乾燥程度の異なるモンゴル草原生態系において放牧の有無が表層の土壌特性に与える影響

近藤順治^{*1)}・廣部 宗¹⁾・UUGANTSETSEG, Khorloo²⁾・
AMARTUVSHIN, Narantsetseg³⁾・藤田 昇⁴⁾・坂本圭児¹⁾・
吉川 賢¹⁾

1) 岡山大学大学院環境学研究科 Grad. Sch. of Environ. Sci., Okayama University

2) モンゴル科学アカデミー地理生態学研究所 Inst. of Geocology, Mongolian acad. of sci.

3) モンゴル科学アカデミー植物学研究所 Inst. of Botany, Mongolian acad. of sci.

4) 京都大学生態学研究センター Cent. of Ecol. Res., Kyoto University

摘要：草原生態系における大型哺乳類による放牧が一次生産量や物質循環速度に与える影響は、気候や土壌養分条件によって促進方向にも抑制方向にも働く。モンゴルでは低緯度ほど乾燥の程度が強く、草原生態系のタイプは北から南へと森林ステップ、ステップ、ゴビステップの順に変化する。本研究では、モンゴルの乾燥程度が異なる3つの草原生態系を対象とし、気候条件の違いと放牧の影響の関係を土壌化学性から明らかにすることを目的とした。3つの草原生態系において、被食防護柵の内外から表層土壌(0-10 cm)を採取・分析した結果、乾燥が強くなると、土壌pHの上昇とともに植物の必須多量元素濃度などは減少し、みかけの窒素形態変化速度は低下した。また、土壌養分濃度は放牧の有無で顕著な違いが見られなかったが、みかけの窒素形態変化速度は放牧があると低下し、pHは放牧があると上昇した。これらから、放牧は、気候条件に関わらず、表層土壌の養分濃度に顕著な影響を及ぼさないが、土壌をアルカリ化させることにより、窒素形態変化速度を低下させ、モンゴルの草原生態系に対して抑制方向に影響を及ぼしていると考えられた。

キーワード：草原生態系、土壌化学性、窒素形態変化速度、放牧、半乾燥地

KONDO, Junji・HIROBE, Muneto・UUGANTSETSEG, Khorloo・AMARTUVSHIN, Narantsetseg・FUJITA, Noboru・SAKAMOTO, Keiji and YOSHIKAWA, Ken: **Effects of livestock grazing on the surface soil properties in Mongolian Steppe ecosystems along an aridity gradient.**

Abstract: Grazing by large ungulates had both acceleration and deceleration effects on primary productivity and nutrient cycling in grassland ecosystems. The directions of these effects can differ among ecosystems because climate is one of the most important determinant. In Mongolian steppe, the ecosystem type is changed with latitudinal gradient of the aridity from forest-steppe in the north to steppe in the middle to gobi-steppe in the south. Our objective was to clarify the effects of livestock grazing on the surface soil chemical properties in three types of Mongolian steppe ecosystems along an aridity gradient. The soil samples (0-10 cm) were taken from inside and outside of the enclosure fence to analyze soil chemical properties and to determine net nitrogen (N) transformation rates for laboratory incubation. The elements essentially for the plants were decreased and net N transformations were decelerated along aridity with increasing soil pH. The effects of grazing were not prominent for the soil nutrient pools. However, the grazing decelerated net N transformation rates, especially drier incubation condition, and increased soil pH. These results suggested that grazing by large ungulates decelerated nutrient cycling, which might caused by increased alkalinity in Mongolian steppe ecosystems.

Key words: Steppe ecosystems, Soil chemical properties, Nitrogen transformation rates, Grazing, Semi-arid.

1. はじめに

モンゴル国の大部分は乾燥・半乾燥気候に属した高原であり、南北での気候勾配が大きい。平均年降水量は北部では500 mmを超えるが、南部では50 mmを下回り⁴³⁾、最暖月

の平均気温も北部では15℃であるが、南部では30℃を超える⁶⁴⁾。これに伴い、植生タイプは北縁のタイガ林から、北部の森林ステップ、中部のステップ、南部のゴビステップ(半砂漠)へと変化し、南縁は砂漠となる^{64,67)}。

このうち草原生態系は、遊牧を主とする牧畜業により長期

表-1 各調査地付近の自然環境条件

Table 1 Site environmental condition around the study sites.

調査地	草原タイプ	平均気温 (°C) ⁽⁴³⁾			年平均降水量 (mm) ⁽⁴³⁾	平均風速 (m・s ⁻¹) ⁽⁴³⁾	土壌目名 ⁽⁶⁷⁾	土 性
		年	最寒月(1月)	最暖月(7月)				
北部調査地	森林ステップ	-0.6	-22.3	16.9	298.9	2.49	モリソル	埴壤土
中部調査地	ステップ	3.0	-17.3	21.1	156.2	4.73	アリディソル	礫の多い砂壤土
南部調査地	ゴビステップ	6.0	-19.0	28.0	142.3	3.75	アリディソル	礫を多量に含む砂壤土

平均気温は1998年から2007年までの平均値。

にわたって利用されている¹³⁾。しかし、1991年の市場経済導入以降、家畜頭数が増大するとともに、牧民は収益性を向上させるために放牧場所を都市や主要道路周辺に集中させるようになった⁵⁰⁾。乾燥気候下において植物の生育条件を逸脱した土地利用が為された場合、回復不可能なまでに土地が荒廃した例は多く⁶⁸⁾、モンゴルも国土の90%は砂漠化の危険を潜在的に孕んでおり、放牧などの人間活動による砂漠化に対して脆弱であるとされている¹⁰⁾。そのため、現在のモンゴルにおける遊牧が草原へ及ぼす影響を理解し、持続的な草原利用を考える必要がある。

草原、灌木林あるいは北方林などの様々な陸域生態系において、大型哺乳類の植食者は採食、踏みつけ、または排泄物の供給などにより養分やエネルギーの流れに影響を及ぼし^{18, 45, 48)}、一次生産性や物質循環速度を促進させることもある^{4, 19, 21, 22, 48)}。生態系に対する影響の方向を決定する要因には、気候や土壌肥沃度、またはこれらの相互作用などが報告されている^{6, 12, 39)}。例えば、ある程度以上の水分・養分条件で、一次生産や養分循環に促進方向に影響する場合、植食者が好む高い養分含有量の植物種は採食後の旺盛な補償成長によって年間の純一次生産の総量が増加し、養分循環速度も増大する^{4, 48)}。また、植食者の消化管を通過して易分解性となった有機物が排泄物として土壌に還元されることも、促進方向への影響を加速させる^{2, 18, 25, 56)}。一方、対象とする草原生態系が、ある程度以上の水分・養分条件に満たない場合、成長速度の速い種が選択的に採食されると、成長速度の遅い種が占める割合が増え、純一次生産量が減少し、養分循環速度が低下することがある^{48, 55)}。また、同じ土壌養分条件であっても、例えば中央ケニアのサバンナにおいて、多雨年(682 mm/年)には窒素循環速度は促進され、寡雨年(296 mm/年)には抑制された例も報告されている⁴⁾。

多くの生態系において、降雨は一次生産性を制御する主要因であり⁵¹⁾、草原資源の生物地球化学的な循環は降雨および気温の影響を強く受ける^{8, 14, 38, 51)}。モンゴル国においても、緯度に沿った気候学的勾配による草原生態系タイプの変化とともに土壌養分条件も変化するため、放牧が草原生態系に及ぼす影響は、比較的降水量・土壌養分が多い北部と少ない南部では異なる可能性がある。そこで本研究では、乾燥程度が異なる3タイプのモンゴル草原生態系を対象とし、長期間設置されていた被食防護柵内外の表層土壌の特性を比較することによって、気候、土壌条件の違いと放牧の影響の関係を

明らかにすることを目的とした。

2. 材料と方法

2.1 調査地

モンゴル国の乾燥程度の異なる北部、中部、および南部の草原生態系に各1ヶ所調査地を設けた。北部の調査地(以降“北部調査地”と呼ぶ)はBayanzürkh, Gachuurt付近(48°05′N, 107°14′E, 標高1,745 m)、中部の調査地(以降“中部調査地”と呼ぶ)はMandalgobi付近(45°43′N, 106°16′E, 標高1,370 m)、南部の調査地(以降“南部調査地”と呼ぶ)はDalanзадgad付近(43°34′N, 104°25′~26′E, 標高1,455 m)である。

北部調査地は森林ステップに属し⁶⁴⁾、主に山の頂上付近や北斜面はカラマツやシラカンバなどの森林が成立し、南斜面は草原となっている。この地域の気候は、乾燥し極度に寒冷な冬と、比較的湿潤で冷涼な夏を特徴とする。中部調査地はステップ-ゴビステップ移行帯に位置しており^{64, 67)}、主に草本や灌木が優占し、それらがパッチ状に分布している。この地域の気候は、強い乾燥と強風を特徴とする⁴³⁾。南部調査地はゴビステップに属し⁶⁷⁾、主に草本が優占している。この地域の気候は、極めて強い乾燥と強風を特徴とする⁴³⁾。これらの調査地付近の立地環境条件を表-1に、主な家畜種および頭数を表-2に示す。なお、表-2に示す飼養密度はソム(郡)単位での集計値であり、主要都市近郊に位置する本調査地ではより多くの家畜が集中していると予想される。また、使用したデータはモンゴル国家統計局(2006)の結果を元に総合地球環境学研究所プロジェクト(D-4)において整理されたデータを用い(西前・前川、未発表)、各種の家畜頭数をヒツジ頭数に換算し、単位を頭・ha⁻¹とした²⁷⁾。

各調査地の長期間設置されていた被食防護柵の内外を調査区とした。被食防護柵は北部調査地では1994年、中部調査

表-2 各調査地付近における主要家畜種および家畜密度

Table 2 Livestock densities and the main livestock around the study sites.

調査地	地 名	家畜密度 (頭・ha ⁻¹)	主な家畜種
北部調査地	Bayanzürkh	1.00	ヒツジ・ヤギ・ウシ
中部調査地	Mandalgobi	0.80	ヒツジ・ヤギ・ウマ
南部調査地	Dalanзадgad	1.14	ヒツジ・ウマ・ラクダ

表-3 各調査地の柵内外における平均草高および優占植物種

Table 3 Mean grass heights and dominant plant species in the ungrazed and grazed plots at each site.

		平均草高 (cm)	優占種		
北部調査地	放牧なし	26.0 (± 3.67)	<i>Carex duriuscula</i> ****	<i>Poa pratensis</i> ***	<i>Potentilla mongolica</i> †
	放牧あり	8.20 (± 1.11)	<i>Calamagrostis mecilantha</i> *	<i>Astragalus mongholicus</i> *	<i>Artemisia laciniata</i> *
中部調査地	放牧なし	17.0 (± 1.76)	<i>Allium pollyrhizum</i> *****	<i>Stipa glareosa</i> ****	<i>Caragana leucophloea</i> **
	放牧あり	3.88 (± 0.22)	<i>Allium pollyrhizum</i> *****	<i>Stipa glareosa</i> ****	
南部調査地	放牧なし	15.0 (± 1.21)	<i>Allium pollyrhizum</i> *****	<i>Stipa glareosa</i> ****	<i>Convolvulus ammanji</i> ****
	放牧あり	3.40 (± 0.18)	<i>Allium pollyrhizum</i> *****	<i>Stipa glareosa</i> ****	<i>Ajania fruticosia</i> **

平均草高は平均値 (± 標準誤差) を示す。

種名の右肩の記号は家畜嗜好性を示し²⁸⁾, *****は非常に好まれる, ****は好まれる, ***は特定の家畜種に好まれる, **は好まれない, *はほとんど食べられない, †は全く食べられない, †は嗜好性が不明であることを示す。

地では 1981 年, 南部調査地では 1960 年代に設置されたものであり, 土壌採取時の経過年数は最短で 13 年であった。なお, 北部調査地の柵は常駐する管理人が管理しており, 中部および南部調査地の柵は空港の柵を使用している。そのため, 設置後の柵内において放牧の影響は無いとみなせる。また, 放牧利用終了後の年数も放牧の土壌特性への影響の方向性を決める重要な要因の一つとされているが^{46, 48, 65)}, 対象とした被食防護柵は, 全て比較的長期間設置されていたため, 柵の内部を放牧のない調査区とした。放牧圧の目安として各調査区における平均草高および, 優占植生を表-3 に示す。草高は, 各調査区において 1×1 m の方形区をランダムに 5 つ設置し, 方形区内の最高草高の平均値を用いた (藤田, 未発表)。草高の測定は北部調査地では 2001 年 7 月, 中部および南部調査地では 2006 年の 8 月に行なわれた。優占植生は, 各調査区内にランダムに設置した 1×1 m の方形区内に出現した植物種の被度により判定した (Amartuvshin, 観察)。優占植生の調査は 2008 年 7 月に行なわれた。中部および南部調査地では柵の内外で地表面の状態が異なり, 柵内では植生パッチに伴って砂が堆積していたが, 柵外では地表面に礫が多く露出していた。

2.2 土壌採取

各調査区において, 2 m 以上離れた 10 地点から鉍物質土壌層の表層 (0–10 cm) を移植ごてにより採取した。採取は北部調査地では 2007 年 8 月 18 日, 中部調査地では同年 8 月 13 日, 南部調査地では同年 8 月 14 日に行った。採取した土壌はポリエチレン袋に入れて実験室に持ち帰り, 2 mm メッシュのふるいにより篩別し, 根や粗大有機物をハンドソーティングにより取り除いた。北部調査地で採取した土壌は湿潤, その他で採取した土壌はほぼ風乾状態であったため, 北部調査地で採取した土壌の無機態窒素濃度を除く分析は, 風乾土壌を供試試料とした。供試試料について, EC, pH (H₂O), 全炭素濃度 (無機態および有機態炭素濃度), 全窒素濃度, C/N 比, 無機態窒素濃度 (アンモニア態窒素濃度および硝酸態窒素濃度), 有効態リン酸濃度, 交換性ナトリウム濃度, 交換性カリウム濃度, 交換性カルシウム濃

度, 交換性マグネシウム濃度および実験室培養による窒素形態変化速度 (みかけの無機化速度およびみかけの硝化速度) を分析した。

2.3 分析方法

土壌 EC および pH (H₂O) はそれぞれ 1:5 および 1:2.5 の土壌:水比で電極法により測定した。全炭素濃度および全窒素濃度は, 風乾土壌試料を微粉化した後, CN コーダー (MT-700, ヤナコ分析工業, JAPAN) を用いて測定した。無機態炭素濃度は重量法により定量し⁶²⁾, 全炭素濃度との差を有機態炭素濃度とした。なお, 有機態炭素濃度と全窒素濃度の比を C/N 比とした。

無機態窒素濃度分析のため, 未風乾または風乾土壌試料から 2 M KCl 溶液で抽出し, アンモニア態窒素濃度はインドフェノール法により, 硝酸態窒素濃度は亜鉛粉末で亜硝酸に還元後, ナフチルエチレンジアミン法により比色定量した^{31, 60)}。みかけの窒素形態変化速度 (みかけの無機化および硝化速度) は 3 段階の水分条件で実験室培養により測定した。土壌試料を, 圃場容水量の 20, 40, または 60% になるように土壌水分を維持し, 25℃ の暗黒条件下で 28 日間培養した。培養後の土壌試料中の無機態窒素濃度を培養前と同様の方法で分析し, みかけの窒素無機化速度は培養前後の無機態窒素濃度の差を, みかけの硝化速度は培養前後の硝酸態窒素濃度の差を求めることで算出した。この際, 北部調査地で採取した土壌試料については風乾後の無機態窒素濃度を改めて測定した。

有効態リン酸濃度分析のため, 風乾土壌試料から 0.5 M NaHCO₃ (pH 8.5) 溶液で抽出し, モリブデン青-アスコルビン酸法により比色定量した⁴⁴⁾。交換性塩基濃度の分析のため, 風乾土壌試料から 1 M CH₃COONH₄ 溶液 (pH 7) で抽出し, 原子吸光分光光度計 (SHIMAZU, AA 660, Kyoto, JAPAN) により, ナトリウムおよびカリウムは炎光光度法を, カルシウムおよびマグネシウムは原子吸光光度法を用いて測定した。

2.4 統計解析

調査地 (乾燥程度) および放牧の有無の 2 要因とそれら

の交互作用が表層土壌の化学的特性に及ぼす影響を明らかにするため、二元配置の分散分析により解析した⁵⁸⁾。

3. 結果

3.1 土壌 EC および pH (H₂O)

モンゴルの3つの草原生態系において、土壌 EC は 31.3 ± 1.22 から $52.4 \pm 11.27 \text{ mS} \cdot \text{m}^{-1}$ であり (図-1 a), 乾燥程度および放牧の有無による有意な差は認められなかった ($p > 0.05$) (図-1 a)。しかし、乾燥程度と放牧の有無の交互作用が認められ ($p < 0.05$)、北部および南部調査地では放牧がない方が高かったのに対し、中部調査地では大きなばらつきを伴うものの、放牧がない方が低かった (図-1 a)。pH (H₂O) は 6.2 ± 0.04 から 8.8 ± 0.01 であり (図-1 b), 乾燥程度および放牧の有無による有意な差が認められた ($p < 0.001$)。乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められ ($p < 0.05$)、北部調査地で最も低く、中部調査地、南部調査地の順に乾燥が強いほど高くなり、北部調査地では放牧の有無で差は小さいが、乾燥の強い中部および南部調査地では差が大きく、放牧がない方が低かった (図-1 b)。

3.2 炭素、窒素およびリン

無機態炭素濃度は 0.15 ± 0.01 から $2.02 \pm 0.14 \text{ g} \cdot \text{C} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-2 a), 乾燥程度および放牧の有無による有意な差が認められた ($p < 0.001$; 0.01)。乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められ ($p < 0.01$)、北部調査地で最も低く、中部調査地、南部調査地の順に乾燥が強いほど高くなり、北部および中部調査地では放牧の有無で差は小さいが、南部調査地では差が大きく、放牧がない方が低かった (図-2 a)。有機態炭素濃度は 4.44 ± 0.26 から $87.4 \pm 3.97 \text{ g} \cdot \text{C} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-2 b), 乾燥程度による有意な差が認められ、北部調査地で高く、乾燥の強い中部および南部調査地で低かった。しかし、放牧の有無による有意な差は認められず ($p > 0.05$)、交互作用も認められなかった ($p > 0.05$) (図-2 b)。

全窒素濃度は 0.82 ± 0.02 から $8.43 \pm 0.29 \text{ g} \cdot \text{N} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-2 c), 乾燥程度による有意な差が認められ ($p < 0.001$)、北部調査地で高く、乾燥の強い中部および南部調査地で低かった (図-2 c)。しかし、放牧の有無による有意な差は認められず ($p > 0.05$)、乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められなかった ($p > 0.05$) (図-2 c)。C/N 比は 5.35 ± 0.21 から 10.34 ± 0.15 であり (図-2 d), 乾燥程度および放牧の有無による有意な差が認められた ($p < 0.001$)。乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められ ($p < 0.001$)、北部調査地で最も高く、放牧があると中部、南部調査地の順に乾燥が強いほど低くなるが、放牧がないと南部、中部調査地の順に低くなった (図-2 d)。

無機態窒素濃度は 5.15 ± 0.35 から $26.64 \pm 15.03 \text{ mg} \cdot \text{N} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であるが (図-2 e), 乾燥程度および放牧の有無による有意な差は認められず ($p > 0.05$)、乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められなかった ($p > 0.05$) (図-2 e)。しかし、平均値は放牧がないと乾燥が強いほど低くなった。また、北部および南部調査地においては放牧がない方が高かつ

図-1 各調査地における柵内外での土壌 EC (a) および pH (b) (値は平均値 ($n = 10$)。誤差線は標準誤差) 2 元配置の分散分析の結果を図中に示す ($^{NS}P > 0.05$, $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.01$, $^{***}P < 0.001$)。ただし、標準誤差が小さく、誤差線が凡例と重なって表示されている調査地がある。

Fig. 1 The values of soil EC (a) and pH (b) in the ungrazed and grazed plots at each site. Data are means ($n = 10$). The error bars represent standard error (SE). Results of a two-way ANOVA are indicated in the each frame ($^{NS}P > 0.05$, $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.01$, $^{***}P < 0.001$). Error bars overlap with symbols when the SEs are very small.

たのに対し、中部調査地では大きなばらつきを伴うものの、放牧がある方が高かった (図-2 e)。有効態リン酸濃度は 4.84 ± 0.25 から $14.5 \pm 1.21 \text{ mg} \cdot \text{P} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-2 f), 乾燥程度による有意な差が認められ ($p < 0.001$)、北部、中部、南部調査地の順に乾燥が強いほど低くなった (図-2 f)。しかし、放牧の有無による有意な差は認められず ($p > 0.05$)、乾燥程度と放牧の有無の交互作用も認められなかった ($p > 0.05$) (図-2 f)。

3.3 交換性塩基

交換性ナトリウム濃度は 0.09 ± 0.01 から $0.25 \pm 0.06 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-3 a), 乾燥程度による有意な差が認められたが ($p < 0.001$)、乾燥の傾度には関わらず、中部調査地で高く、北部および南部調査地で低かった (図-3 a)。交換性カリウム濃度は 0.57 ± 0.03 から $1.25 \pm 0.06 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-3 b), 乾燥程度による有意な差が認められ ($p < 0.001$)、北部調査地で高く、乾燥の強い中部および南部調査地で低かった (図-3 b)。交換性カルシウム濃度は 5.45 ± 0.46 から $19.5 \pm 0.62 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図-3 c), 乾燥程度による有意な差が認められたが ($p < 0.001$)、乾燥の傾度には関わらず、北部および南部調査地で高く、中部調査地で低かった (図-3 c)。交換性マグネシウム濃度は 1.24 ± 0.05 から $5.11 \pm 0.14 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{soil}^{-1}$ であり (図

図-2 各調査地における柵内外での無機態炭素濃度(a), 有機態炭素濃度(b), 全窒素濃度(c), C/N比(d), 無機態窒素濃度(e), 有効態リン酸濃度(f)(値は平均値であり ($n=10$), 誤差線は標準誤差を示す。) 2元配置の分散分析の結果を図中に示す ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$).ただし, 標準誤差が小さく, 誤差線が凡例と重なって表示されている調査区がある。

Fig. 2 The values of inorganic C pool (a), organic C pool (b), total N pool (c), C/N ratio (d), inorganic N pool (e) and available P pool (f) in the ungrazed and grazed plots at each site. Data are means ($n=10$). The error bars represent standard error (SE). Results of a two-way ANOVA are indicated in the each flame ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$). Error bars overlap with symbols when the SEs are very small.

図-3 各調査地における柵内外での交換性ナトリウム(a), カリウム(b), カルシウム(c), マグネシウム(d)濃度(値は平均値 ($n=10$)). 誤差線は標準誤差。2元配置の分散分析の結果を図中に示す ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$).ただし, 標準誤差が小さく, 誤差線が凡例と重なって表示されている調査区がある。

Fig. 3 The values of exchangeable sodium (a), potassium (b), calcium (c) and magnesium (d) pools in the ungrazed and grazed plots at each site. Data are means ($n=10$). The error bars represent standard error (SE). Results of a two-way ANOVA are indicated in the each flame ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$). Error bars overlap with symbols when the SEs are very small.

図-4 各調査地における柵内外での3段階の水分条件で培養したみかけの窒素形態変化速度：a), b), c) はみかけの窒素無機化速度、d), e), f) はみかけの硝化速度であり、a) および d) は圃場容水量の20%、b) および e) は40%、c) および f) は60%の水分条件での値（平均値 ($n=10$)。誤差線は標準誤差）。2元配置の分散分析の結果を図中に示す ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$)。ただし、標準誤差が小さく、誤差線が凡例と重なって表示されている調査区がある。

Fig. 4 The values of net N mineralization (a, b, c) and nitrification (d, e, f) rates incubated at 20% (a, d), 40% (b, e), 60% (c, f) of water holding capacity in the ungrazed and grazed plots at each site. Data are means ($n=10$). The error bars represent standard error (SE).

Results of a two-way ANOVA are indicated in the each flame ($^{NS}P>0.05$, $^{*}P<0.05$, $^{**}P<0.01$, $^{***}P<0.001$).

Error bars overlap with symbols when the SEs are very small.

-3 c), 乾燥程度による有意な差が認められ ($p<0.001$), 北部調査地で最も高く, 南部調査地で最も低かった (図-3 c)。これらの交換性塩基濃度については放牧の有無による有意な差は認められず ($p>0.05$), 乾燥程度と放牧の有無の交互作用も検出されなかった ($p>0.05$) (図-3 a, 3 b, 3 c, 3 d)。

3.4 みかけの窒素形態変化速度

3つの草原生態系において, 圃場容水量の20%, 40% および60%の水分条件におけるみかけの窒素無機化速度は, それぞれ -0.26 ± 0.26 から 7.21 ± 0.51 , -0.17 ± 0.12 から 7.18 ± 0.41 および 0.19 ± 0.13 から 6.40 ± 0.54 mg-N·kg-soil⁻¹·day⁻¹ であり (図-4 a, 4 b, 4 c), どの水分条件においても乾燥程度による有意な差が認められ ($p<0.001$), 北部調査地で高く, 乾燥の強い中部および南部調査地で低かった (図-4 a, 4 b, 4 c)。また, 放牧の有無による有意な差も認められ ($p<0.05$), 放牧がない方が高かった (図-4 a, 4 b, 4 c)。しかし, 乾燥程度と放牧の有無の交互作用は検出されなかった ($p>0.05$)。

圃場容水量の20%, 40% および60%の水分条件におけるみかけの硝化速度は 0.09 ± 0.01 から 4.60 ± 0.38 , 0.14 ± 0.01 から 6.62 ± 0.52 および 0.54 ± 0.05 から 6.06 ± 0.68 mg-N·kg-soil⁻¹·day⁻¹ であり (図-4 d, 4 e, 4 f), どの水分条件においても乾燥程度による有意な差が認められ ($p<0.001$), 北部調査地で高く, 乾燥の強い中部および南部調査地で低かった (図-4 d, 4 e, 4 f)。圃場容水量の20%の水分条件では放牧の有無による有意な差が認められ ($p<0.001$), 放牧がない方が高かったが (図-4 d), 圃場容水量の40% および60%の水分条件では有意な差は認められなかった ($p>0.05$) (図-4 e, 4 f)。また, どの水分条件においても乾燥程度と放牧の有無の交互作用は認められなかった ($p>0.05$)。

4. 考 察

本研究では, モンゴルの乾燥程度が異なる3つの草原生態系において長期間設置されていた被食防護柵内外の土壌化学性を比較することにより, 気候・土壌条件の違いと放牧の

有無, およびそれらの相互作用が表層土壌の化学的特性に及ぼす影響の関係を明らかにすることを試みた。

その結果, モンゴル草原生態系において, 土壌の化学的特性に乾燥程度, 放牧の有無およびそれらの交互作用が及ぼす影響は対象とする特性により異なっており, 以下の5つのグループに分けられた。第1グループは有機態炭素, 全窒素, 有効態リン酸, 交換性カリウムおよび交換性マグネシウム濃度であり, 乾燥化により低下するが, 放牧の影響は見られなかった (図-2 b, 2 c, 2 f, 3 b, 3 d)。第2グループは交換性ナトリウム濃度および交換性カルシウム濃度であり, 乾燥程度に関わらず調査地間で異なっており, 放牧の影響は見られなかった (図-3 a, 3 c)。第3グループは無機態窒素濃度であり, 乾燥が強くなっても変化せず, 放牧の影響も見られなかった (図-2 e)。第4グループは土壌 EC, pH, 無機態炭素濃度, C/N 比であり, 乾燥程度および放牧の有無の交互作用が確認され (図-1 a, 1 b, 2 a, 2 d), 乾燥程度によって放牧の影響が異なった。第5グループは窒素形態変化速度であり, 乾燥化により低下するとともに, 放牧があると低下した (図-4 a, 4 b, 4 c, 4 d, 4 e)。

一般に一次生産量は降水量勾配とともに低下し^{41, 51}, 土壌への有機物供給量も減少する^{35, 38, 53}。その結果, 土壌中の有機物や窒素濃度, または炭素および窒素の無機化速度も低下する^{1, 38, 66}。本研究で示された第1グループの土壌特性値は炭素および植物の必須多量元素濃度であり (図-2 b, 2 c, 2 f, 3 b, 3 d), 乾燥に伴う一次生産量およびリター供給量の減少により, 表層土壌での濃度が低下したものと考えられた^{1, 38, 66}。

第2グループの土壌特性値は, 植物の非必須元素の交換性ナトリウム濃度および必須非制限元素の交換性カルシウム濃度であり (図-3 a, 3 c), その動態は生物的過程以上に土壌中の水分動態のような物理的過程と密接に関係していることから^{29, 54}, 第1グループとは異なるパターンを示したと考えられる。

第3グループの土壌特性値は無機態窒素濃度であるが (図-2 e), 無機態窒素濃度は土壌への移入, 土壌での生成, 植物による吸収, および下層への移出などの総和であり¹¹, 時空間変動が非常に大きい^{15, 23}。本研究でも中部調査地の放牧がある調査区では, 1 試料が平均値の12倍の非常に高いアンモニア濃度を示していた。動物の排泄行為が土壌環境の局所的な偏りを起こすことと^{2, 3}, 排泄物に多く含まれる尿素は加水分解によりアンモニアを生じることから³³, 中部調査地の放牧がある調査区では最近動物排泄物が供給された場所で土壌を採取した可能性が考えられる。そのため, 無機態窒素濃度の比較には複数回の土壌採取が必要であろう。

第4グループの土壌特性値は, 土壌 EC, pH, 無機態炭素濃度および C/N 比であるがそれぞれ異なるパターンを示した (図-1 a, 1 b, 2 a, 2 d)。土壌 EC は乾燥程度による違いは見られなかったが, 中部調査地の放牧がある調査区では第3グループと同様に大きな変動が示されており, 最近の動物排泄物の影響を受けた可能性が考えられる。無機態炭素

濃度は乾燥が強くなるほど高くなり, 南部調査地では放牧があるとより高くなった。また, 土壌 pH は乾燥が強くなるほどアルカリ化し, 中部および南部調査地では放牧があるとよりアルカリ性が高くなった。モンゴルのステップの土壌母材はレスと呼ばれる風成塵であることが多く, カルシウムなどの塩類が多く含まれる⁶¹。加えて, 乾燥が強い地域では土壌中の塩基類が溶脱されにくく, 土壌 pH や無機態炭素濃度は降水量の減少とともに高くなることが多い^{16, 17, 37}。本研究でも, 土壌 pH および無機態炭素濃度は降水量の減少に伴う塩類溶脱速度の低下により^{16, 17, 37}, 乾燥化に伴って高くなったと考えられる。中部および南部調査地では, 採食による植生地上部の損失が (表-3), 風食や水食による表層土壌の損失を招き, 表層土壌のみかけのアルカリ化に寄与した可能性が考えられるとともに, 植生地上部の損失は, 蒸発量の増加^{34, 36}, 植物の水分要求量の減少²⁹, または透水性の低下^{36, 47}などを招き, 表層土壌をより強くアルカリ化させたと考えられた⁹。また, 大型動物による消化や踏みつけは土壌へ供給される有機物を易分解性へと変化させることで, 土壌中の有機酸を減少させることも土壌のアルカリ化に貢献しているかもしれない^{33, 40}。

以上のようにモンゴルの草原生態系では, 乾燥に伴って土壌養分環境は全体的に悪化するが, 放牧の影響は pH および無機態炭素濃度を除いて必ずしも顕著ではないことが明らかになった。しかし, このような土壌環境において, 物質循環速度の指標の一つであるみかけの窒素形態変化速度には乾燥に伴う低下だけでなく, 放牧による低下もみられた。みかけの窒素形態変化速度が示した調査地間の違いは, 乾燥に伴う全窒素濃度の減少によって (図-2 c), 窒素形態変化に関わる微生物が利用できる有機態窒素量が低下し, アルカリ化によって (図-1 b) 微生物活動が抑制されるためと考えられる。

放牧が土壌環境に対して抑制方向に影響する場合, 直接的, または間接的に以下のような作用が考えられる。直接的には, 採食により植物の地上部バイオマス量が減少し, 十分に補償成長しないことでリター量が減少する⁴⁸。また, 間接的には, 植食者が養分含有量の多い植物を選択的に採食することにより, 養分含有量が低く成長速度が遅い植物種が優占し, 土壌へ供給されるリターの量と質 (例えば C/N 比や易分解性有機物含有率) が低下する^{5, 7, 21, 26}。リターの量と質の低下は, 土壌での養分循環速度の低下につながる^{21, 45, 48}。採食により地上部バイオマスが減少後速やかに回復されないと, 養分を含む飛来物質の捕捉量と堆積量を減少させ, 土壌養分の減少を招き得る⁵⁹。さらに, 大型有蹄類による採食, 踏みつけ, 排泄などの行為は土壌 pH を上昇させることが多く^{9, 20, 33}, 高い土壌 pH は微生物活動を抑制し, 養分循環速度の低下につながる^{30, 42, 49}。

本研究において, 北部調査地では放牧があると *C. duriuscula* のような家畜の嗜好性の高い種が減少し, *A. mongholicus* および *A. laciniata* のような嗜好性の低い種が出現したことから²⁸, 供給されるリターの質が, 放牧がない場合と比べて低下することが, 北部調査地におけるみかけの窒素形態

変化速度が低下する要因の一つであるかもしれない⁴⁸⁾。中部および南部調査地では、放牧により表層土壌のアルカリ化の程度が強くなり、さらに微生物活動が抑制されるためではないかと考えられた。また、北アメリカのステップ草原において植生被覆の有無で土壌の化学的特性を比較した研究によると、土壌の全窒素の多くの割合を占める難分解性有機物中の窒素蓄積量は、植生の有無で違いがないが、易分解性の有機態窒素が占める割合は植生直下の土壌の方が高いとされている^{26, 32)}。本研究においても、放牧の有無で植生量に大きな違いがあるため、土壌中の総有機物量に違いがなくても、植生量の多い柵内で易分解性有機態窒素の占める割合が多いため、窒素形態変化速度が高かったのかもしれない。

これらから、現在のモンゴルにおける放牧は、気候条件の違いに関わらず草原生態系に抑制方向へ影響を及ぼしていることが示唆された。すなわち、現状の放牧、あるいは現在以上の過度な放牧が行われた場合、モンゴルの草原の物質循環速度や生産性がさらに低下し、より強く劣化する可能性があるため、今後も継続的な研究が必要と考えられた。

謝辞：家畜データの収集にあたり京都大学大学院地球環境学部の西前出氏および総合地球環境学研究所の前川愛氏ならびにナチンションホル氏の協力を得ました。岡山大学環境学研究所の山田義裕氏、Sergelenkhuu Jambal氏および三木直子准教授には貴重な資料の提供および多くの助言を頂きました。岡山大学大学院環境学研究所の嶋一徹准教授には土壌分析に際して丁寧な指導を頂きました。また、校閲者の方々からは本論文を修正するに当たり有益な助言とご指摘を頂きました。なお、本研究は人間文化研究機構総合地球環境学研究所（プロジェクト番号 D-04 リーダー山村則男）の助成を受けて行なわれました。改めてここに感謝の意を表します。

引用文献

- 1) Aranibar, J.N., Otter, L., Macko, S.A., Feral, C.J.W., Epstein, H.E., Dowty, P.R., Eckardt, F., Shugart, H.H. and Swap, R.J. (2004) Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Glob. Chang. Biol.* 10(3): 359-373.
- 2) Augustine, D.J. and Frank, D.A. (2001) Effect of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82(11): 3149-3162.
- 3) Augustine, D.J., McNaughton, S.J. and Frank, D.A. (2003) Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecol. Appl.* 13(5): 1325-1337.
- 4) Augustine, D.J. and McNaughton, S.J. (2006) Interactive effects of ungulate herbivores, soil fertility, and variable rainfall on ecosystem processes in a semi-arid savanna. *Ecosystems* 9: 1242-1256.
- 5) Bakker, E.S., Knops, J.M.H., Milchunas, D.G., Ritchie, M.E. and Olff, H. (2009) Cross-site comparison of herbivore impact on nitrogen availability in grasslands: the role of plant nitrogen concentration. *Oikos* 118(11): 1613-1622.
- 6) Bardgett, R.D., Wardle, D.A. and Yeates, G.W. (1998) Linking aboveground and below ground interaction: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biol. Biochem.* 30: 1867-1878.
- 7) Bardgett, R.D. and Wardle, D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84(9): 2258-2268.
- 8) Barrett, J.E. and Burke, I.C. (2002) Nitrogen retention in semiarid ecosystems across a soil organic-matter gradient. *Ecol. Appl.* 12(3): 878-890.
- 9) Bertness, M.D. (1991) Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt-marsh. *Ecology* 72(1): 125-137.
- 10) Batjargal, Z. (1997) Desertification in Mongolia. RALA rep. No. 200.
- 11) Binkley, D. and Hart, S.C. (1989) The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science* 10: 57-112.
- 12) Biondini, M.E., Patton, B.D. and Nyren, P.E. (1998) Grazing intensity and ecosystem processes in a Northern Mixed-grass prairie, USA. *Ecol. Appl.* 8(2): 469-479.
- 13) Fernandez-Gimenez, M.E. (2000) The role of Mongolian nomadic pastoralists' ecological knowledge in rangeland management. *Ecol. Appl.* 10(5): 1318-1326.
- 14) Bradford, J.B., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. and Paruelo, J. M. (2006) The influence of climate, soils, weather, and land use on primary production and biomass seasonality in the US Great Plains. *Ecosystems* 9(6): 934-950.
- 15) Burke, I.C. (1989) Control of nitrogen mineralization in a sagebrush steppe landscape. *Ecology* 70(4): 1115-1126.
- 16) Chytrý, M., Danihelka, J., Ermakov, N., Hájek, M., Hájková, P., Kočí, M., Kubeová, S., Lustyk, P., Otýpková, Z., Popov, D., Roleček, J., Rezníková, M., marda, P. and Valachovič M. (2007) Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16(5): 668-678.
- 17) Dregne, H.E. (1976) Soils of arid regions. Elsevier Scientific Publishing Company 237 pp.
- 18) Frank, D.A. and Groffman, P.M. (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79(7): 2229-2241.
- 19) Frank, D.A., Groffman, P.M., Evans, R.D. and Tracy, B.F. (2000) Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* 123: 116-121.
- 20) Gebremeskel, K. and Pieterse, P.J. (2006) Impact of grazing around a watering point on soil status of a semi-arid rangeland in Ethiopia. *Afr. J. Ecol.* 45(1): 72-79.
- 21) Harrison, K.A. and Berdgett, R.D. (2003) How browsing by red deer impacts on litter decomposition in a native regenerating woodland in the Highlands of Scotland. *Biol. Fertil. Soils.* 38: 393-399.
- 22) Harrison, K.A. and Berdgett, R.D. (2004) Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biol. Biochem.* 36: 115-126.
- 23) Hirobe, M., Tokuchi, N., Wachrinrat, C. and Takeda, H. (2003) Fire history influences on the spatial heterogeneity of soil nitrogen transformations in three adjacent stands in a dry tropical forest in Thailand. *Plant Soil* 249: 309-318.
- 24) Holland, E.A. and Coleman, D.C. (1987) Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agro-

- ecosystem. *Ecology* 68(2): 425–433.
- 25) Holland, E.A. and Detling, J.K. (1990) Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71(3): 1040–1049.
 - 26) Hook, P.B. and Burke, I.C. (2000) Biogeochemistry in a shortgrass landscape: Control by topography, soil texture, and microclimate. *Ecology* 81(10): 2686–2703.
 - 27) Hoshino, A., Yoshihara, Y., Sasaki, T., Okayasu, T., Jamsran, U., Okuro, T. and Takeuchi, K. (2009) Comparison of vegetation changes along grazing gradients with different numbers of livestock. *J. Arid Environ.* 73(6–7): 687–690.
 - 28) Jigjidsuren, S. and Johnson, D.A. (2003) *Forage Plants in Mongolia*, first ed. RIAH. 563 pp.
 - 29) Jobbágy, E.G. and Jackson, R.B. (2001) The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and imprint of plants. *Biogeochemistry* 53(1): 51–77.
 - 30) 河田 弘 (1989) 森林土壌学概論, 博友社.
 - 31) Keeny, D.R. and Nelson, D.W. (1982) Nitrogen- inorganic forms. In: *Method of Soil Analysis Part 2*. Eds. A.L. Page., R.H. Miller., and D.R. Keeny. pp. 643–698. ASA and SSSA, Madison, WI.
 - 32) Kelly, R.H., Burke, I.C. and Lauenroth, W.K. (1996) Soil organic matter and nutrient availability responses to reduced plant inputs in shortgrass steppe. *Ecology* 77(8): 2516–2527.
 - 33) Killham, K. (1994) *Soil Ecology*. Cambridge University Press.
 - 34) Laio, F., Porporato, A., Ridolfi, L. and Rodriguez-Iturbe, I. (2001) Plants in water-controlled ecosystems: Active role in hydrologic processes and response to water stress: II. Probabilistic soil moisture dynamics. *Adv. Water Resour.* 24(7): 707–723.
 - 35) Lane, D.R., Coffin, D.P. and Lauenroth, W.K. (2000) Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *J. Veg. sci.* 11(3): 359–368.
 - 36) Maestre, F.T., Huesca, M., Zaady, E., Bautistaa, S. and Cortina, J. (2002) Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biol. Biochem.* 34(6): 895–898.
 - 37) 松本 聰 (1991) 世界における塩類集積土壌の分布とその特性, 日本土壌肥科学会編, 塩集積土壌と農業, 博友社, pp. 11–35.
 - 38) McCulley, R.L., Burke, I.C., Nelson, J.A., Lauenroth, W.K., Knapp, A.K. and Kelly, E.F. (2005) Regional patterns in carbon cycling across the Great Plains of North America. *Ecosystems* 8(1): 106–121.
 - 39) McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. and McNaughton, M.M. (1997) Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278(5): 1798–1800.
 - 40) Meharg, A.A. and Killham, K. (1990) Carbon distribution within the plant and rhizosphere for *Lolium perenne* subjected to anaerobic soil conditions. *Soil Biol. Biochem.* 22(5): 643–647.
 - 41) Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Chapman, P.L. and Kazempour, M.K. (1989) Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80(1): 11–23.
 - 42) Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R., Laundre, J.A. (1991) Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology* 72(1): 242–253.
 - 43) National Climate Data Center (2008) Global Summary of the Day, <http://www.7.ncdc.noaa.gov>
 - 44) Olsen, S.R. and Sommers, L.E. (1982) Phosphorus. In: *Methods of Soil Analysis. Part 2* eds. A.L. Page, R.H. Miller and D.R. Keeny pp 403–430. ASA and SSSA, Madison, WI.
 - 45) Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., MacInnes, P.S. and Cohen, Y. (1993) Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isel Royale National Park. *Ecology* 74(2): 467–480.
 - 46) Pei, S., Fu, H. and Wan, C. (2008) Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 124(1–2): 33–39.
 - 47) Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B. and Olff, H. (2000) Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecol.* 148(2): 207–224.
 - 48) Ritchie, M.E., Tilman, D. and Johannes, M.H.K. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in Oak savanna. *Ecology* 79(1): 165–177.
 - 49) Robson, T.M., Lavorel, S., Clément, J.C. and Le Roux, X. (2007) Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands. *Soil Biol. Biochem.* 39(4): 930–941.
 - 50) Saizen, I., Maekawa, A. and Yamamura, N. (2010) Spatial analysis of time-series changes in livestock distribution by detection of local spatial associations in Mongolia. *Appl. Geogr.* Doi: 10.1016/j.apgeog.2010.01.002
 - 51) Sala, O.E., Parton, W.J., Lauenroth, W.K. and Joyce, L.A. (1988) Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69(1): 40–45.
 - 52) Sasaki, T., Okayasu, T., Shirato, Y., Undarmaa, J. and Takeuchi, K. (2007) Quantifying the resilience of plant communities under different grazing intensities in a degraded shrubland: A case study in Mandalgobi, Mongolia. *Jpn. Soc. Grassl. Sci.* 53: 192–195.
 - 53) Scholes, R.J., Dowty, P.R. and Caylor, K. (2002) Trends in savanna structure and composition along an aridity gradient in the Kalahari. *J. Veg. Sci.* 13(3): 419–428.
 - 54) Schlesinger, W.H., Raikes, J.A., Hartley, A.E. and Cross, A. F. (1996) On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77(2): 364–374.
 - 55) Seagle, S.W., McNaughton, S.J. and Ruess, R. (1992) Simulated effects of grazing on soil nitrogen and mineralization in contrasting Serengeti grasslands. *Ecology* 73(3): 1105–1123.
 - 56) Shand, C.A. and Coutts, A.G. (2006) The effects of sheep faeces on soil solution composition. *Plant Soil* 285(1–2): 135–148.
 - 57) Soil Survey Staff (2006) *Keys to Soil Taxonomy*. 10th ed. 332 pp. USDA–Nat. Resour. Conserv. Serv. Washington, DC.
 - 58) Statistica (2003) *Statistica 06 J*, Statsoft, Inc.
 - 59) Su, Y.Z., Zhao, H.L., Zhang, T.H. and Zhao, X.Y. (2004) Soil properties following cultivation and non-grazing of a semi-arid sandy grassland in northern China. *Soil. Tillage Res.*

- 75(1): 27-36.
- 60) 植物栄養実験法編集委員会編 (1990) 植物栄養実験法, 博友社.
- 61) 田村憲司 (2007) 草原の土壌, 中村徹編, 草原の化学への招待, 丸善, 34 pp.
- 62) Goh, T.B. and Mermut, A.R. (2006) Carbonates In Soil Sampling and Methods of Analysis 2nd Ed. M.R. Carter and E. G. Gregorich. pp 215-218. Canadian Society of Soil Science, CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, FL.
- 63) Tracy, B.F. and Frank, D.A. (1998) Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem Yellowstone National Park. *Oecologia* 114: 556-562.
- 64) van Staalduinen, M. (2005) Chapter 2 The steppes of Mongolia. In: The impact of herbivores in Mongolian forest steppe. 17-48 pp. Plant Ecol. Group, Dep. Biol., Utrecht Univ.
- 65) van Wijnen, H.J., van der Wal, R. and Bakker, J.P. (1998) The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia* 188: 225-231.
- 66) Vinton, M.A. and Burke, I.C. (1997) Contingent effects of plant species on soils along a regional moisture gradient in the Great Plains. *Oecologia* 110(3): 393-402.
- 67) Wallis de Vris, M.F., Manibazar, N., and Dugerlham, S. (1996) The vegetation of the forest-steppe region of Hustain Nuruu, Mongolia. *Vegetatio* 122: 111-127.
- 68) 吉川賢・山中典和・大手信人編著 (2004) 乾燥地の自然と緑化, 朝倉書店, 233 pp.

(2010. 11. 8. 受理)