

# 門司・佐伯の群落光合成理論にもとづくスギ人工林の 総生産量の推定

宮浦真澄\*・萩原秋男\*\*・穂積和夫\*\*\*

## 要 旨

愛知県北設楽郡稲武町の21年生(1983年現在)スギ人工林において、林分現存量、葉群呼吸量と群落総生産量の推定を行なった。伐倒調査によって得られた各器官重量(乾重)と個体幹直径との相対生長関係に基づいて推定した調査林分の現存量は $206.4 \text{ t ha}^{-1}$ であった。このうち、幹は $124.5 \text{ t ha}^{-1}$ 、枝は $11.2 \text{ t ha}^{-1}$ 、葉は $24.6 \text{ t ha}^{-1}$ 、根は $46.1 \text{ t ha}^{-1}$ を占めていた。当年生葉の現存量は群落葉現存量の約20%を占めると推定した。林分葉面積指数(全表面積の半分)と林冠の吸光係数の値はそれぞれ、 $18.2 \text{ ha ha}^{-1}$ と $0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ と推定された。1982年11月から1983年12月まで毎月1回、スギ葉シュート切枝の暗呼吸速度と純光合成速度を測定した。単位葉面積当たりの暗呼吸速度は葉シュートの地上高によって異なっていた。このことを考慮して葉群呼吸速度の推定を行い、その季節変化を示した。年間葉群呼吸量の推定値は $58.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ であった。門司・佐伯の群落光合成理論に基づいて日群落総生産量を推定した。日射量に対するエネルギー効率は1.3~4.3%の範囲で季節変化した。年間群落総生産量の推定値は、 $60.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ であった。年間群落総生産量から年間葉群呼吸量を差し引いて求めた年間剰余生産量の値は $2.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ で、年間現存量増加量よりも小さかった。このことから、年間群落総生産量が過小に推定された、もしくは、年間葉群呼吸量が過大に推定されたと考え、その原因について考察した。

キーワード：スギ人工林、現存量、光合成法、葉群呼吸量、群落総生産量

## 1. はじめに

### 1-1. 森林の総生産量

森林の巨大な現存量は、エネルギーや炭素のプールとして、地球環境の調節に重要な役割をはたしている。森林を構成する樹木は、他の植物と同様に、太陽の光エネルギーを利用して大気中の二酸化炭素を有機物に転換する。従って、森林の総生産量を知ることは、森林の

---

\*名古屋大学農学部森林生態生理学研究室

Laboratory of Forest Ecology and Physiology, School of Agricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-01.

(現) 平岡森林研究所 Shijushida 47-16, Shimo-Kuriyagawa-Aza, Morioka 020-01.

\*\*名古屋大学農学部森林生態生理学研究室

Laboratory of Forest Ecology and Physiology, School of Agricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-01.

\*\*\*名古屋大学農学部森林生態生理学研究室

Laboratory of Forest Ecology and Physiology, School of Agricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-01.

(現) 奈良産業大学経済学部 Hattori 2-13-5, Ikaruga-cho, Ikoma-gun, Nara 636-01

(受理：1995年12月7日)

生長過程と地球環境の安定に果たす森林の役割をよりよく理解するために役立つと考える。

総生産量を推定する方法には、積み上げ法(OGAWA, 1977)と光合成法(MONSI and SAEKI, 1953)とがある。

積み上げ法では、野外調査によって群落の現存量の増加、枯死量、呼吸量などを測定し、植物群落の物質収支モデルにもとづいて総生産量を推定する。過去に日本で行われた森林の総生産量の研究の多くは、積み上げ法を用いている(KIRA, 1977)。

一方、光合成法は、門司・佐伯の群落光合成モデルにもとづき、個葉の単位葉面積あたり光合成速度、葉層の光減衰、日射量などの測定値から総生産量を推定する(萩原, 1987)。光合成法は、葉の生理学的な特性、群落の生産構造、日射量の変化が総生産量におよぼす影響を、分離、解析、予測できる点が優れているが、森林群落に適用された例はあまり多くない(KIMURA, 1960; NOMOTO, 1964; MARUYAMA, 1971; HAGIHARA and HOZUMI, 1977a; HOZUMI *et al.*, 1972; KURACHI *et al.*, 1989, 1993)。

### 1-2. スギ人工林の総生産量に関するこれまでの研究について

スギは日本の主要な林業樹種として国内各地に植栽され、スギ人工林は現存植生として、国内の森林面積の約20%を占める(1986年3月現在, 日本林業協会, 1989)。そのためスギ人工林の現存量と純生産量については、国際生物学事業計画(IBP, 1962-1972)を契機として研究が盛んに行なわれた(只木ほか, 1965, 1967; 吉岡・宮川, 1965; 斉藤ほか, 1966, 1967, 1968, 1972; 佐藤・扇田, 1966; TADAKI and KAWASAKI, 1966; 四大学および信大合同調査班, 1966; 安藤ほか, 1968, 1969, 1970; 山田・四手井, 1968; 玉井・四手井, 1971; 原田ほか, 1972; 斉藤・四手井, 1973, 1981; 勝野ほか, 1983; 玉井ほか, 1983)。

しかし、積み上げ法によるスギ人工林の総生産量の推定は、現存量と純生産量の研究に比べて非常に少ない(TADAKI and KAWASAKI, 1966; 只木ほか, 1965, 1967)。また、これらの総生産量の推定値は、積み上げ法によって得られたものであり、呼吸消費量や枯死量についていくつかの仮定が含まれていて、信頼性は充分とは言えない。

橋本・須崎(1983)は、HASHIMOTO and SUZAKI(1979)が行なったスギ葉の葉面積の値を用いてスギ人工林における光減衰モデルを組立て、スギ個体の総生産量を推定した。この研究は、スギ人工林の総生産量を光合成法によって推定する手がかりを与えた。しかしこれまでのところ、光合成法によってスギ人工林そのものの総生産量を推定した例はない。これは、スギ人工林の葉面積指数の推定が困難であったことによる。

KATSUNO and HOZUMI(1987)は、カット法を開発してスギ針葉の表面積を測定した。この結果を用いて、KATSUNO and HOZUMI(1988)は、針葉が木部のまわりに螺旋状に着生するスギ葉の表面積を、KATSUNO and HOZUMI(1990)は、スギ人工林の群落葉面積の推定を行った。これらのスギ葉面積推定に関する研究は、光合成法によってスギ人工林の総生産速度を推定する道をひらいた。

### 1-3. 本研究の目的

本研究では、スギ人工林を対象として、光合成法による総生産量の推定を行ない、光合成法をスギ人工林に適用する際に考慮されるべきいくつかの問題点を指摘する。

なお、スギ葉は肥大成長する木部に螺旋状に着生する針葉が完全に覆っており、木部と針葉の分離はむずかしい。そこで本研究では、木部が緑色の針葉によって被覆されている部分を葉シュートと呼ぶ(KATSUNO and HOZUMI, 1987)。

また、本文中で重量を扱うとき、特にことわりのない場合は乾燥重量を表す。

## 2. 調査林分

### 2-1. 林分概況

調査林分は、愛知県北設楽郡稲武町、名古屋大学稲武演習林内のスギ(*Cryptomeria japonica* D. DON)人工林である。このスギ人工林は、1963年に植栽され、その後数年間にわたって若干の補植が行なわれた以外、間伐、枝打ち等の保育作業はなされていない。

1982年6月、林分内において約20m×20m、水平投影面積400m<sup>2</sup>の調査プロット(Plot-1)を設けた。1983年現在のPlot-1の概況を表-2-1に示す。

1982年6月の調査プロット設定当時、Plot-1には、140個体のスギと、3個体のヒノキ、および1個体のタラノキが生育しており、林冠は閉鎖していた。以後、毎年数個体が自然枯死し、1988年5月現在の立木本数は、ヒノキ3個体を含む131個体であった。なお、タラノキは1985年5月の調査で枯死を確認した。

Plot-1内の3カ所において、地上1.3m、および地下5cmの位置に最高最低温度計を設置し、ほぼ1カ月の間隔で、林内の最高、最低気温と最高、最低地温を調べた。

### 2-2. 毎木調査

Plot-1では、1983年以降1988年まで、毎年5月に毎木調査を行った。毎木調査では、Plot-1内のすべての個体の樹高( $H$ :[m])、生枝下高( $H_B$ :[m])、胸高直径( $D$ :[cm])、生枝下高直径( $D_B$ :[cm])および地上高0.3mにおける幹直径( $D_{0.3}$ :[cm])を測定した。1983年から1988年までの期間における $H$ 、 $H_B$ 、 $D$ 、 $D_B$ 、 $D_{0.3}$ と樹冠長( $H-H_B$ :[m])の平均値を表-2-2に示す。

平均樹高( $\bar{H}$ )と平均生枝下高( $\bar{H}_B$ )は、毎年約40~50cmずつの増加を示していた。すなわち林分平均値でみれば、梢端部の伸長生長と、下枝の枯れ上がりによる生枝下高の上方への移動の速さはほぼ等しく、林冠は一定の深さを保ったまま上方へ移動していると考えられる。このことは、表-2-2に示したように、平均樹冠長( $\bar{H}-\bar{H}_B$ )があまり変化しないことによっても示唆される。

平均生枝下高直径( $\bar{D}_B$ )は、変動しつつもほぼ一定であったが、平均胸高直径( $\bar{D}$ )と地上

表-2-1. 1983年5月現在のPlot-1の概況.

標高	960	[m]
年平均気温 <sup>1)</sup>	8.76	[°C]
年間降水量 <sup>2)</sup>	1900	[mm y <sup>-1</sup> ]
斜面方向	N	
傾斜	23	[°]
樹種	<i>Cryptomeria japonica</i> D. DON	
林齢	21	[y]
面積	400	[m <sup>2</sup> ]
立木密度	3525	[ha <sup>-1</sup> ]

1) 1985年1月から1988年12月までの期間の値.

2) 1985年1月から1988年12月までの期間の値.

愛知県山間地試験場.

表-2-2. 1983年から1988年までの期間における、Plot-1の平均個体サイズおよび林分現存量.

推定年		1983	1984	1985	1986	1987	1988	
林齢	[y]	21	22	23	24	25	26	
立木密度	[ha <sup>-1</sup> ]	3,525	3,500	3,375	3,350	3,300	3,275	
立木本数	[plot <sup>-1</sup> ]	141	140	135	134	132	131	
平均個体サイズ								
樹高	( $\overline{H}$ )	[m]	13	13.4	13.9	14.2	14.5	15
生枝下高	( $\overline{H}_B$ )	[m]	7.21	7.64	8.18	8.60	8.86	9.24
樹冠長	( $\overline{H}-\overline{H}_B$ )	[m]	5.74	5.74	5.67	5.56	5.66	5.76
胸高直径	( $\overline{D}$ )	[cm]	13.6	13.8	14.3	14.5	14.8	15
生枝下高直径	( $\overline{D}_B$ )	[cm]	9.6	9.54	9.53	9.43	9.62	9.61
地上高0.3m直径	( $\overline{D}_{0.3}$ )	[cm]	15.7	16	16.6	16.9	17.2	17.3
現存量 [t ha <sup>-1</sup> ] <sup>1)</sup>								
幹	( $y_s$ )		124.5	131.4	136.8	142.3	148.0	157
枝	( $y_b$ )		11.2	11.1	10.5	10.2	10.6	10.6
葉	( $y_l$ )		24.6	24.3	23.0	22.4	23.3	23.2
当年生葉	( $y_{L,CUR}$ ) <sup>2)</sup>		5.5	5.5	5.1	4.9	5.3	5.3
地上部計	( $y_{TOP}$ )		160.3	166.9	170.3	174.9	181.9	190
根	( $y_R$ )		46.1	47.8	49.7	51.2	52.7	54.9
総計	( $y$ )		206.4	214.7	219.9	226.1	234.6	245
幹材積	( $v_s$ )	[m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ] <sup>3)</sup>	431.1	457.3	478.3	499.8	521.8	555
葉面積指数	( $F^*$ )	[ha ha <sup>-1</sup> ] <sup>4)</sup>	18.2	18.0	17.0	16.5	17.3	17.2
現存量の増加量 [t ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> ] <sup>5)</sup>								
幹	( $\Delta y_s$ )		6.9	5.4	5.6	4.6	8.5	
枝	( $\Delta y_b$ )		-0.1	-0.6	-0.3	0.5	0	
葉	( $\Delta y_l$ )		-0.3	-1.3	-0.6	0.9	-0.1	
地上部計	( $\Delta y_{TOP}$ )		6.5	3.4	4.6	7	8.4	
根	( $\Delta y_R$ )		1.8	1.8	1.5	1.6	2.2	
総計	( $\Delta y$ )		8.3	5.2	6.1	8.6	11	
幹材積増加量	( $\Delta v_s$ )	[m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> ] <sup>5)</sup>	26	21	22	22	33	

1) 以下のような相対生長関係と各年の毎木調査のデータから推定した.

$$w_s = 0.0323 (D^2 H)^{0.884} \quad (2-2) \text{ 式.}$$

$$w_b = 0.00380 D_B^{2.84} \quad (2-3) \text{ 式.}$$

$$w_l = 0.0159 D_B^{2.58} \quad (2-4) \text{ 式.}$$

$$w_R = 0.0114 D^{2.55} \quad (2-5) \text{ 式.}$$

ただし、 $y_{TOP}$  と  $y$  の値は、それぞれ、 $y_{TOP} = y_s + y_b + y_l$ 、 $y = y_{TOP} + y_R$  とした.

2)  $w_{L,CUR} = 0.000161 D_B^{3.61}$  (2-6) 式と各年の生枝下直径 ( $D_B$ ) データから林分当年生葉量を推定し、2-5 に述べるように0.6で除した値.

3)  $V_s = 0.0627 (D^2 H)^{0.955}$  (2-1) 式と各年の毎木調査データから推定した.

4) 針葉表面積の1/2.  $u_l = 0.0812 D_B^{2.73}$  (3-18) 式と各年の生枝下高直径 ( $D_B$ ) のデータから推定した.

5) 1年前の現存量や幹材積の値を差し引いて算出した.

高0.3 mにおける平均幹直径 ( $\overline{D_{0.3}}$ ) は時間の経過につれてやや増加していた。

1983年と1988年におけるPlot-1内の樹高、生枝下高、胸高直径、生枝下高直径の頻度分布を、図-2-1から図-2-4に示す。

樹高 ( $H$ ) と生枝下高 ( $H_B$ ) の頻度分布は、分布範囲の中央より右側に偏った形を示し、 $H$  と  $H_B$  の値が小さい個体は少なかった。これに対して、胸高直径 ( $D$ ) と生枝下高直径 ( $D_B$ ) の頻度分布は、正規分布に近い形を示していた。

図-2-1と図-2-2にみられるように、樹高 ( $H$ ) と生枝下高 ( $H_B$ ) の頻度分布は、時間の経過に伴い、分布の幅や形を保ったまま右方へ移行する傾向を示した。一方、図-2-3に示されるように、胸高直径 ( $D$ ) では頻度分布の幅は広くピークは低くなり、分布域は右方へ若干移動していた。これに対して、図-2-4に示された生枝下高直径 ( $D_B$ ) の頻度分布は、 $D_B$  の値が最も小さい個体の枯死によって、分布域がやや狭くなったことを除き、分布形に大きな変化は見られなかった。

図-2-5は、Plot-1内のサイズの異なる3個体について、1983年から1988年までの期間における樹高 ( $H$ ) と生枝下高 ( $H_B$ ) の値の変化を示したものである。

図-2-5Aに示した大型の個体(個体番号, TNO.=107)では、生枝下高の枯れ上がりよりも樹高生長の方が速く、樹冠長は増加傾向を示した。中型の個体(図-2-5B, TNO.=2)では生枝下高の移動と樹高の生長とはほぼ同じ速度で進み、樹冠長は一定に保たれていた。これに対して、小型の個体(図-2-5C, TNO.=109)では、樹高生長が止まったまま生枝下高の枯れ上がりが進行し、樹冠長は年々減少した。図-2-5Cの個体は、1988年に枯死した。

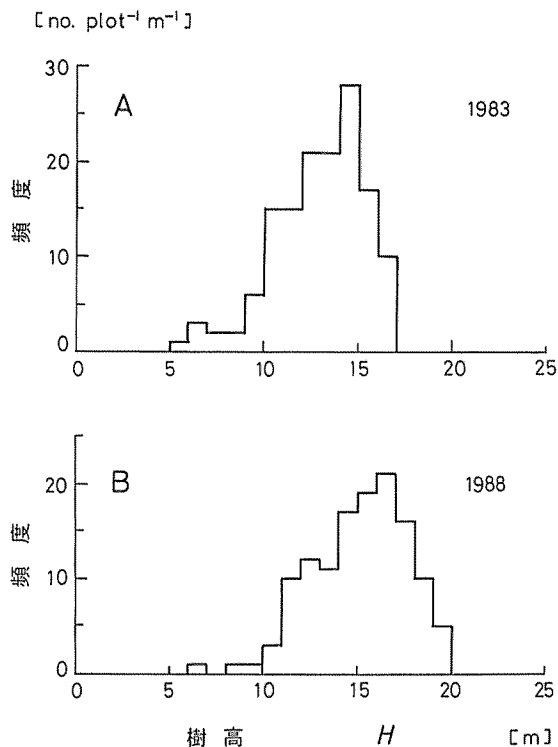


図-2-1. Plot-1における個体の樹高 ( $H$ ) の頻度分布。  
A : 1983年5月. B : 1988年5月.

宮浦真澄

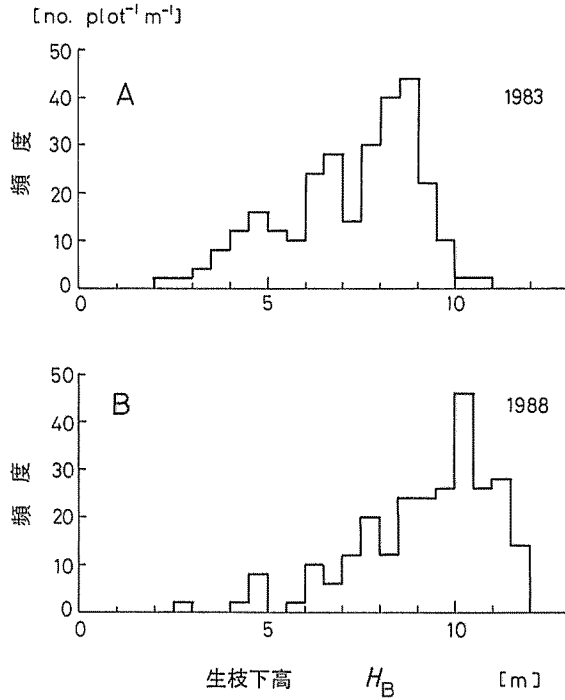


図-2-2. Plot-1 における個体の生枝下高 ( $H_B$ ) の頻度分布.  
A : 1983 年 5 月. B : 1988 年 5 月.

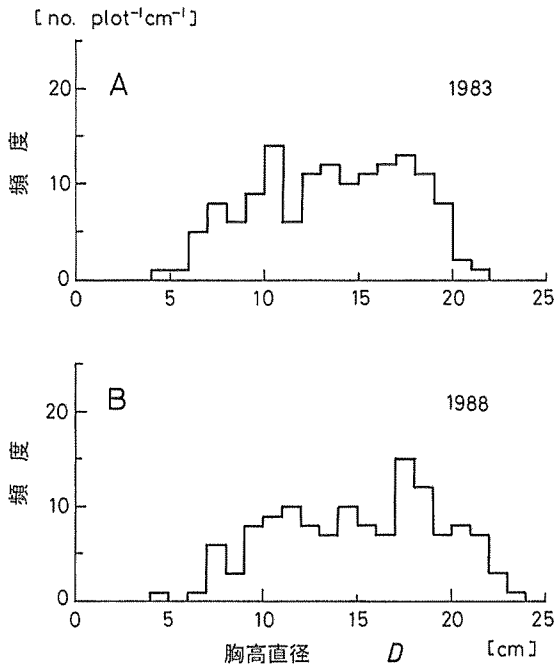


図-2-3. Plot-1 における個体の胸高直径 ( $D$ ) の頻度分布.  
A : 1983 年 5 月. B : 1988 年 5 月.

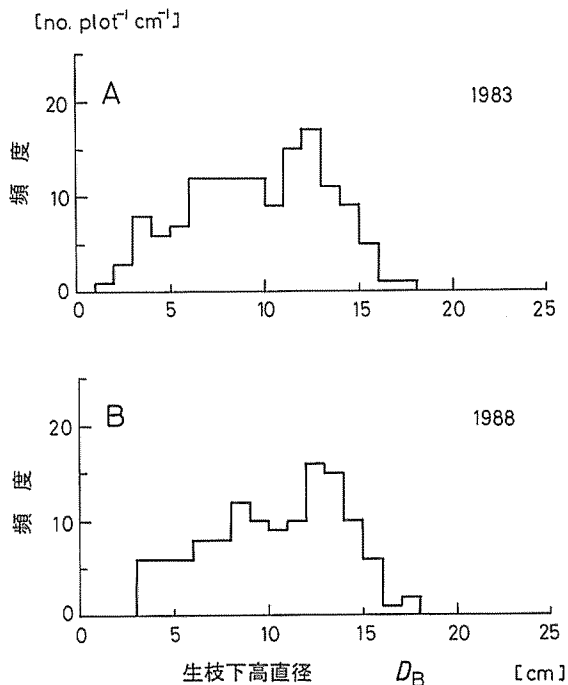


図-2-4. Plot-1 における個体の生枝下高直径 ( $D_B$ ) の頻度分布。  
A : 1983年5月. B : 1988年5月.

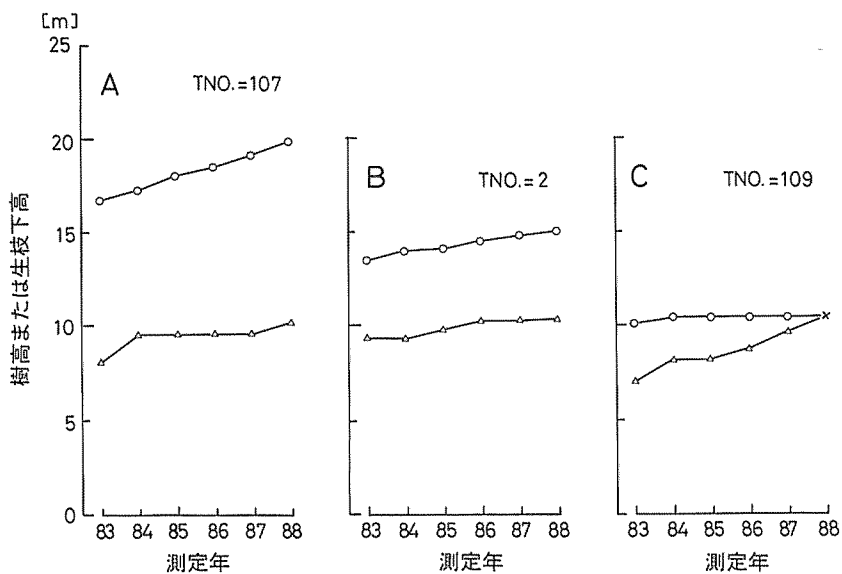


図-2-5. 1983年から1988年までの期間における, Plot-1 内のサイズの異なる3個体 (TNO.=107, 2, 109) の, 樹高と生枝下高の変化。  
○は樹高の位置を, △は生枝下高の位置を示す。A : TNO.=107. B : TNO.=2.  
C : TNO=109. Cの個体は1988年の調査時に枯死を確認した。

## 2-3. 伐倒調査による林分現存量の推定と現存量の変化

1982年8月と、1983年7月に、Plot-1に隣接する林内で層厚1mの層別刈り取り法による伐倒調査を行った。1982年の調査では5個体、1983年の調査では6個体について、幹 ( $w_s$  : [kg tree<sup>-1</sup>])、枝 ( $w_b$  : [kg tree<sup>-1</sup>]) および葉 ( $w_L$  : [kg tree<sup>-1</sup>]) の重量を測定した。層の境界面を超えてはね上がっていた枝葉の部分については、層の境界面で切断し、別に重量を測定して、後に上層の重量に加算した。

これらに加えて、1982年の調査では根の重量 ( $w_R$  : [kg tree<sup>-1</sup>]) の測定を行った。また、1983年の調査では、1983年度に展開した当年生葉 ( $w_{L,cur}$  : [kg tree<sup>-1</sup>]) と、旧葉 ( $w_{L,old}$  : [kg tree<sup>-1</sup>]) とに葉の重量を分けて調査した。

伐倒木の各器官重量とサイズとの間には次式

$$V_s = 0.0627(D^2H)^{0.955} \quad [\text{dm}^3 \text{ tree}^{-1}, \text{cm}^2 \text{ m}], \quad r^2 = 0.999 \quad (2-1)$$

$$w_s = 0.0323(D^2H)^{0.884} \quad [\text{kg tree}^{-1}, \text{cm}^2 \text{ m}], \quad r^2 = 0.997 \quad (2-2)$$

$$w_b = 0.00380D_b^{2.84} \quad [\text{kg tree}^{-1}, \text{cm}], \quad r^2 = 0.926 \quad (2-3)$$

$$w_L = 0.0159D_b^{2.58} \quad [\text{kg tree}^{-1}, \text{cm}], \quad r^2 = 0.938 \quad (2-4)$$

$$w_R = 0.0114D^{2.55} \quad [\text{kg tree}^{-1}, \text{cm}], \quad r^2 = 0.989 \quad (2-5)$$

$$w_{L,cur} = 0.000161D_b^{3.61} \quad [\text{kg tree}^{-1}, \text{cm}], \quad r^2 = 0.966 \quad (2-6)$$

で示されるような相対生長関係を見いだした。 $r^2$  は決定係数を表す。

$V_s-D^2H$  関係を図-2-6 に、 $w_s-D^2H$ 、 $w_b-D_b$ 、 $w_R-D$  関係を図-2-7 に、 $w_L-D_b$ 、 $w_{L,cur}-D_b$  関係を図-2-8 に示す。

(2-1) 式から (2-5) 式までの関係と各年の毎木調査の結果とから推定した、1983年から1988年までの期間における Plot-1 の林分現存量と現存量増加量の値を表-2-2 にまとめる。なお、Plot-1 内に生育していた1個体のタラノキと3個体のヒノキについても、(2-1) 式から (2-5) 式までの関係を用いて現存量を推定し林分現存量に加えた。

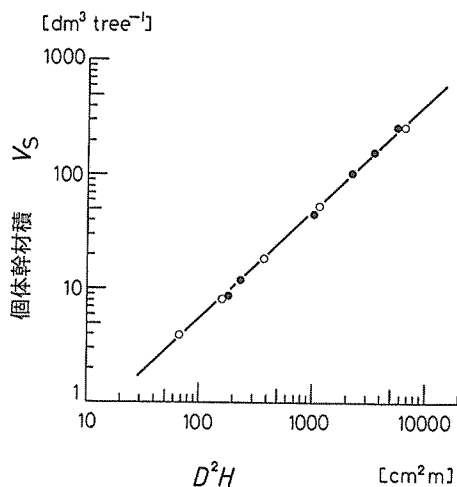


図-2-6. 幹材積 ( $V_s$ ) と胸高直径<sup>2</sup>・樹高 ( $D^2H$ ) の相対生長関係。  
図中の直線は (2-1) 式による近似を示す。



幹 ( $y_s$ : [t ha<sup>-1</sup>]) と根 ( $y_R$ : [t ha<sup>-1</sup>]) の現存量は 1983 年から 1988 年にかけて、やや増加する傾向があった。これに対して、枝現存量 ( $y_B$ : [t ha<sup>-1</sup>]) と葉現存量 ( $y_L$ : [t ha<sup>-1</sup>]) は、この期間中漸減していた。

1983年から1988年までの5年間における現存量年増加量 ( $\Delta y$ ) の平均値は、7.8t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> であった。

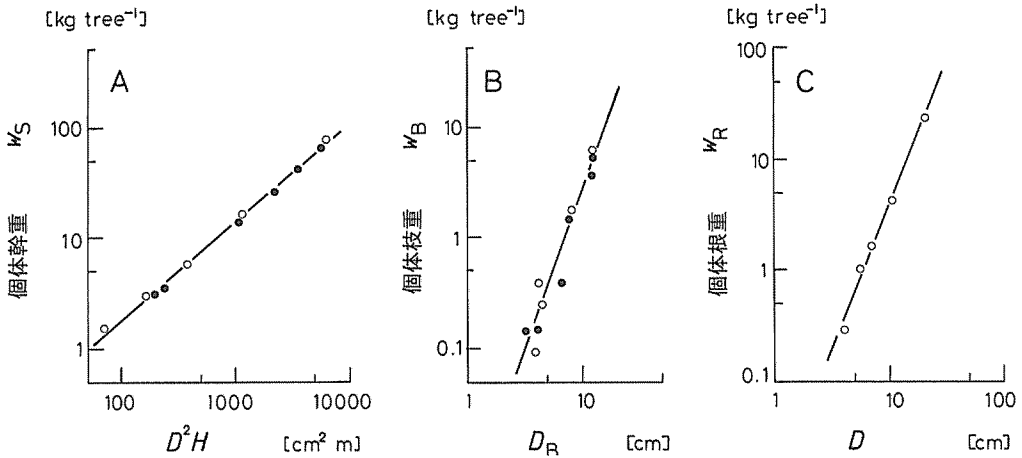


図-2-7. 1982年と1983年の伐倒調査によって得られた個体の非同化部器官別重量と個体サイズの相対生長関係。

○：1982年伐倒木，●：1983年伐倒木。A：個体幹重 ( $w_s$ ) と胸高直径<sup>2</sup>・樹高 ( $D^2H$ ) の関係。直線は (2-2) 式による近似を示す。B：個体枝重 ( $w_B$ ) と生枝下高直径 ( $D_B$ ) の関係。直線は (2-3) 式による近似を示す。C：個体根重 ( $w_R$ ) と胸高直径 ( $D$ ) の関係。直線は (2-5) 式による近似を示す。

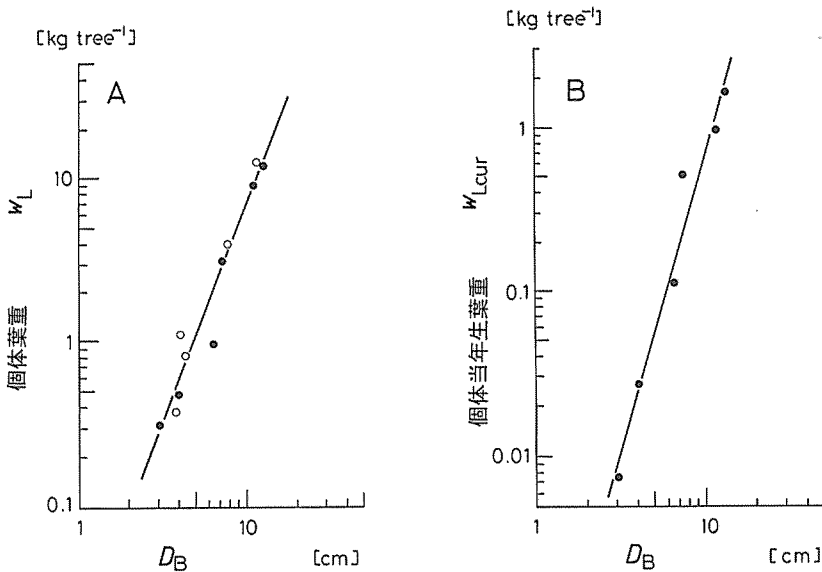


図-2-8. 1982年と1983年の伐倒調査によって得られたスギ個体の葉重量 ( $w_L$ ) および当年生葉量 ( $w_{Lcur}$ ) と生枝下高直径 ( $D_B$ ) の相対生長関係。

○：1982年伐倒木，●：1983年伐倒木。A： $w_L$ - $D_B$  関係。直線は (2-4) 式による近似を示す。B： $w_{Lcur}$ - $D_B$  関係。直線は (2-6) 式による近似を示す。

## 2-4. 当年生葉シュートの生長

Plot-1 に近接して生育していた樹高 17.3 m, 胸高直径 20.3 cm のスギ個体(TNO.=P-2) を材料とし, 地上高 16.3 m, 15.3 m, 12.7 m の位置に生育する 3 つの当年生葉シュートについて, 1988 年 4 月から 10 月まで, シュートの長さを月に 1 度測定した。

図-2-9 は, これらの当年生葉シュートの伸長の様子を示している。各月の葉シュート長は, 10 月時の葉シュート長に対する割合によって示した。当年生葉シュートは 5 月に伸長を開始し, 6~7 月に著しく伸び, 9 月には伸長を停止した。葉シュートの伸長は, 地上高の高いものよりも, 地上高の低いものの方がやや早く進む傾向があった。7 月末頃の当年生葉シュート長は, 伸長停止時の長さの約 80~90% に達していた。

1988 年 5 月から 10 月までの期間には, スギ個体 TNO.=P-2 において, 地上高 16.3 m の位置より, 伸長測定用葉シュートとは異なる当年生葉シュートを毎月 1~2 個ずつ採取した。これらの当年生葉シュートから, 長さ 5 cm 未満のセグメントを作り, これらのセグメントについて, 体積 ( $V_0$ : [cm<sup>3</sup>]) と重量 ( $W_0$ : [g]) を測定した。

$V_0$  は, アルキメデスの原理を用いて測定した。容器に水を入れて秤上に静置し, 容器の底面と側面に葉シュートが触れないように注意して水中に葉シュートを沈めると, 重量の値が増加した。セグメントの体積は, 水の比重を 1 と仮定して, セグメントを水中に沈めることによって生じた重量の増加量によって求めた。

各月の当年生葉シュートセグメントについて体積 ( $V_0$ : [cm<sup>3</sup>]) と重量 ( $W_0$ : [g]) の値から, 次式

$$\rho = W_0 / V_0 \quad (2-7)$$

のように, 密度 ( $\rho$ : [g cm<sup>-3</sup>]) を求めた。

図-2-10 は, 季節の進行に伴う葉シュートの密度の変化を示している。葉シュートの密度は, 季節が進むにつれて増加し, 葉シュートの伸長が停止した 9 月以降も増加していた。7 月末頃の葉シュート密度は, 10 月の密度の 60% 程度であり, 当年生葉シュートの細胞組織の成熟は, 葉シュートの伸長にやや遅れると考えられる。

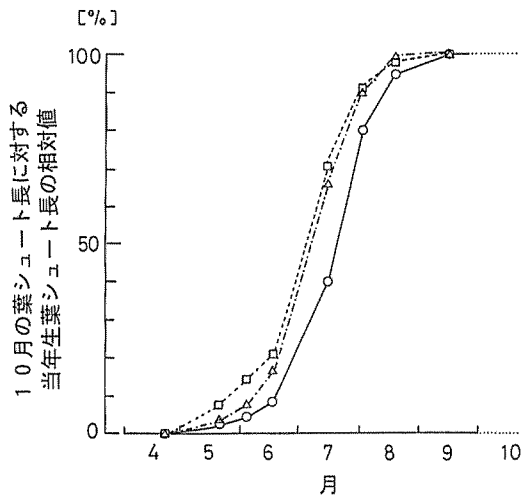


図-2-9. 1988 年における当年生葉シュートの伸長生長。  
地上高の異なる位置に展開した 3 つの当年生葉シュートについて, 9 月期の葉シュート長を 100 とし, 4 月から 9 月までの期間における葉シュート長を相対値によって示す。葉シュートの地上高は, ○: 16.3 m, △: 14.3 m, □: 12.7 m。

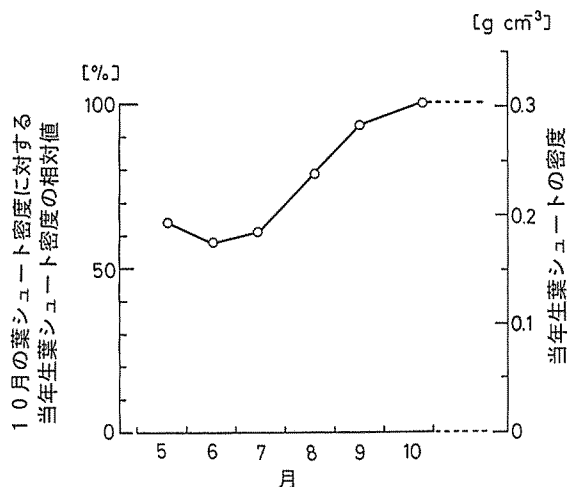


図-2-10. 1988年における当年生葉シュートの密度の変化。  
地上高16.3mの位置に展開した当年生葉シュートについて、10月期の葉シュート密度を100とし、4月から10月までの期間における葉シュート密度を相対値によって示す。

## 2-5. 調査プロットの葉量と当年生葉量の推定値について

安藤ら(1968)は、林齢の異なる多数のスギ人工林の葉量を調べ、20~25年生のスギ人工林の葉量は $23\sim 25\text{ t ha}^{-1}$ で、その後40年生位までは、 $17\sim 21\text{ t ha}^{-1}$ とやや低い値をとると報告している。本調査プロットの林齢は21~26年であり、その葉量は安藤らの結果とよく一致していた。

只木(1976)は、森林の葉量は林冠の閉鎖後に最大となり、その後は漸減することを指摘した。2-1に述べたように、Plot-1では1982年の調査プロット設定時に林冠がすでに閉鎖していたことを確認しているが、表-2-2に示した葉の現存量についてみると、1984年頃が最も大きかった。

1983年7月の伐倒調査によって得られた、個体の当年生葉の葉量( $w_{l,cur}$ : [kg tree<sup>-1</sup>])と生枝下高直径( $D_B$ : [cm])との相対生長関係((2-6)式)と、毎木調査によって得られたPlot-1内の各個体の $D_B$ の値とから、1983年の当年生葉量は、 $3.4\text{ t ha}^{-1}$ と推定された。この値は、(2-4)式による1983年のPlot-1の葉現存量推定値( $y_L=25.5\text{ t ha}^{-1}$ )の約15%に当たる。葉の現存量が変化しないと仮定すれば、スギ葉の平均寿命6年強と推定される。

しかし、図-2-10に示したように、当年生葉の重量測定が行なわれた7月下旬において、当年生葉シュートの密度は、当年生葉シュートが成熟する10月時の60%程度であった。従って、伐倒調査時における推定当年生葉量 $3.4\text{ t ha}^{-1}$ を0.6で除すことによって推定される10月頃の当年生葉量は、 $5.5\text{ t ha}^{-1}$ 程度と考えられる(表-2-2)。このとき、スギ葉の平均寿命は約5年程度と推定される。

Plot-1で簡単な観察を行なったところ、スギ葉の寿命は長いもので5~6年程度であった。これらのことから、林分葉量に占める当年生葉量の割合は、およそ20%程度であろうと考えられる。

## 2-6. 比葉面積の垂直的变化

KATSUNO and HOZUMI (1990)は、スギの幹から分岐する枝を1次枝と呼び、同一の1次

枝に付着する生葉のまとまりをクラスターと定義した。そして、クラスターの葉面積 ( $S_B$  : [cm<sup>2</sup>]) と葉重量 ( $W_B$  : [g]) の比として定義したクラスターレベルの比葉面積 ( $SLA_c$  : [cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>]) の値が、1次枝の着生する地上高 ( $h$ ) によって異なることを示した (KATSUNO and HOZUMI, 1990)。

樹高が  $H$  [m]、生枝下高が  $H_B$  [m] の個体について、地上高が  $h$  [m] である位置に1次枝が着生しているとき、この1次枝の樹冠内における相対着生位置 ( $R_h$ ) を次式、

$$R_h = \frac{H-h}{H-H_B} \quad (2-8)$$

$(0 \leq R_h \leq 1)$

のように定義しよう。 $R_h$  の値は、梢端位置では  $R_h=0$ 、生枝下高位置では  $R_h=1$  となり、樹冠内における1次枝の着生位置を、 $0 \leq R_h \leq 1$  の値で示す。

図-2-11は、Plot-1内に生育する、樹高の異なる3個体の、数本ずつの1次枝について、KATSUNO and HOZUMI (1990) が示した  $h$ ,  $H$ ,  $H_B$  の値から算出した  $R_h$  と  $SLA_c$  の関係を示している。 $SLA_c$  の値は梢端において最も小さく、樹冠中部にかけて増加し、樹冠中部から下部にかけては安定する傾向があり、個体のサイズによらず次式

$$SLA_c = \frac{b_s \cdot R_h}{1 + a_s \cdot R_h} \quad (2-9)$$

$a_s$  : 係数,  $a_s=19.05$

$b_s$  [cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>] : 係数,  $b_s=1536$

によってほぼ近似することができた。

## 2-7. 個体葉面積の垂直分布

2-3の伐倒調査木について、層別刈り取りによって得られた個体の各層葉量の分布から個体葉面積の垂直分布を、次のような手順で推定した。

個体  $i$  における、地上高  $h$  から  $h+\Delta h$  までの層における葉量を  $\Delta w_{L,i}(h)$  [g] とする。このとき、個体  $i$  の、この層の平均葉面積密度 ( $\gamma_i(h)$  : [dm<sup>2</sup> m<sup>-1</sup>]) は、次式

$$\gamma_i(h) = \Delta w_{L,i}(h) \cdot SLA_i(h + \Delta h/2) \cdot 10^{-2} \cdot \Delta h^{-1} \quad (2-10)$$

$SLA_i(h + \Delta h/2)$  [cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>] : 個体  $i$  の地上高 =  $h + \Delta h/2$  における比葉面積のように

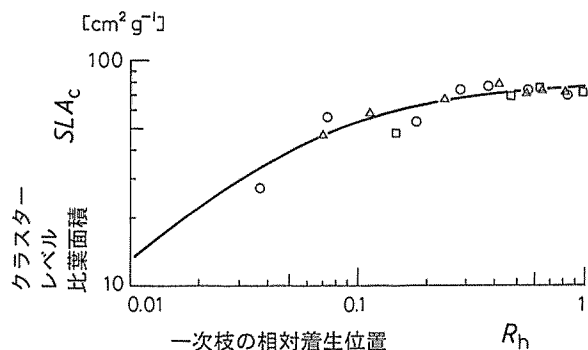


図-2-11. Plot-1内の樹高の異なる3個体における1次枝の相対地上高 ( $R_h$ ) とクラスターレベル比葉面積 ( $SLA_c$ ) の関係。図中の曲線は(2-9)式による近似を示す。○は  $H=17.63$  m, △は  $H=15.72$  m, □は  $H=14.77$  m の個体のデータ (KATSUNO & HOZUMI, 1990) を示す。

推定できる。

各層の  $SLA_i(h+\Delta h/2)$  の値は、(2-8) 式によって算出した  $R_i(h+\Delta h/2)$  の値を、(2-9) 式に代入することによって推定した。

伐倒調査木 TNO.=B-2 および TNO.=B-4 について、個体の葉面積密度の垂直分布を図-2-12 のヒストグラムに示す。葉面積密度  $\gamma_i$  の値は樹冠の中央よりやや梢端よりの位置で最大となっていた。

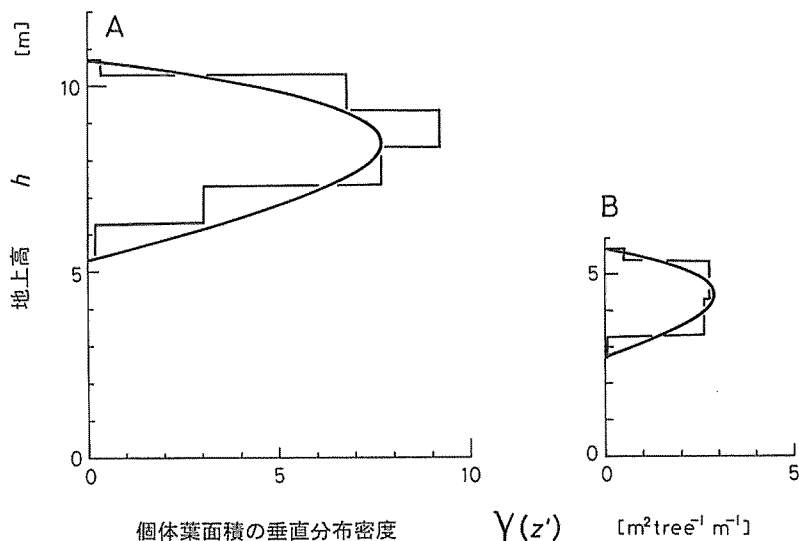


図-2-12. 伐倒調査木 2 個体に関する葉面積密度の垂直分布。  
 曲線は、(3-8) 式の葉面積密度分布曲線を示す。A : TNO.=B-2. B : TNO.=B-4.

### 3. 調査方法

#### 3-1. 門司・佐伯モデルに総光合成速度の推定法

MONSI and SAEKI (1953) が提唱した群落総光合成の推定モデルでは、以下の 3 つの仮定が設けられている。

仮定(1)：(門司・佐伯の光減衰モデル) 植物群落の葉層における光の減衰は、次式

$$I'/I_0 = \exp(-K \cdot F) \tag{3-1}$$

$I'$  [klx]：群落表面からの深さが  $z$  [m] の位置における水平照度

$I_0$  [klx]：群落上部の水平照度

$F$  [ha ha<sup>-1</sup>]：群落表面から深さ  $z$  の位置までの積算葉面積密度

$K$  [ha ha<sup>-1</sup>]：吸光係数

のような BEER-LAMBERT 式によって表わされる。(3-1) 式の仮定を導くにあたり MONSI and SAEKI (1953) は、光を通さない小さな葉が等しい傾きを持ち、水平面上の位置に関して、ランダムに分布しているようなモデル群落を考えた。

仮定(2)：(群落内の葉の葉面照度) 仮定(1)が成立するとき、林冠表面からの深さが  $z$  の位置に存在する葉の葉面照度 ( $I$  : [klx]) は、次式

$$I = I_0 \cdot K \cdot \exp(-K \cdot F) \tag{3-2}$$

によって示される。

(3-2) 式のモデルでは、同一地上高に存在するすべての葉は、同一の葉面照度を持つことが仮定される。

仮定(3)：単葉の光—光合成曲線は、樹冠を構成するすべての葉について等しく、次式 (TAMIYA, 1951)

$$p_g = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad (3-3)$$

$p_g$  [mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]：単葉の総光合成速度

$I$  [klx]：葉面照度

$a$  [klx<sup>-1</sup>]：係数

$b$  [mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> klx<sup>-1</sup>]：係数

によって与えられる。

以上の3つの仮定から、群落葉面積指数  $F^*$  [ha ha<sup>-1</sup>] を有する植物群落の群落総光合成速度 ( $P_g$ ：[kgCO<sub>2</sub> ha<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>]) は、次式

$$P_g = \int_{F=0}^{F^*} p_g \cdot dF = \int_{F=0}^{F^*} \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \cdot dF \quad (3-4)$$

$$= \int_{F=0}^{F^*} \frac{b \cdot I_0 \cdot K \cdot \exp(-K \cdot F)}{1 + a \cdot I_0 \cdot K \cdot \exp(-K \cdot F)} \cdot dF$$

$$= \frac{b}{K \cdot a} \cdot \ln \frac{1 + a \cdot K \cdot I_0}{1 + a \cdot K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F^*)} \quad (3-5)$$

のように計算される (門司・佐伯の群落光合成理論, MONSI and SAEKI, 1953)。

(3-5) 式によって群落総光合成速度 ( $P_g$ ) の値を計算するためには、葉面積指数  $F^*$ , (3-1) 式の吸光係数 ( $K$ ), および (3-3) 式の光—光合成曲線の係数  $a$  と  $b$  の値を知る必要がある。

### 3-2. 群落葉面積の垂直分布の推定

調査プロット (Plot-1) の吸光係数を推定する目的で、以下のような手順に従い、積算葉面積密度 ( $F(z)$ ：[ha ha<sup>-1</sup>]) の推定を行った。

#### 3-2-1. 個体葉面積の垂直分布モデル

$F(z)$  の値は、図-3-1 に示す個体葉面積の垂直分布モデルにもとづいて推定した。

樹高が  $H$  [m], 生枝下高が  $H_0$  [m] であって、葉面積  $u$  [m<sup>2</sup> tree<sup>-1</sup>] を持つ個体を考える。この個体の梢端から地表へむかう方向を正に取り、その深さを  $z'$  [m] ( $z' > 0$ ) と定義する。地上高 ( $h$ ：[m]) と  $z'$  の関係は、

$$H = z' + h \quad \text{または}$$

$$z' = H - h \quad (3-6)$$

である。

個体の梢端から深さ  $z'$  までの積算葉面積密度を  $f(z')$  [m<sup>2</sup> tree<sup>-1</sup>], 深さ  $z'$  から  $z' + dz'$  の間にある葉面積を  $df(z')$  [m<sup>2</sup> tree<sup>-1</sup>] と表そう。このとき、深さ  $z'$  における個体の葉面積密度 ( $\gamma(z')$ ：[m<sup>2</sup> tree<sup>-1</sup> m<sup>-1</sup>]) は

$$df(z') = \gamma(z') \cdot dz' \quad (3-7)$$

によって定義される。

図-3-1 の曲線は、次式

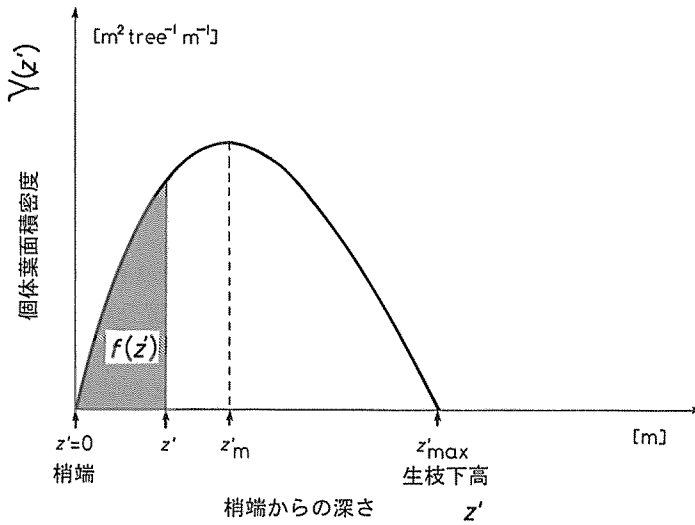


図-3-1. 個体葉量の垂直分布を表すB'-モデル。  
 図中の曲線は(3-8)式による、個体の梢端からの深さ(z')とその位置における個体の葉面積密度(γ(z'))の関係を示す。影をつけた部分の面積は、梢端からz'までの積算葉面積密度(f(z'))を表す。

$$\gamma(z') = 4 \cdot u \cdot \left\{ 1 - \left( \frac{z'_{\max} - z'}{z'_{\max}} \right)^2 \right\} \left( \frac{z'_{\max} - z'}{z'_{\max}} \right) \quad (3-8)$$

ただし、(0 ≤ z' ≤ z'\_{\max})

z'\_{\max} [m] : 個体の樹冠長、

$$z'_{\max} = H - H_B \quad (3-9)$$

のようなγ(z')-(z')の関係によって表わされる個体葉面積の垂直分布モデルを示す。このモデルは葉面積密度がベータ分布に従うことを仮定している。

(3-8)式は、宮浦・穂積(1982)が、個体葉重量の垂直分布を近似するために開発した次式、

$$\gamma_w(z') = 4 \cdot w_L \cdot \left\{ 1 - \left( \frac{z'}{z'_{\max}} \right)^2 \right\} \left( \frac{z'}{z'_{\max}} \right), \quad (0 \leq z' \leq z'_{\max}) \quad (3-10)$$

γ\_w(z') [kg tree⁻¹ m⁻¹] : 梢端からの深さz'の位置における個体の葉重量密度

w\_L [kg tree⁻¹] : 個体葉重量

によって示されるB-モデルの変形である。そこで(3-8)式を、個体葉面積の垂直分布を示すB'-モデルと呼ぶ。

(3-10)式から、個体の積算葉重量密度(f\_w(z') : [kg tree⁻¹])は、

$$\begin{aligned} f_w(z') &= \int_{z'=0}^{z'} \gamma_w(z') \cdot dz' \quad (0 \leq z' \leq z'_{\max}) \\ &= w_L \cdot \left[ 1 - \left\{ 1 - \left( \frac{z'}{z'_{\max}} \right)^2 \right\}^2 \right] \end{aligned} \quad (3-11)$$

のように導かれる。

B-モデルは、f\_w(z')がz'の増加に伴って増し、

$$z' = z'_{\max} \quad [m]$$

の深さで、個体の葉重量(w\_L : [kg tree⁻¹])に等しくなるように構成されている。この性質は、葉の垂直分布が、z'の有限な区間(0 ≤ z' ≤ z'\_{\max})に限られる事実を表わすのに都合が良い。B'-モデルにおいてもこの性質は保たれる。

分布のモードが現われるような  $z'$  の値を  $z'_m$  とすると  $z'_m$  の値は、

$$z'_m = \frac{\sqrt{3}}{3} \cdot z'_{\max} \quad (\text{B-モデル})$$

$$z'_m = \frac{3-\sqrt{3}}{3} \cdot z'_{\max} \quad (\text{B'-モデル})$$

となる。B-モデルでは、樹冠中央よりもやや下側に、B'-モデルでは、樹冠中央よりもやや上側に分布のモードが現れる。

図-2-12の曲線は、伐倒調査木の TNO.=B-2 および TNO.=B-4 について、(3-8) 式による葉面積密度の推定値を示している。(3-8) 式の曲線は、葉面積密度分布のモードが、樹冠の中央よりやや梢端側に現れる特徴によって、実際の葉面積密度の垂直分布をよく表した。

(3-8) 式の葉面積密度 ( $\gamma(z')$ ) を、 $z'=0$  から  $z'$  まで積分することにより、個体梢端から深さ  $z'$  までの積算葉面積密度 ( $f(z') : [m^2 \text{ tree}^{-1}]$ ) は、次式

$$\begin{aligned} f(z') &= \int_0^{z'} \gamma(z') \cdot dz' \quad (0 \leq z' \leq z'_{\max}) \\ &= u \cdot \left\{ 1 - \left( \frac{z'_{\max} - z'}{z'_{\max}} \right)^2 \right\}^2 \end{aligned} \quad (3-12)$$

のように計算できる (B'-モデルによる個体の積算葉面積密度の推定)。

B'-モデルによって  $f(z')$  を計算するためには、個体の樹冠長 ( $z'_{\max}$ ) と総葉面積 ( $u$ ) がわかればよい。

なお  $z' < 0$ 、および  $z' \geq z'_{\max}$  の範囲については次のように  $f(z')$  を定義する。

$$f(z') = 0 \quad (z' < 0) \quad (3-13)$$

$$f(z') = u \quad (z' \geq z'_{\max}). \quad (3-14)$$

### 3-2-2. 林分葉面積の垂直分布の推定

Plot-1 内の個体樹高の最大値 ( $H_{\max} [m]$ ) を通る水平面を林冠表面と定義する。林冠表面から地面方向への深さを  $z [m]$  と表わす。地上高 ( $h : [m]$ ) と  $z$  の関係は、

$$\begin{aligned} H_{\max} &= z + h \quad \text{または} \\ z &= H_{\max} - h \end{aligned} \quad (3-15)$$

$H_{\max} [m]$  : 林分内の個体樹高の最大値

である。

林冠表面から  $z$  までの積算葉面積密度  $F(z) [ha \text{ ha}^{-1}]$  は、次式

$$F(z) = 10^{-4} \cdot \sum_{i=1}^{N_T} f_i(z) / Q \quad (3-16)$$

$i$  : 個体番号 ( $i=1, 2, 3, \dots, N_T$ )

$N_T [no. \text{ plot}^{-1}]$  : 立木本数

$f_i(z) [m^2 \text{ tree}^{-1}]$  : 林冠表面から深さ  $z$  までの空間に含まれる個体  $i$  の葉面積

$Q [ha]$  : プロット水平投影面積,  $Q=0.04 \text{ ha}$ 。

のように、プロット内の全個体について個体の  $f_i(z)$  を足し合わせることで求められる。

図-3-2に示すように、林冠表面からの深さ  $z$  と、個体  $i$  の、梢端からこの位置までの深さ  $z'$  の関係は、

$$\begin{aligned} H_{\max} &= (z - z') + H_i \quad \text{または} \\ z &= z' + (H_{\max} - H_i) \end{aligned} \quad (3-17)$$



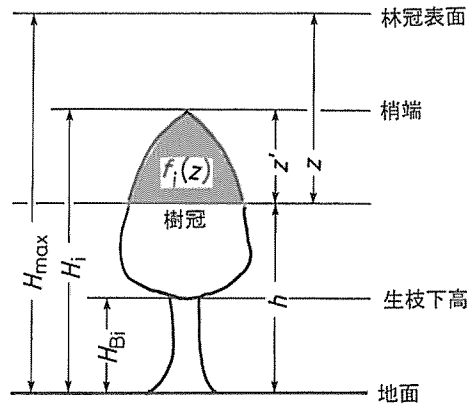


図-3-2. 林冠表面からの深さ ( $z$ ) と個体の梢端からの深さ ( $z'$ ) の関係。  
影をつけた部分に含まれる葉面積は、(3-15) 式中の  $f_i(z)$  で示される個体積算葉面積密度を表す。

$H_{\max}$  [m] : 林分内の個体樹高の最大値

$H_i$  [m] : 個体  $i$  の樹高,  $H_i \leq H_{\max}$

となる。

$f_i(z)$  の値を求めるために、まず (3-17) 式によって  $z$  の値を  $z'$  に換算した。得られた  $z'$  の値の範囲によって、(3-12), (3-13), (3-14) 式のいずれかを用いて、 $f_i(z)$  の値を得ることができた。

個体葉面積 ( $u_i$  : [ $\text{m}^2 \text{tree}^{-1}$ ]) の値は  $u_i$  と個体の生枝下高直径 ( $D_{B1}$  : [cm]) の関係(KAT-SUNO and HOZUMI, 1990),

$$u_i = 0.0812 D_{B1}^{2.73} \quad [\text{m}^2 \text{tree}^{-1}, \text{cm}] \quad (3-18)$$

によって推定した。各個体の  $D_{B1}$  は、毎木調査で得られた値を用いた。

このようにして得られた  $f_i(z)$  の値を (3-16) 式に代入して、調査プロット (Plot-1) の林冠表面からの積算葉面積 ( $F(z)$  : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) の値を 1983 年から 1988 年までの各年について推定した。

### 3-3. 樹冠内の相対照度の測定

1987 年 7 月、Plot-1 において、アントラセン ( $\text{C}_{14}\text{H}_{10}$ ) の光化学反応を利用するアントラセン法 (HAGIHARA *et al.*, 1982; 萩原ほか, 1985) による水平相対照度の測定を行った。

エチルアルコールに可溶性なアントラセンは、紫外線を吸収すると、エチルアルコールに不溶性なジアントラセン ( $(\text{C}_{14}\text{H}_{10})_2$ ) に変化する。アントラセンのエチルアルコール溶液 (アントラセン溶液) をガラスびんにつめ、野外に放置すると、溶液中のアントラセンの濃度 ( $C$  : [ $\text{mg l}^{-1}$ ]) は露光量 ( $I_E$  : [ $\text{E m}^{-2}$ ]) の増加に伴い、次式

$$C = C_0 \exp(-\mu \cdot I_E) \quad (3-19)$$

$C_0$  [ $\text{mg l}^{-1}$ ] : アントラセンの初期濃度

$\mu$  [ $\text{m}^2 \text{E}^{-1}$ ] : 比速度

のように、指数関数的に減少する (HAGIHARA *et al.*, 1982)。

萩原ほか (1985) によれば、初期濃度  $C_0$  の値が大きい場合ほど、(3-19) 式の実験的關係が成立する露光量の範囲は狭くなり、比速度 ( $\mu$ ) は大きくなる。従って、アントラセン法を用

いて露光量を測定する際には、露光量が(3-19)式の成立する範囲を越えない条件で、できるだけ  $C_0$  の大きいアントラセン溶液を用いるのがよいとされている。

そこで、本研究では、

A 溶液： $C_0=9.60 \text{ mg l}^{-1}$

B 溶液： $C_0=27.18 \text{ mg l}^{-1}$

のような2種類の溶液を用意し適宜使い分けた。アントラセン溶液は、4 ml ずつバイエルビン（日電理化）に分注し、漏れないように密封した。

1987年7月、Plot-1内の2個体を支柱とし、地上高1.3, 9.3, 10.3, …, 16.3 mの位置に、木綿の糸を水平に張った。これらの糸に各60個ずつのアントラセン溶液入りバイエルビンを約7 cmの間隔で設置し林冠内の露光量を調べた。同時に、樹冠の上方に15個ずつのバイエルビンを取りつけ、林外の露光量を測定した。取り付け作業中の露光量を測定するためにA溶液とB溶液について、それぞれ60個ずつのバイエルビンを15分間林床に放置した(コントロール)。

林外および16.3 mから13.3 mまでの各地上高にはA溶液を、12.3 m以下の各地上高にはB溶液を設置した。

アントラセン溶液の設置は1987年7月30日の15時45分から17時15分の間に行い、回収は翌7月31日の10時30分から11時15分の間に行なった。設置日の天候は、曇り時々晴れであった。

回収したアントラセン溶液の吸光度(A)は、分光光度計(Spectro Photometer-624: 日立製作所)を用いて、波長356.8 nmで測定した。

水平相対照度の値( $I'/I_0$ )は、次式(萩原ほか, 1985),

$$I'/I_0 = \left( \frac{\mu_A}{\mu} \right)^\epsilon \cdot \frac{\ln(A/A_C)}{\ln(A_0/A_{0C})} \quad (3-20)$$

$\mu_A$  [ $\text{m}^2 \text{E}^{-1}$ ] : A溶液の比速度

$\mu$  [ $\text{m}^2 \text{E}^{-1}$ ] : 測定点で使用されたアントラセン溶液の比速度

A : 測定点のアントラセン溶液の吸光度

$A_C$  : 測定点と同じ濃度のコントロール溶液の吸光度の算術平均値

$A_0$  : 林外に設置された溶液の吸光度の算術平均値

$A_{0C}$  : 林外露光量のコントロール(A溶液)の吸光度の算術平均値

$\epsilon=0.423$  : 萩原ほか(1985)

によって算出した。

平均水平相対照度( $I'(z)/I_0$ )は、各地上高60点の測定値の算術平均値とした。

### 3-4. 葉シュートの光合成速度と暗呼吸速度の測定

スギ葉シュートの光合成速度と暗呼吸速度の測定は、1982年11月から1983年12月まで、ほぼ1カ月に1度の割合で、赤外線ガス分析計を用い、通気法によって行なった。

測定試料としたスギ葉シュートは、Plot-1付近に位置する、胸高直径22.4 cm、樹高16.6 m、生枝下高8.3 mの試料木より、地上高15.3 mから9.3 mまでの異なる高さで採取した。測定試料の採取に際し、葉シュートの葉齢は考慮しなかった。採取した葉シュートは、水切りをして名古屋大学附属稲武演習林庁舎、または名古屋大学山地畜産実験実習施設の実験室に持ち帰り、36時間以内に光合成速度と暗呼吸速度の測定を行なった。

光合成測定試料は、実験室で再び水切りし、蒸留水をつめたガラス管に切り口を差し込ん

だ状態で、同化箱(容積=25×9×1 cm<sup>3</sup>)に封入した。同化箱に封入する葉シュートの葉面積は、0.1~1.0 dm<sup>2</sup>程度であった。

容積約 2 m<sup>3</sup> のバッグ内で、通気する空気の CO<sub>2</sub> 濃度を安定させ、流量 0.5 lmin<sup>-1</sup> で同化箱を通過させた。同化箱を通過する前後の空気について、赤外線ガス分析計 (URA-2S: 島津製作所) を用いて CO<sub>2</sub> 濃度を測定した。

林内平均気温 ( $T$ : [°C]) に水温を保った水中に、同化箱を沈めることによって、光合成速度と暗呼吸速度の測定温度を調節した。 $T$  の値は測定日以前 1 カ月間の地上高 1.3 m における最高気温と最低気温の算術平均値とした。

光源として、2 個のレフランプ (レフランプ DRF-500W: 松下電器産業) を同化箱の上方に設置した。レフランプを変圧器に接続し、電圧を調整することによって光量を変えた。同化箱直上の水平照度 ( $I_p$ : [klx]) は、照度計 (LI-188B: LICOR, またはデジタル照度計 T-1: ミノルタ) によって測定した。

測定に先立ち、 $I_p$  が約 50 klx の光条件で約 1 時間の前照射を行い、みかけの光合成速度 ( $p_n$ ) が安定するのを待った。次に、50 klx から 0.8 klx まで 8 段階に照度 ( $I_p$ ) を下げ、各照度条件で  $p_n$  と  $I_p$  の測定を行なった。 $p_n$  の測定後、同化箱に入射する光をさえぎって、暗呼吸速度 ( $r_F$ ) の測定を行なった。

みかけの光合成速度と暗呼吸速度の測定終了後、ただちに測定試料の生重量を測定した。測定試料は名古屋大学へ持ち帰り重量 ( $W_0$ : [g]) と葉面積 ( $S_0$ : [dm<sup>2</sup>]) を求めた。

測定試料の葉面積 ( $S_0$ ) は、次式 (KATSUNO and HOZUMI, 1988),

$$S_0/L_0 = 0.012 \text{ dm}^2 \text{ cm}^{-1} \quad (3-21)$$

を用いて、測定試料の葉シュート長 ( $L_0$ : [cm]) から推定した。

単位葉面積当たりのみかけの光合成速度 ( $p_n$ : [mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]) と暗呼吸速度 ( $r_F$ : [mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]) の値は、次式

$$p_n = \frac{V \cdot 60}{S_0} \cdot \frac{C_1 - C_2}{10^6} \cdot \frac{44.0100}{22.4207} \cdot \frac{2 \cdot SC}{C_1 + C_2} \cdot 10^3 \quad (3-22)$$

$$r_F = \frac{V \cdot 60}{S_0} \cdot \frac{C_2 - C_1}{10^6} \cdot \frac{44.0100}{22.4207} \cdot 10^3 \quad (3-23)$$

$V$  [l min<sup>-1</sup>] : 温度補正された流量

$S_0$  [dm<sup>2</sup>] : 測定試料の葉面積 (針葉表面積の総和の半分)

$C_1$  [ppm] : 同化箱入口の空気の CO<sub>2</sub> 濃度

$C_2$  [ppm] : 同化箱出口の空気の CO<sub>2</sub> 濃度

$SC$  [ppm] : Plot-1 内の標準 CO<sub>2</sub> 濃度

$SC = 380 \text{ ppm}$  (前田, 1983)

によって計算した。

(3-22) 式と (3-23) 式において、44.0100 は、CO<sub>2</sub> の分子量を、22.4207 は、標準状態の気体 1 モルの体積を示す。(3-22) 式中の  $(2 \cdot SC)/(C_1 + C_2)$  は光合成速度の CO<sub>2</sub> 濃度依存性を考慮した補正項 (戸塚, 1966) を示す。

葉シュートの総光合成速度 ( $p_g$ : [mgCO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]) は、次式

$$p_g = p_n + r_F \quad (3-24)$$

によって、計算した。

なお光合成速度の測定において、光が同化箱内へ入射する際に、同化箱をおおうアクリル板を通過するため、同化箱内の水平照度 ( $I'_p$ : [klx]) は同化箱直上の水平照度 ( $I_p$ : [klx])

の 86% に減衰していた。そこで、

$$I_p' = 0.86 I_p \quad (3-25)$$

によって、 $I_p$  の測定値を  $I_p'$  の値に補正し、 $I_p'$  の値を葉面照度 ( $I$ ) とした。

### 3-5. 日射量の測定

1982 年 11 月から 1983 年 12 月までの期間、Plot-1 の近くに位置するヒノキ林に日射量計 (LI-550B, LICOR) を設置し、1 時間ごとの林外積算量を測定した。

## 4. 結 果

### 4-1. 吸光係数

1983 年から 1988 年までの各年について、3-2 の方法によって推定された 1983 年、1985 年、1987 年の積算葉面積密度 ( $F(z)$ : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) の垂直分布を図-4-1 に示す。

林冠は時間の経過に伴い、ほぼ一定の深さ 12 m を保ったまま上方へ移動していた。1983 年から 1987 年までの期間において林冠内の葉面積の垂直分布のパターンはあまり変化せず、どの年においても、林冠表面、すなわち Plot-1 内の個体樹高の最大値 ( $H_{\max}$ : [m]) から約 6 m 下方で林分の葉面積密度の値が最大になっていた。葉面積指数 ( $F^*$ : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) の推定値は、1983 年は 18.2、1985 年は 17.0、1987 年は 17.3  $\text{ha ha}^{-1}$  であった。

図-4-2 は、林冠表面から深さ  $z$  [m] までの群落積算葉面積密度 ( $F(z)$ : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) と、アントラセン法によって 1987 年 7 月に測定された、 $z$  位置での平均水平相対照度 ( $I'(z)/I_0$ ) の関係を示している。この場合、相対照度を測定した 1987 年 7 月末には、同年春に展開した当年生葉シュートの伸長がかなり進んでいることを考慮し (図-2-9)、 $F(z)$  は、1988 年 5 月現在の推定値を用いた。

林冠内の相対照度 ( $I'/I_0$ ) は、積算葉面積密度 ( $F$ ) の増加に伴い、林冠表面から林冠の底部に向かって減少していた。 $I'/I_0$  と  $F$  の関係は、(3-1) 式

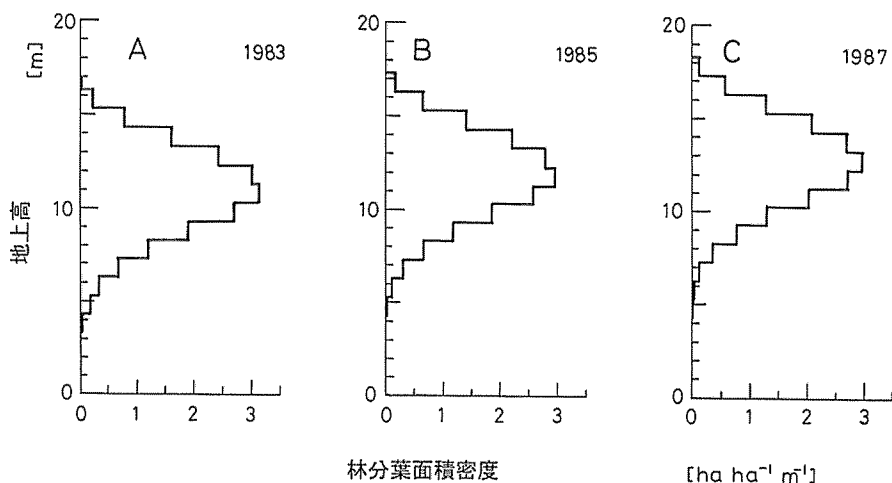


図-4-1. Plot-1 における林分葉面積密度の垂直分布。

個体葉面積の垂直分布として図 3-1 の  $B'$ -モデルを仮定し、毎木調査によって得られたプロット内全個体の樹高、生枝下高、生枝下高直径の値を用いることによって得られた。A: 1985 年 5 月。B: 1987 年 5 月。C: 1987 年 5 月。

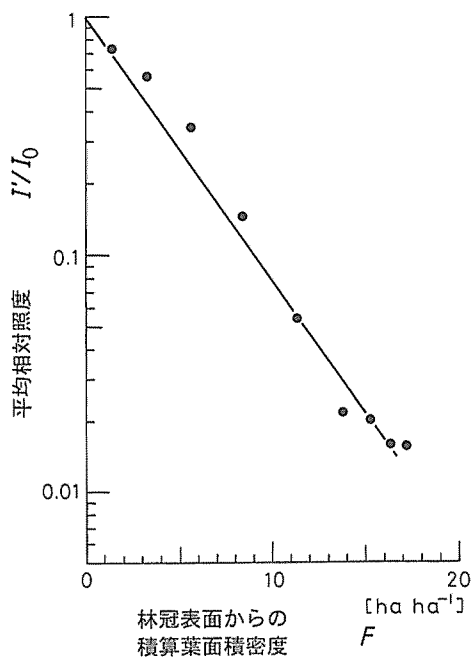


図-4-2. 林冠表面からの深さ ( $z$ ) における水平相対照度の平均値 ( $I'/I_0$ ) と林冠表面から  $z$  までの積算葉面積密度 ( $F$ ) の関係。  
 図中の直線は (3-1) 式による近似を、 $K$  は吸光係数を示す。 $F$  は 1988 年 5 月の推定値。 $I'/I_0$  は 1987 年 7 月の測定値。

$$I'/I_0 = \exp(-K \cdot F) \quad (3-1)$$

によって近似することができ、吸光係数 ( $K$ ) の値は、

$$K = 0.256 \text{ ha ha}^{-1}$$

と推定することができた。

#### 4-2. 葉シュートの暗呼吸速度

図-4-3A と図-4-3B は、それぞれ 1983 年 7 月と 1983 年 10 月における葉シュートの単位葉面積当たり暗呼吸速度 ( $r_F$  :  $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) と、試料の地上高の平均相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係を示している。

$I'/I_0$  の値は、(3-1) 式によって推定した。吸光係数  $K$  の値は、 $K = 0.256 \text{ ha ha}^{-1}$  (図-4-2) とした。相対照度を測定した 1983 年 7 月には、当年生葉シュートの展開がかなり進んでいたことを考慮し、積算葉面積密度 ( $F$  :  $\text{ha ha}^{-1}$ ) の値は、1984 年 5 月現在の推定値を用いた。

図-4-3A において、 $r_F$  の値は  $I'/I_0$  の増加に伴って大きくなり、林冠の上部に存在する葉シュートほど高い  $r_F$  を示していた。多くの測定月においてこのような傾向があった。

図-4-3A の曲線は、次式 (HAGIHARA and HOZUMI, 1977 b),

$$r_F = A_r \cdot (I'/I_0) + B_r \quad (4-1)$$

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

$B_r$  [ $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ] : 定数

による  $r_F - I'/I_0$  関係の近似を表わす。係数と定数の値は  $A_r = 1.86 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ,  $B_r = 0.719 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  であった。(4-1) 式は、 $r_F$  が  $I'/I_0$  の増加に伴って大きくなる様子

をよく表わしていた。

一方、図-4-3Bにおいては、 $r_F$  と  $I'/I_0$  との間には、明らかな関係が見られなかった。このような傾向は、1983年4月、10月、12月に観察された。

各測定月における単位葉面積当たり暗呼吸速度 ( $r_F$ : [ $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ]) の算術平均値 ( $r$ ) と、測定日以前1カ月間の林内平均気温である測定温度 ( $T$ : [ $^{\circ}\text{C}$ ]) の関係を、図-4-4に示す。

$r$  の値は、 $T$  の増加に伴って指数関数的に増加していた。しかし、図中の折れ線が示すように、 $T$  の増加に伴う  $r$  の増加の傾きは、高温域 ( $T \geq 10^{\circ}\text{C}$ ) と低温域 ( $T \leq 10^{\circ}\text{C}$ ) とでは異なる傾向があった (NINOMIYA and HOZUMI, 1981)。

1983年6月から8月までの期間と1983年9月から10月までの期間は、 $T$  の値が、ほぼ同程度であったが、6月から8月までの  $r$  の値は9月と10月の  $r$  の値よりかなり大きかった。これは、6月から8月にかけて展開する当年生葉シュートの呼吸速度がかなり高かったためと考えられる。

11月と12月の呼吸速度測定温度 ( $T$ ) は、1982年と1983年とではほとんど等しかった。しかし、1983年の11月と12月の平均暗呼吸速度 ( $r$ ) の値は、それぞれ、1982年の11月と12月の  $r$  よりも大きかった。

#### 4-3. 調査プロットの葉群呼吸速度の推定

##### 4-3-1. 単位時間当たりの葉群呼吸速度の推定

図-4-3Aに示したように、1983年4月、10月、12月をのぞく各測定月においては、単位葉面積当たりの暗呼吸速度 ( $r_F$ : [ $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ]) と葉の存在する地上高における平均相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係は、(4-1)式によって近似することができた。

また、図-4-2に示したように、 $I'/I_0$  の値は、林冠表面からの積算葉面積密度 ( $F$ : [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]) から(3-1)式によって推定することができた。

(3-1)式と(4-1)式から、単位土地面積当たり単位時間当たりの葉群呼吸速度 ( $R_F$ : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]) は、次式のように計算することができる (HAGIHARA and HOZUMI, 1977b)

$$R_F = \int_{F=0}^{F^*} \frac{10^6}{10^6} \cdot r_F \cdot dF$$

$$= \frac{A_F}{K} \{1 - \exp(-K \cdot F^*)\} + B_F \cdot F^* \quad (4-2)$$

$F^*$  [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]: 林分葉面積指数。

一方、図-4-3Bに示したように、1983年4月、10月、12月については、暗呼吸速度 ( $r_F$ ) と相対照度 ( $I'/I_0$ ) の間には明確な関係が見られなかった。そこで、これらの測定月については、 $r_F$  の値が  $I'/I_0$  によらず一定で

$$r_F = r$$

のように各測定月の測定試料の  $r_F$  の平均値 ( $r$ : [ $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ]) に等しいと仮定した。

このとき、葉群呼吸速度 ( $R_F$ : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]) の値は、次式

$$R_F = \frac{10^6}{10^6} \cdot r \cdot F^* \quad (4-3)$$

$F^*$  [ $\text{ha ha}^{-1}$ ]: 林分葉面積指数。

によって求めることができた。

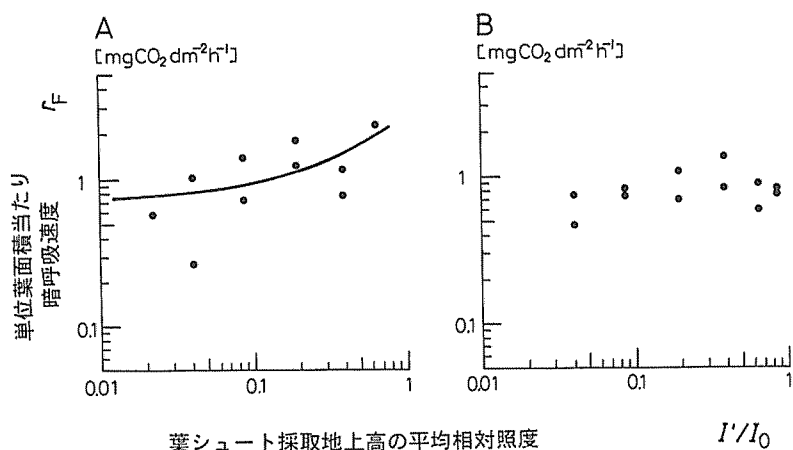


図-4-3. 葉シュートの暗呼吸速度 ( $r_F$ ) と葉の存在していた地上高の平均相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係。  
 $I'/I_0$  の値は、1984年5月の積算葉面積密度推定値 ( $F(z)$ ) と  $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$  を用い、(3-1) 式の関係 ( $I'/I_0 = \exp(-K \cdot F)$ ) によって推定した。A：1983年7月。B：1983年10月。

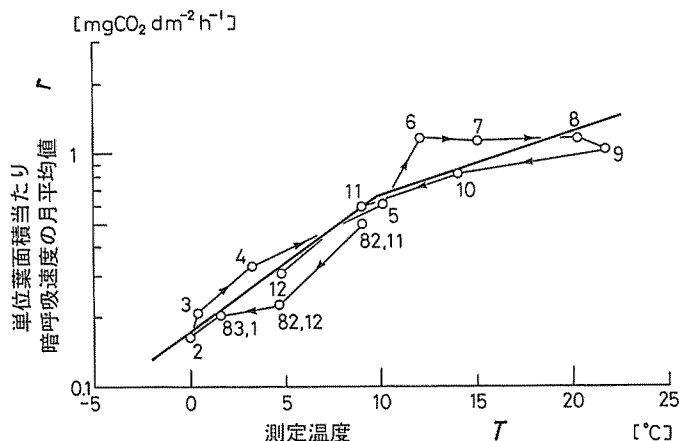


図-4-4. 単位葉面積あたり暗呼吸速度の各月平均値 ( $r$ ) と測定日以前1ヵ月間の平均気温である測定温度 ( $T$ ) の関係。  
 図中の数字は測定月を、矢印は時間の進みを示す。太い折れ線が示すように、高温域 ( $T \geq 10^\circ\text{C}$ ) と低温域 ( $T \leq 10^\circ\text{C}$ ) とでは、 $r-T$  関係の傾きは異なる。

#### 4-3-2. 日葉群呼吸量の推定

一日当たりの葉群呼吸量 ( $R_{\text{Fday}}$  :  $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$ ) は、次式

$$R_{\text{Fday}} = 24 \cdot R_F \tag{4-4}$$

によって算出された。(4-4) 式による  $R_{\text{Fday}}$  の推定値を、1982年11月から1983年12月までの各月について表-4-1 に示す。

1983年の11月と12月の一日当たり葉群呼吸量 ( $R_{\text{Fday}}$ ) の値は、それぞれ、1982年の11月と12月の  $R_{\text{Fday}}$  よりも大きかった。このことは、図-4-4 で示したように1983年11月と12月の単位葉面積あたり平均暗呼吸速度 ( $r$ ) の値が、それぞれ、1982年11月と12月の  $r$  より

も大きかったためである。

#### 4-3-3. 年間葉群呼吸量の推定

1983年の年間葉群呼吸量 ( $R_{Fyr}$ : [ $tCO_2 ha^{-1} y^{-1}$ ]) は次式、

$$R_{Fyr} = 10^{-3} \cdot \sum_{i=1}^{12} 30 \cdot R_{Fdayi} \quad (i=1, 2, \dots, 12) \quad (4-5)$$

$R_{Fdayi}$  [ $kgCO_2 ha^{-1} d^{-1}$ ]:  $i$ 月の日葉群呼吸量

によって推定された。

呼吸によって放出された  $CO_2$  が、次式



のようにデンプンの分解によって生じたと仮定すると、(4-5)式によって得られた年間葉群呼吸量は

$$162/246 \approx 0.614$$

をかけることによって、乾物量に換算される。乾物量に換算された1983年の年間葉群呼吸量 ( $R_{Fyr}$ ) の値は、 $58.5 t ha^{-1} y^{-1}$ であった。

#### 4-4. 光合成速度

##### 4-4-1. 葉シュートの単位時間あたり光合成速度

図-4-5は、1983年7月に、地上高12.3mで採取した葉シュート試料について、単位葉面積当たり総光合成速度 ( $p_g$ : [ $mgCO_2 dm^{-2} h^{-1}$ ]) と葉面照度 ( $I$ : [ $klx$ ]) の関係を示している。 $p_g$  は  $I$  の増加に伴って増加し、その後光飽和状態に達した。

図中の曲線が示すように、 $p_g$  と  $I$  の関係は、(3-3)式の光-光合成曲線 (TAMIYA, 1951)

$$p_g = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad (3-3)$$

によってよく近似され、係数の値は、 $a = 0.198 klx^{-1}$ 、 $b = 1.96 mgCO_2 dm^{-2} h^{-1} klx^{-1}$ であった。他の測定月においても、 $p_g$  と  $I$  の関係は、(3-3)式によってよく近似された。

図-4-6は、1983年7月の光合成測定試料について、(3-3)式の係数  $a$  と  $b$  の値と、試料が採取された地上高の平均相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係を示している。 $I'/I_0$  の値は、図-4-3A, Bと同様な方法で推定された。

これらの図において、係数  $a$  と  $b$  の値は試料によってやや異なるものの、 $I'/I_0$  の値とは無関係にほぼ一定であった。他の測定月においても同様の結果が得られた。

##### 4-4-2. 群落総光合成速度と林外照度の関係

吸光係数 ( $K = 0.256 ha ha^{-1}$ ) と、光-光合成曲線の係数  $a$ 、 $b$  の値、および葉面積指数 ( $F^*$ ) の値を(3-5)式

$$P_g = \frac{b}{K \cdot a} \cdot \ln \frac{1 + a \cdot K \cdot I_0}{1 + a \cdot K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F^*)} \quad (3-5)$$

に代入すると、群落総光合成速度 ( $P_g$ : [ $kgCO_2 ha^{-1} h^{-1}$ ]) は、林外照度 ( $I_0$ ) の関数として表わされる。

図-4-7は、1983年7月における  $P_g - I_0$  関係を示している。 $P_g$  は  $I_0$  の増加に伴い飽和型の曲線を描いて増加した。 $P_g$  の飽和値 ( $P_{gmax}$ ) は、



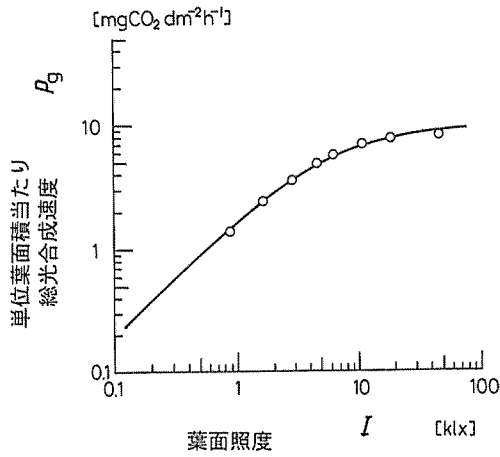


図-4-5. 単位葉面積当たりの総光合成速度 ( $P_g$ ) と葉面照度 ( $I$ ) の関係。  
 試料は、1983年7月、試料個体の地上高12.3mで採取した。図中の曲線は、(3-3)式  
 の光-光合成曲線を示す。

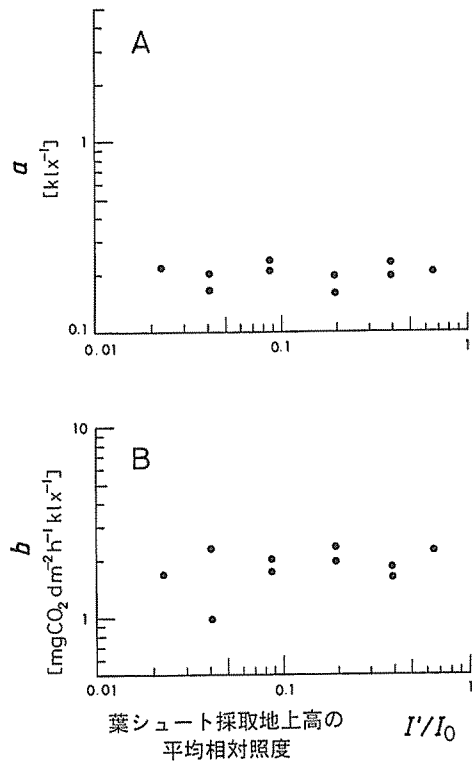


図-4-6. 光-光合成曲線 ((3-3) 式) の係数  $a$ 、 $b$  と、葉の存在していた地上高の平均相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係 (1983年7月)。  
 $I'/I_0$  の値は、1984年5月の積算葉面積密度推定値 ( $F(z)$ ) と  $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$  を用い、(3-1) 式の関係 ( $I'/I_0 = \exp(-K \cdot F)$ ) によって推定した。

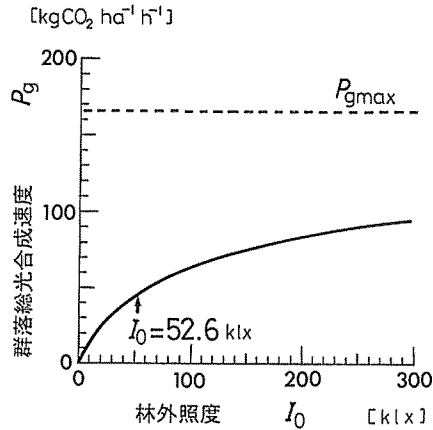


図-4-7. 群落総光合成速度と林外照度との関係 (1983年7月).  
 図中の曲線は(3-5)式による. 係数および定数の値は,  $a=0.203 \text{ klx}^{-1}$ ,  $b=1.87 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ,  $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ ,  $F^*=18.0 \text{ ha ha}^{-1}$ . 図中の矢印は1983年7月の林外照度最大値 ( $I_0=52.6 \text{ klx}$ ) を, 破線は群落総光合成速度の潜在的な最大値 ( $P_{gmax}=166 \text{ kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) のレベルを示す.

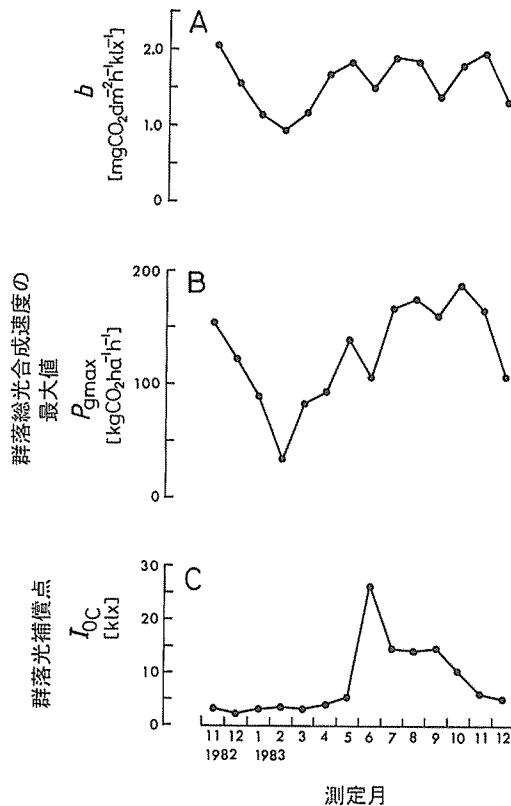


図-4-8. 光-光合成曲線 ( $p_g = b \cdot I / (1 + a \cdot I)$ , (3-3)式)の係数  $b$  の各月平均値, 群落総光合成速度の最大値(潜在的な最大値,  $P_{gmax}$ ), および群落補償点 ( $I_{0c}$ ) の季節変化 (1982年11月~1983年12月).  
 A: 係数  $b$  の季節変化. B:  $P_{gmax}$  の季節変化. C:  $I_{0c}$  の季節変化.

$$P_{g\max} = P_g)_{I_0 \rightarrow \infty} = \frac{b \cdot F^*}{a} \quad (4-7)$$

によって与えられる。 $P_{g\max}$  の値を群落総光合成速度の潜在的な最大値と呼ぶ。1983年7月の計算例では、 $P_{g\max}$  の値は、 $166 \text{ kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$  であった。

また、 $P_g$  の値は、 $I_0$  が十分に小さいとき、

$$P_g \approx b \cdot I_0 \quad (4-8)$$

のように、林外照度 ( $I_0$ ) に比例して増加していた。

図-4-7の矢印は、1983年7月における林外照度の最大値 ( $I_0 = 52.6 \text{ klx}$ ) を示している。このとき、群落総生産速度 ( $P_g$ ) の値は  $50 \text{ kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$  より少なく、 $P_g$  の潜在的な最大値 ( $P_{g\max}$ ) の30%にも満たなかった。

図-4-8Aは  $P_{g\max}$  の季節変化を、図-4-8Bは  $b$  の値の季節変化を示している。 $P_{g\max}$  と  $b$  の値は、ともに1983年の2月に最も小さくなり、7月まで増加し、その後11月まで高い値を保つ傾向が見られた。このことから、林外照度 ( $I_0$ ) が同じ条件下では、群落総生産速度 ( $P_g$ ) の値は冬季に最も低く、夏季からに秋季かけて最も高くなっていると予測できる。

$P_g$  の値が葉群呼吸速度 ( $R_f$  : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]) と等しくなるような林外照度の値を群落光補償点 ( $I_{0c}$  : [ $\text{klx}$ ]) と呼ぼう。1983年7月の計算例では、 $I_{0c}$  の値は  $14.7 \text{ klx}$  であり、林外照度 ( $I_0$  : [ $\text{klx}$ ]) が  $I_{0c}$  を上回る時間帯は、午前7時から午後5時の間であった。

図-4-8Cは、群落光補償点 ( $I_{0c}$ ) の季節変化を示している。 $I_{0c}$  は、11月から5月までの期間はほぼ  $10 \text{ klx}$  未満と低く、6月に急激に上昇して  $25 \text{ klx}$  に達し、7月から9月まではほぼ  $15 \text{ klx}$  前後であった。

群落光補償点が6月に急激に大きくなっていったことは、図-4-4に示したように1983年6月の光合成測定試料が高い呼吸速度を示していたことと関連がある。

#### 4-4-3. 日群落総生産量の推定

図-4-7のような  $P_g - I_0$  関係と、日射量の測定によって得られた1時間毎の林外照度の値を用いて、各月の1時間毎の群落総光合成速度 ( $P_{gj}$  : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ],  $j$  : 時刻,  $j=0, 1, 2, \dots, 23$ ) の値を推定した。

Plot-1における日群落総生産量 ( $P_{g\text{day}}$  : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ]) は、次式

$$P_{g\text{day}} = \sum_{j=0}^{23} P_{gj} \quad (j : \text{時刻}, j=0, 1, \dots, 23) \quad (4-9)$$

$P_{gj}$  [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ] : 時刻  $j$  における群落総光合成速度

のように推定した。各月の  $P_{g\text{day}}$  と平均日射量 ( $RD_{\text{day}}$  : [ $\text{Cal ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ]) の値を表-4-1に示す。

1983年12月の日群落総生産量 ( $P_{g\text{day}}$ ) の値は、1982年12月の  $P_{g\text{day}}$  の50%程度であった。このことは、1983年12月の平均日射量 ( $RD_{\text{day}}$ ) が、1982年12月の  $RD_{\text{day}}$  の50%程度であったことによると考えられる。

図-4-9A, B, Cはそれぞれ、林内の月平均気温 ( $T$  : [ $^{\circ}\text{C}$ ]), 平均日射量 ( $RD_{\text{day}}$ ), および日群落総生産量 ( $P_{g\text{day}}$ ) の季節変化を示している。 $T$  の値は、8-9月に最も高く、2月に最も低くなっていた。 $RD_{\text{day}}$  は5月に最も高く、12-1月に最も低くなっていた。

$P_{g\text{day}}$  の値は、気温の低い2月に最も小さくなり、日射量の高い5月に最高値を示し、6月にはやや低く、7月から11月にかけてゆるやかに減少していた。

図-4-10は各月における1日当たり日射量 ( $RD_{\text{day}}$  : [ $\text{Cal ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ]) と日群落総生産量

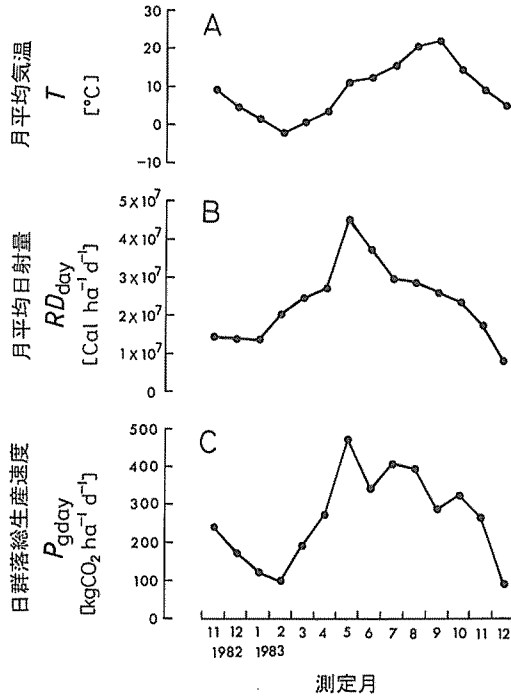


図-4-9. 月平均気温 ( $T$ ), 1日当たり日射量の月平均値 ( $RD_{\text{day}}$ ), および日群落総生産量 ( $P_{\text{gday}}$ ) の季節変化 (1982年11月~1983年12月).  
 A:  $T$  の季節変化. B:  $RD_{\text{day}}$  の季節変化. C:  $P_{\text{gday}}$  の季節変化.

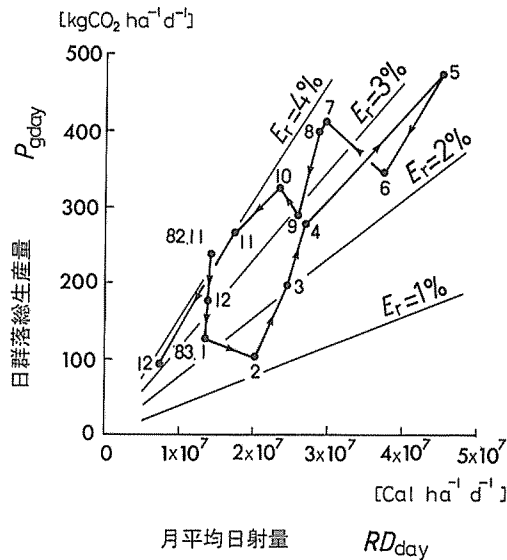


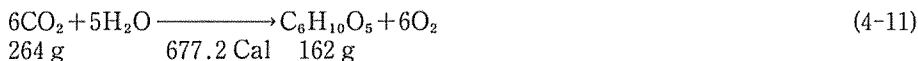
図-4-10. 日群落総生産量 ( $P_{\text{gday}}$ ) と1日当たり日射量の月平均値 ( $RD_{\text{day}}$ ) の関係 (1982年11月~1983年12月).  
 図中の数値は測定月を, 矢印は時間の経過を示す. また図中の4本の細い直線は, (4-10)式によって求められるエネルギー効率 ( $E_r$ ) の値が, 1, 2, 3, 4%となるような  $P_{\text{gday}}$  と  $RD_{\text{day}}$  の関係を示す.

( $P_{gday}$  :  $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$ ) の関係を示している。図中の直線の傾きは、次式

$$E_r = \frac{P_{gday} \cdot 677.2}{RD_{day} \cdot 264} \cdot 10^2 \quad (4-10)$$

によって定義されるエネルギー効率 ( $E_r$  : [%]) を示す。

(4-10) 式において、677.2/263 は、光合成によって固定された  $\text{CO}_2$  が、次式



のように、デンプンに変化し、677.2 Cal のエネルギーが固定されるという仮定を示す。

図-4-10 において、エネルギー効率は1983年11月の4.3%が最大であり、2月の1.3%が最小であった。1982年12月は、1983年12月よりも  $RD_{day}$  の値は、約2倍大きかったが、エネルギー効率 ( $E_r$ ) の値は両年とも約3.3%程度で大きな違いはみられなかった。

#### 4-4-4. 年間群落総生産量の推定

1983年各月の一日当たり群落総生産量 ( $P_{gdayi}$ ) から、年間群落総生産量 ( $P_{gyr}$  :  $[\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$ ) は次式、

$$P_{gyr} = 10^{-3} \cdot \sum_{i=1}^{12} 30 \cdot P_{gdayi} \quad (i=1, 2, \dots, 12) \quad (4-12)$$

$P_{gdayi}$   $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$  :  $i$  月の日群落総生産量

によって、

$$P_{gyr} = 98.8 \text{ tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$$

と推定された。

(4-11) 式を仮定して、 $P_{gyr}$  の値を乾物量に換算すると  $60.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  となった。この値は、TADAKI and KAWASAKI (1966)、只木ほか (1965, 1967) が積み上げ法によって推定した5年生から34年生のスギ人工林の年間群落総生産量値、 $52.6 \sim 84.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  の範囲にあった。

年間のエネルギー効率は、2.8%で、TADAKI and KAWASAKI (1966) が5年生スギ人工林について推定したエネルギー効率3.1%より、やや小さかった。

#### 4-5. 日群落剰余生産量と年間剰余生産量の推定

各月の日群落剰余生産量 ( $P_{sday}$  :  $[\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}]$ ) は、次式

$$P_{sday} = P_{gday} - R_{fday} \quad (4-13)$$

のように定義される。(4-13) 式によって算出した各月の  $P_{sday}$  の値を、表-4-1 に示す。

日群落剰余生産量 ( $P_{sday}$ ) は、1982年11月から1983年5月までは

$$P_{sday} > 0$$

であったが1983年6月から12月までは、11月をのぞいて

$$P_{sday} < 0$$

であった。

$P_{sday}$  が最大となったのは、一日当たりの日射量が最大になった1983年5月であった。 $P_{sday}$  が最小となったのは、当年生葉が展開して間もない1983年6月であった。

1983年11月と12月の日群落剰余生産量 ( $P_{sday}$ ) の値は、1982年11月と12月の  $P_{sday}$  よりも小さかった。これは、1983年11月と12月において、単位葉面積当たりの暗呼吸速度の値が、測定温度の等しかった1982年よりも高かった (図-4-4) ことと、1983年12月の日射

表-4-1. 1982年11月から、1983年12月までの各月における、光合成および呼吸速度の測定温度 ( $T$ 、測定日以前1ヶ月間の林内平均気温)、葉群呼吸量と群落総生産速度の推定に用いた葉面積指数 ( $F^*$ ) の値、月平均日射量 ( $RD_{\text{day}}$ ) の値、および日葉群呼吸量 ( $R_{F\text{day}}$ )、日群落総生産量 ( $P_{g\text{max}}$ )、日群落剰余生産量 ( $P_{s\text{day}}$ ) の推定値。

月	$T$ [°C]	$F^*$ [ha ha <sup>-1</sup> ]	$RD_{\text{day}}$ [Cal ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	$P_{g\text{day}}$ [kgCO <sub>2</sub> ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	$R_{F\text{day}}$ [kgCO <sub>2</sub> ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	$P_{s\text{day}}$ [kgCO <sub>2</sub> ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]
1982年11月	9.1	18.2	$1.43 \times 10^7$	240	158	82.4
12月	4.7	18.2	$1.39 \times 10^7$	177	89.4	87.6
1983年1月	1.6	18.2	$1.36 \times 10^7$	127	84.3	42.5
2月	0.0	18.2	$2.03 \times 10^7$	101	68.6	32.4
3月	0.4	18.2	$2.46 \times 10^7$	197	84.7	112
4月	3.3	18.2	$2.70 \times 10^7$	276	145	131
5月	11.1	18.2	$4.52 \times 10^7$	474	211	263
6月	12.2	18.0	$3.74 \times 10^7$	342	537	-194
7月	15.2	18.0	$2.95 \times 10^7$	411	483	-72.7
8月	20.4	18.0	$2.86 \times 10^7$	396	467	-71.5
9月	21.8	18.0	$2.59 \times 10^7$	287	370	-82.5
10月	14.1	18.0	$2.34 \times 10^7$	324	353	-28.1
11月	9.1	18.0	$1.74 \times 10^7$	264	238	25.9
12月	4.8	18.0	$7.32 \times 10^6$	94.1	137	-43.3

量が小さかったことによる。

1983年の年間群落剰余生産量 ( $P_{syr}$  : [t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>]) は、

$$P_{syr} = P_{gyr} - R_{Fyr} \quad (4-14)$$

$$P_{gyr} = 60.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1} \text{ ((4-12) 式による推定値)}$$

$$R_{Fyr} = 58.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1} \text{ ((4-5) 式による推定値)}$$

によって、

$$P_{syr} = 2.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$$

と推定された。この値は、表-2-2 に示した 1983 年から 1984 年にかけての現存量増加量 ( $\Delta y$ )

$$\Delta y = 8.29 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$$

を下回っていた。

1983年における年間総生産量 ( $P_{gyr}$ )、年間葉群呼吸量 ( $R_{Fyr}$ )、および年間剰余生産量 ( $P_{syr}$ ) の値を表-4-2 にまとめる。

表-4-2. Plot-1における1983年の年間群落生産量 ( $P_{gyr}$ )、年間葉群呼吸量 ( $R_{Fyr}$ )、および年間群落剰余生産量 ( $P_{syr}$ ) の値。

		[t ha <sup>-1</sup> y <sup>-1</sup> ]
年間群落総生産量	$P_{gyr}$	60.6
年間葉群呼吸量	$R_{Fyr}$	58.5
年間群落剰余生産量	$P_{syr}$	2.1

## 5. 考 察

## 5-1. 年間剰余生産量の推定値について

HAGIHARA and HOZUMI (1983) は、18年生ヒノキ人工林の年間群落総生産量を光合成法と積み上げ法の両方法によって推定し、同林分における物質収支を明らかにした。HAGIHARA and HOZUMI (1983) によれば、年間群落総生産量の両方法による推定値はほぼ等しく、積み上げ法では  $41.2 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、光合成法では  $43.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  であった。また総生産量の60%は葉群呼吸量を含む林木の呼吸によって消費され、6%は林冠を構成する枝葉の更新に、37.5%は林木の肥大生長などによる現存量の増加に分配されていた。

本研究における21年生スギ人工林 (Plot-1) の年間葉群呼吸量 ( $R_{F_{yr}}$ ) の推定値は、 $58.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  であり、年間群落総生産量 ( $P_{gyr}$ ) の推定値  $60.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  に対する葉群呼吸による消費の割合は96.5%にのぼる。この値は、HAGIHARA and HOZUMI (1983) らが調べた葉群呼吸消費の割合が37.3%であったことと比較して極めて大きい。

林木は、生長と生長や樹体の維持に必要なすべてのエネルギーを光合成によってまかなっている。積み上げ法の概念 (OGAWA, 1977) および HAGIHARA and HOZUMI (1983) の解析は、物質収支の立場から、エネルギー収入項としての総生産量がエネルギー支出項としての現存量増加量、葉群呼吸量、非同化部呼吸量、枯死量、被食量の総和に等しいことを示している。

しかし、本研究において得られた年間剰余生産量 ( $P_{syr}$ ) の値は、 $2.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  であった。この値は年間群落総生産量 ( $P_{gyr}$ ) のわずか3.5%であり、表-2-2に示したPlot-1の1983年から1984年の現存量増加量  $8.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  を下回っていた。従って、 $P_{syr}$  の値は、物質収支の立場から、非同化部呼吸、枯死、被食、現存量増加のエネルギー支出をまかなうには過小であると結論できる。

図-5-1は、年間剰余生産量の垂直分布を示している。地上高11.3m未満では、年間の剰余生産量の推定値は負であった。1984年5月現在の林分葉面積垂直分布から算出される地上高11.3m以下の葉面積は、約  $8.46 \text{ ha ha}^{-1}$  である。このことは、樹冠の下部に位置する林分葉量の約半量の葉は、林木の生長や樹体の維持に全く寄与せず、エネルギーの消費のみを行っているということを示す。

このように本研究における  $P_{syr}$  の推定値が小さかったことは、(4-14)式における  $P_{syr}$  の定義から、本研究における年間群落総生産量 ( $P_{gyr}$ ) の推定が過小であったか、もしくは年間葉群呼吸量 ( $R_{F_{yr}}$ ) の推定が過大であったことを示唆している。

## 5-2. 葉群呼吸量推定における問題点

本研究における年間葉群呼吸量 ( $R_{F_{yr}}$ ) の推定値は  $58.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  であった(表-4-2)。この数値を、表-2-2に示した1983年5月における葉の現存量の推定値 ( $y_L = 25.6 \text{ t ha}^{-1}$ ) と比較すると、1年間の葉群呼吸による乾物消費量は、葉の現存量の2.3倍にのぼる。

林冠を構成するすべてのスギ葉シュートが1年間を通じて等しい呼吸速度を持っていたと仮定すると、葉シュートの平均呼吸速度は  $R_{F_{yr}}/y_L$  によって、 $0.431 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  と計算される。

只木ほか(1965)は、九州地方に生育する11年生から49年生のスギ人工林を材料として、年間葉群呼吸量 ( $R_{F_{yr}}$ ) の推定を行なった。これらのスギ人工林の葉現存量 ( $y_L$ ) の値は、 $16.5 \sim 25.6 \text{ t ha}^{-1}$ 、 $R_{F_{yr}}$  の推定値は  $26.2 \sim 52.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  であり、1年間の葉群呼吸量による乾物

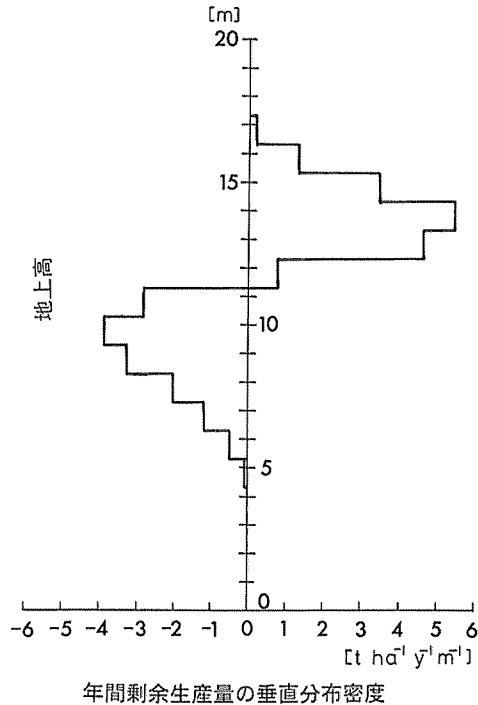


図-5-1. 1983年における年間剰余生産量の垂直分布.

図形が中心線よりも右側にある地上高では、年間剰余生産量の値は正であり、中心線よりも左側にある地上高では、年間剰余生産量の値は負である。右側の図形の面積から、左側の図形の面積を差し引くと年間群落剰余生産量 ( $P_{\text{Syr}}=2.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ ) を得る。

消費量は、葉現存量の1.6~2.1倍であった。このとき、葉の平均呼吸速度は、 $0.300 \sim 0.386 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ となる。

只木ほか(1965)の調査林分の年平均気温は $11 \sim 23^\circ\text{C}$ であり、本研究の調査プロット(Plot-1)の年平均気温( $8.8^\circ\text{C}$ )よりもかなり高い。呼吸速度は、温度が高くなると増加する傾向がある(図-4-4)ことを考慮すると、本研究における年間葉群呼吸量の推定値は、只木らの推定値より大きい。

萩原(1973)は、9年生のクロマツにおいて、1年生針葉の単位重量当たり暗呼吸速度は2年生の針葉よりも高かったと述べている。

本研究では、葉の呼吸速度の測定材料は、主に樹冠の外側より採取し、試料の葉齢を考慮しなかった。若い葉は光環境のよい樹冠の外側に形成されるから、樹冠の外側で採取した葉シュートは、主に葉齢の若いもので占められていたと考えられる。

Plot-1において簡単な観察を行なったところ、スギ葉シュートの寿命は長いものでは5~6年に及んでいた。萩原(1973)のクロマツのように、スギ葉シュートの呼吸速度が加齢に伴って減少すると考えると、試料葉シュートの葉齢を考慮しなかった本研究の葉群呼吸推定値は過大である可能性が高い。

このことについてさらに考えるためには、加齢に伴う葉の呼吸速度の変化について調べる必要がある。



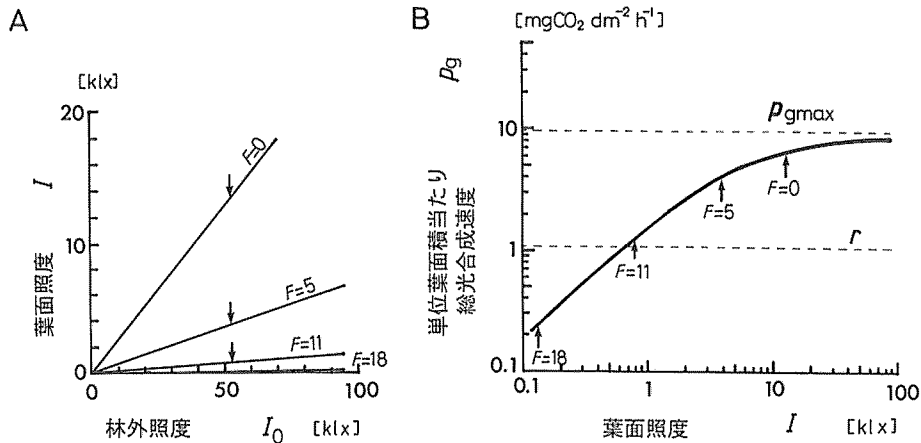


図-5-2. 1983年7月における、林冠内の葉の葉面照度 ( $I$ ) と光—光合成曲線。  
 A : 林冠表面からの積算葉面積密度 ( $F$ ) が、 $F=0, F=5, F=11, F=18 \text{ ha ha}^{-1}$  であるような位置における葉面照度と林外照度 ( $I_0$ ) との関係。各直線は (3-2) 式による 1983年7月の計算例 ( $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ ) を、矢印は同月の林外照度の最大値 ( $I_0=52.6 \text{ klx}$ ) における葉面照度の値を示す。B : 1983年7月の群落総光合成速度の推定に用いられた葉シュートの光—光合成曲線の形状。曲線は平均係数値 ( $a=0.203 \text{ klx}^{-1}, b=1.87 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) を用いて描いた光—光合成曲線 ( $p_g = b \cdot I / (1 + a \cdot I)$ ), (3-3) 式)。図中の矢印は、同月の林外照度が最大値 ( $I_0=52.6 \text{ klx}$ ) である場合の、 $F=0, F=5, F=11, F=18 \text{ ha ha}^{-1}$  における葉面照度を示す。図中の上側の破線は光合成速度の飽和値 ( $p_{gmax}=9.21 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) を、下側の破線は平均暗呼吸速度 ( $r=1.11 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) のレベルを示す。

### 5-3. 群落総生産量推定における問題点

#### 5-3-1. 林冠内における葉シュートの総光合成速度と林外照度の関係

図-4-7 に示したように、1983年7月の群落総光合成速度 ( $P_g$  : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]) の値は、林外照度が最大になる時刻においても  $P_g$  の潜在的な最大値 ( $P_{gmax}$  : [ $\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]) の 30% に満たなかった。

図-5-2A は林外照度 ( $I_0$ ) と葉面照度 ( $I$ ) の関係を示している。 $I$  の値は、 $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$  とし、(3-2) 式によって、 $F=0, 5, 11, 18 \text{ ha ha}^{-1}$  の場合について計算した。図中の矢印は 1983年7月の  $I_0$  の最大値 ( $I_0=52.6 \text{ klx}$ ) を示している。

林冠内の葉面照度 ( $I$ ) は林外照度 ( $I_0$ ) に比例して増加し、葉面照度の最大値は  $F=0 \text{ ha ha}^{-1}$  であるような林冠表面に存在する葉シュートにおいて約  $13.5 \text{ klx}$ 、 $F=18 \text{ ha ha}^{-1}$  であるような林冠底部の葉シュートにおいて約  $0.134 \text{ klx}$  であった。

図-5-2B は、1983年7月の群落総光合成速度 ( $P_g$ ) の計算において仮定された葉シュートの光—光合成曲線 (3-3) 式の形状を示している。(3-3) 式の係数  $a, b$  の値は、1983年7月の平均値 ( $a=0.203 \text{ klx}^{-1}, b=1.87 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ ) とした。また、図中の矢印は、群落内の  $F=0, 5, 11, 18 \text{ ha ha}^{-1}$  の位置にある葉について、林外照度 ( $I_0$ ) の値が、 $I_0=52.6 \text{ klx}$  である場合の葉面照度の値を示している。

図-5-2B において、 $p_g$  は  $I > 50 \text{ klx}$  のとき光飽和状態になり、このときの光合成速度は、

$$p_{gmax} = b/a = 9.21 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$$

であった。

しかし矢印の位置は、 $I_0$  が一日の最大値 ( $I_0=52.6 \text{ klx}$ ) に達する正午ごろにおいても、林冠内には光合成速度が光飽和状態に達する葉シュートが存在しないことを示している。

群落総光合成速度の最大値 ( $P_{gmax}$ ) は、林冠を構成するすべての葉が、光飽和状態に達する場合に実現する。図-5-2B で、林外照度が最大になる正午ごろにおいても、Plot-1 の群落総光合成速度 ( $P_g$ ) の値が  $P_{gmax}$  をはるかに下回っていたことは、光飽和状態に達する葉シュートが林冠内に存在しないということからよく理解できる。

### 5-3-2. 光合成速度測定における葉面照度の値について

図-5-2A に示したように、林冠内における葉面照度の値は、葉の光合成速度が飽和する照度よりも、かなり低くなっていた。

MONSI and SAEKI (1953) によれば、樹冠内の葉の葉面照度 ( $I$ ) の推定式である (3-2) 式は、 $\Delta F$  の葉面積を含む薄い葉層を通過する際に減衰した光 ( $-\Delta I' > 0$ ) が  $\Delta F$  の葉面積によって吸収されると考え、

$$\begin{aligned} I &= \frac{-\Delta I'}{\Delta F} \Big)_{\Delta F \rightarrow 0} \\ &= \frac{I'(F) - I'(F + \Delta F)}{\Delta F} \Big)_{\Delta F \rightarrow 0} \end{aligned} \quad (5-1)$$

のようなモデルから導かれた。

同化箱を用いて葉の光合成速度を測定する際、葉が平面をなす広葉樹や、カラマツ、ヒノキなどの針葉樹においては、葉面が光源に対して垂直になるように葉を配置すれば、(3-2) 式によって定義される葉面照度 ( $I$ ) は、光合成速度の測定の際に得られる照度の測定値に等しい。

しかし、本研究の材料であるスギでは、刺状の針葉が螺旋状に木部を取り巻いている。従って、本研究において行ったように、同化箱を用いてスギの光合成速度を測定するとき、針葉表面のすべての部分を光源に対して垂直に向けることは困難である。

このとき、各針葉上の葉面照度は、針葉によって、また一針葉の中でも光源に対して、垂直な面をなす部分とそうでない部分とでは異なるであろう。多くの場合、これらの針葉表面上の葉面照度の値は、光合成速度の測定の際に得られた照度よりも低いと考えられる。

従って、同化箱内におけるスギ針葉表面の葉面照度を推定し、群落光合成の推定に及ぼす影響を定量的に吟味することが必要である。

### 5-3-3. 葉シュートの加齢に伴う総光合成速度の減少

5-2 で述べたように、本研究では、光合成の測定試料の葉齢を考慮しなかった。

田淵ほか (1981) は、5年生の伏条スギ稚樹について、同化箱を用いて0~3年生のスギ葉シュートの光合成速度を測定し、単位針葉重当たりの総光合成速度の光飽和値は、葉シュートの加齢に伴い減少していたと報告している。

単位葉面積当たりの総光合成速度が葉シュートの加齢に伴って変化するとすれば、総生産速度の推定にこのことを考慮する必要があると考えられる。

### 5-3-4. 非同化部による遮光の影響について

門司・佐伯の群落光合成理論 (MONSI and SAEKI, 1953) は、もともと草本植物群落を材料として生み出された。この理論を木本植物の群落に適用する際には非同化部による遮光の

影響を考慮する必要があると考えられる。

KURACHI *et al.* (1986a) は、18~20 年生のカラマツ人工林を材料とし、落葉の終了した冬季に、非同化部による遮光量を測定した。KURACHI *et al.* (1989) は、この結果から、非同化部の遮光を無視することによって、日群落総光合成速度の値が約 30% 過大に推定されることを見いだした。

常緑樹の非同化部による遮光量を野外で測定した例は極めて少ないが、HAGIHARA and YAMAJI (1993) は、ヒノキ人工林の付着枯枝層を利用して、ヒノキの非同化部による遮光量を推定し、葉のみによる遮光量は、全遮光量の 87.4% 程度であると報告している。

スギ人工林の枝現存量は広葉樹と比較して少ない。これはスギ針葉が、支持器官である非同化部を包み込んでいるためである。枝として独立した非同化部の量が多種に比べて少ないことは、非同化部の遮光による光の損失を防ぐ上で有利であると考えられるが、スギ人工林総生産量の推定値に非同化部が及ぼす影響を定量化するためには、スギ非同化部の遮光量を測定することは不可欠な課題である。

### 5-3-5. 林冠を構成する葉の 3 次元分布

倉地 (1989) は、門司・佐伯の光減衰モデルである (3-1) 式 (MONSI and SAEKI, 1953) において、相対照度に関する葉面積の分布が、図-5-3 のように仮定されていることを指摘した (倉地ダイヤグラム)。

図-5-3 の頻度分布密度 ( $\phi(I'/I_0)$  : [ha ha<sup>-1</sup>]) は、相対照度が  $I'/I_0$  である環境下に生育する葉面積を表し、その値は次式

$$\phi(I'/I_0) = \frac{\Delta F}{-\Delta(I'/I_0)}$$

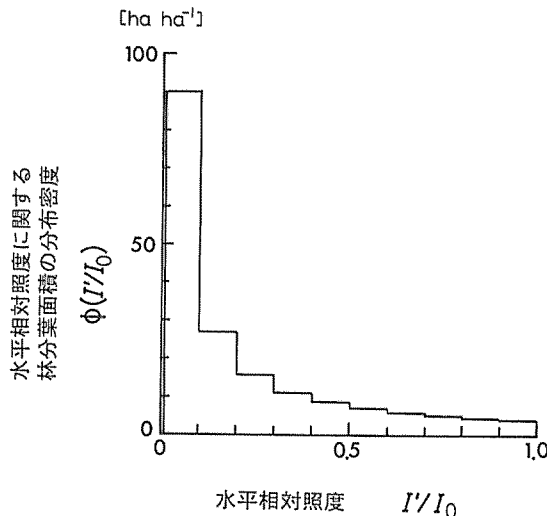


図-5-3. 倉地ダイヤグラム。

水平相対照度 ( $I'/I_0$ ) に関する葉面積の分布密度 ( $\phi(I'/I_0)$ ) と、水平相対照度 ( $I'/I_0$ ) の関係を示す。

図は、(5-2) 式の関係 ( $\phi(I'/I_0) = \Delta F / -\Delta(I'/I_0)$ ) を用いて描いた。  $\Delta(I'/I_0) = 0.1$  とし、 $\Delta F$  の値は、(3-1) 式の関係 ( $I'/I_0 = \exp(-K \cdot F)$ )、 $K = 0.256 \text{ ha ha}^{-1}$  : 吸光係数、 $F$  : 積算葉面積密度) によって計算した。

$$= \frac{F(I'/I_0 - \Delta(I'/I_0)) - F(I'/I_0)}{-\Delta(I'/I_0)} \quad (5-2)$$

によって計算される。 $F(I'/I_0)$  は、林冠表面から相対照度が  $I'/I_0$  となる位置までの積算葉面積密度 ( $[ha\ ha^{-1}]$ ) をあらわす。 $-\Delta(I'/I_0)$  の値は 0.1 とした。 $F(I'/I_0)$  の値は、(3-1) 式の関係を用い、 $K=0.256\ ha\ ha^{-1}$  として計算した。

$I'/I_0$  の範囲は、

$$0 \leq F \leq F^*$$

$F^*=18.0\ ha\ ha^{-1}$  : 林分葉面積指数

を考慮して、

$$0.00997 \leq I'/I_0 \leq 1$$

のように定めた。

図-5-3 の倉地ダイヤグラムにおいて、葉面積の分布密度は、倉地 (1989) が指摘したように、相対照度の低いところほど高くなっていた。また (3-1) 式の光減衰モデルを Plot-1 に適用すると、群落葉面積指数 ( $F^*$ ) の 5 割以上の葉が、相対照度 10% 未満の暗い空間におかれる状態を仮定することがわかる。

KURACHI *et al.* (1986b) と倉地 (1994) は、カラマツ個体の樹冠をいくつかの直方体ブロックに分割し (サイの目刈り取り法、篠崎, 1962; 倉地, 1994)、各ブロックの上面の相対照度とブロック内に含まれる葉面積の関係を調べた。その結果、個体樹冠内における、相対照度に関する葉面積の分布は、図-5-3 に示されるものとは異なっており、個体は相対照度の高い所に多くの葉をつけることが示された (倉地, 1989, 1994)。

門司・佐伯の光減衰モデル ((3-1) 式, MONSI and SAEKI, 1953) は、小さな葉が水平方向にランダムに分布するという仮定から導かれた。しかし倉地ダイヤグラム (倉地, 1989) は、カラマツ個体樹冠内において葉が水平方向にランダムには分布していないことを示唆している。

従って、スギ人工林においても樹冠内の葉面積と相対照度の空間分布の野外測定を行い、門司・佐伯モデルによるスギ人工林の総生産量推定の有効性を吟味することは重要な課題であると考えられる。

## 謝 辞

本研究を遂行するにあたり、名古屋大学農学部附属稲武演習林の各位には、演習林と演習林施設の利用に際して多大なる便宜を図っていただいた。名古屋大学農学部山地畜産実験実習施設の各位には、光合成測定に際して、施設利用の便宜を図っていただいた。名古屋大学農学部造林学研究室 (現森林生態生理学研究室) の各位は、研究環境の整備に多くの便宜を図り、困難な野外調査に対して惜しみなく協力して下さった。とくに現森林総合研究所北海道支所の倉地奈保子博士と森 茂太博士には、日射量の測定に際してご協力をいただいた。これら多くの人々の協力と援助に、深い敬意と感謝の念を捧げたい。

本研究の研究費の一部は、文部省科学研究費 (56480047) によってまかなわれた。

なお、本研究は、名古屋大学に提出した宮浦真澄 (旧姓勝野) の博士論文の一部に加筆・修正を施し、とりまとめたものである。

引用文献

- 安藤 貴・蜂矢欣二・土井恭次・片岡寛純・加藤善忠・坂口勝美 (1968) スギ林の保育形式に関する研究. 林試研報 209 : 1-76.
- 安藤 貴・竹内郁雄・宮本知子 (1970) スギ幼齢林の現存量とリター量の季節変動ならびに養分吸収量と還元量. 天然林の一次生産力の比較研究班中間報告 昭和 45 年度(四手井綱英編). JIBP-PT-F : 35-41.
- 安藤 貴・竹内郁雄・斉藤 明・渡辺秀彦 (1969) 人工二段林における物質生産量の測定例. 日林誌 51 : 102-107.
- 萩原秋男 (1973) 林木の光合成および呼吸(I)一葉齢によるクロマツ葉の光合成能の差異. 日林誌 55 : 71-74.
- 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.
- HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1977a) Studies on photosynthetic production and its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jpn. For. Soc. 59 : 327-337.
- HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1977b) Estimation of canopy respiration and its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jpn. For. Soc. 59 : 405-413.
- HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1983) Studies on the primary production in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jpn. For. Soc. 65 : 357-365.
- 萩原秋男・森 茂太・穂積和夫 (1985) アントラセンによる光測定法の検討. 96 回日林論 : 333-334.
- HAGIHARA, A., NINOMIYA, I. and HOZUMI, K. (1982) Evaluation of the light climate in a *Chamaecyparis obtusa* plantation by a chemical light-meter. J. Jpn. For. Soc. 64 : 220-228.
- HAGIHARA, A. and YAMAJI, K. (1993) Interception of photosynthetic photon flux density by woody elements in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa* [SIEB. et ZUCC.] ENDL.) stand. Ecol. Res. 8 : 313-318.
- 原田 洸・佐藤久男・堀田 庸・蜂矢欣二・只木良也 (1972) スギ壮齢林の養分含有量に関する研究. 林試研報 249 : 17-74.
- HASHIMOTO, R. and SUZAKI, T. (1979) Studies on the response of photosynthesis to light intensity in leaves attached at various positions in tree crowns of a *Cryptomeria japonica* even-aged stand. —Effect of shading and leaf aging. J. Jpn. For. Soc. 61 : 193-201.
- 橋本良二・須崎民雄 (1983) スギ人工林の光合成生産機構に関する研究(Ⅳ)一立木の光合成. 日林誌 65 : 408-416.
- HOZUMI, K., KIRITA, H. and 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.
- 勝野真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1983) スギ人工林の現存量. 31 回日林中支講 : 125-126.
- KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1987) Needle area measurement by the cut method and estimation of specific leaf area in *Cryptomeria japonica*. Ecol. Res. 2 : 203-213.
- KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1988) Relationship between specific leaf area of a *Cryptomeria japonica* foliage shoot segment and its diameter. Ecol. Res. 3 : 279-289.

- KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1990) Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*. Ecol. Res. 5 : 93-109.
- KIMURA, M. (1960) Primary production on the warm-temperate laurel forest in the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. Inst. Nat. Resources, 52/53 : 36-37.
- KIRA, T. (1977) Production rates. In Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. Vol. 16 (SHIDEI, T. and KIRA, T., eds.), 101-114. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- 倉地奈保子 (1989) カラマツ人工林の生産構造. 274 頁. 名大農博論.
- 倉地奈保子 (1994) さいの目刈り取り法を通して見た, カラマツ樹冠内の葉と光環境の三次元分布. 北方林業 46 : 304-307.
- KURACHI, N., HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1986a) Evaluation of the light interception by non-photosynthetic organs in a *Larix leptolepis* plantation. Ecol. Res. 1 : 173-183.
- KURACHI, N., HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1986b) Distribution of leaf-and branch-biomass density within a crown of Japanese larch and its relationship to primary production — Analysis by sainome-cutting. In Crown and canopy structure in relation to productivity (FUJIMORI, T. and WHITEHEAD, D., eds.), 308-322. Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan.
- KURACHI, N., HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1989) Effect of light interception by non-photosynthetic organs on canopy photosynthetic production. Ecol. Res. 4 : 187-197.
- KURACHI, N., HAGIHARA, A. and HOZUMI, K. (1993) Canopy photosynthetic production in a Japanese larch forest. II. Estimation of the canopy photosynthetic production. Ecol. Res. 8 : 349-361.
- 前田 徹 (1983) 林内気層の CO<sub>2</sub> 濃度の垂直分布. 76 頁. 名大農卒論.
- MARUYAMA, K. (1971) Effect of altitude on dry matter production of primeval Japanese beech forest communities in Naeba Mountains. Mem. Fac. Agr. Niigata Univ. 9 : 87-171.
- 宮浦富保・穂積和夫 (1982) ヒノキ人工林の非破壊的測定(Ⅲ). 93 回日林論 : 343-344.
- MONSI, M. and SAEKI, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzen-gesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14 : 22-52.
- 日本林業協会 (1989) 昭和 63 年度林業白書. 34 頁. 日本林業協会, 東京.
- NINOMIYA, I. and HOZUMI, K. (1981) Respiration of forest trees (I) — Measurement of respiration in *Pinus densi-thunbergii* UYEKI by an enclosed standing tree method. J. Jpn. For. Soc. 63 : 8-18.
- NOMOTO, N. (1964) Primary productivity of beech forest in Japan. Jpn. J. Bot. 18 : 385-421.
- OGAWA, H. (1977) Principles and methods of estimating primary production in forests. In Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS. Vol. 16 (SHIDEI, T. and KIRA, T., eds.), 29-37. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- 斎藤秀樹・四手井綱英 (1973) スギ幼齢林の一次生産力とその推定法の検討. 日林誌 55 : 52-62.

- 斎藤秀樹・四手井綱英 (1981) 京都府芦生にあるスギ人工林の二次師部生産速度. 日生態会誌 **31**: 413-420.
- 斎藤秀樹・菅 誠・四手井綱英 (1966) 小径木間伐に関する研究(I)—第 1 回間伐前後の林況の変化について. 京大演報 **38**: 50-67.
- 斎藤秀樹・玉井重信・荻野和彦・四手井綱英 (1968) 小径木間伐に関する研究(III)—第 1 回間伐 2 年後の林況の変化について. 京大演報 **40**: 81-92.
- 斎藤秀樹・山田 勇・四手井綱英 (1967) 小径木間伐に関する研究(II)—第 1 回間伐 1 年後の林況の変化について. 京大演報 **39**: 64-78.
- 斎藤秀樹・山田 勇・四手井綱英 (1972) 高立木密度のスギ幼令林の物質生産量に関する若干の検討. 京大演報 **44**: 121-140.
- 佐藤大七郎・扇田正二 (1966) わかいスギ林における物質の現存量・生産量および葉の量と生長の関係. 東大演報 **62**: 117-146.
- 篠崎吉郎 (1962) 植物成長の logistic 理論. 218 頁. 京大博論.
- 田淵隆一・荻野和彦・堤 利夫 (1981) スギ伏状稚樹の光環境と光合成. 日林誌 **63**: 287-293.
- 只木良也 (1976) 森林の葉量—とくにわが国の森林の葉量について. 日林誌 **58**: 416-423.
- TADAKI, Y. and KAWASAKI, Y. (1966) Studies on the production structure of forest. (IX) — Primary productivity of a young *Cryptomeria japonica* plantation with excessively high stand density. J. Jpn. For. Soc. **48**: 55-61.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男 (1965) 九州スギ林の物質生産力. 林試研報 **173**: 45-66.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男 (1967) 森林の生産構造に関する研究(XI)—サシキスギと実生スギの 28 年生造林地の物質生産力. 林試研報 **199**: 47-65.
- 玉井重信・四手井綱英 (1971) 小径木間伐に関する研究(IV)—第 1 回間伐 4 年後の林況の変化について. 京大演報 **42**: 163-173.
- 玉井重信・大久保泰志・堤 利夫 (1983) 小径木間伐に関する研究(V)—間伐後 12 年間のスギ林の林況および現存量の変化について. 日林誌 **65**: 372-381.
- TAMIYA, H. (1951) Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. Bot. Mag. Tokyo **64**: 163-173.
- 戸塚 績 (1966) 高等植物の物質生産と炭酸ガス条件. 植物学雑誌 **79**: 51-61.
- 山田 勇・四手井綱英 (1968) スギ林の根の現存量について. 京大演報 **40**: 67-80.
- 四大学および信大合同調査班 (1966) 森林の生産力に関する研究(III)スギ人工林の物質生産について. 63 頁. 日林協育林技術研究会.
- 吉岡 清・宮川良幸 (1965) スギ林の本数密度別生産力. 長崎農林試報 **1**: 34-43.

Estimation of gross production in a *Cryptomeria japonica* plantation on the basis of MONSI-SAEKI's model of canopy photosynthesis.

Masumi KATSUNO-MIYAURA, Akio HAGIHARA and Kazuo HOZUMI

Production ecological studies were carried out on a 21-year-old sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) plantation (as of 1983) at Nagoya University Forest. Tree size parameters and solar radiation related to production of the stand were recorded regularly from 1983 to 1988 and from 1982 to 1983, respectively. Phytomasses of the stand (dry weight basis) estimated by the allometric method were as follows: stem 124.5 t ha<sup>-1</sup>, branch 11.2 t ha<sup>-1</sup>, root 46.1 t ha<sup>-1</sup>, and leaf 24.6 t ha<sup>-1</sup>. Leaf area index defined as half of the total surface area of leaves was estimated to be 18.2 ha ha<sup>-1</sup>, about 20% of which was shared by current leaves. The light extinction coefficient estimated from the light attenuation — cumulative leaf area density curve was approximated to be 0.256 ha ha<sup>-1</sup>. Dark respiration rate and net photosynthetic rate of foliage shoot segments were measured monthly during the period from November 1982 to December 1983. Canopy respiration and its seasonal change were estimated by considering the vertical trends of dark respiration rate in the canopy. The annual canopy respiratory consumption was calculated to be 58.5 t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>. Daily gross photosynthetic production was calculated monthly on the basis of MONSI-SAEKI's model of canopy photosynthesis and the annual gross production was estimated to be 60.6 t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>. Energy efficiency of daily gross production on a total radiation basis ranged monthly from 1.3% to 4.3%. The estimated value of annual surplus production was smaller than that of annual increment of the stand biomass. This discrepancy was caused by underestimation of annual gross production or over-estimation of canopy respiration.