

せき悪地に造成したスギ林の施肥効果

(Ⅱ) 施肥後の成長促進過程

大畠 誠一・上中 幸治・羽谷 啓造・上中 光子

The Effects of Fertilization on the Forest Productivity of a Japanese Cedar Stand in Sterile Soil Conditions

(Ⅱ) The Increase Course of Growth after Fertilization

Sei-ichi OOHATA, Kôji UENAKA, Keizô HAYA and Mitsuko UENAKA

要 旨

極めて劣悪な場所に造成された28年生スギ林の施肥前の生産力調査に続き、施肥後3年目の生産力調査とその間の成長経過を調べた。この一連の調査によって、施肥後の高い成長速度がどのように達成されたかを検討し、次ぎの諸点が明らかになった。

1. 施肥3年後に、葉量 (y_L) は約2倍に、生産能率 (P_n^*/y_L) は約3倍になり、成長促進には y_L と P_n^*/y_L の両者が影響していた。
2. 個体でも林分でも、施肥した年の成長促進は明確でなく、2年後、3年後と次第に速度が高まった。その間、施肥によって新葉量が年々増大し、その結果として葉量、生産能率が促進され、生産力の増大が起こると推測された。
3. スギ林の生産量 (地上部生産量; P_n^*) と葉量とは一次式の関係 ((2) 式) があてはめられ、この結果として葉量と能率の関係が定式化され ((3) 式)、両者の関係が明かとなった。施肥によって葉の生産能率が著しく高まるのは、土地条件が劣悪で葉量が少ないスギ林であり、葉量が多く閉鎖したスギ林では葉の能率はそれほど大きくならないものと予測された。
4. 施肥によって新葉量 (y_{NL}) の増加が促進されるが、葉量に対する新葉の割合は安定した値を示した ((4) 式)。この性質と (2) 式の性質から、地上部生産量のうちの葉への分配率 ($\Delta y_L/P_n^*$) が決まり、分配率と生産量の関係は双曲線関係 ((5) 式) で示された。

は じ め に

林地施肥によって林木の成長は促進されるが、その経済効果への疑問から現在ではこの問題に関する研究がほとんどなされなくなった。しかし、施肥効果に関する問題の整理がなされたとは思われない。施肥によって成長がどのように促進されるかは、経済効果とは別の問題として明らかにしておく必要がある。

前報において筆者らは、極端なせき悪地に造成され28年生スギ林の伐倒調査をして、その林分の生産力、生産された物質の分配率、過去に施した肥料効果などを検討した。前回の調査は、2回目の施肥後5年が経過し、生長が再び明らかに減退した時点で行われた。その調査直後に、

同林分に施肥してその後の成長経過を調べ、成長がほぼ最大となったと推測される3年後に、再び伐倒調査をして前回に残された問題点を検討した。

前回の調査によって、施肥の後、3～4年間、生産速度は大きく増大するが、その際の成長増大が林分葉量の増加によってもたらされるものか、葉の生産能率（純生産能率）の高まりによるものか問題点が残されていた。森²⁾によれば、閉鎖したスギ林に施肥した際の成長促進は、葉量の増大によるものでなく葉の生産能率の高まりによるとしている。他方、BRIX & EBELL³⁾は、施肥により葉面積が増大したことによるとしている。佐藤⁴⁾はクロマツ林の調査結果から、葉量と葉の能率の両者の影響によるとしている。これらのいずれの説がスギ林に対応するか、また上記の説の差異がどのように生じたかなどの諸点が残されていた。

調査林分と調査方法

調査林分の詳細は前報告¹⁾に示したので、このスギ林が極めて劣悪な土地条件下に造成され、育林作業としてウラジロ、広葉樹などの下刈りだけがなされている点を指摘し、その他はここでは省略したい。今回の施肥は1986年2月、住友森林特号肥料3(N, P, K: 20, 5, 6) 66 kg/haをバラマキによって施した。この量は前回の施肥量の約2倍にあたる。施肥後翌冬からスギ林は、葉色が無施肥区に比べるとより緑色となり、施肥効果のひとつと思われたが伸長成長には特別の変化は認められなかった。1生育期を過ぎた翌春から主軸部分だけが特異に伸長した。葉量は1985～1988年の間にかなり増加したものの、各個体は孤立木状態のままであった。成長速度が高まったと思われる1989年3月の成長開始前に、調査区内の79個体の樹高(H)とその1割りの高さの幹直径($D_{0.1}$)を測定した。そのうちから6本の試料木を選んで伐倒し、幹、枝、葉の重さを測定し、一部を乾燥して乾燥重量に換算した。葉は新葉部分を切り分け、その量を葉の年成長量とした。幹、枝は年輪解析によって成長速度を調べた。それぞれの器官の現存量、成長量は相対成長関係を利用して推定した。なお、前回の調査以後、今回の調査まで3年間、毎生育休止期には枝下直径(D_B)、 $D_{0.1}$ 、Hを測定した。

結果と検討

1. 施肥後の生長経過と相対生長関係

各器官の現存量、成長量の推定を $D_{0.1}^2 \cdot H$ に対する相対成長関係を利用して推定したが、器官によって施肥前、後で差異が認められた。個体の幹重量(w_s)と $D_{0.1}^2 \cdot H$ の関係は、その前後で差異はないが、個体の葉(w_L)、枝重(w_B)は施肥後に多く、葉量は一律に、枝重量は大きな個体ほど増加した関係になった(Fig. 1)。この結果、施肥前と施肥後の相対成長関係から葉、枝量の推定は可能であるが、その間の推移を推定することは困難である。そこで、葉の増加過程は、毎成長休止期に測定していた枝下直径の二乗(D_B^2)から推定した。

前回と今回の調査時点での、個体諸器官における相対成長関係の差異は、施肥後に個体の諸器官の成長速度が異なることを示している。個体の成長は大きさに対応して増大したが、個体間でかなりのバラツキが認められた。例えば、今回調べた最小個体は、成長増大が極めて小さく、施肥効果が現われていないように思われた。粒状肥料のバラツキでは施肥が平均的になされていないためかもしれない。

今回を含め合計3回施肥された6個体の幹の年輪解析から得られた材積成長速度(Δv_s)をFig. 2に示した。前の2回の施肥と同様に、成長経過は、6個体ともによく似た経過をたどっ

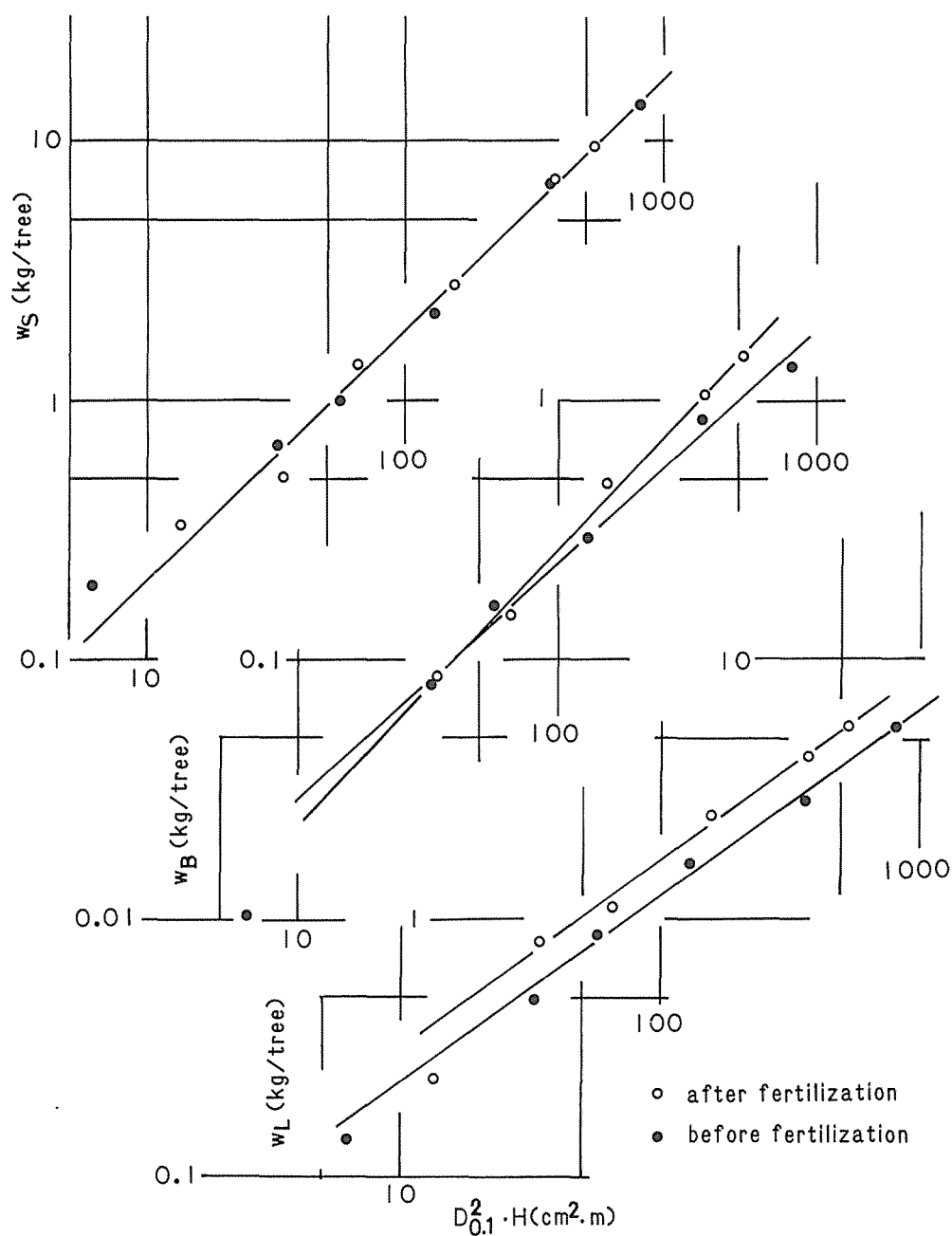


Fig. 1 Allometric relations of stems (w_s), branch (w_b) and leaf dry weight (w_l) on $D_{0.1}^2 \cdot H$ in individuals before and after fertilization. The symbols H and $D_{0.1}$ are tree height and stem diameter at one-tenth of the height.

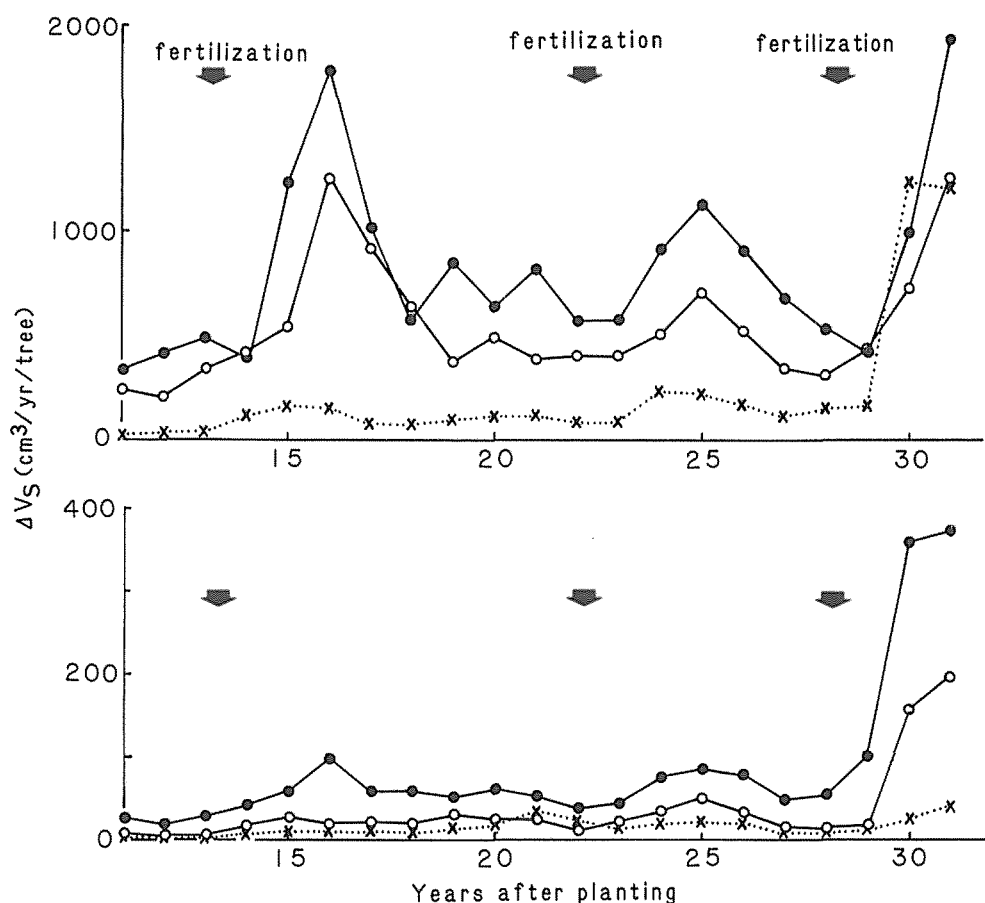


Fig. 2 Six annual growth courses of stem volume (Δv_s) after three fertilizations.

た。肥料は冬に施されたが、その年の夏には幹の成長速度に著しい変化は現われない。その翌年から成長速度は高くなり、3年目の生育期に最大となり、4年目には減退が始まる。5年目には、成長低下後の安定した生育を示すようになる。この安定期の水準に関しては前報告で検討したので、ここでは省略する。

林分当たりの幹の成長経過を知るために $D_{0.1}^2 \cdot H \sim w_s$ の関係を利用して推定すると、樹皮の増加部分を含むことになる。そこで、今回の推定は伐採倒体の年輪解析からえられたそれぞれの年の幹の成長量 (Δw_s) と $D_{0.1}^2 \cdot H$ の関係から面積当たりの幹の成長速度を推定した。葉量は $D_{0.1}^2 \sim w_L$ 関係によったが、施肥前、後でその関係に分離する傾向が現われたので、施肥前・後に $D_{0.1}^2 \cdot H \sim w_L$ 関係から得られた葉量の値によって補正した。林分当たりの葉量、葉の生長速度、幹の成長速度および生産能率の値の変化を Fig. 3 に示した。施肥後、林分葉量は急速に増加するのでなく、その年の秋までにやや増加し、2年後、3年後と年をおって次第に増加する (Fig. 3, A)。葉の寿命が8年ほどのスギでは、このような新葉量の増加によって林分の葉量も次第に増大するようになる。このような緩やかな葉量の増加は当然幹の成長経過にも現れる。その生長速度は、葉量の推移に似た結果を示していた (Fig. 3, B)。

以上から、このスギ林では、幹の成長は葉の増大に伴って増加し、生産能率だけによって高

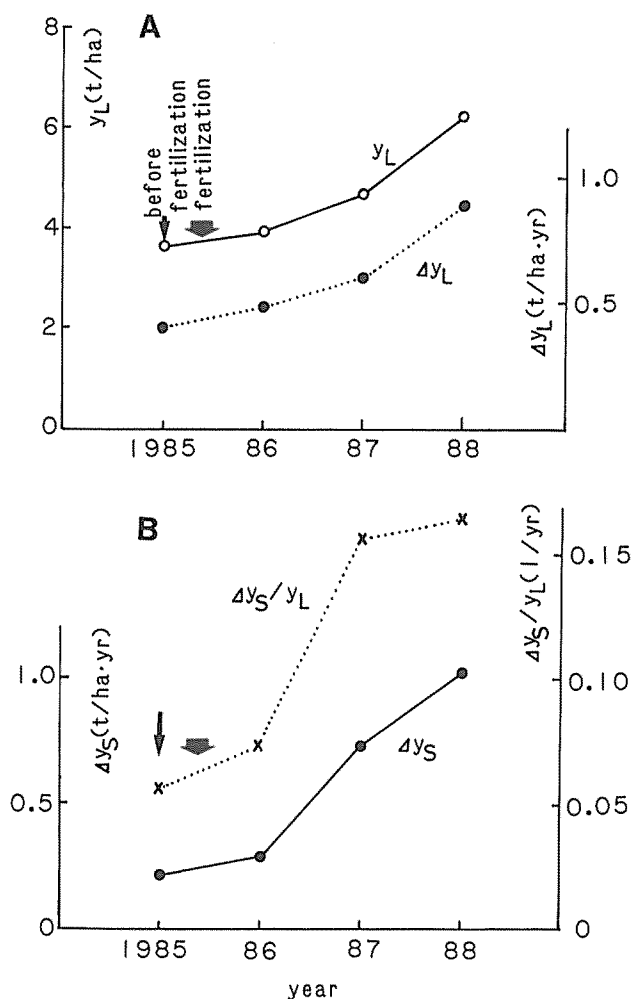


Fig. 3 Annual courses of leaf biomass (y_L), leaf production (Δy_L), stem growth (Δy_S) and growth efficiency of stem production ($\Delta y_S/y_L$) after third fertilization.

まったのでないことは明かである。幹を生産する葉の能率を計算すると、施肥の年には大きな変化はなく、その翌年から明らかに大きくなり、3年後に最高の能率となった。しかし、2年目と3年目の差は少ない (Fig. 3, B)。3年後の幹の著しい成長増大は、増大した葉量と能率の向上によってもたらされたものと理解できる。ここで、幹の成長速度と新葉量の増大とは必ずしも平行的に対応していない。この結果は、施肥後の生産能率の増大には、生産能率が高い新葉量の増大だけでなく、旧葉の能率向上も寄与していることを示している。ただし、今回のような成長休止期の調査では、葉量が必ずしも成長最盛期の葉量ではないので、生育季節内の詳しい検討はできない。

2. 林分の現存量と成長量

Table 1. Biomass and net production in surveyed stand

Oven dry weight (t/ha)	Biomass in 1985	Biomass in 1988
Stem (y_s)	5.99	8.67
Branch (y_b)	0.83	1.31
Leaf (y_L)	3.65	6.24
Total of top (y_T)	10.47	16.22
Oven dry weight (t/ha/yr)	Net production in 1985	Net production in 1988
Stem (Δy_s)	0.30	1.03
Branch (Δy_b)	0.03	0.18
Leaf (Δy_L)	0.40	0.90
Total (P_n^*)	0.74	2.11

第3回施肥前後の2回の伐倒調査によって、それぞれの時点での相対成長関係から推定した現存量と成長量を整理して Table 1 に示した。生産器官として重要な葉量は、第3回施肥前の 3.65 t/ha から3年後には 6.24 t/ha に増加していた。施肥後の3年間に幹重量は約 30% 大きくなり、枝 37%、葉 42% の増大となっていた。この増加率は 31 年生スギ林としては特別に大きく、施肥による成長促進効果を示している。特に葉量増加が著しく、このスギ林が未閉鎖な林である特徴を示している。葉量に特別の増大が認められたものの、閉鎖した一般的スギ林の平均葉量⁵⁾ 19.6 t/ha に比べると約 1/3 である。

葉が生産した地上部の生産速度は、施肥前には 0.737 t/ha・yr であり、3年後には 2.11 t/ha・yr を示し、約 3 倍となった。この値でも平均的スギ林⁵⁾ の 18.1 t/ha・yr に比較すると約 1/8 で、このスギ林の土地条件が非常に悪いことが理解される。地上部生産量のうち、葉への分配は施肥前には 54.7% であったが、施肥後には 42.7% に低下し、幹への分配比が増大していた。

3. 葉の能率と葉への生産物分配

すでに述べたように、林地施肥によって3年後のスギ林の成長は急速に高まったが、葉量が成長終了時点で測定され、しかも、葉の枯死量などの検討をしていないので、詳しい検討はできないが、この精度レベルで可能な検討をしておきたい。森林の生産量 P_n^* (または地上部の生産量: P_n^*) を葉の量 (y_L) と葉の単位量当たりの生産量 (P_n^*/y_L)、すなわち葉の能率¹⁾ とに分けることができる。

$$P_n^* = y_L \times P_n^*/y_L \dots\dots\dots (1)$$

この関係から、生産量の違いが葉の量的違いによるか、葉の能率によるものか分けて検討できると考えられている。佐藤¹⁾ は林分と個々の個体について (1) 式の右辺の項を分けて調べた。その結果、 P_n^* と y_L または個体の生産量 (Δw_T) と葉量 (w_L) とは比例関係にあり、葉の能率は個体でも林分でも P_n^* に無関係である点を指摘した。只木、蜂屋²⁾ は様々な種類の森林の葉の能率を調べ、葉量の多いスギ林の葉の能率は葉量に関係なくほぼ一定値になることを示している。この関係も $P_n^* \sim y_L$ 関係が比例関係にあることを示唆する。ただし、これらの結果は閉鎖したスギ林の資料によっている。土地条件が極めて悪く、そのために葉量が少ない林分を含めた資料に関しては調べられたことはなく、このような森林を含めて $P_n^* \sim y_L$ 比例関係が成立するか確認されていない。

前回と今回のスギ林、すなわち土地条件が劣悪で林冠が閉鎖できない森林も含めて $P_n^* \sim y_L$ 関係を調べると Fig. 4 となる。この関係は明らかに切片をもつ直線で近似できる。

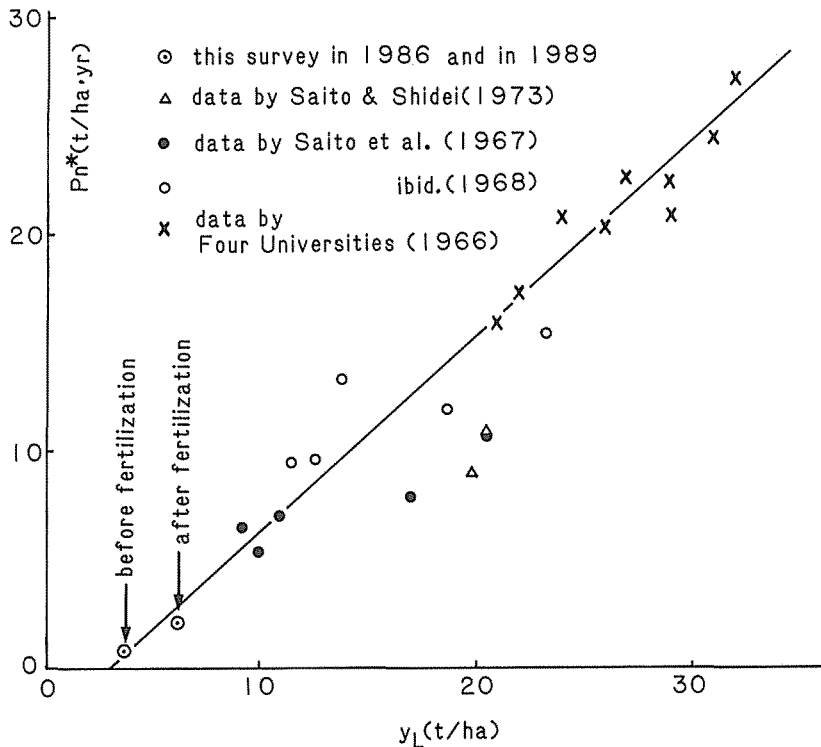


Fig. 4 Relation between production of sum of tops (P_n^*) and leaf biomass (y_L) in *Cryptomeria japonica* plantations in which leaf production were measured directly by clip method or estimated from the relation between leaf weight (w_L) and stem diameter at clear length (D_R).

$$P_n^* = ay_L - b \dots\dots\dots (2)$$

ここで a , b は定数である。この関係から、スギ林として存立が可能な土地条件は、すくなくとも葉量がある値（今回の計算では約 3.2 t/ha ）以上を保持することが可能な場合に限られ、それ以下の森林では生産量が負の値となり、成立できないと解釈できる。ただし、今回のスギ林でも人為的な保護のもとに維持されており、放置した場合には他の種類におきかわると推測される。この意味では、限界値の 3.2 t/ha が具体的にどのような意味をもつか不明である。

(2) 式から、葉の能率 (P_n^*/y_L) と葉量 (y_L) の関係は

$$P_n^*/y_L = a - b/y_L \dots\dots\dots (3)$$

と表され、葉の能率は (2) 式の定数 a , b で決定されることになる。(3) 式は、土地条件が良好で葉量が大いなるスギ林ほど葉の生産能率は高くなり、葉量がある程度大きくなると葉の能率は上限値 a に近づく双曲線で表される (Fig. 5)。葉量がある程度大いなるスギ林では、葉の能率が一定値に近づく。この結果は、地位の向上による生産力の増し方は地位の悪い林分で顕著で、地位の良い林分でテンポが遅いとした只木・蜂屋⁵⁾の結果とほぼ合う。また、閉鎖したスギ林では、施肥によって葉の能率が上昇して生産力が高まるとした森²⁾の結果も (3) 式に表されている。他方、土地条件が劣悪なために葉量が少ない森林では、葉量の減少（すなわち土地条件）に伴って葉の能率は急速に低下することになる。なお、葉量が少ないヒノキ苗木林で、一般のヒノキ林以上に高い葉の生産能率が OGAWA et al.⁷⁾によって得られているが、この葉量低下は、土

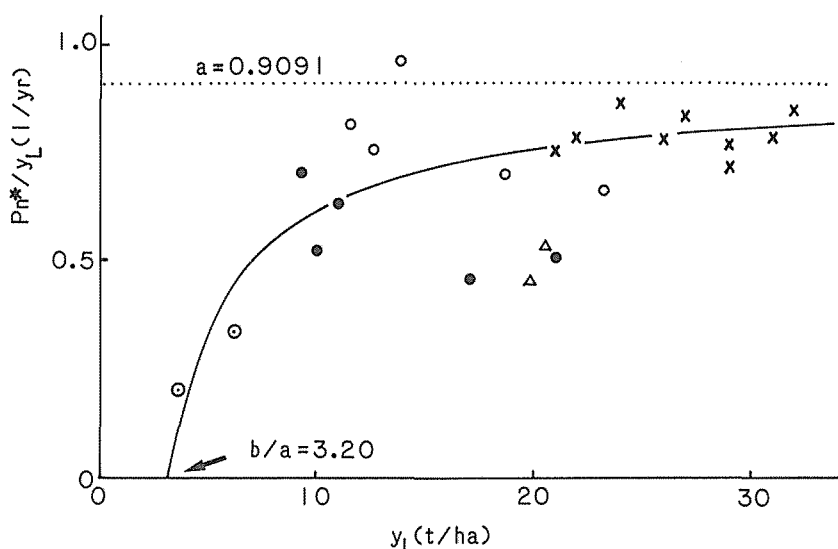


Fig. 5 Hyperbola relation between leaf biomass (y_L) and production efficiency (P_n^*/y_L) of sum of tops led from Eq. (2). Signs of stands are same as in Fig. 4.

地条件によるものではない。

林地施肥による成長増大に伴って、生産量のうちの葉にまわされた割合 ($\Delta y_L / P_n^*$) は 42.7% に低下したが、成長増大後の値でも一般のスギ林 (約 20%) に比べると極めて高い値である。土地条件の劣悪な森林が生産物質を葉へ多く分配する傾向は多くの森林で認められていた。土地条件の違いにもかかわらず、葉の寿命または葉の回転率は種類によって安定した値をもつことは前報ですでに調べた。この性質から、

$$\Delta y_L / y_L = n \dots\dots\dots (4)$$

とみると、葉の回転率を示す定数 n は葉の平均寿命 (N) の逆数となる。今回の n 値は、施肥によって新葉量が増大過程にあるので、前回に比べてやや大きくなる。Fig. 4, 5 と同様、Fig. 6 には今回のスギ林に加えて、新葉量 (ここでは $y_{NL} = \Delta y_L$ とする) が切り取り法または D_b^2 によって推定された資料⁸⁻¹⁰⁾を今回の測定値に加えて示した。 n の値は、生産力がかなり高い秋田のスギ林¹¹⁾から極めて劣悪な白浜の森林までほぼ安定した値を示している。この値から、葉の平均寿命は 8 年ほどになる。この図から、葉量の維持機構は明らかである。

葉への生産物分配は (2), (4) 式より

$$\Delta y_L / P_n^* = n/a + nb/a \cdot 1/P_n^* \dots\dots\dots (5)$$

と表される。(5) 式は分配率が n/a を下限値とし、 a , b , n で表される双曲線であり、式の性質から、 P_n^* が小さい値では葉への分配率が必然的に高い値をもつことになる (Fig. 6, B)。この性質は、定性的にはすでに多種の森林で検討⁶⁾されている。

(3), (5) 式の成立はその前提条件である (2), (4) 式の成立にかかっている。(4) 式の葉の維持機構は明らかであるので、(2) 式について検討したい。Fig. 4 において $P_n^* \sim y_L$ 関係が原点を通過する場合、 $b = 0$ となり、(3), (5) 式の右辺は一定となる。佐藤¹⁾の検討ではこの仮定のもとに葉の能率に関する検討が行われている。OGAWA et al.⁷⁾による葉量が少ないヒノキ苗木林分での高い生産能率の値を P_n^* に直線をあてはめると $b < 0$ の値が得られる可能性もある。ただし、同時に葉量や a も変わるので、土地条件に対して b の値がどのように対応するか

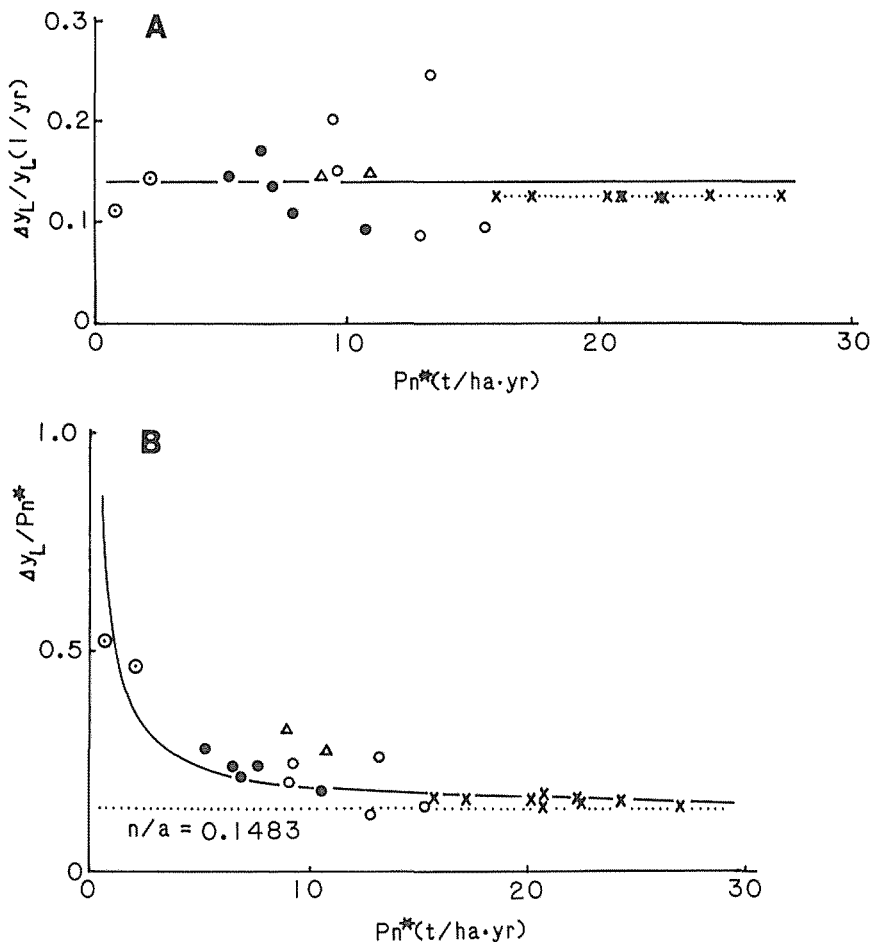


Fig. 6 Relation between new leaf rates on leaf biomass ($\Delta y_L/y_L$) and net production of sum of tops (A), and hyperbola relation between ratio of leaf production to net production of sum of tops ($\Delta y_L/P_n^*$) and P_n^* led from Eqs. (2) and (4).

は具体的に様々な条件下の森林資料によって確認する以外にはない。

(2) 式は物質生産に関係する

$$P_n = ay_L - c \cdot y_c \quad (6)$$

に似る。この際の y_c は非同化部分の重量を示し、 c は定数である。今回の結果は、材の呼吸消費部分が一定値 b となり、 c と y_c が逆比例の関係を示唆する。材の呼吸消費に関しては、材の重さでなく面積に置き換える提案⁹⁾や、呼吸速度が材の生長速度と維持の速度の和として整理できるとした NINOMIYA & HOZUMI¹²⁾、HAGIHARA & HOZUMI¹³⁾ の提案がなされている。OGAWA et al.¹¹⁾ は、現存量の異なるヒノキ林の年間の呼吸速度を測定、比較して、苗木林分での少ない例を除いては、現存量の大きさに関係なく呼吸速度はほぼ一定値を示していた。この結果から、(2) 式と (6) 式は必ずしも矛盾した関係ではないことを示している。ただし、土地条件の傾斜に対して、非同化部分の面積や材の呼吸消費がどのように対応しているか調べられた例はない。

$P_n^* \sim y_L$ 関係を個体間の資料から調べたものが Fig. 7 である。この図には、一般のスギ林とし

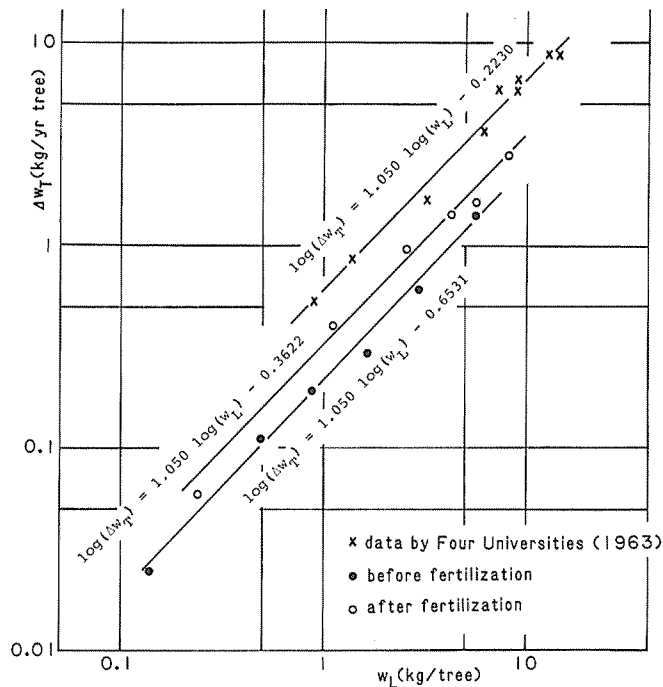


Fig. 7 Relations between growth sum of tops (Δw_T) and leaf amounts (w_L) in individuals in three *Cryptomeria* stands. These relations are nearly proportional in respective stand but not proportional.

て四大学および信州大学¹⁾によって報告された資料を加えてある。個体での $\Delta w_T \sim w_L$ 関係はほぼ比例関係にちかいが、直線の傾斜 1.05 程度を示し、比例式ではない。この関係は、一例ではあるが一般のスギ林でも見出された。Fig. 7 は、個体の葉量が少なくても Δw_T が正の値として存在することを示すが、個体を集めて林分量とした場合、(2) 式の b 値の存在と矛盾しない。(2) 式そのものの成立確認のために、土地条件が劣悪な森林で、多数の種についての調査が必要である。

施肥によってこのスギ林では一時的に土地条件が向上して新葉量が増大し、葉量が最大となったが、いずれその効果が低下し、葉の生産速度は低下する。この成長減退期の過程がどのようなになっているか調べられた例はないが、葉の生産速度の推移は注目される点である。また、スギ林で認められた施肥後の緩やかな成長促進が、葉の寿命の長い種類に現れる性質であるかどうかとも今後の研究課題のひとつであろう。

引用文献

- 1) 大畠誠一・上中幸治・羽谷啓造・上中光子：せき悪地に造成したスギ林の生産力と施肥効果解析の一例・京大演報, 58, 25 ~ 34, 1986
- 2) 森 麻須夫：成木施肥林の生長解, 森林と肥培, 110, 1 ~ 6, 1981
- 3) Brix, H. and Ebells, L. E.: Effects of nitrogen fertilization on growth, leaf area and photosynthesis rate in Douglas fir. For. Sci. 15, 189 ~ 196, 1969
- 4) 佐藤大七郎：生態学講座 9 巻, 5-a, 陸上植物群落の物質生産 Ia-森林, 70 ~ 94, 1973. 共立出版, 東京

- 5) 只木良也・蜂屋欣二：森林生態系とその物質生産，わかりやすい林業研究解説シリーズ，29，pp 64，1968，林業科学技術振興所，弘報印刷，東京
- 6) 大畠誠一：森林の純生産量と同化部分への生産物配分，京大演報，57，46～59，1986
- 7) OGAWA, K., HAGIHARA, A. & HOZUMI, K.: Growth analysis of a seedling community of *Chamaecyparis obtusa* (I) Respiration consumption. J. Jap. For. Soc. 67, 218～227, 1985
- 8) 斎藤秀樹・山田 勇・四手井綱英：小径木間伐に関する研究（Ⅱ）第一回間伐1年後の林況の変化について，京大演報 40，64～78，1967
- 9) ———・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）第一回間伐2年後の林況変化について，京大演報 40，81～92，1968
- 10) ———・四手井綱英：スギ幼令林の一次生産力とその推定方法の検討，日林誌，55，52～62，1973
- 11) 四大学および信州大学合同調査班：森の生産力に関する研究 第三報，スギ人工林の物質生産について，pp 63，1966，日林協，東京
- 12) NINOMIYA, I. & HOZUMI, K.: Respiration of forest trees (II) Measurement of respiration in *Pinus densi-thunbergii* UYEKI by a standing tree method. J. Jap. For. Soc. 63, 8～18, 1981
- 13) HAGIHARA, A. & HOZUMI, K.: Respiration consumption by woody organs in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. J. Jap. For. Soc. 63, 156～164, 1981
- 14) OGAWA, K., HAGIHARA, A. & HOZUMI, K.: Growth analysis of seedling community of *Chamaecyparis obtusa* (II) Primary production. J. Jap. For. Soc. 68, 135～142, 1986
- 15) 四手井綱英編：物質循環より見た森林生態系の生産力 資料 No. 2 (1962, 3年度)，193～214，1965，四大学林学教室

Résumé

To examine the forest productivity corresponding to forest fertilizer, the production rate of the above ground parts (P_n^*) in three years after fertilization and growth courses of stem, branch, leaf efficiency were investigated in a 31-year-old poor forest of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don), and were compared with the same stand data examined in 1985 before fertilization.

The annual stem and branch production were estimated by usual allometric method, and the leaf production rate was estimated by the method of cutting the new part, as the former study. The biomass and growth rates of them were shown in Table 1. The leaf biomass (y_L), net production and leaf efficiency (P_n^*/y_L) were raised about three times during these three years, though this stand were very low due to the sterile condition.

Stem and leaf growth and leaf efficiency were accelerated gradually, reached maximum at three years after fertilization (Fig. 2). These initial slow growth were seemed to be a feature in species of long span of life of leaf such as Japanese cedar. By the temporizing improvement in soil condition by fertilizer, the high allotment ratio of leaf production to the P_n^* ($\Delta y_L/P_n^*$) declined and leaf efficiency (P_n^*/y_L) increased.

The change of the allotment ratio was shown by the hypabola relation to leaf biomass (Eq. (3), Fig. (5)), and the increase of leaf efficiency was shown by the other hypabola relation to the P_n^* (Eq. (5), Fig. 6, B). These relations introduced from the empirical equations (2) and (4). The response of the fertilizer may be clear in the low leaf biomass, and become obscure in high leaf biomass stands, as shown from Eq. (3).