

アカマツ高密度模型林における枝剪除処理が 現存量・生産量・林内光環境に与える影響

荒木 眞之

Effects of branch pruning on biomass and light environment
in high-density model stand of Japanese red pine
(*Pinus densiflora*)

Maşayuki ARAKI

目 次

I. はじめに	10
II. 材料と方法	11
1. 実験群落	11
2. 群落構造等の調査・サンプリング	12
1) 樹体サイズ	12
2) 層別刈り取り	13
3) 層別相対照度	13
3. 葉面積推定	13
4. 現存量推定法	13
1) 相対成長式	13
2) 現存量推定	13
III. 結果と考察	14
1. 群落の概要	14
1) 個体サイズ	14
2) 個体数の減少	16
2. 相対成長式	17
3. 葉の現存量と存在様式	17
1) 葉の現存量	17
2) 葉の着生器官と寿命	18
3) 葉分布密度	19

4) 生存個体の平均間隔と針葉長	21
4. 地上部現存量	22
1) 現存量と密度	22
2) 現存量の収束	24
5. 純生産量と葉の同化効率	24
6. 群落内光環境(現実林分の解析)	25
1) 層照度最低値からの比較	25
(1) 解析の流れ	25
(2) 層葉量最少値	25
(3) 各群落の層照度最低値	26
2) 吸光係数からの比較	26
(1) 吸光係数	26
(2) 最下層照度	27
7. 群落内光環境(枝・枝葉の遮光効果の模擬解析)	28
1) 目的	28
2) 模擬解析の方法	28
3) 光透過率	28
4) 光透過率推定式	29
5) 光透過率推定値及び層照度の復元推定値	30
6) 枝・枝葉の遮光効果	31
IV. 総合考察	31
1. 生存個体数・現存量・純生産量について	31
2. 平均個体の変化・現存量の収束について	32
3. 光環境について	32
4. ハイマツ群落との関連について	32
引用文献	33
Summary	34

I. はじめに

ハイマツ(*Pinus pumila* Regel)群落は、その矮生な樹型にも拘らず葉の現存量が多く、生産量も亜高山性針葉樹林のそれと同程度の水準(梶本, 1995)とされている。この原因について、群落構造(沖津・伊藤, 1983; 荒木ら, 1993)・吸光係数(梶本, 1995)・群落の表面構造(荒木, 1999)などの報告があるが、群落の破壊調査が不可能な現状により原因解明は未だ充分ではない。そこで、ハイマツ群落の葉層が狐尾状の葉付シュートの集合体から形成されることに着目し、アカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)幼齢高密度群落に枝剪除処理を行い狐尾状(万木, 1997)とし、

ハイマツの模擬群落を造成した。そして、この狐尾区と無処理区とを比較し、このような特殊な葉層を形成する群落においても、正常樹型を示す個体からなる群落と同程度の葉の現存量を保有し得ること、群落内の光環境と葉の生産効率は正常樹型群落より良好なこと、等を明らかにした。

ハイマツ群落における葉層の特殊性とは以下の通りである。ハイマツの地上幹の下部は地表を匍匐あるいは地表直上を極めて緩い角度で斜上しつつ支幹を分岐させる。地上幹の上部では1次枝が分岐する。主幹と支幹から分岐した1次枝の基部は、極めて緩い角度で斜上し側方に張り出す。1次枝の中央部からは2～3次枝等が分岐する。この分岐部より先端側では、各次数とも枝は針葉を束生させた葉付シュートとなり、より高次の枝の分岐は極めて少ない。すなわち、葉付シュートは狐尾状をなし、他の枝の葉付シュートと平行的関係を保ちつつ急角度で斜上ないし直立する（荒木, 1998; 1999）。したがって、狐尾状の葉付シュートの集合体が形成する葉層内には、葉と葉を着生させている軸以外の遮光物がほとんど無い。すなわち、通常樹種の葉層では枝の無葉部が水平方向に伸張し下層への光透過を妨げているが、ハイマツの葉層ではそれが無い。したがって、ハイマツの葉層内の光強度の垂直変化は、葉と垂直投影面積が極めて少ない葉付シュートの軸のみに規定されており、これが葉の現存量が多いなどの諸現象と関係すると考えられる。

一方、Kira *et al.* (1953; 1956) が植栽密度と平均個体重間の関係が成長に伴い一定であることから収量密度効果を解明したことに続き、林木においても多くの実験（只木・四手井, 1959; 1962）と調査（安藤ら, 1962）により収量密度効果が検証された。その結果、林分密度管理理論（安藤, 1968; 只木, 1968）の成立を見た。これらの研究において、平均個体の全重が群落の密度増加に伴い減少することが確認された。しかし、各器官の量的構成（配分率）の密度による変化に関する調査例は未だ少ない。個体全重・DBH と葉重間の相対成長式の係数が密度により変化すること（Kira *et al.* 1956; 安藤ら, 1962）、個体全重に対する幹重の率が中程度間伐区で増加すること（只木・四手井, 1962）、器官により密度効果の発生に遅速があること（浅井, 1984）を見た例があるにすぎない。すなわち、密度変化に伴う各器官の量的構成の変化に関する直接的解析は浅井（1984）の例に限られるようだ。本研究は高密度群落における現存量の器官配分問題にも新知見を与えるため、地上部現存量と密度の関係等を併せ述べた。

II. 材料と方法

1. 実験群落

筑波大学の構内苗畑（つくば市）に、東西24m・南北7mの試験地を設定し、試験地を1m×1mの格子により168個の正方形に区画した。試験地の周囲20m以内には樹高5m以上の樹木は無い。168区画から24の植栽する区画を、各々周囲8区画（東西南北と各斜め方向に隣接する8区画）が植栽区にならないように選定した。植栽区画に対する相互庇陰を最少化・均等化させるためである。各植栽区画に1993年3月中旬にアカマツの2年生苗を正方形植栽し、実験群落を造成した。24群落（区）は、6密度段階・枝剪除処理と無処理の2通り・2回繰返しからなり、密度段階の内訳・群落の呼称は表-1の通りである。すなわち、植栽した苗に枝剪除処理を行い狐尾状樹型とした

表－1 実験群落の構成・名称と総称名

年	密度 (本/m ²)	無処理区 正常区	枝剪除区 狐尾区
1993	49	0710	0711
1年目	81	0910	0911
	121	1110	1111
	196	1410	1411
	289	1710	1711
	400	2010	2011
1994	49	0720	0721
2年目	81	0920	0921
	121	1120	1121
	196	1420	1421
	289	1720	1721
	400	2020	2021

注：斜体字は本文中で用いる総称名。

個体群の群落(狐尾区)と無処理の正常樹型を保った個体群の群落(正常区)ともに6密度段階があり、2回繰返しがある。1993年に繰返しの1組12群落について成長過程と現存量等の調査を行い(1年目)、他の1組は1994年に調査した(2年目)。また、例えば1年目の正常区の6群落を一括して10シリーズ(10s)のように総称する。

植栽時の個体サイズを樹高・根元直径の順に、範囲：平均値：標準偏差の順に示すと、7.3～33.2：17.8：3.7(cm)・3.6～11.6：6.6：1.3(mm)であった。狐尾区の枝剪除処理は以下の様に行った。狐尾区の全個体の幹から分岐する全ての枝を、植栽時に存在したものは植栽直後の成長期間開始前(春と略称)に、成長開始に伴って発生したものは4月中旬に、根元から剪除した。同時に、複数頂芽の個体は頂芽を1本に剪除・整理した。また、4月以降に発生した枝は週1度の巡回時に剪除した。したがって、20シリーズの6群落は連続2年間枝剪除処理を受けた。

1年目には、自己間引きによって発生した枯死個体を成長期間終了後(秋と略称)まで群落中にそのまま放置した。しかし2年目には、1年目に発生したものは1年目の秋に、2年目の成長期間内に発生したものはその都度、根元から切り取り除去した。

2. 群落構造等の調査・サンプリング

両年とも、成長期間中は30～50日おきに各群落中の生存個体数を数え、秋には以下の測定と解析を行った。

1) 樹体サイズ

各群落の外縁2～3列を除き、群落内の全生存個体について根元直径(±0.1mm)と樹高(±1cm)を測定した。

2) 層別刈り取り

各群落から9～10個体をサンプリングし、層深度10cmで層別刈り取りを行ない、各器官の乾重(80°C)を求めた。狐尾区の個体は、幹・幹の当年生部分に着生している針葉(新幹葉と略称)・幹のその他の部分に着生している葉(旧幹葉)の3器官に分けた。正常区の個体は、狐尾区と同じ3器官の他、当年生枝(新枝)・それ以外の枝(旧枝)・新枝に着生する葉(新枝葉)・旧枝に着生する葉(旧枝葉)の4器官、計7器官に分けた。但し、1年目の狐尾区には見落しによるわずかの新枝と新枝葉があった。

3) 層別相対照度

両年秋に、群落相対照度計(三紳工業 NS-II型)を用い、地表から群落表面まで各層の境界面において、群落の中心部70cm×70cmの範囲に均等に散布した40点で相対照度を測定した。この測器の受光部は直径12mm・長さ1mの鉄パイプの先端に埋め込まれているため、測定時の群落の攪乱は無い。40個の測定値の平均値を各群落・各層位の相対照度とした。

3. 葉面積推定

山科・吉野(1962)の生重量によるアカマツの葉面積推定式を用いるため、2年目の秋に葉の4種別(新・旧と幹生・枝生)及び密度段階別のサンプルを4群落の中央部の各3～5個体から採取した。そして、サンプル毎に葉の(生/乾)重量比を求めたが、重量比には密度間・葉の新旧間・幹生と枝生間・正常区と狐尾区間の全てに有意差が認められなかった。そこで、4群落全てのサンプルを一括して葉の(生/乾)重量比を求め、それと乾重及び山科・吉野の式から葉面積を推定した。

4. 現存量推定法

1) 相対成長式

D^2H と乾重間の関係は、全群落・全器官とも両対数軸上で直線状となったため、(1)式の相対成長式を用いた。

$$\log W = b \cdot \log D^2H + \log a \quad \dots\dots\dots(1)$$

(W は各器官の乾重、 D^2H は根元断面積と苗高の積の指標値)

旧葉の枯死・脱落があったため旧幹葉と旧枝葉を除き、正常区では5種の、狐尾区では2種の相対成長式を求めた。群落毎に式を求めたので式数は84となった。一連の複数林分に対して相対成長式を求める際、個々の林分で得られた係数を総合・一般化して適用すべきとの考え方(大畠, 1991)がある。しかし、係数のわずかな変化も推定値に大きく影響するため、正確な現存量を必要とする本報では各群落で得られた係数をそのまま用いた。

有意性が低い式($P > 0.05$)は現存量推定に不都合のため、その式が得られた群落を含むシリーズの6群落のプールデータから求めた式で代用した。但し、このさい6群落を対象に共分散分析を行い、シリーズ内で他群落と異なった傾向を示す群落を摘出し、その群落のデータを除いた。

2) 現存量推定

旧幹葉・旧枝葉以外の各器官の現存量は、各個体の D^2H と対応する相対成長式から個体毎・器官毎の乾重を求め、群落内個体について加算し、面積で除して推定した。旧幹葉(旧枝葉)の現存量は、各群落の根元断面積合計の比(全個体の根元断面積合計/全サンプル個体の根元断面積合計)に全サンプル個体の旧幹葉(旧枝葉)合計値を乗じて求めた。

III. 結果と考察

1. 群落の概要

1) 個体サイズ

各群落の平均根元直径・平均樹高の初期密度に対する変化を図-1、表-2に示す。但し、直径・樹高とも1年目秋の値が2年目春の値に一致しない理由は、1年目の群落は秋に調査のため破壊したため2年目には別の群落を測定したからである。なお、2年目春の測定は成長開始後の4月中旬に行ったため樹高に差が多い。

10シリーズ・11シリーズとも各群落内の個体サイズ構成は一樣と言える。12群落とも直径・樹

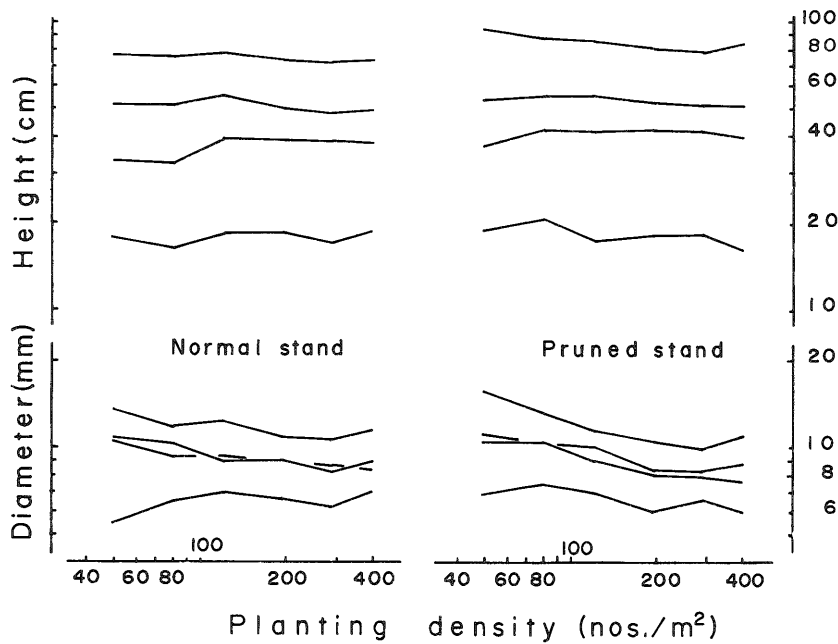


図-1 根元直径・樹高と植栽密度との関係

Fig.-1 Relation between growth of trees and planting density.

注：4本1群の折れ線は下から、1年目春・1年目秋・2年目春・2年目秋に対応する。但し、正常区の直径は1年目秋と2年目春の線が逆転。

Note: Four broken lines in series indicate values at spring of 1st-yr., autumn of 1st-yr., spring of 2nd-yr. and autumn of 2nd-yr. from the lower. Nevertheless, in the Diameter of normal stand, two lines of autumn of 1-yr. and spring of 2nd-yr. are replacing each other.

表-2 各群落の生存本数, 根元直径・樹高の平均値と標準偏差(S.D.)

群落		成長期間前(春)					成長期間後(秋)				
		本数 (本/m ²)	直径(mm)		樹高(cm)		本数 (本/m ²)	直径(mm)		樹高(cm)	
			平均	S.D.	平均	S.D.		平均	S.D.	平均	S.D.
1年目	0710	49	5.6	1.1	17.9	2.2	47	10.6	1.7	33.6	5.2
正常区	0910	81	6.5	1.3	16.3	3.1	79	9.2	2.0	32.6	7.0
10s	1110	121	7.0	1.4	18.4	4.1	109	9.3	2.1	39.8	6.6
	1410	196	6.6	1.4	18.6	3.9	94	8.9	1.7	39.2	6.5
	1710	289	6.2	1.1	17.1	3.2	87	8.1	1.3	38.4	5.2
	2010	400	7.0	1.4	18.8	3.6	64	8.9	1.7	37.9	6.8
狐尾区	0711	49	6.9	1.3	18.8	3.8	47	10.5	1.7	36.3	6.5
11s	0911	81	7.5	1.2	20.5	4.1	79	10.3	1.8	42.0	8.2
	1111	121	6.9	1.3	17.1	3.6	120	8.9	1.7	40.9	7.3
	1411	196	6.0	0.9	18.0	3.4	159	8.0	1.5	41.7	7.1
	1711	289	6.6	1.2	17.2	3.5	178	7.9	1.5	41.7	6.4
	2011	400	6.0	1.1	16.1	3.5	164	7.7	1.4	39.7	5.9
2年目	0720	47	10.8	2.1	52.0	8.8	47	13.7	3.2	76.4	13.6
正常区	0920	76	10.2	1.8	51.7	8.7	69	11.9	2.8	74.7	12.3
20s	1120	81	8.9	2.0	55.0	8.2	69	12.2	6.1	77.3	12.2
	1420	127	8.9	1.7	49.6	8.3	84	10.9	3.2	73.3	14.4
	1720	112	8.6	1.7	47.9	9.9	84	10.5	2.3	71.7	9.3
	2020	89	8.5	1.6	49.7	7.1	43	11.2	2.6	72.2	11.7
狐尾区	0721	49	11.1	2.1	53.6	10.4	49	15.7	4.0	94.2	22.4
21s	0921	79	10.4	2.5	55.5	12.3	77	13.3	3.8	87.1	18.9
	1121	115	10.0	3.0	55.0	9.3	112	11.6	3.0	85.0	19.6
	1421	159	8.4	2.1	52.5	11.9	143	10.4	5.3	80.0	19.2
	1721	135	8.4	1.3	51.2	9.2	129	9.9	2.5	78.1	17.3
	2021	183	8.8	1.7	51.2	8.6	116	11.0	3.1	84.0	18.3

高の変動係数がほぼ等しい(約0.2)ため, 有意差が認められない(Hartly の検定)からである。生長に伴い自己間引きが特に高密度群落で激しく起こった(表-2)ため, 秋には個体間にサイズ変動が生じた。しかし, 一部群落を除き各群落とも変動程度がほぼ等しいため, 4シリーズとも各群落内個体のサイズ構成に有意差は認められなかった(Hartly の検定と Cochran の検定)。したがって, 4シリーズともシリーズを構成する6群落中に特異な群落は無いと言える。

図-1を現実密度に対比して描き直した図-2の通り, 只木ら(1966)・浅井(1984)の例と同様に成長に伴い高密度群落ほど平均根元直径が減少する傾向が, 特に狐尾区で顕著に現れた。なお, 図-2では各群落の密度の序列が植栽時とは異なった例が多い。一方, 平均樹高は生育初期には背揃い現象により高密度群落の方が高いが, その後は逆に抑制作用により高密度群落の方が低くなるとの報告がある(浅井, 1984)。このことは, 本実験では浅井の例よりさらに高密度の群落を設定したためであろう, 図-2の通り正常区では1年目秋に, 狐尾区では2年目秋に確認出来た。

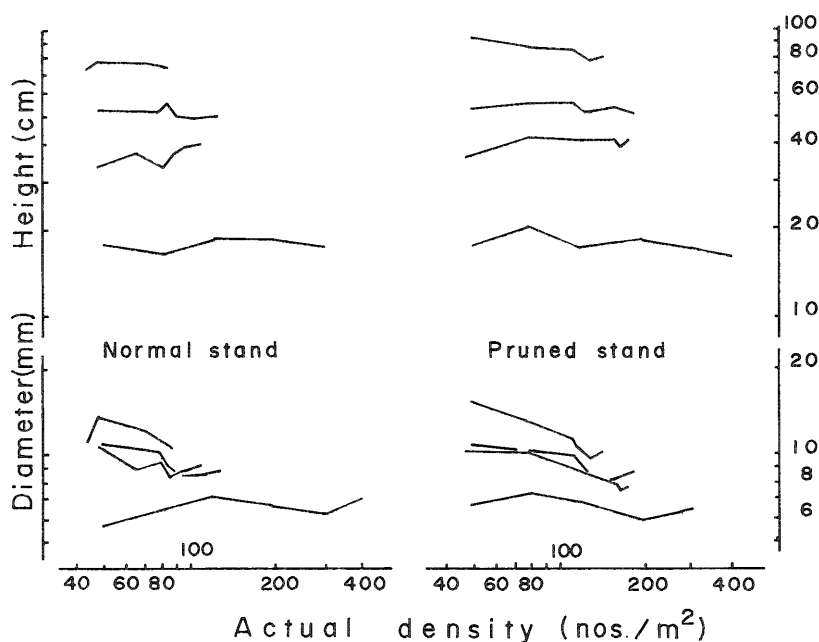


図-2 根元直径・樹高と現実密度との関係

Fig-2 Relation between growth of trees and actual density.

注：4本1群の折れ線は下から、1年目春・1年目秋・2年目春・2年秋に対応する。

Note: Four broken lines in series indicate values at spring of 1st-yr., autumn of 1st-yr., spring of 2nd-yr. and autumn of 2nd-yr. from the lower.

また、同じ密度の群落を比較すると、樹高は狐尾区の方が正常区より高く(1年目 $P=0.05$ ・2年目 $P=0.005$)なった。

2) 個体数の減少

1年目の正常区(10s)において、自己間引きによる個体数の減少が8月以降に群落-1410とそれ以上の高密度群落で顕著に起り(図-3), 群落-0710を除き秋には生存個体密度が約80~110(本/m²)に収束した。2年目(20s)には、1年目秋と2年目春の個体数は異なるが群落-1120にも自己間引きが生じたこと、それ以上の高密度群落で自己間引きが進行したこと、しかし進行速度は1年目より低下したことが判る。また、生存個体密度はさらに低下し約40~80(本/m²)となった。2年目に自己間引きの進行速度が遅くなった理由は、2年目には群落中の枯死個体を除去したためであろう。

狐尾区においても、自己間引きが1年目(11s)の8月以降に群落-1411とそれ以上の高密度群落に起こったが、その進行速度は正常区より低かった。2年目(21s)には、1年目との本数不突合が激しいものの、群落-1411とそれ以上の高密度群落において自己間引きが起こったと考えられた。

以上から、只木・四手井(1959)の結果と同様、狐尾区における枝除去は正常区より収束密度を60~70(本/m²)増加させる効果があることが判った。

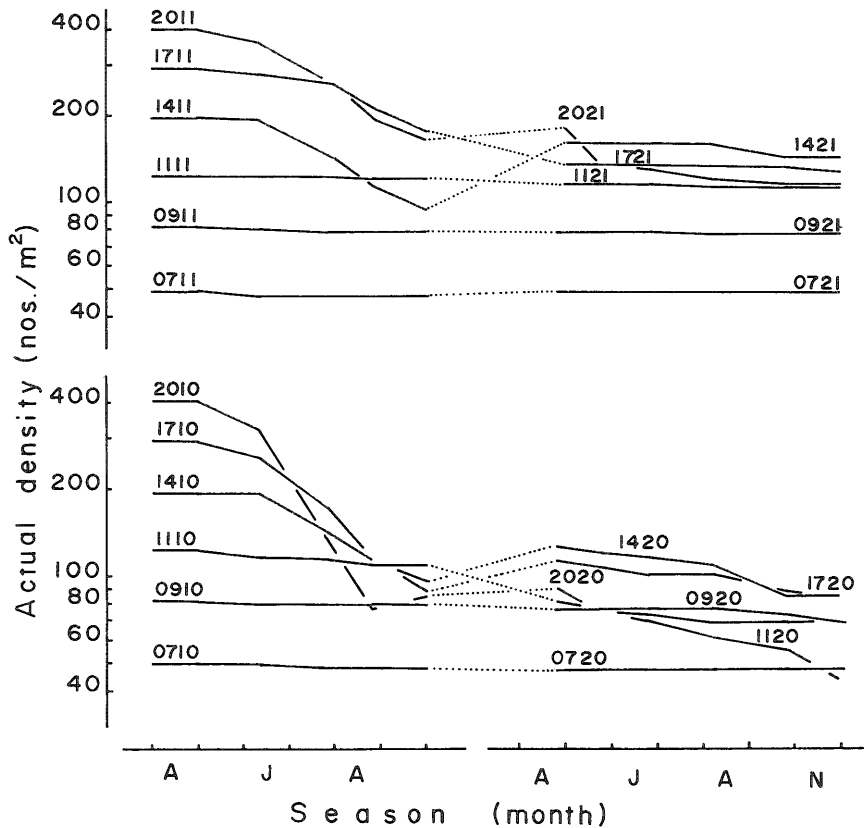


図-3 自己間引きの発生経過
Fig.-3 Occring of self-thinning.

2. 相対成長式

計算されたままの84種の相対成長式の有意性は、有意水準：式数の順に内訳を示すと、 $P=0.001$ ：43・ $P=0.005$ ：14・ $P=0.01$ ：2・ $P=0.025$ ：5・ $P=0.05$ ：5・N.S.：15であった。しかし、有意水準が低い($P \geq 0.05$)式について前述の修正を行った結果、 $P=0.001$ の水準を示す式が57に増加し、 $P \geq 0.05$ を示す式は無くなった。

3. 葉の現存量と存在様式

1) 葉の現存量

1年目の葉の現存量(表-3)は、正常区・狐尾区とも概ねアカマツの一般値である $6.4 \pm 1.3 \text{ ton/ha}$ (只木, 1976)の上限ないし上限よりやや大きな値を示した。また、高密度の3群落においては狐尾区の方が正常区より葉の現存量が多い。この原因は、狐尾区では、自己間引きの発生程度が低く多数の個体が生存し得るため、及び枝と枝生葉の遮光が無いため群落内光環境が良好なためである(後述)。

表－3 葉の現存量と着葉器官別構成率

	群落	現在量 (ton/ha)	個体当り 葉量(g)	着葉器官別構成率(%)			
				新幹	旧幹	新枝	旧枝
1年目	0710	9.21	19.6	19.5	8.4	67.7	4.4
正常区	0910	9.12	11.5	28.9	4.4	59.7	7.0
10s	1110	10.35	9.5	34.6	1.0	57.2	7.2
	1410	7.88	8.4	39.2	1.2	55.6	4.0
	1710	7.48	8.6	37.7	0	60.0	2.3
	2010	6.18	9.7	37.0	0.8	61.7	0.5
狐尾区	0711	5.88	12.5	72.5	25.5	2.0	0
11s	0911	7.41	9.4	78.2	21.6	0.2	0
	1111	7.81	6.5	89.1	0	1.8	9.1
	1411	8.87	5.6	96.7	3.2	0.1	0
	1711	7.75	4.4	96.6	1.9	1.5	0
	2011	7.14	4.4	94.1	0.6	5.3	0
2年目	0720	15.47	32.9	19.5	0	80.4	0.1
正常区	0920	14.75	21.4	22.6	0	77.4	0
20s	1120	17.85	25.9	23.7	0	76.3	0
	1420	12.77	15.2	33.9	0	66.1	0
	1720	15.50	18.5	27.6	0	72.4	0
	2020	10.43	24.3	27.7	0	72.3	0
狐尾区	0721	9.49	19.4	86.3	13.7	0	0
21s	0921	8.00	10.4	99.5	0.5	0	0
	1121	12.95	11.6	92.8	7.2	0	0
	1421	14.21	9.9	100.0	0	0	0
	1721	14.15	11.0	100.0	0	0	0
	2021	13.62	11.7	99.9	0.1	0	0

2年目の葉の現存量は全体的に多く、正常区で1年目の約1.7倍、狐尾区で1.6倍の値を示した。理由は、2年目に下層への効果的な遮光物となる枯死個体を除去したためと考えられた。

各群落の葉の現存量と現実密度の関係には、群落間変動のため明瞭な傾向が認められなかったが、正常区では100本/m²以上の高密度になり難い可能性がうかがえた。そこで、現実密度と個体当り葉量を対比すると(図－4)、20シリーズ以外は有意な右下がりの両対数直線式(表－4)が成立した。したがって、4つの式の係数の比較から正常区は100本/m²以上の高密度となり得ても、その条件下では狐尾区より個体当り葉量が減少することが確かめられた。

なお、20シリーズにおいて個体当り葉量に群落間変動が多い原因は、個体当り幹生葉と現実密度間には有意な(P=0.05)回帰式が成立するものの、個体当り葉量の平均73%を占める枝生葉に区間変動が極めて大きいからである。

2) 葉の着生器官と寿命

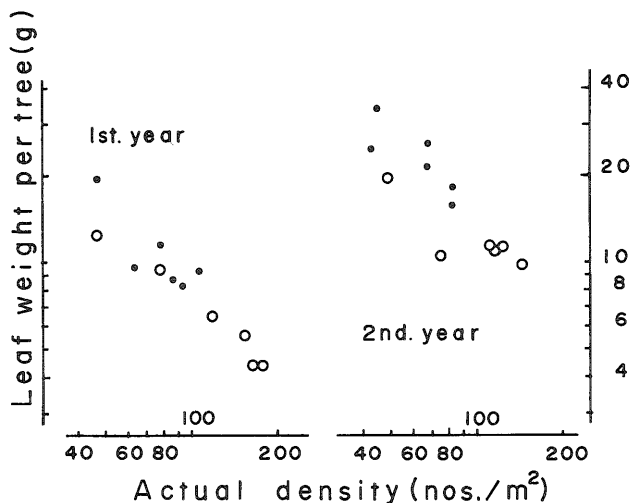


図-4 個体当り葉重の現実密度に対する変化

Fig.-4 Decrease of leaf weight per tree with increase of actual density.

注：白丸は狐尾区，黒丸は正常区を表わす。

Note: Open and black circles indicate pruned and normal stands, respectively.

表-4 現実密度—個体当り葉量間の回帰式

	勾配 b	切片 log a	F	P
10s	-0.8703	2.6722	8.72	0.050
11s	-0.7917	2.4446	98.53	0.001
20s	-0.7296	2.6664	6.07	0.100
21s	-0.5029	2.0811	8.60	0.050

注：密度(本/m²)をD・個体当り葉量(g/本)をW1とする下式の勾配等。

$$\log W1 = b \log D + \log a$$

葉の着生器官別構成率を表-3に示した。新幹葉の構成率は4シリーズとも概ね密度の増加に伴い増加する。正常区における新枝葉の構成率は新幹葉の構成率より多く、また2年目にやや増加するものの、密度による差はほぼ無い。正常区の旧幹葉と旧枝葉は、1年目の低密度群落に残存するが高密度群落ではほとんど無く、2年目にはほぼ皆無となった。狐尾区では正常区より旧幹葉の残存率が高いが、2年目の残存率はわずかである。したがって、高密度群落におけるアカマツの葉の寿命を1.6年とする説(大畠, 1992)があるが、この実験からは概ね1年と言って良い。

3) 葉分布密度

2年目の葉の現存量が通常値の倍以上の値を示した原因を明らかにするため、物質密度(Kira &

表－5 葉分布密度と平均個体の占有半径

	群落	層数	分布密度 (kg/m ³)	半径 (cm)
1 年目	0710	5	1.842	8.2
正常区	0910	5	1.824	6.3
10s	1110	6	1.725	5.4
	1410	5	1.576	5.8
	1710	5	1.496	6.0
	2010	4	1.545	7.1
狐尾区	0711	5	1.176	8.2
11s	0911	7	1.059	6.3
	1111	7	1.116	5.2
	1411	6	1.478	4.5
	1711	5	1.550	4.2
	2021	5	1.428	4.4
2 年目	0720	10	1.547	8.2
正常区	0920	7	2.107	6.8
20s	1120	7	2.550	6.8
	1420	8	1.596	6.3
	1720	6	2.583	6.2
	2020	7	1.490	8.6
狐尾区	0721	11	0.863	8.1
21s	0921	11	0.727	6.6
	1121	9	1.439	5.3
	1421	9	1.579	4.7
	1721	8	1.769	5.0
	2021	8	1.703	5.2

注：層数は着葉層数，半径は平均個体の占有土地半径。

Shidei, 1967)に近い概念の葉分布密度(葉の現存量／葉層が占有する空間体積)を求めた。葉分布密度が物質密度と異なる点は、葉のみを対象とすること及び葉層下の樹幹層の体積を含めぬことである。したがって、葉分布密度は物質密度より高くなるはずである。ここでは、葉層の占有空間体積を葉層深(着葉層数×0.1m)と単位面積(1 m²)の積とした。

大部分の群落で、1.5～2.5(kg/m³)の葉分布密度を示した(表－5)。これらの値は、通常樹種の物質密度の最大値1.3(kg/m³) (Kira & Shidei, 1967)より高いが、ハイマツ群落の物質密度(約2～10kg/m³)より低く、落葉広葉樹模範林(約1～2 kg/m³)程度(荒木ら, 1993)のため妥当と考えられた。1年目における群落密度と葉分布密度の関係は、正常区の低密度群落で葉分布密度が高く、狐尾区低密度群落で低い。そして、高密度群落では生存個体密度の大差に拘らず正常区・狐尾区ともほぼ等しい値(約1.5kg/m³)となった。葉の現存量が多い2年目の関係は、概ね1年目と

表－6 器官別現存量

	群落	現実 密度 (本/ha)	幹	枝			葉			地上部
				新	旧	全	新	旧	全	
1 年目	0710	47	2.75(19)	1.70	0.61	2.31(16)	8.04	1.17	9.21(65)	14.27
正常区	0910	79	3.74(25)	1.56	0.84	2.40(16)	8.08	1.01	9.12(60)	15.26
10s	1110	109	5.67(31)	1.56	0.96	2.52(14)	9.49	0.86	10.35(56)	18.54
	1410	94	5.01(33)	1.38	1.11	2.49(16)	7.47	0.41	7.88(51)	15.38
	1710	87	4.29(31)	1.11	0.97	2.08(15)	7.31	0.17	7.48(54)	13.85
	2020	64	3.68(30)	1.04	1.42	2.46(20)	6.10	0.08	6.18(50)	12.32
狐尾区	0711	47	3.47(37)	0.05	0	0.05	4.38	1.50	5.88(63)	9.40
11s	0911	79	6.80(48)	0	0	0	5.81	1.60	7.41(52)	14.21
	1111	120	7.47(49)	0.11	0	0.11	7.10	0.71	7.81(51)	15.39
	1411	159	9.55(51)	0.25	0	0.25	8.58	0.29	8.87(48)	18.67
	1711	178	8.84(52)	0.27	0	0.27	7.61	0.14	7.75(46)	16.86
	2011	164	8.17(52)	0.34	0.03	0.37	7.10	0.04	7.14(46)	15.68
2 年目	0720	47	10.63(32)	4.79	2.51	7.30(22)	15.45	0.02	15.47(46)	33.40
正常区	0920	69	11.48(35)	4.84	1.77	6.61(20)	14.75	0	14.75(45)	32.84
20s	1120	69	17.66(41)	6.08	1.93	8.01(18)	17.85	0	17.85(41)	43.52
	1420	84	14.96(45)	3.19	2.13	5.32(16)	12.77	0	12.77(39)	33.05
	1720	84	16.11(42)	4.66	2.38	7.04(18)	15.50	0	15.50(40)	38.65
	2020	43	11.37(44)	2.83	1.47	4.30(16)	10.43	0	10.43(40)	26.10
狐尾区	0721	49	17.71(65)	0	0	0	8.19	1.30	9.49(35)	27.20
21s	0921	77	17.55(69)	0	0	0	7.96	0.04	8.00(31)	25.55
	1121	112	28.66(69)	0	0	0	12.02	0.93	12.95(31)	41.61
	1421	143	27.15(66)	0	0	0	14.21	0	14.21(34)	41.36
	1721	129	34.10(71)	0	0	0	14.15	0	14.15(29)	48.25
	2021	116	26.03(66)	0	0	0	13.60	0.01	13.61(34)	39.64

注：表中の数字は現存量(ton/ha)，括弧付の値は各器官の重量構成率(%)。

同じ傾向であるが，正常区低密度群落の値がより高く，狐尾区低密度群落の値がより低くなった。葉分布密度のシリーズ平均値は， $1.67(10s) \cdot 1.30(11s) \cdot 1.98(20s) \cdot 1.35(21s)$ (kg/m³)であった。すなわち，正常区の葉分布密度は狐尾区のその1.28倍(1年目)・1.47倍(2年目)高く，2年目の値は1年目より1.19倍(正常区)・1.04倍(狐尾区)高い。

一方，2年目には枯死個体の除去により群落内光環境が向上したためであろう，着葉層数が1年目の1.5倍(正常区)・1.6倍(狐尾区)と大きく増加した(表－5)。したがって，葉の現存量が2年目に1年目より大きく増えた原因は，主に着葉層数の増加と考えられた。すなわち，正常区(狐尾区)では，群落中へ葉を1.2倍(1.0倍)多く含む単位空間を1.5倍(1.6倍)多く取込むことが出来たため，葉の現存量が1.7倍(1.6倍)に増加したと説明できる。

4) 生存個体の平均間隔と針葉長

表－7 現実密度－現存量間の回帰式

	器官	勾配 b	切片 log a	F	P
1 年目	葉	0.131	0.670	0.19	N.S
正常区	枝	0.047	0.286	0.16	N.S.
10s	幹	0.822	－0.940	60.43	0.001
	地上部	0.288	0.628	2.73	N.S.
狐尾区	葉	0.201	0.458	5.97	0.100
11s	幹	0.660	－0.507	30.27	0.005
	地上部	0.422	0.302	23.88	0.005
2 年目	葉	0.270	0.667	0.83	N.S.
正常区	枝	0.272	0.308	0.51	N.S.
20s	幹	0.548	0.140	4.81	0.100
	地上部	0.373	0.861	2.49	N.S.
狐尾区	葉	0.500	0.076	8.49	0.050
21s	幹	0.581	0.232	11.51	0.025
	地上部	0.555	0.455	11.75	0.025

注：密度(本/㎡)を D・現存量(ton/ha)を Wo とする下式の勾配等。
 $\log Wo = b \log D + \log a$

群落中の生存個体が各々同面積で円形の土地を占有していると仮定した場合の半径を求めた(表－5)。4 シリーズとも、低密度群落では平均占有半径はアカマツの平均針葉長68mm(山科・吉野, 1962)とほぼ等しいかやや長い。高密度群落では20シリーズを除く 3 シリーズでは平均針葉長より短い平均占有間隔を示すが、正常区・狐尾区とも 1 年目より 2 年目の方が平均占有半径が大きく、また両年とも正常区より狐尾区の占有半径が大きい。隣接個体との相互干渉は、狐尾区では幹生葉に規定され、正常区では枝に規定される。このため、正常区群落の方が狐尾区より占有半径が長くなると考えられた。ちなみに、ハイマツ群落におけるシュートの平均占有空間の半径は3.0～4.1 cm で、平均針葉長の1.6～3.6cm よりやや長い(荒木, 1999)。

以上から、狐尾状樹型をした個体群であっても、個体密度が高ければ正常樹型の個体群と同等の葉量を保有できると言える。正常樹型の個体群は一定以上の密度になり難いことを重視すれば、むしろ狐尾状樹型の個体群の方が葉量が多いと言えよう。

4. 地上部現存量

1) 現存量と密度

10シリーズの各器官の現存量(表－6)は、枝を除き現実密度の増加に伴い増加した(図－5)。

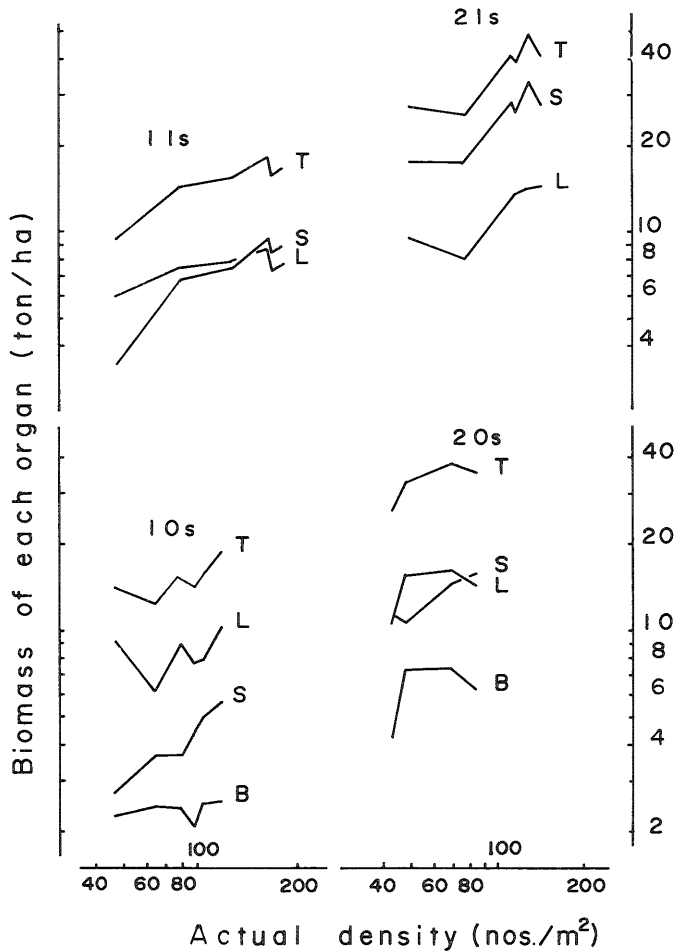


図-5 各器官現存量と現実密度との関係

Fig.-5 Relation between biomass and actual density.

注：T・L・S・Bは地上部全体・葉・幹・枝の現存量を表わす。

Note:T,L,S and B are biomasses of total above ground,leaf,stem and brach, respectively.

但し、旧枝は高密度植栽を行う前から着生していたため、現存量に密度に伴う増加傾向が認められた。したがって、新枝の発生は旧枝量に反比例して起こったと云える。20シリーズでは、密度増加に伴う現存量増加が幹のみに認められた。一方、11及び21シリーズでは、各器官とも概ね密度増加に伴う現存量増加が認められた。旧葉の現存量は、1年目には両区とも植栽密度の増加に伴い減少し、2年目には正常区で0となり、狐尾区でも高密度群落で0となった。したがって、旧葉現存量は自己間引きの進行に強く影響されると言える。

20シリーズの枝現存量平均値は10シリーズのその約2.7倍である。この原因は、20シリーズの旧枝現存量(2.03ton/ha)は10シリーズの枝現存量(2.38ton/ha)に近いが、新枝現存量(4.40ton/ha)

が旧枝の2倍以上(10シリーズの新枝の3倍以上)あることから、2年目に行った枯死個体の除去の影響と考えられた。正常区では自己間引きにより生じた林冠ギャップが、特に枯死個体が除去されると周囲個体から伸びた枝で修復されることを意味している。

狐尾区では、葉の現存量及び地上部現存量が正常区のそれよりやや少ないが、逆に幹現存量が多い。この原因は、狐尾区の生存個体数が正常区よりシリーズ平均値で1年目に1.56倍、2年目に1.58倍多い(表-2)ため、及び同化産物の幹への配分率が正常区のそれより高くなるためである。狐尾区における幹への配分率が高い原因は、葉全体の現存量には正常区・狐尾区との差が少ないので、正常区では枝に配分された同化産物が幹に配分されたためと考えて良い。

2) 現存量の収束

各群落の現実密度と現存量の関係(図-5)に両対数直線式をあてはめた(表-7)。式の適合性(分散比)から、各器官・時期における現存量の収束程度、すなわち最多収量を示す段階(収束段階)(Kira *et al.* 1953)に到達したか否かを見るためである。このため、通常は使わない $P=0.1$ など低位の水準も示した。正常区1年目には、枝現存量は図-5の通り既に収束した段階にあり、逆に幹は有意な回帰式が成立したことから収束段階にはほど遠いと言える。葉と地上部全体は、回帰式に有意性が認められないことから、収束しつつある段階と言えよう。2年目には、葉と地上部全体もほぼ収束した段階にある(図-5)が、幹は有意性が急減したことから収束を開始した段階と考えられた。以上から、密度増加による現存量の収束現象は、枝=葉>全体>幹の順に発生すると考えられ、葉>枝>幹の順に起こるとする浅井(1984)の例とほぼ一致する。

一方、狐尾区では概ね両年とも密度-現存量間の有意な回帰式が成立したものの、有意性は2年目の方が低い(表-7)。この原因は、高密度段階の一部で収束現象が起こり始めた(図-5)ためと考えられた。狐尾区において正常区より競争密度効果が不明瞭である理由は、枝と枝葉が無い場合群落内光環境が良好なためである(後述)。

5. 純生産量と葉の同化効率

2年目の各群落・各器官の純生産量を、2年目秋の現存量から別群落の1年目秋の現存量を差引く形で概算した(表-8)。同一群落の追跡調査では無いため値に乱れがあるものの、正常区・狐尾区とも現実密度が高い群落で比較的近い生産量を示した。狐尾区における幹の平均純生産量は17.82(ton/ha)と正常区(9.51ton/ha)の1.9倍と多く、葉の平均純生産量は4.6(ton/ha)で正常区(6.1ton/ha)の0.75倍とやや少なかった。また、生存個体数が多い狐尾区の平均個体の地上部純生産量は正常区の0.71倍と少なかった。

2通りの葉の同化効率を計算した(表-8)。EF-1は、地上部純生産量を葉の現存量で除した値である。EF-2は、アカマツ葉は前年の同化産物により一斉開葉することを考慮し、葉以外の地上部純生産量を葉の現存量で除した値である。狐尾区における葉の生産効率は正常区よりEF-1・EF-2とも高い($P<0.001$)。その原因は、狐尾区には枝が無い場合自己間引きも少ないものの、いったん生じた林冠ギャップの修復が出来ないことが、群落内の光環境の良好化(後述)ひいては葉の生産効率の向上をもたらしたと考えられた。

表－8 器官別純生産量

	群落	純生産量 (ton/ha)				葉の生産効率	
		幹	枝	葉	地上部	EF-1	EF-2
正常区	07	7.88	4.99	6.26	19.13	1.24	0.83
	09	7.74	4.21	5.63	17.58	1.19	0.81
	11	11.99	5.49	7.50	24.98	1.40	0.98
	14	9.95	2.83	4.89	17.67	1.38	1.00
	17	11.82	4.96	8.02	24.80	1.60	1.08
	20	7.69	1.84	4.25	13.78	1.32	0.91
狐尾区	07	14.24	0	3.61	17.85	1.88	1.50
	09	10.75	0	0.59	11.34	1.42	1.34
	11	21.19	0	5.14	26.33	2.03	1.63
	14	17.60	0	5.34	22.94	1.61	1.24
	17	25.26	0	6.40	31.66	2.24	1.78
	20	17.86	0	6.47	24.33	1.79	1.31

注：葉の生産効率 EF-1 には葉を含み，EF-2 には含まない。

6. 群落内光環境(現実林分の解析)

ここでは各種の方法から，狐尾区の群落内光環境は正常区のそれより良好であることを見る。

1) 層照度最低値からの比較

(1) 解析の流れ

まず，以下の様な解析が必要な理由を述べる。各群落の層毎の葉の現存量(層葉量と略称)を，サンプル個体群から求めた葉量の層別配分率を群落内の個体の樹高分布により補正し，現存量に乗じて求めた。一般に，最大葉量保有層以下の層葉量は下層に向い漸減するが，1つ上の層の1割以下と層葉量が急減する層があった(表－9)。原因は，層葉量が急減する層には枯死直前の葉が残存するためと考えられた。一方，各層の相対照度(層照度と略称)は上層より下層に向って漸減するが，類例と同様に本調査においても下層に上層より明るい層があった(表－9)。この原因は，層葉量の急減により側方光線の影響が勝ったためと考えられた。

解析の手順は以下の通りである。層照度の安定した最低値(層照度最低値と略称)は活性がある葉の最少量を保有する層の照度と考えられる(なお，その層の層葉量を層葉量最少値と略称)。そこで，各群落の層照度最低値を求めて比較するため，まず最少層葉量を推定した。すなわち，最初に平均個体・平均層における葉量の最小値を求め，その場合の層葉量を求めた。

(2) 層葉量最少値

各群落の平均個体・平均層の葉量を，個体当り葉量(表－3)を各群落の着葉層数(表－5)で除して求めた。その最大値は群落-0710の3.92gで，最小値は群落-1711・群落-2011の0.88gであった。この最小値(0.88g)と両群落の生存個体数平均値(171本/m²)(表－2)の積(1.50ton/ha)を，葉量が少ない群落における上下層を通じた平均層葉量とした。なお，2年目の全12群落の現存量平

表－9 層葉量と相対照度(群落-1120の例)

層位 (cm)	葉量 (ton/ha/10cm)	相対照度 (%)
100－110	0.00	100.0
90－100	0.26	97.3
80－90	1.66	80.5
70－80	4.00	51.8
60－70	6.36	19.3
50－60	4.13	7.4
40－50	1.32	5.5
30－40	0.12	5.9
20－30	0.00	6.2
10－20	0.00	6.4
0－10	0.00	5.3

均値を着葉層数平均値で除した値は1.58ton/haで、1年目とほぼ同じ値となる。

次に、この値に係数0.1を乗じた値(0.15ton/ha)を層葉量最少値とした。係数を0.1とした理由は、層葉量が1つ上の層の0.1倍程度に急減する層があるため、及び得られた結果に矛盾が無いからである。この層葉量最少値は2年目の全12群落の現存量平均値(13.27ton/ha)の1.1%に相当する。なお、この値以下の層葉量を保有する層、言い換えれば層照度最低値を求める際に除外すべき枯死直前の残存葉がある層は、全24群落中の14群落で各1層ずつであった。

(3) 各群落の層照度最低値

例えば、群落-1120(表－9)における層葉量最少値以上で最少の層葉量を示す層の照度値、すなわち層照度最低値は40-50cm層の5.5%であった。同様に各群落の層照度最低値を求めた(表-10)。群落-0711が特に明るい原因は、この群落は2年目にも自己間引きが起こらなかったほど密度が低いためであろう。層照度最低値のシリーズ平均値は、5.3%(10s)・11.8%(11s)・5.3%(20s)・11.1%(21s)であるから、狐尾区群落の層照度最低値は正常区より6.5%(1年目)・5.8%(2年目)明るい($P=0.005$)と言える。

2) 吸光係数からの比較

群落の層照度の安定した最低値を求めるには、前項の層照度最低値による方法の他に、吸光係数から逆算する方法が考えられる。吸光係数は多数の層における照度と積算葉面積密度の相互関係から求めるため、少数混入する層照度の非正常値ならびに層葉量の非正常値の影響が少ないからである。そこで、まず各群落について全層の層照度と層葉量を用いて吸光係数を求めた。そして、その係数に各群落の最下層の積算葉面積密度を代入して非正常値の影響を受けない最下層の層照度(最下層照度)を求めた。

(1) 吸光係数

各群落・各層の葉面積を、層葉量・葉の(生/乾)重量比・山科と吉野の式(1962)から求め、相対

表-10 群落の光透過性の各種指標値

	群落	層照度 最低値 (%)	吸光係数	照度 (%)
1 年目	0710	5.1	-0.2017****	10.5
正常区	0910	7.3	-0.2116****	7.9
10s	1110	3.3	-0.2563****	3.0
	1410	4.8	-0.2837****	5.3
	1710	4.4	-0.3203****	4.3
	2010	6.7	-0.2491*	13.2
狐尾区	0711	28.3	-0.1888****	23.2
11s	0911	9.1	-0.2643****	7.6
	1111	8.2	-0.2224****	12.5
	1411	6.9	-0.2158****	7.4
	1711	7.5	-0.2199**	11.0
	2011	10.5	-0.2434****	10.1
2 年目	0720	4.9	-0.1402****	5.7
正常区	0920	7.1	-0.1234****	9.1
20s	1120	5.5	-0.1174****	6.3
	1420	7.1	-0.1478****	8.3
	1720	3.5	-0.1596****	3.8
	2020	3.7	-0.2570****	2.9
狐尾区	0721	16.6	-0.1616****	13.3
21s	0921	12.6	-0.1916****	13.3
	1121	9.2	-0.1628****	6.2
	1421	12.2	-0.1151****	11.6
	1721	8.9	-0.1301****	8.8
	2021	7.2	-0.1345****	9.0

注：****・***・**・* は $P=0.1 \cdot 0.5 \cdot 1 \cdot 5\%$ に対応。

照度と対比して各群落の吸光係数を推定した(表-10)。なお、この係数の有意性検定は相関係数の検定で代行した。吸光係数のシリーズ平均値は、 $-0.2538(10s) \cdot -0.2258(11s) \cdot -0.1576(20s) \cdot -0.1493(21s)$ であった。すなわち、2 年目は 1 年目より係数値が大きい(照度減衰程度が低い)。この原因は、類例(荒木, 1989)と同様に 2 年目は 1 年目より葉量が多いため、また 2 年目には枯死個体の除去を行ったためである。狐尾区の係数値が正常区より $0.0280(1 \text{ 年目}) \cdot 0.0083(2 \text{ 年目})$ 大きい原因は、枝と枝葉が無いいため光透過性が良いためである。ちなみに、葉の現存量を $7.9 \text{ ton/ha}(10s \cdot 20s \text{ の } 12 \text{ 群落平均値})$ とすると、係数差が 0.028 であっても林分の最下層の照度は狐尾区の方が正常区より 2.3% 明るくなる。

(2) 最下層照度

葉の現存量・葉の(生/乾)重量比・山科と吉野の式から各群落の最下層の積算葉面積密度を直

接求め、それを各群落の吸光係数(表-10)に代入して各群落の最下層照度を推定した(表-10)。最下層照度のシリーズ平均値は、7.4%(10s)・12.0%(11s)・6.0%(20s)・10.4%(21s)であった。すなわち、狐尾区の最下層照度は正常区のそれより4.6%(1年目)・4.4%(2年目)明るい($P=0.05$)。また、最下層照度と層照度最低値の差が2%以上の例が24群落中6例あったものの両者間の相関係数が有意($P=0.001$)であったので、最下層照度と層照度最低値は極めて良い対応関係を示すことが確かめられた。

7. 群落内光環境(枝・枝葉の遮光効果の模擬解析)

1) 目的

前項において層照度最低値及び最下層照度を推定・解析し、狐尾区の方が正常区より相対照度で4~7%明るいことを明らかにした。すなわち、ハイマツ群落のような葉層構造が充分成立し得ること傍証した。しかし、この照度差は狐尾区に枝・枝葉が無いことからもたらされる結果であるものの、枝・枝葉の遮光効果そのものでは無い。狐尾区においては、幹の周囲の空間(正常区では同じ個体の枝・枝葉によって占有される空間)を、枝と枝葉が無く幹と幹生葉のみを持つという同一樹型の別個体が占有しているからである。

そこで、枝・枝葉の遮光効果を明らかにするため、部分葉層の光透過率(Araki,1985)の概念を用いて模擬的解析を行った。但し、枝・枝葉の遮光効果は、群落から摘葉・摘枝を繰返しつつ照度変化を測定する手法(Yim *et al.*, 1969)からも解析出来るが、同一群落における効果を求めるためである。部分葉層の光透過率(光透過率と略)は、群落内の各層の境界面で測定した相対照度値から、ある層の下面の照度値をその層の上面の照度値で除した商として求められる。したがって、この値を上層から累乗すれば各層の相対照度が復元出来る。また、光透過率は葉群諸量(層内の葉面積・葉傾角・枝重・幹重等々)から高精度で推定することが出来る(荒木, 1986)。

2) 模擬解析の方法

模擬解析の手順は以下の通りである。1)各群落・各層の光透過率実測値(LTC)を各層の相対照度実測値(RLI)から求めた。2)各シリーズについて光透過率を層内の諸器官重から推定する重回帰式を求めた。3)正常区群落について各層の諸器官重を得られた重回帰式に代入して不規則変動を含まない光透過率(平滑光透過率, LTC-1)を求めた。そして、この値を上層から累乗して不規則変動を含まない層照度(平滑層照度, RLI-1)を復元推定した。4)正常区群落の枝を剪除して狐尾状にした時の各層の光透過率(LTC-2)を推定した。そして、LTC-2を上層から累乗して枝剪除後の層照度(RLI-2)を求めた。5)枝・枝葉の剪除前後の最下層照度(RLI-1・RLI-2の最下層値)を比較し、枝・枝葉の遮光効果を評価した。

但し、諸器官重とは各器官(正常区は枝・枝葉・幹・幹葉:狐尾区は幹・幹葉)の現存量の各層への配分量で、前述の通り24の群落毎にサンプル個体群から器官毎の垂直配分比を求め対応する現存量を乗じて求めた。

3) 光透過率

各群落・各層について層照度実測値(RLI)から実測光透過率(LTC)を求めた。結果の一部を

表-11 層照度・光透過率の実測値・平滑化値・枝剪除後の推定値(群落-0720の例)

層 位 (cm)	実測値		平滑化値(剪除前)		推定値(剪除後)			
	RLI (%)	LTC (%)	LTC-1 (%)	RLI-1 (%)	LTC-2 (%)	RLI-2 (%)	LTC-2' (%)	RLI-2' (%)
100-110	100.0	100.00	91.36	91.4	91.36	91.4	92.28	92.3
90-100	98.2	98.20	89.08	81.4	89.08	81.4	90.46	83.5
80-90	83.9	85.44	88.19	71.8	88.27	71.8	89.82	75.0
70-80	71.7	85.46	71.08	51.0	77.11	55.4	80.92	60.7
60-70	49.7	69.32	55.36	28.2	76.76	42.5	80.65	48.9
50-60	17.9	36.02	50.86	14.4	81.81	34.8	84.68	41.4
40-50	9.5	53.07	57.91	8.3	87.87	30.6	89.53	37.1
30-40	5.5	57.89	64.78	5.4	87.97	26.9	89.64	33.3
20-30	4.9	89.09	77.32	4.2	87.83	23.6	89.53	29.8
10-20	4.8	97.96	74.29	3.1	85.34	20.2	87.59	26.1
0-10	4.8	100.00	83.92	2.6	84.37	17.0	86.83	22.6

注：LTC-1・LTC-2は(20s)式，LTC-2'は(21s)式による推定結果，(後述)。

表-12 光透過率推定式計算に用いた諸器官重(群落-0910の例)

層 位 (cm)	RLI (実測値) (%)	LTC (%)	諸器官重 (ton/ha/0.1m)			
			幹	枝	幹葉	枝葉
40-50	72.5	72.5	0.032	0.039	0.248	0.256
30-40	33.5	46.2	0.252	0.285	1.019	1.501
20-30	20.9	62.4	0.458	0.640	1.111	3.063
10-20	7.1	34.0	1.188	1.385	0.374	1.251
0-10	7.3	102.8	1.806	0.054	0.289	0.009

表-11(群落-0720)・表-12(群落-0910)に例示した。なお，略号 LTC-2'と RLI-2'は後述する。

4) 光透過率推定式

(2)・(3)式は，層内の諸器官重から光透過率を推定する重回帰式で，(2)式が正常区群落に，(3)式が狐尾区群落に対応する。

$$LTC = a \cdot Ws + b \cdot Wb + c \cdot Wsl + d \cdot Wbl + e \quad \dots\dots\dots(2)$$

$$LTC = f \cdot Ws + g \cdot Wsl + h \quad \dots\dots\dots(3)$$

(光透過率(%)を LTC，層内の諸器官重(ton/ha/10cm)は幹・枝・幹葉・枝葉の順に Ws・Wb・Wsl・Wbl と表し，係数と定数を a・b・c・d・e・f・g と表す。)

式の計算は，シリーズ毎にシリーズ内 6 群落の全層を一括して行ったが，100%以上の LTC を示した層は除外した。式の計算に用いられたデータの一部を表-12に例示した。4 シリーズに対応す

表-13 光透過率推定式

群落 (式名)	係 数					N	重相関 係数	偏 相 関 係 数			
	枝	枝葉	幹	幹葉	定数			枝	枝葉	幹	幹葉
10s	-17.168	-10.585	-5.982	-7.097	84.010	28	0.793	-0.349	-0.488	-0.180	-0.165
20s	-8.464	-5.766	-2.927	-14.776	92.124	35	0.811	-0.224	-0.364	-0.172	-0.381
11s			-1.810	-14.348	89.567	32	0.793			-0.145	-0.789
21s			-2.286	-11.801	92.887	48	0.733			-0.308	-0.732

注：10s・20s は(2)式，11s・12s は(3)式により計算した。

$$LTC = a \cdot Ws + b \cdot Wb + c \cdot Wsl + d \cdot Wbl + e \cdots \cdots (2)$$

$$LTC = f \cdot Ws + g \cdot Wsl + h \cdots \cdots (3)$$

る各々の光透過率推定式は表-13のように計算され，重相関係数は4式とも有意($P=0.001$)であった。また，(10s)・(20s)式の偏相関係数から枝と枝葉が群落の光透過性に与える影響程度は，幹と幹葉のそれよりかなり高いことが推察出来る。

5) 光透過率推定値及び層照度の復元推定値

10s・20sの12群落について，各層の平滑光透過率(LTC-1)を(10s)・(20s)式に対応する各群落・各層の諸器官重を代入して求めた。表-11に群落-0720の結果を例示する。LTC-1の推定精度は，LTC-1とLTC間の相関係数(表-14：R-1)が2年目には全て有意($P=0.025$ 以下)であるから，かなり高いと言える。すなわち，光透過率推定式は重相関係数が有意であるばかりでなく高い推

表-14 枝・枝葉の剪除前後の光透過率・層照度推定結果

		実測値・平滑化値 間の相関係数		最下層照度 (%)	
		R-1	R-2	剪除前 RLI-1	剪除後 RLI-2
1年目	0710	0.8661	0.9951****	3.9	27.1
	0910	0.6228	0.9853***	3.4	24.0
	1110	0.7607	0.9970****	1.7	16.3
	1410	0.7486	0.9679***	3.8	18.0
	1710	0.9449***	0.9941****	4.7	19.8
	2010	0.7683	0.9881***	6.7	25.8
2年目	0720	0.8724****	0.9872****	2.6	17.0
	0920	0.9302****	0.9961****	3.1	18.2
	1120	0.9202****	0.9876****	1.0	10.6
	1420	0.7694**	0.9866****	3.1	11.5
	1720	0.7656*	0.9848****	1.7	12.7
	2020	0.7409*	0.9727****	6.2	18.4

注：****・***・**・*は $P=0.1 \cdot 0.5 \cdot 1 \cdot 2.5\%$ に対応。

定精度を示すことが判った。したがって、LTC-1を上層から累乗して復元推定した平滑層照度(表-11: RLI-1)と実測層照度(RLI)との間には全群落において有意な相関係数($P=0.005$ 以下)が示された(表-14: R-2)。

6) 枝・枝葉の遮光効果

正常区群落の枝を剪除した場合における群落の最下層照度の推定、すなわち枝・枝葉の遮光効果を評価を行った。前述の通り、光透過率推定式に各層の諸器官重を代入することにより各層の平滑光透過率が高精度で推定出来た。そこで、正常区の各群落について枝重・枝葉重は0とした諸器官重を(10s)・(20s)式に代入して、枝・枝葉を剪除した場合における各層の光透過率を求めた(表-11: LTC-2)。その結果、当然であるがLTC-2はLTC-1より全層において大きい値を示した。次に、LTC-2を上層から累乗して枝・枝葉剪除後の層照度を復元推定した(表-11: RLI-2)。

但し、枝・枝葉剪除後の光透過率の推定は、この方法の他に1年目の場合は(11s)式・2年目には(21s)式に幹・幹葉の重量を代入して求める方法がある。その方法による計算例をLTC-2'として表-11に例示した。LTC-2'はLTC-2よりわずかに大きな値を示すため、これによって復元推定した層照度(RLI-2')はRLI-2より大きい。しかし、LTC-2とLTC-2'の層位間変化傾向は一致しており、両者間の相関係数は極めて高い値を示す(群落-0720の場合、 $r=0.99995$)。このことは、この模擬解析の信頼性を保証することであるが、ここでは(10s)・(20s)式を用いることとする。正常区における枝剪除の行為を良く表現するからである。

表-14に、各群落の(10s)・(20s)式を用いて推定した枝・枝葉剪除後(RLI-2)の最下層照度と剪除前(平滑層照度: RLI-1)の最下層照度を対比して示す。1年目の最下層照度の6群落平均値は剪除前に4.0%であったが、剪除後には21.8%に増加した。また、2年目には剪除前に3.0%であった最下層照度平均値が剪除後には14.7%に増加した。したがって、枝・枝葉による遮光効果は1年目(2年目)に17.8%(11.7%)($P=0.001$)と評価出来た。

Yim *et al.* (1969)は、樹高1.7m・葉の現存量8.75ton/ha・最下層相対照度0.4%のウバメガシ林に、人為的摘葉を行うと最下層照度が38.0%に増加する例を示した。本実験と比べ、この例では摘枝が無いにもかかわらず大幅に明るくなった理由は、広葉と針葉の遮光性能(空間分散性)の差のためと考えられた。

IV. 総合考察

1. 生存個体数・現存量・純生産量について

ここでは、狐尾区群落の特性を正常区群落に対する百分率(狐尾区の値/正常区の値)で示すが、両区で低(高)密度3群落の平均値を比較した場合は低(高)密度群落の場合には、などという。また、括弧内に2つの百分率がある場合は前者が1年目、後者が2年目の率である。

低密度群落では、自己間引きの発生程度が高密度群落より低く枝・枝葉が無い狐尾区で特に低い。したがって、狐尾区の生存個体数は多く(105~127%)なり、個体間隔はやや狭く(100~92%)な

る。低密度条件下では個体数より枝葉の有無の影響が強いため、狐尾区の葉の現存量は少なく(74~63%)、葉分布密度も低い(62~49%)。また、全純生産量も少ない(90%)が、原因は狐尾区では幹葉の葉長以遠の空間を利用出来ないため、及び自己間引きによって生じた林冠ギャップを修復出来ないためである。逆に、このことにより葉の生産効率は高くなる(139%)。同化産物が葉と幹にのみ配分される狐尾区では、幹の現存量が特に増加する(146~161%)。

それに対し高密度群落では、特に正常区で自己間引きが激しく起こるため、狐尾区の生存個体数は極めて多く(204~184%)なり、個体間隔は狭く(70~71%)なる。したがって、枝葉が無くとも狐尾区の方が葉の現存量が多く(110~108%)なる。しかし、それでも狐尾区の方が葉分布密度が低い(97~89%)ため、狐尾区の純同化の総量は極めて多く(141%)、葉の生産効率も高い(131%)。このため、幹現存量が正常区より多いことの程度がさらに増加する(204~206%)。

正常区では、激しい自己間引きにより生じた林冠ギャップに対し、周囲個体が枝を伸張させてギャップを修復していると言える。枝のみを見ても、その純生産量が全地上部純生産量に占める比率が1年目(2年目)に24%(17%)あるからである。一方、狐尾区では自己間引きの発生程度は低いものの、発生した林冠ギャップの修復は出来ない。

以上から、狐尾状樹型をした個体群でも、個体密度が高ければ正常樹型の個体群と同等以上の葉量を保有出来ることが判った。

2. 平均個体の変化・現存量の収束について

只木ら(1966)・浅井(1984)の報告と同様に、個体密度が増加するほど平均根元直径が減少することが確認された。浅井(1984)と同様、平均樹高は生育初期には高密度群落の方が高いが、その後は逆転する。同じ密度段階を比較すると、狐尾区の方が樹高が高い。高密度区で現存量が一定値に収束する現象の器官毎の発生順は、浅井(1984)とほぼ同様に枝=葉>全体>幹であった。

3. 光環境について

ここではシリーズ平均値により比較する。2種類の安定し乱れの無い群落内照度の最低値を推定し比較すると、いずれも狐尾区群落の方が正常区より1年目は6.5~4.6%、2年目には5.8~4.4%明るいことが判った。

上記の値は狐尾区群落に枝・枝葉が無いことによる結果ではあるが、狐尾区群落では正常区群落において枝・枝葉が占有する空間をさらに枝・枝葉が無い別個体が占有している形態のため、枝・枝葉の遮光効果を直接評価した訳では無い。そこで、部分葉層の光透過率(Araki, 1985)を用いた模擬解析によって、枝・枝葉の有無により群落内照度の最低値が1年目(2年目)に17.8%(11.7%)向上することを明らかにした。

4. ハイマツ群落との関連について

狐尾状樹型の個体群は正常樹型の個体群と比べ、高密度であれば同等以上の葉を保有し得ること、群落内が明るいこと、葉の生産効率が高いことを証明出来た。これらのことは、ハイマツ群

落において葉の現存量が多いこと、生産量が高いことの傍証になると考えて良い。

引用文献

- 安藤 貴・坂口勝美・成田忠範・佐藤昭敏（1962）アカマツ天然生除伐試験林の解析（第1報）生育経過と相対成長．林試研報 144：1-30
- 安藤 貴（1968）単純同齡林の密度管理に関する生態学的研究．林試研報 210：1-153
- Araki,M.(1985) The vertical profile of light intensity in a forest stand (I). Light transmission coefficient of partial layer of foliage and its estimation. Jap.J.For.Soc.67：1-10
- 荒木眞之（1986）落葉広葉樹林内の光強度推定に関する研究．林試研 339：37-115
- 荒木眞之（1989）間伐前後における林内光質の変化と予測手法．農水省技術会議研究成果シリーズ GEP III-5：3-28
- 荒木眞之・谷 尚樹・荒木眞岳・森川道子（1993）ハイマツ群落の構造と生育形態．日林誌 75：463-468
- 荒木眞之・谷 尚樹・鷲塚則子・森川道子（1993）ハイマツ群落における現存量・生産量及び節間長等と生産量の関係．筑大演報 9：191-207
- 荒木眞之（1998）ハイマツの繁殖様式に関する主軸シュート伸長量同調性からの解析．森林立地 40：9-16
- 荒木眞之（1999）ハイマツ群落の葉層構造，特にその表面構成について．筑大演報 15：217-239
- 浅井達弘（1984）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－．北海道林業試験場研究報告 22：33-42
- 梶本卓也（1995）ハイマツの生態－とくに物質生産と更新過程について－．日生誌 45：57-72
- Kira,T.,Ogawa,H. & Sakazaki,N.(1953) Intra specific competition among higher plants I－Competition-yield-density interrelationship in regularly dispersed populations－. J.Inst. Polytech.Osaka City Univ.D4：1-16
- Kira,T.,Ogawa,H.,Hozumi,K.,Koyama,H. & Yoda,K.(1956) Intra specific competition among higher plants V－Supplementary notes on the C-D effect－. J.Inst.Polytech.Osaka City Univ.D7：1-14
- Kira,T. & Shidei,T.(1967) Primary production and turn over of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. Jap. J. Ecol. 17：70-87
- 大畠誠一（1991）森林の現存量推定法の検討－伐倒によらない推定法－．京演報 63：23-36
- 大畠誠一（1992）マツ属の葉の寿命．京演報 64：15-26
- 沖津 進・伊藤浩司（1983）ハイマツ群落の動生態学的研究．北大環境科学 6：151-184
- 只木良也・四手井綱英（1959）林木の競争に関する研究(II)－スギ苗で仕立てた模型林分での間伐試験－．日林誌 41：341-349
- 只木良也・四手井綱英（1962）林木の競争に関する研究(III)－アカマツ稚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
- 只木良也・上中作次郎・赤川吉秀 (1966) 林木の競争に関する研究(V)ーさしつけ密度とスギのサシキ苗の生長. 日林誌 48:33-36
- 只木良也 (1968) モリシマアカシア林保育の基礎的研究ー主として物質生産と本数管理. 林試研報 216:99-125
- 只木良也 (1976) 森林の現存量ーとくにわが国の森林の葉量についてー. 日生誌 58:416-423
- 山科健二・吉野博道 (1962) アカマツ針葉の葉面積に関する基礎的研究. 72回日林大講演集:240-242
- Yim, Y.J., Ogawa, H. & Kira T. (1969) Light interception by stems in plant communities. Jap. Jor. Ecol. 19:233-238
- 万木 豊 (1997) マツ属のフォックステイル形成機構とその人為的誘導に関する研究. 三重大演報 21:1-48

Summary

Productive structure in pruned model stands (PP) of young *Pinus densiflora* were compared to normal stands (CP) with 6 population densities (49~400 trees/m²) to clarify the effects of branch pruning on foliage distribution, allocation of biomass and productive efficiency of leaves. The experiments were conducted for 2-year period (1993~'94). In the case of lower density plots, PP with only stem-leaf showed less leaf-biomass and smaller biomass increment than CP because the space between stems could not be filled with leaves. Contrarily, in higher density plots, PP showed higher survival rates, more leaf-biomass, larger biomass increment and higher efficiency of leaves than CP. The allocation rate of leaves decreased slightly with increase in density, nevertheless that of stems showed a clear increase. Maximum biomass of branches and leaves were found in plots with lower density than that of stems were found. Stem-biomass in PP was greater than that in CP, which suggested a pruning effect that assimilation products were allocated to only stems and leaves of them.

Self-thinning occurred with high rates in higher density plots of CP but the canopy gaps were easily restored with branches and leaves of surrounding trees. Therefore, a large amount of assimilation products was allocated to branches and leaves. On the contrary, pruned stands had higher survival rates and higher allocation rates to stems owing to the branch-less form of trees which reduces space competition and allocation to organs except stems.

These results indicate that branch architecture affects biomass allocation and survival rate of trees especially in over crowded stands.