# 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究

# 荒木眞之<sup>00</sup>

# Masayuki ARAKI: The Study on the Estimation of Vertical Change of Light Intensity in the Stand of Deciduous Broadleaved tree

要 旨: 従来, 植物群落内における光強度の垂直変化を把握する基本式として, 均質体を対象とする BEER-LAMBERT 式が適用されてきた。しかし, 計量植物学的研究の進展に伴い, この式の使用に は限界があることがわかった。そこで,本研究においては,木本群落における林内光環境の形成機構 を解明するため,まず新たな基本式として部分葉層の光透過率という概念を定義した。つぎに,部分 葉層の底面積(A),部分葉層中の薄層数( $n_1$ ),薄層中の葉面積・幹断面積・枝投影面積( $A_t \cdot A_s \cdot A_b$ ),葉の光透過率( $L_{tr}$ )などから,散光条件下の広葉樹林における部分葉層の光透過率( $T_{S'}$ )を 推定する式

 $T_{S'}(96) = \langle \{ (A-A_l-A_s-A_b) \times 100 + (A_l \times L_{lr}) \} / A \} / 100 \rangle^{n_1} \times 100$ を作成した。ただし、薄層の厚さは葉傾角と葉長から決まるものである。樹高 0.8~2.2m の8 樹種 の落葉広葉樹模型林による検証の結果、推定精度は実測値と推定値間の相関係数が 0.964~0.647 と 良好であることがわかった。つぎに、葉傾角・葉長・層の葉面積など葉群の性質を表わす諸要因がお のおの相対照度に対して明確な回帰関係を示すことを明らかにした。続いて、光透過率推定式および 各要因と相対照度間の回帰式を結合させて、葉層内照度の垂直変化に関するシミュレーションモデル を作成した。このモデルは、葉層内の光環境と葉群の性質間の作用一反作用系の機能をトレースする よう作成されたことが特徴であって、8 樹種の模型林における相対照度実測値と推定値間の相関係数 は 0.997~0.913 ときわめて高いことがわかった。

1. はじめに
2. 模型林および葉群諸要因の測定法
2-1 第1群模型林43
2-2 葉群諸要因の測定法
2-3 第2群模型林
3. 葉層の光透過率を求めるサブモデル45
<b>3-1</b> 葉層の光透過率 <i>Ts</i> ······45
3-2 サブモデルの基本的概念
3-3 部分葉層の垂直方向の分割単位に h′ を用いた理由48
3-4 サブモデル作成に用いた仮定・条件の検討
3-5 サブモデルの理論的構成
4. サブモデルの検証
4−1 葉群諸要因の算出
4-2 光透過率 <i>T<sub>S</sub></i> の推定結果
4-3 考 察
5. 諸要因と相対照度間の回帰式
5-1 葉 傾 角

## 目 次

1985年10月22日受理 (1) 防 災 部

GEP 86-Ⅲ-2-1

防 災-39 Forest Influence-39

5-2 葉長・葉幅	64
5-3 葉の光透過率	
5-4 層内葉面積	69
5-5 幹による遮光面積	72
5-6 枝による遮光面積	73
<ol> <li>群落葉層内光量推定モデル</li></ol>	76
6-1 モデルの構成	76
6-2 モデルの検証	76
6-3 葉の生存の限界条件	81
6-4 結 論	81
7. モデルの一般化(総合考察)	82
7-1 層 深 度	82
7-2 葉群諸要因の照度反応の一般化	83
7-3 葉片形質の季節差発現に関する総合考察	94
7-4 結 論	96
8. 摘 要	97
引 用 文 献	99
Summary	111

#### 1. はじめに

複層林施業における施業技術を高度化させるため、および枝打や間伐の効果を生産生態学的に評価する ためには、林内の光強度、とくにその垂直分布に関する知見が必要とされる。しかし、森林における垂直 分布の測定はきわめて限られた例しかなく、林内光環境の形成機構に関する詳細な研究はさらに少ない。

各種作物の群落においては,光環境形成機構に関する研究が多数行われ,多くの光モデルが作成されて いるが,この場合も太陽高度と吸光係数の変化など,群落内の諸現象を整理考察するための理論モデルが 多く,予測を主眼としたモデルは少ない。

本研究は, 複層林施業などの理論的基礎を明確にする1つの段階として, 散光条件下における落葉広葉 樹林を対象とした林内光強度推定モデルを開発するために行ったものである。

広葉樹を取りあげた理由は,葉が大きく枝との境界が明確であるため,解析が比較的容易であること, 現在広葉樹の用材林施業,および合理的な短期育成施業の技術指針の立案が急がれているからである。

作物群落においては、すでに各種の理論的基礎あるいは各種の観点から作成された多数の群落光合成モ デル、およびその一部を独立させた光モデルが提出されている。ただし、多くのモデルにおいては光の垂 直変化と光合成の変化が結合された式の形をとっているので、ここでは光合成モデルも記述の対照にした。

散光条件下を対象とする第1系列のモデルには、つぎのようなものがある。門司・佐伯のモデル<sup>164)</sup> は、照度と累積葉面積指数の関係を BEER-LAMBERT 式でとらえ、この式を光-光合成曲線式<sup>215)</sup> に代入し て積分したものである。続いて、層照度を表現する式と光-光合成曲線を変えて同様に作成した<sup>166)</sup> モデ ルや、光の減衰式を改良したモデル<sup>171)195)229)</sup> が提出された。笠永<sup>112)</sup> のモデルは、層照度は平面中の葉影 部と無影部の面積率に依存し、葉影部の明るさは葉の光透過率に依存するとして推定した照度を、光-光 合成曲線式に代入したものである。各層位における葉の光合成活性の差を考慮して、層位ごとに異なる光 - 光合成曲線の係数を層の照度に対して定式化し、この式を BEER-LAMBERT 式に代入したモデル<sup>84)98)99)108)</sup> 主に直射光条件下を対象とした第2系列のモデルにおいては、群落内照度が散光比の影響を受ける<sup>126</sup>) <sup>186)206)247)248)</sup> こと、光合成速度も入射光角の影響を受ける<sup>7)123)147)161)179)</sup> ことなどが考慮されている。葉と 茎の立体角的配置の数学的記述<sup>101)102)</sup>を基にした平行光線下の光吸収モデル<sup>108)</sup>、葉傾角・茎の遮光を扱っ たモデル<sup>5)186)127)</sup>, あるいは入射光角の日中変化と吸光係数の変化を扱ったモデル<sup>138)</sup> もこの系列に入る。 また、モデルの作成に関連して、直射光に照射される葉の面積率<sup>96)248)</sup>、半影・光斑からの光のにじみ出 し<sup>129)</sup>、葉群による光の散乱係数<sup>2)6)</sup>、群落内で生成される散光<sup>156)</sup>、葉傾角と光の透入<sup>174)176)</sup>、樹冠空隙と 林内光<sup>38)48)165)150)180)209)283)、光斑の分布密度<sup>47)62)154)156)172)</sup> なども解析されている。一方、群落中の個体配 置が不均一な場合における 照度分布が 測定<sup>109)200)</sup>、解析<sup>1)48)67)106)108)178)</sup> されたほか、孤立個体の 調査 例<sup>66)185)244)246)</sup>もある。</sup>

第3の系列に、空気力学的手法によるモデルがある。光合成速度は、CO<sub>2</sub>の気孔抵抗<sup>69)100)182)281)252),葉 内の水蒸気の拡散抵抗<sup>69)</sup>、クロロフィル密度<sup>41)64)74)118)</sup>、蒸散速度<sup>54)52)86)</sup>、合水率<sup>118)142)140</sup>190)などの影響 を受けるため、最終的には群落内の風の影響を受けることになる<sup>146)286)287)</sup>。CO<sub>2</sub>の群落内拡散と風要因か ら最適群落構造をモデルにより考察<sup>526)</sup>した例もある。</sup>

第4の系列に,光合成を水の供給の面からみたモデルがある。強光下では葉内の水分条件が悪化<sup>76)</sup>し, 裏面光による気孔閉鎖<sup>99)168)</sup>も加わって光合成速度が低下<sup>66)124)204)</sup>することから,土壤水の移動速度と根に よる吸収速度を定式化し蒸散・光合成モデルにまとめた例<sup>197)</sup>がある。

第5の系列に、コンピューターによる経験的なモデルがある。このモデルの特徴は、用いる要因が多く いわば推定の積み重ねから光合成量を求めていることである<sup>64)159)160)248)249)</sup>。 これらのモデルの目的は、 栽培条件を最適化するため、群落内の機能・現象のシミュレーション<sup>65)</sup>を行うことにある。とはいえ、入 力項数が過多になると理論的基礎が不明確になるきらいがあり、この点がゆきすぎた例<sup>189)</sup>もある。

本研究に直接関係が深い第1および第2系列のモデルの特徴を要約すると以下のとおりである。すなわち、第1系列に属するモデルは、散光条件を対象にするだけに構成要素が少ない。このため、理論的基礎がきわめて明解で、各層の明るさおよびそれに対応した光合成量との関係が明確にされているが、一方において推定手段としては不十分であるといえよう。第2系列のモデルは、目的が各要因の数学的記述と理論的解析、および式の構成にあるので、用いた要因のうち物理現象以外の要因は仮定を置いて処理したものが大部分である。しかも、計量植物学発研究の発展<sup>95,104,100,102,1328,1</sup>に伴い、この仮定の多くは現実に適合しないことが明らかになった。したがって、多くのモデルは推定手段としては不十分である。この根本的な原因は、元来植物群落は均質体としては取り扱えない<sup>101,1</sup> ことにある。すなわち、葉層の光透過性に関与する葉群の諸要因は、それ自体が照度に応じて変化するため<sup>10,-12,15,17,1</sup>、照度と葉群諸要因は1つの作用 - 反作用系を形成している<sup>17,32,38,0</sup>からである。

そこで、この作用 – 反作用系の存在を重視し、群落内の各層位における光強度の推定モデルと、葉群諸 要因の推定を相互に関連づけて行うモデルを考えた。散光条件下における落葉広葉樹林を対象とする群落 内光強度推定モデルである。

モデルの概略,用語の定義および本論文の構成順をまとめて述べると以下のとおりである。葉層の光透 過性を規定する要因には、一定空間中の葉面積・葉傾角・葉長・葉幅・葉の光透過率・幹の断面積合計値 ・枝の投影面積などがある。これらを葉群要因と総称することとした。 このモデルにおける基本式は、葉層内の各部分で異なる作用 - 反作用系の動きをトレースしうるもので ある必要がある。したがって、累積葉面積指数における垂直変化を用いて全層位を一括して処理する BEER-LAMBERT 式は使用できない。そのため、作成した部分葉層の光透過率式を用いた。なお、部分葉層とは、 葉層に多数の水平面を設定したとき、上下に隣り合う2つの水平面によって分割された葉層の一部である。

まず部分葉層の光透過率という概念を定義し、葉群諸要因の推定法を定め、諸要因から部分葉層の光透 過率を推定する式を作った。記述の便のため、光透過率を求める式をサブモデルと称する。つぎに、サブ モデル作成において設けた仮定・条件の妥当性を検討し、模型林から得た資料によってサブモデルの構成 と精度を検証した。

一方,このモデルは散光条件下を対象とするが,理由は以下のとおりである。現実に直射光のみの状態 はなく,散光比は無雲状態においても15%以上で,快晴日に50%程度<sup>32)</sup>のことが多いからである。

つぎに,葉群諸要因と相対照度間の回帰式を定め,モデルを構成し,精度を検証した。最後に,葉群諸 要因の照度反応における林分差・個体差・季節差の発生機構を解明する過程を通じて,このモデルを一般 化するための検討と考察を行った。

なお、本研究では、形質差の少ない苗木を地力が均一で平坦な苗畑に高密度・等間隔に植栽して造成す るという、模型林の手法を用いた。との手法の特徴は、林冠閉鎖をきわめて促進させられること、個体間 の相互干渉が林分の各位置で均等に発生しているため精密な測定が可能で、得られた測定値の変異が少な いことである。

ただし、シラカンパ<sup>17)19)</sup>・ブナ<sup>28)</sup>の模型林、および本研究に用いた模型林においても、模型林であるに もかかわらず、 落葉広葉樹林の林分葉量は約 3 ton/ha であるという一般的な法則性が成立する。 したが って、葉層内の光問題を取り扱う場合に限っては、とくに模型林と称する必要はないとも考えられる。

この論文の取りまとめにあたり,一方ならぬご指導とご援助を賜わった筑波大学農林学系陣内 **厳**前教 授,花田毅一教授,大垣智照教授,赤羽 武教授,青山経雄教授に深甚なる謝意を表する。また,林業試 驗場蜂屋欣二次長,石川政幸防災部長,岩川幹夫防災科長,吉武 孝気象研究室員には,本論文の作成期 間中各種のご配慮とご協力をいただいた。心から謝意を表する。さらに,林業試験場調査部大鹿糠春蔵主 任研究官を初めとする実験林のかたがたには,模型林の造成にご協力をいただいた。深くお礼申しあげ る。なお,この研究の一部は農林水産省大型別枠研究「農林水産業における自然エネルギーの効率的利用 技術に関する総合研究」の予算によって行われた。元北海道農業試験場嶋田 饒草地開発第2部長,林業 試験場浅川澄彦造林部長,草地試験場塩見正衛生態システム研究室長ならびに関係各官に厚くお礼申しあ げる。

## 用いた記号

RLI	:	相対照度(%)							
LAI	:	葉面積指数(ha/ha)							
$T_S$	:	部分葉層の光透過率実測値(%)							
$T_{S'}$	:	" 推定值 <b>(</b> %)							
$T_{S}^{\prime\prime}{}^{\prime}{}_{(\hbar^{\prime\prime})}$	:	固定法による部分葉層の光透過率推定値(%)							
$T_{LB(\hbar^{\prime\prime})}$	:	固定法による部分葉層の光透過率推定値のうち,葉と枝による部分(%)							
$T_{T(\hbar^{\prime\prime})}$	:	〃 , 幹による部分(%)							

— 40 —

- △T<sub>s</sub>': 角棒, すなわち薄層あたりの光透過率推定値(%)
- △Ts'(1): 幹・枝の遮光と葉の光透過性を無視した角棒あたり光透過率推定値(%)
- ムTs'(2): 幹・枝の遮光を無視した角棒あたり光透過率推定値(%)
- **ム**T<sub>S</sub>(A): 小箱, すなわち一枚の葉が占有する空間を基に求めた光透過率推定値(%)
- ΔTs'(B): 平箱,すなわち多数の葉が占有する空間を基に求めた光透過率推定値(%)
- B<sub>h</sub> : 箱, すなわち部分葉層の高さ (cm)
- La : 箱中の葉の合計面積 (cm<sup>2</sup>)
- *L* : 葉長の測定値 (cm)
- *L*<sub>1</sub> : 箱中の葉の平均葉長 (cm)
- L<sub>l</sub>': 正方型に単純化された葉の平均葉長 (cm)
- W : 葉幅の測定値 (cm)
- *Lw* : 箱中の葉の平均葉幅 (cm)
- *I* : 葉傾角の測定値(°)
- *L*<sub>i</sub> : 箱中の葉の平均葉傾角(°)
- Ltr : 箱中の葉の平均光透過率(%)
- S<sub>8</sub> : 箱中の幹の合計断面積 (cm<sup>2</sup>)
- S<sub>b</sub> : 箱中の枝の合計投影面積 (cm<sup>3</sup>)
- h': 角棒の高さ, すなわち薄層の厚さ (cm)
- h'' : 固定法における薄層の厚さ (cm)
- n1 : 箱中の垂直方向の角棒数(本)
- n2 : 箱中の水平方向の角棒数(本)
- n<sub>3</sub>: 固定法における箱中の垂直方向の薄層数(枚)
- N : 箱中の合計角棒数(本)
- A : 角棒の底面積 (cm<sup>2</sup>)
- A': 小箱の底面積 (cm<sup>2</sup>)
- A": 平箱の底面積 (cm<sup>2</sup>)
- A\* : 固定法における薄層の底面積 (cm<sup>2</sup>)
- A<sub>1</sub>: 角棒中の葉の投影面積 (cm<sup>2</sup>)
- A1': 小箱中の葉の投影面積 (cm<sup>2</sup>)
- A<sub>l</sub>": 平箱中の葉の投影面積 (cm<sup>2</sup>)
- A<sub>l</sub>\* : 固定法における薄層中の葉の投影面積(cm<sup>2</sup>)
- A<sub>s</sub> : 角棒中の幹の断面積 (cm<sup>2</sup>)
- A<sub>s</sub>\* : 固定法における薄層中の幹の断面積 (cm<sup>2</sup>)
- Ab : 角棒中の枝の投影面積 (cm<sup>2</sup>)
- A<sub>b</sub>\*: 固定法における薄層中の枝の投影面積(cm<sup>2</sup>)
- A : 角棒上面の左端縁
- A': 角棒上面に接する平面上で A より左方にある点

- 42 —		林業試験場研究報告 第 339 号
В	:	角棒上面の右端縁
B'	:	角棒上面に接する平面上で B より右方にある点
а	:	角棒底面上の左端縁
b	:	角棒底面上の右端縁
$P_p$	:	角棒上面上の光投射点
$P_d$	:	角棒底面上の光強度測定点
$D_{pd}$	:	$P_p \ge P_d$ 間の比距離
$L_{pd}$	:	$P_p$ から投射され $P_d$ を照射する光の比強度
æ	:	光の減衰要因
β	:	角棒底面に向う光量の全反射光量に対する率
γ	:	葉面と光線のなす角度に関する修正係数
θ	:	散光の投射方向を示す立体角(゜)
$L_{ heta}$	:	θ 方向から投射される散光強度(kw/m²)
$L_Z$	:	天頂方向から 〃 (kw/m²)
RL	:	角棒内で発生し角棒底面に向う反射光成分の強度(cm <sup>3</sup> ×%)
Rel	:	葉の光反射率(%)
Dl	:	平均葉層間隔 (cm)
Df	:	葉層深 (cm)
RD	:	相対変異(%)

## 2. 模型林および葉群諸要因の測定法

模型林は2群に分けられる。第1群はサブモデルおよびモデルの作成と検証に用いられたもので,茨城 県稲敷郡茎崎町にある林業試験場の苗畑に造成された8樹種の模型林である。以後,第1群の模型林と略 称するが、そのうちの一つを指す場合は、例えばブナ模型林と略し、 図・表中では Table 1 に示した省

樹 種 Species	平均苗高 Height (cm)	平均根元径 Basal dia. (mm)	葉面積指数 LAI (ha/ha)	葉面積密度 LAD (m <sup>2</sup> /m <sup>8</sup> )	調査年月日 Sampled date	林 齢 Stand age (yr.)	略記名 Notation in text
シラカンバ Betula platyphylla	163.6	17.26	8.58	2,68	Aug. 24'81	2	Betula
ハンノキ Alnus japonica	124.4	12.10	5.72	2.86	Sept. 8'81	1	Alnus
ブ ナ Fagus crenata	82.9	11.31	3.61	3.01	Aug. 10'81	2	Fagus
コーナ ラ Quercus serrata	196.6	13.30	9.17	4.59	Sept. 17'81	2	Quercus
クマギ Quercus acutissima	138.8	13.06	4.92	3.08	Aug. 31'81	2	Q. act
エーノーキ Celtis sinensis	133.8	9.68	412	2, 29	Sept. 11'80	1	Celtis
トウカエデ Acer Buergeriana	157.4	10.75	6.95	2,90	Aug. 17'81	2	Acer
エゴノキ Styrax japonica	218.3	13.57	8,30	2,95	Sept. 3'81	2	Styrax

Table 1. 模型林の概況 Outline of the used model stands.

-

-- 43 ---

略名を用いた。第2群の模型林は、葉群諸要因の照度反応の一般化に関する論議において使用されたもので、東京都世田谷区にあった旧東京教育大学農学部附属祖師谷農場、あるいは東京都目黒区にあった旧林 業試験場の苗畑に造成された。第2群には2樹種の合計7つの模型林があるが、例えば71年模型林、あ るいは72年模型林 C のように略称した。

#### 2-1 第1群模型林

本研究に用いた樹種は解析の容易さから落葉広葉樹とし、林業的な利用度および苗木入手の便から次の 8種、すなわちシラカンバ・ハンノキ・ブナ・コナラ・クヌギ・エノキ・トウカエデ・エゴノキを選定し た。 模型林は各樹種とも、林業試験場苗畑に 1980 年春の開葉前に苗木を縦・横 20 cm の間隔で植栽して 作られた 8m×8m の大きさを持つ、高密度純群落である。日常管理として除草・駆虫を行ったが、とく に苗間除草は頻繁に行ったので、林床植生はほぼ常に皆無であった。9月あるいは1生長期後の翌年8~ 9月に各模型林中央に 1m×1m の調査区を設け、相対照度の測定後、区内の全個体 25 本をサンプリン グし測定に供した。サンプリングの日時・群落高などを、Table 1 に示した。

## 2-2 葉群諸要因の測定法

群落内の相対照度 RLI は、安定した値を得るため<sup>4)24)88)71)82)880)</sup> 群落相対照度計を用いて、 完全な曇天 状態の日の10時から14時の間に、 各調査区において層深度を20cm に設定した 各層の境界面を通る水 平面上で測定した。 測定数は 群落上層部では50点、下層部では25点とした。 この数は すでに報告した 例<sup>17)20)81)</sup> における 測定数の 1.5~2 倍程度である。 以下で用いた相対照度値は、 すべて測定値の 算術平 均値<sup>17)</sup> である。 サンプリング時における林床相対照度は、 ブナ およびエノキ模型林において 4.4 および 8.1 (%) であるほかは、すべて 1%以下であったので、林冠は十分に閉鎖していたといえる。

サンプルに採られた 25 個体のうち, 葉傾角測定に 3 個体, 葉長・葉幅の測定に 3 個体, 葉の光透過率 測定に 3 個体, 層別刈取法による葉面積と各部分の乾重測定に 9 ~12 個体を, それぞれ分配した。 ただ し,葉面積・葉重はすべての測定に分配した個体,ならびに残余の個体についても測定したので,全実測 値である。また,全個体について根元径 d および樹高 h を測定し, d<sup>2</sup>h を求めた。

葉傾角・葉長・葉幅の測定は、個体ごとに各層 20 枚以上の葉について行った。ただし、下層は着葉数が 少ないので、20 枚を下回った場合もあった。逆に葉数が多い場合には、層内で枝単位のサンプリングを行 った。この場合、サンプル枝の葉は全数測定を行うこととし、合計葉数が 20 枚を越えるように枝数を調節 した。葉の光透過率測定には長時間を要するため、個体ごとに選定した各層 3 枚の葉について行った。

これらのサンプル数はすでに報告した例<sup>17)40)21)23)25)26)26) と比較して中程度である。ただし, 葉のサンプ リングを行う際, とくにコナラの最上層に多く見られた未成熟葉は除いた。成熟度の判定は葉の色調と硬 度<sup>26)</sup>から行った。葉傾角は葉クリノメーター<sup>17)180)</sup>を用い, 葉の中肋の先端から葉基部に向った直線と鉛 直線のなす角度を5°括約で測定した。この際, 水平葉を90°, 下垂葉を180°, 直立葉を0°と表現するこ ととした。葉長は葉身の全長を1mm括約で測定した。葉幅は,中肋の直角方向における最大幅を1mm 括約で測定した。葉面積は面積計によって mm<sup>2</sup> まで測定した。上記サンプリングとは別に,各模型林よ り2~5個体を掘り取り,枝の傾き角と直径を測定した。</sup>

各部分の幹重は,乾燥器温度80°Cによる気乾相当の乾燥重量であり,0.1 mg まで測定した。葉の光透 過率は,安定した数値を得るため<sup>85)86)177)183)205)</sup> 光束密度が高い積分球付分光光度計(日本分光 SS-25) を用い,300~1500 nmの波長域について測定した。しかし,光合成有効波長域においては,光透過率は

#### 林業試験場研究報告 第 339 号

波長の増加に対して 555 nm に最大値を持つ 1 頂形曲線になる<sup>26)20)85)80)177188)205) ので,その最大値を光透 過率代表値とした。したがって,このサブモデルおよびモデルは厳密には 555 nm 光に関するものである が,太陽光の波長別エネルギー分布<sup>218)</sup>および照度計の分光感度<sup>30)72)116)</sup>においても,葉の光透過率と同様 550 nm 付近に最大値を有することから,この取り扱いは妥当なものと判断された。</sup>

また,以後のサブモデルおよびモデルの検証には,8種の模型林にそれぞれ設定した合計79個の層において測定された葉群諸要因の値を用いたが,以後79個の層を79層と略称した。

2-3 第2 群模型林

第2群模型林の造成法およびサンプリング時の大きさなどは以下のとおりであり、測定法が特殊な場合 は各々の項で述べたが、それ以外の管理法および測定法は上記第1群におけるそれと同様であったため省 略した。

○71年模型林

この模型林は、東京都世田谷区にあった旧東京教育大学農場内の苗畑に、1970 年春にシラカンバ1年 生苗を植栽して作られた。 植栽間隔は縦・横10 cm で、 模型林の広さは5 m×3 m であった。 林分サン プリングは、1 生長期間据え置いて苗高1.2~1.3 m・根元径 6~8 mm になったのちに、次の方法で行っ た。 すなわち、あらかじめ模型林を各辺 50 cm の格子で分割し、多数の小区群を設定しておき、模型林 の最北列より1 つ南側の列から順に、東西・南北ともに1 小区を隔てて、サンプリング跡が市松模様をな すように、1 小区ずつ供試した。1971 年 4 月の開葉と同時に林分サンプリングを開始し、10 月 20 日まで 平均 14 日の間隔で継続した。ここでは、その数期の例を用いた。この模型林の林分葉量は 3.4 ton/ha で、国内のシラカンバ林の最大値<sup>211)</sup> にほぼ等しく、その季節変化および林床相対照度は Fig. 1 のとお りであるから、林冠閉鎖は完全であった。

○72 年模型林A

この模型林は,前記祖師谷農場内の苗畑に,1972年春にシラカンバ1年生苗を1.8m×5.0mの広さに 縦・横10cmの間隔で植栽して作られた。林分サンプリングは,同年5月~10月の間に各月1回0.25m<sup>2</sup> ずつ行われた。

○72 年模型林 B



Fig. 1. シラカンバ模型林における葉量と相対照度の季節変化 Seasonal changes of leaf weight and RLI in the *Betula* stand.



Fig. 2. ブナ模型林における葉量と相対照度の季節変化 Seasonal changes of leaf weight and RLI in the *Fagus* stand.

この模型林は,前記農場内苗畑に,1972 年春にシラカンバ3年生幼樹を6.3 m×7.5 m の広さに縦・横 25 cm の間隔で移植して作られた。林分サンプリングは同年 10 月 6 日に模型林中央部の 1.6 m<sup>3</sup> について 行われた。このとき,平均個体の大きさは樹高 2.2 m・根元径 1.6 cm であり,林分の LAI は 4.06 ha/ha とシラカンバ林の平均値<sup>311)</sup>に等しいので,林冠閉鎖は十分であったといえる。

○72年模型林C

この72年模型林 C には、庇陰度を変えた3個の模型林(略称:S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>8</sub>) が含まれ、いずれも1972 年春に、緑色サラン網製の広さ1.8m×1.8m、高さ1.5mの庇陰格子下に、シラカンバ苗を縦・横10 cmの間隔に植栽して作られた。 庇陰処理の照度内訳は、S<sub>1</sub>:75.9, S<sub>2</sub>:61.2, S<sub>8</sub>:44.8(%) であっ た。林分サンプリングは7月19日に各処理区 0.25 m<sup>2</sup> ずつについて行われた。平均個体の大きさは樹高 1.0m・根元径 6mm 程度であった。

○74 年模型林

この模型林は,東京都目黒区にあった旧林業試験場の苗畑に,7.0m×2.3mの広さの plot を設け, 1974 年春に4年生ブナ苗を縦・横10 cm の間隔で植栽して作られた。林分サンプリングは,5月から10 月まで約10日の間隔で各回0.25 m<sup>2</sup> ずつ,前記の71年模型林と同一の手法によって行われた。ここで は、そのうち数期の例を用いるが、この模型林の葉量はブナ林の最大値<sup>210,212)</sup>に近く、その季節的推移お よび林床相対照度の推移は Fig.2 に示したとおりであるから、林冠閉鎖は十分であったといえよう。

#### 3. 葉層の光透過率を求めるサブモデル

本章においては、部分葉層の光透過率  $T_s$ を定義し、この値を推定するサブモデルの基本概念および理論的構成を述べ、モデルの作成に用いた仮定・条件を検討した。とくに、ここで新たに用いた概念である h'については 種々検討を加えた。数値的・具体的に説明すべき問題については、モデルを検証した結果 判明する事項も含めて記述した。

#### 3-1 葉層の光透過率 T<sub>S</sub>

葉群は光の吸収・伝達に関して、それ自体が作用 - 反作用の系を形成している<sup>17</sup>)。木本種における葉傾 角の測定例は少ないが<sup>78)149)</sup>、群落表面の葉は斜立<sup>21)</sup>または下垂<sup>171</sup>しており、強光を回避する<sup>167)179)</sup>と同時

- 45 -

に下層への光の伝達性を向上させた体制<sup>7801280</sup>といえる。一方,下層の葉は水平に近いので,光の伝達よ りも吸収に対応した体制と解せる。そして,両者の中間層においては,上層から下層に向う連続変化<sup>17020)</sup> <sup>21028040028902420</sup>がみられる。すなわち,ある層の葉傾角はその層の明るさに対応した値を示すが,この傾き は他の葉群諸要因と一体化されて,より下層の明るさを規定する<sup>170</sup>。したがって,葉群を垂直方向の均質 体として取り扱うことはできない<sup>1010-1080</sup>。

従来,葉層の光透過性を表現するために、吸光係数<sup>87/164)</sup> が一般的に用いられてきた。しかし、この方 法においては、計量植物学的研究の進展により実証された木本種<sup>17/20/21/23/26)</sup> ならびに草本種<sup>104/105/287/288)</sup> における葉群諸要因の層位による変化は<sup>17/89/194/289)</sup>,葉面積の修正値として取り扱うよりほかに方法がな い。しかし、葉群諸要因は層の上下の間で連続的に変化し、その原因が層位間の光強度低下<sup>10/18/16)-17/20)</sup> <sup>21/28)</sup> にあることから、修正式の作成は複雑かつ難解なものといえよう。葉長・葉幅の変化<sup>0.61/85/111/149/168)</sup> など修正式にとり込み難い要因もある。これらのことは、同一の葉面積指数を示す群落において、吸光係 数が異なる場合がある<sup>44/131/200/242)</sup>にもかかわらず,統一理論の作成がまだ十分でないことの理由でもある。 以上の理由により、吸光係数の代わりに、散光条件下における葉群の光透過性を把握する新たな概念と して、部分葉層の光透過率  $T_8$ を提出した。 $T_8$  は下式により定義される。

> $T_{S}(%) = \frac{53$ 部分葉層の下面における散光強度(lux) ある部分葉層の上面における散光強度(lux) (1)

#### 3-2 サブモデルの基本的概念

十分に林冠閉鎖が起こり、個体の配置間隔が均一かつ狭い林分、とくに高密度植栽された広葉樹人工林 では、葉のクラスター分布<sup>119)207)</sup> は発達しない。このような林分において、葉層の一部を Fig. 3 (A)・ (B) のように、長さ  $B_i$ ・幅  $B_w$ ・高さ  $B_h$  の各大きさを有する直方体で切り取る。この直方体は分離さ れた 1 つの部分葉層であるが、以後は「箱」と称する。 $B_w$  および  $B_l$  は植栽間隔の数倍の長さとし、 $B_h$ は葉層深の10~20% の長さとする。本研究の場合は、 $B_l=B_w=1.0$  m、 $B_h=0.2$  m とした。すなわち箱 内には、葉群諸要因測定値の統計的処理が可能となる程度の葉数を含む反面、諸要因値の垂直変化が顕著 にならぬ程度とする。そして、測定値から Table 2 中の星印を付した各要因を箱ごとに求める。ただ し、h'は sin ( $L_i$ -90°) に  $L_l$  を乗じて求めている。sin( $L_i$ -90°)のうち  $L_i$ -90° は、水平葉を90° と測 定したための操作で、全体は cos  $L_i$  に等しいが、式の意味を明確にするためこの表現を用いた。

つぎに Fig. 3 (B) のとおり箱を幅方向に  $L_w$ , 高さ方向に h' で分割し, Fig. 3 (C) のような 「角棒」を取り出す。角棒の長さ  $B_l$  は箱の長さに等しいが, 幅  $L_w$  は箱内に存在する葉幅の平均値である。 また,角棒の厚さ h' は Table 2 に計算法を示したとおり,葉の垂直方向の占有距離である。すなわち, 葉の持ち上がり高さ,あるいは垂れ下がり深さである。したがって,箱の大きさは各層位とも同一である





#### 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究(荒木)

## Table 2. サブモデル中の用語の定義 Definition of terms used in the sub-model.

	符 Syı	号 mbol	定 Definition	単位 Unit
Bw	箱の幅		width of the box	(m)
Bl	箱の長さ		length of the box	(m)
Bh	箱の高さ		height of the box	(m)
$L_a$	箱中の葉	の合計面積	total leaf area in the box	(cm²)
$*L_l$	"	平均葉長	mean leaf length in the box	(cm)
$L_w$	"	平均葉幅	mean leaf width in the box	(cm)
$L_i$	"	平均葉傾角	mean inclination angle of leaves in the box	(°)
*L <sub>tr</sub>	"	平均光透過率	mean light transmission coefficient of leaves in the box	(%)
*S,	箱中の幹	の合計断面積	total basal area of stems in the box	(cm <sup>3</sup> )
$*S_b$	〃 枝	の合計投影面積	total area of branch shadow in the box	(cm <sup>2</sup> )
h'	角棒の高	さ	height of the bar= $ \sin (L_i - 90)  \times L_l$	(cm)
$n_1$	箱中の垂	直方向の角棒数	vertical numbers of the bar in the box = $B_h/h'$	()
$n_2$	〃 水	平方向の角棒数	horizontal numbers of the bar in the box $= B_w/L_w$	()
N	〃 合	計角棒数	total numbers of the bar in the box = $n_1 \times n_2$	()
A	角棒の底	面積	bottom area of the bar= $B_l \times L_w$	(cm²)
$A_l$	角棒中の	葉の投影面積	projected leaf area per one bar = $(\cos (L_i - 90)) \times (L_a/N)$	(cm²)
$A_s$	//	幹の断面積	basal area of stems per one $bar = S_s/n_2$	(cm²)
$A_b$	"	技の投影面積	area of branch shadow per one $bar = S_b/N$	(cm²)

が、角棒の大きさは箱ごとに異なる。ただし、箱の分割単位に h' および L<sub>w</sub> を用いた理由は後述する。 箱内には角棒が多数あるため、角棒あたり葉数は少なくなる。一例として、角棒1本に葉が1枚割り当 てられた場合の様式図を Fig. 3(C) に示した。図には、左から1枚の葉、 幹の一部、枝の一部が描か れている。これらは角棒の底面に対する遮光物であり、遮光面積の算出法は Table 2 に示した。角棒の 上面に投射された光は、葉を照射する部分、幹・枝を照射する部分、およびそれ以外を照射する部分に分 割できる。 そして, 角棒は厚さ h' が薄いため, 遮光物以外を照射する部分の光は無減衰のまま角棒底面 に達すると考えた。葉を照射する部分については、葉の光透過率 Ltr に等しい強度を持つ光が角棒底面に 達すると考えた。また、幹・枝を照射する部分の光は、下面に到達しない。さらに、底面に到達する光量 は、ある光に照射される面積と、その光の強度との積により求められると考えた。

したがって、 角棒1本を 通過する 合計光量の 投射光量に 対する 率、 すなわち角棒あたり 光透過率を  $AT_{S'}(%)$ とすれば、 $AT_{S'}$ は角棒の底面積を A,葉の投影面積を  $A_i$ ,幹の断面積を  $A_i$ ,枝の投影面積 を $A_b$ ,葉の光透過率を $L_{tr}$ とした場合,(2)式で表現できる。ただし,投射光強度を100%とし、 $L_{tr}$ を百分率で示している。

 $\Delta T_{S'} (\%) = \frac{(A - A_{t} - A_{s} - A_{b}) \times 100 + (A_{t} \times L_{tr})}{A} \dots (2)$ 

ただし、葉を照射した光は透過する成分と反射する成分に分割でき、反射成分の一部も角棒の底面に到 達するが、この量は後述のように無視して差し支えない。つぎに、箱内には角棒が n1 個積み重なってい るので、箱あたり光透過率  $T_{S'}(\%)$  は(3) 式で表現できる。そして、 $T_{S'}$  は部分葉層の光透過率の推 定値である。

$$T_{S'}(\%) = \left(\frac{\Delta T_{S'}}{100}\right)^{n_1} \times 100$$

(2)・(3) 式をサブモデルと称し,式中の諸要因の定義は Table 2 に示した。この サブモデルにお ける基本的な考え方は,既存のもの<sup>112)169</sup> にやや類似しているといえようが,後述のように層の厚さを生 態学的な最小単位とした点,および幹・枝による遮光を考慮した点が根本的に異なる。サブモデルの作成 に用いた仮定あるいは条件は次のとおりである。

(1) 箱内において,幹・枝・葉は均一に分散している。

(2) 無遮光性部分を照射する光は、無減衰状態で角棒の底面に到達する。

(3) 散光の立体角的強度分布問題は無視し,垂直成分を代表例として用いる。

(4) 角棒の底面, すなわち次の角棒の上面における水平方向の光強度分布は一様である。

(5) 葉により生成される反射光は無視する。

(6) 葉の光透過率 Ltr は分光光度計で測定された 555 nm 光の値で代表させる。

これらの仮定および条件は後述のとおり、その妥当性が証明された。したがって、先験的に設定された 仮定は、わずかに(1)・(2)のみである。

3-3 部分葉層の垂直方向の分割単位に h'を用いた理由

3-3-1 基本的理由

角棒の底面に対する遮光物である  $A_i \cdot A_s \cdot A_b$  の合計値が,底面積 A を超過する 場合には,(2)式 における分子第1項が負値を示すため,(2)式の使用はできない。このような場合は,角棒の底面積に 対し多量の葉が存在することにより生ずる。また,(2)式において散光の立体角的強度分布問題は取り 扱われていない。しかし、厚さが極端に薄い層においては、この2つの問題が無視できることは自明であ る。したがって、垂直方向にはきわめて薄い層に分割する必要がある。

葉の3次元的な分布様式は,主に抽象的解析から<sup>61)78)189151)240)241)</sup>論じられてきた。個々の葉の分布距離はきわめて少数の作物種<sup>86)104)105)227)228)</sup>において解明されているにすぎず,葉の垂直方向の配置間隔<sup>19)</sup> <sup>188)241)</sup>に関する林木の実証例はない。しかし,現実の植物群落において,Fig.4(a)に示すような葉の 着生様式を有する例は存在しないであろう。現実の配置間隔はFig.4(b)に示した例より広いと考え られるが,それを証明する直接的な資料はない。すなわち,配置間隔がFig.4(b)に示すような最小 の場合をも取り扱えるような h' とした。

3-3-2 葉の配置間隔と葉影の影響

一般的には、個々の葉は直上の葉により生成される葉影の影響が比較的少ない場所、あるいは少なくなる間隔をとって配置されていると考えられる。しかし、これに関する実測資料がないため、以下の部分モデルによるシミュレーションから、葉の配置間隔は h' によってよく代表されることを明らかにした。



Fig. 4. 葉の分布間隔の模式図 Schematic diagram of distance between leaves.

— 48 —

この部分モデルは散光条件を想定したもので, 角棒底面上の一点を通過する光の強度は,上面の 各部分から投射される強度の合計値に等しいとし て作られた。そして,底面上の位置差による光通 過量の相異,すなわち光強度分布を推定し,変動 係数によって評価した。光通過量は,角棒上面上 の一点において光を各方向に投射していること, および角棒底面は次の角棒の上面に等しいことに 対応するように,底面上の一点を通過する光強度 と決めた。すなわち,底面受光量ではない。ま た,散光の立体角的強度分布に方位差はきわめて 少ない<sup>117)</sup>ので,角棒表面から各方向に一様な強 度を持つ光が投射される場合を想定した。

3-3-2-1 シミュレーションの方法

角棒には、定義によって大部分の場合、1枚の 葉の1部が割り当てられる。また、具体的な葉形



は不明である。したがって、シミュレーションは Fig. 5 (A) のように、各角棒の中央に幅が  $L_w$  に等 しい水平な矩形葉が割り当てられた場合を想定した。すなわち、計算は角棒を縦断する垂直面について行 えばよい。つぎに、角棒の上面には各方向に等しい強度の光を投射する点  $P_p$  があり、底面には各方向か ら投射された光の通過強度合計値を測定する点  $P_a$  があるとし、 $P_a$  は角棒底面上を a から b までの範囲 を移動する点と決めた。一方、 $P_p$  は A' から B' までの範囲を 移動する点と決めた。 その理由は、 $P_a$ は角棒表面上の A から B の範囲内より投射される光によって照射されるだけでなく、A' から A および B から B' の範囲より投射される光によっても照射されるからである。

つぎに、 $P_p$ から投射され  $P_d$ を照射する光の強度  $L_{pd}$  は、定義によって  $P_p$  が  $P_d$  の直上にあるとき に最も強い。 この強度を 1.0 と決めた。  $L_{pd}$  は  $P_p$  と  $P_d$  間の距離  $D_{pd}$  が増加するにつれ減衰するが、 その関係は (4) 式で計算できる。

#### $L_{pd} = 1/(D_{pd}/h')^2 \times \alpha$

光路が葉に遮られたときは  $\alpha$  に葉の光透過率  $L_{tr}$  をあて,無遮光の場合は 1.0 をあてた。そして,角棒 底面上の一点を通過する光強度合計値は, $P_a$  をある位置に固定させた状態で  $P_p$  を移動させて求めた各  $L_{red}$  を加算して得た。この操作を  $P_a$  のすべての点について行い,底面上の各位置の光強度を求めた。

計算は、すべての部分葉層について、ab 間・AB 間・A'A をおよび BB' 間距離のいずれをも1m に 設定し、 $P_a$  および  $P_p$  の移動間隔はいずれも1cm の場合について行った。A'A 間及び BB' 間距離を 1m に設定した理由は、A より左方および B より右方の距離のうち、結果に影響を与える部分は比較的 短いからである。短形葉の葉長  $L_i'$  は角棒あたり 葉面積 ( $L_a/N$ ) を葉幅  $L_w$  で除して求めた。例えば、 79 層中で最も厚い h' を示したシラカンバ模型林第1 層における真の葉長  $L_i$  は 11.80 cm で、 $L_i'$  は 0.69 cm であった。同様に、最薄層であるエゴノキ模型林第6 層においては  $L_i$  が 4.95 cm で、 $L_i'$  が 1.15 cm であった。 林業試験場研究報告 第339号



Fig. 6. 角棒底面における光強度変異の数例 Two cases of variation of light intensity on the bottom plane of a bar.

## 3-3-2-2 結 果

シミュレーションの結果,すなわち角棒底面に おける光強度分布の一例として,前出の79層中 の最厚 h'の場合を Fig. 6の上段に,最薄 h'の 場合を下段に示した。両例とも,図の中央附近に おける値の低下は葉の影響による。上段の例にお いて変化傾向が漸変的であることは斜光の影響 で,下段においては斜光の影響がほとんど認めら れない。つぎに,光強度分布における変異程度を 相互に比較するため,光強度に関する変動係数を 求めると,上段の例では0.006で,下段の例で 0.091となった。

一方,79層のうち53層においては, $L_l'$ が $L_l$ より短いので,この部分モデルをそのまま用いて光強度の変異程度が求められる。この53層について,光強度分布のシミュレーションを行い変動係数を求めた結果,最小値0.006,平均値0.104,最大値0.258であった。残余の26層においては $L_l'$ が $L_l$ より長く計算されたので, $L_l'$ を $L_l$ で除した商で与えられる数の矩形葉が角棒内に等間隔で散在するものとして,部分モデルを修正し計算した。その結果,26層における変動係数は0.153程度であることがわかった。

3-3-2-3 考 察

以上のとおり, 散光に照射される角棒底面上における光強度の変異は, 変動係数で表現した場合 0.25 程度以下で, 平均的に 0.10 程度とみてよいことがわかった。この値は群落内照度実測例<sup>37)85)114)116)318)314)</sup> における同一面上の光強度変異と比較して, むしろ少ない方である。

すなわち,葉の垂直方向の配置間隔は最小の場合 h'であると想定しても,この想定はさほど無理なものではないといえよう。少なくとも,h'が配置間隔を論ずる際の有効な尺度になるといって差し支えな





*د*ر کې

3-3-3 葉の大きさと h'の関係

前述の葉の分布間隔と葉影の問題を傍証するた め、h'の樹種間差と葉長の関係をみた。葉長は、 樹種および層位によって葉形に大きな相異がある ため、 $(L_l \times L_w)^{\frac{1}{2}}$ より正方形にモデル化された 値によって表現した。各層ごとに、h'および正 方形葉の辺長を求め、平均して樹種ごとのおのお のの値を求め、Fig. 7 を描いた。両者の対応関 係は、現実には8樹種間で葉型にかなりの差があ るにもかかわらず明確である。すなわち、大きな 葉を持つ樹種ほどh'が厚くなることがわかる。 Fig. 8 に シラカンバ模型林について 層位間差に よって描いた同一の関係を示すが、両者の対応関

- 50 -

係はより明確であり、傾向は2次曲線に近似して いることがわかった。したがって、大きな葉を有 する樹種あるいは層位にあっては、h'、すなわち 葉の垂直方向の配置間隔が相対的に広くなるとい える。また、正方形葉の辺長の増加率よりh'の 増加率が大きいことから、葉長 $L_i$ と葉傾角 $L_i$ の間には、一種の補償関係が存在するといえる。 シラカンバの場合、葉は大きくなるにつれ下垂す るため配置間隔がいっそう広がるのである。

以上のことから,葉は上部の葉により形成され た影の影響がなくなる距離を置いて分布する,と の仮説が傍証されたといってよい。

# 3-4 サブモデル作成に用いた仮定・条件の 検討

3-4-1 散光の立体角的強度分布

散光条件下においても,天空の各部分から投射 される散光強度は,その投射角度により異なる<sup>80</sup>





<sup>117)189)140)</sup>。 ある高度角  $\theta$  から投射される 散光強度  $L_{\theta}$  は、 天頂から 投射される 散光強度を  $L_Z$  とした場合、(5)式で求められる<sup>80)</sup>。

 $L_{\theta} = 1/3 \times L_Z \times (1+2\sin\theta)$ 

.....(5)

したがって, 葉層の表面部分については散光の立体角的強度分布が計算できる。しかし, 表面以下のある 点に到達する光は, その点をとりまいて立体的に散在する多数の葉群間隙を通過した光の合計値である。 前述のように, 個々の葉の3次元的な分布様式が未解明な現在, 散在する葉群間隙の位置および大きさは 決められない。一方, どの間隙からくる光も, それぞれ上の葉群によって透過・反射・散乱された光であ るが, 傾葉の光反射率の測定資料は現在皆無に近い。また, 後述のように仮に反射率が高くとも, 多重反 射の結果反射光強度はきわめて小さくなる。

すなわち,葉層表面以下の部分における散光の立体角的強度分布を求めることは,現在のところ不可能 に近いと同時に,その意義もほとんどない。

3-4-2 角棒底面における光強度分布の一様性

このサブモデルにおいては、角棒内の葉の存在位置を規定していないため、箱内に重なっている各角棒 内の葉が順次その位置をずらせて存在するような場合も起こり得る。このような場合、箱あたり透過率  $T_{s'}$ は葉の透過率  $L_{tr}$  に等しくなる。すなわち、角棒あたり光透過率  $4T_{s'}$ のベキ乗から箱あたりの光透過 率  $T_{s'}$ を求めるには、角棒底面における光強度分布が一様である必要がある。この仮定の妥当性を直接 的に証明するには、きわめて細密な群落の光調査を一定条件のもとで行う必要があるが、それは実際上不 可能である。そこで、シミュレーションモデルによった。このモデルには、前述の葉の配置間隔と葉影の 影響を考察したモデルがそのまま使える。すなわち、角棒底面における光強度の変異は、変動係数で表現 した場合0.1程度と、群落の実測例における変異より少ない。したがって、この仮定の妥当性は実用的に 証明されたと考えてよい。

3-4-3 反射光の影響程度

このサブモデルにおいては、反射光による透過率の増加を考慮していないが、その理由は3つある。1 つは、前述のように傾葉の光反射率の測定資料が現在皆無に近いからであり、2つは、散光による群落内 の葉面受光量問題が未解明だからである。3つ目は、最大の理由であるが、上記2つの未解明な問題には 理論的最大値を与えて部分モデルを作成し、以下のように試算した結果、光透過率の増加は極度に少ない ことがわかったからである。

部分モデルは、サブモデルに組み込むことを前提に作成すべきであるから、光が上方から投射される場合を想定し、投射光強度を相対照度 100% とした。また、角棒中で反射能を有する部分の大きさは角棒あたり葉面積 ( $L_a/N$ ) に等しいとし、葉の反射率を Rel (%)で表示した。ただし、ここで用いた反射率は、積分球付分光光度計を用いて測定された反射率であるため、鏡面反射光だけでなく、葉肉組織で反射・散乱させられた光も包含した全反射率である。一方、葉によって反射した光の大部分は上方および側方に向うので、反射光のうち角棒底面に向う成分の全体に対する構成率を  $\beta$  とした。さらに、反射率は葉面に対して法線方向から投射する光の場合に大きく、他の場合に小さい<sup>201)</sup>が、この葉面と光線のなす角度に関する修正係数を  $\gamma$  とした。すると、角棒内で発生する反射光のうち、角棒底面に向う強度 RL (%)は(6)式で与えられる。そして、(6)式は(2)式に、分子に加算される型で組み込まれるものである。

79 層のうちで, h' が最大・平均・最小値を示した 3 例, すなわちシラカンバ模型林第 1 層・ハンノキ 模型林第 9 層・エゴノキ模型林第 5 層について Rel を測定し,  $\beta$  および  $\gamma$  を 1.0 と設定して RL の推定 を行った。その結果,各林分における  $\Delta T_{S'}$ の増加程度は、シラカンバ模型林の例で 0.05%, ハンノキ 模型林で 0.03%, エゴノキ模型林で 0.10% と極端に少ない。 $\Delta T_{S'} を n_1$ でベキ乗して求めた  $T_{S'}$ にお いても、光透過率の増加程度は シラカンバ模型林 0.09%・ハンノキ模型林 0.18% であり、h' が薄いた めベキ乗数が約 143 と極度に多い エゴノキ模型林にあっても 4.08% と少ない。このことが起こる最大の 原因は、角棒に割り当てられる葉面積 ( $L_a/N$ )が、角棒の底面積 A に比べ、十分に小さいことにあると 考えられた。

一方, *β*を1.0と設定したことは前述のように、葉によって反射された光のすべてが角棒底面に直接到 達することを意味するが、これは現実には起こり得ない。すなわち、反射光の上向き成分および側方向き 成分は、隣接する他の葉によって多重反射された場合に限り、角棒底面に到達する。この際、仮に **7**を 1.0としても、葉の反射率 *Rel* あるいはそのベキ乗が乗ぜられるため、この光の強度は直接的に 生成さ れる下向き成分の強度よりきわめて小さい。

さらに、修正係数 7 は 2 つの内容から 決められるものである。1 つは、前述の傾葉では反射率が小さ くなることで、他は傾葉では葉面受光量が低下することである。

すなわち,葉群間隙の3次元的な分布問題が未解明な現在,βおよびγの値を決定することはできない が、おのおのが1.0よりはるかに小さい値と考えてよい。

したがって, 現実の *RL* は前記の試算値よりさらに小さい値となるので, サブモデルにおいて *RL* の 項を省略して差し支えないと考えた。

— 52 —

#### 3-5 サブモデルの理論的構成

このサブモデルの本質的内容は、葉が占有する空間の底面積に対する葉の投影面積の割合を評価したこ とにある。葉が占有する空間の形状を求める際、葉の垂直方向の配置間隔が h' で代表されることから、 空間の厚さを h' と決めたことは、前述のとおりである。空間の厚さを h' とした場合、「平箱法」として 述べるように、本質的には水平方向の分割は行わなくともよい。また分割法にも、サブモデルとして定義 した「角棒法」以外に、「小箱法」がある。この節においては、他の分割法を説明することによって、サ ブモデルの理論的構成を明確にすると同時に、角棒法を用いた理由を述べた。それに先き立ち、葉層の光 透過に関する葉の重要性を検討した。

3-5-1 葉の光透過率および幹・枝による遮光の影響

サブモデルにおいて葉層の光透過率を求める式は、前に定義したように(2)・(3)である。しかし、 ここでは葉の光透過率および幹・枝による遮光が葉層の光透過率に与える影響を調べるため、(7)・(8) 式を作った。両式とも幹・枝による遮光が考慮されておらず、(7)式においては葉の光透過性も考慮さ れていない。

上式における記号の定義は Table 2 と同じである。

ブナ模型林の3つの層位について、(2) 式によって求めた部分葉層の光透過率、すなわち葉の光透過性 および幹・枝による遮光を考慮した場合を $AT_{s'}$ として、Table 3 の最上段に示した。一方、(7) 式に よった場合、および(8) 式によった場合を、おのおの Table 3 の第2・第3段に示した。3者のうち で、 $AT_{s'(2)}$  が最も高い値を示すことは当然であるが、3者ともかなり近い値になった。したがって、第 1 近似値の推定には(7) 式も使用可能であろう。すなわち、葉層の光の透過率は、そのきわめて多くの 部分が葉の投影面積に依存していると解された。

3-5-2 部分葉層の水平方向の分割における他の方法

計算を簡易化するため,ここでは葉の光透過率および幹・枝による遮光を無視し,前節同様ブナ模型林 の一部の層について計算し比較した。

		層	高 Height	(cm)
		100~120 .	60~80	20~40
⊿ T ;'	(%)	99.9056	98.4548	93.1220
1 Ts'(1)	(%)	<b>99.89</b> 15	98.4174	92.8634
1 T 8' (2)	(%)	99.9070	98.5258	93.3822
$L_n$	(—)	61.0000	314.0000	1412,0000
$\Delta T_{s'(A)}$	(%)	99,9815	98.4174	92.8634
$\Delta T_{s'(B)}$	(%)	99.9815	99.4174	92.8634

Table 3. 他の方法による部分葉層の光透過率推定結果  $\Delta T_s'$  by the other calculation method.

3-5-2-1 小 箱 法

まず, 箱の体積を箱内の総葉数  $L_n$  で除すことによって, 1枚の葉が占有する空間の体積が直接的に求められる。つぎに, この体積を h' で除し商の平方根を求めることから, 1枚の葉を含む空間の形状が決定できるが, その形は小箱状といえる。小箱の底面積を A' ならびに 1枚の葉の投影面積を  $A_{l}'$  として, (7)式に代入した。その結果,小箱の光透過率値  $4T_{S'(A)}$ は Table 3 に示すように,定義どおりの角棒の透過率値  $4T_{S'(I)}$ と,  $A \ge A'$  および  $A_l \ge A_l'$ が大きく異なるにもかかわらず全く同じとなった。

3-5-2-2 平 箱 法

平箱法とは、前述のとおり箱を h' で垂直方向にのみ分割 する方法であるから、この場合の筋は、縦 1.0 m・横 1.0 m・高さ h' cm の大きさを持つものとなる。したがって、 平箱には多数の葉が割り当てら れる。平箱の 底面積を A''、平箱内の 葉の 投影面積合計値を  $A_t''$  として、(7)式によって 平箱の 光 透過率  $4T_{S(B)}$  を求めると、Table 3 のとおり  $4T_{S(G)}$  と全く同じ値が得られた。

3-5-2-3 考 察

小箱法・平箱法ともに角棒法と全く同じ結果を与えることは、3つの方法の差が(7)式における分子 ・分母をともに同じ数で除すか否かの相異であるから、当然のことである。すなわち、3つの方法は同じ もので、主として葉の周囲の間隙が葉層の光透過率を規定するという認識に立ち、葉が占有する単位空間 の大きさを評価し、その底面積に対する葉の投影面積の比率を求めているのである。したがって、これま で記述の便のため、 $4T_{S}$  を角棒あたりの光透過率推定値と述べてきたが、正しくは 薄層あたりの光透 過率推定値である。

小箱法は1枚の葉が占有する空間の大きさを直接求める方法であるだけに、3つの方法のうちで最も単 純・明解である。平箱法がそれに次いで明解な方法で、角棒法は最も複雑で不必要な操作をあえて行なっ ている方法ともいえよう。それにもかかわらず、サブモデルとして角棒法を定義した理由は、以下のとお りである。すなわち、角棒法の場合は角棒底面における光強度の一様性が前述のように部分モデルによっ て容易に証明できたが、平箱法 および 小箱法の場合、*4Ts* をベキ乗して *Ts* としてよいことの証明が 困難だからである。つまり、平箱法の場合には、葉の水平方向の分布様式をモデル化する必要がある。し かし、分布様式を単純に葉片単位の均一分布とみなした場合においても、葉片の位置差による変動係数の 差を、多数のシミュレーション結果により一般化する必要がある。小箱法においても、葉型資料がないた め、やはり部分モデルが複雑となる。また、小箱法は部分葉層中の葉数資料を必要とするが、葉数資料は 多大な手数を要する全数調査を行わなければ得られないという測定上の理由もある。

3-5-3 部分葉層の垂直方向の分割における他の方法

従来,葉層構造解析においては、一定の層深度値によって層位区分を行う手法が一般的に用いられ、このサブモデルのように、薄層の厚さ h'を葉層条件によって変化させる手法を用いた例はない。そのため、サブモデルによって求めた 光透過率  $T_{S'(h')}$  (固定法と称する)とを比較しておく必要がある。そこで、本節においては h' 法は固定法より合理的であることを証明した。なお付言すれば、本研究においても 20 cm という一定値を持つ 箱により層位区分を行っているが、これは前述のように h' を直接求められないことから 生ずる副次的な手続である。木質的な層は h' の厚さを持つ角棒の水平方向の集合体、すなわち薄層である。

固定法においては, Table 2 中の h' 以下の項について, h' を h'' に置換した場合を計算し, その結果

- 54 -

	_			
<i>h''</i> (cm)	$\begin{array}{c}T_{s^{\prime\prime}(h^{\prime\prime})}\\(\mathscr{B})\end{array}$	<i>TLB</i> <sub>(h'')</sub> (%)	TT <sub>(h'')</sub> (%)	$\begin{array}{c} TLB_{(h^{\prime\prime})} \\ \times TT_{(h^{\prime\prime})} \\ (\%) \end{array}$
20	40. 3472	40.5350	0.9981	40.4580
10	49.1116	49.3752	0.9962	49.1876
5	52.0680	52.5299	0.9925	52, 1359
2.5	53.0382	53.9069	0.9851	53.1037
1,25	52.8761	54.5538	0.9704	52.9390
0.6250	51.6059	54.8677	0.9416	51.6634
0.3125	48.7308	55.0224	0.8867	48.7884
0.1563	43.2679	55.0992	0.7862	43.3190
0.0781	34.0390	55.1374	0.6181	34.0804
0.0391	21.0448	55.1565	0.3820	21.0698
	•			

Table 4.  $T_{S''}$ などのh''による変化 Relationship between h'' and  $T_{S''}$ , and others.

を(2)・(3)式に代入して  $T_{*'(h'')}$  値とした。一方,h''の値は理論的に決定できないので,h''を 20 cm から 0.0391 cm まで 20・10・5…… のように 1/2 づつ低減させた 場合について, 79 層を対象に比較計算を行った。

3-5-3-1 TsとTs"(h")の比較

ブナ模型林第6層の場合を Table 4 に例示したとおり,  $T_{S''(h'')}$  は h'' により変化するので, h'' に最 適値が存在するかについて調べた。各 h'' 値において, 葉層の光透過率実測値  $T_S$  に最も近い  $T_{S''(h'')}$ が出現した層数の頻度分布は,8樹種を一括した場合,h'' 値の 20・10……0.0391 (cm)の順に,9・5・ 8・7・10・16・9・3・4・8 (層数) であった。すなわち,h'' が 0.625 cm の場合に比較的頻度が高いが, 大差はないこと,および両端に大きい値が出現していることから,0.625 cm が示す頻度は重視しなくと もよいであろう。一方,頻度に最も大きな差があったエノキ模型林においては,頻度分布が,上と同順に 2・1・1・4・1・0・0・0・0(層数)であったので,一応 h''の最適値は 2.5 cm であると考えられ た。そこで,他の樹種について,同一の手法で最適値を選択すると,2樹種におけるそれは,1.25 cm および 0.625 cm となった。しか し,他の5樹種においては,エゴノキ模型林の場合を上と同様に示す と、1・2・2・2・2・1・1・0・0・0 (層数) となるように、きわめて均一な分布傾向となり最適値の選択 は不可能であった。

すなわち,全樹種・全層位を通じて共通な最適 h<sup>''</sup> 値が存在するとは考えられず,樹種ごとにも最適値 の存在は考えられない。

3-5-3-2 h'' の変化に伴う Ts''(h'') 変化の原因

 $T_{S''(h'')}$ は h''により変化するが、多くの層においては Table 4 の場合と同様、最大値を有する山型 曲線的な変化傾向を示す。他の層においては、h''の増加に伴い  $T_{S''(h'')}$ は初めは増加するがあとにはほ ぼ一定値となるような、収束傾向を示す。一部の層においては h''の変化によらず、常に一定値を示す。 そこで、傾向に3つの型がある原因、とくに最大値が出現する原因について考察した。まず、部分葉層の 光透過率推定式は下記の2つの推定式、すなわち(9)・(10)式に分解できると考えた。(9)式は葉と 枝による遮光および葉を透過する光を扱うもので、葉は枝により空間中に散在・支持されることから、枝 も含めた。この式が与える光透過率  $T_{LB(h'')}$ は、部分葉層の光透過率の一部であるが、その影響は大き い。(10) 式は 幹による遮光を 表現するもので, この式が 与える光透過率  $T_{T(h'')}$  の影響は 比較的小さい。ただし,(9)・(10) 式は  $T_{S''(h'')}$  の h'' による変化の原因解明のため作成したもので,(2)・(3) 式に代わるものではない。

ここでは平箱法を用いたため、上式で用いた記号は $n_3=20/h''$ 、 $A_l^*=(L_a/n_3)\times|\cos(L_i-90)|$ 、 $A_b^*=S_b/n_3$ 、 $A_s^*=S_s$ 、 $A^*=10000$ のように定義された。

前例同様 h'' を 20 cm から 0.0391 cm まで変化させた場合における 79 層の  $T_{LB(h'')}$  および  $T_{T(h'')}$  を 計算した。その結果、 $T_{LB(h'')}$ は h'' の減少に 伴い変化すること、その変化は Table 4 に1例を示し たような収束傾向となる 場合のほか、 h'' によらず、一定値を示す場合があることが わかった。すなわ ち、 $T_{s''(h'')}$ の場合に出現したような最大値を有する山型曲線となる例は皆無であった。

一方、h''の変化に対する $T_{T(h'')}$ の変化はすべての層において、程度に差こそあれ一様な漸減傾向となった。このことは、(10)式のカッコ内の項は $n_8$ の増加に対して不変であるにもかかわらず、カッコを $n_8$ でベキ乗して $T_{T(h'')}$ としていることから、当然のことと理解できる。

つぎに、このように光透過率を2つの式に分けて計算することの是非を確めるため、 $T_{LB(h'')} \ge T_{T(h'')}$ を乗じたところ、すべての層において その積は $T_{S'(h'')}$ にほぼ等しい値となった。すなわち、 $T_{LB(h'')}$ × $T_{T(h'')}$ は $T_{S''(h'')}$ と数学的に等しいものではないが、 $A_{l}$ 'はA'よりきわめて小さい値であることから、実用的には等しいといって差し支かえない。

さて、 $T_{S''(h'')}$ は収束傾向あるいは一定傾向を示す $T_{LB(h'')}$ と漸減傾向を示す $T_{T(h'')}$ の積に等しい ことから、 $T_{S(h'')}$ のh''に対する変化傾向が最大値を有する山型曲線になる場合が多いことは、当然の ことである。そして最大値は、 $T_{LB(h'')}$ と $T_{T(h'')}$ のバランスにより生成されるものであるから、本質的 なものではないといえよう。現に、最大値が $T_S$ に近いという現象もなかった。

3-5-3-3 固定法における推定精度

各樹種および各 h" ごとに、 $T_{S'(h'')}$ の層位方向の変化を求め、その変化を $T_S$ の層位方向の変化に対 比させて、 $T_S$ と $T_{S'(h'')}$ 間の相関係数を求めた。得られた値はきわめて高く、h' 法によった推定光透 過率 $T_{S'}$ と $T_S$ 間について同様に求めた相関係数よりわずかであるが高い例も多かった。そこで、固定法 においては h" により係数が異なるので、樹種ごとに その最大値を抜き出し、h' 法における係数と比較 した。その結果、どの樹種においても、固定法における最大相関係数のほうが h' 法における係数より大 きいことがわかった。しかし、その差は、エゴノキ・エノキ・シラカンバ・トウカエデ・ハンノキ・ブナ ・コナラ・クヌギの各模型林の順に、0.0018 ・0.0149 ・0.0394 ・0.0123 ・0.0709 ・0.0190 ・0.1802 ・ 0.1908 であるから、きわめて少ない。

3-5-3-4 考 察

h' により葉層を区分する手法はいまだ一般的ではないので、従来用いられてきた層厚を固定する手法に 従って葉層を区分した場合における葉層の光透過率の推定を試行した。従来、層厚の決定は測定の利便か らのみ行われてきたように、理論的なものではない。 そこで、 固定法においては 20 cm から順次半減す る値 h'' を層厚とした。

— 56 —

比較計算の結果, h' 法によった光透過率の推定精度, すなわち実測値と推定値間の相関係数は, 固定法 によった場合と同程度, あるいは劣る場合もあることがわかった。しかし, 最大相関係数を与える h'' が 樹種および層位により異なるため, 最適 h'' の決定は行えなかった。一方,  $T_s$  に対して最も近い  $T_{s''(n'')}$ を与える h'' の頻度分布に関する解析からも, 最適 h'' の決定は行えなかった。 さらに, h'' の変化に伴 う  $T_{s''(n'')}$ の変化傾向には, 多くの場合最大値が出現するが, 最大値を与える h'' にも一定性は認めら れなかった。

すなわち,最適 h"の決定は経験的方法によっては不可能であることがわかった。他方において,  $T_{LB(h'')}$ が h"の減少に対して収束傾向を示すことから,最適 h"の決定ができるのではないかと考えら れよう。しかし,h"の減少に伴う  $T_{LB(h'')}$ の収束現象は,薄層あたり光透過率の増大とベキ乗数の増大 との間の数値的バランスにより生ずるものである。すなわち,これによった最適値決定も理論的なもので はない。一方,隣り合う 2 つの  $T_{LB(h'')}$ の差が 1% あるいは 0.2%以下になったことをもって,すでに 収束したと定義することとし,収束完了とみなされる h"の分布を調べた。その結果においても,樹種・ 層位・収束の定義により h" は種々変化し,なんら共通的事項を読みとることができなかった。

以上のように、固定法はどの面から検討しても理論的なものではない。層厚を経験的に決めるとして も、最適値は樹種・層位により変化するため、その決定は不可能であった。反面、h'を層厚とする層位 区分は、h'が葉の垂直方向の分布間隔の代表値であること、幹・枝・葉を一括して扱えることから、現在 時点における唯一の理論的・生態学的方法といえよう。

## 4. サブモデルの検証

#### 4-1 葉群諸要因の算出

前述した葉群諸要因の測定値を、以下のとおりそれぞれ合計・平均・換算してサブモデルの検証に用い る各要因の値とした。部分葉層、すなわち箱ごとの葉面積  $L_a$  は調査区内の合計葉面積実測値に、層別刈 取りの結果より得た垂直方向の配分率を乗じて求めた現存量である。箱ごとの葉傾角  $L_i \cdot 葉長 L_i \cdot 葉幅$  $L_u \cdot 葉の光透過率 L_tr などの各要因は、測定値を平均して求めた。箱ごとの幹断面積合計値 <math>S_e$  は以下 のように求めた。相対生長式法を用いて推定した幹の乾重現存量に垂直方向の配分率を乗じて、各層の幹 乾重現存量を得た。この値に同一林分で同一時期に求めた容積密度数を乗じて体積値とし、さらに 0.2 m で除して各層位の幹断面積合計値とした。箱ごとの枝の垂直投影面積合計値  $S_b$  の算出は、各層の枝体積 の推定までは前例同様に行い、得られた体積を平均枝径にて除し枝の総長とした。そして、平均枝傾角値 の cos を乗じて投影面積値とした。ただし、枝の投影面積の増加程度は円の半径と面積の関係によって 乾重の増加程度より低いので、厳密には枝径平均値でなく、太さの構成を反映させた変換を行う必要があ る。しかし、前述のとおり  $S_b$ が葉層の光透過率に与える影響は  $L_a$  に比べきわめて小さいので、この問 題は無視した。

このようにして求めた1例として、ブナ及びハンノキ模型林における葉群諸要因の値を Table 5 に示した。

#### 4-2 光透過率 Ts の推定結果

Table 5 に例示したような 葉群諸要因の値をサブモデルに代入し、 樹種・層位ごとに 部分葉層の光透 過率推定値  $T_{S}'$ を計算した。その結果を、Table 6 に光透過率の実測値  $T_{S}$ と対比して示した。ただし、

## 林業試験場研究報告 第 339 号

樹 種 Species	層 高 Height (cm)	相対照度 RLI (%)	光透過率 <i>Ts</i> (%)	葉面積 <i>La</i> (cm <sup>2</sup> )	葉傾角 $L_i$ (°)	葉 長 <i>L</i> <sub>l</sub> (cm)	葉 幅 <i>Lw</i> (cm)	光透過率 <i>L<sub>tr</sub> (%</i> )	幹断面積 <i>Ss</i> (cm²)	枝投影 面 積 Sb (cm <sup>2</sup> )
	100~120	99.98	99.98	369.48	81.0	3.80	2,20	14.25	0.094	1.380
	80~100	95.70	95.72	1350.09	82.7	4.78	2,68	14.25	0,651	33, 920
ブナ	60~ 80	74.40	77.74	2530.42	72.4	4.34	2,42	6.85	1,988	77.980
Fagus	$40\sim$ 60	41.60	55.91	9446.21	80.6	5.38	2,77	6.73	5.342	231.190
	$20\sim40$	10.10	24.28	15975.22	81.2	5.91	2,89	7.27	10,670	339,460
	0~ 20	4.40	43.56	6424.87	96,1	5.26	2,53	8.43	18,779	96.560
	180~200	99.90	99.90	216.30	20.0	11.55	5,08	5.60	0.054	0.347
	160~180	94.10	94.20	3789, 52	20.0	11.55	5.08	5,60	0.475	43.792
	140~160	43.20	45.90	7978.68	55.2	10.43	4.39	6.22	1.376	147.105
	120~140	20.50	47.50	16356.16	51.2	9.07	3.92	5.60	3, 131	265.147
ハンノキ	100~120	5.10	24.90	15883.48	60.4	8.77	3.64	5.83	5.282	361.791
Alnus	80~100	0.96	18.80	8008.40	69.0	8.39	3,52	7.30	7.631	405.407
	60~ 80	1.56	99.99	3582.19	63.2	7.84	3.33	9.49	10.351	334.254
	$40\sim 60$	1.08	69.20	1172.91	59.3	6,90	2.75	11.67	12.805	322.049
	$20\sim40$	0.40	37.00	167.26	59.3	6.28	2.30	15.03	16.898	246,761
	$0\sim 20$	0.32	80.00	49.19	59.3	4.27	2.13	15.20	25.539	92,988

# Table 5. 葉 群 諸 要 因 の ー 例Values of foliage-factor, for an example.

Table 6. 部分葉層の光透過率推定結果と実測値の関係

Calculated results of  $T_{S'}$  compared to  $T_{S}$ .

層 高 Height	シラナ Bet	フンバ ula	トウカ $Ac$	コエデ :er	エゴ Sty	ノキ rax	ı Cel	' + tis	⊐ → Que	⊢ ⁊ rcus	ハン Alı	ノキ rus	ク 3 Q.	マギ act.	ブ Fat	+ gus
(cm)	$T_S$	$T_{S'}$	$T_S$	$T_{S'}$	$T_{S}$	$T_{S'}$	$T_{\mathcal{S}}$	$T_{\mathcal{S}'}$	$T_{\mathcal{S}}$	$T_{S'}$	$T_{S}$	$T_{S'}$	$T_{S}$	$T_{\mathcal{S}'}$	Ts	$T_{S'}$
360~380	99.9	99.7														
340~360	99.9	97.4														
320~340	99.9	96.6														
300~320	99.3	86.5														
280~300	83, 3	76.5														
260~280	83.6	66.4			99.9	99.1			' I							
240~260	78.8	53.5			99.7	97.9			99.9	98.3						
220~240	39.0	46.1	99.9	98.4	95.6	84.4			97.7	86.9						
200~220	53.4	34.5	98.6	96.9	79.6	50.5			92.7	65.3						
180~200	59.3	36,0	92.1	92.4	54.6	26.9	99.9	94.8	69.7	35.7	99.9	<b>99.</b> 3			1	
160~180	53.2	50.0	74.3	84.0	39.4	19.0	99.9	81.8	68.8	16.9	94.2	87.7	99.9	94.6		
140~160	29.2	64.2	39.5	66.8	27.0	24.6	91.2	70.6	53.2	21.5	45.9	49.8	96.3	87,8		
120~140	56.7	73.6	44.2	57.2	4.5	18.4	69.7	42.0	35.1	22.4	47.5	22.0	70.0	63.5		
100~120	99.9	87.0	19.6	29.8	85.0	48.3	51.3	50.3	12.1	13.8	24.9	20.6	34.9	12.5	99.9	96.9
80~100			46.1	24.1	64.7	71.5	56.3	36,6	20,4	62,5	18.8	45.7	21.2	9.7	95.7	88.6
60~ 80			18.9	48.5	99.9	90.2	52.5	59.9			99 <b>.</b> 9	71.3	14.5	25.1	77.7	78.9
$40\sim 60$			85.0	78.6			89.0	71.8			67.3	87.8	47.2	83.7	55.9	39.7
$20\sim40$			64.7	94.9			99.9	85.5			37.0	95.4	52.9	92.5	24.3	20.7
0~ 20			81.8	93.7							80.0	96.4			43.6	51.3

Note: 単位 Unit (%)



## Table 7. *T<sub>s</sub>* と *T<sub>s</sub>*<sup>'</sup> 間の相関係数による サブモデルの推定精度

Accuracy of the sub-model shown by correlation-coefficient between  $T_S$  and  $T_{S'}$ .

樹   種 Species	相関係数 r	有意水準 S. L.
ブ ナ Fagus	0.964	0.1
エゴノキ Styrax	0,881	0,1
エノキ Celtis	0,858	0.5
トウカエデ Acer	0.846	0.1
シラカンバ Betula	0,769	0.5
コ ナ ラ Quercus	0,653	10
クヌギ Q. act.	0.790	2.5
ハンノキ Alnus	0.647	5

Note : S. L.=Significant level (%).

Table 6 の  $T_s$  値において,最上層以外にも 99.9% を示す層が 4 層ある。現実には、この 4 層の  $T_s$  は 計算上 100% を越えた。このように最下層が中層より明るい現象は、枝下部分より透入する散光の影響に より、往々にして測定されることである。しかし、モデルを考察する場合のもとになる理想的な林分にお いては考えられない。したがって、この 4 層の  $T_s$  は数値処理上 99.9% に置換した。Fig. 9 にブナ模型 林の場合を例示したように、 $T_s > T_s'$  は各樹種ともよく対応している。対応の程度を相関係数によって 示すと Table 7 のとおりである。すなわち、ブナ模型林において推定精度が最も高く、コナラおよびハ ンノキ模型林において低いが、その場合においてもなお有意水準は 10% に達した。

つぎに、相関係数が比較的低く計算された樹種があることの原因は、以下のように考えられた。サブモ デルに代入した葉群諸要因の値は、測定値の平均値であり、すべての場合において個体差・個葉差のチェ ックおよび異常観測値の除去などを一切行っていない。したがって、光透過率を評価するパラメーターに 適当でない値を与えたためと考えられた。ただし、このように異常観測値を除去していないデーターによ ってモデルの検証を行った理由は、異常観測値とみなす根拠は変異よりほかにないこと、現実の葉層は一 部に異常値を含んでいること、さらにここではサブモデルの理論構成の検討を目的としたからである。

4-3 考 案

4-3-1 葉群諸要因に異常値が含まれる原因

現実の葉層の一部に異常値が含まれることの原因は、以下のように考察された。ただし、類度分布にお ける偏りなど、具体的数値に関する論議は後述した。

草本種においては、葉の大きさ28)55)58)60)75)121)185)199)・厚さ57)141)287)288)・細胞構造29)124)236)258)・比面積32) 70)254)などの形質は、葉位によって一次的に規定される<sup>192)220)</sup>。木本種においては、測定資料は少ないが、 葉高が葉位に相当するのであろう<sup>120)173)267)</sup>。しかし、草本種・木本種ともに葉は展開中に受ける照度に対 応した二次的な形質変化<sup>220)</sup>を起こす。したがって、成葉後においては照度条件によって、葉長<sup>8)51)77)21)</sup> 188)191)・葉型170)198)・比面積<sup>59)64)90)208)・葉傾角<sup>17)~19)28)78)149)</sup>が顕著に変化する。変化のほぼすべての部分 が照度差に帰納できる<sup>17)18)20)56)</sup>種が多い。とくに、比面積においては葉位差は少なく<sup>208)</sup>、相対照度のわ</sup> ずかな差にも反応するので,照度の最も良い指標<sup>89)</sup>とされる。また,温度条件により葉長生長率<sup>75)162)246)</sup>お よび葉の生長期間に差があるため,成葉の大きさ<sup>10)76)151)152)</sup>に差異が生ずる。しかし,比面積には気温<sup>151)</sup> ・土壌水分<sup>59)</sup>の影響もあるにせよ,その程度は軽微<sup>14)58)</sup>である。一方,後述するように落葉広葉樹の場合, 春に出葉し秋まで着生している葉の数はむしろ少なく,大部分が生長期の途中で出葉したものである。

すなわち,現実の葉層の一部に異常値を含む原因は,遅く出葉した葉は成葉化が十分ではないため葉高の影響が残る<sup>176)</sup>可能性があること,気温の高い夏に成葉化した葉はそれ以外の葉より大きい可能性があること,などと考えられた。

4-3-2 角棒の厚さ h'

8 樹種の合計 79 層における角棒の厚さ h' の最大値は 11.52 cm で,最小値は 0.14 cm,平均値は 3.25 cm であった。一方,既存の群落内の光を扱うモデルの多くは基本概念に LAI を用いている。したがって,その場合における葉の垂直方向の平均的な配置間隔は (11) 式で与えられる Dl を想定しているといえよう。ただし,Dl は LAI を用いた場合における平均葉層間隔<sup>18)</sup>であり,葉層深を Df とする。

#### Dl = Df/(LAI - 1)

Df は各模型林につき1つの値であるため, Df と各樹種の平均 h' を比較した。その結果の数例を, 樹種:平均 h' (cm): Dl (cm) の 順に示すと, コナラ:3.29:22.05, エノキ:0.43:56.55, ブナ: 0.81:45.98, ハンノキ:5.31:42.37 であった。すなわち, h' は絶対値が小さく, とくに従来の手法か ら想定される葉層間隔 Dl と比較すると,葉が同一平面に並ぶと考えないだけに,非常に小さい値となる。

4-3-3 サブモデルの推定精度

Table 6 のとおり、 $T_S \ge T_S'$  間の差の絶対値が 30%以上であった層は 79 層中で 11 層あり、20%以上 30% 以下の場合は 16 層あった。 これら推定誤差が大きい層の位置は、各樹種とも中~下層に限られた。 中層に出現した原因は、葉量は中層に多いので平均値をあてたことによる誤差が累積したためであろう。 下層に出現した原因は、 $T_S$  値そのものも微少な相対照度値から計算されており、正確さが劣るためであ ろう。

いずれにしても、 $T_{S'}$  は  $AT_{S'}$  を  $n_1$  でベキ乗して求められる 数値である。 そして、 $n_1$  の各模型林に おける平均値は、エノキ: 69.1、ブナ: 27.1、ハンノキ: 4.9、コナラ: 6.7、エゴノキ: 50.9、シラカン バ: 3.3、クヌギ: 12.8、トウカエデ: 10.8 であった。 ブナ・エゴノキなど水平葉に近い種において平均 値が大きく、シラカンバ・トウカエデなど傾葉種で小さいことは、当然である。なお、79 層中でみられ た  $n_1$  の最大値は 1.2 で、最小値は 1.7 であった。また、上記樹種ごとの平均値をさらに平均して求めた 平均  $n_1$  は約 23 であった。ちなみに、 $n_1$  を 23 とし  $AT_{S'}$  を 98・97・96 (%) とした場合における  $T_{S'}$ は、上と同順に 62.8・49.6・39.1 (%) となる。すなわち、 $AT_{S'}$  にわずかの推定誤差があると  $T_{S'}$  は激 しく変化する。このことから、逆に上記の合計 27 層以外の層においては、 $T_S \ge T_{S'}$  の差が少ないので  $AT_{S'}$  の推定は 精度よく、 $n_1$  がとくに大きい ブナ・エノキ・エゴノキ模型林においてはきわめて精度よ く行われたと考えられた。 27 層ににおける  $AT_{S'}$  の推定誤差についても、上記の  $n_1$  を 23 と置いた比較 計算から類推すると、真値からの差が 2 ~ 3 %程度であったとみなせた。

#### 5. 諸要因と相対照度間の回帰式

本章では、次章で述べる群落葉層内光量推定モデルの構成要素の1つである諸要因と相対照度間の回帰

式を定めた。後述するように、とくに葉長・葉幅 の回帰式には季節差があるので、厳密にはここで 求めた式は8月における式である。光量推定モデ ルのパラメーターには層の相対照度を用いてい る。そのため、幹・枝量は層照度に対して直接的 因果関係を持たないが、*S*<sub>5</sub>、*S*<sub>b</sub>の垂直変化も層 照度に対応づけた。すなわち、この2つの回帰式 については、単に層照度からの推定式と考えた。 なお、回帰式を定めるについては、一般的に使用 できる回帰式に近づけるため、異常観測値の棄却 を行った。

Table 8. 葉傾角測定値における変動係数 Coefficient of variation for *I*.

樹 Species	重	範 囲 Range	平 均 Mean
エゴノキ St	yrax	0.139~0.599	0,283
トウカエデ A	cer	0.065~0.230	0.157
シラカンバ Be	etula	0.041~0.226	0.155
コナラ Qi	uercus	0.204~0.308	0.258
クヌギQ	act.	0.371~0.491	0.399
ブ ナ Fa	igus	0.101~0.255	0,209
ハンノキ A	lnus	0.141~0.462	0.325
エノ キ Ce	eltis	0.256~0.492	0.354

5-1 葉 傾 角

まず,平均葉傾角  $L_i$ 算出のもとになった個葉の傾角測定値 I における変異程度を知るため、樹種ごとに 3 個体を 一括して 変動係数 を求めた。 層ごとに 算出した 係数値の うちの 最小値・最大値・平均値を Table 8 に示すが,変動係数は 0.04~0.60 の範囲と比較的大きい値を示した。

5-1-1 頻度分布

つぎに、 Iの頻度構成を調べた。コナラ模型林の場合、 個体ごとに求めた Iの相対頻度分布は、 Fig. 10 に個体 No. 1 の例を示すとおり、いずれの個体においてもいわゆる連山型の傾向であった。この原因 は、コナラ模型林では比較的長く夏期まで上長生長が継続したことから、下記の諸現象によるものと推察 された。

群落の上長生長が継続すると、上長生長は枝の伸長と新葉の展開を伴うため、群落の上・中層では若齢 葉の構成比が高くなる。そして、上長生長は段階的に起こるため、新葉は出葉順にグループを形成するこ とになる。一方、上長生長に伴って個々の層の照度は順次低下する<sup>16)</sup>。この際、葉傾角には照度の変化に 追従する動的平衡現象<sup>20)</sup>があるため、葉の傾きも順次変化する。すなわち、葉傾角値は出葉順のグループ に分離すると同時に、おのおのが経時的変化を示す。これが、連山型の分布傾向が出現し、おのおのの山 の位置が層位によって異なる原因と考えられた。

しかし、コナラ模型林の場合においても、個体 No. 1~3 の測定値を一括した相対頻度分布は Fig. 11 のとおりで、ほぼ正規分布型として扱える程度の傾向となった。なお、 1980年に測定した樹高 8 m のコ ナラ林の葉傾角頻度分布は、すべての個体・層位において正規分布型<sup>23)</sup>であった。一方、変動係数が最大 であったクヌギ模型林における 相対頻度分布は Fig. 12 のとおりで、各層ともおおむね正規分布型であ った。さらに、ハンノキ林における相対頻度分布は Fig. 13 のとおり明確な正規分布型を示した。

以上のように、個々の葉傾角値には変異が大きいが、頻度分布は一般に正規分布型とみなせた。したが って、測定値 *I* を平均値によって総括してよいと判断した。

5-1-2 回 帰 式

例えば、 シラカンバ模型林における 層ごとの平均葉傾角と 相対照度の関係は、 Fig. 14 に個体 No. 3 を白丸印で、個体 No. 4 を三角印で表して示したとおり、 おのおのが片対数軸上の直線関係となり、 両者は平行的に分離している。このことは、他のすべての樹種において同様であった。すなわち、既報のシ

ラカンバ林<sup>17)18)</sup>・ブナ林<sup>21)</sup>と同様に,葉傾角の照度に対する変化傾向は片対数軸上の直線式で近似でき, 個体差は y 切片に表れるといえる。

したがって、回帰式決定は3個体についてのIの平均値を層の葉傾角 $L_i$ とし、層照度に対比させて最小二乗法を用いて行ったが、一部に異常値を棄却したため2個体のIから $L_i$ を求めた層もある。回帰式決定の結果は Table 9 のとおりで、どの樹種においても分散分析によって検定した回帰式の有意性は高い水準を示した。また、回帰関係の1例は Fig. 15 のとおりである。

5-1-3 考 察

Fig. 15 に示した直線の傾きは、両樹種とも Fig. 14 のシラカンパ模型林における 直線の傾きと反対 の傾向であった。この原因は、葉傾角の照度反応が樹種により異なるためで、シラカンパ葉は群落表面で は下垂しているが、層位の低下につれて起こる照度の低下に伴い、順次水平に近づく。この傾向はトウカ エデにおいても同様であった。一方、他の樹種は Fig. 15 のハンノキ・ブナの例と同様、群落表面の直立





Relative frequency distribution of I of the No. 1 plant in the *Quercus* stand, for a case.









葉が層照度の低下によって水平に近づく。このように,葉の動きは反対であるが,群落内の光伝達体制お よび葉の光利用体制からみると同じことである<sup>21)</sup>。

## 5-2 葉長・葉幅

5-2-1 頻度分布および回帰式

樹種・層位ごとに求めた葉長 L の変動係数は, Table 10 に示すようにかなり大きく, 葉傾角における







と同程度かそれ以上であった。 葉幅 W において も全く同様であった。しかし、L の相対頻度分布 は、Fig. 16 にシラカンバ模型林の場合を例示す るとおり、正規分布型であった。 葉幅についても 正規分布型であった。したがって、既報のシラカ ンバ<sup>17)</sup>・ブナ<sup>21)</sup>・コナラ<sup>23)</sup>林の場合と同様に、葉 長・葉幅ともに平均値をもって代表値としてよい と判断された。

一方,葉長の存在範囲はブナ模型林の場合,最 小値3cm,最大値6cmと,既報のブナ模型林<sup>n)</sup> における値と同じである。シラカンバ模型林につ いては,存在範囲が3~11cmと,既報の例<sup>n)</sup>の 5~9cmよりやや広かった。これらから,使用 した模型林には,なんら特殊な条件などはなかっ たといえよう。

つぎに回帰関係を調べた。葉長・葉幅と層の相 対照度間の回帰関係は、Fig. 17・18 に例示した とおり、片対数軸上で直線的な傾向を示す。ただ し、葉長・葉幅には個葉差が大きいため、個体差 による回帰線の分離は 認められ なかった。 そこ で、最小二乗法により回帰式を当てはめた。結果 は、葉長  $L_l$  の場合を Table 11 に、葉幅  $L_w$  の 場合を Table 12 に示すとおり、回帰式の有意性





- 64 -

5-2-2 考

Fig. 17 にブナおよびシラカンバの例を示すように, 照度の低下に伴い葉長が長くなる樹種と短かくなる樹種とがある。あるいは, Table 11 にかかげるとおり, 照度の影響を受けず葉長が一定のエノキのよ

うな例もある。これらのことは、葉幅においても 全く同様に認められた。そして、葉長・葉幅の照 度反応が樹種により異なる原因について、つぎの ように推論された。

察

上層葉は厚い<sup>81)110)250)261)</sup>ので,葉の内部表面積 が大きい<sup>323)、225)</sup>ことにより,水分の移動速度が早 い<sup>69)79)</sup>。あわせて,気孔密度が高い<sup>46)59)150)188)の で蒸散抵抗が低い<sup>34)45)46)165)222)235)</sup>ことにより,光 合成速度が高い<sup>187)332)</sup>。すなわち,上層は光強度 が高く葉齢も若いことによって,群落光合成上重 要な層位<sup>148)181)</sup>といえる。しかし,一方で上層の</sup>



Regressive relations between  $L_i$  and RLI.

Table	9.	葉	傾	角	F	相	対	照	度	間	の	回	帰	芁
	Re	egre	essi	ons	be	etw	een	$L_{t}$	, ai	nd	RL	I.		

	種 ies	回 帰 式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$L_i = -13.344 \log \text{RLI} + 113.585$	0.1%
トウカエデ	Acer	$L_i = 14.849 \log \text{RLI} + 133.072$	0.1%
シラカンバ	Betula	$L_i = 13.677 \log \text{RLI} + 128.201$	0.1%
コナラ	Quercus	$L_i = -5.641 \log \text{RLI} + 68.217$	5%
クヌギ	Q. act.	$L_i = -13.145 \log \text{RLI} + 86.126$	2.5%
ブナ	Fagus	$L_i = -10.884 \log \text{RLI} + 100.560$	1%
ハンノキ	Alnus	$L_i = -8.261 \log \text{RLI} + 65.182$	0.1%
エノキ	Celtis	$L_i = -21.135 \log \text{RLI} + 110.386$	0.1%

Table 10. 葉長および葉幅測定値における変動係数 Coefficient of variation for *L* and *W*.

—————————————————————————————————————	葉長	L	葉幅	W
樹 楻 Species	範 囲 Range	平 均 Mean	範 囲 Range	平 均 Mean
エノキ Celtis	0.249~0.390	0,325	0.268~0.449	0.363
ハンノキ Alnus	0.209~0.347	0.260	0,210~0.356	0,266
コナラ Quercus	0.090~0.445	0.303	0.104~0.524	0.340
トウカエデ Acer	0.263~0.550	0.357	0,254~0,721	0.394
ブ ナ Fagus	0.100~0.355	0.226	0.178~0.394	0.265
シラカンバ Betula	0.103~0.345	0,218	0.145~0.370	0.254
クヌギ Q. act.	0.221~0.789	0.657	0.222~0.421	0.276
エゴノキ Styrax	0, 156~0, 439	0.268	0,221~0,353	0.268

- 65 -

## 林業試験場研究報告 第 339 号

	Regressions between $L_l$ and RLI.	
種 Species	回   帰   式 Regressions	有意水準 Sig. level
+ Styrax	$L_l = 0.397 \log \text{RLI} + 4.434$	10%

Table 11. 葉長と相対照度間の回帰式

樹 種 Species		回  帰  式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$L_l = 0.397 \log \text{RLI} + 4.434$	10%
トウカエデ	Acer	$L_l = 0.544 \log \text{RLI} + 3.013$	0.1%
シラカンバ	Betula	$L_l = 1.267 \log \text{RLI} + 6.833$	0.1%
コナラ	Quercus	$L_l = 0.605 \log \text{RLI} + 6.437$	2.5%
クヌギ	Q. act.	$L_l = -0.841 \log \text{RLI} + 11.268$	1%
ブナ	Fagus	$L_l = -1.699 \log \text{RLI} + 7.658$	0.1%
ハンノキ	Alnus	$L_l = 2.234 \log \text{RLI} + 6.940$	0.1%
エノキ	Celtis	$L_l = 0.000 \log \text{RLI} + 4.213$	not sig.



葉長 Li(cm)

Fig. 16. シラカンバ模型林における葉長の頻度分布 Relative frequency distribution of L in the Betula stand.

- 66 -

## 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究(荒木)

# Table 12. 葉幅と相対照度間の回帰式 Regressions between L<sub>w</sub> and RLI.

樹 Speci	 es	回   帰   式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$L_w = 0.338 \log \text{RLI} + 2.384$	0.5%
トウカエデ	Acer	$L_w = 0.851 \log \text{RLI} + 3.188$	0.1%
シラカンバ	Betula	$L_w = 1.308 \log \text{RLI} + 5.485$	0.1%
コナラ	Quercus	$L_w = 0.150 \log \text{RLI} + 2.557$	20%
クヌギ	Q. act.	$L_w = -0.229 \log \text{RLI} + 3.383$	not sig.
ブナ	Fagus	$L_w = -0.225 \log \text{RLI} + 2.877$	20%
ハンノキ	Alnus	$L_w = 1.007 \log \text{RLI} + 2.898$	0.1%
エノキ	Celtis	$L_w = 0.000 \log \text{RLI} + 2.147$	not sig.
		1	1



Fig. 17. 葉長と相対照度間の回帰関係 Regressive relations between L<sub>l</sub> and RLI.



Regressive relations between  $L_w$  and RLI.

葉は直立あるいは下垂しているため,光合成に有効な葉面積量の低下を起こしている。光合成上重要な層 位にもかかわらず層の有効葉面積量の低下が起こっていることは,考えにくいことである。

そこで、上記の考察を裏づけるため、「傾葉度」と「葉長増大度」を算出し相互に比較した結果、興味 深い現象が見い出された。傾葉度は、回帰式から求めた 100% 照度下の葉傾角値と 90° との差の絶対値と 定義し、葉の傾きの程度を樹種間で比較するために求めた。葉長増大度は回帰式から求めた 100% 照度下 の葉長と10% 照度下の葉長の比と定義し、100% 下の葉長が10% 下のそれより長くなる程度を樹種間で 比較するために求めた。樹種名: 傾葉度の順に示すと、トウカエデ:72.8°、シラカンバ:65.6°、ハン ノキ:41.3° であった。葉長増大度を上と同様に示すと、ハンノキ:1.24、シラカンバ:1.16、トウカエ デ:1.15 であった。序列こそ異なっているものの、傾葉度が高い樹種では葉長増大度も高いといってよ い。したがって、傾葉種の場合、上層の葉は傾角が大であるから葉面受光量が低下する<sup>7)123)134/157)179)</sup>た め、強光が回避できると同時に、下層への光伝達性が向上している。しかも、単葉の大きさが大きい<sup>53)</sup>こ とから、部分葉層あたりの光合成量の低下も回避できる<sup>234)</sup> ことになる。これらのことから、イネ科作 物<sup>9)216)</sup>や他の作物種<sup>133)139)</sup>における場合と同様、傾葉種は直射光利用型といえよう。

逆に、傾葉度が小さい3種は、エノキ:21.9°、ブナ:11.2°、エゴノキ:3.1°であり、葉長増大度が 小さい3種はエノキ:1.00、クヌギ:0.92、ブナ:0.71であった。すなわち、3樹種中2種が共通して いるので、この例においても、傾葉度と増大度は関連が深いといえよう。ただし、傾葉度が小さくとも、 層照度の低下に伴い葉がより水平に近づくことに変わりはない。また、増大度が1.0以下の値を示す樹種 においては、照度の増加に伴い葉長は短くなる。すなわち、傾葉度が小さく水平に近い葉を持つ種の上層 葉が小さいことは、光の伝達性の向上には有利なものの、その程度は葉を傾けることによるよりも低い。 したがって、水平葉種は散光利用型といえよう。

以上のことから,適応現象には葉傾角の変化など1次的に起こる適応と,さらに1次的適応の結果とし て起こる層の光合成量の低下など,一面で生ずる生産構造上の不合理性を補正するための,2次的な適応 とが存在する可能性があると考えられた。

#### 5-3 葉の光透過率

葉の光透過率は,前述のとおり 555 nm 光の透過率を光合成有効波長全域の代表値として用いた。3個体の各層位につき3枚ずつの葉を測定したので,各層9個の測定値がある。個体差および個葉差の程度は,各層について測定値の変動係数を求め,それを層位方向に平均した値がどの樹種においても24~30%程度であることから,葉傾角および葉長・葉幅の場合と同程度と判断された。したがって,9個の測定値



## 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究(荒木)

樹 Spec	種 ies	回	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$\log L_{tr} = -0.177 \log \text{RLI} + 0.988$	0.1%
トウカエデ	Acer	$\log L_{tr} = -0.046 \log \text{RLI} + 0.943$	10%
シラカンバ	Betula	$\log L_{tr} = -0.121 \log \text{RLI} + 1.021$	5%
コナラ	Quercus	$\log L_{tr} = -0.029 \log \text{RLI} + 0.911$	5% ,
クヌギ	Q. act.	$\log L_{tr} = -0.098 \log \text{RLI} + 1.051$	0.5%
ブナ	Fagus	$\log L_{tr} = -0.072 \log \text{RLI} + 0.955$	5%
ハンノキ	Alnus	$\log L_{tr} = -0.046 \log \text{RLI} + 0.836$	20%
エノキ	Celtis	$\log L_{tr} = -0.155 \log \text{RLI} + 1.175$	20%

Table 13. 葉の光透過率と相対照度間の回帰式 Regressions between L<sub>tr</sub> and RLI.

を平均して各層の光透過率値 Lir とした。

層ごとの *L*<sub>tr</sub> と相対照度の回帰関係は、1例を Fig. 19 に示したとおり、両対数直線式で近似できる。どの樹種においても上層で変異が大きいが、原因は以下のとおりと考えられた。

ハンノキ葉の場合,葉の光透過率は葉齢の増加に伴い急激に低下する<sup>26)</sup>。したがって,一般に若齢では あるが葉齢構成に変異が大きい上層部において,葉の光透過率に変異が大きいのであろう。この影響によ り3樹種では有意性が低いが,*L*<sub>tr</sub>と相対照度の間においても回帰式が成立することは Table 13 のとお り明らかである。

5-4 層内葉面積

5-4-1 垂直分布

葉面積の垂直分布は、一般に中~下層において最大値を示す。そして、最大葉量保有層より上方に向っ て層位が隔たるにつれ漸減し、下方に向っては急減する。一方、群落内照度は一般に上層から下層に向う 一様な減少傾向を示す。このため、層の葉面積 La と相対照度の関係は、クヌギおよびシラカンバ模型林 の例を Fig. 20・21 に示すとおり、上層から最大葉量保有層までは普通軸上の直線、あるいは放物線様 の傾向となる。そして、最大葉量保有層以下の部分においては勾配が急な直線関係となる。このことは、 他の6 樹種の模型林についても同様であった。

最大葉量保有層以上の層位において,各層の葉量と照度間に対応関係があることを直接的に説明した報 文はない。しかし, 庇陰下の模型林の葉量が, 与えられた庇陰の程度と明確な対応関係を有する<sup>19)</sup>こと は,上記の対応関係を間接的に説明したものといえよう。すなわち,林冠上に庇陰ネットをかけて庇陰程 度を調節した実験から,ネットと葉層の類似性が十分に成立することが指適されている<sup>19)</sup>。したがって, ネットによって与えられた庇陰程度が上層の葉層によって発生した照度の低下程度と同じと考えれば,上 記の対応関係は明確であることが理解できる。

つぎに、L<sub>a</sub>と相対照度の関係が直線から直線へ、あるいは曲線から直線へ転向する層、すなわち最大 葉量保有層の共通的性質を調べた。

第1の共通的性質は,最大葉量保有層において各林分中の最小の *Ts* 値が出現することである。例外は シラカンバおよびハンノキ模型林の2例であるが,両例とも最大葉量保有層付近における葉量変化がきわ めて漸変的であるため,層位間 *Ts* 値の序列が乱れたのであろう。

第2の共通的性質は、以下のとおり最大葉量保有層が生産構造上一定の意味を持つことである。各模型

- 69 -





林について,下式に示すとおりの下層葉率を定義 し,計算した。

下層葉率(%)=

最大葉量保有層を含みそれ以 下の層の合計葉面積(cm<sup>2</sup>) 葉面積の全層合計値(cm<sup>2</sup>)

×100·····(12)

この値は樹種により変動するが,各模型林の葉面

(f<sup>E</sup>L2) (f<sup>E</sup>U) 





Fig. 22. 下層葉率と林分の葉面積比の関係 Relation between distribution rate of  $L_a$  and LAI.

注) 下層葉率は (12) 式参照 Note: Distribution rate of  $L_a = (\text{total leaf area} of lower strata than the stratum having the maximum <math>L_a)/(\text{total leaf area of all the strata})$ 

積指数に対比すると, Fig. 22 のとおり例外はあるにせよ両者の関係が右下がりの曲線,あるいは直線で きわめて良く近似できることがわかった。このことは,葉量が多い林分ほど最大葉量保有層の位置が相対 的に低くなることを意味するので,生産構造上合理的な現象といえよう。

5-4-2 最大葉量保有層の推定

以上のように、最大葉量保有層には各樹種の模型林に共通する性質があり、生産構造上一定の意義があることもわかった。そして、最大葉量保有層を境にして La と相対照度の回帰式が変化するので、この層の出現条件を明らかにする必要がある。 La と相対照度間の回帰式も他の回帰式と同様、光量推定モデル

に組み込まれるものであるため、出現条件も光量推定モデルに組み込める形である必要がある。

ここでは、暫定的に以下のように決めた。最大量保有層の相対照度値は模型林により異なっているが、 5 林分における 最大葉量保有層は、相対照度 23.5% を下回った 最初の層位に出現することがわかった。 3 林分が例外となったのは、最大葉量保有層付近の葉量変化が漸増的だからであるが、うち2 林分では漸 増し始める層の照度が 23.5% 以下であった。

ただし,最大葉量保有層の出現が一定の照度値に対応することは,前述の庇陰下個体群の葉量変化<sup>19)</sup>から推察できるが,その照度値は樹種により異なる可能性がある。また,層深度を浅く設定した測定から精密な値が得られる可能性もある。さらに大胆にいえば,以下の推論が引き出せる。すなわち,葉群の存在様式が光の伝達性および光の吸収の両者に対応した体制から,光の吸収のみに対応した体制に転化する照度条件というものが存在するのかもしれない。いずれにせよ,現在これに関する資料がないため暫定的に,ここでは照度20%をもって最大葉量保有層が出現するものとみなした。

5-4-3 回 帰 式

部分葉層内葉面積,すなわち箱中の葉の合計面積と層の相対照度間の回帰式は,前述の考察結果に従っ て,各樹種とも20%以上の範囲を代表する直線式あるいは放物線式とそれ以下の範囲を代表する直線式 の2つとした。一方,後述する光量推定モデルは,上層より順に推定計算を進めるよう作成されているた め,下層ほど誤差が累積する。そして,前述のように部分葉層の光透過率に与える葉量の影響はきわめて 大きい。したがって, *La*と相対照度間の関係に対する回帰式の当てはめは,とくに上層における適合性 を重視する必要がある。

このため、相対照度 20% 以上の層位に関しては、 8 樹種中 4 樹種について  $L_a$  および相対照度 RLI を Table 14 の注記のように座標変換を行った値に対して放物線を当てはめた。 シラカンバ模型林について

樹 種 Species		回  帰  式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$L_a^{\frac{1}{4}} = 0.166 X^2 + 2.320 X + 11.131$	0.1%
		$L_{a'} = 725.493 \text{ RLI} + 669.041$	
トウカエデ	Acer	$L_a = -124.136 \text{ RLI} + 13606.484$	1%
		$L_{a'} = $ "	
シラカンバ	Betula	$L_a^{\frac{1}{2}} = 15.922 X + 105.211$	0.1%
		$L_{a'} = 523.749 \text{ RLI} + 550.726$	
コナラ	Quercus	$L_a^{\frac{1}{4}} = 0.140 X^2 + 2.150 X + 11.434$	0.1%
		$L_a' = 625,000 \text{ RLI} + 4420.000$	
クヌギ	Q. act.	$L_a = -238.509 \text{ RLI} + 24563.475$	0.5%
		$L_{a'} = 991.680 \text{ RLI} - 40.300$	
ブナ	Fagus	$L_a^{\ddagger} = 0.281 X^2 + 2.605 X + 10.200$	10%
		$L_a' = 277.327 \text{ RLI} + 5204.66$	
ハンノキ	Alnus	$L_a = -161.596 \text{ RLI} + 17338.337$	0.5%
		$L_{a'} = 713.560 \text{ RLI} - 164.870$	
エノキ	Celtis	$L_a^{\hat{\tau}} = 0.168 X^2 + 1.878 X + 10.110$	2.5%
		$L_a^{\hat{\tau}} = $ "	

Table 14. 層の葉面積と相対照度間の回帰式 Regressions between L<sub>a</sub> and RLI.

Note :  $X = \log (\cos (\text{RLI} - 10.01))^2$ 

は、上記の座標変換を行った値に対して直線式を当てはめた。残りの3樹種であるトウカエデ・クヌギ・ ハンノキの各模型林については、 *La* と RLI に対して普通軸上の直線式を当てはめた。これらの 結果、 Table 14 のように回帰式の有意性は高い水準に達した。 ただし、この変換法は試行錯誤の結果から得た 経験的なもので、理論的なものではない。同様に RLI-10.01 についても数値処理上の都合より決めたも のにすぎない。変換法の確定については回帰関係の集積を待つ必要がある。

一方,相対照度 19.9% 以下の範囲については,エノキ林を除きどの模型林にも,L<sub>a</sub> と RLI に対して 普通軸上の直線式を当てはめた。そして,これらの直線式は相対照度 20% において 上~中層を代表する 回帰式と交わるように係数を定めた。したがって,どの模型林における回帰式にも有意性が認められなか った。ただし,エノキ模型林については全層1つの回帰式を適用した。

以上のように定めた回帰式の適合性は, Fig. 20・21 のとおり相対照度 20%付近において劣っている。 したがって,葉面積の推定誤差がかなりの量になった。これを回避するには,回帰式の転向点照度に各林 分の固有値を与えるとよいが,資料不足によって現在では不可能であるため,このままとした。

5-5 幹による遮光面積

5-5-1 回 帰 式

葉層内各層位の底面上における幹の断面積合計値 S. は,上層から下層に向う漸増傾向を示す。そして, この増加傾向と上層から下層に向って漸減する層照度の間には,直接的な因果関係はない。しかし, Fig. 23 に例示するとおり, どの樹種においても両者の間には明確な対応関係があることがわかった。そこ で,片対数直線式を当てはめたところ, Table 15 のとおりどの模型林においても回帰式の有意性はきわ


### 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究(荒木)

樹 種 Species	回 帰 式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ Styre	$S_s = -5.195 \log \text{RLI} + 10.710$	0.1%
トウカエデ Acer	$S_s = -4.451 \log \text{RLI} + 8.902$	0.1%
シラカンバ Betu	$S_s = -6.717 \log \text{RLI} + 13.838$	0.1%
コナラ Quer	cus $S_s = -6.239 \log \text{RLI} + 13.922$	0.1%
$j x \neq Q.a$	$S_s = -6.106 \log \text{RLI} + 12.855$	0.1%
ブ ナ Fagu	s $S_s = -12.658 \log \text{RLI} + 25.493$	0.1%
ハンノキ Alm	$S_{s} = -7.636 \log \text{RLI} + 15.272$	0.1%
エノキ Celti	$S_s = -8.016 \log \text{RLI} + 16.032$	0.1%

# Table 15. 層の幹断面積合計値と相対照度間の回帰式 Regressions between S<sub>s</sub> and RLI.

めて高い水準に達した。

5-5-2 考 察

S. には層の相対照度と直接的な因果関係がないにもかかわらず,回帰式の有意性がきわめて高いことの原因は,以下のように考えられた。まず,枝量から順に述べるが,枝量においても照度との間に直接的な因果関係はない。しかし,枝によって空間中に支持され散在している葉は,林分に保有可能な量が樹種 群ごとにほぼ一定である<sup>118/200211)</sup>。このため,群落の上長生長,すなわち葉層の上方への移動<sup>310</sup>に伴い, 最上部層において枝の新出,上部層において枝の増量,下部層において枝の枯死が起こる。すなわち,各 層位における照度は主に葉量によって規定されること,および枝は葉の支持体であるため枝量と葉量の間 には一定の量的関係があることから,枝量も層の照度に対して間接的な因果関係を有していることが理解 できる。

ところで,枝量は上層から中層に向って漸増するが,パイプモデル<sup>202)208)</sup>で表わされるように,幹は各 枝から転流する同化産物の量に比例して順次太くなる。

すなわち,各層の底面上における幹断面積合計値と層照度との間には,葉・枝を中間項においた間接的 対応関係があるといえよう。換言すれば,葉層中の垂直方向の位置的条件は相対照度でよく代表できると もいえよう。

### 5-6 枝による遮光面積

5-6-1 垂直変化および回帰式

S<sub>b</sub>, すなわち層ごとの枝の垂直投影面積の 合計値と相対照度間の 回帰関係は, Fig. 24 に 例示したと おり, 各樹種とも普通軸上の右下がりの直線で表されるが, 低照度域では逆に右上がりの傾向に転ずる。 すなわち, S<sub>b</sub> の最大値が下層に出現するが, 最大値を示す層位が最大葉量保有層と合致する例がエゴノ キ模型林であった。トウカエデなど4 樹種の模型林では,最大葉量保有層の1層下の層位に S<sub>b</sub> の最大値 が出現した。他の模型林においては, 2層下に出現した。これら, S<sub>b</sub> の最大値層と最大葉量保有層の層 位がずれることの原因は後述する。

いずれにしても、*S*<sub>0</sub>の最大値は総じて最大葉量保有層より1つ下の層に出現するとみてよい。前述の ように最大葉量保有層は、平均的指標として、相対照度23.5%を下回った最初の層に出現するとしたの で、さらにその1つ下の層位における照度値を調べた。この値は、1つの例外を除いて10%以下であっ

— 73 —

林業試験場研究報告 第 339 号



た。逆に、この層以上の層で10%以下の照度が出現する例も2つにとどまった。したがって、Sbの最大値は層照度が10%を下回った最初の層に出現するものとみなした。

以上のことから、相対照度が10%以上および以下の範囲に分け、おのおのに普通軸上の直線式を当ては めた。ただし、エノキ模型林については、枝量が増加傾向から減少傾向に転向する点付近における変化が 漸変的であるため、全照度域を通じて1つの放物線式を当てはめた。最小二乗法による係数算出の結果は Table 16 のとおりで、どの樹種においても100~10% 照度域の回帰式はきわめて高い水準で有意であっ た。

## 5-6-2 考 察

群落の上長生長に伴い、樹冠層が上方に移動する<sup>21)</sup>過程の詳細を追跡すると同時に、Sb が最大値を示

#### 落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究(荒木)

樹 Specie	種 ss	回   帰   式 Regressions	有意水準 Sig. level
エゴノキ	Styrax	$S_b = -4.170 \text{ RLI} + 426.301$	0.1%
		$S_b' = 24.767 \text{ RLI} + 136.928$	
トウカエデ	Acer	$S_b = -4.686 \text{ RLI} + 481.628$	0.1%
		$S_b' = 38.865 \text{ RLI} + 46.114$	
シラカンバ	Betula	$S_b = -9.275 \text{ RLI} + 1051.405$	0.1%
		$S_b' = 37.753 \text{ RLI} + 581.124$	10%
コナラ	Quercus	$S_b = -11.401 \text{ RLI} + 1178.903$	0.1%
		$S_b' = 67.857 \text{ RLI} + 385.429$	
クヌギ	Q. act.	$S_b = -6.001 \text{ RLI} + 672.010$	0.1%
		$S_b' = 39.783 \text{ RLI} + 214.176$	
ブナ	Fagus	$S_b = -3.751 \text{ RLI} + 378.035$	0.1%
		$S_b' = 43.565 \text{ RLI} - 95.127$	
ハンノキ	Alnus	$S_b = -3.734 \text{ RLI} + 380.023$	0.1%
		$S_b' = 25.742 \text{ RLI} + 85.265$	
エノキ	Celtis	$S_b = -0.151 \text{ RLI}^2 + 15.637 \text{ RLI} - 31.732$	0.5%

## Table 16. 層の枝投影面積合計値と相対照度間の回帰式 Regressions between S<sub>b</sub> and RLI.

す層位は最大葉量保有層より1つ程度下に出現する原因を考察した。すなわち,ハンノキ模型林は81年 6~11月の間に5回の林分サンプリングを行ったので,その生産構造に現れる季節変化を調べた。

まず, Fig. 25 から9月までは枝が最下層にも存在したが,以後は存在していないことがわかる。つ ぎに、枝現存量の季節的消長は6・7・9・10・11月の順に、92・88・216・211・167 (g/m<sup>3</sup>) であった。 すなわち、枝量は夏期から秋期に急増し、9~10月の約1か月間値が安定していた。この9・10月につ いては、下記のように興味深い現象がみられた。この間に平均20cmの上長生長があるにもかかわら ず、また、林分サンプリングは破壊調査であるため、模型林内で各期のサンプル位置を変えているにもか かわらず、上記のように枝重現存量が近似している。さらに、枝重の各層位への配分率を、上層から順に 9月:10月と併記して示すと、1.9:1.3、6.5:6.0、11.8:11.9、16.1:16.2、18.1:17.8、15.6: 17.4、14.9:14.5、10.9:10.4、4.1:4.5 (%) となり配分率は、両期でほぼ等しいといってよい。

一方,上記のことは葉量についても同様である。9月と10月における葉量の配分比を上記の例と同じ 記載法によって示すと、0.3:1.6、7.7:7.0、18.8:14.8、30.4:25.2、24.8:27.2、12.0:17.7、4.5 :5.1、1.4:1.1(%)となり、きわめて近似していることがわかった。対比した配分率は、枝量・葉量 の両者とも、上から数えた層位数が同じ層におけるものである。しかし、この期間の上長生長によって、 た層位の絶対的位置、すなわち地上高は1層位異なっているのである。したがって、枝・葉は葉層が完成 した夏期以後は、きわめて似かよった垂直分布構造を保ちつつ上方に移動する、といってよい。

つぎに、最大葉量保有層と S<sub>b</sub> の最大値が出現する層位のずれについて考えるが、まず後述する葉の消 長の概略を述べる。葉量は春の開葉後急増し、その後、過剰分が枯死脱落するに至る期間、換言すれば過 剰葉の自己形成による過度に暗い光環境に葉層が耐えられる期間は、約0.5か月<sup>160</sup>~1か月<sup>2011</sup>である。 一方、ハンノキ模型林の場合、枝量の減少は前述のように10月~11月にかけて起こるので、過剰の枝量 が存在する期間は1.5か月~2か月である。枝が葉より長い期間暗い光環境下に生存する理由は、以下の とおりと考えられる。特定の枝を考えると、まず層の照度が葉の光補償点を下回ることにより、層内の保 有葉量が減少する。すると、層内照度が増加するので、残存葉は生存を続ける。そして、残存葉の純同化 産物の合計量がその枝の呼吸消費量を下回るようになるまで、換言すれば林分の上長生長によってその層 の照度がさらに低下するまでは、枝の生存の可能性は高い。すなわち、葉の存続は光条件によって直接的 に規定されるが、枝の存続と光強度の関係は間接的であるといえる。これが、*S*bの最大値が出現する層 位が最大葉量保有層より一般に下位であることの原因である。

#### 6. 群落葉層内光量推定モデル

#### 6-1 モデルの構成

このモデルは、第5章で定めた回帰式群によって葉群諸要因の値を推定すること、および第3・4章で 定義・検証したサブモデルによって、部分葉層の光透過率を推定することから構成されている。モデルに おける推定の過程をフローチャートで示すと Fig. 26 のとおりである。まず、群落上の相対照度は 100% であるため、第1層を照射する照度は 100% である。ここで、葉群諸要因が照度に対しておのおの反応す る様式を定式化したものである回帰式群によって、第1層内の各要因の値を推定する。これらの値の総合 的影響によって第1層の光透過率  $T_s$  が決まるが、この総合的影響を解明し推定計算を可能にしたものが、 サブモデルである。仮に第1層の推定透過率  $T_s'$  が 0.9 であったとすれば、第1層の底面に到達する光の 強度は、相対照度 100% の 0.9 に相当するので、相対照度 90% となる。 つぎに、推定計算を続行するか 否か、あるいは推定された照度条件下に葉が生存できるか否かを判断する。判断基準の定めかたには、葉 の生存の限界条件として後述するとおり各種の方法がある。しかし、この場合の相対照度 90% は、限界 条件をどう設定しようとも、それよりはるかに明るいので、モデル計算における処理の流れは上部のコネ クターに戻る。

第1層の底面は第2層の上面と同一の面であるため、第2層が受ける照度は90%となる。第2層の葉 群諸要因は相対照度90%に対応した値をとるため、その $T_{s'}$ は第1層の値とは異なる。この値を仮に 0.8とすると、第2層底面における相対照度は、90%の0.8が到達することから、72%となる。以下同 様に処理の流れは、限界条件との比較、コネクターに戻る、次の葉層条件の推定、透過率の評価、層の底 面における照度の推定、の頃にループを循環する。

6-2 モデルの検証

6-2-1 推定精度

このモデルによって,各層位の相対照度を推定し,その精度を調べた。すなわち,(2)・(3)式で示 されたサブモデルおよび Table 9~16 の間で示された7種の回帰式群を用い,Fig. 26 に示された計算 手順に従って,各樹種の林分における相対照度の垂直変化をシミュレートさせた。ただし,葉の生存の限 界条件の理論的な設定法は各種あるが,現在時点で使用可能な方法はないので,ここでは現実の模型林に 設定した層数による方法を用いた。すなわち,仮にある模型林の葉層深が120 cm であったとすれば,第 6層の底面以下には葉が生存していないのであるから,6個の層について $T_{s'}$ を推定した時点で,換言 すれば推定された葉層深合計値が120 cm になった時点で,計算の続行を中断させた。

シミュレーションの結果を実測値に対比させて Fig. 27・28 に示した。 このモデルの場合, 各層の照 度の推定は Fig. 26 のとおり逐次計算で行うため, 下層ほど誤差が累積する。 それにもかかわらず, ブ



Fig. 26. 光強度推定モデルにおける推定計算のフロー Flow chart of "Light intensity estimation model".



Simulated results of RLI by the model.

# Table 17. 実測・推定相対照度間の相関係 数によるモデルの推定精度 Accuracy of the model shown by correlation coefficients between estimated and measured RLI.

一 樹 Spec	種 ies	相関係数 r	有意水準 Sig. level
トウカエデ	Acer	0.913	(%) 0, 1
ブ ナ	Fagus	0.997	0.1
ハンノキ	Alnus	0.947	0.5
シラカンバ	Betula	0.986	0.1
コナラ	Quercus	0.975	0.1
クヌギ	Q. act.	0.987	0.1
エゴノキ	Styrax	0.988	0.1
エノキ	Celtis	0.981	0.1
			·

ナ模型林においては、実測相対照度と推定相対照 度との差が10%以上になる層はなかった。シラ カンバ・クヌギ・エゴノキの各模型林において は、差10%以上の層数は各1であった。したが って、これらは高精度の推定が行われたといえよ う。コナラ林では差が10%以上の層数が2で、 エノキ・ハンノキ林では3つであった。推定精度 が最も低いトウカエデ林においては6層あった。

推定精度を全層位を通じて総括するため,実測 照度と推定照度との間の相関係数を計算した。結 果は Table 17 のとおり,どの樹種においても相 関係数はきわめて高い水準の有意性を示すことが わかった。

- 78 -



Simulated results of RLI by the model.

6-2-2 林分葉面積

このモデルの特徴として,層ごとの葉群諸 要因の値が推定できるが,葉面積はとくに重 要であるため,ここで葉面積値の推定精度に ついて検討した。モデルによって推定した各 層の葉面積値を合計して林分葉面積の推定値 とし,実測値に対比させた。その結果は Fig. 29 のとおりで,過少推定が行われた模型林 が多い。

このことの原因解明のため、各層の Laを Table 14 に示した回帰式から 推定した場合 と、隣合う2点におのおの直線を引いて求め た、いわば折れ線式から推定した場合との差





を計算した。この差はどの模型林についても、照度 20%以下の層において大きく、以上の部分で小さかった。そして、差の合計値を回帰式から求めた林分葉面積推定値に加算したところ、得られた値は実測値 にきわめて近くなった。したがって、過少推定は、照度 20%以下における回帰式の適合性が不十分なこ とに起因するといえよう。

しかし, L<sub>a</sub> と層照度に関する対応関係を調べた例が他に皆無な現在,両者の間の回帰式は確定できな いので,現段階にあっては林分葉面積が一般に過少推定にはなるが,暫定的に Table 14 に示した回帰式 を使用することにした。

6-2-3 他の要因の推定精度

モデルによる林内照度のシミュレーションの際、前述の各層の葉面積値のほかに、各要因の値も推定で きる。例えば、ブナ模型林の第1層における推定値は $L_i'$ :79.1°, $L_i'$ :4.26 cm, $L_w'$ :2.43 cm, $L_{tr}'$ :6.47% と推定された。Table 5 と比較すると、葉傾角には約2°の、葉長には約5 mmの、葉幅には 約2 mmの、そして葉の光透過率には約8%の誤差が、おのおのあったことがわかる。

このような実測値と推定値の差異の程度を各樹種・各要因ともに統一的に表現するため、下式に示す相対変異 (*RD*)を用いた。

$$RD(\%) = \frac{|実 週値 - 推定値|}{(実 週値 + 推定値)/2} \times 100$$
 (13)

おのおのの樹種・要因・層ごとに, RD を求めた結果のうち, 層位間の最大値・最小値・平均値を Table 18 に示した。光透過率の RD はどの樹種においても大きいが,原因は前述したように上層部にお いては透過率の高い若齢葉が多いため,回帰式の適合が不十分なことにある。 RD の最大値は全体的に 高いが,実測値として異常観測値を 棄却していない平均値を用いたからである。各樹種ごとの RD の平 均値をさらに平均値によって 総括した値から判断すると,推定精度が最も高かった 要因は葉傾角であっ た。この場合, RD の平均値は 8.3% であるから,平均的な葉傾角値である 90°を用いて実測値・推定値 間の差異を復元すると,推定誤差は平均 6° とみなされた。この方法によって復元した推定誤差は,葉長 の場合 6 mm 程度,葉幅の場合 4 mm 程度とみなされた。光透過率における RD が最も高い値を示した が,光透過率値は絶対値が小さいため,平均的な推定誤差は 1.5% にとどまった。

Table 18. 相対変異による各要因に関するモデルの推定精度 Accuracy of the model for the foliage-factors by the relative variation.

	推定葉傾角	推定葉傾角 L <sub>i</sub> '		推定葉長 L <sub>l</sub> '		推定葉幅 L <sub>w</sub> '		推定透過率 L <sub>tr</sub> '	
四          型 Species	範 囲 Range	平均 Mean	範 囲 Range	平均 Mean	範 囲 Range	平均 Mean	範 囲 Range	平均 Mean	
エノキ Celtis	37.1~9.3	18.9	10.5~0.7	3.7	10.6~ 0	4.4	51.7~0.4	27.6	
エゴノキ Styrax	43.1~7.6	16.7	83,1~1,6	21.1	80.5~2.8	19.2	53.2~4.7	21.3	
ブ ナ Fagus	11.7~2.4	5.4	25.4~1.0	8.6	9.9~2.0	8.0	4.4~2.2	3.1	
コナラ Querca	<i>is</i> 17.5~0.8	8.5	17.7~0.7	8.7	17.2~ 0	8.7	22.1~0.3	8.9	
トウカエデ Acer	37.1~ 0	12.0	34.5~4.1	14.8	49.5~1.7	23, 2	49.3~4.3	17.3	
ハンノキ Alnus	16.5~0.2	6.9	57.8~2.0	14.7	41.9~3.4	16.0	78.9~0.5	28.4	
クヌギ Q. act	17.1~3.7	9.6	12.3~2.5	5.5	23.2~0.3	11.9	32.8~ 0	13.2	
シラカンバ Betula	11,6~1,6	5.1	23.1~1.4	9.8	32.1~1.5	13.9	64.2~1.0	21.9	

Note: 単位 Unit (%)

- 80 -

#### 6-3 葉の生存の限界条件

葉が群落中のある位置において生存できるか否か,すなわち葉の生存の限界条件は,基本的には葉の日 レベルの光補償点照度に規定される。しかし,下層においては幹生葉はきわめて少なく,葉が着生する枝 は太いので照度で表現した生存の限界条件,すなわち限界照度は葉の日レベルの光補償点照度より高くな る。換言すれば,照度が低下し葉の純同化量が枝の呼吸消費量以下になると,枝が枯死するのに伴い,葉 も枯死するので,この限界照度を葉の枝レベルにおける光補償点照度といえよう。すなわち,限界照度と して,葉が生存しうる最小の明るさである葉層最下部の相対照度値を用いればよい。ただし, 測定論的に は葉層最下部の定義は難しいので,最下部の照度にきわめて近い値である葉層直下の照度値を用いる方法 が考えられる。これを第1の方法と称する。

第1の方法は基本的かつ直接的な方法であるが、この方法を根本にさかのぼって表現したものとして、次の第2の方法が考えられる。上記のとおり、枝の生存は枝の呼吸量とその枝が保有する葉の純同化量合計値とのバランス、換言すれば葉と枝の量的バランスに規定される。したがって、パイプモデル<sup>302)208)</sup>理論なども用いて、枝量と葉量の垂直変化と照度の関係、あるいは枝量/葉量の比と照度の関係における垂直変化の様式を解明することから、葉の生存の限界照度を求めることができよう。

第3の方法は、第1の方法を簡易化したもので、より容易に測定できる林床相対照度で葉層直下の照度 を代用させる方法である。葉層直下の照度測定例は限られるが、葉層より下部にある遮光物は幹のみであ るため、針葉樹人工林の場合、入射光角が低くない限り、その値は林床相対照度にかなり近い値を示す<sup>84)</sup> <sup>60)87)</sup>ことが確められているからである。

第4の方法は,限界条件を照度からでなく,林分葉量から決めようとするものである。すなわち,一般 に林分葉量は樹種ごと決まった一定値に収束する<sup>118)210)211)</sup>ので,モデルから推定されたの合計値が,あら かじめ与えられた一定値に達することをもって,それより下層には葉が生存しないと判断するのである。

ところで、最も容易な第3の方法においても、広葉樹林の林床相対照度測定例がきわめて限られること などから、現在時点では限界照度を確定できない。第4の方法も容易な方法であるが、樹種ごとの葉面積 指数値が確定しておらず、また平均的な値より葉量が多い、あるいは少ない林分が存在する原因が不明確 な現状にあっては、限界条件に用い難い。

そこで、上記のようにシミュレーションにおいて計算される層の数を現実に存在する層の数に一致させ る方法を採用した。このモデルが光強度推定のためのモデルであることを考えると、この方法において は、推定された葉層深が現実の値と常に一致するため、最も実際的といえよう。

#### 6-4 結 論

群落葉層内光量推定モデルについて、その構成と精度を8樹種の模型林の測定値によって検証した。そ の結果、このモデルは各層位における相対照度の実測値・推定値間の相関係数の有意水準がきわめて高い ことから、総じて精度が高いこと、基本的な構成には問題がないことがわかった。一方、照度推定に伴っ て推定される葉傾角・葉長・葉幅・葉の光透過率などの葉群諸要因においても、推定精度は実用上十分に 高いこともわかった。ただし、各層の推定葉面積の合計値である林分葉面積は、おおむね過少推定になっ た。この原因は、下層部においては葉量の層位間変化の傾向に乱れが多いこと、および各層位の葉面積と 層照度間の関係に対する回帰式の適合性がとくに下層において不十分なことにある。将来、各層位の葉面 積と層照度間の関係を調べた資料が集積されれば、回帰式が確定でき、葉面積推定の精度も向上できよう。 葉層の生存の限界条件の定めかたには各種の理論的な方法が考えられるが,現時点では資料不足からそ れらの方法は決定的方法とならないため、ここでは最も実際的である葉層深あるいは層数によることとし た。なお、モデルによる推定値を実測値と比較して、このモデルは単に群落内における光量の減衰過程の 機構解明のためのみならず,推定手法としても使用可能であることを確認した。

一方、このモデルは、照度条件から葉群諸要因の値を推定し、要因値から部分葉層の光透過率値を評価 し、下層の照度条件を求める構造になっている。すなわち、照度は常に葉層条件にフィードバックされな がら各層の照度条件が遂次推定されてゆく。この点が、既存の数学モデルなどとこのモデルを区別する特 徴であるので、このモデルを生態学的モデルと位置づけても差し支えないであろう。

#### 7. モデルの一般化(総合考察)

前章において、このモデルは群落内の光量減衰過程を精度よくシミュレートすることから、推定手段と しても有用であることを確認した。したがって、次の段階として、このモデルが現実林分においても適用 できるよう一般化する必要がある。ただし、ここで称する現実林分とは、人工植栽されて用材林施業が行 われる林であって、クラスター分布が発生するような低密度の林ではない。

7-1 層 深 度

葉群諸要因の照度反応は、光量変化に対して連続的に起こるものである<sup>10</sup>ため、葉傾角と層内葉面積の 2要因を除いて、層深度は無限小でよい。換言すれば、本質的には層という概念を用いなくともよい。一 方、無限小の厚さの層では葉傾角の測定ができない。また、現実には完全な水平葉はないので、葉面積の 測定もできない。すなわち、この2要因については本質的に3次元の空間中の量として把握すべきであ る。上記以外の要因の場合においても、照度反応を定式化する際に多数の測定値を必要とするため、およ び測定に際し層深度を無限小にはできないため、値の垂直変化が顕著にならぬ程度の20cmという層深 度を用いて測定・解析してきた。

一方,一般的に使用されている層深度は 0.5~2 m である。そこで,このモデルに 20 cm 以外の層深度 を適用した場合にも不都合が生じないことを確認する必要がある。

7-1-1 再計算結果および考察

まず, 層内葉面積と相対照度間の回帰式の再計算を行った。再計算に用いた層深度は, 測定が 20 cm で行われていること,一部に 葉層深が 120 cm 程度と 浅い模型林が ある ことから, 2 倍の 40 cm とし た。群落表面から 2 層ずつの層内葉面積値を合計し,40 cm 層の層内葉面積値とした。つぎに,もとの層

樹種	Species	回 帰 式 Regressions
エゴノキ	Styrax	$L_a = -352.63 \text{ RLI} + 35891.93$
トウカエデ	Acer	$L_a = -215.59 \text{ RLI} + 23207.30$
コナラ	Quercus	$L_a = -342.67 \text{ RLI} + 35606.46$
クヌギ	<i>Q. act.</i>	$L_a = -338.40 \text{ RLI} + 34785.24$
ブナ	Fagus	$L_a = -189.59 \text{ RLI} + 19863.33$
ハンノキ	Alnus	$L_a = -276.21 \text{ RLI} + 29997.13$

Table 19. 層の葉面積と相対照度間の回帰式 (40 cm 層) Re-calculated regressions between *La* and RLI.

区分における上から1つおきの層照度を,40 cm 層の層内葉面積に対比させた。両者の間の回帰関 係には,乱れの多い3樹種を除き,Table 19 に 示す普通軸上の直線式が当てはめられた。この回 帰式および前述の各要因と相対照度間の回帰式を 用いて,葉層内の各高さにおける相対照度を推定 した。得られた推定値を実測値に対比して求めた 相関係数は,樹種:係数値:有意水準の順に,ト ウカエデ:0.997:0.1%,コナラ:0.997:0.1%, クヌギ:0.878:10%,ブナ:0.968:5%,ハン ノキ:0.925:5%であった。すなわち,推定精度 は高いといえよう。そして,エゴノキ・コナラ模 型林における実測値と推定値の対応関係は,Fig. 30 に図示するとおり,きわめて良好であった。 この2樹種においては,むしろ層深度が深いほう



が精度が高いようである。逆に、ハンノキ模型林においては過大推定が行われたため推定精度が低かった が、相対照度の実測値と推定値の対応関係は、層深度が 20 cm の場合におけるそれときわめて近似した。

7-1-2 結 論

前述した再計算結果の推定精度が高いこと、および精度が低い場合においても、実測値と推定値の対応 関係が、 層深度を 20 cm に設定した場合のそれと近似したことから、 このモデルは、 限定された層深度 においてのみ成立するものではないことがわかった。理論的には、 層深度は層内葉面積と相対照度の回帰 式にのみ関係し、モデルは層深度によらず一般的に成立することは、検討の余地もなく明らかである。

#### 7-2 葉群諸要因の照度反応の一般化

ここでは,第1群の8樹種の模型林以外に第2群の5つの模型林の資料も用いて,葉群諸要因の照度反応について,個葉差・個体差・季節差などを考察し,一般化した。

7-2-1 葉傾角と相対照度間の回帰関係

葉傾角は群落中の光強度に強く関与するため、生長および生産に大きな影響を与えるものである。例え ば、イネ科作物の直立葉品種は、疎植をしない限り<sup>83)91/187)</sup>、面積あたり多量の葉が保有される<sup>184)221)</sup>ため 多収性を示す<sup>145)217)286)</sup>ので、現在は葉の直立性が交配時に次代にどう伝達されるか<sup>87)198)</sup>が調査の対象に なっている。このように重要な要因であるが、木木種の場合においては、実測例がきわめて少なく<sup>78)149)</sup>、 国内では、ほぼ著者の例だけである。したがって、広葉樹においても、あるいは葉傾角の日週運動<sup>42)98)</sup> <sup>94)123)</sup>や脈動的運動<sup>97)158)</sup>、またはコンパス性<sup>63)186)266)</sup>を起こす可能性がないとはいえない。ただし、少な くともシラカンバおよびブナにおいては、日の出から日没まで15分間隔で行った追跡測定の結果によっ て、上記の諸運動はないといえる。すなわち、ここでは葉傾角は層照度と葉齢にのみ影響されるとして取 り扱ったが、大きな問題はないと考えてよい。

7-2-1-1 回帰関係の季節差

葉層を構成する個々の葉は、後述するように季節の進行に伴って入れ代わる場合があるが、ここではそ



Seasonal variation of regressive relations between  $L_i$  and RLI in the Fagus stand.

れが少ないブナを例として, 葉傾角 Li と相対照 度間の回帰関係にみられる季節差の発生原因を考 察した。ここで用いた葉傾角データは、前述の 74 年模型林中の5個体から採取されたものである。 この測定は、 層深度を 10 cm に設定して 行われ たため、層内の葉数が一般に少なかった。したが って、すべての時期・個体・層位において 10° 括 約の全数測定を行った。各時期の測定結果を層照 度に対比させると, Fig. 31 のとおり, どの期も 片対数軸上の直線式で近似でき,その y 切片と 傾きの2つの係数は相互に近い値となることがわ かった。しかし,各期の回帰式群について共分散 分析を行うと, y 切片に有意な差があった。そこ で, 各期に対して 平行線群の 当てはめを 試みた が、 y 切片の最大値と最小値間の差はわずかで、 約14°であった。

この程度の差は、測定が 10° 括約で行われたこ とから重視する必要はなく、全期間の測定値を一 括して1つの回帰式を定めればよい。しかし、こ こにおいては、わずかな差ながらも葉傾角に季節 変化が発生することの 原因を 考察した。5月13

日に全芽数の1/3程度に開葉が見られ、5月17日には林冠がほぼ閉鎖した。5月20日においては Fig. 32 に示すように、葉傾角と層高間の関係はどの個体においてもほぼ同じ傾向となるが、70~80 cm 層に 下層から順にたどってきた漸減傾向から離散した異常値が出現している。これは、遅れて開葉した新葉の 値を含む平均値だからである。Fig. 33 に、全個体の測定値から求めた葉傾角 I の相対頻度分布のうち、





- 84 -

50~60 cm 層の場合を示すが, 5月 30 日における分布型は正 規分布型になった。すなわち, 50~60 cm 層の場合は測定値 の頻度分布からみても,葉傾角の照度反応は完成していたと いえよう。6月 20 日には, 5月 30 日の 70~80 cm 層にみ られた異常値もほぼ消滅した。

しかし、7月上旬にも開芽が起こった。一部の個体の上層 においていったん形成された冬芽が開芽し、上長生長・枝の 伸張をみせたのである。これを不時閉芽と称する。このた め、Fig. 32 に示した8月3日の個体別葉傾角の層位間変化 は、50~60cm 層の場合2個体ずつ上下に分離した。上方が 新出葉を含む個体の平均値で、とくに最上部層に異常値があ り、下方は新出葉がない個体の平均値である。同様に、Fig. 33 の頻度分布においても、右方に極大値が出現した。しか し、同じ8月3日の40~50 cm 層における頻度分布は正規 分布型であったので、不時閉芽はどの層にも発生するもので はないといえよう。つぎに、9月3日の頻度分布をみると、 この極大値は存在するものの、頻度が低下していることがわ かった。さらに、9月25日の頻度分布においては極大値が



消滅している。Fig. 32 においても、個体差は広まったが最上部層を除き、とくに異常な値はない。 以上のことから、ブナの葉傾角と相対照度との回帰関係における季節差は、不時開芽による新出葉によ って平均値が影響された結果発生するといえよう。上層葉の場合、新出葉は柔軟なため、初め110°以上 の葉傾角を示して下垂しているが、照度反応の進行に伴い斜立してゆく。そして、反応が完成する時点で は異常値が消滅するため、回帰関係もほぼ等しい傾向となる。したがって、厳密には季節差はないともい えよう。



Change of  $L_i$  in each individual to stratum height in the Betula stand.

7-2-1-2 葉傾角の個体差

ここでは、シラカンバの'72 年模型林Bによって、葉傾角における個体差の程度をみた。葉傾角測定値 を個体および層ごとに平均値によって総括し、層高に対比して Fig. 34 に示した。すなわち、83 枚の葉 の平均値も1 枚の値も同列に扱っており、異常値の棄却は行っていない。それにもかかわらず、上層から 下層に向いどの個体の値も狭い範囲内で相互に交差しながら推移する。この点は、各個体の値が平行的に 分離しながら推移する傾向を示した既報のシラカンバ林の例<sup>170</sup>と異なっている。しかし、Fig. 34 におい ても個体差が顕著な数例にあっては、他の個体群の層位間変化とほぼ平行的に分離している傾向が認めら れた。一方、既報のシラカンバ林<sup>170</sup>において層ごとに求めた最大個体差、すなわち個体ごとの葉傾角の平 均値における最大値と最小値との間の差は 20~35°で、平均 30°であった。しかし、Fig. 34 の例で上記 の特異例を除いた場合、同様に求めた最大個体差の平均値は 20°であった。したがって、既報のシラカン バ林<sup>170</sup>・ブナ林<sup>210</sup>・コナラ林<sup>230</sup>ともに個体差が大きい林分では、照度あるいは層高と葉傾角の関係におけ る個体間変異は回帰式の y 切片に現れるが、個体差が小さい林分ではどの個体の式も同じになると考え てよい。

7-2-1-3 考 察

広葉樹,とくにシラカンバの場合,上長生長は通常春~初夏にかけて起こる<sup>16)20)</sup>が,その樹種の郷土よ り温暖な土地に移植したような場合,応々にして秋伸び現象によって秋まで上長生長が継続することがあ る。用いた模型林のうち,ハンノキ林においては夏以後の上長生長量の林分平均値が約4cmであり,コ ナラ林においてはそれが約1cmであった。シラカンバの'72年模型林Bにおいては9月に秋伸び現象が 起こった。このような不時の上長生長によって比較的多量の新出葉を生ずるが,シラカンバ'72年模型林 Cのように林分の上長生長量に影響はないが,不時開芽によって新出葉を生ずることもある。ブナ模型林 においては前述のように不時開芽が7月に起こった。

このようなことから、とくにシラカンバの場合, 葉傾角と層高の関係において個体差が大きい林分と小 さい林分とがある原因は, 最後の出葉からの経過日数, すなわち葉の照度反応が完成しているか否かの差 であると考えられた。72 年模型林Bの 10 月における葉傾角と照度の回帰関係は, Fig. 35 に示すとおり



Typical case of regressive relations between  $L_i$  and RLI in the *Betula* stand.

秋伸びによる秋期出葉が起こった最上層を除き,きわめ て変動が少なく,秋期出葉がなかった例の10月の回帰 関係<sup>17)</sup>には,さらに変動が少なかったからである。

葉傾角と照度の回帰関係に季節差がある原因も,ブナ の場合は前述したが,個体差の場合と同様,一部に照度 反応が完成していない未成熟葉の測定値を含んだからで ある。未成熟葉は測定値から除外すべきであるが,新出 葉の色調や硬度が成葉と異なっている期間は短い<sup>20)20)</sup>の で,未成熟葉の肉眼的判定は困難である。回帰式の形は, 既報においてシラカンバ林・ブナ林の場合を考察<sup>18)21)23)</sup> したとおり,相対照度を対数にとった片対数直線式にな るといってよい。しかし,係数値そのものの一般化は, 用いた模型林に秋伸び現象や不時開芽現象が発生したた

- 86 --

め行えなかった。また,葉層を構成する個々の葉の入れ代わり現象が顕著なシラカンバ林における回帰関 係の季節差問題は大変興味ある問題である。しかし,これには個々の葉の出葉時期を知るための個葉識別 を行う必要があり,きわめて困難な調査となるため,将来の問題とせざるを得なかった。

7-2-2 葉の大きさと相対照度間の回帰関係

ここでは、主に葉長 L<sub>l</sub> と相対照度間の回帰関係における季節差をみた。

7-2-2-1 回帰関係における季節差

シラカンバの'71 年模型林を用いて回帰関係における季節差を調べた。 各期とも 1 個体の測定値を平均 し,層照度に対比させた結果を Fig. 36 に示した。この例においても、2 枚の葉によった平均値と 39 枚 の平均値とを同列に扱っているが、図に見るとおり折れ線には乱れが少ないので、葉長の照度反応は明確 で、回帰関係は片対数直線で代表できるといってよい。また、回帰線は季節の進行に伴い、ほぼ等しい傾 きを示しながら上方に移動することもわかった。すなわち、長さ 50 mm 程度の葉は 5 月には相対照度 50 %以下の範囲にあるが、6 月には照度 10% 以下の範囲に出現するようになる。同様に、長さ 70 mm 程度 の葉は 6 月に照度 60% 程度の部分にあるが、それ以後の時期には 15% 程度以下の範囲に出現する。これ は、それぞれの葉がある層の地上高は変わらないが、群落の上長生長により層位が相対的に低下するため、 その層が受ける照度が低下することを意味する。逆に、一定照度を示す層の葉長平均値は、季節の進行に 伴い増加していることがわかるが、これは照度 100% を示す最上層の値を見るとわかるように、後期の新 出葉ほど大きいからである。そして、増加は春期 1 か月の間は顕著であるが、6 月 15 日以後には各折線 の時期的な序列が乱れていることから、葉の平均値の増加は6 月中旬までで停止するものと考えられた。

一方, '72 年模型林Aにおける5個体の平均値から求めた 葉長と相対照度の回帰関係は,7月・8月と もに片対数直線で近似でき,その適合性は Fig.36 における例よりよい。そして,8月の回帰式は7月 のそれより,y切片が大きく傾きも急なことがわかった。同様に,'72 年模型林Bの10月における葉長と 相対照度の回帰関係は,さらに乱れが少なく,y切片は上例の8月の値より大きく約80mmで,傾きも より急であることがわかった。以上のことから,7月以後に葉の入れ代わりや秋期出葉なども包括した意 味における葉長の照度反応が完成されたと考えられた。ただし,Fig.36 の例における7月以後の時期的 な序列の乱れは,この例は1個体の測定値であることから,個体差に起因するのであろう。

葉幅においても,両者の回帰関係は片対数直線 式で近似できること,後期出葉の葉は大きいため 回帰関係に季節差があること,したがって直線の 傾きが時期が進むほど急になること,などは,葉 長の場合と全く同様であることがわかった。

7-2-2-2 考 察

シラカンパ林の場合,葉の大きさと相対照度間 の回帰関係は片対数直線式 で 近似できる。 そ し て,葉傾角の場合と異なり回帰関係の諸例は相互 にきわめて近似しているので,係数値の一般化も できそうである。

しかし、ブナにおける回帰関係については、以



Fig. 36. シラカンバ模型林の葉長と相対照 度間の回帰関係における時期的変化 Seasonal variation in regressive relations between *L<sub>l</sub>* and RLI in the *Betula* stand.

— 87 —

下の理由から,式の型を確定することも将来の問題としたい。第1群のブナ模型林の場合,葉長・葉幅と 層照度の回帰関係は Table 11・12 に示したとおり片対数直線式で近似でき,その適合性は葉幅において は劣るが,葉長には 0.1% 水準の有意差があったことからよいといえよう。

一方, ブナの'74年模型林において春から秋まで測定を繰り返し, 各時期に葉長と相対照度間の回帰関 係を求めた結果をみると, 8月に右下がりの 直線的傾向を示すことは, 第1群の例と同じである。しか し, それ以外の時期には,中照度域に最大値を持つ山形曲線的な傾向を示した。しいていえば, 9月の傾 向が直線に近いので, 8月以後は直線的傾向になると思われた。傾向が変化する原因は,最上層の葉長に 季節変化があることから,新出葉の葉長に季節変化があるためと推察された。この点の詳細は, 個葉識別 を行った調査結果を待たなくてはならない。

コナラ・トウカエデにおいても、葉長と層照度の回帰関係を季節を変えて調べたが、ブナのように傾向 自体が変化する例はなかった。したがって、ブナにおいて不確定要素が残るものの、葉の大きさと照度の 関係は、片対数直線式で近似できると考えてよい。ただし、直線の傾きは、樹種によりさまざまで、層照 度の増加に伴い葉が大きくなる樹種、逆に小さくなる樹種、照度の影響を受けない樹種とがある。これら 樹種による相異は、現在のところ数値的には証明ができないが、前述のようにその樹種にとって最適な光 伝達系および光利用系を形成する一構成要素として、総合的に適応した結果と考えられる。

7-2-3 層の葉面積と相対照度間の回帰関係

ここでは、 層の葉面積 La が層の照度に対して回帰関係を示すことが普遍的に成り立つものであること を確認し、林分による回帰関係の傾向差が発生する原因を考察した。

7-2-3-1 考 察

この節では、以下の理由により最大葉量保有層以下の部分における回帰関係は扱わない。最大葉量保有 層の出現条件を確定するには、現在資料不足であるからである。また、保有層以下について適合性が高い 回帰関係が得られたとしても、回帰式はモデルに組み込んで使用する以上、 照度 20% 付近にあると考え られる転向点において、保有層以上を対象とする回帰式と正しく交わるように設定せざるを得ないからで ある。

第1の例として、シラカンバの 71 年模型林における 層の葉面積と 相対照度の回帰関係を Fig. 37 に 示した。ただし、層深度を他期の 1/2 の 10 cm に設定した 7 月の例は、当然のことながら値の存在域が 低いが、他の 2 つの時期における回帰関係はほぼ等しくきわめて明確である。そして、回帰線の傾向はゆ るい放物線になる。

第2の例として、シラカンバの'72年模型林Cの例をみた。この林は庇陰林であるため、最上層が受け る照度は相互に異なっており、各層の照度は与えた庇陰処理の影響と、葉層による相互庇陰の影響とを受 けている。したがって、層の葉面積と照度の回帰関係を調べるため、各層の相対照度値を庇陰処理の程度 を示す相対照度値で除した。すなわち、Fig. 38の横軸は厳密には相対照度ではなく、最上層の明るさを 100とする相対的な照度変化である。それにもかかわらず、両者の間には図に示すとおり、明確な回帰関 係があることがわかった。そして、回帰線の傾向は双曲線とみなされた。すなわち、他の例と直接比較は できないにせよ、庇陰林においても層の葉面積変化は照度によって規定されているといえよう。

第3の例として, 層深度 10 cm で測定が行われたシラカンバの '72 年模型林Bを用い, 層深度の変化と 回帰関係の変化を調べた。 層深度が 10 cm の場合においても, 層の葉面積と照度の 回帰関係は明確で,



回帰線の傾向は双曲線的であった。2層の合計葉面積と1層おきの相対照度を用いて層深度を20cm に 再設定した場合の回帰線は, 層深度が10cm の場合と同様, 双曲線的な傾向となり変異は減少する。層 深度を30cm および40cm に再設定した場合は, 変異がいっそう減少するが, 層深度30cm の回帰線は 曲率が弱い双曲線もしくは直線的傾向を示すのに対し, 40cm の場合の傾向は明確な直線となった。

第4の例は、ブナの 74年模型林に 10 cm の深さの層を設定したものである。夏の3期の場合、前述の 例と同様に 最大葉量保有層付近における 回帰関係には乱れが多く、また7月期の上部層にも 乱れがある が、おおむね3期とも1つの回帰式で近似できるとみてよいことがわかった。そして、回帰線の傾向は層 深度が 10 cm であるにもかかわらず直線であった。

また,トウカエデ・クヌギ・ハンノキにおける回帰線の傾向は,Table 14 のように層深度が 20 cm の 場合においても 直線的であった。 さらに,コナラとトウカエデにおいては,層深度を 40 cm に増加させ ると直線的傾向になることもわかった。 このように、模型林によって、あるいは層深度の差によって回帰線の傾向が異なることの原因は以下の ように考えられた。すなわち、群落最上部には一般に枝がなく、葉は幹生葉のみである。したがって、葉 の分布は角柱状配列を示し集中分布<sup>18)</sup>となるが、この部分の長さは樹体が大きい林分において長い。その 長さを一定の深さを持つ層によって分割するのであるから、大きい樹体からなる林分では葉が集中分布を 示す層の数が多くなることは当然である。したがって、上部層においては、層位の下降に伴う葉量の増加 程度が低く、かつ葉が集中分布をすることによって、層照度の減衰程度も低い。これが、一部の林分にお ける層の葉面積と照度間の回帰線が双曲線的傾向を示す原因である。

逆に、樹体が小さい場合はつぎのように考えられた。一般に林冠の中層部においては、葉量の激増が起 こると同時に、層位の下降に伴う葉量の増加程度も高い。林齢が若く樹高が低い林分、および植栽密度が 高い林分においては、このような葉量の垂直変化が垂直方向に圧縮<sup>18019)</sup>されている。これに相対的に浅い 深度の層を設定した場合に、放物線的傾向が出現するのは明らかなことと理解できよう。

7-2-3-2 結 論

層の葉面積と相対照度の回帰関係は、以下のように一般化して差し支えないであろう。すなわち、両者 の間には明確な回帰関係がある。そして、層深度が浅い場合には、樹種や植栽密度・生育状態などの条件 によって、回帰式の傾向は直線・放物線・双曲線などに変化・分離する。しかし、層深度が深く 40 cm 以上の場合には、樹種・条件の影響は少なくなり、回帰線の傾向は直線に近づくと考えてよい。

樹体が大きい一般的な林分において, 葉層内各層位の照度を実測した例はきわめて少なく, とくに広葉 樹林の場合皆無に近い。このため, 一般化された回帰式の決定は行えなかったが, 回帰式は普通軸上の直 線式といえよう。



7-2-4 幹の遮光面積と相対照度間の回帰関係

第5章において,各層の幹の断面積合計値 S<sub>s</sub>と層の相 対照度の間には,間接的に生ずるものであるが,明確な対 応関係があること,両者の回帰関係は片対数直線式で近似 できることを示した。ここでは,このことを確認し一般化 を行った。

7-2-4-1 考 察

Fig. 39 に、シラカンバの'71 年模型林の 3 時期に おけ る層ごとの幹の断面積合計値と照度間の回帰関係を, 葉層 部について示した。すなわち、3 時期ともに回帰関係は片 対数直線式で近似できること、回帰式の適合性は良好であ ること、直線の傾きは季節が進むにつれ急になることがわ かった。これらのことは、ブナの'74 年模型林においても 全く同様であった。

季節が進むにつれ回帰線の傾きが急になる原因は,春から夏までは主に樹高生長が起こり,夏以後は直径生長が主 になるという個体の生長特性にあると考えられた。すなわち,とくに葉層の上部の場合,樹幹直径の層位間差は夏以 後は、より顕著になるからである。

つぎに、回帰関係にみられる林分差を本数密度の面から調べた。 植栽密度が 100 万本/ha と超高密度で あったシラカンバの '71 年模型林は、1 生長期後の調査時には自己間引き現象によって、本数が 11 万本/ha と激減していた。一方、植栽時の密度が 25 万本/ha であったシラカンバの '81 年模型林においても、1 生 長期後の本数は 8 万本/ha と減少していた。 自己間引き現象も前述した枝の枯死と同様な機構で発生する ため、2 つの模型林の間で植栽密度が大きく異なっているにもかかわらず、現実密度は近い値に収束して くる。

両例における回帰関係は、いずれも片対数直線式で精度よく近似できるが、密度が高い '71 年模型林に おける傾きのほうが急であった。このことは、ブナにおいても '74 年模型林と '80 年模型林とを比較した 結果、全く同様であった。高密度林分において、幹の断面積合計あるいは遮光面積が低密度林分より大き いことは当然である。一方、最上層においては、相対照度がほぼ 100% で断面積値はきわめて小さい。そ して、このことは密度に依存しない。したがって、本数密度が高い林分において、回帰線の傾きが急にな ることは当然といえよう。

7-2-4-2 結 論

層ごとの幹の 断面積合計値は、 層の相対照度と 明確な回帰関係にあり、 片対数直線によって近似でき

る。このことは、検討したすべての樹種について も、どの時期にも成り立つ。ただし、回帰式の傾 きは樹種・季節・林分の密度によって異なること がわかった。

7-2-5 枝の遮光面積と相対照度間の回帰関係 群落を人工的に摘葉して,吸光係数を測定した 例<sup>314)355)</sup>があるように,枝は葉層の光透過率にあ る程度の影響を与えている。この,枝による遮光 面積 Sb も各層の相対照度に対して間接的な関連 性を持つ。ここでは,他の模型林のデータを用い てこの問題を一般化した。

7-2-5-1 考 察

Fig. 40 に、シラカンパの'71 年模型林におけ る枝の遮光面積と層の相対照度間の回帰関係を示 した。前述のとおり時期により用いた層深度は異 なるが、幹の遮光面積の場合と同様に、季節が進 むほど回帰直線の傾きが強くなることがわかっ た。このことは、ブナの'74 年模型林においても 全く同様に認められた。そして、これが起こる原 因は、自己間引き現象が発生するまでの期間にお いては、個体の生長に伴い枝も生長するためであ る。自己間引き発生後においては、シラカンバの





現実密度が11万本/ha であった '71 年模型林と密度が8万本/ha であった '81 年模型林の比較から,密度 が低い林分において回帰線の傾きが強いといえよう。すなわち,林冠閉鎖後で密度差がある2林分を比較 すると,本数密度が低い林分は個体間距離が大きいため,枝の長さを増加させて個体間の空間を利用して いる。したがって,枝量が比較的多くなり遮光面積も増加する。一方,群落最上層の枝量はきわめて少な いので,層位の低下に伴う枝量の増加が顕著になるため回帰線の傾きが強くなる。このことは,ブナの '74 年模型林と '81 年模型林を比較しても全く同様に認められた。

7-2-5-2 結 論

枝の遮光面積と相対照度の間には、各樹種とも季節・密度条件によらず明確な回帰関係があり、その関係は普通軸上の直線式で近似できる。

7-2-6 葉の光透過率と相対照度間の回帰関係

ここでは、 葉の光透過率  $L_{tr}$  と相対照度の間の 回帰関係について考察したが、 用いた材料は第1 群模 型林の一部であり、透過率値は波長 555 nm 光のものである。また、葉の光学的性質に関する広葉樹の測 定例はきわめて限られるため、異常観測値の棄却を一切行っていないデータを用いた。

7-2-6-1 コナラ模型林における個葉差・個体差

前述のとおり,光透過率の測定は,3個体の各層位から3枚ずつの葉を採取し行った。その平均値,す なわち個葉差と個体差が複合して示す変異を,コナラ模型林の'81年10月の場合について Fig. 41 に例 示した。9枚の葉の測定値から求めた5%水準における区間推定値も併記した。図から,区間推定値の幅 が上層において広いことが認められるが,この原因は前述のとおり上層の葉齢が若いからである。また, 上層部においては値の相互関係に変動がかなりあるが,層の光透過率と相対照度の関係はおおむね両対数 直線式によって近似できると考えられた。

7-2-6-2 同一個体における光透過率の季節差

コナラ・エノキ・ブナ・クヌギの4つの模型林において、1本の個体を特定し、その個体を掘りあげる ことなく、各層1枚ずつの摘葉を'80年6~10月に5回行い、光透過率を測定した。摘葉数を各層1枚と したのは、摘葉による林内の光条件の変化を最小限にするためである。測定結果は、季節的に不規則に変 動し、その程度は層位間差と同等であった。したがって、ここでは全層の平均値をもって各月の代表値と



— <u>92</u> —



した。結果は、どの樹種においても春期の高い値が季節の進行に伴い上下しながら漸減するという傾向で あった。そして、値の存在域は樹種により異なるが、季節差の程度は3~4%以下と考えられた。

7-2-6-3 回帰関係における季節差

コナラ模型林において,'81 年春~秋の間 4 回の調査を行い回帰関係を求めた結果, Fig. 42 に示すと おり,6~9月までの回帰線の傾向は巨視的には両対数軸上で平坦な直線的傾向となった。しかし, 微視 的には高照度域において右上がりの直線的傾向となり,中~低照度域では右下がりの傾向となるようだ。 そして,2つの直線の交点が示す照度は時期の進行に伴い暗い方に移動しているが,この原因は不明であ った。これらのことは,'80 年夏~秋までに 4 回の調査を行った エノキ林の結果,および'81 年の夏~秋 まで調査を繰り返した<sup>80</sup>/ハンノキ林の結果においても,おおむね同様であった。

葉齢が全体的に若い上部層すなわち高照度域においては、上層ほど葉齢がさらに若いことによる透過率 の増加が顕著であるから、回帰線の傾向が右上がりの直線となるものと考えられた。そして、季節の進行 に伴って葉齢が全体的に増加するため、回帰線の傾きが緩くなる。

一方,中~低照度域における回帰線は右下がりの傾向を示している。少なくとも出葉後35日程度<sup>261</sup> 以 上を経過し成葉化した葉においては Fig. 42 のように,あるいは全光により10月にシラカンバ葉を測定 した例<sup>17)</sup> で明らかなとおり,低照度下の葉ほど透過率が高い。一方,葉の光透過率は葉厚と密接な関係 にある<sup>17)</sup>が,葉厚は葉の比面積にきわめて近い要因である。すなわち,下層葉ほど比面積が大きいので葉 厚が薄いため,光透過率は一般に下層ほど大きいと考えてよい。 - 94 -

#### 林業試験場研究報告 第339号

7-2-6-4 考察および結論

林木における葉の光学的性質に関する調査事例はきわめて少なく,吸収率スペクトルが広葉樹・草木種 を問わず近似している<sup>49)60)187)219)</sup> こと,林木においても葉の光学的性質は,本質的には葉に含まれている 水に規定される<sup>30)131)167)</sup> こと,など一般的事項がわかっているにすぎない。光学的性質を層位別に測定し た例は他にほとんどない。したがって,葉の光透過率と相対照度間の回帰関係にはいまだ不明の点が多 い。例えば,上記の2つの高照度域を代表する右上がりの直線と,中~低照度域を代表する右下がりの直 線との交点における照度,あるいはその季節差と移動速度などは不明である。測定繰返しが少ない問題も ある。すなわち,現在時点においては Fig. 42 に示したように全照度域を1つの直線で代表せざるを得な い。詳細は,将来に行われるべき個葉識別を行った調査に待たなければならない。

#### 7-3 葉片形質の季節差発現に関する総合考察

ここでは,葉群諸要因の季節的・年次的変化の影響,およびその発生原因を総合的に考察した。春の最 初の出葉から最大葉量到達期までを春期開葉期,その後の極小葉量到達時までを過剰葉脱落期,それ以後 の時期を安定期と称する。

まず,春期開葉期をみる。春期開葉はブナ<sup>21)</sup>・シラカンパ<sup>16)</sup>ともに約1か月にわたって連続的,微視的 には断続的に起こり,最適林分葉量<sup>195)</sup>以上に葉を展開させる。開葉後2週間程度ですでに林冠閉鎖がか なり進み,葉層における照度の垂直変化も顕著になると考えてよい。その理由は,上記の観察結果のほか に次のものがある。Fig. 43 の下段に示したブナ葉傾角の頻度分布は,Fig. 33 に示したと同じ林分の5 月 20日の例である。葉傾角の変動幅は,Fig. 33 に示した 10日後に相当する5月 30日における変動幅の 1.5倍である。これは,出葉直後の葉傾角には規則性が不明確であるが,出葉後20日の間に成葉化<sup>20)</sup>,す なわち葉傾角の照度反応が進行した結果,頻度分布に規則性が明確になったものと考えられる。

つぎに、開葉から約1か月後の最大葉量到達時をみる。このときの葉量は、シラカンパの'71年模型林 の場合、生長期間中の全調査時期の葉量平均値の約1.3倍に相当し、以後で述べる極小葉量到達時の1.4 倍に相当した。この時期に約30%に達する過剰葉量がある原因は、葉量規制現象の発生機構によると考 えられる。すなわち、各層独自に層の照度条件に対応した量の葉を出葉させるような、いわば内的・生理 的なフィードバック回路が樹体に備わっているとは考えにくい。むしろ、まず多量の出葉が起こり、つぎ



に相互庇陰の条件下において葉群諸要因の自己調 節あるいは適応が起こると考えられる。葉量の季 節変化が漸変的に起こる樹種のほう方が,自己調 節機能が高いと考えれば,この機能はブナとシラ カンバの比較においては,ブナのほうが顕著であ る。ブナにおける葉量の季節変化が漸変的である 原因は,出葉期間の相異にあると考えられた。す なわち,ブナの'74年模型林は開葉後約20日で最 大葉量に対するのに対し,シラカンバの'71年模 型林は約35日で極大葉量に達する。この期間が 長いほうが過剰葉を展開する期間も長いため,過 剰な量も多くなるのであろう。後述の過剰葉脱落 期の長さもシラカンバの方が長いことから、葉群の照度反応はブナのほうが速いと考えられた。

一方, この期においては, 例えばブナ葉傾角の頻度分布は Fig. 43 の下段のとおり明確な正規分布を示し値の変動幅も狭いことから, 葉量の増加による葉層内の光条件の悪化を軽減する補償作用が起こっているといえる。

つぎに、過剰葉量脱落期をみる。この期の長さはシラカンバの場合約25日で、ブナの場合は約20日と みなせた。前述の補償作用には限界があるので、葉量の増加に伴い層内照度が枝レベルの光補償点を下回 る層が出現し、主に下層葉の枯死脱落が起こる。これが下層葉の生存期間が短い<sup>20)</sup>ことの主要原因であ る。そして、光補償点を下回る光不足現象の発生と葉の枯死が同時に起こるのではなく、かなりの時間差 があると考えられる。この時間差は、耐陰期間と名付けられるが、出葉から過剰葉脱落期までの時間の長 さの半分に、過剰葉脱落期の長さの半分を加えて求めてよいと考えられる。シラカンバの場合、この耐陰 期間は約30日となり、開芽から成葉化するまでの日数は約30日<sup>20)</sup>であることとも、葉の寿命は短いも ので約30日<sup>20)</sup>であることとも合致する。一方、ブナの耐陰期間は約20日と算出された。このことは、通 常シラカンバが陽樹で、ブナが陰樹であるといわれていることと一致しない。しかし、耐陰性は葉の形質 や個体あたりの葉量など多くの反応が総合された結果決まるものであり、林齢とともに変化するものであ る。したがって、生理・生態学的な見地より耐陰性という問題を総合整理する必要がある。いずれにせ よ、成葉化の過程は適応化の過程でもあり、適応不十分の葉が脱落するのであろう。

つぎに、極小葉量到達時をみる。極小葉量が出現する原因は、春期開葉期に最適葉量を超過する出葉量 があることと同様に、現象の発生とそれに対応する反応の完成との間に時間差があることによる。すなわ ち、最適葉量に到達した時点で葉の枯死脱落が停止するのではない。下層の大部分の葉はすでに負の生産 を一定期間継続してきたという条件がある。したがって、一部の葉の脱落によって層内の照度条件が向上 しても、短時間では正の生産に転換し得ないため、脱落が進行するのであろう。

一方,気孔密度<sup>54</sup>,蒸散抵抗<sup>285</sup>,水分の移動速度<sup>79</sup>などを通じて光合成速度に多大な影響を与える葉の比面積においては,照度条件の変化に対する応答性が高く,草本種の場合 3 ~10 日<sup>89)147)165)189)程度で,広葉樹の場合 7 ~14 日程度<sup>16)</sup>で新しい照度条件への再適応が起こる。ここで,前の平均的な耐陰期間を求めた場合と同様に考えれば,過剰葉脱落期の長さは約 25 日であるから,その半分の長さである約 13 日が再適応完成期間であるといえよう。そして,この 13 日は上述の比面積の再適応が起こる期間の 7 ~14 日とほぼ等しいことから,逆に脱葉現象の継続期間は約 25 日であると考えてよい。</sup>

また、この期には新しい照度条件に対する再適応が十分に行われた葉のみ残ることによって、一例とし てブナ'74年模型林の6月21日の場合を示した Fig. 43 の上段のとおり、葉傾角の変異幅が年間を通じ て最も狭く、かつ分布型の尖度が最も高くなる。

つぎに、安定期についてみると、前述のとおり極小葉量到達時には林分葉量は過少な値を示し、各層の 照度は比較的高い。このため、再度の出葉が起こる。 ブナ '74 年模型林の場合は、 Fig. 2 のとおり極小 葉量到達時以後の約 2 週間にわたって林分葉量の増加が起こり、その後は秋期の落葉時期に入るまでほぼ 一定の値を示した。 シラカンバの '71 年模型林においては、 Fig. 1 のとおり 8 月中旬まで林分葉量の漸 増が起こりその後は漸減した。このように、この期の林分葉量増加速度が春期のそれより遅いことは、個 体の生長周期<sup>16)</sup>に起因すると考えられる。 葉分布密度<sup>19)207)</sup> は一定限度以上の値にならないこと、すなわ ち、一定の体積を持つ空間には一定量以上の葉が存在し得ないことは、前述したとおりである。したがっ て、林分葉量の増加は、林分の上長生長による林冠層の厚さの増大が発生する期間中に起こる。

ここで、シラカンバ模型林中の1個体について、1生長期間中に出葉したすべての葉に識別マークを付 して追跡調査を行った結果<sup>20)</sup>を用いて、個々の葉の新出・枯死をまとめると以下のとおりである。ただ し、この個体は春~秋期までに 98 cm の上長生長をとげたが、8月以後の伸びは 8 cm であった。

春期に出葉した葉は7月になると、すべて枯死脱落した。出葉量は5~6月の春期出葉より、むしろ7 ~8月の夏期出葉量のほうが多かった。そして、10月初旬すなわち落葉開始前に着生していた葉は大部 分が8月に出葉したもので、一部が7月に出葉したものであった。時期が遅い出葉は、少数ではあるが9 月にも起こった。葉の生存期間は、枯死の原因によらず短いもので約30日、長いものでも約80日であっ た。そして、林冠上部の葉が比較的生存期間が長い。一方、個体あたりの全葉量は7月までは増加する が、それ以後の変化はきわめてわずかであった。それにもかかわらず、夏期出葉量は50%、あるいはそれ 以上に及ぶのである。すなわち、林分葉量の増加には直接的に関与しない多量の葉の新出があり、その量 は別のブナ模型林においても、かなりの量<sup>21)</sup>になると観察されている。これらの夏期新出葉は、春期に上 部層であった秋期の中~下部層において、春に出葉した葉と順次置換してゆくのである。

一方、この葉の追跡調査においては葉の大きさ、および葉傾角の測定も行った。単葉面積は春期出葉した葉で18 cm<sup>2</sup>であった。しかし、新葉は自己の生産物だけでなく、旧葉の生産物も使用して生長する<sup>196)</sup> ため、遅い時期に展開した葉ほど順次面積が大きくなり、この場合秋期出葉の葉は71 cm<sup>2</sup> と春期の約4 倍であった。そして、成葉化した葉にはその後の生長がない<sup>20)</sup>。したがって、葉長・葉幅と相対照度間の 回帰関係に生ずる季節差は、集団を構成する個々の葉が大きいものに順次置換されてゆくことによって生 ずる。

一方, 個葉識別された葉の葉傾角について, 同一葉の8月と9月の測定値を比較すると, 9°以下の変 化を示したものが19例, 10~19°の変化が10例, 20~29°の変化が15例, 30~39°が9例あった。そし て, 変化はすべての場合に葉が水平に近づく方向に起こった。すなわち, 照度条件の変化に追従する動的 平衡現象<sup>20)</sup>があるといえる。したがって, 葉傾角と相対照度間の回帰関係に生ずる季節差は, 集団を構成 する個々の置換によるばかりでなく, 個々の値の変化にもよるのである。

このため、葉傾角の頻度分布傾向は 夏期にいったん 乱れが多いものとなり、9~10月と季節が進むに つれ乱れが減少するものとみてよい。

7-4 結

これまでの節において、各要因と相対照度の間に成立する回帰式について、既存の資料との整合性・季

Table 20.	各要因と相対照度間の				
一般的な回帰式型					
Generalized	l type of regressions.				

論

and the second se	
$L_i = b_1 \log \mathrm{RLI} + a_1$	(°)
$L_l = b_2 \log \mathrm{RLI} + a_2$	(cm)
$L_w = b_3 \log \text{RLI} + a_8$	(cm)
$L_a = b_4 \operatorname{RLI} + a_4$	(cm²)
$\log L_{tr} = b_{\delta} \log \text{RLI} + a_{\delta}$	(%)
$S_s = b_6 \log \text{RLI} + a_6$	(cm²)
$S_b = b_7 \operatorname{RLI} + a_7$	(cm²)

節変化・林分差などを考察した。

その結果,各要因における回帰式の型については, Table 20 に示すとおりとみてよいことがわかった。す なわち, *La*を除き,第4章の各表に示したとおりの式 が一般的に成立することが確認された。ただし,*La*に ついては,Table 14 で示した普通軸上の放物線はむし ろ例外で,一般的には直線的傾向となると解釈された。 つぎに,季節・年次が異なる測定例の間で,各回帰式 の係数値がおのおの異なる,あるいは近似した値を示す

- 96 --

原因については、以下のように考察された。すなわち、季節が進むにつれ、あるいは林齢が進むにつれ、 林分を構成している個体群は、自己間引きを起こしながら樹体を生長させてゆく。この際、葉層の上方移 動が起こるが、葉層のなかをみると、構成個体数は漸減するが、林分葉量はほぼ一定<sup>2003</sup>211)</sup>で、葉層の深 さや一定空間体積中に占める葉量の率を表現する葉分布密度<sup>10)</sup>には変動が少ない。したがって、要因 *S*<sub>s</sub>・ *S*<sub>b</sub> に関する問題を除くと、林分の生長に伴う変化は本質的なものではなく、同じ性質を持つ葉層が上方に 平行移動することとみてよい。そして、詳細については前述したとおり、この際かなり多量に及ぶ個葉の 入れ替わりがあり、上長生長が旺盛な期間は上層ほど葉齢が若い。すなわち、回帰式の係数は葉層の動態 に対応した季節変化を示す例が多いが、林齢が異なることによる本質的変化はないとみてよいであろう。 ただし、シラカンバ・コナラの場合、樹体が大きい林では葉長が一般に大きくなる傾向があるようであ る。個体配置が均一で林冠閉鎖が十分な落葉広葉樹林は得難いので、模型林を用いて各要因の回帰式を決 めた。したがって、成木から構成される一般的な林分に対して前記の回帰式群、とくに *S*<sub>s</sub>・*S*<sub>b</sub> に関する 回帰式がそのまま適用できるという保証は得られなかった。しかし、上記の諸考察によって、諸要因が示 す照度反応の機構が解明されたことから、本研究において決定した要因と相対照度の回帰式の多くが適用 できるであろうと考えられた。また、もし適用ができない林分があったとしても、機構問題が解明されて いることから、適当な林分が得られれば、要因の測定・回帰式の決定は容易に行えるものと考えられた。

#### 8. 摘 要

現在, 複層林など非皆伐施業および広葉樹の用材林施業などが重視されているが, これらの施業を高度 化させるためには,林内の光強度を予測する必要がある。しかし,森林における照度調査例は少なく,葉 群構造の解析も不十分であるため,照度の垂直分布機構の解析と一般化,およびそれらをもとにした照度 の推定法は未完成である。そこで,散光条件下の落葉広葉樹林における葉層内照度の垂直分布機構を, BEER-LAMBERT 則によらず,森林微気象学的に考察し,葉層内各層位における照度の推定法の1つを提出 することを目的として,本研究を行った。

(1) 部分葉層の光透過率という概念を, 葉層を分層化して取り出した1つの部分葉層の上面における 光強度に対する下面の光強度の率と定義した。

(2) 部分葉層の光透過率は,葉量・葉傾角・葉の光透過率・葉長などの総合的影響により決定される ので,その総合的影響を解析するのに適した部分葉層の細分化法を検討した。すなわち,葉の垂直方向の 配置間隔は,今のところこれに関する実測資料がないので部分モデルによって解析した結果,葉長と葉傾 角から決まる葉の水平面からのもち上がり高さ,あるいはたれ下がり深さで代表できると考えられた。

(3) 部分葉層の光透過率推定式を、つぎのように作成した。

 $T_{S'}(\%) = \langle \{(A - A_l - A_s - A_b) \times 100 + (A_l \times L_{tr}) \} / A \rangle / 100 \rangle^{n_1} \times 100$ 

ただし、部分葉層が示す光透過率を $T_{s'}$ (%)、部分葉層の底面積をA(cm<sup>2</sup>)、細分化された部分葉層 の一部分に存在する葉と枝の投影面積を、それぞれ $A_l$ と $A_b$ (cm<sup>2</sup>)、同じく部分葉層の一部分に存在す る幹の断面積を $A_s$ (cm<sup>2</sup>)、単葉の光透過率を $L_{lr}$ (%)、そして部分葉層中の細分化された部分の垂直方 向の数を $n_1$ とする。

(4) 推定式を作成するために用いられた仮定と条件は、検討の結果、おのおの妥当なものであること がわかった。また、この式の推定精度は、8 樹種の模型林を用いた検証の結果、実測値と推定値間の相関

- 97 --

係数値の平均が0.80であったように、かなり高いことがわかった。

(5) 従来の研究から、一部樹種においては葉群諸要因の一部が層の相対照度に対して回帰関係を示す ことがわかっているので、用いた樹種と要因の場合における回帰関係を調べた。その結果、従来から明ら かにされていた要因については、すべての樹種で回帰関係の存在が確認された。それに加えて、層ごとの 葉面積が層の相対照度に対して明確な回帰関係を示すこと、幹の断面積および枝の投影面積など層照度に 対して直接的な因果関係を持たない要因においても、明確な回帰関係を示すことがわかった。

(6) 群落内の光強度の垂直変化は、部分葉層の光透過率の累積効果によって決定されるので、上記の 部分葉層の光透過率推定式および層照度と各要因間の回帰式群を組み合わせて、散光条件下の落葉広葉樹 林内の照度の垂直変化を推定するモデルを作成した。

(7) モデルの推定精度は、8 樹種の模型林を用いた検証の結果,実測値と推定値間の相関係数が最も 低い林分においても0.913であったように、きわめて高いことがわかった。また,葉群の諸要因の推定値 も実用上十分な精度を持っていることがわかった。

(8) モデルを一般化するため, 層照度と各要因間の回帰式において林分差・個体差・季節差が発生す る機構を考察した結果,回帰式の係数値は定められなかったが,一般的に用いるべき式の型がわかった。

このモデルの特徴は、光強度とその低下に伴う葉群諸要因の作用一反作用系をトレースするよう作成さ れているため、各層の光強度ならびに葉群諸要因の値が推定できることにある。また、モデルの作成に用 いられた仮定が少ないこと、数式的取扱いがきわめて簡単なことに加えて、推定精度が比較的良好なこと も特徴である。約言すれば、群落内の現実を重視する立場から作られた生態的なモデルといえよう。

### 引用文献

- 1) ALLEN, L. H. Jr. : Model of light penetration into a wide-row crop. Agr. J. 66, 41~47, (1974)
- 2) ALLEN, W. A., and RICHARDSON, A. J.: Interaction of light with a plant canopy. J. Opt. Soc. Amer. 58, 1023~1028, (1968)
- ALLEN, W. A., GAUSMAN, H. W. and RICHARDSON, A. J.: Mean effective optical constant of cotton leaves. J. Opt. Soc. Amer. 60, 542~547, (1970)
- ANDERSON, M. C. : Light relation of terrestrial plant communities and their measurement. Biol. Rev. 39, 425~486, (1964)
- 5) ANDERSON, M. C. : Stand structure and light penetration. (2) A theoretical analysis. J. Appl. Ecol. 3, 41~54, (1966)
- ANDERSON, M. C. : A comparison of two theories of scattering of radiation in crops. Agr. Met. 6, 399~405, (1969)
- 7) ANDERSON, M. C., and DENMEAD, O. T. : Short wave radiation on inclined surface in model plant communities. Agr. J. 61, 867~872, (1969)
- ANDERSON, Y. O. : Seasonal development in sun and shade leaves. Ecology 36, 430~439, (1955)
- 9) ANGUS, J. F., JONES, R., and WILSON, J. H.: A comparison of barley cultivation with difference leaf inclinations. Aust. J. Agr. Res. 23, 945~957, (1972)
- 10) 荒木眞之:シラベの葉面積/葉重比と照度の関係. 78回日林講, 102~104, (1967)
- 11) 荒木眞之:カラマツの葉面積/葉重比と照度の関係.日林誌, 50, 185~186, (1968)
- 12) 荒木眞之: 庇陰下におけるカラマツの大小差と生長. 日林誌, 51, 143~149, (1969)
- 13) 荒木眞之・本村則之:カラマツの葉面積/葉重比と照度・密度・施肥の関係. 80回日林講, 244~ 245, (1969)
- 14) 荒木眞之・今井三千穂:カラマツの集団植栽に関する生態学的研究. 教演報, 2, 40~82, (1970)
- 15) 荒木眞之:林木の葉の SLA に関する研究(I) カラマツの葉の SLA と照度・季節・密度・施肥の関係、日林誌, 53, 359~367, (1971)
- 16) 荒木眞之:材木の葉の SLA に関する研究(Ⅱ) シラカンバ模型林における葉の比面積と季節・庇 陰の関係.日林誌, 54, 184~191, (1972)
- 17) 荒木眞之:シラカンバ模型林における葉群の諸変化(予報). 日林誌, 54, 192~198, (1972)
- 18) 荒木眞之:林木の葉の SLA に関する研究(Ⅲ) シラカンバ模型林における葉の比面積と季節・庇 陰の関係(承前).日林誌, 55, 227~233, (1973)
- 19) 荒木眞之: 庇陰林分の葉量. 日林誌, 55, 296~300, (1973)
- 20) 荒木眞之:葉片形質に関する季節差の発現.84回日林講,153~155,(1973)
- 21) 荒木眞之: ブナ模型林内の光環境およびその形成. 86回日林講, 232~234, (1975)
- 22) 荒木眞之:直射光・散光の測定法及び散光の諸性質.森林立地, 22, 38~41, (1980)
- 23) 荒木眞之: コナラ林葉層中における葉の諸形質の変化. 日林誌, 62, 478~480, (1980)
- 24) 荒木眞之: 均時差の略算式. 日林誌, 63, 165~168, (1981)
- 25) 荒木眞之・斎藤武史: 2・3の落葉広葉樹葉の分光特性. 92回日林論, 233~234, (1981)
- 26) 荒木眞之・斎藤武史:ハンノキ葉出葉後の分光特性の経時変化.93回日林論,227~228,(1982)
- ARIYANAYAGAM, R. P., MOOR, C. L., and CARANGAL, V. R.: Selection for leaf angle in maize and its effect on grain yield and other characters. Crop. Sci. 14, 551~556, (1974)
- 28) ASHBY, E.: Studies in the morphologenesis of leaves. (2) The area, cell size and cell number of leaves of *Ipomea* in relation to their position on the shoot. New Phytol. 47, 177~195, (1948)

— 99 —

- 29) ASHBY, E.: Studies in the morphologenesis of leaves. (5) Some effects of length of day upon leaf shape in *Ipomea caeruea*. New Phytol. 49, 23~35, (1950)
- 30) ATKINS, W. R. G., POOL, H. H., and STANBURY, F. F.: The measurement of light intensity and color of light in woods by means of emission and rectifire photoelectric cells. Proc. Roy. Soc. B 121, 427~450, (1937)
- AVERY, G. S. Jr.: Structure and development of tobacco leaf. Amer. J. Bot. 20, 565~592, (1933)
- 32) BARNES, D. K., PEARCE, R. B., CARLSON, G. E., HART, R. H. and HANSON, C. H. : Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age. Crop Sci. 9, 421~423, (1969)
- BAUMGARTNER, A.: Estimation of the radiation and thermal microenvironment from meteorological and plant parameters. Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala sympo. 1970, Unesco 313~325, (1973)
- 34) BERGEN, J. Y.: Transpiration on sun leaves and shade leaves of Olea europea and other broad-leaved evergreens. Bot. Gaz. 38, 285~296, (1904)
- 35) BILLINGS, W. D., and MORRIS, R. J.: Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. Amer. J. Bot. 38, 327~331, (1951)
- 36) BIRKEBAK, R. and BIRKEBAK, R.: Solar radiation characteristics of tree leaves. Ecology 45, 646~649, (1964)
- 37) BLACK, J. N.: Composition between plants, different initial seed size in swards of subterranean clover with particular reference to leaf area and light microclimate. Aust. J. Agr. Res. 9, 299~318, (1958)
- BLACK, J. N.: The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover. Aust. J. Agr. Res. 14, 20~38, (1963)
- 39) BLACKMAN, G. E.: Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. (9) Adaptive changes in the vegetative growth and development of *Helianthus annus* induced by an alteration in light level. Ann. Bot. 18, 71~94, (1954)
- BLAD, B. L., and BAKER, D. G. : Orientation and distribution of leaves within soybean canopies. Agr. J. 64, 26~29, (1972)
- BRAY, J. R.: The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minesota. Can. J. Bot. 38, 313~333, (1960)
- 42) BREST, D. E., HOSHIZAKI, T. and HAMNER, K. C. : Rhythmic leaf movement in *Biloxi* soybean and their relation to flowering. Plant Physiol. 47, 676~681, (1971)
- BROUGHAM, R. W.: Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. Aust. J. Agr. Res. 7, 377~387, (1956)
- BROUGHAM, R. W.: Interception of light by the foliage of pure and mixed stand of pasture plants. Aust. J. Agr. Res. 9, 39~52, (1958)
- 45) BROWN, K. W., and ROSENBERG, N. J.: Effect of wind breakes and soil water potential on stomatal diffusion resistance and photosynthetic rate of sugar beets. Agr. J. 62, 4~8, (1970)
- 46) BROWN, K. W., and ROSENBERG, N. J. : Influence of leaf age illumination and upper and lower surface differences on stomatal resistance of sugar beet leaves. Agr. J. 62, 20~24, (1970)
- 47) BULA, R. J., SMITH, D., and MILLER, E. E. : Measurement of light beneath a small grain companion crop as related to legum establishment. Bot. Gaz. 115, 271~278, (1954)

-100 -

- CAIN, J. C.: Foliage canopy development of McIntosh apple hedgerows in relation to mechanical pruning the interception of solar radiation and fruiting. J. Amer. Soc. Hor. Sci. 98, 357~360, (1973)
- 49) CARLSON, R. E., and YARGER, D. N. : An evaluation of two methods for obtaining leaf transmissivity from leaf reflectivity measurements. Agr. J. 63, 78~81, (1971)
- 50) CARLSON, R. E., and YARGER, D. N. : Factors affecting the spectral properties of leaves with special emphasis on leaf water status. Agr. J. 63, 486~489, (1971)
- 51) 長南信夫: 禾殻類の葉に於る同化組織に関する研究. (2) 遮光処理による小麦の葉肉の構造変化. 日作紀, 35, 78~82, (1965)
- 52) CLEMENTS, F. E., and LONG, F. L. : Factors in elongation and expansion under reduced light intensities. Plant Physiol. 9, 767~781, (1934)
- 53) COOMBE, D. E.: The seasonal light climate and plant growth in a Cambridge shire wood. Light as an ecological factor. (Eds. by Bainbridge, R., *et al*): Blackwell 148~166, (1965)
- 54) COOPER, C. S., and QUALLS, M.: Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. Crop. Sci. 7, 672~673, (1967)
- 55) COPELAND, E. B. : The variation of some Californian plants. Bot. Gaz. 38, 401~426, (1904)
- 56) CORMACK, R. G. H., and GORHAM, A. L. : Effects of exposure to direct sun-light upon the development of leaf structure of two deciduous shrub species. Can. J. Bot. 31, 537~541, (1953)
- 57) COWART, F. F.: Apple leaf structure as related to position of leaf upon the shoot and type of growth. Proc. Amer. Soc. Hor. Sci. 33, 145~148, (1936)
- 58) CUNNINGHAM, G. E., and STRAIN, B. R. : An ecological significance of seasonal leaf variability in a desert shrub. Ecology 50, 400~408, (1969)
- 59) DALE, J. E. : Investigation into stomatal physiology of upland cotton. (1) The effect of hour of day, solar radiation, temperature and leaf water content on stomatal behavior. Ann. Bot. 25, 39~52, (1961)
- 60) DANCIK, B. P., and BARNES, B. V.: Leaf diversity in yellow birch. Can. J. Bot. 52, 2407~ 2414, (1975)
- 61) DAVIDSON, J. L., and DONALD, C. M.: The growth of swards of subterranean clover with particular reference to leaf area. Aust. J. Agr. Res. 9, 53~73, (1958)
- 62) DENMEAD, O. T., FRITSCHEN, L. J., and SHAW, R. H.: Spatial distribution of net radiation in a corn field. Agr. J. 54, 505~510, (1962)
- DOLK, H. E.: The measurements of the leaves of the compass-plant Lacta Scariola. Amer. J. Bot. 18, 195~204, (1931)
- 64) DUNCAN, W. G., LOOMIS, R. S., WILLIAMS, W. A., and HANAU, R. : A model for simulating photosynthesis in plant communities. Hilgardia 38, 181~205, (1967)
- 65) DUNCAN, W.G.: Leaf angle leaf area and canopy photosynthesis. Crop Sci. 11, 482~485, (1971)
- 66) EDWARDS, D. A. C., and THORNLEY, J. H. M.: Light interception by an isolated plant. A simple model. Ann. Bot. 37, 919~928, (1973)
- 67) EDWARDS, D. A. C. : Interception of diffused light and direct beam radiation by a hedgerow apple orchard. Ann. Bot. 40, 603~613, (1976)
- 68) EL-SHARKAWY, M. A., and HESKETH, J. D.: Effect of stomatal differences among species of leaf photosynthesis. Crop Sci. 4, 619~621, (1964)
- 69) EL-SHARKAWY, M. A., and HESKETH, J. D.: Photosynthesis among species in relation to

characteristic of leaf anatomy and CO<sub>2</sub> diffusion resistance. Crop Sci. 5, 517-521, (1965)

- 70) EVANS, G. C. : An area survey method of investigation the distribution of light intensity in woodland with particular reference to sunflecks. J. Ecol. 44, 391~428, (1955)
- 71) EVANS, G. C., WHITEMORE, T. C., and WONG, Y. K.: The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. J. Ecol. 48, 193~204, (1960)
- 72) FEDERER, C. A., and TANNER, C. B.: Sensors for measuring light available for photosynthesis. Ecology 47, 654~657, (1966)
- 73) FORD, E. D., and NEWBOULD, P. J.: The leaf canopy of a coppiced deciduous wood land.
  (1) Development and structure. J. Ecol. 59, 843~862, (1971)
- 74) FRIEND, D. J. C.: The control of chlorophyll accumulation in leaves of marquis wheat by temperature and light intensity. (1) The rate of chlorophyll accumulation and maximum absolute chlorophyll content. Physiol. Plant. 13, 776~785, (1960)
- 75) FRIEND, D. J. C., and HELSON, V. A.: The rate of dry weight accumulation in marquis wheat as affected by temperature and light intensity. Can. J. Bot. 40, 939~955, (1962)
- 76) FRIEND, D. J. C., HELSON, V. A., and FISHER, J. E.: Leaf growth in marquis wheat as regulated by temperature, light intensity and day length. Can. J. Bot. 40, 1299~1311,(1962)
- 77) FRIEND, D. J. C.: The effect of light and temperature on the growth of cereals. The growth of cereals and grasses. (Ed. by MILTHORPE, F. L.): Butterworths 181~199, (1966)
- 78) GAASTRA, P.: Photosynthesis of crop plants as influenced by light carbon-dioxide, temperature and stomatal diffusion resistnace. Mededel. van de Landbouwhogeschool te Wegeningen Nederland 59, 1~68, (1959)
- GAMBLES, R. L., and DENGLER, N. G.: The leaf anatomy of hemlock, *Tsuga canadensis*. Can. J. Bot. 52, 1049~1056, (1974)
- GRACE, J.: The directional distribution of light in natural and controlled environment conditions. J. Appl. Ecol. 7, 155~164, (1970)
- GROOM, P.: The influence of external conditions upon the form of leaves. in "Botanical notes". Ann. Bot. O. S. 7, 152~153, (1893)
- GRULOIS, J., and VYNCKE, G.: Relation between light and energy falling upon and penetrating a forest in leaf. OEcol Plant. 4, 27~45, (1969)
- 83) HADFIELD, W.: Leaf temperature leaf pose and productivity of the teabush. Nature 219, 282~284, (1968)
- 84) HAGIHARA, A., and HOZUMI, K.: Studies on photosynthetic and its seasonal change in a Chamaecyparis obutsa plantation. J. Jap. For. Soc. 59, 327~337, (1977)
- 85) HAGIHARA, A., NINOMIYA, I., and HOZUMI, K. : Evaluation of the light climate in a Chamaecyparis obutsa plantation by a chemical light-meter. J. Jap. For. Soc. 64, 220~228, (1982)
- 86) 橋本良二・須崎民雄:スギ人工林の光合成生産機構に関する研究.(1)林分における光減衰の解析. 日林誌, 64, 18~26,(1982)
- 87) 橋本良二・須崎民雄:スギ人工林の光合成生産機構に関する研究.(2) 樹冠を構成する枝や葉の着 生状態と光減衰係数.日林誌, 64, 266~274, (1982)
- 88) HASSELBRING, H.: The effect of shading on the transpiration and assimilation of the tobacco plant in Cuba. Bot. Gaz. 57, 257~286, (1914)
- 89) 蜂屋欣二:葉群の垂直配列と生産量.78回日林講,114~115,(1967)
- 90) HAYASHI, K.: Response of net assimilation rate to differing intensity of sunlight in rice verieties. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap. 37, 529~533, (1968)
- 91) HICK, D. R., and STUCKER, R. E. : Plant density effect on grain yield of corn hybrids diverse

- 102 -

in leaf orientation. Agr. J. 64, 484~487, (1972)

- HODGES, J. D. : Patterns of photosynthesis under natural environmental conditions. Ecology 48, 234~242, (1967)
- HOLDSWORTH, A.: The effects of day length on the moving of pulvinate leaves. New Phytol. 58, 29~45, (1959)
- 94) HOLDSWORTH, A.: Effects of day length of dark period on the amplitude on leaf movement in *Bauhinia monandra*. J. Exp. Biol. 10, 104~109, (1959)
- 95) Номмектинем, D. L.: Analytical description of a soybean canopy. Agr. J. 71, 405~409, (1979)
- 96) 堀江 武:トウモロコシ植被内の直射光照射面積の推定法と若干の結果. 農業気象, 22, 45~49, (1966)
- 97) HOSHIZAKI, T., BREST, D. E., and HAMNER, K. C.: The participation of two rhythums in a leaf movement of Xanthium plants given various light-dark cycles. Plant Physiol. 53, 176~179, (1974)
- 98) 穂積和夫・桐田博充:水俣照葉樹林の光合成. JIBP-PT-F 44, 54~61, (1970)
- 99) Hozumi, K., and Kirita, H.: Estimation of the rate of total photosynthesis in forest canopies. Bot. Mag. Tokyo 83, 144~151, (1970)
- 100) IMPENS, I. I., STEWART, D. W., ALLEN, L. H., and LEMON, E. R. : Diffusive resistance and transpiration rate from leaves in situ within the vagetative canopy of corn crop. Plant Physiol. 42, 99~104, (1966)
- ISOBE, S.: Preliminary studies on physical properties of plant communities. Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Jap. A9, 29~66, (1962)
- 102) 礒部誠之:植物群落内の光の強さについて.農業気象, 17, 143~150, (1962)
- 103) 礒部誠之:植物群落内の光の強さについて.(続)農業気象, 18, 19~21, (1962)
- 104) 伊藤綾子・宇田川武俊:作物群落の計量植物学的研究.(1) 大豆群落の幾何学的構造と直達光の透 入. 農業気象, 26, 187~195, (1971)
- 105) 伊藤綾子・宇田川武俊・内嶋善兵衛:作物群落の計量植物学的研究.(2)品種・生育段階による水 稲の群落構造の変化.日作紀,42,332~342,(1973)
- 106) 岩切 敏・稲山光男:施設園芸作物の群落光合成に関する研究.(3) 有限長畦内の環境に対する日 向側面からの直達光透入の影響.農業気象,30,107~116,(1974)
- JACKSON, J. E.: Aspects of light climates within apple orchards. J. Appl. Ecol. 7, 207~ 216, (1970)
- 108) JACKSON, J. E., and PALMER, J. W : Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. J. Appl. Ecol. 9, 341~357, (1972)
- 109) JACKSON, J. E., and PALMER, J. W.: Light distribution in discontinuous canopies, calculation of leaf areas and canopy volumes above defined irradiances contours for use in productivity modeling. Ann. Bot. 47, 561~565, (1981)
- JACKSON, L. R. : Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. Ecology 48, 498~499, (1967)
- 111) JONES, H.: Morphological aspects of leaf expansion especially in relation to changes in leaf form. The growth of leaves. (Ed. by MILTHORPE, F. L.): Blackwell, 93~106, (1956)
- 112) KASANAGA, H., and MONSI, M.: On the light transmission of leaves and its meaning for the production of matter in plant community. Jap. J. Bot. 14, 304~324, (1954)
- 113) 川又泰子・丸山幸平:ブナ林の生態学的研究(28)土地価の異なるブナの 葉の 形質の 比較. 新演

報, 6, 11~27, (1972)

- 114) 川那辺三郎・四手井綱英:陽光量と樹木の生育に関する研究(1) 2・3の落葉広葉樹苗木の庇陰効 果について、日林誌, 47, 9~16, (1965)
- 115) 川那辺三郎・四手井綱英:陽光量と樹木の生育に関する研究(3) 針葉樹苗木の生育におよぼす被 陰の影響. 京演報, 40, 111~121, (1968)
- 116) KERR, J. P., THURTELL, G. W., and TANNER, C. B.: An integrating pyranometer for climatological observer stations and mesoscale networks. J. Appl. Met. 6, 688~694, (1967)
- 117) KIMBALL, H. H., and HAND, I. R.: Day light distribution on horizontal vertical and sloping surfaces. Mont. Wet. Rev. 50, 615~628, (1922)
- 118) KIRA, T., and SHIDEI, T.: Primary production and turn over of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. Jap. J. Ecol. 17, 70~87, (1967)
- 119) KIRA, T., SHINOZAKI, K. and HOZUMI, K.: Structure of forest canopies as related to their primary productivity. Plant & Cell Physiol. 10, 129~142, (1969)
- 120) 桐田博充・穂積和夫:水俣照葉樹林の光合成速度の推定.森林葉層の諸性質.JIBP-PT-水俣,43, 16~35,(1969)
- 121) KOLLER, D., and KIGEL, J.: The growth of leaves and tillers in Oryzopsis miliacea. The biology and utilization of grasses. (Eds. by Younger, U. B. et al): Academic press, 116~ 134, (1972)
- 122) KRAVE, A. D., and JIGAJINI, S. T.: Leaf movement of *Portulaca* under different photoperiods.
   Z. Pflanz. Physiol. 54, 270~274, (1966)
- 123) KRIEDMAN, P. E., NEALS, T. F., and ASHTON, D. H. : Photosynthesis in relation to leaf orientation and light interception. Aust. J. Biol. Sci. 17, 591~600, (1964)
- 124) KU, S. B., and HUNT, L. A.: Effects of temperature on morphology and photosynthetic activity of newly matured leaves of alfalfa. Can. J. Bot. 51, 1907~1916, (1973)
- 125) 玖村敦彦:大豆の物質生産に関する研究.(3)投射光中散光の占める割合と個体群光合成.日作紀, 37,570~582,(1968)
- 126) 黒岩澄雄・門司正三:植物群落における光要因と光合成の理論的解析(1)葉群構造と直射光・散 光および自然光との関係.農業気象,18,143~151,(1963)
- 127) 黒岩澄雄・門司正三:植物群落における光要因と光合成の理論的解析.(2) 吸光係数と光合成の日 変化. 農業気象, 19, 15~21, (1963)
- 128) 黒岩澄雄:植物の物質生産.(生態と進化)現代の生物学 9, 岩波, 71~100, (1966)
- 129) 黒岩澄雄・門司正三:植物群落における光要因と光合成の理論的解析.(3) 散光下光合成と比較し ての平行光線下葉群光合成.農業気象,24,75~90,(1968)
- 130) KYLE, W. J., and DAVIS, J. A.: Quantitative comparison of foliage display in two plots of corn. Can. J. Bot. 52, 2465~2471, (1974)
- 131) LEMEUR, R.: Effect of spatial leaf distribution on penetration and interception of direct radiation. Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala Sympo. 1970, Unesco, 349~356, (1973)
- 132) LEMON, E. R.: Photosynthesis under field conditions. (2) An aerodynamic method for determining the turblent corbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field. Agr. J. 52, 697~703, (1960)
- 133) LOOMIS, R. S., and WILLIAMS, W. A.: Maximum crop productivity an estimate. Crop Sci.
  3, 67~72, (1963)
- 134) LOOMIS, W. E. : Absorption of radiant energy by leaves. Ecology 46, 14~17, (1965)
- 135) LUDWIG, L. J., SAEKI, T., and EVANS, L. T.: Photosynthesis in artificial communities of

- 104 --

cotton plants in relation to leaf area. (1) Experiments with progressive defoliation of mature plants. Aust. J. Biol. Sci. 18, 1103~1118, (1965)

- 136) LUGG, D. G., and SINCLAIR, T. R.: Seasonal changes in morphology and anatomy of field grown soybean leaves. Crop Sci. 20, 191~196, (1980)
- 137) LUXMOORE, R. J., MILLINGTON, R. J., and PETERS, D. B. : Row-crop microclimate. Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala Sympo. 1970, Unesco, 377~388, (1973)
- 138) MACARTHER, R. H.: Foliage profile by vertical measurements. Ecology 50, 802~804, (1969)
- MACCARTNEY, H. A., and UNSWORTH, M. H. : Spectral distribution of solar radiation. (1) Directional radiation. Q. J. Roy. Met. Soc. 104, 699~718, (1978)
- MACCARTNEY, H. A.: Spectral distribution of solar radiation. (2) Global and diffuse. Q. J. Roy. Met. Soc. 104, 911~926, (1978)
- 141) MAEDA, E. : Studies on the mechanism of leaf formation in the crop plants. (1) Changes of structure of succesive leaves in wheat. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap. 27, 451~457, (1959)
- 142) 丸山幸平・手塚征雄:ブナ林の生態学的研究.(1) ブナの葉のヒロサとオモサの関係について.74 回日林講,181~184,(1963)
- 143) 丸山幸平・山田昌一: ブナ林の生態学的研究. (16)海抜高別の光合成及び呼吸の季節的変化について. JIBP-PT-F 42, 9~17, (1968)
- 144) 丸山幸平・柳沢 享・川又泰子:ブナ大径木の光合成能力と立地条件. JIBP-PT-F 45, 51~60, (1971)
- 145) 松島省三・田中孝幸・星野孝文:水稲収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究(68) 稲の 姿勢と同化能率.日作紀,33,44~48,(1964)
- 146) McCLENDON, J. H.: The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate. Amer. J. Bot. 49, 320~322, (1962)
- 147) McCREE, K., and THROUGHTON, J. H.: Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rate. Plant Physiol. 41, 559~566, (1966)
- 148) McLAUGHLIN, S. B., and MADGWICK, H. A. I.: The effects of position in crown on the morphology of needles of Loblolly pine. Amer. Midl. Nat. 80, 547~550, (1968)
- 149) McMILLEN, G. G., and McCLENDON, J. H.: Leaf angle an adaptive feature of sun and shade leaves. Bot. Gaz. 140, 437~442, (1979)
- 150) MERIDA, T., and MEDINA, E. : Anatomy and composition of foliage of some trees of Trachypogon savana of Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 27, 45~55, (1967)
- MICHELL, K. J.: Influence of light and temperature on the growth of rygrass. (2) The control of lateral bud development. Physiol. Plant. 6, 425~443, (1953)
- 152) MICHELL, K. J.: Influence of light and temperature on the growth of rygrass. (3) Pattern and rate of tissue formation. Physiol. Plant. 7, 51~65, (1954)
- 153) MILLER, C. S.: Short interval leaf movement. Plant Physiol. 55, 562~566, (1975)
- 154) MILLER, E. E., and NORMAN, J. M.: A sunfleck theory for plant canopies. (1) Length of sunlite segments along a transect. Agro. J. 63, 735~738, (1971)
- 155) MILLER, E. E., and NORMAN, J. M. : A sunfleck theory for plant canopies. (2) Penumbra effect, intensity distribution along sunfleck segments. Agr. J. 63, 739~743, (1971)
- 156) MILLER, E. E., and NORMAN, J. M.: Light intensity and sunfleck size distribution in plant canopies. Agr. J. 63, 743~748, (1971)
- 157) MILLER, P. C. : Leaf temperature leaf orientation and energy exchange in quakingaspen and Gambell's oak in central Colorado. OEcol. Plant. 2, 241~270, (1967)
- 158) MILLER, P. C.: Solar radiation profiles openings in canopies of aspen and oak. Science

164, 308~309, (1969)

- 159) MILLER, P. C.: Test of solar radiation models in three forest canopies. Ecology 50, 878~ 885, (1969)
- 160) MILLER, P. C.: Bioclimate leaf temperature and primary production in red mangrove canopies in south Florida. Ecology 53, 22~45, (1972)
- 161) MILLER, P. C. : A model of temperature transpiration rate and photosynthesis of sunlit and shaded leaves in vegetation canopies. Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala Sympo. 1970, Unesco, 427~434, (1973)
- 162) MILTHORPE, F. L.: Studies on the expansion of the leaf surface. (1) The influence of temperature. J. Exp. Bot. 10, 233~249, (1959)
- 163) MILTHORPE, F. L. : Studies on the expansion of the leaf surface. (3) The influence of radiation on cell division and leaf expansion. J. Exp. Bot. 14, 483~495, (1963)
- 164) MONSI, M., und SAEKI, T.: Uber die licht fakter in den Pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14, 22~52, (1953)
- 165) MONSI, M., IWAKI, H., SAEKI, T., and NOMOTO, N.: Physiological and ecological analys of shade tolerance of plants. (2) Growth of dark-treated green-gram under varying light intensities. Bot. Mag. Tokyo 75, 185~194, (1962)
- 166) MONTHBITH, J. L.: Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. Bot. 29, 17~ 37, (1965)
- 167) Moss, R. A., and LOOMIS, W. E.: Absorption spectra of leaves. (1) The visible spectrum. Plant Physiol. 27, 370~391, (1952)
- 168) Moss, D. N.: Optimum lightings of leaves. Crop Sci. 4, 131~136, (1964)
- 169) NILSON, T.: A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. Agr. Met.
   8, 25~38, (1971)
- 170) NJOKU, P.: Studies in the morphogenesis of leaves. (11) The effect of light intensity on leaf shape in *Ipomea caerulea*. New Phytol. 55, 91~110, (1956)
- 171) NOMOTO, N.: Primary production of beech forest in Japan. Jap. J. Bot. 18, 385~421, (1964)
- 172) NORMAN, J. M., MILLER, E. E., and TANNER, C. B.: Light intensity and sunfleck size distribution in plant canopies. Agr. J. 63, 743~748, (1971)
- 173) 小川房人: 芦生ブナ林の立体構造と光分布. JIBP-PT-F 41, 45~52, (1967)
- 174) OIKAWA, T., and SAEKI, T.: Light regium in relation to plant population geometry. (1) A monte carlo simulation of light micro climates within a random distribution foliage. Bot. Mag. Tokyo 90, 1~10, (1977)
- 175) OIKAWA, T.: Light regime in relation to plant population geometry. (2) Light penetration in a square-planted population. Bot. Mag. Tokyo 90, 11~22, (1977)
- 176) OSHIMA, Y.: Ecological studies of Sasa communities. (5) Influence of light intensity snow depth and temperature upon the development of Sasa kurilensis community. Bot. Mag. Tokyo 75, 43~48, (1962)
- 177) PALMER, J. W.: Light transmittance by apple leaves and canopies. J. Appl. Ecol. 14, 505~513, (1977)
- 178) PALMER, J. W.: Diurnal light interception and a computer model of light interception by hedgerow apple orchards. J. Appl. Ecol. 14, 601~614, (1977)
- 179) PEARCE, R. B., BROWN, R. H., and BLASER, R. E. : Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle. Crop. Sci. 7, 321~324, (1967)
- 180) PEARCE, R. B., BROWN, R. H., and BLASER, R. E. : Net photosynthesis of barley seedlings as

- 106 -

influenced by leaf area index. Crop. Sci. 7, 545~546, (1967)

- 181) PEARCE, R. B., CARLSON, G. E., BARNES, D. K., HART, R. H., and HANSON, C. H. : Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa. Crop. Sci. 9, 423~426, (1969)
- 182) PEARCE, R. B., and LEE, D. R. : Photosynthetic and morphological adaptation of alfalfa leaves to light intensity at different stage of maturity. Crop. Sci. 9, 791~794, (1969)
- 183) PEARMAN, G. I.: The reflectance of visible radiation from leaves of some western Australian species. Aust. J. Biol. Sci. 19, 97~103, (1966)
- 184) PENDLETON, J. W., SMITH, G. E., WINTER, S. R., and JOHNSTON, T. T. : Field investigation of the relatiouship of leaf angle in corn to grain yield and apparent photosynthesis. Agr. J. 60, 422~424, (1968)
- 185) PROCTOR, J. T. A.: The penetration of global solar radiation into apple trees. J. Amer. Soc. Hot. Sci. 100, 40~44, (1975)
- 186) PUCKRIDGE, D. W.: Photosynthesis of wheat under field conditions. (5) The effect of solar elevation on the distribution of photosynthetic activity within the crop canopy. Aust. J. Agr. Res. 23, 397~404, (1972)
- 187) RABIDEAU, G. S., FRENCH, C. S., and HOLT, A. S.: The absorption and reflection spectra of leaves chloroplast suspensions and chloroplast fragments as measured in an ulbrecht sphere. Amer. J. Bot. 33, 769~777, (1946)
- 188) REED, H. S., and HIRANO, E.: The density of stomata in citrus leaves. J. Agr. Res. 43, 209~222, (1931)
- 189) REES, A. R., and THORNLEY, J. H. M. : Assimilation of tulip growth in the field. Ann. Bot. 37, 121~131, (1973)
- 190) REIFSNYDER, W. E.: Seasonal variation in the moisture content of the green leaves of mountain laurel. For. Sci. 7, 16~23, (1961)
- 191) RICHARDS, P. W.: The tropical rain forest, an ecological study. Cambride Univ. press 450 pp., (1964)
- 192) RICHARDSON, P.: Morphology of the Crossosomatacea. (1) Leaf stem and node. Bull. Torrey Bot. Club 97, 34~39, (1970)
- 193) RUSSELL, W. A.: Effect of leaf angle on hybrid performance in maize. Crop. Sci. 12, 90~92, (1962)
- 194) SAEKI, T., and KUROIWA, S.: On the establishment of the vertical distribution of photosynthetic systems in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 72, 27~35, (1959)
- 195) SAEKI, T.: Inter-relationships between leaf amount light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 73, 55~63, (1960)
- 196) SAEKI, T.: Analytical studies on the development of foliage of a plant community. Bot. Mag. Tokyo 74, 342~348, (1961)
- 197) SAEKI, T., and YAMASAKI, S.: Oxygen supply from shoots to roots relative to the total oxygen consumption in rice root. Bot. Mag. Tokyo 89, 309~319, (1976)
- 198) SANCHEZ, R. A.: Some observation about the effect of light on the leaf shape in *Taraxacum officinale* L.. Mededel. van de Landbouwhogeschool te Wageningen Nederland 67, 1~22, (1967)
- 199) SCHMIDT, W. H., and COLVILLE, W. L. : Yield components of Zea mays as influenced by artificially induced shade. Crop. Sci. 7, 137~140, (1967)
- 200) SHAW, R. H., and WEBER, C. R.: Effect of canopy arrangements on light interception and yield of soybean. Agr. J. 59, 155~159, (1967)

- SHEEHY, J. E.: Some optical properties of leaves of light temperate forage grasses. Ann. Bot. 39, 377~386, (1975)
- 202) Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., and Kira, T.: A quantitative analysis of plant form. —The pipe model theory. (1) Basic analysis. Jap. J. Ecol. 14, 97~105, (1964)
- 203) SHINOZAKI, K., YODA, K., HOZUMI, K., and KIRA, T.: A quantitative analysis of plant form. —The pipe model theory. (2) Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jap. J. Ecol. 14, 133~139, (1964)
- 204) 清水 強・津野幸人:主要作物の収量予測に関する研究.(4) 水稲の乾物生産と日射量の関係,並 びに弱光に対する適応機構.日作紀,27,168~170,(1959)
- 205) SINCLAIR, T. R., HOFFER, R. M., and SCHREIBEN, M. M. : Reflectance and internal structure of leaves from several crops during a growing season. Agr. J. 63, 864~868, (1971)
- 206) SMART, R. E.: Photosynthesis by grapevine canopies. J. Appl. Ecol. 11, 997~1006, (1974)
- 207) STERN, W. R., and DONALD, C. M. : Light relationships in grassclover swards. Aust. J. Agr. Res. 13, 599~614, (1962)
- 208) STEER, B. T.: The dynamics of leaf growth and photosynthetic capacity in *Capisicum* frutescence L.. Ann. Bot. 35, 1003~1015, (1971)
- 209) Szeicz, G.: Solar radiation in crop canopies. J. Appl. Ecol. 11, 1117~1156, (1974)
- 210) 只木良也:森林の生産構造に関する研究.(4) 林分および単木の葉量についての若干の考察.日林 誌,45,249~256,(1963)
- 211) TADAKI, Y.: Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees. Bull. Gov. For. Exp. Stat. 184, 135~161, (1966)
- 212) 只木良也・蜂屋欣二・栩秋一延:森林の生産構造に関する研究.(15)ブナ人工林の一次生産.日林 誌,51,331~339,(1969)
- 213) 玉井重信・四手井綱英:小径木間伐に関する研究.(4) 第1回間伐4年後の林況の変化について. 京演報,42,163~173,(1971)
- 214) 玉井重信・四手井綱英:森林構造と光環境に関する研究(1) ヤマハンノキ苗を用いた 模型林分実
   験.日林誌, 55, 195~201, (1973)
- 215) TAMIYA, Y.: Some theoretical note on the kinetics of algal growth. Bot. Mag. Tokyo
   64, 167~173, (1951)
- 216) TANNER, C. B., and PETERSON, A. E. : Light transmission through corn to inter seeded alfalfa. Agr. J. 52, 487~489, (1960)
- 217) TANNER, C. B., GARDENER, C. J., STOSKOPT, N. C., and REIBERG, E. : Some observations on upright leaf type in small grain. Can. J. Plant Sci. 46, 690, (1966)
- 218) TAYLOR, A. H., and KERR, G. A.: The distribution of energy in the visible spectrum daylight. J. Opt. Soc. Amer. 31, 3~8, (1941)
- 219) THOMAS, J. R., WIEGAND, C. L., and MYERS, V. L.: Reflectance of cotton leaves and its relation to yield. Agr. J. 59, 551~554, (1967)
- 220) THOMPSON, I. I. : Effects of controlled shading upon the development of leaf structure in two deciduous tree species. Ecology 25, 404~413, (1944)
- 221) TSUNODA, S. : A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops. (2) The assimilation-system of plants as affected by the form direction and arrangement of single leaves. Jap. J. Breed. 9, 237~244, (1959)
- 222) TURNER, N. C. : Stomatal behavior and water status of maize sorghum and tobacco under field conditions. (2) At low soil water potential. Plant Physiol. 53, 360~365, (1974)
- 223) TURRELL, F. M.: The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. Amer.

- 108 ---
J. Bot. 23, 255~264, (1936)

- 224) TURRELL, F. M. : A quantitative morphological analysis of large and small leaves of alfalfa with special reference to internal surface. Amer. J. Bot. 29, 400~415, (1942)
- 225) TURRELL, F. M.: Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. Bot. Gaz. 105, 413~430, (1944)
- UCHIJIMA, Z., and INOUE, K.: Studies of energy and gas exchange within crop canopies.
  (9) Simulation of CO<sub>2</sub> environment within a canopy. J. Jap. Agr. Met. 26, 5~18, (1970)
- 227) 宇田川武俊・内嶋善兵衛・堀江 武・小林勝次:作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究.(3)トウモロコシ群落の構造について.日作紀,37,589~596,(1968)
- 228) 宇田川武俊・伊藤綾子・内嶋善兵衛:作物群落の計量植物学的研究.(3)水稲群落内の光環境.日 作紀,43,180~195,(1974)
- 229) VERHAGEN, A. M. W., WILSON, J. H., and BRITEN, E. J. : Plant production in relation to foliage illumination. Ann. Bot. 27, 627~640, (1963)
- 230) VEZINA, P. E., and BOULTER, D. W. K.: The spectral composition of near ultraviolet and visible radiation beneath forest canopies. Can. J. Bot. 44, 1267~1284, (1966)
- 231) VOGEL, S.: Sun leaves and shade leaves differences in convective heat dissipation. Ecology 49, 1203~1204, (1968)
- 232) 和田喜徳・渡辺誠子・黒田昭太郎:タバコ葉の生育に伴う光合成能力とクロロフィル量の消長. 植 雑,80,123~129,(1967)
- 233) WILFONG, R. T., BROWN, R. H., and BLASER, R. E. : Relationships between leaf area index and apparent photosynthesis in alfalfa and ladino clover. Crop Sci. 7, 27~30, (1967)
- WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S., and LEPLEY, C. R.: Vegetative growth of corn as affected by population density. (1) Productivity in relation to interception of solar radiation. Crop Sci. 5, 211~215, (1965)
- 235) WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S., and LEPLEY, C. R. : Vegetative growth of corn as affected by population density. (2) Components of growth net assimilation rate and leaf area index. Crop Sci. 5, 215~219, (1965)
- 236) WILSON, D., and COOPER, J. P.: Assimilation of Lolium in relation to leaf mesophyll. Nature 214, 989~992, (1967)
- 237) WILSON, D., and COOPER, J. P.: Effect of light intensity and CO<sub>2</sub> on apparent photosynthesis and its relationship with leaf anatomy in genotypes of *Lolium perenna* L. New Phytol. 68, 627~644, (1969)
- 238) WILSON, D., and COOPER, J. P.: Apparent photosynthesis and leaf characters in relation to leaf position and age among contrasting *Lolium* genotypes. New Phytol. 68, 645~655, (1969)
- 239) WILSON, J. W.: Analysis of the spatial distribution of foliage by two dimensional point quadrat. New Phytol. 58, 92~99, (1959)
- 240) WILSON, J. W.: Analysis of the distribution of foliage area in grassland. The measurement of grass-land productivity. (Eds. by Ivins, J. D.): Academic press, 51~61, (1959)
- 241) WILSON, J. W.: Estimation of foliage densenes and foliage angle by inclined point quadrats. Aust. J. Bot. 11, 95~105, (1963)
- 242) WILSON, J. W.: Stand structure and light penetration. (1) Analysis by point quadrats. J. Appl. Ecol. 2, 383~390, (1965)
- WILSON, J. W.: Stand structure and light penetration. (2) Sunlit foliage area. J. Appl. Ecol. 4, 159~169, (1967)

- 244) WILSON, J. W. : Analysis of light interception by single plants. Ann. Bot. 48, 501~505, (1981)
- 245) Wilson, J. W.: Analysis of growth photosynthesis and light interception for single plant and stands. Ann. Bot. 48, 507~512, (1981)
- 246) WILSON, G. L.: Bean leaf expansion in relation to temperature. J. Exp. Bot. 19, 309~321, (1968)
- 247) WIT, de C. T. : Potential photosynthesis of crop surface. Neth. J. Agr. Sci. 7, 141~149, (1959)
- 248) WIT, de C. T. : Photosynthesis of crop surface. Advance. Sci. 23, 159~162, (1965)
- 249) WIT, de C. T. : Photosynthesis of leaf canopies. Agr. Res. Repo. 663, 1~57, (1965)
- 250) WYLLE, R. B.: Difference in foliar organization among leaves from four locations in the crown of an isolated tree (*Acer platanoides*). Proc. Iowa. Acad. Sci. 56, 189~198, (1949)
- 251) WYLLE, R. B. : Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonus trees. Amer. J. Bot. 38, 355~361, (1951)
- 252) 矢吹万寿・田村順介:フダンソウの乾物生産に対する炭酸ガス濃度と栽培密度の影響.農業気象, 23,25~29,(1967)
- 253) 山崎耕宇:水稲の葉の形態形成に関する研究. (2)葉位を異にした場合の葉の発育の相異について. 日作紀, 32, 81~88, (1963)
- 254) 柳沢 享・川又泰子・丸山幸平:ブナ林の生態学的研究. (30)地位環境傾度からみたブナ天然林の 解析. JIBP-PT-F 47, 119~139, (1973)
- 255) YIM, Y. J., OGAWA, H., and KIRA, T.: Light interception by stems in plant communities. Jap. J. Ecol. 19, 233~238, (1969)
- 256) YIN, H. C. : Diaphototropic movement of the leaves of Malva neglecta. Amer. J. Bot 25, 1~6, (1938)
- 257) 依田恭二・仲井武志・佐藤治雄:群落呼吸速度の推定. JIBP-PT-F 42, 81~93, (1968)

-110-

# The Study on the Estimation of Vertical Change of Light Intensity

in the Stand of Deciduous Broadleaved tree

Masayuki Araki<sup>(1)</sup>

Summary

### 1. Introduction

The relationships between the light conditions in a plant community and the many factors indicating characteristics of foliage of the community (foliage-factor), for example, inclination angle of leaf, leaf size, leaf area, and light-transmission coefficient of a single leaf have been analyzed in many model stand of deciduous broadleaved tree species by the author. From these analyses, it can be said that the values of foliage-factors vary with change of light intensity and that the light conditions in a community are formed under the synthetic effect of the foliage-factors. Thus, an "action-reaction system" is formed between the foliage-factors and the light climate in the community. On the other hand, production models and lightpenetration models of the plant community have been made by many workers from various points of view. It seems that these previous models are not satisfactorily applied to a real plant community as estimation techniques because they are based on mathematical description and theoretical analyses of the phenomena in a plant community. The essential reason for this is that the community has been dealt with as a uniform body vertically in these models. Therefore, it is necessary to apply a stratification tecnique to the foliage in the analysis of light in the community. The author had studied the "action" mechanism between the relative light intensity (RLI) and the response of each foliage factor by the stratification technique, and got a new basic concept for clarifying the "reaction" mechanism between the characteristics of foliage and the RLI. With a partial layer of foliage being called a "stratum", the light-transmission coefficient of the stratom forms the concept.

# 2. Light transmission coefficient of a stratum

The light-transmission coefficient of a stratum  $(T_S)$  is defined as the ratio of light intensity at the surface plane to that on the bottom plane of the stratum. These values can then be calculated from the RLI measured at the height of every boundary plane among the strata. Two considerations are employed in the analysis.  $T_S$  is decided by the characteristics of the foliage-factor. The vertical profile of light intensity in the community is formed by the cumulative effect of the  $T_S$ . Then, to learn the profiles of the RLI in the community,  $T_S'$  is estimated from the foliage-factors. Here,  $T_S'$  is defined as the estimated value of  $T_S$ .

## 3. Basic concept of sub-model

In highly congested stands of deciduous broadleaved trees, cluster of leaves do not form. In these stands, when the foliage is partitioned by unit boxes the material contained in a box is a separated partial layer of foliage. Here, the box has three dimensions, width  $(B_w)$ ,

Received October 22, 1985

<sup>(1)</sup> Forest Influence Division

length  $(B_l)$ , and height  $(B_h)$ . They were established as follows:  $B_w$  and  $B_l$  are  $3\sim5$  times of the planting distance of individuals, and  $B_h$  is 10~20 percent of the foliage-depth. This is necessary so that there is a sufficient number of leaves for their measured values to be treated statistically. However,  $B_h$  must be established like there is no marked vertical variation in values of foliage-factor in a box.

Additionally, each value in the box is calculated from the measured values of foliagefactor, as follows: total leaf area  $(L_a)$ , mean leaf length  $(L_l)$ , mean leaf width  $(L_w)$ , mean inclination angle of leaves  $(L_i)$ , mean light-transmission coefficient of single leaf  $(L_{tr})$ , total basal area of stems  $(S_s)$  and total area of branch shadow  $(S_b)$ .

Then, it is considered that the space in a box is a collection of the partial-spaces which are utilized or occupied by single leaf or leaves, and this is applied to the analysis. The height of a partial-space is named h', and calculated as multiple of  $L_l$  and  $\sin \cdot L_l$ . That is either the upward projecting or hanging length of a leaf in a vertical direction. Namely, the h' is the theoretical minimum one among ways of getting vertical length or thickness of partial-space. There are another two ways to decide horizontal size of the partial-space, neverthless length and width of the partial-space were decided  $B_l$  and  $L_w$  in this study. Because this way shortened to bar method is more advantageous than the another ways in the collecting of data and in proving the adequacy of the equation, as discussed in the latter. Then, since the three dimensions of the bar are decided in this way, the number of bars in the box and leaf area assigned per a bar can be estimated. Consequently, the size of each box is same for all strata, but the size of each bar is different in each box varying with the size and inclination of leaves in the box. Since, there are many bars in each box, there are a part of leaf, stem, and branch in a bar. They are shading materials to the light illuminating the bottom plane of the bar. The calculation method for the shaded area by them are defined as follows: projected leaf area per a bar  $(A_l = \cos L_i \times L_a/N)$ , basal area of stems per a bar  $(A_s = S_s/n_s)$ , and area of branch shadow per a bar  $(A_b = S_b/N)$ . Here,  $n_1$  shows vertical number of bars in a box  $(=B_h/h')$ ,  $n_2$  does horizontal number in a box  $(=B_w/L_w)$  and N does total number of bars in a box  $(=n_1 \times n_2)$ , and A indicates the basal area of the bar  $(=B_l \times L_w)$ .

The light illuminating the top surface plane of the bar is separated into three parts. The first is the light illuminating the leaves, the second, the stems and branches and the third, the bottom plane of the bar directly. Here, the light intensity of each part at the bottom plane of the bar is based on the assumption that, under the first part the intensity of light is equal to the light-transmission coefficient of a single leaf, that under the second part no light penetrates, and that under the third part light penetrates without diminution. It is assumed that the amount of light can be assessed by the product of intensity of the light and the area illuminated by the light.

Consequently, when the ratio of total amount of light for the three parts to the amount of light illuminating top surface plane of the bar is calculated, it is the light-transmission coefficient per single bar. Here, the coefficient is designated as  $\Delta T_{S'}$  (%), and the RLI on the top surface plane of the bar is assumed to be 100 percent. Similarly, the light-transmission coefficient of a single leaf ( $L_{tr}$ ) is expressed as a percent. Then,  $\Delta T_{S'}$  is calculated as

The light-transmission coefficient of the box or partial-foliage,  $T_{S'}$  (%), is calculated by the next formula because the number of bars to the number of  $n_1$  is accumulating in the box.

$$T_{S}' \!=\! \left( \frac{\varDelta T_{S}'}{100} \right)^{n_{1}} \!\times\! 100$$

This  $T_{S'}$  means the estimated value of the light-transmission coefficient of a partial-foliage.

# 4. Assumptions and conditions of the sub-model

In making the sub-model the following four assumptions and two conditions were employed.

- (1) Leaves, stems, and branches are dispersed uniformly in the box.
- (2) The light illuminating the part non-occupied by leaves, stems and branches reaches to the bottom plane of the bar without diminution.
- (3) In the sub-model, the vertical flux of light is treated as the representative case.
- (4) Distribution of light intensity at the top surface of the next lower bar is assumed to be uniform. In other words, the intensity of light at the top surface plane of each bar does no vary horizontally.
- (5) Reflected light is omitted.
- (6) The light-transmission coefficient of a single leaf is indicated by the coefficient for a light of 555 nm in wave lenght, measured by spectro-photometer.

These assumptions and conditions were proved adequate by the numerical discussions. Namely, the assumption set a priori were only two as  $(1)\sim(2)$ .

# 5. Stands used for test of the sub-model and model

The logical composition and accuracy of the sub-model were tested with the data from eight model stands of deciduous broadleaved tree using a unit box having three dimensions,  $B_l=1.0 \text{ m}, B_w=1.0 \text{ m}$ , and  $B_h=0.2 \text{ m}$ . Model stands were highly congested pure communities made by transplanting tree saplings of eight species as follows: Acer Buergeriana, Alnus japonica, Betula platyphylla, Celtis sinensis, Quercus actissima, Quercus serrata, and Styrax japonica. Transplating was conducted in eight  $8 \text{ m} \times 8 \text{ m}$  plots, and saplings were transplanted 20 cm distant from each other. Sampling was done at August or September of 1981, retarding one or two years from the transplanting. On the sampling occasion,  $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$  sampling plots were established at the center of each stand. Fifty measurements for RLI were made from 10:00 a. m. to 02:00 p. m. under overcast skies on every boundary plane of the strata by a relative-illuminometer. After the measurement of the RLI, all 25 individuals were sampled. The trees were alloted for each measurement of foliage-factor, dry-weight, and leaf area.

## 6. Results of the test

With the data from 79 strata of eight model stands,  $T_{S'}$  of each stratum was estimated respectively. When the degree of correspondence between  $T_{S}$  and  $T_{S'}$  can be assessed by correlation coefficient, it can be said that the accuracy of the estimation is very high, because the correlation coefficients are calculated 0.8 in average of all the stands. When the difference between  $T_{S}$  and  $T_{S'}$  in name D. T. (%) and is calculated by next formula, the distribution of D. T. was as follows : there were 10 strata showing more than 30% of D. T., and 16 strata showing  $20 \sim 30\%$  of D. T., among the total 79 strata.

# D. T. = $|T_S - T_S'|$

Location of the strata showing much D. T. was limited to the center or lower part of the foliage in all the species. The reason for this was the fact that the value of  $T_s$  in the lower strata were less accurate, because  $T_s$  was calculated as the ratio of two small value of RLI.

On the other hand, the accuracy of estimation is evaluated highly, because in the 53 strata the D. T. was calculated as less than 20% and in 33 strata as less than 10% in the total 79 strata.

### 7. Discussions on logical composition of sub-model

The skeleton and feature of the sub-model were considered as follows : the skeleton for the partial-space assigned per each leaf was done by setting the extremely thin layer named as bar in foliage, and the relation between the bottom area of the space and the projected area of leaves, stems, and branches were estimated. This matter was explained by the results of comparative calculations. There are two other methods to calculate the  $\Delta T_{S'}$ . In the first method, the volume and shape of the partial-space occupied by a single leaf is calculated directly, by dividing the volume of the box by the number of leaves in the box. This was termed the sub-box method. By using this sub-box instead of the bar in the calculation,  $\Delta T_{S'}$ . being same as the value by the bar method, can be estimated. But this method is inferior in practical use because it needs additional data, such as number of leaves. To obtain this, the census of leaves is necessary instead of a sample. In the second method, a plate having three dimensions,  $B_l \times B_w \times h'$ , is established as the partial space. This space is occupied by many leaves. This way was termed the plate-method. By using this plate in the calculation. the same  $\Delta T_{S}'$  can be estimated. Because in principle, it is the same as the bar method, but it was found to be a little inferior to the bar-method in proving the adequacy of combining equations in the sub-model.

Namely, estimation of the partial-space occupied by each leaf and its bottom area is the logical skeleton of this sub-model, under the assumption that light penetration into the community is affected mainly by the space around the leaves.

# 8. Basic concept of the model

The basic concept of the model to estimate the vertical profile of light intensity in the stand is as follows. When the concept of partial-foliage is applied to the foliage layer of the stand, it can be considered that the light intensity at each height is decided to be the accumulated effect of  $T_S$  of each partial-foliage. Here, the reason why the value of  $T_S$  are different in each stratum is that the characteristics of partial-foliage differ from each other. And at the same time, the characteristics of partial-foliage are decided by the light intensity in the stratum. From another point of view, it can be said that these considerations written here are the explanation for the action-reaction system formed between foliage and light climate in the community.

Therefore, there are two components in this model. One of them is the sub-model to estimate the  $T_{S}'$  of partial-foliage. The other is the regressions between foliage-factor and RLI, to estimate the value of each foliage-factor. The flow of estimation in this model is as follows. Light intensity on the first stratum is 100% in RLI, because there is no material to intercept the light in the upper part of the first stratum. Each value of foliage-factor under the condition of 100% light is estimated by the regressions. The value of  $T_{S'}$ , which is decided by the synthetic effect of foliage-factor, is estimated by the sub-model. When the value of  $T_{S'}$  is assumed to be 0.9, the intensity of light which reaches the bottom plane of the first stratum become 90% in RLI, multiplying 100% by 0.9. Next, the number of estimated strata (one, in this case) is compared with the number of strata being set in the real stand. Namely,

by comparing the two numbers, the condition that whether there is a part of foliage under the stratum or not, can be estimated. The number of strata set in the stand is five to ten, because the depth of stratum is set  $10\sim20\%$  of the foliage depth as in the former part.

Here, as a matter of course, one is less than from five to ten. Consequently, the flow of estimation returns to the estimation of the second stratum. The intensity of light illuminating the second stratum is 90% in RLI, because the bottom plane of the first stratum is the same as the surface plane of the second stratum. From the difference in light conditions, the characteristics of partial-folige in the second stratum they are estimated by the regressions, are differing from those in the first stratum. Namely, the value of  $T_{S'}$  in the second stratum is not equal to that in the first stratum. When the value of  $T_{S'}$  in the second stratum is estimated as 0.8, the light intensity at the bottom plane of second stratum becomes 72% in RLI, multiplying 90% by 0.8. The flow of estimation is circulated on the loop until the number of strata estimated and set are equal.

# 9. Regressions between foliage-factor and RLI

There are many foliage-factors indicating characteristics of foliage, for instance  $L_a$ ,  $L_i$ ,  $L_i$ ,  $L_w$ ,  $L_{tr}$ ,  $S_s$ , and  $S_b$ . It may be recognized that each foliage-factor has respondency to light intensity. The equation to express each relationship between the value of the foliage-factor and RLI are the regressions. The difference of these regressions among species or stands has been analyzed by the author. In this study, the coefficient of each regression was decided using least-squares method. From the resuls, it is clear that each significance level is high, in general.

## 10. Test of the model

Estimated values of RLI in each stratum and species were calculated by the model. To clarify the accuracy of estimation as a whole, correlation coefficient between estimated and measured value of RLI were calculated. The coefficients were given in high level of significance in each species. On the other hand, it was shown that the estimated values of each foliage-factor are very close to the measured ones.

# 11. Discussions

From these simulated results, it is clear that light intensity in the community can be estimated with very high accuracy by this model. Another feature of this model is that the value of each foliage-factor can be estimated with high accuracy. Consequently, it may be said that this model can be used not only to clarify the action-reaction system in the community, but to estimate the values of light intensity. It is clear from many numerical discussions that this model may be applied not only to the model stand but to also the general stands.