

# 人工複層林の成長に関する理論的研究

## —スギ二段林の成長モデル—

龍原 哲\*

### Studies on Growth of Multi-storied Coniferous Plantations: Modelling Growth for Two-storied Sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) Stands

Satoshi TATSUHARA\*

#### 目 次

I.	序 論	51
II.	関連する既往の研究	53
	1. 理論的に導かれた成長モデル	53
	2. 林分の密度管理および光環境管理のモデル	54
III.	材積成長に関する基本モデル	55
	1. はじめに	55
	2. 仮定と基本モデル	55
	3. 資料と解析結果	58
	(1) 資料	58
	(2) 林分成長式のパラメータの推定	59
	(3) 単木成長式のパラメータの推定	60
	4. 考察	61
	(1) 従来とのモデルとの関係	61
	(2) 各林木における材積と材積成長量との関係	64
IV.	疎開林分と閉鎖林分における材積成長の違い	65
	1. はじめに	65
	2. 資料と解析結果	65
	(1) 資料	65
	(2) 単木の生産力	66
	(3) 林分の平均生産力	69
	3. 考察	71
	(1) 単木の成長	71
	(2) 林分の成長	71

\* 東京大学農学部林学科

Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

	(3) 閉鎖前若齢林分の材積成長モデル	73
V.	同齢単純林における材積成長と林冠の閉鎖との関係	74
	1. はじめに	74
	2. 疎開林分における仮定	74
	3. 資料と解析結果	75
	(1) 資料	75
	(2) 単木成長式のパラメータ	75
	(3) 林分生産力の変化	79
	4. 考察	79
	(1) 間伐後の単木成長式のパラメータ	79
	(2) 間伐時のパラメータの変化とその後の成長	80
	(3) 林冠の閉鎖	81
VI.	二段林の材積成長モデル	83
	1. はじめに	83
	2. 資料と解析結果	84
	(1) 資料	84
	(2) 単木の生産力	85
	(3) 林分の生産力	86
	3. 上木による庇陰の指標	87
	4. 二段林下木の成長	89
	5. 考察	90
VII.	二段林の成長予測への応用例	92
	1. はじめに	92
	2. 地位と林分生産力の関係	92
	(1) 資料	92
	(2) 地位指数と林分生産力との関係	93
	3. 予測方法	93
	(1) 上木の予測	94
	(2) 下木の予測	96
	4. 適用例	97
VIII.	複雑な人工複層林の成長モデルへの応用	102
	1. はじめに	102
	2. 異種二段林のモデル	102
	3. 多段林のモデル	103
IX.	結 び	105
	謝 辞	107
	要 旨	107
	引用文献	109
	Summary	111

## I. 序 論

これまでの人工林施業では、皆伐方式が一般的であった。しかし、民有林では木材価格や労働力等の問題から主伐を避け、間伐を主体とした木材生産を行っている人工林のほうが多くみられるようになってきている（龍原ら，1992）。また，阿部（1989）はトドマツ人工林を対象に各種間伐方法の比較を行っているが，間伐方式においても従来の下層間伐だけでなく経営目標に応じた多様な間伐が求められている。さらに近年，環境の保全や景観の維持においての利点から複層林の造成が検討されるようになってきた。複層林施業では伐出コストが高くなる反面，収穫の間断期間を縮小できることや良質材の生産の可能性があることなどの利点をもっている。例えば，高齢人工林の今後の施業のひとつとしても長伐期二段林施業が考えられている。この施業によって，上木では高齢の大径材を生産しつつ，かつ下木では年輪幅が狭い優良材を生産することが期待できる。

針葉樹人工林の成長に関しては多くの研究が行われてきた。しかし，これまでの研究は同齡単純林が主な対象であり，二段林を対象としたものは多くはなく，特に樹下植栽された木の成長については不明な点が多く残っている。二段林などの複層林は同齡単純林よりも複雑になっているため，その成長を表現するためには，同齡単純林よりも複雑なモデルが必要となる。上木については従来の同齡単純林の方法をそのまま適用することができるが，下木についてはそのまま適用することはできない。二段林の場合，特に上木との関係で下木がどのような成長をするかが問題となる。その主な原因としては，次のようなことが考えられる。

同齡単純林については多くの研究が行われてきたが，これらの対象とするのは林冠閉鎖後の15～20年以上の林分であった。林冠が閉鎖する前から閉鎖後にかけての人工林に関する研究には南雲・佐藤（1965），小林（1978）の研究がある。これらはいずれも樹高と直径との間の相対成長に関するもので，それぞれスギ林，カラマツ林を対象としている。しかし，林冠閉鎖前の若い林分は収穫予想にはあまり関係がないため，研究の対象とはならなかった。そのため，まずこのような若い林齢の林分の成長についても検討しなければならない。

複層林に関する資料は山本ら（1992）のカラマツトドマツ二段林に関するものなどがあるが，同齡単純林のものに比べて少なく，特に単一樹種の二段林については非常に少なくなっている。さらに，二段林の上木の林分構造としては様々な状態があり，また上木の成長にしたがってその林分構造も変化するので，下木がおかれている光環境は一定ではない。したがって，同齡単純林の場合とは異なり，上木の状態に応じた下木の成長を明らかにするのは一層難しいといえる。このような状態に対処する方法としては，資料の解析結果から帰納的にモデルを構築するだけでなく，理論的な演繹を行っていくこと，従来の同齡単純林の成長に関する知見を最大限利用することが考えられる。

河原（1988）が指摘しているように，樹下植栽木の成長は林内の光環境の影響を大きく受けるので，一斉林から二段林を造成する場合，次のようなことが問題となる。すなわち，最初にどの程度の間伐を行うか，間伐後暗くなった林分の再間伐をいつ，どの程度行うか，ということである。したがって，二段林を造成する場合には，従来の林分の密度管理と同時に林分の光環境の管理が必要となる。

林床に到達する光は林冠のすきまから直接林床に到達する光（直達光）と葉層を透過する光

(透過光)や葉、枝、幹に反射してくる光(反射光)などの散乱光から構成されている。また、透過光は特定の波長の光が吸収されるため、林床の光は林外に比べて波長組成が異なっている。すなわち、林内の光環境は光の量だけでなく、光の質についても裸地とは異なっている。森川ら(1983)はいくつかの樹種について林床の光における波長組成を測定し、天候の違いによって林床に到達する光に占める透過光の割合が変化するため、林床に到達する光の波長組成も変化することを示している。そして、暗い林ほど成長を抑制する遠赤色光が多く、成長を促進する赤色光が少なくなることを示している。佐々木・渡邊(1989)はカンパ類の林冠下で光量子量を測定し、その結果、波長別の裸地放射に対する透過光の比率、透過光において光合成有効放射に対する各波長の比率がともに天候、時間の変化に関係なくほぼ一定であることを示している。

光環境の指標としては一般に相対照度が最もよく用いられている。藤森(1989)は相対照度を表す指標として、全天空写真、指標植物、幹の量、樹冠構造を挙げているが、このうち収量比数などの樹幹量は光環境の推定に好ましくないことを指摘している。また、相対照度は天候により異なり、特に晴天の場合には林内の明るさが安定していないので、ランダムにしかも多くの点で測定する必要があることを指摘している。SASAKI・MORI(1981)は常緑広葉樹林で全天放射照度と林内散乱光照度の関係を調べ、林内散乱光照度はある全天放射照度まではそれに比例して増加し、それ以上はほぼ一定になることを示している。そして、全天放射の20%以下の照度では苗木の成長と林内散乱光照度との間に強い相関があることを示している。このように相対照度は測定、推定するのが難しく不安定な指標であるといえる。したがって、二段林の成長を表現するためには、上木の状態によって下木の光環境を表現できることが望まれる。

従来の研究では、清野・藤森(1986)が樹冠の大きさから光環境を制御する方法を提案している。この方法は、林分内の平均個体の占有面積及び樹冠長と相対照度との関係に基づいているが、予測を行うためには樹高、枝下高の成長量が必要となっている。また、下木の成長を予測する方法としては、安藤・竹内(1990)が従来の密度管理図を応用した方法を提案している。これらの2つはいずれも光環境を表現するために相対照度を用いている。これに対して、山本(1993)は相対幹距を光環境の指標とした下木の成長予測方法を提案している。他方、MONSI・OSHIMA(1955)は光-光合成曲線と樹冠下の照度とから樹冠下の稚樹の成長をモデル化し、森林の遷移過程を理論的に表現した。そして、野本(1956)は奥多摩の東京都水源林のブナ・ミズナラ林の調査を行い、このモデルの適用を行った。

そこで、本研究では単一樹種からなる二段林の上木および下木の成長を統一的に表すことを試みた。そのためには、林冠閉鎖前の若い林分を含めた同齢単純林のすべての状態を対象とし、しかも庇陰を受ける樹下植栽木の成長も対象としなければならない。したがって、理論的な展開を行いやすくするため、樹木の基本的な生物量である材積の成長を取り上げ、材積成長量が同化量と呼吸損失量との差として現れるという観点から林木の成長を表現した。また、資料の少なさを補うため、同齢単純林の成長を基礎におき、それを拡張して二段林の成長まで表現することを考えた。そして、成長モデルの中で上木の庇陰が下木の成長に与える影響を表した。ただし、本研究では林分レベル、各樹木のレベルでの成長を対象としているので、上述したような光の質に応じた成長の変化などは具体的には考慮されていない。

## II. 関連する既往の研究

### 1. 理論的に導かれた成長モデル

VON BERTALANFFY (1973) は生物の重量  $w$  の成長率が合成と分解の差であり、合成と分解を体重量のべき関数として、次のような成長方程式により近似的に表されることを示した。

$$\frac{dw}{dt} = \eta w^n - \kappa w^m \quad (2.1)$$

また、動物では分解速度は現体重量におよそ比例するので、 $m=1$  とおくことができるとしている。その結果、成長方程式は次のようになる。

$$\frac{dw}{dt} = \eta w^n - \kappa w$$

KHILMI (1957) は植物が吸収する太陽光線エネルギーを生理的光線とし、同齡林の生育時期を生理的光線を完全に吸収しない時期と完全に吸収する時期の二つに分けた。そして、林冠が閉鎖した林分では生理的光線を完全に吸収するので、この吸収量がほぼ一定であるとし、林分蓄積  $V$  の成長式

$$\frac{dV}{dt} = B(A - V) \quad (2.2)$$

を導いた。ここで、パラメータ  $A$  は地位を反映するもので、パラメータ  $B$  は樹種によって一定となる定数としている。

光合成植物は光合成で有機物を生産し、そのうちの一部を呼吸や落葉などで消費する。これらの差が植物の成長のために利用される。梶原 (1985) は林木の成長が同化と呼吸の差として表現できるという観点から林分材積成長のモデルを考案した。そこでは次のような仮定がおかれている。

同化によって得られるエネルギーは陽樹冠面積  $S_{C(A)}$  に比例する。

陽樹冠部の呼吸量と成長量は陽樹冠面積  $S_{C(A)}$  に比例する。

陰樹冠部のエネルギーの収支は均衡している。

幹の呼吸量は幹表面積  $S_S$  に比例する。

根量は陽樹冠面積  $S_{C(A)}$  に比例し、根の呼吸量と成長量は根量  $m \cdot S_{C(A)}$  に比例する。

これらの仮定を用いて同化量が樹冠、樹幹、根の呼吸および成長に利用されるという関係を定式化すると次式が導かれる。

$$\Delta v_S = a S_{C(A)} - b S_S \quad (2.3)$$

また、林分は単木の集合体であるとして、林分の陽樹冠表面積  $S_{C(A)}$ 、幹表面積  $S_S$  から林分の幹材積成長量  $\Delta V_S$  を次式のように表現した。

$$\Delta V_S = p S_{C(A)} - q S_S \quad (2.4)$$

さらに、鷹尾 (1992) は実用的な観点から (2.3) 式の陽樹冠面積の代わりに胸高直径と樹高により同化量の項を表現することを試み、単木の成長モデルを導いた。そこでは次のような仮定がおかれている。

林木の幹材積  $v$ 、樹幹表面積  $s$  は樹高  $H$  及び胸高直径  $D$  で山本-SCHUMACHER 式により表される。

直径成長量は期首直径と直線関係にある。

樹高成長量は期首樹高に関わらず、ある林齢において林分内の全林木で一定である。

材積成長量が負となる直径の林木は枯死する。

これらの仮定より、単木材積  $v$  の成長式として次式が導かれる。

$$\frac{dv}{dt} = pxk(t)H^{p-1}D^y + ya(t)v - \frac{p}{q}yb(t)s \quad (2.5)$$

ただし、 $p, q, x, y, k(t), a(t), b(t)$  はパラメータである。さらに、

(2.5) 式の右辺の第一項と第二項の和が (2.3) 式の右辺の第一項に相当する同化量に関する項であり、林分全体の同化量の総和は林齢に関わらず林分により一定である。

という仮定をおいた。

上述のモデルのうち前者は同化量や呼吸損失量に関する仮定に基づいたモデルであり、林分材積そのものの成長を予測している。それに対して後者は同一林分内の各林木における胸高直径と樹高の成長に関する仮定に基づいたモデルであり、単木材積の成長を予測することにより林分材積の成長を予測している。しかし、いずれも林分が単木の集合体であることを利用して単木の成長から林分の成長を導いたものである。そして、上記のモデルは、単木の材積成長式と林分の材積成長式を同時に満足する成長モデルを導くことが可能であることを示唆している。しかし、これらのモデルは単木の成長を精密に表現できる可能性がある反面、パラメータの推定が難しくなっており、パラメータについての検討が行われていない。

## 2. 林分の密度管理および光環境管理のモデル

安藤 (1962) は林分の閉鎖時期に林木相互の間で競争が始まる時期を競争開始点、自然間引きが始まる時期を自然間引開始点と呼び、競争開始点、自然間引開始点、最多密度がいかなる生育段階においても同じ収量比数において成り立つとして、競争開始線、自然間引開始線はある収量比数を示す曲線として表されることを示した。すなわち、両対数軸の密度効果線上で最多密度曲線と平行な直線としてそれぞれ競争開始線、自然間引開始線が得られる。また、四手井 (1963) も立木密度と平均幹材積との間に閉鎖開始密度線を考え、最多密度曲線とともに密度管理に有効であることを示した。只木 (1963) はある林分の密度とその林分と同一の平均樹高をもつ十分な密度との比を相対密度と呼び、相対密度を一定とするような密度管理が有効であることを指摘している。

河原 (1983) はスギ、ヒノキを対象として、相対照度 100% の時の樹高および直径の成長量に対する庇陰下における成長量  $h, d$  と相対照度  $II/I_0$  との関係式

$$\frac{1}{h} = \frac{a}{II/I_0} + \frac{1}{b} \quad (2.6)$$

$$\frac{1}{d} = \frac{a}{II/I_0} + \frac{1}{b} \quad (2.7)$$

を求めた。さらに、河原 (1988) は間伐率  $x$  から林内相対照度  $II/I_0$  を推定する式として

$$\frac{1}{II/I_0} = \frac{1.82}{x} - 0.0082 \quad (2.8)$$

を求め、樹高成長量  $\Delta h$  から間伐後の林内の相対照度  $II/I_0$  の変化を推定する式として、

$$\log(I/I_0) = \log(I/I_0)_0 - 0.008 \exp(0.701 \Delta h) \cdot t \quad (2.9)$$

を求めた。そして、(2.8)式と(2.9)式によって、一斉林から二段林に移行する場合の林内光環境を制御するモデルを提案した。

他方、安藤(1983)、上中ら(1983)は間伐後の収量比数と相対照度との関係を求めた。安藤(1968)は同齢単純林を対象とした林分密度管理図を調製したが、安藤・竹内(1990)はこれを二段林下木の成長予測に応用した二段林の成長予測方法を検討している。この方法の概要は次のようなものである。

- ①収量比数と相対照度との関係から間伐直後の林内相対照度を推定し、(2.9)式によってその後の相対照度の変化を予測する。
- ②(2.6)式、(2.7)式を用いて、相対照度100%の時の成長量に対する相対的な成長量を推定する。
- ③密度管理図から求めた値と相対的な成長量から、二段林下木の成長量を予測する。

また、家原(1992)はこの方法をアカマツ・ヒノキ二段林の成長予測へ適用することを検討している。

### III. 材積成長に関する基本モデル

#### 1. はじめに

KHILMI(1965)は同齢林の生育時期を生理的光線を完全に吸収しない時期と完全に吸収する時期の二つに分けている。これと同様に樹冠の状態によって、林分を樹冠が疎開している状態と樹冠が閉鎖した状態の二つの状態に分けることができる。また、疎開状態は植栽されてから林冠が閉鎖するまでの状態、間伐によって閉鎖を解除された状態に分けることができる。林分の成長という観点から見ると、これらの状態の中では林冠が閉鎖した状態は最も単純な状態であると考えることができる。

本章ではまず、基本的な材積成長モデルについて検討した。上記のような理由により、最初に林冠が閉鎖した林分を対象とした。梶原(1985)、鷹尾(1992)は樹木の成長を同化量と呼吸損失量の差であるとして林木の呼吸および同化についての仮定をおいている。ここでも同様の仮定をおいて材積成長に関するモデルを導いた(龍原, 1992a)。

#### 2. 仮定と基本モデル

草本植物では、YOKOIら(1978)、KIMURAら(1978)は呼吸と成長との関係を調べるに当たって、呼吸を二つに分離して考えた。一つは生命を維持するために用いられる維持呼吸で、もう一つは組織や器官を構成するために用いられる構成呼吸である。そして、呼吸速度 $r$ のうち、構成呼吸速度は成長速度 $dw/dt$ に比例し、維持呼吸速度は現存量 $w$ に比例する、ということを仮定した。この仮定に基づき、

$$r = \gamma \frac{dw}{dt} + \mu w$$

から、構成呼吸係数 $\gamma$ 、維持呼吸係数 $\mu$ を推定した。YOKOIら(1978)はアズキ(*Asukia angularis* OHWI)の幼植物に関して暗条件下で測定した成長速度と呼吸速度から係数 $\mu, \gamma$ を推定した。ここでは、子葉の現存量損失量が子葉の呼吸損失量(維持呼吸による)と茎の呼吸損失量(維持呼吸

と構成呼吸による), 成長量との和になると考えている。

しかし, 樹幹の場合には材の中心部では細胞が木化しているため, ほとんど呼吸が行われていない。そのため, 材の周辺部と中心部では呼吸速度が異なっている。GOODWIN・GODDARD (1940)によれば, 材の辺縁部の形成層の周辺の呼吸速度が最も高く, 中心部ほど呼吸速度が低くなっている。また, NEGISHI (1974) は若いマツを対象として, 表面積あたりの呼吸速度と直径との間に明確な関係が見られないことを示している。

樹幹における呼吸は維持呼吸と構成呼吸とも行われているのは主に周辺部分である。しかし, 呼吸を維持呼吸と構成呼吸とに分けて考えると, 維持呼吸は細胞が生きている部分で行われ, 構成呼吸は新しい細胞が構成される形成層の周辺で行われていると考えることができる。したがって, 樹幹の構成呼吸に関しては YOKOI ら (1978), KIMURA ら (1978) と同様に成長速度に比例すると仮定することができる。しかし, 維持呼吸速度は梶原 (1985), 鷹尾 (1992) と同様に現存量よりもむしろ樹幹の表面積に比例すると仮定するほうが妥当であると考えられる。樹幹の表面積は材積の  $2/3$  乗に比例すると仮定すると, 維持呼吸速度は材積の  $2/3$  乗に比例する。ただし, 表面積と材積の  $2/3$  乗は完全には比例しない。直径に比べて極端に樹高が高い樹木や極端に低い樹木, 樹幹形が大きく異なる樹木についてはこの比例関係は成り立つとは限らない。しかし, この点については人工林では捨象できると考えられる。

また, YOKOI ら (1978) はアズキの幼植物に関する実験により, 維持呼吸係数  $\mu$  は温度による変動が大きいが, 構成呼吸係数  $\gamma$  は温度条件の違いによる変動が小さいという結果を得ている。しかし, 速度の単位時間を 1 年とすると, 一年間の温度条件は一定であると考えられるので, 維持呼吸係数だけでなく, 構成呼吸係数も樹種と気候条件が同じならば, 一定値になると仮定できる。

ところで, 樹木は光合成を行う葉とその他の幹, 根などの非同化部分より構成される。そこで, 葉の剰余生産量と非同化部分の維持呼吸量との差が非同化部分の成長に利用されることになるが, そのうちの一部は新しい植物体が構成される過程で構成呼吸として消費され, その残りが実際の成長量になる, と考えることができる。

ここでは, 樹木を構成する各部分のうち, 特に樹幹に注目して考える。材積の大きい木ほど, 樹冠も大きく, 葉の現存量も多くなる傾向がある。したがって, 材積の大きい木ほど, 葉の純光合成速度 (総光合成速度から葉の呼吸速度を引いたもの) も大きくなると仮定することができる。梶原 (1985) のモデルでは樹冠および根におけるエネルギー消費量と同化によって得られるエネルギーが比例するという仮定から, 樹幹に分配されるエネルギーもまた同化から得られるエネルギーに比例することになる。渡邊ら (1987) はカンバ類 3 種においても樹種によって生産物の分配率が異なっていることを報告している。そこで, 葉の純光合成速度が材積のべき乗に比例し, そのうち樹幹に分配される割合が樹種によって一定であると仮定すると, 樹幹に分配されるエネルギーは葉の純光合成速度に比例し, 材積のべき乗に比例することになる。

また, 単位面積当りの葉の現存量は林冠閉鎖後一時最大値をとり, その後やや減少してほぼ一定値になるか, 少しづつ減少することが指摘されている (堤ら, 1989)。したがって, 閉鎖林分では葉における純同化量は林分によって一定であると考えられる。同様のことは, 鷹尾 (1992) のモデルでも仮定されている。

以上のことを整理すると, 次のような仮定をおくことができる。ただし, 本論文の以下の部分



で用いる速度の単位時間は基本的には1年とする。

**仮定 1.** 樹幹の維持呼吸速度は幹材積の  $2/3$  乗に比例する。樹幹の構成呼吸速度は幹材積の成長速度に比例する。

**仮定 2.** 同一林分内における各林木の純光合成速度は幹材積の  $n$  乗に比例する。ただし、 $n$  は正の実数である。葉の剰余生産のうち樹幹に分配される割合は一定である。

**仮定 3.** 樹冠が閉鎖している林分の単位面積当りの純光合成速度は一定で、樹種、地位にのみ依存する。

上記の仮定に基づいて材積成長に関する定式化を行う。初めに単木について考える。葉の純光合成速度のうち樹幹に分配されるものを樹幹の総生産速度と呼ぶことにする。各林木の材積において、成長速度は樹幹の総生産速度から維持呼吸速度と構成呼吸速度を差し引いたものとなる。材積が  $v$  である樹幹の維持呼吸速度は仮定 1 より材積の  $2/3$  乗に比例するので、係数  $\mu$  を用いて  $\mu v^{2/3}$  と表される。また、樹幹の構成呼吸速度は仮定 1 より材積の成長速度  $dv/dt$  に比例するので、係数  $\gamma$  を用いて  $\gamma \cdot dv/dt$  と表される。仮定 2 より樹幹の総生産速度は純光合成速度に比例し、純光合成速度は材積の  $n$  乗に比例するので、樹幹の総生産速度は係数  $\lambda$  を用いて  $\lambda v^n$  と表される。したがって、単木の材積成長式は次のように表現される。

$$\frac{dv}{dt} = \lambda v^n - \mu v^{2/3} - \gamma \frac{dv}{dt}$$

この式は次のように変形される。

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\lambda}{1+\gamma} v^n - \frac{\mu}{1+\gamma} v^{2/3}$$

ここで、パラメータ  $k, b$  を

$$k = \frac{\lambda}{1+\gamma}, \quad b = \frac{\mu}{1+\gamma}$$

とおくと次式のようになる。

$$\frac{dv}{dt} = kv^n - bv^{2/3} \tag{3.1}$$

パラメータ  $k$  は光合成と構成呼吸に関係し、パラメータ  $b$  は維持呼吸と構成呼吸に関係している。係数  $\gamma$  は成長速度と構成呼吸速度との比を表しているので同一樹種では時間に関して一定と仮定することができる。そこで、(3.1) 式の右辺第一項は樹幹の総生産速度あるいは葉の純光合成速度、第二項は維持呼吸速度に比例する。また、係数  $\mu$  は樹幹表面積と樹幹の維持呼吸速度との比に関係しているため、一年単位では同一の地域、樹種に対して時間に関して一定と仮定することができる。そこで、パラメータ  $b$  は樹種、地域について定数となる。したがって、呼吸を維持呼吸と構成呼吸とに分離して考えることによって、特定の地域、樹種を対象とすれば、本来 4 つのパラメータをもつ (3.1) 式のパラメータを実質的には  $k$  と  $n$  の 2 つにすることが可能となった。

係数  $\lambda$ 、パラメータ  $n$  は同化量を幹材積の関数として表現するためのパラメータであるので、同一林分の同一時間では各林木に共通の値となる。しかし、これらの値は幹材積と樹冠量の関係の変化によって変動し、受光構造、光合成生産物の分配率などの変化によっても変動する可能性がある。したがって、係数  $\lambda$  に比例するパラメータ  $k$  と、パラメータ  $n$  は一般に同一の地域、樹

種に関しても値は変動する。

次に、林分全体について考える。林分材積  $V$  の成長は各林木の材積成長の和となるので、次式のようになる。

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= \Sigma \frac{dv}{dt} \\ &= \Sigma (kv^n - bv^{2/3}) \\ &= k \Sigma v^n - b \Sigma v^{2/3}\end{aligned}$$

ここで、右辺の第一項は林分全体の樹幹の総生産速度に比例している。仮定 3 より樹冠が閉鎖した林分では純光合成速度は一定値となり、このうち樹幹に分配される割合は仮定 2 より一定となるので、林分全体の樹幹の総生産速度は一定となる。したがって、右辺第一項は定数となる。この値を  $A$  とすると、林分材積成長式は次のように表される。

$$\frac{dV}{dt} = A - bS \quad (3.2)$$

$$\text{ただし, } A = k \Sigma v^n, S = \Sigma v^{2/3}$$

閉鎖林分の場合、パラメータ  $k$  と定数  $A$  との間には

$$k = \frac{A}{\Sigma v^n} \quad (3.3)$$

という関係が成立する。これを (3.1) 式に代入すると、単木材積  $v$  の成長式は

$$\frac{dv}{dt} = \frac{Av^n}{\Sigma v^n} - bv^{2/3} \quad (3.4)$$

と表される。

(3.1) 及び (3.2) 式の右辺第一項  $\lambda v^n / (1 + \gamma)$ ,  $\lambda \Sigma v^n / (1 + \gamma)$  は樹幹の総生産速度、すなわち葉の純光合成速度のうち樹幹に分配されるものを、1 に構成呼吸係数を加えた値  $(1 + \gamma)$  で割った値である。本論文ではこの値を「生産力」と呼ぶことにする。 $\lambda v^n / (1 + \gamma)$  は単木の生産力、 $\lambda \Sigma v^n / (1 + \gamma)$  は林分の生産力と呼ぶことができる。

### 3. 資料と解析結果

次に示すようなスギ、ヒノキ閉鎖林分の資料を用いて林分成長式及び単木成長式のパラメータを推定する。最初に、仮定 1, 3 が成り立つとして、(3.2) 式の定数  $A, b$  を求める。次に、仮定 1, 2 が成り立つとして、(3.1) 式のパラメータ  $k, n$  を求め、これらの値の動向を調べる。

#### (1) 資料

解析には東京大学秩父演習林における成長試験地（山本ら、1988）のうち、スギおよびヒノキの無間伐林分の資料を用いた。解析に用いた試験地の概要を表 3-1 に示す。この試験地では、胸高直径については毎木、樹高については標準木を選択して基本的にはほぼ 5 年間隔で測定している。ただし、樹高については最近の数回しか測定していない。

以下の解析では、各林木の材積の値を必要とするので、次のような方法で各林木の材積を推定した。まず、樹高測定結果を基に樹高成長曲線を決定した。その際、最近 3 回の林分平均樹高をそれぞれ求め、この 3 つの値から真ん中の測定時における樹高を推定した。ここで、山本 (1991) が同演習林を対象として求められた樹高成長曲線式

表 3-1 試験地の概要  
Table 3-1. Summary of experimental plots

Plot code	Species	Area (ha)	Initial states			Last states			Number of measurements
			Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	
005B	Sugi	0.0502	27	2689	17.8	61	1673	25.7	6
032D	Sugi	0.0710	27	1577	21.6	60	1338	30.5	8
036B	Sugi	0.1280	38	1273	24.0	65	1141	30.6	6
503A	Sugi	0.2387	30	1596	22.7	60	1357	30.9	7
006B	Hinoki	0.0573	40	2426	18.0	61	1990	22.4	4
033F	Hinoki	0.0707	31	1867	18.7	60	1485	25.5	7
504C	Hinoki	0.1106	33	2061	16.2	63	1501	24.5	6

Note: The plots have not been influenced by surrounding environment.

$$H=M\{1-1.089\exp(-0.0239t)\} \quad (\text{スギ})$$

$$H=M\{1-1.131\exp(-0.0239t)\} \quad (\text{ヒノキ})$$

ただし,  $H$ : 平均樹高,  $t$ : 林齢

に, 林齢とそのときの樹高を与えて試験地ごとにパラメータ  $M$  を決定した。決定した樹高成長曲線から必要な林齢の平均樹高を算出した。次に, 毎木の胸高直径の測定結果から計算した平均胸高直径と平均樹高から白石 (1981) の相対樹高曲線

$$\frac{h}{\bar{h}} = \left(\frac{d}{\bar{d}}\right)^{0.5594 - 0.00178t}$$

ただし,  $h$ : 樹高,  $\bar{h}$ : 平均樹高,  $d$ : 胸高直径,  $\bar{d}$ : 平均胸高直径,  $t$ : 林齢

を用い, 樹高曲線を決定した。この樹高曲線から各林木の胸高直径を推定した。最後に同演習林におけるスギ・ヒノキの樹幹解析資料から求めた相対幹曲線 (山本・龍原, 1987) を用い, 各林木の材積を推定した。

## (2) 林分成長式のパラメータの推定

(3.2) 式の定数  $A, b$  は次のように求めることができる。(3.2) 式の両辺を二つの測定時  $t_{i-1}, t_i$  の間について時間  $t$  で積分すると,

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} \frac{dV}{dt} dt = \int_{t_{i-1}}^{t_i} A dt - \int_{t_{i-1}}^{t_i} b S dt$$

$$\Delta V = A \Delta t - b \int_{t_{i-1}}^{t_i} S dt \quad (3.5)$$

ただし,  $\Delta t$ :  $t_i - t_{i-1}$ ,  $\Delta V$ : 材積組成成長量

となる。ここで, (3.5) 式の右辺の第 2 項は

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} S dt \approx \frac{S_{i-1} + S_i}{2} (t_i - t_{i-1})$$

ただし,  $S_i$ : 時点  $t_i$  における各林木の表面積 (材積の 2/3 乗) の合計として, 求めることができる。また,  $\Delta V$  は次のようにして求められる。

$$\Delta V = V_i - V_{i-1} + L$$

ただし,  $L$ : 枯損量

したがって、次のようになる。

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = A - b \frac{S_{i-1} + S_i}{2} \quad (3.6)$$

そこで、資料に当てはめて試験地ごとに定数  $A, b$  を求めた。これらの定数は (3.6) 式の左辺の値と右辺第二項から最小二乗法により求められる。ただし、プロット 032D と 503A の林齢 30 年以下の資料は、林冠が完全に閉鎖してないと思われるので除外した。さらに、樹種ごとに定数  $b$  の平均を求め、 $b$  を平均値としたときの試験地ごとの定数  $A$  の値を再び最小二乗法により求めた。これらの値を表 3-2 に示す。

### (3) 単木成長式のパラメータの推定

(3.1) 式のパラメータ  $k, n$  は仮定より同一時点の同一林分内では各林木について同じ値をとるが、時間、場所によっては変動する可能性がある。ここで用いた資料の測定間隔は 1 年ではないので、これらのパラメータを求める場合、二つの測定期間内の平均的な値を求めることしかできない。したがって、ここでは以下のような方法によって二時点間におけるパラメータ  $k, n$  の平均的な値を求める。

(3.1) 式を積分すると、次式が得られる。

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} \frac{dv}{dt} dt = \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt - \int_{t_{i-1}}^{t_i} bv^{2/3} dt$$

$$\Delta v = \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt - b \int_{t_{i-1}}^{t_i} v^{2/3} dt \quad (3.7)$$

(3.7) 式の右辺第二項は (2) と同様に

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} v^{2/3} dt = \frac{v_i^{2/3} + v_{i-1}^{2/3}}{2} (t_i - t_{i-1})$$

として求める。定数  $b$  の値を (2) で求めた値とすると、2 時点における材積から (3.7) 式の右辺第一項の値を求めることができる。

ここで、

$$p = kv^n \quad (3.8)$$

とおくと、生産力  $p$  は樹幹の総生産速度に比例した変数となる。そこで、資料の各林木について生産力  $p$  の二時点間の平均値  $p_{year}$  を推定する。この値は

表 3-2 閉鎖林の林分成長式における定数の推定値

Table 3-2. Estimated values of constants in the stand growth equation for closed stands

Species	Plot code	Usually estimated		Estimated $b$ s fixed for each species		Amount of data
		$b$	$A$	$b$	$A$	
Sugi	005B	0.0420	64.6	0.0305	52.4	5
	032D	0.0218	54.3	0.0305	64.0	5
	036B	0.0355	57.8	0.0305	53.2	5
	503A	0.0227	57.4	0.0305	66.1	5
Hinoki	006B	0.0134	26.6	0.0170	29.8	3
	033F	0.0176	32.5	0.0170	32.1	6
	504C	0.0200	31.3	0.0170	29.0	5

$$p_{\text{year}} = \frac{1}{\Delta t} \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt \approx \frac{\Delta v}{\Delta t} + b \frac{v_i^{2/3} + v_{i-1}^{2/3}}{2}$$

として、計算される。

同一林分の各林木のデータについて、二つの測定期間内の材積  $v$  および生産力  $p$  の平均値を両対数軸上にプロットすると図 3-1 のようになる。図 (a) はスギの例、図 (b) はヒノキの例である。これらの図からわかるように、材積  $v$  と生産力  $p$  との間には両対数軸上で直線関係が見られる。すなわち、(3.8) 式のような関係が同一林分内で成り立っているということが出来る。

そこで、各資料に対して、両対数軸上で回帰させて、(3.8) 式のパラメータ  $k, n$  を求めた。ただし、期間内に枯死した木は除いている。決定係数はスギについては 0.86 以上、ヒノキについては 0.75 以上となり、樹種、林齢に関係なく高い相関が認められた。図 3-2, 3 にパラメータ  $k, n$  を示す。図 3-2, 3 ともに図 (a) はスギの資料から求めた数値、図 (b) はヒノキの資料から求めた数値である。パラメータ  $k$  の値は林齢とともに減少する傾向が見られた。また、パラメータ  $n$  の値はスギ、ヒノキともに、大部分が 0.9 から 1.1 までの値となり、林齢との間には明確な関係が見られなかった。

#### 4. 考察

##### (1) 従来のモデルとの関係

VON BERTALANFFY (1973) は生物の重量  $w$  の成長率が合成と分解の差であり、(2.1) 式のような成長方程式により近似的に表されることを示した。また、動物では分解速度は現体重量におよそ比例するので、 $m=1$  とおくことができるとしている。一方、本論文では幹材積について (3.1) 式を導いた。(3.1) 式は (2.1) 式の特例な場合となっている。(3.1) 式の右辺第一項、第二項はそれぞれ樹幹に分配される同化量、樹幹が生存するための呼吸損失量に対応しているが、後者は樹幹の表面積に比例すると仮定し、 $m=2/3$  とした。

梶原 (1985)、鷹尾 (1992) の単木成長モデルでも樹幹の呼吸量が樹幹表面積に比例するとしている。梶原 (1985) の仮定における呼吸量は生存のために用いられるエネルギー損失量で、成長の際に用いられるエネルギー損失量は成長に使われるエネルギーの中に含まれていると考えられる。また、材積成長式では陽樹幹面積と樹幹表面積を独立変数としている。しかし、(2.3) 式、(2.4) 式のパラメータの値に関しては樹種、生育立地、年齢、優勢木と劣勢木などによって変化することが考えられるが、現段階では不明である、と述べている。一方、鷹尾 (1992) の材積成長式では実用的な観点から胸高直径と樹高を独立変数とし、これらに関する知見を基に定式化を行っている。ここで、(2.5) 式のパラメータ  $a$  は林分全体の同化量が一定であることから求め、パラメータ  $b$  は  $b/a$  と樹幹表面積との回帰式を用いて求めている。これに対して、本論文では幹材積のみを変数とし、パラメータを定数として表現した。その結果、同一林分における各林木の材積成長量は幹材積の大きさのみによって決まることになる。

KHILMI (1965) は林冠が閉鎖した林分では太陽光線の吸収量がほぼ一定であるとし、林分蓄積  $V$  の成長式として (2.2) 式を導いた。ここで、パラメータ  $A$  は地位を反映するもので、パラメータ  $B$  は樹種によって一定となる定数としている。本論文でも仮定 3 で同様の仮定をおいているが、導いた林分材積の成長式は右辺第二項が異なっている。また、(3.2) 式のパラメータ  $A$  は林分全体の同化に関係する定数としている。したがって、ある林地にある樹種を植栽した場合の生産

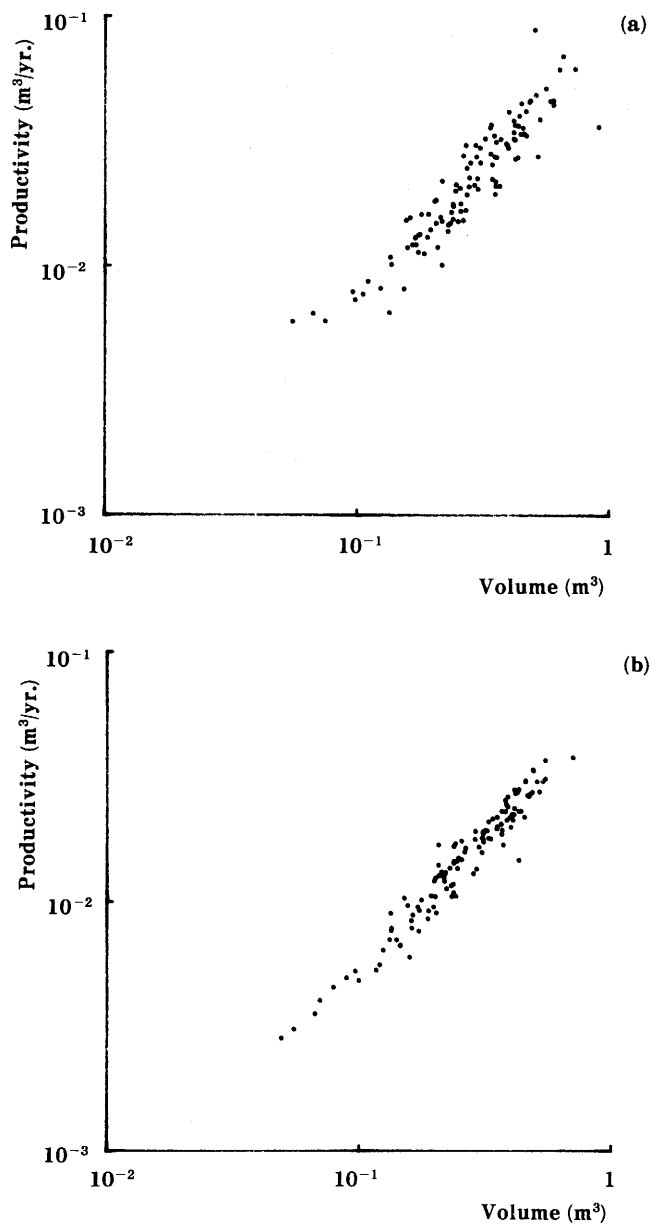


図 3-1 林木における材積と生産力の関係。

Fig. 3-1. Relationships between volume and productivity of individual trees.

(a) スギの例 試験地 005B で林齢 36 年と 40 年に測定された資料を用いた。 (b) ヒノキの例 試験地 006B で林齢 50 年と 56 年に測定された資料を用いた。

(a) An example of sugi; (b) An example of hinoki.

Notes: The data for sugi were measured at 36 and 40 on Plot 005B. The data for hinoki were measured at 50 and 56 on Plot 006B.

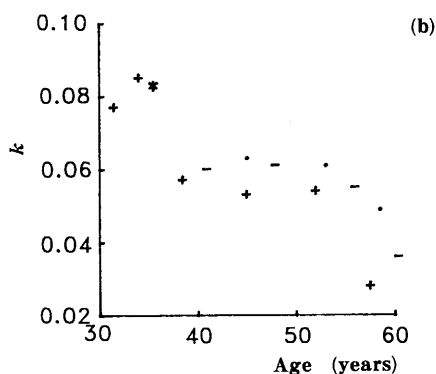
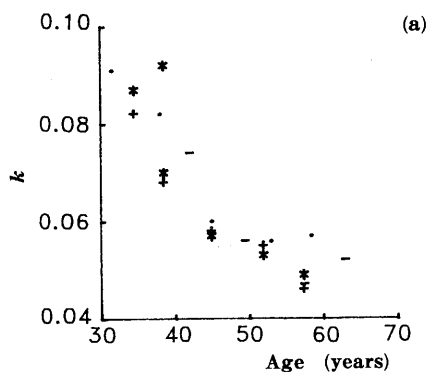


図 3-2 閉鎖林の単木成長式におけるパラメータ  $k$  の値。

Fig. 3-2. Values of parameter  $k$  in the tree growth equation for closed stands.

(a) スギ ・, 005B; +, 032D; -, 036B; \*, 503A; (b) ヒノキ ・, 006B; +, 033F; -, 504C.

(a) Sugi. ・, 005B; +, 032D; -, 036B; \*, 503A; (b) Hinoki. ・, 006B; +, 033F; -, 504C.

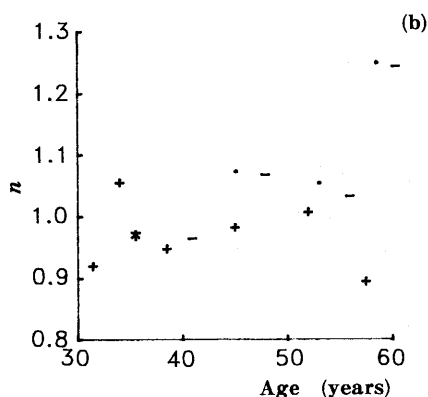
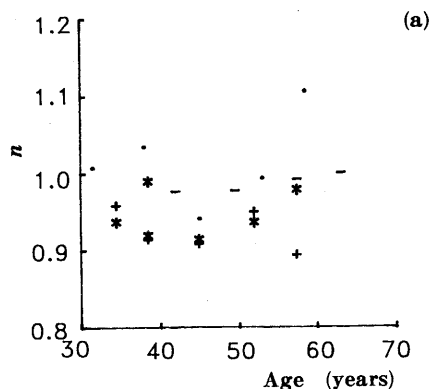


図 3-3 閉鎖林の単木成長式におけるパラメータ  $n$  の値。

Fig. 3-3. Values of parameter  $n$  in the tree growth equation for closed stands.

(a) スギ ・, 005B; +, 032D; -, 036B; \*, 503A; (b) ヒノキ ・, 006B; +, 033F; -, 504C.

(a) Sugi. ・, 005B; +, 032D; -, 036B; \*, 503A; (b) Hinoki. ・, 006B; +, 033F; -, 504C.

力、すなわち地位を表現していると考えることができる。(3.2) 式のパラメータ  $b$  は呼吸に関する定数としている。したがって、同一地域、同一樹種については同じ値にならない。(2.2) 式のパラメータ  $A$  は (3.2) 式における  $A/b$  に対応している。いずれの場合にもパラメータは樹種と地位とに依存している。しかし、本論文では右辺第二項が単木材積の  $2/3$  乗の和となっているので、林分材積が等しい林分でも林分構造の違いによって異なった成長速度になる。

パラメータ  $A$  と  $b$  は樹種における光合成や呼吸に関する特性と関係している。すなわち、パラメータ  $A$  が大きいということは光合成速度が大きいことを意味しており、パラメータ  $b$  が大きいということは、呼吸速度が大きいことを意味している。したがって、陽樹と陰樹を比較

すると、陽樹のほうがパラメータ  $A, b$  ともに値が大きくなる。実際、スギとヒノキを比較すると、パラメータの値は両方ともスギのほうが大きくなっている。しかし、これらのパラメータは樹種によって決まるものとしているので、例えば一つと同齢林の中に陽性のものと陰性のものがある場合には、表現することができない。また、一本の樹木にある陽葉と陰葉についても区別していない。

(2) 各林木における材積と材積成長量との関係

単木の材積成長式では、パラメータ  $n$  はほぼ 1 前後の値をとることがわかった。これは、呼吸速度に関する仮定が正しいとした場合、閉鎖林分では剰余生産量のうち樹幹に分配される量が材積にほぼ比例していることを意味する。ここで  $n=1$  とすると、パラメータ  $k$  はパラメータ  $A$  と林分材積  $V$  から  $A/V$  と表される。すなわち、安定した閉鎖状態では、パラメータ  $k$  は林分材積にほぼ反比例するので、林分材積の増加にともない減少する。したがって、林齢とともに値が減少することになり、このことは図 3-2 に示された結果と一致する。

同一林分内での材積とその成長量の関係を図に表すと図 3-4 のようになる。同一林分内では、(3.1) 式が正となる樹木については、材積  $v$  が大きいほど  $dv/dt$  すなわち成長量が大きくなる。したがって、林木の大きさのばらつきが次第に拡大していくことを示している。また、異なった林齢の林分の林木を比較すると図 3-5 のようになる。(3.1) 式の第二項の値は同じであるが、高齢になるほど林分材積が増加するため、パラメータ  $k$  の値が減少し、第一項の値は小さくなる。そのため、同じ材積の樹木を比較すると、高齢になるほど成長量は小さくなる。

枯損に関しては現在のところまだ明確になっていない。しかし、有機物の生産量と消費量の差が植物体の成長に用いられるとすると、その差が負になる、すなわち総生産速度が呼吸等によって消費される有機物量を下回るような状態が続けば植物体はやがて枯死することになる。そこで、樹幹の総生産速度が維持呼吸速度より小さくなるときに樹木が枯損すると仮定すると、このことは次のように表現される。

$$\lambda v^n - \mu v^{2/3} < 0$$

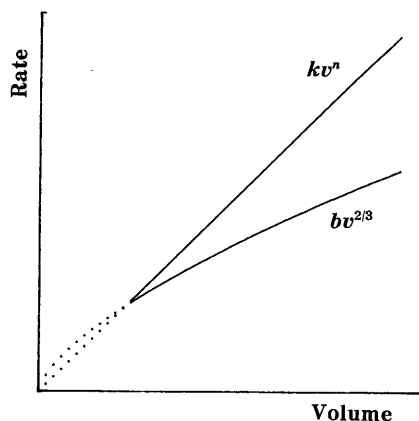


図 3-4 材積と成長速度の関係。

Fig. 3-4. Relationship between volume and growth rate.

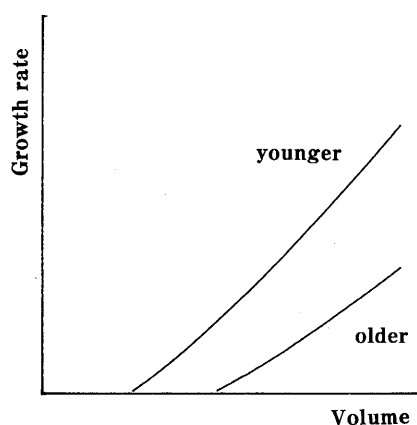


図 3-5 林齢に対する成長速度の変化。

Fig. 3-5. Change of growth rate with age.



左辺は材積の成長速度によって次のように表される。

$$\lambda v^n - \mu v^{2/3} = (1 + \gamma) \frac{dv}{dt}$$

$1 + \gamma$  は正であるので、

$$\frac{dv}{dt} < 0$$

となる時、樹木は枯損するということができる。劣勢木は成長が抑えられ、被圧されて順次枯死していくことが示される。ここで、 $dv/dt$  が負となる林木の材積はその林分内でのパラメータ  $\lambda$  したがって  $k$  に依存する。パラメータ  $k$  が林齢とともに減少するので、 $dv/dt=0$  となる材積  $v$ 、すなわち図 3-4 において  $kv^n$  と  $\mu v^{2/3}$  とが交わる点における  $v$  は図 3-5 のように林齢とともに大きくなる。閉鎖林分内では、生存可能な林木の大きさは徐々に大きくなっていることが示される。

#### IV. 疎開林分と閉鎖林分における材積成長の違い

##### 1. はじめに

林冠が閉鎖した林分では前章のように林分の生産力を一定値と仮定することができ、この値を定数  $A$  として表した。しかし、疎開した林分では生産力は定数  $A$  よりも小さい値となる。若い林分では林分生産力は次第に増加していき、定数  $A$  になった時に林分が閉鎖すると考えることができる。したがって、閉鎖前の若い林分ではこの生産力が成長過程の中でどのように変化していくかを捉える必要がある。

また、スギ、ヒノキの閉鎖林分の資料を解析した結果、(3.1) 式のパラメータ  $n$  は林齢に関係なく大部分が 0.9 から 1.1 までの値となり、パラメータ  $k$  は林齢と共に減少していく、ということが明らかになった。パラメータ  $k$  と定数  $A$  の間には (3.3) 式のような関係が成立するので、材積の増加と共に  $k$  の値が減少するのは妥当な結果であるといえる。また、パラメータ  $n$  は資料の解析の結果、安定した閉鎖林分では林齢に関わらず一定値になると仮定することが可能となった。これらのパラメータは同一林分内の各林木の材積と生産力の関係を示すものである。したがって、閉鎖前の林分では林木の材積と生産力の関係がどのようになっているかを調べる必要がある。

閉鎖前の疎開林分では林分全体の生産力は林木の成長にともない少しずつ増加している。また、各林木の幹材積と生産力の関係が閉鎖林分における関係とは異なり、(3.1) 式のパラメータ  $k$ 、 $n$  に関しても閉鎖林分とは異なった動きをすることが予想される。本章では林冠が閉鎖する前の若い林分を対象として、林分の生産力の変化、林分内の各林木の幹材積と生産力の関係を解析した (龍原, 1992b)。

##### 2. 資料と解析結果

###### (1) 資料

解析には東京大学秩父演習林におけるスギおよびヒノキの樹幹解析資料 (秩父演習林・森林経理学研究室, 1987) を用いた。解析に用いた資料は合計 6 つの林分から採取されたもので、この中には優勢木だけでなく、採取時に劣勢であったものが少し含まれている。資料の概要を表 4-1 に示す。この表では資料を採取した時の胸高直径、樹高、根元の年輪数、立木本数および植栽時の立木本数が示されている。

表 4-1 樹幹解析資料の概要

Table 4-1. Summary of stem analysis data

Plot code	Species	Number of stems	Age (yr.)	Diameter (cm)	Height (m)	Planting density (trees/ha)	Density at collecting data (trees/ha)
001S	Sugi	18	33-38	8.75-30.05	10.40-21.60	3030* <sup>1</sup>	1927
003S	Sugi	17	42-56	8.63-34.75	8.50-25.07	— * <sup>3</sup>	1650
005S	Sugi	9	43-47	24.45-45.68	22.75-31.00	2670* <sup>2</sup>	669* <sup>2</sup>
002H	Hinoki	18	30-38	8.00-27.75	8.50-16.26	3030* <sup>1</sup>	1835
004H	Hinoki	14	48-51	9.73-25.88	12.75-18.07	3880	2379
006H	Hinoki	9	45-48	13.95-27.20	15.50-20.70	2670* <sup>2</sup>	669* <sup>2</sup>

注: この表における年齢は 0.0 m の円板から読み取った年齢数である。ただし、0.0 m の円板がない場合には、0.3 m の円板から読み取った年齢数に 1 を加えた数とした。

\*<sup>1</sup> 試験地 001S と 002H の平均密度; \*<sup>2</sup> 試験地 005S と 006H の平均密度; \*<sup>3</sup> 不明。

Notes: Ages in this table represent numbers of annual rings on disks at 0.0 m above the ground. However, for analyzed trees that did not have disks at 0.0 m, ages represent numbers of annual rings on disks at 0.3 m added to 1.

\*<sup>1</sup> average density of Plot 001S and 002H; \*<sup>2</sup> average density of Plot 005S and 006H; \*<sup>3</sup> obscure.

また、この資料では 1 年ごとの年輪を読み取ってあるので、1 年ごとの皮なし幹材積を推定することができる。円板の採取位置は 0.0 m, 0.3 m, 1.3 m, 2.3 m 以上は 2 m ごととなっている。そこで、材積の計算には円錐台公式を用いた。ただし、試験地 006H の 1 本を除く資料と 005S の全資料には 0.0 m の円板が欠けている。そのため、これらの資料に関しては、0.3 m と 1.3 m における直径を結んだ直線を根元側に延長することによって 0.0 m の直径を推定した。

秩父演習林における人工植栽台帳によると、試験地 001S, 002H では林齢 10 年および 13 年の時に除伐と枝打ちを行っている。試験地 003S では林齢 11 年で除伐、林齢 27 年で除伐、枝打ちを行っている。試験地 004H では林齢 20 年および 21 年の時に除伐、枝打ちを行っている。

## (2) 単木の生産力

本章で解析に用いる資料は上述のように 1 年ごとに測定されているので、1 年ごとに生産力を求めることができる。推定方法は次に示すとおりである。(3.1) 式の両辺を二つの時点  $t_{i-1}$ ,  $t_i$  の間について時間  $t$  で積分すると次式ようになる。

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} \frac{dv}{dt} dt = \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt - \int_{t_{i-1}}^{t_i} bv^{2/3} dt$$

$$\Delta v = \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt - b \int_{t_{i-1}}^{t_i} v^{2/3} dt \quad (4.1)$$

(4.1) 式の右辺第二項は

$$\int_{t_{i-1}}^{t_i} v^{2/3} dt \approx \frac{v_{i-1}^{2/3} + v_i^{2/3}}{2} (t_i - t_{i-1}) \quad (4.2)$$

として求める。1 年間の生産力を  $p$  とおくと、この値は 2 時点における材積から (4.1) 式, (4.2) 式を用いて

$$p = \int_{t_{i-1}}^{t_i} kv^n dt \approx \Delta v + b \frac{v_{i-2}^{2/3} + v_i^{2/3}}{2}$$

として、計算される。ただし、(4.2) 式の  $t_i - t_{i-1}$  はこの場合には 1 となる。この式によって資料の

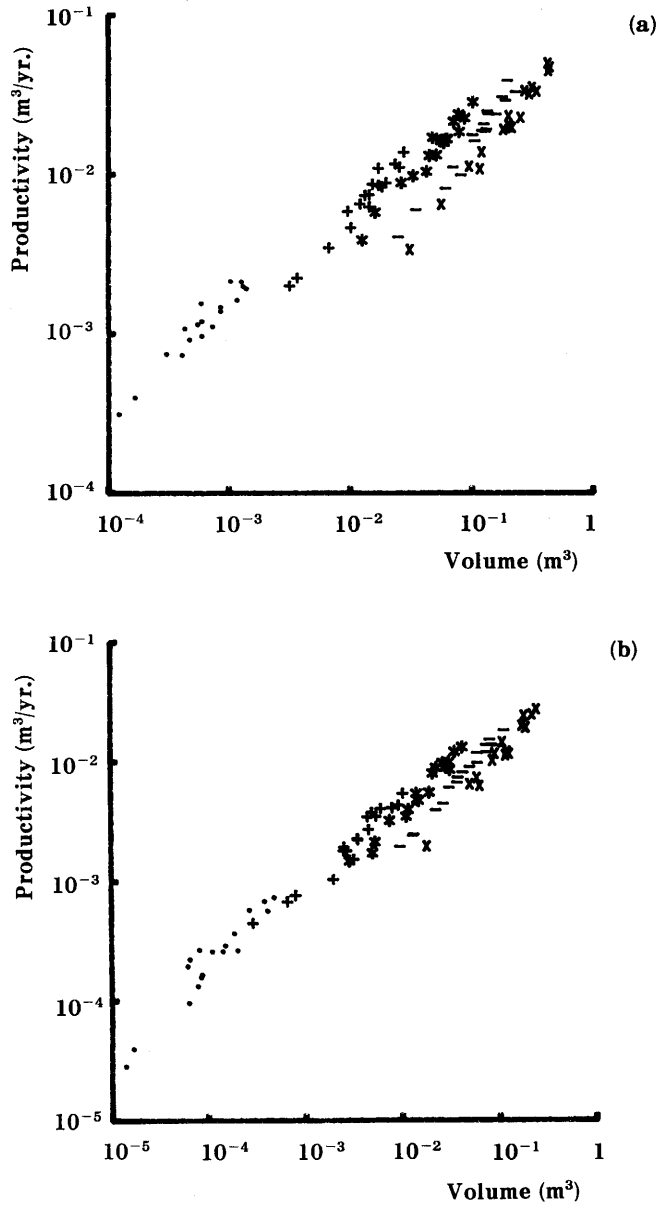


図 4-1 林木における材積と生産力との関係.

Fig. 4-1. Relationships between volume and productivity of individual trees at various stand ages.

(a) スギの例, 試験地 001S. (b) ヒノキの例, 試験地 002H. •, 5年; +, 10年; \*, 15年; -, 20年; ×, 30年.

(a) An example of sugi. Plot 001S. (b) An Example of hinoki. Plot 002H. •, 5 years; +, 10 years; \*, 15 years; -, 20 years; ×, 30 years.

各林木について生産力 $p$ を推定した。ここで、定数 $b$ の値は樹種ごとに一定としたので、前章で閉鎖林分の資料から求めた値（スギは0.0305、ヒノキは0.0170）を用いた。

同一林分の各林木のデータについて、ある林齢の材積とその年の生産力の値とを対数軸上にプロットすると図4-1のようになる。この図ではスギの例として試験地001S、ヒノキの例として試験地002Hを取り上げ、それぞれ5年、10年、15年、20年、30年の値を示している。この図によると、ある林齢における材積と生産力との間には両対数軸上で直線関係が見られる。また、林齢ごとにプロットされた値は林木の成長により右上の方に移動しているが、プロットされた各点の中心線はわずかずつではあるが右に移動している。ただし、15年以降は移動方向が水平に近くなっている。

次に、各試験地の資料に対して、年齢ごとに材積 $v$ と生産力 $p$ を両対数軸上で直線回帰させて、最小二乗法によりパラメータ $k, n$ を求めた。ただし、材積は期首の値、生産力は期間内（1年間）の値を用いた。図4-2および図4-3にそれぞれパラメータ $k$ および $n$ の値を示す。この図では比較的データ数の多い4つの試験地001S、003S、002H、004Hの5年以上の資料について示した。5年以上の幼齢、若齢の資料に対する結果について述べる。まず、決定係数はいずれの場合にも0.896以上で、樹種、年齢に関係なく高い相関が認められた。パラメータ $k$ の値は全体的には年齢と共に減少する傾向が見られたが、幼齢では必ずしも明確な傾向は示していない。例えば、試験地004Hではパラメータ $k$ の値は10年頃までは増加し、その後減少している。また、パラメータ $n$ の値の変化については試験地001S、002Hと試験地003S、004Hの2通りに分かれた。

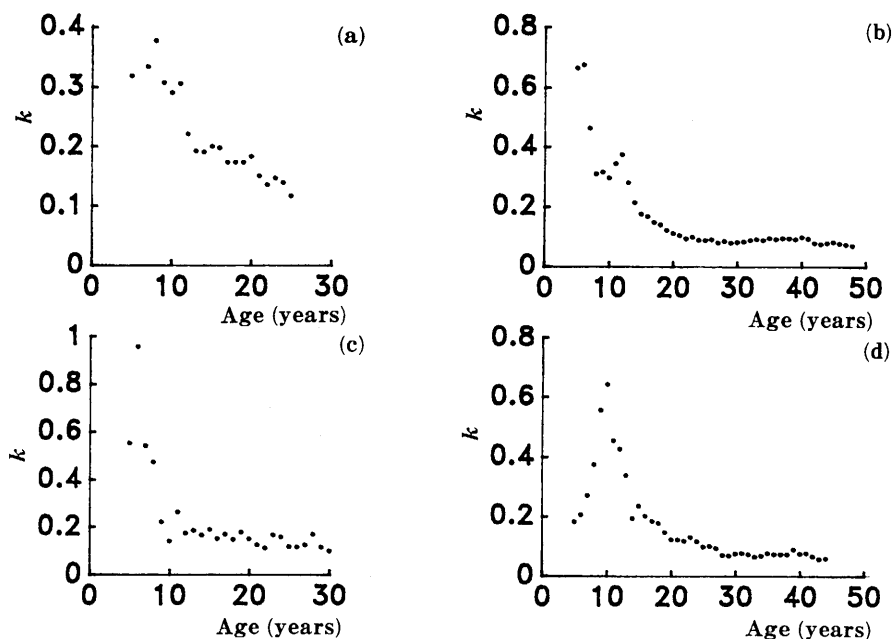


図 4-2 単木成長式におけるパラメータ $k$ の値。

Fig. 4-2. Values of parameter  $k$  in the tree growth equation.

(a) 試験地 001S; (b) 試験地 003S; (c) 試験地 002H; (d) 試験地 004H.  
 (a) Plot 001S; (b) Plot 003S; (c) Plot 002H; (d) Plot 004H.

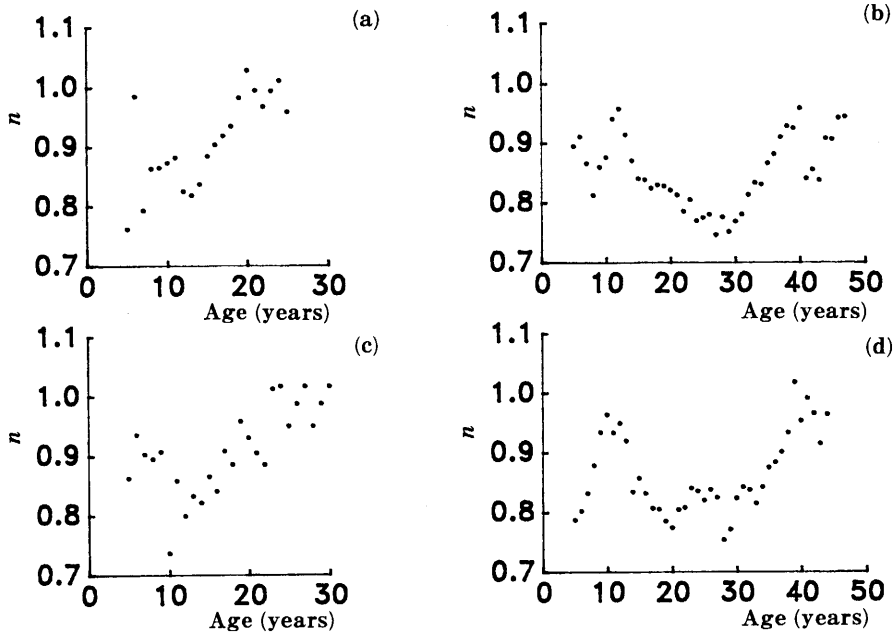


図 4-3 単木成長式におけるパラメータ  $n$  の値。

Fig. 4-3. Values of parameter  $n$  in the tree growth equation.

(a) 試験地 001S; (b) 試験地 003S; (c) 試験地 002H; (d) 試験地 004H.

(a) Plot 001S; (b) Plot 003S; (c) Plot 002H; (d) Plot 004H.

試験地 001S では、初め 0.75 から 0.9 までの値で推移しているが、その後増加傾向を示し、19 年以降は 1.0 前後の値となった。同様に試験地 002H についても、23 年以降傾向が変わり 1.0 前後の値となった。これに対し、試験地 003S では 12 年まで増加傾向を示し、この年齢の前後で 1.0 に近い値となった後、減少に転じている。同様に試験地 004H についても、10 年にピークを持ち、この年齢の前後では 1.0 に近づいている。これらの 2 つの試験地ではパラメータ  $n$  はピークの後減少し、約 15 年の間 0.8 前後の値で推移した後、増加して再び 1.0 に接近している。

### (3) 林分の平均生産力

各試験地について、林分の 1 本当りの平均材積  $\bar{v}$  と平均生産力  $\bar{p}$  を求め、これらを両対数軸上にプロットしたものが図 4-4 である。この図では各試験地について 5 年から 20 年までの値がプロットされている。この図によると、いずれの試験地においても各点はある年齢までは一直線上に乗っており、それ以降は右に折れ曲がっている。

そこで、5 年から 16 年までの平均材積と平均生産力の値に対して

$$\bar{p} = \varepsilon \bar{v}^\beta \tag{4.3}$$

$\beta, \varepsilon$ : パラメータ

を当てはめた。両対数軸上で最小二乗法によってパラメータ  $\beta, \varepsilon$  を求めた。その結果を表 4-2 に示す。それによると、パラメータ  $\varepsilon$  は  $\beta$  に比べて値の変動が大きかった。また、パラメータ  $\beta$  はスギでは 0.55~0.68、ヒノキでは 0.61~0.75 となり、ヒノキの値のほうがスギの値に比べて若干大きかった。

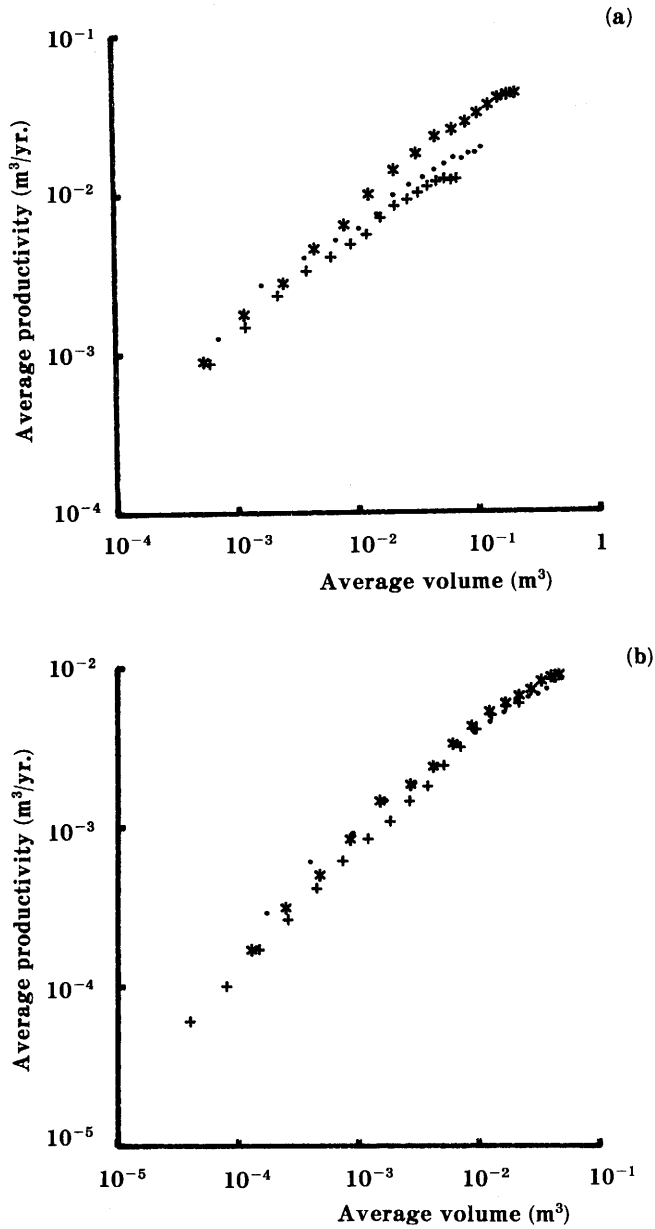


図 4-4 林分における平均材積と平均精査力との関係。

Fig. 4-4. Relationships between average volume and average productivity of stands.

(a) スギ •, 試験地 001S; +, 試験地 003S; \*, 試験地 005S. (b) ヒノキ •, 試験地 002H; +, 試験地 004H; \*, 試験地 006H.

(a) Sugi. •, Plot 001S; +, Plot 003S; \*, Plot 004S. (b) Hinoki. •, Plot 002H; +, Plot 004H; \*, Plot 006H.

表 4-2 (4.3) 式のパラメータの推定値

Table 4-2. Estimated values of parameters in Eq. (4.3)

Plot code	Species	$\beta$	$\varepsilon$	Coefficient of determination	Amount of data
001S	Sugi	0.546	0.0768	0.990	12
003S	Sugi	0.592	0.0776	0.994	12
005S	Sugi	0.679	0.1682	0.993	12
002H	Hinoki	0.614	0.0699	0.996	12
004H	Hinoki	0.754	0.1310	0.999	12
006H	Hinoki	0.715	0.1222	0.993	12

### 3. 考察

#### (1) 単木の成長

閉鎖林分では各林木の材積と生産力との間に両対数軸上で直線関係式が成り立っていたが、閉鎖前の若齢林においても同様の関係が存在していることが認められた。しかし、幼齢時のパラメータ  $n$  は大部分が 0.75 から 0.9 までの値となり、閉鎖林に比べて小さい値になった。試験地 001S と 002H では、ある年齢を境にパラメータ  $n$  の値が約 1 となった。このことは閉鎖林の解析で、 $n$  の値の大部分が 0.9 から 1.1 までの間にあったという結果と一致している。また、試験地 003S と 004H では、 $n$  の値は 10 年頃に一旦 1 に近づき、その後減少して再び 40 年頃に 1 に近づいている。試験地 003S では  $n$  の値が減少し始めた時期に除伐が行われているので、一旦閉鎖しかけた林分を除伐した結果であると考えられる。しかし、試験地 004H については対応する時期に除伐の記録が台帳にないので、明確なことはわからない。

図 4-3 によると、パラメータ  $n$  の値は閉鎖前の方が閉鎖後よりも小さくなっていることが認められた。したがって、この値は林冠が閉鎖するにつれて増加していくと考えることができる。パラメータ  $n$  は仮定により林木の同化量を同一林分内における他の林木の値と比較したときの相対的な関係を示している。また、図 4-1 で各林木の生産力の変化をみると、15 年以降は比較的優勢な樹木の生産力が増加しているのに対して、比較的劣勢な樹木は横ばいか減少傾向を示している。そのため、比較的優勢な樹木と比較的劣勢な樹木の同化量をそれぞれ比較すると、閉鎖後のほうが相対的な差が拡大していることを示している。このことは林冠の閉鎖前では林分内の各林木は基本的には互いに影響せずに成長しているのに対し、閉鎖後では隣接木と樹冠が接触して林木間の競争が開始し、優勢木と劣勢木との成長量の差が拡大していくことと一致している。

#### (2) 林分の成長

各試験地の平均材積  $\bar{v}$  と平均生産力  $\bar{p}$  はある年齢までは両対数軸上で一直線にプロットされた。解析に用いた試験地の植栽時立木密度はスギでは 2700 本/ha から 3000 本/ha 程度、ヒノキでは 2700 本/ha から 3900 本/ha 程度の林分で、一般的な立木密度となっている。仮定 2 および 3 より、閉鎖林では林分全体の樹幹の総生産速度は一定となるので、林冠が閉鎖した状態で自己間引きが起きなければ、平均生産力  $\bar{p}$  の値は一定になると推論される。また、劣勢木が枯損すれば、その木のみだけ平均生産力は増加することになる。ところで、本論文で用いた資料には優勢木が多く含まれているため、ここでの平均値は実際の平均値より大きい方に偏っていると考えられる。閉鎖状態で (3.4) 式が成立し、 $n > 2/3$  となっているとすると、林分全体の生産力は一

定であるから、樹幹生産力について林分全体に対する単木の占める割合は優勢木はますます大きくなり、劣勢木はますます小さくなる。したがって、優勢木の割合が平均より多く含まれていれば、林冠閉鎖後も平均生産力  $\bar{p}$  は必ずしも長期間安定せずに増加していくことが予想される。

林分における葉の現存量は閉鎖直後にピークに達し、その後減少して安定した量になることが指摘されている(堤ら, 1989)。また、梶原(1985)の調査結果の図では陽樹冠表面積も12年頃までは急速に増加してピークに達し、その後減少して安定した量になっている。したがって、樹幹の生産力も葉の現存量や陽樹冠表面積と同様に閉鎖直後にピークに達し、その後やや減少して安定した値になると考えられる。図4-4では、各試験地に15年から20年の間に一時的に一定になるような時点が存在している。ただし、この図では葉量や陽樹冠表面積ほどは明確なピークは見られない。

以上のことから、次のことが推論される。通常の立木密度をもった閉鎖前の若い林分で(4.3)式が成立する。そして、林冠が閉鎖すると(4.3)式からはずれる。林冠が閉鎖した直後に平均生産力は一旦ピークに達し、その後しばらくの間は安定した値となるが、劣勢木の枯損によって再び増加する。

そこで、通常の施業を行ったときの立木密度をもつ若い林分で(4.3)式が成立していると仮定する。このような林分について、平均材積  $\bar{v}$  と平均生産力  $\bar{p}$  は単位面積当たり立木本数を  $N$  とすると、単位面積当たりの林分材積  $V$ 、林分生産力  $P$  により次のように表される。

$$\bar{v} = \frac{V}{N}, \quad \bar{p} = \frac{P}{N}$$

これを(4.3)式に代入して、整理すると次式のようになる。

$$P = \varepsilon V^\beta N^{1-\beta} \quad (4.4)$$

林分生産力  $P$  は林分の光合成能力を表しており、疎開林分の場合には林冠の大きさと地位の両方に関係する変数である。

林分生産力  $P$  の上限は(3.2)式の定数  $A$  である。すなわち、林木の成長と共に  $P$  は増加していくが、樹冠が閉鎖したときに  $P=A$  となると考えることができる。その後、樹冠の閉鎖が続くと、 $P=A$  の状態が続くことになる。そこで、 $P/A$  は閉鎖の度合いを示す一種の指標となり得る。

$P < A$  の時には樹冠が疎開した状態であるので、通常の状態では競争による立木本数の減少は起きない。したがって、立木本数が  $N$  である林分は林分材積  $V$  が

$$\varepsilon V^\beta N^{1-\beta} = A$$

を満足する時に閉鎖するといえる。この式を対数変換し、 $\alpha = \varepsilon/A$  とおくと

$$\log V + \frac{1-\beta}{\beta} \log N = -\frac{\log \alpha}{\beta} \quad (4.5)$$

となる。この式は両対数軸上に表すと、図4-5のように直線となる。この直線の下側では疎開状態であり、上側では閉鎖状態である。人工林をこの図で考えると次のようになる。疎開状態では本数は減少せず、成長とともに材積だけが增加するので、図の下からまっすぐ上に進んでいく。もし、除伐や間伐を行うと本数、材積ともに減少するので、左下に移動する。林冠がちょうど閉鎖したとき、(4.5)式の線上に存在する。林冠の閉鎖後、自己間引きが始まると本数が減少しながら材積が増加していくので、少しずつ左側に逸れていく。以上のように(4.5)式は林冠閉鎖時の本数と材積の関係を表現している。もしこの関係式が同一樹種で立木密度がある一定の範囲内の林



分については1つの式で表すことができるとすると、パラメータ  $\alpha, \beta$  はその条件のもとでは一定値とみなすことができる。

安藤(1962)は林分の閉鎖時期に林木相互の間で競争が始まる時期を競争開始点、自然間引きが始まる時期を自然間引開始点と呼び、両対数軸の密度効果線上で最多密度曲線と平行な直線としてそれぞれ競争開始線、自然間引き開始線が得られることを示した。(4.5)式はこれらの式と同じ形の式である。そこで、安藤(1982)が求めた最多密度曲線と等平均樹高線のパラメータより(4.5)式のパラメータ  $\beta, \alpha$  を求めることが可能である。ただし、パラメータ  $\alpha$  を求めるためには(4.5)式の  $-\log \alpha/\beta$  の値を決定しなければならないが、そのためには林冠閉鎖時における競争指数  $R_c$  を決める必要がある。(4.5)式における  $(1-\beta)/\beta$  はスギとヒノキの全国を対象

とした値ではそれぞれ 0.9184, 0.5867 となっている。この定数から計算した結果、 $\beta$  の値はスギで 0.521, ヒノキで 0.630 となった。これら数値は表 4-2 に示した数値に近い値となった。

(3) 閉鎖前若齢林分の材積成長モデル

閉鎖前の若齢林分では林分の生産力が(4.4)式のようにになると仮定し、 $\alpha = \epsilon/A$  とおくと、林分材積  $V$  の成長式は

$$\frac{dV}{dt} = \alpha A V^\beta N^{1-\beta} - bS \tag{4.6}$$

と表される。(4.6)式の右辺第一項は立木本数  $N$  が一定で、林分材積  $V$  が増加するので成長と共に増加していく。このことは林分全体の生産力の増加、すなわち同化量の増加を意味している。

また、各林木の材積と生産力との間には両対数軸上で直線関係が成り立っていると仮定すると、各林木の生産力の合計は林分の値となるので、単木材積  $v$  の成長式は

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\alpha A V^\beta N^{1-\beta}}{\sum v^n} v^n - b v^{2/3} \tag{4.7}$$

となる。すなわち、同一林分内の各林木の材積成長は式(4.7)に従う。パラメータ  $k$  の値は次式のように表現される。

$$k = \frac{\alpha A V^\beta N^{1-\beta}}{\sum v^n}$$

立木本数が変化しない場合、この値は各林木の材積の成長によって変化することになる。林分の平均材積を  $v_A (= V/N)$  とする。各林木の材積がすべて  $v_A$  に非常に近いとき、

$$\sum v^n \approx N v_A^n = N^{1-n} (N v_A)^n = N^{1-n} V^n$$

となるので、次のように近似される。

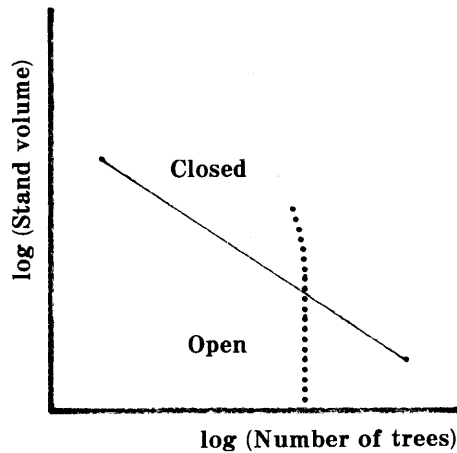


図 4-5 立木本数と林分材積の時間に対する変化。

Fig. 4-5. Change in number of trees and stand volume over time.

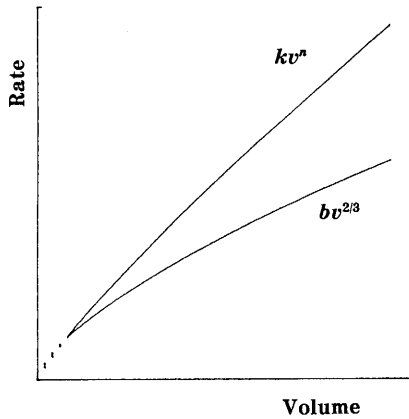


図 4-6 材積と成長速度の関係.

Fig. 4-6. Relationship between volume and growth rate.

$$k \doteq \frac{\alpha A V^\beta N^{1-\beta}}{V^n N^{1-n}} = \alpha A N^{n-\beta} V^{\beta-n} \quad (4.8)$$

資料の解析結果ではパラメータ  $n$  の値はだいたい 0.75~0.9, パラメータ  $\beta$  の値は 0.55~0.75 となったので,  $\beta-n < 0$  とすると, (4.8) 式の値は材積の増加にしたがって, 単調に減少していく。このことはパラメータ  $k$  の年齢に対する変化の傾向と基本的に一致している。しかし, 材積の散らばりが大きい場合には,  $\sum v^n > Nv^n$  となるので, 実際には (4.8) 式の値よりは小さくなり, 図 4-2(d) のように幼齢で極大値をもつ可能性もある。

同一林分内での材積とその成長量の関係を図に表すと図 4-6 のようになる。同一林分内では, (4.7) 式が正となる林木については, 材積  $v$  が大きいほど  $dv/dt$  すなわち成長量が大きくなる。

著者は閉鎖林分についても同様の結果を示した。閉鎖後は林分全体の生産力は一定となるので, 各林木の優劣の差は徐々に拡大していく。しかし, 林冠の閉鎖前では各林木の成長は基本的には相互に影響を与えることはなく, 林分内の全樹木は樹冠を拡大し, それに応じて同化量も増大していく。このことは (4.7) 式の右辺第一項がどのような材積の林木についても成長の過程で増加することによって表現されている。

## V. 同齢単純林における材積成長と林冠の閉鎖との関係

### 1. はじめに

前章では, 若齢林の林冠閉鎖時における立木密度と林分材積とが両対数軸上で競争開始線などと同様に一つの直線として表現できることを導いた。しかし, この線は間伐による影響は考慮されていない。そこで, 本章では, 間伐時における成長構造の変化と間伐後の成長を表現し, 間伐後の材積成長とその後の林冠閉鎖時の状態との関係を論じた。その際, これまでの仮定と同様の仮定を基に間伐試験地の資料の解析を行い, 閉鎖林や閉鎖前の若齢林の結果と比較した (龍原, 1993)。

### 2. 疎開林分における仮定

樹冠が閉鎖した林分では第 III 章のように林分を生産力を一定値と仮定することができた。しかし, 疎開した林分では生産力は定数  $A$  よりも小さい値となる。若い林ではこの速度は次第に増加していき, 定数  $A$  になった時に林分が閉鎖すると考えることができる。スギ, ヒノキの樹幹解析資料を解析した結果, 通常の立木密度をもつ若齢林では, 各林分の時間方向の変化において単木当たり平均生産力  $\bar{p}$  と単木当たり平均幹材積  $\bar{v}$  との間に (4.3) 式のような関係が見い出された。

林冠が閉鎖した後に間伐を行うと, 生産力は再び定数  $A$  よりも小さい値となる。そこで, (4.3) 式を林冠閉鎖前だけでなく間伐後の疎開林分においても適用することを考える。

安藤 (1962) は林分の閉鎖時期に林木相互の間で競争が始まる時期を競争開始点と呼び、両対数軸の密度効果線上で最多密度曲線と平行な直線として競争開始線が得られることを示した。また、筆者は閉鎖前の若齢林が閉鎖するときにこの競争開始線と同様の式が成立することを示した。この式は (4.5) 式の通りである。この曲線が立木本数と材積の両対数軸上で最多密度曲線より常に左下に存在するためには、最多密度曲線と平行な直線でなければならない。この時、両対数軸上での傾き  $(1-\beta)/\beta$  は最多密度曲線の傾きと同じ値となる。したがって、最多密度曲線が樹種ごとに一定であるならば、 $(1-\beta)/\beta$  すなわち、 $\beta$  は一定となる。

林分生産力を表す

$$P = \alpha A V^{\beta} N^{1-\beta} \quad (5.1)$$

のうち、定数  $A$  はその林分の地位を表し、林分材積および立木本数は林分の状態を表している。したがって、間伐による林分の履歴の違いはパラメータ  $\alpha$  に反映されることになる。そこで、次のようなことを仮定する。

**仮定 4.** 林冠が疎開している林分の単木当り平均純光合成速度は単木当り平均幹材積のべき乗に比例する。ただし、比例係数は間伐によって変化する。

### 3. 資料と解析結果

#### (1) 資料

解析には東京大学秩父演習林における間伐試験地 (山本ら, 1988) のうち、スギおよびヒノキの間伐林分および対照区の無間伐林分の資料を用いた。解析に用いた試験地の概要を表 5-1 に示す。この試験地では、胸高直径については毎木、樹高については標準木を選択して基本的にはほぼ 5 年間隔で測定している。ただし、樹高については最近の数回しか測定していない。また、表 5-2 に各間伐試験地における間伐率 (本数割合, 断面積割合, 材積割合) を示す。

以下の解析では、各林木の材積の値を必要とするので、閉鎖林分の解析で用いた方法と同様に山本 (1991) が求めた樹高成長曲線式、白石 (1981) の相対樹高曲線、相対幹曲線 (山本・龍原, 1987) を用いて各林木の材積を推定した。

#### (2) 単木成長式のパラメータ

(3.1) 式のパラメータ  $k, n$  は仮定より同一時点の同一林分内では各林木について同じ値をとるが、時間、場所によっては変動する可能性がある。ここで用いた資料の測定間隔は 1 年ではないので、これらのパラメータを求める場合、二つの測定期間内の平均的な値を求めることしかできない。したがって、ここでは以下のような方法によって二時点間におけるパラメータ  $k, n$  の平均的な値を求める。

筆者は閉鎖林におけるパラメータ  $k, n$  を求める際に、2 時点間の平均生産力  $p_{year}$  を (3.9) 式によって推定した。ここでも同様にして生産力を計算する。パラメータ  $b$  の値はスギでは 0.0305、ヒノキでは 0.0170 とする。そして、同一林分の各林木のデータについて、二つの測定期間内の材積  $v$  および生産力  $p$  の平均値を両対数軸上で回帰させて、(3.1) 式のパラメータ  $k, n$  を求めた。ただし、期間内に枯死した木は除いている。

無間伐林分の場合には決定係数はスギ、ヒノキともに林齢に関係なく高い相関が認められた。また、パラメータ  $n$  の値はスギ、ヒノキともに、大部分が 0.9 から 1.1 までの値となり、林齢との間には明確な関係が見られなかった。間伐林分の場合には、間伐直後の 2 回の測定値から求めた

表 5-1 試験地の概要

Table 5-1 Summary of experimental plots

Plot code	Species	Thinned or unthinned	Area (ha)	Initial states			Last states			Number of measurements
				Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	
005A	Sugi	Thinned	0.0583	40	1029	24.3	61	1012	29.4	4*
005B	Sugi	Unthinned	0.0502	40	2251	21.4	61	1673	25.7	4**
032E	Sugi	Thinned	0.0839	30	1299	21.9	60	1192	30.4	7*
032D	Sugi	Unthinned	0.0710	30	1577	22.4	60	1338	30.5	7*
036A	Sugi	Thinned	0.1184	39	794	24.5	65	743	32.9	5*
036B	Sugi	Unthinned	0.1280	39	1273	24.4	65	1141	30.6	5*
503B	Sugi	Thinned	0.3393	30	860	22.8	60	810	33.1	7
503C	Sugi	Thinned	0.3046	30	1080	23.7	60	1031	33.4	7
503A	Sugi	Unthinned	0.2387	30	1596	22.7	60	1357	30.9	7
006A	Hinoki	Thinned	0.0546	40	1026	20.4	61	1026	26.0	4
006B	Hinoki	Unthinned	0.0573	40	2426	18.0	61	1990	22.4	4
033G	Hinoki	Thinned	0.1002	32	1058	21.2	60	1018	28.0	6*
033F	Hinoki	Unthinned	0.0707	32	1853	19.1	60	1485	25.5	6*
504A	Hinoki	Thinned	0.1054	33	1205	19.2	63	1176	27.8	6
504B	Hinoki	Thinned	0.1125	33	1689	17.8	63	1440	25.6	6
504C	Hinoki	Unthinned	0.1106	33	2061	16.2	63	1501	24.5	6

注 \*\*\* はそれぞれ間伐時より前に 1 回または 2 回測定していることを示す。

Note: \* and \*\* show that the stands were measured once or twice, respectively, before thinning.

表 5-2 間伐された試験地における間伐率  
Table 5-2. Thinning ratios on thinned experimental plots

Plot code	Species	Age (yr.)	Thinning ratios		
			Number of trees (%)	Basal area (%)	Volume (%)
005A	Sugi	40	28.6	21.9	20.8
032E	Sugi	30	30.1	20.1	18.8
036A	Sugi	39	26.0	18.0	16.7
503B	Sugi	30	40.2	26.8	24.8
503C	Sugi	30	36.6	25.2	23.5
006A	Hinoki	40	15.2	11.6	10.9
033G	Hinoki	32	35.8	27.5	26.4
504A	Hinoki	33	46.4	28.3	25.9
504B	Hinoki	33	21.5	9.1	7.7

値については相関がやや低くなるが、その後は無間伐林分と差がなくなる。また、パラメータ  $n$  の値は間伐によって減少するが、時間が経つと無間伐林分との差がなくなる。

図 5-1 に試験地 032D (無間伐林分) と 032E (間伐林分) におけるパラメータ  $n$  の時間に対する変化を示す。試験地 032E では 30 年に間伐が行われている。したがって、この図の一番左の点は試験地 032E で間伐が行われる前の測定値から求めた値であり、2 番目以降の点が間伐後の測定値から求めた値である。

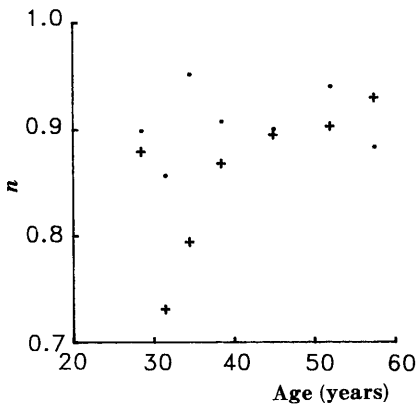


図 5-1 間伐林分と無間伐林分におけるパラメータ  $n$  の変化。

Fig. 5-1. Change of parameter  $n$  in a thinned stand and in an unthinned stand.

•, 試験地 032D; +, 試験地 032E.

注 試験地 032E の一番若い林齢の点は間伐前のデータから求めた値である。

•, Plot 032D; +, Plot 032E.

Note: The value corresponding to the youngest age in Plot 032E is estimated from data before thinning.

また、図 5-2 に試験地 032D の生産力に対する 032E の生産力の比を示す。この値は、試験地ごとに各林木の生産力を合計して林分の生産力を求め、さらに単位

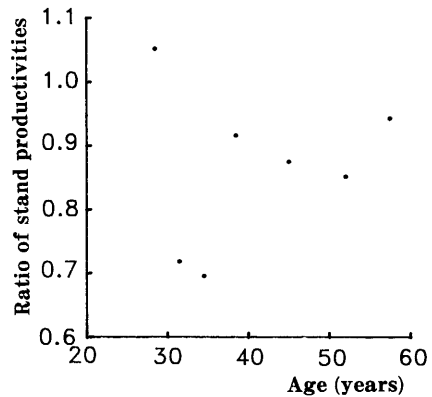


図 5-2 間伐林分 032E と無間伐林分 032D における林分生産力の比の変化。

Fig. 5-2. Change of the ratio of stand productivity in the thinned stand 032E to the one in the unthinned stand 032D with ages.

面積当りの林分生産力を求めて、これらの比をとって求めた。図5-2では、36年と41年のデータから求めた比が1に近くなり、それ以降1に近い値で推移しているので、36年頃に試験地032Eは閉鎖したと考えられる。また、図5-1では、間伐後に試験地032Eのパラメータ $n$ の値が減少するが、生産力の比が1に近づいた時期と同じ時期にパラメータ $n$ の値が対照区の試験地032Dの値に接近してきている。

同様に、他の間伐試験地について、対照区の無間伐試験地との生産力の比と、パラメータ $n$ の値を求めた。ただし、試験地005Aと036Aに関しては、間伐前の林分生産力が対照区における同時期のものと比較して差が大きかったので、間伐前の比が1.0になるように補正した。図5-3

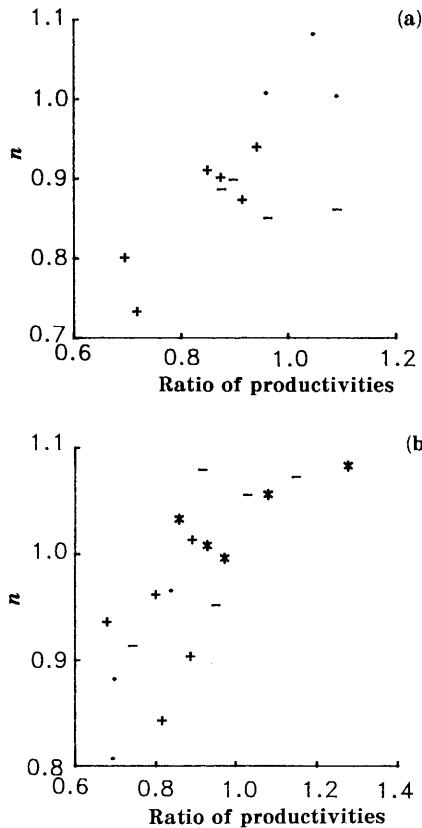


図 5-3 林分生産力の比に対するパラメータ  $n$  の変化。

Fig. 5-3. Changes of parameter  $n$  with ratio of stand productivities.

(a) スギ •, 試験地 005A; +, 試験地 032E; -, 試験地 036A. (b) ヒノキ •, 試験地 006A; +, 試験地 033G; -, 試験地 504A; \*, 試験地 504B.

(a) Sugi. •, Plot 005A; +, Plot 032E; -, Plot 036A. (b) Hinoki. •, Plot 006A; +, Plot 033G; -, Plot 504A; \*, Plot 504B.

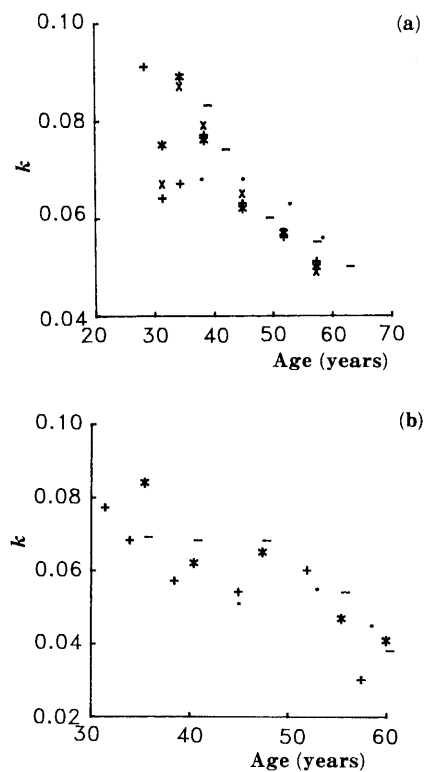


図 5-4 林齢に対するパラメータ  $k$  の変化。

Fig. 5-4. Changes of parameter  $k$  with age.

(a) スギ •, 試験地 005A; +, 試験地 032E; -, 試験地 036A; \*, 試験地 503B; ×, 試験地 503C. (b) ヒノキ •, 試験地 006A; +, 試験地 033G; -, 試験地 504A; \*, 試験地 504B.

(a) Sugi. •, Plot 005A; +, Plot 032E; -, Plot 036A; \*, Plot 503B; ×, Plot 503C. (b) Hinoki. •, Plot 006A; +, Plot 033G; -, Plot 504A; \*, Plot 504B.

にそれらの結果を示す。この図によると、試験地 032E, 036A, 006A, 033G, 504A では、間伐後にパラメータ  $n$  が減少していることが観察された。しかし、試験地 005A, 504B では変化が見られなかった。また、生産力比が小さくなるにつれて、パラメータ  $n$  も小さくなる傾向が見られた。

また、パラメータ  $k$  に関しては図 5-4 のようになった。この図ではパラメータ  $k$  の値の林齢に対する変化を示している。この値は間伐後にも全体的に減少傾向を示している。しかし、間伐直後にはやや増加したり、ほとんど変化していないものも見られる。

### (3) 林分生産力の変化

各間伐試験地のデータに対して、林分の 1 本当りの平均材積  $\bar{v}$  と平均生産力  $\bar{p}$  を求め、これらを両対数軸上にプロットしたものが図 5-5 である。この図によると、いずれの試験地においても各点は最初、右上がりの形でプロットされた。ヒノキの試験地 033G と 504A を除いて、その後は平均生産力  $\bar{p}$  がほぼ一定値になっている。平均生産力  $\bar{p}$  が一定値で推移している時期は、林分の生産力の値もほぼ一定になっている。したがって、この時期には林冠が閉鎖していると考えられる。また、上記の 2 つの試験地では、一番右の点で平均生産力が減少しているが、これに対応する期間では、林分の生産力も減少している。

前章では若齢時スギ、ヒノキのデータに対して、平均材積  $\bar{v}$  と平均生産力  $\bar{p}$  に (4.3) 式を当てはめ、両対数軸上で最小二乗法によってパラメータ  $\beta, \varepsilon$  を求めた。この時のパラメータ  $\beta$  はスギでは 0.55~0.68, ヒノキでは 0.61~0.75 となった。一方、本章の場合、図 5-5 にプロットした点の数は少ないが、それらの傾きの値は林冠閉鎖前の若齢時と同様の傾向を示している。

## 4. 考察

### (1) 間伐後の単木成長式のパラメータ

閉鎖林分や閉鎖前の若齢林分では各林木の材積と生産力との間に両対数軸上で直線関係式が成

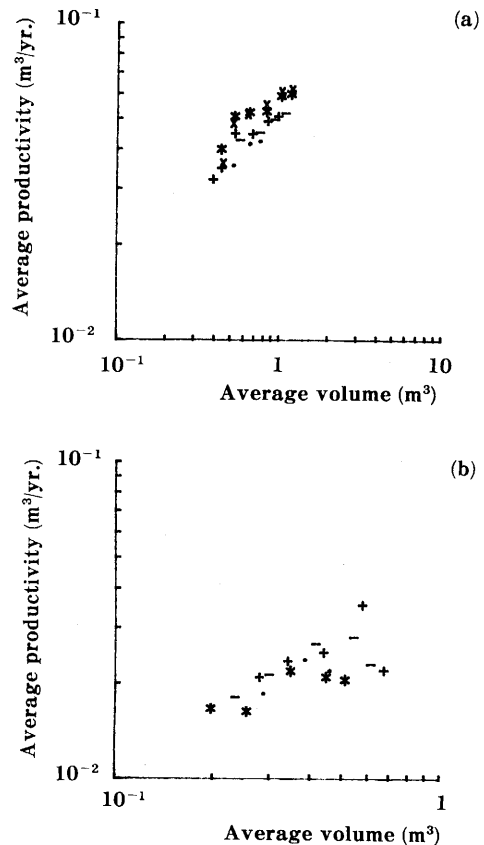


図 5-5 林分における平均材積と平均生産力との関係。

Fig. 5-5. Relationships between average volume and average productivity of stands.

(a) スギ •, 試験地 005A; +, 試験地 032E; -, 試験地 036A; \*, 試験地 503B; ×, 試験地 503C. (b) ヒノキ •, 試験地 006A; +, 試験地 033G; -, 試験地 504A; \*, 試験地 504B.

(a) Sugi •, Plot 005A; +, Plot 032E; -, Plot 036A; \*, Plot 503B; ×, Plot 503C. (b) Nihoki •, Plot 006A; +, Plot 033G; -, Plot 504A; \*, Plot 504B.

り立っていたが、間伐後の林分においても同様の関係が存在していることが認められた。パラメータ  $n$  の値は間伐直後に閉鎖時より減少し、林冠の閉鎖にしたがって増加していくことが観察されたが、試験地 005A, 504B では変化が見られなかった。原因としては、試験地 005A では間伐から次の測定時までの間が 10 年あいており、間伐の影響が明確に表れにくくなっていること、また、試験地 504B では表 5-2 の間伐率に示されているように間伐の度合いが小さいことが考えられる。前章では若齢時のパラメータ  $n$  は閉鎖林に比べて小さい値になり、林冠が閉鎖するにしたがって増加することが認められたが、間伐後の疎開林分についても同様の結果が得られたことになる。

また、パラメータ  $k$  については、間伐後しばらくは若干増加し、その後減少していくことが観察された。間伐後一旦減少したパラメータ  $n$  が林冠の閉鎖にしたがって増加していくため、間伐直後はパラメータ  $k$  の値は  $n$  の変動の影響を受けている。しかし、 $n$  の値が安定した後は、 $k$  の値も減少傾向を示している。

山本ら (1988) は本論文と同じ資料から直径生長に対する間伐の効果について解析している。直径順位階層ごとの直径成長率を比較し、無間伐林分では直径の大きな樹木ほど成長率が高くなっているのに対し、間伐林分では直径に関わらず成長率が一樣になっていることを示している。一方、パラメータ  $n$  の値が間伐林分では減少しているため、林分内の最大材積木の生産力が同じであるとすると、比較的優勢な樹木と比較的劣勢な樹木の生産力を比較した場合、対照区の無間伐林分より間伐林分のほうが相対的な差が小さくなっていることが示されている。このことは、上述の成長率の変動を説明することができる。

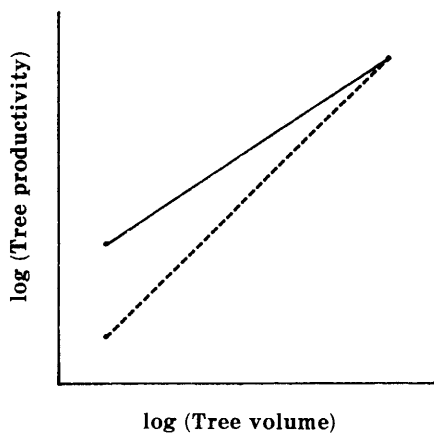


図 5-6 間伐による単木材積と単木生産力の関係の変化。

Fig. 5-6. Change of the relationship between volume and productivity by thinning.

注 破線は間伐前の状態を示し、実線は間伐後の状態を示している。

Note: The dashed line shows the relationship before thinning, and the solid line shows the relationship after thinning.

## (2) 間伐時のパラメータの変化とその後の成長

図 5-6 は間伐による各林木の生産力の変化を模式的に示した図で、幹材積と幹材積生産力を両対数軸上にとった図である。破線は間伐前の閉鎖時の状態を示しており、実線は間伐後の疎開した状態を示している。林分の中で最大材積をもつ樹木は間伐による受光構造の変化の影響をあまり受けないので、破線と実線の交点は間伐前の林分における最大材積木と考えることができる。また、間伐によって受光構造が変化し、下層木を中心として受光量が増加するため、それにしたがって同化量も増加する。したがって、各林木の幹材積と幹材積生産力の関係は間伐によって破線から実線のように変化することが期待される。

上述の仮定をもとに、林冠が一旦閉鎖した林分を間伐した場合の材積成長について考える。まず、間伐直後の単木の生産力を間伐直前のものから計算する。(3.1) 式のパラメータ  $n$  は間



伐によって閉鎖時の値から疎開時の値に変化する。閉鎖時の値を 1 とし、疎開時の値を  $n$  で表す。林分の最大材積木の生産力が間伐前後で変化しないという仮定からパラメータ  $k$  は求めることができる。間伐前、間伐後の  $k$  の値をそれぞれ、 $k_B, k_A$  とし、林分の最大材積木の材積を  $v_{max}$  とすると、次式が成り立つ。

$$k_A v_{max}^n = k_B v_{max}$$

ここで、 $k_B$  は閉鎖時の林分の生産力  $A$ 、間伐前の林分材積  $V_B$  より

$$k_B = \frac{A}{\Sigma v_B} = \frac{A}{V_B}$$

と表現されるので、整理すると次のようになる。

$$k_A = \frac{A}{V_B} v_{max}^{1-n}$$

間伐直後の林分の生産力は各林木の生産力を計算し、これらを合計することにより求められるので、次のようになる。

$$P_A = \Sigma p_A = k_A \Sigma v_A^n$$

一方、間伐後の林分の生産力  $P$  は仮定 4 により、林分材積  $V$  の  $\beta$  乗と立木本数  $N$  の  $1-\beta$  乗の積に比例するので、

$$P = \alpha_1 A V^\beta N^{1-\beta}$$

にしたがって増加することになる。そこで、間伐後の林分材積、立木本数、パラメータ  $\alpha$  をそれぞれ  $V_A, N_A, \alpha_1$  とすると、次の式が成立する。

$$P_A = \alpha_1 A V_A^\beta N_A^{1-\beta} = k_A \Sigma v_A^n$$

上の式より、 $\alpha_1$  は次のように表される。

$$\alpha_1 = \frac{k_A \Sigma v_A^n}{A V_A^\beta N_A^{1-\beta}} = \frac{v_{max}^{1-n} \Sigma v_A^n}{V_A^\beta N_A^{1-\beta} V_B} \quad (5.2)$$

したがって、 $\alpha_1$  を用いると林冠が閉鎖した後に行われた間伐後の林分および単木の材積成長式は次のように表される。

$$\frac{dV}{dt} = \alpha_1 A V^\beta N^{1-\beta} - bS$$

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\alpha_1 A V^\beta N^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - b v^{2/3}$$

このモデルでは各林木の幹材積と生産力が間伐後においても両対数軸上で直線関係になることが維持される。この直線の傾き、すなわち (3.1) 式のパラメータ  $n$  は間伐後における林分の生産力の低下の度合い、すなわち間伐の度合いによってのみ決定されたと考えると、この値は林分内のどの樹木を伐採するかには依存しないことになる。本章の解析で用いた資料は下層間伐を行ったものしか含まれていないので、それ以外の全層間伐、上層間伐を行った場合、下層間伐を行った場合に比べてどのように変化するかは示すことができない。しかし、もし上述のことが成り立てば、このモデルは下層間伐だけでなく、他の種類の間伐にも適用することが可能となる。

### (3) 林冠の閉鎖

単位面積当りの葉の現存量は林冠閉鎖後一時最大値をとり、その後やや減少してほぼ一定値になるか、少しずつ減少することが指摘されている (堤ら, 1989)。また、扇田・佐藤 (1956) は 3

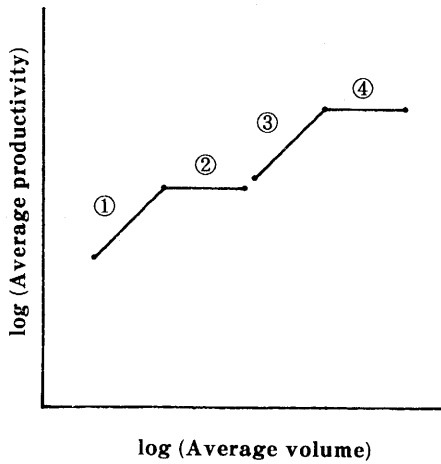


図 5-7 林分における平均材積と平均生産力の変化。

Fig. 5-7. Change of average volume and average productivity of stands.

①, 初回閉鎖前; ②, 初回閉鎖状態; ③, 間伐後; ④, 再閉鎖状態。

①, before the first canopy closure; ②, the first canopy closure; ③, after thinning; ④, the second canopy closure.

示している。また、②から③への不連続の変化は間伐を示している。下層間伐の場合には平均材積、平均生産力共に増加するので、図上では右上に移動する。上層間伐の場合には平均材積、平均生産力共に減少するので、図上では左下に移動する。全層間伐の場合には平均材積、平均生産力共に変化しないので、移動しない。

初めて林冠が閉鎖する以前の時の林分材積成長式のパラメータ  $\alpha$  を  $\alpha_0$  とする。  $\log \alpha_0 A$ ,  $\log \alpha_1 A$  は図 5-7 における縦軸の切片であるので、初回の林冠閉鎖後十分な時間が経過している場合には、

$$\log \alpha_0 A > \log \alpha_1 A$$

すなわち、 $\alpha_0 > \alpha_1$  となる。したがって、

$$-\frac{\log \alpha_0}{\beta} < -\frac{\log \alpha_1}{\beta}$$

となり、林冠閉鎖時の材積と立木本数の関係を表す式における縦軸の切片は初回の閉鎖時よりも一旦閉鎖した林分を間伐した後の閉鎖時の方が大きくなる。パラメータ  $\alpha$  の値が小さくなるということは、林冠が閉鎖している間に樹冠の拡張が抑えられ、樹幹に対する樹冠の相対的な大きさが小さくなっていることを意味している。

特殊な場合として次の場合が考えられる。すなわち、パラメータ  $\beta$  はスギでは 0.55~0.68, ヒノキでは 0.61~0.75 となっており、一方パラメータ  $n$  は上記の計算では最小値が 0.73 で、ほとんどすべてが 0.75 以上となっている。すなわち、 $\beta < n$  ということができる。したがって、閉鎖直

種類の材積間伐率で間伐したストロブマツ林分を比較し、間伐後 20 年後の葉量に大きな差がないことを指摘している。上述の資料の解析結果では、間伐林分の林分生産力  $A$  は無間伐林分での値あるいは間伐前の値に回復していくことが明らかになった。したがって、間伐の有無、間伐の方式や強度に関わらず、閉鎖林では上記の仮定 3 を仮定することができる。

間伐後に再び林冠が閉鎖するときには、林分の生産力は定数  $A$  と一致するので次式が成立する。

$$\alpha_1 A V^\beta N^{1-\beta} = A$$

両辺を対数変換して整理すると次のようになる。

$$\log V + \frac{1-\beta}{\beta} \log N = -\frac{\log \alpha_1}{\beta} \quad (5.3)$$

図 5-7 は林分の単木当り平均材積と平均生産力の変化を示したもので、両対数軸になっている。①の部分は初回林冠閉鎖前の若い状態、②の部分は閉鎖時の状態、③の部分は間伐後の疎開状態、④の部分は再び閉鎖した後の状態を示している。

後に下層間伐した場合あるいは強度な間伐を行った場合には、図 5-7 上で右上に移動するため、間伐後の縦軸の切片  $\log \alpha_1 A$  は間伐前の縦軸の切片  $\log \alpha_0 A$  より大きくなる可能性がある。この場合には、樹冠の拡張が抑えられ始める前に下層木を間伐したため、樹幹に対する樹冠の相対的な大きさが間伐後に大きくなっていることを意味している。

パラメータ  $\alpha$  を決定するのは、間伐前後の林分の状態であるが、間伐前の林分状態に影響する要因に、閉鎖期間の長さがある。すなわち、閉鎖期間が長くなるほど、間伐を行ったときの  $\alpha$  の値は小さくなる可能性が大きくなる。これは樹冠の拡張が抑えられる林冠の閉鎖期間が長くなるためである。このことは (5.2) 式には明確には表されていないが、間伐前の林分材積  $V_B$  に影響を与えている。

上述の議論は以後の間伐に対しても同様に行うことができる。一般的には、間伐を繰り返す度に (5.3) 式の縦軸の切片の値は大きくなり、パラメータ  $\alpha$  の値は小さくなる。間伐後に林分材積、立木本数がそれぞれ  $V, N$  になった疎開林分と、間伐を受けずに林分材積、立木本数がそれぞれ  $V, N$  である疎開林分を比較すると、前者のほうがパラメータ  $\alpha$  の値が小さくなるので、林分の生産力も小さくなる。すなわち、材積成長が比較的遅くなることを意味している。また、パラメータ  $\alpha$  の値が小さくなると、閉鎖時の林分材積と立木本数の関係式である (5.3) 式は図 5-7 上では右上に移動する。すなわち、間伐を受けた林分で立木本数が  $N$  の林分と間伐を受けず立木本数が  $N$  の林分を比較すると、前者のほうが閉鎖時の林分材積は大きくなる。逆に、パラメータ  $\alpha$  の値が大きくなる場合には、上述の状態とは逆の状態になる。

## VI. 二段林の材積成長モデル

### 1. はじめに

第 III~V 章ではいくつかの仮定をおいて、同齡単純林の材積成長モデルを導くことを試みた。それらの仮定は次のようなものである。

**仮定 1.** 樹幹の維持呼吸速度は材積の  $2/3$  乗に比例する。樹幹の構成呼吸速度は材積の成長速度に比例する。

**仮定 2.** 同一林分内における各林木の純光合成速度は材積の  $n$  乗に比例する。ただし、 $n$  は正の実数である。葉の剰余生産のうち樹幹に分配される割合は一定である。

**仮定 3.** 林冠が閉鎖している林分の単位面積当りの純光合成速度は一定で、樹種、地位にのみ依存する。

**仮定 4.** 林冠が疎開している林分の単木当り平均純光合成速度は単木当り平均幹材積のべき乗に比例する。ただし、比例係数は間伐によって変化する。

二段林の上木の場合にはこのモデルをそのまま適用することができる。しかし、下木の場合には上木の存在によって光環境が変わっているため、このことを考慮にいれたモデルを考える必要がある。尾方ら (1983) はクロマツ、モミ、ヒノキ、スギの稚苗の人工庇陰下における生育反応を実験した。それによると、個体重当りの各部分への分配率は枝については庇陰による低下が見られたが、根、幹、葉については庇陰度による違いが見られなかった。(3.1) 式の材積成長式の右辺第一項は同化量に関する項で、樹木における幹材積と総生産速度との関係を示している。そこで、樹木における各部分の占める割合が生育時の光環境に関わらず一定であると仮定すると、仮定 2 は庇陰下の林木に対しても適用することができる。したがって、(3.1) 式の材積成長式は二段林の

下木に対しても適用することが可能となる。本章では、同齢単純林のモデルを拡張して下木の成長を表現し、かつ上木による庇陰の指標をモデル内に表現した (TATSUHARA・SUZUKI, 1993; 鈴木ら, 1996)。

## 2. 資料と解析結果

### (1) 資料

解析には東京大学千葉演習林の柚の木 3 林班 C2-3 小班にあるスギ二段林試験区の資料を用いた。この成長試験は鈴木ら (1990) が行っているものである。この試験区は同一林分で間伐率を変えることにより上木の密度が異なる林分をつくり、これらの林分内に樹下植栽を試みたもので、上木の密度が ha 当り 150 本, 100 本, 50 本の区画と皆伐地の 4 区画となっている。この試験区の配置は図 6-1 のようになっており、斜面の下部に 150 本区と 100 本区が配置され、斜面の上部に 50 本区と皆伐区が配置されている。試験区の二段林上木は 1909 年に植栽され、試験区設定時の林齢は 58 年であった。試験区設定時の林分状況は表 6-1 のようになっている。ただし、この表の平均樹高、平均胸高直径は立木売り払い時の測定値の平均であるため、残存立木は含まれていない。設定して 3 年後のこれらの試験区における概要は表 6-2 に示す通りである。下木は 1967 年 5, 9, 10 月にスギ 3 年生苗木を ha 当り 3300 本植栽した。植栽後、6 年間は下草の刈払いを行い、その後は 10 年、18 年経過した 1977 年と 1985 年に除伐を行った。

上木の調査は、試験区を設定して 3 年経過した 1970 年 9 月に胸高直径と樹高をすべての樹木について測定した。また、1992 年 8 月には下木の林冠が閉鎖していたので、樹高を測定可能な樹

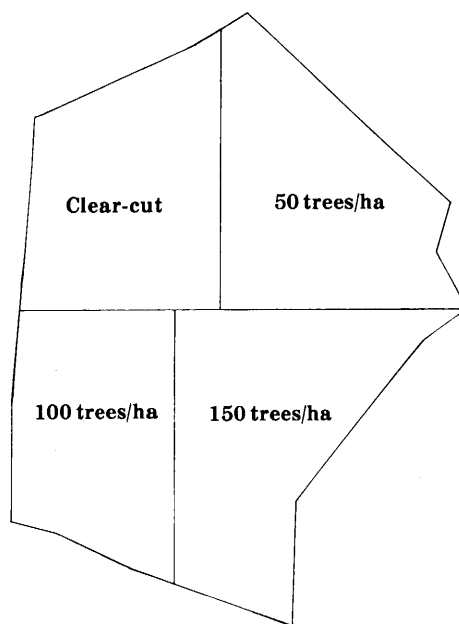


図 6-1 スギ二段林試験区の配置図。

Fig. 6-1. Layout of the experimental plots for two-storied sugi stands.

表 6-1 試験区設定前の林分状況 (1966 年 5 月)

Table 6-1. Stand conditions before establishing plots in May, 1966

Plot	Area (ha)	Species	Number of trees	Number of cut trees	Mean height (m)	Mean DBH (cm)
Clear-cut	0.39	Sugi	276	276	21.5	31.2
		Hinoki	69	69	18.3	24.9
		Total	345	345	20.8	30.0
			(884/ha)			
50/ha	0.40	Sugi	313	294	19.8	30.7
		Hinoki	34	34	17.6	24.8
		Total	347	328	19.5	30.1
			(867/ha)			
100/ha	0.30	Sugi	184	158	20.2	28.0
		Hinoki	36	36	18.8	26.0
		Total	220	194	20.0	27.6
			(733/ha)			
150/ha	0.44	Sugi	270	213	18.4	28.0
		Hinoki	59	58	18.2	27.1
		Total	329	271	18.3	27.8
			(748/ha)			

注: 皆伐区以外の平均樹高と平均胸高直径は間伐木の測定値から求めたものである。

Note: The mean heights and dbhs were calculated from measurements of only thinned trees except clear-cut plot.

木を 12 本選択して樹高を測定した。また、10 月には胸高直径を毎木測定した。下木の調査は 1989 年 11 月に胸高直径を測定し、樹高は各試験区内に 20 m × 20 m の調査区を 2 箇所ずつ設定し、合計 8 箇所について測定した。さらに 1989 年 11 月に、胸高直径、樹高、樹冠長を考慮し優勢木から劣勢木までの各層から資料木を各試験区 10 本ずつ選び伐倒し、樹幹解析した。今回の場合、0.0 m と 0.3 m、それ以上は 1 m 毎に円板を採取し 1 年ごとに年輪を読み取った。

(2) 単木の生産力

ここでは、上述のように 1 年ごとに測定された樹幹解析資料を用いる。したがって、1 年ごとに生産力を求めることができる。推定方法は第 IV 章と同様である。すなわち、

$$p = \int_{t_{i-1}}^t kv^n dt \approx \Delta v + b \frac{v_i^{2/3} + v_{i-1}^{2/3}}{2}$$

によって資料の各林木について生産力  $p$  を推定した。ここで、定数  $b$  の値は樹種ごとに一定としたので、第 III 章で閉鎖林分の資料から求めた値 (スギは 0.0305, ヒノキは 0.0170) を用いた。次に、各試験地の資料に対して、年齢ごとに材積  $v$  と生産力  $p$  を両対数軸上で直線回帰させて、最小二乗法によりパラメータ  $k, n$  を求めた。ただし、材積は期首の値、生産力は期間内 (1 年間)

表 6-2 1970 年における上木の状況

Table 6-2. Conditions of overstory trees in 1970

Plot	Number of trees (trees/ha)	Mean height (m)	Mean DBH (cm)
50/ha	48	18.4	39.3
100/ha	87	18.0	38.2
150/ha	132	18.3	35.5

の値を用いた。図6-2および図6-3にそれぞれパラメータ $k$ および $n$ の5年以降の値を示す。まず、決定係数は150本区の5年と6年を除いていずれの場合にも0.850以上で、試験区、年齢に関係なく高い相関が認められた。パラメータ $k$ の値は全体的には年齢と共に減少する傾向が見られたが、幼齢では必ずしも明確な傾向は示していない。また、パラメータ $n$ の値の変化については12, 13年頃にピークを持って0.9~1.0の値となっている。その後、一旦減少した後再び増加に転じて1.0前後の値となっている。これらの結果は第IV章の同齢単純林の若齢の場合と同様の傾向を示している。

### (3) 林分の生産力

各試験区について、林分の1本当りの平均材積 $\bar{v}$ と平均生産力 $\bar{p}$ を求め、これらを両対数軸上にプロットしたものが図6-4である。この図では5年以上の値がプロットされている。この図からは、いずれの試験地においても各点はある年齢までは一直線上に乗っており、それ以降は右に折れ曲がっていることが観察される。これらの図を重ねて、左下部分を拡大すると図6-5のようになる。この図では、150本区が一番最初に皆伐区から離れていき、50本区と100本区が次に離れていくことが見られる。

さらに試験区の測定結果と樹幹解析資料から1989年における各試験区の林分生産力を推定し

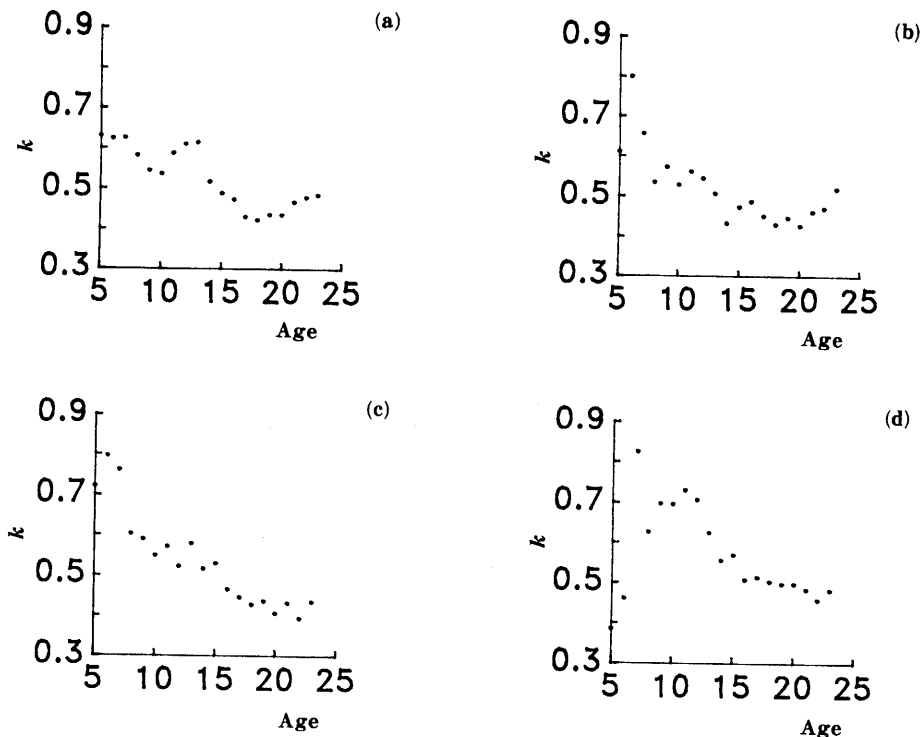


図6-2 下木における林齢に対するパラメータ $k$ の変化。

Fig. 6-2. Changes of parameter  $k$  with age in understory trees of two-story stands.

(a) 皆伐区; (b) 50本区; (c) 100本区; (d) 150本区。

(a) Clear-cut plot; (b) 50/ha plot; (c) 100/ha plot; (d) 150/ha plot.

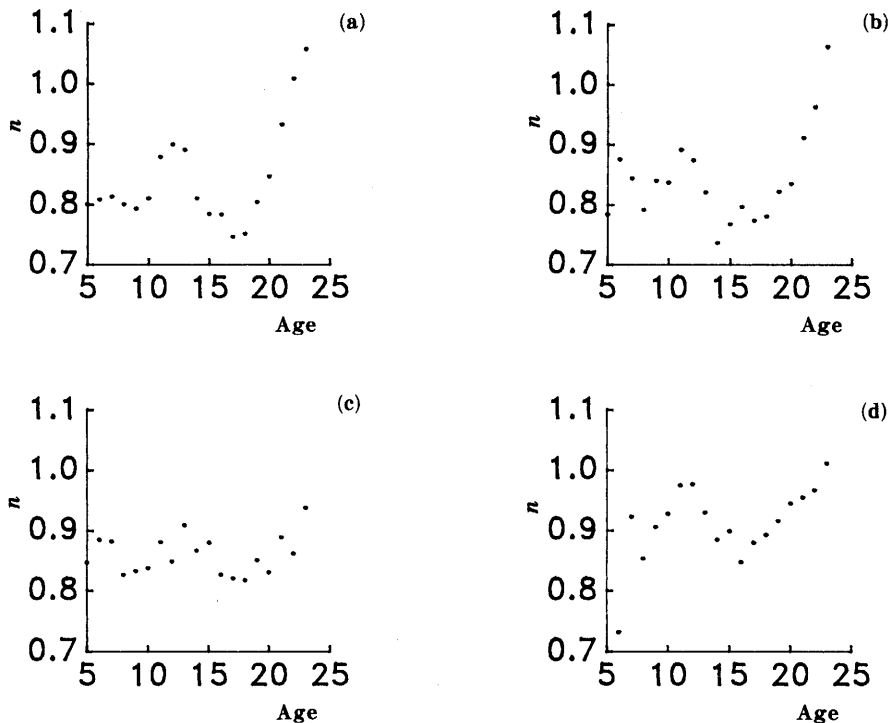


図 6-3 下木における林齢に対するパラメータ  $n$  の変化。

Fig. 6-3. Changes of parameter  $n$  with age in understory trees of two-storied stands.

(a) 皆伐区; (b) 50 本区; (c) 100 本区; (d) 150 本区。

(a) Clear-cut plot; (b) 50/ha plot; (c) 100/ha plot; (d) 150/ha plot.

た。上木の生産力は1970年と1992年の2回の測定結果をもとに1989年における林分生産力を補完して求めた。下木の生産力は樹幹解析資料から1989年における各林木の生産力を求め、その結果から1989年の測定結果をもとに林分生産力を推定した。これらの結果は図6-6に示すとおりである。各試験区の上木と下木の生産力の合計値は斜面上部にある皆伐区と50本区、斜面下部にある100本区と150本区とでは異なった値となった。また、皆伐区と50本区を比較すると、後者のほうが前者に比べて約5%生産力が大きくなった。100本区と150本区を比較すると、後者のほうが前者に比べて3.5%ほど生産力が大きく、両者はほぼ等しい値となった。

### 3. 上木による庇陰の指標

第V章では、林冠が閉鎖するときに、林分材積  $V$  と立木本数  $N$  の間に

$$\log V + \frac{1-\beta}{\beta} \log N = -\frac{\log \alpha}{\beta}$$

のような関係が成り立つことを導いた。そして、これまでの解析結果から、 $\beta$  は樹種によって決まる定数、 $\alpha$  は初回の林冠閉鎖以前は樹種によって決まる定数で、それ以降は間伐によって変化するものとした。

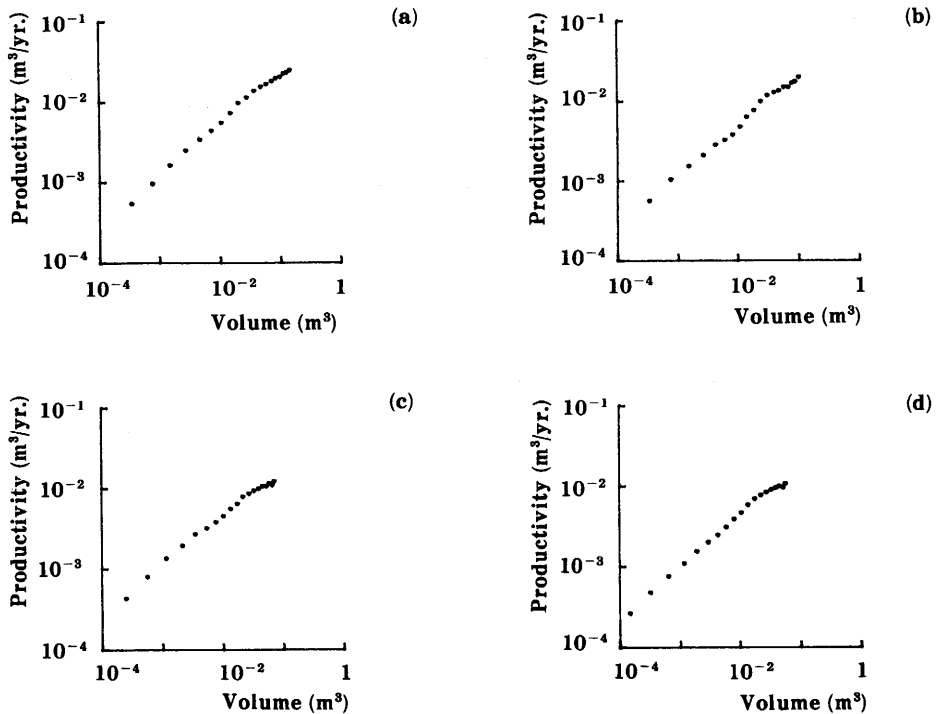


図 6-4 下木における平均材積と平均生産力との関係。

Fig. 6-4. Relationships between average volume and average productivity in understory trees of two-storied stands.

- (a) 皆伐区; (b) 50 本区; (c) 100 本区; (d) 150 本区.  
 (a) Clear-cut plot; (b) 50/ha plot; (c) 100/ha plot; (d) 150/ha plot.

そこで、ある林分の生産力をその林分の林冠が閉鎖したときの生産力で除した値を「閉鎖度」と定義する。閉鎖度は 0 から 1 までの値をとり、上木が全く無いときに 0 になり、上木の林冠が閉鎖しているときは 1 になる。また、疎開林分については閉鎖度  $C$  は次のように表現される。

$$C = P/A = \alpha V^{\beta} N^{1-\beta} \quad (6.1)$$

この式により、間伐後の上木の閉鎖の度合いを上木の材積、本数から求めることができる。下木が受ける光の量は上木の閉鎖の度合いの影響を受けるので、この度合いを上木による庇陰の指標と考えることができる。定義より閉鎖度が 0% の時は相対照度は 100% であり、閉鎖度が大きくなるほど上木の林冠が閉鎖してくるので相対照度は小さくなる。上記のスギ二段林試験区の上木間伐時の例では、閉鎖度と相対照度との関係はこのような傾向が観察された。

資料の解析結果から二段林全体の林分生産力の合計値はほぼ一定であると考えられる。このことは、上木の林分生産力から下木の林分生産力を推定することが可能であることを示している。したがって、上木の林分生産力と同齢単純林の最大林分生産力から求められる閉鎖度から下木の林分生産力を推定することが可能であるといえる。また、同一林分内における各林木の材積と生産力の関係が二段林の下木でも維持されるとすると、上木の閉鎖度から下木の各林木の生産力を推定することができることになる。また、上記の (6.1) 式から求められる閉鎖度は上木の状態か



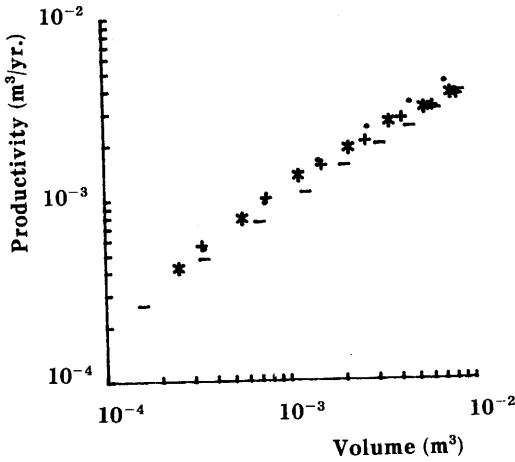


図 6-5 下木における平均材積と平均生産力との関係。

Fig. 6-5. Relationships between average volume and average productivity in understory trees of two-storied stands.

•, 皆伐区; +, 50 本区; \*, 100 本区; -, 150 本区。  
•, Clear-cut plot; +, 50/ha plot; \*, 100/ha plot; -, 150/ha plot.

ら一意的に決定されるため、林内の平均的な光環境を示す場合には便利である。

#### 4. 二段林下木の成長

鈴木 (1983) による調査結果では閉鎖林分における相対照度は 3~4% となっている。したがって、二段林における生産力は閉鎖林分における生産力よりも大きくなると考えることができる。前節の結果によると、斜面の上部にある皆伐区と 50 本区では 50 本区のほうが若干生産力が大きくなっている。また、斜面の下部にある 100 本区と 150 本区はほぼ同じ生産力となった。そこで、仮定 3 を拡張して、二段林の下木が閉鎖したとき、二段林における単位面積当りの林分生産力は最大となり、この値は一定であると仮定する。

**仮定 3'** 下木の林冠が閉鎖している同種二段林の単位面積当りの純光合成速度は一定で、同齡単純林のそれよりも大きい。

このことは、下木の林分生産力  $P_u$  が、二段林における最大の林分生産力  $A_s$  から上木の生産力  $P_o$  を差し引いた残り  $A_s - P_o$  以下となることを意味しているので、次の関係式が成立する。

$$P_u \leq A_s - P_o$$

一方、下木の林分生産力は同齡単純林が閉鎖した時の林分生産力以下であるので、次式が成立する。

$$0 \leq P_u \leq A (< A_s)$$

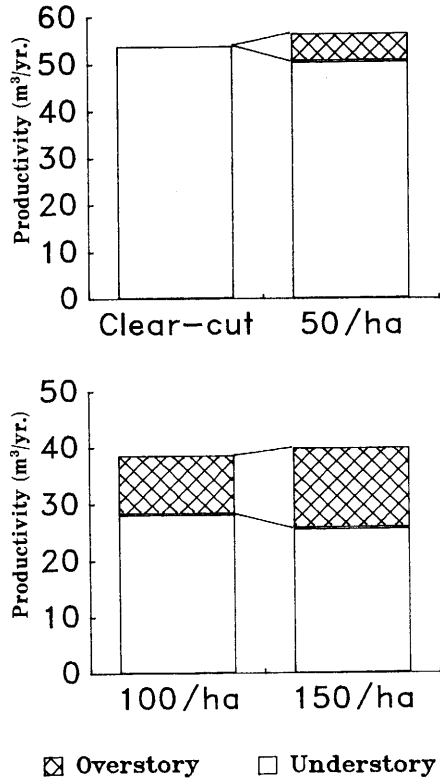


図 6-6 スギ二段林における林分生産力。

Fig. 6-6. Productivities of two-storied sugi stands.

したがって、

$$0 \leq P_u \leq \text{Min}(A_s - P_o, A)$$

上木の生産力が  $P_o$  の時の下木の最大生産力、すなわち閉鎖時の生産力を  $A_u(P_o)$  とすると、

$$A_u(P_o) = \text{Max } P_u = \text{Min}(A_s - P_o, A)$$

が成立する。このことを図で示すと図 6-7 のようになる。すなわち、二段林の下木の場合、上木が存在するため、その分だけ樹木が受ける光量が減少することになる。

下木の生産力は仮定により同齢林の場合と同様に樹幹の総生産速度に比例する。したがって、上木を取り除いた時の下木の樹幹の総生産速度に対する、上木の生産力が  $P_o$  の時の下木の樹幹の総生産速度の割合は、上木を取り除いた時の下木の林分生産力  $P$  に対する、上木の生産力が  $P_o$  の時の下木の林分生産力  $P_u(P_o)$  の割合と一致する。そこで、本論文ではこの割合を「相対生産力」と呼ぶことにする。すなわち、下木の相対生産力  $r$  は次のように表される。

$$r = P_u(P_o) / P$$

したがって、下木の生産力は同齢林の生産力に相対生産力  $r$  を掛けたものとなる。

前節の下木に関する林分平均材積と平均生産力との関係の解析結果から、下木の疎開状態では仮定 4 をそのまま適用することができる。したがって、この時の林分生産力は (5.1) 式と同様に下木の林分材積  $V_u$  と立木本数  $N_u$  によって

$$P_u = \alpha A_u(P_o) V_u^\beta N_u^{1-\beta}$$

となる。ここで、 $A_u(P_o) = \text{Max } P_u(P_o)$ 、 $A = \text{Max } P$ 、 $r = \text{Max } P_u(P_o) / \text{Max } P$  だから、

$$A_u(P_o) = \frac{\text{Max } P_u(P_o)}{\text{Max } P} \text{Max } P = rA$$

と表され、上の式は次のように書き換えられる。

$$P_u = r\alpha A V_u^\beta N_u^{1-\beta} \tag{6.2}$$

このとき、相対生産力  $r$  は図 6-8 のように表現され、

$$r = \text{Min}(A_s / A - C, 1)$$

となる。

したがって、以上の結果をまとめると次のようになる。下木の材積成長式は疎開状態では次のように表される。

$$\frac{dv}{dt} = r \frac{\alpha A V_u^\beta N_u^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - bv^{2/3}$$

ただし、パラメータ  $\alpha$  は上木と下木とでは異なった値をとる。また、同齢単純林の場合と同様に

$$r\alpha A V_u^\beta N_u^{1-\beta} = \gamma A$$

になったときに下木の林冠が閉鎖すると考えることができる。閉鎖した場合の成長式は次のように表される。

$$\frac{dv}{dt} = r \frac{Av}{V_u} - bv^{2/3}$$

## 5. 考察

資料の解析結果では、林分の 1 本当りの平均材積と平均生産力を両対数軸上にプロットすると、皆伐区以外の 3 つの区が皆伐区から徐々に右下に乖離していくことが見られた。一方、二段

Maximum productivity of understory  $A_u(P_o)$

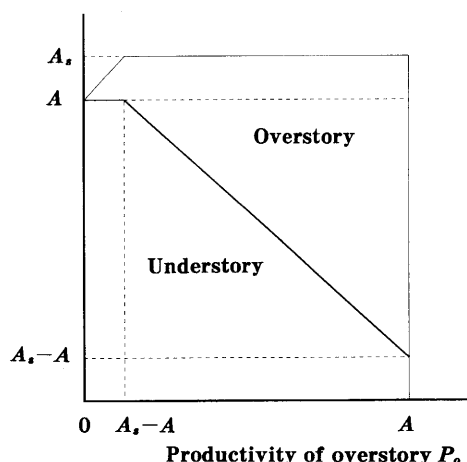


図 6-7 上木の生産力と下木の最大生産力.

Fig. 6-7. Relationship between productivity of overstory and maximum productivity of understory.

Note: In this paper, "productivity" is defined as  $p_s/(1+\gamma)$ , where  $p_s$  is a part of the net photosynthesis rate distributed to a stem, and  $\gamma$  is the construction respiration coefficient in the stem.

Relative productivity of understory

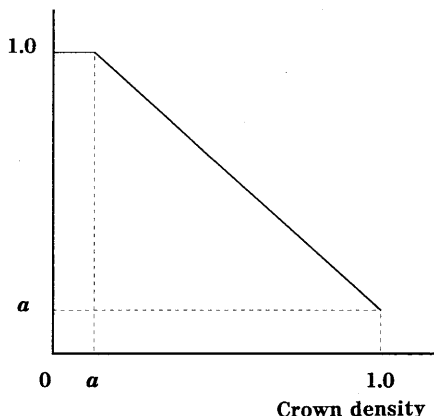


図 6-8 閉鎖度と下木の相対生産力の関係.

Fig. 6-8. Relationship between crown density and relative productivity of understory.

Note:  $a = A_u/A - 1$ .

Note: In this paper, "relative productivity" is defined as the ratio of productivity of understory trees in a two-storied stand to that of the same trees without overstory.

林下木の林分生産力が(6.2)式で表されるとすると、上木の閉鎖にしたがって下木の相対生産力  $r$  の値が小さくなる。したがって、二段林下木における平均材積と平均生産力は両対数軸上で直線関係にはならず、相対生産力  $r$  の値に応じて、徐々に右側に移動していくことになる。このことは資料の解析結果と一致している。

安藤(1983)はスギ林における間伐後の収量比数と相対照度との関係を示した。また上中ら(1983)はヒノキ林について同様の関係を示した。しかし、いずれも収量比数に対する相対照度は40~50%程度までの幅でばらついている。収量比数と筆者らが定義した閉鎖度は樹幹量を基にした量であるという点で類似している。しかし、前者は最多密度曲線を基準としているのに対して、後者は林冠が閉鎖する時の曲線を基準としている。また、最多密度曲線は常に一定であるが、林冠閉鎖時の曲線は間伐によって変化し得ることが前章で示されている。

これに対して、藤森(1989)は樹幹量を収量比数などで示すことにより、ある程度林冠量を推定することはできるが、樹幹量の変化が樹冠量の変化よりも反応が遅いこと、及び幹が蓄積する一方の器官であるために林冠量や相対照度とは比例しないことを指摘している。一方、本論文の方法では林分生産力にもとづく閉鎖度で上木による下木の庇陰を推定している。この方法では、上木が閉鎖状態の時に最大値1をとり、上木が疎開状態の時には、上木の材積から光環境を予測することになる。幹材積が林冠量に比例しなくなる大きな理由は幹が増加する一方であるのに対し

て、林冠は閉鎖すると増加が止まってしまうことである。本論文では、林冠が閉鎖したときに林分生産力は最大になるとして、このときの林分生産力を一定値とした。さらに、(5.2)式のようにパラメータ $\alpha$ の値を間伐によって変化させることによって、幹材積と林分生産力の関係を変化させている。また、この値は間伐前の林分の状態にも依存しているので、それ以前の生育状況も反映している。したがって、この指標では、幹が蓄積する一方の器官であるために林冠量や相対照度とは比例しないという欠点を取り除かれているので、間伐による光環境の変化だけでなく、上木の成長と同時に将来の光環境の予測までを行うことができる。

河原(1988)は断面積間伐率と林内相対照度との関係を示し、近似式を求めた。断面積間伐率と林内相対照度の値を両対数軸上にプロットすると、大部分の値は勾配1の直線より下方にくることを指摘し、その理由として①現実の光が真上からのものばかりではなく、斜めから入るものも多いので、真上からの光に比べて樹冠や幹に遮られやすく林床に到達しにくいこと、②間伐は一般に下層木から順次行われるために、間伐率を断面積間伐率にした場合、実際の樹幹間隙面積率が間伐率よりも小さかったこと、③いろいろな斜面方位の林分が含まれていたこと、などを挙げている。本論文の方法では、①の受光構造の変化は閉鎖状態から疎開状態への変化で(2.1)式のパラメータ $n$ の値が変化することで表されている。また、②の間伐木の問題については閉鎖状態では生産力と比例関係にある幹材積を基準にした間伐率を用いているので、どのような樹木を間伐するかということが考慮されている。さらに、③の斜面方位による照度の差は林分生産力の中に含まれている。すなわち、同じ林分構造でも斜面方位が異なっている林分は、閉鎖度が同じであっても、異なる最大林分生産力 $A$ の値を持っている。

## VII. 二段林の成長予測への応用例

### 1. はじめに

前章では、二段林の上木および下木の材積成長を表現することができた。そこで、本章では前章のモデルを基にした二段林の成長予測方法を提案する。従来の成長予測方法では、胸高直径や胸高断面積などの成長を中心とし、これに樹高成長曲線等を加えて、材積の予測を行うのが普通である。前章のモデルは材積成長のモデルであるので、従来とは逆に、材積の成長を中心として、樹高成長を加えて、胸高直径を予測する方法をとる。したがって、樹高の成長と材積成長の関係を議論する必要がある。一般に、林分の上層木平均樹高は地位区分の基準として用いられ、ある基準林齢における平均樹高によって地位指数を表現している。また、第III章で指摘したように、林分生産力も林地の材積生産能力に関係しているので、対象とする林分の地位に関係のある定数であるといえる。そこで、地位指数と林分生産力との関係を吟味した。最後に、東京大学千葉演習林におけるズギ二段林に対してこの方法を適用した。

### 2. 地位と林分生産力の関係

#### (1) 資料

解析には東京大学千葉演習林における成長試験地(竹内・長谷川, 1975)のうち、8つのズギ林分の資料を用いた。解析に用いた試験地の概要は表7-1に示す通りで、これまで適度の下層間伐が1~5回実施されている。また、これらの試験地では、胸高直径については毎木、樹高については標準木を選択して基本的にはほぼ5年間隔で測定している。

表 7-1 試験地の概要

Table 7-1. Summary of experimental plots

Plot name	Area (ha)	Initial states			Last states			Number of measurements
		Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	Age (yr.)	Number of trees (trees/ha)	Mean diameter (cm)	
Anno No. 1	0.109	13	3560	7.0	88	1220	26.7	16
Anno No. 2	0.073	14	3685	11.0	89	1110	29.8	16
Gobozawa	0.540	36	848	26.5	86	541	46.6	13
Godai No. 1	0.141	11	3837	12.3	86	745	40.8	17
Godai No. 2	0.034	14	2912	11.5	89	559	43.4	17
Metaki No. 3	0.037	13	3622	9.6	88	784	39.3	16
Minamizawa No. 3	0.090	19	4298	16.6	94	982	46.6	18
Ninodai	0.057	16	4825	8.4	88	947	33.0	17

以下の解析では、各林木の材積の値を必要とするので、これまでの解析と同様に樹高成長曲線式、相対樹高曲線、相対幹曲線を用いて各林木の材積を推定した。樹高成長曲線式は MITSCHERLICH 式を用い、各測定時の平均樹高に対して DEMING の最小自乗法によって当てはめた。また、相対幹曲線は 3 次曲線を用いたが、この曲線のパラメータは丹下ら (1987) が東京大学千葉演習林で採取した資料から求めた。

### (2) 地位指数と林分生産力との関係

地位指数は一般に、ある基準林齢における上層木平均樹高によって表される。西沢 (1972) はわが国における基準林齢としては 40 年が多く用いられていると指摘している。そこで、地位指数を 40 年生樹高として、地位指数と林分生産力との関係を吟味した。

各試験地の 40 年生樹高は次のように求めた。まず、20 年生以上の樹高測定値の平均値に MITSCHERLICH 式を当てはめた。推定されたパラメータの値は表 7-2 のようになった。当てはめられた MITSCHERLICH 式から 40 年の樹高を計算した。また、林分生産力は次のように求めた。最初にこれまでと同様な方法で単木ごとに 2 時点間の平均生産力  $p_{year}$  を求めた。各林木についての平均生産力  $p_{year}$  を合計し、試験地の面積で除した値をその 2 時点間の平均林分生産力とした。最後にこのうち、林冠が閉鎖していると考えられる時期の平均林分生産力だけを取り出し、これらを平均して林分生産力とした。求められた 40 年生樹高と林分生産力は表 7-3 の通りである。

次に、表 7-3 における 40 年生樹高  $H_{40}$  と林分生産力  $A$  の値に式

$$A = a(H_{40} - 0.6)^b \quad (7.1)$$

ただし、 $a, b$  はパラメータ

を当てはめた。ここで 0.6 は植栽時の樹高を示している。この結果、 $a = 14.4, b = 0.364$  となった。また、相関係数は 0.852、決定係数は 0.727 となり、高い相関が認められた。したがって、樹高の値から林分生産力を推定することが可能となった。

### 3. 予測方法

予測の中心は材積の成長とし、これに樹高の成長を組み合わせて胸高直径の成長を計算する。材積成長式は前章で示した式を用いる。樹高成長式は MITSCHERLICH 式

表 7-2 樹高成長曲線のパラメータ

Table 7-2. Parameters of age/height curves

Plot name	Estimated parameters		
	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>k</i>
Anno No. 1	53.7	0.954	0.00461
Anno No. 2	111.1	0.960	0.00226
Gobozawa	38.5	1.285	0.0288
Godai No. 1	47.2	0.856	0.00855
Godai No. 2	32.0	1.123	0.0262
Metaki No. 3	31.9	1.122	0.0257
Minamizawa No. 3	33.3	0.891	0.0183
Ninodai	42.0	0.946	0.00949

表 7-3 地位指数と林分生産力

Table 7-3. Site qualities and stand productivities

Plot name	Site quality (Height at 40)	Stand productivity
Anno No. 1	11.1	32.2
Anno No. 2	13.7	37.2
Gobozawa	22.9	42.3
Godai No. 1	18.5	42.8
Godai No. 2	19.4	39.4
Metaki No. 3	19.1	41.3
Minamizawa No. 3	19.0	45.2
Ninodai	14.8	40.0

$$h(t) = M(1 - L \exp(-kt))$$

を用いるが、若齢時は直線で近似する。ここで、パラメータ  $L$  と  $k$  を一定とし、地位に応じて極限値を示すパラメータ  $M$  だけが変化すると仮定する。

以下、予測方法について説明する。また、図 7-1 にはこの方法の流れ図を示す。材積の成長予測は 1 年ごとの逐次計算を行っていく。

#### (1) 上木の予測

##### ①各林木の初期材積の推定

各林木の胸高直径、樹高が与えられた場合には、相対幹曲線を用いて各林木の材積を推定する。

##### ②林分生産力の推定

まず林分の生産力を推定し、それをもとに各林木の生産力を推定する。閉鎖林の場合には、林分の生産力は一定値  $A$  とする。この値は樹種とそれに対応する地位によって決定される。また、疎開林の場合には、林分の ha 当り材積  $V$  と ha 当り立木本数  $N$  から林分の生産力を推定する。林分生産力  $P$  は

$$P = \alpha A V^\beta N^{1-\beta}$$

によって推定する。ここで、 $\alpha, \beta$  は樹種によって決まる定数である。また、 $\alpha$  は植栽してから閉鎖するまでの若齢林では一定とする。これらの値は安藤 (1962, 1982) の最多密度曲線と等平均樹高線のパラメータから求めることができる。これによると、パラメータ  $\beta$  の値は 0.521 となる。また、安藤 (1962) は自己間引き線における  $R_c$  を 0.4 としているので、この値を用いると、パラメータ  $\alpha$  は  $1.77 \times 10^{-3}$  となる。 $\alpha$  の値は一旦閉鎖した後に間伐した場合には、間伐に応じて変化するものとする。これについては⑦で説明する。

##### ③単木の材積成長量の予測

林分内の各林木の 1 年間の材積成長量は (7.2), (7.3) 式のように求め、1 年後の材積を予測する。

$$\Delta v = \frac{Av}{V} - bv^{2/3} \quad (7.2)$$

$$\Delta v = \frac{\alpha A V^\beta N^{1-\beta}}{\sum v^n} v^n - bv^{2/3} \quad (7.3)$$

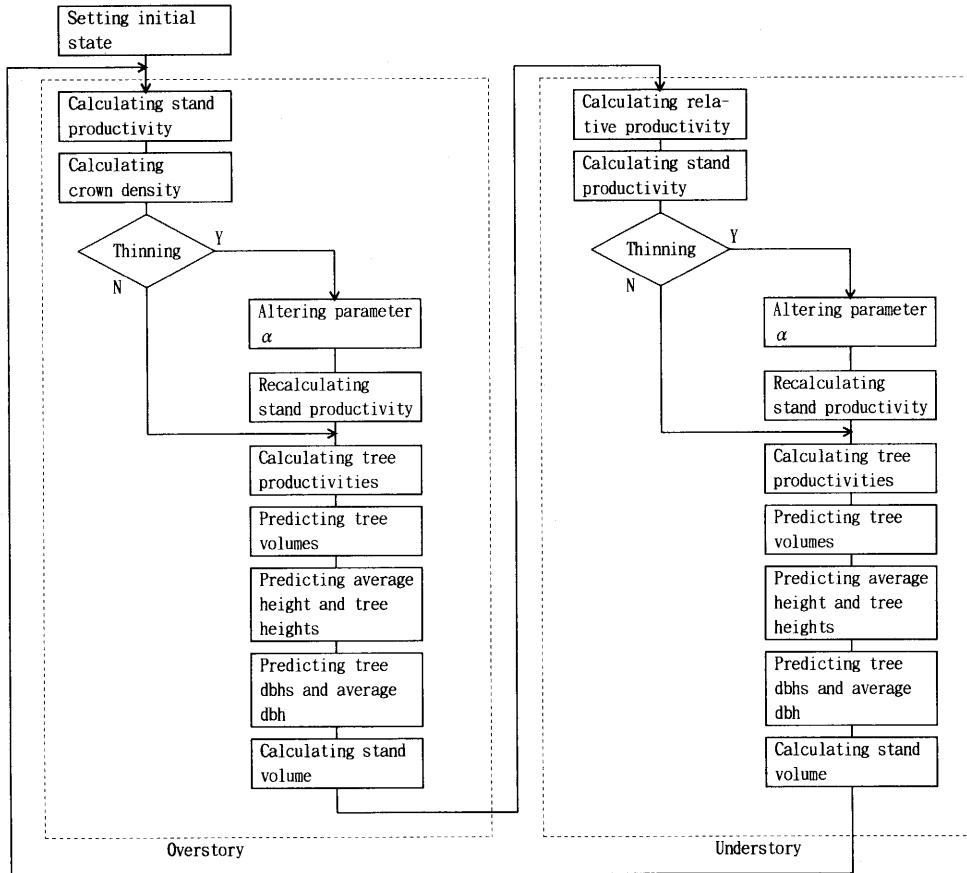


図 7-1 二段林の成長予測の流れ図。

Fig. 7-1. Flow chart of predicting growth in two-storied stands.

(7.2) 式は閉鎖林の場合、(7.3) 式は疎開林の場合である。東京大学秩父演習林の成長試験地の資料の解析結果によると、閉鎖林の場合には (3.1) 式のパラメータ  $n$  は 1.0 前後の値となった。そこで、各林木の生産力  $p$  はパラメータ  $n$  の値を 1 とする。東京大学秩父演習林の樹幹解析資料の解析結果によると、林冠閉鎖前の若齢疎開林の場合には (3.1) 式のパラメータ  $n$  は 1.0 より小さい値となり、林冠が閉鎖するにしたがって 1.0 に近づいていくことが見られた。また、間伐後の疎開林の場合には、若齢林と同様の結果が得られた。そこで、パラメータ  $n$  は図 7-2 のように閉鎖度  $C$  をもとに決定する。

④林分材積の計算，閉鎖度の計算

各林木の材積を合計して、林分材積を求める。また、疎開林の場合、林分生産力を推定し、閉鎖状態における林分生産力との比を閉鎖度  $C$  を求める。

⑤樹高成長量の予測

平均樹高の推定には、MITSCHERLICH 曲線を用いる。ただし、若齢時は直線で近似する。各林木の樹高成長量は平均樹高の成長量とする。

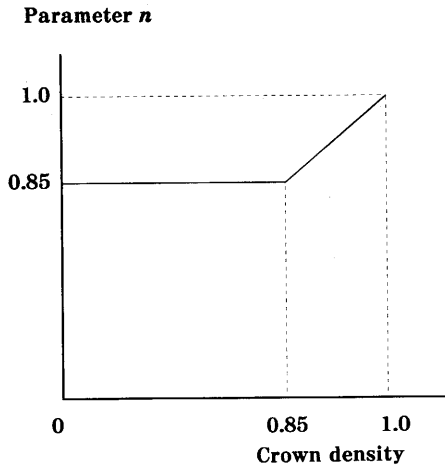


図 7-2 閉鎖度に対するパラメータ  $n$  の値。  
Fig. 7-2. Value of parameter  $n$  in relation to crown density.

#### ⑥直径の推定

必要に応じて、材積と樹高から相対幹曲線を用いて各林木の胸高直径を推定する。

#### ⑦間伐する場合

閉鎖林分が間伐された場合には、受光構造の変化によって残存木の生産力は変化する。そこで、間伐直後の単木の生産力を間伐直前のものから計算する。このとき、パラメータ  $n$  は間伐によって閉鎖時の値から疎開時の値に変化する。閉鎖時の値を 1 とし、疎開時の値は  $n_{at}$  で表す。 $n_{at}$  の値は間伐の度合いによって決まる(図 7-2 参照)。また間伐後の成長式のパラメータ  $\alpha$  は間伐前後の林分構造から求められることができる。すなわち、間伐前の林分材積、林分内の最大材積木の材積をそれぞれ  $V_B, v_{max}$  とし、間伐後の林分材積、立木本数、各林木の材

積を  $V_A, N_A, v_A$  とすると、パラメータ  $\alpha$  は次式のように求められる。

$$\alpha = v_{max}^{1-n} \sum v_A^n / (V_A^n N_A^{-\beta} V_B) \quad (7.4)$$

#### (2) 下木の予測

##### ①各林木の植栽時の推定

材積の平均値を  $1.0 \times 10^{-5}$ 、変動係数を 0.6 として対数正規分布を仮定して各林木の材積を設定する。

##### ②林分生産力の推定

まず、(1)の②と同様の方法で上木がない場合の林分生産力  $P$  を求める。次に、上木の閉鎖度  $C$  から下木の相対的総生産量  $r$  を求める。ここで、二段林の最大林分生産力  $A_s$  は鈴木(1981)の調査結果を基に  $A_s = 1.03A$  とすると、 $r$  は次式によって求められる。

$$r = \begin{cases} 1.0 & (C \leq 0.03) \\ 1.03 - C & (C > 0.03) \end{cases} \quad (7.5)$$

下木の林分生産力は  $rP$  として推定される。

##### ③単木の材積成長量の予測

(1)の③の方法と基本的には同じである。ただし、(7.5)式を用いて上木の閉鎖度から下木の相対的な生産力を求め、生産力を表す項にこの値を掛ける。ただし、材積成長量が負になる場合には枯損するものとする。

##### ④林分材積の計算、閉鎖度の計算

各林木の材積を合計して、林分材積を求める。また、疎開林の場合、林分生産力を推定し、閉鎖状態における林分生産力との比から閉鎖度を求める。

##### ⑤樹高成長量の予測

まず、(1)の⑤と同様に上木がない場合の樹高成長量を求める。次に、上木の閉鎖度  $C$  から下木の相対的な樹高成長量  $r'$  を求める。ここで、 $r'$  は閉鎖度が 9% 以下では 1、 $r'$  が 0 となる閉鎖度を



$r$  が 0 となる閉鎖度と一致するものとして、その間を直線で次式のように近似した。

$$r' = \begin{cases} 1.0 & (C \leq 0.09) \\ (1.03 - C)/0.94 & (C > 0.09) \end{cases}$$

したがって、樹高成長量は上木がないときの樹高生長量に  $r'$  を掛けたものとなる。各林木の樹高成長量は平均樹高の成長量とする。

#### ⑥直径の推定

(1) の⑥と同様にする。

#### ⑦間伐する場合

(1) の⑦と同様にする。

### 4. 適用例

千葉演習林 3 林班 C2-3 小班におけるスギ二段林試験区に対して上記のモデルに基づいた予測を行い、この試験区から得られた上木及び下木の資料との比較を行った。上木の予測は 1970 年の測定値から開始し、1992 年の測定値と比較した。下木の予測は 1967 年の植栽時の値を想定し、その値から開始し、1989 年の測定値と比較した。

上木は林齢 57 年の時に間伐され、その翌年に下木が植栽された。下木は林齢 11 年及び 19 年で除伐を行っているが、ここでは全層間伐が行われたことにした。2 回の除伐における本数間伐率が同じになるように、間伐率を仮定した。皆伐区では 21%、それ以外では 14% とした。幹曲線は 3 次曲線を用いたが、この曲線のパラメータは丹下ら (1987) が東京大学千葉演習林で採取した資料から求めた。また、上木の間伐後におけるパラメータ  $\alpha$  の値は 50 本区では  $1.78 \times 10^{-3}$ 、100 本区では  $2.30 \times 10^{-3}$ 、150 本区では  $2.27 \times 10^{-3}$  とした。

林分生産力  $A$  は地位指数を示す 40 年生樹高  $H_{40}$  との関係式である (7.1) 式から求めた。また、パラメータ  $b$  の値は東京大学秩父演習林のスギ閉鎖林分で求めた 0.035 とした。

白石 (1985) は千葉演習林を対象として、MITSCHERLICH 式のパラメータ  $L$  と  $k$  を一定とした樹高生長曲線

$$h(t) = M(1 - 1.029 \exp(-0.0215t)) \quad (7.6)$$

を求めている。対象林分の上木の樹高は 1966 年 (林齢 58 年であるが、春の測定値なので 57 年

表 7-4 皆伐区における成長予測結果  
Table 7-4. Prediction of growth on the clear-cut plot

Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
4	3300	—	2.4	—	13	32
9	3300	—	4.8	—	85	87
14	2607	14.3	7.1	43.4	165	100
19	2058	16.2	9.3	44.1	212	90
23	2058	17.3	10.9	50.7	282	100
26	2058	18.1	12.1	55.7	338	100

Note: It was assumed that the stand was thinned at the age of 11 and 19.

とした)に斜面上部では20.6m, 斜面下部では19.2m(それぞれ残存木を除いた平均樹高)であったので, この値から(7.6)式のパラメータ $M$ はそれぞれ29.5, 27.5, 40年樹高の推定値はそれぞれ16.7m, 15.5mとなった。次に地位指数とha当り林分生産力 $A$ の関係式から対象林分の林分生産力 $A$ を求めることができる。(7.1)式から求めた $A$ の値をそのまま用いて一年ごとの成長量を計算すると過大になるので, (7.1)式に0.9を掛け, 次のように補正した式を求めた。

表 7-5 50 本区における成長予測結果  
Table 7-5. Prediction of growth on the 50/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	48	39.3	18.4	5.9	51	9
Understory	4	3300	—	2.4	—	12	31
Overstory	67	48	41.1	19.2	6.4	59	9
Understory	9	3300	—	4.7	—	74	81
Overstory	72	48	43.5	20.0	7.2	68	10
Understory	14	2838	13.5	7.0	41.6	158	100
Overstory	77	48	45.8	20.6	8.0	77	11
Understory	19	2440	15.1	9.3	45.0	216	99
Overstory	81	48	47.6	21.1	8.6	85	11
Understory	23	2440	15.8	10.8	49.9	276	100
Overstory	84	48	48.9	21.4	9.1	91	12
Understory	26	2440	16.3	11.9	53.3	321	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

表 7-6 100 本区における成長予測結果  
Table 7-6. Prediction of growth on the 100/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	87	38.2	18.0	10.2	88	20
Understory	4	3300	—	2.1	—	9	26
Overstory	67	87	41.6	18.8	12.1	110	23
Understory	9	3300	—	4.0	—	51	67
Overstory	72	87	45.5	19.4	14.5	135	25
Understory	14	2838	11.8	5.8	31.6	107	91
Overstory	77	87	49.3	20.1	17.0	162	28
Understory	19	2440	13.5	7.5	36.2	150	98
Overstory	81	87	52.3	20.5	19.1	186	30
Understory	23	2440	14.5	8.7	41.9	197	100
Overstory	84	87	54.4	20.8	20.7	204	31
Understory	26	2440	15.1	9.5	45.5	230	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

$$A = 13.0(H_{40} - 0.6)^{0.364}$$

この式から  $A$  はそれぞれ 35.7, 34.8 とした。また、樹高の平均成長量と連年成長量が一致する時以下の樹高を直線で近似した。したがって、16 年以前は植栽時の樹高と (7.6) 式における 16.2 年の樹高値から求めた。

各試験区ごとの予測結果を表 7-4~7 に示す。また、各試験区ごとの平均胸高直径及び主林木平均樹高の予測結果を上木については表 7-8 に、下木については表 7-9 に示す。上木の場合は、1992 年 (林齢 84 年) における胸高直径、樹高の予測値と測定値を比較した。胸高直径の予測値は 50 本区ではやや過小になったが、他の 2 つの区では測定値とほぼ同じ値となった。しかし、樹高の予測値は測定値より 4~5 m 程小さくなっている。上木の予測を開始する 1970 年の測定値を 1966 年と 1992 年の測定値と比べると、この時の測定値が過小となっていることが予想される。このことは樹高の予測値が過小となった原因の一つと考えられる。一方、下木の場合には 1989 年 (林齢 23 年) における胸高直径、樹高の予測値と測定値を比較した。胸高直径の予測値は 1~3 cm 過大になった。一方、樹高の予測値は測定値よりも 1~3 m 程度過小となった。利用

表 7-7 150 本区における成長予測結果  
Table 7-7. Prediction of growth on the 150/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	132	35.5	18.3	13.5	119	28
Understory	4	3300	—	2.0	—	7	24
Overstory	67	132	38.9	19.0	16.3	152	32
Understory	9	3300	—	3.6	—	40	58
Overstory	72	132	42.7	19.7	19.6	188	36
Understory	14	2838	10.4	5.2	24.7	79	78
Overstory	77	132	46.4	20.3	23.2	227	40
Understory	19	2440	11.9	6.7	28.2	126	99
Overstory	81	132	49.3	20.8	26.2	260	43
Understory	23	2440	13.2	7.7	34.4	147	100
Overstory	84	132	51.4	21.1	28.5	287	45
Understory	26	2440	13.8	8.3	38.0	174	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

表 7-8 林齢 84 年における上木の平均樹高及び平均胸高直径の予測結果  
Table 7-8. Prediction of mean heights and mean dbhs of overstory trees at the age of 84

Plot	Mean height (m)			Mean DBH (cm)		
	Observed	Predicted	Error	Observed	Predicted	Error
50/ha		21.4	-4.4	52.5**	48.9	-3.6
100/ha	25.8*	20.8	-5.0	54.7	54.4	-0.3
150/ha		21.1	-4.7	51.5	51.4	-0.1

\* The value is mean height of sample trees. \*\* The value is mean dbh except two added sample trees.

表 7-9 林齢 23 年における下木の平均樹高及び平均胸高直径の予測結果

Table 7-9. Prediction of mean heights and mean dbhs of understory trees at the age of 23

Plot	Number of trees (trees/ha)		Mean height (m)			Mean DBH (cm)		
	Observed	Predicted	Observed*	Predicted	Error	Observed	Predicted	Error
Clear-cut	2050	2058	13.8	10.9	-2.9	15.5	17.3	+1.8
50/ha	2438	2440	11.7	10.8	-0.9	14.6	15.8	+1.2
100/ha	2400	2440	11.6	8.7	-2.9	11.6	14.5	+2.9
150/ha	2488	2440	10.5	8.3	-2.2	11.0	13.8	+2.8

\* The values are mean heights of sample trees.

表 7-10 皆伐区における成長予測結果 (樹高を修正した場合)

Table 7-10. Prediction of growth on the clear-cut plot

Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
4	3300	—	3.0	—	13	32
9	3300	—	5.9	—	85	87
14	2607	13.3	8.8	37.3	165	100
19	2058	14.9	11.7	37.1	212	90
23	2058	15.8	13.8	42.2	282	100
26	2058	16.5	15.2	46.1	338	100

Note: It was assumed that the stand was thinned at the age of 11 and 19.

表 7-11 50 本区における成長予測結果 (下木の樹高を修正した場合)

Table 7-11. Prediction of growth on the 50/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	48	39.3	18.4	5.9	51	9
Understory	4	3300	—	3.0	—	12	31
Overstory	67	48	41.1	19.2	6.4	59	9
Understory	9	3300	—	5.9	—	74	81
Overstory	72	48	43.5	20.0	7.2	68	10
Understory	14	2838	12.5	8.8	35.7	158	100
Overstory	77	48	45.8	20.6	8.0	77	11
Understory	19	2440	13.8	11.6	37.9	216	99
Overstory	81	48	47.6	21.1	8.6	85	11
Understory	23	2440	14.4	13.7	41.6	276	100
Overstory	84	48	48.9	21.4	9.1	91	12
Understory	26	2440	14.8	15.1	44.2	321	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

した樹高成長曲線は本来林冠閉鎖前の若齢時を対象としていないので、この時期の樹高成長を表現できなかった。このことは樹高の予測値が過小となった主な原因で、胸高直径の予測値が過大になったことにも影響を与えていると考えられる。

そこで、若齢の樹高成長を皆伐区における23年の平均樹高を基に補正して、同様の計算を行った。各試験区ごとの予測結果を表7-10~13に示す。また、各試験区ごとの平均胸高直径及

表 7-12 100 本区における成長予測結果（下木の樹高を修正した場合）

Table 7-12. Prediction of growth on the 100/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	87	38.2	18.0	10.2	88	20
Understory	4	3300	—	2.5	—	9	26
Overstory	67	87	41.6	18.8	12.4	110	23
Understory	9	3300	—	4.9	—	51	67
Overstory	72	87	45.5	19.4	14.5	135	25
Understory	14	2838	11.0	7.2	27.7	107	91
Overstory	77	87	49.3	20.1	17.0	162	28
Understory	19	2440	12.5	9.4	30.9	150	98
Overstory	81	87	52.3	20.5	19.1	186	30
Understory	23	2440	13.3	10.9	35.3	197	100
Overstory	84	87	54.4	20.8	20.7	204	31
Understory	26	2440	13.8	12.0	38.2	230	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

表 7-13 150 本区における成長予測結果（下木の樹高を修正した場合）

Table 7-13. Prediction of growth on the 150/ha plot

Story	Age (yr.)	Number of trees (/ha)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Volume (m <sup>3</sup> /ha)	Degree of canopy closure (%)
Overstory	62	132	35.5	18.3	13.5	119	28
Understory	4	3300	—	2.4	—	7	24
Overstory	67	132	38.9	19.0	16.3	152	32
Understory	9	3300	—	4.5	—	40	58
Overstory	72	132	42.7	19.7	19.6	188	36
Understory	14	2838	9.8	6.5	21.9	79	78
Overstory	77	132	46.4	20.3	23.2	227	40
Understory	19	2440	11.1	8.3	24.2	126	99
Overstory	81	132	49.3	20.8	26.2	260	43
Understory	23	2440	12.1	9.6	29.2	147	100
Overstory	84	132	51.4	21.1	28.5	287	45
Understory	26	2440	12.7	10.5	32.1	174	100

Note: It was assumed that the understory was thinned at the age of 11 and 19.

表 7-14 林齢 23 年における下木の平均樹高及び平均胸高直径の予測結果 (下木の樹高を修正した場合)

Table 7-14. Prediction of mean heights and mean dbhs of understory trees at the age of 23

Plot	Number of trees (trees/ha)		Mean height (m)			Mean DBH (cm)		
	Observed	Predicted	Observed*	Predicted	Error	Observed	Predicted	Error
Clear-cut	2050	2058	13.8	13.8	0.0	15.5	15.8	+0.3
50/ha	2438	2440	11.7	13.7	+2.0	14.6	14.4	-0.2
100/ha	2400	2440	11.6	11.0	-0.6	11.6	13.3	+1.7
150/ha	2488	2440	10.5	9.6	-0.9	11.0	12.1	+1.1

\*The values are mean heights of sample trees.

び主林木平均樹高の予測結果を下木については表 7-14 に示す。1989 年 (林齢 23 年) における胸高直径の予測値と測定値を比較すると、誤差は 2 cm 以内になった。

### VIII. 複雑な人工複層林の成長モデルへの応用

#### 1. はじめに

第 VI 章では同齡単純林のモデルを拡張し、同種二段林の材積成長モデルを導いた。この二段林は人工複層林のなかで最も単純なものである。複層林を樹冠層の数で区分すると、樹冠層が二つある二段林、樹冠層が三つ以上ある多段林 (三段林、四段林など)、樹冠層が連続して区分できない択伐林あるいは連続層林に分けることができる (安藤, 1985)。また、林分を構成する樹種で区分すると、各層が同一の樹種から構成される同種複層林と各層が異なった樹種から構成される異種複層林に分けることができる。複層林は通常、異齡林であるが、渡邊 (1970, 1985) は同齡単純林を中層間伐することによって移行する同齡二段林を提唱している。本章では、第 VI 章で扱った同種二段林からさらに発展させて、異種二段林や多段林の成長モデルへの応用について論じる。

#### 2. 異種二段林のモデル

第 VI 章で扱った二段林は上木、下木とも同じ樹種からなる同種二段林であった。これに対して、スギの下にヒノキを植栽するような場合がある。このような異種二段林では同種の場合とは若干異なってくる。

仮定 3 から、閉鎖時の林分生産力が樹種、地位によって変わることがいえる。したがって、同じ土地に植栽された場合でも、樹種が異なればそれらの林分生産力、すなわち (3.2) 式の  $A$  は異なってくる。また、仮定 1 における維持呼吸速度、構成呼吸速度も樹種により異なる。したがって、これらと関係する (3.2) 式のパラメータ  $\gamma$  も樹種により異なる。さらに、林冠疎開時における林分生産力と材積との関係式のパラメータ  $\alpha, \beta$  も樹種によって異なっている。以上のように、上木と下木の樹種が異なる場合、一つの林分であってもこれらのパラメータは上木と下木で異なる値をとることになる。

仮定 3'からは下木の林冠が閉鎖している二段林の林分生産力が一定になることがいえる。しかし、異種二段林の場合には上木の最大林分生産力と下木の最大林分生産力が異なっているため、

この仮定は成り立たない。そこで、下木の相対生産力が上木の樹種に関わらず上木の閉鎖度によって決まるとすると、異種二段林の場合にも、同種二段林の場合と同様に下木の相対生産力  $r$  は次のように表される。

$$r = \text{Min}(A_s/A - C, 1)$$

- ただし、 $A_s$  : 下木の樹種からなる同種二段林の最大生産力
- $A$  : 下木の樹種からなる同齢単純林の最大生産力
- $C$  : 上木の閉鎖度

その結果、異種二段林の場合における上木の閉鎖度と下木の最大林分生産力との関係は図 8-1 のように表すことができる。この図では、同一の場所に対して、上木の最大林分生産力より下木の最大林分生産力が小さい場合を示している。例えば、スギの下にヒノキを植栽する場合がこれにあたる。したがって、異種二段林の下木の場合の成長式も次のように表現することができる。すなわち、疎開状態では次のように表される。

$$\frac{dv}{dt} = r \frac{\alpha A V_u^\beta N_u^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - bv^{2/3}$$

また、閉鎖状態では次のように表される。

$$\frac{dv}{dt} = r \frac{av}{V_u} - bv^{2/3}$$

ただし、パラメータ  $A, b, \beta$  は上木と下木とで異なった値をとる。また、これらパラメータのうち  $b$  と  $\beta$  は仮定 1, 4 より樹種によって決まる値をとる。

### 3. 多段林のモデル

三段林以上の多段林について考える。最初に、同種の多段林を取り上げる。二段林の場合には下木が閉鎖しているとき二段林全体の林分生産力は最大となり、この値は同齢単純林の値より大きい一定値になるとした。すなわち、二段林の最大林分生産力を  $A_s$ 、同齢単純林の最大林分生産力を  $A$  とすると、

$$A_s = (1 + \delta)A$$

$$\text{ただし、} 0 < \delta \ll 1$$

と表すことができる。ここで、 $\delta$  は林冠が閉鎖した林分においても光がすべて吸収されていないことを表している。したがって、三段林の場合、二段林の場合と同様の論理で次のように

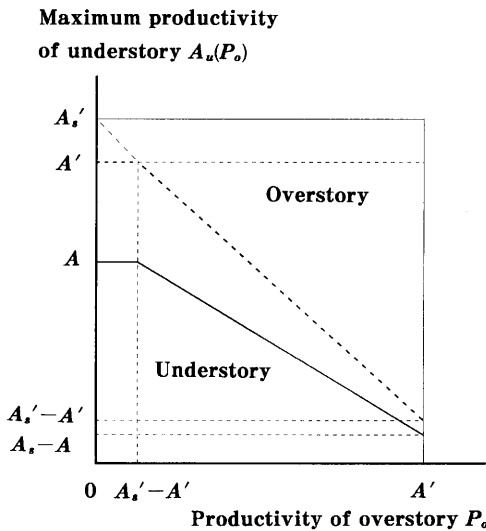


図 8-1 異種二段林における上木の生産力と下木の最大生産力の関係。

Fig. 8-1. Relationship between productivity of overstory and maximum productivity of understory for two-storied mixed-species stands.

$A$ , 下木の樹種に対する同齢単純林の場合の最大林分生産力;  $A_s$ , 下木の樹種に対する同種二段林の場合の最大林分生産力;  $A'$ , 上木の樹種に対する同齢単純林の場合の最大林分生産力;  $A_s'$ , 上木の樹種に対する同種二段林の場合の最大林分生産力。

$A$ , Maximum productivity of even-aged pure stands for the species of understory;  $A_s$ , Maximum productivity of two-storied pure stands for the species of understory;  $A'$ , Maximum productivity of even-aged pure stands for the species of overstory;  $A_s'$ , Maximum productivity of two-storied pure stands for the species of overstory.

なる。すなわち、三段のうち一番下の段の樹木が閉鎖しているとき、三段林の林分生産力は最大となる。そして、三段林の最大林分生産力を  $A_{s3}$  とすると、

$$A_{s3} = (1 + \delta + \delta^2)A$$

と表すことができる。ここで、 $\delta \ll 1$  であるので、

$$A_{s3} \approx (1 + \delta)A = A_s$$

とすることができる。

三段林の上から一層目、二層目、三層目における林分生産力をそれぞれ  $P_1, P_2, P_3$ ,  $A_2(P_1) = \text{Max } P_2$ ,  $A_3(P_1, P_2) = \text{Max } P_3$  とする。二層目の林分生産力については、二段林の下木と同様に

$$A_2(P_1) = \text{Max } P_2 = \text{Min}(A_s - P_1, A)$$

が成立し、相対生産力  $r_2$  は一層目の閉鎖度  $C_1 (= P_1/A)$  により、次のように表される。

$$r_2 = \text{Min}(A_s/A - C_1, 1)$$

一番下の三層目についても、同様に考えると、林分生産力については

$$A_3(P_1, P_2) = \text{Max } P_3 = \text{Min}(A_s - P_1 - P_2, A)$$

が成立し、相対生産力  $r_3$  は一番上の段の閉鎖度  $C_1$  と二層目の段の閉鎖度  $C_2$  により、次のように表される。

$$r_3 = \text{Min}(A_s/A - C_1 - r_2 C_2, 1)$$

したがって、以上の結果をまとめると、同種三段林の材積成長式は次のようになる。

一層目

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\alpha_1 A V_1^{\frac{2}{3}} N_1^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - b v^{2/3} \quad (\text{疎開状態})$$

$$\frac{dv}{dt} = \frac{Av}{V_1} - b v^{2/3} \quad (\text{閉鎖状態})$$

二層目

$$\frac{dv}{dt} = r_2 \frac{\alpha_2 A V_2^{\frac{2}{3}} N_2^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - b v^{2/3} \quad (\text{疎開状態})$$

$$\frac{dv}{dt} = r_2 \frac{Av}{V_2} - b v^{2/3} \quad (\text{閉鎖状態})$$

三層目

$$\frac{dv}{dt} = r_3 \frac{\alpha_3 A V_3^{\frac{2}{3}} N_3^{1-\beta}}{\Sigma v^n} v^n - b v^{2/3} \quad (\text{疎開状態})$$

$$\frac{dv}{dt} = r_3 \frac{Av}{V_3} - b v^{2/3} \quad (\text{閉鎖状態})$$

ただし、一層目の立木本数、林分材積を  $N_1, V_1$ 、二層目の立木本数、林分材積を  $N_2, V_2$ 、三層目の立木本数、林分材積を  $N_3, V_3$  とする。

また、異種三段林の場合には相対生産力を次のように求めることによって、同種三段林の場合と同様のモデルとして表現される。

$$r_2 = \text{Min}(A_s/A - C_1, 1)$$

ただし、 $A_s$ ：二層目の樹種からなる同種二段林の最大生産力

$A$ ：二層目の樹種からなる同齢単純林の最大生産力



$C_1$  : 一層目の閉鎖度

$$r_3 = \text{Min}(A_s/A - C_1 - r_2 C_2, 1)$$

ただし,  $A_s$  : 三層目の樹種からなる同種二段林の最大生産力

$A$  : 三層目の樹種からなる同齡単純林の最大生産力

$C_1$  : 一層目の閉鎖度

$C_2$  : 二層目の閉鎖度

$r_2$  : 二層目の相対生産力

ただし, 異種二段林の場合と同様に, パラメータ  $A, b, \beta$  は樹種別の値となる。

さらに, 同様に考えると, 四段林以上の場合も樹種が単一であれば, 最大林分生産力は  $A_s = (1 + \delta)A$  と近似することができる。したがって, 二段林を含めて同種複層林の場合, 最大林分生産力は  $(1 + \delta)A$  とすることができる。材積成長式についても同様に導くことができる。また, 各層の樹種が異なる複層林の場合も, 相対生産力を各層の樹種別に求めることによって, 同様の材積成長式を導くことができる。

## IX. 結 び

本研究では, 二段林の上木および下木の材積成長を統一したモデルで表現した。このモデルは次のような特徴をもっている。

- ①同型の材積成長式によって表現されている。
- ②林齢, 間伐方式について制限がなく, 幅広い林分を対象としている。
- ③材積に基づく指標によって林分の平均的な光環境を表している。
- ④上木による庇陰が下木の成長に与える影響を表している。

最初に, 樹木の成長を同化量と呼吸損失量の差であるとして林木の呼吸および同化について3つの仮定をおいた。そして, 葉の純光合成速度のうち樹幹に分配されるものを, 1に構成呼吸係数 $\gamma$ を加えた値 $(1 + \gamma)$ で割った値を「生産力」と定義した。また, 林分を樹冠の状態によって分類すると, 樹冠が疎開している状態と樹冠が閉鎖した状態に分けることができる。また, 疎開状態は植栽されてから林冠が閉鎖するまでの状態, 間伐によって閉鎖を解除された状態に分けることができる。本論文では, 同齡単純林を以上の様な3つの状態に区分して考えた。

まず, 林分の成長という観点から見て最も安定していると考えられる閉鎖林分を取り上げた。閉鎖林分では「生産力」が一定であるという仮定をおいた。この仮定と上記3つの仮定を基に, 閉鎖林分を対象として林分および単木の材積の成長式を導いた。さらに, 成長式のパラメータの推定方法を示し, スギおよびヒノキの人工林についてパラメータを推定した。その結果, 安定した閉鎖林分では同一林分内における各林木の生産力はその林木の材積に比例していることが観察された。

次に, スギおよびヒノキ人工林の若齡林分を対象として, 植栽されてから林冠が閉鎖するまでの疎開林分の材積成長についての解析を行った。林分レベルでは, 各年齢の平均材積と平均生産力との間に両対数軸上で直線関係になることが見いだされた。そして, 林分の平均生産力は林冠が閉鎖した後に一定になると考えられた。また, 単木レベルでは, 同一年齢における各林木の材積と生産力との間に両対数軸上で直線関係になることが見いだされた。そして, この直線の傾きは閉鎖林に比べて小さくなった。この傾きの値は林冠が閉鎖する頃に変化すると考えられた。以

上の解析結果を閉鎖林分における結果と比較し、それを基に林冠閉鎖前から閉鎖までの若い人工林について林分および単木の材積の成長式を導いた。これらの式と閉鎖林分における式との関連性を示し、両方の式を共通のパラメータで表した。

さらに、スギおよびヒノキ人工林の間伐後の壮齢林分を対象に材積成長についての解析を行った。その結果、上記の若齢林における結果と同様のことが観察された。そこで、疎開林分における生産力と材積との間の関係を仮定した。以上の関係から間伐時における林分および単木の材積の成長構造の変化と間伐後の材積成長モデルを表した。そして、間伐によって変化した材積成長式のパラメータが、その後の林冠閉鎖時における立木密度と林分材積の関係式に与える影響を示した。

以上の結果から同齢単純林の3つの状態における材積成長をモデル化することができた。従来のモデルでは15~20年以降の林分で下層間伐を行った場合を対象としてきた。これに対して、このモデルでは基本的には幼齢から老齢までのあらゆる林齢の林分を対象としており、間伐についても特に制限を加えていない。

そして、このモデルを拡張することによって二段林の上木および下木の材積成長を統一したモデルで表現した。このモデルでは上木の林冠の閉鎖状態によってのみ下木の成長の低下が起こるとしている。同齢林の林冠閉鎖時における立木密度と林分材積の関係に基づいて、上木の林分材積と立木本数から求められる「閉鎖度」を定義し、これを上木による下木の庇陰の指標とした。鈴木(1983)による樹下植栽の実験では東京大学千葉演習林では、ヒノキ林の下にヒノキを植栽した場合は、下木にスギを植栽した場合やスギ林の下にヒノキを植栽した場合に比べて成長が悪く、枯損率も大きくなっている。したがって、この場合には明らかに光以外の要因が存在すると考えられる。本論文のモデルではこのような要因は考慮されていない。したがって、前章で取り上げたスギ二段林のように光以外の要因を無視できる場合に適用することができる。

モデルでは結果として現れる同化量に着目し、上木の実生産力と下木の最大生産力の合計が一定としている。すなわち、上木の同化量が多くなると、下木の同化量は少なくなり、上木の同化量が少なくなると、下木の同化量は多くなる。この関係は、皆伐地に植栽された樹木に対する下木の成長の低下率としてパラメータ $r$ によって表現されている。ここでは呼吸速度は変化せず、光合成速度のみが減少することが仮定されている。そして、パラメータ $r$ は葉に関する条件が同じときの生産力(同化量)の変化を表している。そのため、幼齢時における樹幹と樹冠の関係は二段林の下木と同齢林とで変わらないとしている。したがって、樹幹と樹冠の関係は同齢林の幼齢時で求めた関係をそのまま利用している。(パラメータ $\alpha, \beta, n$ は同齢林の幼齢時のものと共通としている。)

実際には同化量は照度、波長別のエネルギーなどの光に関する条件と葉面積、葉の光合成能などの葉に関する条件と関係している。しかし、モデルでは二段林における林分の同化量だけを考えているので、光の量や質に応じた同化量の変化については考慮されていない。また、光環境の変化に応じて、樹冠の構造や葉に関する条件が大きく変化し、材積と同化量の関係が変化する場合には、同齢林の樹幹と樹冠の関係をそのまま用いることができない。これらの問題については今後実験データを基にした補正などを検討する必要がある。

さらに、閉鎖度と樹高成長との関係を仮定することにより、材積成長モデルを二段林の成長予測に応用する方法を提案し、スギ二段林に対して適用した。従来の成長予測方法では、胸高直径

や胸高断面積などの成長を中心とし、これに樹高成長曲線等を加えて、材積の予測を行うのが普通である。本論文では、これとは逆に、材積の成長を中心として、樹高成長を加えて、胸高直径を予測する方法をとった。したがって、生物的には最も意味のある材積が成長予測の基本になっているため、同齢単純林のモデルを簡単に二段林に応用することが可能になった。しかし、成長予測に応用する場合には胸高直径の予測が不安定になる可能性を持っている。材積成長と樹高成長や樹幹形の変化との関係や庇陰と樹高成長との関係がより明確になれば、材積を基にした方法はより有効なものになると思われる。

これまで、上木と下木が同一の樹種から構成される同種二段林を扱ってきた。同種二段林は人工複層林の中で最も単純なものであり、より複雑なものとして、上木と下木の樹種が異なる異種二段林、樹冠層の数が三つ以上の多段林がある。同種二段林のモデルをさらに発展させ、より複雑な人工複層林の成長モデルに対する応用について論じた。しかし、林冠層の数が多くなると層が明確に区分されなくなる可能性がある。また、択伐林の場合にも層が連続的になる。このような場合に対してはこのモデルの適用には検討を要する。

## 謝 辞

本論文を作成するに当り、東京大学農学部の南雲秀次郎名誉教授、箕輪光博教授には懇意なご指導と論文のご校閲を賜った。東京大学農学部の渡邊定元教授（現在、三重大学生物資源学部教授）、佐々木恵彦教授、上村賢治教授には論文のご校閲と助言を頂いた。また、研究を進める上で、宇都宮大学農学部の内藤健司教授には懇意なご指導を賜った。東京大学千葉演習林の鈴木誠教官には貴重な助言と研究資料を頂いた。ここに心より御礼申し上げる。

また、貴重な資料を提供頂いた東京大学秩父演習林、千葉演習林の職員各位、野外調査に協力頂いた東京大学森林経理学研究室の学生・院生各位に厚く御礼申し上げます。

## 要 旨

これまでの人工林施業では皆伐方式が一般的であったが、近年、経営目標に応じた多様な施業が求められ、複層林の造成が検討されるようになってきた。他方、針葉樹人工林の成長に関しては多くの研究が行われてきた。しかし、従来の研究は同齢単純林が主な対象であり、しかも林冠閉鎖後の15~20年以上の林分を対象としてきた。また、二段林を造成する場合には、従来の林分の密度管理と同時に林分の光環境の管理が必要となる。そして、上木の状態によって下木の光環境を表現できる指標が望まれている。ところが、二段林に関する資料は同齢単純林のものに比べて非常に少なくなっているのが現状である。

そこで、本研究では二段林の上木および下木の成長を統一的に表すことを試みた。そのためには、林冠閉鎖前の若い林分を含めた同齢単純林のすべての状態を対象とし、しかも庇陰を受ける樹下植栽木の成長も対象としなければならない。したがって、理論的な展開を行いやすくするため、樹木の基本的な生物量である材積の成長を取り上げ、材積成長量が同化量と呼吸損失量との差として現れるという観点から林木の成長を表現した。また、資料の少なさを補うため、同齢単純林の成長を基礎におき、それを拡張して二段林の成長まで表現することを考えた。そして、成長モデルの中で上木の庇陰が下木の成長に与える影響を表した。

最初に、林木の呼吸および同化について仮定をおき、単木の材積 $v$ の成長式

$$dv/dt = kv^n - bv^{2/3} \quad (1)$$

と導いた。ただし、 $k, n, b$  はパラメータである。そして、葉の純光合成速度のうち樹幹に分配されるものを、1 に構成呼吸係数  $\gamma$  を加えた値  $(1+\gamma)$  で割った値を「生産力」と定義した。また、林分を林冠の状態によって分類すると、林冠が疎開している状態と林冠が閉鎖した状態に分けることができる。また、疎開状態は植栽されてから林冠が閉鎖するまでの状態、間伐によって閉鎖を解除された状態に分けることができる。本論文では、同齢単純林を以上の様な3つの状態に区分して考えた。

一番に、林分の成長という観点から見て最も安定していると考えられる閉鎖林分を取り上げた。閉鎖林分では林分生産力が一定であると仮定し、閉鎖林を対象として、次のような林分材積  $V$  および単木材積  $v$  の成長式

$$dV/dt = A - b \sum v^{2/3} \quad (2)$$

$$dv/dt = (A/V)v^n - bv^{2/3} \quad (3)$$

を導いた。ただし、ある地域において、 $A$  は樹種と地位によって決まる定数、 $b$  は樹種によって決まる定数である。また、定数  $A$  は林分生産力を表している。さらに、成長式のパラメータの推定方法を示し、スギおよびヒノキの無間伐人工林についてパラメータを推定した。その結果、同一年齢における各林木の材積と生産力との間に両対数軸上で直線関係になることが見いだされた。そして、その直線の傾きであるパラメータ  $n$  の推定値は大部分が 0.9 から 1.1 の間の値になり、林齢との間に明確な関係が見られなかった。すなわち、安定した閉鎖林分では同一林分内における各林木の生産力はその林木の材積に比例していることが観察された。

二番目に、スギおよびヒノキ人工林の若齢林分を対象として、植栽されてから林冠が閉鎖するまでの疎開林分の材積成長についての解析を行った。林分レベルでは、各年齢の平均材積と平均生産力との間に両対数軸上で直線関係になることが見いだされた。そして、林分の平均生産力は林冠が閉鎖した後に一定になると考えられた。また、単木レベルでは、同一年齢における各林木の材積と生産力との間に両対数軸上で直線関係になることが見いだされた。そして、この直線の傾きは閉鎖林に比べて小さくなった。この傾きの値は林冠が閉鎖する頃に 1.0 に接近していくと考えられた。以上の解析結果を閉鎖林分における結果と比較し、閉鎖林分における成長式と関連させて、林冠閉鎖前から閉鎖までの若い人工林について林分材積  $V$ 、単木材積  $v$  の成長式

$$dV/dt = \alpha A V^\beta N^{1-\beta} - b \sum v^{2/3} \quad (4)$$

$$dv/dt = (\alpha A V^\beta N^{1-\beta} / \sum v^n) v^n - bv^{2/3} \quad (5)$$

を導いた。ただし、 $N$  は立木本数、 $\alpha, \beta$  は樹種によって決まる定数である。 $A, b$  は (2), (3) 式と共通である。また、林冠が閉鎖する時、林分材積  $V$  と立木本数  $N$  との間に

$$\log V + (1-\beta)/\beta \cdot \log N = -\log \alpha/\beta \quad (6)$$

が成立することを示した。

三番目に、スギおよびヒノキ人工林の間伐後の壮齢林分を対象に材積成長についての解析を行った。その結果、上述の若齢林における結果と同様のことが観察された。そこで、疎開林分における林分生産力と材積との間の関係を仮定し、間伐時における林分および単木の材積の成長構造の変化と間伐後の材積成長モデルを表した。そして、間伐によって変化した材積成長式のパラメータが、その後の林冠閉鎖時における立木密度と林分材積の関係式に与える影響を示した。すなわち、間伐後の  $\alpha$  の値は間伐直前の閉鎖状態と間伐強度によって、

$$\alpha = (v_{max}^{1-n} \Sigma v_A^n) / (V_A^\beta N_A^{1-\beta} V_B) \quad (7)$$

となる。ただし、 $V_B, v_{max}$  は間伐前の林分材積、林分の最大材積木の材積、 $V_A, N_A, v_A$  は、間伐後の林分材積、立木本数、各林木の材積である。間伐後に再び林冠が閉鎖する時にも(6)式が成立し、この式が間伐の種類、強度によって変動することを示した。また、間伐後の材積成長も(4)、(5)式で表現された。以上の結果から同齢単純林の3つの状態における材積成長をモデル化することができた。このモデルは対象とする林齢や間伐方式に関して制限がない。

次に、同齢林のモデルを拡張することによって二段林の上木および下木の材積成長を統一したモデルで表現した。同齢単純林の林冠閉鎖時における立木本数と林分材積の関係に基づいて、上木の立木本数と林分材積から求められる「閉鎖度」を定義し、これを上木による下木の庇陰の指標とした。上木が存在するときの下木の林分生産力を上木を取り除いた時の下木の林分生産力で除した値を「相対生産力」として定義した。そして、二段林の生産力に関する仮定を追加して、相対生産力と閉鎖度との関係を導き、上木の庇陰と下木の成長との関係を表した。そして、二段林の各林木の材積  $v$  の成長式

$$dv/dt = r(A/V)v^n - bv^{2/3} \quad (\text{林冠閉鎖時}) \quad (8)$$

$$dv/dt = r(\alpha A V^\beta N_A^{1-\beta} / \Sigma v^n)v^n - bv^{2/3} \quad (\text{林冠疎開時}) \quad (9)$$

を導いた。ここで、 $r$  は相対生産力で、この値は上木では1、下木では上木の林分材積、立木本数から決定される値となる。このモデルでは上木の林冠の閉鎖状態によってのみ下木の成長の低下が起こるとしている。

さらに、スギ林分の資料から地位指数と林分生産力との関係を求め、平均樹高から林分生産力を推定する式を示した。閉鎖度と樹高成長との関係を仮定することにより、材積成長モデルを二段林の上木および下木の成長予測に応用する方法を提案した。そして、この方法を上木の密度が異なるいくつかのスギ二段林に対して適用した。この方法では、材積の成長を中心として、樹高成長を加えて、胸高直径を予測する方法をとった。したがって、生物的には最も意味のある材積が成長予測の基本になっているため、同齢単純林のモデルを簡単に二段林に応用することが可能になった。しかし、成長予測に応用する場合には胸高直径の予測が不安定になる可能性を持っている。材積成長と樹高成長や樹幹形の変化との関係や庇陰と樹高成長との関係がより明確になれば、本論文の方法はより有効なものになると思われる。

最後に、より複雑な人工複層林の成長モデルについて論じた。これまで、上木と下木が同一の樹種から構成される同種二段林は人工複層林の中で最も単純なものである。同種二段林のモデルをさらに発展させ、上木と下木の樹種が異なる異種二段林、樹冠層の数が三つ以上の多段林に応用した。

キーワード：材積成長モデル，二段林，生産力，閉鎖度，成長予測

## 引用文献

- 阿部信行(1989) トドマツ人工林間伐の体系化に関する基礎的研究。北林試研報, 26, 1-95.  
 安藤 貴(1962) アカマツ天然林除伐試験林の解析(第2報)本数密度を中心とした解析。林試研報, 147, 45-77.  
 安藤 貴(1982) 林分の密度管理。126 pp., 農林出版, 東京。  
 安藤 貴(1983) スギ林間伐後の林内の相対照度。林試研報, 323, 58-59.

- 安藤 貴 (1985) 複層林施業の要点. 80 pp., 林業科学技術振興所, 東京.
- 安藤 貴・竹内郁雄 (1990) スギ, ヒノキ二段林の密度管理指針の作成と成長予測方法の検討. 会報, **31**, 1-11.
- 秩父演習林・林学科森林経理学研究室 (1987) 秩父演習林における樹幹解析資料. 演習林 (東大), **5**, 161-204.
- 藤森隆郎 (1989) 複層林の生態と取扱い. 96 pp., 林業科学技術振興所, 東京.
- GOODWIN, R. H. and GODDARD, D. R. (1940) The oxygen consumption of isolated woody tissues. *Am. J. Bot.*, **27**, 234-237.
- 家原敏郎 (1992) アカマツ-ヒノキ二段林の下木の成長予測. 日林論, **103**, 131-132.
- 梶原幹弘 (1985) 陽樹冠表面積と幹表面積による幹材積生長量の推定. 日林誌, **67**, 501-505.
- 上中作次郎・尾形信夫・安藤 貴 (1983) ヒノキ林間伐後の林内の相対照度. 林試研報, **323**, 55-56.
- 河原輝彦 (1983) 人工庇陰下の植栽木と樹下植栽木の成長比較. 林試研報, **323**, 133-134.
- 河原輝彦 (1988) 複層林誘導のための林内照度のコントロール. 森林立地, **30**, 10-13.
- ХИЛЬМИ, Г. Ф. (1957) Теоретическая Биогеофизика Леса. АН СССР, Москва; 高橋清訳 (1965) 森林の生物物理学理論. 143 pp., 新科学文献刊行会, 米子.
- KIMURA, M., YOKOI, Y. and HOGETSU, K. (1978) Quantitative relationships between growth and respiration II. Evaluation of constructive and maintenance respiration in growing *helianthus tuberosus* leaves. *Bot. Mag. Tokyo*, **91**, 43-56.
- 清野嘉之・藤森隆郎 (1986) ヒノキ人工林における下層植生群落の制御モデル. 61年度研究成果選集 (林試), 10-11.
- 小林正吾 (1978) カラマツ人工林の林分生長モデルに関する研究. 北海道林試研報, **15**, 1-164.
- MONSI, M. and OSHIMA, Y. (1955) A theoretical analysis of the succession process. *Jap. Journ. Bot.*, **15**, 60-82.
- 森川 靖・佐々木恵彦・浅川澄彦 (1983) 林床の光の性質と稚樹の生長. 森林立地, **25**, 1-7.
- 南雲秀次郎・佐藤 健 (1965) Mitscherlich 式による森林の生長予測. 東大演報, **61**, 37-102.
- NEGISHI, K. (1974) Respiration rates in relation to diameter and age in stem or branch sections of young *pinus densiflora* trees. *Bull. Tokyo Univ. Forests*, **66**, 209-222.
- 野本宣夫 (1956) ブナ・ミズナラ林における遷移過程の解析. 日生態会誌, **6**, 102-107.
- 西沢正久 (1972) 森林測定. 348 pp., 農林出版, 東京.
- 尾方信夫・竹下慶子・上中作次郎 (1983) 人工庇陰下における4樹種の耐陰性. 林試研報, **323**, 143-146.
- SASAKI, S. and MORI, T. (1981) Growth responses of dipterocarp seedlings to light. *The Malaysian Forester*, **44**, 319-345.
- 佐々木恵彦・渡邊定一 (1989) カンバ類3種の林冠下の波長別光量子量. 文部省科学研究費 (一般研究 A) 研究成果報告書「林分施業法のシステム化に関する研究」, 111-114.
- 扇田正二・佐藤大七朗 (1956) 林分生長論資料2. いろいろなツヨサの間伐をした北海道のストロブマツ林. 東大演報, **52**, 15-31.
- 四手井綱英他 (1963) アカマツ林の造成—基礎と実際—. 326 pp., 地球社, 東京.
- 白石則彦 (1981) 相対化した樹高曲線の形の比較. 日林論, **92**, 81-82.
- 白石則彦 (1985) 同齡單純林の生長予測に関する研究. 東大演報, **75**, 199-256.
- 鈴木 誠 (1981) 非皆伐施業における二段林造成に関する研究 (I) 非皆伐林分の現状. 関東支論, **93**, 33-34.
- 鈴木 誠 (1983) 非皆伐施業における二段林造成に関する研究 (III) 下木の生長. 日林論, **94**, 405-406.
- 鈴木 誠・龍原 哲・南雲秀次郎 (1996) スギ二段林下木の成長—低密度の上木のもとで光環境が下木の成長に与える影響—. 日林誌, **78**, 50-56.
- 鈴木 誠・鈴木 保・鶴田 好・高浜静子 (1990) 非皆伐施業における二段林造成に関する研究 (XI)—上層木の密度の違いと下木の現存量—. 日林論, **101**, 55-56.
- 只木良也 (1963) 競争密度効果を基にした幹材積成長予測. 林試研報, **154**, 1-19.
- 竹内公男・長谷川茂 (1975) 千葉演習林における林分成長資料. 演習林 (東大), **19**, 69-175.
- 丹下 健・山中征夫・鈴木 誠 (1987) スギ老齡人工林の生長と現存量. 演習林 (東大), **25**, 243-259.
- 鷹尾 元 (1992) 樹木の木化による呼吸量低下を考慮した単木成長の積み上げによる林分成長モデル. 日林論, **103**, 121-122.
- 龍原 哲 (1992a) 閉鎖した同齡單純林における林分および単木の成長. 日林誌, **74**, 28-36.
- 龍原 哲 (1992b) 若い同齡單純林における林分および単木の成長. 日林誌, **74**, 364-372.
- 龍原 哲 (1993) 同齡單純林における材積成長と林冠の閉鎖との関係. 日林誌, **75**, 120-128.

- TATSUHARA, S. and SUZUKI, M. (1995) Modelling volume growth for two-storied sugi (*Cryptomeria japonica*) stands. J. Jpn. For. Soc., **77**, 9-19.
- 龍原 哲・小幡浩司・箕輪光博 (1992) 流域における伐採の動向と素材生産量の予測—福島県奥久慈川流域の事例—。森林計画誌, **19**, 1-30.
- 堤 利夫・荻野和彦・斎藤秀樹・玉井重信・片桐成夫・武田博清・岩坪五郎 (1989) 森林生態学. 166 pp., 朝倉書店, 東京.
- von BERTALANFFY, L. (1973) General system theory. George Braziller, New York, 1968; 長野 敬・太田 邦昌訳: 一般システム理論. 288 pp., みずす書房, 東京.
- 山本博一 (1991) 相対化手法によるシステム収穫表の作成. 森林計画誌, **16**, 51-70.
- 山本博一 (1993) 二段林の成長予測に関する研究 (II) カラマツ-トドマツ混植二段林の成長モデルについて. 日林誌, **75**, 65-69.
- 山本博一・龍原 哲 (1987) 東京大学秩父演習林の樹幹解析資料による樹幹形の分析. 演習林 (東大), **25**, 205-241.
- 山本博一・河原 漢・佐藤昭一・高橋康夫 (1992) 二段林の成長予測に関する研究 (I) カラマツ-トドマツ混植林分の成長特性について. 東大演報, **86**, 33-57.
- 山本博一・伊藤幸也・大畑 茂・佐々木和男・大村和也 (1987) 東京大学秩父演習林のスギ・ヒノキ・サワラ・カラマツの生長試験地における間伐効果の解析. 東大演報, **76**, 287-329.
- 山本博一・伊藤幸也・大畑 茂・佐々木和男・大村和也 (1988) 秩父演習林における間伐試験地直径生長資料. 演習林 (東大), **26**, 1-156.
- YOKOI, Y., KIMURA, M. and HOGETSU, K. (1978) Quantitative relationships between growth and respiration I. Components of respiratory loss and growth efficiencies of etiolated red bean seedlings. Bot. Mag. Tokyo, **91**, 31-41.
- 渡邊定元 (1970) 明日の林業をつくるためのシステム化 4 新生人工林の経営の方向定山溪製品事業実施地域の具体例をもとに. スリーエム・マガジン, **112**, 21-24.
- 渡邊定元 (1985) 新採取林業の展開—林道と林業機械のシステム化—. 山林, **1215**, 12-21.
- 渡邊定元・佐々木忠兵衛・佐藤昭一・小笠原繁男 (1987) シラカンパ・ダケカンパ・ウダイカンパの物質生産と生活史戦略 (I) 枝のつき方と根への配分からみた生活史戦略. 98 回日林論要旨集, 79.  
(1995年 4月 28日 受付)  
(1995年 11月 6日 受理)

### Summary

Forest management goals require various treatments, and establishing multi-storied plantations is now to be considered as one of these treatments, although coniferous plantations have generally been clear-cut. On the other hand, a great deal of research has been done regarding growth of coniferous plantations. However, pure even-aged stands, especially stands older than 15 to 20 years after the first canopy closure, have been the main subject of the research on the growth of coniferous plantations. Moreover, light control as well as stand density control are necessary to establish two-storied stands, and an indicator of light conditions for understory trees on the basis of the condition of overstory trees is needed. However, the data available on two-storied plantations is far less than that on pure even-aged stands.

Therefore, in this paper the growth process of overstory trees and understory trees in two-storied stands is described. For this purpose, every state of pure even-aged stands, including young stands before the first canopy closure, and growth of underplanted trees under shading have to be dealt with. Thus, growth equations for volume, the basic biomass of the tree, are derived from the point of view that the growth of tree volume is the difference between photosynthetic production and respiration loss, because volume growth is an easier factor to use to develop a theoretical model. Furthermore, due to the lack of data, the growth process of two-storied stands is described by expanding a growth model for pure even-aged stands, and the effects of shading by overstory trees on the growth of understory trees is expressed in the growth model.

To begin with, making assumptions concerning photosynthetic production and respiratory loss in a tree, the growth equations for tree volume  $v$  are expressed as

$$dv/dt = kv^n - bv^{2/3}, \quad (1)$$

where  $k$ ,  $n$  and  $b$  are parameters. Moreover, "productivity" is defined as a value of the part of the net photosynthesis rate distributed to a stem divided by 1 plus a constructive coefficient. Pure even-aged stands can be classified into open stands and closed stands on the basis of canopy state, and open stands can be classified into two states, i.e. open young stands before the first canopy closure and open mature stands after thinning. In this paper, pure even-aged stands are classified into three states.

First, closed stands are dealt with, because they are the stablest in tree growth. Adding an assumption that stand productivity per unit area is constant in closed stands, growth equations for stand volume  $V$  and tree volume  $v$  of a closed stand are derived as follows:

$$dV/dt = A - b \Sigma v^{2/3}, \quad (2)$$

$$dv/dt = (A/V)v - bv^{2/3}, \quad (3)$$

where  $A$  is a constant dependent on species and site and represents stand productivity per unit area, and  $b$  is a constant dependent on species in a region. Moreover, the method to estimate these parameters was proposed and the values of the parameters were estimated for plantations of sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa* (SIEB. et ZUCC.) ENDL.). Volumes and productivities of individual trees in a stand showed a straight line relationship on logarithmic scales. Most of the estimated values of parameter  $n$ , the slope of the line, ranged from 0.9 to 1.1, and the value did not show a clear relationship with stand age. This means that productivity of an individual tree is proportional to its volume in a stable closed stand.

Secondly, volume growth of open stands from planting to canopy closure is analyzed for sugi and hinoki stands. At the stand level, mean volume and mean productivity of the stands show a straight line relationship on logarithmic scales, and it is considered that mean productivity remains steady after canopy closure. In the tree level, volumes and productivities of individual trees in a stand show a straight line relationship on logarithmic scales and the slope of the line is smaller than that for closed stands. It is considered that the value of the slope approaches 1.0 as the canopy closes. Growth equations for stand volume  $V$  and tree volume  $v$  of an open young stand are derived in relation to a closed stand as follows:

$$dV/dt = \alpha A V^\beta N^{1-\beta} - b \Sigma v^{2/3}, \quad (4)$$

$$dv/dt = (\alpha A V^\beta N^{1-\beta} / \Sigma v^n) v^n - bv^{2/3}, \quad (5)$$

where  $N$  is the number of trees,  $\alpha$  and  $\beta$  are constants depending on species, and  $A$  and  $b$  are common with Eqs. (1) and (2). In addition, the equation

$$\log V + (1 - \beta)/\beta \cdot \log N = -\log \alpha/\beta \quad (6)$$

holds between stand volume  $V$  and the number of trees  $N$ , when the canopy first closes.

Thirdly, volume growth of open mature stands is analyzed for sugi and hinoki stands. The same relationships are observed in open young stands. Then, assuming a relationship between productivity and volume in open stands, the change of stand and tree productivity by thinning and volume growth after thinning are described; and the effect of parameters in the volume growth equations changed by thinning on the relationship between stocking and stand volume at the next canopy closure is shown. Parameter  $\alpha$  is determined as follows by stand structure before thinning and thinning intensity:

$$\alpha = (v_{\max}^{1-n} \Sigma v_A^n) / (V_A^\beta N_A^{1-\beta} V_B), \quad (7)$$



where  $V_B$  and  $v_{max}$  are stand volume and volume of the largest volume tree in the stand before thinning, respectively, and  $V_A$ ,  $N_A$ , and  $v_A$  are stand volume, number of trees, and volume of each tree after thinning, respectively. Eq.(6) holds when the canopy closes again after thinning; and the equation depends on thinning type and intensity. Volume growth after thinning is also described by Eqs. (4) and (5). It follows from what has been said that volume growth for three states of pure even-aged stands are described. This model has no restriction for stand age and thinning method.

Next, the volume growth of two-storied stands is described, expanding the model for pure even-aged stands. "Crown density" is defined in terms of stocking and stand volume of overstory trees, as an indicator of the shading of the understory trees by the overstory on the basis of the relationship between stocking and stand volume at canopy closure in pure even-aged stands. "Relative productivity" is defined as the ratio of productivity of understory trees in a two-storied stand to that of the same trees without an overstory. Then adding another assumption concerning productivity in two-storied stands, these assumptions lead to a relationship between relative productivity and crown density, and the relationship between shading by overstory trees and growth of understory trees. Moreover, growth equations for tree volume  $v$  are derived as follows:

$$dv/dt = r(A/V)v - bv^{2/3}, \quad \text{when canopy is closed,} \quad (8)$$

$$dv/dt = r(\alpha A V^\beta N^{1-\beta} / \Sigma v^n) v^n - bv^{2/3}, \quad \text{when canopy is open,} \quad (9)$$

where  $r$  is relative productivity, and its value is 1 for overstory trees and depends on stand volume and stocking in the overstory for understory trees. In this model, it is assumed that only the canopy of overstory causes a growth decrease in understory trees.

Furthermore, the relationship between site index and stand productivity is obtained, analyzing data on sugi stands, and a formula to estimate stand productivity from mean height is shown. Assuming height growth, a method for predicting the growth of overstory and understory trees in two-storied stands is proposed on the basis of the model. The method is applied to two-storied sugi stands with different overstory density. Volume growth is the most important in this method, and diameter is predicted on the basis of the growth of volume and height. Because growth prediction is based on volume, which is biologically the most meaningful, the model for pure even-aged stands can be easily applied to two-storied stands. However, the method may make diameter estimates unstable. If the relationship between volume growth and height growth or the change of stem form and the relationship between shading and height growth can be elucidated, the prediction method based on volume will be more effective.

Finally, a growth model for more complex multi-storied plantations is considered. A pure two-storied stand, in which overstory and understory trees are of the same species, is the simplest multi-storied plantation. Thus, the model for pure two-storied stands was expanded and applied to mixed two-storied stands, in which overstory and understory trees are of different species, and multi-storied stands, which have more than two stories.

**Key words:** Volume growth model, Two-storied stand, Productivity, Crown density, Growth prediction

# Studies on Growth of Multi-storied Coniferous Plantations: Modelling Growth for Two-storied Sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) Stands

Satoshi TATSUHARA

This paper deals with modelling the growth process in multi-storied sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) plantations. First, the growth equations for volume in closed pure even-aged stands are derived on the basis of assumptions on respiration and photosynthesis and analyses of measurements of plantations. Secondly, the growth equations for open pure even-aged stands are derived, relating them to the growth equations for closed stands. Thirdly, the growth process of overstory and understory trees in two-storied stands is described, expanding the volume growth model for pure even-aged stands. Finally, the application of the volume model to multi-storied stands is considered.

## Change in Photosynthetic Rate of Chinese Poplars During Dehydration of Soil

Jae-Myung KANG, Takeshi TANGE, Katsumi KOJIMA,  
Yuji IDE and Satohiko SASAKI

To clarify the drought tolerance of three poplars (*Populus tomentosa*, *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* and *P. euphratica*) collected from the semi-arid region of China, changes in the photosynthetic rate of the seedlings during dehydration of soil was examined. A similar depression in the photosynthesis with dehydration of soil occurred in Chinese poplars and the improved poplar FS-51 (*P. maximowiczii* × *P. plantierensis*). From the analysis of the relationship between intercellular CO<sub>2</sub> concentration and photosynthetic rate, it was found that the photosynthetic mechanism of *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* or *P. euphratica* was more tolerant to water stress than that of FS-51.