

森林の純生産量と同化部分への生産物配分

大 島 誠 一

Net Production and Matter Distribution to Photosynthetic
Organ in Forest Trees.

Sei-ichi OOHATA

要 旨

森林で1年間に生産される純生産量（ここでは地上部生産量, P_n^* , 1/ha・yr）のうち, 同化器官の生産 (Δy_L , 1/ha・yr) のために分配される比率 ($\Delta y_L/P_n^*$) は, 林木の生長に関連して重要である。この報告では, その分配率がどの程度の値をもち, どのように変動または維持されているかを, 多数の森林の調査資料により検討し, 次の点を明らかにした。

- 1) 同一樹種からなる森林を比較すると, いずれの樹種でも, 純生産量 (P_n^*) の小さな森林で, 葉への分配率が大きくなり, P_n^* が大きな森林では, 分配率はほぼ一定値に安定する (図1)。この関係は定式化され, (1)式となる。
- 2) 外的環境条件に大きな差異のない, 同一樹種の森林でも, 林齢が異なる場合, 分配率は変動する (図2)。すなわち, 分配率は林木の内的要因によっても変動し, 林分葉量 (y_L) が大きいと小さな値で安定し, y_L が小さな年代に大きい値となる。
- 3) 林齢, 環境条件の異なる森林では, $\Delta y_L/y_L$ の値は変動するが, 生産条件の悪い森林で, 幹, 枝の生産量が低下しても葉の生産は優占され, 葉の回転率 ($\Delta y_L/y_L$) は樹種によってほぼ決められた値に維持される。すなわち, (2)式がほぼ成立する (図3)。
- 4) 森林の生産量と林分葉量の関係は一次式 [(3)式] の関係にあるので, (2)式と(3)式とから(1)式が導かれる。(1)式の成立は, (2)式と(3)式の成立の問題に帰着し, 森林では(2)式が強く維持される性質により, 葉への分配率が変動する。
- 5) 日本の異種間の森林で, 分配率が安定した領域での分配率を比較すると, 葉への分配率は, 葉の回転率が大きい種類ほど大きくなる (図4)。この現象は, 葉の平均寿命が長い樹種では旧葉が多量に存在し, 光合成能力が維持されているので, 新葉への配分がすくない (図5) と解釈された。

は じ め に

林木の葉で生産された光合成物質は, 林木を構成する各器官に配分されるが, その物質がどの器官に多く配分されるかによって, 以後の林木の生長に大きく影響する。この意味で, 森林における純生産量の分配率に関する検討は, 重要な研究課題のひとつである。

すでに, 草本植物では, 草本類の生活型と関連して, 分配率にまつわる諸問題が研究され, 戸塚・木村¹⁾ によってまとめられ, 紹介されている。しかし, その結論は, 「植物体内における物

質の分配を支配する法則は、まだまったく不明な状態」にあるとされている。草本類では、1年間に生長が完了する種類が多いので、物質配分は季節変動を通して研究されるが、林木では、1年間に単位に物質生産量が測定されるので、純生産量の配分を扱っても、草本類とは基本的に異なる側面がある。

林木での純生産量の分配率に関する検討は、蜂屋²⁾らが地位の異なるアカマツ林で、幹、枝および葉へ配分される量的比較を行ない、地位が低いほど、葉と枝に多く配分される現象を、さらに、立木密度の異なるアカマツ林で密度が高いほど枝より幹へ多く配分される現象³⁾を見い出している。しかし、その他には、林木の純生産の分配率の検討は、ほとんどなされていない状態である。より実験的研究としては、川那辺⁴⁻⁷⁾らによる庇陰条件下での多種の苗木での分配率が調べられているが、それらの結果は、樹種によって著しい差異が認められ、物質の分配を支配する一般法則の解明まで至っていないと思われる。

蜂屋²⁾らおよび前報⁸⁾で検討したように、土地条件が十分でなく、未閉鎖状態におかれているアカマツ林およびヒノキ林では、土地条件が十分に閉鎖状態の林分比べると、1年間に生産した物質のうちの、より多い割合を同化器官へ配分していた。前報では、この現象を、土地条件に起因する林分葉量の未閉鎖状態を回復しようとする植物側の対応とみなした。しかし、多くの森林調査資料に基づいて、純生産量の葉への分配率を調べてみると、上記の現象は、単に土地条件という、ひとつの環境要因に対する反応だけではないことが明らかとなった。森林をとりまく様々な環境条件(外的条件)や、森林の保有する性質(内的条件)なども、分配率に関係しているらしい。そこで、この報告では、過去に生産力調査がなされ、葉の生産量が調べられている森林の資料をもとに、純生産量の葉への配分の問題を検討した。その結果、分配率に関するひとつの整理ができたので報告したい。

なお、この報告に使用した調査資料は、過去30年間に積み重ねられた森林の物質生産に関する研究報告の一部であり、これらの資料を借用させていただくことなしには、この報告書での検討は不可能であった。ここに、各森林を調査された多数の方々のご努力に敬意を表したい。また、この報告をまとめるにあたり、資料の収集、問題点の整理に際して便宜と有益なご意見をいただいた川那辺三郎教授に感謝したい。

1 森林の地上部純生産量と葉への分配率

世界各地の様々な森林で調べられた資料から、同一樹種で多数の林分で調査が行なわれ、かつ、できる限り天然林状態の森林、人工林では、十分に立木密度の高い森林の資料を選び、地上部純生産量(P_n^*)、葉の生産量(Δy_L)および林分葉量(y_L)などを整理した。森林の生産力調査では、地下部の現存量まで調べられた資料はすくない。また、その部分の生長量まで調べた資料はさらにすくない。これらの量は、ある仮定のもとに、地上部の量から推定される場合が多い。このため、純生産量として地下部の推定値まで含めると、仮定に含まれる誤差がもちこまれるおそれがある。この理由から、森林の純生産量(P_n)にかわる値として地上部の生産量(P_n^*)を代用した。新葉の生産量(Δy_L)に関しては、スギ、ヒノキのように新葉と旧葉の区別が困難な種類では、なるべくリター量によって葉の生産量が推定されている資料により、葉量の一定割合を葉の生産量と仮定した森林の資料は、できる限り使用しないことにした。

アカマツ林、ヒノキ林での $\Delta y_L/P_n^*$ 比が、前報⁸⁾で検討したように、 P_n^* の値と無関係ではなかったため、上記の基準によって選んだ10種の森林の $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係を示すと図1となる。図から理解されるように、同一樹種からなる林分間で比較した場合でも、葉への分配率は一定値

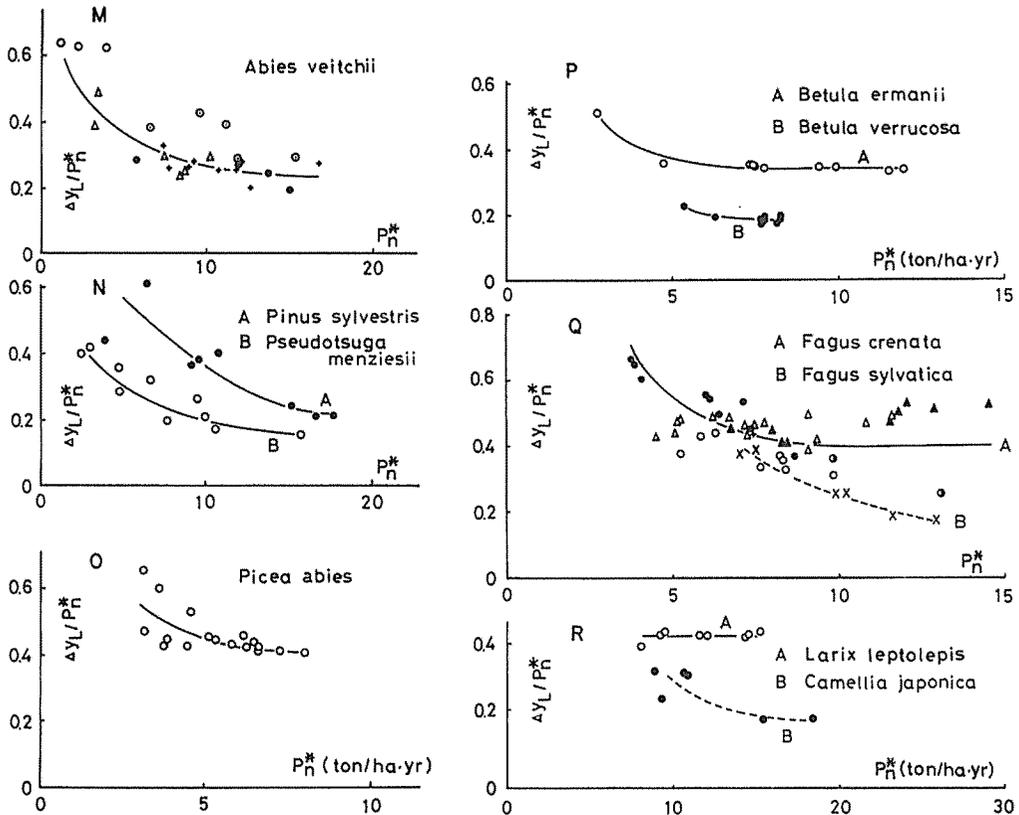


Fig. 1. Relationship between above ground net production (P_n^*) and allotment ratio of leaf production in P_n^* ($\Delta y_L/P_n^*$) in various forest species.

M) *Abies veitchii*, ○: OOHATA & ONISHI (1974), △: TADAKI et al. (1977), ⊙: TADAKI et al. (1970), ●: TADAKI et al. (1967), +: ASADA et al. (1963); N-A) *Pinus sylvestris*, O: OVERTON (1957, 1959, 1961); N-B) *Pseudotsuga menziesii*, HEILMAN (1961, 1963); O) *Picea abies*, KAZIMIROV & MOROZOVA (1981, 1973); P-A) *Betula ermanii*, AKAI & ASADA (1964); P-B) *Betula verrucosa*, OVERTON (1959a, 1959b); Q-A) *Fagus crenata*, ●: KAKUBARI (1977), △: ASADA et al. (1965), ▲: YUASA & SHIDEI (1965), ⊙: KAWAHARA et al. (1979), ○: MARUYAMA (1971); Q-B) *Fagus sylvatica*, MÖLLER et al. (1945, 1954a, 1954b); R-A) *Larix leptolepis*, ASADA et al. (1965); R-B) *Camellia japonica*, SAITO et al. (1965).

であるとは限らない。 P_n^* の値が小さくなると、分配率は大きくなり、 P_n^* がある程度大きな値になると、分配率はほぼ一定値に安定する。この性質は、森林を構成する樹種の生活型のちがいに無関係に、さらに日本国内の森林だけでなく、外国で調べられた森林の資料でも明らかに認められる。ただし、長野県で調べられたカラマツ林(図1, R)のように、 P_n^* が十分に小さな森林の調査例がない場合、分配率はほぼ一定値を示す。5地域で調べられたシラビソ林の結果では、森林限界に近く、 P_n^* 値の低い林分で、 P_n^* に対して60%以上が葉の生産にむけられていた。一方、 P_n^* の大きい林分では、25%程度を示す林分が多い(図1, M)。ブナ林では、調査した地域間で大きなバラツキが認められたが、 $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係は他の樹種と同様であった。日本のブナ林では、葉への分配率は40%程度を示す林分が多いが、特に生産力の低いブナ林で、地上部生産量の64%が葉の生産に配分されていた事実は、環境条件に対する植物の対応の幅の広さを示す

ものとして注目に値する。

前報で示した2種を加え、調べた12種の森林で見いだされた $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係に数式をあてはめると、

$$P_n^* = \Delta y_L + \Delta y_B + \Delta y_S,$$

$$\frac{\Delta y_L}{P_n^*} = \frac{A}{P_n^*} + B \quad (1)$$

によって示される。ここで、 A, B は定数であり、 $\Delta y_B, \Delta y_S$ はそれぞれ、枝、幹の生長量である。(1)式は、 P_n^* が小さい場合、分配率 ($\Delta y_L/P_n^*$) が大きくなり、 P_n^* が十分に大きくなると、 B に漸近する関係を示している。後に検討するように、葉の回転率 ($\Delta y_L/y_L$) は、樹種によりほぼ一定の性質があるので、

$$\frac{\Delta y_L}{y_L} = n, \quad \text{const.} \quad (2)$$

ここで、 n を比例定数とすると、(1)、(2)式より、

$$P_n^* = \frac{n}{B} \cdot y_L - \frac{A}{B} \quad (3)$$

となり、地上部生産量 (P_n^*) と林分葉量 (y_L) との関係は一次式の関係となる。

逆に、 P_n^* と y_L の関係に一次式が成立し、(2)式がなりたつと仮定すると、(1)式が導かれる。(1)式の葉への分配率が一定値とならない原因は、(3)式の $P_n^* \sim y_L$ 関係が単純な比例関係ではなく、切片を有する一次式の関係になるためである。

森林の純生産量 (P_n) は葉の光合成量と非同化部分の呼吸消費量によって決まるとされ、森林の生産力に関する研究でしばしば使われてきた関係式

$$P_n = a \cdot y_L - b \cdot y_C \quad (4)$$

は、(3)式とよく似ている。ここで、 y_C は非同化部分の現存量を意味する。(4)式は、大畠・四手井⁹⁾が検討したように、森林の非同化部分の呼吸消費量を示す $b \cdot y_C$ が、非同化部分の重量でなく表面積 (S_C) におきかわるものとする、

$$P_n = a \cdot y_L - c \cdot S_C \quad (5)$$

と書かれる。森林が十分に閉鎖した状態では、 $S_C = \text{const.}$ となるので、 $c \cdot S_C = \text{const.}$ となり、(3)、(4)、(5)式は全く同じ意味をもつ関係式となる。すなわち、(3)式は、物質生産の上で重要な意味を有する関係である。

以上を整理すると、(1)式の葉の分配率と純生産量との関係は、(2)、(3)式が成立した場合、自動的に導かれるので、(2)、(3)式の問題に帰着する。

2 葉への分配率の経年変化

前報⁹⁾で示したように、土地条件(地位)が異なり、林齢がほぼ等しいアカマツ林の資料では、(1)式の関係が成立していた。この現象から判断する限りでは、(1)式の成立は、土地条件という、ひとつの環境要因に起因した植物の対応とみなされていた。しかし、図1で調べたように、土地条件を無視して、様々な環境条件下で得られた資料により $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係を調べても、 P_n^* が小さい領域では、葉への物質分配率は大きな値となっていた。この結果は、(1)式の成立が、直接、土地条件だけの違いによってひき起された現象ではないことを示している。そこで、外的条件がほぼ似かよった森林で、林齢のみが異なる森林間で $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係を検討すると、林木そのものの性質を調べることができる。このような森林の資料として、只木らにより調べられたシラビソ林¹⁰⁾、Ovington^{11~13)}によるヨーロッパアカマツ林、Kazimirov¹⁴⁾らによるドイツウヒ

林の例を図2に示した。

3樹種の森林の分配率($\Delta y_L/P_n^*$)は、いずれも林齢が壮齢期には低い値で安定し、若い時代と老齢期に大きい値となる傾向が認められた(図2)。いいかえると、環境条件がほぼ等しい森林でも、葉への分配率は明らかに変動した。この変動原因を明らかにするために、図2には、森林の経年変化に伴う林分葉量(y_L)、葉の回転率($\Delta y_L/y_L$)、地上部純生産量(P_n^*)も加えて示してある。

林分葉量の経年変化は、只木¹⁵⁾によってすでに精しく検討されている。森林が何らかの原因で破壊され、再生した森林または人工林では、林分葉量は初期に低く、林齢の増大に伴って増加する。比較的若い年齢で葉量はピークに達した後にやや低下し、ある安定した期間を経過した後、老齢期に減少するとされている(図2)。 P_n^* 、 Δy_L も、葉量とほぼパラレルに変動する。その結果、 $\Delta y_L/y_L$ は若齢期と老齢期にやや大きくなる傾向があるものの、全期間を通してほぼ安定している(図2)。

只木¹⁵⁾により一部指摘されたように、 $\Delta y_L/P_n^*$ の値の変動に関連して注目すべき点は、調べられた3樹種の森林で、 $\Delta y_L/P_n^*$ 値が y_L の増減と逆に対応している点である。 $\Delta y_L/P_n^*$ 値は、葉量の多い年代では小さな値で安定し、若齢期の y_L が低い年代に大きな値となる。この現象から、 y_L の大きい期間では葉の密度効果が働き、葉への物質分配率を小さくし、 y_L が小さな林分では、葉の密度効果から解放され、分配率が大きくなるとも解釈できる。全期間を通じて $\Delta y_L/y_L$ が安定した値を保つにもかかわらず、若齢期と老齢期に $\Delta y_L/P_n^*$ 値が大きくなることは、これら両期間に幹と枝への配分がすくなく、その量だけ、葉の生産のために多く配

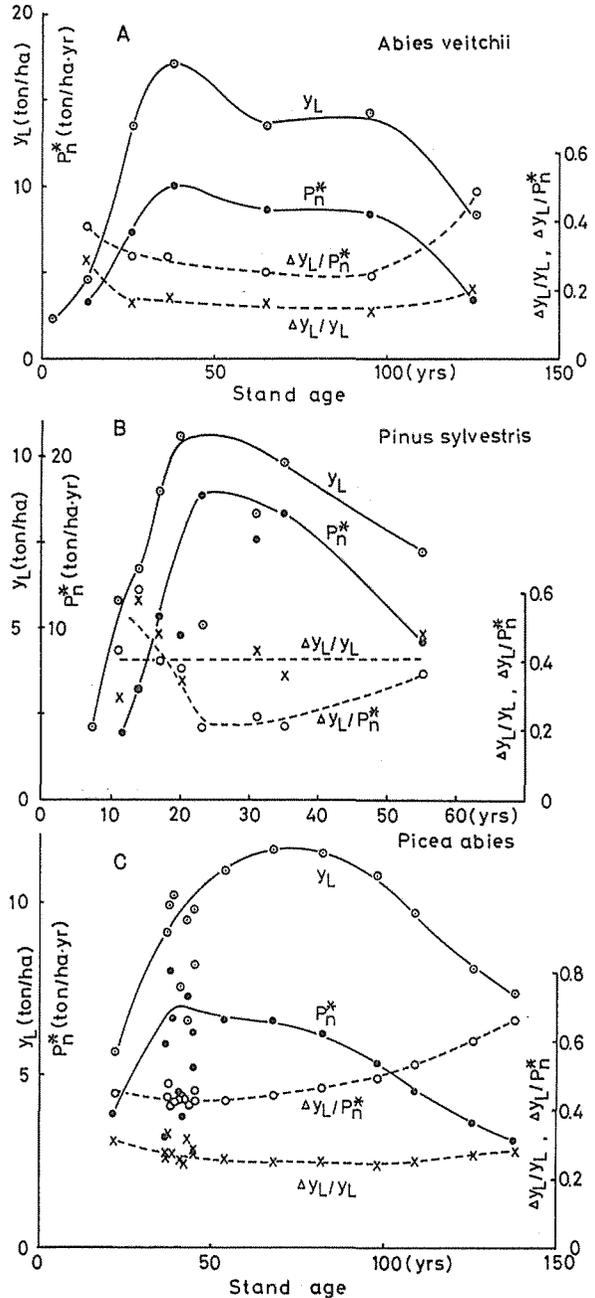


Fig. 2. Changes of leaf biomass (y_L), net production of above ground parts (P_n^*), allotment ratio of leaf production ($\Delta y_L/P_n^*$) and rotation rate of leaves ($\Delta y_L/y_L$) in relation to stand age in three different species.

A) *Abies veitchii* forests in Japan, investigated by TADAKI et al. (1977); B) *Pinus sylvestris* stands in England reported by O'VINGTON (1959, 1959b, 1961); C) *Picea abies* stands in U. S. S. R. investigated by KAZIMIROV & MOROZOVA (1973, 1981).

分されていることを示している。

外的条件に大差が認められない林分間でも、 $\Delta y_L/P_n^*$ 値は y_L の値に関連して変動した結果から、その変動は林木自体のもつ性質の発現とみなされ、前報⁸⁾ で検討した土地条件の異なる林分間での分配率の変動に関しては、次のように理解できる。すなわち、悪い土地条件は低い林分葉量として対応し、低い葉量がさらに葉への分配率を高めたものと推測される。

3 葉の回転率、地上部純生産量と分配率の変動

葉への物質分配率に関する(1)式は、(2)、(3)式が成立した場合、自動的に成立するので、特に環境条件の異なる森林の資料を比較し、(2)、(3)式の検討をしておきたい。

環境条件が異なると思われる日本の4地域で調査されたシラビソ林の y_L , Δy_L , $\Delta y_L/y_L$, $\Delta y_L/P_n^*$ を整理して示すと図3となる。 $\Delta y_L/y_L$ 値に関しては、図2で示したように、年令の異なる3樹種

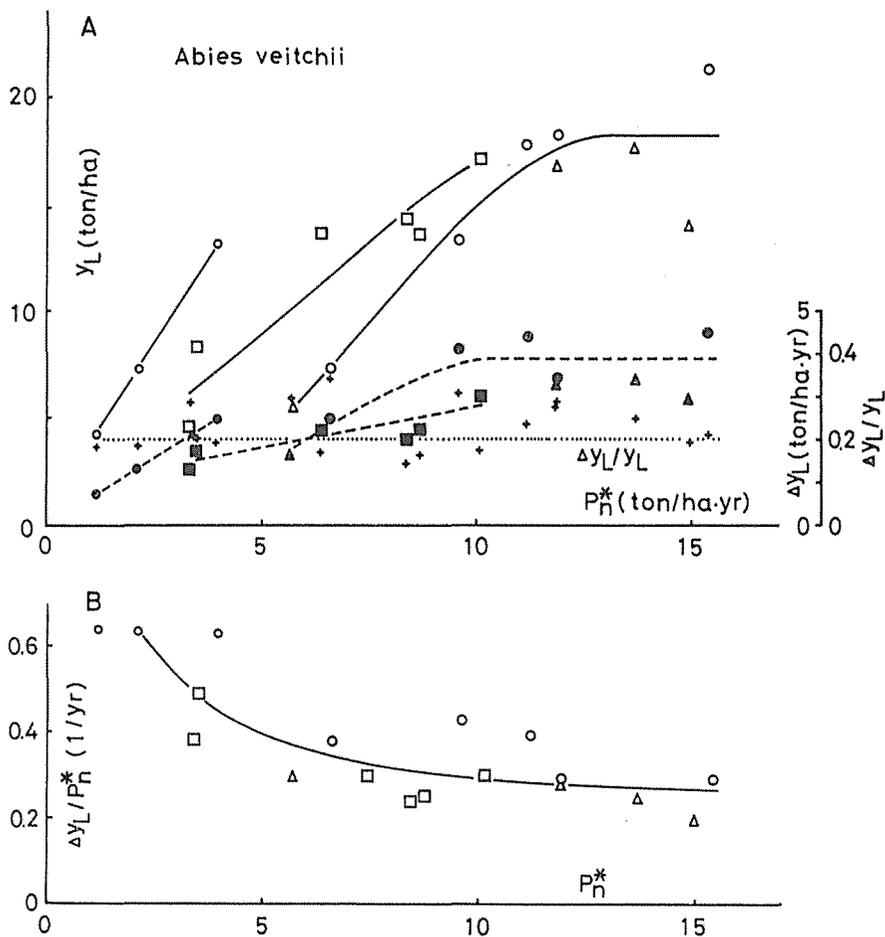


Fig. 3. Changes in leaf biomass (y_L), leaf production (Δy_L), rotation rate of leaves ($\Delta y_L/y_L$) and allotment ratio of leaf production ($\Delta y_L/P_n^*$) in natural stands of *Abies veitchii* at four different regions in Japan.

○: Dwarf forests near timber line, Gifu Pref. investigated by OOHATA & ONISHI (1974); ○ & △: Subalpine forests of Mt. Fujii, Yamanashi Pref. investigated by TADAKI et al. [1970 (○) 1967(△)]; □: Subalpine forests characterized by "dead trees strips" near Mt. Asahi, Yamanashi Pref. investigated by TADAKI et al. (1977).

の森林で、ほぼ一定値が得られ、前報⁹⁾で示したアカマツ林、ヒノキ林でも同様の結果であった。図3のシラビソ林の例で明らかのように、環境条件が異なる森林間でも、 $\Delta y_L/y_L = \text{const.}$ がほぼ成立する。すなわち、(2)式が成立する。落葉樹に関しては、 $y_L = \Delta y_L$ を仮定しているの、ほとんどの樹種で $\Delta y_L/y_L = 1.0$ となる。

一方、(3)式に関しては、バラツキが大きく、複雑である。図3に示した $y_L \sim P_n^*$ 関係を、地域的差異に注目してみると、地域ごとに一次式の関係が認められ、 P_n^* が十分に大きな地域では y_L の値が、ある上限値に飽和する傾向が認められる。仮に $y_L \sim P_n^*$ 関係が、地域ごとに異なる一次式の関係にあるとすれば、葉への分配率は(1)式で示されるものの、地域ごとに異なる定数をもつことになる。しかし、図3、Bに示されたように、(1)式の見分けは明確ではない。

地域的差異を無視して、全林分の $y_L \sim P_n^*$ 関係に注目しても、 P_n^* が小さな領域では一次式の関係に近い。ただし、 P_n^* が大きな領域では、飽和曲線とみなされる。しかし、 y_L 値が一定値となる P_n^* の領域は狭く、 $y_L \sim P_n^*$ 関係が一次式で示される領域が大部分を占める(図3、A)。

他方、 P_n^* に対する葉の生産量 Δy の関係は、 $y_L \sim P_n^*$ 関係とよく似た変化を示していた。その結果、 $\Delta y_L/y_L$ 値は、大まかにみるとほぼ一定となる。また、これら4地域のシラビソ林での葉への物質分配率 $\Delta y_L/P_n^*$ は、 P_n^* が小さな林分ほど、明らかに大きな値を示し、 P_n^* が十分が大きくなると、ほぼ一定値に安定する(図3、B)。

森林の $y_L \sim P_n^*$ 関係において、 y_L が飽和状態(一定値)で P_n^* のみが大きくなる原因は、葉の生産能率が高まる理由によるが、佐藤¹⁰⁾が近年に整理して報告した結果によれば、アカマツ林その他多種の森林で、個体間でも林分間でも、同一種で比較した限りでは、葉の能率に大きな差異は認められていない。佐藤が調べたアカマツ林、ウダイカンバ林、カラマツ林などでも、土地条件のよい場所では y_L が大きく、 P_n^* も大きくなり、 $y_L \sim P_n^*$ 関係に一次式[(3)式]が成立していたと報告している。

以上から、同一樹種の森林で比較する限りでは、 $y_L \sim P_n^*$ 関係に(3)式または(5)式が成立していると判断される。また、(1)式が成立するための前提条件である(2)、(3)式は、ともに成立していたことになる。(3)~(5)式は、純生産量を決定する重要な関係式であるが、物質分配には係わらない。葉への分配率に関与する性質は(3)式でなく(2)式の内にあって考えられる。環境条件が悪い森林や、林木自体の原因により林分葉量がすくなく、森林の純生産量が低い状態の森林であっても、林木は、幹、枝などの非同化部分の生産よりも葉の生産に多く配分し、 $\Delta y_L/y_L = \text{const.}$ を強く維持する性質があるらしい。

(2)式の逆数は葉の平均寿命を意味する。このため、(2)式の維持は、環境条件が異なる場所の森林でも、同一種であれば、葉の平均寿命がほぼ同様に維持される性質を意味する。外的または内的条件が異なる森林の実例からみた結果、林木は非同化器官の生産を抑えてまでも、樹種によって決められた葉の平均寿命を維持する性質に、今回検討した葉への分配率をめぐる問題点の解があるものと思われる。

4 葉への分配率と樹種

生産物質の葉への分配率は、同じ樹種からなる森林でも、大きな差異が認められ、 P_n^* または y_L に関連した値であった。このため、樹種と分配率の関係を調べる場合、ある基準によって分配率を整理した上で比較しない場合、誤まった判断をするおそれがある。

(1)式で与えられる分配率は、 P_n^* が十分に大きくなると、定数Bに漸近する。このため、Bを推定し、樹種間の分配率を比較することが理想的である。ただし、この方法による場合、同一種

の数多い調査資料を必要とする。この理由から、Bの推定値として、同一種の森林間で $\Delta y_L/P_n^*$ が小さな林分の資料を集めて表1に示した。なお、上記の基準によって選び出した森林は、林分葉量が大きく、純生産量も比較的大きな、土地条件のよい林分に相当する。

表1から理解されるように、日本の森林の葉への分配率は、葉量が大きい常緑樹林で、地上部生産量の20%前後であり、葉量のすくない落葉樹林では、30~50%であった。環境条件が良好とは認められない場所に分布するハイマツ林では、林分葉量が大きいにもかかわらず、地上部生産量の50%以上を葉の生産に消費していた。

興味あることには、同じドイツウヒの森林でも、ソ連の Karelia 地方に自生する森林では、40%程度を葉へ分配していたが、日本で育てられた森林では20%程度であった(表1)。この例は、環境条件が不良のソ連で、 P_n^* も小さく、 $\Delta y_L/P_n^*$ が大きいと考えると、一応理解できる。しかし、 y_L, P_n^* の値に大差のない日本のブナ林とヨーロッパのブナ林、日本のカンバ林とイギリスのカンバ林、日本のアカマツ林とイギリスのヨーロッパアカマツ林を比較すると、いずれの場合もヨーロッパの森林で葉への分配率がかなり小さな値であった。この差異がどのような原因で生じたかは、現段階では理解できない。

さらに、日本で育てられた2種のアカシア林では、葉量もすくなく、分配率は11~15%と著しく小さな値であった(表1)。 $\Delta y_L/P_n^* \sim P_n^*$ 関係に関しては、日本と外国の森林でよく似た性質が認められたものの、分配率に関しては、差異があるらしい。ただし、この点に関しては、今回の検討では、上記の差異を指摘するだけに止めたい。

すでに検討したように、同一種内の森林では、葉の回転率($\Delta y_L/y_L$)は、かなり安定した値を示していた。この安定した性質のために、この値が樹種の生活型を示す指標となるともみなせる。そこで、表1に示した分配率から、やや異質な外国産樹木の森林および外国の森林を除き、日本の森林での分配率と回転率の関係を示すと図4となる。特殊な環境条件下に成立するハイマツ林は、他の森林とはおよそ離れた値を示したが、この森林を除くと、 $\Delta y_L/P_n^* \sim \Delta y_L/y_L$ 関係に規則

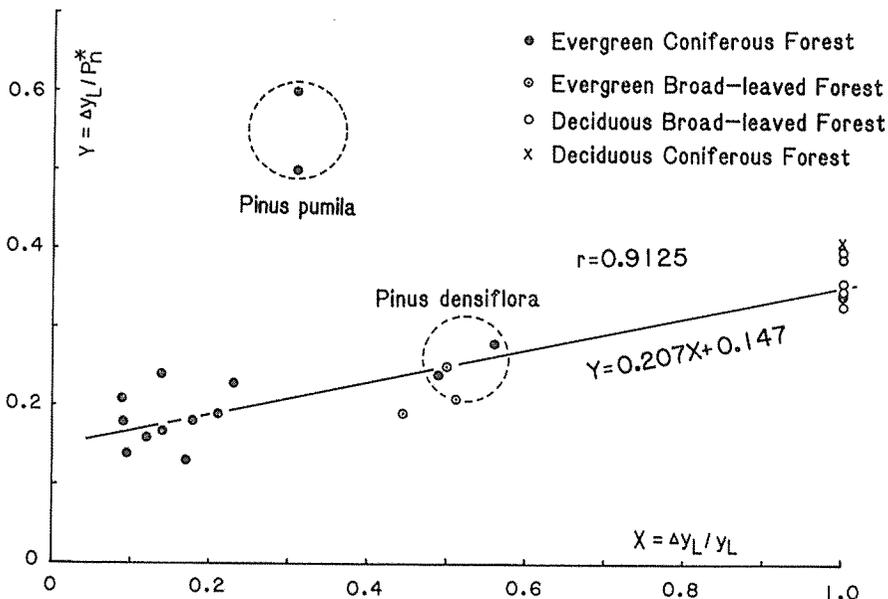


Fig. 4. Relation between allotment ratio of leaf production in above ground net production ($\Delta y_L/P_n^*$) and rotation rates ($\Delta y_L/y_L$) in various forest types in Japan, which are selected from forest data of small allotment ratio of each tree species.

Table 1. Above ground net production (P_n^*), leaf biomass (y_L), leaf production (Δy_L), allotment ratio of leaves ($\Delta y_L/P_n^*$), rotation rate of leaves ($\Delta y_L/y_L$) and number of forest investigated in various forests and forest types. These forests were selected by the lowest value of the allotment ratio of leaf production from each forest survey, because the ratio changed by conditions as shown in Fig. 1.

Species	P_n^* dry wt. (t/ha·yr)	y_L dry wt. (t/ha)	Δy_L dry wt. (t/ha·yr)	$\Delta y/P_n^*$	$\Delta y_L/y_L$ (1/yr)	No.	Note
<i>Pinus densiflora</i>	15.8	8.0	4.45	0.281	0.56	7	Japan, HATIYA et al. (1965)
//	14.2	6.9	3.4	0.24	0.49	5	Japan, HATIYA et al. (1965)
<i>Pinus thunbergii</i>	7.0	—	2.3	0.33	—	6	Japan, KABAYA et al. (1964)
<i>Pinus pumila</i>	11.8	22.6	7.04	0.60	0.31	4	Japan, SHIDEI et al. (1963)
//	13.5	21.6	6.76	0.50	0.31	4	//
<i>Pinus sylvestris</i> **	16.6	9.8	3.5	0.21	0.38	8	England, OVINGTON et al. (1950, 1959, 1961)
<i>Abies firma</i>	14.8	20.8	2.4	0.16	0.12	1	Japan, FURUNO & KAWANABE (1967)
<i>A. firma</i> & <i>Tsuga Sieb.</i>	20.0	14.6	2.5	0.13	0.17	2	Japan, FURUNO (1971)
<i>Abies veitchii</i>	8.4	14.3	2.0	0.24	0.14	6	Japan, TADAKI et al. (1977)
//	15.0	14.0	2.9	0.19	0.21	4	// (1967)
<i>Abies sachalinensis</i>	14.7	14.6	3.4	0.23	0.23	1	Japan, SATOO (1973)
<i>Picea abies</i> ***	12.4	18.6	3.37	0.27	0.18	4	Japan, SATOO (1971)
<i>P. abies</i> ***	17.4	22.1	3.53	0.20	0.16	1	Japan, SAITO & YAMAMOTO (1980)
<i>P. abies</i> **	7.25	9.5	3.0	0.41	0.32	17	USSR., KAZIMIROV et al. (1981)
<i>Tsuga diversifolia</i>	6.85	9.9	2.12	0.31	0.21	1	Japan, KITAZAWA (1981)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> **	10.6	9.0	1.8	0.17	0.20	10	USA., HEILMAN et al. (1963, 1961)

<i>Cryptomeria japonica</i>	10.7	21.0	1.94	0.18	0.092	5	Japan, SAITO et al. (1967)
//	15.4	23.2	2.2	0.14	0.095	5	Japan, SAITO et al. (1968)
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	11.1	14.2	2.6	0.18	0.18	3	Japan, SAITO et al. (1982)
//	13.5	16.6	2.3	0.17	0.14	2	Japan, KAWAHARA et al. (1979)
<i>Thujaopsis dolabrata</i>	19.1	43.6	3.95	0.21	0.091	2	Japan, SATOO et al. (1974)
<i>Metasequoia glyptostr.</i> ***	18.1	5.1	6.1	0.34	1.2	2	Japan, SAITO et al. (1970)
// ***	16.2	4.3	4.97	0.31	1.16	1	Japan, SATOO (1974)
<i>Larix leptolepis</i>	8.12	3.44	3.44	0.42	1.0	8	Japan, ASADA et al. (1963)
<i>Castanopsis cuspidata</i>	20.2	8.4	3.75	0.19	0.45	4	Japan, TADAKI et al. (1968)
//	15.25	7.7	3.85	0.25	0.50	1	Japan, KAWANABE (1977)
<i>Camellia japonica</i>	18.4	7.5	3.8	0.21	0.51	6	Japan, SAITO et al. (1965)
<i>Cinnamomum camphora</i>	15.25	5.2	5.21	0.34	1.0	1	Japan, SATOO (1968)
<i>Fagus crenata</i>	9.1	3.5	3.5	0.39	1.0	15	Japan, ASADA et al. (1965)
//	9.82	3.02	3.02	0.31	1.0	9	Japan, MARUYAMA (1971, 1977)
<i>Fagus sylvatica</i> **	12.9	2.2	2.2	0.17	1.0	6	Denmark, MOLLER et al. (1945, 1954a, 1954b)
<i>Betula Ermanii</i>	11.5	3.78	3.78	0.33	1.0	10	Japan, AKAI et al. (1964)
<i>Betula platyphylla</i>	5.0	1.2	1.2	0.24	1.0	1	Japan, TADAKI et al. (1961)
<i>Betula Maximowicziana</i>	7.22	2.6	2.59	0.36	0.996	3	Japan, SATOO (1974)
<i>Betula pendula</i> **	7.7	1.1	1.3	0.17	1.20	9	England, OVINGTON, (1959)
<i>Acacia mollissima</i> ***	7.8	2.2	1.1	0.14	0.50	2	Japan, ANDO et al. (1973)
<i>Acacia dealbata</i> ***	20.7	4.4	2.2	0.11	0.50	2	Japan, FUJIMORI & YAMAMOTO (1967)

Data of foreign country, *Data of foreign species grown in Japan

性が認められる(図4)。回転率が大きい樹種(葉の平均寿命が短い樹種)ほど、葉へ配分する比率が大きくなる性質がある。

図4の検討から、葉の分配率における樹種間の差異には、間接的に、旧葉の存在が関与していると予想される。この点を明らかにするために、図4に示した全く同じ資料により $\Delta y_L / y_L \sim y_L$ 関係を示すと図5となる。葉の生産量 Δy_L は、森林のちがいによって大差はないので、 $\Delta y_L / y_L$ と y_L の関係は逆数関係となり、当然、双曲線の関係となる。年々生産される Δy_L のちがいによって様々な双曲線群が描かれるが、図5には、 $\Delta y_L = 2.0, 3.0, 4.0 \text{ ton/ha}\cdot\text{yr}$ を与え、数値計算による3本の双曲線を加えて示してある。ハイマツ林を除外して、森林タイプに分けると、 Δy_L の値には、森林タイプによって差異があるらしい。落葉樹林の葉の生産は $3 \text{ ton/ha}\cdot\text{yr}$ 前後の、ややすくない樹種が多く、常緑広葉樹林とアカマツ林では $4 \text{ ton/ha}\cdot\text{yr}$ 程度である(図5)。葉の現存量が大きい常緑針葉樹林では、葉の生産量がやや低く、 $1.5 \sim 2.5 \text{ ton/ha}\cdot\text{yr}$ 程度の樹種が多い。

葉の寿命が長い樹種では、林分葉量が大きくなるので、新しい葉の生産が抑えられる性質があるかもしれない。合理的解釈によれば、旧葉でも長期間、同化能力を保持しているために、新しい葉の多量の生産は、物質経済上、むだが生じる。この理由から、葉の寿命の長い樹種では、新葉の生産調整をする性質があるとも解釈できる。

樹種に関する比較は、その差異の有無に注目したために、かなり粗い資料によって結論を急いだ。上記の結論は、分配率が小さな森林の資料を集めた結果得られたものである。様々な条件下に成立する現実の森林では、葉への分配率に大きな変動が認められ、その属性には大きなバラツキが認められていた。環境条件が異なる外国の森林資料が、日本の森林とは性質が異なる側面を示したことも、気になる点である。さらに、今回の検討では、森林の外的および内的条件を、地上部純生産量におきかえて整理したために、葉への分配率に影響する具体的条件に関しては、不明のままである。これらの点の検討は、次の機会に残したい。

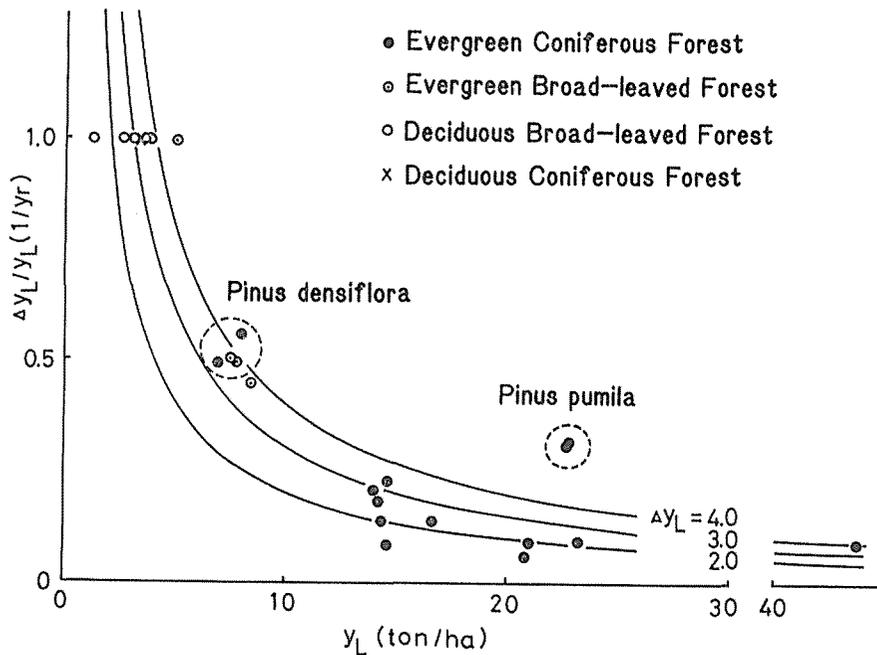


Fig. 5. Relation between rotation rate of leaves ($\Delta y_L / y_L$) and leaf biomass (y_L) in various forests and forest types. Data source is same to Fig. 4.

引用文献

- 1) 戸塚穰・木村允：植物の生産過程，生態学講座 5，pp. 91，共同出版（1973）
- 2) 蜂屋欣二・榎秋一延・成田忠範：アカマツ天然生林の林分生長解析—地位のちがいと生長との関係，日林講 76, 161-162, (1965)
- 3) ———・井土恭次・小林玲瀬：アカマツ林の林分生長解析—岩手地方壮齡人工林の一例，林試報 176, 75-88(1965)
- 4) 川那辺三郎・四手井綱英：トウネズミモチの庇陰効果について，日林講 76, 167-168(1965)
- 5) ———・—————：陽光量と樹木の生育に関する研究（I），2，3の落葉広葉樹苗木の庇陰効果について，日林誌 47(1), 9-16(1965)
- 6) ———・—————：種々の光のもとにおけるアカマツ苗の生長について，日林講 78, 98-100(1967)
- 7) ———・—————：陽光量と樹木の生育に関する研究（III），針葉樹苗木の生育におよぼす被陰の影響，京大演報 40, 111-121(1968)
- 8) 大島誠一・上中幸治・羽谷啓造・那須孝治・上中光子：ヒノキ林の物質生産と同化部分への生産物配分，京大演報 57, 37-45(1986)
- 9) ———・四手井綱英：森林の純生産量の経年推移に関する検討，京大演報 46, 40-50(1974)
- 10) 只木良也・佐藤明・桜井尚武・竹内郁雄・河原輝彦：森林の生産構造に関する研究 XVIII，朝日岳周辺におけるシラベシマ枯れ林の構造と一次生産，日生態誌 27, 83-90(1977)
- 11) OVERTON, J. D.: Dry matter production of *Pinus sylvestris* L., Ann. Bot. 21 287-316 (1957)
- 12) ———: Mineral content of plantations of *Pinus sylvestris* L., Ann. Bot. 23, 75-88 (1959)
- 13) ———: Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus sylvestris* L., Ann. Bot. 25, 12-20 (1961)
- 14) KAZIMIROV, N. I. and MOROZOVA, R. M.: In: "World Forest Biomass and Primary Production Data" (CANNELL, M.G.R., ed.), pp. 361-364 (1982), Academic Press, London, New York
- 15) TADAKI, Y.: Some discussions on the leaf biomass of forest stands and Trees, 林試報 184, 135-161, (1966)
- 16) 佐藤大七郎：陸上植物群落の物質生産Ia，森林，生態学講座 9，pp. 95, (1973)，共立出版，東京

資料文献

- 赤井龍男・浅田節夫：ダケカンバ林の物質生産機構について，日林講 75, 349-351(1964)
- 浅田節夫・赤井龍男・野笹多久男：北信地方のブナ林の生産機構について，日林講 76, 151-153(1965)，
 ———・—————・島崎洋路：亜高山帯における林分生産力，特にカラマツの造林上部限界について，日林講 74, 173-175(1963)
- 藤森隆郎・山本久仁雄：フサアカシア林の生産力—岡山地方4年生林の一例，日林誌 49, 143-149(1967)
- 古野東洲・川那辺三郎：和歌山演習林におけるモミ・ツガ林の生産力調査，第一報，主としてモミ林について，京大演報 39, 9-26(1967)
- ：同上，第二報，モミ・ツガ混交林について，京大演報 42, 128-142(1971)
- HEILMAN, P. E.: In: "World Forest Biomass and Primary Production Data" (CANNELL, M. G. R., ed.) pp 330-332 (1982), Academic Press, London, New York
- KABAYA, H. I., IKUSHIMA and M., NUMATA: 同上, pp. 180.
- KAKUBARI, Y.: Beech forest in the Naeba Mountains. II Distribution of Primary productivity along the altitudinal gradient, JIBP. Synthesis 16 (SHIDEI, T. & T. KIRA, ed.) pp 201-212 (1977), University of Tokyo Press
- 河原輝彦・只木良也・竹内郁雄・佐藤明・樋口国雄・加茂皓一：ブナ天然林とヒノキ人工林の物質生産とその循環，日生態誌 29, 387-395(1979)
- KAWANABE, S.: In: "World Forest Biomass and Primary Production Data" (CANNELL, M. G. R., ed.) pp. 105 ((1982), Academic Press, London, New York.
- KITAZAWA, Y.: 同上, pp. 185.
- MARUYAMA, K.: Beech forest in the Naeba Mountains. Comparison of forest structure, biomass and net productivity between the upper and lower parts of beech forest zone, JIBP. Synthesis 16 (SHIDEI, T. & T., KIRA, ed), pp 186-201 (1977), University of Tokyo Press.
- : In: "World Forest Biomass and Primary Production Data" (CANNELL, M. G. R., ed.), pp 114 (1982), Academic Press, London, New York.
- MÖLLER, C. M.: Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes, Forst. ForsVaes. Danm. 17, 1-287 (1945)

- , MÜLLER, D. and J. NIELSEN: Graphic presentation of dry matter production of European beech, *Forst. ForsVaes. Danm.* 21, 327-335, (1954a)
- , ———: Loss of branch in European beech, *Forst. ForsVaes. Danm.* 21, 253-271 (1954b)
- 大島誠一・鬼石長作: 御岳山田ノ原シラビソ林の樹形と生産力について, *京大演報* 46, 51-57(1974)
- OVINGTON, J. D. and H. A. I., MADGWICK: The growth and composition of natural stands of birch. I. Dry matter production, *Pl. Soil.* 10, 271-283 (1959a)
- , ———: The growth and composition of natural stands of birch. II. The uptake of nutrients. *Pl. Soil.* 10, 389-400 (1959b)
- 斎藤秀樹・古野東洲: 尾鷲および上北山にあるヒノキ林の物質生産, *日林誌* 64(6), 209-219(1982)
- ・山本俊明: 冷温帯下部にあるヨーロッパトウヒ見本林の生産量, *京都府大演報* 24, 34-48(1980)
- ・山田勇・四手井綱英: 小径木間伐に関する研究 (II), *京大演報* 39, 64-78(1967)
- ・玉井重信・荻野和彦・四手井綱英: 小径木間伐に関する研究 (III), *京大演報* 40, 81-92(1968)
- ・河原輝彦・四手井綱英・堤利夫: 若いメタセコイア林分の物質生産量について, *京大演報* 41, 80-95(1970)
- ・四手井綱英・吉良竜夫: ツバキ林の生産構造と物質生産量, *日生態誌* 15, 131-139(1965)
- SATO, T.: Primary production in plantations of Norway Spruce in Japan, *東大演報* 65, 125-142(1971)
- : Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora*, *東大演報* 64, 241-276(1968)
- : Primary production and relation of a young stand of *Metasequoia glyptostroboides* planted in Tokyo, *東大演報* 66, 153-164(1974)
- : Primary production relations in a young plantation of *Abies sachalinensis* in Hokkaido, *東大演報* 66, 127-138(1974)
- : Primary production relations in a natural forest of *Betula Maximowicziana* in Hokkaido, *東大演報* 66, 109-118(1974)
- , K. NEGISHI and T. YAGI: Primary production in relations in plantations of *Thujaopsis dolabrata* in the Noto Peninsula, *東大演報* 66, 139-152(1974)
- 四手井綱英: 立山付近に分布するハイマツの物質生産について, *日林誌* 45(6), 169-173(1963)
- 只木良也・四手井綱英・酒瀬川武五郎・荻野和彦: 森林の生産構造に関する研究 (II). シラカンパ幼齢林における現存量の推定と生産力についての若干の解析, *日林誌* 43(1), 19-26(1961)
- , K., HATIBA, K., TOCHIAKI, H., MIYAUCHI, and U., MATSUDA: Studies on the production structure of forest. (XVI) Primary productivity of *Abies veitchii* forests in the subalpine zone of Mt. Fuji, *林試報* 229, 1-22(1970)
- , ———, H., MIYAUCHI: Studies on the production structure of forest. (XII) Primary productivity of *Abies veitchii* in the natural forests at Mt. Fuji, *日林誌* 49(12), 421-428(1967)
- : Studies on production structure of forests. (VII) The primary production of a young stand of *Castanopsis cuspidata*, *日生態誌* 15(4), 142-147(1965)
- 湯浅保雄・四手井綱英: 芦生ブナ林の生産構造と生産量について, *日林誌* 76, 153-155(1965)

Résumé

The changes in allotment ratio for leaf production in the net production of the forest trees under various natural conditions were examined to investigate the mechanism of forest productivity. The following results were obtained on primary productivity.

1) In most forest species, the allotment ratio of the leaf production (Δy_L) in the above ground net production (P_n^*) was large when the productivity of the forest was low, and the ratio became stable when the productivity was high (Fig. 1). The relationship between the ratios ($\Delta y_L/P_n^*$) and the net production was approximated by Eq. (1).

2) Even under the same environmental condition, the ratio changed with the forest stage (Fig. 2). Namely, the ratio was high whenever the leaf biomass (y_L) was low.

3) Although the amount of leaves, leaf production and the allotment ratio changed with the environmental and internal conditions, the rotation rates of leaves ($\Delta y_L/y_L$) remained

constant at a value characteristic of each tree species (Fig. 2, Fig. 3). Namely, Eq. (2) is approximated.

4) From Eq. (1) and Eq. (2), the relationship between the above ground production (P_n^*) and leaf biomass (y_L) becomes a simple equation (Eq. 3). Conversely, Eq. (1) is led from Eq. (2) and Eq. (3), when the relation is approximated by a simple equation as expected from many forest data. Therefore, the change in allotment ratio is related to the constant rotation rate of leaves. Namely, leaf production has priority over production of other non-photo-synthetic organ.

5) The allotment ratio for forests with a stable distribution in the various forests in Japan is related to the rotation rate of leaves (Fig. 4). For this relation, it seems that the tree species having a high rotation rate i.e., deciduous species, generally occupy a large part of the dry matter for leaf production in the net production. Because of the long life span of a leaf, many evergreen coniferous species have a tendency to produce few leaves (Fig. 5).