

加齢に伴う光合成速度と暗呼吸速度の変化がスギ人工林の 総生産量及び葉群呼吸消費量の推定に及ぼす影響

宮浦真澄¹・萩原秋男²・穂積和夫³

要 旨

名古屋大学稲武演習林の23年生(1985年現在)スギ人工林において、葉齢による光合成速度と暗呼吸速度の差が群落総生産量と葉群呼吸消費量の推定に及ぼす影響について調査した。1984年6月から1985年10月まで、葉齢別にスギ葉シュートの暗呼吸速度と光合成速度を毎月一度測定した。当年生葉シュートの暗呼吸速度は6月から9月にかけて、総光合成速度は7月から12月にかけて、旧葉シュートよりも大きかった。林分葉面積指数に占める当年生葉シュートの割合を100% (方法1) または20% (方法2) と仮定して、1984年6月から1985年10月までの各月の葉群呼吸消費量と群落総生産量を推定し、1984年11月から1985年10月までの1年間を対象として、年間葉群呼吸消費量と年間群落総生産量を算出した。方法1による年間葉群呼吸消費量の推定値は年間群落総生産量を上回り、物質収支の立場から不合理な結果となった。方法1は方法2に対して年間葉群呼吸消費量では68%、年間群落総生産量では17%の過大推定をもたらした。方法2による年間葉群呼吸消費量、年間群落総生産量、年間剰余生産量の推定値はそれぞれ31.7, 42.6, 10.9 t ha⁻¹ y⁻¹であった。年間剰余生産量の値は、調査林分の現存量増加量(6.1 t ha⁻¹ y⁻¹)、枯死量(7.8 t ha⁻¹ y⁻¹)および未推定の非同化部呼吸量をまかなうには不足であった。

キーワード：スギ人工林、光合成法、葉齢、葉群呼吸量、群落総生産量

1. はじめに

スギ人工林は戦後の拡大造林政策によって日本の重要な現存植生となった。スギ人工林の成育特性の研究の一環として、これまでにスギ葉の光合成速度について、多くの研究が行われてきた(HAGIHARA, 1973; 橋本, 1985; 井田, 1982; 勝野ほか, 1989; NEGISI, 1966; 坂

¹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, Japan.

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

²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, Japan.

³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, Japan.

(受理：1996年12月6日)

上・土井, 1964; 白旗・橋本, 1991, 1992, 1993; 白旗ほか, 1989; 朱ほか, 1989; 田渕ほか, 1981; TABUCHI *et al.*, 1987; 丹下ほか, 1991; TASHIRO *et al.*, 1993; 矢幡ほか, 1986; 山下ほか, 1992)。

これらの研究によって, スギ葉の光合成速度は着葉位置の光環境(井田, 1982; 橋本, 1985; 白旗・橋本, 1993; 田渕ほか, 1981; TABUCHI *et al.*, 1987; 丹下ほか, 1991), 葉齢(橋本, 1985; 勝野ほか, 1989; 坂上・土井, 1964; 白旗・橋本, 1993; 田渕ほか, 1981; TABUCHI *et al.*, 1987), 季節(勝野ほか, 1989; NEGISI, 1966; TABUCHI *et al.*, 1987) などによって異なることが明らかにされてきた。

森林と森林を構成する林木の物質収支を考えるために, 森林や林木の総生産量の推定は欠かせない。しかしスギ葉の光合成速度を個体あるいは群落の総生産量の推定に発展させた研究は少ない(橋本, 1985; NEGISI, 1966; 宮浦ほか, 1995)。

NEGISI (1966) はスギ苗を材料として, 葉重量あたりの光合成速度と温度, 光, 土壌水分との関係を詳細に吟味した。さらに苗の総生産量と重量成長への配分量を推定し, 苗の成長過程における物質収支を明らかにした。

橋本(1985)は6年生から68年生の5林分に成育するスギ個体を対象として, 個体樹冠内の光環境を精密に推定し, 立木の単位時間当たり総光合成量と林分上照度との関係や樹冠各部の総光合成量を示した。

しかし, これらの研究はスギ個体の物質収支の推定にとどまり, スギ人工林の総生産量を示すにはいたらなかった。

前報(宮浦ほか, 1995)では, 門司・佐伯の群落光合成理論(MONSI and SAEKI, 1953)にもとづく群落総生産量の推定(光合成法)に着目し, KATSUNO and HOZUMI (1987, 1988, 1990)が開発したスギ葉面積の推定法を基礎として, 光合成法によるスギ人工林の総生産量の推定を行ったが, 葉群呼吸消費量の推定値は過大であり, 群落総生産量の推定値は過小であった。そしてその原因の一つとして, スギ葉の光合成速度と暗呼吸速度の値の葉齢による違いが考慮されなかったことを指摘した。

スギの樹冠は葉齢の異なる葉によって構成されており, 葉齢の異なるスギ葉は異なる光合成速度や暗呼吸速度を持つと考える必要がある(橋本, 1985; 勝野ほか, 1989; 坂上・土井, 1964; 白旗・橋本, 1993; 田渕ほか, 1981; TABUCHI *et al.*, 1987)。

そこで本研究では, スギ葉の光合成速度, 暗呼吸速度が葉シェートの加齢段階の違いによってどのように異なるかを調査する。次に光合成速度および暗呼吸速度の違いが, スギ人工林の群落総生産量と葉群呼吸量の推定に与える影響について考察する。

2. 材料と方法

2-1. 調査地とスギ葉の葉齢の定義

調査地は愛知県北設楽郡稲武町にある名古屋大学稲武演習林内のスギ(*Cryptomeria japonica* D. DON)人工林内のPlot-1である。Plot-1の林分概況と現存量については, 前報(宮浦ほか, 1995)を参照されたい。

スギの地上部において, 木部が緑色の針葉によって被覆されている部分を葉シェートと呼ぶ(KATSUNO and HOZUMI, 1987)。

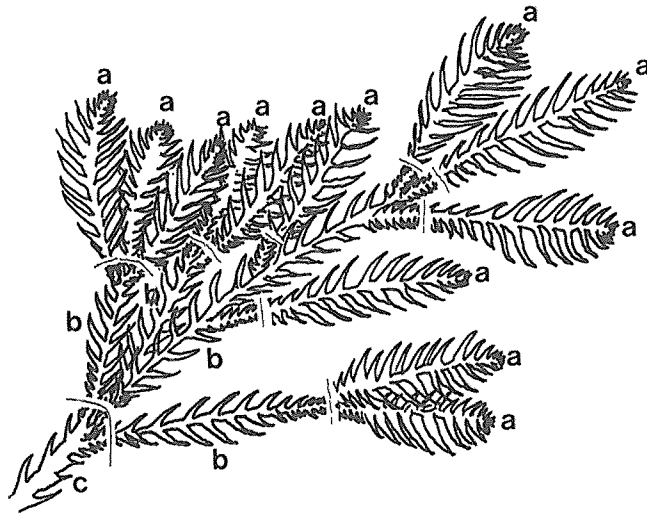


図-2-1. スギ葉シュートの形態.

図中の記号の違いは展開年度の違いを示す。葉シュートは展開年度中に分岐する場合と分岐しない場合とがある。展開の初めと終わりには短い針葉を密に着生させる傾向があり、葉齢区分は容易である。

図-2-1 は、スギ葉シュートが展開年度の異なるいくつかの部分に分けられることを示している。葉シュートには、図中の記号 c で示されるように枝分かれする場合と、記号 a で示されるように枝分かれしない場合とがあった。しかしどちらの場合にも、展開年度の境界にはやや短めの針葉が密に着生し、葉齢区分は容易であった。

前報(宮浦ほか, 1995)の図-2-9 に示したように、Plot-1 において当年生葉シュートは5月から9月にかけて伸長した。そこで本研究では、6月初旬を境に葉シュートの葉齢を満年齢で数え、展開開始から翌年の5月までは当年生、展開翌年の6月から翌々年の5月までは1年生と表わす。また同齢の葉シュートの加齢段階は、6月からの経過月数の少ないものほど若いと考える。

以降、1年生以上の葉シュートをまとめて旧葉シュートと総称する。

2-2. 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は、1984年6月から1985年10月まで、ほぼ1カ月に1度測定した。1985年1月と2月は当年生葉シュートについてのみ測定を行なった。

測定試料としたスギ葉シュートは、Plot-1 付近に生育する試料木より採取した。試料木は1985年12月現在、樹高17.3 m、胸高直径23.4 cm、生枝下高8.2 m、生枝下高直径17.3 cmであり、梢端は他の個体に被圧されていなかった。

試料木の異なる地上高位置において、葉齢の異なる葉シュートを採取した。現地で切り口を水切りして稲武演習林庁舎の実験室へ持ち帰り、測定の直前に葉齢を区別してみかけの光合成速度と暗呼吸速度の測定を行なった。

みかけの光合成速度と暗呼吸速度の測定は、同化箱を用いた通気法によって行なった(宮

浦ほか, 1995)。1回の測定に用いた葉シュート試料の葉面積は $0.2 \sim 1.6 \text{ dm}^2$ であった。光合成速度と暗呼吸速度の測定温度は、同化箱を浸す水の水温を調節して測定日以前1ヵ月間の林内平均気温に設定した。Plot-1内の3カ所に設置した最高最低温度計によって調べた月最高気温と月最低気温の算術平均値を林内平均気温とした。

照度計 (LI-188 B: LICOR, またはデジタル照度計 T-1: ミノルタ) によって同化箱直上の水平照度を測定した。同化箱をおおうアクリル板による光減衰を補正して同化箱内の水平照度を推定し、この値を光合成測定時の葉面照度 (I) とした。

葉面積 (表面積/2) の値は、葉シュート長から推定した (KATSUNO and HOZUMI, 1988)。光合成速度の CO_2 濃度依存性 (戸塚, 1966) を考慮し、外気 CO_2 濃度が 380 ppm である (前田, 1983) として、みかけの光合成速度を補正した。

総光合成速度は、みかけの光合成速度と暗呼吸速度の和として算出した。

2-3. 林分葉面積の垂直分布と林冠内の光環境

前報 (宮浦ほか, 1995) の 3-2 に述べた方法によって、林冠表面からの積算葉面積密度 (F) を推定した。林冠内の水平相対照度 (I'/I_0) と F の関係は、次式

$$I'/I_0 = \exp(-K \cdot F) \quad (2-1)$$

K [ha ha^{-1}]: 吸光係数

によって表され、 $K = 0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ であると仮定した (宮浦ほか, 1995)。

1984年6月から1985年10月までの期間、Plot-1の近くに位置するヒノキ林に日射量 (LI-550 B, LICOR) を設置し、1時間毎の林外積算日射量を測定した。日射量測定値を照度に換算し、各月の林外照度の時間平均値を求めた。

2-4. 当年生葉の葉量

葉齢の違いによる光合成速度や暗呼吸速度の差が、群落総生産量や葉群呼吸量の推定に与える影響を試算するためには、林冠葉群の葉齢構成を知る必要がある。

前報 (宮浦ほか, 1995) の 2-5 で述べたように、Plot-1における当年生葉シュートの現存量 ($y_{L, \text{cur}}$) は林分葉量 (y_L) の約 20% であると考えられる。

従って本研究では、林分葉面積指数 ($F^* : [\text{ha ha}^{-1}]$) の 20% を当年生葉シュートが占めると仮定する。また当年生葉シュートは地上高に関して一様に分布し、当年生葉シュートと旧葉シュートの存在比は地上高によって変わらないものとする。

3. 結 果

3-1. 葉シュート試料の暗呼吸速度

図-3-1の4つの図は、暗呼吸速度 ($r_F : [\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}]$) と試料採取高の水平相対照度 (I'/I_0) の関係について、観察されたいくつかのパターンを示している。 I'/I_0 の値は (2-1) 式の関係を用いて推定した。積算葉面積密度 (F) の値は、図-3-1 A, B, C については1985年5月現在の推定値を、図-3-1 D については1986年5月現在の推定値を用いた。

HAGIHARA and HOZUMI (1977 b) は、17年生ヒノキ人工林において r_F が I'/I_0 とともに増加する傾向を見だし、 $r_F \sim I'/I_0$ 関係を定式化した。しかし図-3-1の各図において、特定

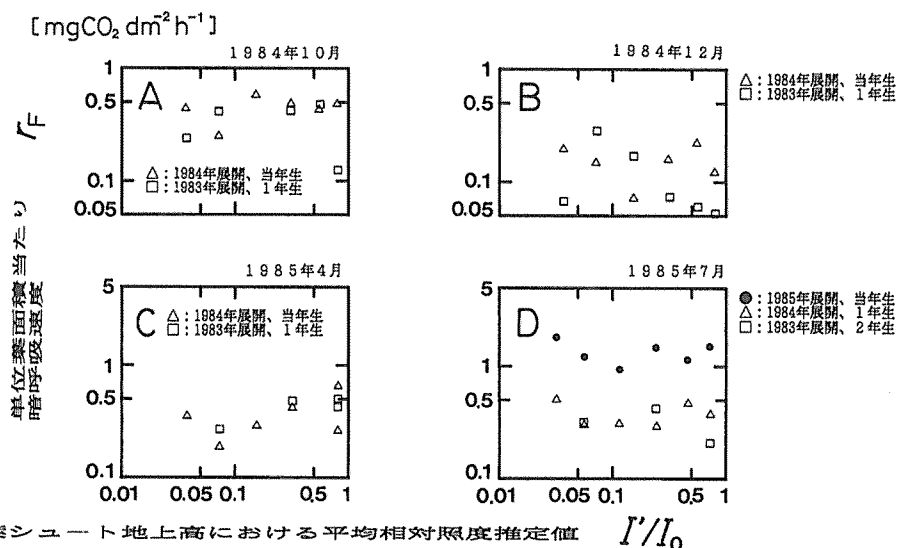


図-3-1. 葉シュートの単位葉面積当たり暗呼吸速度 (r_f) と葉シュート採取地上高の平均相対照度 (I'/I_0) との関係。

I'/I_0 の値は (2-①) 式の関係によって推定した。 $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ と仮定した (宮浦ほか, 1995)。 F の値については, A, B, C では 1985 年 5 月現在の値を, D では 1986 年 5 月現在の推定値を用いた。

A : 1984 年 10 月。 B : 1984 年 12 月。 C : 1985 年 4 月。 D : 1985 年 7 月。

の葉齢の r_f の値は I'/I_0 とは無関係に一定の値のまわりにはばつく傾向を示し, HAGIHARA and HOZUMI (1977 b) が示したような規則性はなかった。

図-3-1 A~C では, 葉齢による r_f の差は不明瞭であったが, 図-3-1 D では I'/I_0 の値によらず, r_f は当年生葉シュートの方が旧葉シュートよりも大きかった。このことから, 葉齢による r_f の違いが明瞭な季節とそうでない季節とがあると考えられる。

図-3-2 A と図-3-2 B は, それぞれ林内平均気温 (T) と r_f の葉齢別平均値の季節変化を示している。全体的にみて, r_f は図-3-2 A に示した T の変化にほぼ同調した季節変化を示した。

図-3-2 B において, 6~9 月の当年生葉シュート (1984 年: Δ , 1985 年: \bullet) の r_f は旧葉シュートの r_f よりも大きかった。1984 年の 6 月と 7 月および 1985 年の 6 月と 7 月については, これらの差は 99% 水準で有意であった。

Plot-1 における当年生葉シュートの伸長成長は, 6 月から 7 月に著しく, 9 月まで続く (宮浦ほか, 1995)。6~9 月に当年生葉シュートの暗呼吸速度が大きかったことは, 当年生葉シュートの成長と成熟の過程と関連があると考えられる。

1985 年 6 月~9 月には, 1 年生葉シュート (Δ) は 2 年生葉シュート (\square) よりも大きい r_f を示したが, この差は有意ではなかった。

1984 年 10 月~12 月と 1985 年 2 月~4 月の期間については, 当年生葉シュート (Δ) と 1 年生葉シュート (\square) の間に r_f の有意差は認められなかった。1985 年 5 月については, 当年生葉シュート (Δ) と 1 年生葉シュート (\square) の間には, 95% 水準で r_f の有意差が認められ

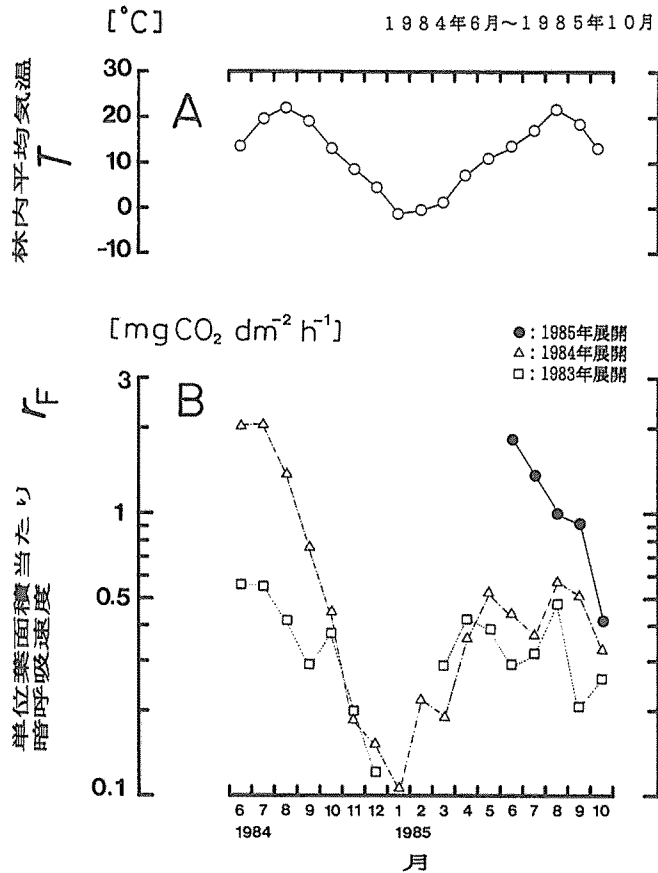


図-3-2. 1984年6月から1985年10月までの各月の林内平均気温 (T) と暗呼吸速度 (r_F) の葉齢別平均値の季節変化。

暗呼吸速度の測定温度は測定日以前1か月間の林内平均気温に設定した。A：林内平均気温の季節変化。B：暗呼吸速度の葉齢別平均値の季節変化。

た。

表-3-1 に当年生葉シュートの r_F の平均値 (r_c) と旧葉シュートの r_F の平均値 (r_o) を示す。 r_c と r_o の間には、1984年の6月、7月と1985年の6月、7月には99%の有意差があり、1985年の5月、8月、9月には95%の有意差があった。

3-2. 葉群呼吸量の推定

表-3-1 に示した r_c と r_o を用い、1984年6月から1985年10月までの期間を対象として、以下の2方法による日葉群呼吸量 ($R_{F\text{day}}$: [kgCO₂ ha⁻¹ h⁻¹]) の推定を行なった。
方法(1): 林冠全体を当年生葉シュートが占め、各月の当年生葉シュートの暗呼吸速度は r_c [mgCO₂ dm⁻² h⁻¹] であると仮定する。このとき $R_{F\text{day}}$ の値は、次式

$$R_{F\text{day}} = \frac{10^6}{10^6} \cdot 24 \cdot r_c \cdot F^* \quad (3-1)$$

表-3-1. 測定期間（1984年6月から1985年10月まで）における、各月の暗呼吸速度の測定温度、測定試料数、葉齢別の暗呼吸速度平均値、葉群呼吸量の推定に用いた林分葉面積指数の値とこれらにもとづいて推定した日葉群呼吸量の値。
日葉群呼吸量の推定は、方法(1)では(3-1)式、方法(2)では(3-2)式による。方法(1)では林分葉面積指数の100%を当年生葉シュートが占める場合を、方法(2)では林分葉面積指数の20%を当年生葉シュート、80%を旧葉シュートが占める場合を仮定した。

月	測定温度 [°C]	測定試料数		暗呼吸速度平均値		¹⁾ 林分 葉面積指数 F^* [ha ha ⁻¹]	日葉群呼吸量 R_{Fday}	
		当年生葉	旧葉	r_c [mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	r_o		方法(1)	方法(2)
1984年 6 月	13.5	6	12	2.06	0.561	17.0	840	351
7 月	19.6	6	5	2.06	0.555	17.0	840	349
8 月	22.0	10	1	1.38	0.418	17.0	563	249
9 月	19.1	7	2	0.748	0.292	17.0	305	156
10月	13.0	6	6	0.442	0.376	17.0	180	159
11月	8.4	6	5	0.185	0.198	17.0	75.5	79.7
12月	4.4	6	6	0.152	0.121	17.0	62.0	51.9
1985年 1 月	0.0	6	0	0.106	²⁾ 0.106	17.0	43.3	²⁾ 43.3
2 月	0.0	6	0	0.220	²⁾ 0.220	17.0	89.8	²⁾ 89.8
3 月	1.2	6	2	0.188	0.290	17.0	76.7	110
4 月	7.3	6	4	0.358	0.416	17.0	146	165
5 月	11.0	8	6	0.524	0.275	17.0	214	133
6 月	13.6	7	8	1.82	0.404	16.5	721	272
7 月	17.3	6	9	1.35	0.353	16.5	535	219
8 月	21.8	6	6	0.991	0.526	16.5	392	245
9 月	18.6	6	6	0.913	0.354	16.5	362	184
10月	13.2	6	2	0.419	0.306	16.5	166	130

1) 前報（宮浦ほか，1995）。

2) 旧葉シュートの測定は行なわなかったため、 $r_o = r_c$ と仮定した。

F^* [ha ha⁻¹]：林分葉面積指数（値は表-3-1）

によって推定できる。

方法(2)：林冠を構成する葉シュートの20%が r_c [mgCO₂ dm⁻² h⁻¹]の暗呼吸速度を有する当年生葉シュートによって、残りの80%が r_o [mgCO₂ dm⁻² h⁻¹]の暗呼吸速度を持つ旧葉シュートによって占められると仮定する。このとき R_{Fday} の値は、次式、

$$R_{Fday} = \frac{10^6}{10^6} \cdot 24 \cdot \left(\frac{1}{5} \cdot r_c \cdot F^* + \frac{4}{5} \cdot r_o \cdot F^* \right) \quad (3-2)$$

F^* [ha ha⁻¹]：林分葉面積指数（値は表-3-1）

によって推定できる。

方法(1)と方法(2)による各月の日葉群呼吸量(R_{Fday})の推定値を表-3-1に示す。 R_{Fday} の推定値は、1984年11月と1985年3月、4月の各月には、方法(1)<方法(2)であったが、他の月においては方法(1)>方法(2)となった。これは各月における r_c と r_o の大小関係と対応している。

6月から9月の期間については、方法(1)による R_{Fday} の推定値は、方法(2)による推定値よりも2倍あるいはそれ以上大きかった。これはこの期間に当年生葉シュートが旧葉シュートよ

り著しく大きい暗呼吸速度を示したことによる。

1984年11月から1985年10月までの1年間(期間II)を対象として、方法(1)と方法(2)による各月の $R_{F_{day}}$ の値から、次式

$$R_{F_{yr}} = 10^{-3} \cdot \sum_{i=1}^{12} 30 \cdot R_{F_{dayi}} \quad (i: \text{月}, i=1, 2, \dots, 12) \quad (3-3)$$

$R_{F_{dayi}}$ [$\text{kgCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$]: i 月の日葉群呼吸量

を用いて、年間葉群呼吸量($R_{F_{yr}}$: [$\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$])を推定した。

前報(宮浦ほか, 1995)と同様に、呼吸基質がデンプンであるという仮定に基づいて呼吸消費量の値を乾物量に換算した結果、 $R_{F_{yr}}$ の推定値は、方法(1)では $53.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、方法(2)では $31.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ となった。方法(1)による推定値は方法(2)による推定値に対して68%大きかった。

前報(宮浦ほか, 1995)では、葉齢を考慮せず、方法(1)と同様に $R_{F_{yr}}$ を推定した。方法(1)による期間IIの $R_{F_{yr}}$ の推定値は、1983年1月から12月までの1年間(期間I)における $R_{F_{yr}} = 58.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ (宮浦ほか, 1995)にほぼ等しかった。

3-3. 葉シュート試料の光合成速度

3-3-1. 光—光合成曲線の形状

図-3-3は1985年7月に地上高15.3mより採取した葉齢の異なる3つの葉シュート試料について単位葉面積当たりの総光合成速度(p_g : [$\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$])と葉面照度(I : [klx])の関係を示している。

p_g と I の関係は、次式(TAMIYA, 1951),

$$p_g = \frac{b \cdot I}{1 + a \cdot I} \quad (3-4)$$

a [klx^{-1}] : 係数

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

によって、よく近似することができた。(3-4)式の光—光合成曲線は他の月においても p_g と I の関係をよく近似していた。

図-3-3に示した3つの試料の係数値は、1985年展開の当年生葉シュートでは、 $a=0.186 \text{ klx}^{-1}$ 、 $b=1.40 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ 、1984年展開の1年生葉シュートでは、 $a=0.156 \text{ klx}^{-1}$ 、 $b=0.665 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ 、1983年展開の2年生葉シュートでは、 $a=0.677 \text{ klx}^{-1}$ 、 $b=0.720 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ であった。

係数 a は総光合成速度が光飽和時のその50%となる照度の逆数を示し、 a が大きいほど光飽和に達する照度は低い(HAGIHARA and HOZUMI, 1977 a)。図-3-3において2年生葉シュートは他の2つの葉シュートより低い照度で光飽和状態に達しており、係数 a の値は他の2つよりも大きかった。

(3-4)式から、照度(I)の値が小さいとき、

$$p_g \doteq b \cdot I \quad (3-5)$$

を得る。従って係数 b の値が大きいほど、低照度域における p_g の値は大きくなる(HAGIHARA and HOZUMI, 1977 a)。図-3-3において低照度域での当年生葉シュートの p_g は1、2年生葉シュートよりも大きく、当年生葉シュートの係数 b は、1、2年生葉シュートの係数値よりも

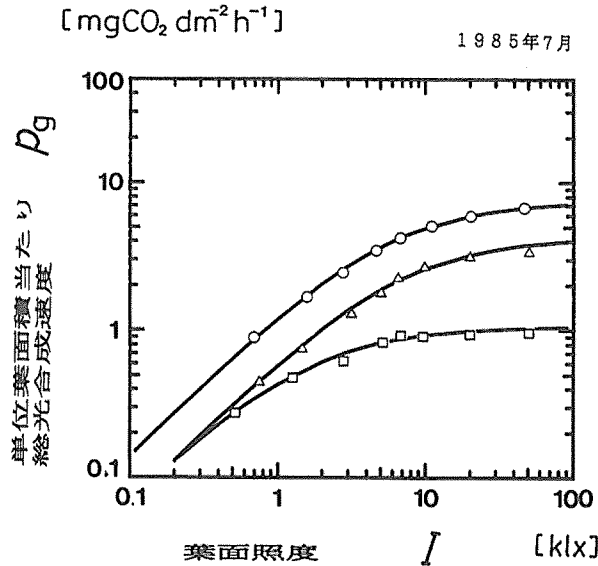


図-3-3. 葉齢の異なる3つの葉シュートの総光合成速度 (p_g) と葉面照度 (I) との関係。

図は、1985年7月の地上高15.3mの試料の例で、図中の曲線は(3-4)式の光—光合成曲線による近似を示す。

○：1985年展開の当年生葉シュート， $a=0.186 \text{ klx}^{-1}$ ， $b=1.40 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ 。

△：1984年展開の1年生葉シュート， $a=0.156 \text{ klx}^{-1}$ ， $b=0.665 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ 。

□：1983年展開の2年生葉シュート， $a=0.677 \text{ klx}^{-1}$ ， $b=0.720 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ klx}^{-1}$ 。

大きかった。

(3-4)式より光飽和時の総光合成速度 ($p_{g\max}$) の値は、

$$p_{g\max} = p_g)_{I \rightarrow \infty} = b/a \quad (3-6)$$

によって求めることができる。 $p_{g\max}$ は a に反比例し、 b に比例する。

$p_{g\max}$ の値は、当年生葉シュートでは $7.50 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、1年生葉シュートでは $4.25 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、2年生葉シュートでは $1.06 \text{ mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ であった。図-3-3において $I > 10 \text{ klx}$ であるような高照度域においては、総光合成速度 (p_g) は、当年生、1年生、2年生の順に小さくなっていた。このことは、 $p_{g\max}$ が葉齢の高いものほど小さかったことと対応する。

3-3-2. 光—光合成曲線の係数値

(3-4)式の光—光合成曲線の係数 a 、 b の値と試料採取高の水平相対照度 (I'/I_0) の関係を図-3-4に示す。図-3-4 A~D は $a \sim I'/I_0$ 関係について、図-3-4 E~H は $b \sim I'/I_0$ 関係について、観察されたいくつかのパターンを示している。 I'/I_0 の値は図-3-1と同様に推定した。

HAGIHARA and HOZUMI (1977 a) は17年生ヒノキ人工林について、係数 a と b の値が I'/I_0 の増加に伴って減少したと述べている。TABUCHI *et al.* (1987) は天然生スギ伏条稚樹について、9月~11月の期間に I'/I_0 の増加に伴い b が減少したと述べている。しかし図-3-4の各図において、 a と b の値は I'/I_0 とは無関係に一定値のまわりにばらついており、HAGIHARA and HOZUMI (1977 a) と TABUCHI *et al.* (1987) が指摘したような光適応の傾

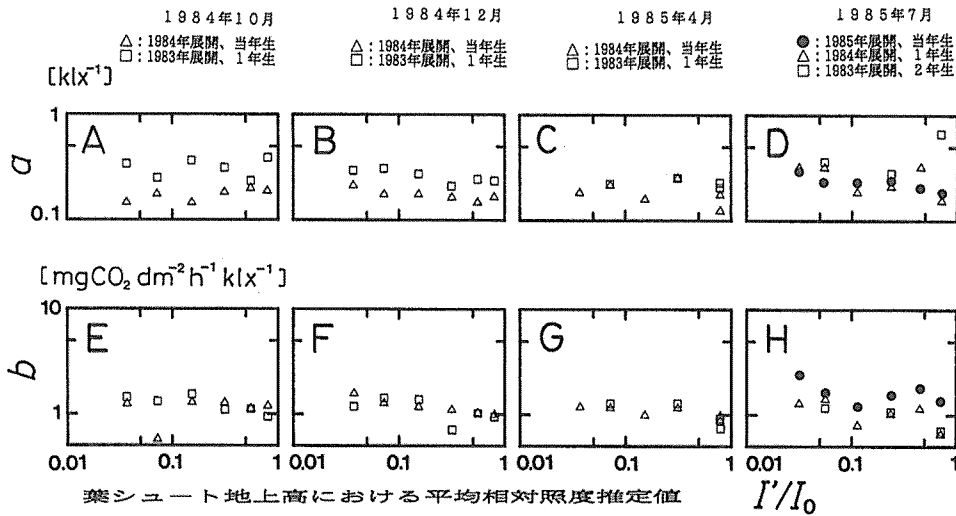


図-3-4. 葉シュート試料の光一光合成曲線の係数 a , b の値と葉シュート採取地上高の平均相対照度 (I'/I_0) との関係。

I'/I_0 の値は (2-1) 式の関係によって推定した。 $K = 0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ と仮定した (宮浦ほか, 1995)。 F の値については, A, B, C, E, F, G では 1985 年 5 月現在の値を, D, H では 1986 年 5 月現在の推定値を用いた。

A: 1984 年 10 月の $a \sim I'/I_0$ 関係。 B: 1984 年 12 月の $a \sim I'/I_0$ 関係。 C: 1985 年 4 月の $a \sim I'/I_0$ 関係。 D: 1985 年 7 月の $a \sim I'/I_0$ 関係。 E: 1984 年 10 月の $b \sim I'/I_0$ 関係。 F: 1984 年 12 月の $b \sim I'/I_0$ 関係。 G: 1985 年 4 月の $b \sim I'/I_0$ 関係。 H: 1985 年 7 月の $b \sim I'/I_0$ 関係。

向は見られなかった。

図-3-4 A, B において, 当年生葉シュートの a は, I'/I_0 によらず旧葉シュートの a より小さかったが, 図-3-4 C, D では $a \sim I'/I_0$ 関係の葉齢による分離は不明瞭であった。図-3-4 E, F, G では, 葉齢による b の違いは不明瞭であったが, 図-3-4 H では, 当年生葉シュートの b は, I'/I_0 によらず旧葉シュートの b より大きかった。これらのことは, 葉齢による a または b の違いが明瞭な季節とそうでない季節とがあることを意味している。

図-3-5 A は光一光合成曲線の係数 a の葉齢別平均値の季節変化を示している。1 年生葉シュート (1984 年 6 月～1985 年 5 月: \square , 1985 年 6 月～10 月: \triangle) の a の値は調査期間を通じてほぼ安定した傾向を示した。2 年生葉シュート (1985 年 6～10 月: \square) の a には, 1985 年 7 月と 8 月に原因不明の増加が見られたが, 他の月については, 1 年生葉シュートの a と同程度の値で安定していた。

これに対して当年生シュート (1984 年 6 月～1985 年 5 月: \triangle , 1985 年 6～10 月: \bullet) の a の値は, 6～7 月または 7～8 月に低下し, 8 月から 12 月までは 1 年生葉シュート (1984 年: \square , 1985 年: \triangle) の a よりも低い値で安定する傾向があった。1984 年 9 月から 12 月までの期間と 1985 年の 9 月には, a の平均値は当年生葉シュートと 1 年生葉シュートでは 95% 水準で有意に異なっていた。1985 年 1 月に当年生葉シュートの a の値が著しく大きかったことは, 厳冬期における光合成速度の低下を示していると考えられる。旧葉シュートについては 1 月の測定を行わなかったため, これが当年生葉シュートに特異的な現象かどうかは不明で

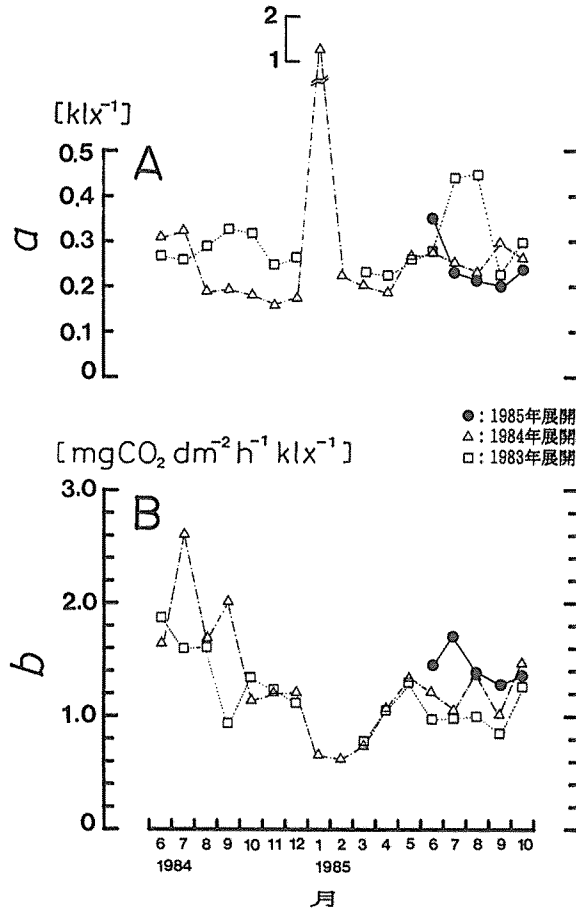


図-3-5. 1984年6月から1985年10月までの期間における光-光合成曲線の係数 a と b の葉齢別平均値の季節変化.

●：1985年展開の葉シュート、△：1984年展開の葉シュート、□：1983年展開の葉シュート。2-1の定義により、1984年6月から1985年5月までの期間については、△が当年生葉シュートを、□が1年生葉シュートを示し、1985年6月～10月までの期間については、●が当年生葉シュート、△が1年生葉シュート、□が2年生葉シュートを示す。同じ展開年度のを線で結んで季節変化を示す。A： a の季節変化、B： b の季節変化。

ある。2月から5月にかけては、当年生葉シュートの a の値は旧葉シュートの a とほぼ同じレベルで安定していた。

図-3-5 B は、光-光合成曲線の係数 b の葉齢別平均値が、全体として夏期に高く冬期に低くなる季節変化を示している。

当年生葉シュート(1984年6月～1985年5月：△, 1985年6～10月：●)の b の値は6月から7月にかけて増加した後、9月まで振動しながら減少した。1984年と1985年の7月には、当年生葉シュートの b の平均値は1年生葉シュートの b よりも大きく、この差は95%水準で有意であった。10月～5月までの期間については葉齢による b の違いは見られなかった。

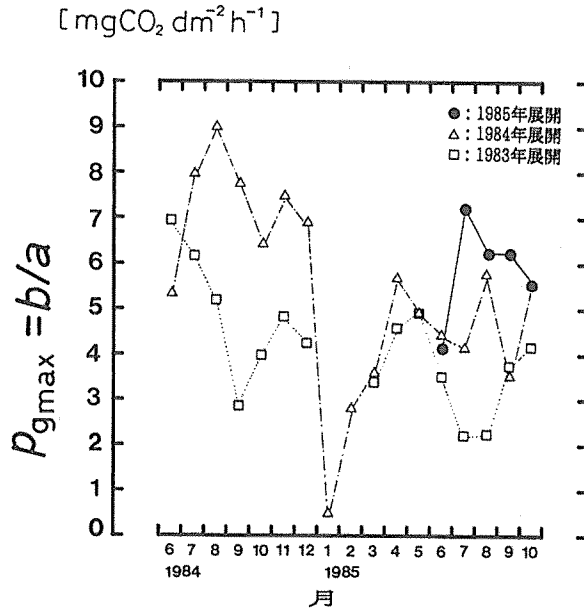


図-3-6. 1984年6月から1985年10月までの期間における光飽和時の総光合成速度(p_{gmax})の葉齢別平均値の季節変化。

●：1985年展開の葉シュート，△：1984年展開の葉シュート，□：1983年展開の葉シュート．葉齢については図-3-5と同様である．同じ展開年度のものを線で結んで季節変化を示す．

図-3-6に示した光飽和時の総光合成速度($p_{gmax} = b/a$)の葉齢別平均値の季節変化は、図-3-5 AとBに示した a と b の季節変化を反映していた。当年生葉シュート（1984年6月～1985年5月：△，1985年6～10月：●）の p_{gmax} は、6月を除き、7月から12月までは、1年生葉シュート（1984年6月～1985年5月：□，1985年6～10月：△）の p_{gmax} よりも大きく、2月～5月では葉齢による p_{gmax} の違いは見られなかった。

これらの a 、 b 、 p_{gmax} の傾向にもとづき、当年生葉シュートと1年生葉シュートの光合成速度(p_g)の違いについて季節の進行にそってまとめよう。

当年生葉が展開して間もない6月には、当年生葉シュートは1年生葉シュートとほぼ同じか、1年生葉シュートよりも低い p_g を示した。当年生葉シュートが成長を続けている7月には、当年生葉シュートの p_g はいずれの照度レベルにおいても1年生葉シュートの p_g を上回った。この違いは1984年については有意であった。その後、当年生葉シュートが成熟する12月までの期間には、当年生葉シュートと1年生葉シュートの p_g の差は徐々に減少した。1月には当年生葉シュートの p_g は著しく低下した。2月から5月までの期間では、当年生葉シュートと1年生葉シュートの間に光合成速度の差は見られなかった。

各月ごとの、当年生葉シュートの係数 a 、 b の平均値(a_c 、 b_c)と、1年生以上の旧葉シュートの係数 a 、 b の平均値(a_0 、 b_0)を表-3-2に示す。 a_c と a_0 の差は、1984年9月、10月、12月には99%の有意水準で、1984年11月と1985年8月には95%の水準で有意であった。また b_c と b_0 の差は、1984年6月、7月と1985年7月には99%の水準で、1985年9月には95%の水準で有意であった。

表-3-2. 測定期間（1984年6月から1985年10月まで）の各月における葉シュート試料の光一光合成曲線（3-4式）の係数 a と b の葉齢別平均値と日群落総生産量の推定値および平均日射量の値。

日群落総生産量の推定は、方法(1)では(3-8)式、方法(2)では(3-11)式による。方法(1)では林分葉面積指数の100%を当年生葉シュートが占める場合を、方法(2)では林分葉面積指数の20%を当年生葉シュート、80%を旧葉シュートが占める場合を仮定した。

月	係数 a の平均値		係数 b の平均値		日群落総生産量		平均日射量
	当年生葉		旧葉		$P_{g\text{day}}$		RD_{day}
	a_c	a_o	b_c	b_o	方法(1)	方法(2)	
	[klx ⁻¹]		[mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹ klx ⁻¹]		[kgCO ₂ ha ⁻¹ d ⁻¹]		[Cal ha ⁻¹ d ⁻¹]
1984年 6 月	0.311	0.268	1.65	1.87	289	337	2.76×10^7
7 月	0.326	0.258	2.60	1.59	537	400	3.78×10^7
8 月	0.190	0.289	1.71	1.51	460	360	4.21×10^7
9 月	0.196	0.327	1.53	0.934	336	198	3.20×10^7
10月	0.178	0.319	1.15	1.27	225	201	2.63×10^7
11月	0.162	0.248	1.21	1.21	208	184	2.14×10^7
12月	0.177	0.264	1.21	1.13	170	144	1.68×10^7
1985年 1 月	1.26	¹⁾ 1.26	0.661	¹⁾ 0.661	42.8	¹⁾ 42.8	2.37×10^7
2 月	0.224	¹⁾ 0.224	0.624	¹⁾ 0.624	97.3	¹⁾ 97.3	2.10×10^7
3 月	0.205	0.235	0.740	0.801	141	144	2.62×10^7
4 月	0.188	0.227	1.08	1.05	290	266	4.21×10^7
5 月	0.270	0.260	1.33	1.28	297	292	3.86×10^7
6 月	0.353	0.274	1.46	1.15	255	231	3.04×10^7
7 月	0.236	0.318	1.70	1.03	418	259	4.16×10^7
8 月	0.219	0.344	1.37	1.18	328	248	3.85×10^7
9 月	0.205	0.262	1.28	0.956	241	179	2.53×10^7
10月	0.246	0.278	1.36	1.40	230	226	2.59×10^7

1) 旧葉の測定は行なわなかったため、当年生葉シュートと旧葉シュートは等しい係数値を持つと仮定した。

3-4. 群落総生産量の推定

表-3-2 に示した光一光合成曲線の係数 a 、 b の葉齢別平均値を用いて、1984年6月から1985年10月までの期間を対象として、以下の2方法による日群落総生産量 ($P_{g\text{max}}$: [kgCO₂ ha⁻¹ d⁻¹]) の推定を行なった。

方法(1): 当年生葉シュートは林冠全体を占め、各月における葉シュートの光一光合成曲線は、

$$p_g = \frac{b_c \cdot I}{1 + a_c \cdot I} \quad (3-7)$$

であると仮定する。 a_c と b_c は各月の当年生葉シュートの係数の平均値である（表-3-2）。

このとき単位時間当たりの群落総光合成速度 (P_g : [kgCO₂ ha⁻¹ h⁻¹]) の値は、門司・佐伯の群落光合成モデル (MONSI and SAEKI, 1953) にもとづき、次式

$$P_g = \frac{b_c}{K \cdot a_c} \cdot \ln \frac{1 + a_c \cdot K \cdot I_0}{1 + a_c \cdot K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F^*)} \quad (3-8)$$

によって推定することができる。 F^* は林分葉面積指数(表-3-1)を、 K は吸光係数($K=0.256$)

ha ha⁻¹)を、 I_0 は林外照度を表わす。各月の1時間毎の平均林外照度(I_0 : [klx])の値と(3-8)式から1時間毎の群落総光合成速度(P_{gj} , j:時刻)を推定した。

日群落総生産量(P_{gday} : [kgCO₂ ha⁻¹ d⁻¹]) は次式、

$$P_{gday} = \sum_{j=0}^{23} P_{gj} \quad (j: \text{時刻}, j=0, 1, \dots, 23) \quad (3-9)$$

P_{gj} [kgCO₂ ha⁻¹ h⁻¹] : 時刻jにおける群落総光合成速度
によって推定した。

方法(2) : 林冠は20%の当年生葉シュートと80%の旧葉シュートからなり、各月の光—光合成曲線は当年生葉シュートと旧葉シュートとは異なるを考える。当年生葉シュートでは(3-7)式が、旧葉シュートでは、

$$p_g = \frac{b_0 \cdot I}{1 + a_0 \cdot I} \quad (3-10)$$

が成り立つと仮定する。 a_c と b_c はそれぞれ、当年生葉シュートにおける(3-4)式の係数 a と b の平均値を、 a_0 と b_0 はそれぞれ、旧葉シュートにおける係数 a と b の平均値を示す(表-3-2)。

このとき、単位時間当たりの群落総光合成速度(P_g : [kgCO₂ ha⁻¹ h⁻¹])の値は

$$P_g = \frac{1}{5} \cdot \frac{b_c}{K \cdot a_c} \cdot \ln \frac{1 + a_c \cdot K \cdot I_0}{1 + a_c \cdot K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F^*)} + \frac{4}{5} \cdot \frac{b_0}{K \cdot a_0} \cdot \ln \frac{1 + a_0 \cdot K \cdot I_0}{1 + a_0 \cdot K \cdot I_0 \cdot \exp(-K \cdot F^*)} \quad (3-11)$$

によって推定することができる。 K は吸光係数($K=0.256$ ha ha⁻¹), F^* は林分葉面積指数(値は表-3-1), I_0 は林外照度を示す。

方法(1)と同様に、(3-11)式によって得られた P_g の値を(3-9)式に代入することによって得た、日群落総生産量(P_{gday} : [kgCO₂ ha⁻¹ d⁻¹])の推定値を表-3-2に示す。

1984年6月と1985年3月を除く各月において、方法(1)による P_{gday} の推定値は方法(2)による推定値よりも大きかった。

特に、7月から9月の期間においては、方法(1)による P_{gday} の推定値は、方法(2)による P_{gday} の推定値よりも30%以上大きかった。これは表-3-2に示すように、この時期に $b_c > b_0$ となっていたためであろう。

方法(1)と方法(2)によって得られた各月の P_{gday} の値から、次式

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

P_{gdayi} [kgCO₂ ha⁻¹ d⁻¹] : i月の日群落総光合成量
によって、年間群落総生産量(P_{gyr} : [t ha⁻¹ y⁻¹])の推定を行なった。

前報(宮浦ほか, 1995)と同様に乾物率0.614を乗じて計算した結果、1984年11月から1985年10月までの1年間(期間II)における P_{gyr} の乾物量換算推定値は、方法(1)では50.0 t ha⁻¹ y⁻¹, 方法(2)では42.6 t ha⁻¹ y⁻¹となった。方法(1)による P_{gyr} の推定値は、方法(2)による推定値に対して17%大きかった。

前報(宮浦ほか, 1995)では、方法(1)とほぼ同様にして、1983年1月から12月までの1年間(期間I)の P_{gyr} を推定した。方法(1)による期間IIの P_{gyr} の推定値は前報の期間Iの推定値 $P_{gyr}=60.6$ t ha⁻¹ y⁻¹ (宮浦ほか, 1995)の約80%であった。

P_{gyr} の推定値と表-3-2 に示した土地面積あたり日射量の年間合計値から計算された、期間 II の年間エネルギー効率 (E_r) は方法(1)では 2.0%, 方法(2)では 1.7% となり、前報(宮浦ほか, 1995) に示した期間 I の $E_r=2.8\%$ を大きく下回った。

そこで、表-3-2 に示した当年生葉シュートの係数 a_c と b_c のかわりに、前報(宮浦ほか, 1995)の期間 I における係数 a と b の各月平均値を用いて、(3-8) 式による群落総生産量を計算し、(3-12) 式による年間群落総生産量の試算を試みた。期間 II の葉面積指数と日射量、および $K=0.256 \text{ ha ha}^{-1}$ の条件下で、方法(1)による試算値は $66.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ となった。この試算値は、期間 II の方法(1)による P_{gyr} の推定値 $=50.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ よりもかなり大きく、前報(宮浦ほか, 1995) の推定値 $P_{gyr}=60.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ に近かった。

このことは、期間 II の方法(1)による P_{gyr} および E_r の値と前報(宮浦ほか, 1995)における期間 I の値との差が、期間 I, II における当年生葉シュートの光合成能力の差によるものであることを意味している。

3-5. 年間剰余生産量の推定

年間群落剰余生産量 ($P_{syr} : [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$) は、次式

$$P_{syr} = P_{gyr} - R_{Fyr} \quad (3-13)$$

表-3-3. 方法(1)と方法(2)による Plot-1 の年間群落総生産量、年間葉群呼吸消費量、年間剰余生産量の推定値と、方法(2)にもとづく Plot-1 の物質収支。
方法(1)では林分葉面積の 100% を当年生葉シュートが占め、方法(2)では林分葉面積の 20% を当年生葉シュートが、80% を旧葉シュートが占めると仮定した。

推定期間		1984年11月～1985年10月
方法(1)		
群落総生産量	$P_{gyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	50.0
葉群呼吸消費量	$R_{Fyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	53.1
剰余生産量	$P_{syr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	-3.1
方法(2)		
群落総生産量	$P_{gyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	42.6
葉群呼吸消費量	$R_{Fyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	31.7
剰余生産量	$P_{syr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	10.9
純生産量	${}^1)P_{nyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	13.9
現存量増加量	${}^2)\Delta y [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	6.1
群落枯死量	${}^3)\Delta L [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	7.8
被食量	${}^4)\Delta G [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	0.0
非同化部呼吸消費量	${}^5)R_{Cyr} [\text{t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}]$	-3.0
葉現存量	${}^2)y_L [\text{t ha}^{-1}]$	23.0
葉呼吸率	$R_{Fyr}/y_L [\text{y}^{-1}]$	1.38
葉の平均呼吸速度	${}^6)r_F [\text{mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}]$	0.260

1) $P_{nyr} = \Delta y + \Delta L + \Delta G$ (4-3式) による推定値。

2) 前報(宮浦ほか, 1995)。

3) 勝野(1984)。

4) 被食量は総生産量に対して微小であると考え、 $\Delta G=0$ と仮定した。

5) $R_{Cyr} = P_{syr} - P_{nyr}$ (4-2式) により、方法(2)による P_{syr} の値にもとづいて推定した。

6) R_{Fyr}/y_L の単位を変換して得た。乾物率 $=0.614$ とした。

によって推定した。1984年11月から1985年10月までの1年間（期間II）における、 P_{ggr} 、 R_{Fgr} 、 P_{Sgr} の推定値を表-3-3にまとめる。

旧葉シュートの存在を無視した方法(1)では、 P_{Sgr} の推定値は乾物量で $-3.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ であった。旧葉シュートの存在を考慮した方法(2)では、 $P_{\text{Sgr}}=10.9 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ を得た。

林木は P_{Sgr} を非同化部の呼吸量、枝葉の更新、現存量の増加に配分して、個体を維持・成長させている(OGAWA, 1977)。従って、方法(1)による P_{Sgr} の推定値が負の値となったことは、前報（宮浦ほか、1995）と同様に森林の物質収支からみて不合理な結果である。

当年生葉シュートが伸長する6月～9月の期間、当年生葉シュートの暗呼吸速度は、旧葉シュートの暗呼吸速度よりも著しく大きい。方法(1)による P_{Sgr} の推定値が負の値になった主な理由は R_{Fgr} の過大推定であると考えられる。

4. 考 察

4-1. 葉シュートの暗呼吸速度と光合成速度の経時変化ダイアグラム

4-1-1. 暗呼吸速度の変化

1984年11月から1985年10月までの各月における暗呼吸速度(r_f)の葉齢別平均値を用いて、スギ葉シュートの展開後の時間経過に伴う暗呼吸速度の変化について考察する。

図-4-1は、1984年11月から1985年10月までの各月の r_f の葉齢別平均値にもとづいて作成した、暗呼吸速度の経時変化ダイアグラムである。時間の経過は原点を中心とする時計回りの回転運動によって示され、360度の回転は1年の時間経過を意味する。 r_f の値は原点からの距離によって示される。

経時変化ダイアグラムの作成に当たって、次のような仮定を設けた。

仮定(1)：当年生葉シュートは6月初旬に伸長を開始し、年によって葉シュートの展開時期は変わらない。

仮定(2)：暗呼吸速度は展開開始後の経過時間によって変化し、葉シュート試料の生育地上高などの違いによる暗呼吸速度の差はない。

仮定(1)より、1985年6月の当年生葉シュート（1985年展開）は、展開直後の状態にあると考える。1984年11月の当年生葉シュート（1984年展開）は展開開始から6カ月を経過しており、1985年10月の当年生葉シュート（1985年展開）よりも展開開始後の経過時間が約1カ月長い状態にあると考える。

まず各月の当年生、1年生、2年生葉シュートの平均暗呼吸速度の値を図中にプロットした。仮定(1)にもとづき、1985年6月の当年生葉シュートを出発点として、展開開始後の経過時間の順に r_f のプロットをつぎつぎと結び、ダイアグラムを完成させた。

仮定(2)により、ダイアグラムに現われた図形の形から、暗呼吸速度の季節変化や、加齢に伴う暗呼吸速度の変化を読み取ることができる。

図-4-1には、原点に向かって巻き込む渦巻き模様が現われた。このことから、葉シュートの単位葉面積当たり暗呼吸速度は、展開開始直後に最大となりその後葉シュートの加齢に伴って、だんだん減少すると考えられる。当年生葉シュートと1年生葉シュートの暗呼吸速度の差は10月に急激に減少し、11月から3月までの期間では、当年生葉シュートと1年生葉シュートの暗呼吸速度の差は小さい。しかし、4月から9月までの期間においては、葉齢の

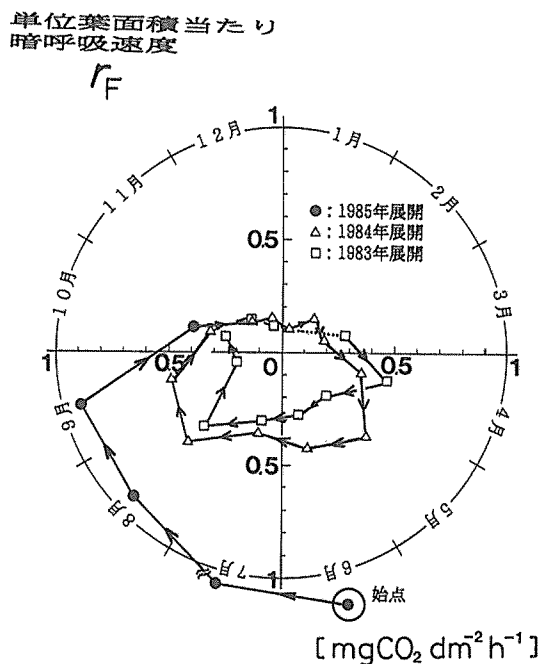


図-4-1. 葉シュートの暗呼吸速度 (r_F) の経時変化ダイアグラム。

時間の経過は原点を中心とする右まわりの円運動によって示され、1回転は1年間の時間経過を表す。 r_F の値は原点からの距離によって示される。本図は1984年11月から1985年10月までの r_F の葉齢別平均値を葉シュートの展開からの経過時間の順にむすんで作図したもので、同一葉シュートの r_F の変化を示すものではない。矢印は時間の経過方向を示す。

高いものほど、暗呼吸速度の値が低い。

渦巻きの半径が、10～3月において小さく、4～9月において大きくなっていたことは、気温の月変化に伴う暗呼吸速度の季節変化を示している。

図-4-1のような経時変化ダイアグラムは、同一葉シュートについてその展開から枯死まで暗呼吸速度の変化を経時的に追跡して作成することが望ましい。葉シュートの生育地上高や展開年度によって、経時変化ダイアグラムのパターンが異なるかどうかを調べれば、本節で設けられた2つの仮定を吟味することができるだろう。また、気象条件の変化や、葉シュートの光環境の経時変化を同時に測定すれば、加齢に伴う葉シュートの暗呼吸速度の変化について、より深い知見を得ることができよう。

4-1-2. 光合成速度の変化

図-4-2 A, B はそれぞれ、(3-4) 式の光—光合成曲線の係数 a と b の変化を、図-4-3 は光飽和時の総光合成速度 (p_{gmax}) の経時変化を示している。

これらの図は図-4-1 と同様に、1984年11月から1985年10月までの各月における a , b , p_{gmax} の葉齢別平均値に基づいて作成した。

図-4-2 A に示した係数 a の経時変化ダイアグラムには、展開開始後1～2カ月間は原点に向かって巻き込み、その後はやや巻き出す渦巻き模様が現われた。このことから展開開始後

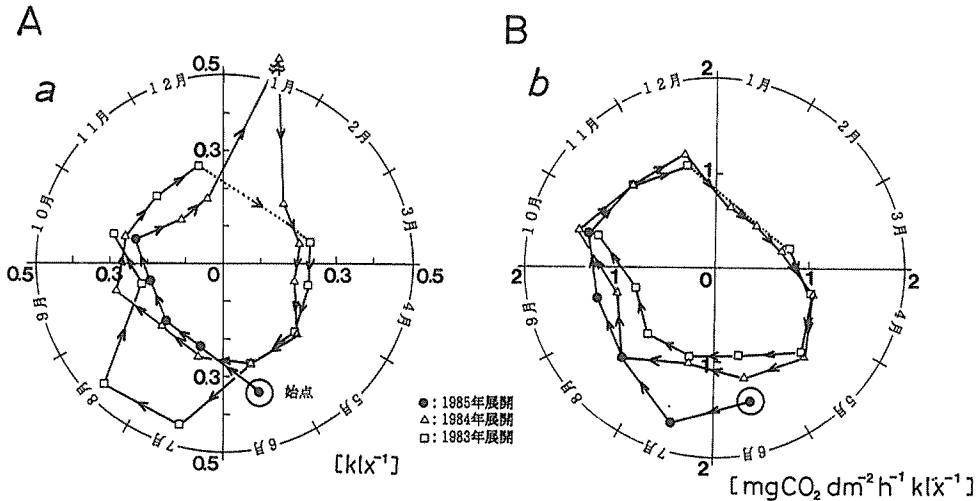


図-4-2. 葉シュートの光一光合成曲線の係数 a , b の経時変化ダイアグラム。

図-4-1と同様な方法で1984年11月から1985年10月までの各月の破壊的な光合成速度の測定に基づいて作成した。 a または b の値は、それぞれの図において原点からの距離によって示される。

A: 係数 a の経時変化ダイアグラム, B: 係数 b の経時変化ダイアグラム。

の1~2カ月を除き、係数 a の値は加齢に伴って増加すると考えられる。このことは加齢に伴って葉シュートの光一光合成曲線の光飽和照度がやや低くなることを意味する。

ダイアグラムの形は、1月に大きく突出しているが、全体としては円形に近かった。このことは、 a の値が1月を除いてはあまり大きく季節変化しなかったことを表わす。

図-4-2 Bにおいて、係数 b の経時変化ダイアグラムは、展開後1~2カ月間は原点から遠ざかり、その後は少し原点に向かって巻き込む傾向を示した。当年生葉シュートの b の値が減少することは、低照度域の総光合成速度が当年生シュートの月齢の増加に伴って減少することを意味する。

10月から5月までの期間において、ダイアグラムはほぼ同一の軌道を描いていた。このことは、秋から春にかけて係数 b の値が葉齢によって異なることを意味する。

ダイアグラムは、全体としては円に近い図形を示したが、1~2月には軌跡が原点に近づいた。これは1~2月に低照度域における総光合成速度がやや低くなることを表わしている。

図-4-3において、 $p_{gmax}(=b/a)$ の経時変化ダイアグラムは、展開開始後1~2カ月間に原点からもっとも遠ざかり、その後は原点に向かって巻き込む渦巻き模様を示した。このことは、 p_{gmax} の値が展開開始から1~2カ月を経過した後には最大となり、その後加齢に伴って減少していくことを意味する。

p_{gmax} のダイアグラムの形状は、1月から3月にかけて光飽和時の総光合成速度が低くなる季節変化を表わしていた。

これらの3つの図から、光一光合成曲線の光飽和照度、光飽和時の総光合成速度、低照度域における総光合成速度は、全体として葉シュートの加齢に伴い減少すると考えられる。これらの3つの要素のなかで、展開後2年間に最も大きく低下するのは光飽和時の総光合成速度であり、低照度域における総光合成速度と光飽和照度の低下は比較的小さいと考えられる。

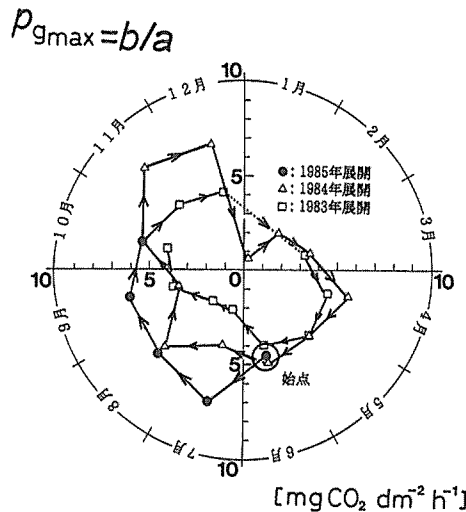


図-4-3. 光飽和時の総光合成速度 (p_{gmax}) の経時変化ダイヤグラム.

図-4-1と同様な方法で1984年11月から1985年10月までの各月の破壊的な測定結果に基づいて作成した図で、同一葉シュートの変化を示すものではない。 p_{gmax} の値は原点からの距離によって示される。

このように、これらの経時変化ダイヤグラムは葉シュートの加齢に伴う総光合成速度の変化パターンをよみとる手段を与える。

しかし、4-1でも述べたように、図-4-2 A, 図-4-2 B, および図-4-3のような経時変化ダイヤグラムは、本来同一の葉シュートに関する継続的な測定にもとづいて作成することが望ましい。スギ葉の光合成速度は、先端部分(シンク)の除去によって減少するという報告もある(TASHIRO *et al.*, 1993)。従って非破壊的に葉シュートの光合成速度を測定する方法を工夫することが重要である(二宮ほか, 1993)。

4-2. 総生産量, 葉群呼吸消費量, および剰余生産量の推定値に関する考察

4-2-1. 方法(2)による剰余生産量推定値の吟味

本研究によって得られた, Plot-1における年間葉群呼吸量 (R_{Fyr}), 年間群落総生産量 (P_{gyr}), 年間剰余生産量 (P_{Syr}) の値を表-3-3にまとめる。

表-3-3に示すように, 方法(1)では $R_{Fyr} > P_{gyr}$, $P_{Syr} < 0$ となって, 物質収支の立場から不合理な結果となっていた。しかし方法(2)を用いることによって R_{Fyr} の推定値は方法(1)の約60%の値に補正され, $P_{Syr} > 0$ となった。

そこで, 方法(2)による R_{Fyr} , P_{gyr} , P_{Syr} の推定値について, 物質収支の立場からさらに吟味する。

積み上げ法(OGAWA, 1977)と剰余生産量(MONSI and SAEKI, 1953)の概念から, 森林の群落総生産量 (P_{gyr}) は次式

$$P_{gyr} = R_{Fyr} + P_{Syr} \quad (4-1)$$

のように, 葉群呼吸消費量 (R_{Fyr}) と剰余生産量 (P_{Syr}) に配分され, P_{Syr} は次式

$$P_{Syr} = R_{Cyr} + P_{nyr} \quad (4-2)$$

P_{nyr} : 純生産量

$$P_{\text{nyr}} = \Delta y + \Delta L + \Delta G \quad (4-3)$$

のように、非同化部呼吸消費量 (R_{cyr})、現存量増加量 (Δy)、枯死量 (ΔL)、昆虫等による被食量 (ΔG) に配分されると考えることができる (OGAWA, 1977; HAGIHARA and HOZUMI, 1983)。

HAGIHARA and HOZUMI (1983) は 18 年生ヒノキ人工林において P_{gyr} の推定を行い、 P_{gyr} は $R_{\text{Fyr}} \rightarrow 37.3\%$, $R_{\text{cyr}} \rightarrow 25.2\%$, $\Delta L \rightarrow 6.0\%$, $\Delta y \rightarrow 37.5\%$, $\Delta G \rightarrow 0.19\%$ の割合で配分されたという結果を得た。

前報 (宮浦ほか, 1995) では、Plot-1 の 1985 年 5 月～1986 年 5 月の期間について、 $\Delta y = 6.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定した。この値を期間 II における Δy と仮定しよう。勝野 (1984) は、1982 年 11 月から 1983 年 10 月までの 1 年間について、Plot-1 の年間リターフォール量に枯死個体の現存量を加えた同期間の ΔL の値を $7.8 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定した。従って、 ΔL の値が年によって不変で、 $\Delta G = 0$ であると仮定すれば、(4-3) 式より $P_{\text{nyr}} = 13.9 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と計算することができる (表-3-3)。

(4-2) 式から、 R_{cyr} は $P_{\text{gyr}} - P_{\text{nyr}}$ によって示される。表-3-3 に示すように方法 (2) による P_{gyr} の推定値から計算した R_{cyr} の値は $-3.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ となった。 $R_{\text{cyr}} < 0$ となったことは、森林の物質収支の立場から不合理な結果である。

このことから、方法 (2) による剰余生産量 (P_{gyr}) の推定値は純生産量 (P_{nyr}) と非同化部呼吸量 (R_{cyr}) をまかなうには過小であると結論することができる。

4-2-2. 当年生葉シュートの割合と垂直分布が推定値にもたらす影響と今後の課題

本研究では、林分葉面積指数 (F^*) に占める当年生葉シュートの割合は 20% であり、当年生葉シュートと旧葉シュートの構成比は地上高によって変わらないと仮定した。しかし実際には、当年生葉シュートの割合は林冠内における葉シュートの伸長や枯死などによって季節変化するであろうし、当年生葉シュートは光環境のよい林冠表面付近に多く分布すると考えられる。

そこで、以下のようなモデル計算を行い、林冠における当年生葉シュートの割合と垂直分布の変化が、年間群落総生産量 (P_{gyr}) と年間葉群呼吸量 (R_{Fyr}) の推定に及ぼす影響について考察した。

林分葉面積指数 (F^*) に占める当年生葉シュートの葉面積指数 (F_c^*) の割合を

$$q = F_c^* / F^* \quad (0 \leq q \leq 1), \quad (4-4)$$

旧葉シュートの割合を $1-q$ と表わす。 P_{gyr} と q の関係を次の 2 つの場合について計算した。

(1) 均一分布：当年生葉シュートは地上高に関して一様に分布し、当年生葉シュートと旧葉シュートの構成比は地上高によって変わらないと仮定する。

このとき、 P_{gyr} と q の関係は次式によって示される。

$$P_{\text{gyr}} = 50.0 \cdot q + 40.7 \cdot (1 - q). \quad (4-5)$$

(4-5) 式より、

$$P_{\text{gyr}} = 40.7 \quad (q = 0)$$

$$P_{\text{gyr}} = 50.0 \quad (q = 1)$$

となる。 $P_{\text{gyr}} = 40.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ は旧葉シュートが林冠全体を占める場合の P_{gyr} の推定値を意味

する。この値は方法(1)において、(3-8)式の a_c と b_c を a_0 と b_0 に置き換えることによって推定することができる。また $P_{gyr}=50.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ は当年生葉シュートが林冠全体を占めると仮定した方法(1)における P_{gyr} の推定値である。

(2) 上層集中分布： $F=F_c^*$ (F ：林冠表面からの積算葉面積密度)となる地上高を境界として、林冠の上層を当年生葉シュートのみが、またこれより下層を旧葉シュートのみが占めると仮定する。

このとき単位時間当たりの群落総光合成速度 (P_g) は、門司・佐伯の群落光合成モデル (MONSI and SAEKI, 1953) に従い、次式、

$$P_g = \int_{F=0}^{F_c^*} \frac{b_c \cdot I}{1 + a_c \cdot I} \cdot dF + \int_{F=F_c^*}^{F^*} \frac{b_0 \cdot I}{1 + a_0 \cdot I} \cdot dF \quad (4-6)$$

$$F_c^* = q \cdot F^*$$

によって推定することができる。 q の値を変えながら (4-6) 式、(3-9) 式、(3-12) 式を順に用いることによって、 P_{gyr} と q の関係を求めることができた。

$q=0$ と $q=1$ の場合については、均一分布の場合と同様に、

$$P_{gyr} = 40.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1} \quad (q=0)$$

$$P_{gyr} = 50.0 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1} \quad (q=1)$$

となった。

年間葉群呼吸量 (R_{Fyr}) は当年生葉シュートの垂直分布とは独立であるから、 R_{Fyr} と q の関係は、次式のように計算することができる。

$$R_{Fyr} = 53.1 \cdot q + 26.4 \cdot (1 - q) \quad (4-7)$$

(4-7) 式より、

$$R_{Fyr} = 26.4 \quad (q=0)$$

$$R_{Fyr} = 53.1 \quad (q=1)$$

となる。 $R_{Fyr} = 26.4 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ は旧葉シュートが林冠全体を占める場合の R_{Fyr} の推定値を意味する。この値は方法(1)において、(3-1)式の n_c を n_0 に置き換えることによって推定することができる。また $R_{Fyr} = 53.1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ は当年生葉シュートが林冠全体を占めると仮定した方法(1)による R_{Fyr} の推定値である。

図-4-4 は P_{gyr} 、 R_{Fyr} および P_{Syr} と q の関係を示している。

P_{gyr} は q とともに増加したが、両者の関係は当年生葉シュートの垂直分布パターンによって異なった。均一分布条件では P_{gyr} は q の増加とともに直線的に増加したのに対し、上層集中分布条件では上に凸となる曲線を描いた。このため、 $0 < q < 1$ の範囲では、上層集中分布条件での P_{gyr} は均一分布の場合を上回った。これは林冠上部の高照度条件下で当年生葉シュートが旧葉シュートより高い光合成能力を示すためである。

R_{Fyr} は q とともに直線的に増加した。直線の傾きが示すように q の増加に対する R_{Fyr} の増加割合は P_{gyr} の増加割合よりも大きかった。これは暗呼吸速度の葉齢間差が光合成速度の葉齢間差よりも大きいためである。

P_{Syr} の計算には図-4-4 に示した P_{gyr} と R_{Fyr} の計算値と (4-1) 式を用いた。 P_{Syr} は q とともに減少した。 $P_{Syr}-q$ 関係は当年生葉シュートの垂直分布パターンによって異なり、均一分布条件では直線を、上層集中分布条件では上に凸となる曲線を描いた。これは当年生葉シュートの垂直分布パターンによる $P_{gyr}-q$ 関係の違いに対応している。

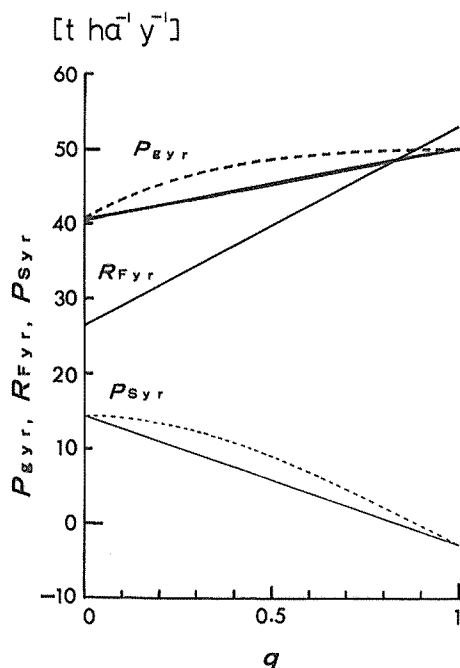


図-4-4. 年間総生産量 (P_{gyr}), 年間葉群呼吸量 (R_{Fyr}), 年間剰余生産量 (P_{syr}) と当年生葉シュートの葉面積指数が全葉面積指数に占める割合 (q) の関係。

実線は, 当年生葉シュートが地上高について均一分布する場合の推定値を, 点線は, 当年生葉シュートが林冠上部に集中分布する場合の推定値を示す。これらのモデル計算の方法については本文を参照されたい。

HAGIHARA and HOZUMI (1983) の結果から, 18 年生ヒノキ人工林における葉群呼吸消費率 (R_{Fyr}/y_L) の値は 1.08 y^{-1} となる。TADAKI and KAWASAKI (1966) と只木ほか (1965, 1967) が 5~49 年生のスギ人工林の R_{Fyr} を推定した結果によれば, R_{Fyr}/y_L の値は $1.5 \sim 2.1 \text{ y}^{-1}$ となる。

本研究の方法(2)では, $R_{Fyr}/y_L = 1.41 \text{ y}^{-1}$ (表-3-3) を得, 葉シュートの平均呼吸速度は $0.260 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ と計算することができた。これらの値は HAGIHARA and HOZUMI (1983), TADAKI and KAWASAKI (1966) および只木ほか (1965, 1967) の示した値と比較して妥当な推定値である。

従って, 本研究の方法(2)において P_{syr} が過小となった主な原因は, P_{gyr} の過小評価によるものであると推察する。そこで次報では, 光合成測定時における葉面照度の値の過大評価が, 総生産量の過小評価に及ぼす影響 (宮浦ほか, 1995) について吟味する予定である。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり, 名古屋大学農学部附属演習林の各位には, 演習林と演習林施設の利用に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) の各位には, 研究環境の整備に便宜を図っていただいた。現平岡森林研究所の倉地奈保子博士と現森林総合研究所の森 茂太博士には, 日射量の測定に対してご協力をいただき

た。これらの多くの人々の協力と援助に深い敬意と感謝を捧げる。

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

- HAGIHARA, A. (1973) Study on photosynthesis and respiration of tree (II)— Diurnal change of photosynthesis in needles of *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. J. Jpn. For. Soc. 55 : 213-216.
- 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.
- 橋本良二 (1985) スギ人工林の樹冠及び林分構造と光合成生産機構に関する数理解析的研究. 岩大演報 16 : 1-87.
- 井田和子 (1982) 遮光に対するスギ科針葉樹の反応の生態生理学的研究—特に葉の色素の消長について. 97 頁. 大阪市大理博論.
- 勝野真澄 (1984) スギ人工林の生産生態学的研究. 263 頁. 名大農修論.
- 勝野真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1989) 年齢の異なるスギ葉の光合成. 100 回日林論 : 429-430.
- 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.
- 前田 徹 (1983) 林内気層の CO₂ 濃度の垂直分布. 76 頁. 名大農卒論.
- 宮浦真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1995) 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. 名大演報 14 : 49-88.
- MONSI, M. und SAEKI, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzen-gesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot. 14 : 22-52.
- NEGISI, K. (1966) Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For. 62 : 1-115.
- 二宮生夫・柴田育子・萩野和彦 (1993) 林内で測定した光—光合成曲線. 104 回日林論 : 511-512.
- 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.
- 坂上幸雄・土井恭次(1964) 9月のスギ苗切枝の見掛けの炭酸同化量と温度、照度および葉齢との関係. 75回日林講: 262-263.
- 白旗 学・橋本良二(1991) 数種針葉樹の二酸化炭素濃度—光合成反応. 日林東北支誌 43: 61-62.
- 白旗 学・橋本良二(1992) 通常濃度~5000 ppm までの二酸化炭素濃度に対する数種針葉樹の光合成反応. 103回日林論: 415-416.
- 白旗 学・橋本良二(1993) スギ樹冠内各位置における一次枝上に着生するシュートの葉齢と光合成速度. 104回日林論: 509-510.
- 白旗 学・松本陽介・丹下 健(1989) スギの単木と個葉の光合成速度の日変化. 100回日林論: 427-428.
- 朱 城賢・矢幡 久・須崎民雄(1989) 生活環境保全林を構成する主要樹種の蒸散及び光合成の特性. 日林九支研論 42: 129-130.
- 田淵隆一・萩野和彦・堤 利夫(1981) スギ伏条稚樹の光環境と光合成. 日林誌 63: 287-293.
- TABUCHI, R., OGINO, K. and TSUTSUMI, T. (1987) On the seasonal course of photosynthetic activity of sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) layerings growing under different light climates in the forest. J. Jpn. For. Soc. 69: 294-300.
- TADAKI, Y. and KAWASAKI, Y. (1966) Studies on the production structure of forest. (IX) — Primary productivity of a young *Cryptomeria* 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.
- TAMIYA, H. (1951) Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. Bot. Mag. Tokyo 64: 163-173.
- 丹下 健・鈴木 誠・糟谷重夫・粕谷伊佐義(1991) 被陰条件下で育てたスギ、ヒノキ苗木の被陰解除前後の光合成特性と成長. 日林誌 73: 288-292.
- TASHIRO, N., GYOKUSEN, K. and YAHATA, H. (1993) Effects of girdling and shoot apex removal on photosynthetic rate and stomatal conductance of detached *Cryptomeria japonica* shoots. Bull. Kyushu Univ. For. 67: 21-31.
- 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.
- 矢幡 久・佐渡靖紀・宮島 寛(1986) スギ在来品種の水分特性(V) 水分動態シミュレーション・モデルの苗木による検証. 日林九支研論 39: 49-50.
- 山下裕史・田代直明・玉泉幸一郎(1992) スギ精英樹の光合成特性に関する研究. 日林九支研論 45: 75-76.

Effect of changes in photosynthesis and dark respiration rate with aging foliage shoots on the estimation of gross production and canopy respiration consumption in a *Cryptomeria japonica* plantation

Masumi KATSUNO-MIYAURA, Akio HAGIHARA and Kazuo HOZUMI

The effect of canopy age structure on the estimation of canopy respiration and stand gross production was studied on a 23-year-old sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) plantation (as of 1985) at Nagoya University Forest. Dark respiration rate (r_f) and gross photosynthesis rate (p_g) of different-aged foliage shoots in sugi were measured monthly during the period between June, 1984 and October, 1985. Current foliage shoots had higher r_f values from June to September and higher p_g values from July to December than the older ones. Canopy respiration and stand gross production were estimated monthly for the study period in Case I and Case II, where the current foliage shoots' share of leaf area index was assumed to be 100% and 20%, respectively. These values were summed to give annual canopy respiration ($R_{F_{yr}}$) and annual gross production ($P_{g_{yr}}$) for the period from November 1984 to October 1985. In Case I, the estimated value of $R_{F_{yr}}$ was larger than that of $P_{g_{yr}}$, which was illogical from the viewpoint of dry matter budget in a forest. Estimated $R_{F_{yr}}$ and $P_{g_{yr}}$ values in Case I were 68% and 17% larger than those in Case II, respectively, because the decrease in r_f and p_g with aging foliage shoots was ignored in Case I. In Case II, the values of $R_{F_{yr}}$, $P_{g_{yr}}$ and annual surplus production ($P_{S_{yr}}$) were estimated to be 31.7, 42.6 and 10.9 t ha⁻¹ y⁻¹, respectively. The value of $P_{S_{yr}}$ was not enough to supply the dry matter for the biomass increment (6.1 t ha⁻¹ y⁻¹), dead matter (7.8 t ha⁻¹ y⁻¹) and respiration of non-photosynthetic organs on the study site.

Keywords : aging, *Cryptomeria japonica* plantation, dark respiration rate, foliage shoots, gross photosynthesis rate