

物質生産における森林生態系の特徴

只 木 良 也

Y. Tadaki: Characteristics of forest ecosystem, on the viewpoint of biological production

I. はしがき

森林は、一般に現存量大きく、構造複雑、生物種多様、物質循環も円滑であって、陸上における究極の生物群集といえる。その生態系の動的構造をあらゆる方面から量的に、かつ詳細に解析することは、生産生態学に関与するものにとって一つの夢ではないかと思われるが、上記のような森林の性格は、その完全な把握を妨げることをも意味し、一つの森林生態系の詳細な全体像を量的に描き出した例は、2, 3の試みを除いてまだ満足すべき量には至っていない。しかし、その生物の主体をなす樹木群の生産構造は、ここ30年ほどの間にかなり明らかになってきた。ここでは、その概要について物語りたい。

II. 樹木群の現存量と生産量の推定法

現存量については、ある一定面積上の樹木を全部伐倒計測する全伐法がもっとも単純で、正しい値を得ることも可能であろう。しかし、それには多大の労力と経費を要するため、複数の標本木の実測値からその森林の現存量を推定するのが普通である。

いま各標本木の二つの部分量を x , y とするとき、一般に

$$y = A x^h \quad (\text{相対成長式})$$

または $1/y = 1/A x^h + 1/y^*$

(拡張相対成長式)

が成りたつので (A , h は係数, y^* は y の上限値), x を立木のまま測定可能な量 (例えば胸高直径 D や樹高 H), y を立木での測定不能な量 (例えば各部分の重量) とし、標本木以外の立木の y を推定する方法が、相対成長法と呼ばれる普及した方法である。 x に $D^2 H$ という指数を使うと、もっとも良い結果が得られると考えられている。

森林が一斉林・純林型であり、数本以上の標本木が胸高直径分布全体をカバーして選抜されているときには、

$$y = y' G / G' \quad (\text{断面積配分法})$$

という式を用いて現存量を求めて、ほぼ満足すべき結果が得られる。 y , G はその森林全体の現存量と胸高断面積, y' , G' は全標本木合計の現存量と胸高断面積である。

生産量については、普通1年間の量として、つぎの基本的関係から求められる。

$$\Delta P_g = \Delta P_n + \Delta R$$

$$\Delta P_n = \Delta y + \Delta L + \Delta G$$

ΔP_g , ΔP_n は、それぞれその期間内の総生産量、純生産量、 ΔR はその期間の呼吸消費量を表す。また Δy , ΔL , ΔG はその期間内の現存量増加量、枯死量、被食量である。 Δy は、期間の始めと終わりにおける現存量の差 (すなわち増加分) として求められ、 ΔL はリタートラップ等を用いて実測される。 ΔG は落下糞量や食痕から推定されるが、まだ方法的に未発達である。ただし、 ΔL にくらべると、 ΔG はごく僅かであるのが普通である。なお、呼吸消費量は、樹木の部分それぞれで実験的手法によって推定されるが、現在のところ精度的に疑わしいところも多いといわざるをえない。

簡便法として、生育終期にその年の新生部分を分けて計測し、それを純生産量とみなすこともしばしば行われる。

この他、単葉の光合成量から、葉面積指数、入射光量、葉の吸光係数等を組合せて計算によって生産量を求める光合成法や、空気力学的に CO_2 の出入りを測定したり、熱の収支から推定したりする方法もあるが、実用例は森林の場合極めて少ない。

III. 現存量

約800におよぶ資料を整理してみると、閉鎖した森林の単位面積あたりの葉量は同一種ではば一定であるばかりでなく、落葉、常緑、広葉、針葉というような同一生活型の森林相互でもよく似ている。暖温帯から亜寒帯にかけての各種森林タイプごとの葉量を「表1」にまとめた。ただし、森林の葉量は絶えず変化しており、たとえば毎年の葉の展開と落葉のくりかえしや、閉鎖完了直後の一時的葉量過多期などがあるから、樹種ごとに葉量一定といっても、これはあくまで巨視的なものである。

落葉樹林の葉量は、haあたり3t前後である。ところで、暖温帯から亜寒帯にかけてのいろいろな森林の年間落葉量は常緑・落葉の区別なく平均してほぼ3t/haである。いっぽう、これらの森林の年間新生葉量はほぼ同じ量である。したがって、ごく大胆には、この気候帯の森林は毎年3t/haの葉を新生し、3t/haずつ落とすといえることになる。こ

表1. 日本の主要森林タイプの閉鎖時葉重(t/ha)と葉面積指数(イタリック) (只木 1985)

	亜熱帯	暖温帯/低山帯	冷温帯/山地帯	亜寒帯/亜高山帯	(寒帯)/高山帯
落葉広葉樹林					
陽樹林		=====2.6[2-3] 3-5=====			
陰樹林		====3.8[2-5] 4-7====			
落葉針葉樹林			=====3.0[2-4] 4-5=====		
常緑広葉樹林					
1年葉林	= = =====3-4 5=====				
多年葉林	= =====8.6[6-11] 5-9===				
タケ林	= = =====7 6===== = =				
常緑針葉樹林					
マツ林	=====6.8[5-8] 3-6?=====				===20 8?===
ヒノキ林	=====14.0[12-16] 5-7===== =				
スギ林	=====19.6[15-24] 5-7=====				
その他	=====16.9[12-22] 6-10=====				

[] は葉量範囲

のことは、3 t/ha (基本葉量と呼ぶ)に構成樹種の平均着葉年数を乗じたものが、その森林の葉量を表現することを意味する。

森林全体の現存量は、その平均樹高が高いほど、つまり生育段階が進むほど、大きくなる傾向があり、普通の林の場合、樹高1 mあたりの地上部現存量は10 t/ha程度になると考えてよい。年々の生産物の一部が幹として蓄積され、その蓄積量が現存量の大部分を占めることは、森林の大きな特徴であり、森林が巨大な現存量を持つ最大の原因である。ただしこのことは、同化部(葉)にくらべて、非同化部(幹、枝、根)の現存量が圧倒的に大きいことを意味する。なお、地上部と地下部の現存量の比(T/R比)は、森林の場合、普通3~5程度である。

下層の植物の現存量は、上層の樹木の閉鎖状態との関係で変動が激しいが、下層木や下草の量は森林全体の量に比べるとごく僅かである。

森林を垂直方向にある一定の厚さの層に分け、それぞれの層ごとに現存量を測定すると、現存量の垂直分布がわかる(生産構造図)。幹の量は地表に近いほど多く、枝は葉量の最大層かそのすこし下で最大となる。葉は、落葉樹林、広葉樹林、同齡林、一斉林などで群落上部に集中し、常緑樹林、針葉樹林、異齡林、不斉林などで比較的下層まで分布する傾向がある(図1)。よく閉鎖した森林の葉層を通過したあとの照度は、陽性樹林を除けば、林外の数%以下になるのが普通である。

IV. 純生産量

純生産量について、わが国での約400の測定値を、「表1」と同じ様式で各種森林タイプに分けてみると「表2」のようになる。常緑広葉樹林やスギ林で純生

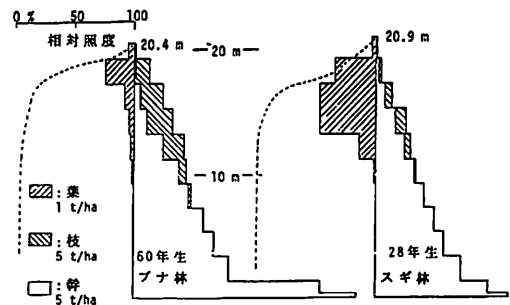


図1 森林の生産構造図の例

左のブナ林は葉量が上層集中のタイプ(只木他1969)

右のスギ林は葉層が比較的深いタイプ(只木他1967)

産量の平均は18 t/ha・yr程度が期待でき、落葉樹林ではその半分である。落葉樹林の生産量レベルはもっとも低い、その低生産性の原因はまだよく説明されていない。

一般に、落葉樹の葉の光合成能率は常緑樹のそれよりも高い。しかし、森林というまとまった単位になった場合、森林の葉量は一般に常緑樹林のほうが大きい。このため、両者を掛け合わせた量としての生産量は、常緑樹林のほうが大きくなる。国内の資料で、森林の持つ葉量と葉の能率(年間純生産量をその森林の葉量で割ったもの)との関係をみたものが「図2」で、森林葉量の多いほうで能率が低くなっている。さらにこの関係は三つのグループ、すなわち、少葉量・高能率の落葉広葉樹やカラマツの落葉樹林グループ、多葉量・低能率の常緑針葉樹林グループ、そして中庸の常緑広葉樹林とマツ林のグループに分けられる。ただし例外があり、オーストラ

表2. 日本の主要森林タイプの純生産量(t/ha/yr)

(只木 1985)

	亜熱帯	暖温帯/低山帯	冷温帯/山地帯	亜寒帯/亜高山帯	(寒帯)/高山帯
落葉広葉樹林					
陽樹林		===== 7 [5-9] =====			
陰樹林		===== 9 [7-11] =====			
落葉針葉樹林				===== 10 [8-15] =====	
常緑広葉樹林					
1年葉林		===== 14 [12-16] =====			
多年葉林		===== 18 [14-22] =====			
タケ林		===== 10 [9-12] =====			
常緑針葉樹林					
マツ林		===== 14 [10-17] =====			===== 12 ? =====
ヒノキ林		===== 14 [11-18] =====			
スギ林		===== 18 [13-23] =====			
その他		===== 14 [11-19] =====			

[] は純生産量範囲

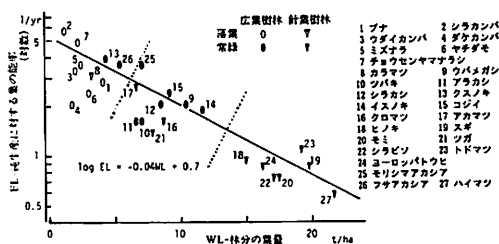


図2 森林の葉量と純生産に対する葉の能率のまとめ (只木 1978 を改訂)。

リア原産の常緑広葉樹であるアカシアや高山帯のハイマツがそれである。

世界各地で測定された森林の純生産量も、森林タイプごとにわが国のものとはほぼ同じ程度である。こうしてみると、ある意味でわが国のもっとも代表的な樹種であるスギ林の純生産力は、この気候帯のうちでは相当に高いことがわかる。

V. 総生産量

植物群落の物質生産力をより的確に表現するものは総生産量である。しかし、森林についてはその呼吸量推定が煩雑で、精度も落ちるため、森林の総生産量の推定例は純生産量よりもはるかに少ないのであるが、暖温帯から亜寒帯にかけてのデータで比較してみると、年間 ha あたりの総生産量は、落葉広葉樹林で 20t 台、亜高山・亜寒帯の針葉樹林で 40～50 t、スギ林や常緑広葉樹林で 60～70 t のオーダーとなる。

呼吸作用は温度条件に大きく支配される。このため、寒地群落と暖地群落とでは呼吸量に大差を生じる。寒地性の落葉広葉樹林での呼吸量は総生産量の

40～50%にすぎないのに対し、暖地性の照葉樹林やスギ林では 60～70%に達している。気温の高い熱帯多雨林の例では 120t/ha・yr という大きな総生産量が測定されたが、その 3/4 は呼吸量であった。

一口に総生産量といっても、その中味に差があるのは当然である。「図3」によって、極相の熱帯多雨

総生産量：123.2トン/ha・年

総生産量：51.7トン/ha・年

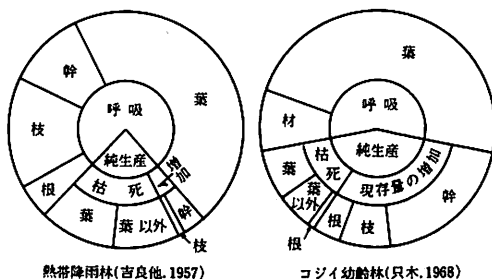


図3 総生産量の配分比

林と若いコジイの林の例で比較すると、葉による呼吸消費量が総生産量の半ばを占めるのは両者に共通であるが、極相林では材部の呼吸量の比が大きいことが特徴的である。また、極相林では現存量増加は少なく、純生産量にほぼ近い量が落葉落枝などの枯死となっているのに対し、幼齢林では現存量の増加が大きい割合を占めている。

VI. 森林の生産効率

いくつかの例から、森林の総生産に対するエネルギー効率を調べてみると、植物の生育可能期間内について 2～3%程度、通年では 1～2%程度である。しかし、生育期間内のエネルギー効率は、農業生産でも 1%台に過ぎないことから考えると、森林の太

表 3. 陸上植物群落のタイプと一次生産のエネルギー効率 (吉良, 1976)
(生育期間の全短波放射量をベースとした値で示す)

	総生産の効率	$\Delta P_n / \Delta P_g$ 比	純生産の効率
森 林	2 ~ 3 %	0.25 ~ 0.55	0.5 ~ 1.7 %
多年生草本群落	1.3 ~ 1.6	0.45 ~ 0.60	0.6 ~ 1.0
一年生草本および作物群落	~ 1.5	0.55 ~ 0.65	~ 1.0

陽エネルギー利用度は相当高いといえるであろう。ただし、純生産に対する効率では、森林と草本群落との差はずっと小さくなる。この関係はすでに「表 3」のようにまとめられている。なお、この表には総生産量に対する純生産量の比もあわせて示されている。

前述のとおり、森林の総生産量は年間 ha あたり数十 t、熱帯林などでは 100 t を超えるオーダーにある。農地の年間 ha あたり総生産量は、C₄ 植物を除けば、せいぜい 10 t 台、集約施業の水田でも 20 t オーダーである。森林の総生産はずっと優位にあることは確かであろう。これは、森林というものが、つねに葉でおおいつくされ、また葉も空間的に垂直方向へも広がりをもって分布するというように、光合成を行うための光を満度に利用できる生産構造を持っているためであるといえる。ちなみに、森林と同程度の葉量と葉面積を持つススキ草原などの総生産量は森林のそれに近い。

葉でおおいつくされた状態、すなわち閉鎖ということは、太陽エネルギーの満度な利用が可能という意味で、群落の物質生産を高いレベルに保つための必要条件なのである。そして、その状態が正常な状態であり、かつ長期間維持されているのが森林なのである。

VII. 森林生態系

植物は光合成する、生産された有機物を動物が消費する、植物動物の遺体を微生物が分解する、分解された有機物は無機物に戻り再び光合成に利用される、といった物質循環と、それと相互に影響しあう大気や土や水などの無機的環境、これらを含めたシステムが生態系であるが、そのモデルとして、森林はもっとも典型的なものといわれている。

森林生態系を構成する植物の主体は、勿論 樹木である。樹木は普通、木質構造を持ち、長命であるため、個体は大きくなり、それらが集まって作る群落、すなわち森林は大規模な生態系となる。暖、温帯では地上 30 m、熱帯では 60 m 以上もの高さに達する高木の下には亜高木、低木、草本などがあって、多層の共同体をつくる。光を無駄無く使えるその構造は、

光合成生産を大きくし、それは種類、生息密度ともに豊富な動物類の消費に耐えうる。主に土壌表層に多数生息する小動物や微生物は、地表に供給される枯死体などの有機物を分解、無機物へと還元する。

したがって、森林生態系では、生物を通じた物質の移動と集積、すなわち物質循環が大規模かつスムーズに行われている。農業で、その収量を維持していくのに、たえず施肥・耕耘を繰返しているのに比べ、自然のままに放置されている森林、あるいは人工群落とはいえ農業ほどには手を入れない人工林が、その成長を保ち得るのは、有機物の系外への持出しが少なく、その分が落葉枝等となってたえず林地に供給され、再び無機化されて樹木が利用している、すなわち物質循環がスムーズであるためである。

この自己施肥と呼ばれる森林の物質循環も、森林の物質生産力を高め、森林が永続的に維持されるための、重要な条件というべきであろう。

VIII. まとめ

以上述べてきたことから、物質生産における森林の特徴をつぎのように整理して、まとめる。

- ・閉鎖期間が長い
- ・現存量が大きい
- ・群落高は地上部現存量を決める最大要因
- ・同化部現存量 < 非同化部現存量
- ・T/R 比 3 ~ 5
- ・枯死脱落量 > 被食量
- ・純生産が蓄積して、生育進むほど現存量増加
- ・充分時間を経て、純生産量 = 枯死量
(現存量増加 = 0)
- ・呼吸消費量 > 純生産量
- ・総生産量大、純生産量も比較的大
- ・総生産量に対するエネルギー効率大きい

なお、本報告についての出典・引用文献を上げるべきところ、それは膨大な量に及ぶため、省略させていただきます。

* * *

本報告は、昭和 61 年 5 月 18 日の本会第 112 回例会での講演の要旨である。