

樹木の多種混植による超過生産の実証

辰巳 晋一（京都大学大学院農学研究科）

tatsumi.shinichi.4f@kyoto-u.ac.jp

複数の植物種を混植することで、一次生産性（単位面積あたりの植物バイオマスや林分材積の生産量）は向上するのか？この問いは、古くから農林業に関わる多くの人々の関心を惹きつけてきた。かのダーウィンも『種の起源（1859）』の中で、「一種の牧草が単植された区画と、複数の種が混植された区画を比較すると、後者でより生産性が高い」と述べている。私たちはこの問いに対してより科学的な答えを出すべく、操作実験による実証に取り組んできた。また、野外における種の多様性がどのように維持され、変化しているかを検証するため、新たな手法の開発を行ってきた。

はじめに

複数の植物種を混植した区画の一次生産性が、各種を単植した区画の一次生産性の平均値を上回る現象を「超過生産」と呼ぶ。これまでの研究で、区画ごとに播種する植物種の数を変化させた操作実験が行われ、その結果、種数を増やすほど超過生産が大きくなることが示されてきた。しかし、こうした操作実験は主に草本を使った事例が多く、樹木を使った事例は比較的少ない。森林においても草原のように、種数と一次生産性との間に正の関係が成り立つかどうかには議論の余地がある。また、仮に成り立つ場合、超過生産がどういった人口動態プロセス（樹木の成長率と生存率）によって生じるかを定量的に評価することは、超過生産の知見の森林管理計画への応用を考えるうえで重要である。さらに、種の多様性が野外でどのように変化しているかを理解することは、多様性保全の基盤となる。本稿では、森林における超過生産と種多様性の変化について、私たちが行ってきた研究を紹介する。

森林における超過生産

私たちは、東京大学北海道演習林に設置された当時 31 年生の混植林分と単植林分を対象に、超過生産を評価した。当実験林では、ウダイカンバ単植林、ミズナラ単植林、トドマツ単植林、そして 3 樹種を混植した区画が 1987 年に設けられた。植栽本数については、単植林と混植林で同じとなるよう、混植林ではそれぞれの樹種が 1/3 の数だけ植えられた。当実験林では、全ての木の生存本数や幹直径が断続的に計測されてきた。各時点での林分バイオマス量 (Mg/ha) を生産性の指標とした。各樹木のバイオマスは幹直径からアロメトリー式を使って推定した。混植林と単植林の林分バイオマスの情報から、超過生産の値を算出した。

解析の結果、混植林の林分バイオマス (①) が、単植林分の林分バイオマスの平均値を植栽後から一貫して上回ることが分かった (図 1) (Tatsumi 2020)。31 年生時点における①÷②の値は 1.6 に達した。このような超過生産が生じる理由として、光に対する樹種ごとの反応の違いが考えられた。具体的には、遷移初期種のウダイカンバは明るい環境では成長速度が速い。これは、図 1 の「植栽後 3 年目」において、ウダイカンバ単植林のバイオマスが大きいことから見て取れる。成長の速いウダイカンバの単植林では、少しでも伸び遅れた木は大

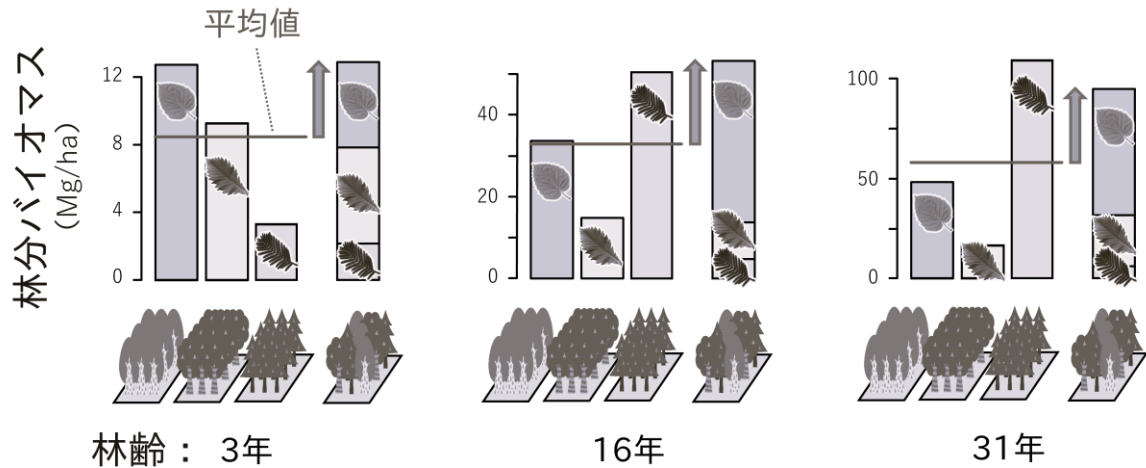


図1. 単植林と混植林における林分バイオマスの経年変化。各パネル中の左から順に、ウダイカンバ単植林、ミズナラ単植林、トドマツ単植林、3種混植林を表す。水平線は、単植林分の平均バイオマスを示す。縦の矢印は、その平均値と混植林のバイオマスの違い(超過生産)を表す。辰巳 (2021, 2024) から転載。

きな木に光を遮られて枯れてしまう。一方で、ミズナラやトドマツは日陰への耐性がより高く、暗い環境でもゆっくりと成長することができる遷移中期～後期種である。混植林では、ウダイカンバ、ミズナラ、トドマツが上層、中層、下層を占める垂直構造が発達し(図2)、これら3種が上から降り注ぐ光を各樹種が余すことなく利用した結果、森林全体の生産性が向上したのだと考えられた。

超過生産を生じさせる人口動態プロセスの解明

さらに私たちは、「なぜ超過生産が生じるのか」という基礎生態学的メカニズムを掘り下げるため、新たな統計解析手法を開発した。林分の生産性 (Mg/ha) は、樹木密度 (本/ha) と平均個体サイズ (Mg/本) の積によって与えられる。樹木密度と平均個体重量は、それぞれ生存率と成長率を表す重要なパラメータである。私たちは、超過生産 (Mg/ha) を、樹木密度と平均個体サイズのそれぞれに起因する数学的成分へと分解する式を導出した (Tatsumi & Loreau, 2023)。



図2. 3種が混植された林分の様子(植栽31年後、落葉期に撮影)。初期成長の早いウダイカンバが上層を占め、ミズナラが中層、最も日陰に耐えられるトドマツが下層を占めるという、垂直構造が見られる。辰巳 (2021, 2024) から転載。

この式を用いることで、混植による生産性の増大が、林分の発達初期には樹木の成長率の向上によって、その後は生存率の向上によって生じることを解明した(図3)。また、樹木密度 d と平均個体中 w の関係を解析した結果、単植林分でも混植林分でも、両者の間には $-3/2$ 乗則 ($w=ad^{-3/2}$) が成り立っていたが、混植林分では階層構造の発達によって自己間引きが抑制されることで、林分発達の後期では樹木密度が高く保たれていることが示唆された。これらの成果は、将来的に、混植林分における最適な植栽密度や間伐頻度・強度といった密度管理計画を立てるうえで役立つと期待され、多種混植の実践に向けた科学的裏付けを与えるものである。

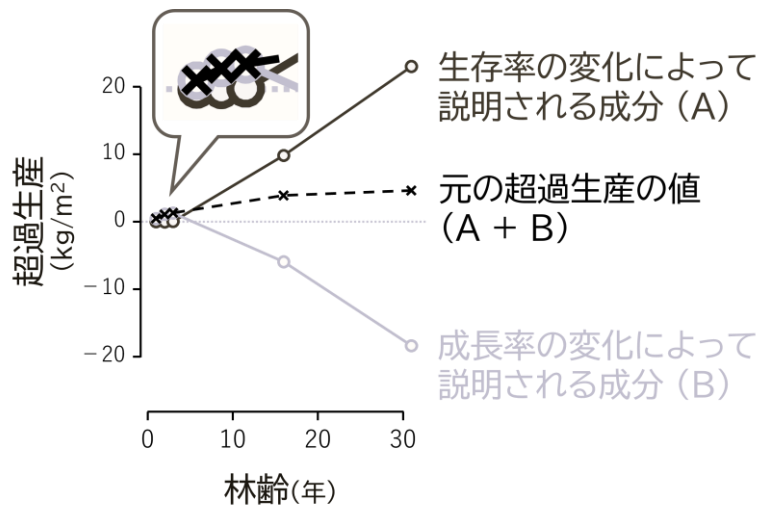


図 3. 超過生産 (混植林と単植林におけるバイオマスの差) (kg/m^2) を、樹木密度 (個体数/ m^2) と平均個体サイズ ($\text{kg}/$ 個体数) で説明される成分へと分解し、それぞれの値と林齢の関係を示したグラフ。樹木密度は生存率を、平均個体サイズは成長率を表すパラメータである。林分発達の初期 (1~3 年目) までは平均個体サイズの正の効果、後期 (16 年目以降) は樹木密度の正の効果によって、超過生産が説明された。Tatsumi & Loreau (2023) を改変。

種多様性の時空間変化の定量化手法の開発

近年、 β 多様性の低下 (Biotic homogenization) が世界的な問題となっている。 β 多様性とは、種多様性の指標の一つであり、局所群集間の空間的な種組成の非類似度を表す。 β 多様性は局所的な種の移入と絶滅によって複雑に増減し得るため、その変化の評価が困難だった。

私たちは、 β 多様性の時間変化を局所的な種の移入と絶滅によって説明される成分へと分解する数式を導出した (Tatsumi et al. 2020; Tatsumi et al., 2021; Tatsumi et al., 2022)。同手法を森林モニタリングデータに適用したところ、樹木群集の β 多様性が時間的に一定であっても、各局所群集では種が移入・絶滅しているケースが検出された。この研究によって得られた手法や成果は、種多様性の時空間変化を評価するうえでの基盤になると考えられる。

おわりに

私たちの研究によって、樹木の多種混植によって森林の生産性が高まる可能性が示された。この結果は、生物多様性の豊かな森林の造成管理が、木材生産性の向上や炭素隔離を介した気候変動の緩和といった実利的な価値にも繋がることを示唆する。とはいえ、商業ベースで多種混植が成り立つかどうかについては、まだまだ不確実性が高い。実際、私たちの実験で

も、31年目におけるトドマツ単植林の生産性は混植林の生産性を上回っていた(図1)。今後は、生産性だけではなく、水源涵養機能といった多面的な生態系機能の評価が必要である。また、多種からなる林分は、理論的には自然攪乱や木材市場の変動に対して安定性が高いと言われているが、実践レベルでの証拠は未だ限られている。植栽や保育に係る追加コストや、上層樹種を伐採するときの支障木の発生などの懸念も尽きない。こうした経済性を加味したうえで、最適な樹種構成(ベストミックス)や密度管理計画を明らかにすることが、今後の多種混植研究の課題と言えるだろう。

謝辞

尾張敏章博士、森章博士、Jari Kouki 博士、Marc Cadotte 博士をはじめ、これまでご指導を賜った先生方、共同研究者の皆様、研究に際し様々な形でご支援くださった多くの皆様に心より感謝いたします。本研究は、私が東京大学大学院農学生命科学研究科附属北海道演習林、横浜国立大学大学院環境情報研究院、国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所北海道支所、Department of Biological Sciences, University of Toronto Scarborough に在籍していた際に行いました。また、本賞にご推薦くださいました日本森林学会会長の正木隆博士と京都大学大学院農学研究科の小野田雄介博士をはじめ、関係の皆様には厚くお礼を申し上げます。

引用文献

1. Tatsumi S: *Forest Ecosystems* 7: 24 (2020).
2. Tatsumi S, Strengbom J, Čugunovs M and Kouki J: *Ecology* 101(12): e03183 (2020).
3. Tatsumi S, Iritani R and Cadotte MW: *Ecology Letters* 24(5): 1063–1072 (2021).
4. 辰巳晋一: 北の森だより, 27:2–3 (2021).
5. Tatsumi S, Iritani R and Cadotte MW: *Methods in Ecology and Evolution* 13(9): 2042–2048 (2022).
6. Tatsumi S and Loreau M: *Ecology Letters* 26(11): 1963–1673 (2023).
7. 辰巳晋一: 森林技術, 991:16–19 (2024).