

シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (Ⅳ)  
 手続きモデルによる CO<sub>2</sub>収支計算と  
 光合成生産にみられる光環境への順応

Photosynthetic Production in *Abies veitchii* Advance Growths  
 Growing under Different Light Environmental Conditions (IV)

Computed CO<sub>2</sub>-balance based on Simulation Model  
 and Adaptation in Photosynthetic Production  
 to Different Light Condition

松本 陽介\*

Yoosuke MATSUMOTO\*

I は じ め に

これまでの報告(松本, 1984 a, b, c)で, 光環境の異なる場所(S, I, O区)に生育するシラベ稚樹の着葉状態, 各器官重量, 純生産量, および光合成・呼吸速度の比較を行なった。

本報では, 光環境の異なるシラベ稚樹の光合成生産の収支およびその過程の違いを明らかにするために, コンピュータを用いた CO<sub>2</sub>収支モデルを組み立て, それぞれの区の代表的稚樹の CO<sub>2</sub>収支を計算し, 比較した。

さらに, 光合成生産にみられるシラベ稚樹の光環境に関する順応について, これまでの報告で明らかになったことを総合して考察した。

これまでの植物の生長モデルとしては, 門司・佐伯の群落光合成モデル(MONSI・SAEKI, 1953, SAEKI, 1960)が有名である。これを林木に適用するため改良・発展させたものが HOZUMI・KIRITA(1970)のモデルである。これらは, 群落を対象にして, 群落上層部または, 階層ごとの光—光合成曲線, 葉面積指数および吸光係数を主な構成要素としている。

Van DYNE(1969)は, 物質の流れをコンパートメントモデルに表現し, 流れの量を簡単な数式で定め, 草原生態系の季節的生長をシミュレートした。

---

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

これらのモデルは、植物による生産を簡明に説明し得たが、いっぽうで植物の生理的な過程の多くを省略している。とくに、植物は、その生育環境から直接影響を受けて生長するので、モデルの構成要素として微気象環境は不可欠である。

気象環境、光合成・呼吸速度、各器官の生長率などの生態生理的な量的相互関係を構成要素としたモデルに de Wit *et al.* (1970) の ELCROS (ELementary CROp growth Simulator) がある。このモデルは、これまでの植物の生長に関する断片的な生態生理的知識の体系化の初めての試みであったが、群落光合成・呼吸速度、群落の葉面積指数などが、それ自体おおまかにモデル化された結果であったり、他の場所で、それぞれ異なる条件下で得られた結果を用いたため、現象を十分に模倣できなかった。

後に、de Wit *et al.* (1978) は、実測の資料を基により適合性の高いモデル BACROS (BASic CROp growth Simulator) を開発している。

植物の生長過程を構成要素に加えたモデルでは、モデルの構造は複雑になり、構成自体が正しくても構成要素間の量的関係が正しくない場合、計算の結果ははなはだしくずれることが考えられる。

角張 (1977) は、ブナ群落において、個体を基本単位としたモデルを開発した。このモデルが、これまでの多くのモデルと違う点は、個体ごとに計算し、その総和を群落の生産量としている点と、現在の限られた知見のなかで、要素間の相互関係を数学的に単純に整理しきれない現象をも部分的な検証を行なうことでモデルに取り込んでいる点であろう。

植物の生長モデルの目的には、生産量を推定もしくは予測することと、生産の機構を解明することに大別されよう。これまでの生産生態学の立場から公表されたモデルは、前者の目的を持ったものが多い。しかし、これまでの例が示すように植物による生産量推定もしくは予測を行なうためのモデルにおいても、生産の機構はおおまかに明らかにされて来たり、またそうでなければ生物学的に意味を持たないであろう。

したがって、今後より正確に植物の生産を理解していくためには、モデルの構成要素に多くの生理的な過程とそれに影響する環境を取り込む努力が必要であろう。

ここで扱う CO<sub>2</sub>収支モデルは、不十分な点も多いが、de Wit や角張らと同様な考え方にたち、これまでに得られた結果 (松本, 1984 a, b, c) を体系づけて、生育地の光環境が大きく異なるシラベ稚樹の生産を検討するために開発した。

本 CO<sub>2</sub>収支モデルは、これまでの大半のモデルのように群落を対象とするものではなく、シラベ稚樹個体を対象とするものである。

## II CO<sub>2</sub>収支モデルの構造

### A 概 要

EMSHOFF & SISSON (1970, 関根ほか和訳, 1974) は, モデルを表現形式によって4つのタイプに分類している。

- ① 日常の言葉による文章モデル
- ② 模型などの物理的モデル
- ③ 数学的な表現による記号モデル
- ④ 手順によって表現された手続き (Procedure) モデル

である。植物の生産を扱うモデルは, ③もしくは④のタイプに分類される。

門司・佐伯の群落光合成モデルは, ③のタイプに分類されるが, 角張のモデルや従来の CO<sub>2</sub> 収支計算 (NEGISI・1966など) を行なう際の手計算手順は, ④のタイプにあたる。

手続きモデルは, 記号モデルのようにモデルから一般的性質を引き出すことが容易ではないという欠点があるが, モデルの構成要素および要素間の関係が数学的に表現されていなくとも組み立てることができるため, 記号モデルでは表現できないような生産の過程をもモデルに取り込むことができる。手続きモデルは, 手計算では十分な最適化 (作業環境に応じてモデルを妥当な結果が得られる状態にまで改良していくこと) がむずかしいが, コンピュータの利用によって容易に行なえ, 信頼性を高めることができる。

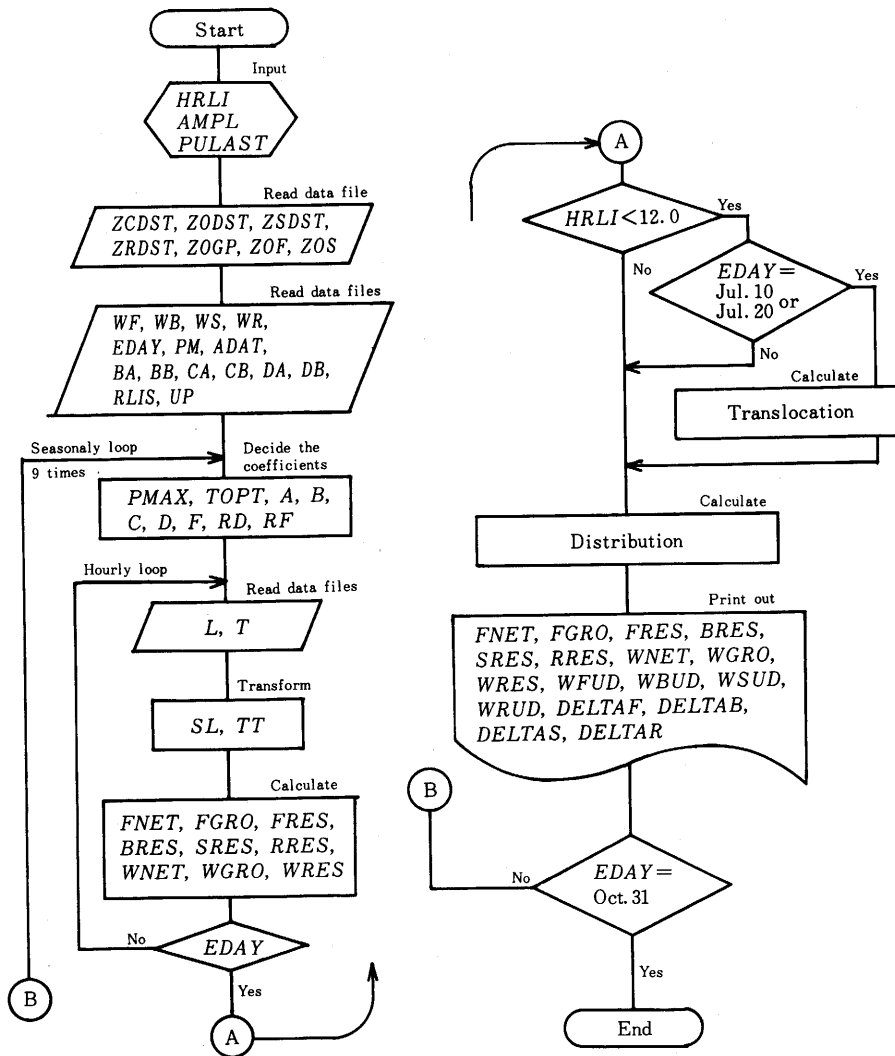
コンピュータを用いた手続きモデルの手続きとその実行過程は, プログラムによって表現され, モデルの最適化は試行のくり返しによって行なわれる。

本 CO<sub>2</sub>収支モデルもコンピュータを用いた手続きモデルである。手続きの概要を図-1に示す。カッコ内の変数名の説明は表-1に示す。

毎時間ごと各セクション (松本, 1984a) ごとに光合成生産量 ( $FGRO$ ) を光合成器官重 ( $WFUD$ ), 照度-気温-光合成曲面式の定数 ( $PMAX, OPTT, A, B, C, D, F$ ), 毎時平均葉面照度 ( $SL$ ) および毎時平均気温 ( $TT$ ) によって計算する。

同様に, 呼吸消費量 ( $FRES, BRES, SRES, RRES$ ) は, 各器官別重 ( $WFUD, WBUD, WSUD, WRUD$ ), 気温-呼吸曲線式の定数 ( $D, F, RD, RF$ ) および毎時平均気温 ( $TT$ ) によって計算する。

処理開始日は1979年6月1日, 終了日は同年10月31日である。この期間を9つの処理期間に分け, 1処理期間の最終日 ( $EDAY$ ) まで計算をつづけ,  $FGRO$  から  $FRES$  を差し引いて  $FNET$  を,  $FNET$  から  $BRES, SRES, RRES$  をそれぞれ差し引いて1処理期間中の純生産量 ( $WNET$ ) を算出する。

図-1 CO<sub>2</sub>収支モデルのフローチャートFig. 1 Flow chart of the CO<sub>2</sub>-balance model

Italic letters show the variables of the CO<sub>2</sub>-balance model in Table 1.

次に, *WNET* を器官別配分比 (*ZCDST*, *ZODST*, *ZSDST*, *ZRDST*), 各セクションの配分重み (*ZOGP*, *ZOF*, *ZOS*) を用いて各セクションへ配分したものが新しい各器官別重となる。

関係式の定数は, 同一処理期間中は一定であるが, 処理期間ごとにあらかじめ定めたその時期の代表値におき変る。

なお, CO<sub>2</sub>ガス代謝量は, 多糖類の一般化学式から求めた変換値  $6.14 \times 10^{-4}$  を用い, g 単位の乾重量に換算した。

表-1 CO<sub>2</sub>収支モデルの変数Table 1 Variables in the CO<sub>2</sub>-balance model

制御可能変数 Controllable variables		次元 Dimension			
<i>HRLI</i>	Relative light intensity in the habitat (Index of light condition, See MATSUMOTO, Y., 1984a, table 1.)				
<i>AMPL</i>	Value multiplying the observed light intensity				
<i>PULAST</i>	Value adding to the observed temperature				
入力変数 Input variables		Plot	Branch class	Age	Season
<i>WF</i>	Shoot dry weight		○	○	
<i>WB</i>	Branch dry weight		○	○	
<i>WS</i>	Stem dry weight		○	○	
<i>WR</i>	Root dry weight		(Non dimension)		
<i>EDAY</i>	Last date of each job				○
<i>PM</i>	Photosynthetic capacity	○		○	○
<i>OT</i>	Optimum temperature	○		○	
<i>FM</i>	Coefficient of the temperature-dark respiration relation	○		○	○
<i>ADAT</i>	Coefficient <i>A</i> in the P-L-T relation* under the plots S, I, and O	○		○	
<i>BA, BB</i>	Coefficients in <i>HRLI</i> and coefficient <i>B</i> in the P-L-T relation*			○	
<i>CA, CB</i>	Coefficients in <i>HRLI</i> and coefficient <i>C</i> in the P-L-T relation*			○	
<i>DA, DB</i>	Coefficients in <i>HRLI</i> and coefficient <i>D</i> in the P-L-T relation*			○	
<i>SSRLI</i>	Relative light intensity in the layers of crown in percentage of above the top (100%)	○	○	○	
<i>L</i>	Hourly mean light intensity in the plot O	○			
<i>T</i>	Hourly mean temperature in the plots S, I, and O	○			
<i>RLIS</i>	Seasonal values of the relative light intensity in the plot S				○
<i>UP</i>	Effective/measured horizontal light intensity ratio	○			
内生変数 Variables		次元 Dimension			出力 Output
		Branch class	Age		
<i>WFUD</i>	Calculated shoot dry weight	○	○		○
<i>WBUD</i>	Calculated branch dry weight	○	○		○
<i>WSUD</i>	Calculated stem dry weight	○	○		○
<i>WRUD</i>	Calculated root dry weight	(Non dimension)			○
<i>DELTA F</i>	Shoot net production	○	○		○
<i>DELTA B</i>	Branch net production	○	○		○
<i>DELTA S</i>	Stem net production	○	○		○
<i>DELTA R</i>	Root net production	(Non dimension)			○

<i>FNET</i>	Net assimuration	○	○	○
<i>FGRO</i>	Gross production ( <i>FNET</i> + <i>FRES</i> )	○	○	○
<i>FRES</i>	Shoot respiration	○	○	○
<i>BRES</i>	Branch respiration	○	○	○
<i>SRES</i>	Stem respiration	○	○	○
<i>RRES</i>	Root respiration	(Non dimension)		○
<i>WNET</i>	Net production ( <i>FGRO</i> - <i>WRES</i> )	○	○	○
<i>WGRO</i>	Gross production (= <i>FGRO</i> )	○	○	○
<i>WRES</i>	Total respiration ( <i>FRES</i> + <i>BRES</i> + <i>SRES</i> + <i>RRES</i> )	○	○	○
<i>PMAX</i>	Photosynthetic capacity**		○	
<i>TOPT</i>	Optimum temperature		○	
<i>A</i>	Coefficient <i>A</i> in the P-L-T relation*		○	
<i>B</i>	Coefficient <i>B</i> in the P-L-T relation*		○	
<i>C</i>	Coefficient <i>C</i> in the P-L-T relation*		○	
<i>D</i>	Coefficient <i>D</i> in the P-L-T relation*		○	
<i>F</i>	Coefficient <i>F</i> in the P-L-T relation***		○	
<i>RD,RF</i>	Coefficients of the temperature-bark- respiration relation***		○	
<i>SL</i>	Hourly mean light intensity just on each shoot in the crown	○	○	
<i>TT</i>	Hourly mean temperature in the habitat	(Non dimension)		

パラメータ Paramaters		次元 Dimension			
		Plot	Branch class	Age	Season
<i>ZCDST</i>	Distribution ratio in the current-year shoot	○	○		○
<i>ZODST</i>	Distribution ratio in the shoots over 1-year of age	○	○	○	○
<i>ZSDST</i>	Distribution ratio in the stem	○		○	○
<i>ZRDST</i>	Distribution ratio in the root	○			○
<i>ZOGP</i>	Weighted distribution ratio for the shoot of each age		○		
<i>ZOF</i>	Weighted distribution ratio for the shoot over 1-year of age			○	
<i>ZOS</i>	Weighted distribution ratio for the stem of each age			○	

\* : Photosynthesis-light-temperature relation. See equation (1)-(5).

\*\* : Seasonal change.

\*\*\* : See Fig. 5.

## B 変数について

各要素の具体的な変数の説明および計算手順を述べるまえに、変数についてここでの意味を定義しておく。“変数”は、その値が変化することによってモデルの計算結果に影響を及ぼすもののすべてを言い、外生変数、内生変数およびパラメータに分ける。

外生変数は、あらかじめ定まっている入力値で、内生変数に作用するが内生変数からの作用は受けない。このうち、入力値を変更できるものを制御可能変数、できないものを入力変数と呼ぶことにする。

内生変数は、計算中ほかの変数によって値の定まるもので、その一部は出力ともなる。

パラメータは、モデルの定数で、対象木が異なっても同じ値をとり、他の変数に一方的に作用するものとする。

表—1は、これらの定義によって本 CO<sub>2</sub>収支モデルの変数を示している。本 CO<sub>2</sub>収支モデルの制御可能変数は、*HRLL*, *AMPL*, *PULAST* であり、生育地の相対照度、または毎時間の照度や気温の増減によってシラベ稚樹の CO<sub>2</sub>収支にどのような影響が現われるかを調べることができる。

なお、外生変数のうち、本研究で得られているものはすべて実測値またはその関係式をそのまま用いた。

### C CO<sub>2</sub>収支計算の手順

*WF*, *WB*, *WS*, *WR* は、第1報（松本，1984a）において求めた生育期初めのセクションごとの乾重である。第2報（松本，1984b）の光合成器官の取り扱いに準じて、葉重と小枝重を合わせて *WF* とし、葉が付いていない枝のセクションのみを *WB* とした。*WFUD*, *WBUD*, *WSUD*, *WRUD* は、セクションごとの乾重で、光合成生産・配分によって時間とともに増加（減少）する。

*EDAY* は、同一処理期間の最終日で、1979年6月31日、7月10日、7月20日、7月31日、8月10日、8月20日、8月31日、9月30日および10月31日とした。当年生枝葉の光合成能力（*PMAX*）が急変する時期は、10日または11日ごとに処理するように定めた。

光合成生産量の計算には、第2報で新たに導びいた照度—気温—光合成曲面式を用いた。同式を本 CO<sub>2</sub>収支モデルの変数名で以下に示す。

$$PG = (BT + RT) \{1 - CT - \exp(-AT \cdot SL)\} \quad \text{—————(1)}$$

$$AT = A \cdot PMAX / BT \quad \text{—————(2)}$$

$$BT = PMAX \{1 - B (TT - TOPT)^2\} \quad \text{—————(3)}$$

$$CT = C \cdot (TT - TOPT) \quad \text{—————(4)}$$

$$RT = F \cdot \exp_{10}(D \cdot TT) \quad \text{—————(5)}$$

ただし

*PG* : 総光合成速度 (mg CO<sub>2</sub>・gd.w.<sup>-1</sup>・hr<sup>-1</sup>)

*SL* : 毎時平均葉面照度 (klx)

*TT* : 毎時平均気温 (°C)

$PMAX$  : みかけの光合成能力 ( $\text{mg CO}_2 \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ )

$TOPT$  : 最適温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )

$A, B, C, D, F$  : 定数

$RT$  : 呼吸速度 ( $\text{mg CO}_2 \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$ )

(1)式に(2)~(5)式を代入して  $PG$  を求め、

$$FG = 0.000614 \times WFUD \times PG \quad \text{—————(6)}$$

$$FR = 0.000614 \times WFUD \times RT \quad \text{—————(7)}$$

$$FN = FG - FR \quad \text{—————(8)}$$

ここで

$$FGRO = \sum_{t=S}^E FG \quad \text{—————(9)}$$

$$FRES = \sum_{t=S}^E FR \quad \text{—————(10)}$$

$$FNET = \sum_{t=S}^E FN \quad \text{—————(11)}$$

ただし

$FG$  : 総光合成速度 ( $\text{gd.w.} \cdot \text{hr}^{-1}$ )

$FR$  : 枝葉の呼吸速度 ( $\text{gd.w.} \cdot \text{hr}^{-1}$ )

$FN$  : 純光合成速度 ( $\text{gd.w.} \cdot \text{hr}^{-1}$ )

$FGRO$  : 同一処理期間内総光合成量 ( $\text{gd.w.}$ )

$FRES$  : 同一処理期間内枝葉呼吸量 ( $\text{gd.w.}$ )

$FNET$  : 同一処理期間内純光合成量 ( $\text{gd.w.}$ )

$WFUD$  : セクションの枝葉重 ( $\text{gd.w.}$ )

$S$  : 同一処理の開始日時

$E$  : 同一処理の終了日時

$PG, FG, FR, FN, FGRO, FRES, FNET$  は、すべてセクションごとに計算し、個体あたりの総生産量( $WGRO$ )は、セクションごとの  $FGRO$  の総和として求める。なお、総光合成速度( $PG$ )は、(1)式のとおりみかけの光合成能力に暗呼吸速度を加えて求め、光呼吸速度については考慮していない。

表-1における  $PM, OT, FM, ADAT, BA, BB, CA, CB, DA, DB$  は、各セクションごとに(1)~(5)式の  $PMAX, TOPT, F, A, B, C, D$  を定めるための入力変数である。

このうち  $ADAT$  は、第2報(松本, 1984b)の図-17Aに示した値、 $BA \sim DB$  は、同報図

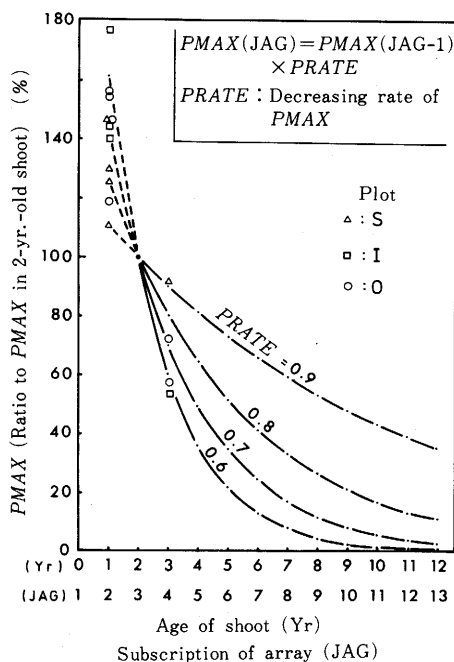


—17B～Dに示した生育地の光環境の指標値 (*HRLI*, 松本, 1984 a の表—1 参照) との関係式の定数である。本  $\text{CO}_2$  収支モデルでは、セクション単位 (枝階別・年齢別) で計算しているため、照度—気温—光合成曲面式の定数  $A, B, C, D$  は枝階別・年齢別の2次元マトリックス構造になるが、枝階ごとの値が十分に得られていないため、枝葉齢別の1次元マトリックスとした。

第2報の図—17A～Dに示されていない枝葉齢のものは、図に示したもののうち最も高齡な枝葉の値をそのまま用いた。

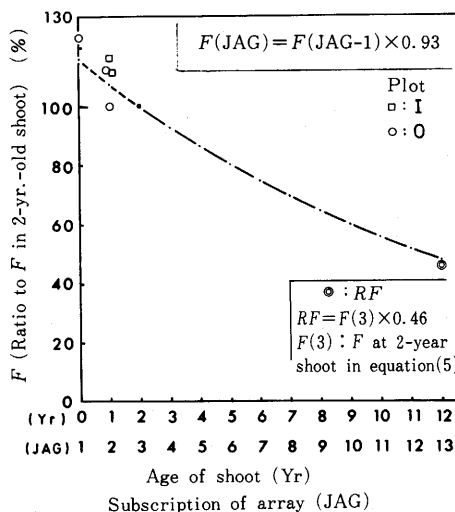
$PMAX$ ,  $TOPT$ ,  $F$  は、生育地の光環境の指標値 (*HRLI*) と回帰的関係が見い出されていないので、林内区 (S), 林縁区 (I), 林外区 (O) で枝葉齢ごとに得られた値を入力変数  $PM$ ,  $OT$ ,  $FM$  として入力した。*HRLI* が, S, I, O 区 (それぞれ2.6%, 22%, 100%) の値と異なる場合は、近い2組の値を *HRLI* の値に応じて比例配分し,  $PMAX$ ,  $TOPT$ ,  $F$  となるようにした。

$PMAX$  および  $F$  は季節変化し、枝葉齢別の2次元マトリックス、 $TOPT$  は、枝葉齢別のみの1次元マトリックスである。実測値が十分に得られていない3年生以上の枝葉齢では、



図—2 枝葉齢と  $PMAX^*$  (3年生以上に適用)

Fig. 2  $PMAX^*$  applied to the shoots over 3-year of age  
\* See Table 1.



図—3 枝葉齢と  $F^*$  (3年生以上に適用)

Fig. 3  $F^*$  applied to the shoots over 3-year of age  
\* See Table 1.

$PMAX$  は図一 2 に、 $F$  は図一 3 に示す関係を用いて減少させ、 $TOPT$  は、2 年生枝葉の値をそのまま用いた。

図一 2 において、 $PMAX$  の枝葉齢に関する減少率 ( $PRATE$ ) は、 $HRLI \geq 20\%$  のとき 0.6、 $10\% \leq HRLI < 20\%$  のとき 0.7、 $5\% \leq HRLI < 10\%$  のとき 0.8、 $HRLI < 5\%$  のとき 0.9 とした。これは、第 1 報 (松本, 1984 a) の図一 17 に明らかなように、生育地の光環境が暗いほど葉の寿命が長く、枝葉齢にともなう光合成能力 ( $PMAX$ ) の低下がゆるやかなことを考慮したためである。

図一 3 において、 $PMAX$  と同様の理由から  $F$  の値も枝葉齢に応じて減少させたが、減少率は、 $F$  が最も低い値となる 12 年生枝葉において、樹皮呼吸速度の定数  $RF$  より低くならないよう 0.93 とした。

ここで、生育地の光環境の指標値 ( $HRLI$ ) から特定の時期の稚樹頂端部の相対照度 (変数名なし) を次のように導びいた。すなわち、 $HRLI < 22\%$  のときは、S 区のように季節的に相対照度が変化する (第 1 報 (松本, 1984 a) の図一 5 および表一 1 参照) ので、S 区における相対照度の季節変化値 ( $RLIS$ ) を基準に  $HRLI$  の値に応じて重み付けをして特定の時期の稚樹頂端部の相対照度を求めた。 $HRLI \geq 22\%$  のときは、相対照度は季節変化をほとんどしないので、稚樹頂端部の相対照度として、 $HRLI$  の値をそのまま用いた。

セクションごとの毎時平均葉面照度 ( $SL$ ) は、上述のようにして求めた稚樹頂端部の相対照度に、樹冠内相対照度 (頂端部を 100% としたセクションごとの平均値、 $SSRLI$ ) および O 区の毎時平均照度 ( $L$ ) を乗じて求められる。 $SSRLI$  は、第 1 報 (松本, 1984 a) の表一 4 に示した値である。実測値のないセクションの値は、周囲の値を比例配分して求めた。また、 $HRLI$  が S, I, O 区の値以外するとき、 $SSRLI$  は、すでに述べたように  $HRLI$  の値によって近い 2 つの区の値を比例配分して求めるようにした。

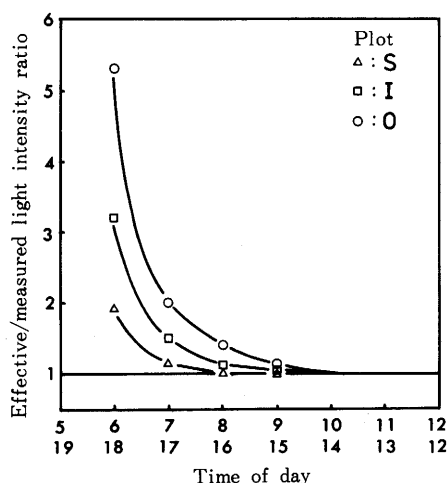
$L$  は、毎時間ごと O 区において PhAR 計で観測した積算日射量を近似換算した毎時平均照度 (klx) である。

$TT$  は、S, I, O 区のうち、 $HRLI$  が最も近い区の毎時間ごとの平均気温である。

本  $CO_2$  収支モデルでは、生育環境を操作するため、 $L$  はパラメータ  $AMPL$  によって、 $TT$  はパラメータ  $PULAST$  によって変化させることができる。 $AMPL$  は変化倍率で、生育環境を観測値のままとするとき 1、 $PULAST$  は増減値で、同じく 0 である。

光の入射角は、1 日のうちで朝方と夕方に大きくなる。しかし、第 2 報 (松本, 1984 b) で明らかにしたように、シラベ稚樹の枝葉では、光の入射角が大きくても光合成速度はさほど低下しない。そこで、上面からのみ照射して得られた照度—気温—光合成曲面式の各定数をそのまま用いるために、入射角に応じて水平面照度から実効照度へ変換する処理を行なっている。

図一 4 は、第 2 報 (松本, 1984 b) の図一 4 に示した入射角—光合成速度の関係を用い、太



図—4 実効照度/水平面照度比の日変化

Fig. 4 Diurnal fluctuations in the ratio of the light intensity affecting photosynthesis rate to the measured horizontal light intensity

陽高度の日変化を考慮して逆算して得た実効照度／水平面照度比である。光環境が明るいほど、すなわちO区が最も実効照度／水平面照度比は大きく、また日の出後と日の入前の時間ほど比は大きくなる。9時～15時ではほぼ1に近くなるので、補正は6～9時および15～18時の時間帯について行なっている。

このようにして、任意の光環境に生育するシラベ稚樹の光合成生産に関する様々な要因値が *HRLI* を基に定められ、照度—気温—光合成曲面式に代入されて、光合成生産量および光合成器官の呼吸量が算出される。

樹皮呼吸速度は、実測していないため、枝葉の気温—暗呼吸速度の関係を利用して、

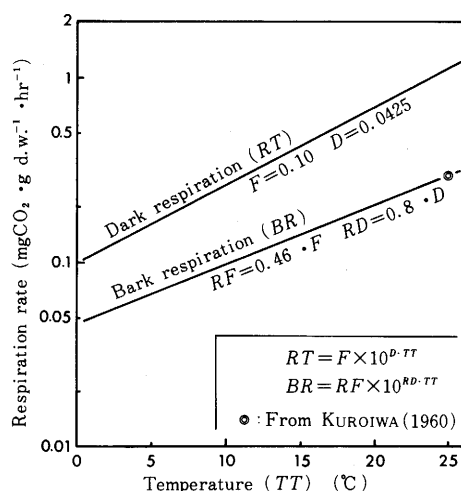
$$BR = 0.46 \cdot F \cdot \exp_{10} (0.8 \cdot D \cdot TT) \quad \text{—————(12)}$$

ただし

$$BR: \text{樹皮呼吸速度 (mg CO}_2 \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1})$$

として求めるようにした。

図—5は(5)式と(12)式の相対的關係を示したものである。(12)式の *F* および *D* にかかる係数 0.46, 0.8は, KUROIWA (1960) が25°Cで求めた幹の樹皮呼吸速度と、季節的に同じ時期にO区で得た2年生枝葉の気温—暗呼吸速度の定数 *F* と *D* (それぞれ0.1, 0.0425) の値を参考に定



図—5 非光合成器官と光合成器官の気温—呼吸速度

Fig. 5 Temperature-bark-respiration curve and temperature-dark-respiration curve

めた。

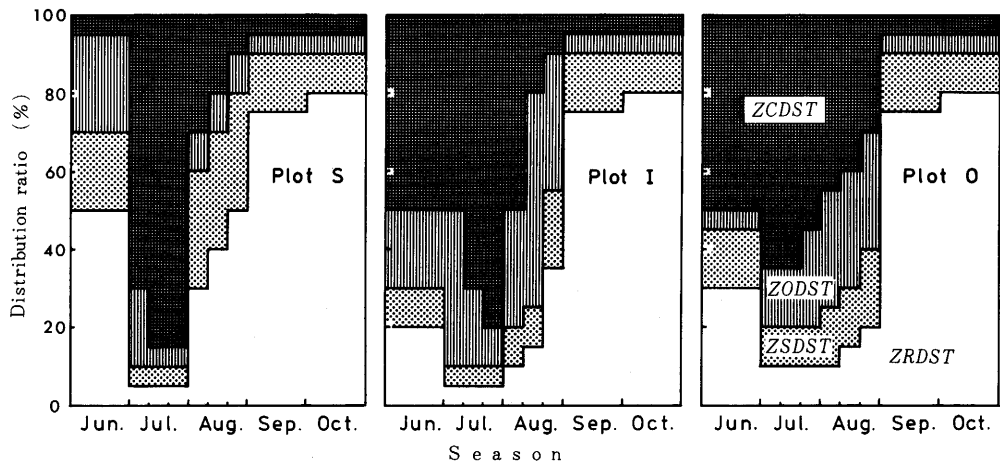
成木と異なり、対象としたシラベ稚樹では全重に占める非光合成器官の割合が小さいので樹皮呼吸量が多少不正確であっても  $\text{CO}_2$  収支にはあまり大きく影響しないと考えられる。しかし、根岸が指摘しているように、樹皮呼吸速度は気温よりむしろ樹体温などに強く影響され (NEGISI, 1981), また成木では  $\text{CO}_2$  収支上無視できない量 (根岸, 1970) でもあるので、今後は光合成と同様に実測する必要があるだろう。

枝、幹、根の樹皮呼吸量は(12)式を基に光合成と同様の手順をふんで、それぞれ  $BRES$ ,  $SRES$ ,  $RRES$  として求め、枝葉の呼吸量  $FRES$  と合計して総呼吸量 ( $WRES$ ) が求まる。

ここにおいて、純生産量 ( $WNET$ ) が  $WGRO$  から  $WRES$  を差し引いて求まる。次に  $WNET$  をどの器官のどのセクションにどのように配分するかを述べる。

まず器官別配分率  $ZCDST$ ,  $ZODST$ ,  $ZSDST$ ,  $ZRDST$  によって  $WNET$  の各器官への配分量を計算する。光合成器官の配分率を当年生セクションの  $ZCDST$  と 1 年生セクション  $ZODST$  に分けた理由は、両者では季節的に生長が大きく異なるためである。なお、枝 (生きた葉が付いた枝は第 2 報 (松本, 1984 b) の扱いに準じて光合成器官としている) については  $ZODST$  の値を用いた。枝だけのセクション数およびその重量が非常に小さいので計算手順の簡略化が主なねらいである。

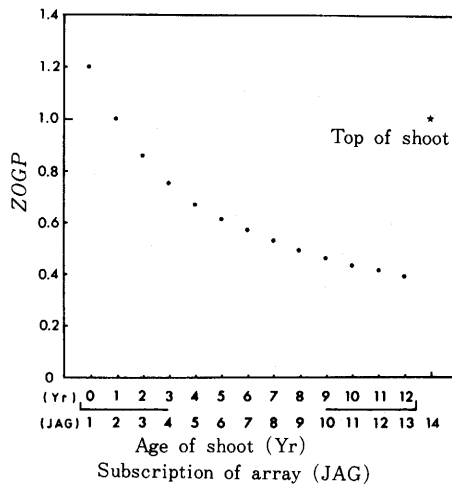
$ZCDST$ ,  $ZODST$ ,  $ZSDST$ ,  $ZRDST$  は、すべて季節的に変化し、S, I, O 区ごとに異なる



図一6 器官別配分率 ( $ZCDST^*$ ,  $ZODST^*$ ,  $ZSDST^*$ ,  $ZRDST^*$ ) の季節変化

Fig. 6 Seasonal changes in the distribution ratio of the organic matter ( $ZCDST$ ,  $ZODST$ ,  $ZSDST$ ,  $ZRDST$ )\*

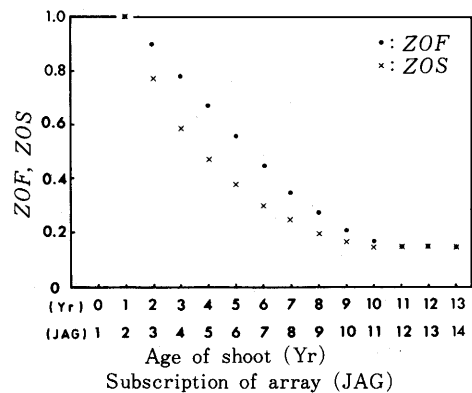
\* See Table 1.



図一7 枝階齢と枝階配分重み ( $ZOGP^*$ )

Fig. 7  $ZOGP^*$  applied to the shoot of each age

\* See Table 1.



図一8 枝葉齢と1年生以上の枝葉齢別配分重み ( $ZOF^*$ ) および幹年齢別配分重み ( $ZOS^*$ )

Fig. 8  $ZOF^*$  and  $ZOS^*$  applied to the shoot and the stem of each age

\* See Table 1.

値を用いた。 $HRLI$  を,  $S$ ,  $I$ ,  $O$  区の値以外で計算するときは, これまでと同様に,  $HRLI$  の近い 2 つの区の値を基に  $HRLI$  の値に応じた比例配分によって,  $ZCDST$ ,  $ZODST$ ,  $ZSDST$ ,  $ZRDST$  を求めるようにした。

図-6 は実際に用いた  $S$ ,  $I$ ,  $O$  区の各器官別配分率である。それぞれの区で各器官別配分率は多少異なるが, 全体として新葉の展開時期である 7 月に当年生枝葉への配分率が大きく, 細根が動き出す 6 月および生育末期である 9 月, 10 月に根への配分率が大きい。

各器官ごとに配分された量は, 枝葉については, 図-7 に示した枝階ごとの配分重み ( $ZOGP$ ) に, その枝階のそれまでの重さを乗じて重み付けをした値に比例していったん枝階ごとに配分する。当年生枝葉ではこの処理で配分量が確定する。1 年生以上では, さらに図-8 に示した枝葉齢ごとの配分重み ( $ZOF$ ) によって同様の処理を行ないセクションごとに配分する。幹についても図-8 に示した幹の配分重み ( $ZOS$ ) によって同様に配分するようにした。

なお,  $HRLI < 12\%$  のとき, 7 月 10 日～7 月 31 日の期間に, その直前の期間にかせいで  $WNET$  に根重の一部 ( $(12 - HRLI)\%$ ) を移し, 模擬的に貯蔵物質を転流 (MUTOH *et al.*, 1968, KIMURA, 1969) させる過程を設けた。この過程を設けない場合,  $S$  区の純生産量の計算値が第 1 報 (松本, 1984 a) で得られた値に比べ過少になり, 配分に関するパラメータを変更しただけでは十分でなかったためである。

配分に関するアルゴリズムおよびパラメータは,  $S$ ,  $I$ ,  $O$  区から各 1 本ずつの供試木を用いた試行によって決定された。コンピュータを用いることで, このようなシミュレーションによる最適解の探索が容易に行なえる。

配分に関する研究は, これまで非常に少なく, 現段階では生態生理学的にモデル化できる知見もほとんどないため, いくつかアルゴリズムを考え, 最も近似度が良く, パラメータの動作特性の明確なアルゴリズムを採用した。

以上の手順を同一処理最終日 ( $EDAY$ ) で区切られる期間ごとにくり返して, 1 生育期間の  $CO_2$  収支が計算される。

本  $CO_2$  収支モデルは, FORTRAN-80 (Version 3.3, JIS 水準 7000, Microsoft 社) で記述され, 計算には, パーソナルコンピュータ [PC-8000 システム, 日本電気 KK, DOS (Disk drive Operating System) として CP/M (Control Program for Microprocessor, Ver. 2.2, Digital research 社)] を使用した。

### III $CO_2$ 収支モデルの検証

EMSOFF & Sisson (1970), NAYLOR *et al.* (1971) らが指摘しているように, 本  $CO_2$  収支モデルのような手続きモデルの場合, 記号モデルに比べモデルの妥当性の検証を行ないにくい。

手続きモデルにおける妥当性の検証法として、HERMANN (1967) が次の 5 点を提案している。

- ① Internal validity——モデルの構成要素が妥当か。
- ② Face validity——モデルがもっともらしいかの第一印象。
- ③ Variable-parameter validity——パラメータが計測可能な変数と対応しているか。
- ④ Hypothesis validity——モデルの変数間の関係がどれだけ現実の現象に対応しているか。
- ⑤ Event or time series validity——シミュレートされた事象と実際の事象とがどれほど一致しているか。

(注釈は著者による)

これらの検証法は、必ずしも客観的な方法ばかりではないが、注釈に示したような観点から本  $\text{CO}_2$  収支モデルの妥当性の検証を試みたい。①～④の検証法では、光合成生産に関する要素は正しく、多くの変数は計測可能な現象の変量として扱っている。しかし、配分に関する要素は、現実的に計測可能なパラメータとは言いがたく、必ずしも妥当性は高くない。この点が本  $\text{CO}_2$  収支モデルの欠点として上げられる。

⑤の事象もしくは時系列の妥当性についての検証は、HERMANN の上げた 5 つの検証法のなかでも最も科学的な検証法であろう。供試木 S-1, I-1, O-1 を用いて定めた配分に関するパラメータ値が妥当であるかどうかを他の供試木にあてはめて、当年生枝葉重について検証したのが図-9 である。当年生枝葉の配分率  $ZCDST$  は、季節的に大きく変化するうえ、次期以降の生産量に大きく影響するので、他の器官の配分率よりも重要な意味を持っている。したがって、当年生枝葉重の増加過程を妥当に計算できることは、 $\text{CO}_2$  収支計算を妥当なものにするための必要条件である。

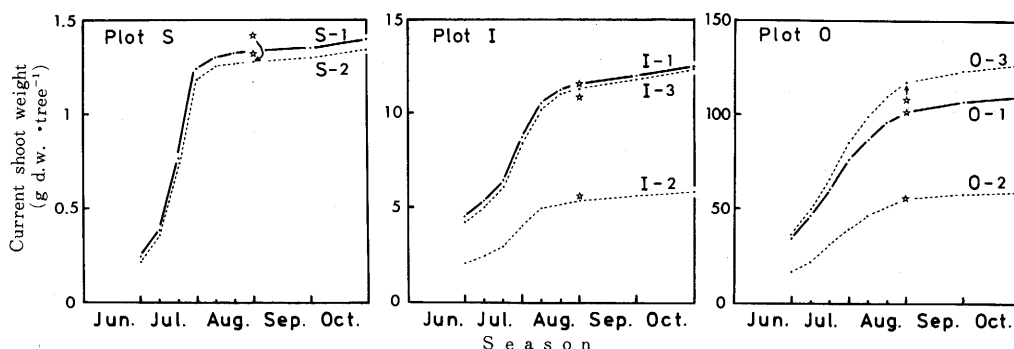


図-9  $\text{CO}_2$  収支モデルによる当年生枝葉重の計算値

Fig. 9 Seasonal changes of the current shoot weight calculated by the  $\text{CO}_2$ -balance model  
 Star : Estimated weight based on the measured values (MATSUMOTO, Y., 1984a, in Japanese with English summary).  
 Solid line: Tree used for making the  $\text{CO}_2$ -balance model.  
 Broken line: Other trees.

図-9において、パラメータ決定に用いなかった供試木も第1報(松本, 1984a)で求めた8月末の値とほぼ一致し、かつ第1報の図-12aに示した1枚の当年生葉の重さの季節変化と非常によく似た季節変化を示す。当年生葉は、6月下旬の開葉以降、葉の数にほとんど変化がなく、枝重は、第1報の図-11に示したように葉重に比べ小さい。このため、当年生枝葉重は、ほぼ第1報の図-12aに示すのと同じ傾向の季節変化をすると考えられる。したがって、配分に関するアルゴリズムおよびパラメータ値は、シラベ稚樹の量的生長様式を表現する上でほぼ妥当であると判断できる。

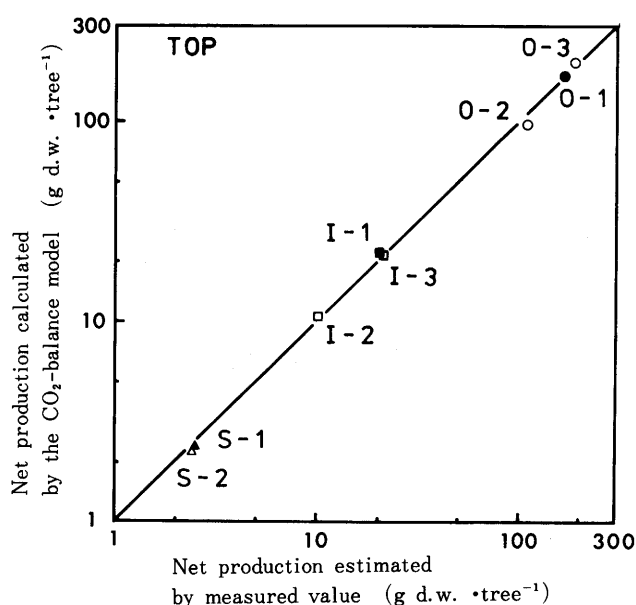


図-10 地上部純生産量とCO<sub>2</sub>収支モデルの計算値

Fig. 10 Net production in the top calculated by the CO<sub>2</sub>-balance model in relationship to that estimated by the measured values  
Black dot: Tree used for making the CO<sub>2</sub>-balance model.

地上部純生産量を第1報の実測値から求めた推定値と比べたのが図-10である。計8個体の供試木は、いずれも8月30日に採取しているので、CO<sub>2</sub>収支モデルによる計算値も8月31日までのものである。図に明らかなように、本CO<sub>2</sub>収支モデルは、S-1, I-1, O-1のみならず、すべての供試木について、相対誤差±10%以内で計算している。

当年生枝葉、枝葉全体、幹、地上部および個体全体の純生産量の計算値と第1報で得た推定値を表-2に示した。計算値は、図-10と同様に8月31日までのものである。供試木S-1,



表一 2 純生産量の計算値(上段)と実測値をもとにした推定値\*(下段)

Table 2 Calculated (Upper) and measured\* (lower) net productions (g d.w.)

供試木No. Sample tree No	当年生枝葉 Current- year shoot	枝葉全体 Whole shoot	幹 Stem	地上部 Top	個 体 Individual Top+Root
S-1**	1.33	1.77	0.49	2.27	2.37
	1.31	1.73	0.72	2.45	2.74
S-2	1.28	1.71	0.45	2.16	2.34
	1.43	1.87	0.53	2.40	2.72
I-1**	11.5	18.9	3.25	22.2	25.4
	11.7	17.8	2.36	20.2	22.9
I-2	5.41	8.89	1.53	10.4	11.9
	5.60	7.65	2.36	10.0	11.4
I-3	11.4	18.7	3.24	21.9	25.1
	10.7	15.5	4.97	20.5	23.2
O-1**	103.6	141.8	30.6	172.7	200.5
	101.8	135.5	29.0	169.6	192.0
O-2	55.6	78.1	19.2	97.4	112.7
	55.9	77.4	31.7	109.7	124.3
O-3	119.3	166.5	37.6	204.2	236.6
	103.8	154.0	35.0	189.7	215.0

\* Estimation based on the measured values (MATSUMOTO, Y., 1984a, in Japanese with English summary).

\*\* Tree used for making the CO<sub>2</sub>-balance model.

I-2, I-3, O-2の幹の計算値がかなり小さいが、枝葉および個体全体の純生産量は、いずれの供試木も地上部純生産量と同様に比較的高い精度で計算されている。

図-9, 10および表-2に示した検証は、必ずしも真の値に対して高い精度を有しているということではない。なぜなら、同一個体の2つ以上の時点における生体重量を実測することが原理的に不可能なため、推定値とCO<sub>2</sub>収支モデルの計算値を比較しているからである。

しかし、真の値とさほど違わないと考えられる第1報の推定値に非常に近い計算結果が得られていることから、本CO<sub>2</sub>収支モデルによって、ほぼ妥当なCO<sub>2</sub>収支計算が行なえると考えられる。ことに、図-9に示したように、特定の器官重の季節的変化にもそれぞれ生育地の光環境に応じた特色を計算結果に表わすことができるので、CO<sub>2</sub>収支の季節的変化をも比較検討す

ることが可能なモデルと考えられる。

#### IV 計算結果および考察

##### 1 個体重の季節的生長経過

CO<sub>2</sub>収支モデルによって得られた個体重の季節的变化を各供試木ごとに図-11に示した。

地上部重 (W<sub>TOP</sub>) は、季節とともに増加するが、S区では8月以降に、IおよびO区では9月以降に頭うちに近づく。当年生枝葉重 (W<sub>FUD</sub>) の増加は、図-9に示したとおりであり、S区で7月下旬、I区で8月中旬、O区で8月下旬まで急激に増加し以後頭うちに近づく。1年生以上の枝葉重 (W<sub>BUD</sub>)、および幹重 (W<sub>SUD</sub>) は、8月中下旬ごろまでゆるやかに増加し、以後頭うちに近づく。

根重 (W<sub>RUD</sub>) を含めた全重の季節変化は、S区では6月と10月に増加がいちじるしく、I区では7月中旬に一時停滞がみられるほかは、O区とともにほぼ一定の増加傾向を示した。なお、S区の図中に示した矢印は、根から貯蔵物質を転流させたため生じた一時的な根重の減少期間 (黒ぬり) とそれが回復するまでの期間 (白ぬき) である。

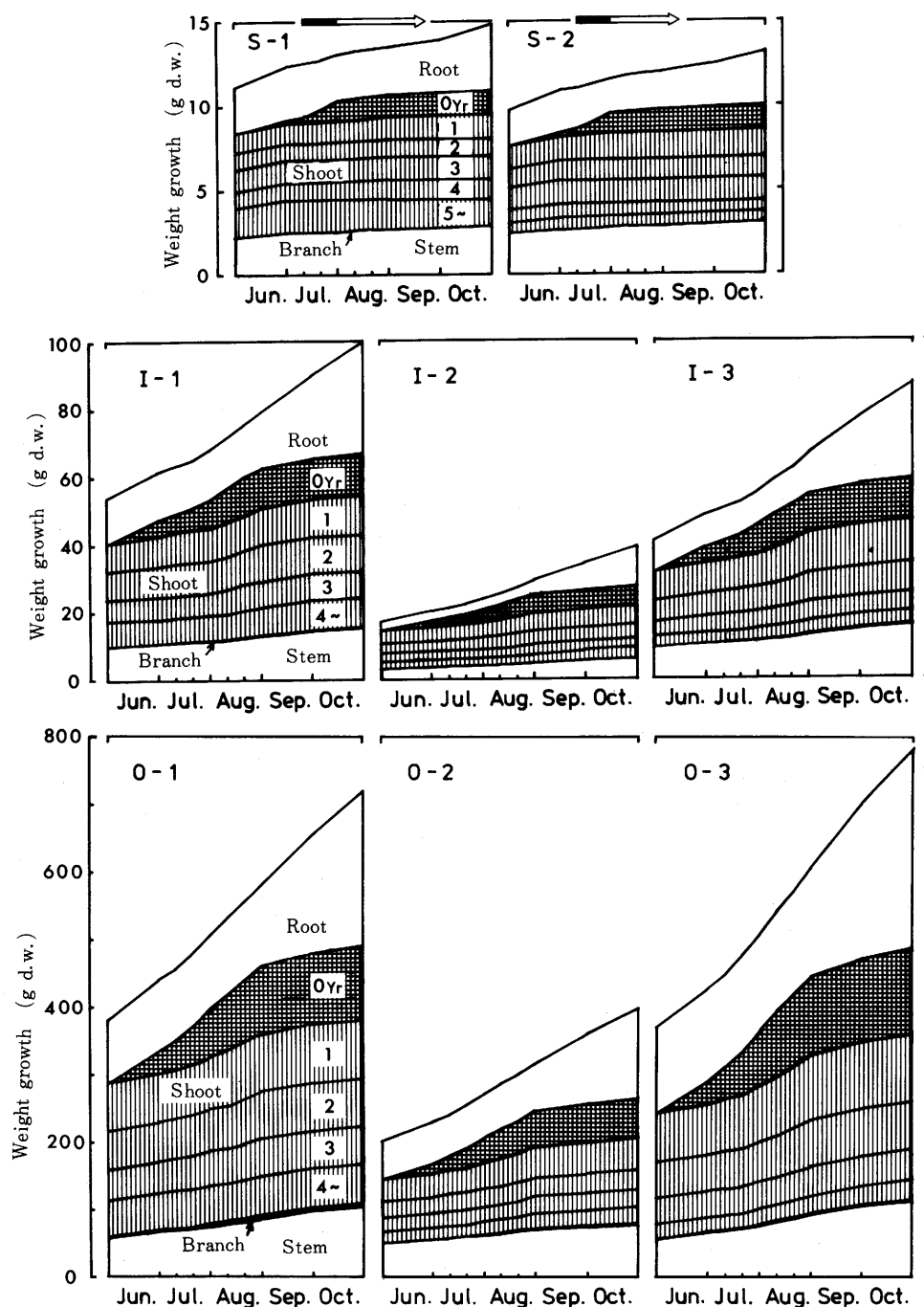
##### 2 CO<sub>2</sub>収支の季節的变化

本 CO<sub>2</sub>収支モデルによって計算した CO<sub>2</sub>収支の季節的变化を図-12に示す。

S区の呼吸消費量は、7月上旬および7月下旬から8月下旬にかけて大きく、10月は他の季節と比べ非常に低下する。総生産量は、6月と7月下旬に他の季節に比べて大きい。I区の呼吸消費量は、7月下旬～8月下旬に大きく、S区と同様に10月に他の季節の1/2以下に低下する。7月下旬～8月下旬の比較的長い期間、他の季節に比べ総生産量が大きい。O区の呼吸消費量は、総生産量と同様に、7月下旬に最も高い。生育の開始から7月下旬にかけて総生産量が増大し、8月上旬以降低下する。

S, I, O区とも総生産量は、7月下旬に最も大きい。また、S, I, O区とも呼吸消費量の大半は枝葉によるもので、枝、幹、根による呼吸消費は少ない。呼吸消費量全体に占める枝葉による消費割合は、暗い区ほど大きい。

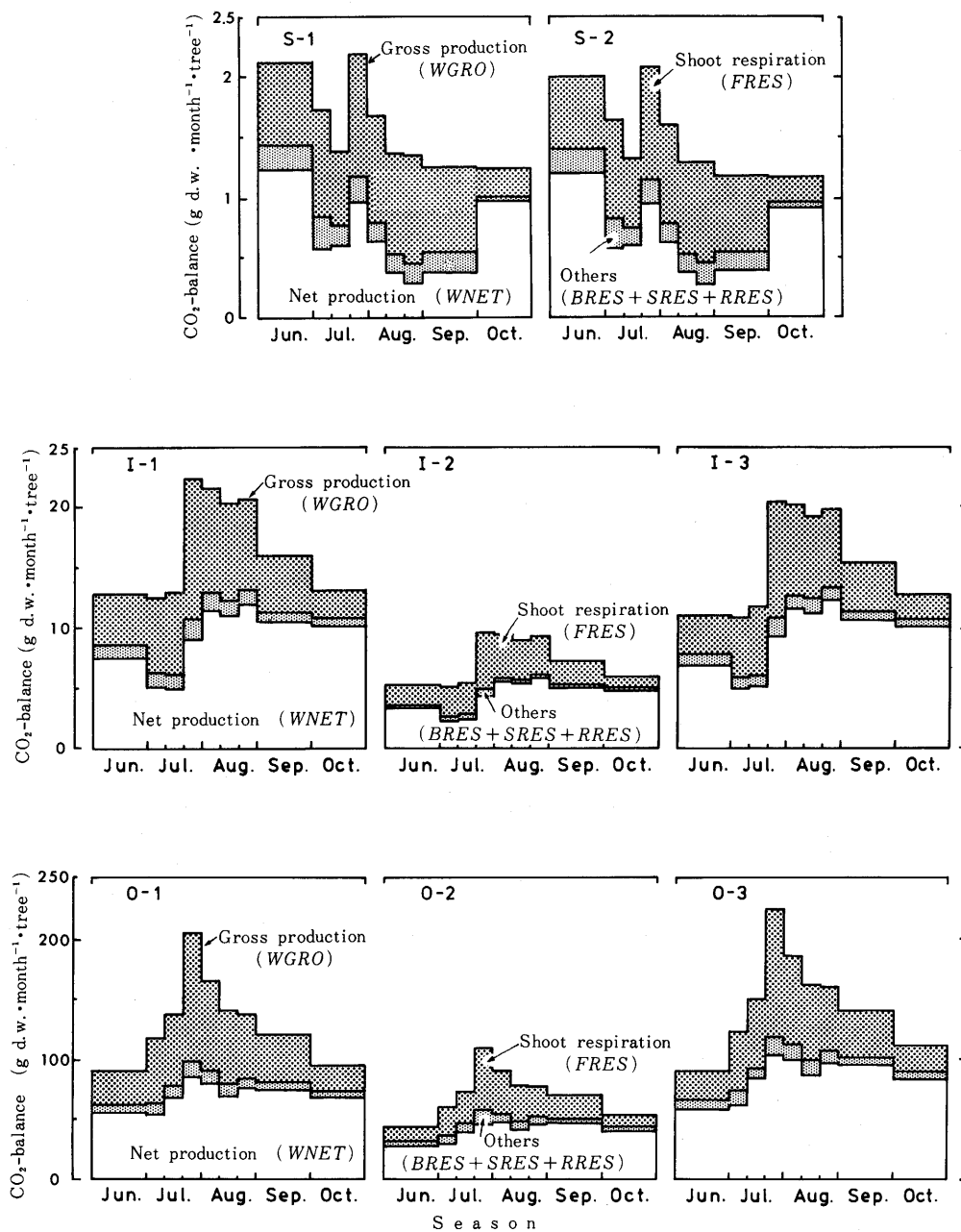
総生産量に対する純生産量の割合を季節的に比べると、S, I, O区とも6月および10月に大きい。S区で7月上旬～9月、I区で7月下旬～8月下旬、O区で7月下旬～8月上旬にそれぞれ小さくなる傾向が認められる。明るい区ほど総生産量に対する純生産量の割合が低下する期間が短いといえよう。全生育期間についての総生産量に占める呼吸消費量および純生産量の割合を表-3に示した。S区では、他の区に比べ呼吸消費の割合が大きく、総生産量に占める純生産量の割合は、50%弱であるが、IおよびO区では60%前後である。なお、図-12に



図一11 個体重の季節的生長

Fig. 11 Seasonal courses of the weight growth in *Abies veitchii* on the plots S, I, and O. Black parts within the arrows in the S-1 and S-2 figures show the period of translocation of reserves from root to top and the white ones from top to root until the recovery of original root weight.

0-yr: Current-year shoot, 1: 1-year shoot, 2: 2-year shoot, 3: 3-year shoot, 4: 4-year shoot, 4-, 5-: Over 4- or 5-year shoot



図一12  $\text{CO}_2$ 収支量の季節的变化

Fig. 12 Seasonal changes of the  $\text{CO}_2$ -balance

表-3 全生育期間における CO<sub>2</sub>収支Table 3 CO<sub>2</sub>-balances in each sample tree during a growing season

供試木No. Sample tree No.	総生産量 Gross production (g d. w.)	呼吸消費量* Respi- ration* (%)	(tree <sup>-1</sup> ) 純生産量* Net production*
			(%)
S-1	7.86	52.8	47.2
S-2	7.40	50.8	49.2
I-1	78.70	41.5	58.5
I-2	34.38	36.7	63.3
I-3	73.35	37.4	62.6
O-1	606.31	43.6	56.4
O-2	331.84	40.3	59.7
O-3	679.44	39.0	61.0

\* : Ratio to gross production in percentage.

において、10月は低温になることが多いため、呼吸消費量は他の時期に比べ少ないが、純生産量はさほど低下していない。

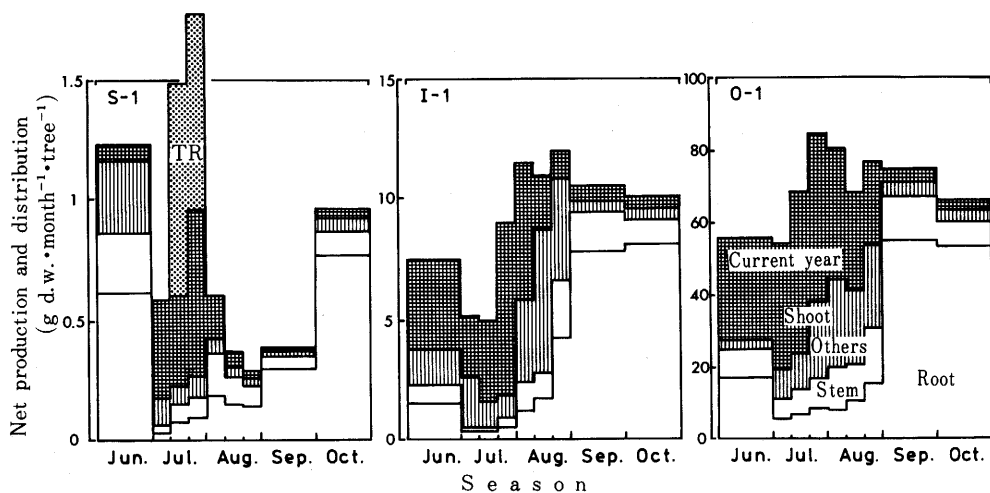


図-13 純生産量および器官への配分量の季節的変化

Fig. 13 Seasonal changes of the net production and its distribution among organs  
TR: Amount of translocation of reserves from root to top

### 3 純生産量の季節的变化

供試木 S-1, I-1, O-1 の純生産量および器官別配分量の季節的变化を図-13に示した。S 区の当年生枝葉の点をうった部分は、WNET に加算した根からの一時的な転流量を示す。転流量の85%を当年生枝葉に、5%ずつを1年生以上の枝葉、幹、根にそれぞれ配分した。実質的には点をうった部分の95%が根から他の器官に配分されたことになる。de Wit ら(1970)の ELCROS のように貯蔵物質のプールを要素に入れていないため、これに代わる手続き手段として行なった。

図-9 で検討したように、当年生枝葉への配分、および検証資料が得られている8月下旬までその他の器官への配分は、比較的要当と思われる。しかし、9月以降については、根への配分量が非常に大きく、妥当性に疑問がある。原因のひとつは、9月以降の地上部の重量生長を第1報(松本, 1984a), 図-11および12aなどに示されるように少ないと仮定して地上部の配分率を決めているからである(図-6参照)。

しかし、図-13に示されるように、この時期の純生産量は、S 区の10月をのぞいても各区とも他の時期の値に比べ小さくない。このように表面的な生長がすでに終わった時期に純生産量がおおきいことの原因は、以下のふたつが考えられる。

まず第1に光合成・呼吸速度に関する入力値が、切り枝法で計測した値を用いているため、この時期の実際の  $\text{CO}_2$  ガス代謝の状態と大きなズレが生じたことである。S, I, O 区とも、10月の大半は、日最高気温が  $10^\circ\text{C}$  に満たない低温の日が続くが、各調査区から採取した光合成・呼吸の計測試料は、温度-光合成曲線を得るために  $20^\circ\text{C}$  前後の比較的高温に数時間さらされる。比較的短い時間の前歴温度に光合成速度が影響されることはすでに第2報(松本, 1984b)で述べた。したがって、切り枝法による人工的環境下での計測値を、現実の  $\text{CO}_2$  ガス代謝量推定に用いるとき、具体的な計測方法・手順や、生育期のどの時期に属するかなどに関連して、大きなズレが生じる可能性が考えられる。

第2には、 $\text{CO}_2$  ガス代謝量 ( $\text{mg CO}_2$  量) をもとに物質生産量を計算しているが、生体重量への変換定数は、多糖類の一般式をもとに、季節的に一定の値を用いていることである。すなわち、9月、10月にでんぷんなどの貯蔵物質が他の季節より多く作られる(KIMURA, 1969)が、冬芽の形成、耐凍性の獲得(酒井・1971)に関係して、多糖類よりかなり小さい変換定数の脂質、蛋白質などが、無視できないほど作られているのではないかということである。

これらは、配分の様式をよりくわしく調べることとともに、今後検討していく必要のある問題である。なかでも、光合成速度は、同調同化箱(松本ほか, 1981)を用いて自然条件下の値を直接調べることが重要であろう。

S 区の純生産量は、6月と10月に高く、7月下旬をのぞいた7月~9月には6月の $\frac{1}{2}$ 以下に

低下する。これは第1報(松本, 1984a)の図-5に示したように、7月～9月にかけて生育地の相対照度が低下することが大きな原因である。7月下旬の純生産量が、前後の時期に比べ高いのは、当年生枝葉の光合成能力が比較的高いこと、好天に恵まれたこと、および枝葉重が急激に増加したことがあげられる。I区は、7月上、中旬に純生産量が低下するが、8月以降はほぼ一定の高い水準を保つ。O区は、I区と同様7月下旬以降純生産量が上昇するが、全生育期間を通じて、他の区ほど大きな変動がない。

図-14に供試木S-1, I-1, O-1のNAR(Net Assimilation Rate, 純同化率)とRGR(Relative Growth Rate, 相対生長率)の季節的变化を示した。NARは、単位枝葉重あたりの乾物生長率、RGRは、単位乾物重あたりの乾物生長率を表わし、いずれも物質生産の能率と解することができる。ただし、NARは、通常葉面積または葉重を用いるが、ここではこれまで

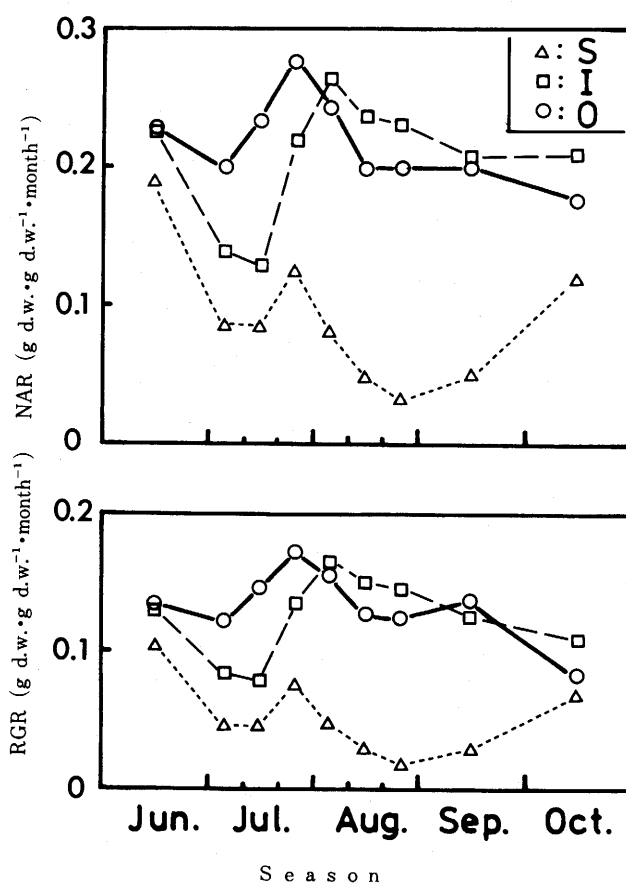


図-14 NAR, RGRの季節的变化

Fig. 14 Seasonal changes of NAR and RGR

に説明してきたように、枝葉重を用いて計算した。

いずれの区でも、NAR と RGR はよく似た季節的变化をするが、区間の差がかなりある。NAR と RGR がよく似た変化をするのは、NAR を単位枝葉重で表わすと、

$$RGR = NAR \cdot \frac{F}{W}$$

ただし、

F：ある時点の光合成器官重

W：ある時点の個体重

の関係があり、図-11からもわかるように、いずれの供試木も F/W比が季節的にいちじるしく変動しないためである。

S区では、NAR, RGRとも8月下旬にかけて低下し、その後ふたたび増加する。7月下旬の一時的増加の理由は、すでに述べたとおりである。I区では7月上旬～中旬にNAR, RGRとも一時的に低下するが、8月上旬以降O区より大きくなる傾向がある。O区では、7月中旬～8月上旬にかけてやや増加するが、季節を通じて乾物生長率の変動は少ない。

#### 4 生育地の照度・気温の変動とCO<sub>2</sub>収支

光合成、呼吸、配分などの生態生理的特性をこれまでどおりの値に保ち、照度または気温だけが変動したときのCO<sub>2</sub>収支を以下に検討する。

今のところ、生育環境の急変にともなう生態生理的特性の順応過程についての研究例はみあたらない。しかし、シラベ前生稚樹の生長は、光環境が急変したとき、3～5年で新しい光環境に応じた生長をする（松本ほか、1978）ので、環境変化にともなう生態生理的特性も数年のうちに変化すると考えられる。

ここで検討する一生育期間内のCO<sub>2</sub>収支は、上述のように、シラベ前生稚樹の生態生理的特性の変化が、気象環境の変動によって起きないと仮定した場合である。照度だけを観測値の0.5倍または1.5倍にしてCO<sub>2</sub>収支を計算した結果が図-15である。

S, I, O区とも、照度が低いと総生産量、純生産量とも減少し、高いと増加する。照度が50%減少すると、S, I, O区それぞれ平均で、純生産量がおよそ85%, 80%, 50%減少し、照度が50%増加するとそれぞれおよそ85%, 80%, 30%増加する。O区は、他の区に比べ、照度変動にともなう純生産量の増減が小さく、照度が低くなる場合よりも高くなる場合のほうが変化が小さい。このような傾向は、総生産量についても同様である。

なお、本CO<sub>2</sub>モデルで温度だけに依存するはずの呼吸消費量が、わずかではあるが照度の増減にともなって増減するのは、純生産量の変動によって個体各部の重さが増えたり減ったりするためである。いずれの区に生育するシラベ前生稚樹も、純生産量は光環境に大きく左右され、



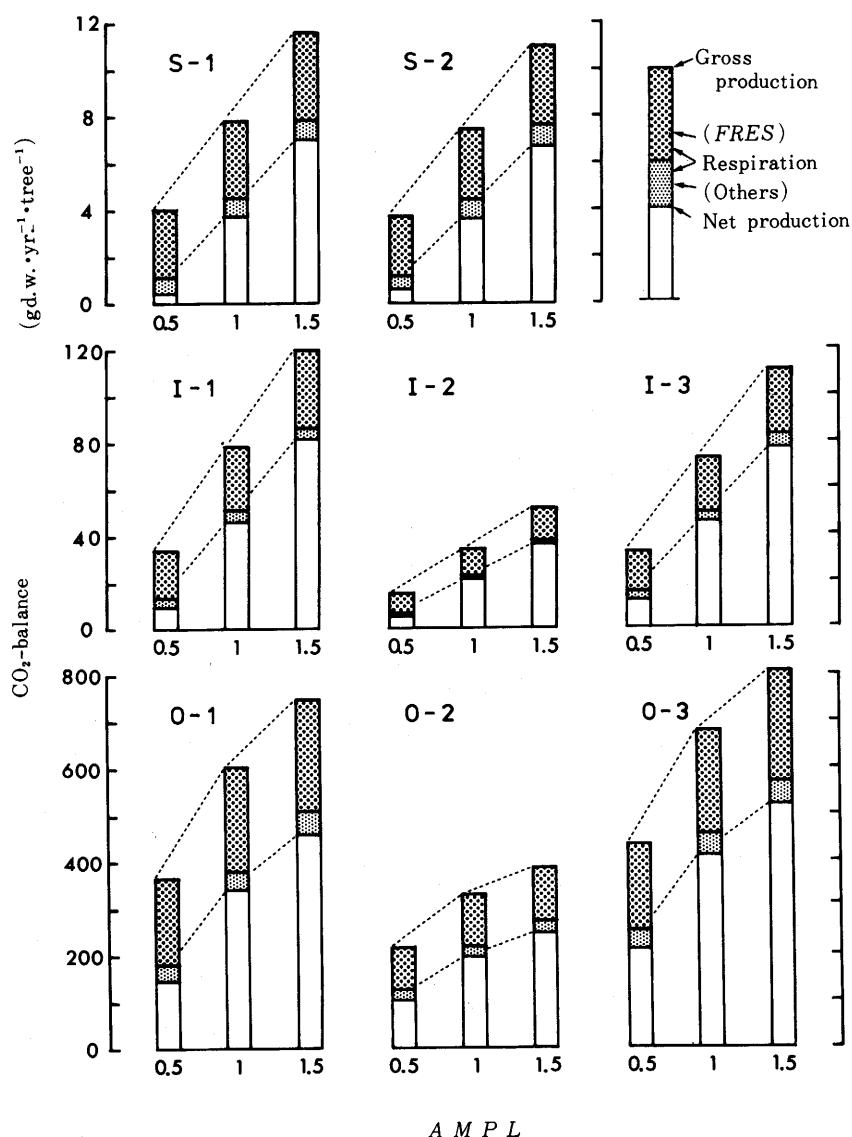


図-15 全生育期間の CO<sub>2</sub>収支に対する照度の影響

Fig. 15 Effect of light intensity on the CO<sub>2</sub>-balance during growing season  
AMPL is a value multiplying the observed light intensity.

とくに、暗い区ほどわずかな照度の変化で純生産量が大きく増減するといえよう。

気温だけを観測値に対して 3℃増減した場合の CO<sub>2</sub>収支を図-16に示す。総生産量は、S区では、気温にともなう変化がほとんどなく、IおよびO区では、気温が上昇するほど低下する。IおよびO区の総生産量が観測値よりも 3℃高い場合、低下するのは、光合成速度の最適温度

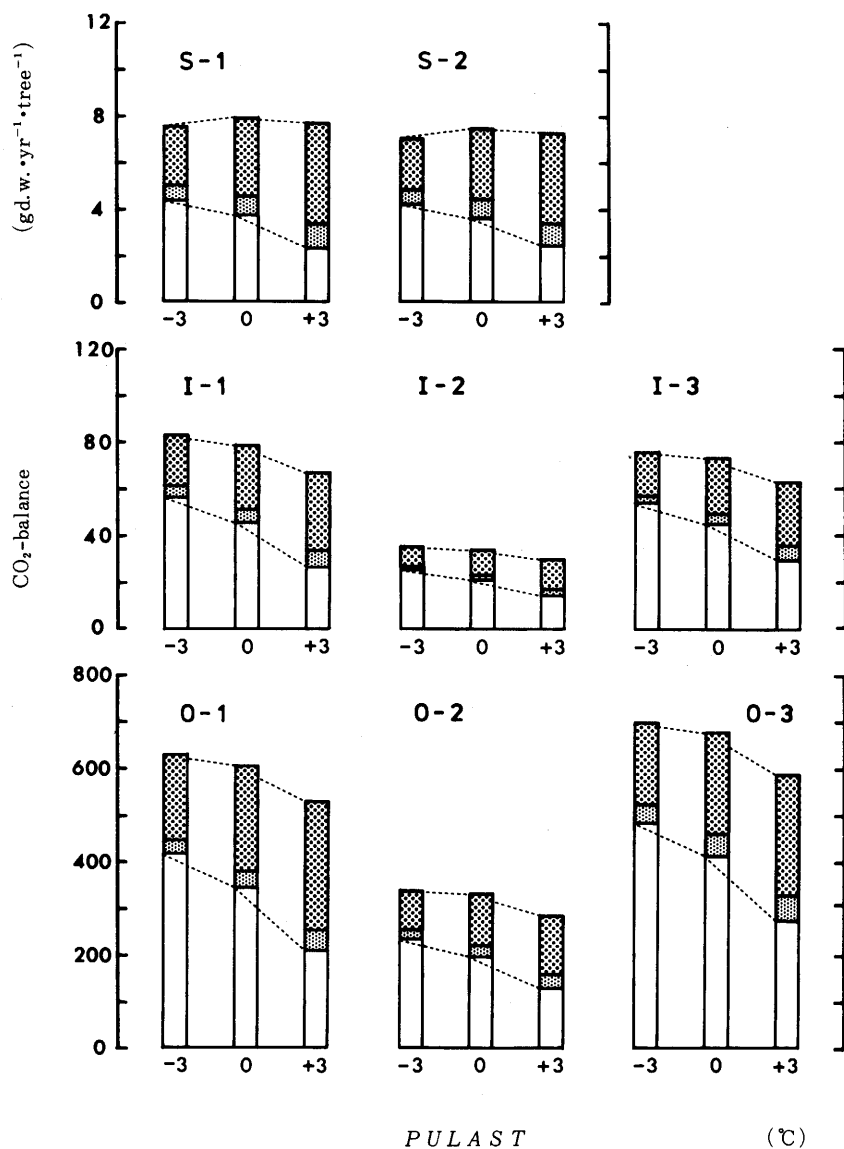


図-16 全生育期間の CO<sub>2</sub>収支に対する気温の影響

Fig. 16 Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>-balance during growing season  
*PULAST* is a value adding to the observed temperature.  
 Lettering as in Fig. 15.

よりも高い気温になることが多いためである。S 区の総生産量の変動が少ないのは、I, O 区よりも最適温度が 3℃高く、光合成速度が気温の影響を比較的受けにくい特性があるためである。

枝葉や、枝、幹、根の呼吸速度は、気温とともに指数関係で上昇するので、呼吸消費量も気温にともなって増加する。暗い区ほど増加が大きいのは、呼吸速度の温度係数 ( $D, RD$ ) が暗い区ほど大きいためである。

純生産量は、いずれの区でも気温が低下するほど大きくなる。気温が  $3^{\circ}\text{C}$  低下すると、S, I, O 区の純生産量は、それぞれおよそ 15%, 25%, 20% 増加し、気温が  $3^{\circ}\text{C}$  上昇するといずれの区もおおよそ 35% 低下する。一般に、樹木の生長は、夏期に冷涼な年は生長が良いといわれるが、本  $\text{CO}_2$  収支モデルの結果から判断すると、 $3^{\circ}\text{C}$  低温になると総生産量はさほど変化しないが呼吸消費量は大きく減少するため、結果として純生産量が大きくなるといえよう。気温環境の変化は、現在よりも高温になるほうが低温になるより純生産量に大きな変化をおよぼし、区間による程度の差はあまりないといえよう。

## 5 さまざまな光環境下の $\text{CO}_2$ 収支予測

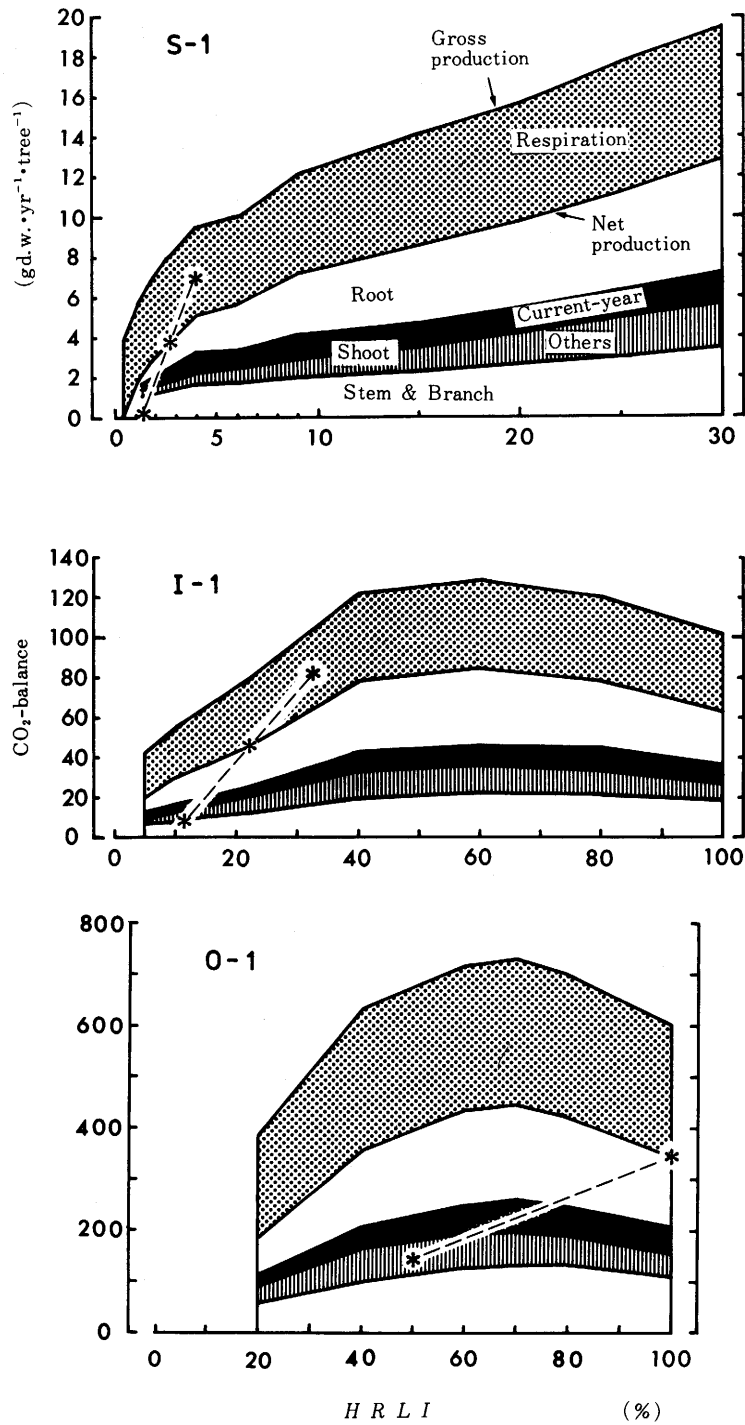
本  $\text{CO}_2$  収支モデルは、すでに述べたように、 $HRLI$  の値によって照度—気温—光合成曲面式の各定数、樹皮呼吸速度の各定数、器官別配分比などが変化する構造になっている。そこで、 $HRLI$  をいろいろに変化させて、 $\text{CO}_2$  収支を比較した。

図-17は、初期重量値に供試木 S-1, I-1, O-1 を用いて、 $HRLI$  をいろいろに変化させた場合の  $\text{CO}_2$  収支である。S-1 の場合は、S 区の平均相対照度 ( $HRLI=2.6\%$ ) より暗いと総生産量、純生産量とも低下し、明るいと増加する。総生産量および純生産量は、それぞれ  $HRLI$  が 20%, 12% のとき S 区の 2 倍に達する。総生産量に対する純生産量の割合は、 $HRLI$  が 2.6% のとき 46% であったが、これより暗くなると減少し ( $HRLI=1.2\%$  のとき 33%) 明るくなると増加 ( $HRLI=9.0\%$  のとき 59%) する。純生産量は、 $HRLI$  が 0.4% 以下ではマイナスになり、長期間の生育は期待できない。なお、図には示されていないが、総生産、純生産とも最大になる明るさは 60% であった。

本  $\text{CO}_2$  収支モデルの入力値は、S, I, O 区の 3 カ所でしか得られていないので、 $HRLI$  が 2.6%, 22%, 100% 以外の場合、比例配分などによって光合成・呼吸に関する各定数、配分率などを定めている。また、検証用の資料も S, I, O 区でしか得られていないので、S, I, O 区以外の光環境のもとでは、光合成能力、配分率など実際とはかけはなれた値になっていることも考えられる。したがって、図-17に示した  $HRLI$  と  $\text{CO}_2$  収支の関係は、こまかな点では不十分なところがあるが、全体としての傾向は十分に示していると思われる。

供試木 I-1 の場合は、I 区 ( $HRLI=22\%$ ) より暗くなると総生産、純生産とも減少し、明るくなると増加するが  $HRLI$  がおよそ 60% で最大に達し、それ以上の明るさでは低下する。

供試木 O-1 の場合は、O 区 ( $HRLI=100\%$ ) より暗くなると総生産量、純生産量とも増加し、およそ 70% で最大に達し、それ以下になると低下する。



図一17 生育地の光環境 (HRLI) と  $\text{CO}_2$  収支の予測

Fig. 17 Forecast of  $\text{CO}_2$ -balance in relation to the relative light intensity in habitat (HRLI)  
Stars show the net production in Fig. 15.

いずれの区に生育するシラベ稚樹も、*HRLI* の変化にともない、総生産量は大きく変化し、呼吸消費量はあまり変化しないため、純生産量は、総生産量の変化とよく似た大きな変化を示す。また、いずれの供試木を用いても、純生産量が最大になる *HRLI* は、60~70%であり、シラベ前生稚樹は、弱度の被陰下のほうが生長が良いと予想される。

## V 総合的考察

### 光合成生産にみられるシラベ前生稚樹の光環境に対する順応

第1~3報(松本, 1984a, b, c)の計測結果および本報のCO<sub>2</sub>収支モデルを用いた計算結果から、光合成生産にみられるシラベ前生稚樹の光環境に対する順応について総合的に考察する。

あらためて言うまでもないが、光合成による物質の生産は、植物の生長に非常に深い関わりがある。また、光合成生産は、光、温度、風速、CO<sub>2</sub>濃度などの外的環境要因と、植物自体の葉の形態、空間的分布、光合成能力、水分状態、生産物質の転流などの内的要因に大きく左右される。ここでは、とくにシラベ前生稚樹の生長のありさまを、生育地の光環境との関係で検討する。

まず第1報(松本, 1984a)では、上木による被圧の程度が異なる3つの区に生育するシラベ前生稚樹について、それぞれをとりまく照度・気温環境の違いを明らかにしたうえで、伐採後9年間の光環境の違いがもたらした各区間の生長および純生産量の違いを明らかにした。S, I, O区の環境は、気温もさることながら、照度に大きな差があり(第1報の図-5および図-6)、重量生長の大きな違い(第1報の図-19)とよく対応している。

いっぽう、第2報(松本, 1984b)で求めた光合成能力(第2報の図-3)は、暗い区のほうが高く、暗い区ほど大きな純生産が可能に思われる。しかし、この問題を考えるとき、さきに述べた外的環境要因と、植物の内的要因を同時に検討する必要がある。

S, I, O区で日中比較的良好よく起こる(日中のおよそ60%以上の頻度)照度と気温の組み合わせは、それぞれ、3~16°C, 1.6klxまで、5~16°C, 8.4klxまで、5~18°C, 40klxまでである(第1報の図-6)。当年生枝葉の照度-気温-光合成曲面(第2報の図-13)について検討すると、SおよびI区では、光合成能力またはそれに近い光合成速度をひきだすのに十分な照度と気温の組み合わせ環境に恵まれていない。ことに、S区では、光合成能力の1/10程度の光合成速度しか日常ひきだせない。したがって、S区とO区を比べた場合、S区の光合成能力が2倍としても、単位枝葉重あたりの光合成生産量は、O区の1/5程度でしかないことがおおまかに推察できた。

試みに、イギリス流の生長解析法によってNAR(純同化率)を調べたところ(図-14)I,

O区の値は比較的似ているが、S区ではI、O区の1/2以下のことが多かった。根岸（1978）は、NARに光合成能力が大きく影響するが、環境要因や、さまざまな植物の内的要因も同時に影響することを指摘している。

これらのことから、S区とO区の純生産量の差は、第1報の図-19に示した個体あたりの葉量や光合成能力の違いに加えて、光環境の大きな違いによって、単位枝葉重あたりの光合成生産速度も区間で大きく異なるためといえよう。したがって、NARがS区で低いのは、高い光合成能力を有効に利用できない光環境のためと考えることができる。

ここで、I区はO区の22%程度の照度環境であるにもかかわらず、I、O区のNARがほぼ等しい理由を考えてみたい。NARは、環境要因、光合成能力、そのほかの植物の内的要因などに深く関係していることはすでに述べた。I区は、O区より光合成能力が2～3倍高く、光飽和点照度が数klx低いなど、光合成生産に不利な暗い光環境下で効率の良い生産が行なえるような特性がある。このような特性によって、ある程度までは暗い光環境下でも、高い光合成生産効率を維持することが可能と考えられる。

S区もI区と同様に、光合成能力、光飽和点照度などからみて、暗い照度下でも高い光合成速度が得られるよう順応しているが、それ以上に光環境が暗いために、IおよびO区に比べNARが低いと思われる。このことは、8月を中心とするS区の相対照度が低下する時期（第1報の図-5）に、光合成能力がほかの時期よりも高い（第2報の図-3）にもかかわらず、NARが大幅に低下（図-14）していることから裏づけられる。

いずれにしても、光環境が光合成による生産に不利な場合、シラベ稚樹の葉は、暗い環境下でも高い光合成速度が得られるように順応しているといえる。

このようなシラベ前生稚樹の光環境への順応現象は、形態などの表に現われた現象としてもいくつかあげることができる。暗い区ほど、

- ① 葉が薄く、1枚の葉の重さが軽い（第1報の図-18）。
- ② 個々の葉が水平に近く配列する（第1報の図-4）。
- ③ 葉の寿命が長い（第1報の図-17）。
- ④ 新しい葉1枚を付けるために必要な枝の重さが少しですむ（第1報の図-11）。

などである。①および②は、第2報で得られた光-光合成関係にも直接関係しているが、個体レベルで考えると、樹冠内の光の減衰が少なく（第1報の表-4）、樹冠内部の葉にも光があたりやすいことや、上方からの光をそれぞれの葉が効率よく受けることができることを示している。また、①、③、④は、葉を少ない材料で作し、保持し、しかもより長い期間光合成生産に利用できることを意味する。

このような順応現象を考慮したCO<sub>2</sub>収支モデルを組み立ててみると、そのどれもが暗い光環境下での光合成生産を効率よくするように働いていることが理解できる。これらの順応の結果、

図一17に示したように、現在より暗い光環境に置かれた場合、順応が起きないとした場合に比べ、はるかに大きな純生産量を得られることになる。逆に、現在よりも光環境が明るくなっても、これに対する順応が起こって、照度の増加だけから期待するほどには純生産量は多くはならないともいえる。

光合成生産に関与する環境要因として光、温度以外に水分があげられる。本研究では、調査地が雲霧帯に位置するため、S、I、O区間の土壤水分環境の差は小さく、いずれの区でも皆伐後9年（1979年当時）を経たシラベ前生稚樹の光合成生産に大きく影響するほど乾燥することはないと思われる。このことは、木部圧ポテンシャルの計測結果（第3報の図一3、4）と、木部圧ポテンシャル—光合成関係（松本ほか、1982）をもとに第3報で検討した。

しかし、S、I、O区間で吸水、蒸散のしかたには大きな差があるといえる。暗い光環境に生育するシラベ前生稚樹ほど、わずかな光の量で木部圧ポテンシャルが低下する（第3報の図一6）。これは、暗い光環境の区ほど気孔の開閉が緩慢で、低照度でも気孔蒸散による水分消費が活発になりやすいため、また、根系や仮導管などの水分通導組織の発達が悪いためと考えられる。すなわち、シラベ前生稚樹は、樹体の水分維持の点でも生育地の光環境に順応しているといえよう。

## VI お わ り に

本研究が目的とした異なる光環境下に生育したシラベ前生稚樹についての光合成生産上の特性の比較の結果、いくつかの点が今後の問題点として残された。主な点を上げると、①光合成速度を母体に付いたままで、実際の生育地で計測すること、②CO<sub>2</sub>収支を計算するのに重要な光合成生産物の配分についてよりくわしく調べること、③CO<sub>2</sub>ガス代謝量を乾物量に変換する際の定数について検討すること、などである。

これらのうち①については、（現在すすめている環境同調同化箱を用いた方法などによって）現地計測を行なうことによってより正確な知見が得られよう。②および③についても、方法論の確立を急ぎ①と平行して調べることによって順次明らかにされていくと考える。

光合成速度の現地計測が可能となれば、天然更新作業の直接の基礎として重要な光環境の変化にともなうシラベ前生稚樹の順応の過程および順応の範囲などをくわしく調べることができると考えられる。

本研究の成果から、上層木の伐採直後に起こると予想されるシラベ前生稚樹の生態生理的順応現象として、以下のことが考えられる。

暗い林内に生育してきた前生稚樹では、環境が急激に疎開地の条件に変わることによって、一時的な光合成の上昇が考えられるが、同時に、増大する蒸散に吸水が追いつかず木部圧ポテ

ンシャルのいちじるしい低下が予想される。

林内の前生稚樹の根系の発達は、コケ=A<sub>0</sub>層に限られることも多いが、伐採にともなって表層が急激に分解したり、あるいは流亡してしまうと、稚樹は十分に吸水できなくなり、ついには乾燥枯死に至る場合もあると思われる。ある程度の吸水によって乾燥枯死をまぬがれた前生稚樹でも、木部圧ポテンシャルの低下にともなう気孔閉鎖などによって、光合成生産は、かなりの期間低下すると予想される。

また、クロロフィルは、強光によって分解することが知られている。林内の弱光に順応して生育してきた前生稚樹の薄い葉が、急激に強光にさらされると、クロロフィルが分解し、たとえ水分条件が満足な状態にあっても、光合成速度は低下する可能性も考えられる。

上層木の伐採などにともなう急激な光環境の変化に対して、前生稚樹が生態生理的にどのように順応していくか。この問題を明らかにしていくのに有用な資料が、現地計測をかなり長期間にわたって継続することによって得られるであろう。その際、上述の水分収支や、クロロフィル分解などとの関連についても検討することが重要と思われる。

## 引用文献

- EMSHOFF, J.R. & SISSON, R.L. (1970): Computer simulation models. (シミュレーション, 関根智明ほか訳, 1974, 351pp., 日本コンピュータ協会, 東京)
- HERMANN, C. (1967): Validation problems in games and simulations. *Behavioral Science*, 12: 216-230
- HOZUMI, K. & KIRITA, H. (1970): Estimation of total photosynthesis in forest canopies. *Bot. Mag. Tokyo*, 83: 144-151
- 角張嘉孝 (1977): 海拔高の異なるブナ天然林の物質生産に関する生理・生態学的シミュレーション・モデルによる解析. 東京大学学位請求論文
- KIMURA, M. (1969): Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare VII. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo*, 82: 6-19
- KUROIWA, S. (1960): Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare IV. Some physiological functions concerning matter production in young *Abies* trees. *Bot. Mag. Tokyo*, 73: 133-141
- 松本陽介・湯浅保雄・橋本與良 (1978): 亜高山帯林施業に関する基礎的研究 (III) *Abies* 属現存稚樹の上木伐採前後の生長過程について. *日林中支講* 26: 123-127
- ・守谷孝志・半田 繁・花見至晃・角張嘉孝・根岸賢一郎 (1981): 外気温同調同化箱の試作. *生物環境調節* 19: 17-23
- ・鋤柄直純・角張嘉孝・根岸賢一郎 (1982): 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
- ・(1984 a): シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (I) 季節的生長, 樹冠の発達および純生産. *東大演報* 73: 199-228



- ・(1984 b) : シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (II) 光合成と呼吸. 東大演報73 : 229~252
- ・(1984 c) : シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (III) 木部圧ポテンシャルの日変化. 73 : 253~262
- MONSI, M. & SAEKI, T. (1953): Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot., 14: 22-52
- MUTOH, N., YOSHIDA, K.H., YOKOI, Y., KIMURA, M. & HOGETSU, K. (1968): Studies on the production processes and net production of *Miscanthus sacchariflorus* community. Jap. Jour. Bot., 20: 67-92
- NAYLOR, T.H., BALINTFY, J.L., BURDICK, D.S. & CHU, K. (1971): Computer simulation techniques. (コンピュータシミュレーション. 水野幸男・小柳芳雄訳, 1966, 350pp., 培風館, 東京)
- NEGISI, K. (1966): Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For., 62: 1-115
- 根岸賢一郎 (1970) : 樹木の非同化器官の呼吸—森林の物質生産と関連して—. 日林誌52 : 331~345
- 根岸賢一郎 (1978) : 炭水化物 (樹木—形態と機能—, 佐藤大七郎・堤利夫編). 113-145, 文永堂, 東京
- NEGISI, K. (1981): Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of a standing *Quercus myrsinaefolia* tree. J. Jap. For. Soc., 63: 235-241
- SAEKI, T. (1960): Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag., Tokyo, 73: 55-63
- 酒井 昭 (1971) : 植物の耐凍性と凍害 (低温生物学概説, 根井外喜男編). 50-80, 東京大学出版会, 東京
- Van DYNE, G.M. (1969): Grassland management, research and teaching viewed in a systems context. Range Science Dep., Science Series No. 3, 39pp., Colorad State Univ.
- WIT, C.T. de, BROUWER, R. & PENNING de VRIES, F.W.T. (1970): The simulation of photosynthetic systems. (In Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP technical meeting. Trebon, 1969.) Center for Agr. Publ. Doc., Wageningen, 47-50
- , et al. (1978): Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. 141pp., Centre for Agr. Publ. Doc., Wageningen

(1984年5月30日受理)

## 要 旨

コンピュータを用いた CO<sub>2</sub>収支モデルを開発し, 様々な光環境下 (S区: うっ閉した天然林内, I区: 天然林内の林縁部, O区: 伐採跡地) に生育するシラベ稚樹の CO<sub>2</sub>収支を比較した。さらに, これまでの報告で得た知見を総合的に検討し, 光合成生産の面からシラベ前生稚樹の光環境への順応について考察した。

CO<sub>2</sub>収支モデルは, 生育地の平均相対照度と各部分の重さを与えることによって, 任意の個体の任意の生育環境下での CO<sub>2</sub>収支が計算できるものである。本モデルは, いくつかの妥当性の検証によってほぼ信頼できるものであった。

純生産量は, S区で6月, 7月下旬, 10月に, I区で8月, 9月, 10月に高く, O区では季節的に変動が小さかった。呼吸消費量は, 各区とも気温の高い7~9月に大きく, また, その大半が光合成器官に由来するものであった。総生産量に占める純生産量の割合は, 季節的に7

月～9月に各区とも小さくなるが、明るい区ほど低下する期間が短く、また、一生育期間では、S, I, O区でそれぞれおよそ50%, 60%, 60%であった。

総生産量は、光合成器官と根に多く配分されることがわかったが、9月以降根に配分される量が多く、光合成速度や配分についての検討が今後の問題として残された。

イギリス流の生長解析を行なったところ、O区のNAR（純同化率）は、季節を通して $0.20 \sim 0.28 \text{gd.w.} \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{month}^{-1}$ の範囲にあった。I区では、7月上・中旬の葉の展開期に $0.13 \text{gd.w.} \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{month}^{-1}$ まで低下したが、その後再びO区とほぼ同じかやや高い値まで回復した。S区では、 $0.04 \sim 0.19 \text{gd.w.} \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{month}^{-1}$ で、6月～9月の生育期では $0.10 \text{gd.w.} \cdot \text{gd.w.}^{-1} \cdot \text{month}^{-1}$ 以下のことが多かった。

S, I, O区の標準的個体を用いて、様々な光環境下での $\text{CO}_2$ 収支を計算した結果、いずれの区の個体も相対照度60～70%で総生産量、純生産量とも最大になった。また、純生産量は、相対照度4%以下で急激に低下し、0.4%以下では生長しないことや、S区の稚樹が現在の2倍の純生産を行なうためには相対照度12%の明るさが必要であることがわかった。

光合成生産上の順応を考えない場合、照度が50%増加すると純生産量は、S, I区でそれぞれおよそ85%, 80%増加すると計算されたのに対し、現実の順応を考えた場合、それぞれおよそ30%, 40%の増加にとどまった。このように、光環境に変動が生じて、照度の変動だけから期待されるほどには純生産量が変動しないような順応が認められた。

これまでの報告で得られた知見を検討した結果、次のことがわかった。O区の稚樹では、光合成能力を活用できる十分な光環境にあるが、I, S区では不十分であった。I区の生長率とO区のそれがあまり変わらないのは、I区の稚樹が暗い光環境下でO区の約2倍の光合成速度が得られるような光合成能力の順応が認められるからである。同様に、S区でもI区よりさらに強く順応が認められたが、極端な照度不足のため、他の区に比べ生長率が低いと考察した。

また、暗い区の稚樹ほど少ない材料で作った葉を樹冠内部にまで光があたりやすいように保持し、長い年数利用している点も、暗い光環境下で効率よく生産するための順応現象であると認めた。

## Summary

Differences in photosynthetic production and respiratory consumption of *Abies veitchii* advance growths growing under the deep forest canopy (plot S), near the forest edge (plot I), and in the open land (plot O) were estimated by the computer simulation method. Their adaptation to different light conditions was studied from the view point of  $\text{CO}_2$ -balance. By applying the relative light intensity in each habitat and the dry weight of each section to

newly developed CO<sub>2</sub> balance model for simulation, the CO<sub>2</sub> balance was able to calculate in any individual under various light environmental conditions arbitrarily chosen.

Net production was higher in June, late July and October in the plot S, and from August to October in the plot I. But it showed a small fluctuation in the plot O. Dry matter consumption mainly caused by the respiration of photosynthetic organs increased from July to September in each plot when the temperature was higher. Ratio of the net production to the gross production decreased from July to September in each plot. Degree and duration of this decrease were larger and longer with increase of shading. The average ratio during the growing season was approximately 50 % in the plot S, 60 % in the plots I and O. To discuss the estimated higher distribution ratio of photosynthate to the root in the fall, more studies of photosynthesis rate and distribution of products may be necessary under the conditions of intact *in situ*.

In the plot O, NAR maintained at 0.20-0.28 g dw•g dw<sup>-1</sup>•month<sup>-1</sup> throughout the growing season. Also the level of NAR in the plot I was nearly the same as in the plot O, except lower rate, 0.13 g dw•g dw<sup>-1</sup>•month<sup>-1</sup>, during early and mid July when vigorous flashing took place. In the plot S, NAR ranged 0.04-0.19 g dw•g dw<sup>-1</sup>•month<sup>-1</sup> and was less than 0.10 g dw•g dw<sup>-1</sup>•month<sup>-1</sup> even from July to September.

In each plot, gross and net productions were calculated to reach their maximum when the relative light intensity was 60-70 %. Net production greatly decreased with decreasing relative light intensity below 4 % and became negative below 0.4 %. To double the net production in the plot S, 12 % of relative light intensity was calculated to be necessary.

The applying of 50 % higher light intensity than actual condition to the CO<sub>2</sub> balance model resulted in an increase of 80-85 % in the net production. But the increase was only 30-40 % if the adaptation in photosynthetic response to light intensity of each growth growing under different light conditions was taken into consideration. For making effective play of the photosynthetic capacity in production process, the light condition was sufficient in the plot O, while insufficient in the plots S and I. Because the photosynthesis of growths in the plot I was almost twice in rate of those in the plot O under lower light intensities, there was no remarkable difference between them in annual growth rates in weight.

The adaptation in photosynthetic response to light intensity partly resulted from the arrangement of photosynthetic organs under shading to make the light penetrate inside the crown. In addition, an adaptation to shading was found in less consumption of

photosynthate, since the needles and the twigs in the plot S were thin and maintained for a longer duration.