

競争力および密度と林木の生育との関係

畠山末吉*

Estimation of competitive ability and density response ,
and its relation to forest performance
Suekichi HATAKEYAMA*

はじめに

わが国の林木育種事業は、精英樹選抜による採種園、採種園方式がその主軸をなしている。育種計画が所期の成果をおさめ得るかどうかは、精英樹の選抜が正しくおこなわれたか否かによるところが大きい。個体選抜が正しくおこなわれるためには、それらの個体が正しく遺伝的性質を発現していることが必要である。ところが、林木の表現型の形質はその個体のもつ遺伝的性質、それにあたえられる環境の効果、隣接する個体間の相互作用などによってきまる。種間、あるいは種内でも遺伝子型の異なる個体間の相互作用は、それらの個体がおかれた環境によって多様性をしめす。この相互作用のうち、遺伝子型の異なる個体間の競争が植物の表現形質の発現に重要な役割をはたしていることは多くの研究であきらかにされてきた(酒井：1955，秋浜：1967)。

林木の重要形質も、このような個体相互の競争によって表現形質の増減が影響されているとすれば、表現屋の個体選抜はむずかしい。また、選抜した精英樹の次代検定において、競争効果を考慮した検定方法が必要になる。これらのことを考え、この論文では林木の競争力について考究した。しかし、競争を自然淘汰の要因としてよりは主に混植がそれぞれの表現型の発現にどう影響するかを検討した。

その内容は、1) 競争力が遺伝子型によって異なるか否かの検討、2) 密度反応が遺伝子型によって異なるか否かの検討、3) 以上のことから競争力と密度反応との関係をたしかめ、4) 競争効果の量、性質をあきらかにし競争効果が林木の表現型の発現に相対的にどの程度の重要性をもつかをあきらかにしようとする試みである。

材料と分析方法

この試験は3種類の試験から構成されている。以下順次試験ごとに分けてのべる。

ポプラ品種間の競争力試験

イタリー改良系ポプラ I 214号種、I 476号種、それにゲルリカ種の3種のサシクローンを使用し、1964年5月に当該構内の苗畑で実施した。試験区はそれぞれのクローンの単植区と混植区とし同一クローンを3等分し、単植区に2/3、混植区に1/3ずつ配分した。苗間列間を50cmの密植とし早期に競争効果があらわれるように配慮した。混植区はそれぞれのクローンの総当り組合わせで1プロット60本植えとし、乱塊法2反覆で

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forest Experiment Station, Bibai, Hokkaido .

実験計画をたてた。調査は1967年10月に樹高，胸高直径，枝の長さ，枝の数をそれぞれ個体単位で測定し，プロット平均で分析した。分析にさきだち測定値はすべて対数に変換した。結果の分析は主としてMCGILCHRIST(1965)の方法にしたがった。かんたんに分析方法を説明すれば， Y_{ijk} は反復 k における樹種 i が樹種 j と混植されて生育しているときの樹種 i の収量をあらわす。 Y_{ijk} は単植区における樹種 i の取量である。仮定したモデル式は次のようになる。

$$Y_{ijk} = a_{ij} + r_k + T_{ijk} + E_{ijk}$$

ここで

i) a_{ij} は樹種 i が樹種 j と競争して生育したときの平均収量である。

ii) r_k は反復の効果をあらわす。

iii) $T_{ijk} = T_{jik}$ で試験区の効果であらわす。ここで $i \leq j$ で T_{ijk} は $IN(0, \sigma_p^2)$ と仮定する。

iv) E_{ijk} は誤差項をあらかわす。

酒井(1955)がいったように，同じ遺伝子型の個体間の競争は，環境変動と区別できない。したがって種間および遺伝子型の異なる個体間の競争は，品種混植または遺伝子型の異なる個体間の混植のときにのみ環境変動と区別できる。それ故，競争効果は混植されている2つの樹種つまり樹種 i と樹種 j のそれぞれから推定されるべきである。ここで樹種 i 樹種 j にたいしたときの競争利益を r_{ij} であらわせば，

$$r_{ij} = \frac{1}{2}(a_{ij} - a_{ii}) + \frac{1}{2}(a_{ii} - a_{ij})$$

となる。これらをモデル式の記号であらわすよりも Y_{ijk} などの実際の観測値にもどして書きなおせばつぎのようになる。

$$S_{ik} = Y_{iik}$$

$$C_{ijk} = \frac{1}{2} [Y_{ijk} - \bar{Y}_{ii} + \bar{Y}_{jj}]$$

ここでかんたんに \bar{S}_i を S_i とし \bar{C}_{ij} もおなじようにかきあらわせば，それぞれの推定値はつぎのようになる。

a) 樹種の効果： S_i は a_{ii} の推定値

b) 競争効果： C_{ij} は r_{ij} の推定値，つまり樹種 i の樹種 j にたいする競争利益とすれば，

$$\hat{r}_{ik} = C_{ij}$$

$$\hat{k}_i = \frac{1}{p} \sum_j ij$$

ここで \hat{k}_i は樹種 i の競争効果をあらわす。

ポプラの密度反応試験

実験計画はNELDER(1962)の密度試験の方法をFREEMAN(1964)が改良した三角植えの方法をもちいた。村料はさきの競争力試験とおなじものもちい1965年におなじく當場構内の苗畑にサシつけた。密度段階は最小約18cmから最大約198cmまでの24段階とし，それぞれに6個体ずつ配した。試験地は，乱塊法2反復によって計画した。このうち外周を2列除外したので測定した密度段階は20となった。調査は1967年11月に樹高，胸高直径，枝の長さ，枝の数をそれぞれ個体単位に測定しプロット平均で分析した。分析にさきだち測定値はすべて対数値に変換した。

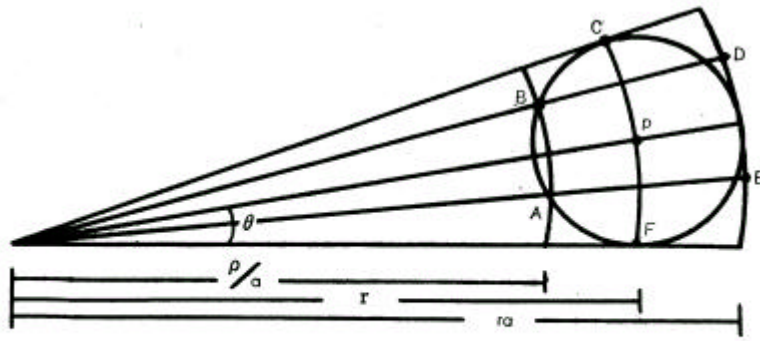


Fig. 1. Position of tree in triangular spacing system in relation to its neighbors.

第1図 三角形植えにおける林木の位置と隣接木との関係

試験区における各個体の配植は Fig. 1 にしめた。ここで P 点は多角形 ABCDEF の中心にちかい点である。スポーク間の角度が 3° である。スポーク間の角度が 3° であれば $PA = PB = PC = PF$ となる。そして $PD = PE$ は PC より 10% ひろい。このため各個体は 6 方向におなじような空間をもちながら外周にむかって 10% ずつ生育空間をひろげていく。

密度試験のパラメーターは NELDER(1962)によってしめされたように、最も高い密度と最も低い密度における生育空間がきまれば計算によってかんたんに導き出される。おなじ記号をつかって、 r_n 、 r_0 は次式から求められる。

$$r_n = r_0 \cdot a^n \quad (1)$$

= 定数

$$\log a = (\log A_n - A_1) / (2N - 2) \quad (2)$$

$$2 \tan a / 20 = (a - a^{-1}) \quad (3)$$

$$r_0 = \sqrt{4a / \tan 1 / 20 \cdot f(a)} \quad (4)$$

ここで

i) r_n はスポーク上の n 番目の個体が隣接しているスポークの間の幅

ii) r_0 は出発点の個体の隣接スポーク上の個体との幅

iii) a は生育空間の増加率

iv) θ は隣接スポークとの間の角度

v) A はそれぞれ n 番目または最初のプロットの面積

うえの式に 1 っって密度段階別に植栽間隔および、1 個体あたりの生育面積を求めた。分析にあたっては 2 段階の密度を 1 つにまとめたので分析した密度段階は 10 となった。

トドマツ系統間の競争力試験

1964 年北海道旭川林務署および北見林務署管内の人工造林地 2 林分から母樹別に採種、当场構内で育苗した旭川 5、北見 6 の合計 11 系統をもちいた。各系統の試験区内での配植は Fig. 2 にしめす

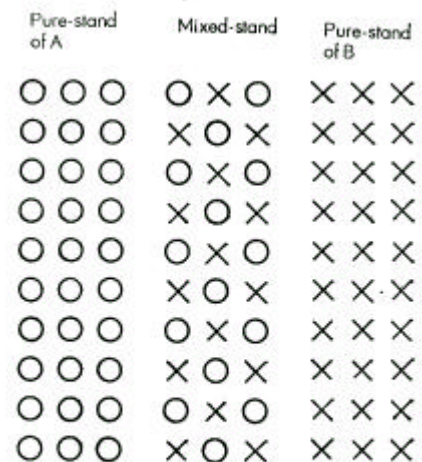


Fig. 2. Arrangement of the pure- and mixed-stand in the field.

第2図 混植区と単植区の配置

ような植えかたとし、11 系統を総当りに組合わせた。試験地には 1965 年まきつけた苗木を 1967 年 8 月に苗間列間をそれぞれ 9 cm に植えつけた。調査は 1968 年 11 月に苗長、根元直径、枝の長さについておこなった。各主試験区は BYRD ら (1965) がおこなった分割区試験法とおなじ形で、それぞれの系統の単植区 2 区と、組合わされた 2 系統の混植区をあわせた 3 副試験区からなっている。主試験区の数 55 でそれぞれが 90 個体から構成されている。混植区からは 2 系統の測定がえられるので、単植、混植のそれぞれから 110 ずつの観測値がえられる。各主試験区の配置ふつりあい不完全ブロック計画で配列し、それぞれの主試験区はつりあい不完全ブロック計画におけるブロックをあらわす。したがって競争力は主試験区内の混植と単植の差から求め分析はつりあい不完全ブロック計画とおなじ方法をもちいた。

結 果

ポプラ品種間の競争力試験

Table 1 はポプラ競争力試験の成績を単植区、混植区に分け、品種別に平均値をしめしたものである。単植区における品種の生長量は、枝の数以外の形質で I 214 号種、I 476 号種の両種はゲルリカ種に比較し圧倒的にすぐれている。一方単植区における生長の順位と混植区における順位の間逆転がみられる。たとえば、単植区における直径生長の順位は、I 214 号種、I 476 号種、ゲルリカ種であるが、混植区では、I 476 号種と I 214 号種の順位が逆転している。そのほか枝の数でもおなじ現象がみられる。品種混植が林木の生長の増減におよぼす影響をみるため混植区と単植区の生長を比較した。混植区がすぐれているのは樹高はゲルリカ種のみで、胸高直径ではゲルリカ種と I 476 号種の両種である。枝の長さは、I 214 号種と I 476 号種の両種が大きい値をしめした。一般に単植区における品種間相互の生長差が混植区では小さくなっている。

Table 1 . The mean values in pure- and mixed-stand and competitive abilities in poplar clones .

第 1 表 ポプラクローン間の単植と混植の平均値と競争力

Varieties name	Treatment	Tree height	Stem diameter	Branch length	No .of branches
I 214	Pure	2.61101	0.58171	1.90207	1.50236
	Mixed	2.5514	0.52570	1.91877	1.49168
	C	0.02236	0.03988	0.00702	0.00280
I 476	Pure	2.62278	0.53612	1.88314	1.58139
	Mixed	2.55877	0.54917	1.89121	1.55913
	C	0.00938	0.00822	0.02299	0.00061
Gelrica	Pure	2.45271	0.37666	1.7577733	1.52745
	Mixed	2.49003	0.43298	1.70790	1.46248
	C	0.03140	0.04830	0.01595	0.00891

C stand for competitiveness

競争力の強弱は混植区と単植区の形質量の差からもとめられるが MCGILCHRIST の競争力推定方法で得た品種別、形質別の競争力の推定値は Table 1 の 3 行目に示した。樹高、胸高直径ではゲルリカ種のみが正の大きな競争力の値をしめし、そのほかの 2 種は負の値をしめしゲルリカ種の競争力の推定値がもっとも大きい。

枝の長さは、I 476号種のみが正で、ほかの2種は負の値をしめした。このように品種、形質によって競争力に強弱があるが、これとおなじ結果は酒井(1955), 秋浜(1967), 酒井・向出(1967)などの研究でもあきらかにされた。林木における重要形質である樹高, 胸高直径の両形質についてはゲルリカ種はほかの2種よりも競争力がつよいという推定がなりたつ。しいていえば, I 214号種, I 476号種の間にも競争力に差がみられるが, 問題にするような値をしめしていない。

Table 2は供試した3品種の単植区における生長を分散分析したものである。結果は表からあきらかなように枝の数をのぞいた各形質の品種間差異は1%水準で有意差をしめした。Table 3は競争効果の品種間差異について分散分析したものである。競争効果の品種間差異はどの形質についても有意水準に達しないが, 胸高直径はわずかに5%水準からはずれた。このことから4形質のうち胸高直径はもっともつよく競争力を発現しているとおもわれる。

Table 1からあきらかなように, 単植区における生長能力の低いものが競争につよいような傾向をしめした。この関係を, 相関係数でみれば, 樹高が-.997, 直径が-.938, 枝の長さが-.996, 枝の数が-.167になり, すべての形質は負の関係をもち, 枝の数, 直径の両形質をのぞいて, 5%水準で有意である。全品種を形質ごと

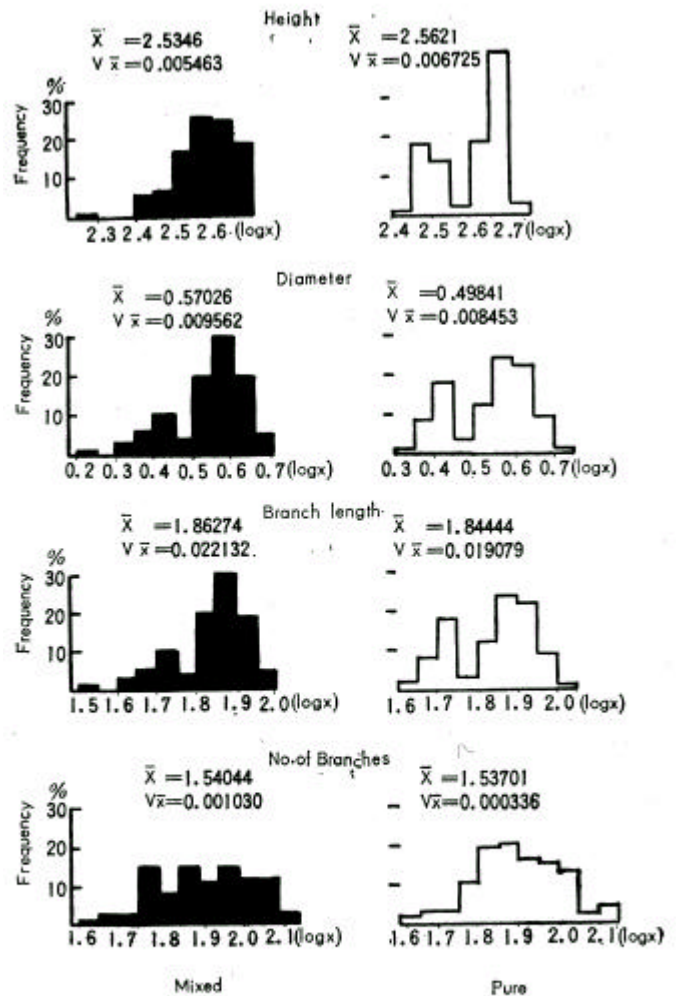


Fig. 3. Frequency distribution of four characters in pure- and mixed-stand of poplar clone varieties.

第3図 単植と混植における各形質の頻度分布

Table 2. Analysis of variance of species effects in poplar clone varieties.

第2表 ポプラクロンの品種効果の分散分析

Source of variation	d.F.	Tree height	Stem diameter	Branch length	No. of branches
Relications	1	0.01806	0.00001	0.14851	0.00612
Species	2	0.64941 **	0.83961 **	0.42452 **	0.11747 *
Error	3	0.01219	0.00760	0.02669	0.02803
Total	4				

* Significant at the 5% level. ** Significant at the 1% level.

Table 3 . Analysis of variance of competitive effects in poplar clone varieties .

第3表 ポプラクロンの競争効果の分散分析

Source of variation	d.f.	Tree height	Stem diameter	Branch length	No. of branches
Competition effects	1	0.0042540	0.0106667	0.0022170	0.0023337
Interaction	2	0.0306330**	0.0103832	0.0025550	0.0151749
Error	3	0.0034098	0.0030999	0.0008124	0.0032701
Total	4				

** Significant at the 1% level .

にまとめてそれぞれ単植区と混植区における個体の頻度分布を Fig. 3 にしめした。樹高を除いた胸高直径、枝の長さ、枝の数などは混植集団の平均値が単植集団の平均値よりも大きい値をしめし、胸高直径では混植集団の平均値が 14.4%も増加している。混植集団における分散の増は樹高をのぞく 3 形質が平均値の増と平行的で、とくに枝の数では単植の分散の約 3 倍に達している。これとおなじ結果は、HINSON・HANSON (1951), 酒井・井山 (1966), 秋浜 (1967), 酒井・向出 (1967) などの実験にもみられる。

ポプラの密度反応試験

樹高をのぞいた 3 形質は、密度の減少にたいする形質量の増の関係が、統計的にも有意な関係をしめした。

Fig. 4 から Fig.5 にかけて品種別、形質別にこの関係を相関係数とともに図示した。樹高は植栽密度の中間点

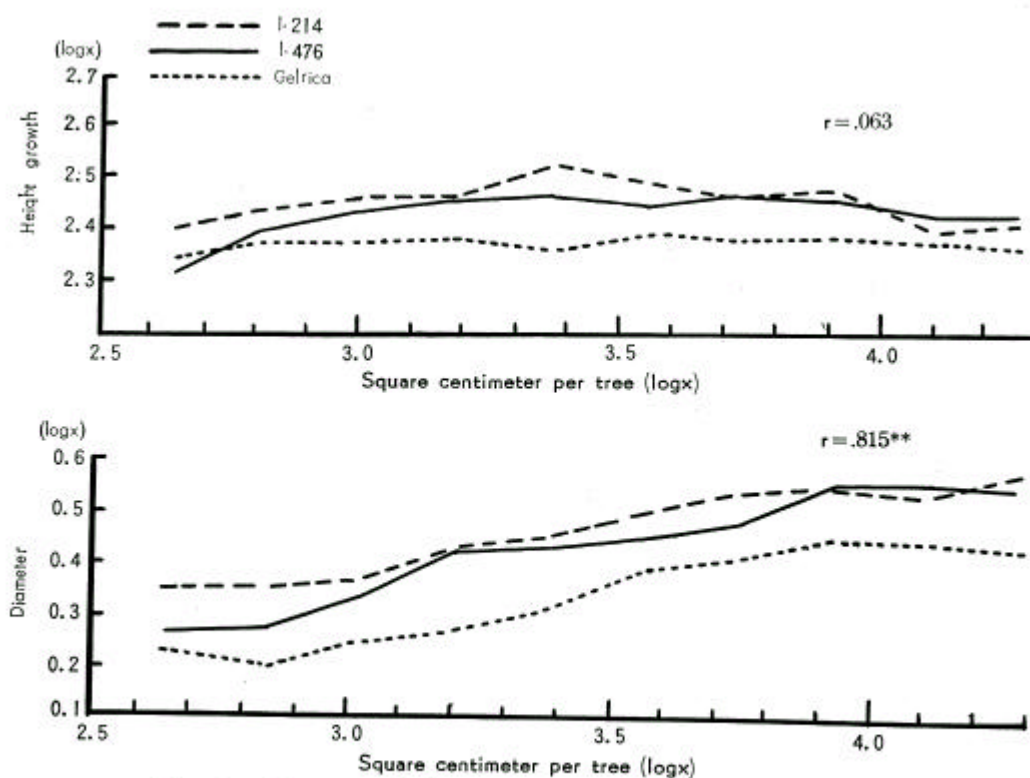


Fig. 4. Responses of three poplar clone varieties to plant density.

第4図 密度にたいするポプラクロンの反応

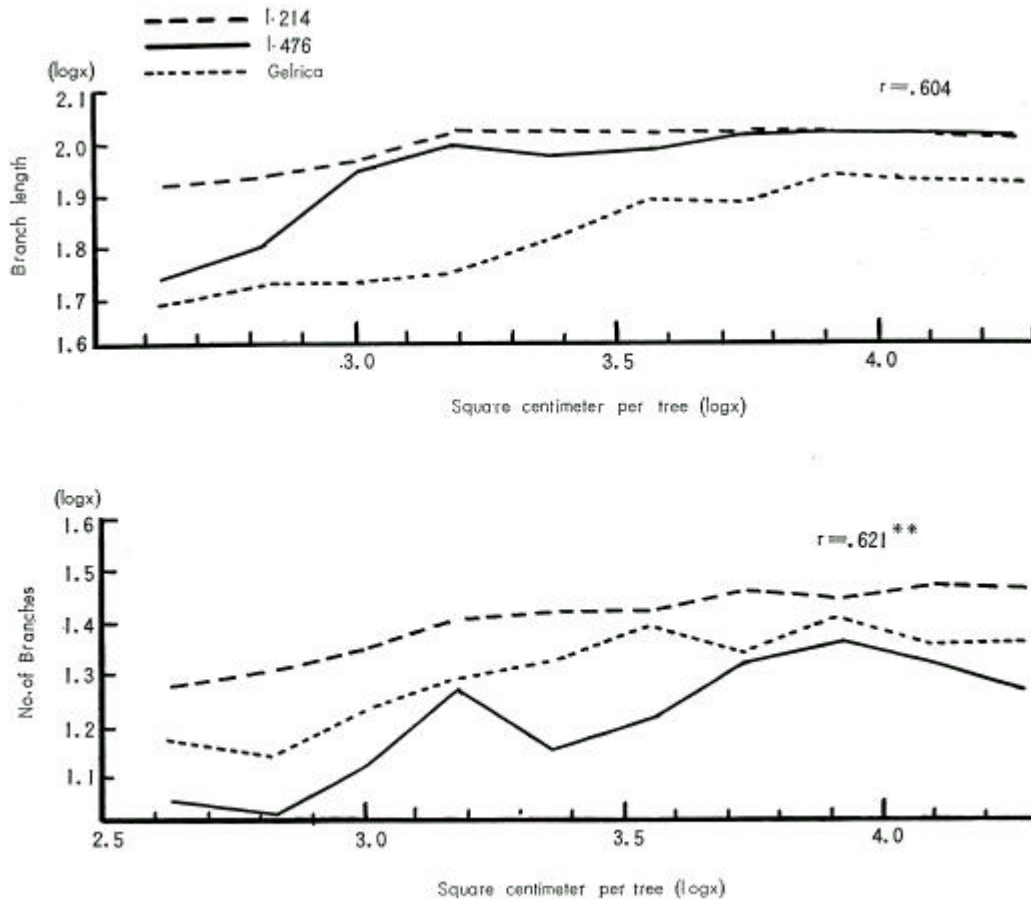


Fig. 5. Responses of three poplar clone varieties to plant density.

第5図 密度にたいするポプラクローンの反応

に樹高生長の極大値があり、それ以上の植栽密度の減少は逆に生長を阻害させている。品種別にみてとくにこの傾向が著しいのはI 214号種、I 476号種でゲルリカ種は密度にたいしてほとんど反応をしめていない。胸高直径、枝の数などは密度の減少にともない一次的な関係で生長の増がみられた。胸高直径は品種によって密度にたいする反応が異なっている。枝の長さは、ある密度の減少までは一次的に生長が増加するが、ある密度以下に密度が減少すると密度と無関係になり生長が平衡をたもつ。とくに、I 476号種、I 214号種などが早期に平衡に達した。植栽密度と生長の関係を形質別にみるため相関係数でしめた。樹高を除く3形質は胸高直径が.815、彼の長さが.604、彼の数が.621の値をしめし、それぞれ1%水準で有意である。これらの関係をさらに形質別、品種別にあきらかにするため個体の占有面積にたいする各形質量の一次回帰係数をもとめ密度反応としてあらわした。この結果はTable 4にそれぞれの係数の95%の信頼限界幅とともにしめた。この表からあきらかなように、樹高をのぞく3形質はどの品種でも密度反応が有意である。分散分析の結果もおなじく統計的な有意性をしめた。

一次回帰係数によってしめされた密度反応は樹高ではゼロにちかいが、これ以外の全形質はI 476号種がもっとも小さい値をしめた。I 214号種はもっとも大きい値をしめし、ついでゲルリカ種となった。このような密度反応に品種間差異があることがあきらかであるが、このことは高い密度でも低い密度条件と変らない生長

をしめす。つまり密度にたいする反応が鈍感な遺伝子型の存在を暗示している。これと同様な結果は HINSON・HANS ON, 酒井・井山などの研究にもみられる。

Table 5 には密度反応にたいする形質間の関係を見るため、密度反応の形質間の相関係数をしめした。表にしめした形質間の相関係数は、枝の長さが樹高、胸高直径、枝の数と高い有意な関係をしめした。樹高と胸高直径の間にはそれほど密な関係がないようにおもわれる。ここでしめされるかぎり、胸高直径はほかの形質と比較し密度により敏感に反応するといえるだろう。

密度反応と競争力との関係は相関係数とともに形質別に Fig.6 にしめした。この間の関係は、枝の長さをのぞく樹高、胸高直径、枝の数などで相関係数が負の小さな値をしめしたが、枝の長さは正の値をしめした。しかしこれらは非常に小さく統計的な有意水準にも達しないので、酒

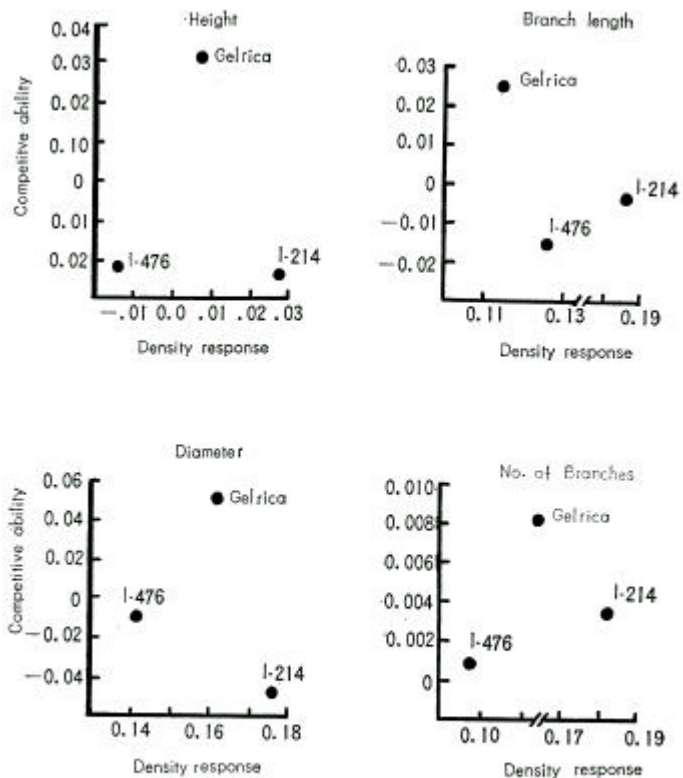


Fig. 6. Relation between density response and competitive ability in different characters of poplar clone varieties.

第6図 密度反応と競争力との関係

Table 4 . Density response , expressed in terms of linear regression coefficients in poplar clones .

第4表 ポプラクロンの密度反応 (密度反応は一回係数であらわした)

	Tree height	stem diameter	Branch length	No. of branches
I 214	0.0285 ± 0.0657	0.1798 ± 0.0438	0.1853 ± 0.0947	0.1823 ± 0.0811
I 476	0.0139 ± 0.0597	0.1427 ± 0.0290	0.1163 ± 0.0468	0.0639 ± 0.0590
Gelrica	0.0081 ± 0.0179	0.1622 ± 0.0442	0.1253 ± 0.0811	0.1704 ± 0.00398

Table 5 . Total correlation coefficients between density responses of different characters in poplar clone varieties .

第5表 ポプラクロンの密度反応の形質間相関

	Stem diameter	No. of branches	Branchlength
Tree height	0.233	0.186	0.527**
Stem diameter		0.597	0.885**
No. of branches			0.619**

** Significant at the 1% level.

井・井山(1966)らのいうように競争力と密度反応は同一な遺伝子群の支配をうける形質とは考えにくいだろう。

トドマツ系統間の競争力試験

Table 6 にトドマツ系統間の一般競争力の推定値と、単植区における形質量を個体単位の平均値であらわした。単植区におけるプロット平均の分散分析では根元直径をのぞき系統間に有意差がみられた。混植区における系統間差異は調査した全部の形質が1%水準で有意差をしめた。測定した形質のうち苗木の全長、直径は競争条件におかれる前に競争と無関係な生長の蓄積があるため、かならずしも競争力をあらず適当な形質ではないかもしれない。しかし結果的には系統間の競争力に大きな差異があり、とくにK 141 系統は全形質で強い競争力をしめた。一般的に競争力の値が負の値をとるものが少なく、正の競争力をしめす系統が多い。これは混植によって系統の平均値が増加していることをしめすものだろう。競争力の検定をおこなうにあたり、検定のための誤差分散は主試験区内の環境誤差を無視し単植区、混植区それぞれの分散分析の誤差から推定した。そして、単位あたりの有効誤差分散は次式によって求めた。

$$E_e [1 + (t - k)\mu]$$

ここで E_e は分散分析表のブロック内の誤差分散、 t は系統数、 k はブロックあたりの系統数をあらわし、 μ は重みづけの係数である。さらに調整した2つの平均値間の差の標準偏差は

$$\sqrt{\{2E_e [1 + (t - k)\mu]\} / g}$$

から求められる。この分析では混植区、単植区からそれぞれ、 E_e 、 μ が求められる。したがってそれぞれの区

Table 6 . General competitive abilities and mean values in pure-stand of Todo-fir

第6表 トドマツの競争力と単植区における形質量

Mother Tree	Total height		Curren theight growth		Diameter		Branch length	
	P	c	P	c	P	c	P	c
A 207	23.12	0.49	5.59	0.37	0.555	0.018	6.32	0.32
K 79	18.19	0.19	3.85	0.89	0.509	0.003	5.42	0.52
A 99	21.79	0.42	4.38	0.08	0.539	0.010	5.95	0.12
A 226	22.36	0.16	4.95	0.42	0.531	0.004	5.77	0.13
A 242	32.11	0.32	4.92	0.36	0.552	0.040	6.33	0.97*
A 72	24.88	0.0	4.90	0.38	0.553	0.065*	6.41	0.29
K 73	21.39	0.25	4.75	0.20	0.537	0.018	6.22	0.10
K 246	24.20	0.14	5.66	0.33	0.559	0.026	6.70	0.45
A 127	22.77	0.84*	5.66	0.35	0.569	0.015	6.55	0.46
K 111	20.86	0.60	4.72	0.21	0.565	0.007	6.82	0.10
K 141	23.24	1.46*	5.49	0.89	0.591	0.045*	6.54	0.77*
LSD(0.05)		0.72		0.93		0.045		0.60

P and C stand for mean values in pure-stand and competitive abilities ,respectively . (LSD) values on the last column gives the least-significant distance for competituie ability .

P, C はそれぞれ単植区における平均値および競争力をあらわし、競争力のLSD(0.05)は各行の終りにしめた。

からえられた2つの推定値から差の標準誤差をもとめ、5%水準での最小有意差 (LSD) を計算した。

この結果はTable 6であきらかなように苗木の全長における競争力はK 141, A 127 系統が有意に強く、当年伸長は有意差をしめさないが、K 141, K 79 などの競争力が強い。根元直径はK 141, A 72, 枝の長さはK 141, A 242 の両系統が有意差をしめた。K 141 系統は直径をのぞきすべての形質で有意差をしめた。トドマツのような実生繁殖をする林木では系統内にも遺伝的変異があり組合わせられた両系統に標本誤差がともなうが、それでも系統間の競争力が有意に異なっている。したがってTable 6 からK 141, A 72, K 73, A 226, A 242 などは競争力が強く、K 246, A 207, A 99 などは競争力が弱いと推定される。

Table 7 . Total correlation coefficients between competitive abilities on the basis of measurements of different characters of Todo-fir .

第7表 トドマツの形質間の競争力相関

	Current height growth	Diameter	branch length
Total height	0.280	- 0.006	0.275
Current height growth		0.089	0.654*
Diameter	0.299**		0.030
Branch length	0.666**	0.107	

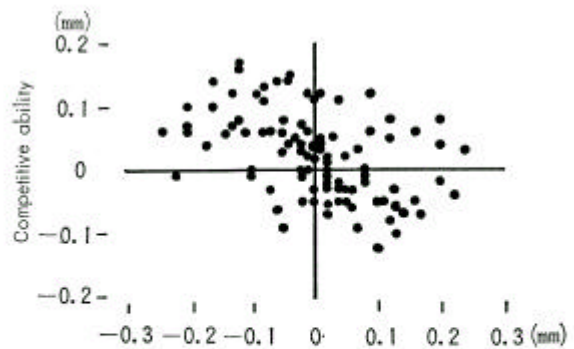
Above the diagonal lines are correlation coefficients between general competitive abilities and under the diagonal lines are correlation coefficients of specific competitive abilities .

* : Significant at the 5% level .

対角線の右上は一般競争力、左下は特定組合せ競争力の形質間の相関係数である。

形質間の競争力の相関はTable 7にしめたが、苗木の全長と根元直径をのぞき正の関係がみられた。対角線上の右上は一般組合わせの競争力の相関をしめす。ところが競争力の相関が最もたかい当年伸長と、枝の長さ間 $r = .654$ をのぞき有意水準に達したものがなく、とくに根元直径はほかの形質との相関係数が低い。Table 7 の対角線の左下には特定組合わせの混植区と単植区との形質量の差から求めた競争力間の相関係数をしめた。結果は表からあきらかなようにすべての形質間に正の関係がみられる。この場合も当年伸長と枝の長さの間の相関係数は .666 でもっとも大きい、当年伸長と根元直径間の相関も高くなり 5%水準で有意差をしめた。

Fig . 7 と Fig . 8 には組合された競争相手の形質量の大小と、競争力がどのような関係にあるかをしめたものである。X軸には組合わされた形質量の差を、Y軸を中心にしてそれぞれ正と負であらわした。Y軸にはその組合わせにおける混植区と単植区の形質量は組合わされた競争者との差が0.1m前後のときにもっとも強い競争がはたらいっている。



Difference between competitor and its associate growth in a pure-stand

Fig. 7. Relationship between competitive ability and difference between competitor and its associate in a pure-stand on diameter of Todo-fir.

第7図 トドマツの競争力と生長量の関係 (直径)

そして競争相手と比較し単植区での生長が劣る系統が競争力で強い傾向をしめした。Fig. 8は当年伸長についておなじ比較をおこなったものである。この場合も競争相手と比較して単植区の生長が劣る系統は競争がつよく、両者のあいだに逆相関がなりたっている。おなじ結果は、秋浜(1967)の稲の混植実験にもみられる。

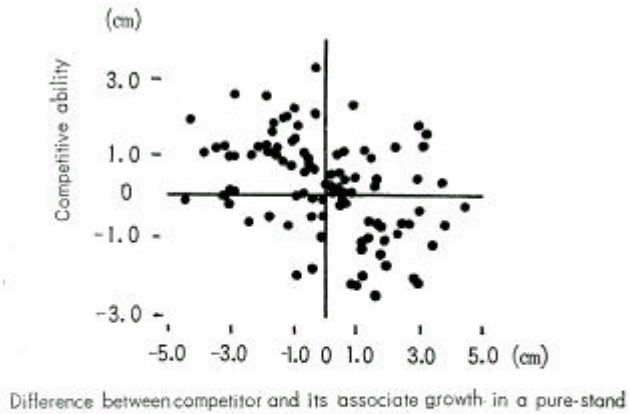


Fig. 8. Relationship between competitive ability and difference between competitor and its associate in a pure stand on current height growth of Todo-fir.

第8図 競争力と生長量の関係

Table 8は混植が系統内分散の増減にどう影響するかをみたものである。それによると全長の分散は混植区が単植区のそれより20.6%減っているが、これは単植、混植に苗木を配分するときの標本の影響が大きいと考えられる。

当年伸長の分散は22.6%増加し、直径は18.3%の増加をみた。枝の長さは3.6%の減であるが、比較的小さいのでこれを無視すれば、混植によって個体相互に競争がはたらき分散が増加したといえるだろう。

Table 9では球果型の頻度分布が異なる旭川と北見両林分産の系統間に競争力の差があるかどうか林分別

Table 8. Comparative table of variances in pure- and mixed-stands of Todo-fir.

第8表 トドマツの単独区と混植区における分散の比較表

Character	M	P	combination effect (%)
Total height	669.1600	807.1620	- 20.6
Current height growth	266.7147	218.0841	22.2
Diameter	0.7854	0.6639	18.3
Branch length	138.2906	143.3842	- 3.6

P, M Stands for total variances in pure-and mixed-stands, respectively. Combination effects are estimated by $\frac{M - P}{M}$, expressed by percentage ratio of its difference on the pure stand.

P, M はそれぞれ単植区と混植区における分散をあらわす。組合せ効果は $\frac{M - P}{M}$ の差を単植区にたいする百分比であらわした。

Table 9. Differences of competitive abilities among families collected from two different stands, different cone type frequency distributions of *Abies sachalinensis*

第9表 トドマツの球果型の出現頻度が異なる林分からとった家系平均の競争力の比較

Stand	Frequency of <i>Abies sachalinensis</i>	Current height growth	Diameter
Asahigawa	46%	0.253	0.027
kitami	100	0.332	0.011

に競争力の平均値を検討した。この試験はさきにものべたように、旭川5系統、北見6系統の計11系統の総当り混植で構成されている。このうち同一林分の系統同志の組合わせをのぞいた31組合わせについて検討した。旭川林分はアカトド系統が少なく、北見林分のもはアカトドのみであった。表からあきらかなように両林分間の競争力の差は小さく、統計的な有意水準に達しなかった。

Fig. 9は4形質について全系統の単植区と混植区それぞれのプロット平均の頻度分布をしめしたものである。これからあきらかなように各形質とも混植した場合集団の平均値が増しプロット平均の分散は減少している。これに反し、系統内個体間の分散は混植区で増加し、単植区よりも正規分布にちかづいている。

考 察

競争力が品種や系統によってちがいがあり、競争効果の大きさは形質によってちがいをしめた。以上から、競争力というもの、遺伝子型によって非常にちがいがあること、および林木では直径にいちじるしく、樹高にたいして効果があらわれにくいと推論できる。

そこで、競争力と形態的特徴の関係をみよう。私も、競争が他の形質と全く独立的に起るものでないと考える。常識的な考え方ではあるが、大型の植物と小型の植物が隣りあっていれば、大型植物が日射を独占して、小型植物の生活を不利にするだろ

うとか、根の張りかたの強い、あるいは養分の吸収力の強い植物は、弱い植物との間の肥料や水分のうばいあいの競争に勝つだろうというようなことは想像できる。しかし、酒井(1955)の例でみられるように、雑種強勢によって草丈が両親より大きいF₁の個体が、かえって競争力が両親より弱いということもある。われわれのポプラの品種混植試験について、単植区の生長能力と競争力の関係をしらべると、枝の数をのぞくすべての形質が負の関係をしめし5%水準で有意であった。トドマツの混植試験でも、組合寄せた競争相手より形質量のちいさい系統の競争力がつよいような傾向がみられる。このことは単植区で大きい形質量をしめす林木の系統や品種が、それよりちいさい他の系統と混植したとき、単植区で発現する形質量よりもちいさくなることを意味する。

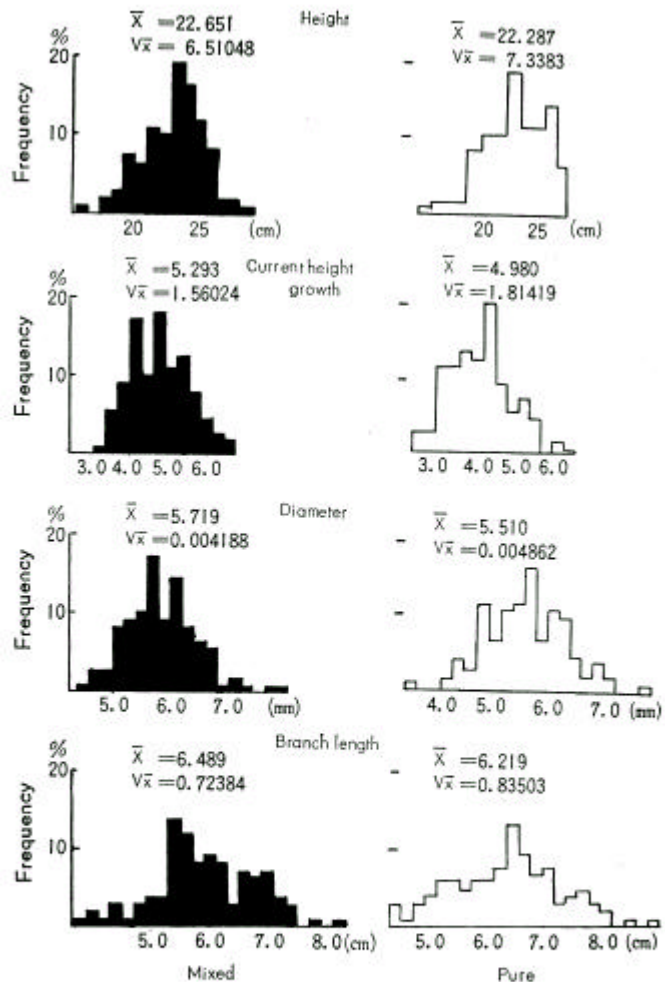


Fig. 9. Frequency distribution of four characters expressed in terms of plot mean in pure and mixed-stand of Todo-fir.

第9図 トドマツの単植と混植におけるプロット平均の頻度分布

酒井(1955), 秋浜(1967)は, それぞれ大安と稲の混植実験から, 単植条件で最大収量をあげる品種が, ほかの品種と混植した場合, かならずしも最大収量をあげる品種でないことを報告した。

このことから林木育種に関連して2つの問題が考えられる。その1つは, 生長能力のひくい遺伝子型が, 一般に競争力が強いいため, それらは競争によって圧迫される機会が少ないから生長能力がひくいにもかかわらず集団内に保持される可能性が高い。だから, みかけのうえで変異が少ないとおもわれる林分にも, 比較的大きな遺伝変異が保持されている可能性が高く, 林木の量的形質を選抜によって改良する有効性が考えられる。ほかの1つは次代検定に関連している。つまり, 精英樹選抜による採種園方式は系統育種ではないから, そこからえられた精英樹の次代群はいろいろな系統群とこみになって, 単木的な混植状態で造林事業につかわれるだろう。したがって次代検定においては, 実際の造林事業でおこなわれると同じ条件, つまりほかの系統群と混植状態で評価されなければならない。とくに, 材積に大きな比重をしめる直径は, 競争によっていちじるしく増減する形質であるから, 混植した条件での評価が必要であろう。そのため, 実験計画にあたっては, 個体間, あるいは系統間に競争がおこるような方法がとられるだろう。たとえば, 大きな方形プロットよりもなるべく小さいプロット(単木混植もふくむ)か, 列状のほそ長いプロットにし, 反覆数を多くして, できるだけほかの系統群と隣接しあわせなければならない。

競争効果が外部条件によってどう変わるかは興味ある問題である。酒井(1955)は密度と異型個体数の増加が競争効果をいちじるしく高めると報告した。秋浜(1968a)は稲の研究で肥料, 密度および光の組み合わせ効果と競争力との交互作用をしらべたが, 競争力と環境との交互作用は有意ではなかった。ただ, 無肥料の条件では競争力に強い品種は, 自己の適応値を高める方向に競争がはたらき, 多肥条件下では競争力に強い品種は弱い品種を強く抑圧する形をとる。しかし, 相対的な競争力は環境の響影を受けることが少なく, 逆転する場合はみられないという。

このことは形質についてもいえるであろう。したがって競争効果の発現が顕著な形質と, そうでない形質があると考えられる。形質別にみて樹高の表現形質は競争によるふれが少ない形質であるが, 直径などはふれやすいようである。林木の表現形質が混植によって増減する場合, その表現型は, その個体がもつ遺伝子型と, それにあたえられる環境効果, さらにその個体の競争効果によってきまると考えられる。形質ごとの遺伝効果と環境効果を同じとおけば, 競争によるふれが少ない形質が選抜しやすい。そうすれば林分において樹高は胸高直径よりも選抜しやすい形質といえるだろう。

山田(1955)は混植によって集団の平均値が高まることを暗示したが, 秋浜(1968b)は稲の雑種 F2 群を混植したところ集団の平均値が高まったと報告している。このことから, さらに雑種集団では競争よりも個体間に協同もしくは相互扶助的な効果がみられると結論した。また, MATHER(1961)や LEWONTINが *Drosophila melanogaster* の実験から密度依存的協同(Density depend co-operation)について報告した。秋浜は異型遺伝子型間の協同について, 密度依存的な相互扶助因子をのぞぎ, つぎのような定義を提案している。つまり異型遺伝子型間の協同または相互扶助は, 大きな意味で競争の中にふくめて考えられるだろうということである。われわれの実験結果の範囲でこの定義の可否や遺伝子型がちがう品種や系統群の混植が集団の適応値を高めるという結論まで発展できない。しかし, 林木でも2つの系統や品種の混植が, それらを単植した場合よりも集団の平均値は増加しており, 相互扶助的な効果もあらわれているようである。

密度反応も品種によっていちじるしいちがいをしめたことから, 密度反応も遺伝的な特性であるといえよう。しかし, 密度効果が品種や形質によって異なるので, 密度反応そのものにたいして一般的な結論をあたえる

ことはむずかしい。たとえば、生育空間のひろがりに極めて敏感に反応するものと、空間が一定以上にひろがると、生長の増が停滞するものがある。さらに、品種や形質によって停滞する密度点にちがいがみられる。とくに注目されたのは生育空間のせまいときとひろいときの生長反応の差があまりない、つまり生育空間の大小にたいする反応の鈍感な遺伝子型がみられた。このことは林木でも比較的高い密度でも、大きい収量をあげる遺伝子型を暗示しているだろう。

農業の栽培学者や生態学者は、集団の密度が増し個体の生育が停滞することも競争の中にふくめて考えている。酒井(1966)は大麦の実験結果から競争力と密度反応は別々の遺伝子支配のもとにあるとし、つよい競争力の遺伝子型が、生育空間の増にたいしてかならずしも有利に反応する遺伝子型でないかもしれないとのべた。われわれりポプラの実験で、競争力と密度反応との関係を相関係数でしらべたところ、有意水準に達しないよわい負の関係がみられた。この場合、標本数が少ないのであきらかな結論を導くにはいたらないが、競争力と密度反応は別個の植物学的特性と考える酒井の結果を支持するものだろう。

混植集団の分散が単植集団のそれに比較し大きくなることは多くの研究でしめされた(HINSON・HANSON: 1961, 酒井・井山: 1966, 秋浜: 1967, 酒井・向出: 1967)。ポプラの混植実験では樹高をのぞく他の形質の分散が混植集団で増加している。トドマツの混植試験でも混植集団において系統内個体間の分散が単植集団より大きい。このようにちがった遺伝子型の林木が混生している集団の分散が単植集団のそれより大きい場合、その集団における変異は集団にふくまれる遺伝変異と、集団内の個体にはたらく環境変異のほか、さらに遺伝変異にともなう競争による変異が加わっていることになる。したがって、混植集団における分散と単植集団におけるその差は、競争によってひきおこされた分散と考えられる。ポプラの混植試験では枝の数の分散が単植集団のそれより約3倍になっている。秋浜(1967)の稲の研究においても混植集団の分散が単植集団の2倍ないし3倍になっている。この増加した部分がすべて競争によってひきおこされた変異であるとするれば、遺伝力推定において競争分散はきわめて重要な部分となる。したがって、酒井ら(1968)がスギの実生林分で遺伝力を推定した場合のように、競争による分散を考慮しなければ過大な遺伝力の推定値をうることになる。

北海道におけるトドマツは地域によってアカトドマツとアオトドマツの頻度がちがっている。アカトドマツの頻度は寒冷な道東に多く、アオトドマツは比較的温暖な道南地方に多い。このことはアカトドマツとアオトドマツの遺伝子型の適応値が地域によって変わっているためと考えられる。このため、トドマツの球果型の頻度が異なる2林分からとった系統群間の林分平均の競争力をしらべた。しかし、アカトドマツの頻度が高い林分と、アオトドの頻度が高い林分からとられた系統間に、林分全体としてみれば競争力がちがいをしめさなかった。このことは、このような生育段階におけるアカトド系統、アオトド系統間の競争力の差異は、集団における適応値と無関係であるとおもわれた。また、遺伝子型の適応的意義は、生物個体の生活力や生存能力、それに繁殖力にまでひろげたときにでるものであろうから、競争力の関係からだけ論議できないだろうとおもわれる。

摘 要

遺伝子型の異なる系統間、品種間の競争力の遺伝的差異を実験的にしらべた。供試材料はトドマツ (*Abies sachalinensis*) の実生苗とポプラサシキクローン (*Populus euram. I 214, 1 476*, ゲルリカ) である。

競争力の推定は、単植区と混植区のそれぞれのプロット平均の形質量の差からもとめた。ポプラクローンの競争力は形質別にみると、(測定した) 樹高、直径、枚数、枚の長さのうち直径の競争力がもっとも大きい。品種別ではゲルリカ種の競争力がもっとも強いと推定できる。

品種混植が集団の形質量や分散の増減とどのような関係にあるかは第3図のごとく、測定した全形質とも混植区の形質量が大きい。

単植区における形質量と競争力の関係を相関係数でみると樹高が -0.997 、直径が -0.938 、枝長が -0.996 、枚数が -0.167 となり全て負の関係がみられた。そのうち枚数をのぞく全形質の係数は高い有意差をしめした。

トマツの競争力は球果型の頻度分布が異なる2林分からの母樹別に育成した11家系群をそれぞれの単植区と混植区にわけてつり合い不完全ブロック計画で実験した。第6表にはMEGILCHRISTの方法で推定した11家系の競争力をしめした。形質別にみて、樹高、直径、枝の長さの競争力が有意水準に達したが当年伸長は有意水準に達しない。系統別ではK 141, A 72, K 73, A 226, A 242の競争力がつよく、K 246, A 207, A 99はよわい。

混植によってひきおこされる形質量と分散の増はポプラの実験と同様な結果がえられた。このことから、系統間、個体間の競争によって分散の増に影響をあたえるから、混植集団における表現型分散の構成は遺伝分散と環境分散のほかに競争分散の和から成りたつと考えられる。したがって、競争は遺伝力を低くめ、個体選抜を困難にするといえよう。

競争力と混植された相手同志の形質量の差との間にはよわい負の関係がみられる。このことおよび前述のポプラの実験結果から、競争力のつよいものはかならずしも形質量の大きいものではなく、むしろ逆の場合が多いと推論できる。

密度試験は競争力試験と同じポプラクローンを使用した。直径、枝の長さ、枚数は密度のひろがりについて形質量の増がほぼ一回帰的に反応した。そのうち、直径や枝の長さは密度の減少がある点に達して以降は形質量の増はみられず平衡的である。樹高はこの現象がいちぢるしく、ある密度以上に疎開されると逆に形質量の減がみられた。しかし品種によって反応のしかだがまちまちであり、形質ごとに一般的な結論を導くことができない。一回帰係数であらわした密度反応は統計的に有意であり密度反応の小さい品種はゲルリカ種であり、ついでI 214号種でI 476号種は密度反応がもっとも大きい。

密度反応と競争力の関係は統計的な有意水準に達せず特別な関係にあるとは考えられない。

球果型の頻度分布が異なる2林分からとられたトマツ11家系について林分ごとに競争力の差異があるかどうかしらべたが有意な差はみとめられない。このことからこのような若い世代の競争力の強弱が自然条件の中で次の世代を構成していくという適応値と関係がないかもしれないと推定した。

参 考 文 献

- AKIHAMA, T. 1967. Estimation of competitive ability and its relation to fitness in rice hybrid populations. Jap. J. Breeding 17 (4): 262-265.
- 1968 a. The influence of planting density, fertilizer level, and light on competitive ability of rice varieties. Jap. J. Breeding 18 (4): 213-216.
- 1968 b. Competitive ability in mutant lines of a rice varieties. Jap. J. Breeding 18 (2): 72-75.
- BYRD *et al.* 1965. Intergenotypic competition in flue-cured Tabaco. Tabaco, 160 (3): 28-32.
- FREEMAN, G. H. 1964 The use of systematic design for a spacing trial with a tropical tree crop. Biometrics 20(1): 200-203.
- HINSON, K. and W. D. HANSON 1961. Competition studies in soybeans. Crop Science: 117-123.
- MATHER, K. 1961. Competition and co-operation. Symp. Soc. Exptl. Biol. 15: 264-281.
- MCGILCHRIST, G. H. 1964. Analysis of competition experiments. Biometrics 22(4): 975-985.
- NELDER, J. A. 1962. New kind of systematic designs for spacing experiments. Biometrics 18:

- SAKAI , K . I . 1955 . Competition in plant and its relation to selection . Cold Spring Harbor Symp . 20 : 137 157 .
- 1961 . Competitive ability in plant : its inheritance and some related problems . Symp . Soc , Exp . Biol . 15 : 245 263 .
- 1964 . Contributions to the problem of species colonization from the view point of competition and migration . " The genetics of colonizing species " . Academic Press Inc . New York , 215 239 .
- SAKAI , K . I . and S . IYAMA 1966 . Studies on competition in plants and animals : 11 . Competitive ability and density responses in barley . Jap . J . Breeding 16 (1) : 1 9 .
- SAKAI , K . I . and H . MUKAIDE 1967 . Estimation of genetic , environmental and competition variances in standing forests . Silvae Genet . 16 (3) : 149 152 .
- SAKAI , K . I . and H . OKA 1955 . Polygenic analysis of quantitative characters under influence of intergenotypic competition . An . Rept . Natl Inst . Genetics 5 : 54 56 .
- SAKAI , K . I . *et al.* 1968 . Interspecific competition in forest trees . Silvae Genet . 17 (1) : 1-5 .
- YAMADA , T . 1955 . Experimental and mathematical studies on the basis of quantitative characters and change of their distribution in a population due to interplant competition . Natl . Inst . Agr . Sci . Ser . GII , 249 329 .

Summary

Two series of experiments were conducted in order to find genotypic variation in competitive ability within the same species . Materials used were poplar and Todo-fir (*Abies sachalinensis*). In one of the experiments , three poplar clone varieties , *Populus euram* . I 214 , 1 -476 and , *Populus gelrica* , were tested for their competitive ability , growing each of the three in pure- and mixed-stand .

Experiment was conducted by a randomized block design with two replications . Table 1 shows that *gelrica* variety are apparently higher in competitive ability than two Italy-poplars for diameter . The same relation also holds for tree height and number of branches . Accordingly , it was concluded that the Italy-poplars were inferior to the *gelrica* variety with regard to competitive ability , so far the three varieties examined in this experiment are concerned . It was found from Fig . 3 that the tree height , diameter , branch length and number of branches showed a larger value of the population mean and variance in the mixed-stand than in the pure-stand .

Correlations were examined between competitive ability and growth ability in pure-stand for each character of poplar clone varieties . Correlation coefficients between them were $r = -.997$ for tree height , $r = -.938$ for diameter , $r = -.996$ for branch length and $r = -.167$ for number of branches . Tree height , diameter and branch length were highly significant at the 1% levels , while number of branches was not significant .

Another experiment of competition was conducted in 1967 using 11 seed propagated families of Todo-fir . Materials were collected from two different stands which differ in cone type distributions , of *Abies sachalinensis* . The experiment was conducted by the balanced incomplete block design . Arrangement of the pure- and mixed-stand in the field was shown in Fig . 1 . Then , this experiment design is analogous to the split-plot method . Eleven families were completely arranged with balanced diallel combinations , then , there are 55 main plots , each being divided into three subplots , two for pure , one for mixture on the two families .

Table 6 presents the results of competition experiment in the eleven families of Todo-fir . Competitive ability was mainly estimated with the method of MCGILCHRIST (1965) . LSD values for general competitive ability for each character were computed . They showed that competitive ability for tree height , diameter and branch length was highly significant , while current height growth fell short of the significant level . It was found from Table 3 that K 141 , A 72 , K 73 , A 226 and A 242 were

very superior competitors, while K 246, A -207 and A -99 were weak. Total variation of the character which is more or less affected by competition in a mixed-stand should include, besides genotypic and environmental variation in a usual sense, variation due to competition. In a pure-stand the variance within families must contain the genetic and environmental components.

Then, difference, if any, between variances of mixed- and pure-stand in a character will surely represent competition variance. Comparisons between them were shown in Table 8. It was found that variance of mixed-stand was apparently larger than that of pure-stand in current height growth and diameter of Todo-fir. From these findings we may only say safely that competition lowers heritability value of growth characters and makes effective selection of the mother trees difficult as has been mentioned by SAKAI (1968.) The same comparison was also made for poplar clone variety experiment. It was found from Fig. 3 that each character showed larger values of the population mean and variance in a mixed- than in a pure-stand. The same relation also holds for each character of Todo-fir with regard to population mean.

Relationships between competitive ability and difference between competitor and its associate in a pure-stand for diameter and current height growth of Todo-fir were shown in Fig. 7 and Fig. 8. It is interesting that the relation between them are negative, occurrence of such a case has been shown by many reports. This means that high yielding family in a pure-stand is generally weak in its competitive ability, and vice versa.

It is interesting to find in the spacing experiment that diameter, branch length and number of branches per plant increase in approximately linear proportion to the decrease in plant density while tree height does not increase in the same way as shown in Fig. 4 and Fig. 5. Diameter and branch length reaches a plateau when the spacing surpasses a certain threshold. Tree height also increases in linear proportion to the decrease in plant density up to a certain threshold while the more decrease in plant density the more decrease in its character. However, *gelrica* was conspicuously stable in tree height and I-476 was also stable in diameter, therefore no general statement will apply to all genotypes. The density responses have been investigated by the coefficients of linear regression of characters on spacings. They are presented in Table 4, together with their 95% confidence intervals. It was found from Table 1 that clone varieties vary significantly in respect of the density response. The highly responsive varieties were I 214 and I 476 while the lowest was *gelrica* as general rule.

Correlations were examined between density response and competitive ability for each character. They all failed to reach the significant level.

Comparisons of competitive ability were examined on the families, collected from two different stands in cone type distribution *Abies sachalinensis* (Red Todo-fir). There are no significant difference between them. From this findings we may conclude that there is no relationship between competitive ability at this growth stage and fitness of the population in mature-forest.