

乾燥・半乾燥地で樹木が水を利用するための戦略

吉 川 賢

I. はじめに

種構成が比較的単純な乾燥地生態系の中でさえ多数の植物が共存している。乾燥地では水が少ないので、水を巡る競争はほとんどの場所で優勢し、厳しいものになる。水ストレス下で共存するためには水資源を分かち合う知恵が働いているはずだが、同じニッチを用いる2種は共存できないという競争排除則は生態学の基本原理である⁴⁾。したがって、一見水を分け合っているように見える植物たちも、基本的には、異なる水資源を利用している。

II. 水を分かち合うための戦略

知恵は生態学的に言うところでは戦略である。水不足の環境で生き残るために考えられる戦略は3つある。水不足を我慢するか、他の植物が使わない水源を使うか、他の植物のおこぼれに与るかである。

1. 水不足を我慢する

水不足の状態では、水を使わないで我慢するために、地上部の形態的適応と、吸水と蒸散に関わる機能的適応が主として採用されている。

水消費を抑えるためには、クチクラ層を厚くしたり、厚みのある小型の葉にするのが最も一般的な対応である。わずかしかな水も吸収するために葉の水ポテンシャル^{注1)}を低くすると、木部でキャビテーション^{注2)}が起こりやすくなる。その対策として通水効率に最も大きく影響する導管の太さを調整することも有力な方法である¹¹⁾。さらには、十分に

水のあるときに吸水した水を樹体内の様々な組織へ貯めておくことも有効な手段である。限られた水を大切に使うために、単位水消費量当たりの光合成生産量（水利用効率）を多くするように、気孔の開閉を調整したり、光合成速度を高めたりする。

2. 独自の水源を確保する

他の植物が使わない独自の水源を確保するためには、地下部の形態と機能の適応力が鍵である。

中国中北部の毛烏素沙地で共存する臭柏 (*Juniperus sabina*)、油蒿 (*Artemisia ordosica*) の維管束中の水の同位体比を用いて給水源を調べたところ、常緑針葉樹の臭柏は、一年を通して安定した水源が必要であるため、地表から50 cm以深の土壌水か地下水を利用していた。一方、落葉低木の油蒿は、短い雨季に展葉して、50 cm深までの表層の雨水を利用していた。群落内では共存しているように見えるが明らかに異なる水源に依存していた。

根の表皮細胞での浸透ポテンシャル^{注3)}を下げることで吸水力を高める浸透調節はほとんど全ての植物で急速な水ストレスへの対応のための有力な手段の一つとして採用されているが、種によって能力差

注1) 葉内に水分を保持している力の強さ。負の値をとり、乾くほど低く（絶対値は大きく）なる。水は水ポテンシャルの高い方から低い方へと流れる。

注2) 木部内に気泡が発生し（仮）道管内の水のつながりが切れること。

注3) 純水の水ポテンシャルはゼロ、溶質を含んだ溶液の水ポテンシャルは純水よりも低く（負の値をとり）、浸透ポテンシャルと呼ぶ（浸透圧と符号が逆）。

は大きい。乾燥地に生育する植物の中には、水ストレスと受けると根の分岐が減り、下方への伸長が促進されることで、浅根性の植物では利用できない深層の安定した土壌水を利用できるようになるものもある。これまでで最も深くまで延びていた根はカラハリ砂漠で井戸掘りの際に認められた68mである³⁾。一方、地表面を走る根は結露水を利用することができるし、地表近くにマット状に密な根系を形成することで、周りの土壌よりも多くの水をその中に貯めておくことができるようになった植物もある⁹⁾。また、地上部を使って霧をトラップするような戦略もこの独自の水源確保の有力な手段である。

3. おこぼれに与る

他の植物が手に入れた水を使わせてもらうか、あるいは寄生することができる環境条件はごく限られている。しかしゼロではない。むしろよく見られる現象と言えるかもしれない。後述するように深層の地下水が表層に移送された場合、その水を移送した植物よりも速く利用することや、高木の枝が霧をトラップし、地表に落ちた水を、地表の植物が先に利用してしまうこともよく起こっている。

Ⅲ. 水を利用するための戦略

植物が利用する水源のおおもとは降雨である。地表に降った雨が斜面を流れ下る間に、川の水から地下水まで、様々な形態の水源となる。それぞれの水源の特性に応じて植物の間で様々な戦いがあり、対策としての戦略がある。

1. 降雨

地表に降り注ぐ降水量は世界平均が880mm/年となる。それだけあれば、年平均気温が5℃程度までは草原になり、それ以下でも針葉樹林が成立する。しかし、降水量の空間的分布は不均一で、世界で最も多い記録は10,000mm/年以上であり、一方で何年間も全く雨のない地域もある。水が不足してくると、競争が激化し、森林の構造が単純化する。林冠が閉鎖できるのは、樹冠が占有する土地に降る雨の量が、その樹冠から蒸発散していく水の量よりも多い場合である。降る雨で蒸発散量がまかなえな



写真 1 中国内モンゴル自治区の渾善達克（フンサンダク）砂漠のニレ類の疎林

くなると、自らの樹冠の広がりよりも広い範囲から水を集めなければならないので、隣接個体との間で水の取り合いが始まる。その結果、樹冠と樹冠の間が開いて疎林となる（写真1）。疎林になることで、林冠に覆われない地表に太陽光が直接当たり、空気も乾燥するため蒸発が促進されるので、さらに水不足が深刻となる。ほとんどの乾燥・半乾燥地の森林はこういう状態にある。

地表に達した雨水の一部は土壌に浸透するが、多くは地表面を流れ下る。林床がこの地表流下水（Surface Runoff）を土壌に浸透させる量が多いほど雨水の利用効率が高くなる。森林は林床に枝葉（有機物）を供給することで土壌の浸透能を高めることができるが、乾燥地の疎林では樹木の土壌生成能力は低く、降水量に占める地表流下水の割合が高くなるので、土壌はより乾燥する。そこで、マイクロキャッチメントなどによる地表流下水の地中への導入対策は土壌水分の涵養に有効である。

毎日雨が降り続くことがないように、毎年同じ量の雨が降るとは限らない。降水量は時間的にも不均一に分布している。植生が成立する限界に近い乾燥地では干ばつが頻発する。多年生の木本が干ばつで枯死すると、長年積み重ねてきた蓄積を一挙に失うので、生態系は大きな変化を余儀なくされる。干ば



写真 2 乾季と雨季のティバ川（ケニア国）

時の土壌水分の変動が樹木の生育を左右し、植生構造を決めている。降水量の変動に対して、如何にして土壌水分を安定に保つか、あるいは限界以下に土壌が乾燥しないようにするかが、乾燥・半乾燥地で森林を維持するために考えなければならない重要な要因の一つである。

2. 河川水

降雨が地表を流れると河川となって遠くまで速やかに移動するので、降雨が全くない砂漠の中でも、河川水を利用すれば植物群落が成立しうる。中央アジアでは降雨だけでなく、氷河の融解水を起源とする河川も多く、温暖化によって流量の増加も認められる。アクセスがしやすい河川水は乾燥地では貴重な水資源であり、乾燥地で最大の森林の一つはタクラマカン砂漠を流れるタリム川沿いに広がる胡楊 (*Populus euphratica*) の河畔林である。

河川流量にも年度による変化があり、季節による変化もある。雨期になって降雨が続くと勢いよく水が流れるが、乾期の間は枯れ川となってしまう（写真 2）。こうなると河畔林といえども強い水ストレスを受けるが、その度に枯死しては、林分は維持できない。乾燥地で森林を形成する植物はスギやヒノキのように水ストレスに対して潔く枯れてしまうことはなく、総じて死にくい特性を持っている。胡楊も干ばつになると樹冠の先端部分の葉が枯れて（先枯れ）、供給される水量で維持できる量まで葉量が減少し、干ばつをやり過ごして、しぶとく生き残ることができる（写真 3）¹²⁾。雨が降れば再び枝を伸ばして葉を増やすが、せいぜいもとの大きさ



写真 3 先枯れを起こしている胡楊(*Populus euphratica*)（中国内モンゴル自治区）

まで復帰するのが関の山で、樹高はある高さの間で行ったり来たりする。しかし、幹の太さは徐々に増加するので、太くて低いずんぐりした樹形になってくる。胡楊は樹高が 9m で胸高直径は 40 cm 以上にもなる⁸⁾。

3. 地下水

地下水は、蒸発の影響を受けないので、水量は安定している。ただし、地中にいる時間が長くなるほど塩類濃度が高くなって、水質は低下する。

地中深くに賦存するこの水源を利用する植物を地下水植物 (*phreatophyte*) と総称する。ナツメヤシ (*Poenix dactylifera*) が有名で、周りに何もない乾燥地の中に巨大な樹冠を維持し、雄々しく立っているのは、砂漠の過酷な環境に耐えて生きる植物という印象を強く与えるものである。砂漠化防止のために大規模に植林されているメスキート (*Prosopis juliflora*) も典型的な地下水植物である。雨が浸透してこないほど深くまで乾燥した土壌中を根が伸びていくには、特別な戦略が必要である。特に発芽直後の小型の苗木の時代にいかに速やかに地下水にアクセスできるかが、個体の生残を大きく左右する。

様々な植物で根による土壌水分の移送 (Hydraulic redistribution : HR) という現象が知られている^{6,10)}。それは、含水率の異なる土壌の間を根を介

して水が移動するもので、土壌中の水ポテンシャル勾配に沿った受動的な水分移動である。たとえば、水平根と垂直根の両方を持っている植物の場合、表層土壌が雨で湿り、深層の土壌が乾いていると、蒸散が起こらない夜間に、表層土壌から吸水した水が深層の乾いた土壌中に排出される。こうしてわずかな雨水を地表から地中へ移送して、排他的に利用しながら、徐々に深くまで垂直根を伸ばしていくと、ついには垂直根を地下水まで伸ばすことができる。つまり、HR がなければ地下水植物は成立しない¹⁾。また、地表の雨水を夜間に深層に移送することで、日中に表層土壌から蒸発で失われる水が減るので、雨水の利用効率が高くなる²⁾。

しかし、HR は水ポテンシャル勾配による受動的な水分移動であるから、HR を示す植物にいつも有利に働くとは限らない。雨が降らないために表層が乾いてくると、地下水植物は夜間に地下水を表層土壌の中へ排出し始める。日中の蒸散にこの表層の土壌水を利用するが、周りの浅根性の草本植物もそのおこぼれに与ることができる⁷⁾。こうした現象によってアグロフォレストリーで植林が作物生産を促進させる場合もあり、樹種選定にはHR 能の有無も考慮されるようになることが望まれる。

4. 霧と露

霧の発生の多くは海流や地形で決まるので、高頻度に霧が発生する場所は限られている。しかし、発生頻度は降雨よりも安定していると言われており、霧が良く発生するナミブ砂漠や乾燥地の北米バハカリフォルニア半島では霧に依存した森林が成立する⁵⁾。アラビア半島の紅海側でも標高 2,000 m 以上の山頂部分で頻繁に発生する霧に依存した森林が広がっている（写真 4）。霧を確実にトラップするために、枯れ枝の上にサルオガセのような蘚苔類を持っている場合もある。樹上でトラップされた水はクチクラ層を通して直接吸収されるか、水滴となって地上に落ちて根から吸収される。大型樹木が大量の霧をトラップし、林床の植物がそのおこぼれに与る。

結露も、霧と同様に、供給量が比較的安定してい



写真 4 霧が発生するジャクシン林(サウジアラビア王国)¹²⁾



写真 5 地表を伸びる根（中国内モンゴル自治区）

るので、結露水を有効に利用しようとする戦略も有力な手段である。葉上に結露した場合はそのまま植物体に取り込まれる分も多くなるが、地表に水滴となって落ちたり、地表に直接結露することもある。そうした水は日の出とともに蒸発で急速に失われるが、その前に吸水することができれば、有効な水源となる。前日の蒸散で生じた植物体内の水欠差が翌朝になっても回復していない場合は、砂丘地表を這うように広がる根（写真 5）で、日の出前に、地表の結露水を吸収できる。

しかし、霧や露で供給される水の量を定量することは簡単ではないので、その重要性についての評価が十分に行われているとは言えない。今後、乾燥地の有力な水源のひとつとして、霧や露の利用を促進

できる森林造成法の開発が望まれる。

〔引用文献〕 1) Burgess, S.S.O., Adams, M.A., Turner, N.C. and Ward, B. (1998) Characterisation of hydrogen isotope profiles in an agroforestry system : implication for tracing water sources of trees. *Agric. Water Manage.* 45 : 229-311. 2) Caldwell, M.M., Dawson, T.E. and Richards, J.H. (1998) Hydraulic lift : consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113 : 151-161. 3) Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. and Schulze, E.D. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108 : 583-595. 4) Gause, G.F. (1932) Experimental studies on the struggle for existence : 1. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology* 9 : 389-402. 5) Kimura, K. (2005) Origin of the fog in Namib dessert in dry season. *African Stud. Monographs* 30 : 57-64. 6) Leffler, A.J., Peek, M.S., Ryel, R.J., Ivans, C.Y. and Caldwell, M.M. (2005) Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants. *Ecology* 86 : 633-

642. 7) Ludwig, F., Dawson, T.E., Kroon, H., Berendse, F. and Prins, H.H.T. (2003) Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134 : 293-300. 8) Monda, Y., Miki, N. and Yoshikawa, K. (2008) Stand structure and regeneration of *Populus euphratica* forest in the lower reaches of the Heihe River, NW China. *Landscape Ecol. Eng.* 4 : 115-124. 9) Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Rundel, P.W. and Ehleringer, J. (1980) Further Observations on the Water Relations of *Prosopis tamarugo* of the Northern Atacama Desert. *Oecologia* 44 : 177-180. 10) Richards, J.H. and Caldwell, M.M. (1987) Hydraulic lift : Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73 : 486-489. 11) 館野正樹 (2003) 器官間のバランスと成長. 種生物学会編「光と水と植物のかたち」文一総合出版, 163-183 (pp. 319). 12) Yoshikawa, K., Abbasi, T., Saito, M., Abdulrahman, R., Al Harbi, R. and Yamamoto, F. (2007) Ecology of the juniper woodlands of the Asir Mountains. The joint study project on the conservation of juniper woodlands in the Kingdom of Saudi Arabia : final report, 69-113.