

論 文

スギ林における林冠の発達過程と個体の器官成長様式

橋本良二*・玉泉幸一郎**

橋本良二・玉泉幸一郎：スギ林における林冠の発達過程と個体の器官成長様式 日林誌 77:153~162, 1995 22年生スギ林分の20個体について、樹冠下の幹の枝節解析を行うことにより、樹冠底高や樹冠長のほか、地上部各器官の重量、成長量、枯死・脱落量の経年変化を調べ、林冠の発達過程や器官成長様式の推移を議論した。個体の純生産率は、樹冠葉量の増減や樹冠構造の転換により変化し、「減少-安定-上昇-安定」の経過をたどる。このことから、林冠発達過程は、純生産率の変化を根拠として明確に4期に区分される。個体の幹成長への物質配分率は、純生産率と樹冠新葉率の関数として表され、前者が大きく後者が小さいほど高い値をとる。幹配分率は、林冠発達過程の第1期では新葉率の低下により上昇する。第2期以降では、幹配分率は純生産率の影響を強く受けそれと同様の变化パターンを示し、第2期で安定、第3期で上昇、第4期で安定の傾向を示す。第4期における幹配分率は、0.40~0.65の範囲にあり、個体間差は純生産率の変動にほぼ支配され、上、中、下層木間のちがいは極端な被圧木を除けば明らかではない。

HASHIMOTO, R. and GYOKUSEN, K.: Growth pattern of tree organs in relation to the process of canopy development in a *Cryptomeria japonica* stand. J. Jpn. For. Soc. 77: 153~162, 1995 Changes with tree age in height to crown base above the ground, crown length, above-ground tree biomass and growth, and litterfall were investigated in a 22-year-old *Cryptomeria japonica* D. DON stand, by introducing knot analysis. Net production rate on an individual level changes by increases or decreases of crown foliage mass and transformation of the crown structure; it at first decreases, next, levels off, and after increases, levels off again. Accordingly development of the stand canopy clearly is divided into four different stages on the basis of the changes in the net production rate. The partitioning ratio of photosynthate for stem growth (s) is given as a function of the net production rate (E) and the ratio of current-year foliage growth (R) to the total crown foliage, resulting in larger values when E becomes larger and/or R becomes smaller. In the first stage of canopy development s increases due to decrease of R in spite of the decrease of E . After the first stage, however, s is influenced greatly by E , showing the same time-course as that of E ; levels off in the second stage, then increases in the third, and levels off again in the fourth. Values of s in the fourth stage, ranging from 0.4 to 0.65, do not show significant differences among tree height classes, except for extremely suppressed trees.

I. はじめに

植物の成長は生産物質の葉への「投資」に重きをおくことにより効果的に促されると考えられるが(村田, 1980; 宝月, 1984), 森林においては林冠閉鎖後、葉の現存量が一定化することから(KIRA and SHIDEI, 1967; 依田, 1971), 林木成長における葉への「投資」に「総量規制」がかかることになる。そのため、林冠の発達が未閉鎖から閉鎖のステージへと進むにつれ、林木個体の器官成長の様式が大きく変わることが予想

される(安藤ら, 1968)。このような林木の成長過程を分析するにあたっては、林冠閉鎖前後から樹冠下部の枝葉の枯死・脱落が顕在化することから、各時点での器官重とともに枯死・脱落量をおさえておく必要がある(MIYAUURA and HOZUMI, 1985)。

スギ林の物質生産については、地方品種や保育形式と関係づけて数多くの研究がなされている(只木ら, 1964, 1965, 1967; 安藤ら, 1968)。しかし、各器官の重量、成長量、枯死・脱落量などを同時に経時的に調べた研究は、長期間を要することもあり、きわめて限

* 岩手大学農学部 Fac. of Agric., Iwate Univ., Morioka 020

** 九州大学農学部 Fac. of Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812

られている(川那辺ら, 1975)。

林木の樹冠下の幹には過去に枯死・脱落した一次枝の分岐部(枝節)が木部に埋まっている。これら枝節の年輪解析によりそれぞれの枝の発生年と枯死年がわかり、樹冠下部で起こる枝の枯死・脱落の過程が明らかとなる(藤森, 1975)。さらに、枝節解析と樹幹木部の年輪解析を組み合わせるにより過去の各年齢における樹冠底の位置での幹直径がわかり、その時点での樹冠に関する諸量が推定される(KIRA and SHIDEI, 1967; 依田, 1971)。積み上げ法によって純生産量を調べる場合には、枝葉などの枯死・脱落量の測定が必要となる。しかし、枝節解析を導入する方法では、それらの測定は不要であり、後述するように過去の各年齢における枝葉の年枯死・脱落量のほか成長開始からの総成長量をも求めることが可能である。

スギ人工林の林冠の発達過程を林木個体の枝節解析によって遡って区分し各過程における個体の器官成長様式を明確にするのが、本研究の目的である。まず林齢の異なる林分で地上部各器官の重量と成長量の調査を行った。次に、最も林齢の高い林分の試料木について枝節解析を行い、過去の各年齢における樹冠底の位置や樹冠長のほか、地上部各器官の重量、成長量および枝葉の枯死・脱落量を推定した。これらの結果をもとに、まず林冠発達過程の区分について林木の樹冠底高の上昇や純生産率の変化と関係づけて検討した。そして、各器官成長に対する物質配分率の解析法を示したうえで、幹成長への物質配分率について林冠発達にともなう変化や樹高クラス間のちがいを議論した。

II. 研究方法

1. 調査地および調査林分

盛岡市の北約10 km, 北上丘陵の西縁に位置する岩手大学農学部附属滝沢演習林の林齢の若いスギ3林分を研究の対象とした。各林分とも緩斜面に植栽された一斉林であり、調査時(1987年の成長開始前)の林齢

はそれぞれ9, 16, 22年であった(表-1)。9年生林分は下刈り期を脱して間もない林, 16年生林分は林冠が閉鎖して間もない林であった。22年生林分は林冠が閉鎖し枝下高が7 m以上に達した林であった。なお、この林分では林齢18年のときに被圧木等を対象として除間伐が行われた。

2. 地上部重および成長量の測定

9, 16, 22年生の各林分で樹高階別本数分布を考慮して8, 12, 20個体を試料木として選んだ。伐倒後、樹高と樹冠底高を測り、地上部各器官の重量などを調べた。なお、樹冠底高については、樹冠の輪郭を形作りかつ樹冠葉群の垂直分布の変化が著しく不連続とならない最下の生存枝の着生部位までの高さとした。各器官重の測定では、まず幹から分岐する一次枝についてその分岐位置(着生高)を測り、幹にそって切断した後、枝と葉の重さを測定した。枝と葉の分離については、一次枝の着生部位にかかわらず、一次枝を枝、一次枝から分岐する枝葉部を葉とした。枝は着生高にしたがって1 mの深さの樹冠層ごとにまとめそのすべてを、葉は樹冠層ごとに含水率を求めるためのサンプルを実験室に持ち帰った。幹については、厚さ約4 cmの円盤を樹冠下の部分では地際から1 m間隔に樹冠内の部分では0.5 m間隔に切り取り、残りの部分とともに実験室に運んだ。

試料木の各樹冠層の枝の1/3以上を対象として、それぞれの枝の基部から10 cm間隔に木部の年輪解析を行い、最近1年間の成長量を調べた。幹の円盤については、まず外樹皮をはがしその重さを測った後、内樹皮外周面積を調べた。これは、幹の各高さにおける内樹皮外周面積あたりの外樹皮重量を求めるためである。次に、木部の年輪解析と内樹皮の厚みの測定を行った後、各円盤の一部をサンプリングし(梢端部では全部)、木部と内樹皮の重量を得るため浮力法によりそれぞれの比重を測定した。

幹と枝の成長量は、木部の成長量のほかに内樹皮な

表-1. 調査林分の概要

General features of the sample plots and structural data for each stand

Stand age (years)	Plot area (ha)	Exposure	Inclination (°)	Average dbh (cm)	Average height (m)	Average clear length (m)	Number of trees per unit area ^b (no. ha ⁻¹)
9	0.06	SE	7	6.2 ^a	4.4	0.4	3300 (3400)
16	0.09	SW	1	10.7	9.2	3.0	2600 (3000)
22	0.14	NE	5	15.2	13.8	7.3	2200 (3000)

^a Diameter at ground level. ^b Figures in parentheses show initial planting densities.

どの成長量を含むので、各試料木ごとに以下のように推定した。試料木の幹の成長量は、全試料木(40本)についての伐倒時の樹皮および木部重と木部材積との関係式(図-1)を使って、最近1年間の木部材積の成長量をもとに推定した。試料木の枝の成長量(kg tree⁻¹)は、各樹冠層より年輪解析のためにサンプリングしたすべての枝についての枝重(樹皮などを含む)と木部材積との関係式を個体ごとに作り、年輪解析を行った枝の最近1年間の木部材積の成長量をもとに推定した。そして、各樹冠層においてサンプリングした枝とその層の全部の枝の重量比を使ってその層の枝の成長量を求め、個体全体の最近1年間の枝の成長量を求めた。なお、成長にともなう幹や枝の樹皮などの脱落はきわめてわずかな量と見られた。

試料木の葉の最近1年間の成長量については、まず個体のすべての一次枝についての葉重と枝重との関係式(ここでは葉の枯死・脱落の顕著な樹冠下部の枝を除く)を求めた。そして、サンプリングした枝の最近1年間の重量成長より葉の成長量を推定し、枝の場合

と同様に、個体全体の成長量を求めた。

3林分の試料木で得られる枝葉の成長に関する関係式(後述)が、林齢9年生以前のより若い林分の個体にも適用できるかどうかを検討するため、大学構内の圃場に生育する3年生の実生苗を5個体選び、地際部の幹木部直径を測定し枝葉の重量を調べた。また、地際部の木部の年輪解析を行い、枝葉の重量は地際部木部の断面積に比例するとして、最近1年間の木部断面積の成長量をもとに枝葉の成長量を求めた。なお、ここでは供試苗の幹の地際部は供試林木の樹冠底高における幹の部位に相当するとした。

3. 枝節解析による過去の枝葉の重量および成長量の推定

1) 樹冠底高の上昇経過

22年生林分の試料木を対象として、幹の木部に埋まっている枯死枝の節(枝節)の年輪解析により枝の発生年と枯死年(最終生存年)を調べた(藤森, 1975)。その際、可能な限り多くの枯死枝を対象としたが、付近のものに比べ著しく枝直径の小さいものは除いた。

表-2. 試料木(No. 14)の各年齢における地上高階別生存枝本数と樹冠底高の推定値

Change with tree age in number of living branches in each section of height above the ground, and estimation of heights to crown bases

Section (m)	N	Number of living branches stand age (year)																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
8.5~9.5	13														5	13	13	13	13	13	12	10	8
8 ~9	11														11	11	11	11	11	10	10	7	5*
7.5~8.5	10													4	10	10	10	10	10	9	8	4*	4*
7 ~8	9												2	9	9	9	9	9	9	6	4*	4*	0*
6.5~7.5	12												9	12	12	12	11	11	11	11	6*	5*	3*
6 ~7	17											6	17	17	17	17	16	16	15	14	6*	3*	0*
5.5~6.5	16											12	16	16	16	15	14	13	12	8*	3*	1*	0*
5 ~6	13									7	13	13	13	13	12	11	10	6*	2*	0*	0*	0*	
4.5~5.5	16								2	16	16	16	16	14	13	11	9	4*	3*	0*	0*	0*	
4 ~5	14								7	14	14	13	13	9	8	8	3*	1*	1*	0*	0*	0*	
3.5~4.5	14							7	14	14	14	13	12	10	8	8	3*	1*	0*	0*	0*	0*	
3 ~4	16							7	14	16	16	16	16	15	15	12	9	4*	1*	0*	0*	0*	
2.5~3.5	14					2	14	14	14	14	14	14	14	12	11	7*	1*	0*	0*	0*	0*	0*	
2 ~3	13					8	13	13	13	13	13	11	11	9	7	2*	0*	0*	0*	0*	0*	0*	
1.5~2.5	11				2	11	11	11	11	11	10	7	7	7	5*	1*	0*	0*	0*	0*	0*	0*	
1 ~2	11				8	11	11	11	11	11	10	9	8	7	3*	1*	0*	0*	0*	0*	0*	0*	
0.5~1.5	16			5	8	16	16	16	16	15	15	14	13	11	9	3*	0*	0*	0*	0*	0*	0*	
0 ~1	16		4	11	14	16	16	16	15	14	14	13	10	9	8*	2*	0*	0*	0*	0*	0*	0*	
Height to crown base (m)		0	0	0	0	0	0	0	0.07	0.14	0.21	0.29	0.36	0.43	0.5	2.0	3.0	4.5	5.5	6.0	7.5	8.0	8.5

N represents numbers of branches for which knot analyses were made. Underlines denote stages of branch deaths. Superscripts (*) show that the numbers of living branches are less than 50% of N in the sections.

これらの結果をもとに、試料木ごとに各年齢における地上高階別生存枝本数表を作成した(表-2)。各地上高階の生存枝数はある年齢で最大値を示し数年後に減少した。この最大値はその階で枝節解析を行った枝の本数と一致していたので、この最大値を示す最終年の翌年よりその階では枝の枯死が始まったと見ることができる。

先に定義した樹冠底高は、必ずしも最下生存枝高あるいは最上枯死枝高と一致しない。そのため、決定した樹冠底高の下に生存枝があったり上に枯死枝があったりする。そこで、ある地上高階における生存枝数が最大値に達した後生存枝数の最大値に対する比率(B)が初めてある値以下になったときをもってその階の枯死年とし、以後その階を枯死階として扱うこととした。そして、各年齢における樹冠底高は、その年齢における最高枯死階の中間高とした。試料木伐倒時(林齢22年)の樹冠底高について、 B の値を0.3から0.8まで0.1の間隔で変えて推定を行い、実測値との差を調べたところ、差の平均値は $B=0.5$ で最も小さく0.16(標準偏差は0.56)であった。したがって、今回の解析では $B=0.5$ として樹冠底高を決定した。また、最初の枯死階の出現($B=0.5$ とした表-2の例では林齢14年で地上高階0~1mのところ)までの枯死過程では、樹冠底高は最低階に枯死枝が現われた時点から直線的に上昇するとした。

2) 過去の地上部重と成長量

試料木(ここでは22年生林分の個体のみ)の各年齢における幹の重量は、3林分の全試料木を通じての伐倒時の個体の樹皮重と木部材積および木部重と木部材積との関係式(図-1)をもとに、樹幹の年輪解析によ

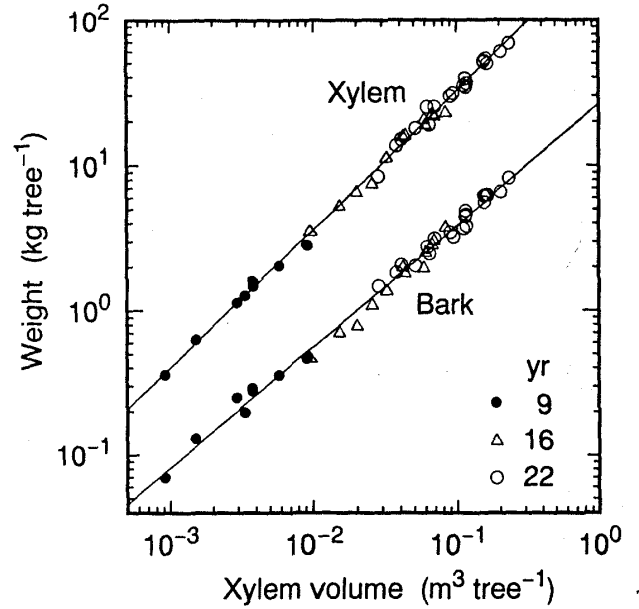


図-1. 幹の樹皮重、木部重と木部材積との関係
Weights of stem bark and xylem as a function of xylem volume
Regression equation: Bark, $y=26.4x^{0.836}(r^2=0.991)$; Xylem, $y=292x^{0.955}(r^2=0.996)$.

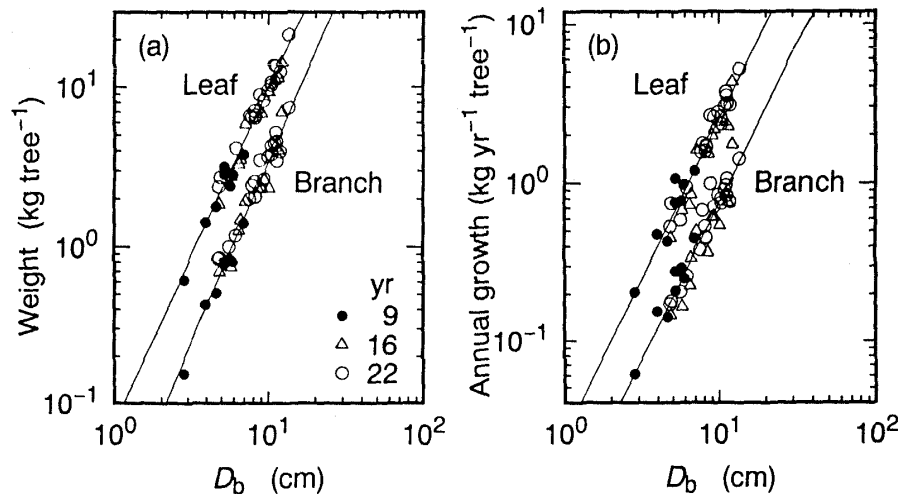


図-2. 葉、枝の重量と D_b との関係(a)および葉、枝の成長速度と D_b との関係(b)

Weight (a) and annual growth (b) of leaves and branches as a function of D_b

D_b represents stem diameter at height to crown base. Regression equation: Leaf mass, $y=0.0746x^{2.12}(r^2=0.972)$; Branch mass, $y=0.0175x^{2.30}(r^2=0.961)$; Leaf growth, $y=0.0251x^{2.00}(r^2=0.937)$; Branch growth, $y=0.00783x^{1.98}(r^2=0.913)$.

り得られる各年齢における木部材積を介して推定される。幹の成長量は、前年の幹重との差とした。試料木の各年齢における枝および葉の重量は、3林分の全試料木を通じてのそれぞれの伐倒時重量と樹冠底高における幹木部直径との関係式(図-2(a))をもとに、樹幹解析と枝節解析の結果を結びつけて得られる各年齢の樹幹底高における幹木部直径を介して推定される。個体の枝および葉の成長量についても、それらの重量と同様の方法で推定される(図-2(b))。

3) 総成長量と総枯死・脱落量

成長開始からある年齢までの成長量の総和を本研究では総成長量と呼び、個体の幹、枝、葉および全器官の成長量をそれぞれ ΔW_s , ΔW_b , ΔW_l , ΔW , 総成長量をそれぞれ W_s , W_b , W_l , W で表す。また、ある年齢における個体の幹、枝、葉の重量を Y_s , Y_b , Y_l で表す。

個体の枝と葉のある年の枯死・脱落量(ΔL_b , ΔL_l)は、前年の枝および葉の重量を Y_b^* , Y_l^* とおくと、

$$\Delta L_b = \Delta W_b - (Y_b - Y_b^*) \quad (1)$$

$$\Delta L_l = \Delta W_l - (Y_l - Y_l^*) \quad (2)$$

となる。成長量の場合と同様に、成長開始からある年齢までの枯死・脱落量の総和を総枯死・脱落量と呼び、枝と葉でそれぞれ L_b , L_l で表す。なお、幹では枯死・脱落が認められなかったので、 $W_s = Y_s$ となる。

III. 結 果

1. 幹および樹冠成長に関する関係式

全試料木についての伐倒時の幹の樹皮および木部の重量と木部材積との関係は、生物成長のアロメトリー(相対成長)式として広く用いられる巾乗式(清水, 1959)でよく表された(図-1)。アロメトリー係数は樹皮で0.84, 木部で0.95であり、樹皮で小さかった。伐倒時の枝および葉の重量は、樹冠底高における幹木部直径(D_b)とのアロメトリーとして関係づけられ、同様に巾乗式で表された(図-2(a))。アロメトリー係数は枝で2.30, 葉で2.12であり、枝で大きかった。

伐倒時の最近1年間の枝と葉の年成長速度は、それらの重量と同様、 D_b と密接な関係があり、巾乗式でよく近似された(図-2(b))。それぞれの式の巾(指数)は2に近く1.98と2.00であった。このように、巾の差がわずかであることから、個体の枝と葉の成長速度の比は個体サイズおよび年齢にかかわらずほぼ一定となっており、葉1に対して枝約0.3である。

スギ3年生苗の枝葉の重量と年成長速度は5個体の

平均でそれぞれ $61(\pm 9) \text{ g seedling}^{-1}$, $48(\pm 7) \text{ g year}^{-1} \text{ seedling}^{-1}$ であった。なお、それら苗の地際部の幹木部直径の平均は $0.98(\pm 0.12) \text{ cm}$ であった。一方、上述の3林分の試料木から得られた枝や葉の重量および成長速度と D_b との関係式を使って求まる枝葉の重量と年成長速度の平均は、それぞれ 87 g tree^{-1} , $31 \text{ g year}^{-1} \text{ tree}^{-1}$ であった。これらの結果から、3林分の試料木から得た関係式によって植栽当初の枝葉の重量や年成長速度を推定したとしても、それほど大きな支障は生じないと判断した。

2. 樹冠底高の上昇と樹冠長の変化

枝節解析を行った22年生林分の20本の試料木を、伐倒時の樹高(H)にしたがって、上層木($H > 15 \text{ m}$)、中層木($13 < H \leq 15 \text{ m}$)、下層木($H \leq 13 \text{ m}$)の三つのクラスに分けた。各クラスの伐倒時の平均樹高は、それぞれ15.72, 14.12, 11.55 mであった。また、各林齢における平均樹高は、林齢1年のときを除けば、つねに上層木で高く、ついで中、下層木の順であった。

樹冠底高(H_b)の急激な上昇は、どのクラスでも林齢14年頃から始まり、数年間続いた後やや緩やかな上昇に変わった(図-3(a))。最初の急激な上昇は閉鎖林冠の形成と深くかかわっていると見られるので、この時期を「閉鎖林冠形成期」とし、その前後を「林冠閉鎖前」, 「林冠閉鎖後」と呼ぶこととした。閉鎖林冠形成期では樹冠底高は上層木について下層木でわずかに高く、中層木がもっとも低かった。しかし、閉鎖後では樹冠底高は上層木で高く、ついで中、下層木の順であった。

樹冠長($H - H_b$)は、樹冠底高の明らかな上昇が始まる林齢14年、すなわち閉鎖林冠形成期の初めでピークを示した(図-3(b))。閉鎖林冠形成期では樹冠長はやや急な減少を示し、林冠閉鎖後では上層木で一定あるいはやや上昇、中層木で一定、下層木で減少の傾向を示した。樹冠長は上層木で長く、ついで中、下層木の順であったが、閉鎖林冠形成期では上、中層木間の差は一時的に小さくなった。林冠閉鎖後では上、中層木と下層木との差は次第に大きくなった。

3. 枝葉の重量および総枯死・脱落量の変化

個体の枝葉の重量($Y_l + Y_b$)の林齢にともなう変化は、樹冠長のそれと類似していた(図-4)。なお、枝葉を枝と葉に分けても、林齢によるそれぞれの重量の変化パターンは枝葉の場合と同じであった。枝葉の重量は、樹冠長がピークに達する閉鎖林冠形成期の初めで同様にピークを示し、林冠閉鎖後では上層木でやや上

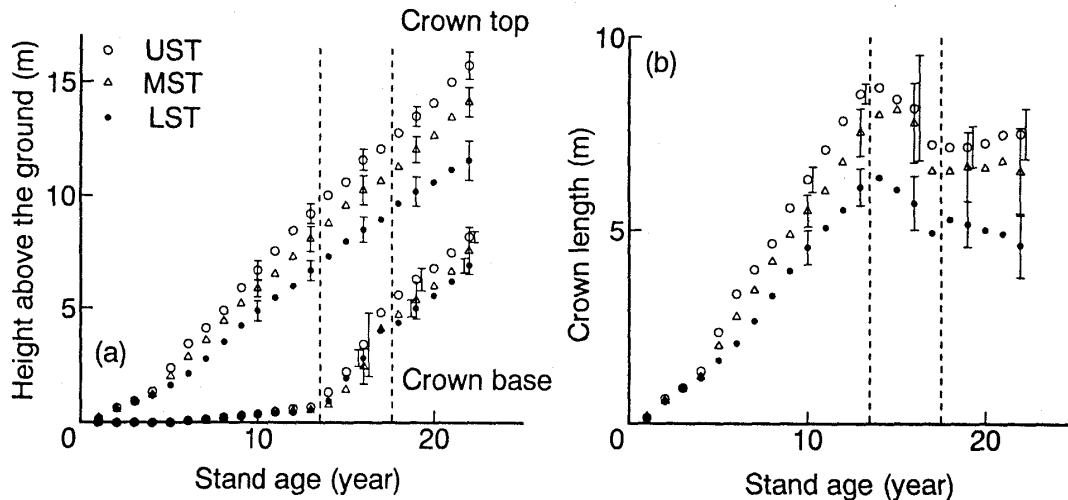


図-3. 上, 中, 下層木の樹高および樹冠底高 (a) と樹冠長 (b) の林齢による変化
Changes with stand age in tree height and height to crown base (a), and crown length (b) for upper, middle, and lower story trees

Notes: Mean in each height class is plotted. Vertical bars show standard deviations. UST, MST, and LST represent upper, middle, and lower story trees, respectively. Two vertical dashed lines show the beginning and end respectively, of period of closed-canopy formation.

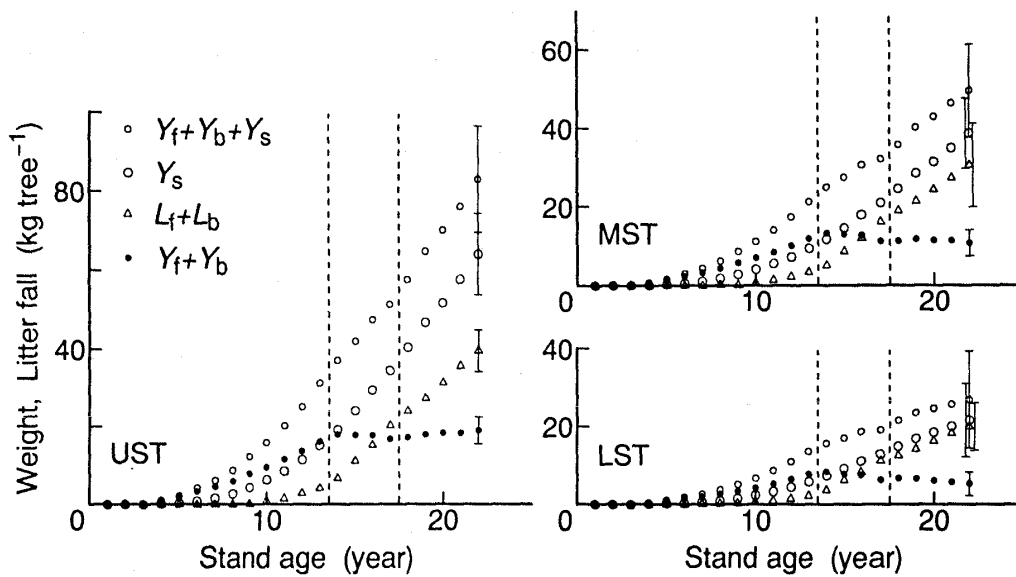


図-4. 上, 中, 下層木の幹 (Y_s) および枝葉 ($Y_b + Y_f$) の重量と総枯死・脱落量 ($L_b + L_f$) の林齢による変化

Changes with stand age in weights of stems (Y_s), foliage and branches ($Y_b + Y_f$), and total litterfall ($L_b + L_f$) for upper, middle, and lower story trees

Note: Mean in each height class is plotted.

昇, 中層木ではほぼ一定, 下層木で低下の傾向を示した。幹の重量 (Y_s) は, どのクラスにおいても林冠閉鎖前および閉鎖林冠形成期では次第に増加率を上げながら指数関数的に上昇した。しかし, 林冠閉鎖後ではいくぶん変化が見られ, 上, 中層木ではほぼ直線の上昇するのに対し, 下層木では増加率が次第に下がり緩やかな上昇を示した。枝葉の総枯死・脱落量 ($L_f + L_b$)

の林齢にともなう変化は, 樹冠底高の上昇経過にほぼ対応していた。すなわち, 総枯死・脱落量は閉鎖林冠形成期に入って急激に増加し, 林冠閉鎖後ではいくぶん緩やかな増加に変わった。

4. 林木の純生産率と幹への物質配分率の変化

地上部全器官の年成長速度 ($\Delta W/\Delta t$) は, 林冠閉鎖前では増加率を上げながら指数関数的に上昇したが,

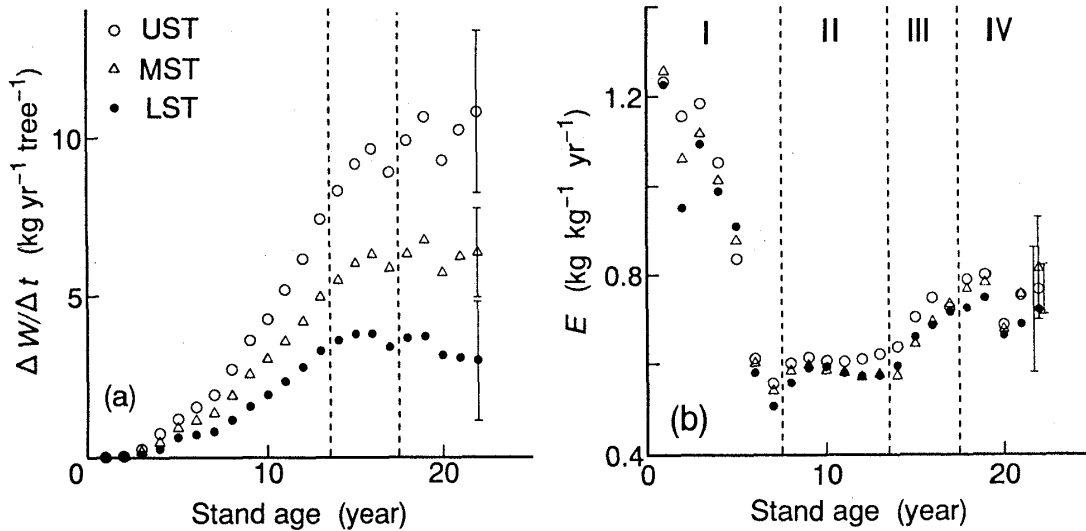


図-5. 上, 中, 下層木の地上部年成長速度($\Delta W/\Delta t$)と葉の純生産率(E)の林齢による変化
Changes with stand age in above-ground annual growth ($\Delta W/\Delta t$) and net production rate of crown foliage (E) for upper, middle, and lower story trees

Note: Mean in each height class is plotted. Letters I to IV show processes of canopy development, Stage 1 to 4, respectively.

閉鎖林冠形成期に入って上昇は明らかに抑えられた(図-5(a))。林冠閉鎖後では、上層木で上昇、下層木で減少、中層木ではほぼ一定の傾向を示した。成長速度は、どの時期でも上層木で高く、ついで中、下層木の順であり、上層木に対する中、下層木の比率は林齢とともに低下した。

ある年齢における個体の葉の純生産率 (E) は、

$$E = (\Delta W/\Delta t)/Y_f \quad (3)$$

と書ける。また、ある年齢における幹成長への物質配分率は (s) は、

$$s = (\Delta W_s/\Delta t)/(\Delta W/\Delta t) \quad (4)$$

と書ける。

純生産率は林冠閉鎖前では林齢7年頃まで急激に低下し、その後しばらくはほぼ一定の値を示した(図-5(b))。一定に達した段階では上層木が高い値を示した。純生産率は閉鎖林冠形成期では明らかな上昇を示し、上層木で高かった。閉鎖後では純生産率の各クラスの平均は0.7~0.8 kg kg⁻¹ year⁻¹の範囲におさまるようであり、上、中層木で高く、下層木で低い値を示した。

林冠閉鎖前では幹成長への物質配分率は林齢7年頃まで急激に上昇し、その後しばらくはほぼ一定の値を示した(図-6)。閉鎖林冠形成期では幹配分率は明らかな上昇を示し、閉鎖前に続いて上層木で高かった。林冠閉鎖後では各クラスの幹配分率の平均は0.5~0.6の範囲にあり、上層木で高く、中、下層木の順に低く

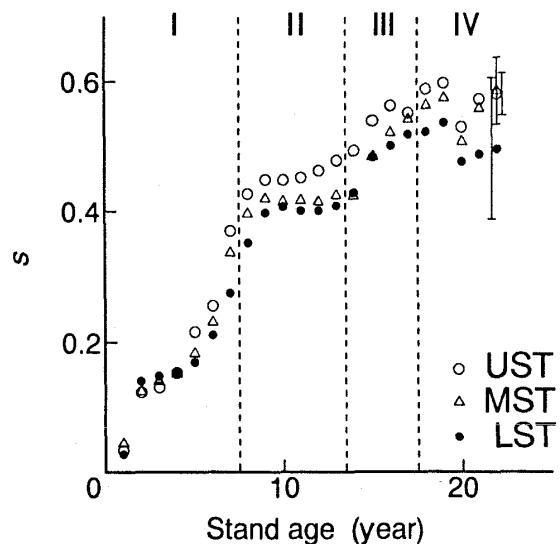


図-6. 上, 中, 下層木の幹成長への物質配分率(s)の林齢による変化
Changes with stand age in ratio of partitioning matter for stem growth (s) for upper, middle, and lower story trees

Note: Mean in each height class is plotted.

なった。

IV. 考 察

1. 林冠発達過程の区分

植栽して数年間は樹冠はたがいに孤立した状態にあるが、樹冠の著しい成長にともなって(梶原, 1977)自己被陰さらには隣接木樹冠との相互被陰が加わり、

とくに樹冠下部の光環境は悪化する (OKER-BLOM and KELLOMÄKI, 1981)。この結果、純生産率は急激な低下を示す (図-5 (b))。しかし、この純生産率の低下は、林分葉量がピークを示す時期 (個々の樹冠葉量がピークを示す時期に一致) まで続くのではなく (図-4)、それ以前の早い時期から純生産率は一定レベルを保つ。このように樹冠あるいは林分葉量の増大にもかかわらず純生産率が低下しないことに関しては、樹冠構造の変化による受光態勢の改善が大きく貢献していると考えられる。

スギ林では、林齢とともに幹から分岐する一次枝の傾斜角が大きくなり、一次枝に着生する葉の分布状態も先端部周辺に集中するようになる (橋本・須崎, 1982)。これらの変化は、樹冠葉群への光配分の均一化を促し、樹冠の光合成生産を高める (HASHIMOTO, 1991; KELLOMÄKI and OKER-BLOM, 1983; OKER-BLOM and KELLOMÄKI, 1983)。したがって、上述の純生産率が一定に保たれる期間では、樹冠が光を効率よく利用できるように、枝や葉の着生状態を通じての内部構造的変化が大きく進んでいると考えられる。このことから、林分葉量がピークに達する以前の段階では、林冠の発達過程は純生産率の著しい低下をとめないながらも樹冠を拡大し葉量を増やして生産を高める期間 (第1期) と樹冠の量的成長とともにその内部構造を転換することで純生産率の低下を抑え引き続き生産を高める期間 (第2期) とに分けられる。

林分葉量がピークに達する時期は樹冠底高が急激な上昇を開始する時期に一致し、この樹冠底高の急激な上昇は数年にわたり続く (図-3 (a))。この期間では、枝葉の枯死・脱落量の著しい上昇にともなって樹冠長や葉量は明らかに減少する。しかし、この後は樹冠底高の上昇はいくぶん緩やかになり、樹冠長、葉量、年間の枯死・脱落量などの変化が小さくなる。純生産率の変化は、樹冠底高の変化によく対応し、急激な上昇の後、ほぼ一定化する (図-5 (b))。このように、樹冠底高の急激な上昇期は林冠が構造や機能の面で安定化に向かう途中の期間 (第3期) であり、これ以後は安定した林冠が維持される期間 (第4期) と見ることができ (なお、先に第3期を閉鎖林冠形成期とし、これ以前を林冠閉鎖前これ以後を林冠閉鎖後と呼んだ)。第4期では、下層木で樹冠葉量、地上部成長速度の低下が見られるが、上層木でそれらが上昇するので、林分全体としては一定のレベルに保たれる可能性が高い。以上のように、林冠発達過程は林木個体の純生産率の変

化によってきわめて明瞭に4区分され、純生産率の「減少期」に始まり、「安定期」、「上昇期」を経て、再び「安定期」へと推移する。

2. 幹成長への物質配分率

ある年齢における個体の幹成長への物質配分率 (s) は、また

$$s = 1 - (\Delta W_i / \Delta t + \Delta W_b / \Delta t) / (\Delta W / \Delta t)$$

とも書き表され、先に述べたように枝と葉の年成長速度の比が年齢にかかわらずほぼ一定値をとるので、それを β とおくと、

$$s = 1 - (1 + \beta) (\Delta W_i / \Delta t) / (\Delta W / \Delta t) \quad (5)$$

と表される。ここで、 $(\Delta W_i / \Delta t) / (\Delta W / \Delta t)$ は葉の成長への物質配分率である。ところで、樹冠の葉量あたりの葉の年成長速度 (ここでは新葉率と呼ぶ) を R とおくと、

$$R = (\Delta W_i / \Delta t) / Y_i \quad (6)$$

となる。よって、(5)式右辺の $(\Delta W_i / \Delta t) / (\Delta W / \Delta t)$ は、(3)、(6)式より R/E になるので、 s は結局 R と E で決まる。

$$s = 1 - (1 + \beta) R / E \quad (7)$$

林冠発達過程の第1期では、 E は急激に低下する (図-5 (b))。一方、 R もこの時期では同様に急な低下を示す (図-7)。 E の低下は s の低下をもたらす、 R の低下は s の上昇につながるが、第1期では R の影響が優って s は上昇する。第2期では、 R の低下はきわめ

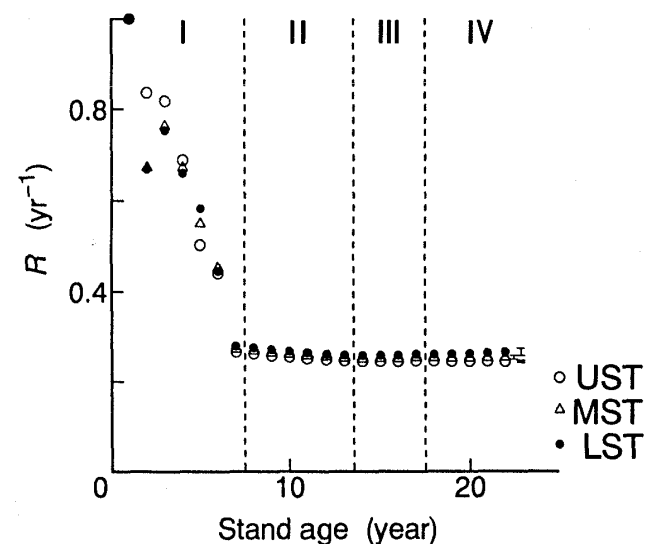


図-7. 上, 中, 下層木の樹冠新葉率 (R) の林齢による変化

Changes with stand age in ratio of current-year leaves (R) in the crown for upper, middle, and upper story trees

Note: Mean in each height class is plotted.

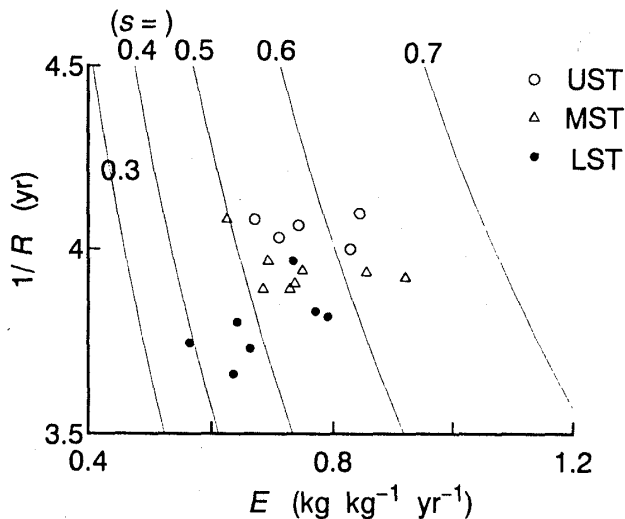


図-8. E および $1/R$ との関係を表す等幹配分率図
Response surface curve of s in relation to E and $1/R$

Notes: Mean of $1/R$ in the fourth stage of canopy development for each sample tree is plotted against that of E . Isolines of s are drawn according to Eq. (8), where $\beta=0.29$ minimized sum of squares of residue of s (differences from measured values) and the mean residue was 0.011.

てわずかになり、第3期および第4期ではほとんど変化しなくなる。したがって、第2期以降では、 s の経年変化は E の変化にほぼ支配され、両者はまったく同じパターンで変化する。第4期における各樹高クラスの s の平均は上層木で高く0.58、下層木で低く0.50であり、中層木ではそれらの間の0.56であった(図-6)。針葉樹人工林を扱った研究では、閉鎖前で葉への配分が大きい、次第に幹への配分が高まることが知られており、閉鎖後では地上部純生産量のうち幹への配分はおおよそ0.45~0.60の範囲にあるとされている(安藤ら, 1968; 依田, 1971; 佐藤, 1973)。

第1期後半以降、 s が上層木で大きく下層木で小さいのは、前者で E が高いことと R が低いことが関係している。ところで、 R は葉の寿命と直接に関係し、長い寿命は R を小さくする(大島, 1986)。したがって、 s は、純生産率が高く葉の寿命が長いほど大きくなるといいかえられる。なお、第4期では樹冠葉量の年変化が小さくなることから葉の成長速度と枯死・脱落速度がほぼ釣り合った状態にあるとみなせるので、 $1/R$ は葉の寿命を表す。

図-8は s に与える E と $1/R$ の影響を見るための「等幹配分率図」であり、第4期の各個体についてプロットされている。 E と $1/R$ の変動範囲はそれぞれ0.6~0.9、3.6~4.1であるが、これらの変動範囲では E の変動が s に大きく影響するのに対し $1/R$ の変動

の影響は小さい。すなわち、個体間の s の差は、 E の影響をより強く受けている。そのため、上層木が中層木に比べ高い $1/R$ をもつものの、 E のちがいが小さいので、両者の s のちがいはあまり大きくない。また、下層木で平均して s が小さいのは、明らかに E の小さい個体を含むことが大きく関与している。樹高クラス間の s のちがいは、 s の小さい下層木の一部の個体を除くと個体間の E の差が小さくなるので、それほど明確ではなくなる。

s が0.6を超える個体に共通する点は他の個体に比べ隣接木樹冠による遮光の影響を受けにくい個体であったことであり(林木位置図と樹冠に関する毎木調査の資料より)、 s が0.45を割る個体は下層木のうちでも最も樹高の低いグループに属し典型的な被圧木であった。これらのことから、太陽光に対する樹冠表面の露出状態が E への影響を通して s に影響を与えていると考えられる。

間伐や枝打ちが林分の物質生産に及ぼす影響を調べた研究は多いが(川那辺ら, 1975; BEETS and POLLOCK, 1987; GRACE, 1988)、幹成長への物質配分率に与える影響については議論が十分ではない。間伐による残存木の樹冠の受光状態の改善は、 E の上昇をもたらすであろう。また、受光状態の良い上層木が受光状態の悪い下層木などに比べ $1/R$ が大きいことから、受光状態の改善は $1/R$ の上昇をもたらすと考えられる。これらのことから、間伐により s の上昇が期待できる。一方、枝打ちは枝葉部への配分率を高め、幹への配分率を下げるとする報告がある(竹内・蜂屋, 1977)。枝打ちにより受光状態の悪い樹冠下層部が除去されるので、 E は上昇する。しかし、樹冠を構成する枝の新葉率(R)は上部のもので大きく下部で小さいので、枝打ちにより $1/R$ は確実に小さくなる。したがって、 E の上昇の影響が $1/R$ の減少に打ち消されてしまう場合は s は低下し、 $1/R$ の減少の影響が E の上昇に打ち消されてしまう場合は s は上昇する。

間伐や枝打ちは、その種類や強度によりさまざまに実施され、両者を組み合わせて行う場合も少なくない。これらの保育が s にどのように係わるかについては、さらに実証的な研究が必要であるが、 s が E と $1/R$ によって決まるしくみになっていることから、両要因への影響を通して検討されるべきである。

本研究の遂行にあたり、岩手大学農学部造林学研究室に在籍された菅野直樹氏(現陸前高田農業高校教

論), 蒲生秀磨氏(現大船渡農業高校教諭)はじめ多くの皆様のご協力を賜った。深く感謝申し上げる。

引用文献

- 安藤 貴・蜂屋欣二・土井恭次・片岡寛純・加藤善忠・坂口勝美(1968) スギ林の保育形式に関する研究. 林試研報 209: 1~76.
- BEETS, P. M. and POLLOCK, D. S. (1987) Accumulation and partitioning of dry matter in *Pinus radiata* as related to stand age and thinning. N. Z. J. For. Sci. 17: 246~271.
- 藤森隆郎(1975) 枝打ちの技術体系に関する研究. 林試研報 273: 1~74.
- GRACE, J. C. (1988) Effect of foliage distribution within tree crowns on intercepted radiant energy and photosynthesis. In Plant form and vegetation structure (WERGER, M. J. A., van der AART, P. J. M., DURING, H. J. and VERBOEVEN, J. T. A., eds.). 153~159, Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- 橋本良二・須崎民雄(1982) スギ人工林の光合成生産機構に関する研究(II) 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.
- HASHIMOTO, R. (1991) Canopy development in young sugi (*Cryptomeria japonica*) stands in relation to changes with age in crown morphology and structure. Tree Physiol. 8: 129~143.
- 宝月欣二(1984) 生物経済学. 245 pp, 裳華房, 東京.
- 梶原幹弘(1977) スギ同齢林における樹冠の形態と量に関する研究(V) 樹冠表面積と樹冠体積. 日林誌 59: 233~240.
- 川那辺三郎・斎藤秀樹・四手井綱英(1975) 小径木間伐に関する研究(V). 日林誌 57: 215~223.
- KELLOMÄKI, S. and OKER-BLOM, P. (1983) Canopy structure and light climate in a young Scots pine stand. Silva Fenn. 17: 1~21.
- KIRA, T. and SHIDEI, T. (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. Jpn. J. Ecol. 17: 70~87.
- MIYaura, T. and HOZUMI, K. (1985) Measurement of litterfall in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa* S. et Z.) plantation by the clothing-trap method. J. Jpn. For. Soc. 67: 271~277.
- 村田吉男(1980) 陸上植物の光合成と生産力. 光合成と物質生産. 387~510, 理工学社, 東京.
- OKER-BLOM, P. and KELLOMÄKI, S. (1981) Light regime and photosynthetic production in the canopy of a Scots pine stand during a prolonged period. Agric. Meteorol. 24: 185~199.
- OKER-BLOM, P. and KELLOMÄKI, S. (1983) Effect of grouping of foliage on the within-stand and within-crown light regime: comparison of random and grouping canopy models. Agric. Meteorol. 28: 143~155.
- 大島誠一(1986) 森林の純生産量と同化部分への生産物配分. 京大演報 57: 46~59.
- 佐藤大七郎(1973) 陸上植物群落の物質生産 I a. 95 pp, 共立出版, 東京.
- 清水三雄(1959) 相対生長. 269 pp, 協同医書出版社, 東京.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男・吉岡 清・宮川良幸(1964) 森林の生産構造に関する研究(VI) 足場丸太生産スギ林の生産力について. 日林誌 46: 246~253.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男(1965) 九州スギ林の物質生産力. 林試研報 173: 45~66.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男(1967) 森林の生産構造に関する研究(XI) サシキスギと実生スギの28年生造林地の物質生産力. 林試研報 199: 47~65.
- 竹内郁雄・蜂屋欣二(1977) 枝打ちが生長におよぼす影響(I) スギ模型林分での枝打ち試験. 日林誌 59: 313~320.
- 依田恭二(1971) 森林の生態学. 331 pp, 築地書館, 東京

(1994年6月29日受理)