

## 第6章. 単木構造

### 6-1. はじめに

ハイマツは、幹が地表付近を這う独特な樹形を持っているため、幹の一部が地表下に埋入している。また地面に埋もれた幹には、不定根の発生がみられることがよく知られている(武田ほか, 1950)。しかし、1-2.で述べたように、ハイマツ林の現存量や林分構造に関する研究は、これまですべて林分地上部を対象に行われてきた。

本研究では、このような地下部の非同化器官について定量的な知見を得るために、P3のハイマツ単木を対象に、幹の直径や長さに関する非破壊的な調査を行った。また図6-1に示すような不定根の発根状況についても同時に調査した。

本章では、以上の調査から明らかにされたハイマツ単木の地下部構造について述べる。また、林分地上部の構造に関する調査結果(4章、5章参照)に基づいて、ハイマツ林の地下部現存量を推定する。さらに単木構造にみられる幾つかの特徴から、ハイマツ林の動的側面についても考察する。

### 6-2. 材料と方法

#### 6-2-1. 単木の非破壊的調査

##### [主幹と側幹の区分]

本研究では、3-2.で述べたようにハイマツの非同化部を地上幹、匍伏幹、地下幹の3部分に区分した(図3-1)。単木の非破壊的調査では、このような鉛直方向における幹区分に加えて、主幹と側幹という幹の区分法も導入した。

図6-2に示すように、単木の主幹は、地下幹、匍伏幹および地上幹までの連続した部分の長さが最大の幹と定義した(図6-2A)。一方、主幹の地下幹から枝分かれする幹あるいは主幹の匍伏幹から枝分かれする幹は、すべて側幹と定義した(図6-2B)。

##### [測定木の選定と幹長測定]

1985年7月下旬、P3内で測定対象として5本の単木(測定木番号:Tree1~5)を無作為に選定し、地下幹、匍伏幹、地上幹に区分した。各幹の長さを測定した後、上述の定義にしたがって主幹と側幹とに区分した。

[幹の直径測定]

各単木の主幹については、まず地際部 (BP) と立ち上がり部 (RP) の直径を測定し、つぎに BP を基準にして地上幹と地下幹の両方向に向けて 30 cm 間隔で直径の測定を行った。側幹については、BP、RP と主幹から枝分かれする位置の直径のみ測定を行った。

[不定根の根元直径の測定]

2 本の測定単木 (Tree1, 2) について、主幹の周囲で観察された不定根 (根元直径 5 mm 以上) の根元の位置を BP からの水平距離で記録し、それぞれの根元直径 (図 6-2C) をメジャーを用いて測定した。

6-2-2. 単木の器官別乾重の推定

本研究では、単木の乾重測定用の試料を、P3 から直接採取する機会が得られなかった。そこで、ここでは表 4-1 に示した 1984 年 8 月、P1 および P2 周辺で採取した 10 本の試料地上幹のデータを用いて、非破壊的調査を行った各単木 (Tree1~5) の器官別乾重を推定することにした。

まず地上幹、枝、葉の各乾重 ( $w_s, w_b, w_l$ ) は、試料地上幹で得られた以下の各相対成長式を用いて推定した。

$$w_s = 0.679 (D_{0.2}^2 \cdot L)^{0.850} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^3] \quad (r^2=0.99) \quad (4-2)$$

$$w_b = 0.0305 (D_{0.2}^2 \cdot L)^{1.14} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^3] \quad (r^2=0.87) \quad (6-1)$$

$$w_l = 0.412 (D_{0.2}^2 \cdot L)^{0.796} \quad [\text{g top stem}^{-1}, \text{cm}^3] \quad (r^2=0.95) \quad (6-2)$$

上式中、 $D_{0.2}$ 、 $L$  はそれぞれ地上幹の立ち上がり部直径と地上幹長を示す (図 4-1)。なお 4-2-3. で述べた相対成長法による現存量推定では、枝と葉の乾重は生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_b^2$ ) との中乗式を用いたが、この単木調査では  $D_b$  を測定していないため、ここでは (6-1)、(6-2) の各式を用いることにした。

次に、匍伏幹と地下幹の乾重 ( $w_{cs}, w_{bs}$ ) は、式 (4-1) のスマリアン式より求めた幹材積に、匍伏幹の容積密度数  $\rho_{cs}$  ( $0.469 \text{ g cm}^{-3}$ ) を乗じて推定した。

このような器官別乾重の推定は、各単木の主幹と側幹についてそれぞれ行っ

た。

本研究では、単木全体の乾重 ( $W_T$ : [kg tree<sup>-1</sup>]) を、不定根を除く各器官の乾重の総和として、次式のように定義した。

$$W_T = W_{BS} + W_{CS} + W_S + W_B + W_L \quad [\text{kg tree}^{-1}] \quad (6-3)$$

上式中、 $W_{BS}$ は地下幹の、 $W_{CS}$ は匍伏幹の、 $W_S$ は地上幹の、 $W_B$ は枝の、 $W_L$ は葉の、それぞれ単木当たりの乾重を示す。

### 6-3. 結果

#### 6-3-1. 主幹の長さ と 直径

BP からの距離と主幹の直径の関係を図 6-3 に示す。ここでは、BP からの距離は、地上幹方向を正值、地下幹方向を負値として表した。各主幹の直径は、地上幹の梢端部から BP に向けてほぼ直線的に増加した。しかし匍伏幹から地下幹に移行する BP 付近では直径の増加はみられず、Tree4 を除くと BP からの距離が -120 から -210 cm の範囲にある地下幹の部分で、直径は逆に減少した。

この直径が顕著に減少した地下幹の部分では、図 6-3 中破線で示すように、樹皮が一部剥離していた。とくに Tree1、2 の場合、BP からの距離が -300 cm よりも深部では、樹皮は完全にはげ落ち、また幹が一部空洞化しているなど幹の原形をもはやとどめていない状態であった。

各測定木の主幹における地下幹、匍伏幹および地上幹の幹長測定値を表 6-1 に示す。各主幹の全長 ( $L_T$ : [cm]) は、次式のように定義した。

$$L_T = L_{BS} + L_{CS} + L \quad [\text{cm}] \quad (6-4)$$

上式中、 $L_{BS}$ は主幹の地下幹の幹長を、 $L_{CS}$ は主幹の匍伏幹の幹長を、 $L$ は主幹の地上幹の幹長をそれぞれ示す。

$L_T$ の値には、測定木間でかなりの差があり、4.9 - 8.2 m の範囲にあった。この差は、実際に測定できた地下幹の長さ  $L_{BS}$ が、各測定木で違うことが主な原因である。

地下幹のほぼ最深部まで測定した Tree1、2 では、主幹全長に対する地下幹長の割合 ( $L_{BS}/L_T$ ) は、それぞれ約 43%、約 52% に達した (表 6-1)。た

だし  $L_T$  の値は、図 6-3 中破線で示される樹皮が剥離した地下幹部分の長さを含んだ値である。

外形上の観察から、幹の生死の境界を正確に断定することは困難である。そこで、ここでは樹皮が剥離した地下幹を除いたところを主幹の生存部分と考え、その時の主幹の全長 ( $L_{T1}$ : [cm]) を、次式のように定義した。

$$L_{T1} = L_{BS1} + L_{CS} + L \quad [cm] \quad (6-5)$$

上式中、 $L_{BS1}$  は、樹皮が剥離しておらず、生存部分と考えられる地下幹の長さを示す。したがって、式 (6-5) の  $L_{T1}$  は、図 6-3 中実線で示される幹の全長に相当する。

表 6-1 にまとめたように、生存部分と考えられる主幹の全長  $L_{T1}$  は、4.9 - 5.7m の範囲にあり、この  $L_{T1}$  に関する測定木間の差は、 $L_T$  の場合に比べるとかなり小さくなった。

#### 6-3-2. 不定根の分布

Tree1、2 の主幹における不定根の発根位置と根元直径の関係を図 6-4 に示す。発根位置は図 6-3 と同様に BP からの距離で表した。根元直径が 5 mm 以上の不定根は、Tree1 で 13本、Tree2 で 28本観察された。各不定根の発根位置は、Tree2 の方が Tree1 よりも全体的に BP から地下幹側により離れた位置にかたよっていた。また Tree1 では 5 本の不定根が匍伏幹、すなわち地上部に露出した幹の部分から発根していた。

一方、根元直径が 5 cm を上回る顕著に太い不定根が 1 本あることや、発根位置が地下幹の深部から地表付近に近づくと根元直径が小さくなることなど、不定根の分布パターンに関して両単木に共通した傾向も幾つか認められた (図 6-4)。

本調査では、各不定根の長さを正確に測定していない。しかし、根元直径が 1 cm を越える比較的太い根では、その長さは少なくとも 1 m 以上に達することが観察された。

#### 6-3-3. 単木の構造

図 6-5 は、P3 内における各単木の分布の様子を投影図で示したものである。Tree2 以外の 4 本については、側幹が 1 本ずつ主幹の匍伏幹から枝分かれし

ていた。一方、Tree2 では、2本の側幹がいずれも主幹の地下幹の部分から枝分かれしていた。

P3内の他の単木も5本の測定木と同様に、地上幹の梢端部が斜面下部へ向かった状態で横たわっていた。また図6-5中、Tree3、4、5の3本のように、各単木の主幹あるいは側幹は他と互いに重なりあっていた。

図6-5中、×印で示したTree4とTree5の地下幹の間には、かなり分解が進んだ幹の残骸が1本観察された。この事実は両単木が過去において連続した同一個体であった可能性を示唆している。

#### 6-3-4. 単木の器官別乾重の推定値

表6-2は、各測定単木の不定根を除いた器官別乾重の推定結果をまとめたものである。式(6-3)で定義される単木全体の乾重 $W_T$ は、2本の側幹を持ったTree2が最も大きく、 $36.1 \text{ kg tree}^{-1}$ と推定された。この値は、他の単木の値に比べると2倍程度大きかった。

一方、単木乾重 $W_T$ に占める各器官の割合については、表6-2中カッコ内に示したように、測定木間であまり差がなかった。各器官が $W_T$ に占める割合を5本の測定木の平均値でみると、地下幹31%、匍伏幹29%、地上幹20%、枝13%、葉7%となり、地下幹の割合は単木全体の1/3弱に達した。

ただしここで推定された $W_T$ の値は、樹皮が剥離した地下幹の部分を含んだ値である(図6-3)。したがって、6-3-2.で述べたように単木の生存部分を仮に樹皮が剥離していない幹に限定すると、単木の全乾重に占める地下幹の割合は表6-2の値より若干少なくなると思われる。

### 6-4. 考察

#### 6-4-1. ハイマツの地下部現存量

測定単木5本における地下幹の長さは、主幹全長 $L_T$ の約1/2に、また地下幹の推定乾重 $W_{BS}$ は、単木の全乾重 $W_T$ の約30%に達することが示された(表6-1、6-2)。P3の地上部現存量 $y_T$ は、図4-8Aに示したハイマツ林における群落高 $-y_T$ 関係から、およそ $200 \text{ ton ha}^{-1}$ 前後と推定される。そこで、この $y_T$ の推定値に、測定木5本で得られた地下幹と地上部の乾重比( $W_{BS}/W_{Ta}$ )、 $0.27 - 0.59$ (表6-2)を乗じて地下幹の現存量を推定すると、 $60 - 120 \text{ ton ha}^{-1}$ に達することになる。

今のところハイマツ林の地下部現存量に関する報告はなく、上の推定値の信頼性について他の例と比較し、吟味することはできない。また上の試算では、地下部と地上部の現存量比が単木と林分レベルでともに等しいという仮定を前提にしている。したがって、今回の地下幹現存量の推定値については、P3 内のすべての地下幹を掘り出して、非破壊的調査を行うなどして再度吟味する必要がある。さらに不定根を含めた地下部全体の現存量推定は、今後の課題である。

#### 6-4-2. ハイマツ林の動態について

不定根を発根し栄養繁殖する針葉樹としては、高山性のトウヒ属についてよく報告されている (Cooper, 1911; Wardle, 1968; Marr, 1977)。またわが国ではスギの伏条更新がよく知られている (平・沢田, 1977; 荻野ほか, 1978)。しかしマツ属については世界的にもあまり例がなく (Lutz, 1939)、本研究の測定木のように、高山に生育するハイマツが地下幹や匍伏幹から不定根を出すことは生物学的にも興味深い。

苜住 (1979) は、関東ローム層土の試験場内に植栽された25年生のハイマツについて、その根系は不明瞭ながら1本の主根と多数の側根から成ると報告している。このように低地に植栽されたハイマツが不定根を出さないところをみると、ハイマツの栄養繁殖は高山という環境下でのみ起こりうるものとも考えられる。

ハイマツが不定根を発根し伏条更新するという考えはこれまでも幾つか報告されている (武田ほか, 1950; Ito & Nishikawa, 1976; Okitu & Ito, 1984)。本研究の調査では、単に地下幹が不定根を発根しているという事実だけではなく、不定根の根元直径が地下幹の深部よりも地際 (BP) 近くにおいて小さくなる傾向にあることが示された (図 6-4)。このことは、根元位置が BP に近い、すなわち地上部に近い根の方が、地下幹の奥にあるものに比べてより最近発根した可能性が高いことを示唆している。したがって、プロット内の各単木は、地表に接地した幹から年々新しく不定根を発根し、伏条更新していると考えることができる。さらに地上幹の梢端部がいずれも斜面の下方を向く、といった各単木の分布構造を考慮に入れると (図 6-5)、P3 のハイマツ林は全体として、伏条更新に伴って斜面下部へ移動していくことが推察される。

Marr (1977) はロッキー山脈のエンゲルマンズブルース (*Picea engelmannii*) ・アルパインファー (*Abies lasiocarpa*) の矮性低木林が、伏条更新によって風下側に年々 4-5 cm 水平移動すると報告している。ハイマツの幹の年平均伸

長量が約  $4 \text{ cm y}^{-1}$ であることを考えると(図 8-6)、P3 のハイマツ林はこのトウヒ・モミ矮性林と同程度の速度で移動することが予想される。ただし調査地のハイマツ林で予測される更新方向は、風下側ではなく斜面下方である。したがって、ハイマツ林の移動方向には、風よりもむしろ冬季積雪量にして 2 - 3 m にもおよぶ雪圧が大いに関与しているものと思われる(Kajimoto, 1989)。

表6-1. 測定単木の主幹の幹長測定値と生存部分の主幹全長の推定値。

単位:[cm]

単木番号	Tree1	Tree2	Tree3	Tree4	Tree5
幹長 <sup>1)</sup>					
地下幹 $L_{BS}$	395	390	180	150	210
匍伏幹 $L_{CS}$	169	37	165	64	182
地上幹 $L$	260	265	255	278	216
主幹全長 $L_T$	824	692	600	492	608
生存部分の幹長推定値 <sup>2)</sup>					
地下幹 $L_{BS1}$	140	220	120	150	170
主幹全長 $L_{T1}$	569	522	540	492	568

1): 実際の幹長測定値を示し、地下幹の長さ  $L_{BS}$  は、樹皮が剥離した部分も含む値を示す。この場合、主幹全長は、式(6-4)、 $L_T = L_{BS} + L_{CS} + L$  で定義される。

2): 幹の生存部分を、樹皮が剥離していない部分と仮定した場合の、地下幹の長さ  $L_{BS1}$  と主幹の全長  $L_{T1}$  を示す。この場合、主幹全長は、式(6-5)、 $L_{T1} = L_{BS1} + L_{CS} + L$  で定義される。



表6-2. 測定単木の器官別乾重の推定値。

単位:[kg d.w. tree<sup>-1</sup>]

単木番号	Tree1	Tree2	Tree3	Tree4	Tree5
[主幹]					
地下幹	5.7	9.8	4.7	4.3	5.6
匍伏幹	4.1	1.2	6.5	1.6	5.5
地上幹	1.6	3.4	2.9	2.5	1.5
枝	1.0	2.8	2.3	1.9	0.9
葉	0.6	1.2	1.0	0.9	0.5
主幹合計 $W_{Tm}^{1)}$	13.0	18.4	17.4	11.2	14.0
[側幹]					
地下幹	---	3.4	---	---	---
匍伏幹	0.6	7.5	0.8	1.8	0.1
地上幹	1.5	3.5	1.8	0.7	1.3
枝	1.0	2.0	1.2	0.3	0.8
葉	0.6	1.3	0.7	0.3	0.5
側幹合計 $W_{To}^{2)}$	3.7	17.7	4.5	3.1	2.7
[単木]					
地下幹 $W_{Bs}^{3)}$	5.7(34)	13.2(37)	4.7(21)	4.3(30)	5.6(34)
匍伏幹 $W_{Cs}^{3)}$	4.7(28)	8.7(24)	7.3(34)	3.4(24)	5.6(34)
地上幹 $W_s^{3)}$	3.1(19)	6.9(19)	4.7(21)	3.2(22)	2.8(16)
枝 $W_B^{3)}$	2.0(12)	4.8(13)	3.5(16)	2.2(16)	1.7(10)
葉 $W_L^{3)}$	1.2(7)	2.5(7)	1.7(8)	1.2(8)	1.0(6)
地上部合計 $W_{Ta}^{4)}$	11.0(66)	22.9(63)	17.2(79)	10.0(70)	11.1(66)
単木合計 $W_T^{5)}$	16.7(100)	36.1(100)	21.9(100)	14.3(100)	16.7(100)

1): 主幹における各器官乾重の合計値を示す。

2): 側幹における各器官乾重の合計値を示す。

3): 単木当たりの各器官乾重、すなわち主幹と側幹の各器官乾重の合計値を示す。

4): 単木当たりの地上部の器官別乾重の合計値 ( $W_{Ta} = W_{Cs} + W_s + W_B + W_L$ ) を示す。

5): 式(6-3)、 $W_T = W_{Bs} + W_{Cs} + W_s + W_B + W_L$  (または、 $W_T = W_{Tm} + W_{To}$ ) で定義される単木の全乾重を示す。なおカッコ内の数値は、 $W_T$ に占める各器官乾重の割合 [%]を示す。



図 6-1. ハイマツの地下幹と不定根（測定単木 Tree4:1985年 7月下旬撮影）。  
bs: 地下幹。ar: 不定根。

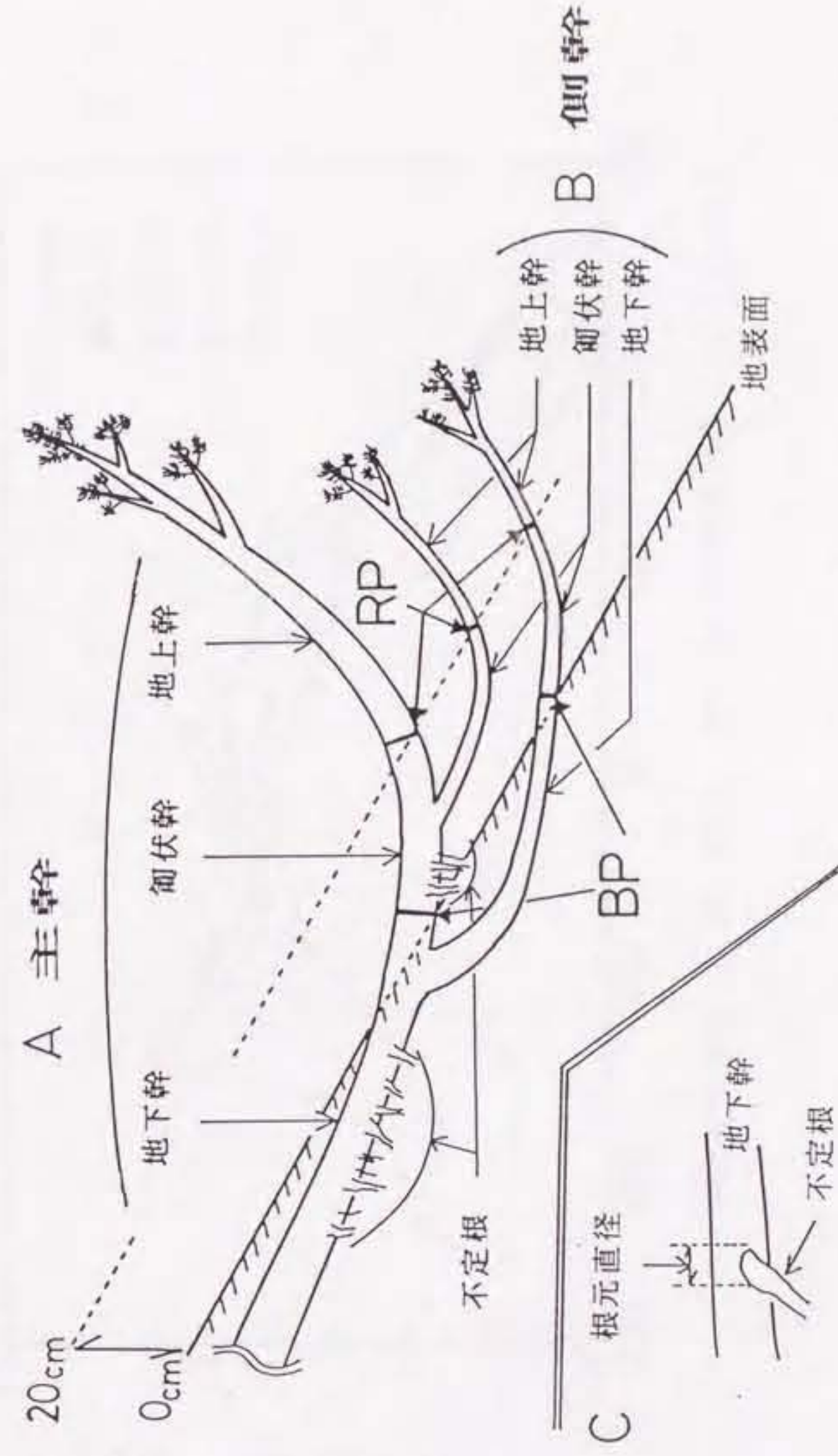


図 6-2. ハイマツ単木の主幹および側幹の定義。  
 A. 主幹: 地下幹、匍伏幹および地上幹の幹長合計が最長となる 1 本の幹。  
 B. 側幹: 主幹の地下幹あるいは匍伏幹から枝分かれする幹。  
 C. 不定根の根元直径の測定位置。

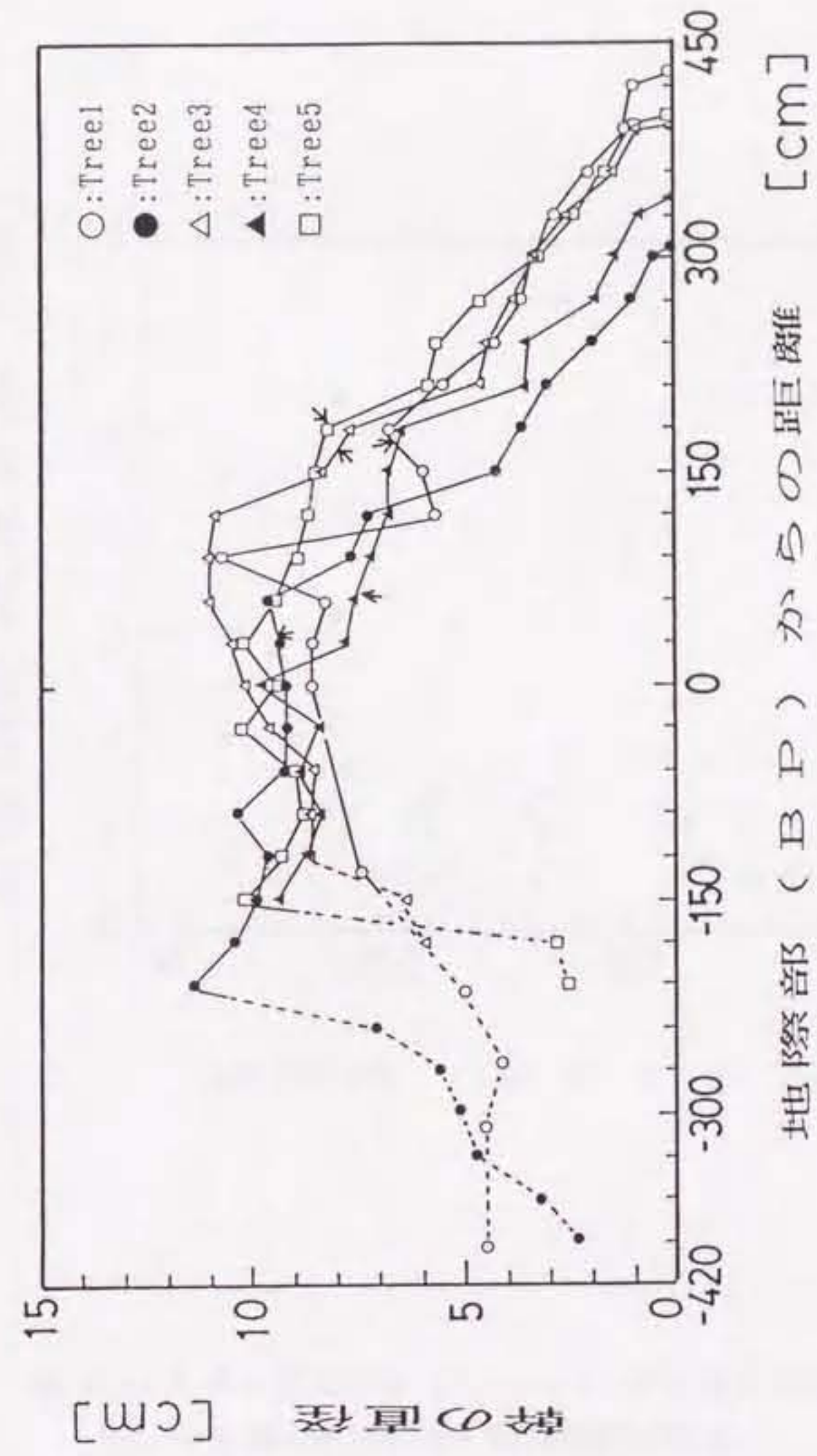


図 6-3. 各測定単木の主幹の直径と地際部 (BP) からの距離との関係。  
 BPからの距離は、地上幹の方向を正值、地下幹の方向を負値とした。図中破線の部分は、幹の樹皮が一部あるいは完全に剥離した部分を示す。図中の矢印は、地上幹の立ち上がり部 (RP) を示す。



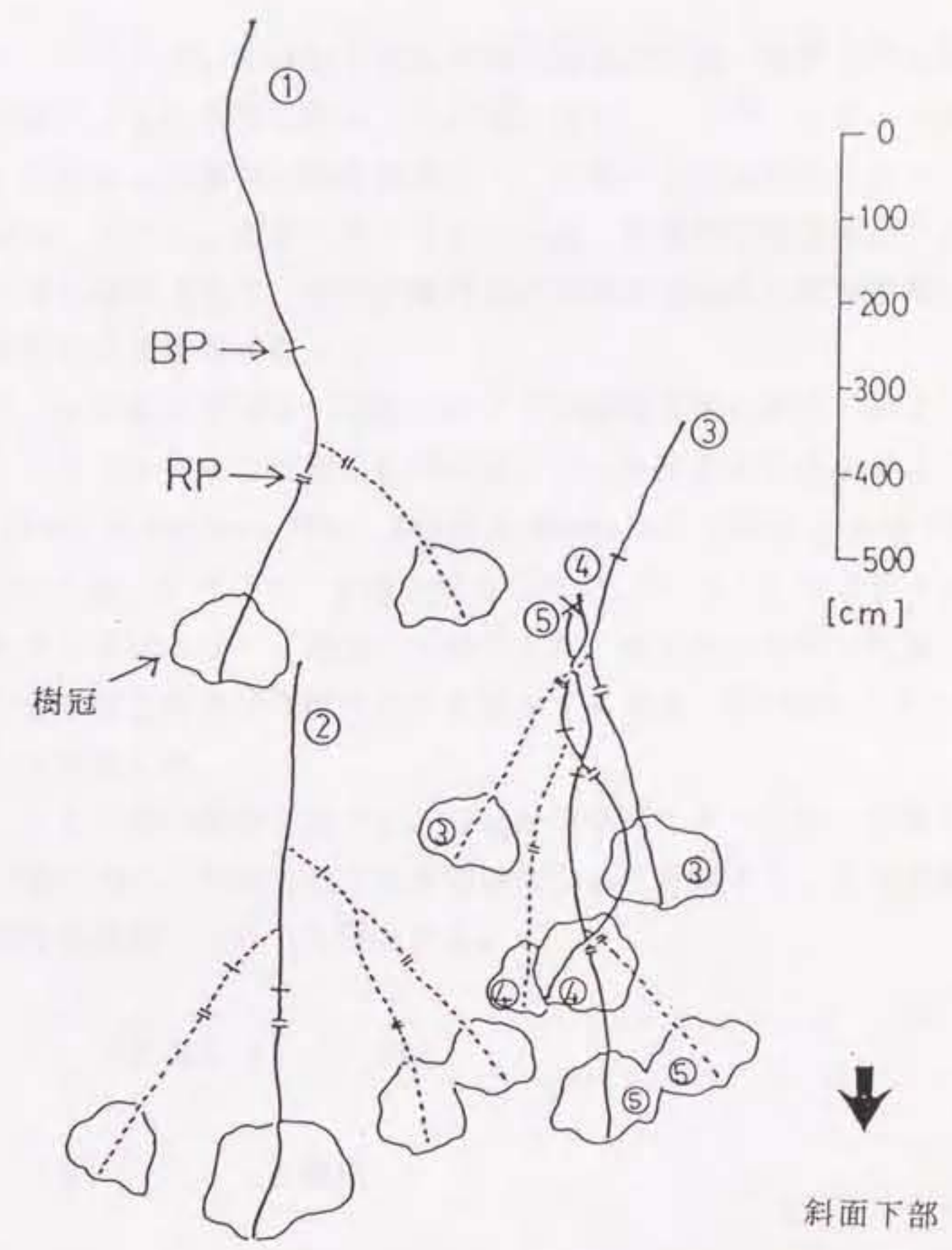


図 6-5. 調査プロット (P3) 内における各測定単木の分布の様子。  
 図中、○印内の数字は、測定木の番号 (Tree1 - 5) を示す。  
 また図中の×印は、Tree4 と Tree5 の各地下幹の間で観察された幹の残骸の位置を示す。

— : 主幹    - - - : 側幹    ☁ : 樹冠  
 + : 地際部 (BP)    ⊥ : 地上幹の立ち上がり部 (RP)

## 第7章. リターフール

### 7-1. はじめに

森林のリターフール、すなわち枝葉の枯死脱落過程は、物質生産においては、光合成生産による収入項に対して支出項に当たり、リターフール量の測定は、つみ上げ法による森林の生産量推定上、必要不可欠な測定項目となる (Shidei & Kira, 1977)。またリターフールは、有機物や無機養分が土壌へ供給される主要な経路であり、その定量的測定は森林生態系の物質循環を理解する上でも重要な研究課題と言える。

リターフールの測定方法は、森林のタイプや研究目的に応じて様々であるが、リタートラップを林床に設置し定期的にリターを回収する方法がよく用いられている (Bray & Gorham, 1964; Satoo & Madgwick, 1981)。本研究では、おもに林分レベルのリターフール量を知る目的で、P1 と P2 のリターフール量を後述するようなトラップを用いて測定した。また枝の年間枯死量を、リターフールの測定と付着枯死枝の回収を併用する方法 (Miyaura & Hozumi, 1988) を用いて測定した。

本章では、以上の測定結果に基づき、両林分の年間リターフール量を推定し、ハイマツ林における枝葉の枯死脱落機構について考察する。また土壌への有機物供給過程の問題についても検討する。

### 7-2. 材料と方法

#### 7-2-1. リターフールの測定

リターフールの測定には、図 7-1 に示すような底をくりぬいた円形のプラスチック製バケツ (高さ 20 cm、開口部面積 299 cm<sup>2</sup>) に、着脱可能な寒冷紗の袋 (20 メッシュ) を取り付けたりタートラップを使用した。1984年 8月31日、各プロットの林床にトラップを10個ずつランダムに設置した。

リターの測定は、1984年 8月31日-1985年10月18日 (期間Ⅰ)、1987年 6月20日-1988年 7月 2日 (期間Ⅱ)、1988年 7月 3日-1989年 7月27日 (期間Ⅲ)、の各測定期間、計 3 年間にわたって行った。

リターの回収は、期間Ⅰでは1985年 10月15日、1985年 6月14日、7月24日、8月29日、10月18日の計 5 回行った。期間Ⅱでは1987年 6月20日、7月16日、8

月20日、9月19日、10月28日、1988年7月2日の計6回行った。期間Ⅲでは1988年7月19日、8月23日、9月14日、10月19日、1989年6月27日、7月27日の計6回行った。

期間Ⅰの場合、回収したリターはトラップごとにハイマツの葉、枝、鱗片葉、樹皮、生殖器官（雌雄花、球果および種子）、虫糞・虫遺体、他の植物体の7項目によりわけて、85°Cで乾燥後、乾重を測定した。

一方、期間Ⅱ、Ⅲで回収したリターについては、ハイマツの葉と枝のみよりわけて、それ以外は一括してその他のリターとし、それぞれの乾重を測定した。

各回収期間内の項目別リターフォール量は、各プロット10トラップの値を平均し、単位土地面積当たりに換算して求めた（表7-1,7-2）。

#### 7-2-2. 枝の年間枯死量の測定

一般に、枝は葉と違って枯死後すぐ脱落せず、ある期間幹に付着しつづけるため、枝のリターフォール量をその枯死量とするにはいくつかの仮定が必要となる（Ogawa, 1977）。Miyaura & Hozumi (1988)、宮浦 (1989) はカラマツ、スギの単木を材料に、枯死後幹に付着した枝を定期的に回収し、枝の枯死量を直接測定する方法を確立した。付着枯死枝の回収作業は、高木の場合技術的に難しいが、矮性のハイマツの場合比較的容易にできることが予想された。そこで、本研究では彼らの方法を用いて、P1 と P2 の枝の枯死量の直接測定を試みた。

まず各プロットにおいて、リタートラップの設置直前（1984年8月30日）にプロット内の地上幹に付着した枯死枝をすべて切断除去し、1年後の1985年8月29日、再度付着した枯死枝を回収し、乾重を測定した。

本論では、この1年間に新たに枯死し幹に付着したままの枝の量（以下新付着枯死枝量 $\Delta D_{DB}$ と呼ぶ）と、この期間内にリタートラップで回収された枝のリター量（ $\Delta L_B$ ）との合計を、次式のように枝の年間枯死量（ $\Delta D_B$ ）と定義した（Miyaura & Hozumi, 1988）。

$$\Delta D_B = \Delta D_{DB} + \Delta L_B \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (7-1)$$

### 7-3. 結果

#### 7-3-1. リターフォール量の季節変化



#### [葉のリターフォール]

P1 と P2 における葉のリターフォール量の季節変化を図 7-2 に示す。リター量は、10トラップ平均のリター量を各回収期間の日数で割った値である。

P1の場合、6月から10月までの無積雪期については、各年とも後半の9月から10月にかけて落葉のピークがみられた(図 7-2A)。P2についても、落葉の多くは9月から10月にかけてみられたが、1985年と1987年では6月から7月にかけてP1に比べると顕著な小ピークが認められた(図 7-2B)。

11月から翌年の5月下旬までは積雪のためリター回収は行われなかった。冬期における落葉量の変化は不明であるが、この期間中の落葉量自体は両プロットともごくわずかであった。

#### [枝のリターフォール]

枝のリターフォール量の季節変化を図 7-3 に示す。P1では、各年とも枝のリター量は9月から10月にかけて最も多く、7月頃極端に少なくなった(図 7-3A)。P2の落枝量も9月から10月頃が最も多く、1985年の場合を除けばやはり7月はかなり少なかった(図 7-3B)。冬期の落枝量はP1に比べてP2の方がやや多く、1987年から1988年の冬にはかなりの量に達した。

なお本研究では、7-2-2.で述べたように1984年と85年の8月下旬に付着枯死枝の回収作業を行った。したがって、今回得られた枝のリターフォールの季節変化の結果に関しては、この枯死枝の切断除去による樹体への生理的な影響が多少は関与している可能性があり、今後吟味する必要がある。

#### [その他のリターフォール]

葉と枝以外のリター項目の細分は、測定期間I(1984-85年)の約1年間しか行っていないが、そのうち両プロットに比較的共通する季節変化がみられた鱗片葉と虫糞・虫遺体のリターフォールの結果を図 7-4 に示す。

鱗片葉のリターフォール量の場合、9月から10月にかけて顕著なピークが現れた(図 7-4A, B)。両プロットのハイマツの当年生葉は、7-8月に展開し、8月下旬頃には展開をほぼ終了する(図 8-2)。したがって、展開前の葉を包む器官である鱗片葉(北村・村田, 1979)の脱落は、葉の展開が終了すると同時に集中的に起こるものと考えられる。

虫糞・虫遺体のリターフォールは、図 7-4C, D に示すように、冬期に少なく、大半は6月から10月までの無積雪期にみられた。とくに8月頃顕著なピークが現れた。これらのリター量に占める虫糞量の割合は50-80%に達し、虫遺体の量をやや上回った。虫遺体の大半は、ササラダニとハバチ科、アワフキムシ科

およびゾウムシ科に属する種で占められていた。

なお総リターフール量の季節変化については、後述するように総リター中葉が占める割合は70-80%に達するため(表7-1,7-2)、図7-2に示した葉のリターフールの季節変化と同様、9-10月にピークがみられた。

### 7-3-2. 年間リターフール量

P1とP2の年間リターフール量( $\Delta L$ : $[\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}]$ )の推定結果を表7-3に示す。期間I(1984年8月31日-85年8月29日)の $\Delta L$ は、表7-1に示した測定期間[1]から[4]までの項目別リター量の合計値より、また期間II(1987年6月20日-88年7月2日)とIII(88年7月3日-89年6日27日)の $\Delta L$ は、それぞれ表7-2に示した測定期間[6]-[10]と[11]-[15]の合計値より推定した。

葉の年間リターフール量( $\Delta L_L$ : $[\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}]$ )は、各プロットとも測定年による大きな違いはなかった。3つの推定期間の $\Delta L_L$ を平均すると、P1では2.20、P2では1.83  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ となり、P2の方がP1に比べて若干少なかった。

枝の年間リターフール量( $\Delta L_B$ : $[\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}]$ )については、葉の場合に比べるとその年変動は相対的に大きく、各プロットとも期間IIの $\Delta L_B$ は他の期間の2-4倍に達した。またプロット間で比較すると、P2の方がP1よりも2-3倍多く、葉の場合とは逆の傾向にあった。

その他のリターの年間リターフール量( $\Delta L_O$ : $[\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}]$ )については、P1の期間Iの場合を除くと、測定年あるいはプロット間での差はあまりみられず、0.3-0.5  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ の範囲にあった。P1の期間Iの $\Delta L_O$ が極端に多くなった原因は、1985年8月に生殖器官、とくに球果の落下が集中的に起こったためである(表7-1)。

年間総リターフール量( $\Delta L$ : $[\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}]$ )は、P1の期間Iの場合を除くと、各プロットとも年変動は小さく、P1では2.7-3.0、P2では2.2-2.5  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ の範囲にあった。そのうち大部分は葉のリターによるもので、表7-3に示すように、総リター量に占める葉のリター量の割合( $\Delta L_L/\Delta L$ )は、70-80%に達した。

### 7-3-3. 枝の年間枯死量

枝の年間枯死量 $\Delta D_B$ の推定結果を表7-4に示す。新付着枯死枝量 $\Delta D_{DB}$ は、

P1 が 0.26、P2 が 0.25  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$  とほぼ一致した。一方、同期中の枝のリターフォール量  $\Delta L_B$  は、P1 が 0.03、P2 が 0.12  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$  と P2 の方がやや上回った。その結果、式 (7-1) で定義したように、 $\Delta D_{DB}$  と  $\Delta L_B$  の和として推定された枝の年間枯死量  $\Delta D_B$  は、P2 の方が P1 をやや上回った。

しかし、枝の年間枯死量に占める新付着枯死枝量の割合 ( $\Delta D_{DB}/\Delta D_B$ ) は、表 7-4 に示すように、P1 で 90% に、P2 でも 68% に達しており、枯死した枝の半分以上は少なくとも 1 年以上脱落せず、幹に付着し続けるものと思われる。

## 7-4. 考察

### 7-4-1. 測定方法上の問題点

ハイマツ林のリターフォールの測定は、本研究が最初と思われる。今回使用したトラップ (開口部面積  $299 \text{ cm}^2$ ) は、他の森林でリターの測定によく用いられるトラップ (開口部面積  $1 \text{ m}^2$ ) (依田, 1971) よりもかなり小型である。そこで、ここでは測定に使用したトラップのサイズや個数が適切であったかどうか検討する。

表 7-1、7-2 には、各プロット 10 個のトラップにおけるリターフォール量のばらつき具合をみるために算出した、各測定期間のリター量の変動係数を項目別に示した。葉のリター量に関する変動係数は、一部の測定期間を除くと、P1 では 20-50%、P2 では 30-60% の範囲にあった。これは、ヒノキ人工林で 21 個のトラップ (開口部面積  $1 \text{ m}^2$ ) を用いた測定で得られた葉のリター量の変動係数の範囲、20-45% (萩原, 1978) とほぼ同じ程度であり、葉のリター量測定に関しては、サイズ、個数ともにほぼ妥当であったと考えられる。

一方、他の項目のリター量では、とくに樹皮や生殖器官の変動係数が大きかった (表 7-1)。また枝のリターの場合、10 トラップすべてで回収されなかった期間が 16 の測定期間のうち半分以上に達した。しかし他の森林においても、葉以外の枝などのリター量は、トラップの設置方法などによりトラップ間でかなり変動することが知られている (Saito, 1977)。また本研究の場合、プロットの土地面積当たりのトラップの開口部総面積は約 5% に達し、一応林分リターフォール量を推定する上で目安とされる約 1% は上回っていた (依田, 1971)。したがって、葉以外のリター量の場合、その林分量を推定する上では、今回用いたトラップ数はとくに不十分ではなかったと考えられる。

しかし、今回用いたトラップの開口部の面積と位置 (地上高 20 cm) では、大枝や匍伏幹から脱落する樹皮や虫糞・虫遺体などのリターは十分回収しきれ

ていないと思われる。今後これらのリターを測定するためには、トラップの形状を改良するか、あるいは林床に一定面積のシートを敷きつめて測定する方法（宮浦，1989）を用いる必要があるだろう。

#### 7-4-2. ハイマツ林のリターフォール機構

P1 と P2 の葉の年間リターフォール量  $\Delta L_L$  は、P1 の方が若干多いが、推定期間 I-III の 3 年間を通じて、 $2 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$  前後とおおむね安定した値が得られた（表 7-3）。日本の常緑針葉樹林における年間落葉量は、およそ  $2-4 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$  の範囲にある（Saito, 1977）。亜高山帯針葉樹林ではやや少なく、八ヶ岳のシラビソ・オオシラビソ林で  $2.2 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ （Kimura, 1963）、志賀山のコメツガ林で  $1.8 - 2.1 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ （Oshima et al., 1977）と報告されている。P1、P2 両プロットのハイマツ林の年間落葉量は、亜高山帯林の年間落葉量に近く、常緑針葉樹林としては比較的少ない方と言える。

森林における落葉は、生育期間の開始と終了のどちらかの時期に集中する場合が多い（Saito, 1977）。北半球の常緑針葉樹林については、秋季落葉型に属するものが比較的よく知られている（Bray & Gorham, 1964; 只木・蜂屋, 1968）。P1 と P2 における葉のリターフォール量のピークは 9-10月に現れ（図 7-4）、他の多くの針葉樹林と同様に、生育期間の終了する秋に落葉が集中することが示された。

常緑針葉樹林において落葉が秋期に起こることは、古い葉が夏の生育期間中光合成を行ってから枯死することを意味し、物質生産上きわめて合理的な落葉機構と言える。このような考えに基づくと、他の常緑針葉樹に比べて当年生葉の展開時期が 7月から 8月下旬とかなり遅いハイマツの場合（図 8-2）、落葉が 9月以降に起こることは、物質生産上ことさら重要な意義を持つものと思われる。

#### 7-4-3. リターフォールによる土壌への有機物供給過程

P1 と P2 では年間総リターフォール量に占める落葉量の割合は 70-80% に達し、枝のリター量の割合は数%であった（表 7-3）。一方、P1 や P2 と標高的にも近い亜高山帯のモミ林やコメツガ林では、総リター量に占める葉と枝の割合は、ほぼ 1:1 と報告されている（Kimura, 1963; Oshima et al., 1977）。これらの亜高山帯の常緑針葉樹林と比べると、本研究のハイマツ林では総リター量のうち落葉量の占める割合は顕著に大きい。このことは、リターフォール

による有機物や無機養分の土壌への供給には、葉のリターが中心的な役割を担っていることを示唆している。

土壌調査が行われた P1 では、2-2-1. で述べたように、A<sub>0</sub>層は厚さ約 8 cm に達し、その有機物蓄積量は約 50 ton ha<sup>-1</sup>と推定された(肘井, 1989)。P1 の年間総リターフォール量 $\Delta L$ を推定期間 I-III の 3 年間で平均すると約 3.1 ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>になる(表 7-3)。この年間総リター量の平均値を、仮に土壌への有機物供給速度と考えると、この値を有機物蓄積量 50 ton ha<sup>-1</sup>で割った値は土壌有機物の分解率を示し、約 0.06 y<sup>-1</sup>と推定される。この分解率の値は、森林としてはきわめて小さく(依田, 1971)、P1 のハイマツ林における土壌有機物の分解は非常に緩やかであることが推察される。

冷温帯の針葉樹林では、土壌への有機物あるいは窒素などのミネラルの供給は、リターフォールとともに根の枯死分解が重要な役割をはたしていることが知られている(Vogt et al., 1986)。ハイマツの場合、6-4-1. で述べたようにその地下部は、不定根とともに現存量が 60-100 ton ha<sup>-1</sup>と推定される地下幹で構成されている。したがって、土壌生態系を含むハイマツ林の物質循環に関してさらに理解を深めるためには、リターフォール以外に、今後このような地下部非同化器官の枯死、分解による土壌への有機物供給過程についても研究を進める必要があるだろう。

表7-1. P1 および P2 における1984年 8月 31日から1985年 10月 18日までの各測定期間の項目別リター  
 フォール量。リター量の数値はプロット当たり 10 個のトラップの算術平均値を示す。カッコ内の  
 数値は変動係数[%]を示し、10 トラップすべてで測定されなかった項目、期間については省略した。

プロット	項目	測定期間 <sup>1)</sup> 日数	項目別リターフォール量 [kg ha <sup>-1</sup> period <sup>-1</sup> ]					
			[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	
[ P1 ]	葉		1438.14 (24)	382.29 (30)	111.43 (26)	81.67 (21)	2244.33 (25)	
	枝		12.86	15.07	0	5.02	33.32 (93)	
	鱗片葉		227.79 (12)	80.80 (16)	28.80 (19)	7.13 (35)	146.53 (13)	
	樹皮		26.85 (212)	42.83 (114)	7.20 (76)	5.42 (188)	8.57 (95)	
	生殖器官 <sup>2)</sup>		24.98 (114)	8.00 (67)	3.38 (79)	1032.95 (82)	110.03 (122)	
	虫糞・虫遺体		3.11 (62)	0.77 (65)	1.18 (103)	1.78 (45)	1.91 (62)	
	他の植物体 <sup>3)</sup>		28.11	25.38	2.97	0	28.53	
	合計 <sup>4)</sup>		1761.84	555.14	154.96	1133.97	2573.22	
	[ P2 ]	葉		447.68 (36)	553.70 (45)	584.90 (43)	394.84 (54)	1642.66 (36)
		枝		19.02	55.55 (115)	16.01	25.28	57.29 (148)
鱗片葉			129.32 (41)	52.13 (42)	14.00 (38)	7.27 (59)	106.88 (50)	
樹皮			8.07 (91)	21.87 (77)	8.57 (65)	1.77 (86)	4.82 (75)	
生殖器官 <sup>2)</sup>			0.30	0.20	0	8.97	102.62	
虫糞・虫遺体			1.71 (126)	0.20 (100)	1.00 (97)	1.84 (77)	1.68 (98)	
他の植物体 <sup>3)</sup>			33.55	12.52	1.00	0	14.60	
合計 <sup>4)</sup>			639.65	676.17	625.48	439.97	1930.55	

<sup>1)</sup>: [1] 1984年 8月31日-10月15日, [2] 10月16日-1985年 6月14日, [3] 6月15日-7月24日,

[4] 7月25日-8月29日, [5] 8月30日-10月18日。

<sup>2)</sup>: ハイマツの雌雄花、球果、種子を含む。

<sup>3)</sup>: 他樹種 (おもにオオシラビソ、ダケカンバ、ミヤマハンノキ) の枝葉。

<sup>4)</sup>: 各項目のリター量を、測定期間ごとに総和した値。

表7-2. P1 および P2 における1987年 6月 20日から 1989年 7月 27日までの各測定期間の葉、枝および  
 その他のリターフェオール量。リター量の数値はプロット当たり 10 個のトラップの算術平均値を示す。  
 カッコ内の数値は変動係数[%]を示し、10 トラップすべてで測定されなかった項目、期間については省略した。

プロット	項目	測定期間 <sup>1)</sup>	リターフェオール量 [kg ha <sup>-1</sup> peiord <sup>-1</sup> ]												
			[6]	[7]	[8]	[9]	[10]	[11]	[12]	[13]	[14]	[15]	[16]		
		日数	27	35	30	39	248	17	35	22	35	22	35	251	30
[ P1 ]	葉		71.54 (48)	74.02 (30)	1448.56 (21)	655.85 (41)	82.86 (31)	26.44 (49)	34.86 (96)	677.98 (40)	1379.34 (24)	155.75 (31)	67.00 (54)		
	枝		10.29	0.99	13.88	56.63 (64)	32.43	0	0	1.60	12.90	38.15	15.56		
	その他 <sup>2)</sup>		16.14 (45)	40.09 (162)	104.30 (21)	259.89 (32)	112.78 (20)	10.70 (93)	15.49 (38)	33.44 (27)	217.65 (23)	143.22 (27)	59.96 (47)		
	合計		97.97	115.10	1566.74	972.37	228.07	37.14	50.35	713.02	1609.89	337.12	142.52		
[ P2 ]	葉		385.50 (24)	173.19 (30)	653.91 (38)	319.27 (75)	191.89 (54)	83.94 (30)	115.93 (28)	809.06 (37)	608.49 (59)	189.36 (66)	150.29 (29)		
	枝		24.79	2.37	11.27	67.60 (87)	299.61 (90)	0	0.82	20.15	23.87	50.93	15.18		
	その他 <sup>2)</sup>		26.63 (86)	23.71 (29)	70.40 (40)	175.01 (42)	90.42 (45)	11.58 (80)	45.52 (205)	28.44 (43)	138.64 (37)	110.71 (35)	26.48 (36)		
	合計		436.92	199.27	735.58	561.88	581.92	95.52	162.27	857.65	771.00	351.00	191.95		

<sup>1)</sup>: [6] 1987年 6月20日- 7月16日, [7] 7月17日- 8月20日, [8] 8月21日- 9月19日, [9] 9月20日-10月28日, [10] 10月29日- 1988年 7月 2日,  
 [11] 7月 3日- 7月19日, [12] 7月20日- 8月23日, [13] 8月24日- 9月14日, [14] 9月15日-10月19日, [15] 10月20日- 1989年 6月27日,  
 [16] 6月28日- 7月27日。

<sup>2)</sup>: ハイマツの鱗片葉、樹皮および生殖器官と虫糞・虫遺体、他の植物体の各リターをすべて含む (表 7-1 参照)。

表7-3. P1 および P2 における年間リターフオール量の推定値。

単位:[ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]

推定期間 <sup>1)</sup> 日数	I 364	II 379	III 360
[ P1 ]			
葉 $\Delta L_L$	2.01 ( 55.8)	2.33 ( 78.5)	2.27 ( 82.8)
枝 $\Delta L_B$	0.03 ( 0.9)	0.11 ( 3.7)	0.05 ( 1.9)
その他 <sup>2)</sup> $\Delta L_O$	1.56 ( 43.3)	0.53 ( 17.8)	0.42 ( 15.3)
合計 <sup>3)</sup> $\Delta L$	3.60 (100.0)	2.97 (100.0)	2.74 (100.0)
[ P2 ]			
葉 $\Delta L_L$	1.96 ( 82.4)	1.72 ( 68.3)	1.81 ( 80.8)
枝 $\Delta L_B$	0.12 ( 5.0)	0.41 ( 16.3)	0.10 ( 4.5)
その他 <sup>2)</sup> $\Delta L_O$	0.30 ( 12.6)	0.39 ( 15.4)	0.33 ( 14.7)
合計 <sup>3)</sup> $\Delta L$	2.38 (100.0)	2.52 (100.0)	2.24 (100.0)

<sup>1)</sup>: 期間 I は、1984年 8月31日-1985年 8月29日、IIは1987年 6月20日-1988年 7月 2日、IIIは1988年 7月 3日-1989年 6月27日をそれぞれ示す。

<sup>2)</sup>: ハイマツの鱗片葉、樹皮、生殖器官と虫糞・虫遺体、その他の植物体を含む (表 7-1 参照)。

<sup>3)</sup>: 年間リターフオール量 ( $\Delta L = \Delta L_L + \Delta L_B + \Delta L_O$ ) を示す。なおカッコ内の数値は、 $\Delta L$ に占める $\Delta L_L$ 、 $\Delta L_B$ 、 $\Delta L_O$ の割合[%]を示す。



表7-4. P1 および P2 の推定期間 I (1984年 8月31日 - 1985年 8月29日) における枝の年間枯死量の推定値。

単位:[ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]

	P1	P2
新付着枯死枝量 $\Delta D_{DB}$	0.26 (90)	0.25 (68)
年間リターフオール量 $\Delta L_B$	0.03 (10)	0.12 (32)
枝の年間枯死量 $\Delta D_B$ <sup>1)</sup>	0.29 (100)	0.37 (100)

<sup>1)</sup>:枝の年間枯死量は、式(7-1)、 $D_B = \Delta D_{DB} + \Delta L_B$ で定義される。なおカッコ内の数値は、 $\Delta D_B$ に占める $\Delta D_{DB}$ 、 $\Delta L_B$ の割合[%]を示す。



図 7-1. リターフール測定に用いたリタートラップ (P1:1985年 8月29日撮影)。

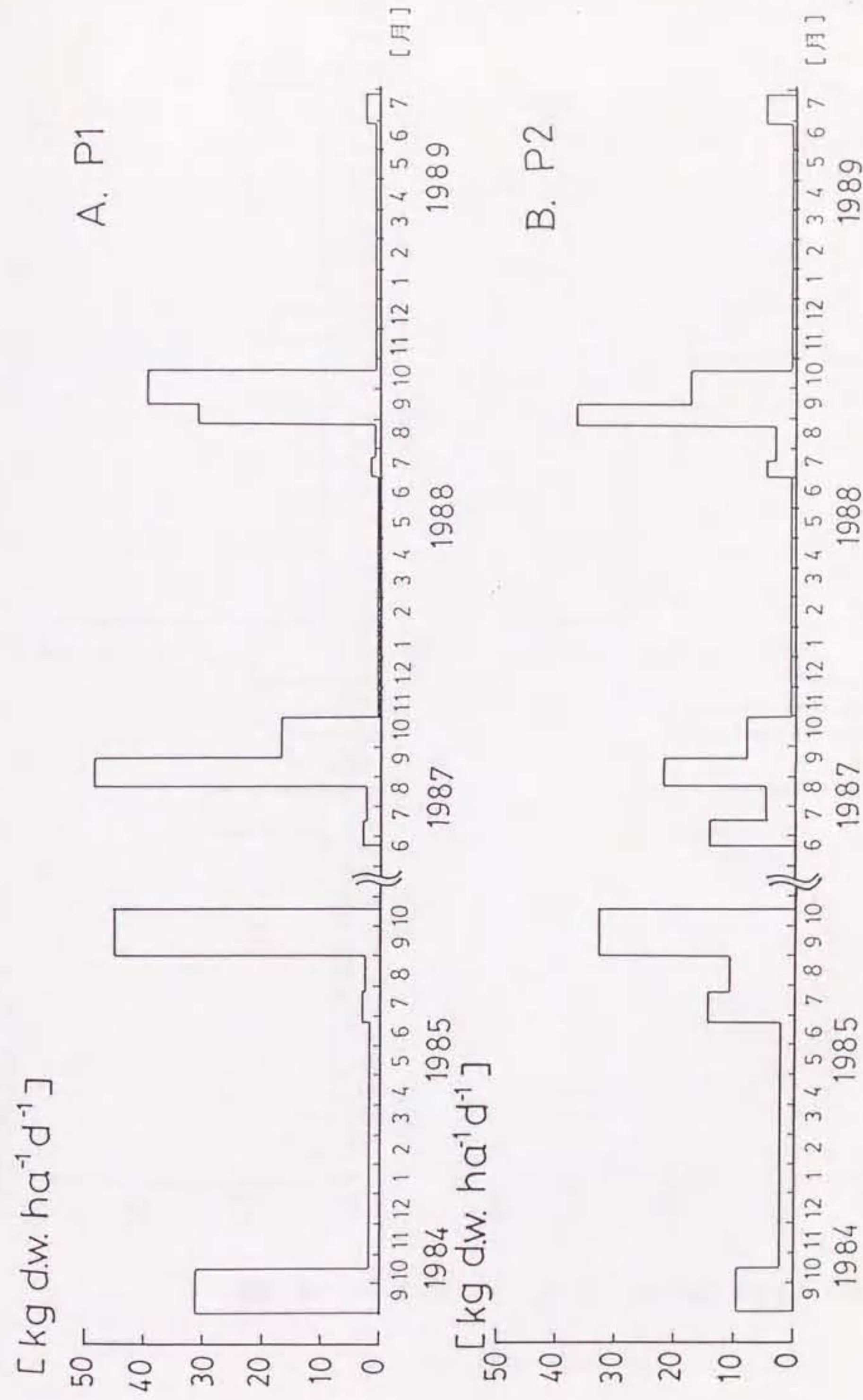


図 7-2. P1 および P2 における葉の年平均リターフオールの季節変化 (1984年 8月31日-1985年10月18日、1987年 6月20日-1989年 7月27日)。  
A. P1 の葉のリターフオール。 B. P2 の葉のリターフオール。

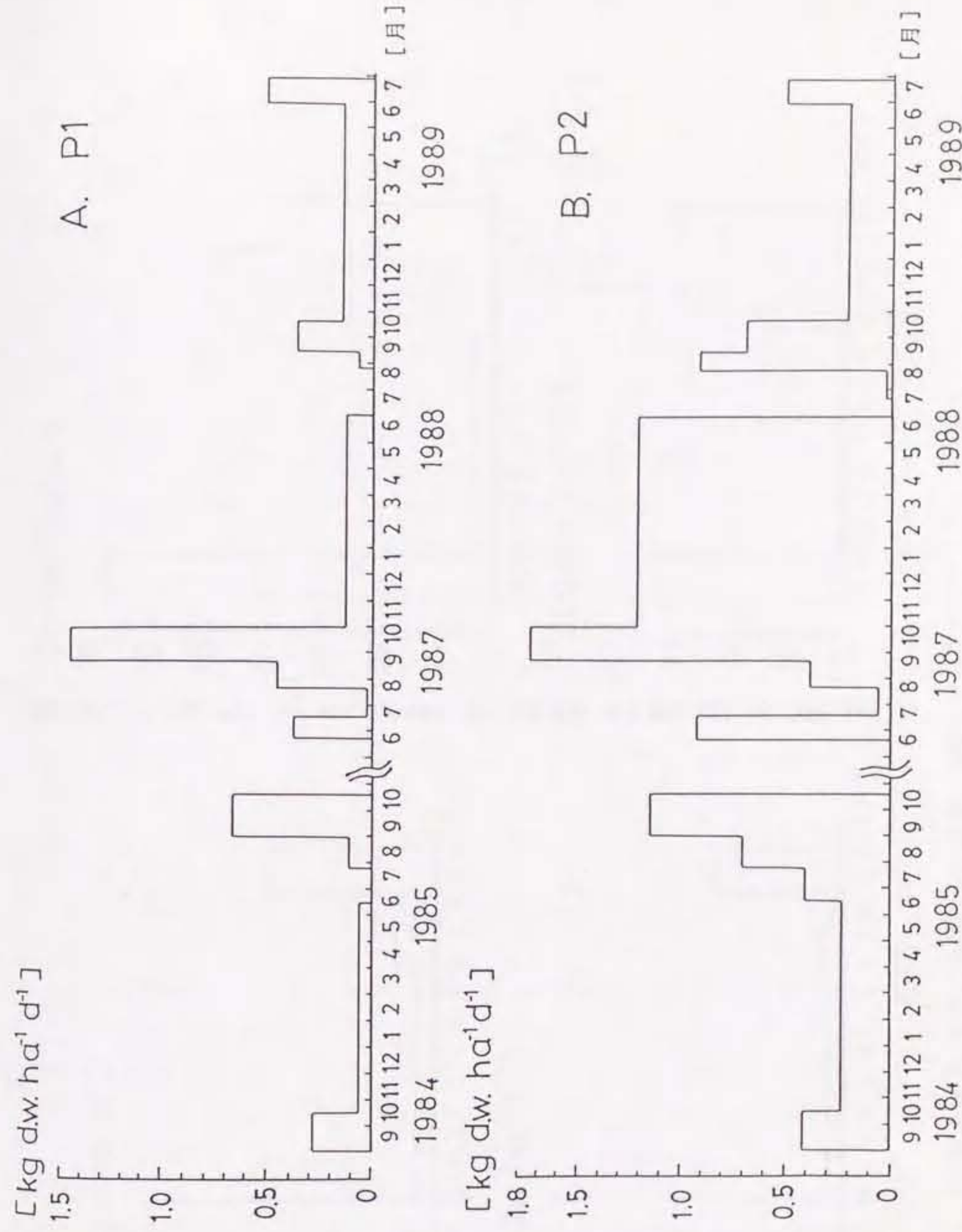


図 7-3. P1 および P2 における枝の日平均リターフオール量の季節変化 (1984年 8月31日-1985年10月18日、1987年 6月20日-1989年 7月27日)。  
A. P1 の枝のリターフオール。 B. P2 の枝のリターフオール。

枝の日平均リターフオール量

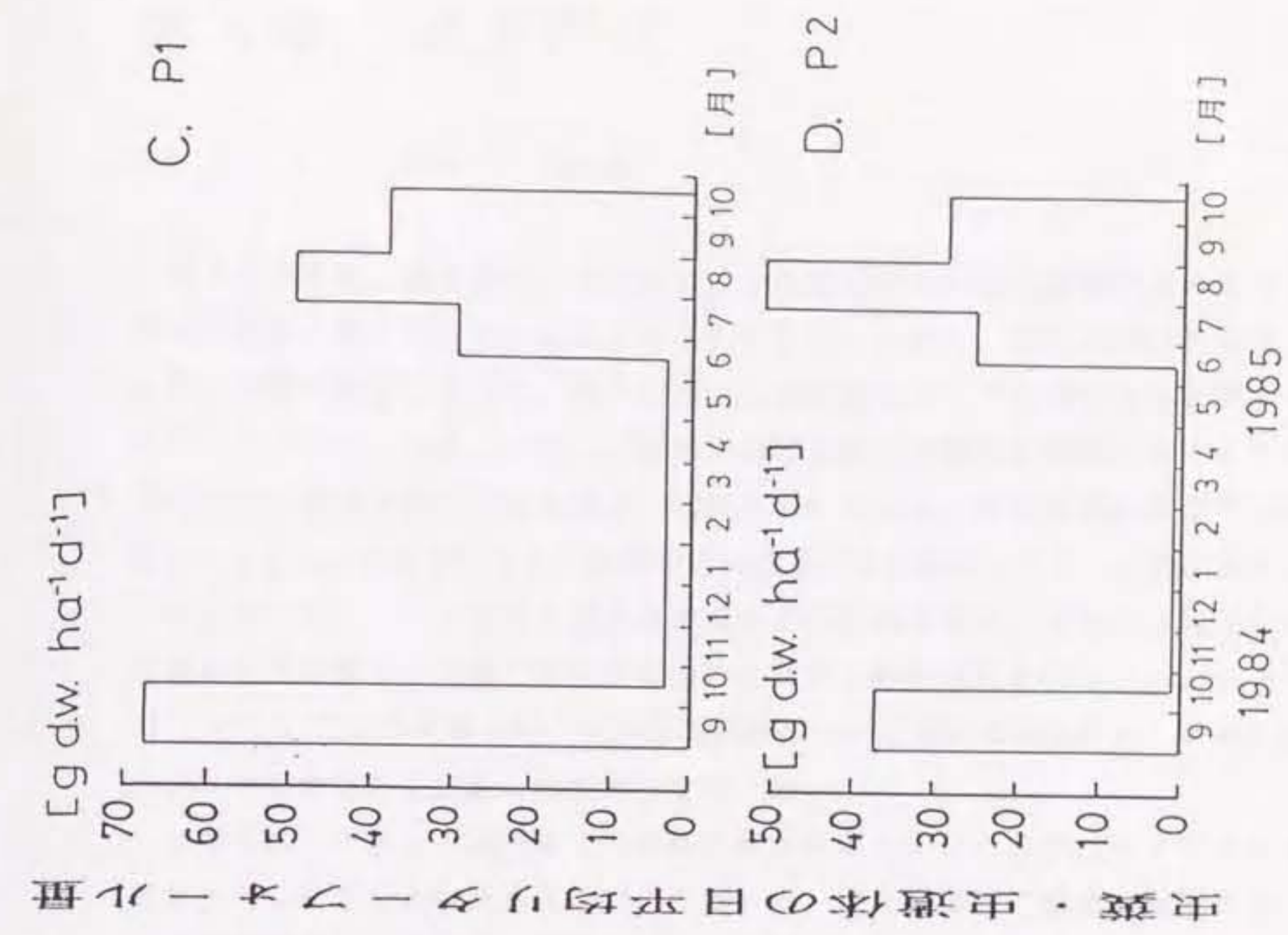
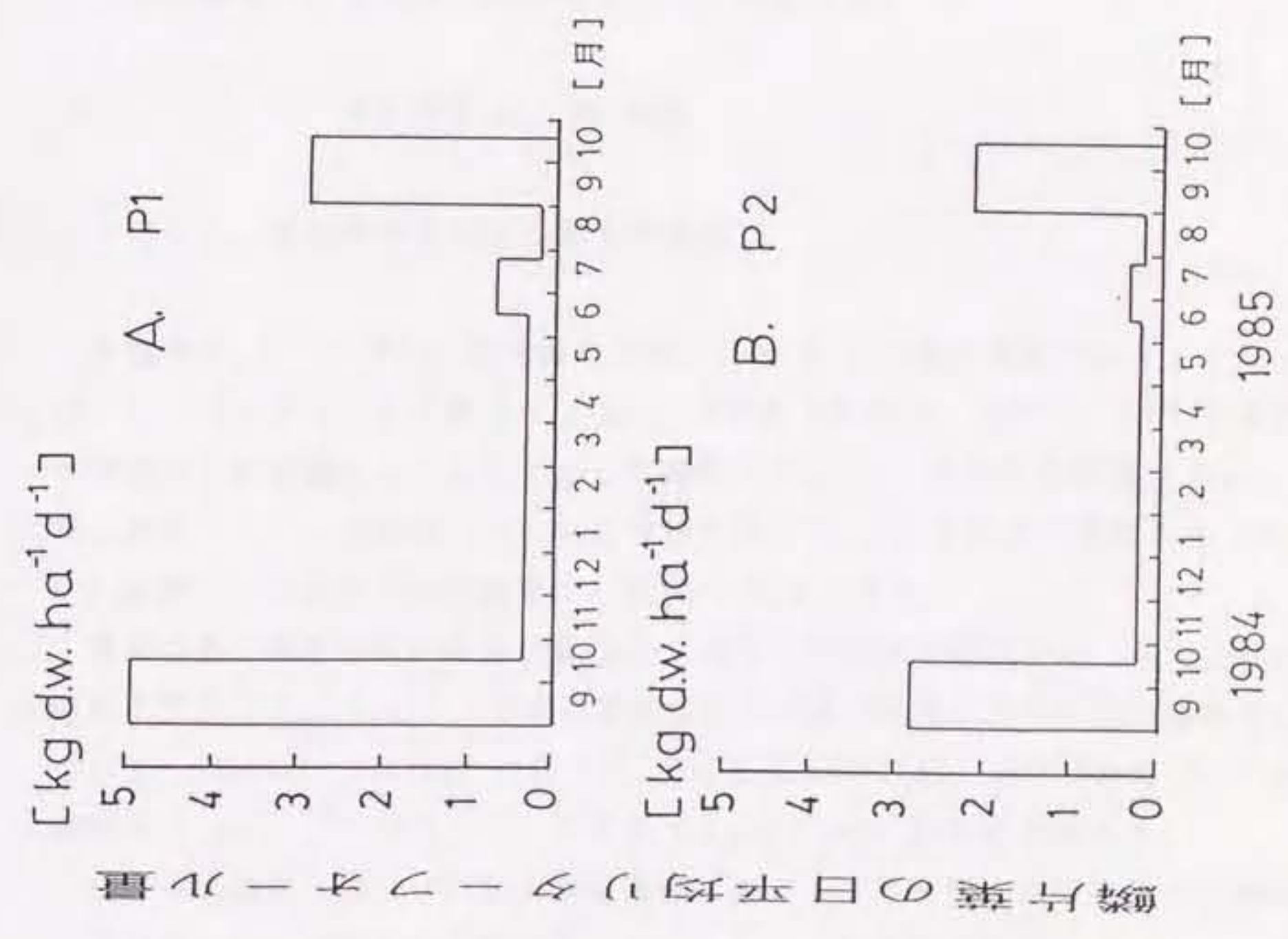


図 7-4. P1 および P2 における鱗片葉と虫糞・虫遺体の日平均リターフオール量の季節変化 (1984年 8月31日-1985年10月18日)。  
 A. P1 の鱗片葉のリターフオール。 B. P2 の鱗片葉のリターフオール。  
 C. P1 の虫糞・虫遺体のリターフオール。 D. P2 の虫糞・虫遺体のリターフオール。

## 第8章. 成長様式

### 8-1. はじめに

樹木の成長は、基本的には光合成によって固定された同化産物が葉や非同化部の各器官へ配分されることで支えられている。しかし、同化産物の各器官への配分過程は樹種によって、また樹木の生育段階によっても異なることが知られている(只木・蜂屋, 1968)。樹木や森林全体の物質生産機構をこのような同化産物の配分過程の問題も含めて理解するためには、葉や非同化部などの器官レベルにおける季節的あるいは経年的な成長様式を把握しておく必要がある。

本研究では、ハイマツ地上幹の新梢部分の季節的な変化、すなわち当年生の枝葉の伸長展開と、旧葉の枯死脱落過程に関する野外調査を行った。また 4-2-3.、4-2-4. で述べた地上幹と匍伏幹の試料について樹幹解析を行い、非同化部の経年的な伸長および肥大成長過程を調べた。

本章では、これらの調査および解析結果から明らかにされた、ハイマツの各器官レベルにおける成長過程について述べる。また当年生の枝葉の展開パターンや葉の寿命と生育条件との関係について検討する。

### 8-2. 材料と方法

#### 8-2-1. 新梢の伸長成長に関する測定

本調査は、P1 と P2 の固定調査プロットと 4 つの補足調査プロット (H0、UN、US、N0) で行った (表 2-1, 2-2)。1987年 6月19日、各プロットで 5 本ずつ測定地上幹を選定し、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 ( $H$ ) および葉下高 ( $H_L$ ) をそれぞれ測定した (図 4-1 参照)。これらの測定結果は、表 8-1 にまとめた。

新梢成長に関する測定項目を図 8-1 に示す。1987年の調査では、各地上幹の当年生枝長 ( $I_{NS}$ : [cm])、旧葉付着幹長および幹付着最古旧葉年数の各項目について、6月19日、7月16日、8月 1日、8月20日、9月18日、10月28日の計 6 回測定を行った。10月28日には、冬芽長 ( $I_{BUD}$ : [cm]) の測定も行った。

1988年の調査では、1987年の測定項目に加えて、冬芽長、当年生葉の着葉数 (短枝数) および当年生葉長の測定も行った。当年生葉の葉長については、マーキングした短枝 10本分の各針葉長の測定値を算術平均して、各地上幹の当年

生葉長 ( $I_{NL}$ : [cm]) とした。1988年の測定は、5月26日、7月2日、7月19日、8月3日、8月23日、9月14日、10月20日の計7回行った。

なお1988年5月26日の調査時には、P1とP2以外の各プロットでは残雪のため上記の測定を行うことができなかった。当日、これらのプロットで測定された積雪量、すなわち2-2-3.で定義された雪面から地表面までの深さ $Z_2$ は、H0が50 cm、UNが40-50 cm、USが100 cm、NOが100-120 cmであった。

#### 8-2-2. 樹幹解析

##### [試料地上幹の樹幹解析]

4-2-3.で述べた1984年の試料地上幹10本(TS1~10)からは、各地上幹の幹長に応じて、立ち上がり部から梢端部に向けて10-25 cm間隔で樹幹解析用の円板(厚さ2-3 cm)を採取した。

各円板について、最大半径を基準とする4方向の半径に沿って5年ごとの年輪幅(0.01 mm単位)を実体顕微鏡を用いて測定した。4方向の年輪幅の測定値を算術平均して5年ごとの平均半径を求め、各地上幹の5年おきの皮なし材積( $V_s'$ : [cm<sup>3</sup>])を、式(4-1)のスマリアン式を用いて算出した。

##### [試料匍伏幹の樹幹解析]

4-2-4.で述べた1984年の試料匍伏幹10個(CS1~10)からは、各試料のほぼ中央部から円板(厚さ2-3 cm)を採取した。各円板については、上で述べた試料地上幹の場合と同じ手順で年輪幅の測定を行い、5年ごとの平均半径を求めた。

### 8-3. 結果

#### 8-3-1. 新梢の伸長成長の季節変化

##### [当年生枝、当年生葉および冬芽の伸長]

各プロットの測定地上幹5本の当年生枝長 $I_{NS}$ 、当年生葉長 $I_{NL}$ および冬芽長 $I_{BUD}$ の平均値の季節変化を図8-2に示す。

P1の地上幹の場合、当年生枝は6月上旬から7月下旬にかけて急激に伸長し、8月上旬には伸長をほぼ終了した。当年生葉は、当年生枝の場合に比べると約1ヶ月遅い7月から8月下旬にかけて急激な伸長が認められた。冬芽は7月から10月下旬まで緩やかに伸長し続けた。

他のプロットの地上幹に関しても、当年生の枝葉の伸長開始と終了時期につ

いては、P1 の場合とおおむね一致した。しかし伸長を終えた10月時点で当年生枝長と当年生葉長の各値をみると、P1 や P2 では大きく、UN や H0 ではこれらのプロットの半分程度と、プロット間で顕著な差が認められた。

#### [冬芽長と枝葉の伸長量の関係]

図 8-3A は、各測定地上幹の1987年10月下旬における冬芽長  $I_{\text{BUO}}$  と翌年(1988年)の10月下旬における当年生枝長  $I_{\text{NS}}$  の関係を示したものである。両者の間には、両対数軸上で直線関係が成立した。

また1987年10月の冬芽長と翌年の当年生葉の着葉数(短枝数)、葉長  $I_{\text{NL}}$  との間にも同様な関係が認められた(図 8-3B, C)。これらの関係は、新梢の枝葉の伸長量が、基本的には前年秋に形成された冬芽の大きさに依存していることを示唆している。

#### [旧葉の脱落過程]

各プロットの測定地上幹 5 本の旧葉付着幹長と幹付着最古旧葉年数の平均値の季節変化を図 8-4 に示す。各プロットとも、旧葉付着幹長と付着旧葉年数は、ともに 8-9 月にかけて集中的に減少した。これらの値の減少時期は、1987年と1988年ではほぼ一致した。

旧葉付着幹長の減少量はプロット間でかなり異なったが、付着旧葉年数の減少はいずれのプロットも約 1 年であった。このことは、生育期間中に枯死、脱落する葉は、各地上幹の最も古い葉齢に属する葉であることを示している。

このような地上幹に付着する葉の観察から認められた旧葉の枯死、脱落時期は、図 7-2 に示したように P1 と P2 の各林分で認められた葉のリターフォールの集中する時期、すなわち 8月下旬から 9月にほぼ一致した。

#### 8-3-2. 地上幹の伸長成長の経年変化

樹幹解析を行った試料地上幹10本における 5 年ごとの年平均伸長量の経時変化を図 8-5 に示す。各試料とも、年平均伸長量は観測開始時から現在(1984年)に至るまで  $2-7 \text{ cm y}^{-1}$  の範囲で変動し、時間の経過に伴い伸長量が減少あるいは増加するといった一定の傾向は認められなかった。

伸長量の時期的な変化については、P1 の各試料の場合、25-30 年前に伸長量が小さくなるなどかなり類似した傾向にあった(図 8-5A)。しかし、P2 の各試料については、このような伸長成長の同調性は不明瞭であった(図 8-5B)。

図 8-6 は、各試料地上幹の立ち上がり部の現在(1984年)の年齢と地上幹長



Lの関係を示したものである。両者の間には、図中に示すような直線関係が認められた。この直線の傾きから、P1、P2 両林分のハイマツ地上幹における平均的な年伸長量は、 $4.0 \text{ cm y}^{-1}$ と推定された。

### 8-3-3. 地上幹および匍伏幹の肥大成長の経年変化

樹幹解析を行った試料地上幹のうち、1984年現在の立ち上がり部年齢が比較的古い試料 3 本 (TS3,4,5) について、立ち上がり部の円板試料で測定された 5 年ごとの年平均直径成長量の経時変化を図 8-7A に示す。同様に、年齢の古い試料匍伏幹 3 本 (CS7, 8,10) における 5 年ごとの年平均直径成長量の経時変化を図 8-7B に示す。

試料地上幹の場合、その直径成長量は 10-20 年前に一時的に大きくなったが、全体的には、観測時点からの年数の経過とともに徐々に減少する傾向を示した (図 8-7A)。試料匍伏幹についても、直径成長量は現在に近づくほど小さくなった (図 8-7B)。しかし、1979年から1984年までの最近 5 年間の年平均直径成長量は、地上幹の方が、匍伏幹よりも 2 倍程度大きかった。

### 8-3-4. 地上幹の材積成長

図 8-8A は、試料地上幹のうち、P1 の試料 5 本 (TS1~5) について 5 年ごとの皮なし材積 ( $V_s'(t) : [\text{cm}^3]$ ) の経時変化を表したものである。約 20 年前から現在 (1984年) までの間では、各地上幹の  $t - V_s'(t)$  関係は片対数軸上ではほぼ直線となり、指数関数的な材積成長を示した。

図 8-8B には、これらの地上幹における測定間隔 5 年ごとの皮なし材積の相対成長速度 ( $RGR_v : [\text{y}^{-1}]$ ) の経時変化を示した。 $RGR_v$  は次式を用いて算出した。

$$\begin{aligned} RGR_v &= \frac{1}{V_s'} \cdot \frac{dV_s'}{dt} = \frac{d \ln V_s'}{dt} \\ &\doteq \frac{\ln V_s'(t) - \ln V_s'(t-5)}{5} \quad [\text{y}^{-1}] \quad (8-1) \end{aligned}$$

上式中、 $V_s'(t)$  は時間  $t$  における皮なし材積  $[\text{cm}^3]$  を示す。

図 8-8A で  $V_s'(t)$  が指数関数的な成長を示した最近 20 年位の間では、各地上幹の  $RGR_v$  の値は  $0.05-0.1 \text{ y}^{-1}$  の範囲にあった。ただし、立ち上がり部

年齢が 50 y 以上の比較的古い地上幹 (TS4,5) については、図 8-8B 中矢印で示すように一時的に  $RGR_v$  が高くなる時期が認められた。TS4 と TS5 におけるこの時期は、それぞれ 25年前と 30年前頃であった。この時期、両地上幹の材積成長曲線も微妙に変化しており (図 8-8A)、これらのハイマツ地上幹では、いわゆる成長曲線ののりかえ (Hozumi, 1987) が起こっていることが推察される。

#### 8-4. 考察

##### 8-4-1. ハイマツ新梢の成長パターンと立地条件の関係

ハイマツ新梢の枝葉の展開、成長の時期は、標高や斜面方位の異なる 6ヶ所のプロット間であまり違いがみられず、当年生枝の急激な伸長は 6-7 月に、また当年生葉の伸長は 7-8 月にかけて観察された (図 8-2)。本研究で得られたこの伸長時期は、調査地域南部に位置する千畳敷 (図 2-1) のハイマツについて測定された結果 (氏原ほか, 1975) とほぼ一致した。

アカマツやクロマツなど低地に生育するマツ類の場合、当年生枝および当年生葉が急激に伸長する時期は、それぞれ 4-5月、6-7月とされている (田中ほか, 1976; 大島ほか, 1976; 永津, 1986)。ハイマツの新梢成長は、時期的にはこれらのマツに比べるとかなり遅い。この原因としては、本研究のハイマツ林では 2-3-2., 8-2-1. で述べたように 5月頃まで積雪下にあることが考えられる。

図 8-9 は、各プロットの群落高と 1987年、1988年各年の 10月下旬におけるプロット平均の当年生枝長  $l_{NS}$ 、当年生葉長  $l_{NL}$  および幹付着最古旧葉年数の関係を示したものである。当年生の枝葉の伸長量は、群落高が高いプロットほど大きくなる傾向にあった (図 8-9B,C)。一方、付着旧葉年数はこの逆の関係にあり、群落高が 50 cm 以下の UN、H0 の各プロットの方が、群落高が 100 cm 以上の N0、P2、P1 のハイマツよりも着葉年数が 1 年程度長くなった (図 8-9A)。

図 8-10 は、当年生枝葉の伸長量と幹付着最古旧葉年数に関するプロット間の違いについて、図 8-9 で横軸とした群落高を、プロットの斜面方位に置き換えてその関係を調べたものである。枝葉の伸長量は、西向き斜面に位置する UN、H0 の各プロットよりも、東向き斜面の N0、US、P1、P2 の各プロットの方が、大きくなる傾向にあった (図 8-10B,C)。一方、付着旧葉年数は、逆に西向き斜面の各プロットの方が、東向き斜面のものより 1 年程度長いことがわかった (図 8-10A)。

高山に分布するハイマツの場合、北西の卓越風の影響を強く受ける稜線の西

側では群落高が低い林分が、また風の弱い東側では群落高が比較的高い林分が一般には観察される。したがって、図 8-9、8-10 の横軸にとった群落高と斜面方位は、ともに風衝の違いを反映した生育環境の指標と考えることができる。

図 8-9、8-10 の関係から、新梢の枝葉の成長という点では、西向き斜面の風衝地に生育するハイマツの方が、よりきびしい生育環境にあると考えらる。しかし、これらの毎年の成長が悪く、より矮性化したハイマツの方が、東向き斜面でより大きな伸長成長を達成するハイマツよりも葉の寿命がやや長い傾向にあると言える。

本研究では、新梢の伸長成長に関する調査を行った 6ヶ所のハイマツ林については、P1 と P2 を除いて林分の葉量を推定していない。したがって、上で述べたようなプロット間の葉の寿命の差異が、そのまま林分レベルの葉量の差を意味するかどうかは不明である。しかし、葉の寿命の違いは、少なくとも各林分の光合成生産を担う葉群の葉齢構成が違うことを示唆している。このように同じ山岳地域であっても、生育環境の違いに応じてハイマツ林の物質生産機構は多少異なることが推察される。

#### 8-4-2. 地上幹の材積成長量とその垂直分布

図 8-11 は、試料地上幹 TS4 と TS5 について、最近 5 年間における皮なし材積の年平均成長量とその相対成長速度を、幹の部位ごとに求めて示したものである。各部位の区間長は、TS4 が 20 cm、TS5 が 25 cm である。幹の部位ごとの区間長当たりの皮なし材積の年平均成長量 ( $\Delta V_{s1}'$ : [cm<sup>3</sup> y<sup>-1</sup>]) とその相対成長速度 ( $RGR_{v1}$ : [y<sup>-1</sup>]) は、以下の式 (8-2)、(8-3) を用いて求めた。

$$\Delta V_{s1}' = \frac{V_{s1}'(0) - V_{s1}'(-5)}{5} \quad [\text{cm}^3 \text{ y}^{-1}] \quad (8-2)$$

$$RGR_{v1} = \frac{\ln V_{s1}'(0) - \ln V_{s1}'(-5)}{5} \quad [\text{y}^{-1}] \quad (8-3)$$

$V_{s1}'(0)$ : 幹の各部位における現在 (1984年) の区間長当たりの皮なし材積 [cm<sup>3</sup>]

$V_{s1}'(-5)$ : 幹の各部位における 5 年前 (1979年) の区間長当たりの皮なし材積 [cm<sup>3</sup>]

材積成長量  $\Delta V_{s1}'$  は、地上幹の梢端部から下部に向けて徐々に増加し、TS4 の場合、幹の立ち上がり部からの距離にして 80 - 100 cm の部位で (図 8-11A)、

また TS5 の場合立ち上がり部から 50 - 75 cm の部位で (図 8-11B)、それぞれの  $\Delta V_{s1}'$  は最大値に達した。それより下部では、 $\Delta V_{s1}'$  の顕著な増加は認められなかった。一方、TS4 と TS5 の部位ごとに求めた材積の相対成長速度  $RGR_{v1}$  は、梢端部から下部に向けて徐々に減少し、それぞれ  $\Delta V_{s1}'$  が最大値となる部位より下部ではあまり変化しなかった。

この  $\Delta V_{s1}'$  と  $RGR_{v1}$  がほぼ一定の値に達する幹の位置は、図 8-11 中矢印で示すように、TS4 と TS5 の各生枝下高  $H_s$  に相当した。また最近 5 年間における地上幹全体の材積成長の相対成長速度  $RGR_v$  は、TS4 で  $0.068 \text{ y}^{-1}$ 、TS5 で  $0.032 \text{ y}^{-1}$  となったが (図 8-8B)、これらの値は図 8-11A, B 中丸印で示すように、各地上幹の生枝下高の部位における  $RGR_{v1}$  とほぼ一致した。

ハイマツの地上幹は直立していないため、図 8-11 に示した幹材積成長量の部位別分布は、厳密には垂直方向の分布とは異なるものである。また本研究では各試料地上幹の葉量を層別に測定しなかったため、地上幹レベルでの葉の垂直分布は明らかにされていない。しかし、図 5-1 に示した P1 と P2 の層別刈り取り調査で推定された生産構造図をみると、両プロットとも層別葉面積密度の垂直分布は樹冠のほぼ真ん中の層にピークを持つ形状を呈していた。このことは、地上幹レベルにおいてもその梢端部から生枝下高までの樹冠部では、幹の各部位より上についた葉量は、梢端部からの距離に比例してほぼ増加していることを示唆している。したがって、図 8-11 のように、TS4 と TS5 の各地上幹について認められた、幹の梢端部から生枝下高までの樹冠部における材積成長量  $\Delta V_{s1}'$  の増加は、それより上につけた葉量の違いが反映された結果と考えられる (Shinozaki et al., 1964; Tadaki, 1966)。

表8-1. 新梢の伸長成長に関する測定地上幹のサイズ (1987年6月現在)。

プロット <sup>1)</sup> 地上幹番号	立ち上がり部直径 $D_{0.2}$ [cm]		生枝下高直径 $D_B$ [cm]		地上幹長 $L$ [cm]		梢端高 $H$ [cm]		葉下高 $H_L$ [cm]		プロット <sup>1)</sup> 地上幹番号	立ち上がり部直径 $D_{0.2}$ [cm]		生枝下高直径 $D_B$ [cm]		地上幹長 $L$ [cm]		梢端高 $H$ [cm]		葉下高 $H_L$ [cm]	
	$D_{0.2}$	[cm]	$D_B$	[cm]	$L$	[cm]	$H$	[cm]	$H_L$	[cm]		$D_{0.2}$	[cm]	$D_B$	[cm]	$L$	[cm]	$H$	[cm]	$H_L$	[cm]
[ P1 ]	1	5.95	5.22	197	160	85	1	0.90	0.90	23	25	10	1	0.90	0.90	23	25	10			
	2	2.90	2.45	129	85	50	2	1.30	1.10	42	30	18	2	1.10	1.10	42	30	18			
	3	3.02	3.06	123	205	40	3	0.90	0.70	39	30	18	3	0.70	0.70	39	30	18			
	4	2.32	2.07	115	100	60	4	1.40	1.20	43	23	15	4	1.20	1.20	43	23	15			
	5	4.11	3.82	149	125	75	5	1.50	1.40	60	35	10	5	1.40	1.40	60	35	10			
[ P2 ]	1	2.80	2.39	146	120	50	1	3.09	2.55	135	115	75	1	2.55	2.55	135	115	75			
	2	3.34	3.06	186	100	30	2	3.31	3.28	116	105	48	2	3.28	3.28	116	105	48			
	3	4.46	3.72	215	160	75	3	2.83	2.71	114	83	45	3	2.71	2.71	114	83	45			
	4	6.37	5.09	248	120	90	4	2.83	2.42	94	83	45	4	2.42	2.42	94	83	45			
	5	3.44	3.44	156	115	50	5	2.23	2.16	74	60	30	5	2.16	2.16	74	60	30			
[ H0 ]	1	1.88	1.72	54	35	20	1	6.11	5.35	215	125	70	1	5.35	5.35	215	125	70			
	2	2.55	2.48	60	38	15	2	5.73	5.67	197	130	65	2	5.67	5.67	197	130	65			
	3	1.88	1.66	59	30	20	3	5.00	4.84	161	82	33	3	4.84	4.84	161	82	33			
	4	2.01	1.91	53	32	17	4	4.46	3.92	163	102	37	4	3.92	3.92	163	102	37			
	5	1.56	1.43	50	33	17	5	4.62	4.62	118	85	40	5	4.62	4.62	118	85	40			

<sup>1)</sup>各プロットの位置と林分概要については、図 2-1、表 2-1、2-2 を参照されたい。また、H0 と UN の各地上幹における  $D_{0.2}$  と  $L$  の測定値は、地際部の直径と地際から梢端までの幹長を示す。

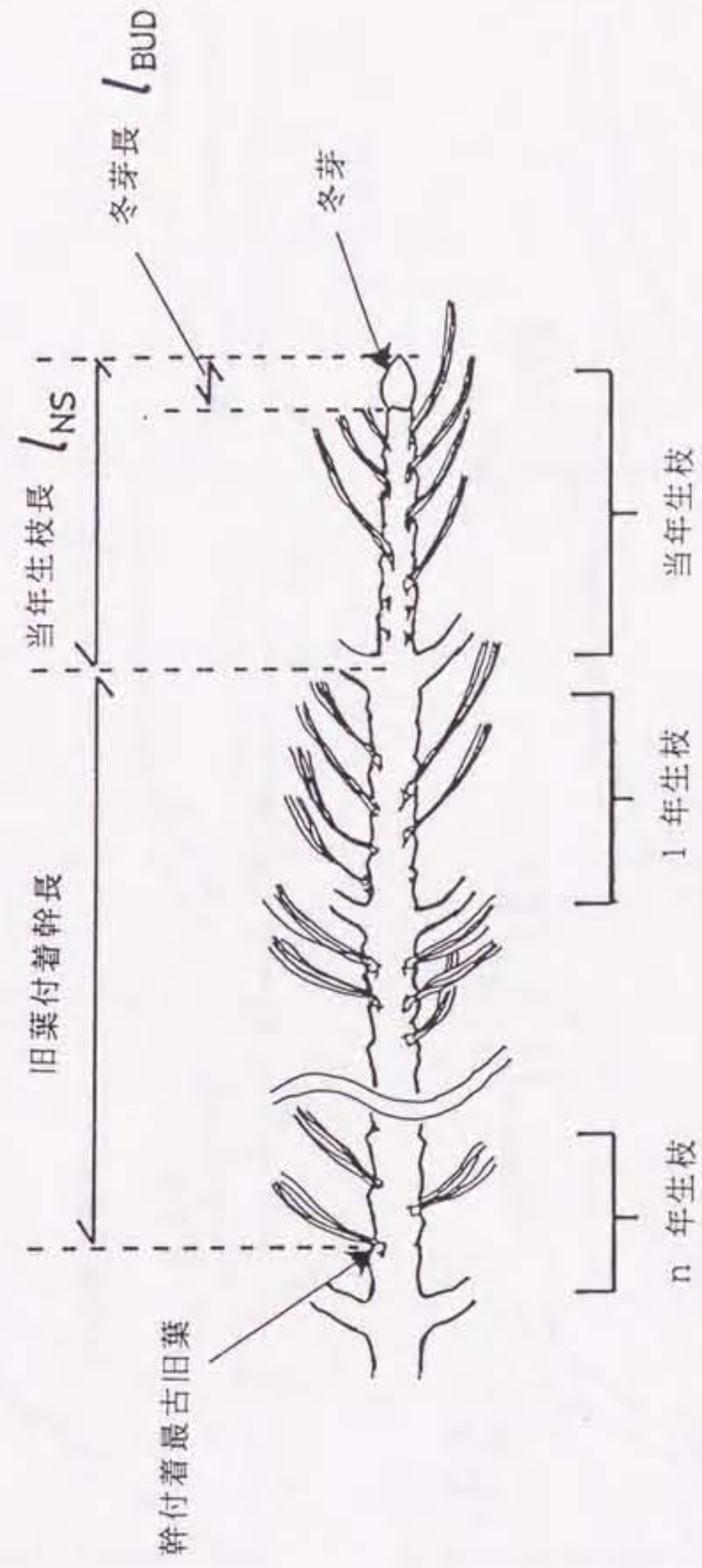


図 8-1. 新梢の季節的成長に関する測定項目。

当年生枝長 ( $I_{NL}$ ) は、調査した年に展開した当年生枝の全長、すなわち冬芽長 ( $I_{BUD}$ ) と節間長の合計を指す。旧葉付着幹長は、当年生枝の基部から地上幹に付着する最も古い葉の葉 (幹付着最古旧葉と呼ぶ) の着葉位置までの幹長を指す。幹付着最古旧葉の年数は、その葉の調査年度における葉齢にあたり、図の場合、その年数は  $n [y]$  となる。なお枝齢、葉齢の定義については、図 3-2 を参照されたい。

当年生枝長 (NS), 冬芽長 (BUD), 当年生葉長 (NL)

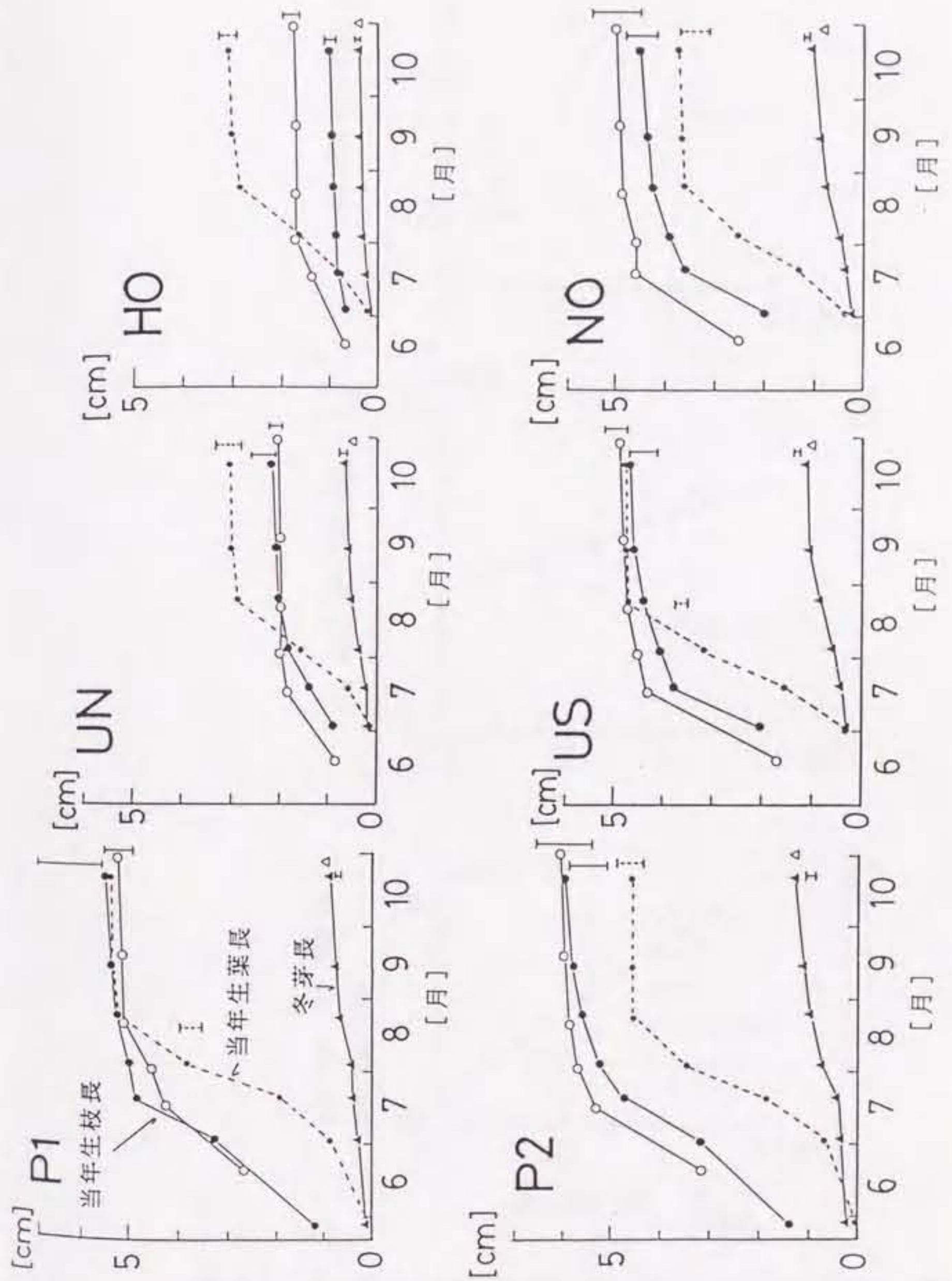


図 8-2. 各プロットにおける当年生枝長 (NS)、冬芽長 (BUD) および当年生葉長 (NL) の季節変化。  
 図中に示された各値は、各プロット 5 本の地上幹における測定値の算術平均値を示し、縦線は標準誤差を示す。  
 ただし、1988年の P1 の各値については、測定期間中に 1 本枯死したため、4 本の平均値で示してある。  
 ○: 当年生枝長 (1987年)。●: 当年生枝長 (1988年)。---: 当年生葉長 (1988年)。  
 △: 冬芽長 (1987年10月下旬)。▲: 冬芽長 (1988年)。

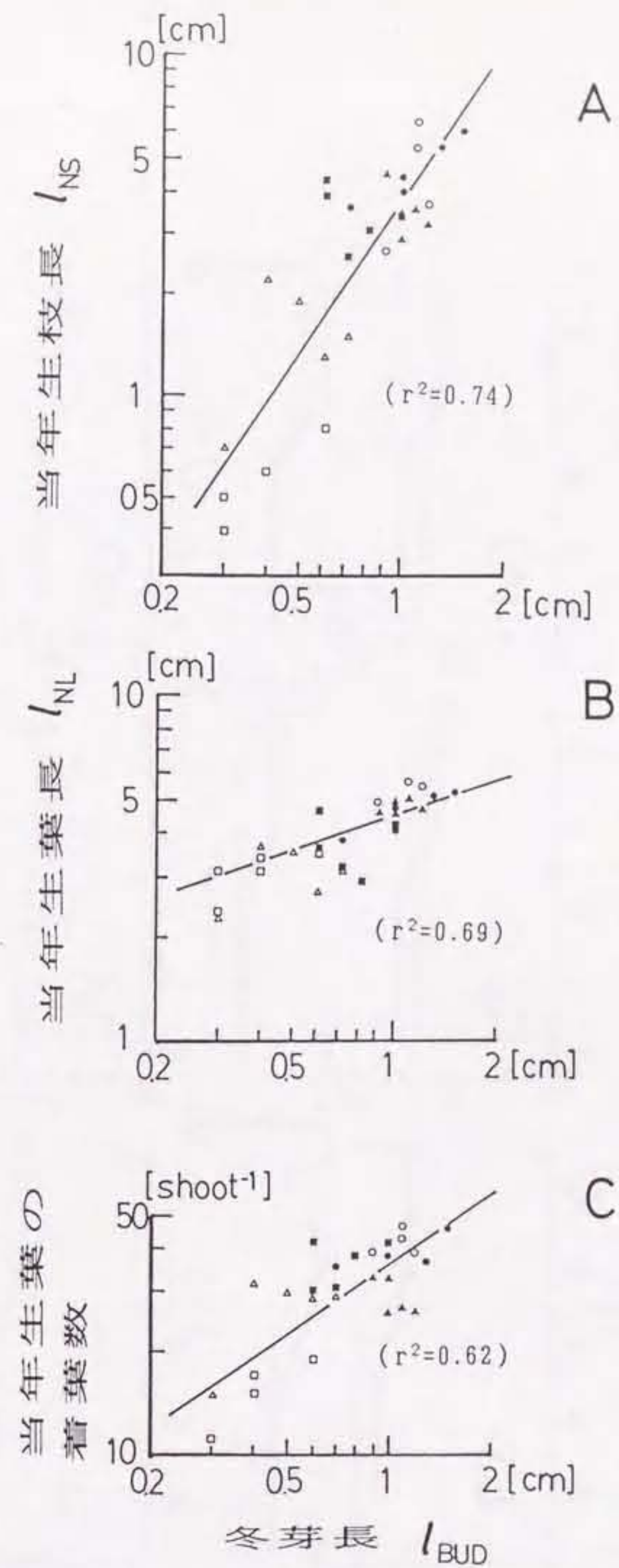


図 8-3. 各測定地上幹の1987年10月下旬における冬芽長と、翌1988年10月下旬における当年生枝長、当年生葉長および当年生葉の着葉数（短枝数）の関係。

各図中の直線は、中乗式によって近似された関係を示す。

○: P1、●: P2、△: UN、▲: US、□: H0、■: N0。

A. 冬芽長と当年生枝長の関係。 B. 冬芽長と当年生葉長の関係。

C. 冬芽長と当年生葉の着葉数（短枝数）の関係。



旧葉付着幹長と  
幹付着最古旧葉年数

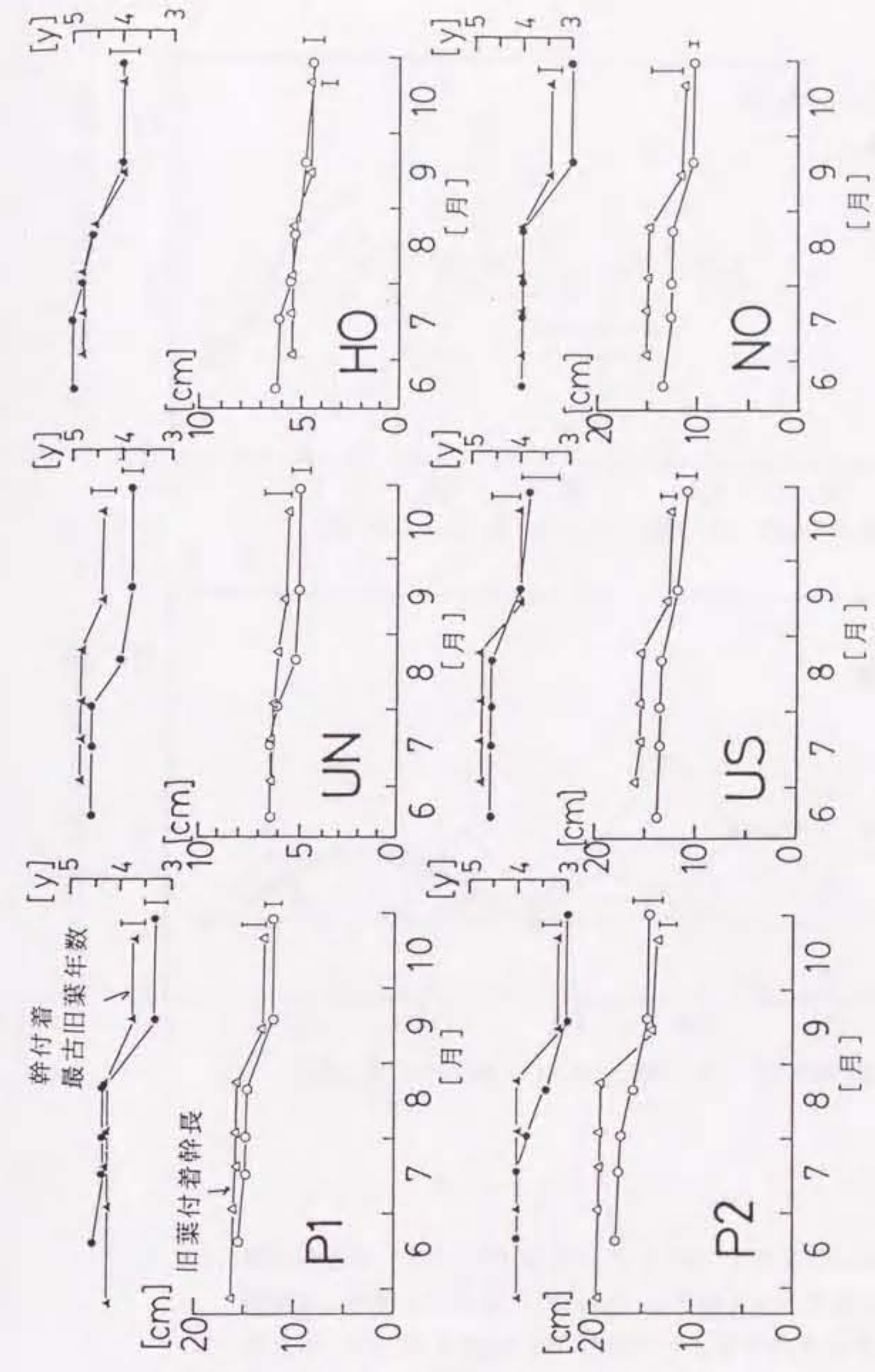


図 8-4. 各プロットにおける旧葉付着幹長および幹付着最古旧葉年数の季節変化。

図中に示された各値は、各プロット 5 本の地上幹における測定値の算術平均値を示し、縦線は標準誤差を示す。ただし、1988年の P1 の各値については、測定期間中に 1 本枯死したため、4 本の平均値で示してある。  
 ○: 旧葉付着幹長 (1987年)。●: 幹付着最古旧葉年数 (1987年)。  
 △: 旧葉付着幹長 (1988年)。▲: 幹付着最古旧葉年数 (1988年)。

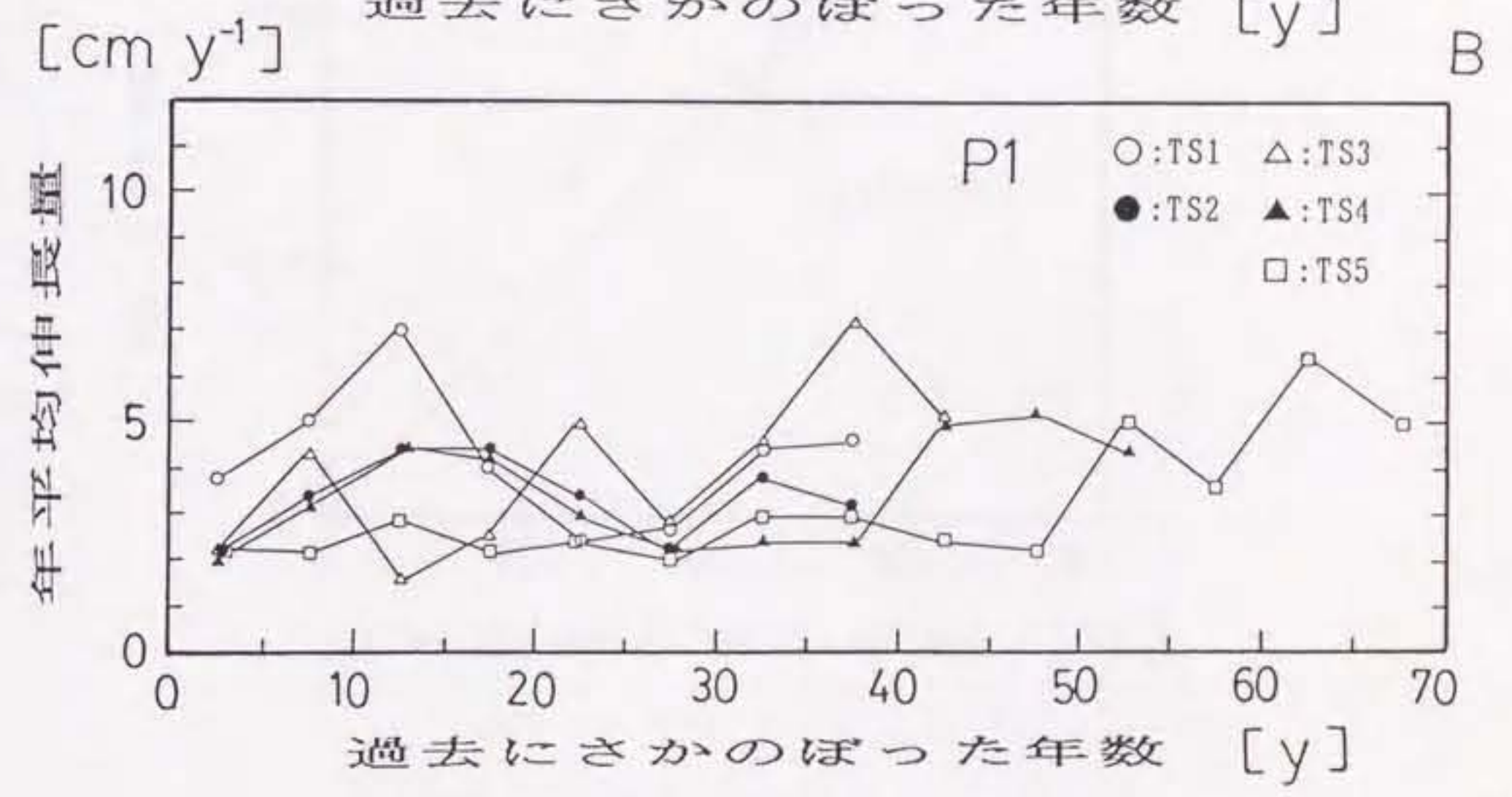
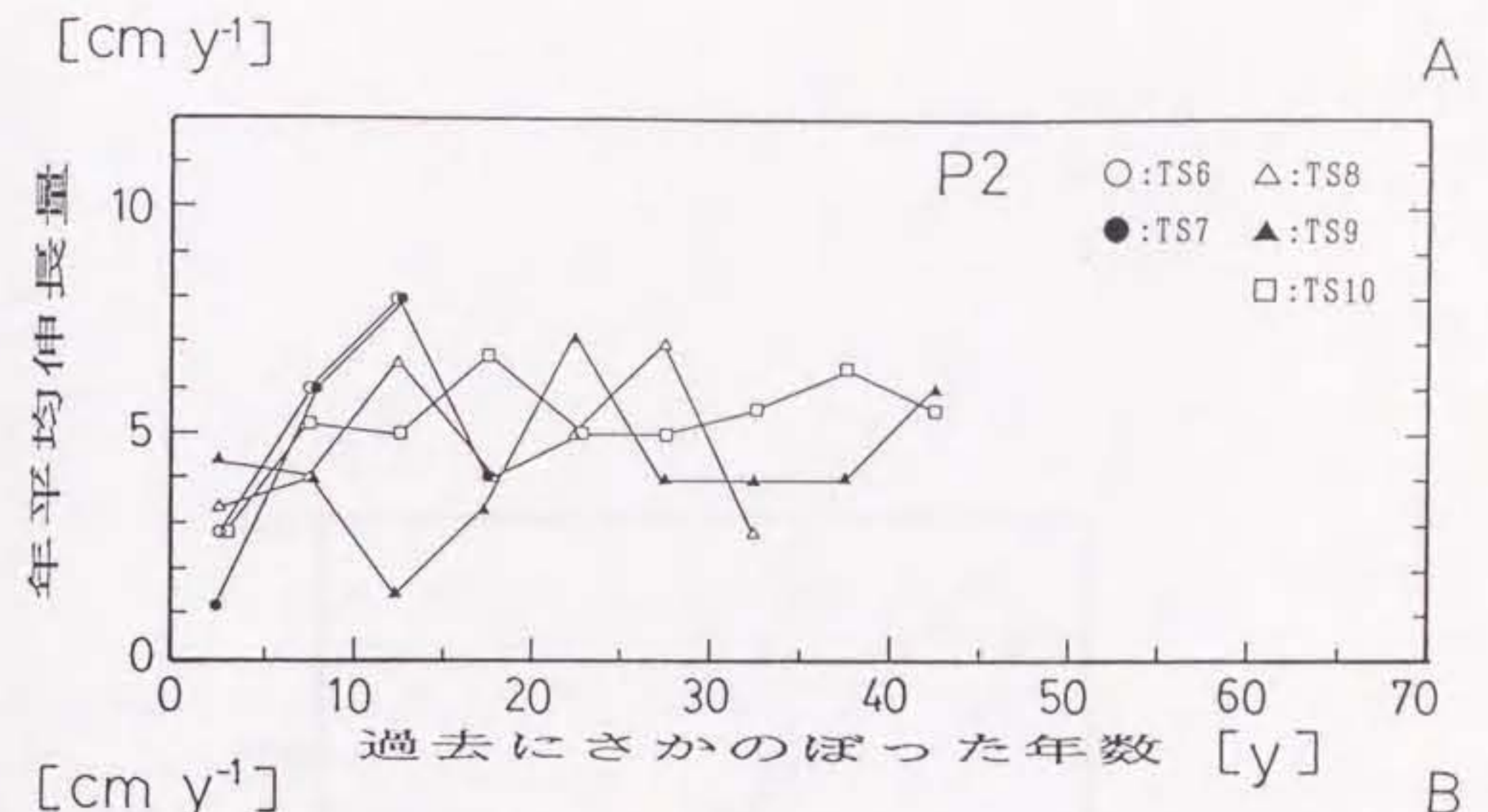


図 8-5. 試料地上幹 (TS1~10) における 5 年ごとの年平均伸長量の経時変化。  
 横軸は、試料の採取年 (1984年) から過去にさかのぼった年数を示す。  
 例えば、25-30 年前の 5年間における年平均伸長量の値は、横軸上、  
 27.5 y のところにプロットされている。  
 A. P2 の試料地上幹 (TS6~10)。  
 B. P1 の試料地上幹 (TS1~5)。

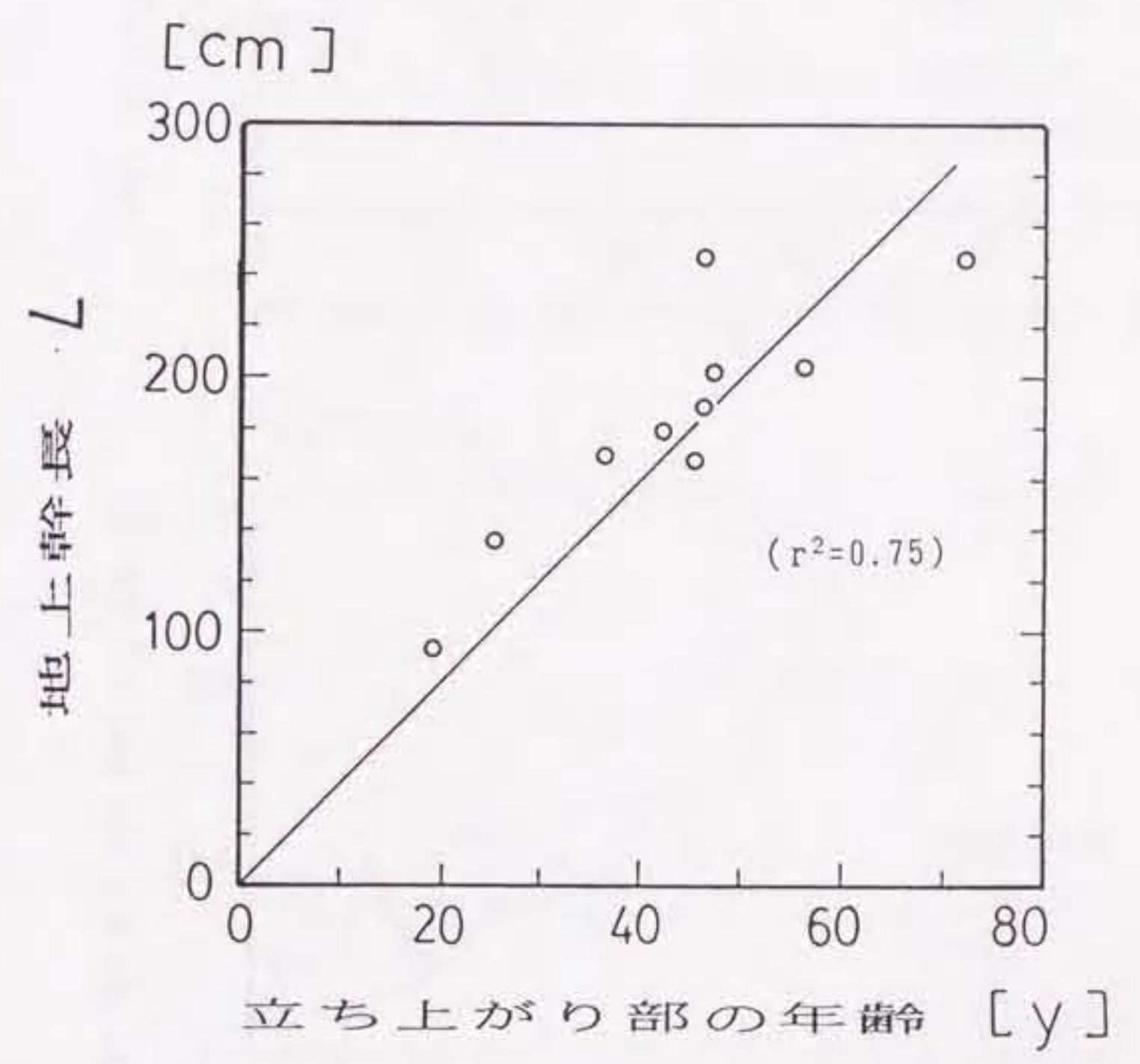
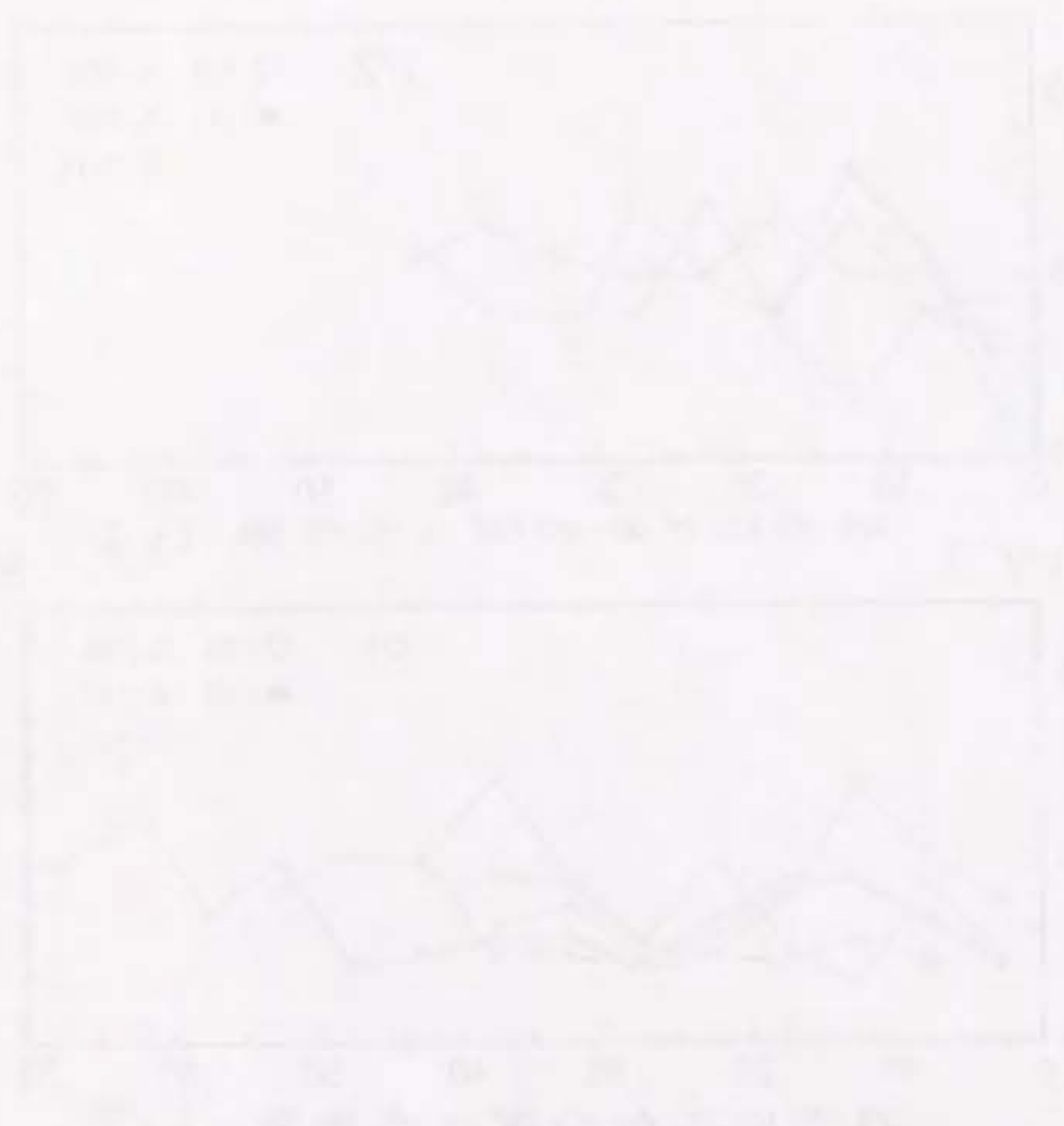


図 8-6. 試料地上幹 (TS1~10) における立ち上がり部の年齢 (1984年現在) と地上幹長 (L) の関係。図中の直線は、両者の関係を原点をとる直線式によって近似された関係を示す。

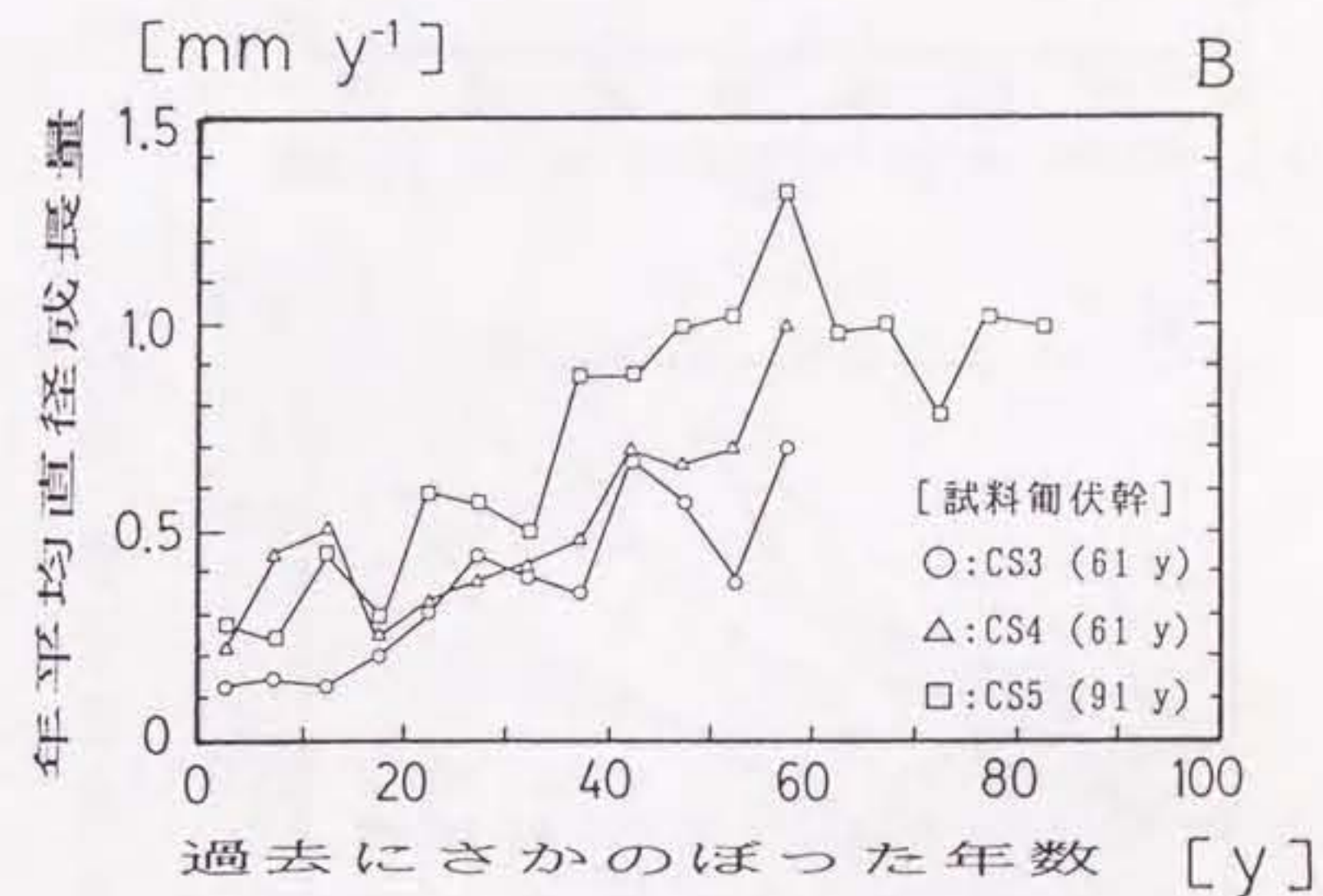
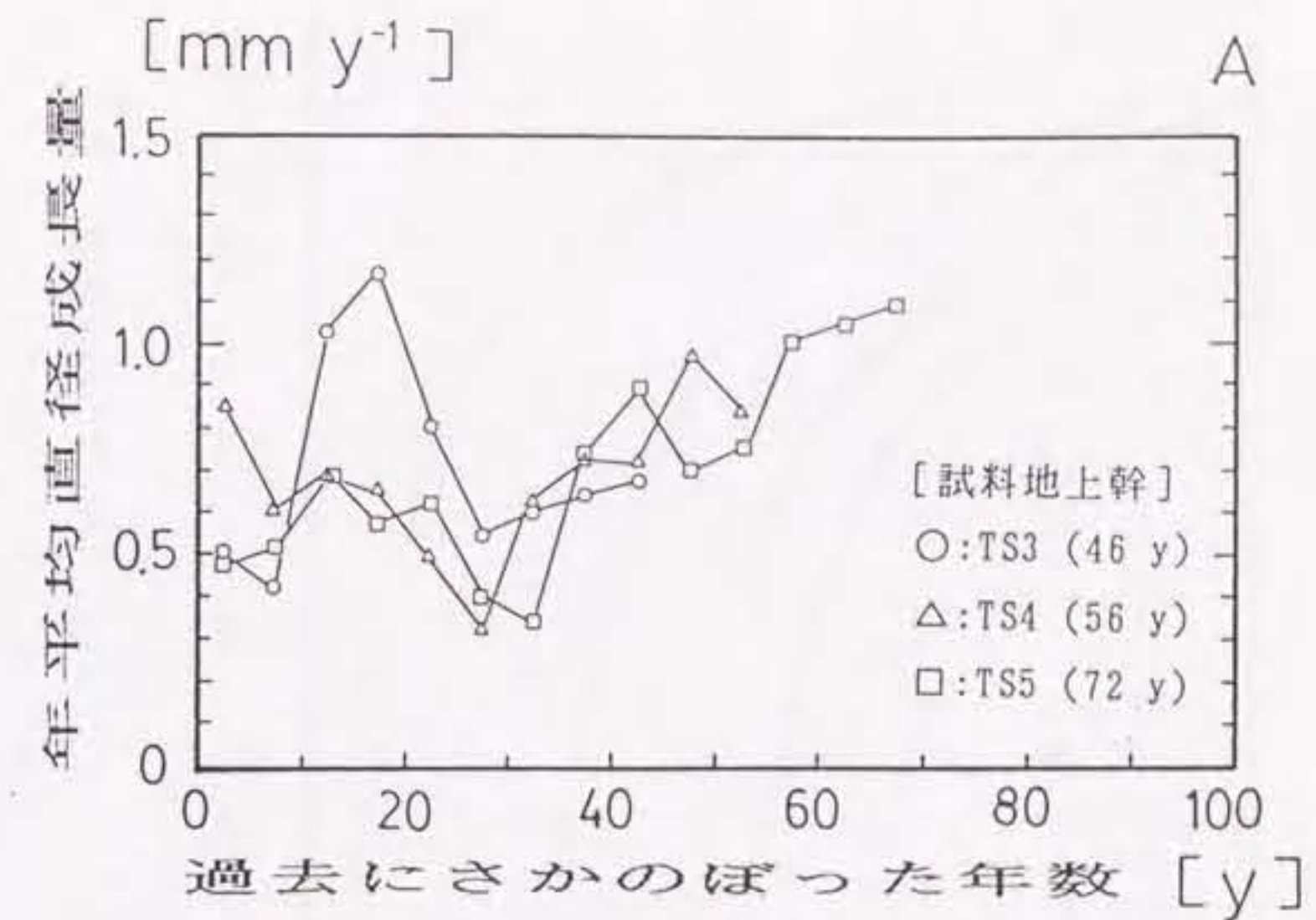


図 8-7. 試料地上幹 (TS3,4,5) と試料匍伏幹 (CS7,8,10) における 5 年ごとの年平均直径成長量の経時変化。

横軸は、試料の採取年 (1984年) から過去にさかのぼった年数を示す。例えば、25-30 年前の 5 年間に於ける年平均直径成長量の値は、横軸上、27.5 y のところにプロットされている。記号の説明部分に記したカッコ内の数字は、各試料の採取時 (1984 現在) の年齢を示し、地上幹の場合は立ち上がり部 (RP) の年齢を示す。

A. 地上幹。直径成長量は立ち上がり部で採取した円板で測定された値。  
B. 匍伏幹。

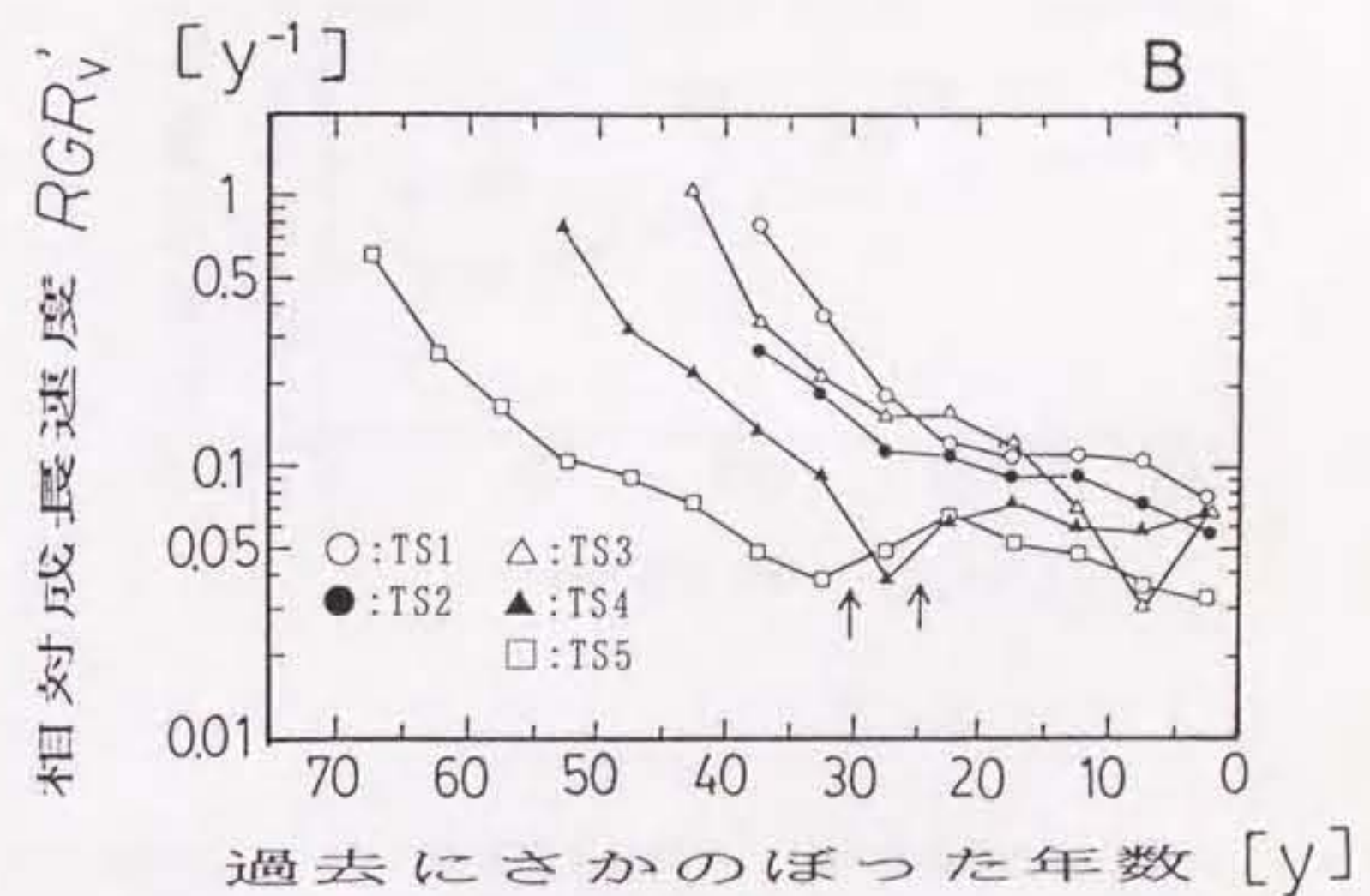
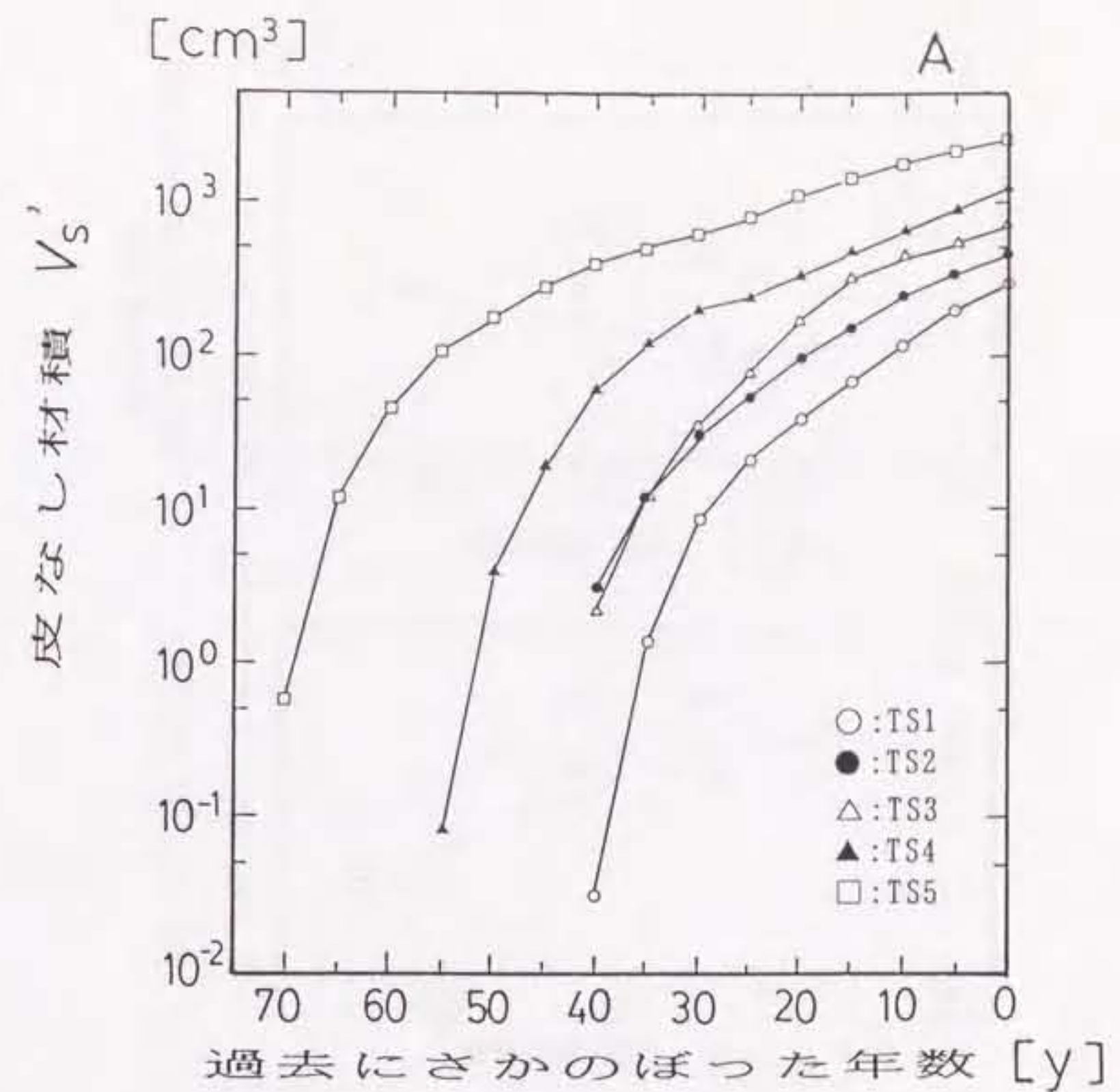


図 8-8. 試料地上幹 (TS1~5) における 5 年ごとの皮なし材積 ( $V_s'$ ) と皮なし材積の相対成長速度 ( $RGR_v'$ ) の経時変化。  
 横軸は、試料の採取年 (1984 年) から過去にさかのぼった年数を示す。  
 $RGR_v'$  の値は、例えば、25-30 年前の 5 年間に於ける値の場合、横軸上、27.5 y のところにプロットされている。  
 A. 皮なし材積の経時変化。  
 B.  $RGR_v'$  の経時変化。図中の矢印は、TS4 と TS5 について  $RGR_v'$  の値が一時的に高くなる時期を示す。

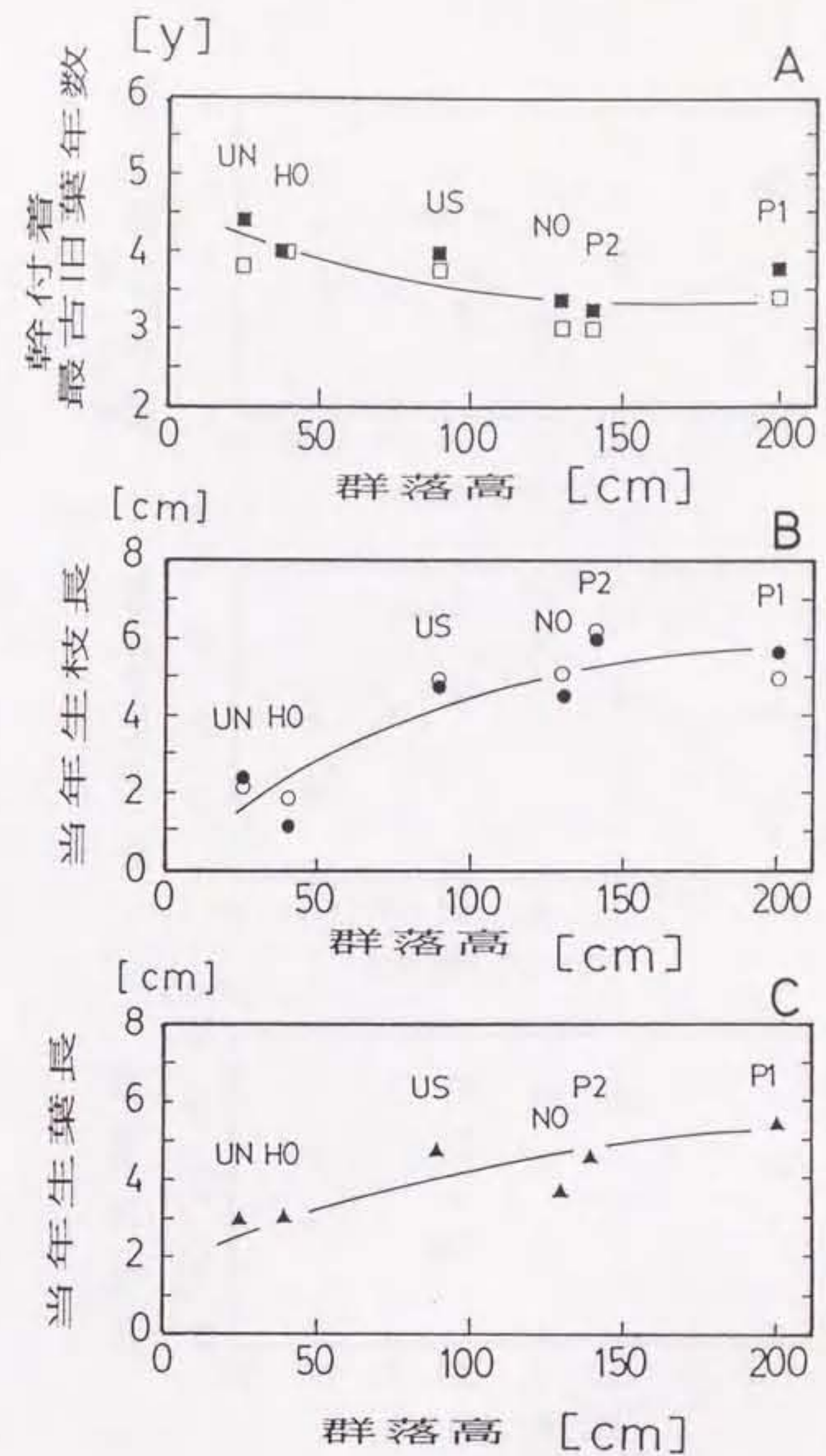


図 8-9. 調査プロットの群落高と1987年、1988年各年の10月下旬における幹付着最古旧葉年数、当年生枝長および当年生葉長の関係。

各プロットの値は、測定地上幹 5 本 (P1 のみ 4 本) の平均値を示す。図中の曲線は、すべてフリーハンド。

A. 群落高と幹付着最古旧葉年数 (□:1987年、■:1988年) の関係。

B. 群落高と当年生枝長 (○:1987年、●:1988年) の関係。

C. 群落高と当年生葉長 (▲:1988年) の関係。

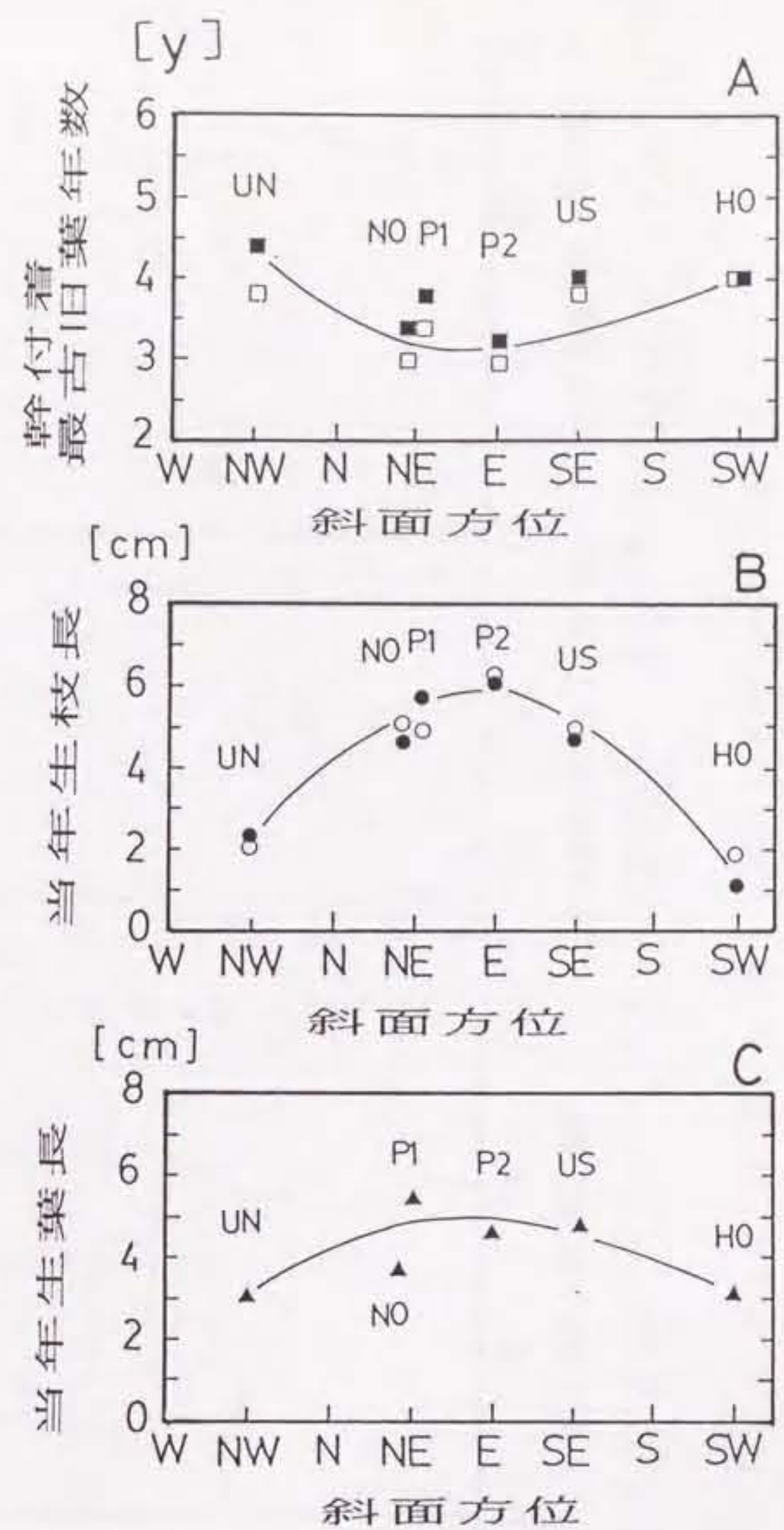


図 8-10. 調査プロットの斜面方位と1987年、1988年各年の10月下旬における幹付着最古旧葉年数、当年生枝長および当年生葉長の関係。  
 各プロットの値は、測定地上幹 5 本 (P1 のみ 4 本) の平均値を示す。斜面方位の記号 W、N、E、S は、それぞれ西、北、東、南を示す。図中の曲線は、すべてフリーハンド。  
 A. 斜面方位と幹付着最古旧葉年数 (□:1987年、■:1988年) の関係。  
 B. 斜面方位と当年生枝長 (○:1987年、●:1988年) の関係。  
 C. 斜面方位と当年生葉長 (▲:1988年) の関係。

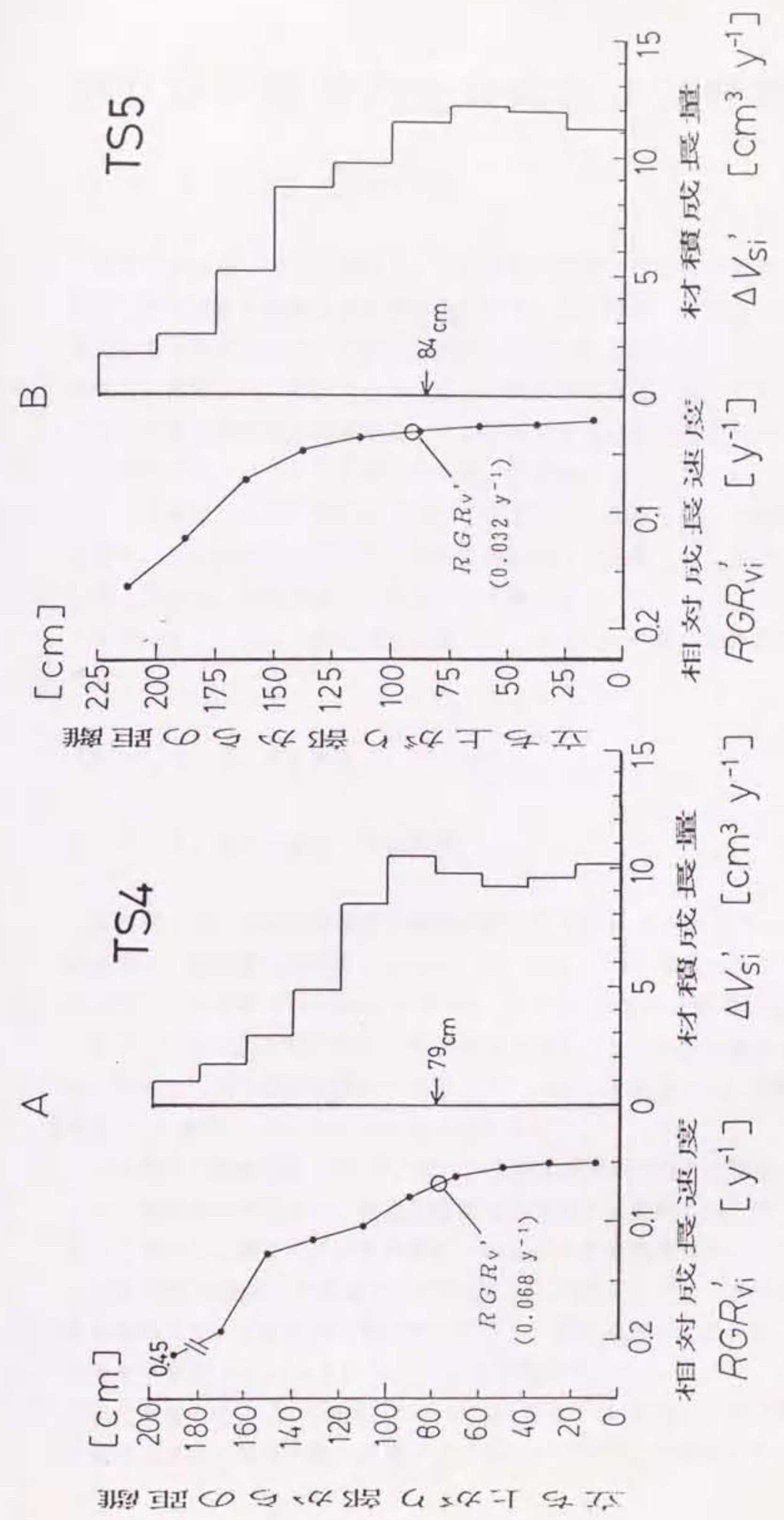


図 8-11. 試料地上幹 (TS4、TS5) について幹の部位別にみた最近 5 年間 (1979~1984年) における年平均皮なし材積成長量 ( $\Delta V_{si}'$ ) とその相対成長速度 ( $RGR_{vi}'$ ) の関係。  
 $\Delta V_{si}'$  と  $RGR_{vi}'$  は、それぞれ式 (8-2)、(8-3) によって計算した。  
 図中矢印で示した位置は、各地上幹の生枝下高 ( $H_0$ ) を表す。また  $RGR_{vi}'$  の折れ線の上に示した○印は、 $RGR_{vi}'$  の値が、式 (8-1) で計算された各地上幹全体の最近 5 年間における皮なし材積の相対成長速度 ( $RGR_{vi}'$ ) の値と等しくなるところを示す。  
 A. TS4。幹の各区間長は 20 cm。B. TS5。幹の各区間長は 25 cm。



## 第9章. 単葉の光合成および呼吸速度

### 9-1. はじめに

樹木の光合成に関する研究は、これまでに数多く行われており、葉の光合成および呼吸速度に影響を及ぼす要因として、光、温度、水分など外的な要因と、葉の形質や寿命など内的な要因とが知られている (Larcher, 1975)。これらの諸要因と単葉レベルにおける光合成との関係を知ることは、樹木あるいは林分全体の物質生産機構を推察する上で必要不可欠な研究課題と言える。

本研究では、ハイマツ針葉の光合成、呼吸速度を P1 および P2 の各調査プロットで採取した切り枝試料を用いて測定した。測定では、外的要因には光と温度を、また内的要因には葉の寿命と樹冠内での位置をとりあげ、これらの各要因と光合成、呼吸速度の関係について調べた。

本章では、これらの測定結果に基づき、ハイマツ針葉の光合成特性について考察する。

### 9-2. 材料と方法

#### 9-2-1. 光合成速度の測定装置

本研究で用いた光合成速度の測定装置の概要を図 9-1 に示す。単葉のCO<sub>2</sub>吸収速度は、同化箱 (内容積 225 cm<sup>3</sup>, 9 x 25 x 1 cm) を用いた通気法により赤外線ガス分析装置 (Hartmann & Braun, URA-2) を使って測定した。

野外より引き込んだ外気は、CO<sub>2</sub>濃度を安定させるためいったんエアバッグ内に貯蔵し、その後同化箱内へ流量 0.5 l min<sup>-1</sup> で通気した。全測定期間中、外気のCO<sub>2</sub>濃度は 360-400 ppm の範囲にあった。

同化箱は水温調節器 (Sharp, TE-4) で水温が制御された水槽内に水平に設置した。同化箱内の温度は、熱電対温度センサーと温度計 (Bailey, BAT-12) を用いて測定し、設定温度に維持されているかどうか確認した。

光源には 5 個の白熱電球 (National, PRF-500W) を使い、変圧器によって光量を調節した。光源と同化箱の間には熱とり用の水槽を配置した。同化箱上面の光量子密度 ( $I_p$ : [ $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]) は光量子センサー (LICOR, LI-190SB) を用いて測定した。 $I_p$ の値は、以下の実験式 (9-3) を用いて同化箱内に配置した測定試料葉の葉面光量子密度 ( $I$ : [ $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]) に補正した (Ogawa

et al., 1988)。

$$I = 0.91 \cdot I_p \quad [\mu E m^{-2} s^{-1}] \quad (9-1)$$

#### 9-2-2. 光合成速度の測定手順

##### [試料枝の採取と測定までの処理手順]

光合成速度の測定は、1987年と1988年の各生育期間中に時期を変えて採取した試料枝を用いて行った。各年の試料枝の採取方法と測定項目を表 9-1 に示す。

1987年の測定では、おもに葉齢ごとの光-光合成関係を調べる目的で、P1の葉群上層(地上高 180-200 cm)より試料枝(長さ 10-15 cm)を採取した。一方、1988年の測定では、葉群内での葉高別の光-光合成関係を調べるために、P1とP2の各プロットの葉群の上層、下層からそれぞれ試料枝を採取した。

採取した試料枝は、切り口を水に浸し冷却箱に入れた状態で名古屋大学の実験室へ持ち帰り、低温室(5°C)に貯蔵した。なお試料枝を現地から実験室まで輸送するのに約 10 時間を要した。

この試料枝から光合成速度測定用の試料葉を取りはずして同化箱内に配置するまでの一連の処理は、図 9-2 に示すような手順で行った。まず試料枝から測定に用いる特定の葉齢の葉を一束ずつ取り外し、次に短枝の部分を綿に包み込んで蒸留水を封入したビニール管に取り付け、同化箱内に水平に配置した。

1回の測定で用いた試料葉は短枝数(束数)で 20-30、葉面積で 0.3-0.6 dm<sup>2</sup>であった。

##### [予備測定]

本研究では上述のように採取した試料枝を低温室に保存しておき、そこから適宜取りはずした試料葉を測定に供試する方法をとった。この方法では、保存中に試料枝の生理的機能が変化し、保存時間の違いが光合成速度の測定値に影響をおよぼすことが懸念された。この点を調べるために、1987年 6月20日、P1で採取した試料枝を用いて、現地での試料枝採取時刻からの経過時間( $T_{af}$ : [h])を 15、36、48、83、143 h と変えた時点で、それぞれ用意した 1年生葉の試料葉について純光合成速度(光量子密度  $I = 1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ 、同化箱内温度 10°C)と暗呼吸速度(同化箱内温度 10°C)を測定した(Kajimoto, 1990)。

その結果、表 9-2 に示すように試料枝の採取後 2-3 日( $T_{af} = 36, 48$  h)は、純光合成および暗呼吸速度ともに比較的安定した測定値が得られた。また、採取後 5 日以上( $T_{af} = 143$  h)経た時点でも、純光合成速度の値は極端に低下

しなかった。そこでこの予備測定の結果に基づき、後述する各年の光合成速度の測定は、すべて  $T_{a_i}$  が 24 から 72 h の間で行われた。

[1987 年の測定]

本年は、(1)葉齢別（当年生葉、1、2、3、4 年生葉）の光-光合成関係、と (2)当年生葉と 1 年生葉の温度-光合成関係、に関する測定を行った。

(1)の測定では、葉面光量子密度  $I$  を約 1300 から  $20 \mu E m^{-2} s^{-1}$  まで 8 段階に変化させて、各光量における純光合成速度を測定した。その後同化箱上面をアルミ箔で覆い、暗呼吸速度を測定した。測定中の同化箱内温度は、P1 の夏期 7-8 月の林内平均気温に相当する  $15^\circ C$  (図 2-5, 2-6) とした。なお各葉齢についての測定回数は、各時期とも 1 回ずつとした。

(2)の測定では、(1)で用いた試料葉とは別に当年生葉と 1 年生葉の試料葉をそれぞれ用意し、同化箱内温度を  $5 - 30^\circ C$  の範囲で 4 ないし 5 段階に切り換えて、各温度における純光合成速度 ( $I = 1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ) と暗呼吸速度を測定した。同化箱内温度は、純光合成速度の測定時は低温から高温側へ、暗呼吸速度の測定時は逆に高温から低温側へ順次切り換えた。なお 1 年生葉の温度-光合成関係の測定は、7 月 18 日の試料枝についてのみ行った (表 9-1)。

[1988 年の測定]

本年は、P1 と P2 の各葉群の上、下層で採取した 2 年生葉と当年生葉を試料葉として、これらの光-光合成関係に関する測定を行った。測定手順については、上述した 1987 年の (1) 光-光合成速度関係に関する測定時と同じであるが、測定中の同化箱内温度は、純光合成および暗呼吸速度ともに  $10^\circ C$  に設定した。

[測定後の試料葉の処理]

各試料葉については、光合成速度の測定後、葉面積（片側投影面積）と乾重を測定した。葉面積の測定には葉面積計（林電工、AAC-100）を用いた。

1988 年の試料葉については、葉面積と乾重以外に針葉長の測定も行い、各短枝の葉長を算術平均して 1 短枝当たりの平均針葉長 ( $I_{NL} [cm]$ ) を求めた。

[純光合成、暗呼吸速度の計算]

各試料葉の単位葉面積当たりの純光合成速度 ( $p_n [mgCO_2 dm^{-2} h^{-1}]$ ) と暗呼吸速度 ( $r [mgCO_2 dm^{-2} h^{-1}]$ ) は、次式を用いてそれぞれ算出した。

$$p_n = \frac{60 \cdot V_f}{A_0} \cdot \frac{C_1 - C_2}{10^6} \cdot \frac{44}{22.4} \cdot \frac{2 \cdot SC}{C_1 + C_2} \cdot 10^3 \quad (9-2)$$

$$r = \frac{60 \cdot V_f}{A_0} \cdot \frac{C_2 - C_1}{10^6} \cdot \frac{44}{22.4} \cdot 10^3 \quad (9-3)$$

$V_f$ : 温度補正された流量 [l min<sup>-1</sup>]  
 $A_0$ : 試料葉の葉面積 [dm<sup>2</sup>]  
 $C_1$ : 同化箱へ流入する空気 (外気) のCO<sub>2</sub>濃度 [ppm]  
 $C_2$ : 同化箱から流出する空気のCO<sub>2</sub>濃度 [ppm]  
 $SC$ : 純光合成速度のCO<sub>2</sub>濃度補正に用いた  
 外気の標準CO<sub>2</sub>濃度、380 [ppm]

上式中、44 はCO<sub>2</sub>の分子量 [g mol<sup>-1</sup>]、22.4 は標準状態の気体 1 mol の体積 [l mol<sup>-1</sup>]を示す。

なお本論では、光合成速度は[mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]、光量子密度は[μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>]の単位でそれぞれ表記するが、最近の研究報告ではこれらの量はすべてSI単位 (国際単位) [μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>]で表記されることが多い。ここでは相互の報告値を比較する場合に用いた本論の表記単位とSI単位の換算式を以下にまとめておく (牛島ほか, 1981)。

$$\text{光合成速度: } 1 [\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}] = 0.631 [\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}] \quad (9-4)$$

$$\text{光量子密度: } 1 [\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}] = 1 [\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}] \quad (9-5)$$

### 9-3. 結果

#### 9-3-1. 純光合成速度の光依存性

[葉齢と光-光合成関係]

1987年の P1 の測定試料葉における葉面光量子密度  $I$  と純光合成速度  $p_n$  の関係を図 9-3 に示す。各葉齢とも  $I$  の増加に伴い  $p_n$  は増加し、8月の当年生葉の場合を除くと、 $I$  がおよそ1000 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> で光飽和に達していた。しかし  $p_n$  の飽和光レベルは葉齢間で異なり、時期的にも変化した。また飽和光レベルにおける  $p_n$  の値についても葉齢間で顕著な差が認められた。

そこで、このような  $I-p_n$  関係における葉齢間の差あるいは時期的な違いを検討するために、 $I=1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  での  $p_n$  の値を飽和光合成速度  $p_{n\text{max}}$ 、ま

た  $p_{nmax}$  の 90% に達するのに必要とする光量子密度を  $I_{90}$  とそれぞれ定義し、図 9-3 に示した  $I-p_n$  関係を用いて葉齢ごとに  $p_n$  と  $I_{90}$  を求めた。

図 9-4 は各葉齢の  $p_n$  と  $I_{90}$  の季節変化を示したものである。旧葉の  $p_{nmax}$  の値は、図 9-4A に示すように、各時期とも 1、2 年生葉が 3、4 年生葉を上回った。しかし  $p_{nmax}$  の季節変化の傾向は、旧葉の各葉齢でよく一致し、7-8 月が他の時期に比べて高くなった。当年生葉の  $p_{nmax}$  は、8 月中は 1、2 年生葉よりも低い、9 月以降は旧葉のどの葉齢よりも高くなった。

一方、 $I_{90}$  の値は、図 9-4B に示すように、当年生葉が旧葉のどの葉齢よりも大きく  $500-600 \mu E m^{-2} s^{-1}$  の範囲にあった。旧葉の各葉齢の場合、 $I_{90}$  は葉齢の増加に伴い徐々に減少する傾向がみられた。 $I_{90}$  の値は、1 年生葉で  $400-600 \mu E m^{-2} s^{-1}$ 、4 年生葉で  $200-400 \mu E m^{-2} s^{-1}$  となり、4 年生葉は 1 年生葉の約半分の光量で純光合成速度が飽和に達していた。また  $I_{90}$  の値は時期的にみると、当年生葉、旧葉ともに 7、8 月が他の時期に比べて高かった。

#### [葉の地上高と光-光合成関係]

1988年の P1 と P2 の測定試料葉における  $I-p_n$  関係をそれぞれ図 9-5、9-6 に示す。 $p_n$  が飽和に達する光量、また光飽和下での  $p_n$  の値は、当年生葉と 2 年生葉についてそれぞれの上、下層葉間で比較すると、時期によっては顕著な違いがみられた。そこで、ここでも上述した飽和光合成速度  $p_{nmax}$  と  $I_{90}$  の値を、図 9-5、9-6 の  $I-p_n$  関係より求めて、葉の地上高の違いによる光-光合成関係の差を吟味した。

両プロットの当年生葉と 2 年生葉の上、下層葉における  $p_{nmax}$  と  $I_{90}$  の季節変化を図 9-7 に示す。

P1 の場合、図 9-7A に示すように 2 年生葉の  $p_{nmax}$  の値は 8 月では上層葉の方が下層葉を上回ったが、他の時期ではほぼ同じかやや下層葉の方が高かった。当年生葉の  $p_{nmax}$  の値は、各時期とも上層葉の方が下層葉よりも高かった。

P2 の場合、図 9-7B に示すように、2 年生葉の  $p_{nmax}$  の値は、7-8 月中は上層葉の方が下層葉より高かった。しかし当年生葉の  $p_{nmax}$  については、8 月下旬を除くと上、下層葉間で顕著な差がみられなかった。

$p_{nmax}$  の季節変化の傾向は、両プロットとも当年生葉の場合、上層葉と下層葉の間で大きな違いはなく、9 月に最も高くなった (図 9-7A, B)。しかし、2 年生葉の  $p_{nmax}$  については、P1 では 8 月頃高かったのに対し、P2 では 7 月頃高くなり、プロット間で多少異なる傾向が認められた。

$I_{90}$  の値についてみると、P1 の場合、図 9-7C に示すように 2 年生葉の上、下層葉間では、時期によって大小関係が異なったが、その差は  $200 \mu E m^{-2}$

$s^{-1}$ 以下であった。当年生葉の  $I_{90}$  の値は、8月上旬を除くと、上層葉の方が下層葉よりも顕著に高かった。

P2 の場合、図9-7D に示すように、2年生葉の  $I_{90}$  の値は P1 の2年生葉の場合と同様、上、下層葉間であまり差がなかった。当年生葉の  $I_{90}$  の値については、時期によって上、下層葉間の大小関係が逆転した。

$I_{90}$  の季節変化の傾向は、両プロットとも2年生葉に関しては、上層葉と下層葉の間ではほぼ一致した。しかし、P1 の場合、2年生葉の  $I_{90}$  は7-8月に一度高くなるのに対して（図9-7C）、P2 の2年生葉の  $I_{90}$  は、10月まで徐々に低下しており（図9-7D）、プロット間で比較すると純光合成速度の飽和光レベルの季節的なパターンは、多少異なるものと思われる。

### 9-3-2. 暗呼吸速度

1987年と1988年の光-光合成関係の測定で得られた暗呼吸速度  $r$  の季節変化を図9-8に示す。ただし1987年のP1の上層葉における各葉齢の  $r$  については（図9-8A）、同化箱内温度  $15^{\circ}\text{C}$  で、1988年のP1、P2の上、下層葉の  $r$  は（図9-8B,C）、 $10^{\circ}\text{C}$  でそれぞれ測定された値である。

図9-8Aに示すように1-4年生葉の場合、 $r$  の値は葉齢間でほとんど違いがなく、また時期的な変化もあまりみられなかった。旧葉に比べると当年生葉の  $r$  の値は各時期とも大きく、とくに8月中は旧葉の2-3倍に達した。

一方、葉の地上高の違いによる  $r$  の差は、図9-7B,Cに示すように、2年生葉の場合各時期ともほとんどみられなかった。当年生葉の場合、P1では各時期とも上層葉の方が下層葉に比べて  $r$  の値は大きかったが、P2では上層葉と下層葉での  $r$  の大小関係は時期的に変化した。

1987、1988年ともに8月初旬、当年生葉の  $r$  の値は旧葉の各葉齢に比べて顕著に大きかったが、これは展開に伴う葉の成長呼吸によるものと思われる。

### 9-3-3. 純光合成速度および暗呼吸速度の温度特性

1987年、P1の上層葉で得られた1年生葉と当年生葉における同化箱内温度  $T_c[^{\circ}\text{C}]$  と純光合成速度  $p_n$  ( $I=1000\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) および暗呼吸速度  $r$  の関係を図9-9に示す。

図9-9Aに示すように、当年生葉の  $p_n$  は各時期とも  $T_c$  が  $10-15^{\circ}\text{C}$  の範囲で高くなり、 $15^{\circ}\text{C}$  以上の高温側で急激に低下した。1年生葉については、7月18日の試料における結果しかないが、 $p_n$  の最適温度は当年生葉の場合とほぼ同

じ 10-15 °C の範囲にあった。

$r$  の値は、図 9-8B に示すように 1 年生葉、当年生葉ともに  $T_c$  の増加に対してほぼ指数関数的に増加し、両者の関係は次式によって近似することができた。

$$r = A_1 \cdot \exp(B_1 \cdot T_c) \quad [\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}] \quad (9-6)$$

$A_1$ : 係数、 $[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$

$B_1$ : 係数、 $[^{\circ}\text{C}^{-1}]$

暗呼吸速度における  $Q_{10}$ 、すなわち温度上昇  $10^{\circ}\text{C}$  に対する  $r$  の増加割合は次式を用いて算出した。

$$Q_{10} = \exp(10 \cdot B_1) \quad [\text{dimensionless}] \quad (9-7)$$

$Q_{10}$  の値は表 9-3 に示すように、1 年生葉で 2.2、当年生葉で 2.3 - 3.0 と計算された。

#### 9-3-4. 試料葉の形質

##### [比面積の季節変化]

1987 年と 1988 年の光-光合成関係の測定に用いた試料葉における比面積 ( $SLA: [\text{dm}^2 \text{ g}^{-1}]$ ) の季節変化を図 9-10 に示す。

図 9-10A に示すように、旧葉の  $SLA$  の値は、各時期とも 1、2 年生葉のほうが 3、4 年生葉よりも大きかった。また時期的には 1、2 年生葉の  $SLA$  は 7-8 月頃大きくなったが、3、4 年生葉の場合ほとんど変化しなかった。一方、当年生葉の  $SLA$  は、8 月中は旧葉よりもかなり大きいのが、9-10 月には 1、2 年生葉の  $SLA$  と同じ程度まで低下した。

上層葉と下層葉で  $SLA$  の値を比べると、図 9-10B, C に示すように、当年生葉、2 年生葉ともに上層葉の方が大きかった。 $SLA$  の季節変化の傾向については、当年生葉、2 年生葉ともに上層葉と下層葉でほとんど違いがなく、上述の 1987 年の試料葉でみられた傾向 (図 9-10A) とほぼ一致した。

これらの結果は同じ葉について時間を追って測定したものではない。しかし、当年生葉と違って伸長成長を終えているはずの旧葉において、その比面積の値が葉齢の増加とともに小さくなった事実は、葉が古くなるにつれてその物質密度が高くなる傾向にあることを示唆している。さらに、同じ旧葉でも 3、4 年

生葉に比べると、1、2年生葉の比面積は顕著な季節変化を示しており、これらの比較的若い葉では、夏の光合成期間中に同化産物の転流が活発に起こっていることが推察される。

[当年生葉の針葉長と葉面積の関係]

1988年の P1、P2 の当年生葉の光合成測定試料葉における平均針葉長 ( $I_{NL}$ : [cm]) と 1 短枝 (5 針葉) 当たりの平均葉面積 ( $S_{NL}$ : [cm<sup>2</sup>]) の関係を、図 9-11 に示す。図 9-11 では、試料の採取時期は区別されていないが、各時期とも上層葉の方が下層葉に比べて  $I_{NL}$ 、 $S_{NL}$  の値は大きかった。

$I_{NL}$  と  $S_{NL}$  の間には、両対数軸上で直線関係が成立し、両者の関係は次式によって近似することができた。

$$S_{NL} = 0.223 \cdot I_{NL}^{1.43} \quad [\text{cm}^2, \text{cm}] \quad (r^2=0.99) \quad (9-8)$$

## 9-4. 考察

### 9-4-1. ハイマツ針葉の光合成特性

[光-光合成関係]

樹木の単葉における光-光合成関係は、樹冠内の葉の位置によって変化し、一般に樹冠下層の弱光条件下にある葉の方が上層の葉に比べて純光合成速度の飽和光レベルは低く、光飽和における光合成速度も小さくなり、いわゆる陰葉的な光合成特性を示すことがよく知られている (Larcher, 1975)。また幾つかの常緑針葉樹では、受光条件が同じ場合、古い葉ほど陰葉的な光合成特性を示すことが報告されている (Kuroiwa, 1960; 松本・根岸, 1982; Teskey et al., 1982; Chabot & Hicks, 1982)。

本研究で測定されたハイマツ針葉の場合、飽和光合成速度  $p_{nmax}$  と飽和光レベル  $I_{90}$  の値は、いずれも葉齢の増加に伴い減少し (図 9-4)、古い葉ほど陰葉的な光-光合成特性を示すことがわかった。一方、当年生葉と 2 年生葉について、それぞれの上、下層葉間で  $p_{nmax}$  と  $I_{90}$  の値を比較すると、その大小関係は時期によって異なり、一定の傾向は認められなかった (図 9-7)。

本研究では、葉高と光合成速度の関係に関する測定に用いた試料葉は、11-2-2. で述べたように、地上高の違いに基づき上層と下層から採取し (表 9-1)、各試料葉が葉群内で受ける光量については測定しなかった。また葉高間の比較も、上層と下層の 2 点しか行っていない。したがって、今回明瞭な関係が得ら



れなかった葉高、すなわち葉群内での着葉位置の違いによる光合成特性の差異については、今後、さらに葉群を細かい層に分けて光合成速度と実際の受光量を測定し、再度吟味する必要がある。

[温度-光合成関係]

P1の葉群上層の試料葉で得られた純光合成速度の最適温度は、当年生葉と1年生葉でほぼ一致し、10-15°Cの範囲にあった(図9-9A)。この光合成最適温度域は、他の常緑針葉樹と比べるとかなり低く(Larcher, 1980)、亜高山性のモミ、マツ、トウヒなどの光合成最適温度に近い値となった(Kuroiwa, 1960; Tranquillini, 1979; 松本・根岸, 1982; Teskey et al., 1984; Hadley & Smith, 1987)。また、図9-9Aに示した純光合成速度の最適温度域は、P1の夏期7-8月の林内平均気温にほぼ一致した(図2-5)。

これらのことは、ハイマツが針葉レベルの光合成において、寒冷気候の高山によく適応していることを示唆している。しかし本研究では、葉群上層の当年生葉と1年生葉についてしか測定していないため、ハイマツ針葉の温度-光合成関係については、今後葉齢や葉高別に測定しさらに検討する必要がある。

9-4-2. 単葉の総光合成速度における光依存性の吟味

Monsi & Saeki (1953)の群落総光合成速度の推定モデルでは、単葉の総光合成速度と葉面受光量の関係が、次式のような光-光合成曲線でよく近似されることが前提とされる。

$$p = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad [\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}] \quad (9-9)$$

$p$ : 単葉の総光合成速度、 $[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$

$I$ : 葉面光量子密度、 $[\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$

$a$ : 係数、 $[(\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}]$

$b$ : 係数、 $[(\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}) \cdot (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}]$

ここで用いられる単葉の総光合成速度  $p$  は、次式のように純光合成速度  $p_n$  と暗呼吸速度  $r$  の和として定義される。

$$p = p_n + r \quad [\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}] \quad (9-10)$$

式(9-9)の係数 $a$ の値の逆数は、 $I$ が無大での総光合成速度( $b/a$ )の半分の値( $b/2a$ )を与える光量レベルを示し、また係数 $b$ の値は $I$ がゼロ付近における $I-p$ 曲線の傾きをそれぞれ意味する(Hozumi et al., 1972)。したがって、係数 $a$ 、 $b$ の値を用いると、単葉の総光合成速度における光依存性の吟味を定量的に行うことができる。

本研究の測定結果についても、図9-12に一例を示すように、 $I$ と $p$ の関係は式(9-9)でよく近似することができた。そこで、ここではP1の光-光合成関係の測定結果から求められた式(9-9)の係数 $a$ 、 $b$ の値について、葉齢あるいは葉高間で比較する。さらに、第11章でP1の群落総光合成量を推定する際考慮すべき点を検討する。

図9-13は、係数 $a$ 、 $b$ の値の季節変化を示したものである。図9-13Aに示すように、 $a$ の値は葉齢の増加とともに大きくなる傾向にあった。一方、上層葉と下層葉で比べると、図9-13Bに示すように、当年生葉では上層葉の方が $a$ の値は小さくなったが、2年生葉ではその大小関係は時期により入れ変わった。また $a$ の値の季節変化については、同じ葉齢の上、下層葉ではほぼ一致し、当年生葉と旧葉の間で異なる傾向が認められた。

図9-13Cに示すように、 $b$ の値の葉齢による違いは、 $a$ の値についてみられたほど(図9-13A)顕著ではなかった。また同齢の葉の場合、図9-13Dにみられるように、葉高による違いもほとんどなかった。

このように、本研究で測定されたハイマツの場合、単葉の光-光合成曲線の形状を決める係数 $a$ 、 $b$ の値の季節変化の傾向に関しては、1-4年生葉の旧葉グループと当年生葉との間で顕著に異なると考えられる。したがって、切り枝の試料葉で得られた式(9-9)の光-光合成曲線に基づいて、P1の群落総光合成量を生育期間を通じて推定する際には、当年生葉と旧葉は区別して扱う必要がある。

表9-1. 単葉の光合成速度測定に用いた試料枝の採取方法と測定項目一覧。

測定年	1987年	1988年
[試料枝の採取方法]		
採取場所と1回の採取本数	P1の上層 <sup>1)</sup> より1本	P1の上層、下層 <sup>2)</sup> とP2の上層、下層 <sup>3)</sup> より各1本、計4本
採取回数	6回	7回
採取日	6月20日、7月18日 8月1日、8月22日 9月19日、10月30日	5月27日、7月2日 7月20日、8月4日 8月24日、9月15日 10月20日
現地での採取時刻	9:00 - 11:00	8:30 - 10:40 (7月2のみ12:30-13:00)
[測定項目と試料葉]		
1. 光と光合成速度の関係	1-4年生葉と当年生葉(8月1日以降)	2年生葉と当年生葉(8月4日以降)
2. 温度と光合成速度の関係	当年生葉と1年生葉(7月18日のみ)	測定せず
3. 光合成速度に及ぼす採取後経過時間の影響	6月20日採取の1年生葉	測定せず

<sup>1)</sup>: P1の葉群上層部(地上高180-200cm)を示す(図5-1参照)。

<sup>2)</sup>: P1の葉群下層部(地上高100-120cm)を示す。

<sup>3)</sup>: P2の葉群上層部(地上高120-140cm)と下層部(40-60cm)を示す。

表9-2. 現地で試料枝を採取してから経過した時間と純光合成  
および暗呼吸速度の関係。測定には、1987年6月20日、  
P1の葉群上層より採取した試料枝の1年生葉を用いた。

経過時間 $T_{af}$ <sup>1)</sup> [h]	純光合成速度 $P_n$ <sup>2)</sup> [mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]	暗呼吸速度 $r$ <sup>3)</sup>	試料葉の諸量 短枝数 <sup>4)</sup> SLA <sup>5)</sup> [dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	
15	4.8	0.7	27	0.460
36	7.3	1.0	34	0.490
48	7.4	1.0	32	0.506
83	6.3	1.3	30	0.504
143	6.2	1.2	30	0.520

<sup>1)</sup>: 現地での試料枝の採取時刻、1987年6月20日(10:00)から  
光合成測定開始までの経過時間を示す。

<sup>2)</sup>: 葉面光量子密度 1000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、同化箱内温度 10 °C における値。

<sup>3)</sup>: 同化箱内温度 10 °C における値。

<sup>4)</sup>: 試料葉の短枝(1短枝当たり5針葉)の数を示す。

<sup>5)</sup>: 試料葉の比面積。

表9-3. 当年生葉と1年生葉の暗呼吸速度  $r$  における  $Q_{10}$  の計算値。

試料採取日 (1987年)	葉齢	係数 <sup>1)</sup> $A_1$ [mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]	$B_1$ [°C <sup>-1</sup> ]	$Q_{10}$ <sup>2)</sup> [dimensionless]
7月18日	1年生葉	0.510	0.079	2.20
8月1日	当年生葉	1.174	0.084	2.32
8月22日	当年生葉	0.324	0.110	3.00
9月19日	当年生葉	0.413	0.104	2.83
10月30日	当年生葉	0.240	0.119	3.29

<sup>1)</sup>: 式(9-6)、 $r = A_1 \cdot \exp(B_1 \cdot T_c)$  の係数を示す。

<sup>2)</sup>: 式(9-7)、 $Q_{10} = \exp(B_1 \cdot 10)$  より計算された値。

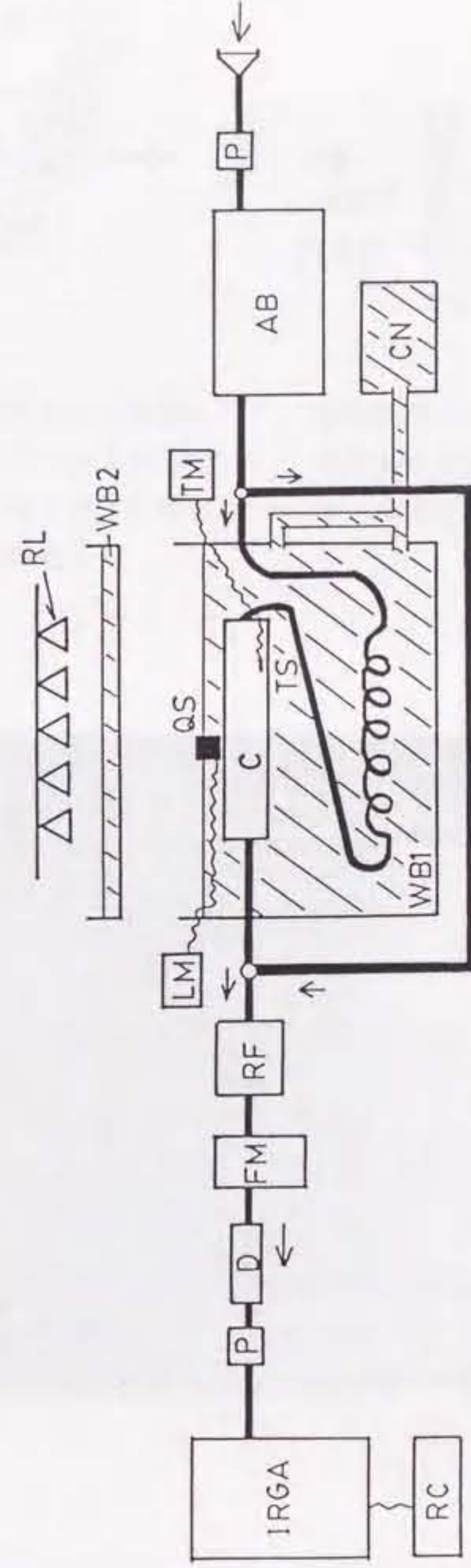
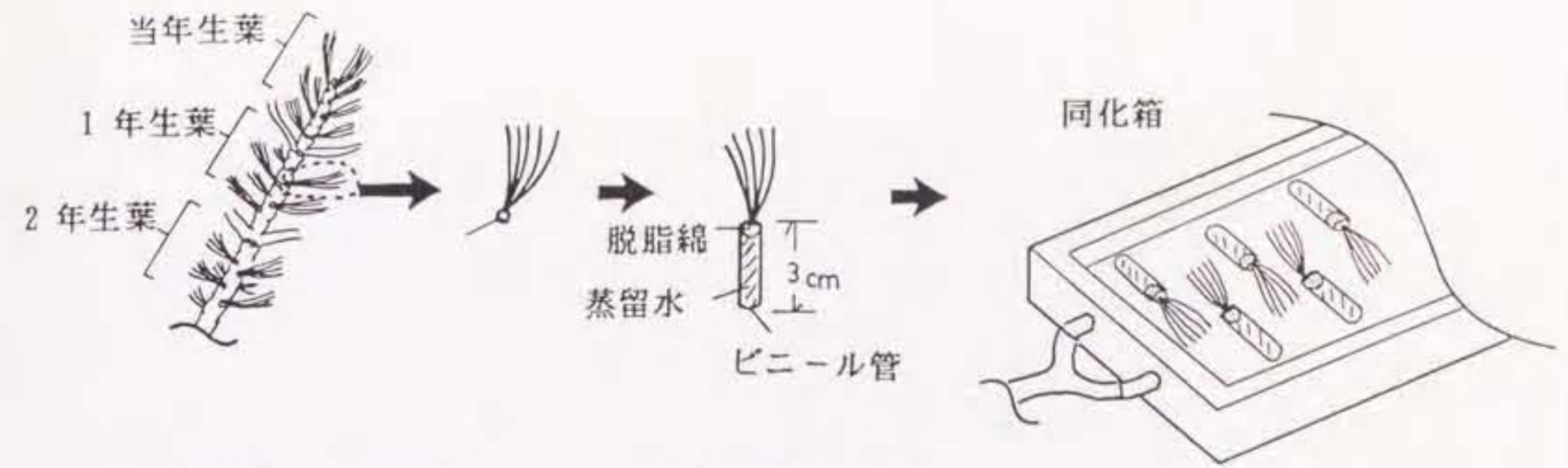


図 9-1. 光合成速度の測定装置概要。

太い実線部分が空気の流路に当たり、矢印が通気方向を示す。斜線部分は水が入ったところを示す。  
 IRGA:赤外線ガス分析装置、RC:記録計、FM:流量計、D:乾燥剤、P:ポンプ、WB1:同化箱内温度調節用水槽、WB2:熱とり用水槽、CN:水温調節器、  
 C:同化箱、AB:エアバッグ、LM:照度計、QS:光量子センサー、TM:デジタル式温度計、TS:熱電対温度センサー、  
 RL:光源 (レフランプ)。

A



試料枝から試料葉を  
短枝のついた状態  
で取りはずす(1年生  
葉の場合)

短枝を脱脂綿に包み  
蒸留水を封入したビ  
ニール管に取りつける

同化箱内に葉の向きが  
交互になるよう配置する

B

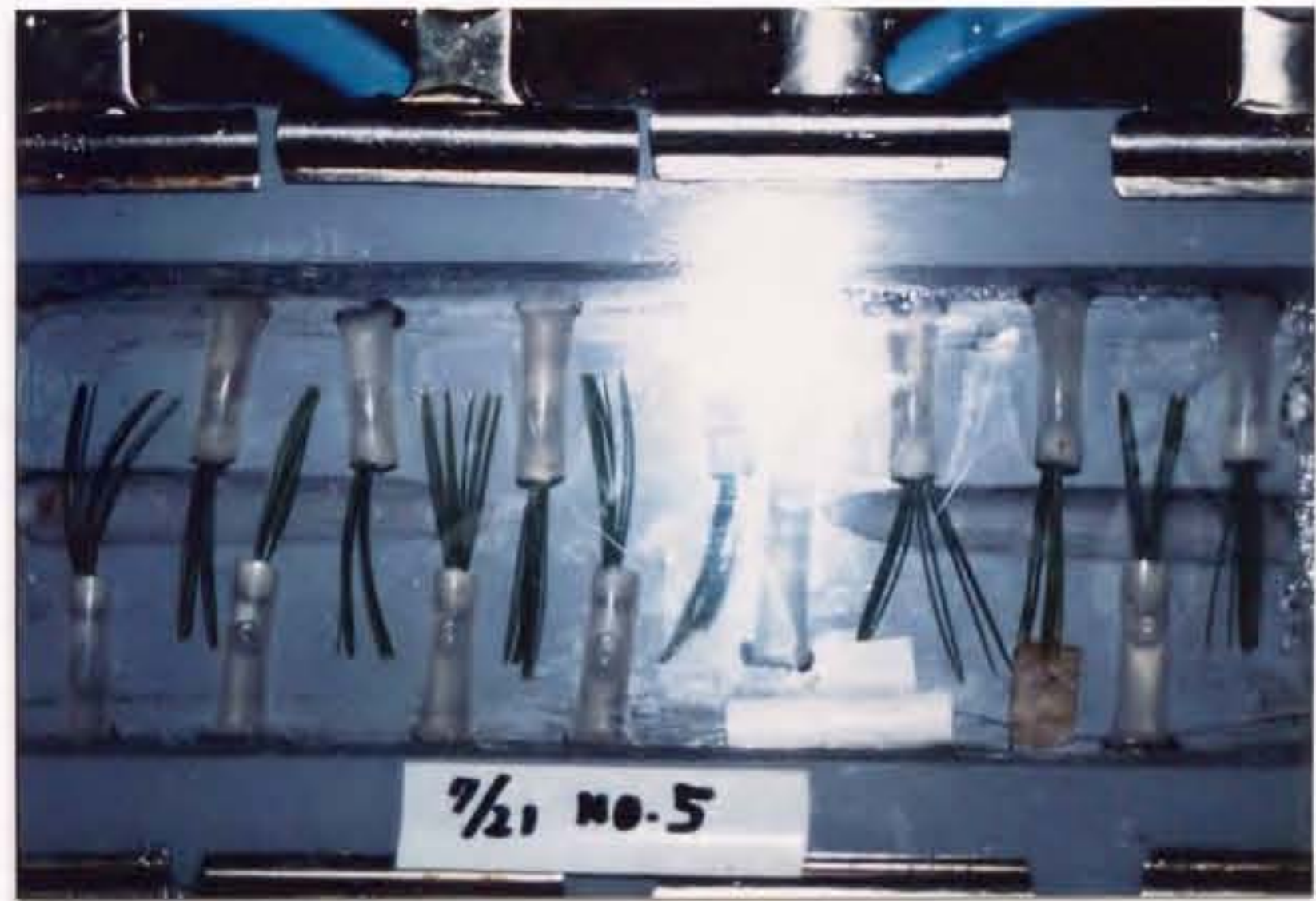


図 9-2. A. 試料枝から測定試料葉を取りはずして同化箱内へ配置するまでの処理手順。

B. 測定試料葉を同化箱内に配置した様子。

純光合成速度  $P_n$  [ $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ]

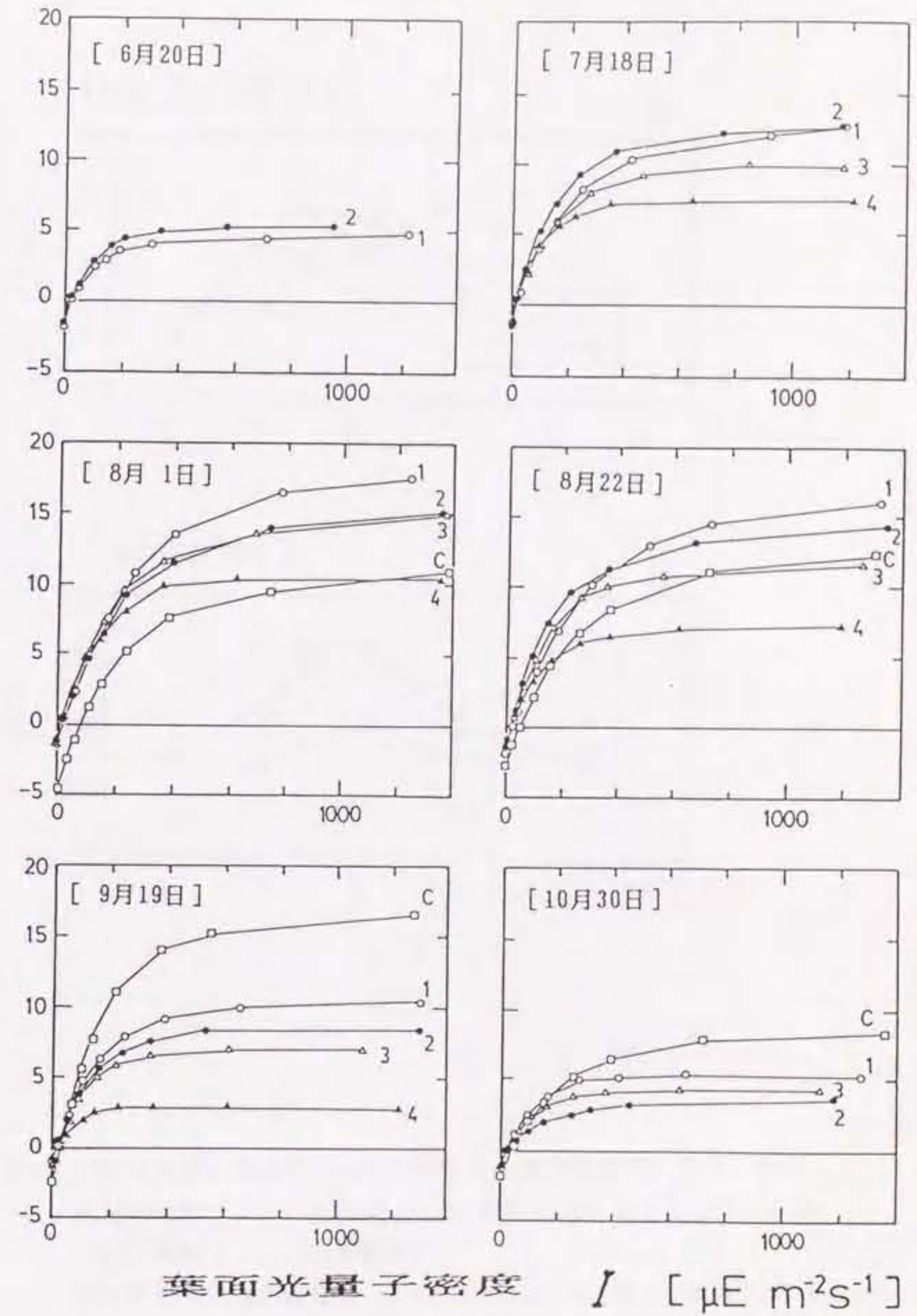


図 9-3. 1987年の P1 の葉群上層から採取した測定試料葉における  
 葉面光量子密度 ( $I$ ) と純光合成速度 ( $P_n$ ) の関係。  
 測定時の同化箱内温度は  $15^\circ\text{C}$ 。図中の C, 1, 2, 3, 4 はそれぞれ  
 当年生葉、1 年生葉、2 年生葉、3 年生葉、4 年生葉を示す。



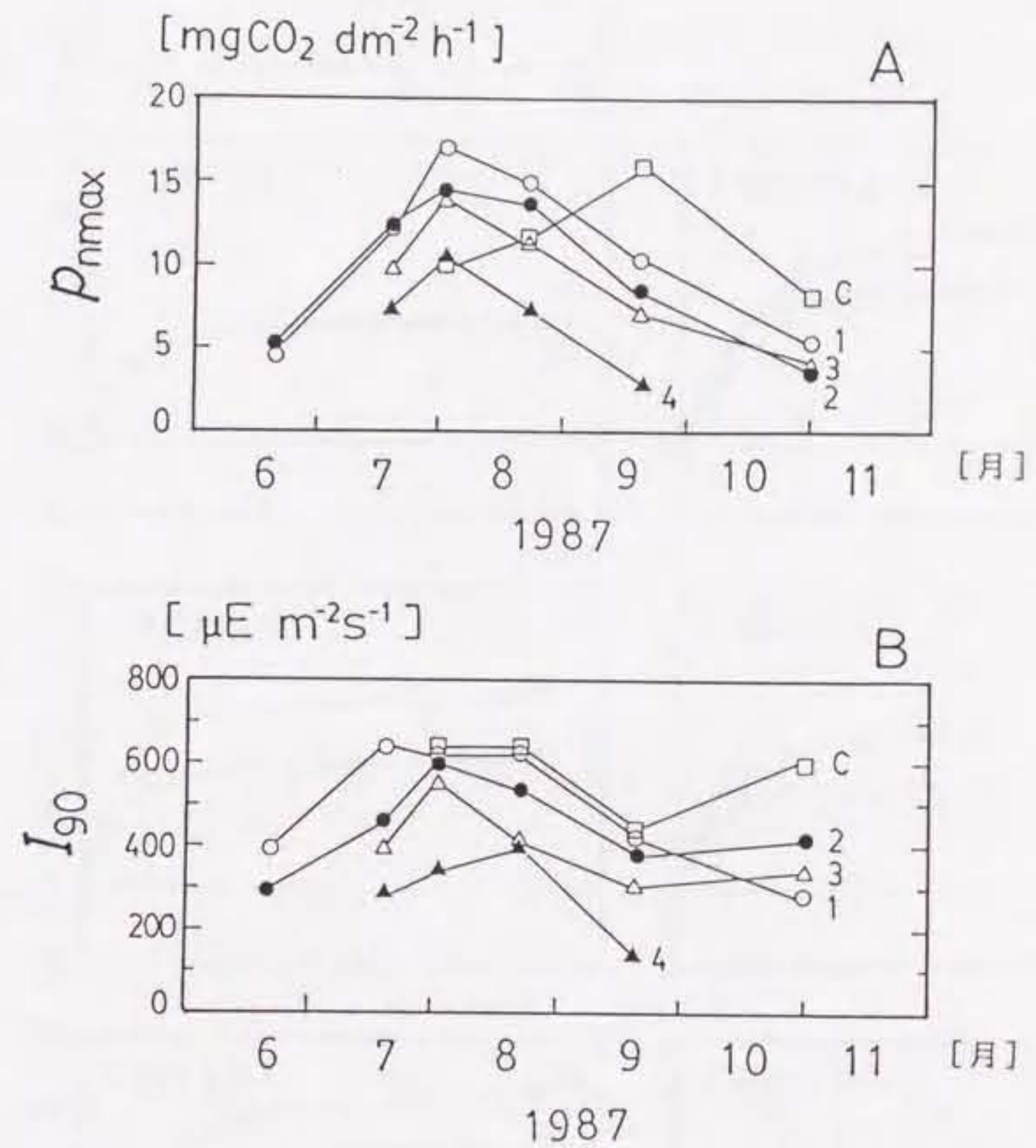


図 9-4. 1987年の P1 の葉群上層から採取した測定試料葉における飽和光合成速度 ( $P_{nmax}$ ) と  $P_{nmax}$  の 90% に達するのに必要とした光量子密度 ( $I_{90}$ ) の季節変化。

測定時の同化箱内温度は 15°C。  $P_{nmax}$  と  $I_{90}$  は、それぞれ図 9-3 の  $I - p_n$  関係より読みとった値。 図中の C, 1, 2, 3, 4 はそれぞれ当年生葉、1 年生葉、2 年生葉、3 年生葉、4 年生葉を示す。  
 A.  $P_{nmax}$  の季節変化。 B.  $I_{90}$  の季節変化。

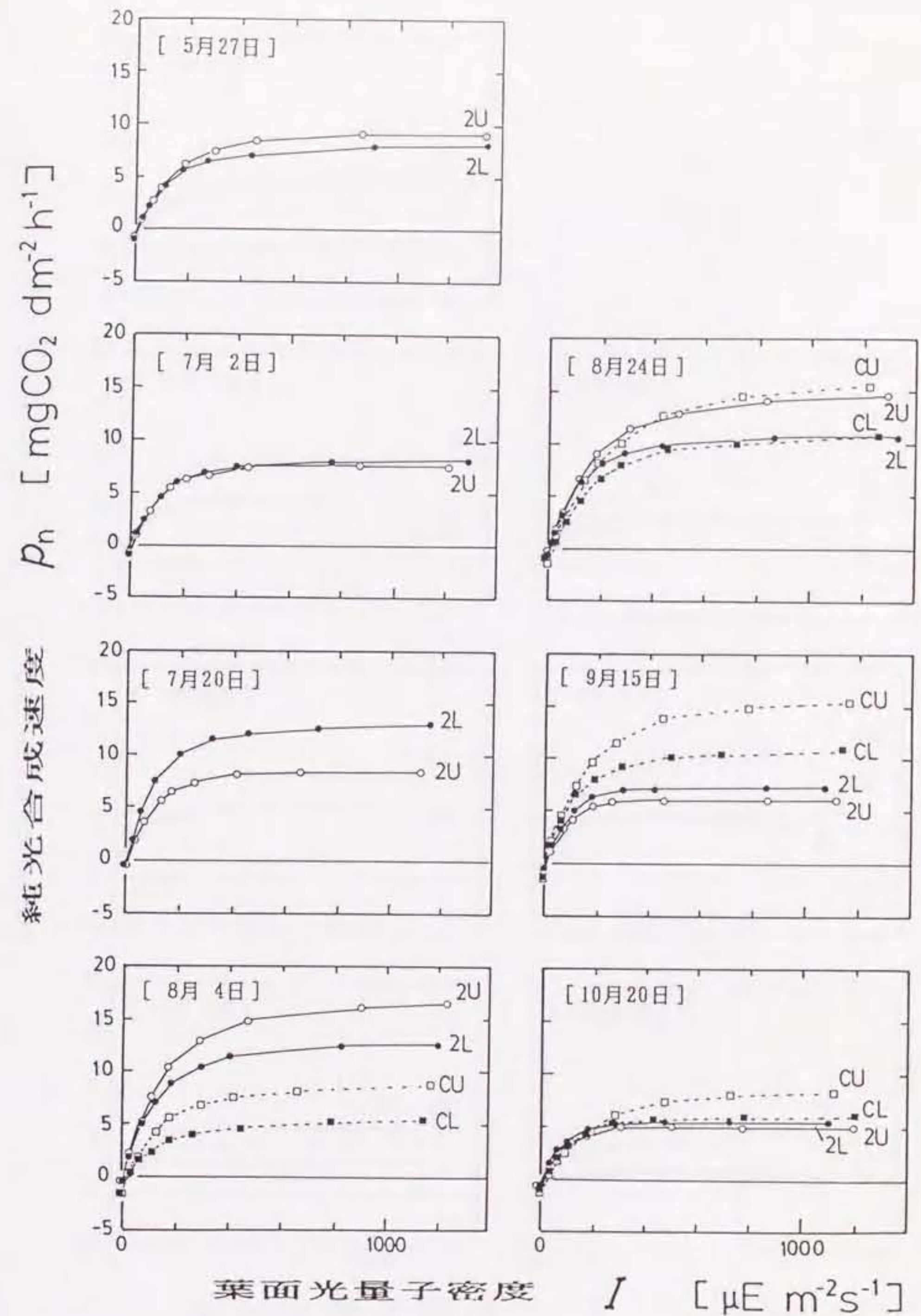


図 9-5. 1988年の P1 の葉群上層と下層から採取した測定試料葉における葉面光量子密度 ( $I$ ) と純光合成速度 ( $P_n$ ) の関係。

測定時の同化箱内温度は  $10^\circ\text{C}$ 。

CU (□) : 当年生葉 (上層)。CL (■) : 当年生葉 (下層)。

2U (○) : 2年生葉 (上層)。2L (●) : 2年生葉 (下層)。

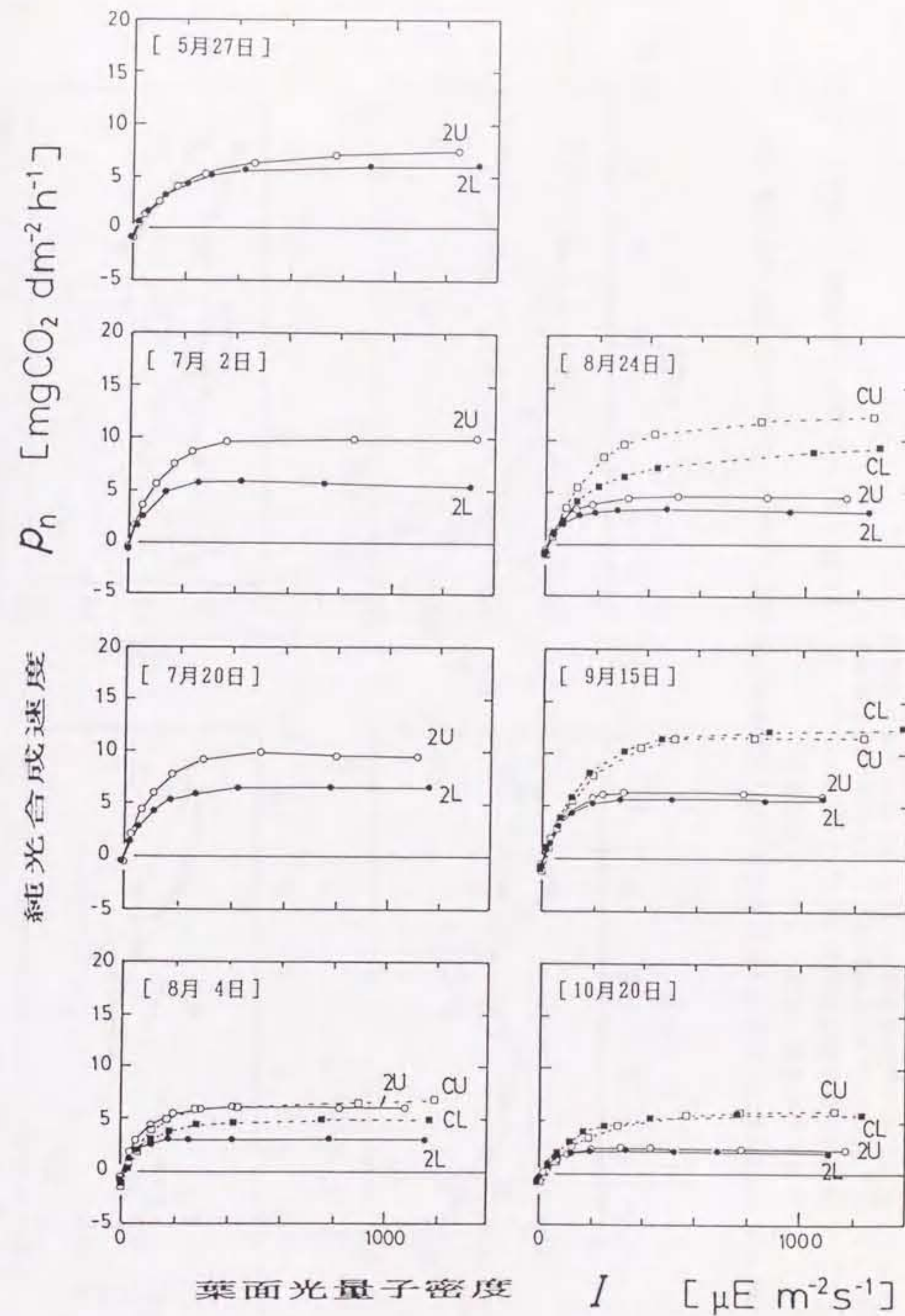


図 9-6. 1988年の P2 の葉群上層と下層から採取した測定試料葉における葉面光量子密度 ( $I$ ) と純光合成速度 ( $p_n$ ) の関係。  
 測定時の同化箱内温度は 10°C。  
 CU (□) : 当年生葉 (上層)。CL (■) : 当年生葉 (下層)。  
 2U (○) : 2 年生葉 (上層)。2L (●) : 2 年生葉 (下層)。

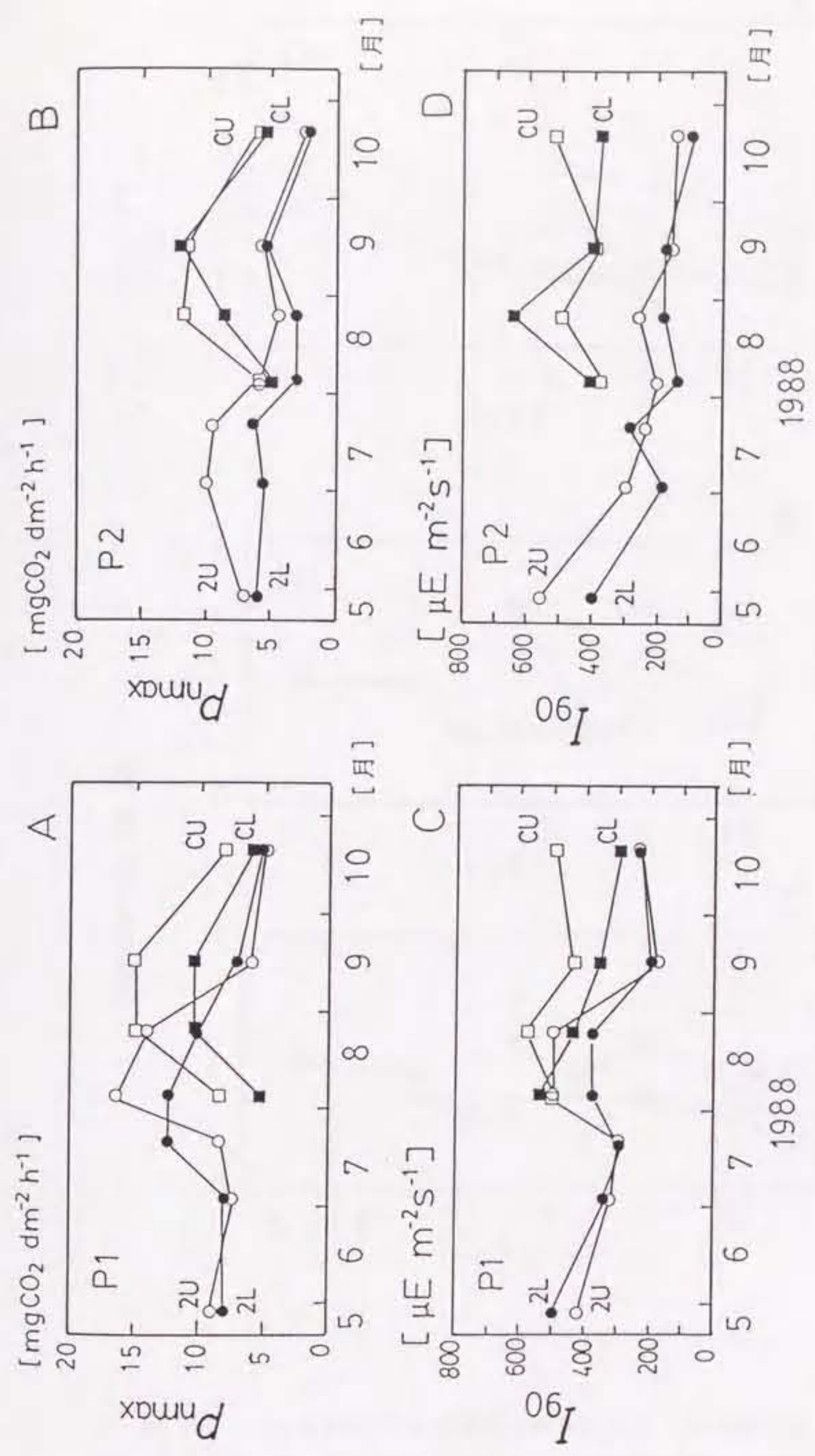


図 9-7. 1988年の P1 および P2 の試料葉における飽和光合成速度 ( $P_{nmax}$ ) と  $P_{nmax}$  の 90% に達するのに必要とした光量子密度 ( $I_{90}$ ) の季節変化。  
 測定時の同化箱内温度は  $10^{\circ}\text{C}$ 。  $P_{nmax}$  と  $I_{90}$  は、それぞれ図 9-5、9-6 の  $I - P_n$  関係より読みとった値。  
 A. P1 の  $P_{nmax}$  の季節変化。 B. P2 の  $P_{nmax}$  の季節変化。  
 C. P1 の  $I_{90}$  の季節変化。 D. P2 の  $I_{90}$  の季節変化。  
 CU (□) : 当年生菜 (上層)、CL (■) : 当年生菜 (下層)、  
 2U (○) : 2 年生菜 (上層)、2L (●) : 2 年生菜 (下層)。

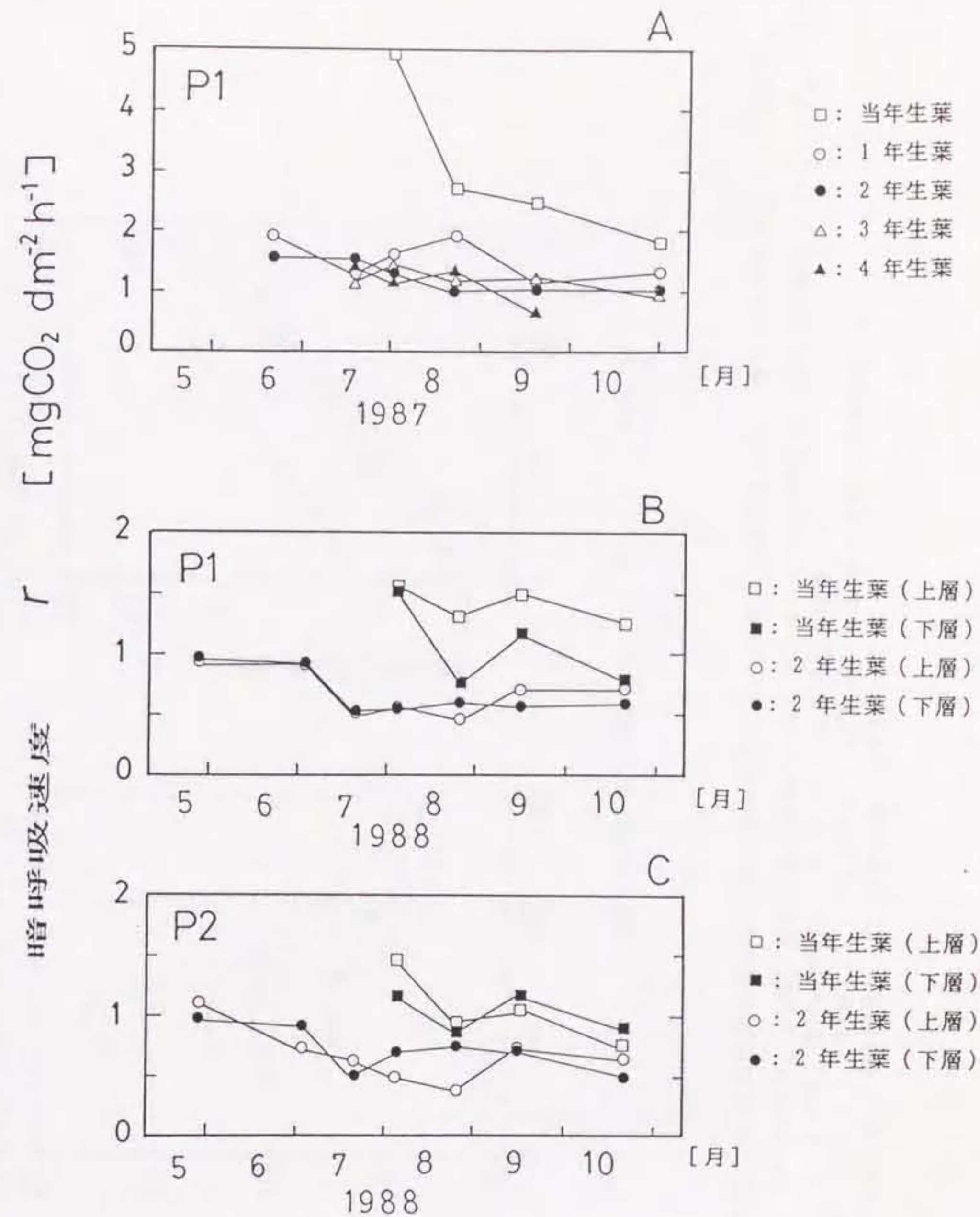
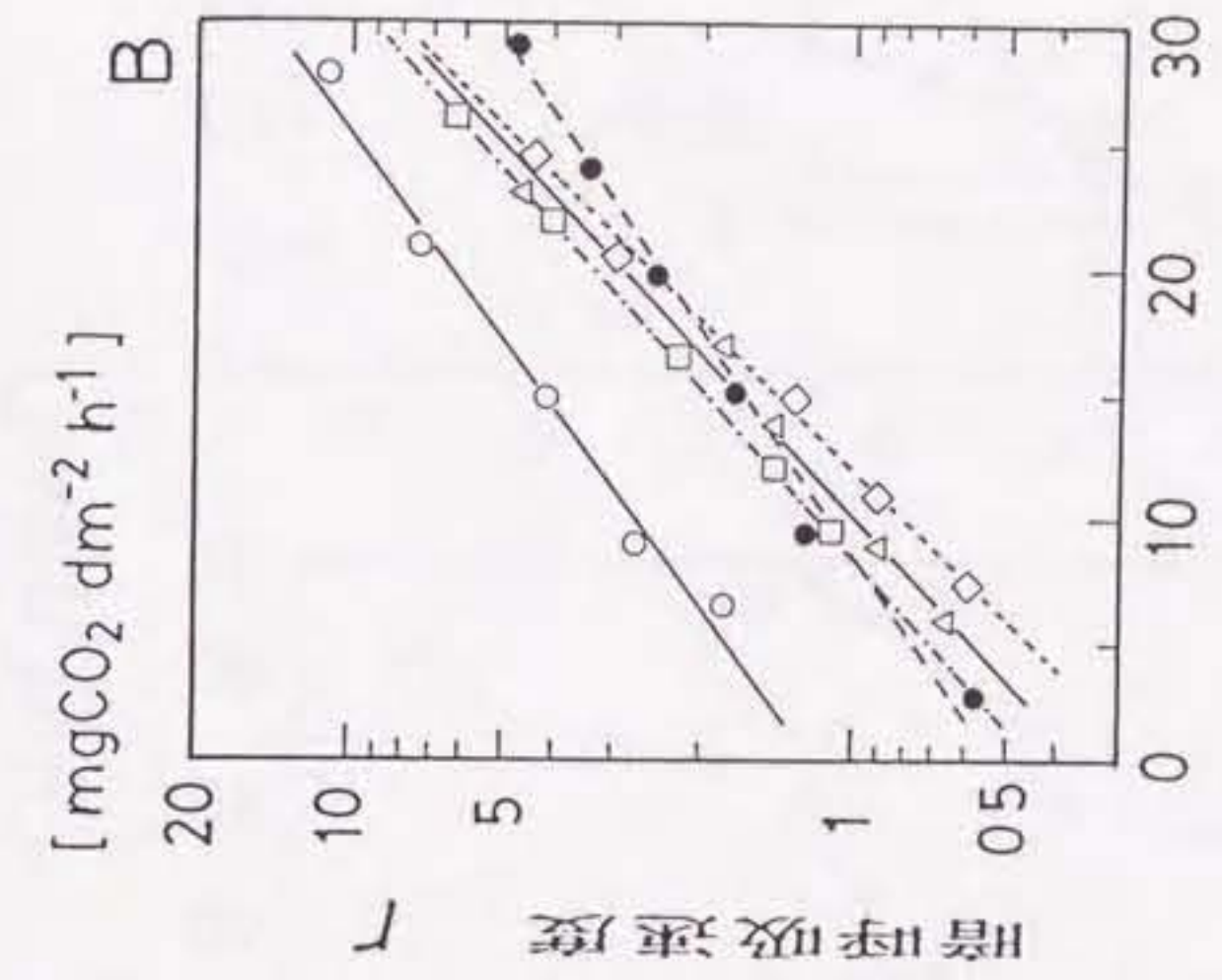
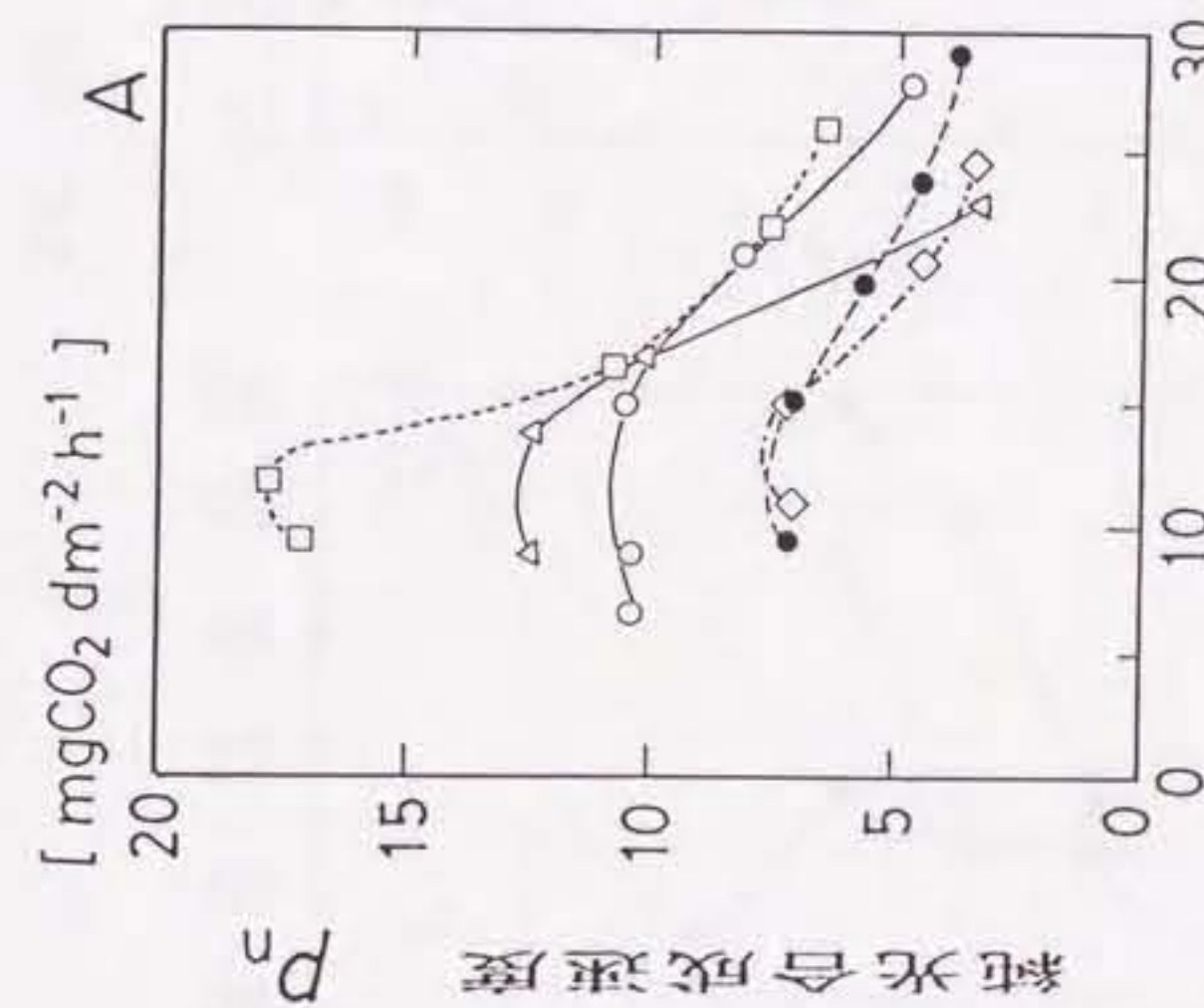


図 9-8. 光-光合成関係の測定試料葉における暗呼吸速度 ( $r$ ) の季節変化。  
 A. P1 の上層葉 (1987年)。測定時の同化箱内温度は 15°C。  
 B. P1 の上、下層葉 (1988年)。測定時の同化箱内温度は 10°C。  
 C. P2 の上、下層葉 (1988年)。測定時の同化箱内温度は 10°C。



同化箱内温度  $T_c$  [°C]

図 9-9. 1987年、P1 の試料葉で得られた同化箱内温度 ( $T_c$ ) と純光合成速度 ( $P_n$ ) および暗呼吸速度 ( $r$ ) の関係。  
 A.  $T_c - P_n$  関係。 $P_n$  は、葉面光量子密度  $I = 1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$  での測定値。図中の直線は、式 (9-6) による近似を示す。  
 B.  $T_c - r$  関係。図中の直線は、式 (9-6) による近似を示す。  
 ●: 1 年生葉 (7月18日)、○: 当年生葉 (8月1日)、△: 当年生葉 (8月22日)、◇: 当年生葉 (9月19日)、◇: 当年生葉 (10月30日)。

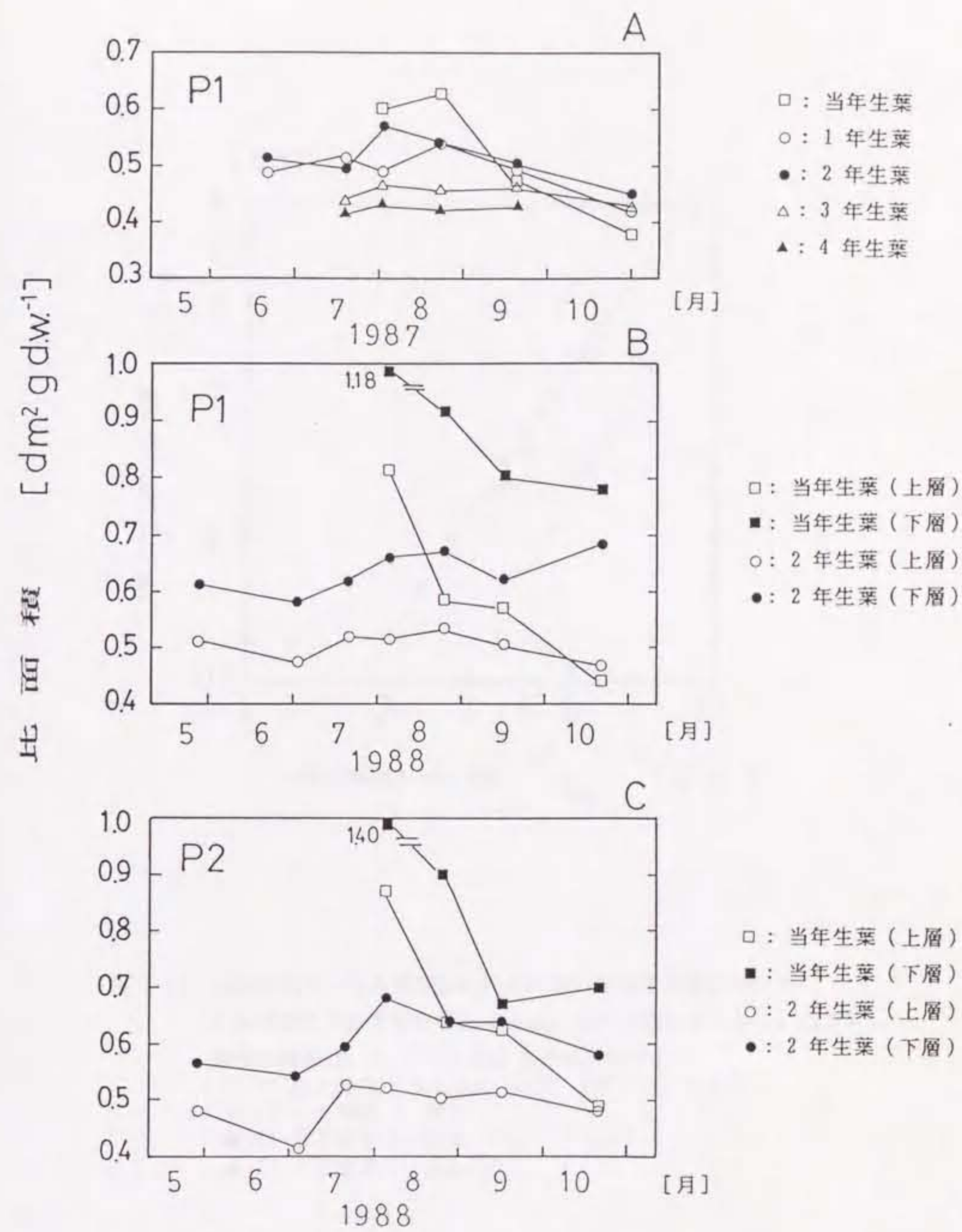


図 9-10. 光-光合成関係の測定試料葉における比面積の季節変化。

- A. P1 の上層葉 (1987年)。
- B. P1 の上、下層葉 (1988年)。
- C. P2 の上、下層葉 (1988年)。

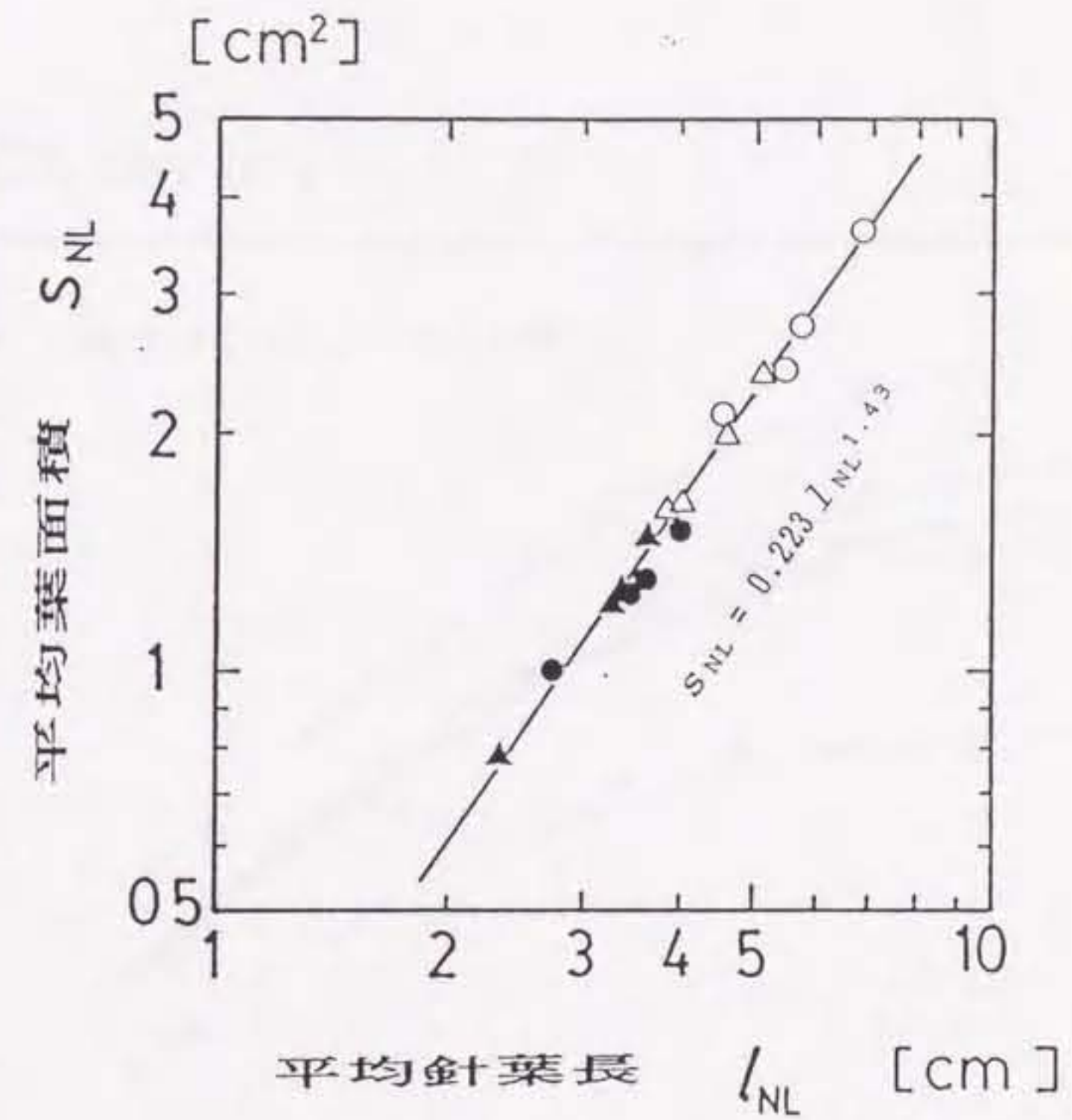


図 9-11. 1988年の光-光合成関係の測定に用いた当年生葉における  
 1 短枝当たりの平均針葉長 ( $l_{NL}$ ) と平均葉面積 ( $S_{NL}$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (9-8) による近似を示す。  
 ○: P1 の上層葉 (8月 4日、24日、9月15日、10月20日)。  
 △: P2 の上層葉 (同上)。  
 ●: P1 の下層葉 (同上)。  
 ▲: P2 の下層葉 (同上)。



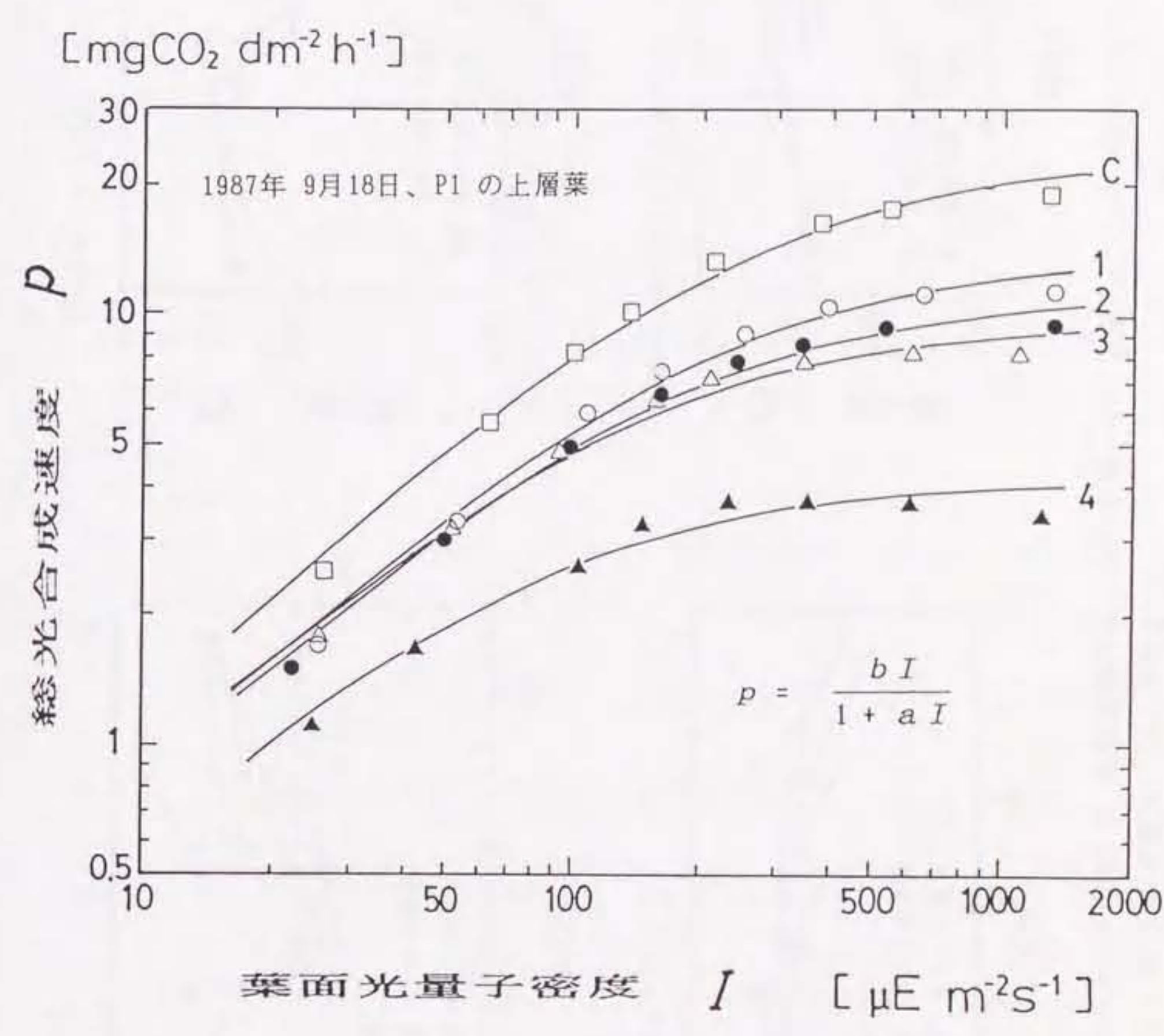
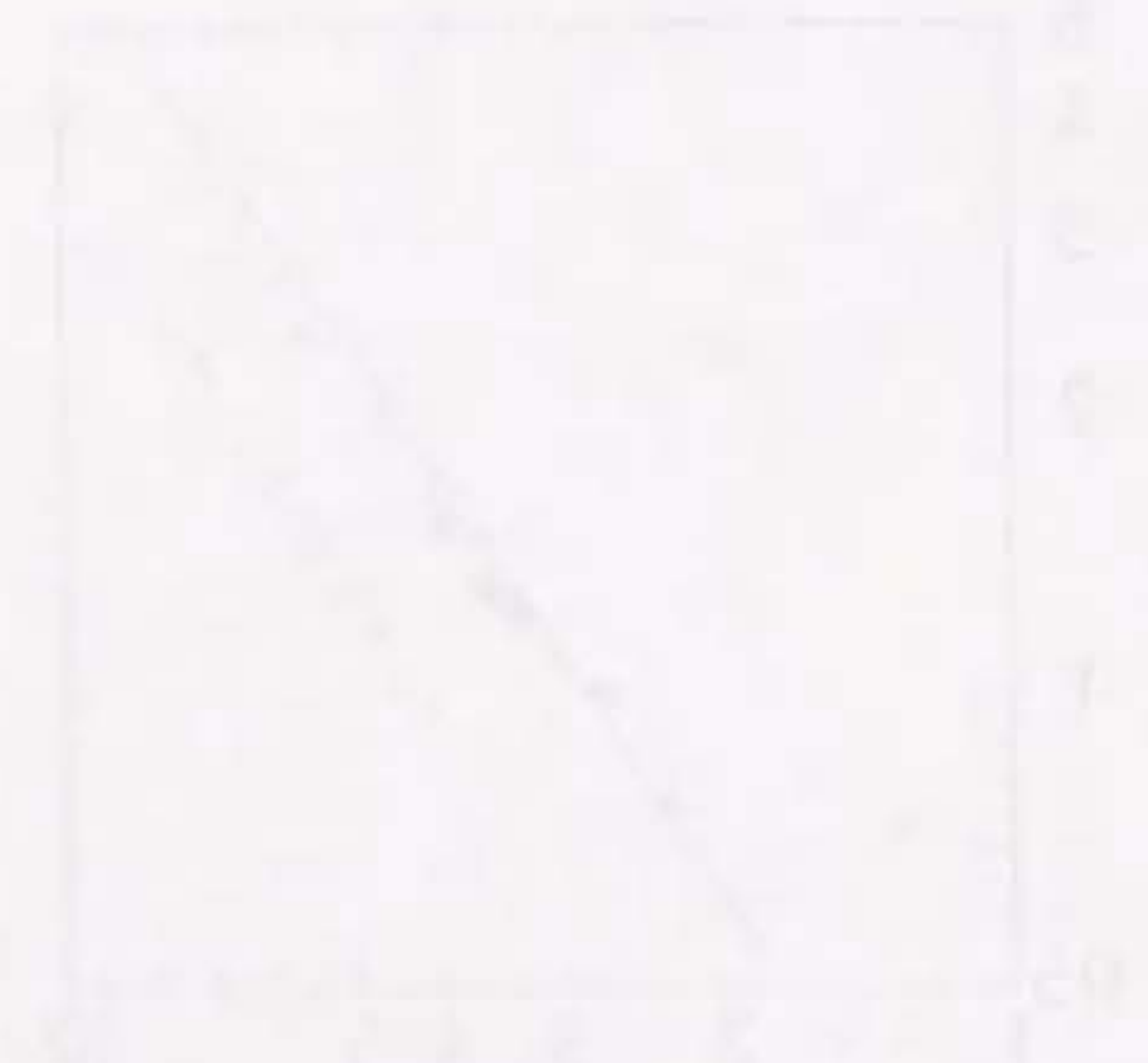


図 9-12. 葉面光量子密度 ( $I$ ) と単葉の総光合成速度 ( $p$ ) の関係の一例 (1987年 9月18日、P1 の上層葉)。  
 測定時の同化箱内温度は 15°C。図中の C, 1, 2, 3, 4 はそれぞれ当年生葉、1 年生葉、2 年生葉、3 年生葉、4 年生葉を示す。  
 図中の曲線は、葉齢ごとに式 (9-9) を用いて近似された関係を示す。

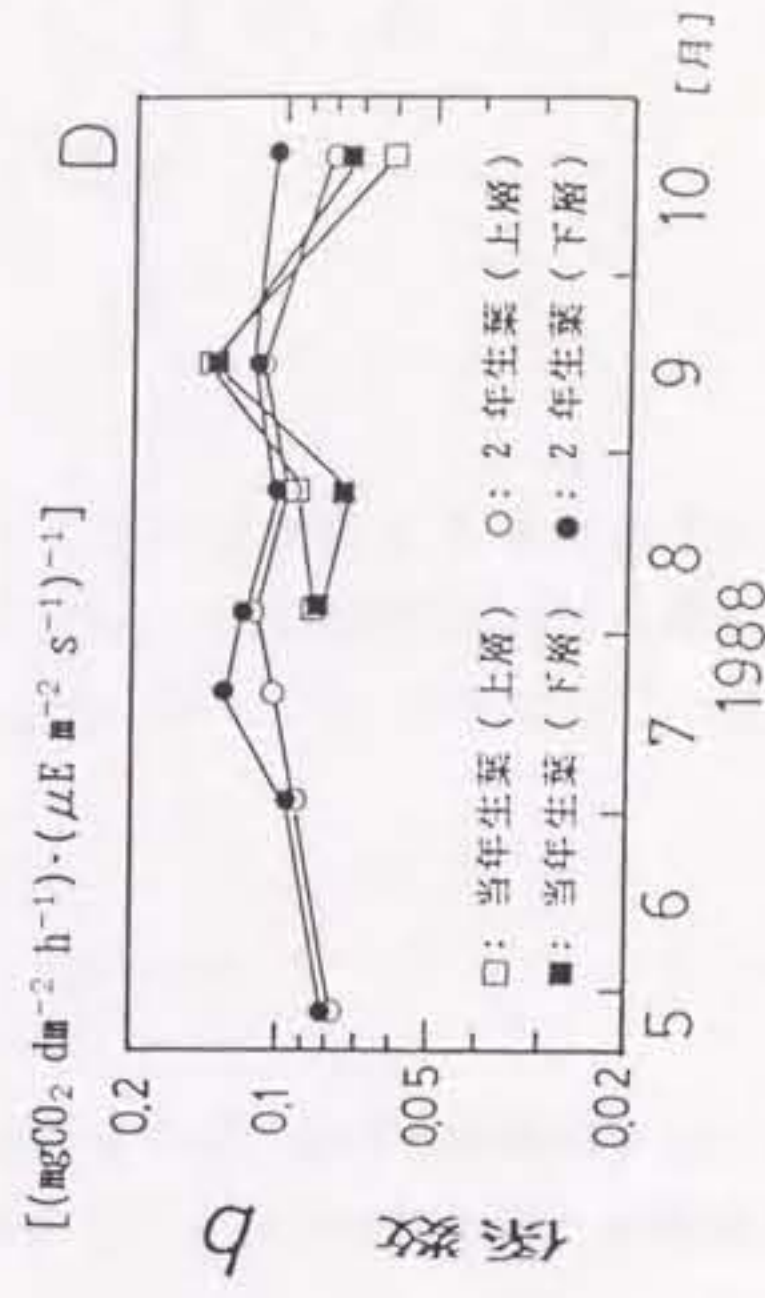
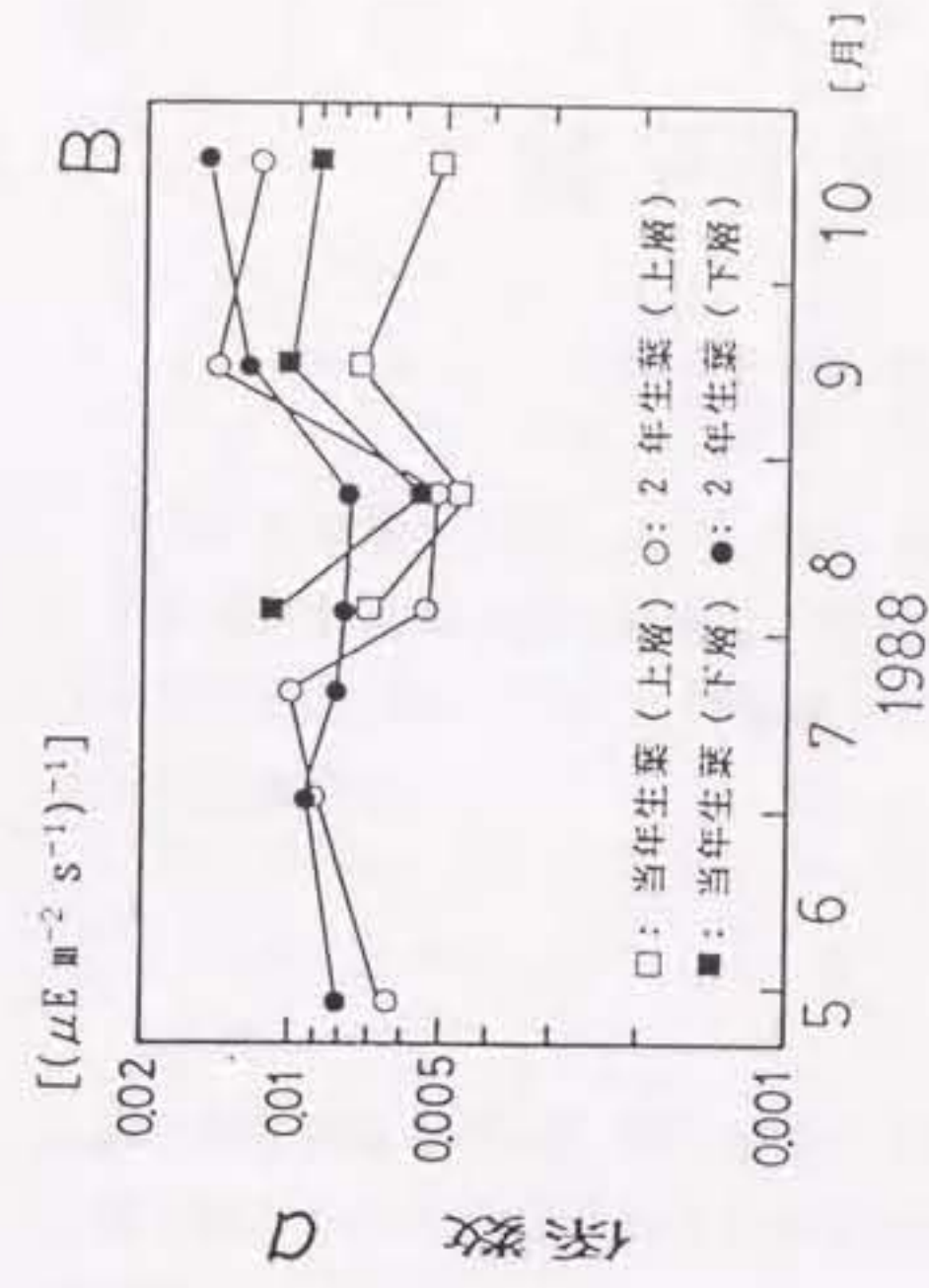
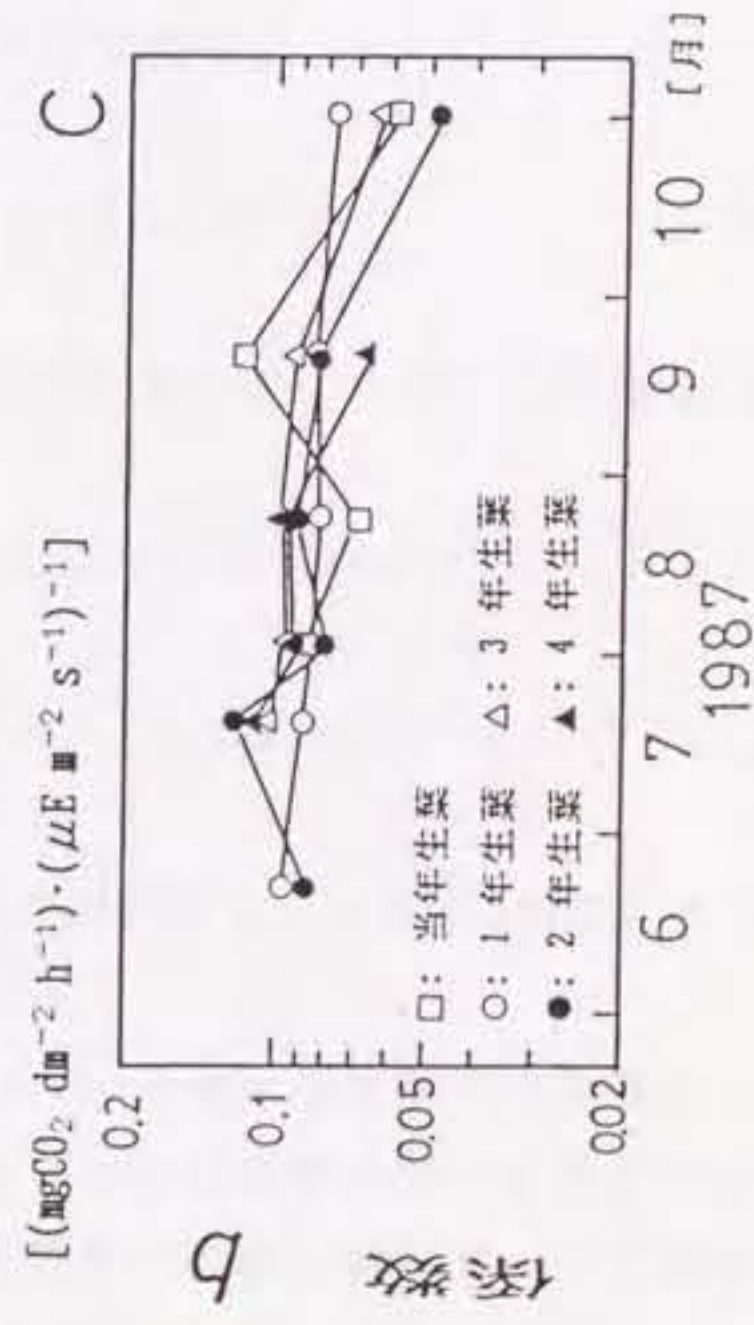
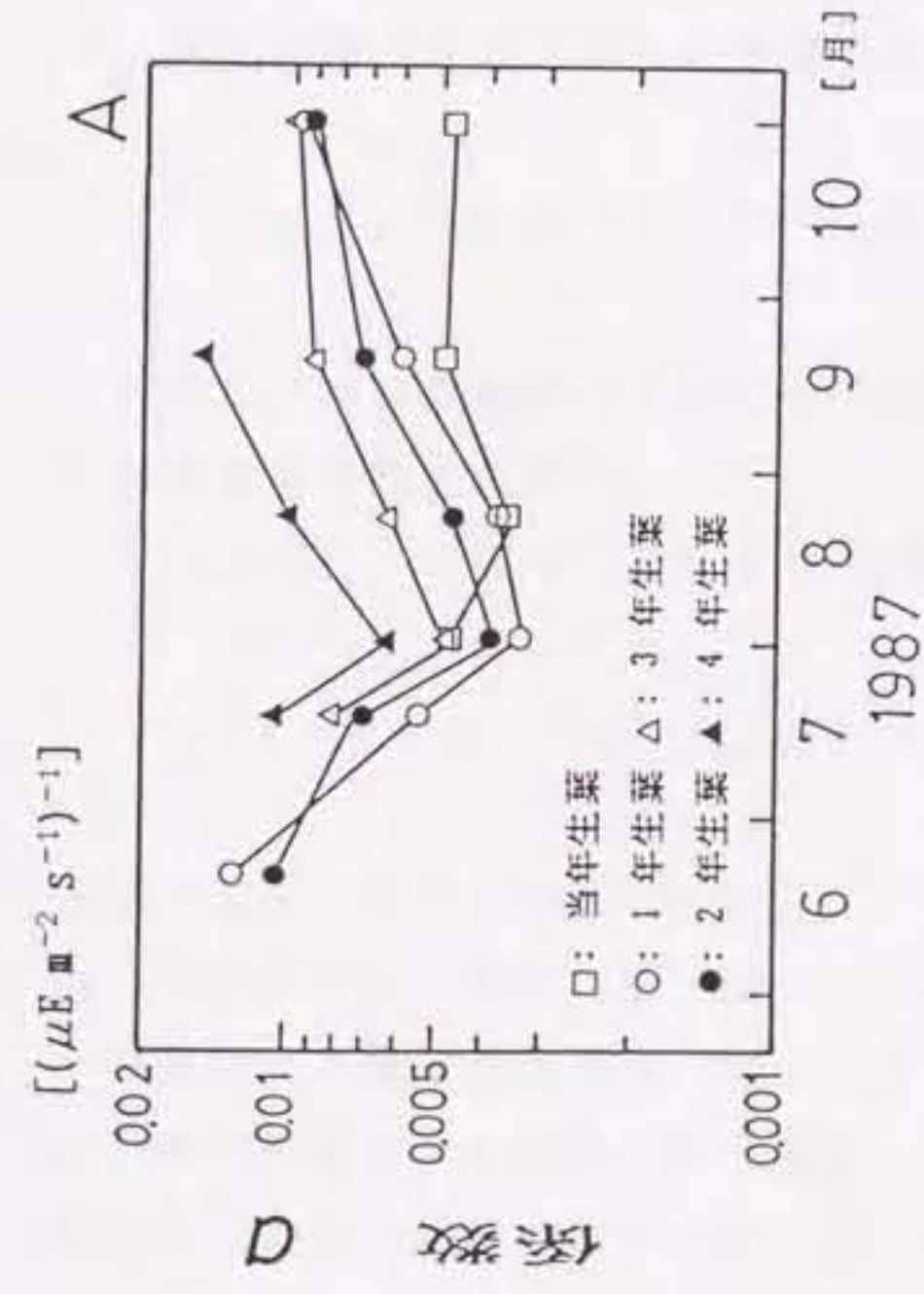


図 9-13. 1987年と1988年の P1 の測定試料葉 (当年生菜、2年生葉) について得られた光-光合成曲線 (式 (9-9)) の係数  $a$ 、 $b$  の季節変化。

A. 葉齢別の係数  $a$  の季節変化 (1987年)。B. 上、下層葉別の係数  $a$  の季節変化 (1988年)。  
C. 葉齢別の係数  $b$  の季節変化 (1987年)。D. 上、下層葉別の係数  $b$  の季節変化 (1988年)

## 第10章 つみあげ法による地上部 純生産量の推定

### 10-1. はじめに

森林の年間総生産量 ( $\Delta P_G$ : [ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>])、すなわち 1 年間に光合成により合成された有機物の総量は、次式のように、その期間内における純生産量 ( $\Delta P_n$ : [ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]) と呼吸量 ( $\Delta R$ : [ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]) の和として、次式のように定義される。

$$\Delta P_G = \Delta P_n + \Delta R \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-1)$$

上式の純生産量  $\Delta P_n$  は、総生産量から葉や非同化部における呼吸消費分を引いた値にあたり、光合成によって実際に植物体として固定された同化産物量を意味する。

純生産量として固定された同化産物は、さらに 1 年間に枯死や動物による摂食によって一部が失われ、その残りの部分が植物体の成長に費やされる。そこで、純生産量は次式のように定義することができる。

$$\Delta P_n = \Delta y + \Delta D + \Delta G \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-2)$$

上式中、 $\Delta y$  は成長量 (あるいは現存量の変化量) を、 $\Delta D$  は枯死量を、 $\Delta G$  は被食量をそれぞれ表す。

式 (10-1)、(10-2) より  $\Delta P_G$  は次式のように表される。

$$\Delta P_G = (\Delta y + \Delta D + \Delta G) + \Delta R \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-3)$$

上式の右辺の各項をそれぞれ測定し、それらの総和として  $\Delta P_G$  を推定する方法は、つみあげ法と呼ばれる (Ogawa, 1977)。

同法による推定の利点は、例えば式 (10-2) より純生産量のみを推定する場合、単に対象とする森林が持つ太陽エネルギーの固定能力がわかるだけでなく、固定された同化産物の葉や非同化部など各器官への配分過程や、その結果もたらされる林分の成長過程が定量的に把握できるところにある。

本章では、このようなつみあげ法を用いて、P1 および P2 両林分の地上部純生産量を推定する。また純生産量の推定方法上の問題点についても吟味する。

## 10-2. 材料と方法

### 10-2-1. 地上部純生産量の定義

本研究では、以下に示す 1 年ずつの各期間を P1 および P2 の地上部純生産量の推定期間 ( $\Delta t = 1 \text{ y}$ ) とした。

推定期間 II: 1987年 6月20日 ~ 1988年 7月 2日 (379日間)

推定期間 III: 1988年 7月 3日 ~ 1989年 6月27日 (360日間)

また式 (10-2) 中の被食量  $\Delta G$  は微小と考え、

$$\Delta G = 0 \quad (10-4)$$

を仮定した。

したがって、本研究では、各推定期間  $\Delta t$  における林分地上部の純生産量 ( $\Delta P_{nT}$ : [ton ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>]) は、次式のように定義される。

$$\Delta P_{nT} = \Delta y_T + \Delta D_T \quad [\text{ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}] \quad (10-5)$$

上式中、 $\Delta y_T$  は期間  $\Delta t$  における林分地上部の成長量を、また  $\Delta D_T$  は期間  $\Delta t$  における林分地上部の枯死量を表す。

### 10-2-2. 現存量および成長量の推定

式 (10-5) の成長量  $\Delta y_T$  は、次式のように各推定期間 ( $\Delta t: 1 \text{ [y]}$ ) における地上部現存量の変化量として求めた (Ogawa, 1977)。

$$\Delta y_T = \frac{y_T(t_2) - y_T(t_1)}{\Delta t} \quad [\text{ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}] \quad (10-6)$$

上式中、 $y_T(t_1)$  は推定期間の最初 ( $t_1$ ) の時点における地上部現存量 [ton ha<sup>-1</sup>] を、また  $y_T(t_2)$  は推定期間の最後 ( $t_2$ ) の時点における地上部現存量を表す。

各プロットの地上部現存量は、4-2-3. で述べた相対成長法、すなわち毎木調査結果と試料地上幹における相対成長式を用いて、匍伏幹、地上幹、枝および葉の器官ごとに推定した。毎木調査は、4-2-1. で述べた方法を用いて (図 4-1)、1987年から1989年の各年の 8月から 9月にかけて行った。一方、地上幹の各器官乾重の推定には、図 10-1 に示すように、1984年と1987年の試料地上幹で得られた以下の各相対成長式を用いた。

$$w_s = 0.512 (D_{0.2}^2 \cdot L)^{0.881} \quad [\text{g d.w., cm}^3] \quad (r^2=0.97) \quad (10-7)$$

$$w_b = 5.38 (D_b^2)^{1.56} \quad [\text{g d.w., cm}^2] \quad (r^2=0.95) \quad (10-8)$$

$$w_L = 17.6 (D_b^2)^{1.02} \quad [\text{g d.w., cm}^2] \quad (r^2=0.97) \quad (10-9)$$

式 (10-7) 中、 $w_s$  は地上幹乾重を、 $D_{0.2}$  と  $L$  は地上幹の立ち上がり部直径と地上幹長をそれぞれ示す。式 (10-8) 中、 $w_b$  は地上幹 1 本当たりの枝乾重を、 $D_b$  は地上幹の生枝下高直径を示す。式 (10-9) 中、 $w_L$  は地上幹 1 本当たりの葉乾重を示す。

このようにして求めた各年の器官別現存量の推定値より、式 (10-6) の地上部成長量  $\Delta y_T$  は、次式で与えられる。

$$\Delta y_T = (\underbrace{\Delta y_{cs}}_{\text{非同化部}} + \underbrace{\Delta y_s + \Delta y_b}_{\text{葉}}) + \Delta y_L \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-10)$$

上式中、 $\Delta y_{cs}$  は匍伏幹の成長量を、 $\Delta y_s$  は地上幹の成長量を、 $\Delta y_b$  は枝の成長量を、 $\Delta y_L$  は葉の成長量をそれぞれ表す。

#### 10-2-3. 枯死量の推定

森林のある期間内の枯死量を推定するためには、枝や葉などのように枯死し脱落する量とともに、幹など枯死後脱落せずに立ち枯れのまま林分内に存在する量を測定する必要がある (Ogawa, 1977)。そこで、式 (10-5) の林分地上部の枯死量  $\Delta D_T$  は、次式のように各推定期間中の年間リターフォール量  $\Delta L$  と立

ち枯れ現存量の増分 $\Delta y_d$ の和として推定した。

$$\Delta D_T = \Delta L + \Delta y_d \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-11)$$

本研究では、 $\Delta y_d$ は、7-4-1. で述べたようにリタートラップでその枯死脱落量が測定できない匍伏幹と地上幹について、推定期間中に枯死した量の和として次のように定義される。

$$\Delta y_d = \Delta y_{acs} + \Delta y_{as} \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-12)$$

上式中、 $\Delta y_{acs}$ は匍伏幹の立ち枯れ現存量の増分を、また $\Delta y_{as}$ は地上幹の立ち枯れ現存量の増分を示す。

式(10-11)のリターフォール量 $\Delta L$ には、表 7-3 に示した推定期間Ⅱ、Ⅲにおける P1 および P2 の年間リターフォール量の推定値を用いた。一方、式(10-12)の匍伏幹の立ち枯れ現存量の増分 $\Delta y_{acs}$ は、各推定期間中に新たに枯死が確認された匍伏幹部分について、毎木測定で算出した材積に式(4-7)の容積密度数 $\rho_{cs}$  ( $0.469 \text{ g cm}^{-3}$ ) を乗じて求めた乾重の値を用いた。さらに式(10-12)の地上幹の立ち枯れ現存量の増分 $\Delta y_{as}$ は、匍伏幹の場合と同様期間中に枯死した地上幹について、式(10-7)より推定した乾重の値を用いた。

## 10-3. 結果

### 10-3-1. 毎木調査の結果

表 10-1 は、1987年から1989年にかけて P1 と P2 で行った毎木調査の結果をまとめたものである。2 年の間に、P2 のみ 2 本の地上幹が枯死した。またこの 2 年間に、地上幹の立ち上がり部直径 ( $D_{0.2}$ ) の平均値は、各プロットともわずかに増加した。一方、枝の枯れ上がりなどによって、生枝下高直径 ( $D_B$ ) の平均値はほとんど変わらなかった。地上幹長 ( $L$ ) の林分平均値は、各プロットとも 1 年に 4 cm ずつ増加した。

### 10-3-2. 現存量および成長量の推定値

P1 および P2 における1987年から1989年の各年の地上部現存量と式(10-6)よりそれらの差として得られた推定期間Ⅱ、Ⅲの成長量の推定結果を表 10-2

に示す。

成長量の推定値は、地上幹を除く各器官の場合、推定期間によってはマイナスの値となった。しかし期間Ⅱ、Ⅲの2年間で平均すると、器官ごとの成長量はP1とP2でおおむね一致し、地上部全体の成長量 $\Delta y_T$ は約 $0.6 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。

#### 10-3-3. 枯死量の推定値

P1およびP2における推定期間Ⅱ、Ⅲの枯死量 $\Delta D_T$ の推定結果を表10-3に示す。年間リターフォール量 $\Delta L$ に関しては、各プロットとも推定期間によらず安定した値が得られた。

立ち枯れ現存量の増分 $\Delta y_d$ については、P1の場合、各推定期間中に地上幹、匍伏幹の枯死は観察されなかったためゼロと推定された。一方、P2では、推定期間Ⅱで2本の地上幹が枯死し(表10-1)、また各期間中に匍伏幹の一部枯死が観察されたため、 $\Delta y_d$ は2年間の平均で $0.52 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。しかし、P2で推定されたこの $\Delta y_d$ の値は、同プロットの $\Delta L$ の値、 $2.39 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ に比べるとかなり少なく、枯死量の約82%は枝や葉のリターフォール量によるものであった。

#### 10-3-4. 地上部純生産量の推定値

式(10-5)で定義されたつみあげ法によるP1およびP2の地上部純生産量 $\Delta P_{nT}$ の推定結果を表10-4に示す。成長量 $\Delta y_T$ の値は推定期間によってかなり異なり、両プロットとも $\Delta P_{nT}$ の値は、推定期間Ⅱの方が大きくなった。しかし、 $\Delta P_{nT}$ の値は推定期間Ⅱ、Ⅲの2年間で平均すると、両プロットでほぼ一致し、約 $3.5 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。

### 10-4. 考察

#### 10-4-1. 測定および推定方法上の問題点

[ $y_{2N}$ 法について]

森林の純生産量に関しては、これまでに数多く報告されており、森林型ごとに平均的な値がすでにまとめられている段階にある(Kira, 1977)。しかし、大部分の報告で推定された純生産量 $\Delta P_n$ の値は、式(10-2)で定義されたよう

に成長量 $\Delta Y$ 、枯死量 $\Delta D$ および被食量 $\Delta G$ をそれぞれ別個に測定して求める  
つみあげ法本来の方法によるものではなく、次式のように葉と非同化部の当年  
生部分の現存量 ( $Y_{2N}$ : [ton ha<sup>-1</sup>]) を近似的に 1 年間の純生産量と考える方  
法 (以下  $Y_{2N}$ 法と呼ぶ) によるものである (依田, 1971)。

$$\Delta P_n = Y_{2N} + \Delta D_N + \Delta G_N \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-13)$$

上式中、 $\Delta D_N$ は当年生部分の枯死量を、 $\Delta G_N$ は当年生部分の被食量を示す。  
式 (10-13) では、植物体の当年生部分と旧部分の間における物質の転流は見か  
け上相殺されることが仮定されている (Ogawa, 1977)。また、 $\Delta D_N$ と $\Delta G_N$ の  
測定は一般に困難なため無視されることが多く、

$$\Delta P_n \doteq Y_{2N} \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-14)$$

として純生産量が求められている。

さらに式 (10-13) の  $Y_{2N}$  の値は、温帯林など樹木に年輪が形成される森林の  
場合、次式のように当年生葉の現存量 ( $Y_{NL}$ ) と各個体の幹や枝など非同化部  
の 1 年間の重量成長量 ( $\Delta W_w$ ) の総和 ( $\Sigma \Delta W_w$ ) から推定する場合はほとん  
どである。

$$Y_{2N} = Y_{NL} + \Sigma \Delta W_w \quad (10-15)$$

上式中、各個体の非同化部の重量成長量 $\Delta W_w$ は、樹幹解析データから得られる  
最近 1 年間の幹の材積成長量に基づき推定される (木村, 1976)。

#### [推定値の吟味]

表 10-5 は、これまでに立山 (四手井, 1963) と大雪山 (沖津, 1981) の各  
ハイマツ林で推定された地上部純生産量の一部をまとめたものである。しかし、  
これらの報告の地上部純生産量 $\Delta P_{nT}$ は、基本的には式 (10-15) で定義される  
 $Y_{2N}$ 法によって推定されたものである。

表 10-5 には、本研究の P1 と P2 について  $Y_{2N}$ 法による $\Delta P_{nT}$ の試算値も  
示した。なお本研究の場合、式 (10-15) の非同化部の純生産量 ( $\Sigma \Delta W_w$ ) は、

$$\Sigma \Delta W_w = \Sigma \Delta W_{cs} + \Sigma \Delta W_s + \Sigma \Delta W_b \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (10-16)$$



で定義される。式(10-16)中、 $\Delta W_{CS}$ は匍伏幹の年間重量成長量を、 $\Delta W_S$ は地上幹の年間重量成長量を、 $\Delta W_B$ は枝の年間重量成長量をそれぞれ示す。

表 10-5 に示した非同化部(匍伏幹、地上幹、枝)の純生産量 $\Sigma \Delta W_w$ は、8-2-2.で述べた試料地上幹と匍伏幹の樹幹解析データから推定された値である(梶本, 1986)。また表 10-5 に示した当年生葉の現存量 $Y_{NL}$ は、1984年の相対成長法で推定された値である(表 4-4)。

$Y_{2N}$ 法による純生産量の推定には、式(10-13)の定義で述べたように、当年生部分と旧部分の間の物質転流が見かけ上ゼロとなり、純生産量として固定された同化産物がすべて当年生部分の成長に配分されるという仮定が含まれている。もしこの仮定が正しければ、 $Y_{2N}$ 法とつみあげ法による純生産量の推定値は一致するはずである。しかし、本研究の P1 と P2 の場合、表 10-5 に示すように $Y_{2N}$ 法による $\Delta P_{NT}$ の推定値は 8.4、9.2  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と、つみあげ法による推定値約 3.5  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ (表 10-4)の 2 倍以上に達した。

常緑針葉樹では、すでに貯蔵されていた同化産物が当年生葉の展開に配分されたり、あるいは落葉前に葉から養分や同化産物の一部が回収され越冬する生葉に貯蔵されることが知られている(Gordon & Larson, 1968; Kimura, 1969)。例えば P1 の場合も、葉の年間リターフオール量 2.3  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ (表 10-3)は、当年生葉の現存量 4.0  $\text{ton ha}^{-1}$ (表 10-5)よりもかなり少なく、落葉前に古い葉から同化産物がある程度樹体内に回収されていることが十分考えられる。これらのことは、ハイマツの当年生葉の成長が、必ずしもその年の同化産物によってすべてまかなわれていないことを示唆している。したがって、このような樹体内での同化産物の転流を考えると、 $Y_{2N}$ 法の場合、葉の純生産量に関しては過大推定の恐れがある。

一方、 $Y_{2N}$ 法で定義される非同化部の純生産量 $\Sigma \Delta W_w$ は、推定期間  $\Delta t$ (1 y)の間に個体の枯死がなければ、つみあげ法による非同化部のみの成長量に一致するはずである。とくに1987年から1989年の 2 年間に地上幹と匍伏幹の枯死が観察されなかった P1 の場合には(表 10-2)、式(10-10)で定義した非同化部全体の成長量( $\Delta Y_{CS} + \Delta Y_S + \Delta Y_B$ )は、理論的には式(10-10)で定義される非同化部の純生産量 $\Sigma \Delta W_w$ と等しいことになる。しかし、つみあげ法による P1 の非同化部の成長量は、表 10-2 に示したように、0.68  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と、 $Y_{2N}$ 法による $\Sigma \Delta W_w$ の値 4.4  $\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ (表 10-5)を大幅に下回った。

このような非同化部成長量の推定値に関するつみあげ法と $Y_{2N}$ 法での食い違いは、他の森林でも報告されており、つみあげ法における成長量推定の難しさが指摘されている(佐藤, 1973)。

つみあげ法における成長量 $\Delta Y_T$ の推定精度は、式(10-6)に示すように現存量の2回の測定値に大きく依存している。本研究では、各プロットの器官別現存量は10-2-1.で述べたように、地上幹や匍伏幹の直径の測定値をもとに推定した。しかし、ハイマツの場合、幹の直径成長量は $1 \text{ mm y}^{-1}$ 以下と小さく、しかも試料地上幹の立ち上がり部では約 $0.5 \text{ mm y}^{-1}$ 、匍伏幹では約 $0.2 \text{ mm y}^{-1}$ と年数を経た古い幹ほど直径成長量の絶対値は小さくなる傾向にあった(図8-7)。

今回の毎木調査では、幹の直径はメジャーを用いて測定しており、この測定方法では年間 $1 \text{ mm}$ 以下の直径変化が正確にとらえきれていない可能性がある。したがって、つみあげ法で推定されたP1、P2両林分の非同化部の成長量の値に関しては、今後デンドロメーターなどを用いた測定精度の高い方法で直径変化を長期間に渡って測定し、再度吟味する必要がある。

このように、ハイマツ林の場合、信頼性のある地上部純生産量の推定値を得るためには、測定および推定方法上の幾つかの問題点を解決する必要がある。しかし、本研究のハイマツ林に関する限り、その地上部純生産量は、つみあげ法による約 $3.5 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と、 $Y_{2N}$ 法による $8.4\text{--}9.2 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ の、おそらく両推定値の範囲内にあると思われる。少なくとも表10-5に示した他地域のハイマツ林で報告されているような $10 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ を越えるような大きな値ではないと考えられる。

なお本章において、つみあげ法で推定された純生産量の値については、同化産物の配分過程の点から、12-1-1.で再度吟味する。

表10-1. 1987年から1989年における P1 および P2 の毎木調査の結果。  
各年の測定は、8月から9月にかけて行われた。

測定年	P1		P2	
	1987	1988	1987	1988
地上幹の本数密度 [ha <sup>-1</sup> ] (本数) [plot <sup>-1</sup> ]	35000 (21)	35000 (21)	81600 (51)	78400 (49)
$\bar{D}_{0.2}$ <sup>1)</sup> [cm]	5.03	5.05	3.41	3.48
$\bar{D}_B$ <sup>2)</sup> [cm]	4.30	4.34	2.89	2.91
$\bar{L}$ <sup>3)</sup> [cm]	216	220	177	181

1): 地上幹の立ち上がり部直径 ( $D_{0.2}$ ) のプロット平均値を示す。

2): 地上幹の生枝下高直径 ( $D_B$ ) のプロット平均値を示す。

3): 地上幹長 ( $L$ ) のプロット平均値を示す。

表10-2. 1987年から1989年におけるP1およびP2の地上部現存量と成長量の推定値。

推定年	P1		P2		平均 <sup>1)</sup>
	1987	1988	1987	1988	
現存量 [ton ha <sup>-1</sup> ]					
匍伏幹 Y <sub>cs</sub>	95.49	96.54	95.06	95.28	57.96
地上幹 Y <sub>s</sub>	40.17	41.02	41.71	40.94	38.20
枝 Y <sub>B</sub>	26.39	27.13	26.65	26.52	15.16
葉 Y <sub>L</sub>	13.83	14.11	13.69	13.76	13.58
地上部合計 Y <sub>T</sub>	175.88	178.80	177.11	176.5	124.90
成長量 [ton ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> ]					
推定期間 <sup>2)</sup>		II	III		II
匍伏幹 ΔY <sub>cs</sub>		1.05	-1.48	-0.22	0.45
地上幹 ΔY <sub>s</sub>		0.85	0.69	0.77	0.60
枝 ΔY <sub>B</sub>		0.74	-0.48	0.13	0.13
葉 ΔY <sub>L</sub>		0.28	-0.42	-0.07	-0.17
地上部合計 ΔY <sub>T</sub>		2.92	-1.69	0.61	1.01
					0.30
					0.65

<sup>1)</sup>: 現存量の場合は、1987年と1989年の現存量の算術平均値を示す。一方、成長量の場合は、推定期間II、IIIの成長量の算術平均値を示す。

<sup>2)</sup>: 推定期間IIは、1987年6月20日から1988年7月2日までの379日間を、期間IIIは、1988年7月3日から1989年6月27日までの360日間を示す。

表10-3. 1987年から1989年における P1 および P2 の枯死量の推定値。

単位:[ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]

推定期間 <sup>1)</sup>	P1			P2		
	II	III	平均 <sup>4)</sup>	II	III	平均 <sup>4)</sup>
年間リター フォール量						
枝 $\Delta L_B$ <sup>2)</sup>	0.64	0.47	0.56	0.80	0.44	0.62
葉 $\Delta L_L$	2.33	2.27	2.30	1.72	1.81	1.77
合計 $\Delta L$	2.97	2.74	2.86	2.52	2.25	2.39
立ち枯れ現存量 の増分						
匍伏幹 $\Delta Y_{dcs}$	0	0	0	0.18	0.11	0.14
地上幹 $\Delta Y_{ds}$	0	0	0	0.75	0	0.38
合計 $\Delta Y_d$	0	0	0	0.93	0.11	0.52
枯死量 $\Delta D_T$ <sup>3)</sup>	2.97	2.74	2.86	3.45	2.36	2.91

<sup>1)</sup>:推定期間 II は、1987年 6月20日から1988年 7月 2までの379日間を、  
また期間IIIは、1988年 7月 3日から1989年 6月27日までの360日間を示す。

<sup>2)</sup>:ここでは、枝以外のリターフォール量(鱗片葉、樹皮、生殖器官など)  
をすべて含む値を示す(表 7-3 参照)。

<sup>3)</sup>:式(10-11)、 $\Delta D_T = \Delta L + \Delta Y_d$ で定義される。

<sup>4)</sup>:推定期間II、IIIの算術平均値を示す。

表10-4. つみあげ法による P1 および P2 の地上部純生産量の推定値。

単位:[ton ha<sup>-1</sup>y<sup>-1</sup>]

推定期間 <sup>1)</sup>	P1			P2		
	II	III	平均 <sup>2)</sup>	II	III	平均 <sup>2)</sup>
成長量 $\Delta Y_T$	2.92	-1.69	0.61	1.01	0.30	0.65
枯死量 $\Delta D_T$	2.97	2.74	2.86	3.45	2.36	2.91
純生産量 $\Delta P_{nT}$ <sup>3)</sup>	5.89	1.05	3.47	4.46	2.66	3.56

<sup>1)</sup>:推定期間 II は、1987年 6月20日から1988年 7月 2までの379日間を、  
 期間IIIは、1988年 7月 3日から1989年 6月27日までの360日間を示す。

<sup>2)</sup>:期間 I、IIの算術平均値を示す。

<sup>3)</sup>:式(10-5)、 $\Delta P_{nT} = \Delta Y_T + \Delta D_T$ で定義される。

表10-5.  $Y_{2N}$ 法によって推定された他地域のハイマツ林と P1、P2 における地上部純生産量の推定値。

調査地 プロット番号 <sup>1)</sup>	立山		大雪山		将基頭山	
	1	4	4	6	P1	P2
群落高 [cm]	65	130	104	170	200	140
現存量 [ton ha <sup>-1</sup> ]						
非同化器官 $Y_w$ <sup>2)</sup>	56.5	104.2	132.1	239.4	165.6 <sup>3)</sup>	116.1 <sup>3)</sup>
葉 $Y_L$	22.6	21.6	30.1	31.3	15.0 <sup>3)</sup>	16.3 <sup>3)</sup>
地上部合計 $Y_T$	79.1	125.8	162.2	270.7	180.6 <sup>3)</sup>	132.4 <sup>3)</sup>
純生産量 [ton ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> ]						
非同化器官 $\Sigma \Delta W_w$ <sup>2)</sup>	4.74	6.71	7.87	8.49	4.40 <sup>4)</sup>	4.76 <sup>4)</sup>
葉 $Y_{NL}$	7.04	6.76	10.53	10.96	4.01 <sup>5)</sup>	4.47 <sup>5)</sup>
地上部合計 $\Delta P_{nT}$ <sup>6)</sup>	11.78	13.47	18.40	19.45	8.41	9.23
文献	四手井 (1963)		沖津 (1981)		本研究	

1): 引用文献中に用いられていた調査プロットの番号を示す。

2): 四手井 (1963)、沖津 (1981) によるハイマツ地上部の非同化器官は幹と枝の合計を示すが、それらの定義は不明瞭である。本研究の場合は、式 (3-1)、地上部非同化部 = 匍伏幹 + 地上幹 + 枝、で定義される。

3): 相対成長法で推定された1984年の現存量 (表 4-3 参照)。

4): 試料地上幹と匍伏幹の樹幹解析データを用いて、式 (10-16) に基づき、推定された値を示す (梶本, 1986)。

5): 相対成長法で推定された1984年の当年生葉の現存量 (表 4-3 参照)。

6):  $Y_{2N}$ 法による地上部純生産量は、式 (10-14) と (10-15) より、 $\Delta P_{nT} (\doteq Y_{2N}) = Y_{NL} + \Sigma \Delta W_w$  で定義される。

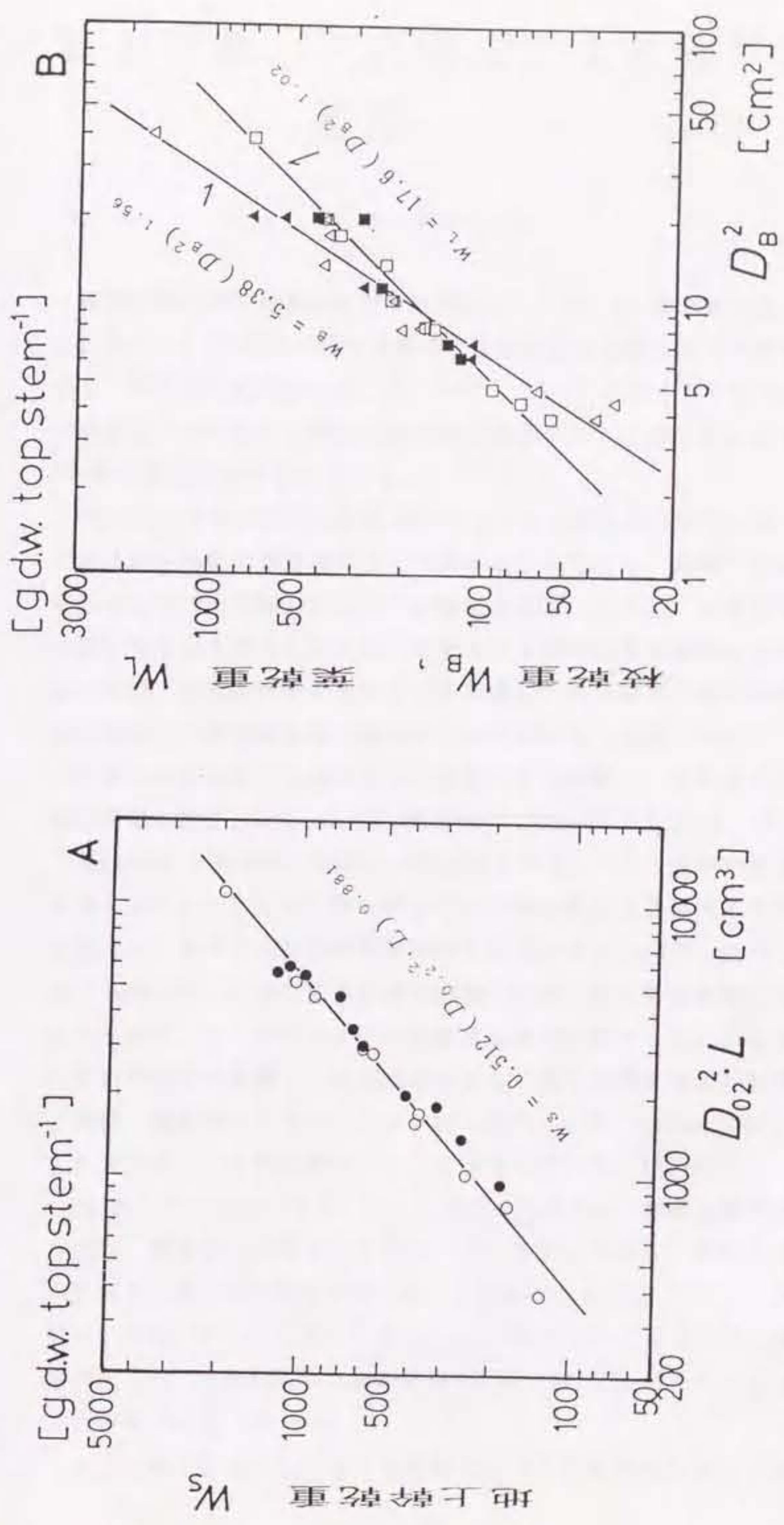


図 10-1. 試料地上幹における相対成長関係。

A. 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 (10-7) による近似を示す。近似には、1984年と1987年の試料20本 (TS1~20) のデータを用いた (表 4-2, 5-2 参照)。○: TS1~10 (1984年採取)、●: TS11~20 (1987年採取)。  
 B. 生枝下高直径<sup>2</sup> ( $D_b^2$ ) と枝乾重 ( $W_b$ ) および葉乾重 ( $W_t$ ) の関係。  
 図中の直線は、式 (10-8)、(10-9) による近似を示す。近似には、1984年の試料10本と、1987年の試料5本 (TS16~20)、計15本のデータを用いた。  
 葉重 ( $W_t$ )、□: TS1~10 (1984年採取)、■: TS16~20 (1987年採取)。  
 枝重 ( $W_b$ )、△: TS1~10 (1984年採取)、▲: TS16~20 (1987年採取)。