毛烏素沙地に生育する5種類の植物のフェノロジーについて

石井義朗¹⁾・李 玉霊¹⁾・斯 慶図¹⁾・坂本圭児¹⁾・王 林和²⁾・
吉川 賢³⁾

- 1) 岡山大学大学院自然科学研究科 Grad. Sch. of Natural Sci. and Technol.,
Okayama Univ. dns15501@cc.okayama-u.ac.jp
2) 内蒙古農業大学 Inner Mongolia Agricultural Univ.
3) 岡山大学農学部 Fac. of Agri., Okayama Univ.

摘要: 乾燥地や半乾燥地では、水分条件の異なる様々な立地が形成されているため、種組成は豊かであり、高温乾燥環境へ多様な適応がみられる。ここでは乾燥条件に対するフェノロジカルな反応を明らかにするために、中国半乾燥地の毛烏素沙地で在来種（油蒿、樺条、沙柳、臭柏の4種類）および外来種（旱柳）の新梢の伸長成長の経過と環境条件の関係を1年間測定した。油蒿以外は5月初めまでに伸長成長を開始した。その時期は平均気温が連続的に10℃を越えるころであった。油蒿、樺条、沙柳、臭柏の在来種は高温・乾燥条件にあった7月に成長を休止または終了した。一方、外来種である旱柳は継続して成長を行った。その後、油蒿と臭柏は秋に成長を再開した。2度目の成長は降雨と強い関係をもっていた。在来種のうち沙柳のみが地下水面に近いほど旺盛な成長を示した。

キーワード: 半乾燥地、油蒿、樺条、旱柳、沙柳、臭柏、フェノロジー

ISHII, Yoshiaki, LI, Yu Ling, SI, Qing Tu, SAKAMOTO, Keiji, WANG, Lin He and YOSHIKAWA, Ken :
Phenological aspect of five plant species growing in semi-arid region, Mu-U's desert, China

Abstract : To clarify phenological aspect of adaptation of plants growing in arid region, seasonal changes in shoot elongation of four exotic (*Artemisia ordosica*, *Caragana korshinskii*, *Salix psammophila*, *Sabina vulgaris*) and one endemic (*Salix matsudana*) species were investigated for one growing season in Mu-U's desert, China. All species except *A. ordosica* started to grow in the beginning of May. Daily mean temperature in these days exceeded 10℃. Four native species stopped shoot elongation in July. But, *S. matsudana* continued to grow in summer season. *A. ordosica* and *S. vulgaris* on fixed sand dune restarted to grow just after rain. Only *S. psammophila* showed active growth near the water table.

Key words : semi-arid region, *Artemisia ordosica*, *Caragana korshinskii*, *Salix matsudana*, *Salix psammophila*, *Sabina vulgaris*, phenology

1. はじめに

乾燥地・半乾燥地は降水量が少ない。そのため、植生は貧弱であり、現存量は熱帯雨林では42 kg/m²に達するのに対して、低木サバナでは7.5 kg/m²にすぎない⁶⁾。しかも、乾燥地域に降る雨はすべての場所に様に供給されるわけではない。地形や礫のサイズ、土壌の厚さなどの土地条件によって受け取る水の量は大きく異なり、水分条件の異なる様々な立地が生まれる⁵⁾。不均質な立地環境が形成されると、それぞれの立地に応じて、タイプの異なる植物が生育する。そのため、種組成は比較的豊かなものとなるが、限られた資源を多数の種で分け合うことで、それぞれの種の現存量はわずかなものとならざるを得ない。例えば、中国内蒙古自治区の毛烏素沙

地で最も現存量の多い臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) でも3 kg/m²にすぎず、草原の1年生草本では0.2 kg/m²前後である¹⁵⁾。しかし、そこに分布する高等植物の種数は多く、44科95属126種が報告されている⁸⁻¹³⁾。

乾燥地に生育する植物は水不足に対抗する仕組みを備える必要がある。その方法は多岐にわたり、葉のクチクラ層を厚く発達させて蒸散を少なくしたり、根系を発達させて吸水力を高くするものなどがある⁵⁾。また種子によって乾季を乗り切るようなフェノロジカルな適応も有効な戦略の1つである。環境の変化に対応したフェノロジカルな反応は植物種によって様々であるが、耐乾性との関係での説明は十分とは言えない。

そこで、本研究では乾燥地に生育する植物の耐乾性の基礎

表-1 調査対象植物の概要

Table 1 Size of sample tree species

中国名	学名	個体数	1個体の測定枝数	地下水面からの距離 (2001/8/3)	樹高	樹冠投影面積
			(本)	(cm)	(cm)	(m ²)
油蒿	<i>Artemisia ordosica</i>	10	3	213~584	73~111	4.8~10.0
樺条	<i>Caragana korshinskii</i>	10	5	180~675	103~163	12.9~122.2
旱柳	<i>Salix matsudana</i>	10	3~4	174~599	668~923	26.0~139.8
沙柳	<i>Salix psammophila</i>	10	3~4	116~674	257~422	14.5~45.1
臭柏	<i>Sabina vulgaris</i>	9	4~16	181~580	80~186	23.0~293.2

図-1 調査対象とした植物種の生育地の模式図

Fig. 1 Schematic explanation of growing sites of sample tree species

的な情報を得ることを目的として、毛烏素沙地に分布する落葉広葉樹4種と常緑針葉樹1種について、生育環境とシュートの伸長成長の関係について解析を行った。

2. 調査地

調査は中国内蒙古自治区の毛烏素沙地(39° 18' N, 109° 38' E)にある毛烏素沙地開発整治研究センター内の試験地で行った。毛烏素沙地はオルドス高原(標高1,300 m~1,400 m)の中央部に位置している。地形は、流動砂丘と固定・半固定砂丘および丘間低地(流動砂丘の間に広がる草地)に区分され、それぞれがモザイク状に出現している⁴⁾。固定砂丘と半固定砂丘は植物の被覆率が30 %を越えているかどうかで区別する。調査を行った研究センターの試験地(8,400 ha)では、流動砂丘が65 %, 固定・半固定砂丘が10 %, 残りの25 %が丘間低地(湖沼を含む)である¹⁵⁾。研究センターから約20 km離れた烏審召気象観測所の資料によると、年平均気温は6.4 °C, 最高気温は36.4 °C, 最低気温は-31.4 °Cであり、年較差が大きい。年平均降水量は362.8 mmであるが、その約70 %は雨期である7月~9月に集中する²⁾。

3. 材料と方法

材料は、毛烏素沙地に優占する植物の中から生態的に重要と思われるものを選んだ。表-1に示すように、キク科落葉半低木の油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.), マメ科落葉低木の樺条(*Caragana korshinskii* Kom.), ヤナギ科落葉高木

の旱柳(*Salix matsudana* Koidz.), ヤナギ科落葉低木の沙柳(*Salix psammophila* C. Wang et Ch. Y. Yang)の広葉樹4種とヒノキ科常緑針葉低木の臭柏を用いた。図-1にこれらの植物種の生育地を模式的に示す。すなわち、油蒿と臭柏は固定あるいは半固定砂丘に生育している。樺条と沙柳は半固定砂丘を主な生育地としており、旱柳は流動砂丘の斜面からその裾野に生育している。また、沙柳は丘間低地に分布している場合もある。

油蒿と樺条の調査対象個体はそれぞれ固定砂丘と半固定砂丘の上部と下部から選んだ。生育地の高低差は、油蒿は約3 mであり、樺条は約5 mであった。旱柳は流動砂丘の上部(約6 m)とその裾野(約2 m)まで一列に植栽されている個体を10個体選んだ。これらの10個体の旱柳は、いずれも造林当初は流動砂丘の裾野の平坦な立地に植栽されたものであるが、その後の流動砂丘の移動によって砂で被われたため、生育地が砂丘上部から下部までと個体間で異なる現在の状況になったものである。そのため、斜面上部に生育する個体の主幹部分はかなりの割合が砂に埋没している。沙柳は半固定砂丘の上部(約6 m)とそれに隣接する丘間低地(約1 m)に植栽されたものからそれぞれ5個体選んだ。臭柏は固定砂丘上で地下水面から高さ約2 mの位置に生育する群落から約6 mに生育する群落まで9群落を選んだ。

それぞれの測定個体ごとに、油蒿は3本、樺条は5本、旱柳と沙柳は3本~4本、臭柏は4本~16本の日当りの良い枝を選び(表-1), 2001年5月~10月の6ヶ月間、約1週間から2週間に1回の頻度で新梢の長さを測定した。なお、油蒿は栄養枝と生殖枝の2種類の枝が確認されたため、両方の枝について測定を行った。

4. 結果

4.1 新梢の伸長成長量の季節変化

図-2に新梢の1日当たりの伸長成長量(伸長成長速度)の季節変化を示す。

油蒿の場合、枝に葉しかついていない栄養枝と枝先に花をつけている生殖枝の2種類があり^{1,11)}、それらの発生は時期が異なっていた。図-2(1)にその栄養枝と生殖枝の成長速度の季節変化を示す。図中の実線は地下水面から541 cm以上の個体、点線はそれ以下の個体についての結果である。生殖枝については、どの立地に生育する個体も5月下旬に成長を開始して、6月中旬から下旬に最も旺盛な成長をし、7月中旬に成長を完了した。栄養枝の成長開始の時期は特定できなかったが、観察結果から生殖枝の成長が停止した時期とほぼ同じと推察された。8月上旬に成長のピークとなり、9月中旬に成長を完了した。したがって、栄養枝の成長は生殖枝より約2ヶ月遅かった。また、ピーク時の成長速度は、生殖枝では地下水面から遠い立地に生育する個体が0.43~0.68 cm/day、地下水面に近い立地に生育する個体が0.45~0.84 cm/dayとなり、立地間で

図-2 伸長成長速度の季節変化

Fig. 2 Seasonal changes in growth rate of shoot

違いは認められなかった。栄養枝でも、地下水面から遠い立地に生育する個体が $0.30 \sim 0.69$ cm/day, 地下水面に近い立地に生育する個体が $0.24 \sim 0.70$ cm/dayと違いはなかった。生殖枝と栄養枝の間に、生育期とその長さ以外に明らかな違いはなかった。

檉条の場合(図-2(2)), 地下水面から591 cm以上とそれ以下に分けて示した。どの立地に生育する個体も5月中旬に伸長成長を始め, 6月上旬から中旬に最も旺盛な成長をし, 7月中旬に成長を概ね完了した。ピーク時の成長速度は, 地下水面から遠い立地に生育する個体が $0.37 \sim 1.01$ cm/day, 近い個体が $0.59 \sim 0.88$ cm/dayとなり, 立地間で違いは認められなかった。

旱柳の場合(図-2(3)), 地下水面から561 cm以上とそれ以下に分けて示した。測定を開始した5月中旬にはどの立地の個体も伸長成長を始めていた。その後, 上部に生育する個体では5月下旬と7月下旬にピークを示し, 8月上旬から伸長成長速度が目立って低下し, 大部分の個体が8月下旬に成長を終了した。5月下旬と7月下旬のピークの間の6月下旬には, 成長速度が一時停滞した。一方, 下部に生育する個体は緩やかに成長し, 6月下旬から7月上旬に低下し, 7月下旬にはほぼ終了した。つまり, 旱柳は地下水から遠い立地に生育する個体ほど, 成

長の終了が遅くなった。また, 2度目の旺盛な成長は, 7月15日以降に始まった。図-3と図-4に示すように, 2度目の成長は7月中旬の降雨が影響している可能性が考えられた。伸長成長速度の最大は, 上部に生育する個体では $0.29 \sim 0.45$ cm/day, 下部の個体は $0.15 \sim 0.28$ cm/dayとなり, 地下水から遠い個体ほど大きくなった。

沙柳の場合(図-2(4)), 地下水面から587 cm以上とそれ以下に分けて示した。旱柳と同様に, 測定開始時の5月中旬には立地に関係なく伸長成長を開始していた。上部に生育する個

図-3 降水量

Fig. 3 Precipitation

図-4 土壌水分量

Fig. 4 Soil moisture content at study site

図-5 日平均気温(烏審召)

Fig. 5 Daily mean temperature at Wu Shen Zhao

体では、伸長成長速度の最大は0.2 cm/day程度とほぼ一定で推移し、7月上旬から中旬に成長を完了した。それに対して、下部に生育する個体は、6月中旬から7月上旬に上部のものの2～3倍ほどの0.22～0.67 cm/dayのピークを示し、7月中旬から8月下旬に成長を終了した。つまり、沙柳は地下水に近い個体ほど成長の終了が遅くなり、伸長成長速度の最大が大きくなる傾向にあった。

臭柏の場合(図-2(5))、地下水面から537 cm以上とそれ以下に分けて示した。どの立地に生育する個体も5月上旬に伸長成長を始め、5月下旬まで一定の割合で単調に速度は増加していった。その後、速度が減少する個体とさらに増加する個体に分かれた。さらに速度が増加した個体は、6月上旬に1度目の成長のピークを示した後、徐々に成長速度は低下した。すべての個体で7月下旬には成長は一時停止したが、その後再び旺盛な成長を示し、8月上旬に2度目のピークを示し、9月中旬に成長を終了した。図-5に示すとおり、成長が一時停止した7月は最も気温が高かった。また、早柳と同様に、2度目の成長は7月18日の8.3 mmの降雨後に始まった。1度目のピーク時の成長速度は、地下水面から遠い立地に生育する個体が0.03～0.15 cm/day、地下水面に近い個体が0.03～0.14 cm/dayであった。2度目のピークではそれぞれ0.02～0.08 cm/dayと0.04～0.07 cm/dayとなり、立地間での違いは明らかではなかった。

4.2 年間伸長成長量

図-6に地下水面からの距離と年間伸長成長量の関係を示す。

油蒿の生殖枝については(図-6(1))、地下水面から遠い場所(541 cm以上)に生育するものでは、1年間に17.1～19.6 cmの成長が認められた。地下水面に近い場所に生育するもので12.5～24.1 cmの成長が認められ、地下水面からの距離による違いは認められなかった($p=0.74>0.05$, t-test)。栄養枝については、地下水面に近い場所で22.5～37.7 cm、遠い場所で17.8～35.1 cmと、地下水面からの距離に関わらず、同程度の成長量を示した($p=0.43>0.05$, t-test)。このように地下水面からの距離と成長量との間にどちらの枝も変化の傾向はみられなかった。全体の平均で比べると、生殖枝は18.4 cm、栄養枝は26.7 cmと栄養枝の方が有意に長くなった($p<0.05$, t-test)。

樟条の場合(図-6(2))、地下水面に近い場所(179～273 cm)で成長量は23.2～33.5 cm、中間の場所(319～336 cm)で24.6～29.8 cm、遠い場所(591～675 cm)で16.8～26.7 cmとなり、地下水面からの距離による違いは認められなかった($p=0.29>0.05$, ANOVA)。

早柳の場合(図-6(3))、地下水面に近い場所(159～181 cm)で成長量は8.6～14.3 cm、中間の場所(430～466 cm)で17.2～22.5 cm、遠い場所(561～599 cm)で35.3～38.8 cmとなり、地下水面から遠くなるほど成長量は有意に大きくなった($p<0.01$, Sheffe test)。

沙柳の場合(図-6(4))、地下水面に近い場所(116～132 cm)で成長量は15.0～40.0 cm、遠い場所(587～674 cm)で5.5

～11.0 cmとなり、地下水に近い立地ほど成長量が有意に大きくなった($p<0.01$, t-test)。ただし、地下水面に近い場所に

図-6 地下水面からの距離と年間伸長成長量の関係
異なるアルファベットは有意差があることを示した
(t-test or Sheffe test, $p<0.01$)。

Fig. 6 Relationship between the ground level from groundwater table and the annual shoot growth
Different letters indicated significant differences (t-test or Sheffe test, $p<0.01$).

生育する個体の成長量のうち、小さかったものは地下水面から遠い場所に生育する個体のものと同程度であった。

臭柏の場合(図-6(5))、地下水面に近い場所(181~300cm)で成長量は2.2~7.5 cm、遠い場所(537~580 cm)で1.7~7.2 cmとなり、地下水面からの距離による違いは見られなかった($p=0.77>0.05$, t-test)。

5. 考察

図-2の結果をもとにして、毛烏素沙地に生育する植物5種の新梢の伸長成長期間についてまとめたものを表-2に示す。油蒿以外は5月上旬、あるいはそれ以前に成長を開始していた。大部分の植物種が成長を開始した5月上旬は、平均気温が連続的に10℃を越えるころであった(図-5)。その後、油蒿、樺条、斜面下部に生育する旱柳、斜面上部に生育する沙柳、臭柏は7月に成長が終了、または一時停止した。一方、斜面下部に生育する沙柳も成長のピークは過ぎていた。7月は最も高温であり(図-5)、乾燥していたため(図-4)、植物の成長に好適な時期であったとは言えない。そのため、成長が終了したり一時停止したりしたものと思われる。土壌水分条件を制御した実験結果¹⁴⁾によると、臭柏は高温ストレスを受ける夏期に強い水ストレス下で伸長成長を停止した。これは今回の結果と矛盾しない。油蒿、樺条、斜面下部に生育する旱柳、沙柳もこれらのストレスが原因で成長が鈍化したものと考えられる。また、油蒿、樺条、臭柏の3樹種は地下水面からの距離と伸長成長期間(表-2)や伸長成長量(図-6)に明瞭な関係はないと考えられ、根系の発達程度の違いなどによって、乾燥条件が成長量に影響しないような適応をしていると考えられる。沙柳は乾燥条件下では成長が悪くなる傾向にあったことから、油蒿、樺条、臭柏の3樹種と比べて、乾燥ストレスに弱い種だと考えられる。

一方、旱柳は乾燥環境に生育する個体で生育期間が長く(表-2)、成長量も大きくなり(図-6)、乾燥・高温期の7月に唯一旺盛な成長を行っていた。旱柳は他の4種とは異なり、緑化のために導入された外来種である^{7,13)}。本来は中国東北部の湿潤地に生育する。そのため、斜面下部の個体の方で成長が良いと予想されたが、結果は逆であった。毛烏素沙地での旱柳の生育は地下水面から200 cm前後が最も良好で、それ以下では過湿ストレスを受けるため、それ以上の立地では乾燥ストレスを受けるために生育状況は悪化することが報告されている³⁾。前述のように、斜面上部の個体の樹幹の大部分は砂に埋まっている。本調査で地下水面から約600 cmの場所に生育する個体で成長が最も良好であったのは、地下水面から遠いというより、むしろ埋砂によって根量が増加して十分な水分を確保できるためだと考えられた。図-7に8月3日と9月9日の斜面下部の地下水位を示す。最も乾燥していた8月上旬の地下水位は160 cm~181 cmで、成長に好適とされる範囲にあったが、合計243.8 mmの降雨後(図-3)の9月上旬には99 cm~120 cm

となった。このように、斜面下部の個体は、毎年雨期の後には過湿ストレスにさらされ、その影響によって成長が悪かったと考えられる。斜面上部の個体が調査を行った植物の中で唯一高温ストレスの影響を受けずに成長を継続できた理由については、今後生理学的な解析を行う必要がある。

前述したように、油蒿と臭柏は高温・乾燥期である7月には成長を休止させ、湿潤期になると再び旺盛な成長を行った。図-3に示すように、7月18日に8.3 mmの降雨があり、2度目の成長にはこの降雨が関係していたと考えられる。しかし、深度0.2 m~3.0 mの土壌水分量が7月20日から8月10日まで大きな変化はなかった(図-4)。油蒿と臭柏の根系は主に表層に多く(吉川、未発表)、浅い地層中の水を積極的に利用していると考えられる。そのため、0.2 m以浅での土壌水分条件の変化が関係していたと考えられる。このような土壌水分条件の変化に対応した成長様式は、少雨でしかも不規則な降雨に対する適応と考えられる。今後調査を継続して、さらに詳しく調べる必要がある。

油蒿の場合、生育期のはじめにまず生殖枝を伸長させた。測定時に観察したところによると、生殖枝が伸長を開始する

図-7 旱柳の生育する斜面下部の地下水位

Fig. 7 Groundwater level under 5 sample trees of *S. matsudana*

■2001/8/3 □2001/9/9

表-2 伸長成長の期間

Table 2 Period of shoot growth

樹種		2001				
		5月	6月	7月	8月	9月
油蒿	生殖枝					
	栄養枝					
樺条	斜面下部					
	斜面上部					
旱柳	斜面下部					
	斜面上部					
沙柳	斜面下部					
	斜面上部					
臭柏	斜面下部					
	斜面上部					

■:伸長成長期間 □:成長のピーク ▨:欠測期間

前に約6枚の普通葉が展開する。そのあとから枝の伸長と着花がおこる。はじめに展開した葉での光合成活動は生殖枝の伸長に影響するものと考えられる。生殖活動と同化活性の関係を明らかにするには、生殖枝の伸長量とはじめに展開する普通葉での同化物量の関係や伸長量と着花量の関係など多くの要因の解明を進めなければならない。

引用文献

- 1) 原 襄 (1994) 植物形態学, 朝倉書店, pp.9.
- 2) 神近牧男・山本太平 (1986) 中国毛烏素砂漠における自然環境について・二, 三の気象・土壌特性, 鳥取大学砂丘研究所報告 25: 27-35.
- 3) 小林達明 (1989) ム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, 日本緑化工学会誌 15(2): 1-8.
- 4) 小林達明 (1990) 中国ムウス砂地の成因と土地分類, 日本緑化工学会誌 15: 43-57.
- 5) 小泉 博・大黒俊哉・鞠子 茂 (2000) 草原・砂漠の生態, 共立出版株式会社, pp.100-138.
- 6) 小島 寛 (1996) 大気候と植生および土壌の分布, (岩坪五郎編, 森林生態学), 文永堂出版, pp.44.
- 7) 劉娛心主編 (1985) 中国砂漠植物史 第一巻, 科学出版社, 北京, pp.273-274
- 8) 内蒙古植物誌編纂委員会 (1985) 内蒙古植物誌 第一巻, 内蒙古人民出版社, 呼和浩特
- 9) 内蒙古植物誌編纂委員会 (1990) 内蒙古植物誌 第二巻, 内蒙古人民出版社, 呼和浩特.
- 10) 内蒙古植物誌編纂委員会 (1989) 内蒙古植物誌 第三巻, 内蒙古人民出版社, 呼和浩特.
- 11) 内蒙古植物誌編纂委員会 (1993) 内蒙古植物誌 第四巻, 内蒙古人民出版社, 呼和浩特.
- 12) 内蒙古植物誌編纂委員会 (1994) 内蒙古植物誌 第五巻, 内蒙古人民出版社, 呼和浩特
- 13) 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, 京都府立大学演習林報告 33: 31-43.
- 14) 温国勝・図子美和子・坂本圭児・王林和・吉川 賢 (2000) 慢性的な水ストレス下での臭柏の生育経過, 日本緑化工学会誌 25(3): 242-248.
- 15) 吉川 賢 (1988) 中国毛烏素砂漠の植物群落の現存量について, 緑化研究 10: 66-102.

(2003.6.21 受理)