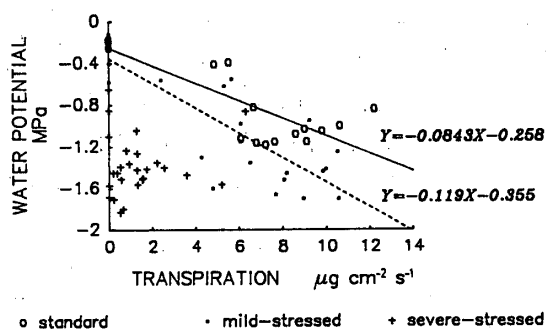


図2-4-5 ポット実験における蒸散速度と水ポテンシャルの関係。実線は標準グループの、破線は弱ストレス・グループの回帰直線を示す。

Fig.2-4-5 Relationships between transpiration rate and leaf water potential in the pot experiment. Solid line shows the regression line of the standard group and broken line shows that of the mild-stressed group.

束密度が $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上だったので、その間の値を各測定日毎に平均し、測定値が2個以下の場合には除外した。図2-4-6に土壌含水率と葉面コンダクタンスの関係を示した。葉面コンダクタンスの値は対照区の一日の平均値を1とした場合の各処理区の相対値で示す。葉面コンダクタンスは土壌含水率10%以上ではほぼ一定で、それ以下で低下しはじめ、8%以下では顕著に低下している。

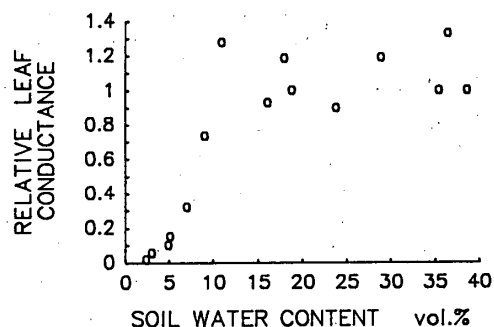


図2-4-6 ポット実験における土壌含水率の減少にともなう葉面コンダクタンスの相対値の変化。

Fig.2-4-6 Changes in leaf conductance as a course of soil moisture depletion in the pot experiment.

図2-4-7に土壌含水率と夜明け前の水ポテンシャル、日中の水ポテンシャルの関係を示した。夜明け前の水ポテンシャルは植物の基底的水分状態の指標で、土壌水分状態を反映する値とされている。値は土壌含水率8%以下で、含水率の低下とともに低下している。一方、日中の水ポテンシャルの平均値は、含水率25%以下で顕著に低下するが、最も乾燥した1点を除き、-1.5MPaを下回ることはなかった。最も乾燥した点では-1.75MPaに

低下したが、当該個体の夜明け前の水ポテンシャルは-1.60MPaで、土壌の永久萎凋点-1.58MPaと一致している。また吉川ら (1992) [137] によると、水分条件のよい立地にあるハンリュウが膨圧を喪失する水ポテンシャルは-1.74MPaであり、永久萎凋点に至って初めて、膨圧の喪失が日中継続したことを示している。

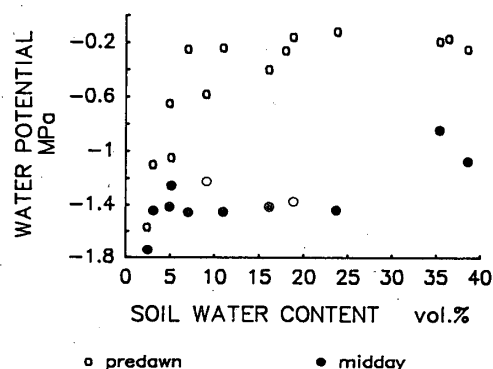


図2-4-7 ポット実験における土壌含水率の減少にともなう夜明け前と日中の水ポテンシャルの変化。

Fig.2-4-7 Changes in pre-dawn and midday leaf water potential as a course of soil moisture depletion in the pot experiment.

図2-4-8に土壌含水率と通水抵抗、通水コンダクタンスの関係を示した。通水コンダクタンスは通水抵抗の逆数である。通水抵抗が含水率25%以下でやや上昇し、8%以下で含水率の低下にともなって顕著に増加しているのがわかる。図2-4-1によると含水率8%は-0.5MPaあたりに相当し、いわゆる土壌の初期萎凋点とほぼ一致する。

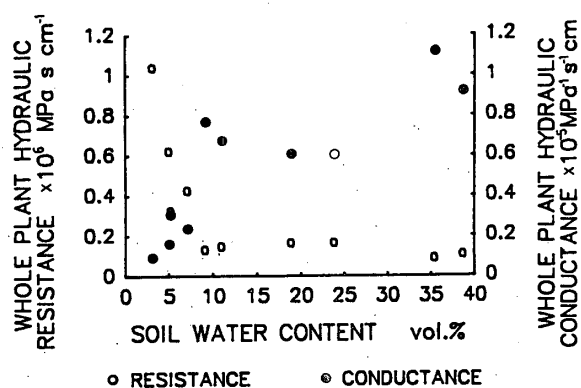


図2-4-8 ポット実験における土壌含水率の減少にともなう通水抵抗の変化。

Fig.2-4-8 Changes in whole plant hydraulic conductance as a course of soil moisture depletion in the pot experiment.

(2) 野外測定の結果

図2-4-9にそれぞれの測定日における各野外測定個体の葉面コンダクタンスの変化を示す。日変化パターンはどの個体もポット実験の標準グループ、弱ストレス・グループと同様に日中低下する似た形である。しかし、砂丘斜面上の個体の値は、湿性草地や砂丘の裾の個体の約1/2で、立地によって大きく異なっていた。表-1に示したように、砂丘上の個体では、根の分布域の土壌の平均含水率や主分布域の含水率が他に比べて低く、それがコンダクタンスの違いに反映していると考えられる。

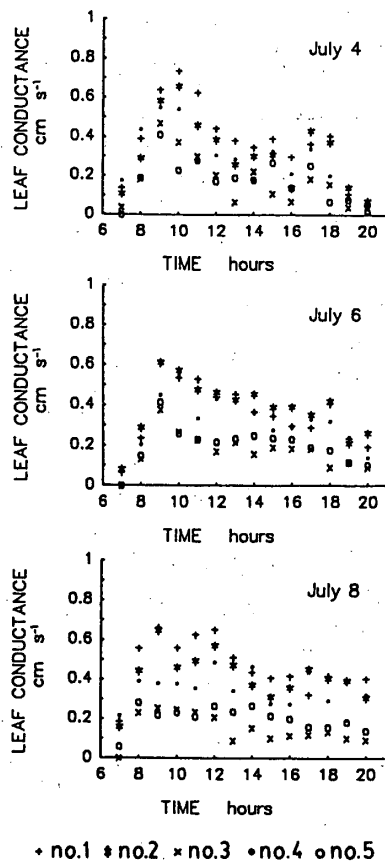


図2-4-9 野外測定における各測定個体の葉面コンダクタンスの日変化。

Fig.2-4-9 Diurnal changes of leaf conductance of the samples in the field measurement.

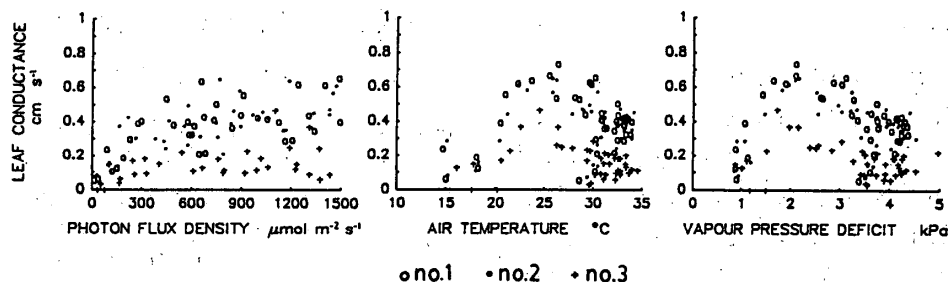


図2-4-10 野外測定における気象要因と葉面コンダクタンスの関係の散布図。

Fig.2-4-10 Scattered diagram of leaf conductance against meteorological factors in the field measurement.

図2-4-10に、夜明け前の水ポテンシャルを測定した3個体の葉面コンダクタンスと光量子束密度、気温、大気飽差の関係を示す。いずれも各気象値と関係があることを示す。ただし、その関係は、草地上のNo.1と砂丘の裾のNo.2では似ているが、砂丘上のNo.3では異なっていた。

図2-4-11にそれら個体の水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係を示した。光量子束密度 $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合の値を大きな符号で示した。草地上の個体と砂丘の裾の個体はほぼ同じ分布を示す。一方、砂丘上の個体では、水ポテンシャル値はそれらと同様でも、葉面コンダクタンスは顕著に低かった。すなわち立地による葉面コンダクタンスの違いは、測定時の水ポテンシャルの違いでは説明できなかった。

またNo.1, No.2, No.3個体の夜明け前の水ポテンシャルの平均値は、それぞれ-0.28, -0.29, -0.30といずれも高く、個体間に有意差はなく、立地による葉面コンダクタンスの違いは、夜明け前の水ポテンシャルでも説明できなかった。表2-4-1からわかるように、砂丘上の個体でも、根の最深到達部の土壌含水率は10%以上と十分に高いため、蒸散のない夜明け前の水ポテンシャルは草地上の個体と同様に回復すると考えられる。これらのことからコンダクタンスの小さい砂丘上の個体は、水ポテンシャル値が低下するほどの強いストレスにさらされていたわけではないが、長期の穏やかなストレスにより葉面コンダクタンスが低下していたと考えられる。

各個体の葉面コンダクタンスについて、気象要因との間で非線形回帰分析を行った。その結果、ポット実験と同様に、いずれの個体についても、(2-4-3)式が最も良い適合を示した。各測定木のパラメーターは表2-4-3に示す。No.5個体では寄与率は低い、その他の個体では高く、葉面コンダクタンスの日変化が、光と大気飽差でよく説明できることを示している。

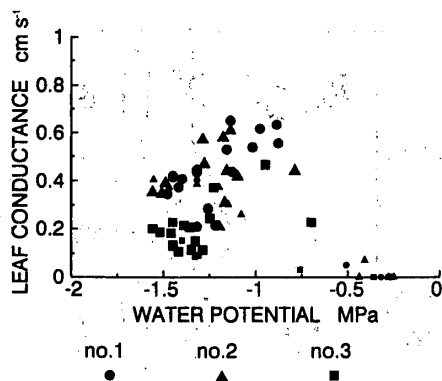


図2-4-11 野外測定における水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係。図中の大きな符号は光量子束密度が $600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合を、小さな符号はそれ以下の場合を示す。

Fig.2-4-11 Relationships between water potential and leaf conductance in the field measurement. Large symbol shows measurement with photon flux density more than $600 \mu \text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ and small symbol shows that less than $600 \mu \text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$.

表2-4-3 野外測定個体の葉面コンダクタンス・モデルのパラメーターと寄与率

Table 2-4-3 Parameter and ratio of contribution of the leaf conductance model of the field samples.

No.	Parameter			r^2
	a_1	a_2	b	
1	2.959×10^{-3}	2.785×10^{-3}	0.1226	0.75
2	2.724×10^{-3}	3.389×10^{-3}	0.08355	0.69
3	1.240×10^{-3}	2.277×10^{-3}	0.1514	0.59
4	3.284×10^{-3}	4.160×10^{-3}	0.1305	0.60
5	2.023×10^{-3}	5.884×10^{-3}	0.07766	0.45

2-4-4 考 察

葉面コンダクタンスの変化は、日変化、土壌の乾燥過程、立地条件という3つの異なる相で生じていた。日変化は、強ストレス・グループを除き、ポット実験、野外測定ともに、光量子束密度と大気飽差の二要因でよく説明できた。ポット実験の土壌乾燥過程における変化は、土壌含水率10%以下の強い乾燥領域で、土壌水分の減少に従っていた。野外測定における立地間の違いは、根の主分布域の土壌水分量あるいは根の分布域の平均土壌水分量との関係が推察されたが、今回はデータが少なく、量的な検討には至らなかった。

次にそれらの変化の生理的要因について考察する。気

孔開閉の生理機構は、現在たいへん議論の多い問題である。水ストレス以外の要因では、光の強度とは正の、二酸化酸素濃度とは負の相関関係があることは明らかである。水ストレスについては、従来、一般的には、水ポテンシャルと膨圧が気孔開閉の主たる要因と考えられてきた[65]。今回のように水ポテンシャルが有力な要因として認められない場合、現在では次のような異なる考えも提案されている。

コンダクタンスの日変化では、光以外に大気飽差との関係が強かったが、水ポテンシャルに関わりなく、表皮周辺の乾燥した空気が気孔閉鎖を引き起こすという報告がある[67, 71, 104, 107, 108, 109]。土壌の乾燥過程では、気孔閉鎖に対する土壌水分状態の直接的影響を重視するものがあり[1, 26, 32, 74, 125, 126, 142]、葉の水ポテンシャルの変化によらない root-to-shoot communication の重要性が指摘されている[2, 20, 142]。

ところでプレッシャー・チャンバー法の通常法による測定では、蒸散量が多い場合、実際の水ポテンシャルとかなりの誤差を生じるとする報告がある[28, 38]。本研究では葉面コンダクタンスと水ポテンシャルの間には明瞭な関係は読み取れなかったが、そのような測定誤差によって生じたばらつきのために、関係が不明瞭になった可能性もある。これについては、今後、サイクロメーター法や、あるいはプレッシャー・チャンバー法でも極力サンプルの水分消失を防ぐ方法[28]などによって、さらに検討を重ねる必要がある。

立地間の違いは、日変化を測定した5個体にかぎらず、日中の同時時間帯に多数測定した結果でも認められている[57]。気孔反応には履歴がきき、一度水ストレスを経験し、コンダクタンスが低下した個体では、再び水分状態が回復しても、しばらくコンダクタンスは完全に回復しないことが報告されている[65, 105]。砂丘上の個体は、それに類する長期のストレス効果によって、値が低かったのではないかと考えられる。調査地の個体では、葉の形態にも顕著な違いがみられたが[58]、そうした形態的反応も同様の反応と考えられる。半乾燥地で生き残ってきた樹木は、強いストレスにさらされる前に、多くの場合はそれを回避するように振る舞っているであろう。そういう意味では、穏やかなストレスが常態であり、それに対する反応の研究は重要である。

2-5 土壌水分条件の異なる立地に生育するハンリュウの水分動態の比較解析

2-5-1 目 的

これまで述べたように、ハンリュウは立地条件によっ

てその形態や生理的特性に大きな違いがみられる。すなわち、湿性の草地に生育するものでは根系は浅く、 T/R 率が高い。個葉面積、比葉面積が大きく、葉面コンダクタンスが大きかった。一方、砂丘上に生育するものではそれらの特性が逆の性質を示した。立地条件は主として土壌水分条件に規定されていると考えられ、以上のような形態的・生理的差異は、水環境に対するハンリュウの反応と考えることができる。

そのような個体レベル・器官レベル・組織レベルの形態や生理的特性の違いは、個体にとってどのような意味を持っているのであろうか。その間に答えることは、本種の水分条件に対する反応様式を総合的に理解し、今後の半乾燥地の緑化を考える上で貴重な知見になるものと思われる。本論文では上記の形態的・生理的な個別の特性が個体レベルで統合され、どのような意味を持つかを検討するため、土壌-植物-大気連続体 (SPAC) モデルによる解析を試みた。SPAC の考え方による水移動モデルでは、個体全体の水分動態を一つのシステムとしてとらえる。そこでは、形態的特性や生理的特性は、動態を制御するパラメーターとして位置付けられ、系全体に対する働きを評価することができる。

ところで野外の樹木の水分動態に関する研究は、これまで、立地間の比較という視点からの研究は行われていない。ムウス砂地では地下水位が高いため、砂丘地帯においても、しばしば、砂丘と湿性の草地が混在している。そのため土壌水分条件が著しく異なる両立地が近接しており、比較に適した条件となっている。しかも、植栽されたハンリュウは同齢のさし木であり、材料の条件としても高い一様性を期待することができる。本節では、2-2節の形態的調査を行った個体と同一の個体を対象に、それらの個体を同時に調べることによって、水分動態特性を比較し、ハンリュウの水分条件に対する総合的な反応様式を検討した。

2-5-2 方法

(1) SPAC モデルの構造

解析に用いるモデルの概念を図2-5-1に示す。樹木をめぐる実際の水の流れは三次元で複雑に集合、分岐しているが、これまでの SPAC モデルによるシミュレーションでは多く一次元モデルを採用している [41, 106, 121, 132, 135]。本論文でもそれらにならって一次元モデルを採用した。モデルは蒸散、樹体内の水の貯留、土壌から葉への通水という3つのサブ・モデルにより構成される。モデルの説明にはいる前に、モデルの基準単位について断っておく。モデルは単木の水分動態を記述するものであるが、本モデルが主として葉の特性に関するパラメー

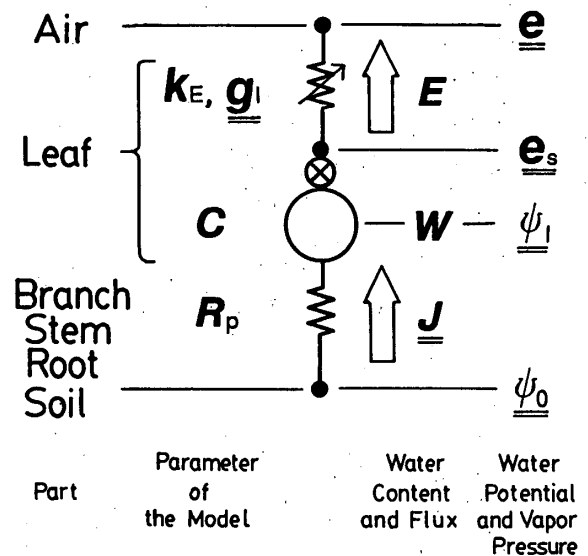


図2-5-1 本論文の SPAC モデルの概念図。二重下線は実測値を示す。記号は本文参照のこと。

Fig.2-5-1 Diagram of the SPAC model. Double under-line shows the measured value.

ターによって構成されていること、単木あたりの表現では、パラメーターが個体サイズの影響を受けるために、個体間の比較には適さないことなどの理由により、変数、パラメーターは原則として単位葉面積あたりで表現することとした。以下にモデルの数学的構成について説明する。

蒸散のサブモデルは以下の様に構成される。樹冠表面に位置する葉の蒸散速度 E_1 ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は、次のように求められる [19, 29]。

$$E_1 = \frac{e_i - e}{(1/g_1 + r_b) \cdot P} \times M_w \quad (2-5-1)$$

ただし e_i , e はそれぞれ葉内、大気の水蒸気圧 (kPa) を、 g_1 は葉面コンダクタンス ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 r_b は境界層抵抗 ($\text{m}^{-2} \text{s mol}^{-1}$) を示す。 P は大気圧で、調査地の標高を考慮し 87.2 kPa を与えた。 M_w は水の分子量で 0.01802 kg/mol である。

樹冠内には被陰葉もあるので、個体内の葉の平均的な蒸散速度 E ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は、 E_1 に補正係数 k_E をかけて求められるものとする。また葉温が気温と等しく、葉内の水蒸気が飽和状態と仮定すると、 e_i はその気温における飽和水蒸気圧 e_s に置き換えられる。以上の仮定の下に E は次のように求められる。

$$E = k_E \times \frac{\delta e}{(1/g_1 + r_b) \cdot P} \times M_w \quad (2-5-2)$$

ここで δe は大気飽差 (kPa) である。

g_1 はポロメーター法によって実測される。前節で述べたように、 g_1 の日変化は次式のように光と飽差から良い推定を得ることができる。独立変数としては、気象観測データの日射 I (W m^{-2}) と大気飽差 δe を用いた。

$$g_1 = \frac{a_1 I}{a_2 I + 1} \times (1 - b \delta e) \quad (2-5-3)$$

パラメーター a_1 , a_2 , b は実測値から非線形最小二乗法によって求めた。

次に土壌から葉への通水に関するサブモデルについて説明する。樹体内のフラックスは次式で表すことができる [41, 132, 135]。

$$J = \frac{\psi_s - \psi_1 - \psi_g}{R_p} \quad (2-5-4)$$

ここで J は葉面積あたりの樹液フラックス密度 ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 ψ_s , ψ_1 は葉と土壌の水ポテンシャル (MPa)、 ψ_g は土壌と葉の位置の違いによって生じる重力ポテンシャル (MPa) である。 R_p は土壌から葉への水の流れを制御するパラメーターで、通水抵抗 ($\text{MPa m}^2 \text{s kg}^{-1}$) である。抵抗は実際には通水の経路にあたるそれぞれの器官によって生じているものであるが、ここでは個体全体をこみにして考えることとした。

夜明け前の蒸散がなく、樹液フラックスもない状態を仮定すると、(2-5-4) 式より次式を得る。

$$\psi_0 = \psi_s - \psi_g \quad (2-5-5)$$

ここで ψ_0 は夜明け前の葉の水ポテンシャルであり、(2-5-5) 式は葉と土壌の水分状態が平衡している状態を示す。

(2-5-4) 式を (2-5-5) 式に代入すると次式を得る [121]。

$$J = \frac{\psi_0 - \psi_1}{R_p} \quad (2-5-6)$$

(2-5-6) 式を土壌から葉への通水のサブモデルとした。 J はヒートパルス法によって実測される。その方法の詳細は後述する。 R_p は直接に計測することはできず、調査地の ψ_0 ・ ψ_1 ・ J の実測値から (2-5-6) 式を用いて求めた。 ψ_1 は葉層の平均的な水ポテンシャルで表されることが望ましい。しかし、その推定は困難であるので、ここでは、水移動の駆動力として重要と考えられる樹冠表面の光条件のよい枝葉の水ポテンシャルを測定し、 ψ_1 とすることにした。

樹体内の水の貯留のサブモデルでは、枝・幹・根の保水力を考慮せず、葉層の貯留だけを考慮した。貯留の機能は器官の水ポテンシャルと含水量の関係によって決まる。葉の水ポテンシャル ψ_1 が葉の含水量 W (kg m^{-2})

の減少にともなって直線的に低下すると仮定すると、 ψ_1 は W から次式によって求められる [41, 42, 88, 132]。

$$\psi_1 = - \frac{W_{\max} - W}{C} = - \frac{1 - \theta}{C_r} \quad (2-5-7)$$

ここで $W_{\max}$ (kg m^{-2}) は葉の飽水時の含水量を、 θ は相対含水量を示す。 C ($\text{kg m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$) は葉の単位面積あたりの保水力を示す係数である。 C_r (MPa^{-1}) は $C_r = C / W_{\max}$ であり、葉の水分特性を示し、Pressure-Volume 法により求めることができる。吉川ら (1992) [137] が対象木についてしらべているので、その値を用いた。 $W_{\max}$ は調査対象木の一部の枝葉を水切り採取し、一晚十分に吸水させた後に、葉の生重量、乾重量と葉面積を測定して求めた。

葉面積あたりの含水量 W (kg m^{-2}) の変化は、樹液流による流入と蒸散による損失の差なので、ある時刻 $t + \Delta t$ の $W_{t+\Delta t}$ は次式によって決まる。

$$W_{t+\Delta t} = W_t + J - E \quad (2-5-8)$$

以上 (2-5-2), (2-5-3), (2-5-6) ~ (2-5-8) 式によって個体の水分動態モデルを構成した。モデルの妥当性についてはシミュレーションを行って実測値との対応を検討した。

(2) 蒸散量・樹液流量・木部圧ポテンシャルの測定方法

実測値の測定方法について述べる。測定は1987年7月4, 6, 8日の3日間終日行った。

気孔コンダクタンスの測定はポロメーター法によって行った。測定は夜明け前から日没まで一時間毎に行い、各個体毎に光の十分に当たっている葉3葉を測定した。測定には定常型ポロメーター (LI-COR社LI1600) を用いた。

樹液流速度はヒートパルス法によって測定した。各個体についてそれぞれ測定点を2点とり、夜明け前から日没まで30分毎に行った。装置は林電工HP-1蒸散流速計を用いた。ヒートパルス速度の算出にはCloss (1958) [18] によって提案され、Swansonら (1981) [120] によって修正された方法を用いた。直径2mmのセンサーを用いた場合のヒートパルス速度 HPV (mm s^{-1}) は次のように推定される。

$$HPV = 0.003289 + 1.072 \times (x/2t) + 31.32 \times (x/2t)^2 \quad (2-5-9)$$

ここで x はヒーターとそれをはさんで上下に設定されたサーミスタとのそれぞれの間隔の差を示し、今回は5

mmである。 t はヒーター加熱後、上・下流のセンサーの差温が加熱前のそれと等しくなるまでの時間(s)を示す。

測定されるヒートパルス速度は樹幹断面上の一点のものであるから、個体の全樹液流量を知るためには、樹冠断面における樹液流速の分布状況を把握する必要がある。予め樹幹断面を半径方向に沿って層化し、それぞれの層のヒートパルス速度分布を求めた。一本のセンサーを固定しておいて、そのほかのセンサーを深さを変えて移動させて測定した。層は2mm毎とし、4方向よりセンサーを挿入した。固定センサーと移動センサーの測定値の比をとることによって、測定時刻の違いによる条件の変化を相殺した。

測定日当日は、速度のピークが存在する位置にセンサーを固定してヒートパルス速度を測定した。その値から幹断面の速度分布を考慮して、次のように HPV_{vol} ($mm^3 s^{-1}$) を求めた。 HPV_{vol} は単木あたりの流量に対応する値で、ここでは体積ヒートパルス速度とよぶ。

$$HPV_{vol} = \sum_{i=1}^n 2\pi \Delta r r_i k_i \cdot HPV \quad (2-5-10)$$

ここで n は幹断面上のヒートパルス速度分布の全層数を、 Δr は層厚(mm)を、 r_i は幹断面の中心を原点とした場合の第 i 層の半径方向の位置(mm)を、 k_i は第 i 層の速度分布の相対値を、 HPV は測定点のヒートパルス速度を示す。なおNo. 2・3 個体についてはさらに本測定後に実際の吸水量との関係を調べ、樹液流量の測定法の妥当性を検討した。吸水量は夜明け前に地際より幹を切断し、切断面を水を張ったポットにつけ、ポット内の水量の減少量を測定することによって求めた。

木部圧ポテンシャルは大起理化DIK-7000植物水分張力測定器を用い、プレッシャー・チャンバー法によって測定した。測定は、夜明け前と以後2〜3時間おきに行い、夜明け前は各個体毎に3点、日中は各1点ずつ、樹冠部の光のよくあたっている枝葉を採取した。

気象データはセンターに設けられた気象観測露場のものを用いた。データは30分おきのものである。なお時刻は中国の標準時である北京時間を採用した。ムウス砂地は北京よりかなり西方にあり、かつ調査当時は夏時間を採用していたため、データ中の時刻は太陽時より2時間近く早くなっていることを断っておく。

2-5-3 パラメーターの算出

(1) 葉面コンダクタンス g_l に関するパラメーターの算出

3日間の実測データを用いて、(2-5-2) 式について非線形最小二乗法による回帰を行い、パラメーターを決めた。計算は Gauss-Newton 法と Simplex 法の二つの方法を用いて最適解を求めた。プログラムは山岡・谷川原(1983) [136] のものを用いた。いずれも良い相関を得ることができ、寄与率は70%以上であった。

(2) 葉面積あたりの樹液フラックス密度 J 、蒸散フラックス密度 E の推定と k_E の算出

図2-5-2は体積ヒートパルス速度 HPV_{vol} と幹断面よりの吸水量の関係を示したものである。No. 2・3ともに直線的な相関を示すが、その傾きは1とは若干ずれていた。

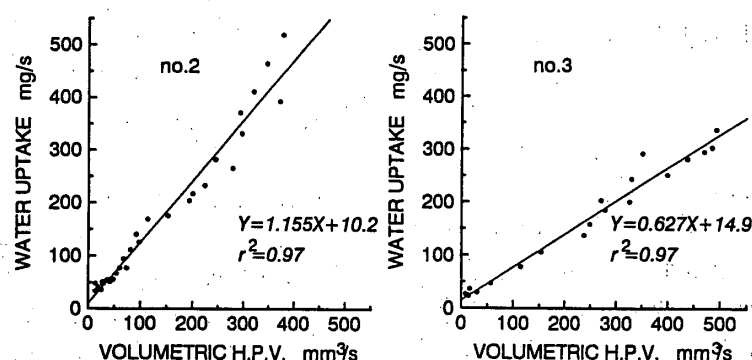


図2-5-2 No.2個体とNo.3個体の体積ヒートパルス速度 (HPV_{vol}) と吸水量の関係。

Fig.2-5-2 Relationships between volumetric heat pulse velocity (HPV_{vol}) and water uptake rate of No.2 and No.3 trees.

Swansonら(1981) [120] の補正を用いた方法による樹液流速の推定はオーダーとしては比較的良好な値を得るが、正確な推定にはやはり個体毎に実樹液流量との関係を求めることが必要といえよう。No. 2 と No. 3 につい

ては吸水量を実樹液流量と考えて、図中の回帰式を用いて、単木あたりの樹液流速を推定することにした。

単木あたりの樹液流速を総葉面積でわって、樹液フラックス密度 J ($kg m^{-2} s^{-1}$) を求めた。図2-5-3は J

と葉面コンダクタンスの実測値から求めた代表葉の蒸散速度 E_1 の関係を示したものである。樹液フラックス密度 J と個体の平均的な蒸散速度である蒸散フラックス密度 E はかりに時間的な遅れがあっても、一日の単位では平衡しており、特に日中の蒸散の安定した時間帯では、両者は一対一の関係にあることが見込まれる。よって図2-5-3は E と E_1 の関係を示すともいえる、その傾きは補正係数 k_E を示す。砂丘の裾のNo. 2では $k_E < 1$ で、砂丘上のNo. 3では $k_E > 1$ なる関係になっている。No. 2では葉層が厚く、一部の葉が庇陰を受けることから、平均的な蒸散速度 E は光条件の十分な葉の値である E_1 より低くなったと考えられる。一方、No. 3は個葉の面積は小さく、葉の重なりも少ない。また、砂丘上では日中、湿度が草地上より低くなることが調べられている。よって E_1 の算出に用いている気象観測露場の湿度は砂丘上の実際の湿度より高かったことが考えられる。そのため E が E_1 よりやや大きくなったのではないかと考えられる。

No. 1については吸水法によって実樹液流量が求められていない。しかし草地上で気象条件は露場とほぼ同様であると考えられること、葉量が少なく葉どうしの庇陰も小さいと考えられることから、 E_1 と E はほぼ等しい関係にあることが推測される。そこで $k_E = 1$ と仮定した。No. 1の樹液フラックス密度 J は、以上のようにして得た蒸散フラックス密度 E と HPV_{vol} のあいだで回帰式を求め、その係数を HPV_{vol} にかけて推定した。

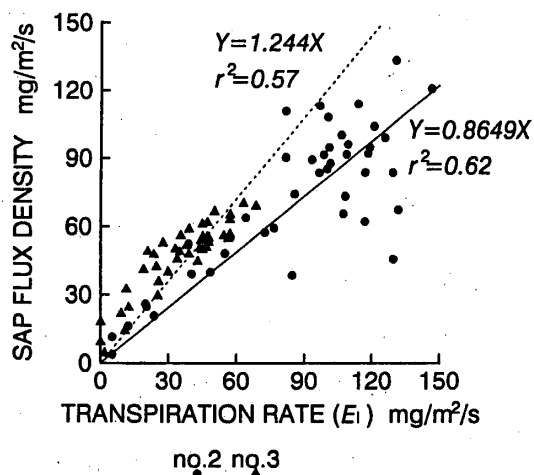


図2-5-3 No.2個体とNo.3個体の樹冠表面の葉の蒸散速度(E_1)と樹液フラックス密度(J)の関係。

Fig.2-5-3 Relationships between transpiration rate on canopy surface (E_1) and sap flux density on leaf area basis (J) of No.2 and No.3 trees.

(3) 葉面積あたりの水移動抵抗 R_p の算出

図2-5-4に樹液フラックス密度 J と水ポテンシャル ψ_1 の関係について示す。(2-5-4)式よりその関係は個体の水移動抵抗 R_p を示す。図の傾きは、No. 1とNo. 2はほぼ等しく、No. 3が大きかった。よって砂丘上のNo. 3では特に R_p が大きいことがわかる。また図中の樹液流速と水ポテンシャルの関係は、必ずしも直線的なものではなく、流速が早くなると水ポテンシャルの低下率は小さくなっている。すなわち流速の早い状態では R_p が低下していると解釈される。この R_p の流速従属性の原因についてはいくつかの仮説が提示されているが、まだよくわかっていない[42, 65]。今回のモデルではその非線形性は考慮せず、定数として扱うことにし、流速の早い10時から17時までの値から R_p を求めた。

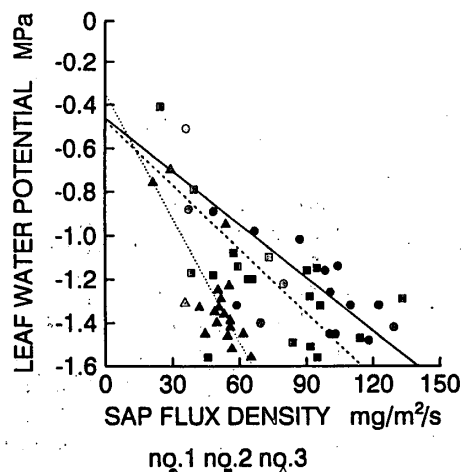


図2-5-4 各個体における樹液フラックス密度(J)と葉の水ポテンシャル(ψ_1)の関係。実線はno.1の、破線はno.2の、点線はno.3の関係を示す。

Fig.2-5-4 Relationships between sap flux density (J) and leaf water potential (ψ_1). Solid line, broken line, and dotted line show relations in no.1, no.2, and no.3, respectively.

2-5-4 シミュレーションの結果

シミュレーションに用いたパラメーターと計算条件について表2-5-1にまとめて示す。 r_b はポロメーター測定時に境界層抵抗として採用した値をそのまま用いた。初期値である ψ_0 は各個体の測定値の平均値である。

測定日の気象データとシミュレーションの結果は図2-5-5~8に示す。いずれの個体ともに実測値と全体により適合を示したが、No. 3で14時前で樹液フラックス密度の計算値が高めに、14時以降で低めになった。また同じくNo. 3で、水ポテンシャルの計算値が14時以降で実測値より高い傾向にある。この原因としては、葉層の複

雑な構造を単一に簡略化したため生じた誤差,あるいは R_p が日変化を起こしていたことなどが考えられる。こ

のように一部に若干の食い違いはあるが,全体としてはモデルは実際によく再現しているといえよう。

表2-5-1 シミュレーションの計算条件

Table 2-5-1 Calculating condition of model simulation. Symbol means as follows: k_s , adjusting coefficient for canopy transpiration; r_b , boundary layer resistance; a_1 , a_2 , b , parameter for leaf conductance; R_p , whole plant hydraulic resistance on leaf area base; W_{max} , maximum leaf water content on leaf area base; C_r , relative leaf capacitance; ψ_0 , pre-dawn leaf water potential; respectively.

Parameter	Tree no.		
	1	2	3
k_s	1.000	0.8643	1.244
r_b ($s \cdot m^2 \cdot mol^{-1}$)	0.43	0.43	0.43
a_1	0.2058×10^{-2}	0.1845×10^{-2}	0.8203×10^{-2}
a_2	0.5066×10^{-2}	0.5128×10^{-2}	0.3096×10^{-2}
b	0.1330	0.1259	0.1711
R_p ($MPa \cdot s \cdot m^2 \cdot kg^{-1}$)	0.9419×10^4	1.112×10^4	1.970×10^4
W_{max} ($kg \cdot m^{-2}$)	0.7125	0.7206	0.8105
C_r (MPa^{-1})	0.02165	0.02260	0.02679
Initial condition			
ψ_0 (MPa)	-0.28	-0.29	-0.30
Calculation time unit			
Δt (s)	60	60	60

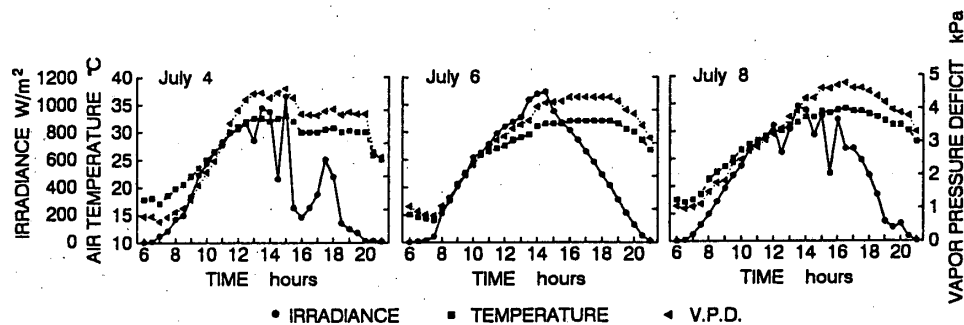


図2-5-5 シミュレーション期間中の気象条件の日変化。

Fig.2-5-5 Diurnal variance of meteorological condition.

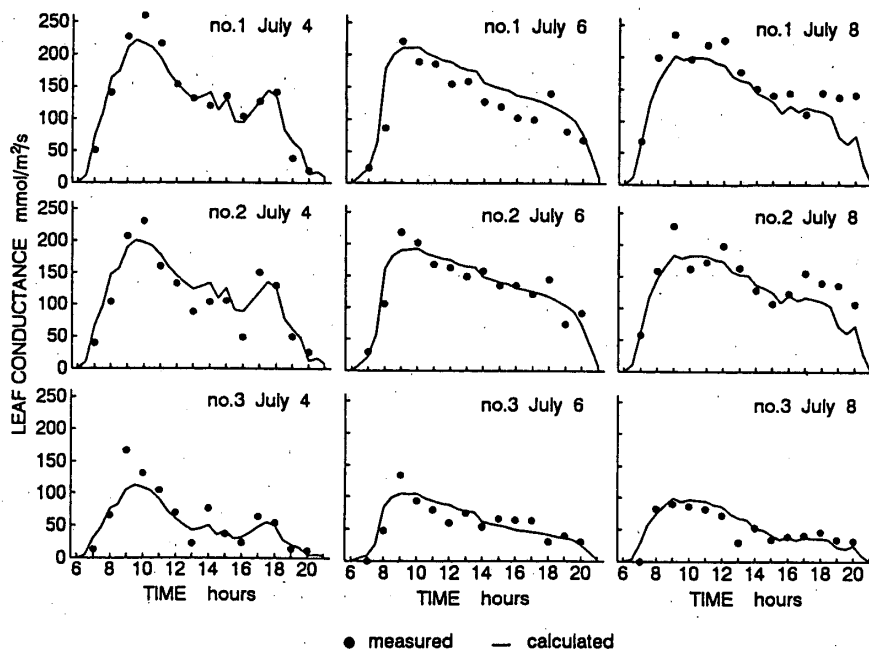


図2-5-6 シミュレーションの結果
(1) 葉面コンダクタンス。

Fig.2-5-6 Result of simulation
(1) leaf conductance.

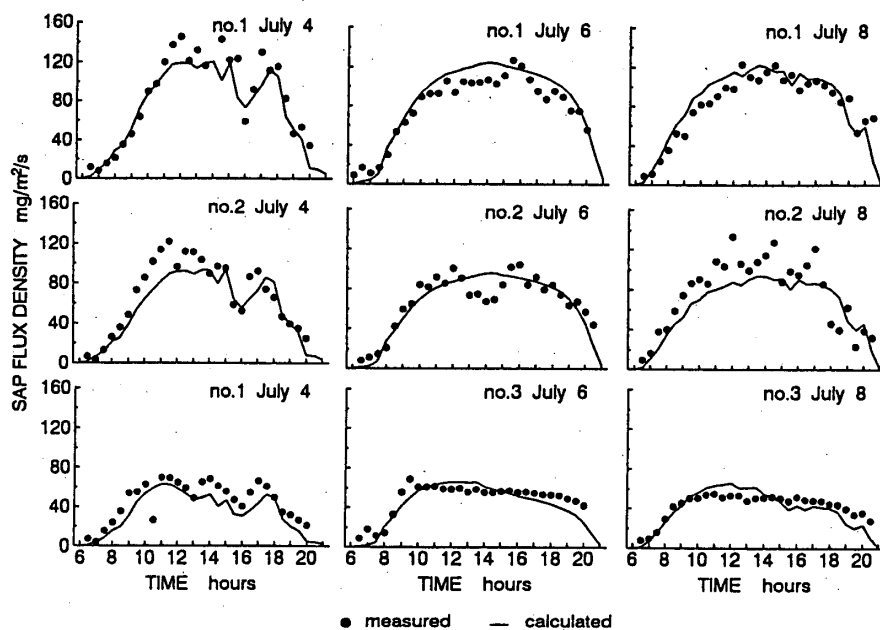


図2-5-7 シミュレーションの結果 (2)
樹液フラックス密度.

Fig.2-5-7 Result of simulation (2)
sap flux density.

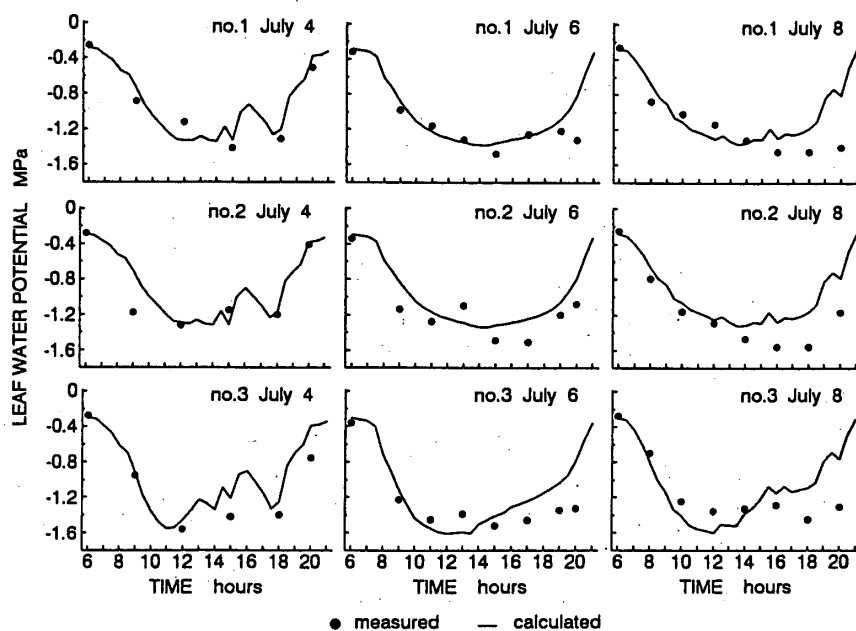


図2-5-8 シミュレーションの結果 (3)
葉の水ポテンシャル.

Fig.2-5-8 Result of simulation (3)
leaf water potential.

2-5-5 パラメーターの意味の検討

このモデルの形は Jones (1983) [42] のいう「パラメーターを一まとめにしたモデル」にあたる。そこで Jones (1983) [42] にならってモデルのパラメーターの持つ意味を検討してみる。(2-5-8) 式を微分方程式にし、(2-5-6)・(2-5-7) 式を代入すると次式を得ることができる。

$$\frac{d\psi_1}{dt} + \frac{\psi_1}{R_p C} = \frac{\psi_0 - ER_p}{R_p C} \quad (2-5-11)$$

ψ_1 の初期値が ψ_0 で、 E が一定であると仮定すると、この微分方程式は次のように解ける [42]。

$$\psi_1 = \psi_0 - ER_p + ER_p e^{-t/\tau} \quad (2-5-12)$$

ただし $\tau = R_p C$ である。この式は、当初 $E = 0$ 、 $\psi_1 = \psi_0$ だった植物が、 E が瞬時に一定値に上がった場合、 ψ_1 が遅れて低下する様子を示す。ここで $t \rightarrow \infty$ の場合を考えると、 $e^{-t/\tau}$ を含む項は 0 に限りなく近づくので、 $\psi_1 \rightarrow \psi_0 - ER_p$ となる。すなわち平衡時には、 ψ_0 が一定であれば、 ψ_1 は E と R_p によって決まる。

(2-5-12) 式を ER_p でくくると次のようになる。

$$\psi_1 = \psi_0 - ER_p (1 - e^{-t/\tau}) \quad (2-5-13)$$

すなわち $1 - e^{-t/\tau}$ の項は ψ_1 の低下の時間的遅れを示し、

遅れを決めるパラメーターは τ である [41, 42, 68, 88, 132]. τ は時定数と呼ばれ, ψ_1 の全低下量の e^{-1} , すなわち63%が減少するまでの時間を示す. τ は R_p と C によって決まる. ψ_1 の低下の時間的遅れは, 光合成の条件の良い日中に, 圧ポテンシャルの低下を遅らせる生理的意味があると考えられる.

まず時間遅れの問題を検討する. モデルのパラメーターから算出される各個体の時定数を表2-5-2に示す. No. 3でやや大きいものの, 値は全体に小さいものであった. 7月4日には, 樹液フラックス密度の実測値は, いくつかのピークを持っているが, シミュレーションの結果もそれをよく再現しているので, 実際に時間遅れは小さかったものと考えられる. 本調査対象木における貯留能は小さく, 水分動態に与える効果は小さいといっていよう. 本調査木はサイズが小さく, また広葉樹樹種では道管の通水抵抗は小さく [35, 106], 組織的性質から材の保水力も小さいといわれる [106]. 本モデルでは根・幹・枝における保水を考慮していないが, 以上の理由でその影響は小さかったものと考えられる. 針葉樹で, サイズの大きな樹木では, 明らかな樹液流の遅れが報告されており [74, 106, 130], そうした現象の理解には貯留の効果を考慮する必要があるだろう.

表2-5-2 各個体のモデルの時定数

Table 2-5-2 Time constant of the model for sample trees.

	Tree no.		
	1	2	3
τ (min)	2.42	3.02	7.13

次に ψ_1 に影響を与えるパラメーターについて検討する. 表2-5-3に各個体の g_1 , E , R_p , ψ_0 , ψ_1 の比較を示す. g_1 , E , R_p , ψ_1 については, 日中10~17時の値を平均した. ψ_0 は個体間で差はみられなかった. E は草地上および砂丘の裾のNo. 1・2で大きく, 砂丘上で小さかった. R_p は逆に草地上および砂丘の裾のNo. 1・2で小さく, 砂丘上で大きかった. 日中の ψ_1 はNo. 3でやや低いものの個体間で大きな違いは見られなかったが, それは E と R_p との上記の関係によって決まっているといえる.

表2-5-3 各個体の水分動態パラメーター, フラックス密度, 水ポテンシャルの比較.
行内の同一符号は, 5%レベルで有意差のないことを示す.Table 2-5-3 Comparisons of water dynamics parameter, flux density, and water potential among sample trees. Means ($\pm$ s.e.) in a row followed by the same letter are not significantly different by t -test ($P < 0.05$). Symbol means as follows: g_1 , midday leaf conductance on canopy surface from 10:00 to 17:00; E , midday transpirational flux density on leaf area base; R_p , midday whole plant hydraulic resistance on leaf area base; $R_{p,r}$, midday whole plant hydraulic resistance on fine root biomass base; ψ_1 , midday leaf water potential; respectively.

	n	Tree no.		
		1	2	3
g_1 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	24	0.156 $\pm$ 0.0087a	0.144 $\pm$ 0.0078a	0.0630 $\pm$ 0.0052
E ($\times 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	24	0.107 $\pm$ 0.0034	0.0859 $\pm$ 0.0035	0.0541 $\pm$ 0.0031
R_p ($\times 10^{-4} \text{ MPa m}^2 \text{s kg}^{-1}$)	10	0.942 $\pm$ 0.030	1.11 $\pm$ 0.033	1.97 $\pm$ 0.026
$R_{p,r}$ (MPa kg s kg^{-1})	10	0.114 $\pm$ 0.0036	0.270 $\pm$ 0.0080	0.769 $\pm$ 0.0076
ψ_0 (MPa)	9	-0.28 $\pm$ 0.003a	-0.29 $\pm$ 0.005a	-0.30 $\pm$ 0.005a
ψ_1 (MPa)	10	-1.27 $\pm$ 0.046a	-1.33 $\pm$ 0.050ab	-1.40 $\pm$ 0.030b

ψ_0 は立地条件が著しく異なるにもかかわらず, なぜ差はみられなかったのだろうか. 全体的な土壤水分条件は, 砂丘上と草地上で大きく異なるが, 砂丘上の個体は, 下層の水分の多い土層まで達する深い根系を有していた.

また砂の特性から, 砂丘中の5%前後の土壤水分でも, 土壤水ポテンシャルは-0.1MPa以上を維持している. それらのため ψ_0 は, 各個体とも同様であったものとみられる.

一方、 R_p は ψ_0 が同様に問わず、個体毎に異なり、特に砂丘上のNo. 3で大きかった。 R_p は土壌から葉までの各経路の抵抗によって決まっている。水分移動抵抗の所在について樹木に関して扱った論文がいくつかあるが^[30, 68, 81, 96, 98]、主たる抵抗の所在については、Boyer (1985)^[1]の総説では植物体内の抵抗を強調し、Weatherley (1982)^[131]の総説では土壌と根の間の抵抗を強調するなど、見解は今のところ一致しているわけではない。しかし今回は同一樹種で同齢の調査木を比較しているため、抵抗の違いは主として土壌水分量の関与する吸水過程に起因していると考えてよいだろう。そこで、葉面積あたりで示した R_p を、あらためて細根量あたりに換算して R_p, r とし、比較してみた。 R_p, r は、No. 2がNo. 1よりやや大きく、No. 3で著しく大きかった。砂は土壌水分がかなり少なくなるまで、高い水ポテンシャル値を維持する性質を持っている。しかし、Tinklin and Weatherley (1968)^[122]は土質を変えて実験を行い、砂では水ポテンシャルは高くとも土壌水分が少なければ、根圏域で水ポテンシャル勾配が増大し、水ストレスを引き起こすことを述べている。No. 3では根系は下層の土壌水分の多い部分にも展開しているが、大部分は含水率が5%前後の砂丘中に分布している。そのため、その部分での吸水抵抗が大きく、単木あたりの吸水抵抗も高かったと考えられる。

砂丘上のNo. 3では根系が深いということのほかに、分岐が少ないという形態的特徴があった。根系分布が深いことは、吸水抵抗を低下させる意味があるが、一方では、長い根系は、それだけ根系中の通水抵抗を増すという矛盾を抱えている。樹木の地上部では分岐部分の通水抵抗が高いことが確かめられている^[36]。砂丘上の個体は、根系の分岐を少なくすることによって、深い根系に関わる通水抵抗の矛盾を最大限に解消しているとみることができる。

R_p は葉面積単位で示されている。そのため、主たる抵抗が吸水過程で生じているとすれば、 R_p を決めているもう一つの要因は吸収根と葉面積の比率である。吸水に最も寄与する根が細根と仮定すれば、その比率は葉量／細根量率と比葉面積によって決まり、それらが小さければ、 R_p をより小さく補償する。表2-3-3に示したように、葉量／細根量率はNo. 3が最も小さく、次にNo. 2, No. 1の順であった。表2-3-5によると、比葉面積はNo. 3で小さかった。そのためNo. 3では、吸水器官では他に比べてより高いと考えられる抵抗が、個体レベルではより小さく補償されているといえる。

立地条件の違いによって生じた R_p の違いを解消し、 ψ_1 を安定的に維持するのに最も寄与しているのは蒸散

フラックス E による制御である。そして E を決めている主たる要因は葉面コンダクタンス g_1 である。葉面コンダクタンスは、気孔の形態と分布様式、およびその開閉運動によって決まる。気孔の形態と密度は、主に分布する裏面では、顕著な違いはなかった。よって葉面コンダクタンスの違いは主として気孔の開閉運動の違いに起因しているといえよう。開閉運動の違いは短期の水ストレスではなく、長期の緩やかなストレスによって生じたものと考えられた。砂丘上の個体ではこの他に、個葉面積が小さく、比葉面積も小さい。表面の気孔密度が高いなどの葉の特徴がみられた。それらの特徴もまた長期の緩やかなストレスによって生じたものと考えられる。それらの意義については今回のモデルではとらえられないが、今後の興味深い課題である。

このように調査個体は個体・器官・組織の様々なレベルで立地条件に反応し、水分動態が成り立っている。その中で ψ_1 の挙動は安定的であった。同じ調査地のハンリュウ個体の $P-V$ 曲線の解析によると、砂丘上に生育する個体では砂丘の裾に生育する個体に比べ、浸透ポテンシャルが0.21MPa低かった^[137]。このことは日中の平均的な水ポテンシャルで0.13MPa低かった砂丘上のNo. 3個体でも、細胞の圧ポテンシャルは草地上と同等に維持されていることを示している。圧ポテンシャルは細胞の生理活性に大きな影響を与えると考えられており、その安定的な維持は樹木の生育にとって重要な意味を持っている。ハンリュウは圧ポテンシャルの維持を中心的な目的として、総合的にストレスに反応しているといえるのではないだろうか。このことは、とりもなおさず、本種が当地における緑化樹種として多様な立地条件下で高い適性を有していることの証左ともいえるであろう。

第3章 砂丘の安定化とユウホウの動態に関する生態学的研究

3-1 はじめに

第1章で述べたようにユウホウ（油蒿, *Artemisia ordosica* Krasch.）は砂丘の安定化過程で主要な役割を果たすと考えられている植物である。ユウホウ群落はまたムウス砂地において最も広く分布する植生で、砂地の全面積の31%, 12600 km²をおおっている^[8]。実用的にも砂丘固定緑化植物として最も広く用いられ、ムウス砂地における最も重要な砂生植物の一つといえることができる。

従来のユウホウの生態学的研究は群落の種組成についてのものが多く^[12, 14, 8, 89, 90, 99]、個体群の動態に注目した研究は数少ない^[11, 118]。また生理生態学的な立場から群落動態のメカニズムを明らかにした研究はまだない。本研究では砂の移動性の異なる砂丘に生育するユウホウ群落について、その個体群の構造を解析するとともに、土壌と植物の水関係に注目し、群落の動態のメカニズムについて検討した。

本論にはいる前にユウホウの一般的性質について述べておく。ユウホウは樹高50~100cmの半灌木であり、成木は箒状の地上部株型を呈している。その群落は種子による繁殖と萌芽による樹冠の更新によって維持されている。シュートは出芽後2~3年で花をつけ、種子を形成する。約2年の繁殖期間の後、枝は枯れ落ちる。地下部には深い杭状の根を有しており、それは地表面下3.5m程まで達する。ユウホウはオルドスーアラシャン地域固有種であるが、その群落は中国の東部乾燥・半乾燥地域に

おける主要植生の一つであり、内蒙古自治区、寧夏、陝西、甘肅省に分布している^[89, 140]。別名「オルドス蒿」、「黒砂蒿」などと呼ばれている^[33, 124]。近縁種としてこの地に自生するものには、*Artemisia sphaerocephala*（籽蒿）がある。*A. sphaerocephala*は種子の生産量が大きく、種子が粘性の物質を分泌する能力を持っているなど、より先駆的特徴を持っていると言われる^[8, 124]。

3-2 材料と方法

(1) 調査地

調査はムウス砂地整治開発研究センターの東試験地で行った。図3-1はセンター周囲の土地類型の分布を示したものである。これは1984年夏に撮影された航空写真を基礎にして、1988年の現地調査によって描いたものである。白抜きは丸は調査地を示す。調査地近辺は、移動砂丘が固定砂丘地に迫っている場所で、移動性の様々な砂丘が存在する。スタンドAはユウホウが疎らに散在する移動砂丘に設置した。スタンドBはユウホウ群落が被っているが、表層は砂土で構成される半固定砂丘に設置した。スタンドCは固定砂丘地上のユウホウ群落に設置した。調査プロットのサイズはスタンドAが8 m×20 m、スタンドBが4 m×20 m、スタンドCが4 m×12 mである。それぞれのプロットは更に、4 m×4 mのサブ・ユニットに分割した。

(2) 砂の移動状況調査

砂の移動状況を地盤高の一年間の変動量として評価した。1988年6月に、図3-4に示すように、スタンドAとスタンドBの間に、110mの主線と、それに直交する3本の

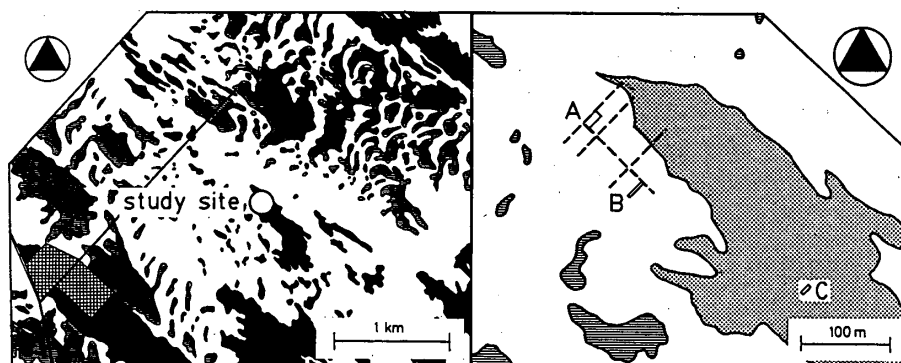


図3-1 調査地の概念図。白地は移動砂丘地、黒塗りは固定砂丘地、横線部は湿性草地、縦線部は圃場を示す。右図の破線は砂の移動量測定のための測線を示す。

Fig.3-1 Locality map of the study site and plots. Patterns mean land types as follows: open area, active sand dunes; solid or dotted area, fixed sand dunes; horizontal hatched area, meadow steppe; vertical hatched area, crop fields. Broken lines in the right-hand map show the location of sand mobility measurement.

90mの副線を設定した。杭を線に沿って10mおきに立て、1988年6月27日と1989年8月19日に杭高を測定し、地盤高の変化を調べた。10m四方のコドラートを、杭の間に設置して、それぞれのコドラートの植被率を、1988年6月22日に測定した。

(3) 土壌調査

1988年6月28日と7月4日に、土壌試料を、各スタンド毎に、地表面、10cm、30cm、50cm、70cmの五つの深度で採取した。粒径組成と比重をそれぞれ測定した。土壌の水分特性については、実験室に持ち込み、遠心法で測定した。7月3日に調査地の土壌の水ポテンシャルを、サイクロメーター法で測定した。装置はWESCOR社のHR33T露点式マイクロボルト・メーターとC52サンプル・チャンバーを用いた。

(4) 群落調査

各スタンドの株高25cm以上の個体に対して、位置、樹冠幅、樹高、枝密度、枯れ枝率、着花枝率を計測した。25cm以下の実生個体については個体数のみ調べた。古いユウホウは株分けして増殖する能力を持っているので^[118]、個体の範囲を確認することは困難であるが、外観から推測した。樹冠幅は長径と短径を測定して平均した。枝密度はそのスタンドで最も密度が高い状態を100%として、25%毎に5段階に評価した。枯れ枝率と着花枝率は株を構成するシュートのうちの枯れ枝と着花枝の割合で目視により決定した。

ユウホウは長寿命の杭状根を有している。樹齢は杭状根の横断面の年輪を読むことで推定した。スタンドAでは株高25cm以上のすべての個体について調べた。スタンドBとCでは、4m×4mの各1ユニットについて、株高25cm以上のすべての個体の根を掘り出し、調べた。

(5) 現存量の推定

スタンドの現存量を推定するために、1ユニットのすべての地上部を刈り取った。刈り取った試料は、当年生のシュートとより古いシュートに分け、乾重量を測定した。いくつかのサンプルについては、当年生のシュートはさらに、花と葉と枝に分けて乾重量を測った。重量のデータと予め測定したサイズのデータによって、それぞれのスタンドで相対成長関係を求めた。その関係を用いて、それぞれのスタンドの現存量を推定した。

(6) 蒸散量の測定

1988年7月3日に、90分毎に終日、蒸散速度を測定した。サンプルは、それぞれのスタンドで各3葉測定した。LI-

COR社のLI-1600定常型ポロメーターを測定に用いた。気温と湿度はポロメーター付属のセンサーによって測定した。日射量は研究センターの気象観測露場のデータを用いた。大気飽差は気温と相対湿度より計算で求めた。葉面コンダクタンスは、ユウホウの葉が線状で葉面積が測定しにくいので、単位重量あたりで求めた。

3-3 結 果

(1) 砂の移動状況

1988年8月から1989年8月までの地盤高の変化は、スタンドAで-14cm、スタンドBで-1cmであった。スタンドCでは変化がみられなかった。図3-2は植被率と砂の移動性の関係を示す。砂の侵食量が10cm以上の時は、ユウホウがほとんど見られないことがわかる。植被率が25%以上のプロットでは、砂の移動は3cm以下である。このように砂の移動性と被度には明かな関係がみられる。

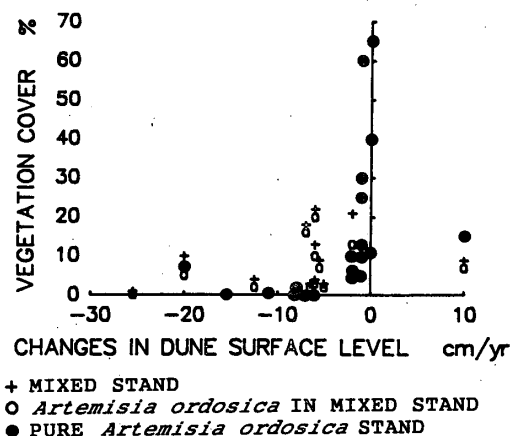


図3-2 砂の移動量と植被率の関係

Fig.3-2 Relationships between sand mobility and vegetation coverage. Sand mobility is represented as the annual change of sand dune surface level.

(2) 土壌水分量とその性質

図3-3は各スタンドの粒径組成の深度分布を示す。スタンドAはいずれの深さにおいても、250~420 μ にモードがあり、大きく均一な粒子で構成されていた。スタンドBのモードは150~250 μ にあり、より細かい粒子で構成されていた。スタンドCでは、深さによって組成が異なり、明かな層構造を示している。表層は105 μ 以下の細かい粒子を主に構成されていたが、30cm以深では、パターンはスタンドBと同様であった。

流砂の大部分は0~30cmの地表近くの気流中を移動することが知られている^[15, 25]。流砂の80~90%は地表0~

10cmの層を移動する。また、大きな粒径の砂は地表流を跳躍したり、転がったりしながら動くのに対し、細かい塵状物質は気流中を高く、長距離移動する。その結果ユウホウ群落が発達し、地表面近くの風が弱められると、大きな砂の侵食や堆積が止まり、細かい粒子の沈積的過程が優占する。スタンドCの表層土はそのような細粒分とユウホウの腐植で形成された風成土壌であると考えられる。

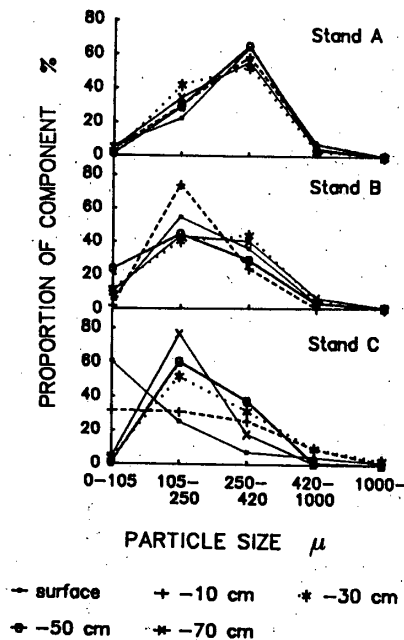


図3-3 それぞれのスタンドにおける粒径組成の垂直分布

Fig.3-3 Vertical changes of the particle size composition of soil in each stand.

図3-4は調査中の土壌水分量の垂直分布を見たものである。スタンドAとBでは表層は乾いているが、下層では水を蓄えていた。スタンドCにおける含水量は少なかった。地表面下10~30cmはユウホウの根系が主として分布する領域だが、わずかな水分しかなかった。図3-5には調査地土壌の含水量-マトリック・ポテンシャル関係を示す。曲線の形はプロットによって異なり、スタンドAのものは左側に位置するのに対し、スタンドCの表層土は右側に位置する。スタンドBのものはその中間である。これは土壌の保水力がスタンドAからスタンドB、スタンドCとなるに従って増加していくことを示す。逆に、もし含水量が同じなら、マトリック・ポテンシャルは同じ順序で減少する。図3-4の縦線は中生植物の永久萎凋点である-1.6MPaのマトリック・ポテンシャルを示す。スタンドAでは表層だけが-1.6MPa以下である。スタンドBでは、-50cmより深い位置でマトリック・ポテンシ

ルは-1.6MPa以上になる。スタンドCでは、-90cmでのみ-1.6MPa以上になった。7月3日の現地のデータでは、-10cmの土壌水ポテンシャルは、スタンドAで-0.20MPa、スタンドBで-0.91MPa、スタンドCで-4.73MPaであった。これは、砂丘が安定していくに従って、土壌の水分特性が植物にとって利用しにくく変化するとともに、土壌水分量そのものも減少し、土壌の有効水分量が減少していくことを示している。

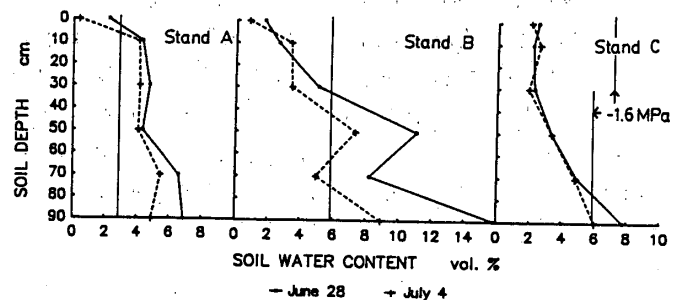


図3-4 それぞれのスタンドにおける土壌含水率の垂直分布。図中の実線は-1.6MPaを示す。

Fig.3-4 Vertical distribution of soil water content in each stand. Soil was sampled on 28 June and 4 July, 1988. Vertical lines show the value equivalent to -1.6 MPa of soil water potential.

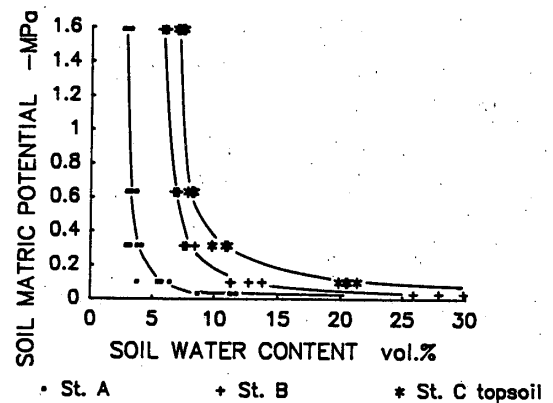


図3-5 それぞれのスタンドの土壌の土壌含水率と水ポテンシャルの関係

Fig.3-5 Soil water content-matric water potential curves in each stand.

(3) 植物のサイズ分布と分散構造

図3-6は株の分布を、図3-7はそれぞれのスタンドにおけるサイズ分布を示す。スタンドAでは密度が著しく低いため、株の分布状況は調べなかった。ここでは、植物は場を疎らに被っているだけだが、一個体のサイズは大きい(表3-1)。スタンドCでは、植物の密度は高く、広い面積を被うが、個体のサイズは小さい。スタンドBは

それらの中間的な性質を示す。図3-8は植物のサイズの
齢による変化を示す。スタンドAで成長率が大いこと
がわかる。

位置のデータより、コドラート・サイズを変えた場合
の平均こみあい度 ($\bar{m}$) と平均密度 (m) を得ることが
できる (図3-9)。 m は次のようにして計算される。

$$\bar{m} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_j^2}{\sum_{j=1}^Q x_j - 1} \quad (3-1)$$

ここで Q はコドラートの総数、 x_j は j 番目のコドラ
ートの密度を示す。コドラート・サイズの変化にともな
う $\bar{m}-m$ 関係が空間分布様式を示すことが知られてい
る [39]。回帰直線の傾き (β) が1の場合はランダム分
布を示す。 β が1以上の場合には集中分布を、1以下の場
合は規則分布を示す。もし小さいコロニーが存在するな
ら、回帰直線の傾きはコロニー・サイズによって変化する。
よって空間分布の重層的な解析が可能である [39]。
さらに次の ρ 指数はコロニー・サイズを知るのに有効で
ある。

$$\rho = (\bar{m}_i - \bar{m}_{i-1}) / (m_i - m_{i-1}) \quad (3-2)$$

ここで i はコドラート・サイズの順位を示す。 ρ 指数が
ピークを示す時のコドラート・サイズがコロニー・サイ
ズを示す。

スタンドBの結果はコロニーが5000cm²と10000cm²で存
在することを示し、コロニーの分布は全体としてランダ
ムである (表3-2)。スタンドCでは、コロニー・サイズ
は4000cm²であられ、コロニーの分布パターンは規則的
な傾向を示す。ここで示されたコロニー・サイズは個々
の「株」のサイズを示すといつてよいだろう。一般にコ
ロニーの分布パターンは、コロニー間の関係を反映して
いる。スタンドCにおいて規則的な分布を示すことは、
それぞれのコロニーが相互排他的な関係にあることを示
唆している。相互排除性の一つの要因は、前項で述べた
ように、スタンドCの土壌の有効水分量が少ないことから、
水資源に対する競争にあると考えられる。

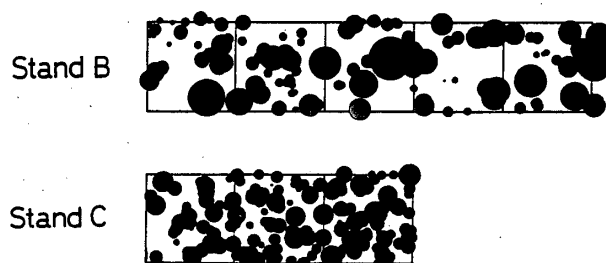


図3-6 スタンドB, Cにおけるユウホウの株の分布図
Fig.3-6 Horizontal projected map of clump
distribution of *A. ordosica* in stand
B and C.

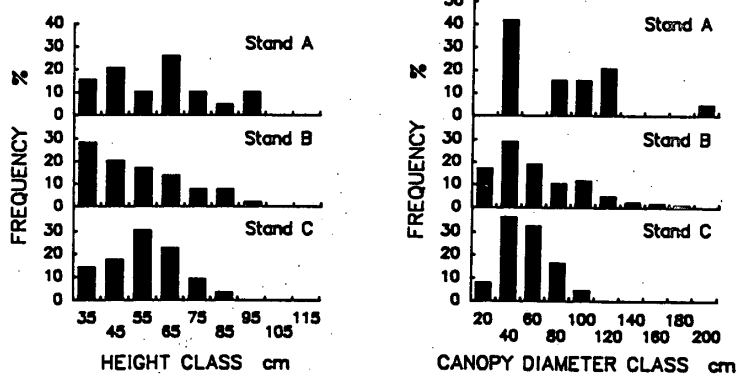


図3-7 各スタンドにおける株高25cm以上のサンプルのサイズ分布

Fig.3-7 Size distribution of samples in each stand. Samples were limited to ones taller than 25 cm.
Sample size of each stand is as follows: 19 in 160 m² (10 units) in stand A, 150 in 80 m²
(5 units) in stand B, and 179 in 48 m² (3 units) in stand C, respectively

表3-1 各スタンドにおける植被率の比較

Table 3-1 Comparisons of mean percentage of
canopy cover in each stand.

Stand	n ¹⁾	Canopy cover (% ± S.D.)		
		<i>A. ordosica</i>	<i>Hedysarum mongolicum</i>	Total
A	10	6.6 ± 6.6	2.3 ± 6.6	8.9 ± 6.7
B	5	39.8 ± 4.5	0	39.8 ± 4.5
C	3	51.4 ± 6.6	0	51.4 ± 0.6

1) Number of sample quadrats.

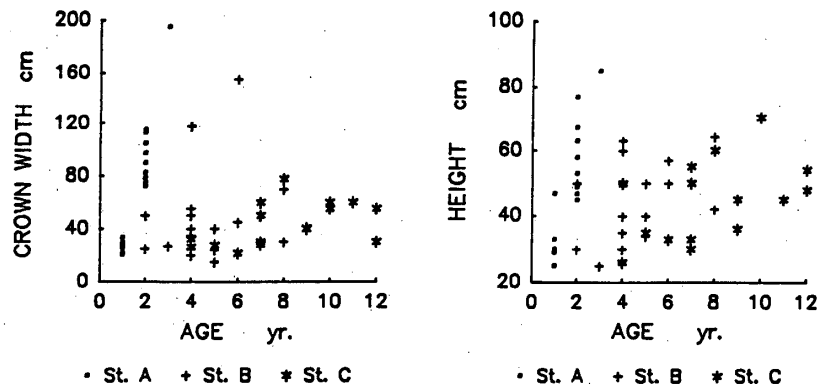


図3-8 樹齢にともなうサイズ変化

Fig.3-8 Changes of the size of *A. ordosica* according to age.

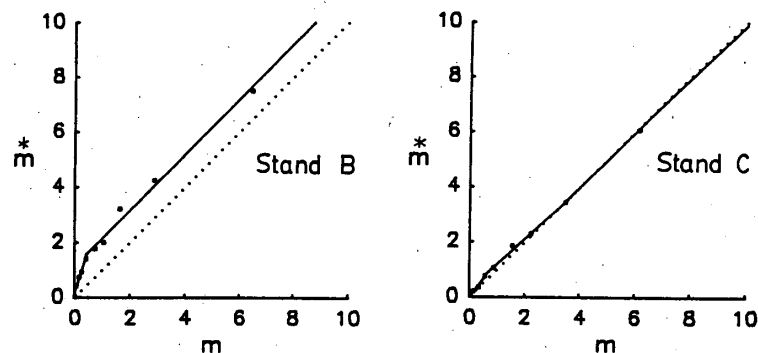


図3-9 スタンドBとスタンドCにおける $\bar{m}-m$ 関係. 実線は回帰直線を点線は傾きが1の直線を示す.

Fig.3-9 $\bar{m}-m$ relationships with the changes of quadrat size in stand B and C. Line shows the regressed relationship. Dotted line shows the slope of $\beta=1$ which means random distribution.

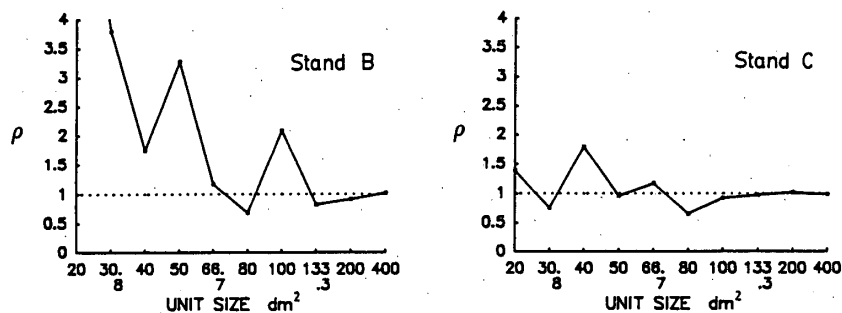


図3-10 コドラート・サイズの変化にともなう ρ 指数の変化

Fig.3-10 ρ index changes according to the change of quadrat size.

表3-2 スタンドBとCにおける $\bar{m}-m$ 関係のパラメーターと寄与率の比較.

Table 3-2 Comparisons of the parameter of $\bar{m}-m$ relationship for stand B and C.

Stand	Unit size (m^2)	α 1)	β 1)	r^2
B	0.01 ~ 0.25	0.112	3.250	0.961
	0.25 ~ 16.0	1.136	1.008	0.999
C	0.01 ~ 0.25	0.001	1.285	0.97
	0.16 ~ 1.00	0.296	0.910	0.994

1) Parameter of the following formula.
 $\bar{m} = \beta m + \alpha$

(4) 個体群の年齢構造

図3-11は各スタンドにおける25cm以上のサンプルの年齢分布を示す。図3-12と図3-13は枯れ枝率 (P_D) と着花枝率 (P_F) の頻度分布を示す。表3-3は2年生以下の実生の密度を示す。スタンドAの個体はいずれも3年生以下であった。着花枝は無く、実生密度はたいへん低かった。各個体が若齢であることから、個体群の繁殖能力は低いものと考えられる。また砂の移動性が高いことから実生の定着率も低かったものと考えられる。スタンドBでは、

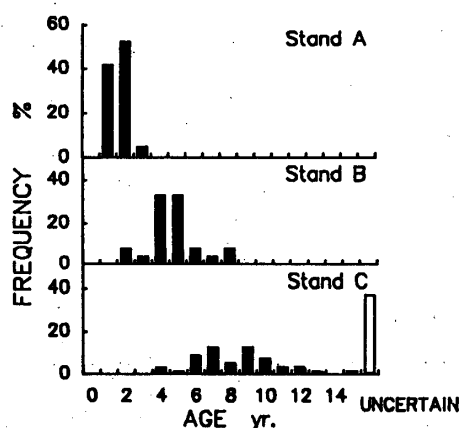


図3-11 株高25cm以上のユウホウ個体群の年齢分布。白ぬきのカラムは年齢不詳の個体を示す。

Fig.3-11 Age distribution of *A. ordosica* population. Open column shows samples with uncertain age. Samples were limited to ones taller than 25 cm. Sample size of each stand is as follows: 19 in 160 m² (10 units) in stand A, 24 in 16 m² (1 unit) in stand B, 56 in 16 m² (1 unit) in stand C, respectively.

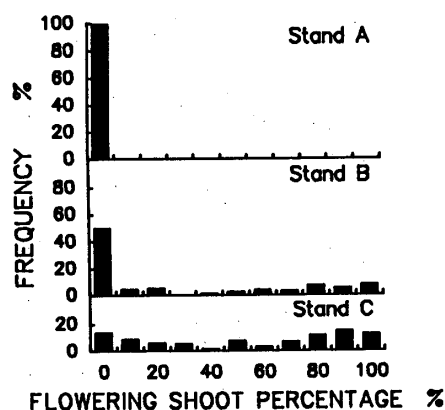


図3-13 株高25cm以上の個体の着花枝率の頻度分布

Fig.3-13 Frequency distribution of flowering shoot percentage (P_F) class. See fig.3-7 for sample size.

8年生までの個体が存在した。ほとんどの個体で着花が認められ、実生密度は高かった。この群落では旺盛に繁殖が行われていた。スタンドCでは、5年生以下の個体はほとんど存在しなかった。根の中心部が腐って、年齢が読み取れない老齢個体が存在した。着花枝率が高かったにもかかわらず、実生はほとんど見られなかった。これは、スタンドCでは実生の成立が著しく困難で、群落がもっぱらシュートの更新によって維持されていることを示している。

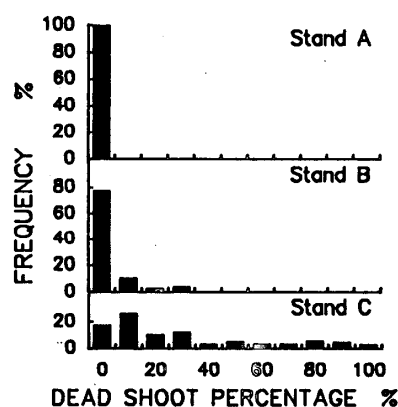


図3-12 株高25cm以上の個体の枯れ枝率の頻度分布

Fig.3-12 Frequency distribution of dead shoot percentage (P_D) class. Samples were limited to ones taller than 25 cm. See fig.3-7 for sample size.

表3-3 2年生以下の実生の密度。

Table 3-3 Mean density of seedling younger than 2 years old.

Stand	n ¹⁾	Seedling density (no. m ⁻² ± S.D.)
A	10	0.08 ± 0.03
B	5	2.77 ± 0.94
C	3	0.13 ± 0.00

1) Number of sample quadrats.

(5) 現存量

現存量は樹冠幅 (W , cm) と樹高 (H , cm), 枝密度 (D_S , %) から、相対成長関係を用いて計算した。それぞれのスタンドの相対成長関係は次のように求められた。

$$w_A = 0.03638 (W^2 HD_S / 100)^{0.9971} \quad (3-3)$$

$$w_B = 0.1486 (W^2 HD_S / 100)^{0.7211} \quad (3-4)$$

$$w_C = 0.02902 (W^2 HD_S / 100)^{1.0514} \quad (3-5)$$

ここで w_A と w_B , w_C はスタンド A, B, C における個体重 (g) を示す。

当年生のシュートに関する相対成長関係は次のようである。

$$w_{0A} = 0.04376 (W^2 HD_S / 100)^{0.9552} \quad (3-6)$$

$$w_{0B} = 0.06096 (W^2 HD_S / 100)^{0.8437} \quad (3-7)$$

$$w_{0C} = 0.02146 (W^2 HD_S / 100)^{0.9991} \quad (3-8)$$

ここで w_{0A} , w_{0B} , w_{0C} 各スタンドにおける当年生シュートの個体重を示す。

葉重はスタンド A では着花個体がないことから、当年生シュートに対する葉重の比率は一樣で、次のような関係が得られた。

$$w_{LA} = 0.3764 w_{0A} \quad (3-9)$$

スタンド B と C では、葉重と花重の割合が着花枝率によって異なり、次のような関係式が得られた。

$$(w_L + w_F) / w_0 = 0.1368 P_F / 100 + 0.6303 \quad (3-10)$$

$$w_F / (w_L + w_F) = 0.4797 P_F / 100 \quad (3-11)$$

これらの式より、シュート、当年生シュート、葉、花の現存量が表3-4に示すように得られた。現存量はスタンド C で最も大きかったが、当年生シュートと葉の現存量はスタンド B で最も大きく、スタンド A で最小であった。スタンド B は花の現存量も最大であった。総現存量に対する当年生シュートの現存量の割合は、群落の樹冠更新の活力を示す。その割合はスタンド A でもっと大きく、スタンド C で最も小さかった。

表3-4 各スタンドの現存量。

Table 3-4 Biomass on each stand.

Stand	n	Biomass (kg m ⁻² ± S.D.)			
		Live shoot	Current shoot	Leaves	Flower
A	6	0.02425 ± 0.02301	0.02078 ± 0.01931	0.00780 ± 0.00727	0
B	5	0.13592 ± 0.01798	0.08475 ± 0.01512	0.04115 ± 0.00634	0.02074 ± 0.00599
C	3	0.16571 ± 0.00680	0.04461 ± 0.00164	0.02115 ± 0.00091	0.01123 ± 0.00044

1) Number of sample quadrats.

(6) 蒸散量

図3-14は1988年7月3日の蒸散速度と葉面コンダクタンス、環境条件の日変化を示す。蒸散速度と葉面コンダクタンスはスタンド A できわめて大きかった。既に述べたように、スタンド A における土壌の有効水分量は、その土壌水分特性と植物の密度の低さから、比較的大きいものと考えられる。スタンド A における高い蒸散速度と葉面コンダクタンスはそうした考えを支持するものである。*Artemisia tridentata* における湿潤年と乾燥年における比較研究^[4]によると、湿潤年における夏期の気孔コンダクタンスは、乾燥年の十倍であった。これは *Artemisia* の葉面コンダクタンスが土壌水分条件によく影響を受けることを示している。

一日のスタンドの面積単位の蒸散量は、日蒸散速度に葉の現存量をかけることによって推定した。蒸散量はスタンド B で最も大きく、スタンド C ではその1/2~3/4、スタンド A では1/3~1/2であった (表3-5)。これは砂

丘の安定化過程において、半固定砂丘段階では蒸散量が増加し、固定砂丘段階では再び減少することを示唆している。地表面からの蒸発量の点では、移動砂丘では、乾砂層が表面に形成され、蒸発を抑制する。固定砂丘では、表面に土壌層が形成され、透水性が維持されることから、蒸発量は高いと考えられる。よって、砂丘固定化の過程、特にその初期のステージで、全蒸発散量は著しく増加し、土壌の乾燥化が進むと考えられる。

3-4 考 察

スタンド A, B, C の間の特性の変化は、砂丘固定の過程とよみかえることができる。ユウホウの植生遷移過程を図3-15に要約した。植生遷移の鍵となる要因は次のように整理される。第一の要因は砂の移動の減少である。実生成立の最良の条件は種子が地表面下1cmに埋められている状態という^[11, 118]。砂の移動が大きい状態では、

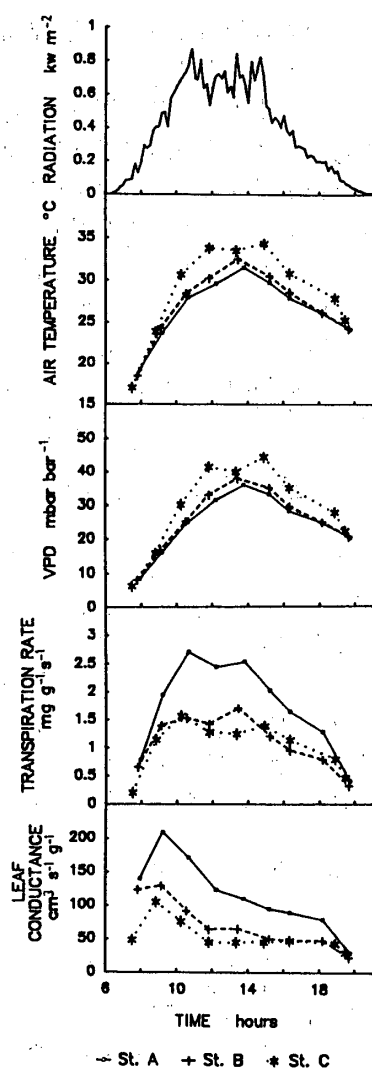


図3-14 1988年7月3日の蒸散速度, 葉面コンダクタンス, 環境条件の日変化

Fig.3-14 Diurnal course of leaf transpiration and leaf conductance with its ambient condition measured on July 3, 1988.

表3-5 単位葉重あたりの蒸散量 (J) とスタンドの蒸散量 (J_s) の比較. 7月3日は1日の総量を, 7月4日は13:00の値を示す.

Table 3-5 Comparisons of the stand transpiration. Transpiration rate (J) was measured during the day on 3 July and at 13:00 on 4 July. Stand transpiration (J_s) was calculated with the transpiration rate and leaf biomass.

Stand	Daily transpiration (7/3)		Transpiration rate (7/4)	
	J (kg kg ⁻¹ day ⁻¹)	J_s (mm day ⁻¹)	J (g kg ⁻¹ s ⁻¹)	J_s (g m ⁻² s ⁻¹)
A	85.090	0.6728	2.8305	0.022383
B	52.939	2.1785	1.1363	0.046762
C	50.539	1.0688	1.6702	0.035324

種子は吹き飛ばされるか深く埋められるかである。したがって種子は発芽の機会を失ってしまう。もし発芽しても、砂が実生を埋めたり、砂の侵食で根が露出したりして、実生の死亡率が高くなるだろう。逆に、固定砂丘のように、砂の移動が全くなないと、散布された種子は地表面に露出することになる。そこでは、種子は常に乾燥した状態にあるので、実生の成立と生存は困難である。

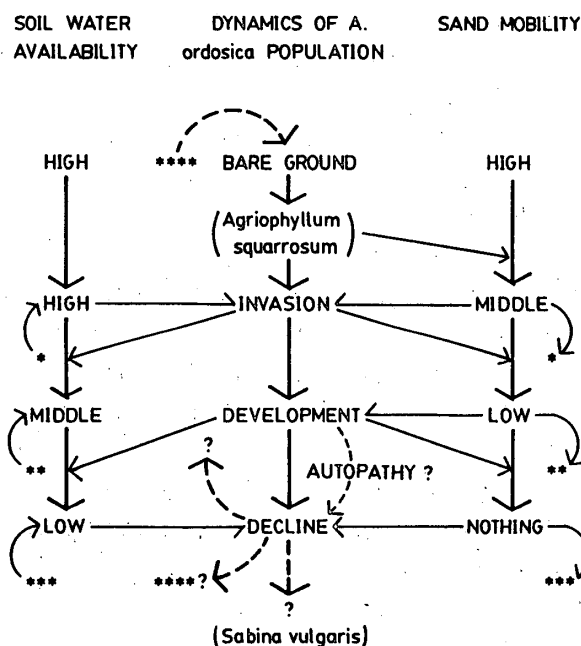


図3-15 ユウハウの群落過程のシェーマ. 太い矢印は群落過程を, 細い矢印は作用を, 破線の矢印は未検証のプロセスを示す.

Fig.3-15 Schematic representation of the vegetation process of *A. ordosica*. Thick arrow shows the course of process. Thin arrow shows the manner of action. Broken arrow shows the process or action which is not examined yet.

張(1983)^[11]は実生が成立しても、成長の悪い実生は、低温と強風のきびしい条件にある冬を越すことがむずかしいと述べている。彼は7月終わりより後に発芽した種子は、生育期間が短いため、生存率は0であると言っている。カナダのプリティッシュ・コロンビア州の *A. tridentata* の研究で、Cawker (1980)^[5]は、実生の成立のためには、きびしい夏の乾燥に対処できる根系を発達させることが必要であると述べている。これらの理由により、灌木性のヨモギの実生の成立条件は、立地と気象条件に強く制限されているといえる。

もう一つの要因は土壤水分条件の悪化である。土壤水分条件は固定砂丘において改善されるとする説がある^[11]。固定砂丘の土壤は保水性が高いため、湿潤な条件下ではこの説は正しいといえる。しかしムウス砂地の乾燥した条件では、薄い表土層は十分な水分を蓄えることはできず、水ポテンシャルは低いレベルに保たれる。こうした条件が実生の成立を妨げ、成長を抑制する。

スタンドCで見られた、株の規則的な分布は他のヨモギ属でも報告されている。Friedman and Orshan (1975)^[24]はイスラエルのネゲブ砂漠の *Artemisia herba-alba* 群落を調べ、*Artemisia* のそう果の散布能力は大きくないにも関わらず、群落で過密が認められないことを述べている。彼らはそう果の散布、実生の出現、子葉の出現、実生の死亡率のパターンが、最も近接する親植物との距離の関数になっており、夏季の大きな実生の死亡率が水をめぐる競争によることを述べている。

固定砂丘地におけるユウホウの衰退には、アレロパシーが働いている可能性もある。ヨモギ属のアレロパシー効果はよく知られている。Harvey (1981)^[31]はいくつかのヨモギ属灌木に、同種の種子の発芽を抑制するオートパシー効果を観察している。

以上の知見に基づくと、ユウホウは遷移途中相の植物と認められる。一方、北アメリカの半乾燥地域ではヨモギ属の *Tridentatae* 亜属は、極相優占種として知られている^[129]。Lommasson (1974)^[70]は極相種としての地位を占めている *A. tridentata* 群落を調査した。彼の長期の研究によると、それが優占する群落では、種子の発芽期と実生の成立期の死亡率はたいへん高く、通常は大規模の更新は起こり得ない。更新は、先んずる群落が枯死した場合に一斉に起き、そのスパンは40年ほどである。年齢構造の研究によって、Roughton (1972)^[97]も上記の仮説を受け入れている。ユウホウでは、固定砂丘上の成熟した群落のその後の変化についての具体的な研究は進んでいない。土地保全に対する役割を考えると、この広域に広がる群落の将来は研究の重要な領域である。そこではまた、放牧の影響を研究することも重要だろう。ム

ウス砂地のような牧畜地域では、放牧は群落の維持に重要な役割を果たすからである。

ユウホウの生活は土地の状態に緊密に影響を受けていた。一方、その存在は砂丘の固定に重要な効果をもたらす。このことは植生過程と土地過程が相互に作用しあっており、そうして植生回復の過程が促進されていることを示している。この地域のように長い砂漠化の歴史を持つ地域では、このような自然の緑化のプロセスが砂漠化のプロセスと同時に存在してきたものと思われる。ユウホウは、そのような動的な環境に、よく適応した植物といえることができる。

第4章 まとめ

これまで湿性草地を中心に造林される防護林の主要樹種であるハンリュウと砂丘地の固定植物であるユウホウの生態と水分生理学的機構について述べてきた。本章ではまず、まとめとして、以上述べてきた研究の各個別の問題点と今後の課題について述べる。次に、従来の研究を含め、今回得られた知見に基づき、ムウス砂地の緑化について技術論と計画論を考察する。

4-1. 本研究のまとめと今後の課題

ハンリュウの立地特性について地表植生が植栽適地の良い指標になることが明らかになった。今後、従来作成されてきた植生図や土地分類図と照らし合わせてより広範な調査を行うことによって、より実用的な植生指標を作成することができるだろう。また、このような方法はハンリュウに限らず、他の樹種や作物の適地診断に応用されてよいものと考えられる。

ハンリュウの水分動態について比較的単純な一次元のモデルによってシミュレーションを行うことができ、砂丘地と草地における水分動態特性の違いが明らかになった。今回のモデルの第一の欠点は通水抵抗 R_p や葉面コンダクタンス g_1 のパラメーターを個体毎に定数として扱ったために普遍性に欠くことである。よって今後の課題は R_p や葉面コンダクタンスのパラメーターを、環境や個体の状態によって変化する係数として関数化していくことにある。 R_p を関数化していくために克服すべき問題は多いが、当地のように土壤水分量の垂直方向の変化が著しい土地では、深い根系を有する植物の地下部の通水抵抗の分布とそのメカニズムの解明が最も大きな課題となるであろう。葉面コンダクタンス g_1 のメカニズムの解明は不明確なままで、緩やかなストレスの重要性を示唆するにとどまった。しかしこの問題はハンリュウに限らず、現在の植物生理学で最も論争の多い課題の一

つである。その解明の進展によって今後より予測的なモデルの作成が可能となるであろう。このほか葉の水分特性の変化の予測、同化速度や同化物の器官への分配様式の変化の予測は、より完全な個体生理学的水分動態モデルの作成のためには欠かせないものである。そのための課題はさらに多いと言えよう。

ハンリュウの気孔分布に関して、両面気孔と片面気孔の場合があり、立地によってその傾向が異なるという結果がえられた。同種内に気孔分布の異なる様式が存在し、それが環境に依存しているという報告は少ない。ハンリュウの場合、気孔の分布型は異相的ではなく、連続的な変化のようだが、その変化の機構の解明は、葉の形態形成を理解する上でも興味深いものである。

ユウホウの群落動態を砂丘の固定化過程と関連づけて、移動砂丘からユウホウ群落成立、成熟までの過程の解析を行い、そのメカニズムについて有意義な知見を得ることができた。本論文では、群落の衰退が地表面の安定化と土壤水分の利用能率の低下と関連していることを示したが、これまでのところデータはある時点のものに限られ、仮説の域を出ない。今後、土壤水分や植物体の水ポテンシャルなどの経時、経年的なデータを重ねることによって検証を行うべきである。また本論中で示唆した自己忌避作用(忌地, autopathy)の可能性や、これまでに提案された酸素不足説などの仮説も併せて検証する必要があるだろう。

砂丘の安定化、遷移全体における位置付けでは、本研究ではユウホウ群落の衰退以降の過程が欠落している。第1章で述べたように、砂丘地の極相としてはツォバイ(*Sabina vulgaris*) 群落などが考えられているが、その過程の解明は緑化を考える上で重要な課題と言える。また後に述べるように地域全体の持続的利用計画を考える上では、砂漠化の過程を含めた景観レベルの動態を解析する必要がある。

4-2. 応用的課題

次に応用的な面について述べる。ハンリュウの幹ざし造林技術に関しては、現在のところ特別の問題は見あたらず、今後もその普及が望まれる。一般的な防護林造林に関しては今後はハンリュウを含めた *Salix* 類や *Populus* 類以外にも樹種の多様化をはかることが課題となろう。その一つの理由は応用的な観点から、より多様な利用に供しうる林の需要があるからである。例えば防風効果の上では、落葉樹は強風の季節である春季に落葉しているので、常緑樹の導入が望まれる。また木材利用の面では針葉樹の導入の要求がある。このほか果樹の

導入もはかられるべきであろうし、当然、より飼料価値の高い樹木の需要は引き続きあるであろう。また生態学的な観点からは、現在進められているハンリュウ単独の造林では、病虫害など、生態学的な安定性に不安がある。現地では病虫害の発生モニタリングも一部で行われているが、緑化の立場よりそうした害を未然に防ぐことも考慮しておくべきであろう。

樹種の選択に際しては本研究よりストレス抵抗性の重要性が示唆される。防護林の造林が主として行われる湿性草地では、地下水位の変動が大きく、1988年の記録では年間70cmを記録した。このため乾燥ストレスに対する抵抗性とともに湛水ストレスに対する抵抗性も同時に要求される。ストレスに対する抵抗性は大きく回避性と耐性の2つの機構に分けられる。本研究で調べたハンリュウは、形態や気孔開度、浸透ポテンシャルによる調節能力が高く、細胞の圧ポテンシャルを安定的に維持し、ストレス回避能力の高い典型的樹木であった。その他、防風林などに用いられていた *Populus* 属樹木は干ばつ下で自発的に落葉を起こすなど、これもストレス回避能力の高さをうかがわせた。水分条件の変動の激しい湿性草地ではまずこうしたストレス回避性の高い樹木の選択が薦められる。

地下水位のより低い草地、固定砂丘地における造林では、乾燥傾向が強まり、また常にそのような条件にあるので乾燥ストレスに対する抵抗性が重要である。この場合はストレス回避性とともに、低い水ポテンシャルに耐えられるストレス耐性の高い樹木が望ましいであろう。また当地では造林といっても必ず放牧を伴うので、樹皮が厚いなど家畜による食害に強い性質があれば望ましい。樹種の検索にあたっては、平均年最低気温など植物の地理的分布に関わる基礎的な要因を考慮した上で、立地毎に以上のような条件を考慮していくことが必要である。

また花粉分析からは、過去、当地にマツ属やブナ科の樹林が成立していたことが報告されている。現在は砂地地域内に高木よりなる樹林はごく一部を除いて存在していないが、その復元は一つのロマンである。当地のような人為の攪乱が強く、環境の変動が大きい砂漠化地域の生態学的ポテンシャルを知ることは難しく、植生学的な課題の一つでもある(大沢、私信)が、高木林の復元はその意味でも興味深い課題といえる。

砂丘固定緑化に関しては様々な技術的課題が考えられる。在来の砂丘固定植生であるユウホウによる緑化は、これまで一定の成果を上げてきたが、その利用効果はあまり高いものではなく、他の植物材料の導入が望まれている。例えば飼料価値も高い在来の半灌木ヤンツァイ(*Hedysarum mongolicum*)の試験が進められてい

る。ヤンツアイは地下茎による繁殖能力に優れ、砂丘固定能力も高い。また侵食防止能力や生態的な安定性の面で価値の高いツォバイ (*Sabina vulgaris*) の植栽は以前より試みられている。砂丘固定緑化に関しても防護林と同じように今後はより植物の多様化が求められるであろう。

本研究より示唆される砂丘固定緑化の問題点は次のようなものである。第一は強風による著しい地表面の不安定性、降水量の少なさおよび変動の大きさによる植物の定着の困難さである。これらのことから、播種による緑化法は手間がかからず、広域の緑化能力が高いが、その定着は播種後の気象条件に大きく左右され、定着率は全般に低く不安定である。移動砂丘表面の乾砂層は著しく乾燥しているが、その下層の水ポテンシャルは高いので、植物は、種子発芽後すばやく根系が発達し、下層の安定した水分を利用できる性質が必要である。現状では苗木植栽の方が確実で、よりよい緑化方法と言える。定着時の人工的補助手段としては、ネットや液剤による侵食防止が考えられるが、コストが高いため、特殊な場所を除いて用いられない。砂の運動は砂丘表面近くの風速によって指数的に決まる。また砂の移動量は砂丘表面から10cmで80~90%、30cmでほとんどであるので、30cm程度の防砂垣でも著しい効果がある。現地のユウホウや柳の枝を使った安価な防砂垣は合理的なものといえる。植物の定着は気象条件に大きく左右されるので、天気予報能力の向上は定着率を高める上で重要である。

第二は冬期の低温、強風の条件のきびしさによる死亡率の増加である。冬期の生存率を確保するためには、播種および植栽後一年目の生育期に、植物の根系が十分に発達しておくことが必要である。そのためには本来植物の根系展開能力が高いことが必要である。また播種や植栽は生育期の早い時期に行い、その後の安定した成長を保障することが冬期の死亡率を低下させる。コストの問題があるが、補助手段としては冬期のマルチングが有効であろう。

第三は放牧による攪乱による植生遷移の阻害および劣化である。単に緑化の目的であれば、植物が家畜に食されにくい性質を持っていることが望ましいだろうが、植物には飼料としての価値も期待されるので矛盾した問題である。植物の性質としては地下部が発達し、萌芽能力の高いものが望ましい。緑化施工後初期には家畜の侵入をコントロールすることも必要であろう。家畜の密度を環境収容能力以上に高めないことが必要で、そのためには今後の研究によって具体的な収容能力を提示していくことが必要である。

4-3. ムウス砂地の持続的利用と環境変化モデル

生態環境の不安定な砂地において、緑化を持続的に進めていくためには、個別の技術論の前提として、全体的な土地利用計画を検討しておく必要がある。例えば固定砂丘地では砂漠化の危険性が高いので、開墾は禁止されている。放牧についても土地類型によって環境容量を示す必要がある。植生図等をもとにして砂漠化のハザード・マップをつくり、その利用可能水準を示すことが望ましい。以上は規制面だが、既に述べたように、技術の適用にあたっては立地条件は重要である。それぞれの技術に対して立地基準を設け、図面と対応させることによって、技術の効果的な適用をはかることができる。

以上は静的なモデルである。しかし資源の限られたこうした地域では、ある土地に対する作用は他の部分へ二次的に影響を及ぼす可能性がある。また気候の変動は当地の生態系に複雑な作用を及ぼすであろう。そうした問題を克服して、ムウス砂地を持続的に利用していくには、動的なモデルを設定する必要がある。そこで最後に、環境変化の予測モデルについて若干ふれておく。

第1章で述べたように、最も生産力の高い土地類型は湿性草地だが、それは地下水に涵養されることによって成立している。よって地下水面の変動は、牧畜生産や全体の生態環境に大きな影響を与えると考えられる。ところで鈴木(1989)^[117]やNakamura and Kobashi(1991)^[77]によると、水の消費量は土地類型によって大きく異なり、移動砂丘地では著しく少ないのに対して、固定砂丘地ではその2倍、半固定砂丘では4倍、湿性草地では7~10倍ある。すなわち土地類型の存在割合によって全体的水消費量は大きく異なってくる。よって砂漠化の状況や緑化の程度は全体の水資源に対しても影響を与え、ひるがえって個々の生態環境にも影響するものと考えられる。

史(1991)^[110]が言うような気候の変動が起きる場合はどうであろうか。ムウス砂地はいくつかの閉じた集水域によってなっており、降水量と蒸発散量・流出量は均衡しているものと考えられる。鈴木(1989)^[117]やNakamura and Kobashi(1991)^[77]が測定した蒸発散量の結果から大まかに計算すると、現状では均衡しているように見える。しかし仮に年降水量が現在の平均360mmから200mmに低下すると、地下水位が低下し、湿性草地がなくなると、全体が固定砂丘地になっても蒸発散量の方が降水量を上回る。すなわちより蒸発散量の小さい移動砂丘の部分の存在が必要で、気候的な砂漠となるであろうことが予想される。

それでは実際の景観変化はどのように予測されるだろう

うか。そのためには土地動態のモデルを別に構築する必要がある。第一章で述べたように、ムウス砂地とは多様な土地単位のモザイクであり、それぞれの単位の移行によって全体の動態を構成している。すなわち移動砂丘地は進行遷移や人為的緑化によって固定砂丘地に移行する。移動砂丘地は固定砂丘地が砂漠化した姿である。砂漠化の過程は人為的攪乱が律速しているといえる。土地単位の存在割合は、遷移速度と人為的攪乱速度との関係によって決まる。このような遷移・攪乱速度依存の土地置換モデルに、土地単位を基礎にした水収支モデルを重ね合わせることによって、全体の景観レベルのモデルが構築できるであろう。

こうしたモデルの構築は今後の研究課題である。そのためには、現在、断片的にしかない水収支のデータの多点・継続化や土地単位の存在状況のモニタリング、遷移速度や人為的攪乱速度の調査など必要な研究項目は多い。今後それらの研究を進めていくためには、国際的な研究協力をより発展させていくことが大切である。

摘 要

1. 中国ムウス砂地の成因と自然環境について既往の文献をまとめた。ムウス砂地は気候的には砂漠地域に属さないが、人為的干渉の影響が強い砂漠化地域である。砂漠気候と草原気候の中間的な位置にあり、また第四紀地層に大量の砂質堆積物を蓄積しているため、潜在的に砂漠化の危険性の高い地域である。こうした条件のもとで主として環境に不適合で無理な農耕の導入によって砂漠化が進行した。

現在の土地は景観的には波状高平原、移動砂丘地、固定砂丘地、湿性草地に分類され、それぞれ基盤の条件、水分条件、風成作用などによって特徴づけられる。そしてそれぞれの条件に応じて特徴ある生態系が成立している。それらの類型は固定的なものではなく、固定砂丘地、波状高平原は砂漠化によって移動砂丘地に移行する。とりわけ固定砂丘地は不安定で開墾によって容易に砂漠化してきた。一方、砂の移動量が少なくなった砂丘では、土地の遷移が始まり固定砂丘に移行する。

2. 湿性草地の防護林、砂丘の防砂林の主要な造林法であるハンリュウの大枝じかざし造林法についてその生育状況と立地の関係を調査した。植栽後1年目では湿性草地の方が生存率が高く、その後の生育の段階では多少乾燥した環境の方が生存率が高かった。全体の生育状況は地下水位からの距離が2m前後で最もよく、それ以上でもそれ以下でも生育が低下した。葉面コンダクタンスは地盤高が上がるほど低下し、乾燥した気象条件が続くと

より低下した。地下水位の浅い領域では土壌の嫌気的環境が根の生育を阻害する。一方、砂丘上の個体は地下水からの水の供給がなく、乾燥しやすい状態にあると考えられる。ハンリュウの生育状況と地表植生とは密接な相関関係がみられ、地表植生は適地診断方法として有効なものと考えられた。

3. 湿性草地、砂丘の裾、砂丘上と土壌水分条件の異なる場所に生育するハンリュウについて形態的特性を調べた。草地上の個体は、根系分布は浅く、T/R率は大きかった。砂丘上の個体は、根系分布が深く、T/R率は小さかった。とりわけ葉量/細根量率は草地上の個体に比べ著しく小さかった。葉の形態は砂丘上でより肉厚で個葉面積が小さく、草地上で逆だった。気孔分布にも違いがみられ、葉の表側の気孔密度は砂丘上で有意に高かった。葉面積あたりの同化率は立地に関わらず同様と考えられた。本種における形態的可塑性はストレスに対する反応の一つの過程と考えられる。

4. ハンリュウの葉面コンダクタンスの変化の説明要因について、ポット実験と野外生育個体の測定から検討した。葉面コンダクタンスの日変化は、非線形回帰分析の結果、光と大気飽差の二要因によってよく説明された。ポット実験の土壌水分の減少の過程を通して、通水抵抗の増加がみられた。第一段階では、日中の葉の水ポテンシャルのわずかな低下がみられた。第二段階では、日中の水ポテンシャルは一定で、葉面コンダクタンスと夜明け前の水ポテンシャルが低下した。第三段階では日中の水ポテンシャルも低下した。葉面コンダクタンスは土壌の強い乾燥領域で土壌水分量や夜明け前の水ポテンシャルの低下に従って低下した。野外測定では、葉面コンダクタンスは砂丘上で草地上の約1/2であった。夜明け前の水ポテンシャルは同様に高かったことから、砂丘上では気孔の形態や反応が水分の少ない土壌条件に順化し、ストレスに対する反応が異なったものと考えられる。

5. 湿性草地・砂丘の裾・砂丘上の土壌水分条件の異なる立地に植栽されたハンリュウ個体に、SPACモデルを適用し、水分動態を解析した。シミュレーションの結果は実測値とよく適合した。夜明け前の水ポテンシャルには、立地による違いはなかった。個体全体の通水抵抗は、土壌水分条件の違いを反映し、砂丘上で著しく大きく、草地で小さかった。しかし砂丘上では、根系分布が深く、葉量/細根量率が小さく、抵抗をより小さく補償していた。砂丘上では葉面コンダクタンスが小さく、蒸散フラックス密度の大きさは草地上、砂丘の裾、砂丘上の順であった。日中の水ポテンシャルは砂丘上でやや低かったが、砂丘上の細胞の浸透ポテンシャルは草地上より低いため、圧ポテンシャルは同様と推測された。このように、ハン

リュウは個体・器官・組織・細胞のそれぞれのレベルで反応して、圧ポテンシャルを安定的に保つよう、水分動態を制御していると考えられた。

6. ムウス砂地で最も分布が広い群落を形成し、最も重要な砂丘固定植物であるユウホウの群落動態を、砂丘の固定化過程と関連づけて解析した。また群落動態のメカニズムについて、主として水分生理学的視点より検討を行った。移動砂丘では植被率は大変低かったが、砂丘の固定化にしたがって植被率は増加した。一方、株サイズは移動砂丘で大きく、固定砂丘では小さかった。移動砂丘では個体群は弱齢個体によってのみ構成され、半固定砂丘では様々な年齢の個体がみられた。固定砂丘の年齢構成は老齢化していた。

移動砂丘では、実生は砂の移動が年10cm以下のところでのみ見られた。半固定砂丘では砂の侵食と堆積が小さくなっており、実生の成立に好適な条件であった。固定砂丘ではもはや砂の移動は全く起こらないため、散布された種子は地表面上に裸出し、種子や実生は乾燥ストレスを被りやすい。この状態では群落はもっぱら萌芽によってのみ維持されていた。

砂丘が固定化し、風成の細粒分が増加するにしたがって、土壤水分の利用可能度は低下した。一方、蒸発散量は、植生の発達にともなって増加した。これは砂丘の固定化過程が進行するにつれて、土壤水分条件が悪化することを示し、固定砂丘地における群落の衰退の一因となっているものと考えられた。

7. 研究をまとめ、個別の問題点と今後の課題を示した。今回得られた知見に基づき、当地の緑化技術について検討した。またムウス砂地の持続的利用のための環境変化予測モデルの概念を示し、そのために必要な研究課題を提示した。

謝 辞

本論文は日中共同研究「中国の乾燥地における砂漠化の機構解明と動態研究 — 毛烏素沙漠の沙漠緑化と農業開発に関する基礎的研究 —」から生まれた。まず最初に、共同研究に参加の機会を与えてくださった代表者の鳥取大学松田昭美名誉教授と緑化班のリーダーである京都大学小橋澄治教授にお礼を申し上げたい。とりわけ小橋先生のよくされた真摯なご批判は筆者にとって常に快い励ましであった。中国側の代表者である内蒙古林業科学院の廖茂彩元副院長、姚洪林治砂研究室主任には、現地において多大なるご援助をいただいた。鳥取大学の神近牧男教授、山本太平教授は熱意を持って実質的にプロジェクトをリードされ、研究の様々な場面においてご支

援をいただいた。本論文の内容はいずれも小橋教授、香川大学増田拓朗助教授、岡山大学吉川賢助教授、伊克昭盟林業治砂研究所金常元副所長、内蒙古大学廖汝棠講師、ムウス砂地開発整治研究センター李樹青研究員、張文軍研究員との共同研究の成果であり、諸先生にはいろいろなご助言をいただいた。このほか現地調査にあたっては、共同研究に加わった多くの日中の先生方にご協力、ご援助をいただいた。

論文がまとまるまでの過程では、学生時代に在籍した京都大学の中村一教授、吉田博宣助教授、現在の勤務地である千葉大学の沖中健教授、三沢彰助教授は、常に逸脱しがちな筆者の研究を寛容に見守っていただき、ここまでこぎつけることができた。このほか在籍した研究室の同僚諸氏をはじめ、お世話になった方々は数多い。本稿を閉じるにあたってこれらの方々にあつく感謝の意を表する次第である。

引用文献

- [1] Bates, L. M. and A. E. Hall (1981): Stomatal water depletion not associated with changes in bulk leaf water status, *Oecologia* 50, 62-65.
- [2] Blackman, P. G. and W. J. Davies (1985): Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying, *J. Exp. Bot.*, 36, 39-48.
- [3] Boyer, J. S. (1985): Water transport, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36, 473-516.
- [4] Campbell, G. S. and G. A. Harris (1977): Water relations and water use patterns for *Artemisia tridentata* Nutt. in wet and dry years, *Ecology*, 58, 652-659.
- [5] Cawker, K. B. (1980): Evidence of climatic control from population age structure of *Artemisia tridentata* Nutt. in southern British Columbia, *J. Biogeography*, 7, 237-248.
- [6] 陳伝康 (1983): 土地類型和分等 (毛烏素沙区自然条件及其改良利用, 北京大学地理系ほか編), 科学出版社, 北京, 159-170.
- [7] 陳隆享 (1980): 鄂尔多斯西南地区土地沙漠化及其防治 (鄂尔多斯地区沙漠化及其控制問題, 伊盟沙漠研究所編印), 168-191.
- [8] 陳昌篤 (1983): 植被和植物資源 (毛烏素沙区自然条件及其改良利用, 北京大学地理系ほか編), 科学出版社, 北京, 72-113.
- [9] 治砂造林学編委会編 (1984): 治砂造林学, 中国林業出版社, 北京.

- [10] 張敬業 (1980): 伊盟沙化及其防治 (鄂爾多斯地區沙漠化及其控制問題) 伊盟沙漠研究所編印, 116-141.
- [11] 張強 (1983): 油蒿群落更新的研究, 生態學雜誌, 1983年第2期, 14-19.
- [12] 張強・王振先 (1986): 伊克昭盟植被演替与土地沙漠化的關係, 中国科学院蘭州沙漠研究所集刊, 3, 89-105.
- [13] 趙興梁・宋炳奎・童立中・陳超智・楊坤・劉振声 (1980): 毛烏素沙區風沙对農田的危害及其防止經驗 (鄂爾多斯地區沙漠化及其控制問題, 伊盟沙漠研究所編印), 15-61.
- [14] 中国科学院内蒙古寧夏綜合考察隊 (1985): 内蒙古植被, 科学出版社, 北京.
- [15] 中国科学院南京土壤研究所主編, 川瀨金次郎・菅野一郎訳 (1983): 中国土壤—改良利用・性質・肥沃度・生成分類一, 博友社, 東京.
- [16] 中国科学院蘭州水川凍土沙漠研究所沙漠研究室 (1974): 中国沙漠概論, 科学出版社, 北京.
- [17] 中華人民共和國中央氣象局 (1971-1981 欠 1980): 中国地面氣象記錄年報.
- [18] Closs, R. L. (1958): The heat pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem, *New Zea. J. Sci.*, 1, 281-288.
- [19] Cowan, I. R. (1979): Stomatal behaviour and environment, *Adv. Bot. Res.*, 4, 117-228.
- [20] Davies, W. J., J. C. Metcalfe, U. Schurr, G. Taylor, and J. Zhang (1987): Hormones as chemical signals involved in root to shoot communication of effects of changes in the soil environment, In: Hoad, G. V., J. R. Lenton, M. B. Jackson, and R. K. Atkin (eds.) *Hormone action in plant development: A critical appraisal*, Butterworth, Boston, 201-216.
- [21] 董光榮・李宝生・高尚玉 (1980): 試論毛烏素沙區沙漠期及其成因 (鄂爾多斯地區沙漠化及其控制問題, 伊盟沙漠研究所編印), 204-214.
- [22] 董光榮・李宝生・高尚玉・吳正・邵亞軍 (1983): 鄂爾多斯高原第四紀風成沙的發現及其意義, 科学通報, 28 (16), 998-1001.
- [23] 董光榮・李宝生・高尚玉・吳正・邵亞軍 (1983): 鄂爾多斯高原第四紀風成沙, 地理學報, 38 (4), 341-347.
- [24] Friedman, J. and G. Orshan (1975): The distribution, emergence and survival of seedlings of *Artemisia herba-alba* Asso in the Negev Desert of Israel in relation to distance from the adult plants, *J. Ecol.*, 63, 627-632.
- [25] 吳正 (1984), 風沙地貌學, 科学出版社, 北京.
- [26] Gollan, T., N. C. Turner, and E. -D. Schulze (1985): The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*, *Oecologia*, 65, 356-362.
- [27] Grace, J., D. U. U. Okali and F. E. Fasehun (1982): Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria, *J. Appl. Ecol.*, 19, 659-670.
- [28] 玉泉幸一郎・須崎民雄 (1990): プレッシャーチャンバー法における測定誤差と対策, 日林九支研論集, 43, 115-116.
- [29] Hall, A. E. (1982): Mathematical models of plant water loss and plant water relations, In: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler (eds.) *Physiological plant ecology II: Water relations and carbon assimilation*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 231-261.
- [30] Harvey, S. J. (1981): *Life history and reproductive strategies in Artemisia*, Doctoral thesis, Montana State University, Bozeman.
- [31] Helkvist, J., G. P. Richard, and P. G. Jarvis (1974): Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber, *J. Appl. Ecol.*, 11, 637-668.
- [32] Henson, I. E., C. R. Jensen, and N. C. Turner (1989): Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. I. Shoot response to soil water deficits, *Aust. J. Plant Physiol.*, 16, 401-413.
- [33] 富象乾 (1982): 菊科 (內蒙古植物志, 6, 內蒙古植物志編輯委員會編), 內蒙古人民出版社, 呼和浩特, 1-330.
- [34] 市川正巳 (1988): 世界における砂漠化とその研究の現状, 地理評, 61 (Ser. A), 89-103.
- [35] 池田武文 (1984): 樹木木部の水分通導性, 北方林業, 36 (10), 22-25.
- [36] Ikeda, T. and T. Suzuki (1984): Distribution of xylem resistance to water flow in stems and branches of hardwood species, *J. Jpn. For. Soc.*, 66, 229-236.
- [37] 伊盟沙漠研究所 (1980): 鄂爾多斯地區沙漠化及其控制問題.
- [38] Ishihara, K., and T. Hirasawa (1978): Relationship between leaf and xylem water potentials in rice plants, *Plant Cell Physiol*, 19, 1289-1294.
- [39] Iwao, S. (1972): Application of the m^*-m

method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size, *Res. Popul. Ecol.*, 14, 97-128.

[40] Jarvis, P. G. (1976): The interpretation of variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 273, 593-610.

[41] Jarvis, P. G., W. R. N. Edwards, and H. Talbot (1981): Models of plant and crop water use, In: Rose, D. A. and D. A. Charles (eds.) *Mathematics and plant physiology*, Academic Press, London, New York Toronto Sydney San Francisco, 151-194.

[42] Jones, H. G. (1983): *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*, Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.

[43] 郭普・施及人・李濱生・許清云・謝浩然 (1984): 流沙的治理 (治砂造林学, 治砂造林学編委会編), 中国林業出版社, 北京, 69-122.

[44] 神近牧男・山本太平 (1986): 中国毛烏素沙漠における自然環境について—二、三の気象・土壤特性—, 鳥大砂丘研報, 25, 27-35.

[45] Kaufmann, M. R. (1982): Leaf conductance as a function of photosynthetic photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air, *Plant Physiol.*, 69, 1018-1022.

[46] Kaufmann, M. R. (1982): Evaluation of season, temperature, and water stress effects on stomata using a leaf conductance model, *Plant Physiol.*, 69, 1023-1026.

[47] 河野通博 (1986): 中国における砂漠化の現況と防治策, 国際農林業協力, 9(3), 27-35.

[48] 河野通博 (1986): 中国における砂漠化とその防治についての覚書, 地理評, 61(Ser.A), 53-67.

[49] 小橋澄治 (1986): 内蒙古自治区毛烏素沙漠緑化の状況, 緑化工技術, 11(3), 15-22.

[50] 小橋澄治・小林達明 (1989): 乾燥地における砂漠緑化と農業開発 (その6) —自然植生と緑化技術—, 農土会誌, 57(3), 89-105.

[51] 小橋澄治・奥村武信 (1989): 乾燥地における砂漠緑化と農業開発 (その5) —その流砂特性と防砂技術—, 農土会誌, 57(2), 143-147.

[52] 小橋澄治・大手桂二 (1988): 毛烏素沙漠の砂丘, 地下水の変動について, 緑化研究, 10, 13-21.

[53] 小林達明 (1989): 「砂漠」と「沙漠」の検討と

「砂地」の提案 (中国の乾燥地における砂漠化の機構解明と動態解析—毛烏素沙漠の沙漠緑化と農業開発に関する基礎的研究—), 内蒙古沙漠開発研究会, 206-210.

[54] 小林達明 (1990): 中国ムウス砂地の成因と土地分類, 日緑工誌, 15, 43-57.

[55] 小林達明・小橋澄治・吉川賢・増田拓朗 (1993): ハンリュウ (*Salix matsudana*) の葉面コンダクタンス変化の説明要因, 日林誌, 75, 79-87.

[56] Kobayashi, T., R. Liao, and S. Li, Behavior of ordos sage-brush population in relation to land stability: Population structure and water physiological characteristics-, unpublished.

[57] 小林達明・増田拓朗・小橋澄治 (1989): モウソ砂地におけるハンリュウの大枝じかざし造林の立地と生育の関係, 日緑工誌, 15(2), 1-8.

[58] 小林達明・増田拓朗・小橋澄治・吉川賢 (1988): 旱柳 (*Salix matsudana* Koidz.) の立地と蒸散, 吸水特性, 成長量との関係—毛烏素砂地における野外測定から—, 緑化研究, 10, 111-139.

[59] 小林達明・吉川賢・小橋澄治・増田拓朗 (1993): 土壤水分条件の異なる立地に生育するハンリュウ (*Salix matsudana*) の水分動態の比較解析, 日林誌, 75, 165-175.

[60] 黄兆華 (1980): 内蒙伊盟牧場利用与沙漠化及其防治 (鄂尔多斯地区沙漠化及其控制問題, 伊盟沙漠研究所編印), 62-80.

[61] 黄兆華・宋炳奎・董光荣 (1980): 内蒙伊盟地区土地沙漠化問題考察階段報告 鄂尔多斯烏審旗為主的部分 (同上), 1-14.

[62] 侯仁之 (1972): 從紅柳河上的古城廢墟看毛烏素沙漠的變遷, 文物, 1(200), 35-41.

[63] 侯仁之 (1979): 歴史地理学の理論与实践, 上海人民出版社, 上海.

[64] Kozlowski, T. T., P. J. Kramer, and S. G. Pallardy (1991): *The physiological ecology of woody plants*, Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.

[65] Kramer, P. J. (1983): *Water relations of plants*, Academic Press: 石原邦・倉石晋・田崎忠良・橋本康 訳, 水環境と植物, 養賢堂, 東京.

[66] 京都緑化研究会 (1988): 毛烏素沙漠調査 (1987年度) 特集, 緑化研究, 10.

[67] Lange, O. L., R. Losch, E. -D. Schulze, and L. Kappen (1971): Responses of stomata to changes in humidity, *Planta*, 100, 76-86.

[68] Landsberg, J. J., T. W. Blanchard, and B.

- Warrit (1976): Studies on the movement of water through apple trees, *J. Exp. Bot.*, 27, 579-596.
- [69] Larcher, W. (trans. Biederman-Thorson, M. A.) (1980): *Physiological plant ecology*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- [70] Lomasson, T. (1948): Succession in sagebrush, *J. Range Management*, 1, 19-21.
- [71] Marshall, J. D. and R. H. Waring (1984): Conifers and broad leaf species: Stomatal sensitivity differs in western Oregon, *Can. J. For. Res.*, 14, 905-908.
- [72] 増田拓朗・小林達明・森本幸裕・吉川賢 (1988): 中国毛烏素沙地における土壤水分条件と旱柳の根系分布について, 造園雑誌, 51(5), 126-131.
- [73] 増田拓朗・小林達明・吉川賢・森本幸裕・小橋澄治 (1988): 毛烏素沙地における土壤水分条件, 緑化研究, 10, 30-41.
- [74] 森川靖 (1974): ヒノキの樹液の流れ—林木の水収支と関連して—, 東大演報, 66, 251-297.
- [75] Morrow, P. A. and H. A. Mooney (1974): Drought adaptations in two Californian evergreen sclerophylls, *Oecologia*, 15, 205-222.
- [76] Mott, K. A., A. C. Gibson, and J. W. O'Leary (1982): The adaptive significance of amphistomatic leaves, *Plant, Cell Environ.*, 5, 455-460.
- [77] 内蒙古沙漠研究会編 (1989): 中国の乾燥地における沙漠化の機構解明と動態解析—毛烏素沙漠の沙漠緑化と農業開発に関する基礎的研究—.
- [78] 内蒙古草場資源遙感応用考察隊伊克昭盟分隊 編著 (1990): 内蒙古鄂尔多斯高原自然資源与環境研究, 科学出版社, 北京.
- [79] Nakamura, A. and S. Kobashi (1991): Energy budget observation with the Eddy correlation method in the Mu Us Shamo Desert. In: Inner Mongolian Research Group (eds.) *Proceedings of 1991 International Symposium for Japan and China Joint Research*, Arid Land Research Center, Tottori Univ, 10-14.
- [80] 任紀舜・姜春発・張正坤・秦徳余 著, 藤田至則・龍学明 訳 (1986): 中国の地質構造とその発達史, 築地書館, 東京.
- [81] Nnyamah, J. U., T. A. Black, and C. S. Tan (1978): Resistance to water uptake in a Douglas fir forest, *Soil Sci.*, 126, 63-76.
- [82] 奥村武信 (1989): 毛烏素沙地砂丘上における風速分布・流砂観測, 緑化研究, 10, 174-178.
- [83] Oren, R., R. H. Waring, S. G. Stafford, and J. W. Barrett (1987): Twenty-four years of ponderosa pine growth in relation to canopy leaf area and understory competition, *For. Sci.*, 33, 538-547.
- [84] Parkhurst, D. F. (1978): The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves, *J. Ecol.*, 66, 367-383.
- [85] 北京大学地理系・中国科学院自然資源総合考察委員会・中国科学院蘭州沙漠研究所・中国科学院蘭州冰川凍土研究所 編 (1983): 毛烏素沙区自然条件及其改良利用, 科学出版社, 北京.
- [86] Pereira, J. S. and T. T. Kozlowski (1977): Variations among woody angiosperms in response to flooding, *Physiol. Plant*, 41, 184-192.
- [87] Pospisilova, J. and J. Solarova (1980): Environmental and biological control of diffusive conductances of adaxial and abaxial leaf epidermes, *Photosynthetica*, 14, 90-127.
- [88] Powell, D. B. B. and M. R. Thorp (1976): Dynamic aspect of plant-water relations. In: Landsberg, J. J. and C. V. Cutting (eds.) *Environmental effects of crop physiology*, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, 259-285.
- [89] 李博 (1962): 内蒙古地帯性植被的基本規律及其生態地理規律, 内蒙古大学学报, 1962年第2期, 103-138.
- [90] 李博・牛建明 (1990): 鄂尔多斯高原植被 (内蒙古鄂尔多斯高原自然資源与環境研究, 内蒙古草場資源遙感応用考察隊伊克昭盟分隊編著), 科学出版社, 北京, 78-125.
- [91] 李孝芳 (1983): 土壤地理和土壤資源 (毛烏素沙区自然条件及其改良利用, 北京大学地理系ほか編), 科学出版社, 北京, 114-158.
- [92] 李孝芳・陳伝康 (1983): 地理位置和自然概況 (同上), 1-4.
- [93] 李孝芳・陳伝康 (1983): 風沙来源和沙漠化問題 (同上), 5-16.
- [94] 李千紅・小林哲夫・元田雄四郎・松田昭美・神近牧男 (1989): 中国毛烏素沙漠の砂丘砂の蒸発特性, 農業気象, 44(4), 301-304.
- [95] 林亜真 (1983): 農林牧生産現状 (毛烏素沙区自然条件及其改良利用, 北京大学地理系ほか編), 科学出版社, 北京, 171-200.
- [96] Roberts, J. (1977): The use of tree-cutting techniques in the study of the water relations of

mature *Pinus sylvestris* L., *J. Exp. Bot.*, 28, 751-767.

[97] Roughton, R. D. (1972): Shrub age structure on a mule deer winter range in Colorado, *Ecology*, 53, 615-625.

[98] Running, S. T. (1980): Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision, *J. Exp. Bot.*, 31, 555-569.

[99] 廖汝棠 (1988): 毛烏素沙地油蒿 (*Artemisia ordosica*) 群落及其水分生態特征, 研究生學位論文, 內蒙古大學.

[100] 劉繼韓 (1983): 農業氣候和氣候資源 (毛烏素沙區自然條件及其改良利用, 北京大學地理系ほか編), 科學出版社, 北京, 17-49.

[101] 劉書 (1990): 鄂爾多斯高原植物區系與植物資源 (內蒙古鄂爾多斯高原自然資源與環境研究, 內蒙古草場資源遙感應用考察隊伊克昭盟分隊編著), 科學出版社, 北京, 72-77.

[102] 載楓年・宋錦熙・閔有志 (1982): 毛烏素沙地沈積環境的地球化學特征, 中國科學院蘭州沙漠研究所集刊, 2(2), 123-130.

[103] 催克信・藩之唐 (1986): 中國自然地理 古地理 (下冊) (中國科學院中國自然地理編輯委員會編), 科學出版社, 北京.

[104] Sandford, A. P. and P. G. Jarvis (1986): Stomatal response to humidity in selected conifers, *Tree Physiol.*, 2, 89-103.

[105] Schulte, P. J. and T. M. Hinckley (1987): Abscisic acid relations and the response of *Populus trichocarpa* stomata to leaf water potential, *Tree Physiol.*, 3, 103-113.

[106] Schulze, E. -D., J. Cermak, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmermann, F. Vasicsek, W. Gries, and J. Kucera (1985): Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements, *Oecologia*, 66, 475-483.

[107] Schulze, E. -D. and M. Koppers (1979): Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L., *Planta*, 146, 319-326.

[108] Schulze, E. -D., O. L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen, and M. Evenari (1972): Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert, *Planta*, 108, 259-270.

[109] Sena Gomes, A. R., T. T. Kozlowski, and P. B. Reich (1987): Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. *catongo* seedlings to air humidity, *New Phytol.*, 107, 591-602.

[110] 史培軍 (1991): 地理環境演變研究的理論與實踐—鄂爾多斯地區晚第四紀以來地理環境演變研究, 科學出版社, 北京.

[111] 史培軍・李博・趙燁 (1990): 鄂爾多斯高原土地退化及其防治對策 (內蒙古鄂爾多斯高原自然資源與環境研究, 內蒙古草場資源遙感應用考察隊伊克昭盟分隊編著), 科學出版社, 北京, 191-207.

[112] 朱震達・吳正・劉恕・邱醒民 (1981): 中國沙漠概論 (修訂版), 科學出版社, 北京.

[113] 朱震達・劉恕 (1981): 中國北方地區的沙漠化過程及其治理區劃, 中國林業出版社, 北京.

[114] 朱震達・劉恕・侯仁之 (1982): 歷史時期的沙漠變遷 (中國自然地理 歷史自然地理, 中國科學院中國自然地理編輯委員會編), 科學出版社, 北京, 249-260.

[115] 周建中・松田昭美・神近牧男 (1988): 中國・毛烏素沙漠開發研究センターの概要(1) —試驗地内の自然環境概要—, 砂丘研究, 35(1), 41-47.

[116] 周建中・松田昭美・神近牧男 (1989): 中國・毛烏素沙漠開發研究センターの概要(1) —試驗地内の植生分布について—, 砂丘研究, 36(1), 77-85.

[117] 周廷儒・任森厚 (1984): 中國自然地理 古地理 (上冊) (中國科學院中國自然地理編輯委員會編), 科學出版社, 北京.

[118] 曾泗弟 (1964): 內蒙古烏蘭布和沙漠東部油蒿 (*Artemisia ordosica* Krasch) 天然更新的初步調查, 內蒙古大學學報 (自然科學), 1964年第1期, 232-237.

[119] 鈴木雅一 (1989): 毛烏素沙地の地下水位變化と蒸發散量 (中國の乾燥地における沙漠化の機構解明と動態解析—毛烏素沙漠綠化と農業開發に関する基礎的研究—, 內蒙古沙漠開發研究会編), 內蒙古沙漠開發研究会, 鳥取, 117-124.

[120] Swanson, R. H. and D. W. Whitfield (1981): A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice, *J. Exp. Bot.*, 32, 221-239.

[121] Thompson, D. R. and T. M. Hinckley (1977): A simulation of white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand, *Can. J. For. Res.*, 7, 400-409.

[122] Tinklin, R. and P. E. Weatherley, P. E. (1968): The effect of transpiration rate on the leaf water potential of sand and soil rooted plants, *New Phytol.*, 67, 605-615.

- [123] 徳岡正三・金常元 (1989): 中国内蒙古の毛烏素沙地開発整治研究センター東試験地における植物目録, 京都府大農演報, 33, 31-43.
- [124] 唐麓君・馮顯達・陳茂才・超広明・謝浩然・潘伯榮・施及人・竇明彦・超玉章・王沢・劉特安 等(1984): 主要治砂造林喬灌草種の特性及其栽培技術 (治砂造林学, 治砂造林学編委会編), 中国林業出版社, 北京, 222-292.
- [125] Turner, N. C., E. -D. Schulze, and T. Gollan (1984): The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents, *Oecologia*, 63, 338-342.
- [126] Turner, N. C., E. -D. Schulze, and T. Gollan (1985): The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*, *Oecologia*, 65, 348-355.
- [127] Van Den Honert, T. H. (1948): Water transport in plants as a catenary process, *Discuss. Faraday Soc.*, 3, 146-153.
- [128] Van Der Pijl, L. (1982): *Principles of dispersal in higher plants*, 3rd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- [129] Walton, T. P., R. S. White, and C. L. Wambolt (1984): *Artemisia* reproductive strategies: A review with emphasis on plains silver sagebrush, In: Macarthur, E. D. and B. L. Welch (eds.) *Proceedings - symposium on the biology of Artemisia and Chrysothamnus*, General Technical Report - US Department of Agriculture, Forest Service, INT-200, 67-74.
- [130] Waring, R. H. and S. W. Running (1978): Sapwood water storage: Its contribution to transpiration and effect upon conductance through the stems of old-growth Douglas-fir, *Plant, Cell Environ.*, 1, 131-140.
- [131] Weatherley, P. E. (1982): Water uptake and flow in roots. In: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler (eds.) *Physiological plant ecology II: Water Relations and carbon assimilation*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 79-109.
- [132] Whitehead, D. and P. G. Jarvis (1981): Coniferous forests and plantations, In: Kozlowski, T. T. (eds) *Water deficits and plant growth VI: Woody plant communities*, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, 49-452.
- [133] Whitehead, D., D. U. U. Okali, and F. E. Fasehun (1981): Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria, *J. Appl. Ecol.*, 18, 571-587.
- [134] Wushenchao Commune, China (1980): Control the desert and create pasture, In: Biswas, M. R. and A. K. Biswas (eds.): *Desertification*, Pergamon Press, Oxford, 145-162.
- [135] Yahata, H (1987): Water relations characteristics of *Cryptomeria japonica* D. Don (V): A simulation model of water regime using the parameters obtained by the P-V curve technique, *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, 31 (3), 235-245.
- [136] 山岡清・谷川原祐介 (1983): マイコンによる薬物速度論入門, 南江堂, 東京.
- [137] 吉川賢・小林達明・小橋澄治 (1992): 中国の半乾燥地帯に生育する樹木の葉の水分特性, 日緑工誌, 17 (2), 85-93.
- [138] 吉野正敏 (1988): 乾燥限界地域の気候と気象, 熱帯農研集報, 61, 1-15.
- [139] 姚洪林 (1986): 砂漠の緑化技術について, 緑化工技術, 12(1), 29-43.
- [140] 雍世鵬・郭錫釵 (1985): 沙地植被 (内蒙古植被, 中国科学院内蒙古寧夏綜合考察隊編), 科学出版社, 北京, 764-791.
- [141] 雍世鵬・黄兆華 (1975): 烏審旗天然草場資源和基本牧場的建設, 内蒙古大学植物生態学科研究成果彙編, 1, 281-294.
- [142] Zhang, J., U. Schurr, and W. J. Davies (1987): Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots, *J. Exp. Bot.*, 38, 1174-1181.