

森林限界低木林の一次生産量の推定方法について*

崎 尾 均**・増 沢 武 弘***

1 はじめに

森林の一次生産量については、IBP(国際生物事業計画)の調査によって多くのデータが蓄積されてきた。この調査には熱帯多雨林から亜高山帯林まで、また天然林から人工林までさまざまな種類の森林が含まれているが、森林限界の低木林についてはほとんど研究がなされていない。生産量の推定方法には光合成量の測定による方法といわゆる収穫法(積み上げ法)があるが、後者の場合は調査区の森林を著しく破壊してしまうので高山・亜高山帯のように再生が困難な森林を扱う場合には問題が多い。

そこで、Bot. Mag. Tokyo (1987)に掲載した論文を調査法について再検討し、特に富士山の森林限界において森林の構造を著しく破壊することなく、わずかな試料の採取で、しかも調査地でおおがかりな設備を使用することなく生産量の推定を行ない、同時に収穫法による測定を行なって、両者を比較検討した。

2 調査地の概況

調査地は富士山南東斜面(海拔2400m)に分布しているミヤマハンノキ低木林である。この低木林は森林限界に位置し、この群落より上方の斜面にはオンタデ・イタドリなどの多年生草本群落が分布し、下方はカラマツ林からシラビソ林へと移り変わっている(Masuzawa, 1985)。この森林限界付近は、ミヤマハンノキ・ミヤマヤナギ・ダケカンバ・カラマツなどのわい性低木林によって構成されているが、調査地の周辺はミヤマハンノキが優占種となっている。

3 方法

生産量の推定は、門司・佐伯の群落光合成理論(Monsi and Saeki, 1953)による方法(以下、光合成法と呼ぶ)と一般的な収穫法により行なった。

(1) 光合成法

群落内の光鉛直分布と群落上層からの積算葉面積指数の関係は(1)式で示される。

$$\frac{I}{I_0} = \exp(-KF') \quad \dots\dots\dots(1)$$

I : 群落内の照度

I₀ : 群落表面の照度

F' : 群落上層からの積算葉面積指数

K : 吸光係数

さらに葉の光透過率mを考慮すると、(1)式は以下の式で示される。

$$\frac{I}{I_0} = \frac{K}{1-m} \exp(-KF') \quad \dots\dots\dots(2)$$

また葉群の各個葉の光合成速度Pと光の強さIの関係は(3)式で示される。

$$P = \frac{bI}{1+al} \quad \dots\dots\dots(3)$$

a, b : 定数

この(2)式と(3)式をもとにして群落総光合成量Pgが(4)式で示される。

$$Pg = \frac{b}{Ka} \ln \frac{(1-m) + KaI}{(1-m) + KaI \exp(-KF)} \quad \dots\dots\dots(4)$$

F : 葉面積指数

m : 葉の光透過率

この(4)式(Saeki, 1960)をもちいて光合成量を推定した。調査は1981年の生育期間に行なった。ミヤマハンノキの葉が展開する時期から落葉を終了する時期までを生育期間とし、表-1のようにその期間をほぼ2週間間隔の9期間に分け、その各期間内の光合成量の合計を年間の生産量とした。

森林限界付近のミヤマハンノキ林内に1m×3m、高さ2.4mの立体コドラートを設置し、垂直方向に40cm間隔の6層に分けた(図-1)。そして各期ごとに以下の項目の計測を行なった。

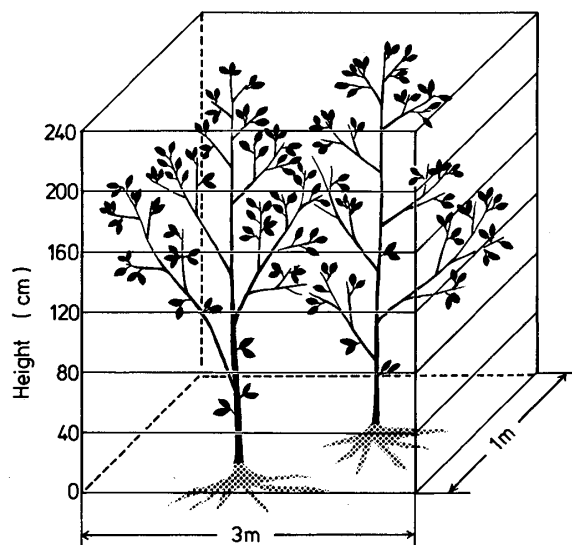
* The estimation of primary productivity on shrub forest at alpine timberline

** Hitoshi SAKIO : 埼玉県林業試験場
Saitama Prefectural Forest Experiment Station, Yorii, Saitama 369-12, Japan

*** Takehiro MASUZAWA : 静岡大学理学部
Biological Institute, Faculty of Science, Shizuoka University, Shizuoka, 422, Japan

表一 各期間の総光合成量

期	間	総光合成量 (gd. w. m ⁻²)
I	11, June - 22, June	6
II	23, June - 6, July	101
III	7, July - 25, July	392
IV	26, July - 13, Aug.	422
V	14, Aug. - 26, Aug.	245
VI	27, Aug. - 11, Sept.	267
VII	12, Sept. - 26, Sept.	205
VIII	27, Sept. - 9, Oct.	103
IX	10, Oct. - 21, Oct.	6
計		1,747



図一 ミヤマハンノキ低木林内に設置した立体コドラートの模式図。

1) 群落内の照度 (Topcon SPI-71) を垂直方向に 20cm 間隔で地表から群落上面まで測定し、同時に群落上面でも測定しその比率で相対照度を求めた。

2) 葉面積の垂直分布を知るために、各層ごとに 30 枚の葉の形を紙面に写しとり葉面積計 (林電工 AAM-7) で測定し、葉 1 枚当たりの平均葉面積を求めた。又、各層の葉数をカウントし平均葉面積との積を各層の葉面積とした。

3) コドラートの近くの個体から群落の上層に位置する長さ約 40cm のシュートを採取し、研究室にもち帰り赤外線 CO₂ 分析計 (富士電機 ZAP) を用い温度制御付きマイクロチャンバー (小糸工業 MC-A3-W) で葉の光合成速度と呼吸速度を測定した。

気象データとしては、次の項目について測定を行なった。

1) 森林限界で自記温湿度計により気温を測定した。

2) 富士山頂の気象観測所のデータを森林限界にあてはめることができるかどうか検討するために、森林限界で積算日射計 (飯尾電機農試電子型 TS-SR) により、快晴・曇天・雨天の日に積算日射量を測定した。

3) 森林限界で照度の日変化を測定した。

(2) 収穫法

光合成法による推定値を検査するために、収穫法で純生産量をもとめた。純生産量は、一定期間における現存量の増加量、枯死・脱落量、被食量の合計であり、光合成法による総生産量 P_g から呼吸量を差し引いたものが、収穫法による純生産量に当たる。1981年の生育期間が終了した11月に立体コドラート内のミヤマハンノキを 20cm 間隔の層別刈取法で採取し、1981年の乾重増加量を、木村 (1976) の方法により以下の器官に

分けて行なった。根は立体コドラート内のものを掘り出した。

1) 主幹は地際から 20cm 間隔で切断し、年輪の幅を計測し材積増加量をもとめた。これに材の乾容積重をかけて乾重増加量とした。乾容積重は 80°C で一定重量になるまで乾燥して測定した。

2) 側枝については基部の直径の異なる 7 本を選び、10cm 間隔で切断し幹と同様に乾重増加量をもとめた。その結果と $D_B^2 \cdot l$ (D_B : 枝の付け根の直径, l : 枝の長さ) の関係から他の枝の乾重増加量を推定した。

3) 根は、幹・枝と根の生長率が等しいとみなして根の現存量より求めた。

4) 葉は、最も展開した 8 月 6 日の現存量にその日までの落葉量を加えて算出した。葉の現存量は光合成法で求めた葉面積に単位面積当たりの乾重量をかけて求めた。又、落葉量は葉の展開期前に林内にナイロンのメッシュでつくったリタートラップを設置し、8 月 6 日までの落葉量を合計して求めた。

5) 雄花は 6 月下旬に、球果は種子が飛散していない 9 月下旬にコドラート内のものを採取し乾燥重量を測定した。

(3) 呼吸量

1) 葉呼吸については、光合成の測定時にチャンバー内を暗黒にして、温度—呼吸曲線を作成した。そして生育期間内の各日の平均気温より呼吸量を読み取り、積算葉面積をかけてその日の呼吸量とした。

2) 幹・枝は、当年枝・直径 0.5cm・1cm・2cm・3cm・4cm に分け、温度—呼吸曲線を作成した。また、

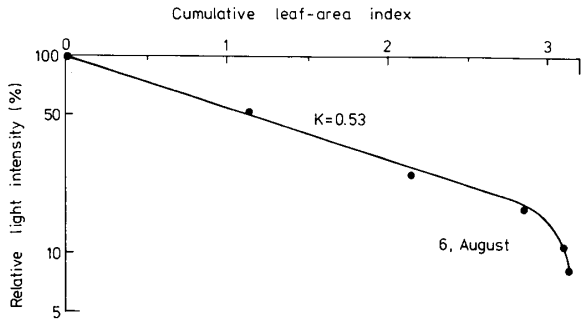


図-2 群落上層からの積算葉面積指数と群落内相対照度の関係。この直線部分の傾きが吸光係数を示す。

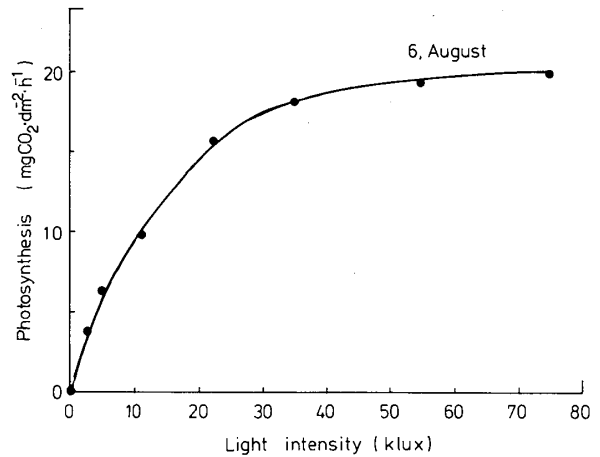


図-3 ミヤマハンノキの陽葉の光-総光合成曲線。測定は同時期の森林限界の平均気温で、又CO₂濃度は0.03%で行なった。

葉と同様に呼吸量を読み取り、林内の幹・枝の直径階ごとの分布量をかけて求めた。

3) 根の呼吸量は地上部と地下部の木部現存量の比率が呼吸量についても成立するとみなし推定した。

4 結果

(1) 光合成法

葉層による光の吸収を図-2に示す。光は葉層の上面から積算葉面積指数にたいして指数関数的に減少しており、下層において落ち込みが見られる。この直線の傾きが吸光係数Kを示している。ミヤマハンノキ林においては、葉の展開期と落葉期をのぞいては約0.5の値を取っている。

ミヤマハンノキの陽葉の光-光合成曲線を図-3に示す。10klux以下の光条件では陰葉との間で光合成速度に違いがみられなかった。一般に群落の上層に分布している陽葉では太陽からの光を100%受けているのにたいし、下層(樹高の2分の1以下)に分布している陰葉ではその割合は少ない。そしてこの下層の葉が10klux以上の光をうけることはほとんどまれであるので陽葉の光-光合成曲線で代用することができる。そこで測定には群落上層に分布している陽葉を用いた。測定は実験室においてマイクロチャンバー内の気温を同時期の森林限界の平均気温に制御し、CO₂濃度は約0.03%の状態で行なった。葉の光合成速度は葉の展開期から8月にかけて増加し、落葉期にかけて減少した(図-4)。

日射量は森林限界で実際に測定した値と、富士山頂の気象観測所のデータを比較することにより求めた。その結果、両地点においてほぼ同じ値が得られたので、年間を通して連続的に記録されている山頂の値を使用することにした。図-5には、IV期の快晴の日の照度の日変化曲線を示した。IV期内の快晴の日に照度の日変化を測定し、その日の水平照度の最高値を求め、そ

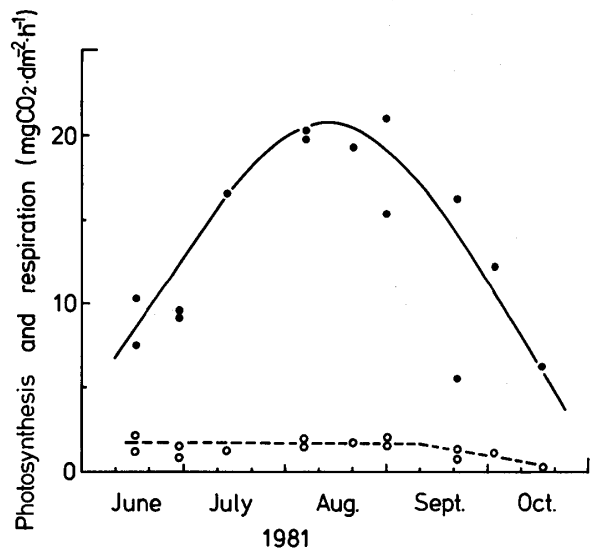


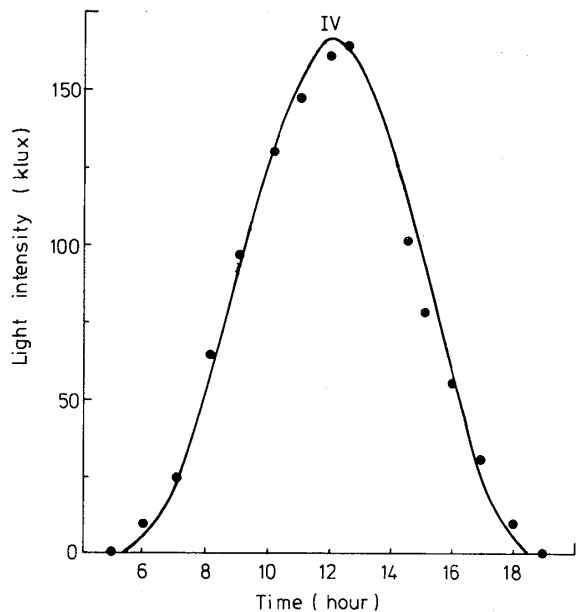
図-4 ミヤマハンノキの葉の総光合成速度と呼吸速度の季節変化。光合成速度は光飽和状態で、気温は森林限界の気温で測定された。

の値と日長時間から Ikushima (1967) の照度の日変化を示す式(5式)を用いて照度の日変化曲線を得た。他の期の曲線は、水平照度の最高値が快晴の日の日積算日射量と比例しているとみなし同様に求めた。

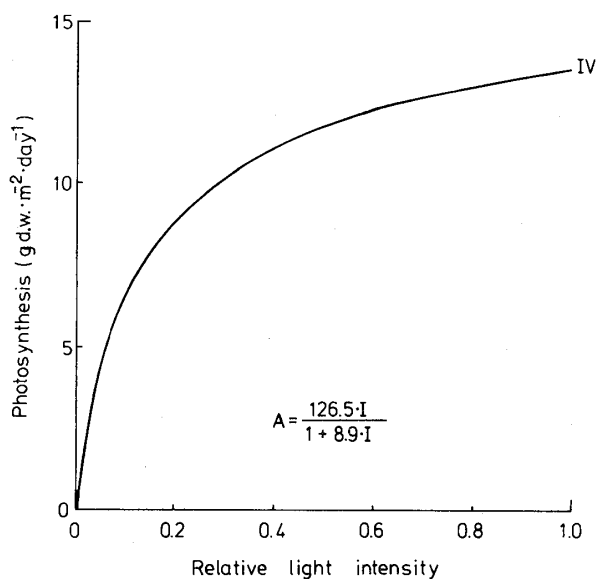
$$I = I_{\max} \sin^2 \frac{\pi}{L} t \dots\dots\dots(5)$$

- I : 水平照度
- I_{max} : 日最高水平照度
- L : 日長時間
- t : 日出からの時間

この照度の日変化曲線(図-5)と光-光合成曲線(図-3)を用いて、快晴の日に対する相対照度Iと葉



図一五 快晴の日の照度の日変化曲線(IV期)。実線はIkushimaの式を用いて求めた。



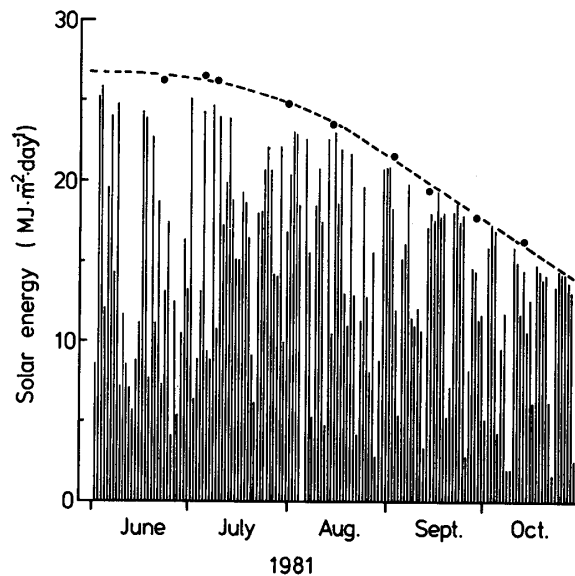
図一六 快晴の日(1.0)に対する相対照度と葉面積当たりの総光合成曲線(IV期)。

面積当たりの1日の光合成量Aとの関係を表す光合成曲線を作成した(図一六)。この曲線は、以下の直角双曲線に近似される。

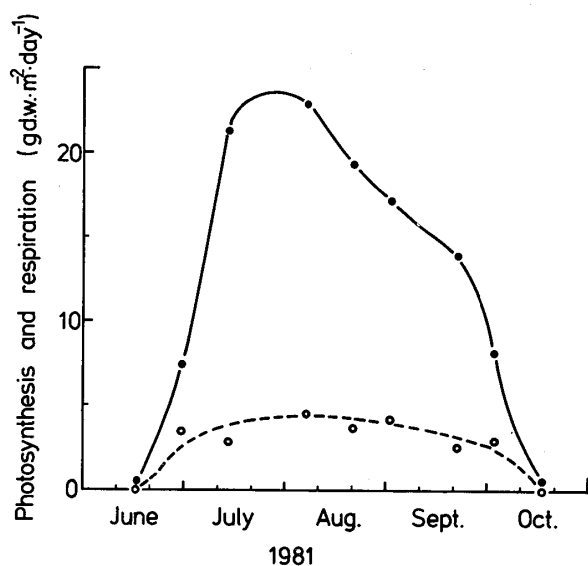
$$A = \frac{bI}{1 + aI} \dots\dots\dots(6)$$

a, b : 定数

図一七は1981年の6月から10月までの富士山頂の毎日の日積算日射量を示したものである。破線は1979年から1981年の3ケ年の富士山頂の気象観測所のデータ



図一七 富士山頂の日射量(1981年)。富士山頂の気象観測所で測定されたデータである。森林限界で測定した値とほぼ等しい。



図一八 ミヤマハンノキ群落の総光合成量と葉の呼吸量の季節変化。実線は総光合成量を破線は呼吸量を示す。

から求めた快晴の日の日射量である(静岡地方気象台1979-1981)。

以上の結果を(4)式に代入して各期間の総光合成量を算出した。ミヤマハンノキ群落の照度、葉量、光合成速度の測定は表一1の各期間の中間日に行ない、その値をその期間中使用した。しかし日射量は毎日の差が大きいのので図一七から得られた相対的な値を使用した。すなわち(4)式に用いた日射量は、快晴の日(図一七の破線の値)にたいする実際の日射量(図一七の棒線の

値)の割合(相対日射量)である。

図-8はミヤマハンノキ群落1m²当たりの1日の光合成量の季節変化を示している。葉の展開期から8月初旬にかけて急激に増加し9月下旬までわずかな減少を示した後、10月中旬の落葉期にかけて急速に減少する。このようにして得られた各期間の総光合成量の合計が年間の総生産量となる。

(2) 収穫法

年間純生産量は幹では年輪解析により112gd.w.m⁻²year⁻¹、花・球果ではそれぞれ6g、10gであった。枝については成長量とD_B²l(D_B:枝の付け根の直径, l:枝の長さ)を両対数にとるとほぼ直線になることから、この関係を利用して他の枝の年間成長量をもとめた。その結果、枝の年間純生産量は、266gであった。葉の純生産量は、最も葉が繁茂した8月6日の葉量にその日までに落葉した量を加えた値とした。

(3) 呼吸量

各期間に測定した葉の温度-呼吸曲線、その期間内の日平均気温、葉面積からミヤマハンノキ群落の葉の呼吸量は383gd.w.m⁻²year⁻¹であった。又、幹・枝の温度-呼吸曲線と日平均気温および群落内の幹・枝の直径階別分布量から、群落内の地上部木部器官の呼吸量を計算すると、その値は218gであった。根の呼吸量は、地上部と地下部の木部器官の現存量の比率が呼吸量においてもほぼ同様と見なして計算した結果、134gと推定された。

(4) 光合成法と収穫法による純生産量の比較

光合成法によるミヤマハンノキ群落の総生産量は1747gd.w.m⁻²year⁻¹であった。収穫法による純生産量は922g、呼吸量は735gであった。光合成法による総生産量(1747g)から呼吸量(735g)を引いた値は1012gとなり収穫法とほぼ等しい結果が得られた。

5 考察

現在まで森林の純生産量に関するデータは収穫法により多く蓄積されてきたが、森林限界の植物群落の生産量を算出した例はそれほど多くない。また、森林限界において、群落生産量を光合成法と収穫法の二方法で比較したものはほとんどない。本研究は、森林限界の低木林という限られた場所で行なわれたものであるが、生産量を二方法で推定した結果、ほぼ等しい値を得ることができた。

門司・佐伯の群落光合成理論では、群落内のすべての葉の光-光合成関係が均質であると仮定して行なわれてきたが実際には自然の群落においては均質とは言

えない。葉の光合成速度には、季節変化(Saeki and Nomoto, 1958)、葉齢による相異(Saeki, 1959)や陽葉と陰葉による相異などがある。そこで、これらの点について考慮し以下の3項目について改良を行なった。

1) 光合成速度の季節変化に対応するために生育期間内に9回の測定を行なった。

2) 葉齢による相異は、新しく展開した葉から古い葉まで含めてシュートを測定することにより平均化した。

3) 陽葉と陰葉の光-光合成曲線を比較すると、10klux以下の弱光下においては双方の光合成速度はほぼ等しかった。又、普通の状態では陰葉が強光下にさらされることはない。そこで陽葉の光合成曲線を群落内のすべての葉の代表として取り扱うことにした。

生産量の推定を行なったこれまでの多くの報告の中では、日射量の推定の段階で大きな仮定を含んでいる。生産量を測定する過程でNomoto(1964)は、天候を晴・晴一時曇り・曇り・雨の4つに区分し、各々の日相対照度を1・0.8・0.5・0.2で計算している。Kimura(1960)は、晴と曇りの2つの日照条件を使用した。それに対し、本研究では森林限界と富士山頂の日射量がほぼ等しいことから長期間連続で高精度に測定されている富士山頂のデータを使用した。これにより詳しい日射量の変化をとらえることができた。

呼吸量については、今までの研究においては幹・枝の呼吸はほとんど測定されていない例が多かったが、本研究では、幹の直径を0.5・1.0・2.0・3.0・4.0cm及び当年枝の6段階に分けて呼吸速度を測定し、その値と群落内の幹の直径分布をもとに地上部の非光合成器官の呼吸量を積算した。

本研究は今までの一次生産量の測定の中で行なわれていなかった森林限界の低木林のデータを提供した。又、光合成法によれば生産量を測定する際に森林の構造を大きく破壊することなく、わずかな試料の採取だけで比較的たやすく推定できることが明らかになった。そのうえ、光合成法による生産量の推定は葉の光合成速度、葉や木部器官の呼吸量、生産構造の季節変化だけでなく環境条件のデータも用いるため、森林の生産過程を解明するうえで多くの情報を提供してくれる。しかし、森林の地下部の根の成長量及び呼吸量については従来の研究と同様に仮定の域を出ず、これらを精度よく測定することは今後の課題である。

引用文献

- IKUSIMA, I. 1967. Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities III. Effect of depth on daily photosynthesis in

- submerged macrophytes. Bot. Mag. Tokyo 80: 57-67.
- KIMURA, M. 1960. Primary production of the warm-temperate laurel forest in the southern part of Ōsumi Peninsula, Kyūshū, Japan. Misc. Rep. Res. Inst. Nat. Resour. 52-53: 36-47.
- 木村 允 1976. 陸上植物群落の生産量測定法. 共立出版. 東京.
- MASUZAWA, T. 1985. Ecological studies on the timberline of Mt. Fuji I. Structure of plant community and soil development on the timberline. Bot. Mag. Tokyo 98: 15-28.
- MONSI, M. AND T. SAEKI. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14: 22-52.
- NOMOTO, N. 1964. Primary productivity of beech forest in Japan. Jap. J. Bot. 18: 385-421.
- SAEKI, T. 1959. Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 72: 404-408.
- . 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 73: 55-63.
- AND N. NOMOTO. 1958. On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broadleaf trees. Bot. Mag. Tokyo 71: 235-241.
- SAKIO, H. AND T. MASUZAWA. 1987. Ecological studies on the timberline of Mt. Fuji II. Primary productivity of *Alnus maximowiczii* dwarf forest. Bot. Mag. Tokyo 100: 349-363.
- 静岡地方气象台. 1979-1981. 静岡県気象月報. 31・32・33.