HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	同齢単純林の林分密度管理方法とサイズ分布を含む林分成長予測モデル
Author(s)	渋谷, 正人
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第4761号
Issue Date	1995-03-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3082706
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51274
Type	doctoral thesis
File Information	000000285219.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

同齢単純林の林分密度管理方法と
サイズ分布を含む林分成長予測モデル

渋谷正人

(1)

同齢単純林の林分密度管理方法と
サイズ分布を含む林分成長予測モデル

渋谷　正人

目　　次

Ⅰ　序論　・・・　1

Ⅰ－1　林分保育に関する理論　・・・　2

Ⅰ－1－1）　競争－密度効果　・・・　3

Ⅰ－1－2）　自己間引き　・・・　6

Ⅰ－1－3）　個体群構造　・・・　13

Ⅰ－1－4）　密度管理図の難点　・・・　17

Ⅰ－1－5）　収量－密度図の難点　・・・　19

Ⅰ－2　研究目的　・・・　21

Ⅱ　調査地　・・・　25

Ⅲ　地上部器官量および林分現存量，蓄積の推定　・・・　28

Ⅲ－1　はじめに　・・・　28

Ⅲ－2　調査方法　・・・　29

Ⅲ－3　結果　・・・　31

Ⅲ－3－1）　幹量の推定　・・・　31

Ⅲ－3－2）　枝量、葉量の推定　・・・　33

Ⅲ－3－3）　林分枝量、葉量について　・・・　37

Ⅲ－４　考察　・・・　４０

Ⅳ　最多密度、最大収量および平均サイズー密度関係　・・・　４２

Ⅳ－１　はじめに　・・・　４２

Ⅳ－２　調査方法　・・・　４４

Ⅳ－３　結果　・・・　４８

Ⅳ－３－１）　平均個体重に関しての最多密度線および最大収量　・・・　４８

Ⅳ－３－２）　平均個体重－密度関係　・・・　５２

ｉ）　シラカンバ林　・・・　５２

ii）　ダケカンバ林　・・・　６６

Ⅳ－３－３）　平均材積に関しての最多密度線および最大蓄積　・・・　８３

Ⅳ－３－４）　平均材積－密度関係　・・・　８７

ｉ）　シラカンバ林　・・・　８７

ii）　ダケカンバ林　・・・　９５

Ⅳ－４　考察　・・・　１００

Ⅴ　サイズ分布を含む林分成長予測モデル　・・・　１０５

Ⅴ－１　はじめに　・・・　１０５

Ｖ－２　方法　・・・　１１４

Ｖ－３　モデルの基本デザイン　・・・　１２０

Ｖ－３－１）　シラカンバ林　・・・　１２０

ｉ）　個体材積分布の近似　・・・　１２０

ii）　平均材積－密度トラジェクトリーモデル　・・・　１３４

（１）　モデルの提唱と適合性の検討　・・・　１３４

（２）　材積分布予測モデルへの平均材積－密度トラジェクトリーの組み込み　・・・　１４７

iii）　材積分布予測モデルの修正　・・・　１５４

Ｖ－３－２）　ダケカンバ林　・・・　１６２

ｉ）　個体材積分布の近似　・・・　１６２

ii）　平均材積－密度トラジェクトリーモデル　・・・　１７３

iii）　材積分布予測モデルの修正　・・・　１８１

Ｖ－４　樹高および胸高直径分布の推定　・・・　１８５

Ｖ－５　地位指数曲線　・・・　２１５

Ｖ－５－１）　地位指数曲線　・・・　２１５

Ｖ－５－２）　ポピュレーションダイナミクス　・・・　２２２

Ⅵ　間伐モデル　・・・　２２７

Ⅵ－１　はじめに　・・・　２２７

VI－2　間伐モデル　・・・　228

VI－3　間伐シミュレーション結果　・・・　230

VI－4　考察　・・・　242

VII　おわりに　・・・　246

謝辞　・・・　254

摘要　・・・　255

引用文献　・・・　263

I. 序　論

本研究は、北海道においてもっとも一般的な樹種であり、天然生の一斉林を形成することが多いシラカンバ（Betula platyphylla Sukatchev var. japonica Hara）林とダケカンバ（Betula ermanii Cham.）林を対象とし、定量的な林分保育方法のガイドラインを確立しようとしたものである。このために、筆者は、まず同齢単純林の密度管理を考える上で基礎となる林分の成長段階毎の平均サイズ－密度関係を把握し、次いで林分保育および収穫にとって重要な情報であるサイズ分布を、ある成長段階のある込み合い方の林分について予測する方法を確立することをめざした。これらが適切に予測されれば、林分保育のガイドラインとしては、十分なものであると考えられ、また平均サイズ－密度関係とサイズ分布を統合することは、林分密度管理理論の発展に寄与するだけでなく、植物個体群において、密度の高さや個体間競争のモード（例えば対称性）などに影響されて生じると考えられている個体サイズ分布の変化について、いくばくか示唆を与えることができると考えられる。

北海道においては、シラカンバは低山帯を中心に、ダケカンバは低山帯～高山帯まで広く分布し、ともに典型的な陽樹とされている。山火事跡地や農耕放棄地など比較的大規模なディスターバンスを受けた開放地に、天然更新により、純林あるいは純林に近い一斉林を形成することが多い。また無立木ササ地を林分化する目的で、昭和40年代前半から行われているかき起こし作業跡地の中心的な更新種として、現在では広範に二次林を形成している。これらの林分は５～６齢級以下の若齢林で、多くの場合高密度な林分を形成しているにもかかわらず、保育作業は行われていず、また定量的な保育指針も求められていない。北海道林業は、天然林の択伐を中心として展開してきたが、資源内容は質的に変化し、減少しつつあり、今後はかき起こし跡地に成立するカンバ林も重要な

林業資源としての位置づけをもつものと期待され、これらの林分の保育指針を定めることは、林業上の重要課題のひとつであると考えられる。

本論の研究の動機と目標は以上のようであるが、以下まず基本的な研究手法とそれに関係のある理論および研究目的について述べてから、次章以降へと論を進める。

Ⅰ－1．林分保育に関する理論

1953年（Kira et al., 1953）に発表され始めた吉良龍夫を中心とする大阪市立大グループの高等植物の種内競争に関する研究シリーズは、注意深い実験手法と適切な理論構成により、その後の植物の個体間競争の研究に大きな影響を与えた。Firbank and Watkinson （1990）は、競争を”限りある資源の分割によって生じる個体間の相互作用であり、個体の生残率、成長、あるいは繁殖率の低下を招くもの”と定義し、吉良らの研究では、次の１）～３）の３つの重要な点が明らかにされたとしている。

１）高密度域では、生残個体の平均サイズが小さくなること（競争－密度効果、the competition-density effect, Kira et al., 1953; Shinozaki and Kira, 1956）。

２）高密度域では、個体の生残確率が低下すること（自己間引き、self-thinning, Yoda et al., 1963）。

３）高密度域では、個体群構造が変化すること（Koyama and Kira, 1956）。

このうち、競争－密度効果は、密度変化がない実験個体群について導かれたが、自己間引きによる密度変化が生じている同齢単純林においても、近似的に成り立つことが示され（安藤, 1962；蜂屋・安藤, 1962）、それ以後林分に適用されるようになった。

競争－密度効果や自己間引きは、数学的法則性が明らかにされ（Shinozaki and Kira, 1956; Yoda et al., 1963）、植物生態学理論に基づく定量的な林分密度管理手法の確立（安藤, 1968）を可能とした。これ以前の間伐を中心とする林分保育方法は、各地での長年の経験に基づき、一定の生産目標に沿って確立されている例もみられるが、一般性はなく、各地での木材需要状況によって様々な保育形式がとられてきた（坂口, 1961）。安藤による林分密度管理図（1968）の作成は、林分保育理論上画期的ともいえるものであった。

しかし林分密度管理図は、林分の平均個体材積あるいは林分蓄積と密度の関係を表すもので、吉良らの研究成果のうち、個体群構造の変化については、検討できない手法である。人工林のように、比較的サイズ分布の分散が小さいタイプの林分については、平均個体材積あるいは蓄積という情報でも有効であるが、天然林や多種が混生する林分については、サイズ分布に関する情報が不可欠なものと考えられる。サイズ分布の数学的な近似方法は、Hozumi（1968, 1970, 1971）やYamakura and Shinozaki（1983a, 1983b）によって検討されている。菊沢（1978）、Kikuzawa（1981）は、Hozumi（1968, 1971）の手法に基づき、広葉樹天然林とトドマツ人工林に関する収量－密度図を作成し、サイズ分布を含んだ林分成長モデルの可能性を示した。

それでは、次に本論に関係する林分保育に関する定量的な理論の概要と、定量的な林分保育指針を与えている密度管理図と収量－密度図の難点と考えられる点について検討する。これらの検討により、研究目的をより明確にできると考えられる。また密度管理理論の研究経過については、内藤（1992）によってまとめられている。

Ⅰ－1－1）競争－密度効果（The competition-density effect, the C-D effect）

これは、ある成長段階における植物個体群の平均個体重（w）と密度（N）との間に成り立つ法則性であり、最初はKira et al.（1953）により（Ⅰ・1）式のべき乗式の形で提唱された。

$$w = k_1 N^{-a_1} \qquad (Ⅰ・1)$$

k_1, a_1は成長段階で決まるパラメータである。個体群の収量（y）は$y = wN$であるから、（Ⅰ・1）式より

$$y = k_1 N^{-a_1+1} \qquad (Ⅰ・2)$$

この式は、収量-密度効果のべき乗式とよばれる。（Ⅰ・1）式は、密度が高くなると生残個体の平均個体重が、a_1で決まるべき乗関数に従って減少することを表している。a_1は競争指数とよばれ、0～1の値をとり、競争が激しくなるにつれ大きくなる。また$a_1 = 1$のとき、最終収量一定の法則（Hozumi et al., 1956）が成り立つ。ただしそれぞれの成長段階で個体間に競争がおこらない最大密度が存在し、（Ⅰ・1）式はこの密度より高い密度域で成立し、それ以下の低密度域では平均個体重は一定となる。つまりひじょうに広い密度域では、両対数グラフ上で、ある種の植物個体群の平均個体重－密度関係は、傾き0と傾き$-a_1$の２本の直線で表現される。これらの直線の交点は経験的に決定される。

Shinozaki and Kira（1956）は、植物個体群の平均個体重成長がロジスティック式で近似されることと最終収量一定則を仮定し、ある成長段階の平均個体重－密度関係として、（Ⅰ・3）式の競争－密度効果の逆数式と（Ⅰ・4）式の収量－密度効果の逆数式を導き、べき乗式の段階では、２本の直線で近似された関係を、１本のなめらかな曲線で説明することに成功した。

$$1/w = A_1 N + B_1 \qquad (Ⅰ・3)$$

$$1/y = A_1 + (B_1/N) \qquad (Ⅰ・4)$$

A_1, B_1は成長段階で決まるパラメータである。この２つのパラメータの生態学的な意味は、A_1は密度を無限大にしたときの成長段階毎の理論的最大収量の逆

数であり、B_1は成長段階毎の最大平均個体重の逆数である。植物個体群の成長は、普通一般ロジスティック式に従うと考えられ（Shinozaki and Kira, 1956）、この場合A_1, B_1は数学的には次のようである。

$$A_1 = e^{-\tau} \int (e^{\tau}/Y)\, d\tau \qquad (I \cdot 5)$$

$$B_1 = e^{-\tau}/w_0 \qquad (I \cdot 6)$$

$$\tau = \int \lambda\, dt \qquad (I \cdot 7)$$

w_0は初期個体重であり、τは生物学的時間で、平均個体の内的成長率（λ）の時間に関する積分値である。またYは成長段階毎の理論的最大収量である最終収量である。パラメータA_1, B_1を求めることによって、成長段階毎の平均個体重－密度関係を決定することができ、またA_1, B_1の時間トレンドを解析することで、平均個体重の成長曲線の基本的性質を検討できる（Shinozaki and Kira, 1956；穂積, 1973）。

（Ⅰ・4）式（あるいは（Ⅰ・3）式）では、漸近値をもつ収量－密度関係しか記述できないため、Bleasdale and Nelder（1960）、Bleasdale（1967）、Watkinson（1980）らによって、（Ⅰ・3）式の拡張が行われ、それらの式では、極大値をもつ放物線状の収量－密度関係が近似可能となっている。放物線的な収量－密度関係は、個体が繁殖ステージにある場合（Bleasdale and Nelder, 1960；Hutchings and Budd, 1981）や密度非依存的（density-independent）死亡が生じている場合（Watkinson, 1984）にみられるとされるが、密度非依存的死亡は通常林分密度管理の考察の対象とならない現象であるので、繁殖器官が個体重のうちの小さな割合しか占めない樹木のような植物の平均サイズ－密度関係は、（Ⅰ・3）式で十分に近似可能であると考えられる（Shibuya, 1994）。

先にも述べたように、競争－密度効果は、密度変化のない個体群の平均サイズ－密度関係を表す法則として求められたが、安藤（1962）、蜂屋・安藤（1962）によって、密度の減少が生じている同齢単純林の平均個体材積－密度関

係にも適用できることが、経験的に示された。これらの研究では、パラメータA_1, B_1は林齢や平均樹高あるいは上層樹高とべき乗式で近似できる関係であるとされた（ただしこの適用方法にはいくつかの仮定が必要なことが、内藤（1992）によって指摘されている）。樹木の場合、一般に地位によって個体および林分成長速度が異なるため、成長段階を表す指標としては、物理的な時間よりも、平均樹高や上層樹高を採用することが多い。樹高成長は、個体サイズや密度などの条件の影響を受けづらく（Lanner, 1985；Tanaka, 1988）、また間伐による影響も小さいため（Hamilton, 1981）、個体あるいは林分の成長段階の指標として用いられることが多い。パラメータを平均樹高あるいは上層樹高から推定し、Ｃ－Ｄ曲線を林分の平均個体材積－密度関係へ適用する方法は、安藤（1968）や相場（1975）、Drew and Flewelling（1977）によって採用され、一般的な方法として定着し、この方法と後述する最多密度線に基づいて、安藤（1968）により密度管理図が作成された。密度管理図では、只木・四手井（1962）によって示されたように、成長段階としての樹高階を2m毎に区切る方法がとられている。その後様々な樹種について、安藤と同じ方法で密度管理図が作成されている（例えば只木, 1969；真辺, 1973；安藤, 1982）。

Ｉ－１－２）自己間引き（Self-thinning）

新たな個体の定着がない高密度な植物個体群では、成長にともなって個体間競争に起因する（あるいは密度依存的, density-dependent）死亡が生じ、密度が減少する。この現象を自己間引きあるいは自然間引き（natural thinning）という。成長と密度変化は時間の関数であり、また成長と密度は、どちらが独立変数で、どちらが従属変数であるという関係は明白ではないが（Mohler et al., 1978）、相互関係がある。したがって箕輪（1982）、内藤（1983）やMc-Fadden and Oliver（1988）のように、自己間引きにともなって変化するある林

分の平均サイズー密度関係（以下平均サイズー密度トラジェクトリーとする）は、平均サイズー密度ー時間（林齢）の３直交軸空間上で検討するのが適切であろう。しかしKira et al.（1953）の研究以来、個体間競争に起因する様々な現象は、平均サイズ（あるいは収量）ー密度平面上で検討されることが多く（例えばYoda et al., 1963；White and Harper, 1970；White, 1981）、成長や密度が時間の関数としてモデル化されている場合にも、時間の項が消去された平均サイズー密度トラジェクトリーとして検討されることが多い（Hozumi, 1977, 1980；箕輪, 1982, 1983；内藤, 1984；林, 1985）。本論でも、自己間引きにともなうある林分の成長軌跡としては、時間の項を明かな形では含まない平均サイズー密度トラジェクトリーを対象とすることとする。

林分では平均サイズとして平均個体材積が用いられることが多いが、同齢単純林の平均サイズー密度トラジェクトリーには、連続的ではあるが、両対数グラフ上でｘ軸に対して凹型の曲線部分と傾きが負の直線部分から構成されると考えられている（只木・四手井, 1959；安藤, 1968；Drew and Flewelling, 1979；図示的には安藤, 1962；穂積, 1973；Westoby, 1984；Norberg, 1988）。ある初期密度で成長を始めた林分は、最初は個体間競争が激しくないので、あまり密度の減少を起こすことなく成長が行われ、平均サイズー密度トラジェクトリーは、両対数グラフ上を垂直方向へと移動する。成長が進み、自己間引きによる死亡が起こるようになると、トラジェクトリーは徐々に傾きが緩くなり、最終的にはある傾きの直線上を移動するようになる。この直線は、初期密度に関係なく、種によって固有な傾きと切片をもつ直線であり、ある平均サイズのときの密度には限界値が存在することを示すものである。植物個体群では、この直線の傾きがおよそ-3/2に近い値となることが多く、自己間引きの3/2乗則（Yoda et al., 1963）といわれ、次式で表される。

$$w = k_2 N^{-a_2} \qquad (k_2, a_2 > 0) \qquad (I \cdot 8)$$

世界的にはYoda et al.（1963）の論文によって知られているが、日本の研究者の間では、平均サイズと密度の間にこのような限界線が存在することは、それ以前より知られていたようで、吉良（編）（1957）では3/2乗則あるいは特性曲線、只木・四手井（1959）では自然間引線とよばれ、さらに只木・四手井（1962）と安藤（1962）ではfull-density curveという名称も使われている。

Yoda et al.（1963）は、-3/2という傾きを、樹木の幾何学的形が一定であるという簡単な仮定に基づいて説明している。またこの直線の重要な性質として、同齢単純群落の平均サイズ－密度関係の上限を示すものであることと、同じ種の個体群には共通であり、初期密度や土壌条件に関係なくすべての個体群が収束する線であることを指摘している。海外にはWhite and Harper（1970）によって紹介され、White（1980, 1981）、Westoby（1984）、Osawa and Sugita（1989）などによって積極的に支持された。また平均個体重や平均個体材積ではなく、平均個体葉面積（Westoby, 1977）や平均個体樹冠体積（Lonsdale and Watkinson, 1983）を用いた研究や草本から樹木までのさまざまな種間での平均個体重－密度関係（Gorham, 1979；Weller, 1989）を検討した例、さらにはMiyanishi et al.（1979）によるYoda et al.（1963）の幾何学モデルの拡張など、多様な研究を喚起している。Westoby and Howell（1986）は、草本を用いて個体群構造が自己間引きに与える影響について検討し、3/2乗則は1本の直線ではなく、ある幅をもったbandで表現した方がよいとしたが、このアイディアはその後支持されてはいない。Aikman and Watkinson（1980）は、非対称な個体間競争（asymmetric competition）を仮定したモデルで、Slatkin and Anderson（1984）は、樹木の形の幾何学的一定さを仮定し、それぞれ3/2乗則を再現している。Yoda et al.（1963）は、初期密度や土壌条件は3/2乗則に影響しない（Morris and Myerscough（1991）に反例が示されているが）としたが、被陰は直線の傾きを変化させることが示されている（Hiroi and Monsi, 1966；

Westoby and Howell, 1981 ; Lonsdale and Watkinson, 1982）。

Yoda et al.（1963）は、3/2乗則を表す線の傾きは、およそ-3/2に近い値であることが多いが、傾きや切片は種によって決まる定数であり、また彼らの幾何学的モデルによる説明は、荒っぽい近似である（a crude approximation）としている。他の日本人研究者もこの見解を支持していたようで、只木・四手井（1962）は、樹木については陽樹では傾きは-3/2に近いが、陰樹ではこれより小さい値が多いことと、切片も陰樹ほど大きい傾向があることを指摘し、只木（1963b）は様々な樹種の3/2乗則の線の傾きと切片を示している。しかしMohler et al.（1978）をはじめとして、欧米の研究者を中心として、この線の傾きが厳密に-3/2であるかどうか、またYoda et al.（1963）の幾何学的モデルが、厳密な意味で3/2乗則を説明できるかどうかという問題提起がなされた。Weller（1987a）は、文献から得た実際の植物個体群のデータ75個と林分収穫表のデータ351個を用いて、ＰＣＡ（principal components analysis）によって間引き則について再検討し、3/2乗則の傾きと切片は変異が大きく、植物の生活形で異なり、樹木では耐陰性によっても異なるという結果を示した。3/2乗則の傾きが-3/2と（有意に）異なることは、Mohler et al.（1978）がPrunus pensylvanicaとAbies balsameaについて、West and Borough（1983）がPinus radiataで、Verwijst（1989）がBetula pubescensで示している。またZeide（1987）は、平均サイズー密度トラジェクトリーには、直線的な部分はほとんど存在しないとしている。さらにWhite（1981）以後、-3/2という傾きの説明には、樹木のアロメトリー（相対成長関係）モデルが用いられることが多く、Whiteは3/2乗則はアロメトリーモデルで説明できるとしたが、Losdale and Watkinson（1983）、Firbank and Watkinson（1985）、Weller（1987b）、Osawa and Allen（1993）は、個体サイズあるいは平均サイズ間のアロメトリーを用いた解析の結果、-3/2とは異なる傾きを示している。Norberg（1988）は、樹木のelas-

tic similarity modelを提唱し、間引き線の傾きが-2から-1.33までの範囲をとりうることを予測したが、elastic similarityは厳密には成り立たないことが示された（Osawa, 1992）。 Lonsdale（1990）は、Weller（1987a,b）のデータを再検討し、間引き線の傾きが一般に-3/2であることは支持できないが、3/2乗則を否定するにはさらに検討が必要であると結論している。

このように、自己間引きの3/2乗則は、1980年代前半までは生態学における重要な法則性として評価された（Westoby, 1984）が、それ以後「法則」としての位置づけに疑問が投げかけられ、3/2乗則に対する解釈がやや混乱しているといえる。しかし植物の同齢単純個体群の平均サイズ－密度関係には、ある限界が存在することには疑問が示されたことはなく、またYoda et al.（1963）をはじめとする日本の研究者が認めていたように、この限界を示す線は、種によって決まる線であるという原点に立ち戻れば、Weller（1987a）らの指摘と何等矛盾することはない。未解決なまま残された問題は、3/2乗則はいまだに経験則であり、これを示す直線の傾きと切片が決定されるメカニズムが、理論的に明確に示されていないことであろう。

本論では、log（平均サイズ）－log（密度）平面上で3/2乗則を表す直線を、林学で用いられることが多い最多密度線と呼ぶこととする。この線は、ある平均サイズと密度の関係に存在する上限を表すものであり、種によって決定されるとものと定義する。またYoda et al.（1963）の見解にしたがい、同種の個体群は、同じ最多密度線に収束すると考えることとする。

次に平均サイズ－密度トラジェクトリーが最多密度線に到達するまでの間引き過程についてであるが、当然ながら、このトラジェクトリーの曲線部と最多密度線は連続であるから、間引き過程を統一的に記述できるトラジェクトリーモデルが適当と考えられる。このような統一的なモデルで、実際の林分データにあてはめを行っている例として、Hozumi（1977, 1980）、箕輪（1984）、内

藤（1984）、Smith and Hann（1984, 1986）、林（1985）があげられる。これに対して、最多密度線に達するまでの過程を近似するモデルとして、只木モデル（只木・四手井, 1959）がある。只木モデルは、のちにVI型のC－D曲線（Shinozaki et al., 1961）があてはめられており（只木, 1963b）、応用しやすい実用的なモデルであり、密度管理図（安藤, 1968）でも使用されている。個体間競争による死亡は、各成長段階のある込み合い方以上の高密度域で生じるという仮定をおくと、只木モデルは、C－D曲線を適当に移動させるだけで、様々な初期密度の個体群が最多密度線に達するまでの間引き経路をおよそ近似できる。これに対し、最多密度に達するまでの過程と最多密度線上での間引きを統一的に記述できるモデルは、ある仮定に基づいて導かれたモデルであり、理論的には、まったくの経験的モデルである只木モデルより優れていると考えられる（ただし内藤モデル（1984）は、最多密度線上での間引きは記述できない）。しかしパラメータ数が多く複雑である（箕輪, 1984；内藤, 1984；Smith and Hann, 1984, 1986）ことや、初期密度が含まれていない（内藤, 1984）こと、初期密度以外に先に求めるべき条件がある（Hozumi, 1977, 1980；箕輪, 1984；林, 1985）ことなどのため、実用上の簡便さは、只木モデルに比べて劣る。

只木モデルは、実用的には優れているが、ふたつの大きな欠点を指摘することができる。ひとつは、只木モデルは最多密度線に達するまでの過程しか表すことができず、最多密度線に達したのちは、個体群は、このモデルで与えられる曲線から最多密度線へとトラジェクトリーを乗り換えると仮定されていることである。もうひとつは、穂積（1973）によって指摘されているが、只木モデルは、自己間引きの初期過程にはよく適合するが、自己間引きが進んだ後期過程については、平均サイズを過小評価する傾向があることである。これらは、ともにモデルの間引き線がC－D曲線で与えられることから生じているもので

あり、つまり只木モデルでは、自己間引きによって密度減少が進んだ段階の平均サイズー密度トラジェクトリーは、両対数グラフ上で傾き-1の直線へと移行してしまう。これは自己間引きの3/2乗則で与えられる直線の傾きと異なっており、このため自己間引き後期段階では、只木モデルは実際のトラジェクトリーから逸脱してしまう。

同齢単純林の保育管理を考える上で、平均サイズー密度トラジェクトリーは重要な要素である。本論では、このトラジェクトリーを用いて林分の成長経過を表そうと考えているが、モデルとしては、次の条件をできるだけ満たすものが望ましいと考えられる。

①最多密度線に達するまでの過程と最多密度線上における間引き過程とを、統一的に表現できること。

②①の条件と同じであるが、密度減少が十分に進んだ段階では、最多密度線を表現できるモデルであること。

③様々な初期密度から出発し、種によって異なる最多密度線へと収束する変異に富んだ色々なトラジェクトリーを的確に表現できること。

④できるだけシンプルであり、実用的であること。またパラメータは、生物学的に明確な意味をもつものであり、パラメータの推定が困難ではないこと。

これらの条件にしたがい、後述するように、平均サイズー密度トラジェクトリーについて検討を行う。

平均サイズー密度トラジェクトリーについてのもうひとつの重要な性質として、個体群の成長がすすむと、収量が種としての最大収量（maximum yield）あるいは環境収容力（carrying capacity）に達し、（Ⅰ・8）式のべき乗項a_2が1へと変化することがあげられる（Hutchings and Budd, 1981 ; Westoby, 1984）。実際の観察データとしては、草本群落では、Watkinson（1984）やWestoby and Howell（1986）によって示され、樹木については、White and Harper（1970）

によって引用されているBradley et al.（1966）の収穫表の例があげられる。また既述のように、被陰が最多密度線の傾きを変化させると考えられている（Hiroi and Monsi, 1966）が、被陰によって傾きは-1へと変化するのであって、傾きがおよそ-1.5の部分と-1の部分を一緒に考察しているので、被陰によって間引き線の傾きが変化するようにみえるという指摘もある（Hutchings and Budd, 1981；Lonsdale and Watkinson, 1982；Lonsdale, 1990）。

この最大収量に達した後の間引き過程は、3/2乗則で考えられている過程とは異なり、収量の負の成長（個体群が崩壊している）を考えない場合、密度減少は生じるが、収量成長速度は0である。したがって数式上は、最終収量一定の状態（Hozumi et al., 1956）と同じである。Westoby（1984）は、種の特性と環境収容力の組み合わせによって、様々な最大収量が生じるというシェマを示しているが、種にとっての最大収量は通常経験的にしか求められないであろう。しかしHozumi（1977）が指摘しているように、3/2乗則は、密度→0としたとき平均サイズあるいは収量→∞となる性質をもっており、植物の全生活期間にわたって3/2乗則が成り立つと考えるのは、適当ではない。このため、林分の保育を検討する場合も最大収量は重要な指標であるといえるが、これまではあまり注意は払われていなかったといえる（安藤, 1968；Kikuzawa, 1981）。

Ｉ－１－３）個体群構造

生物個体群には、齢、サイズ、空間的、遺伝的構造があるが（原, 1986）、本論でいう個体群構造は、サイズ構造である。サイズ構造を扱う研究は大きく２通りの方法に分けられる（Hara, 1988）。ひとつはＣ－Ｄ効果や3/2乗則のように、平均サイズを扱う研究で、他方は個体サイズを直接に扱う研究である。本論では、サイズ構造とは個体サイズに基づく諸特徴を示すものとする。

サイズ構造が植物個体群の重要な属性であることを指摘し、密度や成長にと

もなうサイズ構造の変化について検討した例としては、Koyama and Kira（1956）の古典的な研究が有名である。この研究において、成長にともない個体重の分布がＬ字型（あるいは対数正規型）化することと、Ｌ字型化は高密度なほど早期に出現することが明らかにされた。また彼らは、個体成長が指数関数的であることを仮定した簡単なシミュレーション・モデルでＬ字型分布を再現し、Ｌ字型分布が個体間相互作用の直接的な証拠ではないことを示唆している。個体重がＬ字型化することは、四手井・只木（1958）、只木・四手井（1959）、Obeid et al.（1967）、Ford（1975）など多くの研究で示され、一般的な現象として生態学の教科書的な文献でも紹介されている（Hutchings, 1986；Begon et al., 1990）。Mohler et al.（1978）やKohyama and Fujita（1981）は、樹木個体群の個体重分布が成長にともないＬ字型へと変化した後、再び緩尖な分布へ変化する傾向を示している。このように個体群のサイズ構造は、成長段階や密度、個体間競争などによって影響され、変化する形質であり、生態学においては個体群の重要な属性のひとつとみなされている。植物個体群のサイズ構造に影響を与える要因については、Benjamin and Hardwick（1986）によって総説がまとめられている。

林業上もサイズ構造は重要な情報であり、収量－密度図（菊沢, 1978, 1979）や間伐効果の解析（菊沢, 1981；阿部・菊沢, 1983）などの研究例がみられる。とくに収穫を考える場合、平均サイズや全収量といった情報だけでなく、ある利用径級以上の個体量の情報が不可欠である。また通常除間伐などの林分保育作業は、ある生産目標にそって個体の成長をコントロールすることを目的としているのであるから、保育作業前後のサイズ構造の変化は、保育効果を検討する場合の基本的な情報である。

しかし現在のところ、ある初期密度で成長を始めた個体群が、ある成長段階である密度に達したとき、どのようなサイズ構造を示すかということについて、

定量的に予測した研究は少ない。この予測のためには、同じ条件で成長している個体群が、どのような多様なサイズ構造を示すかということを把握する必要があるが、このことについて検討した研究は少なく、個体群収量とその標準偏差を示したWestoby and Howell（1986）やWhite and Harper（1970）が示した2反復区で個体重頻度分布形が異なる例、あるいは初期密度は異なるが、ある成長段階でほぼ同じ密度に達した個体群の直径分布形が異なる例（Knox and Peet, 1989）があげられる程度である。Koyama and Kira（1956）を始めとして、どちらかといえば、様々に条件づけられた同齢単純群落のサイズ構造に共通する傾向について検討されている場合が多い。

Yamakura and Shinozaki（1983b）、Yamakura（1983, 1984）は、密度変化にともなうサイズ構造の変化を、PearsonⅦ型分布を樹木の個体重分布にあてはめ、決定論的な予測を行っている。これらの研究は、個体群が成長していく過程でのサイズ構造の変化について、実証的かつ理論的に検討した数少ない例であるが、林分の平均サイズと密度の間に、3/2乗則（Yamakura and Shinozaki, 1983b）、自己間引きに関する只木モデル（Yamakura, 1983）、Ｃ－Ｄ効果則（Yamakura, 1984）が別々に仮定されていて、同齢単純林の成長過程でみられるこれらの平均サイズ－密度関係を統一的に表現できるモデルとはなっていない。

これに対し、Kikuzawa（1981）は、Hozumi（1971）によって導かれたベータ型分布密度関数を、トドマツ人工林の個体材積分布に適用し、さらに3/2乗則と自己間引きに関する只木モデルを仮定して、林分成長にともなう材積分布についての決定論モデル（収量－密度図）を構築した。しかしこのモデルでは、成長にともなう材積分布の形の変化はないと仮定されている。さらに初期密度毎に収量－密度図を作成しなければならないという性質をもっている。

また平均サイズ－密度関係についての法則性を仮定せず、サイズ構造を扱っ

た生態学的なモデルは数多くあり、Hara（1988）は、それらをspatialモデルとnon-spatialモデルに大別している。spatialモデルの例としては、個体間の距離を個体成長の要素としているWeiner（1984）、個体間の占有空間のオーバーラップを考えるGates（1982）、Cannell et al.（1984）やFirbank and Watkinson（1985）などがあり、non-spatialモデルとしては、Aikman and Watkinson（1980）、Westoby（1982）、Hara（1984a）などがあげられる。いずれも個体の成長に関するモデリングを行っていて、サイズ構造の変化のメカニズムについての示唆を多く含む研究であるが、成長予測に応用するのは難しいモデルである。林分のサイズ分布を含む応用的なモデルで、平均レベルの法則性に基づいていないものとして、システム収穫表（鄭，1994）と呼ばれる白石（1986）と阿部（1989，1991）によるモデリングがある。白石は平均胸高直径の成長曲線と胸高直径の分布形を別々に仮定し、直径分布の変化を予測し、阿部は個体の胸高直径成長曲線と林分内での成長曲線のパラメータのばらつきを仮定し、直径分布の変化について検討している。いずれもある初期状態を与えると、成長にともなう直径分布の変化を、様々な間伐体制の下で予測できる柔軟性に富んだモデルであるが、サイズ構造を、成長段階や込み合い方の関数として予測する構造とはなっていない。

以上のように、自己間引きが生じている場合、様々な初期密度をもつ林分のサイズ構造が成長にともないどのような変化を示すのかというトレンドの一般的な予測モデルは確立されていないといえる。このような予測を可能とするためには、次のような条件が必要であろう。

①サイズ構造を、成長段階と込み合い方の関数として表せること。このためには、各成長段階毎の平均サイズ－密度関係を明らかにすることが必要である。

②平均サイズレベルの法則性であるＣ－Ｄ効果則や3/2乗則と矛盾しないこと。また平均サイズ－密度トラジェクトリーが明かであり、成長にともなう密度変

化を表現できること。

③同じ初期密度、同じ環境条件で成長した林分でも同じサイズ構造を示すとは限らないが、もっともありそうなサイズ構造を予測できるモデルであること。

④林分の収穫や保育効果の解析に必要な要素である個体重あるいは個体材積分布、樹高分布、胸高直径分布を予測できること。

⑤除間伐などの保育効果をシミュレートできること。

この５つの条件で十分とはいえないであろうが、サイズ構造も含めた成長予測には必要な条件であろうと思われる。

Ｉ－１－４）密度管理図の難点

安藤（1968）による密度管理図は、成長段階毎、込み合い方毎の平均個体材積と密度の関係を与える優れた林分成長予測モデルであるが、いくつかの難点が指摘できると考えられる。

まずひとつは、種の最大収量（密度管理図の場合は最大蓄積）について考慮されていず、最多密度線にしたがって、収量が無限に成長するモデルであることである。菊沢（1978）の収量－密度図やHozumi（1977）による平均個体重－密度関係のモデルも、密度の減少が進んでも最多密度線からの逸脱は考慮されていないが、現実にはありえない。Westoby（1984）のシェマのように、立地条件によって最大収量が異なるとするのは、モデリングにおいてはやや煩雑さを招くであろうが、最大収量到達後は、平均サイズ－密度トラジェクトリーは最多密度線から離れ、傾き-1の線へと移行するので、この移行点は個体群成長の重要な属性のひとつであり、モデルの中へ組み込まれるべきであろう。

２点目は、ロジスティック理論（Shinozaki and Kira, 1956）の重要な仮定である最終収量一定の法則が無視されていることである。同齢単純群落では、時間が十分に経過したとき、収量は密度に無関係に一定となり、最終収量一定

の法則が成り立つことが認められている（Hozumi et al., 1956）。このとき（Ⅰ・3）式のパラメータA_1, B_1は、A_1＝const., B_1＝0となり（Shinozaki and Kira, 1961）、またこのことは、大豆を用いたC－D効果の解析データで、実際に示されている（Shinozaki and Kira, 1956）。定義により、一定の最終収量は（Ⅰ・5）式におけるYであるから、（Ⅰ・4）式を考え合わせると、

$$Y = 1 / A_1 \qquad (Ⅰ・9)$$

つまり最終収量一定の状態に達したときは、YはA_1の逆数となる。しかし密度管理図で行われているように、C－D効果の逆数式のパラメータA_1, B_1を上層高（DH）のべき乗式で近似すると、

$$A_1 = a_3 (DH)^{-b3} \qquad (Ⅰ・10)$$

$$B_1 = a_4 (DH)^{-b4} \qquad (Ⅰ・11)$$

であり、（Ⅰ・5, 6）式から

$$1 / Y = A_1 - B_1 (dA_1 / dB_1) \qquad (Ⅰ・12)$$

であるから、これらより

$$Y = \frac{1}{a_3 (1 - b_3 / b_4)} (DH)^{b_3} \qquad (Ⅰ・13)$$

となり、YはDHにともなって無限に成長することとなる。これは明らかに（Ⅰ・9）式と矛盾している。またパラメータA_1は、DH→∞となると、A_1→0となり（Ⅰ・9）、収量は無限大に発散する。

3点目は、最多密度線の競争比数（R_c）が一定であるということである（安藤, 1962）。これは、仮定として設けられているが、実際に検討はされてはいない。

4点目として、解析されたデータが収穫表からえられているということがあげられる。通常収穫表のデータには最大収量が現れることがないため、密度管理の基礎を確立するために用いるのは、適当かどうか疑問である。また吉良（編）（1957）や只木（1964）、White and Harper（1970）などによって認め

られているが、収穫表に示されている保育経路（平均個体材積－密度トラジェクトリー）は、最多密度線にほぼ平行である場合が多い。これがどういう理由によるものなのか検討された例はないと思うが、最多密度線がある一定の競争強度を示すという仮定に対する暗黙の根拠になっているのではないだろうか。

５点目としては、林分のサイズ構造を検討できないことである。これはモデルの基本的な仮定がサイズ構造を含まないものであるから、密度管理図の欠点とはいえないが、できるなら改善すべき点のひとつであろう。

さらに、平均サイズ－密度トラジェクトリーとして、只木モデルが仮定されていて、既述したように、只木モデルは自己間引きが進んだ段階については、適合性があまりよくないので、予測される平均個体材積と密度に誤差を生じる可能性が高い。

Ｉ－１－５）収量－密度図の難点

収量－密度図は、ミズナラを主とする天然生広葉樹林とトドマツ人工林（菊沢，1978；Kikuzawa，1981）、ウダイカンバ林（渋谷・菊沢，1988）、アカエゾマツ人工林（野堀ら，1990）などで作成されている。個体材積分布を、Hozumi et al.（1968）あるいはHozumi（1971）がＭＮＹ法で導いた分布密度関数で近似し、最多密度状態で推移する無間伐林分の成長にともなう材積分布をＹ－Ｎ曲線で表現したダイアグラムである。収量－密度図の特徴は、個体材積分布と胸高直径分布を知ることができることである。基本的には、サイズ構造は決定論的に決定される。

収量－密度図の最大の欠点は、初期密度と平均サイズ－密度トラジェクトリーモデルが明かな場合を除いて、あるＹ－Ｎ曲線が示す林分の成長段階がわからないことであろう。込み合い方については、林分緊密度α（stand compactness，Kikuzawa，1983）によって評価できるが、林分緊密度はサイズ構造によ

って込み合い方を評価する指数であり、密度管理図におけるR_c（競争比数）やR_y（収量比数）（安藤，1962）のように、成長段階毎に込み合い方を表現できるものとはなっていない。

また成長にともなうＹ－Ｎ曲線の移動は、林分成長量を要因として行われる点も難点のひとつであろう。林分成長量を要因とするのは、実際的な方法であるが、広い林齢の範囲にわたって林分成長量を把握することが必要となり、除間伐が成長量に与える影響についても知る必要がある。短期的な成長シミュレーションの場合は、成長量に関してそれほど多くの情報は必ずしも必要ではない（例えば成長量を一定と仮定するなど、菊沢，1979b）が、長期間を想定する場合、成長量の変化を表すモデルが必要となるであろう。

３点目として、収量－密度図において重要な役割を果たしているＢポイント線が、両対数グラフ上で、最多密度線に平行な直線として与えられていることがあげられる（菊沢，1979a）。これは密度管理図で、収量比数線が最多密度線と平行に与えられているのと類似しており、最多密度線が直線であることからの類推的な仮定として設けられている（菊沢，1979a）。しかしこの妥当性については、詳しくは検討されていない。

４点目として、個体材積分布を近似するＹ－Ｎ曲線の形がつねに一定とされていることがあげられるであろう。ミズナラを主とした広葉樹林とウダイカンバ林、アカエゾマツ人工林には、Hozumi et al.（1968）が導いた3/2乗分布が、トドマツ人工林には、Hozumi（1971）によるベータ型分布で形を一定と仮定した分布密度関数が適用されている。しかし自己間引きが盛んに起きていて、最多密度あるいはそれに近い状態で推移している思われる林分でも、サイズ分布形は成長にともなって変化することが示されていて（Mohler et al., 1978；Kohyama and Fujita, 1981）、Ｙ－Ｎ曲線の形が一定であるという仮定については検討の余地があるであろう。

５点目としては、トドマツ人工林についての収量－密度図（Kikuzawa, 1981）で、平均サイズ－密度トラジェクトリーとして只木モデルが採用されていて、既述のように、このモデルの性質から生じる問題点が指摘できる。また最大収量についての仮定がないことも、密度管理図における場合と同様に指摘できる。

Ｉ－２．研究目的

最初にも述べたが、本研究の目的は、シラカンバ林とダケカンバ林の定量的な林分保育指針を確立することである。その方法として、平均サイズ－密度関係とサイズ分布を、林分の成長段階と込み合い方によって予測するモデルを作成すること、およびそのモデルに様々な初期密度の林分の自己間引きトラジェクトリーを組み込み、成長にともなう変化を予測することをめざす。

そのために、まず林分の地上部器官量の推定方法の検討を行う。林分現存量には、根量も含めるべきであるが、サイズの大きな個体では、根系のサンプリングは困難なことと、林業的には地上部量が興味の対象であるから、地上部のみを扱うこととした。しかし根系における競争がより個体サイズを減少させる効果が大きいという例も示されており（Weiner, 1986）、現存量だけでなく、様々な解析で、できるだけ根系量も対象とすることが望ましい。

林分現存量を推定するには、大きく分けて２通りの方法がとられてきた。ひとつは、サンプリング個体と林分の胸高断面積比を用いる方法で、もう一方はアロメトリーを用いる方法である。推定の基礎データとなる個体のサンプリング方法が適当であれば、これらの方法による推定値には差はないとされる（只木, 1965）。本研究では、野外で測定できる個体のサイズと器官量間のアロメトリーを用いて、シラカンバ、ダケカンバで別々に推定式を求め、推定を行うこととした。またその結果から、調査林分の現存量あるいは蓄積と密度の関係

を求め、種毎の最大収量あるいは最大蓄積について検討する。

地上部器官量の推定の次に、成長段階毎の平均サイズ－密度関係を検討する。これは、密度管理図における場合と同様、林分保育を考えるときの基礎となるものである。平均サイズ－密度関係は、Shinozaki and Kira（1956）の植物成長のロジスティック理論に基づく解析を行い、林分の成長にともなうC－D効果式のトレンドについて検討する。その際、密度管理図にみられる難点としてあげたパラメータA_1, B_1のトレンドについて、特に注意して解析を行い、安藤（1962）や蜂屋・安藤（1962）のパラメータ推定方法の妥当性を検証する。平均サイズとしては、まず平均個体重を取り上げる。後述するように、野外調査で得られた林分データは、若齢な林分のデータも含むので、樹冠部分を除いた幹量だけで解析を行うとバイアスを生じる可能性があると考えられるためである。その後平均個体材積－密度関係について検討する。

平均個体材積－密度関係が確立できたら、サイズ分布のモデリングを行う。林業的にもっとも重要なのは幹量であるから、モデリングでは個体材積を用いる。最初に、個体材積分布を近似する方法について検討し、次いで、林分の成長と込み合い方に対する材積分布のトレンドを解析する。この部分が、サイズ分布予測モデルの基本的な部分である。自己間引きにともなうサイズ分布の変化を予測するためには、モデルへ、平均個体材積－密度トラジェクトリーを組み込む必要があるが、只木モデルを変形した新しいトラジェクトリーモデルを提唱し、その妥当性とモデルへの組み込みについて検討する。以上までで、サイズ分布を含む林分成長予測モデルの基本デザインを明らかにできるが、実際の林分の材積分布へのモデルの適合性と、ある初期密度で成長を始める場合に予測される材積分布の歪み方（skewness）や不均一性（size inequality）の変化について検討し、過去生態学分野を中心として明らかにされてきたサイズ分布と密度、成長段階との関係についての比較を行い、モデルの妥当性について

検討する。そして必要と考えられる修正を行う。

次に、材積分布から樹高分布と胸高直径分布を推定する方法を検討する。このためには、後述するように、ある林分における樹高と胸高直径のアロメトリーを求めることが必要であり、まず調査林分の樹高－胸高直径関係を適当なアロメトリーモデルで近似を行う。そしてアロメトリーを記述するパラメータの林分成長や込み合い方に対するトレンドを検討し、標準的な樹高－胸高直径関係を求める。この関係から、ある初期密度で成長を始め、自己間引きを起こしている林分の樹高分布、胸高直径分布を推定する。また推定された樹高から、林分上層高を算出し、樹高－胸高直径関係の妥当性を検証する。求められた上層高が不適当である場合、もっとも適当な樹高－胸高直径関係を与えるアロメトリーモデルのパラメータ値について検討し、樹高分布、胸高直径分布を求める。

以上のモデルは、林分の成長段階について求められるが、地位指数曲線を定めることによって、成長段階を時間（林齢）に変換し、時間による表現を試みる。これにより、実際の保育スケジュールや収穫スケジュールを、時間を単位として考えることができる。また平均サイズ－密度トラジェクトリーを、時間を単位とした生残曲線に変換することができ、ある初期密度で成長を始める個体群のポピュレーションダイナミクスを予測できる。

最後に、いくつかの仮定を設けて、間伐シミュレーションを行う。間伐率や間伐回数を変えたシミュレーションを設定し、間伐量、主伐量、および主伐時のサイズ分布について検討し、間伐効果について考察する。

モデリングは、すべてシラカンバ、ダケカンバで種別に行う。各種の推定式や近似式のパラメータ値などで、種間に差があるだろうが、モデルのデザインが正しければ、同じデザインで、両方の種のモデリングができ、同じような傾向が得られるはずである。。様々な面での種による違いも重要な検討事項と思

うが、まず本研究のモデルが両種に共通に適用できることを確かめることが主な検討事項となろう。

またⅠ－1で指摘した林分へのC－D効果則の適用方法、平均サイズ－密度トラジェクトリーモデルとサイズ構造予測の要件、および密度管理図、収量－密度図にみられる難点については、本研究のモデリングを進める上での指針であり、モデリングの中で十分に検討し、改善をめざす事項である。

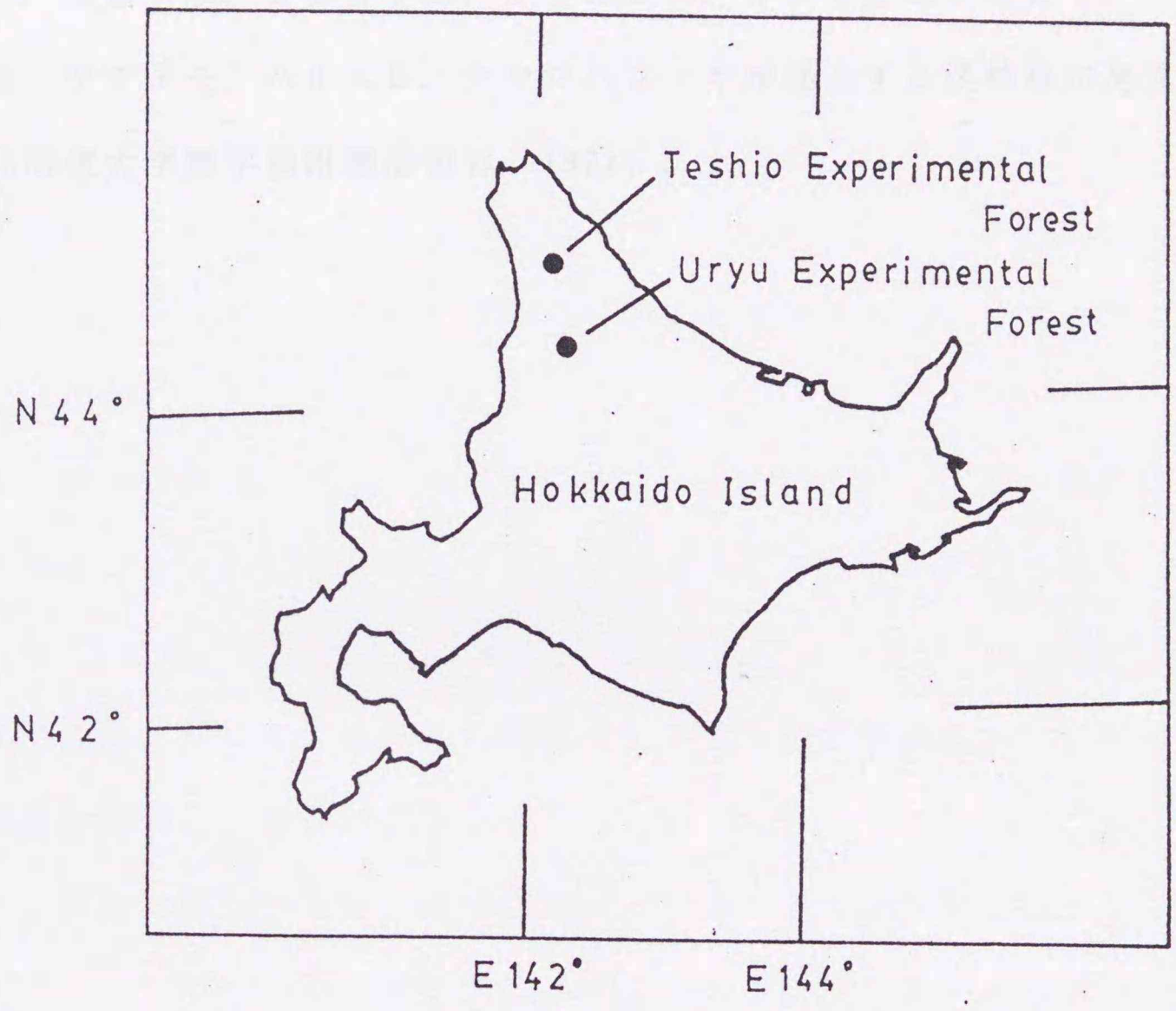
Ⅱ．調査地

Ⅰ－２に述べた目的のため、シラカンバとダケカンバを対象として、毎木調査と地上部器官量推定のための野外調査を行った。林分の毎木調査は、北海道大学天塩地方演習林と雨龍地方演習林で、地上部器官量推定のための調査は、雨龍地方演習林で行った。調査方法については、各論で述べることとし、ここでは両演習林の概要について説明する。

天塩地方演習林は、およそ北緯45°、東経142°に位置し（図－１）、植物地理学上は、冷温帯の最北部（吉良，1949）あるいは汎針広混交林帯（館脇，1955～1957）に属する。面積は22,577haで、天塩川の支流である問寒別川の流域全体をとりかこんでいる。年平均気温は5.7℃、年較差70℃、年降水量は約1,000mmである。積雪深は、平地で1.2m、山間部では2m以上である。地質は、問寒別川を境に東西で異なり、東側は白亜紀層と蛇紋岩地帯、西側は泥岩、砂岩を主とする新第三紀の堆積岩地帯となっている。

植生は、気象条件とともに地質の影響も強く受け、堆積岩地帯では針広混交林が、蛇紋岩地帯にはアカエゾマツ林が成立している。おもな樹種としては、エゾマツ、トドマツ、ミズナラ、シナノキ、カンバ類があげられる。また5,200haにおよぶ山火事跡地があり、大面積のササ地となっている箇所もみられる（北海道大学農学部附属演習林，1992）。

雨龍地方演習林は、およそ北緯44°、東経142°にあり（図－１）、冷温帯最北部あるいは汎針広混交林帯に位置づけられる。面積は24,836haで、雨龍川源流部のなだらかな丘陵地帯に広がる。年平均気温3.0℃で、年較差は75℃に達し、寒暖差が大きい。年降水量は約1,540mmで、その大部分は降雪によるもので、最大積雪深は、平地でも2.8mに達することがあるほどの多雪地である。地質は概して新第三紀の安山岩類から形成されるが、演習林南部では、蛇紋岩や変成岩



図－1．天塩および雨龍地方演習林の位置

Fig. 1. Locations of the Teshio and Uryu Experimental Forests of Hokkaido University

も分布する。

演習林の大部分は針広混交林で覆われているが、南部の蛇紋岩地帯にアカエゾマツの純林が成立している。混交林のおもな構成樹種は、トドマツ、アカエゾマツ、ミズナラ、ダケカンバ、シラカンバ、イタヤカエデなどで、一部沢沿いには、ヤチダモ、ハルニレ、ケヤマハンノキが優占する渓畔林が発達している（北海道大学農学部附属演習林，1992）。

Ⅲ．地上部器官量および林分現存量，蓄積の推定

Ⅲ－１．はじめに

樹木個体の器官量や林分現存量は、森林群落の生産力や物質循環を明らかにするため、様々なタイプの林分について検討されてきた（例えばKira and Shidei, 1967；Whittaker et al., 1974；只木, 1976；Sprugel, 1984）。日本においての森林の生産力についての最初の本格的な報告例としては、四大学合同調査班（1960）があげられるだろう。

樹木の地上部器官のうち、幹重や幹材積は、胸高直径と樹高を変数として精度よく推定でき、生活形が同じであれば樹種による差は小さい（Kira and Shidei, 1967；大畠, 1991）ことが明らかにされている。またある程度大きな個体では、地上部重量に占める幹重の割合が大きく、地上部重量についても胸高直径と樹高を変数として推定できる。

一方樹冠部を形成する枝と葉の重量は、幹重や胸高直径を変数として推定されることが多いが、一般に推定精度が低く、同じ樹種においても林分分離が生じる（菅ら, 1965；Tadaki, 1966；斉藤・四手井, 1973）。このため、樹木のいろいろなサイズやいくつかのサイズを組み合わせたものが、樹冠部量の推定に用いられてきた。例えばAttiwill（1962, 1966）は葉重と枝直径の関係を検討し、Loomis et al.（1966）、Ek（1979）、Hepp and Brister（1982）は、胸高直径、樹高、樹冠長やこれらを組み合わせたものを変数として推定を行っている。またGrier and Waring（1974）とSnell and Brown（1978）は、ある高さにおける辺材面積が、胸高直径などよりも、精度の高い樹冠部量の推定値を与えるとしている。しかし樹冠部量の推定方法として、経験的にも理論的にも、もっとも確立された方法としては、Shinozaki et al.（1964a, 1964b）のパイ

プモデルがあげられる。パイプモデルでは、樹冠部量推定の独立変数として生枝下直径を用い、この方法だと、推定精度が高いだけでなく、林分分離も生じない。しかし生枝下直径は測定が困難で、とくに枯れ上がりのすすんだ個体では正確な測定は不可能である。そこで、樹冠部量と生枝下直径の関係が密接なものであるなら、Loomis et al.（1966）やMadgewick and Kreh（1980）が行っているように、容易に測定でき、生枝下直径に関連が強いと思われる樹木のサイズを組み合わせて、樹冠部量を推定する方法が考えられる。この方法が可能ならば、一度個体のサンプリングを行い、推定式を求めれば、それ以上サンプリング調査を行う必要はなく、現存量推定の仕事量を大幅に節約できると考えられる。

本章では、林分現存量や蓄積を求めるため、天然生のシラカンバとダケカンバの地上部器官量の推定式について検討した。具体的な方法としては、個体サンプリングを行い、地上部の各器官量を求め、容易に測定できるサイズを用いて、それらとの相対成長関係について検討した。

Ⅲ－2．調査方法

個体のサンプリングは、雨龍地方演習林（図－1）で行った。サンプル個体数は、シラカンバ30個体、ダケカンバ45個体である。シラカンバでは、30個体のうち26個体で円盤を採取し樹幹解析を行い、22個体について樹冠部分の器官量を測定した。ダケカンバでは、サイズの小さい15個体については、樹幹解析はせず幹重だけを求めたため、幹材積は30個体でのみ測定した。樹冠部器官量は全個体で測定した。サンプル個体の概略は、表－1に示す。

サンプル個体は、伐倒し、胸高直径、樹高、生枝下高および生枝下直径を測定した後、樹幹解析に用いる円盤を、個体の大きさに応じて0.5～2m毎に採取し

表－1．サンプル個体のサイズ

Table 1. Dimensions of sampled trees

a) Betula platyphylla var. japonica

Dimension	Min.	Max.
D (cm)	0.1	25.9
H (m)	1.3	20.8
H_b (m)	0.4	12.6
W_b (kg)	0.003	71.122
W_f (kg)	0.008	9.395

b) Betula ermanii

Dimension	Min.	Max.
D (cm)	0.1	24.5
H (m)	1.4	17.4
H_b (m)	0.4	8.6
W_b (kg)	0.002	82.034
W_f (kg)	0.0004	7.050

Abbreviations: D: diameter at breast height, H: total height, H_b: height of live crown base, W_b: branch dry weight, W_f: foliage dry weight.

た。樹冠部分は、枝と葉に分け野外で生重を測定してから、各器官少量のサンプルを採取し、実験室で乾燥させ、（乾燥重／生重）比により乾燥重量を求めた。一部のサイズの小さな個体については、樹冠部分すべてを持ち帰り、枝と葉各々の乾燥重量を決定した。またシラカンバの相対成長関係を求める際には、小見山ら（1992）の調査したシラカンバ5個体のデータを含めた。小見山らのデータも含め、サンプル個体のサイズは、シラカンバの胸高直径が0.1～25.9cm、樹高が1.3～20.8m、ダケカンバは胸高直径0.1～24.5cm、樹高1.4～17.4mであった（表－１）。推定式を求めた器官は、幹材積、樹皮重、枝重、葉重である。

なお対数は、常用対数を用いた。

Ⅲ－３．結　果

Ⅲ－３－１）幹量の推定

幹材積（V_s）は、従来からよく用いられ、また推定精度もよい胸高直径（D）と樹高（H）を独立変数とした相対成長関係（Kira and Shidei, 1967）を求めた。結果は図－２に示した。求められた推定式は、

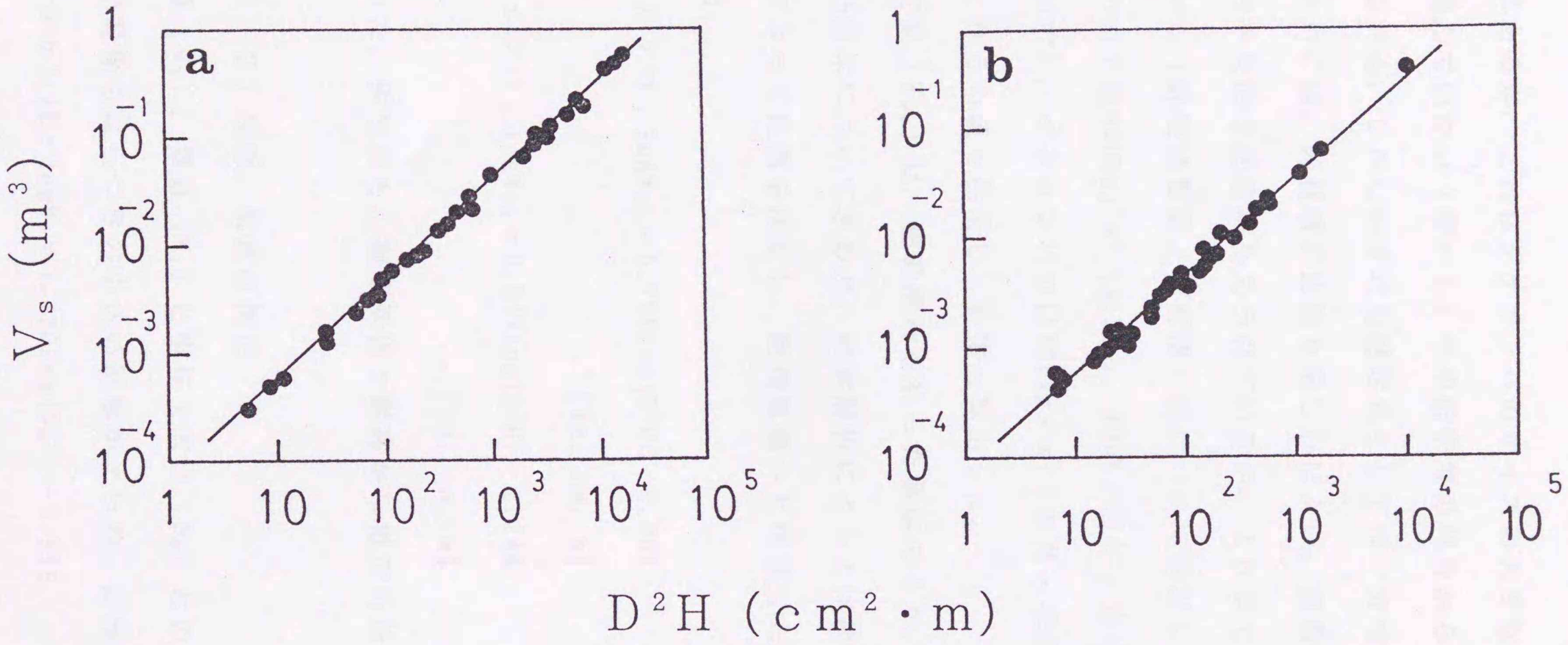
シラカンバ：$\log V_s = 0.932 \log(D^2H) - 4.215$　　($r^2 = 0.998$, $n = 35$)

[m^3, cm, m]　　（Ⅲ・１）

ダケカンバ：$\log V_s = 0.888 \log(D^2H) - 4.106$　　($r^2 = 0.987$, $n = 35$)

[m^3, cm, m]　　（Ⅲ・２）

いずれもばらつきは小さく、精度よく推定可能と考えられる。また四大学合同調査班（1960）によって指摘されている小径木の逸脱傾向は顕著には認められなかった。シラカンバの推定式の相対成長係数と切片は、小見山ら（1992）が林齢約100年生の落葉広葉樹林で求めた値とほぼ同じであり、大畠（1991）に比べるとやや小さい。ダケカンバの場合は、両研究よりも相対成長係数が小さい



図－２．個体材積（V_s）と胸高直径，樹高（D^2H）との相対成長関係

Fig. 2. Allometry between stem voulume (V_s) and the combination of diameter at breast height and height (D^2H)
a: Betula platyphylla var. japonica, b: Betula ermanii.
Regression line: For B. p., $\log V_s = 0.932 \log(D^2H) - 4.215$ ($r^2 = 0.998$),
for B. e., $\log V_s = 0.888 \log(D^2H) - 4.106$ ($r^2 = 0.987$).
B. p. is Betula platyphylla var. japonica, and B. e. is Betula ermanii.

傾向にあるが、これはダケカンバのサイズの大きなサンプル個体が、枯れ上がりの進んでいない（表－１）やや低密度の林分から採取された影響もあるかと考えられる。しかしいずれも推定式としては十分なものと思われる。幹重を求めるためには、幹材積に比重を乗じればよい。貴島ら（1962）により、様々な樹種の平均的な比重が与えられているが、これまでに発表されたカンバ林の調査例から（幹乾燥重量／幹材積）比について検討し、平均値として、シラカンバについては480kg／m^3（加藤ら，1965；吉村・古本，1973；高橋ら，1974；外館，1977）、ダケカンバでは590kg／m^3（赤井・浅田，1964）がえられ、本研究ではこれらの値を採用し、幹重を算出した。

樹皮重（W_{ba}）は、樹幹解析を行った個体のうち、シラカンバ10個体とダケカンバ15個体について求めた。樹幹解析によって体積を算出した後、少量のサンプルによって比重を決定し、乾燥重量へと換算した。結果は図－３に示す。推定式は、

シラカンバ：$\log W_{ba} = 0.7591 \log(D^2H) - 2.003$　　($r^2 = 0.984$, $n = 10$)

[kg, cm, m]　　(Ⅲ・３)

ダケカンバ：$\log W_{ba} = 0.8771 \log(D^2H) - 2.248$　　($r^2 = 0.975$, $n = 15$)

[kg, cm, m]　　(Ⅲ・４)

であった。樹皮重も、胸高直径と樹高から推定可能と考えられる。

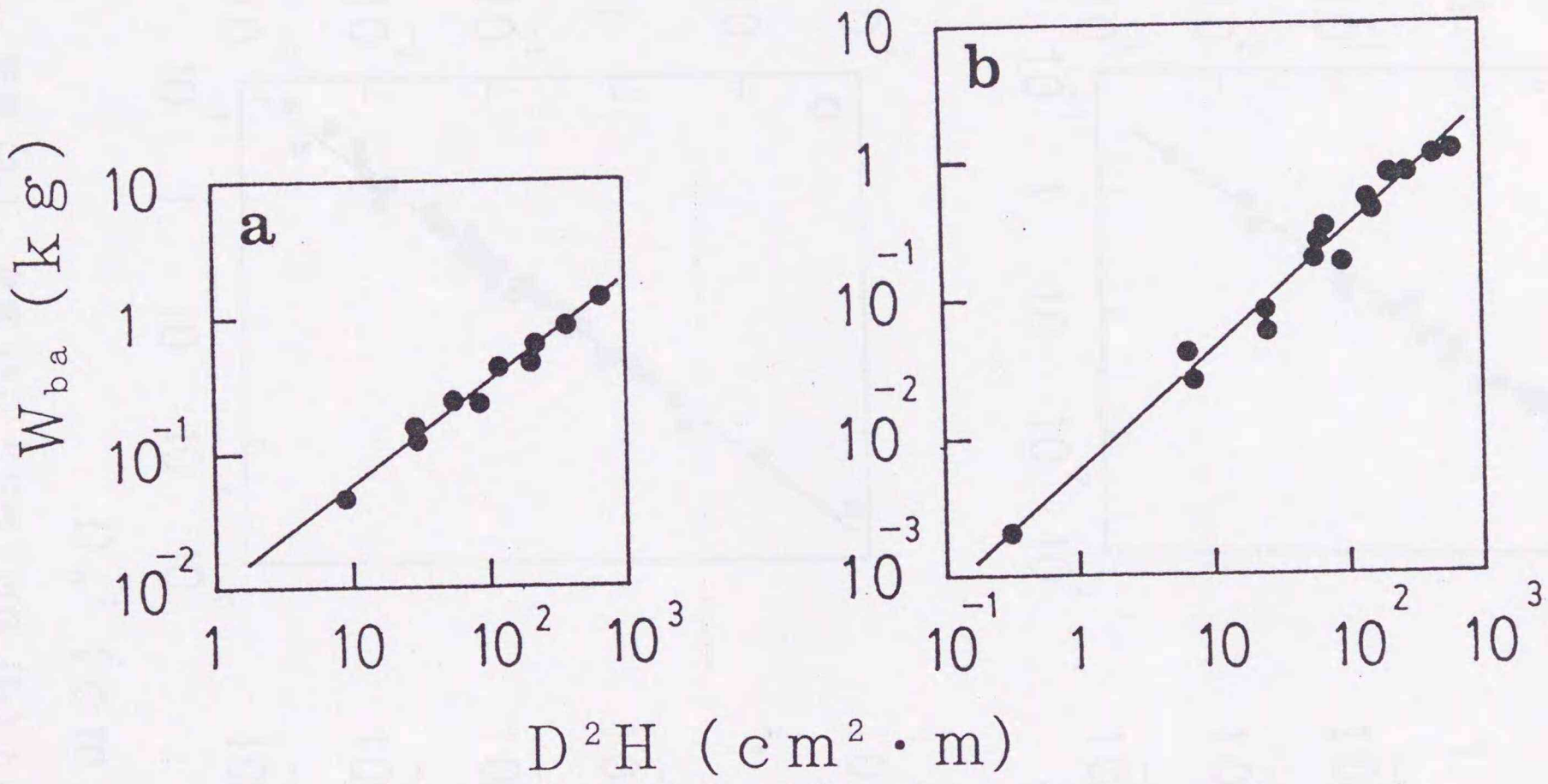
Ⅲ－３－２）枝重、葉重の推定

枝重（W_b）、葉重（W_f）と生枝下直径（D_b）との関係を図－４に示した。これらの関係もばらつきの小さい回帰がえられ、回帰式は以下の通りである。

シラカンバ：$\log W_b = 1.426 \log(D_b^2) - 1.998$　　($r^2 = 0.990$, $n = 27$)

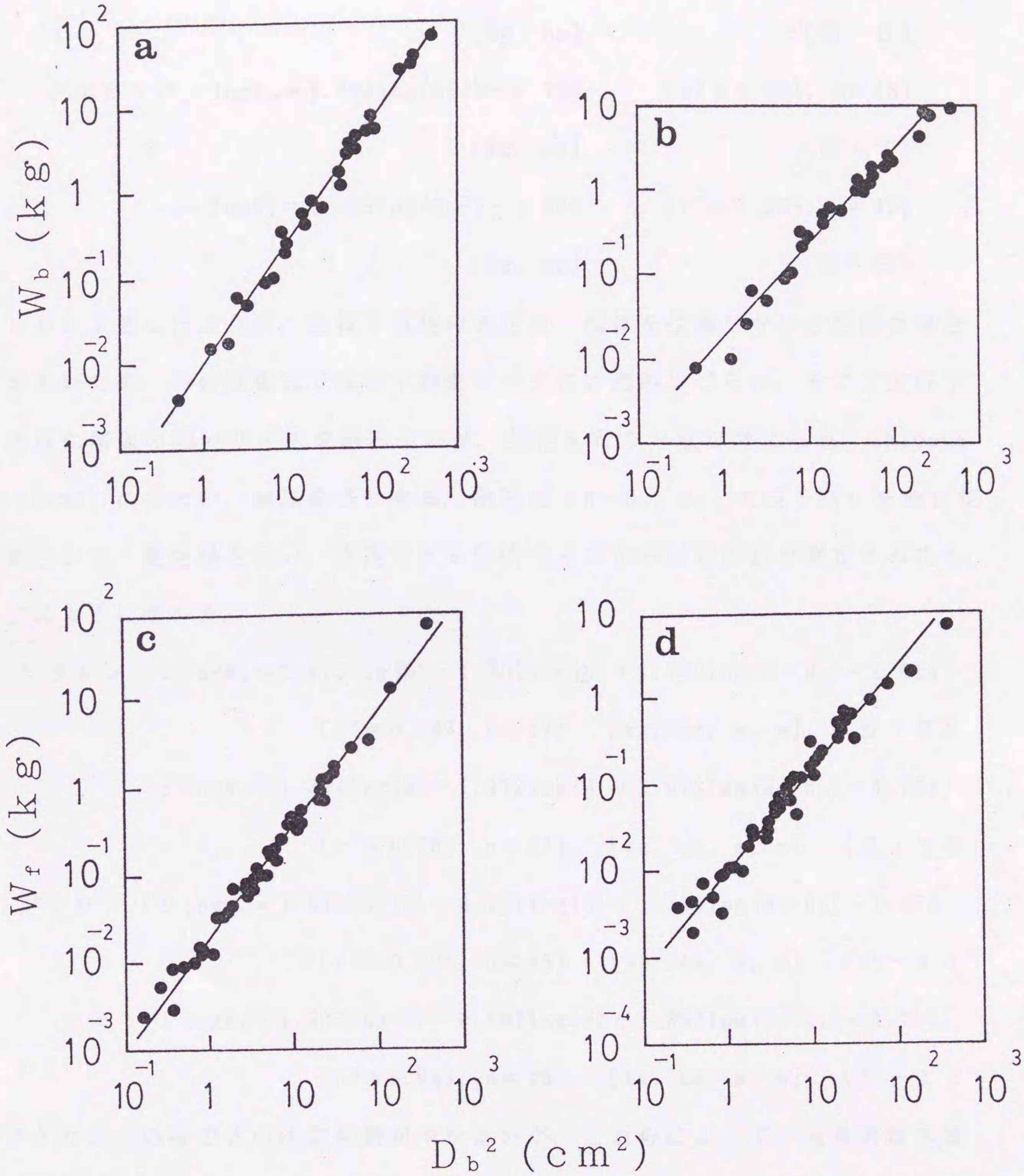
[kg, cm]　　(Ⅲ・５)

：$\log W_f = 1.076 \log(D_b^2) - 1.756$　　($r^2 = 0.975$, $n = 27$)



図－３．樹皮重（W_{ba}）と胸高直径，樹高（D^2H）との相対成長関係

Fig. 3. Allometry between bark mass (W_{ba}) and the combination of diameter at breast height and height (D^2H)
a: Betula platyphylla var. japonica, b: Betula ermanii.
Regression line: For B. p., $\log W_{ba}=0.759\log(D^2H)-2.003$ ($r^2=0.984$),
for B. e., $\log W_{ba}=0.877\log(D^2H)-2.248$ ($r^2=0.975$).



図－４．枝重（W_b），葉重（W_f）と生枝下直径（D_b）との関係

Fig. 4. Allometries between branch mass (W_b), foliage mass (W_f) and diameter at live crown base (D_b)
a: W_b-D_b relation of B. p., b: W_b-D_b relation of B. e., c: W_f-D_b relation of B. p., d: W_f-D_b relation of B. e..

[kg, cm]　　（Ⅲ・6）

ダケカンバ：$\log W_b = 1.304 \log(D_b^2) - 1.720$　　（$r^2 = 0.984$, $n = 45$）

[kg, cm]　　（Ⅲ・7）

：$\log W_f = 1.185 \log(D_b^2) - 1.986$　　（$r^2 = 0.963$, $n = 45$）

[kg, cm]　　（Ⅲ・8）

しかし上述したように、生枝下直径の測定は、個体を伐倒しないと困難な場合が多いため、この関係式では毎木調査データには適用しづらい。そこで生枝下直径に関連の強いサイズを組み合わせ、推定を行う方法が考えられ、Shibuya（1992）にならい、胸高直径と樹高、樹冠長（$H - H_b$, H_b：生枝下高）を独立変数として、重回帰を行い、測定できる個体サイズから樹冠部量を推定する式を、次のように求めた。

シラカンバ：$\log W_b = 2.473 \log(D) - 1.301 \log(H) + 1.709 \log(H - H_b) - 1.914$

（$r^2 = 0.987$, $n = 27$）　[kg, cm, m, m]　（Ⅲ・9）

：$\log W_f = 1.384 \log(D) - 1.072 \log(H) + 2.013 \log(H - H_b) - 1.701$

（$r^2 = 0.983$, $n = 27$）　[kg, cm, m, m]　（Ⅲ・10）

ダケカンバ：$\log W_b = 1.648 \log(D) - 0.761 \log(H) + 1.382 \log(H - H_b) - 1.454$

（$r^2 = 0.926$, $n = 45$）　[kg, cm, m, m]　（Ⅲ・11）

：$\log W_f = 1.537 \log(D) - 0.807 \log(H) + 1.354 \log(H - H_b) - 1.714$

（$r^2 = 0.949$, $n = 45$）　[kg, cm, m, m]　（Ⅲ・12）

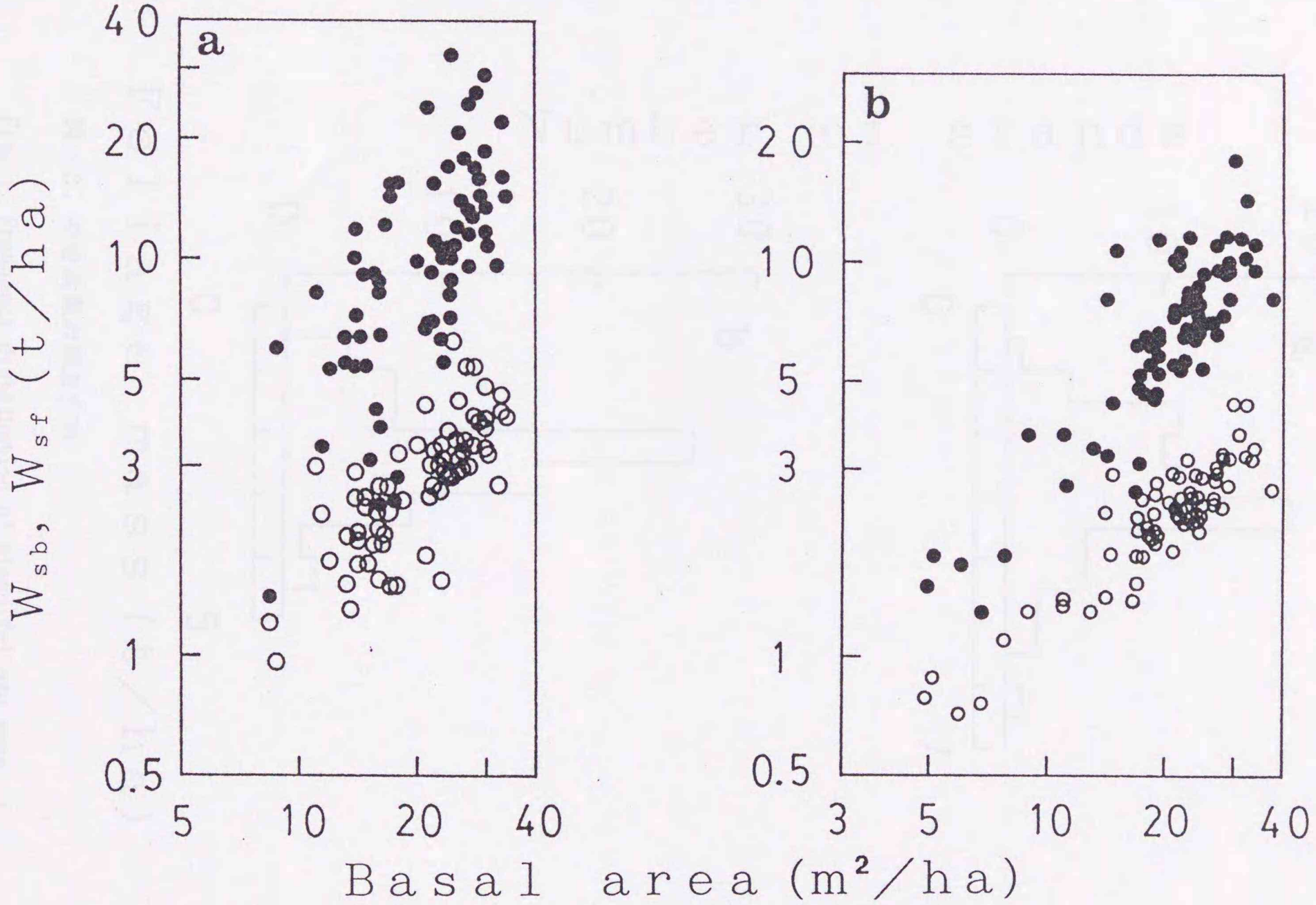
ダケカンバの推定式の決定係数がやや低いが、これらによって、通常の毎木調査データから樹冠部器官量を推定することができる。ただし渋谷・松田（1993）が指摘しているように、（Ⅲ・9～12）式までの関係は、幹材積の推定式に比べ、データによる変化が大きくやや不安定な関係であり、解析されたデータの性質に注意する必要がある。各サイズと枝重、葉重の関係については、Shibuya（1992）により、胸高直径と樹冠長は樹冠部量と正の偏相関があり、樹高

は生枝下高の相対的な位置を決定する要因として作用していることが示されている。

Ⅲ－３－３）林分枝量、葉量について

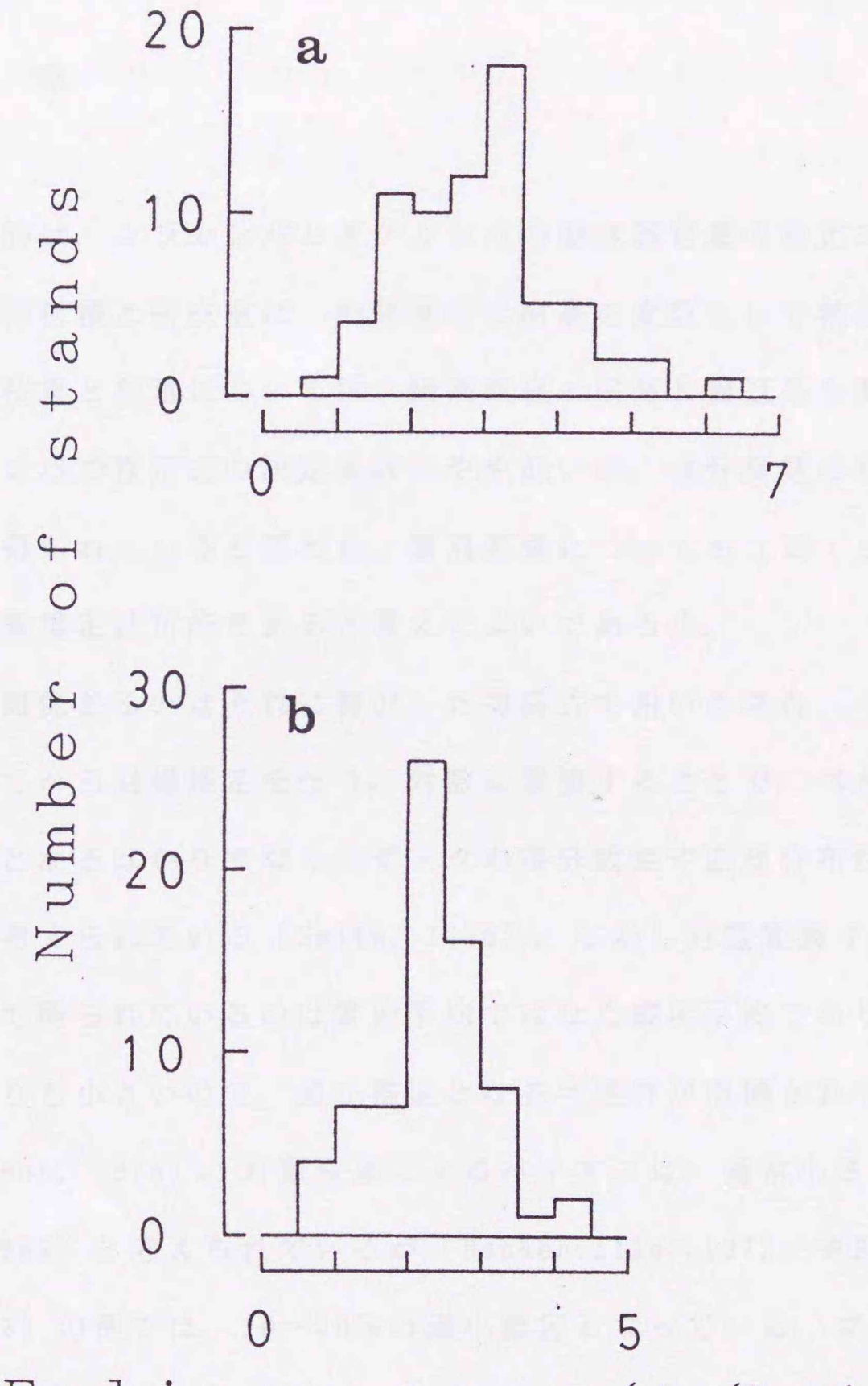
後述する毎木調査を行ったシラカンバ林71林分、ダケカンバ林71林分（表－２）の林分枝量、林分葉量を、（Ⅲ－９～１２）式により推定した。推定式により各個体の樹冠部量を求め、それらを合計し、林分量とした。またシラカンバ、ダケカンバ以外の樹種については、11種の落葉広葉樹に対する推定式として求められた小見山らの式とシラカンバの材積推定式（Ⅲ－１）がよく似た傾きと切片をもっていたので、シラカンバの推定式を適用した。結果は、図－５，６に示す。両樹種とも、胸高断面積合計にともなって、林分枝量、葉量ともに増加する傾向が認められた。枝量の分布範囲は、シラカンバ林で1.40～32.53t／ha、ダケカンバ林では1.27～18.31t／haであり、葉量は、シラカンバ林が0.96～6.24t／ha、ダケカンバ林が0.72～5.79t／haであった。すべての林分で、枝量の方が大きかった。

林分葉量は、成長が進むとほぼ一定となる傾向が知られている（只木，1963a，1976）。図－６に葉量の頻度分布を示したが、全林分の平均葉量は、シラカンバが2.91t／ha、ダケカンバが2.34t／haであった。落葉広葉樹林の平均的な葉量はおよそ3t／haであり、この値は基本葉量と呼ばれている（Tadaki，1966）。これに比べると、ダケカンバ林の平均値はやや小さいが、若齢な林分も含めた平均値であるから、当然な傾向であり、図－５において胸高断面積合計が20m^2／ha以上の林分の葉量は、両樹種とも3t／ha前後に分布し、林冠がうっ閉した林分では基本葉量程度の葉量があるようである。林分葉量分布のモードは、シラカンバ林では3～3.5t／ha、ダケカンバ林は2～2.5t／haであった。佐藤（1981）は、北海道のカンバ林は、他の広葉樹林に比べて葉量がやや少ない傾向



図－５．林分枝量（W_{sb}），林分葉量（W_{sf}）と胸高断面積合計の関係

Fig. 5. Relationships between stand branch mass, foliage mass and basal area
a: B. p., b: B. e., ●: stand branch mass, ○: stand foliage mass.



図－6．林分葉量の頻度分布

Fig. 6. Frequency distribution of stand foliage mass
a: B. p., b: B. e..

があると指摘しているが、そのような傾向は認められなかった。

Ⅲ－4．考　察

本章の目的は、シラカンバとダケカンバの個体器官量の推定式を求めることであった。幹材積と樹皮重は、胸高直径と樹高を変数として精度よく推定可能であった。枝重と葉重については、胸高直径と樹高と樹冠長を変数として用いた。ダケカンバの推定式の決定係数がやや低いが、林分葉量の検討からはほぼ穏当な値が得られていると思われ、樹冠部量についても（Ⅲ・９～１２）式によって現存量推定は可能であると考えてよいであろう。

相対成長関係あるいはそれに類似した関係式を用いる場合、一般にデータを対数変換してから回帰推定を行う。対数に変換することで、べき乗関数が単純な一次関数となるばかりでなく、データの等分散性や正規分布性が保たれることが多いと考えられている（Smith, 1980）。しかし対数変換することによって、推定値として得られているのは算術平均ではなく幾何平均であり、幾何平均は算術平均よりも小さいので、過小推定となる可能性が指摘されている（Beauchamp and Olson, 1973）。対数変換によるバイアスは、通常小さく10％未満（Sprugel, 1983）と考えられているが、Baskerville（1972）やBeauchamp and Olson（1973）の例では、10～20％の過小推定となっている。またSprugel（1983）は、たとえ変換によるバイアスが小さいものであっても、修正すべきであるとしているが、生態学分野でも林学分野でも、対数変換によるバイアスを修正せずに、そのまま推定値として用いている場合が多い（Kira and Shidei, 1967；大畠, 1991）ので、本論でも、推定値の対数をはずした値をそのまま器官量の推定値として用いることとする。

林分葉量の経年的変化では、林冠が完全に閉鎖した直後に極大値がみられ、

その後一定の値となる傾向が認められている（只木，1976；只木ら，1977）。またこの葉量の極大値は、純生産量の極大値とも関係があると考えられている（大畠・四手井，1974；只木ら，1977）。図－５の林分葉量は、経年的な傾向を表すものではないが、葉量の最大値は、シラカンバ、ダケカンバとも胸高断面積合計値が比較的大きな部分でみられる。只木ら（1977）の例では、胸高断面積合計が最大値の1／7くらいの時点で、葉量の極大値が出現しているので、図－５の傾向は、成長が進んだ林分についての葉量推定の難しさを示すものであろう。しかし成長の進んだ林分では、葉量が現存量全体に占める割合は、葉量が多い常緑針葉樹林で10％前後（Tadaki et al., 1967）で、葉量が少ない落葉広葉樹林では2～3％程度（只木ら，1969）であり、葉量の推定値が現存量に与える影響は小さい。カンバ林についても葉量の占める割合は小さいと考えられ、（Ⅲ・１０，１２）式によって成長が進んだ林分の葉量が過大に推定されているとしても、現存量や平均個体重に与える影響は小さいであろう。

IV. 最多密度、最大収量および平均サイズ－密度関係

IV－1. はじめに

本章では、Firbank and Watkinson（1990）が指摘した個体間競争の重要な3つの効果のうち、競争密度効果の林分成長にともなうトレンドを、シラカンバ林とダケカンバ林について明らかにする。

I章で述べたように、定量的な林分保育を考える場合、林分成長段階の広い範囲にわたって平均サイズ－密度関係が確立される必要がある。これによってある成長段階のある密度の林分の平均サイズを知ることができるだけでなく、その林分がどの程度の込み合い方であるのか、あるいは、同じ意味ではあるが、その林分における個体間競争の激しさがどの程度であるのかの尺度をえることができる。平均サイズ－密度関係に基づく競争の激しさの指数としては、Shinozaki and Kira（1956）のcompetition index（a）や安藤（1962）の競争比数（R_c）が提唱されている。シラカンバ林の平均サイズ－密度関係は、C－D効果の逆数式（I・3式）で近似でき、逆数式のパラメータA_1, B_1の成長にともなうトレンドを明らかにすることで、林分成長段階の広い範囲にわたって標準的なC－D効果線を定めることができる（Shibuya, 1994）。同様の方法がダケカンバ林にも適用できると考えられる。

そのためには、まず毎木調査によって、様々な成長段階の林分の平均サイズ（あるいは現存量）と密度を求めることが必要である。研究目的の項で述べたように、最初に平均サイズとして個体重をとりあげ、検討を行う。（I・3）式のA_1, B_1のトレンドをシラカンバ林、ダケカンバ林で明らかにし、次いでこれらのパラメータの適当な推定方法について考える。その次に、サイズ分布を含む成長予測モデルの基礎となる平均個体材積－密度関係について検討する。

林分収量や蓄積の成長速度は地位によって異なるので、林学分野の研究では、成長段階としては林齢ではなく、林分平均樹高や上層高が用いられている。本章の解析では、平均個体重－密度関係についての成長段階の指標として平均樹高（蜂屋・安藤，1962；只木・四手井，1962；相場，1975）を、平均個体材積－密度関係では上層高（安藤，1962；Drew and Flewelling，1977）を用いた。後者については、密度管理図（安藤，1968）で、上層高が用いられている例にならった。

また平均サイズと密度関係の上限を表す最多密度線を明らかにすることも必要である。最多密度線は、それぞれの成長段階の収量や蓄積の最大値を与えるばかりでなく、只木（1964）の相対密度や安藤（1962）の収量比数（R_y）のように、林分の込み合い方を評価する基準としても用いられている。本研究では、最多密度線は種によって決まる、つまり種によって傾きと切片は異なりうるという見解にしたがい、シラカンバ、ダケカンバそれぞれ別々に検討を行う。最多密度線は、シラカンバの材積－密度関係で佐藤ら（1983）が、ダケカンバでは同じ関係で菊沢（1986）とKikuzawa（1988）が求めているが、これらは比較的少数のデータから求められたもののため、本研究では、新たに検討することとする。

林分の成長プロセスにみられるもうひとつの顕著な現象として、種特有の最大収量あるいは最大蓄積への到達があげられる。同齢単純群落の場合、初期密度が極端に高い個体群を除いて、平均サイズ－密度トラジェクトリーは、成長初期段階では垂直的に移動し、徐々に最多密度線へと近づき、最多密度線に達した後さらに間引きが進むと最大収量へ到達し、その後は傾き-1の直線上での間引き過程へと移行すると考えられている（Hutchings and Budd，1981；Westoby，1984）。ただこれらの間引き過程全般についての観察データはそれほど豊富ではなく、最大収量は、個体や群落の光合成速度と呼吸速度に基づいた成長

モデルでよく再現されるが（Prentice and Leemans, 1990 ; Yokozawa and Hara, 1992）、観察データとしては、Watkinson（1984）の例が典型的なものであろう。Watkinsonは、イネ科の草本の自己間引き過程について実験を行い、養分が十分供給された高密度個体群が、傾き-1.58の最多密度線上で間引きをおこしながら成長し、その後個体密度が10^4／m^2以上の比較的早い段階で傾き-1（正確には-0.87）の線上での間引きへと移行したのを報告している。樹木個体群については、長期間の観察が必要となるので、残念ながらこのような報告例はないのではないかと思われるが、間引きトラジェクトリーの傾きは初期ではきつく、徐々に最多密度状態へと近づき、最終的には最大収量に達した後-1の直線に沿って移動するというシェマを、本研究では採用することとする。

さらに成長が進むと、生残個体が生理的あるいは生態的寿命に到達し、林分は崩壊し始め、収量は負の成長過程へと移ると考えられる。この場合の個体死亡は、密度非依存的（density-independent）であるといわれ、この間引き過程については、過去あまり検討されていない。収量が減少する過程も重要な成長過程であるとは思うが、密度依存的ではないことと多くのことがわかっていないので、本研究ではこの過程については考えないこととする。したがって本章で検討する平均サイズ－密度関係については、当然あまり大きな樹高階まで拡張できないこととなる。

Ⅳ－２．調査方法

林分毎木調査は、天塩および雨龍地方演習林で行った（図－１）。調査した林分数は、シラカンバ林が73林分、ダケカンバ林が75林分であった。シラカンバ林は52林分が雨龍地方演習林で、21林分が天塩地方演習林で調査した。ダケカンバ林は、雨龍地方演習林が39林分、天塩地方演習林が36林分であった。調

査プロットの面積は、シラカンバ林については25～2,500m^2、ダケカンバ林では4～1,000m^{2}であった。

調査林分の概略を表－２に示す。調査林分のうち、シラカンバ林2林分、ダケカンバ林3林分は、胸高断面積合計値とプロット設定状況から林縁効果の影響があったと考えられ、またダケカンバ林1林分は、ダケカンバの胸高断面積比が32.3%と低いため、データ解析から除いた（図－７）。したがってデータ解析に有効な林分数は、両樹種とも71林分である。平均樹高からわかるように、様々な成長段階の林分が含まれていて、平均樹高の分布範囲は、シラカンバ林で3.3～23.2m、ダケカンバ林は2.0～21.6mであった。シラカンバ林でのシラカンバの胸高断面積比は、全林分でおよそ60%以上で、65林分では80%以上であった。ダケカンバ林では、最低が53%で、66林分でダケカンバの胸高断面積比が70%以上であった。

毎木調査は、樹高1.3m以上の個体を対象とし、胸高直径（胸高＝1.3m）、樹高、生枝下高を測定した。明らかに林冠層から逸脱している小サイズ個体は、対象外とした。表－２に示したように、平均樹高の低い林分も含まれているが、そのような林分では、樹高1.3m未満の層はカンバ類以外の比較的耐陰性の強い樹種で形成されることが多く、上層を占めるカンバ類とは明らかに区別されたので、調査対象を樹高1.3m以上の個体に限定したことによって大きなバイアスを生じることはないと考えられる。

測定結果から、（Ⅲ・１～４，Ⅲ・９～１２）式を用いて、各個体の器官量を算出した。林分収量（地上部現存量）と蓄積は、全個体の地上部重と幹材積を合計し求めた。また林分の平均樹高は全個体の平均値として、上層高は、林学分野でよく使われる値である、樹高の高い個体からhaあたり250個体の平均樹高として求めた。

表－２．調査林分の概略

Table 2. Outline of investigated stands

a) Betula platyphylla var. japonica

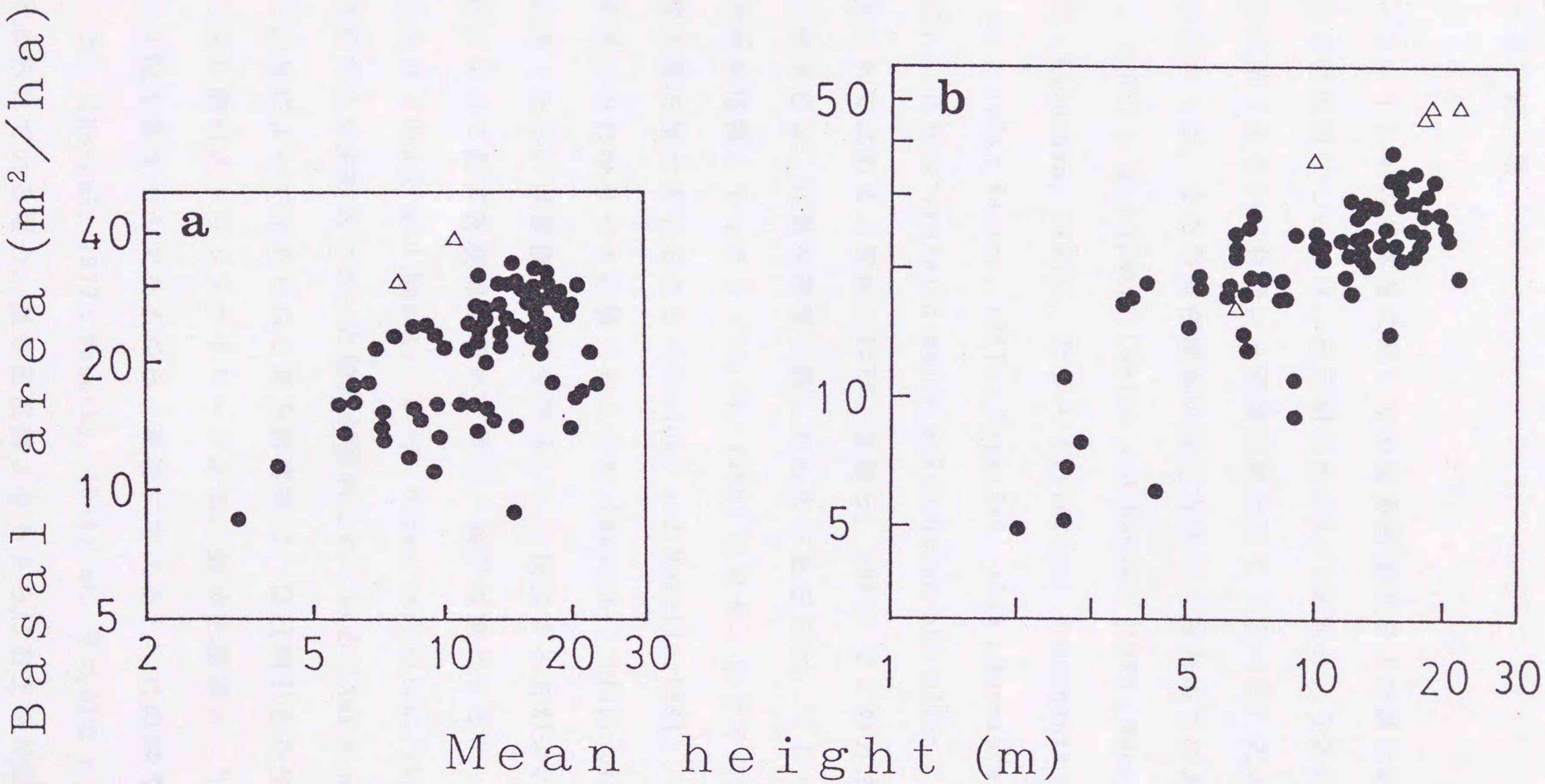
Stand characteristics		Range of the characteristics	
		Min.	Max.
Density	(1/ha)	176	34000
Mean D	(cm)	1.5	29.7
Mean H	(m)	3.3	23.2
Basal area	(m^2/ha)	8.45	33.41
Aboveground yield	(t/ha)	16.01	161.74
Stock	(m^3/ha)	23.46	263.07

2 stands with the border-effect were excluded.

b) Betula ermanii

Stand characteristics		Range of the characteristics	
		Min.	Max.
Density	(1/ha)	260	122500
Mean D	(cm)	0.6	35.4
Mean H	(m)	2.0	21.6
Basal area	(m^2/ha)	4.90	37.41
Aboveground yield	(t/ha)	9.49	165.13
Stock	(m^3/ha)	10.91	235.57

3 stands with the border-effect and 1 stand with very low BA-ratio of Betula ermanii were excluded.
Abbreviations; D: diameter at breast height, H: total height.



図－７．胸高断面積合計と平均樹高の関係

Fig. 7. Relationship between basal area and mean height
a: B. p. b: B. e., △: stand with the border-effect or very low basal area ratio of B. e..

Ⅳ－3．結　果

Ⅳ－3－1）平均個体重に関しての最多密度線および最大収量

最多密度線については、自己間引きの3／2乗則という名前が示すように、平均個体重（あるいは材積）－密度関係として（Ⅰ・8）式の形で記述されることが多かった。また最多密度線の決定方法も、みためでのあてはめ（Yoda et al., 1963）、最小自乗法（White and Harper, 1970；Westoby and Howell, 1981；Kikuzawa, 1988）、ＰＣＡ（principal components analysis：Mohler et al., 1978；Weller, 1987a；Verwijst, 1989；Morris and Myerscough, 1991）、ＲＭＡ（reduced major axis：Osawa and Allen, 1993）、もっとも右上側にあてはめる（菊沢, 1978；佐藤ら, 1983）などの方法がとられている。平均個体重は、収量を密度で除したものであるため、（Ⅰ・8）式の形では相関関係を増幅してしまう（Smith, 1980）ことや、小サイズ個体が死亡すると平均個体重を増大させること（Westoby and Howell, 1981）、収量は環境収容力に関連したわかりやすい値であること（Westoby, 1981）の理由で、最多密度線は収量（あるいは蓄積）－密度関係として検討する方がよいとする主張もある。回帰によって最多密度線を求める場合、検討対象とするデータを選ぶ基準が重要であり（Osawa and Sugita, 1989；Osawa and Allen, 1993）、従来はデータの選択方法が主観的であった傾向が認められている（Smith and Hann, 1984）。また回帰によって求められる最多密度線は、自己間引きを生じている個体群の平均的な間引きトラジェクトリーである。最多密度線は、平均サイズ－密度関係の上限を表すものであるから、厳密に考えると、この線を越える個体群は存在しない（Hozumi, 1977；Wesotby, 1984）が、平均的なトラジェクトリーとして求められている場合、最多密度線よりもさらに右上を移動する個体群が存在する可能性もある。またWeller（1990）は、種にとっての限界的な関係を表す

トラジェクトリーを”species boundary line”、個々の個体群の実際のトラジェクトリーを”dynamic thinning line”と区別することを提案しているが、これにはすべての個体群が共通の最多密度線に収束するとは限らないことが想定されている。

既述のように、本研究では、最多密度線の定義として、平均サイズー密度関係の上限であることとすべての林分が収束することを仮定することとする。このような最多密度線は、Weller（1990）の分類ではspecies boundary lineに相当するが、dynamic thinning lineもspecies boundary lineに必ず到達することが仮定されている。

図-８にシラカンバ林とダケカンバ林の地上部現存量と密度の関係を示した。地上部現存量と密度の分布範囲は、シラカンバでは、16.01～161.74t／ha、176～34,000本／haであり、ダケカンバでは、9.49～165.13t／ha、260～122,500本／haであった（表－２）。これらの分布範囲は、調査林分の選び方によるが、佐藤ら（1983）も指摘しているように、シラカンバ林では、ダケカンバ林にみられるような成長初期段階の高密度な林分はあまりないようである。幹重量は、幹材積に比重（シラカンバ：480kg／m^3，ダケカンバ：590kg／m^3）を乗じて求めたが、地上部現存量の最大値は、両種でほぼ同じであった。

最多密度線は、限界線として、もっとも右上側の２点を通る直線として求め（図－８）、地上部現存量（ｙ）と密度（Ｎ）の関係では、次のようであった。

シラカンバ：$\log y = -0.556 \log N + 4.008$

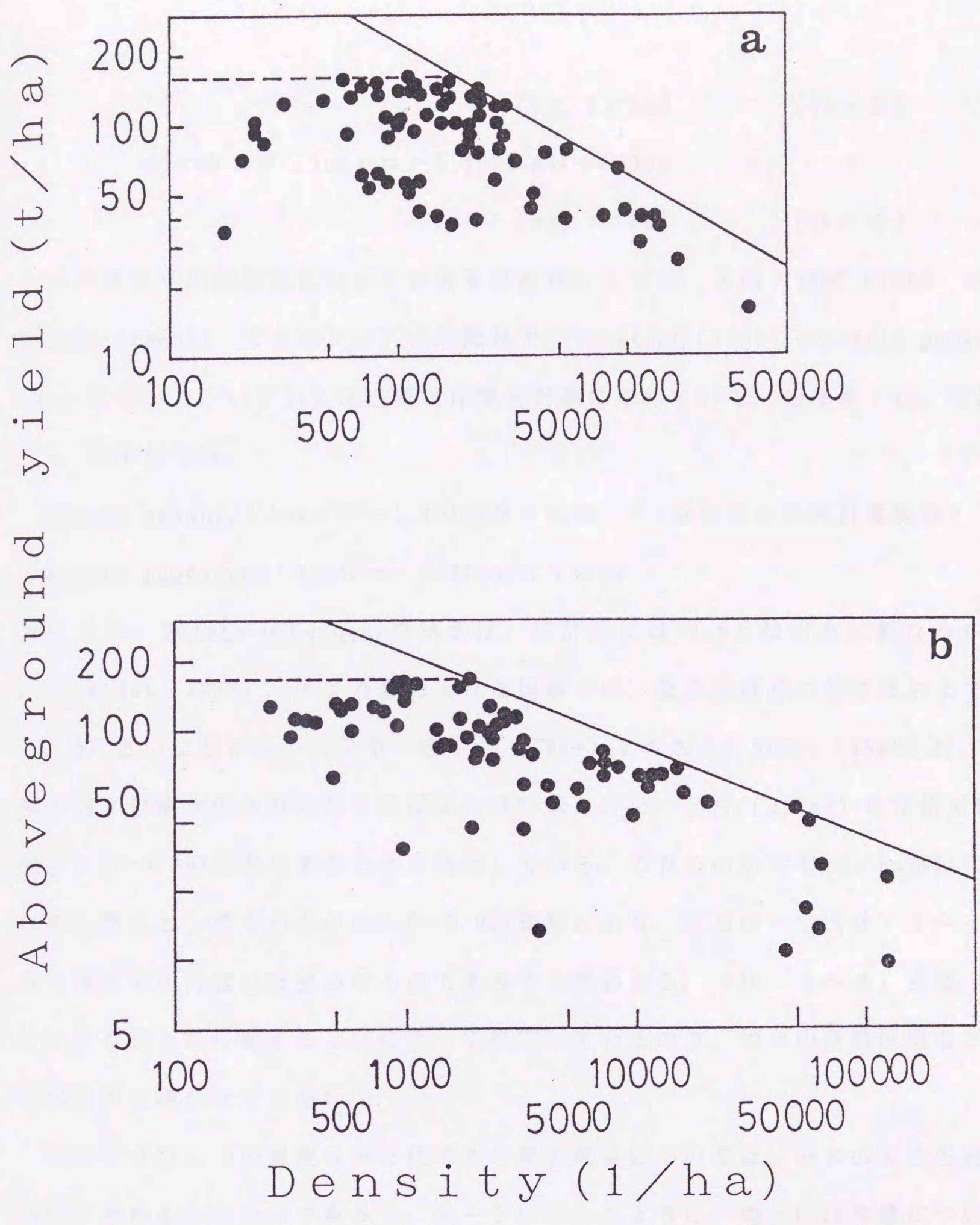
[t／ha，1／ha]　　（Ⅳ・１）

ダケカンバ：$\log y = -0.402 \log N + 3.535$

[t／ha，1／ha]　　（Ⅳ・２）

平均個体重（ｗ）は、$y = wN$であるから、

シラカンバ：$\log w = -1.556 \log N + 7.008$



図－８．地上部現存量と密度の関係

Fig. 8. Relationship between aboveground yield and density
a: B. p., b: B. e.. Solid and broken lines are the full-density line and the maximum yield line, respectively.
The full-density line: For B. p., logy=-0.556logN+4.008,
for B. e., logy=-0.402logN+3.535.
The maximum yield line: For B. p., y=161.74,
for B. e., y=165.13.

[kg, 1／ha]　　（Ⅳ・３）

ダケカンバ：$\log w = -1.402 \log N + 6.535$

[kg, 1／ha]　　（Ⅳ・４）

カンバ林の平均個体重についての最多密度線としては、大内・宮崎（1969）がBetula ermanii（ダケカンバ）の幼齢林で、Verwijst（1989）がBetula pubescens について、いずれも地上部現存量を対象に求めていて、個体重：kg、密度：1／ha単位では、

Betula ermanii：$\log w = -1.45 \log N + 6.50$　（筆者による再計算結果）

Betula pubescens：$\log w = -1.37 \log N + 6.36$

であった。Betula pubescensの傾きは、統計的には-1.5とは有意に異なるが（Verwijst, 1989）、カンバ類のような陽樹では、最多密度線の傾きはおよそ-1.5に近いことが多い（只木・四手井, 1959）とされる。White（1980）は、草本および樹木個体群の最多密度線の再吟味を行い、切片（g／m^2）の常用対数値が3.5～4.3の範囲にあることを指摘している。これらの切片をkg／ha単位に換算し直すと、多くのものは6.0～8.0の範囲にあり、したがって（Ⅳ・１～４）式の傾きや切片はほぼ穏当なものであろうと思われる。（Ⅳ・１～４）式は、もっとも右上に位置する２点によって決定しているので、傾きの信頼区間などの統計的な検討はできない。

またもうひとつの重要な特性値である最大収量については、いまのところ経験的に求めるしかないであろう。表－２に示したように、地上部現存量については、シラカンバ林では161.7t／ha、ダケカンバ林では165.1t／haという最大値がえられた。最大収量を判断する明確な基準はないと思うが、図－８からわかるように、調査したいくつかの林分がこの値に非常に近い現存量を示していることと、またこれまで日本国内でこれらを越える現存量はえられていない（シラカンバについては、只木ら（1961）、加藤ら（1965）、吉村・古本（

1973）、高橋ら（1974）、佐藤ら（1986）、ダケカンバについては、赤井・浅田（1961）、大内・宮崎（1969）による）ことから、本研究でえられた最大値を、それぞれの種の最大収量としてよいと考えた。多数の文献から温帯性落葉広葉樹林の地上部現存量を再掲しているRohrig（1991）によると、Fagus林で173～419t／ha、Quercus林で135～315t／haの地上部現存量があるとされており、カンバ林でえられた値は、最大収量としては決して大きいとはいえないであろう。最大収量に到達した後の最多密度状態の間引きトラジェクトリーは、平均個体重－密度関係では、傾き-1の直線で表されるが、収量－密度関係では水平線となる（図－８）。以下本論では、これを最大収量線（maximum yield line）とよぶこととする。

最大収量には十分に成長が進んだ段階に到達すると考えられるが、最大収量に近い値（シラカンバ、ダケカンバとも150t／ha以上）は、シラカンバでは平均樹高16m台から、ダケカンバでは15m台から出現するようになる。

Ⅳ－３－２）平均個体重－密度関係

i)シラカンバ林

シラカンバ林71林分を、2m毎の平均樹高階に分け、平均個体重－密度関係について検討した。平均個体重－密度関係はＣ－Ｄ効果の逆数式（Ｉ・３）で近似し、パラメータA_1, B_1は、Shinozaki and Kira（1961）による最小自乗法か、最小自乗法によって適当な数値がえられない場合は、±10％のエラーゾーンのついたＣ－Ｄ定規（Shinozaki and Kira, 1961）をあてはめることによって求めた。あてはめは、林分数が比較的多い平均樹高階6～20mについて行い、求めたパラメータ値およびＢポイントを表－３、図－９に示した。３つの樹高階で、Ｃ－Ｄ定規によってパラメータが決定された。

パラメータB_1は、各平均樹高階における最大平均個体重、つまり競争効果が

表－３．シラカンバ林の平均個体重－密度関係のＣ－Ｄ効果の逆数式のパラメータ値とＢポイント

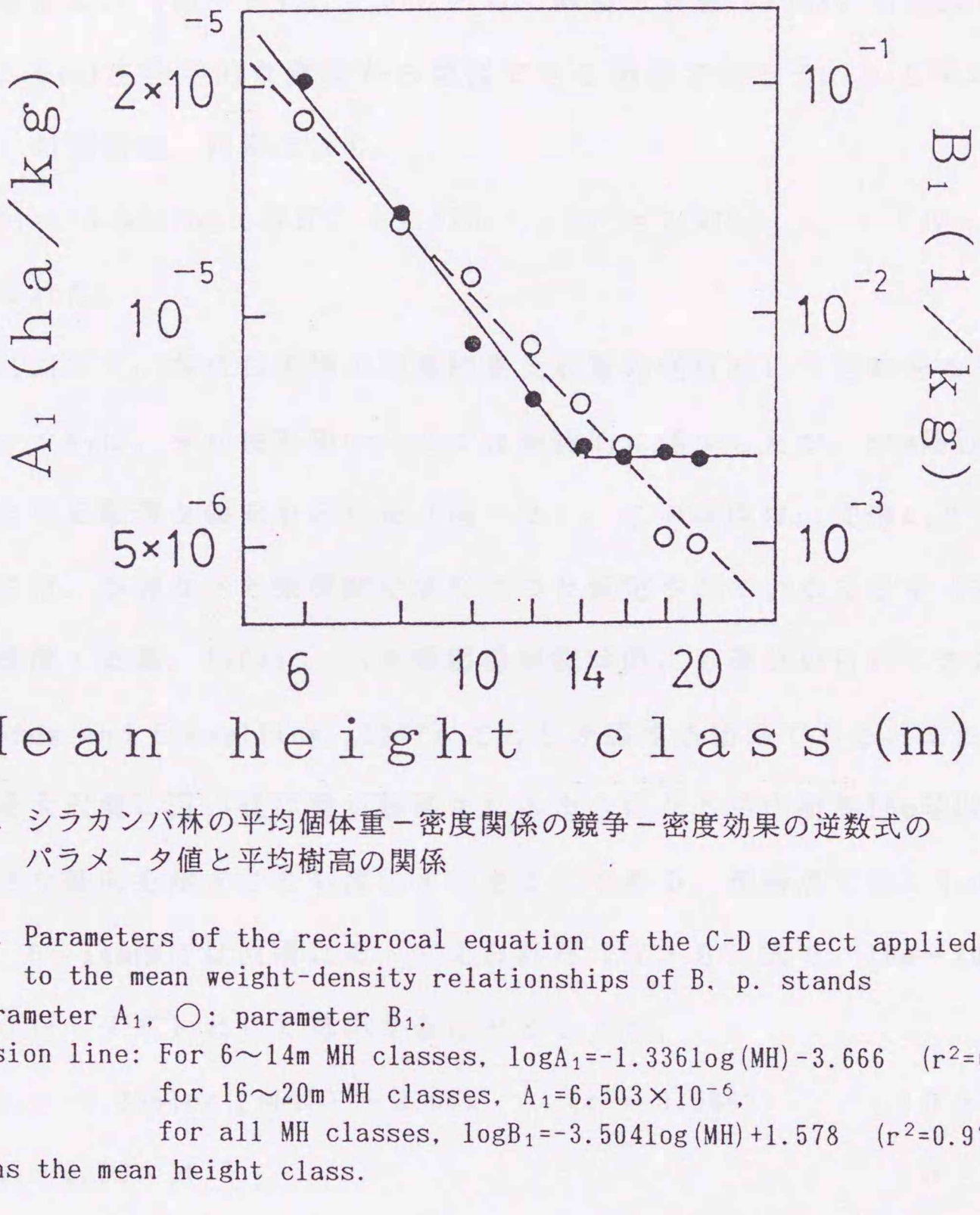
Table 3. Parameters of the reciprocal equation of the C-D effect and the B-point of that equation for Betula platyphylla var. japonica stands

MH* (m)	Parameters**		B-point**	
	A_1	B_1	x_B	y_B
6***	2.028×10^{-5}	5.882×10^{-2}	2900	8.5
8	1.352×10^{-5}	2.436×10^{-2}	1802	20.5
10	9.135×10^{-6}	1.476×10^{-2}	1615	33.9
12	7.721×10^{-6}	7.449×10^{-3}	965	67.1
14	6.717×10^{-6}	4.151×10^{-3}	618	120
16***	6.494×10^{-6}	2.727×10^{-3}	350	220
18	6.564×10^{-6}	1.009×10^{-3}	154	496
20***	6.452×10^{-6}	1.000×10^{-3}	155	500

* Mean height class

** Dimension: A_1(ha/kg), B_1(1/ka), x_B(1/ha), y_B(kg)

*** Parameters were determined by the C-D rule.



図－9．シラカンバ林の平均個体重－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値と平均樹高の関係

Fig. 9. Parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean weight-density relationships of B. p. stands

●: parameter A_1, ○: parameter B_1.

Regression line: For 6～14m MH classes, $\log A_1=-1.336\log(MH)-3.666$ $(r^2=0.986)$,
for 16～20m MH classes, $A_1=6.503\times10^{-6}$,
for all MH classes, $\log B_1=-3.504\log(MH)+1.578$ $(r^2=0.978)$.

MH means the mean height class.

作用しない密度範囲での平均個体重の逆数という意味をもっている。B_1は、解析を行った樹高階に対して、両対数グラフ上で負の傾きをもつ直線で近似できる関係を示した（図－９）。このことは、蜂屋・安藤（1962）も論議しているように、B_1の生物学的な意味から類推できる関係であろう。B_1と平均樹高階（ＭＨ）の関係は、回帰により、

$$\log B_1 = -3.504 \log(MH) + 1.578 \qquad (r^2 = 0.978) \qquad (Ⅳ・5)$$

と求められた。

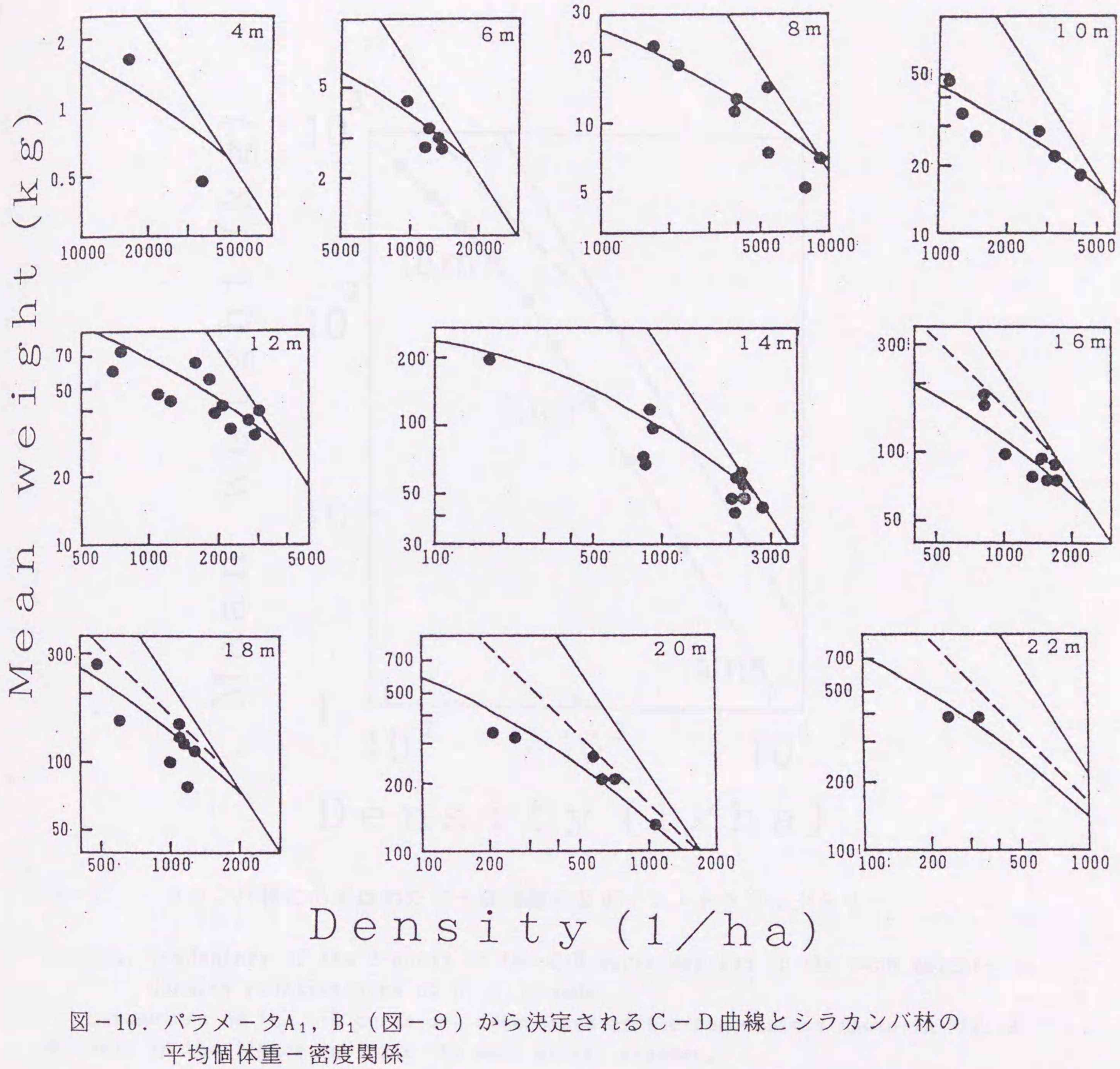
これに対して、各成長段階の理論的最大収量の逆数という意味をもっているパラメータA_1は、平均樹高階6～14mでは直線的に減少したが、16m階以上ではほぼ一定となる顕著な傾向を示した（図－９）。この傾向は、従来A_1と平均樹高階の間には、単純なべき乗関数が成り立つと仮定されていることや（安藤，1962；蜂屋・安藤，1962）、べき乗関係が経験的にも確かめられてきた（安藤，1968；Drew and Flewelling，1977）ことと矛盾する結果である。またシラカンバ林の最大収量に近い現存量が観察されるようになる平均樹高16m階以上で、A_1が一定な傾向を示すことも注目すべきことである。現時点では、A_1の推定値として、6～14m階では回帰によってえられた（Ⅳ・６）式で、16m～20m階では平均値（Ⅳ・７式）として算出することとしよう。

$$\log A_1 = -1.336 \log(MH) - 3.666 \qquad (r^2 = 0.986) \qquad (Ⅳ・6)$$

$$A_1 = 6.50 \times 10^{-6} \qquad (Ⅳ・7)$$

（Ⅳ・５～７）式によってえられるA_1，B_1で決定されるＣ－Ｄ曲線を、データにあてはめた結果を図－10に示した。とくに傾向のある逸脱はみられず、全体にあてはまりはよいといえる。外挿的に推定された4mと22m階についても、穏当であろう。

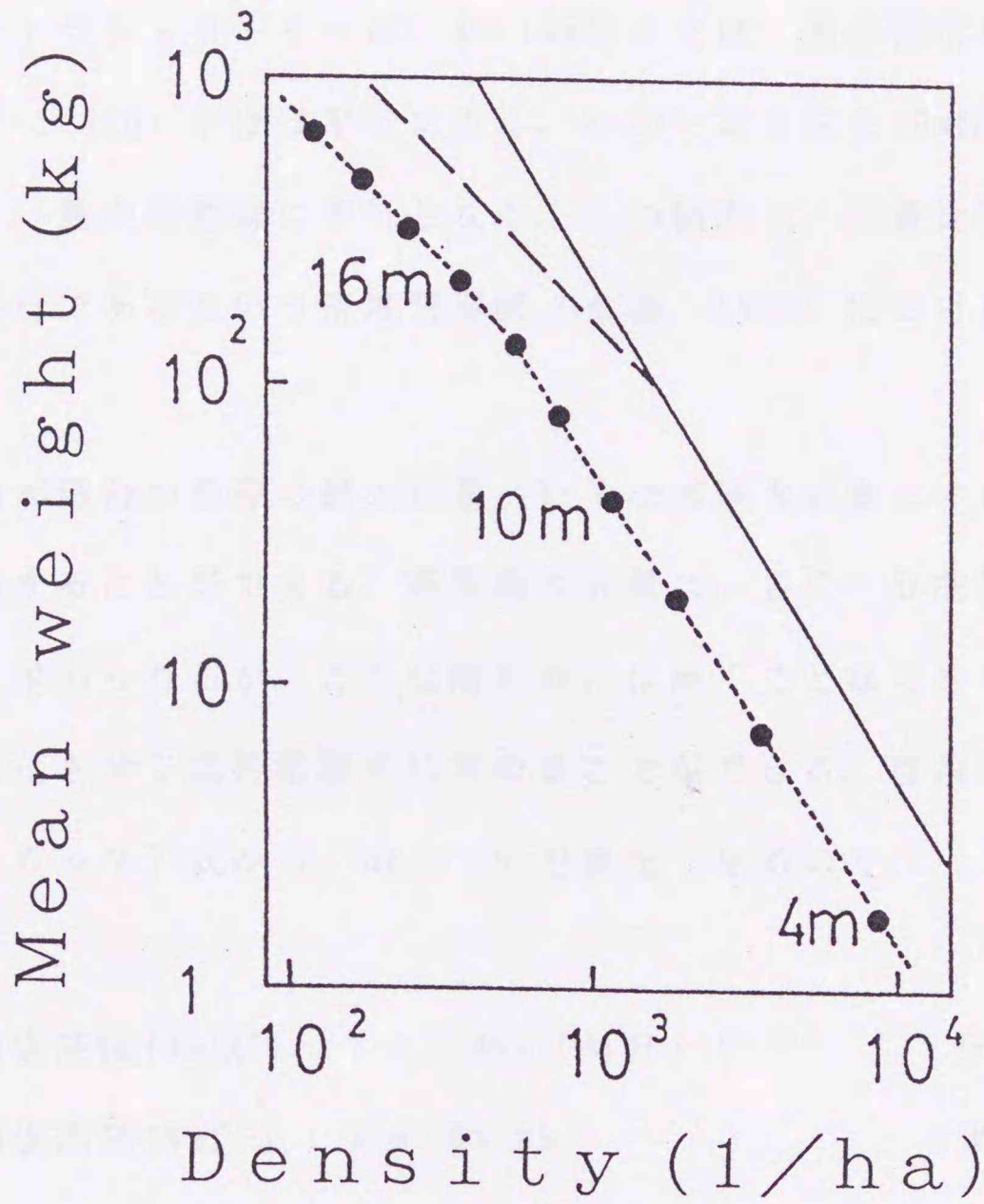
Ｃ－Ｄ曲線のＢポイントのトラジェクトリーを図－11に示した。Ｂポイントの座標（x_B，y_B）は、Ｃ－Ｄ曲線のパラメータA_1，B_1から算出でき、



図－10．パラメータA_1，B_1（図－９）から決定されるＣ－Ｄ曲線とシラカンバ林の
平均個体重－密度関係

Fig. 10. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 9 and the mean weight-density relationships of B. p. stands

Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively. Numerals at the upper right corner in each figure indicate the mean height classes.



図－11．シラカンバ林にあてはめたＣ－Ｄ曲線のＢポイントトラジェクトリー

Fig. 11. Trajectory of the B-ponit of the C-D curve applied to the mean weight-density relationships of B. p. stands

The parameters of the C-D curve are determined by the regressions shown in Fig. 9. Numerals in the figure indicate the mean height classes.

$$x_B = B_1 / A_1,\ y_B = 1 / (2B_1) \qquad (\text{Ⅳ} \cdot 8)$$

である（Shinozaki and Kira, 1961）。B_1を消去すると、

$$y_B = x_B^{-1} / (2A_1) \qquad (\text{Ⅳ} \cdot 9)$$

Bポイントトラジェクトリーは、4～14m階までは、最多密度線よりも少し傾きが大きい（-1.616）がほぼ平行に近く、A_1が一定となる16m階以上では傾き-1の直線となり、最大収量線に平行となる。この傾向は、収量比数線が最多密度線につねに平行であるという密度管理図（安藤，1968）における仮定と一致しない。

また各樹高階毎の実際の最大収量（以下現実最大収量とする）と理論的最大収量を算出することができる。現実最大収量は、各C－D曲線と最多密度線の交点として求められるが、これは解析的には解くことはできない。しかし密度を適当に変化させて試行錯誤的に求めることができる。理論的最大収量（Y）は、（Ⅳ・5～7）式から dA_1 / dB_1を算出できるので、（Ⅰ・12）式により、

平均樹高階14m以下：$Y = 7.496 (MH)^{1.336}$ （Ⅳ・10）

平均樹高階16m以上：$Y = 153.85$ （Ⅳ・11）

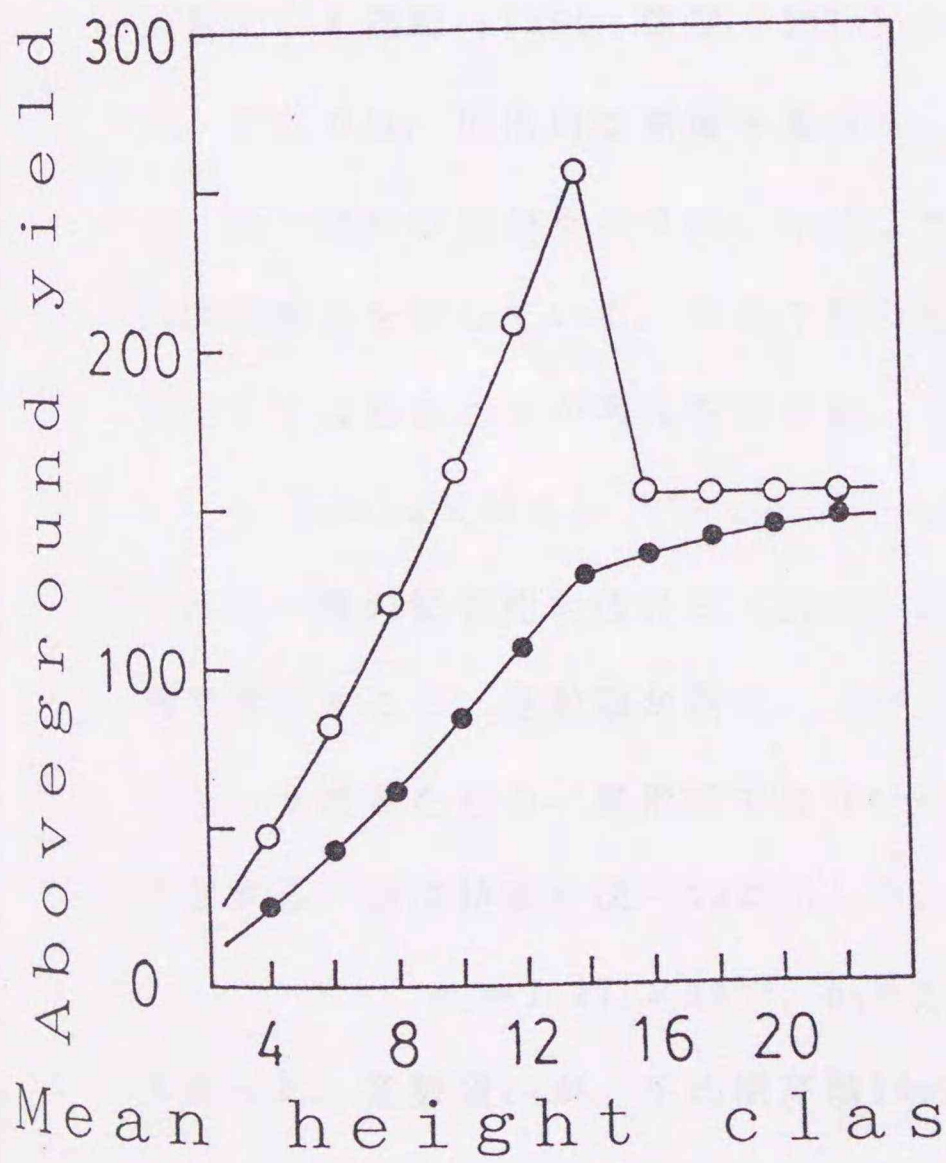
となる。これらの推定値については、表－4および図-12に示す。現実最大収量は、4～14m階まではシグモイド的な曲線を描きながら順調に成長するが、16m階以上では成長速度が低下し、やや漸近的な傾向がみられる。しかし22m階までは、まだ最大収量線（161.7t／ha）には達していない。理論的最大収量も4～14m階までは、現実最大収量よりもさらに急激に増大するが、A_1が一定となる16m階で減少し、その後一定値となる。これは（Ⅳ・10，11）式の性質からいって当然のことであるが、成長曲線に大きなギャップがあるのは好ましくない。14m階以下と16m階以上を不連続的に別々に扱うのではなく、連続的に扱うことが必要である。（Ⅳ・11）式では、$Y = 1 / A_1$が成り立っているが、この

表－４．パラメータA_1，B_1（図－９）により推定されるシラカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量

Table 4. Actual maximum and final yields of the Betula platyphylla var. japonica stand at each mean height class estimated from the parameters shown in Fig. 9

MH (m)	y (t/ha)	Y (t/ha)
4	25.12	47.77
6	42.90	82.10
8	62.16	120.57
10	83.21	162.45
12	105.57	207.25
14	129.08	254.64
16	134.28	153.85
18	139.46	153.85
20	143.13	153.85
22	145.79	153.85

Abbreviations; MH: mean height class,
y: actual maximum yield, Y: final yield.



図－12．パラメータA_1，B_1（図－９）から推定されるシラカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量

Fig. 12. Actual maximum and the final yields of B. p. stand estimated from the parameters shown in Fig. 9.
○: the final yield, ●: actual maximum yield

値は経験的に求められたシラカンバ林の最大収量とよく一致している。平均樹高16m階以上でも、$B_1=0$とはみなしがたいので、このことは必ずしも最終収量一定の法則を表すものではないが、現存量が適当に推定され、C－D効果の逆数式のパラメータが正しく求められると、種にとっての最大収量はパラメータ値（$1/A_1$）から推定できる可能性を示すものではないかと思われる。自己間引きを起こしながら成長する林分では、理論的な最大収量は、理論的最大平均個体重が無限大とみなせるようになるよりも早くに飽和値に達する傾向があることを示すものではないだろうか。この点については、ダケカンバ林でもさらに検討する。

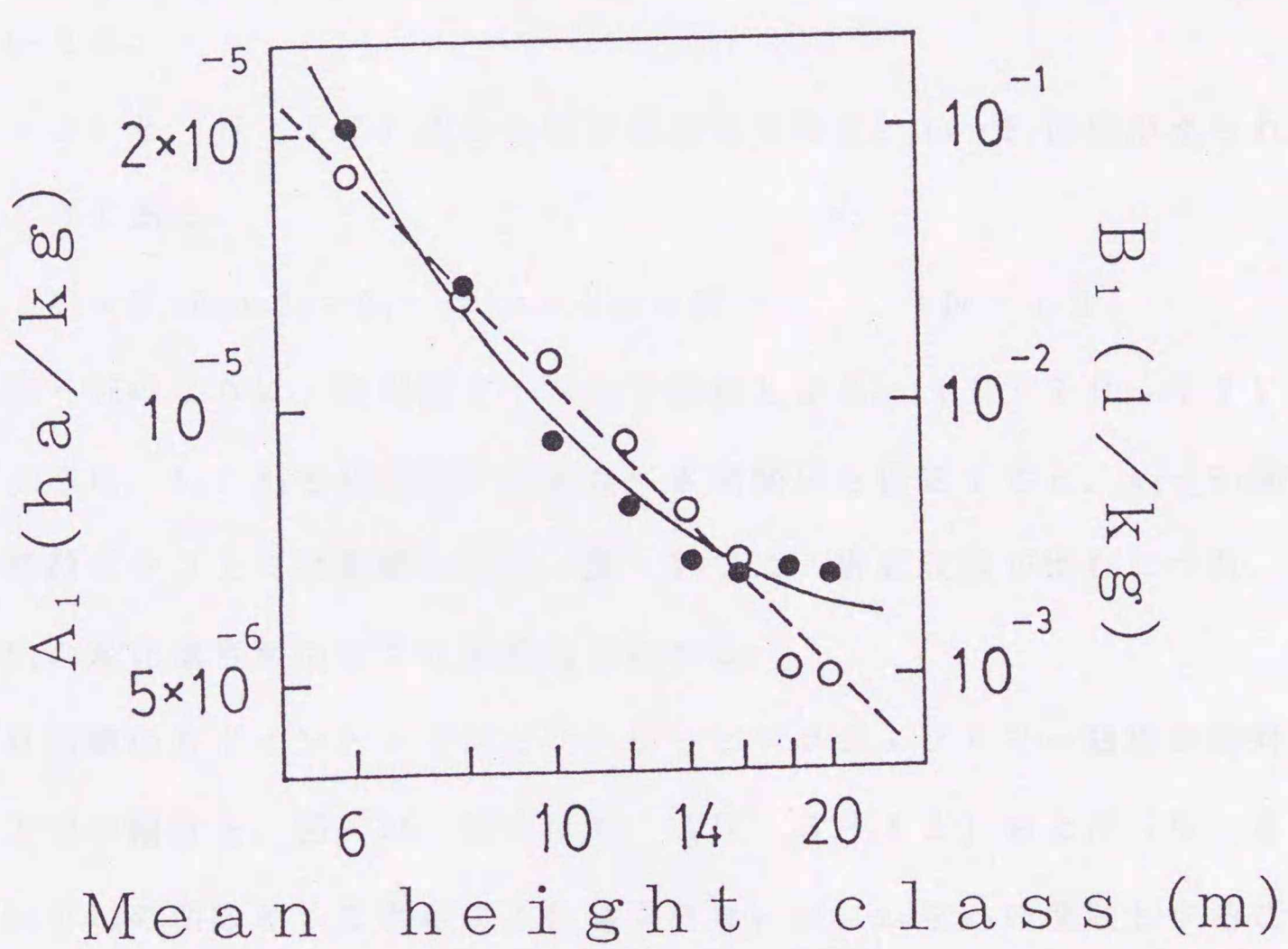
次に、C－D効果の逆数式のパラメータの近似方法について検討しよう。（Ⅳ・5～7）式のうち、B_1の推定式については、従来の推定方法と同様であり、そのまま承認できるだろう。A_1については、14m階以下と16m階以上をスムーズに近似することが必要である。A_1の近似式については、生物学的時間τの関数として篠崎（1961：穂積（1973）から引用）によって明らかにされているが、ここでは、応用的な側面を重視し、成長段階の関数として考えることとする。図－9からわかるように、A_1は、平均樹高階に対して漸近値をもった指数関数的減少を示している。そこで負の指数関数あるいはべき乗関数を変形した式をあてはめることが考えられるが、ここでは次式を採用することとした。

$$A_1=a_5(MH)^{-b5}+c_5 \quad (a_5, b_5, c_5>0) \qquad (Ⅳ・12)$$

これは一種の拡張相対成長式（Ogawa et al., 1965b）とみなせ、また平均樹高階で微分すると、定数項が消え、（Ⅳ・5）式の微分形と同じ形の式に帰着するという性質をもつ。線形式ではないので、非線形回帰によってパラメータを決定する。回帰結果を図－13に示した。求められたパラメータ値は、

$$a_5=1.271\times10^{-3},\ b_5=2.470,\ c_5=5.273\times10^{-6}$$

であった。定数項c_5が、平均樹高階16m以上でのA_1の平均値（Ⅳ・7式）より



図－13. シラカンバ林の平均個体重－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値の推定

Fig. 13. Estimations of the parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean weight-density relationships of B. p. stands

●, — : parameter A_1, ○, ‥ : parameter B_1.

Regression line: For A_1, $A_1=1.271\times10^{-3}(MH)^{-2.470}+5.273\times10^{-6}$ $(r^2=0.992)$.

for B_1, $B_1=3.783(MH)^{-3.504}$ $(r^2=0.978)$.

やや小さいが、決定係数の高い関係（$r^2=0.992$）がえられた。したがってA_1の近似式としては適当なのではないかと思われる。（Ⅳ・５）式と（Ⅳ・１２）式から求められるパラメータ値によって決定されるＣ－Ｄ曲線を、シラカンバ林のデータにあてはめた結果を図－14に示す。これらのＣ－Ｄ曲線は、図－９から求められるものとあまり変わらず、全樹高階で、データへのあてはまりもよいといえる。

（Ⅳ・５）と（Ⅳ・１２）式からＭＨを消去すると、A_1-B_1関係がえられ、次式のようである。

$$A_1=9.808\times10^{-5}B_1^{0.705}+5.273\times10^{-6} \qquad (Ⅳ・１３)$$

これは図－15のように、両対数グラフ上で曲線となる。（Ⅰ・１０，１１）式と同じように、A_1，B_1とＭＨ間に単純なべき乗関係を仮定すると、A_1-B_1関係は、両対数グラフ上では直線となる。図－15では、樹高成長が進むにつれ、B_1に比べA_1の変化速度が小さくなる傾向がわかる。

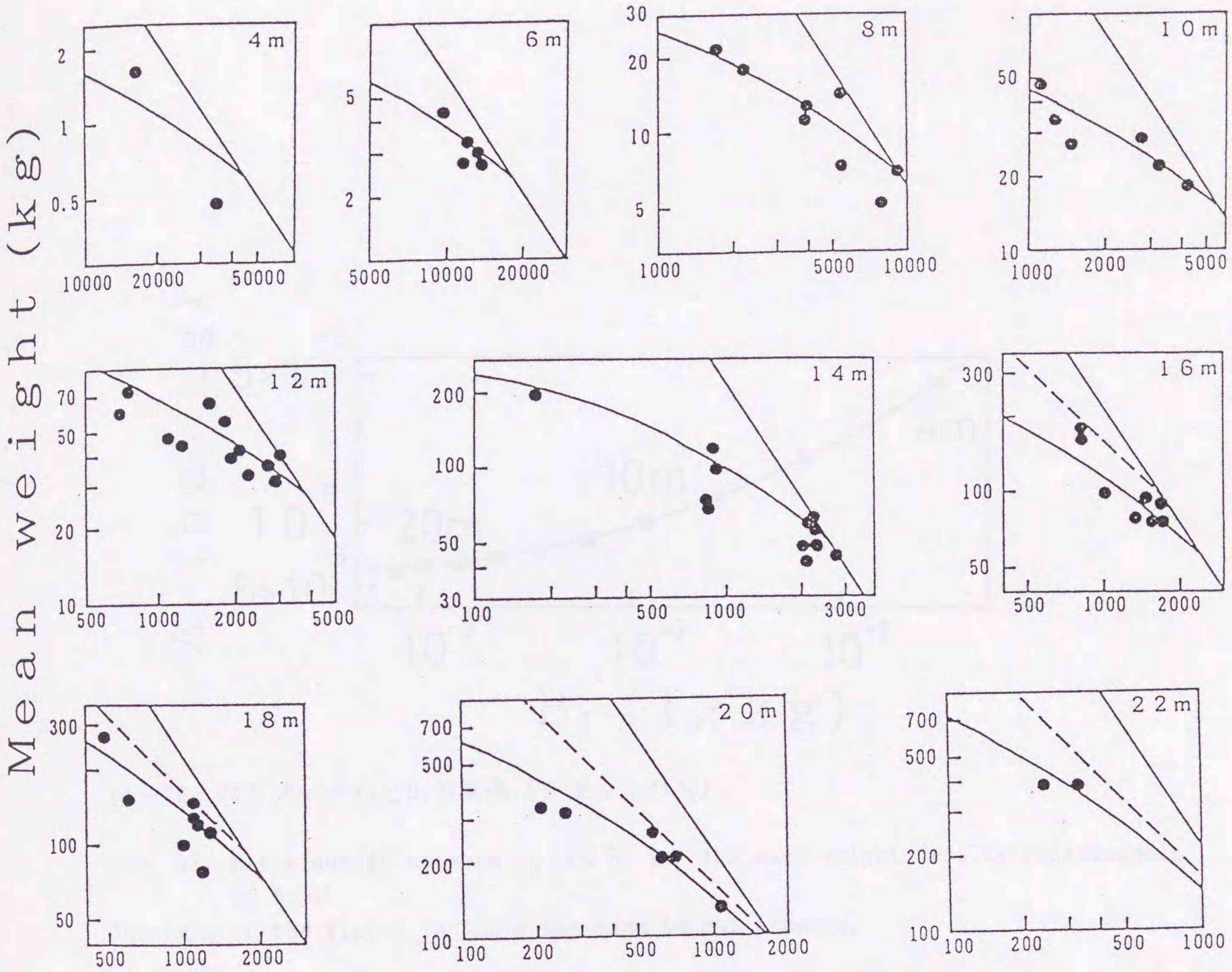
Ｃ－Ｄ曲線のＢポイントトラジェクトリーとトラジェクトリー曲線の両対数グラフ上での傾きを、図－16，17に示す。（Ⅳ・５，１２）および（Ⅳ・８）式からy_Bをx_Bの関数として求めることはできないが、x_Bをy_Bの関数とすることはでき、

$$x_B=37.829/(0.0045y_B^{0.295}+186.9y_B)$$

である。（Ⅳ・５～７）式でA_1，B_1を近似した場合（図－11）と異なり、この式によるＢポイントトラジェクトリーは曲線となる。（Ⅳ・５，１２）式よりトラジェクトリーの傾きは、

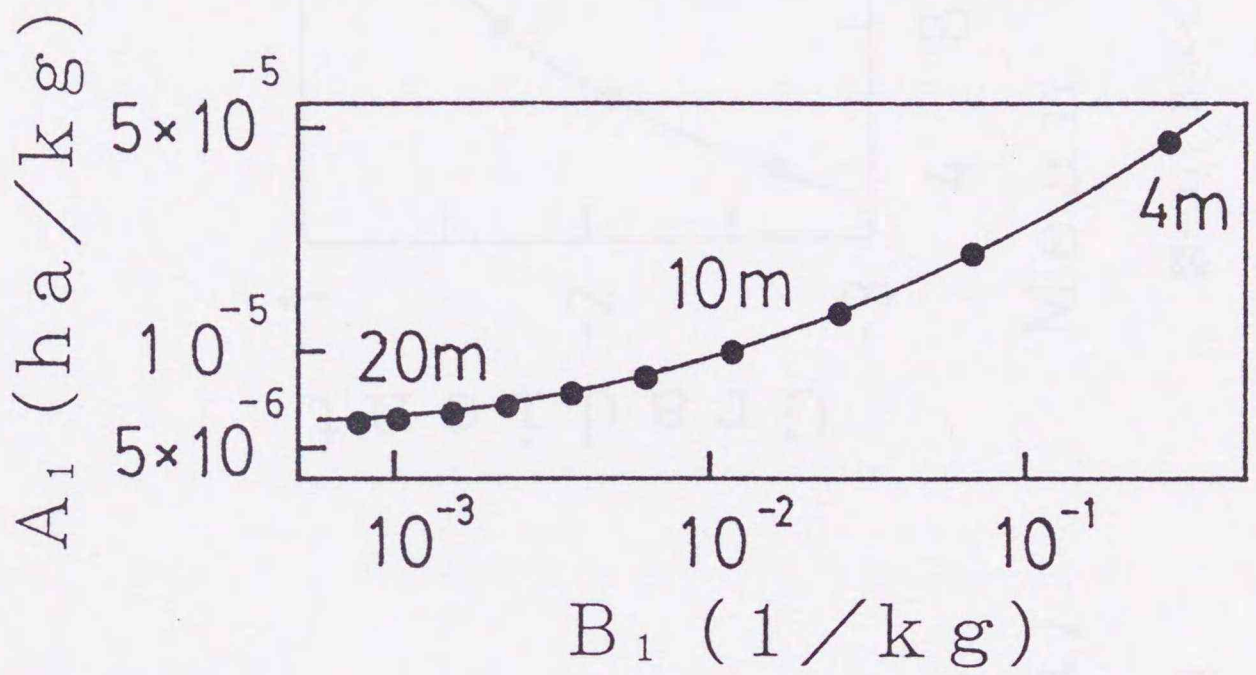
$$d\log y_B/d\log x_B=-1-3.139/(1.313+1.847\times10^{-2}MH^{2.470}) \qquad (Ⅳ・１４)$$

と求まる。傾きは樹高階が小さいほど急であり、Ｃ－Ｄ曲線は成長の初期段階ではより垂直的に、後期段階ではより水平的に移動する傾向がある。傾きは4m階の-2.67から飽和曲線状に増加し、22m階では-1.08となり、成長にともない傾



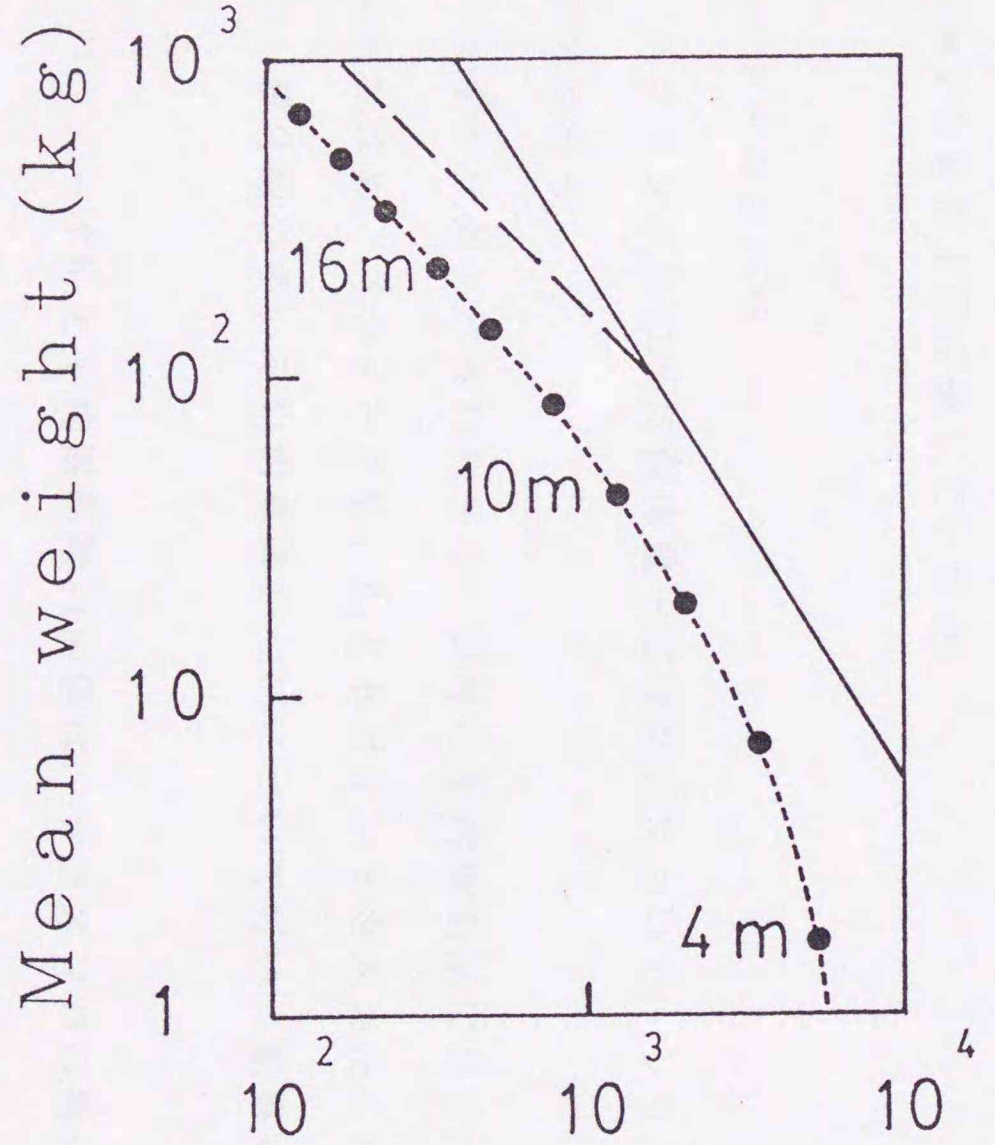
図－14．パラメータA_1，B_1（図－13）から決定されるＣ－Ｄ曲線とシラカンバ林の平均個体重－密度関係

Fig. 14. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 13 fitted to the mean weight-density relationships of B. p. stands
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively. Numerals at the upper right corner in each figure indicate the mean height classes.



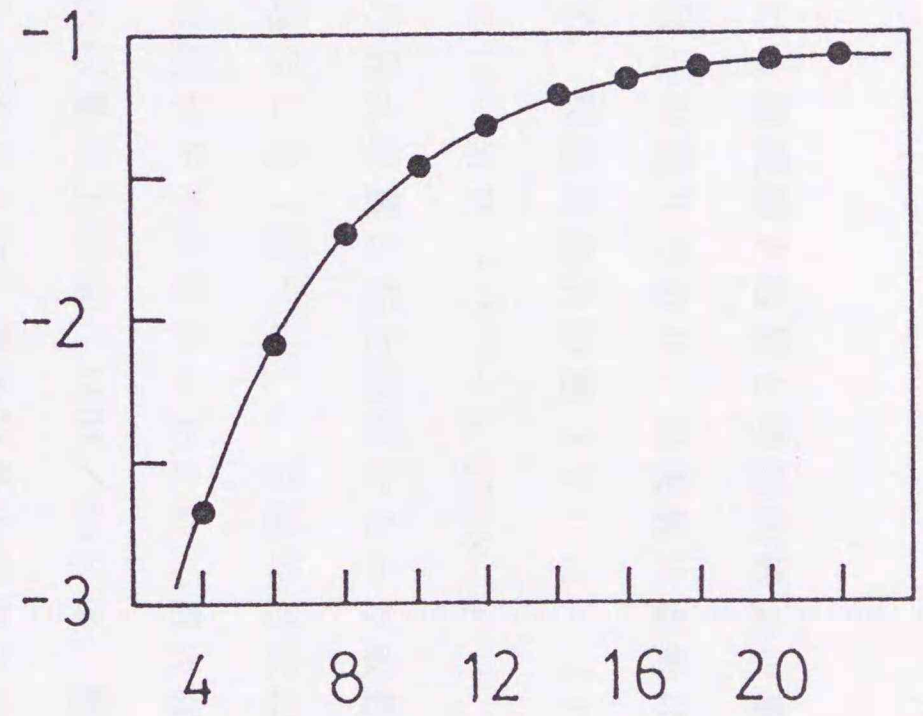
図－15. パラメータA_1とB_1の関係（シラカンバ林）

Fig. 15. Relationship between A_1 and B_1 for the mean weight-density relationship of B. p.
Numerals in the figure indicate the mean height classes.



図－16．パラメータA_1，B_1の推定値（図－13）に
基づくＢポイントトラジェクトリー（点線）

Fig. 16. Trajectory of the B-point of the C-D curve estimated by the parameters shown in Fig. 13.
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively.
Numerals in the figure are the mean height classes.



図－17．Ｂポイントトラジェクトリーの傾き

Fig. 17. Gradient of the B-point trajectory

き-1へ向かって変化し、A_1が一定の場合にみられる状態に近づく傾向が認められる。

各平均樹高階における現実最大収量と理論的最大収量の成長曲線を図－18に示した。算出方法は既述の通りであり、現実最大収量は、Ｃ－Ｄ曲線と最多密度線の交点として求め、理論的最大収量（Ｙ）は、（Ｉ・１２）式の関係から、

$$Y = 1/(3.748\times10^{-4}MH^{-2.470}+5.273\times10^{-6}) \qquad (Ⅳ・15)$$

と算出できる。両方の最大収量とも上限値をもった成長曲線を示し、単純ロジスティック式によく適合した（図－18）。理論的最大収量の上限値（180t／ha）は、（Ⅳ・１２）式のc_5がやや小さかったため、最大収量の観察値より少し大きくなった。現実最大収量の上限値（160t／ha）は、観察値によく一致した。また成長係数からもわかるように、理論的最大収量の成長曲線は、成長速度が大きく、比較的早い段階で上限値に近づき、平均樹高階16～18m以降ではほぼ飽和した状態となっている。現実最大収量は、成長速度はやや遅く、樹高階20～22mでもまだ上限に達していない。

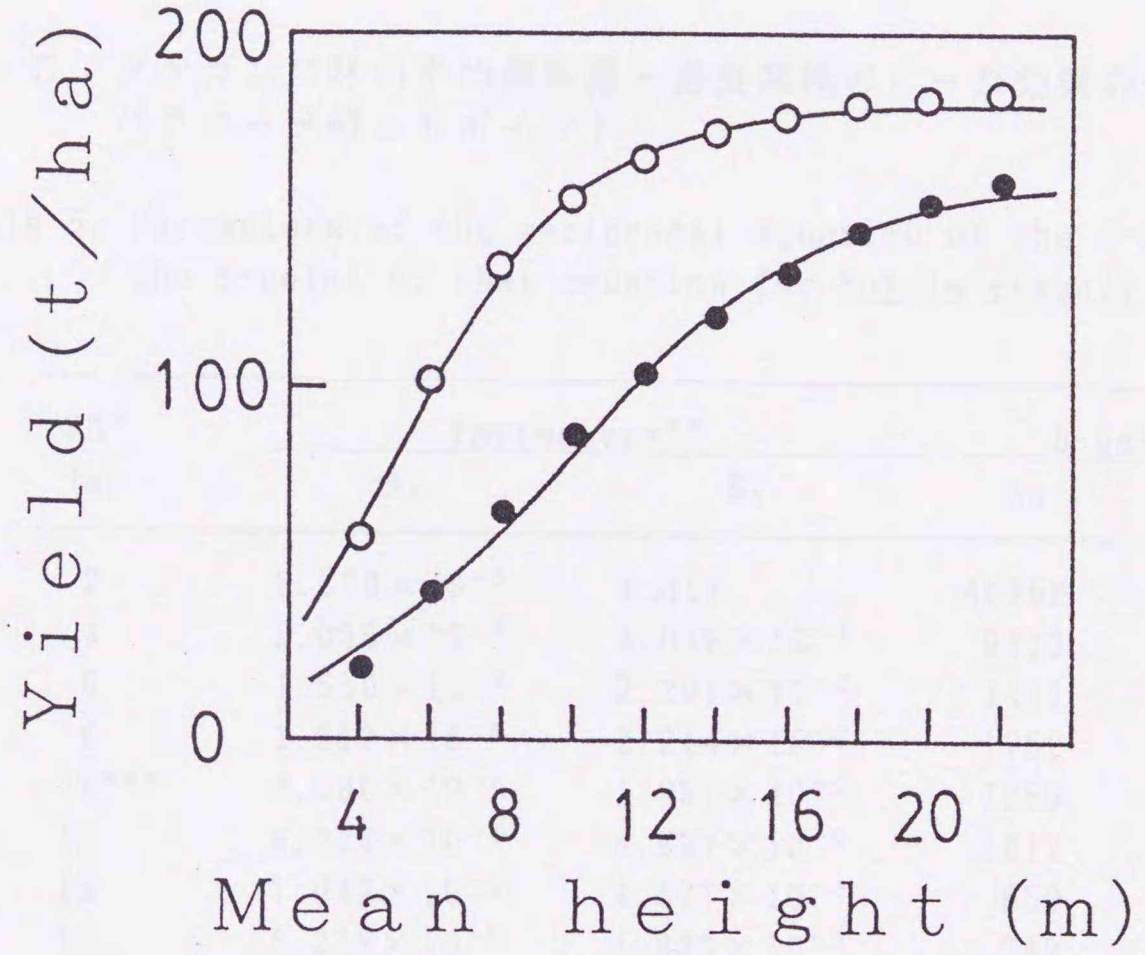
ii)ダケカンバ林

ダケカンバ林の平均個体重－密度関係について、シラカンバ林と同じ手法で解析を行う。

まずダケカンバ林71林分を、2m毎の平均樹高階に分け、Ｃ－Ｄ効果の逆数式をあてはめ、パラメータA_1, B_1とＢポイントを求めた。Ｃ－Ｄ曲線のあてはめは、林分数の多い平均樹高階2～20mについて行い、結果を表－５と図－19に示した。

パラメータB_1と平均樹高階の関係は、シラカンバの場合と同様に、負の傾きをもつ直線で近似でき、回帰式は、

$$\log B_1 = -3.243\log(MH) + 1.203 \qquad (r^2=0.979) \qquad (Ⅳ・16)$$



図－18．シラカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量の成長

Fig. 18. Growth curves of actual maximum and the final yields of B. p. stand
○: the final yield, ●: actual maximum yield. Growth curves are approximated by the simple logistic curves.
Regression: For the final yield, $Y=179.98/(1+9.918\exp(-0.412MH))$ $(r^2=0.994)$,
for actual maximum yield, $y=160.30/(1+15.141\exp(-0.276MH))$ $(r^2=0.995)$.

表－５．ダケカンバ林の平均個体重－密度関係のＣ－Ｄ効果の逆数式のパラメータ値とＢポイント

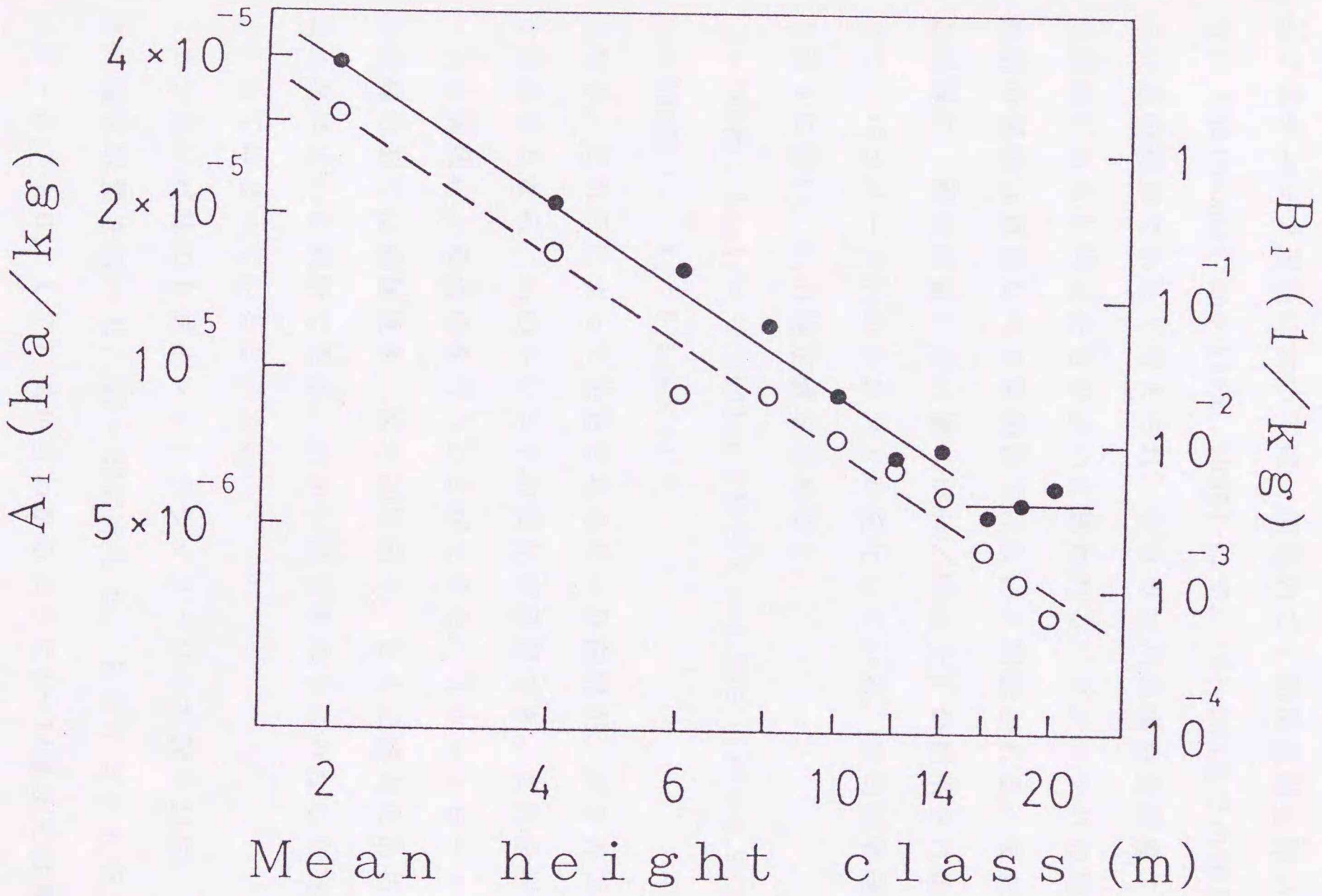
Table 5. Parameters of the reciprocal equation of the C-D effect and the B-point of that equation for Betula ermanii stands

MH* (m)	Parameters**		B-point**	
	A_1	B_1	x_B	y_B
2	3.870×10^{-5}	1.817	46952	0.28
4	2.096×10^{-5}	2.059×10^{-1}	9822	2.4
6	1.550×10^{-5}	2.201×10^{-2}	1421	22.7
8	1.212×10^{-5}	2.214×10^{-2}	1752	23.5
10***	8.696×10^{-6}	1.087×10^{-2}	1250	46.0
12	6.824×10^{-6}	6.937×10^{-3}	1017	72.1
14	7.042×10^{-6}	4.577×10^{-3}	650	109
16	5.239×10^{-6}	1.830×10^{-3}	349	273
18	5.572×10^{-6}	1.364×10^{-3}	245	367
20	6.039×10^{-6}	6.503×10^{-4}	108	767

* Mean height class

** Dimension: A_1(ha/kg), B_1(1/ka), x_B(1/ha), y_B(kg)

*** Parameters were determined by the C-D rule.



図－19. ダケカンバ林の平均個体重－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値と平均樹高の関係

Fig. 19. Parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean weight-density relationships of B. e. stands
●: parameter A_1, ○: parameter B_1.
Regression line: For 2～14m MH classes, $\log A_1=-0.909\log(MH)-4.135$ $(r^2=0.943)$,
for 16～20m MH classes, $A_1=5.616\times10^{-6}$,
for all MH classes, $\log B_1=-3.243\log(MH)+1.203$ $(r^2=0.979)$.

であった。決定係数はシラカンバと同等であった。

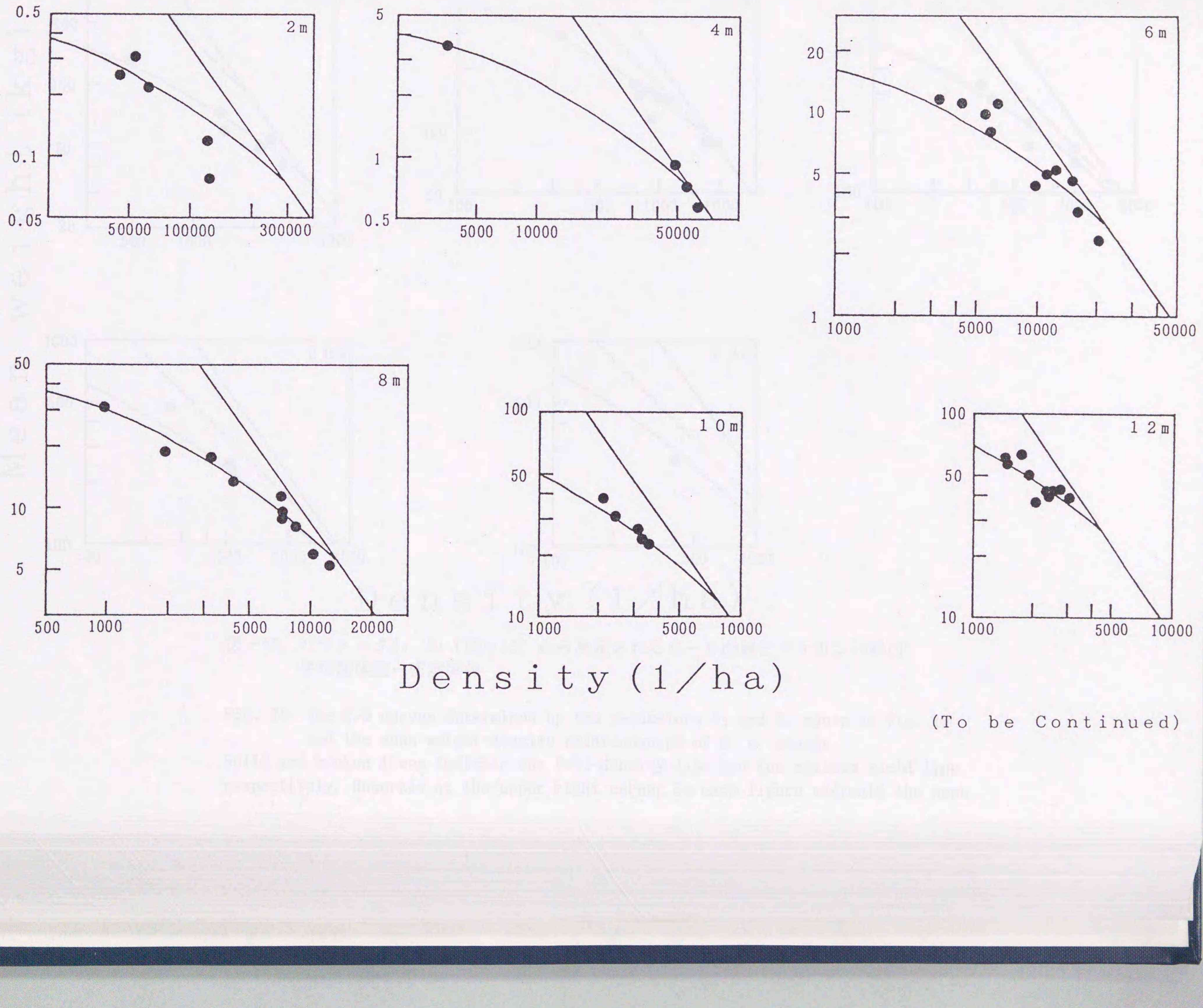
パラメータA_1は、ややばらつきが大きいが、2～14m階の範囲では直線的に減少したが、16～20m階では増加した。しかし理論的最大収量の逆数であるA_1は、ロジスティック理論においては、成長のごく初期段階を除いて増加することはない（Shinozaki and Kira, 1956）ので、16～20m階での増加傾向はデータのばらつきの結果であると考えられ、シラカンバの場合を考慮すると、やはり一定な傾向にあると考えた方がよいと思われる。ダケカンバの場合も、A_1と平均樹高階の関係は単純なべき乗関係ではないと判断される。またシラカンバの場合と同様に、最大収量に近い値（150t／ha以上）が観察され始める平均樹高階付近で、パラメータA_1のトレンドが変化している。平均樹高階14m以下と16m以上を別々に扱い、A_1の推定値を求めると、

2～14m階：$\log A_1 = -0.909 \log(MH) - 4.135$　$(r^2 = 0.943)$　（Ⅳ・１７）

16～20m階：　$A_1 = 5.616 \times 10^{-6}$　（Ⅳ・１８）

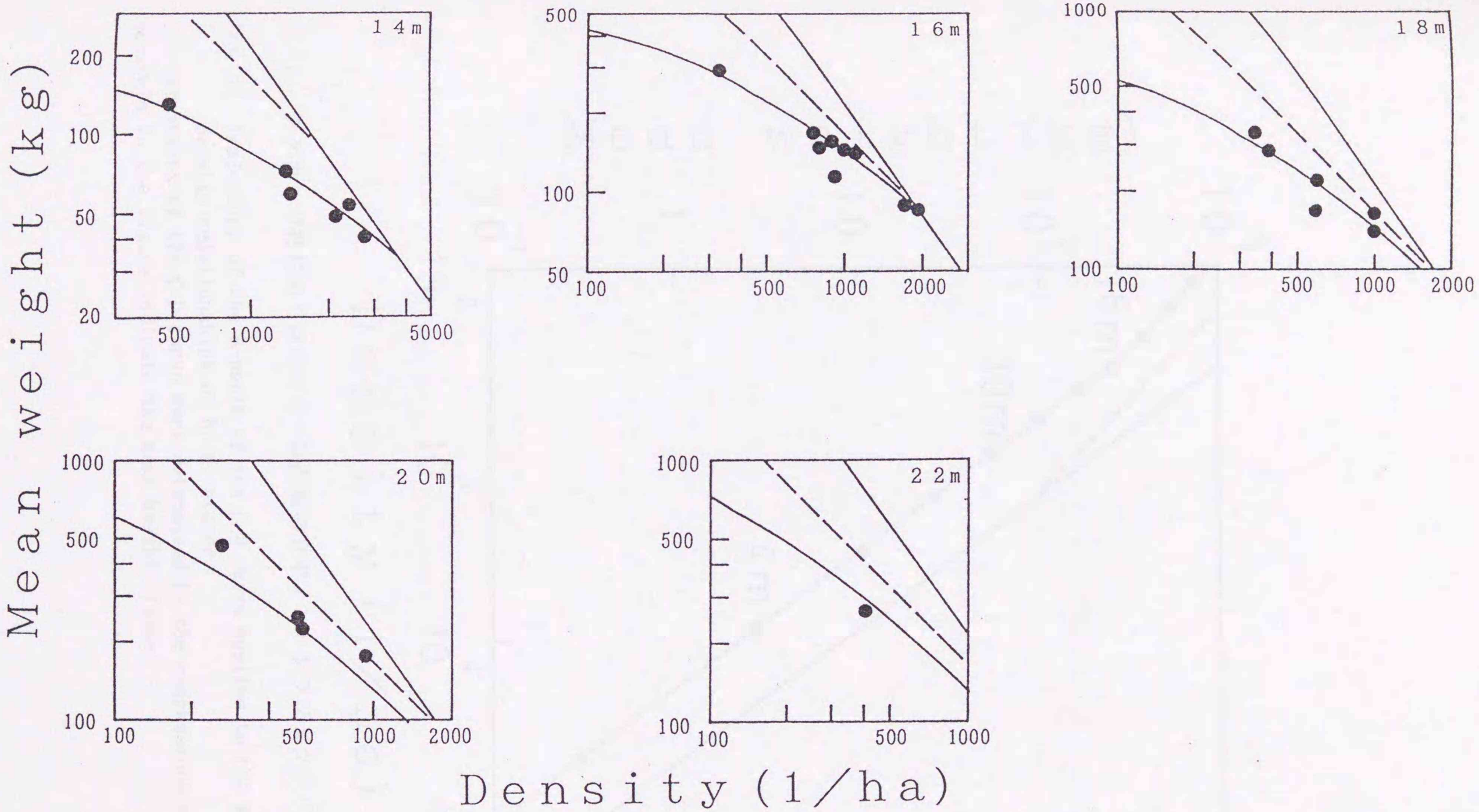
となる。これらによって決定されるＣ－Ｄ曲線が、ダケカンバ林のデータによく適合するなら、A_1のトレンドの変化が容認でき、また全樹高階を通してスムーズな関数による近似を行うことができる。（Ⅳ・１６～１８）式によるＣ－Ｄ曲線のあてはめ結果を、図－20に示す。とくに傾向のある逸脱はみられず、適合性はよいと判断できる。A_1が一定であろうとみなした16m階以上についてもよくあてはまっているといえる。

ダケカンバ林のＢポイントトラジェクトリーを図－21に、現実最大収量、理論的最大収量を表－６、図－22に示した。Ｂポイントトラジェクトリーは、（Ⅳ・８，１６，１７）式からわかるように2～14階までは傾き-1.389の直線で、ほぼ最多密度線に平行であり、16m階以上では傾き-1となり、最大収量線に平行となる。Ｂポイントトラジェクトリーのトレンドは、シラカンバの場合と同じであり、密度管理図とは一致しなかった。理論的最大収量（Ｙ）は、（Ｉ・



(To be Continued)

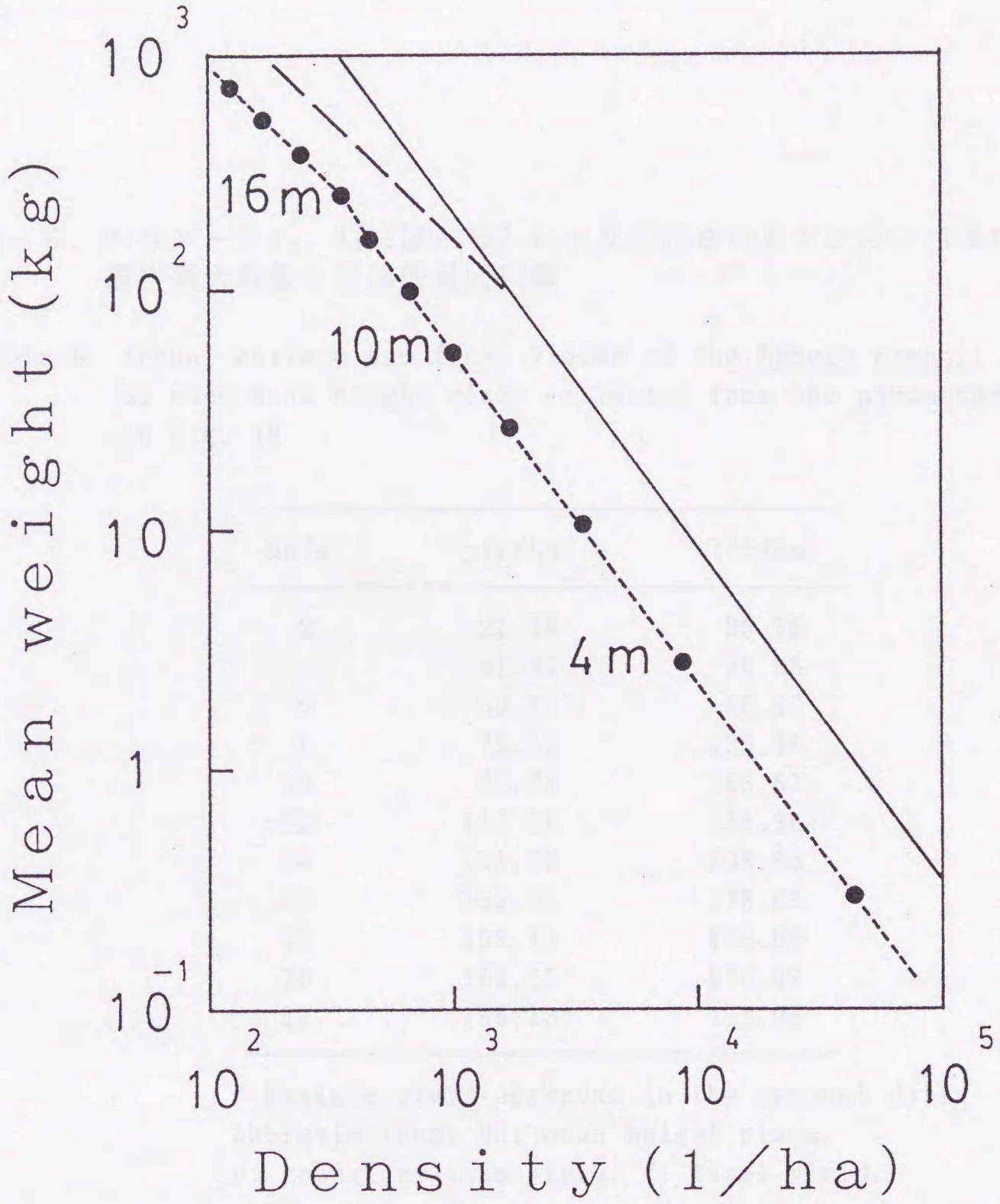
(Continued)



図－20．パラメータA_1，B_1（図－19）から決定されるC－D曲線とダケカンバ林の平均個体重－密度関係

Fig. 20. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 19 and the mean weight-density relationships of B. e. stands

Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively. Numerals at the upper right corner in each figure indicate the mean



図－21．ダケカンバ林にあてはめたＣ－Ｄ曲線のＢポイントトラジェクトリー

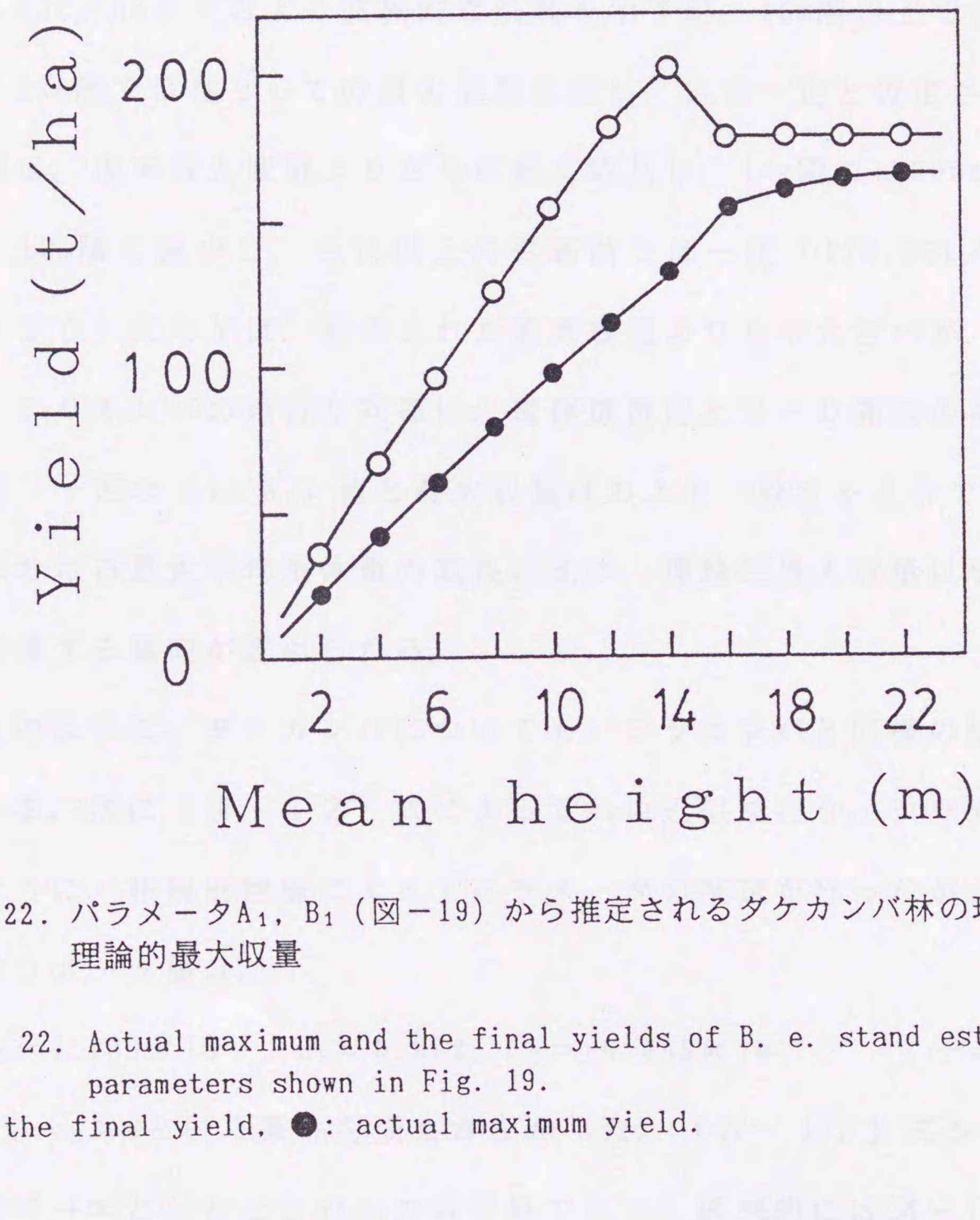
Fig. 21. Trajectory of the B-ponit of the C-D curve applied to the mean weight-density relationships of B. e. stands
The parameters of the C-D curve were determined by the regressions shown in Fig. 19.
Numerals in the figure indicate the mean height classes.

表－６．パラメータA_1，B_1（図－19）により推定されるダケカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量

Table 6. Actual maximum and final yields of the Betula ermanii stand at each mean height class estimated from the parameters shown in Fig. 19

MH(m)	y(t/ha)	Y(t/ha)
2	22.20	35.59
4	41.89	66.83
6	60.73	96.60
8	79.02	125.46
10	96.94	153.67
12	114.55	181.36
14	131.92	208.63
16	153.98	178.05
18	159.48	178.05
20	163.62	178.05
22	165.13*	178.05

* Maximum yield observed in the present data.
Abbreviations; MH: mean height class,
y: actual maximum yield, Y: final yield.



図－22．パラメータA_1，B_1（図－19）から推定されるダケカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量

Fig. 22. Actual maximum and the final yields of B. e. stand estimated from the parameters shown in Fig. 19.
○: the final yield, ●: actual maximum yield.

１２）と（Ⅳ・１６～１８）式により、

平均樹高階14m以下：$Y = 18.959 (MH)^{0.909}$　　（Ⅳ・１９）

平均樹高階16m以上：$Y = 178.05$　　（Ⅳ・２０）

であり、これらから算出できる。現実最大収量は、2m階の22.20t／haから14m階の131.92t／haまでおよそ直線的な成長を示すが、16m階以上では成長速度が減少し、22m階では種としての最大収量に達し、以後一定と仮定される。理論的最大収量は、現実最大収量よりさらに速く成長し、14m階では200t／ha以上に達するが、16m階で減少し、それ以上の樹高階では一定（178.05t／ha）となる。（Ⅳ・２０）式のＹは、観察された最大収量よりやや大きいが、ほぼ近い値であり、シラカンバの場合と同様に、現存量推定とＣ－Ｄ曲線のあてはめが適当ならば、一定の（$1/A_1$）値と最大収量はおよそ一致するようである。また各樹高階における最大平均個体重の成長に比べ、理論的最大収量は早い段階で一定値に到達する傾向が認められる。

以上のように、ダケカンバについても、シラカンバと同様の結果がえられたといえる。次に（Ⅳ・１２）式によってA_1の近似を行う。シラカンバの場合と同じように、非線形回帰によってパラメータの推定を行ったが、残差を最小にするパラメータ値は、

$a_5 = 7.109 \times 10^{-5}$, $b_5 = 0.853$, $c_5 = -6.058 \times 10^{-7}$　　($r^2 = 0.995$)

となり、$c_5 > 0$という条件を満たさなかった。（Ⅳ・１２）式からわかるように、c_5はＭＨ→∞としたときのA_1の収束値であり、理想的には図－19のA_1の一定値と一致するのが望ましい。しかし観察データからパラメータを推定するという方法では、$c_5 < 0$となることはまま起こりうることであろう。この場合、ここでえられたc_5の絶対値は小さいから、$c_5 = 0$とみなして回帰をしなおすという方法も考えられるが、（Ｉ・１４）式に示したように、それではＹが無限大に発散するので適当ではない。そこでc_5値を適当に変化させながら回帰を行い、回帰

式がある基準を満たすパラメータ値を採用するという方法が考えられる。ここではc5に適当な数値を与え、a5，b5を非線形回帰で求め、その回帰式のうち、平均樹高階16～20mの範囲で、A1の観察平均値$A_1=5.6\times10^{-6}$を与える最大のc5値をもつ回帰式を、便宜的に採用することとした。c5を、A1の平均値に近い5.5×10^{-6}から5.0×10^{-7}ずつ変化させ回帰を行い、条件を満たすパラメータ値として、

$$a_5=7.465\times10^{-5},\ b_5=1.009,\ c_5=2.0\times10^{-6}\qquad(r^2=0.993)$$

をえた。定数項c5ができるだけ16～20m階におけるA1の平均値に近いことが望ましいと考えられるので、この条件下で検討したが、それでも$A_1=5.6\times10^{-6}$に比べると1/2以下の小さな値となってしまった。この回帰結果を図－23に、Ｃ－Ｄ曲線のデータへのあてはめ結果を図－24に示す。Ｃ－Ｄ曲線の適合性は、図－20に比べ、みためでは16m階でのあてはまりがやや悪いようであるが、全体として傾向をもった逸脱は認められず、満足できる結果であるといえるであろう。

A1－B1関係は、

$$A_1=3.154\times10^{-5}B_1^{0.311}+2.0\times10^{-6}\qquad(\text{Ⅳ}\cdot21)$$

であり、シラカンバの場合と同じように、ｘ軸に対して凸型の曲線となる（図－25）。

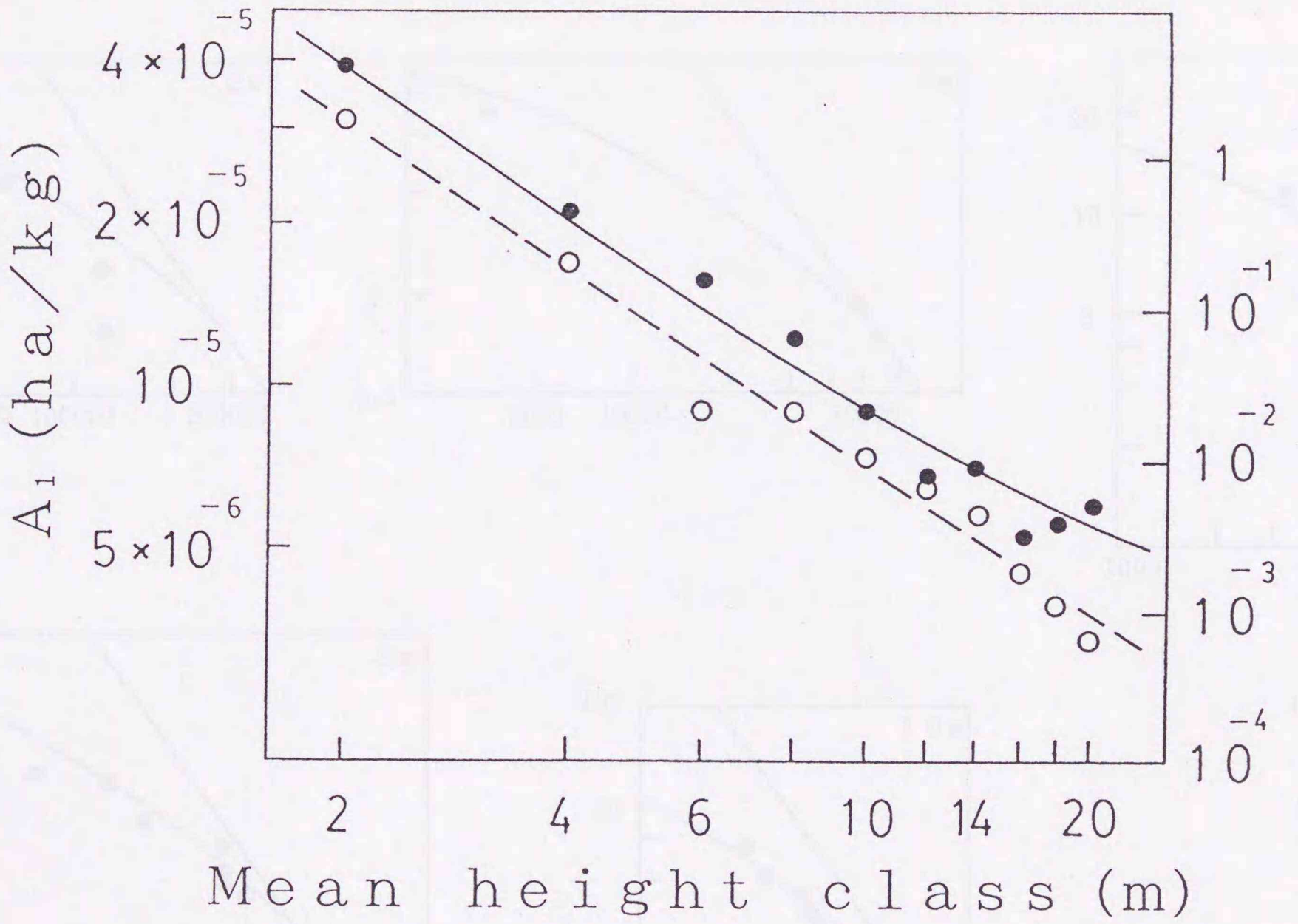
Ｂポイントの座標（xB，yB）間の関係は、

$$x_B=15.947/(8.108\times10^{-4}y_B^{0.689}+6.379\times10^{-5}y_B)$$

であり、この場合もＢポイントトラジェクトリーは曲線である（図－26）。しかし次式と図－27からわかるように、トラジェクトリーの傾きの変化は小さいので、一見したところでは最多密度線に平行な直線状にみえる。トラジェクトリーの傾きと平均樹高階との関係は、

$$d\log y_B/d\log x_B=-1-0.753/(1.668+6.486\times10^{-2}MH^{1.009})\qquad(\text{Ⅳ}\cdot22)$$

であり、平均樹高階が大きくなると増加する。2m階での-1.42から、22m階では

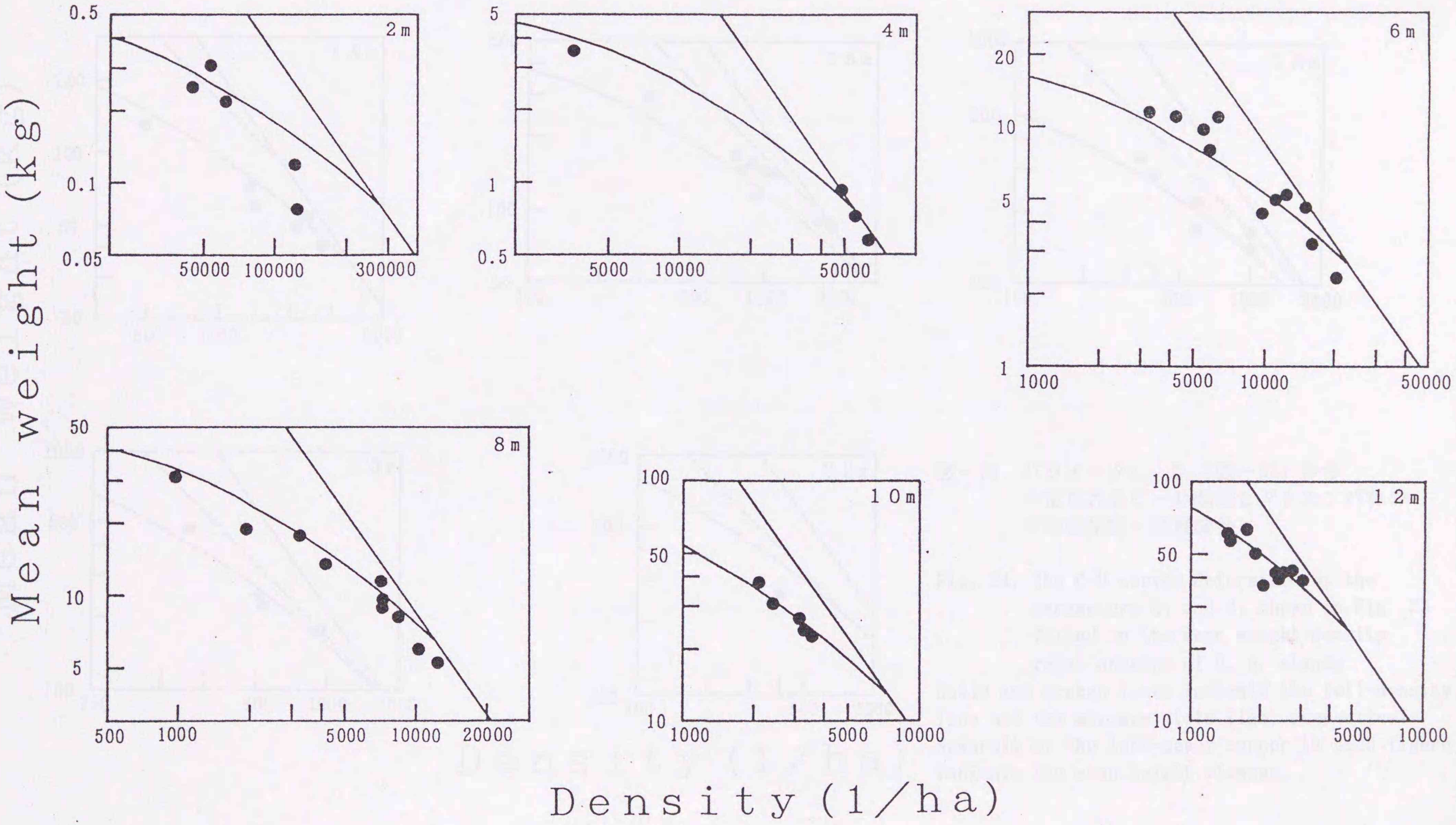


図－23. ダケカンバ林の平均個体重－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値の推定

Fig. 23. Estimations of the parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean weight-density relationships of B. e. stands

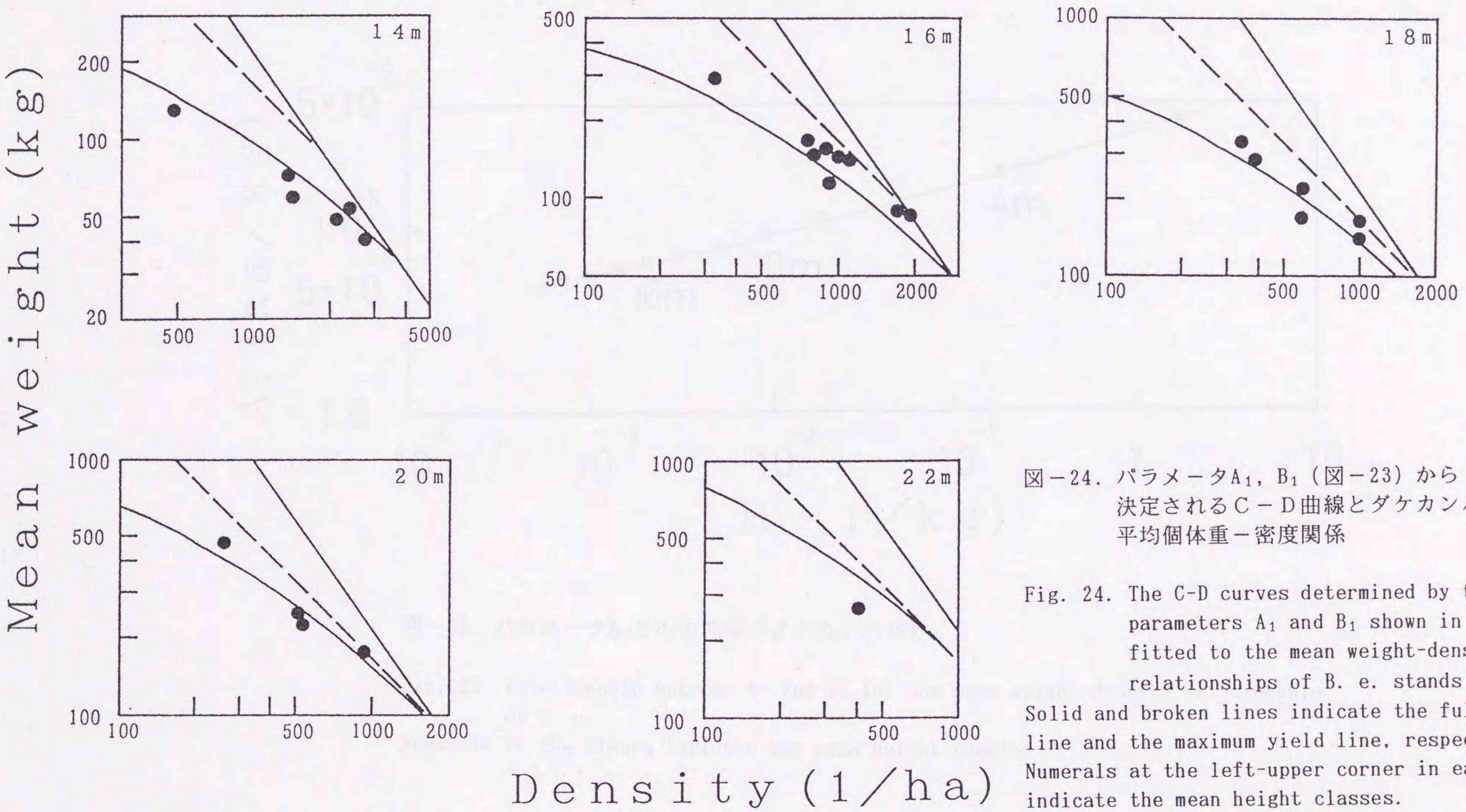
●, — : parameter A_1, ○, ⋯ : parameter B_1.

Regression line: For A_1, $A_1=7.465\times10^{-5}(MH)^{-1.009}+2.0\times10^{-6}$ $(r^2=0.993)$,
for B_1, $B_1=15.96(MH)^{-3.243}$ $(r^2=0.979)$.



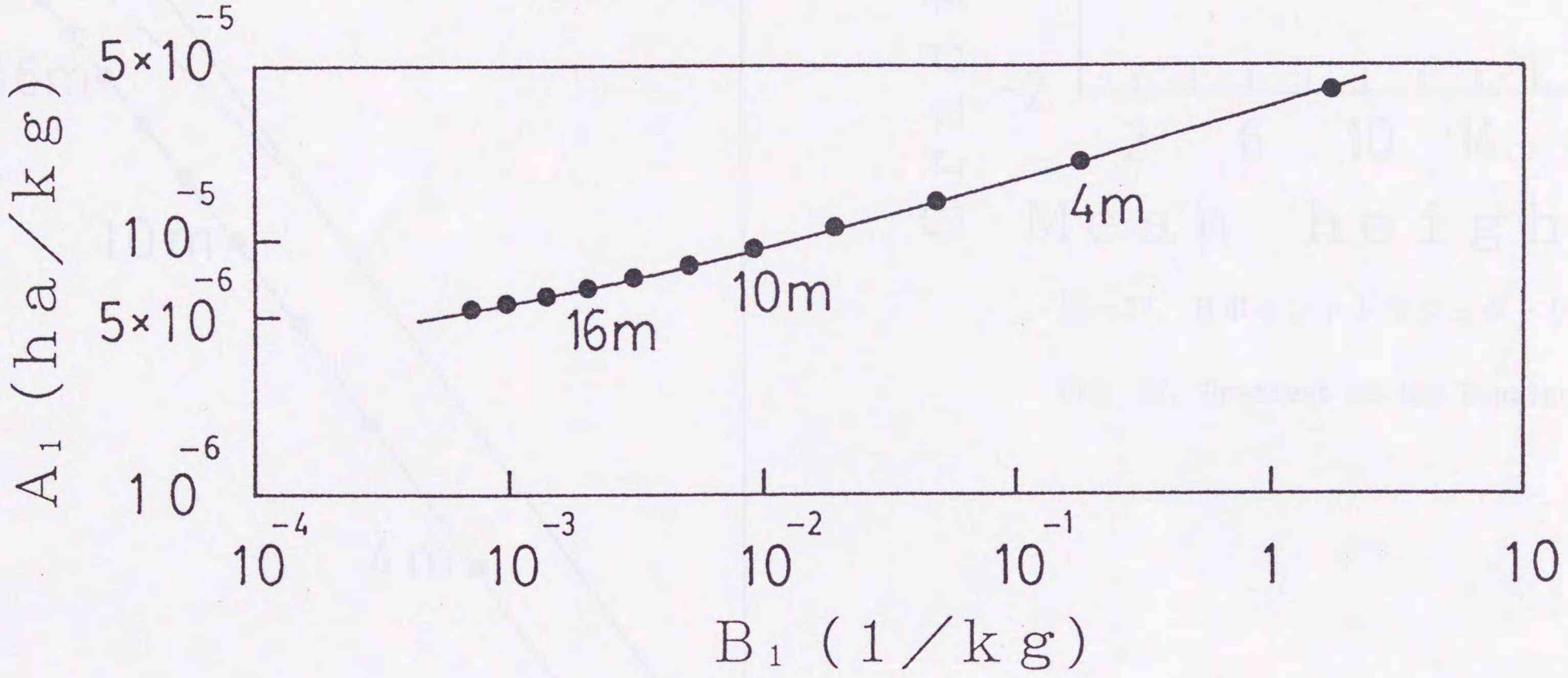
(To be continued)

(Continued)



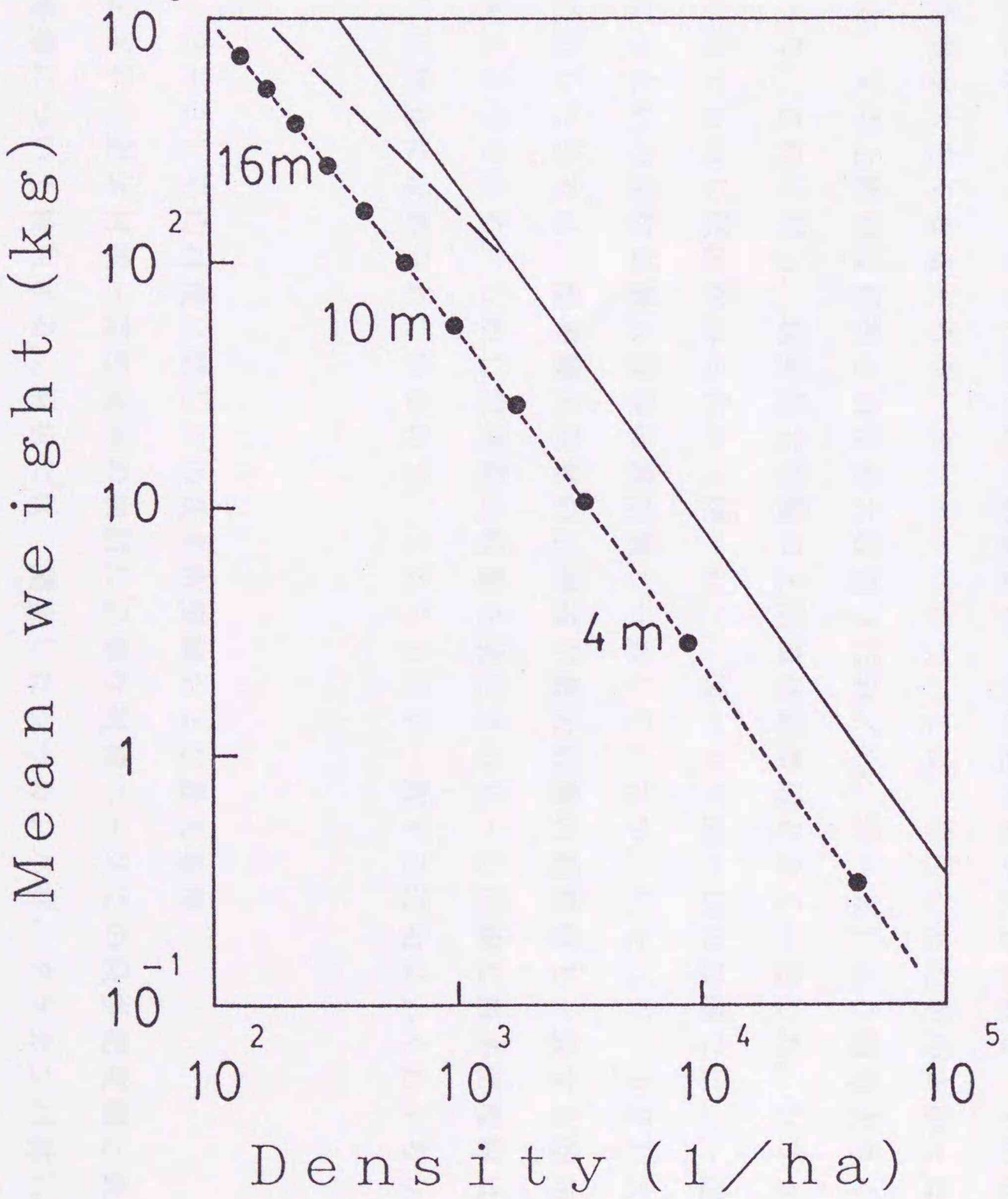
図－24．パラメータA_1，B_1（図－23）から決定されるC－D曲線とダケカンバ林の平均個体重－密度関係

Fig. 24. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 23 fitted to the mean weight-density relationships of B. e. stands
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively. Numerals at the left-upper corner in each figure indicate the mean height classes.



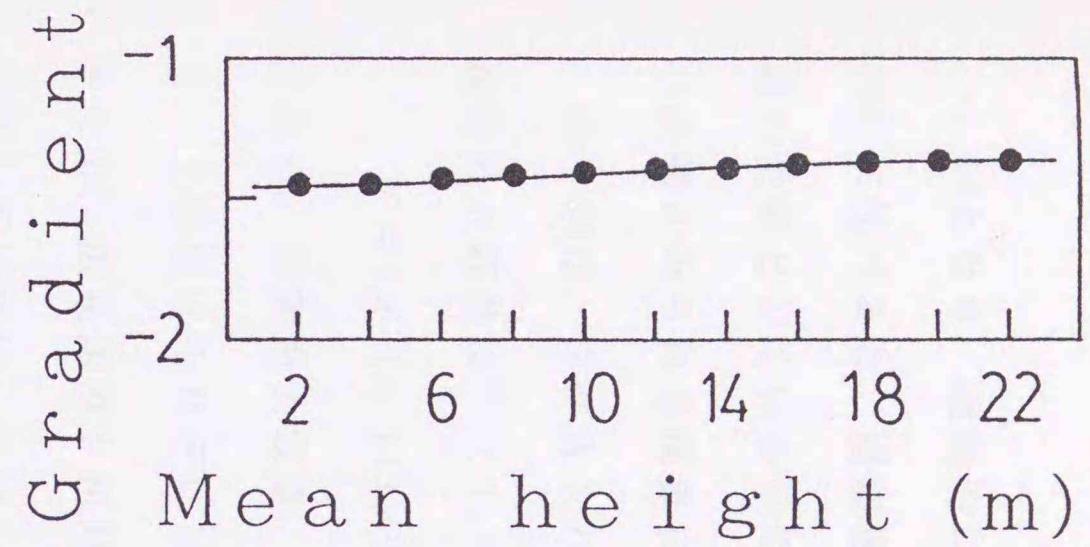
図－25．パラメータA_1とB_1の関係（ダケカンバ林）

Fig. 25. Relationship between A_1 and B_1 for the mean weight-density relationship of B. e.
Numerals in the figure indicate the mean height classes.



図－26．パラメータA_1，B_1の推定値（図－23）に基づく
Bポイントトラジェクトリー（点線）

Fig. 26. Trajectory of the B-point of the C-D curve estimated by the parameters shown in Fig. 23. Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum yield line, respectively. Numerals in the figure are the mean height classes.



図－27．Bポイントトラジェクトリーの傾き

Fig. 27. Gradient of the B-point trajectory

-1.24となり、理論的には-1へ向かって増大するが、シラカンバの場合（図－17）に比べると、増加速度は遅い。また22m階でも傾きは-1.24であるから、論議の対象としている平均樹高階内では、シラカンバの場合のように、A_1が一定の状態にみられる現象に近い状態をえることは困難であろう。

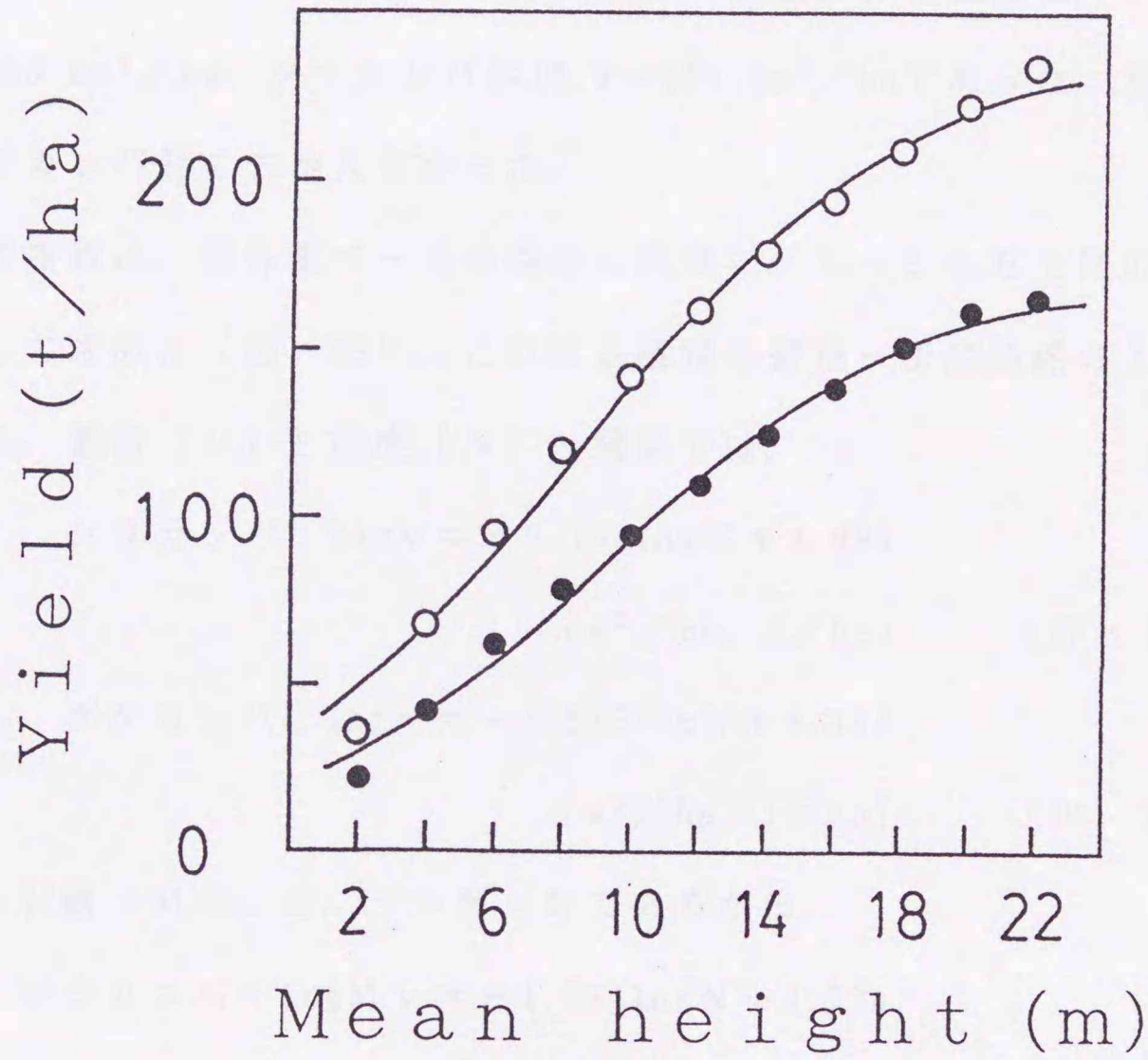
図－28は、ダケカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量を示している。理論的最大収量は、（Ⅰ・１２）式にしたがい、

$$Y = 1 / (5.143 \times 10^{-5} MH^{-1.009} + 2.0 \times 10^{-6}) \qquad (Ⅳ・２３)$$

である。現実最大収量、理論的最大収量とも単純ロジスティック曲線で近似でき、上限値はそれぞれ173t／ha、240t／haであった。成長係数がほぼ同じであるため、成長速度も相対的に同じであり、両収量とも22m階でもまだ飽和状態には達していない。YはA₁と密接な関係があるので、Yのロジスティック式の成長係数は、（Ⅳ・１２）式のb_5に影響され、b_5の絶対値が大きいほど、Yの成長係数が大きくなるだろう。ダケカンバについては、採用したc_5が小さかったため、Yの上限値は観察された最大収量（165t／ha，表－２）より随分大きくなった。これに対し、現実最大収量の上限値は観察値とよく一致した。シラカンバ林でも同じ傾向がみられた（図－18）。図－９や図－19の段階では、一定となったA_1の逆数が最大収量の観察値と一致していたが、A_1を（Ⅳ・１２）式で近似した後では、現実最大収量の上限値が最大収量の観察値と一致する傾向があるようである。しかし現実最大収量を決定するＣ－Ｄ曲線と最多密度線は、互いに独立に求められているので、これらの値が一致する理由はよくわからない。

Ⅳ－３－３）平均材積に関しての最多密度線および最大蓄積

まず平均個体材積－密度関係の検討に必要な材積ベースでの最多密度線と最大蓄積について検討する。解析には、調査したシラカンバ林、ダケカンバ林71



図－28. ダケカンバ林の現実最大収量と理論的最大収量の成長

Fig. 28. Growth curves of actual maximum and the final yields of B. e. stand
○: the final yield, ●: actual maximum yield. Growth curves are approximated by the simple logistic curves.
Regression: For the final yield, $Y=240.05/(1+6.004\exp(-0.212MH))$ $(r^2=0.992)$,
for actual maximum yield, $y=173.32/(1+7.499\exp(-0.218MH))$ $(r^2=0.995)$.

林分ずつと、一般に材積の推定値は誤差が小さいので、文献からえたデータを、シラカンバ50林分（合沢・滝川，1962；加藤ら，1965；松井ら，1967；吉村・古本，1973；戸沢ら，1979；滝川・板垣，1982；佐藤ら，1983；瀬川ら，1985）、ダケカンバ13林分（松井・篠原，1955；赤井・浅田，1964；佐藤，1965）加えた。各々の蓄積－密度関係を図－29に示す。蓄積の分布範囲は、シラカンバ林23.5～288.8m^3／ha、ダケカンバ林10.9～235.6m^3／haであった。蓄積の最大値は、シラカンバ林の方が大きかった。

最多密度線は、個体重ベースの場合と同様に、もっとも右上側の２点を通る直線として求めた（図－29）。これは各樹種の蓄積－密度関係の上限を与える線である。蓄積（ｖ）と密度（Ｎ）の関係では、

シラカンバ：$\log v = -0.734 \log N + 4.996$

[m^3／ha，1／ha]　（Ⅳ・２４）

ダケカンバ：$\log v = -0.512 \log N + 4.168$

[m^3／ha，1／ha]　（Ⅳ・２５）

平均個体材積（Ｍｖ）は、ｖ＝ＭｖＮであるから、

シラカンバ：$\log M v = -1.734 \log N + 4.996$

[m^3，1／ha]　（Ⅳ・２６）

ダケカンバ：$\log M v = -1.512 \log N + 4.168$

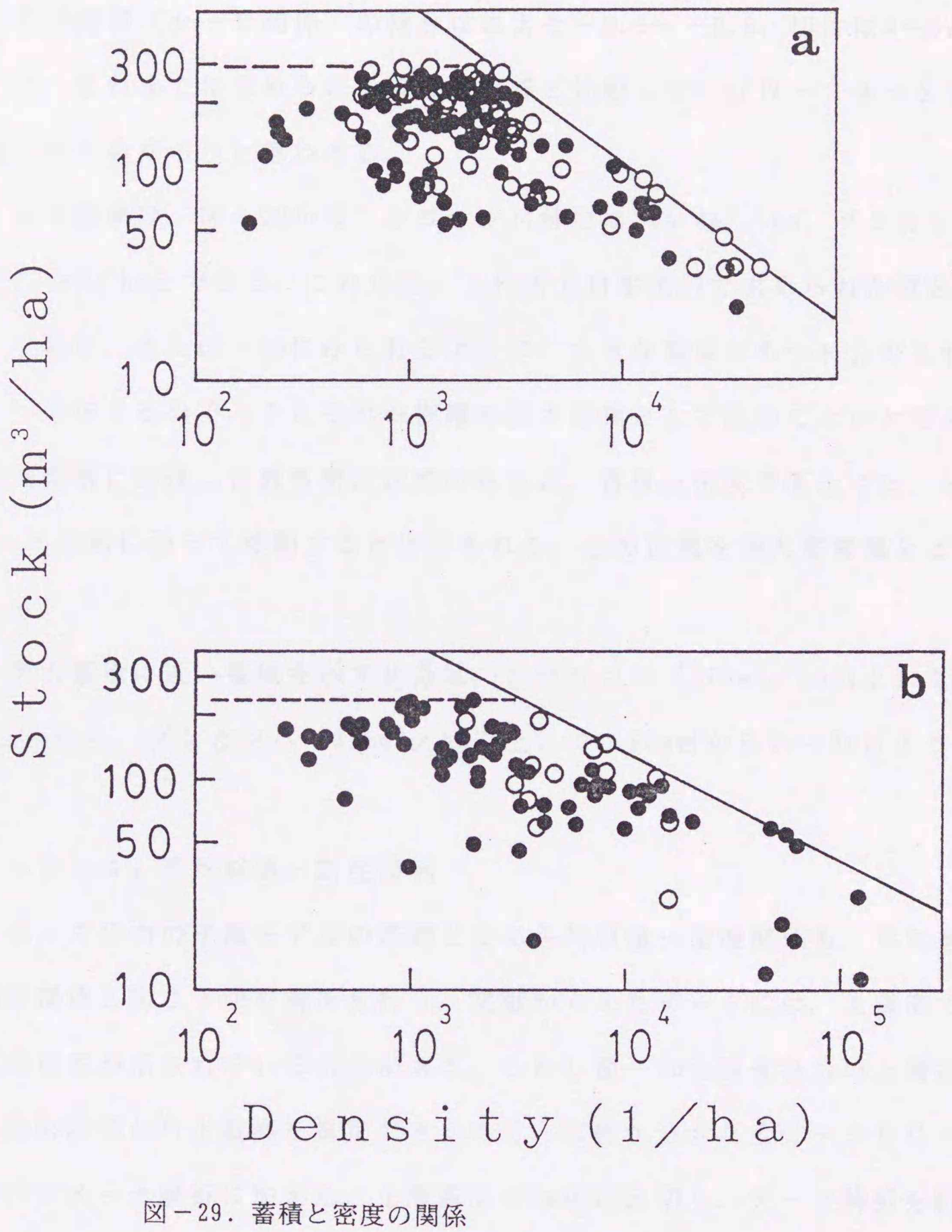
[m^3，1／ha]　（Ⅳ・２７）

材積ベースでのカンバ林の最多密度線については、シラカンバ林については佐藤ら（1983）、ダケカンバ林については菊沢（1986）、Kikuzawa（1988）によって求められていて、それぞれ次式のようである。

佐藤ら　：$\log v = -0.503 \log N + 4.158$

菊沢　　：$\log v = -0.518 \log N + 5.017$

Kikuzawa：$\log v = -0.5 \log N + 3.959$



図－29．蓄積と密度の関係

Fig. 29. Relationship between stock and density
a: B. p., b: B. e.. Open circles are published stand data.
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively.
The full-density line: For B. p., logv=-0.734logN+4.996,
for B. e., logv=-0.512logN+4.168.
The maximum stock line: For B. p., v=263.07,
for B. e., v=235.57.

また只木・四手井（1962）によると、陽性の樹種では、針葉樹、広葉樹を含め最多密度線（ｖ－Ｎ関係）の傾きはおよそ－0.5～－0.6、切片は4～5とされている。これまでに求められた最多密度線と比較して、（Ⅳ・２４～２７）式は穏当なものだろうと思われる。

最大蓄積は、図－29から、シラカンバ林では288.8m^3／ha、ダケカンバ林では235.6m^3／haとできる。これらは、これまで日本国内で求められた値としては最大であり、また図－29にみられるように、大きな蓄積をもつ林分がこれらの近くに分布するので、それぞれの樹種の最大蓄積として認めてよいと考えられる。最大蓄積に到達した最多密度状態の林分は、蓄積－密度平面上では、その後傾き0の直線に沿って移動すると仮定される。この直線を最大蓄積線とよぶこととする。

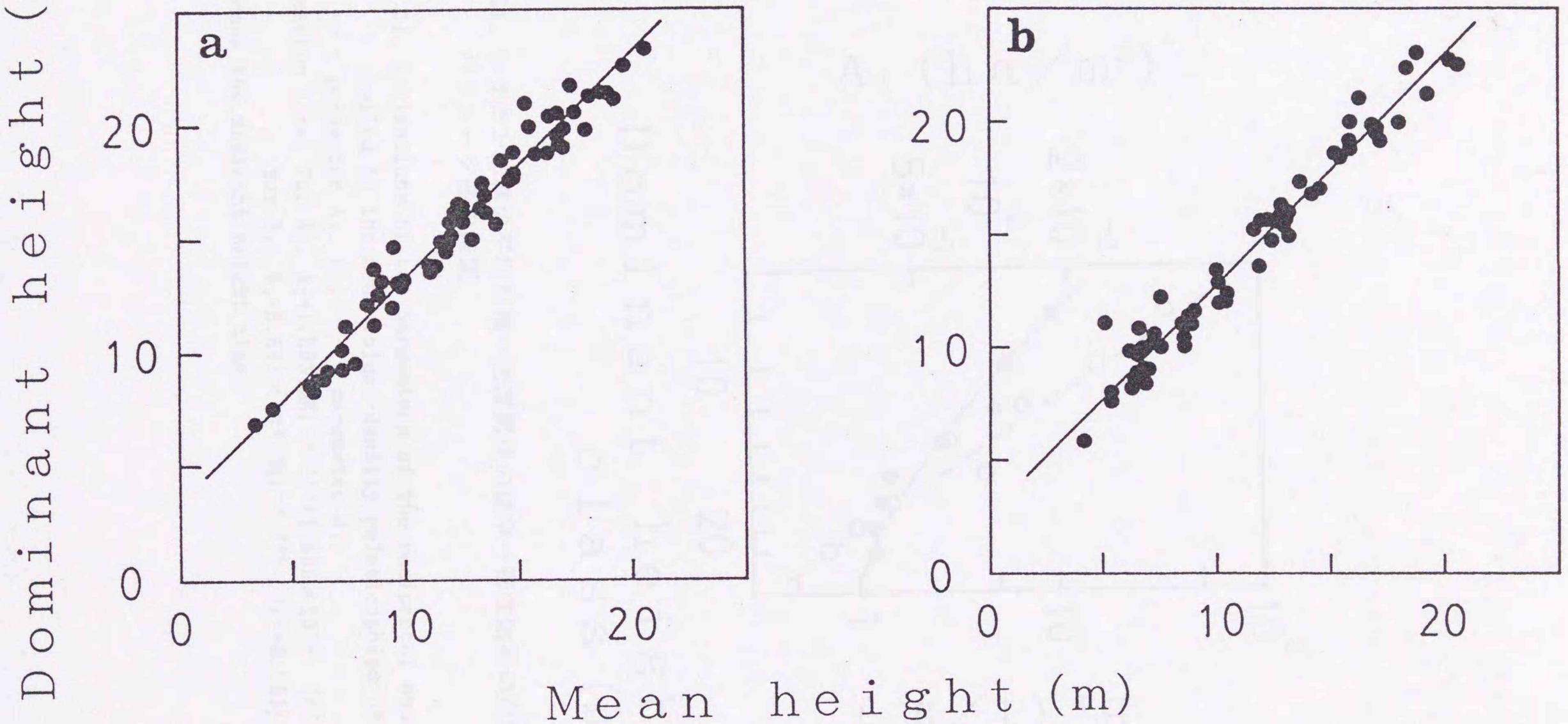
最大蓄積に近い蓄積を示す林分は、シラカンバ（270m^3／ha以上）では上層高17m台から、ダケカンバ（215m^3／ha以上）では18m台からみられるようになる。

Ⅳ－３－４）平均材積－密度関係

サイズ分布の予測モデルの基礎となる平均材積－密度関係も、平均個体重－密度関係と同じ手法で解析を行う。文献からえたデータには、上層高ではなく、平均樹高が示されているものがある。しかし図－30の調査林分の上層高と平均樹高の関係から上層高を推定できるので、文献からえた全データをＣ－Ｄ効果のパラメータ解析に加えた。上層高階を2m毎に区切り、データ解析を行った。

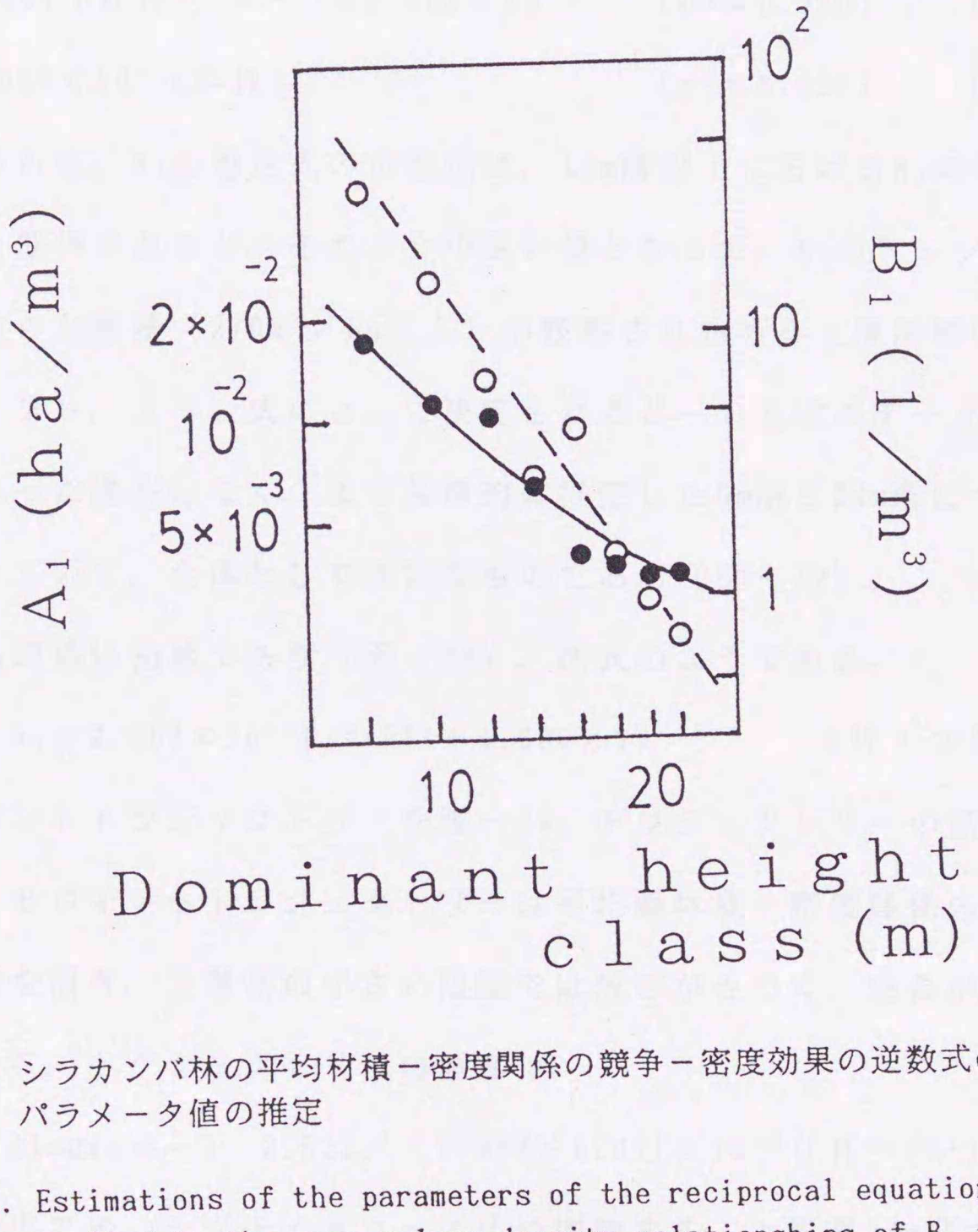
i)シラカンバ林

図－31に、Ｃ－Ｄ効果の逆数式（Ｉ・３）のパラメータを示した。林分数の多い上層高階8～22m階を対象としたが、パラメータのトレンドは、平均個体重－密度関係（図－13）の場合と同じであり、B_1は傾きが負である直線的関係で



図－30．上層高と平均樹高の関係

Fig. 30. Relationship between dominant height and mean height
a: B. p., b: B. e..
Regression line: For B. p., DH=0.98(MH)+3.40 (r^2=0.960, n=64),
for B. e., DH=1.01(MH)+2.68 (r^2=0.961, n=60).



図－31. シラカンバ林の平均材積－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値の推定

Fig. 31. Estimations of the parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean volume-density relationships of B. p. stands

●, — : parameter A_1, ○, --- : parameter B_1.

Regression line: For A_1, $A_1=1.593(DH)^{-2.211}+1.606\times10^{-3}$ $(r^2=0.960)$,

for B_1, $B_1=8.653\times10^4(DH)^{-3.780}$ $(r^2=0.961)$.

DH means the dominant height class.

あるのに対し、A_1は上層高階18m以上でほぼ一定な傾向がみられる。18m階以上でのA_1の平均値は、3.536×10^{-3}であり、この逆数は最大蓄積の観察値とほぼ一致する。パラメータの推定式は、平均個体重－密度関係と同じ式が適用でき、

$$A_1=1.593(DH)^{-2.211}+1.606\times10^{-3} \qquad (r^2=0.960) \qquad (Ⅳ・28)$$

$$B_1=8.653\times10^{4}(DH)^{-3.780} \qquad (r^2=0.961) \qquad (Ⅳ・29)$$

と求められた。A_1の推定式の定数項は、18m階以上におけるA_1の平均値に近い値になると期待されるが、それより小さい値となった。A_1のトレンドが変化するのは、大きな蓄積（270m³／ha以上）が観察され始める上層高階付近であった。

（Ⅳ・28，29）式によって決定されるC－D曲線のデータへの適合性は、傾向をもった逸脱はなく、また外挿的に推定した6m階と24m階についてもよくあてはまっていて、全体として満足なものである（図－32）。

A_1-B_1関係は曲線であり（図－33）、次式のようである。

$$A_1=2.062\times10^{-3}B_1^{0.585}+1.606\times10^{-3} \qquad (Ⅳ・30)$$

Bポイントトラジェクトリーを図－34、トラジェクトリーの傾きを図－35に示した。Bポイントトラジェクトリーは平均個体重－密度関係の場合と同じような曲線を描き、上層高の小さい段階では傾きがきつく、成長が進むにつれ緩やかになる。トラジェクトリーの傾きは、

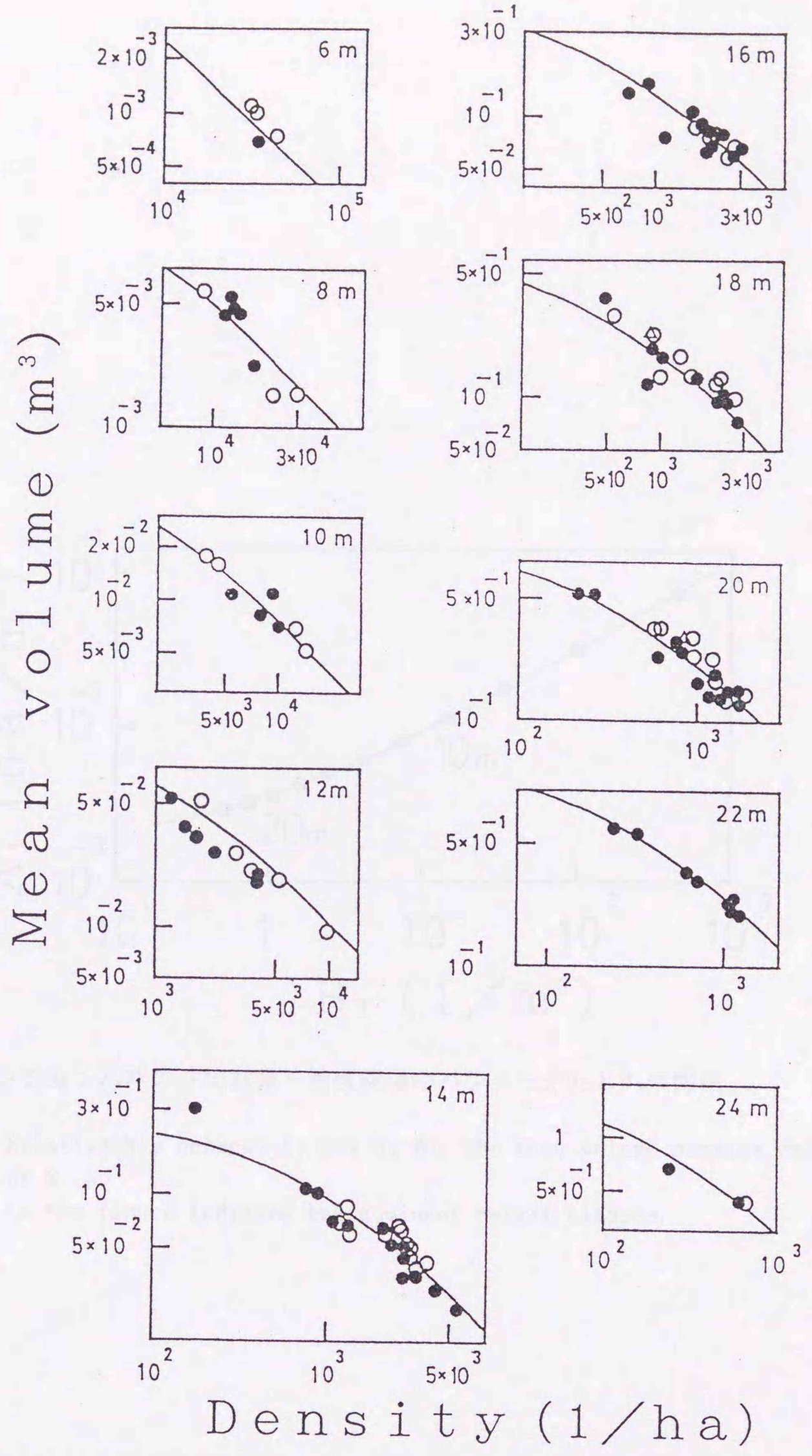
$$d\log y_B/d\log x_B=-1-3.522/(2.499+6.071\times10^{-3}DH^{2.211}) \qquad (Ⅳ・30)$$

により算出でき、シグモイドカーブ状に増加する。上層高24m階で傾き-1.38であり、最大蓄積線の傾き-1よりややきつい。

各上層高階における現実最大蓄積および理論的最大蓄積を図－36に示した。理論的最大蓄積（V）は、上層高（DH）から算出でき、

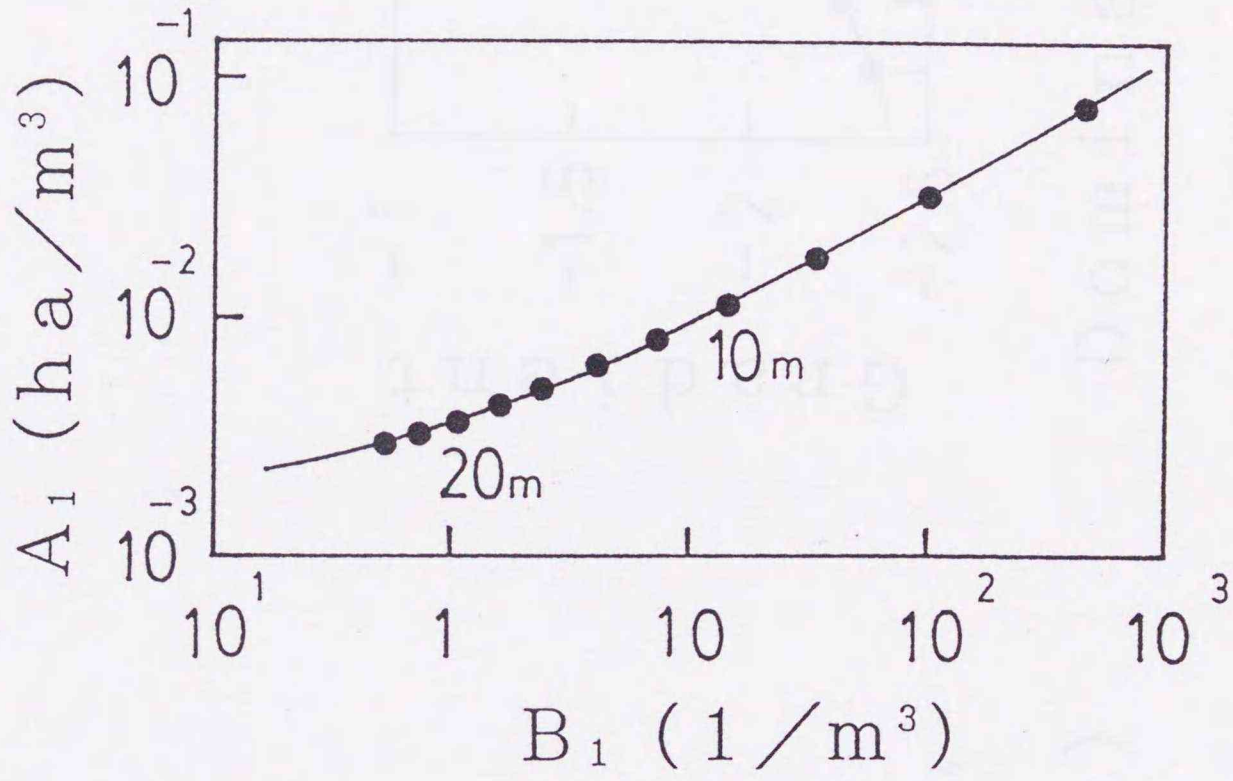
$$V=1/(0.661DH^{-2.211}+1.606\times10^{-3}) \qquad (Ⅳ・31)$$

である。蓄積成長は単純ロジスティック曲線によく適合し、上限値は理論的最大蓄積は468m³／ha、現実最大蓄積は327m³／haであった。（Ⅳ・28）式の定



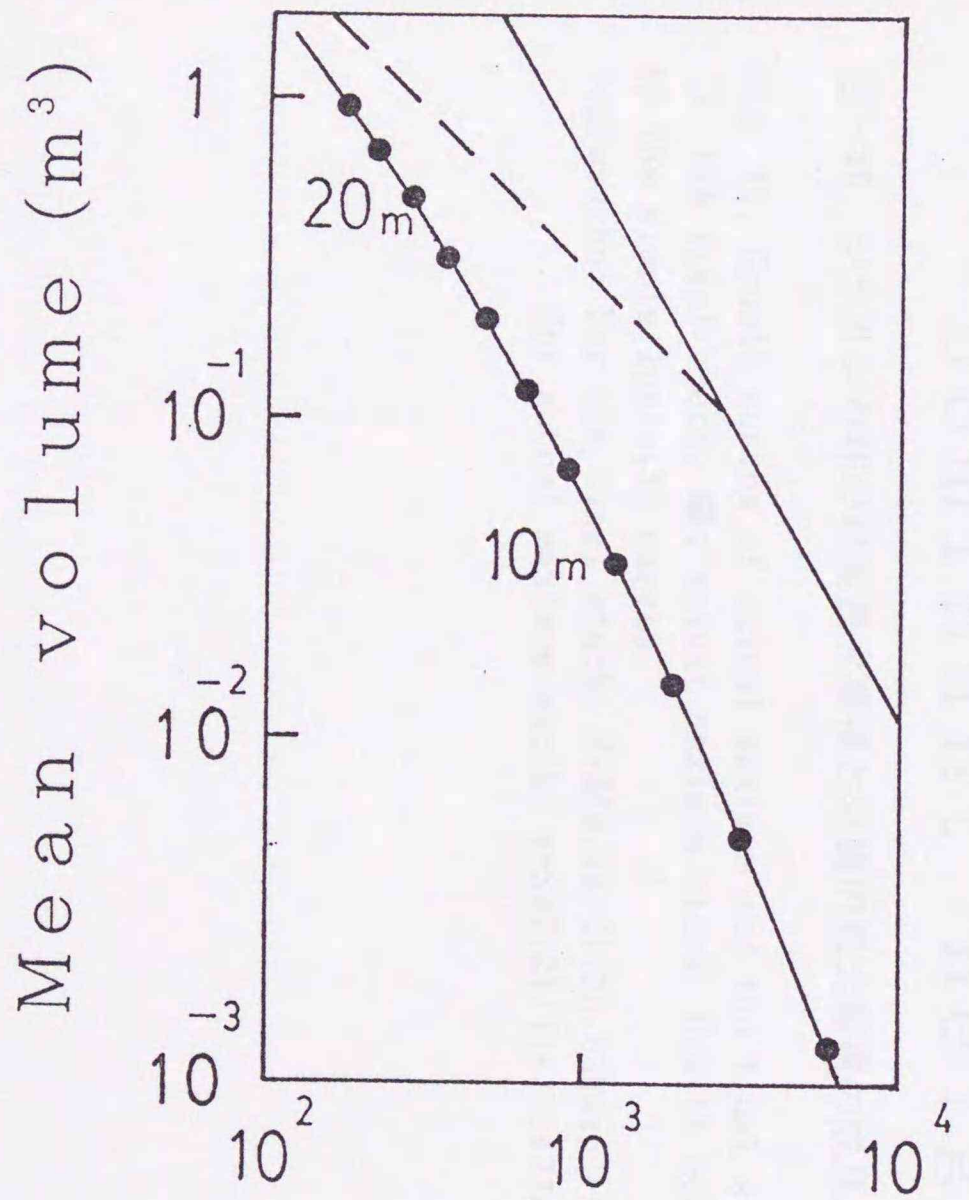
図－32．パラメータA_1，B_1（図－31）から決定されるＣ－Ｄ曲線とシラカンバ林の平均材積－密度関係

Fig. 32. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 31 fitted to the mean volume-density relationships of B. p. stands
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively. Numerals at the upper right corner in each figure indicate the dominant height classes. Open symbols are published stands, and triangles artificial stands.



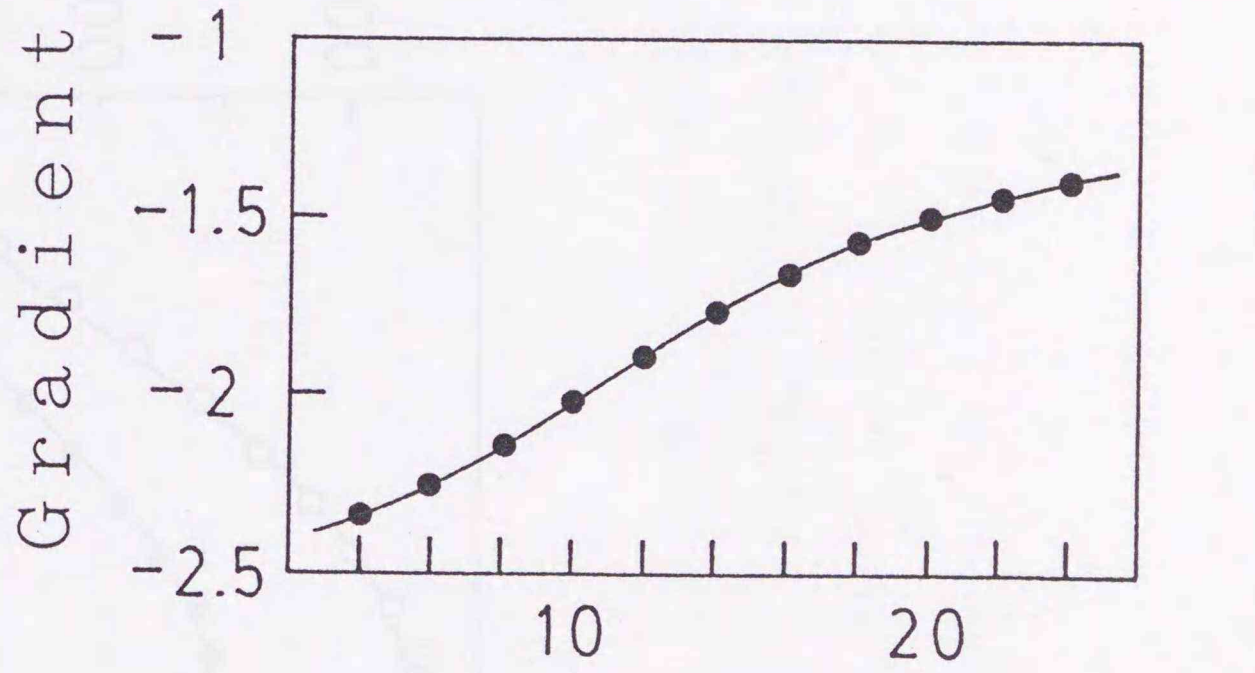
図－33. シラカンバ林の平均材積－密度関係のパラメータA_1とB_1の関係

Fig. 33. Relationship between A_1 and B_1 for the mean volume-density relationship of B. p.
Numerals in the figure indicate the dominant height classes.



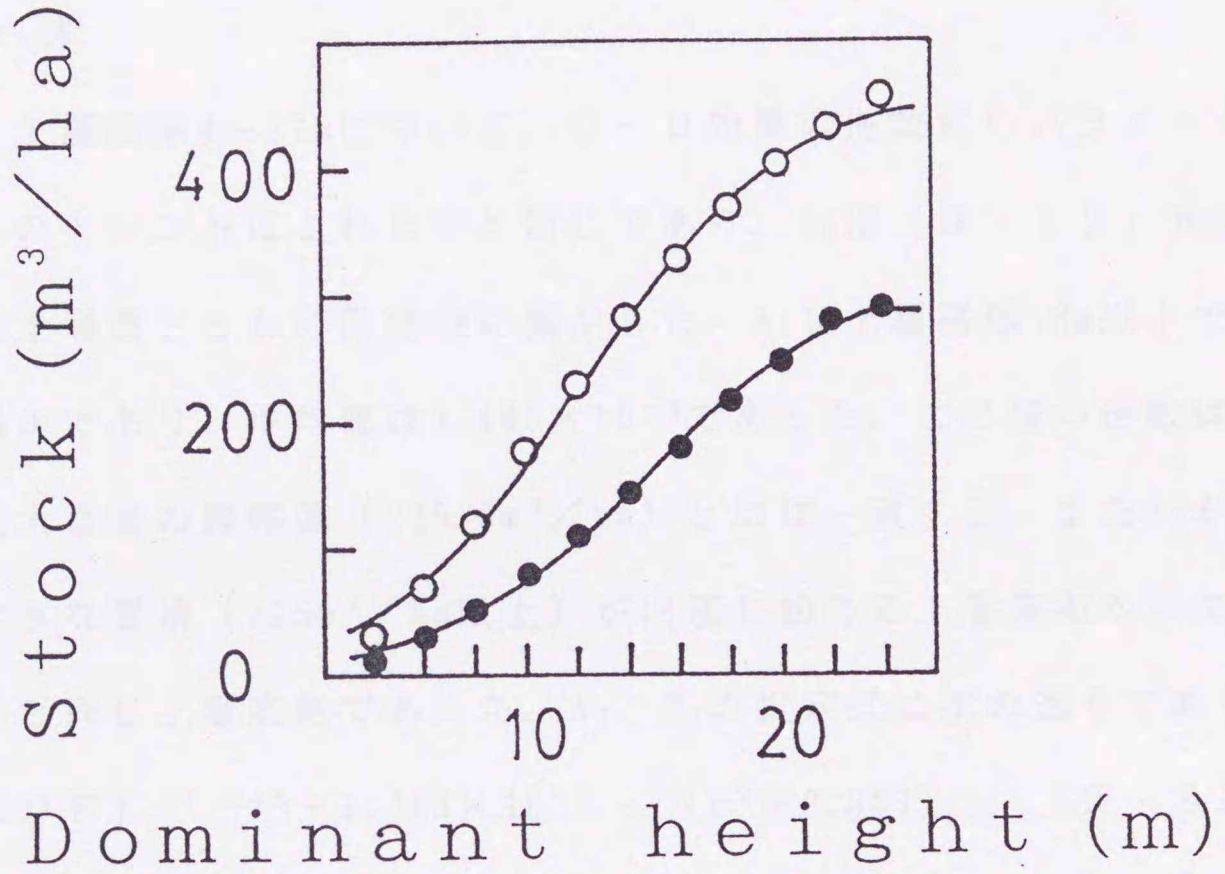
図－34．パラメータA_1，B_1の推定値（図－31）に基づく
Bポイントトラジェクトリー（実線の曲線）

Fig. 34. Trajectory of the B-point of the C-D curve estimated by the parameters shown in Fig. 31.
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively. Numerals in the figure are the dominant height classes.



図－35．Bポイントトラジェクトリーの傾き

Fig. 35. Gradient of the B-point trajectory



図－36．シラカンバ林の現実最大蓄積と理論的最大蓄積の成長

Fig. 36. Growth curves of actual maximum and the final stocks of B. p. stand
○: the final stock, ●: actual maximum stock. Growth curves are approximated by the simple logistic curves.
Regression: For the final stock, $V=468.38/(1+23.039\exp(-0.253DH))$ $(r^2=0.996)$,
for actual maximum stock, $v=327.21/(1+35.473\exp(-0.238DH))$ $(r^2=0.997)$.

数項が小さいため、Vの上限値が大きくなっている。また現実最大収量の成長曲線（図－１８，２８）の上限値は、観察された最大収量とよく一致したが、シラカンバ林の現実最大蓄積の上限値は、観察値より13%大きかった。上層高階24mでは、現実最大蓄積は最大蓄積線に到達している。

ii)ダケカンバ林

図－37に、上層高階4～22mについて、C－D効果の逆数式のパラメータを示した。A_1，B_1のトレンドはこれまでと同じであり、A_1は（Ⅳ・１２）式によく適合し、B_1は上層高とともに直線的に減少した。A_1は上層高階18m以上で一定となる傾向が明かであり、平均値は4.403×10^{-3}であった。この値の逆数は、ダケカンバ林の最大蓄積の観察値（235.6m^3／ha）とほぼ一致する。またA_1が一定となるのは、大きな蓄積（215m^3／ha以上）が出現し始める上層高階からで、シラカンバの場合と同じ上層高階であった。A_1，B_1の推定式は次の通りである。

$$A_1 = 0.578\,(DH)^{-1.845} + 1.769\times10^{-3} \qquad (r^2=0.983) \qquad (Ⅳ・３２)$$

$$B_1 = 5.006\times10^{5}\,(DH)^{-4.467} \qquad (r^2=0.981) \qquad (Ⅳ・３３)$$

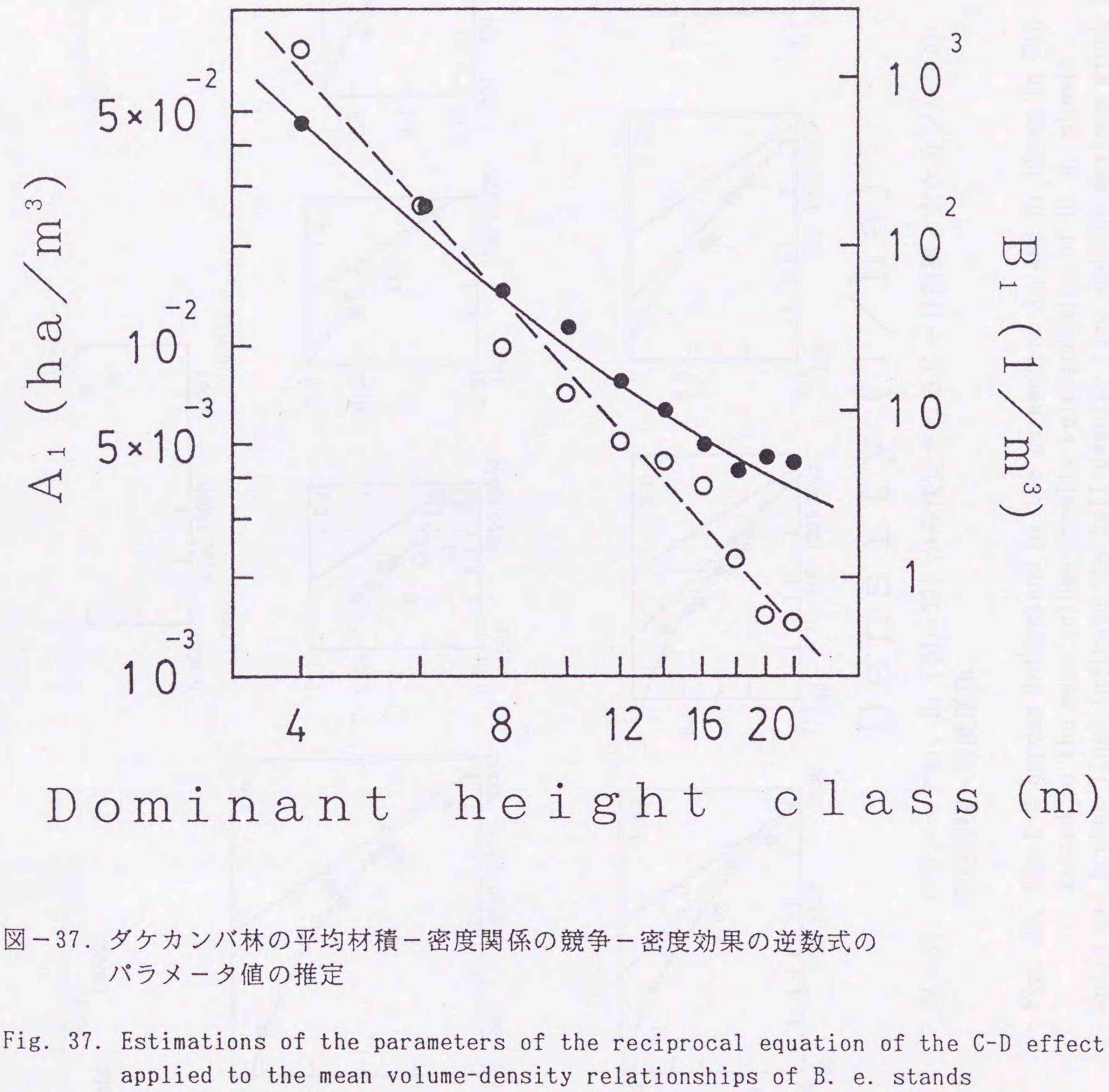
A_1の定数項は、上層高階18m以上における平均値の1/2以下であった。これらの推定式によるC－D曲線は、8m階でのあてはまりがやや悪いようであるが、全体として一定の逸脱傾向はみられず、よくあてはっまているといってよいだろう（図－38）。

A_1－B_1関係は曲線であり（図－39）、

$$A_1 = 2.597\times10^{-3}B_1^{0.413} + 1.769\times10^{-3} \qquad (Ⅳ・３４)$$

である。

Bポイントトラジェクトリーを図－40に、トラジェクトリーの傾きを図－41に示した。Bポイントは曲線を描いて移動し、トラジェクトリーの傾きは4m階での-1.66から24m階での-1.25まで増加し、段々と緩やかとなる。トラジェクト



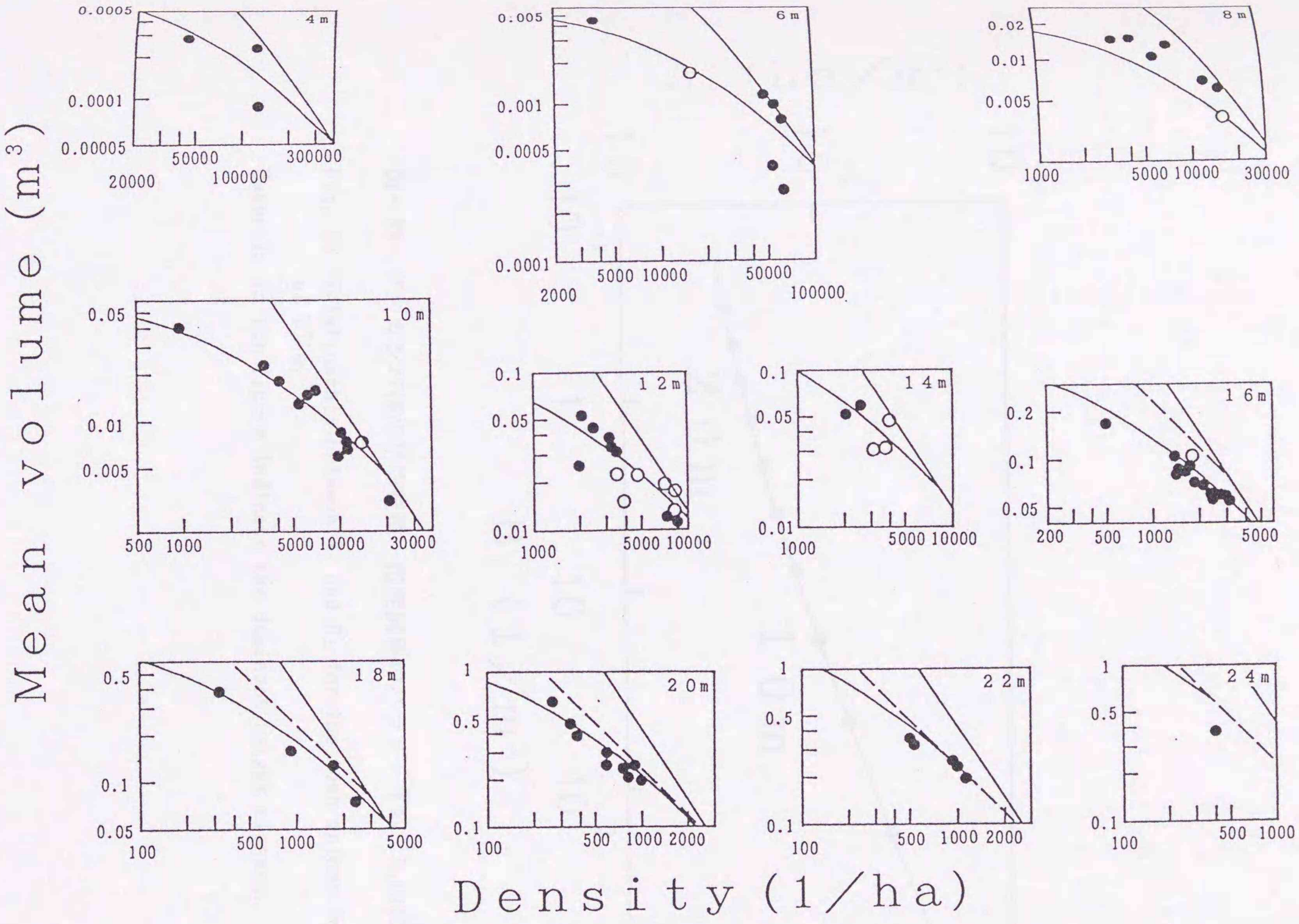
図－37．ダケカンバ林の平均材積－密度関係の競争－密度効果の逆数式のパラメータ値の推定

Fig. 37. Estimations of the parameters of the reciprocal equation of the C-D effect applied to the mean volume-density relationships of B. e. stands

●, — : parameter A_1, ○, ‐‐ : parameter B_1.

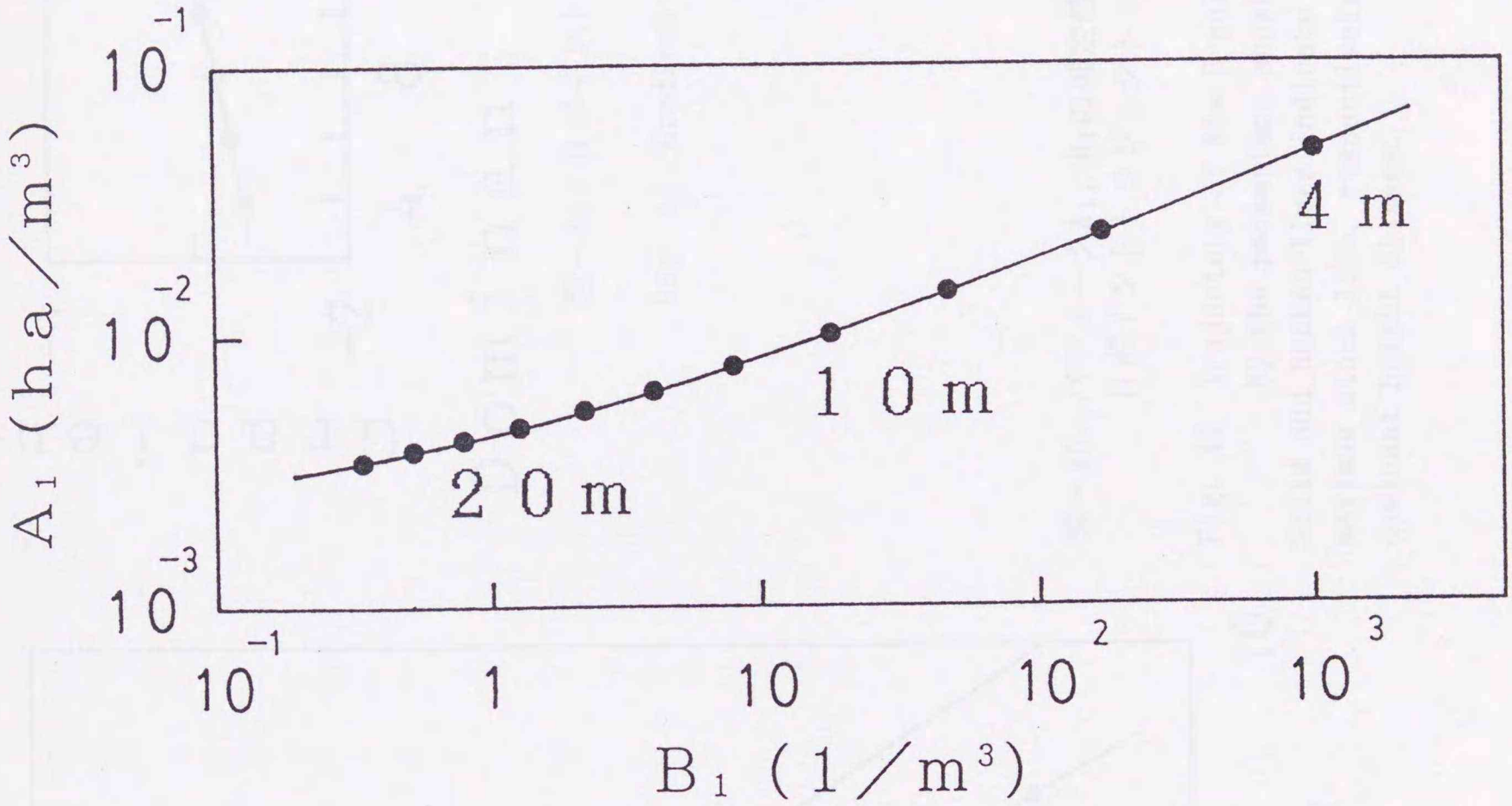
Regression line: For A_1, $A_1=0.578(DH)^{-1.845}+1.769\times10^{-3}$ $(r^2=0.983)$,

for B_1, $B_1=5.006\times10^5(DH)^{-4.467}$ $(r^2=0.981)$.



図－38．パラメータA_1，B_1（図－37）から決定されるＣ－Ｄ曲線とダケカンバ林の平均材積－密度関係

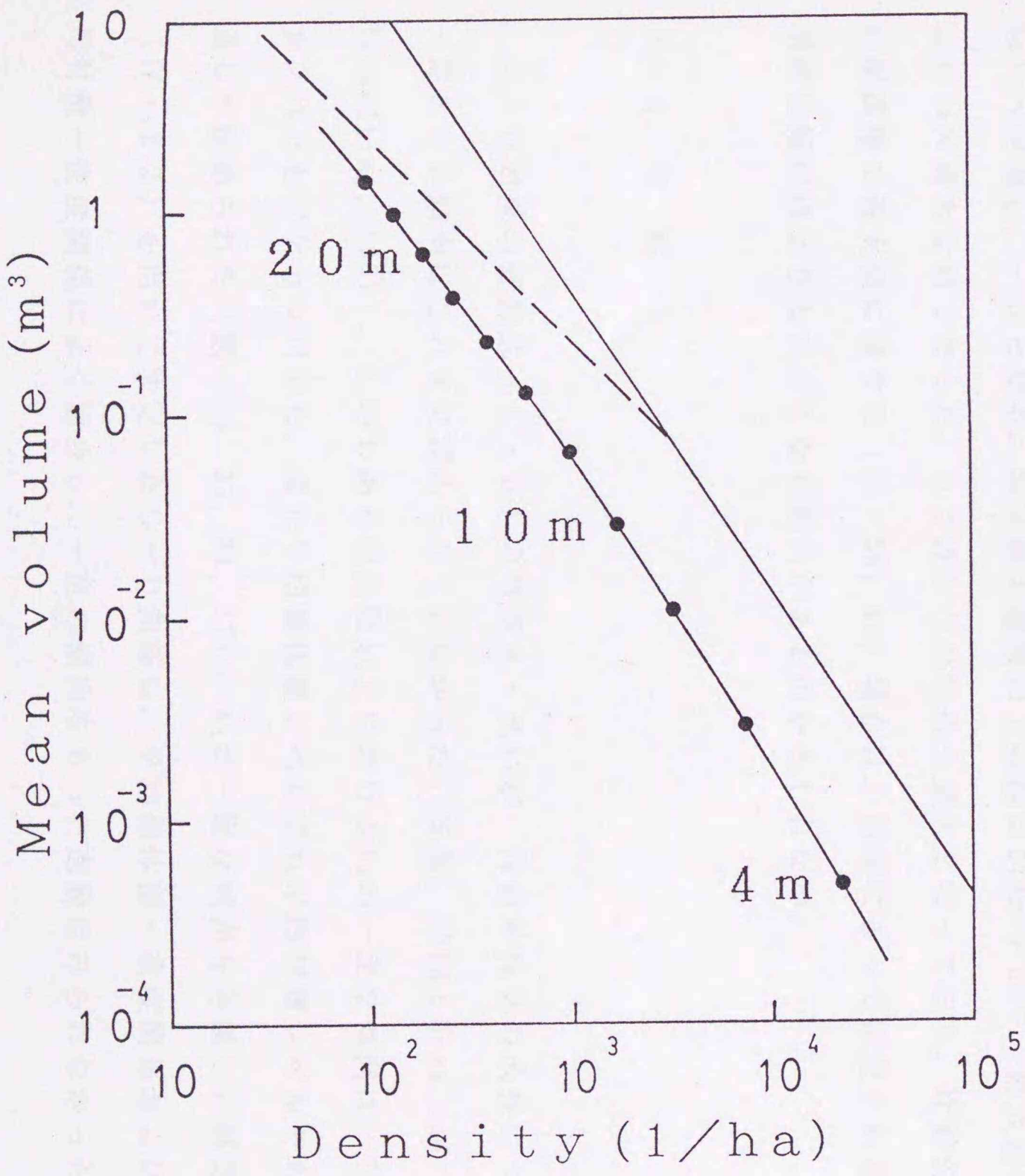
Fig. 38. The C-D curves determined by the parameters A_1 and B_1 shown in Fig. 37 fitted to the mean volume-density relationships of B. e. stands
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively. Numerals at the upper right corner in each figure indicate the



図－39．ダケカンバ林の平均材積－密度関係のパラメータA_1とB_1の関係

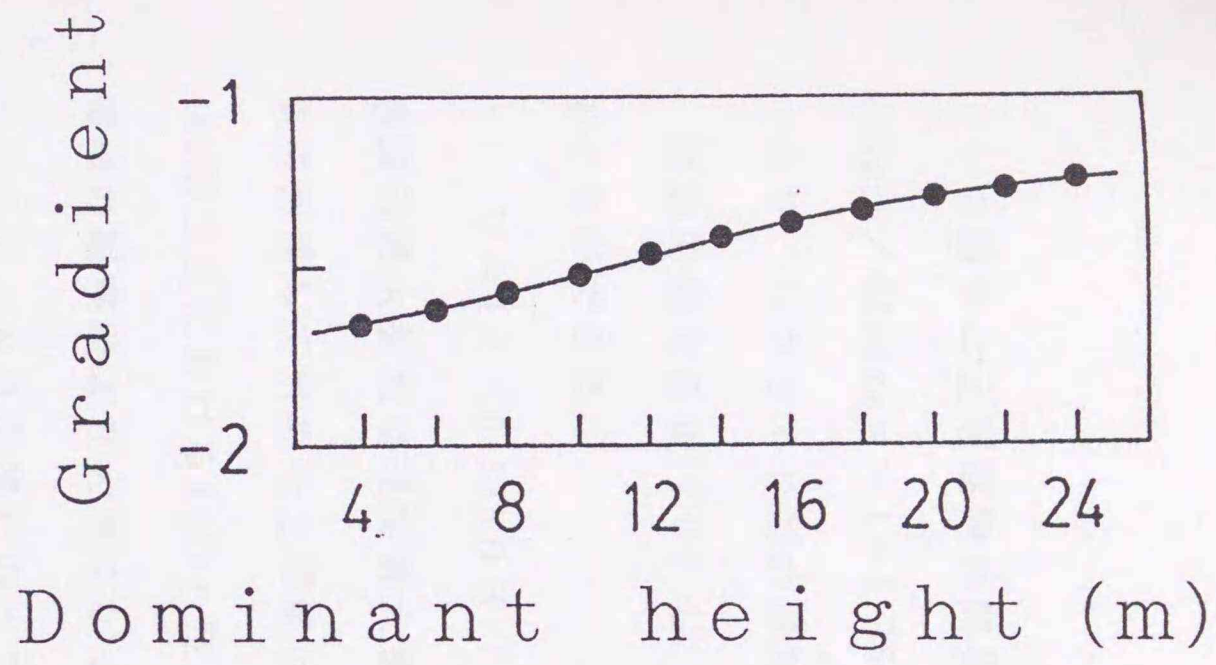
Fig. 39. Relationship between A_1 and B_1 for the mean volume-density relationship of B. e.

Numerals in the figure indicate the dominant height classes.



図－40．パラメータA_1，B_1の推定値（図－37）に基づく
Bポイントトラジェクトリー（実線の曲線）

Fig. 40. Trajectory of the B-point of the C-D curve estimated by the parameters shown in Fig. 37
Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively. Numerals in the figure are the dominant height classes.



図－41．Bポイントトラジェクトリーの傾き

Fig. 41. Gradient of the B-point trajectory

リーの傾きと上層高階の関係は、

$$d\log y_B / d\log x_B = -1 - 1.067 / (1.516 + 7.901 \times 10^{-3} DH^{1.845}) \quad (Ⅳ・35)$$

であり、シグモイド型の増加曲線となる。

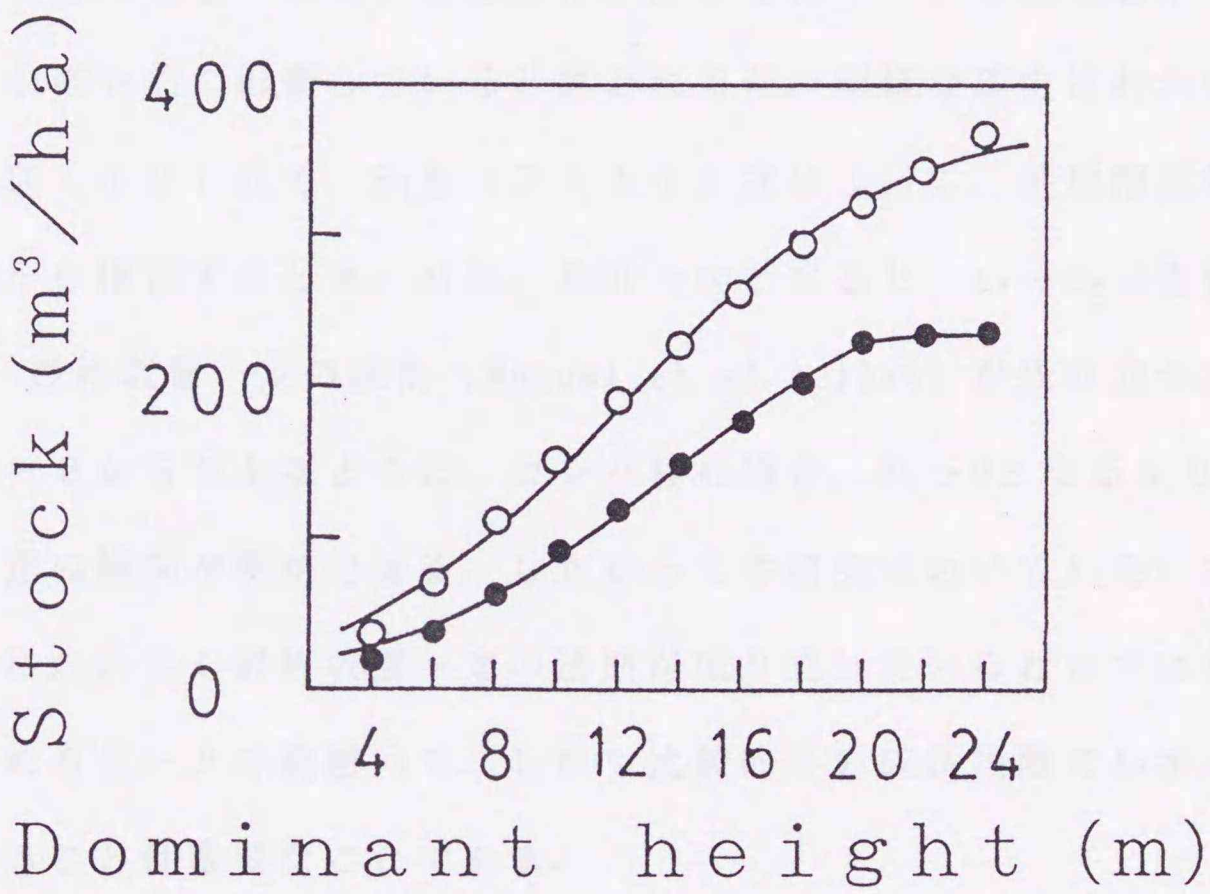
理論的最大蓄積（V）も、次式によって、各上層高階（DH）について求めることができる。

$$V = 1 / (0.339 DH^{-1.845} + 1.769 \times 10^{-3}) \quad (Ⅳ・36)$$

理論的最大蓄積は現実最大蓄積よりも大きく（図－42）、単純ロジスティック式に回帰して求めた上限値は383m^3／haであった。（Ⅳ・32）式の定数項が、18m階以上におけるA_1の一定値より小さいため、理論的最大蓄積の上限値が最大蓄積の観察値より大きくなっている。現実最大蓄積は、上層高階4～20mまではロジスティック曲線にのって成長するが、22m階以上では最大蓄積線（235m^3／ha）へ到達し、一定となる。現実最大蓄積の上限値は273m^3／haで、最大蓄積線より16％過大な値であった。シラカンバの場合も過大となっており、比較的早い樹高階で最大値に達する（図－36，42）場合は、回帰によって推定される上限値は観察値よりも大きくなる傾向があるのかもしれない。

Ⅳ－4．考　察

C－D効果の逆数式（Ⅰ・3）のパラメータA_1が、同齢単純林の成長につれ一定となる傾向はこれまで認められていなかった（安藤，1968；Drew and Flewelling，1977）。しかしある樹高階以上におけるA_1の一定な傾向は、シラカンバでもダケカンバでも、また平均個体重レベルでも平均材積レベルでも共通して認められた（図－13，23，31，37）。A_1が一定な傾向を考慮した推定式（Ⅳ・12）を用いて決定したC－D曲線は、平均個体重－密度関係および平均材積－密度関係によく適合し、一定の傾向をもった逸脱はみられなかった



図－42．ダケカンバ林の現実最大蓄積と理論的最大蓄積の成長

Fig. 42. Growth curves of actual maximum and the final stocks of B. e. stand
○: the final stock, ●: actual maximum stock. Growth curves are approximated by the simple logistic curves. Actual maximum yield attains the maximum stock at 22m class of the dominant height.
Regression: For the final stock, $V=382.62/(1+16.221\exp(-0.227DH))$ $(r^2=0.996)$,
for actual maximum stock, $v=273.08/(1+23.096\exp(-0.239DH))$ $(r^2=0.998)$.

（図－14，24，32，38）。さらにこの傾向によって、理論的最大収量と現実最大収量は、（Ⅰ・１４）式のように無限に成長することはなく、上限値をもった成長曲線を示した（図－18，28，36，42）。これらの結果から、パラメータA_1が、ある樹高階以上ではほぼ一定となることは、一般的な傾向として認めてよいのではないかと考えられる。これまでA_1が一定となる傾向が認められていなかったのは、安藤（1968）のように、解析したデータが収穫表からえられていることが部分的に影響していると思われるが、明確な理由はわからない。

A_1を（Ⅳ・１２）式で、B_1を（Ⅰ・１１）式によって、平均樹高階あるいは上層高階から推定するとき、ＭＨ，ＤＨ→∞とすると、$A_1 \rightarrow c_5$（定数）、$B_1 \rightarrow 0$となり、最終収量一定の法則（Hozumi et al., 1956）が成り立つ。しかし、例えば図－９からわかるように、カンバ林の場合、$B_1 \rightarrow 0$となるよりも早い段階でA_1→一定の傾向が明かである。したがって本研究においてA_1を一定とみなした樹高階においても最終収量一定の法則が成り立っているわけではないが、現実にえられるデータの範囲内で、しかも比較的早い成長段階でA_1が一定となる性質があることは重要なことである。

A_1を（Ⅳ・１２）式で推定することによって、Ｃ－Ｄ曲線は両対数グラフ上を曲線的に移動することとなる（図－16，26，34，40）。このことは、最大収量あるいは蓄積の成長に影響するばかりでなく、個体の成長に影響する競争効果の現れ方が、成長とともに変化することを意味する。つまり、例えば各成長段階においてＢポイント上に位置する林分の平均個体サイズは、競争が作用していない密度域における平均個体サイズの1/2となるが（Shinozaki and Kira, 1961）、Ｂポイントの最多密度線に対する相対的位置は、成長にともなって変化していく（例えば図－16）。従来Ｃ－Ｄ曲線は、両対数グラフ上を直線的に移動する（安藤，1962；蜂屋・安藤，1962）と考えられてきたが、実際はそのような単純なトラジェクトリーではないようである。もしも図－９のデータに

ついて、A_1を（Ⅰ・１０）式により推定すると、成長初期段階（ＭＨ：4～6m）や後期段階（ＭＨ：20m以上）で、（Ⅳ・１２）式で推定した場合よりも明らかにＢポイントのｘ座標を大きく算出してしまう。この場合もｙ座標は変わらないので、競争が作用する密度域がより高密度な方に移ることとなり、平均個体重も過大に評価され、競争の作用が過小に評価されることとなる。このことは、とくに成長後期段階の収穫予測には大きなバイアスを生じさせると考えられる。

Shinozaki and Kira（1956）は、ダイズの栽培実験で、A_1は0から急激に増加し、ある極大値に達した後、指数関数的に減少し一定となる傾向をみいだしている。Hozumi（1977）も、Spurr et al.（1957）によるストローブマツのデータを解析し、A_1についてShinozaki and Kira（1956）と同じ傾向を認めている。本研究ではA_1が増大するプロセスはまったく観察されなかったが、これは、おそらくA_1が極大値に達した後の成長経過について検討しているためと考えられる。しかしHozumi（1977）の結果では、A_1が極大値に達したときの蓄積は2.66m^3／haと算定され、このような小さな蓄積値は、通常我々が測定を行わないようなごく初期の成長段階にみられると考えられる。したがってA_1が増加する段階を含んでいないことは、理論上は別にして、実際上はそれほど大きな問題ではないだろう。また例えば図－10にみられるように、本研究の解析でも十分広い成長段階について検討しているといえるであろう。

（Ⅳ・１２）式によるA_1を用いた場合、A_1-B_1関係も曲線となる（図－15, 25, 33, 39）。A_1とB_1が正の相関を示すことはHozumi（1977）の解析結果と同じであるが、Hozumiの結果では、もっと直線的な関係がえられている。A_1-B_1関係が曲線的なため、シラカンバ林の平均個体重－密度関係の4m階におけるＢポイントトラジェクトリーの傾きがきつくなっている。4m階については、回帰によってえられた式から外挿的に求めているが、外挿するのはあまり適当ではない場合もあるのかもしれない。

最大収量と最大蓄積は経験的に求められた（図－8－a，b；図－29－a，b）が、最終収量一定の状態に達していなくても、A_1の一定値の逆数として算出することができるようである。A_1を（Ⅳ・１２）式で推定した後の現実最大収量値も最大収量の観察値とよく一致した（図－18，28）が、調査データの範囲内で観察された最大値に到達している現実最大蓄積の場合は、過大な上限値を与えた。最大収量あるいは最大蓄積は、A_1の一定値の逆数として推定する方がよいようである。

植物成長のロジスティック性を仮定し、成長解析を行っているShinozaki and Kira（1956）やHozumi（1977）の方が、本研究よりも理論的には優れていると思われるが、これらの研究ではA_1，B_1の決定方法が難しく、収穫予測などに応用するには、何らかの修正が必要である。本研究でえられたA_1，B_1は、平均個体サイズ－密度関係によく適合するから、ここで確立されたこれらのパラメータの推定方法は、同齢単純林の成長解析には十分に適用可能なものであると考えられ、また適用しやすいものである。

本研究におけるパラメータ推定方法の欠点としては、（Ⅳ・１２）式の定数項が、A_1の一定値よりも過小となる傾向があることがあげられる。このため理論的最大収量や理論的最大蓄積の上限値が非常に大きくなってしまう。将来的には、（Ⅳ・１２）式以外の柔軟性に富んだ関数を、A_1の推定式として試してみることも必要であろう。

V. サイズ分布を含む林分成長予測モデル

V－1. はじめに

本章では、Ⅳ章で明らかにした平均材積－密度関係にしたがうある林分の材積分布を予測するモデルを構築する。Ⅰ章であげたサイズ構造を予測する上で必要な５つの条件にしたがいモデリングを行う。また収量－密度図（菊沢，1978；Kikuzawa, 1981）にみられた難点を、できるだけ克服できるモデリングをめざすこととする。

Ⅰ章において述べたように、ある初期密度で成長を開始した林分が、自己間引きの結果、ある成長段階である密度に達したときのサイズ構造を予測するモデルは、まだ確立されていない。また初期密度が同じ個体群が、同じ環境条件下で成長しても、サイズ構造は異なることが多い（White and Harper, 1970；Westoby and Howell, 1986）ので、サイズ構造の予測は難しいといわざるをえない。

植物生態学の分野では、サイズ構造は、個体レベルの現象と個体群レベルの現象を統一的に理解するための重要な統計量と考えられ（Koyama and Kira, 1956；Knox et al., 1989）、サイズ分布のダイナミクスを記述するために、変動係数（coefficient of variation）、Gini係数（Gini coefficient）、歪度（skewness）、尖度（kurtosis）などの統計量が用いられてきた（Benjamin and Hardwick, 1986）。一般に植物個体群においては、個体サイズに大きな変異が存在する。例えば個体重分布は正に歪む傾向があり（Koyama and Kira, 1956；Obeid et al., 1967）、少数の大きな個体と多数の小さな個体から分布が形成され、サイズ差は大きい。このような個体間にみられるサイズ差は、サイズヒエラルキー（size hierarchy：Weiner and Solbrig, 1984；Weiner,

1985；Schmitt et al., 1986；Lieffers and Titus, 1989）、サイズインイクォリティー（size inequality：Bendel et al., 1989；Geber, 1989）あるいはサイズバライアビリティー（size variability：Weiner, 1986；Weiner and Fishman, 1994）などと表現されている。Koyama and Kira（1956）やWhite and Harper（1970）は、分布の歪度でサイズヒエラルキーを表現したが、Weiner and Solbrig（1984）は、歪度は分布の形のパラメータであり、必ずしもサイズヒエラルキーを表現できるとは限らないため、ヒエラルキーを評価するにはGini係数が適当であると考察した。その後Bendel et al.（1989）は、ヒエラルキーの尺度としての歪度、変動係数、Gini係数の比較を行い、それぞれ性質が異なり、サイズ分布のどのような特徴を重視するかによって、使用する統計量を選択すべきであると結論している。また個体重、直径、樹高といったサイズによっても分布の歪み方や標準偏差が異なる（Mohler et al., 1978；Hara, 1984a, 1984b；Weiner and Fishman, 1994）ことが、一般に認められている。

このようにサイズ構造はある統計量を用いて表現されてきたが、個体群成長や密度にともなうサイズ構造の変化も、統計量の変化としてとらえられてきた。しかし３次元のサイズである個体重あるいは個体材積分布の成長や密度にともなう変化だけについてみても、統計量内、あるいは統計量間の関係は複雑である。例えば統計量間の関係については、歪度と標準偏差（Turner and Rabinowitz, 1983）、歪度とGini係数（Schmitt et al., 1987；Weiner and Whigham, 1988）、変動係数と歪度（Benjamin, 1988）、変動係数と歪度とGini係数（Thomas and Weiner, 1989）間に平行的な変化がみられる結果と、標準偏差と歪度（Hara, 1984a）、標準偏差と歪度とGini係数（Schmitt et al., 1986）間の変化の傾向が異なるとする結果がみられる。個体群の成長あるいは込み合い方とサイズ構造の関係は、本章でめざしている材積分布のモデリングの基礎となるべき関係である。そこでまず、ある統計量と成長段階あるいは密度との関係

について、これまで植物個体群でえられた結果を検討することとする。

最初に個体重あるいは個体材積分布の歪度について検討する。一般に受け入れられているように、個体重分布は正に歪む傾向がある（Hara, 1988）。このことは早くから気づかれていて、Koyama and Kira（1956）、Obeid et al.,（1967）、White and Harper（1970）などが報告している。これらでは、高密度なほど歪度が早くから増大することが、共通して認められている。またとくにObeid et al.によるLinum usitatissimumを用いた実験では、種子を生産する成長後期段階になるまで、一貫して歪度が増大する傾向が観察されている。Turner and Rabinowitz（1983）も、Festuca paradoxa個体群の歪度が成長とともに増加する結果をえているが、密度と施肥量を変えた対照群の比較では、低密度で施肥されていない個体群の個体重分布の歪度が大きくなっている。Schmitt et al.（1987）による1年生草本群落での結果では、成長にしたがい自己間引きが進んだが、歪度は成長とともに増大し、また高密度個体群ほど歪度が大きい傾向がみられた。Benjamin（1988）によるニンジンとビートの個体群では、成長後期段階を除いて、歪度は成長とともに増加する傾向がみられた。Thomas and Weiner（1989）の報告では、Impatiens pallida群落で、個体重分布の歪度は成長初期には増大したが、自己間引きが始まってからは安定し、また間引き線の傾きは-1.73であった。Zizania aquatica個体群では、自己間引きとともに歪度は減少傾向があったとされるが（Weiner and Whigham, 1988）、個体群が崩壊ステージにあると思われるデータを除くと、減少傾向はそれほど明確ではないようである。ハツカダイコンを用いたSchmitt et al.（1986）の実験では、密度と照度を変えた対照群で比較が行われ、成長にともなう歪度変化には明確な傾向がなかったが、全体としては高密度個体群の方がより歪む傾向がみられている。Pinus taeda林でも、Schmitt et al.と同じ結果が報告されているが（Knox et al., 1989）、初期密度の低い林分では、成長にともない歪

度が増加する傾向があるようである。

これらに対し、Hara（1984a, 1984b）は、個体重分布の歪度がもっとも大きくなるのは自己間引きの3/2乗則線に達したときであるとしている。Hara（1984b）のデータでは、高密度個体群では、込み合い方が非常に強くなった段階以降では、個体重分布の歪度は減少する傾向がみられるが、低密度個体群では、成長の最終的な段階を除き増加傾向が観察されている。Mohler et al.（1978）とKohyama and Fujita（1981）は、高密度な樹木個体群の個体重分布は、初期に強く正に歪んだ後、成長にともない歪度は減少する傾向を示している。

以上の結果をまとめ、共通する傾向を検討すると、まず個体重あるいは個体材積分布は成長にともなって正に歪む（歪度＞0）ことがあげられる。これは一般的な傾向といえる。個体群密度と歪度の関係では、Turner and Rabinowitz（1983）のような例外的な例もあるが、高密度個体群の方が歪度は大きい傾向が認められ、また高密度なほど成長初期段階における歪度の増加速度は大きい。成長にともなう歪度のトレンドは、低密度個体群の場合はほぼ一貫して増加傾向を示すといってよいだろう。ただしHara（1984b）の指摘にあるように、低密度個体群でも3/2乗則線に達した後の歪度の変化についてはやや不確定な部分があるかもしれない。高密度個体群の場合には、成長初期段階では歪度は増大するが、成長にともなうトレンドには様々な結果がえられていて、共通した傾向を把握するのは難しい。これは、’高密度’というように表現されていても、その種にとってどれほど高密度状態であるのかが不明であることが、歪度のトレンドを不明確にしている要因のひとつであると考えられる。また成長段階が共通の尺度で表現されていないことも影響しているだろう。林分の個体材積分布については、様々な初期密度のPinus taeda林について、林齢10～58年までの歪度を検討したKnox et al.（1989）のデータでは、ある程度以上の密度の林分では、個体材積分布の歪度変化は小さく林齢に関係なく安定的であるか、ある

いはやや減少する傾向がみられる。またMohler et al.（1978）やKohyama and Fujita（1981）では、成長にともなう歪度の減少傾向が明確に示されている。当然樹種や林分によるばらつきがあり、また自己間引きの激しさによっても歪度の変化は異なるようであるが、これらの結果からは、高密度な林分では成長初期段階で歪度は増大するが、ある段階以降では安定するか、あるいは減少する傾向があるといえる。さらに個体群が崩壊する段階では、歪度は減少する傾向が明確である（Weiner and Whigham, 1988）。個体重あるいは個体材積分布には、初期密度あるいは込み合い方と成長段階が影響すると考えてよいだろう。

次にサイズヒエラルキーの発達程度を示すGini係数のトレンドについて検討する。生態学では、Gini係数はWeiner and Solbrig（1984）以来使用されるようになり、最近は個体間競争のメカニズムとの関連で、よくこの係数のトレンドが論議されている（Weiner, 1990）。個体重分布のGini係数も、歪度と同様に、成長段階と個体群密度に影響される。個体群の成長とともにGini係数が増大するとした研究に、Schmitt et al.（1986）、Schmitt et al.（1987）、Geber（1989）、Lieffers and Titus（1989）がある。しかしこれらの研究に共通な傾向として、対象とした成長期間が短いことがあげられ、Schmitt et al.（1986）はRaphanus sativus群落の葉層が閉鎖してから22日間の結果について、Schmitt et al.（1987）は天然生のImpatiens capensis個体群の６月と７月の測定結果について、GeberはPolygonum属の２種の草本を10週間栽培した結果について、Lieffers and Titusは、Pinus contortaとPicea glaucaの実生苗を110～120日間成長させた結果について論議している。これに対して、自己間引き過程も含む比較的長い成長期間についてGini係数のトレンドを検討している例としては、Weiner and Thomas（1986）、Weiner and Whigham（1988）、Knox et al.（1989）がある。これらの研究に共通な傾向として、Gini係数は自己間引き開始以前は増大するが、自己間引きにともなって減少することがあげ

られる。Weiner and ThomasとWeiner and Whighamの結果では、自己間引き開始後の個体重分布のGini係数と平均個体重の対数値の間には、傾きが負の直線関係が観察されている。Thomas and Weiner（1989）も自己間引きが生じているImpatiens pallida個体群のGini係数について検討し、自己間引き開始以前は増加したが、自己間引き後は安定する傾向をみいだしている。しかしこの実験も最終段階では、Gini係数は減少傾向を示しているようである。

個体群密度とGini係数の関係については、高密度なほどGini係数が大きい傾向が、Weiner（1985）、Weiner and Thomas（1986）、Geber（1989）、Knox et al.（1989）、Weiner and Fishman（1994）によって認められており、これに反する傾向は観察されていないと思われる。とくにWeiner and Thomasは、過去の研究から、個体死亡率が20%未満の個体群のサイズインイクォリティーデータについて検討し、16個体群のうち14個体群で、高密度なほどインイクォリティーが大きい結果をえている。また土壌養分レベルを変えた実験では、養分レベルの高い個体群のGini係数がより大きい傾向が認められている（Weiner, 1985；Lieffers and Titus, 1989）。

植物の地上部における競争は非対称的（asymmetric）で、根系の競争は対称的（symmetric）であるといわれている（Weiner, 1990）。ツル性の植物を用いて、地上部における競争効果と根系の競争効果を分離した実験では、地上部での競争が個体重のサイズヒエラルキーを増大させる効果が大きいことが観察されている（Weiner, 1986）。

Gini係数で測定されるサイズヒエラルキーの一般的な傾向としては、自己間引き開始以前はGini係数が増大するが、自己間引きにともなって減少すること、高密度、高栄養レベルな個体群ほどGini係数は大きい、つまりサイズヒエラルキーが発達する傾向があることが指摘できる。

変動係数も、サイズ構造の特徴を記述するためによく使われるが、一般に変

動係数とGini係数の間には強い正の相関が認められるので（Weiner and Thomas, 1986；Knox et al., 1989；Lieffers and Titus, 1989）、個体群の成長段階や密度に対する変動係数のトレンドは、Gini係数のトレンドと同じであると考えてよいであろう。

先にも述べたように、個体材積分布を、林分の成長段階と込み合い方によって予測するのは難しいと考えられるが、ここで検討した植物個体群のサイズ分布にみられる歪度やヒエラルキーの発達に関する一般的な傾向を考慮することで、生態学的にもっともありそうな材積分布を予測することができると考えられる。

林分の成長段階は上層高によって表現できるが、込み合い方は各上層高階の平均材積－密度関係を利用して指数化できると考えられる。同様な指数として安藤（1962）の競争比数（R_c）があげられるが、前節で明らかにしたように、平均材積－密度関係を示すＣ－Ｄ曲線のＢポイントトラジェクトリーが最多密度線に平行ではないので、ここでは、各平均材積－密度関係における最大平均個体材積と最多密度状態の両方を考慮した指数を提唱する。この指数と上層高をファクターとして、材積分布のトレンドを検討する。

また本章における材積分布のモデリングに関するもうひとつの大きな課題として、平均サイズ－密度トラジェクトリーのモデリングがあげられる。Ｉ章の研究目的でも述べたが、このため只木モデルを変形した新しいモデルを導入して検討を行う。この新たなモデルは、内藤（1984）によるトラジェクトリーモデルの特殊形とみることができるので、内藤モデルとの比較検討も行う。

以上により、材積分布の予測モデルの基本的なデザインが提唱できると考えられるが、調査林分のデータへの適合性を検討し、必要ならばモデルの修正を行う。

次に個体材積分布から樹高および胸高直径分布を予測するモデリングを行う。

これは、個体材積と樹高、胸高直径間のアロメトリー（Ⅲ・1，2式）を利用してモデリングするが、このためには樹高－胸高直径間のアロメトリーの成長段階と込み合い方に関するトレンドを明らかにする必要がある。

普通ある林分における樹高（H）－胸高直径（D）関係は飽和曲線的であるため、単純相対成長式ではなく拡張相対成長式（Ogawa et al., 1965b：V・1式）で表される。

$$1/H = b_6/(D^{a6}) + c_6 \qquad (V \cdot 1)$$

a_6，b_6，c_6は、樹種あるいは林分で決まるパラメータである。パラメータa_6は密度と関係があり、密度の高い陽性の二次林で1より大きくなることが多く（小川，1969）、b_6は樹種の耐陰性に関係があり、耐陰性の高い樹種ほど大きい傾向があるといわれている（荻野，1975；小見山，1977）。c_6は樹種や林分、地位などで決まるパラメータで、樹種や林分における最大樹高の逆数である。樹高－胸高直径関係の成長にともなうトレンドは、Kohyama et al.（1990）によりAbies属が優占する林分で検討されている。この例では、a_6を成長段階毎に求めた場合と、$a_6=1$とした場合の回帰の残差に有意差が認められなかったので、$a_6=1$としたⅣ型C－D曲線（Shinozaki and Kira, 1961）をあてはめ、樹高－胸高直径関係のトレンドを、パラメータb_6とc_6の変化として検討している。b_6は林齢13～23年生までの若齢期に大きく、26～32年生の時期に一端減少し、32～40年生にかけ増加した後、徐々に減少する傾向を示した。c_6は成長とともに減少し、林分上層高の成長を反映していた。この間に密度は8.4／m^2から0.6／m^2まで減少している。

これに対し、Weiner and Thomas（1992）、Weiner and Fishman（1994）は、拡張相対成長式型の植物高－直径関係の３つのパラメータが、込み合い方と成長にともなって変化することを示している。Weiner and Thomasでは、植物高－直径関係は二次多項式で近似されているので、（V・1）式との比較はできな

いが、個体群密度が低い場合の植物高－直径関係は直線的で、密度が高い場合は拡張相対成長式型であった。また彼らは競争が弱い場合の直線的なアロメトリーから、競争が作用している場合の飽和曲線的なアロメトリーへ変化することの説明に、サイズ依存的な成長に基づいた図解的なモデルを示している。

Weiner and FishmanはKochia scopariaの高密度個体群の播種後32日，42日，52日の植物高－直径関係を検討し、32日時点では直線的な関係が、42日，52日時点では拡張相対成長式型の飽和曲線的な関係となり、成長とともに曲線の立ち上がり方が急になる傾向を示している。Weiner and Fishmanがえたパラメータ値は、（Ｖ・１）式の形でいうと、a_6が成長とともに増大し、他のパラメータb_6はa_6とともに増加し、c_6は減少した。

（Ｖ・１）式より、

$$dlogH／dlogD＝a_6（1－c_6H）　　（Ｖ・２）$$

ここでH→0とすると$dlogH／dlogD→a_6$であるから、パラメータa_6は曲線の立ち上がりを与える係数である。Weiner and Fishmanの結果から、a_6は成長段階に影響されることがわかるが、一般に込み合い方が激しいほど個体の形状比（Ｈ／Ｄ）は高いと考えられるから、a_6は込み合い方とも関係があるであろう。c_6は対象となる樹種あるいは林分の最大樹高の逆数（Ogawa et al., 1965b）であるから、成長とともに減少し、上層高と関係があると考えられる。b_6は、樹種の耐陰性（荻野，1975；小見山，1977）だけでなく、空間的な植物量密度と関係があるとされるが（小川，1969）、生物学的な意味は判然としていない。しかしWeiner and Fishmanのデータではa_6とともに増加しているので、a_6と何らかの関係があるか、成長段階や込み合い方に対してa_6と同様な傾向を示すかのどちらかではないかと考えられる。樹高－胸高直径関係に適用された拡張相対成長式のパラメータ間の関係が検討された例はあまりないようであるが、パラメータ間に何らかの関係が存在する可能性もある。樹高－胸高直径間のアロ

メトリーのトレンドを検討するには、成長段階や込み合い方とパラメータの関係を明らかにすることが必要であるが、パラメータ間の関係の検討も必要であろう。

本章では、最後に、上層高で表現されている成長段階を、林齢に変換するために地位指数曲線について検討する。北海道内に自生するカンバ類について地位指数曲線を求めた例としては、ウダイカンバについて（猪瀬・真邊，1985；阿部，1990）、カンバ類３種について（猪瀬ら，1990）などがあげられる。地位指数曲線を求めることで、ある初期密度をもつ林分の密度減少曲線がえられ、シラカンバ林、ダケカンバ林のポピュレーションダイナミクスについて検討できる。

Ｖ－２．方　法

まず最初に、これまで明らかにされてきた数学的な分布関数モデルを用いて、個体材積分布の近似を行う。植物個体群のサイズ分布の近似方法について、数学的な検討を加えた研究の代表的なものとして、Hozumi（1968，1971）によるＭＮＹ法に基づく研究とYamakura and Shinozaki（1980，1983）による差分法に基づく研究があげられる。サイズ分布の近似には、例えばワイブル関数（Bailey and Dell，1973；西沢ら，1976）やリチャーズ関数（石川，1987）のような柔軟性に富んだ関数をあてはめるという方法もあるが、本研究におけるように、ある条件の下で生態学的にもっともありそうなサイズ分布を予測するためには、もともと個体群がもっている特性値（密度、平均サイズ、全体量など）に基づく近似方法がより好ましいと考えられ、HozumiやYamakura and Shinozakiの方法はこの条件に合致する。材積分布を近似する関数としては、次のような性質のものであることが望ましいと考えられる。

①材積分布を精度よく近似できること。

②分布密度関数の柔軟性が高いこと（いろいろな形の分布型を近似できること）。

③数学的により扱いやすく、パラメータの決定がより容易であること。

④パラメータの生物学的な意味がより明かであること。

⑤個体群の諸特性値をより理解しやすい形で導くことが可能な関数であること。

分布密度関数の柔軟性は、Yamakura and Shinozaki（1980, 1983）によって導かれた関数の方が高いが、パラメータの決定がやや難しいこと、パラメータの生物学的意味が不明瞭であること、個体群の特性値が非常に複雑な関数となってしまうことが欠点としてあげられる。これに対し、Hozumi（1971, 1975）による分布関数は、ユニモーダル（一山型）な分布を表現できないという欠点があるが、比較的扱いやすいこと、パラメータが決定しやすく、生物学的な意味も明瞭であること、個体群の特性値もわりと簡単な関数として求められることが優れた点としてあげることができる。このため、本研究では、ＭＮＹ法による分布密度関数を採用し、個体材積分布の近似を行うこととする。

ＭＮＹ法の特徴は、個体材積の大きな順に個体を配列し、材積をどんどん積算し、部分個体群の平均材積（Ｍ）と最小材積（ｖ）の関係に着目する点である。様々な林分のＭ－ｖ関係について検討された結果、２タイプのＭ－ｖ関係が認められている（Hozumi, 1971, 1975：Ⅴ・３，４式）。

$$M = A_2 v + B_2 \qquad (V \cdot 3)$$

$$M = a_7 v^{b7} \qquad (V \cdot 4)$$

（Ⅴ・３）式からは、最大個体から材積ｖの個体までの分布密度関数（φ）、積算個体数（N_c）、積算材積（Y_c）が、次のように求められる。

$$\phi(v) = C_2 \{(A_2 - 1) v + B_2\}^{(2A2-1)/(1-A2)} \qquad (V \cdot 5)$$

$$N_c(v) = (C_2/A_2)\ \{(A_2-1)\ v + B_2\}^{A2/(1-A2)} \qquad (V \cdot 6)$$

$$Y_c(v) = (A_2 v + B_2)\ (C_2/A_2)\ \{(A_2-1)\ v + B_2\}^{A2/(1-A2)} \qquad (V \cdot 7)$$

（Ｖ・４）式に対しても同様に、

$$\phi(v) = a_7 b_7 c_7\ (a_7 - v^{1-b7})^{(2b7-1)/(1-b7)}\ v^{-b7-1} \qquad (V \cdot 8)$$

$$N_c(v) = c_7\ (a_7 - v^{1-b7})^{b7/(1-b7)}\ v^{-b7} \qquad (V \cdot 9)$$

$$Y_c(v) = a_7 c_7\ (a_7 - v^{1-b7})^{b7/(1-b7)} \qquad (V \cdot 10)$$

林分の材積分布が、これらの分布関数に適合するかどうか、また（Ｖ・３，４）式のどちらのタイプであるかは、Ｍ－ｖ関係を調べることによって判断できる。文献からえた林分データには、材積分布が示されているものはなかったので、材積分布は本研究の調査林分について検討することとし、より多くの林分の分布を近似する分布関数を、モデリングに採用する。成長などにともなう材積分布のトレンドの検討方法は、結果の項で具体的に述べる。

平均材積（Ｍｖ）－密度（Ｎ）トラジェクトリーを表す只木モデルは、次式のようである。

$$Mv = A_3 N^{-1} - B_3 \qquad (V \cdot 11)$$

A_3，B_3は林分毎に決まるパラメータである。自己間引きが進んだ段階における只木モデルの適合性の悪さは、密度のべき乗項が-1に固定されていることが大きな原因と考えられる。ただし実際には、初期密度の小さい林分を除いて、自己間引きが進むとトラジェクトリーは最多密度線への乗り換えが起こるから、この欠点はさほど目だつものではなかったようである。只木モデルの密度のべき乗項を再パラメータ化すると、

$$Mv = A_4 N^{-k4} - B_4 \qquad (V \cdot 12)$$

がえられ、これによって自己間引きが進んだ段階におけるトラジェクトリーの逸脱を避けられるのではないかと考えられる。このモデルの修正は、Ｃ－Ｄ効

果の逆数式（Ⅰ・３）に対しBleasdale（1967）が行った修正と同じである。（Ⅴ・１２）式は、内藤（1984：Ⅴ・１３式）の平均材積－密度トラジェクトリーモデルの１特殊形とみることができる。

$$M v^{a8} = A_5 N^{-b8} + B_5 \qquad (V \cdot 13)$$

文献からえられる様々な林分の平均材積－密度トラジェクトリーデータへの（Ⅴ・１２）と（Ⅴ・１３）式の適合性について回帰を行い、ここで新しく提唱した（Ⅴ・１２）モデルが適当であるかどうか検討する。また（Ⅴ・１２）式のパラメータの生物学的な意味についても検討する。さらに平均材積－密度トラジェクトリーを材積分布予測モデルへ組み込み、ある初期密度の林分の自己間引きにともなう材積分布の変化について検討する。

樹高－胸高直径関係は、拡張相対成長式（Ⅴ・１式）のパラメータの変化によって検討する。Kohyama et al.（1990）の例のように、（Ⅴ・１）式において$a_6 = 1$とできる場合もあるようであるが、Weiner and Fishman（1994）のように、最初は成長段階や込み合い方によってアロメトリーは変化すると考えた方がよいだろう。樹高－胸高直径のアロメトリーが確立できたら、樹高分布と胸高直径分布について推定し、各分布の歪度について検討する。

胸高直径分布は木材利用上重要な要因のため、比較的古くから検討されている。胸高直径分布の特徴を論じた論文は、手法により２タイプに大別でき、ひとつはある樹種の多くの林分データに基づき一般的な傾向を検討する方法で、もうひとつは分布形の時間変化を検討する方法である。

一般的な傾向を論じたものとして、吉田・平田（1956）は、スギ、ヒノキ人工林の胸高直径分布が正に歪む傾向があるとし、彼らの例ではスギ11林分中9林分で、ヒノキ15林分中10林分で、歪度が0以上であった。Ford（1975）はPicea sitchensis人工林の29～36年生時の幹周囲長分布は密度に関係なく正に歪み、歪度はおよそ0.7以下であると報告している。白石（1985）、Tanaka（1988）は

スギとヒノキ人工林の胸高直径分布は正の歪度を示すことが多く、白石の例では歪度は0～1、Tanakaの例では0.8以下であった。

時間的な変化については、田中（1983）がスギ人工林の胸高直径分布の歪度が林齢21～42年に減少し、負の歪度を示したことを報告している。胸高直径分布が負に歪むことはGates et al.（1983）も示していて、この報告ではPinus radiata人工林では、密度の低い林分で、成長初期段階（多くの場合林齢20年以下）で負に歪み、その後やや正に歪むようになっている。草本のImpatiens balsamina個体群（Hara, 1984a）では、根元直径分布は正の歪度をもち、成長にともなう変化は小さく安定していた。Helianthus annuus個体群（Hara, 1984b）では、やや正に歪むか正規分布に近く、また高密度個体群では成長後期に歪度が減少する傾向がみられた。アカマツ林でも、成長後期に歪度の減少がみられるが、歪度自体は正の値であった（Hara, 1984b）。Knox et al.（1989）によるPinus taeda林では、胸高直径分布は正に歪むが、成長にともなう一定の傾向はないとされている。しかしこのデータでも、低密度林では歪度は成長とともに増加し、高密度林では林齢40～50年以降歪度が減少することが示されている。密度と歪度の関係には明確な傾向はないようである（Knox et al., 1989）。

これらの結果をまとめると、直径分布は正に歪む傾向があり、針葉樹人工林の胸高直径分布の歪度はおよそ0～1であるといえる。また低密度個体群では歪度は成長とともに増加するが、高密度な場合、成長が進むと減少傾向が認められることが多い。

樹高分布は正規型に近いか負に歪むことが多く、スギおよびヒノキ林について田中（1983）とTanaka（1988）が、草本群落ではHara（1984a, 1984b）がこの傾向を認めている。アカマツ林（Hara, 1984b）では、高密度林で正に歪む例が示されているが、胸高直径分布に比べると歪みは小さく、正規型に近い。

Pinus taeda林の例では（Knox et al., 1989）、樹高分布の歪度と林齢とは関係がないようで、成長にともなう一定の変化はみられない。しかし上下動が激しく、0を中心に変化する。また樹高分布の変動係数は胸高直径分布の変動係数より小さく、およそ0.5～1倍であるとされている（吉田・平田, 1956）。

全体として樹高分布はやや負に歪む傾向があるが、成長や密度にともなう一定の傾向はないといえる。樹高や胸高直径分布の予測結果が、これらのトレンドと合致するかどうかが、予測モデルの適当さを判断するひとつの基準となるであろう。

地位指数曲線のガイドカーブとしては飽和型の曲線を表現できる成長曲線が用いられ、修正指数式（猪瀬・真邊, 1985；猪瀬ら, 1990）やリチャーズ式（阿部, 1990）などが利用されている。阿部は、ウダイカンバの樹高成長曲線として、リチャーズ式、修正指数式、ロジスティック式、ゴンペルツ式の適合性を検討し、リチャーズ式の適合性がもっとも優れているとしている。リチャーズ式は、パラメータ値によって、ロジスティック型、ゴンペルツ型、ミッチャーリッヒ型の関数を表現できる柔軟な関数であるから（Richards, 1959）、阿部による結果は当然ともいえる。本研究でもガイドカーブとしてリチャーズ関数（Ｖ・１４）を用いることとした。

$$y = a_g (1 + e^{b_g - c_g x})^{1/1-d_g} \qquad (Ｖ・１４)$$

yは樹高、xは樹齢、a_g, b_g, c_g, d_gは個体によって決まるパラメータである。各地位の地位指数曲線は、ガイドカーブと同じ形であると仮定し地位指数曲線を求める。ガイドカーブを決定するのに、雨龍地方演習林のおよそ60年生と推定されるシラカンバ林、ダケカンバ林から上層個体をそれぞれ7個体と5個体サンプリングし、樹幹解析を行ったデータを用いた。シラカンバ林の上層個体の樹高はおよそ18～22m、ダケカンバ林は17～20mであった。（Ｖ・１４）式によって各個体の樹高成長の近似を行った後、不適当なデータを棄却し、残りの個

体の平均的な樹高成長データを作成し、これを（Ｖ・１４）式によって近似した曲線を、地位指数のガイドカーブとした。

地位指数曲線によって、ある上層高における林齢を推定できるから、平均材積－密度トラジェクトリーを用いて、ある初期密度で成長を始めた林分のポピュレーションダイナミクスを、林齢ベースで検討できる。樹木個体群のポピュレーションダイナミクスは、Yarranton and Yarranton（1975）がPinus banksianaで、Peet and Christensen（1980）がPinus spp.で、Hara（1984c）がPinus strobusとPinus densifloraで、Lloyd and Harms（1986）がPinus taedaで、Carleton and Wannamaker（1987）がPicea marianaで明らかにしている。これらに共通する傾向として、初期密度が高い林分では、初期死亡速度は小さく、自己間引きが始まると死亡速度が大きくなり、後にまた少し安定するというシグモイドカーブを回転させた曲線型の生残曲線を示すことがあげられる。類似した生残曲線は、日本とアメリカのAbies属からなる縞枯れ林でもえられている（Kohyama and Fujita, 1981；Sprugel, 1984）。カンバ林で予測されるポピュレーションダイナミクスが、これらの結果と適合するかどうかも、モデルの適当さを判断する材料となるであろう。

材積分布やその他のモデリングは、検討項目が多いので、シラカンバとダケカンバで種別に行い、地位指数曲線およびポピュレーションダイナミクスについては同時に検討することとする。

Ｖ－３．モデルの基本デザイン

Ｖ－３－１）シラカンバ林

i)個体材積分布の近似

Ⅳ章の平均サイズ－密度関係の検討の対象とした調査林分71林分のＭ－ｖ関

係について、（Ｖ・３）と（Ｖ・４）式により検討した結果を表－７に示す。71林分中、Ｍ－ｖ関係から２つ以上のサイズグループに区分された林分が4林分（表中#印）みられた。Hozumi（1975）は同じ方法でサイズグループを区分し、樹冠深度図による階層構造の区分と一致する結果をえているが、この場合は階層的に分化したグループとはいえないであろう。樹冠深度図よりはＭ－ｖ関係によるサイズグループの区分の方が敏感な傾向がある（Shibuya and Igarashi, 1992）。その他、他個体とかけ離れて大きな個体があるため、分布密度関数が材積分布をうまく近似できなかった林分が6林分（##）、Ｍ－ｖ関係が不規則なのが2林分（###）、平均材積－密度関係からの逸脱が激しかったのが1林分（No.26）みられた。これらの13林分を除いて、全体の82％にあたる58林分が、（Ｖ・３）式のＭ－ｖ関係で近似された。したがってシラカンバ林に関しては、（Ｖ・５～７）式を材積分布の近似モデルとして採用することとした。

（Ｖ・５～７）式には、パラメータが３つ含まれる。パラメータA_2は（Ｖ・３）式より決定されるが、B_2, C_2については、（Ｖ・６）式を変形し、

$$N_c(v)^{(1-A2)/A2} = (C_2/A_2)^{(1-A2)/A2}(A_2-1)\,v + (C_2/A_2)^{(1-A2)/A2}B_2 \qquad (V\cdot 15)$$

より求められる（Hozumi, 1971）。パラメータの生物学的な性質は、まずA_2は分布の形を決めるパラメータである。A_2の値により、分布形はＪ型、一様型、放物線型、三角型、逆Ｊ型と変化する。（Ｖ・３）式においてｖ＝0とすると、Ｍ＝B_2であるから、B_2は林分の平均材積となる。C_2はもともとは積分定数で、比例定数としての役割とパラメータ間の次元単位を調節する役割を果たす。

したがって（Ｖ・５～７）式によって材積分布の予測モデルを考える場合、もっとも重要なパラメータはA_2であるといえる。このパラメータの成長や込み合い方に対するトレンドを適切に求めることによって、材積分布のトレンドを予測できると考えられる。またここでモデリングしようとしているデータは、

表－7．シラカンバ林の材積分布の近似結果

Table 7. List of Betula platyphylla var. japonica stands analyzed for frequency distributions of tree volume

Plot	Density (1/ha)	Stock (m^3/ha)	DH* (m)	BA** (m^2/ha)	$M=A_2v+B_2$*** A_2	B_2(m^3)	r^2	CI****	***** Skewness
1	34000	23.5	6.9	8.45	#	—	—	0.978	5.311
2	16400	37.6	7.6	11.40	#	—	—	0.985	2.612
3	11400	50.5	8.3	13.49	0.668	0.0048	0.966	0.909	0.571
4	13061	60.0	8.6	15.96	0.659	0.0050	0.988	0.903	0.633
5	13600	60.1	8.8	15.93	0.796	0.0073	0.973	0.909	1.309
6	12200	66.9	8.8	17.55	0.748	0.0053	0.979	0.871	1.047
7	9700	69.8	9.2	17.73	0.832	0.0064	0.984	0.967	1.427
8	5333	57.5	9.3	13.83	0.732	0.0102	0.992	0.912	0.955
9	9067	99.3	9.5	23.02	0.725	0.0095	0.986	0.909	0.813
10	7800	65.3	10.1	15.28	0.872	0.0077	0.980	0.949	1.657
11	3867	70.0	11.2	15.41	0.812	0.0128	0.976	0.945	1.264
12	2178	58.0	11.2	13.30	0.892	0.0315	0.958	0.878	1.973
13	1467	54.3	12.0	10.99	0.714	0.0376	0.962	0.797	1.070
14	1733	56.6	12.2	11.91	0.812	0.0362	0.969	0.831	1.453
15	3933	78.0	12.6	14.70	#	—	—	0.931	1.162
16	1244	67.0	12.9	13.26	# #	—	—	0.665	1.464
17	4200	124.4	13.1	24.38	0.866	0.0304	0.987	0.960	1.678
18	1111	79.1	13.1	15.93	# #	—	—	0.778	1.497
19	3156	113.9	13.2	21.64	0.677	0.0343	0.989	0.931	0.753
20	1244	85.4	13.5	15.80	# #	—	—	0.789	1.770
21	5400	126.9	13.7	24.36	0.879	0.0260	0.991	0.987	1.625
22	2667	92.4	13.8	15.99	0.728	0.0322	0.993	0.938	0.911
23	2311	123.4	13.8	21.49	0.774	0.0469	0.992	0.856	1.115
24	2044	135.0	14.3	23.32	0.702	0.0552	0.951	0.800	0.803
25	2750	124.2	14.4	23.31	0.846	0.0504	0.983	0.892	1.518
26	176	54.7	14.5	8.84	—	—	—	-0.273	-0.300
27	750	81.4	14.7	13.69	0.591	0.1116	0.989	0.614	0.338
28	2867	147.3	14.9	24.52	0.579	0.0514	0.991	0.864	0.365
29	850	89.5	14.9	14.62	0.706	0.0901	0.982	0.628	0.884
30	1100	83.4	15.0	13.75	0.779	0.0712	0.979	0.889	1.264
31	2044	162.2	15.6	25.02	0.723	0.0504	0.978	0.879	0.995
32	2711	165.7	15.7	26.71	0.740	0.0652	0.986	0.928	0.813
33	700	95.5	15.7	15.45	0.668	0.1448	0.960	0.728	0.898
34	2100	153.2	16.1	23.24	0.866	0.0588	0.987	0.896	1.728
35	3000	204.2	16.3	32.28	0.742	0.0690	0.981	0.909	1.034
36	1567	163.4	16.3	26.26	0.647	0.1170	0.973	0.813	0.732
37	911	137.1	16.3	21.90	#	—	—	0.691	1.215
38	1950	123.7	16.4	20.12	0.654	0.0549	0.991	0.921	0.662
39	1822	162.5	16.6	25.54	0.858	0.0886	0.979	0.853	1.768
40	2300	186.7	16.9	27.31	0.827	0.0915	0.951	0.874	1.686

(To be continued)

(Continued)

41	2756	203.8	17.4	30.36	0.700	0.0715	0.991	0.971	0.810
42	2267	232.2	17.7	33.41	0.685	0.0917	0.995	0.923	0.729
43	889	167.7	17.7	24.12	0.590	0.1825	0.992	0.775	0.370
44	844	101.3	17.8	14.26	0.641	0.1134	0.991	0.893	0.642
45	2267	214.8	18.5	30.62	0.764	0.0830	0.984	0.936	1.157
46	480	177.6	18.5	24.59	0.458	0.2919	0.923	0.466	-0.489
47	1572	201.1	18.7	27.87	0.945	0.0832	0.991	0.879	1.817
48	2200	214.8	18.8	29.73	0.915	0.0840	0.990	0.931	1.883
49	1025	172.1	18.8	23.14	0.571	0.1445	0.979	0.811	0.149
50	1175	162.6	19.0	21.13	0.576	0.1135	0.996	0.924	0.279
51	825	205.2	19.1	27.77	0.696	0.2097	0.981	0.800	0.863
52	1350	183.2	19.4	24.15	0.707	0.1023	0.980	0.927	0.833
53	1000	170.8	19.8	22.00	0.721	0.1435	0.989	0.888	0.864
54	600	142.0	19.8	17.92	# #	—	—	0.813	1.974
55	1711	217.7	19.9	29.11	0.867	0.1106	0.989	0.937	1.572
56	210	113.7	19.9	13.92	###	—	—	0.469	3.113
57	825	242.6	20.4	25.56	0.654	0.2964	0.994	0.749	0.598
58	1675	254.3	20.5	32.97	0.715	0.1316	0.991	0.909	0.822
59	1250	237.2	20.6	29.80	0.814	0.1462	0.972	0.866	1.490
60	258	136.7	20.6	16.54	0.571	0.3872	0.965	0.482	0.160
61	1500	223.3	20.9	29.67	0.688	0.1542	0.991	0.913	0.751
62	627	215.7	21.1	26.46	0.682	0.2496	0.985	0.805	0.731
63	1088	231.4	21.3	28.15	0.568	0.2246	0.989	0.908	0.182
64	700	224.5	21.3	27.17	0.668	0.2546	0.971	0.823	0.619
65	238	149.4	21.3	17.09	# #	—	—	0.583	1.254
66	1196	240.0	21.4	28.71	0.816	0.1574	0.996	0.917	1.121
67	1100	263.1	21.7	32.72	0.809	0.2263	0.988	0.887	1.426
68	1050	238.1	22.5	27.34	0.711	0.1891	0.989	0.897	0.811
69	325	187.9	23.0	21.32	# #	—	—	0.621	1.177
70	242	163.3	23.2	17.47	###	—	—	0.740	2.768
71	583	261.3	23.3	30.26	0.667	0.3523	0.975	0.884	0.638

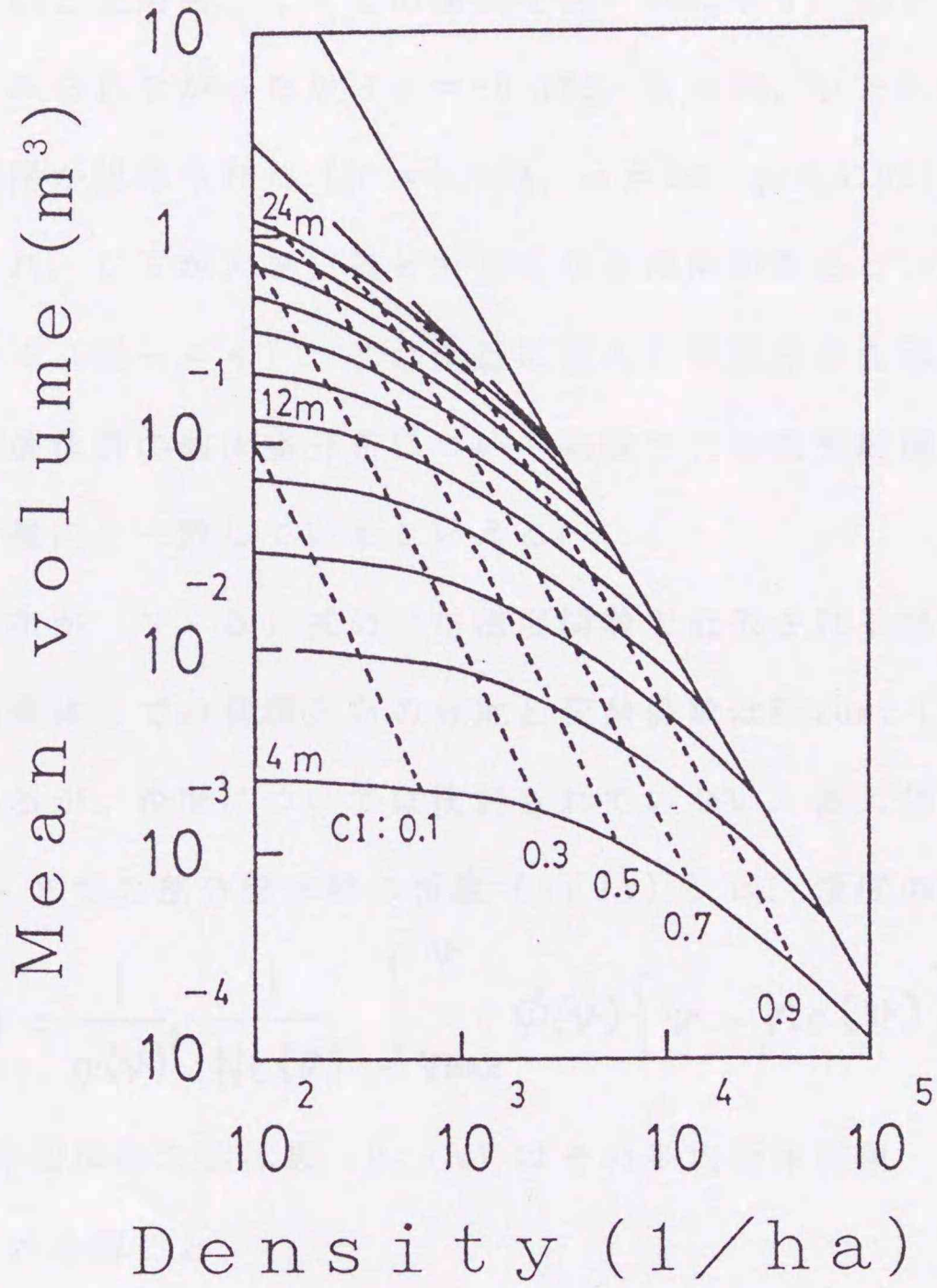
* Dominant height
** Basal area
*** Result of regression of the M-v relation
**** Index of competition intensity
***** Skewness of tree volume distribution
# Stand composed of two or more sub-populations
M-v relation was linear but the distribution density function could not simulated closely observed volume distribution
M-v relation was very irregular

各上層高階の平均材積－密度曲線上にある林分であるため、既知の林分特性値は平均材積と密度だけであり、（Ｖ・１５）式からB_2，C_2を決定することはできない。そこでB_2，C_2が上述のような性質をもつことを考慮すると、近似的ではあるが、B_2は平均個体材積と等しいと仮定でき、平均材積として求められる。通常林分では最小個体材積は最大個体材積に比べて十分に小さいので、（Ｖ・６，７）式においてｖ＝0とした場合に、N_c，Y_cが林分密度，蓄積とおよそ等しくなると期待される。したがってC_2は（Ｖ・６）式においてｖ＝0として近似的に求めることができると考えられる。これらが近似的には十分に成り立つことは、Hozumi（1971）によって認められている。（Ｖ・３）式によって求められるB_2が平均材積にほぼ等しい（表－７）ことからも、最小材積をｖ＝0と仮定し林分特性値を求める方法により大きなバイアスは生じないことがわかる。

次にパラメータA_2の推定方法について検討する。これまでも述べてきたように、材積分布は成長段階と込み合い方によって影響されると考えられる。成長段階は林分上層高で把握でき、込み合い方については次の示数（ＣＩ）によって評価できると考えられる。

$$CI = (V_0 - \bar{v}) / (V_0 - V_f) \qquad (V \cdot 16)$$

$\bar{v}$は対象とする林分の平均材積であり、V_0は同じ上層高階における競争効果が作用していない密度域での平均材積、つまりその上層高階における最大平均材積であり、V_fはその上層高階のＣ－Ｄ曲線と最多密度線の交点における平均材積、つまり最小平均材積である。したがって理論的にはＣＩは、競争がない密度域で0、最多密度線上で1となり、その間で連続的に変化する。この示数は数学的には安藤（1962）の収量比数（R_y）と同じである。平均材積－密度平面上においてＣＩが等しい点を図－43に示す。上層高階22mで最大蓄積線に達するので、等しいＣＩを結んだ軌跡は屈曲しているが、20m階まではｘ軸に対して凹な曲線上を移動する。等競争比数線が最多密度線に平行な直線である（安藤，



図－43．シラカンバ林の平均材積－密度関係とＣＩ

Fig. 43. The mean volume-density relationships and CIs of B. p. stands Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively.

1962；蜂屋・安藤，1962）のとは異なっている。調査林分のＣＩは、負の値となった1林分を除いて0.466～0.987であり、0.7以上の林分が多く（表－７）、込み合い方の弱い（例えばＣＩ＜0.5）シラカンバ天然林は少ないようである。

パラメータA_2と上層高、ＣＩとの関係を図－44に示す。A_2と上層高の間には有意な関係はみられなかったが（ｒ＝-0.182，ｎ＝58，ｐ＞0.05）、A_2とＣＩ間には正の相関が認められた（ｒ＝0.534，ｎ＝58，ｐ＜0.01）。A_2は競争の激しさに影響され、ＣＩが大きいほど大きくなる傾向があるといえる。A_2が0.6以上の林分が多く（図－４４）、これは正に歪んだ材積分布を示すから（Hozumi，1971）、植物個体群の個体重分布について結論された高密度個体群で個体重分布が正に歪む傾向と一致しているといえる。

個体材積分布が（Ｖ・５）式の分布密度関数で近似される場合、最大個体からある材積の個体までの材積分布の分散と変動係数はHozumi（1971）によって与えられているが、歪度については検討されていない。最大個体（V_{max}）からある個体（v）までの部分個体群の歪度（g_1（v））は、歪度の定義から、

$$g_1(v) = \frac{1}{\sigma(v)^3} \cdot \frac{1}{Nc(v)} \int_{Vmax}^{v} \phi(v)\{v - Mc(v)\}^3 dv$$

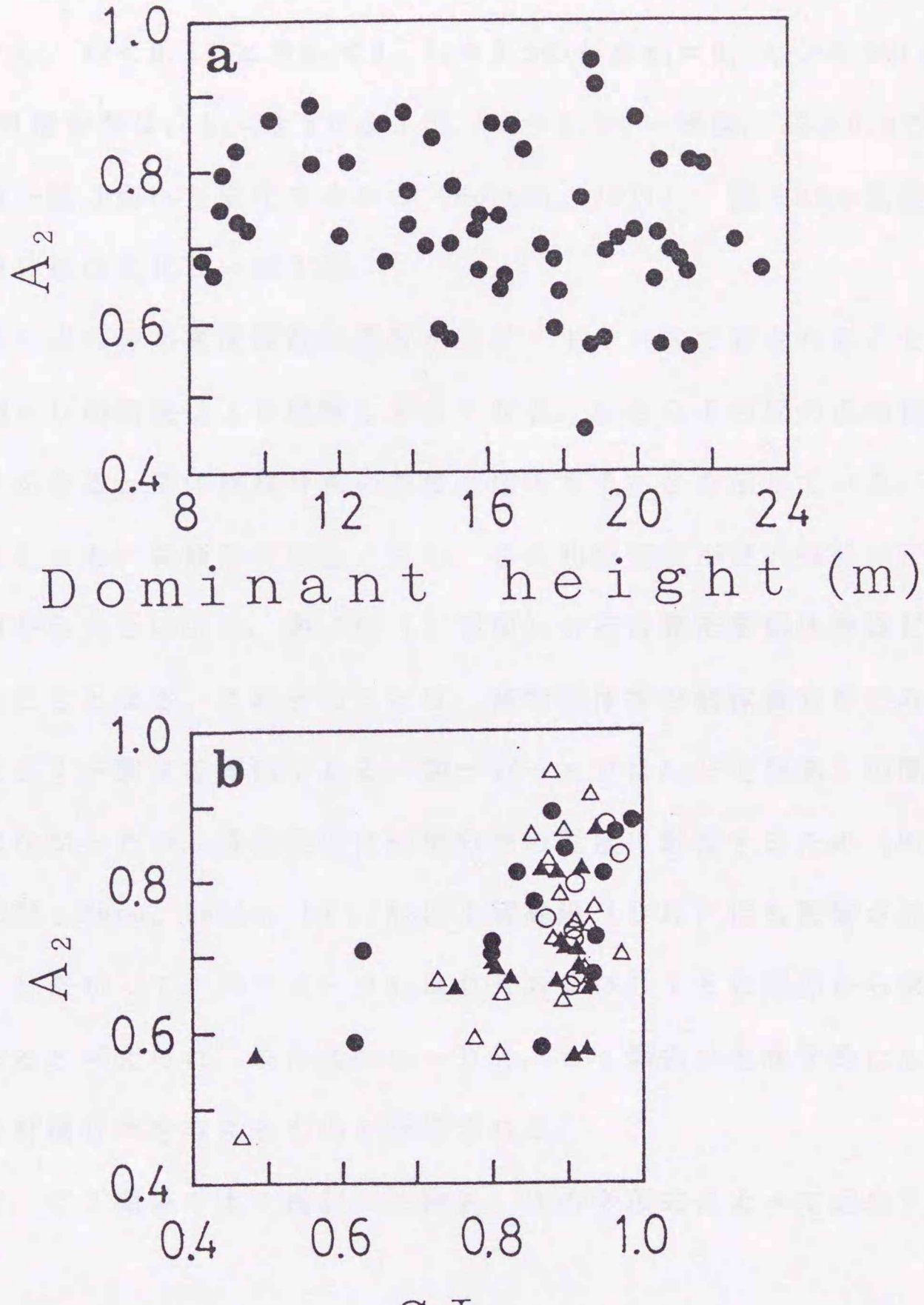
N_c（v）は部分個体群の個体数、M_c（v）はその平均個体材積、σ（v）は標準偏差である。これを解くと、

$$g_1(v) = 2(1-2A_2)(2-A_2)^{1/2} / \{(3-2A_2)A_2^{1/2}\} \quad （Ｖ・１７）$$

またA_2＝1のときについては指数分布（Hozumi and Shinozaki，1970）となるから、上と同様にして歪度を求めると、

$$g_1(v) = 2 \quad （Ｖ・１８）$$

これは（Ｖ・１７）式でA_2＝1としたときと一致する。したがって（Ｖ・５）式が分布密度関数である場合、ある部分個体群の材積分布の歪度はパラメータA_2だけで決定され、また歪度はどの部分個体群についても同じであるという特徴



図－44．シラカンバ林の材積分布のパラメータA_2と上層高およびＣＩとの関係

Fig. 44. Relationships between the parameter A_2 of the function approximating volume distributions of B. p. stands and dominant height, and between A_2 and CI a:A_2-dominant height relationship, b:A_2-CI relationship. In figure b, ○:8～10m DH classes, ●:12～14m DH classes, △:16～18m DH classes, ▲:20m～ DH classes.

がある。図－45に材積分布の歪度とA_2の関係を示した。歪度（g_1）はA_2にともなって増大し、A2＜0.5のとき$g_1<0$、$A_2=0.5$のとき$g_1=0$、$A_2>0.5$のとき$g_1>0$である。材積分布は、$A_2<0.5$ではＪ型、$A_2=0.5$で一様型、A2＞0.5で放物線型→三角型→逆Ｊ型へと変化するから（Hozumi, 1971）、図－45の歪度の変化はこの材積分布の変化と一致する。

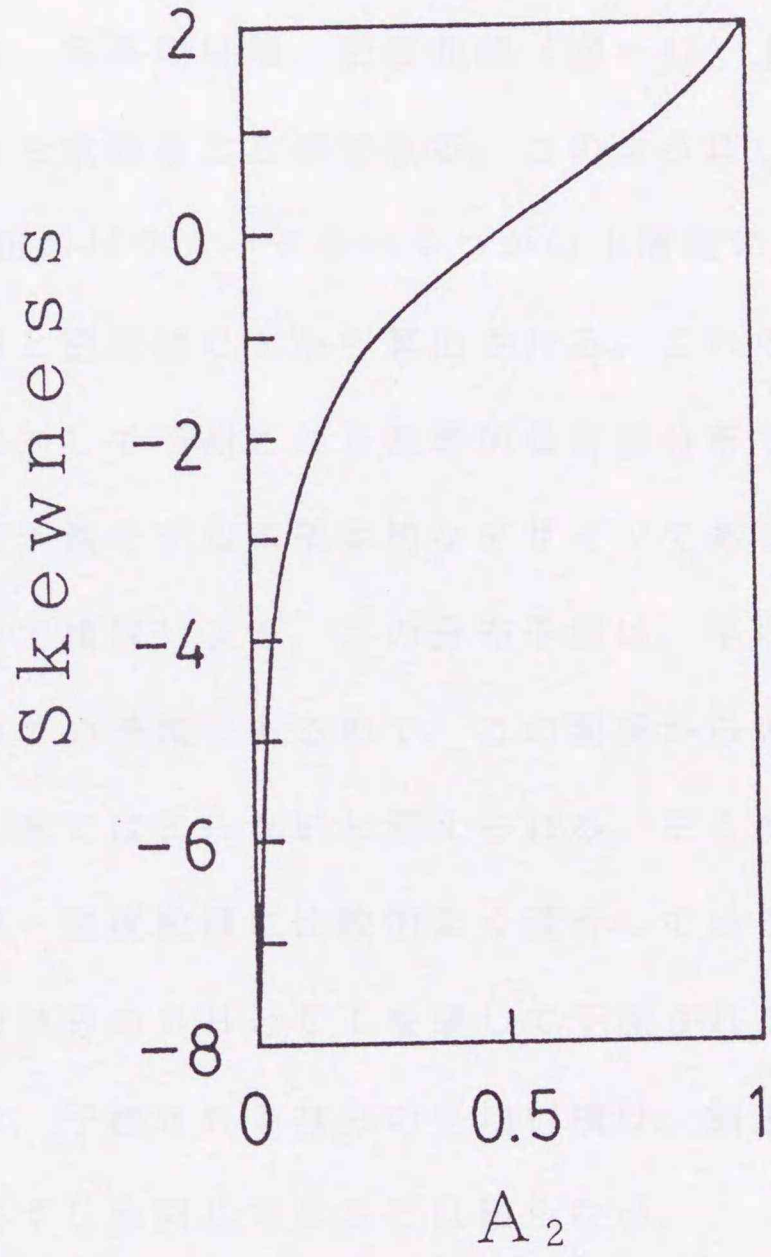
（Ｖ・５）式の分布密度関数の歪度が（Ｖ・１７）式で表されることによって、図－44－ｂの結果はより理解しやすくなる。A_2とＣＩの間の正の相関は、ＣＩが大きくなると個体材積分布の歪度が増大することを示している。つまり込み合い方とともに材積分布は正に歪む。また初期密度が高い林分ほどＣＩは最初の段階から大きいので、逆Ｊ型（Ｌ字型）分布は高密度個体群ほど早くから発達することとなる。これらのことは、植物個体群の個体重分布にみられるトレンドとよく一致する傾向である。図－44－ａではA_2と上層高との間には明確な関係はなかったが、成長段階は材積分布の歪度に影響するため（Mohler et al., 1978；Hara, 1984a, b）、A_2は上層高階（ＤＨ）にも影響されると考えられる。したがって、パラメータA_2はＤＨおよびＣＩとの関係から求めるのが適当であると考えられ、またこのA_2－ＤＨ，ＣＩ関係が生態学的にもっともありそうな材積分布を与えるものと期待される。

A_2－ＤＨ，ＣＩ関係をよく検討した結果、次の多項式によって近似することとした。

$$A_2=a_{10}+b_{10}(DH)+c_{10}(CI)+d_{10}(CI^2) \qquad (V\cdot 19)$$

重回帰によってパラメータを決定し、$a_{10}=0.348$，$b_{10}=-0.0035$，$c_{10}=0.518$，$d_{10}=-0.012$（$r^2=0.304$，$n=58$，$p<0.01$）であった。決定係数の低さは、サイズ分布を予測することの難しさを示すものといえるかと思うが、上式によってA_2を推定することとする。

調査林分のＤＨとＣＩから求められるA_2により（Ｖ・１７）式から計算され



図－45．材積分布の歪度とA_2の関係

Fig. 45. Relationship between skewness and the parameter A_2

る材積分布の歪度と、実際の材積分布の歪度（表－７）の間には正の相関関係が認められた（r＝0.526，n＝58，p＜0.01）。

（Ｖ・５～７）式のパラメータは、ＣＩを（Ｖ・１６）式で求めると、A_2は（Ｖ・１９）式で算出でき、B_2は平均材積として、C_2はA_2，B_2を用いて（Ｖ・６）式から求められ、各平均材積－密度曲線（図－43）上に位置する任意の林分について材積分布を求めることができる。このようにして求めたＣＩが0.1～0.9の林分の材積分布のパラメータをいくつかの上層高について表－８に示した。この場合、平均材積と密度はＣＩから算出される。これらの材積分布は、各成長段階と各ＣＩ値に対して予測される標準的な材積分布である。

以上が、材積分布予測モデルの基本的なデザインであるが、実際の調査データへの適合性について検討しよう。この分布予測は、平均材積－密度曲線上に位置する林分についての予測であるので、この関係から大きく逸脱している林分についてはあまりあてはまらないと考えられる。そこで調査林分のうち、各上層高階の平均材積－密度曲線に比較的よく適合している20林分の材積分布について、それぞれの林分のＤＨとＣＩを通して予測される材積分布との比較を行う。この方法では、予測される林分の平均材積は、調査林分の平均材積と一致するが、密度は必ずしも同じであるとは限らない。

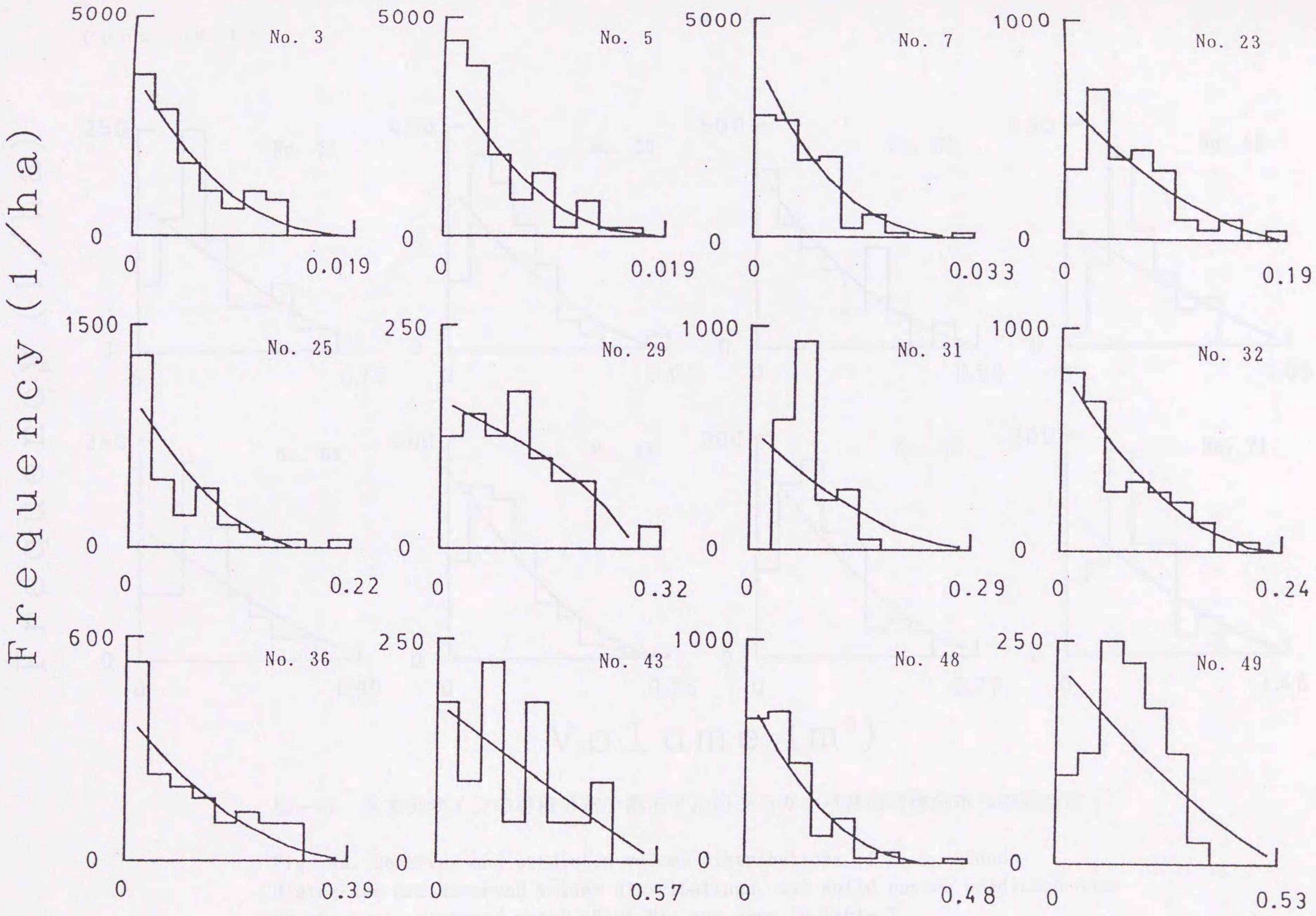
検討の対象となった20林分の材積分布とモデルから予測される材積分布を図－46に示した。調査林分の材積分布は、比較的小面積な調査プロットが多いためか凹凸が激しいが、モデルから予測される分布はスムーズであり、これはＭＮＹ法の特徴のひとつである。調査林分のＣＩの大きさを反映して、予測された分布は逆Ｊ型が多い。これに対し、実際の分布は凹凸も激しいが、明らかにユニモーダルな分布もみられ、これらに対してはモデルの適合性は悪いようである。予測モデルの適合性について検定した結果を表－９に示した。検定は分布形の差を検定するノンパラメトリックな検定法であるコルモゴロフースミル

表－８．材積分布の基本デザイン予測モデルのパラメータ

Table 8. Parameters of the basic designed prediction model of volume distribution for Betula platyphylla var. japonica

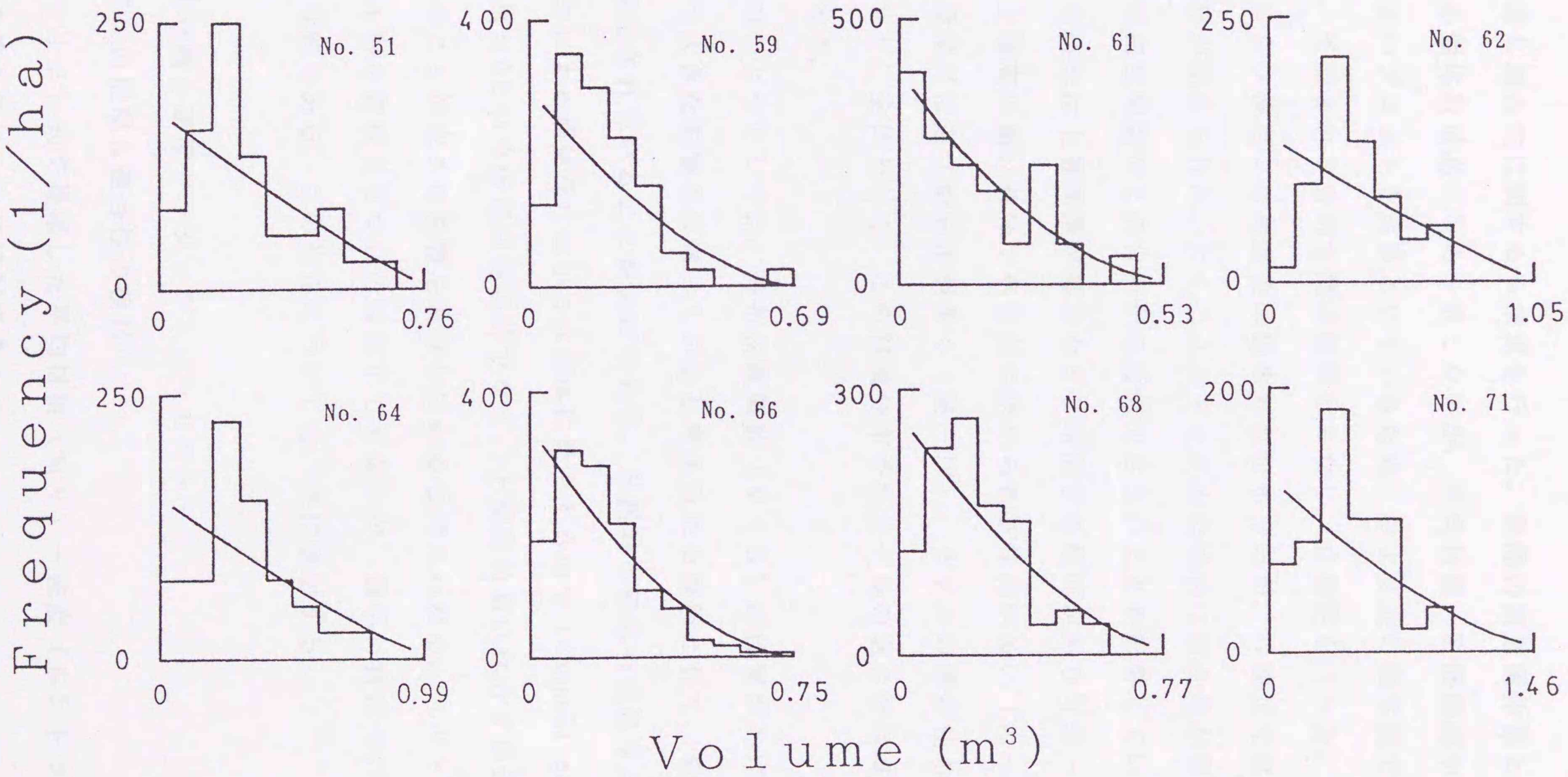
DH* (m)	CI**	Density (1/ha)	Mean volume (m^3)	A_2***	B_2*** (m^3)	C_2*** ($m^{3(A/A-1)}$/ha)
4	0.1	649	1.97×10^{-3}	0.386	1.97×10^{-3}	1.25×10^{4}
	0.3	2481	1.55×10^{-3}	0.488	1.55×10^{-3}	5.82×10^{4}
	0.5	5694	1.12×10^{-3}	0.590	1.12×10^{-3}	5.92×10^{7}
	0.7	12798	0.70×10^{-3}	0.691	0.70×10^{-3}	9.81×10^{10}
	0.9	41690	0.28×10^{-3}	0.790	0.28×10^{-3}	8.24×10^{17}
10	0.1	129	6.32×10^{-2}	0.365	6.32×10^{-2}	2.30×10^{2}
	0.3	485	5.03×10^{-2}	0.467	5.03×10^{-2}	3.13×10^{3}
	0.5	1088	3.74×10^{-2}	0.569	3.74×10^{-2}	4.76×10^{4}
	0.7	2327	2.45×10^{-2}	0.670	2.45×10^{-2}	2.90×10^{6}
	0.9	6339	1.15×10^{-2}	0.770	1.15×10^{-2}	1.44×10^{10}
16	0.1	48	3.74×10^{-1}	0.344	3.74×10^{-1}	2.76×10
	0.3	182	2.98×10^{-1}	0.447	2.98×10^{-1}	2.16×10^{2}
	0.5	407	2.23×10^{-1}	0.548	2.23×10^{-1}	1.38×10^{3}
	0.7	862	1.47×10^{-1}	0.649	1.47×10^{-1}	1.94×10^{4}
	0.9	2278	7.15×10^{-2}	0.749	7.15×10^{-2}	4.41×10^{6}
22	0.1	23	1.24	0.323	1.24	6.70
	0.3	85	9.89×10^{-1}	0.426	9.89×10^{-1}	3.65×10
	0.5	191	7.33×10^{-1}	0.527	7.33×10^{-1}	1.42×10^{2}
	0.7	411	4.78×10^{-1}	0.628	4.78×10^{-1}	8.99×10^{2}
	0.9	1134	2.22×10^{-1}	0.728	2.22×10^{-1}	4.60×10^{4}

* Dominant height
** Index of competition intesity
*** Parameters of volume distribution (Eqs. V·5-7)



(To be continued)

(Continued)



図－46．基本デザインの材積分布予測モデルのシラカンバ林の材積分布への適合性

Fig. 46. Observed and predicted volume distributions of B. p. stands
Histograms are observed volume distributions, and solid curves predicted ones by the basic designed model. Plot No. are seen in Table 7.

ノフ検定と適合性に関するG検定を行った。実際の調査個体数とモデルから予測される個体数は必ずしも一致しないが、平均材積－密度曲線からあまり逸脱していないプロットを対象としているため、およそ近い個体数であることが多いので、予測される分布を期待確率とみなし、G検定を行った。コルモゴロフ－スミルノフ検定では有意差は認められなかったが、G検定では半数の10林分で有意差が認められた。とくにユニモーダルな場合に適合性が悪く、（V・5）式の分布密度関数がこの分布形を近似できないことが影響している。ユニモーダルな分布形は上層高階が高くなると増加する傾向があり（表－10）、検定結果でも上層高の高い林分で有意差が認められる林分が多い（表－9）。上層高の低い段階では逆J型分布が多く（表－10）、モデルの適合性も穏当であるが（表－9）、全体として、この材積分布予測モデルの適合性は高いとはいえないであろう。

原因のひとつとしては、分布密度関数（V・5）の性質があげられるが、もうひとつ大きな影響を及ぼしていると考えられる要因として、最小材積がつねに0と仮定されていることがあげられる。当然最小個体も成長するが、さらに自己間引きによる個体死亡は小さな個体に集中するので（Cannell et al., 1984）、最小材積＝0という仮定は現実的でなく、上層高の高い林分での適合性が劣るのも、このことが大きな影響を及ぼしていると考えられる。（V・5）式がユニモーダル形を表現できないのは修正できないが、最小材積についてはモデルの修正が可能である。この修正については、後に検討する。

ii)平均材積－密度トラジェクトリーモデル

(1)モデルの提唱と適合性の検討

（V・12）式で提唱した平均材積（Mv）－密度（N）トラジェクトリーモデルの適合性について検討する。

表－９．材積分布予測の基本デザインモデルの適合性

Table 9. Results of tests for fittness of predicted volume distributions by the basic designed model to actual ones (Betula platyphylla var. japonica)

Plot	Kolmogorov-Smirnov test			G-test		
	d		significant level	G		significant level
3	0.063	<	$D_{0.9}$	5.750	<	$\chi^2_{0.2}$
5	0.070	<	$D_{0.9}$	4.027	<	$\chi^2_{0.3}$
7	0.063	<	$D_{0.9}$	9.818	<	$\chi^2_{0.05}$
23	0.091	<	$D_{0.9}$	6.522	<	$\chi^2_{0.2}$
25	0.157	<	$D_{0.5}$	9.917	>	$\chi^2_{0.05}$*
29	0.057	<	$D_{0.9}$	1.167	<	$\chi^2_{0.8}$
31	0.244	<	$D_{0.1}$	29.624	>	$\chi^2_{0.001}$*
32	0.057	<	$D_{0.9}$	2.695	<	$\chi^2_{0.7}$
36	0.072	<	$D_{0.9}$	2.681	<	$\chi^2_{0.7}$
43	0.100	<	$D_{0.9}$	0.561	<	$\chi^2_{0.7}$
49	0.151	<	$D_{0.7}$	8.539	<	$\chi^2_{0.05}$
51	0.048	<	$D_{0.9}$	5.025	<	$\chi^2_{0.2}$
57	0.128	<	$D_{0.9}$	10.179	>	$\chi^2_{0.05}$*
59	0.144	<	$D_{0.7}$	11.647	>	$\chi^2_{0.05}$*
61	0.041	<	$D_{0.9}$	2.164	<	$\chi^2_{0.8}$
62	0.197	<	$D_{0.3}$	28.631	>	$\chi^2_{0.001}$*
64	0.164	<	$D_{0.9}$	8.336	<	$\chi^2_{0.05}$
66	0.112	<	$D_{0.8}$	11.296	>	$\chi^2_{0.05}$*
68	0.109	>	$D_{0.05}$*	20.853	>	$\chi^2_{0.005}$*
71	0.143	<	$D_{0.9}$	10.543	>	$\chi^2_{0.05}$*

* significant

表－10. シラカンバ林の材積分布形

Table 10. Number of Betula platyphylla var. japonica stands classified into 4 types of distribution shapes of tree volume

DH* (m)	No. of stands	Distribution shapes**			
		Reverse-J	Parabolic	Unimodal	J
8	4	3	1	0	0
10	4	3	1	0	0
12	4	3	0	1	0
14	10	7	2	1	0
16	10	7	1	2	0
18	9	3	2	4	0
20	10	4	3	3	0
22	6	1	2	3	0
24	1	0	0	1	0
Total	58	31	11	16	0

* Dominant height class

** Distribution shape of each stand was classified by the visual inspection, by distributing trees into 10 volume classes of equivalent width determined by the stand.

$$Mv = A_4 N^{-k4} - B_4 \qquad (V \cdot 12)$$

シラカンバ林の平均材積－密度トラジェクトリーデータがなかったので、トラジェクトリーの解析対象として、文献からえた針葉樹の同齢単純林のデータを用い（表－11）、（V・12）式が一般によく適合するかどうかテストした。Khilmi（1957）のデータでは樹種が不明であるが、他の5樹種については、耐陰性や成長段階の異なる様々なデータを含んでいる。判然としないものもあるが、すべての林分でほとんど間伐はされていないようである。

竹内（1980）のヒノキ（Chamaecyparis obutusa）林は、25～70年生までの成長経過のデータである。千葉県の東京大学演習林にあり、胸高直径が測定されている。65～70年生にかけ蓄積が減少しているので、70年生のデータは除いた。

トドマツ（Abies sachalinensis）人工林は、1929年に4200／haの密度で植栽された林分である（北海道林務部，1982）。その後1948年から、2～5年おきに胸高直径が測定されている。この間に密度は3990／haから2174／haへ減少した。Kikuzawa（1981）がこの林分の材積分布について検討している。

Spurr et al.（1957）によるPinus strobus林の平均材積－密度トラジェクトリーは、日本人研究者によってよく解析されている（只木・四手井，1959；Hozumi，1977；林，1985）。植栽後の個体死亡があった後の初期密度は11900／haで、林齢13～52年生まで蓄積と密度が調査されている。

Khilmi（1957）のデータは、Tyurin教授によるものを引用したデータである。Khilmiはマツ林とトウヒ林について、地位が異なる6個ずつのデータを示しているが、ここではそれぞれの樹種の地位ⅠとⅣの林分のトラジェクトリーをとりあげた。

Pinus taeda天然林は、林齢8年生のとき調査が開始され、そのときの密度は2896，1065，578，368／haであった。以後、1978年まで7～9回の測定が行われた。Peet and Christensen（1980）は、これらのトラジェクトリーは、自己間

引きが進んだ段階でも直線的というよりも曲線的であるとしている。4林分とも最後の測定データは、それ以前とは明らかに異なる傾向を示していたので、解析から除いた。

Picea mariana林も天然林のデータであり、生立個体と死亡個体の齢と成長パタンの解析から、平均材積－密度トラジェクトリーを再構築したものである（Carleton and Wannamaker, 1987）。この方法論のため、初期段階の密度は過小に推定されている可能性が高い。ここでは初期密度の高い3林分のデータを用いた。著者らは、これらのトラジェクトリーを回転したシグモイド形としている。

以上の14トラジェクトリーに対する（Ⅴ・１２）式モデルの適合結果を、表－11と図－47に示した。ヒノキ林を除いた全林分で決定係数は0.935以上であり、十分満足な結果といえる。したがってここで提唱したトラジェクトリーモデルは、同齢単純林の平均材積－密度トラジェクトリーモデルとして適当なものであるといえる。只木モデルに対し、新たに導入したパラメータk_4がトラジェクトリーの形を決めていて、只木モデルで指摘されていた（Hozumi, 1977）自己間引き後期におけるデータからの逸脱はみられなかった（図－48）。

また顕著な傾向として、$\log A_4$とk_4の値が狭い範囲に限られていて、トラジェクトリーが不規則であるとされているPinus taeda林とPicea mariana林のデータを除くと、$\log A_4$は4.3～5.0、k_4は1.46～1.56であった（表－11）。これらの値は、針葉樹林で求められた最多密度線の値とほぼ同等である（只木, 1969）。

（Ⅴ・１２）式は、内藤モデル（Ⅴ・１３）において、$a_8=1$とした1特殊形とみることができる。そこで表－12のデータに対して内藤モデルをあてはめ、（Ⅴ・１２）式との適合性の比較を行った。内藤モデルは次式の形に書き直して回帰を行った。

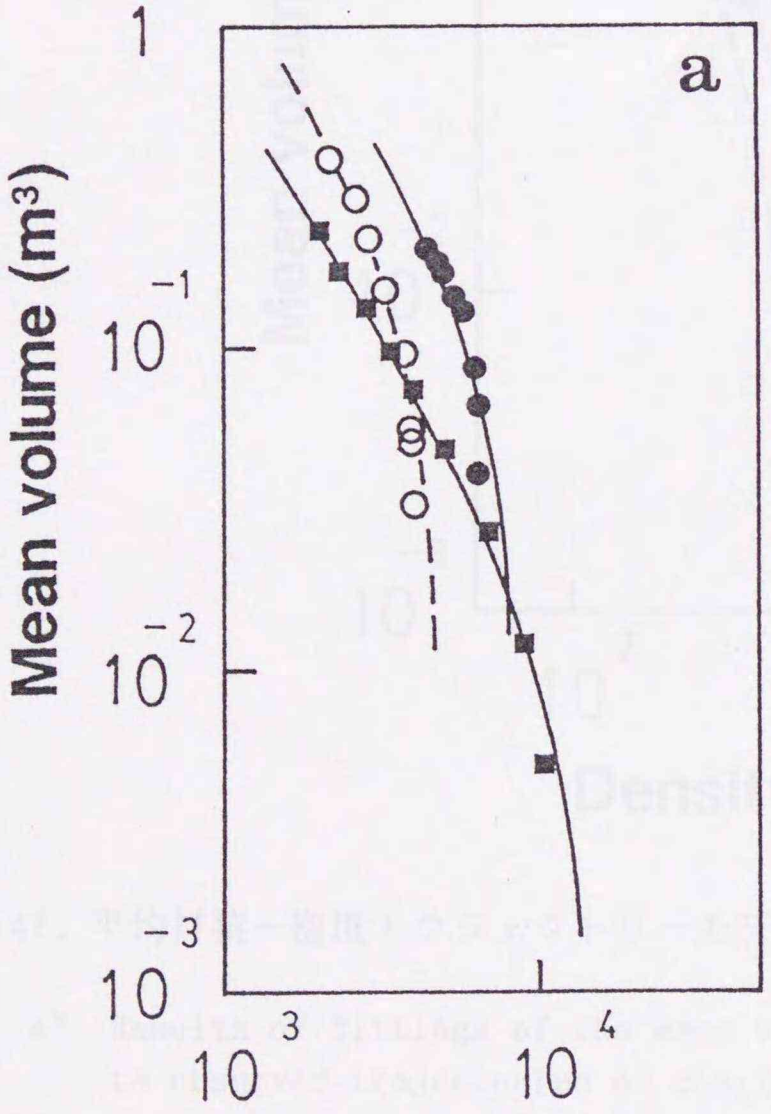
$$M_V = (A_5 N^{-b_8} - B_5)^{a_8}$$

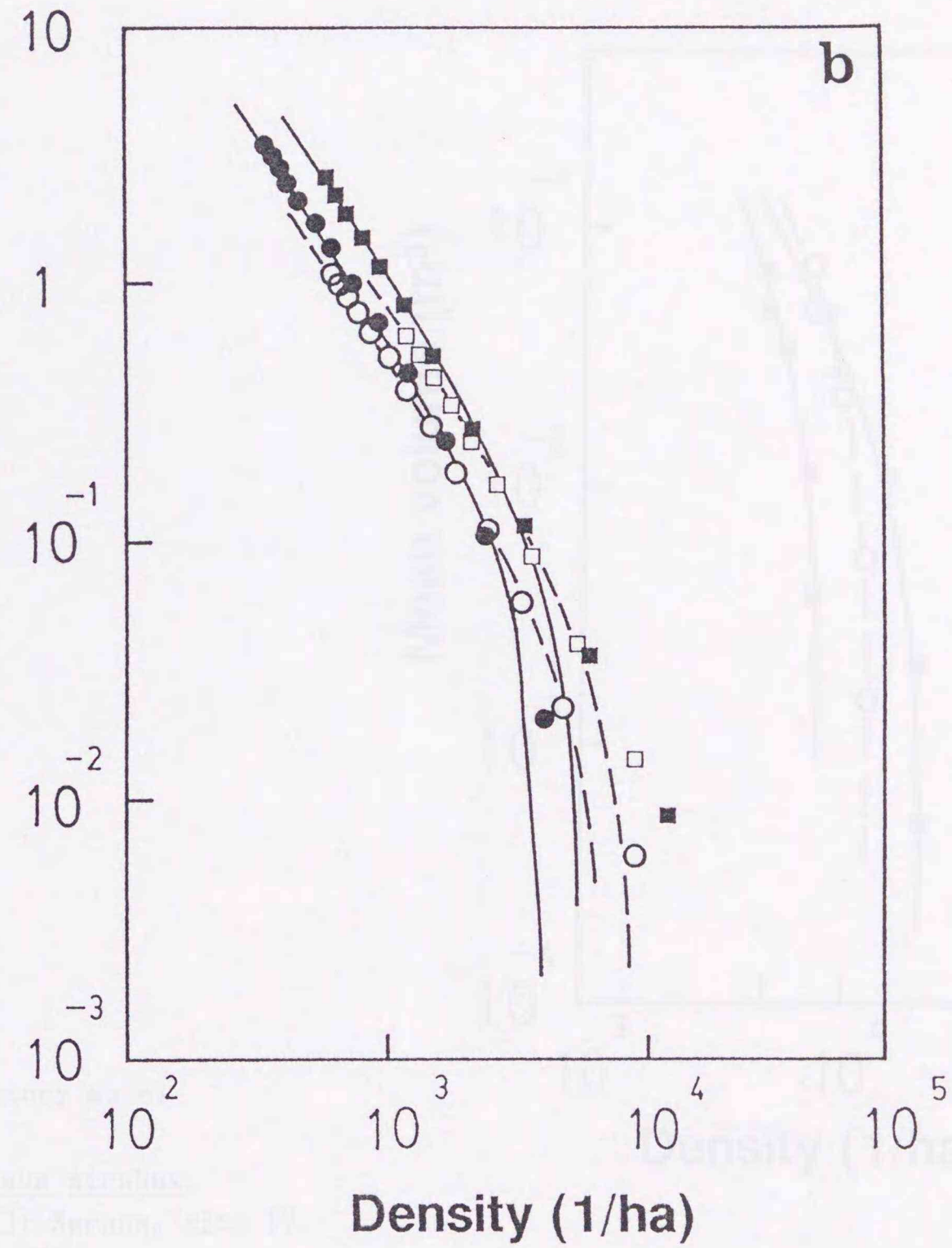
表－11. 平均材積－密度トラジェクトリーのあてはめ結果

Table 11. Results of regressions of mean volume-density trajectories

Species	Parameters of the trajectory****			r^2	Data source
	$\log A_4$	k_4	B_4		
Chamaecyparis obutusa*	4.869	1.470	0.118	0.8857	Takeuchi (1980)
Abies sachalinensis*	4.958	1.556	0.162	0.9609	Hokkaido Prefectual Forest Office (1982)
Pinus strobus*	4.473	1.537	0.0115	0.9965	Spurr et al. (1957)
Pine, Site quality I**	4.477	1.545	0.0663	0.99992	Khilmi (1957)
Pine, Site quality IV**	4.332	1.529	0.0258	0.9998	Khilim (1957)
Spruce, Site quality I**	4.656	1.526	0.0846	0.9978	Khilmi (1957)
Spruce, Site quality IV**	4.317	1.462	0.0337	0.9948	Khilmi (1957)
Pinus taeda (1)***	2.408	1.321	0.048	0.9998	Peet and Christensen (1980)
Pinus taeda (2)***	2.596	1.362	0.0146	0.9735	Peet and Christensen (1980)
Pinus taeda (3)***	2.505	1.328	0.0514	0.9889	Peet and Christensen (1980)
Pinus taeda (4)***	2.274	1.230	0.0930	0.9551	Peet and Christensen (1980)
Picea mariana (1)***	5.797	1.791	0.0120	0.9562	Carleton and Wannamaker (1987)
Picea mariana (2)***	5.899	1.767	0.0446	0.9447	Carleton and Wannamaker (1987)
Picea mariana (3)***	5.850	1.843	0.0434	0.9354	Carleton and Wannamaker (1987)

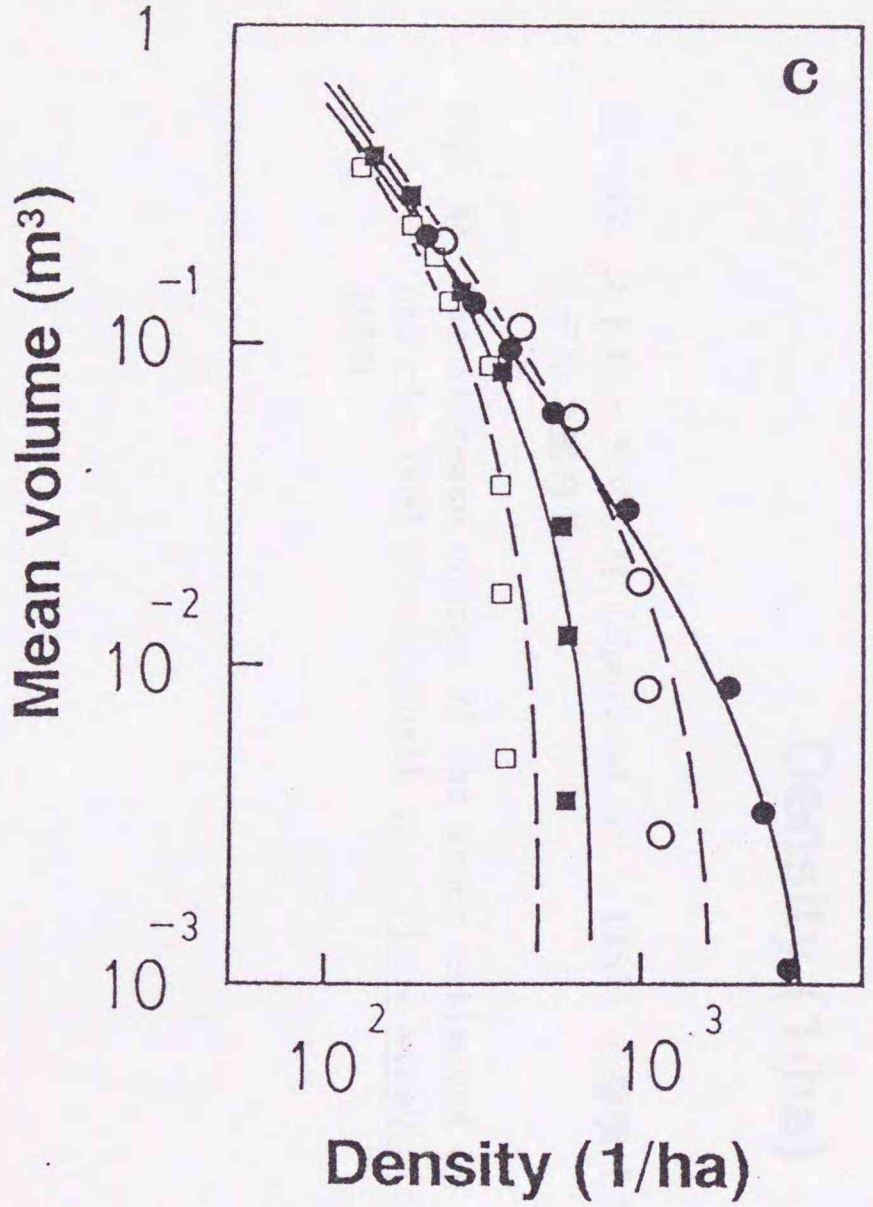
* Artificial stand
** Stand origin was indistinct
*** Natural stand
**** Parameters' dimension: A_4 (m^3/ha^{k4}), B_4 (m^3), k_4 (dimensionless)

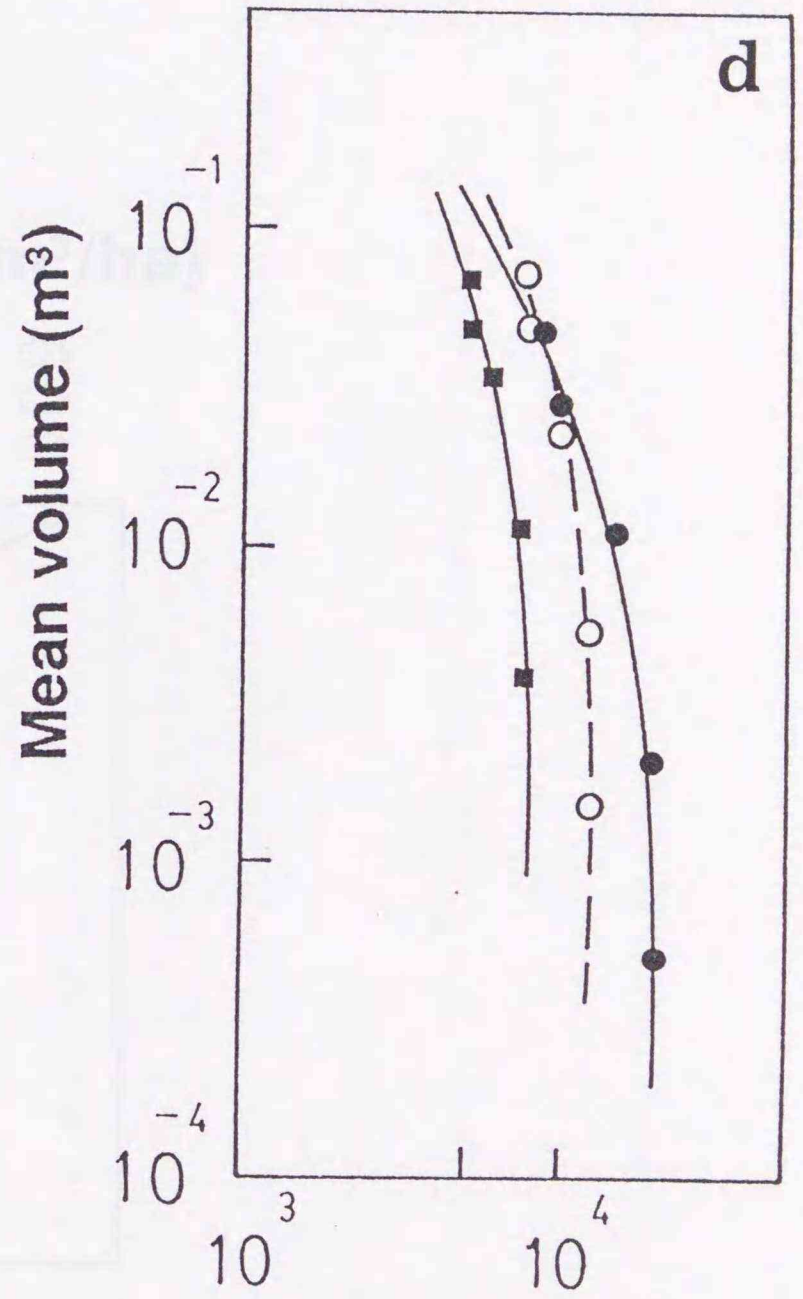




(To be continued)

(Continued)

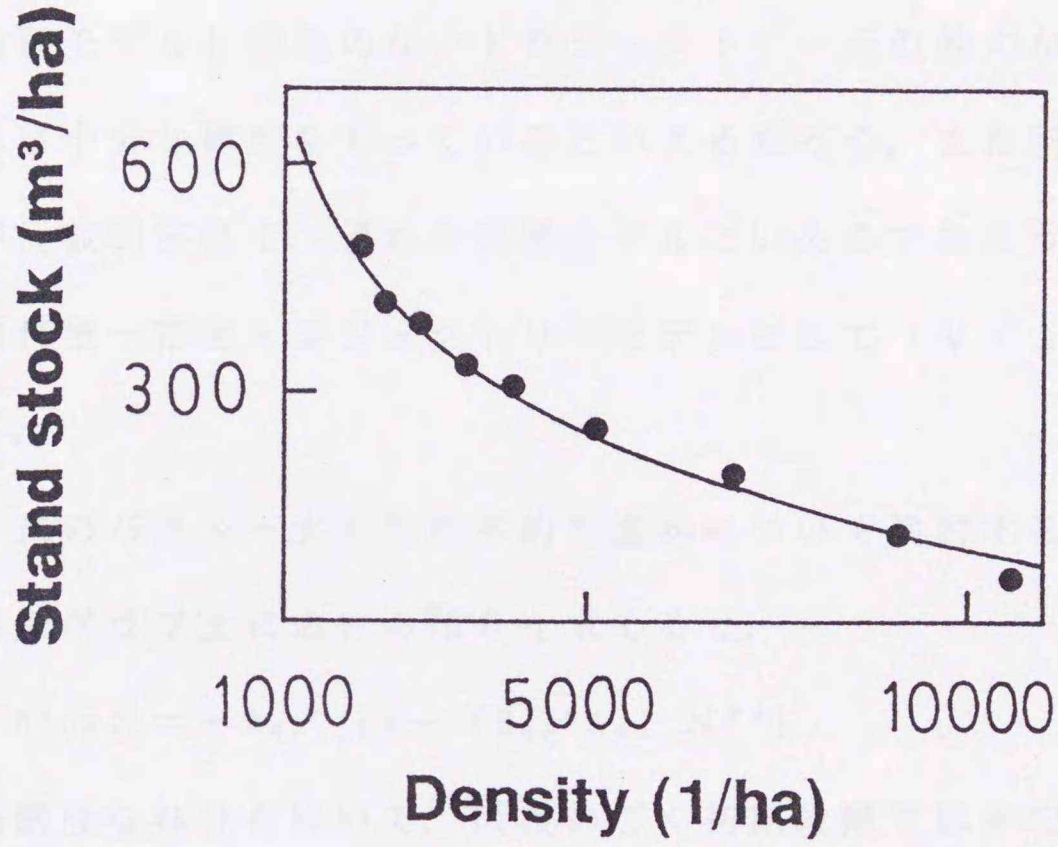




図－47．平均材積－密度トラジェクトリーモデルのあてはめ

Fig. 47. Results of fittings of the mean volume-density trajectory model to observed trajectories of coniferous stands

In a; ●: Chamaecyparis obutusa, ○: Abies sachlinensis, ■: Pinus strobus,
in b; ●: Pine, site I, ○:Pine, site IV, ■: Spruce, site I, □: Spruce, site IV,
in c; ●: Pinus taeda (1), ○: Pinus taeda (2), ■: Pinus taeda (3),
□: Pinus taeda (4),
in d; ●: Picea mariana (1), ○: Picea mariana (2), ■: Picea mariana (3).
For further explanations and regression curves, see Table 11.



図－48. ストローブマツ林（Spurr et al., 1957）の蓄積成長へのトラジェクトリーモデルの適合性

Fig. 48. The increase course of the stock estimated by the trajectory model and obsreved stock growth in a Pinus strobus stand (Spurr et al., 1957)

結果は表－12に示す。トラジェクトリーモデルとしては、内藤モデルの方がより一般的であり、本来適合性は高いはずであるが、（Ｖ・１２）式モデルより高い決定係数がえられたのは、14例中6例だけであった。内藤モデルのあてはめは、初期値をいろいろ変えて繰り返し行ったが、上式の形での4パラメータでのあてはめは難しいということを示す結果であろう。結果としては、（Ｖ・１２）式モデルは、内藤モデルと遜色のないトラジェクトリー近似能力があると考えられ、実用的には十分な精度をもっているといえるだろう。また回帰を行う場合も取り扱いが比較的容易で、優れた経験モデルといえるであろう。以下、本研究では、平均材積－密度トラジェクトリーモデルとして（Ｖ・１２）式を用いることとする。

（Ｖ・１２）式のパラメータの生物学的な意味について検討する。（Ｖ・１２）式の両対数グラフ上における傾きを求めると、

$$d\log M_v / d\log N = -k_4 / \{1-(B_4/A_4)N^{k4}\} \qquad (V \cdot 20)$$

一般に極端に高密度な林分を除いて、成長のごく初期段階では平均材積－密度トラジェクトリーは大きな負の傾きをもち、垂直的な軌跡となると考えられている。（Ｖ・２０）式において$d\log M_v / d\log N \to -\infty$なら、$1-(B_4/A_4)\times N^{k4}\to 0$である。したがってこの場合$N \fallingdotseq (A_4/B_4)^{1/k4}$であり、これは林分初期密度と考えることができ、初期密度をN_0で表すと、$N_0=(A_4/B_4)^{1/k4}$とできる。ただしN_0の導き方からわかるように、N_0が実際の林分初期密度と同じであるとは限らない。また$B_4=A_4N_0^{-k4}$であるから、（Ｖ・１２）式は、

$$M_v = A_4N^{-k4}\{1-(N/N_0)^{k4}\} \qquad (V \cdot 21)$$

自己間引きが十分に進んだ成長段階では、ＮはＮ$_0$に比べかなり小さくなっていると仮定できる。よってこの段階では、$M_v \fallingdotseq A_4N^{-k4}$が成り立つ。只木・四手井（1959）やYoda et al.（1963）は、十分な成長期間が経過した後では、植物個体群は初期密度や立地条件に関係なく種に特有な最多密度線に収束するとし

表－12．内藤モデルによる平均材積－密度トラジェクトリーのあてはめ結果

Table 12. Results of fittings of Naito's mean volume-density trajectory model*

Species	Parameters of Naito's trajectory model**				r^2
	A_5	B_5	a_8	b_8	
Chamaecyparis obutusa***	40.197	-0.039	5.811	0.479	0.8530
Abies sachalinensis***	124.055	0.703	1.615	0.595	0.9567
Pinus strobus***	105.940	0.080	2.024	0.687	0.9960
Pine, Site quality I****	145.633	0.183	1.951	0.726	0.99991
Pine, Site quality IV****	42.005	0.267	2.194	0.538	0.99994
Spruce, Site quality I****	62.417	0.191	2.609	0.570	0.99993
Spruce, Site quality IV****	57.726	0.121	2.604	0.577	0.99997
Pinus taeda (1)*****	5.511	0.137	2.754	0.384	0.9996
Pinus taeda (2)*****	4.399	0.424	2.685	0.274	0.9773
Pinus taeda (3)*****	6.306	0.579	2.414	0.326	0.9870
Pinus taeda (4)*****	4.801	0.958	3.138	0.215	0.9366
Picea mariana (1)*****	1.038×10^3	-0.243	7.477	0.861	0.9741
Picea mariana (2)*****	5.969×10^2	-0.179	9.547	0.776	0.9569
Picea mariana (3)*****	28.353	0.570	6.475	0.368	0.9272

* Analyzed trajectory data are same as Table 11.
** Parameters' dimension: A_5 ($m^{3/a_8}/ha^{b_8}$), B_5 (m^{3/a_8}), a_8, b_8 (dimensionless)
*** Artificial stand
**** Stand origin was indistinct
***** Natural stand

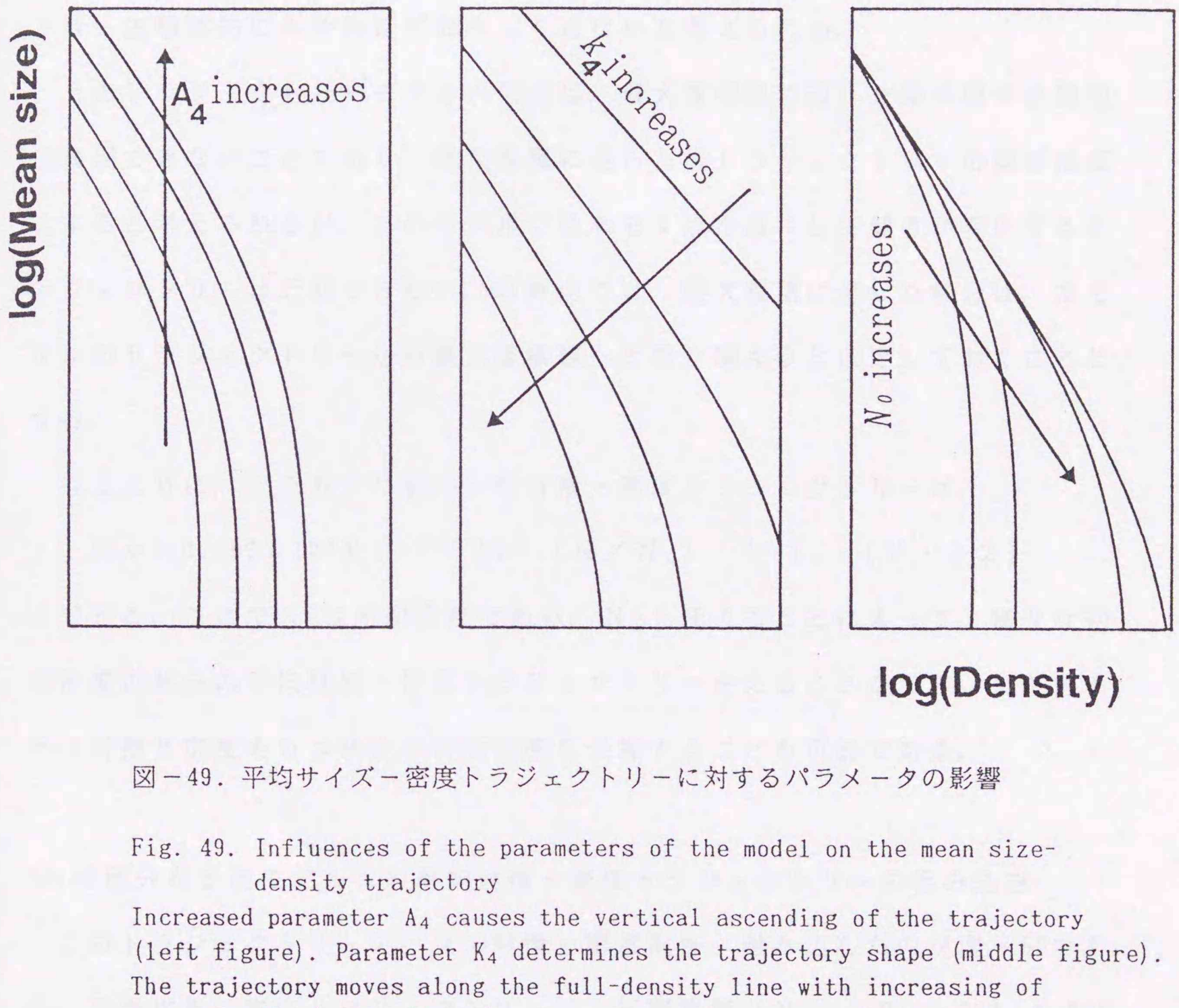
ている。この考え方にしたがえば、（Ｖ・２１）式におけるパラメータA_4とk_4は最多密度線の切片と傾きであると考えられる。したがって（Ｖ・２１）式のパラメータは、A_4とk_4は種によって、N_0は林分毎に決まるパラメータであるといえる。（Ｖ・２１）式の右辺のA_4N^{-k4}の項は最多密度状態を表し、1－（Ｎ／N_0）^{k4}の項は、初期密度に応じて最多密度線に達するまでの経過を表す項であるとみなすことができる。

表－11の$\log A_4$とk_4が最多密度線の切片と傾きと同等な値であったのは、当然のことである。Yoda et al.（1963）は、立地条件は最多密度線の位置には影響しないとしたが、Khilmi（1957）のデータでは、成長が進んだ段階では、地位の低い林分のトラジェクトリーは、地位の高い林分のトラジェクトリーよりもやや下に位置している（図－47－ｂ）。Morris and Myerscough（1991）による指摘もあり、この点については今後注意深く検討する必要があるだろう。

Pinus taeda林とPicea mariana林のトラジェクトリーのk_4値は、3/2乗則でいわれるおよそ-1.5という傾きとは違っているが、パラメータA_4とk_4は種内ではほぼ同じであった（表－12）。パラメータB_4は、当然ではあるが、初期密度が小さくなると増加する。

各パラメータは、トラジェクトリーに対して異なった影響を与える（図－49）。パラメータA_4の増加は、トラジェクトリーを上方へ移動させる。k_4はトラジェクトリーの形を決めるパラメータで、A_4とN_0が一定なら、大きなk_4ほど曲線的なトラジェクトリーを与える。N_0が増加すると、トラジェクトリーは最多密度線に平行に右下へと移動する。

図－49からわかるが、もしk_4が一定であれば、（Ｖ・２１）式モデルは、Ｃ－Ｄ定規（Shinozaki and Kira, 1961）のように扱うことができる。つまりすでに最多密度線が明らかにされている（A_4とk_4が明かな）種の場合、様々な初期密度の林分の平均材積－密度トラジェクトリーは、N_0を操作するだけで求め



図－49．平均サイズー密度トラジェクトリーに対するパラメータの影響

Fig. 49. Influences of the parameters of the model on the mean size-density trajectory

Increased parameter A_4 causes the vertical ascending of the trajectory (left figure). Parameter K_4 determines the trajectory shape (middle figure). The trajectory moves along the full-density line with increasing of parameter N_0 (right figure).

ることができる。Puettman et al.（1993）は、同齢単純林の平均サイズ－密度トラジェクトリーを統計学的に検討し、トラジェクトリーの形は初期密度や林分の起源（天然生か人工林かなど）には影響されず、種内では同一とみなせることを結論しており、本トラジェクトリーモデルをC－D定規と同様に扱うことは、生態学的にもそれほどおかしくはないと考えられる。

このトラジェクトリーモデルの欠点は、最大蓄積線に達した後の間引き過程を表現できないことである。最大蓄積に達した後トラジェクトリーの傾きは変化すると考えられるが、このモデルではある1点を境にして傾きが変化するトラジェクトリーは近似できない。現時点では、最大蓄積に達した林分は、本モデルのトラジェクトリーから最大蓄積線へと乗り換えると仮定しておくこととする。

以上よりに、シラカンバ林の平均材積－密度トラジェクトリーは、

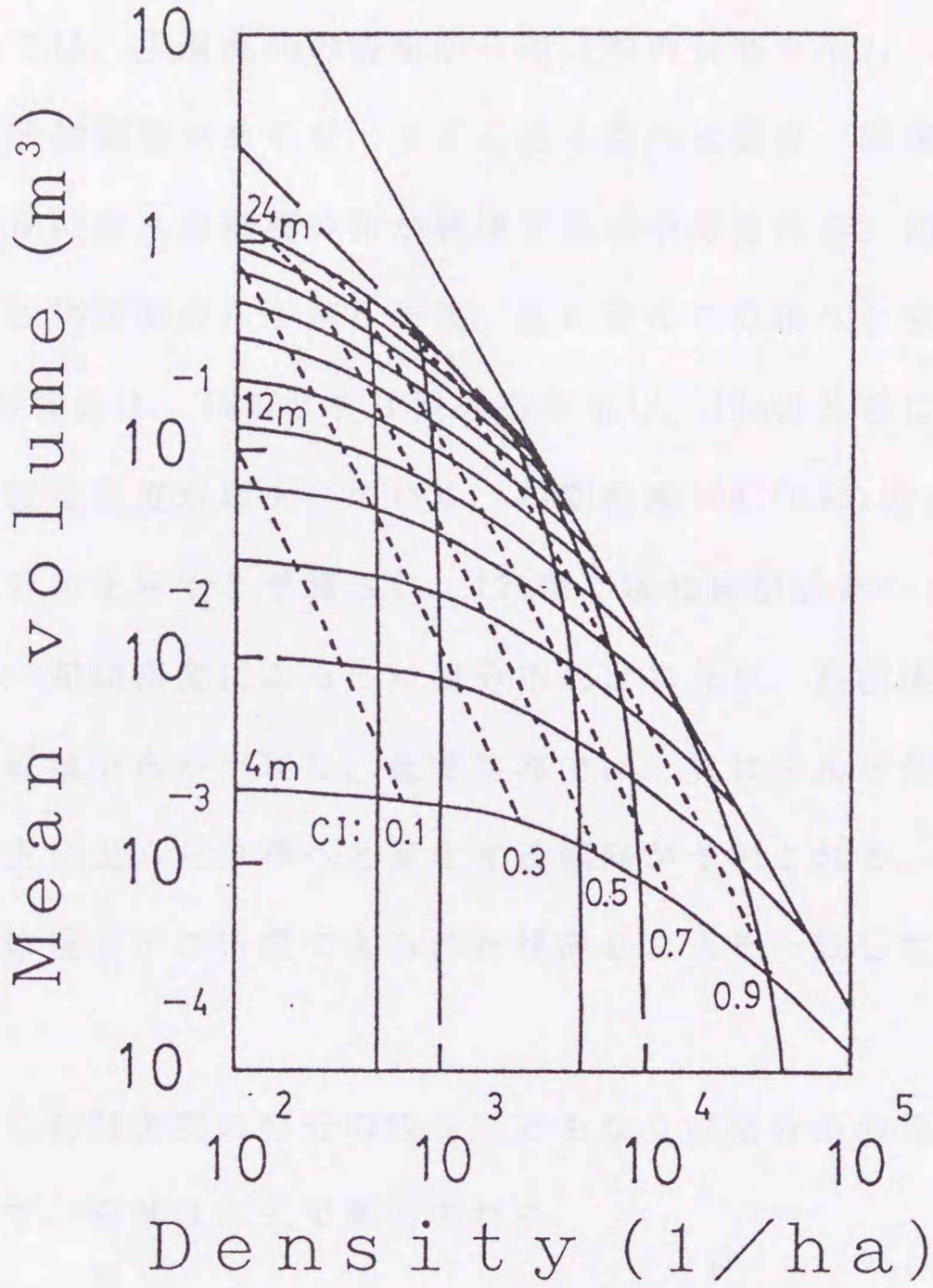
$$Mv = 9.899 \times 10^{4} N^{-1.734} \{1 - (N / N_{0})^{1.734}\} \quad （V・22）$$

とできる。ここでN_{0}は初期密度である。N_{0}を変えることによって、様々な初期密度の林分の平均材積－密度トラジェクトリーをえることができ、またある平均材積と密度をもつ林分の初期密度を逆算することも可能である。

(2)材積分布予測モデルへの平均材積－密度トラジェクトリーの組み込み

このトラジェクトリーを、平均材積－密度関係へ組み込んだのが図－50である。平均材積－密度トラジェクトリーは、初期密度（N_{0}）500, 1,000, 5,000, 10,000, 50,000／haの林分について示した。トラジェクトリーはx軸に対し凹型の曲線であり、初期密度50,000／haの場合は早い段階で最多密度線へと収束する。上層高階22mで、最多密度状態の林分は最大蓄積線に達するが、平均材積－密度トラジェクトリーに関しては変化しないと仮定して示している。

これらのトラジェクトリーと各上層高階の平均材積－密度曲線との交点を求



図－50．シラカンバの平均材積－密度関係，ＣＩおよび平均材積－密度トラジェクトリー

Fig. 50. The mean volume-density relationships, CIs and the mean volume-density trajectory for B. p. stand

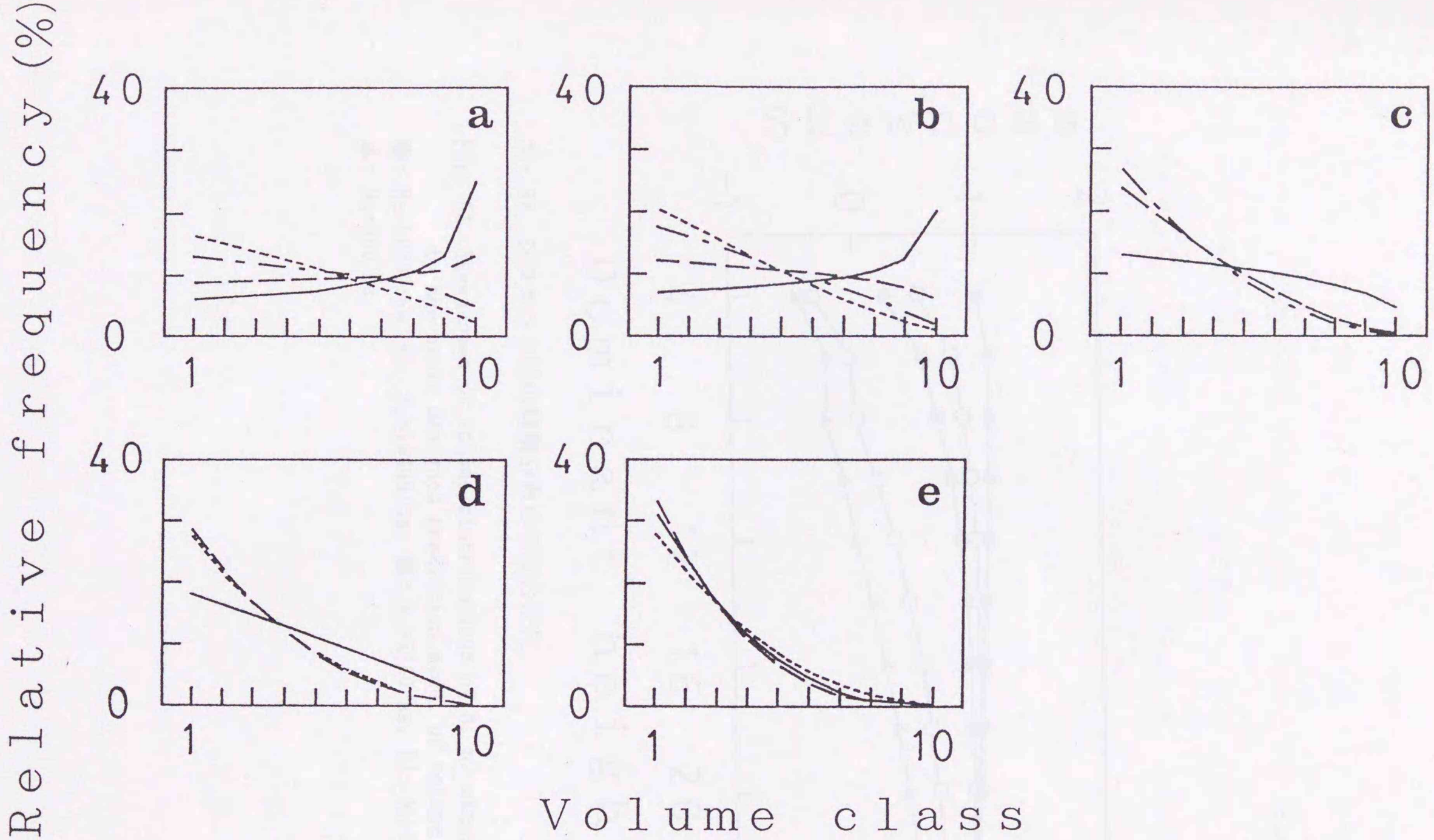
The mean volume-density trajectories are indicated for stands with various initial densities, such as N_0=500, 1000, 5000, 10000 and 50000/ha.

め、交点における平均材積、密度、ＣＩを用いて、成長にともなう材積分布形の変化を求めたのが図－51である。最小個体材積を0と仮定し、最大個体材積までの材積分布幅を10等分したときの各材積階の相対頻度分布を示した。初期密度50,000／haでは、上層高4mの段階から逆Ｊ型の分布を示し、10,000／haの場合は最初やや放物線型であるが、すぐに逆Ｊ型へと歪み、高密度林では成長の早い段階から正に歪んだ材積分布が発達すると予測される。初期密度5,000／haでは、4mで放物線型分布を示した後、正に歪んだ分布へと変化する。初期密度1,000／haの林分は、4mのときＪ型分布を示し、10mのときにはわずかに放物線型で、それ以後歪度が増大していく。初期密度500／haの場合は、4m，10mでは負に歪んだ分布を示すと予測され、22m階で放物線型分布へと歪む。ある上層高においても、初期密度によって材積分布形は異なり、高密度林は早い段階から正に歪んだ材積分布が出現し、低密度林では、負に歪んだ分布から一様な分布へ、さらに正に歪んだ分布へと変化する傾向が予測される。この結果は、植物個体群の個体重分布の研究でえられた傾向とおよそ一致していると考えてよいだろう。

図－51と同じ初期密度の林分の成長にともなう材積分布の歪度（g_1）の変化を図－52に示す。歪度は次式で算出される。

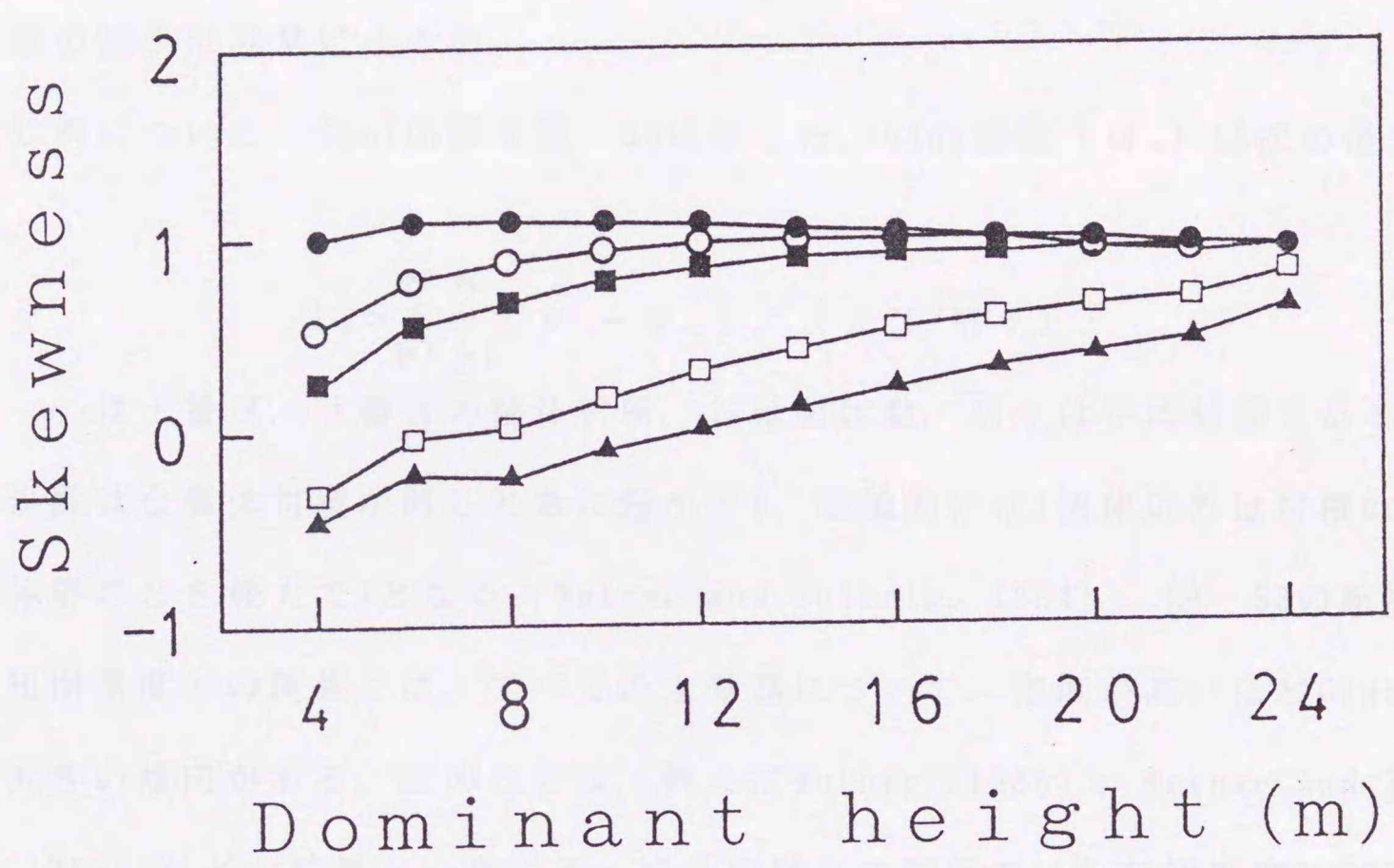
$$g_1 = (1/N) \sum_{i=1}^{N} (v_i - Mv)^3 / \{ (1/N) \sum_{i=1}^{N} (v_i - Mv)^2 \}^{3/2}$$

歪度はパラメータA_2によって決まるから、これはA_2のトレンドを検討しているのと同じ意味である。初期密度の高い林分は成長段階の早い時期から歪度が高く、N_0＝50,000／haの場合は上層高4mから6mの間では増大するが、その後はほぼ安定し、上層高12m以上ではやや減少傾向を示す。しかしg_1＝1前後で変化は小さい。またN_0＝10,000／haの場合にも、成長後期に歪度がわずかに減少し、これは（Ｖ・１９）式における上層高の項の影響である。N_0＝1,000／ha以下のとき歪度の増加傾向が著しく、上層高が低いときは負の歪度を示しているが、



図－51．初期密度の異なるシラカンバ林の材積分布形

Fig. 51. Shapes of volume distributions of B. p. stands with various initial densities predicted by the basic designed model
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
— : DH=4m, － －: DH=10m, ····· : DH=16m, ----- : DH=22m. Volume classes divide the volume range from 0 to the maximum into 10-equivalent widths.



図－52. シラカンバ林の材積分布の歪度の変化

Fig. 52. Skewnesses of volume distributions of B. p. stands estimated by the basic designed prediction model of volume distribution
●: N_0=50000/ha, ○: N_0=10000/ha, ■: N_0=5000/ha, □: N_0=1000/ha,
▲: N_0=500/ha.

N_0＝1,000／haのときは8m以上で、N_0＝500／haの場合でも12m以上で歪度は正となり、その後も増加し続ける。また$N_0 \geqq 5{,}000$／haでは、最終的な歪度に大きな差はないが、$N_0 \leqq 1{,}000$／haの場合はやや小さい。高密度個体群の個体重分布では、成長後期に顕著に歪度が減少する傾向がみられることがあるが（Mohler et al., 1978；Kohyama and Fujita, 1981；Hara, 1984b）、本モデルでの歪度の減少は非常に小さい。

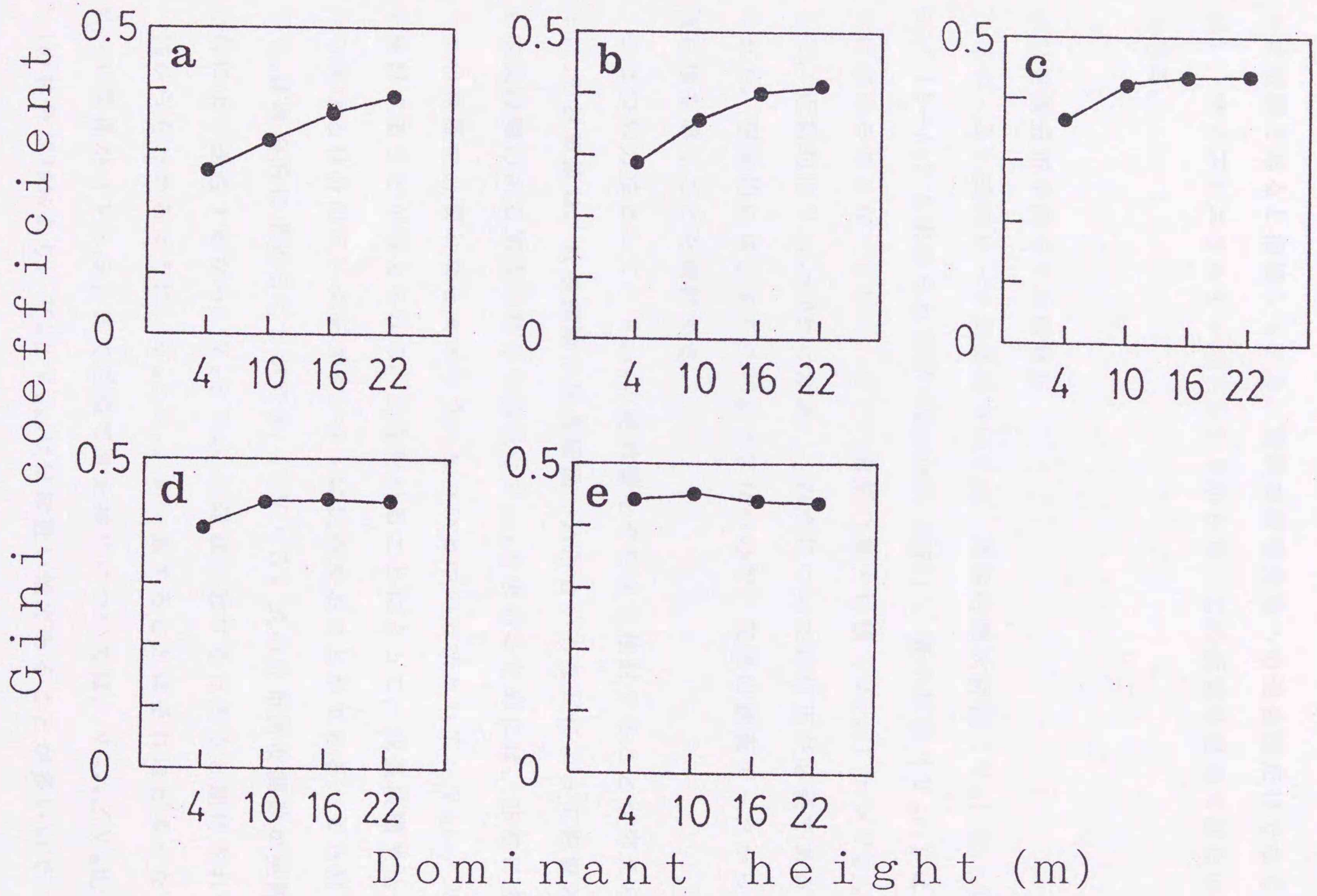
同じ例について、Gini係数を図－53に示した。Gini係数（G_n）は次の通りである。

$$G_n = \sum_{i=1}^{N} \sum_{j=1}^{N} | v_i - v_j | / (2N^2 M_v)$$

v_i, v_jはi番目、j番目の個体材積、Nは個体数、M_vは平均材積である。

Gini係数は全個体材積が同じときに最小で0、理論的には1個体以外は材積0の無限個体群のとき最大で1となる（Weiner and Solbrig, 1984）。図－53の結果では、初期密度との関係では、すべての上層高について、密度が高いほどGini係数は大きい傾向がある。このことは、例えばWeiner（1985）、Weiner and Thomas（1986）などの結果と一致する。成長段階との関係では、初期密度1,000／ha以下の場合は、上層高が高くなるにつれGini係数も大きくなる傾向がみられる。初期密度5,000／haと10,000／haでは上層高16～22mで、初期密度50,000／haでは上層高10m以降でGini係数が減少しているが、減少幅は無視できるほどわずかである。植物個体群の Gini係数のトレンドでは、自己間引きにつれGini係数が明らかに減少する傾向が示されており（Weiner and Thomas, 1986；Weiner and Whigham, 1988；Knox et al., 1989）、これらの結果と矛盾している。

Gini係数の算出式からわかるように、この係数は個体材積の絶対差に影響される。したがって自己間引きが生じているのにもかかわらず、Gini係数が増加する、あるいはわずかにしか減少しない傾向（図－53）は、最小材積がつねに0であるという材積分布予測モデルの仮定が大きく影響していると考えられる。



図－53. 初期密度の異なるシラカンバ林のサイズヒエラルキーの変化

Fig. 53. Size hierarchies in B. p. stands with various initial densities
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.

Bendel et al.（1989）は、Gini係数は最小サイズが0かそうでないかということに敏感であると指摘している。実際の材積分布への適合性だけでなく（図－46）、サイズヒエラルキーのトレンドからも、この仮定は適当ではないと考えられる。

iii)材積分布予測モデルの修正

（Ｖ・３）式のＭ－ｖ関係については、理論的最大材積（V_m）は、$V_m = B_2/(1-A_2)$と求められるが（Hozumi, 1971）、最小材積（V_{min}）は理論的には求めることができない。そこで実際の最大材積（V_{max}）＞＞V_{min}を仮定して、近似的に$V_{min}=0$としたが、この点については修正が必要であると考えられた。理論的に修正することはできないので、実際の調査データから適当な修正項を導くことを検討する。

ひとつの方法として、V_{min}の絶対値をそのまま検討することが考えられるが、V_{min}の材積値は、成長段階や成長経過、込み合い方などによって影響され、ある成長段階のある密度の林分の穏当なV_{min}を求めるためには、非常に多くのデータの検証が必要となるであろう。もうひとつの方法として、V_{min}/V_{max}比を検討することが考えられる。比を用いることによって、成長段階や込み合い方の異なる林分のデータをダイレクトに比較することができる。またＭＮＹ法でV_mは理論的に求めることができ、（Ｖ・５）式の分布密度関数が実際の材積分布によく適合するなら、V_mとV_{max}はほぼ一致するだろうと期待される。図－46からもわかるように、V_mとV_{max}が一致することはそれほど多くないが、Ｍ－ｖ関係が（Ｖ・３）式で近似できた林分については、V_{max}/V_m比が0.8～1.1の林分が76％あり、V_mとV_{max}はほぼ近い値であることが多いので、モデリングを考えるうえでは、V_{min}/V_{max}比を検討する方が標準化を行いやすいだろうと考えられる。

V_{min}とV_{max}値には、林分の成長段階と自己間引き経過が影響を与えるだろうと考えられる。V_{max}はとくに成長段階により、V_{min}はとくに自己間引きの激しさと間引きが生じている期間の長さに影響されると考えられ、自己間引きの激しさはＣＩと関連が強いだろうと思われる。そこでまずV_{min}/V_{max}比と上層高およびＣＩとの関係について、（Ｖ・３）によってＭ－ｖ関係が近似された58林分（表－７）を対象として検討した。結果、（V_{min}/V_{max}）－上層高間には正の相関が認められ（$r=0.378$, $n=58$, $p<0.01$）、（V_{min}/V_{max}）－ＣＩ間には負の相関が認められた（$r=-0.401$, $n=58$, $p<0.01$）。またいくつかの上層高階の（V_{min}/V_{max}）－ＣＩ間には、放物線的な関係がみられた。これらの結果をふまえ、V_{min}/V_{max}比は次の式で近似を行った。

$$V_{min}/V_{max}=a_{11}+b_{11}(DH)+c_{11}(CI)+d_{11}(CI^2) \qquad (V\cdot 23)$$

重回帰によってパラメータを求め、$a_{11}=0.512$, $b_{11}=4.054\times10^{-3}$, $c_{11}=1.164$, $d_{11}=0.631$（$r^2=0.497$）であった。

（Ｖ・２３）式は、以下のようにして材積分布予測モデルへ組み込むことができる。まず表記が簡単になるよう（Ｖ・２３）式を書き直して、

$$V_{min}/V_{max}=f(DH, CI) \qquad (V\cdot 24)$$

また$V_{min}\neq 0$であるから、（Ｖ・３，６）式より、

$$M=A_6V_{min}+B_6 \qquad (V\cdot 25)$$

$$N_c=(C_6/A_6)\{(A_6-1)V_{min}+B_6\}^{A6/(1-A6)} \qquad (V\cdot 26)$$

理論的最大材積（V_m）については、（Ｖ・３）式でＭ＝ｖ（Hozumi, 1971）とした関係がそのまま成り立つだろうから、

$$V_m=B_6/(1-A_6) \qquad (V\cdot 27)$$

（Ｖ・２５～２７）式において、A_6は（Ｖ・１９）式から、ＭとＮｃは平均材積－密度関係から求められる。（Ｖ・２７）式から

$$B_6=(1-A_6)V_m \qquad (V\cdot 28)$$

これを（Ｖ・２４）式に代入して、

$$M = A_6 V_{min} + (1 - A_6) V_m \qquad (V \cdot 29)$$

また（Ｖ・２４）式から、$V_{min} = f(DH, CI) V_{max}$であるが、ここで

$V_{max} = V_m$が近似的に成り立つと仮定し、

$$V_{min} = f(DH, CI) V_m \qquad (V \cdot 30)$$

（Ｖ・３０）式を（Ｖ・２９）式に代入するとV_mを求めることができ、

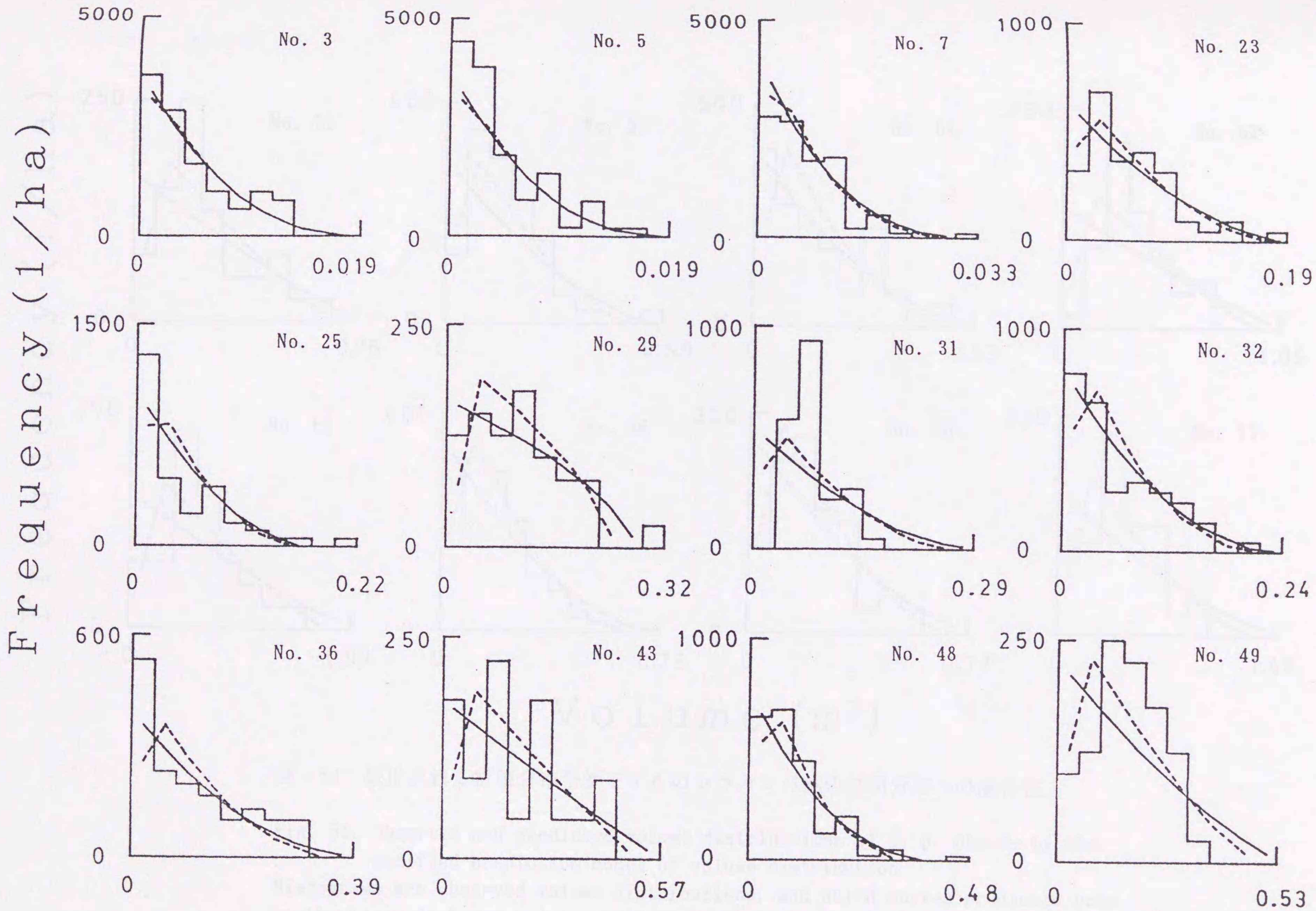
$$V_m = M / \{A_6 f(DH, CI) + 1 - A_6\} \qquad (V \cdot 31)$$

$V_{max} = V_m$の仮定から、V_{min}は（Ｖ・３０）式から求められる。

パラメータB_6は（Ｖ・３１）式を（Ｖ・２８）式へ代入し求められる。C_6は（Ｖ・２６）式を用いて算出できる。以上が$V_{min} \neq 0$としたときのパラメータの求め方である。

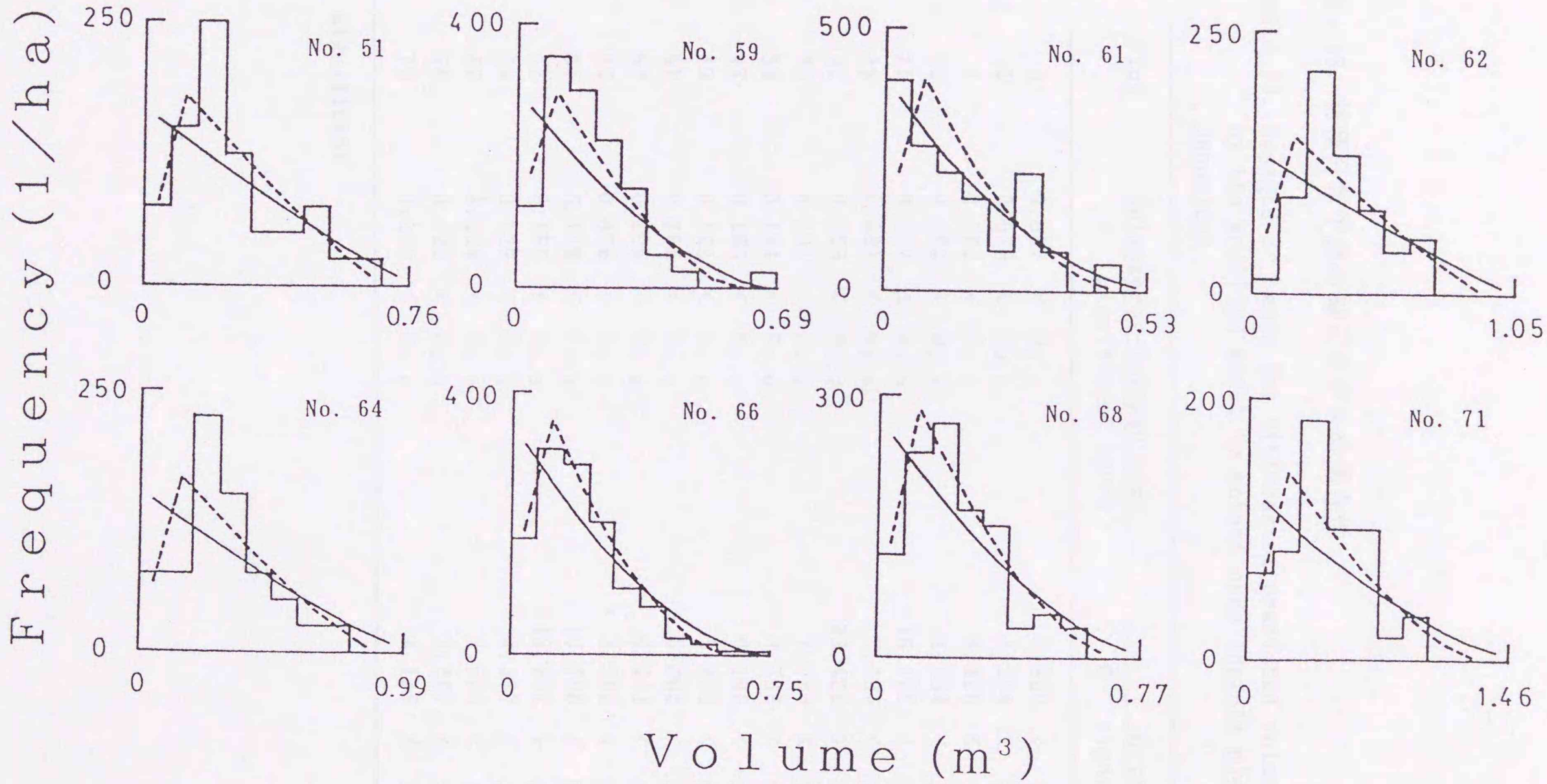
これらの関係を材積分布の予測へ組み入れ、図－46の林分についてモデルの適合性をテストした（図－54）。上層高の低い林分を除いた20林分中17林分で、（Ｖ・３０）式によって求められるV_{min}の値によってモードが最小材積階から移動した。しかし$A_6 = A_2$であることからわかるように、最小材積から最大材積までの間では材積分布形は変化していず、$V_{min} \neq 0$としたため、実際には最小材積階幅が狭くなっていて、みかけ上ユニモーダル分布が出現している。またモードが２階移動した林分はなかった。上層高が低くＣＩの大きい林分では、（Ｖ・２３）式の影響は小さく、成長が進んだ込み合い方の弱い林分で$V_{min} \neq 0$の影響が大きいようである。$f(DH, CI) > 0$であるから、$V_{min} \neq 0$としたときのV_mは、最小材積を0と仮定したV_mよりも小さくなる（Ｖ・３１式）。図－54からは変化したV_mは実際の最大個体重をよく近似するようで、とくに修正前にモデルの予測分布と実際の分布に有意差が認められた林分では、より最大材積に近い値を与えているようである。

予測分布の適合性の検定結果を表－13に示す。修正前のモデルでは、Ｇ検定



(To be continued)

(Continued)



図－54. 修正された材積分布予測モデルのシラカンバ林の材積分布への適合性

Fig. 54. Observed and predicted volume distributions of B. p. stands by the modified prediction model of volume distribution
Histograms are observed volume distributions, and solid curves predicted ones by the basic designed model, and dotted curves by the modified model. Plot No. are seen in Table 7.

表－13. 材積分布予測の修正モデルの適合性

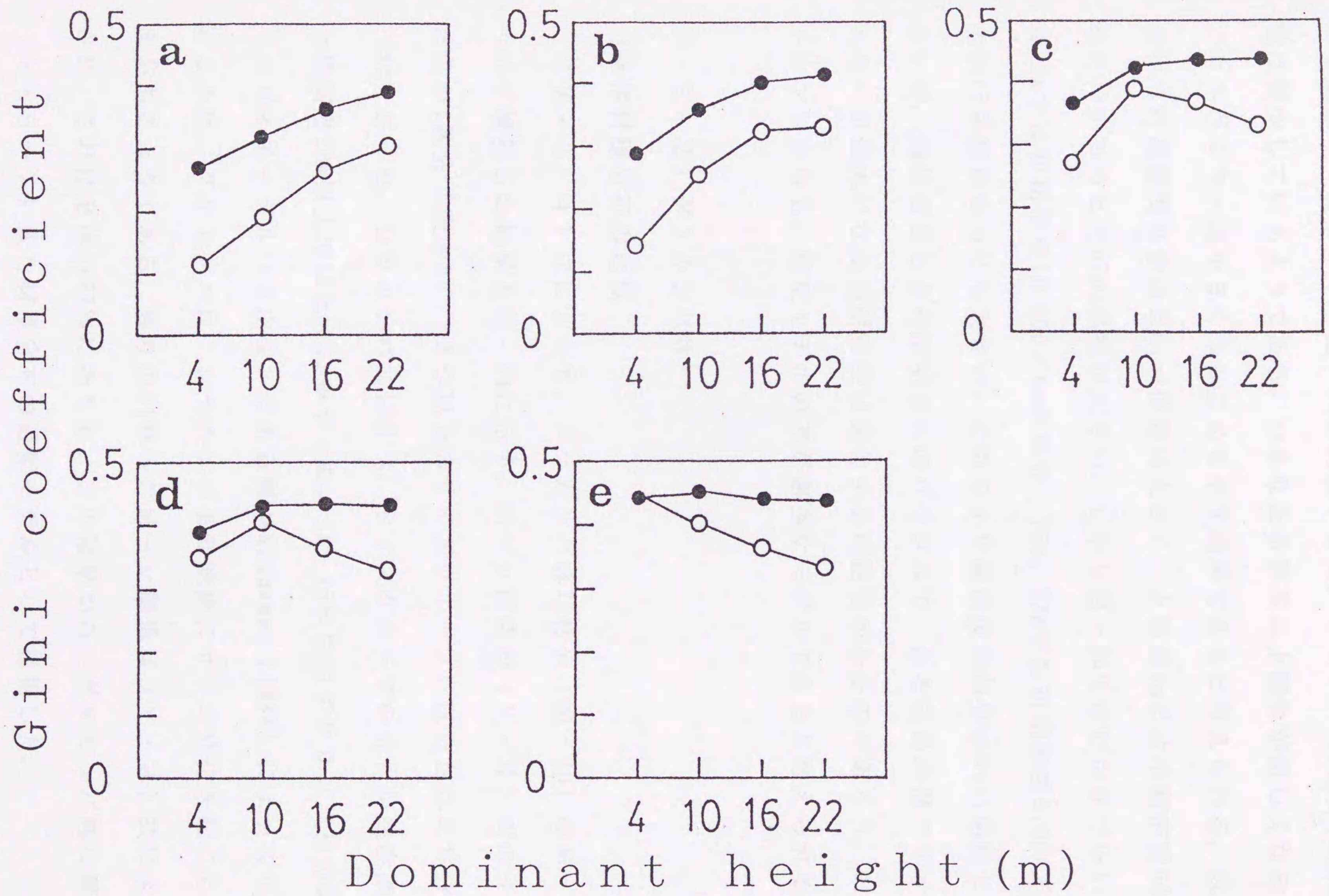
Table 13. Results of tests for fittness of predicted volume distributions by the modified model to actual ones (Betula platyphylla var. japonica)

Plot	Kolmogorov-Smirnov test			G-test		
	d		significant level	G		significant level
3	0.067	<	$D_{0.9}$	5.939	<	$\chi^2_{0.2}$
5	0.070	<	$D_{0.9}$	3.134	<	$\chi^2_{0.5}$
7	0.063	<	$D_{0.9}$	8.826	<	$\chi^2_{0.1}$
23	0.054	<	$D_{0.9}$	2.734	<	$\chi^2_{0.7}$
25	0.192	<	$D_{0.2}$	16.156	>	$\chi^2_{0.01}$*
29	0.061	<	$D_{0.9}$	2.404	<	$\chi^2_{0.5}$
31	0.205	<	$D_{0.2}$	22.422	>	$\chi^2_{0.001}$*
32	0.101	<	$D_{0.9}$	7.098	<	$\chi^2_{0.2}$
36	0.134	<	$D_{0.9}$	8.763	<	$\chi^2_{0.1}$
43	0.100	<	$D_{0.9}$	0.196	<	$\chi^2_{0.9}$
49	0.128	<	$D_{0.9}$	3.963	<	$\chi^2_{0.3}$
51	0.066	<	$D_{0.9}$	6.802	<	$\chi^2_{0.1}$
57	0.105	<	$D_{0.9}$	6.481	<	$\chi^2_{0.1}$
59	0.056	<	$D_{0.9}$	2.502	<	$\chi^2_{0.7}$
61	0.119	<	$D_{0.8}$	10.706	<	$\chi^2_{0.05}$
62	0.156	<	$D_{0.6}$	13.551	>	$\chi^2_{0.02}$*
64	0.129	<	$D_{0.9}$	4.377	<	$\chi^2_{0.3}$
66	0.054	<	$D_{0.9}$	2.564	<	$\chi^2_{0.7}$
68	0.022	<	$D_{0.9}$	3.307	<	$\chi^2_{0.7}$
71	0.114	<	$D_{0.9}$	4.739	<	$\chi^2_{0.3}$

* significant

で10林分に有意差が認められたが、修正モデルでは、コルモゴロフースミルノフ検定では有意差は認められず、G検定でも有意差が認められる林分は4林分へと減少した。また両検定とも有意水準の良化した林分が多かった。上層高階14～16mの林分で適合性が悪化した林分が多い傾向はあるが、全体としては、修正モデルの適合性の方が明らかによいといえる。とくに成長の進んだ段階の林分への適合性は顕著に改善された。したがって材積分布の予測モデルとしては、最小材積≠0として（Ｖ・２３）式によって修正されたモデルを採用することとする。

パラメータの算出方法からわかるように、修正モデルにおいても最小～最大材積間の頻度分布形は図－51と変わらず、また材積分布の歪度（図－52）も変化しない。これはこの材積分布予測モデルの基本的な性質である。しかし平均材積は変わらないが、V_{min}とV_mは変化し、個々の個体の材積もモデル修正の影響をうけている可能性があるので、Gini係数のトレンドは変化している可能性があると考えられる。修正したモデルで予測されるGini係数の自己間引きにともなう変化を図－55に示した。最小材積が0と仮定されていたモデルでは、Gini係数は初期密度が1,000／ha以下の場合成長とともに増加し、5,000／ha以上のときは成長後半にわずかに減少する傾向を示したが、修正モデルの予測では、初期密度が50,000／haの林分では一貫して明かな減少傾向を示した。初期密度5,000と10,000／haのときは上層高10m以降で減少傾向を示し、初期密度500と1,000／haの低密度のとき、成長にともない増加している。このように最小材積≠0としたとき、初期密度によって決まるある成長段階からGini係数は減少する傾向が予測される。自己間引きにしたがってGini係数が減少する傾向は、Weiner and Thomas（1986）、Weiner and Whigham（1988）、Knox et al.（1989）によって示されていて、これらと同様の傾向が再現されているのではないかと考えられる。図－55で解析の対象とした上層高が6mおきであるので、細



図－55. 修正モデルによるシラカンバ林のサイズヒエラルキーの変化

Fig. 55. Size hierarchies in B. p. stands with various initial densities estimated by the modified prediction model of volume distribution
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
○: by the modefied model, ●: by the basic designed model.

かな議論はできないが、図－50と比較すると、ＣＩ＞0.7に達した以降にGini係数は減少しているようである。つまりある程度以上競争が激しくなると、サイズヒエラルキーは小さくなることを示す結果であると考えられる。成長初期においては高密度林分ほどGini係数は大きく、上層高4mでは初期密度50,000／haの林分がもっともGini係数が大きい。しかし図－55ではわかりづらいが、上層高10mでは初期密度10,000／haの林分、16m，22mでは初期密度5,000／haの林分のGini係数がもっとも大きい。これらより高密度の林分のGini係数との差は小さいが、個体成長と自己間引きとのバランスで、ある成長段階でサイズヒエラルキーが最大になる初期密度は変化する可能性があるのであろう。Gini係数のトレンドからも、修正モデルの方が適当なモデルであると考えられる。

Ｖ－３－２）ダケカンバ林

i)個体材積分布の近似

（Ｖ・３，４）式によって、ダケカンバ林71林分（図－20）のＭ－ｖ関係について検討した結果を表－14に示す。Ｍ－ｖ関係が（Ｖ・４）式のタイプだったのが1林分（表中#）、２つ以上のサイズグループに区分された林分が19林分（##）あった。シラカンバ林に比べ、サイズグループの分化が頻度高くみられ、上層高階18m以上ではとくに多かった。14～15年生のダケカンバ林の胸高直径分布がバイモーダル（２山型）である例がKikuzawa（1988）によって示されているように、ダケカンバは、シラカンバより明瞭にサイズ分化を起こしやすい傾向があるようである。残りの51林分のＭ－ｖ関係は（Ｖ・３）式によって近似され、これは全体の72％にあたる。この結果から、ダケカンバ林に関しても、（Ｖ・５～７）式を材積分布の近似モデルとして採用した。

ダケカンバ林のＣＩ値（Ｖ・１６）の分布範囲は0.261～1.081であった（表－14）。ＣＩ値の分布は調査林分の選定方法によって変わるが、ＣＩ＜0.5の込

表－14. ダケカンバ林の材積分布の近似結果

Table 14. List of Betula ermanii stands analyzed for frequency distributions of tree volume

Plot	Density (1/ha)	Stock (m^3/ha)	DH* (m)	BA** (m^2/ha)	M=A_2v+B_2*** A_2	B_2(m^3)	r^2	CI****	***** Skewness
101	122500	10.9	3.0	4.90	#	—	—	0.961	1.383
102	43500	12.1	3.8	5.12	0.830	0.0003	0.986	0.755	1.372
103	117778	27.6	4.0	10.99	0.880	0.0003	0.988	0.804	1.609
104	61000	17.0	5.1	6.78	1.072	0.0003	0.974	1.022	3.238
105	52800	20.8	5.5	7.84	1.020	0.0004	0.972	1.001	2.539
106	3700	16.7	5.8	6.01	0.713	0.0048	0.970	0.261	0.984
107	61600	48.9	5.8	16.46	0.891	0.0009	0.991	0.931	1.675
108	48281	58.4	5.8	18.51	0.851	0.0013	0.990	0.856	1.384
109	55200	54.9	6.5	17.11	1.062	0.0012	0.973	0.894	1.943
110	15781	65.9	7.5	19.01	0.870	0.0036	0.977	0.873	1.747
111	5800	61.3	8.0	18.10	0.860	0.0124	0.970	0.553	1.656
112	4200	62.7	8.3	18.24	0.691	0.0132	0.992	0.334	0.777
113	3200	47.1	8.4	12.87	0.777	0.0103	0.976	0.345	1.306
114	12200	84.5	8.6	21.43	0.809	0.0066	0.985	0.735	1.287
115	14800	92.6	8.9	22.33	0.696	0.0065	0.995	0.769	0.670
116	7200	94.2	9.0	24.67	# #	—	—	0.427	1.705
117	9600	57.9	9.1	13.84	0.771	0.0062	0.994	0.973	1.060
118	6200	94.6	9.6	24.30	0.775	0.0172	0.979	0.802	1.188
119	11100	74.6	9.7	17.28	0.854	0.0079	0.982	0.960	1.518
120	5467	71.7	10.0	17.52	0.755	0.0139	0.980	0.842	1.176
121	10300	86.6	10.0	19.08	0.693	0.0079	0.990	0.929	0.619
122	4100	75.0	10.1	17.06	0.739	0.0145	0.988	0.746	0.951
123	11900	85.7	10.2	19.10	0.810	0.0073	0.994	0.951	1.224
124	3200	74.2	10.4	16.96	# #	—	—	0.655	0.269
125	7000	111.0	10.6	26.70	0.810	0.0171	0.978	0.791	1.325
126	950	38.2	10.9	8.95	0.610	0.0384	0.980	0.340	-0.058
127	20200	62.8	10.9	14.60	# #	—	—	1.027	2.918
128	8281	92.3	11.1	18.74	# #	—	—	0.992	0.348
129	1933	49.0	11.4	10.80	0.677	0.0233	0.982	0.875	0.751
130	3250	108.7	11.6	24.11	0.764	0.0303	0.982	0.809	1.165
131	3100	115.7	12.0	24.18	# #	—	—	0.777	0.976
132	3467	107.7	12.0	22.25	0.724	0.0210	0.980	0.828	0.885
133	7100	84.0	12.2	17.64	0.904	0.0135	0.979	0.986	1.834
134	2367	103.8	12.4	20.97	0.789	0.0360	0.989	0.724	1.175
135	2044	106.3	12.9	22.40	0.629	0.0521	0.995	0.657	0.508
136	2000	102.5	13.5	18.97	0.826	0.0382	0.955	0.869	1.726
137	2489	146.9	14.7	26.44	0.726	0.0444	0.983	0.837	0.825
138	1400	114.6	15.0	20.70	# #	—	—	0.889	0.837
139	2356	131.8	15.2	23.41	# #	—	—	0.947	0.771
140	1850	128.2	15.5	22.29	0.707	0.0602	0.978	0.917	0.749

(To be continued)

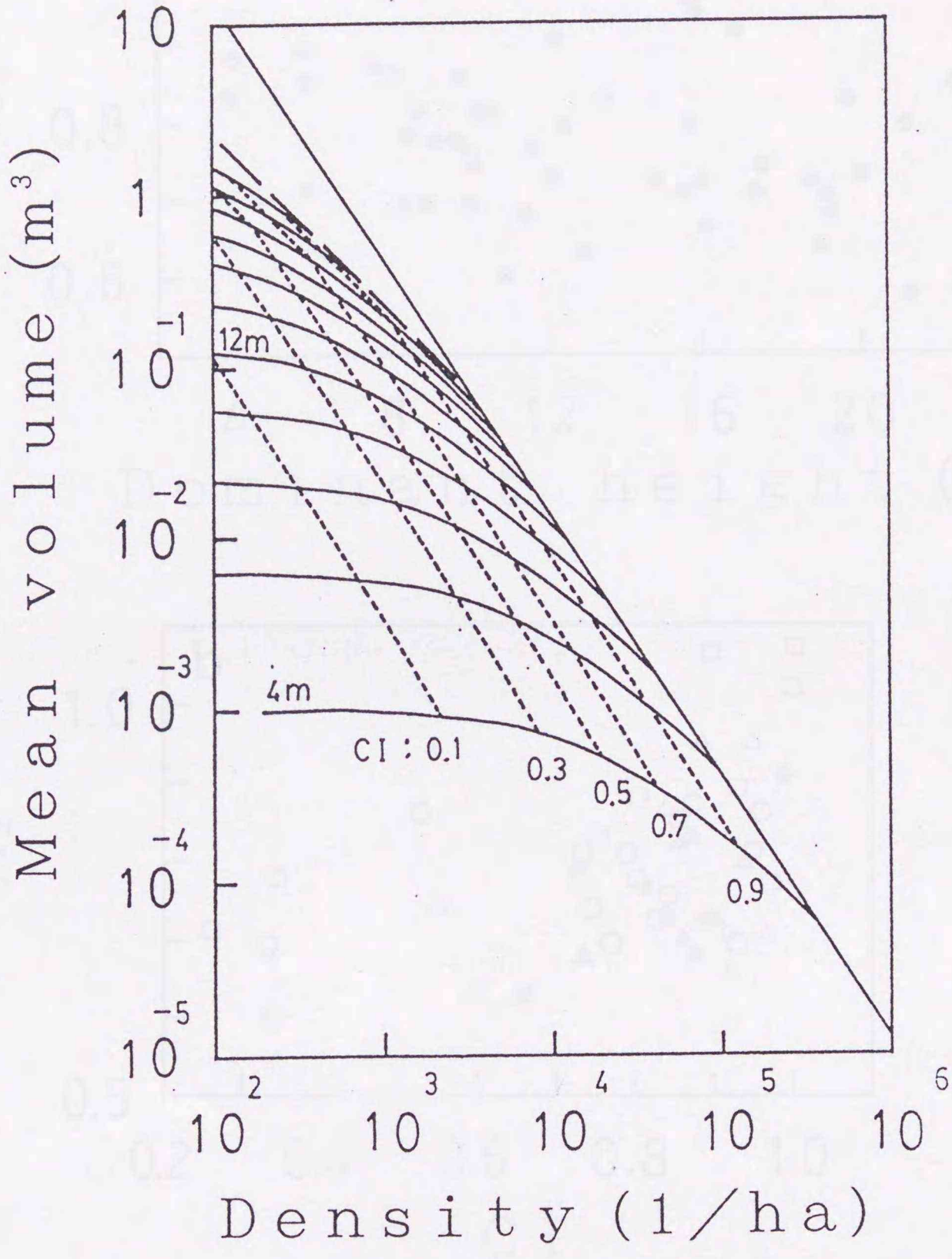
(Continued)

141	2311	136.4	15.6	23.60	0.795	0.0473	0.987	0.940	1.257
142	1460	122.3	15.7	21.62	0.941	0.0707	0.976	0.884	2.084
143	2700	163.4	15.7	29.10	# #	—	—	0.936	0.429
144	2971	163.5	15.7	27.77	0.943	0.0392	0.960	0.949	2.383
145	1433	120.7	15.9	21.06	0.721	0.0775	0.988	0.883	0.899
146	480	80.5	16.0	13.90	# #	—	—	0.696	0.549
147	2075	140.5	16.0	24.10	0.658	0.0604	0.991	0.920	0.588
148	1700	154.4	16.3	27.32	# #	—	—	0.868	0.381
149	1350	140.7	16.8	23.14	0.915	0.0863	0.979	0.838	2.084
150	2700	161.0	17.0	24.80	# #	—	—	0.938	0.320
151	2350	174.8	17.3	28.35	0.706	0.0692	0.989	0.967	0.847
152	322	125.7	17.4	21.14	0.741	0.4120	0.992	0.551	1.044
153	900	143.8	18.5	22.78	# #	—	—	0.855	0.593
154	1900	235.6	18.7	37.41	0.723	0.1052	0.994	0.902	0.871
155	1700	216.6	18.9	33.39	0.636	0.1162	0.993	0.897	0.522
156	983	188.8	19.1	28.95	# #	—	—	0.901	0.423
157	747	178.6	19.1	28.48	0.700	0.2088	0.982	0.862	0.901
158	375	147.7	19.2	23.12	0.678	0.3401	0.979	0.736	0.779
159	577	146.9	19.5	21.38	# #	—	—	0.850	-0.224
160	260	169.5	19.6	27.03	# #	—	—	0.526	0.730
161	875	216.8	19.6	33.75	0.821	0.2010	0.987	0.855	1.545
162	800	165.8	19.8	24.65	# #	—	—	0.888	0.705
163	583	177.3	19.9	26.80	# #	—	—	0.809	0.938
164	975	195.2	20.0	30.90	0.727	0.1744	0.977	0.894	0.941
165	333	157.1	20.0	23.84	# #	—	—	0.673	1.062
166	1100	216.0	21.1	32.65	0.791	0.1787	0.975	1.035	1.582
167	911	226.2	21.2	32.24	0.573	0.1974	0.994	1.005	0.272
168	981	229.1	22.4	30.25	0.846	0.2252	0.963	1.013	1.719
169	528	171.9	22.5	23.53	# #	—	—	0.960	0.706
170	507	177.0	22.7	24.67	0.583	0.2972	0.990	0.946	0.368
171	400	153.8	23.4	18.99	0.614	0.3179	0.988	1.081	0.504

* Dominant height
** Basal area
*** Result of regression of the M-v relation
**** Index of competition intensity
***** Skewness of tree volume distribution
# M-v relation was approximated by the power function
Stand composed of two or more sub-populations

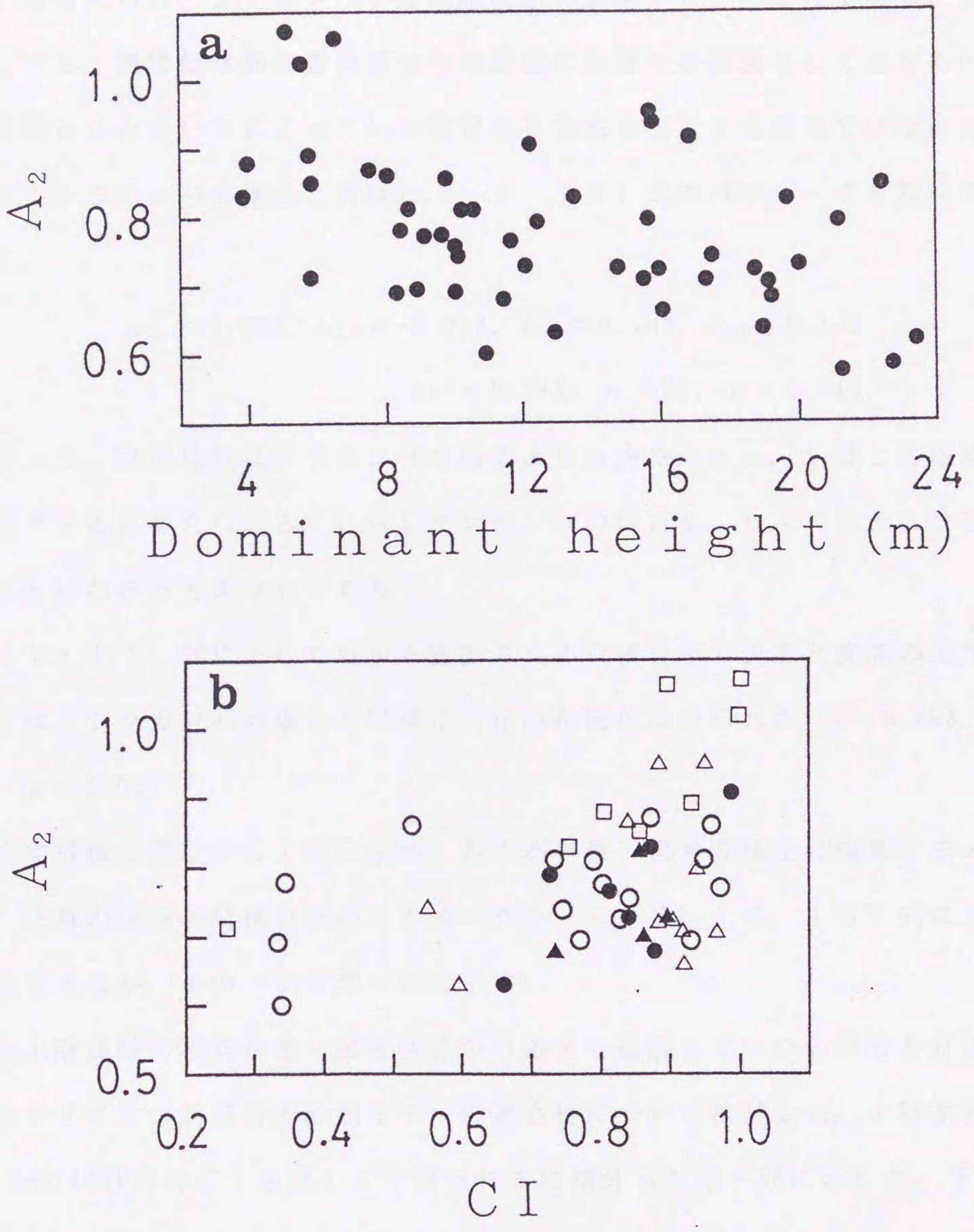
み合い方の弱い林分もみられる一方、ＣＩ＞0.8以上の林分は全体の72％にあたる51林分、ＣＩ＞0.9の林分も27林分（38％）あった。やはり全体としては、シラカンバ林と同様込み合った林分が多いといえる。またシラカンバ林ではみられなかった（表－７）密度＞50,000／haの林分が上層高7m以下でみられ、ダケカンバは若齢期に非常に高密度な林分を形成できることがわかる。これに対し、上層高18m以上になると、ＣＩ＞0.8の林分でも密度は1,000／ha以下の林分が多くなる傾向があり、成長が進んだ段階ではシラカンバ林よりも低密度になる傾向があるようである。このことはシラカンバとダケカンバの最多密度線の傾きが、それぞれ-1.734と-1.512（Ⅳ・２６，２７）であり、ダケカンバ林の方が緩やかであることにも現れているが、種としての特徴のひとつと考えてよいであろう。各平均材積－密度曲線上のＣＩが等しい点を結んだ軌跡を図－56に示す。Ｂポイントトラジェクトリーの傾きの変化が小さいため（図－41）、等しいＣＩを結ぶ線は直線的にみえるが、実際はｘ軸に対し凹な曲線である。また上層高階22mで最大蓄積線に達するため、ＣＩの軌跡は22m階で傾きが急激に変化する。

まず基本的なデザインとして、最小材積＝0と仮定して、材積分布予測モデルについて検討した。（Ｖ・５～７）式のパラメータの求め方は、シラカンバ林の予測モデルの基本デザインの場合と同じで、A_2は（Ｖ・１９）式によって推定し、B_2は平均材積として、C_2は（Ｖ・６）式においてｖ＝0として林分密度から算出した。図－57にA_2－上層高，A_2－ＣＩ関係を示した。A_2と上層高の間には有意な負の相関が認められたが（ｒ＝-0.473，ｎ＝51，ｐ＜0.01）、A_2－ＣＩ関係には有意な相関は認められなかった（ｒ＝0.226，ｎ＝51、ｐ＞0.05）。この結果はシラカンバのA_2－上層高，A_2－ＣＩ関係とは異なっている。これらの関係には調査地の選定方法によるバイアスが生じる可能性があるが、種によって、成長段階と込み合い方が材積分布におよぼす影響が異なる可能性を示すも



図－56．ダケカンバ林の平均材積－密度関係とＣＩ

Fig. 56. The mean volume-density relationships and CIs of B. e. stands Solid and broken lines indicate the full-density line and the maximum stock line, respectively.



図－57．ダケカンバ林の材積分布のパラメータA_2と上層高およびＣＩとの関係

Fig. 57. Relationships between the parameter A_2 of the function approximating volume distributions of B. e. stands and dominant height, and between A_2 and CI a:A_2-dominant height relationship, b:A_2-CI relationship. In figure b, □:4～6m DH classes, ○:8～10m DH classes, ●:12～14m DH classes, △:16m～ DH classes.

のとも考えられ、ダケカンバでは成長段階の影響が大きいようである。いずれにしても、植物個体群の個体重分布の歪度に影響する要因としてとりあげた成長段階と込み合い方によってA_2を推定する方法を否定する結果ではないだろう。そこでシラカンバの場合と同様に、（Ｖ・１９）式のパラメータを重回帰で決定し、

$$a_{10}=0.764,\ b_{10}=-0.013,\ c_{10}=0.137,\ d_{10}=0.102$$

$$(r^2=0.398,\ n=51,\ p<0.01)$$

であった。決定係数はシラカンバの場合よりもやや大きく、A_2はこの結果から推定できると考えられる。しかしダケカンバの場合も、サイズ分布の予測は難しいといわざるをえないであろう。

（Ｖ・１７）式によってA_2から算出される材積分布の歪度と実際の歪度との間には、シラカンバの場合と同様に、正の相関が認められた（$r=0.553$, $n=51$, $p<0.01$）。

平均材積と密度をＣＩから求め、各平均材積－密度曲線上に位置する（図－56）任意の林分の材積分布のパラメータを（Ｖ・６，１６，１９）式によって決定できるが、その一例を表－15に示す。

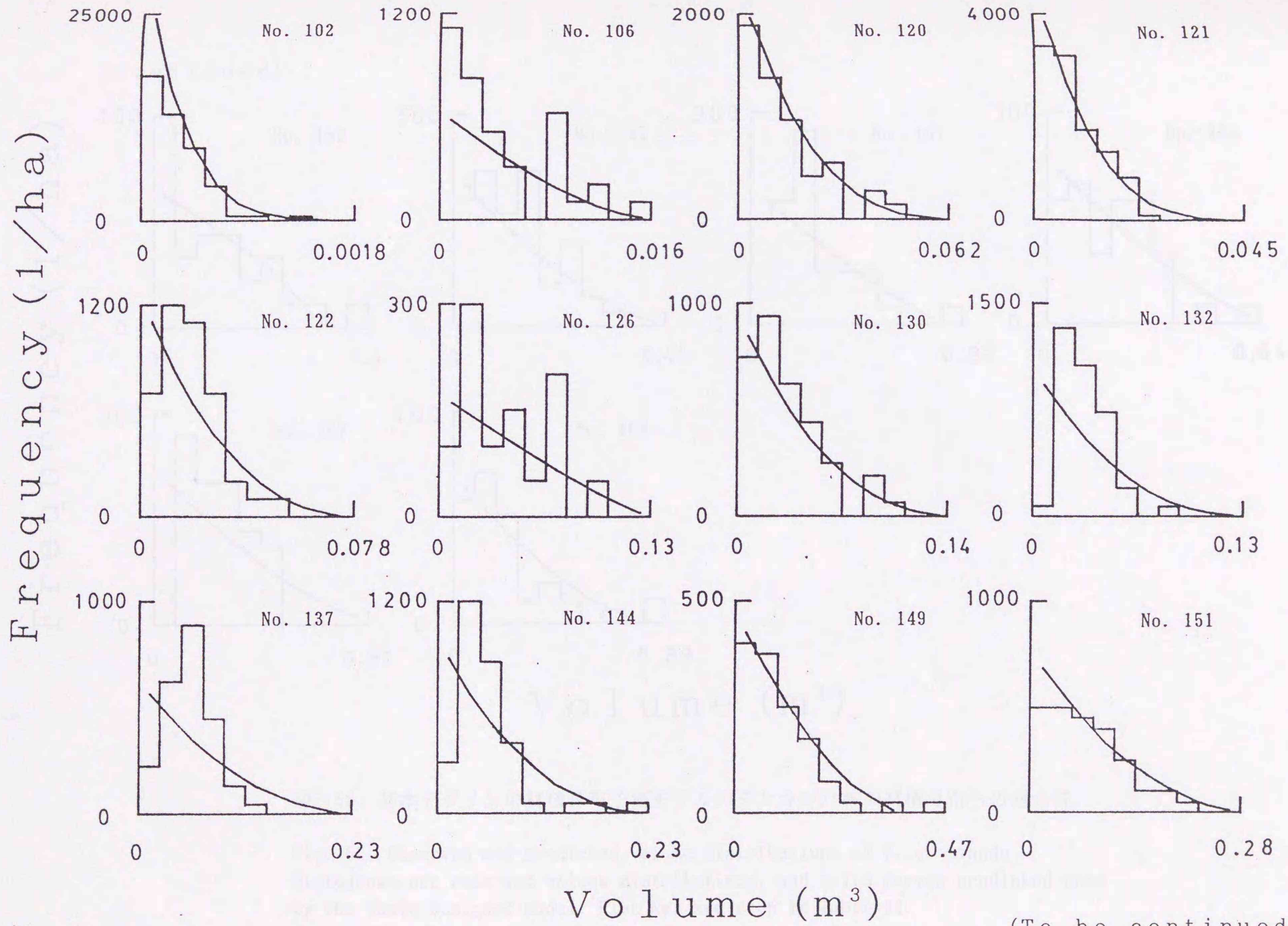
各上層高階の平均材積－密度関係からあまり逸脱していない林分を対象に、基本デザインの材積分布予測モデルの適合性について検討した。上層高3.8～22.4mの18林分のＣＩを通して予測される材積分布を図－58に示した。予測分布はスムーズな曲線となり、対象林分のＣＩ値によって放物線型～逆Ｊ型分布を示している。実際の分布がユニモーダルあるいは不規則な凹凸がある場合には適合性は悪いようである。シラカンバ林と同じように、コルモゴロフースミルノフ検定とＧ検定によって適合性を検定した（表－16）。この場合も、モデルによって予測される分布を期待確率として検定を行った。コルモゴロフースミルノフ検定では1林分で、Ｇ検定では3林分で有意差が認められた。最小材積＝

表－15. 材積分布の基本デザイン予測モデルのパラメータ

Table 15. Parameters of the basic designed prediction model of volume distribution for Betula ermanii

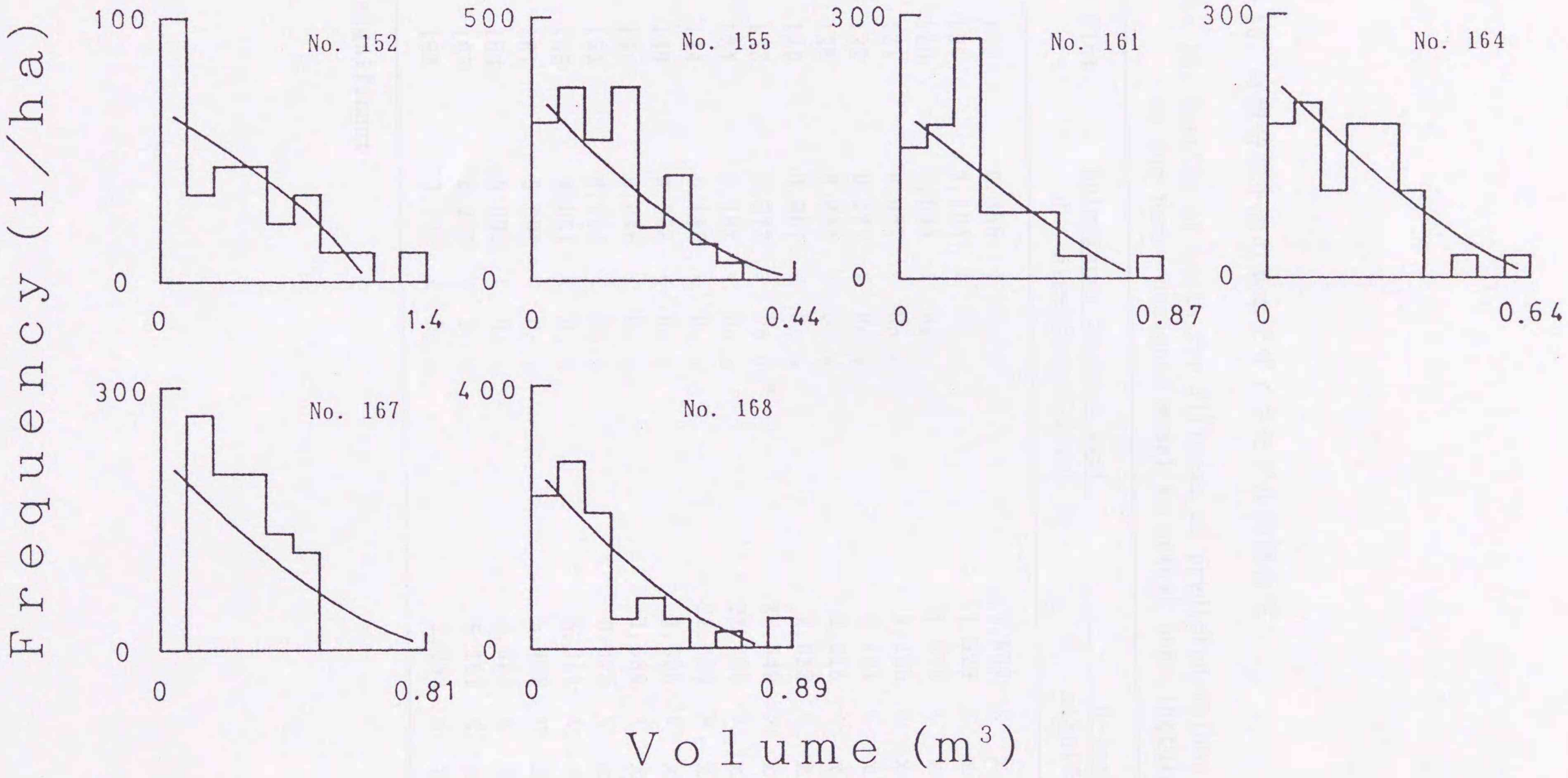
DH* (m)	CI**	Density (1/ha)	Mean volume (m^3)	A_2***	B_2*** (m^3)	C_2*** ($m^{3(A/A-1)}$/ha)
4	0.1	2296	8.85×10^{-4}	0.723	8.85×10^{-4}	1.59×10^{11}
	0.3	8709	7.00×10^{-4}	0.743	7.00×10^{-4}	8.09×10^{12}
	0.5	19726	5.15×10^{-4}	0.754	5.15×10^{-4}	1.68×10^{14}
	0.7	43082	3.30×10^{-4}	0.756	3.30×10^{-4}	2.12×10^{15}
	0.9	125903	1.45×10^{-4}	0.751	1.45×10^{-4}	3.68×10^{16}
10	0.1	173	5.32×10^{-2}	0.643	6.32×10^{-2}	2.21×10^{4}
	0.3	651	4.24×10^{-2}	0.662	4.24×10^{-2}	2.13×10^{5}
	0.5	1457	3.16×10^{-2}	0.673	3.16×10^{-2}	1.22×10^{6}
	0.7	3100	2.08×10^{-2}	0.676	2.08×10^{-2}	6.89×10^{6}
	0.9	8308	9.96×10^{-3}	0.671	9.96×10^{-3}	6.78×10^{7}
16	0.1	41	4.34×10^{-1}	0.563	4.34×10^{-1}	6.78×10
	0.3	155	3.44×10^{-1}	0.582	3.44×10^{-1}	3.99×10^{2}
	0.5	349	2.55×10^{-1}	0.593	2.55×10^{-1}	1.52×10^{3}
	0.7	751	1.66×10^{-1}	0.596	1.66×10^{-1}	6.35×10^{3}
	0.9	2089	7.67×10^{-2}	0.591	7.67×10^{-2}	5.05×10^{4}
22	0.1	13	1.81	0.483	1.81	3.60
	0.3	48	1.47	0.502	1.47	1.64×10
	0.5	105	1.12	0.513	1.12	4.78×10
	0.7	213	7.75×10^{-1}	0.516	7.75×10^{-1}	1.44×10^{2}
	0.9	494	4.29×10^{-1}	0.511	4.29×10^{-1}	6.11×10^{2}

* Dominant height
** Index of competition intesity
*** Parameters of volume distribution (Eqs. V·5-7)



(To be continued)

(Continued)



図－58. 基本デザインの材積分布予測モデルのダケカンバ林の材積分布への適合性

Fig. 58. Observed and predicted volume distributions of B. e. stands
Histograms are observed volume distributions, and solid curves predicted ones by the basic designed model. Plot No. are seen in Table 14.

表－16. 材積分布予測の基本デザインモデルの適合性

Table 16. Results of tests for fittness of predicted volume distributions by the basic designed model to actual ones (Betula ermanii)

Plot	Kolmogorov-Smirnov test			G-test		
	d	significant level		G	significant level	
102	0.055	<	$D_{0.9}$	3.632	<	$\chi^2_{0.3}$
106	0.104	<	$D_{0.9}$	1.529	<	$\chi^2_{0.3}$
120	0.034	<	$D_{0.9}$	1.077	<	$\chi^2_{0.9}$
121	0.052	<	$D_{0.9}$	9.205	<	$\chi^2_{0.1}$
122	0.127	<	$D_{0.9}$	8.721	<	$\chi^2_{0.05}$
126	0.082	<	$D_{0.9}$	0.218	<	$\chi^2_{0.8}$
130	0.067	<	$D_{0.9}$	2.622	<	$\chi^2_{0.5}$
132	0.272	>	$D_{0.05}$*	38.540	>	$\chi^2_{0.001}$*
137	0.182	<	$D_{0.3}$	22.705	>	$\chi^2_{0.001}$*
144	0.180	<	$D_{0.3}$	22.309	>	$\chi^2_{0.001}$*
149	0.048	<	$D_{0.9}$	1.398	<	$\chi^2_{0.8}$
151	0.046	<	$D_{0.9}$	1.685	<	$\chi^2_{0.8}$
152	0.091	<	$D_{0.9}$	0.075	<	$\chi^2_{0.95}$
155	0.051	<	$D_{0.9}$	5.311	<	$\chi^2_{0.2}$
161	0.092	<	$D_{0.9}$	5.499	<	$\chi^2_{0.1}$
164	0.092	<	$D_{0.9}$	3.832	<	$\chi^2_{0.3}$
167	0.209	<	$D_{0.3}$	6.161	<	$\chi^2_{0.1}$
168	0.112	<	$D_{0.9}$	2.949	<	$\chi^2_{0.3}$

* significant

0と仮定したモデルとしては、シラカンバでの結果（表－９）に比べて適合性はよいようであるが、やはり明らかにユニモーダルな場合に有意差が認められていて、有意でない場合でもユニモーダルな分布のときは有意水準が低い傾向がある（図－58；No.121, 122, 167）。このことは、（Ｖ・５）式の分布密度関数の性質によるところが大きいだろう。またユニモーダルな分布型は上層高階10m以上で出現し、上層高が高くなると、つまり成長が進むと出現率が高くなる傾向がある（表－17）。シラカンバ林に比べると（表－10）、ユニモーダル分布の比率はやや低いが、一般的に考えて、成長が進んだ段階に関しても最小材積＝0という仮定は現実的ではないので、この点についてはシラカンバと同様に修正を行うこととする。

ii)平均材積－密度トラジェクトリーモデル

平均材積－密度トラジェクトリーモデルとして（Ｖ・１２）式を採用し、ダケカンバの最多密度線が（Ⅳ・２７）式のように求められているので、（Ｖ・２１）式の形でトラジェクトリーを定式化すると、

$$Mv = 1.472 \times 10^{4} N^{-1.512} \{1 - (N / N_{0})^{1.512}\}$$

Ｍｖ：平均材積，Ｎ：密度，N_{0}：初期密度　　（Ｖ・３２）

である。

初期密度500，1,000，5,000，10,000，50,000／haの林分について、平均材積－密度トラジェクトリーを平均材積－密度関係へ組み込むと、図－59のようである。平均材積－密度トラジェクトリーはｘ軸に対し凹型の曲線であり、初期密度が高いほど早く最多密度線へと近づく。この図では、最多密度状態の林分が最大蓄積線に達した後の段階でもトラジェクトリーは変化しないと仮定している。

これらの初期密度の林分の成長にともなう材積分布形の変化を示したのが図

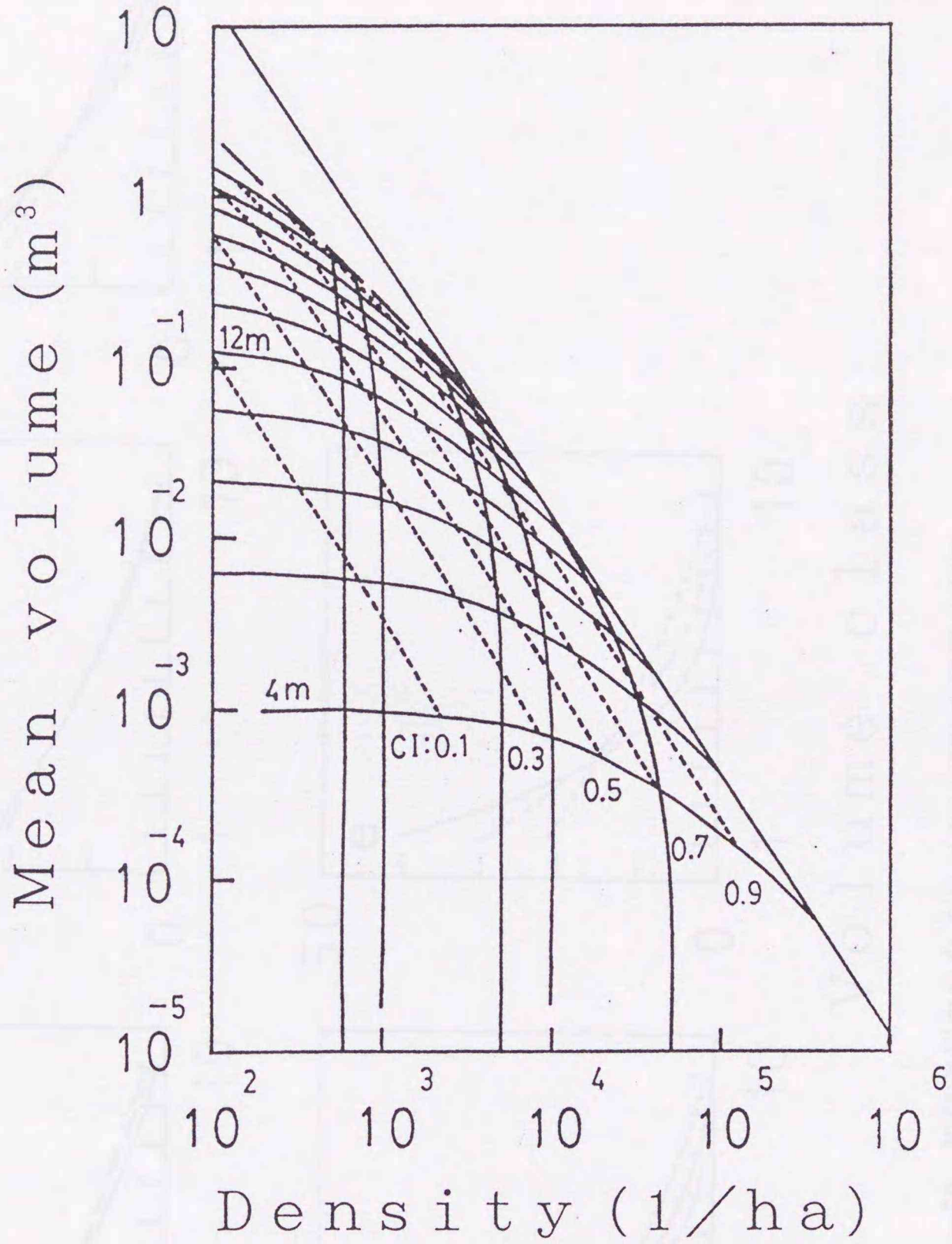
表－17．ダケカンバ林の材積分布形

Table 17. Number of Betula ermanii stands classified into 4 types of distribution shapes of tree volume

DH* (m)	No. of stands	Distribution shapes**			
		Reverse-J	Parabolic	Unimodal	J
4	2	2	0	0	0
6	6	6	0	0	0
8	6	6	0	0	0
10	9	6	1	2	0
12	6	3	2	1	0
14	2	1	0	1	0
16	7	5	1	1	0
18	4	3	1	0	0
20	4	1	1	2	0
22	4	2	0	2	0
24	1	0	1	0	0
Total	51	35	7	9	0

* Dominant height class

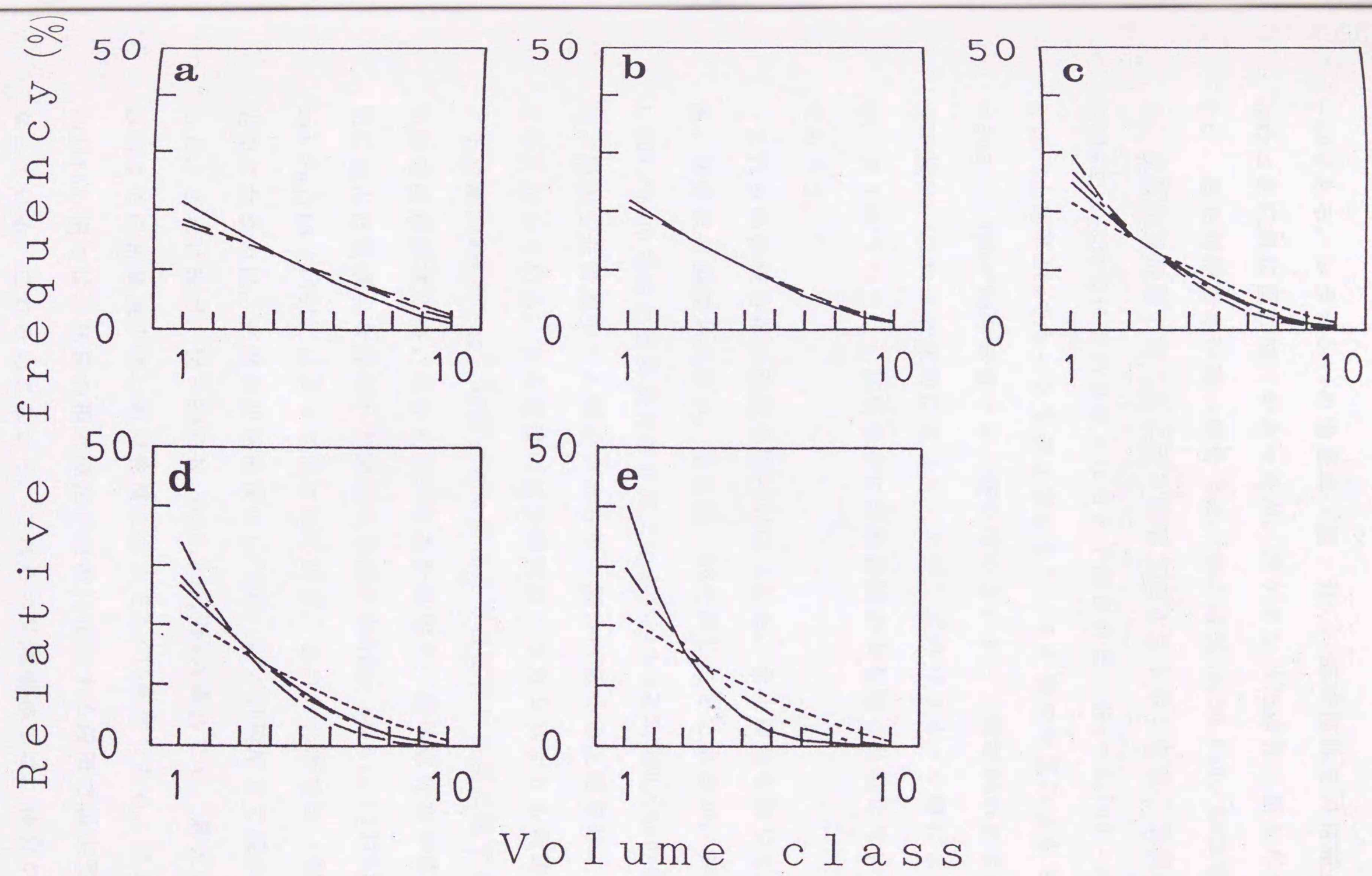
** Distribution shape of each stand was classified by the visual inspection, by distributing trees into 10 volume classes of equivalent width determined by the stand.



図－59．ダケカンバの平均材積－密度関係，ＣＩおよび平均材積－密度トラジェクトリー

Fig. 59. The mean volume-density relationships, CIs and the mean volume-density trajectory for B. e. stand

The mean volume-density trajectories are indicated for stands with various initial densities, such as N_0=500, 1000, 5000, 10000 and 50000/ha.

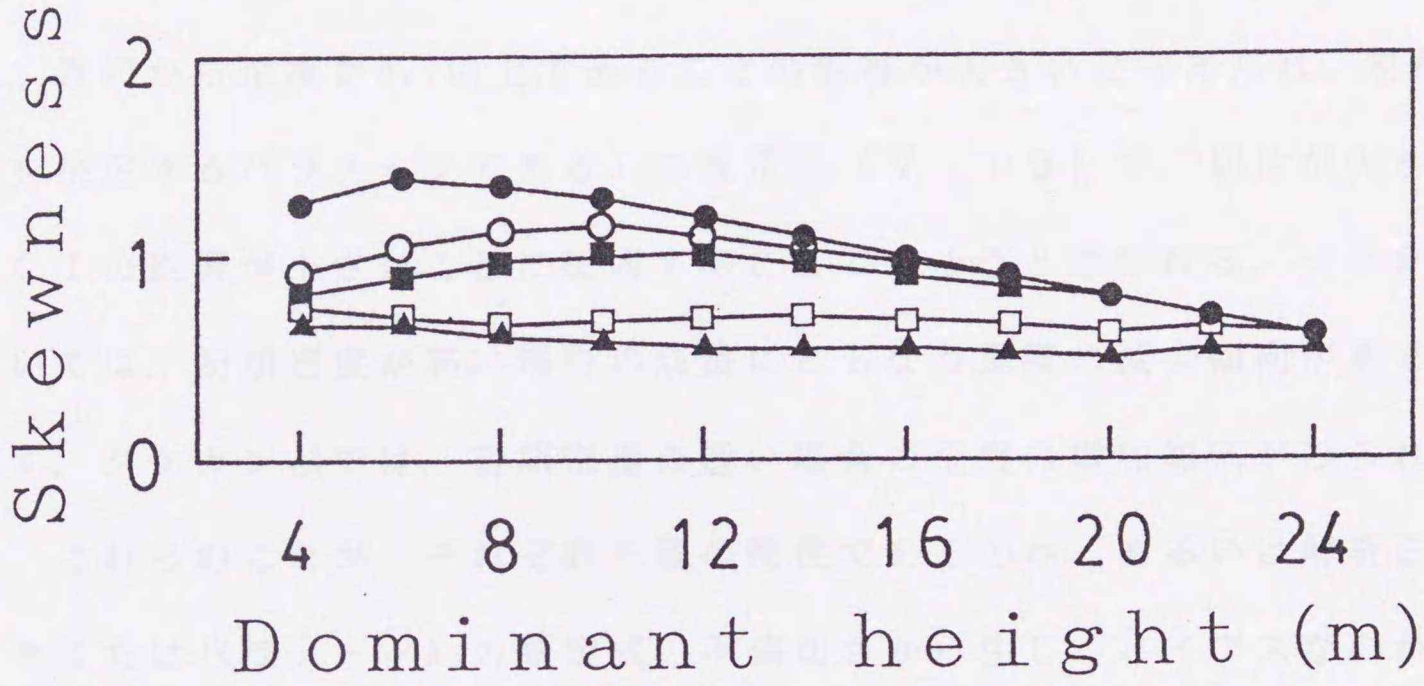


図－60．初期密度の異なるダケカンバ林の材積分布形

Fig. 60. Shapes of volume distributions of B. e. stands with various initial densities predicted by the basic designed model
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
— : DH=4m, － －: DH=10m, ·------ : DH=16m, ----- : DH=22m. Volume classes divide the volume range from 0 to the maximum into 10-equivalent widths.

－60である。シラカンバの場合は（図－51）、低密度林分の材積分布が上層高4mのときに負に歪む傾向があったが、ダケカンバでは負に歪んだ分布はみられない。また初期密度が高い林分では、例えばN_0＝50,000／haの場合の材積分布は、成長初期段階で強く正に歪み顕著な逆Ｊ型を示した後、歪度が減少し上層高22mでは三角型に近い分布となると予測される。N_0＝5,000，10,000／haの場合は、上層高10mでもっとも逆Ｊ型となり、その後やや歪みは小さくなる。N_0＝500，1,000／haの林分では、変化は小さいが、上層高4mのときわずかに歪み方が強い。これは直接的には（Ｖ・１９）式のパラメータ値による影響であるが、ダケカンバでは、材積分布に成長段階がより強く影響していることの現れであろう。

これらの材積分布の歪度を図－61に示した。全上層高を通じて、初期密度が高い林分ほど歪度が大きい。また図－60と同じことであるが、N_0＝500，1,000／haの場合は歪度変化は非常に小さい。$N_0 \geqq 5{,}000$／haの場合、歪度は初期に増加した後減少する傾向があるが、減少へ転じる上層高は、N_0が大きいほど早くなっている。また歪度の減少傾向はシラカンバよりも明確である。さらに上層高24m時点では、初期密度に関係なくほぼ同じ歪度に達するようである。初期密度が非常に高い林分を形成する針葉樹で、個体重分布が成長初期に強く正に歪んだ後緩尖な分布へと変化する例がMohler et al.（1978），Kohyama and Fujita（1981）によって示されている。これらの例では、個体重分布が緩尖型になるのは、密度が初期密度の1／30から1／50程度まで減少したときであった。これに比べ、図－59のN_0＝50,000／haの場合でも、最大蓄積線に達する以前までの密度減少は、初期密度のおよそ1／15程度である。またKohyama and Fujitaの例では、林床の相対照度が急激に増加する段階で緩尖型分布が顕著となっている。これらのことから、これらの針葉樹林では、林分が崩壊あるいは崩壊に近いステージに達したときに緩尖な分布へと変化しているのではないか

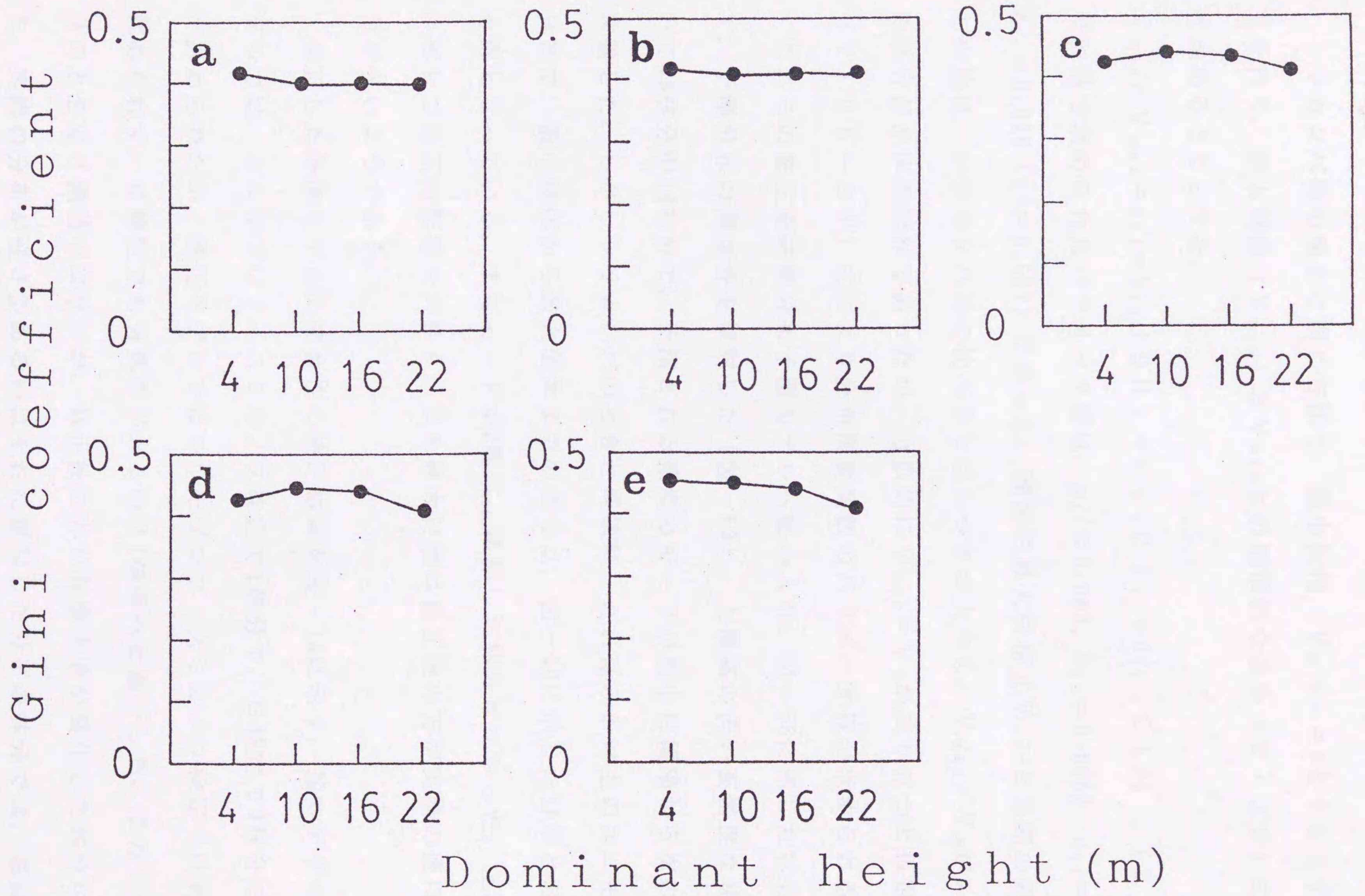


図－61. ダケカンバ林の材積分布の歪度の変化

Fig. 61. Skewnesses of volume distributions of B. e. stands estimated by the basic designed prediction model of volume distribution
●: N_0=50000/ha, ○: N_0=10000/ha, ■: N_0=5000/ha, □: N_0=1000/ha, ▲: N_0=500/ha.

と推測される。本予測モデルでは、林分が崩壊することを表現できる項がどこにも設けられていないので、Mohler et al.やKohyama and Fujitaのような短期間における顕著な分布形の変化を記述するのは難しいと考えられる。また初期密度が低い場合、成長にともない個体重分布の歪度は増加する傾向が認められているが（例えばHara, 1984b；Knox et al., 1989）、図－61ではN_0＝500, 1,000／haの林分でも歪度の増加はほとんどみられない。これはどちらかというと、最初から歪度が0.7以上であることの影響が大きいと考えられ、材積分布の形を決定するパラメータであるA_2の推定式（Ⅴ・１９）で、切片が大きいこととC_Iの影響が小さいことに起因することであろうと思われる。シラカンバについては、初期密度が高い場合の成長にともなう歪度の減少傾向があまりみられず、ダケカンバでは、初期密度の低い場合の歪度の増加傾向がみられなかった。これらのことが、それぞれの種の特性であるのか、あるいは解析されたデータまたはパラメータA_2の推定式の不適切さから生じるバイアスなのかは判然としないが、今後の検討課題のひとつであろうと思われる。

同じ初期密度の林分についてGini係数の変化を図－62に示した。全体としては、初期密度が高い林分ほどGini係数は大きい傾向があった。しかしN_0＝500／haの場合でも最初から正に歪んだ材積分布のためか、初期密度の違いによるGini係数の大きさの差は、シラカンバ（図－53）に比べて小さくなっている。Gini係数の変化のしかたもシラカンバとは異なり、N_0＝500, 1,000／haについては明瞭な増加傾向はなく、ほぼ安定的であった。$N_0 \geqq 5{,}000$／ha以上では、上層高10m以上でやや減少傾向がみられた。これらのGini係数の変化は、図－61に示した材積分布の歪度変化と並行的であるようである。しかしここで示されたGini係数の減少傾向も、例えばWeiner and Thomas（1986）による例に比較すると小さなものであり、最小材積≠0とするモデルの修正を行った方が適当と考えられる。



図－62．初期密度の異なるダケカンバ林のサイズヒエラルキーの変化

Fig. 62. Size hierarchies in B. e. stands with various initial densities
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.

iii)材積分布予測モデルの修正

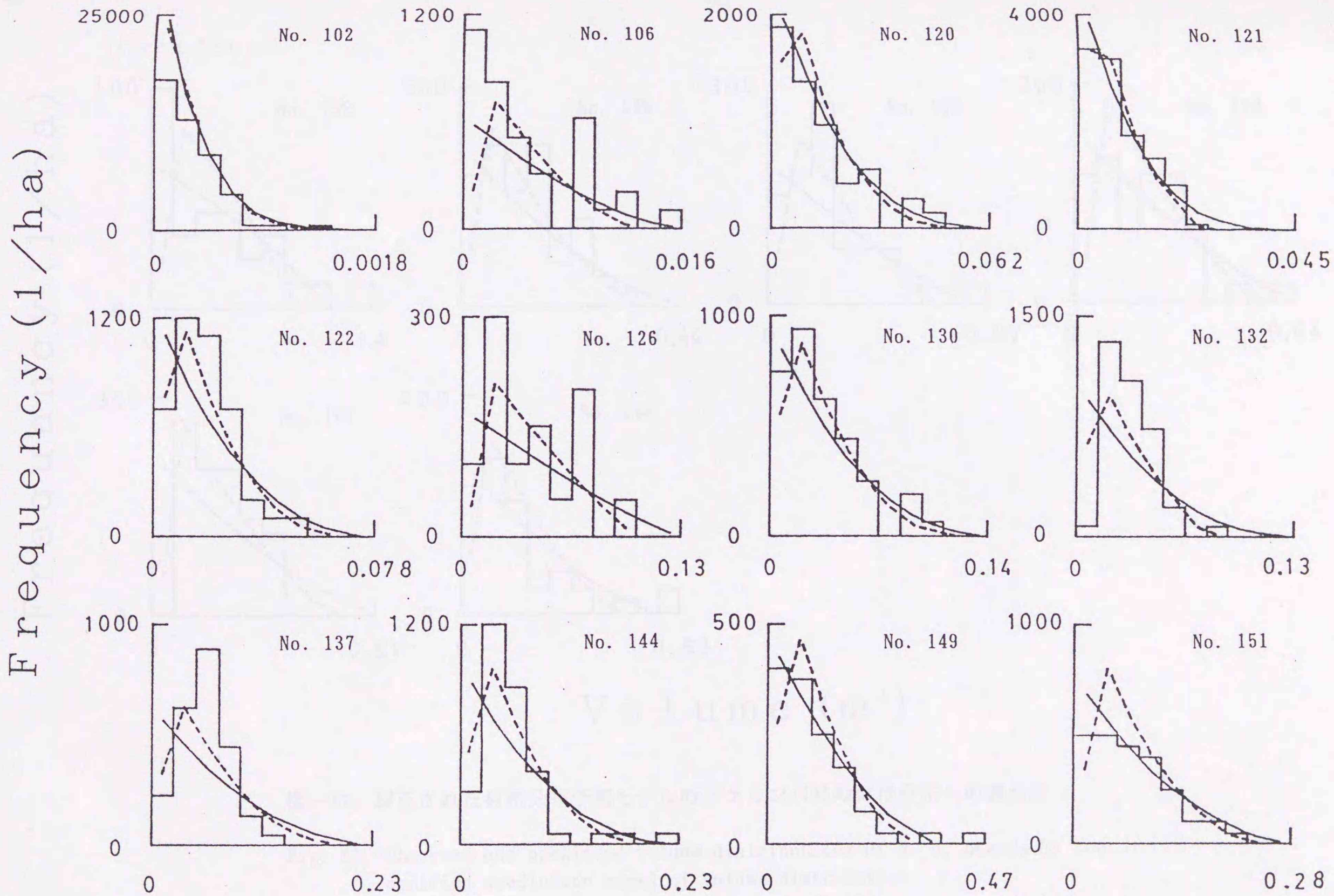
シラカンバ林の場合と同じ方法で、最小材積（V_{min}）≠0とするモデルの修正を行う。最大材積（V_{max}）とV_{min}との標準的な比を（Ｖ・２３）式によって求めることとする。

$$V_{min}/V_{max}=a_{11}+b_{11}(DH)+c_{11}(CI)+d_{11}(CI^2) \quad (V\cdot 23)$$

重回帰で求められたパラメータ値は、$a_{11}=0.083$, $b_{11}=0.0062$, $c_{11}=-0.156$, $d_{11}=0.026$（$r^2=0.627$）であった。理論的最大材積（V_m）と実際の最大材積との比は、シラカンバ林に比べるとばらつきが大きく、V_{max}/V_mが0.8～1.1の林分が全体の56%であったが、近似的に$V_{max}=V_m$が成り立つと仮定すると、（Ｖ・２５～３１）式により分布密度関数のパラメータ値が求められる。

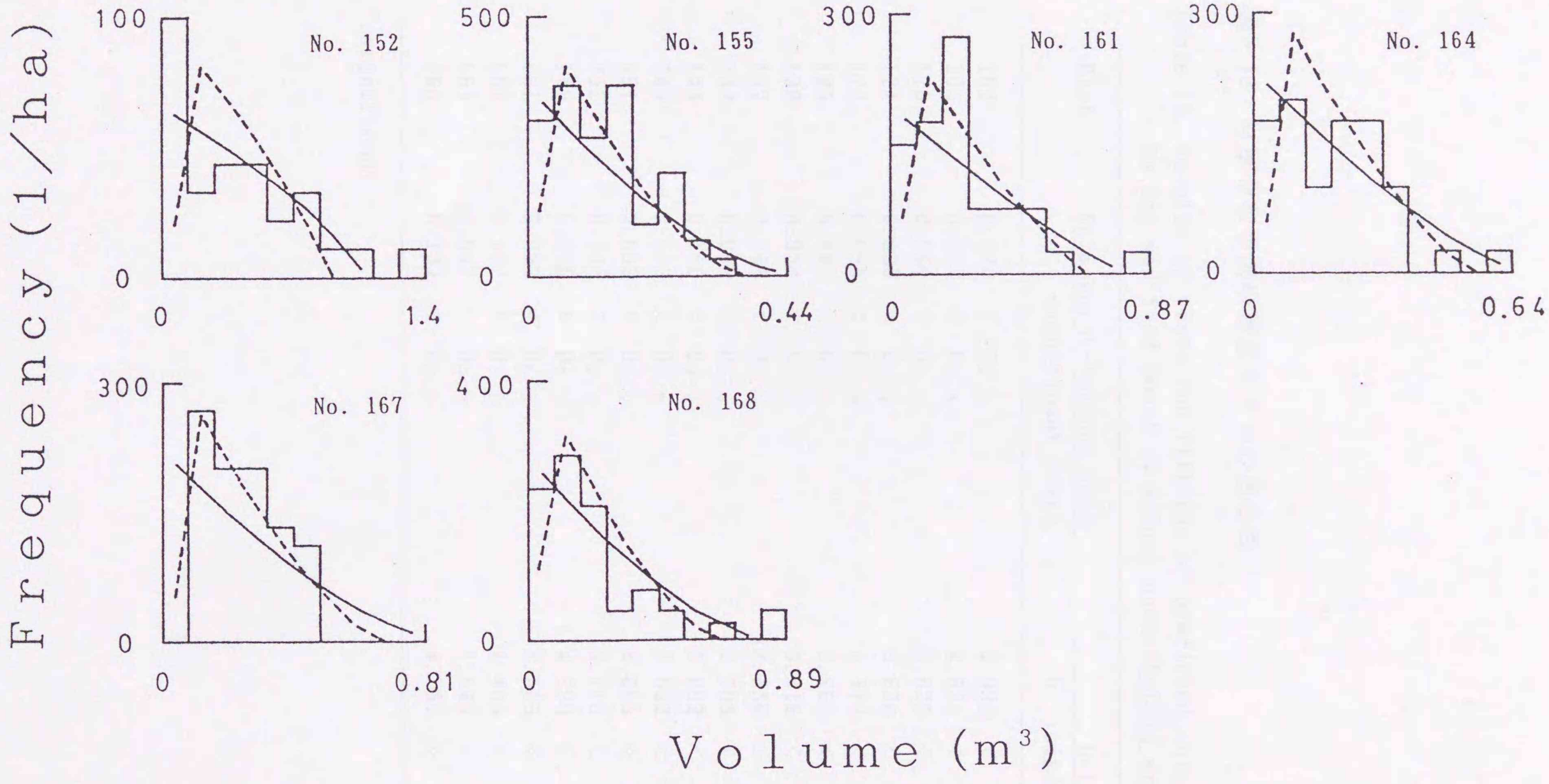
これらの修正を材積分布予測モデルへ組み入れ、図－58に示した林分について、予測分布の適合性を検討した（図－63）。上層高の低い高密度な林分を除いて18林分中16林分で、予測される頻度のモードが最小材積階から次の階へと移動した。しかしシラカンバのときと同様に、これはみかけ上のユニモーダル分布で、最小個体から最大個体までの間では、図－60に示した分布とおなじ分布形となっている。またモードが2階以上移動した林分はなかった。上層高の高い林分で修正の影響が大きく、また最大材積は修正後の方が実際の値に近い場合が多いようである。

修正した予測モデルの適合性の検定結果を表－18に示す。基本デザインのモデルでは、コルモゴロフースミルノフ検定で1林分で、Ｇ検定で3林分で有意差が認められたが、修正モデルではコルモゴロフースミルノフ検定では有意差は認められず、Ｇ検定でも有意差があるのは1林分へと減少した。またシラカンバ林のときほど顕著ではないが、修正後の方が有意水準が良化した林分が多かった。実際の分布が逆Ｊ型あるいはそれに類似した分布の林分では、適合性が悪化している場合もみられるが、全体としては修正モデルの適合性の方がよいと



(To be continued)

(Continued)



図－63. 修正された材積分布予測モデルのダケカンバ林の材積分布への適合性

Fig. 63. Observed and predicted volume distributions of B. e. stands by the modified prediction model of volume distribution

Histograms are observed volume distributions, and solid curves predicted ones by the basic designed model, and dotted curves by the modified model. Plot No. are seen in Table 14.

表－18. 材積分布予測の修正モデルの適合性

Table 18. Results of tests for fittness of predicted volume distributions by the modified model to actual ones (Betula ermanii)

Plot	Kolmogorov-Smirnov test			G-test		
	d	significant level		G	significant level	
102	0.040	<	$D_{0.9}$	2.090	<	$\chi^2_{0.7}$
106	0.214	<	$D_{0.5}$	4.611	<	$\chi^2_{0.05}$
120	0.069	<	$D_{0.9}$	2.826	<	$\chi^2_{0.5}$
121	0.030	<	$D_{0.9}$	5.678	<	$\chi^2_{0.3}$
122	0.050	<	$D_{0.9}$	1.772	<	$\chi^2_{0.7}$
126	0.109	<	$D_{0.9}$	1.265	<	$\chi^2_{0.5}$
130	0.039	<	$D_{0.9}$	0.616	<	$\chi^2_{0.95}$
132	0.168	<	$D_{0.4}$	18.880	>	$\chi^2_{0.001}$*
137	0.098	<	$D_{0.9}$	6.705	<	$\chi^2_{0.1}$
144	0.100	<	$D_{0.9}$	6.092	<	$\chi^2_{0.1}$
149	0.103	<	$D_{0.9}$	3.652	<	$\chi^2_{0.3}$
151	0.083	<	$D_{0.9}$	3.655	<	$\chi^2_{0.5}$
152	0.245	<	$D_{0.3}$	3.718	<	$\chi^2_{0.1}$
155	0.086	<	$D_{0.9}$	4.290	<	$\chi^2_{0.3}$
161	0.092	<	$D_{0.9}$	3.585	<	$\chi^2_{0.3}$
164	0.132	<	$D_{0.9}$	4.445	<	$\chi^2_{0.3}$
167	0.047	<	$D_{0.9}$	1.546	<	$\chi^2_{0.8}$
168	0.137	<	$D_{0.9}$	4.755	<	$\chi^2_{0.1}$

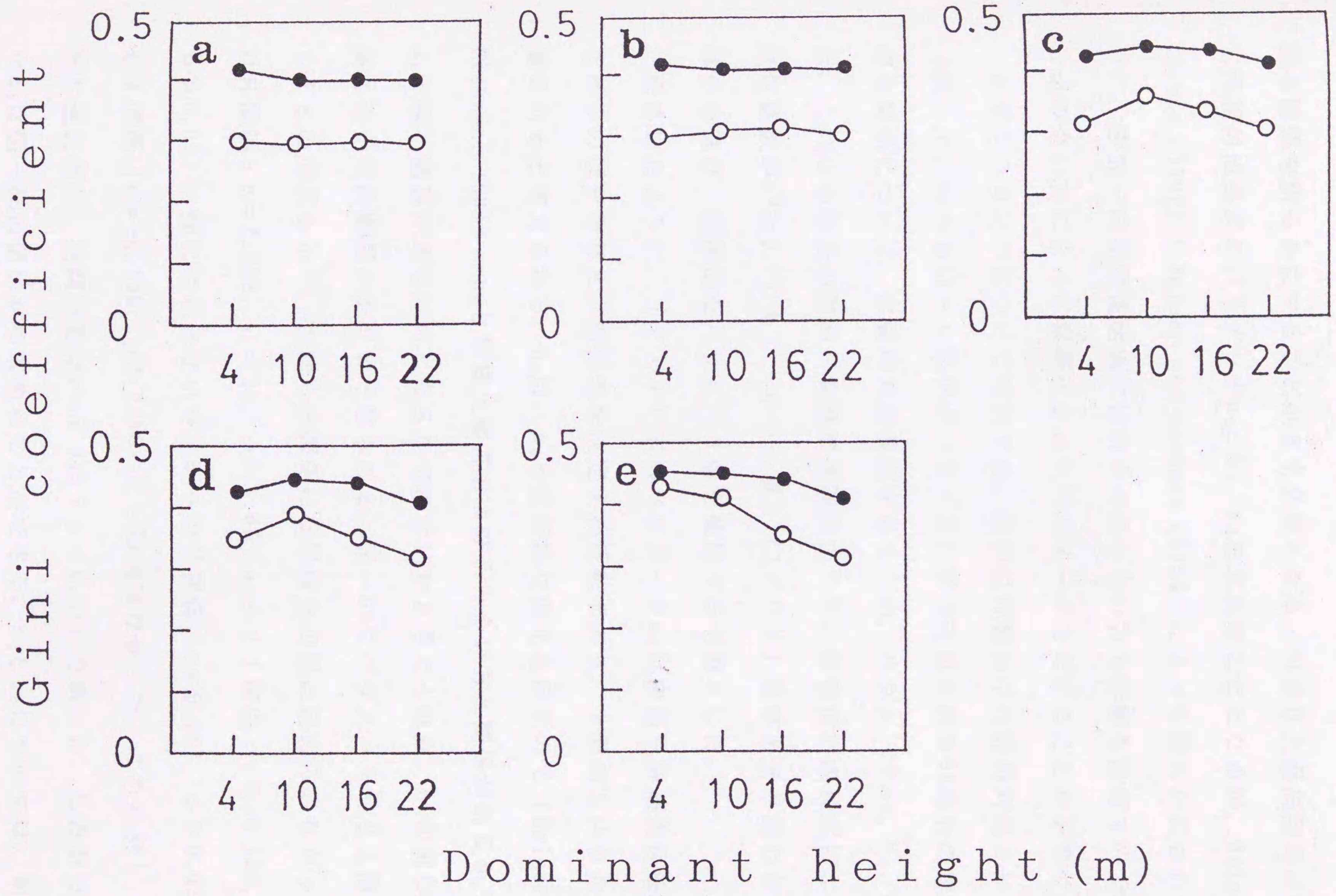
* significant

判断される。したがってダケカンバについても、$V_{min} \neq 0$と修正したモデルを材積予測に採用してよいと考えられる。

繰り返しになるが、修正後も予測分布の歪度は基本デザインのときと変わらない。しかしサイズヒエラルキーは変化する可能性があるので、修正モデルの予測分布のGini係数を図－64に示した。Gini係数のトレンドは初期密度によって異なるが、モデルの修正によっても変化し、すべての初期密度と上層高について、修正によってGini係数が小さくなることが明かな傾向としてあげられる。成長にともなうトレンドとしては、$N_0 \leqq 1,000$／haの場合はGini係数の変化は小さく、基本デザインのときと大きな違いはないといえる。$N_0 \geqq 5,000$／haの場合は上層高10m以降におけるGini係数の減少傾向がより明瞭となり、$N_0 =$ 50,000／haの林分では全域で減少している。また図－59と比較すると、込み合い方がＣＩ＞0.7となった上層高以降でGini係数が減少していて、シラカンバと同様に、ある程度以上競争が激しくなるとサイズヒエラルキーは小さくなる傾向がみられ、またGini係数の減少が始まるＣＩ値は同じであった。ダケカンバでは、修正した後も$N_0 = 50,000$／haの林分のGini係数がもっとも大きかった。Gini係数のトレンドからも、修正モデルの方が適当であろうと考えられる。

Ｖ－４．樹高および胸高直径分布の推定

最小材積≠0と修正した材積分布予測モデルについて、樹高分布と胸高直径分布を推定する方法について検討する。基本的には、樹高－胸高直径関係を拡張相対成長式（Ｖ・１）によって近似し、（Ⅲ・１，２）式の$V_s - D^2H$関係を利用して、材積分布を樹高あるいは胸高直径分布へ変換するという方法でモデリングを行う。対象となる材積分布が、各上層高階の平均材積－密度曲線上に位置する林分の材積分布であるから、樹高－胸高直径関係も、各上層高階毎の標準



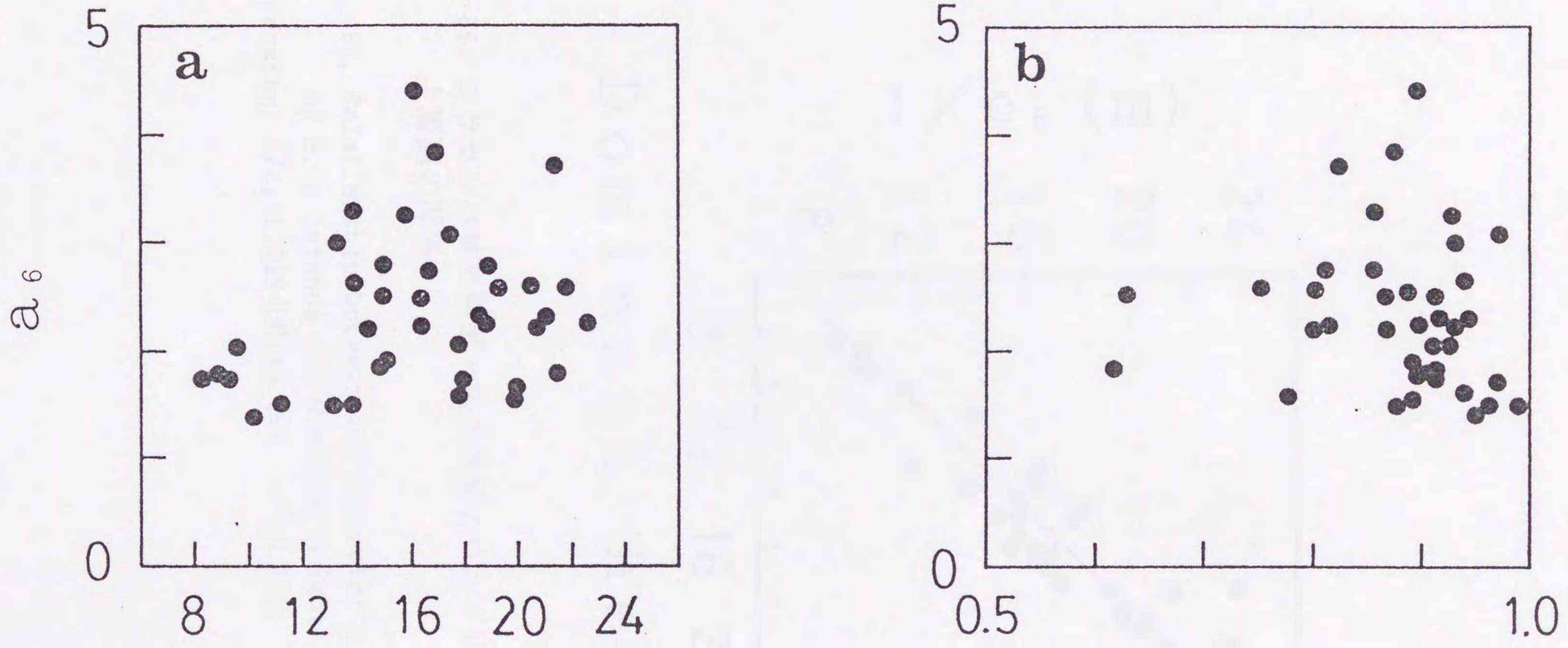
図－64. 修正モデルによるダケカンバ林のサイズヒエラルキーの変化

Fig. 64. Size hierarchies in B. e. stands with various initial densities estimated by the modified prediction model of volume distribution
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
○: by the modofied model, ●: by the basic designed model.

的な関係を明らかにすることがまず必要となる。つまり上層高階毎に標準的な拡張相対成長式のパラメータa_6, b_6, c_6を求めることとなるが、Weiner and Thomas（1992）やWeiner and Fishman（1994）によって明らかにされているように、樹高－胸高直径関係には林分の込み合い方も影響を及ぼすので、上層高と込み合い方によって標準化されたパラメータを求めることが必要である。

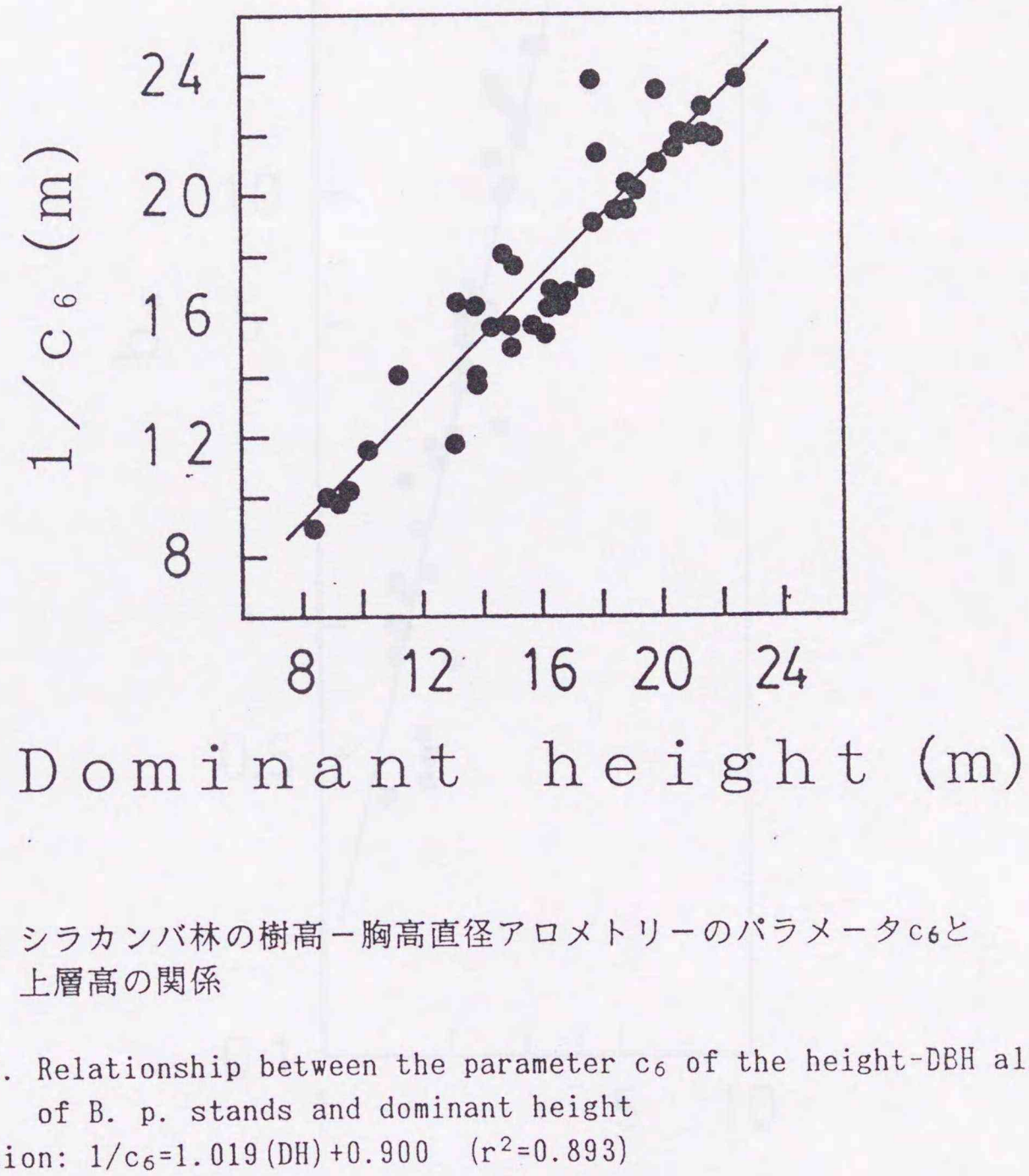
まずシラカンバについて検討する。最初に材積分布の解析対象とした71林分（表－７）のうちＭ－ｖ関係が（Ｖ・３）式で近似された58林分の樹高－胸高直径関係について、拡張相対成長式をあてはめ、パラメータa_6, b_6, c_6を求めた。これらの林分の樹高－胸高直径関係のうち、拡張相対成長式による回帰の決定係数が$r^2 \geqq 0.7$であり、かつc_6値と（1／ＤＨ）値があまり違わない林分39林分を選び、標準的なパラメータ値を検討する対象とした。

既述したように、（Ｖ・１）式のパラメータa_6は樹高－胸高直径曲線の立ち上がりの傾きを与え、曲線形を決定する係数であり、上層高と込み合い方に影響されると考えられる。b_6は、a_6と並行的な変化を示すので（Weiner and Fishman, 1994）、a_6と同様上層高および込み合い方と関係があるか、あるいはa_6と強い関係があるかのどちらかではないかと考えられる。c_6は明らかに上層高と逆比例的関係があると予想される。図－65にパラメータa_6と上層高およびＣＩとの関係を示す。これらの関係には明瞭な相関は認められなかった（a_6－ＤＨ関係：$r = 0.238$, $n = 39$, $p > 0.05$；a_6－ＣＩ関係：$r = -0.133$, $n = 39$, $p > 0.05$）。図には示さないが、b_6－ＤＨ関係（$r = 0.247$, $p > 0.05$）、b_6－ＣＩ関係（$r = -0.159$, $p > 0.05$）にも相関はなかった。これに対し、c_6は上層高と逆比例し、相関係数は$r = 0.945$（$p < 0.01$）であった。したがって標準的なc_6は図－66の関係から求めることができる。a_6とb_6については、明確なトレンドがみられないので、とりあえず全データの平均値として求めることとするが、b_6－a_6間には単純相対成長式的関係が成り立つようであるので（図－67）、



図－65．シラカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータa_6と
上層高およびＣＩとの関係

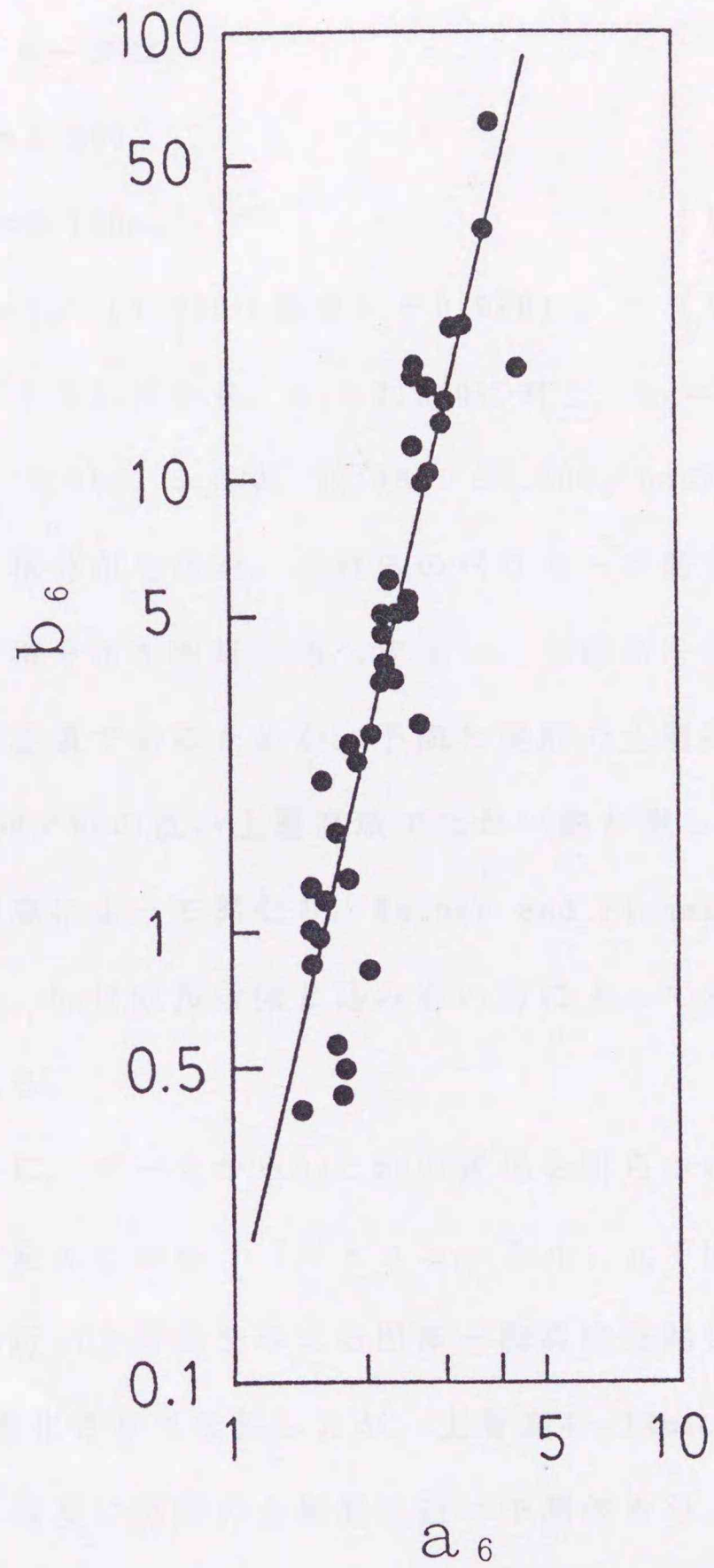
Fig. 65. Relationships between the parameter a_6 of the height-DBH allometry of B. p. stands and dominant height, and between a_6 and CI
a: a_6-dominant height relationship, b: a_6-CI relationship.



図－66. シラカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータc_6と上層高の関係

Fig. 66. Relationship between the parameter c_6 of the height-DBH allometry of B. p. stands and dominant height

Regression: $1/c_6=1.019(DH)+0.900$ $(r^2=0.893)$



図－67．シラカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータb_6とa_6の関係

Fig. 67. Relationship between the parameter b_6 and a_6 of the height-DBH allometry of B. p. stands

Regression: $\log b_6 = 4.145 \log a_6 - 0.853$ $(r^2 = 0.821)$

a_6を平均値として求め、b_6はa_6との関係から決定することとする。したがってそれぞれのパラメータは、

$$a_6 = 2.340$$

$$b_6 = 0.140 a_6^{4.145} \qquad (V・33)$$

$$c_6 = 1/(1.019(DH) + 0.900) \qquad (V・34)$$

となる。（V・33）式から、$a_6 = 2.340$に対し、$b_6 = 4.754$である。

初期密度500, 1,000, 5,000, 10,000, 50,000／haの林分について、モデルから予測される材積分布を求め、これらのパラメータ値で決定される樹高－胸高直径関係から材積分布を樹高分布へ変換し、上層高を求めた結果を表－19に示す。a_6とb_6が固定値であるためか、予測と実際の上層高はあまり一致せず、とくに$N_0 = 50,000$／haの低い上層高域ではかい離が激しい。またかい離の程度は初期密度と上層高によって異なり、Weiner and Fishman（1994）によって示されたように、a_6, b_6は成長段階と込み合い方によって変化することを示唆する結果と考えられる。

上述したように、データからa_6とb_6の変化を明らかにすることはできないので、a_6を適当に変えながら、（V・33, 34）式でb_6, c_6を求め、実際の上層高にもっとも近い上層高を与える樹高－胸高直径関係について検討した。a_6は0.1単位ずつ変化させて検討したが、上層高4～14mについて表－20に示したように、ほぼ同じ程度に実際の上層高に近い予測値を与えるa_6値が２つずつあることが明かとなった。これは上層高がhaあたり上位250本の平均樹高と定義されていることによるもので、模式的には図－68のように考えられる。これらの樹高－胸高直径曲線のうち、どちらを選択するかは、樹高の上位個体ではなく、下位個体の樹高－胸高直径関係によって決まる。樹高－胸高直径関係の傾きは、競争のある場合成長につれて段々きつくなり（Weiner and Fishman, 1994）、また競争上不利な個体の樹高成長は小さく抑えられるだろうから、このことは

表－19．拡張相対成長式のパラメータa_6が一定のときの上層高の推定（シラカンバ）

Table 19. Estimation of dominant height when the parameter a_6 of the generalized allometric equation (Eq. V·1) is asuumed to be constant* (Betula platyphylla var. japonica)

DH(m)**＼N_0(1/ha)***	500	1000	5000	10000	50000
4	2.8	2.8	2.7	2.6	2.0
6	5.2	5.2	5.0	4.7	3.6
8	7.5	7.5	7.2	6.8	5.6
10	9.8	9.8	9.3	8.8	7.8
12	12.0	12.0	11.3	10.8	10.1
14	14.2	14.1	13.4	12.9	12.3
16	16.3	16.2	15.3	14.9	14.5
18	18.3	18.2	17.3	16.9	16.6
20	20.3	20.2	19.2	18.9	18.6
22	22.3	22.2	21.2	20.8	20.6
24	24.3	24.1	23.7	23.7	23.7

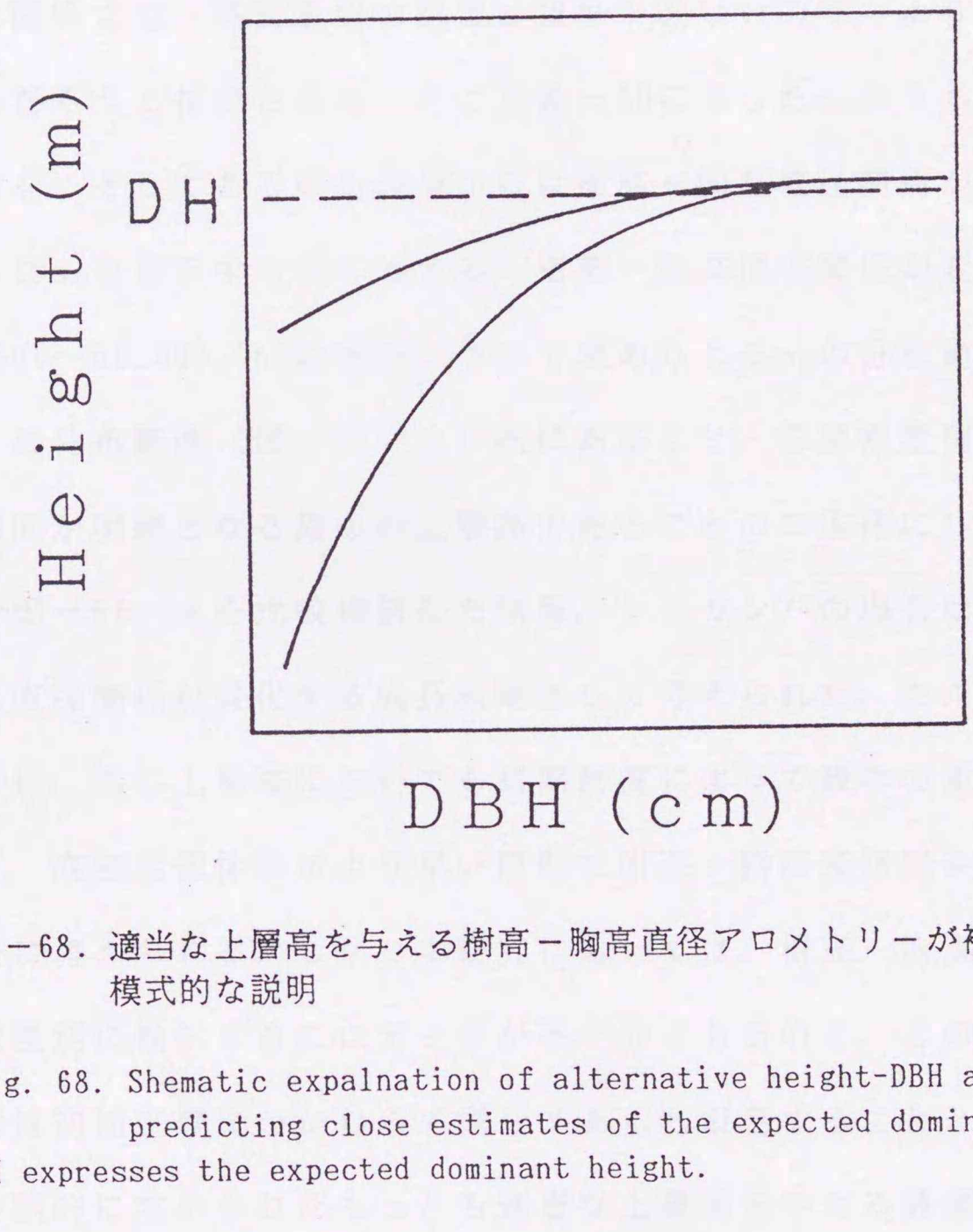
* Parameter a_6=2.3397, and estimation methods of other parameters are explained in the text.
** Dominant height
*** Initial density

表－20. 適当な上層高の推定値を与える複数のパラメータa_6値の例（シラカンバ）

Table 20. Some examples of alternative values of parameter a_6 of the generalized allometric equation giving appropriate estimates of dominant height (Betula platyphylla var. japonica)

DH(m)*	500**		1000**		5000**		10000**		50000**	
	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***
4	0.9	3.9	1.1	4.0	1.1	3.9	1.0	4.1	0.9	4.1
	7.5	4.0	7.3	4.0	7.6	4.0	8.3	4.0	>10	—
6	1.0	6.1	1.1	5.9	1.0	6.0	1.0	5.9	0.8	6.1
	4.0	6.0	4.0	6.0	4.4	6.0	5.0	6.0	8.1	6.0
8	1.0	8.0	1.0	8.0	0.9	8.1	0.9	7.9	0.8	8.0
	3.1	8.1	3.0	8.0	3.5	8.0	4.1	8.0	5.9	8.0
10	0.9	10.1	0.9	10.1	0.9	9.9	0.8	10.0	0.7	10.1
	2.6	10.0	2.6	10.0	3.2	10.0	3.6	10.0	4.7	10.0
12	0.9	12.0	0.9	12.0	0.8	12.0	0.7	12.1	0.7	12.0
	2.3	12.0	2.3	12.0	3.0	12.0	3.4	12.0	3.6	12.0
14	0.8	14.1	0.8	14.0	0.7	14.1	0.7	14.0	0.7	13.9
	2.2	14.0	2.2	14.0	2.9	14.0	3.2	14.0	3.6	14.0

* Dominant height
** Initial density
*** Estimated dominant height (dimension: m)



図－68. 適当な上層高を与える樹高－胸高直径アロメトリーが複数存在する模式的な説明

Fig. 68. Shematic expalnation of alternative height-DBH allometries predicting close estimates of the expected dominant height
DH expresses the expected dominant height.

十分に考えられることである。したがって個体間競争がある場合、一般に成長初期には樹高－胸高直径曲線の傾きは緩く、競争が激しくなるにつれて傾きがきつくなると考えられる。よって成長初期には小さな値のパラメータa_6が選択され、競争が激しくなるとともに大きな値のa_6が選択されるべきである。また密度との関係では、高密度個体群ほど競争が激しいので、より傾きがきつい傾向があるだろうと推測される。そこで表－20に示したa_6のうち、成長初期には小さな方を、そしてある成長段階からは樹高－胸高直径関係が変化すると仮定し、大きなa_6を選択することとする。樹高－胸高直径関係が変化する上層高は、①N_0＝500～50,000／haの林分について求められるa_6の分布範囲が、ほぼ実際のデータの分布範囲（図－65－ａ）内にあること、②高密度個体群のa_6の方が大きい傾向が明確となる最小の上層高であることの２条件にしたがい決定した。表－20と図－65－ａを比較検討した結果、シラカンバの場合は上層高12mが、樹高－胸高直径関係が変化する成長段階として考えられた。ただし図－59からわかるように、同じ上層高においても初期密度によって競争の激しさは大きく異なるので、高密度個体群がより早い段階で樹高－胸高直径関係が変化する可能性は十分に考えられる。しかし本研究においては、樹高－胸高直径関係のトレンドを密度別に検討するにはデータが不十分であるので、この関係が変化する成長段階は初期密度にかかわらず同じであると仮定することとする。

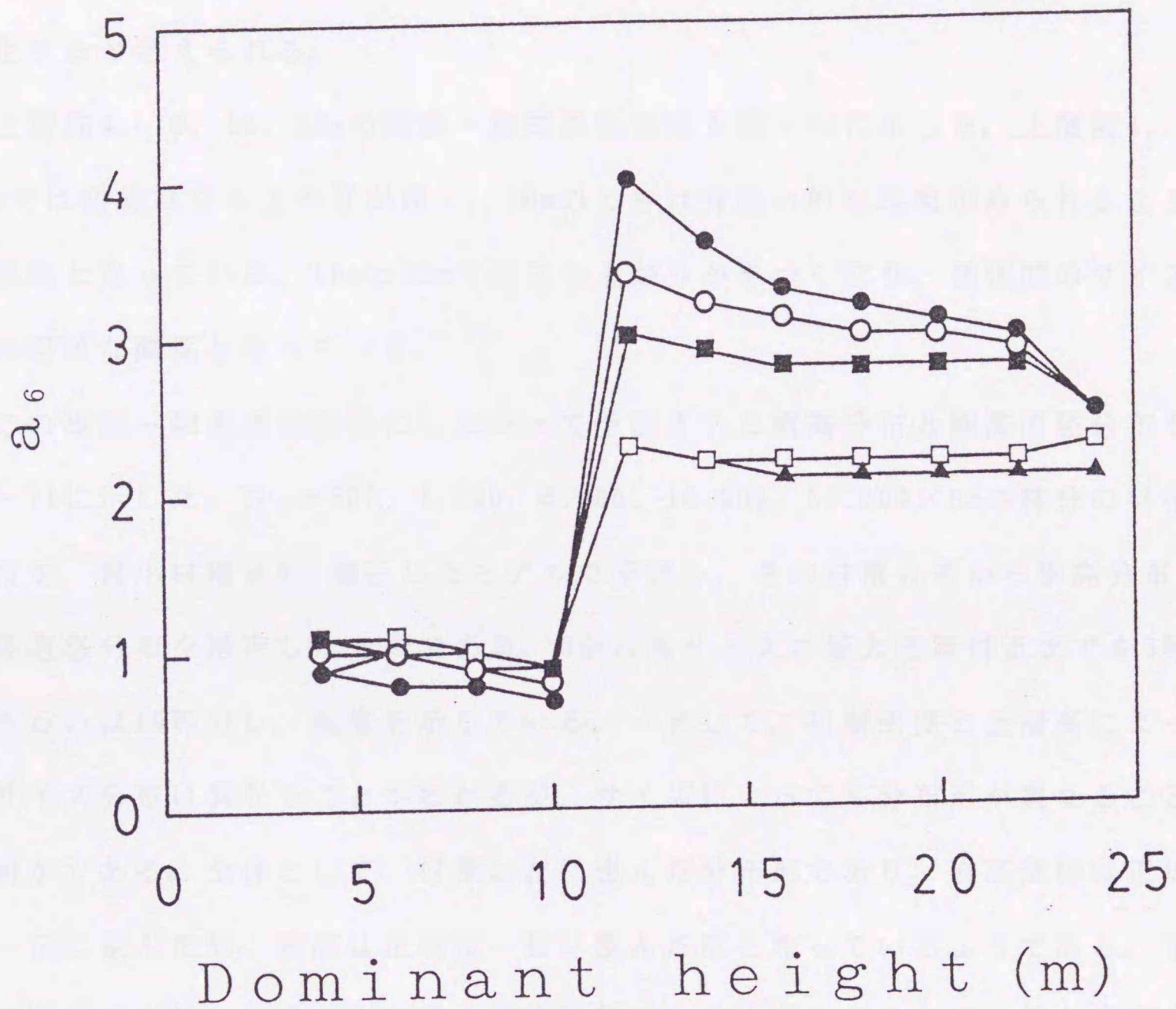
試行錯誤的に求められたもっとも適当な上層高を与える最適なa_6値を表－21および図－69に示す。上層高10m以下では、初期密度に関係なくa_6は1前後で変動も小さいが、上層高12mでは2.3～4.0と急激に増大する。また12m以上では初期密度が高いほど樹高－胸高直径曲線の傾きはきつくなっている。一端大きくなった後a_6は、N_0＝500，1,000／haの場合はほぼ安定していて2.1～2.3の範囲にあり、$N_0 \geqq 5,000$／haの林分では成長にともない減少し、減少傾向は初期密度が大きいほど明瞭である。初期密度が高い林分でも上層高22mではほぼ同じよ

表－21．適当な上層高を与える最適なパラメータa_6値（シラカンバ）

Table 21. Optimum value of the parameter a_6 of the generalized allometric equation giving appropriate estimates of dominant height (Betula platyphylla var. japonica)

DH(m)*	500**		1000**		5000**		10000**		50000**	
	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***
4	0.9	3.9	1.1	4.0	1.1	3.9	1.0	4.1	0.9	4.1
6	1.0	6.1	1.1	5.9	1.0	6.0	1.0	5.9	0.8	6.1
8	1.0	8.0	1.0	8.0	0.9	8.1	0.9	7.9	0.8	8.0
10	0.9	10.1	0.9	10.1	0.9	9.9	0.8	10.0	0.7	10.1
12	2.3	12.0	2.3	12.0	3.0	12.0	3.4	12.0	3.6	12.0
14	2.2	14.0	2.2	14.0	2.9	14.0	3.2	14.0	3.6	14.0
16	2.1	16.0	2.2	16.0	2.8	16.0	3.1	16.0	3.3	16.0
18	2.1	18.0	2.2	17.9	2.8	18.0	3.0	18.0	3.2	18.0
20	2.1	20.0	2.2	20.0	2.8	20.1	3.0	20.1	3.1	20.0
22	2.1	22.0	2.2	21.9	2.8	22.0	2.9	22.0	3.0	22.0
24	2.1	23.9	2.3	24.0	2.5	24.0	2.5	24.0	2.5	24.0

* Dominant height
** Initial density
*** Estimated dominant height (dimension: m)



図－69．もっとも適当なパラメータa_6（シラカンバ林）

Fig. 69. The most probable values of the parameter a_6 of the height-DBH allometry in B. p. stand

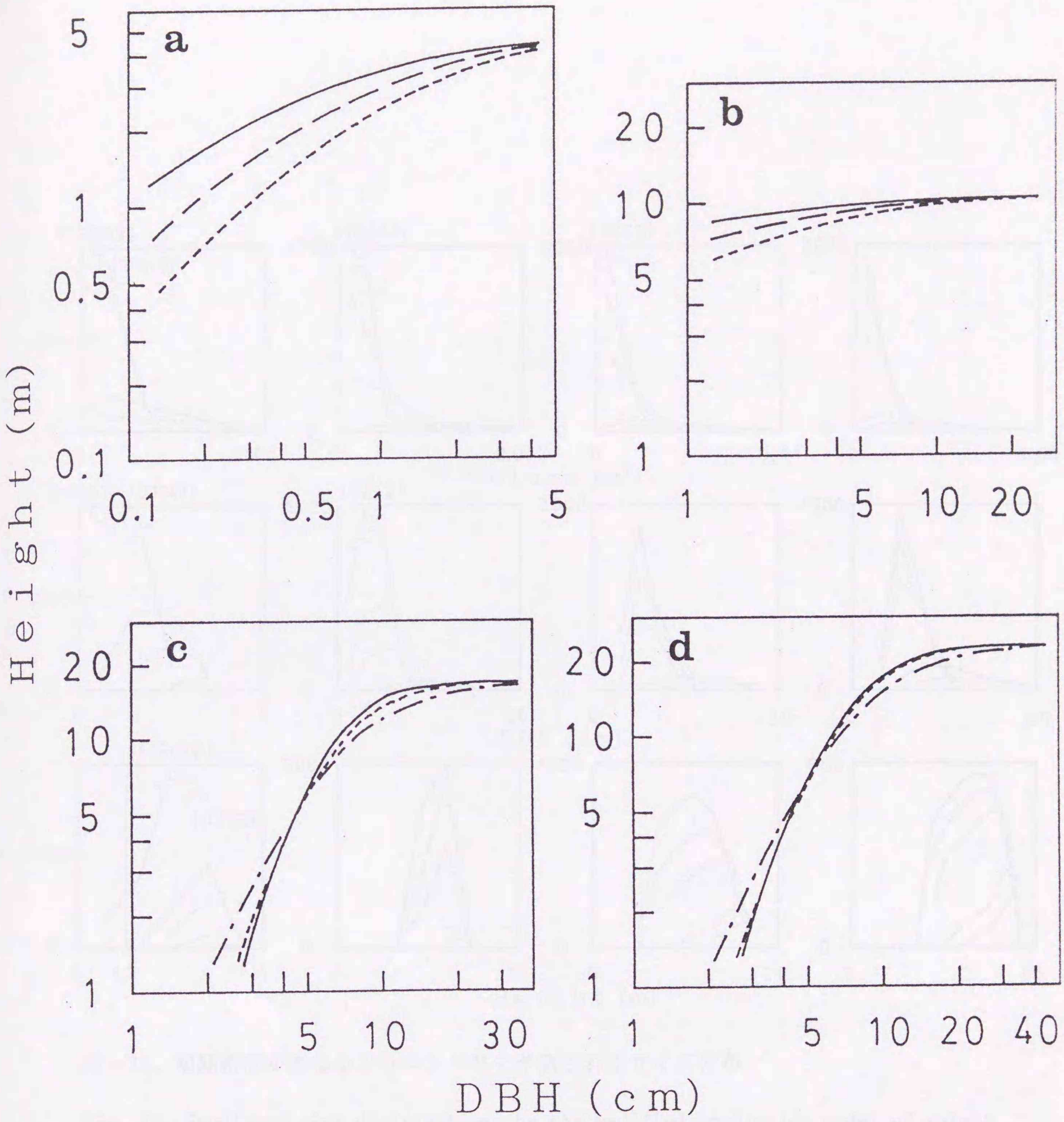
●: N_0=50000/ha, ○: N_0=10000/ha, ■: N_0=5000/ha, □: N_0=1000/ha, ▲: N_0=500/ha.

うな樹高－胸高直径関係となる。またこれらの樹高－胸高直径関係によって与えられる上層高は、実際の上層高の±0.1mの範囲にある。このように樹高－胸高直径間のアロメトリーは、成長段階と込み合い方あるいは初期密度によって変化すると考えられる。

上層高4，10，16，22mの樹高－胸高直径曲線を図－70に示した。上層高4，10mでは曲線は立ち上がりが緩く、10mのときは背揃い的な現象がみられるような曲線となっている。16mと22mでは立ち上がりがきつくなり、個体間のサイズ差が明瞭な関係となっている。

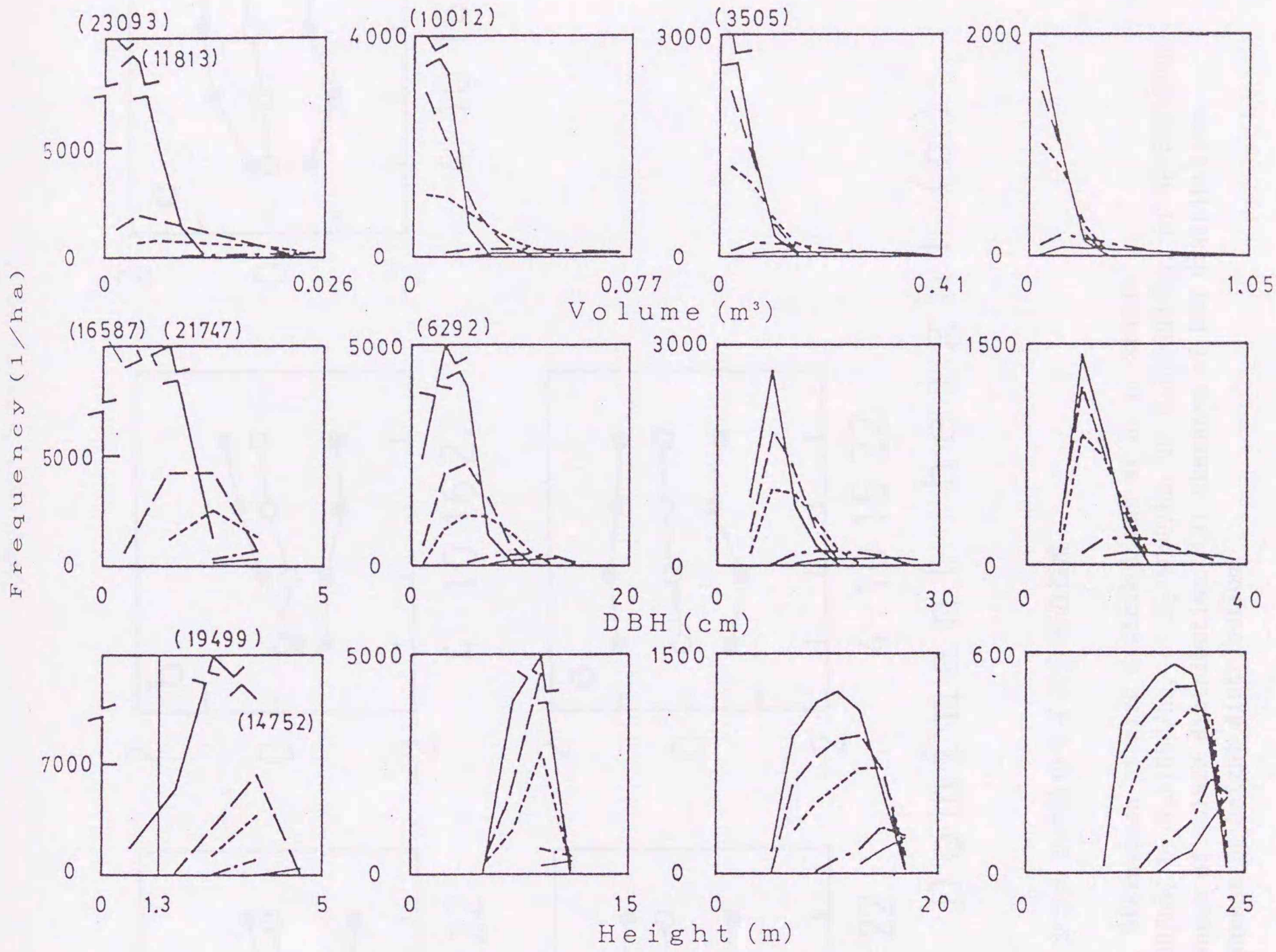
この樹高－胸高直径関係にしたがって予測される樹高分布と胸高直径分布を図－71に示した。N_0＝500，1,000，5,000，10,000，50,000／haの林分の材積分布を、最小材積≠0と修正したモデルで予測し、その材積分布から樹高分布と胸高直径分布を推定したものである。0から各サイズの最大値階付近までを5等分あるいは10等分し、頻度を示している。一見して、初期密度と上層高によってサイズ分布は異なることがわかるが、サイズによっても分布形が異なることが明かである。全体として、材積は左に歪んだ分布形であり、胸高直径は正規型～正に歪んだ形、樹高は正規型～負に歪んだ形となっているようである。また初期密度が低い林分の方が最大個体材積は大きいようであるが、最大胸高直径も初期密度の低い林分で大きい傾向がある。最大樹高は、それぞれの図では上層高が同じであるから、初期密度による差はないが、高密度林分ほど樹高の低い個体が多くなっている。

これらのサイズ分布の歪度を図－72に示した。材積分布の歪度は図－52と同じである。胸高直径分布の歪度は多くの場合正であり、0～0.5の範囲にある。この傾向は、例えば吉田・平田（1956）やFord（1975）、Tanaka（1988）らの結果と一致していて、歪度値も穏当なものといえる。また初期密度別の歪度のトレンドは、$N_0 \geqq 5,000$／haの場合は歪度は成長とともに増加する傾向がみら



図－70. シラカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリー

Fig. 70. Some examples of allometries between height and DBH in B. p. stands a: DH=4m, b: DH=10m, c: DH=16m, d: DH=22m. ——: N_0=50000/ha, — —: N_0=10000/ha ·····: N_0=5000/ha, —·—·—: N_0=1000/ha. In a, an allometry for N_0=500/ha is same as that for N_0=50000/ha, and an allometry for N_0=1000/ha is same as that for N_0=5000/ha. Similarly, in b, those for N_0=1000 and 500/ha are as for N_0=5000/ha. In c, allometries for N_0=10000/ha and N_0=500/ha are close to those for N_0=50000/ha and N_0=1000/ha, respectively. Similarly, in d, those for N_0=10000/ha and N_0=500/ha are to for N_0=50000/ha and N_0=1000/ha.

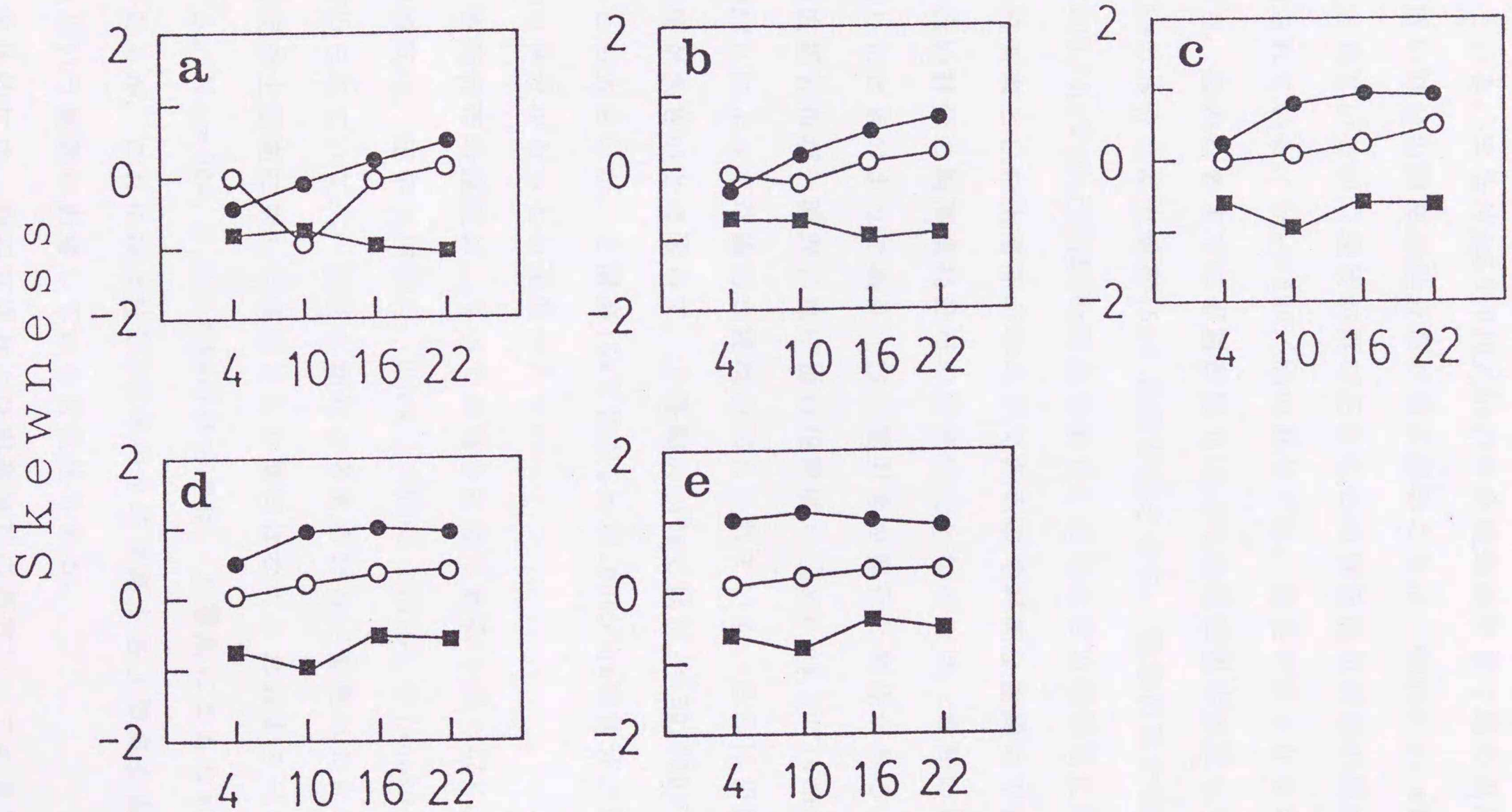


図－71. 初期密度が異なるシラカンバ林で予測されるサイズ分布

Fig. 71. Predicted size distributions by the modified prediction model of volume distribution and height-DBH allometries in B. p. stands with various initial densities

— : N_0=50000/ha, － －: N_0=10000/ha, ----- : N_0=5000/ha, ·–·–· : N_0=1000/ha, — : N_0=500/ha.

From left to right side, each row indicates DH=4m, 10m, 16m and 22m, respectively.



図－72. シラカンバ林のサイズ分布の歪度

Fig. 72. Skewnesses of size distributions of B. p. stands
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
●: skewness of volume distribution, ○: skewness of DBH distribution,
■: skewnwess of height distribution.

れた。これに対し、N_0=500，1,000／haの林分では、上層高10mのときに減少している。また$N_0 \leqq 5,000$／haの場合成長途中まで負の歪度がみられる。密度の低い林分の胸高直径分布が負に歪むことは、Gates et al.（1983）によって示されているが、歪度が再び正となるのは自己間引きの開始と関連があると指摘されている。N_0=500／haの林分では、歪度が正となるのは上層高22m時点であり、このときまでに初期密度の10.8%の死亡個体が生じている。N_0=1,000／haの林分では上層高16mで歪度が正となり、積算の死亡率は11.3%、N_0=5,000／haでは上層高10m時点であり、このときの積算死亡率は18.7%である。検討対象とした上層高が6mおきであるので詳細な論議はできないが、初期密度の低い林分の胸高直径分布の歪度が正となるのは、積算の死亡率が10%以上に達したときのようであり、自己間引きの進行と関係があるようである。また胸高直径分布が一時的に負に歪む現象は、'Zone of influence' model（Gates, 1982）によって理論的な説明が加えられている。さらに初期密度が大きいほど歪度が大きいとは限らず、上層高4，10mではN_0=50,000／haの林分の歪度がもっとも大きいが、上層高16mではN_0=10,000／haの林分、22mではN_0=5,000／haの林分がもっとも歪度が大きい。

樹高分布の歪度は、すべての場合に負である（図－72）。樹高分布が負に歪む傾向は、田中（1983）、Hara（1984a，1984b）やTanaka（1988）らによって認められていて、一般的な傾向と考えられる。歪度の大きさについては、初期密度や上層高に対して確固とした傾向はなく、おおよそ-1～-0.4の範囲を変動する。N_0=500，1,000／haの林分では、上層高にともない歪度は減少する傾向があるが、これには上位250個体の平均樹高が各上層高を満たさなければならないという要請が影響している可能性もある。

全体的には、胸高直径および樹高分布の歪度は、これまで植物個体群でえられてきた結果と同様の傾向を示しているといえ、試行錯誤的に求めたパラメー

タa_6と（Ｖ・３３，３４）式から決定される樹高－胸高直径関係は適当なものであるといえるであろう。パラメータa_6を上層高と初期密度あるいは込み合い方との関数として定式化できるのが望ましいが、図－69のような急激な変化を表現できるような適当な関数はないのではないかと思われ、現段階ではa_6を無理に定式化しないでおくこととする。

ダケカンバについても、シラカンバと同じ方法で樹高分布、胸高直径分布を推定した。最初に材積分布の解析対象となった71林分のうち、サイズグループの分化などがみられた20林分を除いた51林分（表－14）の樹高－胸高直径関係を（Ｖ・１）式によって近似した。そのうちで、（Ｖ・１）式による回帰の決定係数が$r^2 \geqq 0.7$であり、かつc_6値と（1／ＤＨ）値があまり差のない41林分を、標準的なa_6，b_6，c_6値を推定するための検討対象とした。

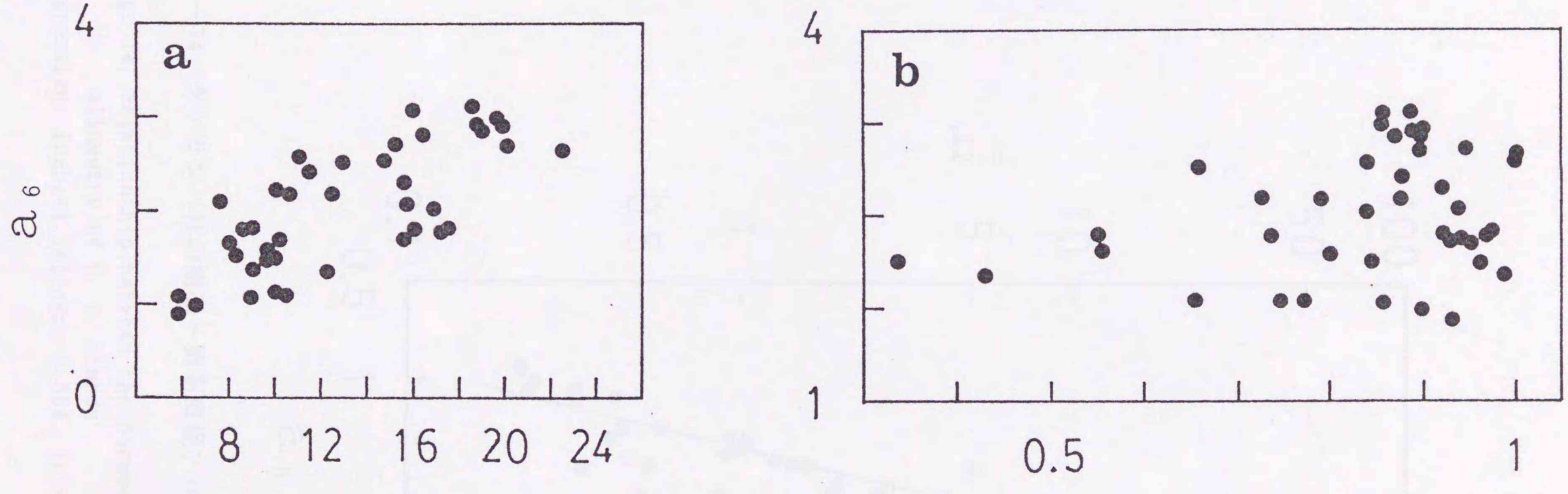
図－73～75に、これらのパラメータのトレンドを示した。a_6－ＣＩ間には相関はみられなかったが（$r=0.271$，$n=41$，$p>0.05$）、a_6－ＤＨ間には有意な正の相関が認められた（$r=0.741$，$p<0.01$；図－73）。シラカンバについての検討結果からわかるように、a_6はＤＨとＣＩ（あるいはN_0）の両方に影響されるが、ダケカンバの場合、材積分布の形を決めるパラメータA_2の場合（図－57）と同じように、a_6に対しても上層高の影響がより大きいようである。b_6－a_6間にはべき乗関数関係（$r=0.874$，$p<0.01$；図－74）が、$1/c_6$－ＤＨ間には比例関係（$r=0.963$，$p<0.01$；図－75）が認められ、ここでは各パラメータの推定式は次のように求められる。

$$a_6 = 0.107\,(\mathrm{DH}) + 0.637 \qquad (\mathrm{V}\cdot 35)$$

$$b_6 = 0.140 a_6^{4.181} \qquad (\mathrm{V}\cdot 36)$$

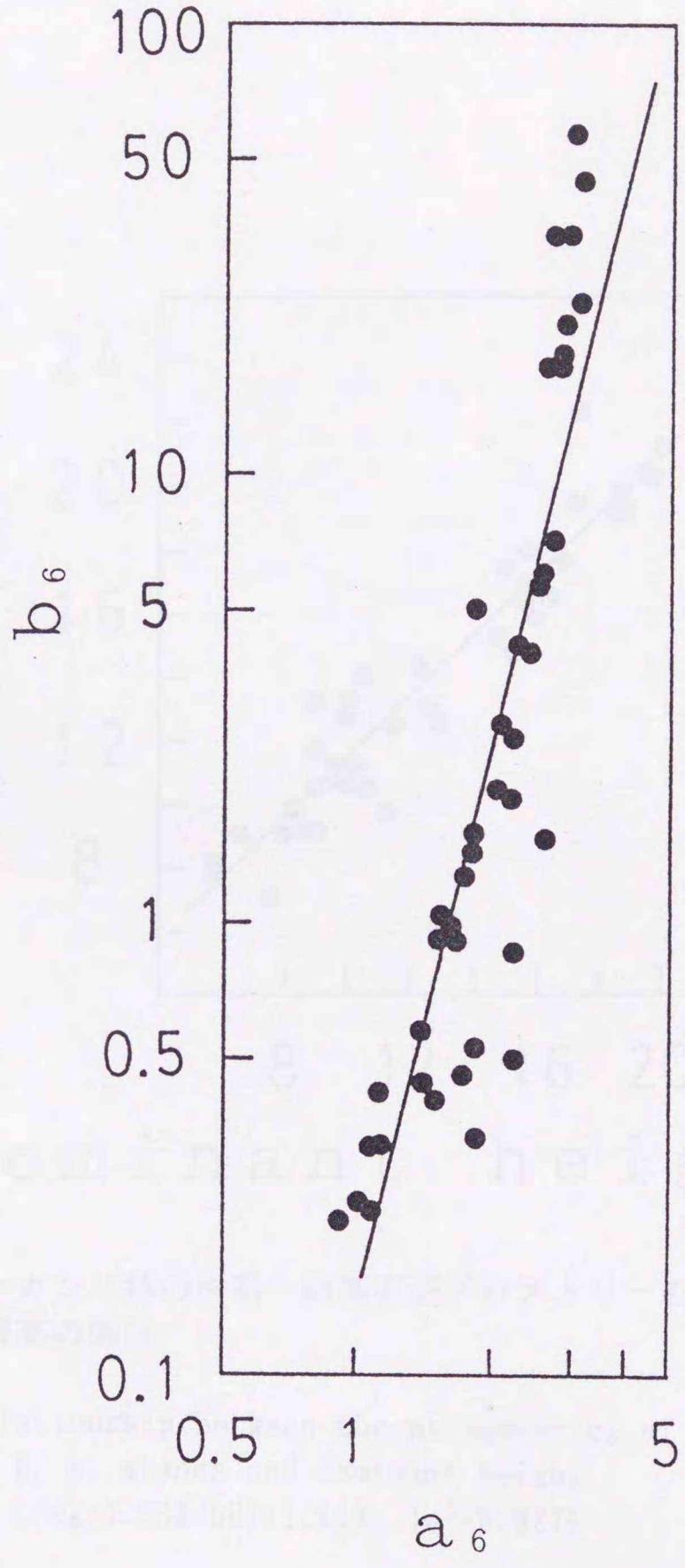
$$c_6 = 1/\,(0.952\,(\mathrm{DH}) + 1.959) \qquad (\mathrm{V}\cdot 37)$$

シラカンバの場合と同様に、これらの推定式から求められるパラメータを用いて、初期密度500～50,000／haの林分の上層高を算出した結果を表－22に示し



図－73. ダケカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータa_6と
上層高およびＣＩとの関係

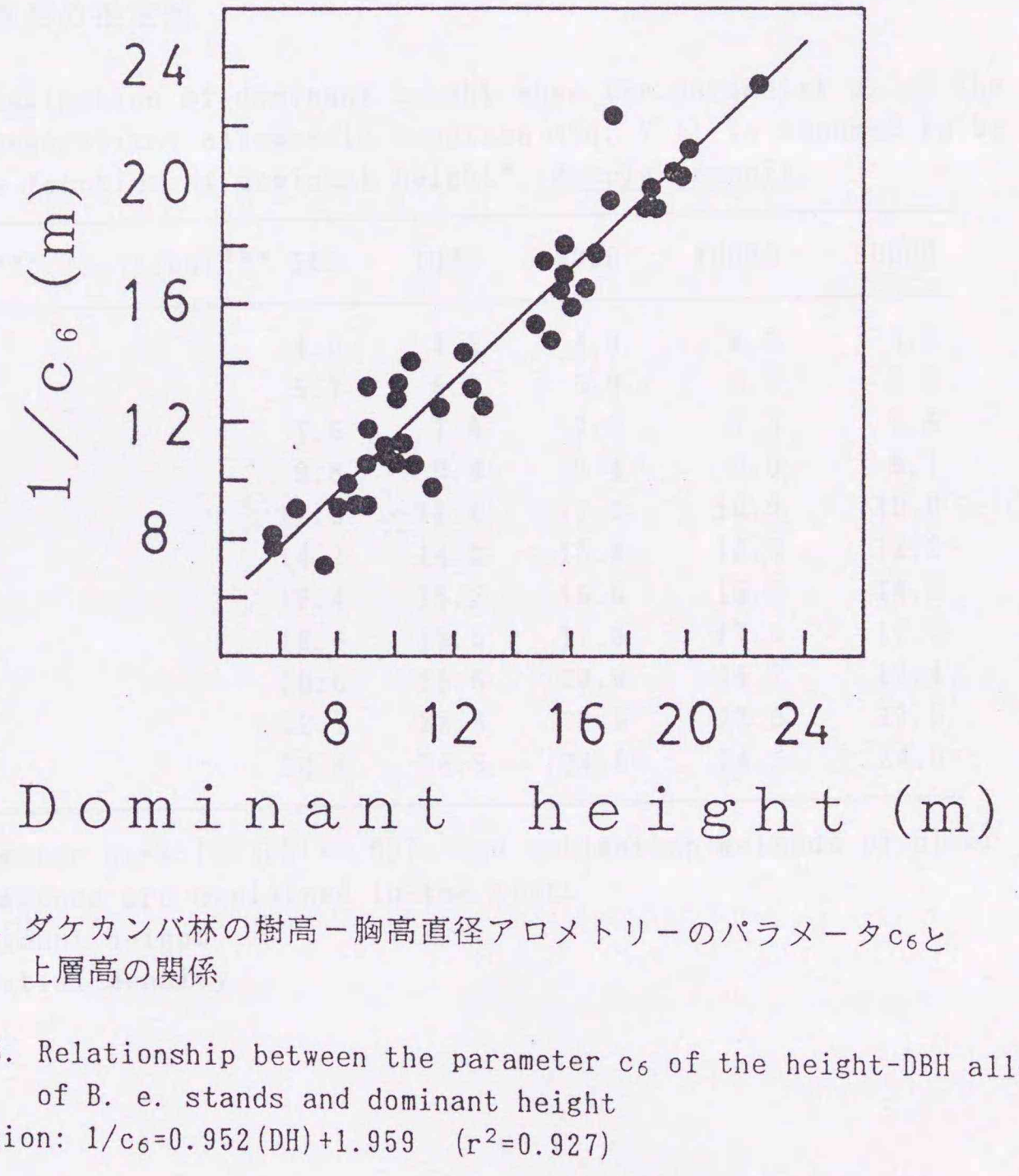
Fig. 73. Relationships between the parameter a_6 of the height-DBH allometry of B. e. stands and dominant height, and between a_6 and CI
a: a_6-dominant height relationship, b: a_6-CI relationship.



図－74．ダケカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータb_6とa_6の関係

Fig. 74. Relationship between the parameter b_6 and a_6 of the height-DBH allometry of B. e. stands

Regression: $\log b_6 = 4.181 \log a_6 - 0.854$ $(r^2 = 0.764)$



図－75. ダケカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータc_6と上層高の関係

Fig. 75. Relationship between the parameter c_6 of the height-DBH allometry of B. e. stands and dominant height

Regression: $1/c_6=0.952(DH)+1.959$ $(r^2=0.927)$

表－22．拡張相対成長式のパラメータa_6が上層高の関数であるときのダケカンバ林の上層高の推定値

Table 22. Estimation of dominant height when the parameter a_6 of the generalized allometric equation (Eq. V·1) is assumed to be a function of dominant height* (Betula ermanii)

DH(m)**＼N_0(1/ha)***	500	1000	5000	10000	50000
4	4.0	4.2	4.3	4.3	4.1
6	5.7	5.9	5.9	5.7	5.3
8	7.6	7.8	7.6	7.3	6.6
10	9.8	9.8	9.4	9.0	8.1
12	12.0	12.0	11.3	10.9	10.0
14	14.2	14.2	13.4	12.9	12.2
16	16.4	16.3	15.6	15.1	14.5
18	18.6	18.5	17.8	17.4	17.0
20	20.6	20.6	20.0	19.7	19.4
22	22.7	22.6	22.5	22.5	22.5
24	24.6	24.6	24.6	24.6	24.6

* Parameter a_6=0.107(DH)+0.637, and estimation methods of other parameters are explained in the text.
** Dominant height
*** Initial density

た。（Ｖ・３５～３７）式には初期密度の効果は入っていないが、材積分布予測モデルにＣＩの効果が組み込まれているので、初期密度によって予測される上層高は異なっている。しかし上層高の予測値は、とくに高密度な林分で実際の上層高とのかい離が激しく、やはりパラメータa_6の推定には、込み合い方の効果を考慮する必要があると考えられる。

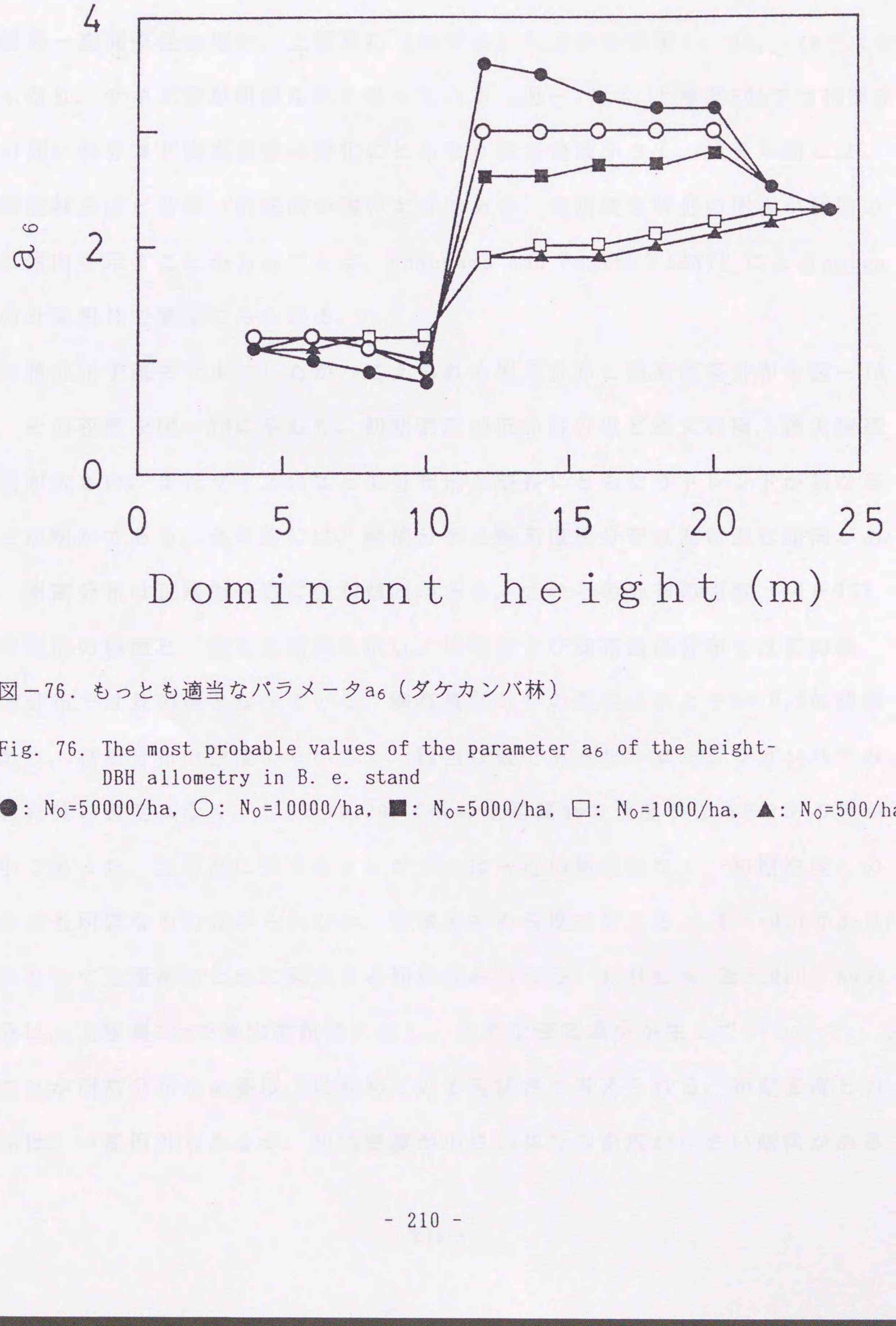
a_6－ＣＩ間には有意な関係がみられなかったので（図－73－ｂ）、ダケカンバの場合も、a_6を適当に変化させながら、（Ｖ・３６，３７）式によってb_6，c_6を求め、実際の上層高にもっとも近い上層高を与える樹高－胸高直径関係について検討した。a_6は0.1単位ずつ変化させ、また適当なa_6値はダケカンバの場合も各上層高に２つずつみられたが、シラカンバと同様の条件にしたがい樹高－胸高直径関係が変化する上層高を決定し、最適と考えられるa_6値を求めた（表－23，図－76）。a_6が急激に変化する上層高は、シラカンバと同じ12mであった。また上層高の推定値は、実際の上層高の±0.1mの範囲にあり、シラカンバと同様に、a_6は成長段階と込み合い方によって変化するモデルが適当といえる。上層高10m以下ではa_6は0.8～1.2であり、初期密度による違いは小さく、変動も小さかった。12m以上では初期密度の高い林分ほどa_6が大きい傾向があり、初期密度別には、$N_0 \leqq 1{,}000$／haの林分では$1.9 \leqq a_6 \leqq 2.3$であり、やや増加傾向があった。$N_0 \geqq 5{,}000$／haの林分では安定的であるかあるいは減少する傾向がみられ、高密度な林分ほど減少傾向が明瞭であった。上層高24mでは、初期密度に関係なく同じ樹高－胸高直径関係となる。a_6値の大きさは、シラカンバとほぼ同じ程度であり、また上層高に対するトレンドも、$N_0 \leqq 1{,}000$／haの場合にみられた上層高12m以上での増加傾向を除いて、違いはなかった。この低密度林での増加傾向は、平均材積－密度トラジェクトリー（Ｖ・３３）によって生じる死亡速度の速さに影響されている可能性が考えられる。ダケカンバ林の上層高22mまでの積算死亡数は、$N_0 \leqq 1{,}000$／haの場合シラカンバ林の1.5～1.9倍

表－23．適当な上層高を与える最適なパラメータa_6値（ダケカンバ）

Table 23. Optimum value of the parameter a_6 of the generalized allometric equation giving appropriate estimates of dominant height (Betula ermanii)

DH(m)*	500**		1000**		5000**		10000**		50000**	
	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***	a_6	DH***
4	1.1	4.0	1.1	4.1	1.2	3.9	1.2	3.9	1.1	4.0
6	1.1	6.1	1.2	6.0	1.2	6.0	1.2	5.9	1.0	6.1
8	1.2	8.0	1.2	8.1	1.1	8.1	1.1	7.9	0.9	8.1
10	1.2	9.9	1.2	10.0	1.0	10.0	0.9	10.1	0.8	10.2
12	1.9	12.0	1.9	12.0	2.6	12.0	3.0	12.0	3.6	12.0
14	1.9	14.0	2.0	14.0	2.6	14.0	3.0	14.1	3.5	14.1
16	1.9	16.0	2.0	16.0	2.7	16.1	3.0	15.9	3.3	16.0
18	2.0	18.0	2.1	18.0	2.7	18.0	3.0	18.0	3.2	18.0
20	2.1	20.0	2.2	20.0	2.8	20.0	3.0	20.0	3.2	20.0
22	2.2	22.0	2.3	21.9	2.5	22.0	2.5	22.0	2.5	22.0
24	2.3	24.0	2.3	24.0	2.3	24.0	2.3	24.0	2.3	24.0

* Dominant height
** Initial density
*** Estimated dominant height (dimension: m)



図－76．もっとも適当なパラメータa_6（ダケカンバ林）

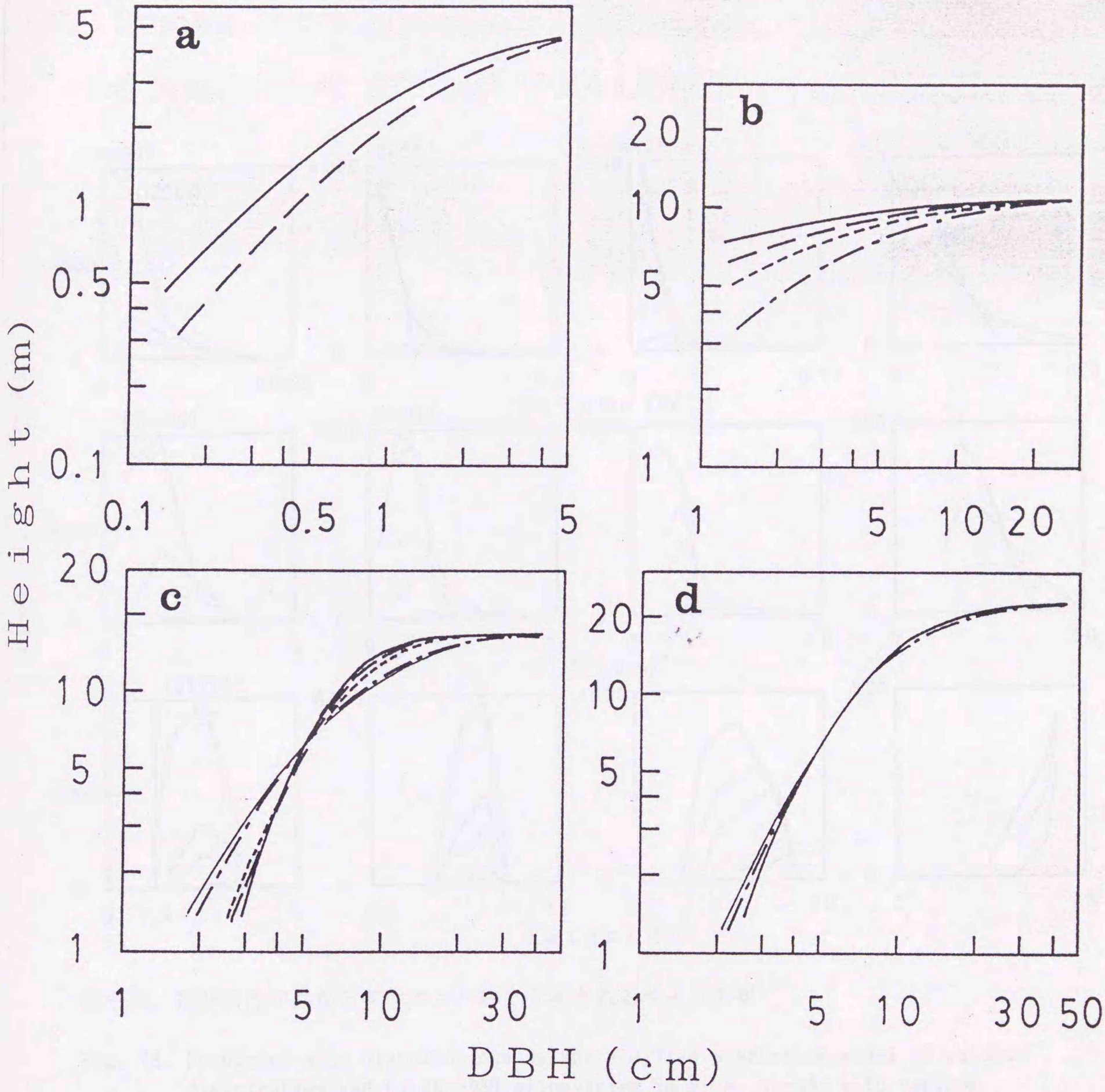
Fig. 76. The most probable values of the parameter a_6 of the height-DBH allometry in B. e. stand

●: N_0=50000/ha, ○: N_0=10000/ha, ■: N_0=5000/ha, □: N_0=1000/ha, ▲: N_0=500/ha.

であり、個体数減少が激しい。これは最多密度線の傾きの大きさの違いによるものであるが、より少数の個体で上層高の条件を満たさなければならないという制約が影響を与える可能性は考えられるであろう。ただ材積分布との関連もあるため、簡単に言い切ることはできない。

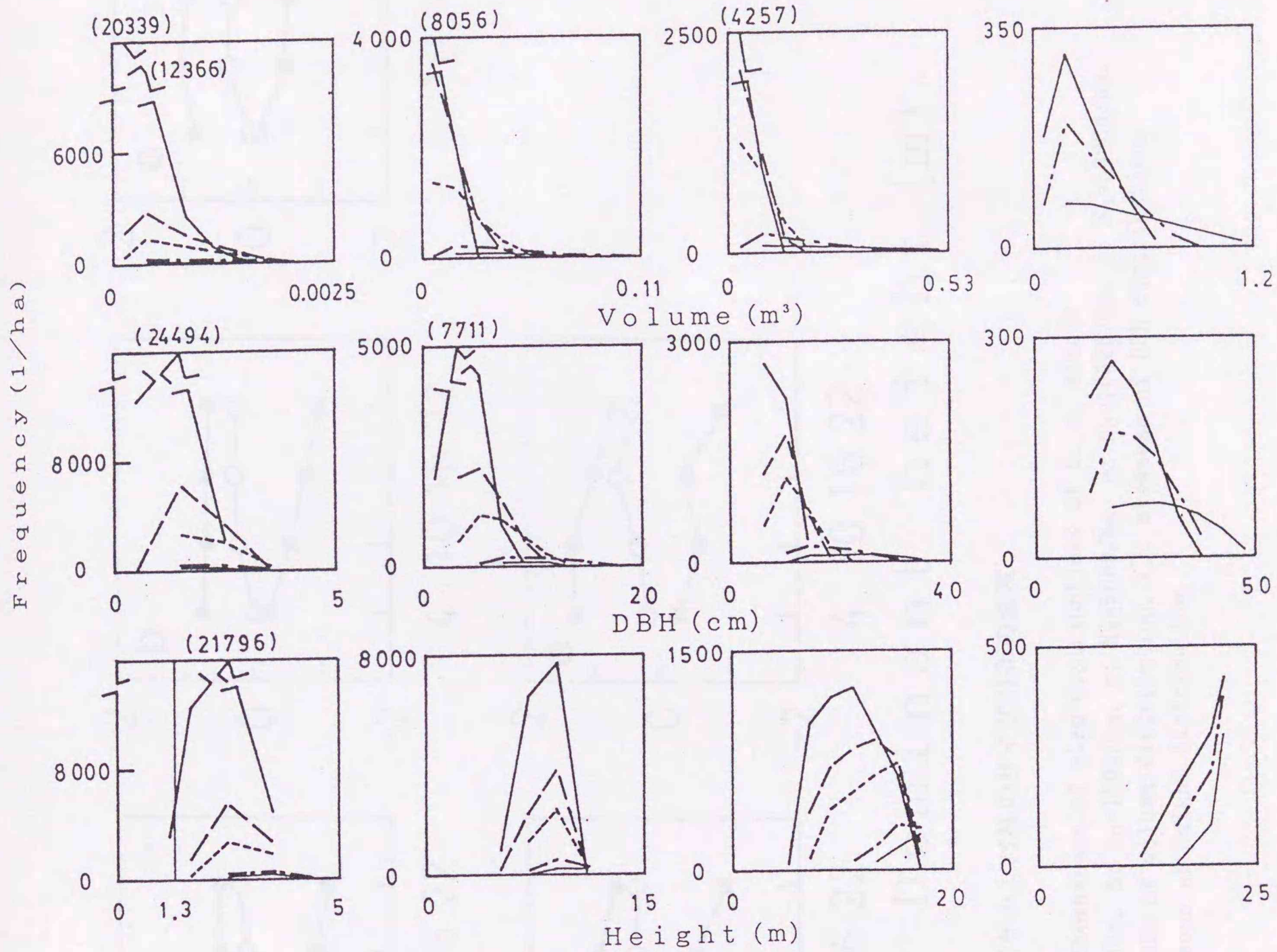
樹高－胸高直径曲線は、上層高4，10mでは立ち上がりが緩く、16，22mではきつくなり、サイズ差が明瞭な形となっている（図－77）。上層高10mでは初期密度の高い林分ほど胸高直径の変化にともなう樹高差は小さく、成長早期には、高密度林分ほど背揃い的傾向が強いようである。高密度な林分の樹高が背揃い的な傾向を示すことがあることは、Kohayama and Fujita（1981）によるAbies属の針葉樹林で顕著にみられる。

材積分布予測モデルにしたがってえられる樹高分布と胸高直径分布を図－78に、その歪度を図－79に示した。初期密度の低い林分ほど最大材積、最大胸高直径が大きい。またサイズによって分布形と成長にともなうトレンドが異なることが明かである。全体的には、材積分布と胸高直径分布は左に歪む傾向があり、樹高分布は正規型～右に歪む傾向がある。これらの分布の歪度（図－79）は分布形の特徴と一致した傾向を示し、材積および胸高直径分布では正の値、樹高分布では負の値となっている。胸高直径分布の歪度はおよそ0～0.6の範囲にあり、材積分布の歪度より小さく、穏当な値であった。またシラカンバでみられた負の歪度はなく、$N_0 \leqq 10,000$／haの上層高4mの歪度がほぼ0であるのが最小であった。上層高に対するトレンドには一定の傾向はなく、初期密度との関係にも明確なものはみられない。樹高分布の歪度はおよそ-1.0～-0.1であり、全体として上層高とともに減少する傾向がみられる。ただし$N_0 \geqq 5,000$／haの林分は、上層高22mで最大蓄積線に達し、急激な密度減少が生じているので、このことが樹高分布を必要以上に歪めている可能性も考えられる。初期密度との関係は、一部例外もあるが、初期密度が小さい林分の歪度が小さい傾向がある



図－77．ダケカンバ林の樹高－胸高直径アロメトリー

Fig. 77. Some examples of allometries between height and DBH in B. e. stands a: DH=4m, b: DH=10m, c: DH=16m, d: DH=22m. ——: N_0=50000/ha, － －: N_0=10000/ha, ·····: N_0=5000/ha, ·－·－·: N_0=1000/ha. In a, allometries for N_0=500 and 1000/ha are same as that for N_0=50000/ha, and an allometry for N_0=5000/ha is same as that for N_0=10000/ha. Similarly, in b, it for N_0=500/ha is as for N_0=1000/ha. In d, allometries for N_0=10000 and N_0=5000/ha are close to that for N_0=50000/ha.

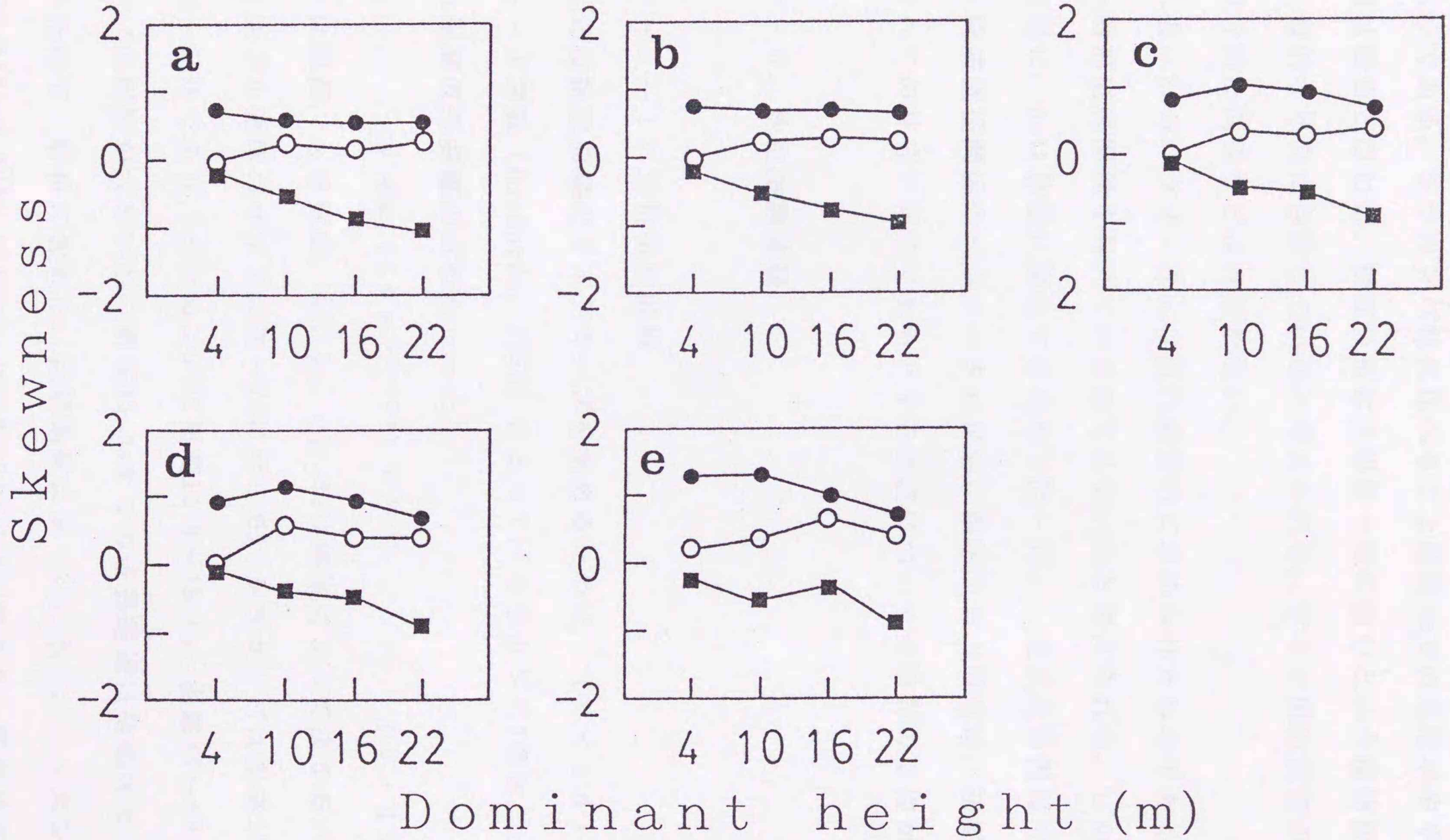


図－78．初期密度が異なるダケカンバ林で予測されるサイズ分布

Fig. 78. Predicted size distributions by the modified prediction model of volume distribution and height-DBH allometries in B. e. stands with various initial densities

— : N_0=50000/ha, － －: N_0=10000/ha, ----- : N_0=5000/ha, ·–·–· : N_0=1000/ha, — : N_0=500/ha.

From left to right side, each row indicates DH=4m, 10m, 16m and 22m, respectively. Size distributions of stands with N_0=5000, 10000/ha at 22m-DH are same as those of a stand with N_0=50000/ha.



図－79．ダケカンバ林のサイズ分布の歪度

Fig. 79. Skewnesses of size distributions of B. e. stands
a: N_0=500/ha, b: N_0=1000/ha, c: N_0=5000/ha, d: N_0=10000/ha, e: N_0=50000/ha.
●: skewness of volume distribution, ○: skewness of DBH distribution,
■: skewnwess of height distribution.

ようである。シラカンバ林に比べると上層高4mでの歪度がやや大きいが、歪度値は穏当と思われ、樹高分布は正規型～負に歪むという植物個体群でみられる一般的な傾向に合致していると考えられる。サイズ間の歪度のトレンドには、並行的な関係などはみられない。

表－23のパラメータa_6は試行錯誤的に求められたものであるが、適当な樹高－胸高直径関係を与えているのではないかと考えられる。しかしシラカンバと同様に、a_6は急激に変化するため（図－76）、定式化は困難である。また樹高－胸高直径関係のパラメータa_6が急に増加する上層高は、初期密度に関係なく、すべての林分で同じであるとする仮定については検討の余地があるであろう。

Ｖ－５．地位指数曲線

Ｖ－５－１）地位指数曲線

地位指数曲線のガイドカーブを求めるために、（Ｖ・１４）式の形でのリチャーズ関数（Richards, 1959）によって、シラカンバ7個体、ダケカンバ5個体の樹高成長曲線の近似を行った。

$$y = a_9 (1 + e^{b_9 - c_9 x})^{1/1-d_9} \qquad (V \cdot 14)$$

yは樹高、xは樹齢、a_9, b_9, c_9, d_9は個体によって決まるパラメータである。サンプル個体のサイズは表－24に示した。シラカンバは樹高16.7～20.4m、樹齢52～58年であり、ダケカンバは樹高16.9～18.1m、樹齢57～69年であった。No.e－5の樹齢が大きいが、樹高15.3mまでの成長経過は他個体と大きな違いはなかったので、解析に含めた。回帰結果は表－25に示す。シラカンバでの決定係数は0.987～0.998、ダケカンバは0.994～0.998であり、各個体の樹高成長曲線は（Ｖ・１４）式によって精度よく近似された。また曲線形を決定するパラメータd_9の値は、シラカンバでは1.005～1.009、ダケカンバでは、No.e－2を除いて

1.009～1.022であり、ゴンペルツ曲線に近い成長曲線となっている（Richards, 1959；大隅・石川, 1983）。これらの個体のうち、No.p－1, 4は樹高の上限値（a_9値）が他に比べ小さいので、No.e－2はパラメータのトレンドが他個体と異なるので、ガイドカーブの検討対象からは除外した。また樹齢が大きかったNo.e－5のパラメータ値には他個体と異なる傾向はなかった。

地位指数曲線のガイドカーブは、棄却された個体を除いたシラカンバ5個体、ダケカンバ4個体の平均樹高成長曲線を（Ｖ・１４）式で近似した曲線として求めた。平均樹高成長曲線は、ある高さに達するまでの平均年数を算出して作成した（図－80）。回帰によってえられたガイドカーブは、

シラカンバ：$y = 22.069\ (1 + e^{-3.751+0.063x})^{1/(1-1.007)}$

[m, years]　　($r^2 = 0.993$)　　（Ｖ・３８）

ダケカンバ：$y = 19.131\ (1 + e^{-3.082+0.056x})^{1/(1-1.013)}$

[m, years]　　($r^2 = 0.997$)　　（Ｖ・３９）

であった。両種の平均樹高成長曲線によくあてはっまていて（図－80）、ガイドカーブとして適当であろうと考えられる。

様々な地位の地位指数曲線は次のようにして求めることができる。まず各地位指数曲線の形はガイドカーブと同じであると仮定する。基準林齢ｓ年におけるガイドカーブの樹高をH_s、林齢ｘ年におけるガイドカーブの樹高をH_xとすると、ある地位指数曲線の林齢ｘ年における上層樹高（ＤＨ）は、

$$DH = H_x \times (SI / H_s) \qquad (Ｖ・４０)$$

ここでＳＩは地位指数で、基準年齢ｓ年における上層樹高を表す。この地位指数の求め方は、阿部（1990）にしたがった。基準林齢を40年とし、（Ｖ・３８～４０）式によって求められる地位指数曲線と林齢10～100年の上層樹高を、図－81と表－26に示した。Beck（1971）やPayandeh（1974）も、リチャーズ関数によって地位指数曲線を検討したが、Beckは（Ｖ・１４）式のパラメータa_9と

表－24. 樹高成長を検討した個体のサイズと齢

Table 24. Dimensions and ages of trees analyzed their height growth patterns

Species	No.	D(cm)	H(m)	Age(years)
B. p.*	P-1	29.5	20.3	56
	P-2	14.8	16.8	57
	P-3	18.4	19.1	56
	P-4	12.5	18.1	54
	P-5	11.1	16.7	52
	P-6	16.4	19.1	58
	P-7	24.3	20.4	56
B. e.**	E-1	15.8	18.1	58
	E-2	12.9	16.9	57
	E-3	12.9	17.4	58
	E-4	18.8	17.2	57
	E-5	24.5	17.4	69

* Betula platyphylla var. japonica
** Betula ermanii

表－25．樹高成長曲線の回帰結果

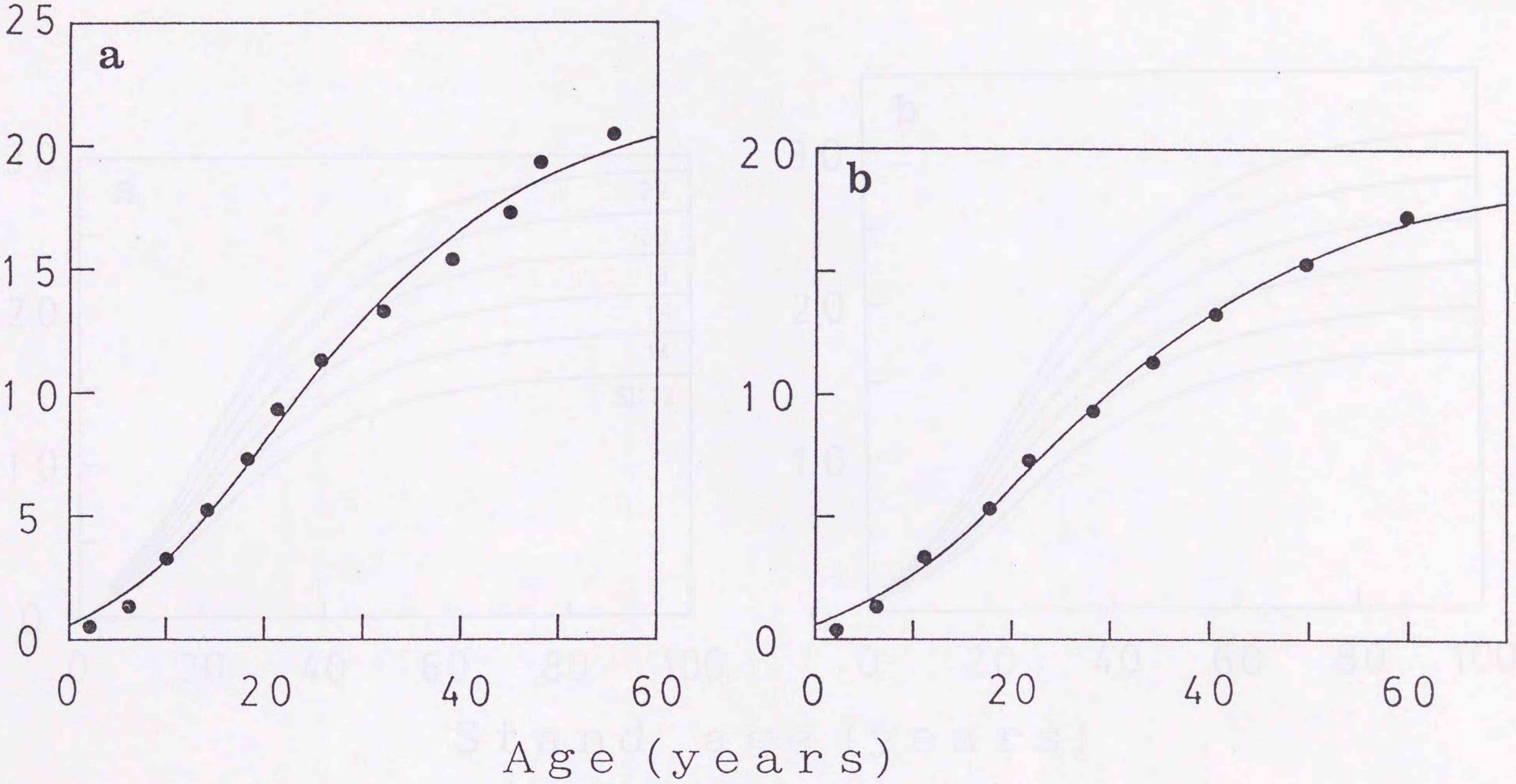
Table 25. Results of regressions of height growth curves

Species	No.	Parameters of Richards' function				r^2
		a_9	b_9	c_9	d_9	
B. p.*	P-1	19.852	-3.860	0.0809	1.0065	0.987
	P-2***	16.350	-4.020	0.0898	1.0053	0.987
	P-3	19.246	-3.589	0.0749	1.0085	0.991
	P-4***	18.851	-3.525	0.0730	1.0085	0.993
	P-5	19.364	-3.402	0.0687	1.0059	0.998
	P-6	20.271	-3.714	0.0650	1.0064	0.996
	P-7	20.873	-3.797	0.0758	1.0070	0.991
B. e.**	E-1	20.191	-2.516	0.0587	1.0217	0.995
	E-2***	17.550	0.820	0.0928	1.3079	0.998
	E-3	19.392	-2.972	0.0569	1.0147	0.997
	E-4	18.160	-3.364	0.0646	1.0096	0.994
	E-5	19.690	-3.082	0.0570	1.0131	0.997

* Betula platyphylla var. japonica

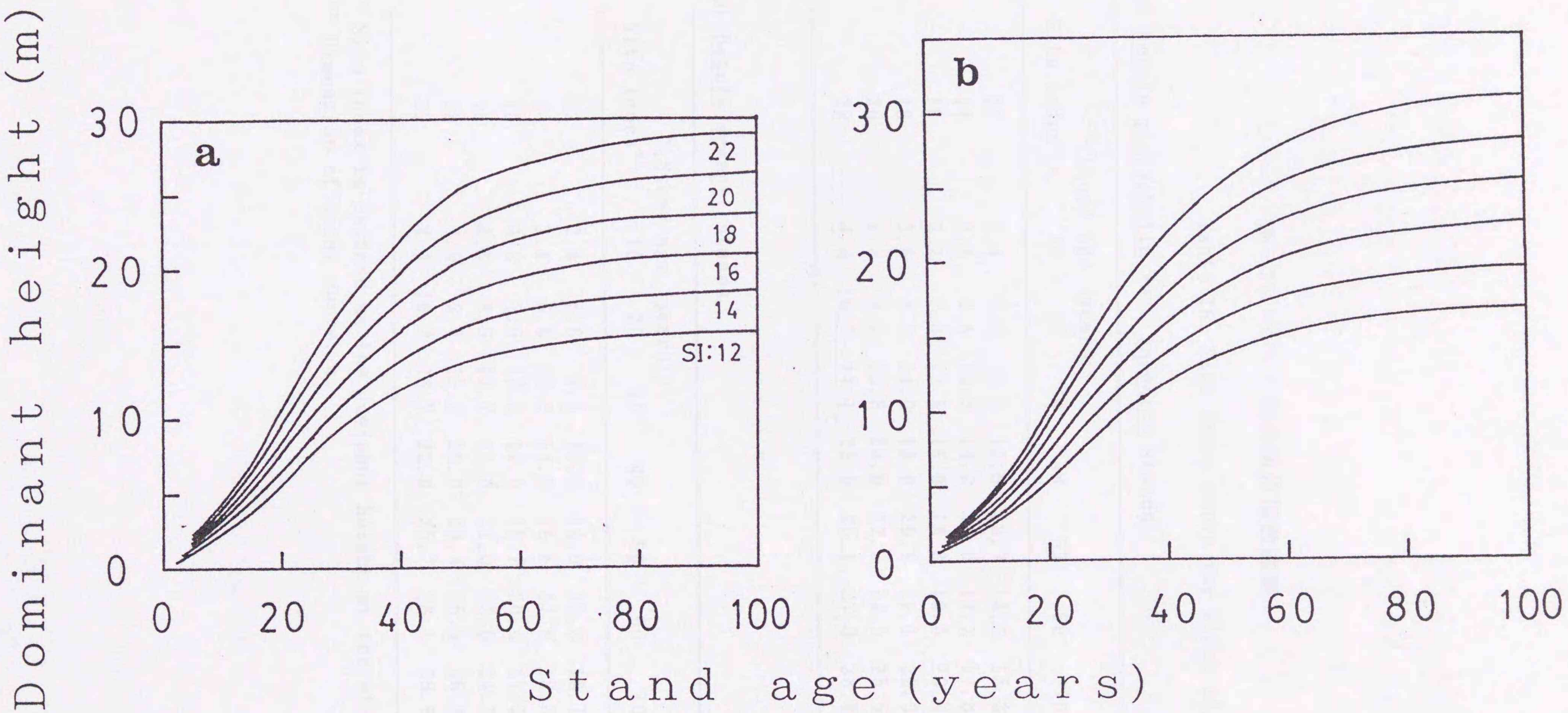
** Betula ermanii

*** Trees excluded from analyses of site index curves



図－80. 地位指数のガイドカーブ

Fig. 80. Guide curves of site indices
a: B. p. stand, b: B. e. stand.
Guide curve: For B. p., $Height=22.069(1+e^{-3.751+0.063Age})^{1/(1-1.007)}$ $(r^2=0.993)$,
for B. e., $Height=19.131(1+e^{-3.082+0.056Age})^{1/(1-1.013)}$ $(r^2=0.997)$.



図－81. 地位指数曲線

Fig. 81. Site index curves for various site qualities
a: B. p. stand, b: B. e. stand.

表－26. カンバ林の地位指数曲線

Table 26. Site index curve for birch stands

a) Betula platyphylla var. japonica stands

Site index* ＼ Stand age (years)	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
12	2.4	5.8	9.3	12.0	13.7	14.7	15.3	15.6	15.8	15.9
14	2.8	6.8	10.9	14.0	16.0	17.2	17.8	18.2	18.4	18.5
16	3.2	7.8	12.5	16.0	18.3	19.6	20.4	20.8	21.0	21.1
18	3.6	8.8	14.0	18.0	20.6	22.1	22.9	23.4	23.6	23.8
20	4.0	9.7	15.6	20.0	22.9	24.5	25.5	26.0	26.3	26.4
22	4.4	10.7	17.1	22.0	25.1	27.0	28.0	28.6	28.9	29.1

b) Betula ermanii stands

Site index* ＼ Stand age (years)	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
12	2.4	5.6	9.1	12.0	14.0	15.3	16.1	16.6	16.8	17.0
14	2.8	6.6	10.6	14.0	16.4	17.9	18.8	19.3	19.6	19.8
16	3.2	7.5	12.2	16.0	18.7	20.4	21.5	22.1	22.4	22.6
18	3.6	8.5	13.7	18.0	21.0	23.0	24.1	24.8	25.2	25.5
20	4.0	9.4	15.2	20.0	23.4	25.5	26.8	27.6	28.0	28.3
22	4.4	10.3	16.7	22.0	25.7	28.1	29.5	30.4	30.9	31.1

* Site index is defined as the dominant height at the stand age of 40-year-old.
** Dimension of index curve: m.

c_gをＳＩの関数とし、Payandehはa_gと$1/(1-d_g)$をＳＩの関数として求めている。（Ｖ・４０）式によりパラメータa_gはＳＩと関連づけられているが、BeckやPayandehのモデルのように、その他のパラメータもＳＩにより影響され、ＳＩによって地位指数曲線形が変化すると考えた方が適当なのかもしれない。しかし本研究の場合データ数が少ないため、ＳＩによる曲線形の変化を検討することはできず、便宜的に各地位指数の地位指数曲線形がガイドカーブと同じとする仮定を採用している。

これらの地位指数曲線によって、これまで上層高で表現されてきた成長段階を、ある地位指数についての林齢として表現することができる。概数的には図－81より読みとれるが、正確に求めるには、ある地位指数の林分のあるＤＨを与える林齢ｘ年を（Ｖ・４０）式とガイドカーブ（Ｖ・３８，３９）から算出することで、上層高を林齢へ変換できる。ある林分の地位指数をＳＩとすると、あるＤＨを与えるガイドカーブの樹高値H_xは、

$$H_x = DH \cdot H_s / SI$$

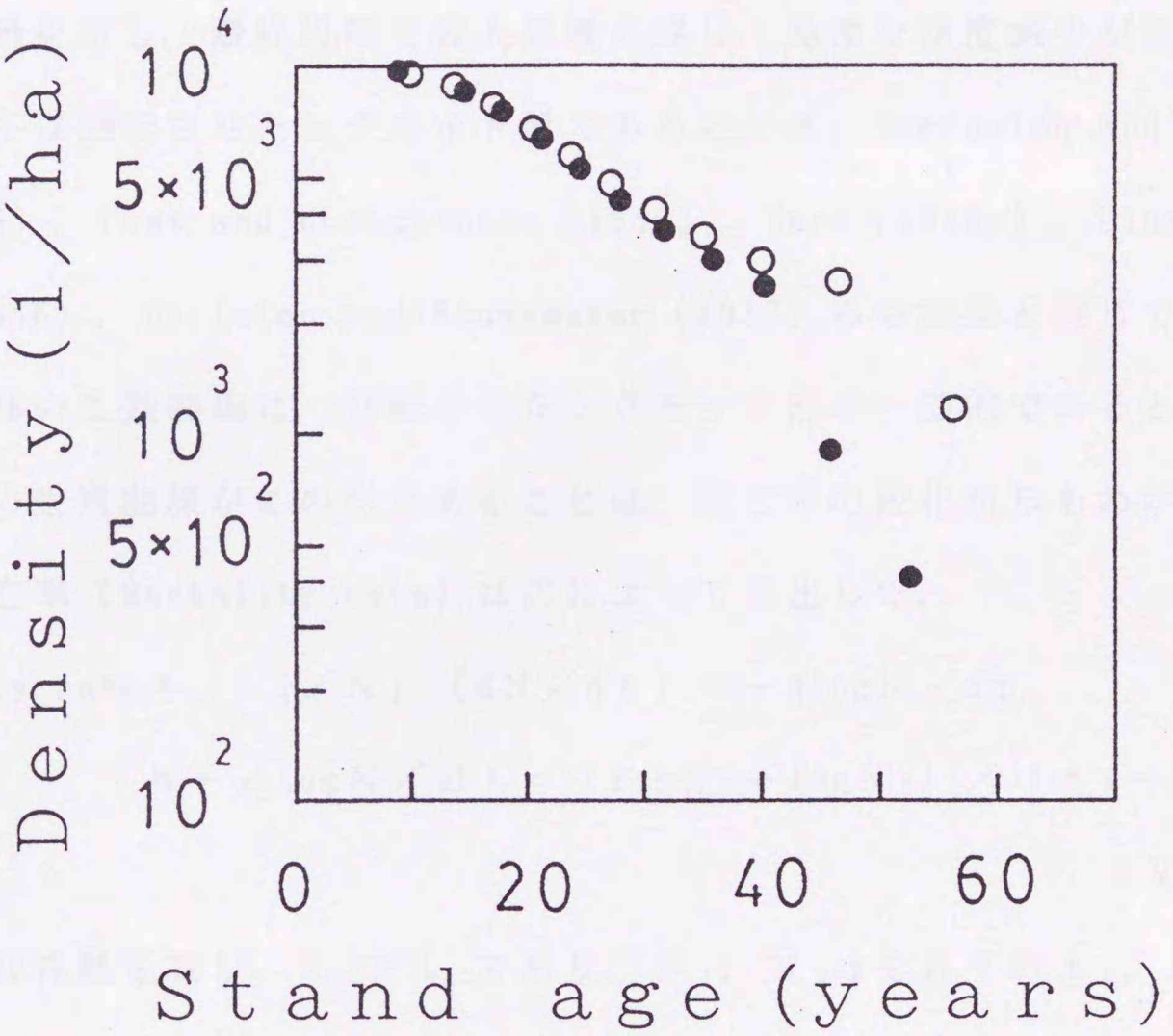
となるから、（Ｖ・１４）式より、林齢ｘ年は

$$x = (b_g / c_g) - (1 / c_g) \log \{ (H_x / a_g)^{1-d_g} - 1 \} \qquad (V \cdot 41)$$

と算出できる。これによって林齢ベースでの収穫表作成などが可能となる。

Ｖ－５－２）ポピュレーションダイナミクス

ここでは密度管理の基礎的なデータである林齢ベースでの、シラカンバ林とダケカンバ林のポピュレーションダイナミクスについて検討を行う。（Ｖ・４１）式によって、ある上層高のときの林齢がわかるから、初期密度N_0の林分の平均材積－密度トラジェクトリーと各上層高階の平均材積－密度曲線との交点の密度を求め、密度の減少経過を再現できる。この手順で求めた密度減少曲線を図－82に示した。両種ともN_0＝10,000／ha、ＳＩ＝20とし、上層高4～24



図－82. 予測されるカンバ林のポピュレーションダイナミクス

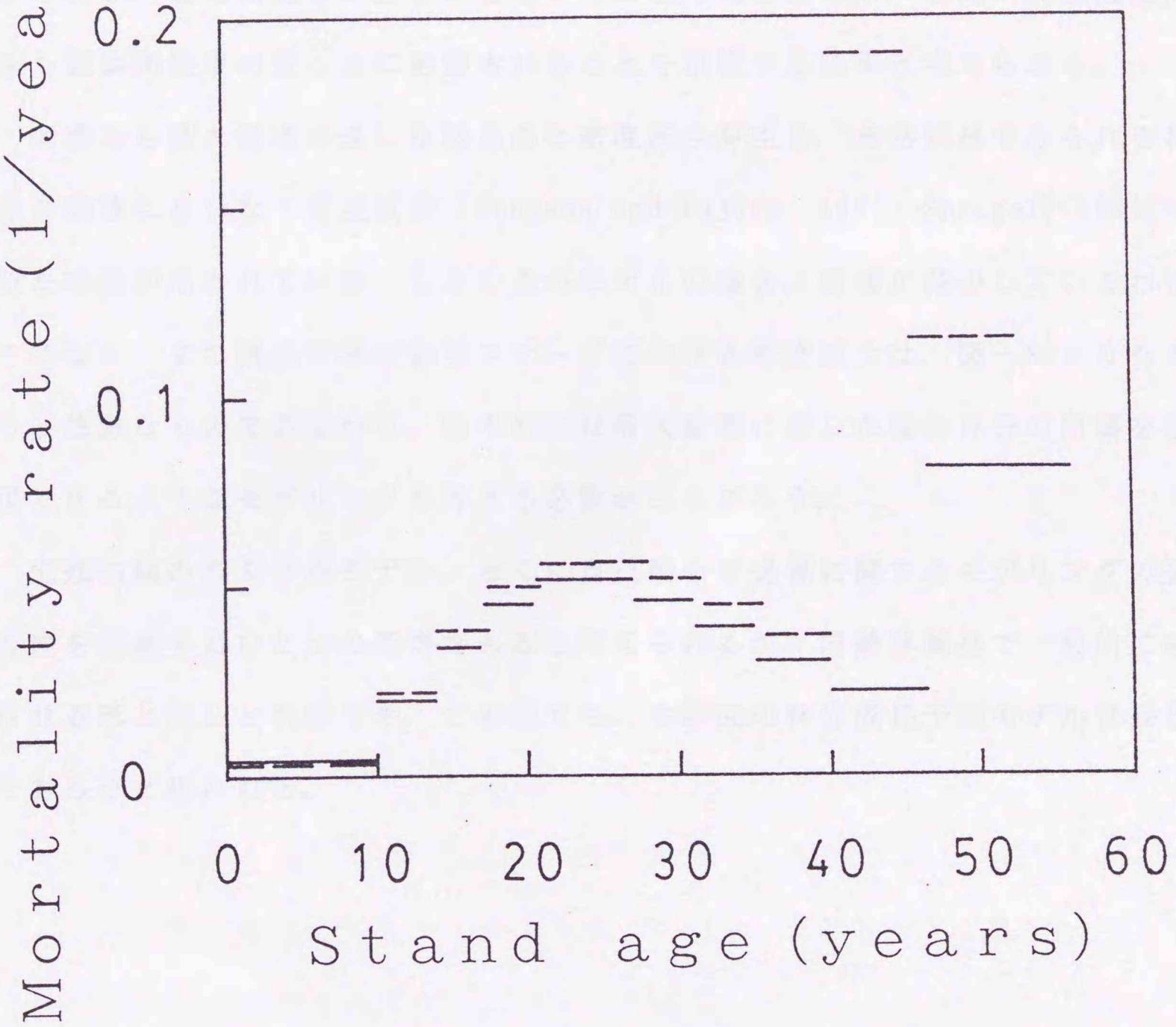
Fig. 82. Predicted population dynamics in natural birch stands
○: B. p. stand, ●: B. e. stand. For both species, initial density and site index are assumed 10000/ha and 20, respectively.

mのときの密度と林齢の関係をプロットしてある。シラカンバでは上層高24mで、ダケカンバでは22mで最大蓄積線に達するので、それぞれで最後の1～2点のトレンドが変化し、急激な密度減少が生じている。各上層高に達する林齢は、4mと22～24mではダケカンバが早く、6～20mではシラカンバが早い。個体の生残曲線は、両種とも成長初期には死亡率が低いが、その後増加し、再びやや減少するという経過を示し、最終段階で最大蓄積に達し、急激な密度減少が生じる。曲線形としては回転させたシグモイド形であるといえ、Yarranton and Yarranton (1975), Peet and Christensen (1980), Hara (1984c), Lloyd and Harms (1986), Carleton and Wannamaker (1987) らの結果と同じであった。同齢単純林の生残曲線は、回転させたシグモイド形が一般的であるといえよう。カンバ林の生残曲線がこの形であることは、死亡率の変化からもわかる（図－83）。死亡率（Mortality rate）は次によって算出した。

$$\text{Mortality rate} = (-1/N)(dN/dt) = -d\log N/dt$$
$$\fallingdotseq -\Delta \log N/\Delta t = (\log N_1 - \log N_2)/(t_2 - t_1) \qquad (V \cdot 42)$$

ここでtは林齢を表し、$t_2 > t_1$であり、N_1, N_2はそれぞれt_1, t_2における密度である。両種とも林齢10年までの死亡率は低いが、10～27年までは増加し、その後40年くらいまで減少傾向がみられ、最大蓄積に達した後の段階を除くと、死亡率は、シラカンバが4.1×10^{-3}～5.2×10^{-2}／year、ダケカンバが3.3×10^{-3}～5.6×10^{-2}／yearの範囲にあった。種間で比較すると、林齢10年以降ダケカンバの死亡率が高い傾向があり、これは（Ｖ・２２，３２）式の平均材積－密度トラジェクトリーの違いから生じることであり、最多密度線の傾きの違いが影響をおよぼしていると考えられる。

またＳＩ＝20の場合、上層高10mに達するのは、シラカンバが20.4年、ダケカンバは21.0年、上層高12mにはシラカンバが23.7年、ダケカンバが24.4年で到達



図－83．予測される死亡率の変化

Fig. 83. Expected trends of mortality rates in natural birch stands
Solid and broken lines indicate mean mortality rates in B. p. and
B. e. stands. Sudden increases in mortality rates are observed when stands
attain the maximum stock specific to species.

する。図－83からわかるように、これは両種ともともっとも死亡率が高い時期と一致するが、図－69，76に示した樹高－胸高直径間のアロメトリーのパラメータa_6が急に変化する時期とも一致している。死亡率の高さは自己間引きの激しさを表し、個体間競争の激しさを示すものと考えられるが、樹高－胸高直径関係も個体間競争の激しさに影響されることを示唆する結果と考えられる。

両種とも最大蓄積に達した後急激な密度減少が生じ、縞枯れ林でみられる林分の崩壊にともなう密度減少（Kohyama and Fujita, 1981；Sprugel, 1984）に似た経過が示されている。しかしこのモデルの場合、蓄積が減少しているわけではなく、また縞枯れ林の崩壊ステージにおける密度減少は、図－82よりももっと急激なものであるから、将来的には最大蓄積に達した後の林分の崩壊を表現できるようなモデリングを考える必要があるだろう。

生残曲線の形も予測モデル、とくに自己間引き過程に関するモデリングの妥当性を判断するひとつの基準であると考えられるが、同齢単純林で一般的にみられる形と同じと判断でき、この点でも、本研究の林分成長予測モデルは妥当であろうと思われる。

Ⅵ. 間伐モデル

Ⅵ－1. はじめに

本章では、Ⅳ章で明らかにした平均材積－密度関係とⅤ章で検討した材積分布予測モデルに基づいて、間伐シミュレーションを行う。間伐経路は平均材積－密度関係と平均材積－密度トラジェクトリーを利用して決定し、ある経路をたどった林分の任意の時点における材積分布は、予測モデルから推定する。

間伐は、ある生産目標にしたがって行われる作業であり、日本では古くからスギ人工林を中心として、各地で様々な間伐方式が行われてきた（坂口，1961）。間伐方法は大きく分けると、定性間伐と定量間伐に区分される。定性間伐の選木方法としては樹型級区分による方法が代表的な方法であり、定量間伐は適正本数に基づく方法、胸高直径や樹間距離に基づく方法、樹高をファクターとする方法などがあり、両間伐方法の詳細や歴史的な経過については、坂口（1961）、只木・四手井（1962）や只木（1969）に詳しい。

本シミュレーションでは、定量的な間伐を考え、間伐経路は平均サイズ－密度関係と平均サイズ－密度トラジェクトリーおよび最多密度線に基づいてモデリングを行う。これらの関係を基礎とした間伐シミュレーションは、植物個体群において、平均サイズと密度間にC－D効果の逆数式（Shinozaki and Kira, 1956）が確立された直後にすでに考案されていて、もっとも早くは吉良（1957）により基本的なアイディアが示されている。その後安藤（1962）、只木・四手井（1962）によりもっと明確な形で間伐経路のモデリングが示され、収穫量の予測が行われている。またこの只木・四手井や只木（1963, 1964）は各成長段階における最多密度状態の密度に対する対象林分の密度を相対密度と定義し、間伐経路の決定に相対密度を用いるモデリング方法を示している。密度管理図

（安藤，1968）においては、収量比数（R_y）にしたがって間伐経路を決定する方法も示され、間伐指針だけではなく、植栽本数や生産される樹木の形状比などについても検討されている。

これらの間伐シミュレーションでは、間伐方法として下層間伐が仮定されている。これは、下層間伐の場合、間伐を行った後も林分の平均材積－密度関係はC－D曲線からあまり逸脱しないため（只木，1963b）である。シミュレーション結果としては、林冠を極端に疎開させなければ、間伐経路による主間伐合計収穫量の変化は小さいが、高密度に保った林分ほど収穫量が多い傾向がえられている（只木，1964）。しかし下層間伐の場合、とくに弱度の場合は、自己間引きによる枯損量を収穫対象としてシミュレーションを行っているのに近い状態であると考えられ、また個体の成長促進を間伐の目的と想定すると、下層間伐によってはこの目的を達成することはできない。また密度管理図に基づく間伐シミュレーション（安藤，1968，1982）では、間伐後の個体の死亡は、最多密度線上以外では生じないと仮定されている。これはひとつには、扱いが容易な平均材積－密度トラジェクトリーが明らかにされていなかったためと考えられるが、図－50，59に示したように、低密度で最多密度線からかなり離れたところに位置する林分でも個体死亡が生じるのが一般的であり、この個体死亡を無視したシミュレーションでは収穫量を過大に予測する傾向が生じるのではないかと考えられる。

以下、ここで指摘した疑問点をできるだけ解消するような間伐モデルを構築し、間伐シミュレーションを行う。

Ⅵ－2．間伐モデル

間伐モデルの仮定として、次のような条件を設定することとする。

①間伐対象とする林分がある上層高に達したとき、密度と平均材積間には図－43，56に示した関係が成り立つ。

②定量間伐を行う。間伐方法は上層間伐とし、間伐率は材積間伐率を用いる。下層間伐の場合、密度は減少するが平均材積は増大する。このため平均材積－密度関係からの逸脱は小さい。全層間伐では、密度は減少するが平均材積は変化せず、上層間伐では、密度，平均材積ともに減少する。したがって全層間伐あるいは上層間伐を行った場合、上層高も変化するが、平均材積－密度関係から逸脱すると考えられ、上層間伐の場合逸脱がより顕著であろうと考えられる。しかし間伐によって平均材積－密度曲線から逸脱した林分が、成長とともに再び曲線上に復帰することが只木ら（1979）によって示されていて、上層間伐を行っても、間伐間隔が短くなければ、林分は再び平均材積－密度曲線上に位置すると仮定してシミュレーションを行うことが可能である。実際の間伐方法は、間伐率に関係なく個体材積の大きい順の3，6，9，．．．番目の個体を伐採することとし、それぞれ決められた間伐率に達するまで機械的に間伐を行う。

③ある初期密度の林分の密度の減少経過は、（Ⅴ・２２，３２）式の平均材積－密度トラジェクトリーにしたがうこととする。間伐によって（密度，平均材積）座標は変化するが、林分は間伐後の（密度，平均材積）座標を通るN_0をもつ平均材積－密度トラジェクトリーに乗り換え、その後の間引き経過は、乗り換えたトラジェクトリーにしたがって生じると仮定する。間伐後の（密度，平均材積）＝（N’，v’）とすると、林分が間伐後に乗り換える平均材積－密度トラジェクトリーのN_0は（N’，v’）から算出でき、

シラカンバ：$N_0=(1-9.899\times10^{4}N'^{1.734}v')^{-1/1.734}$　（Ⅵ・１）

ダケカンバ：$N_0=(1-1.472\times10^{4}N'^{1.512}v')^{-1/1.512}$　（Ⅵ・２）

である。間伐林分は、このN_0で決まるトラジェクトリーで間引きを生じる。

④間伐実施時期は林齢ではなく、成長段階、つまり上層高で考えることとす

る。また間伐間隔は短くても、2m毎とした上層高階2単位以上の間隔とする。（Ⅴ・３８～４１）式によって、間伐時期を林齢で表示することが可能である。

⑤Ⅴ章で検討した最小材積≠0とした材積分布予測モデルと樹高－胸高直径間のアロメトリーは、そのまま成り立つこととする。つまり間伐した後に林分が平均材積－密度関係曲線上に復帰したとき、その林分の材積分布、胸高直径分布および樹高分布は、そのときのＤＨとＣＩによって、予測モデルにしたがい決定できる。

⑥間伐率は、林冠を大きく疎開しない程度とし、最大30％とする。

以上の仮定にしたがい、初期密度N_0＝10,000／haの林分を対象として間伐のシミュレーションを行う。間伐経路は、間伐回数を一定とし間伐率を変えたシリーズ（間伐強度シリーズ）と間伐率を一定とし間伐回数を変化させたシリーズ（間伐回数シリーズ）を設定した。それぞれのシリーズの間伐時期，間伐率は表－27の通りである。

Ⅵ－３．間伐シミュレーション結果

初期密度10,000／haの林分が無間伐のまま成長したときの蓄積を図－84に示す。蓄積成長曲線はシグモイド型であり、間伐シミュレーションで主伐期とした上層高22mでは、シラカンバ林の蓄積は277.9m^3／ha、ダケカンバ林は最大蓄積である235.6m^3／haに達する。

間伐強度シリーズの間伐経路を図－85に、間伐回数シリーズの経路を図－86に示した。間伐強度シリーズでは、間伐後林分は平均材積－密度関係から左下方へ逸脱し、逸脱程度は間伐率が高いほど大きい。また上層高が高くなると間伐による逸脱は、相対的に大きくなる傾向がみられる。ダケカンバでは上層高22mで最大蓄積線に達するため、主伐前に平均材積－密度トラジェクトリーが屈

表－27. 間伐シミュレーションの間伐経路

Table 27. Thinning regimes in thinning simulations

a) Thinning-intensity series

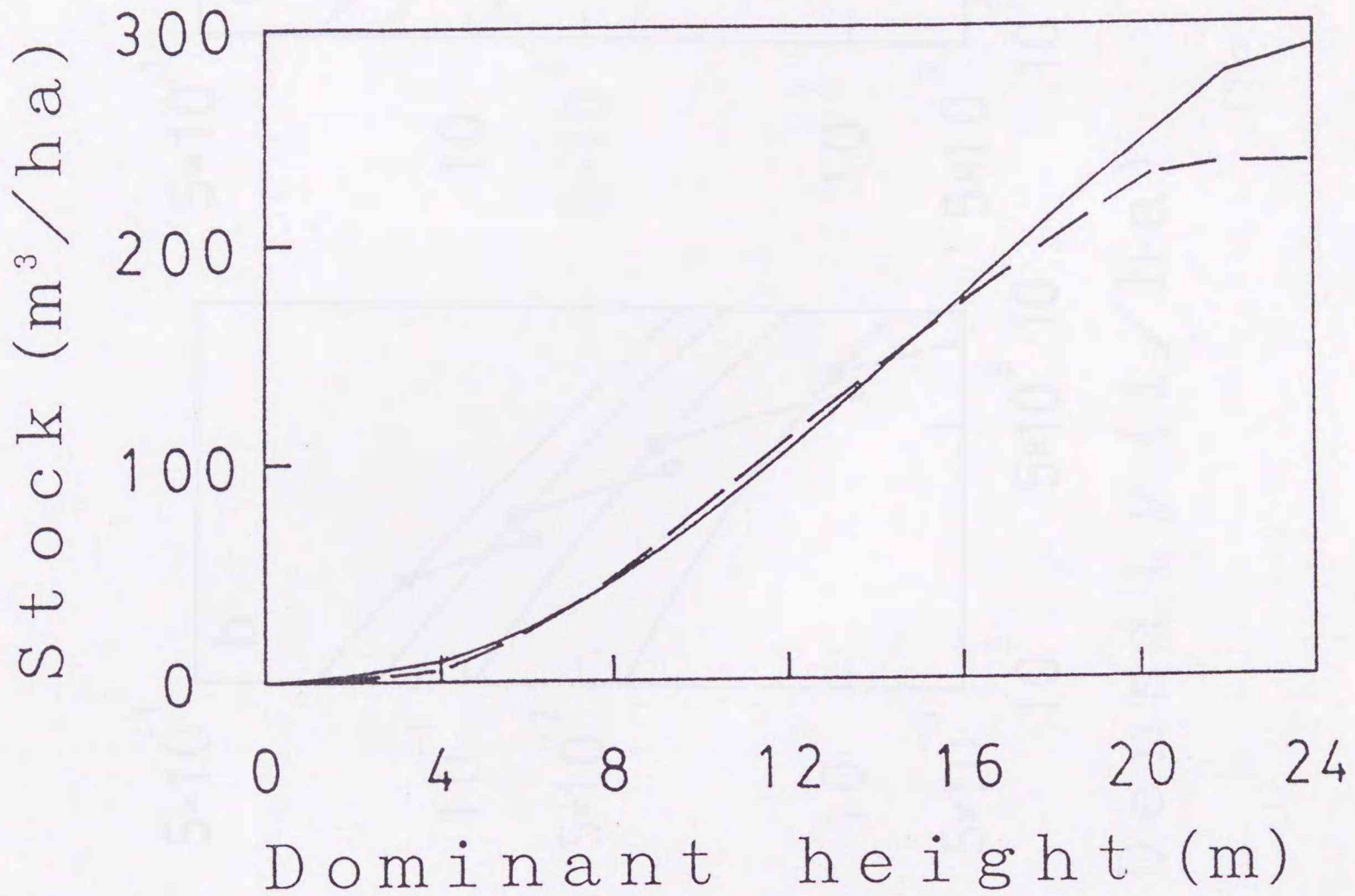
Initial density (1/ha)	Frequency	Intensity* (%)	Schedule** (DH: m)	Thinning method	Final cutting (DH: m)
10000	3	10	10,14,18	crown thinning	22
10000	3	20	10,14,18	crown thinning	22
10000	3	30	10,14,18	crown thinning	22

b) Thinning-frequency series

Initial density (1/ha)	Frequency	Intensity* (%)	Schedule** (DH: m)	Thinning method	Final cutting (DH: m)
10000	2	20	10,16	crown thinning	22
10000	3	20	10,14,18	crown thinning	22
10000	4	20	6,10,14,18	crown thinning	22

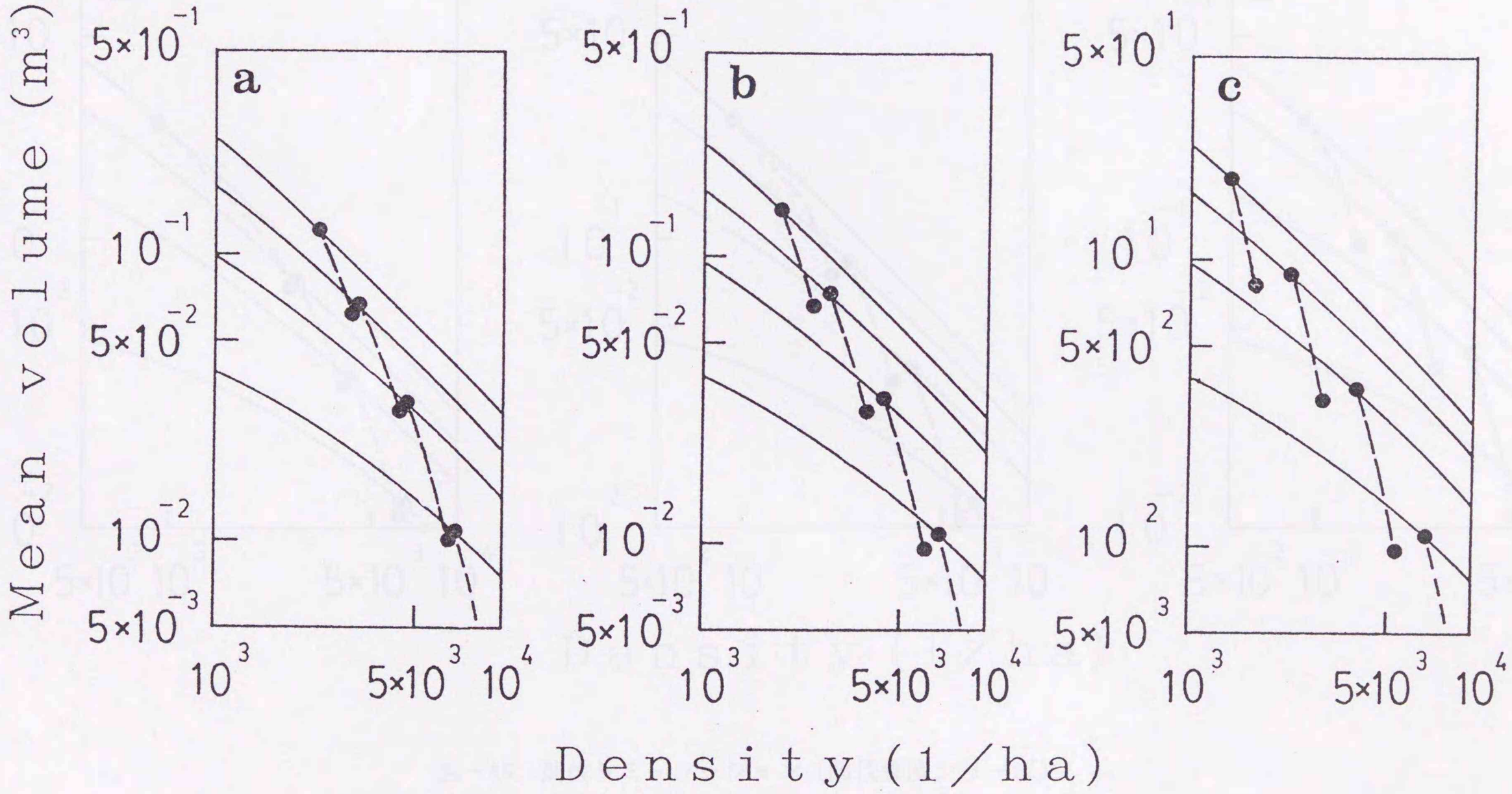
* Thinned ratio of the stock.

** Thinnings are made at dominant heights indicated.



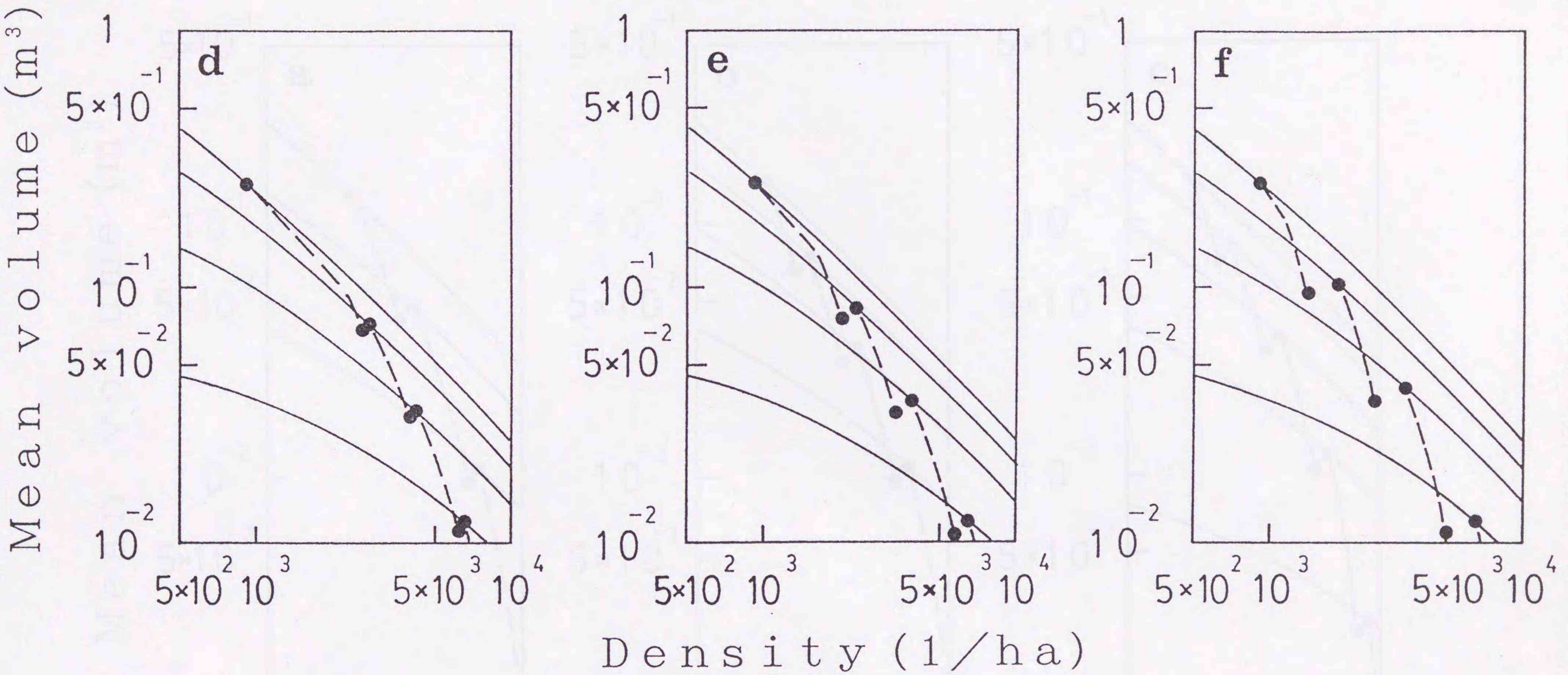
図－84. 無間伐林の蓄積成長

Fig. 84. Stock increases in natural birch stands without thinnings
Solid and broken curves are B. p. and B. e. stands with initial densities of 10000/ha.



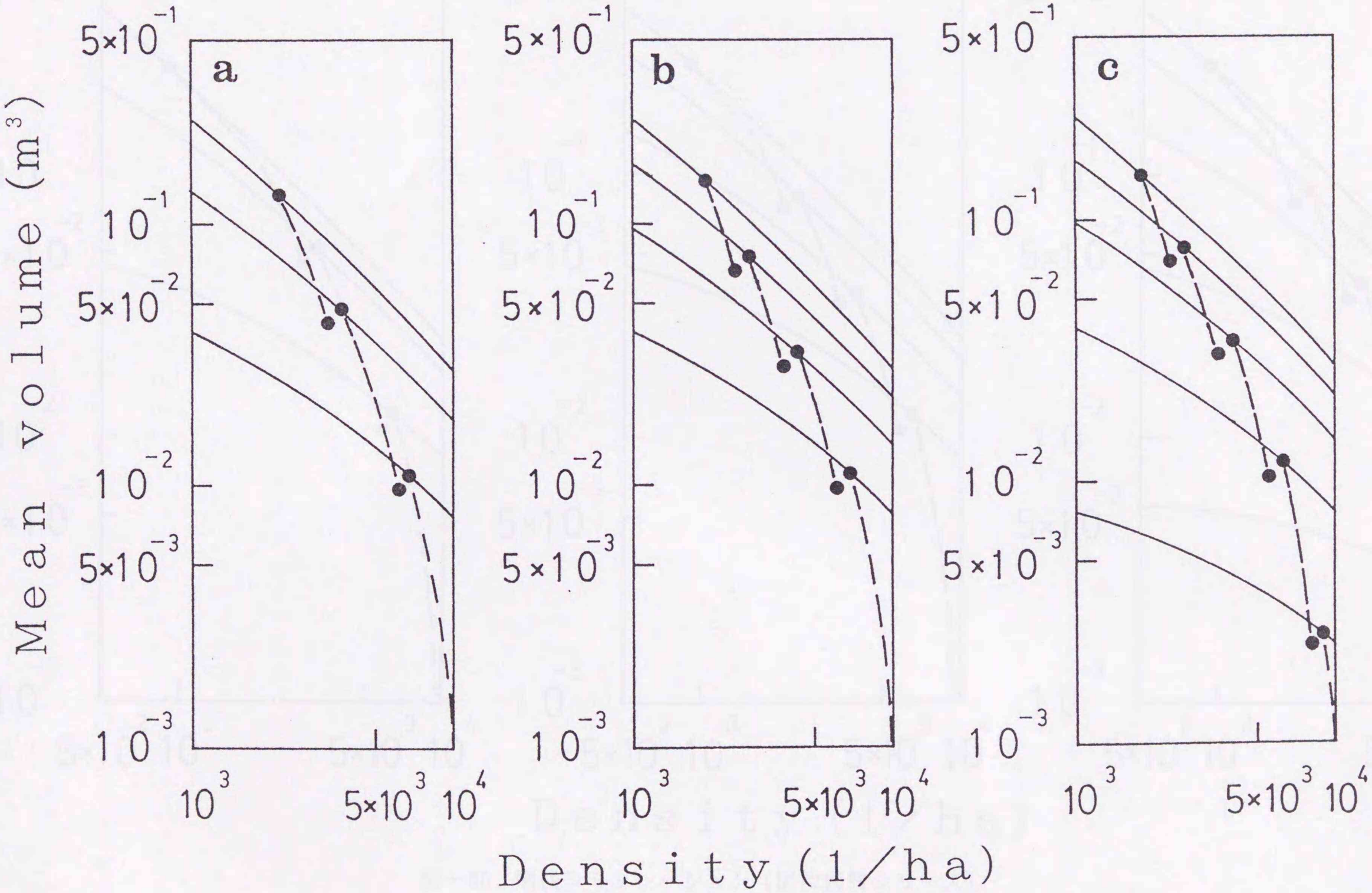
(To be continued)

(Continued)

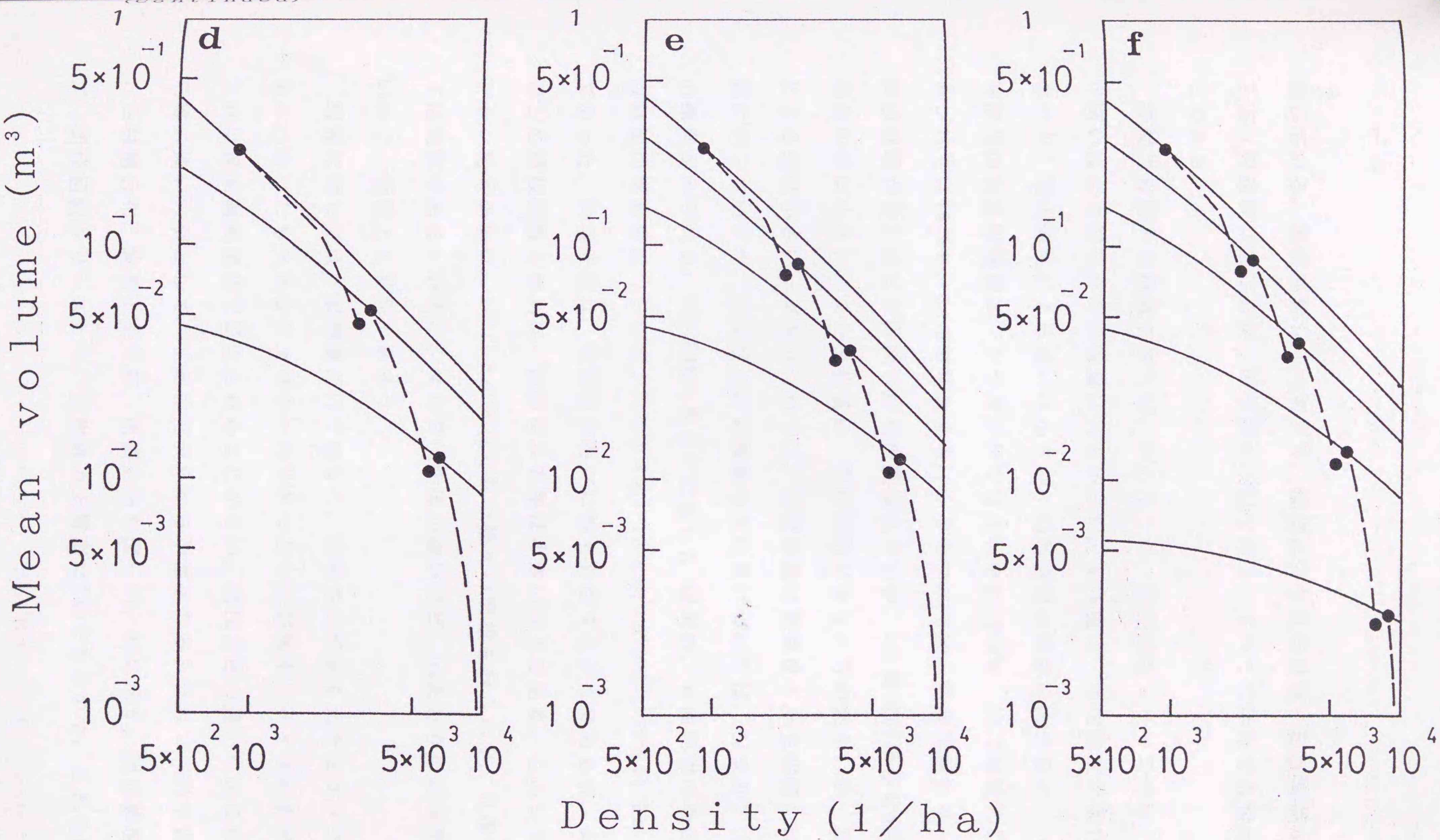


図－85. 間伐シミュレーション（間伐強度シリーズ）

Fig. 85. Thinning simulations in thinning-intensity series
a～c: B. p. stands, d～f: B. e. stands. a, d: 10%-thinning,
b, e: 20%-thinning, c, f: 30%-thinning.



(To be continued)



図－86. 間伐シミュレーション（間伐回数シリーズ）

Fig. 86. Thiining simulations in thinning-frequency series
a～c: B. p. stands, d～f: B. e. stands. a, d: thinned 2 times,
b, e: thinned 3 times, c, f: thinned 4 times.

曲している。間伐回数シリーズでも、間伐により平均材積－密度関係からの左下方への逸脱は生じるが、間伐率が一定なので、すべての経路で逸脱程度も同じである。

各間伐経路の収穫量を表－28，29に示した。間伐強度シリーズでは、間伐率が高いほど主間伐合計収穫量は大きかった。主伐量は、間伐強度が低い方が大きいが、間伐強度による違いは小さい。10%間伐の場合に比べると、20%，30%間伐の合計収穫量は、シラカンバではそれぞれ11.6%，21.2%増大し、ダケカンバでは14.8%，28.9%増大する。シラカンバでは、間伐回数シリーズでも、間伐回数が多いほど主間伐合計収穫量は大きいが、3回間伐の場合と4回間伐の場合の差は小さい。また主伐量は、間伐回数が少ない方が大きいが、間伐回数による差は小さい。ダケカンバでは、間伐回数に関係なく、主伐時には最大蓄積に達しているが、主間伐合計収穫量や主伐量については、シラカンバと同様の傾向がみられる。2回間伐の場合に比較した3回間伐，４回間伐の場合の合計収穫量の増加量は、シラカンバで9.5%，10.4%、ダケカンバで11.6%，12.8%であった。間伐強度は、収穫量の増大に強く影響するようであるが、ある程度以上の間伐回数であれば、回数による差は小さいようである。このシミュレーション結果からは、3回以上の間伐回数で強めの間伐を行うのが、収穫量については有利であるといえる。また間伐強度が高いほど、haあたりの収穫量が大きいので、販売上も有利であろう。

収穫に関しては、収穫量だけではなく、収穫木の形質も大きなファクターである。もっとも大きなファクターのひとつとして収穫木のサイズがあげられ、これは通常胸高直径で表現されることが多い。間伐方法の違いによる収穫木の形質の違いの例として、Ｖ章のモデルから予測されるシラカンバの主伐時における材積分布、胸高直径分布、樹高分布を図－87，88に示す。間伐強度シリーズ，間伐回数シリーズとも、主伐時の上層高は22mであるので、これを満たすよ

表−28. 間伐強度シリーズのシミュレーション結果

Table 28. Simulations in thinning-intensity series

a) Betula platyphylla var. japonica

Intensity (%)		1st thinning before	1st thinning after	2nd thinning before	2nd thinning after	3rd thinning before	3rd thinning after	Before final cutting	Total harvest (m^3)
10	Density*	6808	6526	4581	4387	3128	2989	2254	−
	Stock*	74.0	66.6	140.1	126.0	209.3	188.3	274.5	317.0
	N_0*,**	10000	8975	−	7442	−	5730	−	−
20	Density*	6808	6091	4290	3821	2769	2451	1885	−
	Stock*	74.0	59.2	139.8	111.1	206.5	165.2	269.8	353.8
	N_0*,**	10000	7870	−	5560	−	3711	−	−
30	Density*	6808	5311	3843	2962	2259	1721	1401	−
	Stock*	74.0	51.8	136.8	95.8	201.3	140.8	260.4	384.1
	N_0*,**	10000	6439	−	3770	−	2182	−	−

b) Betula ermanii

Intensity (%)		1st thinning before	1st thinning after	2nd thinning before	2nd thinning after	3rd thinning before	3rd thinning after	Before final cutting	Total harvest (m^3)
10	Density*	6485	6211	4181	3998	2718	2588	918	−
	Stock*	79.0	71.1	140.6	126.5	199.4	179.5	235.6	277.5
	N_0*,**	10000	8935	−	7332	−	5521	−	−
20	Density*	6485	5779	3880	3434	2352	2058	918	−
	Stock*	79.0	63.2	139.2	111.3	196.7	157.3	235.6	318.6
	N_0*,**	10000	7781	−	5353	−	3398	−	−
30	Density*	6485	5003	3434	2604	1868	1393	918	−
	Stock*	79.0	55.3	136.8	95.7	191.5	134.1	235.6	357.8
	N_0*,**	10000	6301	−	3516	−	1893	−	−

* Dimensions; density (1/ha), stock (m^3/ha), N_0 (1/ha)

** Initial density

Thinning regimes are indicated in Table 27.

表－29．間伐回数シリーズのシミュレーション結果

Table 29. Simulations in thinning-frequency series

a) Betula platyphylla var. japonica

Frequency		1st thinning		2nd thinning		3rd thinning		4th thinning		Before final cutting	Total harvest (m^3)
		before	after	before	after	before	after	before	after		
2	Density*	6808	6091	3687	3274	—	—	—	—	2161	—
	Stock*	74.0	59.2	174.6	139.6	—	—	—	—	273.4	323.1
	N_0*,**	10000	7870	—	5100	—	—	—	—	—	—
3	Density*	6808	6091	4290	3821	2769	2451	—	—	1885	—
	Stock*	74.0	59.2	139.8	111.1	206.5	165.2	—	—	269.8	353.8
	N_0*,**	10000	7870	—	5560	—	3711	—	—	—	—
4	Density*	8884	7921	6145	5494	3999	3561	2637	2335	1819	—
	Stock*	23.2	18.6	72.8	58.2	137.6	110.1	205.3	164.2	268.8	356.6
	N_0*,**	10000	8620	—	6906	—	5025	—	3452	—	—

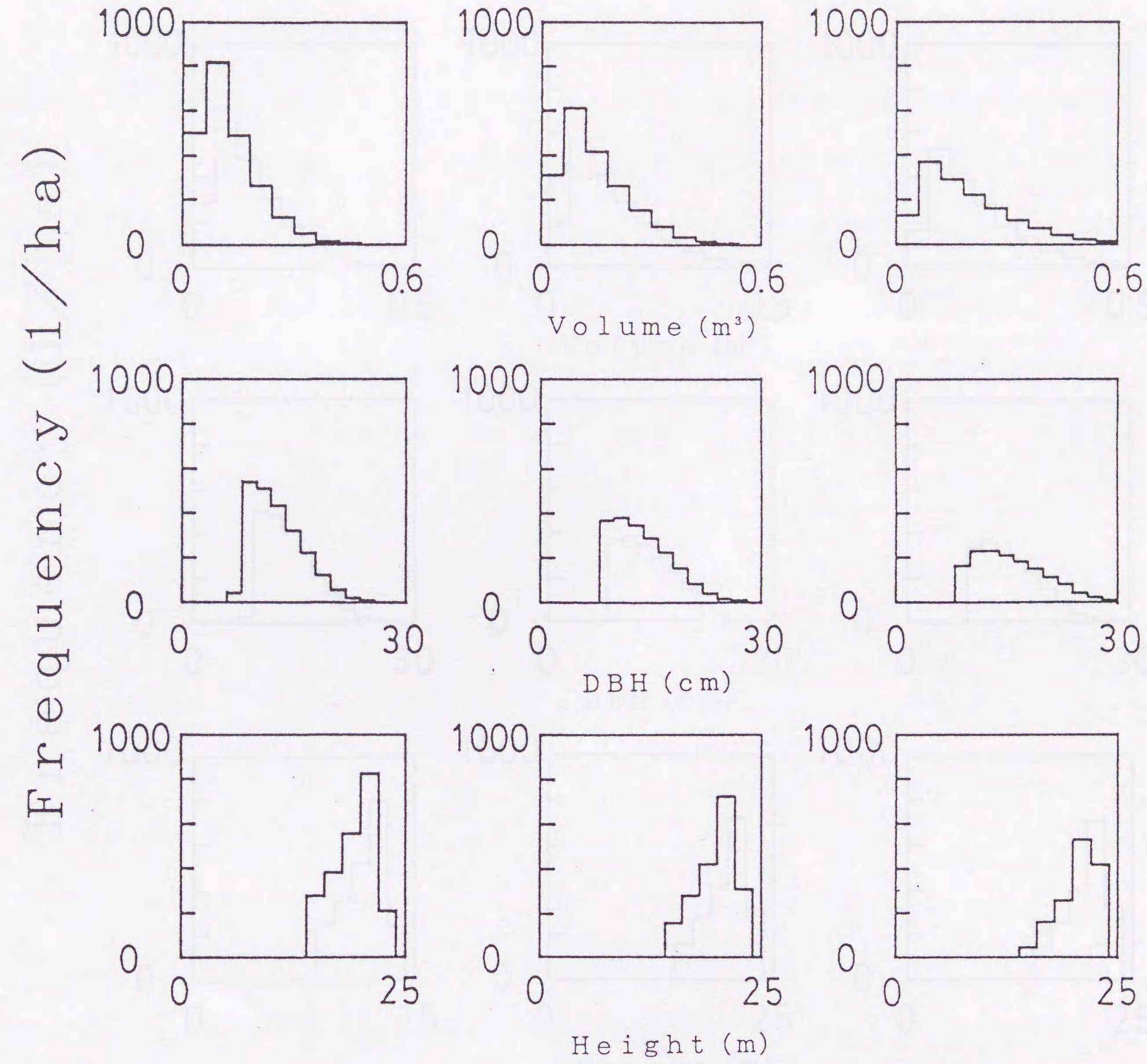
b) Betula ermanii

Frequency		1st thinning		2nd thinning		3rd thinning		4th thinning		Before final cutting	Total harvest (m^3)
		before	after	before	after	before	after	before	after		
2	Density*	6485	5779	3276	2882	—	—	—	—	918	—
	Stock*	79.0	63.2	170.2	136.1	—	—	—	—	235.6	285.4
	N_0*,**	10000	7781	—	4863	—	—	—	—	—	—
3	Density*	6485	5779	3880	3434	2352	2058	—	—	918	—
	Stock*	79.0	63.2	139.2	111.3	196.7	157.3	—	—	235.6	318.6
	N_0*,**	10000	7781	—	5353	—	3398	—	—	—	—
4	Density*	8839	7853	5839	5199	3597	3183	2228	1950	918	—
	Stock*	23.9	19.6	77.2	61.8	137.7	110.1	195.5	156.4	235.6	322.0
	N_0*,**	10000	8620	—	6813	—	4815	—	3142	—	—

* Dimensions; density (1/ha), stock (m^3/ha), N_0 (1/ha)

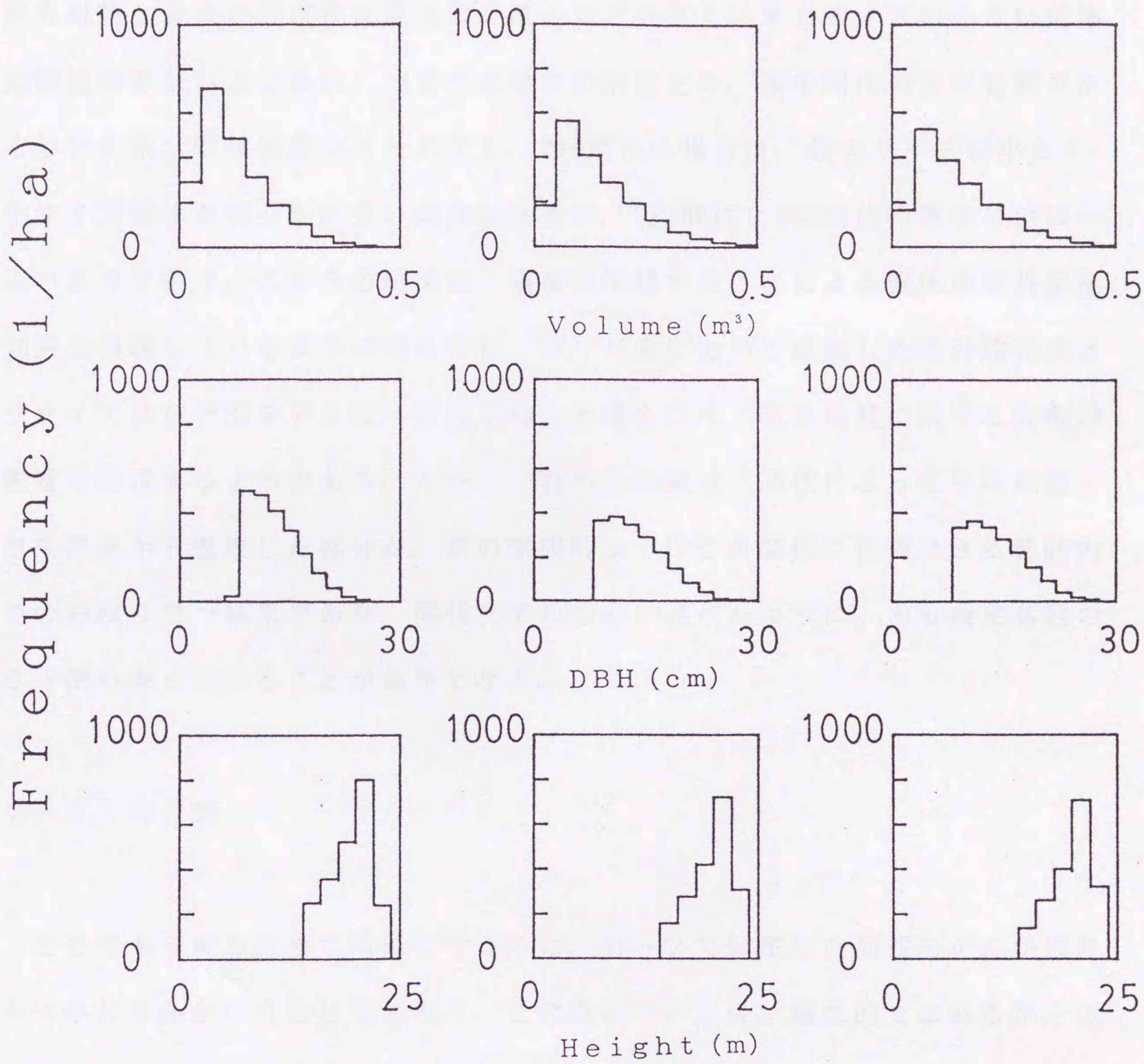
** Initial density

Thinning regimes are indicated in Table 27.



図－87. 間伐強度シリーズの主伐時におけるシラカンバ林のサイズ分布

Fig. 87. Predicted size distributions in B. p. stands at the final cutting in simulations of thinning-intensity serires
From left to right side, size distributions of 10%-, 20%- and 30%-thinning stands are shown in each row, respectively.



図－88. 間伐回数シリーズの主伐時におけるシラカンバ林のサイズ分布

Fig. 88. Predicted size distributions in B. p. stands at the final cutting in simulations of thinning-frequency serires
From left to right side, size distributions of 2 times-, 3 times- and 4 times-thinned stands are shown in each row, respectively.

うな樹高分布となっていて、負に歪んだ分布が予測される。これに対し、材積分布と胸高直径分布は正に歪んだ分布となっている。間伐強度シリーズの場合、最大材積と最大胸高直径は間伐率が高いほど大きく、またサイズの小さい個体は間伐率が低いほど多い。つまり収穫木の形質上も、強度間伐の方が有利であるといえる。間伐回数シリーズでも、2回間伐の場合は、最大サイズが小さく、小サイズ個体が明らかに多い傾向があるが、3回間伐と4回間伐の場合の差は小さいようである。これらの結果は、強度に間伐することによる個体の成長促進効果を再現しているように考えられ、Ⅳ，Ⅴ章において検討した林分成長およびサイズ分布予測モデルは、間伐を行った場合にも、個体成長に対する競争の影響を再現するようである。ただしこれらの結果は、間伐によって平均材積－密度関係から逸脱した林分が、次の間伐時までにこの関係に復帰できる範囲内でのみ成り立つ結果であり、間伐モデルの⑥に述べたように、ある程度林冠のうっ閉を保っていることが条件となる。

Ⅵ－4．考　察

ここでもっとも大きな問題となるのは、Ⅵ－2で仮定した間伐モデルが成り立つかどうかということであろう。この点については、概念的ではあるが、以下のように考えられる。

上層間伐の特徴は、密度が減少するとともに、平均材積も小さくなることである。つまり図－85，86に示したように、間伐によって林分は、平均材積－密度平面上を左下へ移動する。この場合、間伐前後で比較すると、間伐後は上層の個体数に比べると下層個体が相対的に増加した分布形となり、材積分布の歪度は増大するだろう。しかし左下への移動は、林分のＣＩを減少させ、多くの場合モデルから予測される材積分布の歪度は減少すると考えられ、モデルで予

測されることと実際の現象は必ずしも一致しない。

だがここでもうひとつ重要なことは、間伐後に林分は平均材積－密度トラジェクトリーを乗り換えることである。間伐後に乗り換えるトラジェクトリーのN。は、間伐前のN。より小さい。一般にN。が小さいほど、ある成長段階における平均材積－密度トラジェクトリーの傾きはきついから、ある上層高階間を移動する間のＣＩの増加速度は、N。の小さいトラジェクトリー上の林分ほど大きいと考えられる。このことは、材積分布モデルの予測では、トラジェクトリーの乗り換えにより、1上層高階を移動する間に材積分布をより歪ませることとなる。このことによって、間伐によって生じる予測モデルと実際の材積分布とのかい離は、徐々に解消されると期待される。また一般に間伐率が高いほど、間伐による林分の逸脱は大きいと考えられるが、間伐率が高ければより小さいN。のトラジェクトリーに乗り換えることとなる。したがって、林分が平均材積－密度関係へ復帰するのに十分な間伐間隔が保たれれば、平均材積－密度トラジェクトリーの乗り換えを仮定することによって、林分成長およびサイズ分布を予測するモデルが間伐林分にも適用できるであろうと考えられる。

上層間伐では上層高が変化するが、ここで仮定した間伐経路では、すべての場合上層高の変化は-0.1m以内であり、上層高階が変化するほど大きなものではなかった。この点でも、林分成長およびサイズ分布予測モデルを間伐林分へ適用してもよいだろうと考えられる。

表－28，29に示したように、間伐後も多くの死亡個体が生じると予測される。これはすべての間伐経路で、林分が比較的込み合った状態に保たれていることにもよるが、安藤（1968）によるように、間伐後の個体死亡を無視した間伐シミュレーションは適当ではないことを示す結果であろう。また間伐強度が高いほど主間伐合計収穫量が多いのは、間伐収穫量が多いことと、よりN。の小さい平均材積－密度トラジェクトリーへ乗り換えるため、死亡個体数が少ないこと

によるものであろう。このことも実際の間伐林にみられる現象を再現していると考えられる。

また間伐による収穫量の増大は、間伐強度シリーズでも、間伐回数シリーズでも、シラカンバよりもダケカンバで大きかった（表－28，29）。これは、図－83にみられるように、自己間引きによる死亡率はダケカンバの方が大きい傾向があるためで、間伐によって個体死亡率を減少させる効果がダケカンバでより顕著なのであろうと考えられる。

図－87で示されたように、間伐による個体成長の促進効果が再現されているように考えられることは、本研究における予測モデルの有効性を示す重要な特徴のひとつといえるであろう。しかしこの間伐シミュレーションは、基本的に密度と平均材積の関係に基づいて行われているので、Ⅵ－２の仮定がそのまま成り立つとすれば、下層間伐についても、あるいは全層間伐についても同じ結果がえられる。これは本モデルの欠点であるが、ここでの間伐シミュレーションの結果は、一般に上層間伐で期待されるトレンドを示しているので、この間伐モデルをそのまま下層間伐や全層間伐へ適用するのは適当ではなく、適用範囲は上層間伐だけに限るのがよいであろうと思われる。

収穫木の形状比についても、樹高－胸高直径間のアロメトリーを利用して推定できる。各間伐経路について、最適なアロメトリーを求めることもできるが、表－28，29に示した主伐時における平均材積－密度トラジェクトリーのN_0を目安にして、図－69，76からおおよそ推測することも可能である。例えばシラカンバの各シミュレーションの最適なアロメトリーを与えるパラメータa_6（Ⅴ・１）は、間伐強度シリーズの30％間伐の場合を除いて2.7～2.8であり、おおまかに図－69から推定できることがわかる。

シミュレーションでは、間伐間隔を上層高階2単位以上としたが、間伐により平均材積－密度関係から逸脱した林分が、再びこの関係に復帰するのに十分な

間隔であるかどうかについては不明である。このためには実際に除間伐が行われた林分の成長経過を明らかにすることが必要で、今後の課題である。

Ⅶ. おわりに

Ⅴ章では検討項目が多岐にわたったので、結果と考察を分けずに叙述したが、他の章では考察の節を設けており、ここでは改めて考察は行わず、今後解決すべき課題を検討して、まとめとしたいと思う。

まず競争－密度効果の逆数式（Ⅰ・３）のパラメータA_1が、ある成長段階から一定となる傾向が明らかにされたことは、大きな成果であると考えられる。（Ⅰ・３）式のパラメータA_1，B_1は、林学分野の研究では、安藤（1962），蜂屋・安藤（1962）以来、成長段階に対して負の傾きをもつ単純なべき乗関数で求められてきた。Hozumi et al.（1956）やShinozaki and Kira（1956）が最終収量一定の法則の重要性を指摘しているにもかかわらず、同齢単純林の密度管理には、無限に成長する林分成長モデルが適用されてきたといえよう。また実際に観察される最大収量や最大蓄積が、パラメータA_1の一定値の逆数とほぼ一致することも重要なことである。このパラメータA_1のトレンドは、ロジスティック理論（Shinozaki and Kira, 1956）の結果と比較しても、より正しい傾向を示しているのではないかと思われるが、一般的に広く成り立つかどうかは、今後多くのデータで検証されるべきことである。同齢単純林の平均材積－密度関係について、スギ，ヒノキ，アカマツ，カラマツを対象に多くのデータを検討した安藤（1968）の例では、ばらつきは大きいが、カラマツの場合にパラメータA_1が一定傾向を示すことが多いようである。本研究で研究対象としたシラカンバとダケカンバは、カラマツと同様に典型的な陽樹である。パラメータA_1の一定傾向は陽樹の場合により再現されやすい傾向があるようであり、これはひとつには、種としての最大収量あるいは最大蓄積が小さい（例えば表－４，６）傾向があることに起因するものと考えられる。パラメータA_1の一定傾向は、当然様々な樹種で成り立つと期待されるが、陽樹ではより明かであろうと予測

される。さらに競争密度効果のトレンドを検討する際には、現存量などが適当に推定された実際の林分データを用いることも重要である。

パラメータA_1の推定式（Ⅳ・１２）は、適当な回帰をえられない場合もみられ、またA_1の一定値を過小に回帰してしまう傾向があった。本研究のように応用的な研究では、パラメータ推定はできるだけ単純に行える方が好ましいが、A_1の一定値をもっと正確に推定できる（Ⅳ・１２）式以外の関数について検討することも必要であろう。

サイズ分布のモデリングについては、サイズ分布の近似方法も検討課題ではあるが、（Ⅴ・３）式のパラメータA_2の推定方法がもっとも大きな検討課題であろう。本研究では、植物個体群のサイズ分布にみられる一般的な傾向を考慮した（Ⅴ・１９）式によってA_2を推定したが、推定の決定係数は、シラカンバで0.304、ダケカンバで0.398と低かった。植物個体群のサイズ分布は、競争や環境条件だけでなく、個体あるいは個体群の遺伝的な性質によっても影響され、同じ条件下で成長しても、非常に多様なサイズ分布を示すのが一般的である。したがって、ある初期密度の林分が、ある成長段階である密度に達したときに示すであろう一般的なサイズ分布を予測するのは、もともと困難なことであると考えられ、A_2推定の決定係数の低さも、この困難さを反映するものと考えられる。しかしある成長段階とある密度における標準的なサイズ分布を予測することは、収穫予想などを行う場合に、大変有益な情報であるといえる。困難なことではあるが、この’もっともありそうな’サイズ分布を予測する努力は、今後も必要であろう。パラメータA_2の推定精度を高めるためには、各成長段階のいろいろな込み合い方の多数の林分データについて、成長段階毎や込み合い方毎に、サイズ分布のトレンドを検討することが必要であろう。またとくに成長の進んだ林分のサイズ分布の多様さを増大させている要因として、Westoby（1984）が示したシェマにみられるように、自己間引きトラジェクトリーの多

様さが指摘できるであろう。これは、最多密度線は種に共通であるが、林分によって最多密度線から逸脱する点が異なると考えるシェマである。この考え方にしたがえば、種にとっての最大蓄積線に到達する前に、最多密度線から逸脱する林分が生じると考えられ、逸脱点が異なる林分のサイズ分布は、他の林分と異なる可能性があるので、成長後期におけるサイズ分布の多様性を増大させると考えられる。さらに立地条件によって、林分の最大蓄積が異なる可能性を認めると、最多密度線に到達する前に、（Ⅴ・12）式の平均サイズー密度トラジェクトリーから逸脱する可能性も考えられ、サイズ分布はさらに多様性を増大させるだろうと考えられる。これらの可能性については、種にとって共通の傾向として論議するのは難しいかもしれないが、考慮すべき事項であろうと考えられる。しかし実証的に検討するには、複数の林分の自己間引き経過を長期間観察することが必要であり、短期間にモデルに組み込むことは困難である。

また林分内においてサイズ分化が生じている場合、サイズ分布の解析から除外したが、とくに成長の進んだダケカンバ林では、サイズ分化が頻度高くみられた（表－14）。これらの林分の材積分布は不規則であり、複数のモードが認められる林分が多かった。複数のモードをもつサイズ分布は樹木でもよく認められている（Ford and Newbold, 1970；Ford, 1975；Mohler et al., 1978；Kikuzawa, 1988）。林分においては通常バイモーダル（モードが２つある）分布が観察あるいは論議の対象となり、シグモイド型のＤＭＦ（Westoby, 1982）により正規型の分布がバイモーダル型へと変化すると考えられ、このことはFord（1975）により実際に観察されている。その他にもバイモーダル分布を生じさせるモデルはいくつか提示されている（Aikman and Watkinson, 1980；Hustonand DeAngelis, 1987）が、植物個体群におけるサイズ分化には、サイズ依存的な（size-dependent）成長が大きな影響をおよぼしていると考えられている。また頻度分布の形は頻度の階級数によって変化するので、バイモーダル

分布は統計的に検定できなかったが、最近Wyszomirski（1992）により検定の可能性が示されている。サイズ依存的な成長－つまり大きな個体の成長速度は大きく、小さな個体は小さいーがみられる場合、個体間のサイズ差は拡大するが、典型的な陽樹であるカンバ類の場合小サイズ個体はすばやく間引かれるので、サイズ分化はあまり生じないと考えられ、このためサイズ分化のある林分は例外としてサイズ分布形の解析から除いた。実際に競争による死亡率が高い若齢林でもあまりサイズ分化はみられない（表－7，14）。しかし成長段階が進むとサイズ分化が生じる傾向は認められ、したがって成長の進んだ段階には若齢のときにはみられない要因が作用しているのではないかと考えられる。サイズ分化を起こす要因として、耐陰性の高さが考えられるが、耐陰性が高ければ個体死亡率は低いはずであるが、よりサイズ分化を起こしやすいダケカンバの方が、ほぼ全成長期間を通じて死亡率は高い傾向があり（図－83）、耐陰性では説明できない。その他の説明として可能と考えられることは、サイズ分化が成長の進んだ段階に多くみられることから、林冠におけるギャップの発生があげられる。若齢なときは、上層個体が死亡しギャップが発生しても、他個体によってすぐに修復されるが、成長が進んだ段階では、個体数も少なく、個体の成長率も低下しているから、ギャップの修復は段々と困難になると考えられる。とくに林分が成熟あるいは崩壊する段階にあるときは困難であろう。死亡率の高さは、ある個体が生残するためにより広い面積が必要であることを示していると考えられる。このため死亡率の高い種ほど、より大きなギャップが発生しやすいと考えられ、ギャップの修復も困難となるであろう。このようなギャップ下では小サイズ個体も生残でき、サイズ分化が生じやすくなるのではないかと考えられる。このようなメカニズムが可能となるには、林冠ギャップが発生するとともに、簡単にギャップを修復できない程度に個体成長が衰えていることが満たされなければならない。したがってこの説明は成長の進んだ段階の林

分にしか適用できない。Kikuzawa（1988）の例のような若齢林におけるサイズ分化は、個体間競争による結果であると考えるのが妥当であろう。

材積分布の予測では、初期密度が低い場合、シラカンバとダケカンバで成長初期段階における分布形が大きく異なっていた（図－51，60）。ダケカンバでは上層高7m未満に50,000／ha以上の高密度な林分がみられ、若齢時の林分密度には種間差があるようであるが、データ量の不十分さによる影響は大きいであろう。データ量を増やしてさらに検討する必要がある。

平均サイズ－密度トラジェクトリーは、只木モデル（1963b）を変形することで、内藤モデル（内藤，1984）の特殊形として導かれ、針葉樹同齢林のトラジェクトリーにはよくあてはまった。またある仮定の下では、C－D定規（Shinozaki and Kira，1961）のように扱うことができ、パラメータの生物学的な意味も明確な単純な経験的モデルであった。本研究の中では、このモデルが同齢単純林のトラジェクトリーとして適当なものであると仮定し、検討を進めたが、カンバ林のトラジェクトリーとして適当かどうかは未検討である。さらに初期密度の違いにかかわらず平均サイズ－密度トラジェクトリーの形を同じとみなしてよいかどうかについては、まだ世界的にも検討例が少なく、この点についても実際の平均サイズ－密度トラジェクトリーを用いて検討することが必要であろう。このためには、初期密度の異なる調査林分を設定し、長期間観察する努力が必要であろう。もし同一樹種内では、初期密度による平均サイズ－密度トラジェクトリーの形の変化がないと結論できれば、本研究で提唱したトラジェクトリーモデルは、さらに実用性の高い扱いやすいモデルと位置づけることができるであろう。

樹高－胸高直径間のアロメトリーは、拡張相対成長式（Ⅴ・1）によって近似したが、パラメータa_6は成長段階と込み合い方によって定式化することができなかった。パラメータa_6の変化には急激に増加する段階があり（図－69，76）、

スムーズな曲線を描く関数では近似できなっかたので、a_5の推定の際には、成長段階と込み合い方との間に何らかの相互関係を想定した方がよいのかもしれない。また込み合い方ではなく、初期密度を用いる方がよいのかもしれない。本研究では、最適なa_6値を試行錯誤的に求め、樹高－胸高直径アロメトリーが成長とともに変化することを明らかにしたが、ここで予測された傾向が実際に観察されるのかどうかは、検討が必要であろう。またa_6が急激に増大する上層高を、初期密度に関係なくすべての林分で同じであると仮定したが、初期密度によって競争の激しさは異なるから、この仮定は十分に吟味する必要があるだろう。他のパラメータについては、パラメータc_6は上層高との関係で求めるのはあまり問題ないと考えられるが、パラメータb_6とa_6間のべき乗関係は、これまで報告されていないのではないかと思われる。この関係が一般に成り立つと考えることができると、樹高－胸高直径関係はより検討しやすくなるが、さらに多くのデータによる検証が必要である。本研究での結果では、ある成長段階までは樹高は背揃い的な傾向がみられ、その後個体間の樹高差が明瞭なアロメトリーへ変化すると示唆され、類似した傾向はWeiner and Fishman（1994）によって示されているが、このことを検証するには初期密度の異なる林分の樹高－胸高直径アロメトリーのトレンドを明らかにする必要がある。平均サイズ－密度トラジェクトリーの検証と同じ実験設定が求められるだろう。

地位指数に基づいたポピュレーションダイナミクスの検討結果には、それほど大きな問題はないように思われるが、シラカンバとダケカンバで同じＳＩを仮定すると、ダケカンバ林の方が早くに急激な密度減少を生じ、林分崩壊に似た現象を起こしている。個体の齢調査では、ダケカンバは200～250年程度は生きるらしいが（矢島，1982）、シラカンバは一般に100年程度と考えられる。個体の寿命と林分の成長期間は必ずしも一致しないだろうが、明らかに寿命の長いダケカンバが先に林分崩壊を起こすのは疑問であろう。ポピュレーションダ

イナミクスを比較しやすくするために同じＳＩを用いたが、基準林齢が同じであるなら、一般にダケカンバのＳＩの方が小さいであろうと思われ、そのように考えた方が樹種間の個体寿命の差とポピュレーションダイナミクスを矛盾なく説明できる。その場合、林齢ベースで考える死亡率は、ダケカンバでは図－83に示した結果より小さくなる。しかし成長段階ベースでは変化しないから、本研究でえられた結果は、基本的には変更する必要はないと考えられる。林齢ベースでの検討は、ＳＩを変化させると多くの属性値が変化するので、やや厄介である。ある属性について絶対的な比較を行いたい場合は、成長段階ベースで論議した方が好ましいと考えられる。

間伐モデルでは、①～⑥までの仮定をおいたが、このうちもっとも検討しなければならない仮定は、間伐によって平均材積－密度関係から逸脱した林分が、再びこの関係へ復帰するという仮定（仮定②）であろう。この仮定は、間伐モデルの根幹をなす仮定であるが、実際にすべての成長段階で成り立つかどうか、またモデルで設定された間伐間隔で林分が復帰可能かどうかについては不明であり、今後実証しなければならない。さらに間伐はサイズ分布に影響しないと暗黙に仮定されているが、これについても検証が必要である。検証するには、実際に除間伐を行った後の林分および個体成長について、長期間の追跡調査を行うしかないであろう。

以上のように、今後検討しなければならない事項は多い。しかし本研究で設けられた諸仮定は、生態学的に考えてそれほどおかしくないものであると思う。本研究の結果は、パラメータ値の細かな値などという点ではやや問題あるかもしれないが、基本的な諸傾向は生態学的には正しいと考えている。

今後検討すべき事項として指摘したことの多くは、大量のデータを必要とするか、長期間の観察が必要な事項であった。このようなことを実証するには、多大な努力が必要であろうが、精度の高いデータをえる努力は是非とも必要で

あろう。

一般に樹木個体群の諸形質に関するモデルは多くの仮定を含んでいるが、仮定が実証されることは非常に少ない。しかし応用科学である林学の研究では、実証することが重要である。またただ単にあてはまりのよいモデルを構築するという方法もあるが、たとえ多少あてはまりがよくなくても、生物学的にみて基本的である傾向を、ある種の成長期間全体にわたってモデリングすることは重要なことと考えられる。本研究における'もっともありそうな予測モデル'は、後者の見地に立ったモデリングであった。

謝　辞

本論分をまとめるにあたっては、北海道大学農学部五十嵐恒夫教授に、終始ご指導をいただき、多くのご助言をいただいた。また名古屋大学農学部教授只木良也教授には、ご多忙の中原稿を校閲いただき、多くのことをご示唆、ご教示いただいた。北海道大学農学部滝川貞夫教授、ならびに矢島崇助教授にも校閲いただき、ご助言いただいた。心から感謝申し上げる。

この研究には多くの方々のご援助をいただいた。まずフィールド調査を快くご支援いただいた北海道大学農学部松田彊教授（元雨龍地方演習林林長）、ならびに天塩地方演習林長笹賀一郎教授に感謝申し上げる。また各演習林での調査に際しては、北海道大学農学部林木育種場長門松昌彦助手、信州大学農学植木達人助教授（元天塩地方演習林）、山形大学農学部林田光祐助教授（元雨龍地方演習林）をはじめとする演習林スタッフの皆様には、現地踏査をはじめとして便宜を図っていただき、さらに様々な論議を通しご援助をいただいた。深謝する次第である。

また実際のプロット調査および個体のサンプリング調査には、造林学講座の学生、院生をはじめとし、多くの方々にご協力いただいた。以下に、氏名を列記するとともに、心から感謝申し上げる。

日浦勉君、小山浩正君、酒井武君、倉本恵生君、徳田佐和子さん、渡辺一郎君、今井直樹君、嶋田理君、片山尚明君、文　植君、内海洋太君、真坂一彦君、川井由香さん、沢井理君、渡辺訓男君、水野健生君、嶋瀬拓也君、清野年君、西川功君、須藤義君、加藤悦史君。

また最後になったが、この研究を開始した1990年以来、生活面、精神面で支えとなり、さらにフィールド調査をも手伝ってくれた妻文代に感謝する。

摘　要

本研究は、天然生のシラカンバ林とダケカンバ林の定量的な林分保育指針のガイドラインの確立をめざしたものである。そのために、まず同齢単純林の密度管理を考える上で基礎となる成長段階毎の平均サイズ－密度関係を把握し、次いである成長段階である密度に達した林分の材積、樹高、胸高直径分布を予測するモデルについて検討した。結果は以下の通りである。

1．シラカンバとダケカンバの個体の地上部器官量と材積の推定式を求めるために、個体のサンプリング調査を北海道大学雨龍地方演習林で行った。材積と樹皮重は胸高直径と樹高を独立変数として、枝重と葉重は胸高直径と樹高と樹冠長を独立変数として推定できることが明きらかとなった（Ⅲ・1～4，Ⅲ・9～12式）。幹重は、材積に比重（シラカンバ：480kg／m^3，ダケカンバ：580kg／m^3）を乗じて求めた。林分現存量あるいは蓄積は、個体重と個体材積の合計値として求めた。後述する平均サイズ－密度関係の検討に用いたシラカンバ71林分、ダケカンバ71林分の林分葉量について検討し、全林分の平均葉量は、シラカンバ2.91t／ha、ダケカンバ2.34t／haであった。両樹種とも十分にうっ閉が進んだ段階では、葉量は3t／ha前後に分布し、落葉広葉樹林としては穏当な葉量を示した。

2．林分の現存量－密度関係あるいは蓄積－密度関係を把握するために、シラカンバ林とダケカンバ林の林分調査を、北海道大学天塩地方演習林と雨龍地方演習林で行った。調査林分は、様々な成長段階と密度の林分を含むように設定し、調査林分数はシラカンバ林が73林分、ダケカンバ林が75林分であった。このうち、林縁効果などのためシラカンバ2林分、ダケカンバ4林分を除いた各71林分について、地上部器官量および材積推定式により、地上部現存量と蓄積を求めた。

3．樹冠部器官量が除かれることによるバイアスをさけるため、まず個体重（現存量）ベースでの解析を行った。調査されたシラカンバ林の密度と地上部現存量は、176～34,000／ha、16.01～161.74t／ha、ダケカンバ林では、それぞれ260～122,500／ha、9.49～165.13t／haであった。最多密度線は、現存量－密度関係の限界を表す線として、もっとも右上側の2点を通る直線として求められ（Ⅳ・1，2式）、最多密度線の切片と傾きは、陽性の落葉広葉樹林としては穏当なものであった。また最大収量として、シラカンバ161.7t／ha、ダケカンバ165.1t／haをえた。これらの値は、冷温帯性の広葉樹林としては、決して大きな値ではなかった。最大収量に近い現存量（150t／ha以上）を示す林分は、シラカンバ林では平均樹高16m台から、ダケカンバ林では15m台からみられた。

4．密度管理の基礎となる平均個体重－密度関係にC－D効果の逆数式をあてはめ、成長にともなう平均個体重－密度関係の推移を、逆数式（Ⅰ・3）のパラメータA_1，B_1のトレンドとして検討した。林分は2m毎の平均樹高階に区分し、成長段階としては平均樹高を用いた。シラカンバ林での逆数式のパラメータと平均樹高階の関係は、まずパラメータB_1は平均樹高階にともなって減少し、単純なべき乗関数的な関係を示したが、パラメータA_1は平均樹高16m階以上でほぼ一定となる傾向がみられた。またパラメータA_1の一定値の逆数は最大収量とよく一致し、最終収量一定の法則から予測される状態を再現していた。パラメータA_1が一定となるのは最大収量に近い値が観察され始めるようになる樹高階以降であり、これまで密度管理図などでの検討においてはみられなかったものであるが、C－D効果則の基本的な論議に照らし合わせて考えると、平均個体重－密度関係の推移をより正しく反映するものと考えられた。逆数式のパラメータは、A_1は平均樹高階を独立変数とし、漸近値をもつ関数（Ⅳ・13式）で、B_1は平均樹高階のべき乗関数（Ⅳ・5式）で近似された。これらのパラメータの推定値で決定されるC－D曲線は、シラカンバ林の平均個体重－密度関係に

よくあてはまった。またこれらの関係により、Ｃ－Ｄ曲線のＢポイントは平均個体重－密度平面上を成長にともない曲線的に移動し、そのトラジェクトリーの傾きはだんだん緩くなること、A_1-B_1関係は両対数グラフ上で曲線であること、理論的および実際の最大収量の成長がロジスティック的であり、上限値をもつことが示された。

ダケカンバ林の平均個体重－密度関係については、A_1値のばらつきが大きかったが、シラカンバと同じであると考えられ、A_1は16m階以上でほぼ一定となる傾向がみられた。パラメータA_1，B_1は、シラカンバの場合と同じ形の式で近似された（Ⅳ・１２，１６式）。これらの推定式から決定されるＣ－Ｄ曲線は、ダケカンバ林の平均個体重－密度関係をよく近似した。またA_1の一定値の逆数が最大収量によく一致すること、Ｃ－Ｄ曲線のＢポイントの成長にともなう移動が曲線的であること、A_1-B_1関係が曲線的なこと、理論的および実際の最大収量の成長がロジスティック的であることは、シラカンバの場合と同じであった。

5．次に材積（蓄積）ベースでの検討を行った。材積ベースでの検討には、文献からえたシラカンバ50林分、ダケカンバ13林分のデータを加えた。蓄積の分布範囲は、シラカンバが23.5～288.8m^3／ha、ダケカンバが10.9～235.6m^3／haであった。最多密度線は（Ⅳ・２４～２７式）のように求められ、その切片と傾きは陽性の落葉広葉樹林としては穏当なものであった。また最大蓄積は、シラカンバ林が288.8m^3／ha、ダケカンバ林が235.6m^3／haであった。最大蓄積に近い値（シラカンバ：270m^3／ha以上、ダケカンバ：215m^3／ha以上）が観察され始めるのは、シラカンバでは上層高17m台から、ダケカンバでは18m台からであった。

6．平均材積－密度関係の成長にともなう推移は、Ｃ－Ｄ効果の逆数式のパラメータのトレンドとして検討した。この場合成長段階としては上層高を用い、

2m毎の上層高階に林分を区分した。パラメータA_1，B_1と上層高階の関係は、平均個体重－密度関係の場合と同じであり、（Ⅳ・２８，２９，３２，３３式）のように求められ、密度管理図とは異なっていた。A_1は、シラカンバでは上層高18m以上で、ダケカンバでも18m以上で一定となる傾向がみられ、その逆数は最大蓄積とよく一致した。A_1のトレンドが変化するのは、最大蓄積に近い値がみられるようになる上層高階付近であった。これらの推定式から決定されるＣ－Ｄ曲線は、両樹種の平均材積－密度関係によくあてはまり、平均材積－密度関係の場合も、これらの結果がより適当な傾向を示すものであると考えらえた。Ｂポイントのトラジェクトリー、A_1－B_1関係、理論的および実際の最大蓄積の成長については、個体重ベースでの検討と同じ傾向が示された。

７．サイズ分布の予測については、最初に材積分布の予測モデルを検討した。材積分布はＭＮＹ法で近似し、シラカンバでは82%の林分のＭ－ｖ関係が（Ｖ・３式）の線形式で近似された。したがってこのＭ－ｖ関係から導かれる分布密度関数（Ｖ・５式）で、シラカンバ林の材積分布を近似することとした。この分布密度関数で材積分布を表すためには、パラメータA_2，B_2，C_2（Ｖ・６，７式）を決定しなければならない。このうち分布の形を決めるパラメータであるA_2は、成長段階（上層高）と込み合い方（競争の激しさ：ＣＩ，Ｖ・１６式）に影響されると考えられたので、（Ｖ・１９式）によって推定したが、回帰の決定係数は0.304と小さかった。ある成長段階である密度に達した林分の材積分布を予測する難しさを示す結果と考えられる。B_2，C_2は近似的に最小材積＝0と仮定して求めた。この予測モデルを実際の20林分の材積分布にあてはめた結果、Ｇ検定では8林分で有意差が認められた。適合性の悪さは、おもに最小材積が0と仮定されていることによると考えられたので、（最小材積／最大材積）比を上層高とＣＩによって推定し、最小材積≠0とした修正を行ったところ、有意差がある林分は3林分へ減少し、全体に有意水準も良化した。よって最小材積≠0

とした材積分布予測モデルを採用することとした。

8．ある密度で成長を開始した林分のある成長段階における材積分布を予測するため、本研究で新たに提唱した平均サイズー密度トラジェクトリー（Ⅴ・12式）を予測モデルへ組み込んだ。新たな平均サイズー密度トラジェクトリーは、只木モデルを変形することで導かれ、内藤モデルの1特殊形にあたる。文献からえた針葉樹林の平均材積ー密度トラジェクトリーに適用した結果、ほぼ全トラジェクトリーに精度よくあてはまり、あてはまり程度は内藤モデルと遜色なかったので、同齢単純林の平均サイズー密度トラジェクトリーモデルとして適当であろうと考えられた。またこのトラジェクトリーモデルの特徴として、最多密度線が明かである場合、C－D定規と同様に扱うことができることが示され、初期密度値を操作することで、いろいろな林分のトラジェクトリーを近似できる（Ⅴ・21式）。初期密度500, 1,000, 5,000, 10,000, 50,000／haの林分の平均材積ー密度関係を、このトラジェクトリーモデルで予測し、成長にともなう材積分布の変化について検討した。材積分布は、高密度な林分ほどより正に歪み、また低密度な林分ほど成長にともなう歪度の増加が明かであることが示された。しかしサイズヒエラルキーの発達程度を示すGini係数は、最小材積＝0とした材積分布予測モデルでは、自己間引きにともなう明かな減少傾向が再現されなかった。これに対し、最小材積≠0の修正を加えた材積分布予測モデルでは、低密度林では一貫して増加するのに対し、高密度林で成長にともない明らかにGini係数が減少する傾向が示され、この点でも修正されたモデルの方が適当であると考えられた。また材積分布のヒエラルキーは、ある程度以上競争が激しい場合（シラカンバの場合ＣＩ＞0.7）に減少するようであった。

9．ダケカンバ林の材積分布も、シラカンバ林と同じ手法で検討した。ダケカンバ林でも、全体の72％の林分のＭ－ｖ関係が（Ⅴ・3式）で近似されたので、分布密度関数として（Ⅴ・5式）を採用した。パラメータA_2, B_2, C_2は、

まず最小材積＝0として、シラカンバの場合と同様に推定したが、A_2の推定式の決定係数は0.398と小さく、再び材積分布予測の難しさが示された。この予測モデルを18林分の材積分布にあてはめ、検定を行った結果、3林分で有意差がみられた。（最小材積／最大材積）比を上層高とＣＩによって推定し、最小材積≠0の修正を行った後では、有意差は1林分で認められるだけとなり、有意水準が改善された林分がやや多かった。また平均材積－密度トラジェクトリーを用いて初期密度500，1,000，5,000，10,000，50,000／haの林分の材積分布の変化について検討した結果、材積分布は正に歪み、高密度な林分の方がより歪度が大きい傾向が示されたが、初期密度による差はシラカンバに比べると小さかった。最小材積＝0と仮定した予測モデルでは、材積分布のGini係数は、高密度林で成長の後期にやや減少する傾向が示されたが、顕著ではなかった。最小材積≠0と修正したモデルでは、高密度林では明かなGini係数の減少傾向が示され、修正したモデルの方がより適当であると判断された。Gini係数はＣＩ＞0.7のときに減少していた。材積分布の形の決定には、シラカンバでは競争の激しさがより強く作用しているのに対し、ダケカンバでは成長段階の影響が大きかった。

10．最小材積≠0と修正した材積分布予測モデルについて、樹高分布と胸高直径分布を推定した。まず樹高－胸高直径アロメトリーを拡張相対成長式（Ｖ・１式）で近似し、拡張相対成長式のパラメータを成長段階や込み合い方によって標準化し、材積－（樹高，胸高直径）間のアロメトリーを利用して、材積分布から樹高分布、胸高直径分布を推定した。材積分布が（Ｖ・３式）で近似された林分を対象とし、樹高と胸高直径の関係を拡張相対成長式で回帰し、そのうち決定係数が0.7以上でかつc_6値と上層高の逆数があまり異ならない林分を、標準的なパラメータ値を推定する検討対象とした。パラメータa_6，b_6，c_6のうち、b_6はa_6とべき乗関数関係（Ｖ・３３，３６式）が、c_6は上層高と逆比例的な関係（Ｖ・３４，３７式）が認められ、これらの関係から推定できることが

わかったが、a_6は上層高やＣＩに対し複雑な関係にあり、うまく推定することができなかった。そこで初期密度500，1,000，5,000，10,000，50,000／haの林分について、もっとも適当な上層高がえられるようにa_6を試行錯誤的に求めたところ、a_6はある成長段階で急激に増大することが予想され、また初期密度にも影響されて、複雑な変化を示すだろうと考えられた。樹高－胸高直径アロメトリーは、ある成長段階までは背揃い的な傾向を示し、その後樹高差の明瞭な形へ変化すると予測された。a_6のトレンドやb_6-a_6関係、およびc_6－上層高関係は、シラカンバとダケカンバで同じであった。試行錯誤的にえられたa_6を用いて、上述の初期密度の林分の樹高分布と胸高直径分布を、上層高4，10，16，22mについて推定した。その結果、胸高直径分布は正に歪む傾向があり、樹高分布は負に歪む傾向が認められた。シラカンバでは、胸高直径分布の歪度はおよそ0～0.5、樹高分布の歪度は-1～-0.4であり、ダケカンバでは、それぞれ0～0.6、-1～-0.1であった。また一般に胸高直径分布の歪度は、材積分布よりも小さかった。

11．シラカンバとダケカンバについて地位指数曲線を求めた。地位指数曲線はリチャーズ関数（Ｖ・１４式）によりガイドカーブを決定し、各地位の地位指数曲線の形はガイドカーブ（Ｖ・３８，３９式）と同じであると仮定して求めた。地位指数曲線により、上層高を林齢へ変換することができるので、平均材積－密度関係と平均材積－密度トラジェクトリーを利用して、林齢ベースでのカンバ林のポピュレーションダイナミクスについて検討した。シラカンバ、ダケカンバともに初期密度10,000／ha，ＳＩ＝20を仮定の林分の個体の生残経過について検討した結果、生残経過は両樹種とも回転させたシグモイド型を示し、最大蓄積に達したとき急激な密度減少を生じるようであった。死亡率は、最大蓄積に達した後の段階を除くと、シラカンバは4.1×10^{-3}～5.2×10^{-2}／year、ダケカンバは3.3×10^{-3}～5.6×10^{-2}／yearの範囲にあった。また死亡率

は、成長初期に低く、その後増大し、再び減少する傾向がみられ、生残曲線の形を裏付けていた。死亡率がもっとも高い時期は、樹高－胸高直径アロメトリーのパラメータa_5が急激に増大する時期と一致していた。

12. 平均材積－密度関係と材積分布予測モデルに基づいて、間伐シミュレーションを行った。間伐および成長にともなう蓄積と密度の変化は、平均材積－密度トラジェクトリーを利用して決定し、ある経路をたどった林分の任意の時点における材積分布は、予測モデルから推定する。間伐方法は上層間伐とし、間伐によって平均材積－密度関係から逸脱した林分は、平均材積－密度トラジェクトリーを乗り換え、成長にともなって平均材積－密度関係へ復帰すると仮定した。間伐経路は、間伐回数を一定とし間伐率を変化させたシリーズと、間伐率を一定とし間伐回数を変えたシリーズを仮定した。

結果としては、すべての間伐経路で、無間伐の場合よりも総収穫量が大きかった。総収穫量は間伐率が高いほど大きくなるが、間伐回数については、ある間伐回数以上ではあまり変わらない傾向があった。また主伐時の材積分布および胸高直径分布では、間伐率が高い林分ほど材積や胸高直径の大きな個体が多くなり、収穫上有利であろうと考えられた。これらの結果は、シラカンバとダケカンバに共通にみられ、本研究における林分成長モデルと材積分布予測モデルは、間伐による個体の成長促進効果を再現しているのではないかと考えられた。間伐によって収穫量が増大するのは、平均材積－密度トラジェクトリーを乗り換えることによって、個体死亡率が変化することの効果が大きいと考えられた。また材積分布に基づいて個体の樹高と胸高直径が推定でき、個体成長に対する間伐の効果を推定できると考えられた。

13. 最後に、本研究における問題点と今後の研究課題について言及した。

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．北海道林業試験場研究報告 26： 1～95

阿部信行　（1990）　トドマツ人工林に侵入したウダイカンバの樹高成長の予測．日本林学会北海道支部論文集 38： 192～194

阿部信行　（1991）　トドマツ人工林の間伐方法別収穫予想．森林計画学会誌 16： 87～97

阿部信行・菊沢喜八郎　（1983）　間伐効果に関する定量的研究（Ⅱ）　ベータ型Ｙ－Ｎ曲線による間伐試験林分の解析．日本林学会誌 65： 207～214

相場芳憲　（1975）　スギ人工林の生長におよぼす保育の影響（Ⅱ）　現実林分における現存幹材積一定の傾向．日本林学会誌 57： 39～44

Aikman, D. P. and Watkinson, A. R. （1980）　A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. Annals of Botany 45: 419～427

合沢義孝・滝川貞夫　（1962）　北大天塩第2演習林におけるシラカンバ2次林の間伐とトドマツ樹下植栽．日本林学会北海道支部講演集 10： 47～50

赤井龍男・浅田節夫　（1964）　ダケカンバ林の物質生産機構について．第75回日本林学会大会講演集： 349～351

安藤　貴　（1962）　アカマツ天然生除伐試験林の解析（第２報）本数密度を中心とした解析．林業試験場報告 147： 45～77

安藤　貴　（1968）　同齢単純林の密度管理に関する生態学的研究．林業試験場報告 210： 1～153

安藤　貴　（1982）　林分の密度管理（実践林業大学ＸＸＶ）．126pp．農林出版，東京．

Attiwill, P. M. (1962) Estimating branch dry weight and leaf area from measurements of branch girth in Eucalyptus. Forest Science 2: 913～921

Attiwill, P. M. (1966) A method for estimating crown weight in Eucalyptus, and some implications of relationships between crown weight and stem diameter. Ecology 47: 795～804

Bailey, R. L. and Dell, T. R. (1973) Quantifying diameter distributions with the Weibull function. Forest Science 19: 97～104

Baskerville, G. L. (1972) Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. Canadian Journal of Forestry 2: 49～53

Beauchamp, J. J. and Olson, J. S. (1973) Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. Ecology 54: 1403～1407

Beck, D. E. (1971) Height growth patterns and site index of white pine in the southern Appalachians. Forest Science 17: 252～260

Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. (1990) Ecology. 945pp. Blackwell Scietific Publications, Oxford.

Bendel, R. B., Higgins, S. S., Teberg, J. E. and Pyke, D. A. (1989) Comparison of skewness coefficient, coefficient of variation, and Gini coeficient as inequality measures within populations. Oecologia 78: 394～400

Benjamin, L. R. (1988) A single equation to quatify the hierarchy in plant size induced by competition within monocultures. Annals of Botany 62: 199～214

Benjamin, L. R. and Hardwick, R. C. (1986) Sources of variation and

measures of variability in even-aged stands of plants. Annals of Botany 58 : 757～778

Binkley, D. (1984) Importance of size-density relationships in mixed stands of Douglas-fir and red alder. Forest Ecology and Management 9 : 81～85

Bleasdale, J. K. (1967) The relatioship between the weight of a plant part and total weight as affected by plant density. Journal of Horticulture Science 42 : 51～58

Bleasdale, J. K. A. and Nelder, J. A. (1960) Plant population and crop yield. Nature 188 : 342

Bonan, G. B. (1991) Density effects on the size structure of annual plant populations: An indication of neighbourhood competition. Annals of Botany 68 : 341～347

Cannell, M. G. R., Rothery, P. and Ford, E. D. (1984) Competition within stands of Picea sitchensis and Pinus contorta. Annals of Botany 53 : 349～362

Carleton, T. J. and Wannamaker, B. A. (1987) Mortality and self-thinning in postfire black spruce. Annals of Botany 59 : 621～628

Crow, T. R. and Laidly, P. R. (1980) Alternative models for estimating woody plant biomass. Canadian Journal of Forestry 10 : 367～370

Dewar, R. C. (1993) A mechanistic analysis of self-thinning in terms of the carbon balance of trees. Annals of Botany 71 : 147～159

Dewsberry, R. (1977) Plant self-thinning dynamics. Planta 136 : 249

～252

Drew, T. J. and Flewelling, J. W. (1977) Some recent Japanese theories of yield-denstiy relationships and their application to Monterey pine plantations. Forest Science 23 : 517～534

Ek, A. R. (1979) A method for estimating branch weight and branch leaf weight in biomass studies. Forest Science 25 : 303～306

Firbank, L. G. and Watkinson, A. R. (1985) A model of interference within plant monocultures. Journal of Theoretical Biology 116 : 291～311

Firbank, L. G. and Watkinson, A. R. (1990) On the effects of competition: From monocultures to mixtures. (Grece, J. B. and Tilman, D. ed., Perspectives on plant competition). : 165～192

Ford, E. D. (1975) Competiton and stand structure in some even-aged plant monocultures. Journal of Ecology 63 : 311～333

Ford, E. D. and Newbould, P. J. (1970) Stand structure and dry weight production through the sweet chesnut (Casranea sativa Mill) coppice cycle. Journal of Ecology 58 : 275～296

Gates, D. J. (1982) Competition and skewness in plantations. Journal of Theoretical Biology 94 : 909～922

Gates, D. J., Mcmurtrie, R. and Borough, C. J. (1983) Skewness reversal of distribution of stem diameter in plantations. Australian Forest Research 13 : 267～270

Geber, M. A. (1989) Interplay of morphology and development on size inequality: A Polygonum greenhouse study. Ecological monographs 59 : 267～288

Gorham, E. (1979) Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. Nature 279: 148～150

Grier, C. C. and Waring, R. H. (1974) Conifer foliage mass related to sapwood area. Forest Science 20: 205～206

Hamilton, G. J. (1981) The effects of high intensity thinning on yield. Forestry 54: 1～15

Hara, T. (1984a) A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. Journal of Theoretical Biology 109: 173～190

Hara, T. (1984b) Dynamics of stand structure in plant monocultures. Journal of Theoretical Biology 110: 223～239

Hara, T. (1984c) Modelling the time course of self-thinning in crowded plant populations. Annals of Botany 53: 181～188

原登志彦 (1986) 生長，相互作用，群落構造 －植物個体群をめぐって－. 種生物学研究 12: 1～17

Hara, T. (1988) Dynamics of size structure in plant populations. Tree 3: 129～133

蜂屋欣二・安藤 貴 (1962) 林分の平均樹高と競争密度効果との関係について. 第73回日本林学会大会講演集: 164～168

林 拙郎 (1985) 同種・同齢の植物個体群の生長則（Ⅰ）ロジスティック理論の拡張. 日本林学会誌 67: 348～357

Hepp, T. E. and Brister, G. H. (1982) Estimating crown biomass in loblolly pine plantations in Carolina flatwoods. Forest Science 28: 115～127

Hiroi, T. and Monsi, M. (1966) Dry-matter economy of Helianthus annuus communities grown at varying densities and light intensities. Journal of Faculty of Science, University Tokyo Section III 9 : 241～285

北海道大学農学部附属演習林 (1992) 北海道大学演習林概要. 52pp.

Hozumi, K. (1971) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand III. A beta-type distribution. Japanese Journal of Ecology 21: 152～167

穂積和夫 (1973) 植物の相互作用（生態学講座10）. 124pp. 共立出版, 東京.

Hozumi, K. (1975) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand V. The M-w diagram for various types of forest stands. Japanese Journal of Ecology 25: 123～131

Hozumi, K. (1977) Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands I. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning. Botanical Magagine, Tokyo 90 : 165～179

Hozumi, K. (1980) Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands II. Growth analysis of self-thinning. Botanical Magagine, Tokyo 93 : 149～166

Hozumi, K., Asahira, T. and Kira, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants VI. Effect of some growth factors on the process of competition. Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D 7: 15～34

Hozumi, K., Shinozaki, K. and Tadaki, Y. (1968) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand I. A new approach toward the analysis of the distribution function and the -3/2th power distribution. Japanese Jouranal of Ecology 18: 10～20

Hozumi, K. and Shinozaki, K. (1970) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand II. Exponential distribution. Japanese Journal of Ecology 20: 1～9

Huston, M. A. and DeAngelis, D. L. (1987) Size bimodality in monospecific populations: A critical review of potential mechanisms. American Naturalist 129: 678～707

Hutchings, M. J. (1986) The structure of plant populations. (Crawley, M. ed. Plant ecology) : 97～136

Hutchings, M. J. and Budd, C. S. (1981) Plant competition and its course through time. BioScience 31: 640～645

猪瀬光雄・真辺　昭　(1985)　ウダイカンバの生長モデル（Ⅳ）　－樹高および枝の生長－. 日本林学会北海道支部講演集 33: 23～25

猪瀬光雄・小木和彦・佐野　真・真辺　昭　(1990)　カンバ類3種の上層樹高の成長解析. 日本林学会北海道支部論文集 38: 198～199

石川善朗　(1987)　分布関数としてみたRichards生長関数の特徴. 日本林学会誌 69: 445～449

Jokela, E. J., Shannon, C. A. and White, E. H. (1981) Biomass and nutrient equations for mature Betula papyrifera Marsh.. Canadian Journal of Forest Research 11: 298～304

菅　誠・斉藤秀樹・四手井綱秀　(1965)　常緑広葉樹林の物質生産力につい

て．京都大学演習林報告 37： 55～75

加藤亮助・瀬川幸三・大場貞男 （1965） 北上山系におけるカンバ林の成長（第２報） 平庭地方のシラカンバ林の現存量と相対成長．日本林学会東北支部講演集 18： 27～32

KHILMI, G. F. （1957） 森林の生物物理学理論（高橋清訳，1965）．143pp. 新科学文献刊行会，米子．

貴島恒夫・岡本省吾・林 昭三 （1962） 原色木材大図鑑．保育社，大阪

菊沢喜八郎 （1978） 北海道における天然生広葉樹林の収量－密度図．日本林学会誌 60： 56～63

菊沢喜八郎 （1979a） ミズナラを主とする広葉樹林の収量－密度図．日本林学会誌 61： 8～14

菊沢喜八郎 （1979b） 収量－密度図を利用した収穫予測の試み．日本林学会誌 61： 429～436

菊沢喜八郎 （1981） 間伐効果に関する定量的研究（Ⅰ） 収量－密度図を用いた分析．日本林学会誌 63： 51～59

KIKUZAWA, K. （1981） Yield-density diagram for todo-fir plantations (I) A new Y-N curve based on the beta-type distribution. Journal of Japanese Forestry Society 63： 442～450

KIKUZAWA, K. （1983） Yield-density diagram: Compactness index for stands and stand components. Forest Ecology and Management 7： 1～10

菊沢喜八郎 （1986） ダケカンバ林の最多密度曲線．日本林学会北海道支部論文集 35： 125～127

KIKUZAWA, K. （1988） intraspecific competition in a natural stand of Betula ermanii. Annals of Botany 61： 722～734

吉良龍夫　(1949)　日本の森林帯（林業解説シリーズ17）. 36pp. 日本林業技術協会, 東京

吉良龍夫（編）　(1957)　密度・競争・生産. みやま 67: 13～24, 68: 9～18, 70: 34～45

KIRA, T., OGAWA, H. and SAKAZAKI, N. (1953) Intraspecific competition among higher plants I. Competition-yield-density onterrelationship in regularly dispersed populations. Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D 4: 1～16

KIRA, T. and SHIDEI, T. (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. Japanese Journal of Ecology 17: 70～87

KNOX, R. G. and PEET, R. K. (1989) Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. Ecology 70: 1153～1166

KOHYAMA, T. and FUJITA, N. (1981) Studies on the Abies population of Mt. Shimagare I. Survivorship curve. Botanical magagine, Tokyo 94: 55～68

KOHYAMA, T., HARA, T. and TADAKI, Y. (1990) Patterns of trunk diameter, tree height and crown depth in crowded Abies stands. Annals of Botany 65: 567～574

小見山章　(1977)　森林構造とD－H関係. 第88回日本林学会大会発表論文集: 249～250

小見山章・肥後睦輝・二宮生夫　(1992)　荘川村六厩における落葉広葉樹の相対成長関係（小見山章編：落葉広葉樹の資源量推定方法に関する研究）. : 1～10

KOYAMA, H. and KIRA, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D 7: 73～94

LANNER, R. M. (1985) On the insensitivity of height growth to spacing. Forest Ecology and Management 13: 143～148

LIEFFERS, V. J. and TITUS, S. J. (1989) The effects of stem density and nutrient status on size inequality and resource allocation in lodgepole pine and white spruce seedling. Canadian Journal of Botany 67: 2900～2903

LLOYD, F. T. and HARMS, W. R. (1986) An individual stand growth model for mean plant size based on the rule of self-thinning. Annals of Botany 54: 681～688

LONSDALE, W. M. (1990) The self-thinning rule: Dead or alive?. Ecology 71: 1373～1388

LONSDALE, W. M. and WATKINSON, A. R. (1982) Light and self-thinning. New Phytologist 90: 431～445

LONSDALE, W. M. and WATKINSON, A. R. (1983) Plant geometry and self-thinning. Journal of Eclogy 71: 285～297

LOOMIS, R. M., PHARES, R. E. and CROSBY, J. S. (1966) Estimating foliage and branchwood quatities in shortleaf pine. Forest Science 12: 30～39

MADGEWICK, H. A. I. and KREH, R. E. (1980) Biomass estimation for Virginia pine trees and stands. Forest Science 26: 107～111

真辺　昭　(1973)　北海道カラマツの密度管理図（北方林業叢書51）. 61pp.

北方林業会，札幌.

松井善喜・篠原久夫　(1955)　マカバ二次林の構成と成長について　(山火再生林に関する研究　第3報)．第64回日本林学会大会講演集：68～70

松井善喜ほか　(1967)　野幌試験林における各種人工林の調査成績（後編）．林業試験場研究報告 205：1～233

McFADDEN, G. and OLIVER, C. D. (1988)　Three-dimensional forest growth model relating tree size, tree numner, and stand age: Relation to previous growth models and to self-thinning. Forest Science 34: 662～676

McMAHON, T. (1973)　Size and shape in biology. Science 179: 1201～1204

箕輪光博　(1982)　林木の生長に関する理論的考察（Ⅰ）　log-Mitscerlich式の理論．日本林学会誌 64：461～467

箕輪光博　(1983)　林木の生長に関する理論的考察（Ⅱ）　自己間引きモデルの検討．日本林学会誌 65：135～142

MIYANISHI, K., HOY, A. R. and CAVERS, P. B. (1979)　A generalized law of self-thinning in plant populations (Self-thinning in plant populations). Journal of Theoretical Biology 78：439～442

MOHLER, C. L., MARKS, P. L. and SPRUGEL, D. G. (1978)　Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. Journal of Ecology 66：599～614

MORRIS, E. C. and MYERSCOUGH, P. J. (1987)　Allometric effects on plant interference. Annals of Botany 59：629～633

MORRIS, E. C. and MYERSCOUGH, P. J. (1991)　Self-thinning and competition intensity over a gradient of nutrient availability. Journal

of Ecology 79： 903～923

内藤健司　（1983）　RICHADS functionに基づいた林分生長解析（Ⅰ）　w-N trajectory. 日本林学会誌 65： 399～407

内藤健司　（1984）　RICHADS functionに基づいた林分生長解析（Ⅱ）　最多密度曲線. 日本林学会誌 66： 10～16

内藤健司　（1992）　林分成長モデルに関する理論的研究. 宇都宮大学農学部演習林報告 28： 1～95

西沢正久・木梨謙吉・柿原道喜・長　正道　（1976）　林分シミュレーションに対する成長モデルの研究（Ⅲ）　－ワイブルのパラメーターの推定による直径確率分布の予測－. 第87回日本林学会大会発表論文集： 87～88

野堀嘉裕・坂本　武・佐藤清左衛門　（1990）　植栽密度別アカエゾマツ人工林の成長経過と収量－密度図. 日本林学会北海道支部論文集 38： 177～179

NORBERG, R. A. (1988) Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: Geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. American Naturalist 131： 220～256

OBEID, M., MACHIN, D. and HARPER, J. L. (1967) Influence of density on plant to plant variation in fiber flax, Linum usitatissimum L.. Crop Science 7： 471～473

小川房人　（1969）　樹高・胸高直径関係による林型区分の試み. JIPT-PT-F： 3～17

OGAWA, H., YODA, K., KIRA, T., OGINO, K., SHIDEI, T., RATANAWONGSE, D. and APASUTAYA, C. (1965) Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Tailand I. Structure and floris-

tic composition. Nature and Life in Southeast Asia Ⅳ : 13～48

Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K. and KIRA, T. (1965) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II. Plant biomass. Nature and Life in Southeast Asia Ⅳ : 49～80

荻野和彦 (1975) 下北半島のヒバ林にみられるＤ－Ｈ関係. 第86回日本林学会大会発表論文集 : 210～211

大畠誠一 (1991) 森林の現存量推定法の検討 －伐倒によらない推定法－. 京都大学演習林報告 63 : 23～36

大畠誠一・四手井綱英 (1974) 森林の純生産量の経年推移に関する検討. 京都大学演習林報告 46 : 40～50

Osawa, A. (1992) Fine-resolution analysis of stem form and its implication to the mechanism of plant self-thinning. canadian Journal of Forest Research 22 : 403～412

Osawa, A. and Sugita, S. (1989) The self-thinning rule: Another interpretation of Weller's results. Ecology 70 : 279～283

Osawa, A. and Allen, R. B. (1993) Allometric theory explains self-thinning relationships of moutain beech and red pine. Ecology 74 : 1020～1032

大隅真一・石川善朗 (1983) 樹木の生長解析に対するRichards生長関数の適用性について. 京都府立大学学術報告 農学 35 : 49～76

大内幸雄・宮崎 潔 (1969) ダケカンバ幼令林の生産構造と生長について. 日本林学会中部支部講演集 17 : 137～143

Pacala, S. W. and Weiner, J. (1991) Effects of competitive asymmetry on a local density model of plant interference. Journal of The-

oretical Biology 146 : 165～179

Payandeh, B. (1974) Formulated site index curves for major timber species in Ontario. Forest Science 20 : 143～144

Peet, R. K. and Christensen, N. L. (1980) Succession: A population process. Vegetatio 43 : 131～140

Pickard, W. F. (1983) Three interpretations of the self-thinning rule. Annals of Botany 51 : 749～757

Prentice, I. C. and Leemans, R. (1990) Pattern and process and the dynamics of forest structure: A simulation approach. Journal of Ecology 78 : 340～355

Puettmann, K. J., Hann, D. W. and Hibbs, D. E. (1993) Evaluation of the size-density relationships for pure red alder and Douglas-fir stands. Forest Science 39 : 7～27

Richards, F. J. (1959) A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany 10 : 290～300

Rohrig, E. (1991) Biomass and productivity. (Rohrig, E. and Ulrich, B. ed. Temperate deciduous forests): 165～174

斉藤秀樹・四手井綱英 (1973) スギ幼齢林の一次生産力とその推定法の検討. 日本林学会誌 55 : 52～62

坂口勝美 (1961) 間伐の本質に関する研究. 林業試験場研究報告 131 : 1～95

佐藤 明 (1981) 林分葉量・胸高断面積合計から見た北海道のカンバ林. 北方林業 33 : 16～18

佐藤 明・石塚森吉・豊岡 洪・鮫島淳一郎 (1983) シラカンバ林の最多密度曲線（予報）. 日本林学会北海道支部論文集 31 : 212～214

佐藤　明・石塚森吉・管原セツ子・豊岡　洪　(1986)　泥炭地における若齢シラカンバ林の林分構造と地上部現存量の推移. 日本林学会誌 68: 205～207

佐藤清左衛門　(1965)　ダケカバ天然林に対する除伐5年後の結果. 日本林学会北海道支部講演集 14: 42～43

Scaife, M. A. and Jones, D. (1976) The relationship between crop yield (or mean plant weight) of lettuce and plant density, length of growing period, and initial plant weight. Journal of Agricultural Science 86: 83～91

Schmitt, J., Ehrhardt, D. W. and Cheo, M. (1986) Light-dependent dominance and suppression in experimental radish populations. Ecology 67: 1502～1507

Schmitt, J., Eccleston, J. and Ehrhardt, D. W. (1987) Dominance and suppression, size-dependent growth and self-thinning in a natural Impatiens capensis population. Journal of Ecology 75: 651～665

瀬川幸三・斉藤勝郎・桜井尚武・大井克博　(1985)　北上山地のシラカンバ天然林の構造と成長. 日本林学会東北支部会誌 37: 170～172

Shibuya, M. (1992) Crown component biomass estimations for natural white birch trees and stands. Journal of Japanese Forestry Society 74: 509～513

Shibuya, M. (1994) Maxumum yield and the C-D effects in natural white birch stands. Ecological Research 9 (in press)

渋谷正人・菊沢喜八郎　(1988)　ウダイカンバ林の収量－密度図. 日本林学会北海道支部論文集 36: 124～126

Shibuya, M. and Igarashi, T. (1992) Stand dynamics in a young birch

(Betula ermanii) stand and its competition process inferred from the frequency distribution of above-ground organ weight. Journal of Japanese Forestry Society 74: 102～108

渋谷正人・松田　彊　(1993)　シラカンバの地上部器官量の推定. 北海道大学農学部附属演習林研究報告 50: 207～218

四手井綱英・只木良也　(1958)　林木の競争に関する研究（Ⅰ）　種間競争に及ぼす巣うえの効果. 日本林学会誌 40: 325～331

Shinozaki, K. and Kira, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants VII. Logistic theory of the C-D effect. Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D 7: 35～72

Shinozaki, K. and Kira, T. (1961) The C-D rule, its theory and practical uses. Journal of Biology, Osaka City University 12: 69～82

Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. and Kira, T. (1964a) A quantitative analysis of plant form -The pipe model theory. I. Basic analyses. Japanese Journal of Ecology 14: 97～105

Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. and Kira, T. (1964b) A quantitative analysis of plant form -The pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Japanese Journal of Ecology 14: 133～139

白石則彦　(1985)　同齢単純林における直径分布の解析とその生長予測への応用（Ⅰ）　歪度変化の動向とそのメカニズム. 日本林学会誌 67: 133～140

白石則彦　(1986)　同齢単純林の生長予測に関する研究. 東京大学農学部演習林報告 75: 199～256

SLATKIN, M. and ANDERSON, D. J. (1984) A model of conpetition for space. Ecology 65 : 1840～1845

SMITH, N. J. and HANN, D. W. (1984) A new analytical model based on the -3/2 power rule of self-thinning. Canadian Journal of Forest Research 14 : 605～609

SMITH, N. J. and HANN, D. W. (1986) A growth model based on the self-thinning rile. Canadian Journal of Forest Research 16 : 330～334

SMITH, R. J. (1980) Rethinking allometry. Journal of Theoretical Biology 87 : 97～111

SNELL, J. A. K. and BROWN, K. (1978) Comparison of tree biomass estimator -DBH and sapwood area. Forest Science 24 : 455～457

外館聖八郎 (1977) ウダイカンバを主とする二次林の現存量. 第88回日本林学会大会発表論文集 : 257～258

SPRUGEL, D. G. (1983) Correcting for bias in log-transformed allometric equations. Ecology 64 : 209～210

SPRUGEL, D. G. (1984) Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. Ecological Monographs 54 : 165～186

SPURR, S. H., YOUNG, L. J., BARNES, B. V. and HUGHES, E. L. (1957) Nine successive thinnings in a Michigan white pine plantation. Journal of Forestry 55 : 7～13

只木良也 (1963a) 森林の生産構造に関する研究 (Ⅳ) 林分および単木の葉量についての若干の考察. 日本林学会誌 45 : 249～256

只木良也 (1963b) 競争密度効果を基にした幹材積収穫予測. 林業試験場報

告 154： 1～19

只木良也 （1964） 競争密度効果式を用いて検討した間伐と幹材積収穫との関係 －アカマツ林の場合－. 林業試験場報告 166： 1～22

只木良也 （1965） 森林の生産構造に関する研究（Ⅷ） 立木密度の高いモリシマアカシヤ林の生産力. 日本林学会誌 47： 384～391

TADAKI, Y. （1966） Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees. Bulletin of Government Forest Experiment Station, Tokyo 166： 135～161

只木良也 （1969） 林分密度管理の基礎と応用. 126pp. 日本林業技術協会, 東京.

只木良也 （1976） 森林の現存量 －とくにわが国の森林の葉量について－. 日本林学会誌 58： 416～423

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

只木良也・四手井綱英・酒瀬川武五郎・荻野和彦 （1961） 森林の生産構造に関する研究（Ⅱ） シラカンバ幼令林における現存量の推定と生産力についての若干の解析. 日本林学会誌 43： 19～26

只木良也・四手井綱英 （1962） 数量的間伐に関する生態学的研究. 京都大学演習林報告 34： 1～31

TADAKI, Y., HATIYA, K. and MIYAUCHI, H. （1967） Studies on the production structure of forest(XII) Primary productivity of Abies veitchii in the natural forests at Mt. Fuji. Journal of Japanese Forestry Society 49： 421～428

只木良也・蜂屋欣二・栩秋一延 （1969） 森林の生産構造に関する研究（ⅩⅤ） ブナ人工林の一次生産. 日本林学会誌 51： 331～339

只木良也・佐藤　明・桜井尚武・竹内郁雄・河原輝彦　(1977)　森林の生産構造に関する研究ⅩⅧ.　朝日岳周辺におけるシラベしま枯れ林の構造と一次生産. 日本生態学会誌 27: 83～90

只木良也・竹内郁雄・河原輝彦・佐藤　明・蜂屋欣二　(1979)　アカマツ天然生除伐試験林の解析（第3報）　試験の経過と結果. 林業試験場報告 305: 125～144

高橋幸男・浅井達弘・菊沢喜八郎　(1974)　名寄のシラカンバ林の現存量について. 北海道林業試験場研究報告 12: 29～37

竹内公男　(1980)　間伐された林分の蓄積生長式. 日本林学会誌 62: 294～300

滝川貞男・板垣恒夫　(1982)　シラカンバ2次林下に植栽されたトドマツの成長について. 日本林学会北海道支部論文集 30: 71～73

田中和博　(1983)　林齢に伴う直径分布型および樹高分布型の変化に関する一考察. 日本林学会誌 65: 473～476

Tanaka, K. (1988)　A stochastic model of height growth in an even-aged pure forest stand -Why is the coefficient of variation of the height distribution smaller than that of the diameter distribution-. Journal of Japanese Forestry Society 70: 20～29

館脇　操　(1955～1957)　汎針広混交林帯（Ⅰ～Ⅵ）. 北方林業 80: 8～11, 82: 7～9, 85: 10～13, 87: 8～11, 93: 12～15, 95: 17～23

Thomas, S. C. and Weiner, J. (1989)　Growth, death and size distribution change in an Impatiens pallida population. Journal of Ecology 77: 524～536

戸沢俊治・千葉宗男・赤坂　宿　(1979)　広葉樹二次林の生態的研究　(2)　北上山地のシラカバ林. 日本林学会東北支部会誌 31: 132～134

Turner, M. D. and Rabinowitz, D. (1983) Factors affecting frequency distributions of plant mass: The absence of dominance and suppression in competing monocultures of Festuca paradoxa. Ecology 64 : 469～475

Verwijst, T. (1989) Self-thinning in even-aged natural stands of Betula pubescens. Oikos 56 : 264～268

Watkinson, A. R. (1980) Density-dependence in single-species populations of plants. Journal of Theoretical Biology 83 : 345～357

Watkinson, A. R. (1984) Yield-density relationships: the influence of resource avilability on growth and self-thinning in populations of Vulpia fasciculata. Annals of Botany 53 : 469～482

Weiner, J. (1984) A neighborhood model of annual-plant interference. Ecology 63 : 1237～1241

Weiner, J. (1985) Size hierarchies in experimental populations of annual plants. Ecology 66 : 743～752

Weiner, J. (1986) How competition for light and nutrients affects size variability in Ipomoea tricolor populations. Ecology 67 : 1425～1427

Weiner, J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. Tree 5 : 360～364

Weiner, J. and Solbrig, O. T. (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia 61 : 334～336

Weiner, J. and Thomas, S. C. (1986) Size variability and competition in plant monocultures. Oikos 47 : 211～222

Weiner, J. and Whigham, D. F. (1988) Size variability and self-thin-

ning in wild-rice (Zizania aquqtica). American Journal of Botany 75 : 445～448

Weiner, J. and Thomas, S. C. (1992) Competition and allometry in three species of annual plants. Ecology 73 : 648～656

Weiner, J. and Fishman, L. (1994) Competition and allometry in Kochia scoparia. Annals of Botany 73 : 263～271

Weller, D. E. (1987a) A reevaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. Ecological Monographs 57 : 23～43

Weller, D. E. (1987b) Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. Ecology 68 : 813～821

Weller, D. E. (1989) The interspecific size-density relationship among crowded plant stands and its implications for the -3/2 power rule of self-thinning. American Naturalist 133 : 20～41

Weller, D. E. (1990) Will the real self-thinning rule please stand up? -A reply to Osawa and Sugita. Ecology 71 : 1204～1207

Weller, D. E. (1991) The self-thinning rule: Dead or unsupported? - A reply to Losdale. Ecology 72 : 747～750

West, P. W. and Borough, C. J. (1983) Tree suppression and the self-thinning rule in a monoculture of Pinus radiata D. Don. Annals of Botany 52 : 149～158

Westoby, M. (1977) Self-thinning driven by leaf area not by weight. Nature 265 : 330～331

Westoby, M. (1981) The place of the self-thining rule in population dynamics. American Naturalist 118 : 581～587

Westoby, M. (1982) Frequency distributions of plant size during

competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. Annals of Botany 50 : 733～735

WESTOBY, M. (1984) The self-thinning rule. Advances in Ecological Research 14 : 167～225

WESTOBY, M. and HOWELL, J. (1981) Self-thinning: The effect of shading on glasshouse populations of silver beet (Beta vulgaris). Journal of Ecology 69 : 359～365

WESTOBY, M. and HOWELL, J. (1986) Influence of population structure on self-thinning of plant populatons. Journal of Ecology 74 : 343～359

WHITTAKER, R. H., BORMANN, F. H., LIKENS, G. E. and SICCAMA, T. G. (1974) The Hubbard Brook ecosystem study: Forest biomass and production. Ecological Monographs 44 : 233～252

WHITE, J. (1980) Demographic factors in populations of plants. (SOLBRIG, O. T. ed., Demography and evolution in plant population) : 21～48, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

WHITE, J. (1981) The allometric interpretation of the self-thinning rule. Journal of Theoretical Biology 89 : 475～500

WHITE, J. and HARPER, J. L. (1970) Correlated changes in plant size and number in plant population. Journal of Ecology 58 : 467～485

WYSZOMIRSKI, T. (1992) Detecting and displaying size bimodality: Kurtosis, skewness and bimoadalizable distributions. Journal of Theoretical Biology 158 : 109～128

矢島 崇 (1982) 針広混交林における主要構成樹種の生長過程に関する研究. 北海道大学農学部附属演習林研究報告 39 : 1～54

YAMAKURA, T. (1983) A new distribution function of tree weight in forest stands restricted by the Tadaki's model of natural thinning (Frequency distribution of individual weight, stem diameter, and height in plant stands. IV). Japanese Journal of Ecology 33: 387～396

YAMAKURA, T. (1984) Experimental model of thr distribution function of individual plant weight in even-aged populations (Frequency distribution of individual weight, stem diameter and height in plant stands. V). Japanese Journal of Ecology 34: 35～45

YAMAKURA, T. and SHINOZAKI, K. (1983a) Frequency distribution of individual weight, stem diameter and height in plant stands II. Properties of the asymmetric type I distribution. Japanese Journal of Ecology 33: 55～69

YAMAKURA, T. and SHINOZAKI, K. (1983b) A new distribution function of tree weight in forest stands restricted by the 3/2nd power law of self-thinning (Frequency distribution of individual weight, stem diameter, and height in plant stands. III). Japanese Journal of Ecology 33: 281～292

YARRANTON, M. and YARRANTON, G. A. (1975) Demography of a jack pine stand. Canadian Journal of Botany 53: 310～314

YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H. and HOZUMI, K. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands (Intraspecific competition among higher plants XI). Journal of Biology, Osaka City University 14: 107～129

YOKOZAWA, M. and HARA, T. (1992) A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self-thinning in plant popula-

tions. Annals of Botany 70： 305～316

四大学（北大、東大、京大、大阪市大）合同調査班　（1960）　森林の生産力に関する研究　第1報　北海道主要針葉樹林について. 100pp.　国策パルプ工業株式会社，東京.

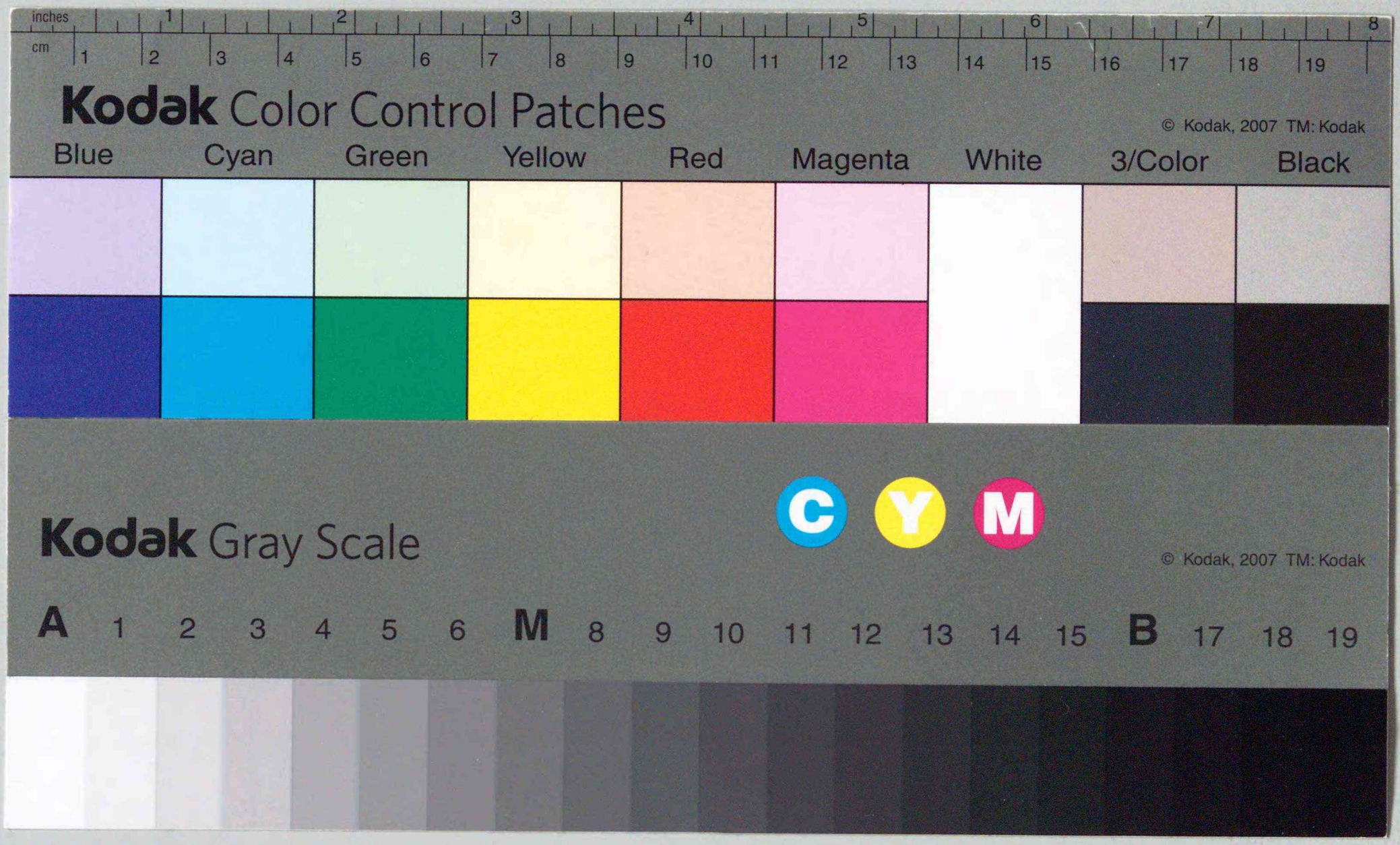
吉田正男・平田種男　（1956）　植栽林の林木構成状態に関する統計的研究（Ⅶ）. 東京大学演習林報告 52： 1～14

吉村健次郎・古本浩望　（1973）　広葉樹林の育成に関する研究　－シラカンバ林の第一次生産力について－. 日本林学会北海道支部講演集 22： 93～96

Zeide, B.　(1987)　Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. Forest Science 33： 517～537

Zeide, B.　(1991)　Self-thinning and stand density. Forest Science 37： 517～523

鄭　小賢　（1994）　システム収穫表の作成方法. 日本林学会誌 76： 132～137


inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
Kodak Gray Scale
C
Y
M
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19