

スギ造林木の成長に関する生態生理学的研究

丹 下 健*

Ecophysiological Study on the Growth of *Cryptomeria japonica* Planted Trees

Takeshi TANGE*

目 次

はじめに	66
第1章 東京大学農学部附属千葉演習林におけるスギ造林地の土壌の特性	68
1.1 目的	68
1.2 調査地と調査方法	68
1.2.1 調査地および調査区	68
1.2.2 調査方法	71
1.3 結果と考察	71
1.3.1 老齢林と幼齢造林地の土壌	71
1.3.2 調査地の土壌母材と土壌の特徴	78
第2章 千葉演習林におけるスギ造林木の成長	81
2.1 目的	81
2.2 調査地と調査方法	81
2.2.1 調査地および調査区	81
2.2.2 調査方法	82
2.3 結果と考察	83
2.3.1 千葉演習林スギ人工林の地上部各器官現存量	83
2.3.2 造林木の樹高成長経過	87
2.3.3 幼齢造林木の樹高成長と樹体の栄養状態	89
2.3.4 造林木の材積成長	92
第3章 スギ幼齢造林木の光合成能力の季節変化	96
3.1 目的	96
3.2 調査地と調査方法	96
3.2.1 調査地と調査区	96
3.2.2 調査方法	98
3.3 結果と考察	98

* 東京大学農学部林学科
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

3.3.1	光合成能力の季節変化	98
3.3.2	クロロフィル濃度の季節変化	101
第4章	スギ造林木の自然状態での光合成速度	105
4.1	目的	105
4.2	調査地と調査方法	105
4.2.1	調査地, 調査区, 供試木	105
4.2.2	調査方法	106
4.3	結果と考察	107
4.3.1	植栽当年のスギ植栽木の光合成速度と環境条件	107
4.3.2	植栽後2年目, 3年目のスギ植栽木の光合成速度と環境条件	112
4.3.3	20年生スギ若齢木の光合成速度と環境条件	116
第5章	スギ造林木の水分消費および葉の水分特性と立地条件	121
5.1	目的	121
5.2	調査地と調査方法	122
5.2.1	調査地および調査区	122
5.2.2	調査項目および方法	123
5.3	結果と考察	125
5.3.1	若齢木の水分消費量	125
5.3.2	幼齢造林木の水分消費量と土壤水分状態	128
5.3.3	葉の水分特性	132
第6章	総合考察	134
6.1	植栽当年のスギ造林木の成長を規定する環境要因	135
6.2	スギ幼齢造林木の成長を規定する環境要因	135
6.3	若齢期のスギ造林木の成長を規定する環境要因	137
6.4	壮・老齢期のスギ造林木の成長を規定する環境要因	138
6.5	千葉演習林におけるスギ造林木の成長を規定する環境要因	138
謝 辞		139
要 旨		139
引用文献		141
Summary		144

はじめに

自然条件下での樹木の成長は、その樹木がもっている遺伝的な能力とその樹木がおかれている生育環境によって規定される。したがって、同じ樹種であっても立地条件（生育環境）によって著しい成長差が生じ、自然植生では、種による分布域の違いとなって現れる。樹木がもっている遺伝的な能力は、樹種によって大きく異なり、光、温度、湿度、土壤水分、土壤養分などの環境条件に対する樹木の反応について、おもに苗木を用いた実験によって、いろいろな樹種で調べられている。

日本における主要な造林樹種であるスギ、ヒノキ、アカマツや自然植生を構成する樹木についても、光、温度、土壤の水分状態に対する反応の違いが、苗木を用いた実験によって調べられている。とくに、造林樹種については、実際の造林地でのそれぞれの樹種の成長特性が、生理特性の面からの説明付けがなされている(佐藤, 1956; NEGISI, 1966)。とくに NEGISI (1966) は、スギ、ヒノキ、アカマツ苗木の光合成速度を、自然状態にちかい条件下で測定し、これら造林樹種3種の土壤水分状態に対する樹種特性を明らかにしている。しかし、たとえば造林木の場合、植栽されてから伐採されるまでに40年間以上を要し、その間に植栽木の大きさも40cm程度の苗木が樹高20mを越すような成木になる。特に近年では、100年を越す伐期齢を設定するような長伐期化が進んでおり、造林木は高樹高かつ大径木となる。成木と苗木とでは、葉量と根系表面積の比率(苜住, 1979)や根から葉までの距離(葉の存在する地上高)など、とくに葉への水分供給条件が変化する。したがって、同じ土壤水分環境にあっても葉の水分生理状態が成木と苗木では異なることが予想され、環境条件に対する反応を成木と苗木について個々に調べる必要がある。

生育地の環境条件とスギ造林木の成長に関しては、土層が薄いかまたは浅い位置に不透水層をもつ土壤断面の場所では樹高成長が若い林齢から頭打ちになること(中村, 1943)、透水性のよい土壤が深くまであるほど地位指数(40年生時の樹高)が大きいこと(真下, 1960)、葉中の窒素やリン酸含有量は樹高成長がよいほど高い傾向があるが林齢や調査地によっては明瞭な関係を示さない場合もあること(原田, 1970; 伊藤ほか, 1972)が明らかになっている。またこれらの調査結果をもとに、地位指数と生育地の環境要因、たとえば土壤型、地質、標高、地形などとの相関に基づく環境要因からの造林地の成長予測(竹下ほか, 1960; 小林, 1963; 西沢ほか, 1965)も行われている。ここで得られている成長予測は、林齢40年生時の樹高が同じであった造林地の平均としての成長経過が与えられているだけである。したがって、40年生時の樹高が同じであっても、その樹高に至るまでの樹高成長経過が異なる個々の造林地での造林木の成長と生育地の環境要因との関係や、個々の環境要因が植栽木の各成長段階においてどのような影響をあたえているか、またもっとも成長に影響する環境要因が成長段階によって異なるのかどうかは検討されていない。したがって、現在各地の林業地で検討されている長伐期施業、複層林施業における成長予測、大気中のCO₂濃度上昇などの環境変動に対する森林の影響予測などに対して、生態生理学的特性をふまえた解析が行えないのが現状である。

苗木から成木にいたる各成長段階での、生育環境に対する植栽木の反応を調べ、スギの成長特性を明らかにするためには、実際の林地に生育する植栽木について、光合成や蒸散と生育環境との反応を自然状態で測定することが不可欠である。実際の林地に生育する樹木の成長(物質生産)に関する生態生理学的な手法を用いた研究は、おもに生育地の光と温度条件から、樹木の成長を説明している。たとえば、林内と皆伐地に生育するシラベ稚樹(松本・根岸, 1982)やスギ伏条稚樹(TABUCHI *et al.*, 1987)の成長差や生育地の標高によるブナの成長差(KAKUBARI, 1987)を、それぞれの生育地の光と温度条件および樹木の光合成特性の季節変化とから説明している。このように、森林内に生育する樹木を対象とした生態生理学的な研究の多くは、切り枝試料を用いた人工環境下での測定結果を、生育地の環境条件にあてはめて解析したものがおもであり、自然状態での環境条件や光合成速度の測定結果に基づくものは少ない。

大きな樹木の光合成や呼吸などが、環境同調同化箱によって自然状態にちかい状態で測定され

たのは、SCHULZE *et al.* (1970) がヨーロッパブナで行ったものが最初である。日本国内では、松本ら (1981, 1982) がブナで行った測定が初めてであり、それ以降の測定もあまり多くない。これは電源等の設備が利用できるフィールドが少ないことも一因となっている。角張ら (1984, 1985) は、発電機や測定装置を積載した移動測定車を製作し、交流電源が利用できない森林での測定を試みているが、依然として研究例は少ない。

本研究では、苗木から成木に至る各成長段階でのスギ造林木の成長が、造林地の環境要因によってどのような影響を受けて決まるのかを明らかにするために、林齢の異なる皆伐一斉造林地を調査地として、スギ造林木の各成長段階での成長、つまり樹高成長や材積成長（乾物生産）とそれに影響を及ぼす環境要因との関係について、造林木の物質生産特性を生態生理学的手法による測定および、土壌条件等の環境計測を通して解析を行った。

具体的には、1) 調査地とした東京大学農学部附属千葉演習林におけるスギ造林地の土壌特性、2) 千葉演習林におけるスギ造林木の成長、3) スギ幼齢造林木の光合成能力の季節変化、4) スギ造林木の自然状態での光合成速度、5) スギ造林木の水分消費および葉の水分特性と立地条件、を調べ、その結果をもとに 6) 各成長段階におけるスギ造林木の成長と生育環境との関わりについて解析を試みた。

第 1 章 東京大学農学部附属千葉演習林におけるスギ造林地の土壌の特性

1.1 目的

皆伐一斉造林地に生育する造林木の成長に最も大きな影響を与える環境要因は土壌である。土壌の違いによって、葉の光合成能や水分生理状態が異なり、光、温度、大気湿度等の環境条件に対する造林木の生理反応も影響を受けると考えられる。そこでこれまでに、調査地とした東京大学千葉演習林内のスギ老齢人工林の土壌の理化学的性質を調べ、斜面上部の残積土で pH が 5.5 前後の土壌が一部分布しているが、全般的な土壌の性質として、pH 6 以上と酸性度が弱いこと、可給態リン酸量が少ないことを明らかにした（丹下ほか, 1989a）。しかし、皆伐後に再造林された幼齢造林地の土壌は、皆伐による環境変化によってその理化学性が劣化し、その後の森林の回復によって徐々に、土壌の理化学性も回復していくとされる。したがって、幼齢造林地の土壌は、伐採前の老齢人工林の土壌とは異なり、また年々変化している。

ここでは、皆伐にともなう土壌の化学性の変化を含めて、斜面上部、中部、下部というそれぞれの地形条件に分布する土壌の特性について検討した。また、本調査地に分布する土壌の理化学的性質にあたる土壌母材の影響についても若干の考察を加えた。

1.2 調査地と調査方法

1.2.1 調査地および調査区

千葉演習林内のスギ人工林から調査地を選んだ。各調査地の位置を図-1.1 に、老齢林調査地および若齢林調査地の概況を表-1.1 にそれぞれ示した。ここでは、林齢 70 年生以上の林分を老齢林調査地、20 年生前後の林分を若齢林調査地とした。土壌調査を行った調査地数は、老齢林調査地が 5 カ所（後沢 (US), 丸山 (A) (MR(A)), 前沢 (A) (ME(A)), 前沢 (B) (ME(B)), 牛蒡沢 (GB)), 若齢林調査地が 4 カ所（神田上 (JN), 西ノ沢 (NI), 梨ノ木台 (NS), 菖蒲沢 (B) (SB(B))) である。また、皆伐再造林後の土壌の化学性の変化を調べる調査地は、老齢林調査地のうちで伐採が行わ

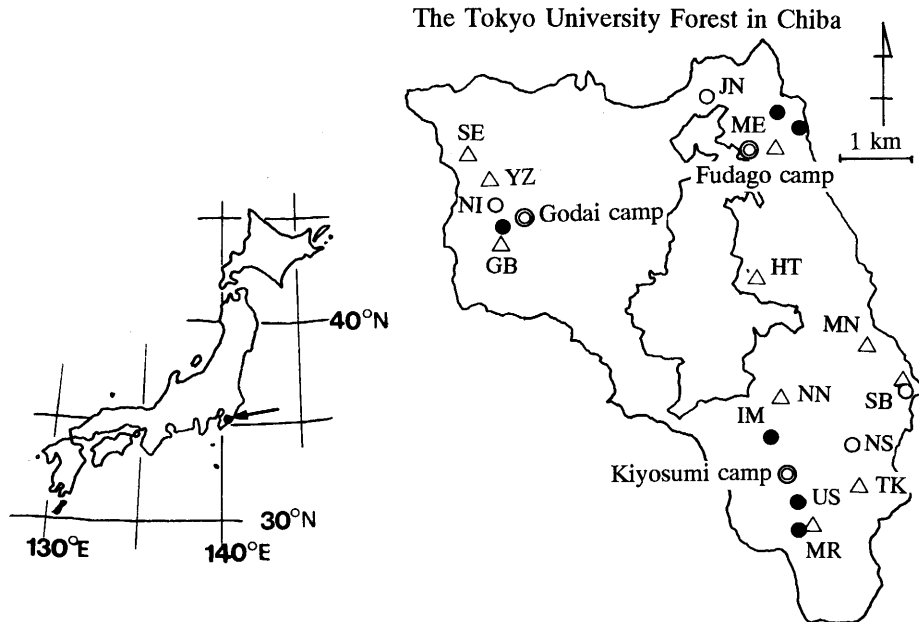


図-1.1 調査地.

Fig. 1.1. Location of study sites.

●; 老齡林, ○; 若齡林, △; 幼齡造林地 (林冠閉鎖前), ◎; 作業所, SE; 瀬場沢 (3 林班), YZ; 柚ノ木 (3 林班), NI; 西ノ沢 (4 林班), GB; 牛蒡沢 (11 林班), JN; 神田上 (16 林班), ME; 前沢 (28 林班), HT; 平塚 (34 林班), MN; 真根沢 (36 林班), SB; 菖蒲沢 (36 林班), NN; 仁ノ沢 (39 林班), IM; 今澄 (42 林班), NA; 梨ノ木台 (43 林班), TK; 東漢沢 (43 林班), MR; 丸山 (45 林班), US; 後沢 (45 林班).

●; Old stand, ○; Young stand, △; Young plantation before canopy closing, ◎; Camp, SE; Sebazawa (3), YZ; Yuzunoki (3), NI; Nishinosawa (4), GB; Gobozawa (11), JN; Jindajo (16), ME; Maezawa (28), HT; Hiratsuka (34), MN; Manezawa (36), SB; Shobuzawa (36), NN; Ninosawa (39), IM; Imasumi (42), NA; Nashinokidai (43), TK; Tokanzawa (43), MR; Maruyama (45), US; Ushirozawa (45).

れた3カ所 (後沢 (US), 丸山 (A) (MR(A)), 前沢 (A) (ME(A))) と若齡林調査地のうちで伐採が行われた1カ所 (菖蒲沢 (B) (SB(B))) とした。基岩は、後沢, 丸山, 菖蒲沢調査地が白岩凝灰岩層, 前沢調査地が黄和田泥岩層, 牛蒡沢, 梨ノ木台, 西ノ沢調査地が真根泥岩層である (飯島・池谷, 1976)。ただし, 牛蒡沢調査地内には, 河岸段丘を含んでおり, 河岸段丘の表層は, “洗い出しローム” と呼ばれる関東ローム層の再堆積層が覆っている (飯島・池谷, 1976)。土性は, おおむね堆積土に分類される (原, 1985)。

各調査地の斜面上部から下部にかけて, 2~4カ所の調査区を設けた。各調査区は, 20~30本程度の立木が含まれるように設定した。

スギ造林木の生育初期の樹高成長は, おおむね斜面上部で劣り, 斜面下部で良好であるが, 斜面上部と下部の成長差は丸山 (A) と後沢でとくに小さく, 前沢 (A) と菖蒲沢 (B) でとくに大きかった。

皆伐再造林前後での土壌変化を調べた調査地での伐採は, 丸山 (A), 前沢 (A), 菖蒲沢 (B) では

表-1.1 老齡林および若齡林調査地概況

Table 1.1. The outline of the old and the young stand study sites

調査地 Study site	調査区 Plot	標高 Altitude (m)	方位 Direc- tion	傾斜 Slope (°)	地質 Geol- ogy	林齢 Age (yr)	平均胸高直径 Mean diameter (cm)	平均樹高 Mean height (m)	測定日 Date measured
Maruyama (A) MR(A)	U(1)	240	ESE	22	S	82	20.5	13.9	Jul. 1983
	U(2)	240	ESE	22	S	82	18.0	12.0	Jul. 1983
	M	215	SE	32	S	82	25.7	17.4	Jul. 1983
	L	180	SE	10	S	82	36.0	24.9	Jul. 1983
Ushirozawa US	U	260	WSW	26	S	82	27.8	16.6	Jul. 1983
	M	235	W	40	S	82	35.0	23.1	Jul. 1983
	L	185	W	35	S	82	38.7	26.3	Jul. 1983
Maezawa (A) ME(A)	U	315	SSW	22	K	78	26.5	15.0	Jul. 1983
	M	305	S	36	K	78	38.3	20.7	Jul. 1983
	L(1)	245	SSW	18	K	78	45.4	24.7	Jul. 1983
	L(2)	260	SSW	17	K	78	44.1	28.8	Jul. 1983
Maezawa (B) ME(B)	U	310	E	18	K	78	29.5	18.3	Jul. 1983
	M	270	E	35	K	78	47.8	29.5	Jul. 1983
	L	245	S	18	K	78	54.8	30.6	Jul. 1983
Gobozawa GB	U(1)	270	W	36	M	83	28.9	17.3	Jan. 1988
	U(2)	200	W	3	M	83	27.0	19.8	Jan. 1988
	M	205	W	20	M	86	39.7	25.5	Jan. 1988
	L	180	NW	5	M	83	47.6	35.2	Jan. 1988
Imasumi IM	L	300	E	18	K	122	50.5	27.6	Dec. 1981
Jindajo JN	U	250	E	18	K	26	13.1	10.0	Sep. 1984
	M	235	E	45	K	26	14.8	12.7	Sep. 1984
	L	215	ESE	34	K	26	23.0	14.0	Sep. 1984
Nishinosawa NI	U	230	E	35	M	23	15.1	12.8	Sep. 1984
	M	220	E	45	M	23	15.9	16.0	Sep. 1984
	L	210	E	5	M	23	18.9	18.1	Sep. 1984
Nashinokidai NS	U	310	E	26	M	20	14.5	12.3	Sep. 1984
	L	290	E	18	M	20	14.2	14.0	Sep. 1984
Shobuzawa (B) SB(B)	U	310	E	15	S	18	9.7	6.9	Sep. 1982
	M	300	E	35	S	18	10.5	9.9	Sep. 1982
	L	285	E	10	S	18	17.6	16.2	Sep. 1982

調査区, U; 斜面上部, M; 斜面中部, L; 斜面下部.

地質, S; 白岩凝灰岩層, K; 黄和田泥岩層, M; 真根泥岩層.

Plot, U; near a ridge, M; middle part of a slope, L; near a bottom.

Geology, S; Shiraiwa tuff member, K; Kiwada mudstone member, M; Mane mudstone member.

1984年9月~1985年2月にかけて, 後沢では1985年9月~1986年2月にかけてそれぞれ行われた。伐採の翌年3月に, 各調査地では棚積み法による地ごしらえを行ったのち, 3月~4月にスギ苗木(3年生)を植栽した。各調査地は, 植栽2年目は年1回, 3年目, 4年目は年2回, 5年目は年1回それぞれ下刈りが行われた。

1.2.2 調査方法

土壌の化学性への母材の影響として、土壌のリン酸吸収係数と基岩中の硫化鉄鋳物含有量を測定した。リン酸吸収係数を測定した試料は、各調査区に設定された土壌断面の層位のうち、表層(A層またはA₁層)と下層(B層, B₂層またはBC層)の各1層ずつから採取した試料とし、2.5%リン酸アンモニウムの吸収量(土壌25g:リン酸アンモニウム溶液50ml)を測定した(土壌養分測定法委員会, 1975)。

硫化鉄鋳物含有量を測定した試料は、2箇所の林道開設工事現場(千石33林班C₁(表層地質:白岩凝灰岩層)、橋ノ沢20林班C(表層地質:白岩凝灰岩層))の露頭から採取した岩とし、30%過酸化水素水による強制酸化実験による硫化鉄鋳物の有無の確認と強制酸化によって生成した硫酸イオン量および岩から溶脱した塩基量を調べた。測定方法は、粉碎して2mmの篩を通した岩1gに10mlの30%過酸化水素水を加え、80°Cの恒温層で30分間振とうさせた後、生成した硫酸イオンをイオンクロマト法で、溶脱してきた塩基類(Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Na⁺)を原子吸光法で測定した(村上, 1961)。

再造林後の幼齢造林地での調査は、丸山(A)、前沢(A)、菖蒲沢(B)では皆伐前(1984年)と皆伐再造林後1年目(1985年)、2年目(1986年)、3年目(1987年)のそれぞれ8月に、後沢では皆伐前(1984年)と皆伐後1年目(1986年)、2年目(1987年)のそれぞれ8月に伐採前と同様に土壌断面の記載と各層位から化学分析用土壌試料の採取を行った。また、1988年11月には、土壌断面の記載のみを行った。試孔の設定場所は、以前に設けた試孔の影響がなく、伐採時の枝条を棚積みした場所を避けて選んだ。原則的には等高線にそって順次試孔を設けた。

土壌の化学性の測定項目および測定方法は、pH(H₂O)およびpH(KCl)(土壌試料とH₂Oおよび1N KClの比率1:2.5, ガラス電極法)、全炭素(Tyurin法)、全窒素(Kjeldahl法)、置換性塩基(K, Na, Ca, Mg)(抽出: Peech法, 定量: 原子吸光法)、塩基置換容量(抽出: Peech法, 定量: 水蒸気蒸留法)、可給態リン酸(抽出: Bray No. 4, 定量: モリブデンブルー法, 分光光度計)である(土壌養分測定法委員会, 1975; 河田・小島, 1976)。なお、測定には、2mmの篩を通した細土をもちいた。

1.3 結果と考察

1.3.1 老齢林と幼齢造林地の土壌

(1) 皆伐再造林前後の土壌断面形態の変化

各調査区における土壌断面形態の経年変化を図-1.2に示した。A₀層の厚さは、伐採後1年目に増加し、その後徐々に減少する調査区が多い。伐採後1年目におけるA₀層厚の増加は、斜面下部で大きく、斜面上部、中部では顕著でなかった。伐採前(老齢林)および伐採後1年目のA₀層はL層のみであったが、2年目以降はL層がなくなり、F層もしくはHA層が形成された。調査地別にみると、丸山(A)と後沢では、伐採後1年目のA₀層厚が薄い斜面上部や中部では、A₀層が形成されないか薄いF層が形成される程度であり、伐採後1年目のA₀層厚が厚い斜面下部でも、3~4年後には薄いF層が形成されただけであった。これに対して、前沢(A)と菖蒲沢(B)では、急傾斜で伐採後1年目においてもA₀層がみられなかった菖蒲沢(B)斜面中部を除き、斜面上部、中部ではF層が、斜面下部ではHA層が形成された。

A層については、傾斜地にある斜面中部においても、平坦地にちかい斜面下部においても、測

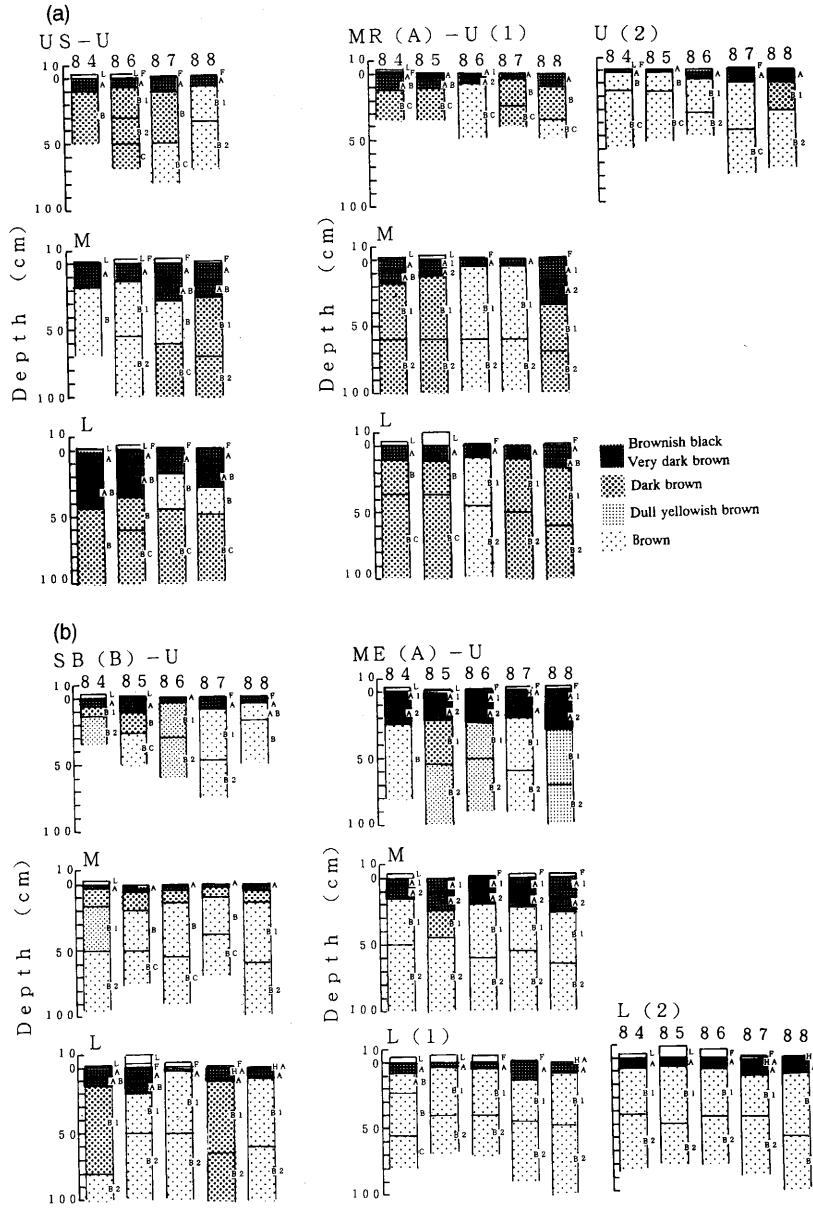


図-1.2 皆伐後の土壌断面形態（土色）の経年変化 ((a): 後沢, 丸山 (A), (b): 菖蒲沢 (B), 前沢 (A)).
 Fig. 1.2. Changes in soil color in the study sites of (a) MR(A) and US, and (b) SB(B) and ME(A) after clear cutting.

丸山 (A), 菖蒲沢 (B), 前沢 (A) の各調査地では 1984 年 9 月から 1985 年 2 月にかけて伐採が行われた。後沢調査地では, 1985 年 9 月から 1986 年 2 月にかけて伐採が行われた。土壌調査は, 各年の 8 月に行った。

Clear cutting was carried out in Maruyama (MR), Shobuzawa (SB) and Maezawa (ME) study sites from September in 1984 to February in 1985, and in Ushirozawa (US) study site from September in 1985 to February in 1986. Soil survey was carried out in August of each year.

定年による試孔間のばらつきのほうが大きく、層位厚に明確な変化の傾向は認められなかった。土色についても、伐採後に退色するなどの変化はみられなかった。

森林の伐採によって林地は裸地化するため、土壤表層は直射日光にさらされて土壤温度の上昇と乾燥がおり、雨滴を直接うけ地表流の増加がおり。また地拵え作業による枝条の除去、植栽木からのリター供給量の減少、下刈り作業による雑草木からの有機物の供給など有機物の質と量との変化がおり。このような環境や有機物供給の変化によって、有機物の分解促進や阻害による有機物層の量的な質的な変化(山谷, 1965; 堤, 1976; 小林, 1982)や表層土壤の流亡(柴田, 1962; 小林, 1982)などがおり、土壤の理化学性に変化が生じる(小林, 1982)。このような伐採にともなう土壤の理化学性の変化は、立地環境(小林, 1982)や土壤型(山谷, 1965, 1966)などによって差があり一様でないことが指摘されている。本調査地でみられた土壤断面の形態的な変化としては、L層のF層やHA層への変化による有機物層厚の減少があげられる。

(2) 皆伐再造林前後の土壤の化学性の変化

1) 土壤の酸性度

各調査区における土壤の pH (H₂O) の変化を図-1.3 に示した。伐採後の A 層土壤の pH (H₂O) は、斜面上部、中部では伐採前よりも酸性度が強まる傾向がみられた。斜面下部では、伐採後 1 年目の変化は、調査地によって異なったが、2 年目以降はいずれの調査地においても pH (H₂O) の上昇がみられ、伐採前よりも酸性度が弱まる傾向がみられた。B 層土壤の pH (H₂O) も、ほぼ A

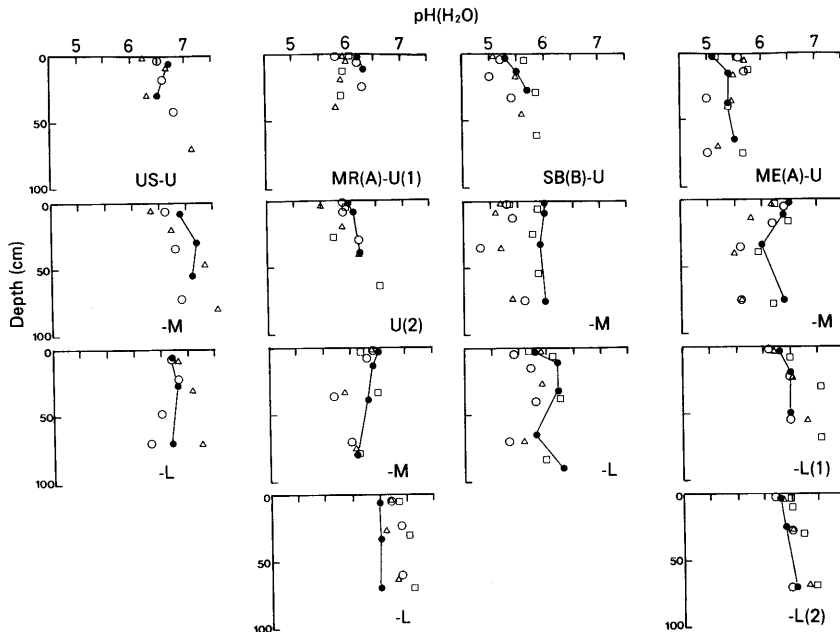


図-1.3 皆伐後の pH (H₂O) の経年変化。

Fig. 1.3. Changes in soil acidity (pH (H₂O)) after clear cutting.

●; 皆伐前, ○; 皆伐 1 年後, △; 皆伐 2 年後, □; 皆伐 3 年後。

●; Before clear cutting, ○; One year after clear cutting, △; Two years after clear cutting, □; Three years after clear cutting.

層土壤に似た変化を示した。pH (KCl) も、pH (H₂O) と同様な変化を示した。林齢 20 年生と若い林齢で皆伐され、再造林された菖蒲沢 (B) においても同様な変化がみられ、植栽後の 20 年間で前代の森林皆伐による土壤の劣化が多少とも回復していたことがうかがえる。伐採による土壤 pH の変化は、土壤有機物の分解、とくに有機酸の分解による酸性を弱める影響と、直達雨の増加による塩基類の流亡による酸性を強める影響とが考えられており、伐採によって土壤が酸性化するという報告 (小林, 1982) と酸性が弱まるとする報告 (山谷, 1965) とがあり、調査地によって一定しておらず、森林伐採による普遍的な変化の方向性は明らかにされていない。本調査地の斜面上部、中部でみられた土壤 pH の低下は、置換性塩基量の減少に加えて、C/N 比の上昇 (図-1.6) によって示唆されるように有機酸量の増加によって生じている可能性があり、伐採にともなう土壤 pH の変化は、それぞれの場所での有機物の供給量や地形条件や土壤母材などが有機物の分解に与える影響を考慮した解析が必要である。

2) 全炭素と全窒素

各調査区における土壤中の全炭素と全窒素の経年変化をそれぞれ図-1.4、図-1.5 に示した。全炭素と全窒素は、伐採後 1 年目には減少し、その後増加していく傾向が多く調査区でもみられた。1 年目の減少の割合は、斜面上部の方が下部よりも多少大きかった。伐採後 3~4 年目に HA 層の発達がみられた前沢 (A) と菖蒲沢 (B) の斜面下部では、表層土壤の炭素および窒素濃度が著しく高まった。

各調査区の A 層土壤における C/N 比の経年変化を図-1.6 に示した。皆伐前の各調査区の C/N

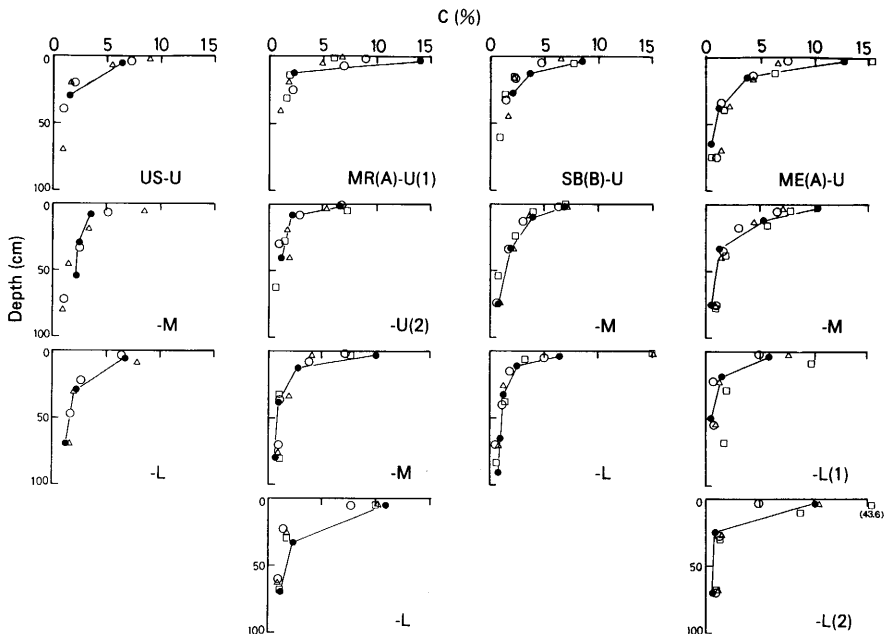


図-1.4 皆伐後の全炭素の経年変化。

Fig. 1.4. Changes in total carbon content in soil after clear cutting.

シンボルは、図-1.3 と同じ。

Symbols are the same as in figure 1.3.

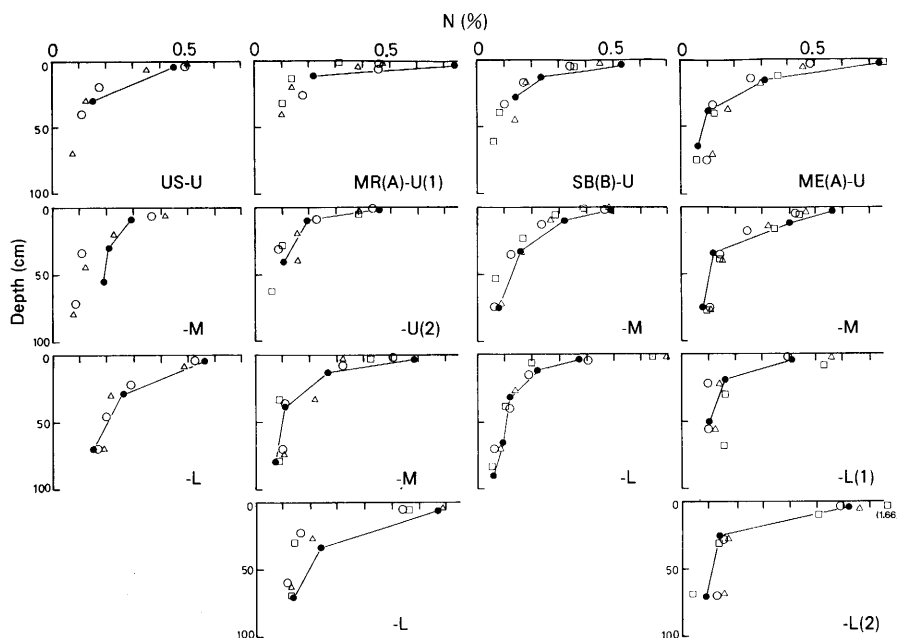


図-1.5 皆伐後の全窒素の経年変化。

Fig. 1.5. Changes in total nitrogen content in soil after clear cutting.

シンボルは、図-1.3 と同じ。

Symbols are the same as in figure 1.3.

比は、後沢が12~14であるほかは、17前後の値を示していた。伐採後の各調査区のA層土壌のC/N比の変化は、後沢以外では、伐採後一時的に低下し、その後増大するという経過をたどった。後沢では、伐採後C/N比は、低下せずに増大した。斜面上部に比べて下部の方が、C/N比の増大が早い時期から、また急激に起こる傾向にあった。

各調査区の表層土壌では、有機物層の分解に対応して一時的なC/N比の減少がみられたが、これまでに報告されているようなA層厚の減少(小林, 1982)やA層の退色(山谷, 1965)は、本調査地ではみられなかった。また、本調査地の表層土壌で伐採後2年目以降にC/N比の増大がみられたことは、既往の研究が行われた調査地での地ごしらえ方法は不明であるが、棚積み法による地ごしらえを行い、表層に有機物が集積していない土壌中でも、有機物分解が一方向的に進んでいるのではなく、再生した植生や植栽木からのリターの供給によって有機物の鉍質土層への集積も起こっていることを示している。

また、先に示したように、伐採後にHA層の形成がみられた前沢(A)と菖蒲沢(B)の斜面下部の調査区では、伐採後2~3年目にかけてA層土壌のC/N比が著しく上昇し、皆伐後に新たに加えられた有機物の分解が進んでいない傾向がみられた。土壌の水分状態は良好であり有機物の分解には適した条件であることから、土壌の化学性の違いがHA層の形成に影響していると推測される。斜面下部でHA層が形成された調査地とされない調査地間の化学性の違いは土壌pH(H₂O)にみられ、丸山(A)と後沢は斜面上部でも斜面下部と変わらない土壌pH(H₂O)を示す調査

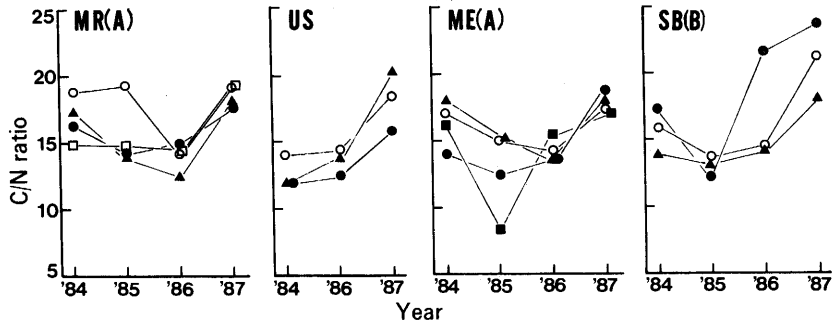


図-1.6 皆伐後の A 層土壌の C/N 比の経年変化.

Fig. 1.6. Changes in C/N ratio of A horizon after clear cutting.

○; 斜面上部, 斜面上部 (1), △; 斜面上部 (2), ▲; 斜面中部, ●; 斜面下部, 斜面下部 (1), ■; 斜面下部 (2).

○; Study plot of U or U(1), △; U(2), ▲; M, ●; L or L(1), ■; L(2).

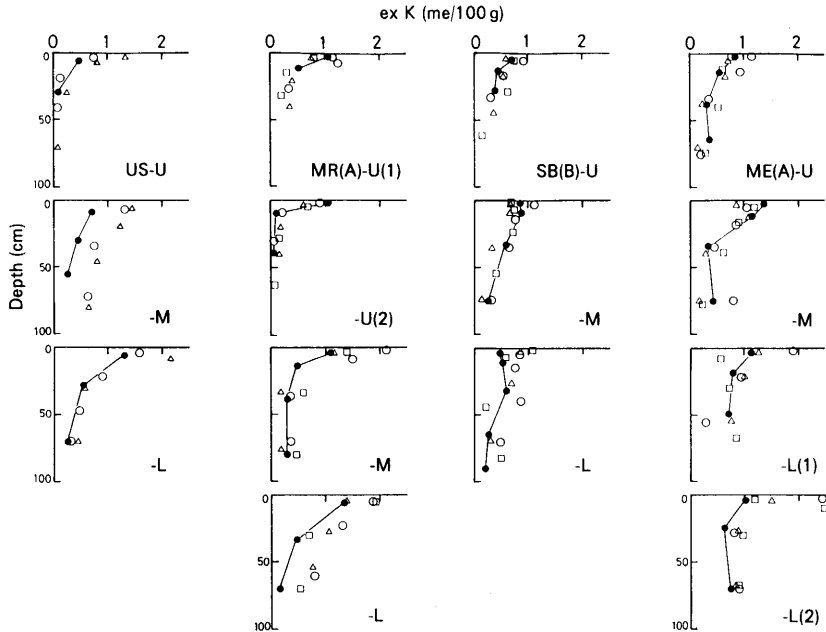


図-1.7 皆伐後の置換性カリウムの経年変化.

Fig. 1.7. Changes in exchangeable potassium in soil after clear cutting.

シンボルは, 図-1.3 と同じ.

Symbols are the same as in figure 1.3.

地であるのに対して, 前沢 (A) と菖蒲沢 (B) は, 斜面下部に比べて斜面上部で低い土壌 pH (H₂O) を示す調査地である。また, 斜面下部の表層土壌についても, 前沢 (A) と菖蒲沢 (B) の方が pH (H₂O) と pH (KCl) の差が大きく (丹下ほか, 1987), 置換性アルミニウム濃度が高い可能性がある。おそらく, 母材の性質に由来する何らかの要因が有機物分解をおこなう微生物の活性に影響

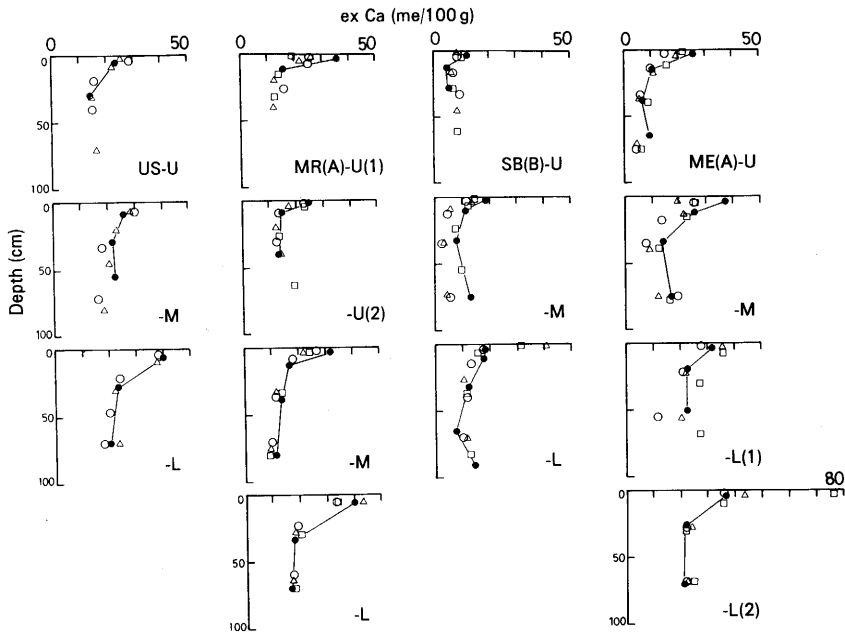


図-1.8 皆伐後の置換性カルシウムの経年変化。

Fig. 1.8. Changes in exchangeable calcium in soil after clear cutting.

シンボルは、図-1.3 と同じ。

Symbols are the same as in figure 1.3.

を与えているのであろう。

3) 置換性塩基と塩基置換容量

各調査区における置換性カリウムとカルシウムの経年変化を図-1.7 と 1.8 に示した。置換性カリウムとカルシウムは、表層土壌での含有率が高く、下層土から植物体によって吸収され、リターによって表層土壌に供給されているものと考えられる。したがって、置換性カリウムやカルシウムが、皆伐後に表層土壌で増加する傾向にあるのは、有機物分解が進んだ結果といえる。また、土壌断面内での濃度変化が小さい置換性マグネシウムおよびナトリウムは、全層位で皆伐後増加する傾向にあり、有機物分解の影響は小さいようであった。

各調査区における塩基置換容量の経年変化を図-1.9 に示した。表層土壌の塩基置換容量は、炭素や窒素濃度に対応して変化し、伐採後に窒素濃度の増加がみられた後沢斜面上部などでは塩基置換容量の増加がみられ、伐採後窒素濃度が減少した丸山(A)斜面下部などでは塩基置換容量は減少した。B層以下の土壌では、塩基置換容量の変化の傾向は明確でなかった。塩基置換容量は塩基の置換が行われる腐植と粘土鉱物から構成される膠質複合体の質と量によってきまるため、伐採にとまなう腐植の量的なまたは質的な変化は塩基置換容量の変化ももたらす。本調査地においても、伐採後の塩基置換容量の変化は、炭素や窒素の変化と類似していた。とくに伐採後1年目の塩基置換容量の減少やHA層の形成が認められた前沢(A)や菖蒲沢(B)の斜面下部の表層土壌での塩基置換容量の著しい増加は、腐植の増加によると考えられる。

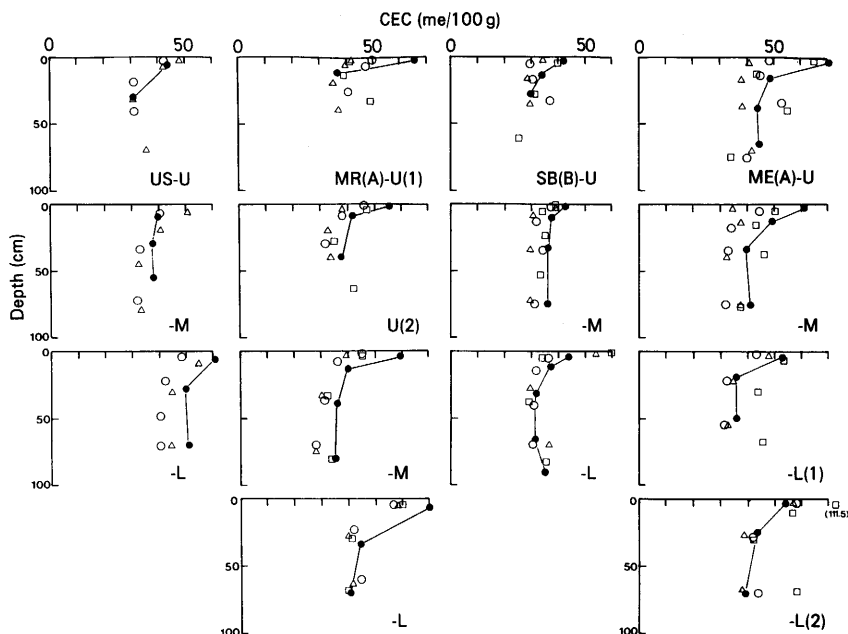


図-1.9 塩基置換容量 (CEC) の経年変化.

Fig. 1.9. Changes in cation exchangeable capacity in soil after clear cutting.

シンボルは、図-1.3 と同じ.

Symbols are the same as in figure 1.3.

4) 可給態リン酸

各調査区における可給態リン酸の経年変化を図-1.10 に示した。本調査地では、リン酸は、主としてリターによって土壤に供給されることから、有機物分解が進む伐採直後は、土壤へのリン酸の供給量は増加すると考えられるが、可給態リン酸は、伐採後1年目に丸山(A)の各調査区と菖蒲沢(B)斜面中部、斜面下部など一部の調査区で増加がみられたが、全体としては、伐採後に減少する傾向にあった。これは、先にしめたように、伐採後にみられた土壤 pH の低下によって、リン酸の可給性が低下したことが考えられる。伐採前の可給態リン酸濃度は、丸山(A)、後沢、菖蒲沢(B)で低く、前沢(A)で高いが、伐採前の濃度が異なっても、伐採後は同様に減少傾向を示した。斜面上の位置による違いも顕著ではなかった。

1.3.2 調査地の土壤母材と土壤の特徴

本調査地の土壤の特徴としては、第一に pH (H₂O) が高いことにある。斜面中部、下部の調査区では、6.5 前後と中性にちかく、斜面上部の調査区でも、低い調査区で 5.5 前後、高い調査区では斜面中部、下部と変わらず 6.5 前後である。同様に、塩基飽和度も高く、斜面中部、下部ではいずれも 70% 以上あり、斜面上部で pH の低い調査区で 40~60%、高い調査区で 70% 前後である。置換性塩基の主体は、置換性 Ca であるが、他の地域の土壤と比較して置換性 Mg が多く、5~14 me/100 g の範囲にある。表層土壤の置換性 Mg の飽和度も 10~15% 程度であり、川田 (1989) がまとめた B_D 型、B_D(d) 型土壤の平均値 6.6, 6.3% に比べて高い。斜面上部で塩基飽和度の低い

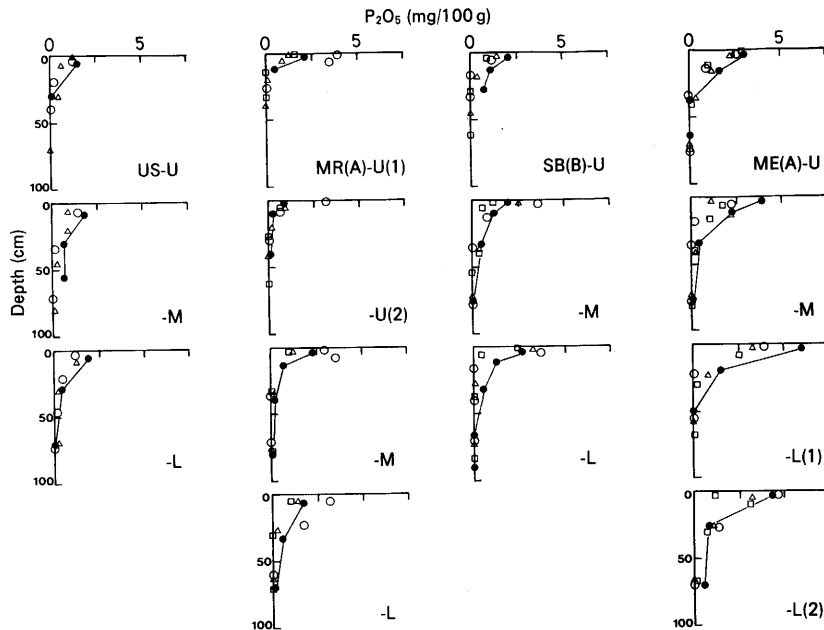


図-1.10 可給態リン酸の経年変化。

Fig. 1.10. Changes in available phosphoric acid in soil after clear cutting.

シンボルは、図-1.3 と同じ。

Symbols are the same as in figure 1.3.

調査区の土壌では、置換性 Ca や Mg 量が少ない傾向にある。

このような土壌の pH や置換性塩基濃度などの化学性に影響をあたえる最も大きな要因は母材の性質と考えられる。母材の性質の一つとして、母材中に含まれる硫化鉄鉱物の影響が考えられる。

林道開設工事現場の千石と橋ノ沢の切り取り面の新鮮な岩層から採取した試料を、強制酸化させたところ、いずれの試料からも硫酸イオンが生成し、岩中に硫化鉄鉱物が存在していることが確認された。とくに硫酸イオンの生成量が多かったのは千石で、地層中に重量比で約 14% のイオウを含む部分を斑状に含んでいた (表-1.2)。このような岩では、硫化鉄鉱物の含有率が高く、酸化の過程で生成される硫酸イオン量が多いほど、溶出する塩基量も多いことが、実験的に確かめ

表-1.2 過酸化水素水による強制酸化によって溶出したイオン量

Table 1.2. Amounts of produced sulfuric acid and leached cations by oxidation with hydrogen peroxide

調査地 Site	試料 No. Sample No.	SO ₄ ²⁻ (mmol/100 g)	Fe (mmol/100 g)	Ca (me/100 g)	Mg (me/100 g)	K (me/100 g)	Na (me/100 g)
千石	1	436	69.8	2.5	5.4	0.0	0.5
Sengoku	2	6	0.1	1.2	0.3	0.1	0.2
	3	18	0.1	15.2	1.9	0.2	0.7
橋ノ沢	4	25	6.0	12.8	0.2	0.1	0.3
Hashinosawa	5	18	0.1	14.8	1.3	0.2	0.4

られている (TANGE and YAGI, 1994)。このことは、岩層中に含まれる硫化鉄鉱物の量によって、風化・土壌生成の過程で溶出する塩基量が異なることを示している。

調査地による土壌の化学性の違い、とくに土壌 pH の違いは、塩基飽和度の違いと対応していたことから、調査地による土壌 pH の違いは、それぞれの土壌母材そのものの塩基含有量に差があった可能性も考えられる。しかし、千石や橋ノ沢の林道開設現場の切取り面の岩層中のように鉄の硫化物を含む基岩が千葉演習林内にも存在することから、母材中の硫化鉄鉱物の含有率の違いが、風化過程で流亡する塩基量の差となって表れ、現在の土壌の化学性に影響を及ぼしたという可能性もある。

もう一つの特徴としては、可給態リン酸が少ないことである。火山ガラスから生成されるアロフェンはリン酸の可給性を低下させることから、土壌母材としての火山灰や凝灰岩の影響が考えられる。そこで、各調査区の上層と下層の土壌のリン酸吸収係数を表-1.3 に示した。リン酸吸収係数は、平坦な斜面上部 (牛蒡沢斜面上部 (2)) や平坦な斜面下部 (丸山 (A) 斜面下部, 後沢斜面下部) の調査区で 2100 以上の値を示し、火山灰に由来する母材をかなりの割合で含んでいることが確認された。とくに、平坦に近く、関東ロームの再堆積をうけた河岸段丘上に位置する牛蒡沢斜面上部 (2) では (飯島・池谷, 1976)、火山灰を母材とする土層が約 60 cm の厚さで表層にあ

表-1.3 リン酸吸収係数

Table 1.3. Phosphate absorption coefficient of surface soils and subsoils

調査地 Study site	層位 Horizon	調査区 Plot				
		U(1)	U(2)	M	L(1)	L(2)
MR(A)	Surface	1910	1920	1970	2120	
	Subsoil	1780	1910	1860	2020	
US	Surface	2000		1950	2210	
	Subsoil	1900		1960	2090	
ME(A)	Surface	1960		1990	1990	2030
	Subsoil	2030		2000	1930	1990
ME(B)	Surface	1990		2000	2090	
	Subsoil	2040		2000	1910	
SB(B)	Surface	1920		1940	1910	
	Subsoil	1920		1900	1980	
NN	Surface	2010			2060	
	Subsoil	1980			2030	
NS	Surface	2030			2030	
	Subsoil	2060			2050	
JN	Surface	1970		1970	1990	
	Subsoil	1930		2010	1930	
NI	Surface	1880		1900	2000	
	Subsoil	1900		1880	2120	
GB	Surface	2050	2450	2060	1870	
	Subsoil	1970	2550	2070	2080	
	Buried		1910		2170	

調査区: U; 斜面上部, M; 斜面中部, L; 斜面下部。

層位: 表層土; A 層または A₁ 層, 下層土; B 層, B₂ 層または BC 層, 埋没層。

Plot, U; near a ridge, M; middle part of a slope, L; near a bottom.

Horizon, Surface; A or A₁ horizons, Subsoil; B, B₂ or BC Horizon, Buried; Buried horizon.

り、その土壌のリン酸吸収係数は著しく高い値を示した。その他の調査区の土壌のリン酸吸収係数も1,800~2,000程度であり、いずれの調査区においても、土壌中への火山灰や凝灰岩の影響が認められる。以上の結果は、本調査地の土壌で可給態リン酸が少ない原因が、火山灰に由来する土壌母材にあることを示しており、また、pHの低下によって可給性が低下しやすい土壌であることを示している。

幼齢造林地の土壌の化学性に影響する伐採にともなう土壌の化学性の変化は、斜面上部で小さく、斜面上部や中部で大きかった。化学性の変化として最も特徴的なのは土壌pHの低下であった。土壌pHの低下は、土壌微生物の活性低下による有機物の分解阻害や窒素の無機化速度の低下(吉田ほか, 1979, 1980)およびリン酸などの養分の可給性の低下などを引き起こし、ひいては植栽木の栄養状態を悪化させる。本調査地の丸山(A)や後沢の斜面上部や中部のように土壌pH(H₂O)が6以上である場合には、伐採によって多少土壌pH(H₂O)が低下しても影響は小さいが、土壌pH(H₂O)が5程度と低い場合には、pH(H₂O)低下が養分の可給性に与える影響は大きいと考えられ、幼齢造林木の成長への影響も大きくなると推測される。

第2章 千葉演習林におけるスギ造林木の成長

2.1 目的

樹木の成長は、葉で生産された光合成産物の量とその各器官への配分によって規定される。光合成産物の量は、単位葉量あたりの光合成速度と葉量によって決まり、皆伐一斉林に生育する樹木での光合成産物の各器官への配分は、立木密度や水ストレスの影響を受ける。したがって、造林木の成長経過や各器官重比を測定することによって、それぞれの生育地において成長に影響を与えている環境条件を推測することが可能である。

ここでは、東京大学千葉演習林内のスギ人工造林地を調査地として、幼齢造林木、若齢造林木、老齢造林木の樹高成長経過を樹幹解析または継続測定によって調べ、土壌の理化学性や土層の厚さ等が樹高成長におよぼす影響について検討した。また、幼齢造林木の年樹高成長量と葉の栄養状態との関係から、この成長段階における成長への土壌の肥沃度(土壌の化学性)の影響について検討した。

さらに幼齢造林木および老齢造林木での樹幹解析および生産構造調査の結果をもとに、単木の材積成長経過および葉や枝などの器官についての林分あたりの現存量をもとめ、林齢の進行にともなって物質生産や生産構造がどのように変化するか検討した。

2.2 調査地と調査方法

2.2.1 調査地および調査区

千葉演習林内のスギ人工林から調査地を選んだ。各調査地の位置は、図-1.1に示した。調査地は、林齢70年生以上の林分を老齢林調査地、林齢10年生以下(本調査地では2~8年生)の造林地を幼齢造林地調査地とした。ここでの調査地数は、老齢林調査地が4カ所(後沢(US)、前沢(B)(ME(B)), 牛蒡沢(GB)、今澄(IM))、林冠の閉鎖前の幼齢造林地調査地が6カ所(柚ノ木(UZ)、真根沢(MN)、仁ノ沢(NN)、東漢沢(TK)、前沢(C)(ME(C))、丸山(B)(MR(B))である。

今澄を除く各調査地の斜面上部から下部にかけて、2~4カ所の調査区を設け、樹高と胸高直径(幼齢造林地では、根元直径)の測定をおこなった。今澄では、谷頭地形の平坦地および周囲の斜

表-2.1 幼齡造林地調査区の平均根元直径と平均樹高 (1985年10月測定)

Table 2.1. Mean basal diameter and mean tree height in the young plantation study sites (Oct. 1985)

調査地 Study site	地質 Geology	林齡 Stand age (yr)	平均胸高直径 Mean basal diameter (cm)					平均樹高 Mean tree height (cm)				
			Plot					Plot				
			U(1)	U(2)	M	L(1)	L(2)	U(1)	U(2)	M	L(1)	L(2)
Tokanzawa TK	S	7	2.7	6.2	10.1	9.1	122	362	410	437		
Manezawa MN	M	7	7.3		7.5	9.8	343		446	476		
Maezawa ME(C)	K	4	2.9			5.1	138			240		
Ninosawa NN	M	4	2.5			4.1	115			220		
Yuzunoki UZ	M	4	4.7		5.4	4.8	6.0	192		239	275	318
Maruyama MR(B)	S	2	2.4	2.4	2.5	2.7	118	109	131	153		

調査区および地質の略称は、表-1.1と同じ。

Legends of study plot and geology are the same as in table 1.1.

面を含む区域に1カ所の調査区を設定した。老齡林調査地の概況は、すでに表-1.1に示した。幼齡造林地の各調査区の概況を表-2.1に示した。

2.2.2 調査方法

(1) 樹幹解析

老齡林調査地の内、前沢(B)および後沢の各調査区では、標準木2個体について1983年11月に、牛蒡沢の各調査区ではいろいろな大きさの5個体について1988年11月に、今澄の調査区では、いろいろな大きさの5個体について1985年11月に、それぞれ樹幹解析を行い、樹高成長経過および材積成長経過を調べた。なお、円板の採取は、牛蒡沢および今澄以外の調査地では、0m高、0.3m~4.3m高までは0.5mおきに、それ以上は1mおきに行った。牛蒡沢では0m高、0.3m高、1.3m高、それ以上から生枝下高までは4mおきに、樹冠内は2mおきに円板を採取した。今澄では、0m高、0.3m高、1.3m高、それ以上は2mおきに行った。

幼齡造林地調査地の内、丸山(B)、仁ノ沢、前沢(C)の各調査区では1986年1月に平均木2本について、0m高、1m高、...と地上高で1mおきに円板を採取し、樹幹解析を行った。

(2) 地上部各器官現存量

今澄および牛蒡沢の調査区では、樹幹解析を行った供試木について、層別刈取法により、幹、枝、葉の乾重量を測定した。各調査区ごとに、供試木で得られた胸高直径と幹、枝、葉乾重量との相対成長関係を調査区内の全立木にあてはめて、林分あたりの幹、枝、葉現存量を求めた。

幼齡造林地調査地の丸山(B)、仁ノ沢、前沢(C)の各調査区では1986年1月に平均木2本を掘り取り、根、幹、枝、樹冠を3等分した樹冠上部、中部、下部における葉齢別の葉などの乾重量を調べた。調査時期は、いずれも千葉演習林において葉量が安定している時期とした(丹下ほか、1989b)。

(3) 幼齡造林木の成長

幼齡造林地の調査地では、植栽後1年間は植栽時の根系損傷等が成長に影響していると考えて、植栽1年後の樹高を基準にして平均年樹高成長量をもとめた。幹における針葉のつき方等から過去の樹高成長経過を追跡でき、植栽1年後の樹高が推察可能な調査地(前沢(C)、仁ノ沢、柚

ノ木、丸山(B)では、その高さを測定し、不可能な調査地(東漢沢、真根沢)では、これまでに測定された植栽1年後の造林木の樹高が、おおよそ55~75cmの範囲にあったことから、植栽1年後の平均樹高を一律に65cmとした。本調査地では、通常植栽後2年目から5年目にかけて下刈作業が行われており、立地条件によらず植栽木の成長への雑草木の影響はないものとした(丹下ほか, 1993)。

また、老齢林調査地のうち、前沢(A)と丸山(A)は1984年秋に、後沢は1985年秋にそれぞれ皆伐され、翌年の春に3年生スギ苗木が植栽されている。老齢林の時代と同じ調査区に植栽されたスギ造林木のなかから各調査区30本ずつの測定木をえらび、前沢(A)と丸山(A)は1985~1989年の成長停止後に、後沢は1986~1989年の成長停止後に樹高、根元直径の測定を行った。

(4) 幼齢造林木の栄養状態

幼齢造林地の調査地において、1985年10月に、各調査区につき5個体の陽樹冠から同量程度の当年生葉を採取し、葉分析を行った。測定項目は、全窒素(Kjeldahl法)、リン酸(硝酸-過塩素酸分解、バナドモリブデンイエロー法、分光光度計)である(作物分析法委員会, 1975)。

2.3 結果と考察

2.3.1 千葉演習林スギ人工林の地上部各器官現存量

(1) スギ老齢林の地上部各器官現存量

老齢林調査地の各調査区の供試木の年成長量、幹、枝、葉の乾重量等を表-2.2に、林分あたりの幹、枝、葉現存量を表-2.3にそれぞれ示した(丹下ほか, 1987, 1989a, 1990)。後沢と前沢(B)では、各器官の乾重量の測定は行わなかった。

老齢林調査地の葉現存量は、調査区の状態によって異なるが、13~28t/haの範囲にあった。相対立木密度(坂口, 1961)は、牛蒡沢斜面下部の0.68が最低であり、いずれの調査区の相対立木密度も、若齢林の場合には林分あたりの葉量が頭打ちになる相対立木密度であった(佐藤, 1973)。根岸ら(1988)は、千葉演習林内のスギ植栽密度試験地の林冠閉鎖前後の葉量を調べ、林冠閉鎖時の葉量最大時を過ぎた時点での葉現存量として、30t/ha前後の値を示している。これに対して老齢林の葉現存量は、立木密度が1,000本/ha以上と高い場合には、若い人工林と同じ葉現存量を有するが、相対立木密度が低くなくても立木密度が低下するにしたがって、葉現存量が減少する傾向にある。立木密度が低い場合には葉現存量が少なくなる傾向にあるのは、今回調べた老齢木の単木あたりの葉乾重量の最大値は65kg程度であり、それ以上の葉量をもつ個体がみられないことから、個体サイズが大きくなっても林分を構成する造林木では単木あたりの葉量は比例して増加せず頭打ちになるためであろう。

一方、本調査区の枝現存量は14~48t/haの範囲にあった。若齢林の枝現存量は、30年生頃までは増加傾向に、30年生以降(60年生頃までの資料)は頭打ちになり、ほぼ平均値12.5t/ha前後の値になるとされる(佐藤, 1976)。この平均値に比べて、今回の調査地では、著しく枝現存量の大きい調査区が多い。単木あたりの枝量でも、170kgを越える供試木もみられ、立木密度がほぼ等しい83年生の牛蒡沢斜面下部の供試木と126年生の今澄の供試木を比べると、高齢な今澄の供試木の方が多く、年々枝量の蓄積が進んでいることが推測される。また、各供試木の樹幹解析と枝のついている地上高から判断して、各供試木で最も古い枝は、83年生の供試木では約50年前に、126年生の供試木では約80年前に発生している供試木が多く、かなり枝の寿命が長く、

表-2.2 老齡林調査地の伐倒供試木の各器官乾重量および最近5年間の平均年成長量

Table 2.2. Each organ dry weight and annual growth rates of sample trees in the old stand study sites

調査区 Plot	供試木 No. Sample tree No.	直径 DBH (cm)	樹高 Height (m)	材積 Volume (m ³)	年樹高成長 H. growth (m/yr)	年材積成長 V. growth (m ³ /yr)	幹重量	枝重量	葉重量
							Stem	Branch	Leaf
							(kg dry weight)		
US-U	U-1	28	17.5	0.54	0.13	0.006	—	—	—
	U-2	30	19.0	0.67	0.09	0.012	—	—	—
US-M	M-1	34	25.5	1.08	0.20	0.020	—	—	—
	M-2	37	22.6	1.06	0.17	0.025	—	—	—
US-L	L-1	39	25.6	1.54	0.15	0.029	—	—	—
	L-2	41	27.5	1.75	0.18	0.040	—	—	—
ME(B)-U	U-1	31	21.2	0.78	0.23	0.020	—	—	—
	U-2	33	15.3	0.60	0.13	0.011	—	—	—
ME(B)-M	M-1	49	32.5	2.61	0.22	0.046	—	—	—
	M-2	52	29.8	2.68	0.20	0.050	—	—	—
ME(B)-L	L-1	60	32.3	3.55	0.20	0.065	—	—	—
	L-2	53	32.1	2.71	0.24	0.051	—	—	—
GB-U(1)	T11	32	20.8	0.83	0.20	0.022	311	35.9	29.1
	T12	40	20.6	1.05	0.18	0.027	393	47.0	37.8
	T13	42	20.1	1.34	0.17	0.038	504	51.2	45.9
	T14	28	19.9	0.60	0.19	0.014	226	27.9	17.2
	T15	22	13.6	0.27	0.08	0.003	101	23.5	13.0
GB-U(2)	T21	42	25.3	1.43	0.36	0.051	537	31.1	50.2
	T22	30	23.1	0.75	0.33	0.025	283	22.5	22.0
	T23	35	21.1	0.95	0.26	0.029	356	30.3	39.1
	T24	22	18.8	0.30	0.28	0.005	114	4.0	8.6
	T25	15	15.5	0.13	0.03	0.0003	49	0.9	1.6
GB-M	T31	48	26.9	1.86	0.25	0.033	697	46.8	30.2
	T32	44	26.2	1.73	0.35	0.033	650	54.1	37.0
	T33	36	25.8	1.14	0.24	0.016	426	22.4	17.7
	T34	29	22.9	0.66	0.21	0.005	246	8.4	11.2
	T35	25	21.3	0.46	0.07	0.002	174	6.2	5.9
GB-L	T41	76	42.3	5.95	0.34	0.109	2232	99.9	64.0
	T42	57	40.0	4.40	0.23	0.074	1649	130.9	60.4
	T43	64	39.2	4.67	0.35	0.075	1751	110.1	45.7
	T44	42	35.9	2.16	0.18	0.012	810	60.2	23.2
	T45	33	31.3	1.32	0.25	0.015	494	33.0	17.6
IM-L	32	62	29.6	4.14	0.07	0.028	1459	134.9	57.0
	65	59	31.3	4.07	0.14	0.047	1463	173.6	65.1
	107	58	32.6	3.84	0.11	0.024	1313	169.6	45.1
	120	50	31.8	2.97	0.14	0.028	1060	111.4	49.7
	155	30	25.0	0.82	0.12	0.007	335	20.9	13.7

年樹高成長および年材積成長は、伐採前5年間の平均成長量を示した。

H. growth and V.growth meaned annual height growth and mean annual stem volume growth for the last five years, respectively.

表-2.3 老齢林調査区の幹, 枝葉現存量

Table 2.3. Stem, branch and leaf biomass of the old stand study plots

調査区 Plot	林齢 Age (yr)	相対立木密度 Relative tree density	幹	枝	葉	地上部	測定日 Date measured
			Stem	Branch	Leaf	Above ground	
			(t/ha)				
GB-U(1)	83	0.93	277	40	28	345	Nov. 1988
GB-U(2)	83	0.79	272	14	26	312	Nov. 1988
GB-M	86	0.83	394	25	17	436	Nov. 1988
GB-L	83	0.68	471	28	13	512	Nov. 1988
IM-L	126	0.77	450	48	20	518	Nov. 1985

相対立木密度は、最大密度に対する実際の密度の比で表した(坂口 1961)。

幹現存量は、千葉演習林が調製した材積表を用いて求めた林分材積に幹の容積重 0.375 を乗じて算出した。枝現存量と葉現存量は、試料木の胸高直径と枝重量および葉重量との相対成長関係によって求めた。

Relative tree density was the ratio of the real tree density to the maximum tree density (SAKAGUCHI, 1961).

Stem biomass was the product of the stand volume calculated by the volume table prepared by the Tokyo University Forest in Chiba and 0.375 which was the mean dry weight ratio of stem samples. Branch biomass and leaf biomass were calculated by the allometric relations of branch dry weight and leaf dry weight and the diameter at breast height in sample trees.

枝の枯れ上りが進んでいないことを示している。枝の寿命は、ついている葉の光環境の悪化による葉の枯死にともなって起こる。したがって、枝が発生してから枯死するまでの生存期間は、ついている葉の光環境の悪化速度が小さいほど長くなる。つまり、樹高成長速度が小さいほど、立木密度が低く個体当りの占有空間が広く樹冠長が長いほど、傾斜地で空間をより立体的に使えるほど、枝の長期間の生存にとっては有利である。このことが、立木密度が低く、樹高成長速度が小さい今澄や傾斜地にあって樹高成長速度が小さい牛蒡沢斜面上部(1)で、枝現存量が大きい理由と考えられる。また、若齢林では林齢が増加しても枝現存量の顕著な増加は見られないが、若齢林に比べて一般的に樹高成長速度が小さい老齢林では、林齢の増加とともに枝現存量が増加する傾向にあるといえる。

(2) 幼齢造林木の地上部各器官乾重量

幼齢造林地丸山(B), 仁ノ沢, 前沢(C)の各調査区の供試木の根元直径, 樹高, 年成長量, 幹, 枝, 根, 葉の乾重量等を表-2.4に, 樹冠を3等分した上部, 中部, 下部における葉齢ごとの葉の乾重量を図-2.1に, 各供試木での根元直径と葉乾重量との関係を図-2.2にそれぞれ示した。丸山(B), 前沢(C)は植栽後3成長期を, 仁ノ沢は植栽後5成長期をそれぞれ経過している。

葉量は供試木の大きさに対応して, 成長のよい調査区の供試木ほど多い。しかし, 斜面上部と下部の供試木を比べると, 同じ根元直径の場合, 斜面上部の供試木よりも斜面下部の供試木の方が, 葉量が多い傾向にある。また, 斜面上部と下部とでスギ造林木の成長差が小さい丸山(B)では, 斜面上部と下部の比が約1:1.4であるのに対して, 成長が著しく異なる仁ノ沢では, 斜面上部と下部との比が約1:4.9と大きな差があった。当年生葉の全葉量中にしめる割合は, 丸山(B)斜面上部が69%, 下部が71%, 仁ノ沢斜面上部が38%, 下部が50%, 前沢(C)斜面上部が40%, 下部が60%であり, 斜面上部に比べ下部の供試木の方が当年生葉の割合が高い傾向があり, その傾向は, 斜面上部と下部とでの成長差が大きいほど顕著であった。

表-2.4 幼齢造林地調査地の供試木の各器官乾重量
Table 2.4. Dry weight of each organ in the sample trees of the young plantation study sites

調査区 Plot	供試木 Sample No.	D (cm)	H (m)	根 Root		幹 Stem	枝 Branch	非同化器官 Total		幹年成長率 Stem growth ratio	非同化器官 成長量		葉 (g) Leaf		計 Tot.	乾物成長量 DM-inc (g/yr)	単位葉量当り 生産率 Pro-ef (g/g)
				(g)	(g)			NA-inc (g/yr)	0-yr		1-yr	2-yr					
MR(B)-U	T1	5.7	2.00	565	1426	595	266	1084	0.76	646	301	20	967	1730	1.79		
	T2	3.7	1.78	248	631	302	81	423	0.67	319	121	12	452	742	1.64		
MR(B)-L	T1	6.1	3.19	584	1747	919	244	1415	0.81	856	245	35	1136	2271	2.00		
	T2	4.3	2.63	521	1223	509	193	1015	0.83	603	255	43	901	1618	1.80		
NN-U	T1	2.5	1.30	191	403	155	57	173	0.43	152	113	81	346	325	0.94		
	T2	2.3	0.96	133	267	99	35	104	0.39	71	46	102	219	175	0.80		
NN-L	T1	5.0	3.04	554	1409	764	91	719	0.51	521	353	173	1047	1240	1.18		
	T2	4.4	2.91	592	1466	684	190	821	0.56	475	249	222	946	1296	1.37		
ME(O)-U	T1	2.9	1.66	231	502	232	39	281	0.56	197	106	107	410	478	1.17		
	T2	2.7	1.40	226	442	180	36	230	0.52	141	114	64	319	371	1.16		
ME(O)-L	T1	6.5	3.99	1037	2882	1481	364	1844	0.64	994	517	233	1744	2838	1.63		
	T2	5.3	2.84	719	1902	976	207	1141	0.60	720	355	248	1323	1861	1.41		

D: 根元直径, H: 樹高, 非同化器官成長量: 非同化器官乾重量に幹年成長率 (=年材積成長量/単木材積) を乗じてとめた。
乾物生産量: 非同化器官成長量と当年生葉量の和, 単位葉量生産率: 乾物生産量/葉量。
葉 0-yr: 当年生葉, 1-yr: 1年生葉, 2-yr: 2年生以上の葉。

D: Basal diameter, H: Tree height, NA-inc: Annual increment in non-assimilatory organs, DM-inc: Annual dry matter production rate, Pro-ef: Production efficiency of leaf.

Leaf 0-yr: Current year leaf, 1-yr: One-year-old leaf, 2-yr: Leaf older than 2-year-old.

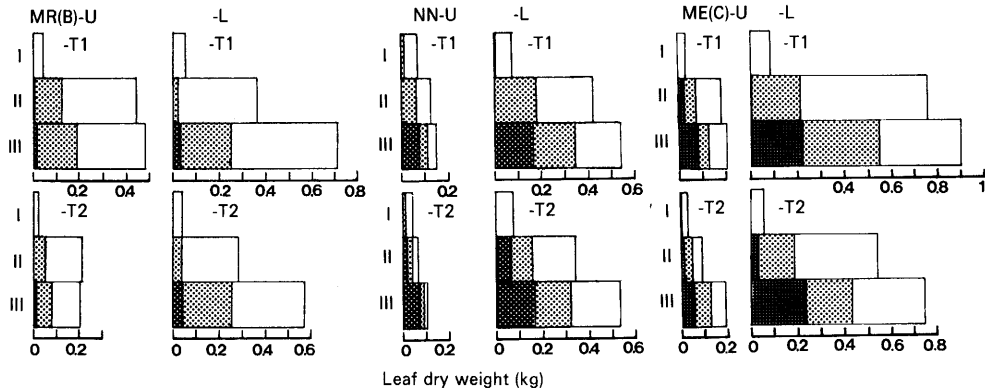


図-2.1 葉齢別葉量の垂直分布 (調査日: 1986年1月).

Fig. 2.1. Vertical distributions of leaf amount in three- or five-year-old planted trees (Jan. 1986).

I; 樹冠上部, II; 樹冠中部, III; 樹冠下部.

■; 当年生葉, ▨; 1年生葉, □; 2年生以上の葉.

I; Upper part of a crown, II; Middle part of a crown, III; Lower part of a crown.

■; Current year leaf, ▨; One-year-old leaf, □; Leaf over two years old.

葉齢別の葉量の垂直分布については、成長の良い斜面下部の供試木では、樹冠下部まで当年生葉が多くみられるのに対して、斜面上部では、相対的に樹冠上部と中部に当年生葉が多い。その傾向は、成長がとくに悪い仁ノ沢斜面上部で著しい。

単木あたりの光合成量は、葉量と葉の光合成速度によってきまるため、葉の増加速度も成長に大きく影響する。葉の展開は、水ストレスの影響を受けやすく、気孔閉鎖による光合成速度の低下が起こるよりも弱い水ストレスによって抑制されることが知られている (BOYER, 1970; SCHULTE and MARSHALL, 1983)。今回調べた調査地では、土壌が乾燥しやすく、葉に水ストレスがかかりやすい立地条件にある斜面上部の供試木は、斜面下部の供試木に比べて葉量の増加が低く押さえられる傾向にあり、土壌の水分状態の違いが葉の展開量に影響している可能性が示唆された。

2.3.2 造林木の樹高成長経過

土壌の化学性、とくに土壌 pH で著しい差がみられた後沢と前沢 (B)、河岸段丘地形を含み、

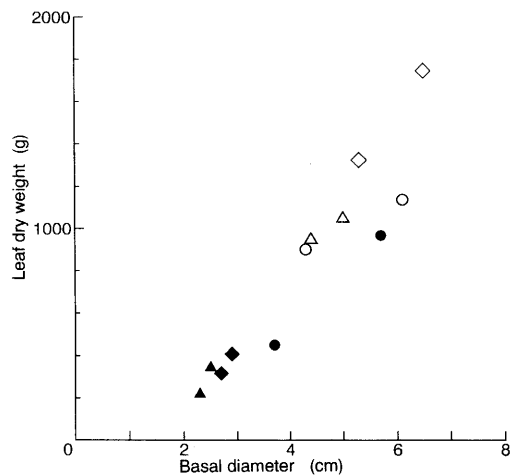


図-2.2 幼齡造林木での根元直径と葉量との関係.

Fig. 2.2. Relationship between the basal diameter and leaf dry weight of the three- or five-year-old planted trees.

●; 丸山 (B) 斜面上部, ○; 丸山 (B) 斜面下部, ▲; 仁ノ沢斜面上部, △; 仁ノ沢斜面下部, ◆; 前沢 (C) 斜面上部, ◇; 前沢 (C) 斜面下部.

●; MR(B)-U, ○; MR(B)-L, ▲; NN-U, △; NN-L, ◆; ME(C)-U, ◇; ME(C)-L.

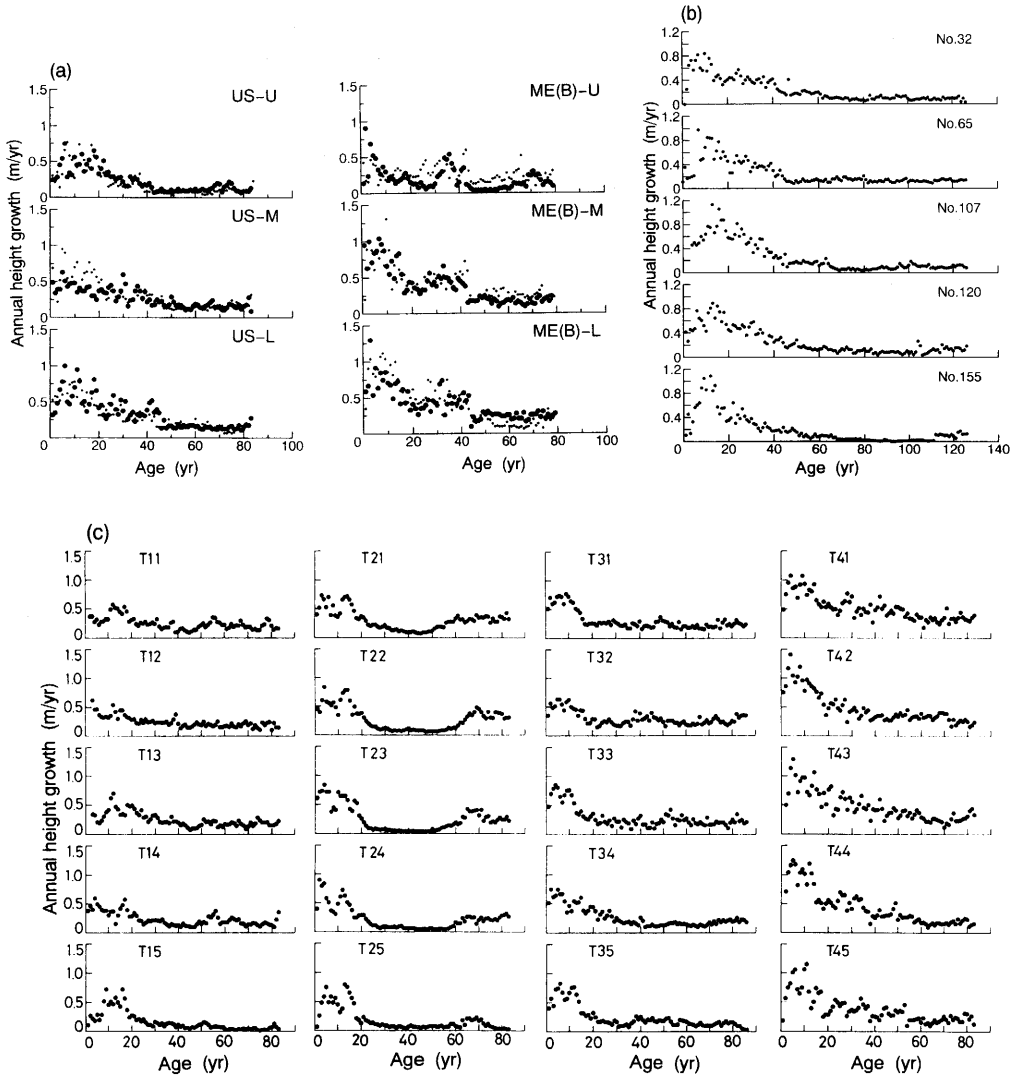


図-2.3 老齡林調査地の供試木の年樹高成長量の経年変化 ((a); 後沢, 前沢 (B), (b); 今澄, (c); 牛蒡沢).

Fig. 2.3. Changes in annual height growth rate with age of sample trees in the old stand study site of (a) US and ME(B), (b) IM and (c) GB.

(a): 大きいシンボルと小さいシンボルは, 別の供試木を表す.

(b): No. 32, No. 65, No. 107, No. 120, No. 155 は, 供試木の個体番号を表す.

(c): 供試木番号 T11~T15, T21~T25, T31~T35, T41~T45 の個体は, 調査区 U(1), U(2), M, L にそれぞれ属する.

(a): A large symbol and a small symbol represented each sample tree.

(b): No. 32, No. 65, No. 107, No. 120 and No. 155 were sample tree No.

(c): Sample trees of T11~T15, T21~T25, T31~T35 and T41~T45 belonged to the study plot of U(1), U(2), M and L, respectively.

表層に火山灰の堆積した調査区を含む牛蒡沢、および千葉演習林内のスギ人工林としては最も高齢な林分のひとつである今澄の供試木で得られた年樹高成長量の経年変化を図-2.3 にそれぞれ示した。

多くの供試木は、植栽後 10~20 年間は生育期間で最も高い成長速度を維持し、その後徐々に成長速度が低下していく経過を示した。このような一般的な成長経過とは異なる成長を造林木が示す調査地もみられた。そのひとつは、後沢斜面上部、牛蒡沢斜面中部と今澄であり、植栽当初の 50~70 cm/yr 程度の樹高成長速度樹高が、10 m に達した 15 年生頃から著しい頭打ちがみられ、壮齢期以降の年樹高成長量は後沢斜面上部が 10 cm/yr、牛蒡沢斜面中部が 20 cm/yr、今澄が 10 cm/yr と著しく低下した。今澄では土壌は調べていないが、そのほかの調査区では、初期成長がよく土層が薄いために、土層の厚さが樹高成長の制限要因になるような個体サイズに早く達したと考えられる。土層の薄い林分で、樹高成長の頭打ちが早い時期から起こることは、中村 (1943) や真下 (1960) も指摘している。

また、前沢 (B) 斜面上部および牛蒡沢斜面上部では、植栽約 10 年後以降に、樹高成長速度の増加が認められる。林 (1984) が調べた菖蒲沢斜面上部でも同様な樹高成長経過を示した。先に述べたように斜面上部では、皆伐裸地化によって土壌化学性の劣化が起こることから、これらの調査区でみられた樹高成長経過は、土壌化学性の劣化および回復過程を反映していると考えられる。

もうひとつは、牛蒡沢斜面上部 (2) の供試木である。いずれも林齢 20 年生から 60 年生にかけて、樹高成長速度が著しく低下していた。斜面上部 (2) の供試木と同様な樹高成長経過を示す供試木が牛蒡沢の他の調査区にはなく、斜面上部 (2) の全ての供試木が同様な樹高成長経過を示していた。斜面上部 (2) の供試木でみられた樹高成長の回復は、胸高直径の大きい供試木 T21 と T23 が 50 年生頃から、ついで供試木 T22 と T24 が 60 年生頃から、胸高直径の小さい供試木 T25 が 65 年生頃から始まっており、個体サイズの大きい供試木ほど早い林齢から始まっていた。この調査区では、火山灰由来の表層土壌が約 60 cm の厚さで発達している。したがって、ここで得られた樹高成長経過は表層土壌と下層土壌の不均一さと根系の発達過程を反映したものと考えられる。

丸山 (A)、後沢、前沢 (A) に皆伐後に植栽されたスギ造林木の樹高成長は、伐倒調査をおこなった前沢 (B) にちかい位置にあり、母材も同じ前沢 (A) では、斜面上部での樹高成長が悪い。一方、相互にちかく、母材もおなじ後沢と丸山 (A) では、斜面上部での樹高成長が比較的良好であった (丹下ほか, 1989a)。後沢、前沢 (B) では、図-2.3 のように樹幹解析によって老齢木の樹高成長経過をえたが、斜面上部、中部、下部ともに、生育初期の樹高成長について、二代目造林木でも同じ傾向がみとめられた。

2.3.3 幼齢造林木の樹高成長と樹体の栄養状態

丸山 (A)、後沢、前沢 (A) に皆伐後に植栽されたスギ造林木の植栽後 5 成長期 (後沢は 4 成長期) を経た時点での根元直径と樹高との関係を図-2.4 に示した。

造林木での根元直径と樹高との関係は、後沢では斜面上の位置による違いは見られないが、丸山 (A)、前沢 (C) では、同じ根元直径の場合は、斜面下部の造林木に比べて斜面上部の造林木は、樹高が小さい傾向がみられる。先の葉量と同様に、土壌が乾燥しやすく、水ストレスがかかりやすい斜面上部では、斜面下部に比べて伸長成長が抑制される傾向にある。

幼齢造林地調査地の各調査区のスギの平均年樹高成長量と針葉の養分濃度の関係を、斜面上

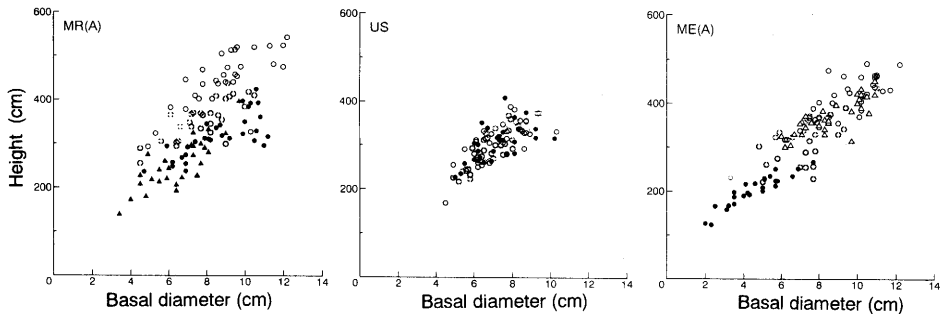


図-2.4 丸山(A), 後沢, 前沢(A)調査地における再造林木の根元直径と樹高.

Fig. 2.4. Diameter growth and height growth of planted trees after clear cutting in the study sites, MR(A), US and ME(A).

●; 斜面上部, 斜面上部(1), ▲; 斜面上部(2), ◎; 斜面中部, ○; 斜面下部, 斜面下部(1), △; 斜面下部(2).

●; Study plot of U or U(1), ▲; U(2), ◎; M, ○; L or L(1), △; L(2).

部, 中部, 下部での成長差が大きい東漢沢, 前沢(C), 仁ノ沢と成長差が小さい真根沢, 柚ノ木, 丸山(B)について図-2.5 に示した。

光合成能力と関係が深いといわれる窒素濃度(坂上, 1965)が高いほど樹高成長もよい傾向がみられる。窒素濃度が同じ場合, 斜面上部の造林木の方が, 中, 下部に比べて年樹高成長量が少ない傾向がある。とくに斜面上の位置による成長差が大きい調査地(東漢沢, 前沢(C), 仁ノ沢)の斜面上部では, 葉中の窒素濃度に比べて樹高成長が劣る傾向が顕著である。これは, 先に示したように, 斜面上部の造林木では, 個体サイズに対して葉量が少ないために, 葉量×単位葉量あたりの光合成速度でもとまる光合成量が少ないことや, 肥大成長に比べて伸長成長が抑えられる傾向にあることなどの影響が考えられる。また, 土壤水分状態の差が小さい斜面下部の調査区について, 斜面上の位置による成長差が大きい調査地と小さい調査地を比較すると, 成長差が小さい調査地の方が, 葉中の窒素濃度が高い傾向にある。第1章で述べたように, 斜面下部の土壤のpH(H₂O)などの化学性は, 調査地による差が小さい。しかし, 斜面上部の乾燥地形の場所の土壤pH(H₂O)が低く, 造林木の成長が劣る調査地(前沢(A), 菖蒲沢(B))では, 斜面下部で皆伐再造林後の表層土壌で有機物の分解が進まずに, HA層の形成がみられた。このことから, 斜面上の位置による成長差が大きいような調査地の斜面下部では, 窒素の無機化速度が小さく, そのために造林木の葉中窒素濃度が低くなったものと推測される。

リン酸濃度と樹高成長との関係は, 窒素と樹高成長との場合のように, はっきりした対応関係を示さなかった。リン酸濃度は, 樹高成長の良否にかかわらず, 斜面上部に生育している造林木はいずれも低く, ついで中部が低く, 下部に生育している造林木はいずれも高い値を示した。本調査地では, リン酸吸収係数はともに2,000前後であるにもかかわらず, 斜面下部に比べて斜面上部の造林木の葉中のリン酸濃度が著しく低い。これは, 斜面上部のように土壤が乾燥しやすく, 土壤pHが低下しやすい立地条件では, リン酸の可給性が低下しやすいためであろう。リン酸の場合も, 窒素と同様に, 斜面下部についてみると, 斜面上の位置による成長差が大きい調査地で葉中のリン酸濃度が低い傾向にある。

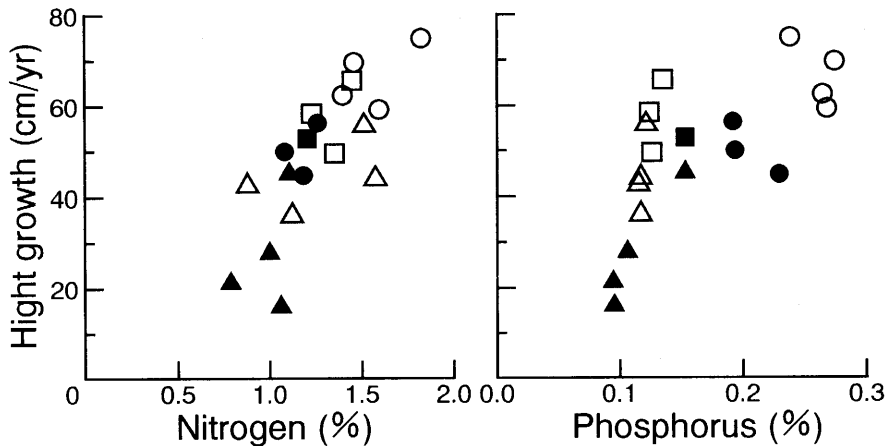


図-2.5 幼齢造林地の造林木の樹高成長と針葉の養分濃度。

Fig. 2.5. Relationship between the nutrient contents in needles and the tree height growth in the young plantation study sites.

調査地 真根沢, 柚ノ木, 丸山(B): △; 斜面上部, □; 斜面中部, ○; 斜面下部.
 調査地 東漢沢, 前沢(C), 仁ノ沢: ▲; 斜面上部, ■; 斜面中部, ●; 斜面下部.
 Study plot in study site of MN, YZ and MR(B): △; U, □; M, ○; L.
 Study plot in study site of TK, ME(C) and NN: ▲; U, ■; M, ●; L.

葉中のリン酸濃度は、斜面上部の造林木で低く、斜面下部の造林木で高かったが、樹高成長との対応は明確でなく、幼齢造林木の段階では、リン酸濃度の成長への影響は小さいと推測される。このことは、火山灰を母材とする土層が表層を覆っており、表層土壌のリン酸吸収係数が2400と高い牛蒡沢斜面上部(2)に生育している供試木でも、生育初期の樹高成長速度は50 cm/yr程度あり、成長の著しい低下がみられないことからわかる。

今回の対象地域では、調査地によって斜面上部の土壌の化学性には大きな違いがみられたが、斜面中部、下部の土壌には顕著な差はみられなかった。しかしながら、斜面上の位置による成長差が大きい調査地の斜面下部に生育する造林木は、成長差が小さい調査地の斜面下部に生育する造林木に比べて窒素、リン酸の葉中濃度が低く、樹体の栄養状態に差がみられた。

土壌が乾燥しやすい斜面上部においてさえも、斜面上の位置による成長差が小さい調査地では、スギ造林木の栄養状態が良好で、初期成長も良好であった。一方、成長差が大きい調査地の斜面上部に生育する造林木は、栄養状態が不良で、成長も劣っていた。また、葉中の窒素濃度に比較して、樹高成長が劣る傾向が顕著であった。一般的には、母材が同じ場合、土壌が乾性条件になると、土壌の酸性度が強くなることが多く、乾性土壌では水分状態だけでなく化学性も悪くなるために、斜面上部のスギ造林木の成長は不良になる。丸山では、乾性的な立地条件にある斜面上部の土壌でもpH(H₂O)値が6以上あり、酸性土壌でみられるような養分の可給性の低下が起こりにくいために、樹体の栄養状態もよく、成長も良好となる。しかし、前沢のようにpH(H₂O)が5~5.5と低い場合には、いろいろな養分の可給性が低下するために、樹体の栄養状態が不良となり、葉中の窒素濃度から期待される成長量よりもさらに成長量の低下が起こるものと思われる。

2.3.4 造林木の材積成長

幼齡造林木での年乾物生産量と葉量との関係を図-2.6 に示した。ここでの年乾物生産量 (G_T g) は、以下の式で求めた。

$$G_T = (W_S + W_B + W_R) \cdot GR_S + G_L$$

W_S : 幹乾重量 g W_B : 枝乾重量 g W_R : 根乾重量 g

GR_S : 年材積成長率 (年材積成長量/幹材積)

G_L : 当年生葉乾重量 g

表-2.4 に示した単位葉量あたりの乾物生産量を比較すると、斜面下部の供試木での値を 1 とすると斜面上部の供試木の値は、丸山 (B) が 0.90、仁ノ沢が 0.68、前沢 (C) が 0.77 となる。斜面上

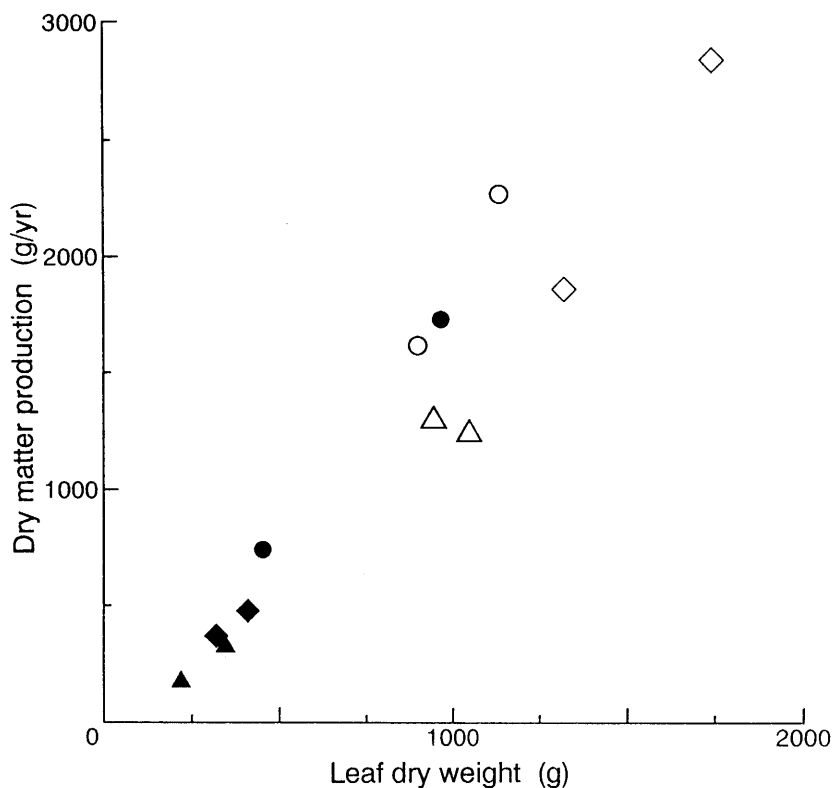


図-2.6 幼齡造林地の供試木の葉量と年乾物生産量。

Fig. 2.6. Relationship between the leaf dry weight and the annual dry matter production on sample trees in the younger plantation study sites.

●; 丸山 (B) 斜面上部, ○; 丸山 (B) 斜面下部, ▲; 仁ノ沢斜面上部, △; 仁ノ沢斜面下部, ◆; 前沢 (C) 斜面上部, ◇; 前沢 (C) 斜面下部

年乾物生産量は、当年生葉乾重量と非同化器官の年増加量の和で表した。

●; MR(B)-U, ○; MR(B)-L, ▲; NN-U, △; NN-L, ◆; ME(C)-U, ◇; ME(C)-L

Annual dry mater production was the sum of the dry weight of current year leaves and the annual increment of dry weight on non-assimilatory organs.

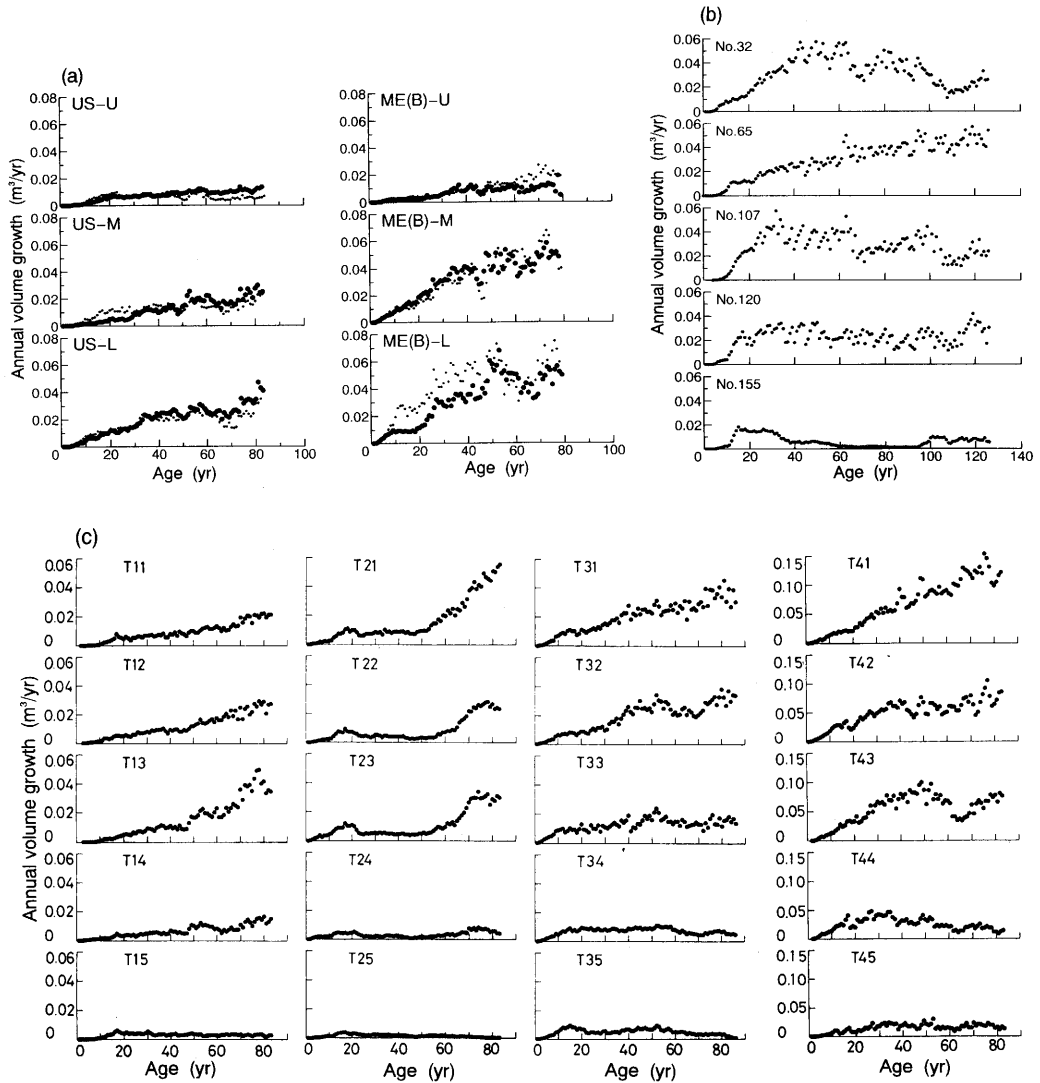


図-2.7 老齢林調査地の供試木の年材積成長量の経年変化 ((a); 後沢, 前沢 (B), (b); 今澄, (c); 牛蒡沢).

Fig. 2.7. Changes in annual stem volume growth rate with age of sample trees in the old stand study site of (a) US and ME(B), (b) IM and (c) GB.

(a): 大きいシンボルと小さいシンボルは、別の供試木を表す。

(b): No. 32, No. 65, No. 107, No. 120, No. 155 は、供試木の個体番号を表す。

(c): 供試木番号 T11~T15, T21~T25, T31~T35, T41~T45 の個体は、調査区 U(1), U(2), M, L にそれぞれ属する。

(a): A large symbol and a small symbol represented each sample tree.

(b): No. 32, No. 65, No. 107, No. 120 and No. 155 were sample tree No.

(c): Sample trees of T11~T15, T21~T25, T31~T35 and T41~T45 belonged to the study plot of U(1), U(2), M and L, respectively.

部と下部とでの土壌の化学性の差や造林木の葉中窒素濃度の差が小さい丸山(B)で生産率の差が小さく、土壌の化学性や造林木の栄養状態の差が大きい仁ノ沢や前沢(C)で生産率の差が大きい。この結果は、乾物生産量が、葉量と単位葉量あたりの光合成速度とによって決まるとすると、丸山(B)での斜面上部と下部との成長差は、葉量の差によるところが大きく、仁ノ沢や前沢(C)では葉量の差に加えて葉の光合成速度の差が影響していることを示している。

各老齢林調査区の伐倒供試木で得られた年材積成長量の経年変化を図-2.7に示した。

後沢の場合の供試木(平均木)の年材積成長量は、斜面上部では20年生までは年々増加したが、それ以降横ばいになった。斜面中部では現在まで年々増加しているが、20年生以降やや頭打ち傾向にある。斜面下部では現在までほぼ一定の割合で増加している。前沢(B)の場合、いずれの調査区の供試木(平均木)でも年々、年材積成長量が増加する傾向にある。両調査地の場合、前沢(B)斜面上部の供試木以外は、年樹高成長量が10年生以降徐々に減少し、40~50年生以降

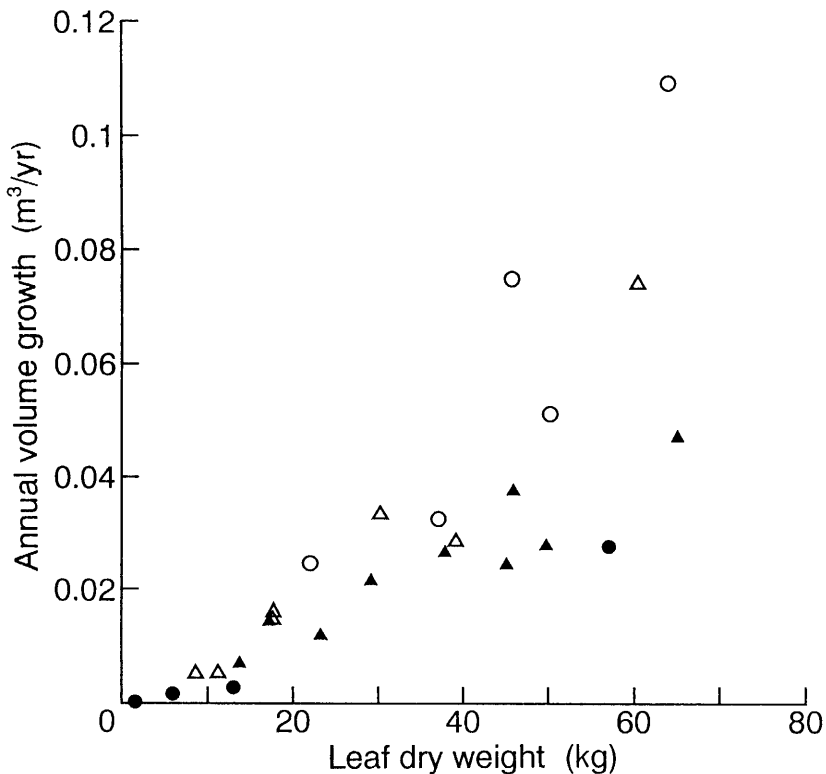


図-2.8 老齢林調査地の供試木の葉量と年材積成長量。

Fig. 2.8 Relationship between the leaf dry weight and the annual stem volume growth rate of the sample trees in the older stand study sites.

年樹高成長量を、10 cm/yr 以下 (●), 10~20 cm/yr (▲), 20~30 cm/yr (△), 30~40 cm/yr (○) の4段階に区分して示した。

Height growth rates were classified into four ranges, that is, under 10 cm/yr (●) from 10 to 20 cm/yr (▲), from 20 to 30 cm/yr (△) and from 30 to 40 cm/yr (○).

は低い値で推移しているが、年材積成長量と年樹高成長量の経年変化とは、対応が見られない。

牛蒡沢の場合、20～50年生にかけて著しい成長量の低下がみられた斜面上部(2)をのぞいて、いずれの調査区の供試木でも、優勢木は年々、年材積成長量が増加し、平均木は増加傾向が頭打ちであり、劣勢木では最近20～30年間は、年材積成長量が減少する傾向にある。斜面上部(2)の供試木の年材積成長量は、優勢木では50年生以降増加傾向にあり、平均木では50～60年生以降一時増加したが、最近では減少傾向にあり、劣勢木では20年生以降減少傾向にある。年材積成長量と年樹高成長量との間に対応はみられない。

今澄の場合、平均木～優勢木の年材積成長量は、30～50年生以降、頭打ち～横ばいになるが、年樹高成長量のような顕著な減少はみられない。劣勢木の年材積成長量は、20～30年生時に最高値を示した後、徐々に減少し、60～95年生時は非常に小さい成長量で推移したが、最近30年間はまた回復している。

以上の供試木について、葉量と年材積成長量(伐採前の5年間の平均値)との関係を、年樹高成長量(伐採前5年間の平均値)によってシンボルをかえて図-2.8に示した。

老齢木の年材積成長量は、葉量が多い供試木ほど、また同じ葉量の場合には、年樹高成長量が多い供試木ほど大きい傾向が認められる。幼齢時の年樹高成長量の大小にかかわらず、最近の年樹高成長量が小さい供試木では、葉量あたりの年材積成長量が小さい傾向にある。また、同じ年材積成長量の場合、単位葉量あたりの年材積成長量が小さい供試木ほど、年樹高成長量が小さい傾向にある。そこで、年樹高成長量と単位葉量あたりの材積成長量との関係を図-2.9に示した。林齢20～60年生時に著しい成長低下がみられた牛蒡沢斜面上部(2)をのぞいて、おおよそ比例関係がみとめられる。各供試木の光合成能力が同じであると仮定すると、水ストレスが大きく、気孔閉鎖によって日中に光合成速度の低下が起こりやすいほど、単位葉量あたりの光合成量は少なくなり、同様に単位葉量あたりの材積成長量も小さい値になると推定される。図-2.9の結果は、樹高成長の頭打ちが著しい造林木ほど、日中に著しい水欠差による光合成速度の著しい低下が起こっていることを示唆しており、老齢木では、年樹高成長量とその樹体の水分生理状態を反映していると考えられる。

先に示したように、幼齢時の年樹高成長量が主に樹体の栄養状態、つまり土壌の肥沃度と対応するとすると、幼齢時の樹高成長がよく、現在も樹体の栄養状態がよいと判断される場合(今澄)でも、樹高成長が著しく抑制されている

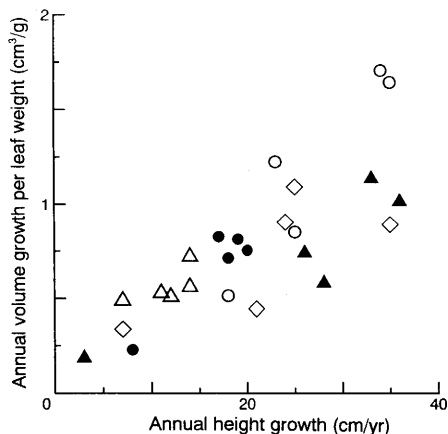


図-2.9 老齢林調査地の供試木における年樹高成長量と単位葉量あたりの年材積成長量。

Fig. 2.9. Relationship between the annual height growth rate and stem production efficiency of the sample trees in the older stand study sites.

●; 牛蒡沢斜面上部(1), ▲; 牛蒡沢斜面上部(2), ◇; 牛蒡沢斜面中部, ○; 牛蒡沢斜面下部, △; 今澄斜面下部, ●; GB-U(1), ▲; GB-U(2), ◇; GB-M, ○; GB-L, △; IM-L.

老齢木では、年材積成長量が小さいことになり、幼齢木に比べて老齢木では、成長量に対する土壌の肥沃度の影響が小さいようである。また、年光合成生産量を反映した値である単木あたりの年材積成長量は、葉量が同じ供試木では、年樹高成長量が大きいほど、言い替えれば土層の厚さが樹高成長の制限要因となっていない供試木ほど大きい傾向がみられている。これは、樹高成長が抑制されている供試木では、光条件が十分であっても、葉にかかる水ストレスによる光合成速度の低下が大きい可能性を示唆している。

しかしながら、先に示したように樹高成長が抑制されているような樹体の生理状態にある老齢木でも、平均木～優勢木のように樹冠の受光量が十分な場合には、樹体にかかる水ストレスの影響と思われる成長差がみられるが、材積成長、つまり光合成による物質生産量は、少なくとも減少せずかえって年々増加している。高齢になり、樹体が大きくなるほど非同化器官による呼吸消費量が増加するとされることを加味すると、頭打ちであっても呼吸量の増加にみあうだけの物質生産量の増加が年々起こっていることになり、水ストレスに対する葉の適応も同時に起こっていることが示唆される。

第3章 スギ幼齢造林木の光合成能力の季節変化

3.1 目的

千葉演習林のスギ造林地では、斜面上の位置で土壌の化学性が異なり、それに対応して造林木の初期成長に大きな差がみられる場合と、斜面上の位置で土壌の化学性の差が小さく、造林木の初期成長差も小さい場合とがある。このことは、本調査地におけるスギ造林木の初期成長は、地形条件による土壌水分状態の差よりも土壌の肥沃度の差が大きく影響することを示唆している。土壌肥沃度の違いは、おもに葉の光合成能力の違いとして現れることから、本調査地のスギ造林木でみられる立地条件による初期成長速度の違いの原因を明確にするためには、立地環境による葉の光合成能力およびその季節変化の違いを明らかにする必要がある。また、土壌肥沃度（土壌の化学性）の差が小さい尾根部と斜面脚部に生育するスギ造林木の光合成能やその季節変化を比較することは、土壌水分状態、日当り、風当りなどの地形条件に由来する環境条件の違いが光合成作用に及ぼす影響を明らかにする意味でも有効である。

ここでは、斜面上部と下部とでの成長差が大きい調査地と小さい調査地を含めて3箇所の幼齢造林地を調査地とした。斜面上部と下部に生育する幼齢造林木を供試木として、切り枝試料の光合成特性および光合成能力と関係が深いクロロフィル濃度の季節変化を測定し、葉の光合成作用への立地条件の影響について検討した。

3.2 調査地と調査方法

3.2.1 調査地と調査区

調査地は、千葉演習林産の地スギの3年生実生苗を植栽した造林地とした。丸山(B) (MR(B), 1987年4月現在, 林齢4年生), 仁ノ沢(NN, 6年生), 前沢(C) (ME(C), 6年生)では、光合成特性とクロロフィル濃度の季節変化を、丸山(A) (MR(A), 2年生), 前沢(A) (ME(A), 2年生), 後沢(US, 1年生), 菖蒲沢(B) (SB(B), 2年生)では、クロロフィル濃度を1~4回測定した。光合成特性測定調査区の平均直径, 平均樹高, 供試木の直径, 樹高を表-3.1に, クロロフィル濃度測定調査区の平均直径, 平均直径を表-3.2にそれぞれ示した。斜面上部と下部との成長差は丸

表-3.1 調査区および供試木概要 (1988年2月18日測定)

Table 3.1. The sample trees in the study plots

調査区 Plot	林齢 Stand age (yr)	平均根元直径 Mean diameter (cm)	平均樹高 Mean height (m)	供試木 No. Sample No.	根元直径 Basal diameter (cm)	樹高 Height (m)
MR(B)-U	4	6.8	2.5	1	5.6	2.5
				2	9.0	3.1
				3	8.0	3.0
MR(B)-L	4	6.2	3.7	4	7.4	4.5
				5	6.4	3.8
				6	6.6	3.5
NN-U	6	2.7	1.3	1	2.1	1.1
				2	3.5	1.5
				3	2.7	1.4
NN-L	6	6.3	3.7	4	5.8	3.3
				5	7.9	4.0
				6	6.6	4.3
ME(C)-U	6	5.8	2.6	1	6.5	2.7
				2	6.0	2.8
				3	6.5	2.6
ME(C)-L	6	8.0	4.0	4	8.3	4.2
				5	8.9	4.8
				6	8.0	4.0

樹高および根元直径の測定は1988年2月18日に行った。

Tree heights and basal diameters were measured on 18 February, 1988.

表-3.2 クロロフィル濃度測定調査区の植栽木の大きさ (1988年2月~3月測定)

Table 3.2. Mean diameter and mean tree height of the sample trees in the young plantation study plots for measurement of chlorophyll contents

調査地 Study site	林齢 Stand age (yr)	調査区 Plot							
		U(1)		U(2)		L(1)		L(2)	
		D	H	D	H	D	H	D	H
MR (A)	3	5.2	1.8	3.7	1.6	5.4	2.6		
MR (B)	4	6.8	2.5			6.2	3.7		
US	2	2.4	1.3			2.6	1.3		
NN	6	2.7	1.3			6.3	3.7		
ME (A)	3	2.3	1.3			5.1	2.3	3.9	1.8
ME (C)	6	5.8	2.6			8.0	4.0		
SB (B)	3	2.3	1.3			2.7	1.7		

D; 平均胸高直径 (cm), H; 平均樹高 (m).

調査区, U(1), U(2); 斜面上部, L(1), L(2); 斜面下部.

D; Mean basal diameter (cm), H; Mean tree height (m).

Plot, U(1), U(2); near a ridge, L(1), L(2); near a bottom.

山(A)で小さく、仁ノ沢で大きい。前沢(C)ではそれらの中間である。

3.2.2 調査方法

(1) 光合成能

各調査区につき3本の測定木を選び、樹冠の上部(当年生枝条)および中部(2年生枝条)から試料を採取した。試料は午前中に採取し、水切りをしたあと12時間以上冷暗所にて吸水させた。切り枝の光合成速度の測定は、人工光源下での同化箱を用いた通気法で行い、針葉中の木質部をのぞいた乾重あたりの値としてもとめた。さらに光合成速度は同化箱内のCO₂濃度に比例するとして、得られた光合成速度をCO₂濃度が350ppmの時の値に換算した(戸塚, 1966)。同化箱内の気温はクロメル-アルメル熱電対温度計(MODEL 2455, 横河電機)で、照度はデジタル照度計(T-1, ミノルタ)で測定した。測定試料は、原則として樹冠上部の当年生葉、樹冠中部の当年生葉、1年生葉、2年生葉としたが、時期によってはすべてについて測定が行えない場合もあった。各試料について、空気温度-光合成曲線(測定照度: 30klux)と10°C以上異なる2温度条件で暗呼吸速度を測定した。その測定結果から光合成能力と最適温度をもとめた。光合成速度の測定は、枝条を採取してから2~3日以内に終えた。測定は、丸山(B)と仁ノ沢では1986年9月~1988年5月にかけて、前沢(C)では1987年2月~1988年3月にかけてそれぞれ約1ヵ月おきに行った。

(2) クロロフィル濃度

クロロフィル濃度は、木質部を除いた針葉をすりつぶしながら80%アセトンで抽出したクロロフィルを分光光度計(101型, 日立製作所)で比色定量してもとめ(今井, 1981)、光合成速度と同様に針葉中の木質部をのぞいた乾重あたりの値として表した。測定は、丸山(B)と仁ノ沢では1987年10月~1988年12月にかけて、前沢(C)では1987年10月~1988年3月にかけて、それぞれ約1ヵ月おきに行った。原則として試料は樹冠の中部の陽樹冠から採取した当年生葉とし、丸山(B)と仁ノ沢の調査区では1988年4月~9月にかけては1年生葉についてもあわせて測定を行った。光合成特性の測定を行っている期間(1987年10月~1988年5月)については、光合成特性の測定葉と同じ枝条から試料を採取した。丸山(A)では1988年8月, 9月, 12月, 1989年12月に、後沢では1989年12月に、前沢(A), 菖蒲沢(B)では1988年8月, 12月, 1989年12月にそれぞれ試料を採取して測定をおこなった。

3.3 結果と考察

3.3.1 光合成能力の季節変化

同化箱内空気温度と光合成速度および暗呼吸速度との関係から、各試料の光合成能力と光合成最適温度をもとめた。ここでの光合成能力は、CO₂濃度350ppm条件下での最適温度でのみかけの光合成速度に暗呼吸速度を加えた値とした。

丸山(B)と仁ノ沢のちかい位置にある清澄作業所と前沢(C)のちかい位置にある札郷作業所における日最高気温と日最低気温の10日おきの平均値と日降水量および丸山(B)と前沢(C)の斜面下部における1987年の当年生葉の光合成最適温度の季節変化を図-3.1に示した。光合成最適温度は気温の変化に対応した季節変化を示した。8月の最高値は、8月の平均日最低気温にちかく、2月の最低値は2月の平均日最高気温に、それぞれちかい値であった。

図-3.2に各調査区の光合成能力の季節変化を葉齢ごとに示した。それぞれの値は、3本の測定

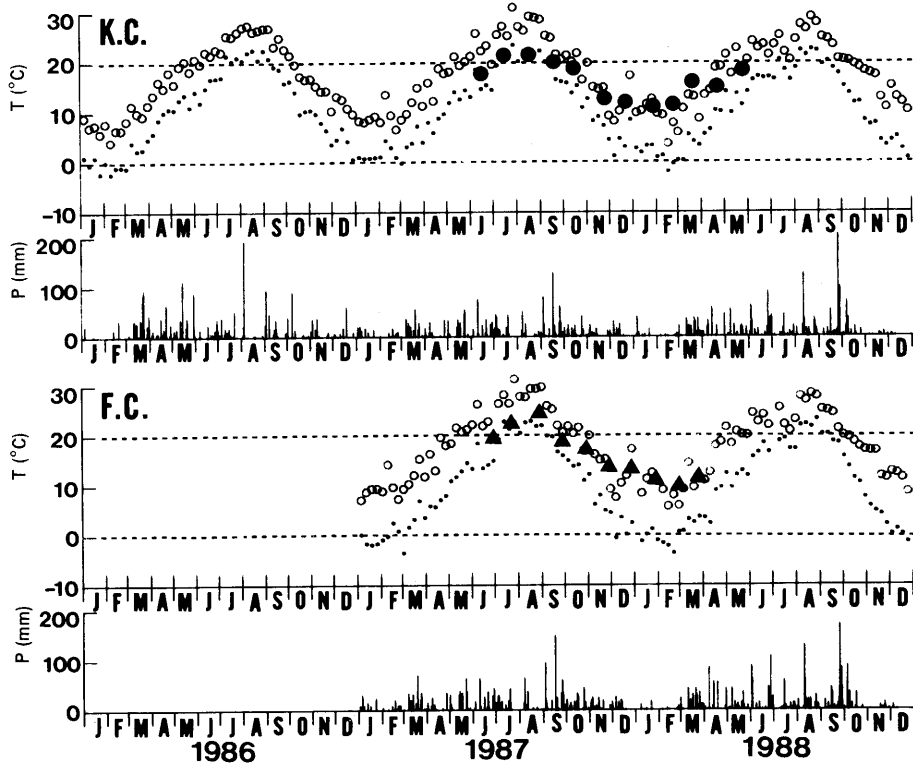


図-3.1 調査地の気温の季節変化と造林木の光合成最適温度の季節変化。

Fig. 3.1. Seasonal changes in air temperature and the optimum temperature for photosynthesis of the sample trees in the young plantation study sites.

K.C.; 清澄作業所, F.C.; 札郷作業所, T; 気温, P; 日降水量。

○; 日最高気温, ・; 日最低気温, ●; 光合成最適温度 (丸山(B)), ▲; 光合成最適温度 (前沢(C)).

Legends; K.C.; Kiyosumi Camp, F.C.; Fudago Camp, T; Air temperature, P; Daily precipitation.

Symbols; ○; Daily maximum temperature, ・; Daily minimum temperature, ●; Optimum temperature for photosynthesis of the sample trees in the study site of MR(B), ▲; Optimum temperature for photosynthesis of the sample trees in the study site of ME(C).

木の平均値である。図中の記号 87-0 は、1987年に当年生葉であったことを示す。同様に、86-0、86-1 はそれぞれ1986年に当年生葉、1年生葉であったことを示している。スギの場合、葉の展開時期はおおむね4月下旬から9月上旬にかけてであるが、個々の葉の展開時期によらず、葉齢は4月になった時点で葉齢が進むものとした。

当年生葉の光合成能力は、斜面上部では8月に、下部では9月にそれぞれ最も高くなる。1987年8~9月における斜面上部の調査区の光合成能力は、丸山(B)、前沢(C)、仁ノ沢の順に高く、それぞれ約57, 38, 32 nmolCO₂/gdw/sで、一方斜面下部では、丸山(B)、仁ノ沢、前沢(C)の順に高く、それぞれ約69, 63, 51 nmolCO₂/gdw/sである。斜面下部の供試木の光合成能力を1とすると、斜面上部の供試木の光合成能力は、丸山(B)が0.83、仁ノ沢が0.60、前沢が0.63となる。光合成能力の最高値は、斜面下部の調査区の方が斜面上部よりも高く、表-3.2で示したようにスギ造林木の成長の良い調査区ほど高い傾向にあった。いずれの調査地においても、斜面下部の供試

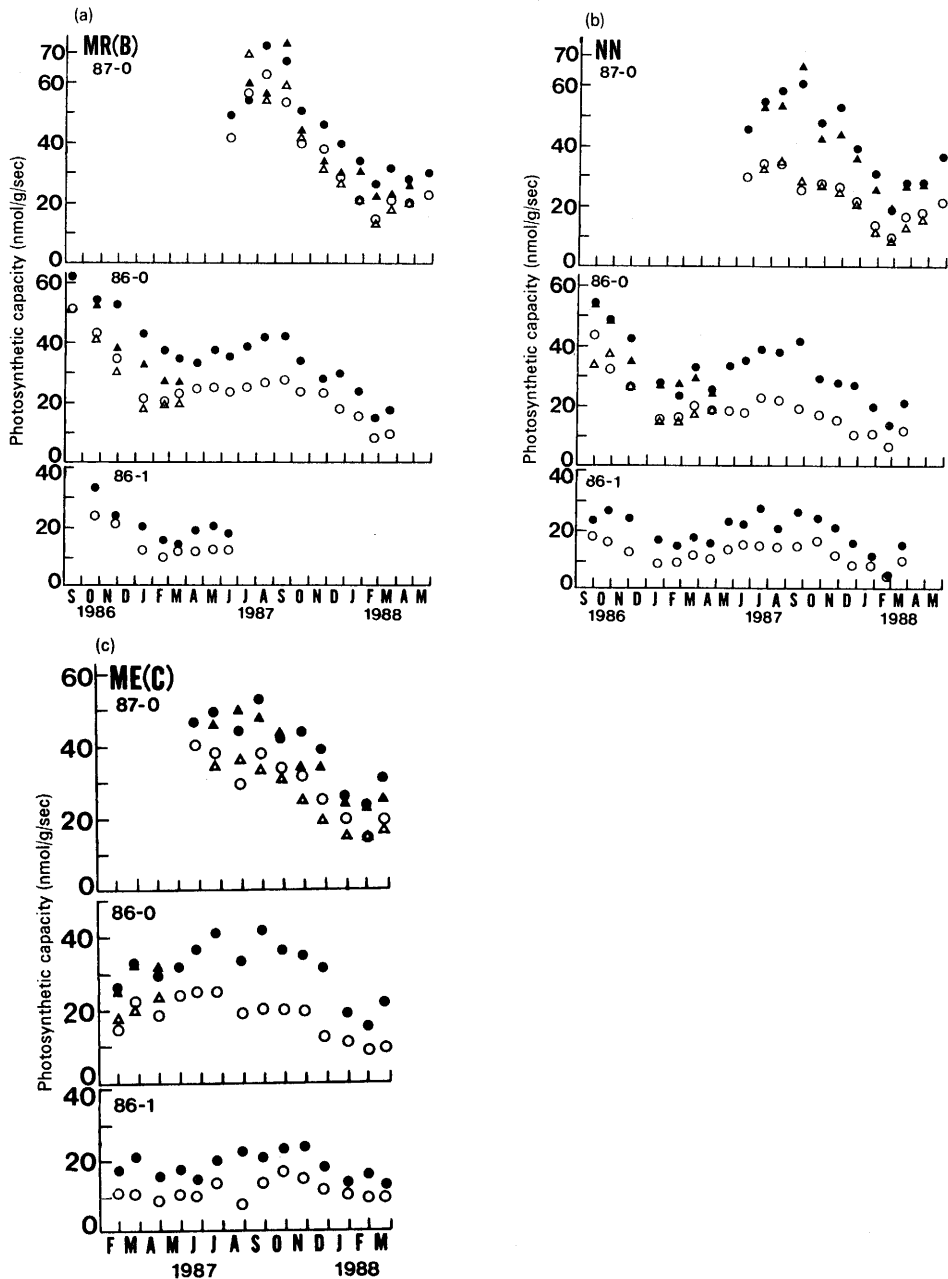


図-3.2 光合成能力の季節変化 ((a): 丸山(B), (b): 仁ノ沢, (c): 前沢(C)).

Fig. 3.2. Seasonal change in the photosynthetic activity of the study site of (a) MR(B), (b) NN and (c) ME(C).

○; 樹冠中部からの葉試料 (斜面下部), △; 樹冠上部からの葉試料 (斜面上部), ●; 樹冠中部からの葉試料 (斜面下部), ▲; 樹冠上部からの葉試料 (斜面下部).

○; Leaves from a middle part of crown (study plot, U), △; Leaves from a upper part of crown (U), ●; Leaves from a middle part of crown (L), ▲; Leaves from a upper part of crown (L).

木の光合成能力は、年間を通して斜面上部の供試木の光合成能力よりも高い値を維持し、光合成能力が逆転することはなかった。

光合成能力は、最高値を示した後、日最低気温が大きく低下した10月に著しく低下した。その後も徐々に低下がつづき、斜面上部、下部とも翌年の2月に最低値を示した。樹冠上部と中部の当年生葉とでは、樹冠上部の方が光合成能力が最高値に達する時期が1カ月程遅く、その後急激に低下する傾向がみられた。

2月にみられた光合成能力の最低値は、1987年、1988年とも斜面上部では約15 nmolCO₂/gdw/s、下部では約25 nmolCO₂/gdw/sと、調査地によらず斜面上部と下部とでそれぞれ似た値になった。当年生葉では、3月に光合成能力が高まるが、その程度は斜面上部よりも下部の方が、また樹冠上部よりも中部の方が大きかった。

冬を越した当年生葉(4月からは1年生葉)の光合成能力の明らかな回復は、葉色の褐変が消えた5月以降にみられた。1年生葉の光合成能力は、斜面下部の調査区では9月に44 nmolCO₂/gdw/s程度にまで高まったのに比べて、上部の調査区では25 nmolCO₂/gdw/s程度であり、冬期の値と比べて大きな上昇はみられなかった。当年生葉の光合成能力が高かった丸山(B)の斜面上部でも1年生葉の光合成能力は、他の調査地の斜面上部の調査区と同程度の値であった。1年生葉の光合成能力も当年生葉と同様な季節変化を示し、秋以降徐々に低下し、翌年の2月に最低値となった。

2年生葉の光合成能力は、7~9月で斜面上部の調査区が約13 nmolCO₂/gdw/s、下部が約25 nmolCO₂/gdw/sであった。2年生葉の場合も1年生葉と同様に、夏期の光合成能力には、斜面上部、下部それぞれで調査地間の差は小さかった。

千葉演習林のスギ人工林の場合、葉の展開は5月中旬以降本格的になり、その年の当年生葉が光合成生産の主体となるのは6月下旬以降であろう。成長期を3月下旬から10月下旬とすると、その約40%を占める3月下旬から6月にかけては、1年生葉が光合成生産の主体となる。したがって、1年生葉の、この時期の光合成能力の違いは、年間の光合成量に大きく影響する。

光合成能力が葉齢がすすむにつれて低下することは、いろいろな樹種で知られている(萩原, 1973; 松本・根岸, 1982; TABUCHI *et al.*, 1985)。本調査地のスギ造林木でも葉齢の進行にともなう光合成能力の低下が確認されたが、斜面上部と下部という環境条件によって、その低下に違いがみられた。当年生葉の光合成能力は葉中の窒素濃度と相関があるといわれており、土壤の化学性(肥沃度)の影響を強く受けているといえる。しかし、1年生葉や2年生葉の光合成能力が、当年生葉の光合成能力によらず、斜面上部と下部という地形条件によってそれぞれ似た値になったことは、葉齢の進んだ葉の光合成能力は、土壤の養分状態だけではなく光、温度、風等の生育環境の影響を強く受けていることを示している。

3.3.2 クロロフィル濃度の季節変化

各調査区におけるクロロフィル濃度の季節変化を図-3.3に示した。当年生葉のクロロフィル濃度は9月に最も高く、その後徐々に減少し翌年の4月に最も低くなった。9月の最高値は丸山(B)斜面上部と斜面下部がそれぞれ3.8, 4.8 mg/gdw、仁ノ沢斜面上部と斜面下部がそれぞれ2.3, 4.3 mg/gdwであり、光合成能力と同様にスギ造林木の成長のよい調査区ほど高い傾向がみられた。一方、4月の最低値は丸山(B)斜面上部と斜面下部がそれぞれ1.5, 1.9 mg/gdw、仁ノ沢斜面上部と斜面下部がそれぞれ1.2, 2.0 mg/gdwであり、斜面上部と下部とでそれぞれ似た値となった。

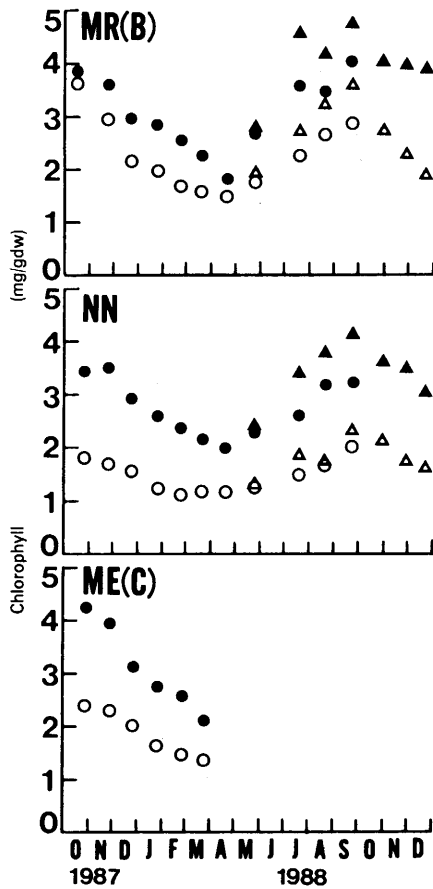


図-3.3 当年生葉のクロロフィル濃度の季節変化。

Fig. 3.3. Seasonal change in the chlorophyll contents in leaves.

シンボルは図-3.2と同じ。

Symbols are the same as in figure 3.2.

クロロフィル濃度の上昇は、葉色の褐変が消えた5月以降にみられた。5月以降にみられるクロロフィル濃度の上昇は、斜面上部よりも下部で著しく、測定を行った9月までつづいた。1年生葉のクロロフィル濃度は、9月の測定値で、丸山(B)斜面上部と斜面下部がそれぞれ2.9, 4.0 mg/gdw, 仁ノ沢斜面上部と斜面下部がそれぞれ1.9, 3.1 mg/gdwであり、いずれの調査区においても当年生葉の9月の測定値の約80%の濃度にまで回復していた。クロロフィル濃度の季節変化はおおむね光合成能力の季節変化と似ており、異なるのは2~4月にかけての変化であった。光合成能力は気温の変化と対応した季節変化を示し、気温が最も低くなる2月に最低値になった後、3月には気温の上昇に対応して光合成能力にも回復がみられたのに対して、クロロフィル濃度は、葉色の褐変がつづいていた4月まで低下し続けた。

冬期のクロロフィル濃度とそれぞれの調査区の光環境との関係を調べた。本調査地は皆伐後の造林地であるので、各調査地の光環境はそれぞれの場所における日照時間の長短によって決まる。そこで、日照時間の長短を表す指標として、各調査区の露出度を測定した。露出度は、北を起点として45°おきに測定した8方位の障害物の仰角で表した(図-3.4)。測定はコンパスで行い、器械高は1.3mとした。当然のことながら斜面上部の調査区で日射をさえぎる障害物が少なく、下部で多い。斜面上部と下部とでの

日照時間は、夏期よりも太陽高度が低い冬期に差が大きい。

冬期の各調査区の日当りのよさを指標するものとして、図-3.4に示した方位 90, 135, 180, 225, 270°における日照をさえぎる障害物の仰角の和 I_{90-270} と8, 9, 12月のクロロフィル濃度との関係を図-3.5に示した。8, 9月はクロロフィル濃度が最高値を示す時期として、12月は秋から冬にかけての濃度減少の程度を指標する時期として示した。ここでは、 I_{90-270} の値が小さいほど冬期の日当たりがよいことを表す。8~9月のクロロフィル濃度にかかわらず、陽あたりのよい調査区ほど12月のクロロフィル濃度が少ない傾向がみられ、秋から冬にかけてのクロロフィル濃度の減少や冬期におけるクロロフィル濃度に、日当りの良否が影響していることを示している。

クロロフィルの合成は温度の影響を受け、分解は光、とくに紫外線の影響を強く受ける(KRAMER and KOZLOWSKI, 1979; MAUNDERS and BROWN, 1983)。スギ針葉の冬期における葉色

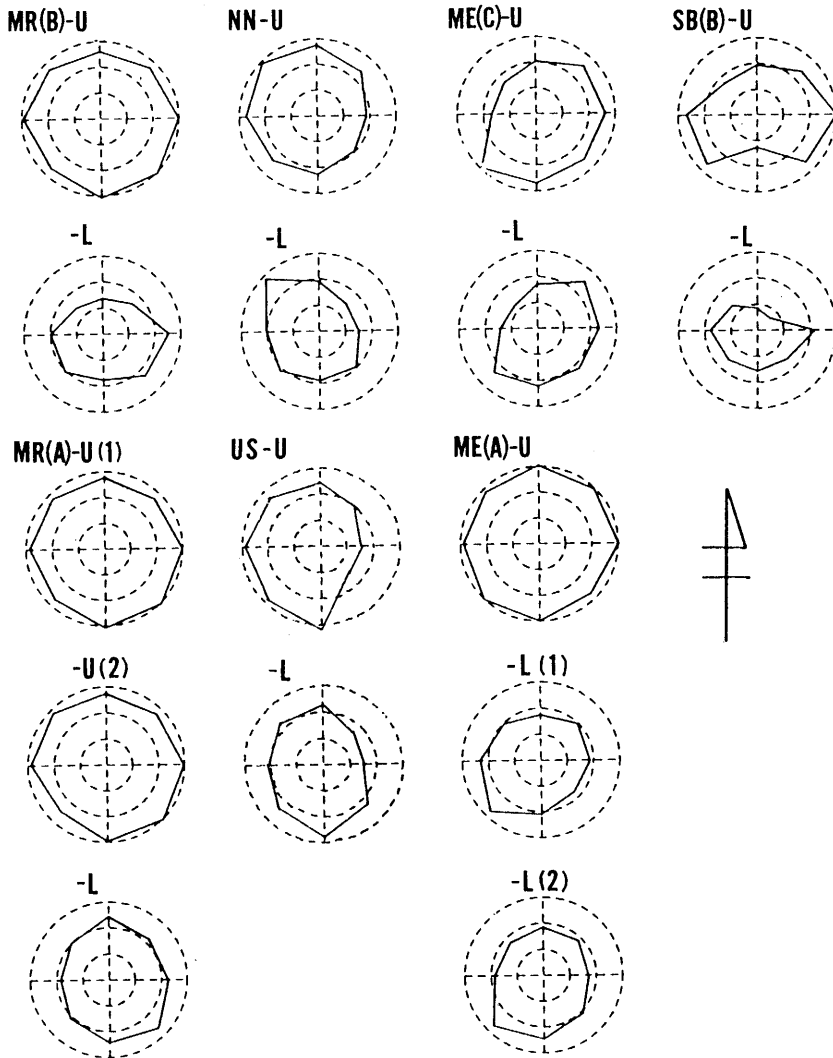


図-3.4 各調査区の露出度.

Fig. 3.4. Angles of elevation of obstacles screened the sunshine of each study plot.

の褐変は、クロロフィルの分解とカロチンなどの色素の増加によっておこり（千葉, 1953; 高原・弓場, 1960; Ida *et al.*, 1991), 陽あたりのよい葉ほど著しい。つまり1本の樹木でも、樹冠の内側の葉よりも外側の葉の方が、また北向き樹冠の葉よりも南向き樹冠の葉の方が褐変が著しい。陽あたりのよい調査区は斜面上部に多く、土壤の水分条件(Hsiao, 1973)や栄養条件, 風当りなども斜面下部とは異なるため、光以外の要因の影響も考えられるが、紫外線によってクロロフィルが破壊されることを考えると、クロロフィル濃度の季節変化に及ぼす環境要因としては、光環境の影響が最も大きいと思われる。

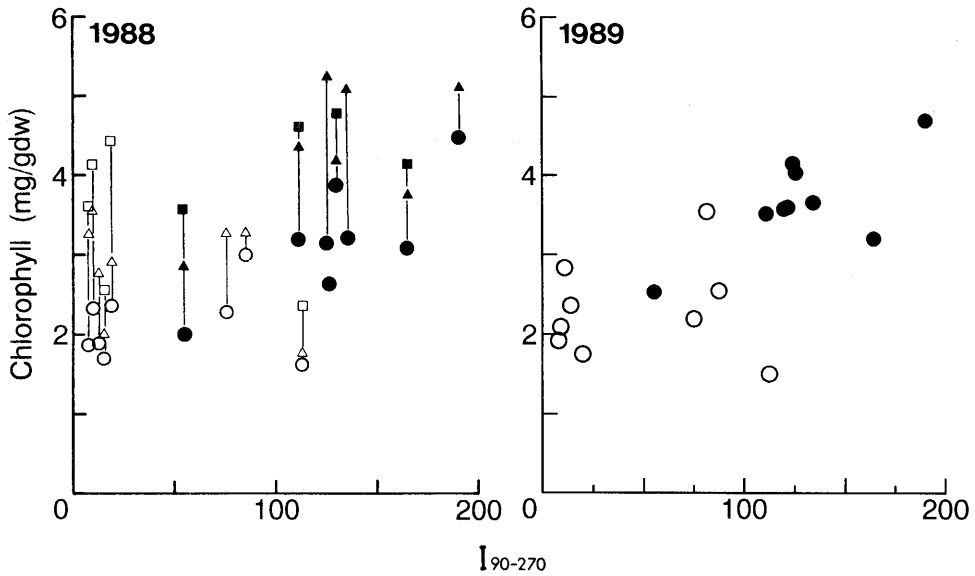


図-3.5 露出度とクロロフィル濃度の季節変化.

Fig. 3.5. Influence of the exposure ratio on the seasonal changes in chlorophyll contents in current year leaves.

露出度 (I_{90-270}) は、東、南東、南、南西、西の方角における日射を遮る障害物の仰角の和である。

△、▲; 8月, □、■; 9月, ○、●; 12月

白いシンボルは斜面上部の調査区を, 黒いシンボルは斜面下部の調査区を表す。

The exposure ratio (I_{90-270}) was the sum of the angles of elevations of the obstacles screened the sunshine in the direction of east, southeast, south, southwest and west.

△, ▲; in August, □, ■; in September, ○, ●; in December

White symbols represented the sample trees in the study plots near the ridges, and black ones represented the those in the study plots near the bottoms.

斜面上部と下部の光合成能力の季節変化はおおむね似た傾向を示したが、当年生葉の秋から冬にかけての低下と、一年を経過した当年生葉の冬から春にかけての回復では、その変化の度合いに差がみられた。秋以降の低下は、クロロフィル濃度の低下と対応しており、この時期の斜面上部と下部での光合成能力の差は、クロロフィル濃度の低下速度の差の影響が大きい。一方、冬を経た当年生葉の光合成能力は、2月頃に最低値をとりその後気温の上昇とともに回復していく。しかし、クロロフィル濃度は、4月まで低下が続き、濃度の増加がみられたのは、5月以降である。このことは、2月から4月までの光合成能力の上昇は、クロロフィル濃度の増加によるのではなく、冬期の間、おそらく低温のために低下していた光合成活性の回復を示している。斜面下部の個体では、5月以降のクロロフィル濃度の増加にともなって光合成能力が急激に上昇していくが、斜面上部の個体では、クロロフィル濃度は、9月まで増加し続けているが、光合成能力は7月以降頭打ちであった。このことは、斜面上部の個体では、冬期に生じた光合成機能の障害の、その回復が遅れていることを示している。光合成機能の低温障害は、強光下ほど著しくなることが知られており (PERRY and BALDWIN, 1966; BANGI and LONG, 1987; ÖQUIST and STRAND,

1986), また冬期に生じた光合成機能障害の回復に成長期の数カ月を要することが, ヨーロッパアカマツで知られている (LINDER and TROENG, 1980)。また, TABUCHI *et al.* (1985) はスギで, また松本・根岸 (1982) はシラベで林内と林外の稚樹の光合成能の季節変化を調べ, 林外に比べて林内の稚樹は, 当年生葉, 1年生葉の光合成能力の差が小さいことを報告している。これらも, 葉齢の進行にともなう光合成能力の低下に環境, とくに光と気温が影響していることを示している。本調査地での測定を通して, 冬期に生じる光合成機能の障害の程度には, 同じ皆伐後の造林地であっても, 斜面上部と下部といった生育環境の違いが影響し, それが成長期間の1年生葉の光合成能力に影響することが明らかになった。

第4章 スギ造林木の自然状態での光合成速度

4.1 目的

実際の植栽地では, 造林木は高温, 低温, 水ストレスなどによって光合成速度の低下がおり, 日射量が光飽和点以上であっても持っている光合成能力を100%発揮できるわけではない。本調査地のスギ造林木では, 初期成長と葉の光合成能力とに対応がみられ, 土壤化学性の差が小さい斜面上部と斜面下部に生育する造林木では光合成能力の差が小さく初期成長差も小さい傾向にあった。しかし, 個体サイズの大きい高齢木では, 樹高成長低下と葉の幹生産能率の低下とに対応がみられ, 水ストレスによる光合成速度の低下が成長に大きく影響することを示唆する結果が得られている。

葉における水欠差は, 蒸散速度と根から葉への水分供給速度の差によって生じる。これに関与する環境要因として, 土壤から根への水分供給に影響をあたえる土壤の水分状態と蒸散速度に影響をあたえる大気の水蒸気圧飽差とがある。葉が乾燥した空気にふれると蒸散速度が大きくなり, 土壤が湿っている条件下でも葉に水欠差を起こす。ここでは, 外気温追従型の環境同調同化箱を用いて自然状態にちかい状態で測定したスギ造林木の光合成速度と蒸散速度をもとに, 水ストレスによる光合成速度の低下について, 斜面上部と下部という生育環境の影響, 植栽による影響, 苗木と若齢木という個体サイズの影響という観点から検討し, 成長にともなって樹体を受ける水ストレスの変化がそれぞれの立地環境下で得られるスギ造林木の成長経過にどのように反映されているかについて解析を行う。

4.2 調査地と調査方法

4.2.1 調査地, 調査区, 供試木

36林班 C₁₀ 小班内にある菖蒲沢試験地 (SB(A), SB(B)) (丹下, 1987) を調査地とした。調査区は, 1984年には林齢20年生 (樹齢23年生, 1984年4月現在) の菖蒲沢 (A) の斜面上部 (SB(A)-U) と下部 (SB(A)-L) に, 1985年~1987年には, 1985年3月に植栽された新植地の菖蒲沢 (B) の斜面上部 (SB(B)-U) と下部 (SB(B)-L) にそれぞれ設定した。新植地の斜面下部の調査区 SB(B)-L は, 地形やまわりの造林木の影響で, 太陽高度が低い場合には直射日光があたらなくなる。一般に, 斜面上部に比べて斜面下部は, 直射日光が当たる時間が短くなるが, 本調査区の場合は, その顕著な例と言える (第3章の調査区の露出度の図 (図-3.4) 参照)。

供試木には, 各調査区の平均的な大きさの1個体を選んだ。供試木の成長経過を表-4.1に示した。各供試木の樹冠上部の当年生の陽葉 (乾重量で約10g) を測定に供した。

表-4.1 測定木の成長経過

Table 4.1. Growth course of the sample trees in the young plantation study site

調査区 Study plot	植栽年月 Planting date	測定年月 Date measured							
		Apr. 1985		Feb. 1986		Feb. 1987		Feb. 1988	
		D (cm)	H (cm)	D	H	D	H	D	H
SB(B)-U	Mar. 1985	0.7	50	1.2	84	1.6	112	2.3	130
SB(B)-L	Mar. 1985	0.6	34	1.1	64	1.8	115	2.7	170

調査区 Study plot	植栽年月 Planting date	測定年月 Date measured							
		Dec. 1981		Dec. 1982		Dec. 1983		Dec. 1984	
		D (cm)	H (m)	D	H	D	H	D	H
SB(A)-U	Apr. 1964	9.1	7.4	9.5	7.8	9.9	8.1	10.3	8.6
SB(A)-L	Apr. 1964	19.1	14.9	19.9	15.8	20.5	16.6	21.1	17.1

4.2.2 調査方法

光合成速度の測定には、外気温追従型の環境同調同化箱 (KMC 型, 小糸工業) を用いた。ここで用いた環境同調同化箱は、松本ら (1981) が開発したもので、外気温に対してチャンバー内の空気温度を 0.3°C 以内で制御可能な装置である。

今回用いた測定システムの概略図を図-4.1 に示した。このシステムでは、若齢林調査地斜面下部の林冠外に設置した空気取入れ口から空気ポンプ (FX-2020ST 型, エノモトマイクロポンプ) で空気を取りこみ、同化箱に送った。空気取入れ口と同化箱との間に CO_2 濃度安定用のバッファタンク (容量 200 l) とシステム経路内結露防止用の除湿機を組み込んだ。この除湿機は、同化箱に送りこむ空気の露点温度と空気温度との差が 5°C 未満になった時に作動し、 5°C 以上の時は作動しないようにパーソナルコンピュータ (PC8801, 日本電気) で制御した。測定のタイミング、電磁弁による赤外線ガス分析計 (ZAR 型, 富士電機製造) および露点計 (911 型, EG&G 社) に送るサンプルガスの流路切り替え、気温、同化箱内空気温度、日射量、 CO_2 濃度および露点等の計測は、A/D コンバーター (KODIC-20, 小糸工業) とパーソナルコンピュータの組合せによって行い、得られた計測データは、フロッピーディスクに記録した。なお、各同化箱への空気流量は約 20 l/min とした。また、これらの光合成速度の測定と並行して、供試木ちかくの 10 cm と 30 cm 深の土壌 pF 値をテンションメータ (SU-2 型, サン科学) を用いて自記計測した。

環境同調同化箱を用いた測定によって得られた蒸散速度 Tr ($\mu\text{molH}_2\text{O/g/s}$) と同化箱内水蒸気圧飽差 VPD (kPa , $\mu\text{molH}_2\text{O/cm}^3$) とから以下の式 (JARVIS and McNAUGHTON, 1985) にしたがって水蒸気拡散コンダクタンス g ($\text{cm}^3/\text{g/s}$) をもとめた。

$$g = \text{Tr}/\text{VPD}$$

なお、スギ陽葉の葉面積比を $50 \text{ cm}^2/\text{g}$ (KATSUNO and HOZUMI, 1990) として通常用いられている水蒸気拡散コンダクタンスの単位 cm/s に換算すると、ここで示した水蒸気拡散コンダクタンス $10 \text{ cm}^3/\text{g/s}$ は、 0.2 cm/s となる。今回の測定の場合には、同化箱内は約 0.6 m/s の風速で攪拌されているために葉面境界層拡散抵抗が小さいと判断されることから、この水蒸気拡散コンダクタンスは、気孔開度 (気孔コンダクタンス) に対応する値である。

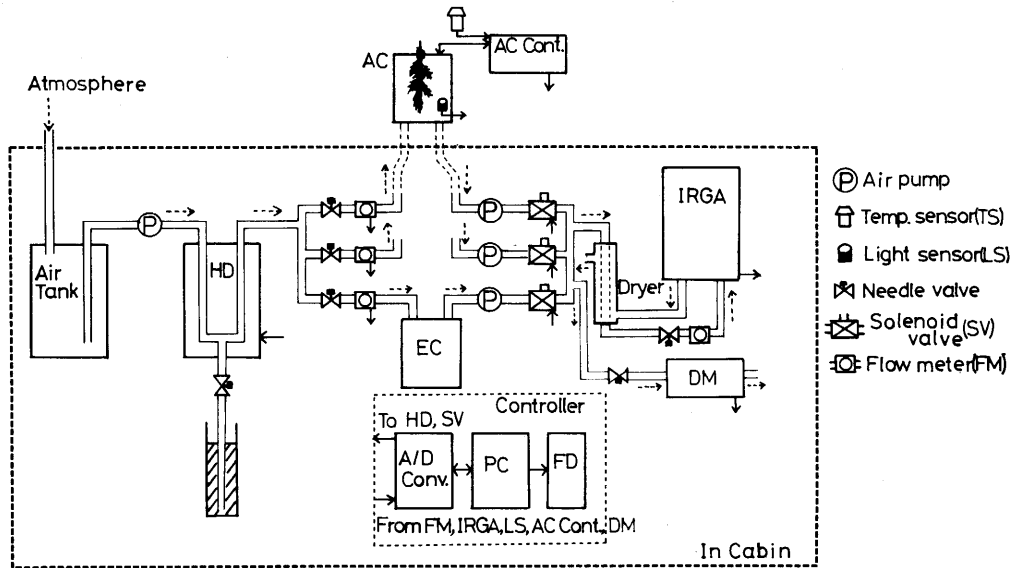


図-4.1 光合成・蒸散速度測定システム概略図。

Fig. 4.1. The measurement system for photosynthesis and transpiration.

AC; 環境同調同化箱 (測定用), AC Cont.; 環境同調同化箱制御装置, EC; 環境同調同化箱 (対照), HD; 湿度調整装置, IRGA; 赤外線ガス分析装置, A/D Conv.: アナログ信号/デジタル信号変換装置, DM; 露点計, PC; パーソナルコンピュータ, FD; フロッピディスクドライブ, ---; 空気の流れ, →; 電気信号やデータの流れ。

AC; Assimilation chamber, AC Cont.; Assimilation chamber controll unit, EC; Assimilation chamber without sample leaves, HD; Humidity controll unit, IRGA; Infrared gas analyser, A/D Conv.; Analog/Digital converter, DM; Dew point meter, PC; Personal computer, FD; Floppy disk drive, ---; Flow of sample air, →; Flow of electrical signals and data.

測定期間は、1984年が7月11日～9月11日、1985年が7月6日～9月2日、1986年が6月24日～8月31日、1987年が6月7日～7月7日とした。各測定年の6月～9月にかけての日平均気温、日最低気温、日最高気温、日降水量の季節変化を図-4.2に示した。1984年は7月中旬から降水量が少なく、とくに7月29日から8月20日にかけてはまったく降水がなく、本調査地としては土壌が非常に乾燥しており、若齢林調査地斜面上部の深さ10cmの土壌のpF値は3以上になった。そのときの斜面下部の深さ10cmの土壌のpF値は2.5程度であった。1985年、1986年、1987年についても梅雨明け後は降水量が少ないが、1984年程に土壌が乾燥することはなかった。

4.3 結果と考察

4.3.1 植栽当年のスギ植栽木の光合成速度と環境条件

植栽当年における植栽木の光合成速度、蒸散速度、水蒸気拡散コンダクタンスおよび環境要因として日射量、同化箱内空気温度、同化箱内水蒸気圧飽差の日変化を図-4.3に示した。

植栽当年の夏期におけるスギ植栽木の光合成速度は、天気が悪く日射量が光合成飽和日射量に達しない場合には、ほぼ日射量に対応した日変化を示し、気孔閉鎖による光合成速度の低下は明

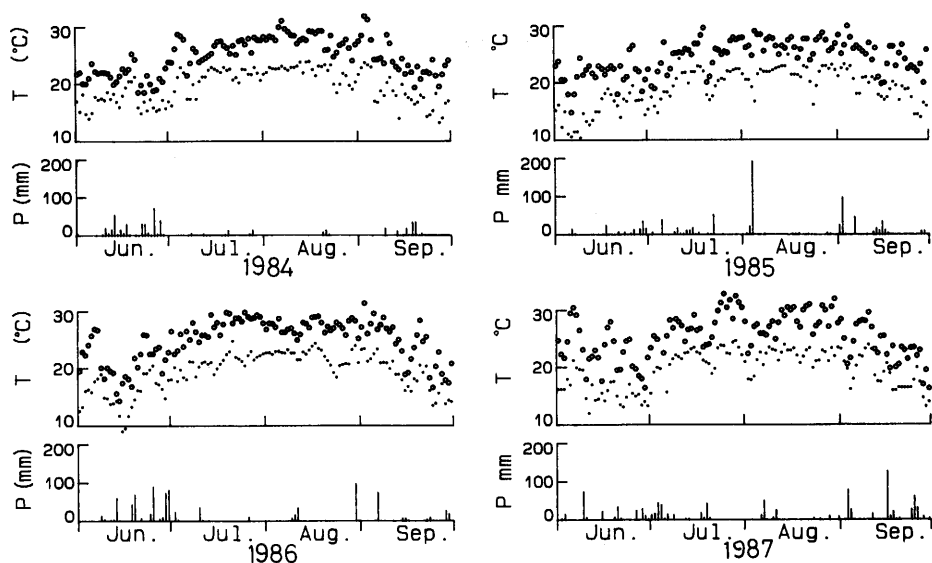


図-4.2 測定年の気温と降水量.

Fig. 4.2. Seasonal changes in air temperature and daily precipitation at Kiyosumi Camp.

T; 気温, P; 日降水量, ○; 日最高気温, •; 日最低気温.

T; Air temperature, P; Daily precipitation, ○; Daily maximum temperature, •; Daily minimum temperature.

らかでなかった。一方晴天日の場合は、日の出後数時間は、日射量の増加にともなって増加するが、その後著しい日中低下を示し、夕方ちかくなって光合成速度が増加するが、日射量の減少にともなって光合成速度も再び低下する日変化を示した。このような日変化は、土壌が乾燥しやすい斜面上部でも、土壌が湿っている斜面下部でも同様にみられた。たとえば、光合成速度等の日変化を示した(図-4.3) 1985年7月16日の30 cm 深の土壌のpF値は、斜面上部が2.4, 斜面下部が1.7であったが、両供試木ともに光合成速度の著しい日中低下がみられた。日中の光合成速度の低下は、斜面上部よりもかえって斜面下部の供試木で大きく、日中の光合成速度がマイナスになることもあった。晴天日の光合成速度の日変化は、水蒸気拡散コンダクタンスの日変化と非常に類似していた。

斜面上部の場合、8月になっても7月と同様に、光合成速度の日中低下が顕著にみられた。しかし、斜面下部の場合には、7月に比べて8月には光合成速度が低下する頻度と強度が減少した。

水蒸気拡散コンダクタンスによる光合成速度の変化を図-4.4に、同化箱内空気の水蒸気圧飽差と蒸散速度との関係を図-4.5にそれぞれ示した。気孔の開閉は、水ストレス以外にも、CO₂濃度や日射量などさまざまな環境要因の影響を受ける。本測定の場合、同化箱に送っている空気のCO₂濃度は330 ppm程度であり、高CO₂濃度の影響はない。日射量については、600 μmol/m²/s以上であれば、水蒸気拡散コンダクタンスはほぼ一定の値をとることから、日射量が600 μmol/m²/s以上であれば、気孔の開閉への日射量の影響は少ないものとし、これらの図では、日射量が600 μmol/m²/s以上の時の測定値のみを示した。また、水蒸気拡散コンダクタンスと光合成速度との関係は、同化箱内空気温度が20~30°Cの場合とした。

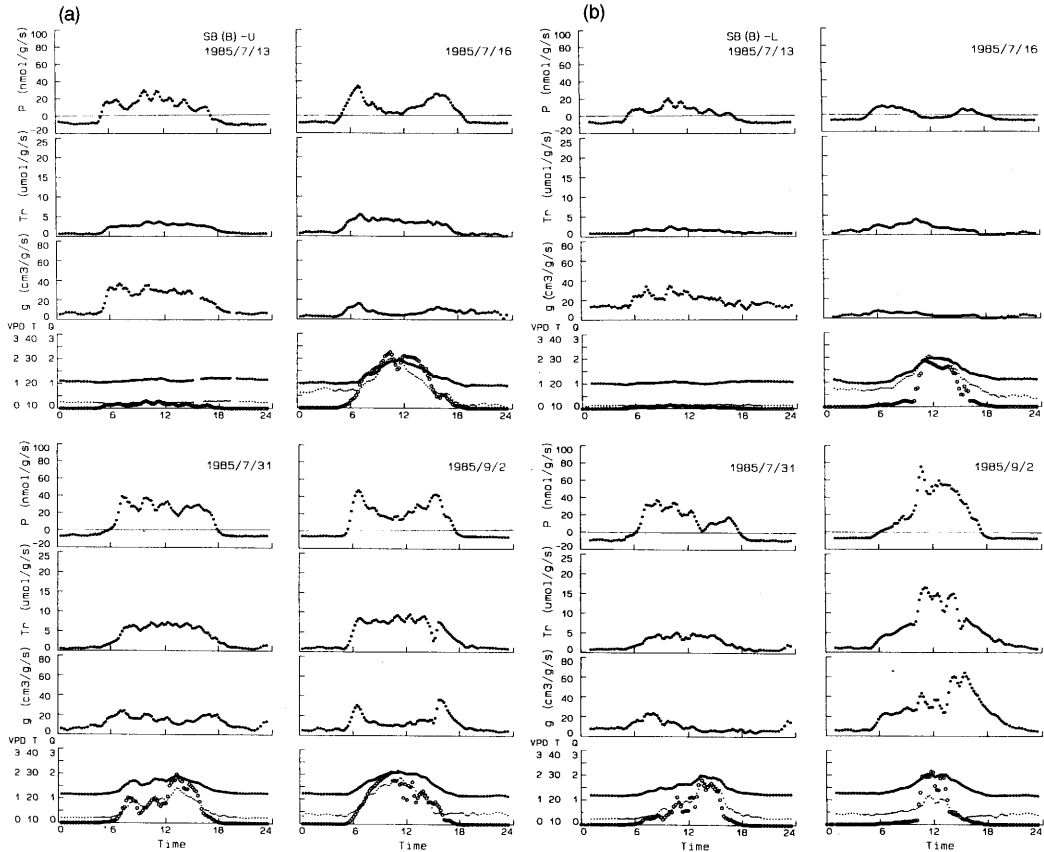


図-4.3 植栽当年（1985年）の造林木の光合成速度 (P), 蒸散速度 (Tr), 水蒸気拡散コンダクタンス (g), 水蒸気圧飽差 (VPD kPa), 同化箱内空気温度 (T °C), 光子束密度 (Q mmol/m²/s) の日変化 ((a); 斜面上部, (b); 斜面下部)。

Fig. 4.3. Daily fluctuations of photosynthesis (P), transpiration (Tr), vapour diffusion conductance (g), vapour pressure deficit (VPD, KPa), air temperature in the assimilation chamber (T, °C) and photon flux density (Q, mmol/m²/s) of the sample trees at the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom in the planting year.

水蒸気拡散コンダクタンスが $20 \text{ cm}^3/\text{g}/\text{s}$ 以下では、光合成速度と水蒸気拡散コンダクタンスとは比例関係にあり、水蒸気拡散コンダクタンスがそれ以上の場合には、光合成速度は頭打ちになる傾向があった。7月の測定値では、その90%以上で水蒸気拡散コンダクタンスの減少による光合成速度の低下がみられた。最も気孔閉鎖が著しい場合には、斜面上部の供試木では70%、斜面下部の供試木では80% ちかく光合成速度が低下した。このことは、植栽後4カ月を経過した時点でも、植栽木は著しい水ストレスをうけやすい状態にあることを示している。また、この時点での植栽木の水分状態には、斜面上部や斜面下部という生育環境による差は明確でなかった。

水蒸気圧飽差が 1 kPa 以下では、水蒸気圧飽差が増大するにつれて、蒸散速度も増加するが、水蒸気圧飽差がそれよりも大きくなっても蒸散速度はそれ以上増加せず、頭打ちになった。このことは、根から葉へ供給される水分量には限界値があり、水蒸気圧飽差 1 kPa 以上では、蒸散速

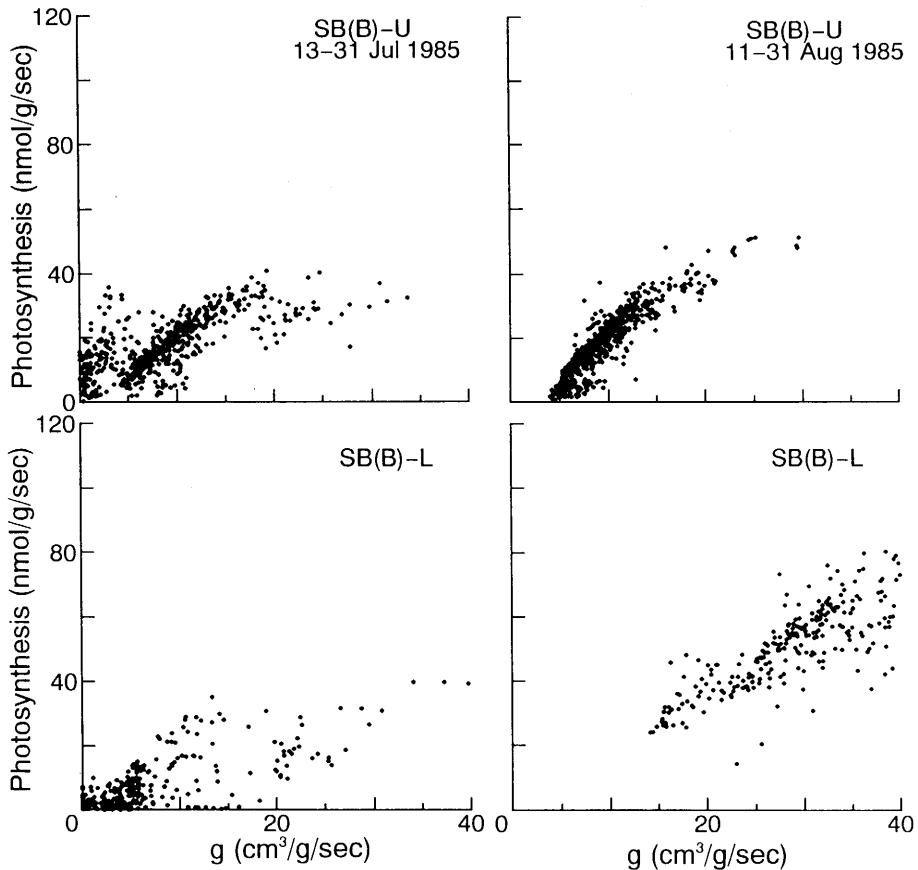


図-4.4 植栽当年の造林木の水蒸気拡散コンダクタンス (g) と光合成速度.

Fig. 4.4. Relationship between vapour diffusion conductance and photosynthetic rate of the sample trees in the planting year.

度 (Tr) は一定であり、水蒸気拡散コンダクタンスと水蒸気圧飽差とは反比例 ($Tr = g \cdot VPD$) することを示している。

斜面上部の供試木でえられた水蒸気圧飽差と水蒸気拡散コンダクタンスとの対応関係は、7月と8月で明確な差が認められなかった。一方、斜面下部の供試木では、8月にえられた水蒸気圧飽差と水蒸気拡散コンダクタンスとの対応関係は、7月にえられたものと比べて、同じ水蒸気圧飽差に対する水蒸気拡散コンダクタンスの値が大きかった。このことは、斜面下部の場合には、8月になると、同じように乾燥した空気にさらされても、7月のように気孔が閉鎖しないこと、つまり葉に水欠差が生じにくくなっていることを示している。この理由としては、根系の発達による根から葉への水分供給量の増加と葉の乾燥への適応が考えられるが、単位葉量あたりの蒸散量が増加していることから判断して、根系の発達による可能性が高い。

図-4.6に、日積算日射量と日積算光合成量との関係を、月ごとにまた午前9時から午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa未満と1 kPa以上とでシンボルを変えて示した。おおむね水蒸気

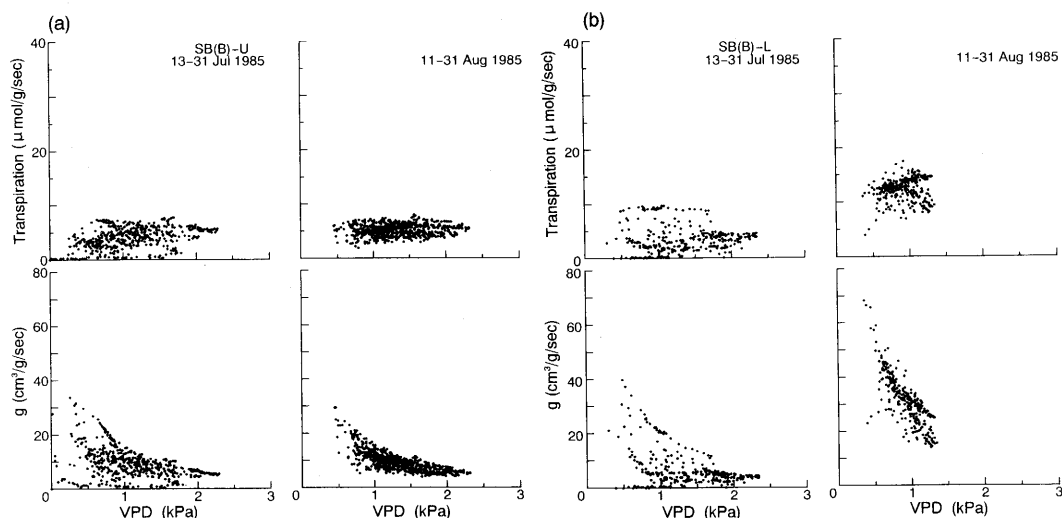


図-4.5 植栽当年の造林木の水蒸気圧飽差 (VPD) と蒸散速度 ((a); 斜面上部, (b); 斜面下部).

Fig. 4.5. Relationship between vapour pressure deficit and transpiration rate of the sample trees at the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom in the planting year.

圧飽差が大きい日は、日積算日射量が大きい日と対応している。これは、日射量の増加にともななって気温が上昇し、気温の上昇にともなって水蒸気圧飽差が増大する関係があるためである。

斜面上部の供試木では、積算日射量が $20 \text{ mol/m}^2/\text{day}$ までは日射量の増加に対応して日積算光合成量も増加するが、日射量がそれ以上になると光合成量は徐々に減少する傾向を示した。一方、斜面下部の供試木では、7月は $20 \text{ mol/m}^2/\text{day}$ 程度の日積算日射量でも、著しい光合成速度の日中低下がみられ、日積算光合成量も非常に小さい。しかし、8月以降になると、日積算日射量が $20 \text{ mol/m}^2/\text{day}$ までは、日射量の増加に対応して日積算光合成量も増加し、それ以上日積算日射量が大きくなっても、日積算光合成量はあまり低下しなくなった。これもおそらく、先に検討したように、根から葉への水分供給量の増大により、より気孔が開いた状態で根からの吸収量と蒸散量とが釣り合うようになり、光合成速度が低下するほどの気孔閉鎖が起こりにくくなったためであろう。

植栽当年のスギ造林木は、根系が移植による損傷を受けており、そのため土壤の水分状態の良否にかかわらず、蒸散が盛んな晴天日には葉からの蒸散量に見合った水分量を吸い上げることができない。そのために水蒸気圧飽差が大きい晴天日では、葉からの蒸散量が増加すると、葉への水分供給の遅れが生じ、葉に著しい水欠差が生じたものと考えられる。植栽から4カ月以上経過しても、図-4.4の1985年7月16日や9月2日の例のように、晴天日には光合成速度がマイナスになるほどの気孔閉鎖が日中に起こっており、植栽後間もない4月～5月ではもっと頻りに著しい水ストレスが生じていた (IKEDA *et al.*, 1987) とと思われる。降雨不足等による植栽木の枯死などの干害の発生は、植栽当年に多いとされる (佐藤, 1952) のも、植栽当年の植栽木は根系が未発達であることにより、土壤の水分状態の悪化よりも、晴天日が続くことで水蒸気圧飽差の大きい空気に連続してさらされることや強い日射による葉温の上昇など、蒸散速度を大きくする気象条件の影響の方が大きいと考えられる。

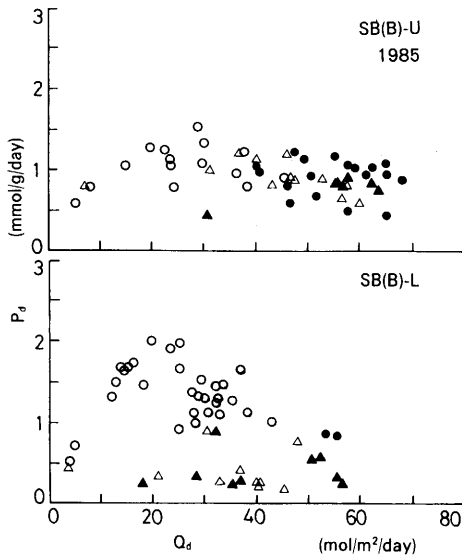


図-4.6 植栽当年の造林木の日積算日射量 (Q_d) 日光合成量 (P_d).

Fig. 4.6. Relationship between daily accumulated light intensity (Q_d) and daily accumulated photosynthetic rate (P_d) of the sample trees in the planting year.

△, ▲; 1985年7月13日~31日, ○, ●; 8月1日~9月1日

黒いシンボルは、午前9時~午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa以上の日を表す。

△, ▲; from 13 to 31 in Jul., ○, ●; from 1 in Aug. to 1 in Sep., 1985

Black symbols represented the low humidity days when mean vapour pressure deficit from 9 a.m. to 3 p.m. was larger than 1 kPa.

と、蒸散速度が頭打ちになる傾向がみとめられた。しかし7月中旬以降になると、蒸散速度の明らかな頭打ちはみとめられなくなった。この原因として、7月中旬以降の蒸散速度がそれ以前の蒸散速度よりも大きいことから、まず根量と葉量の比率の違いによる単位葉量あたりの水分供給量の増大と、葉が膨圧を失うときの木部圧ポテンシャルの値が展開したての新葉(5月)でもっとも高く、それ以降葉が成熟するにつれて徐々に低くなっていくことから、葉の成熟にともなう葉の水分特性の変化があげられる。

水蒸気拡散コンダクタンスと光合成速度との関係も、6月から7月上旬までは、水蒸気拡散コンダクタンスが約 $25 \text{ cm}^3/\text{g/s}$ 以下になると気孔閉鎖による光合成速度の低下がみとめられ、光合成速度の低下割合は、斜面上部が最大で約30%、斜面下部が最大約50%であった。しかし7月中旬以降は、水蒸気圧飽差が 1.5 kPa 以上になっても水蒸気拡散コンダクタンスは $20 \text{ cm}^3/\text{g/s}$ 以

4.3.2 植栽後2年目、3年目のスギ植栽木の光合成速度と環境条件

植栽後2年目、3年目における植栽木の光合成速度、蒸散速度、水蒸気拡散コンダクタンスおよび環境要因として日射量、同化箱内空気温度、同化箱内水蒸気圧飽差の日変化を図-4.7に示した。1986年および1987年ともに、測定期間中の土壌のpF値は、斜面上部の調査区でも2.5以下であり、土壌が非常に乾燥することはなかった。

植栽後2年目、3年目の植栽木では、斜面上部、下部のいずれの供試木でも、植栽当年のような光合成速度の著しい日中低下はみられなかった。光合成速度の最大値は、斜面上部で植栽当年の $50 \sim 60 \text{ nmol/g/s}$ から2年後の $70 \sim 80 \text{ nmol/g/s}$ に増加した程度であるが、蒸散速度の最大値は、いずれの供試木においても約 $8 \mu\text{mol/g/s}$ から約 $25 \mu\text{mol/g/s}$ にまで著しく増加した。蒸散速度の増加は、根から葉への水分の供給量の増加を表しており、植栽当年に比べて植栽後2年目は、根系が発達したことを示している。蒸散速度の増加に対応して、水蒸気拡散コンダクタンスも植栽後2年目に明らかな増大を示した。

図-4.8に水蒸気拡散コンダクタンスと光合成速度の関係を、図-4.9に水蒸気圧飽差と蒸散速度および水蒸気拡散コンダクタンスとの関係を示した。植栽後2年目の6月から7月上旬にかけては、水蒸気圧飽差が 1 kPa 以上になる

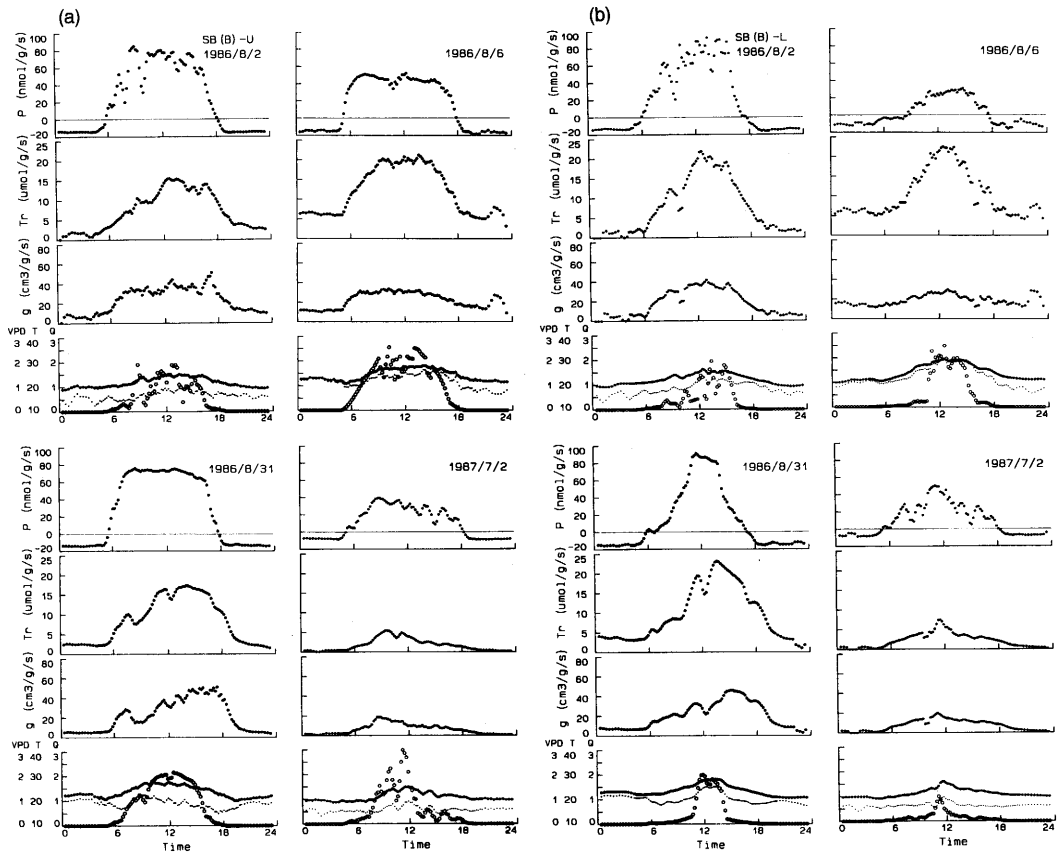


図-4.7 植栽後2年目(1986年),3年目(1987年)の造林木の光合成速度(P),蒸散速度(Tr),水蒸気拡散コンダクタンス(g),水蒸気圧飽差(VPD kPa),同化箱内空気温度(T °C),光量子束密度(Q mmol/m²/s)の日変化((a);斜面上部,(b);斜面下部)。

Fig. 4.7. Daily fluctuations of photosynthesis (P), transpiration (Tr), vapour diffusion conductance (g), vapour pressure deficit (VPD, KPa), air temperature in the assimilation chamber (T , °C) and photon flux density (Q , mmol/m²/s) of the sample trees at the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom in the second and the third years after planting.

下にはならず、気孔閉鎖による光合成速度の低下は顕著でなくなった。ただし、斜面上部と下部を比較すると、斜面上部の供試木の方が、同じ水蒸気圧飽差に対応する水蒸気拡散コンダクタンスの値が小さく、樹体に生じている水欠差には斜面上部と下部で違いがみられた。

植栽当年と比較して植栽後2年目以降は、光合成速度が50%以上低下するような著しい水ストレスは、苗木にかかっていないことが明らかになった。このことは、植栽苗の枯死は植栽当年におこり、植栽2年目以降はほとんど起きないとされること(佐藤, 1952)と対応している。

図-4.10に、日積算日射量と日積算光合成量との関係を、図-4.6と同様に月ごとにまた午前9時から午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa未満と1 kPa以上とでシンボルを変えて示した。植栽2年目,3年目は、植栽当年のように日積算日射量の増加に反して日積算光合成量が減

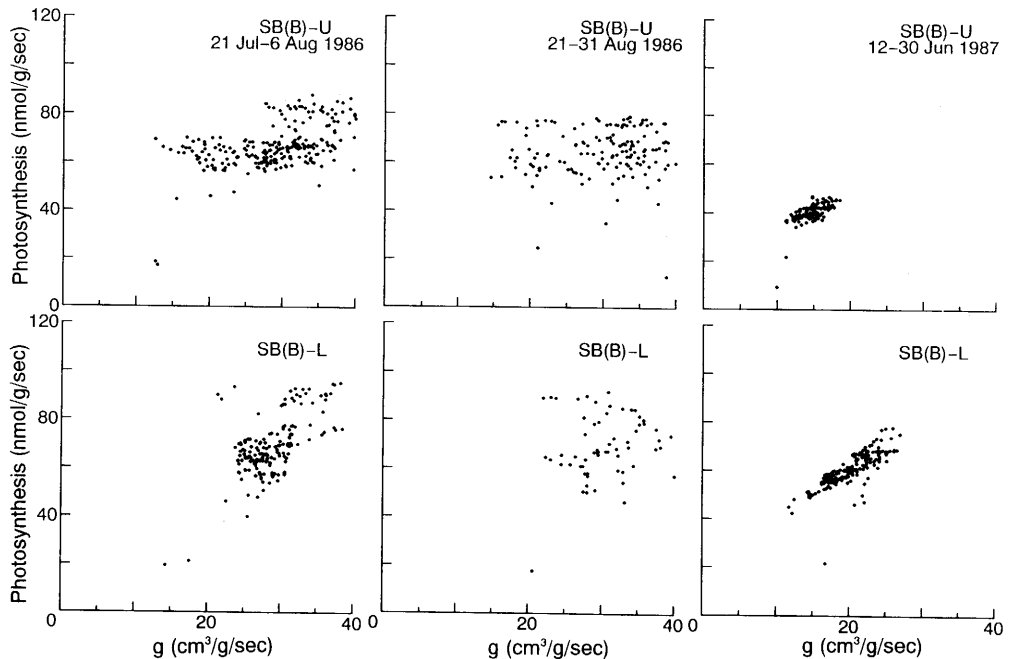


図-4.8 植栽後2年目、3年目の水蒸気拡散コンダクタンス (g) と光合成速度.

Fig. 4.8. Relationship between vapour diffusion conductance and photosynthetic rate of the sample trees in the second and the third year after planting.

少することはなく、斜面上部でも下部でも日積算日射量が $20 \text{ mol/m}^2/\text{day}$ までは日積算日射量の増加に対応して日積算光合成量が増加し、それ以上の日積算日射量では日積算光合成量はほぼ一定となる傾向を示した。これは、植栽2年目以降は、大気圧飽差が大きくなって、光合成速度が低下するほどには気孔が閉鎖しないことを示している。

過剰な蒸散による水欠差によって生じる光合成速度の低下は、2年目以降の植栽木では顕著でなくなる。このことは、根系が発達して葉量に対する根量の割合が増加し、葉からの蒸散量に対する水分の補給が十分に行われるようになったことを示している。第5章で述べるが、夏期の乾燥時においても斜面上部に生育する幼齡造林木の蒸散量が減少しなかったことも、降雨が少なく表層土壌が乾燥しても水分吸収量には影響を与えない程に根系が発達していることを示している。これは、根は地上部に比べて成長期間が長く、葉の展開が開始する5月の数カ月前に成長を開始し、葉の新たな展開が停止する9月以降の数カ月間も成長を続けること、根の成長は葉の成長に比べて水ストレスの影響を受けにくいことが知られており、このような根の成長特性によって植栽後2年目の地上部の成長期間開始前までに地上部の量や生育地の土壌水分環境にみあった根量が確保されるのであろう。したがって空気が乾燥して蒸散量が増加しても、気孔閉鎖によって光合成速度が著しく低下するほどの水ストレスがかかることがなくなる。したがってこの時期における植栽木は、植栽木の栄養状態の良否に対応した、つまり光合成能力の大小に対応した成長量を示すことになると判断される。

また、植栽後2年目、3年目の斜面上部の植栽木は、斜面下部の植栽木に比べて、多少大きい水

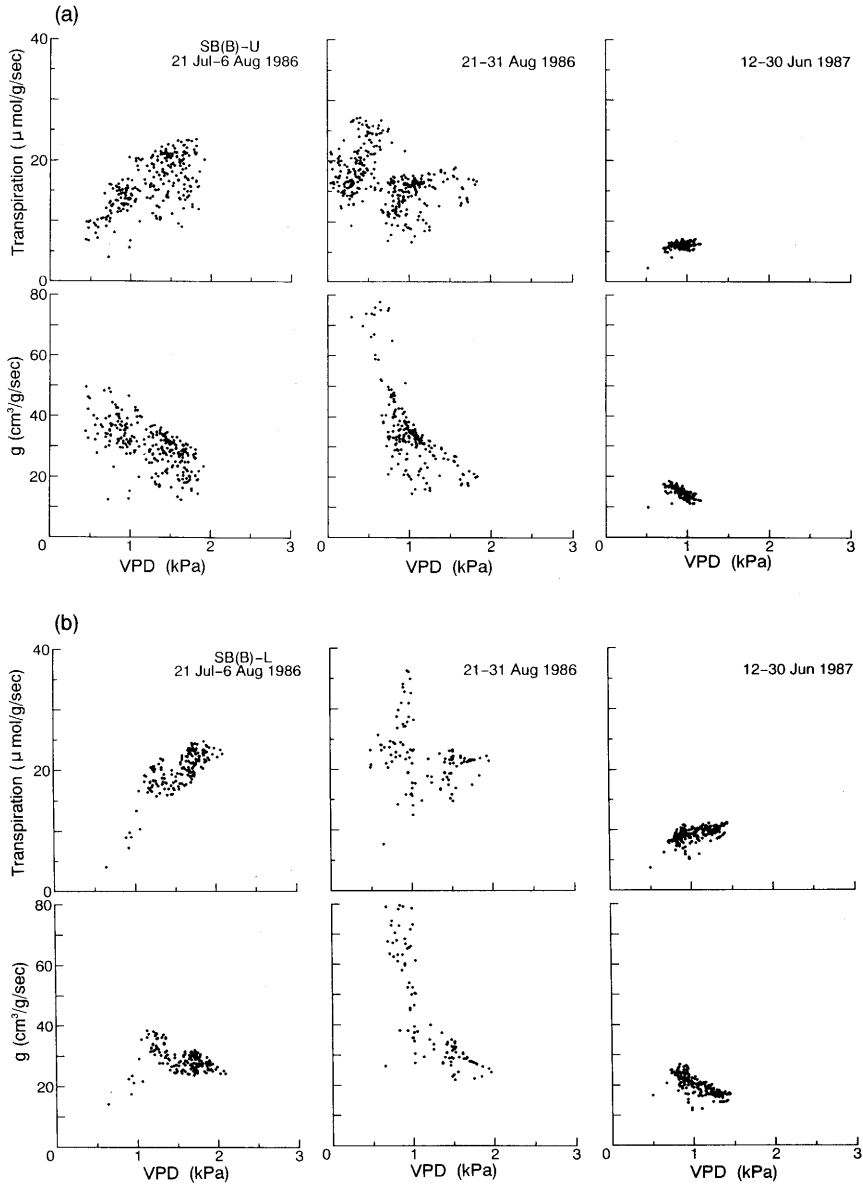


図-4.9 植栽後2年目、3年目の水蒸気圧飽差 (VPD) と蒸散速度 ((a): 斜面上部, (b): 斜面下部).

Fig. 4.9. Relationship between vapour pressure deficit and transpiration rate of the sample trees at the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom in the second and the third years after planting.

欠差が日中に樹体に生じていると推測された。このときの両調査区の土壌のpF値は、斜面上部の方が乾燥していたが、ともに2.5以下であった。斜面上部と下部の個体で生じた水欠差の違いは、両調査区の土壌の水分状態の違いだけではなく、斜面上部は下部よりも露出度が大きいため

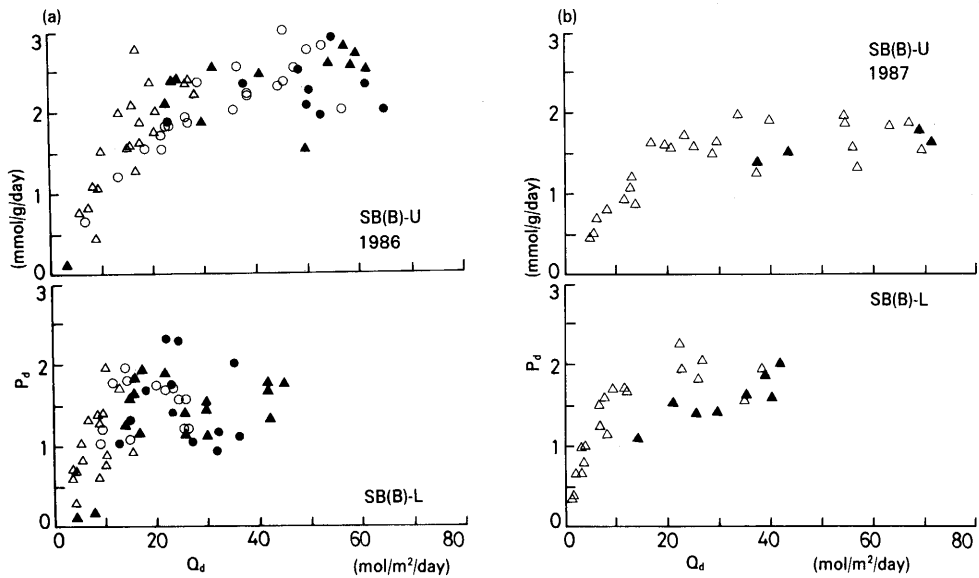


図-4.10 植栽後2年目、3年目の日積算日射量(Q_d)と日光合成量(P_d) ((a): 2年目, (b): 3年目).
 Fig. 4.10. Relationship between daily accumulated light intensity (Q_d) and daily accumulated photosynthetic rate (P_d) of the sample trees in (a) the second year and (b) the third year after planting.

△, ▲; 1986年6月24日~7月31日, ○, ●; 8月1日~9月1日, △, ▲; 1987年6月12日~30日.

黒いシンボルは、午前9時~午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa以上の日を表す。

△, ▲; from 24 in Jun. to 31 in Jul., ○, ●; from 1 in Aug. to 1 in Sep., 1986 △, ▲; from 12 to 30 in Jun., 1987.

Black symbols represented the low humidity days when mean vapour pressure deficit from 9 a.m. to 3 p.m. was larger than 1 kPa.

に、日中に樹体が受ける日射量が大きく、蒸散が盛んに行われやすい生育環境にあることの影響もあると思われる。

4.3.3 20年生スギ若齢木の光合成速度と環境条件

20年生若齢木の光合成速度、蒸散速度、水蒸気拡散コンダクタンスおよび環境要因としての日射量、同化箱内空気温度、同化箱内水蒸気圧飽差の日変化を図-4.11に、水蒸気拡散コンダクタンスと光合成速度の対応関係を図-4.12に、同化箱内水蒸気圧飽差と蒸散速度および水蒸気拡散コンダクタンスの関係を図-4.13に、それぞれ示した。測定を行った1984年は、7月と8月の降水量が少なく、とくに7月28日から8月20日にかけてはまったく降雨がなかった。そのため8月上旬~中旬にかけては土壌が非常に乾燥しており、深さ10 cmの土壌のpF値は、斜面上部では3.0以上に、斜面下部では2.5以上になった。降雨後の土壌のpF値は、斜面下部では2.2以下に低下したが、斜面上部では、降雨後数日間は2.7程度まで低下したが、すぐに3.0以上となった。斜面上部では、9月中旬まで土壌のpF値が2.7以上と、乾燥状態が続いた。

快晴日の光合成速度は、午前7時ごろ最高値に達し、その後徐々に低下する日変化を示した。土壌が乾燥していた8月上旬から中旬にかけては、この傾向が著しくなり、大気の水蒸気圧飽差

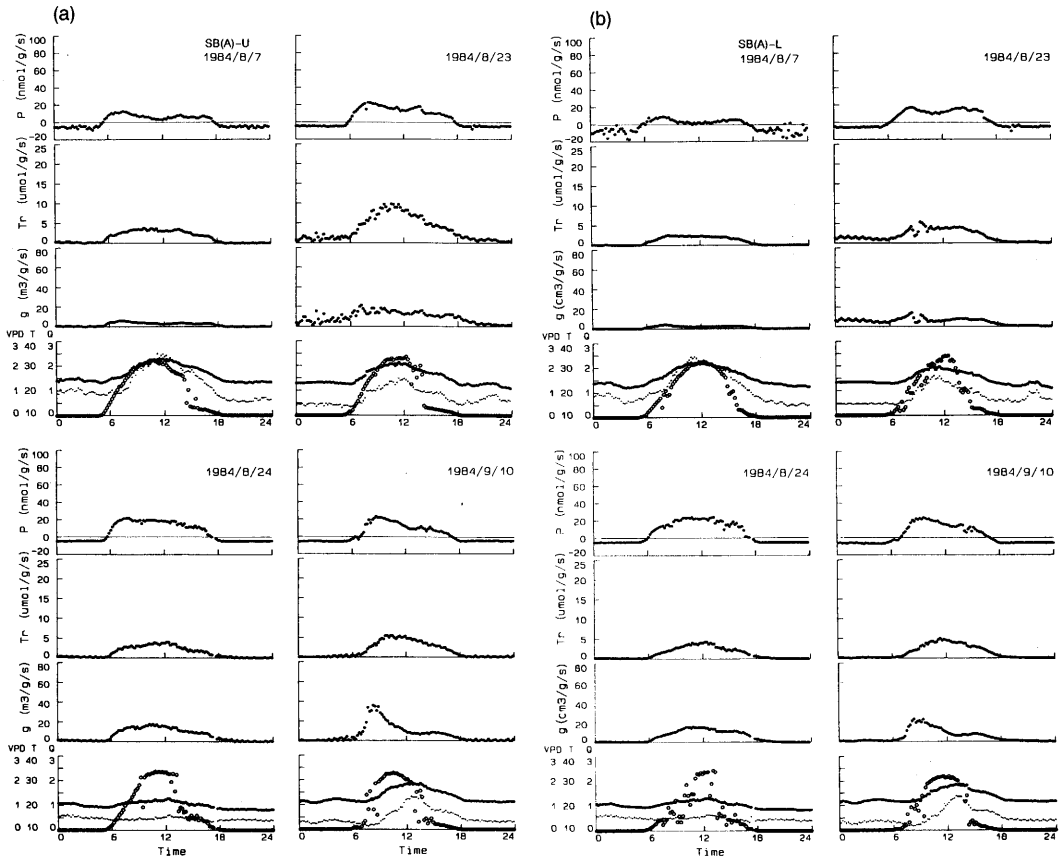


図-4.11 若齢木の光合成・蒸散速度の光合成速度 (P), 蒸散速度 (Tr), 水蒸気拡散コンダクタンス (g), 水蒸気圧飽差 (VPD kPa), 同化箱内空気温度 (T °C), 光子束密度 (Q $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$) の日変化 (a): 斜面上部, (b): 斜面下部).

Fig. 4.11. Daily fluctuations of photosynthesis (P), transpiration (Tr), vapour diffusion conductance (g), vapour pressure deficit (VPD, kPa), air temperature in the assimilation chamber (T, °C) and photon flux density (Q, $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$) of the 20-year-old sample trees in the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom.

が 1.5 kPa を越えるような日には、光合成速度の明らかな日中低下が認められた。光合成速度の日変化は、水蒸気拡散コンダクタンスの日変化と類似しており、水蒸気拡散コンダクタンスの大小が光合成速度を左右していることを示している。一方蒸散速度は、午前 9 時～午後 3 時ごろにかけてほぼ一定の値をとり、その後日射量の減少、水蒸気圧飽差の減少に対応して徐々に低下していた。日中、水蒸気拡散コンダクタンスが減少しても、蒸散速度はほとんど減少せず、ほぼ一定の値を示していた。

8 月 20 日～22 日にかけてあった降雨の影響は、斜面上部の供試木でみられた。斜面下部の供試木は、降雨前の土壌が比較的乾燥している状態でも降雨後の土壌が湿っている状態でも、光合成速度や蒸散速度に大きな違いがみられなかったが、斜面上部では、降雨前にくらべて降雨直後の 23 日の午前から 14 時頃にかけて、光合成速度および蒸散速度が明らかに高い値を示した。そ

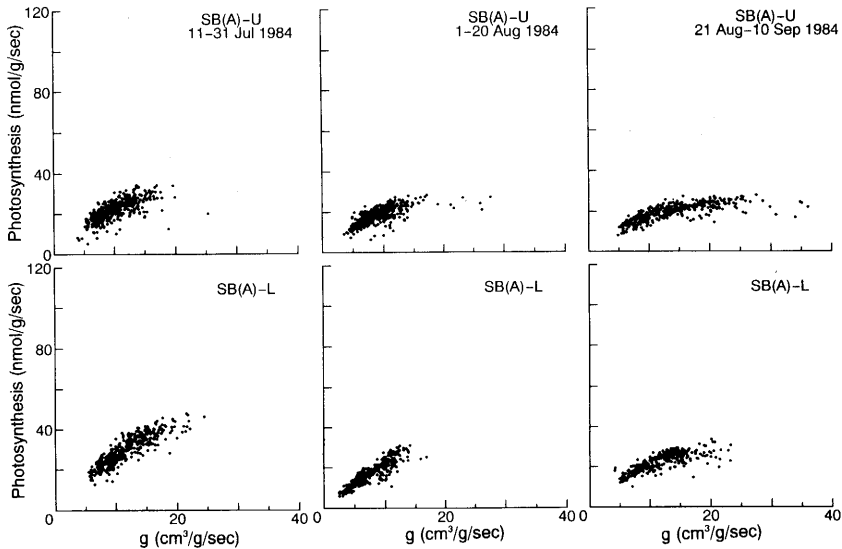


図-4.12 若齢木の水蒸気拡散コンダクタンス (g) と光合成速度。

Fig. 4.12. Relationship between vapour diffusion conductance and photosynthetic rate of the 20-year-old sample trees.

れ以降は、再び以前と同程度の蒸散速度に戻った。

斜面上部で、降雨前に比べて光合成速度や蒸散速度の増加がみられた8月23日の午前から14時頃にかけて、図-4.13に示したように水蒸気圧飽差に対する水蒸気拡散コンダクタンスの値が降雨前にくらべて大きくなり、空気が乾燥していても水蒸気拡散コンダクタンスの減少が小さくなった。一方斜面下部では降雨前後で水蒸気圧飽差と水蒸気拡散コンダクタンスとの対応に変化がみられなかった(図-4.13)。水蒸気圧飽差と蒸散速度との対応でも同様に、斜面上部では蒸散速度が降雨後は約2倍に増加し、水蒸気圧飽差が増加しても蒸散速度の頭打ちが緩やかであった。一方斜面下部では降雨前後で水蒸気圧飽差と蒸散速度との対応関係に変化がみられなかった。このことは、降雨前後で斜面上部では、葉への水分供給量が増加したことを示しており、斜面下部では、供給量が変化していないことを示している。斜面上部でみられた水分供給量の増加は、短時間しかみられなかったことから、土壤の水分条件の良化によって根から葉への供給量が増加したと考えるよりも、一時的に樹体内の水分量が増加し、それが短時間のうちに蒸散として消費されたと考える方が妥当である。これは、乾燥状態におかれると葉の浸透圧ポテンシャルが増加することが知られており、今回の場合も3週間以上も降雨がなく、斜面上部では著しい乾燥状態におかれたために葉の浸透圧ポテンシャルが増加し、降雨によって一時的に土壤の水分状態が良化した時に過剰に水分を樹体内に吸収した可能性がある。

図-4.14に、日積算日射量と日積算光合成量との関係を、比較的土壤が湿っていた7月、土壤が乾燥していた8月上旬から中旬まで、降雨後の8月下旬から9月上旬までの時期ごとに、また午前9時から午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa未満と1 kPa以上とでシンボルを変えて示した。水蒸気圧飽差が大きい日は、日積算日射量が大きい日とおおむね対応している。斜面上部でも下部でも日積算日射量が25 mol/m²/dayまでは日積算日射量の増加に対応して日積算光

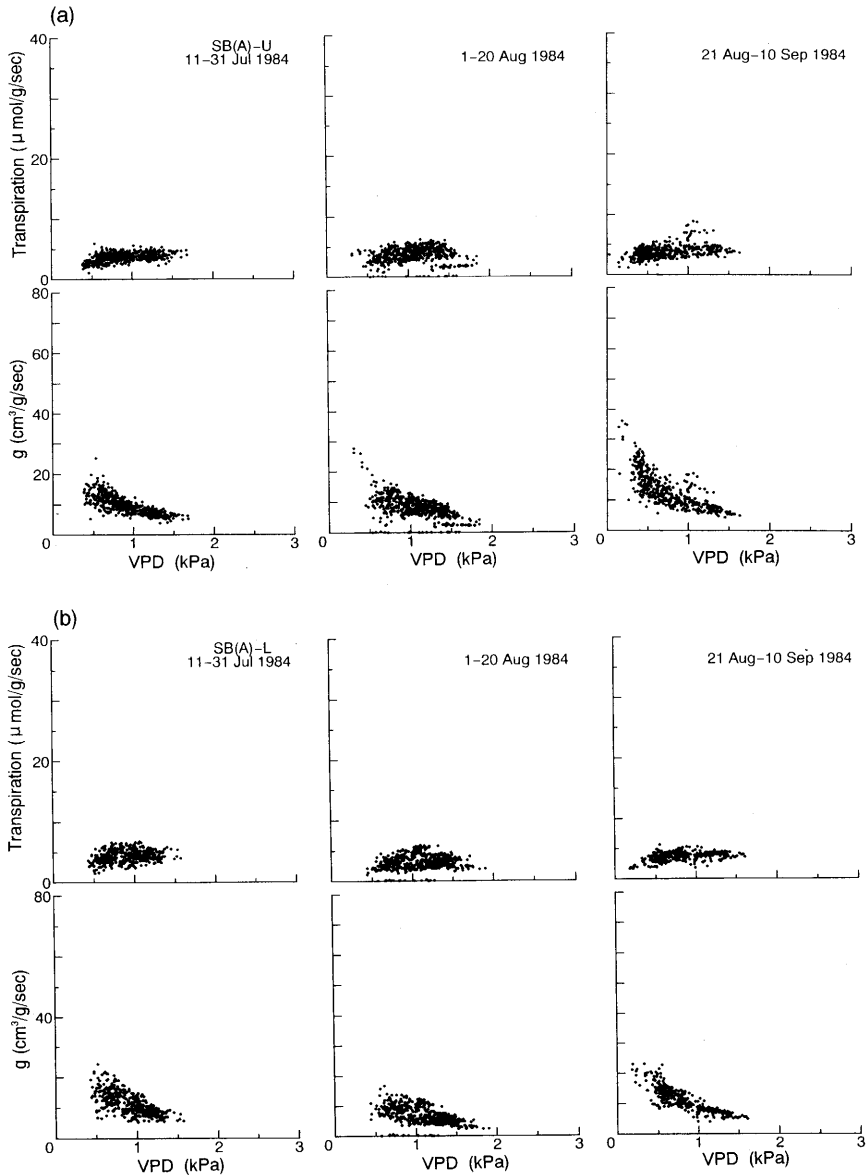


図-4.13 若齢木の水蒸気圧飽差 (VPD) と蒸散速度 ((a): 斜面上部, (b): 斜面下部).

Fig. 4.13. Relationship between vapour pressure deficit and transpiration rate of the 20-year-old sample trees in the study plot (a) near the ridge and (b) near the bottom.

合成量が増加していた。しかし、それ以上の日積算日射量では日積算光合成量は増加せず、水蒸気圧飽差が小さい日では頭打ちに、また水蒸気圧飽差が大きい日では日積算光合成量が低下する傾向を示した。植栽後2年目、3年目と比較すると、水蒸気圧飽差が大きい日における日光合成量の減少が大きい。また、水蒸気圧飽差が大きい日にみられた日積算光合成量の低下は、斜面下

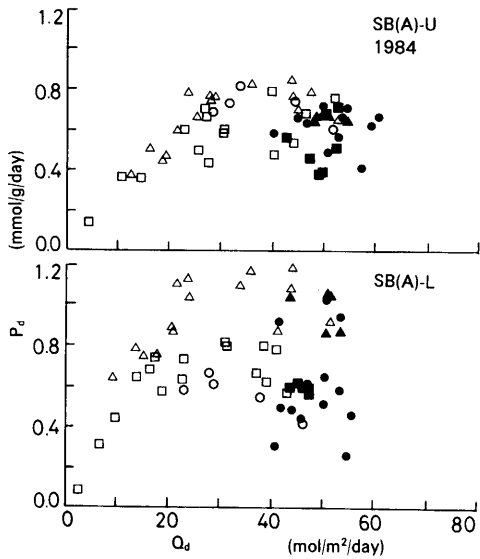


図-4.14 若齢木の日積算日射量 (Q_d) と日光合成量 (P_d)。

Fig. 4.14. Relationship between daily accumulated light intensity (Q_d) and daily accumulated photosynthetic rate (P_d) of the 20-year-old sample trees.

△, ▲; 1984年7月11日～31日, ○, ●; 8月1日～20日, □, ■; 8月21日～9月10日
 黒いシンボルは、午前9時～午後3時までの平均水蒸気圧飽差が1 kPa以上の日を表す。

△, ▲; from 11 to 31 in Jul., ○, ●; from 1 to 20 in Aug., □, ■; from 21 in Aug. to 10 in Sep., 1984

Black symbols represented the low humidity days when mean vapour pressure deficit from 9 a.m. to 3 p.m. was larger than 1 kPa.

の増加を制限しているためと考えられる。本試験地の場合も、斜面上部に比べて斜面下部の土壌断面にみられる根量は明らかに少ない。これは、斜面下部の土壌は斜面上部の土壌に比べて、液相の割合が大きいために気相の割合が一般的に小さく、そのために根への酸素の供給量が少なく、根が生存できないことが原因であろう。

根系の発達程度のほかに樹体の水ストレスを増大させる要因としては、樹高の増加にともなう幹部の通水抵抗の増加が考えられる。若齢林調査地の菖蒲沢(A)の斜面下部の測定木の樹高は斜面上部の測定木の樹高の約2.5倍(測定時)であり、幹の通導抵抗は樹高に比例して増加するため、この影響も無視できない。しかし、土壌から樹体をとって大気に通じる水の流れの中での大きな抵抗は、通常は土壌と根表面の間および気孔抵抗とされている。したがって、斜面下部の

部では土壌が湿っている時期(8月の降雨後)よりも乾燥している時期(8月の降雨前)において顕著であった。一方、斜面上部では降雨前後で低下量に変化がみられず、いずれの場合も顕著な低下がみられた。斜面上部と下部では、土壌が乾燥していた8月初旬～中旬では、斜面下部の方が日中の光合成速度の低下が顕著であった。

今回の斜面下部の測定木のように、植栽木は樹齢が進むにつれてやがて年樹高成長量が低下し始める。スギ造林木の年樹高成長量が若い林齢から低下し始める立地条件としては、土層が薄いかあるいは浅い位置に不透水層が存在する土壌断面形態があげられている(中村, 1943; 真下, 1960)。これらの土壌条件は、根系の発達を制限する要因である。本調査地の斜面下部の場合には、土層は1.5 m以上と十分な厚さでありしかも顕著な不透水層は存在しない。しかし、土壌の最小容気量が約5%以下と少なく、通常、土壌のpF値が2.0程度と常に湿った状態にあるため、土壌中の気相の割合が小さく酸素不足になりやすい土壌条件である。一般に樹木の根量は土壌条件によって異なり、斜面上部、中部、下部で単位面積当たりの根量を比較すると、斜面下部に比べて斜面上部の方が根量が多いことが知られている(酒井・井上, 1986)。スギの場合、水耕栽培で空気(酸素)の供給を十分に行えば、多量の根をつけることから、湿った土壌条件で根量が少ないのは、湿条件への適応ではなくて、根への酸素の供給量が根量

植栽木で、水蒸気圧飽差が2 kPaを越えるほどに空気が乾燥し、蒸散しやすくなると、光合成速度が80%以上も低下するほどの気孔閉鎖がおり、斜面上部の植栽木よりも著しい水ストレスが生じた最も大きな原因は、葉量と根量の関係であると考えられる。

水蒸気飽差と水蒸気拡散抵抗（水蒸気拡散コンダクタンスの逆数）との対応関係は、土壤の乾湿の影響をうけ、土壤が乾いているほど同じ水蒸気圧飽差に対して水蒸気拡散抵抗が大きくなる（水蒸気拡散コンダクタンスが小さくなる）こと（TAN *et al.*, 1976）が知られている。今回の場合、斜面上部の方が斜面下部に比べて土壤が乾燥していたが、水蒸気圧飽差と水蒸気拡散コンダクタンスとの対応関係の違いは明らかではない。TAN *et al.* (1976) が調べた Douglas fir では、土壤の pF 値が 3.5 よりも湿っている場合には、水蒸気圧飽差と気孔抵抗との対応関係にはほとんど差がないとされている。本調査地のスギの場合も同様に、今回の測定日の土壤水分状態は、根から葉へ供給される水分量が減少するほどには乾燥しておらず、水蒸気圧飽差と水蒸気拡散コンダクタンスとの対応関係に差が生じるほどの乾燥状態ではなく、葉の水分状態にあたる影響は、前述のように、根量の不足が原因となり、土壤から根、幹を通して葉へと流れる樹液流の通導抵抗の方が大きいと考えられる。

第5章 スギ造林木の水分消費および葉の水分特性と立地条件

5.1 目的

土壤の水分状態は、尾根付近が最も乾燥しやすく、斜面下部に向かうにしたがって、次第に湿潤になる。したがって、斜面上部に生育する個体は、斜面下部の個体に比べて土壤の乾燥の影響を受けやすい。乾燥した土壤に生育する樹木では、水分を吸収するために葉の水ポテンシャルのより大きな低下が必要である。水ポテンシャルの低下は、気孔閉鎖や葉の展開の抑制などを引き起こし光合成量の減少の原因となるため、土壤の乾燥が斜面上部に生育する樹木の成長低下の原因のひとつとされる。本調査地のスギ造林地では、個体サイズの小さい植栽木では、光合成速度が低下するほどの水ストレスは認められなかったが、斜面下部に生育する造林木に比べて斜面上部の造林木で葉量増加が抑えられる傾向が認められた。一方20年生造林木では、斜面上部および下部の造林木ともに、光合成速度が低下するほどの水ストレスが、夏期の晴天日の日中に認められた。

ここでは、斜面上部と下部とで、造林木の年樹高成長量に差がある幼齢造林地と過去には差があったが現在では差が小さい若齢林を対象として、斜面上の異なる位置に生育する造林木の水分消費量をヒートバルス法で測定した。また、幼齢造林地および若齢林の造林木の葉の水分特性をP-V曲線法により調べ、斜面上部と下部という立地条件の違いによって葉にかかる水ストレスに差があるかどうかを調べた。以上の結果から、斜面上部と下部という立地条件による土壤の水分状態の違いが造林木の成長にあたる影響について、造林木の成長段階との関連も含めて検討した。また、スギ造林木の成長は、霧のかかりやすい場所でよいとされることから、葉に水滴が付着することの影響についても、模擬的な実験によって検討した。

5.2 調査地および調査方法

5.2.1 調査地および調査区

(1) 水分消費量および水分特性

前沢 (C) (ME(C), 林齢 3 年生, 1984 年 4 月現在) および菖蒲沢 (A) (SB(A), 林齢 19 年生, 1983 年 4 月現在) を, ヒートパルス法による蒸散量測定調査地とした。前沢 (C) (幼齢造林地調査地) では, 張り出し尾根上に斜面上部調査区 (ME(C)-U) を, 谷底部に斜面下部調査区 (ME(C)-L) をそれぞれ設定した (丹下ほか, 1983)。調査区間の標高差は約 40 m で, 平均傾斜角度は 40° と急である。菖蒲沢 (A) (若齢林調査地) では, 南, 西, 北の三方に尾根が走る東向きの谷頭地形の東向き斜面の斜面上部 (SB(A)-U), 中部 (SB(A)-M), 下部 (SB(A)-L) にそれぞれ調査区を設定した (丹下, 1987)。尾根と谷部の標高差は, 最大で 28 m である。南向き斜面, 東向き斜面, 北向き斜面の平均傾斜角度は, それぞれ 36°, 41°, 42° と急である。

前沢 (C) および菖蒲沢 (A) の標高は, それぞれ 210~250 m, 280~310 m である。海岸線からの直線距離は, 前沢 (C) が約 10 km, 菖蒲沢 (A) が約 5 km である。地質はともに砂岩, 泥岩, 凝灰岩の互層からなる新第三紀層で, 前沢 (C) が黄和田泥岩層, 菖蒲沢 (A) が白岩凝灰岩層である。各調査地にちかい作業所で観測された 1982 年および 1983 年の平均気温 (午前 9 時の観測値の平均値) 及び年降水量は, 幼齢造林地調査地 (札郷作業所で観測) がそれぞれ 14.5°C, 2,400 mm, 14.1°C, 2,600 mm, 若齢林調査地 (清澄作業所で観測) がそれぞれ 15.0°C, 2,630 mm, 14.6°C, 2,890 mm である。

各調査区の立木密度, 平均樹高, 平均胸高直径などを表-5.1 に示した。第 2 章で示したように若齢林調査地の菖蒲沢 (A) は, 立木の平均樹高でみると斜面上部と斜面下部では 8 m 以上の差がみられたが, 過去 2 年間の平均年樹高成長量はともに 60 cm/yr 程度であり差がなかった。一方幼齢造林地調査地の前沢 (C) の造林木の年樹高成長量は, 斜面上部が 30 cm/yr, 斜面下部が 60 cm/yr と差があった。

(2) 水滴付着実験

牛蒡沢調査地の斜面中部の調査区 (GB-M) の造林木 (樹高 30 m, 樹齢 88 年生) を供試木とし,

表-5.1 調査区概要

Table 5.1. Outline of the study plots

調査区 Study plot	立木密度 Tree density (trees/ha)	平均樹高 Mean tree height (m)	平均直径 Mean diameter (cm)	平均生枝下高 Mean clear pole length (m)	平均生枝下直径 Mean diameter at base of crown (cm)	年平均樹高成長 Mean height growth (cm/yr)		測定日 Date measured	Stand age (yr)
						1983	1984		
ME(C)-U	3500	1.3	2.1	—	—	43	21	Dec. 1984	3
ME(C)-L	3500	2.6	2.6	—	—	74	51	Dec. 1984	3
SB(A)-U	5200	6.9	8.5	2.1	7.8	55.7	48.3	Dec. 1983	19
SB(A)-M	4900	8.9	9.2	3.7	7.8	56.6	49.0	Dec. 1983	19
SB(A)-L	2500	15.1	16.7	9.3	10.4	52.0	55.3	Dec. 1983	19

平均直径は, 前沢 C (ME(C)) では根元直径, 菖蒲沢 A (SB(A)) では胸高直径である。

Mean diameter was mean basal diameter in ME(C) study site, and mean diameter at breast height in SB(A) study site.

地上高約 26 m に位置する枝条を実験に用いた。測定は、1992 年 9 月 12 日の 12 時から 14 時にかけて行った。

5.2.2 調査項目および方法

(1) 樹液流速速度

樹液流速速度の測定は、ヒートパルス法 (MARSHALL, 1958; 森川, 1972) によった。測定部位は、1982 年 8 月は胸高位置の幹部で、1983 年および 1984 年は生枝下位置の幹部とし、幼齢造林地では樹皮下約 0.7 cm の深さ、若齢林では樹皮下約 1 cm の深さとした。1983 年以降、測定部位を生枝下高とした主な理由は、蒸散に対する樹液流速速度の変化の遅れを小さくできること、樹冠と測定部位との位置関係を樹高の異なる試料木間でもほぼ等しくできること、などである。

測定は、幼齢造林地では 1984 年 8 月 9 日～19 日、24 日～26 日に行い、若齢林では 1982 年は 8 月に、1983 年は 2 月から 12 月にかけて月 2～10 日間 (計 48 日間) 行った。幼齢造林地調査地で測定を行った 1984 年は、7 月 29 日から 8 月 20 日まで降雨がなく、土壌が例年になく乾燥した年であった。幼齢造林地調査地での測定は、8 月 20 日～22 日の降雨をはさんで行った。

それぞれの日の測定は、日の出 1～2 時間前から、日の入り数時間後の測定可能な下限値にちかい樹液流速速度 (2～3 cm/hr) になるまで、幼齢造林地では約 30 分間隔で、若齢林では約 1 時間間隔で行った。通水組織のやにづまり等の影響を軽減するために、若齢林では、センサーは 1～2 カ月おきにうめかえた。幼齢造林地では、測定期間が 1 カ月以内であったので、センサーのうめかえは行わなかった。

供試木の本数は、幼齢造林地調査地では 3 本ずつ、若齢林調査地では 1982 年 8 月および 1983 年 2 月～8 月は各調査区 3 本ずつ、9 月～12 月は各調査区 6 本ずつである。供試木にはいろいろな大きさの木が含まれるように選木した。供試木の樹高等を表-5.2 に示した。

ヒートパルスの移動速度を樹液流速速度に変換する係数は、1.39 (井上, 1977) とした。樹液流量は、樹液流速速度に成長錐を用いてもとめた辺材部面積 (通導部面積) を乗じて求めた。さらに、各測定時刻間の樹液流速速度は直線的に変化するとして、日樹液流量を求めた。

アカマツ (大櫛ほか, 1981) 等と異なりスギは、辺材部内の樹液流速速度の樹皮表面からの深さによる差が小さいことから、本研究では辺材部内の樹液流速速度は一定であるとした。また、日樹液流量は、日蒸散量と等しいとした。

(2) 葉の木部圧ポテンシャルおよび葉の水分特性

幼齢造林地では、樹液流速速度の測定期間中に、プレッシャーチャンバーによる葉の木部圧ポテンシャルの測定を行った。測定試料は、樹液流速速度測定用の供試木の近くに生育する造林木 3 本の陽樹冠の当年生葉で、測定間隔は約 2 時間とした。

葉の水分特性は、幼齢造林地調査地では 1984 年 8 月 20 日に、若齢林調査地では 1983 年 2 月～1984 年 2 月にかけて約 1 カ月おきに、各調査区の供試木の陽樹冠から採取した当年生葉を試料とした。また、幼齢造林地の造林木の補助データを得る目的で、1987 年 1 月～4 月にかけて、丸山 (A) (MR(A))、仁ノ沢 (NN)、前沢 (C) (ME(C)) の 3 調査地で、1987 年 10 月 14 日に菖蒲沢 (B) (SB(B)) で、斜面上部と下部に生育する造林木を供試木として試料を採取した。試料は実験室に持ち帰り、水切り後一晩冷暗所で吸水させた後、測定に供した。水分特性の測定は、プレッシャーチャンバーを用いた P-V 曲線法 (TYREE and HAMMEL, 1972; 丸山・森川, 1983) によった。

表-5.2 供試木概要
Table 5.2. Sample trees

調査区 Study plot	供試木 No. Sample tree No.	樹高 Height (m)	直径 Diameter (cm)	生枝下高 Clear pole length (m)	生枝下直径 Diameter at crown base (cm)	通導部面積 Sap flow area (cm ²)	測定日 Date measured
ME(C)-U	11	1.3	2.2	—	—	2.3	Dec. 1984
	12	1.2	2.0	—	—	1.8	Dec. 1984
	13	1.6	2.5	—	—	3.1	Dec. 1984
ME(C)-L	51	2.1	2.8	—	—	4.2	Dec. 1984
	52	2.0	3.0	—	—	4.9	Dec. 1984
	53	1.8	2.4	—	—	2.8	Dec. 1984
SB(A)-U	11	6.5	7.5	2.0	7.4	36.6	Dec. 1983
	12	8.2	9.5	2.0	9.1	51.7	Dec. 1983
	13	6.9	8.8	2.0	8.7	42.2	Dec. 1983
	14	4.9	5.5	2.0	5.2	21.1	Dec. 1983
	15	7.5	11.5	1.9	11.4	97.6	Dec. 1983
	16	5.7	6.8	2.5	6.5	32.8	Dec. 1983
SB(A)-M	31	12.1	13.0	4.2	10.8	83.4	Dec. 1983
	32	11.1	10.3	4.1	9.2	60.2	Dec. 1983
	33	8.4	10.9	3.0	10.2	74.5	Dec. 1983
	34	10.0	13.8	3.2	12.1	108.9	Dec. 1983
	35	4.3	3.7	2.4	3.3	8.5	Dec. 1983
	36	8.7	7.5	4.0	6.0	28.1	Dec. 1983
SB(A)-L	51	14.1	23.5	9.8	14.1	132.4	Dec. 1983
	52	14.4	13.0	9.0	7.9	49.3	Dec. 1983
	53	15.7	17.5	10.3	10.4	68.6	Dec. 1983
	54	16.7	19.9	9.0	13.7	125.6	Dec. 1983
	55	16.6	22.4	7.4	16.4	134.5	Dec. 1983
	56	12.3	12.6	8.3	6.9	37.4	Dec. 1983

直径は、前沢 C (ME(C)) では根元直径、菖蒲沢 A (SB(A)) では胸高直径である。

Diameter; Basal diameter in ME(C) study site and diameter at breast height in SB(A) study site.

(3) 環境測定

幼齡造林地調査地では、斜面上部の調査区で、デジタル照度計 (T-1 ミノルタ) で照度を、クロメル-アルメル熱電対温度計 (MODEL 2455, 横河電機) で気温を、約 15 分おきに測定した。また、各調査区について 10 cm と 30 cm の土壌深の pF 値を、テンションメータ (自作) で午前 9 時に測定した。

若齡林調査地では、斜面中部の林冠上方で、光合成有効日射量 (400~700 nm, 4-7BR 型, 石川産業), 気温 (1983 年 6 月 12 日まではバイメタル温度計, 以降は Pt100Ω をセンサーとする自記抵抗温度計, 千野製作所), 降水量 (1983 年 3 月 6 日までは貯水式雨量計, 以降は転倒マス雨量計, 大田計器), 露点温度 (1983 年 6 月 16 日以降, 塩化リチウム式露点計, MC-B10-L, 小糸工業, およびミラー冷却式露点温度計 MODEL 911, EG&G 社), 風速 (1983 年 9 月以降, 風杯式風量計, 大田計器) を測定した。斜面上部の 10, 20 cm, 斜面中部の 10, 30 cm, 斜面下部の 10, 40 cm の土壌深で、土壌の pF 値 (自記テンションメータ, および SUN-W 手巻式, サン科学) を測定した。日射量, 気温, 露点温度, 風速は、1 時間ごとの平均値を記録紙から読み取り、土壌の pF 値は午前 9 時の値を読み取った。

(4) 水滴付着実験

3本の枝条を選び、アルミ箔で光を遮断したビニル袋をかぶせただけの処理、さらに霧吹き器で葉に水滴を付着させた処理、無処理(対照)の3処理区を設定した。それぞれの枝条について、処理前と処理30分後の2回、プレッシャーチャンバー法により、葉の木部圧ポテンシャルを測定した。

5.3 結果と考察

5.3.1 若齢木の水分消費量

(1) 環境条件と樹液流速速度

樹液流速速度、日射量、気温、大気飽差および風速の日変化の一例として、1983年7月28日と12月7日の測定結果を図-5.1に示した。樹液流速速度は、日射量、気温および大気飽差の日変化と似た日変化を示した。日射量、気温と大気飽差の関係は、まず日射量の増加にともなって気温の上昇が起こった。大気の露点温度は日中大きな変化を示さないことが多く、気温の上昇にともなって大気飽差の増加が起こる。蒸散速度は大気飽差の影響をもっとも大きく受けるのであるが、1日単位では日射量、気温と大気飽差とは相互関係があるので、これら3環境要因はともに樹液流速速度と類似した日変化を示した。

その他の環境要因では、風速は1 m/sec以下のことが多く、樹液流速速度との対応はみられなかった。また、土壌水分状態(pF値)は、最も土壌が乾燥した1983年5月28日で、深さ10 cmの土壌のpF値が斜面上部が2.65、斜面中部が2.20、斜面下部が2.15であったが、各調査区間で、樹液流速速度の日変化パターンに違いがみられなかった。

樹液流速速度に対して大きな影響を及ぼす要因として降雨があり、降雨によって葉に水滴が付着すると急激に樹液流速速度が低下し、1~2時間後には測定限界以下の樹液流速速度になる(丹下, 1987)。これは、図-5.1に示した7月28日の日没後の樹液流速速度の変化と似ていた。日射量の減少とともに大気飽差も減少し、日没後の大気

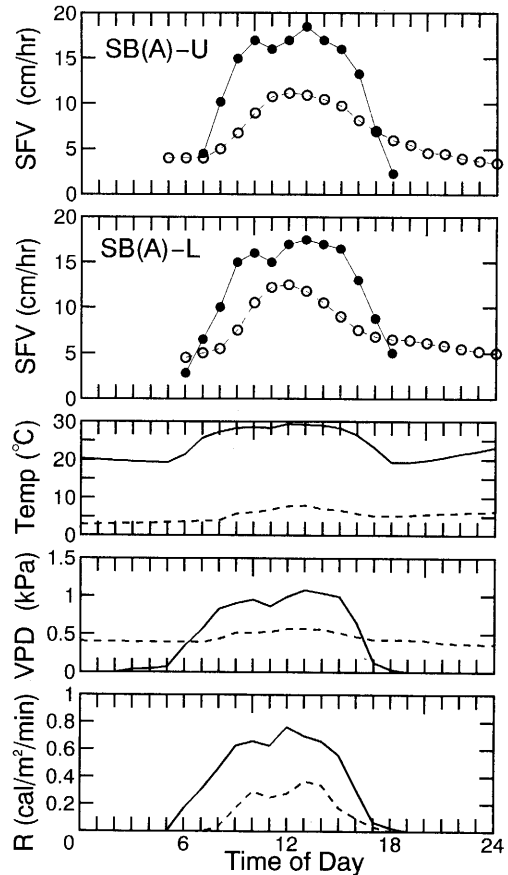


図-5.1 夏季および冬季における若齢木の樹液流速速度の日変化。

Fig. 5.1. Daily fluctuations in sap flow velocity of the sample trees in the young stand study site in summer and in winter.

樹液流速速度は、生枝下高の幹部で測定した。
 SFV; 樹液流速速度, Temp; 気温, VPD; 水蒸気圧飽差, R; 日射量
 ●, —; 1983年7月28日, ○, ---; 1983年12月7日。
 Sap flow velocity was measured at the stem of the crown base.
 SFV; Sap flow velocity, T; Air temperature, VPD; Vapour pressure deficit, R; Radiation intensity
 ●, —; 28 Jul. 1983, ○, ---; 7 Dec. 1983.

表-5.3 水滴の付着が葉の水分状態（木部圧ポテンシャル）にあたる影響

Table 5.3. Influence of wetness on the water potential of leaves

処理 Treatment	葉の木部圧ポテンシャル (MPa) Xylem pressure potential (MPa)	
	処理前 Before treatment	処理開始 30 分後 30 min after treatment
A	-1.60	-1.52
B	-1.56	-1.41
C	-1.61	-1.31

測定日; 1992年9月22日

時刻; 12時~12時30分

処理; A: 無処理

B: 遮光用のアルミ фольで覆ったビニル袋をかぶせた

C: 葉に水滴を付着させた後, 処理Bと同様な処理を行った

Date; 22 September, 1992

Time; from 12:00 to 12:30

Treatment A: No treatment

B: Covered with a plastic bag cut off sunshine by aluminum foil

C: Covered with the same plastic bag as treatment B after sample leaves wetted

飽差が0になり葉に結露がみられる7月は、樹液流速度も日没後短時間で測定限界以下の速度になるのに対して、日没後も大気飽差が0にならない12月は、日没後の樹液流速度の低下も緩やかで、夜中になっても樹液流速度が測定限界以下にならなかった。

葉に水滴が付着することの効果을明らかにするために、牛蒡沢調査地で行った実験の結果を表-5.3に示した。葉にアルミ箔で覆ったビニル袋をかぶせて蒸散を抑えた枝条では、30分間で葉の木部圧ポテンシャルが0.15 MPa上昇したのに対して、さらに葉に水滴を付着させた場合には、同様に30分間で0.30 MPa上昇した。この結果も、葉表面への水滴の付着が、葉の水欠差の解消に有効であることを示している。

造林木の水分状態に影響を及ぼす要因として、土壤の水分状態のほかに大気飽差がある。大気飽差は、日中の蒸散速度だけではなく、日没後の樹体の水分状態にも影響している。つまり、降雨があった日や夜間の大気飽差が0になる日のように葉面に水滴がつくような場合には、樹液流速度の顕著な低下がみられ、一方夜間でも大気飽差が0にならない場合には、日没後に気孔が閉鎖し、葉からの蒸散が抑制される状況下でも、樹液流速度の低下は緩やかであった。樹液流速度の低下は、葉での水欠差の解消を意味することから、葉面に水滴が付着しない場合には日中に生じた水欠差が解消されるにはかなりの時間が必要であり、葉面に水滴が付着した場合には、日中に生じた水欠差は比較的短時間のうちに解消されることを示している。これは、スギがヒノキやマツにくらべてクチクラ蒸散速度が大きく、気孔が閉じていても水分を失いやすい性質を持っていること（佐藤, 1956）も原因のひとつとして考えられた。

葉への水分供給源として最も大きいのは、土壤からの水分供給である。量的には少ないが、樹木が葉面に付着した水分を吸収することは、*Pinus echinata* や *Pinus coulteri* で知られており、乾燥地に生育する樹木にとっての水分供給源としては重要なものとされている（CHANEY, 1981）。また、スギは根から葉までの通導抵抗が大きく、葉に水欠差が生じやすい樹種とされ（松本ほか、

1992), 樹高が高くなると重力に逆らって水を樹冠まで引き上げるためにより大きな水ポテンシャルの低下が必要であり, 樹高約 30 m の 90 年生スギ造林木では, 一日のうちで最も水ストレスが解消される夜明け前でも $-0.5 \sim -0.6$ MPa の水ポテンシャルが葉にかかっていた (則定・丹下, 未発表)。このことは, たとえば葉の木部圧ポテンシャルが -0.8 MPa であっても, 実際に土壌から水を引っ張るポテンシャルは $-0.3 \sim -0.2$ MPa となり, 個体サイズの大きい造林木では葉に生じた水ストレスを土壌からの水分供給で解消するのに時間がかかることを示唆している。したがって, 根から樹冠への水分供給を補うものとしての葉面からの水分吸収の存在も考えられる。水ストレスの樹体への影響は, 光合成量の減少だけではなく, 葉量増加の抑制, 細胞の伸長抑制や成長物質合成の抑制がおり, 直接的にまたは間接的に成長量を減少させる (BOYER, 1970; SCHULTE and MARSHALL, 1983; TESKEY *et al.*, 1986)。とくにスギは, 霧のかかりやすい地域で成長がよいとされ, スギの成長にとっては, 土壌への水の供給源としての霧の効果よりも, 蒸散作用を抑えることなどによる水ストレスの早期解消の効果が大きいと考えられる。

(2) 単木あたりおよび単位面積あたり日蒸散量

日積算日射量と日蒸散量との対応関係の季節変化を図-5.2 に示した。日積算日射量の範囲が季節的に変化するほどには, 日蒸散量は変化しなかった。11 月の日積算日射量の最高値は, 9 月の最高値の約 1/2 であるが, 各供試木とも両月の日蒸散量の最高値には大差なかった。図-5.1 と同様に, 日中の蒸散速度は, 11 月に比べて 7 月の値の方がかなり大きかった。しかし, 夜間の値を比べると逆に, 11 月の方が大きかった。これは, 先に述べたように本調査地は 11 月は夜間の大気飽差が 0 にならず, 夏期のように夜間に露によって葉がぬれることがないことが影響したと考えられる。日蒸散量は日積算日射量の絶対値よりもそれぞれの季節での相対値, つまりそれぞれの季節での快晴日の日積算日射量に対する相対値に対応して変化する傾向がみとめられた。

個体当りの葉量とよい相関を示す生枝下直径と樹冠長の積 (DB・CL) をパラメータとして, 各測定日について求めた回帰式を各調査区の全個体にあてはめて, 調査区あたりの日蒸散量を推定した結果, 各調査区の日蒸散量の範囲は, 斜面上部が $0.6 \sim 3.9$, 斜面中部が $0.7 \sim 4.0$, 斜面下部が $0.5 \sim 3.3$ mm/day であった (丹下, 1987)。なおこれらの値には, 一日中を通してヒートパルス法の測定限界以下の樹液流速速度であるような雨天の日の測定値 (ほぼ 0 mm/day) を含めていない。晴天日の日蒸散量は, 平均値は 2.6 (斜面下部) \sim 3.2 (斜面中部) mm の範囲にあり, い

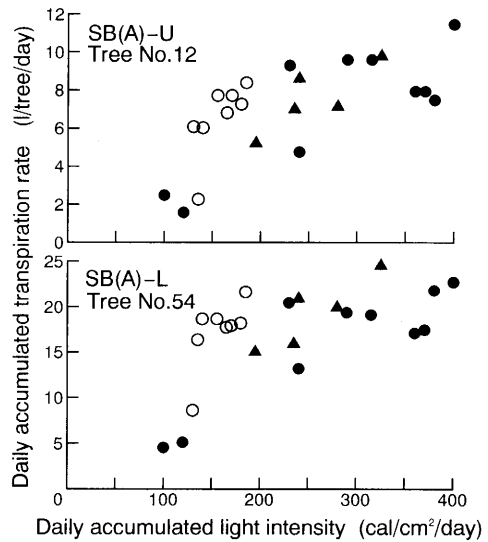


図-5.2 日積算日射量と若齢木の日蒸散量の季節変化。

Fig. 5.2. Seasonal change in daily accumulated transpiration rate of the sample trees in the young stand study site in relation to the daily accumulated radiation intensity.

- ; 5月, ▲; 9月, ○; 11月.
- ; May, ▲; Sep., ○; Nov.

ずれの調査区ともこれまでに報告された日蒸散量、夏期で4.8 mm/day (佐藤, 1958), 冬期で2~3 mm/day (井上, 1977) と近い値であった。

樹液流速から算出した調査区あたりの日蒸散量は、調査区によって約20%の差がみられたが、晴天日の日蒸散量を調査区の葉量で割って求めた単位葉量あたりの日蒸散量は、いずれの調査区も約1.0 g H₂O/gdw/day であり、斜面上の位置の違いによる差がなかった(丹下, 1987)。単位葉量あたりの水分消費量が斜面上の位置の違いによって明らかな差がみられなかったことは、蒸散速度は主として大気飽差の影響を強く受けていて、気孔閉鎖が斜面上部の調査区の供試木でも特異的には起こっていないことを示している。したがって、本調査地の若齢林では、造林木の水分生理状態としては斜面上の位置による差が小さいと判断される。この理由としては、蒸散がない場合に葉にかかる水ポテンシャルとしては、土壌水の水ポテンシャルと葉の地上高に比例してかかる重力ポテンシャルとがあり、斜面下部の造林木は斜面上部の造林木に比べて樹高が高いために、樹冠部の葉にはより大きな重力ポテンシャルがかかっている。つまり、樹高は低いが乾燥地形にあるために土壌水の水ポテンシャルが低い斜面上部と、湿潤地形にあるため土壌水の水ポテンシャルは低くなりにくいが高いために重力ポテンシャルが大きい斜面下部とで、葉にかかる水ポテンシャルの差が小さいことを示している。

5.3.2 幼齢造林木の水分消費量と土壌水分状態

(1) 降雨前後の環境条件

降雨前後3日間の測定日における日射量および気温の日変化を図-5.3に示した。最高気温は、降雨前の32°C程度に対し、降雨後は26~30°Cと多少低かった。本調査地では、3週間ちかく降雨がなかったが、降雨前後とも夜明け前には霧が発生し、朝方直射日光があたるまで葉はぬれていた。降雨前の土壌のpF値は、斜面上部の土壌深10 cmと30 cm、斜面下部の土壌深10 cmでpF 3以上であり、テンションメータの測定限界を越えていた(表-5.4)。斜面下部の土壌深30 cmはpF 2.8であった。降雨後の土壌のpF値は、斜面上部の土壌深10 cmと30 cmが2.7~2.9、斜面下部の土壌深10 cmが2.2~2.6、30 cmが1.8~2.0であった。斜面上部に比べて斜面下部での土壌水分状態の改善が著しかった。これは、乾性土壌では発水性を示すことがあることや、凸型地形にある斜面上部では雨水の地中への浸透が起りにくいことが影響していると思われる。

(2) 樹液流速および木部圧ポテンシャル

降雨前後それぞれ3日間の樹液流速および木部圧ポテンシャルの日変化を図-5.3に示した。ここで示した樹液流速および木部圧ポテンシャルの値は、3本の供試木の平均値である。

表-5.4 幼齢造林地の降雨前後の土壌pF値の変化

Table 5.4. Change in pF value of soil in the young plantation study site before and after the rain on 20 August 1984

調査区 Plot	土壌深 Soil depth (cm)	pF 値 pF value					
		17 Aug. 1984	18	19	24	25	26
ME(C)-U	10	>3.0	>3.0	>3.0	2.7	2.8	2.9
	30	>3.0	>3.0	>3.0	2.7	2.7	2.8
ME(C)-L	10	>3.0	>3.0	>3.0	2.2	2.4	2.6
	30	2.7	2.8	2.8	1.8	1.9	2.0

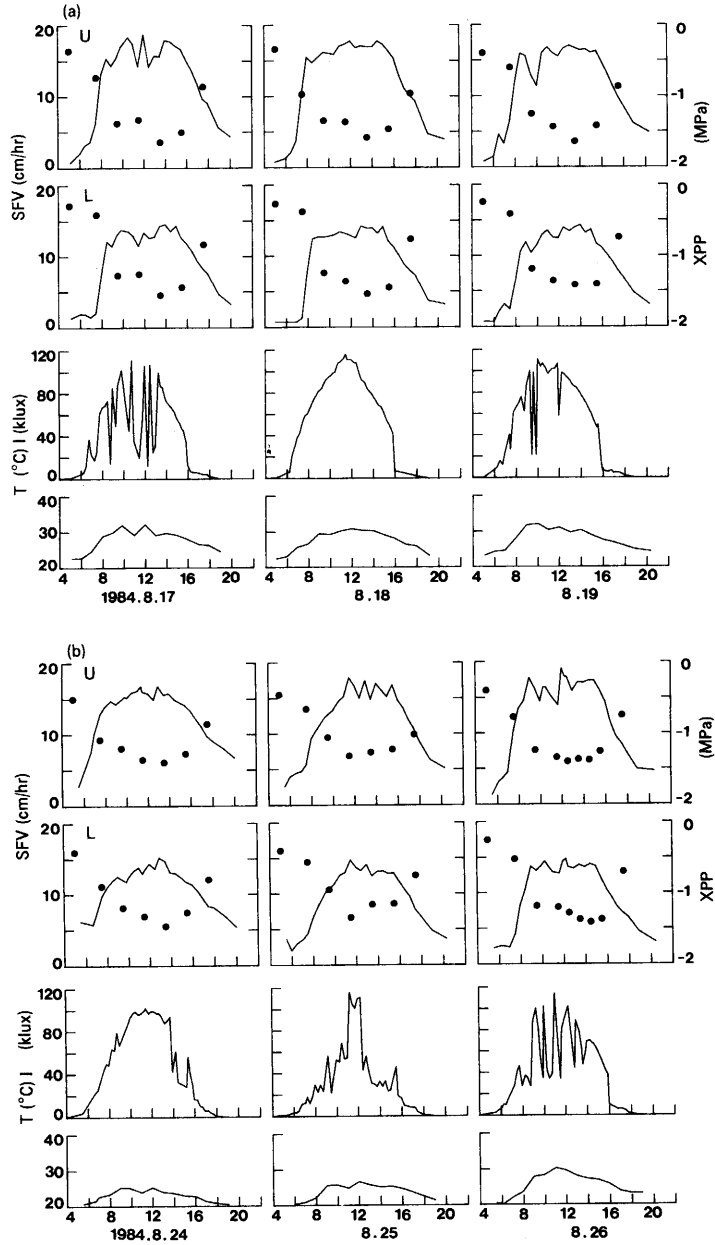


図-5.3 幼齢造林地調査地（前沢(C)）の供試木の樹液流速度および葉の木部圧ポテンシャルの日変化
 ((a): 降雨前, (b): 降雨後).

Fig. 5.3. Daily fluctuations in sap flow velocity and xylem pressure potential of sample trees in the young plantation study site of ME(C) (a) before and (b) after the rainfall.

SFV; 樹液流速度, T; 気温, I; 照度, ●; 木部圧ポテンシャル.

SFV; Sap flow velocity, T; Air temperature, I; Illumination, ●; Xylem water potential.

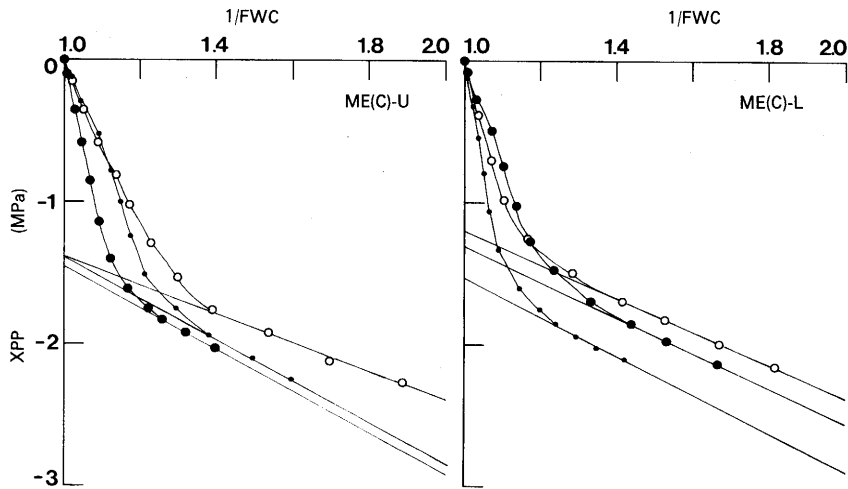


図-5.4 幼齢造林木の葉の水分特性.

Fig. 5.4. Water relations of the sample trees in the study site, ME(C).

XPP; 木部圧ポテンシャル, FWC; 含水率, ●; 供試木 No. 11, No. 51, ○; 供試木 No. 12, No. 52, ■; 供試木 No. 13, No. 53.

XPP; Xylem pressure potential, FWC; Free water content, ●; sample tree No. 11 and No. 51, ○; sample tree No. 12 and No. 52, ■; sample tree No. 13 and No. 53.

土壌の水分状態を反映するといわれる夜明け前の木部圧ポテンシャルは、斜面上部の降雨前の3日間の平均が -0.4 MPa、降雨後の3日間の平均が -0.5 MPa、斜面下部の降雨前の平均が -0.3 MPa、降雨後の平均が -0.3 MPaであった。斜面下部に比べて斜面上部は夜明け前の木部圧ポテンシャルが 0.1 MPa低いが、土壌の水分状態が改善された降雨後に夜明け前の木部圧ポテンシャルの上昇はみられなかった。これは、夜間の風速や大気飽差等、葉からの蒸散速度の大小に影響をあたえる気象要因が、降雨前後で異なっていたためと推測される。日中の木部圧ポテンシャルの最低値は、斜面上部の降雨前が -1.7 MPa、降雨後が -1.5 MPaであり、斜面下部の降雨前が -1.6 MPa、降雨後が -1.5 MPaであった。降雨前は、斜面上部の方が -0.1 MPa低かったが、降雨後は差がなくなった。降雨前の8月20日に採取した当年生葉でしらべた膨圧が0となる時の木部圧ポテンシャル(Ψ_w^{up})は、3個体の平均で斜面上部が -1.83 、斜面下部が -1.75 MPaであり(図-5.4)、斜面上部の個体の方が 0.08 MPa低かった。また、飽水時の浸透ポテンシャル(Ψ_s^{sat})は、斜面上部が -1.41 、斜面下部が -1.35 MPaであり、斜面上部の個体で細胞内容質濃度が高かった。これらの結果は、斜面上部の個体で乾燥条件への適応が起こっていることを示しており(TURNER and BEGG, 1981; O'NEILL, 1983a, 1983b; Doi *et al.*, 1986; 丸山・森川, 1986)、斜面上部と下部の供試木での Ψ_w^{up} や Ψ_s^{sat} の差は、両調査区での夜明け前の木部圧ポテンシャルの差にほぼ等しかった。

樹液流速度の最高値は、斜面上部が降雨前後とも 18 cm/hr、斜面下部が降雨前後とも 14 cm/hrであり、土壌水分条件が異なる降雨前後で差がなかった。また降雨前後とも、夜明け前の樹液流速度は、測定限界以下(2 cm/hr)であった。日没後の樹液流速度の低下は、降雨前後ともいずれの調査区においても緩やかであった。日没後約2時間を経過した20時頃の樹液流速度は、

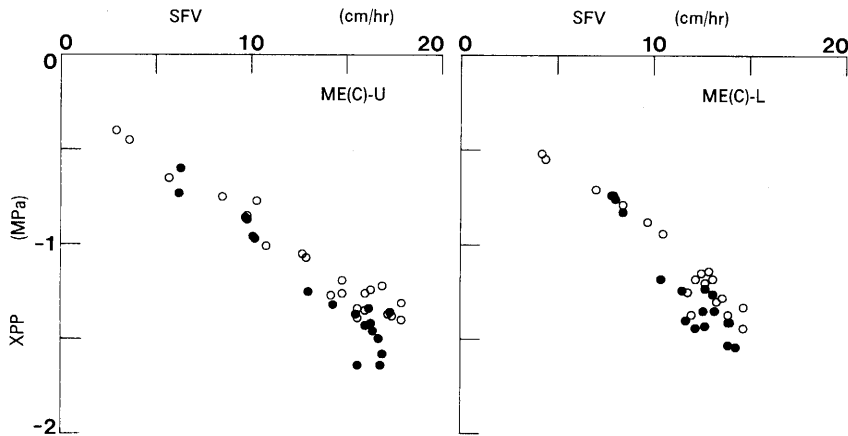


図-5.5 降雨前後での幼齢造林木の樹液流速と葉の木部圧ポテンシャルの対応。

Fig. 5.5. Relationship between the sap flow velocity and the xylem pressure potential of the sample trees in the study site of ME(C), before and after the rainfall.

SFV; 樹液流速, XPP; 木部圧ポテンシャル

●; 8月17日~19日(降雨前), ○; 8月24日~26日(降雨後)。

SFV; Sap flow velocity, XPP; Xylem pressure potential

●; before the rain fall, from 17 to 19, ○; after the rain fall, from 24 to 26 in August.

斜面上部が約 5 cm/hr, 斜面下部が約 3 cm/hr で斜面上部の方が大きかったが, 降雨前後での樹液流速の差はみられなかった。

図-5.5 に, 葉の木部圧ポテンシャルと樹液流速の対応を示した。降雨後に比べて降雨前は, 同じ樹液流速に対応する葉の木部圧ポテンシャルが低く, 葉により大きい水ポテンシャルがかかっていた。この傾向は, 斜面上部の供試木の方が顕著であった。

ここで木部圧ポテンシャルの絶対値を Ψ_w , 樹液流量を SF ($\text{cm}^3\text{H}_2\text{O}/\text{tree}/\text{hr}$) とすると Ψ_w と SF の関係は

$$\Psi_w - \Psi_{s+h} = R \cdot \text{SF}$$

$$\Psi_w = R \cdot \text{SF} + \Psi_{s+h}$$

で表される。 Ψ_{s+h} は土壌の水ポテンシャルの絶対値と水を重力等にさからって葉まで引き上げるのに必要なポテンシャルの和, 定数 R は, 土壌から根, 幹, 枝を通して葉に流れる水の通導抵抗である。葉の木部圧ポテンシャルの低下と樹液流速の上昇との間には時間差があることから, 値が安定している日中の木部圧ポテンシャルと樹液流速から通導抵抗 (R) を求めた。得られた通導抵抗は降雨前後で差がなく, 斜面上部が 0.029, 斜面下部が 0.023 $\text{MPa} \cdot \text{hr}/\text{cm}^3$ であり, 斜面上部の個体の方が通導抵抗が大きかった。斜面上部, 下部ともに降雨前後で通導抵抗に差がなかったことは, 樹体内での通導抵抗や土壌と根の接触状態に大きな変化がなく, 降雨前後でみられた木部圧ポテンシャルと樹液流速との対応の違いは土壌水分状態の差であったことを示している。重力や通導抵抗にさからって水を引き上げるのに必要なポテンシャル勾配を 0.02 MPa/m (森川・丸山, 1987) として, グラフの Y 切片から推定した土壌の水ポテンシャルを pF 値で示すと, 前沢 (C) 斜面上部の降雨前が 3.5 (-0.29 MPa), 降雨後が 3.1 (-0.13 MPa), 斜面下

表-5.5 幼齡造林地の降雨前後の日蒸散量の変化

Table 5.5. Change in the daily accumulated transpiration rates of the sample trees in the young plantation study site before and after the rain

調査区 Plot	日蒸散量 Daily accumulated transpiration rate (l/tree/day)					
	17 Aug. 1984	18	19	24	25	26
	ME(C)-U	0.70	0.71	0.68	0.73	0.68
ME(C)-L	0.82	0.80	0.79	0.91	0.81	0.82

部の降雨前が 3.2 (−0.15 MPa), 降雨後が 2.0 (−0.01 MPa) となった。この値は、テンションメータで測定した 10 cm 深の pF 値にちかい値である。

樹液流速速度に通導部面積(辺材部面積)を乗じてもとめた供試木の平均日蒸散量を表-5.5 に示した。日蒸散量は、斜面上部が 0.7 l/tree/day, 斜面下部が 0.8 l/tree/day 前後であり、降雨前後の違いが斜面上部でも下部でもみられなかった。実際の造林地で観測される土壤水分状態としては、最も乾燥した状態にあった斜面上部の降雨前でさえも、樹液流速速度や日蒸散量(日樹液移動量)に降雨後と差がみられず、土壤水分状態の影響はみられなかった。

土壤が乾燥すると同じ樹液流速速度に対応する葉の木部圧ポテンシャルの値が低くなり、降雨前後で 0.1~0.2 MPa の差がみられた。また、葉の水分特性の面では、斜面上部の個体には、斜面下部の個体と比べて乾燥に対する適応がみられ、斜面上部と下部における立地環境の違いは、葉の水分特性に反映していた。これは、乾燥に対応して葉の水分状態を一定に保持しようとする適応作用が働いていることを示しており、その結果、土壤が乾燥傾向にある斜面上部に生育する造林木でも下部に生育する造林木と変わらない気孔開度や蒸散速度を維持できると考えられる。

5.3.3 葉の水分特性

葉が膨圧を失うときの水ポテンシャル(Ψ_w^{up})および飽水させたときの浸透圧ポテンシャル(Ψ_s^{sat})の季節変化を図-5.6 に、相対含水率と葉の膨圧の関係を図-5.7 にそれぞれ示した。葉の水ポテンシャル(Ψ_w)は浸透ポテンシャル(Ψ_s), 圧ポテンシャル(Ψ_p), マトリックスポテンシャル(Ψ_m), 重力ポテンシャル(Ψ_g)の和,

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

によって表される。P-V 曲線法による測定の場合には、マトリックスポテンシャルと重力ポテンシャルは非常に小さいので

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

と近似できる。したがって、飽水させたときの葉の膨圧(圧ポテンシャル)は、水ポテンシャル(Ψ_w)が 0 のときの浸透ポテンシャル、つまり図-5.6 に示した飽水させたときの浸透ポテンシャルの絶対値(− Ψ_s^{sat})に等しい値である。図-5.7 では、飽水させたときの膨圧を 1 としたときの相対値で表した。

若齢林調査地の菖蒲沢(A)(SB(A))の Ψ_w^{up} および Ψ_s^{sat} の季節変化では1983年1月~4月にかけては多少差がみられるが、それ以降の測定日については、生育場所による差は明らかでなかった。また、相対含水率の低下にともなう膨圧の減少に関しても、肥大成長開始時にあたる4月の測定日には、多少の違いがみられるが、それ以外の測定日については、両者の関係は、斜面

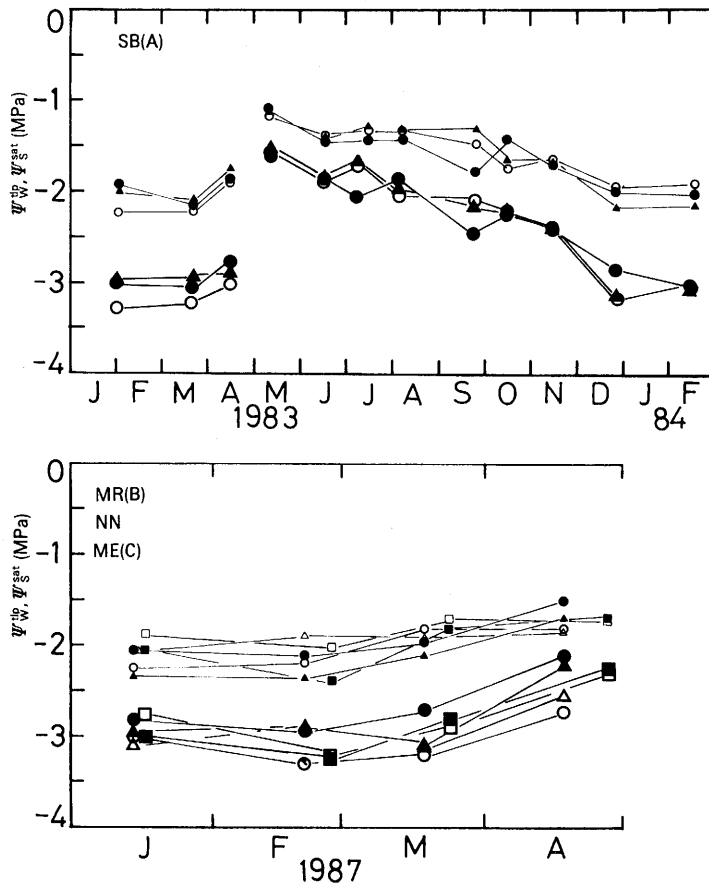


図-5.6 葉の水分特性の季節変化。

Fig. 5.6. Seasonal change in the water relations.

Ψ_w^{tip} ; 膨圧を失う時の水ポテンシャル, Ψ_s^{sat} ; 飽水時の浸透圧ポテンシャル
 上図: ○; 菖蒲沢(A)斜面上部, ▲; 菖蒲沢(A)斜面中部, ●; 菖蒲沢(A)斜面下部
 下図: ○; 丸山(B)斜面上部, ●; 丸山(B)斜面下部, △; 仁ノ沢斜面上部, ▲; 仁ノ沢斜面下部
 □; 前沢(C)斜面上部, ■; 前沢(C)斜面下部
 大きいシンボルは Ψ_w^{tip} を, 小さいシンボルは Ψ_s^{sat} を表す。
 Ψ_w^{tip} ; Water potential at turgor loss, Ψ_s^{sat} ; Osmotic potential at water saturated
 In the upper figure, ○; SB(A)-U, ▲; SB(A)-M, ●; SB(A)-L
 In the lower figure, ○; MR(B)-U, ●; MR(B)-L, △; NN-U, ▲; NN-L, □; ME(C)-U, ■; ME(C)-L
 Large symbols represented Ψ_w^{tip} and small ones represented Ψ_s^{sat} .

上の位置によらずほぼ一致しており, 斜面上部に生育する個体がとくに乾燥適応を示しているとは判断できなかった。これらの葉の水分特性が, それぞれの葉にかかっている水ストレスの大きさによって決まるとすると, これらの結果は, 若齢林調査地の場合, 斜面上部に生育する個体の葉と斜面下部に生育する個体の葉にかかっている水ストレスに差がないことを示している。これは先に述べたように, 土壌の水分状態と重力にさからって樹冠まで水を引き上げるのに必要なポテンシャルとの和で示される, 葉に恒常的にかかっている水ポテンシャルが変わらないことを示

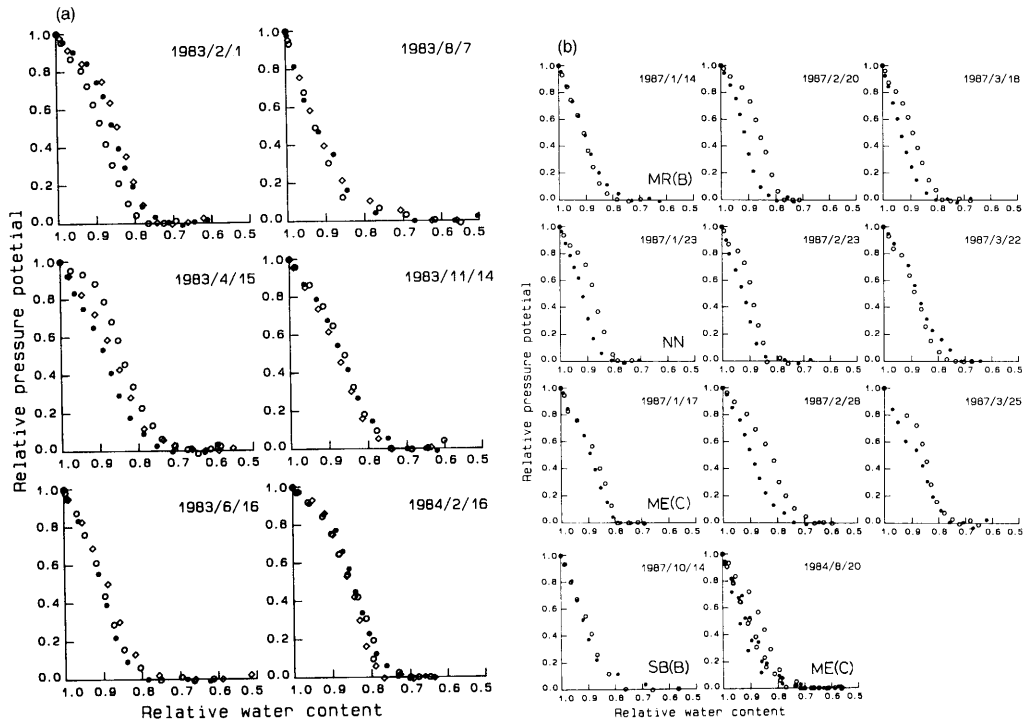


図-5.7 相対含水率の低下にともなう膨圧の変化 ((a): 菖蒲沢 (A), (b): 丸山 (B), 仁ノ沢, 前沢 (C)).

Fig. 5.7. Relationship between relative water content and pressure potential in the sample trees in the younger stand study site of (a) SB(A) and (b) MR(B), NN and ME(C).

○; 斜面上部, ◇; 斜面中部, ●; 斜面下部.

○; Study plot near a ridge, ◇; on middle part of a slope, ●; near a bottom.

している。言い換えると、それぞれの生育地の土壤水分状態に応じて葉が同じ様な水分生理状態になるような個体サイズ（樹高）になっていることを示している。

一方、幼齡造林地調査地 (MR(B), NN, ME(C)) では、図-5.6 に示したように降雨が少ない冬期や図-5.4 に示したように無降雨期間が長い夏期のように土壤の水分状態に斜面上部と下部とでの差が大きい場合には、斜面上部の位置によって Ψ_w^{up} や相対含水率と膨圧との関係などの葉の水分特性に明瞭な差がみられた。これは、斜面上部の造林木の葉が、斜面下部の造林木に比べて乾燥に対して膨圧を維持しやすい性質になっていることを示している。幼齡造林木の場合は樹高が低く、斜面上部と下部とでの樹高差が小さく、葉に恒常的にかかるかかる水ポテンシャルの大小は、土壤の水分状態によるところが大きいために、立地環境の違いがそのまま葉の水分特性に反映されやすいものと考えられる。

第6章 総合考察

第1章から第5章の結果をもとに、造林地における造林木の成長と環境要因との関係について考察した。

6.1 植栽当年のスギ造林木の成長を規定する環境要因

植栽当年の造林木の光合成速度の日変化は、日射量が小さい曇りの日には、日射量の変化に対応した日変化を示したが、日射量が増加するにしたがって明確な日中低下を示すようになった。このような日変化は、土壌が乾燥しやすい斜面上部に植栽された造林木でも、土壌が湿っている斜面下部に植栽された造林木でも同様にみられた。晴天日の日中にみられた光合成速度の低下は、水蒸気拡散コンダクタンスの減少と対応しており、水蒸気拡散コンダクタンスは、水蒸気圧飽差が0.5 kPa以上では、蒸散速度がほぼ一定であるために水蒸気圧飽差に反比例して減少した。水蒸気拡散コンダクタンスの減少は気孔の閉鎖、つまり葉の水ポテンシャルの低下を示すことから、水蒸気圧飽差が0.5 kPa以上では木部通導部の収縮等による通導抵抗の増加が起きていると判断される。

以上の結果から、植栽当年の造林木は、苗畑からの掘りとり、林地への植栽によって根系が傷つけられるため、乾燥しやすい斜面上部に限らず、土壌水分状態が良好な斜面下部においてさえも、根から葉への給水量が少ないために、大気の水蒸気圧飽差が大きい場合には、気孔の開度を維持できないものと判断した。このような吸水量の不足は、地上部の成長が停止する9月まで続いており、植栽当年の成長は、大気の水蒸気圧飽差など気象条件の影響を強く受けると判断された。また、斜面上部と下部とで成長量や乾燥害による枯死率等に差が生じるとすると、これは両者の土壌水分状態の差よりも露出度等の地形要因による直射日光に照らされる時間の違い等による水ストレスの受け方の違いが影響していると思われる。また、植栽当年の造林木は、苗畑では富栄養状態で生育していたために樹体内の養分量が豊富であること、植栽当年の成長量が小さいことから乾物生産のために多量の養分量を必要としないことから、生育地の土壌養分状態が樹体の栄養状態にあたえる影響は小さく、したがって成長量へあたえる影響も小さいものと思われる。

以上の結果は、樹幹解析でえられているように植栽当年の成長量が植栽地の立地条件によらず小さいことと対応する。

6.2 スギ幼齢造林木の成長を規定する環境要因

植栽後2年目以降の造林木では、水ポテンシャルの低下に対して膨圧を維持しにくい開葉直後の葉以外では水蒸気拡散コンダクタンスの減少による光合成速度の低下が起これにくくなっていた。植栽当年の水ストレスがかかった状態では葉の展開が抑制され、また地上部の成長停止後も根系の成長が続くために葉量と根量とのバランスがとれ、単位葉量あたりの給水量が増加することを示している。また、大気の水蒸気圧飽差の増加にともなって蒸散速度も増加し、植栽当年の造林木に比べて気孔開度の減少もゆるやかであり、根系による水分吸収量の不足による樹体の水欠差は起これにくくなっている。このことは、土壌が非常に乾燥した夏季に、4年生造林地で測定した樹液流速度が、降雨の前後で差がなかったことから、葉へ供給される水分量は、通常みられるような土壌の乾燥状態では土壌水分状態の影響が小さいものといえる。これは、斜面上部の乾燥地形に生育する造林木では葉の展開率や葉量が少なく、樹高成長が抑えられていることによって、それぞれの生育地の土壌水分条件に応じた個体サイズになってきているためであろう。最も乾燥した時の4年生造林地の斜面上部と下部での土壌水分の水ポテンシャル差は約0.1 MPaであり、斜面上部と下部の造林木での葉の水ポテンシャルの差もこの土壌水分の水ポテン

シャルの差と同じであった。また本調査地は年降水量が2,000 mmを越え、降雨間隔もあまり長くないことから造林地で通常観測される深さ10 cmの土壤のpF値は、斜面上部が2.2~2.7(-0.02~-0.05 MPa)程度、斜面下部が1.8~2.3(-0.02~0.01 MPa)程度である。斜面上部と下部とのこの程度の土壤の水ポテンシャルの差であっても、葉の展開は影響を受けるのであろう。

この時期の造林木の樹高成長は、葉中の窒素濃度と相関がみられた。リンやカリウムなどの要素が欠乏していない場合、葉中の窒素濃度が高まると葉の光合成能力も高まることが知られており、本調査地でも、葉中の窒素濃度が高い斜面下部の調査区や丸山(B)斜面上部で光合成能力が高い傾向がみられた。これは、造林木の成長は、光合成量の大小が影響し、光合成量の大小には葉の光合成能力の大小の影響が大きいことを示している。

葉の栄養状態は、土壤の化学性の影響を強く受け、とくに養分の可給性は土壤pHの影響を受けるため、土壤pHの葉の栄養状態への影響は大きいと考えられる。本調査地でも、調査地によって土壤pHが異なる斜面上部の調査区では、土壤pHが6以上と中性にちかい丸山(B)斜面上部で、葉中の窒素濃度が高く光合成能力も高かった。

幼齢造林地の土壤の化学性は、皆伐-裸地化による影響を受けている。土壤化学性の変化は斜面下部よりも上部で顕著であり、土壤酸性が強まる方向に変化した。土壤の酸性化は、窒素やリン酸などの土壤養分の可給性を低下させる。したがって、斜面上部では、皆伐前の土壤pHが中性にちかい場合には、多少土壤pHが低下しても土壤養分の可給性の低下は小さいが、皆伐前の土壤pHが5前後と低い場合には、土壤pHの低下による窒素やリン酸などの養分の可給性の低下が顕著になる。したがって、土壤pHの低い斜面上部では、皆伐によって生じた土壤化学性劣化が回復するまで、造林木にとっては養分欠乏になりやすい状態が続くものと思われる。

当年生葉の光合成能力の最高値は土壤の肥沃度の影響を強く受けるが、その季節変化と葉齢の進行にともなう変化には、生育地の地形条件の影響が認められた。光合成能力の季節変化では、斜面下部に生育している造林木に比べて、斜面上部に生育している造林木では、秋から冬にかけての光合成能力の低下が大きい傾向がみられた。この光合成能力の変化は、クロロフィル濃度の変化と対応している。このことは、露出度が大きい斜面上部では、斜面下部に比べて太陽高度が低くなった時の直射光を受ける時間の減少が小さく、紫外線による葉中のクロロフィルの破壊が起りやすいことを示している。したがって、秋から冬にかけての光合成生産の減少は、斜面上部の造林木の方が斜面下部の造林木よりも相対的に大きいことが推測される。

葉齢の進行にともなう光合成能力の変化では、当年生葉の光合成能力は、土壤pHが中性にちかい調査区で高く、土壤pHが低い調査区で低く、土壤の養分状態の影響を強く受けていた。しかし、いずれの調査地においても、1年生葉、2年生葉の光合成能力の夏季の最高値は、斜面上部の供試木ではそれぞれ25, 13 nmolCO₂/gdw/s 前後、斜面下部の供試木ではそれぞれ44, 25 nmolCO₂/gdw/s 前後の値になった。また、斜面上部の1年生葉は、夏期以降、クロロフィル濃度が増加しても光合成能力の増加がみられず、光合成機能に障害が生じていると推測された。このことは、1年生葉、2年生葉の光合成能力は、土壤の栄養状態よりも地形条件、とくに冬期に直射日光や寒風等にさらされる度合いを表す露出度の影響を強く受けることを示している。

葉分析と樹高成長を比較した結果、葉中の窒素濃度が同じ場合に当年生葉の光合成能力が同じと考え、斜面上部の造林木では、当年生葉の光合成能力が同じ場合に斜面下部の造林木にくらべて成長が劣る傾向がみられている。この成長差の原因としては、光合成能力の測定結果から

は、秋から冬にかけての当年生葉の光合成生産量と3月下旬から当年生葉が光合成生産の主体となる6月下旬までの間の1年生葉の光合成生産量の差が、また、土壤水分状態からは、葉量の減少と肥大成長に比べての樹高成長の抑制があげられる。自然状態での光合成速度の測定結果や樹幹解析木での単位葉量あたりの乾物生産量から判断して、水ストレスによって生じる気孔閉鎖による光合成量の減少そのものは、小さいようである。

以上のように、幼齡造林木は、第一に土壤水分状態の影響によって葉量が規制されるため、通常は光合成速度が低下するほどの水ストレスが葉に生じにくくなっている。したがって、単位葉量あたりの乾物生産量は、土壤養分状態の影響を強く受ける葉の光合成能力に対応すると考えられる。単木あたりの乾物生産量が大きいほど年樹高成長量も大きくなり、乾燥土壤条件では、湿潤な土壤条件下に比べて何%かの樹高成長量の減少が生じるものと推測される。したがって、同じ栄養条件の場合に乾燥地形にある斜面上部の供試木で、多少の樹高成長量の減少がみられるが、この時期の造林木の成長は、葉中の窒素濃度が高いほど年樹高成長量が大きくなるなど、おもに土壤の化学性の良否と対応すると考えられる。

6.3 若齡期のスギ造林木の成長を規定する環境要因

若齡木や老齡木の樹幹解析結果から、樹高成長がすでに頭打ちになっている調査区（後沢斜面上部、牛蒡沢斜面上部(2)、斜面中部等）や幼齡期よりもかえって樹高成長量が増加した調査区（菖蒲沢斜面上部）など、この時期の成長は、調査区によってかなり異なる。樹高成長が頭打ちになった調査区は、土層が60 cm以下と薄く、20年生の造林木の樹高が10 mを越える樹高成長を示す調査区であり、成長がよいために土層の厚さが早い時期に成長の制限要因になったと考えられる。一方、かえって樹高成長が良好化した調査区では、土壤pHが5程度と低いために、皆伐による土壤劣化の影響が大きく、幼齡期の成長は養分状態が制限要因となっていたが、次第に土壤条件が皆伐の影響から回復し、造林木の栄養状態が良好してきた時点で、土層の厚さがまだ制限要因にならない程度の個体サイズであったために成長が良好化したと考えられる。

樹高の増加にともない、水を葉まで引き上げるために必要なポテンシャルの増加によって、樹体が水ストレスを受けやすくなっていることは、自然状態での光合成蒸散速度の測定結果からも示されている。自然状態での光合成速度を測定した若齡林では、日射量が少なく、大気の水蒸気飽差が小さい(1 kPa以下)場合には、日射量に対応した光合成速度の日変化を示した。しかし、土壤のpF値が3以下と土壤が湿った状態にあっても、大気の水蒸気圧飽差が大きい場合には、斜面上部の造林木でも斜面下部の造林木でも、気孔閉鎖による光合成速度の低下がみられた。水蒸気拡散コンダクタンスの低下および光合成速度の低下は、より土壤が乾燥していた斜面上部よりも湿っていた斜面下部の方が大きかった。これは、斜面下部に生育する造林木は、斜面上部の造林木よりも樹高が高く、木部の通導抵抗が大きいこと、土壤の物理性が悪いために根系の発達が悪く、葉量に対して根量が少ないことなどにより、気孔開度を維持するために蒸散量にみあう水分量を土壤から引き上げ葉に供給するためには、より大きな水ポテンシャルの低下が葉に生じる必要があることを示している。

スギ若齡木の樹液流速度は、大気の水蒸気飽差が0にならない場合には、夜間になってもなかなか低下しなかった。これは、葉での水ポテンシャルの上昇が遅れていることを示している。一方、降雨や夜間の露等によって葉の表面に水滴が付着する場合には、樹液流速度が速やかに低下

し、葉での水ポテンシャルの上昇が速やかに起こっていた。スギはクチクラ蒸散が大きく、土壌から葉にいたるまでの水の通導抵抗が大きく葉への水分供給の遅れによって葉に水欠差が生じやすい樹種とされることから、葉での水欠差の解消には、葉面に水滴が付着することによる蒸散の停止がまず重要であり、葉への水分供給源の主体をなす根系からの水分供給を補うものとしての葉面からの水分吸収の役割が考えられた。葉の展開や樹高成長の低下は、光合成速度の低下よりも、もっと弱い水ストレスによって起こることから、昼間に葉に生じた水欠差が、速やかに解消されるかどうか成長に及ぼす影響は大きい。また、1 m の樹高増加は、重力と通導抵抗に逆らって土壌から樹冠先端の葉に水を引き上げるのに必要なポテンシャルを 0.015~0.02 MPa 増加させる(森川・丸山, 1987) ため、樹高の増加によって生じる水ストレスの増加は、若齢木が幼齢造林木の時のような樹高成長量を維持できなくなり、樹高成長が減少しはじめる原因となる。

6.4 壮・老齢期のスギ造林木の成長を規定する環境要因

老齢木の年樹高成長量は、40 cm/yr 以下であり幼齢期や若齢期の樹高成長量に比べてかなり小さい。また、各調査区の老齢期の樹高成長量は、若齢期の樹高成長量と対応せず、幼齢期に樹高成長がよくても老齢期の樹高成長量が 10 cm/yr 程度と著しく低下している調査区もある。それに対して、幼齢期の樹高成長をずっと維持している調査区(前沢(B)斜面上部)や、壮齢期に一時樹高成長が著しく低下したが、その後回復した調査区(牛蒨沢斜面上部(2))もみられた。樹高が増加すれば、それに応じて葉の水ストレスは大きくなることから、これら2調査区の造林木では光合成能力の増加にともなう光合成量の増加が起こっていることを示しており、樹体の栄養状態の良化がおっていると判断される。たとえば、前沢(B)斜面上部の土壌は、pH が低く皆伐による土壌劣化の影響が大きい調査区であり、牛蒨沢斜面上部(2)は、表層にリン酸吸収係数の大きい火山灰を母材とする土層が覆っており、このような成長経過は、土壌の質的な変化や垂直的な土壌の不均質さによるものと思われる。

老齢木の年材積成長量は、優勢木では年々増加傾向にあるものが多い。これは樹高成長が抑制されている条件下でも、単木あたりの光合成生産量は、年々増加していることを示している。とくに葉量が 65 kg と多い今澄の No. 65 と牛蒨沢斜面下部の T41 とは、材積成長が増加傾向にあり、直径の割に葉量が少ない今澄の No. 32 と No. 107 では年材積成長量は減少傾向にあり、年樹高成長量も 10 cm/yr 程度と小さい。

老齢木について、葉量と材積成長量との対応をみると、おおよそ葉量が多いほど材積成長量も多い傾向にあるが、同じ葉量の個体を比較すると、樹高成長がよい個体ほど材積成長量大きい傾向が認められた。樹高成長が、樹体にかかっている水ストレスの大きさを指標すると仮定すると、老齢木では、水ストレスによって生じる気孔閉鎖によって光合成速度の低下が、若齢林よりも頻繁に、顕著に起こっていると判断され、根系の成長に適した土壌の物理性であるかどうか、老齢期の造林木の成長に大きく影響すると思われる。

6.5 千葉演習林におけるスギ造林木の成長を規定する環境要因

スギ造林木の樹高成長を土壌環境で区分すると、斜面上部で土壌の化学性の悪い場所では、生育初期の成長が悪い。森林の皆伐によって劣化した土壌の理化学性が回復した時点で、土層の厚

さ等の土壌の量的な面が造林木の根系の発達を制限しない場合には、菖蒲沢(B)斜面上部のように一時的に樹高成長が良化する場合もある。土層の厚さが制限要因になって樹高成長が頭打ちになる時の樹高は、本調査地の場合、およそ10mと判断された。土層の厚さによって時期は異なるが、土壌条件で根系の発達が制限されるような個体の大きさになると、樹高成長は頭打ちになる。後沢斜面上部のように土壌の化学性がよくて土層が薄い場合には、幼～若齢期の樹高成長がよいために早い林齢で樹高成長の頭打ちが起り、土層が厚い場合や幼～若齢期の樹高成長が悪い場合には、樹高成長の頭打ちはなかなか起きない。ただし、ここでの土層の厚さは、根系が発達可能な土層の厚さであり、真下(1960)が提案した透水指数などによって表現される有効土層の厚さである。

壮～老齢期の造林木の成長は、土壌の化学的性質のために幼～若齢期の成長が制限されていた場合を除いて、樹体にかかる水ストレスの大きさによって規定されるようになる。樹体にかかる水ストレスの大きさに影響する要因としては、土壌水分状態、土層の厚さ、樹高があるが、その他の要因として、蒸散を抑制して気孔開度を維持する効果や蒸散抑制による水欠差の解消を早める効果など、葉面に付着する水滴としての霧や露の有無がある。水ストレスは、葉の展開や伸長成長への影響が大きいことから、一般に、霧のかかりやすい地域でスギの成長がよいとされるのは、樹体への水ストレスのかかりにくさや水ストレスの解消されやすさによると考えられる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、東京大学教授佐々木恵彦先生には、たえず懇切なご指導と励ましをいただいた。東京大学助教授八木久義先生には、とくに土壌環境の解析に関してご指導いただいた。両先生に、心から感謝の意を表します。

本研究は、元東京大学教授真下育久先生のご指導のもとに開始されたものであり、先生には研究の進め方について懇篤なるご指導をいただいた。東京大学名誉教授(元千葉演習林長)根岸賢一郎先生には、学生時代から千葉演習林助手の期間を通じて、たえず親身になってご指導いただいた。元東京大学助手松本陽介博士には、研究の計画から、測定準備、データのとりまとめまでの全般にわたってご指導いただいた。深く感謝致します。

本研究を実施させていただいた東京大学演習林ならびに千葉演習林職員の方々には、本研究に対して深いご理解をいただき、調査研究に対してひとかたならぬご配慮をいただいた。ここに記してお礼申し上げます。

要 旨

日本の最も主要な造林樹種であるスギに関しては、これまでも多くの研究が行われてきた。しかし、環境条件に対するスギ造林木の反応などの生理特性に関しては、主に苗木を用いた実験によるものであって、個体サイズが大きくなると生理特性が個体サイズの小さい苗木とどのように異なるかなど、成木の生理特性に関してはまだ十分には明らかにされていない。それは、野外条件で個体サイズの大きい個体の測定が困難であることに起因しており、環境条件と成長反応に関しては、統計的な手法による解析に留まっているのが現状である。

本研究では、生態生理学的な測定を通して苗木から成木にいたる各成長段階において、最も成長に影響を及ぼす環境要因を明らかにすることを目的とした。具体的には、造林木の野外条件で

の光合成、蒸散および水ストレスの測定や生育地の土壌特性や気象条件の測定を行い、環境条件と成長反応に関して生態生理学的な解析を行った。調査地は、東京大学農学部附属千葉演習林内のさまざまな林齢のスギ造林地とした。この地域の地質は、新第三紀の海成堆積岩で、砂岩、泥岩、凝灰岩の互層から成る。本研究によって得られた結果は以下の通りである。

1. 調査地の土壌特性としては、一部の尾根部の残積土で pH が 5.5 前後であるが、そのほかでは pH が 6.5 前後と高いこと、土壌母材に火山灰や凝灰岩を含むためにリン酸吸収係数が高く可給態リン酸量が少ないことがあげられる。

2. 人工林の造成は、森林伐採を伴う。森林伐採前後の土壌化学性の変化を継続的に調べた結果、裸地化による土壌の化学性への影響として、土壌の酸性化が尾根部の残積土で認められた。斜面中腹や斜面脚部の土壌では、酸性化は明瞭ではなかった。土壌の酸性化は、リン酸などの養分の可給性を低下させることから、森林伐採にともなう土壌劣化による造林木へ栄養状態への影響は、斜面中腹や斜面脚部に比べて尾根部で大きいものと考えられた。

3. 林齢 79~122 年生の高齢木の樹幹解析によって造林木の成長経過を調べた。植栽後 10 年間の樹高成長は、土壌 pH が 6.5 前後の尾根部、斜面中腹や斜面脚部の造林木に比べて、土壌 pH が 5.5 前後の尾根部の造林木で低いことが明らかとなった。また、60 cm 以下と土層の薄い尾根部の造林木では、土層の厚い尾根部や斜面中腹、斜面脚部の造林木に比べて樹高が 10 m を越える頃の早い林齢から樹高成長の頭打ちが起こることが確認された。

4. 10 年生以下の造林木の成長解析から、葉中の窒素濃度が高い造林木ほど年樹高成長量が大きい傾向が認められた。また、林齢 3~5 年生の造林木の各器官重量を調べた結果、斜面中腹や斜面脚部の造林木に比べて尾根部の造林木で葉量増加が抑えられ傾向にあった。

5. 林齢 83~122 年生の高齢木の各器官重量の測定から、樹高成長が著しい頭打ちを示している造林木ほど、単位葉量あたりの幹生産能率が小さい傾向が認められた。幹生産能率の低下は、水ストレスによる光合成速度の低下を意味していた。

6. 林齢 5 年生以下の幼齢木での切り枝法による光合成能の季節変化の測定から、成長のよい造林木ほど年間を通じて高い光合成能を維持していた。10 月以降の光合成能の低下は、葉中のクロロフィル濃度の減少と対応していた。クロロフィル濃度の減少経過は、尾根部の造林木と斜面脚部の造林木とで異なっており、冬期に直射光にさらされる時間が長い立地環境に生育する造林木ほどクロロフィルの減少が大きい傾向にあった。

7. 自然条件下での光合成測定から、植栽当年の造林木では、土壌の水分状態にかかわらず夏期の晴天日の日中には、気孔閉鎖による著しい光合成速度の低下が認められた。しかし、植栽 2 年目以降の造林木では、尾根部の造林木でも、斜面脚部の造林木でも、夏期の晴天日の日中に光合成速度の顕著な低下は見られなかった。林齢 20 年生の造林木では、大気の水蒸気圧飽差が大きい場合に、土壌が湿潤な斜面脚部であっても光合成速度の低下がみられた。

8. P-V 曲線法で葉の水分生理特性の季節変化を測定した結果、林齢 5 年生の造林木では、斜面脚部に比べて尾根部に生育する造林木の方がより乾燥条件に適応した性質を示した。林齢 20 年生の造林木では、斜面脚部と尾根部の造林木で、明確な違いが見られなかった。この結果は、樹木は、樹高が高いほど、樹冠部にまで水を引き上げるために必要な水ポテンシャルのより大きな低下が必要であるために、尾根部と斜面脚部とで樹高差が生じている林齢 20 年生の造林木のような場合には、土壌の水ポテンシャルと重力や通導抵抗に逆らって水を引き上げるのに必要な

水ポテンシャルの和に、尾根部と斜面脚部の造林木とで大きな違いがないことを示唆している。

9. 以上の結果から、林齢 10 年生以下の造林木の成長は、葉の光合成能を左右する樹体の栄養状態によって主に規定されており、林齢 10 年生を越えるところから、樹体にかかる水ストレスの影響が大きくなることが示された。また、造林木の成長を規定する土壌特性は、幼齢木では主に養分濃度等の化学性であり、造林木の成長にともなって徐々に、根系が発達可能な有効土層の厚さなどの量的な性質へと変化していくものと考えられた。

キーワード：スギ造林木、土壌環境、成長、生態生理、水ストレス

引用文献

- BONGI, G. and LONG, S. P.: Light-dependent damage to photosynthesis in olive leaves during chilling and high temperature stress, *Plant Cell Environ.*, **10**, 241-249, 1987.
- BOYER, J. S.: Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials, *Plant Physiol.*, **46**, 236-239, 1970.
- 千葉 茂: スギ針葉の冬期における変色の遺伝 (第 I 報) 針葉の変色の観察及びアカスギ, ミドリスギの交雑, *日林誌*, **35**, 286-289, 1953.
- CHANEY, W. R.: Sources of water (KOZLOWSKI T. T. ed., *Water deficits and plant growth.*), 1-47, Academic Press, New York, 1981.
- DOI, K., MORIKAWA, Y. and HINCKLEY, T. M.: Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings, *Can. J. For. Res.*, **16**, 74-77, 1986.
- 土壌養分測定法委員会編: 土壌養分測定法, 340 pp., 養賢堂, 東京, 1975.
- 萩原秋男: 林木の光合成および呼吸 (I) 葉齢によるクロマツ葉の光合成能の差異, *日林誌*, **55**, 71-74, 1973.
- 原 俊夫: 土壌の SOFTNESS と物理性およびスギの生長との関係, 東京大学農学部卒業論文, 45 pp., 1985.
- 原田 洗: スギの成長と養分含有量およびこれに及ぼす施肥の効果に関する研究, *林試研報*, **230**, 1-104, 1970.
- HSAIO, T. C.: Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant physiol.*, **24**, 519-590, 1973.
- 林 康司: 斜面上に生育する 20 年生スギの生長経過と光合成能力—斜面上の位置による比較—, 東京大学農学部卒業論文, 42 pp., 1983.
- IDA, K., SAITO, F. and TAKEDA, S.: Isomers of rhodoxanthin in reddish brown leaves of gymnosperms and effect of daylight intensity on the contents of pigments during autumnal coloration, *Bot. Mag. Tokyo*, **104**, 157-169, 1991.
- 飯島 東・池谷仙之: 千葉演習林の地質, *演習林 (東大)*, **20**, 1-38, 1976.
- IKEDA, T., SUZAKI, T. and MURAKAMI, Y.: Water relations in trees after transplanting and their survival, *J. Jpn. For. Soc.*, **69**, 450-452, 1987.
- 今井 勝: クロロフィルの定量 (加藤 栄・宮地重遠・村田吉男編, *光合成研究法.*), 89-91, 共立出版, 東京, 1981.
- 井上 堅: 林分蒸散量の推定法の検討—ヒートパルス法を用いて—, 東京大学修士論文, 82 pp., 1977.
- 伊藤忠夫・植田正幸・宮内 宏: 茨城県の森林立地区分 (II) 林齢, 地位, 立地区によるスギ養分濃度の変動について, *日林誌*, **54**, 74-79, 1972.
- 伊藤忠夫: 茨城県下における森林立地区分に関する研究, *茨城林試研報*, **9**, 1-107, 1976.
- JARVIS, P. G. and McNAUGHTON, K. G.: Stomatal control of transpiration: Scaling up from leaf to region, *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 1-49, 1985.
- KAKUBARI, Y.: Modelling the productive structure and function of natural forests of *Fagus crenata* at different altitudes in Naeba mountains. An analysis of dry matter production with an eco-physiological computer simulation model based on an individual tree, *Bull. Tokyo Univ. For.*, **76**, 107-162, 1987.
- 角張嘉孝・半田 繁・湯浅保雄・増沢武弘・伊藤忠夫: 移動形光合成測定システムの試作とケヤキ・クロマツでの測定例, *静大演報*, **8**, 59-68, 1984.
- 角張嘉孝・佐藤 潤・杉山厚吉: データ計測制御装置をそなえた樹林の CO₂・H₂O ガス代謝計測システムとブナ林での計測例, *静大演報*, **9**, 1-14, 1985.

- 菊住 昇: 樹木根系図説, 1121 pp., 誠文堂新光社, 東京, 1979.
- KATSUNO, M. and HOZUMI, K.: Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*, *Ecol. Res.*, **5**, 93-109, 1990.
- 河田 弘: 森林土壌学概論, 399 pp., 博友社, 東京, 1989.
- 河田 弘・小島俊郎: 環境測定法 IV 森林土壌, 190 pp., 共立出版, 東京, 1976.
- 小林繁男: 森林の皆伐に伴う土壌の変化, *ペドロジスト*, **26**, 150-163, 1982.
- 小林正吾: 数量化によるスギ林の成長予測, *森林立地*, **4**(2), 21-26, 1963.
- KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T.: Photosynthesis (in "Physiology of woody plants"), 163-221, Academic Press, New York, 1979.
- LINDER, S. and TROENG, E.: Photosynthesis and transpiration of 20-year-old scots pine, *Ecol. Bull.*, **32**, 165-181, 1980.
- MARSHALL, D. C.: Measurement of sap flow in conifers by heat transport., *Plant Physiol.*, **33**, 385-396, 1958.
- 丸山 温・森川 靖: 葉の水分特性の測定—P-V 曲線法—, *日林誌*, **65**, 23-28, 1983.
- 丸山 温・森川 靖: ミズナラ, ダケカンバ, ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化, *日林誌*, **66**, 499-505, 1986.
- 真下育久: 森林土壌の理化学性質とスギ, ヒノキの成長に関する研究, *林土調報*, **11**, 1-182, 1960.
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖: スギの水分生理特性と関東平野における近年の気象変動—樹木の衰退現象に関連して—, *森林立地*, **34**(1), 2-13, 1992.
- 松本陽介・守谷孝志・半田 繁・花見至晃・角張嘉孝・根岸賢一郎: 外気温同調同化箱の試作, *生物環境調節*, **19**, 17-23, 1981.
- 松本陽介・根岸賢一郎: 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸, *日林誌*, **64**, 165-176, 1982.
- 松本陽介・鋤柄直純・角張嘉孝・根岸賢一郎: 立木の光合成・呼吸速度の計測システムとブナ林での計測例, *日林誌*, **64**, 149-154, 1982.
- MAUNDERS, M. J. and BROWN, S. B.: The effect of light on chlorophyll loss in senescing leaves of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.), *Planta*, **158**, 309-311, 1983.
- 森川 靖: 樹液流測定装置と測定方法, *日林誌*, **54**, 166-171, 1972.
- 森川 靖・丸山 温: 生長と水 (畑野健一・佐々木恵彦編著, 樹木の生長と環境), 297-330, 養賢堂, 東京, 1987.
- 村上英行: 過酸化水素による干拓地土壌中の可酸化性イオウ半判定法, *土肥誌*, **32**, 276-279, 1961.
- 中村得太郎: 千葉県演習林におけるスギ植栽林の生長過程と土壌の形態学的性質との関係, *東大演報*, **3**, 1-70, 1943.
- NEGISI, K.: Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica*, and *Chamaecyparis obtusa*, *Bull. Tokyo Univ. For.*, **62**, 1-115, 1966.
- 根岸賢一郎・鈴木 誠・佐倉詔夫・丹下 健・鈴木貞夫・斯波義宏: スギ幼齢林における地上部現存量の経年変化, *東大演報*, **78**, 31-57, 1988.
- 西沢正久・真下育久・川端幸蔵: 数量化による地位指数の推定法, *林試研報*, **176**, 1-54, 1965.
- NOMOTO, N., KASANAGA, H. and MONSI, M.: Dry matter production by *Chamaecyparis pisifera* in winter, *Bot. Mag. Tokyo*, **72**, 450-455, 1959.
- 大櫛政行・及川武久・森川 靖: 平地アカマツ林の熱収支・水収支特性について (「霞ヶ浦と周辺域の生態系動態に及ぼす人間活動の影響」研究班編, 「霞ヶ浦とその周辺の生態系動態」, 「環境科学」研究報告集 (課題番号 B93-R12-2), 15-35, 1981.
- O'NEILL, S. D.: Role of osmotic potential gradients during water stress and leaf senescence in *Fragaria virginiana*, *Plant Physiol.*, **72**, 931-937, 1983a.
- O'NEILL, S. D.: Osmotic adjustment and the development of freezing resistance in *Fragaria virginiana*, *Plant Physiol.*, **72**, 938-944, 1983b.
- ÖQUIST, G. and STRAND, M.: Effect of frost hardening on photosynthetic quantum yield, chlorophyll organization, and energy distribution between the two photosystems in Scots pine, *Can. J. Bot.*, **64**, 748-753, 1986.
- PERRY, T. O. and BALDWIN, G. W.: Winter breakdown of the photosynthetic apparatus of evergreen, *For. Sci.*, **12**, 298-300, 1966.
- 坂上幸雄: 林木の光合成と NPK 要素, *森林と肥培*, **37**, 2-5, 1965.

- 坂口勝美: 間伐の本質に関する研究, 林試研報, **131**, 1-9, 1961.
- 酒井正治・井上輝一郎: ヒノキ林の斜面位置と細根量, 97 回日林論, 221-223, 1986.
- 作物分析法委員会: 栄養診断のための栽培植物分析測定法, 545 pp., 養賢堂, 東京, 1975.
- 佐藤大七郎: スギ, ヒノキ, アカマツのマキツケナエの耐乾性. とくに樹種のあいだのチガイについて, 東大演報, **51**, 1-108, 1956.
- 佐藤大七郎: 陸上植物群落の物質生産 Ia—森林一. 95 pp., 共立出版, 東京, 1973.
- SCHULTE, P. J. and MARSHALL, P. E.: Growth and water relation of black locust and pine seedlings exposed to controlled water stress, Can. J. For. Res., **13**, 334-338, 1983.
- SCHULZE, E. D.: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland, Flora, **159**, 177-232, 1970.
- 柴田信男: 林況の変化が土壤に及ぼす影響に関する研究 (第3報) スギ林皆伐跡地に於ける地表堆積物の状態 (1), 61 回日林講, 137-139, 1952.
- TABUCHI, R., OGINO, K. and TSUTSUMI T.: On the seasonal course of photosynthetic activity of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) layerings growing under different light climates in the forest, J. Jpn. For. Soc., **69**, 294-300, 1987.
- 竹下敬司・中島康博・長浜三千治・樋口真一: 微地形及び土壤とスギ品種の生長に関する森林立地学的研究 (第1報), 福岡県林業試験場時報, **12**, 1-162, 1960.
- TAN, C. S., BLACK, T. A. and NYAMAH, J. U.: Characteristics of stomatal diffusion resistance in a Douglas-fir forest exposed to soil water deficits, Can. J. For. Res., **7**, 595-604, 1977.
- 丹下 健: 19年生スギ人工林の斜面上部, 中部, 下部における年蒸散量の推定, 東大演報, **76**, 177-196, 1987.
- 丹下 健・松本陽介・真下育久: 夏期の乾燥時におけるスギ幼齡木の樹液流速および木部圧ポテンシャルの日変化, 96 回日林論, 721-722, 1983.
- 丹下 健・松本陽介・真下育久・佐倉詔夫: 斜面に生育するスギ造林木の樹高成長経過—東京大学千葉演習林における斜面上部, 中部, 下部間での比較—, 東大演報, **81**, 39-51, 1989a.
- 丹下 健・鈴木 誠・根岸賢一郎・鈴木貞夫: 植栽密度の異なるスギ幼齡林における枝葉の枯死量, 日生態会誌, **39**, 139-146, 1989b.
- 丹下 健・鈴木 誠・鈴木 保: 立地条件の異なる 83 年生スギ人工林の枝および葉現存量, 日生態会誌, **40**, 179-186, 1990.
- 丹下 健・鈴木祐紀・八木久義・佐々木恵彦・南方 康: 雑草木の刈り払い方法が植栽木の成長に与える影響, 日林誌, **75**, 416-423, 1993.
- TANGE, T. and YAGI, H.: Iron sulfides contained in the tertiary stratum in the Kiyosumi mountain area, the Boso Peninsula, Japan. Pedologist, **38**, 83-86, 1994.
- 丹下 健・山中征夫・鈴木 誠: スギ老齡人工林の生長と現存量, 演習林 (東大), **25**, 243-259, 1987.
- TESKEY, R. O., FITES, J. A., SAMUELSON, L. J. and BONGARTEN, B. C.: Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions, Tree Physiol., **2**, 131-142, 1986.
- 戸塚 績: 高等植物の物質生産と炭酸ガス条件, 植物学雑誌, **79**, 51-60, 1966.
- 堤 利夫: 森林の成立および皆伐が土壤の 2・3 の性質に及ぼす影響について (第2報) 皆伐による土壤中諸物質量の変化, 京大演報, **35**, 110-126, 1964.
- TURNER, N. C. and BEGG, J. E.: Plant-water relations and adaptation to stress, Plant and Soil, **58**, 97-137, 1981.
- TYREE, M. T. and HAMMEL, H. T.: The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique, J. Exp. Bot., **23**, 267-282, 1972.
- 上田晋之助・堤 利夫・柴田信男: 吉野林業地帯における地力の維持と増進に関する研究—皆伐直後における表層土壤の流亡と, その理化学的性質の変化について, 京大演報, **37**, 102-121, 1965.
- 山谷孝一: ヒバ林伐採跡地土壤の経年変化について (I) 落葉層の形態変化および土壤有機物の動態, 日林誌, **47**, 199-204, 1965.
- 山谷孝一: ヒバ林伐採跡地土壤の経年変化について (II) 土壤酸性および塩基置換容量の変化, 日林誌, **48**, 394-400, 1966.
- 吉田重明・三宅大浄・仁王以智夫: 森林土壤中の窒素の動態 (I) 森林表層土における消化細菌の分析と硝化活性, 日林誌, **61**, 21-25, 1979.
- 吉田重明・三宅大浄・仁王以智夫: 森林土壤中の窒素の動態 (II) 土壤型の異なる 2 種の天然林土壤の窒素の

無機化と硝化活性, 日林誌, 62, 230-233, 1980.

(1995年1月20日受付)

(1995年5月9日受理)

Summary

A number of studies on *Cryptomeria japonica* have been carried out, because this species is one of the most useful tree species in Japan. Physiological studies were usually carried out using with small size seedlings and the physiological properties of large size trees has not been clarified in detail. The most studies on the relationship between the growth of the large size trees and environmental conditions were the statistical analysis because of the difficulties of the physiological measurement on large size trees under field conditions.

To clarify the major environmental factors influencing the growth of planted trees in each growth stage from a seedling to a mature tree, ecophysiological measurements were carried out. The relationship between the tree growth and the environmental conditions was ecophysiologicaly analyzed by the measurement of photosynthesis, transpiration and water stress of planted trees under field conditions, soil properties and meteorological conditions. The study sites were various aged *Cryptomeria japonica* plantations in the Tokyo University Forest in Chiba. The parent rocks were the Tertiary stratum consisting of sandstone, mudstone and tuff. The results obtained were as follows:

1. The general properties of soils in the study site were weak acidity and low contents of available phosphoric acid. The pH of subsoils were about 6.5 except subsoils on some ridges whose pH were about 5.5.

2. After clear cutting, soils on ridges tended to acidify. Soils on midslopes and footslopes did not show acidification. Acidification makes the availability of some nutrients such as phosphoric acid decrease. Consequently the influence of clear cutting on the nutrient conditions of planted seedlings was larger on ridges than on midslopes and footslopes.

3. From the stem analysis of old aged trees, for about 10 years after planting, the height growth rates of planted trees on ridges where soil pH was about 5.5 were smaller than those on ridges, midslopes and footslopes where soil pH was about 6.5. The planted trees on ridges where soil depth was under 60 cm became to decrease height growth from earlier age than ones on ridges, midslopes and footslopes where soil depth was more than 60 cm.

4. From growth analysis of young trees under 10 years old, the height growth rate corresponded to the nitrogen contents in needles. From biomass analysis of young trees from 3 to 5 years old, increment of needles was depressed on the planted trees on ridges compared with ones on midslopes and footslopes.

5. From biomass analysis of old trees from 83 to 122 years old, the old aged trees with depressed height growth had low efficiency of stem production per needle. The result implied that this growth depression was the decrease of photosynthetic production by water stress.

6. From the seasonal change in photosynthetic activity of detached needles, the young trees with large growth rate kept higher photosynthetic activity throughout the year than those with small growth rate. The change on photosynthetic activity from October to February corresponded to the change in chlorophyll content in needles. The decreasing course in chlorophyll content differed between the planted trees near a ridge and on a footslope. There was a tendency for the sample trees with the greater exposure ratio to sunshine in winter, such as ones near a ridge, to have a smaller chlorophyll content

in winter.

7. From the measurement of photosynthesis under field condition, the photosynthesis of seedlings planted was depressed by water stress severely in fine mid-days of summer regardless of soil moisture conditions. However the photosynthesis of next year after planting did not show apparent depression in fine mid-days of summer regardless of topographical conditions of planting sites. When vapor pressure deficit of ambient air was large, photosynthesis of 20-year-old trees was depressed in fine mid-day of summer apparently even if the trees growing on the moist soil.

8. From the analysis of pressure-volume curve, the 5-year-old trees on a ridge were adapted to the drier condition than ones on a footslope. However 20-year-old short trees near a ridge and tall ones near a bottom similarly adapted to drier conditions than 5-year-old trees near a bottom. These results showed that the trees needed to keep the water potential of needles lower to uptake water to the crown as the trees grew and that there was a small difference in water stress between the 20-year-old short trees near a ridge and the tall trees near a bottom.

9. Generally speaking, the tree growth before 10-year-old was limited by the nutrient conditions of trees, and then, was limited by the water stress on the trees after that. It implied that the soil conditions influencing to the tree growth changed from the soil nutrient conditions to the effective soil depth as the planted trees grew.

Key words: *Cryptomeria japonica*, Site condition, Growth, Ecophysiology, Water stress

Isolation and Culture of Leaf Protoplasts from *In Vitro*
Subcultured Poplars: *Populus tomentosa*,
Populus alba cv. *Pyramidalis* × *Populus tomentosa*
and *Populus maximowiczii* × *Populus plantierensis*

Jae-Myung KANG, Yuji IDE and Satohiko SASAKI

Leaf protoplasts were successfully isolated from *in vitro* cultured plantlets of *Populus tomentosa*, *Populus alba* cv. *Pyramidalis* × *Populus tomentosa* and *Populus maximowiczii* × *Populus plantierensis* by using enzyme solution containing 1% Cellulase 'Onozuka' RS and 0.25% Pectolyase Y-23 in 0.6 M mannitol solution. Cell division and cell cluster formation were observed in *P. maximowiczii* × *P. plantierensis* during successive culture in a modified MS liquid medium containing BAP and 2,4-D, from which ammonium nitrate was eliminated.

Ecophysiological Study on the Growth of
Cryptomeria japonica Planted Trees

Takeshi TANGE

To clarify the major environmental factors influencing the growth of *Cryptomeria japonica* planted trees in each growth stage from a seedling to a mature tree, the ecophysiological properties of *C. japonica* were studied in the several aged plantations in the Tokyo University Forest in Chiba. The height growth rates of the planted trees under 10-year-old had good relations to the foliar nitrogen contents. The other hand, the ones of the old trees had good relations to the stem production efficiency of leaf. It was implied that the factors depressing the tree growth changed from the nutrient conditions to the water stress as the tree grew.