

高密度のアカマツ林の一次生産の解析

蜂屋欣二⁽¹⁾・竹内郁雄⁽²⁾・棚秋一延⁽³⁾Kinji HATIYA, Ikuro TAKEUCHI and Kazuhiro TOCHIAKI : Primary
Productivity of High Density Stands in *Pinus densiflora* SIEB. et
ZUCC.

要 旨：アカマツ林の一次生産特性を解析するため、樹種特性をとらえ易い高密度林を選び、純生産と林齢・地位との関係を検討した。さらに、若い20年生の林分で葉・幹・枝・根の呼吸消費を調べ、これらの呼吸消費量と純生産量を加えた林分の総生産が各器官に分配される割合を明らかにした。また、高密度アカマツ林で一次生産の経年変化を求め、針葉樹類のなかでも陽性なアカマツ林の一次生産特性に検討を加えた。

最多密度のアカマツ林の地上部現存量密度（地上部現存量/上層平均樹高）は、11t/ha・mで一定になり、アカマツの特性値と考えられた。また、高密度林の葉量は林齢とともに増加し、15～20年で最大（7.5t/ha）となり、以後減少して壮年期に7.0t/haで安定した生育休止期の新葉率は、地位による変動は少ないが、林齢による変動は大きかった。葉の平均寿命は幼齢期の1年末満から壮齢期の2年へと変化した。純生産は15～20年生時にピークをもつ経年変化をし、葉量や葉の能率の変動に対応した。幹生産はピークが明瞭でなく、幹への純生産の分配が高齢まで高く維持されるためと考えられる。純生産とその幹への分配は地位が良いほど高かった。

20年生林分の呼吸消費量は26～28t/ha・yrで、葉の呼吸量が全呼吸消費量の53～55%であった。20年生林分の総生産量（ P_G ）は36～39t/ha・yrであるが、純生産量は総生産量の27～30%に過ぎず、アカマツ林では呼吸消費量が他の針葉樹林に比べて多い。

高密度のアカマツ林分の呼吸消費量は、純生産量（ P_N ）と同じく15～20年生時にピークをもつので、合計された総生産量もこの時期にピーク（75～85t/ha）をもつ。総生産量は壮齢期に最大値の60～70%になり、老齢まで低下する。 P_N/P_G 比は、35年生ごろまで30%を示し、老齢になっても20%程度を維持していた。一次生産が最大になる時期は、葉量最大期に一致するが、単に葉量の増加だけではなく、葉の純光合成速度の高い新葉の割合が増加するためであり、一次生産の上で葉齢構成が大きな役割を果たすことが明らかになった。一次生産の経年変化を調べると、アカマツ林では総生産・呼吸消費・純生産ともに若齢期に明瞭なピークをもち、以後急激に低下して、壮老齢期に安定して行くという特徴的なパターンを示した。

目 次

I. は じ め に	40
II. アカマツ林の純生産	42
1. 調査方法	43
2. 現存量と最多密度	47
3. 林分の葉量とその葉齢構成	48
4. 純生産とその分配	52
III. アカマツ林の呼吸消費と総生産	54
1. 調査林分と調査方法	56

2. 現存量と純生産量	57
3. 幹, 根の呼吸量	57
4. 枝, 葉の呼吸量	63
5. 呼吸消費量, 総生産量とその分配	64
IV. アカマツ林の一次生産の経年変化	72
1. 林分呼吸消費量の推定	72
2. 呼吸消費量・総生産量の経年変化	77
3. 一次生産の経年変化の模式図	81
V. ま と め	85
1. アカマツ林の純生産	86
2. アカマツ林の呼吸消費と総生産	86
3. 一次生産の経年変化	87
引 用 文 献	88

I. は じ め に

森林には木材生産の機能とともに、環境保全の機能がそなわっていることはいうまでもない。地域の自然的、社会的条件に応じて、この二つの機能を調節しつつ、森林を利用し、管理してゆくのが、今後の林業の方向であろう。

近年生物学の国際的な共同研究として、世界の生態学研究者を中心として IBP 計画（国際生物学事業計画）が実行され（1964～1974）、大きな成果をあげた。この計画は、“地球上のあらゆる生物圏の物質生産の動態を把握して、生物資源開発の最大限の可能性を明らかにし、人類の繁栄のため生物資源の有効な利用と管理をはかる”という目的ですすめられた。まさに再生可能資源である生物資源の今後の利用と管理のための基礎的研究であり、生物資源のうちで森林がしめる重要性からみて、当然森林に関する研究が重点とされ、とくに生態系の物質生産や物質循環に関する研究がその中心的課題とされ、大きい成果をあげた（SHIDEI & KIRA, eds⁶⁶⁾, KIRA et al. eds³³⁾, KITAZAWA ed.³⁵⁾）。

森林の物質生産の研究の萌芽は古く、とくに BOYSEN JENSEN によるブナ林やトネリコ林の生長を物質生産と消費の解析から論じた古典的事績が有名である（BOYSEN JENSEN⁶⁾など）。しかしこの分野の研究が発展したのは戦後の1950年代後半からであり、とくに IBP の研究によって量、質ともに大きく進展した。この中で日本の生態学界も生態系の物質生産機構の理論的解析や測定方法論の開発などで大きな役割を果たしてきた。

森林の生産技術および管理技術の基礎学としての森林生態学の方角も、物質生産や物質循環の機構を基礎として森林生態系内の諸現象の定量的解析をすすめるという流れにある。最近の森林生態学の大きな成果の一つは、林木の生長の密度効果の研究である。この研究の基礎理論は植物生態学において発展した植物生長のロジスチック理論（SHINOZAKI & KIRA^{67, 68)}など）によっているが、林木の生長と密度との関係の解析にこの理論が適用され、植栽密度や間伐などの意義づけとともに、

具体的な林分密度管理の定量的指針の確立に貢献してきた(只木・四手井⁶⁹⁾, 蜂屋・安藤¹²⁾, 安藤^{3,5)})。さらに, 森林の物質生産機構の研究の発展によって, この密度効果をはじめ, 森林の生長現象の物質的基礎の解明が進められている(蜂屋¹⁷⁾)。また林木の生長問題だけでなく森林がもつ水保全や土保全の機能も究極は森林の物質生産と物質循環の機構に依存しているから, 今後の森林の有効な利用と管理の体系を確立してゆくうえで, 森林の物質生産の研究はますます重要となるであろう。最近の森林の物質生産の資料が, IBP などの資料を中心に, CANNELL, M.G.R.⁷⁾によってまとめられたが, この中の約 1/4 のページ数は日本の資料によって占められているように, わが国での物質生産の研究は活発に進められている。

生態系の中で緑色植物が無機物から有機物を生産することを一次生産または基礎生産とよんでいる。光合成によって生産された有機物総量が総生産量 (P_G) であるが, 植物の生活にともなってその一部は呼吸によって消費される。この呼吸消費量 (R) を P_G から差し引いた残りが純生産量 (P_N) であり, 植物体として固定された量である。そこで

$$P_G = P_N + R \quad \text{または, } P_N = P_G - R$$

と示される。これらの諸量の測定にはいくつかの手法がある(小川⁵⁰⁾, NEWBOULD⁴⁸⁾, 蜂屋¹⁹⁾, 依田⁸⁷⁾, 佐藤⁶³⁾, 吉良³¹⁾, 木村²⁷⁾, OGAWA⁵¹⁾)。純生産量は新生部分を直接調べて求めることが多く行われ, 確実な資料の集積がはかられているが, 呼吸消費量, 総生産量の計測にはまだ困難が多い。

森林の一次生産の研究は, これらの諸量が, いろいろな環境や林分条件によってどのように変化し, 森林の生長にどのように使われてゆくかを解析して, 物質生産の面で森林と樹種の特性を明らかにする研究である。

一次生産の研究が盛んになったとはいえ, 物質生産を左右する環境要因, 林分要因もきわめて複雑であって, 各種の要因ごとに物質生産にあたえる効果を解析することはまだ大へん困難である。今日までに, 森林の純生産の段階では林分密度や林齢, 地位などの要因との一般的関係の概略を明らかにし得た(KIRA & SHIDEI²⁹⁾, 只木・蜂屋⁷²⁾, SATOO^{58,60,61,62)}, 佐藤⁶³⁾ KIRA³⁰⁾, 吉良³¹⁾, SATOO & MADGWICK⁶⁴⁾など)が, なお樹種ごとに特性は十分把握できていない。ましてやその計測に困難が多い呼吸消費や総生産の段階となると, 後述のとおり確実な研究成果はまだ大へん乏しい現状である。

このため本論文ではアカマツ林について, 林分の純生産, 呼吸消費, 総生産の各段階を測定, 検討し, アカマツ林の一次生産の実態を解析することにとめた。アカマツはその生長過程から葉や枝の年齢を査定することが容易で, 生長量や純生産量を求め易く, また天然生林が多いため, いろいろな密度条件や, 地位条件の林分を資料とし易い。そのため, これまでの筆者をはじめ多くの研究者によって, 林分の純生産の調査が多くなされている。

またアカマツは植生遷移上, 先駆樹種とされ, その樹種特性とくに生長特性を物質生産の面から解析することは, その他の照葉樹やブナ, スギ, ヒノキ, モミ属などの極相樹種との比較資料としても興味深い。

以上から本論文において, 筆者はアカマツ林の一次生産の実態を解析するため, これまで筆者が調査してきたアカマツ林の資料から, 樹種特性をとらえ易い高密度林をえらび, 次のように検討を

すすめた。

まづアカマツ林の純生産を林齢および地位条件との関連で解析した。

ついで新たに20年生アカマツ林分について、詳細に呼吸消費量と総生産量をとらえ、若齢アカマツ林の一次生産の経年変化の特性を検討した。

これらの検討結果をこれまでの森林の一次生産の研究成果と比較検討して、森林生態系の一典型であるアカマツ林の一次生産の特性を多少とも解析し得た。

本論文の作成については東京大学農学部教授 真下育久博士のご指導をいただいた。また、農林水産省林業試験場造林部の方々のご協力をいただいた。ここに厚く感謝の意を表する。

Ⅱ. アカマツ林の純生産

1. 調査方法

わが国の森林の一次生産の研究は進み、森林タイプごとに純生産量の測定値もまとめられてきている（只木・蜂屋⁷²⁾、佐藤⁶³⁾、KIRA³⁰⁾）。資料の精度も年々高まっているが、研究初期のものには、林分値の推計方法に問題があるものもある。しかも地下部の根の測定には労力がかかるため、なお地上部だけの測定値も多い。

これらの値はバラツキが大きく、森林タイプ間のおおよその違いを理解するには有効であっても、樹種の詳細な特性を理解し、純生産を支配する要因を解析するにはきわめて不十分であったといわねばならない。

林分の純生産は当然樹種の特性とともに林分の条件、すなわち、林齢や密度、土地条件などによって左右される。したがって純生産に関係する多くの要因とその影響の強さを明らかにしてゆく必要がある。

このため森林の純生産に影響する主要因である密度、地位、林齢を中心に、森林の純生産との関係も多くの樹種で明らかにされつつあり、これらの大よその傾向は只木・蜂屋⁷²⁾、佐藤⁶³⁾によってまとめられている。これらの中でアカマツ林の資料（佐藤ら⁵⁷⁾、坂口ら^{55,56)}、安藤ら^{1,2)}、蜂屋ら^{13,14,16,18)}、栩秋・蜂屋⁷⁹⁾、SATOO⁶⁰⁾、佐藤(昭)ら⁶⁵⁾など）が多く利用されている。

しかし密度試験地などを除けば、比較し得るように実験的に設定された調査資料は少なく、検討には個々別々に調査された資料を集めて利用せざるを得なかった。したがって、例えば年齢との関係を検討する場合も、地位や密度条件のちがうものを混じえたままの検討が多く十分な解析がすすめられないなど、森林の純生産の実態の検討はなお不十分な点が多く残っている。

アカマツ林の純生産の研究の場合も状況はおなじであるが、最近、根量や枝生産量などなついても実測または精度の高い推定がなされてきている。森林タイプごとのまとめにおいて、マツ林の純生産量としてまとめられた値は、一部クロマツの値を含むが大多数はアカマツ林の値であるので、アカマツ林の概略の純生産量を知ることができる。すなわち只木・蜂屋⁷²⁾によれば $14.8 \pm 4.1 \text{ t/ha} \cdot \text{yr}$ (52)、吉良³¹⁾によれば $13.64 \pm 5.00 \text{ t/ha} \cdot \text{yr}$ (44)とされる。()内は調査林分数である。

そこで今回は過去の筆者らの調査資料を再整理し、最多密度に近い高密度林分をえらび、(1)地位

が等しい林分間で、一次生産と林齢との関係、(2)林齢がおなじ林分間で、一次生産と地位条件との関係を明らかにして、アカマツ林の純生産を検討する土台とするように努めた。

調査林分

今回の検討に利用した調査資料は、次の調査林分から収集された。

(1) 栃木県益子町笠間営林署管内に昭和26年に設定され、昭和51年まで断続調査された林業試験場アカマツ天然生除伐試験地およびその周辺の12～33年天然生林 (安藤ら^{1,2)}, 蜂屋ら¹³⁾, 蜂屋や¹⁶⁾, 只木ら⁷⁸⁾)

(2) 茨城県十王町林業試験場高萩試験地に隣接する高萩営林署国有林で10～25年生天然生林

(3) 岩手県岩手営林署 (旧沼宮内署) 管内33～48年生人工林 (蜂屋ら¹⁴⁾)

(4) 茨城県笠間市笠間営林署管内35年生人工林

(5) 東京都八王子市林業試験場浅川実験林狭間苗畑, 8年生人工林 (蜂屋ら¹⁶⁾)

なおこのほか、岩手県気仙沼市気仙沼営林署管内、林業試験場アカマツ壮齢林本数間伐試験地の55年生天然生林 (森ら⁴⁰⁾) および岩手県大東町一関営林署管内アカマツ総合試験地の120年生天然生林 (佐藤(昭)ら⁶⁵⁾) の資料を直接の検討に引用した。

各資料の調査年月は付表のとおりであるが、現存量、生産量把握のため、11月以降3月上旬までの生育休止期に調査を行った。

調査林分としては整一な林分で、十分な外周をのぞいても最低樹高を一辺とする方形面積以上である林分で、立木本数が最低50本以上を含む林分をえらんだ。調査林分の概要は付表-1に示す。

現存量の測定

森林における物質生産の研究の発展にともない、その現存量や純生産量の測定法も進んできた。とくにIBP計画などを契機として国際的交流も進み、IBPにおける森林の一次生産の標準的方法も決められた (NEWBOULD⁴⁸⁾)。これらの測定方法論の分野でも日本の実績はすぐれており、わが国の研究が主要な測定手法を開発してきた (小川⁵⁰⁾, 蜂屋¹⁹⁾, 佐藤⁶³⁾, KARIZUMI²⁴⁾, OGAWA⁵¹⁾)。

森林の物質生産の研究資料も初期においては測定、推定方法が不適切で、精度の悪い資料も多かったが、測定方法の安定化とともに、資料の質も高まってきている。

今回の調査はおおよそ次のような標準的方法 (蜂屋¹⁹⁾) で行った。

調査林分の直径・樹高の毎木調査を行い、個体の大きさの分布に応じて試料木をえらんだ。試料木の数は幼齢林分では20本をえらんだが、一般には10本程度であり、最低でも7～8本の試料木をえらんだ。

試料木について伐採し、層別もしくは枝階別に区分し、生産構造調査とあわせて、部分重の調査を行った。層区分は0.5 m, 1 m, 2 mと林分高に応じて行った。

部分重の測定では、枝については一般に当年枝, 1年枝, 2年枝以上 (必要あるときはさらに年枝に区分したときもある) に区分した。葉でも当年葉, 1年葉, 2年葉に分けて測定した。

根については、限られた林分についてのみ、苺住のブロック根量調査法 (KARIZUMI²⁴⁾) によって測定した。他の林分については、苺住の資料を併せて求めた平均地上部重 $\bar{W}_T$ と平均根重 $\bar{W}_R$ との相対生長関係をつかって推定した。すなわち Fig. 1 のように $\bar{W}_R - \bar{W}_T$ 関係では

$$\bar{W}_R = 0.250 \bar{W}_T$$

ときれいな比例関係がみられ、T/R 率が平均個体の重量の広い範囲にわたって一定していることがみられた。これにより根重の推定量を求めた。

試料木の部分重は断面積比推定法によって、ha 当りに換算された。

なお現存量としては、果実、花は測定時では量的に無視できた。

また林床の他植生の現存量についても一部林分で測定したが、今回主な検討の対象とした高密度林では林木現存量に対して量的にはほとんど無視できた。

純生産量の測定

純生産量の測定は、一時点での調査によって純生産量を求める、純生産量の測定の第2法とよばれる方法によって行った。

すなわち、ある期間の間に生産された純生産量 P_N は、

$$P_N = Y_N + L_N + G_N$$

となる。ここで Y_N はある期間中に生産されて測定時までに残った量、測定時における新生部分重である。 L_N はある期間中に生産された、枯損、落枝、落葉などで測定時まで失われた量である。また G_N は生産されたものから動物の被食によって失われた量である。

例えばマツカレハなどの食葉性害虫が多発した場合などでは G_N についても十分考慮する必要があるが、現実にその量を測定することは困難が多い。また L_N についてはリター調査によって落葉・枝や果実などの精密な測定は可能であるが、新生部分だけをとり分けることは困難で、葉量および葉齢構成の季節変化を追跡して推定する必要がある（蜂屋ら¹⁶⁾）。季節変化を調査することも一般には労力がかかるので困難である。したがって無視されることが普通であるが、幼齢林の場合生育期間中にかなりの新生葉の落葉がある場合もある（蜂屋ら¹⁶⁾）および後出の呼吸量の測定の項参

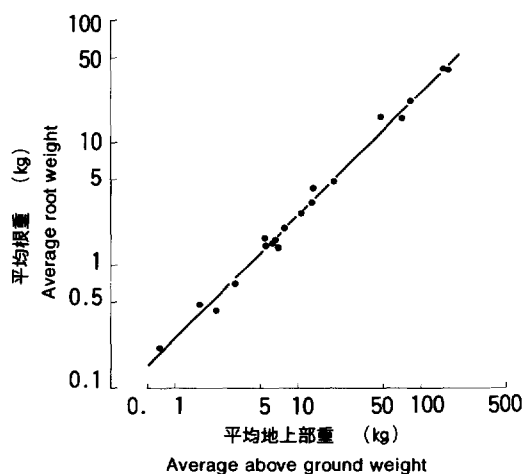


Fig. 1. 根重と地上部重

Fig. 1. Relation between root weight and above ground weight.

照)。今回は G_N は無視し、 L_N も幼齡林 (10年生以下) 以外では無視した。

新生部分の測定では、幹については通常の樹幹解析法により生長量を新生部分量として純生産量とみなした。

枝の生産については、枝解析の方法が開発され多くの林分の資料が収集されてきた。アカマツでは、年枝の区分が明瞭であるので、現存量測定で行ったように年枝に区分して解析した。当年枝はそのまま新生部分とした。1年枝は層別または枝階別にサンプルをとり、1年枝中央における1年間の断面積生長率を求め、サンプルの重みづけをして平均重量生長率を求め、試料木の階層ごとの枝現存量から生長量を求め、これを新生部分重として純生産量とみなした。2年枝以上でも1年枝に準じた方法で算出した。なおこのような枝の生長の推定には多大の労力がかかるので、枝下断面積や樹冠内幹材積と枝重との相対生長関係を利用して枝生長量を推定する方法も開発した (蜂屋・棚秋¹⁵⁾)。この方法によって推定した林分 (資料番号 8, 9, 10, 35, 36, 37) も一部ある。アカマツやモミ属では年枝の特徴から枝解析が比較的容易で精度もあるが、他の樹種では枝解析には困難が大きく精度もあがらないので、上記推定法は有用であった。

葉の純生産量は実測した新葉量をもってあてた。すでに述べた (蜂屋¹⁶⁾) ように、葉量の季節変化を考慮すれば、とくに幼齡林では過少推定になっていると思われる。

根の純生産量はほとんど実測された例がなく、いろいろな推定法が行われてきたが (蜂屋¹⁹⁾)、今回は幹の生長率を根の生長率として根の現存量から求めた。根の小径根 (2 mm ~ 5 mm) 以上の太い根ではこの仮定も $W_T - W_S$ 関係が安定していることからもうなづけるが、2 mm 以下の細根は更新がはげしく (NAKANE⁴⁴⁾)、新生量の把握が困難である。根の生産量も過少な推定になっていると思われる。

各部分の純生産量は現存量とおなじく断面積比推定法によって ha あたりに換算された。

付表に林分概況にあわせて、現存量および地上部純生産量をあげている。この資料の多くはすでに公表しているが (蜂屋^{13,14,15,16,18)}、只木⁷⁸⁾、一部の訂正、追加を行って付表として再掲する。

調査林分の密度・地位条件

今回の検討ではまず高密度林に限定し、(1)地位がほぼ等しく、林齢の幅が広いグループと、(2)年齢をそろえて地位条件に幅のあるグループとをつくった。

密度条件については密度管理図による収量比数 (RY) (蜂屋・安藤¹²⁾、安藤^{3,5)}) によって相対的に判定した。Fig. 2 は収量比数線上に調査林分をプロットしたものである。RY 1.0 は最多密度線であり、アカマツ林の密度管理図 (安藤³⁾) によれば

$$\log V_f = 0.5619 \log \rho_f + 4.5350$$

(V_f : 最多密度のときの ha 当たり幹材積, ρ_f : 最多密度, ha 当たり本数)

であらわされる。平行に並ぶ線は、最多密度にたいして相対的な密度を示す線群で、最多密度の林分蓄積に対して、おなじ林分高で何割の蓄積をもつかを示す。

調査林分の収量比数を求めて、付表に示す。たとえば 0.95 は収量比数 0.95 以上 1.0 までを示し、0.9 は 0.9 以上 0.95 までをあらわしている。ちなみに一般の林分密度管理においては RY 0.7 ~ 0.8 が

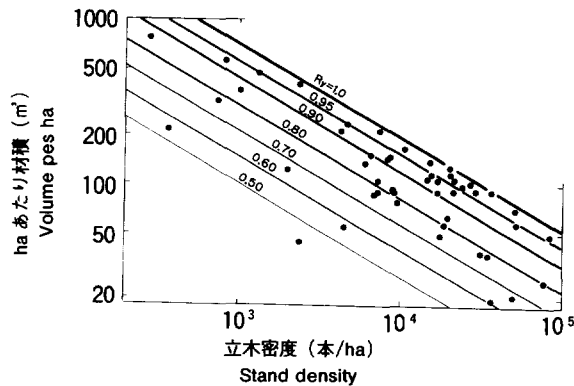


Fig. 2. 調査林分の収量比数 (R_y)
Yield ratio (R_y) in test plots.

密仕立, 0.6~0.7が中庸仕立, 0.5~0.6が疎仕立の管理基準である。

地位条件については樹高と年齢の関係から地位指数曲線を求めて判定した。密度管理図により収獲予想表を作製するためには、樹高-年齢関係を明らかにする必要があるが、このために北関東、表東北地域において収集されたおよそ1000点の資料を利用して地位指数曲線をつくった。

林齢ごとの樹高（主林木樹高）の平均値を求め、生長曲線としてミッチェルリッヒ式をあてはめ、変体図法によって、30年を基準とする地位別樹高-年齢曲線群を作図した。Fig. 3にみるとおりで、これを地位指数曲線として用いた。

今回の資料は比較的幼齢林に片寄っているため、地位評価の基準林齢を低め、30年生樹高をもって地位指数（Site index, SI）として表示した。さらに今回の調査林分は密度の範囲がひろく、しかも通常の密度管理基準よりもきわめて高密度の林分が多い。そこで単なる平均樹高では密度による影響があって、樹高による地位評価が困難である。一般にはこの場合主林木樹高が使われるが、今回の資料は幼齢林が多く、しかも密度の範囲が大きいので、通常の主林木、副林木の判定基準が利用できない。そこで林分密度に影響されぬ林分高として上層樹高を考える。上層木の判定は機械的に樹高上位のものから ha 当たり1000本相当の個体とし、その平均樹高を上層平均樹高として地位判定に用いた。トドマツ密度管理図調査では ha 当たり250本（真辺³⁷⁾）を上層木としているが、一般には上層木の判定は一定していない。今回は調査林分が幼齢であるので本数をかなり多くとるようにした。また、ha 当たり1000本以下になった林分では全林木の平均樹高を採用した。上層平均樹高により判定された地位指数は付表のとおりである。

以上によって調査林分の密度と地位条件が相対的に評価された。これらの中から、高密度林分として R_y 0.9および0.95の林分を選び、さらに(1)地位指数が13~16の範囲に入る林分を選び一次生産と林齢との関係を検討する林齢シリーズとした。なおこの地位指数は関東地方収獲表ではほぼⅠ等地下とⅡ等地上にあたる土地条件である。つぎに(2)林齢20~23年のものを選び一次生産と地位との関係を検討する地位シリーズとした。

林齢シリーズは、資料番号で7, 22, 29, 38, 39, 10, 41, 44, 45の林分であり、これに55年生林分資料（森ら⁴⁰⁾）を加え、さらに多少密度が低い120年生の林分資料（佐藤(昭)ら⁶⁵⁾）も参考

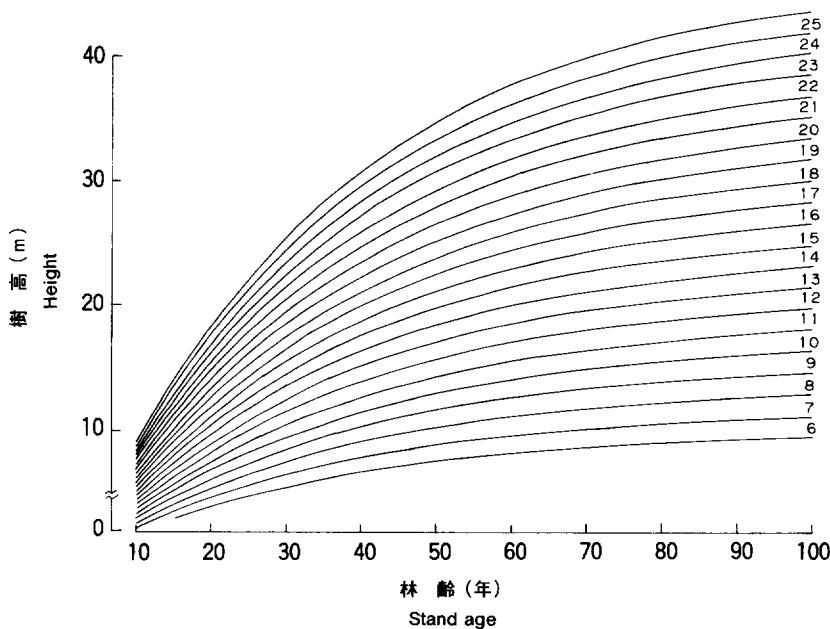


Fig. 3. 地位指数曲線
Site index in different stand age.

として検討資料とした。地位シリーズは資料番号 4, 5, 6, 7, 10, 12, 13, 24, 39 の林分である。

なおこれ以外の資料も随時補助資料として利用した。各シリーズの各林分の現存量, 純生産量は Table. 1, 2 に抜き出して示す。

2. 現存量と最多密度

十分にうっ閉した植物群落において群落密度と平均個体重または収量との関係に広く自然間引の $3/2$ 乗則が成立つことが認められている (SHINOZAKI & KIRA⁶⁷⁾)。森林においては, 現存量として重量の直接判定の資料は少なく, また利用部分が幹材であるため, 材積と密度との関係として密度管理図など密度効果の研究がされているが, 当然重量と密度の関係のほうが密度効果の法則がよく成り立つ。

PY 0.90 以上の林分の ha 当たり地上現存量 (Y_T) と密度 (ρ) との関係をプロットすると図のようになり, その上限として最多密度線を引いた。また, 上層平均樹高 $\bar{H}_{Up}$ と ρ との関係も図のようになり, 上限線を引くことができた。この両曲線は両対数図でほとんど平行になった。

$$Y_T = K_1 \rho^{h_1}, \quad \bar{H}_{Up} = K_2 \rho^{h_2}$$

において, $h_1 = h_2$ であれば

$$Y_T = (K_1/K_2) \bar{H}_{Up}$$

となり地上部現存量は上層平均樹高と比例することになる。

密生した森林では地上部現存量は群落の高さで決められる。地上部現存量を上層木の平均樹高で割ると, 森林の占有空間内での平均現存量密度 ($Y_T/\bar{H}_{Up}$) が求められる。この現存量密度には上

限があり、樹種にかかわらず10～13 t/ha・m 程度になるといわれている (Fig. 5) (KIRA & SHIDEI²⁹⁾)。

アカマツ林の場合も最多密度の状態では Y_T と $\bar{H}_{Up}$ とがほぼ比例して、Fig. 6 のように地上部現存量密度の上限は一定になり、その上限密度は11 t/ha・mと計算された。この値は菅²³⁾が胸高断面積や幹材積における密度効果から推論した値 (斉藤⁵⁴⁾) とよく一致した。

3. 林分の葉量とその葉齢構成

林分葉量と林齢、地位

森林の物質生産のにない手である森林の葉量については多くの樹種につき数多くの資料があつめられ、単位面積当たりの森林の葉量は、立木密度や地位、林齢などが変わっても、林冠が十分閉鎖していれば、樹種ごとにほぼ一定となることが認められてきた。また性質の似た生活形を同じくするグループごとにもおよそ一定の値になり、それらの平均値がまとめられている (只木・蜂屋⁷²⁾, 佐藤⁶³⁾, 吉良³¹⁾, TADAKI⁷⁰⁾, 只木⁷⁵⁾, TADAKI⁷⁶⁾)。

林分葉量が樹種ごとに一定化するの、もちろん巨視的にみた場合で、林分の条件によって変動の幅は大きい、しかも従来の資料には、精度の悪い推定法を用いたものや、調査季節を無配慮に選んだものなど多いので、変動の幅をさらに大きくしていよう。

比較条件に十分配慮した調査資料の検討によって、アカマツ林の葉量に与える立木密度、地位、林齢の影響はほぼ明らかになっている (蜂屋ら^{14,18)}, SATOO⁶⁰⁾, 佐藤⁶³⁾ など)。今回は葉量と林齢および地位条件との関係を、以上の高密度林に限って整理してみよう。Fig. 7, Fig. 8 は林分葉量と林齢および地位との関係を示す。

これまで林分葉量の経年変化として幼齢期をすぎて葉量は増加し、15～20年生ごろにきわめてうっ閉した林冠となり、急激な下枝の枯上がりが出る時期に、林分葉量が最大となる。それをすぎて壮齢期に入ると葉量は多少減少するが、ほぼ一定の値を保って老齢期に至るというパターンが認められてきた。(只木・蜂屋⁷²⁾)。林齢シリーズのほか、地位指数9～10の高密度林を加えて林分葉量の経年変化をみると、Fig. 7 の傾向のようになり、一般にいわれる葉量の経年変化とおなじパターンといえる。図中にフリーハンドで傾向線を描いたが最大期で約7.5t/ha、安定期で約7 t/haとなる。なお参考資料のⅠ林分のように120年生で7.9t/haの葉量をもつことが報告されている。十分に比較できる条件のそろった林分が少なく、推定精度をも考えることの程度の差で以上のパターンを確認してよいかは、佐藤⁶³⁾ のように問題もあるが、同一の林分での経年変化の場合15～20年生ごろ一時的に林冠が過密になり葉量も増えると考えられることもできる。

なお葉重から山科、吉野⁸²⁾ の関係式によって葉面積 (全面) を求めると、最大期で約11 ha/ha、安定期で約10 ha/ha となった。

Fig. 8 の地位との関係もすでに報告 (蜂屋ら¹³⁾) したものとほぼおなじであるが、地位指数8以上ではほぼ一定となるが、地位指数8以下の林分では最多密度に近い林分でも葉量は少なく、せき悪地や砂地にみられるように林冠が十分うっ閉しない状況となる。

この関係は他の林齢たとえば12年生、15年生などの高密度林においてもおなじであり、さらに密度条件をRY 0.80などと下げても、ある程度以上の地位になると地位にかかわらず林分葉量はほぼ

Table 1 林齢シリーズの林分の現在量と純生産量
Biomass and net production in different stand age.

プロット NO. Plot number		41	22	29	40	7	39	38	44	46	K	I
林 齢 (年) Stand age (yrs)		10	12	15	15	20	23	25	33	48	55	120
地 位 指 数 Site index		14	13	13	13	13	14	14	15	16	16	16
現 存 量 Biomass	幹 表 面 積 ha/ha Stem surface area	0.88	0.90	0.93	1.10	1.32	1.32	1.09	1.19	1.15	1.05	0.82
	幹 材 積 m ³ /ha Stem volume	91	91	106	100	168	214	240	409	473	553	761
	幹 t/ha	38.1	42.7	45.3	43.1	75.9	85.1	83.8	163.4	198.5	225.9	290.4
	枝 "	9.0	9.4	9.7	9.7	12.5	12.3	13.7	14.6	16.6	21.1	29.6
	葉 "	6.8	7.5	6.6	6.6	8.4	7.2	6.9	6.9	7.0	7.3	7.9
	地 上 部 "	53.9	59.6	60.4	59.4	96.8	104.6	104.3	184.9	221.8	254.3	327.9
	根 "	14.5	14.9	15.2	14.9	24.2	26.2	26.1	46.2	55.5	63.5	82.0
	全 体 "	68.4	74.5	76.0	74.3	121.0	130.8	130.4	231.1	277.3	317.8	409.9
純生産量 Netproduction	幹 材 積 m ³ /ha-yr Stem volume	17.5	14.4	22.3	23.4	19.8	23.8	24.3	21.8	14.1	13.4	9.5
	幹 t/ha-yr	7.7	6.8	9.5	10.1	8.9	9.5	8.5	8.7	5.9	6.2	3.5
	枝 "	4.5	3.7	4.4	5.1	3.6	4.1	4.4	2.1	2.1	1.9	1.0
	葉 "	6.3	6.5	5.3	6.1	6.3	5.8	6.3	3.4	3.8	3.4	4.2
	地 上 部 "	18.5	16.9	19.2	21.2	18.8	19.4	19.2	14.2	11.8	11.5	8.7
	根 "	2.9	2.4	3.2	3.5	2.8	2.9	2.6	2.5	1.6	1.7	1.0
	全 体 "	21.4	19.3	22.4	24.7	21.6	22.3	21.8	16.7	13.4	13.2	9.7

一定になることが認められた。

葉齢構成の変動

林分葉量は新葉の展開, 旧葉の枯死によって季節的に変動する。さらに生育にともなって葉齢構成も変化してくる (蜂屋¹⁶⁾, 只木ら⁷⁸⁾)。

全葉量に対する新葉の割合を新葉率とよぶと, 新葉率は季節的にはもちろん, 経年的にも変化してゆく。

Fig. 9 は生長休止期新葉率の経年変化である。資料は地位指数13~16の林齢シリーズのほか, 高

Table 2. 地位シリーズの林分の現存量と純生産量
Biomass and net production of selected test plots in different site quality.

プロット NO. Plot number			12	4	5	6	13	24	10	7	39
林 齢 (年) Stand age (yrs)			21	20	20	20	21	22	20	20	23
地 位 指 数 Site index			5	8	10	10	10	10	11	13	14
現 存 量 Biomass	幹 材 積 Stem volume	m ³ /ha	48.7	70.1	93.0	100.6	127.2	138.8	115.7	168.1	214.1
	幹 Stem	t /ha	26.9	35.7	48.0	49.1	58.5	65.1	56.4	75.9	85.1
	枝 Branch	"	4.2	7.2	7.8	8.4	11.0	10.4	8.9	12.5	12.3
	葉 Leaf	"	5.7	7.6	6.4	7.5	8.6	8.2	6.4	8.4	7.2
	地 上 部 Above ground	"	36.8	50.6	62.2	65.0	78.0	83.8	71.7	96.8	104.6
	根 Root	"	9.2	12.7	15.6	16.3	19.5	21.9	17.9	24.2	26.2
	全 体 Total	"	46.0	63.3	77.8	81.3	97.5	105.7	89.6	121.0	130.8
純 生 産 量 Net production	幹 材 積 Stem volume	m ³ /ha・yr	5.3	11.6	16.3	14.6	14.8	17.0	11.8	19.8	23.8
	幹 Stem	t /ha・yr	2.9	5.2	7.5	6.7	6.8	7.9	5.8	8.9	9.5
	枝 Branch	"	2.0	2.8	2.7	3.1	2.7	3.4	2.9	3.6	4.1
	葉 Leaf	"	3.6	6.0	5.2	5.8	5.6	4.6	5.2	6.3	5.8
	地 上 部 Above ground	"	8.6	14.0	15.4	15.6	15.0	15.9	13.9	18.8	19.4
	根 Root	"	1.0	1.8	2.4	2.2	2.3	2.7	1.9	2.8	2.9
	全 体 Total	"	9.6	15.8	17.8	17.8	17.3	18.6	15.8	21.6	22.3

密度条件 (RY 0.9以上) の林分で地位指数 9～11のものを加えてプロットした。生長休止期の新葉率は大きいバラツキはあるが、図中の傾向線のとおり、林齢とともに急速に新葉率は小さくなり40年以降は50%で安定するようである。地位の影響は認められなかった。50%の新葉率では葉の平均寿命が2年と考えられる。アカマツ林では幼齢期では平均寿命は1年ほどであるが、壮齢期以降2年となる。新葉と旧葉の光合成能力のちがいや呼吸速度のちがいなどは、アカマツ林の物質生産に大きい影響をもつので、その葉齢構成の変動も重要な問題である。

また今回の調査ではアカマツ除伐試験地周辺の天然生林の調査を経年的に行ったが、更新年次や構造が同じ集団であっても、経年変化の傾向とは別に年々の新葉率が変動することがあることが分った。Fig. 10はその状況を示すが、この変動には年々の気候状態の影響と大きいと考えられる。

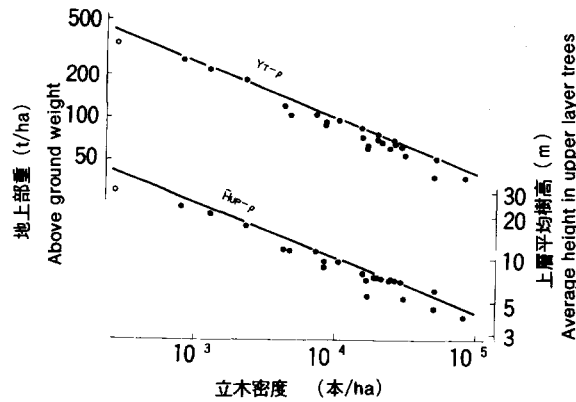


Fig. 4. 立木密度 (ρ) と地上部重 (Y_T) ・
上層平均樹高 (H_{up})

Relation between stand density (ρ) and above
ground weight (Y_T) or average height in up-
per layer trees (H_{up}).

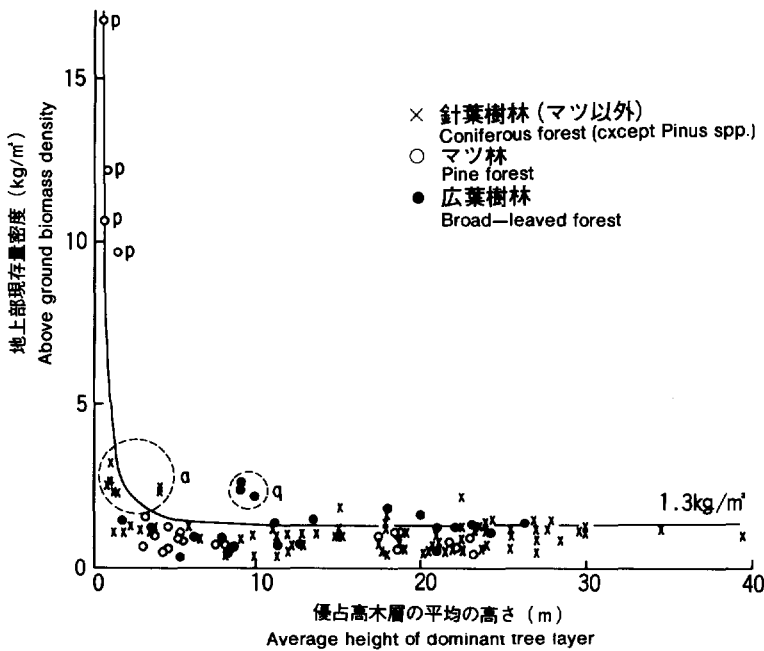


Fig. 5. 地上部現存量密度 (群落の占有空間あたりの植物体乾物量)
との群落の高さとの関係

Relation between above ground biomass density and
height of forest communities.

—— 木本群落 (Kira & Shidei,²⁹) p: 高山帯ハイマツ低
木林 (立山), a: トドマツ幼木林 (サロベツ砂丘), q: 海
岸照葉低木林 (四国南西部) (吉良³¹) より

—— woody plant community (Kira & Shidei²⁹), P: *Pinus*
pumila community in alpine zone (Tateyama), a: *Abies sachalinensis*
young forest (Sarobetsu dune), q: laurel forest in
coastal region (southwestern Shikoku). (from Kira³¹)

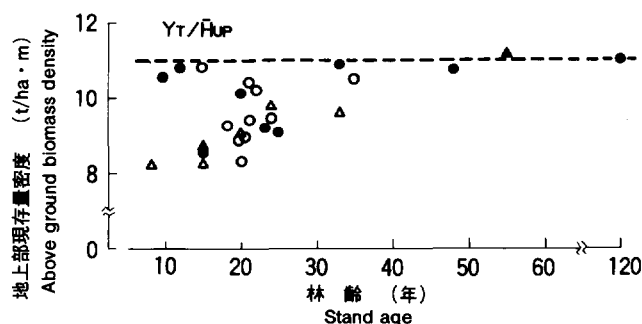


Fig. 6. 地上部現存量密度と林齢

Above ground biomass density in different stand age.

	Ry		Ry
SI 13~16	● 0.95	SI ~12	○ 0.95
	▲ 0.90		△ 0.90

4. 純生産量とその分配

純生産量と林齢

高密度アカマツ林の純生産量と林齢との関係を見るとFig. 11のようになる。

年間の純生産量は幼齢期から急激に増加し、15年～20年生ごろに最大の純生産量を示す。地位条件のよい林分 (SI 13～16) では、最大期で22～25 t/ha·yr の純生産量をあげるが、以後急激に減少して、50年生前後では最大期の約半分の13 t/ha·yr 程度となる。なお Table. 1 にみるように120年生林分でも純生産量は10 t/ha·yr を保つから、壮齢から老齢期まで純生産量はかなり安定している。地位指数が低い林分 (SI 9～10) でも純生産の経年変化のパターンはおなじであった。

このように高密度であれば、若い林分でも高い生産力を保つことは密度効果の研究からも認められている。材積生長の経年変化でも、高密度に林分を維持するほど、連年生長の最大時期は若齢期に移って来ることが明らかにされている (安藤⁴⁾)。

純生産の経年変化のパターンで、最大期になる15～20年生時は、Fig. 12にみるように、葉の生産能率をもっとも高い時期にあたっている。葉の物質生産の能率は年生産量を葉量で割って求めたが、ここでは生長休止期のときの葉量で割ってあらわしている。またこの時期は葉量の経年変化からみても葉量をもっとも多くなる時期であるが、前述のとおり葉量の増加は1割程度であり、この時期の純生産量の増加にみあうほどではない。したがってこの時期の高い葉の生産能率が高い純生産をささえているものと思われる。このことは、この時期が葉の新葉率がなお高い時期にあたっていることも対応しており、別に検討を加える (IV-3 参照)。

幹の生産は純生産とおなじ時期にピークになるが、Fig. 13にみるようにその後純生産のような急激な低下はみられず、15～35と長い期間にわたって高い幹生産が維持される。幹への純生産の分配が林齢とともに増加して、30年以後も高い割合で維持されること (Fig. 14) が、純生産の落ちこみにもかかわらず幹生産の低下が早くあらわれない理由と思われる。

葉の再生産のための純生産の分配は幼齢期ほど高く、10年生では30%をこすが、純生産の最大期の20年生をすぎると安定してくる。枝への分配も葉の場合とは似ており、幼齢期では葉と枝の純生

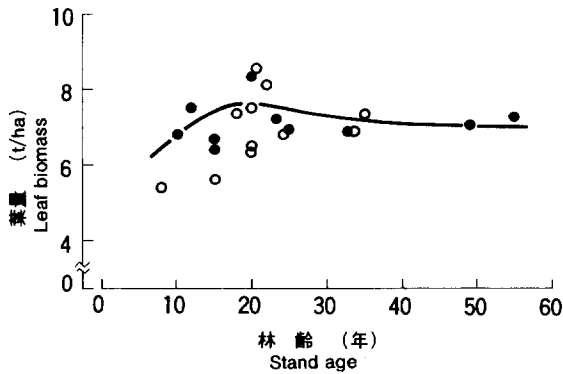


Fig. 7. 林齢と林分葉量
Leaf biomass in different stand age.
● Ry 0.9~, SI 13~16
○ Ry 0.9~, SI ~12

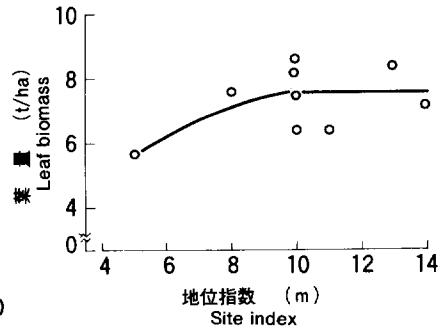


Fig. 8. 地位と林分葉量
Leaf biomass in different site index.
Ry 0.9~, 20~23年生

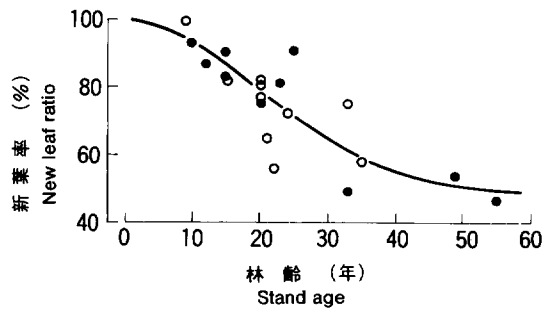


Fig. 9. 新葉率と林齢
New leaf ratio in different stand age.
● SI 13~16 ○ SI 9~10

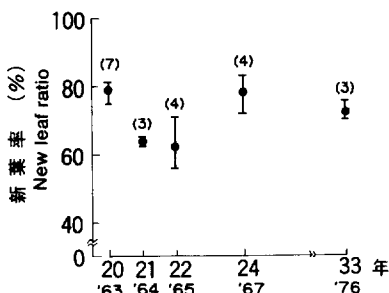


Fig. 10. おなじ林分群での新葉率の年次変動
Annual trend of new leaf ratio in the same stands.
() はサンプル集団数
(): number of test plots

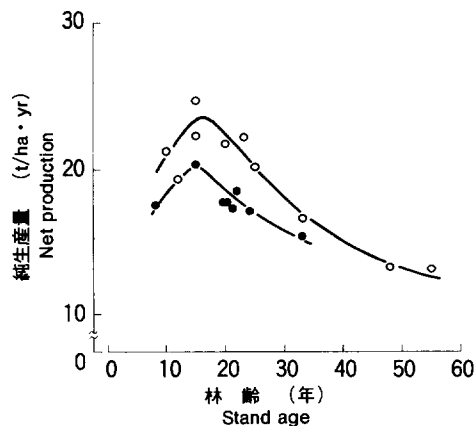


Fig. 11. 純生産量と林齢
Net production in different stand age.
○ SI 13~16
● SI 9~10

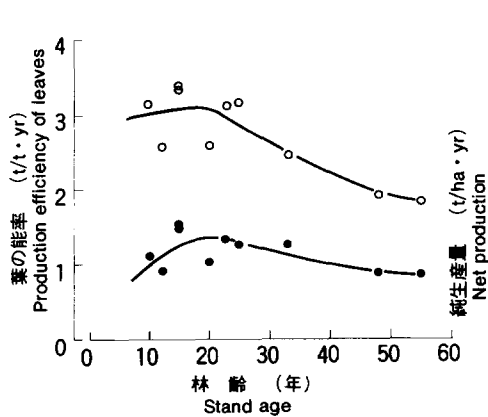


Fig. 12. 葉の能率と林齢
Production efficiency of leaves in different stand age.
○ 純生産能率 ● 幹生産能率
○ : net productivity, ● : stem productivity

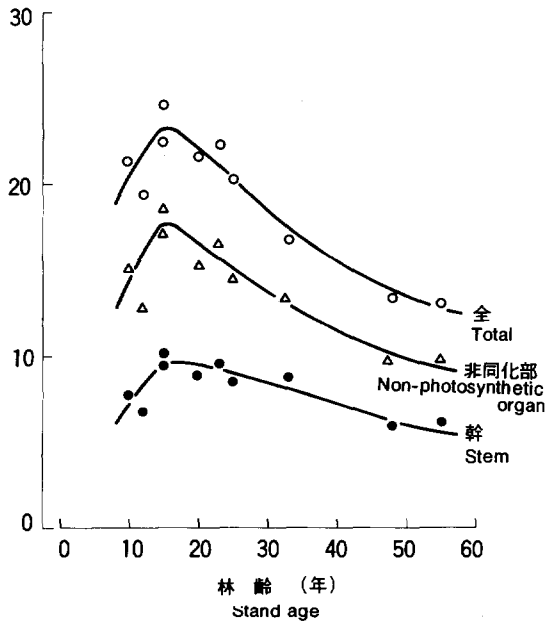


Fig. 13. 純生産量・幹生産量と林齢
Net and stem production in different stand age.

産だけで全体の50%をこす (Fig. 14)。

純生産量と地位

純生産量は当然地位条件がよくなるとともに増加する。Fig. 15は純生産が最大となる林齢にちかい20～23年生林分について、純生産量と地位指数との関係をみている。

Fig. 15にみるように、林分葉量の増加がみられない地位指数8以上の林分であっても、純生産量が増加するのは、地位がよくなるにつれて葉の能率が高くなるためといえる。Fig. 16のとおり、地位がよくなるにつれて葉の能率は高くなることが明らかで、純生産の分配率は地位によってかなり変化する。Fig. 17に示されるように地位がよくなるにつれて幹への分配率が高まり、葉への分配率が下がること明瞭である。ごく悪い地位をのぞき、高密度林では地位にかかわらず葉量が一定化し、葉の再生産へ利用される純生産の量も一定化する。したがって地位のよいところでは、純生産が増加する分だけ非同化器官への分配が多くなる。しかし葉を支える枝への分配率は地位がよくなってほとんど変わらないから、純生産の増加分は幹の生産に利用されることになり、幹への分配率が大幅に高まる。このことは幹材生産には高い地位が有利であることを明らかにしている。

Ⅲ. アカマツ林の呼吸消費と総生産

林分の生長量や純生産量の研究にくらべ、呼吸消費量の研究はまだ大へん少ない現状にある。しかし森林の物質生産を考えてゆくうえで、呼吸消費量を知ることは不可欠なことであるので、その精密な測定が望まれる。

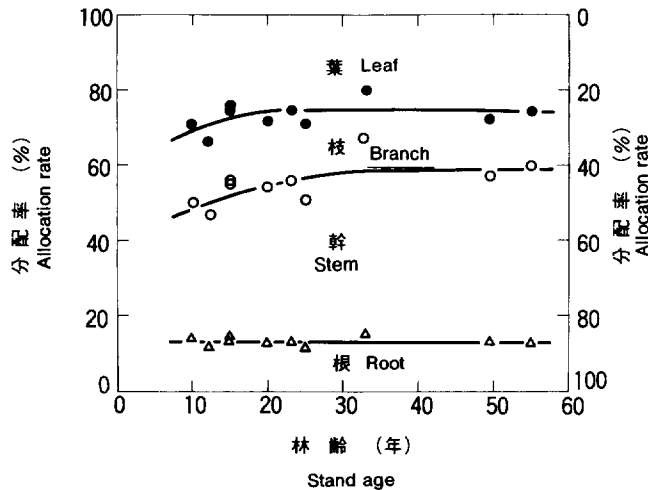


Fig. 14. 純生産量の分配と林齢

Allocation of net production to each organ in different stand age.

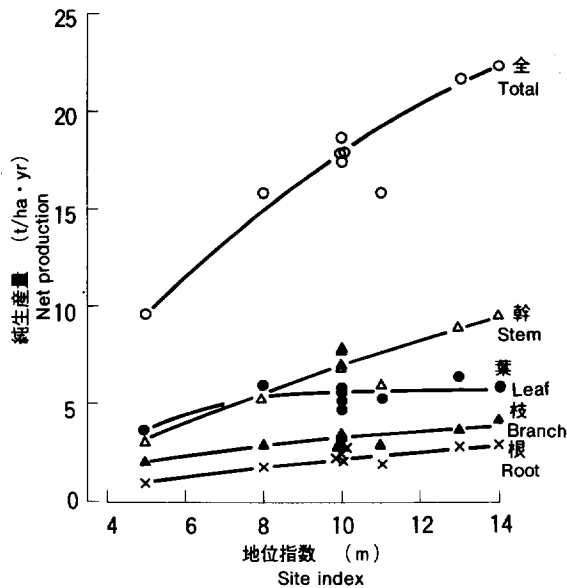


Fig. 15. 純生産量と地位

Net production in different site index.

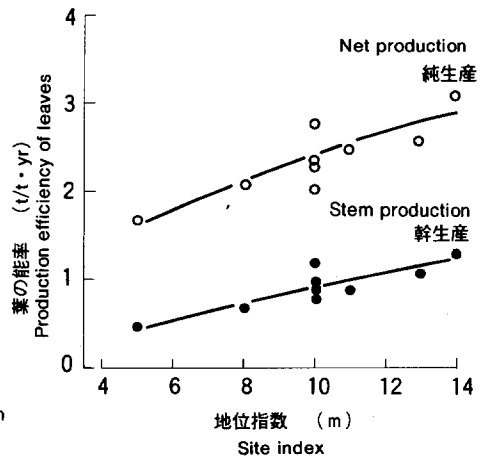


Fig. 16. 葉の能率と地位

Production efficiency of leaves in different site index.

BOYSEN JENSEN の物質生産の研究を引きついで MÖLLER ら^{41,42)} のヨーロッパブナ林の林齢と林分呼吸消費量の研究や MÜLLER ら⁴³⁾ による熱帯降雨林の呼吸消費量の研究は、森林の一次生産研究の中では貴重な研究例である。わが国でも近年、イス林 (KIMURA²⁵⁾), コジイ林 (KIRA & YABUKI³⁴⁾), クス林 (SATO⁵⁹⁾), アカマツ林 (SATO⁶⁰⁾), 榎秋・蜂屋⁸⁰⁾, 蜂屋²⁰⁾), ヒノキ林 (OOHATA et al.⁵²⁾, 斉藤⁵⁴⁾, HAGIHARA & HOZUMI^{8,9,10,11)}, NINOMIYA & HOZUMI⁴⁹⁾), ブナ林 (丸山³⁸⁾, MARUYAMA³⁹⁾) さらにシラベ, アオモリトドマツ林 (KIMURA et al.²⁶⁾) などの呼吸消費量が比較的精度が高く推定さ

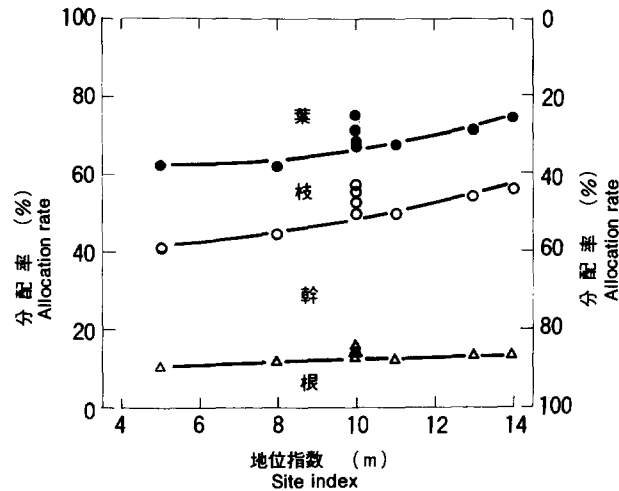


Fig. 17. 純生産量の分配と地位

Allocation of net production to each organ in different site index.

れている。また吉良, 依田らによる東南アジアの降雨林の測定例も貴重である (KIRA et al.²⁸⁾, YODA^{84,88)}, KIRA³²⁾)。なお, これらの推定値は Table. 6 (後出) にまとめてある。

森林は永年生でしかも樹体が大きく, 呼吸測定にも多大な労力, 経費を必要とする。簡便で精度の高い測定法の開発も必要である。非同化器官の呼吸測定法については, 立木法, 切断法等があるが, 直径, 温度, 水分, 季節変化, 切断の影響などについて多くの研究があり, 根岸によってまとめられている (根岸^{45,47)})。

また単位呼吸量から林分呼吸量を推定する方法としては, 各部位の直径別現存量を求める近似式を用いて行う依田, 穂積らによるユニークな方法があり (YODA et al.⁸³⁾, 依田^{85,86)}, 依田⁸⁷⁾, YODA^{84,88)}, HOZUMI & SHINOZAKI²²⁾, NINOMIYA & HOZUMI⁴⁹⁾), 熱帯林やコジイ林, ヒノキ林での推定に利用されている。

1. 調査林分と調査方法

調査林分は埼玉県比企郡鳩山町にある林業試験場赤沼試験地に隣接する東京営林局秩父営林署宮山台国有林内の天然生アカマツ20年生林分である。

林分は標高約80 mの丘陵地にあり, 土壌は主に洪積層礫層の風化物を母材とする B_B~B_C 型土壌である。一部丘陵平坦面では火山灰の堆積が残存する。赤沼試験地の年平均気温は14.3℃, 年降水量は1,300mm である。

調査林分として同齢で地位条件のちがう2林分を設定した (Table. 3)。P₂ 林分は平坦な丘陵上にあり, 地位指数9, 収量比数0.62であった。P₃ 林分は東向き緩斜面の中腹部にあり, 地位指数8, 収量比数0.7であった。調査は1969年より1971年にかけて現存量, 生産量および呼吸量の測定を併行して行った。なお一部の補足調査は1973年まで行っている。4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 3月の各月に各測定プロットの周囲に設定した伐倒区から各5~10本の測定木を伐倒し, 測定に供した。なお他の月についても必要に応じて補足調査を行った。現存量および純生産量の測定法は, IIにお

いて記述した測定法に準じている。

呼吸量の測定は、赤沼試験地の実験施設において赤外線ガス分析計（島津 URA-1 S 型）によりあらかじめ貯えた戸外空気を用いた通気法によって行った。呼吸測定木は伐倒後枝つきのまま搬送し、日かげにおき測定直前に幹、枝、葉の各部分にわけて、現存量と生産量の測定とともに、呼吸量測定に供した。すべての試料の測定は、伐倒から 3 時間以内に終了した。

幹の呼吸測定では、各供試個体ごとに 1 m に玉切りした幹を一括してビニール袋に入れて測定し個体の呼吸量を直接求めた。

枝の呼吸測定では各供試個体ごとに上、中、下層に分けて、当年生、1 年生、2 年生以上の部分に区分して切断し、それぞれのサンプルをとって呼吸測定を行った。

葉の呼吸測定では、枝と同じく各供試個体ごと、各層ごとに当年葉、1 年葉、2 年葉のサンプルをとって呼吸測定を行った。

なお CO_2 量であらわされる呼吸量を乾物量に換算する場合、呼吸の基質をでんぷんと考えて、 $1 \text{ kg CO}_2 = 0.614 \text{ kg}$ 乾物とするか、または樹体の炭素含量を 50% と考えて、 $1 \text{ kg CO}_2 = 0.546 \text{ kg}$ 乾物とするかの両者がある。換算値に 1 割程度の差ができるが、前者は短い期間の乾物量の増減を考える場合に適当であり、後者は長い期間たとえば 1 年間の乾物重の増減を考える場合に適当であろうとされる（根岸⁴⁵⁾）。この研究では後者の換算率によった。

2. 現存量と純生産量

調査林分の 1969 年の生育期の現存量を 6 月、8 月、10 月の時点で測定した。Table. 3 にその結果を示す。この結果と他の月での補足調査を、とくに落葉調査の結果をも併せて、年間の現存量の季節変化を推定した (Fig. 18)。

純生産量も Table. 3 に示す。なお枝生産量は林冠内幹材積生長率より、根の生産量は、幹材生長率より推定した。

3. 幹、根の呼吸量

幹の呼吸の季節変化

幹の呼吸速度の温度係数を求めるため、30~50cm の切断試料について、各季節ごとに検討した。5~30℃ の範囲にわたり、温度係数に傾向的变化が認められなかった。また季節的にも明らかな差がなく、平均して $Q_{10} = 1.8$ 程度であった。そこで $Q_{10} = 1.8$ として、20℃ における幹の呼吸量を各季節ごとに求めた。個体あたりの幹呼吸量 (R_s) と胸高直径の 2 乗 (D^2) との間に、季節ごとに Fig. 19 に示すように、

$$\log R_s = a \log D^2 + b$$

という関係が認められた。Table. 2 に定数 a 、 b および相関係数を示す。また P_2 の断面積平均木を基準として、20℃ における幹の呼吸速度を求め、その季節変化をみると Fig. 20 のとおりである。

これからみると、20℃ における幹の呼吸速度は生長開始期の 4、5 月に最も高く、6、7、8 月と夏期に順次低下する。9、10 月に一時回復するが、生長終止期の 12 月から 3 月まではかなり低い呼吸速度となる。このアカマツの幹呼吸速度の季節変化の傾向は、大畠、根岸らの結果とおなじであった (OOHATA & SHIDEI⁵³⁾, NEGISI⁴⁶⁾)。

Table3. 調査林分の概況と現存量・純生産量
Biomass and net production in test plots.

調査林分 Test plot		P 2			P 3		
測定月 Month		6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.	6月 Jun.	8月 Aug.	10月 Oct.
林 齢 Stand age	(本)			20			20
立 木 密 度 Stand density	(本/ha)			7,280			17,400
胸 高 断 面 積 Basal area	(m ² /ha)			17.3			18.6
平均胸高直径 Average DBH	(cm)			5.2			3.4
平均樹高 Average height	(m)			5.1			3.5
幹 表 面 積 Stem surface area	(ha/ha)			0.48			0.53
乾 重 (t/ha) Biomass	幹 Stem	21.0	21.5	25.1	18.0	20.2	21.2
	枝 Branch	5.5	5.9	6.2	7.3	7.4	6.5
	葉 Leaf	3.6	5.4	4.3	4.3	5.9	4.0
	(当年葉) (Current leaf)	(0.9)	(3.2)	(2.9)	(1.2)	(3.4)	(3.0)
	根 Root	7.4	7.5	6.8	7.5	8.3	7.8
	全 Total	37.5	40.3	44.4	37.1	41.8	39.5
純生産量 (t/ha·yr) Net production	幹 Stem			4.1			3.2
	枝 Branch			2.1			2.5
	葉 Leaf			3.2			3.4
	根 Root			1.4			1.2
	全 Total			10.8			10.3

Table 4. 幹呼吸量と胸高直径の2乗との関係式の定数の季節変化

$$R_s = A \log D^2 + B$$

Seasonal change of the constant in a formula.

$$R_s = A \log D^2 + B$$

月 Month	A	B	相 関 係 数 Correlation coefficient
4、5	0.946	1.149	0.955
6	0.911	0.979	0.969
7	0.974	0.731	0.990
8	1.021	0.604	0.920
10	1.151	0.476	0.926
12	1.175	0.109	0.986
3	0.960	0.860	0.946

R_s: 20℃における幹呼吸量 (CO₂mg/ hr・tree)

: Stem respiration at 20℃

D: 測定木の胸高直径 (cm)

DBH

調査林分の断面積平均木について、各月の平均気温に応じた幹の呼吸量を求め、乾物重に換算して季節変化をみると Fig. 21のとおりである。春の生長開始期幹の呼吸量は、さきに述べたように幹呼吸速度が高いこととともに、温度上昇も速いので、年呼吸量の中で占める割合が大きくなっている。

なお、試料木当たりの日呼吸量は日平均気温を用いて求めたが、毎時気温を用いて積算した日呼吸量と大差がなかった。また試料木当たりの月呼吸量の計算でも、月平均気温を用いた場合と日平均気温を用いた日呼吸量の積算値との間に大差がなかったので、月呼吸量は月平均気温を用いて推定した。

個体の幹呼吸量

個体当たりの幹呼吸速度と胸高直径の関係は、すでに述べたとおり、季節ごとにべき乗式で近似された。個体の幹呼吸速度と個体の大きさとの関係は深く、胸高直径のほか幹材積、幹重量などとの間にも季節ごと、林分ごとにべき乗式の関係が認められた。このうち胸高直径との関係が相関も高く、簡便であるので、個体や林分の幹呼吸量の推定に利用した。

各月の幹呼吸量を積算した個体あたりの幹の年呼吸量 (CO₂ g /tree・yr) と胸高直径 (D cm) との関係を見ると、P₂, P₃ の林分間の差もなく傾き1の両対数直線関係、すなわち比例関係が認められ (Fig. 22),

$$R_s = 38.0 D^2$$

の式に大へんよくあてはまった。

幹呼吸量 (R_s CO₂ g /tree・yr) と幹表面積 (A_s cm²) との間にも密接な関係があるが、比例関係ではなく、両対数直線関係であり (Fig. 22), その傾きは 3/2 となった。

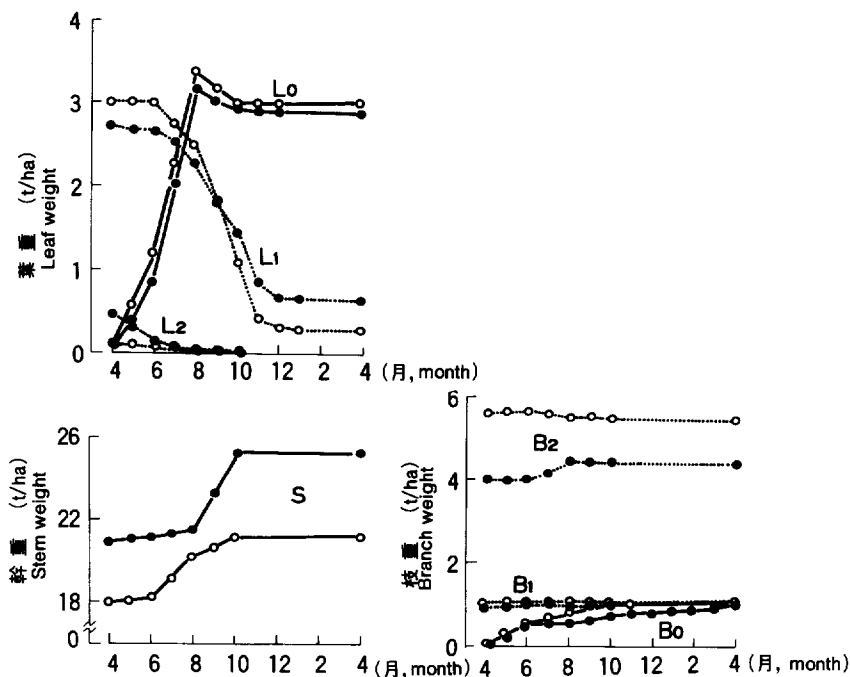


Fig. 18. 幹・枝・葉の現存量の季節変化

Seasonal change of stem, branch and leaf biomass.

L₀ 当年葉 L₁ 1年葉 L₂ 2年葉

B₀ 当年枝 B₁ 1年枝 B₂ ~ 2年枝以上 ○ P2 ● P3

L₀ Current leaf, L₁ 1-year-old leaf, L₂ 2-year-old leaf

B₀ Current branch, B₁ 1-year-old branch, B₂ ~ over 2-year-old branch ○ P2 ● P3

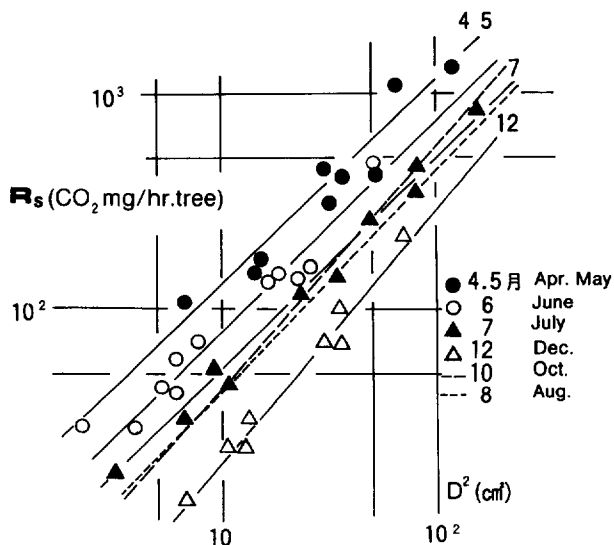


Fig. 19. 幹呼吸量 (R_s) と胸高直径の2乗 (D^2) 関係の季節変化 (20℃換算)

Seasonal change of the relation between stem respiration (R_s) and square DBH (D^2) (calculated at 20°C).

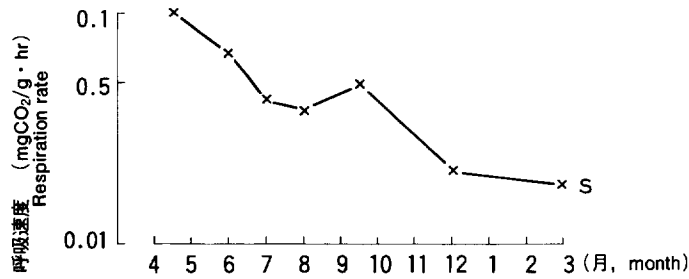


Fig. 20. 幹の呼吸速度 (20℃) の季節変化

Seasonal change of respiration rate in stem.

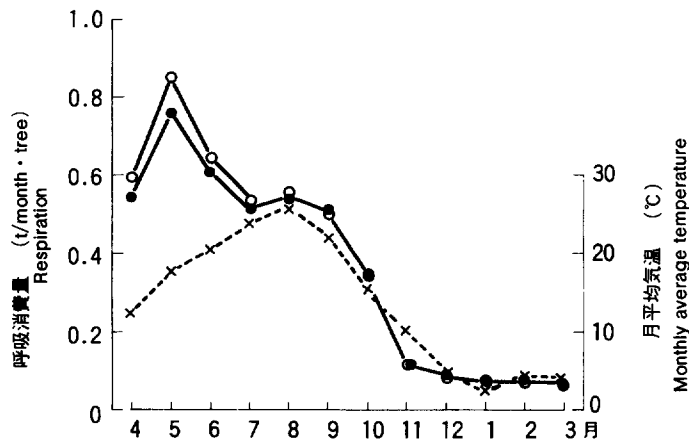


Fig. 21. 平均木の幹の呼吸消費量の季節変化

Seasonal change of stem respiration in the sample trees of mean size.

○ P2 ● P3 × 月平均気温

○ P2 ● P3 × Monthly average temperature

また年呼吸量 (CO_2 g/tree·yr) と年材積生長量 (V_{SN} cc) および重量生長量 (W_{SN} kg) の間にも密接な関係がみられ (Fig. 23),

$$\log R_S = 0.679 \cdot \log V_{\text{SN}} + 0.934,$$

$$\log R_S = 0.671 \cdot \log W_{\text{SN}} + 1.191$$

の式で近似された。これらの関係はアカマツほかの切断試料について大畠・四手井が求めた関係 (OOHATA & SHIDEI⁵³)

$$\log R_S = 0.681 \cdot \log \Delta V + 0.302$$

(ΔV : 幹材積生長量)

$$\log R_S = 0.682 \cdot \log \Delta W + 0.326$$

(ΔW : 幹重量生長量)

と同じものであり、直線の傾きが 2/3 にほとんど等しいことは興味深いが、生長量当たりの幹呼吸量には差がある。

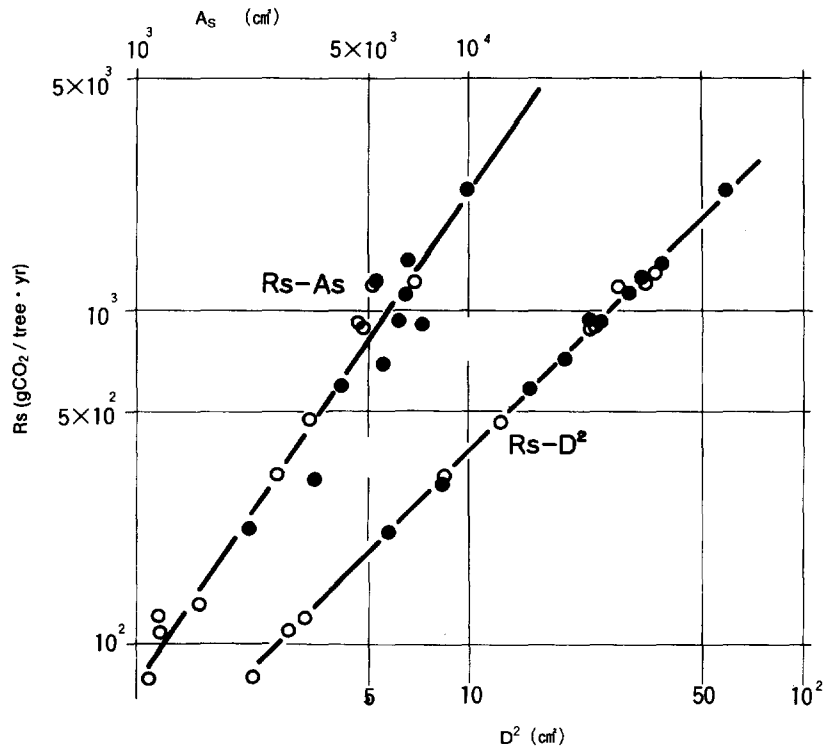


Fig. 22. 幹の年呼吸量 (R_s) と表面積 (A_s) 直径 (D) の関係

Relation between stem respiration per year (R_s) and stem surface area (A_s) or diameter (D).

○ P2 ● P3

林分の幹呼吸量

調査林分当たりの幹の年呼吸消費量を推定するため、季節ごとの幹呼吸速度と直径の関係 (Fig. 19, Table. 4) と月ごとの直径の度数分布を用いて、各月の林分呼吸量を求めた。これを積算した年呼吸量は P_2 林分で $7.7 \text{ CO}_2 \text{ t/ha}$, P_3 林分で $8.0 \text{ CO}_2 \text{ t/ha}$ であった。乾物換算を、 $1 \text{ kg CO}_2 = 0.546 \text{ kg}$ 乾物量として、 P_2 では幹呼吸による年間の乾物消費量は 4.2 t/ha , P_3 では 4.4 t/ha となった。幹の純生産量は、Table. 3 のとおり P_2 で 4.1 t/ha , P_3 で 3.2 t/ha であるので純生産量の $1.0 \sim 1.4$ 倍程度の呼吸消費がみられた。

根の呼吸量

根については今回は実測はされておらず、現存量および純生産量も推定値である。根の呼吸量についても根の重量当たりの呼吸速度は幹の重量当たり呼吸速度に等しいという仮定をおいて、

$$R_R = W_R \times R_S / W_S$$

として推定した。ここで R_R , R_S はそれぞれ根および幹の呼吸量, W_R , W_S はそれぞれ根および幹重量である。

4. 枝、葉の呼吸

枝と葉の単位重呼吸速度の温度係数は、 $5 \sim 30^\circ\text{C}$ の範囲にわたって変動はあるが平均して $Q_{10} =$

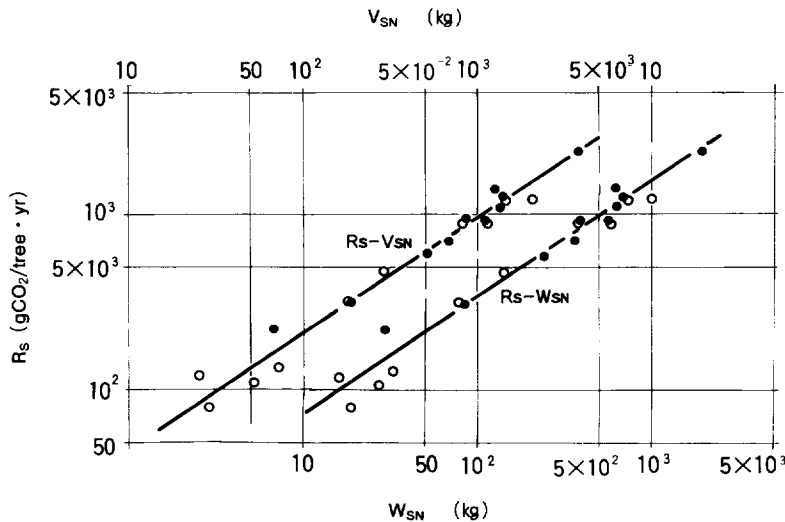


Fig. 23. 幹の年呼吸量 (R_s) と材積生長量 (V_{SN}) 幹生長量 (W_{SN}) の関係
Relation between stem respiration per year (R_s) and volume increment (V_{SN}) or stem increment (W_{SN}).

2.0であり、季節的な傾向は明らかでなかった。

$Q_{10}=2.0$ として、 20°C における各部位の単位重呼吸速度を、各季節ごとに平均して求めた。この際、林冠の層位による呼吸速度のちがいを検討したが、枝では当年枝 (B_0)、1年枝 (B_1)、2年枝以上 ($B_2\sim$) の各部位に分けて呼吸速度を求めた場合は、層位による傾向的な差は認められなかったで、層位のちがいは無視して、 B_0 、 B_1 、 $B_2\sim$ ごとに季節ごとの平均呼吸速度を求めた。

葉の呼吸速度では、葉齢ごとに分けても、変動は大きい層位による差が傾向として認められ、当年葉 (L_0) では1年葉 (L_1) よりもちがいが大きかった。上層葉の呼吸速度を100としたとき、 L_0 では、中層88、下層79、 L_1 では中層91、下層90の値を示した。したがって、 L_0 、 L_1 の呼吸速度の平均は、それぞれの層位に分布する現存量を考慮して求めた。

枝、葉の各部位ごとの単位重呼吸速度 (20°C) の季節変化は、Fig. 24のとおりである。

生長開始期の5月の呼吸速度が大きく、とくに伸長しつつある当年葉、当年枝の部分の呼吸速度はきわめて大きい。また枝、葉ともに夏の8月に呼吸速度の低下が認められた。葉の呼吸速度は他の季節ではあまり変化しなかったが、枝では春から秋へ生育するにつれ低下する傾向が明らかで、前述の幹の呼吸の変化傾向にあっていた。

各月平均気温における枝、葉の平均の呼吸速度をもとめて、これと Fig. 18に示した。各月の枝、葉の各部位の現存量とから、各月の枝、葉の呼吸量が求められる。その季節変化は Fig. 25にみるとおりである。

枝では現存量の変動がゆるやかであるので、枝の呼吸速度の変化にあわせて、呼吸消費も季節変化をしている。葉では当年葉、1年葉の現存量の変動が大きいので、呼吸速度の季節変化のパターンとはちがった呼吸量の季節変化となる。呼吸速度の高い春の5月と、新葉の展開にともなって林

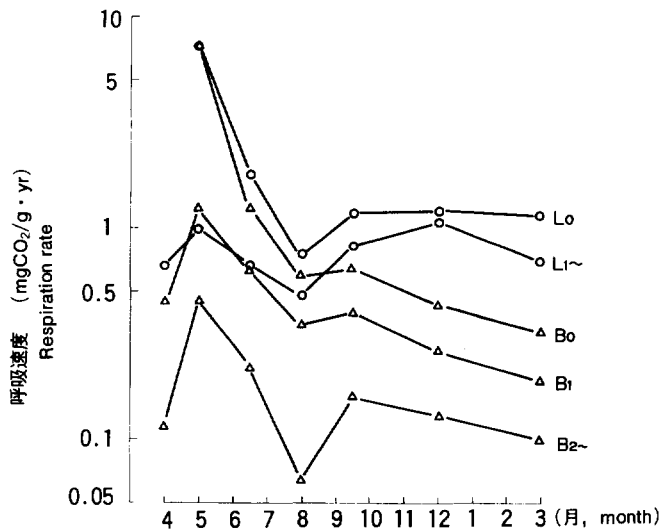


Fig. 24. 枝・葉の呼吸速度 (20℃) の季節変化
Seasonal change of branch and leaf respiration rate
(at 20℃).

L₀ 当前葉 L₁ 1年葉 L₂ 2年葉

B₀ 当年枝 B₁ 1年枝 B₂ 2年枝以上

L₀ Current leaf, L₁ 1-year-old leaf, L₂ 2-year-old leaf

B₀ Current branch, B₁ 1-year-old branch,

B₂~ over 2-year-old branch

分葉量がもっとも大きくなる夏の7月に、林分呼吸消費量のピークが認められた。

10月の測定試料木について求めた枝、葉の年呼吸量 (R_B , R_L) と枝重量 (W_B), 葉重量 (W_L) の関係は Fig. 26のとおりである。いずれも両対数関係で傾き1のおなじ直線で P_1 , P_2 とともに近似でき、比例関係にあった。同齡のこの2林分ではこれらの関係に、林分間のちがいがみられなかったが、林齡や密度、地位がちがうと林分ごとに関係式の定数がちがういわゆる林分分離がみられることが多いから、年齡や林分の条件がちがう林分においても成り立つかどうかは十分吟味する必要がある。

Fig. 27には枝呼吸量 R_B と枝生産量 W_{BN} との関係を示した。さきの Fig. 23に示した $R_S - W_{SN}$ の関係では R_S は $W_{SN}^{2/3}$ に比例したが、 R_B では、 W_{BN} が小さいところではあてはまらぬようであるが、 W_{BN} の大きいところではほぼ比例関係にあることが認められた。 W_{BN} の全範囲を通じては次の一次式で近似できた。

$$R_B = aW_{BN} + b$$

5. 呼吸消費量、総生産量とその分配

呼吸消費量

以上で求められた個体または林分当たりの幹、根、枝、葉の各部分の呼吸消費量を合計すれば、全体の呼吸消費量が求められ、Table. 5にかかげたとおりである。月ごとの林分呼吸消費量は Table. 5のとおりで、その季節変化は Fig. 28に示される。

樹体各部分の呼吸速度が春の生長開始期に高くなるため、月平均気温の割には春の林分呼吸消費

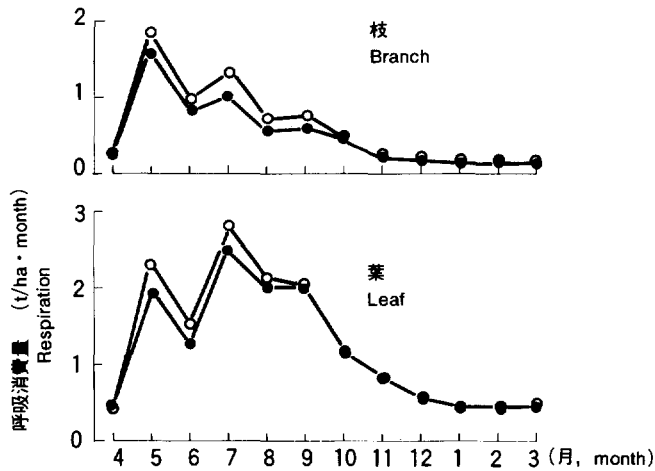


Fig. 25. 枝・葉の呼吸消費量の季節変化
Seasonal change of branch and leaf respiration.
○ P2 ● P3

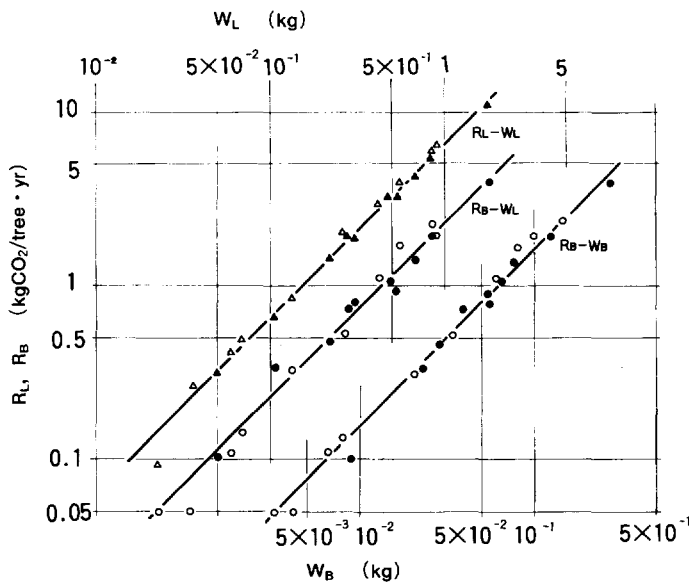


Fig. 26. 個体の枝・葉の年呼吸量 (R_B , R_L) と枝重 (W_B), 葉重 (W_L) の関係

Relation between respiration per year of branch and leaf (R_B , R_L) and branch weight (W_B) or leaf weight (W_L).

量が多い。生育がある程度すすんだ段階で、呼吸速度が低下したので6月には呼吸消費量が低下し、以後平均温度上昇に応じて呼吸消費量が増加する。夏期の8月は呼吸速度がさらに低下するので、気温はなお上昇するにもかかわらず林分の呼吸消費量は減少する。呼吸速度は秋に一旦高まるが、以後はゆるやかに低下するので、呼吸消費量は気温の変化傾向にそって低下していく。

同化器官の葉の呼吸と非同化器官の幹、枝、根の呼吸の割合をみると、4月では葉の呼吸の割合

は全体の30%にすぎないが、以後急速に割合が増え、7月にはほぼ60%に達し、さらに秋から冬の生長休止期にわたって70%近くの割合を占める。3月になって再び葉の呼吸の割合は減少し、4月に至っているようである。

調査された20年生アカマツ2林分の林分呼吸量は、それぞれ25.5, 28.1 t/ha・yr とほぼ等しい値を得た。全呼吸量のうち、各部分の呼吸量が占める割合も2林分ともちがいが少なく、幹16%, 枝23~25%, 葉53~55%, 根6%となった (Table. 6)。

葉の呼吸は全体の50%をこし、林分の呼吸消費のうちで重要な役割を占める。葉の呼吸量を林分間で比較すると、 $P_2 < P_3$ であるが、現存量は逆に $P_2 > P_3$ であった。これらは両林分の新葉率がちがいが、年間の新葉の葉積と、旧葉の葉積がちがって (Fig. 18参照)、それが呼吸量の計算に反映した結果であった。葉の呼吸量のうち新葉の呼吸量の割合は P_2 で65%, P_3 で68%であった。

非同化部分、材の呼吸量のうち幹、根、枝の割合をみると、幹34~35%, 枝51~53%, 根13%となり、現存量と比べて枝の呼吸量の割合が大きい。枝の呼吸量のうち当年枝、1年枝、2年枝以上

Table 5. 各月の呼吸消費量
Respiration in each month.

	月 Month	4 Apr.	5 May	6 Jun.	7 Jul.	8 Aug.	9 Sep.	10 Oct.	11 Nov.	12 Dec.	1 Jan.	2 Feb.	3 Mar.	計 Total
呼吸消費量 (t/ha・月) Respiration	葉 Leaf	0.44 (32)	1.92 (43)	1.25 (43)	2.51 (60)	1.97 (62)	1.98 (61)	1.20 (57)	0.87 (70)	0.59 (68)	0.47 (67)	0.46 (66)	0.43 (67)	13.95 (55)
	幹 Stem	0.54 (39)	0.76 (17)	0.61 (21)	0.51 (12)	0.54 (17)	0.51 (16)	0.35 (17)	0.12 (10)	0.09 (10)	0.08 (11)	0.08 (11)	0.07 (11)	4.21 (16)
	枝 Branch	0.19 (14)	1.54 (34)	0.79 (28)	1.04 (25)	0.52 (16)	0.60 (18)	0.42 (20)	0.21 (17)	0.15 (17)	0.13 (19)	0.13 (19)	0.11 (17)	5.82 (23)
	根 Root	0.20 (15)	0.28 (6)	0.20 (7)	0.16 (4)	0.17 (5)	0.18 (6)	0.14 (7)	0.04 (3)	0.03 (3)	0.03 (4)	0.03 (4)	0.02 (3)	1.52 (6)
	全 Total	1.37 (5)*	4.50 (18)*	2.86 (11)*	4.22 (17)*	3.20 (13)*	3.27 (13)*	2.11 (8)*	1.24 (5)*	0.87 (3)*	0.70 (3)*	0.70 (3)*	0.64 (3)*	25.4
呼吸消費量 (t/ha・月) Respiration	葉 Leaf	0.43 (30)	2.33 (44)	1.54 (46)	2.82 (58)	2.13 (59)	2.07 (59)	1.14 (55)	0.82 (68)	0.56 (67)	0.46 (65)	0.45 (64)	0.44 (66)	14.96 (53)
	幹 Stem	0.60 (40)	0.84 (16)	0.64 (19)	0.53 (11)	0.55 (15)	0.50 (14)	0.34 (16)	0.12 (10)	0.09 (11)	0.07 (10)	0.08 (11)	0.07 (10)	4.38 (16)
	枝 Branch	0.24 (16)	1.85 (35)	0.96 (28)	1.31 (27)	0.70 (20)	0.75 (21)	0.46 (22)	0.23 (19)	0.16 (19)	0.14 (20)	0.14 (20)	0.12 (18)	7.05 (25)
	根 Root	0.23 (15)	0.32 (6)	0.23 (7)	0.20 (4)	0.20 (6)	0.18 (5)	0.13 (6)	0.04 (3)	0.03 (4)	0.03 (4)	0.03 (4)	0.08 (12)	1.64 (6)
	全 Total	1.50 (5)*	5.34 (19)*	3.38 (12)*	4.86 (17)*	3.58 (13)*	3.49 (12)*	2.08 (7)*	1.21 (4)*	0.84 (3)*	0.70 (2)*	0.70 (2)*	0.67 (2)*	28.04

() は月ごとの全呼吸量に対する部分呼吸量の割合

() : Rate of respiration in each organ to total respiration per month

* は年呼吸量に対する月呼吸量の割合

* : Rate of respiration in each month to total respiration per year

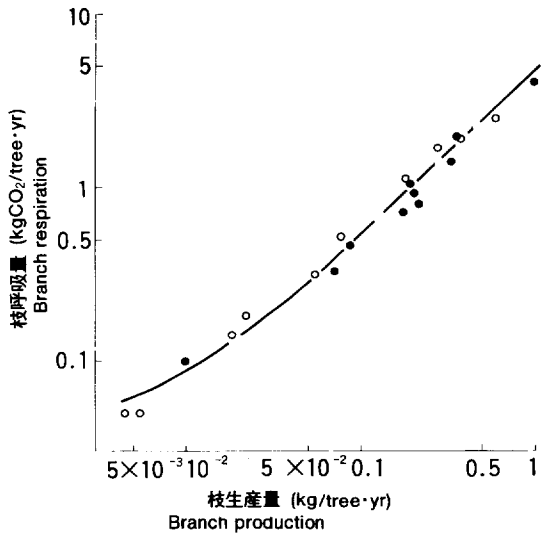


Fig. 27. 枝の呼吸量と生産量の関係

Relation between respiration and production of branches.

○ P2 ● P3

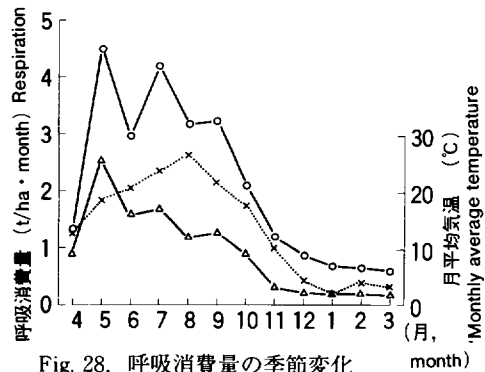


Fig. 28. 呼吸消費量の季節変化

Seasonal change of respiration.

○ 全 △ 材部 × 月平均気温
○ Total, △ Non-photosynthetic organ, × Monthly average temperature

の呼吸量の割合は、P₂でそれぞれ34, 26, 40%, P₃で32, 24, 44%であった。

なお根の呼吸は前述のとおり幹の呼吸速度と根の呼吸速度が等しいという仮定による推定値である。地上部重と根重の関係や幹生長率と根生長率との関係が比較的安定していること(斉藤⁵⁴⁾)などから、根の呼吸消費量の推定もある程度とらえられていると思われる。しかし重量の割に呼吸量が大きい細根(2 mm以下)については十分な把握がされておらず、根全体の呼吸消費は過少推定になっていよう(斉藤⁵⁴⁾)。ヒノキ18年生林分での詳細な呼吸の測定例(HAGIHARA & HOZUMI¹⁰⁾)では、根を細根と細根以外に分けて呼吸量をみると、細根の呼吸はそれ以外の根の呼吸の約30%を占めた。なお細根以外の根の呼吸量は幹の呼吸量の34%で、今回のアカマツ林での幹呼吸に対する根呼吸の割合36~39%とほぼかかった。以上から推測しても今回の根の呼吸量は過少推定となっていよう。

これまでのアカマツ林分の呼吸消費量の測定がなされた例はほとんどないが、佐藤により測定された15年生林分(P₅)の結果(京大³⁶⁾, SATO⁶⁰⁾)を対比のためTable. 7にあげる。なおこの林分は収量比数0.75, 地位指数14と推定される。なおこの林分の呼吸消費量の乾物換算では0.614の換算比を用いており、本報告での0.546を用いた値との比較のためTable. 7に修正値を併記した。

この15年生林分では総呼吸消費量は38.1 t/ha·yr, 乾物換算比を修正して33.9 t/ha·yrと本報告の20年生林分の呼吸消費量よりも高いが、現存量に対する呼吸消費量の割合はほぼおなじである。また各器官の呼吸消費量の割合は幹27%, 枝18%, 葉41%, 根13%となり葉, 枝の呼吸消費量の割合が本報告の林分での割合より低く, その分幹, 根の呼吸消費量の割合が高い。なお根の現存量当たり呼吸消費量が本報告の林分にくらべて2.5倍程度であり, 本報告での根の呼吸消費量が過少推定であることを示すようである。

Table 6. 林分の呼吸消費量と総生産量
Respiration and gross production.

			P 2	P 3
呼吸消費量 Respiration	幹 Stem	t/ha·yr	4.2 (16)	4.4 (16)
	枝 Branch	t/ha·yr	5.8 (23)	7.0 (25)
	葉 Leaf	t/ha·yr	13.9 (55)	15.0 (53)
	根 Root	t/ha·yr	1.5 (6)	1.6 (6)
	計 Total	t/ha·yr	25.4 (100) (70)	28.0 (100) (73)
純生産量 Net production			10.8 (30)	10.3 (27)
総生産量 Gross production			36.2 (100)	38.3 (100)

総生産量

測定された呼吸消費量と純生産量とを加えれば総生産量が求められる (Table. 6)。

林分の総生産量は P_2 で 36.2 t/ha·yr , P_3 で, 38.5 t/ha·yr で土地条件の悪い P_3 林分の方が, 密度が高いため総生産量はかえって大きかった。しかし物質生産の効率を示す総生産に対する純生産の比 (P_N/P_G 比), すなわち光合成によって生産された有機物から植物体がつくられる過程の効率は, P_2 で30%, P_3 で27%と土地条件の順となった (地位指数は P_2 で9, P_3 で8)。

佐藤の15年生林分 (P_S) では, 総生産量は 33.9 t/ha·yr P_N/P_G 比は32%であり, 以上の両林分より P_G は多少小さいが, P_N/P_G 比は地位が高い (地位指数14) ことを反映して P_2 , P_3 林分より高い。

林分内の個体の大きさ (W) と, 個体の総生産量 (P_G), 呼吸消費量 (R) の関係は Fig. 29 のように, べき乗式の関係が認められるが, 林分間での式の定数はちがう。

P_G - W 関係, R - W 関係とともに式のべき指数は1より大きく, 個体重が大きくなるにつれ, 単位重量当たりの総生産速度や呼吸消費速度が大きくなることを示している。

また個体ごとの総生産量に対する純生産量の割合, P_N/P_G 比で生産の効率と個体重の関係をみると Fig. 30 のようで, 林内で個体重が小さく, すなわち劣勢になると個体の生産効率も悪くなり, 呼吸消費の割合 (R/P_G) 比が増えることを示している。ある限度以上に生産効率が下がり, または呼吸消費の割合がふえると, 個体の自然枯死にいたるものと考えられる。

森林の総生産の比較

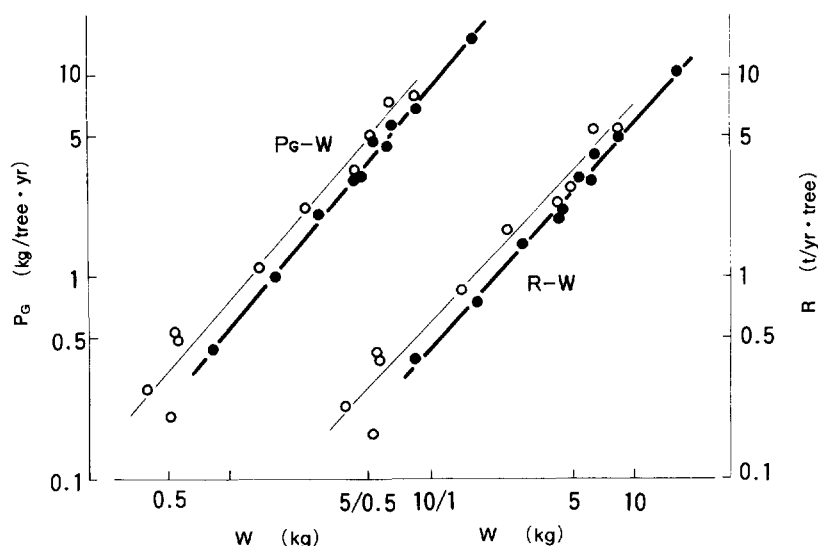
さきに述べたように林分の呼吸消費量が測定され, 総生産量が求められた例は大へん少ない。また森林の葉群の光合成量を測定して総生産量を求める方法も開発され, コジイ林やヒノキ林で総生産量も求められているが, ここでは純生産量と呼吸消費量の和として求めた値について検討する。

Table 7. アカマツ15年生林 (P_s) の物質生産 (S_{AT00}⁶⁰) による。Material production in 15-year-old *P.densiflora* forest(P_s) (from S_{AT00}⁶⁰).

	現 在 量 Biomass (t/ha)	純 生 産 量 Net production (t/ha・yr)	呼吸消費量 Respiration (t/ha・yr)	総 生 産 量 Gross production (t/ha・yr)
幹 Stem	41.9	7.5(48)	10.4(27) <u>9.2</u>	
枝 Branch	6.3	2.7(17)	7.0(18) <u>6.2</u>	
葉 Leaf	4.6	4.2(27)	15.7(41) <u>14.0</u>	
根 Root	10.8	1.3(8)	5.1(13) <u>4.5</u>	
計 Total	63.6	15.8(100) (29)	38.1(100) <u>33.9</u> (71)	53.9 <u>49.7</u> (100)

— は乾物換算比0.546で修整した値

— revised by dry matter base (0.546)

Fig. 29. 個体重 (W) と個体の総生産量 (P_G), 呼吸消費量 (R)Relation between weight (W) and gross production (P_G) or respiration (R) in each tree.

○ P2 ● P3

なお呼吸消費量の推定法として、単木の平均純同化率 (a) と非同化部分の平均呼吸速度 (r_c) を、単木の純生産量 (ΔW) と現存量とから推定する方法が利用されている (四大学 1960)。すなわち

$$\Delta W = aW_L - r_c W_C$$

において、多くの個体間で a, r_c が共通であるとして、各個体の値から求めることができる。し

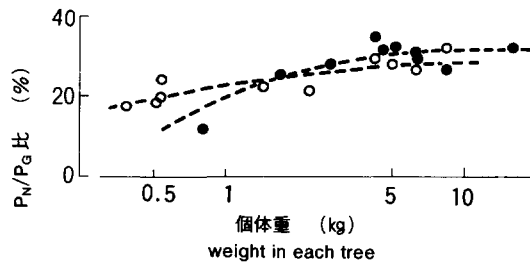


Fig. 30. 個体の大きさと P_N/P_G 比の関係
Relation between tree size and P_N/P_G ratio.

○ P2 ● P3

かし、この場合非同化部分の呼吸量と現存量とが単純に比例するという仮定によっている。この仮定は多くの研究からなりたたないので、この推定法は危険がある。筆者も初期の研究 (TADAKI et al.^{71,74}, 只木ら⁷³) など) においてこの方法を採用したが、今回の検討には除外した。

Table. 8 にこれまでの測定例のうち、測定、推定法に問題の少ないものをえらびまとめた。

樹種、林齢、林分条件が異なり、試料数も少ないのでおよその傾向をうかがうだけであるが、呼吸消費量のうち非同化器官、材の呼吸の割合は40～60%の範囲に入っている。アカマツ林の場合は、今回の報告も佐藤の例も20年前後の若い林であるが、やはりこの範囲に入った。

生産の効率を示す P_N/P_G 比について吉良³¹⁾ は他の総生産推定資料をも併せて考察し、落葉樹林の P_N/P_G の比がやや高いこと、成熟した森林ではこの比は低くなり、若い林で高くなる傾向を指摘している。とくに発達し安定した極相林では P_N/P_G の比は30%程度に小さくなるが、発達中の若齢林ではその比は50～55%に達して総生産力がちがわなくても、純生産力が老齢林の2倍程度になりうるのではないかと予想している。

後述するようにアカマツ林の総生産の経年変化を考察した結果では、アカマツ林でも若齢林では老齢林の2倍程度の P_N/P_G の比を示したが、アカマツ林の P_N/P_G の比は低く、若齢林でも30%程度であった。なお Table. 8 に示した樹種はほとんど極相樹種で、アカマツのみ先駆樹種である、 P_N/P_G 比の低さが、先駆樹種の特徴かどうかはなお検討が必要であろう。

エネルギー効率

光合成によって一定期間内に有機物として固定されたエネルギー量と、その期間内に、その植物群に投下された太陽エネルギーの総量との比率が、植物による物質生産のエネルギー効率である。今回測定されたアカマツ林の総生産、純生産に対するエネルギー効率を計算すると Table. 9 のようになる。

吉良³¹⁾ は森林の総生産のエネルギー効率を、生育期間内で大よそ2～3%としているが、このアカマツ林でも、その範囲内に入った (Table. 9)。

Ⅳ. アカマツ林の一次生産の経年変化

林分の各部分の呼吸を測定し、呼吸消費量を求めた研究例はまだ少なく、林分呼吸量と林分の生育

Table 8. 森林の総生産量、呼吸消費量、純生産量の推定例*
Gross production respiration and net production estimated in various types of forests.

樹 種 Species	場 所 Locality	林 齢 Stand age (yr)	胸 高 断面積 Basal area (m ² /ha)	葉面積 指 数 Leaf area index (ha/ha)	純 生 産 量 Net production P _N (t/ha·yr)	呼 吸 消 費 量 R Respiration (t/ha·yr)					総 生 産 量 Gross production P _G (t/ha·yr)	P _N /P _G (%)	R _C /R _N (%)	備 考 Remarks
						幹 Stem	枝 Branch	葉 Leaf	根 Root	計 Total				
シ ラ ベ, アオモリトドマツ <i>Abies veitchii</i> , <i>A. mariesii</i>	長 野 Nagano	15	—	—	7.4	2.0	9.4		1.2	12.5	19.9	37	—	Kimura et al. (1968)
ヨーロツババナ <i>Fagus sylvatica</i>	デンマーク Denmark	8	—	4.3	7.5	2.3			0.5	6.4	13.9	54	44	Nøller et al. (1954)
"	"	25	17.7	5.5	13.5	3.5			0.7	8.8	22.3	61	48	"
"	"	46	23.2	5.5	13.5	4.5			0.9	10.0	23.5	57	54	"
"	"	85	26.9	5.5	11.3	4.6			0.9	10.1	21.4	53	54	"
ブ ナ <i>Fagus crenata</i>	新潟 Niigata	30~70	—	5.7	15.3	4.8			1.2	12.2	27.5	56	49	丸山ら (1968)
ヒ ノ キ <i>Chamaecyparis obtusa</i>	愛知 Aichi	18	24.4	5.4	15.4	6.1	1.6	15.3	2.8	25.7	41.2***	37	41	Hagihara, Hozumi (1983)
"	滋賀 Shiga	40	60.4	6.9	22.9	4.6	1.0	5.0	1.5	12.2	35	62	59	斉藤 (1974)
アカマツ <i>Pinus densiflora</i>	千葉 Chiba	15	—	—	15.8	10.4	7.0	15.7	5.1	38.1	53.9	29	41	Satoo (1968)
クス <i>Cinnamomum camphora</i>	千葉 Chiba	46	32.4	6.4	15.0			18.1		32.6	47.6	32	44	Satoo (1968)
コジイ など <i>Castanopsis cuspidata</i> etc.	熊本 Kumamoto	60		6.9	17.2	10.8		18.7	4.0	34.1	52.5***	32	43	Kira, Yabuki (1978)
				~8.3	~19.4	~12.8		~19.3	~4.8	~36.8	~55.6	~35	~48	
イスノキ など <i>Distylium racemosum</i> etc.	鹿児島 Kagoshima	成熟林	—	8.8	20.6	22.7		24.1	5.6	52.4	73.1	28	54	Kimura (1960)
熱帯半乾燥常緑林 Tropical semiarid evergreen forest	象牙海岸 Ivory Coast	"	26.3	3.2	13.4	18.5		16.9	3.7	39.1	52.5	26	57	Müller et al. (1965)
熱帯多雨林**** Tropical rain forest	西マレーシア Western Malaysia	"		8.0	26.5	5.2	13.1	26.1	6.1	50.5	77.0	34	48	Kira et al. (1973)

Note) * 根岸(1984)の表に追加 supplemented the table in Negisi 47)

** R_Cは非光合成系の呼吸消費量 R_C is the respiration in non-photosynthetic organ

*** 同じ林分での光合成測定によるP_Gの推定値としてヒノキ43.0、コジイなど53.6~55.1 t/ha·yrがえられている
In the same stands, P_G was estimated 43.0 t/ha·yr in *Chamaecyparis obtusa* and 53.6~55.1 t/ha·yr
in *Castanopsis cuspidata* etc, from photosynthetic analysis

**** 西マレーシア熱帯多雨林は仮計算値で、呼吸についてはその後75t/ha·yrの合計値が報告されている
Respiration(R) was revised to 75 t/ha·yr in total.

状態や林齢などとの関係ではなお明らかでない点が多い。したがって、林分の呼吸量や総生産量を林分の現存量や純生産量の測定値から推定するのは問題もあるが、アカマツ林の物質生産の特性を理解するため、現存量、純生産量が測定された高密度アカマツ林について現段階のできるだけ合理的方法で呼吸消費量を推定し、総生産量を求めて、一次生産の経年変化を検討した。

1. 林分呼吸消費量の推定

葉の呼吸の推定

林分の呼吸消費量のうち葉の呼吸量が大きい割合を占めることは、さきの調査結果で明らかである。20年生の調査林分では、林分葉量が4 t/ha 程度でも、総呼吸消費量の約1/2が葉の呼吸消費であった。

葉の呼吸量は、葉量と葉の呼吸速度で支配される。さきの調査のように葉を当年葉、1年葉などと葉齢によって区分したとき、それぞれの葉の単位重量当たり呼吸速度は地位の等しい林分間では、季節変動はあっても林齢や密度条件による差はあまりないと考えた。しかし当年葉、1年葉など葉齢による呼吸速度のちがいは大きい差があるので、葉齢ごとの葉量の季節変化を知る必要がある。

林分の葉量が安定している高密度林では、生長休止期における葉量が、葉齢ごとに把握されていれば、年間の葉量の変動を次のように推算できよう。

さきの Fig. 18における葉量の季節変化から

- (1) 新葉は4月より8月まで直線的に増加する
- (2) 旧葉は4月から11月まで直線的に減少する

Table 9. アカマツ林のエネルギー効率の計算
Energy efficiency of primary production in *P.densiflora*.

		純 生 産 Net produc tion	総 生 産 Gross production	備 考 Remarts
①生産量 Production	t/ha・yr	10.6	37.3	P2, P3の平均
②グルコース換算量 Glucose base		11.8	41.4	①×1.11
③エネルギー固定量×10 ¹⁰ Energy fixation		4.44	15.6	②×0.376×10 ¹⁰ cal/t
cal/ha・yr				
④太陽エネルギー量 Solar energy	通 年 Whole year	1020×10 ¹⁰ cal/ha・yr		東 京 気 象 台* Tokyo meteorological observatory 4月～11月(5℃～の月)
	生 育 期 間 Growing season	741×10 ¹⁰ cal/ha・8か月		
⑤エネルギー効率 Energy efficiency	通 年 Whole year	0.44	1.5	③ ÷ ④
	生 育 期 間 Growing season	0.60	2.1	

Note) 69. 4～70. 3の資料を東京と熊谷(最寄気象台)との日照時間比で補正

The data of Apr. 1969 to Mar. 1970 was revised by the duration of sunshine in Tokyo and Kumagaya (near test plots)

として、葉量変動のパターンを模式化すると Fig. 31 のようになる。

ここで、生育休止期における全葉量と新葉率が明らかであれば、この模式図によって年間の各月葉量が当年葉 (L_0)、1 年葉以上 (L_1 ~) ごとに推算できる。

さらに当年葉および 1 年葉以上の各月の呼吸速度をさきの調査結果とおなじとしたとき、葉の林分あたりの年呼吸消費量 (Y_{RL} , t/ha·yr) を求めることができた。推算された各林分の葉の年間呼吸消費量 (Y_{RL}) と生長休止期の葉量 (Y_L) との間には

$$Y_{RL} = (2.0 Y_{LN}/Y_L + 2.25) Y_L$$

という関係式がよくなりたつた。 Y_{LN} は当年生の葉量である。この式でさきの調査林分の葉の呼吸量を推定すると、 P_2 で 15.5 t/ha·yr, P_3 15.0 t/ha·yr となり、それぞれの測定値 14.0 t/ha·yr, 15.0 t/ha·yr によくあつた。

材の呼吸の推定

材とくに幹材の呼吸速度と直径、材積、重量、表面積、生長量などとの関係については多くの研究がなされ、ある調査条件の下では呼吸量とそれぞれの要因との間にべき乗式や逆数式などの関係式がなりたつことが示されている。しかし、材料の年齢や生育条件によって式の定数がちがうという、相対生長関係という林分分離の関係が普通にみられる。この場合、材積、重量などの過去の蓄積量である要因よりも、表面積や生長量など直接的な要因の方が林分分離しない可能性が多い。

材の呼吸と密接に関係する要因として、表面積があげられる。このことは材の呼吸は材の表面に近い形成層部分でもっとも活発で、材の中に入るにつれ急速に劣えるという事実からもうなづけよう。さきの Fig. 22 に示したように個体あたりの幹呼吸量と表面積との関係は比例関係でなく、表面積当たりの幹呼吸量は、表面積が大きい個体ほど大きくなる。同一林分で表面積が大きい個体は生長のよい個体といえるので、幹の呼吸は表面積だけでなく生長状態とも関係していよう。

また呼吸は活力の高い部分で活発であるから生産量 (新生部分量) と呼吸量との関係も密接と考

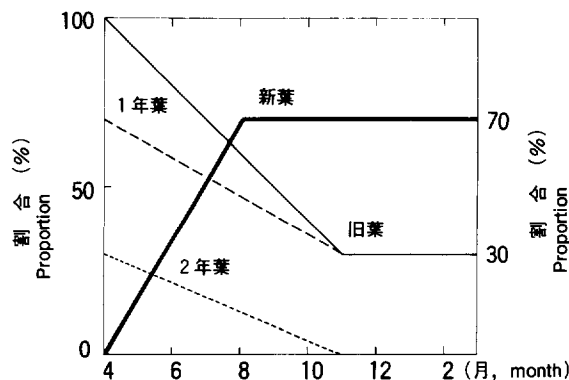


Fig. 31. 新葉、旧葉の季節変化の模式図

新葉率70%の場合

Scheme of seasonal change of new and old leaves in case of 70% of new leaf ratio.

えられる。さきの Fig. 23 でみるように年生産量の大きい個体ほど年呼吸量は大きいですが、この場合も比例関係ではない。

そこで幹呼吸量と表面積、生長量の2要因とを同時に関係させて、表面積 (A_S) 当たり幹呼吸量 (R_S) と表面積当たり生長量 (W_{SN}) との関係をみると、両者の間には Fig. 32 のとおり

$$R_S/A_S = a + b \times W_{SN}/A_S$$

の関係式がよくなりたつた。

この関係式が密度条件と地位条件の等しい林分間では林齢にかかわらず同じになりたつならば、すなわち定数 a , b が一定であれば、林分の幹呼吸消費量 (乾物) (Y_{RS} t/ha・yr) は個体の A_S の合計と個体の W_{SN} の合計、すなわち林分当たりの表面積合計 Y_{AS} (ha/ha) と林分幹生産量 (幹新生物分量) (Y_{SN} /ha・yr) から求められる。

$$Y_{RS} = aY_{AS} + bY_{SN}$$

a , b はそれぞれ 3.82, 0.56 となった。

なお林分の幹表面積は樹幹解析によって求めた標準木の表面積から断面積比推定によって ha 当たり幹表面積を求めた。なお Fig. 33 にみるとおり林分の平均幹表面積は平均直径と平均樹高との積にきわめてよく比例しているので、この関係からも簡単に推計できる。

枝の呼吸も表面積および生産量が求められておれば、幹の場合とおなじく両要因で推定できよう。しかし枝の表面積測定は困難が多く、アカマツ林についても事例が少ない。アカマツ林の枝の生産量は測定例が多く、しかも枝下直径の生長や樹冠内材積の生長を利用しての精度の高い推定式も開

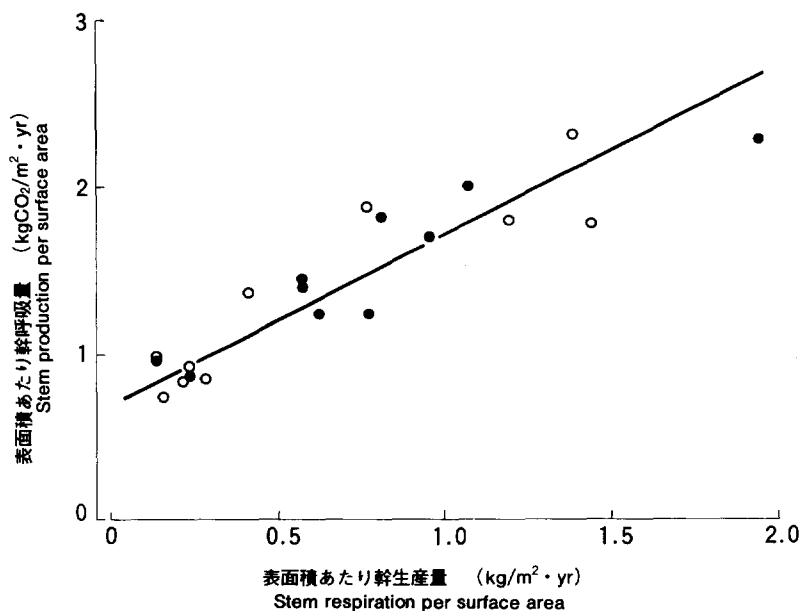


Fig. 32. 幹の呼吸量と幹表面積・幹生産量との関係
Relation between stem respiration and stem production per surface area.
○ P2 ● P3

発されている (蜂屋・榎秋¹⁵⁾)。

個体の枝呼吸量 (R_B) と枝の生産量 (W_{BN}) の関係はさきに述べたように密接であり,

$$R_B = aW_{BN} + b$$

の関係式がえられている (Fig. 27)。定数 a , b が林分間で変らぬ場合, 林分平均値間でもこの式がなりたつ。さきの Fig. 27 のとおり P_2 , P_3 , P_5 の各林分の平均値間ではよく適合した。そこで,

$$\bar{R}_B = a\bar{W}_{BN} + b$$

($\bar{R}_B$ 平均枝呼吸量 乾物 kg/tree·yr, $\bar{W}_{BN}$ 平均枝生産量 kg/tree·yr) を林齢シリーズの林分に適用して林分枝呼吸量を推定した。なお定数 a , b はそれぞれ 2.62, 0.21 であった。

さらに根の呼吸量は測定例が少なく, 推定には問題が多いが, III に述べたように幹の呼吸率を使って推定した。

なお以上の葉, 幹, 枝, 根についての林分呼吸消費量の推定式を用いて, P_2 , P_3 林分について推定すると,

P_2 : 葉 15.5 (14.0) 材 11.3 (11.5)

計 26.8 (25.5) t/ha·yr

P_3 : 葉 15.0 (15.0) 材 12.3 (13.1)

計 27.3 (28.1) t/ha·yr

となり, () 内の測定値と比較して, 精度よく推定できた。

2. 呼吸消費量・総生産量の経年変化

以上の推定方法によって, Table. 1 にあげた林齢シリーズの各林分について呼吸消費量を推定し, さらに純生産量の測定値を加えて総生産量を計算した。Table. 11 にその結果をまとめた。これらの

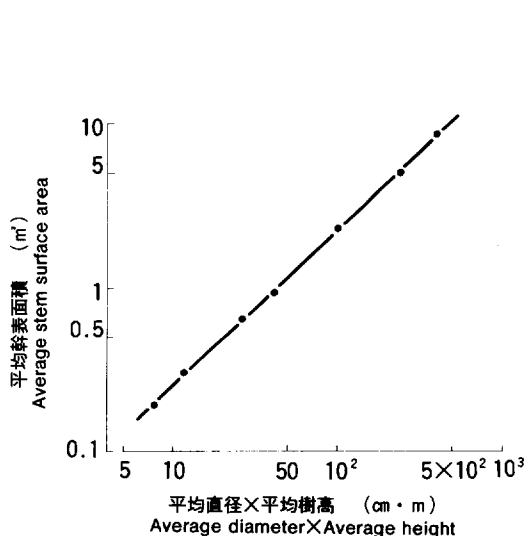


Fig. 33. 幹表面積と直径・樹高の関係
Relation between stem surface area and $D \times H$.

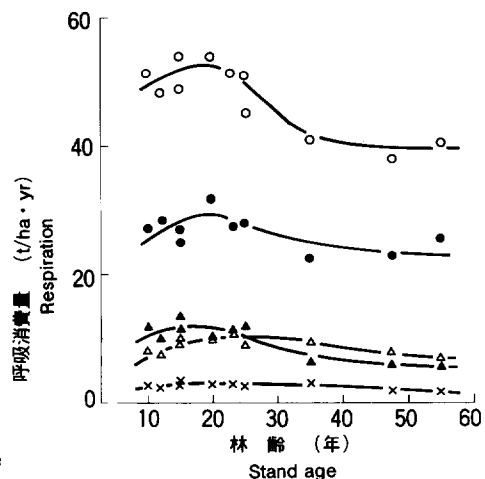


Fig. 34. 呼吸消費量お林齢

Respiration in different stand age -
× Root, ▲ Branch, △ Stem,
● Leaf, ○ Total

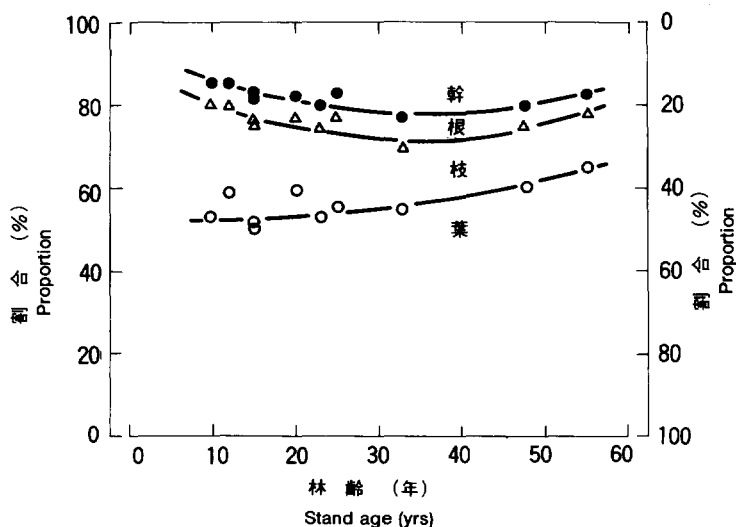


Fig. 35. 全呼吸量に対する各部分の呼吸量の割合と林齢
The rate of respiration in each organ to total respiration in different stand age.

Table 10. 呼吸消費・生産と林齢
Respiration and production in different stand age.

プロット Plot number		41	22	29	40	7	39	38	44	45	K	I
林 齢 (年) Stand age (yrs)		10	12	15	15	20	23	25	33	48	55	120
呼吸消費量 Respiration	幹 Stem	7.7 (15)*	7.2 (15)	8.9 (18)	9.9 (18)	10.0 (18)	10.4 (20)	8.9 (17)	9.6 (23)	7.7 (20)	7.4 (18)	5.0 (14)
	枝 Branch	13.6 (26)*	9.9 (21)	11.7 (24)	13.6 (25)	9.6 (18)	10.9 (21)	11.7 (23)	5.7 (14)	5.7 (15)	5.2 (13)	2.8 (8)
	根 Root	2.7 (5)*	2.4 (5)	3.2 (7)	3.5 (7)	2.8 (5)	2.9 (6)	2.6 (5)	3.3 (8)	1.8 (5)	1.7 (4)	1.0 (3)
	非同化 Non-photosynthetic organ	24.0 (47)*	19.5 (41)	23.8 (49)	27.0 (50)	22.4 (41)	24.2 (47)	23.3 (45)	18.6 (45)	15.1 (40)	14.3 (35)	7.3 (20)
	葉 Leaf	27.5 (53)*	28.6 (59)	25.0 (51)	26.7 (50)	31.9 (59)	27.4 (53)	27.9 (55)	22.4 (55)	22.8 (60)	26.3 (65)	28.4 (80)
	全 Total	51.5	48.1	48.8	53.7	54.3	51.6	51.1	41.0	37.9	40.6	35.7
純 生 産 量 Net production		21.4 (29)**	19.3 (29)	22.4 (31)	24.7 (32)	21.6 (28)	22.3 (30)	21.8 (30)	16.7 (29)	13.5 (26)	13.2 (25)	9.7 (21)
総 生 産 量 Gross production		72.9	67.4	71.2	78.4	75.9	73.9	72.9	57.7	51.4	53.8	45.4

*は全呼吸量に対する割合 the rate of total respiration

**は総生産量に対する割合 the rate of gross production

林分は、密度条件は最多密度に近く (RY 0.9～), 地位も 2 等地の上 (地位指数13～16) である。これらの林分の推定値, 計算値によって, 高密度のアカマツ林の一次生産の経年変化を検討する。

林齢との関係

推定された林分の呼吸消費量の経年変化をみると, Fig. 34に示すとおりである。樹体各部分の呼吸消費量の経年変化は, それぞれの推定式にかかわった純生産量や現存量の経年変化を反映している。

葉の呼吸消費は林分の葉量と新葉率の季節変化から, 新葉, 旧葉の月別の呼吸量を求めることによって推定したので, 林分葉量が多く, しかも呼吸速度の大きい新葉の割合が多い15～20年生時に高い葉の呼吸消費の推定値が得られた。

枝の呼吸消費量も, 枝生産量が大きい時期に最大となっている。その後は枝の生産量が漸減するにつれ, 枝の呼吸消費は減少してゆく。

幹の呼吸消費では, 経年変化のうちのピークは葉, 枝よりも少しおくれ, 25～30年生前後になり, 枝などよりも経年変化がゆるやかな傾向をもっている。

これらの推定値をもととして, 全呼吸消費量に対する各部分の呼吸消費量の割合と林齢との関係を見ると Fig. 35のとおりである。葉の呼吸消費量の割合が高く, 幼齢時から50%を越え, 林齢を増すとともにゆるやかに増加し, 壮齢期には60%程度に達している。幹や枝の呼吸の割合は30年生前後に多くなり, あわせて30%程度になるが, 若い時期でも, また老齢になっても呼吸の割合はへってくる。枝の呼吸の割合は幼齢期に20～25%と大きい, 林齢とともに明らかに減少してゆく。

呼吸消費量および純生産量の経年変化のパターンは, とともに15～20年生にピークをもつので, 総生産量のパターンも, Fig. 36にみるように15～20年生時に明瞭なピークをもつ経年変化となった。この林齢シリーズの地位条件 (地位指数13～16) では, 総生産量のピークとして15～20年生時で75～80 t/ha・yr程度の推定値が得られ, 壮齢期の50年生時の前後では50～55 t/ha・yr程度で最大値の60～70%になって老齢期へごくゆるやかに移って行くものと推定された。

一次生産の効率を P_N/P_G の比 (総生産に対する純生産の割合) でみると, P_N/P_G 比は35年生頃までは30%程度が維持されており, 以後順次低下している。120年の老齢になっても P_N/P_G の比は21%で最大値の70%程度が保たれていると推定された。

現存量との関係

ここまで林齢の増加にともなう呼吸消費量, 総生産量の変化をみてきた。林齢とともに現存量も単調増加をつづけてゆくから, 現存量との関係をみてみよう。Fig. 37にみるとおり, 総生産量, 呼吸消費量, 純生産量ともに, 現存量の増加とともに急激に増加するが, ある極大値に達すると現存量の増加とともに減少する。この場合, 現存量はいわば栄養塩類に多くみられる両性要因 (穂積・篠崎²¹⁾) のように生長促進作用と生長阻害作用の両方の性質をもつようにみなされる。おなじ Fig. 37の右図は両対数関係で表示したもので, 左右対称の曲線となり, それぞれ

$$\log (P_G, R, P_N) = \log Y - \log A_1$$

および

$$\log (P_G, R, P_N) = -\log Y - \log A_2$$

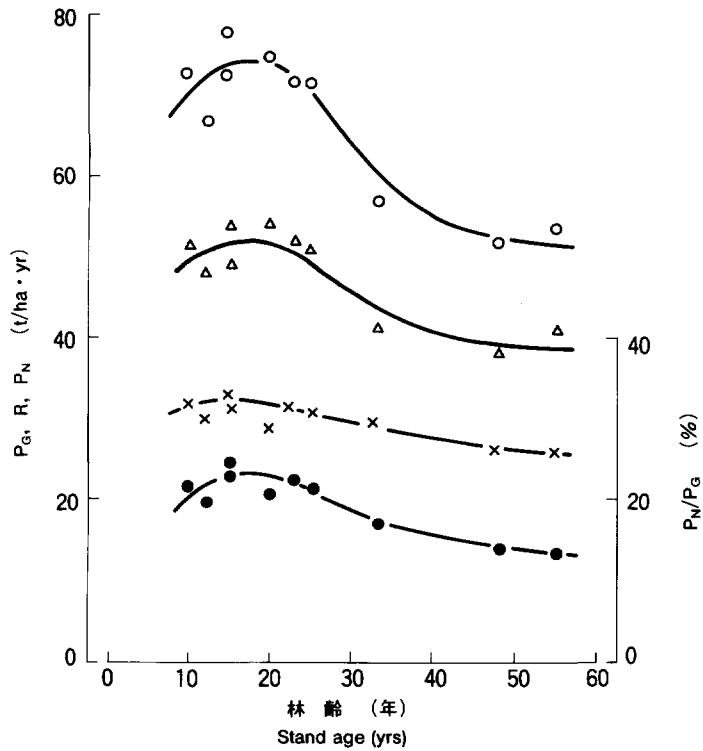


Fig. 36. 総生産量 (P_G), 呼吸消費量 (R), 純生産量 (P_N) と林齢

Gross production (P_G), respiration (R) and net production in different stand age.

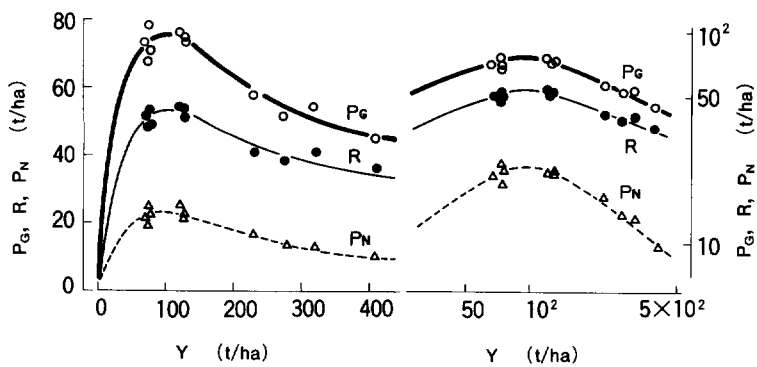


Fig. 37. 現存量 (Y) と総生産量 (P_G), 呼吸消費 (R), 純生産量 (P_N) の関係

Relation between biomass (Y) and gross production (P_G), respiration (R) and net production (P_N).

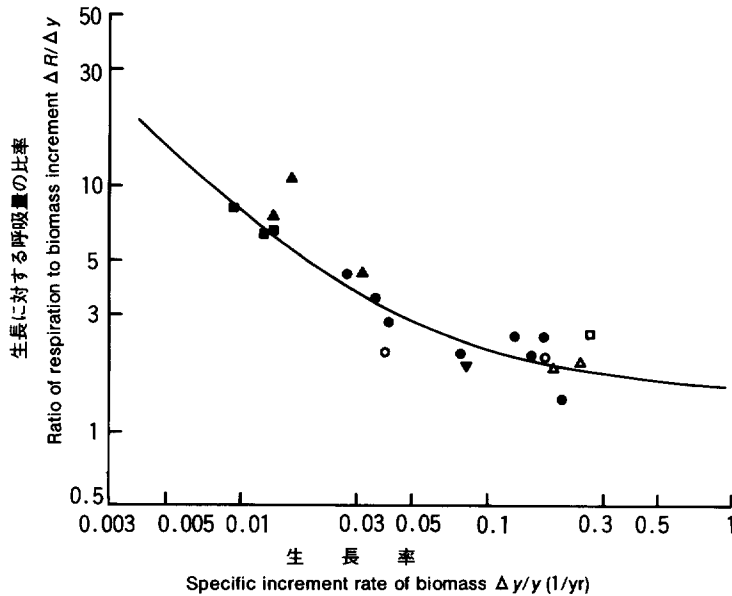


Fig. 38. 生長量に対する呼吸量の比と生長率との関係
(HAGIHARA & HOZUMI¹¹⁾による)

Relationship between the ratio of respiration to biomass increment ($\Delta R / \Delta y$) and the specific increment rate of the biomass ($\Delta y / y$) (HAGIHARA & HOZUMI 1983).

● *Abies* forest (KIMURA and others, 1968 ; TADAKI and others, 1970),
 ■ Warm-temperate evergreen oak forests (KIRA and YABUKI, 1978).
 ▲ Tropical forests (MULLER and NIELSEN, 1965 ; KIRA and others, 1967 ; KIRA, 1975, 1976), ○ *Chamaecyparis obtusa* forests (TADAKI and others, 1966 ; this research), △ *Castanopsis cuspidata* forests (TADAKI, 1965, 1968), □ *Cryptomeria japonica* forest (TADAKI and KAWASAKI, 1966), ▼ Oak-pine forest (WHITTAKER and WOODWELL, 1969)

の漸近線をもつという両性要因の特徴によく合致した。総生産量 (P_G), 呼吸消費量 (R), 純生産量 (P_N) は、それぞれ現存量 (Y) に対して、

$$1/P_G = A_1/Y + A_2Y + B \quad (1)$$

$$1/R = A_1'/Y + A_2'Y + B' \quad (2)$$

$$1/P_N = A_1''/Y + A_2''Y + B'' \quad (3)$$

という両性要因の作用式で近似できた。もちろんこの三つの式は理論的には同時にはなりたらず、例えば、総生産量の式を基本とすれば、呼吸消費量、純生産量の関係は近似式と考えられるものであり、今後の説明を必要とする。

なお作図法によって求めたこれらの関係式の定数は Table. 12のとおりである。 P_G , R , P_N が極大を示すときの Y の値はいずれも約 95 t/ha であり、またその極大値は P_G 76, R 55, P_N 23 t/ha と計算された。

萩原・穂積¹¹⁾はこれまでの林分呼吸消費量の報告値を解析して、現存量の増分に対する呼吸量の比と、現存量の生長率との間に双曲線関係があることを認め (Fig. 38), この比は生長の盛んな若

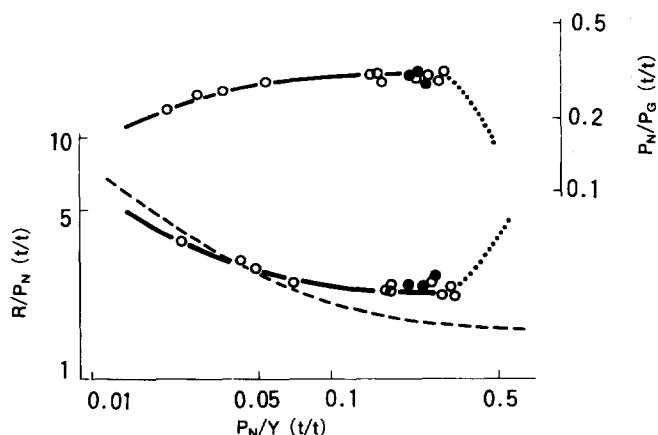


Fig. 39. 現存量 (Y), 総生産量 (P_G), 呼吸消費
量 (R), 総生産量 (P_N) の相互関係
Mutual relation of biomass (Y), gross production (P_G),
respiration (R) and net production (P_N).

Table 11. (1), (2), (3) 式の定数
The constant of formule (1), (2) and (3)

式 ormula	$A_1 (A'_1, A'_2)$	$A_2 (A'_2, A'_2)$	B (B', B'')
(1)	0.263	0.300×10^{-4}	7.52×10^{-3}
(2)	0.310	0.357×10^{-4}	11.5×10^{-3}
(3)	2.20	2.45×10^{-4}	-2.15×10^{-3}

い林では現存量にかかわらず一定となり、一方生長の衰えた極相林のような林では生長率に反比例
することを指摘した。すなわち

$$\Delta R / \Delta Y = m \cdot l / (\Delta Y / Y) + c \quad (4)$$

$$\Delta R = m \cdot Y + c \Delta Y \quad (5)$$

と定式化した。ここで、 ΔR は呼吸消費量、Y、 ΔY は現存量とその増分である。m、cは定数で、
それぞれ $6.32 \times 10^{-2}/\text{yr}$ と1.44としている。

Fig. 39はこの関係を今回のアカマツ林について検討したものである。ただし、(4)、(5)式での ΔY
はこの報告では枯死量の測定がないので、 P_N (純生産量) として計算した。図中に(4)式を破線で示
した。黒点がアカマツ林の実測値 (P_2 , P_3 林分および P_S 林分) であり、多少(4)式より上方にずれ
る。Table. 11から計算した値をプロットすると (白抜き点), 図のように、アカマツ林においても
 R/P_N 比と P_N/Y 比の間に双曲線関係が認められる。

ただ図中に点線で示したとおり、ごく幼齢で P_N/Y 比が大きい場合は再び R/P_N 比が大きくなる。
これらは先の(1), (2), (3)式で示したように、現存量が呼吸消費量、純生産量に対して両性要因とし
て作用することからも理解され、(4), (5)の関係も現存量のある範囲での近似的なものといえる。

また Fig. 39の上図にはアカマツ林の P_N/P_G 比と P_N/Y 比との関係を示した。林分が大きくなり
 P_N/Y 比が小さくなるにつれ、ゆるやかに P_N/P_G 比が減少し

$$1/(P_N/P_G) = A + B/(P_N/Y) \quad (6)$$

と示せる。さらに変形すれば

$$P_G = AP_N + BY \quad (7)$$

となる。しかしさきの R/P_N 比の場合とおなじく P_N/Y がある値より大きくなると、 P_N/P_G の比は急激に下がる。また(7)式から

$$R = A'P_N + BY \quad (8)$$

が導ける。(8)式は(7)式とともに P_G , R , P_N が極大となったからの近似式であり、(5)式 (HAGIHARA & HOZUMI¹¹⁾) とほとんど同じとなる。

以上のように高密度アカマツ林の一次生産の経年変化を検討してきたが、総生産、呼吸消費、純生産と現存量の相互関係を密度、地位、林齢などの条件とむすびつけて、さらに解明することが必要である。

総生産と葉の能率

葉量の経年変化の中で、葉量がピークになる時期が、総生産、純生産が極大となる時期でもあった。しかしこの時期の葉量の増加は安定期の葉量の1割程度と推定される。したがって葉量の増加だけがこの高い総生産や純生産を支えるわけではない。いわゆる葉の能率の上昇が要因とされた(II-4 参照)。しかしこれも見掛け上であって、さらに解析を必要とする。

葉齢を分け、しかもそれぞれの葉齢ごとの葉の1年間の葉積(月ごとの葉重の積算値)が求めれば、総生産量(P_G)は

$$P_G = a_N \cdot \Sigma Y_N + a_0 \cdot \Sigma Y_0$$

と考えることができる。ただし ΣY_N , ΣY_0 はそれぞれの新葉および旧葉の期間内の葉積, a_N , a_0 はそれぞれ新葉, 旧葉の平均光合成速度である。 a_N , a_0 は地位条件によって変化するが、林齢ではあまり変化しないとすれば、地位のほぼ等しい高密度林分の間で、上の式が成り立つといえる。

この仮定の下で、葉の呼吸消費を求めたときとおなじく、林分の新葉率に応じて、林分ごとの1年間の新葉の葉積、旧葉の葉積を求めて、林齢シリーズの林分(I林分は除く)について、上式の a_N , a_0 を求めると、

$$a_N = 0.896, a_0 = 0.340$$

$$(\text{乾物 t/葉積 t} \cdot \text{yr})$$

となった。これによって林分の P_G を計算し、先の推定値と比較すると、Fig. 40のように両者は比較的精度よく合致した。

このように葉齢ごとの光合成の能率は変化しないとしても、葉齢ごとの葉積の経年変化を考えることによって、総生産の経年変化を一応説明できよう。これらはさらに光合成測定を実測して検討を加える必要があろう。

3. 一次生産の経年変化の模式図

総生産および純生産の経年変化について、吉良・四手井はつぎのようなモデルを提案している(KIRA & SHIDEI²⁹⁾)。すなわち、林分を構成する個体の年齢がほぼそろっている林分をモデルとして、その生長を考える。森林の葉量は林冠が完全に閉鎖するとき最大となり、その後少し減少はするも

の、ほぼ一定の値を保ちつづける。葉の光合成能率が林齢ではあまり変化しないとすれば、全光合成量つまり総生産量は葉量の経年変化と同じ経過をたどり、林齢の進行とともに飽和するであろう。葉の呼吸速度も林齢で大きく変らぬとすれば、林分あたりの葉の呼吸消費量も、総生産量とおなじ経年変化のパターンを示すはずである。ところが幹、根、枝の現存量は林齢とともに単調増加をつづけているから、それら非同化器官の呼吸消費量は年々ゆるやかでも増加してゆくことが期待される。全林分の呼吸消費量もそれらにつれ増加するから、総生産量と呼吸消費量との差である純生産量は、林冠が閉鎖され、林分葉量が最大になる時期の前後にピークに達し、それ以後しだいに低下してゆくことになる。この関係は Fig. 41 に模式的にあらわされている。

以上の模式図に対して、今回検討したアカマツ林の経年変化のパターンを対比してみたい。

そのためまず、生産力の上限の状態を示す最多密度の状態を想定し、最多密度林の一次生産の経年変化を模式的にあらわしてみよう。

最多密度林の一次生産の推定は次のような手順で行った。

- (1) 地位条件は地位指数14.5とし、各林齢のときの上層平均樹高を地位指数曲線から求めた
- (2) 最多密度のときの上層平均樹高 $\bar{H}_{UP}$ と現存量 Y との関係式 (Ⅱ-2 参照)

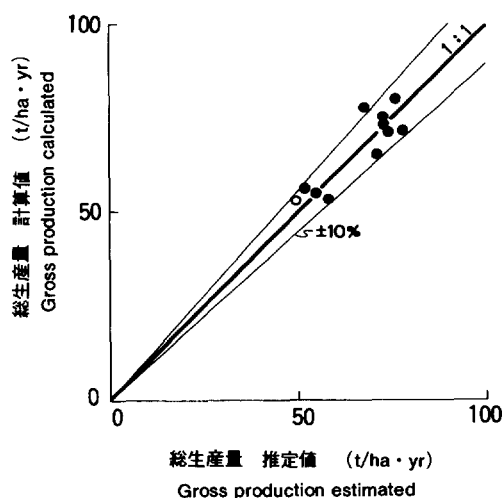


Fig. 40. 総生産量の葉の能率からの計算値と呼吸消費からの推定値との比較
Comparison between gross production calculated from leaf efficiency and gross production estimated from the consumption by respiration.

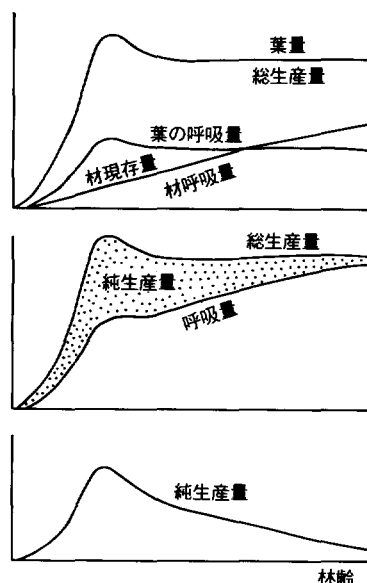


Fig. 41. 純林における林齢変化に伴う総生産量、純生産量の変化の模式図 (吉良・四手井 1967 原図に只木加筆 1978)

Scheme of the change of gross and net production with stand age in pure forests (from Tadaki⁷⁷⁾).

$$Y=11.0\bar{H}_{UP}$$

から求め、その推移から生長量を求めた。葉量はⅡ-3の経年変化から求めた。

(3) 呼吸消費量、純生産量はⅣ-2で検討した現存量との関係式から求め、その和として総生産量を計算した。なお葉の呼吸消費量はⅣ-1の方法で、葉量および新葉率から推定した。

(4) 枯死量は純生産量と生長量との差として求め、そのうちの落葉量は葉量と新葉率の経年変化の傾向より推定した。

以上の推定値は Table. 12 にまとめられ、経年変化は Fig. 42 に示される。

これまでの経年変化の模式図との大きなちがいは呼吸消費量の推移である。呼吸消費量は現存量の増加とともに増大するという仮説に対して、今回の報告では、すでに述べたように純生産量の経年変化のパターンなどと同じく、明らかに若齢期に最大値を示し、その後は現存量の増加にかかわらず呼吸消費量は増加せず、かえってゆるやかながら減少するという変化のパターンを画いた。

Fig. 43 は総生産量の経年変化を検討した数少ない例である。上図はヨーロッパブナの造林地の例であり、幼齢期の密度が相対的に低いためもあるが、幼齢期から若齢期にかけて総生産や純生産の明らかなピークがなく、20~40年と広い林齢にわたってゆるやかに高まり、そして壮老齢期にむか

Table 12. 最多密度のアカマツ林の一次生産の経年変化
Annual trend of primary production of fully dense stands of *P.densilfora*.

林 齢 Stand age	10	20	30	40	50	60	80	100	120
上層平均樹高 (m) Average height in upper layer trees	5.1	10.5	14.5	17.5	19.7	21.4	23.6	24.8	25.4
現 存 量 (/ha) Biomass	70	140	200	240	270	290	320	340	350
(葉 量) (Leaf Biomass)	6.5	7.5	7.2	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0
生 長 量 (t/ha・yr) Biomass increment	7.5 (11)	6.5 (9)	5.0 (8)	3.5 (6)	2.5 (5)	2.0 (4)	1.0 (2)	1.0 (2)	0.5 (1)
純生産量 " Net production	21 (30)	21 (30)	17 (27)	15 (26)	14 (25)	13 (25)	12 (24)	12 (24)	11 (23)
呼 吸 量 " Respiration	50 (70)	50 (70)	45 (73)	42 (74)	41 (75)	40 (75)	39 (76)	37 (75)	37 (77)
(葉呼吸) " (Leaf respiration)	29 (58)*	32 (64)*	28 (62)*	26 (62)*	25 (61)*	25 (63)*	25 (64)*	25 (68)*	25 (68)*
総生産量 " Gross production	71 (100)	71 (100)	62 (100)	57 (100)	55 (100)	53 (100)	51 (100)	49 (100)	48 (100)
枯 死 量 " Dead matter	18 (25)	23 (32)	17 (27)	14 (25)	12 (22)	12 (23)	11 (22)	10 (20)	10 (21)
(落葉量) (Fallen leaves)	5.0 (28)**	6.0 (26)**	5.0 (29)**	4.0 (29)**	3.5 (34)**	3.5 (34)**	3.5 (31)**	3.5 (29)**	3.5 (29)**

() は総生産量に対する割合、() * 呼吸量に対する割合、() ** 枯死量に対する割合

() : the rate of gross production、() * : the rate of respiration、() ** the rate of dead matter

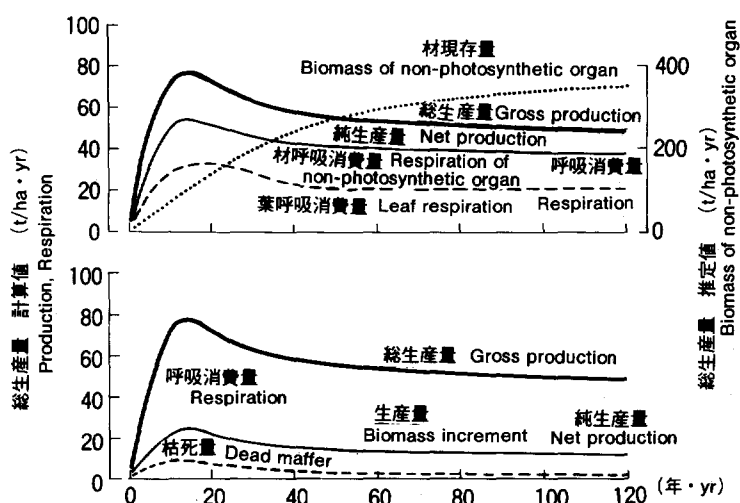


Fig. 42. 最多密度のアカツ林の物質生産の経年変化
Annual trend of primary production of fully dense stands in *P. deniflora*.

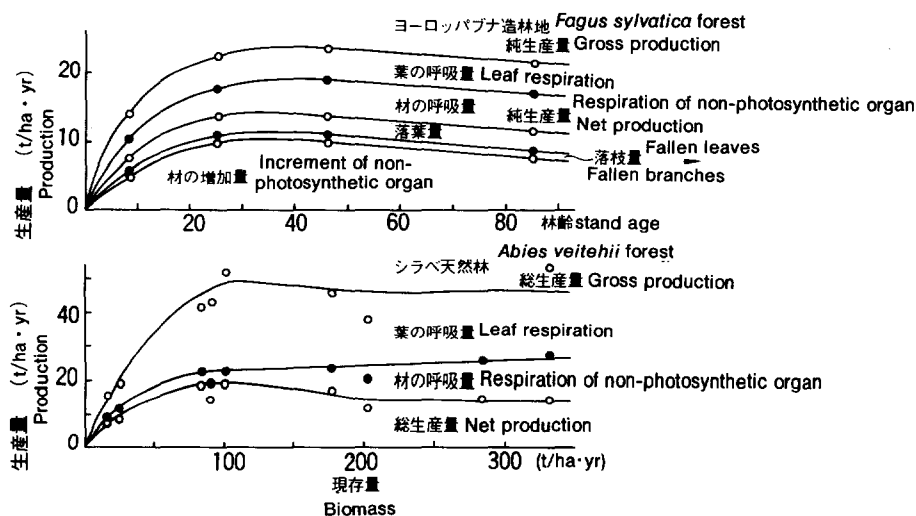


Fig. 43. 林齢あるいは現存量増加にともなう物質生産の変化

Change of material production with increasing stand age or biomass (from Tadaki & Hatiya⁷²⁾).

ヨーロッパ造林地は MÖLLER ほか (1954) より一部書きなおす。シラベ天然林は只木ほか (1967, 1968) の原データより描く。
(只木・蜂屋, 1968より))

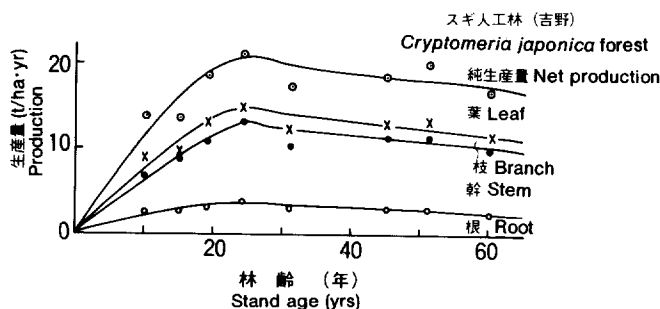


Fig. 44. 林齢の増加にともなう純生産量の変化
(安藤ほか1968より描く)
Change of net production with increasing
stand age (from Ando et al⁴⁾).

ってゆるやかに下降するパターンである。

下図のシラベ天然林の例では林齢の推定が困難であるため、林齢の代わりに現存量の増加に対する変化をみている。このパターンでは、現存量約100 t/ha 付近に総生産、純生産のピークがある点で、今回のアカマツの場合と似ているが、ピークはアカマツほど明瞭ではない。なおシラベの例では材の呼吸量は材の現存量に比例する（重量当たりの材の平均呼吸量を一定とする）という仮定で推定しているので、Fig. 41の仮説とおなじく呼吸消費の推定には問題がある。

またこの極相樹種の2例とも、吉良らの模式図とおなじく生育にともなって総生産量の低下が著しくないのにくらべ、アカマツの場合、総生産の若齢でのピークと壮老齢での低下が明瞭であることも特徴的である。このアカマツ林の総生産の経年変化は、前述のとおり、林分の葉量および新葉率の経年変化から一応の説明がされたが、ブナはもちろん、シラベの葉齢構成が大きく変化しないことが、総生産が葉量の変化に対応するだけで、大きな変化をみせない理由と考えられる。なおシラベの新葉率は総生産の最大期で31%、それ以降低下しても20%程度であった。

また Fig. 44は、密仕立管理 (RY 0.8) のスギ人工林 (吉野2等地) の純生産の経年変化である (安藤⁴⁾)。極相樹種でもあるスギでは、やはりピークの目立たぬ変化のパターンである。経年変化にみられた特徴が先駆樹種であるアカマツ林の樹種的特性であるかどうかは今後なお検討を要しよう。

すでに述べたように、純生産の研究であっても一般的、定性的段階であってわが国の主要樹種の特性を十分比較し得るだけの有効な資料の収集が少なく、ましてや総生産については、Table. 8のようにごくわずかで、森林の物質生産の研究はなお今後にまっところの大きい段階である。

V. ま と め

森林の木材生産機能と環境保全機能をふまえて、森林の利用と管理の体系を確立するうえで、森林生態系の動態を物質生産と物質循環の面から明らかにすることがきわめて重要である。

森林の物質生産の研究も活発ではあるが、純生産の段階に多くとどまり、呼吸から総生産までの一次生産を統一的に解明する研究は大へん乏しい。

そこで森林の一次生産を解明していく一過程として、先駆樹種であるアカマツ林をとらえ、その

一次生産上の特性を解明することを試みた。そのため、(1)筆者の多くの資料を利用して、高密度林の純生産と林齢、地位との関係を検討した。(2)ついで若い20年生林の呼吸消費を詳細に測定し、林分の総生産と分配の実態を明らかにした。(3)さらに高密度アカマツ林の一次生産の経年変化を求め、そのパターンからアカマツ林の特性を解析した。

1. アカマツ林の純生産

現存量と最多生産 最多密度のアカマツ林では、地上部現存量密度（地上部現存量/上層平均樹高）は11 t/ha・m で一定となった。菅²³⁾の材積からの推定値と一致し、また四手井ら²⁹⁾の予想した上限値より多少低くなり、アカマツの特性値と思われた。

葉量と葉齢構成 高密度林の葉量は林齢とともに増加し15～20年生で最大（7.5 t/ha）となり、以後減少して壮老齢期で安定（7.0 t/ha）する変化のパターンを示す。地位にかかわらず葉量は一定化するが、ごく悪い地位では高密度であっても葉量は急減する。

生長休止期の新葉率は地位での変動は少ないが、林齢によっては大幅に変化した。幼齢期では100～90%と高く、20年生以後急に低下し壮老齢期で50%となり安定する。葉の平均寿命が1年未満から2年へと変化する。

純生産とその分配 純生産は15～20年生時に明らかにピークのある経年変化をする。これは葉量と葉の能率の変動と対応する。幹生産では、ピークは明瞭でなく、ゆるやかな経年変化となる。幹への純生産の分配が高齢まで高く維持されるためと考えられる。

純生産は地位が良いほど増加する。これは地位により葉量は増加しないので、おもに葉の能率の向上によっている。幹への純生産の分配は地位が良いほど高く、幹生産には地位の環境が大きい。

2. アカマツ林の呼吸消費と総生産

各器官の呼吸測定 20年生2林分について、器官ごと、月ごとの呼吸を測定した。幹では試料木の幹全部を一括測定し、呼吸量と個体の直径、重量、表面積、生産量との関係を求めた。このうち直径との関係を各月ごとに求め、各月の林分の直径分布から各月の呼吸量を計算し、合計して年呼吸消費量を求めた。根の呼吸消費量は根の呼吸率を幹の呼吸率とおなじとして求めた。

枝、葉は年齢ごとに分け、林分の平均単位重呼吸速度を求め、その季節変化と枝、葉の年齢ごとの現存量の季節変化から、月ごとの枝、葉ごとの呼吸量を求め、合計して年呼吸消費量を得た。全体を合計して林分呼吸消費量を得た。

呼吸消費量とその分配 20年生林分の呼吸消費量は26～28 t/ha・yr となった。各器官の呼吸の割合は、幹16、枝23～25、葉53～55、根6%と2林分であまり差がなかった。葉の呼吸の割合が半ばをこし、葉が生産だけでなく、消費の面でも大きい割合をもっていた。葉の呼吸のうち新葉の呼吸は65～68%にも達していた。材の呼吸は幹34～35、枝51～53、根13%で枝の呼吸が高かった。また根の呼吸は過少推定となっている恐れがあった。

総生産量とその分配 両林分の総生産量は36～39 t/ha・yr であり、純生産量は総生産量の27～30%にすぎない。吉良³¹⁾は、この割合（ P_N/P_G 比）について、これまでの測定では極相の安定した林分では30%程度であるが、発達中の若齢林では50%をこす可能性がある予想している。しかし今回の若齢のアカマツ林ではかなり低く、また佐藤⁶⁰⁾の15年生アカマツ林の測定例でも32%であり、

アカマツ林では P_N/P_G 比が低いことが特徴的であった。

3. 一次生産の経年変化

高密度アカマツ林の一次生産の特性をとらえるため、その経年変化のパターンを検討した。

林分の呼吸消費と総生産の推定 まず各器官の純生産量と現存量とから呼吸消費を推定する方法を検討した。葉の呼吸は、葉齢ごとに月別の葉量を推定し、これと、20年生林分で実測した葉齢ごとの月別平均呼吸速度とから推定した。

材の呼吸では、呼吸に直接関係する要因をえらび、幹呼吸は幹表面積および幹生産量との関係から、枝呼吸は枝生産量との関係から推定式をつくった。根の呼吸は前述のとおり幹の呼吸率とおなじとして推定した。

以上の推定式で20年生2林分の林分呼吸を推定すると、よく実測値に合致した。推定呼吸消費量に実測純生産量を加え総生産量とした。

呼吸消費と総生産の経年変化 林分呼吸消費の各器官での割合をみると、葉の呼吸の割合は若齢期50%からゆるやかに増加し壮齢期には60%となる。幹、根の合計呼吸は30年生ごろ最大の割合30%になる。枝の呼吸割合は若齢期20~25%と大きいのが林齢とともに急減する。

呼吸消費量も純生産量と同じく、15~20年にピークをもつので、合計された総生産量もこの時期にピーク（75~80 t/ha）をもつ。壮齢の50年生ごろでは50~55 t/haと最大値の60~70%になり、老齢までゆるやかに低下する。 P_N/P_G 比では若齢から35年生ごろまで30%程度で、老齢になっても20%程度は維持されると推定できた。

年々増加する現存量に対する純生産量、呼吸消費量、総生産量の変化をみると、現存量が増加するとともに生産、呼吸の量はふえるが、ある現存量からは増加してもかえって生産、呼吸の量はへるという関係がみられた。

また、一次生産が最大となる時期は葉量最大期に合致するが、単に葉量の増加だけでなく、光合成速度と呼吸速度の高い新葉の割合が増加するためと考えた。地位の等しい林分間で、新葉、旧葉の年平均光合成速度が変らぬとして葉齢ごとの葉積と光合成速度から総生産量を計算すると、さきの推定値とよく一致し、上の仮定が説明された。一次生産のうえで葉量だけでなく葉齢構成が大きな役割を果すことが明らかになった。

経年変化の模式図 吉良・四手井²⁹⁾の提案した森林の一次生産の模式図に対比するため、最多密度のアカマツ林（地位指数14.5として）の一次生産を計算し、その経年変化のパターンを図化した。吉良・四手井の模式図では、呼吸消費量が現存量の増加とともに増加するが、アカマツ林の呼吸消費量は上述のように若齢期にピークがあり以後減少する点で大きく異なった。さらに極相樹種のブナ林、シラベ林、スギ林の一次生産の経年変化と対比して、アカマツ林では、総生産、呼吸消費、純生産ともに若齢期に明瞭なピークをもち、以後かなり急激に低下して、壮老齢期に安定してゆくというパターンが特徴的であった。これが先駆樹種としての特性であるかは、なお今後の問題とされよう。

今後の問題点 今後森林の利用と管理を合理的にすすめるためには、森林生態系の動態と多くの機能を定量的に解明してゆく必要が増していく。このために森林の一次生産をさらに解明し、森林

施業の条件や森林の立地環境との関連が検討できるよう資料の地道な収集が必要である。また一次生産を簡便に推定する方法論の開発もきわめて重要で、わが国の主要樹種についての呼吸消費の測定とその解析がとくに急がれよう。

引用文献

- 1) 安藤 貴・坂口勝美・成田忠範・佐藤昭敏：アカマツ天然生除伐試験林の解析（第一報）生育経過と相対生長，林試研報 144, 1～30, (1962a)
- 2) 安藤 貴・坂口勝美・成田忠範・佐藤昭敏：アカマツ天然生除伐試験林の解析（第二報）本数密度を中心とした解析，林試研報 147, 45～77, (1962b)
- 3) 安藤 貴：林分密度管理とその使い方，農林出版，5 pp, (1966)
- 4) 安藤 貴・蜂屋欣二・土井恭次・片岡寛純・加藤善忠・坂口勝美：スギ林の保育形式に関する研究，林試研報 209, 1～76, (1968)
- 5) 安藤 貴：同齡単純林の密度管理に関する生態学的研究，林試研報 211, 1～156, (1968)
- 6) BOYSEN JENSEN, P. : Die Stoffproduktion der Pflanzen, Gustav Fischer, 108 pp, (1932)
- 7) CANNELL, W. : World forest biomass and primary production data, Academic press, 391 pp, (1982)
- 8) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K. : Studies on photosynthetic production in its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* plantation, J. Jap. For. Soc. 59, 327～337, (1977a)
- 9) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K. : Estimation of canopy respiration and its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* plantation, J. Jap. For. Soc. 59, 405～413, (1977b)
- 10) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K. : Respiration consumption by woody organs in *Chamaecyparis obtusa* plantation, J. Jap. For. Soc. 63, 156～164, (1981)
- 11) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K. : Studies on the primary production in a *Chamaecyparis obtusa* plantation, J. Jap. For. Soc. 65, 357～365, (1983)
- 12) 蜂屋欣二・安藤 貴：植栽本数と間伐，日本林業技術協会，52 pp, (1964)
- 13) 蜂屋欣二・棚秋一延・成田忠範：アカマツ天然生林の林分生長の解析 — 地位のちがいと生長との関係 —，76回日林講，161～162, (1965a)
- 14) 蜂屋欣二・土井恭次・小林玲爾：アカマツ林の林分生長の解析 — 岩手地方壮齡人工林の一例 —，林試研報 176, 75～88, (1965b)
- 15) 蜂屋欣二・棚秋一延：アカマツ林の枝の生産量について，77回日林誌，209～211, (1966a)
- 16) 蜂屋欣二・藤森隆郎・棚秋一延・安藤 貴：アカマツ幼齡林の葉量および落葉量の季節変化，林試研報 191, 101～113, (1966b)
- 17) 蜂屋欣二：森林の物質生産と保育技術，森林立地 X (1.2), 15～30, (1968a)
- 18) 蜂屋欣二・只木良也・荻住 昇・原田 洸：アカマツ人工林の一次生産力 — 高密度のアカマツ林の生産力と樹齡の関係 —，JIBP-PT-F (佐藤大七郎編)，昭和42年度，27～30, (1968b)
- 19) 蜂屋欣二：森林の一次生産の測定法，森林立地 XII (1), 17～22, (1970)
- 20) 蜂屋欣二・竹内郁雄・棚秋一延：アカマツ林の林分呼吸量 (I) — 幹の呼吸の季節変化 —，83回日林講，232～233, (1972)
- 21) 穂積和男・篠崎吉郎：植物生長のロジスチック理論，植物生態学(2)，植物生態学大系 [2上] 古今書院，272～304, (1960)
- 22) HOZUMI & SHINOZAKI, K. : Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand (IV) Estimation of the total function of a forest stand and a generalized mean plant, Jap. J. Ecol. 24, 207～212, (1974)

- 23) 菅 誠：人工一斉林の林分密度に関する生態学的研究 (学位論文), (1967)
- 24) KARIZUMI, N. : Method of investigation and estimation of the root biomass — the mechanism and function of the tree root in the process of forest production, I. Bull. Gov. For. Exp. Sta. **259**, 1 ~ 99, (1974)
- 25) KIMURA, M. : Primary production of the warm-temperature laurel forest in the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. Misx. Rep. Res. Inst. Nat. Resources **52/53**, 36~47, (1960)
- 26) KIMURA, M., MOTOTANI, I. & HOGETSU, K. : Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare (VI) Growth and dry matter production of young Abies stand. Bot. Mag. Tokyo **81**, 287~296, (1968)
- 27) 木村 允：陸上植物群落の生産量測定法, 共立出版, 112 pp, (1976)
- 28) KIRA, T., OGAWA, H., YODA, K. & OGINO, K. : Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chang rain forest, Nature a. Life in Southeast Asia **5**, 149~174, (1967a)
- 29) KIRA, T. & SHIDEI, T. : Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific, Jap. J. Ecol. **17**, 70~87, (1967b)
- 30) KIRA, T. : Primary production of forests. In Photosynthesis and productivity in different environments. (COOPER, J. P., ed.), 5 ~ 40, Cambridge University Press, (1975)
- 31) 吉良竜夫：陸上生態系, 共立出版, 172pp, (1976)
- 32) KIRA, T. : Primary productivity of Pasoh Forest—a synthesis, Malay Nat. J. **30**, 291 ~ 297, (1978)
- 33) KIRA, T., ONO, Y., HOSOKAWA, T. eds. : Biological Production in a Warm—Temperate Evergreen Oak Forest of Japan, JIBP 18, Tokyo Univ. Press, 288pp, (1978)
- 34) KIRA, T. & YABUKI, K. : Primary production rates in the Minamata forest. In JIBP Synthesis 18 (KIRA, T., ONO, Y. & HOSOKAWA, T., eds.), 131~138, 145. Tokyo Univ. Press, (1978)
- 35) KITAZAWA, Y. ed. : Ecosystem Analysis of the Subalpine Coniferous Forest of Shigayama IBP Area, Central Japan, JIBP **15**, Tokyo Univ. Press, 199pp, (1977)
- 36) 京大・東大・新大・信大農学部林学教室：物質循環面より見た森林生態系の生産力, 資料 1 (1961年度), 373pp, (1963)
- 37) 真辺 昭：トドマツ人工林の収穫量と収益の予測システムに関する研究, 林試研報 **317**, 1 ~ 65, (1982)
- 38) 丸山幸平・山田昌一・中沢迪夫：ブナ天然林光合成総生産量の試算 — ブナ林の生態学研究 (17) —, 79回日林講, 286~288, (1968)
- 39) MARUYAMA, K. : Effect of altitude on dry matter production of primeval Japanese beech forest communities in Naeba Mountains Mem. Fac. Agr. Niigata Univ. **9**, 85~171, (1971)
- 40) 森麻須夫・加藤亮助・佐藤昭敏・：東北地方におけるアカマツ林の保育に関する研究 (第 VI 報) — 気仙沼アカマツ壮齢林本数間伐試験地の経過と現況 —, 林試東北支年報 **10**, 211 ~ 226, (1969)
- 41) MØLLER, C.M. : Untersuchungen über Laubmenge Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes, Forestl. Forsogsv. Danmark, **17**, 1 ~ 287, (1945)
- 42) MØLLER C. M., MULLER, D. & NIELSEN, J. : Graphic presentation of the dry matter production of European beech, Det forstlige Forsogsvaesen Danmark **21**, 327~335, (1954)
- 43) MULLER, D. & NIELSEN, J. : Production brute, pertes per respiration et production nette dans la foret ombrophile tropicale, Det forstlige Forsogsvaesen Danmark **29**, 69~160, (1965)
- 44) NAKANE, K. : A mathematical model of the behaviour and vertical distribution of organic carbon in forest soils (II) A revised model taking the supply of rootlitter into consideration, Jap. J.

- Ecol. **28**, 169~177, (1978)
- 45) 根岸賢一郎：樹木の非同化器官の呼吸 — 森林の物質収支と関連して, 日林誌, **52**, 331~345, (1970)
- 46) NEGISI, K. : Respiration rates in relation to diameter and age in stem or branch sections of young *Pinus densiflora* trees. Bull. Tokyo Univ. For. **66**, 209~222, (1974)
- 47) 根岸賢一郎：樹皮呼吸の生理生態的研究, 昭和58年度科研費研究成果報告書, 19pp, (1984)
- 48) NEWBOULD, P.J. : Methods for estimating the primary production of forests, IBP Handbook. No. 2, BRACKWELL Sci. Publi., 62pp, (1967)
- 49) NINOMIYA, I. & HOZUMI, K. : Respiration of Forest Trees (Ⅲ) Estimation of Community Respiration, J. Jap. For. Soc. **65**, 275~281, (1983)
- 50) 小川房人：吉良竜夫編 森林の一次生産測定法の研究・中間報告 (昭和41年度), 4~11, (1967)
- 51) OGAWA, H. : Principles and methods of estimating primary production in forests. In JIBP Synthesis **16** (SHIDEI, T. & KIRA, T. eds.), 29~35, Tokyo Univ. Press, (1977)
- 52) OOHATA, S., YAMAKURA, T., SAITO, H. & SHIDEI, T. : A study on the vertical distribution of respiratory activity of a 40-year-old stand of *Chamaecyparis obtusa*, Bull. Kyoto Univ. For. **42**, 103~116, (1971)
- 53) OOHATA, S., & SHIDEI, T. : Seasonal changes in respiratory rate of stems and growth, Bull. Kyoto Univ. For. **43**, 63~72, (1972)
- 54) 斉藤秀樹：ヒノキ人工林生態系の物質生産機構 (四手井・斉藤・赤井・河原：ヒノキ林その生態と天然更新) 地球社, 375pp, (1974)
- 55) 坂口勝美・土井恭次・安藤 貴：立木密度からみたアカマツ幼齢林の生産構造, アカマツに関する研究論文集, 321~327, (1954)
- 56) 坂口勝美・土井恭次・安藤 貴・福田英比古：本数密度からみたアカマツ天然生幼齢林の解析, 林試研報 **93**, 1~25, (1957)
- 57) 佐藤大七郎・中村賢太郎・扇田正二：林分生長論資料 1. 立木密度のちがう若いアカマツ林, 東大演報 **48**, 65~90, (1955)
- 58) SATOO, T. : Production and distribution of dry matter in forest ecosystems, Misc. Inform. Tokoyo Univ. **16**, 1~15, (1966)
- 59) SATOO, T. : Primary production and distribution of produced dry matter in plantation of *Cinnamomum camphora* : Materials for the studies of growth in stands. 7. Bull. Tokyo Univ. For. **64**, 241~275, (1968a)
- 60) SATOO, T. : Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*, Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (YOUNG, H. E. ed.), 52~80, Maine Univ. Press, (1968b)
- 61) SATOO, T. : A synthesis of studies by the harvest method : Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. Analysis of temperate forest ecosystems (REICHLE, D.E.ed.), Ecological studies. **1**, 55~72, Springer Verlag, (1970)
- 62) SATOO, T. : Primary production relations of coniferous forests in Japan, Unesco, Productivity of forest ecosystems, Proc. Brussels Symp. 1969, 191~205, (1971)
- 63) 佐藤大七郎：陸上植物群落の物質生産 Ia — 森林 —, 共立出版, 95pp, (1973)
- 64) SATOO, T. & MADGWICK, H. : Forest biomass, Martinus NIJHOFF/Dr. W. JUNK Publishers, 152pp, (1982)
- 65) 佐藤昭敏・加藤亮助・森麻須夫：アカマツ老齢天然生林の生長解析, 82回日林講, 180~

- 182, (1971)
- 66) SHIDEI, T. & KIRA, T. eds. : Primary Production of Japanese Forests. Productivity of Terrestrial Communities, JIBP. SYNTHESIS **16**, Tokyo Univ. Press, 289pp, (1977)
- 67) SHINOZAKI, K. & KIRA, T. : Interspecific competition among higher plants (Ⅶ) Logistic theory of the C-D effect, J. Biol. Osaka City Univ. **7**, 35~72, (1956)
- 68) SHINOZAKI, K. & KIRA, T. : Interspecific competition among higher plants (Ⅹ) The C-D rule, its theory and practical uses, J. Biol. Osaka City Univ. **12**, 69~82, (1961)
- 69) 只木良也・四手井綱英 : 数量的間伐に関する生態学的研究. 京大演報34, 1~31, (1963)
- 70) TADAKI, Y. : Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees, Bull. Gov. For. Exp. Sta. **184**, 135~161, (1966)
- 71) TADAKI, Y., HATIYA, K. & MIYAUCHI, H. : Studies on the production structure of forest (ⅩⅡ) Primary productivity of *Abies veitchii* in the natural forest at Mt. Fuji, J. Jap. For. Soc. **49**, 421~428, (1967)
- 72) 只木良也・蜂屋欣二 : 森林生態系とその物質生産, 林業科学技術振興所, 64pp, (1968)
- 73) 只木良也・蜂屋欣二・榎秋一延 : 森林の生産構造に関する研究(ⅩⅤ) プナ人工林の一次生産, 日林誌 **51**, 331~339, (1969)
- 74) TADAKI, Y., HATIYA, K., TOCHIAKI, K., MIYAUCHI, H. & MATSUDA, U. : Studies on production structure of forests (ⅩⅦ) Primary productivity of *Abies veitchii* forests in the subalpine zone of Mt. Fuji, Bull. Gov. For. Exp. Sta. **229**, 1~22, (1970)
- 75) 只木良也 : 森林の現存量 — とくにわが国の森林葉量につとて —, 日林誌 **58**, 416~423, (1976)
- 76) TADAKI, Y. : Leaf Biomass—Primary Productivity of Japanese Forests (SHIDEI, T. & KIRA, T. ed.), JIBP SYNTHESIS **16**, 39~44, Tokyo Univ. Press, (1977)
- 77) 只木良也 : 森林の現存量と物質生産, 森林学 (大政正隆編), 63~83, 共立出版, (1978)
- 78) 只木良也・竹内郁雄・河原輝彦・佐藤 明・蜂屋欣二 : アカマツ天然生除伐試験林の解析 (第3報) 試験の経過と結果, 林試研報 **305**, 125~144, (1979)
- 79) 榎秋一延・蜂屋欣二 : 植栽様式をちがえたアカマツ林の生長比較, 76回日林講, 293~295, (1965)
- 80) 榎秋一延・蜂屋欣二 : アカマツ幼齡林の同化および呼吸の季節変化について, 79回日林講, 125~127, (1968)
- 81) WHITTAKER, R.H. & WOODWELL, G.M. : Structure, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York, J.Ecol. **57**, 155~194, (1969)
- 82) 山科健二・吉野博道 : アカマツ針葉の葉面積に関する基礎的研究, 72回日林講, 240~242, (1962)
- 83) YODA, K., SHINOZAKI, K., OGAWA, H., HOZUMI, K. & KIRA, T. : Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities J. Biol. Osaka City Univ. **16**, 15~26, (1965)
- 84) YODA, K. : Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. Ⅲ. Community respiration, Nature a. Life in Southeast Asia **5**, 83~148, (1967)
- 85) 依田恭二・佐藤治雄 : 森林の呼吸測定法の検討, 昭和41年度 森林の一次生産測定法の研究班中間報告, 53~60, (1967)
- 86) 依田恭二・仲井武志・佐藤治雄 : 群落呼吸速度の推定, 昭和42年度森林の一次生産測定法の研究班中間報告, 81~93, (1968)
- 87) 依田恭二 : 森林の生態学, 築地書館, 331pp, (1971)
- 88) YODA, K. : Estimation of Community respiration. In Biological production in a warm-temper-

ate evergreen oak forests of Japan, JIBP Synthesis 18 (KIRA, T., ONO, Y. & HOSOKAWA, T., ed.) ,112
~131/143~144, Tokyo Univ. Press, (1978)

- 89) 四大学（北大・東大・京大・大阪市大）合同調査班：森林の生産力に関する研究，第一報
北海道主要針葉樹林について，国策パルプK.K., 99pp, (1960)

Primary Productivity in High Density stands of *Pinus densiflora* SIEB et ZUCC.

Kinji HATIYA⁽¹⁾, Ikuo TAKEUCHI⁽²⁾ and Kazuhiro TOCHIAKI⁽³⁾

Summary

Research on the biomass production and nutrients cycling in the dynamic aspects of forest ecosystem will be important for establishing forest utilization and management systems. Forest biomass production has to be analyzed in the view points of dry matter production process in the forest ecosystems; primary production process as a results of gross production from canopy and consumption by respiration. However, these researches are few and the most researches have been estimated only net primary productivity in the specific districts or areas.

In this paper, primary production processes in *Pinus densiflora* forests, pioneer tree species in Japan, were analyzed in the following characteristics; (1) relationship between net production and stand age or site quality, (2) prediction of gross production and its allocation using the stand respiration, (3) annual changes of primary productivity in relation to stand density.

1. Net production

Biomass and stand density

The above ground biomass density, above ground biomass/average tree height of upper layer canopy, in fully dense stands was about 11t/ha/m. This value was well corresponding with the results of KAN⁽²³⁾ predicted from stem volume and was relatively lower than the upper limits of the values in most Japanese conifers predicted by SHIDEI et. al.⁽²⁹⁾

Leaf biomass and age

Leaf biomass in highly dense stand increased with increasing stand age and reached to maximum of 7.5/ha in 15 to 20 years old, and then little decreased to constant level 7.0 t/ha in mature ages. This constant level was independent on site quality, however, the level markedly decreased in severely poor site even under highly dense stands.

The ratio of current leaf to total biomass in winter did not different among site qualities, but different among stand ages. The ratio was 90–100% in young stand, decreased remarkably after about 20 years old, and reached to stable value of 50% in mature stand.

Net dry matter production and its allocation

The annual net dry matter production was the highest in 15 to 20 years old stand, and was dependent on the change of leaf dry matter production efficiency. The annual stem production in the total did not fluctuate remarkably. This results suggest that the carbon allocation rate from the tree canopy to the stem would be kept until the old stand age.

Net production increased with increasing site quality. As the leaf biomass was not influenced by site quality as mentioned above, this increases will be derived from the changes of the net photosynthetic efficiency in various site qualities. Dry matter allocation from the net production in the canopy to stem also increased with increasing site quality.

Received April 10, 1987

(1) (3) Former Silviculture Division

(2) ex. Shikoku Branch Station (Shikoku Research Center)

2. Respiration and gross production

Respiration in each organ

Total amount of respiration was predicted as 26–28 t/ha/yr in 20-year-old stand. The amount of respiration in each organ was 16% in stem, 23–25% in branch, 53–55% in leaf, and 6% in root to the total, respectively. Higher amount of leaf respiration to the total suggests that the canopy plays an important role not only in gross production from photosynthesis but also in great consumption of gross production by respiration. The amount of respiration of branch was the highest among non-photosynthetic organs. However, the amount of root respiration will be underestimated because of the method in predicting procedure of root respiration.

Gross production and its allocation

The gross production was predicted as 36–39 t/ha/yr. The ratio of net production (Pn) to the gross production (Pg) was only 27–30% KIRA³¹⁾ expected that the Pn/Pg was about 30% in climax forest and would exceed 50% in developing young forest. The Pn/Pg ratio in this study however, was relatively low even in young stand, and low value of 32% was reported in 15-year-old *P. densiflora* stand by SATO⁶⁰⁾. From these results it suggests that the ratio of Pn/Pg was characteristically low in *P. densiflora* forest.

3. Annual trends of primary production

Annual trends of respiration and gross production

The ratio of leaf respiration to the total was about 50% in younger stage and then gradually increased up to around 60% in mature stage. Stem and root respiration showed the maximum values of 30% to the total in about 30 years old. Branch respiration was relatively high and was about 20–25% to the total in young stage, but markedly decreased with increasing stand age. As the respiration and net production had maximum value in 15 to 20 years old, the gross production, respiration plus net production, also had the maximum of 75–80 t/ha in the same age. Gross production of mature stand in around 50 years old was 50–55 t/ha and was about 60–70% to the maximum, and then gradually decreased until old age.

The ratio of Pn/Pg was predicted as about 30% from young stand to around 35 years old, and the ratio of 20% would be maintained until over matured.

Gross and net productions and respiration increased with increasing biomass which increased year by year, however decreased after the period when the biomass reached a certain amount.

The period when the primary production showed maximum was almost the same as the period of maximum leaf biomass. It would be caused not only by the amount of leaf but also by the higher rate of photosynthesis of current leaves. This assumption could be proved from the results of the sum in leaf mass in each age multiplied by the rate of photosynthesis in each age. These results suggest that the leaf age composition in the canopy plays an important role in primary production as same as the leaf amount in the canopy.

A scheme of annual trends of primary production

The primary production in fully dense stands of *P. densiflora* (as 14.5 in the site index) was calculated and the scheme of the annual trends was illustrated in time-production chart proposed by KIRA and SHIDEI²⁹⁾. The results was quite different from KIRA and SHIDEI's chart. In their chart, the amount of respiration increased with increasing stand biomass. However, the amount of respiration of *P. densiflora* stand had a peak in younger stage and gradually decreased later as mentioned above. And also, it has distinctive peaks of gross production, net production, and consumption by respira-

tion in younger age, remarkable decreases in mature ages, and steady states in mature and over mature ages, in comparing with *Fagus*, *Abies*, and *Cryptomeria* stands. These characteristics of *P. densiflora* stand will be derived from the species characteristics as the pioneer plant.

付表-1 アカマツ林の現存量、

資 料 番 号	調 査 年 月 調 査 地	林 齢 (年)	立木密度 (本/ha)	平均直径 (cm)	平均樹高 (m)	上 層 平均樹高 (m)	断 面 積 合 計 (cm)	材 積 (m ³ /ha)
1	1961.1 栃 木・益 子	18	4,500	6.2	5.4	7.0	15.3	55.3
2			9,100	5.2	5.4	7.7	23.3	90.1
3			21,200	3.8	5.2	7.3	29.2	108.5
4	1963.2 栃 木・益 子	20	51,000	2.3	3.9	6.1	25.9	70.1
5			29,200	3.0	4.8	7.0	26.2	93.3
6			26,900	3.2	5.1	7.3	30.8	100.6
7			10,400	6.4	8.5	9.6	37.6	168.1
8			2,400	7.5	6.0	7.1	11.7	44.0
9			6,900	5.9	6.1	8.8	22.4	87.6
10			15,500	4.3	5.8	7.9	27.1	115.7
11	1964.1 栃 木・益 子	21	77,100	1.2	1.9	3.5	11.2	26.2
12			82,000	1.6	2.5	3.9	20.4	48.7
13			19,800	4.3	5.6	7.5	34.3	127.2
14		15	37,300	1.6	1.8	3.1	9.8	19.6
15			35,200	2.1	2.8	4.3	15.1	37.9
16			17,500	3.2	3.9	5.2	16.4	49.3
17			13,200	4.3	4.1	5.3	19.2	62.4
18			9,050	5.4	6.2	7.7	24.0	93.7
19		12	49,900	1.5	2.0	3.5	9.9	21.2
20			31,700	2.4	2.9	4.4	16.4	38.8
21			18,600	3.6	4.0	5.2	20.6	58.2
22			17,300	4.4	4.8	5.5	26.0	91.2
23	1965.2 栃 木・益 子	22	19,600	3.4	4.4	5.5	19.4	65.4
24			15,300	4.7	6.4	8.2	33.0	138.8
25			7,340	5.1	7.0	8.9	25.8	105.8
26			6,560	6.8	8.5	10.1	27.4	150.7
27		15	51,600	1.8	3.3	4.6	17.3	58.9
28			36,000	2.0	3.9	5.3	24.7	91.5
29			16,800	4.1	5.5	7.0	26.8	106.2
30			7,340	5.8	6.7	8.6	21.7	91.0
31		24	20,100	3.8	4.5	7.2	28.2	114.8
32			24,600	3.4	4.3	7.1	29.5	107.5
33			8,500	6.5	7.2	8.7	31.0	148.7
34			9,600	4.6	4.6	7.0	18.7	78.7
35	1976.1 栃 木・益 子	33	2,000	13.1	8.7	9.7	27.6	123.2
36			6,000	7.5	7.4	9.5	29.8	133.2
37			8,400	6.4	6.5	9.5	33.1	145.1
38	1966.3 茨 城・高 萩	25	4,800	9.3	10.9	11.5	39.2	240.2
39		23	7,380	7.6	10.3	11.4	37.9	214.1
40		15	24,200	3.4	5.4	7.0	26.4	99.8
41		10	31,200	3.8	4.4	5.1	28.3	90.6
42	1965.3 東 京・浅 川	8	120,000	(1.8)	1.7	2.6	—	29.5
43	1960.3 茨 城・笠 間	35	4,370	9.4	10.3	11.4	40.1	235.4
44	1957.11 岩 手・沼 宮 内	33	2,340	15.7	15.7	17.0	45.6	408.6
45		48	1,310	21.2	19.2	20.5	46.4	472.0

() は胸高に達したものの平均 * は期間中の枯死量を加算

生産量調査資料

乾 量 (ton/ha)					新 生 部 量 (/ha)					地 位 指 数	収 量 比 数
幹	枝	葉	地上部	根	材 積 (m)	幹 (ton)	枝 (ton)	葉 (ton)	地上部 (ton)		
24.7	6.1	4.6	35.5	9.9						11	0.50
38.9	10.8	8.1	57.7	13.8						12	0.80
51.4	8.9	7.4	67.7	15.0						11	0.95
35.7	7.2	7.6	50.6		11.6	5.2	2.8	6.0	14.0		0.95
48.0	7.8	6.4	62.2		16.3	7.5	2.7	5.2	15.4	10	0.95
49.1	8.4	7.5	65.1		14.6	6.7	3.1	5.8	15.6	10	0.95
75.9	12.5	8.4	96.8		19.8	8.9	3.6	6.3	18.8	13	0.95
18.4	6.3	3.8	28.5		7.5	3.1		3.0		10	0.40
38.8	8.3	5.9	53.0		11.2	5.0		4.6		12	0.70
56.4	8.9	6.4	71.7		11.8	5.8	2.9	5.2	13.9	11	0.90
13.3	3.4	4.0	20.7		2.7	1.4	1.3	2.6	5.2	5	0.80
26.9	4.2	5.7	36.8		5.3	2.9	2.0	3.6	8.6	5	0.95
58.5	11.0	8.6	78.0		14.8	6.8	2.7	5.6	15.0	10	0.95
10.3	4.7	5.3	20.3		4.1	2.2	2.3	4.1	8.5	6	0.60
19.3	5.2	5.7	30.2		6.5	3.3	2.4	4.2	9.9	8	0.70
22.7	6.1	5.5	34.3		7.7	3.6	2.5	4.1	10.2	9	0.70
28.9	9.2	6.6	44.7		10.4	4.8	3.0	5.0	12.8	10	0.70
38.7	10.5	6.5	55.6		14.2	5.9	3.5	5.2	14.6	13	0.80
11.1	3.6	4.2	18.9		3.0	1.6	1.4	3.3	6.3	7	0.60
18.6	5.6	6.3	30.5		5.4	2.6	1.9	5.0	9.5	10	0.70
25.9	6.3	7.9	40.0		13.2	5.9	3.2	6.2	15.2	12	0.80
42.7	9.4	7.5	59.6		14.4	6.8	3.7	6.5	16.9	13	0.90
30.7	6.1	5.1	41.9	8.4	11.5	5.3	2.8	3.6	11.6	7	0.80
65.1	10.4	8.2	83.8	21.9	17.0	7.9	3.4	4.6	15.9	10	0.95
47.7	15.2	6.2	69.0		12.4	5.5	3.8	3.6	12.9	12	0.80
69.3	11.5	5.0	85.8	21.4	15.9	7.2	3.2	3.1	13.4	13	0.80
25.7	7.2	5.5	38.3	10.9	10.8	4.8	2.8	4.6	12.2	8	0.90
40.9	10.9	5.6	57.4	17.4	17.5	8.1	4.4	4.6	17.0	10	0.95
45.3	9.1	6.4	60.8		22.3	9.5	4.4	5.3	19.2	13	0.90
39.6	7.0	5.0	51.6	10.3	17.4	7.6	3.3	3.7	14.5	16	0.70
54.6	8.5	5.2	68.3		6.7	3.2	1.5	4.3	9.0	8	0.95
51.7	10.7	7.3	69.7		11.2	5.4	2.0	5.5	12.9	8	0.90
69.8	11.4	6.8	88.0		15.9	7.4	2.5	4.9	14.8	10	0.90
34.9	7.1	4.0	46.0		10.4	4.6	1.7	3.2	9.6	8	0.70
61.4	24.4	10.3	96.1	31.9	17.4	8.7	5.3	7.4	21.4	9	0.60
66.3	10.2	6.6	83.1	25.8	17.0	8.5	1.9	4.6	15.0	9	0.80
72.6	11.6	6.9	91.1	21.7	12.1	6.0	2.5	5.2	13.7	9	0.90
83.8	13.7	6.9	104.3		24.3	8.5	4.4	6.3	19.2	13	0.95
85.1	12.3	7.2	104.6		23.8	9.5	4.1	5.8	19.4	14	0.95
43.1	9.7	6.6	59.4		23.4	10.1	5.1	6.1	21.2	13	0.95
38.1	9.0	6.8	53.9		17.5	7.7	4.5	6.3	18.5	14	0.95
11.8	4.2	5.4	21.4	5.3	12.3	4.9	3.6	7.0*	15.5	10	0.90
97.2	14.7	7.4	119.3		14.3	5.9	3.0	4.3	13.2	10	0.95
163.4	14.6	6.9	184.9		21.8	8.7	2.1	3.4	14.2	15	0.95
198.5	16.6	7.0	221.8		14.1	5.9	2.1	3.8	11.8	15	0.95