

ブナ壮齡林および老齡林における炭素循環

只木良也・依田修二*1・浅井聡司*2

信州大学理学部生物学科
(1988年4月22日 受理)

はじめに

森林生態系動態の研究、とくに物質生産や物質循環に関する分野の研究は、1960—70年代に国際生物学事業計画 (IBP) 活動もあって急進展を見せた。その中で、個々の部分の測定法等は著しい進歩を見せ、多くの測定例を蓄積したが、わが国における森林の物質 (炭素) 循環を総括的にまとめた成果は、KIRA (1978) の照葉樹林の例などを除いて、まだ数はそんなに多くない。それは、研究の進展とともに測定 (推定) 不可欠の項目が次々と明らかにされ、また植物の地下部生産の問題のように依然として未解決の課題も少なくないことが、原因とも考えられる。中根 (1986) はこうした点を指摘しながら、森林の炭素循環の諸問題を考察し、土壌を中心とした炭素循環モデルの必要性を強調している。

本報告は、動的な平衡状態に近いと想定されるブナ (*Fagus crenata*) 老齡林と、その前段階にあるブナ壮齡林において、リターフォール量、土壌呼吸量、土壌炭素量等を実測し、現存量、純生産量等を推定して、物質循環論的立場から、両林分を比較しようとするものである。ブナ林は、わが国の冷温帯を代表する植生であり、その極相あるいは成熟した林での炭素循環の研究には、中根 (1978) のウラジロモミ混交のブナ林、河原ほか (1979)、KAWAGUCH and YODA (1986) のブナを主とする落葉広葉樹林のものなどがある。この報告では、とくにわが国のブナ林を特徴づける林床のササに注目し、その物質循環のなかに占める役割について考察を試みた。

この研究を進めるにあたり、調査地設定にご尽力賜った信州大学教育学部羽田健三名誉教授、調査協力の同渡辺隆一博士、調査に便宜を与えられた調査当時の長野営林局飯山営林署丸山唯雄署長、同山之内担当区相沢勝雄主任、土壌分析のご指導をいただいた長野県林業指導所大木正夫、片倉正行両技師に深甚なる感謝の意を表したい。

調査地の概要

調査林の所在地は、長野県北東部の飯山営林署管内通称カヤノ平。ブナ林が発達しているのは標高1,300~1,700mの広大な安山岩質溶岩台地で、その土壌のほとんどは安山岩の風化した砂質あるいは埴質の壤土である (林野庁, 1962)。

*1 現所属 長野県下水内地方事務所

*2 現所属 愛知県立春日井南高等学校

約12km 西の飯山測候所（標高313m）の観測値から換算すると、カヤノ平の標高1,500mの年平均気温は4.8°C、暖かさの指数49.7°C月、寒さの指数-51.8°C月であり、上部ブナ帯と位置付けられる。年降水量は2,000~2,600mmと推定されるが、その約半分が冬季の降雪で、積雪深が3.5mを超える年も珍しくない。

1978年6月、つぎの2個のプロットを設定した。

P152：壮齡林プロット。面積は1832m²。木島山国有林152林班、標高1,500mの南南東向き緩傾斜地で、土壌は石英安山岩を母材とする残積土BE型である。わずかなL層と2.5cm厚のF層のA₀層の下に、団粒構造のみられるH-A層、薄いA₁層、60cmに及ぶA₂層、B層と続き、90cm深で母岩層となる。土壌は全体的にカベ状構造を呈するが、根系の発達は一概してよい。胸高直径(DBH)10cm以上の立木はすべてブナの閉鎖状態良好な純林で、飯山営林署の資料によれば上層木の樹齢は160年であるが、相対的に中下層の小径木に片寄った直径分布を示す。下層木は根曲がりの著しいブナやハウチワカエデがかなり豊富であるが、林床植生は貧しく、カエデ類の稚樹やクマイザサがわずかに存在するのみである。計画的に伐採された記録はないが、林内の炭窯の跡から、30~40年以前まで炭焼きが行われて炭材に不適なブナが伐り残され、カエデ類等の炭材伐採跡に次々とブナが更新して現在の林分になったものと想像される。

P54：老齡林プロット。面積2,500m²。木島山国有林54林班、P152の東方約8km、標高1,550mの南南西向き緩傾斜地で、土壌は石英安山岩を母材とする残積土BD型で、1mの深さを持つ。A₀層は0.5cmのL層と菌根の発達した1.5cmのF層からなり、A層はA₁層5cm、A₂層10cmとそんなに深くはないが腐植の混入はよい。B₁、B₂層はカベ状構造であるが、根系はB₂層まで及んでいる。学術参考林指定の、原生状態に近いと想定される大径木の多いブナの純林で、上層木はすべてブナであるが、プロットは南半分の閉鎖良好な区域と、北部の自然倒木による上木疎立で林冠が疎開した区域、および両者の中間区域に3分できる。シナノキ、コシアブラ、オオカメノキ、オオバクロモジなどの下層木の立木密度は低い。林床はクマイザサ(*Sasa senanensis*)が覆い、とくに上木の疎立しているところでは密生している。蔓類としてはツタウルシが目立つ。

調査方法

両プロットとも、DBH測定を1978年9月と1981年10月に行い、同時に立木の約3割については樹高も測定し、直径-樹高曲線から全立木の樹高を推定した。また、DBH10cmを超える立木について立木位置図を作成した。これらの結果はTable 1, Fig. 1に示した

両プロットに、1.6mmメッシュの寒冷紗を用いた1m²のリタートラップを10個ずつ地上1m位置に設置し、捕捉されたリターを1978年7月から81年11月まで月1回の間隔で回収した。ただし、12月から5月の積雪期にはトラップを撤収し、かわりに地表に直接寒冷紗を敷いて、6月にまとめて回収した。回収したリターは、葉、枝、種子・殻斗、芽鱗、虫糞、その他に分け、絶乾重を測定した。また、1979年6月に、25m²の方型区を両プロットに3個ずつ設け、以降はその中に落下する太さ2cm以上の太枝を上記と同頻度で回収、計重した。

土壌呼吸量の測定は、直径20cm、高さ15cmの金属円筒罐を地表面に約4cm差し込んで伏せ、罐内に放出されるCO₂を罐内に置いたシャーレ内のKOH溶液に吸収させる密閉ア

Table 1 Outlines of the beech forests surveyed.

	Plot 152		Plot 54	
Altitude (m)	1500		1550	
Plot size (m ²)	1832		2500	
Date of tree census	Sep. '78	Oct. '81	Sep. '78	Oct. '81
Trees >10cm in DBH				
No. of trees (no./ha)	813	797	320	316
Mean tree height (m)	16.2	16.6	21.0	21.4
Mean DBH (cm)	21.8	22.4	37.1	37.6
Basal area (m ² /ha)	38.0	39.1	44.3	44.8
Trees 3-10cm in DBH				
No. of trees (no./ha)	573	459	188	156
Mean DBH (cm)	4.8	5.0	5.3	5.5

ルカリ吸収法 (桐田・穂積 1966) によった。測定はリター回収時にあわせて両プロットそれぞれ10カ所において行い、装置の設置時間は24時間とし、その間の地表温度を最高最低温度計によって記録した。

棒状最高最低温度計をP 152に3カ所、P 54に4カ所、直射日光を避けて感温部が地表面の落葉に軽く触れる程度に設置し、リター回収時に観測して、最高最低値をそれぞれ平均し、その中央値をその期間の平均地表温度とした。1980年7月から11月までは、地下10および30cmにおける地中温度を曲管最高最低地中温度計によって観測した。また1980年11月と81年5月には、積雪下の地下50cmまでの地中温度を10cm深おきにサーミスタによって観測した。

P 54において、クマイザサの生育状態を密生、中間、疎生の3階級に区分し、Fig. 1に併せて示したようにその分布図を作成して、それぞれの占める面積を算定した。その面積は上記の順に、575, 675, 1, 250m²であった。

ササ密生区では1981年9月2カ所、10月2カ所、中間区では80年8, 9, 10, 81年8月に各1カ所、疎生区では81年8月に3カ所で、それぞれ1~4m²の方型区を設け、層別刈取法によって地上部現存量を、また方型区の半分の面積は30cm深まで掘取って地下部現存量を求めた。同様の測定は、80年、81年の6, 8, 9, 10月にプロット外の無立木地でも行なった。

1978年10月に、ブナの新鮮な落葉を25gあて封入した20×25cm²の寒冷紗製リターバッグ20個をP 54の林床に設置し、79年6, 10月、80年10月、81年6, 10月に4個ずつ回収し、バッグ内の落葉の重量減少量を測定した。

1978年7月P 54, 10月P 152において、林野土壌調査法に基づく土壌断面調査と土壌サンプリングを行った。土壌サンプリングは、格子状に6mの間隔で配置した9地点において、A₀層は2,500cm³の方型枠内全量、鉱物質土壌は400cm³の土壌採取円筒によって土壌深60cmまで10cmごとに800ないし1,200cm³採取し、重量を測定後一部を実験室に持ち帰り、容積重、水分量、酸度等を求めるとともに、CNコーダー (柳本 MT-500) によって炭素・

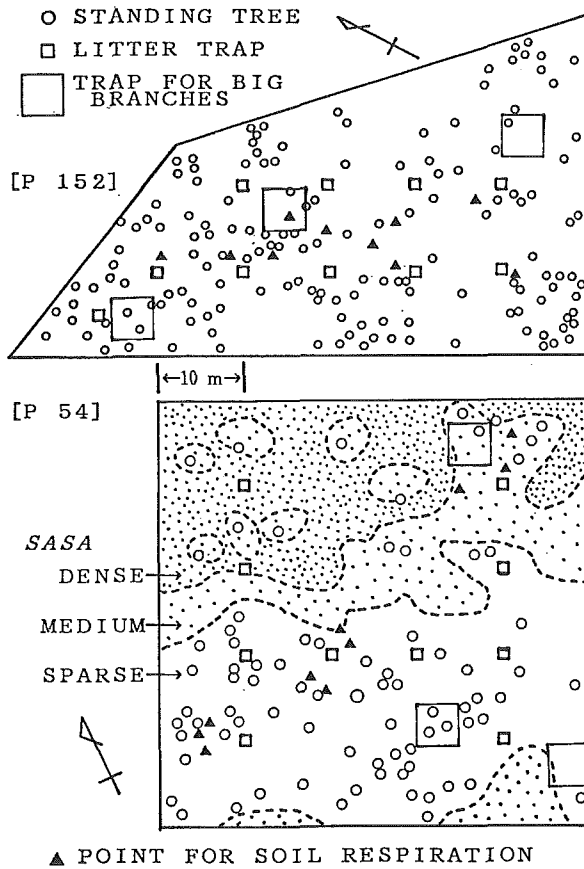


Fig. 1 Sketches of the plots indicating distributions of standing beech trees, and the arrangements of litter traps and observation points for soil respiration. P152 was a middle-aged forest with poor undergrowth and P54 was an old forest with abundant undergrowth of *Sasa*.

窒素濃度を分析した。

結果と考察

1. リターフォール

ブナの落葉は、6-7月にはほとんど見られず、8月から増え始めて10月に最大（年間量の70~80%）となるのは、4年間に共通したパターンであった。1981年8月に例年になく虫糞落下が多かったが、その他の小形リターは、6月に芽鱗落下のための小さなピークがあり、8月9日に増大、10月に最大、と4年間類似の季節変化をみせた。太枝の落下には季節的な傾向はなかった。

4年間のリター量を平均し、年間量として Table 2 に示す。1978~80年の3年間の落葉量はほぼ一定しており、P152で2.7~3.1, P54で2.6~3.1t/ha・年であった。しかし、81

Table 2 Mean annual litterfall from 1978 to 1981. (g/m² · year)

		Plot 152		Plot 54	
Tree	Leaf	225	(50.7%)	273	(47.1%)
	Seed and Cupule	17.0	(3.4)	5.2	(0.9)
	Bud scale	21.9	(4.4)	21.2	(3.7)
	Branch & Bark	87.6	(17.5)	96.5	(16.6)
	Big branch (φ>2cm)	103	(20.6)	170	(29.3)
	Others	3.7	(0.7)	8.0	(1.4)
Insect	feces	13.3	(2.7)	6.0	(1.0)
Total		501	(100)	580	(100)

年の落葉量はそれぞれ1.7, 2.2t/ha と少なく、これは夏季に食葉性昆虫のやや大きな発生があったためと考えられる。したがって、Table 2 の虫糞量はほとんどがこの年のもので、1981年にはP 152, P 54でそれぞれ40, 18g/m² に達した。

只木・蜂屋(1968)は、暖温帯から亜寒帯に至る広い範囲で、年間落葉量は森林型にかかわらず3t/ha程度であることを示唆した。KAKUBARI(1977)は苗場のブナ天然林で2.5~3.5t/ha、河原ほか(1979)は矢板のブナ林で2.4~3.7t/haの年間落葉量を記録しているが、今回の調査結果もこれらの数値とよく似ていた。落葉量の総リター量に対する割合は、P 152で51, P 54で47%であった。一般に極相の原生林ではその比率が50%に近づく(依田, 1971)といわれているが、とくにP 54では太枝リターの割合が大きく、葉リターの率は50%を下回った。

2. 土壌呼吸量

土壌からの1日あたりのCO₂放出量(土壌呼吸速度SR, gCO₂/m² · 日)と地表温度(T₀, °C)との関係は、次式で近似できる(千葉・堤, 1967)。a, bは定数である。

$$\log SR = aT_0 + b \tag{1}$$

今回の調査でも、年度間、プロット間の差はほとんど認められず、Fig. 2のように、

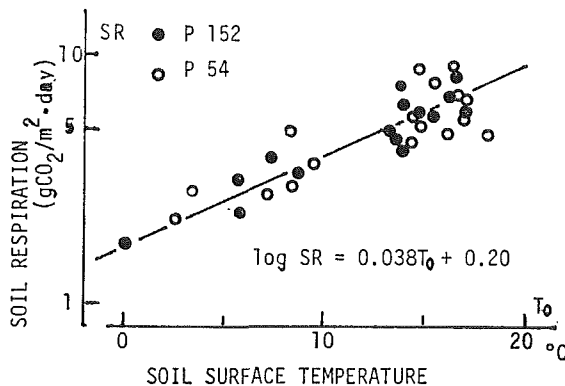


Fig. 2 Relationship between soil respiration rate and temperature on soil surface. No difference between the two plots can be observed.

$$\log SR = 0.038T_0 + 0.20 \quad (2)$$

と近似でき、 $Q_{10} = 2$ の関係をほぼ満足した。定数 a , b の値は、河原ほか (1979) が矢板のブナ林で求めた $a = 0.0394$, $b = 0.185$ とよく似ている。

(2)式と月平均地表温度から月別の土壌呼吸量を算定し、それを合計して年間量とした。11月から5月の積雪期間中の土壌呼吸速度は、1978年11月(新雪下)と81年6月(残雪下)の実測値 $1.6 \text{ gCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{日}$ (地表温度はともに 0°C) を適用した。年間土壌呼吸量を Table 3 に示す。なお、両プロットの年平均値を放出炭素量に換算すると、P152で 273.1 , P54で $296.8 \text{ gC}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$ であった。

Table 3 Annual amount of soil respiration.

	1979	1980	1981	Mean
Plot 152	1040.7	982.5	981.3	1001.5 $\text{gCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{year}$ (2.7 $\text{tC}/\text{ha} \cdot \text{year}$)
Plot 54	1120.8	1058.1	1086.3	1088.4 $\text{gCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{year}$ (3.0 $\text{tC}/\text{ha} \cdot \text{year}$)

土壌呼吸として放出される炭素量として、千葉・堤 (1967) は京都芦生のスギブナ林で $262 \text{ gC}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$, CHIBA (1977) は高知本川のブナ林で $302 \text{ gC}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$, 河原ほか (1979) は栃木矢板のブナ林で $385 \text{ gC}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$ (いずれも密閉アルカリ吸収法による) を得ており、今回のものとあまり大きく違わない。上述のように(2)式の係数がほぼ同じ河原ほか (1979) の矢板と今回のカヤノ平での年間土壌呼吸量の差は、両者の気温の差 (矢板の年平均気温は約 8°C) によるものと考えられる。しかし、密閉アルカリ吸収法による測定値は、真の土壌呼吸量をかなり下回ることが指摘されており (桐田, 1971a), これを改良したスポンジ法 (桐田, 1971b) を用いた中根 (1978) が、大台ヶ原のブナ-ウラジロモミ林 (年平均気温は 6.2°C) で $494 \text{ gC}/\text{m}^2 \cdot \text{年}$ の土壌呼吸量を得ているので、上記の密閉アルカリ吸収法による測定値は、かなりの過小評価というべきであろう。

3. 地表温度と地中温度

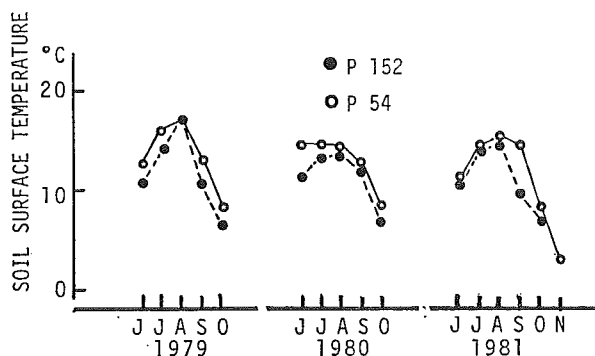


Fig. 3 Seasonal changes in soil surface temperature. Temperature in P54 (old forest) is usually a little higher than in P152 (middle-aged forest).

地表温度は、Fig. 3 のように P54 で常に若干高い結果を示した。これは P54 の林冠が P152 に比べると疎なところがあり、直射日光が林床に達して地表を温めやすいためと考えられる。地中温度も各層とも、P54 の方で 1°C 程度高い傾向があった。11月の積雪開始直後の地温は、地表面 0°C に対して地下 50cm で 6~7°C と明らかな変化をみせたが、5月の積雪終期(積雪深 40cm)には、地表面 0°C、地下 50cm 深 1.5°C とその変化は小さかった。

11~5月の積雪期の地表温度は 0°C として地表での年間積算温度を求めると、1979年、80年、81年、3年間合計の順に、P152 で 1764, 1722, 1659, 5145°C 日、P54 では 2001, 1947, 1923, 5871°C 日となり、3年間の合計で P54 の方が 726°C 日 (P152 の 14% 増) 大きかった。

4. クマイザサの現存量

カヤノ平におけるクマイザサの新葉の展開は 6 月中旬から始まり、大部分の葉の展開は 8 月中旬までに完了した。林外無立木地の群落では、新葉が上層に集中し、全体的にも葉が上部に集中する生産構造を示したが、林内群落ではその傾向は顕著ではなかった。

クマイザサの新生器官が展開完了する 8~9月の資料によってその現存量を Table 4 のように算定した。地上部の現存量に占める新生部分の割合は、林内で 34、林外で 47% であった。地上部と地下部の現存量の比 (T/R 比) は林内で大きく、全現存量に対する新生部分の割合は林外で大きかった。

Table 4 Biomass of dwarf bamboo, *Sasa senanensis* (g/m²).

Density of <i>Sasa</i> (area occupied)	Inside of Plot 54				Outside
	dense (575m ²)	medium (675m ²)	sparse (1250m ²)	whole plot (2500m ²)	very dense -open area-
Aboveground	867	440	201	419	1392
Culm					
Current	218	115	47	93	428
Aged	427	207	97	215	593
Leaf					
Current	110	45	26	50	225
Aged	112	73	31	61	146
Underground	453	304	151	261	1100
Total	1320	744	352	680	2492
Leaf area (m ² /m ²)	2.9	1.9	1.0	1.7	5.7

河原・鈴木 (1981) は、日本各地のクマイザサ・チマキザサ群落の葉量は 0.3~0.6kg/m²、新葉量は 0.3kg/m² 前後、葉面積指数は 5~8、稈量は 0.5~2.8kg/m²、地下部量は 1.2~5.6kg/m² の範囲にあるとしている。今回の無立木地の値は、これらの範囲内にあった。

5. 土壌炭素量

土壌深ごとの全炭素量を Table 5 に示した。両プロットとも深さ 10~30cm のところにピークがあり、A₀ 層については P152 で、鉍物質土壌については P54 で炭素量が他方をやや上回ったが、両者間に量・分布ともに大きな差はなかった。土壌炭素量を、中根 (1978) はブナ-ウラジロモミ林で 140tC/ha (70cm 深)、丸山ほか (1977) は苗場のブナ林で 132~187 tC/ha (60cm 深) と求めているが、今回のカヤノ平での測定値、P152 で 282、P54 で 316tC/

Table 5 Carbon content (CC, % C/d. w.) and amount of total carbon (TC, kgC/m²) in soil.

Depth of soil (cm)	Plot 152		Plot 54	
	CC	TC	CC	TC
A ₀ layer	34.1	1.11	44.8	0.89
0~10	14.9	5.04	17.5	6.18
10~20	11.3	7.11	11.9	6.39
20~30	7.8	6.62	10.1	6.50
30~40	5.4	4.12	7.1	4.99
40~50	3.6	3.03	5.6	4.00
50~60	2.3	2.27	4.5	3.55
0~60cm Total		28.19		31.61

ha はそれらを大きく上回った。

6. 生産量の概算

純生産量は、

$$\text{純生産量} = \text{現存量増分} + \text{枯死脱落量} + \text{被食量} \quad (3)$$

の基本式 (KIRA ほか, 1967) に基づき, Table 6 に示した経過によって推定した。

浅田・赤井 (1965) がカヤノ平で行った DBH 2.3~59.9cm のブナ14本の現存量調査資

Table 6 Tentative estimation of productivity in beech forests.

	Plot 152	Plot 54
1 ⁰ Biomass of stems & branches in 1978	272.2	365.8 t/ha
2 ⁰ Biomass of stems & branches in 1981	287.8	366.4 t/ha
3 ⁰ Increment of stems & branches (2 ⁰ -1 ⁰)	15.6	0.6 t/ha·3yr
4 ⁰ Biomass of roots in 1978	54.4	73.2 t/ha
5 ⁰ Biomass of roots in 1981	57.6	73.3 t/ha
6 ⁰ Increment of roots (5 ⁰ -4 ⁰)	3.2	0.1 t/ha·3yr
7 ⁰ Amount of leaf litterfall	6.8	8.2 t/ha·3yr
8 ⁰ Amount of litterfall other than leaf*	7.9	9.0 t/ha·3yr
9 ⁰ Amount of root death	1.5	1.8 t/ha·3yr
10 ⁰ Total amount due to death (7 ⁰ +8 ⁰ +9 ⁰)	16.2	19.0 t/ha·3yr
11 ⁰ Amount of grazing**	0.8	0.4 t/ha·3yr
12 ⁰ Net productivity (3 ⁰ +6 ⁰ +10 ⁰ +11 ⁰)	35.8	20.1 t/ha·3yr
13 ⁰ Net productivity of trees (12 ⁰ /3)	11.9	6.7 t/ha·yr
14 ⁰ Net productivity of <i>Sasa</i> ***	—	2.3 t/ha·yr
15 ⁰ Total net productivity (13 ⁰ +14 ⁰)	11.9	9.0 t/ha·yr

* Excluding insect feces.

** Estimated from amount of insect feces.

*** Sum of current parts.

料から、単木の幹枝合計重量 (w_{S+B} , kg) と D^2H (D は DBHcm, H は樹高m) の関係はつぎのように近似できる (相関係数0.988)。

$$\log w_{S+B} = 0.943 \log D^2H - 1.317 \quad (4)$$

(4)式と、1978年9月、1981年10月の毎木調査結果を用いて両時点の幹枝現存量を算定し、その差を3年間の現存量増分とし、P152で15.6, P54で0.6t/ha・3年を得た。葉の現存量は落葉量に等しいとみなし、その増分は0とした。

地下部現存量は、その幹枝現存量に対する比を20%として算定した。この比率は、OGINO (1977) の測定値22%, 只木ほか (1969) のよく発達したブナ人工林での測定値21%, MARUYAMA (1977) の比率20%のほか、今回の林分が大径木の多いよく発達したものであることを考慮して決めた。2時点の現存量の差として、P152:3.2, P54:0.1t/ha・3年が地下部現存量の増分となる。

枯死脱落量は、地上部については Table 2 の実測値を用いたが、地下部については実測例のない現状から、その現存量に対する比率を幹枝の枯死脱落率と同じと仮定した。被食量は、虫糞量が被食葉量の半分にあたる (木村, 1976) とし、虫糞落下量より被食葉量を推定した。

以上の結果として上木ブナの純生産量をP152:11.9, P54:6.7t/ha・年と推定した。

P54のクマイザサの純生産量は、Table 4 に示した地上部当年新生部分量と、地上部における新生部分と全現存量の比が地下部でも同じと仮定して推定した地下部新生部分量を合計して、2.3t/ha・年とした。したがって、P54全体の純生産量は9.0t/ha・年となる。

もしここで、NOMOTO (1964) のブナの葉の平均的な呼吸速度 (F , mgCO₂/dm²・時) と温度 (T , °C) との関係、

$$F = 0.15 \times 2.03^{T/10} \quad (5)$$

および丸山ほか (1968) の苗場ブナ林で求めた材部の呼吸消費率0.049/年を今回の林にも適用して概算すれば、ブナの呼吸量はP152で22, P54で27t/ha・年に達し、上木ブナの総生産量はともに34t/ha・年と推定される。また、P54のクマイザサの呼吸消費量を OSHIMA (1961) のチンマザサにおける呼吸量と純生産量の比65:35を援用して4t/ha・年とすれば、クマイザサを含めたP54の総生産量は40t/ha・年程度となるであろう。

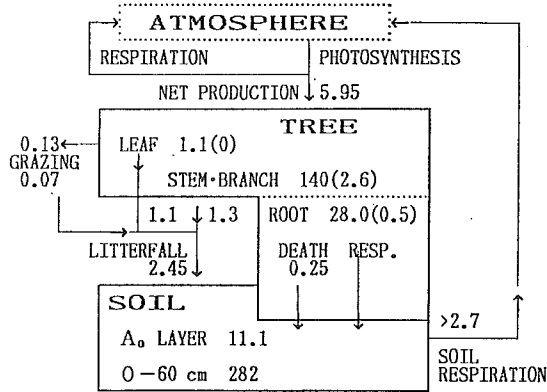
7. 炭素の循環

両プロットにおける炭素循環の概略を Fig. 4 に示す。この図では、乾物量としての純生産量、現存量、枯死脱落量等は、乾物重量の50%が炭素から成るものと仮定し、tC/ha あるいは tC/ha・年で表した。樹木の現存量は、葉については転流量を無視して期間中の平均落葉量を、その他の部分は期間の中央値を用いた。また、() 内の数字は、それぞれの現存量増分を表す。P54のクマイザサは、年間の枯死脱落量と新生量が等しいものとして扱った。

P152では、A₀層を含めて土壌中に293tC/haの炭素が貯留されており、これは樹木生体中の炭素169tC/haの1.7倍にあたる。ここでは年間5.95tC/haが純生産量として樹体に取り入れられるが、その45%が枯死脱落量、2%が被食量となり、実際に樹木に蓄積される炭素量は3.1tC/haに過ぎない。

この状況は、P54でさらに顕著である。P54では、樹木の現存量が大きく、ササを含めた植物体内の炭素量は224tC/haであるが、その1.5倍弱の325tC/haの炭素が土壌に貯留されている。樹木(ブナ)によって年間3.35tC/haの炭素が純生産として取り入れられるが、そ

PLOT 152



PLOT 54

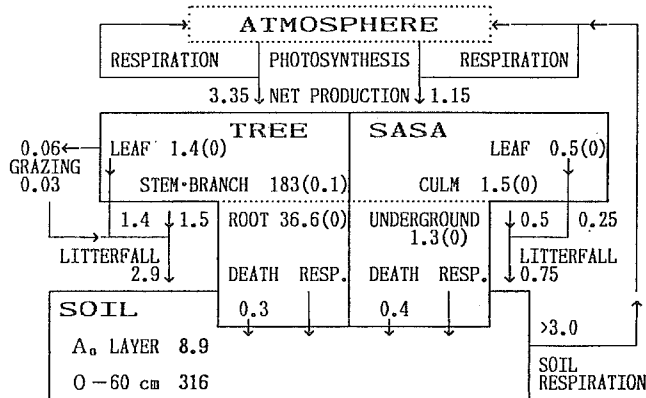


Fig. 4 Diagrams of carbon cycling in two beech forests. Figures indicate the amount of storage and flow of carbon in t C/ha or t C/ha·year. Figures with parentheses show the increase of biomass in t C/ha·year.

のほとんどが枯死脱落量となって、実際に樹木に蓄積される炭素量は僅か 0.1tC/ha、純生産量の3%に過ぎない。

P54の特徴はササが多いことである。純生産としてササが取り込む炭素量は、ブナの取り込み量の1/3にあたる1.15tC/ha・年に達し、それに相当する量が脱落して土壤に供給されるものと見込まれる。このプロットの純生産量は、ブナとササを合わせても炭素量にして4.5tC/ha・年でありP152に及ばないが、その97%、4.35tC/haが毎年の土壤への供給量となる点で特徴的である。

リターフォールとして地表へ供給される炭素量は、P152で2.45、P54で3.65tC/ha・年とP54の方が多いが、A₀層の炭素量はP152の方が多。このことは、P54での有機物分解速度が速いことを想像させる。Fig. 2の土壤呼吸速度と温度との関係が両プロットで同じであるとしても、P54のような老齢林になれば、林冠に欠損ができて陽光が林床を温めやすく、

地表温度が高いこと (Fig. 3) が、その理由の一つであろう。

P54に置いたリターバッグによる測定では、ブナ落葉の3年後の重量残存率は平均36.5%であった。OLSON (1963) の落葉分解率 (k) と t 年後の残存率 (Lr) との関係

$$Lr = \exp(-kt) \quad (6)$$

によって推定すれば、 k は0.336/年、落葉の90%が分解消失するのに年数は7年を要することになる。今回の k の値は、河原ほか (1977) の矢板のブナ林における k の値0.359/年よりやや小さいが、それはカヤノ平の平均気温が矢板より低いことによるものであろう。しかし、リターバッグ法で得られる分解速度は過小評価となりがちであるので (KAWAHARA and SATO, 1974), P54の真の k 値はもう少し大きいものと考えられる。なお、老齡林であるP54のA₀層の炭素量が定常状態にあるとすれば、それへの供給量 (3.65tC/ha・年) と蓄積量 (8.9tC/ha) の比としての分解率は0.410/年となる。

ここで、 $k=0.336$ /年として計算しても、炭素蓄積量 8.9tC/ha のP54のA₀層から放出される炭素量は3.0tC/ha・年になるはずである。土壌へ供給される炭素は、落葉落枝等として地表面へ落ちるもの以外に根の枯死によるものがあり、これらが分解されて土壌呼吸として放出され、また土壌呼吸には根自体の呼吸も含まれている。したがって、今回の密閉アルカリ吸収法による土壌呼吸量測定値 (P54で3.0tC/ha・年) は明らかに過小評価であるといわざるをえない。

林冠の疎開により、陽光が林床に達しやすくなることは、ササ等の下層植生を発達させ、P152ではほとんど疎生状態であったクマイザサが、P54では優勢になる。ブナの現存量が圧倒的に多いため、P54のクマイザサの現存量は林分全現存量の1.5%に過ぎないが、純生産量や土壌への有機物供給量ではそれぞれ1/4を占めている。この森林生態系の炭素循環におよぼすササの影響は、その流量において非常に大きいといえよう。

わが国のブナ林はササを伴うのが特徴である。ササは地下茎で繁殖し、柔軟で積雪に強く、落葉樹林内にあって常緑で、上木の無葉期にも条件さえ許せば生産可能な利点をもつ。林冠が疎開して林床の相対照度が数%のオーダーになるとササは侵入しはじめ、上木の倒壊や伐採等の大きな林冠疎開があると、その旺盛な繁殖力によって地表を覆い、ブナの更新を困難にしてしまうことはよく知られている。例えば今回無立木地で測定したクマイザサの葉の現存量は3.7t/ha、葉面積指数は5.7 (Table 4) であったが、これはブナ林のそれに匹敵あるいはそれを上回る値であった。その葉層下の相対照度は1%を下回り、5%は必要といわれるブナ稚樹の更新 (浅田・赤井, 1965) は不可能である。

一方、この無立木地のササ群落での枯死量を新生部分量と同量と想定すれば、それは地上部だけで6.5t/ha・年にのぼり、壮齡林P152のリターフォール量を上回る。林内のササは無立木地ほどの現存量やリターフォール量を持つわけではないが、純生産量や土壌への有機物供給量では全林の1/4を占めていた。したがって、ササの現存量自体は巨大な上木のそれに比べて少ないとはいえ、ササはブナ林生態系の炭素循環の規模と速度を大きくするのに大いに貢献していると考えられ、ブナ林の炭素循環の面で無視できない存在といわざるをえない。

お わ り に

ブナ老齡林は、その前段階の壮齡林に比べて、現存量、リターフォール量、土壌呼吸量は

大きかったが、純生産量は少なく、とくに現存量の増加はごく僅かであった。一般に、安定した平衡状態の極相原生林では純生産量と等量のリターが土壤に還元され、現存量の増加は0になると考えられているが、今回の老齢林はそれに近いものといってよい。

炭素循環も老齢林で規模が大きいが、それには林床のササの存在が大いに貢献していると考えられた。しかしながら、ササの存在はブナの更新を妨げて、林床にブナの稚樹はほとんどみられず、また小径木も少ないことから、この林分はいずれ衰退してササがますます旺盛になるのではないかと想像される。

これに対して壮齢林は、現存量も老齢林の3/4程度でまだ現存量を増加させている段階にあり、当分はブナ林として存続するものであろう。もし、老化した上木が倒壊して林冠が疎開しても、比較的多い小径後継樹がその跡を埋めていくと考えられた。

摘 要

1. 長野県東部のカヤノ平の壮齢および老齢のブナ林で、4年間にわたってリターフォール量、土壤呼吸量、クマイザサの現存量や生産量、土壤炭素量等を測定し、炭素循環について考察した。
2. 平均年間リターフォール量は、壮齢林：5.01（うち落葉量2.25）、老齢林：5.80t/ha（同2.73t/ha）であった。
3. 平均年間土壤呼吸量は、壮齢林：1.00（2.7）、老齢林：1.09kgCO₂/m²（3.0tC/ha）であった。
4. 老齢林のササの現存量は6.80t/ha（葉1.11、桿3.08、地下部2.61t/ha）であった。
5. 60cm深までの土壤炭素量は、壮齢林：293（うちA₀層11）、老齢林：325tC/ha（同9tC/ha）であった。
6. 純生産量を、壮齢林：11.9、老齢林：9.0t/ha・年（うちササ2.3t/ha・年）と推定した。
7. 炭素の循環を模式的に表した。老齢林のササは現存量では林分全体量の1.5%に過ぎないが、純生産量や土壤への有機物供給量ではそれぞれ1/4を占め、その流量において炭素循環におよぼす影響は大きい。

引 用 文 献

- 浅田節夫・赤井龍男（1965）ブナ林分生産力と更新について。30pp. 長野営林局委託調査報告。
- CHIBA, K. (1977) A study of soil respiration. IBP Synthesis 16 (ed. SHIDEI, T. & KIRA, T.), 123-132. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- （千葉喬三）・梶 利夫（1967）森林の土壤呼吸に関する研究Ⅰ。土壤呼吸と気温の関係について。京大演林報, 39, 91-99.
- KAKUBARI, Y. (1977) Beech forests in the Naeba Mountains (2). Distribution of primary productivity along the altitudinal gradient. IBP Synthesis 16 (ed. SHIDEI, T. & KIRA, T.), 201-212. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- KAWAGUCHI, H. & YODA, K. (1986) Carbon-cycling changes during regeneration of a deciduous broad-leaf forest after clear-cutting I. Changes in organic matter and carbon storage. Jpn. J. Ecol., 35, 551-563.
- KAWAHARA, T. & SATO, A. (1974) Decomposition of litter in forest floor I. Study on

- the decomposition rate by litter bag method. J. Jpn. For. Soc., 56, 258-261.
- (河原輝彦)・鈴木健敬 (1981) ササ群落に関する研究VI. チンマザサとチマキザサの現存量. 日林誌, 63, 173-178.
- ・只木良也・竹内郁雄・佐藤 明・樋口国雄・加茂皓一 (1979) ブナ天然林とヒノキ人工林の物質生産とその循環. 日生態会誌, 29, 387-395.
- 木村 允 (1971) 陸上植物群落の生産量測定法. 112pp. 共立出版, 東京.
- KIRA, T. (1978) Carbon cycling. IBP Synthesis 18 (ed. KIRA, T., ONO, Y. & HOSOKAWA T.), 272-276. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- , OGAWA, H., YODA, K. & OGINO, K. (1967) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. Nat. & Life in SE Asia 5, 149-174.
- 桐田博充 (1971a) 野外における土壤呼吸の測定—密閉吸収法の検討III. カバーの底面積と CO₂ 吸収面積が測定値にあたえる影響. 日生態会誌, 21, 43-47.
- (1971b) 同上IV. スポンジを利用した密閉吸収法の開発. 同上, 21, 119-127.
- ・穂積和夫 (1966) 同上I. KOH 量が測定値にあたえる影響. 生理生態, 14, 23-31.
- MARUYAMA, K. (1977) Beech forests in the Naeba Mountains (1). Comparison of forest structure, biomass and net productivity between the upper and lower parts of beech forest zone. IBP Synthesis 16 (ed. SHIDEI, T. & KIRA, T.), 186-201. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- (丸山幸平)・内海 規・計良秀実 (1977) ブナ林の生態学的研究31. 環境傾度による土壤有機物集積量と分解率の違いについて. 新潟大演林報, 10, 19-40.
- ・山田昌一・中沢迪夫 (1968) ブナ林の生態学的研究17. ブナ天然林光合成総生産量の試算. 79回日林講, 286-288.
- 中根周歩 (1978) 大台ヶ原ブナ—ウラジロモミ林における土壤有機物のダイナミックスとその季節変動. 日生態会誌, 28, 335-346.
- (1986) 森林生態系における炭素循環. 日生態会誌, 36, 29-39.
- NOMOTO, N. (1964) Primary productivity of beech forest in Japan. Jpn. J. Bot., 18, 385-421.
- OGINO, K. (1977) A beech forest at Ashiu—biomass, its increment and net production. IBP Synthesis 16 (ed. SHIDEI, T. & KIRA, T.), 172-186. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- OLSON, J.S. (1963) Energy storage and the balances of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44, 322-331.
- OSHIMA, Y. (1961) Ecological studies of Sasa communities IV. Dry matter production and distribution of products among various organs in *Sasa kurilensis* community. Bot. Mag., Tokyo 74, 473-479.
- 林野庁 (1962) 長野営林局土壤調査報告13. 飯山事業区. 50pp.
- 只木良也・蜂屋欣二 (1968) 森林生態系とその物質生産. 64pp. 林業科学技術振興所, 東京.
- ・———・棚秋一延 (1969) 森林の生産構造に関する研究 XV. ブナ人工林の一次生産. 日林誌, 51, 331-339.

**Carbon Cycling in Middle-aged and Old Forests of
Japanese Beech (*Fagus crenata*)**

Yoshiya TADAKI, Shuji YODA and Satoshi ASAI

Department of Biology, Faculty of Science
Shinshu University

(Received Apr. 22, 1988)

Abstract

The patterns of carbon cycling in the following two forests of Japanese beech (*Fagus crenata*) were studied; one was a middle-aged forest with poor undergrowth and the other an old forest with abundant dwarf bamboos (*Sasa senanensis*) on its floor. The latter exceeded the former 16% in tree litterfall and 11% in soil respiration. The distinct difference was uncertain between two forests in both amount and vertical distribution of soil carbon. The net productivity including dwarf bamboo in the old forest was smaller than the middle-aged forest, while the annual litter supply to the soil was larger in the old forest. More than 1/4 of organic matter supply to the soil was associated with dwarf bamboos in the old forest, though the biomass of dwarf bamboo occupied only 1.5% in the total forest biomass. The contribution of dwarf bamboo on the carbon cycling in the beech forest was discussed.