

高密度に植栽したトドマツ模型林分の解析

—— 密度効果の機構とその原因について ——

浅井 達 弘*

抄 録

苗畑に2年生のトドマツ床替苗木を、 m^2 あたり、16、36、64、100、256本の5段階の密度で植栽し、6生育期を経過した模型林分の生長経過や現存量を調査した。根元直径と樹高は林齢6年生時には、どちらも密度が高い程小さかった。個体部分重に対する密度の抑制作用(密度効果)は、葉、枝、幹の順序であらわれた。模型林分の大半は、最多密度線より上(外)側に位置したので、新たな最多密度線を設定した。密度効果は、葉量の減少に起因すると考えられる。

Abstract

Growth analysis on nursery stands of *Abies sachalinensis* planted with high density

—— On mechanism and cause of density effect ——

Tatsuhiko A SAI

Hokkaido Forest Experiment Station, Bibai, Hokkaido, 079-01

[Bulletin of the Hokkaido Forest Experiment Station, No.22, December, 1984]

Two-year old seedlings of *Abies sachalinensis* were planted in the nursery, The densities of five plots were 16, 36, 64, 100 and 256 trees / m^2 , respectively. Both diameter at stem base and tree height decreased with increasing density. The effect of density upon the weight of an organ worked in the order leaf, branch and stem. Points of stand volumes and densities of four plots were plotted over MANABE's full density curve, therefore, a new full density curve was proposed. It seems that density effect is caused by reduction of leaf weight.

はじめに

人工林では高密度といわれる林分でも、haあたりの植栽本数は数万本が限度であろう。苗畑に植栽された模型的な林分でも、 m^2 あたり100本(haあたり100万本)以上というのは、まれである(只木・四手井, 1959; 浅井, 1978など)。

この試験は m^2 あたり16~256本という、高密度なトドマツ林分を苗畑に設定して、その生長経過をできるだけ長期にわたって調査・観察し、これまでに報告のない、密度の効果あるいは影響が目に見える形であらわれることを目的とした。その結果、樹高が直径と同様に密度の抑制的な作用をうけること、直径階別本数分布がL型分布をしめすこと、個体部分重に対する密度効果のあらわれ方に葉・枝・幹の順序があることなどがわかった。ここでは、こうした密度効果のおきる機構や原因、および最多密度線について考察した。

本橋をとりまとめるにあたり、当場の菊沢喜八郎氏、鈴木重孝氏、阿部信行氏には貴重な助言をいただいた。これらの方々に深く感謝の意を表する。

*北海道立林業試験場〔北海道林業試験場研究報告 第22号 昭和59年12月〕

表 - 1 各密度区の設計

Table.1. Design of each density plot

密度 Density (No. / m ²)	植栽間隔 Space between seedlings (cm)	プロット面積 Size of plot (m ²)	植栽本数 No. of seedlings planted
16	25	2.5 × 2.5 = 6.25	10 × 10 = 100
36	16.7	1.67 × 1.67 = 2.78	10 × 10 = 100
64	12.5	1.25 × 1.25 = 1.56	10 × 10 = 100
100	10	1.0 × 1.0 = 1.0	10 × 10 = 100
256	6.25	1.0 × 1.0 = 1.0	16 × 16 = 256

材料および調査方法

模型林分は、2年生のトドマツ床替苗木を北海道立林業試験場(美幌市)の苗畑に、m²あたり、16, 36, 64, 100および256本の5段階の密度で、1974年5月に植栽した。植栽は方形植えて、植栽本数は256本区が256本、その他の密度区はすべて100本である(表-1)。各密度区とも、林縁の2列を調査の対象から除外したので、調査本数は256本区が144本、他の密度区がおのおの36本である。

調査は、植栽時点き植栽後2生育期を経過した1975年10月、および3生育期を経過した1976年10月に、樹(苗)高と根元直径を毎木調査した。また、植栽後6生育期を経過した1979年10月には、樹高と枝下高、根元直径を毎木調査した。根元直径は簡易ノギスを用いて0.05cm単位で、樹高と枝下高はものさしを用いて1cm単位で測定した。これらの測定後、全個体を地際から刈り取り、1本づつ幹、枝、葉に分けて絶乾重量を測定した。また、刈り取った個体の中から、密度区ごとに5個体づつを無作為に選び、乾燥前にその幹材積を測定した。

なお、16本区を除く各密度区は1975年10月時点で完全に閉鎖した。16本区は翌年の1976年10月時点で、閉鎖を完了している。

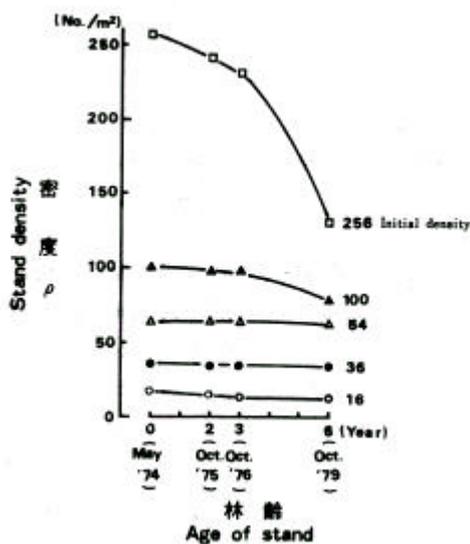


図 - 1 現存密度の推移

Fig.1. Changes of stand density
図中の数字は植栽密度を示す。
Numerals beside the curves indicate
initial stand density

結 果

生存本数の推移

各密度区のm²あたりに換算した生存本数の推移を図-1に示した。植栽後3生育期を経過した1976年10月時点の生存率は、16本区を除いて、いずれも90%以上の高い値を示した。16本区の本数減少の大半は、植栽翌年の原因不明の枯損によるものである。

一方、1979年の100本区と256本区にみられる本数減少は、自然間引きによるものである。特に、256本区の生存率は約50%をしめし、現存密度はm²あたり約130本に低下している。

根元直径と樹高の生長経過

各調査時点の現存密度(以後,単に密度とする, ρ)と平均根元直径(\bar{D}_0),平均樹高(\bar{H})の関係を図-2に示した。根元直径は1975年時点で,高密度区ほど小さくなっていて,密度効果がすでにあらわれていることがわかる。1979年時点では,この傾向はさらに強まり,特に最高密度区の256本区の直径生長の減退が目立つ。

一方,樹高と密度の関係は,1975年と1979年とではまったく正反対である。すなわち,1975年には,樹高は高密度区ほど大きいのに対して,1979年には逆に高密度区ほど小さい。これは,樹高生長に対して,密度が背揃いと抑制の2つの相反する作用をした結果と考えられる。1975年で高密度区ほど樹高が大きいのは,明らかに密度に起因する背揃い現象(HOZUMI et al., 1955)であろう。しかし,1976年の256本区の伸長量は,他の密度区に比べて小さく,密度の抑制作用が働きだしたようである。この結果,まだ抑制作用が働かない範囲で最も高密度な100本区に,樹高の極大値がみられた。1979年には,閉鎖後の年数からみて,抑制作用はすべての密度区で働いていると考えられるので,樹高の極大値は,もはや,この試験の密度の範囲には存在しない。このように,背揃い現象の出現は極く短期間に限られるのに対し,抑制作用(密度効果)は時間の経過とともに強まるようである。

個体部分重と密度

刈り取り調査によって得られた,幹,枝,葉の平均個体部分重(\bar{w})と密度の関係を図-3に, m^2 あたりの部分重の現存量(y)と密度の関係を図-4に示した。各部分重とも,密度効果が十分にあらわれていて,高密度区ほど,平均個体重は小さかった。自然間引きがさかんにおきている高密度区,特に256本区では過密による生長量の低下が目立つ。高密度区(256本区と,枝や葉の100本区)を除いた,各部分重と密度の関係は,両対数軸上の1本の直線でほぼ近似できた。この直線関係は,競争密度効果(C-D効果,図-3)および収量密度効果(Y-D効果,図-4)のべき乗式として定式化されている(KIRA et al., 1953)。

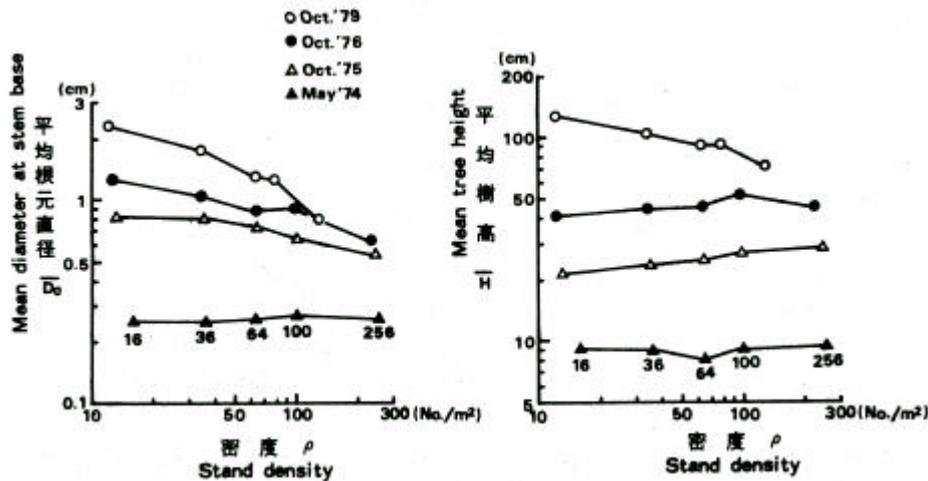


図-2 密度と平均根元直径, 樹高の関係

Fig. 2. Relations between stand density and mean diameter at stem base (left), and between stand density and mean height (right). Numerals below the symbols indicate initial density

C - D効果やY - D効果のベキ乗式は、林木でも多く適用されている。こうした適用例の中には、自然間引きがさかんにおきている密度域を含んでいる場合が多い。例えば、吉良(1957)が引用している13年生アカマツ人工林(佐藤ほか,1955)の最高密度区では、枯損率が68%に達している。この例のように、自然間引きがさかんにおきている密度域を含んでいても密度効果式が成立する場合と、今回のトドマツ林分のように、そうした密度域を除外して成立する場合とを区別しなければならない。自然間引きのおきている密度域をも含んで密度効果式が成立する例は、前述のアカマツのほかにかラマツ(加藤,1959)などに多くみられることから、密度効果式の適用範囲の違いは樹種特性に起因するのかもしれない。

図-4の幹の現存量は、100本区で最大であるが、枝や葉の現存量は、1段階低密度の64本区で最大値を示す。また、36本区に注目すると幹や枝の現存量は100本区や64本区より劣るが、葉の現存量では100本区を上まわっている。すなわち、過密による現存量の相対的な減少が、葉、枝、幹の順にあらわれるために、同一時点でも、部分ごとに最適密度(最大値を示す密度)が異なり、葉に対する最適密度が最も低密度に、つぎに枝、そして幹に対する最適密度が最も高密度にあらわれるものと考えられる。

積積・篠崎(1960)によれば、平均個体部分重(\bar{w})と平均個体重(\bar{w})との相対生長関係($\bar{w} = H \cdot \bar{w}^h$)の係数hが1以上の場合には、部分重の現存量を最大にする最適密度が存在する、としている。図-4の枝(h=1.16)や葉(h=1.15)については、この説明があてはまるかもしれない。しかし、幹(h=0.88)や地上部現存量にも、最適密度があることの説明はできない。こうしたことから、

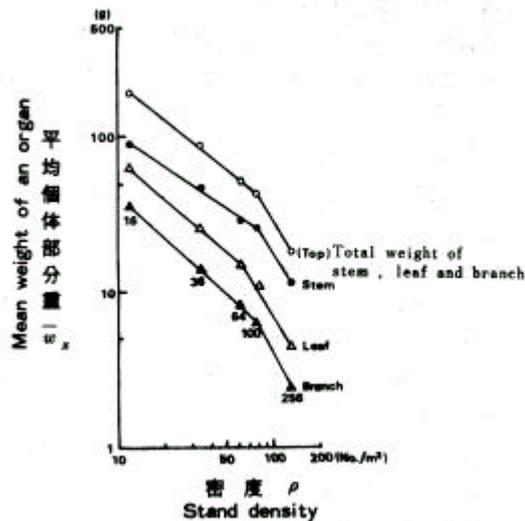


図-3 密度と平均個体部分重の関係

Fig.3. Relation between stand density and mean weight of each organ
Numerals below the symbols indicate initial density

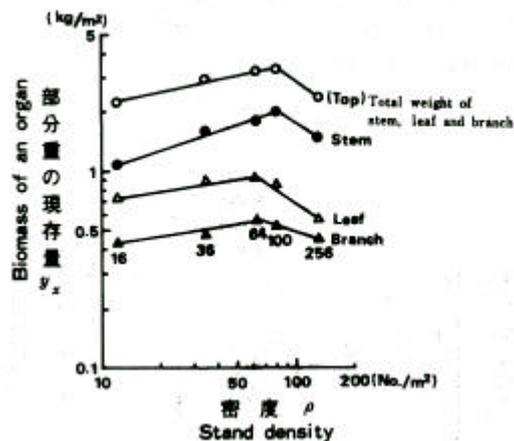


図-4 密度と部分重の現存量との関係

Fig.4. Relation between stand density and biomass of each organ
Numerals below the symbols indicate initial density

図 - 4 にみられる最適密度の存在は、穂積・篠崎 (1960) のような、部分重と個体重の相対生長関係の係数に起因するものではないようである。

各測定項目の頻度分布

1. 幹材積

25 個体 (各密度区 5 個体) の D_0^2H とフーベル式を用いて求めた幹材積 (V_s) の相対生長関係を図 - 5 に示した。図 - 5 に明らかなように、密度方向の分離はほとんどみとめられず、両対数軸上の 1 本の直線で近似できた。この直線の回帰式は、

$$V_s = 0.4328 \times (D_0^2H)^{0.9104} \quad (1)$$

であらわされる。相対生長は、生育時間が違えば当然、変化することが予想される。ここでは、それらの変化を無視して、(1) 式に植栽時 (1974 年) と 1976 年、1979 年時の個々の D_0^2H を代入することにより、各時点の個体ごとの幹材積を推定した。

このようにして、推定した幹材積の頻度分布を図 - 6 に示した。図 - 6 ~ 9 の頻度分布図のクラスの数 (n) は、生存個体数が最も少ない 1979 年の 16 本区の 27 本を基準にして、各年度、密度区とも原則として 5 クラスとした。また、クラス幅は、KOYAMA and KIRA (1956) にしたがって、 $1/n \{ (W_{max} +) - (W_{min} -) \}$ で規定した。ここで、 W_{max} , W_{min} はある調査時点で測定された最大および最小の各測定値である。は測定単位以下の小さい数である。また、ここでは各クラスに属する個体の頻度は百分率であらわした。

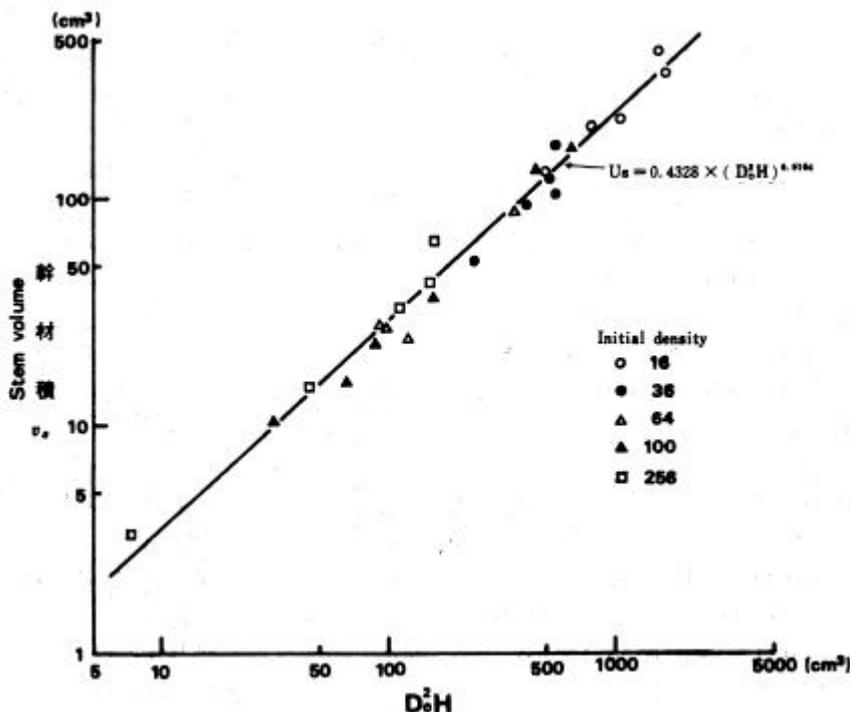


図 - 5 D_0^2H と幹材積の相対生長関係

Fig.5. Allometric relation between D_0^2H and stem volume

さて、図 - 6 では、最も低密度の 16 本区を除くと、いずれの密度区でも時間の経過とともに、小さい個体の占める割合が高い L 型分布へ進むことがわかる。この L 型化は高密度区ほど顕著である。幹材積における頻度分布の、時間や密度に対する、こうした傾向はこれまでの個体重の頻度分布に関する報告 (KOYAMA and KIRA, 1956; 只木・四手井, 1962) と一致する。

2. 根元直径

根元直径の頻度分布を図 - 7 に示した。1976 年時点では、最も高密度の 256 本区でも完全な正規分布型を示している。すなわち、この時点ではいずれの密度区でも L 型分布はみとめられない。しかし、1979 年には 64 本区と 256 本区で、はっきりした L 型分布がみとめられた。

通常、3 次の量である材積や個体重の頻度分布が L 型分布を示しても、1 次の量である直径は正規分布に近い形を示す。人工林に関しては、今回のように、直径分布がはっきりした L 型分布を示した報告は、いまのところない。ただし、只木・四手井 (1962) はアカマツ苗を m^2 あたりに 100 本植栽したモデル林分で、3 年間の根元直径の頻度分布をしらべ、この分布が L 型化する傾向をみとめている。また、山火事後、一斉に更新した、ほぼ 20 年生のダケカンバを主とする高密度広葉樹林分の胸高直径の頻度分布は典型的な L 型分布を示している (菊沢, 1976)。もちろん、天然生林の場合は、樹種による生長速度の差なども考慮しなければならないが、このような事例からも、直径の頻度分布は十分な密度と時間の経過があれば、L 型分布になるものようである。

3. 樹高

樹高の頻度分布 (図 - 8) は、各調査時点、密度区ともに、幹材積や根元直径にみられたような顕著な L 型分布はみとめられない。わずかに、1979 年の 64 本区と 100 本区とに L 型に近い分布がみられる程度である。16 本区では、むしろ大きい個体の占める割合が高い J 型分布に近いようである。

4. 個体部分重

個体の幹、枝、葉重およびこれらの合計量としての地上部重の頻度分布を図 - 9 に示した。幹重の

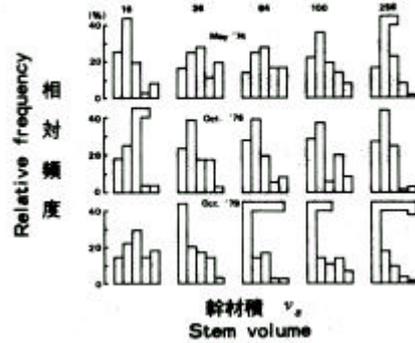


図 - 6 材積階別本数分布
Fig.6. Frequency distribution of each stem volume class
Numerals above histograms indicate initial density

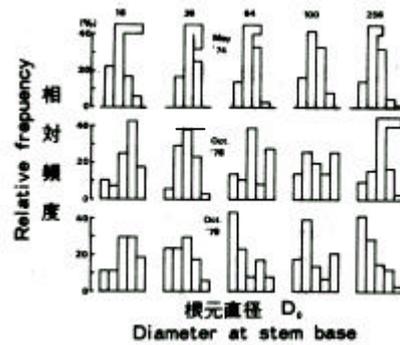


図 - 7 根元直径階別本数分布
Fig.7. Frequency distribution of each class of diameter at stem base
Numerals above histograms indicate initial density

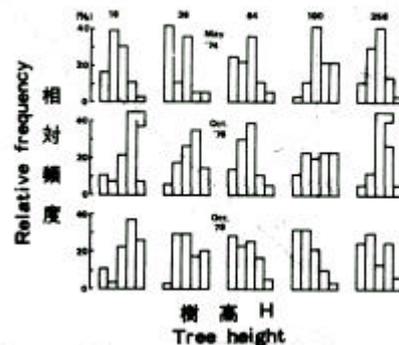


図 - 8 樹高階別本数分布
Fig.8. Frequency distribution of each tree height class
Numerals above histograms indicate initial density

頻度分布は、同じものを重量と体積という違った尺度で測っただけであるので、1979年の幹材積の頻度分布（図-6）と基本的に同じである。

枝と葉重の頻度分布は、大半の密度区において、幹重の頻度分布とよく似ている。ただし16本区においては、幹の分布型がはっきりしないのに比べて、枝はややL型に近い分布を示し、葉は枝よりもさらにL型化が強まっているように見える。

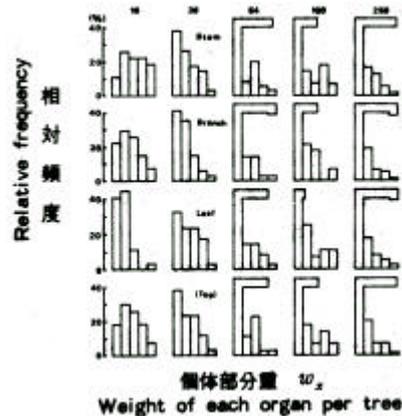


図-9 個体部分重の頻度分布

Fig.9. Frequency distribution of weight classes of stem, branch and top in 1979

Numerals above histograms indicate initial density (Top): Total weight of stem, leaf and branch

考 察

最多密度線について

最多密度線は、生育段階ごとの上限の密度（ ρ ）と平均（幹）材積（ \bar{V}_s ）、またはcm面積あたりの材積（ V ）の関係を示す両対数軸上の直線であり、次式であたえられる。

$$\bar{V}_s = K \rho^{-a} \quad (2)$$

$$V = K \rho^{(1-a)} \quad (3)$$

K, a : 樹種ごとに決まる定数

図-10に示した1975, 1976, 1979年のhaあたりに換算した密度と材積の関係図上に、破線でトドマツの最多密度線（真辺, 1974）を書き入れた。1979年の各密度区についてみると、16本区を除いて、他の密度区ではすべてこの最多密度線より上に位置した。1979年の100本区の密度に対する実際の材積とこの最多密度線上の材積は、それぞれ $38.95 \text{ m}^3 / \text{ha}$ と $6.51 \text{ m}^3 / \text{ha}$ であり、約6倍もの差がみられた。今回の調査林分が謠畑に植栽した高密度な模型林分であることを考慮しても、この差はかなり大きい。

そこで、この最多密度線の決定（真辺, 1974）に用いられた道有林池田経営区久保トドマツ人工林の無間伐林分（北海道林務部, 1982; 1984）の45年生時の値と、今回しらべた1979年の100本区の値を基準に、新しい最多密度線を設定した。この直線は次式であらわされた。

$$V = 5.058 \times 10^4 \times \rho^{-0.5285} \quad (4)$$

ここでは以後、(4)式であらわされる直線を新最多密度線としてとり扱う。この直線の勾配は-0.5285、したがって(3)式の a の値は1.5285となり、自然間引きの3/2乗則（YODA et al., 1963）の理論値、3/2=1.5に近い値を示す。

新最多密度線に対して、久保の無間伐林分の20年生時から55年生時までの軌跡を5年間隔で示した。軌跡は放物線状を呈し、45年生時で新最多密度線に接して以後は、この線から遠ざかっていくよう

にみえる。今回の模型林分における 256 本区の軌跡も、久保のものと類似している。

また、新最多密度線の近くに位置した林分では、材積 (V) をその平均樹高 (\bar{H}) で除した値 (V/\bar{H}) は、密度や林齢の違いにかかわらず、約 $40\text{m}^3/\text{ha}\cdot\text{m}$ を示した。すなわち、新最多密度線上にある林分は、単位空間あたりの材積という尺度で見れば、同じつまり方をしている林分であることがわかる。こうした最多密度線上の特性は、スギやカラマツなどについてもみとめられている (菅, 1981)。

密度効果の機構とその原因について

個体部分重の頻度分布 (図 - 9) をみると、36 本区以上の密度区ではいずれも L 型分布を示していた。一方、最も密度の影響が小さいと考えられる 16 本区では、幹の分布型がはっきりしないのに比べ、枝はやや L 型に近く、葉はさらに L 型が強まっているようにみえる。このことは、密度の作用が、樹体の各部分中、まず葉に働くことを意味しよう。このような、葉 枝 幹の L 型化のおこる順序は、そのまま前述の過密による現存量の減少 (図 - 4) の順序と一致する。葉、枝、幹の順序で密度効果があらわれるのは、相対的に減少した葉の影響が、過去の蓄積部分の占める割合が高い、枝や幹に及ぶまでの時間のずれがあるからであろう。このようなことから、密度効果は、基本的には、個体あるいは林分の相対的な葉重 (葉量) の減少に起因すると考えられる。

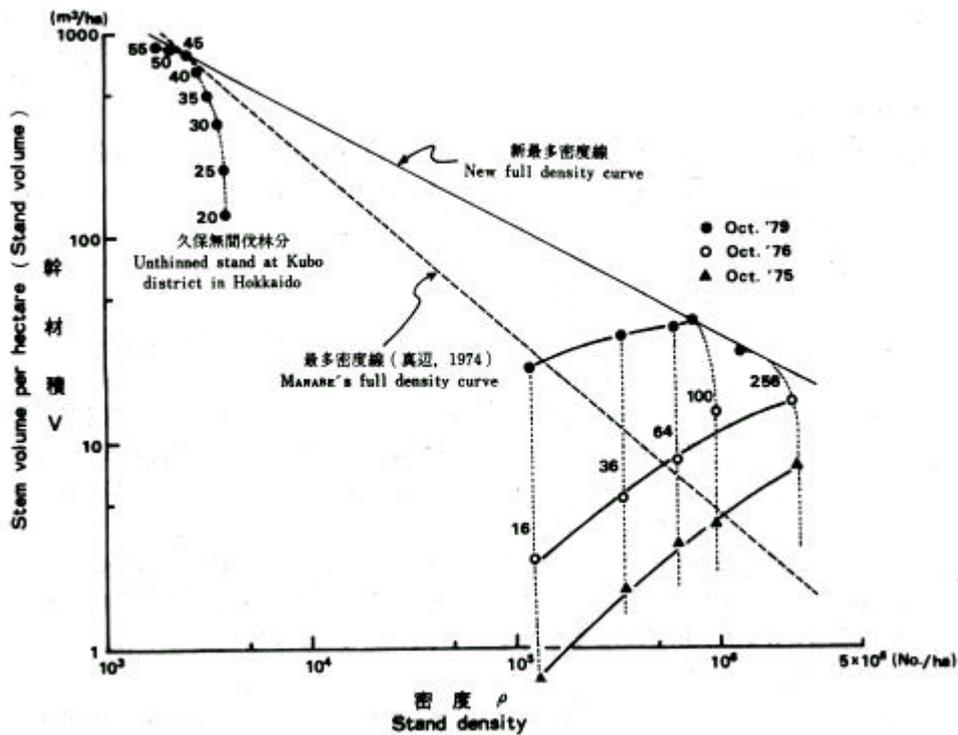


図 - 10 最多密度線と材積 - 密度図上の各林分の軌跡

Fig.10. Two full density curves and trajectories of stand volume and stand density of each stand
Numerals beside the dotted line (right) indicate initial density
Numerals beside the dotted line (left) indicate stand age

最後に、集団全体に対してと、集団内の個々に対しての密度の働きについてふれておきたい。すなわち、密度は、集団内の個々の大きさの不均一化（頻度分布のL型化）と、集団全体の量の調整（Y-D効果式など）という2つの異なる働きを同時に行っているとみることができる。このうち、頻度分布のL型化は、通常不可逆性のものである。しかし、どこまでもL型化が進むかといえばそうではないようである。たとえば、図-9の16本区より36本区、36本区より64本区とL型は強まるが、64本区と、自然間引きがさかんにおきている256本区のL型の程度はほぼ同じである。すなわち、自然間引きがL型を一定レベルに抑える調節弁の役割りを果たしていると考えられる。

また、自然間引きにより生じた空間へ、残存個体の樹冠がすぐに広がっていく限りは、最多密度線への到達前に、Y-D効果式にしたがわなくなる理由はみいだせない。68%もの枯損を生じた林分を含んでもY-D効果式が成立していた、13年生のアカマツ人工林（佐藤ほか、1955）はこうした例であろう。一方、今回のトドマツ林のように、集団全体の枯れ上りが進みすぎて、自然間引きによっても樹冠が回復できない場合は、最多密度線への到達前でも、Y-D効果式にしたがわなくなると考えられる。いずれにしても、自然間引きのおこり方が、こうした集団全体と集団内の個々との関係を解く重要な鍵になるとおもわれる。

文 献

- 浅井達弘 1978 カラマツの密度試験(I) - 苗木の生長と技量について - . 日林北支講 26 : 58 - 61.
北海道林務部 1982 久保トドマツ人工林間伐試験地の資料整理に関する報告書 . 112 P .
————— 1984 林業経営試験 . 道有林における実践例 4 : 122 - 133
HOZUMI , K . , KOYAMA , H . and KIRA , T . , 1955 Intraspecific competition among higher plants . A preliminary account on the interaction between adjacent individuals . Jour . Inst . Polytech . Osaka City Univ . D4 : 1 - 16 .
穂積和夫・篠崎吉郎 1960 植物生長のロジスティック理論 . 吉良竜夫編「生態学大系2上」P 272 - 304 . 古今書院 東京
菅 誠 1981 人工林の現存量と林の込み具合 . 浅田節夫・佐藤大七郎編「カラマツ造林学」P 106 - 126 . 農林出版 東京
加藤亮助 1959 カラマツ幼齢林における密度効果の一例 . 北方林業 11 : 251 - 254 .
菊沢喜八郎 1976 広葉樹幼齢林の林分構造と生長量 . 北林試報 14 : 17 - 26 .
吉良竜夫 (編) 1957 密度・競争・生産 31 P 大阪営林局
KIRA , T . , OGAWA , H . and SAKAZAKI , N . , 1953 Intraspecific competition among higher plants I . Competition - yield - density interrelationship in regularly dispersed populations . Jour . Inst . Polytech . Osaka City Univ . D4 : 1 - 16 .
KOYAMA , H . and KIRA , H . , 1956 Intraspecific competition among heigher plants , Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants . Jour . Inst . Polytech . Osaka City Univ . D7 : 73 - 94 .
真辺 昭 1974 トドマツ密度管理図 . 69 P 北方林業会 札幌
佐藤大七郎・中村賢太郎・扇田正二 1955 林分生長論資料1 立木密度のちがう若いアカマツ林 . 東大演報 48 : 65 - 90 .

只木良也・四手井綱英 1959 林木の競争に関する研究 () スギ苗で仕立てた模型林分での間伐試験 .
日林誌 41 : 341 - 349 .

————— . ————— 1962 林木の競争に関する研究 () アカマツ幼樹を用いた小型林分での機械
的な間伐試験 . 日林誌 44 : 129 - 139 .

YODA ,K . ,KIRA ,T . ,OGAWA ,H .and HOZUMI ,K . ,1963 Self - thinning in overcrowded pure stands
under cultivated and natural conditions . (Intraspecific competition among heigher plants XI .)
Jour . Biol . Osaka City Univ . 14 : 107 - 129 .