

# Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

# Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19



© Kodak 2007 TM Kodak



報告番号 甲第 2400 号

①

ハイマツ林の物質生産機構に関する研究

名古屋大学農学部造林学研究室

梶本卓也

1991年



## 目次

第1章 序論	1
1-1. 本研究の意義	1
1-2. ハイマツの生態学的研究の歴史	2
1-3. 本研究の目的と方針	3
第2章 調査地	5
2-1. はじめに	5
2-2. 調査プロット	5
2-2-1. 固定調査プロット	5
2-2-2. 補足調査プロット	6
2-2-3. 調査プロットと研究内容	6
2-3. 気象環境	6
2-3-1. 気温および地温	6
2-3-2. 積雪量	7
2-3-3. 日射量	7
表	8
図	11
第3章 樹体器官の定義と名称	20
3-1. はじめに	20
3-2. 非同化部の定義と名称	20
3-3. 枝齢および葉齢の定義と名称	21
図	22
第4章 地上部現存量	24
4-1. はじめに	24
4-2. 材料と方法	24
4-2-1. 毎木調査	24
4-2-2. 層別刈り取り調査	25
4-2-3. 地上幹の伐倒調査	25
4-2-4. 匍伏幹の伐倒調査	26
4-3. 結果	26
4-3-1. 毎木調査結果	26
4-3-2. 試料地上幹の相対成長関係	26
4-3-3. 匍伏幹の容積密度数	27
4-3-4. 層別刈り取り法と相対成長法による器官別現存量の推定値	27
4-4. 考察	28
4-4-1. 推定方法上の問題点	28
4-4-2. プロット間の比較	29
4-4-3. ハイマツ林の地上部現存量	29
表	31
図	35
第5章 葉群構造	43
5-1. はじめに	43
5-2. 材料と方法	43
5-2-1. 層別刈り取り調査	44
5-2-2. 地上幹の伐倒調査	44



5-3. 結果	44
5-3-1. 生産構造	44
5-3-2. 積算葉面積密度と層別相対照度の関係	45
5-3-3. 葉の比面積	46
5-3-4. 試料地上幹における葉齢構成	46
5-3-5. 葉面積指数の推定値	48
5-4. 考察	48
5-4-1. ハイマツ林における葉の垂直分布構造	48
5-4-2. ハイマツの葉の寿命	49
表	51
図	55
第6章 単木構造	64
6-1. はじめに	64
6-2. 材料と方法	64
6-2-1. 単木の非破壊的調査	64
6-2-2. 単木の器官別乾重の推定	65
6-3. 結果	66
6-3-1. 主幹の長さや直径	67
6-3-2. 不定根の分布	67
6-3-3. 単木の構造	68
6-3-4. 単木の器官別乾重の推定値	68
6-4. 考察	68
6-4-1. ハイマツの地下部現存量	68
6-4-2. ハイマツ林の動態について	69
表	71
図	73
第7章 リターフォール	78
7-1. はじめに	78
7-2. 材料と方法	78
7-2-1. リターフォールの測定	78
7-2-2. 枝の年間枯死量の測定	79
7-3. 結果	79
7-3-1. リターフォール量の季節変化	79
7-3-2. 年間リターフォール量	81
7-3-3. 枝の年間枯死量	81
7-4. 考察	82
7-4-1. 測定方法上の問題点	82
7-4-2. ハイマツ林のリターフォール機構	83
7-4-3. リターフォールによる土壌への有機物供給過程	83
表	85
図	89
第8章 成長様式	93
8-1. はじめに	93
8-2. 材料と方法	93
8-2-1. 新梢の伸長成長に関する測定	93
8-2-2. 樹幹解析	94
8-3. 結果	94



8-3-1. 新梢の伸長成長の季節変化	94
8-3-2. 地上幹の伸長成長の経年変化	95
8-3-3. 地上幹および匍伏幹の肥大成長の経年変化	96
8-3-4. 地上幹の材積成長	96
8-4. 考察	97
8-4-1. ハイマツ新梢の成長パターンと立地条件の関係	97
8-4-2. 地上幹の材積成長量とその垂直分布	98
表	100
図	101
第9章 単葉の光合成および呼吸速度	112
9-1. はじめに	112
9-2. 材料と方法	112
9-2-1. 光合成速度の測定装置	112
9-2-2. 光合成速度の測定手順	113
9-3. 結果	115
9-3-1. 純光合成速度の光依存特性	115
9-3-2. 暗呼吸速度	117
9-3-3. 純光合成速度および暗呼吸速度の温度特性	117
9-3-4. 試料葉の形質	118
9-4. 考察	119
9-4-1. ハイマツ針葉の光合成特性	119
9-4-2. 単葉の総光合成速度における光依存性の吟味	120
表	122
図	125
第10章 つみあげ法による地上部純生産量の推定	138
10-1. はじめに	138
10-2. 材料と方法	139
10-2-1. 地上部純生産量の定義	139
10-2-2. 現存量および成長量の推定	139
10-2-3. 枯死量の推定	140
10-3. 結果	141
10-3-1. 毎木調査の結果	141
10-3-2. 現存量および成長量の推定値	141
10-3-3. 枯死量の推定値	142
10-3-4. 地上部純生産量の推定値	142
10-4. 考察	142
10-4-1. 測定および推定方法上の問題点	142
表	146
図	151
第11章 光合成法による総生産量の推定	152
11-1. はじめに	152
11-2. 材料と方法	153
11-2-1. 推定期間	153
11-2-2. 葉面積指数の経時変化モデルの導入	153
11-2-3. 総生産量の推定	156
11-2-4. 葉群呼吸量の推定	164
11-2-5. 剰余生産量の推定	165



11-3. 結果	165
11-3-1. 日総生産量と日葉群呼吸量の季節変化	165
11-3-2. 年間総生産量の推定値	166
11-3-3. 総生産のエネルギー効率	167
11-4. 考察	167
11-4-1. 葉面積指数の経時変化モデルの吟味	167
11-4-2. 冬期の葉群呼吸量の推定	168
11-4-3. 年間当たりの葉群呼吸量と剰余生産量	170
表	172
図	178
第12章 総合考察	184
12-1. ハイマツ林の物質生産	184
12-1-1. 地上部純生産量	184
12-1-2. 総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量	185
12-2. 今後の研究課題	187
12-2-1. 地下部の純生産量と非同化部の呼吸量	187
12-2-2. 物質生産に及ぼす環境要因	189
表	190
図	192
要約	193
まとめ	200
謝辞	201
引用文献(邦文)	202
引用文献(欧文)	205
記号表	211
記号の添え字について	220



# 第1章. 序論

## 1-1. 本研究の意義

人類を含む大部分の動物の生活は、緑色植物の光合成による同化産物をその源としている。現在、地球上の全緑色植物の生物体量は約 90 % が森林によって占められ、森林が年間当たり固定する同化産物量は、陸上植物全体の約 80% に達すると推定されている (Whittaker, 1975)。このように地球規模でみると、森林は太陽エネルギー固定の中心的役割を果たしている。

世界各地でみられる様々な森林は、種構成や構造は異なるものの、すべてそこで営まれる生産 (光合成) と消費 (呼吸、枯死) の収支関係、すなわち物質生産の諸過程の結果成立している。さらに、各森林の物質生産機構は、その生育環境との相互関係の上に成り立っている。したがって、各森林の物質生産を理解することは、森林が果たすエネルギー固定や環境変革作用などの機能的役割を再認識し、将来にむけてその維持、利用を考えていく上で重要かつ基本的な研究課題と言える。とりわけ、急速な森林破壊がもたらす CO<sub>2</sub> 濃度の増加問題など、地球全体の環境危機が叫ばれる昨今 (Lester et al., 1988)、その研究意義は大きい。

本研究の材料であるハイマツは、分類学上マツ属単維管束亜属 (5 葉松類) に属し、その生育分布域は北緯 35° - 70°、東経 110° - 180° の広範囲におよぶ (Mirov, 1967)。日本列島では、赤石山脈の光岳を分布南限とする本州中部山岳以北の高山帯に生育している (館脇, 1935)。一般にその樹形は矮性化し、低木状の純林を形成している。

ハイマツの生育地である高山帯は、低温、強風、多雪といった厳しい気象環境に支配され、垂直方向における樹木の生育限界に相当する。ハイマツ林の物質生産に関する研究を通じて得られる知見は、寒冷気候下における樹木あるいは森林の潜在的な生存機構をより深く理解する上で、幾つかの手がかりを与えるであろう。

一方、わが国の場合、ハイマツ林が優占する高山地域はその大半が国立あるいは国定公園に指定され、原生林の状態を今日まで保ってきた。したがって、貴重な自然景観を維持または管理する上でも、ハイマツの成長、動態といった生態学的側面を広範にわたって理解しておく必要がある。



## 1-2. ハイマツの生態学的研究の歴史

ハイマツは、多数の高山植物とともに形成するハイマツ群落として、わが国の植生帯垂直分布の区分上、その位置づけをめぐる議論の中でとりあげられてきた(田中, 1887; 本多, 1928; 今西, 1937; 高橋, 1962; 大場, 1977)。位置づけには、高木限界以上のハイマツが優占する一帯(ハイマツ帯)を高山帯とするか、亜高山帯とするかのふたつの立場がある(沖津, 1983a, 1983b)。また、ハイマツ群落を対象にした植物社会学的研究も行われ(Tatewaki, 1963; 鈴木・梅津, 1965)、高山植物の種構成の違いに基づく群集区分法がすでに確立されている(Kobayashi, 1967, 1971)。しかし、これらの研究報告にハイマツそのものの生理生態的側面に関する情報を見出すことはできない。

ハイマツの地理的水平分布に関しては、土壌、地質などの生育環境との関係(舘脇, 1935)、あるいは形態的特徴の差異(石井, 1940a, 1940b, 1941a, 1941b, 1941c)に基づき論じられた研究がある。とくに、石井(1938)は解剖学的レベルの形態とともに、針葉の長さの有意な差異に基づき、ハイマツを北方型(北海道)と南方型(本州)の二型に区別しており、進化生態学上興味深い問題を提示している。

ハイマツの成長様式については、枝葉の伸長成長の季節変化(氏原ほか, 1975)や経年変化(Sano et al., 1977; 沖津, 1979, 1987)、あるいは幹の肥大成長(武田ほか, 1950; 名取・松田, 1966; 沖津, 1979)に関する研究などが挙げられる。これらの研究は、いずれも野外観察や採取試料の解析による実際の測定値をもとに、ハイマツの成長と気温、風、積雪など気象環境との関係を論じている。定量的手法を用いた生態研究例としては数少ない貴重なものである。このような器官レベルの成長様式と関連して、ハイマツ群落全体の動態に言及した研究報告もいくつかみられる(Ito & Nishikawa, 1976; Okitsu & Ito, 1984; 森広, 1988)。

ハイマツを林分レベルで取り扱い、一森林としての物質生産を論じたのは四手井(1963)が最初である。彼は、立山のハイマツ林について現存量や生産力を調査し、低木林ながらその葉量はシラビソ、トウヒなどの亜高山あるいは亜寒帯針葉樹林に匹敵することを見いだした。しかし、その後20年余りの間同様な研究は行われず、現在、ハイマツ林分の地上部現存量の推定値に関しては、沖津(1981)と筆者の研究(Kajimoto, 1989)を含めてわずかに3例を数えるのみである。

森林の物質生産に関する研究が、IBP(国際生物事業計画、1962-1972年)以降盛んに行われ、森林型ごとの特性がかなり明らかにされつつあることを考



えれば (Shidei & Kira, 1977)、ことハイマツ林に関してはその研究は著しく停滞している。その背景には、ハイマツの樹形が矮性化しているため商業材としての価値を持たなかったことや、アプローチが不便なため、野外調査の実施自体が困難であったことなどが挙げられる。したがって、ハイマツ林における物質生産上の特性を、他の森林との比較をつうじて論じるには、情報量は著しく不足している。

一方、高山性の樹木の生理生態学的研究は、おもにヨーロッパアルプスの高山を中心に行われてきた (Tranquillini, 1979)。とくに光合成や呼吸と生育環境の関係についてはかなり解明されている。わが国でも同様な研究は、シラビソやオオシラビソなど亜高山帯の常緑針葉樹を対象にいくつか行われてきた (Kuroiwa, 1960; Kimura et al., 1968; Kimura, 1969; 松本・根岸, 1982)。しかし、ハイマツの場合、実験的手法を用いた生理学的研究は、樹木の耐凍性に関する研究の中で取り上げられたものしかなく (酒井・倉橋, 1975)、林分レベルの物質生産に直接関与する葉の光合成や呼吸速度については、未だに測定例がない。

このように、ハイマツ林の生態学的側面、とりわけその物質生産機構に関しては未知な部分が非常に多いのが現状である。これまで得られた断片的な知見を生かす上でも、野外調査と実験的手法を併用した総合的な生態研究が望まれるところである。

### 1-3. 本研究の目的と方針

本研究の目的は、ハイマツが高山という過酷な生育環境下で生存しうる理由を、林分レベルにおける物質生産機構を通じて探ることにある。しかし、1-2. で述べたようにこれらに関する情報は不足している。そこで、本研究ではとくに物質生産に関与する構造および機能的側面に的を絞り、後述するような個々のテーマについて調査を行った。

具体的な研究内容と本論の章構成は以下のとおりである。

本研究では定量的な測定を進めるにあたり、まずハイマツの各器官の名称を定義した (3章)。構造的側面として、林分地上部の現存量を調査し (4章)、葉群構造と林分内の光環境との関係を解析した (5章)。林分レベルでは取りあげられなかった地下部の構造を、個体 (単木) レベルの調査から補足した (6章)。動態および機能的側面としては、林分の枯死、脱落過程 (リターフール) (7章)、枝葉の成長様式 (8章)、単葉の光合成および呼吸速度 (9章) に関する測定を行った。



これは調査および測定結果をもとに、ハイマツ林の地上部純生産量（10章）と総生産量（11章）をそれぞれ推定し、物質生産機構の特徴について考察した（12章）。

なお本論では、とくにことわりのない限り重量はすべて乾燥重量を意味する。また本論で用いた諸量の記号の定義と記号の添え字の説明は巻末に記した。

（以下は非常に薄い文字で印刷された、ほとんど読めない文字列が続く）

これらの調査および測定結果をもとに、ハイマツ林の地上部純生産量（10章）と総生産量（11章）をそれぞれ推定し、物質生産機構の特徴について考察した（12章）。

なお本論では、とくにことわりのない限り重量はすべて乾燥重量を意味する。また本論で用いた諸量の記号の定義と記号の添え字の説明は巻末に記した。

（以下は非常に薄い文字で印刷された、ほとんど読めない文字列が続く）

（以下は非常に薄い文字で印刷された、ほとんど読めない文字列が続く）



## 第2章. 調査地

### 2-1. はじめに

本研究の調査地域は、本州中部木曾山脈の将基頭山 (2699 m) から木曾駒ヶ岳 (2956 m) にかけての同山脈北部一帯である (北緯 37°50', 東経 138°50') (図 2-1)。調査地域は領家変成岩類を母岩とした急峻な山岳地形で、主稜線東面には千畳敷カール、濃ヶ池カールなどの氷河地形がみられる (小林, 1972)。標高およそ 2600 m 以上は、ハイマツの矮性低木林が広く優先し、植生上ハイマツ-コケモモ群集に区分される (宮脇, 1985)。

本章では、調査地域内に設けた計 7ヶ所のハイマツ林調査プロットの概況と研究内容、さらに気象環境について概説する。

### 2-2. 調査プロット

本研究では、将基頭山東方の信州大学西駒演習林内のハイマツ林に 3ヶ所の固定調査プロット (P1, P2, P3) を、また同演習林外に 4ヶ所の補足調査プロット (H0, UN, US, N0) をそれぞれ設置した (図 2-1)。

#### 2-2-1. 固定調査プロット

固定調査プロットの林分概況を表 2-1 に示す。各プロットに設けた方形枠の水平投影面積は、P1 が 6 m<sup>2</sup>、P2 が 6.25 m<sup>2</sup>、P3 が 86.6 m<sup>2</sup> である。各プロットの群落高はいずれも 1 m 以上に達し、ハイマツ林としては比較的背たけの高いものである (図 2-2)。

各プロットの標高 (2600 - 2650 m) は、調査地域におけるハイマツの垂直分布上ほぼ下限に相当し、周辺にはダケカンバやミヤマハンノキなどの落葉広葉樹、あるいは矮性化したオオシラビソの孤立木がみられる。

各プロットのハイマツ林は、植物社会学上の区分ではハイマツ-コケモモ群集に一括されるが、林床に見られる低木、草本種の構成から判断すると、その下位区分は P1、P3 がハクサン-シャクナゲ亜群集に、P2 が典型亜群集とハクサン-シャクナゲ亜群集の中間位にそれぞれ相当する。

P1 の土壌型は、乾性ポドゾル PD (II) に分類され (図 2-3)、リターや腐植などの有機物層 (A<sub>0</sub> 層) は、厚さ 8.7 cm (1987年10月) とよく発達してい



る(肘井, 1989)。

#### 2-2-2. 補足調査プロット

4ヶ所の補足調査プロットの林分概況を表 2-2 に示す。後述(2-2-3.)するように、これらのプロットは、ハイマツの新梢成長と立地条件との関係を調べる目的で、標高、斜面方位などが異なる地点から選定した(図 2-4)。このため各プロットにはとくに方形枠は設けなかった。

#### 2-2-3. 調査プロットと研究内容

本研究の個々の内容とそれぞれ対象とした調査プロットの間を、表 2-3 に示す。研究内容は、実際の測定項目とそれらの測定結果に基づく推定項目とに分けて示した。

P1 と P2 は、本研究のメインプロットで、ハイマツ林の地上部純生産量および総生産量推定に関する研究を行った林分である。P3 は、ハイマツの単木構造、とくに地下部の構造に関する調査を行った林分である。H0、UN、US、N0 は、ハイマツの新梢成長に関する調査のみを対象としたプロットである。

### 2-3. 気象環境

#### 2-3-1. 気温および地温

P1、P2 の各プロットには最高最低温度計を設置し、林内気温(地上高 50 cm)、林外気温(地上高 200 cm)および地温(深さ 5 cm)を、1984年から1989年の各野外調査時に測定した。

以上の測定結果のうち、1987年と1988年の測定結果を図 2-5 に示す。各年の林内および林外平均気温は、両プロットとも夏期の7-8月には15°C前後に達し、10月下旬には5°C近くまで低下した。プロット間で比較すると、気温、地温ともに50m標高の低いP2の方が、P1よりもやや低い傾向にあった。

P1ではさらにバッテリー駆動式データ・ロガー(MES-801、小糸工業)と温度センサー(小糸工業, OPT-150)を用いて、林内気温(地上高 50 cm)と地温(深さ 5 cm)をそれぞれ1988年7月から11月、1989年6月から10月までの各時期に、2-3時間の間隔で測定した。

1989年の測定結果を図 2-6 に示す。図 2-5 に示した1987-88年の傾向と同様



に、林内気温は 7 月から 9 月上旬まで 10-15 °C とほぼ安定しているが、9 月中旬以降急激に低下した。林内気温の日較差は地温のそれと比べると大きく、とくに平均気温が低下する 9 月から 10 月にかけて顕著であった。

### 2-3-2. 積雪量

冬期のハイマツ林の状況観察をかねて、1985 年 3 月 21-23 日、P1、P2 および P3 の各固定プロットで積雪量調査を行った。調査時の様子を図 2-7 に示す。

各プロットの真上の位置で雪穴を掘り、積雪量として雪面からハイマツの枝条が現れるまでの深さ ( $z_1$ ) と雪面から地表面までの深さ ( $z_2$ ) をそれぞれ測高棒を用いて測定した。 $z_1$  と  $z_2$  の測定値は、それぞれ P1 で 180 cm、300 cm、P2 で 15 cm、80 cm、P3 で 120 cm、200 cm であった。

冬季各プロットのハイマツ林が積雪下に閉ざされる期間については、正確に調べてはいないが、野外調査時の観察から、10 月中、下旬 (1987、1988 年) には降雪が、また 6 月中旬 (1987 年) には消雪が確認された。なお小泉 (1974) は、本研究の調査地域南部 (千畳敷) におけるハイマツ林の積雪期間を 10 月下旬から翌年 6 月上旬までのおよそ 8 ヶ月と報告している。

### 2-3-3. 日射量

P1 では、1987 年 7 月から 9 月までと 1988 年 6 月から 1989 年 2 月までの各時期に、放射熱センサー (LICOR, LI-200SB) と自動記録計 (LICOR, 550B) を用いて、1 時間ごとの積算日射量 (波長: 400-1100 nm) を測定した。センサーは樹冠上方、地上高約 3 m の位置に取り付けた。

日射量の測定結果については、本論第 11 章で取り上げる。なお、その際用いる光合成有効波長域 (400-700 nm) における 1 時間ごとの平均光子密度 ( $I_0$ : [ $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]) の値は、1 時間ごとの平均日射量 ( $RD_h$ : [ $\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]) の測定値を、次式の関係を使って換算したものである (森ほか, 1984)。

$$I_0 = 1.54 RD_h^{1.04} \quad (2-1)$$



表2-1. 固定調査プロット (P1, P2, P3) の概況 (1984年 8月現在)。

	P1	P2	P3
標高 [m]	2600	2665	2630
斜面方位、傾斜 [°]	NE, 15	E, 22	NE, 30
プロット面積 <sup>1)</sup> [m <sup>2</sup> ]	6.00	6.25	86.6
群落高 <sup>2)</sup> [cm]	200	140	220
林床植生 <sup>3)</sup>	キハナシヤクガ ウラジロナカト クウスコ ミマホツジ ゴゼンタチバナ	キハナシヤクガ クウスコ	ハクサンシヤクガ ウラジロナカト クウスコ コヨラクツジ コナネチヨ ゴゼンタチバナ ミツバオウレン マイヅルソウ ヒメタケシマラン

<sup>1)</sup> 水平投影面積を示す。P1 と P2 の方形枠は、それぞれ 水平距離で 2 x 3 [m], 2.5 x 2.5 [m]。P3 の方形枠は、斜距離で 10 x 10 [m]。

<sup>2)</sup> 平均的な群落の樹冠表面の地上高を示す。

<sup>3)</sup> 代表的な低木、草本種 (和名)。



表2-2. 補足調査プロット (UN, US, HO, NO) の概況 (1987年 6月現在)。

	UN	US	HO	NO
位置	馬の背 北西側	馬の背 南東側	宝剣岳 北側	濃ヶ池 南東
標高 [m]	2870	2875	2885	2610
斜面方位、傾斜 [°]	NW, 35	SE, 5	SW, 10	NE, 5
群落高 <sup>1)</sup> [cm]	25	90	40	130

<sup>1)</sup>: 平均的な群落の樹冠表面の地上高を示す。これらの調査プロットにはとくに方形枠は設けていない。



表2-3. 本研究で行われた測定および推定項目一覧。

測定項目	測定および推定が行われた年 (○印)					対象プロット	関連する 本論の章
	1984	1985	1987	1988	1989		
[測定項目]							
気温、地温	○	○	○	○	○	P1, P2	2章
積雪量		○				P1, P2	2章
日射量			○	○	○	P1	2, 11章
毎木調査	○		○	○	○	P1, P2	4, 10章
層別刈り取り調査	○					P1, P2	4, 5章
地上幹の伐倒調査	○		○			P1, P2	4, 5, 8章
匍伏幹の伐倒調査	○					-	4, 8章
林内相対照度	○					P1, P2	5章
単木の非破壊的調査		○				P3	6章
リターフォール	○	○	○	○	○	P1, P2	7章
新梢の伸長成長			○	○		P1, P2, 他 <sup>1)</sup>	8章
単葉の光合成、呼吸速度			○	○		P1, P2	9章
[推定項目]							
地上部現存量	○		○	○	○	P1, P2	4, 10章
地上部成長量			○	○	○	P1, P2	10章
地上部枯死量			○	○	○	P1, P2	10章
地上部純生産量	○		○	○	○	P1, P2	10章
単木の器官別乾重		○				P3	6章
林分葉面積指数	○			○		P1, P2	5, 11章
葉の吸光係数	○					P1, P2	5, 11章
総生産量				○		P1	11章
葉群呼吸量				○		P1	11章
剰余生産量				○		P1	11章

<sup>1)</sup>: 4ヶ所の補足調査プロット (H0, UN, US, N0) を示す。



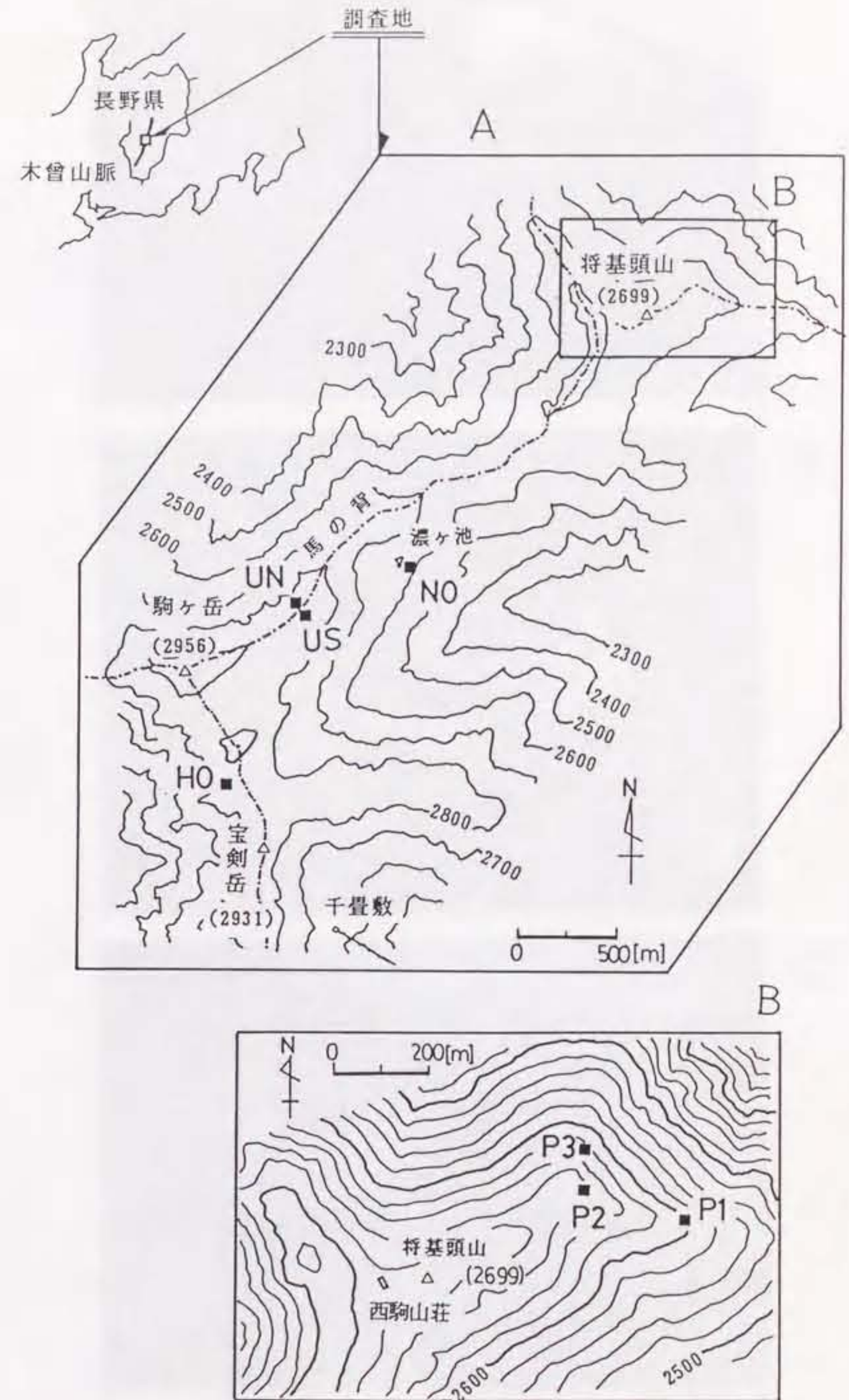


図 2-1. 調査地および調査プロットの位置。  
A. 調査地全域図。B. 将基頭山周辺図。





A



B



C

図 2-2(1). 固定調査プロットのハイマツ林の様子。  
 A. P1 から P2 方向を望む (1984年 7月撮影)。  
 B. P1 のハイマツ林 (1984年 7月撮影)。  
 C. P2 のハイマツ林 (1984年 7月撮影)。





D



E



F

図 2-2(2). 固定調査プロットのハイマツ林の様子。

D. P1 の林内の様子。 E. P2 の林内の様子。  
F. P3 のハイマツ林 (1985年 7月撮影)。





A



B

図 2-3. P1の土壤断面（1987年 8月撮影）。

- A. 林床に堆積したリター。
- B. 土壤断面。





A



B

図 2-4(1). 補足調査プロットのハイマツ林の様子 (1987年 7月撮影)。  
A. H0 (宝剣岳北側)。 B. UN (馬の背北側)。





C



D

図 2-4(2). 補足調査プロットのハイマツ林の様子 (1987年 7月撮影)。  
C. US (馬の背南側)。D. NO (濃ヶ池)。



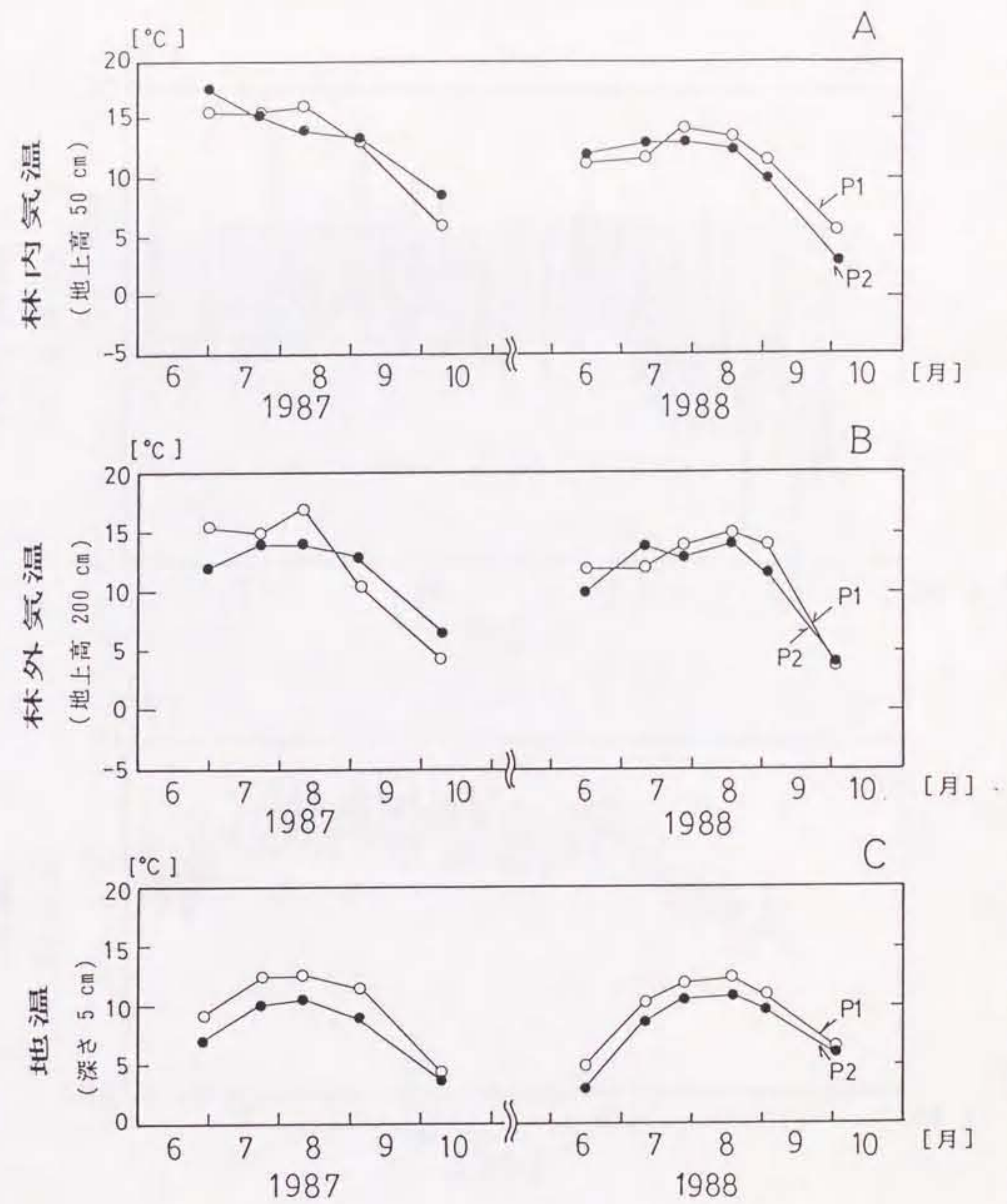


図 2-5. P1、P2 における 1987 年と 1988 年の林内気温（地上高 50 cm）、林外気温（地上高 200 cm）および地温（深さ 5 cm）の季節変化。値は、最高最低温度計で記録された各測定期間中の最高、最低値の平均を表す。A. 林内気温。B. 林外気温。C. 地温。



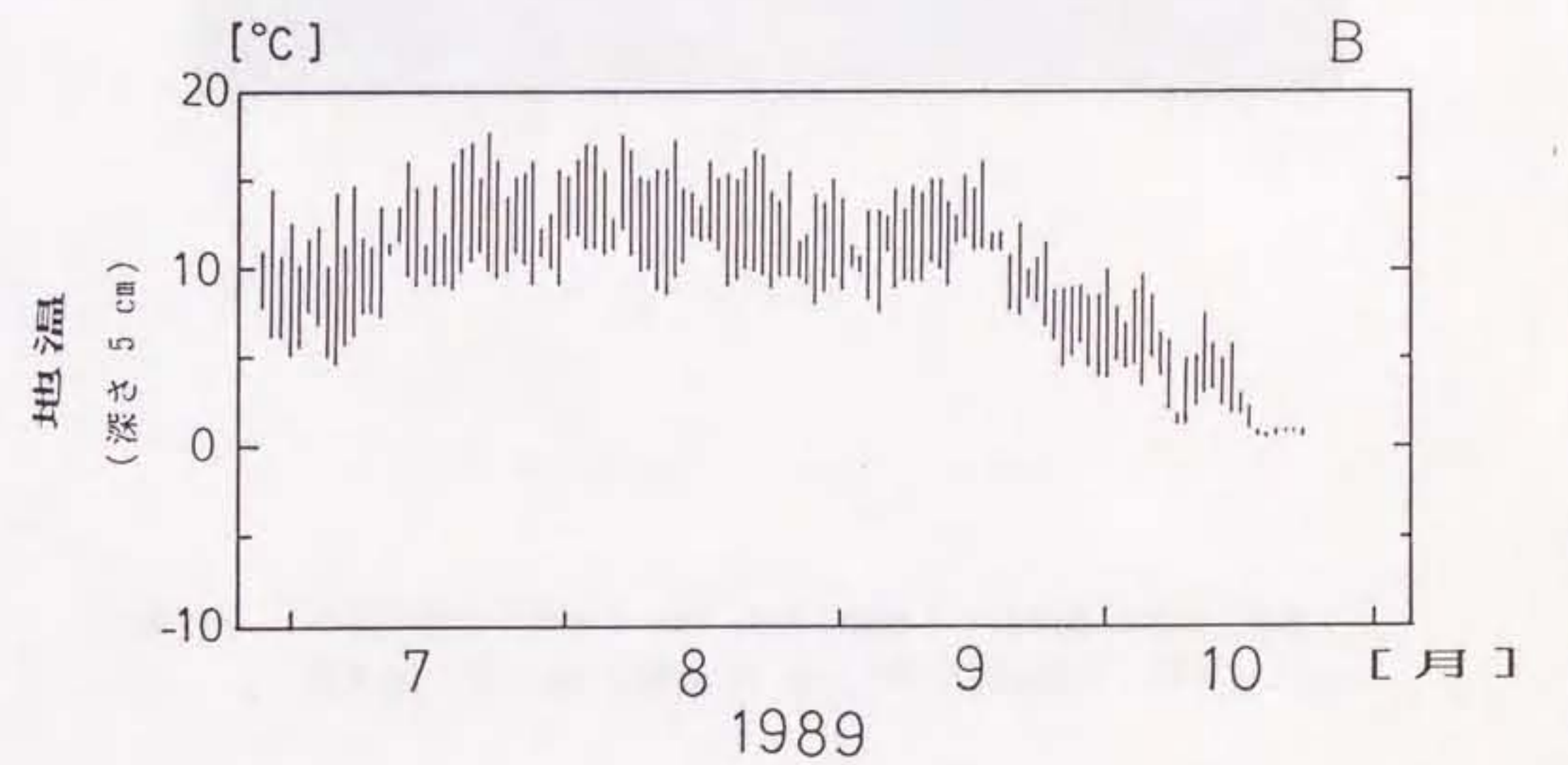
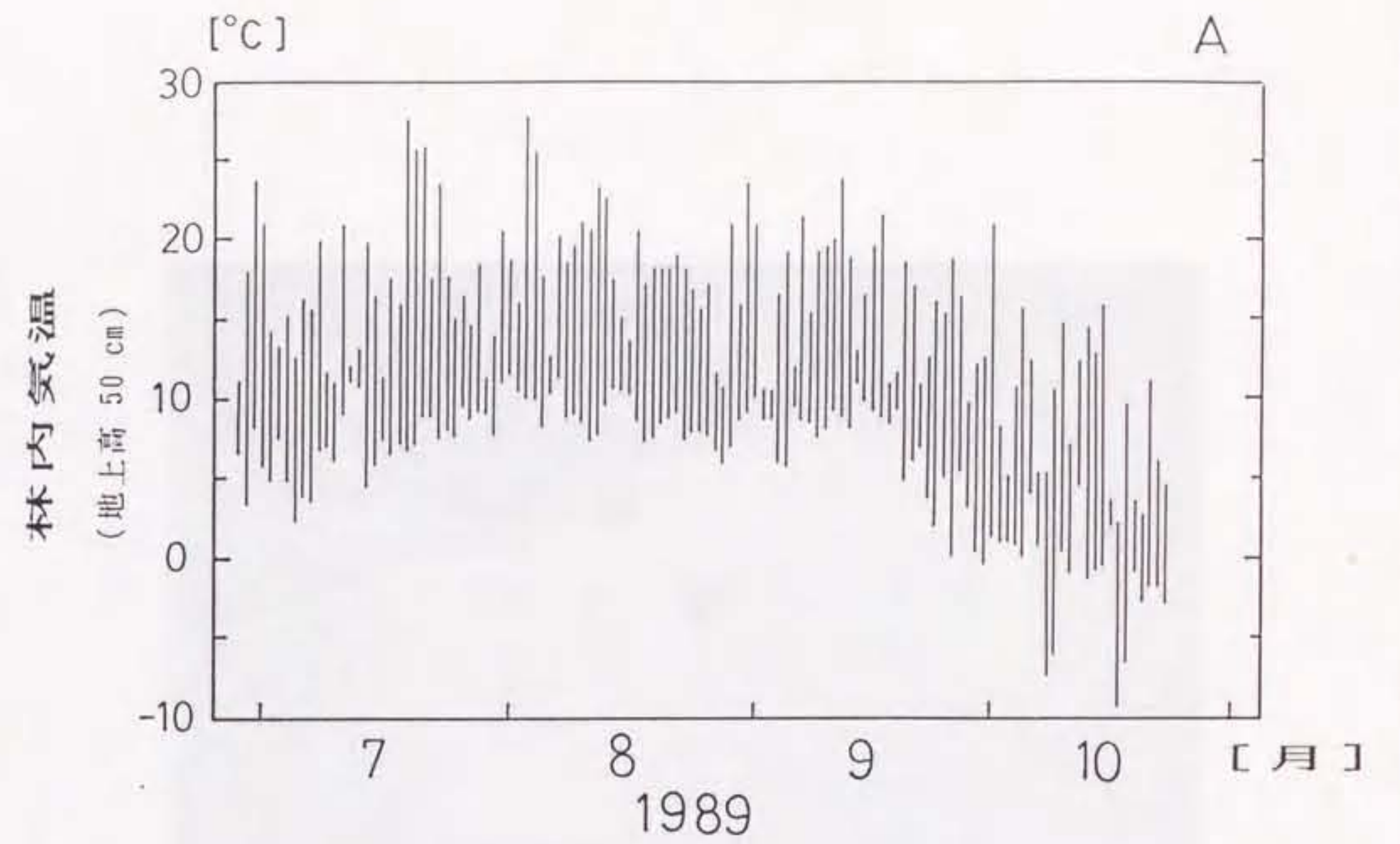


図 2-6. P1 における 1989 年 6 月下旬から 10 月下旬までの、林内気温と地温の季節変化。値はデータ・ロガーで記録された各日の気温、地温の変動幅を示す。A. 林内気温。B. 地温。





図 2-7. 冬期の固定プロット (P1、P2) の様子 (1985年 3月22日撮影)。  
写真は、図 2-2A と同様 P1 から P2 の方向を見上げたところ。



## 第3章. 樹体器官の定義と名称

### 3-1. はじめに

ハイマツは、その名が示すとおり幹が地表面付近を這い、また複雑に枝分かれしながら梢端部が斜めに立ち上がる、という樹形を示すことが多い。さらに這った幹の一部は地表面下に埋もれている。本研究の各固定プロットでもこのような樹形がごく一般的であった(図 2-2D, E)。

このようなハイマツを1個体ずつ識別するためには、幹を地下部までたどる必要があり、相当困難な作業が要求される。そこで本研究では、個体識別とは別に、ハイマツの非同化部を便宜的にいくつかの部分に区分して取り扱うことにした。

本章では、このような観点に基づき定義されたハイマツの非同化器官の名称について説明する。また本論で用いた展開年の異なる枝葉の呼称についても説明する。

### 3-2. 非同化部の定義と名称

ハイマツの各器官の定義と名称を図 3-1 に示す。まず幹を、その下端が地表面に接する部分(地際部、BP)と地上高 20 cm(立ち上がり部、RP)の2ヶ所を基準に、垂直方向で下から地下幹、匍伏幹および地上幹の3つに区分した。

この定義では、地表面から地上高 20 cm の空間に存在する非同化部はすべて匍伏幹に属する。また地上幹は RP から梢端部までが最も長い1本の幹と定義され、地上幹から枝分かれする非同化部はすべて枝と定義される。なお RP の地上高を 20 cm と定めたのは、観察上匍伏幹の多くが斜めに立ち上がり始める位置を参考にして決定した。

また本論では、地下幹や匍伏幹の部分で観察された細根については、すべて不定根と呼ぶことにした(武田ほか, 1950)。この点については、第6章で詳しく取りあげる。

このように本論の定義では、ハイマツの非同化部は、地上部では匍伏幹、地上幹および枝、また地下部は地下幹と不定根によってそれぞれ構成されることになる。なおこの定義を式で表すと、

$$\text{地上部非同化部} = \text{匍伏幹} + \text{地上幹} + \text{枝} \quad (3-1)$$



地下部非同化部 = 地下幹 + 不定根

(3-2)

となる。

### 3-3. 枝齢および葉齢の定義と名称

単節型の伸長成長を行うハイマツの場合、その枝は1年に1節伸び、葉を新しく展開させる。毎年展開した葉は、1年以上枝に付着し続ける。本研究では、これら枝葉を展開した年別に取り扱うために、枝齢および葉齢の呼称を図3-2に示すように定義した。

まず枝は、調査を行った年に伸長した部分を当年生枝とし、1節ずつさかのぼって、1年生枝、2年生枝と順次呼ぶことにした。葉についても同様に、当年生枝から展開した葉は当年生葉、それ以前の各年の葉は1年生葉、2年生葉（以下同様）と定義した。

したがって、この枝葉の齢区分では調査した年が基準となる。例えば、1987年の調査結果については、当年生葉は1987年に展開した葉を、1年生葉はその前年の1986年に展開した葉を指す。

また、1年生枝以上の古い枝齢の枝はまとめて旧枝と呼び、葉についても同様に、当年生葉以外の葉を一括して旧葉と呼ぶことにした。



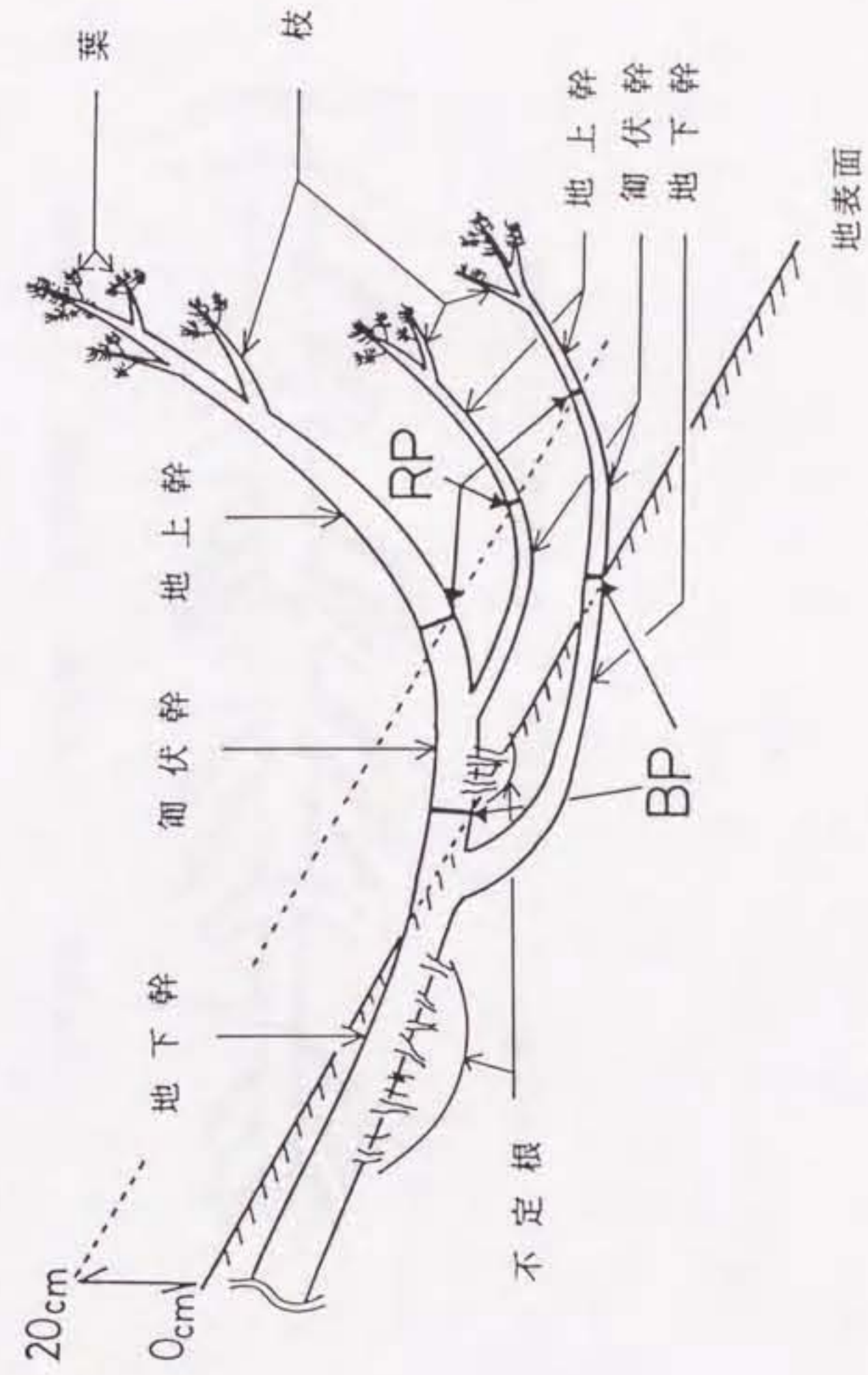


図 3-1. ハイマツの各器官名の定義。  
 BP は地際部 (地上高 0 cm) を、RP は幹の立ち上がり部 (地上高 20 cm) をそれぞれ示す。



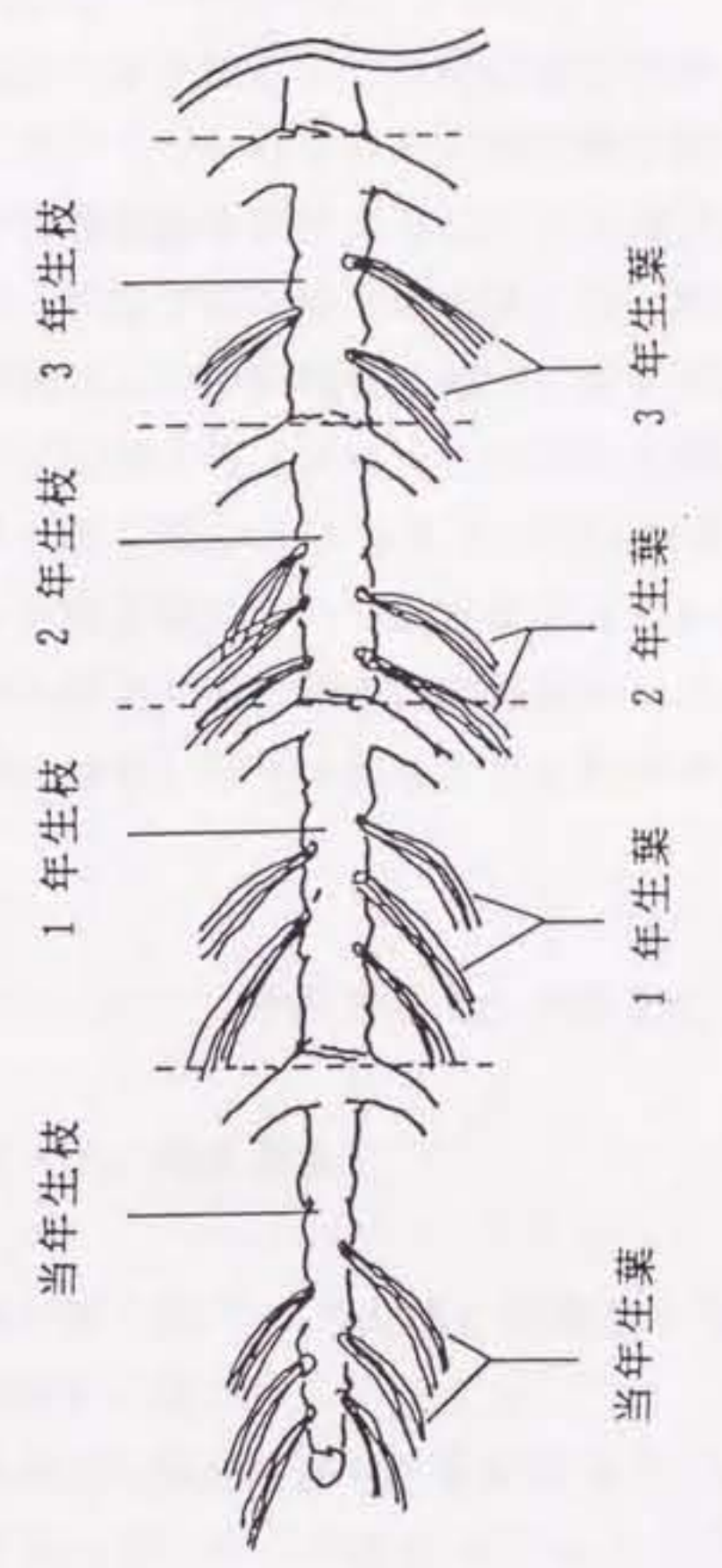


図 3-2. ハイマツの枝齢および葉齢の定義。



## 第4章. 地上部現存量

### 4-1. はじめに

本研究では、P1 と P2 両ハイマツ林の地上部現存量を、層別刈り取り法と相対成長法の 2 方法を用いて推定した。

層別刈り取り法とは、一定の調査枠内で植物群落をある高さごとに葉と非同化部に分けて刈り取り、その現存量を調べる方法で (Monsi & Saeki, 1953)、群落の生産構造を解析するのによく用いられる。

一方、本論で呼ぶ相対成長法とは、個体の胸高直径や樹高などのサイズと重量との間の相対成長関係に基づく従来の推定方法 (Shidei & Kira, 1977) を、ハイマツの地上幹 (図 3-1) の部分に限定して応用したものである。

本章ではこれら 2 方法による地上部現存量の推定方法と結果について述べる。得られた推定値については方法間あるいはプロット間で比較し、推定方法上の問題点を検討する。さらに他地域のハイマツ林における推定値 (四手井, 1963; 沖津, 1981) とも比較し、地上部現存量にみられるハイマツ林の特徴を考察する。

### 4-2. 材料と方法

#### 4-2-1. 毎木調査

本論では、図 3-1. で定義した地上幹と匍伏幹に関する直径や長さなどの測定を毎木調査と呼ぶ。

毎木調査の測定項目と記号を図 4-1. に示す。P1、P2 の各固定プロット内に立ち上がり部 (RP) が含まれるすべての地上幹について、立ち上がり部直径 ( $D_{0.2}$ )、生枝下高直径 ( $D_B$ )、地上幹長 ( $L$ )、梢端高 ( $H$ )、生枝下高 ( $H_B$ ) および葉下高 ( $H_L$ ) をそれぞれ測定した。

一方、各プロット内に含まれる匍伏幹については、プロットの境界線、枝分かれ部分、地際部 (BP) あるいは RP の各部分で円柱状のセグメントに区分し、両端の直径 ( $D_0$ 、 $D_J$ 、 $D_{0.2}$ ) と区間長 ( $L_c$ : [cm]) を測定した。各匍伏幹セグメントについては、次のスマリアン式を用いて皮付き材積 ( $V_{cs}$ : [cm<sup>3</sup>]) を算出した。



$$V_{cs} = L_c \cdot \frac{(G_1^2 + G_2^2)}{8\pi} \quad [\text{cm}^3] \quad (4-1)$$

上式中、 $G_1$ 、 $G_2$ は、円柱状に区分された各匍伏幹セグメントの両端の周囲長[cm]を示す。

直径と長さの測定には、スチールメジャー（1 mm 単位まで）を使用した。幹の直径が 2 cm を越える場合は、周囲長を測定して直径に換算した。また高さ（ $H$ 、 $H_B$ 、 $H_L$ ）の測定は、2 m の測高棒（1 cm 単位まで）を用いて行った。

以上の毎木調査は 1984年 8月28日から 9月 1日にかけて行った。

なお P1 と P2 におけるこのような毎木調査は、1987年から 1989年の各年にも行った。それらの結果については 第 11 章で述べる。

#### 4-2-2. 層別刈り取り調査

P1、P2 の各プロットから 2-3 m 離れた地点に、1 x 1 m<sup>2</sup>（投影面積）の方形枠をそれぞれ設置した（図 4-2）。各方形枠内を地表面と平行に厚さ 20 cm の層に区分し、層ごとに採取したハイマツを、匍伏幹、地上幹、枝、葉および生殖器官に分けてそれぞれの生重を測定した。枝と葉はさらに当年生枝と旧枝、当年生葉と旧葉に区分し、生重を測定した。以上の伐倒調査は1984年 7月26 - 29日に行った。

各層の器官ごとに生重の約 30% を試料として持ち帰り、85°C で乾燥後、乾重を測定し、乾重/生重比を求めた（表 4-1）。層ごとの各器官の乾重を、それぞれの生重に乾重/生重比を乗じて求め、さらにそれらを全層にわたり合計して方形枠内の各器官の全乾重を算出した。

以上の方法で得られた方形枠内の器官別乾重の値を、層別刈り取り法による P1、P2 の器官別現存量の推定値とした。

#### 4-2-3. 地上幹の伐倒調査

相対成長法による現存量推定に用いる試料として、サイズの異なるハイマツの地上幹を P1 と P2 の各プロット周辺から 5 本ずつ、計 10 本（試料番号：TS1 -TS10）選定した。地上幹の毎木調査の各項目（図 4-1）について測定した後、それぞれの立ち上がり部で伐採した（図 4-3）。採取した地上幹は、地上幹、旧枝、当年生枝、旧葉および当年生葉の各器官に分けて生重を測定し、器



官ごとの乾重を、持ち帰った一部試料の乾重/生重比を使って推定した。

以上の伐倒調査は、1984年 8月28 - 30日に行った。各試料地上幹のサイズと乾重の値は、表 4-2 に示すとおりである。

#### 4-2-4. 匍伏幹の伐倒調査

1984年 7月下旬、P3 付近で信州大学西駒演習林境界線の伐開作業が行われた。この作業現場から直径の異なる匍伏幹（長さ、10-15 cm）を 10 個試料として採取した。各試料匍伏幹について両端の周囲長と区間長を測定し、式 (4-1) よりそれぞれの皮付き材積を算出した。さらに生重と乾重の測定を行った。

### 4-3. 結果

#### 4-3-1. 毎木調査結果

P1 と P2 で行った毎木調査の結果を表 4-3 に示す。地上幹の本数密度は P2 の方が P1 の 2 倍程度大きかった。立ち上がり部直径  $D_{0.2}$  や地上幹長  $L$  のプロット平均値は、逆に P2 のほうが P1 よりもやや小さかった。このように P2 の方が P1 よりも小型の地上幹が約 2 倍の密度で分布しており、地上幹の本数密度とサイズには、プロット間で顕著な違いがみられた。

地上幹の立ち上がり部断面積合計  $\sum \pi (D_{0.2}/2)^2$  は、約  $0.008 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$  と両プロットでほぼ一致した（表 4-3）。円柱状のセグメントに区分して測定された匍伏幹の材積合計  $\sum V_{cs}$  については、P1 が P2 の約 2 倍に達した。

#### 4-3-2. 試料地上幹の相対成長関係

試料地上幹 10 本における、立ち上がり部直径<sup>2</sup>・地上幹長 ( $D_{0.2}^2 \cdot L$ ) と地上幹乾重 ( $w_s$ ) との間には、図 4-4 にみられるような相対成長関係が成立した。両者の関係は、以下の巾乗式で近似された。

$$w_s = 0.679 (D_{0.2}^2 \cdot L)^{0.85} \text{ [g top stem}^{-1}, \text{ cm}^3] \text{ (} r^2=0.99 \text{)} \quad (4-2)$$

試料地上幹 1 本当たりの当年生枝乾重 ( $w_{ns}$ )、旧枝乾重 ( $w_{os}$ )、当年生葉乾重 ( $w_{nl}$ ) および旧葉乾重 ( $w_{ol}$ ) は、それぞれ生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_b^2$ ) との間に良好な相対成長関係が認められた（図 4-5, 4-6）。これらの関係は、以



下の巾乗式でそれぞれ近似された。

$$W_{NB} = 0.620 (D_B^2)^{1.19} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.94) \quad (4-3)$$

$$W_{OB} = 4.65 (D_B^2)^{1.58} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.95) \quad (4-4)$$

$$W_{NL} = 4.70 (D_B^2)^{1.04} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.96) \quad (4-5)$$

$$W_{OL} = 11.3 (D_B^2)^{1.08} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.99) \quad (4-6)$$

#### 4-3-3. 匍伏幹の容積密度数

試料匍伏幹 10 個における、皮付き材積 ( $V_{cs}$ ) と乾重 ( $W_{cs}$ ) の関係を図 4-7 に示す。両者の関係は以下の直線で近似された。

$$W_{cs} = 0.469 V_{cs} \quad [\text{g}, \text{cm}^3] \quad (r^2=0.99) \quad (4-7)$$

なお式 (4-7) の比例定数  $0.469 \text{ g cm}^{-3}$  を、本論では匍伏幹の容積密度数  $\rho_{cs}$  と呼ぶことにする。

#### 4-3-4. 層別刈り取り法と相対成長法による器官別現存量の推定値

層別刈り取り法による P1、P2 の地上部現存量 ( $y_T$ : [ton ha<sup>-1</sup>]) は、次式のように定義される。

$$y_T = y_{cs} + y_s + y_b + y_L + y_{sE} \quad [\text{ton ha}^{-1}] \quad (4-8)$$

上式中、 $y_{cs}$  は匍伏幹の、 $y_s$  は地上幹の、 $y_b$  は枝の、 $y_L$  は葉の、 $y_{sE}$  は生殖器官のそれぞれ現存量を示す。

一方、相対成長法による地上幹、枝および葉の器官別現存量は、毎木調査で得られた P1、P2 の各地上幹の  $D_{0.2}$ 、 $D_B$ 、および  $L$  の値を式 (4-2) ~ (4-6) に代入し、それらを総和した値として推定した。また同方法による匍伏幹の現存量推定は、毎木調査で得られた匍伏幹の材積合計 ( $\Sigma V_{cs}$ ) に、匍伏幹の容積密度数  $\rho_{cs}$  を乗じて乾重に換算する方法を用いた。したがって、相対成長法による地上部現存量  $y_T$  は、このようにして推定された匍伏幹、地上幹、枝およ



び葉の各器官現存量 ( $y_{cs}$ ,  $y_s$ ,  $y_b$ ,  $y_l$ ) の和として次式のように定義される。

$$y_T = y_{cs} + y_s + y_b + y_l \quad [\text{ton ha}^{-1}] \quad (4-9)$$

表 4-4 に層別刈り取り法と相対成長法による P1 と P2 の器官別現存量の推定結果を示す。地上部現存量  $y_T$  の推定値は両プロットともいずれの方法でも  $100 \text{ ton ha}^{-1}$  以上に達した。しかし、器官別に推定値をみると、方法間でかなりの差が生じた。このような方法による推定値の差異については、4-4-1. で検討する。

#### 4 - 4 . 考 察

##### 4 - 4 - 1 . 推定方法上の問題点

器官別現存量の推定値を方法間で比較するために、層別刈り取り法による推定値 (C) に対する相対成長法の推定値 (A) の割合、 $A/C$  を算出した (表 4-4)。P2 の地上幹の場合を除いて  $A/C$  の値は 1 以上となり、相対成長法による推定値の方が層別刈り取り法の推定値に比べやや大きい傾向にあった。非同化器官のうち匍伏幹の  $A/C$  の値は地上幹や枝の場合に比べて大きく、とくに P1 では  $A/C$  の値は約 2 となった。

両プロットでは、各地上幹はほぼ同一方向に向けて斜めに立ち上がっているのに対して、匍伏幹は地表付近で複雑に重なり合い、また枝分かれしながら分布している様子が観察された (図 2-2D, E)。このように不規則に分布する匍伏幹の場合、その現存量を高い精度で推定するためには、今回層別刈り取り法で用いた方形枠の面積 ( $1 \times 1 \text{ m}^2$ ) ではやや不十分であったと思われる。

一方、葉の現存量における  $A/C$  の値も、両プロットとも 1 を大きく上回った。とくに当年生葉の現存量 ( $y_{NL}$ ) に関する  $A/C$  の値は P1 で 4.66、P2 で 2.87 に達し、相対成長法による  $y_{NL}$  は層別刈り取り法の 3-5 倍程度大きいことを示している。 $y_{NL}$  におけるこのような方法間の差異は、上述した匍伏幹の場合のように各方法で用いた調査面積の違いのみによるものとは考えにくい。

P1 と P2 におけるハイマツの当年生枝は 6月から 7月下旬に伸長し、当年生葉はやや遅れて、7月中旬から 8月下旬にかけて伸長する (図 8-3)。層別刈り取り法と相対成長法の伐倒調査は、それぞれ 7月下旬、8月下旬と約 1 ヶ月の間をおいて行われた。層別刈り取り調査の時点では、当年生枝は伸長をほぼ終



えていたが、当年生葉はまだ展開途中であったことになる。したがって、層別刈り取り法と相対成長法による  $y_{NL}$  の推定値の差に関しては、このような試料の採取時期の違いが大きく反映された結果と考えることができる。

#### 4-4-2. プロット間の比較

相対成長法による推定値をプロット間で比較すると、P1 の匍伏幹の現存量  $y_{cs}$  は P2 の約 2 倍に達した。また地上幹や枝の現存量  $y_s$ 、 $y_b$  も P1 の方が大きかった (表 4-4)。これら非同化器官に比べると、葉の現存量  $y_L$  に関するプロット間の差は、いずれの推定方法においても  $1 \text{ ton ha}^{-1}$  前後とごくわずかであった。これらの結果は、P1 と P2 のハイマツ林が非同化器官の現存量の違いにかかわらず、ほぼ同程度の葉量を有していることを示唆している。

#### 4-4-3. ハイマツ林の地上部現存量

ハイマツ林の地上部現存量については、立山のハイマツ林 (4 林分) において四手井 (1963) が、また大雪山 (8 林分) で沖津 (1981) がそれぞれ推定を行っている。今のところ本研究を含めても 3 地域、14 林分とごく限られたデータしかないが、ここではこれらの結果に基づきハイマツ林の地上部現存量の特徴について検討する。

本研究では、4-3-4. で述べたように相対成長法による地上部現存量  $y_T$  は、

$$y_T = y_{cs} + y_s + y_b + y_L \quad [\text{ton ha}^{-1}] \quad (4-9)$$

で定義された。その内、地上部の非同化部現存量  $y_w$  は、匍伏幹 ( $y_{cs}$ )、地上幹 ( $y_s$ ) および枝 ( $y_b$ ) の各現存量の和として次式で定義される。

$$y_w = y_{cs} + y_s + y_b \quad [\text{ton ha}^{-1}] \quad (4-10)$$

一方、立山および大雪山のハイマツ林では、その非同化部現存量は、幹と枝の合計として推定されている。ただし、彼らの研究で呼ぶ幹や枝の部分は、その定義が曖昧なため、本研究の定義と同一の部分かどうかは不明である。

立山、大雪山および将基頭山 (P1、P2) の各ハイマツ林における群落高と地上部現存量  $y_T$  および葉量  $y_L$  の関係を図 4-8A に示す。図中、本研究の値は相対成長法による推定値である。 $y_T$  は群落高の増加に伴い直線的に増加する傾向



を示した。一方、 $y_L$ は、群落高がおよそ 50 cm 以上の林分では群落高に伴う顕著な増加は認められなかった。ただし、地域ごとの  $y_L$ の平均値は、立山で  $21.7 \text{ ton ha}^{-1}$ 、大雪山で  $24.3 \text{ ton ha}^{-1}$ に達し、これらの値と比べると、P1 と P2 の  $y_L$ の平均値  $15.5 \text{ ton ha}^{-1}$ はかなり少なかった。

図 4-8B は、各地域のハイマツ林の群落高と地上部現存量に占める非同化部現存量の割合 ( $y_w/y_T$ :[%]) との関係を示したものである。図 4-8A でみられた群落高の増加に伴う  $y_T$ の増加は、おもに非同化部現存量の増加分によるもので、 $y_T$ に占めるその割合は、群落高が 200 cm 以上の林分で 90% 以上に達するものと思われる。

図 4-8A、B で横軸にとったハイマツ林の群落高は冬期の積雪量と密接な関係があり、一般に積雪量が多い林分ほど群落高が高くなる傾向にある (Okitsu & Ito, 1984)。本研究の 2 林分でも 2-3-2. で述べたように、地表面から積雪面までの距離で測定された冬期の積雪量 ( $z_2$ ) は、群落高が高い P1 で約 300 cm に達し、群落高の低い P2 の積雪量 80 cm をかなり上回った。

環境要因としての積雪には、山岳地域の場合、樹木を冬季の低温や乾燥から保護する役割が知られている (Tranquillini, 1979)。一方、樹木の物質生産の観点から考えると、冬季の積雪量の多少は、夏の光合成期間の長短を決定する大きな要因とみることにもできる。したがって、図 4-8A の群落高- $y_L$ 関係は、積雪量に反映された生育条件の違いによらず、ハイマツが林分レベルにおいてほぼ一定の葉量を維持していることを示唆している。



表4-1. 層別刈り取り調査 (1984年7月) で採取した試料における各層の器官別乾重/生重比の値。

単位:[g d.w./g f.w.]

層高 [cm]	匍伏幹	地上幹	旧枝	当年生枝	旧葉	当年生葉	生殖器官 <sup>1)</sup>
[ P1 ]							
180 - 200	—	0.418	0.419	0.294	0.419	0.250	0.236
160 - 180	—	0.483	0.492	0.374	0.519	0.313	0.369
140 - 160	—	0.454	0.473	0.393	0.541	0.308	0.322
120 - 140	—	0.488	0.503	0.379	0.549	0.311	0.309
100 - 120	—	0.493	0.535	—	0.500	0.210	—
80 - 100	—	0.536	0.536	—	0.473	0.400	—
60 - 80	—	0.501	0.511	—	—	—	—
40 - 60	—	0.564	0.562	—	—	—	—
20 - 40	—	0.537	0.719	—	—	—	—
0 - 20	0.555	—	—	—	—	—	—
器官別平均値	0.555	0.497	0.529	0.365	0.500	0.299	0.309
[ P2 ]							
120 - 140	—	0.386	0.403	0.349	0.526	0.365	0.230
100 - 120	—	0.581	0.480	0.401	0.498	0.366	0.331
80 - 100	—	0.538	0.580	0.496	0.563	0.338	0.291
60 - 80	—	0.540	0.560	0.404	0.528 <sup>2)</sup>	0.309 <sup>2)</sup>	0.200
40 - 60	—	0.571	0.575	0.388	0.483	0.279	—
20 - 40	—	0.606	0.662	0.333	0.468	0.340	—
0 - 20	0.539	—	—	—	—	—	—
器官別平均値	0.539	0.537	0.543	0.395	0.506	0.333	0.263

<sup>1)</sup>: 雄花、雌花および球果を示す。

<sup>2)</sup>: 上層と下層の平均値を代用した。



表4-2. 試料地上幹 (1984年8月伐倒) のサイズと器官別乾重。

地上幹番号 <sup>1)</sup>	立ち上がり部直径		地上幹のサイズ [cm]		梢端高	生枝下高	葉下高	地上幹高	器官別乾重 [g top stem <sup>-1</sup> ]				地上幹部分 合計 W <sub>TS</sub> <sup>4)</sup>	
	$D_{0.2}$	$D_B$	$L$	$H$					$H_B$	$H_L$	地上幹 $W_S$	当年 生枝 $W_{NB}$		旧枝 $W_{OB}$
TS1	2.51	2.07	179	200	95	110	247.6	2.3	30.4	32.7	17.9	54.2	72.1	353.0
TS2	3.21	2.83	167	175	85	120	371.0	6.6	194.3	200.9	37.6	114.1	151.7	724.1
TS3	3.95	3.69	189	179	45	110	594.9	13.8	368.6	382.4	59.7	170.5	230.2	1207.5
TS4	4.74	4.17	204	202	98	135	901.2	22.8	349.2	372.0	94.3	247.4	341.7	1616.0
TS5	6.65	6.27	247	228	63	82	1978.3	36.8	1581.5	1618.3	195.1	556.2	751.3	4351.1
TS6	2.01	1.94	94	45	24	26	129.8	3.1	34.4	37.5	17.6	38.7	56.3	223.6
TS7	2.42	2.20	136	120	45	50	172.9	4.2	59.1	63.3	26.0	66.6	92.6	329.1
TS8	3.06	2.86	170	110	30	30	384.6	9.9	160.6	170.5	46.0	117.8	163.8	722.0
TS9	3.76	3.18	202	88	33	31	549.4	12.6	201.1	213.7	74.2	140.9	215.1	978.2
TS10	4.55	4.46	249	230	59	61	1072.2	22.0	351.1	373.1	105.0	278.6	383.6	1829.1

<sup>1)</sup>: TS1~TS5 は P1 周辺から、TS6~TS10 は P2 周辺からそれぞれ採取。

<sup>2)</sup>: 枝乾重 ( $W_B = W_{NB} + W_{OB}$ ) を示す。

<sup>3)</sup>: 葉乾重 ( $W_L = W_{NL} + W_{OL}$ ) を示す。

<sup>4)</sup>: 地上幹部分合計の乾重 ( $W_{TS} = W_S + W_B + W_L$ ) を示す。



表4-3. 1984年8月下旬に行ったP1とP2における毎木調査の結果。

	P1	P2
地上幹の本数密度 [ha <sup>-1</sup> ]	38333	94400
(本数) [plot <sup>-1</sup> ]	(23)	(59)
$\overline{D_{0.2}}$ <sup>1)</sup> [cm]	4.98	3.19
$\overline{D_B}$ <sup>2)</sup> [cm]	4.19	2.89
$\overline{L}$ <sup>3)</sup> [cm]	206	161
$\overline{H}$ <sup>4)</sup> [cm]	165	137
$\overline{H_B}$ <sup>5)</sup> [cm]	61	41
$\overline{H_L}$ <sup>6)</sup> [cm]	98	56
$\Sigma \pi (D_{0.2}/2)^2$ <sup>7)</sup> [m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> ]	0.0081	0.0082
$\Sigma V_{cs}$ <sup>8)</sup> [m <sup>3</sup> m <sup>-2</sup> ]	0.0212	0.0126

- 1): 地上幹の立ち上がり部直径のプロット平均値を示す。  
 2): 地上幹の生枝下高直径のプロット平均値を示す。  
 3): 地上幹長のプロット平均値を示す。  
 4): 地上幹の梢端高のプロット平均値を示す。  
 5): 地上幹の生枝下高のプロット平均値を示す。  
 6): 地上幹の葉下高のプロット平均値を示す。  
 7): 地上幹の立ち上がり部断面積の合計を示す。  
 8): 匍伏幹の材積合計を示す。



表4-4. 層別刈り取り法と相対成長法による1984年のP1およびP2の地上部現存量の推定値。

器官名	P 1		P 2				
	層別刈り取り法	相対成長法	A/C <sup>1)</sup>	相対成長法			
匍伏幹	$Y_{CS}$	48.93	99.24	(2.03)	45.21	59.02	(1.31)
地上幹	$Y_S$	34.57	42.12	(1.22)	47.30	39.61	(0.84)
当年生枝	$Y_{NB}$	0.61	0.86	(1.41)	0.65	0.85	(1.31)
旧枝	$Y_{OB}$	20.36	23.39	(1.15)	15.12	16.65	(1.10)
枝	$Y_B$ <sup>2)</sup>	20.97	24.25	(1.16)	15.77	17.50	(1.11)
当年生葉	$Y_{NL}$	0.86	4.01	(4.66)	1.56	4.47	(2.87)
旧葉	$Y_{OL}$	9.22	10.95	(1.19)	8.07	11.82	(1.46)
葉	$Y_L$ <sup>3)</sup>	10.08	14.96	(1.48)	9.63	16.29	(1.69)
生殖器官	$Y_{SE}$	0.11	—	—	0.03	—	—
地上部現存量	$Y_T$ <sup>4)</sup>	114.66	180.57	—	117.94	132.42	—

単位:[ton ha<sup>-1</sup>]

1) : 層別刈り取り法による現存量推定値 (C) に対する相対成長法の推定値 (A) の割合を示す。

2) : 枝の現存量 ( $Y_B = Y_{NB} + Y_{OB}$ )。3) : 葉の現存量 ( $Y_L = Y_{NL} + Y_{OL}$ )。4) : 層別刈り取り法では式 (4-8)、 $Y_T = Y_{CS} + Y_S + Y_B + Y_L + Y_{SE}$  で、また相対成長法では式 (4-9)、 $Y_T = Y_{CS} + Y_S + Y_B + Y_L$  でそれぞれ定義される。









図 4-2. 層別刈り取り調査の様子 (P2、1984年 7月27日)。





図 4-3. 採取後の試料地上幹（試料番号:TS8、1984年 8月29日採取）。



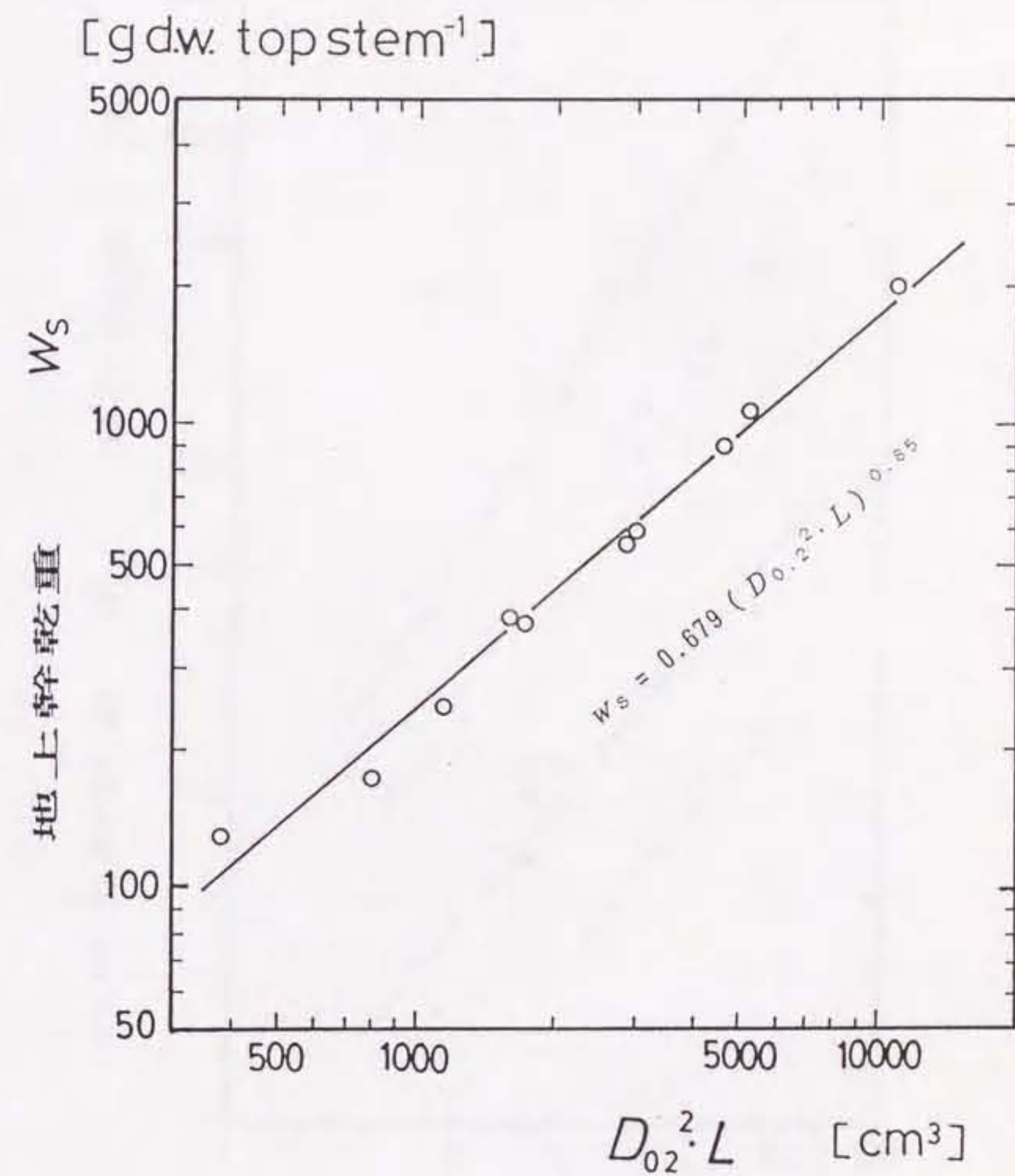


図 4-4. 1984年の試料地上幹 (TS1~TS10) における立ち上がり部直径<sup>2</sup>・地上幹長 ( $D_{0.2}^2 \cdot L$ ) と地上幹乾重 ( $W_s$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (4-2) による近似を示す。



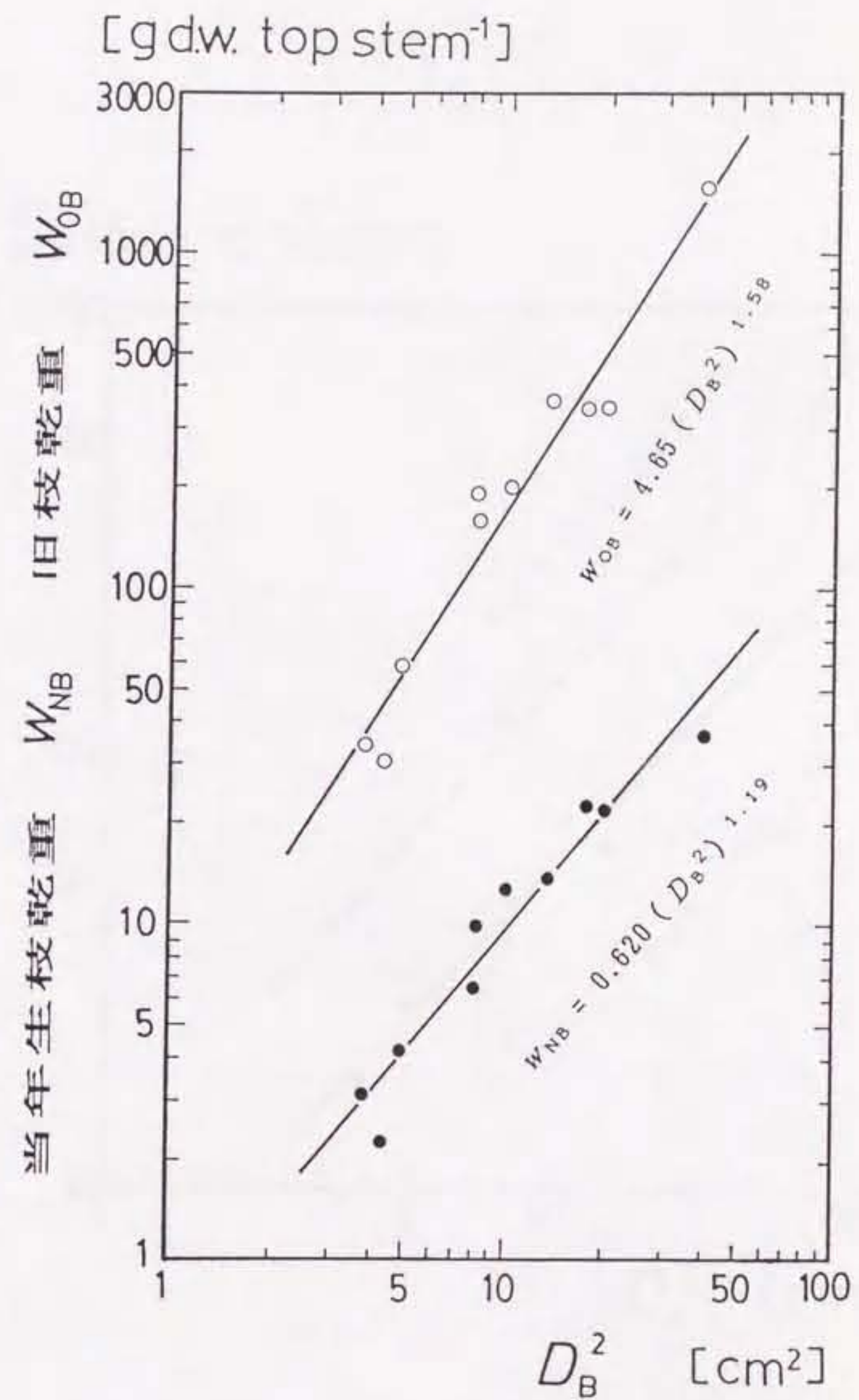
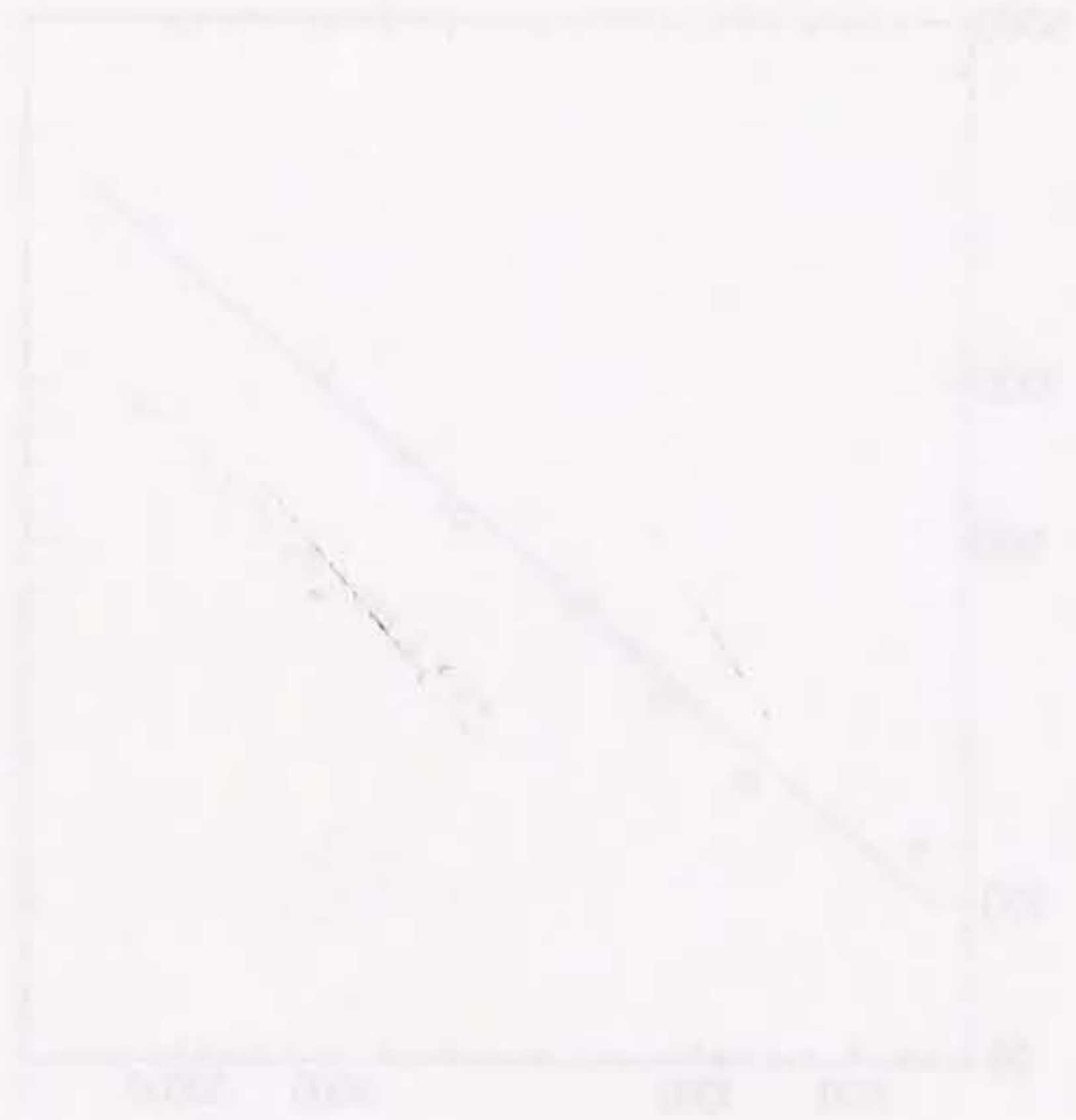


図 4-5. 1984年の試料地上幹 (TS1~TS10) における生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_B^2$ ) と  
 当年生枝乾重 ( $W_{NB}$ ) および旧枝乾重 ( $W_{0B}$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (4-3)、(4-4) による近似を示す。  
 ●:  $W_{NB}$ 、○:  $W_{0B}$ 。



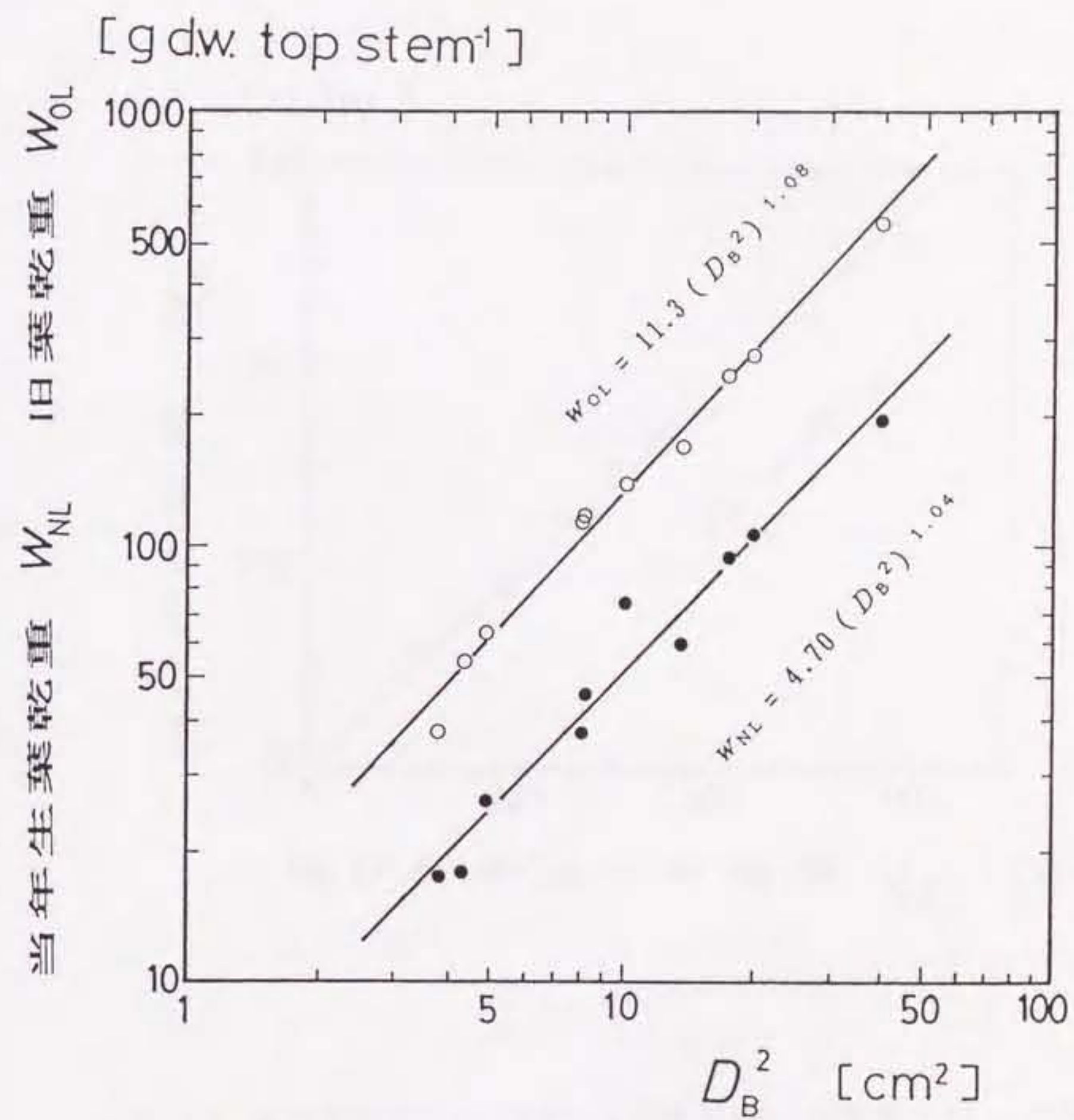


図 4-6. 1984年の試料地上幹 (TS1~TS10) における生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_B^2$ ) と当年生葉乾重 ( $W_{NL}$ ) および旧葉乾重 ( $W_{OL}$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (4-5)、(4-6) による近似を示す。  
 ●:  $W_{NL}$ 、○:  $W_{OL}$ 。



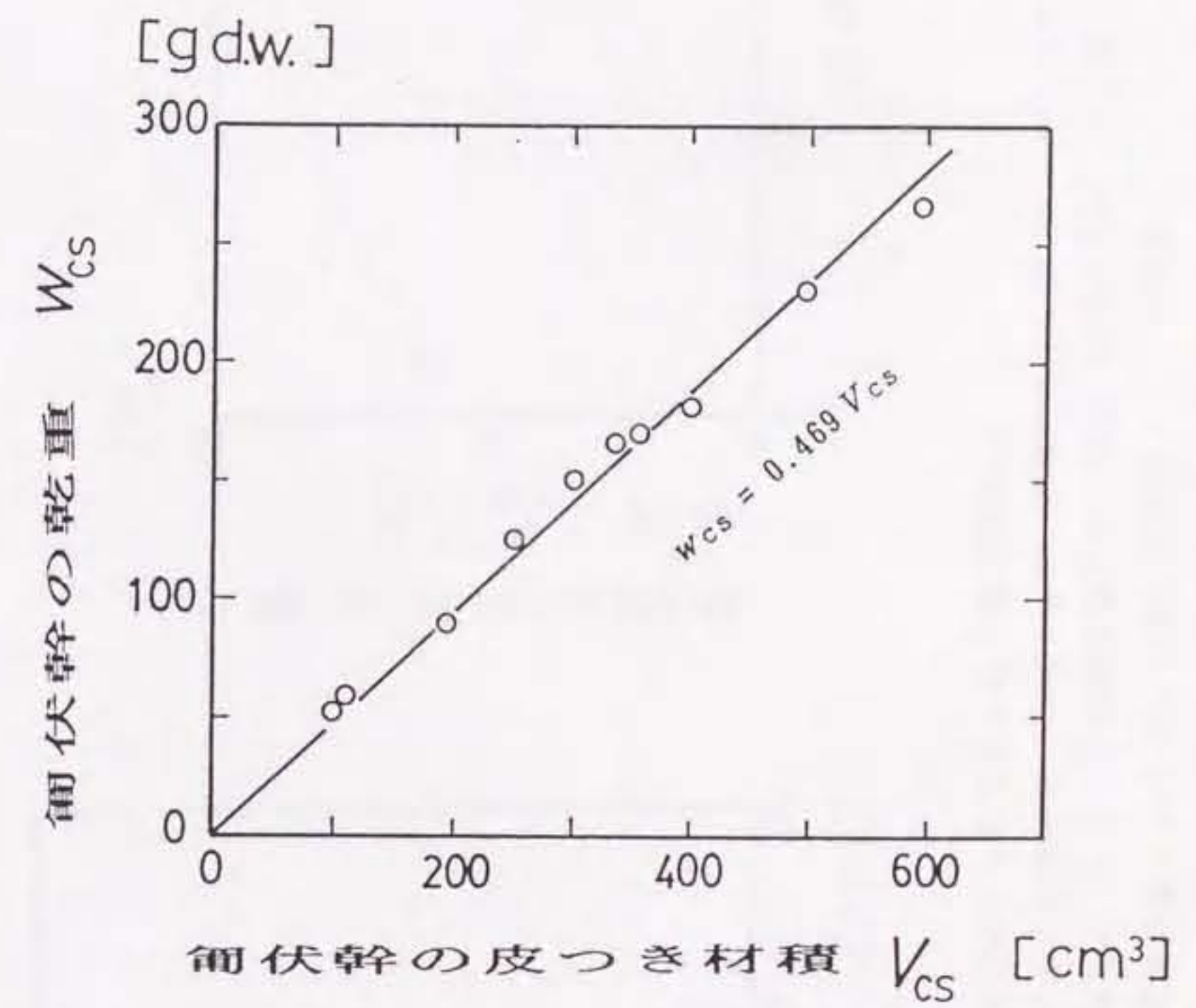


図 4-7. 試料筒伏幹における皮つき材積 ( $V_{cs}$ ) と乾重 ( $W_{cs}$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (4-7) による近似を示す。



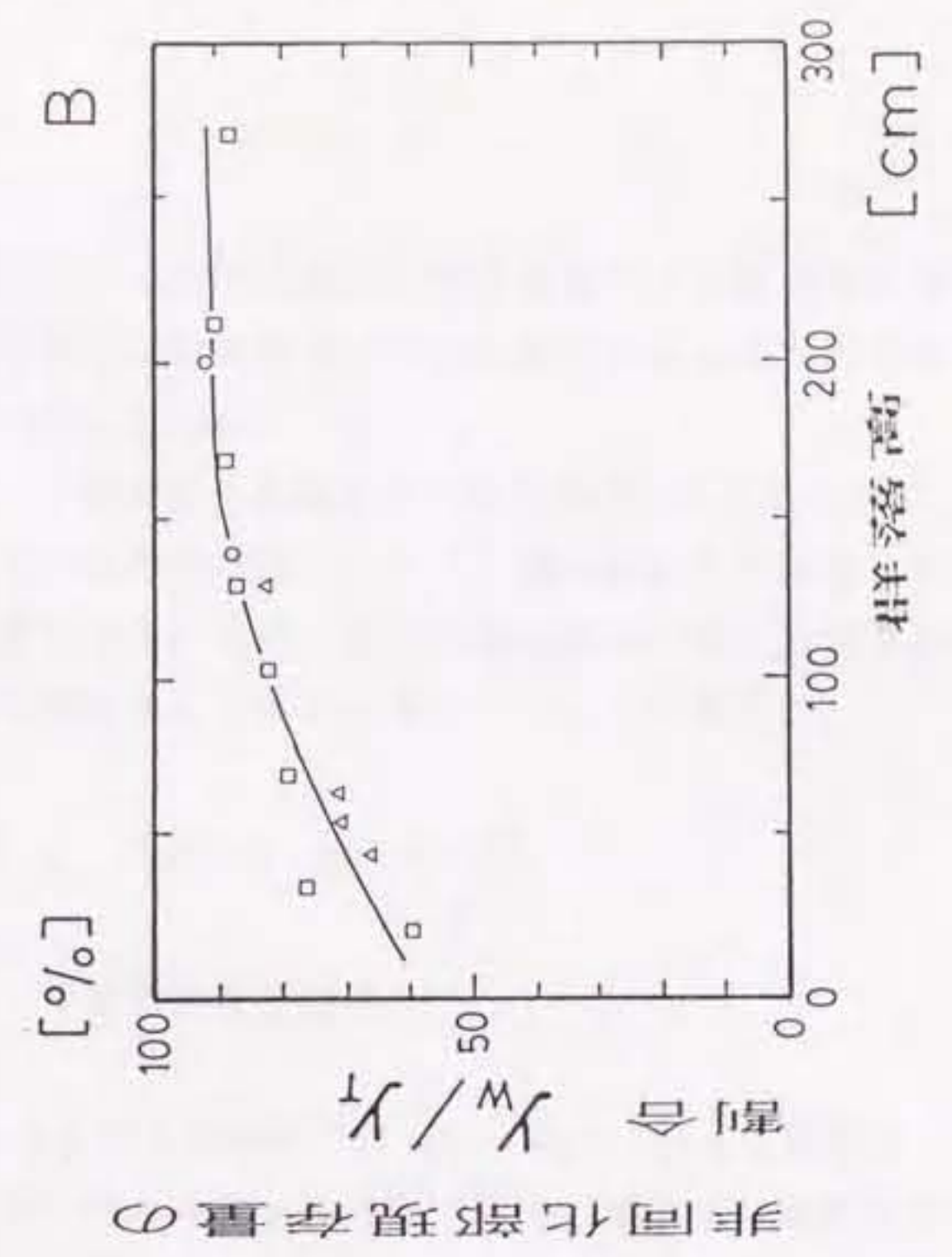
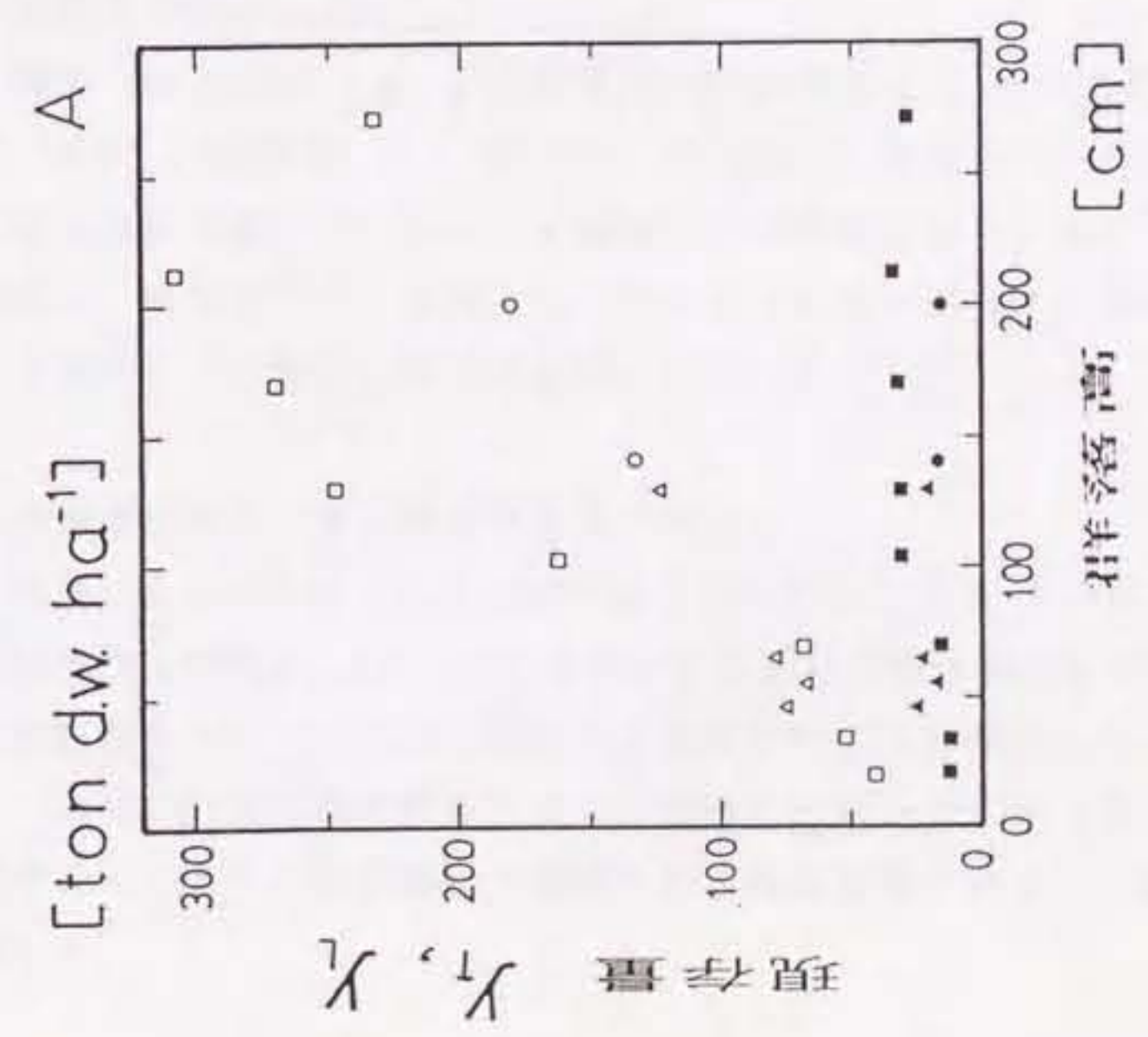


図 4-8. 各地域のハイマツ林における群落高と現存量の関係。  
 立山のデータ (4 林分) は四手井 (1963) より、大雪山のデータ (8 林分) は沖津 (1981) よりそれぞれ引用。本研究の P1 と P2 の現存量の推定値は、相対生長法による値 (表 4-4)。  
 A. 群落高と地上部現存量 ( $Y_T$ ) および葉の現存量 ( $Y_L$ ) の関係。  
 地上部現存量:  $\Delta$ : 立山,  $\square$ : 大雪山,  $\circ$ : P1, P2。葉の現存量:  $\blacktriangle$ : 立山,  $\blacksquare$ : 大雪山,  $\bullet$ : P1, P2。  
 B. 群落高と地上部現存量 ( $Y_T$ ) に占める非同化部現存量 ( $Y_w$ ) の割合 ( $Y_w/Y_T$  [%]) の関係。  
 図中の曲線はフリーハンド。 $\Delta$ : 立山,  $\square$ : 大雪山,  $\circ$ : P1, P2。



## 第5章. 葉群構造

### 5-1. はじめに

植物群落における物質生産は、同化器官である葉の現存量や光合成能力とともに、葉の空間的な配置様式やその結果作られる林内の光環境とも密接に関係している (Monsi & Saeki, 1953)。

本章では、4章で述べた層別刈り取り調査の結果をもとに、P1 と P2 のハイマツ林地上部の空間的な構造、とくに葉の垂直分布構造と林内の光環境との関係について解析する。さらに葉群の葉齢構成に関する調査結果も踏まえて、ハイマツ林の葉群構造の季節的な変化について考察する。

### 5-2. 材料と方法

#### 5-2-1. 層別刈り取り調査

P1 と P2 を対象に1984年 7月 26 - 29日に行った層別刈り取り調査 (4章参照) では、刈り取り作業と並行して林内の層別相対照度の測定と層別葉面積推定用の試料葉の採取を行った。ここでは、これらの測定方法について述べる。

#### [層別相対照度の測定]

林外 (地上高約 3 m) および林内の照度測定用に 2 台の照度計 (LICOR, LI-188B) と照度センサー (LICOR, LI-210SB) を用いて、地表面から群落表面の地上高まで層厚 20 cmおきに各層の相対照度を約 40 点ずつ測定した。林内照度は、各固定プロット内と刈り取り用方形枠内両方で、水平方向に位置を変えて測定した。測定は曇天時を選んで行った。

#### [葉面積の測定と層別葉面積密度の推定]

各層から当年生葉と旧葉の試料葉をそれぞれ約 2 g ずつ採取し、生重測定後葉面積計 (林電工, AAC-100) を用いて各試料葉の片側投影面積を測定した。旧葉の試料については特定の葉齢に片寄らないように採取した。

ハイマツ針葉の横断面はほぼ正三角形の形状をなすが (石井, 1938)、本研究ではこのように葉面積計で測定される投影面積をハイマツ針葉の葉面積と定義した。



試料葉の乾重測定後、単位乾重当たりの葉面積 ( $SLA$ : [ $\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$ ], 以下比面積と呼ぶ) を当年生葉 ( $SLA_N$ ) と旧葉 ( $SLA_O$ ) について算出した。各プロットの当年生葉の層別葉面積密度 ( $\Gamma_N$ : [ $\text{ha ha}^{-1} 0.2\text{m}^{-1}$ ]) と旧葉の層別葉面積密度 ( $\Gamma_O$ : [ $\text{ha ha}^{-1} 0.2\text{m}^{-1}$ ]) は、各層の当年生葉と旧葉の乾重にそれぞれ比面積  $SLA_N$ 、 $SLA_O$  を乗じて推定した (表 5-1)。

#### 5-2-2. 地上幹の伐倒調査

本研究では、1984年 8月に P1、P2 周辺で行った地上幹の伐倒調査 (4 章参照) とは別に、1987年にも時期を変えて P1 周辺から計 10 本の地上幹を採取した。採取時期と本数は、6 月19日が 3 本 (試料番号: TS11-13)、7月17日が 2 本 (TS14-15)、8月21日が 2 本 (TS16-17)、10月29日が 3 本 (TS18-20) である。各時期の試料地上幹は、立ち上がり部直径 ( $D_{0.2}$ ) をサイズの目安にして、大小 2 本、または大中小の 3 本を選んだ。

各試料地上幹の非同化部については、地上幹、旧枝、当年生枝に分けて生重を測定し、一部持ち帰った試料で得た乾重/生重比を用いて、それぞれの乾重を推定した。葉については、図 3-2 で定義された葉齢ごとにより分けて、生重および乾重を測定した。ただし 6 年生以上の古い葉は 5 年生葉に含めて測定した。さらに葉齢ごとに約 2 g ずつ試料葉を採取し、5-2-1. で述べたように葉面積計で葉面積を測定し、比面積の値と乾重から地上幹 1 本当たりの葉齢別葉面積を推定した。

各試料地上幹のサイズと器官別乾重、さらに葉齢別葉乾重および葉面積の値は、それぞれ表 5-2、5-3 に示すとおりである。

### 5-3. 結果

#### 5-3-1. 生産構造

1984年 7月の層別刈り取り調査結果から推定された P1 および P2 の生産構造図を図 5-1 に示す。両プロットとも、葉は林分の頂部から群落高の約 1/2 までの空間に分布し、層厚約 1 m の葉群を形成していた。P2 の場合、非同化部の現存量密度は樹冠表面から地表面に向けて徐々に増加した。P1 では、葉群内での非同化部現存量密度は各層であまり変わらず、葉群以下の層で上層から下層に向けて顕著に増加した。また各プロットとも非同化部現存量全体の約半分が、匍伏幹として最下層に存在していた。



図 5-2 は、葉と枝の現存量密度の垂直分布をそれぞれ当年生葉と旧葉、当年生枝と旧枝に分けて示したものである。

葉の場合、P1 では当年生葉、旧葉ともにその現存量密度のピークは、葉群の真中よりやや上側にみられたが（図 5-2A）、P2 では葉群のほぼ真中の層にピークがあらわれた（図 5-2B）。当年生葉と旧葉の現存量密度の割合を層ごとに調べると、当年生葉が全葉中占める割合は上層ほど高くなり、最上層におけるその割合は P1 で約 18%、P2 で約 47%となった。

枝の場合、当年生枝の現存量密度の垂直分布は、図 5-2C、D に示すように、両プロットとも当年生葉の分布にほぼ一致したパターンを示した（図 5-2A、B）。しかし旧枝の場合、P1 では各層に比較的均一に分布しているのに対し、P2 では 20 - 40 cmの層を除いて下層ほどその現存量密度は大きくなる傾向にあった。

### 5-3-2. 積算葉面積密度と層別相対照度の関係

図 5-3 は、層別刈り取り調査のデータ（表 5-1）から描いた P1、P2 における樹冠表面からの深さ  $z$  までの積算葉面積密度（ $F(z)$ :[ha ha<sup>-1</sup>]) と層別平均相対照度（ $I'(z)/I_0$ :[%]) の関係を示す。 $I_0$ 、 $I'(z)$ はそれぞれ林外照度と深さ  $z$  における林内照度で、 $I'(z)/I_0$ は各層約 40 点の測定値の算術平均値である。図中の直線は、プロットごとに、 $F(z)$ と  $I'(z)/I_0$ の全データをを用いて次式によって近似した関係を示す。

$$I'(z)/I_0 = \exp(-K \cdot F(z)) \quad (5-1)$$

$I_0$  : 林外照度 [klx]  
 $I'(z)$ : 樹冠からの深さ  $z$  [m] における林内照度 [klx]  
 $F(z)$  : 積算葉面積密度 [ha ha<sup>-1</sup>]  
 $K$  : 吸光係数 [ha ha<sup>-1</sup>]

P1 と P2 における吸光係数  $K$ の値はそれぞれ、0.353、0.570 ha ha<sup>-1</sup>と推定された。

式 (5-1) は、Monsi & Saeki (1953) が草本群落における光減衰の過程を、Beer-Lambert 式に基づき経験的に導いた関係である。この関係は、森林においても広く成り立つことが知られている (Kira et al., 1969)。

P1、P2の場合、図 5-3 中破線で示されるように、 $I'(z)/I_0$ は横軸の  $F(z)$ に対して上にやや凸型の関係にあり、林内の光減衰は葉群の上層では緩やかで下層において著しいことを示している。またプロット間で比較すると、同



じ  $F(z)$  における  $I'(z)/I_0$  の値は、P1の方がやや高く、P2よりも葉群通過時の光減衰はより緩やかな傾向がうかがえる。このような光減衰過程に関するプロット間の違いは、P2では葉群内に分布する地上幹や枝の現存量密度がP1に比べて大きく（図5-1、5-2）、これら非同化部による遮光量がプロット間で多少異なることに関係があると考えられる。

### 5-3-3. 葉の比面積

P1とP2における樹冠表面からの深さ ( $z$ : [cm]) と当年生葉および旧葉の比面積 ( $SLA_N, SLA_0$ : [ $dm^2 g^{-1}$ ]) の関係を図5-4に示す。各プロットとも  $SLA_0$  は  $z$  の増加に対してはほぼ直線的に増加した。また、同じ  $z$  における  $SLA_0$  の値もプロット間でほぼ一致した。しかし、 $SLA_N$  については、 $z$  の間に一定の関係は認められなかった。

当年生葉について各層の比面積の値を算術平均して求めた、当年生葉の比面積の林分平均値 ( $SLA_N'$ ) は、表5-3に示すように、P1が  $0.617 dm^2 g^{-1}$ 、P2が  $0.826 dm^2 g^{-1}$  となった。一方、同様にして求めた旧葉の比面積の林分平均値 ( $SLA_0'$ ) は、P1が  $0.524 dm^2 g^{-1}$ 、P2が  $0.536 dm^2 g^{-1}$  となった。当年生葉の比面積が旧葉に比べてかなり大きくなったことは、試料を採取した時点（7月下旬）では当年生葉がまだ展開途中であったことと関係があると思われる。

図5-5は、旧葉の比面積  $SLA_0$  と試料葉を採取した位置での平均相対照度  $I'(z)/I_0$  の関係を示す。両プロットとも  $SLA_0$  の値は  $I'(z)/I_0$  が増加するにつれて小さくなった。ここでは各プロットにおける両者の関係を、図中曲線で示されるように、桐田・穂積（1969）が照葉樹林で導いた以下の関係式を用いて近似した。

$$SLA_0 = \frac{A}{(I'(z)/I_0)} + B \quad [dm^2 g^{-1}] \quad (5-2)$$

式(5-2)の係数  $A$ 、 $B$  の値は、P1で  $0.0124$  と  $0.471 dm^2 g^{-1}$ 、P2では  $0.0050$  と  $0.481 dm^2 g^{-1}$  となり、係数  $B$  の値は両プロットでほぼ一致した。しかし、係数  $A$  の値はかなり異なり、相対照度の低下に伴う  $SLA_0$  の増加は、P1の方がP2よりも顕著であることを示している。

### 5-3-4. 試料地上幹における葉齢構成



1987年の試料地上幹 10 本 (TS11~20) における、生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_B^2$ ) と地上幹 1 本当たりの葉齢別葉面積の関係を図 5-6 に示す。旧葉の内 1、2、3 年生葉の葉面積 ( $U_{1L}$ 、 $U_{2L}$ 、 $U_{3L}$ ) は、それぞれ  $D_B^2$  と両対数軸上でほぼ直線の関係にあった。4、5 年生葉の葉面積 ( $U_{4L}$ 、 $U_{5L}$ ) も、10月に採取した試料 3 本 (TS18~20) の場合を除けば、 $D_B^2$  の増加とともに大きくなる傾向にあった。しかし同じ  $D_B^2$  に対する葉面積の値は時期によって異なった。当年生葉の葉面積 ( $U_{NL}$ ) についても、旧葉の各葉齢の場合と同様、両対数軸上で  $D_B^2$  と直線関係がみられたが、同じ  $D_B^2$  に対する葉面積の値は 7 月の試料よりも 8 月や 10 月の方がかなり大きくなった。

このように、1、2、3 年生葉の場合、 $D_B^2$  と葉面積の間には、採取時期の違いによらずほぼ一定の相対成長関係が成り立つものと考えられる。一方、当年生葉と 4、5 年生葉でみられた  $D_B^2$ -葉面積関係の時期的な変化は、生育期間中に起こる当年生葉の展開と葉の枯死、脱落がそれぞれ影響した結果と考えられる。

$D_B^2$  と当年生葉の葉面積 ( $U_{NL}$ ) および旧葉の葉面積 ( $U_{OL}$ ) の相対成長関係を図 5-7 に示す。それぞれの関係は、以下の巾乗式で近似された。

$$U_{NL} = 3.11 (D_B^2)^{0.95} \quad [\text{dm}^2 \text{ top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.95) \quad (5-3)$$

$$U_{OL} = 6.08 (D_B^2)^{1.04} \quad [\text{dm}^2 \text{ top stem}^{-1}, \text{cm}^2] \quad (r^2=0.95) \quad (5-4)$$

ただし、ここでは図 5-6 にみられたような各葉齢の葉面積の時期的な変化を考慮して、式 (5-3) の  $D_B^2$ - $U_{NL}$  関係は 8 月と 10 月に採取した試料地上幹 5 本 (TS16~20) を、また式 (5-4) の  $D_B^2$ - $U_{OL}$  関係は 6 月と 7 月の試料 5 本 (TS11-15) をそれぞれ用いて回帰した。

図 5-8 は、各試料地上幹の全葉面積 ( $U_L$ ) に対する葉齢別葉面積の割合 (%) を採取時期ごとにまとめて示したものである。葉齢別葉面積の割合は、各時期の 2 本あるいは 3 本の試料間でほぼ一致した。当年生葉のまだ展開していない 6 月の試料の場合、1、2、3 年生葉の割合は 25-30% とあまり差がなく、4 年生葉で 15-20%、5 年生葉では 10% 以下となり、4 年生以上の葉においてその割合は顕著に減少した。このような旧葉に関する葉齢別葉面積の構成は、7、8、10 月の各時期についても、当年生葉の増加による相対的な割合の減少分を除けばおおむね一致した。

葉齢別葉面積の割合の季節変化を図 5-9 に示す。各葉齢の割合は、図 5-8



に示した各時期の試料地上幹における割合の算術平均値で表されたものである。7月から8月下旬にかけては、当年生葉の割合が急激に増加し、旧葉の各葉齢の割合は相対的にやや減少した。8月下旬から10月下旬にかけては、旧葉のうち1、2、3年生葉の各葉齢の割合はほとんど変わらず、4、5年生葉の割合のみ減少した。

10月下旬における各葉齢の割合は、27.6% (当年生葉)、21.8% (1年生葉)、19.4% (2年生葉)、24.2% (3年生葉)、6.5% (4年生葉)、0.5% (5年生葉) となった。この時期、当年生葉から3年生葉まで計4年分の葉で全葉面積の約95%に達した。

#### 5-3-5. 葉面積指数の推定値

1984年のP1およびP2における林分葉面積指数 ( $F$ : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) の推定値を表5-4に示す。ここでは  $F$  の値を層別刈り取り法と相対成長法の2方法を用いて推定した。

層別刈り取り法による推定値は、層別刈り取り調査で得られた当年生葉と旧葉の層別葉面積密度  $\Gamma_N, \Gamma_O$  (表5-1) を全層にわたって積算した値である。一方、相対成長法による推定値は、式(5-3)、(5-4)の各巾乗式に、4-2-1.で述べた1984年8月の毎木調査結果を用いて推定した値である。

相対成長法では、5-3-4.で述べたように、地上幹の葉齢別葉面積の時期的な変化を考慮し(図5-6)、当年生葉、旧葉ともにその葉面積が最大となる時期、すなわち当年生葉の場合8、10月、また旧葉の場合6、7月の各時期の試料地上幹のデータで近似した巾乗式を用いた。したがって、相対成長法による  $F$  の推定値は、いわば夏期における葉面積指数の最大値に相当するものと考えられる。その結果、各プロットとも相対成長法による  $F$  の方が、層別刈り取り法による7月下旬の  $F$  に比べて  $2 \text{ ha ha}^{-1}$  程度大きく推定された。

### 5-4. 考察

#### 5-4-1. ハイマツ林における葉の垂直分布構造

表5-4に示したP1とP2の葉面積指数  $F$  の推定値は、他の常緑針葉樹林における  $F$  の範囲、6 -  $10 \text{ ha ha}^{-1}$  (Tadaki, 1977) に含まれていた。しかし、 $F$  を両プロットの葉群の厚さ約1mで割った値、すなわち単位空間当たりの葉面積は、層別刈り取り法による推定値の場合、P1とP2の平均で  $5.3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$ 、



相対成長法では  $7.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$  に達した。他の森林における葉面積密度の報告値をみると、広葉樹林では  $0.3 - 0.9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$  (Kira et al., 1969)、比較的  $F$  の大きい亜高山帯のモミ林でも  $1.3 - 2.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$  (Tadaki et al., 1970) で、両プロットのハイマツ林の葉面積密度は著しく大きいことがわかる。

P1 と P2 の吸光係数  $K$  の値は、それぞれ  $0.35$ 、 $0.57 \text{ ha ha}^{-1}$  と推定された (図 5-3)。他の森林における  $K$  の値は、ブナ林、コジイ林および熱帯林の場合、 $0.4 - 0.65 \text{ ha ha}^{-1}$  (Kira et al., 1969)、またヒノキ、スギ、カラマツの各人工林ではそれぞれ  $0.63$ 、 $0.26$ 、 $0.48 \text{ ha ha}^{-1}$  (Hagihara & Hozumi, 1977; 勝野, 1990; 倉地, 1989) と報告されており、両プロットの  $K$  の値はこれらの森林の範囲内にある。したがって、P1、P2 の両ハイマツ林では、上述したように森林としてはその葉面積密度が著しく高いにもかかわらず、 $K$  の値から示される葉群内での光減衰は他の森林なみであることがわかる。

Shinozaki & Kira (1977) は、高い葉面積指数を持つ森林が草本群落程度の小さな  $K$  の値をもつこと、すなわち樹冠内での太陽光の減衰過程が緩やかであることを、葉が樹冠内でクラスター状となって分布する葉のクラスターモデルを用いて説明した。P1、P2 の両林分では、ハイマツの針葉は地上幹の梢端部の各枝に集中し、直径約  $10 \text{ cm}$ 、長さ  $5 - 20 \text{ cm}$  ぐらいの円柱状のクラスターを形成している。しかも各クラスターは、水平面に対してほぼ直立している分布している (図 2-2D)。高密度な葉群を持つハイマツ林で比較的緩やかな光減衰過程が達成されている理由のひとつには、このような葉のクラスター構造をあげることができる。

図 5-4 では各プロットの旧葉の比面積  $SLA_0$  が葉群上層から下層に向かって増加することが示された。さらにこの変化は相対照度  $I'(z) / I_0$  の減衰過程に対応した関係としてとらえることができた (図 5-5)。これらのことは、ハイマツの針葉の形状が、受光量のレベルに応じて葉群内で連続的に変化し、いわゆる葉の陰葉、陽葉化が起こっていることを示唆している。このような樹冠の上層と下層での葉の陰葉、陽葉化は、他の森林でもよく知られている (小川, 1967; 桐田・穂積, 1969; Tadaki et al., 1970)。

#### 5-4-2. ハイマツの葉の寿命

地上幹 1 本当たりの葉面積を基準としてみたハイマツの葉齢構成には、6月 から10月までの生育期間中に、当年生葉と 4 年生以上の古い葉が入れ替わるといふ季節変化があることが示された (図 5-8、5-9)。またその入れ替わりの量は、全葉面積の約 30% に相当した。葉齢構成とその季節変化に関する研究とし



ては、マツ林の場合、*Pinus sylvestris* (Flower-Ellis & Persson, 1980; Beadle et al., 1982) や *P. taeda* (Kinerson et al., 1974) の例が知られている。これらのマツ林でも、本研究のハイマツ林と同様生育期間中に当年生葉と古い葉の入れ替わりが起こっているが、全葉面積に占める当年生葉の割合は生育期間の終わりには 50% 前後に達している。このような葉の新旧入れ替わりの量的な違いは、各マツ類に固有な葉の寿命と関係があると考えられる。

図 5-8 から葉齢別葉面積の割合が顕著に減少した葉齢を仮に葉の平均的な寿命と考えると、P1 のハイマツ林の場合、葉の寿命はおおよそ 4-5 年となる。マツ類の葉の寿命は種によって異なるが、高標高に生育する種ほど一般的に葉の寿命は長く、北米ロッキー山脈の森林限界付近に分布する *P. longaeva* や *P. monophylla* など 10 年以上に達する種も知られている (Ewers & Schmid, 1981)。しかし、アカマツやクロマツなど日本の低地に生育するマツ類の場合、葉の寿命は 2-3 年 (Satoo & Madgwick, 1981; 永津, 1989) で、これらの種に比べるとハイマツの葉はかなり長寿命であると言える。

ここでは、ハイマツの葉の寿命を葉群構造の一側面としてとりあげ、その一般的特徴について述べた。本章で示された 4-5 年というハイマツ針葉の寿命が、物質生産上どのような意義を持つのかについては、生育地の立地条件との関係から (第 8 章)、また光合成特性との関係 (第 9 章) から再度検討する。



表5-1. 層別刈り取り調査 (1984年7月) によって得られた P1 および P2 の層別葉乾重、比面積、葉面積密度。

層高 [cm]	旧葉		当年生葉	
	葉乾重 [ton ha <sup>-1</sup> 0.2m <sup>-1</sup> ]	比面積 $SLA_0$ [dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	葉乾重 [ton ha <sup>-1</sup> 0.2m <sup>-1</sup> ]	比面積 $SLA_N$ [dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]
[ P1 ]				
180 - 200	1.072	0.473	0.241	0.431
160 - 180	4.473	0.503	0.466	0.600
140 - 160	2.716	0.510	0.124	0.715
120 - 140	0.828	0.557	0.033	0.738
100 - 120	0.130	0.578 <sup>5)</sup>	0.005	0.599
80 - 100	0.003	0.578 <sup>5)</sup>	0	—
		$SLA_0^* 1)$ 0.524		$SLA_N^* 2)$ 0.617
		$F_0^3)$ 4.680		$F_N^4)$ 0.500
[ P2 ]				
120 - 140	0.205	0.465	0.179	0.797
100 - 120	1.996	0.475	0.611	0.843
80 - 100	3.827	0.513	0.581	0.839
60 - 80	1.757	0.561	0.168	0.759
40 - 60	0.250	0.578	0.016	0.893
20 - 40	0.029	0.625 <sup>5)</sup>	0.002	0.893 <sup>5)</sup>
0 - 20	0.003	0.625 <sup>5)</sup>	0	—
		$SLA_0^* 1)$ 0.536		$SLA_N^* 2)$ 0.826
		$F_0^3)$ 4.157		$F_N^4)$ 1.289

1) : 各層の  $SLA_0$  の値を、算術平均して求めた旧葉の比面積の林分平均値、[dm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>]

2) : 各層の  $SLA_N$  の値を、算術平均して求めた当年生葉の比面積の林分平均値、[dm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>]

3) : 旧葉の積算葉面積密度、[ha ha<sup>-1</sup>]

4) : 当年生葉の積算葉面積密度、[ha ha<sup>-1</sup>]

5) : 測定値がないため、ひとつ上の層の値を代用。



表5-2. P1 周辺のハイマツ林から採取した試料地上幹 (1987年 伐倒) のサイズと器官別乾重。

地上幹番号 <sup>1)</sup>	立ち上がり部直径 $D_{0.2}$	地上幹のサイズ [ cm ]				地上幹高	葉下高	地上幹				器官別乾重 [ g top stem <sup>-1</sup> ]			
		生枝下直径 $D_b$	地上幹長 $L$	梢端高 $H$	葉下高 $H_L$			地上幹 $W_s$	当年生枝 $W_{NB}$	旧枝 $W_{OB}$	枝 $W_b$	当年生葉 $W_{NL}$	旧葉 $W_{OL}$	葉 $W_L$	地上幹部分合計 $W_{TS}$
TS11	4.30	3.88	189	155	100	647.4	4.5	431.3	435.8	0	213.7	213.7	1297.7		
TS12	2.86	2.51	172	120	65	256.3	1.3	63.5	64.8	0	79.5	79.5	401.9		
TS13	4.71	4.52	256	180	75	1247.0	3.8	373.0	376.8	0	264.9	264.9	1890.3		
TS14	3.12	2.80	189	195	92	317.6	2.8	63.3	66.1	7.0	128.5	135.5	519.2		
TS15	5.00	4.39	235	190	85	1110.2	5.5	590.6	596.1	11.9	264.1	276.0	1982.9		
TS16	4.77	4.46	203	200	103	716.6	10.0	524.3	534.3	54.3	239.5	293.8	1546.3		
TS17	3.28	2.64	189	175	120	410.5	4.0	103.8	107.8	26.1	107.9	134.0	654.0		
TS18	2.86	2.51	117	100	45	184.0	6.7	103.6	110.3	36.5	84.7	121.2	415.5		
TS19	3.98	3.37	188	160	90	593.1	12.0	266.4	278.4	59.4	178.4	237.8	1109.3		
TS20	5.19	4.49	202	170	100	970.5	20.7	685.1	705.8	113.0	297.0	410.0	2086.8		

<sup>1)</sup>: TS11~TS13 は 1987年6月19日、TS14~TS15 は 1987年7月17日、TS16~TS17 は 1987年8月21日、TS18~TS20 は 1987年10月29日にそれぞれ採取。

<sup>2)</sup>: 枝乾重、 $W_b = W_{NB} + W_{OB}$ 。 <sup>3)</sup>: 葉乾重、 $W_L = W_{NL} + W_{OL}$ 。

<sup>4)</sup>: 地上幹部分合計の乾重、 $W_{TS} = W_s + W_b + W_L$ 。



表5-3. P1周辺のハイマツ林から採取した試料地上幹(1987年伐倒)の葉令別葉乾重および葉面積。

地上幹番号 <sup>1)</sup>	葉乾重 [g top stem <sup>-1</sup> ]					葉面積 [dm <sup>2</sup> top stem <sup>-1</sup> ]										
	当年 生葉 W <sub>NL</sub>	1年 生葉 W <sub>1L</sub>	2年 生葉 W <sub>2L</sub>	3年 生葉 W <sub>3L</sub>	4年 生葉 W <sub>4L</sub>	5年 生葉 <sup>2)</sup> W <sub>5L</sub>	旧葉 合計 <sup>3)</sup> W <sub>OL</sub>	葉重 合計 <sup>4)</sup> W <sub>L</sub>	当年 生葉 U <sub>NL</sub>	1年 生葉 U <sub>1L</sub>	2年 生葉 U <sub>2L</sub>	3年 生葉 U <sub>3L</sub>	4年 生葉 U <sub>4L</sub>	5年 生葉 <sup>2)</sup> U <sub>5L</sub>	旧葉 合計 <sup>3)</sup> U <sub>OL</sub>	葉面積 合計 <sup>4)</sup> U <sub>L</sub>
TS11	0	58.3	45.7	57.5	42.9	9.3	213.7	213.7	0	27.4	21.4	27.7	17.7	4.6	98.8	98.8
TS12	0	23.9	23.7	20.1	9.3	2.5	79.5	79.5	0	11.2	10.7	7.9	3.7	1.2	34.7	34.7
TS13	0	64.0	63.3	69.3	47.1	21.2	264.9	264.9	0	34.4	32.4	38.8	22.5	10.3	138.4	138.4
TS14	7.0	31.4	27.6	36.0	23.8	9.7	128.5	135.5	8.2	14.0	16.1	18.1	10.8	4.7	63.7	71.9
TS15	11.9	60.8	57.1	64.0	45.0	37.2	264.1	276.0	13.9	30.0	29.5	31.6	19.9	17.2	128.2	142.1
TS16	54.3	67.6	52.7	69.3	41.5	8.4	239.5	293.8	45.4	38.9	30.0	36.4	20.1	4.0	129.4	174.8
TS17	26.1	27.7	21.9	35.0	19.9	3.6	107.9	134.0	19.3	13.7	12.4	17.6	9.0	1.6	54.3	73.6
TS18	36.5	26.6	21.4	30.0	6.7	0	84.7	121.2	18.5	13.8	11.9	14.0	3.1	0	42.8	61.3
TS19	59.4	51.1	44.7	54.7	25.5	2.4	178.4	237.8	30.9	26.7	27.0	28.4	12.3	1.2	95.6	126.5
TS20	113.0	89.8	67.1	116.7	22.3	1.1	297.0	410.0	64.4	50.2	40.1	62.7	10.9	0.6	164.5	228.9

<sup>1)</sup>: TS11~TS13 は 1987年6月19日、TS14~TS15 は 1987年7月17日、TS16~TS17 は 1987年8月21日、TS18~TS20 は 1987年10月29日にそれぞれ採取。

<sup>2)</sup>: 6年生葉以上の古い葉も含む。

<sup>3)</sup>: 当年生葉以外の葉乾重 (W<sub>OL</sub>=W<sub>1L</sub>+W<sub>2L</sub>+W<sub>3L</sub>+W<sub>4L</sub>+W<sub>5L</sub>) および葉面積 (U<sub>OL</sub>=U<sub>1L</sub>+U<sub>2L</sub>+U<sub>3L</sub>+U<sub>4L</sub>+U<sub>5L</sub>) の合計を示す。

<sup>4)</sup>: 当年生葉と旧葉の葉乾重 (W<sub>L</sub>=W<sub>NL</sub>+W<sub>OL</sub>) および葉面積 (U<sub>L</sub>=U<sub>NL</sub>+U<sub>OL</sub>) の合計を示す。



表5-4. 層別刈り取り法と相対成長法による1984年のP1およびP2における林分葉面積指数の推定値。

単位:[ha ha<sup>-1</sup>]

	P1		P2	
	層別刈り取り法	相対成長法	層別刈り取り法	相対成長法
当年生葉 $F_N$	0.50	1.99	1.29	2.39
旧葉 $F_O$	4.68	5.18	4.16	5.78
葉面積指数 $F$ <sup>1)</sup>	5.18	7.17	5.45	8.17

<sup>1)</sup>: 当年生葉と旧葉の葉面積指数の合計 ( $F = F_N + F_O$ ) を示す。



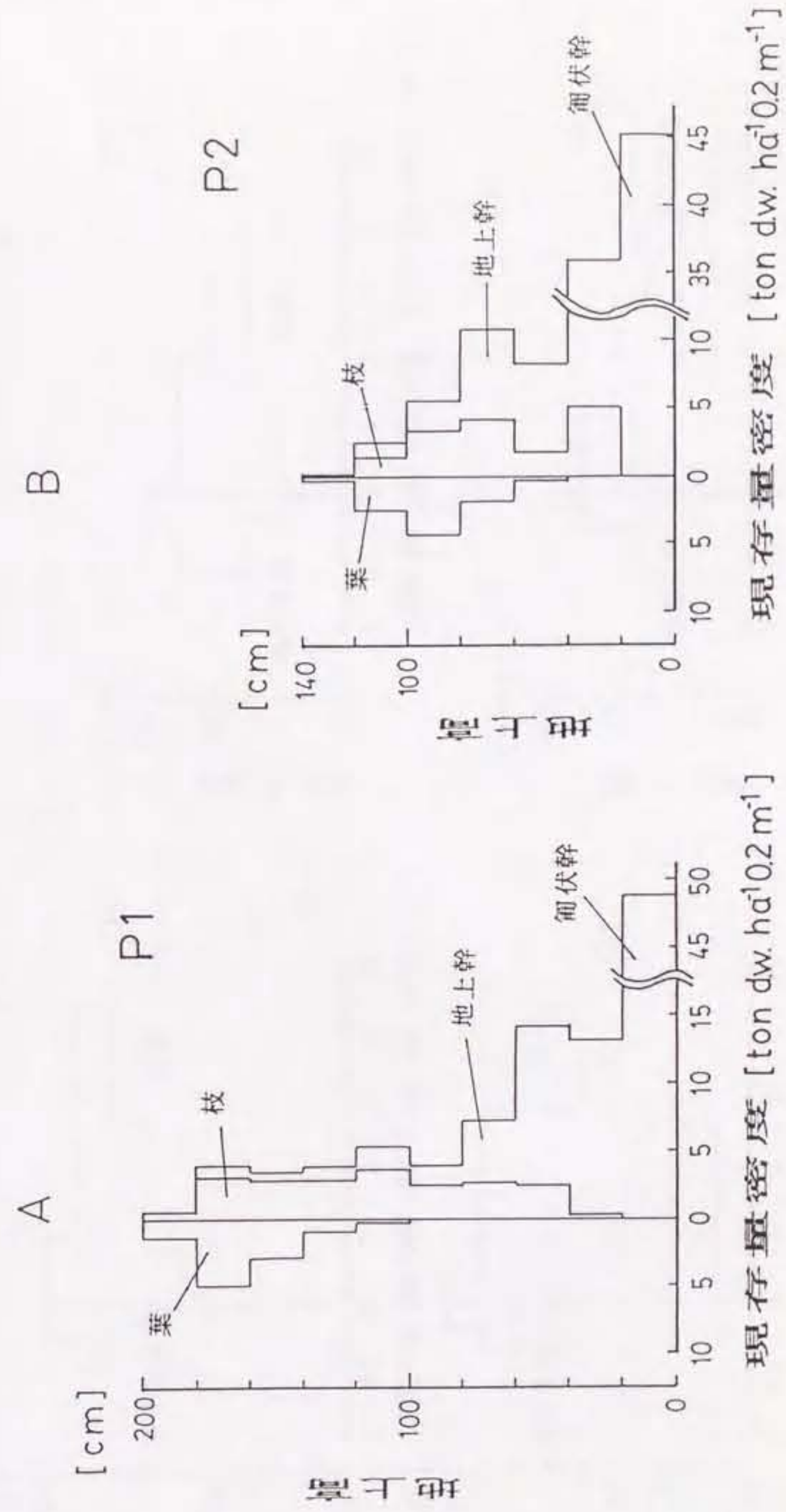


図 5-1. 1984年 7月の層別刈り取り調査の結果から推定された P1 および P2 の生産構造図。  
葉と枝の層別現存量密度は、当年生葉と旧葉、当年生枝と旧枝の合計を示す。

A. P1 の生産構造図。  
B. P2 の生産構造図。



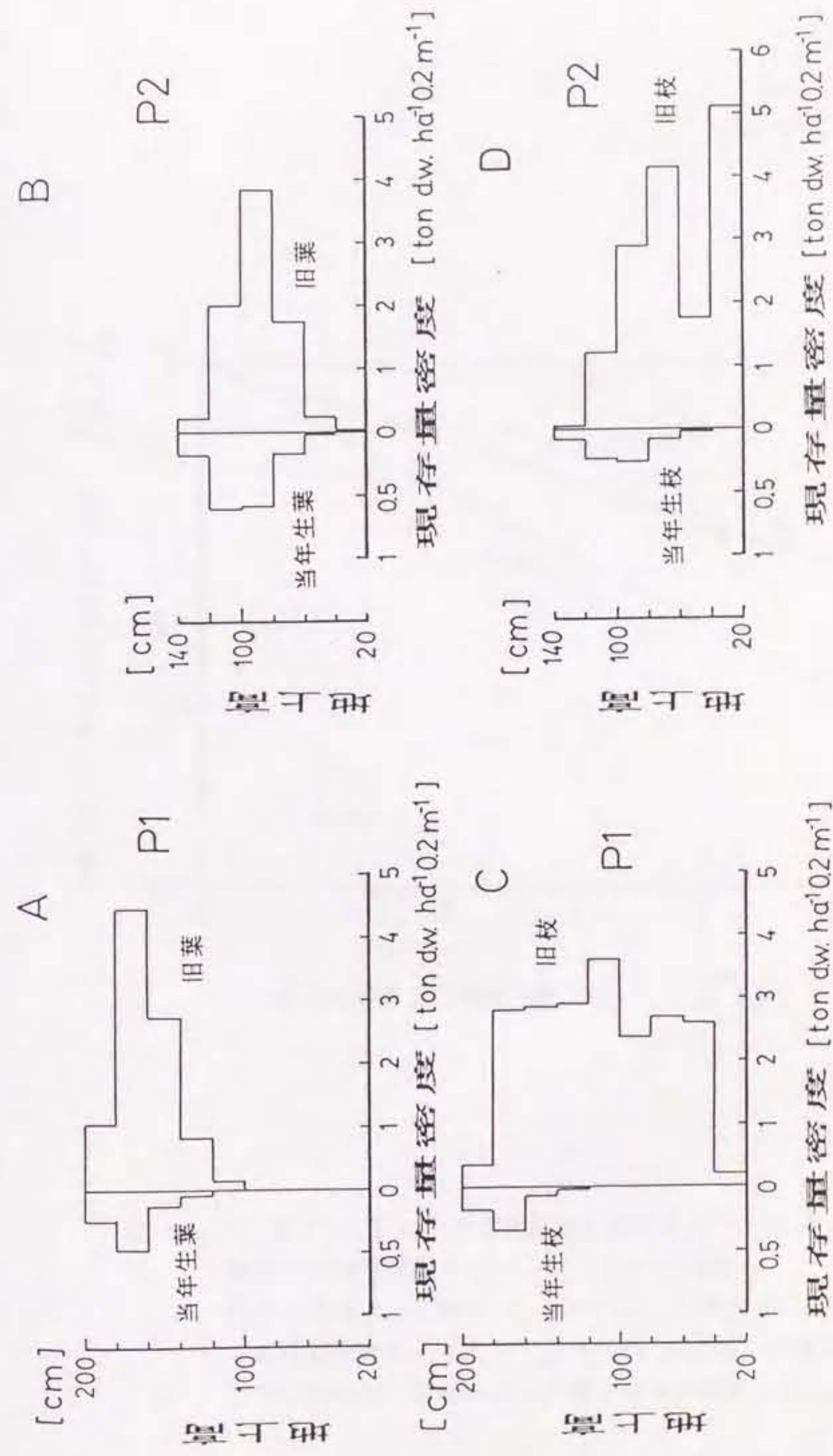


図 5-2. 1984年 7月の層別刈り取り調査の結果から推定された P1 および P2 における葉と枝の現存量密度の垂直分布。

A. P1 の葉の現存量密度の垂直分布。 B. P2 の葉の現存量密度の垂直分布。

C. P1 の枝の現存量密度の垂直分布。 D. P2 の枝の現存量密度の垂直分布。



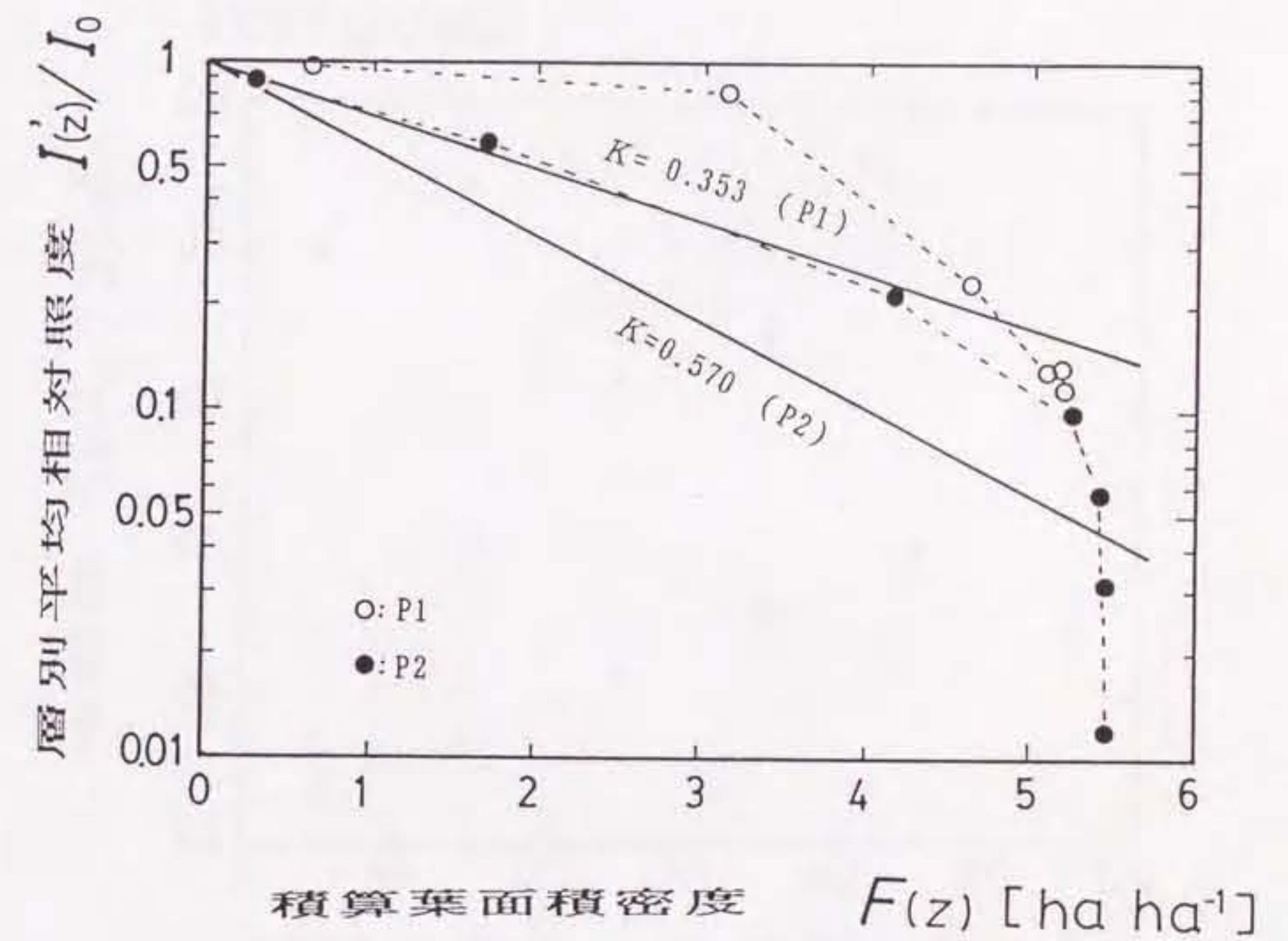


図 5-3. P1 および P2 における積算葉面積密度 ( $F(z)$ ) と層別平均相対照度 ( $I'(z)/I_0$ ) の関係。  
 図中の直線は、上側は P1 について、下側は P2 についてそれぞれ全測定点を用いて式 (5-1) で近似した関係を示す。  
 図中の破線は、各測定点を直線で結んだ関係を示す。



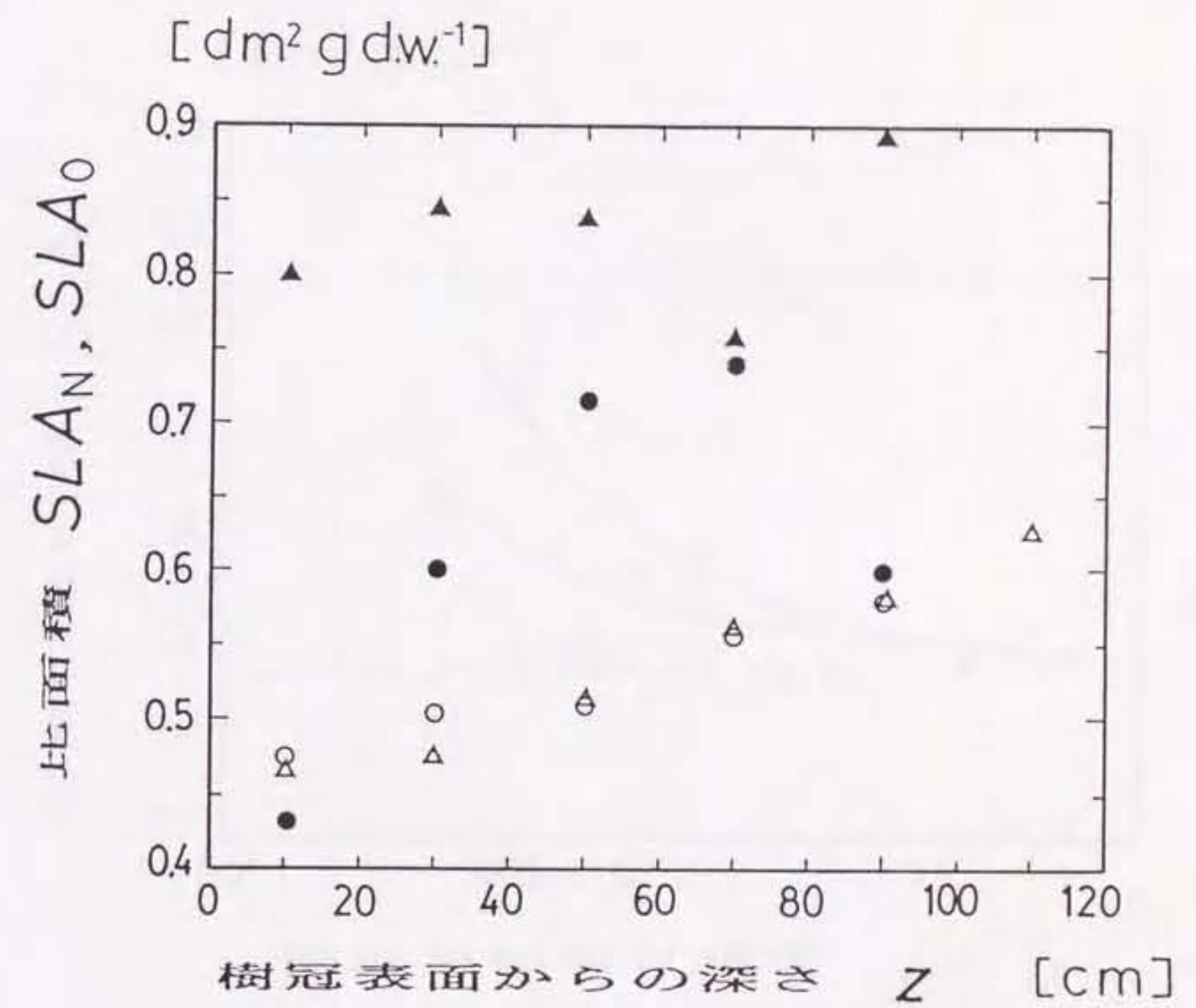


図 5-4. 1984年 7月の層別刈り取り調査で得られた試料葉の樹冠表面からの深さと比面積の関係。

- : P1 の当年生葉の比面積  $SLA_N$ 。
- : P1 の旧葉の比面積  $SLA_0$ 。
- ▲: P2 の当年生葉の比面積  $SLA_N$ 。
- △: P2 の旧葉の比面積  $SLA_0$ 。



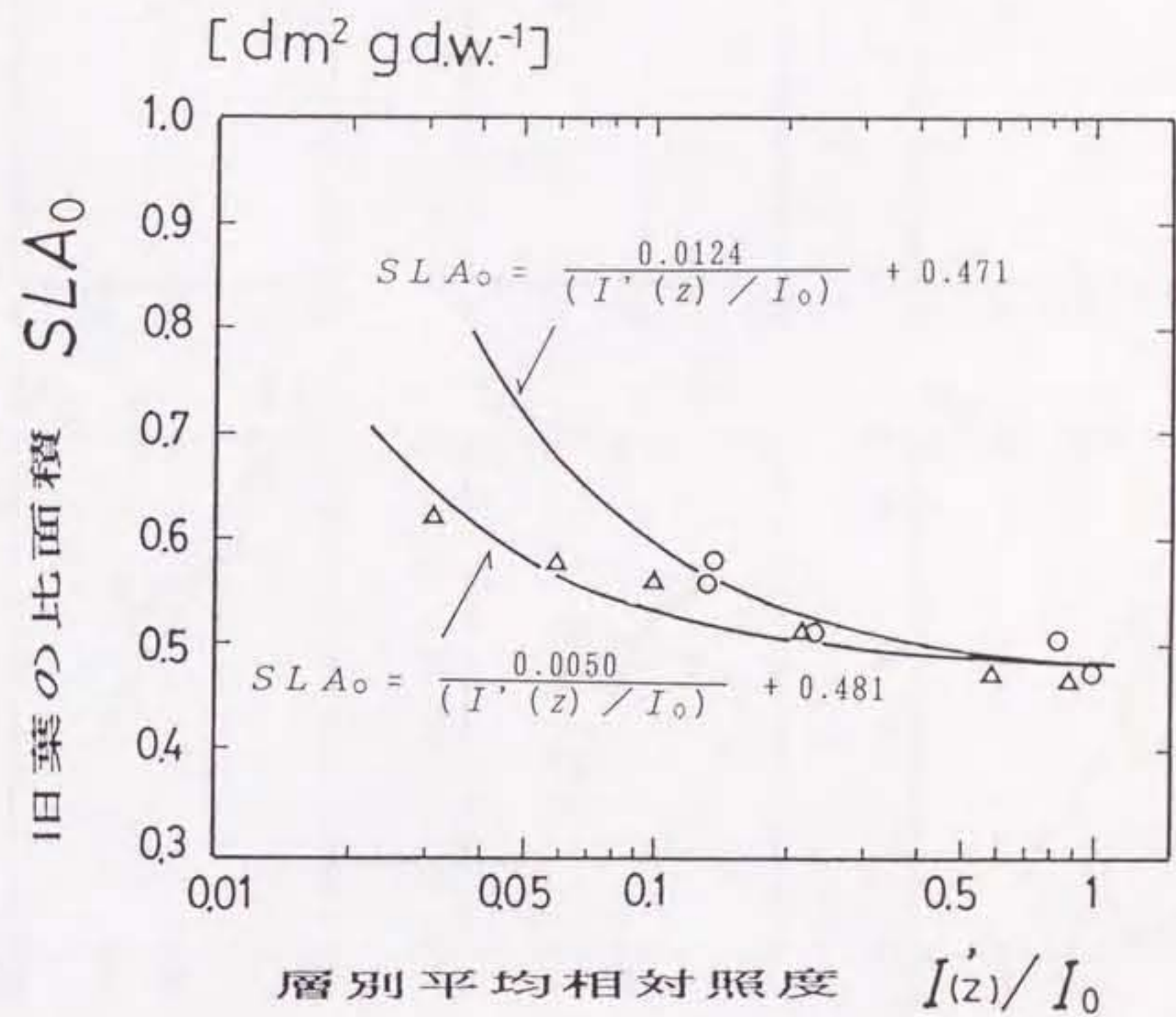


図 5-5. 1984年 7月の層別刈り取り調査で得られた試料葉の採取位置における平均相対照度 ( $I'(z)/I_0$ ) と旧葉の比面積 ( $SLA_0$ ) の関係。  
 図中の曲線は、上側は P1 について、下側は P2 についてそれぞれ式 (5-2) で近似された関係を示す。  
 ○:P1、△:P2。



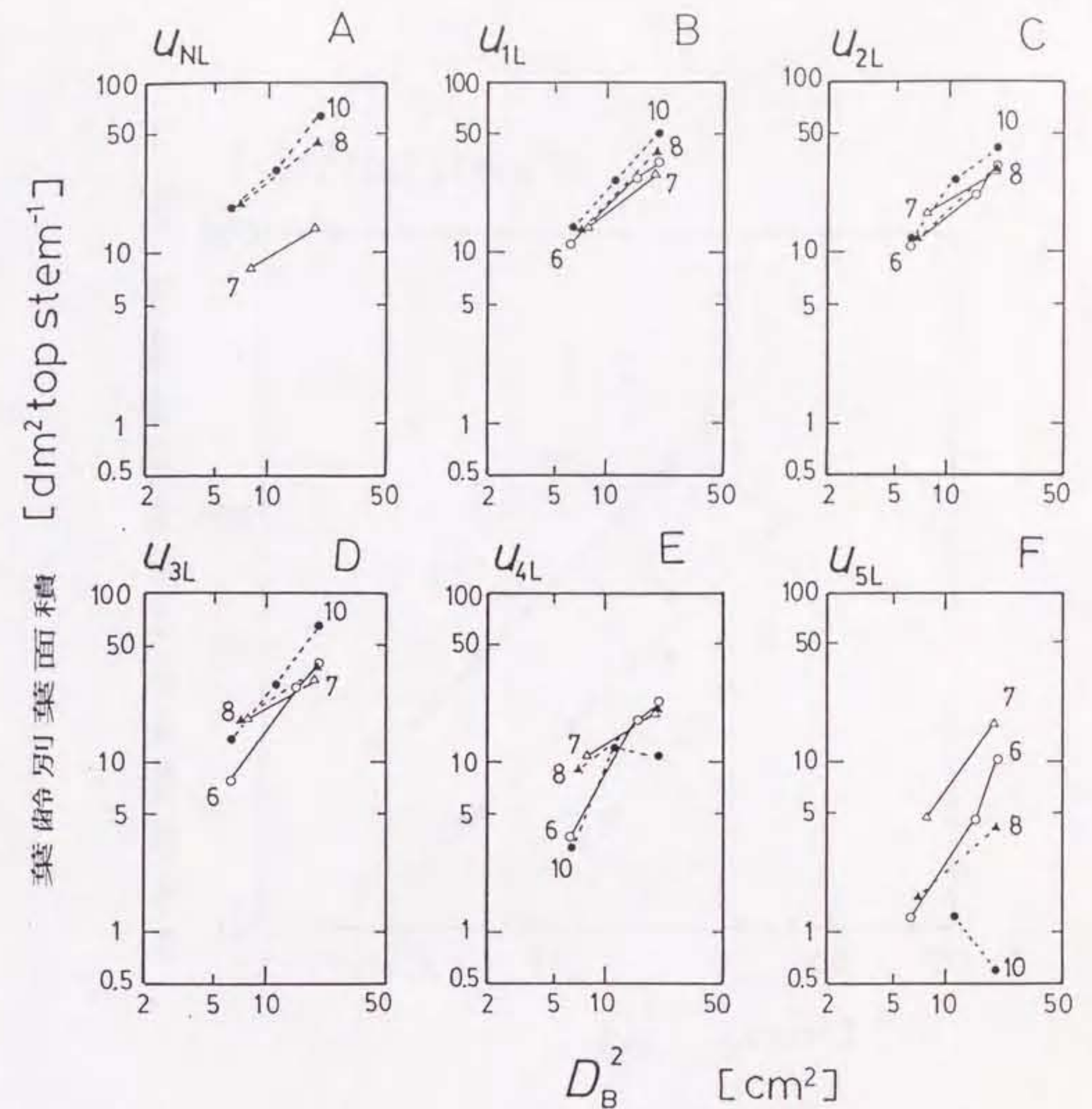


図 5-6. 1987年の試料地上幹 (TS11~TS20) における生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_B^2$ ) と葉齢別葉面積の関係。  
 A. 当年生葉の葉面積 ( $U_{NL}$ )。B. 1年生葉の葉面積 ( $U_{1L}$ )。  
 C. 2年生葉の葉面積 ( $U_{2L}$ )。D. 3年生葉の葉面積 ( $U_{3L}$ )。  
 E. 4年生葉の葉面積 ( $U_{4L}$ )。F. 5年生葉の葉面積 ( $U_{5L}$ )。  
 図中の直線は、採取時期が同じ試料地上幹の値を結んだもので、  
 図中の数字は採取時期を示す (6: 6月19日、7: 7月17日、8: 8月21日、  
 10: 10月29日)。



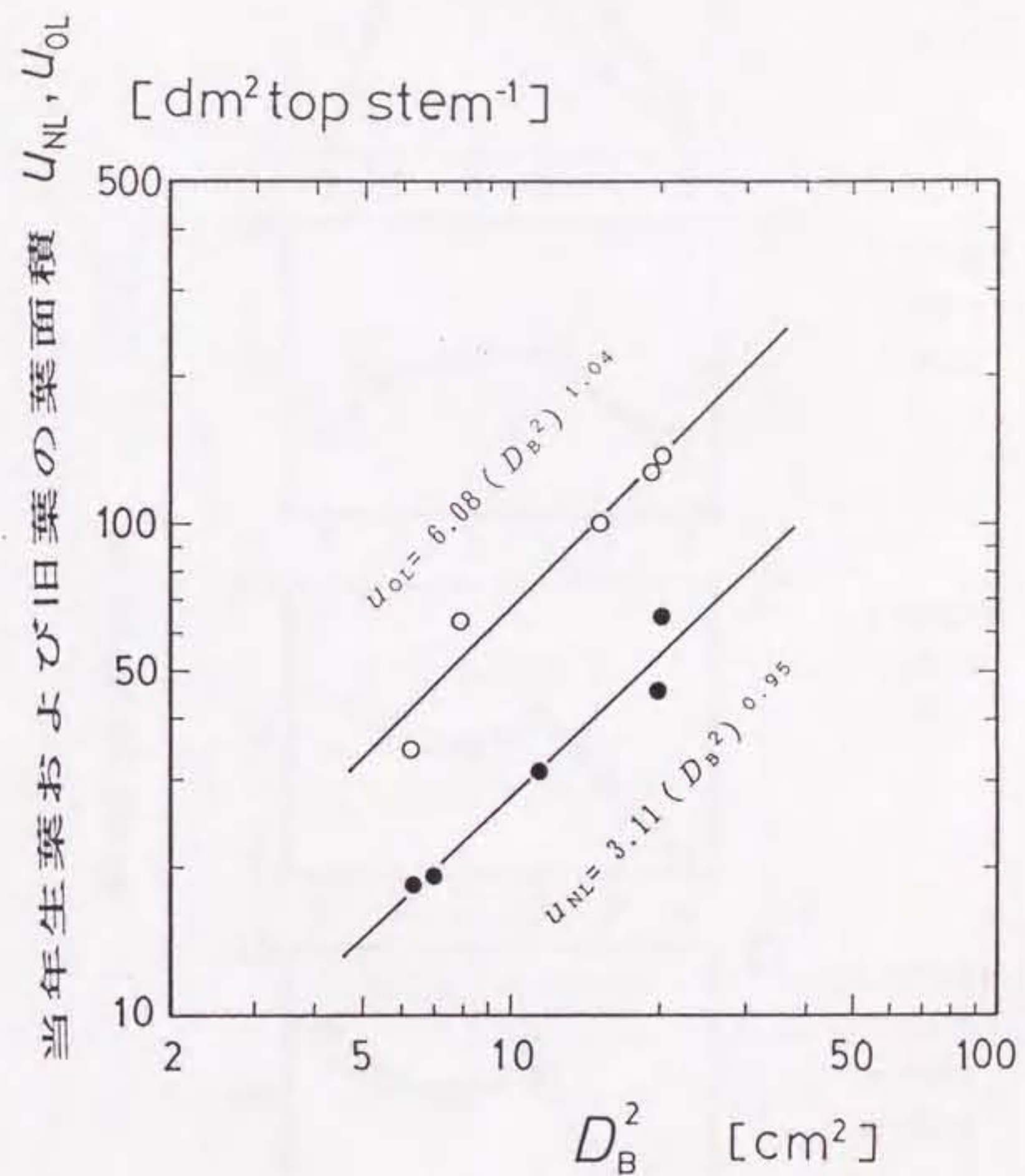


図 5-7. 1987年の試料地上幹 (TS11~TS20) における生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_B^2$ ) と当年生葉の葉面積 ( $U_{NL}$ ) および旧葉の葉面積 ( $U_{OL}$ ) の関係。図中の直線は、式 (5-3)、(5-4) による近似を示す。  
●:  $U_{NL}$  (TS16~TS20 の 5 本、8月と10月に採取)。  
○:  $U_{OL}$  (TS11~TS15 の 5 本、6月と7月に採取)。



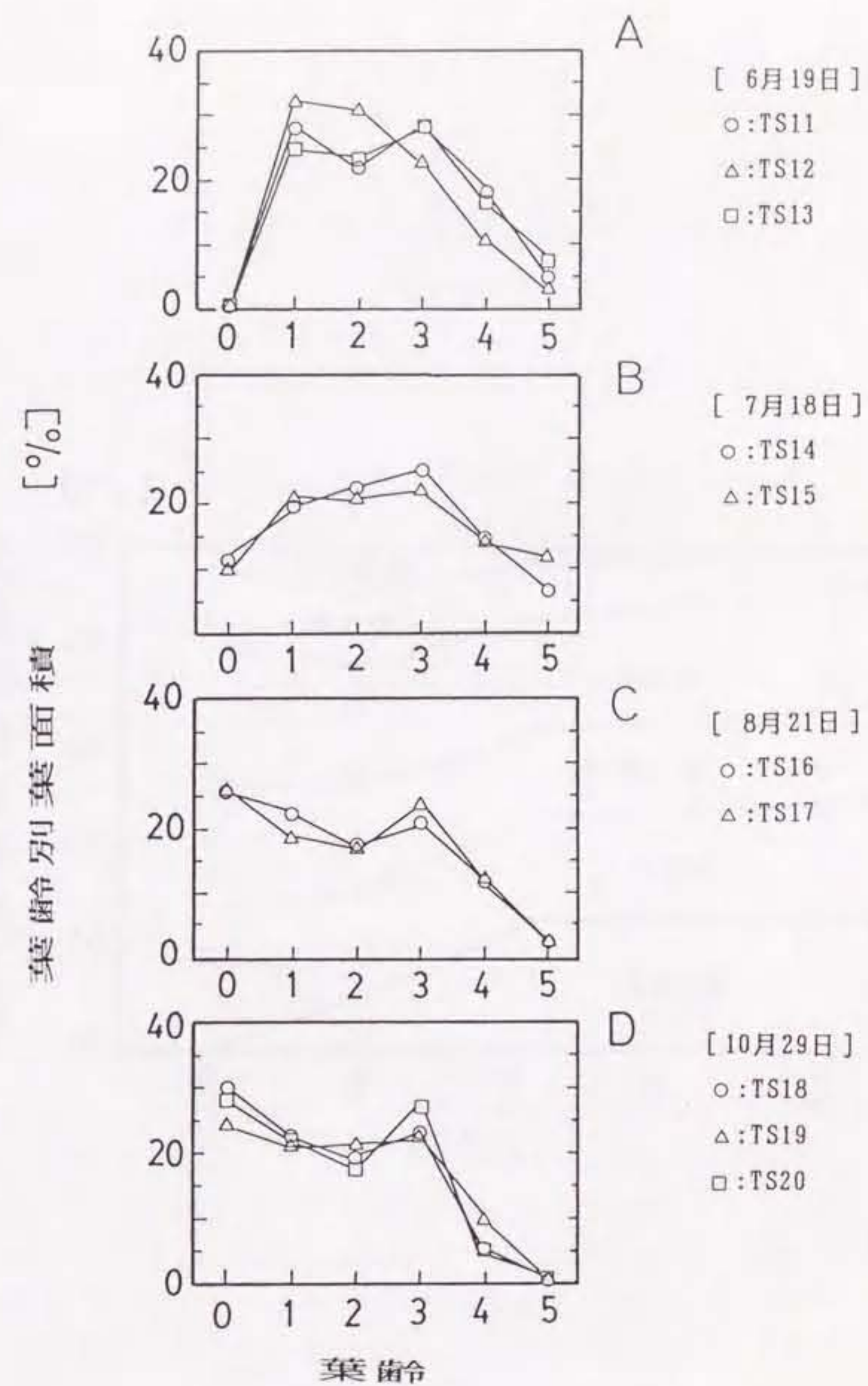


図 5-8. 1987年の各試料地上幹 (TS11~TS20) における葉齢構成。縦軸の値は、全葉面積 ( $u_L$ ) に対する各葉齢の葉面積の割合 [%] を示す。横軸の葉齢 0、1、2 … は、それぞれ当年生葉、1年生葉、2年生葉…を示す。

A. 6月19日の試料 (TS11~13) における葉齢構成。  
 B. 7月18日の試料 (TS14~15) における葉齢構成。  
 C. 8月21日の試料 (TS16~17) における葉齢構成。  
 D. 10月29日の試料 (TS18~20) における葉齢構成。



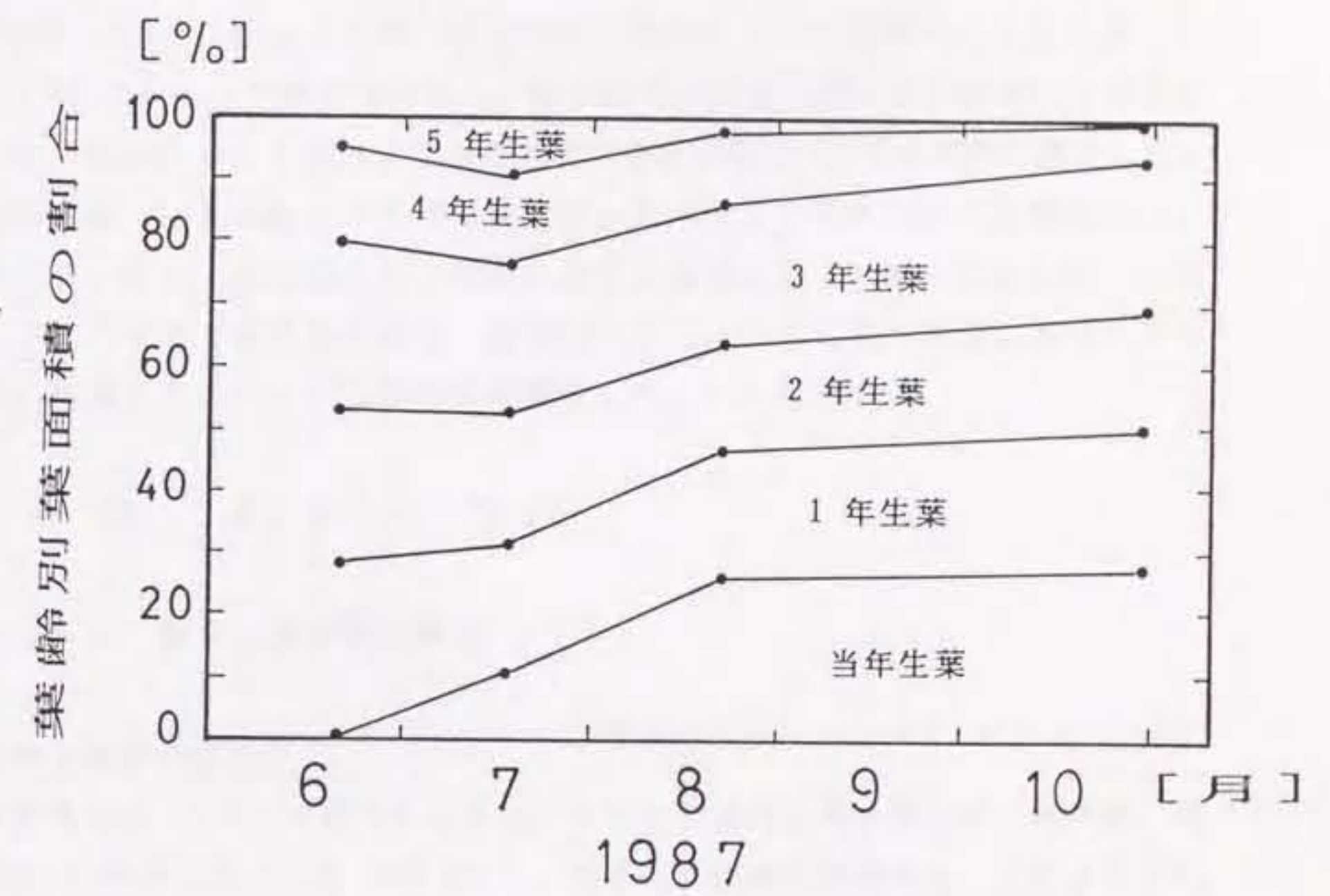


図 5-9. 1987年の試料地上幹における葉齢構成の季節変化。  
 各時期の葉齢別葉面積の割合[%]は、図 5-8 に示した各試料  
 地上幹（2本または3本）における割合を算術平均して  
 得られた値を示す。