

第11章. 光合成法による総生産量の推定

11-1. はじめに

植物群落の総生産量を推定する方法としては、10章で述べたつみあげ法以外に、Monsi & Saeki (1953) の群落光合成理論を基礎とする光合成法が知られている。群落光合成理論では、式(9-9)、(5-1)によって与えられる単葉の総光合成速度の光依存性と群落内の光減衰過程から、単位時間当たりの葉群全体のCO₂吸収速度が直接求められる。

Hagihara & Hozumi (1983) は、ヒノキ人工林においてつみあげ法と光合成法による総生産量の推定値がよく一致することを示し、森林における総生産量推定法としての光合成法の有効性が確認された。しかし、合理的でしかも信頼性の高い推定値を得るためには、対象とする森林の樹冠構造の特徴や樹冠内での葉の生理、形態的性質の変化などを考慮し、本来草本の植物群落において導かれた群落光合成理論を適宜改良する必要がある(萩原, 1987)。

単葉の光合成特性の樹冠内での垂直変化を考慮し、光合成法によって森林の総生産量を推定したものには、照葉樹林(Hozumi & Kirita, 1972)やヒノキ林(Hagihara & Hozumi, 1977)の研究例がある。一方、森林の樹冠構造の特徴に着目したものとしては、枝や幹などの非同化部による遮光を考慮して総生産量を推定したカラマツ林の研究例が知られている(Kurachi et al., 1989)。倉地(1989)は、さらに生育期間中の葉の展開に伴う葉面積指数や光減衰過程の変化も加味して、カラマツ林の年間総生産量を推定した。このように樹冠構造の季節的变化を考慮し、光合成法によって総生産量を推定した例は、カラマツと同様、落葉樹のミヤマハンノキ林(Sakio & Masuzawa, 1987)にみられるが、これまでのところ常緑樹林については報告されていない。

P1のハイマツ林の場合、9-4-2.で述べたように、単葉の総光合成速度の光依存性は、葉群内の上層葉と下層葉であまり違いがなく、葉齢の違い、とくに当年生葉と旧葉の間で顕著に異なることが示された(図9-13)。また葉群の構造については、5-4-2.で述べたように、8-9月にかけて当年生葉の展開と旧葉の脱落が起こり、生育期間中に林分葉面積指数の約30%にあたる葉が新旧交代することが示された(図5-9)。

そこで本章では、このような葉齢による光合成特性の違いと葉面積指数の季

節変化を考慮した光合成法によって、P1 のハイマツ林における群落光合成量を旧葉と当年生葉別々に推定する。さらに、葉群呼吸量を 9-3-2. で述べた単葉の暗呼吸速度の測定結果に基づき推定し、一生育期間を通じた物質生産過程について検討する。

1 1 - 2 . 材料と方法

1 1 - 2 - 1 . 推定期間

2-3-2. で述べたように、P1 のハイマツ林における平均的な積雪期間は、11月初旬から翌年の 5 月下旬までと考えられる。そこで、光合成法による P1 の年間総生産量の推定期間は、1988年 6月 1日から同年 10月31日までの夏期 153日間とした。

さらにこの期間を、表 11-1 に示すように 1988年、P1 から採取した試料葉の光合成速度の測定日を含む20日前後の 7 期間 (I:6月 1日-21日, II:6月22日-7月10日, III:7月11日-28日, IV:7月29日-8月16日, V:8月17日-9月 4日, VI:9月 5日-25日, VII:9月26日-10月31日) に区分した。ただし、期間VIIのみ36日間とした。

1 1 - 2 - 2 . 葉面積指数の経時変化モデルの導入

総生産量の推定期間中における P1 の林分葉面積指数 (F : [ha ha^{-1}]) は、時間 t の関数として次式のように定義した。

$$F(t) = F_0(t) + F_N(t) \quad [\text{ha ha}^{-1}] \quad (11-1)$$

t : 6月 1日からの経過時間、[d]

上式中、 $F(t)$ は t における林分葉面積指数を示す。また $F_0(t)$ は t における旧葉の葉面積指数を、 $F_N(t)$ は t における当年生葉の葉面積指数を示す。

$F_N(t)$ と $F_0(t)$ を与える式は、P1 における当年生葉の伸長成長 (8-2-1.) と葉のリターフォール (7-2-1.) に関するそれぞれの測定結果を用いて導いた。ただし、 $F_N(t)$ と $F_0(t)$ を導くにあたり、以下の仮定をもうけた。

仮定(1): 当年生葉の成長において、葉長と葉面積の間にはつねに一定の比例関

係が成り立つ。

仮定(2):推定期間中(6月-10月)に枯死、脱落する葉は、すべて旧葉である。

仮定(3):枯死、脱落した葉(落葉)における葉面積と乾重の比は、推定期間中つねに一定である。

[当年生葉の葉面積成長]

図 11-1 は、8-3-1.で述べた1988年の P1 の地上幹 5 本における当年生葉長 (I_{NL}) の季節変化を、次式で示す単純ロジスチック曲線で近似したものである。

$$I_{NL}(t) = \frac{I_{NLmax}}{1 + \kappa_N \cdot \exp(-\lambda_N \cdot t)} \quad (11-2)$$

t : 6月 1日からの経過時間、[d]

$I_{NL}(t)$: t における当年生葉長、[cm]

I_{NLmax} : 当年生葉の最大葉長、5.50 [cm]

κ_N : 積分定数、107.4 [dimensionless]

λ_N : 成長係数、0.088 [d^{-1}]

ここで仮定(1)、すなわち当年生葉の成長において葉長と葉面積がつねに一定の比例関係にあると仮定すると、 t における当年生葉の林分葉面積指数 $F_N(t)$ は、式(11-2)の κ_N と λ_N の値を用いて、次式のように表すことができる。

$$F_N(t) = \frac{F_{Nmax}}{1 + \kappa_N \cdot \exp(-\lambda_N \cdot t)} \quad (11-3)$$

$F_N(t)$: 当年生葉の葉面積指数、[$ha \ ha^{-1}$]

F_{Nmax} : 当年生葉の最大葉面積指数、
1.94 [$ha \ ha^{-1}$]

式(11-3)の F_{Nmax} の値 1.94 $ha \ ha^{-1}$ は、式(5-3)に示した $D_B^2 - u_{NL}$ の相対成長式と1988年の毎木測定結果から推定された P1 における当年生葉の最大葉面積指数を示す。

[積算落葉量の経時変化]

式(11-1)の旧葉の林分葉面積指数 $F_o(t)$ は、仮定(2)、すなわち $t=0$ (6月 1日)以降に枯死、脱落した葉がすべて旧葉からなると仮定すると、次式のように定義される。

$$F_o(t) = F(0) - L_F(t) \quad [\text{ha ha}^{-1}] \quad (11-4)$$

上式中、 $F(0)$ は $t=0$ における林分葉面積指数を示す。また $L_F(t)$ は、 $t=0$ から t までの葉のリターフォール量の積算値を示し、ここでは積算落葉量と呼ぶことにする。ただし、 $L_F(t)$ は、日数 t が $0 \sim 365$ d の範囲で定義される。

積算落葉量は時間 t の経過とともに増加するが、図 7-2 に示したように、P1 における葉のリターフォール量は、1987年、88年とも 9-10 月頃に集中する傾向がみられた。そこで、 t と各年について乾重ベースで表した積算落葉量 ($L_F'(t)$: [ton ha⁻¹]) の関係は、図 11-2 に示すように 1 本の単純ロジスティック曲線によく近似することができた。この関係は次式で表される。

$$L_F'(t) = \frac{L_{Fmax}'}{1 + \kappa_L \cdot \exp(-\lambda_L \cdot t)} \quad (11-5)$$

t : 6月 1日からの経過時間、[d]

$L_F'(t)$: 乾重ベースの積算落葉量、[ton ha⁻¹]

L_{Fmax}' : 乾重ベースの最大積算落葉量、
2.30 [ton ha⁻¹]

κ_L : 積分定数、2044.7 [dimensionless]

λ_L : 成長係数、0.072 [d⁻¹]

ここで、仮定(3)、すなわち落葉における葉面積と乾重の比(落葉の比面積)がつねに一定と仮定すると、 t における葉面積ベースで表した積算落葉量 $L_F(t)$ は、式(11-5)の κ_L と λ_L の値を用いて、次式のように表すことができる。

$$L_F(t) = \frac{L_{Fmax}}{1 + \kappa_L \cdot \exp(-\lambda_L \cdot t)} \quad (11-6)$$

$L_F(t)$: 葉面積ベースの積算落葉量、[ha ha⁻¹]

L_{Fmax} : 葉面積ベースの最大積算落葉量、
1.21 [ha ha⁻¹]

上式中、 L_{Fmax} の値 1.21 ha ha⁻¹は、式(11-5)の L_{Fmax}' の値 2.30 ton ha⁻¹に、P1 における旧葉の平均比面積 SLA_o' 、0.524 ha ton⁻¹ (表 5-1) を乗じて推定した葉面積ベースの最大積算落葉量を示す。

一方、式(11-4)の $F(0)$ の値は、式(5-4)に示した $D_B^2 - U_{OL}$ の相対成長式と1988年の毎木測定結果から 5.10 ha ha⁻¹と推定された。

以上の結果から、式(11-4)の旧葉の葉面積指数 $F_o(t)$ は次式で与えられる。

$$F_o(t) = 5.10 - \frac{L_{Fmax}}{1 + \kappa_L \cdot \exp(-\lambda_L \cdot t)} \quad [\text{ha ha}^{-1}] \quad (11-7)$$

[葉面積指数の経時変化]

式 (11-3)、(11-7) より、式 (11-1) の林分葉面積指数 $F(t)$ は、

$$\begin{aligned} F(t) &= F_o(t) + F_N(t) \quad [\text{ha ha}^{-1}] \\ &= F(0) - L_F(t) + F_N(t) \\ &= 5.10 - \frac{L_{Fmax}}{1 + \kappa_L \cdot \exp(-\lambda_L \cdot t)} + \frac{F_{Nmax}}{1 + \kappa_N \cdot \exp(-\lambda_N \cdot t)} \quad (11-8) \end{aligned}$$

のように表すことができる。

ただし上式中、単純ロジスティック式でそれぞれ表された積算落葉量 $L_F(t)$ と当年生葉の葉面積 $F_N(t)$ の各値は、 $t=0$ においてともにゼロとはならない。したがって、 $F(t)$ の初期値 $F(0)$ の値を 5.10 ha ha^{-1} と等しくするためには、厳密には $t=0$ での $L_F(t)$ の値 $0.00059 \text{ ha ha}^{-1}$ と $F_N(t)$ の値 0.018 ha ha^{-1} をそれぞれ補正する必要がある。しかし、これらの値は、 5.10 ha ha^{-1} に比べると非常に小さいため、以下本論ではこれらの値を補正せず、 $F(t)$ の値はすべて式 (11-8) に基づいて計算した。

また式 (11-8) 中、積算落葉量 $L_F(t)$ は、図 11-2 に示したように1987年と1988年のリターフォールの測定結果を用いて導かれたものであるが、ここでは、式 (11-8) による $F(t)$ の値は、1988年に限定したものと仮定した。

図 11-3 は、式 (11-8) の関係から描いた P1 における葉面積指数の経時変化を示したものである。この葉面積指数の経時変化モデル（以下、 F -モデルと呼ぶ）では、 $F(t)$ は 8 月下旬頃高くなり、最大時の葉面積指数 F_{max} は、 6.85 ha ha^{-1} と推定された。

11-2-3. 総生産量の推定

[葉面積密度、積算葉面積密度および葉面積指数の関係]

本研究では、葉面積指数 F は樹冠表面からの深さ (z : [m]) の関数であると同時に、11-2-2. で述べたように時間 t の関数 $F(t)$ として定義された。そこで、P1 の総生産量を旧葉と当年生葉に分けて推定するにあたり、推定上重要な変数

となる葉面積密度、積算葉面積密度および葉面積指数の相互関係について整理しておく。

まず樹冠表面からの深さ z までの積算葉面積密度 ($F(z)$: [ha ha⁻¹]) は、深さ z における単位空間当たりの葉面積を葉面積密度 ($\Gamma(z)$: [ha ha⁻¹ m⁻¹]) とすると、次式で定義される (Shinozaki, et al., 1964)。

$$F(z) = \int_0^z \Gamma(z) \cdot dz \quad (11-9)$$

本研究のように、葉群を旧葉と当年生葉に分けた場合、 $F(z)$ は、旧葉の積算葉面積密度 ($F_o(z)$: [ha ha⁻¹]) と当年生葉の積算葉面積密度 ($F_N(z)$: [ha ha⁻¹]) の和として次のように定義される。

$$F(z) = F_o(z) + F_N(z) \quad [\text{ha ha}^{-1}] \quad (11-10)$$

さらに上式の $F_o(z)$ 、 $F_N(z)$ は、それぞれ

$$F_o(z) = \int_0^z \Gamma_o(z) \cdot dz \quad (11-11)$$

$$F_N(z) = \int_0^z \Gamma_N(z) \cdot dz \quad (11-12)$$

と定義される。式 (11-11) の $\Gamma_o(z)$ は深さ z における旧葉の葉面積密度を、また式 (11-12) の $\Gamma_N(z)$ は当年生葉の葉面積密度を示す。

なお式 (11-9)、(11-11)、(11-12) は、それぞれ z について微分すると、

$$dF(z) = \Gamma(z) \cdot dz \quad (11-13)$$

$$dF_o(z) = \Gamma_o(z) \cdot dz \quad (11-14)$$

$$dF_N(z) = \Gamma_N(z) \cdot dz \quad (11-15)$$

と表すことができる。

一方、式 (11-1) おいて時間 t の関数として表された林分の葉面積指数 ($F(t)$: [ha ha⁻¹]) は、次式のように、式 (11-9) の $\Gamma(z)$ を樹冠表面から葉が存在する最大の深さ (z' : [m]) まで積分したものと定義できる。

$$F(t) = \int_0^{z'} \Gamma(z) \cdot dz \quad (11-16)$$

同様に、葉群を旧葉と当年生葉に分けた場合、 t における旧葉の葉面積指数 ($F_o(t):[ha \ ha^{-1}]$) と当年生葉の葉面積指数 ($F_N(t):[ha \ ha^{-1}]$) は、それぞれ式 (11-14)、(11-15) より

$$F_o(t) = \int_0^{z'} \Gamma_o(z) \cdot dz \quad (11-17)$$

$$F_N(t) = \int_0^{z'} \Gamma_N(z) \cdot dz \quad (11-18)$$

と定義される。

[群落光合成速度の推定に用いた仮定]

Monsi & Saeki (1953) の群落光合成理論に基づき、P1 の総生産量を推定するにあたって、以下の仮定をもうけた。

- 仮定(1):葉の光透過率はゼロとし、葉面で受けた光はすべて葉に吸収される。
 仮定(2):P1 の葉群内において、樹冠表面からの深さ z における旧葉の葉面積密度 $\Gamma_o(z)$ と当年生葉の葉面積密度 $\Gamma_N(z)$ の比はつねに一定である。
 仮定(3):P1 における葉の吸光係数 K は、推定期間中一定である。

式 (11-10) に示したように、深さ z における葉面積密度 $\Gamma(z)$ は、 $\Gamma_o(z)$ と $\Gamma_N(z)$ の和として定義されるため、上の仮定(2)は、 $\Gamma_o(z)$ と $\Gamma_N(z)$ がそれぞれ次式のように葉面積密度 $\Gamma(z)$ とつねに一定の比例関係にあることを仮定したことと同義となる。

$$\Gamma_o(z) = \sigma_o \cdot \Gamma(z) \quad (11-19)$$

$$\Gamma_N(z) = \sigma_N \cdot \Gamma(z) \quad (11-20)$$

上式中、 σ_o 、 σ_N はそれぞれ比例定数を示し、 σ_o と σ_N の和は 1 に等しいことになる。

したがって、この仮定(2)に基づくと、式 (11-17) の $F_o(t)$ は、式 (11-16)、(11-19) より、次のように表される。

$$\begin{aligned}
 F_0(t) &= \int_0^{z'} \Gamma_0(z) \cdot dz = \sigma_0 \int_0^{z'} \Gamma(z) \cdot dz \\
 &= \sigma_0 \cdot F(t)
 \end{aligned}
 \tag{11-21}$$

同様に、この仮定(2)より、式(11-18)の $F_N(t)$ は、式(11-16)、(11-20)より

$$\begin{aligned}
 F_N(t) &= \int_0^{z'} \Gamma_N(z) \cdot dz = \sigma_N \int_0^{z'} \Gamma(z) \cdot dz \\
 &= \sigma_N \cdot F(t)
 \end{aligned}
 \tag{11-22}$$

と表される。

[単位時間当たりの群落総光合成速度推定の基本式]

本研究では、5-2-2.で述べたように P1 における葉の垂直分布と林内の光環境の関係を、同プロット周辺で行った層別刈り取り調査の結果に基づき解析した。その結果、図 5-3 に示したように、P1 の樹冠表面からの深さ z における林内水平相対照度 ($I'(z)/I_0$:[%]) と積算葉面積密度 ($F(z)$:[ha ha⁻¹]) との間には、次式の関係が成立した。

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

I_0 : 林外照度、[klx]

$I'(z)$: 樹冠表面からの深さ z における林内照度、[klx]

$F(z)$: 深さ z までの積算葉面積密度、[ha ha⁻¹]

K : 葉の吸光係数、0.353 [ha ha⁻¹]

式(5-1)の関係は、本研究では光の測定単位が照度 [klx]の場合に得られたものである。しかし、照度 [klx]と光量子密度 [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]はほぼ比例関係にあり(森ほか, 1984)、式(5-1)の関係は、 $I'(z)$ 、 I_0 をそれぞれ光量子密度の単位に置き換えた場合にも成立すると考えることができる。

葉は群落内ではある傾きをもって分布しているため、深さ z における葉が単位葉面積あたり実際に吸収する光の量は、式(5-1)の林内水平照度 $I'(z)$ とは異なる。そこで、仮定(1)、すなわち葉の光透過率をゼロと仮定すると、樹冠表面からの深さ z の葉で単位葉面積当たり吸収される光の量(葉面の光量子密度、 $I(z)$:[$\mu E m^{-2} s^{-1}$])は、次式で与えられる(Monsi & Saeki, 1953; Saeki,

1960)。

$$I(z) = K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F(z)) \quad (11-23)$$

$I(z)$: 樹冠表面からの深さ z における葉面の光量子密度、
[$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

I_0 : 樹冠表面の光量子密度、[$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

K : 葉の吸光係数、0.353 [ha ha⁻¹]

一方、同化箱内に水平に配置した試料葉で得られた、単葉における総光合成速度 (p : [$\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$]) と葉面の光量子密度 (I : [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) の関係は、図 9-12 に示したように、次式の光-光合成曲線でよく近似することができた。

$$p = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad (9-9)$$

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

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

群落光合成理論 (Monsi & Saeki, 1953) では、葉面積指数 F を持つ群落の単位時間、単位土地面積当たりの総光合成速度 (P_g : [$\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$]) は、次式のように、式 (11-23) の $I(z)$ を式 (9-9) の I に代入し、 p を $F(z)$ について積分することによって与えられる。

$$\begin{aligned} P_g &= \int_0^F p \cdot dF(z) = \int_0^F \frac{K b I_0 \cdot \exp(-K \cdot F(z))}{1 + K a I_0 \cdot \exp(-K \cdot F(z))} \cdot dF(z) \\ &= \frac{b}{a K} \cdot \ln \frac{1 + K a I_0}{1 + K a I_0 \cdot \exp(-K \cdot F)} \end{aligned} \quad (11-24)$$

本研究の場合、上式の F は 11-2-2. で述べたように季節によって変化し、時間 t の関数 $F(t)$ として定義した。そこで、 t における P_1 の群落総光合成速度 ($P_g(t)$: [$\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$]) は、次式によって与えられる。

$$P_g(t) = \int_0^{F(t)} p \cdot dF(z) = \frac{b}{a K} \cdot \ln \frac{1 + K a I_0}{1 + K a I_0 \cdot \exp(-K \cdot F(t))} \quad (11-25)$$

ただし上式は、樹冠内の葉がすべて同一の光-光合成曲線 (式 (9-9)) を持つ場合、すなわち係数 a 、 b の値が一定である時に、群落総光合成速度を推定す

る式となる。

[旧葉と当年生葉を区別した場合の群落総光合成速度の推定式]

本研究では、時期ごとに旧葉と当年生葉の光-光合成曲線が異なる場合、すなわち式(9-9)の係数 a 、 b が旧葉と当年生葉で異なる場合を考慮し、式(11-25)の $P_g(t)$ を以下のようにして求めた。

まず単葉の総光合成速度と葉面光量子密度 ($I: [\mu E m^{-2} s^{-1}]$) の関係は、旧葉と当年生葉についてそれぞれ次式で与えられる。

$$P_o = \frac{b_o \cdot I}{1 + a_o \cdot I} \quad (11-26)$$

P_o : 旧葉の総光合成速度、 $[mgCO_2 \cdot dm^{-2} h^{-1}]$

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

b_o : 係数、 $[(mgCO_2 \cdot dm^{-2} h^{-1}) \cdot (\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}]$

$$P_N = \frac{b_N \cdot I}{1 + a_N \cdot I} \quad (11-27)$$

P_N : 当年生葉の総光合成速度、 $[mgCO_2 \cdot dm^{-2} h^{-1}]$

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

b_N : 係数、 $[(mgCO_2 \cdot dm^{-2} h^{-1}) \cdot (\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}]$

一方、 P_1 の樹冠表面からの深さ z における旧葉および当年生葉の葉面光量子密度 $I(z)$ は、式(11-23)に示したように、葉群全体の積算葉面積密度 $F(z)$ によって決まる値である。

そこで、 t における旧葉のみの単位時間、単位土地面積当たりの総光合成速度 ($P_{go}(t): [kgCO_2 \cdot ha^{-1}h^{-1}]$) は、式(11-26)の p_o を式(11-11)の $F_o(z)$ について、旧葉の葉面積指数 $F_o(t)$ まで積分することによって求めることができる。

$$P_{go}(t) = \int_0^{F_o(t)} p_o \cdot dF_o(z) \quad (11-28)$$

式(11-14)、(11-17)より、上式は次のように変形できる。

$$P_{go}(t) = \int_0^{z'} p_o \cdot \Gamma_o(z) \cdot dz \quad (11-29)$$

ここで仮定(2)、すなわち式(11-19)、(11-21)より、

$$P_{go}(t) = \int_0^{z'} p_o \cdot \Gamma_o(z) \cdot dz = \int_0^{z'} p_o \cdot \sigma_o \cdot \Gamma(z) \cdot dz$$

$$\begin{aligned}
&= \sigma_o \int_0^{F(t)} p_o \cdot dF(z) \\
&= \frac{F_o(t)}{F(t)} \int_0^{F(t)} p_o \cdot dF(z) \\
&= \frac{F_o(t)}{F(t)} \int_0^{F(t)} \frac{b_o \cdot I}{1 + a_o \cdot I} \cdot dF(z) \quad (11-30)
\end{aligned}$$

を導くことができる。

したがって、旧葉の総光合成速度 $P_{so}(t)$ は、上式の I に式 (11-23) の $I(z)$ を代入し、 $F(z)$ について積分することによって、

$$P_{so}(t) = \frac{F_o(t)}{F(t)} \cdot \frac{b_o}{a_o K} \cdot \ln \frac{1 + K a_o I_o}{1 + K a_o I_o \cdot \exp(-K \cdot F(t))} \quad (11-31)$$

で与えられる。

旧葉の場合と同様に、 t における当年生葉のみの単位時間、単位土地面積当たりの総光合成速度 ($P_{sN}(t)$: [kgCO₂ ha⁻¹h⁻¹]) は、

$$P_{sN}(t) = \int_0^{F_N(t)} p_N \cdot dF_N(z) \quad (11-32)$$

で定義され、式 (11-15)、(11-16)、(11-18) と、仮定(2)の式 (11-20)、(11-22) より、

$$\begin{aligned}
P_{sN}(t) &= \int_0^{z'} p_N \cdot \Gamma_N(z) \cdot dz = \int_0^{z'} p_N \cdot \sigma_N \cdot \Gamma(z) \cdot dz \\
&= \sigma_N \int_0^{F(t)} p_N \cdot dF(z) \\
&= \frac{F_N(t)}{F(t)} \int_0^{F(t)} p_N \cdot dF(z) \\
&= \frac{F_N(t)}{F(t)} \cdot \frac{b_N}{a_N K} \cdot \ln \frac{1 + K a_N I_o}{1 + K a_N I_o \cdot \exp(-K \cdot F(t))} \quad (11-33)
\end{aligned}$$

を導くことができる。

このように、本研究では、 t における林分全体の群落総光合成速度 $P_s(t)$ は、式 (11-31) より推定される $P_{so}(t)$ と、式 (11-33) より推定される $P_{sN}(t)$ の

和として、

$$P_{\Sigma}(t) = P_{\Sigma O}(t) + P_{\Sigma N}(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{h}^{-1}] \quad (11-34)$$

で与えられることになる。

各推定期間 (I ~ VII) の $P_{\Sigma O}(t)$ と $P_{\Sigma N}(t)$ の推定には、表 11-2 に示すように、各時期固有の a_o 、 b_o および a_N 、 b_N の値を用いた。 a_o と b_o の値は、1988年の各時期において、P1 の旧葉 (2 年生葉) の上層葉と下層葉で別々に測定された光-光合成関係のデータを、まとめて式 (11-26) で近似して得られたものである。同様に、 a_N と b_N の値は、1988年、P1 の当年生葉の上、下層葉における光-光合成関係のデータを式 (11-27) で近似して得られたものである。

また吸光係数 K の値には、仮定 (3) より各推定期間、すべて 0.353 ha ha^{-1} の値を用いた。

さらに、 $F(t)$ 、 $F_o(t)$ 、 $F_N(t)$ の値には、表 11-4 に示すように式 (11-8) の F -モデルから求めた各推定期間中の中間日の t における葉面積指数の値を用いた (表 11-4)。

[日総生産量]

1988年、P1 で測定された日射量の日変化について、晴天日 (7月30日) と曇天日 (7月28日) の例を図 11-4 に示す。各推定期間の 1 日当たりの旧葉の群落総光合成速度 ($P_{GO}(t)$: $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}]$) および当年生葉の群落総光合成速度 ($P_{GN}(t)$: $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}]$) は、図 11-4 に示すような日射量の実測データから求めた各日の 1 時間ごとの平均光量子密度 I_o を式 (11-31)、(11-33) に代入し、それらを 24 時間 (h: 時刻) にわたって積算する方法により算出した。

$$P_{GO}(t) = \sum_{h=1}^{24} P_{\Sigma O}(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-35)$$

$$P_{GN}(t) = \sum_{h=1}^{24} P_{\Sigma N}(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-36)$$

なお上式の $P_{GO}(t)$ 、 $P_{GN}(t)$ については、以下それぞれ旧葉の日総生産量、当年生葉の日総生産量と呼ぶことにする。

このように式 (11-35)、(11-36) から求めた $P_{GO}(t)$ 、 $P_{GN}(t)$ より、 t における林分全体の日総生産量 ($P_o(t)$: $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}]$) は、次式で与えられる。

$$P_c(t) = P_{Go}(t) + P_{GN}(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-37)$$

11-2-4. 葉群呼吸量の推定

1987年、P1の上層の試料葉で得られた暗呼吸速度（同化箱内温度 15°C）の値は、1-4年生葉の旧葉の場合、葉齢間で顕著な差がみられなかった（図 9-5）。また、1988年、2年生葉の上層葉と下層葉について測定された暗呼吸速度（同化箱内温度 10°C）の値はほぼ一致した（図 9-5）。当年生葉の上、下層葉についても同様な傾向にあった。

そこでこれらの測定結果に基づき、P1の各推定期間（I～VII）の葉群呼吸量を推定するにあたって、以下の仮定をもうけた。

仮定(1):旧葉の暗呼吸速度は、葉群の各層においてすべて等しい。

仮定(2):当年生葉の暗呼吸速度は、葉群の各層においてすべて等しい。

仮定(1)、すなわち旧葉の単位時間当たりの平均呼吸速度（ r_o :[$\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$])は、1988年の各推定期間に測定された2年生葉の上層葉と下層葉の暗呼吸速度（ r_{ou} 、 r_{ol} ）の算術平均値として、以下の式より算出した。

$$r_o = (r_{ou} + r_{ol}) / 2 \quad (11-38)$$

また仮定(2)の当年生葉の平均呼吸速度（ r_N :[$\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$])も、旧葉の場合と同様、1988年、上層葉と下層葉で測定された暗呼吸速度（ r_{nu} 、 r_{nl} ）の算術平均値として求めた。

$$r_N = (r_{nu} + r_{nl}) / 2 \quad (11-39)$$

ただし、式(11-38)、(11-39)の r_o 、 r_N の値は、気温 10°Cでの測定値である。単葉の暗呼吸速度は、温度の上昇に対して指数関数的に増加した（図 9-9B）。そこで、 r_o 、 r_N の値は、各推定期間固有の Q_{10} の値を用いて、各期間中のP1における林内平均気温（ T_m :[°C]）での呼吸速度に補正した。

各推定期間中の林内平均気温に補正された旧葉および当年生葉の平均呼吸速度（ r_o' 、 r_N' :[$\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$])と、補正に用いた Q_{10} 、 T_m の値を、

表 11-3 に示す。

各推定期間における旧葉の日葉群呼吸量 ($R_{Lo}(t)$: [kgCO₂ ha⁻¹d⁻¹]) と当年生葉の日葉群呼吸量 ($R_{LN}(t)$: [kgCO₂ ha⁻¹d⁻¹]) は、日総生産量の推定の場合と同様、式 (11-8) の F -モデルから得られた各期間の旧葉と当年生葉の葉面積指数 $F_o(t)$ 、 $F_N(t)$ の値を用いて (表 11-4)、次式より算出した。

$$R_{Lo}(t) = 24 \cdot r_o' \cdot F_o(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-40)$$

$$R_{LN}(t) = 24 \cdot r_N' \cdot F_N(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-41)$$

式 (11-40)、(11-41) より、林分全体の日葉群呼吸量 ($R_L(t)$: [kgCO₂ ha⁻¹d⁻¹]) は次式で与えられる。

$$R_L(t) = R_{Lo}(t) + R_{LN}(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-42)$$

11-2-5. 剰余生産量の推定

総生産量から葉の呼吸量を引いた値は、剰余生産量と呼ばれる。P1 における日剰余生産量 $P_s(t)$ は、式 (11-37)、(11-42) から次式のように定義される。

$$P_s(t) = P_o(t) - R_L(t) \quad [\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{d}^{-1}] \quad (11-43)$$

11-3. 結果

11-3-1. 日総生産量と日葉群呼吸量の季節変化

P1 における1988年 6月から10月までの日射量と林内平均気温の季節変化を図 11-5A に示す。また期間 (I ~ VII) ごとの平均値で表した、旧葉および当年生葉の日総生産量 $P_{Go}(t)$ 、 $P_{GN}(t)$ と日葉群呼吸量 $R_{Lo}(t)$ 、 $R_{LN}(t)$ の変化を図 11-5B に示す。

図 11-5A, B に示すように、旧葉の日総生産量 $P_{Go}(t)$ は、日射量が高い 6月と8月上旬に最も大きくなった。8月下旬以降、日射量はあまり変化していないが、 $P_{Go}(t)$ の値は顕著に低下した。一方、当年生葉の日総生産量 $P_{GN}(t)$ は、9月中旬頃が最も大きくなった。

旧葉の日葉群呼吸量 $R_{Lo}(t)$ は 6 - 7月が最も高く、その後10月まで徐々に低

下した。当年生葉の日葉群呼吸量 $R_{LN}(t)$ は、展開してまもない 8月上旬が高く、それ以降は旧葉の場合と同様、徐々に低下した。

日総生産量と日葉群呼吸量の差は、式 (11-43) で定義されるように、日剰余生産量 $P_s(t)$ となる。図 11-5B に示すように、旧葉の日剰余生産量は、各時期ともプラスとなり、とくに $P_{GO}(t)$ の値が大きい 8月頃多くなった。一方、当年生葉の日剰余生産量は、 $R_{LN}(t)$ が $P_{GN}(t)$ を若干上回った 8月上旬のみマイナスとなった。

葉群全体の日総生産量 $P_G(t)$ は、図 11-5C に示すように、8月上旬が最も高く、その季節変化の傾向は、旧葉のみの日総生産量 $P_{GO}(t)$ の場合とおおむね一致した (図 11-5B)。しかし、葉群全体の日葉群呼吸量 $R_L(t)$ は、当年生葉の呼吸量 $R_{LN}(t)$ が加わる 8-9月が時期的には最も高くなった。

11-3-2. 年間総生産量の推定値

日総生産量 $P_G(t)$ 、日葉群呼吸量 $R_L(t)$ および日剰余生産量 $P_s(t)$ の推定値を、各推定期間について総和した結果を表 11-4 に示す。6月 1日から10月31日までの153日間における P1 の総生産量は、約 $46.1 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ と推定された。その内、同期間の葉群呼吸量は約 $17.5 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ と推定され、総生産量の約 38% を占めた。

総生産量において旧葉と当年生葉が占める割合をみると (表 11-4)、それぞれ 83%、17% となった。しかし葉群呼吸量では、当年生葉の占める割合は 27% と総生産量に占める割合よりもかなり高くなった。その結果、推定期間中の剰余生産量の合計では、旧葉の占める割合は全体の 9 割近くに達した。

表 11-4 に示した推定期間中の総生産量の合計値、約 $46.1 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ は、11-2-1. で述べたように冬期 11月から 5月までは積雪のため光合成が行われていないと仮定すると、P1 の年間総生産量 ($\Delta P_G: [\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$) と考えることができる。

しかし葉の呼吸は、高山性のマツ (*Pinus cembra*, *Pinus aristata*) などでは冬期、積雪下でも行われていることが知られている (Tranquillini, 1957; Schulze et al., 1967)。したがって、表 11-4 に示した推定期間中の葉群呼吸量の値 $17.5 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ は、6月から10月までの夏期における葉群呼吸量と考える必要がある。

P1 における年間当たりの葉群呼吸量および剰余生産量については、11-4-2. において冬期の葉の呼吸量を推定した上で検討する。

11-3-3. 総生産のエネルギー効率

図 11-6 は、推定期間 (I ~ VII) ごとの平均値で表した日総生産量 ($P_G(t)$: $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$) と日射量 (RD_d : $[\text{cal cm}^{-2} \text{ d}^{-1}]$) の関係を示したものである。図中の直線の傾きは、次式で定義される総生産のエネルギー効率 (E_r : $[\%]$) を示している。

$$E_r = \frac{P_G(t)}{RD_d} \cdot \frac{677.2}{264} \quad (11-44)$$

上式の係数 $677.2/264 (= 2.57 \text{ kcal g}(\text{CO}_2)^{-1})$ は、次式のように光合成によって吸収された 6 mol の CO_2 (264 g) が、1 mol のデンプン (162 g) に変化するさい、677.2 kcal の太陽エネルギーが固定されるという仮定に基づいている (只木・蜂屋, 1988)。

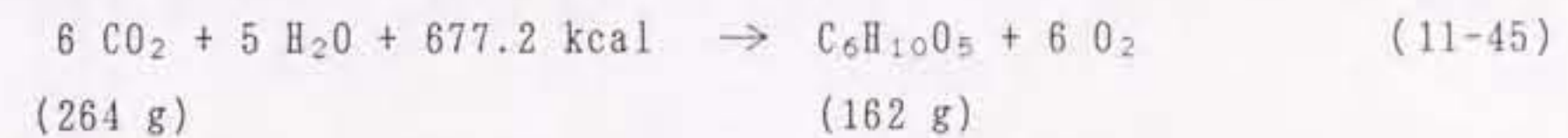


図 11-6 に示すように、エネルギー効率 E_r は 6月から 7月 (期間 I ~ III) にかけて上昇し、8月 (期間 IV ~ V) には 3% をやや上回った。9月 (期間 VI) の E_r は 8月のピーク時とそれほど変わらなかったが、10月 (期間 VII) には、6月前半 (期間 I) とほぼ同じ 2% 程度まで低下した。

6月から10月までの全推定期間 (153日間) 中の P1 におけるエネルギー効率の平均値は、同期間中の総日射量 $47.2 \text{ kcal cm}^{-2}$ と、総生産量 $46.1 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ (表 11-4) から、約 2.5% と推定された。

11-4. 考察

11-4-1. 葉面積指数の経時変化モデルの吟味

表 11-5 は、式 (11-8) の F -モデルの計算値から得られた林分葉面積指数に占める当年生葉の割合 ($F_N(t)/F(t)$: $[\%]$) を、1987年、時期を変えて P1 で採取した試料地上幹における地上幹 1 本当たりの全葉面積に占める当年生葉の割合 (u_{NL}/u_L : $[\%]$) と比較したものである。8月21日以外の各時期では、当年生葉の占める割合は、 F -モデルによる値 ($F_N(t)/F(t)$) の方が、試料

地上幹における実測値 (U_{NL}/U_L) よりも若干上回った。しかし、各時期とも両者の差は 5% 以下とわずかであり、 F -モデルに基づく $P1$ の葉面積指数の変化 (図 11-3) では、葉齢構成の季節変化も、かなり良く再現されていると考えられる。

F -モデルでは、当年生葉の葉面積指数 $F_N(t)$ の経時変化は、式 (11-2) に示すように、当年生葉の伸長成長を単純ロジスチック曲線で近似することによって導いた。カラマツ (倉地, 1989) やクロマツ (永津, 1986) などハイマツ以外の針葉樹についても、当年生葉の伸長あるいは葉面積成長は、単純ロジスチック曲線によって良く近似されている。このように成長曲線の一種であるロジスチック曲線を用いて、当年生葉の季節成長を表すことは、生物学的な根拠に基づく近似と言える。

ただし本研究では、11-2-2. で述べたように、当年生葉の葉長と葉面積の成長曲線が等しいものと仮定した (仮定(1))。しかし、ハイマツの場合、展開に伴う当年生葉の葉長 (I_{NL}) と葉面積 (S_{NL}) の関係は、次式のように単純な比例関係にはなかった (図 9-11)。

$$S_{NL} = 0.233 \cdot I_{NL}^{1.43} \quad [cm^2, cm] \quad (9-8)$$

実際の当年生葉の葉面積成長は、葉長の成長曲線で導かれた式 (11-3) とは多少異なることが予想される。したがって、この仮定については、今後当年生葉の葉面積の季節変化を実測した上で吟味する必要がある。

一方、 F -モデルでは、旧葉の葉面積指数 $F_o(t)$ は、式 (11-5) に示すように、乾重ベースの積算落葉量 $L_F'(t)$ の経時変化を単純ロジスチック曲線で近似することによって導いた。落葉の経時変化は、葉の展開のような成長過程とは明らかに異なる現象である。このような現象を単純ロジスチック曲線で表現すること自体、とくに生物学的な根拠に基づく近似とは言い難い。しかし、7-4-2. で述べたように、常緑針葉樹林の場合、落葉は年間を通じてみると秋季の数ヶ月に集中することが多い。このことは、他の常緑針葉樹林の幾つかにおいても、積算落葉量の経時変化が本研究のように単純ロジスチック曲線で良く近似しうる可能性があることを示唆している。テーダマツ (*Pinus taeda*) 林でこのような試みが報告されている (Kinerson, 1974)。

11-4-2. 冬期の葉群呼吸量の推定

11-3-2. で指摘したように、表 11-4 に示した期間 I から VII までの葉群呼吸量

17.5 tonCO₂ ha⁻¹は、6月 1日から10月31日までの夏期葉群呼吸量 (ΔR_{Lsum}) と考えられる。そこで P1 における年間葉群呼吸量 (ΔR_L : [tonCO₂ ha⁻¹y⁻¹]) は、次式のように定義される。

$$\Delta R_L = \Delta R_{Lsum} + \Delta R_{Lwin} \quad (11-46)$$

上式中、 ΔR_{Lwin} は、11月 1日から翌年 5月31日までの 212日間における冬期葉群呼吸量を示す。

本研究では、冬期における単葉の暗呼吸速度を直接測定していない。しかし、9-3-3.で述べたように、測定温度が 3~30 °C の範囲では、単葉の暗呼吸速度 r は温度上昇に対して指数関数的に増加することが認められた (式 (9-6))。この関係を用いれば、測定温度域より低温側 (3 °C 以下) の暗呼吸速度も推定することができる。例えば、冬期積雪下でも葉が呼吸することが知られている高山性のマツ (*Pinus cembra*) 実生の場合、葉温が 0~35 °C の広範囲で、本研究のハイマツの場合と同様、温度と暗呼吸速度の間にはほぼ指数関数的な関係が成立している (Tranquillini, 1979)。

そこで、P1 の冬期葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} を、以下の仮定に基づき推定した。

仮定 (1) : 冬期、P1 における林内平均気温 T_m は一定で、0 °C とする。

仮定 (2) : 冬期、旧葉および当年生葉の単位時間当たりの暗呼吸速度は、葉群の各層においてすべて等しい。

仮定 (3) : 冬期、旧葉および当年生葉の葉面積指数は一定である。

上の仮定 (1) は、通常積雪下の地表付近の温度がほぼ 0 °C に保たれる事実に基づくものである (酒井, 1982)。

また仮定 (2) は、11-2-4.で述べたように、夏期に測定した旧葉 (2年生葉) および当年生葉の呼吸速度が、上層葉と下層葉の間であまり差がなかったことに基づいている。

さらに仮定 (3) は、7-3-1.で述べたように、リタートラップで測定された P1 における冬期の落葉量がごくわずかであったことに基づいている (図 7-2)。

仮定 (1)、(2) より、冬期の旧葉および当年生葉の $T_m = 0$ °C における平均呼吸速度の値には、それぞれ 0.29、0.31 mgCO₂ dm⁻² h⁻¹ を用いた。この呼吸速度の値は、1988年10月、同化箱内温度 10 °C で測定された旧葉 (2年生葉) および当年生葉の平均呼吸速度 r_0 、 r_N (表 11-3) を、同期間の Q_{10} の値より 0 °C に補正したものである。

一方、仮定(3)より、冬期の旧葉および当年生葉の葉面積指数 $F_o(t)$ 、 $F_N(t)$ には、それぞれ 10月(推定期間Ⅶ)における葉面積指数、4.23、1.94 ha ha^{-1} の値を用いた(表 11-4)。

以上の仮定と、式(11-40)、(11-41)より、冬期葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} は、

$$\text{旧葉の冬期葉群呼吸量} \quad \Delta R_{LOWin} = 6.24 \quad [\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}212\text{d}^{-1}]$$

$$\text{当年生葉の冬期葉群呼吸量} \quad \Delta R_{LNwin} = 3.00 \quad [\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}212\text{d}^{-1}]$$

$$\Delta R_{Lwin} = \Delta R_{LOWin} + \Delta R_{LNwin} = 9.24 \quad [\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}212\text{d}^{-1}]$$

と推定された。

11-4-3. 年間当たりの葉群呼吸量と剰余生産量

表 11-4 に示した期間ⅠからⅦまでの剰余生産量の値 28.6 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ は、11-4-2.で述べた葉群呼吸量の場合と同様に、6月1日から10月31日までの夏期剰余生産量 (ΔP_{Ssum} : [$\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}212\text{d}^{-1}$]) と考えられ、次式のように定義される。

$$\Delta P_{Ssum} = \Delta P_G - \Delta R_{Lsum} \quad (11-47)$$

そこで、P1における1年間の剰余生産量 (ΔP_S : [$\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{y}^{-1}$]) は、式(11-46)、(11-47)より、

$$\begin{aligned} \Delta P_S &= \Delta P_G - \Delta R_L \\ &= \Delta P_G - (\Delta R_{Lsum} + \Delta R_{Lwin}) \\ &= \Delta P_{Ssum} - \Delta R_{Lwin} \end{aligned} \quad (11-48)$$

と表される。

表 11-6 は、11-4-2.で推定した冬期葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} を考慮して得られた、P1の年間当たりの総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量の推定結果をまとめたものである。また表 11-6 には、旧葉と当年生葉ごとの推定値も示した。

年間葉群呼吸量 ΔR_L は、26.8 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と推定され、年間総生産量 ΔP_G の 58% に達した。期間的には、冬期の日数(212日間)は、夏期(153日

間)の約1.4倍に相当するが、冬期葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} は、夏期葉群呼吸量 ΔR_{Lsum} の半分程度であった。

一方、年間剰余生産量 ΔP_s は、夏期剰余生産量 ΔP_{ssum} $28.6 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ のうち約30%が冬期の葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} として消費された結果、 $19.3 \text{ tonCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。

ΔP_s の内分けをみると、旧葉が占める割合は99%に達した。このことは、P1の葉群全体で1年間に固定される同化産物のほとんどが、一年生葉以上の古い葉、すなわち旧葉によってまかなわれていることを示唆している。

表 1 1 - 1 . P 1 の総光合成量の推定期間の区分と推定に用いた光合成速度測定試料葉の内容と測定日。

推定期間	(日数)	測定日	測定試料葉の内容 ¹⁾
[1988年]			
I	6月 1日- 6月21日 (21)	5月27日	2 年生葉 (上、下層)
II	6月22日- 7月10日 (19)	7月 2日	//
III	7月11日- 7月28日 (18)	7月20日	//
IV	7月29日- 8月16日 (19)	8月 4日	2 年生葉と当年生葉 (各上、下層)
V	8月17日- 9月 4日 (19)	8月24日	//
VI	9月 5日- 9月25日 (21)	9月14日	//
VII	9月26日-10月31日 (36)	10月20日	//

¹⁾ 試料葉の採取方法および光合成速度の測定方法の詳細については、9-2-2.を参照されたい。

表 11-2. 各推定期間の旧葉の群落総光合成速度 $P_{sO}(t)$ の推定に用いた式 (11-31) の係数 a_O 、 b_O の値、および当年生葉の群落総光合成速度 $P_{sN}(t)$ の推定に用いた式 (11-33) の係数 a_N 、 b_N の値。

推定期間 ¹⁾ (月/日)	I (6/1 - 6/21)	II (6/22 - 7/10)	III (7/1 - 7/28)	IV (7/29 - 8/16)	V (8/17 - 9/4)	VI (9/5 - 9/25)	VII (9/26 - 10/31)
a_O ²⁾	0.0080	0.0108	0.0089	0.0069	0.0061	0.0147	0.0155
b_O ³⁾	0.0892	0.1110	0.1229	0.1255	0.0974	0.1274	0.1071
a_N ²⁾	--	--	--	0.0094	0.0066	0.0089	0.0093
b_N ³⁾	--	--	--	0.0953	0.1087	0.1499	0.0911

¹⁾: 各推定期間に対応する光合成速度の測定日については、表 11-1 を参照されたい。

²⁾: 単位は、 $[(\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}]$ 。

³⁾: 単位は、 $[(mg CO_2 dm^{-2} h^{-1})(\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}]$ 。

表11-3. 各推定期間の日葉群呼吸量推定に用いた当年生葉および旧葉の1時間当たりの平均呼吸速度 r_N' 、 r_O' 、 r_N 、 r_O 、林内平均気温 T_m 、および温度補正に用いた Q_{10} の値。

推定期間	平均呼吸速度 ¹⁾		温度補正前の呼吸速度 ²⁾		林内気温 ³⁾	Q_{10} ⁴⁾	
	当年生葉 r_N'	旧葉 r_O'	当年生葉 r_N	旧葉 r_O	T_m [°C]	当年生葉	旧葉
	[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]		[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]			[dimensionless]	
[1988年]							
I (6月1日-6月21日)	---	1.02	---	0.93	11.2	---	2.20
II (6月22日-7月10日)	---	1.04	---	0.91	11.7	---	2.20
III (7月11日-7月28日)	---	0.64	---	0.51	12.9	---	2.20
IV (7月29日-8月16日)	2.05	0.71	1.53	0.54	13.5	2.32	2.20
V (8月17日-9月4日)	1.40	0.67	1.02	0.53	12.9	3.00	2.20
VI (9月5日-9月25日)	1.43	0.67	1.33	0.63	10.7	2.83	2.20
VII (9月26日-10月31日)	0.49	0.40	1.02	0.65	3.9	3.29	2.20

¹⁾: 温度補正前の呼吸速度を、各推定期間の Q_{10} の値を用いて林内平均気温 T_m に温度補正して得られた呼吸速度の値。
²⁾: 同化箱内温度 10 °C で測定された当年生葉、旧葉の上、下層の試料葉における暗呼吸速度 (図 9-8) の算術平均値を示し、式 (11-38)、(11-39) で定義される。

³⁾: 各推定期間における P1 の林内平均気温を示す (図 11-5 参照)。

⁴⁾: 1987年の温度-呼吸速度関係の測定結果 (図 9-9B) に基づく値。ただし旧葉の場合、 Q_{10} の値は、1987年の7月の測定結果しかないので、全推定期間一定とした (表 9-3 参照)。

表 11-4. 推定期間ごとの総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量の推定値と推定に用いた各期間の平均葉面積指数。

推定期間	(日数)	総生産量		葉群呼吸量		剰余生産量		平均葉面積指数						
		当年生葉 [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	旧葉 合計 ¹⁾ [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	当年生葉 合計 ¹⁾ [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	旧葉 合計 ¹⁾ [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	当年生葉 合計 ¹⁾ [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	旧葉 合計 ¹⁾ [ton CO ₂ ha ⁻¹ period ⁻¹]	当年生葉 F _N (t) [ha ha ⁻¹]	旧葉 F _O (t) [ha ha ⁻¹]	合計 ¹⁾ F(t) [ha ha ⁻¹]				
[1988年]														
I	(6月 1日- 6月21日)	(21)	0	6.63	6.63	0	2.62	2.62	0	4.01	4.01	0.04	5.10	5.14
II	(6月22日- 7月10日)	(19)	0	5.42	5.42	0	2.42	2.42	0	3.00	3.00	0.22	5.10	5.32
III	(7月11日- 7月28日)	(18)	0	5.52	5.52	0	1.41	1.41	0	4.11	4.11	0.75	5.09	5.85
IV	(7月29日- 8月16日)	(19)	1.36	6.82	8.18	1.43	1.64	3.07	-0.07	5.18	5.11	1.53	5.07	6.60
V	(8月17日- 9月 4日)	(19)	1.84	4.63	6.47	1.17	1.53	2.70	0.67	3.10	3.77	1.84	5.01	6.85
VI	(9月 5日- 9月25日)	(21)	2.40	4.07	6.47	1.38	1.62	3.00	1.02	2.45	3.47	1.92	4.79	6.71
VII	(9月26日-10月31日)	(36)	2.47	4.96	7.43	0.82	1.46	2.28	1.65	3.50	5.15	1.94	4.23	6.17
全期間合計 ²⁾			8.07	38.05	46.12	4.80	12.70	17.50	3.27	25.35	28.62			
[tonCO ₂ ha ⁻¹ 153d ⁻¹]			(17)	(83)	(100)	(27)	(73)	(100)	(11)	(89)	(100)			
[%] ³⁾														

¹⁾: 当年生葉と旧葉の各値の合計値を示す。

²⁾: 推定期間 I ~ VII (6月 1日-10月31日、153 日間) の合計値を示す。

³⁾: カッコ内の数値は、全推定期間中の総生産量、葉群呼吸量、剰余生産量の各合計値 (100 %) に占める当年生葉と旧葉の割合を示す。

表 1 1 - 5. F -モデルで得られた林分葉面積指数に占める当年生葉の割合 ($F_N(t)/F(t)$:[%]) と 1987 年の P1 の試料地上幹 (TS11~20) で得られた全葉面積に占める当年生葉の割合 (u_{NL}/u_L :[%]) の比較。

月日 ¹⁾	t ²⁾ [d]	F -モデルによる $F_N(t)/F(t)$ ³⁾ [%]	試料地上幹における u_{NL}/u_L ⁴⁾ [%]
6月19日	18	1.6	0.0
7月17日	47	12.3	10.6
8月21日	81	26.1	26.1
10月29日	150	32.5	27.6

¹⁾: P1 の試料地上幹の採取日 (1987年) を示す (表 5-3 参照)。

²⁾: 6月 1日からの経過日数を示す。

³⁾: 式 (11-3)、(11-8) より計算された t における当年生葉および林分の葉面積指数、 $F_N(t)$ 、 $F(t)$ [$ha\ ha^{-1}$] の値を用いた。

⁴⁾: 1987年の P1 で採取した試料地上幹における当年生葉の葉面積 u_{NL} および全葉面積 u_L [$dm^2\ top\ stem^{-1}$] の値を用いた。 u_{NL}/u_L の値は、各採取時期の地上幹 2 本または 3 本の平均値を示す (図 5-9 参照)。

表11-6. P1における年間総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量の推定値。カッコ内の数値は、年間総生産量 ΔP_G のうち葉群呼吸量 ΔR_L と剰余生産量 ΔP_S が占める割合[%]を示す。

	当年生葉	旧葉	合計
年間総生産量 ΔP_G ¹⁾ [tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹]	8.07	38.05	46.12(100)
夏期葉群呼吸量 ΔR_{Lsum} ²⁾	4.80	12.70	17.50
冬期葉群呼吸量 ΔR_{Lwin} ³⁾	3.06	6.24	9.30
年間葉群呼吸量 ΔR_L ⁴⁾ [tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹]	7.86	18.94	26.80(58)
夏期剰余生産量 ΔP_{Ssum} ⁵⁾	3.27	25.35	28.62
年間剰余生産量 ΔP_S ⁶⁾ [tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹]	0.21	19.11	19.32(42)

¹⁾:推定期間(I~VII)、153日間の日総生産量の合計値を示す(表11-4)。

²⁾:推定期間(I~VII)、153日間の日葉群呼吸量の合計値を示す(表11-4)。

³⁾:冬期(11月~5月)、212日間の葉群呼吸量の推定値を示す。

⁴⁾:式(11-46)、 $\Delta R_L = \Delta R_{Lsum} + \Delta R_{Lwin}$ で定義される。

⁵⁾:推定期間(I~VII)、153日間の日剰余生産量の合計値を示し(表11-4)、式(11-47)、 $\Delta P_{Ssum} = \Delta P_G - \Delta R_{Lsum}$ で定義される。

⁶⁾:式(11-48)、 $\Delta P_S = \Delta P_G - \Delta R_L$ で定義される。

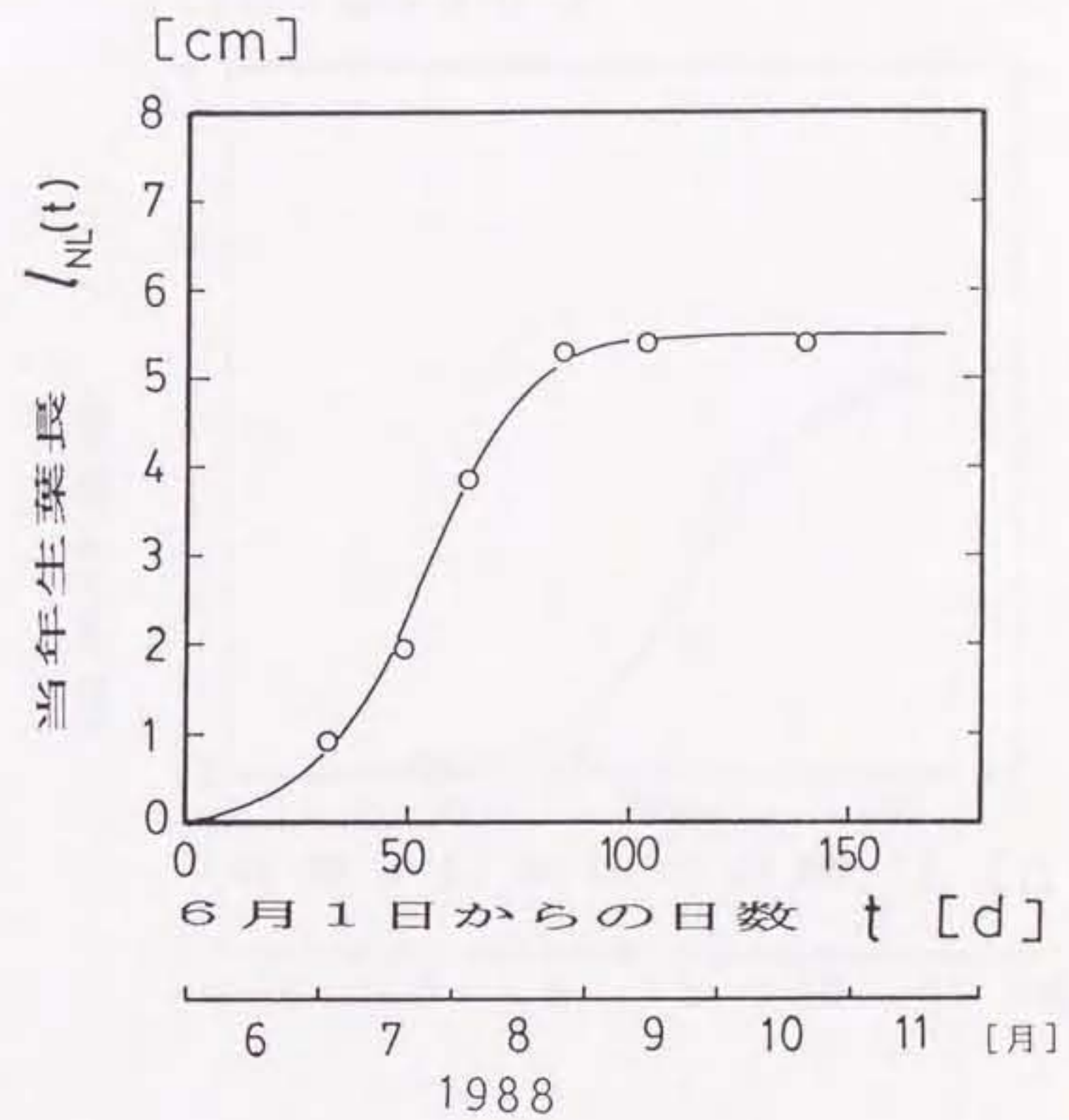


図 11-1. 当年生葉長 (l_{NL}) の季節変化。

図中の曲線は、式 (11-2) の単純ロジスティック曲線による近似を示す。近似に用いた l_{NL} の値は、1988年 P1 の地上幹 5 本で測定された当年生葉長の算術平均値を示す (図 8-2 参照)。

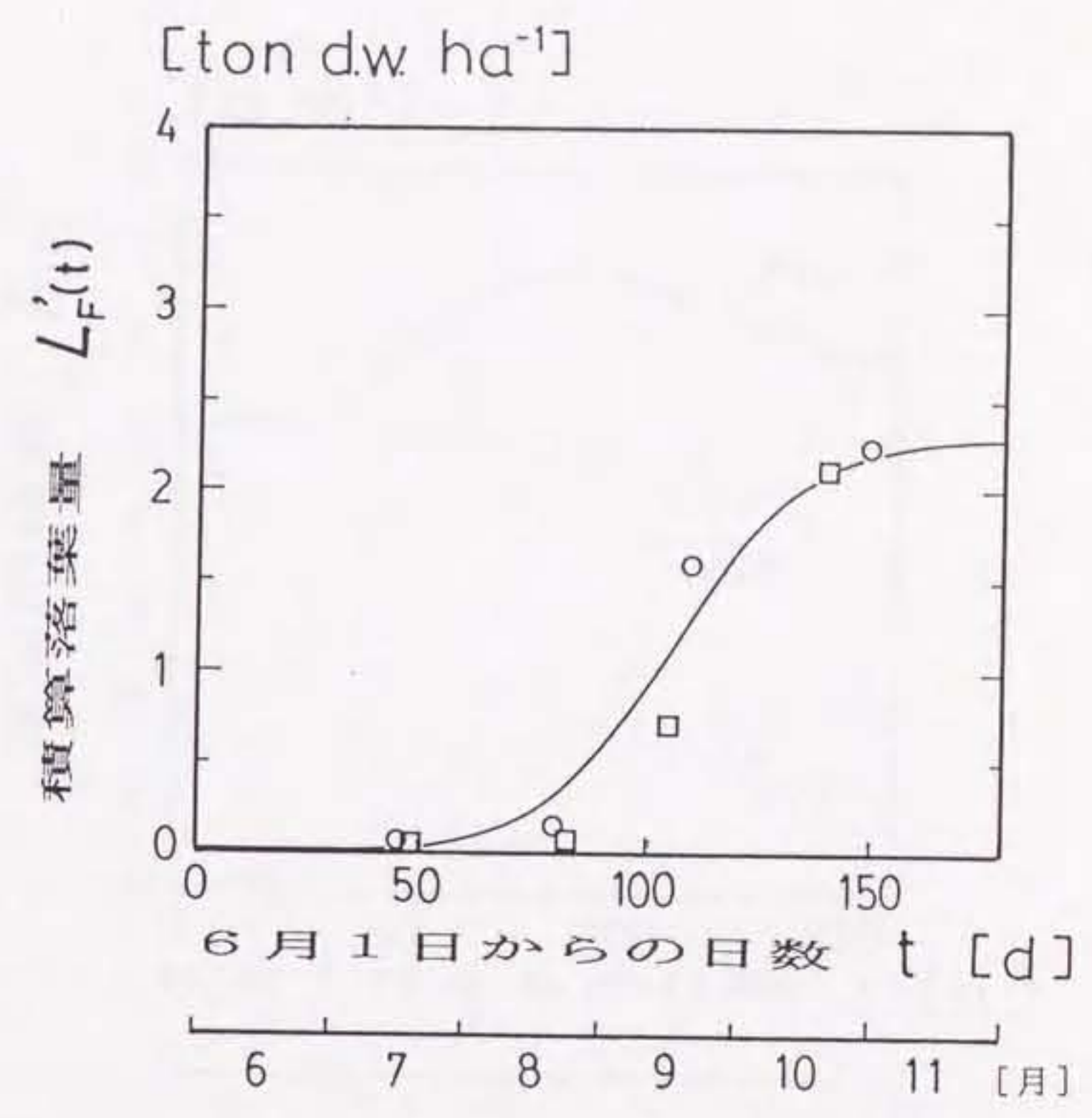
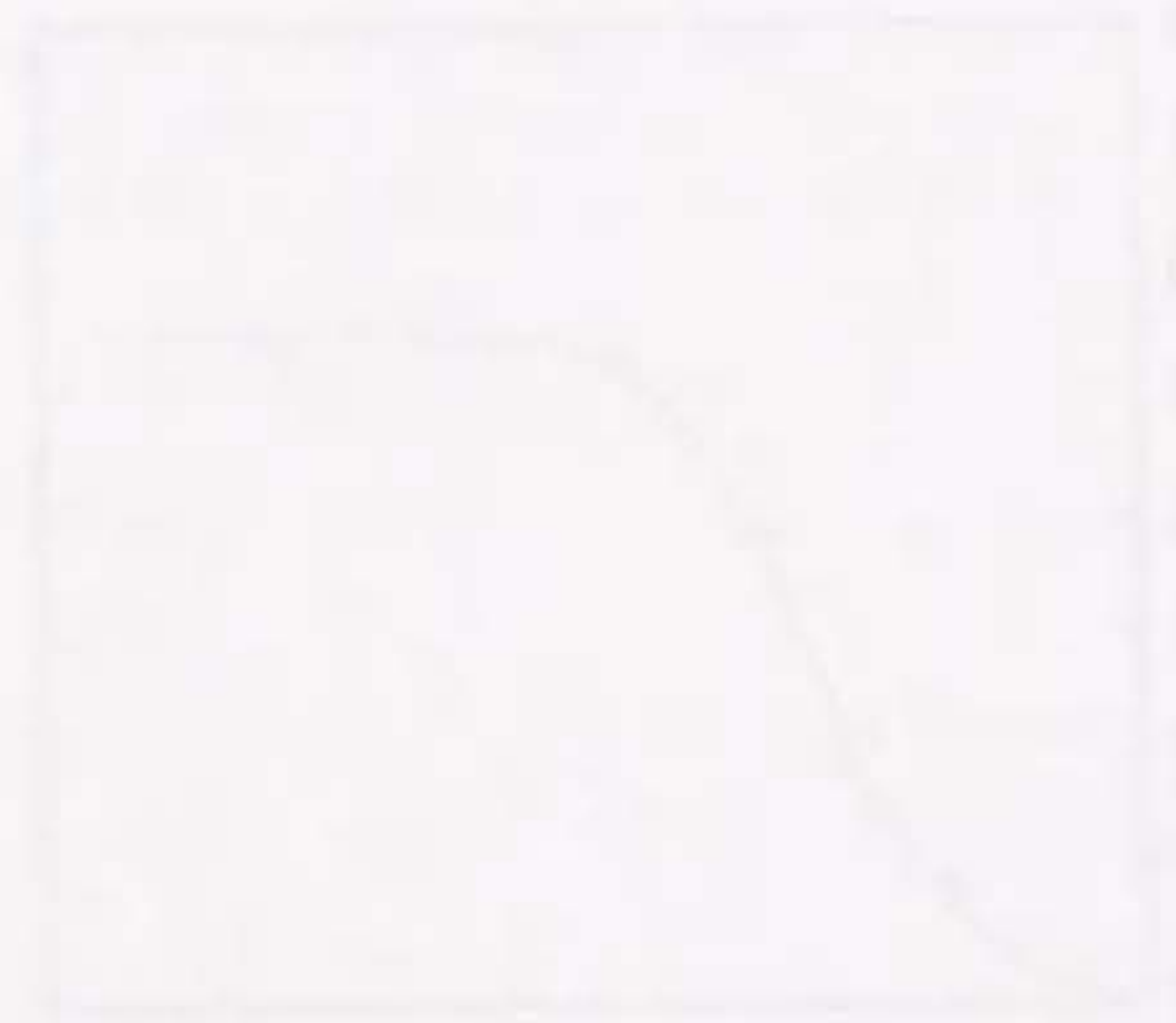


図 11-2. 乾重ベースで表した積算落葉量 ($L_F'(t)$) の季節変化。
 図中の曲線は、式 (11-5) の単純ロジスティック曲線による近似を示す。近似に用いた $L_F'(t)$ の値は、1987年と1988年の各年、P1 で測定された葉のリターフォール量の積算値を示す (図 7-2 参照)。
 ○: 1987年、□: 1988年。

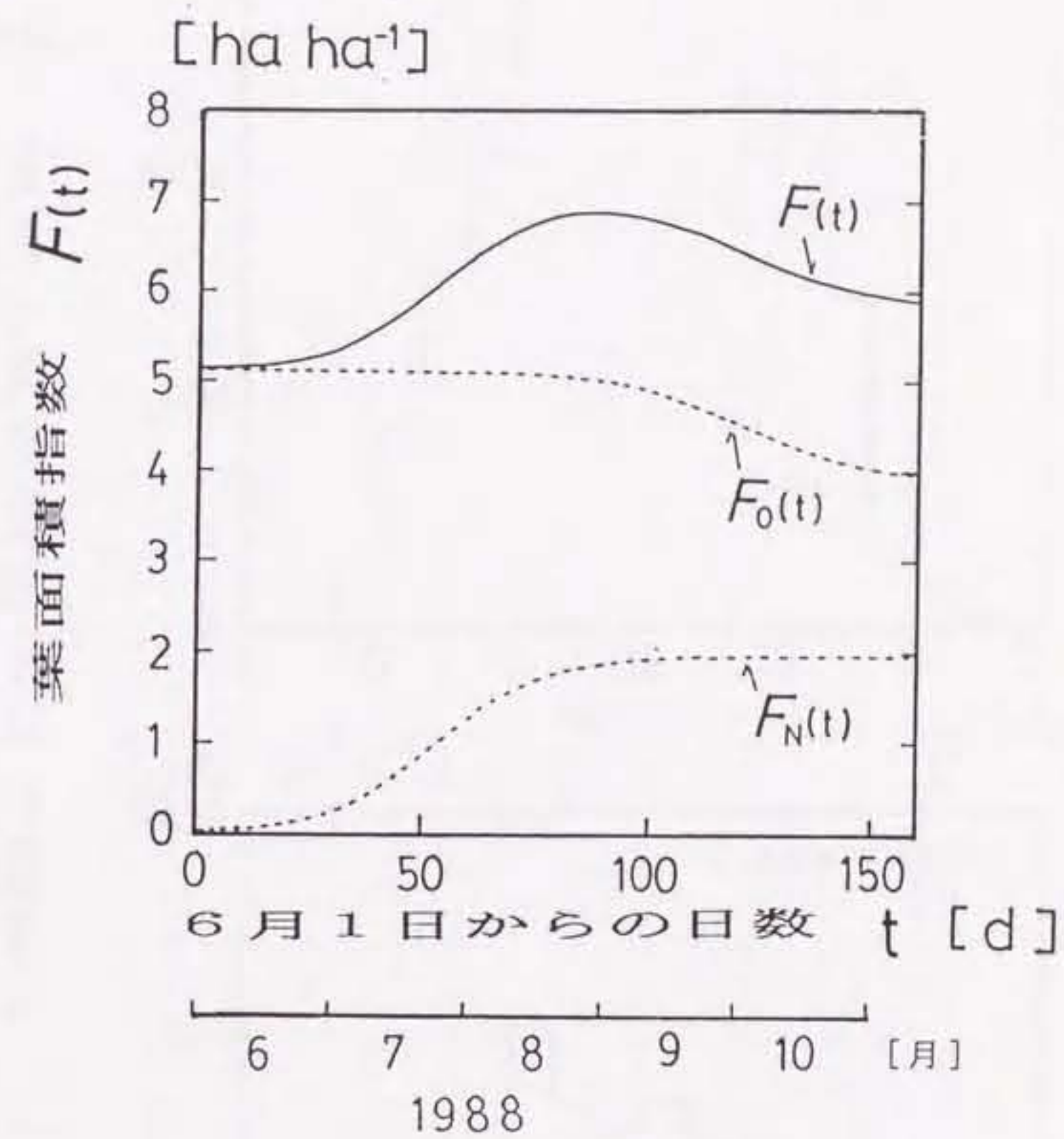
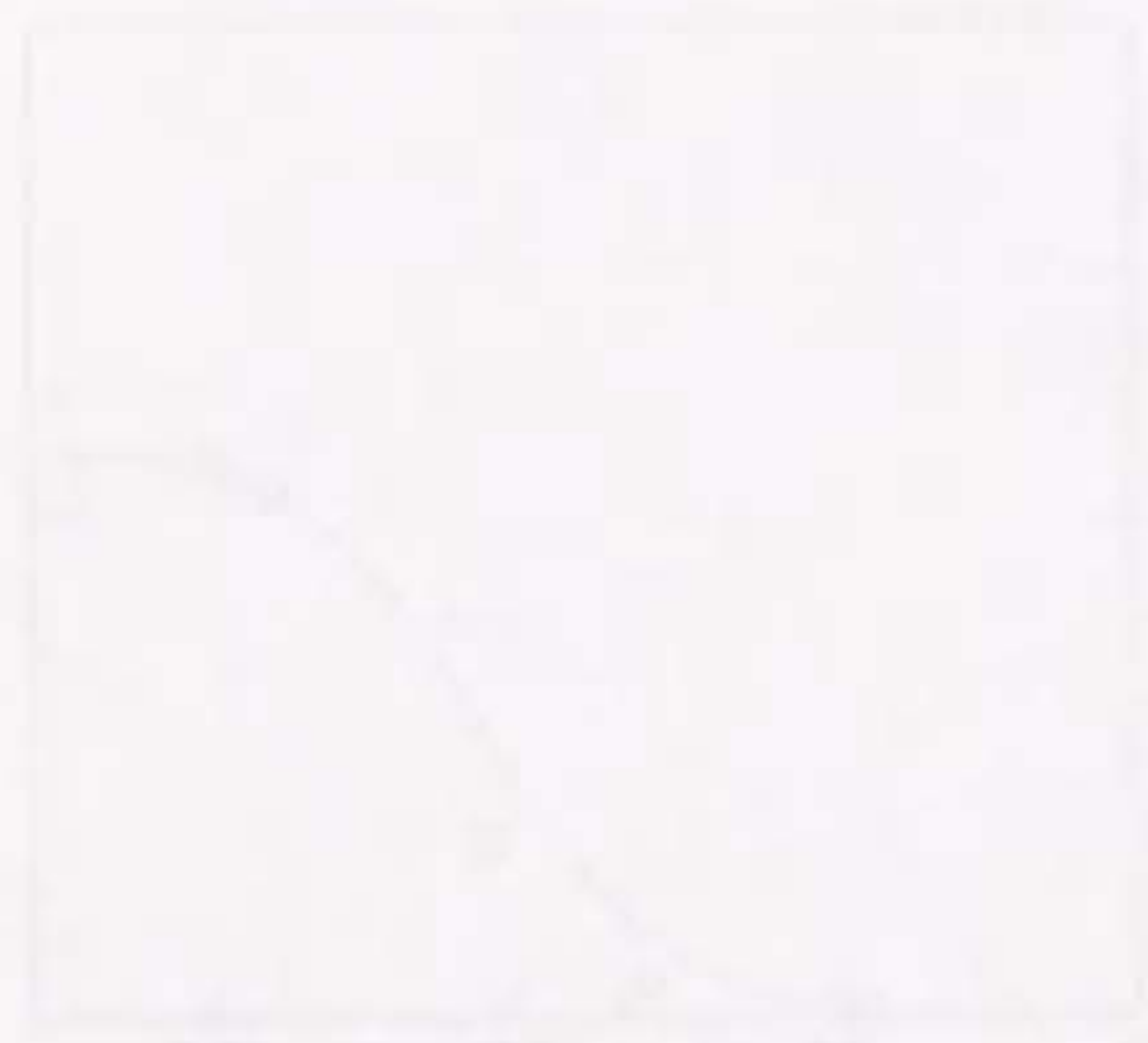
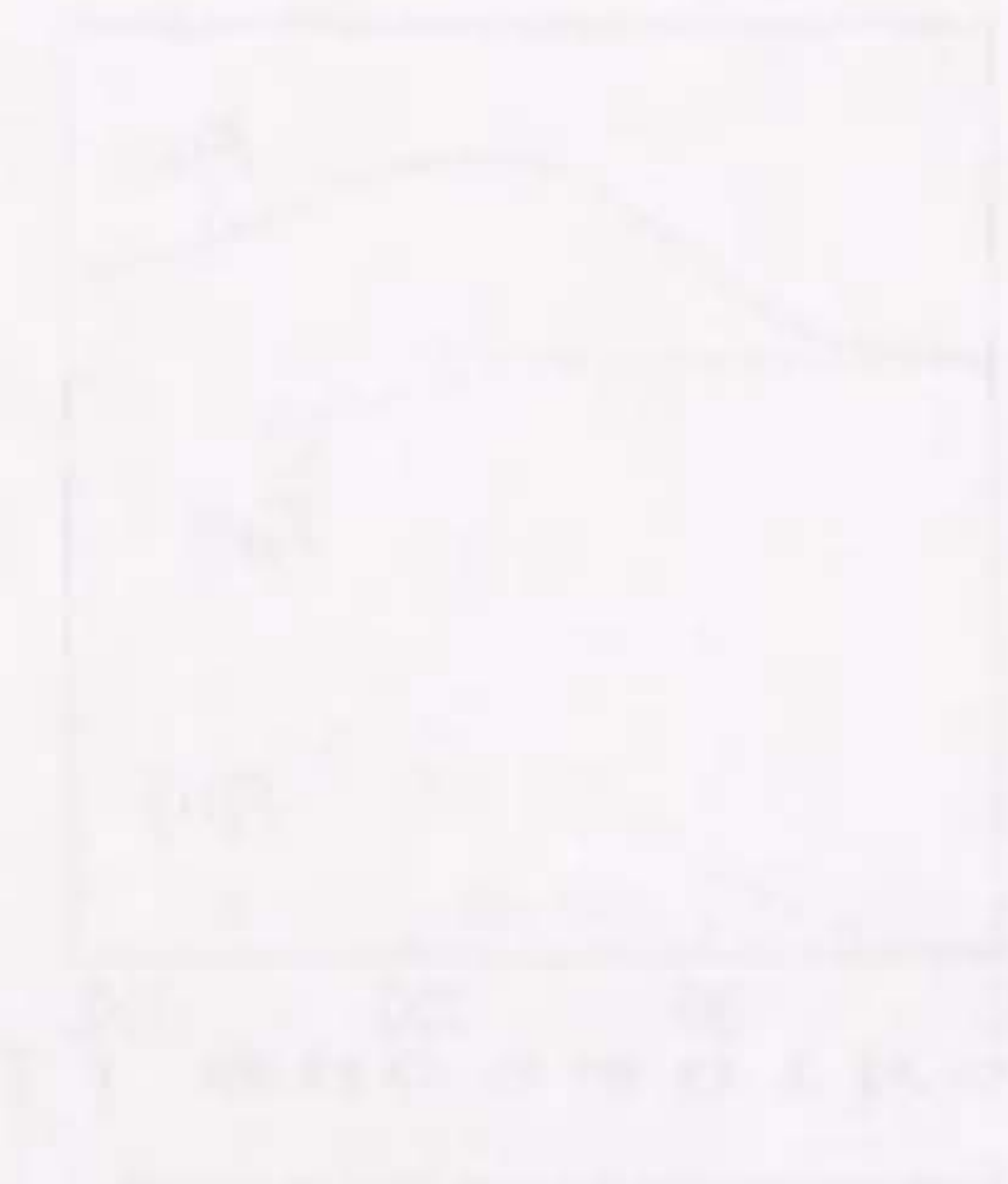


図 11-3. F-モデルより描いた1988年の P1 における葉面積指数の経時変化。
 図中、実線の曲線は、式 (11-8) で与えられる林分葉面積指数 $F(t)$ を示す。また破線の 2 曲線は、それぞれ式 (11-7)、(11-3) で与えられる旧葉と当年生葉の葉面積指数 $F_0(t)$ 、 $F_N(t)$ を示す。



1時間ごとの平均光子密度 I_0

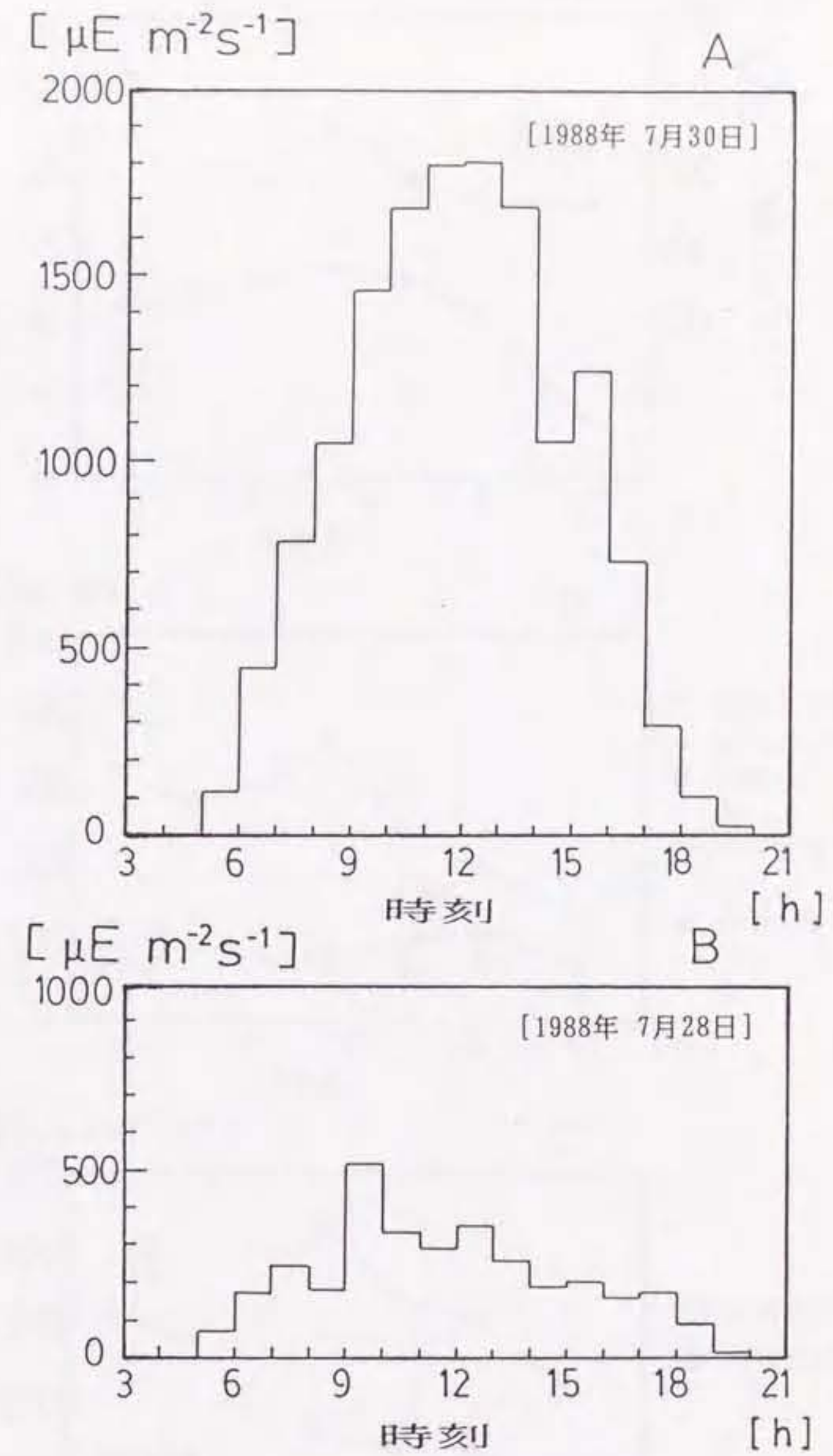


図 11-4. P1 の樹冠表面で測定された日射量の日変化の例。

図中、縦軸の平均光子密度 I_0 の値は、放射熱センサーで測定した 1 時間ごとの平均日射量 (RD_h : [$J m^{-2} s^{-1}$]) を、式 (2-1)、 $I_0 = 1.54 \cdot RD_h^{1.04}$ 、より換算して求めた値である。
 A. 1988年 7月30日 (晴天日)。当日の日射量は $625.7 \text{ cal cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。
 B. 1988年 7月28日 (曇天日)。当日の日射量は $155.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。

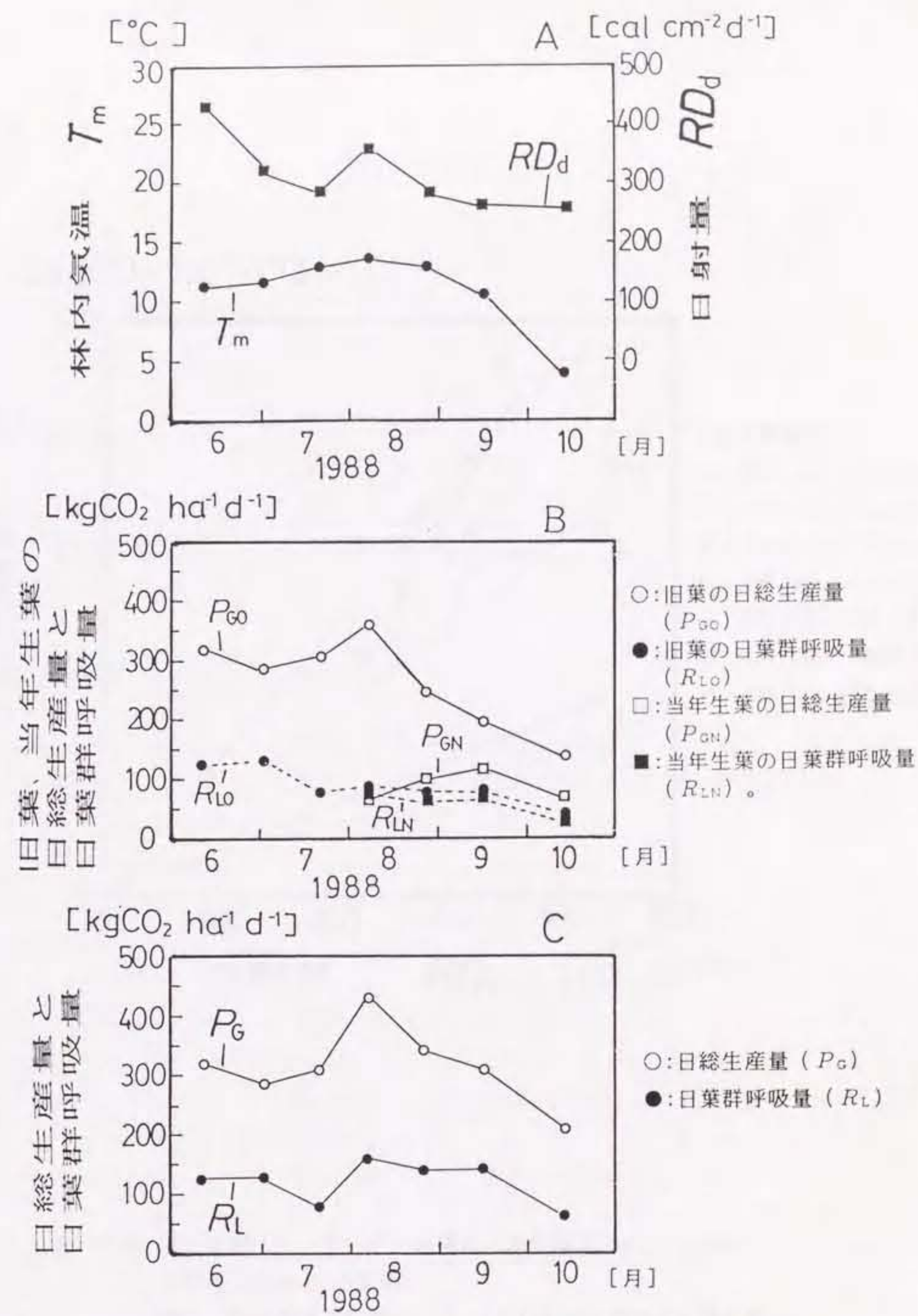


図 11-5. 1988年の P1 における日射量、林内気温、日総生産量および日葉群呼吸量の季節変化。

- A. 日射量 (RD_d) と林内平均気温 (T_m) の変化。
 ■: 推定期間 (I~VII) ごとの平均日射量。
 ●: 推定期間 (I~VII) ごとの林内平均気温。
- B. 旧葉および当年生葉の日総生産量と日葉群呼吸量の変化。
 図中の各値は、推定期間 (I~VII) ごとの平均値を示す。
- C. 葉群全体の日総生産量と日葉群呼吸量の変化。
 図中の各値は、推定期間 (I~VII) ごとの平均値を示す。

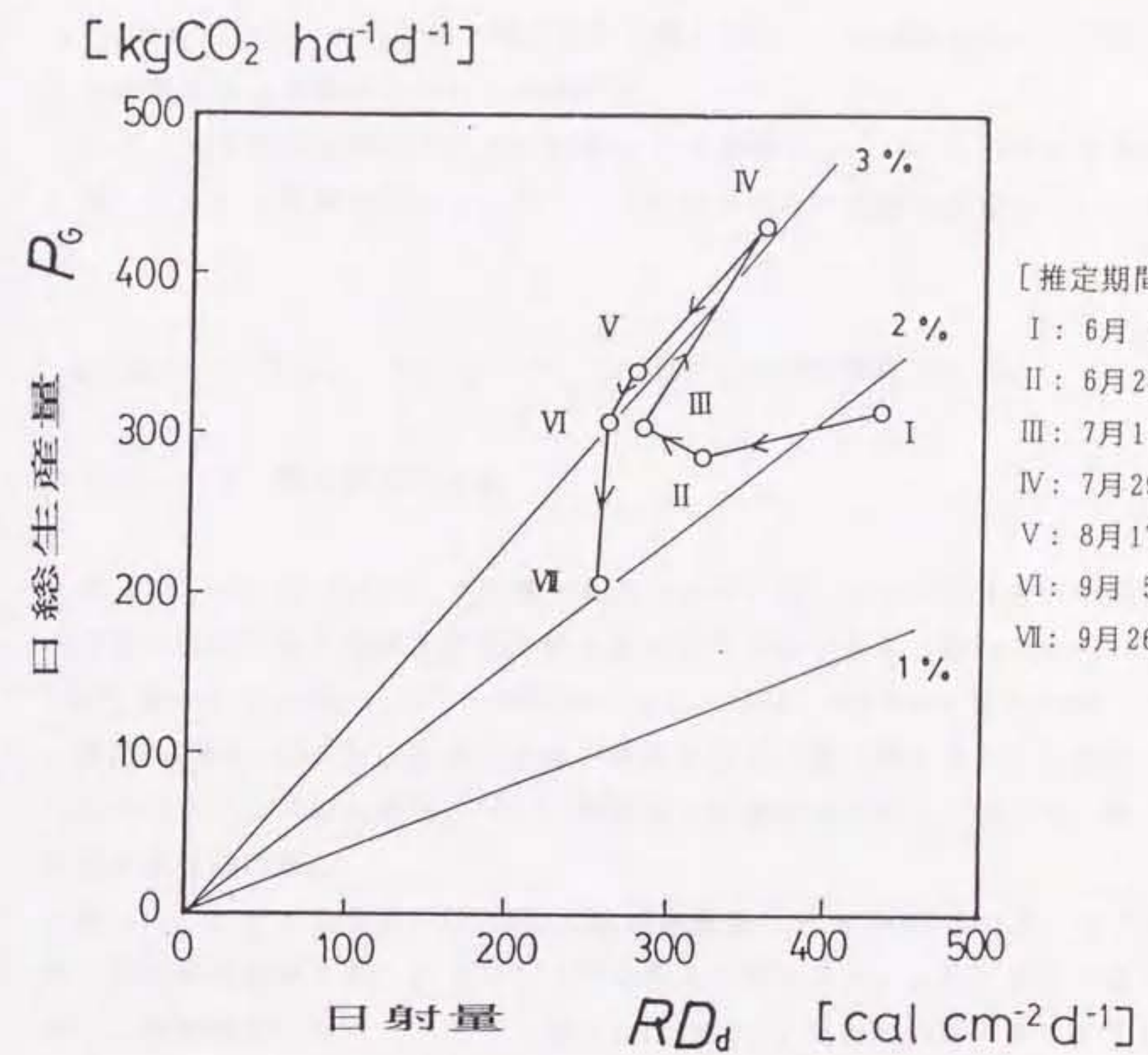


図 11-6. 推定期間 (I ~ VII) ごとの平均日総生産量 (P_c) と平均日射量 (RD_d) の関係。

図中、原点を通る直線は、式 (11-44) で定義される総生産のエネルギー効率 (E_r) が、1、2、3 % となる時の RD_d と P_c の関係を示す。

第12章. 総合考察

本章では、まず P1 で推定された地上部純生産量 (10 章) および総生産量 (11 章) の値を、他の森林で報告された値と比較し、本研究のハイマツ林における物質生産上の特徴について考察する。

次に、本研究では明らかにされなかった点を整理し、ハイマツ林の物質生産に関してさらに理解を深めるために、今後取り組むべき研究課題について述べる。

12-1. ハイマツ林の物質生産

12-1-1. 地上部純生産量

表 12-1 は、式 (10-2) で定義されるつみあげ法によって推定された幾つかの森林における地上部純生産量の値をまとめたものである (Kira et al., 1967; Grier & Logan, 1977; Grier et al., 1981; Hagihara & Hozumi, 1983; 勝野, 1984, 1990)。なおこれらの報告では地下部 (根) も含めて推定されているが、ここでは本研究の P1 の推定値と比較するために、地上部に限定した推定値を掲げた。

表 12-1 に示すように、P1 の地上部純生産量 ΔP_{nT} $3.47 \text{ ton ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ は、同じ常緑針葉樹林でも、ヒノキやスギの各人工林の ΔP_{nT} に比べるとかなり小さく、亜寒帯のシルバーファー (*Abies amabilis*) 林あるいはダグラスファー (*Pseudotsuga mensiesii*) 林などに比較的近い値であった。

純生産量に占める成長量の割合 ($\Delta y_T / \Delta P_{nT}$) をみると、P1 では 18% と表 12-1 に示した森林の中ではかなり少なく、熱帯林 (17%) に近い値となった。

成長量を地上部現存量で除した値 ($\Delta y_T / y_T$ [y^{-1}]) を求めてみると、P1 では 0.003 y^{-1} となった。他の森林の場合、 $\Delta y_T / y_T$ の値は、23年生の若いモミ林 (0.087 y^{-1}) やヒノキ (0.16 y^{-1})、スギ (0.041 y^{-1}) の各人工林で比較的大きく、熱帯林 (0.013 y^{-1})、亜寒帯の 180年生のシルバーファー林 (0.005 y^{-1})、ダグラスファー林 (-0.006 y^{-1}) では、P1 と同様小さな値となった。

$\Delta y_T / y_T$ の値は、地上部現存量の回転率を表し、この値が小さいほど、現存量の年変化が小さいことを意味する。したがって、 $\Delta y_T / y_T$ の値が極端に小さい P1 のハイマツ林では、現存量自体の差はあるものの、熱帯林や老齢の

亜寒帯針葉樹林と同様、地上部現存量がほぼ安定した状態にあると考えられる。

一方、P1 では地上部枯死量 ΔD_T のうち葉の枯死量、すなわち葉のリターフオール量が占める割合は80%に達した。しかし、P1と同様、地上部純生産量に占める枯死量の割合($\Delta D_T / \Delta P_{NT}$)が大きい熱帯林や180年生のシルバーファー林では、その枯死量の内分けは、表12-1に示すように葉と枝が約半分ずつである。また枯死量が純生産量を上回っている450年生のダグラスファー林でも、その枯死量の約60%は幹の枯死で占められている。

このように本研究のハイマツ林は、地上部現存量の年変化が小さく、純生産量として固定された同化産物が、ほぼそのまま枯死量として失われる点では、熱帯林や老齢の亜寒帯針葉樹林に共通しており、一種の極相林の状態にあると考えられる。しかし、ハイマツ林の場合、地上部枯死量の大半は葉によって占められていること、すなわち同化産物のほとんどが見かけ上新しい葉の生産に費やされている点に、これらの極相林とは異なる特徴を見いだすことができる。

12-1-2. 総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量

[生育期間と物質生産]

表12-2は、11-1.で述べた光合成法によって推定された幾つかの森林における総生産量 ΔP_G 、葉群呼吸量 ΔR_L および剰余生産量 ΔP_S の値をまとめたものである(Hagihara & Hozumi, 1977a, 1977b; Sakio & Masuzawa, 1987; 倉地, 1989; 勝野, 1990)。ヒノキ林とスギ林は、表12-1に示したものと同一林分である。またスギ、カラマツの両林分では、 ΔP_G の値は非同化部の遮光が考慮されて推定されている。なお表12-2中、本研究のP1における ΔP_G 、 ΔR_L 、 ΔP_S の各値は、 CO_2 の吸収、放出速度 [$\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}\text{y}^{-1}$]で表された各推定値を(表11-6)、次式の関係より乾物量($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_5$)の単位 [$\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$]に換算したものである(佐藤, 1973)。

$$1 \text{ kg (CO}_2\text{)} = 0.614 \text{ kg (C}_6\text{H}_{12}\text{O}_5\text{)} \quad (12-1)$$

表12-2に示すように、P1の年間総生産量 ΔP_G $28.3 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ は、落葉樹林のカラマツ林やミヤマハンノキ林の ΔP_G よりも大きい。常緑針葉樹のヒノキ、スギの各人工林の半分程度となった。一方、P1の年間葉群呼吸量 ΔR_L $16.4 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ は、落葉樹林の ΔR_L をかなり上回り、ヒノキ林の $19.8 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ に近い値となった。その結果、総生産量と葉群呼吸量の差として得られる年間剰余生産量 ΔP_S と比較すると、表12-2に示した森林の中では、P1の

ハイマツ林が最も小さな値となった。

総生産のエネルギー効率、すなわち ΔP_g を光合成推定期間中の総日射量 RD_y で除した値($\Delta P_g/RD_y$:[%])は、11-3-3.で述べたように P1 では約 2.5% と推定され、ヒノキ (2.1%)、スギ (2.7%) の各林分と同じ程度に達した。しかし、剰余生産量のエネルギー効率($\Delta P_s/RD_y$:[%])でみると、P1の値 1.1% は、これらの常緑針葉樹林の値 (1.3-1.5%) よりも低く、カラマツ林 (0.9%) と同じ程度となった。

P1 のハイマツ林は、その葉面積指数 F が 5.1~6.9 ha ha⁻¹と、ヒノキ林 (5.4 ha ha⁻¹) と同じ程度であり (表 12-2)、5-4-1.で述べたように他の常緑針葉樹林にはほぼ匹敵する林分葉面積を維持している。しかし、光合成が実際に可能な期間は、冬期の積雪のため、6月から10月までのおよそ 5ヶ月間と短く、カラマツ (7ヶ月) やミヤマハンノキ (4ヶ月) などの落葉樹林とあまり変わらないことになる。また常緑樹であるハイマツの場合、11-4-2.で推察したように冬期は、葉の呼吸量が林分の物質収支上、一方的な消費項として付け加わる。したがって、P1 のハイマツ林が、常緑針葉樹林としては、1年間の剰余生産量 ΔP_s が少なく、また剰余生産のエネルギー効率 ($\Delta P_s/RD_y$) も低いことは、このような積雪という物理的な環境要因によって光合成期間が制限されることが、主な原因と考えられる。

[葉群の葉令構成と物質生産]

Schulze et al. (1977) は、亜寒帯の 89年生のノルウェートウヒ (*Picea abies*) 個体について、葉齢ごとに葉量と光合成速度を測定し、葉群全体の年間光合成量に占める葉齢ごとの割合が、4年生葉以上の古い葉だけで約 35% に達し、当年生葉だけでは 15% しかなかったと報告している。このように北方性の常緑針葉樹において、当年生葉が葉群全体の物質収支上あまり寄与できないことは、当年生葉の展開時期が温帯地域の針葉樹に比べると遅く、その光合成能力が高くなる時期が、生育期間の後半に限定されることに主な理由があると考えられる (Fry & Phillips, 1977; Teskey et al., 1984)。さらに、これらの針葉樹では、温帯地域の針葉樹に比べると葉の寿命が長く (Chabot & Hicks, 1982)、葉群の葉令構成上、旧葉が占める割合が高いことも大いに関与している。

P1 のハイマツの場合、1-4年生葉の旧葉は、積雪から解放される 6月において、すでに高い光合成能力、すなわち光飽和条件における単葉の純光合成速度 (p_{nmax})、を示した (図 9-4, 9-7)。しかし、当年生葉は 7-8月にかけて展開し (図 8-1)、その光合成能力がピークに達するのは、9月に入ってからであ

った。11-2.で述べたように、葉群を旧葉と当年生葉に分けておのおのの総生産量と呼吸量を推定した結果、夏期の剰余生産量 ΔP_{summer} に対しては、当年生葉の占める割合は全体の10%に過ぎないことが推察された(表11-4)。さらに冬期の葉群呼吸量を考慮すると、当年生葉だけの年間剰余生産量は、表11-6に示したようにほとんどゼロと推定された。これらのことは、P1のハイマツ林の場合、葉群全体での剰余生産に関しては、毎年新しく生産される葉はあまり貢献できないことを示唆している。したがって、上で述べた北方性の常緑針葉樹林と同様、本研究のハイマツ林における年間の物質生産は、葉の寿命が4-5年と長く、その結果1年生以上の旧葉によっておもに構成される葉群構造と深く結びついたものと考えられる。

ハイマツは、12-1-1.で述べたように、積雪といったわが国の高山特有の環境要因によって実際の光合成期間が約半年に制限される。そのため、光合成期間中の日射、気温といった環境要因の年変動が物質生産に与える影響は、他の常緑針葉樹林に比べるとより大きいことが考えられる。例えば、これらの環境要因が極端に悪化した年には、当年生葉のみの剰余生産量はマイナスになる可能性がある。しかし、上で述べたように葉群を4-5年分の葉で構成し、光合成生産を葉齢を異にする葉で分担させておけば、林分全体の物質生産への打撃は、ある程度回避できることになる。したがって、ハイマツ林が高山において、毎年安定した物質生産を行い、群落を長年維持している理由のひとつには、このような葉群構造と結びついた物質生産機構を挙げることができよう。

12-2. 今後の研究課題

12-2-1. 地下部の純生産量と非同化部の呼吸量

年間総生産量 ΔP_G および剰余生産量 ΔP_s は、それぞれ次式のように定義される。

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

(純生産量) (呼吸量)

$$\Delta P_s = \Delta P_G - \Delta R_L \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (11-48)$$

(葉群呼吸量)

式(10-1)、(11-48)より、 ΔP_s は次式のように表される。

$$\begin{aligned}\Delta P_s &= \Delta P_n + (\Delta R - \Delta R_L) \\ &= \Delta P_n + \Delta R_w \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (12-2)\end{aligned}$$

上式中、右辺の $(\Delta R - \Delta R_L)$ は、林分の呼吸量から葉の呼吸量を引いたもので、幹、枝、根など非同化部の年間呼吸量 ΔR_w を表す。また純生産量 ΔP_n は、地上部の純生産量 ΔP_{nT} と地下部の純生産量 ΔP_{nB} に分けて考えると、次式のように表すことができる。

$$\Delta P_n = \Delta P_{nT} + \Delta P_{nB} \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (12-3)$$

なお本研究では、地上部純生産量 ΔP_{nT} は次式のように定義した。

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

(地上部成長量) (地上部枯死量)

したがって、式(12-2)、(12-3)より、年間剰余生産量 ΔP_s の内分けは、

$$\Delta P_s = \Delta P_{nT} + (\Delta P_{nB} + \Delta R_w) \quad [\text{ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}] \quad (12-4)$$

地上部 地下部 非同化部
純生産量 純生産量 呼吸量

と表すことができる。

本研究では、P1のハイマツ林を対象に、総生産量 ΔP_G を光合成法によって(11-2.)、また地上部純生産量 ΔP_{nT} をつみあげ法によって(10-2.)、それぞれ推定した。そこで、ここではつみあげ法による総生産量の推定値が、光合成法による推定値と一致すると仮定し、総生産量 ΔP_G の配分を図12-1にまとめてみた。

式(12-4)で定義したように、剰余生産量 ΔP_s から地上部純生産量 ΔP_{nT} を差し引いた部分、すなわち地下部純生産量 ΔP_{nB} と非同化部呼吸量 ΔR_w の合計約 $8 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ は、図12-1に示すように総生産量の約30%を占めている。この内、 ΔP_{nB} は純生産量として固定された同化産物量を、また ΔR_w は呼吸による乾物消費量を示す項目である。したがって、P1の林分全体における同化と呼吸の物質収支の関係は、収入項 ΔP_{nB} と支出項 ΔR_w 、両者の量的関係によってかなり変わってくるのが予想される。

このようにハイマツ林の物質生産に関して、さらに理解を深めるためには、本研究で取りあげなかった非同化部の呼吸量の測定と、地下部における成長お

よび枯死の定量的な測定が、今後の重要な研究課題と言えよう。

本研究のハイマツの場合、その地下部は地下幹と不定根によって構成されていた。とくに地下幹については、6-3.で述べたように、その現存量は外見上は匍伏幹に匹敵するほど大きいものの、その一部ではすでに同化産物の配分が絶たれ、枯死、分解が起こっていることが推察された(図 6-3)。したがって、非同化部の呼吸量測定と林分の純生産量推定、双方に関連する研究対象として、この地下幹に取り組む必要がある。

また研究対象として地下幹を含めれば、ハイマツの単木、すなわち個体が 1 本ずつ識別できるため(図 6-5)、林分の構造と機能に関する解析が、個体レベルに基づいて行える可能性がある。そこで、今後の具体的な測定課題としては、まずこのようなハイマツ 1 個体の試料を採取し、その成長量、枯死量および呼吸量を測定することが挙げられる。

12-2-2. 物質生産に及ぼす環境要因

本研究では、ハイマツ林の物質生産に関与する環境要因として、おもに光、温度、積雪の各要因をとりあげた。その結果、ハイマツの単葉の純光合成速度の最適温度域は、10-15 °C と林内の 7-8月の平均気温とよく一致することが示された(9-4-1.)。また、森林としては葉面積密度が顕著に高い葉群において、葉が独特のクラスター構造を形成するため、林内へ太陽光が効率よく透過することも推察された(5-4-1.)。さらに、冬期 7ヶ月も続く積雪については、年間の物質生産との関係(12-1-2.)や林分の動態との関係(6-2-2.)からそれぞれ吟味することができた。

一方、これらの要因以外で、高山性の樹木の成長、あるいは光合成や呼吸などを制限する主な要因としては、水分条件がよく知られている(Tranquillini, 1979)。本研究の調査地域でも、夏の晴天時、一時的な濃霧がよく発生し霧雨に見舞われるなど、高山では降雨、湿度といった水分環境は、かなり短期間に変化することが予想される。また高山では、低地に比べると紫外線量が多いため、植物に及ぼすその生理的な影響も指摘されている(Caldwell, 1968; 柴田ほか, 1985)。

今後は、このような環境要因が、ハイマツの光合成や呼吸にどのような影響をもたらすのか定量的に研究し、光と温度要因のみ考慮して得られた本研究の物質生産に関する知見を再度吟味する必要がある。

表 12-1. つみあげ法によって推定された幾つかの森林における地上部純生産量。文献によっては、根も含めて純生産量を推定しているが、ここでは地上部のデータのみ引用した。表中、カッコ内の数字は成長量および枯死量が純生産量に占める割合[%]を示す。

森林型 (地域) 樹種 ¹⁾ 林齢 [y]	亜寒帯常緑針葉樹林 (北米) シルバニア 23	180	450	熱帯林 (タイ) ダグラスファー ?	常緑針葉樹人工林 (稲武) ヒノキ 18	21	ハイマツ林 (P1) 72 ²⁾
現存量 [ton ha ⁻¹]	幹 27.66	356.06	646.13	254.0	37.30	124.5	136.2 ⁴⁾
	枝 7.75	67.82	47.83	106.0	6.09	11.2	26.5
	葉 13.64	21.65	12.40	7.7	14.20	24.6	13.8
地上部合計 y_T	49.05	445.53	706.36	367.7	57.59	160.3	176.5
成長量 [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	幹 3.14	1.94	-4.34	3.40	7.75	6.90	0.55 ⁴⁾
	枝 0.90	0.38	0.00 ³⁾	1.42	1.39	-0.08	0.13
	葉 0.22	0.00	--	0.09	0.00	-0.23	-0.07
地上部合計 Δy_T	4.26(70)	2.32(52)	-4.34(-63)	4.91(17)	9.14(81)	6.59(49)	0.61(18)
枯死量 [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	幹 0.30	0.00	7.02	0.00	0.00	0.80	0.00 ⁴⁾
	枝 0.47	1.15	4.26 ³⁾	11.39	0.12	1.20	0.56
	葉 1.04	1.03	--	11.84	2.04	4.80	2.30
地上部合計 ΔD_T	1.81(30)	2.18(48)	11.28(163)	23.23(83)	2.16(19)	6.80(51)	2.86(82)
純生産量 ⁵⁾ [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	幹 3.44	1.94	2.68	3.40	7.75	7.70	0.55 ⁴⁾
	枝 1.37	1.53	4.26 ³⁾	12.81	1.51	1.12	0.69
	葉 1.26	1.03	--	11.93	2.04	4.57	2.23
地上部合計 ΔP_{NT}	6.07(100)	4.50(100)	6.94(100)	28.14(100)	11.30(100)	13.39(100)	3.47(100)
文献	Grier et al. (1981)	Grier et al. (1981)	Grier & Logan (1977)	Kira et al. (1967)	Hagihara & Hozumi (1983)	隣野 (1984, 1980)	本研究

1): 和名を示す。なおシルバニアの学名は *Abies amabilis*、ダグラスファーの学名は *Pseudotsuga mensiesii* である。
 2): 1984年、P1 周辺で採取した試験地上幹 5 本の内、立ち上がり部の年齢が最大であった TS5 の年齢を示す (図 8-8A 参照)。
 3): 枝と葉を合計した値を示す。
 4): 本研究の幹の項目は、加伏幹と地上幹を合計した値を示す。現存量の推定値は、1987年と1989年の平均値を示す (表 10-2 参照)。また純生産量の推定値は、1987~1989年 (推定期間II、III) 2 年間の平均値を示す (表 10-3, 10-4 参照)。
 5): 被食量 ΔG はゼロと仮定し、式 (10-5)、 $\Delta P_{NT} = \Delta y_T + \Delta D_T$ で定義される。

表12-2. 光合成法によって推定された幾つかの森林における年間総生産量。

森林型 (地域) 樹種 ¹⁾ 林齢 [y]	常緑針葉樹林 (稲武) ヒノキ 18-20	落葉針葉樹林 (稲武) カラマツ ²⁾ 23	落葉広葉樹 (富士山) ミヤマハンノキ ?	ハイマツ林 (P1) 72 ³⁾
光合成推定期間 [d] (推定年、月)	365 ('73-76)	360 ('84-85)	129 ('81.6-10)	153 ('88.6-10)
総日射量 RD_v ⁴⁾ [$10^9 \text{kcal ha}^{-1} \text{y}^{-1}$]	10.4	10.5	6.75	4.72
吸光係数 K [ha ha^{-1}]	0.63	0.26	0.45	0.35
葉面積指数 F [ha ha^{-1}]	5.4	16.5	0~6.2	5.1~6.9
年間総生産量 ΔP_G [$\text{ton ha}^{-1} \text{y}^{-1}$]	51.2	68.8	17.5	28.3
年間葉群呼吸量 ΔR_L [$\text{ton ha}^{-1} \text{y}^{-1}$]	19.8	31.7	3.8	16.4
年間剰余生産量 ΔP_s ⁵⁾ [$\text{ton ha}^{-1} \text{y}^{-1}$]	31.4	37.1	13.7	11.9
[エネルギー効率] ⁶⁾				
総生産の効率 $\Delta P_G / RD_v$ [%]	2.1	2.7	?	2.5
剰余生産の効率 $\Delta P_s / RD_v$ [%]	1.3	1.5	?	1.1
文献	Hagihara & Itozumi (1977a, b)	勝野 (1990)	倉地 (1989)	Sakio & Masuzawa (1987)

1): 和名を示す。

2): これらの林分では、非同化部の遮光が考慮されて総生産量が推定されており、表中、 K の値は見かけの吸光係数を示す。

3): 1984年、P1周辺で採取した試料地上幹5本の内、立ち上がり部の年齢が最大であったTS5の年齢を示す(図8-8A参照)。

4): 光合成推定期間の総日射量を示す。ヒノキ林とスギ林の場合は年間日射量に等しい。

5): 式(11-48)、 $\Delta P_s = \Delta P_G - \Delta R_L$ で定義される。

6): 乾物量とエネルギー量の換算には、1g乾重 = 4.18 kcalの関係を用了(式(11-44)、(11-45))参照。

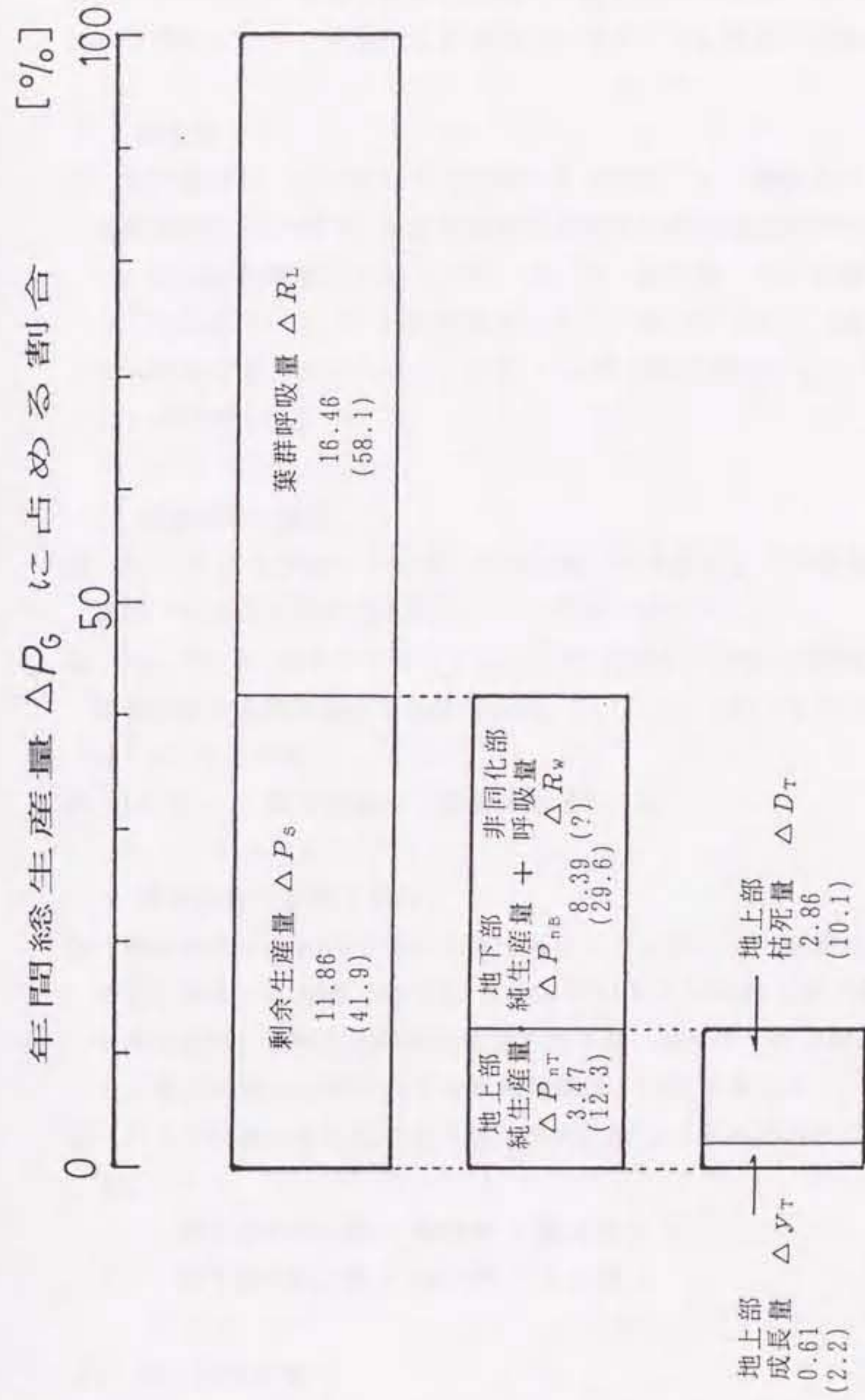


図 12-1. 光合成法によって推定された P1 のハイマツ林における年間総生産量 (ΔP_G) の配分。
 図中、数値の単位は、[ton ha⁻¹y⁻¹]である。また図中、カッコ内の数値は、総生産量 ΔP_G に占める割合 [%] を示す。剰余生産量 ΔP_s の内、地下部純生産量 ΔP_{nB} と非同化部呼吸量 ΔR_w の合計値は、式 (12-4) で定義されるように、 ΔP_s から地上部純生産量 ΔP_{nT} を差し引いて求められた値を示す。
 なお ΔP_G 、 ΔR_L および ΔP_s の各推定値の詳細については表 11-6 を、また ΔY_T 、 ΔD_T の各推定値の詳細については、表 10-2, 10-3 をそれぞれ参照されたい。

要約

ハイマツは、わが国の高山において矮性の低木林を形成している。本研究では、林分レベルの物質生産機構に関する基礎的研究を通じて、ハイマツが高山という樹木にとって過酷な生育環境下で生存しうる理由を探求した。

(1) 調査地

- ① 野外調査は、1984年から1989年にかけて行った。調査林分として、木曾山脈将基頭山(2699 m)東方に位置する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)を設置した。本研究のメインプロットであるP1とP2の群落高は、それぞれ200 cmと140 cmであった。さらに同山脈北部のハイマツ林に4ヶ所の補足調査プロット(H0, UN, US, N0)を設置した。

(2) 気象環境の測定

- ① P1, P2の各プロットでは、林内気温、林外気温および地温の測定を行った。夏期7-8月の林内平均気温は15°C前後であった。
- ② P1, P2, P3の各プロットでは、冬期(1985年3月)の積雪量を測定した。積雪表面から地表面までの積雪深は、P1で300 cm、P2で80 cm、P3で200 cmであった。
- ③ P1では、樹冠表面の日射量を測定した。

(3) 樹体器官の定義と名称

- ① 幹が匍伏する独特な樹形を持つハイマツに対して、定量的な測定を行うために、幹を、地際部(地上高0 cm)と立ち上がり部(地上高20 cm)の2ヶ所を基準に、垂直方向で下部から地下幹、匍伏幹、地上幹の3つに区分した。地上幹から枝分かれする非同化部は、枝と定義した。
- ② ハイマツ林の地上部と地下部の非同化部は、それぞれ次式のように定義した。

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

$$\text{地下部非同化部} = \text{地下幹} + \text{不定根} \quad (3-2)$$

(4) 地上部現存量

- ① 1984年7月から8月にかけて、P1, P2の地上部の器官別現存量を、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。相対成長法による地上幹、

- 枝および葉の各現存量は、試料地上幹 10 本 (TS1~10) の伐倒調査で得られた相対成長関係 (式 (4-3) ~ (4-6)) と両プロットの毎木調査結果に基づき推定した。また同法による匍伏幹現存量は、試料匍伏幹で得られた容積密度数 0.469 g cm^{-3} を、毎木調査で算出した匍伏幹の材積に乗じて推定した。
- ② 相対成長法による地上部現存量は、P1 で 181 ton ha^{-1} 、P2 で 132 ton ha^{-1} と推定された。その内、匍伏幹が占める割合は約 50% に達した。両プロットの葉の現存量はほぼ一致し、約 15 ton ha^{-1} と推定された。
- ③ 他のハイマツ林における報告例 (四手井, 1963; 沖津, 1981) も加えて、ハイマツ林の群落高と地上部現存量および葉量の関係について考察した。

(5) 葉群構造

- ① 層別刈り取り調査の結果から、P1、P2 の器官別現存量の垂直分布構造を推定した。両プロットとも、葉は群落高の上側約 1/2 に分布し、一方、非同化部は樹冠表面から下層に向けてその現存量密度が徐々に増加するような垂直分布をしていた。
- ② 層別刈り取り調査と層別相対照度の測定結果から、P1、P2 の樹冠表面からの深さ z での積算葉面積密度 $F(z)$ と層別平均相対照度 $I(z)'/I_0$ の関係は、次式によって近似された。

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

葉の吸光係数 K の値は、P1 で 0.353 ha ha^{-1} 、P2 で 0.570 ha ha^{-1} と推定された。

- ③ 層別刈り取り調査の結果から、P1、P2 における旧葉の比面積 SLA_0 は、樹冠表面からの距離に比例して増加する傾向が認められた。
- ④ 1987年、P1 周辺で時期を変えて採取した試料地上幹 10 本 (TS11~20) の伐倒調査の結果から、葉群の葉齢構成とその季節変化について吟味した。P1 の葉群は、6-7月では葉面積の約 90% が当年生葉から 4 年生葉までの葉で占められていた。8-9月にかけて当年生葉が展開し、旧葉が枯死、脱落するため、葉面積全体の約 30% に相当する葉が、生育期間中に新旧入れ替わることが示された。
- ⑤ 1987年の試料地上幹における生枝下高直径と当年生葉、旧葉の葉面積との間の各相対成長関係 (式 (5-3)、(5-4)) に基づいて、夏期最大時の林分葉面積指数 F は、P1 で 7.2 ha ha^{-1} 、P2 で 8.2 ha ha^{-1} と推定された。
- ⑥ P1、P2 の葉面積指数 F と吸光係数 K の推定値を、他の森林での報告値と比

較した結果、両プロットの葉面積密度は $7.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$ と顕著に高いが、葉群内での光減衰は、他の森林なみに比較的緩やかであることが示された。

(6) 単木構造

- ① 1985年 7月、P3 内で選定した 5 本のハイマツ単木 (Tree1~5) について、幹の直径や長さに関する非破壊的調査を行った。2 本の測定木 (Tree1,2) については、不定根の発根状況を調査した。
- ② 各測定木の主幹 (最長の幹) の直径は、地上幹の梢端部から地際部までは、徐々に増加したが、地下幹の最深部では逆に減少した。地下幹では一部の樹皮はすでに剥離しており、肥大成長の低下とともに、徐々に枯死、分解が進行していることが推察された。
- ③ 各測定木の主幹の全長は、4.9-8.2 m の範囲にあり、Tree1, 2 の場合、主幹全長に対する地下幹長の割合は、それぞれ 43%、52% に達した。
- ④ Tree1, 2 の主幹において観察された不定根 (根元直径 5 mm 以上) の分布パターンには、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につれその根元直径が小さくなることなど、幾つか共通する傾向が認められた。
- ⑤ 1984年の試料地上幹で得られた相対成長関係 (式 (4-2)、(6-1)、(6-2)) に基づき、各測定単木の器官乾重を推定した。単木全体の乾重は、2 本の側幹を持つ Tree2 が最大で、 $36.1 \text{ kg tree}^{-1}$ と推定された。単木乾重に占める各器官の割合は、5 本の平均値で地下幹 31%、匍伏幹 29%、地上幹 20%、枝 13%、葉 7% であった。この単木レベルで得られた地下部と地上部の乾重比、およびハイマツ林の群落高-地上部現存量関係に基づき、P3 の地下幹現存量は $60-100 \text{ ton ha}^{-1}$ と推定された。
- ⑥ 単木の構造と不定根の分布パターンから、P3 のハイマツ林は斜面下方に向かって伏条更新することが推察された。

(7) リターフール

- ① P1、P2 のリターフール量を、各プロットの林床に開口部面積 299 cm^2 のトラップを 10 個設置し、1984年 9月から1985年10月、1987年 6月から1989年 7月、の計 3 年間に渡って測定した。また1984年 9月から1985年 8月までの 1 年間については、枝の年間枯死量の直接測定を行った。
- ② 両プロットとも、落葉は 9-10 月に集中した。
- ③ 年間総リターフール量は、P1 で $2.7-3.5 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、P2 で $2.2-2.5 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。その内、葉のリターフール量が占める割合は、

70-80% に達した。

- ④ 新付着枯死枝量と枝の年間リターフール量の和として定義される（式(7-1)）枝の枯死量は、P1 で $0.29 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ 、P2 で $0.37 \text{ ton ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と推定された。その内、新付着枯死枝量が占める割合は 70-90% であった。
- ⑤ 他の森林における報告値と比較した結果、ハイマツ林の年間リターフール量およびその季節変化の傾向は、亜高山帯の常緑針葉樹林に比較的類似していることが示された。さらに、P1 の年間リターフール量と A0 層の有機物蓄積量から推定された土壌有機物の分解率は約 0.06 y^{-1} と、森林としては極めて小さな値が得られた。

(8) 成長様式

- ① P1、P2 と 4ヶ所の補足調査プロット (H0, UN, US, N0) から 5本ずつ選定した地上幹について、1987年と1988年の2年間に渡り、当年生の枝葉の展開伸長および旧葉の枯死脱落の季節変化に関する調査を行った。
- ② 急激な伸長時期は、各プロットとも当年生枝の場合 6月上旬から 7月下旬、当年生葉の場合 7月上旬から 8月下旬であった。また冬芽の伸長は 7月から 10月下旬まで続いた。旧葉の枯死脱落は、各プロットとも 8-9月にかけて観察された。
- ③ 各地上幹の1987年10月下旬の冬芽長と翌1988年10月下旬における当年生枝長、当年生葉長の間には、両対数軸上で直線関係が成立し、枝葉の年間伸長量が前年秋に形成された冬芽の大きさに依存することが示唆された。
- ④ 年間の当年生枝と当年生葉の平均伸長量は、群落高が低く、西向き斜面に位置するプロットのハイマツの方が、小さい傾向にあった。しかし、着葉年数は、西向き斜面に位置するプロットのハイマツの方が、東向き斜面のものより 1年程度長い傾向にあった。
- ⑤ 1984年、P1、P2 周辺で採取した試料地上幹と匍伏幹について樹幹解析を行い、非同化部の伸長および肥大成長の経年変化について調べた。
- ⑥ 試料地上幹における 5年ごとの年平均伸長量は $2-7 \text{ cm y}^{-1}$ の範囲で変動し、平均的な年間伸長量は 4.0 cm y^{-1} と推定された。
- ⑦ 試料地上幹（立ち上がり部）と匍伏幹の 5年ごとの年平均直径成長量は、過去から現在に近づくにつれ徐々に低下した。最近 5ヶ年（1979-1984年）の幹の年平均直径成長量は、地上幹の立ち上がり部の場合 $0.5-0.8 \text{ mm y}^{-1}$ 、匍伏幹の場合 $0.1-0.3 \text{ mm y}^{-1}$ であった。
- ⑧ 各試料地上幹は、最近 20年間はほぼ指数関数的な材積成長を示した。2本の地上幹 (TS4,5) について、最近 5ヶ年の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、地上幹における材積成長の垂直分布を推察した。

(9) 単葉の光合成速度および呼吸速度

- ① 1987年、P1 上層より採取した切り枝試料を用いて、単葉の純光合成速度と暗呼吸速度を測定し、葉齢（当年生葉～4年生葉）の違いによる光-光合成関係の差異について調べた。さらに1988年、P1、P2の各葉群の上層、下層から採取した試料を用いて、葉高の違いによる光-光合成関係の差異を調べた。
- ② P1 上層の試料葉について求めた飽和純光合成速度 p_{nmax} （葉面光量子密度 $I=1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ）と飽和光レベル I_{90} （ p_{nmax} の90%に達する I ）の値は、ともに葉齢の増加に伴い減少し、古い葉ほど陰葉的な光合成特性を示した。1-4年生葉までの旧葉の場合、 p_{nmax} の値はいずれも8月上旬に高くなったが、当年生葉の p_{nmax} の値は9月中旬に高くなった。
- ③ 暗呼吸速度 r （同化箱内温度 $T_c=15^\circ C$ ）の値は、葉齢を異にする旧葉間ではあまり差がなく、また季節変化もほとんどみられなかった。一方、当年生葉の r の値は、展開時の8月上旬、旧葉の r に比べて顕著に大きな値を示した。
- ④ P1、P2の当年生葉および2年生葉のそれぞれの上層葉と下層葉について求めた p_{nmax} と I_{90} の値は、上、下層葉間で比較するとその大小関係は時期によって異なり、葉高の違いによる光-光合成関係の差異には一定の傾向が認められなかった。 p_{nmax} と I_{90} の季節変化の傾向については、各葉齢の上層葉と下層葉の間で顕著な差が認められなかった。
- ⑤ 暗呼吸速度 r （ $T_c=10^\circ C$ ）の値は、当年生葉、2年生葉ともに上層葉と下層葉の間で顕著な差はみられなかった。
- ⑥ 1987年、P1 上層で採取した当年生葉と1年生葉については、光合成および呼吸速度の温度依存性を調べた。当年生葉、1年生葉ともに純光合成速度（ $I=1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ）の最適温度域は $10-15^\circ C$ の範囲であった。暗呼吸速度は、同化箱内温度 T_c の増加に伴い指数関数的に増加し、葉の Q_{10} は、当年生葉で2.3-3.0、1年生葉で2.2と計算された。
- ⑦ 単葉の総光合成速度 p と I の関係は、次式によって近似することができた。

$$p = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad (9-9)$$

1987年と1988年のP1の試料葉について得られた式(9-9)の係数 a 、 b の値について吟味した結果、両係数の値は、葉高の違いよりも葉齢の違いによつ

て顕著な差があることが示された。

(10) 地上部純生産量

- ① 1987年から1988年の2年間(推定期間Ⅱ、Ⅲ)について、P1、P2の地上部純生産量 ΔP_{nT} を、つみあげ法を用いて推定した。 ΔP_{nT} は、林分地上部の成長量 ΔY_T と枯死量 ΔD_T の和として定義した(式(10-5))。 ΔY_T は、相対成長法で推定した匍伏幹、地上幹、枝および葉の各現存量の1年間の差として求めた(式(10-6))。 ΔD_T は、年間リターフール量 ΔL と匍伏幹および地上幹の立ち枯れ現存量の増分 ΔY_d の和として求めた(式(10-11))。
- ② 器官ごとの成長量は、推定期間によってはマイナスの値を示したが、成長量 ΔY_T の2年間の平均値は、P1とP2でほぼ一致し約 $0.6 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。
- ③ 地上部枯死量 ΔD_T の2年間の平均値は、P1とP2でほぼ一致し、約 $2.9 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。枯死量 ΔD_T の内、リターフール量 ΔL が占める割合は、P1が100%、P2が82%であった。
- ④ 両プロットにおける地上部純生産量 ΔP_{nT} の2年間の平均値は、約 $3.5 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。
- ⑤ つみあげ法によるP1、P2の純生産量の推定値を、従来、森林の純生産量推定によく用いられてきた Y_{2N} 法(式(10-14)、(10-15))による両プロットの純生産量の試算値と比較し、ハイマツ林における地上部純生産量の推定方法上の問題点について吟味した。

(11) 総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量

- ① 1988年の光合成期間中(6月1日~10月31日)のP1における総生産量および葉群呼吸量を、Monsi & Saeki (1953)の群落光合成モデルに基づき推定した。総生産量は、当年生葉と旧葉における葉面積指数と光合成特性の季節変化に関する違いを考慮し、当年生葉と旧葉を区別して推定した(式(11-33)、(11-31))。葉面積指数の経時変化を表すF-モデル(式(11-8))は、当年生葉の伸長成長と積算落葉量の季節変化をそれぞれ単純ロジスティック曲線で近似した関係式より導いた。葉群呼吸量は、P1の上、下層葉で得られた平均呼吸速度($T_c=10^\circ\text{C}$)を、 Q_{10} を用いて林内平均気温の値に補正し、その値に葉面積指数を乗じて推定した。
- ② 旧葉の日総生産量は、6月と8月上旬に高くなり、一方、当年生葉の日総生産量は9月中旬に高くなった。旧葉の日葉群呼吸量は、6-7月に高く、10月まで徐々に低下した。当年生葉の日葉群呼吸量は、8月上旬顕著に高く、この時期の当年生葉の日総生産量をやや上回った。

- ③ 6月から10月までの推定期間中の総生産量 ΔP_G (年間総生産量)は 46.1 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ 、葉群呼吸量 ΔR_{Lsum} (夏期葉群呼吸量)は 17.5 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ と推定された。同期間中の剰余生産量 ΔP_{Ssum} (夏期剰余生産量)は、総生産量と葉群呼吸量の差として 28.6 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1}$ と推定された。 ΔP_{Ssum} の内、旧葉の剰余生産量が占める割合は約 90% に達した。
- ④ 日総生産量のエネルギー効率 E_r (式(11-44))は、時期的には、8月が最も高く 3% をやや上回った。P1 における推定期間(6-10月)中の総生産量のエネルギー効率の平均値は、約 2.5% と推定された。
- ⑤ 常緑針葉樹林の葉面積指数の季節変化を表す一方法として、本研究で導入したF-モデルの有効性について吟味した。
- ⑥ 冬期(11月 1日~ 5月31日)の葉群呼吸量を当年生葉と旧葉に分けて推定した結果、年間葉群呼吸量 ΔR_L は 26.8 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、年間剰余生産量 ΔP_S は 19.3 $\text{tonCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定された。年間剰余生産量 ΔP_S の約 99% は旧葉によるもので、P1 のハイマツ林の場合、当年生葉は剰余生産に関してほとんど貢献しないことが推察された。

(12) ハイマツ林の物質生産

- ① P1 で推定された地上部純生産量 ΔP_{nT} の値を、つみあげ法で推定された他の森林での報告値と比較した。その結果、本研究のハイマツ林では、 ΔP_{nT} に占める地上部成長量の割合が小さく、現存量が安定した極相林の状態に達していることが推察された。
- ② P1 で推定された年間総生産量、葉群呼吸量および剰余生産量の値を、光合成法で推定された他の森林での報告値と比較し、総生産あるいは剰余生産のエネルギー効率について、葉面積指数や光合成期間の違いを考慮に入れて考察した。その結果、本研究のハイマツ林が、冬期積雪のため光合成期間が6-10月まで制限されたなかで、毎年安定した物質生産を行える理由には、葉群が1-4年生葉までの旧葉によっておもに構成されていることが考えられた。

まとめ

ハイマツが、高山という樹木にとって過酷な生育環境下で生存しうる理由を、その林分レベルの物質生産機構に関する研究を通じて探求した。

物質生産に関与する林分の構造的側面として、地上部現存量を推定し、葉群の葉齢構成およびその垂直分布構造と光環境の関係について解析した。さらに単木レベルにおいて、地下部の構造を非破壊的に調査した。その結果、ハイマツの葉の寿命は4-5年とマツ類としては比較的長く、林分の葉面積指数も亜高山帯の常緑針葉樹林に匹敵するほど大きいことが示された。また森林としては、葉面積密度が顕著に高いが、葉群内の光減衰は他の森林なみに緩やかであることが示された。

一方、物質生産に関与する機能的側面として、林分リターフール量を測定し、新梢の季節成長と非同化部の経年的な成長過程に関する測定および解析を行った。さらに単葉の光合成および呼吸速度と光、温度要因との関係を調べ、葉齢や葉高の違いによる光合成特性について吟味した。その結果、単葉の光合成能力は、1-4年生葉までの旧葉の場合、落葉が集中する8-9月までは高いレベルを維持し、一方、当年生葉の場合は展開を終了する9月中旬に高くなり、生育期間中の葉群の光合成生産と葉齢構成上の季節変化の結びつきを把握することができた。

以上の測定および推定結果に基づき、ハイマツ林の地上部純生産量をつみあげ法によって、さらに年間総生産量と葉群呼吸量を光合成法によってそれぞれ推定した。その結果、本研究のハイマツ林は、地上部現存量の年変化が森林としては極めて小さく、一種の極相林の状態にあることが示唆された。また冬期の積雪のため、夏の光合成期間が6-10月の約半年に限定された中で、ハイマツ林が毎年安定した物質生産を行えるひとつの理由として、その葉群が、年間の剰余生産量のほとんどを担う1-4年生葉までの旧葉によっておもに構成されていることを挙げることができた。

謝 辞

本研究は、名古屋大学農学部造林学研究室の穂積和夫教授のご指導のもとで行われた。研究の遂行から論文の作成にいたるまで、暖かい励ましとともに適確なご指導を頂いた。ここに、心から謝意を表する次第である。

名古屋大学農学部附属演習林の金光桂二教授と名古屋大学農学部森林経理学研究室の梅村武夫教授からは、本論文の作成にあたって、それぞれのご専門の立場から貴重なご意見、ご批評を頂いた。心からお礼申し上げます。名古屋大学農学部造林学研究室の萩原秋男助教授には、光合成の測定に関してご指導頂くなど、本研究を遂行する上で貴重なご助言を頂いた。厚くお礼申し上げます。

本研究の野外調査は、信州大学農学部附属西駒演習林において行われた。信州大学農学部西駒演習林の元林長の重松頼生教授（木材利用学研究室）、堀内照夫教授（砂防工学研究室）、伊藤精悟教授（造園学研究室）と、島崎洋路教授、星野和美技官ならびに同演習林の教職員各位には、演習林の使用をはじめとし、数々のご便宜を図って頂いた。ここに、厚くお礼申し上げます。また野外調査時の宿泊施設として、西駒山荘の使用をご快諾頂いた伊那市役所観光課には、この場をかりて厚くお礼申し上げます。

名古屋大学農学部附属演習林の肘井直樹博士には、リター中の虫遺体の同定や土壌調査など本研究を遂行する上で、多大なるご援助を頂いた。また同氏には、本研究の調査地において収集された貴重な気象観測データの一部を、本論に使用させて頂いた。心から感謝の意を表する次第である。

名古屋大学農学部附属演習林の弓場譲助教授と当研究室の杓名重明助手には、本研究に対して貴重なご助言を頂いた。また当研究室の鈴木道代技官には、研究を進める上で、つねに暖かい励ましのご援助を頂いた。あわせて厚くお礼申し上げます。

最後に、本研究の野外調査にご協力頂くとともに、貴重なご意見、ご助言を頂いた名古屋大学農学部造林学研究室の小川一治博士、当時大学院生の宮浦富保博士（現関西林木育種場）、倉地奈保子博士（現森林総合研究所）、森茂太氏（現森林総合研究所）、永津雅人氏（現野生生物研究センター）、ならびに当研究室研究生の宮浦真澄博士（旧姓勝野）、隅田明洋氏、の各位には、この場をかりて心からお礼申し上げます。また本研究のとりまとめに対して、ご意見を頂いた当研究室大学院生のサムエル・アルンパエンボナン氏、山路和義氏、横田岳人氏の各位にも、深く感謝する次第である。

引用文献(邦文)

- 萩原秋男(1978) ヒノキ人工林の生産生態学的研究. 名大農博論:258 pp.
- 萩原秋男(1987) 森林の光合成生産の推定について. 日生態会誌 37:123-132.
- 肘井直樹(1989) ハイマツ群落における土壌節足動物群集について.
100回日林論:597-598.
- 本多静六(1928) 日本森林植物帯論.:89 pp.
- 今西錦司(1937) 垂直分布帯の別ち方について. 山岳 32:269-364.
- 石井盛二(1938) 葉の構造より区別せられたるハヒマツの諸型と其の分布
(予報). 日林誌 20:309-324.
- 石井盛二(1940a) ハヒマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布(I).
日林誌 22:581-586.
- 石井盛二(1940b) ハヒマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布(II).
日林誌 22:651-656.
- 石井盛二(1941a) ハヒマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布(III).
日林誌 23:1-7.
- 石井盛二(1941b) ハヒマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布(IV).
日林誌 23:47-55.
- 石井盛二(1941c) ハヒマツ並に北日本産五葉松類の諸型と其の分布(V).
日林誌 23:107-114.
- 梶本卓也(1986) ハイマツ群落の物質生産(III) -非同化部群落生長量-.
34回日林中支論:37-40.
- 梶本卓也(1989) ハイマツの新梢成長. 37回日林中支論:55-58.
- 苅住 昇(1979) 樹木根系図説. 誠文堂新光社、東京:1121 pp.
- 勝野真澄(1984) スギ人工林のリターフォール. 95回日林論:363-364.
- 勝野真澄(1990) スギ人工林の総生産量に関する基礎的研究. 名大農博論
:350 pp.
- 木村 允(1976) 陸上植物群落の生産量測定法. 共立出版、東京:112 + 2 pp.
- 桐田博充・穂積和夫(1969) 水俣照葉樹林の光合成速度の推定 -森林葉層の
諸性質-. 照葉樹林の生物生産に関する研究(細川隆英編) JIBP-PT
-水俣特別研究地域:16-35.
- 北村四郎・村田 源(1979) 原色日本植物図鑑木本編II. 保育社、大阪
:545 pp.
- 小林国夫(1972) 日本アルプスの自然. 築地書館、東京:258 + 8 + 28 pp.

- 小泉武栄 (1974) 木曾駒ヶ岳高山帯の自然景観 -とくに、植生と構造土について-. 日生態会誌 24:78-91.
- 倉地奈保子 (1989) カラマツ人工林の生産構造. 名大農博論:274 pp.
- 松本陽介・根岸賢一郎 (1982) 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成、呼吸. 日林誌 64:165-176.
- 宮浦富保 (1989) 林木のリターフオール量に関する研究. 名大農博論:246 pp.
- 宮脇 昭 (1985) 日本植生誌中部. 至文堂、東京:604 pp.
- 森 茂太・萩原秋男・穂積和夫 (1984) 3種のセンサーによる林床相対光強度の違い. 32回日林中支講:141-142.
- 森広信子 (1988) ハイマツ低木林の動態 I. 特に実生の分散と定着について. 35回日生態学会要旨集:113.
- 永津雅人 (1986) クロマツ幼樹の伸長成長 (I) -頂芽と側芽の成長-. 34回日林中支論:9-12.
- 永津雅人 (1989) クロマツ幼樹の樹冠内における枝量と葉量の分布. 100回日林論:381-382.
- 名取 陽・松田行雄 (1966) 乗鞍岳ハイマツの樹令および幹の肥大生長. 日生態会誌 16:247-251.
- 小川房人 (1967) 芦生ブナ林の立体構造と光分布. 森林の一次生産測定法の研究班中間報告 (吉良竜夫編) JIBP-PT-F:45-52.
- 萩野和彦・守屋 均・堤 利夫 (1978) 芦生演習林のスギ伏条稚樹. 京大演習林報 50:58-68.
- 沖津 進 (1979) 北海道産ハイマツの生長様式 -ハイマツ群落の動態 (II) -. 28回日林北支講:108-110.
- 沖津 進 (1981) ハイマツ低木林の現存量. 30回日林北支講:149-151.
- 沖津 進 (1983a) ハイマツ帯は高山帯か 1. 北方林業 35:169-172.
- 沖津 進 (1983b) ハイマツ帯は高山帯か 2. 北方林業 35:196-201.
- 沖津 進 (1987) ハイマツ地上部の年齢推定. 日林誌 69:195-197.
- 大場達之 (1977) 高山帯の遷移. 植物生態学講座4、群落の遷移とその機構 (沼田 真編) pp.12-21. 朝倉書店、東京:306 pp.
- 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応. 学会出版センター、東京:469 pp.
- 酒井 昭・倉橋昭夫 (1975) 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌 25:192-200.
- 佐藤大七郎 (1973) 陸上植物群落の物質生産 I a -森林-. 共立出版、東京:95 + 4 pp.

- 柴田 治・藤井 浩・小西 透・成田明正 (1985) 中部山岳域における紫外線量の高度による変化、垂直分布にともなう生物の生理、生態学的研究、信州大理学部生物学科 :15-20.
- 四手井綱英 (1963) 立山付近に分布するハイマツの物質生産について、日林誌 45:169-173.
- 鈴木時夫・梅津幸雄 (1965) 奥黒部、立山および白山のハイマツ低木林と高山ハイデ、日生態会誌 15:113-124.
- 只木良也・蜂屋欣二 (1968) 森林生態系とその物質生産、林業科学技術振興社、東京:64 pp.
- 平 英彰・沢田隆司 (1977) 立山・剣岳地方 (海拔高 2,050 m) に分布する天然スギについて、日林誌 59:449-452.
- 高橋啓二 (1962) 本州中部森林における垂直分布帯の研究 - 治山造林の立場から見た地域区分 -、林試報 142:1-172.
- 武田久吉・田辺和雄・竹中 要 (1950) 日本高山植物図鑑、北隆館、東京:294 pp.
- 田中 壤 (1887) 校正大日本植物帯調査報告、176 pp.
- 舘脇 操 (1935) 北日本に於けるハヒマツの分布、生態学研究 1:23-36.
- 氏原暉男・股野敏子・佐野 泰 (1975) ハイマツ生長の Seasonal change について、22回日生態学会講演要旨集:2004 pp.
- 牛島忠広・古川昭雄・米山忠克 (1981) 植物の生産過程測定法、共立出版、東京:202 pp.
- 依田恭二 (1971) 森林の生態学、築地書館、東京:331 pp.

引用文献 (欧文)

- Beadle, C.L., Talbot, H. and Jarvis, P.G. (1982) Canopy structure and leaf area index in a mature scots pine forest. *Forestry* 55:105-123.
- Bray, J.R. & Gorham, E. (1964) Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2:101-157.
- Caldwell, M.M. (1968) Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecol. Monogr.* 38:243-268.
- Chabot B.F. & Hicks, D.J. (1982) The ecology of leaf life span. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:229-259.
- Cooper, W.S. (1911) Reproduction by layering among conifers. *Bot. Gaz.* 52:369-379.
- Ewers, F.W. & Schmid, R. (1981) Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and other North American pines. *Oecologia* 51:107-115.
- Flower-Ellis, J.G.K. & Persson, H. (1980) Investigation of structural properties and dynamics of scots pine stands. Structure and function of Northern coniferous forests - An ecosystem study. (ed. Persson, T.) *Ecol. Bull. (Stockholm)* 32:125-138.
- Fry, D.J. & Phillips, I.D.J. (1977) Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. II. Seasonal photosynthetic capacity and mesophyll ultrastructure in *Abies grandis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* and *Larix leptolepis* growing in S.W. England. *Physiol. Plant.* 40:300-306.
- Gordon, J.C. & Larson, P.R. (1968) Seasonal course of photosynthesis, respiration, and distribution of ^{14}C in young *Pinus resinosa* trees as related to wood formation. *Plant Physiol.* 43:1617-1624.
- Grier, C.C. & Logan, R.S. (1977) Old-growth *Pseudotsuga menziesii* communities of a western Oregon watershed: Biomass distribution and production budgets. *Ecol. Monogr.* 47:373-400.
- Grier, C.C., Vogt, K.A., Keyes, M.R. & Edmonds, R.L. (1981) Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.* 11:155-167.

- Hadley, J.L. & Smith, W.K. (1987) Influence of krummholz mat microclimate on needle physiology and survival. *Oecologia* 73:82-90.
- Hagihara, A. & Hozumi, K. (1977a) Studies on photosynthetic production and its seasonal change in a *Chamecyparis obtusa* plantation. *J. Jpn. For. Soc.* 59:327-337.
- Hagihara, A. & Hozumi, K. (1977b) Estimation of canopy respiration and its seasonal change in a *Chamecyparis obtusa* plantation. *J. Jpn. For. Soc.* 59:405-413.
- Hagihara, A. & Hozumi, K. (1983) Studies on the primary production in a *Chamecyparis obtusa* plantation. *J. Jpn. For. Soc.* 65:357-365.
- Hozumi, K. (1985) Phase diagrammatic approach to the analysis of growth curve using the *u-w* diagram. *Bot. Mag. Tokyo* 98:239-250.
- Hozumi, K. & Kirita, H. (1970) Estimation of the rate of total photosynthesis in forest canopies. *Bot. Mag. Tokyo* 83:144-151.
- Hozumi, K., Kirita, H. & Nishioka, M. (1972) Estimation of canopy photosynthesis and its seasonal change in a warm-temperate evergreen oak forest at Minamata (Japan). *Photosynthetica* 6:158-168.
- Ito, K. & Nishikawa, T. (1976) Alpine communities of the northern Taisetsu mountain range (1) Air- and soil-temperature, soil acidity, and a cyclical change of the *Vaccinio-Pinetum pumilae*. *Rep. Taisetsuzan Inst. Sci. Asahikawa Coll. Hokkaido Univ. Education* 11:1-18.
- Kajimoto, T. (1989) Aboveground biomass and litterfall of *Pinus pumila* scrubs growing on the Kiso mountain range in central Japan. *Ecol. Res.* 4:55-69.
- Kajimoto, T. (1990) Photosynthesis and respiration of *Pinus pumila* needles in relation to needle age and season. *Ecol. Res.* 5:333-340 (In press).
- Kimura, M. (1963) Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatugatake Mountains. *Jap. J. Bot.* 18:255-287.
- Kimura, M. (1969) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare IV. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo* 82:6-12.

- Kimura, M., Mototani, I. & Hogetsu, K. (1968) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare VII. Growth and dry matter production of young *Aies* stand. Bot. Mag. Tokyo 81:287-296.
- Kinerson, R.S., Higginbotham, K.O. & Chapman, R.C. (1974) The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. J. Appl. Ecol. 11:347-353.
- Kira, T. (1977) Production rates. In "Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:101-114.
- Kira, T., Ogawa, H., Yoda, K. & Ogino, K. (1967) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. Nature & Life in SE Asia 5:149-174.
- Kira, T., Shinozaki, K. and Hozumi, K. (1969) Structure of forest canopies as related to their primary productivity. Plant & Cell Physiol. 10:129-142.
- Kobayashi, K. (1967) Phytosociological studies on *Pinus pumila* scrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. Jpn. J. Ecol. 17:189-198.
- Kobayashi, K. (1971) Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2 (Botany) 14:1-52.
- Kurachi, N., Hagihara, A. & Hozumi, K. (1989) Effect of light interception by non-photosynthetic organs on canopy photosynthetic production. Ecol. Res. 4:187-197.
- Kuroiwa, S. (1960) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare IV. Some physiological functions concerning matter production in young *Aies* stand. Bot. Mag. Tokyo 73:133-141.
- Larcher, W. (1975) Physiological plant ecology. Springer, Heidelberg :252 pp.
- Lester, R.B. et al. (1988) State of the world 1988. W.W. Norton & company, New York. *
- Lutz, H.J. (1939) Layering in eastern white pine. Bot. Gaz. 101:505-507.

- Marr, J.W. (1977) The development and movement of tree islands near the upper limit of tree growth in the southern Rocky mountains. *Ecology* 58:1159-1164.
- Mirov, N.T. (1967) The genus *Pinus*. Ronald Press, New York:602 pp.
- Miyaura, T. & Hozumi, K. (1988) Measurement of litterfall in a Japanese larch (*Larix leptolepis* Gordon) plantation by the cloth-trap method. *J. Jpn. For. Soc.* 70:11-19.
- Monsi, M. & Saeki, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.* 14:22-52.
- Ogawa, H. (1977) Principles and methods of estimating primary production in forests. In "Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:29-37.
- Ogawa, K. (1988) Photosynthesis and respiration in cones of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). *J. Jpn. For. Soc.* 70:220-226.
- Okitsu, S. & Ito, K. (1984) Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. *Vegetatio* 58:105-113.
- Oshima, Y. & Primary Production Team (1977) Litter fall. In "Ecosystem analysis of the subalpine coniferous forest of the Shigayama IBP area, central Japan. JIBP SYNTHESIS. vol. 15 (ed. Kitazawa, Y.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:127-129.
- Saeki, T. (1960) Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo* 73:55-63.
- Saito, H. (1977) Litterfall. In "Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:65-75.
- Sakio, H. & Masuzawa, T. (1987) Ecological studies on the timberline of Mt. Fuji. II. Primary productivity of *Alnus maximowiczii* dwarf forest. *Bot. Mag. Tokyo* 100:349-363.
- Sano, Y., Matano, T. & Ujihara, A. (1977) Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan. *Nature* 266:159-161.
- Satoo, T. & Madgwick, H.A.I. (1982) Forest biomass. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publ., London:152 pp.

- Shidei, T. & Kira, T. (1977) Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16, Univ. Tokyo Press, Tokyo:289 pp.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & Kira, T. (1964) A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory I. Basic analyses. Jpn. J. Ecol. 14:97-105.
- Shinozaki, K. & Kira, T. (1977) Canopy structure and light utilization. In "Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:75-86, 95-96.
- Schulze, E.D., Mooney, H.A. & Dunn, E.L. (1967) Wintertime photosynthesis of bristlecone pine (*Pinus aristata*) in the White mountains of California. Ecology 48:1044-1047.
- Schulze, E.D., Fuchs, M. & Fuchs, M.I. (1977) Spacial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. III Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. Oecologia 29:43-61.
- Tadaki, Y. (1966) Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees. Bull. Gov. For. Exp. Sta. Tokyo 184:135-161.
- Tadaki, Y. (1977) Leaf biomass. In "Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. vol. 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.)", Univ. Tokyo Press, Tokyo:39-44, 57-62.
- Tadaki, Y., Hattaya, K., Tochiaki, K., Miyauchi, H. & Matsuda, U. (1970) Studies on the production structure of forest (XVI) Primary productivity of *Abies veitchii* forests in the subalpine zone of Mt. Fuji. Bull. Gov. For. Exp. Sta. Tokyo 229:1-22.
- Tatewaki, M. (1963) Alpine plants in Hokkaido. Sci. Rep. Tohoku Univ. 4th Ser. Biol. 29:165-188.
- Teskey, R.O., Grier, C.C. & Hinckley, T.M. (1984) Changes in photosynthesis and water relations with age and season in *Abies amabilis*. Can. J. For. Res. 14:77-84.
- Tranquillini, W. (1957) Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Sirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 49:612-661.
- Tranquillini, W. (1979) Physiological ecology of the alpine timberline. Springer, Berlin:131 pp.

Vogt, K.A., Grier, C.C. & Vogt, D.J. (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 15:303-377.

Wardle, P. (1968) Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the front range, Colorado. *Ecology* 49:483-495.

Whittaker, R.H. (1975) *Communities and ecosystems*. Macmillan Publ., New York:385 pp.

* : 「地球白書 '88-'89 環境危機と人類の選択」 (松下和夫 監訳, 1989),
ダイヤモンド社、東京:336 pp より引用。

本論文中で使用されたおもな記号

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
a	$[(\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	光-光合成曲線、式 (9-9) の係数	9
a_N	$[(\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	当年生葉の光-光合成曲線、式 (11-27) の係数	11
a_o	$[(\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	旧葉の光-光合成曲線、式 (11-26) の係数	11
A	$[\text{dm}^2 \text{g}^{-1}]$	式 (5-2) の係数	5
A_1	$[\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}]$	式 (9-6) の係数	9
A_o	$[\text{dm}^2]$	光合成速度の測定試料葉における葉面積、式 (9-3)、(9-4)	9
A/C	[dimensionless]	層別刈り取り法による現存量推定値 (C) と相対成長法による現存量推定値 (A) の比	4
b	$[(\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	光-光合成曲線、式 (9-9) の係数	9
b_N	$[(\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	当年生葉の光-光合成曲線、式 (11-27) の係数	11
b_o	$[(\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}]$	旧葉の光-光合成曲線、式 (11-26) の係数	11
BP		幹の地際部を示す記号	3,6
B	$[\text{dm}^2 \text{g}^{-1}]$	式 (5-2) の係数	5
B_1	$[\text{°C}^{-1}]$	式 (9-6) の係数	9
CS1~10		試料地上幹の番号	4
C_1	[ppm]	同化箱へ流入する空気 (外気) の CO_2 濃度、式 (9-3)、(9-4)	9
C_2	[ppm]	同化箱から流出する空気の CO_2 濃度、式 (9-3)、(9-4)	9
D_o	[cm]	幹の地際部 (BP) 直径	4
$D_{o.2}$	[cm]	地上幹の立ち上がり部 (RP) 直径	4
D_B	[cm]	地上幹の生枝下高直径	4
D_J	[cm]	匍伏幹の枝分かれ部の直径	4

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
E_z	[%]	日総生産のエネルギー効率、式 (11-44)	11
F	[ha ha ⁻¹]	林分葉面積指数	5, 11
F_N	[ha ha ⁻¹]	当年生葉の葉面積指数	5
F_{Nmax}	[ha ha ⁻¹]	当年生葉の最大葉面積指数、式 (11-3)	11
F_o	[ha ha ⁻¹]	旧葉の葉面積指数	5
$F(t)$	[ha ha ⁻¹]	t における林分葉面積指数、式 (11-1)	11
$F_N(t)$	[ha ha ⁻¹]	t における当年生葉の葉面積指数、式 (11-13)	11
$F_o(t)$	[ha ha ⁻¹]	t における旧葉の葉面積指数、式 (11-7)	11
$F(z)$	[ha ha ⁻¹]	樹冠表面から深さ z までの積算葉面積密度、式 (5-1)、(11-9)	5, 11
$F_N(z)$	[ha ha ⁻¹]	樹冠表面から深さ z までの当年生葉の積算葉面積密度、式 (11-11)	11
$F_o(z)$	[ha ha ⁻¹]	樹冠表面から深さ z までの旧葉の積算葉面積密度、式 (11-12)	11
G_1, G_2	[cm]	円柱状に区分された匍伏幹セグメントの両端の幹周囲長、式 (4-1)	4
H	[cm]	地上幹の梢端高	4
H_B	[cm]	地上幹の生枝下高	4
H_L	[cm]	地上幹の葉下高	4
I	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	葉面光量子密度	9, 11
I_o	[klx] [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	林外照度、式 (5-1) または樹冠表面の光量子密度、式 (11-23)	2, 5, 11
I_{90}	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	飽和純光合成速度 P_{nmax} の 90% を与える葉面光量子密度	9
I_p	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	光合成速度の測定時における同化箱上面の光量子密度、式 (9-1)	9
$I(z)$	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	樹冠表面からの深さ z における葉面光量子密度、式 (11-23)	11
$I'(z)$	[klx]	樹冠表面からの深さ z における林内水平照度、式 (5-1)	5, 11

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
$I(z)/I_0$ [%]		樹冠表面からの深さ z における 林内水平相対照度、式 (5-1)	5,11
K	[ha ha ⁻¹]	葉の吸光係数	5,11,12
l_{BUD}	[cm]	冬芽の長さ	8
l_{NL}	[cm]	当年生葉の長さ、式 (9-8)	8,9
l_{NLmax}	[cm]	当年生葉の最大葉長、式 (11-2)	11
$l_{NL}(t)$	[cm]	t における当年生葉長、式 (11-2)	11
l_{NS}	[cm]	当年生枝の長さ	8
L	[cm]	地上幹長	4,6,10
L_{BS}	[cm]	単木の主幹における地下幹長、式 (6-4)	6
L_{BS1}	[cm]	単木の主幹において生存部分と考えられる 地下幹の長さ、式 (6-5)	6
L_C	[cm]	円柱状に区分された匍伏幹セグメントの長さ、 式 (4-1)	4
L_{CS}	[cm]	単木の主幹における匍伏幹長、式 (6-4)	6
L_{Fmax}	[ha ha ⁻¹]	葉面積ベースの最大積算落葉量、式 (11-6)	11
L'_{Fmax}	[ton ha ⁻¹]	乾重ベースの最大積算落葉量、式 (11-5)	11
$L_F(t)$	[ha ha ⁻¹]	t における葉面積ベースの積算落葉量、 式 (11-6)	11
$L'_F(t)$	[ton ha ⁻¹]	t における乾重ベースの積算落葉量、 式 (11-5)	11
L_T	[cm]	単木の主幹の全長、式 (6-4)	6
L_{T1}	[cm]	単木の生存部分と考えられる主幹の全長、 式 (6-5)	6
P	[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	単位葉面積当たりの総光合成速度、 式 (9-9)、(9-10)	9,11
P_n	[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	単位葉面積当たりの純光合成速度、式 (9-2)	9
P_{nmax}	[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	飽和純光合成速度 ($I=1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$)	9
P_N	[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	当年生葉の単位葉面積当たりの総光合成速度、 式 (11-27)	11

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
P_o	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	旧葉の単位葉面積当たりの総光合成速度、式 (11-26)	11
P_g	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}]$	単位時間、単位土地面積当たりの群落総光合成速度、式 (11-24)	11
$P_g(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}]$	t における群落総光合成速度、式 (11-25)	11
$P_{gN}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}]$	t における当年生葉の群落総光合成速度、式 (11-33)	11
$P_{gO}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}]$	t における旧葉の群落総光合成速度、式 (11-31)	11
$P_G(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における日総生産量、式 (11-37)	11
$P_{GN}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における当年生葉の日総生産量、式 (11-36)	11
$P_{GO}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における旧葉の日総生産量、式 (11-35)	11
$P_S(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における日剰余生産量、式 (11-43)	11
Q_{10}	[dimensionless]	温度上昇 10°C に対する葉の暗呼吸速度 r の増加割合、式 (9-7)	9,11
r^2	[dimensionless]	実験式の決定係数、 r は相関係数を示す	4,5,8,9,10
r	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	単位葉面積当たりの暗呼吸速度、式 (9-3)	9,11
r_N	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	同化箱内温度 10°C で測定された当年生葉の上、下層葉の暗呼吸速度の平均値、式 (11-39)	11
r_N'	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	林内平均気温 T_m に温度補正された当年生葉の平均暗呼吸速度	11
r_o	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	同化箱内温度 10°C で測定された旧葉の上、下層葉の暗呼吸速度の平均値、式 (11-38)	11
r_o'	$[\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$	林内平均気温 T_m に温度補正された旧葉の平均暗呼吸速度	11
RP		地上幹の立ち上がり部を示す記号	3
$R_L(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における日葉群呼吸量、式 (11-42)	11
$R_{LN}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における当年生葉の日葉群呼吸量、式 (11-41)	11
$R_{LO}(t)$	$[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$	t における旧葉の日葉群呼吸量、式 (11-40)	11

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
RD_h	[J m ⁻² s ⁻¹]	1 時間ごとの平均日射量、式 (2-1)	2,11
RD_a	[cal cm ⁻² d ⁻¹]	1 日の日射量、式 (11-44)	11
RD_y	[10 ⁹ kcal ha ⁻¹ y ⁻¹]	光合成推定期間中の総日射量	12
RGR_v	[y ⁻¹]	地上幹の皮なし材積の相対成長速度、式 (8-1)	8
RGR_{v1}	[y ⁻¹]	地上幹の区間長当たりの皮なし材積の最近 5ヶ年の相対成長速度、式 (8-3)	8
S_{NL}	[cm ²]	1 短枝 (5 針葉) 当たりの平均葉面積、式 (9-8)	9,11
SC	[ppm]	純光合成速度の計算、式 (9-2) において CO ₂ 濃度補正に用いた外気の標準 CO ₂ 濃度	9
SLA	[dm ² g ⁻¹]	葉の比面積	5
SLA_N	[dm ² g ⁻¹]	当年生葉の比面積	5
SLA_N'	[dm ² g ⁻¹]	当年生葉の比面積の林分平均値	5
SLA_o	[dm ² g ⁻¹]	旧葉の比面積、式 (5-2)	5
SLA_o'	[dm ² g ⁻¹]	旧葉の比面積の林分平均値	5,11
Tree1~5		測定単木の番号	6
TS1~10		1984年の試料地上幹の番号	4,8,10
TS11~20		1987年の試料地上幹の番号	5,10
t	[y]	時間 (1984年から過去にさかのぼった年数)、式 (8-2)、(8-3)	8
	[d]	時間 (1988年 6月 1日からの経過日数)、式 (11-1)	11
T_c	[°C]	同化箱内温度	9,11
T_m	[°C]	林内平均気温	11
U	[dm ² top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの葉面積	5
U_{NL}	[dm ² top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの当年生葉の葉面積、式 (5-3)	5,11
U_{OL}	[dm ² top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの旧葉の葉面積、式 (5-4)	5,11
V_{CS}	[cm ³]	試料匍伏幹の皮付き材積、式 (4-7)	4

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
V_t	[l min ⁻¹]	純光合成および暗呼吸速度の計算、式 (9-2)、 (9-3) に用いた温度補正された流量	9
V_s'	[cm ³]	試料地上幹の皮なし材積、式 (8-1)	8
$V_s'(t)$	[cm ³]	t における地上幹の皮なし材積、式 (8-1)	8
$V_{si}'(t)$	[cm ³]	t における地上幹の区間長当たりの 皮なし材積、式 (8-2)、(8-3)	8
w_b	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの枝乾重、式 (6-1)、 (10-8)	4, 6, 10
w_{cs}	[g]	試料匍伏幹の乾重、式 (4-7)、または 円柱状に区分された匍伏幹セグメントの乾重	4, 6, 10
w_l	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの葉乾重、式 (6-2)、 (10-9)	4, 6, 10
w_{nb}	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの当年生枝乾重、式 (4-3)	4
w_{nl}	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの当年生葉乾重、式 (4-5)	4
w_{ob}	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの旧枝乾重、式 (4-4)	4
w_{ol}	[g top stem ⁻¹]	地上幹 1 本当たりの旧葉乾重、式 (4-6)	4
w_s	[g top stem ⁻¹]	地上幹乾重、式 (4-2)、(10-7)	4, 6, 10
w_{ts}	[g top stem ⁻¹]	地上幹を構成する各器官の合計乾重	4
w_b	[kg tree ⁻¹]	単木 1 本当たりの枝乾重、式 (6-3)	6
w_{bs}	[kg tree ⁻¹]	単木 1 本当たりの地下幹乾重、式 (6-3)	6
w_{cs}	[kg tree ⁻¹]	単木 1 本当たりの匍伏幹乾重、式 (6-3)	6
w_l	[kg tree ⁻¹]	単木 1 本当たりの葉乾重、式 (6-3)	6
w_s	[kg tree ⁻¹]	単木 1 本当たりの地上幹乾重、式 (6-3)	6
w_t	[kg tree ⁻¹]	単木を構成する各器官の合計乾重、式 (6-3)	6
Y_{2N}	[ton ha ⁻¹]	式 (10-14)、(10-15) で定義される 林分の年間純生産量の近似値	10
Y_b	[ton ha ⁻¹]	枝の現存量、式 (4-9)	4, 10
Y_{cs}	[ton ha ⁻¹]	匍伏幹の現存量、式 (4-9)	4, 10
Y_l	[ton ha ⁻¹]	葉の現存量、式 (4-9)	4, 10

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
Y_{NB}	[ton ha ⁻¹]	当年生枝の現存量	4
Y_{NL}	[ton ha ⁻¹]	当年生葉の現存量、式 (10-15)	4、10
Y_{OB}	[ton ha ⁻¹]	旧枝の現存量	4
Y_{OL}	[ton ha ⁻¹]	旧葉の現存量	4
Y_S	[ton ha ⁻¹]	地上幹の現存量、式 (4-9)	4、10
Y_{SE}	[ton ha ⁻¹]	生殖器官の現存量、式 (4-8)	4
Y_T	[ton ha ⁻¹]	林分の地上部現存量、式 (4-9)	4、10、12
$Y_T(t)$	[ton ha ⁻¹]	t における林分の地上部現存量、式 (10-6)	10
Y_w	[ton ha ⁻¹]	地上部非同化部の現存量、式 (4-10)	4
z	[m]	樹冠表面からの深さ	5、11
z'	[m]	樹冠表面から葉が存在するまでの 最大の深さ、式 (11-29)	11
z_1	[m]	雪面からハイマツの枝条が現れるまでの 深さで表された積雪量	2
z_2	[m]	雪面から地表面までの深さで表された積雪量	2、4、8
$\Gamma(z)$	[ha ha ⁻¹ m ⁻¹]	樹冠表面からの深さ z における葉面積密度、 式 (11-9)	11
Γ_N	[ha ha ⁻¹ 0.2m ⁻¹]	当年生葉の層別葉面積密度	5
$\Gamma_N(z)$	[ha ha ⁻¹ m ⁻¹]	樹冠表面からの深さ z における当年生葉の 葉面積密度、式 (11-12)	11
Γ_O	[ha ha ⁻¹ 0.2m ⁻¹]	旧葉の層別葉面積密度	5
$\Gamma_O(z)$	[ha ha ⁻¹ m ⁻¹]	樹冠表面からの深さ z における旧葉の 葉面積密度、式 (11-11)	11
ΔD	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間枯死量、式 (10-2)	10
ΔD_B	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	枝の年間枯死量、式 (7-1)	7
ΔD_{DB}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	新付着枯死枝量、式 (7-1)	7
ΔD_N	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	当年生部分の年間枯死量、式 (10-13)	10
ΔD_T	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分地上部の年間枯死量、式 (10-11)	10、12

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
ΔG	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間被食量、式 (10-2)	10
ΔG_N	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	当年生部分の年間被食量、式 (10-13)	10
ΔL	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	年間リターフオール量、式 (10-11)	7, 10
ΔL_B	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	枝の年間リターフオール量	7
ΔL_L	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	葉の年間リターフオール量	7
ΔL_O	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	その他のリターの年間リターフオール量	7
ΔP_G	[tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹], [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間総生産量、式 (10-1)	11, 12
ΔP_n	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間純生産量、式 (10-2)、 (12-3)	10, 12
ΔP_{nB}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分地下部の年間純生産量、式 (12-4)	12
ΔP_{nT}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分地上部の年間純生産量、式 (10-5)	10, 12
ΔP_s	[tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹], [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	年間剰余生産量、式 (11-48)、(12-2)	11, 12
$\Delta P_{s\text{sum}}$	[tonCO ₂ ha ⁻¹ 153d ⁻¹]	夏期 (6月 1日~10月31日) 剰余生産量、 式 (11-47)	11
ΔR	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間呼吸量、式 (10-1)	10, 12
ΔR_L	[tonCO ₂ ha ⁻¹ y ⁻¹], [ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	年間葉群呼吸量、式 (11-46)	11, 12
ΔR_{LNwin}	[tonCO ₂ ha ⁻¹ 212d ⁻¹]	当年生葉の冬期 (11月 1日~ 5月31日) の 呼吸量	11
ΔR_{LOWin}	[tonCO ₂ ha ⁻¹ 212d ⁻¹]	旧葉の冬期 (11月 1日~ 5月31日) の呼吸量	11
$\Delta R_{L\text{sum}}$	[tonCO ₂ ha ⁻¹ 153d ⁻¹]	夏期 (6月 1日~10月31日) の葉群呼吸量、 式 (11-46)	11
ΔR_{Lwin}	[tonCO ₂ ha ⁻¹ 212d ⁻¹]	冬期 (11月 1日~ 5月31日) の葉群呼吸量、 式 (11-46)	11
ΔR_w	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	非同化部の年間呼吸量、式 (12-2)	12
Δt	[y]	時間間隔 (1 年)、式 (10-6)	10
$\Delta V_{s1}'$	[cm ³ y ⁻¹]	試料地上幹の区間長当たりの皮なし 材積の年平均成長量、式 (8-2)	8

記号	単位	記号の意味	定義または 使用された章
ΔW_b	[g y ⁻¹]	枝の年間重量成長量、式 (10-16)	10
ΔW_{cs}	[g y ⁻¹]	匍伏幹の年間重量成長量、式 (10-16)	10
ΔW_s	[g y ⁻¹]	地上幹の年間重量成長量、式 (10-16)	10
ΔW_w	[g y ⁻¹]	非同化部の年間重量成長量、式 (10-16)	10
ΔY	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分全体の年間成長量、式 (10-2)	10
ΔY_b	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	枝の年間成長量、式 (10-10)	10
ΔY_{cs}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	匍伏幹の年間成長量、式 (10-10)	10
ΔY_d	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	立ち枯れ現存量の増分、式 (10-12)	10
ΔY_{dcs}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	匍伏幹の立ち枯れ現存量の増分、式 (10-12)	10
ΔY_{ds}	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	地上幹の立ち枯れ現存量の増分、式 (10-12)	10
ΔY_L	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	葉の成長量、式 (10-10)	10
ΔY_s	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	地上幹の成長量、式 (10-10)	10
ΔY_T	[ton ha ⁻¹ y ⁻¹]	林分地上部の成長量、式 (10-6)	10, 12
κ_L	[dimensionless]	単純ロジスチック曲線で近似した積算落葉量 $L_F'(t)$ の経時変化を示す式 (11-5) の積分定数	11
κ_N	[dimensionless]	単純ロジスチック曲線で近似した当年生葉長 $I_{NL}(t)$ の経時変化を示す式 (11-2) の積分定数	11
λ_L	[d ⁻¹]	単純ロジスチック曲線で近似した積算落葉量 $L_F'(t)$ の経時変化を示す式 (11-5) の成長係数	11
λ_N	[d ⁻¹]	単純ロジスチック曲線で近似した当年生葉長 $I_{NL}(t)$ の経時変化を示す式 (11-2) の成長係数	11
ρ_{cs}	[g cm ³]	匍伏幹の容積密度数、式 (4-7)	4, 6, 10
σ_N	[dimensionless]	式 (11-20) の比例定数	11
σ_o	[dimensionless]	式 (11-19) の比例定数	11

本論文中で使用された記号の添え字について

記号表に示した記号のうち、以下のものについては、ハイマツの器官名を表すため、共通した添え字を用いた (x :添え字)。

- 1) w_x : 地上幹 1 本当たりの各器官乾重を示す記号
- 2) W_x : 単木 1 本当たりの各器官乾重を示す記号
- 3) y_x : 各器官の現存量を示す記号
- 4) Δy_x : 各器官の成長量を示す記号

添え字とその意味は次のとおりである。

添え字 x	器官名
BS	地下幹 (Belowground Stem)
CS	匍伏幹 (Creeping Stem)
S	地上幹 (Top Stem)
B	枝 (Branch)
NB	当年生枝 (New Branch)
OB	旧枝 (Old Branch)
L	葉 (Leaf)
NL	当年生葉 (New Leaf)
OL	旧葉 (Old Leaf)

報文目録

- 1) Kajimoto, Takuya
Aboveground biomass and litterfall of *Pinus pumila* scrubs
growing on the Kiso mountain range in central Japan.
Ecol. Res. 4: 55-69 (1989) .

- 2) Kajimoto, Takuya
Photosynthesis and respiration of *Pinus pumila* needles in
relation to needle age and season.
Ecol. Res. 5: 333-340 (1990) .
(印刷中)

- 3) Kajimoto, Takuya
A preliminary observation of belowground woody organs of
Pinus pumila trees growing on the Kiso mountain range in
central Japan.
Ecol. Res.
(投稿中) .

参考論文目録

- 1) 梶本卓也
ハイマツ群落の物質生産 (I) 現存量および生産構造
第 96 回日本林学会大会論文集: 399-400 (1985) .
- 2) 梶本卓也
ハイマツ群落の物質生産 (II) 非同化部群落生長量
第 34 回日本林学会中部支部大会講演論文集: 37-40 (1986) .
- 3) 梶本卓也
ハイマツ群落の物質生産 (III) リターフォールの測定
第 97 回日本林学会大会論文集: 289-290 (1986) .
- 4) 梶本卓也
ハイマツの新梢成長
第 37 回日本林学会中部支部大会講演論文集: 55-58 (1989) .
- 5) 梶本卓也
ハイマツ群落の物質生産 (IV) 地下部構造
第 100 回日本林学会大会論文集: 385-386 (1989) .

