

論文

砂丘地におけるクロマツ林の生長に関する生理学  
的および生態学的研究

小笠原 隆三\*

**Physiological and Ecological Studies on the Growth of  
Japanese Black Pine Forests on Sand Dunes**

Ryuzo OGASAWARA\*

**Summary**

This investigation was carried out as fundamental research with regard to the effective use of Japanese black pine forests on sand dunes.

**I Material Production**

The changes of biomass, and production of pine forests were as follows:

- (1) The productive structure diagram changes from the productive structure of coniferous trees to the productive structure of broadleaf trees.
- (2) The change of the needle's biomass of stand in the closed stand is small.
- (3) The material production tends to increase.
- (4) The net assimilation rate tends to increase, but the relative growth rate and needle weight ratio tend to decrease.
- (5) The needle length and the needle weight tend to increase.
- (6) The amounts of chlorophyll, total nitrogen and total phosphorus in the needles tend to increase while the total carbohydrate/total nitrogen ratio tends to decrease.
- (7) The amounts of total nitrogen and total phosphorus in the sand soil tend to increase.
- (8) The tendency of the change of the chief component ( chlorophyll, etc. ) in needles by manuring is similar to that with growth.

---

\* 鳥取大学農学部 農林総合科学科 森林生産学講座

\* Department of Forestry science, Faculty of Agriculture, Tottori University

- (9) The biomass of litter on the forest floor tends to increase.
- (10) The amounts of total nitrogen and total phosphorus in the pine forest tend to increase.

The material production ability of pine forests on sand dunes in the early period is very low, but it tends to increase with growth.

Pine and environment interact with each other in the process of growth and the function of the ecosystem of the pine forest gradually becomes complete.

During the immature period of the needles or the instability period of the ecosystem, the tree height ( one of the measures of the biological time ) is desirable as the measure of the change of biomass and production.

## II Maturity and Senescence

- (1) In general, the needles of pine forests on sand dunes in the early period of growth are immature. The regeneration ability ( adventitious bud and adventitious root ) decreases with increasing needle age. It may be considered that the senescence of the needle progresses in the immature stage with increasing needle age.
- (2) It is suggested that the cause of needle senescence is related to the decrease of the chief components and the increase of the growth inhibitors in the needles.
- (3) The amounts of the chief component ( chlorophyll, etc. ) in the one year old needle tend to decrease and the regeneration ability ( adventitious root and adventitious bud ) tends to fall with increasing tree age in pine forests on general forest land.

This result shows that the new tissue or new organ becomes senile with tree age.

- (4) It may be considered that the senescence of new tissues or new organs is caused by the influences of the senile tissue or senile organ of the tree.
- (5) The regeneration ability of the one year old needle of pine forests on sand dunes falls with forest age in the maturity process. It may be considered that the senescence of the one year old needle of pine forests on sand dunes progresses at the same time with the growth.
- (6) It may be considered that the mechanism of the maturity in the needles differs from that of senescence.

### III Transitions of the Frequency Distribution and the Order of Stem Volume, Diameter Breast Height and Tree Height

- (1) The frequency distributions of stem volume and diameter tend to change from normal type to L type with forest age, but that of height does not change toward the L type with forest age.
- (2) The frequency distributions of stem volume increment and diameter increment tend to change from normal type to L type with forest age, but that of height increment does not change toward the L type with forest age.
- (3) The frequency distributions of stem volume growth rate, diameter growth rate and height growth rate at the early stage show sharp L type features, but these tend to change toward the normal type with forest age.
- (4) The order fluctuations are largest in the case of height, secondly in the case of diameter.

The order fluctuations of stem volume and diameter tend to decrease with increasing forest age, but do not decrease in the case of height.

- (5) The order fluctuation of stem volume increment is larger than that of stem volume and the same tendency is found in the case of diameter and diameter increment. The order fluctuation of stem volume increment and diameter increment tends to decrease with increasing forest age, but does not decrease in the case of height increment.
- (6) The order fluctuations of growth rates are larger than those of increment in the cases of stem volume, diameter and height, and these order fluctuations do not decrease with increasing forest age.
- (7) The relationship between stem volume and stem volume increment shows high positive correlation at all times. The positive correlation between diameter and diameter increment is smaller than that of stem volume and stem volume increment and it tends to increase with increasing forest age.

The positive correlation between height and height increment is smaller than that of diameter and diameter increment and it does not increase with increasing forest age.

- (8) The relationships between stem volume and stem volume growth rate, between diameter and diameter growth rate and between height and height growth rate change from a negative correlation to a positive correlation with increasing forest

age. The degree of this increase is largest in the case of stem volume and stem volume growth rate.

(9) The strongest order correlation is observed between stem volume and diameter, with the weakest correlation between diameter and height.

(10) It may be considered that the remarkable decrease of order fluctuation and the change to sharp L type of the frequency distribution of stem volume with forest age are caused by the fact that the growth curve of the stem volume is a logistic equation and the large stem volume tends to have a large increment.

(11) The order fluctuation of height is larger than that of diameter while the frequency distribution of height does not change toward the L type with forest age, unlike the diameter.

It may be considered that this difference between diameter and height is caused by the fact that the degree of the increase of the correlation between height and height growth rate is very small and the tendency for the large height to have a large increment is very slight compared to diameter.

It may be considered that this difference is related to the fact that diameter is very strongly influenced by the density while height is very weakly influenced.

#### IV Growth Model

(1) The usual growth model does not adapt itself well to the stem volume of pine forests on sand dunes.

(2) One of the causes of this inadaptability is the growth rate.

It is difficult to consider that the determining factor of the frequency of stem volume is growth rate.

(3) There is a kind of cooperation interaction in that the large stem volume tends to have a small growth rate in the early stage, but it may be considered that this is not true cooperation interaction.

(4) The new growth models in regard to stem volume are as follows :

① Early stage ( interspecific competition is not severe )

[N-L reversible type]

Frequency distribution of stem volume : N type

Frequency distribution of growth rate : L type

Relationship between stem volume and

growth rate : negative correlation

② In later stages ( interspecific competition is severe )

[ L-N correspondent type]

Frequency distribution of stem volume : L type

Frequency distribution of growth rate : N type

Relationship between stem volume and

growth rate : positive correlation

## 目 次

I	緒論	44
II	砂丘地におけるクロマツ林の物質生産力とその機構	46
1.	はじめに	46
2.	調査材料と調査方法	46
3.	結果	47
(1)	林分概況	47
(2)	相対生長関係	49
(3)	現存量	52
(4)	生産構造図	54
(5)	生産量	56
(6)	純同化率・葉重量比・相対生長率	59
(7)	葉長, 葉重	61
(8)	葉内成分	61
(9)	砂土の養分等	63
(10)	施肥	65
(11)	落葉落枝	67
(12)	全林内のN量, P量	68
(13)	樹高と年齢	68
4.	考察	69
III	成熟化と老化	73
1.	はじめに	73
2.	材料と方法	73
3.	結果と考察	73
(1)	葉齢にともなうもの	73
1)	葉の未成熟	73
2)	葉齢と再生能力	74
3)	葉齢と葉内成分	74
4)	葉齢にともなう老化の原因	76
(2)	母樹の年齢にともなうもの	77
1)	一般林地におけるクロマツ林	77
(i)	再生能力および葉内成分	77
(ii)	樹齢にともなう老化の原因	79

2) 砂丘地のクロマツ林	79
(i) 葉内成分	79
(ii) 再生能力	80
IV 幹材積, 胸高直径, 樹高の度数分布および順位の変化とその機構	82
1. はじめに	82
2. 固定標準地における幹材積, 直径, 樹高の度数分布と順位	82
(1) 材料と方法	82
(2) 結果と考察	83
1) 度数分布	83
2) 順位	88
3. 度数分布および順位の林齢にともなう変化とその機構	95
(1) 材料と方法	95
(2) 結果	96
1) 幹材積	96
(i) 幹材積 (ii) 幹材積生長量 (iii) 幹材積生長率	
2) 胸高直径および樹高	107
(i) 直径・樹高 (ii) 直径生長量・樹高生長量 (iii) 直径生長率・樹高生長率	
(3) 考察	119
V 生長モデル	123
1. はじめに	123
2. 従来の生長モデルに対するクロマツ幹材積の場合の適合性	123
3. 生長率	125
4. 助け合い現象とせり合い現象	127
(1) 助け合い	127
(2) せり合い	128
5. 生長モデル	128
VI 総括	130
文献	133

## I 緒 論

砂丘地は、かつては不毛の地、不要の地であつたばかりでなく、飛砂の害をもたらす恐しい存在ですらあつた。

しかし、長年にわたる多くの人々の努力によって植林による飛砂の固定が可能となり、その後は砂丘地における農業が著しい発展をみるに至つた。

近年は、さらに砂丘地における観光開発、工業開発、宅地開発等が急速にすすむようになり、それにともない砂丘林は邪魔物又は開発対象地、開発予備地の性格をもつようになり、そのためすでに伐採されたものも少なくない。

こうした中で、その後の農業の停滞とも関連して砂丘林の維持、管理が不十分となり、荒廃が著しく進むようになった。

砂丘林の任務はすでに終わり、無用の長物化しているとみるむきも一部にあるが決してそうではない。

これからは、単に農耕地の保護のみでなく、住民の環境保全、保健休養など砂丘林のもつ多面的な公益的機能を有効に利用していくことを考えなければならない。すなわち、森林資源のもつ多面的機能の総合的かつ高度利用の一環として砂丘林の利用を考えていかなければならない。そのためには、砂丘林の実態を明らかにし、それをふまえて合理的な施業法、管理法を確立していく必要がある。

鳥取県における砂丘地の農業開発は400年程前からはじまったとされている。

砂丘地を耕地化していく場合、最も重要なことは飛砂の固定と水の供給であり、とくに飛砂の固定は何をさておいてもしなければならない重要なことであつた。

鳥取県において、最初に飛砂固定のための植林の行われたのは寛永9年(1632)弓ヶ浜砂丘においてであるが、飛砂の激甚な鳥取砂丘では享保13年(1728)が最も古いとされている。それ以後、多くの人々が植林を試みてきたが、成功したのはごく一部にすぎなかつた。

明治に入ると、養蚕が盛んになり桑の栽培が必要となつたこともあって、砂丘地に砂防林を造成して、そこに桑を栽培する試みが盛んに行われるようになった。

さらに、大正に入ると、県の事業として砂防林の造成が積極的に行われるにおよんで、砂防林造成に関する研究が本格的に行われるようになった。その結果、昭和に入つてついに砂丘地における植林が技術的に完成をみるにいたつた。このことによって砂丘地における植林が飛躍的に増加し、とくに昭和28年の「砂振法」の制定により砂丘地の農業開発が注目されるようになると、砂丘地における植林が大規模に行われるようになった。

現在、鳥取県内の砂防林は約1,200haであるが、その大部分は戦後の植栽によるものである。

このような砂丘クロマツ林や海岸クロマツ林に関しては、これまで植林法やそれに関連す



る基礎研究および飛砂固定効果、防潮効果等について多くの研究が行われてきた。

しかし、植栽後の生長、保育、更新等についての報告は極めて少なかった<sup>9,12,31,47)</sup>。

一般に、砂丘地または海岸におけるクロマツ林は生育に不利な環境条件下におかれていることが多いため、その生育が著しく不利なことが多い。

そのようなところでの土壌、地下水、植生、病虫害、施肥、間伐など比較的総合的にみた調査としては神奈川県海岸砂防林の例<sup>16~19)</sup>などがある。

近年、国際生物学事業計画の一環として森林の生産力調査が盛んに行われるようになったが、砂丘地のような特殊なところでの森林生産力調査はあまりみられない。

我国における砂丘地又は海岸のクロマツ林の物質生産、地力等に関する調査研究としては、千葉県におけるクロマツ林<sup>14,15,37)</sup>、静岡県におけるクロマツ林<sup>2)</sup>、鳥取県におけるクロマツ林<sup>28,43,44)</sup>などみられ、それらの中で林分現在量、林分生産量、林分構造、単木生長、葉内成分、土壌養分等がとりあげられてきたが、まだ、その実態と機構については十分明らかにされているとは云えない。

また、近年森林のもつ公益的機能が重視されてくるにつれ、砂丘地又は海岸におけるマツ林についても、その保健休養機能等が見直されてくるようになり、そうしたことに関する報告<sup>65)</sup>もみられるようになった。

本研究は、砂丘地に植栽されているクロマツ林をより高度に利用していくことを目的にして行ってきたものである。しかし、その主調査対象地である鳥大湖山演習林が鳥取空港拡張のため、そのほとんどを割愛せざるをえなくなり、その結果、固定標準地等が消滅し調査研究を中断せざるをえなくなった。こうした事情から、これまでの調査研究を一部ではあるがとりあえずとりまとめることにしたものである。なお、本報告はすでに発表したものにその後の調査結果を加え、あらためてとりまとめたものである。

調査にあたり協力していただいた多くの専攻学生に心からお礼を申し上げる。

## II 砂丘地におけるクロマツ林の物質生産力とその機構

### 1. はじめに

砂丘地は、一般に養分条件、水分条件が悪いうえ飛砂の被覆による害などがあり、植物の生育にとって極めて不利なところとされている。確に、湖山砂丘地に植栽されているクロマツ林の植栽初期の生産能力は一般林地のそれにくらべて著しく不良である。しかし、生育がすすむにつれ、その生産能力は次第に回復していく傾向がみられる。

砂丘地に植栽されたクロマツ林の初期の生産能力はどの程度であるか、それが生育につれどのように変化していくのか、また、その生産能力の変化をもたらし機構はどのようなものかについて明らかにしていくことは、砂丘地におけるクロマツ林を合理的に施業していくうえで重要なことである。

### 2. 調査材料と調査方法

鳥取市の湖山砂丘地に所在する鳥大湖山演習林内に植栽されているクロマツ林を主として調査対象とした。クロマツ林の林齢は15年～35年のものがほとんどである。

#### (1) 現存量および生産量

これらのクロマツ林の中に標準地 (15m×15m) を22ヵ所もうけ、標準地内の全立木について胸高直径、樹高、枝下高等の測定を行った。さらに、これらの結果をもとに標準地内又はその周辺より80本の標準木を選定し伐倒後、層別刈取、樹幹析解を行った。根については30本を堀りとり、その重量を測定した。

幹、枝、葉、根の林分現存量は、得られた相対生長式と標準地調査の結果とから求めた。

林分生産量の場合も同様であるが、幹の相対生長式は樹幹析解によって得られた生長量をもとにして求め、枝の場合は30本の標準木の上、中、下から3本ずつ枝を選定し、それぞれ年次別に切断して区分求積を行って生長率を求め、これに現存量を乗じて生長量を求め、この生長量をもとにして相対生長式を求めた。

葉の生産量は1年生葉の現存量と等しいとみなした。30本の標準木について葉を年次別に分け、1年生葉の割合を求め、これに現存量を乗じて生産量とした。

根の生産量は、ヒノキ、カンネンボクの場合<sup>54)</sup>にならって、幹の生長率と根の生長率が同じとみなして計算した。現存量および生産量は全て乾重量であらわした。

#### (2) 葉および落葉落枝の成分

20ヵ所の標準地において、それぞれ10本の標準木を選定し、樹冠の頂部から1年生葉を約50gずつ採取し、クロロフィル、全N、全P、全炭水化物等の分析に供した。また、同時に林床上にそれぞれ50cm×50cmのプロットを10ヵ所ずつもうけ、その落葉、落枝量を測定し、

さらにその一部をもちかえり全N, 全P等の分析に供した。成分の分析法としては, クロロフィルは Smith-Benitez 法, 全Nは Nessler 試薬による比色法, 全Pは Gomori 法, 全炭水化物は Somogi-Nelson 法にそれぞれ準じて行った。

### (3) 土壤養分等

20ヵ所の標準地の10ヵ所から深さ 0～10cmの砂土を採取し, 全N等の測定を行った。

全N, 全Pの測定は, 葉の場合に準じ, Cの測定は Turin 法によって行った。

PHの測定は, 砂土の懸濁液を PH 測定器 (HITACHI-HORIBA PH meter/M-7E) で測定した。

### (4) 施肥試験

施肥試験は砂土の培地に植栽されている7年生クロマツを用いて行った。植栽密度は13本/㎡, 平均樹高160cmであった。3月にN, P, Kをそれぞれ13%, 17%, 12%を含む複合肥料(複合13-17-12, 住友化学K.K.) ㎡当り, 100gおよび200gを与え, 2年後に伸長および葉内のクロロフィル, 全N, 全P等の測定を行った。なお, 1プロットの面積は4㎡とし, これを3回のくりかえしとした。

## 3. 結果

### (1) 林分概況

22ヵ所の標準地における林齢, 平均樹高, 平均胸高直径等を示すと表1のようである。

樹高, 胸高直径, 断面積合計等と林齢との関係を見ると図1～3のようである。同じ林齢でも場所によって生長に著しい差がみられ, 林齢との相関はあまりつよくない。次に胸高直

表1 林分概況

林 分	林齢(年)	樹高(m)	胸高直径(cm)	胸高断面積(㎡/ha)	立木本数(本/ha)
1	15	1.8	1.5	1.8	5,099
2	17	2.0	1.5	1.6	5,275
3	22	2.4	2.4	2.9	4,998
4	15	2.9	3.4	5.2	4,823
5	17	3.1	3.5	8.3	5,442
6	20	3.2	3.1	6.8	5,816
7	30	4.0	3.8	13.3	4,598
8	15	4.6	5.2	14.7	4,673
9	20	5.0	5.7	14.2	4,123
10	18	5.1	6.3	16.2	4,925
11	17	6.4	6.5	25.6	5,398
12	20	6.7	7.3	28.3	4,192
13	18	6.9	7.0	25.0	4,839
14	18	6.9	7.9	27.7	3,998
15	20	6.0	6.6	20.2	4,109
16	22	7.0	6.9	22.8	3,432
17	23	7.7	7.8	24.0	3,434
18	35	8.3	8.2	26.0	3,207
19	35	9.2	10.0	27.5	2,758
20	30	11.8	12.0	37.4	2,374

径、断面積合計と樹高との関係を見ると図4～5のようである。林齢との関係にくらべて樹高との関係の方が相関が高い。こうしたことは現存量、生産量、純同化率と樹高との間でも

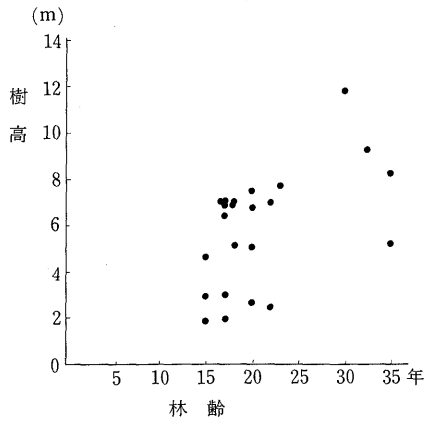


図1 林齢と樹高

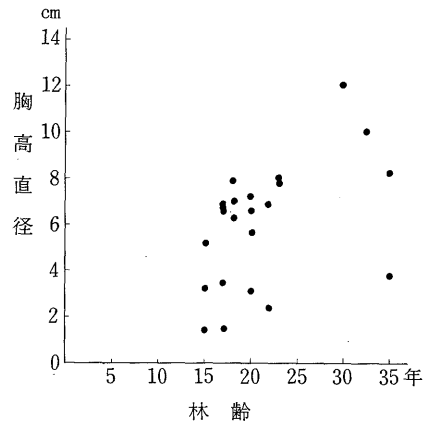


図2 林齢と胸高直径

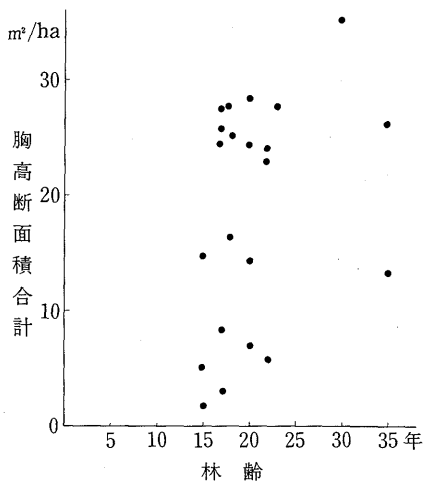


図3 林齢と胸高断面積合計

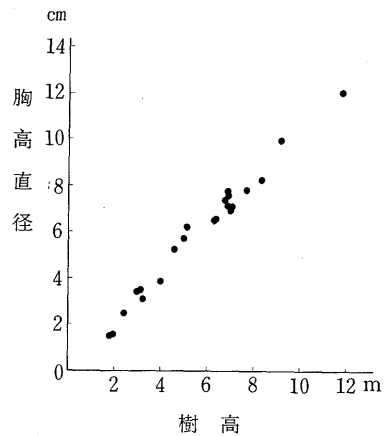


図4 樹高と胸高直径

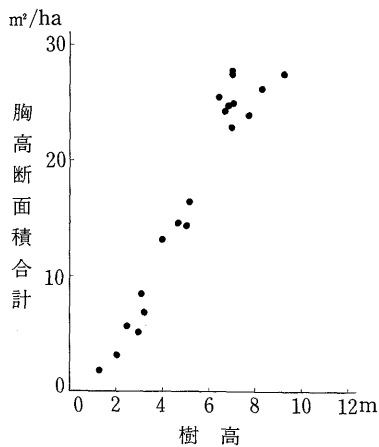


図5 樹高と胸高断面積合計

みとめられる。

従来は、収穫表等の基準として林齢を用いるものがほとんどであったが、近年、樹高を基準にした収穫表、間伐指針表が作成されるようになった<sup>4,56)</sup>。こうした傾向は決して我国だけのことではない。

砂丘地のように局所的に生育環境に著しく差のみられるところでは、森林としての生育、成熟度合の変化をみるには樹高を基準にし、これに年齢概念を結びつけていく方が現実的であろう。以下、現存量、生産量等をみる場合全て樹高を基準にし、最後に林齢との関係を見ることとした。

## (2) 相対生長関係

林分現存量や林分生産量は主として相対生長法によって求めることから、各器官の相対生長式の作成を行った。層別刈取法による幹、枝、葉の各重量および掘り取りによる根の重量と直径、樹高等との相対生長関係を求め、その中で最も良好な回帰式を選定した。

### (i) 幹

幹重量の場合は直径、樹高等との相関が比較的高いが、とくに直径の2乗と樹高の積 ( $D^2 H$ ) で高い相関を示す(図6)。

クロマツの幹も基本的な形は円錐形であり、幹の容積は直径の2乗に樹高を乗じてえられる4角柱に比例しやすい。また、幹材積と幹重量との関係は図7にみられるように相関が極めて高い。

従って、幹重量(又は幹材積)を求める場合は直径と樹高の2変数をもととした方が簡単であり、かつ良好な結果がえられる。なお、直径や樹高の小さい林木を対象とする場合は、直径として胸高直径を用いるよりは地上0.2mの直径を用いる方が精度が高くなる(図8)。

### (ii) 枝

枝重量の場合は、枝一本については枝の根元直径と枝長から求めるとよいが、枝全体について求める場合は(枝下直径の2乗)×(樹高-枝下高)即ち  $[D_b^2 (H - H_b)]$  をもととする精度が高くなる(図9)。

### (iii) 葉

葉重量の場合も枝重量の場合と同様に(枝下直径の2乗)×(樹高-枝下高)から求めた(図10)。

### (iv) 根

根重量の場合は、全地上部重量との間で最も高い相関がえられた(図11)。

なお、全重量に対する根重量の割合は林木の大きさによる差は少なく25%前後であり、この数値を用いても大まかな推定が可能であろう。

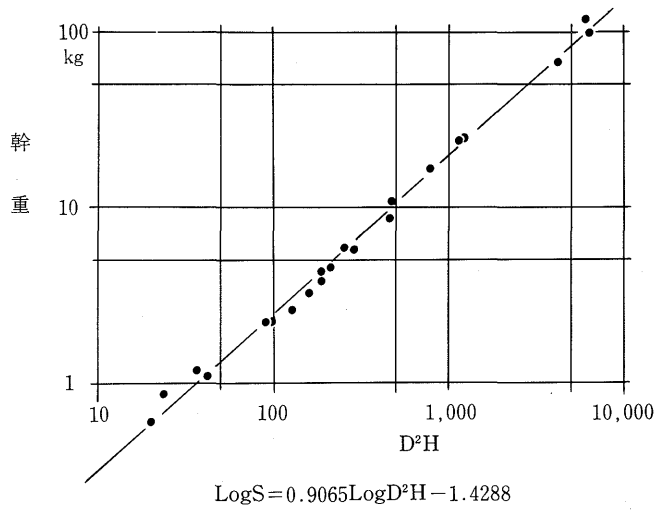
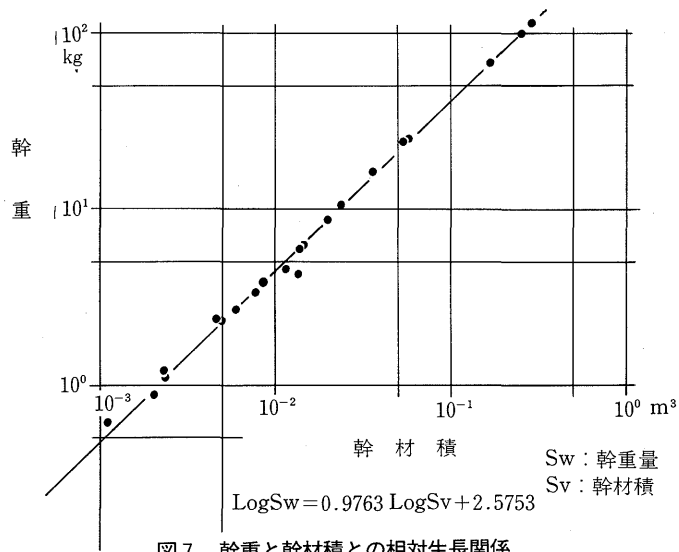
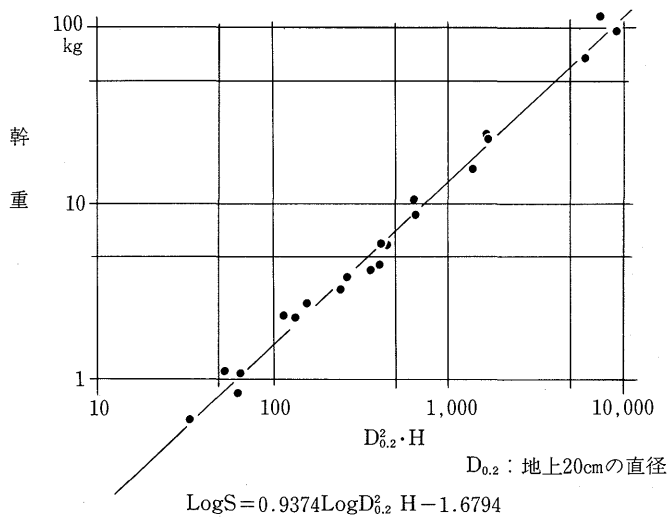
図6 幹重と $D_{i.2}^2 \cdot H$ との相対生長関係

図7 幹重と幹材積との相対生長関係

図8 幹重と $D_{0.2}^2 \cdot H$ との相対生長関係

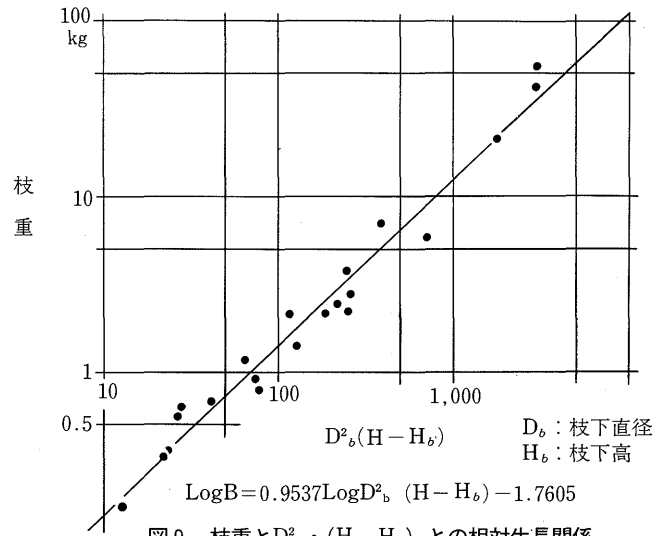


図9 枝重と $D_b^2 \cdot (H - H_b)$  との相対生長関係

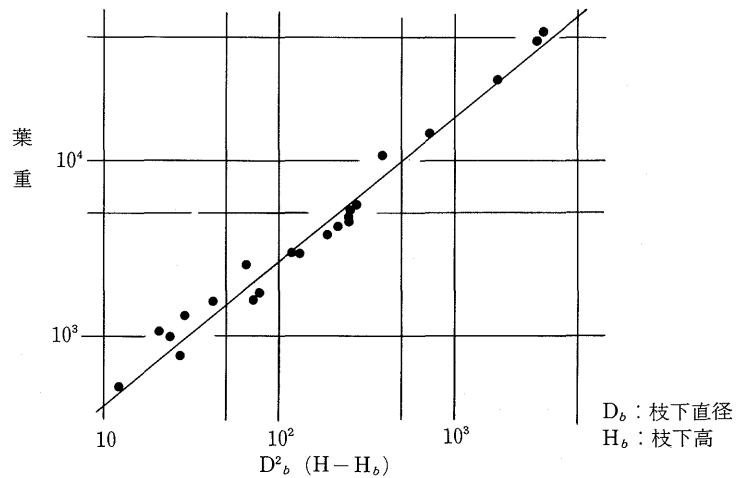


図10 葉重と $D_b^2 (H - H_b)$  との相対生長関係

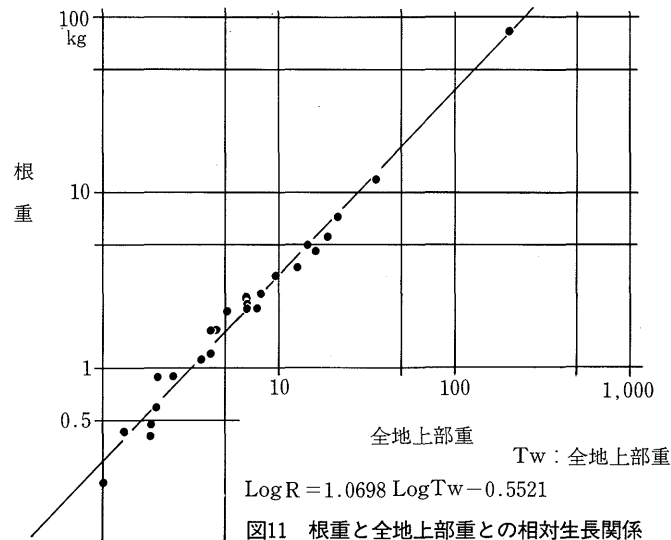


図11 根重と全地上部重との相対生長関係

### (3) 現存量

林分現存量は、最も相関の高い相対生長式と標準地調査の結果とから求めた。

安藤<sup>1)</sup>は、相対生長法による現存量の推定には推定誤差とは別の系統的誤差が伴うこと、および部分の和が単独に推定されたものの総量と一致しないという問題点があるが、一般にはそう大きな問題とする必要はないとしている。吉良<sup>29)</sup>は、熱帯多雨林で皆伐調査地の実測値と相対生長式で推定した値をくらべたところ、幹で-4.7%、枝で-10.3%、葉で-4.9%、つるを含めた地上部で-0.25%となり、いずれも過少推定になったとしている。小笠原等<sup>45)</sup>は、岡山県にある鳥大蒜山演習林内のコナラ林において、100m<sup>2</sup>のプロット内の全立木を伐倒して測定した各器官の全重量と相対生長法によって得られた推定値とを比較したところ、相対誤差は幹で-1.8%、枝で-4.2%、葉で-3.8%となり、いずれも過少推定となったが、その差は少なかったとしている。

これらのことからみても、良好な相対生長式がえられるならば、それを用いて現存量を推定することは十分可能とみてよい。

砂丘地に植栽されているクロマツ林の林分現存量を相対生長法をもとに求めた結果は図12~16のようである。

全現存量は、樹高生長がすすむにつれ当然増加していくが、これを器官別にみると必ずしも同じ推移を示すとはかぎらない。幹と根の現存量の場合は樹高が高くなるにつれ次第に増加していき、特に幹においてそれが著しい。それに対して葉の場合は、はじめやや増加傾向がみられるが、閉鎖のはじまる樹高5mごろからそれほど大きな変化はみられなくなる。枝の場合も葉と類似した傾向を示している。

次に、各器官の現存量の全現存量に対する割合でみると図17~20のようである。

幹の占める割合は、樹高とともに急速に増大していくが、葉や枝の場合は反対に急速に減少していく。根の割合については必ずしも明白ではないが、それほど変化はみとめられない。

樹高2m位の林分では、葉と枝の両者の占める割合が50%と高く、幹は25%以下にすぎない。これが樹高12m位になると葉、枝の割合は10%程と著しく低下し、それに対し幹の方は65%程と大巾に増加していく。

砂丘クロマツ林は、はじめの頃は同化器官である葉とそれをささえている枝の占める割合の高い林分であるが、生育につれ幹の占める割合の高い林分へと変っていく。

一般に、同化器官である葉の量は、林分の閉鎖後はほぼ一定になるとされている。

蜂屋等<sup>8)</sup>は、岩手県のアカマツ林のいわゆる Full-density の状態に近い林分の葉量を7ton/ha、佐藤等<sup>50)</sup>はうっぺいしたアカマツ林において生重で12~13ton(乾重にして5~6ton/ha)、川那辺等<sup>27)</sup>は滋賀県のアカマツ林で5.5ton/haと9.7ton/haとしている。



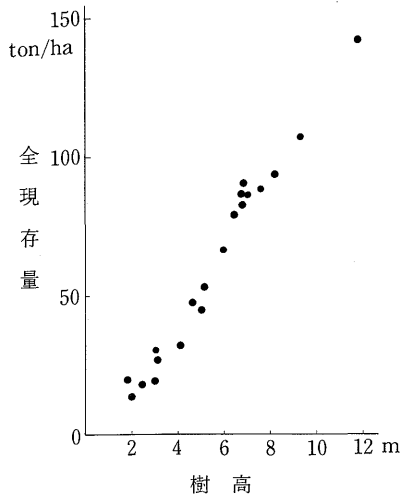


図12 樹高と全現存量

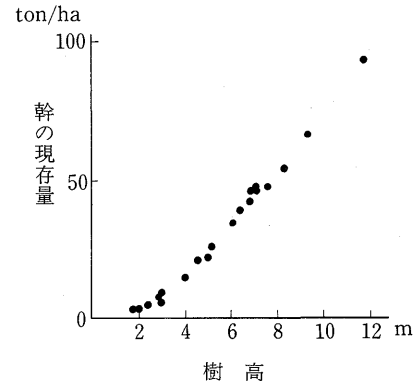


図13 樹高と幹の現存量

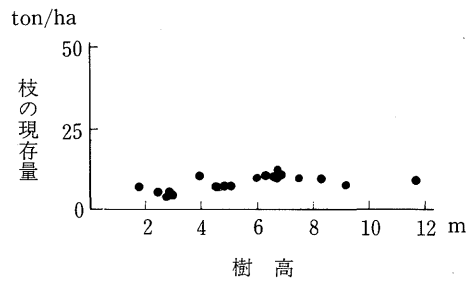


図14 樹高と枝の現存量

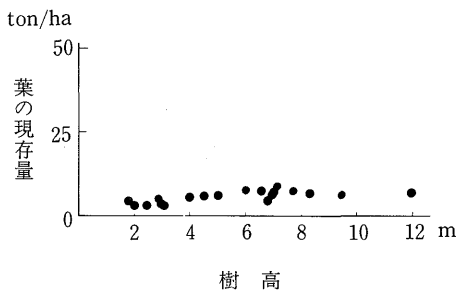


図15 樹高と葉の現存量

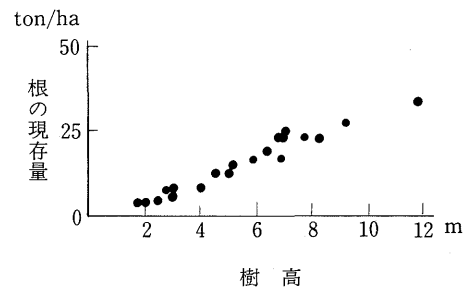


図16 樹高と根の現存量

蒲谷等<sup>14)</sup>は、千葉県海岸クロマツ林の林分葉量を8.0ton/ha、上中等<sup>69)</sup>は和歌山県白浜のクロマツ林の葉量を9.9ton/haとしている。

一般に、マツ林の林分葉量の平均は6.8ton/ha<sup>57)</sup>とされているが、クロマツ林はアカマツ林よりやや多く、アカマツ林の4~10ton/haに対し、クロマツ林は5~11ton/haとみられている<sup>54)</sup>。

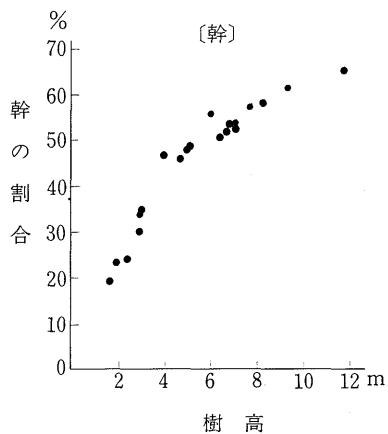


図17 樹高と全現存量に対する幹の割合

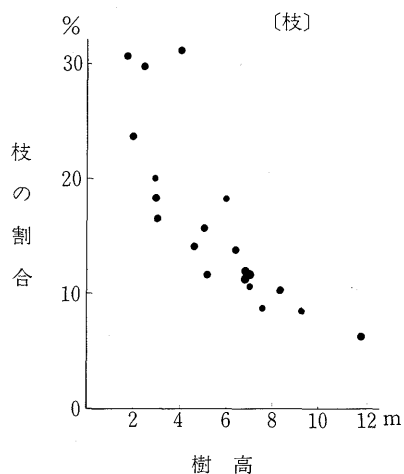


図18 樹高と全現存量に対する枝の割合

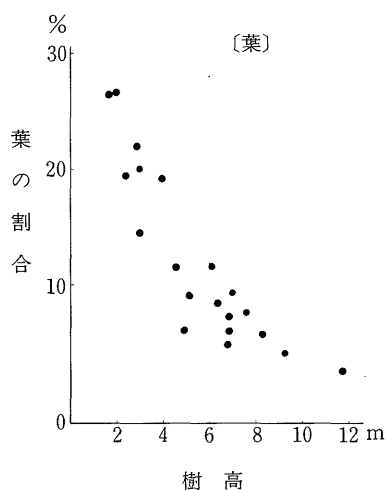


図19 樹高と全現存量に対する葉の割合

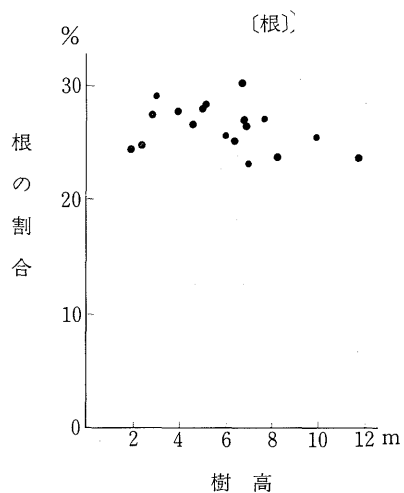


図20 樹高と全現存量に対する根の割合

本砂丘クロマツ林の場合、閉鎖後の林分葉量は5～8 ton/haであり、特に多くも少なくもない値である。

#### (4) 生産構造図

幹、枝、葉等の現存量のみならず、これらの垂直分布状態を知ることは、群落における光合成との関係や同化生産物の配分との関係を知ることにもつながり、適正な林分構造を維持していくうえからも必要なことである。

クロマツ林から樹高を考慮して6つの林分をえらび、その生産構造図を作成したものが図21～26に示すごとくである。

樹高の低い林分では、葉が下方まであり、いわゆるイネ型、針葉型を示しているが、閉鎖

がはじまり樹高の高い林分になるにつれ葉層が上方に移動していく。すなわち、葉量の最大が上方に移動し、下方の葉量は少なくなり、いわゆるソバ型、広葉型へと変っていく。このことはクロマツ林は典型的な陽樹林であることと深いかかわりをもっている。

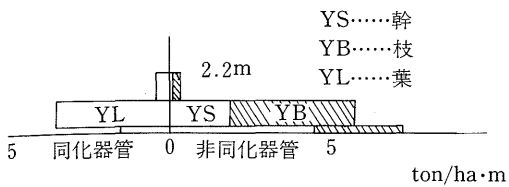


図21 林分の生産構造図(1)

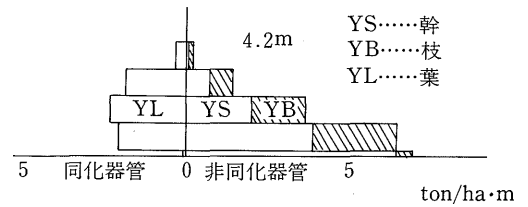


図22 林分の生産構造図(2)

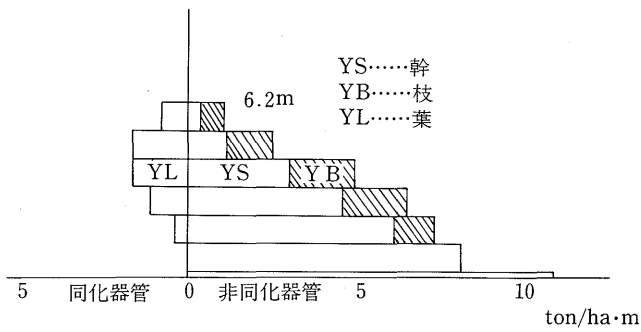


図23 林分の生産構造図(3)

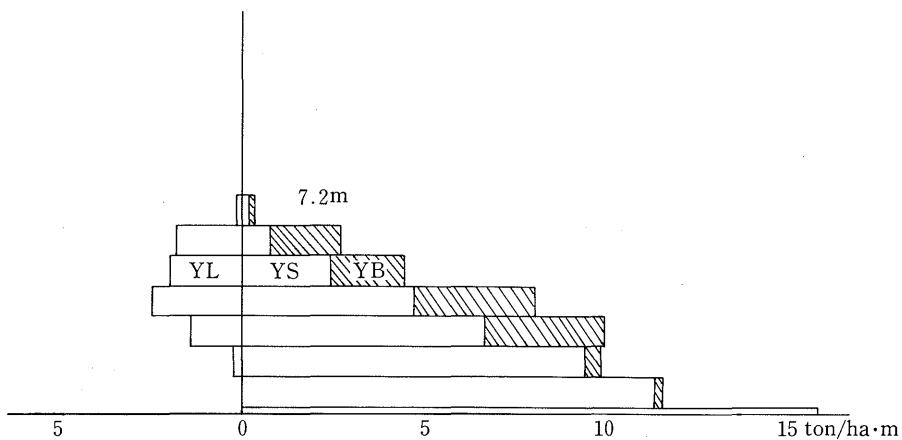


図24 林分の生産構造図(4)

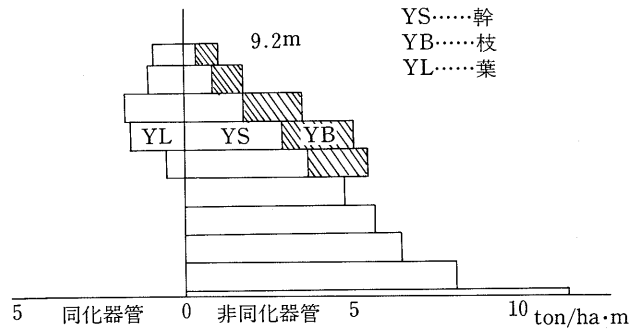


図25 林分の生産構造図(5)

YL YB

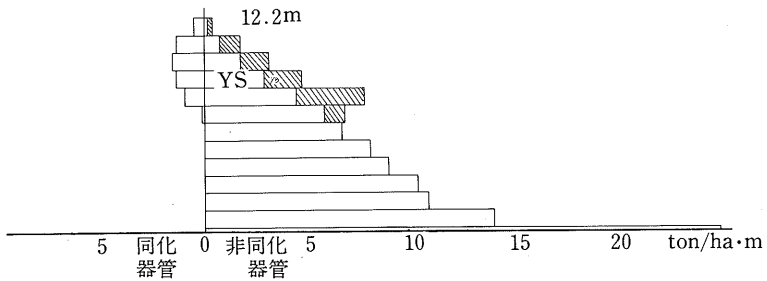


図26 林分の生産構造図(6)

### (5) 生産量

林分生産量と平均樹高との関係を見ると図27～31のようである。樹高の高い林分ほど全生産量が大きくなっていく傾向は明白にみとめられる。

蒲谷等<sup>14)</sup>は、千葉県海岸クロマツ林の生産量を21～23ton/ha・yearとし、小田<sup>37)</sup>は、千葉県の海岸クロマツ林で15.2～17.4ton/ha・yearとしている。

蜂屋等<sup>8)</sup>は岩手県の33年生アカマツ林で17.0ton/ha・year、只木等<sup>57)</sup>は、千葉県の15年生アカマツ林で14.9ton/ha・yearとしている。一般に、マツ林の純生産量の平均は14.9ton/ha・yearとされている<sup>57)</sup>。

本砂丘クロマツ林の生産量はひくく、とくに樹高の低い林分ではこれまで報告されているものに比べてかなり低い値を示している。

しかし、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ生産量が増大していき、13ton/ha・yearをこえるものもみられるようになり、次第に生産能力が回復してきていることが認められる。

次に、器官別の生産量およびその割合をみると図32～35のようである。

樹高の高い林分になるにつれ幹、枝、根の生産量が増大していく傾向がみられ、とくに幹

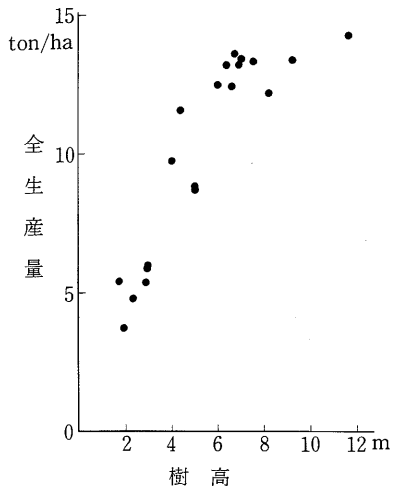


図27 樹高と純生産量

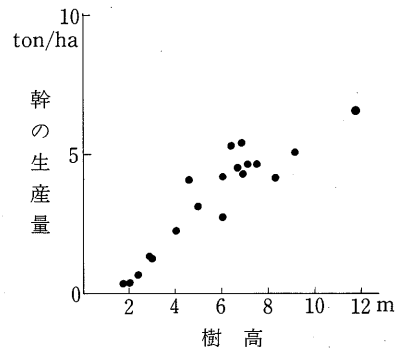


図28 樹高と幹の生産量

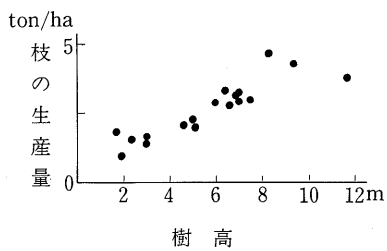


図29 樹高と枝の生産量

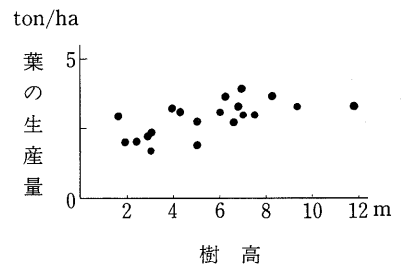


図30 樹高と葉の生産量

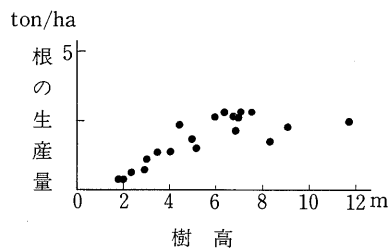


図31 樹高と根の生産量

において顕著である。葉の場合ははっきりしないが、幹や枝のような増加傾向があるとはいいがたい。

これを割合でみると、幹の場合は明らかに増加していくに対し、枝や葉では減少していく傾向がみられる。根の場合は、はじめやや増加しすぐ横ばいになる傾向がみられる。

樹高2 m位の林分では、枝と葉の両者への配分が80%以上と高く、幹へはわずか10%程にすぎないが、樹高12m位の林分では幹へ45%、枝と葉の両者へは35%と低下している。

砂丘クロマツ林の場合、生育がすすむにつれて生産量が増加していくとともに、幹への配分(率)が次第に多くなっていく。

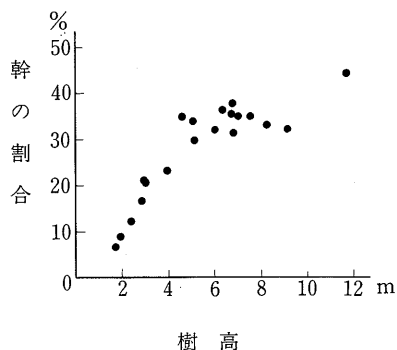


図32 樹高と全生産量に対する幹の割合

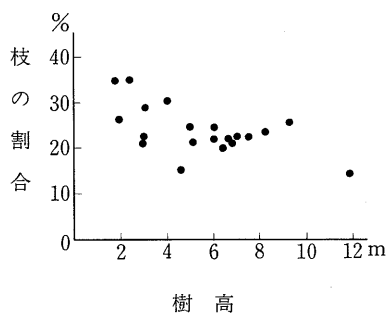


図33 樹高と全生産量に対する枝の割合

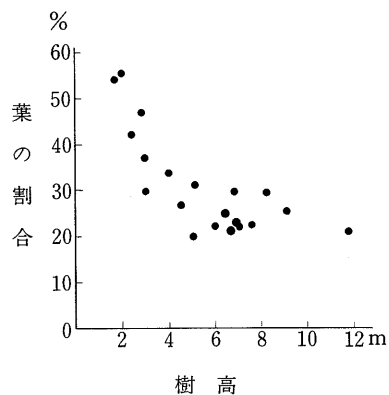


図34 樹高と全生産量に対する葉の割合

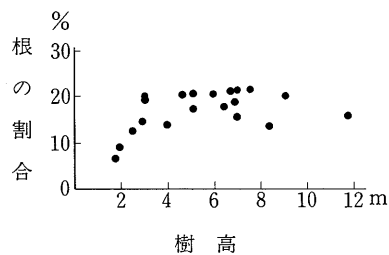


図35 樹高と全生産量に対する根の割合

## (6) 純同化率・葉重量比・相対生長率

純同化率（純生産量／林分葉量）、葉重量比（林分葉量／全現存量）、相対生長率（純生産量／全現存量）について調べた結果は図36～38のようである。

葉重量比と相対生長率は樹高の高い林分になるにつれ急速に低下していくが、純同化率の場合は反対に急速に増加していく。

純同化率は、純生産量に対する葉の効率を示す一つの尺度とされていることから、砂丘クロマツ林において樹高の高い林分になるにつれ葉の生産効率が高まっていくことを示しているよう。

蒲谷等<sup>14)</sup>は、千葉県の海岸クロマツ林の純同化率は $3.2\text{kg}/\text{kg}\cdot\text{year}$ とし、四手井<sup>52)</sup>はクロマツ苗で $28\sim 105\text{本}/\text{m}^2$ 区で $3.2\text{kg}/\text{kg}\cdot\text{year}$ 、 $400\text{本}/\text{m}^2$ 区で $2.3\text{kg}/\text{kg}\cdot\text{year}$ とし、蜂屋等<sup>8)</sup>は岩手県のアカマツ林で $2.46\text{ton}/\text{ton}\cdot\text{year}$ とし、Ando<sup>2)</sup>は静岡県クロマツ林で $10\text{ton}/\text{ton}\cdot\text{year}$ としている。

これらとくらべると本砂丘クロマツ林の純同化率はかなり低い値を示すものが多く、とくに樹高の低い林分においてそれが著しい。

全般的にみて、砂丘クロマツ林の純同化率は一般林地のものにくらべてかなり低いが、生育がすすむにつれ次第に回復していくことを示していよう。

本砂丘クロマツ林は生育がすすみ、樹高の高い林分になるにつれ純生産量が次第に増加していく。一般に生産量が高まる原因としては林分葉量の増加と葉の効率の向上が考えられている。

砂丘クロマツ林の場合、閉鎖後は林分葉量がそれほど増加していないことから純生産量の増加は林分葉量の増加によるとは考えにくく、むしろ、葉の効率が高まっていることによるとみた方がよい。

$RGR$ （相対生長率）＝ $NAR$ （純同化率） $\times$   $LWR$ （葉重量比）の概念は、いわゆるイギリス系の生長解析から生まれたもので、生長率を純同化率と葉重量比に分けることにより、生長差の原因を明らかにすることができるとされている。

安藤<sup>3)</sup>は、吉野と飢肥のスギ林において林齢がたかまっていくにつれ $RGR$ が低下していくが、 $NAR$ はあまり変わらず、 $LWR$ が小さくなることから、 $RGR$ の低下は $LWR$ の低下が大きく影響しているとし、また、密度との関係では高密度の吉野の方が低密度の飢肥よりも $RGR$ 、 $NAR$ 、 $LWR$ とも低い値を示すとしている。また、アカマツ壮令林においても<sup>8)</sup>、高密度になるほど $RGR$ が低下していくが、 $NAR$ や $LWR$ の低下していることから、高密度管理ほど $RGR$ が低下する原因として、 $NAR$ の低下とともに $LWR$ の低下という二つの要因が同時に働いているとしている<sup>3)</sup>。

四手井<sup>52)</sup>は、スギ、クロマツ、シマトネリコ等の苗で、高密度ほど生長率が小さく、 $NAR$ は低下しているが $LWR$ はあまり変わらないとしている。

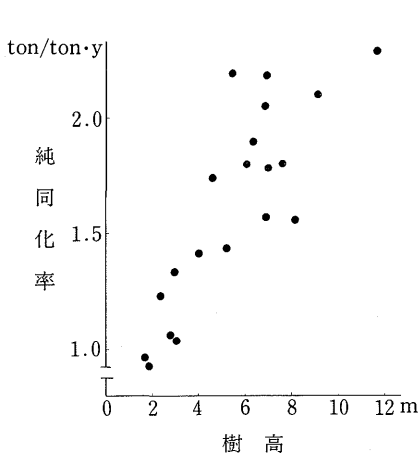


図36 樹高と純同化率

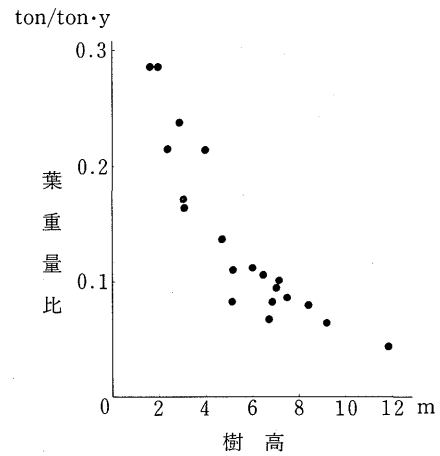


図37 樹高と葉重量比

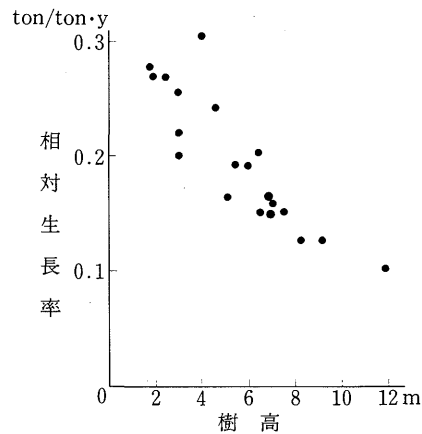


図38 樹高と相対生長率

いずれの場合もNARに関しては林齢がすすむにつれ、また、同齢では密度が高まるにつれ低下していく。

砂丘クロマツ林の場合、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ、すなわち、相対密度が高まっていくにつれ、RGRが低下していく。その場合、LWRも低下していくがNARの方は反対に増加していく。

この点が、スギ林<sup>3)</sup>、アカマツ林<sup>8)</sup>、スギ苗、クロマツ苗、シマトネリコ苗<sup>52)</sup>の場合と大きく異なっている。

砂丘クロマツ林において、NARが増加していくにもかかわらず、RGRが低下していくのはLWRの急速な低下によるものである。



## (7) 葉長と葉重

各標準地で選定された10本ずつの標準木の頂部から採取した1年生葉の葉長、葉重と樹高との関係を見ると図39～40のようである。

樹高の高い林分になるにつれ、1本当りの葉重や葉長が明らかに増大していく傾向がみられる。

京都地方のクロマツの葉長は、長いもので17.3cm、短いもので9.3cmであり、10～14cmのものが最も多いという<sup>53)</sup>。

鳥取市周辺の一般林地におけるクロマツの針葉の葉長は12.3～15.6cm、葉重で0.06～0.08gのものが多く。

本砂丘クロマツの針葉は、これらとくらべて短かく、かつ軽いものが多く、とくに樹高の低い林分においてそれが著しい。

砂丘クロマツ林の針葉は、はじめ形態的に未発達なものが多く、しかし、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ次第に回復していくことを示していよう。

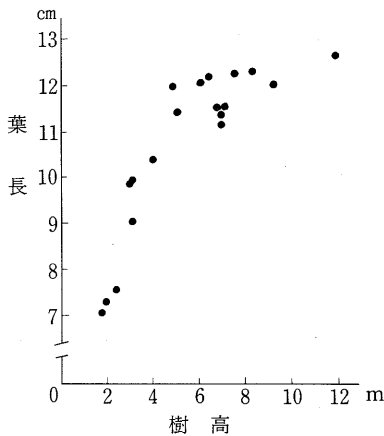


図39 樹高と葉長

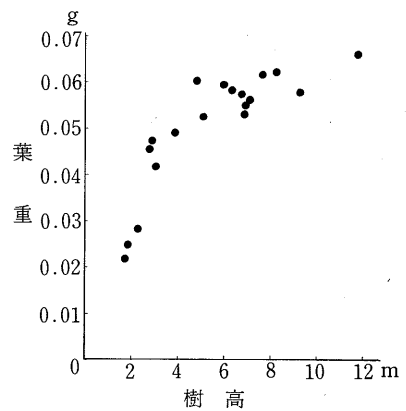


図40 樹高と葉重

## (8) 葉内成分

葉内成分は、植物の生育状態を敏感に反映するものとして、これまで多くの研究がなされてきた。

葉内成分の中には光合成と密接にかかわりをもつものがあり、1年生植物において、Nは光合成と正の相関を、炭水化物は負の相関を示し<sup>64)</sup>、クロロフィルはある濃度までは正の相関を示すこと<sup>5,6,61)</sup>などが知られている。多年生植物のスギにおいても葉内のNはある濃度まで

は正の相関を示すこと<sup>10,48)</sup>が知られている。

砂防クロマツ林の葉内成分を調べた結果は図41～45のようである。

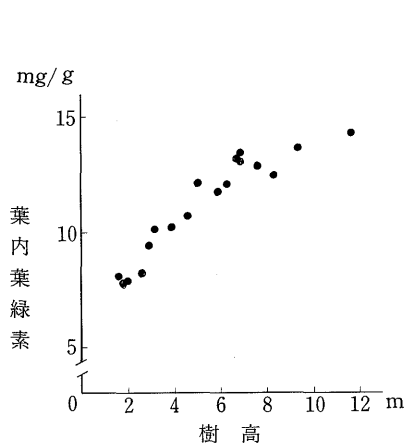


図41 樹高と葉内の葉緑素

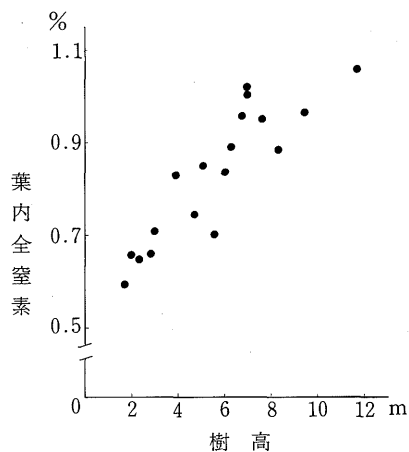


図42 樹高と葉内の全窒素

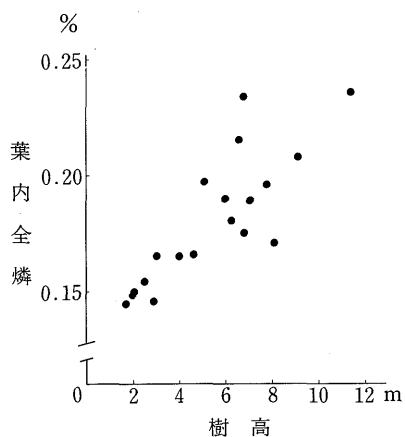


図43 樹高と葉内全磷

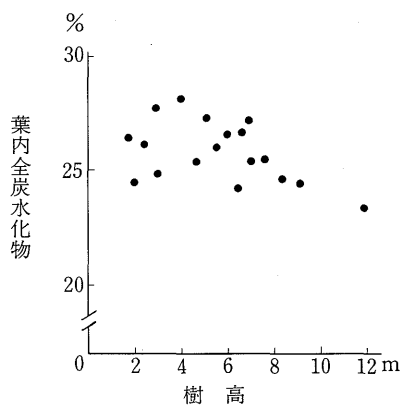


図44 樹高と葉内全炭水化物

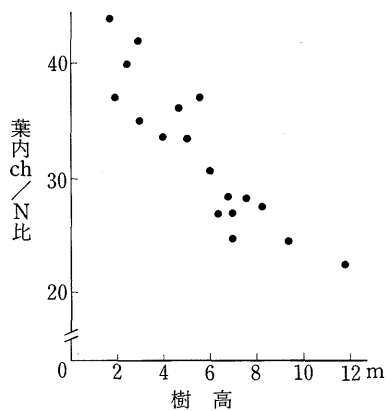


図45 樹高と葉内全炭水化物／全窒比(ch/N比)

樹高の高い林分のものほど葉内のN, P, クロロフィルが増加していく傾向がみられ、全炭水化物は樹高7 m位までは必ずしもはっきりしないが、それをこえるところからは減少していく傾向がみられる。全炭水化物/全N比でみると、樹高が高くなると明らかに低下していく。河田等<sup>23)</sup>は、アカマツにおいて葉内のN, P, K, Ca等は樹高生長の増大につれて増加していくとしている。スギ、ヒノキ、カラマツ、トドマツ等の針葉樹でもN, Pに関してはほとんどの場合、樹高生長との間に正の相関がみられる。<sup>13,20,24,25,36,51,72)</sup>

川又等<sup>26)</sup>は、ブナにおいて凹地の樹高のたかいものは、凸地の樹高の低いものにくらべてクロロフィルが多いと報告している。クロロフィルは光合成と深い関係をもつ色素であるが、砂丘地のクロマツ林では樹高の低い林分では葉が黄色っぽい色をしており、肉眼的にもクロロフィルが不足状態にあることがみとめられる。実際に一般林地のクロロフィル量とくらべてもかなり少ない。

全Nや全Pについても、砂丘クロマツ林では一般林地のそれにくらべて少ない。このことは、砂丘クロマツの針葉は生理的にも未発達なものの多いことを示している。

Nはクロロフィル、核酸、蛋白質など主要な成分の構成要素として、Pは核酸の構成成分のほかエネルギー関係にも関与している重要な物質である。これらN, P, クロロフィル等が不足状態にある場合は当然光合成能力の低下をもたらしていることは十分考えられることである。

このような主要成分が不足状態にある場合、これら成分の増加は光合成能の増大をもたらしやすいとみられる。砂丘クロマツ林の純同化率が生育につれ増大していくのは、葉内成分の充実とも深いかわりをもっている。

#### (9) 砂土の養分等

一般に、土壌中の養分は地表に近いほど多く存在するが、砂丘地の場合も同様であり、深さ30cm, 50cmとなっていくにつれて急速にN, P等が少なくなっていく。

クロマツ林内の砂土(深さ0~10cm)に含まれる全N等を調べた結果は図46~48のようである。

全N, 全P, C等はいずれも一般林地の場合にくらべて含量が著しく少ない。しかし、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ、次第に含量が増加していく傾向がみられる。

土壌養分含量と樹高生長との関係についてのこれまでの報告では必ずしも一致した結果がえられていないが、針葉樹については土壌中のN, P含量と樹高生長とは正の相関を示しC/N比は負の相関を示すことが多い。

例えば、アカマツ<sup>23)</sup>、スギ<sup>24)</sup>、ヒノキ<sup>25)</sup>において樹高生長とN含量とは正の相関を、C/N比は負の相関を示すという。京都周辺のアカマツ林で生長のわるいところの土壌中のN, P含量は生長の良好なところにくらべて少なかったとしている。<sup>52)</sup>

Cは葉落枝として林地に加えられたものが分解され再び大気中に還元されるいわゆる開

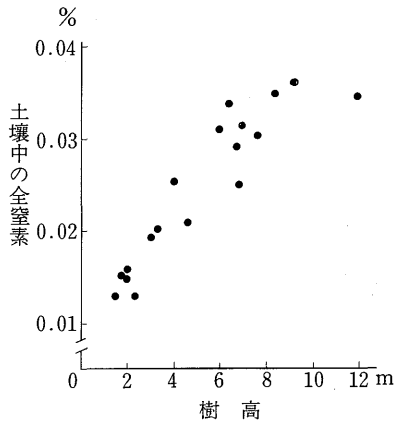


図46 樹高と土壤中の全窒素

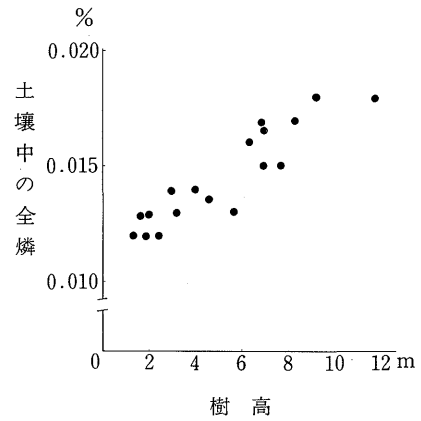


図47 樹高と土壤中の全リン

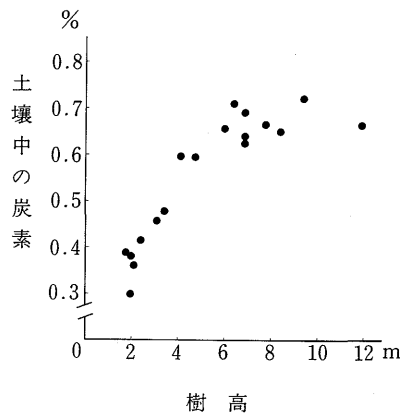


図48 樹高と土壤中の炭素

放型の循環を示す物質であるが、森林が成立して発達していく過程で蓄積し、森林生態系における物質循環の面で主要な役割を果たしている。

C/N比は林地の肥沃度を示す一つの尺度とみられ、一般に肥沃地では10~20の間にあることが多く、それに比べて砂丘クロマツ林ではかなり高い値を示している。しかし、生育がすすみ樹高の高い林地になるにつれ、その値が低下していき肥沃化の方向へすすんでいることがうかがわれる。

土壤中のN含量と針葉内のN含量は正の相関を示し、C/N比と葉内のN含量は負の相関を示すことが知られている。砂丘クロマツ林の砂土中のN、C/N比と針葉内の全Nとも同様な関係がみとめられた (図49)。

これらのことからみて、砂土中のN、P、C等が蓄積し、肥沃化していくことと、葉内のN、P等が増加していくことと密接な関係のあることが推察される。

なお、アカマツの生育に適する PH の範囲は3.4~4.0でクロマツはそれよりやや強酸を好むとされている。<sup>53)</sup>砂丘クロマツ林の砂土中の PH は、これにくらべてかなり高い値を示しているが、生育がすすみ樹高の高い林分になると次第に下る傾向がみられ、この面からも生育に好しい状態に近づいているものとみられる (図50)。

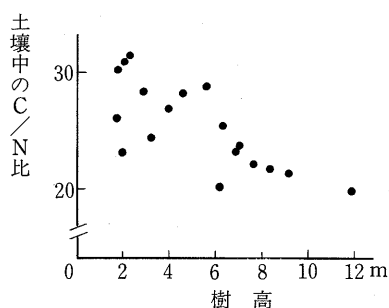


図49 樹高と土壌中の炭素／全窒素比(C/N比)

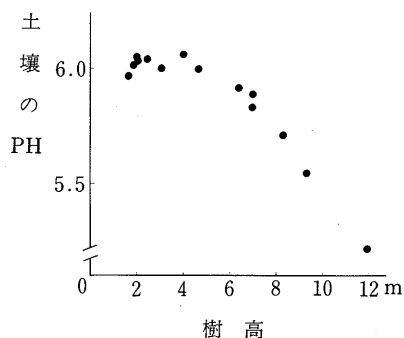


図50 樹高と土壌のPH

#### (10) 施肥

砂土に植栽されているクロマツ苗に対する施肥の影響を調べた結果は図51~55、表2のようである。

クロマツの伸長量は施肥によって明らかに増大した。

それと同時に、葉内のクロロフィル、全N、全Pが増加していることが認められた。全炭水化物はあまり差がみられなかったがやや減少傾向を示し、全炭水化物／全N比は明らかに低下している。

これまで、葉内のN、P、K等に及ぼす施肥の影響については多くの報告がみられるが、一般に針葉樹においては施肥によって生長が促進された場合は葉内のN、P等も増加することが多い。

塘<sup>25)</sup>は、アカマツにおいて施肥したものは葉内のN、P、K、Caが増加したとしている。また、芝本等はヒノキにおいてN、P、Kが河田等<sup>22)</sup>はカラマツにおいてP、K、Ca、Naが、Leyton<sup>33)</sup>はカラマツにおいてN、Kが、Geshe等<sup>7)</sup>はDouglas-firにおいてNが、それぞれ施肥によって増加することを報告している。葉の効率に関連するものでは、坂上<sup>48)</sup>はスギ苗の葉内のNがある濃度まではその濃度の増加にともなって炭素同化量も増大していくことを報告している。塘<sup>68)</sup>はアカマツ、ヒノキ、スギの苗において、施肥により葉の幹材積生産能力が高くなるとしている。

1年生植物である水稻においてもN施肥により光合成能力が促進されることが知られている。<sup>46)</sup>

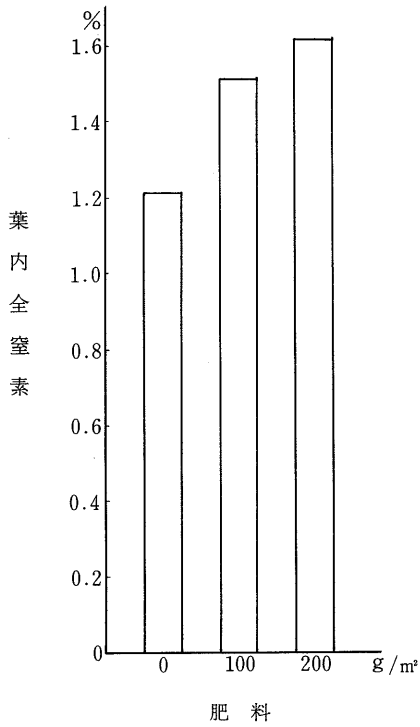


図52 施肥による葉内全窒素の変化

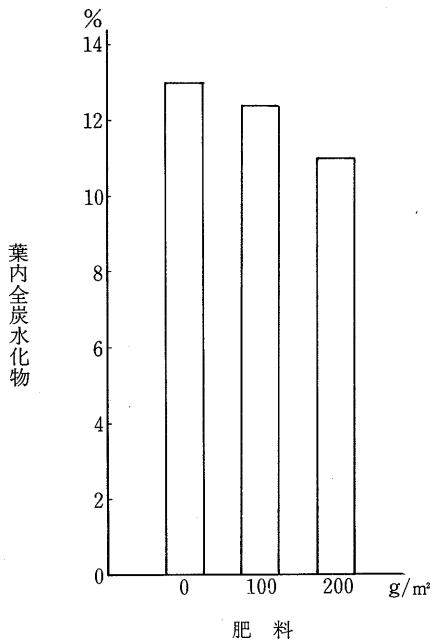


図54 施肥による葉内全炭水化物の変化

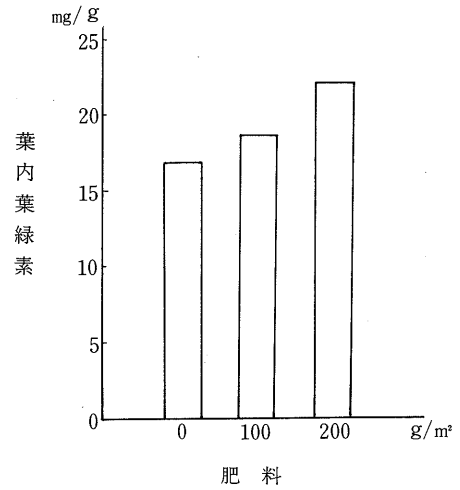


図51 施肥による葉内葉緑素の変化

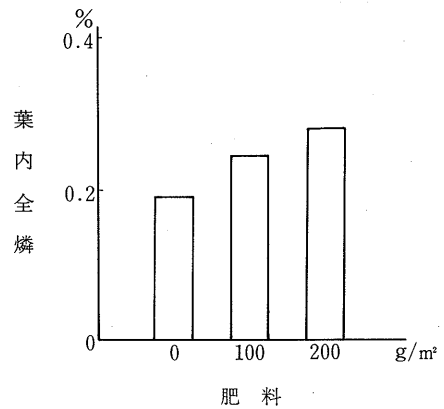


図53 施肥による葉内全磷の変化

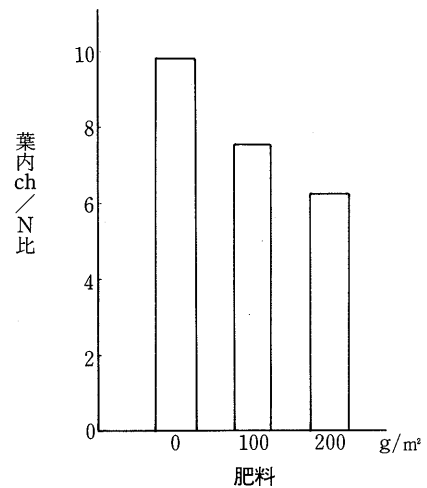


図55 施肥による葉内全炭水化物／全窒素比(ch/N比)の変化

表2 樹高および胸高直径の生長におよぼす施肥の影響

施肥量g/m <sup>2</sup>	樹 高		胸高直径	
	生長(cm)	(%)	生長(mm)	(%)
0	28	100	7.1	100
100	36	128	9.9	139
200	44	157	11.7	164

砂土に植栽されているクロマツ苗の場合でも、施肥により葉内のN、P、クロロフィルの増加していることからみて光合成能力の向上をもたらしていることが当然考えられる。

施肥により生長が促進された場合の葉内のN、P、クロロフィル、全炭水化物、全炭水化物/N比の変化の傾向と、砂丘クロマツ林の樹高の高い林分になっていく場合にみられるこれらの成分の変化の傾向とは一致している。こうしたことからみても、砂丘クロマツ林において生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ主要な葉内成分が充実し、葉の効率が高まることは、林内の砂地中のN、P等が増加し、肥沃化していくことと密接に関係しているものと考えられる。

#### (11) 落葉落枝

林床上の落葉落枝は溶出や分解によって無機塩類を土壤中に供給していく。

砂丘クロマツ林の林床上の落葉落枝量およびそれに含まれるN、(P)含量を調べた結果は図56～57のようである。落葉落枝量は、樹高の高い林分ほど多く存在し、また、それに含まれる全N、(全P)も多い傾向がみられる。これらのことは、生育がすすみ樹高の高い林分になるほど落葉落枝から溶出や分解によって砂土中へ供給される無機塩類が多くなっていくことを示している。

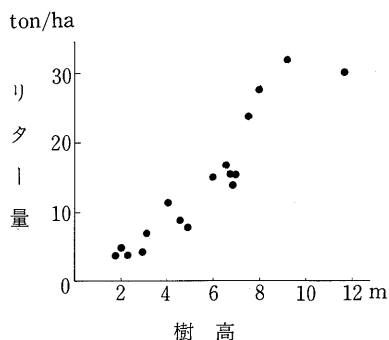


図56 樹高と落葉・落枝(リター)量

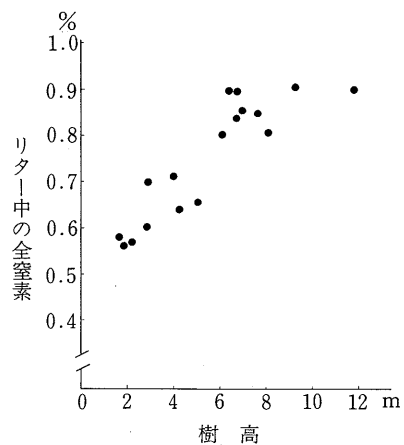


図57 樹高とリター中の全窒素

## (12) 全林内のN量, P量

砂丘クロマツ林において、クロマツ、草本、落葉落枝、砂土（深さ0～50cm）の全体の全N量および全P量を調べた結果は図58～59のようである。

樹高2m位の林分では全N量は約0.8ton/haであるが、樹高12m位では約3ton/haとなり、かなり蓄積が増加している。全Pの場合は全Nのように顕著ではないが、やはり樹高の高い林分になるにつれ多くなる傾向がみられる。

砂丘クロマツ林は、生育していく過程で環境との間に相互に影響し合いながら変化していくもので、その一環として物質の集積があり、このことが森林生態系としての機能の発達に密接にかかわっているのであろう。

しかし、砂丘クロマツ林の場合は、一般林地のスギ林やトドマツ林<sup>11)</sup>のそれにくらべてかなり低く、動的平衡状態に達するにはまだほど遠いものである。

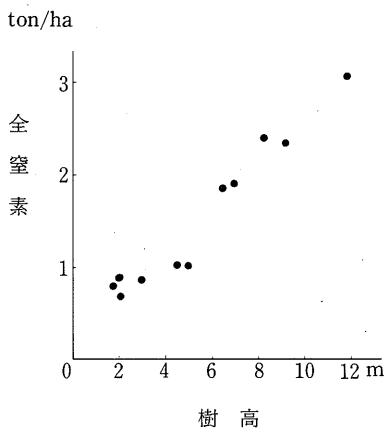


図58 樹高とクロマツ林全体の全窒素

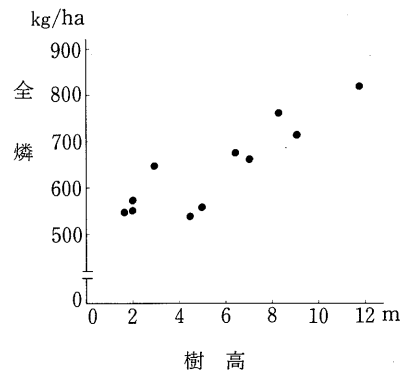


図59 樹高とクロマツ林全体の全燐

## (13) 樹高と年齢

砂丘地のようなせき悪地では、林木の生育が不良であるのが普通であるが、また、場所によっても生長に著しい差がみられる。

砂丘クロマツ林において、標準地調査から平均樹高と林齢との関係および標準木における樹高と樹齢との関係をみると図60のようである。

同じ林齢でも平均樹高に大きなひらきがあり、例えば16年生林分で斜面の下部にあって生長の不良なものは平均樹高2m程に対して斜面の上部にあって生長の良好なものは6.4mもあり、3倍以上の差がみられる。

何故このようなごく近いところでこのように生長に大きな差がみられるかは必ずしも明らかではない。

平均樹高と林齢との関係から、平均の値をみると林齢10年で1.4m、15年で3.2m、20年で5.5m、25年で6.8m、30年で8.2m、35年で9.5mとなる。



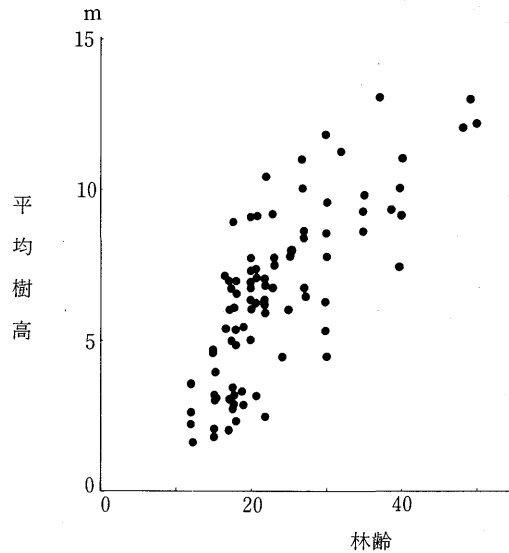


図60 林齢と林分平均樹高

#### 4. 考察

砂丘地は、水分、養分等の生育条件が良くないこともあって、植栽されたクロマツ林は生長がはじめ不良であるのが普通である。また、水分条件、微気象等が局所的に大きく異なることも関係してか、同じ年齢でも生長に著しい差がみられることが多い。一般林地でも、場所により地力等に差があり、同齢でも生長に差のみられるのが普通であるが、砂丘地ほど顕著ではない。

また、砂丘クロマツ林でははじめ生産能力が極めて不良であっても、生育がすすむにつれ生産能力が次第に高まっていく。この点も一般林地の場合と異なるところであろう。

これらのことを考慮した場合、砂丘地に植栽されたクロマツ林の森林生態系としての変化をみるには、生物的時間の尺度の一つとされている樹高を基準にし、これに年齢を組合わせていく方が合理的であり、現実的であろう。

砂丘地に植栽されたクロマツ林の純生産量は、はじめのうちは極めて低い。

蒲谷等<sup>14)</sup>は、千葉県海岸クロマツ林で21~23ton/ha・yearとし、小田<sup>37)</sup>も千葉県の海岸クロマツ林で15.2~17.4ton/ha・yearとしている。一般に、マツ林の純生産量の平均は14.9ton/ha・yearとされている。本砂丘クロマツ林の純生産量は、樹高の低い林分ではこれらとくらべて著しく低い値を示している。しかし、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ生産能力が高まり、15ton/ha・yearをこえるものもみられるようになる。

生育がすすみ樹高の高い林分になると何故生産量が増加していくのであろうか。

一般に、生育期間が同じならば林分生産量が増加する原因として、林分葉量の増加と葉の生産効率の向上があげられる。地位の低下による生産力の低下は、スギのように林分葉量の

減少にもとづくものと、アカマツ、ヒノキのように葉の効率の低下にもとづくものがある  
とされている。<sup>54)</sup>

本砂丘クロマツ林の場合、林分葉量ははじめ増加していくが、閉鎖後はそれほど著しい差  
がみられなくなることから、林分葉量の増加が原因とは考えにくい。

葉の効率を示す尺度の一つに純同化率がある。

蒲谷等<sup>14)</sup>は、千葉県の海岸クロマツ林の純同化率は $3.2\text{kg}/\text{kg}\cdot\text{year}$ としている。その他こ  
れまで報告されているマツ林の純同化率は $2\text{ ton}/\text{ton}\cdot\text{year}$ 以上が多い。

本砂丘クロマツ林の場合は、樹高の低い林分ではこれらよりかなり低い値を示しているが、  
生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ次第に増大し、 $2.0\text{ton}/\text{ton}\cdot\text{year}$  をこえるものが  
みられるようになる。

このことは、砂丘クロマツ林は生育がすすむにつれ葉の生産効率が高まっていくことを示  
しており、これが純生産量の増加をもたらす主要因となっているものとみられる。

生育がすすみ樹高の高い林分になると何故葉の効率が高まっていくかについては、葉の生  
理的・形態的充実があげられる。

植栽初期の葉は長さ・重さおよびクロロフィル等主要成分含量は、一般林地のそれにくら  
べてかなり小さい値を示している。しかし、生育がすすむにつれ次第にそれらが増大してい  
く。

葉内成分の中には、光合成能率と深い関係をもつものが多く<sup>10)</sup>、とくにクロロフィルやNは  
ある濃度までは 光合成能率と正の相関を示すことがよく知られている。

スギ<sup>10,48)</sup>においても葉内のN濃度が高まると光合成能力が高まるとされている。

河田等<sup>23)</sup>は、アカマツにおいて葉内のN, P, K等は樹高生長の増大とともに増加するとして  
いる。その他、いくつかの針葉樹においても葉内のN, P等が樹高生長と正の相関を示すこ  
とが知られている。<sup>13,20,24,25,36,51,72)</sup>

クロロフィル含量と生長との関係では、川又等<sup>26)</sup>がブナで樹高の高いものは低いものにく  
らべてクロロフィル含量が多いとしている。

砂丘クロマツ林の植栽初期における葉内のクロロフィル、全N、全P等の含量は、一般林  
のそれにくらべてかなり少ないが、生育がすすむにつれ次第に増加し、一般林のそれに近づ  
いていく。これら主要成分の不足状態にある場合はとくに、これら成分の増加は光合成能力  
の増大をもたらしやすいとみられる。

生育がすすむにつれて何故主要葉内成分が増加していくものであろうか。その大きな原因  
の一つに林地における養分量増加（肥沃化）があげられる。

砂丘クロマツ林地の砂土に含まれる全N、全P、C等は一般林地のそれにくらべて著しく  
少ない。しかし、生育がすすみ樹高の高い林分になるにつれ、それらの含有率が高まり、C/  
N比は低下していく。河田等<sup>23)</sup>はアカマツ林で樹高生長と土壤中のN含量とは正の相関を、

C/N比とは負の相関を示すとしている。一般に、針葉樹においては土壤中のN、P含量と樹高生長とは正の相関を、C/N比は負の相関を示すことが多い。

砂丘クロマツ林の葉の主要成分の増加や効率の向上が砂土中のN、P等の増加と関係あるかを確かめるため、砂地に植栽されてあるクロマツ苗に施肥し、人為的に砂土中にN、P、Kを増加させ、葉内成分の変化をみると、施肥により明らかに葉内のクロロフィル、全N、全P等が増加し、全炭水化物/全N比が低下し、樹高の高い林分になるにつれみられる変化の傾向と一致した。

このことから、砂土中のN、P等の増加していくことがクロマツ葉内のクロロフィル、N等の増加と密接にかかわりをもつことが考えられる。

次に、生育がすすむにつれ何故砂土中のN、P等が増加していくのであろうか。林地の肥沃化の機構は単純なものではないと思われるが、考えられることのひとつとして次のことがあげられよう。

林地では毎年ほぼ一定の葉や枝が落ち、これからの溶出や分解により無機塩類が土壤中へ還元されていく。

砂丘クロマツ林の林床上の落葉落枝量は樹高の高い林分ほど多くなり、しかもそれに含まれるN、P量が多くなる傾向がみられる。このことは、それだけ溶出されたり分解されることによって砂土中へ還元される無機塩類が多くなっていくことを示している。

砂丘地は、養分不足、水分不足などの面から植物の生育にとって極めて不適當なところとされている。このようなところでも養分が全く存在しないものではなく、砂の風化や雨水からわずかではあるがN等の養分が供給されている。しかし、これを利用する植物が著しく不足しているため、これら養分のほとんどが利用されずに流亡してしまう。

このようなところへ植栽されたクロマツは、これらの養分の一部を利用するとしてもその絶対量が少なく、植栽初期の生長は極めて不良であるのが普通である。

砂土に含まれるわずかな養分を吸収して生育していく過程で、クロマツ林は毎年落葉落枝を林床へもたらす。

この落葉落枝から降水によって溶出されたり、土壤動物、微生物による分解によって無機塩類が砂土中へ供給されて、その量も生育とともに増加していく。

はじめの段階では、落葉落枝から供給される無機塩類量が微々たるものであるためクロマツの生長はそれほど促進されることはない。しかし、このようなことをくりかえしているうちに、林床上の落葉落枝量が多くなったり、クロマツの樹体が大きくなる過程で、光、温度、水分、養分条件等が変化していき、土壤小動物、菌類、空中N固定菌などが増加していく。その結果、砂土中の養分の増加、その他多くの要因が関連してクロマツの生育にとって好しい方向へ変っていく。

以上のように、砂丘地に植栽されたクロマツ林は生育がすすむ過程で環境との間で相互に

影響し合いながら変化していき、次第に森林生態系としての機能を高めていくものである。

このような同化器官である葉の未成熟が成熟化（正常化）していく段階、また、森林生態系としても不安定が安定化（正常化）していく段階での変化をみる尺度としては、林齢をそのまま用いるよりは生物時間の一つとされている樹高を基にし、それに林齢を組合わせていく方がより望しい。

### III 成熟化と老化

#### 1. はじめに

砂丘地における植物群落の形成発展は、いわゆる一次遷移に相当するもので、クロマツ群落は普通いくつかの段階をへた後形成される。

本調査の対象とした砂丘クロマツ林は、自然状態で形成されたものでなく、植栽によって人為的に形成されたものである。従って、その生育環境はクロマツ林にとって必ずしも適当なものとはかぎらず、むしろ不適当な環境下に生育を強いられているとみてよい。

そうしたこともあって、植栽初期の生育は著しく不良であるのが普通で、森林生態系として極めて不安定な状態とみてよい。しかし、生育がすすむにつれ生産能力が向上し、森林生態系としての機能が次第に発達していく。こうした過程で、同化器官である葉の成熟化がみられる。一方、生育にともない老化現象もこの過程でみられ、そのかわり方は一般林地のそれと異なる面をもっている。

#### 2. 材料と方法

調査対象としたクロマツ林は前記したものと同じである。比較するため用いた一般林地のクロマツ林は鳥取市周辺および岡山県川上村にある鳥大蒜山演習林に生育しているものである。

標準木の選定法や葉内のクロロフィル、N、P等の定量法は前記したごとくである。

オーキシシンおよび生長抑制物質の定量は、エーテルで抽出し、ペーパー・クロマトグラフィーで分画後アベナ伸長試験で定量した。

不定根形成試験は主として葉ざし法を用い、不定芽形成試験は冬芽を剪定する方法で行った。

#### 3. 結果と考察

##### (1) 葉齢にともなうもの

##### 1) 葉の未成熟

砂丘クロマツ林の純生産は、マツ林の純生産量の平均値 (14.9ton/ha・year)<sup>57)</sup>に比べてかなり低く、とくに植栽初期においてそれが著しい。

このような状態での針葉の長さや重量は一般林地のそれに比べて小さい値を示している。また、主要な葉内成分であるクロロフィル等も小なく、葉の効率を示す純同化率も著しく低い。これらのことから、砂丘クロマツ林の同化器官である葉ははじめの段階は、生理的にも形態的にも未成熟状態にあるとみることができる。

## 2) 葉齢と再生能力

葉の年齢がたかまるにつれ、葉の再生能力がどのように変るかをみた結果は表3のようである。

不定根の形成は1年生葉でみとめられるが、2年生葉、3年生葉では全くみとめられない。砂丘クロマツでは樹齢のごく若い母樹からの2年生葉でまれに発根する場合もあるが、3年生葉になると全くといってよいほど発根がみとめられない。

不定芽の形成では、1年生葉で最も多く次いで2年生葉であり3年生葉では全くみとめられない。

このように、不定根や不定芽のような再生能力は若い1年生葉で高く、葉齢がすすむにつれ急速に低下していく。このことは、葉齢がすすむにつれ老化が急速にすすんでいることを示していよう。

表3 葉齢と不定根および不定芽の形成

葉齢(年)	不 定 根			不 定 芽		
	総 数 (本)	発根本数 (本)	発根率 (%)	総 数 (本)	発芽本数 (本)	発芽率 (%)
1	100	33	30	50	45	90
2	100	0	0	50	11	22
3	100	0	0	50	0	0

(註) 母樹の年齢は4年

## 3) 葉齢と葉内成分

一般に、マツの葉の生長は1年以内で完了し、それ以降は細胞分裂することなく、2・3年で枯死、脱落していく。砂丘地のような特殊な場所では針葉の生長は全て1年で終えるものかについては多少の疑問もあるが、普通は2年以降葉長は変わらないとみてよい。すなわち、植栽初期のクロマツ林では多くのものが未成熟な葉長、葉重のまま枯死、脱落していく。

このような場合の葉内成分の葉齢にともなう変化をみると表4、図61のようである。

葉齢がたかまるにつれクロロフィル、全N、蛋白態N、全P、オーキシンが減少し、全炭水化物、生長抑制物質が増加し、全炭水化物/全N比は増大していく。

こうした傾向は、一般林地のアカマツ林でもみとめられることである。<sup>42)</sup>

なお、細胞分裂が停止しほとんどが死んだ細胞からなる木質部での全N等の含量をみると表5のようである。

古い部分になるにつれ、全N、蛋白態Nが減少し、全炭水化物が増加し、全炭水化物/全N比が増大していく。

こうした傾向は葉の年齢がたかまっていく場合の傾向と類似している。

表 4 葉齢と主要葉内成分

葉齢 (年生)	クロロフィル (mg/g)	全N (%)	蛋白態N (%)	全P (%)	全炭水化物 (%)	全炭水化物 全N
1	7.1	0.82	0.75	0.33	9.0	11.0
2	5.2	0.65	0.59	0.30	9.3	14.3
3	4.4	0.56	0.50	0.25	9.4	16.8

(註) 4年生

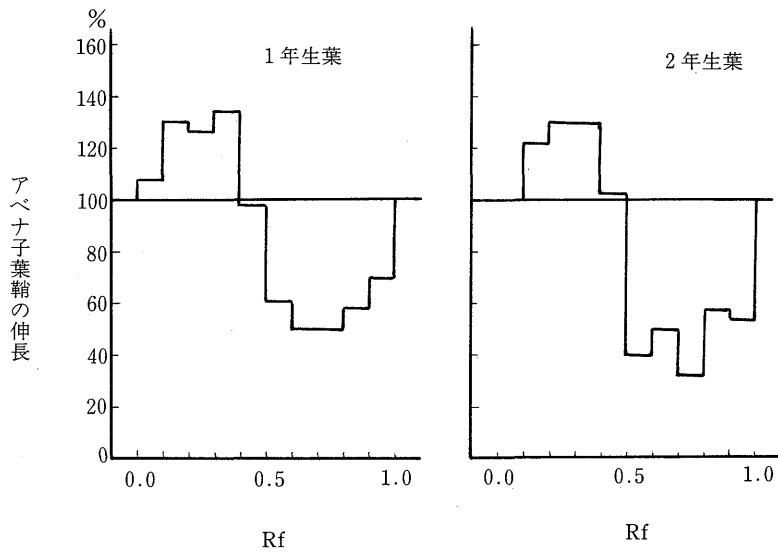


図61 葉齢とオーキシンおよび生長抑制物質

表 5 木質部の年齢と含有成分の変化

供試木	年輪 の年齢 (年)	全窒素 N (%)	蛋白態 窒素Pr (%)	可溶性 窒素 SN(%)	Pr N	SN Pr	全炭水 化物C (%)	C N
A	1～4	0.205	0.177	0.028	86.34	15.82	3.24	15.80
	9～13	0.119	0.107	0.012	89.92	11.21	2.98	25.04
	18～22	0.095	0.090	0.005	94.74	5.56	2.80	29.47
	27～32	0.085	0.090	0.000	100.00	0.00	2.62	30.82
B	1～4	0.100	0.070	0.030	70.00	42.86	5.48	54.80
	9～13	0.060	0.050	0.010	83.33	20.00	4.32	72.00
	18～22	0.050	0.045	0.005	90.00	11.00	4.28	85.60
	27～32	0.030	0.035	0.000	100.00	0.00	4.20	140.00
C	1～4	0.195	0.150	0.045	76.92	30.00	4.72	24.21
	9～13	0.120	0.085	0.035	70.83	41.18	4.28	35.67
	18～22	0.080	0.075	0.005	93.75	6.67	4.26	53.25
	27～31	0.060	0.060	0.000	100.00	0.00	3.96	66.00

葉、材の場合とも、細胞分裂が停止した後の変化であり、基本的には同じものをもっているであろう。

砂丘クロマツ林の場合、植栽初期の段階では形態的にも生理的にも未成熟な状態にあるが、葉の年齢がたかまっても成熟化していくことはない。一方、葉齡がすすむにつれ再生能力の低下、主要葉内成分の減少など明らかに老化していく現象がみとめられる。すなわち、植栽初期の多くは未成熟のままの状態では老化がすすみ、やがて枯死、脱落していく。

#### 4) 葉齡にともなう老化の原因

一般に、老化は光合成能力、呼吸能力、再生能力の低下をもたらす。

老化をもたらす原因については、これまで多くの説がみられるが、その主要なものの一つに主要物質の減少、老化関連物質の増加がある。

蛋白質は生命現象における最も基本的な物質であるが、この蛋白質は生体内では常に合成と分解をくりかえし、動的平衡状態を保ちながら種々の物質代謝を調節している。この蛋白質の合成能力の低下や分解能力の増大が老化をもたらすとされている。

イネの葉などで、形成されつつある段階ではNが流入し蓄積していくが、葉が完成すると安定し蛋白質合成活動が活発に行われ、さらに時間がたつとNの流出がはじまり、老衰の段階に入るとされ、また、Nの蓄積に応じて蛋白質の合成が行われ、Nの流出の割合に応じて分解しているのではないかとしている。<sup>60)</sup>

砂丘クロマツ林の場合、葉の年齢がたかまっていくなにつれ蛋白態Nや全Nが減少していくことからみて、葉齡がすすむにつれNの流出がおこり、蛋白質の合成能力の低下や分解能力の増大などがもたらされ、蛋白質の動的平衡状態がくずれていき、老化が進行していくということとは十分考えられることである。

植物の生命現象の中で最も主要な役割を果たしているものの一つにオーキシンがある。

オーキシンの欠乏状態がづくると、与えたオーキシンに対する感受性が小さくなり、老熟化をもたらすとされている。<sup>70)</sup>

アカマツにおいて、母樹の年齢がたかく、老化がすすんでくると、オーキシンが少なくなったり、<sup>39,42)</sup>与えたオーキシンに対する感受性が低下する傾向がある。<sup>41)</sup>

オーキシンはサイトカイニン、ジベレリン、エチレン、アブシジン酸、蛋白質、核酸その他とも関連し、その作用機構は単純なものではないが、老化に関してはその減少や欠乏が一つの要因となっている可能性が大きい。

動物、植物をとわず、老化の原因に関する最も有力視されているものの一つに毒素説がある。細胞がある期間生活をつづけると老廃物や有毒物が集積し活動を阻害する結果として老化がおこるとするものである。

砂丘クロマツ林のみならず、一般林地のアカマツ林でも葉齡がたかくなると生長抑制物質が増加していく。<sup>42)</sup>



この生長抑制物質が老廃物や有毒物としての機能はどうであるかについては必ずしも明らかではないが、老化の促進と何らかのかかわりをもっていることは十分考えられることである。

非同化器官である木質部でも、分裂速度の低下や秋材形成に I A A の減少とフェノール性阻害物質の増加によってもたらされること、秋材を形成しつつある分裂組織は I A A 処理で春材形成が誘発されること、組織の老化にともなって加水分解酵素の一部が活性化されたり、形成層帯から心材に至るまで蛋白質が減少していくことなどが知られている。

植物の老化の原因については定説というものがなく、まだ、不明であるといってよい。老化にともなって変化のみられる主要物質でも老化の原因であるものや単に老化の結果であるものもあろう。老化の機構が非常に複雑であるとみられているが、これまで述べた物質は直接的または間接的に老化とかかわりをもっていることは確かであろう。

## (2) 母樹の年齢にともなうもの

### 1) 一般林地におけるクロマツ林

#### (i) 再生能力および葉内成分

一般林地に植栽されているクロマツの母樹の年齢と 1 年生葉の不定根形成能力および不定芽形成能力をみると表 6 のようである。

同じ 1 年生葉でも、その不定根形成能力は母樹の年齢が若いもので高く、母樹の年齢が高くなるにつれ急速に低下し、樹齢 10 年をこえるものでは全くみられなくなる。

表 6 一般林地のクロマツ林における林齢と不定根および不定芽の形成

林 齢(年)	不 定 根			不 定 芽		
	総 数 (本)	発根本数 (本)	発根率 (%)	総 数 (本)	発芽本数 (本)	発芽率 (%)
1	100	68	68	50	50	100
5	100	6	6	50	28	56
15	100	0	0	50	12	24
30	100	0	0	50	11	22

不定芽の形成能力も母樹の年齢の若いもので旺盛であり、樹齢がたかくなるにつれ低下していく。しかし、不定根の場合と多少異なり、母樹の年齢がたかいものでも時間がたてば不定芽の形成をみることが多い。

以上のように、同じ時期に形成され最も古い 1 年生葉でも母樹の年齢によって再生能力に差がみられ、母樹の年齢がたかまるにつれ明らかに再生能力が低下していく。

次に、母樹の年齢と 1 年生葉の葉内成分との関係をみると表 7 および図 62 のようである。

母樹の年齢がたかまっていくなにつれ1年生葉内のクロロフィル、蛋白態N、全N、全P、オーキシン等が減少し、全炭水化物、生長抑制物質が増加し、全炭水化物/全N比が増大していく。これらの傾向は葉齢がたかまっていく場合の傾向と類似している。

こうしたことはアカマツでもみとめられることである。<sup>42)</sup>

次に、切り取られた芽の片側に与えたオーキシンの影響をみた結果は表8のようである。

若い母樹からとった芽の屈曲度が大きい。このことは若い母樹からの芽の方が与えられたオーキシンに対する感受性のつよいことを示している。同様な傾向はアカマツの芽でもみとめられる。<sup>41)</sup>

表7 一般林地のクロマツ林における林齢と葉内成分

林齢 (年)	クロロフィル (mg/g)	全N (%)	蛋白態N (%)	全P (%)	全炭水化物 (%)	全炭水化物 全N
2	20.5	2.01	1.80	0.30	7.90	3.9
7	19.0	1.50	1.33	0.28	8.80	5.9
15	17.1	1.33	1.28	0.25	8.90	6.7

表8 林齢と芽のオーキシンに対する感受性

林齢(年)	対照区	1 AA 100ppm
2	22°	47°
5	10°	25°

(注) 芽の屈曲度

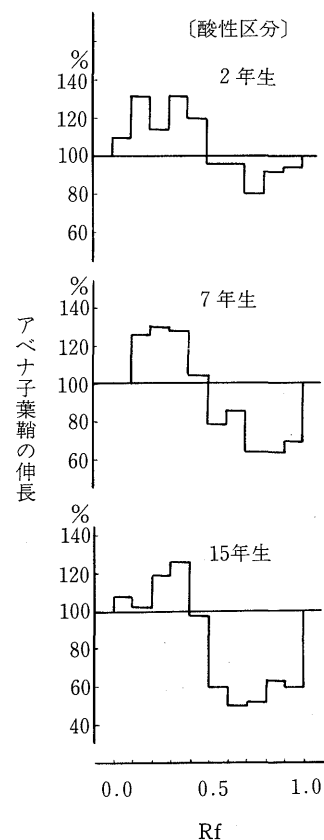


図62 一般林地のクロマツ林における林齢と1年生葉内のオーキシンおよび生長抑制物質

1年生葉や芽は、母樹の年齢に関係なく同じ時期に形成されるため本来同じように若くてよいはずである。

しかし、実際は母樹の樹齢がたかまっていくなにつれ、再生能力の低下、主要葉内成分の減少、与えられたオーキシンに対する感受性の低下などみとめられる。

すなわち、芽や1年生葉のように最も新しい器官であっても母樹の年齢がたかまっていくなつて老化していくことを示している。

(ii) 樹齢にともなう老化の原因

芽や1年生葉のような最も新しい器官でも、母樹の年齢がたかまっていくなつて何故老化していくかについて、その最も大きな原因として母樹の古い部分からの影響があげられる。

樹木のような高等植物は、いわゆる「軸性生長」をし、高等動物の場合と大きく異なっている。すなわち、樹木は毎年細胞の分裂増殖によって新しい組織器官を形成して樹体を大きくしていく。同化器官である葉は毎年新しく形成され、非同化器官である幹ではシリンダー状の分裂組織（形成層）が外側へ篩部を、内部へは木部細胞を形成し形成層自体は外側へ移動していく。

葉のように脱落するものもあり厳密なものでないが、樹木は古い部分に新しい部分を積み重ねたような状態で樹木を大きくしていく。

このように、樹体が新しい部分と古い部分とから構成されていることが、芽や1年生葉のような新しい器官の老化をもたらしことと密接に関係しているよう。

一般に、物質は濃度の高い方から低い方に移動するのが普通であるが、植物体内では濃度勾配に逆って選択的に物質が移動することがある。例えば、老組織から幼組織への物質の移動は高等植物では一般的現象であり、これがいわゆる「物質吸引中心」といわれるものである。樹木においても、このような古い組織から新しい組織への物質の移動があり、それが新しい組織の老化をもたらしことが当然考えられることである。

同じ時期に形成された1年生葉や芽でも、母樹の年齢が高いものほど共存する古い組織の占めるウェートが質、量とも大きくなり、それだけ古い組織からの影響がつよくなり老化が促進されるものとする。

2) 砂丘地のクロマツ林

(i) 葉内成分

砂丘地は、生育環境が不良となり、かつ局所的に差がみられるため一般に生長が不良であり、また、同齢でも生長に大きな差のみられることが多い。

ここでは、生育環境が類似していて、比較的平均に近い生長状態で林齢の高い林分で平均樹高もそれ相応に高いように選定し、その1年生葉内の主要成分を調べた結果は表9のようである。

林齢がたかくなるとクロロフィル、蛋白態N、全N、全Pが多くなり、全炭水化物が減少し、全炭水化物／全N比は低下していく傾向がみられる。こうした傾向は一般林地のクロマツ林にみられる傾向と逆である。

ただし、こうしたことは砂丘クロマツ林で全般的にみられる傾向ということではない。すなわち、砂丘クロマツ林の場合、同齢であっても生長に著しい差がみられ、一般林地のクロ

表9 砂丘クロマツ林の林齢と葉内成分

林齢 (年)	クロフィル (mg/g)	全N (%)	蛋白態N (%)	全P (%)	全炭水化物 (%)	全炭水化物 全N
2	4.2	0.78	0.70	0.15	24	30.8
7	7.1	1.03	0.95	0.18	17	16.5
15	12.3	1.21	1.10	0.20	15	12.4

マツ林に比べて林齢と樹高との間の相関が著しく低い。従って、林齢がたかまっていくにつれそれ相応に樹高も高くなるように林分を選定した場合にみとめられるものである。

砂丘地の生育環境が不良であることもあって、植栽初期のクロマツ林の葉は生理的にも形態的にも未成熟なものが多い。これが林齢とともに成熟化していく場合に上記した主要葉内成分の変化がみられるものである。

#### (ii) 再生能力

このような場合の林齢と不定根、不定芽等の再生能力との関係をみると表10のようである。

林齢がたかまっていくにつれ不定根の形成能力が急速に低下し、不定芽形成能力の方は不定根の場合ほど急速ではないがやはり低下していく。

一般に、植物の老化の特徴の一つに再生能力の低下があげられている。従って、この場合でも広い意味での老化がすすんでいるとみることができる。

表10 砂丘クロマツ林の林齢と不定根および不定芽の形成

林 齢(年)	不 定 根			不 定 芽		
	総 数 (本)	発根本数 (本)	発根率 (%)	総 数 (本)	発芽本数 (本)	発芽率 (%)
2	100	66	66	50	40	80
7	100	2	2	50	24	48
15	100	0	0	50	11	22

以上のことから、砂丘クロマツ林の場合葉の主要成分の充実など葉の成熟化、正常化がおこっている段階でも老化が進行しているものとみることができる。

砂丘クロマツ林の葉において、植栽初期のように葉は形態的にも生理的にも未成熟な状態にある場合でも、葉の年齢がすすむにつれて老化現象がみとめられること、および、同じ1年生葉でも母樹の年齢がすすむにつれ成熟化していくが、一方で老化の進行もみとめられることなどから、成熟化と老化は同じ過程で行われるものとは考えにくい。

一般に、生命現象は未成熟→分化→成熟→老化→死という一連の流れをもつことや、生命現象の流れは未分化から分化へと進むので、その意味で老化と同じ方向性をもつものであるなどいわれている。

しかし、砂丘クロマツ林の葉でみるかぎり、老化は単に成熟の延長上にあるとみるよりは成熟現象と老化現象は重複するところがあるとしても、それぞれ別の機構で行われているとみるべきものとする。

## IV 幹材積，胸高直径，樹高の度数分布および順位の変化とその機構

### 1. はじめに

森林は多数の樹木から構成されており，樹高，直径，幹材積に大なり小なり差がみられるのが普通である。

樹高の場合，一斉林から多層林まであり，同じ一斉林に属する林分でも直径や幹材積に差があり，その度数分布は正規型，L型，多頭型などさまざまである。

維持すべき理想的林分構造は，その森林をどのような目的で利用していくかによって大きく異なる。

人工植栽された林分では，はじめ林木の大きさにそれほど差がみられないが，生育につれ内的，外的要因により樹高生長，直径生長，幹材積生長等に差を生じ，個体の大きさの違いが次第にはっきりしていく。

このような樹高その他の大きさの順位や度数分布が，生育の過程でどのように変化していくかを知ることは，利用目的に合った適正な林分構造を人為的に調整・維持し，合理的な森林施業を行っていくうえからも極めて重要なことである。

### 2. 固定標準地における幹材積，直径，樹高の度数分布と順位

#### (1) 材料と方法

砂丘クロマツ林内に設置されている固定標準地（15m×15m）のうち15ヵ所について，胸高直径，樹高等の測定を行った。幹材積は相対生長式 ( $\text{Log } V = -4.3585 + 0.9519 \text{Log } D^2 H$ ) を用いて求めた（表11）。

分布の特性を知るため，非対称度，尖度，分散等を調べた。非対称度 ( $Sk$ ) は Pearson 法によって求め，分布型と関係は次のようである。

$Sk > 0$  : 正の対称分布 (L型分布)

$Sk = 0$  : 対称分布 (正規型分布・N型分布)

$Sk < 0$  : 負の対称分布 (J型分布)

尖度 ( $\alpha_4$ ) と度数分布の尖りの程度との関係は次のようである。

$\alpha_4 > 3$  : 鋭峯

$\alpha_4 = 3$  : 正規

$\alpha_4 < 3$  : 鈍峯

固定標準地のうち，比較的植栽時の本数を維持しているとみられるところに，プロット (6m×6m, 8m×8m) を2ヶ所をもうけた。

その平均直径等の概況は表12のようである。

2つのプロット内の全立木を毎木調査後伐倒し，樹幹析解を行った。樹幹析解による直径，

表11 標準地概況

標準地	林 齢	$\bar{H}$ (m)	$\bar{D}_{1.2}$ (cm)	本数(本/ha)
1	23	7.52	8.05	4,133
2	20	7.81	9.17	3,333
3	20	6.50	6.31	6,000
4	22	6.39	7.85	6,267
5	22	6.21	7.45	5,156
6	20	3.94	4.76	6,889
7	21	7.29	7.55	5,000
8	23	6.66	7.06	5,244
9	25	6.06	6.13	6,844
10	20	9.35	9.66	4,533
11	39	9.17	9.94	3,333
12	18	4.86	5.05	7,800
13	18	6.06	6.35	7,100
14	18	5.38	5.85	7,400
15	19	2.83	2.97	7,133
16	19	5.37	5.36	5,244
17	24	4.50	5.35	6,300
18	21	7.07	6.41	6,533
19	21	6.14	6.64	4,600
20	19	3.17	3.23	11,400

表12 Plot 概況

Plot	林分 平均樹高 (m)	林分 平均胸高 直径(cm)	Plot 面積 (m×m)	Plot内 立木本数 (本)
1	8.77	8.05	8×8	35
2	7.00	7.70	6×6	23

樹高、幹材積の測定は、現在、3年前、6年前と3年ごとに測定した。順位変動指数(In)は、2つの時点における各個体の順位差(絶対値)の合計をもってあらわした。

## (2) 結果と考察

### 1) 度数分布

一般に、人工植栽された林分では直径や樹高の分布は、はじめ正規型を示すが生育がすすむにつれ次第に変化していく。その変化の状態は直径と樹高とは異なり、相対密度が高くなるにつれ各個体の出現頻度が正規型分布からはずれていき、モードが小さい方に移りL型を示すのが直径で、モードが大きい方に移りJ型を示すのが樹高とされている。<sup>52)</sup>

18～35年生の砂丘クロマツ林の直径、樹高、幹材積の度数分布をみると図63～65のようである。

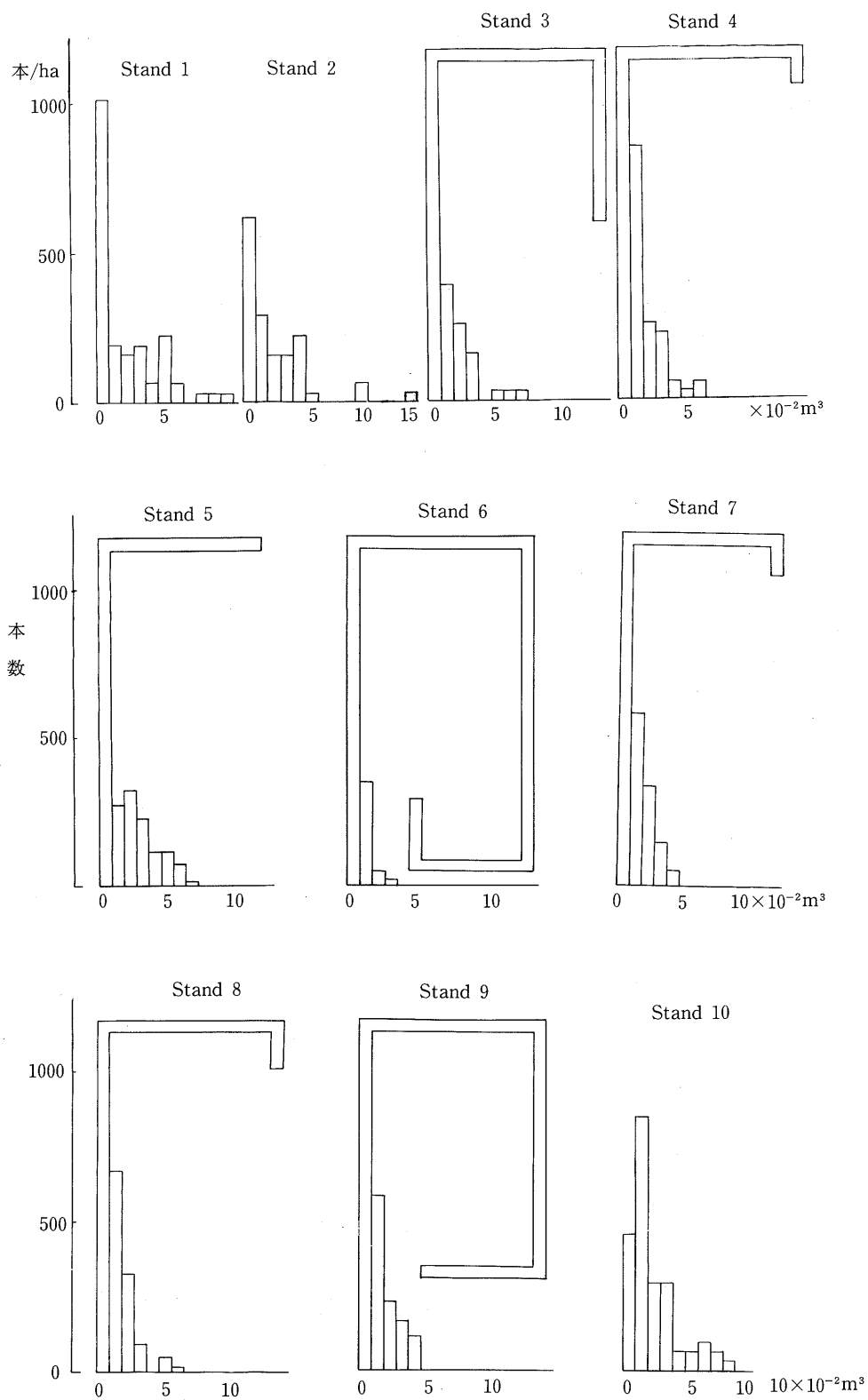


図63 幹材積階別本数分布



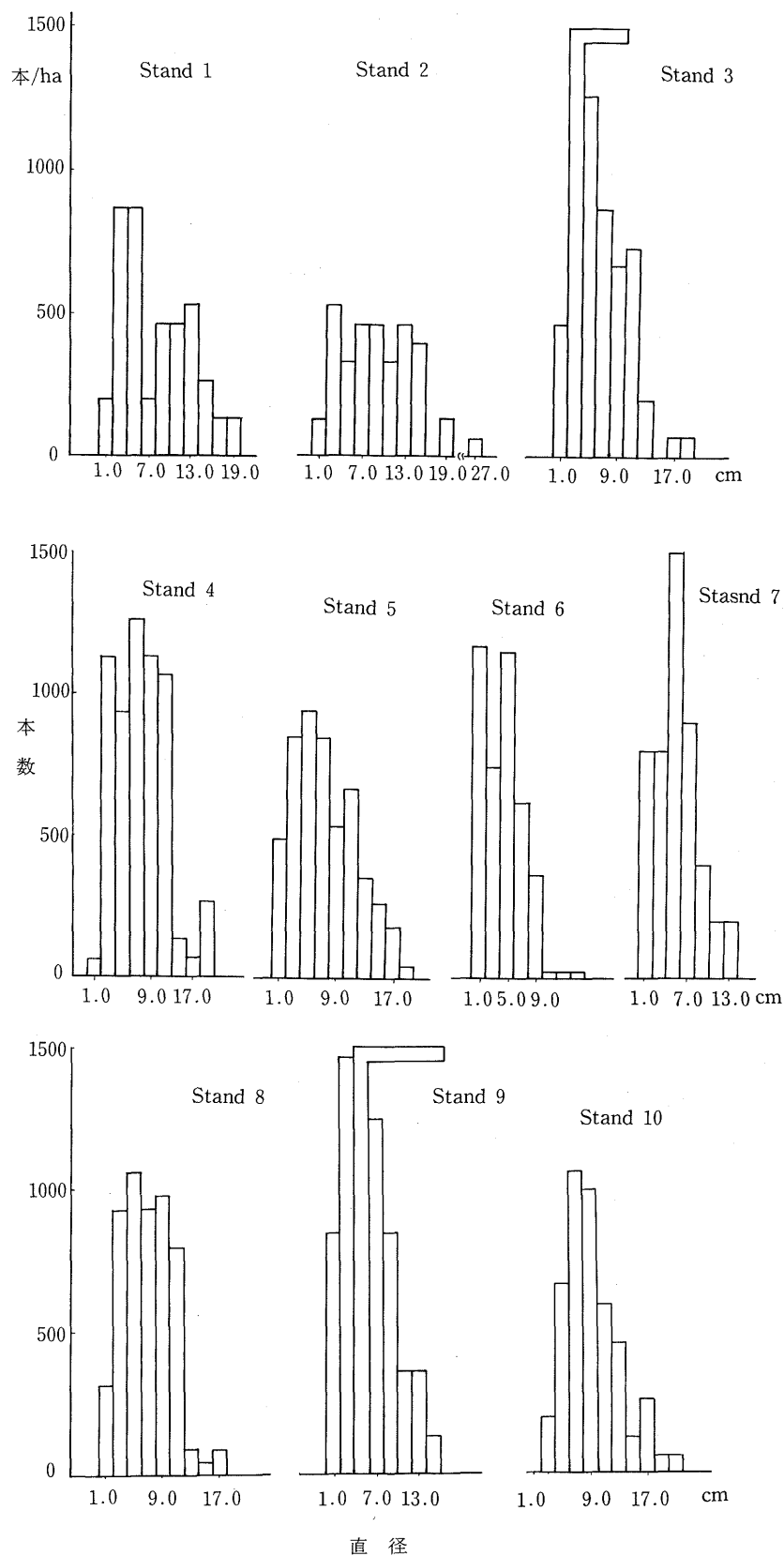


図64 胸高直径階別本数分布

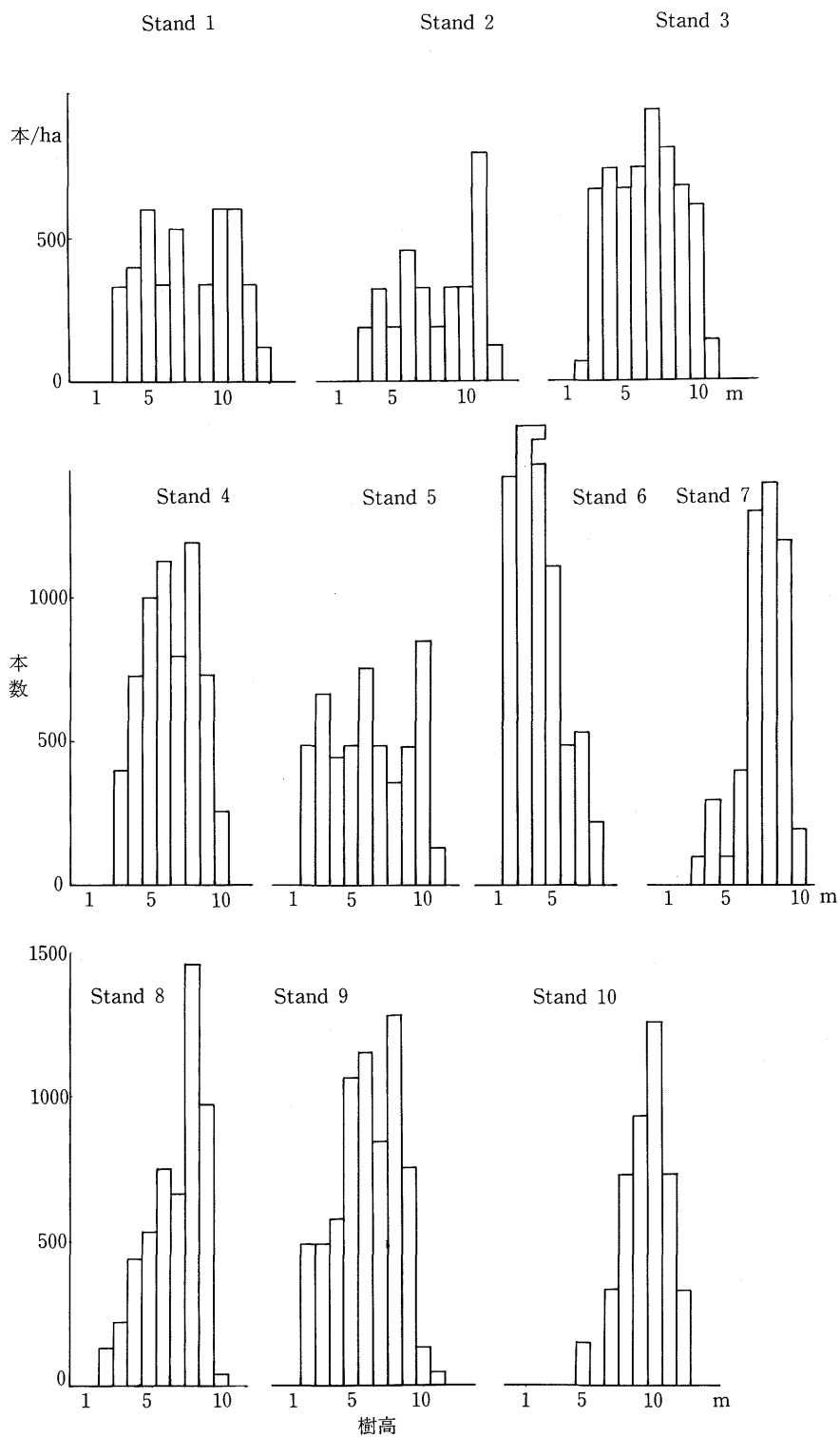


図65 樹高階別本数分布

直径分布のモードはやや左側にあり、その分布型はややL型を示すものが多いのに対し、樹高の場合は必ずしも明白ではないが、モードが中央からやや右側にあるものが多く、J型又は正規型に近い分布を示している。

幹材積の場合は、直径よりさらにモードが左側に寄り、明白なL型分布を示している。

こうした分布状態をよりはっきりさせるため、その非対称度、尖度等を調べた結果は表13~15のようである。直径の非対称度はほとんどが正の値を示していることから、L型又はそれに近い分布とみることができよう。それに対して樹高の場合は、閉鎖の十分でない林分で正の値を示すものもみられるが、閉鎖の十分な林分ではほとんどが負の値を示している。このことから樹高の分布はJ型又は正規型に近いとみることができよう。幹材積の非対称度は全て正の値で、直径の場合よりさらに大きい値を示している。このことから幹材積の場合は直径よりもシャープなL型分布をしているとみることができる。

尖度は、単峯型の分布におけるとがりの程度をあらわすもので、樹高の場合は大部分が3よりもわずかながら小さいものが多いことからやや鈍峯とみることができる。それに対して直径の場合は3をこえているものが半分程みられることから、樹高の場合よりは鋭峯であることを示していよう。幹材積の尖度になると全て3をこえ、その値は直径の場合よりかなり高い。このことは直径の場合よりもさらに鋭峯であることを示している。

表13 胸高直径の非対称度と尖度

標準地	非対称度	尖 度
1	0.488	2.135
2	0.992	4.561
3	0.909	3.688
4	0.543	3.191
5	0.499	2.448
6	0.631	3.065
7	0.531	2.758
8	0.399	2.886
9	0.673	2.969
10	0.836	3.424
11	0.342	3.093
12	0.111	2.567
13	0.191	2.515
14	0.178	2.637
15	0.420	2.182
16	0.215	2.073
17	0.880	3.044
18	1.313	7.209
19	0.491	2.559
20	0.827	3.171

表14 樹高分布の非対称度と尖度

標準地	非対称度	尖 度
1	-0.016	1.616
2	-0.238	1.731
3	-0.007	1.955
4	-0.034	2.033
5	0.025	1.748
6	0.643	2.593
7	-0.970	3.775
8	-0.665	2.519
9	-0.230	2.230
10	-0.694	2.993
11	-0.157	2.014
12	-0.195	2.611
13	-0.684	3.447
14	-0.493	2.738
15	0.403	2.218
16	-0.598	2.437
17	0.082	1.840
18	-0.006	2.849
19	-0.431	2.321
20	0.503	2.492

表15 幹材積の非対称度と尖度

標準地	非対称度	尖 度
1	1.3508	4.1600
2	2.4727	10.5532
3	2.6187	10.6170
4	1.8591	6.4846
5	1.2986	3.7570
6	3.4290	16.6253
7	1.3366	4.0113
8	2.2200	9.0758
9	1.9115	5.8747
10	1.4086	4.3744
11	1.4167	4.7848
12	4.0687	17.5541
13	1.5948	4.6368
14	—	—
15	0.9365	3.2525
16	2.3521	8.6508
17	—	—
18	2.0097	9.3971
19	1.4324	9.3971
20	6.8206	4.5207

## 2) 順位

2つのプロット内の全立木を伐倒して、直径、樹高、幹材積の大きさの順位の変化をみると図66～68のようである。なお、年齢の若い段階になると年齢の判読できないものもでてくるため、欠除している個体もある。

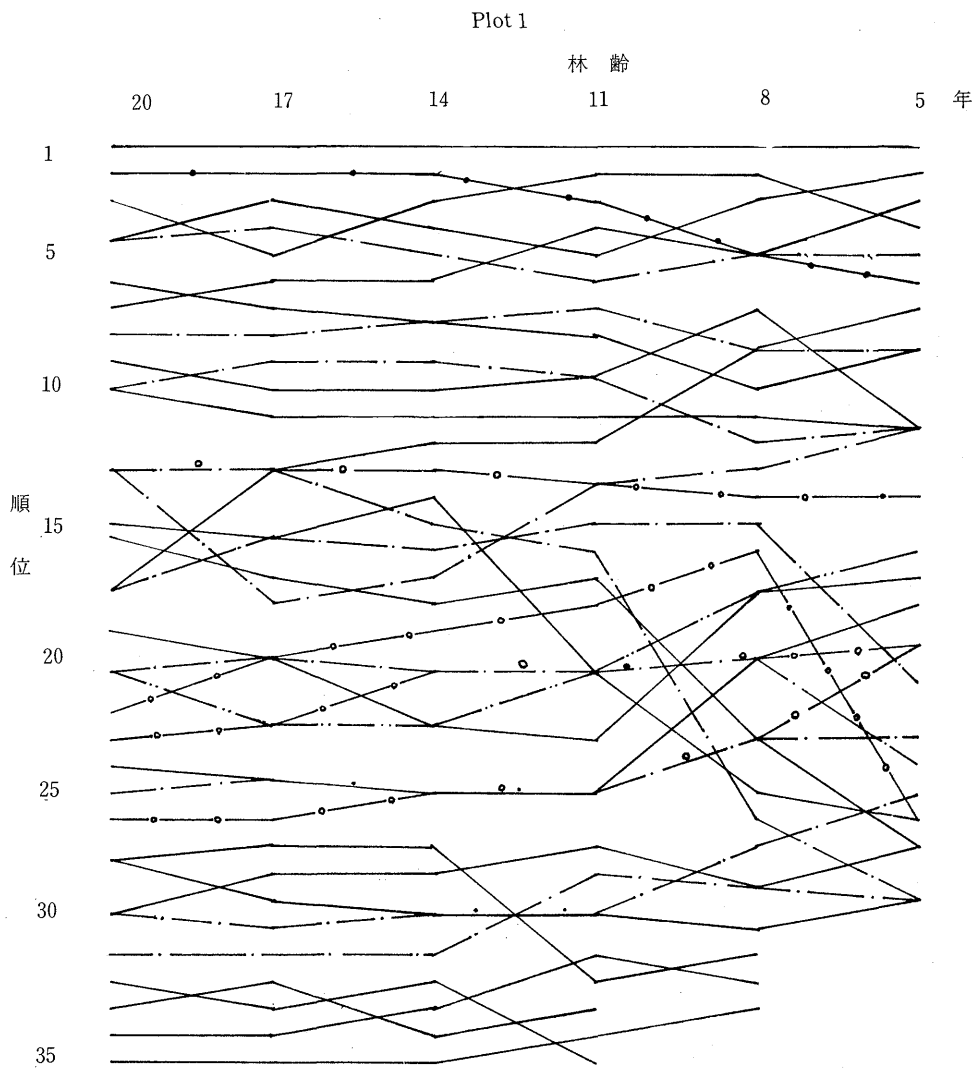


図66-1 直径の順位変動状況

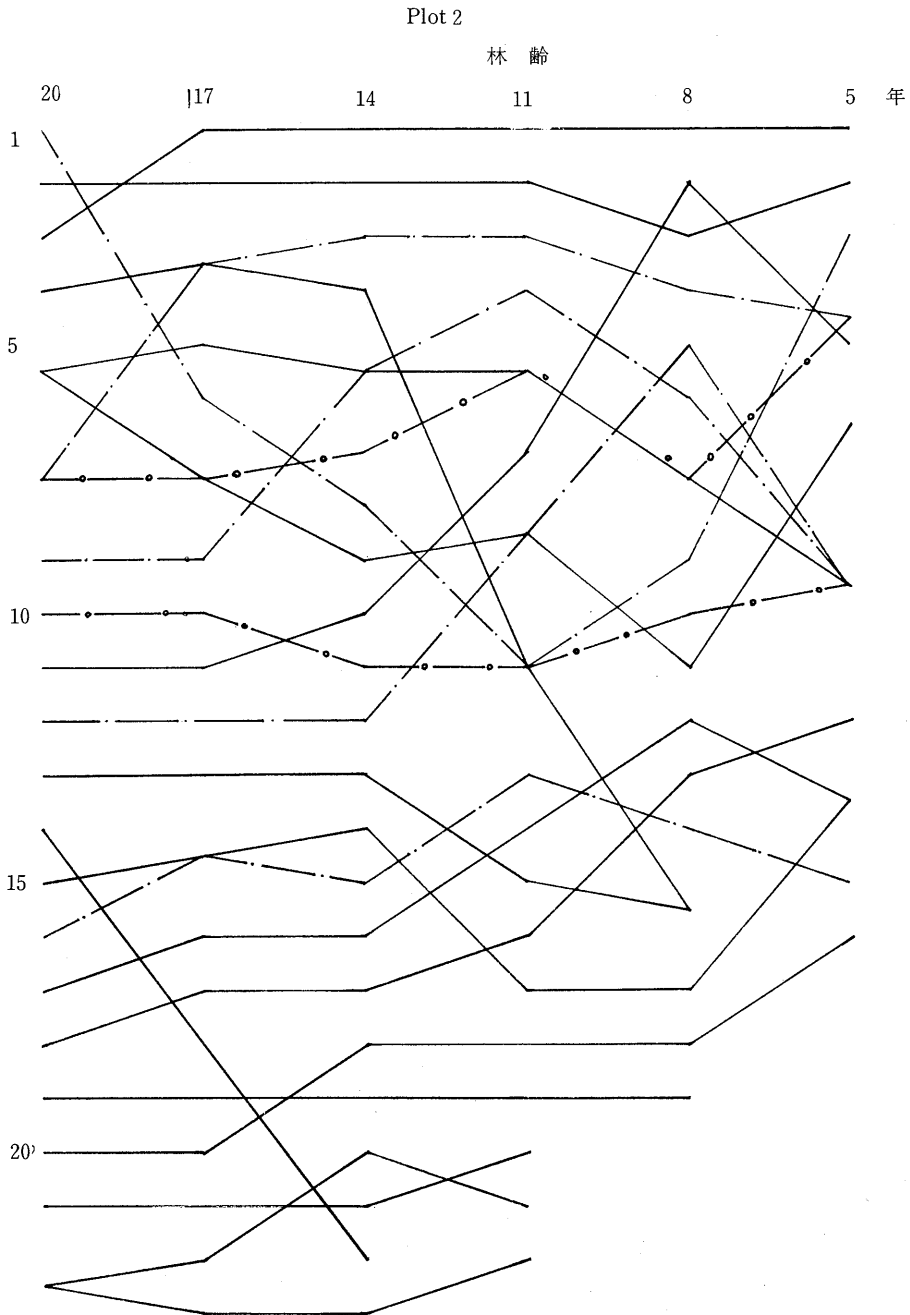


図66-2 直径の順位変動状況

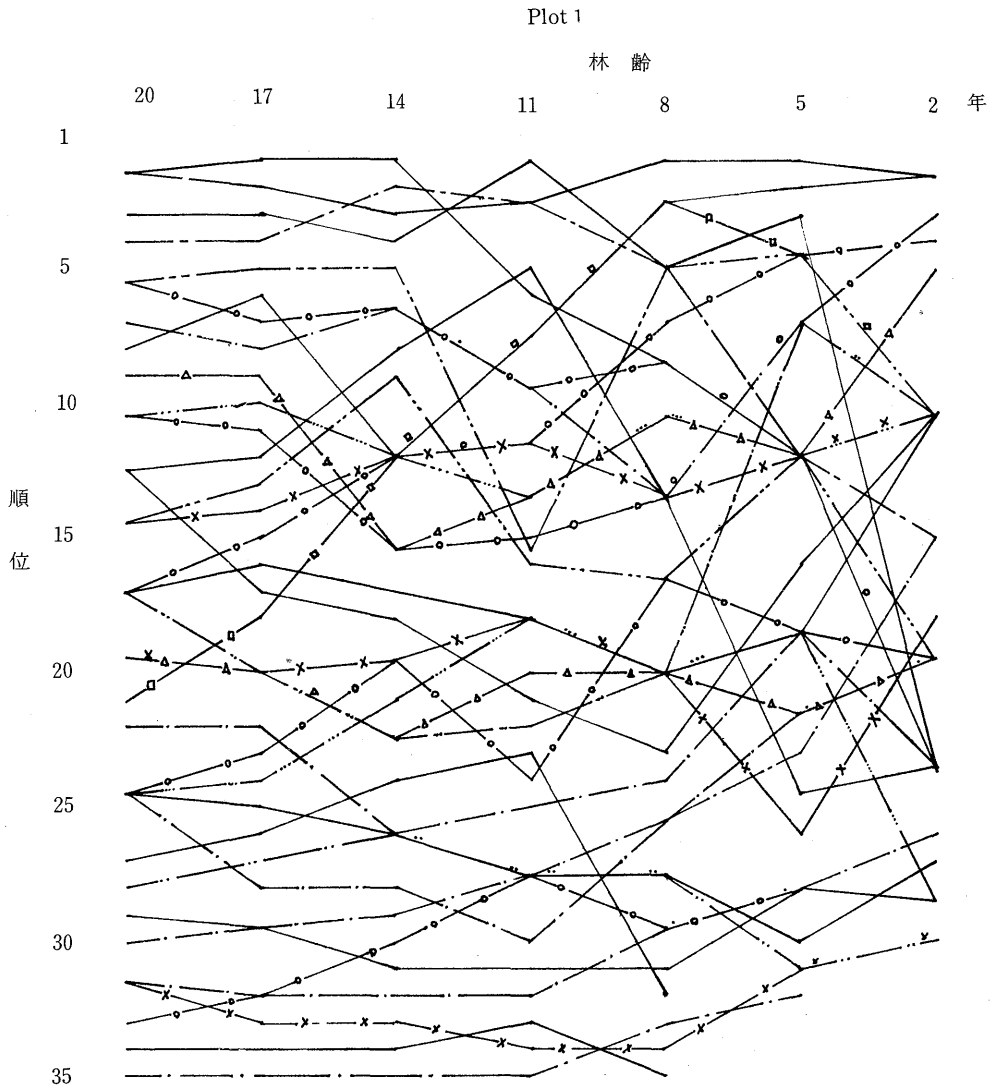


図67-1 樹高の順位変動状況

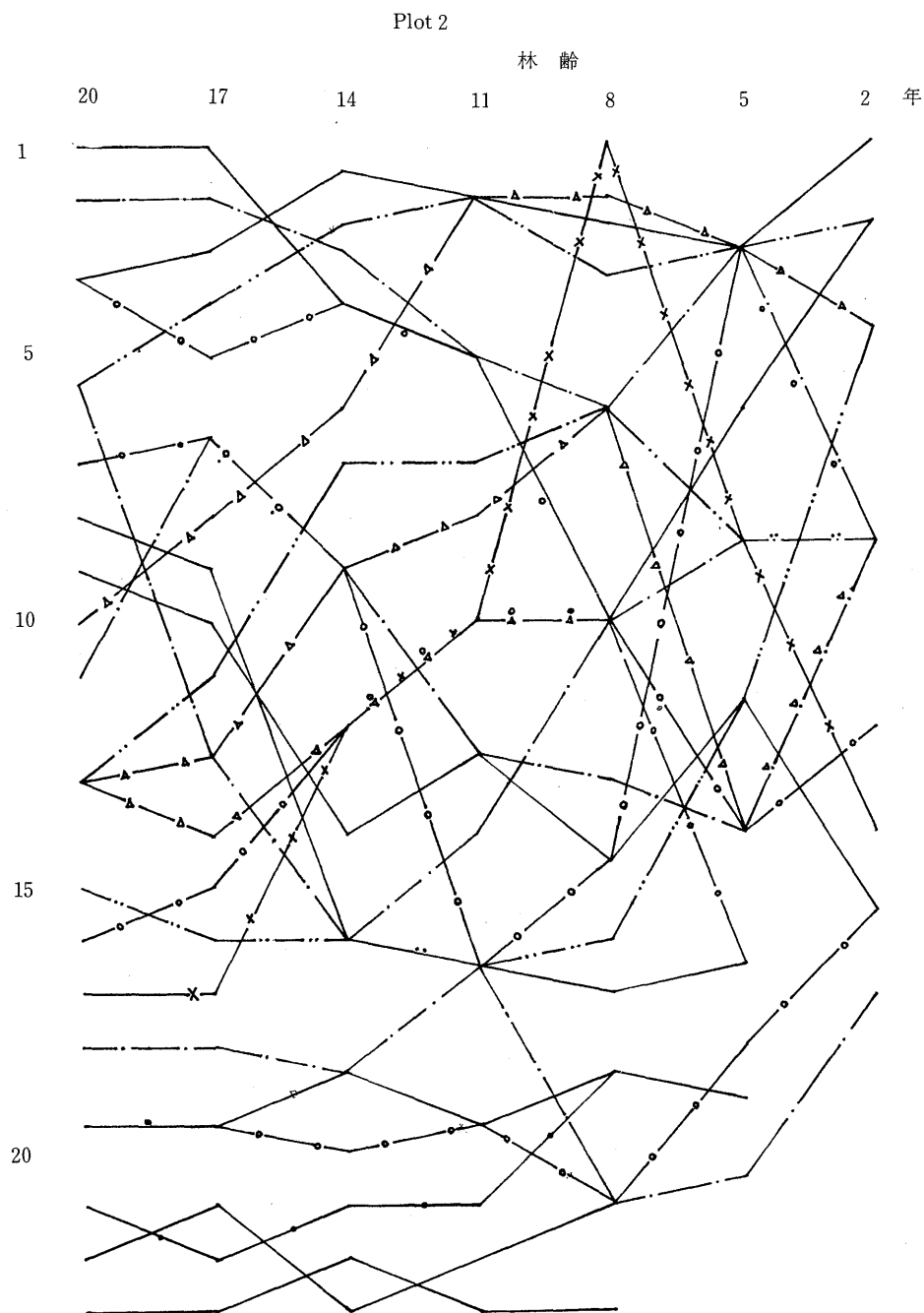


図67-2 樹高の順位変動状況



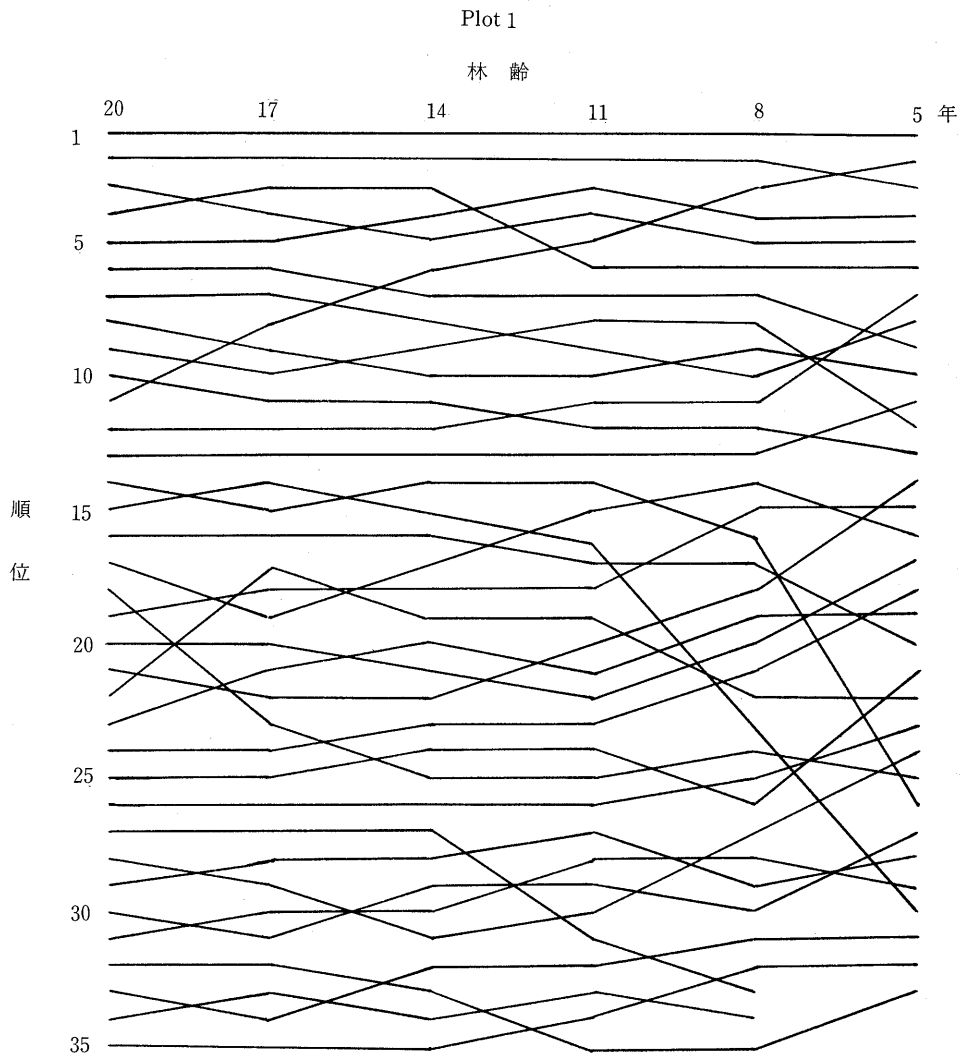


図68-1 幹材積の順位変動状況

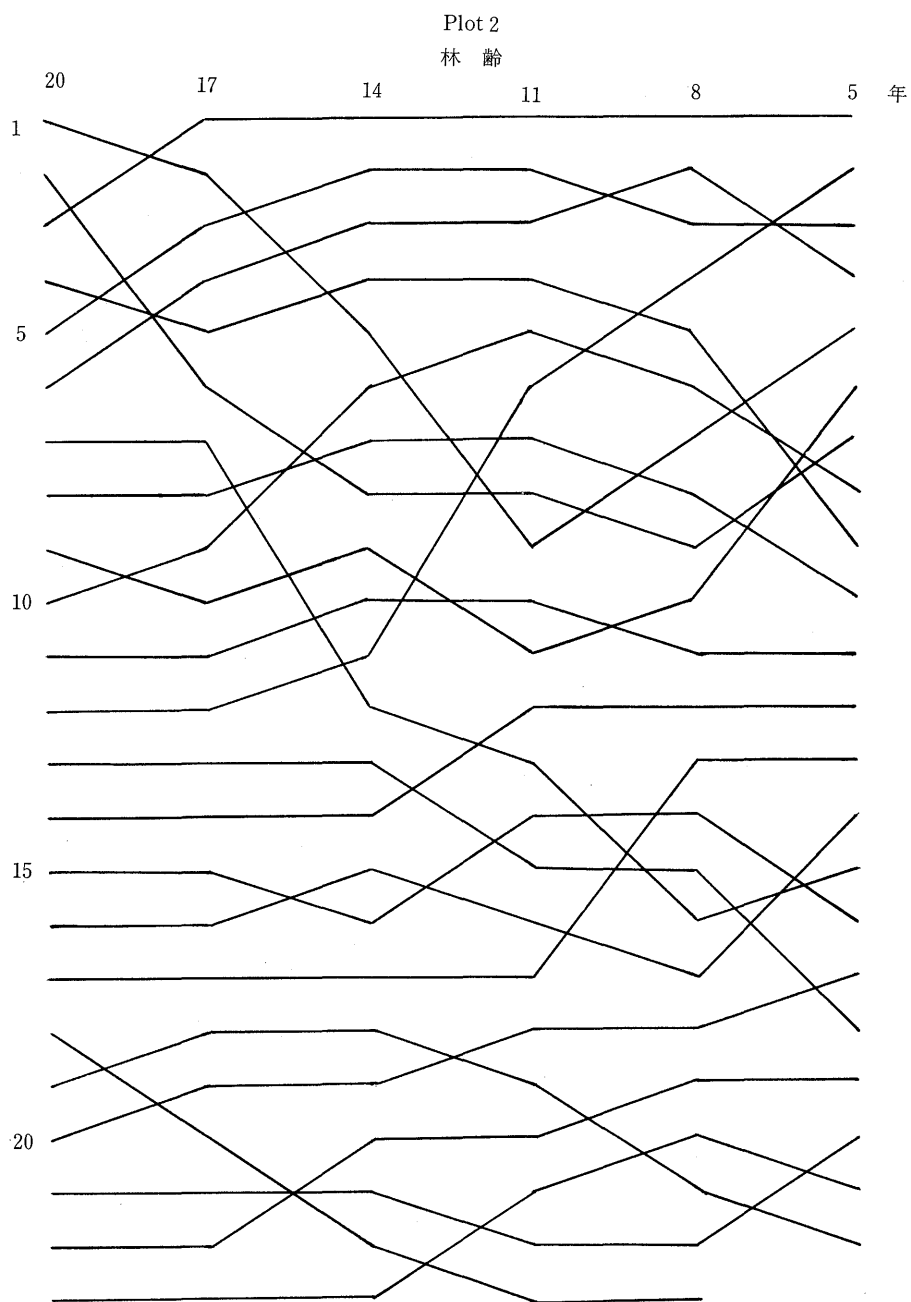


図68-2 幹材積の順位変動状況

この図を肉眼でみるかぎり、順位の変動は樹高で最も激しく、幹材積で最も小さいようである。また、直径、樹高、幹材積とも、林齢がすすむにつれ順位変動が少なくなる傾向がみられる。

こうしたことを確かめるため、順位変動指数を調べてみると表16のようである。

3者を比較してみると、樹高で最も値が大きく次いで直径となる。このことから、順位の変動は樹高で最も大きく、次で直径となり、幹材積で最も小さいと云えるようである。次に、林齢との関係では直径、樹高、幹材積とも林齢がたかまるにつれ値が減少していく傾向がみられる。このことから、林齢がすすむにつれこれらの順位の変動が小さくなっていくことを示していよう。生育がすすむにつれて順位の変動は何故小さくなっていくのか、樹高は直径にくらべて何故順位変動が大きく、度数分布型に違いが生ずるのかなどについては不明である。こうしたことを明らかにするために次の調査を行った。

表16 直径、樹高、幹材積の順位変動指数

区分	Plot	20~17 (年)	17~14 (年)	14~11 (年)	11~8 (年)	8~5 (年)
胸高直径	1	35	25	41	62	53
		(1.00)	(0.71)	(1.17)	(1.88)	(1.77)
	2	23	19	33	33	37.5
		(1.00)	(0.83)	(1.50)	(1.74)	(2.21)
樹高	1	26	55	36	46	65.5
		(1.13)	(2.39)	(1.56)	(2.00)	(3.12)
	2	36	71	78.5	101.5	113
		(1.03)	(2.03)	(2.24)	(2.90)	(3.42)
幹材積	1	32	28	30	46	68
		(0.91)	(0.80)	(0.86)	(1.31)	(2.06)
	2	18	26	26	24	34
		(0.78)	(1.13)	(1.13)	(1.04)	(1.55)

(註) ( ) 内は平均

### 3. 度数分布および順位のエ齢にともなう変化とその機構

#### (1) 材料と方法

直径、樹高、幹材積の度数分布と順位が時間の経過とともにどのように変化していくものか、また、度数分布と順位の変動のかかわりとその機構を知ることを目的にして新たに2カ所のプロットをもうけた。

20年生の砂丘クロマツ林内に、植栽当初の本数をほぼ維持しているとみられたところに6m×6mのプロットをもうけた。その林分概要は表17のようである。

表17 標準地の概況

	Plot A	Plot B
林 齢(年)	20	20
Plot 面積(m <sup>2</sup> )	36	36
立木本数(本)	27	26
平均胸高直径(cm)	6.1	6.0
平均樹高(m)	7.0	6.5

プロット内の全立木は伐採され樹幹析解により3年ごとの直径、樹高、幹材積が測定された。

度数分布の巾をそろえ、それぞれ比較検討しやすくするため、Koyama et al<sup>32)</sup>と同じ方法で段級巾を決めた。

$$I = \frac{I}{C} \left\{ (X \max + \alpha) - (X \min - \alpha) \right\}$$

X max : 最大の測定値, X min : 最小の測定値

$\alpha$  : 有効数字の $\frac{1}{2}$  C : 段級数

順位相関係数(rs)はSpearman法で求め、順位変動指数、非対称度その他は前記と同様に求めた。

## (2) 結果

### 1) 幹材積

#### (i) 幹材積

まず、生長の特性を知るために、プロット内の全立木の幹材積総生長曲線を調べた結果は図69のようである。幹材積総量は林齢とともに指数関数的に増加し、とくに生長の良好な大きな個体でそれが顕著である。

このことは、少なくともこの林齢までの幹材積生長は指数関数的増加をしていくことを示している。

また、この図において曲線の交差しているところがみられることから、幹材積の大きさの順位が時間の推移とともに変化のあることが示されている。

次に、これら幹材積の大きさの順位および度数分布が林齢とともにどのように推移していくかをみると図70のようである。階級巾を $6 \times 10^{-3} \text{ m}^3$ とした場合は、8年生で大きさにわずかながらも差があり順位が存在しているが、全て一つの段級に属してしまう。それが林齢がす

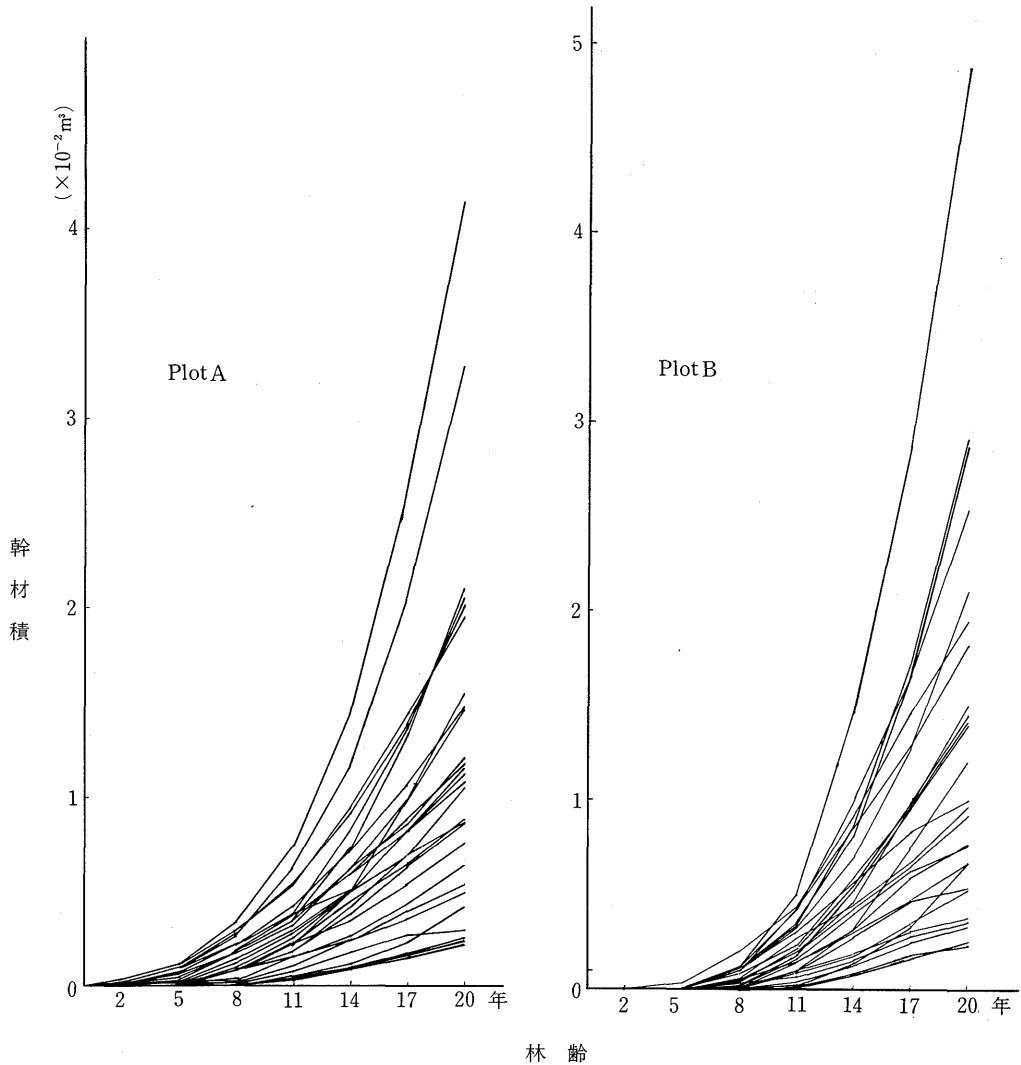


図69 幹材積の林齢にともなう変化

すむにつれて分布の中が右へ拡大していき、分布の型はL型を示すようになる。この過程において順位の変動が明らかにみとめられる。

こうした点をさらに明らかにするため、まず、度数分布については分布の中をそろえ、平均値 ( $\bar{x}$ ) 標準偏差 ( $s$ )、変動係数 ( $cv$ )、非対称度 ( $Sk$ ) 等の林齢にともなう推移をみると図71、表18のようである。

分布の中をそろえた場合、かなり早い段階でL型化を示し、林齢がすすむにつれ次第にL型がシャープになっていく。

$\bar{x}$ 、 $s$ 、 $Sk$  等は、林齢がすすむにつれて増加していくが、 $cv$  はやや下ってから増加していく傾向がみられるが全体として大きな変化はみられない。

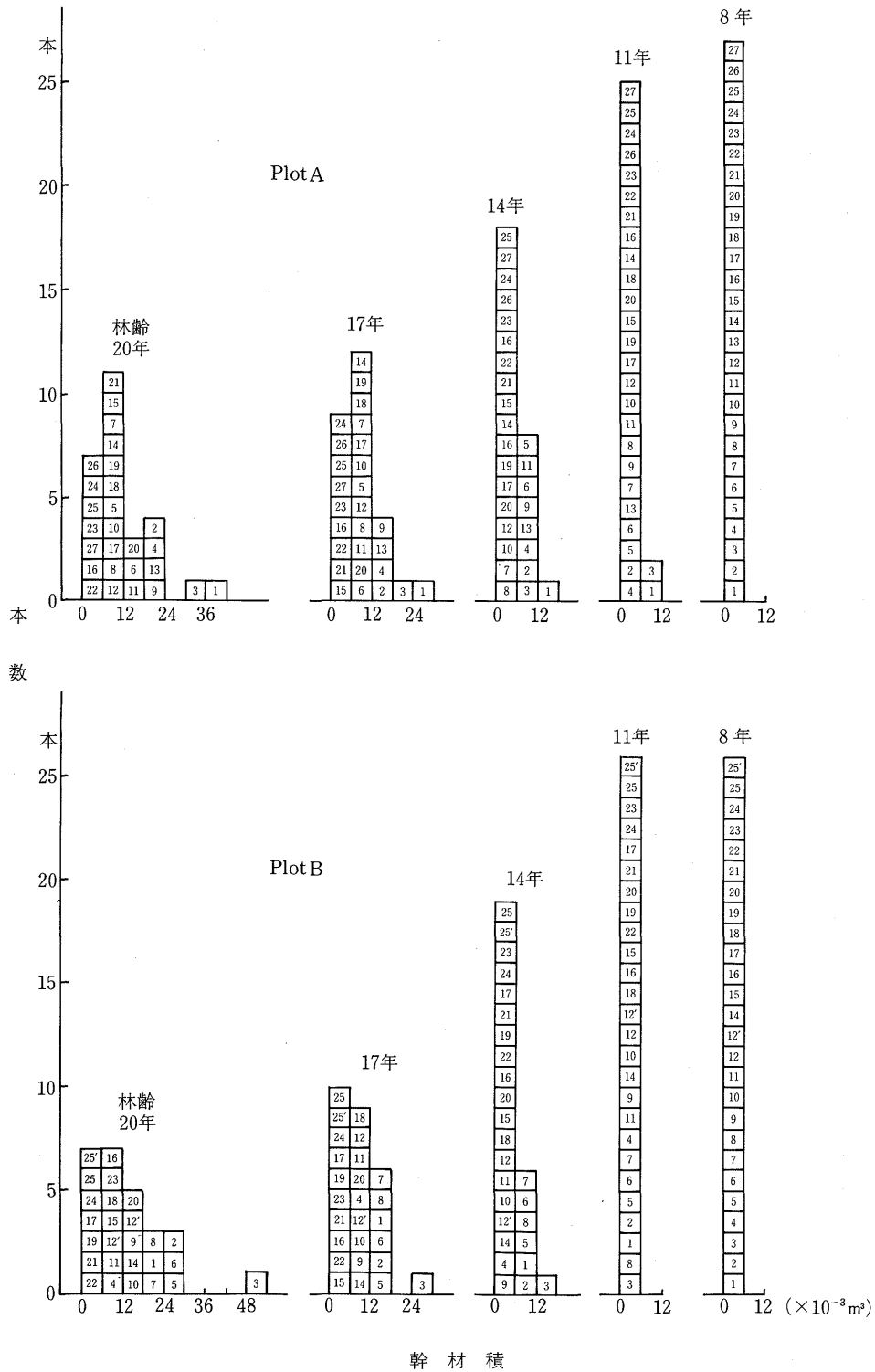


図70 幹材積の分布と順位

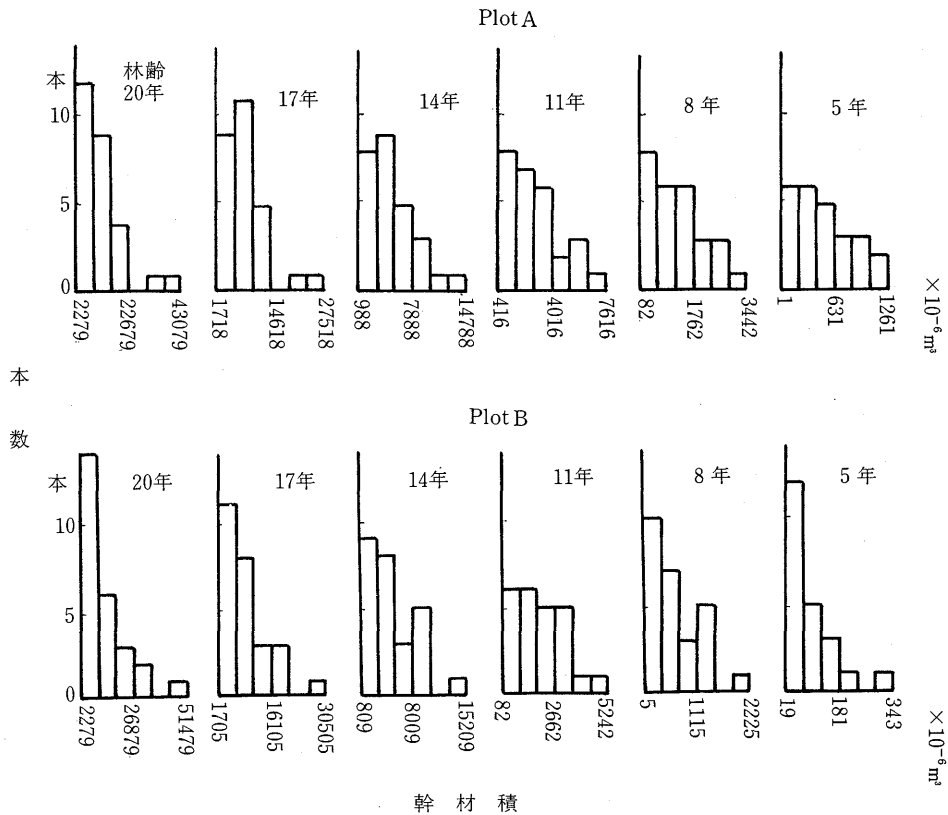


図71 幹材積の度数分布

表18 幹材積の平均値( $\bar{X}$ ), 標準偏差(S), 変動係数(CV), および非対称度(SK)

Plot	林齢(年)	$\bar{X}$ (m <sup>2</sup> )	S (m <sup>2</sup> )	CV(%)	SK
A	20	0.012366	0.009231	74.65	1.7353
	17	0.008509	0.005790	68.05	1.6008
	14	0.005193	0.003303	63.60	0.9763
	11	0.002814	0.001903	67.65	0.7300
	8	0.001281	0.000929	72.55	0.5854
	5	0.000499	0.000374	74.88	0.5002
B	20	0.013257	0.010721	80.87	1.6349
	17	0.008778	0.006288	71.63	1.3248
	14	0.004959	0.003381	68.17	0.9160
	11	0.002116	0.001431	67.64	0.4537
	8	0.000640	0.000503	78.56	0.9214
	5	0.000092	0.000073	79.54	1.7800

Sk は、いずれも正の値を示し林齢とともにその値が増加していくことからみても、度数分布はL型であり林齢とともにL型が次第にシャープになっていくことを示している。

次に、順位の変動状態をみるため順位相関係数 (rs)、順位変動指数 (In) の林齢にともなう推移をみると表19のようである。

rs は林齢がたかまっていくにつれ大きくなり、In は反対に小さくなっていく傾向がみられる。このことは、幹材積の大きさの順位変動ははじめ大きい林齢がすすむにつれて次第に少なくなっていくことを示している。

表19 幹材積の順位相関係数(rs)と順位変動指数(In)

林齢(年)	rs		In	
	PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
20~17	0.984	0.988	28	22
17~14	0.974	0.976	29	34
14~11	0.951	0.983	34	24
11~8	0.957	0.950	40	43
8~5	0.928	0.869	44	72

### (ii) 幹材積生長量

幹材積の生長量 (定期平均生長量) の林齢にともなう推移をみると図72のようである。

生長量の場合も幹材積の場合ほど顕著ではないが、やはり指数関数的に増加していく傾向がみられる。

次に、生長量に関する度数分布および平均値 ( $\bar{x}$ )、標準偏差 (s)、変動係数 (Sk) 等の林齢にともなう推移をみると図73、表20のようである。

度数分布は、幹材積の場合と同様はじめゆるいL型であるが、林齢がすすむにつれてシャープなL型へ変っていく傾向がみられる。

$\bar{x}$ , s, cv, Sk 等は、全て林齢がすすむにつれ増加していく。Sk はつねに正の値をとり林齢とともにその値が増加していくことから、林齢とともにL型がシャープ化していくものとみることができよう。

幹材積生長量の順位の変動状態をみるため、順位相関係数 (rs) および順位変動指数 (In) をみると表21のようである。

幹材積の場合にくらべると rs 値は小さく、In 値は大きい傾向がみられる。また、林齢にともなう変化では、プロット A では幹材積の場合と同様に明らかに rs は減少し、In は増加していくが、プロット B では必ずしもはっきりしていない。しかし、前記プロット 1, 2 で計算してみると減少傾向がみられた。

これらのことから、生長量の順位変動は幹材積の場合よりも大きく、林齢にともなう変化



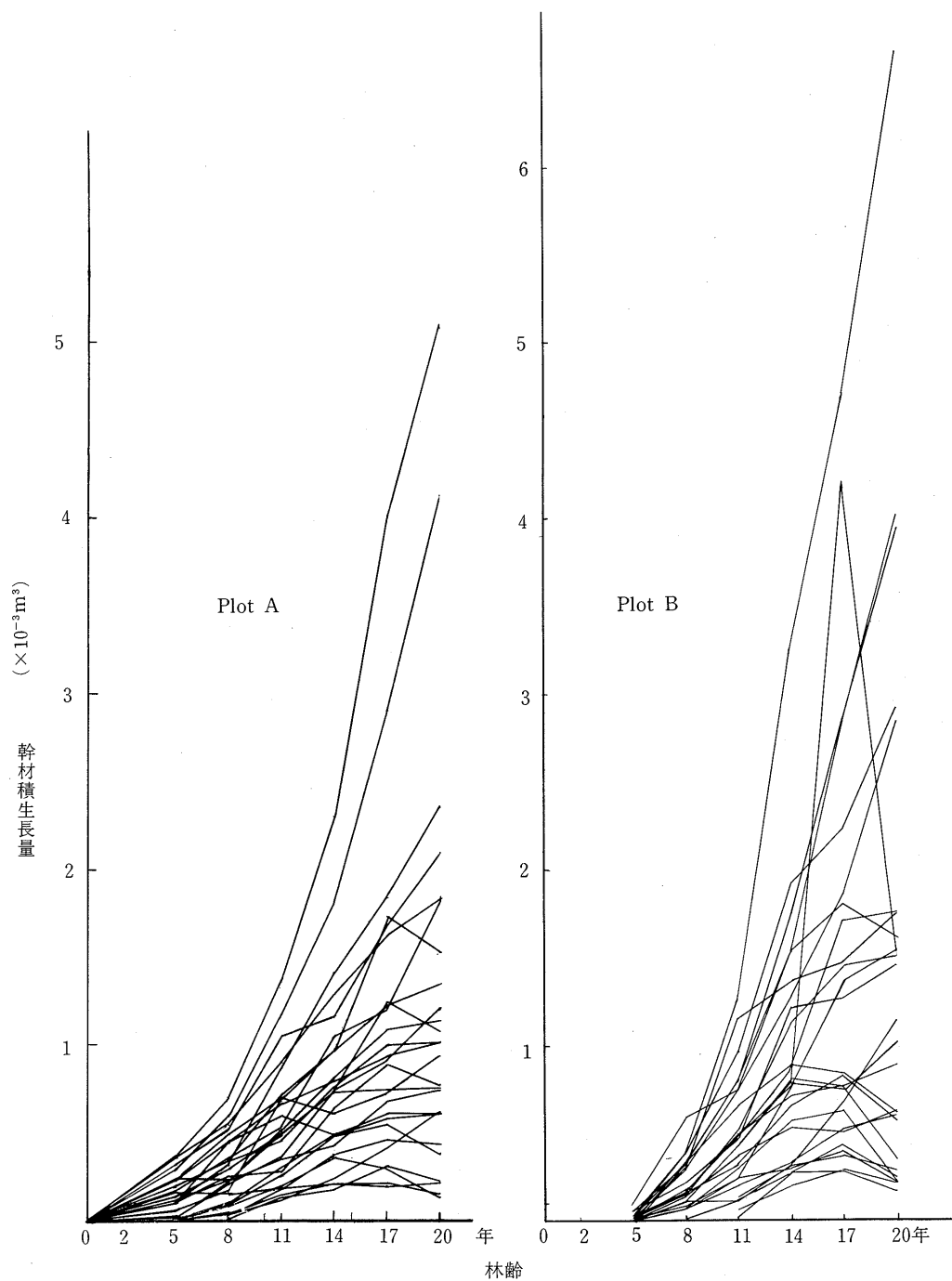


図72 幹材積生長量の林齢にともなう変化

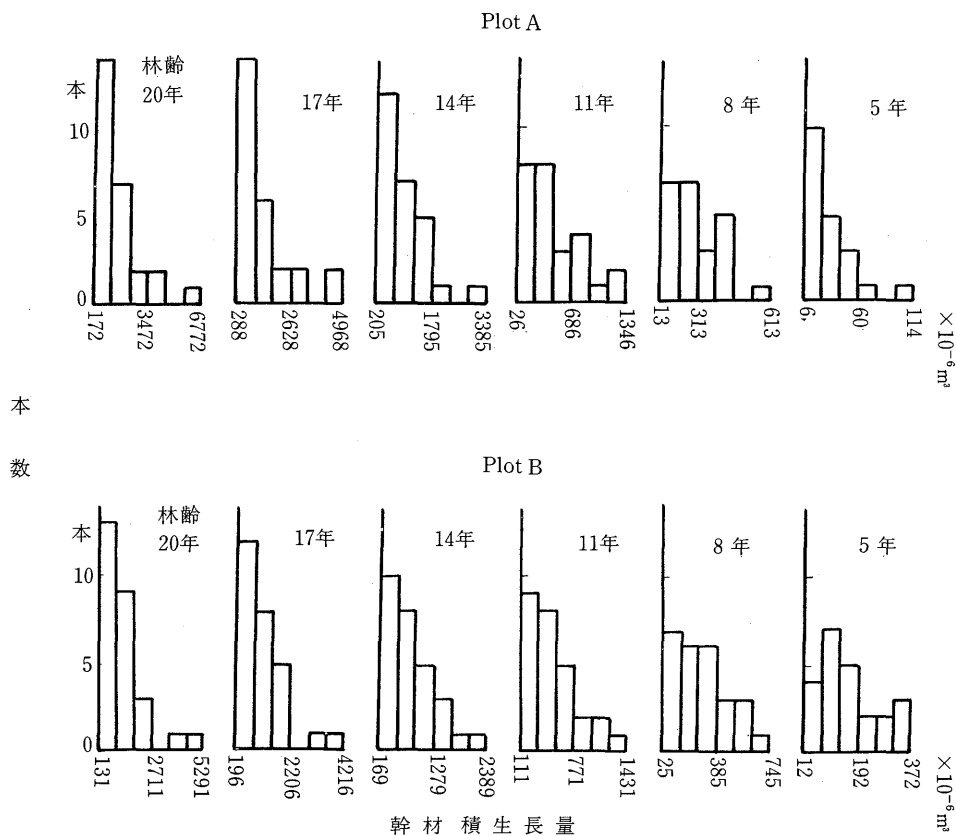


図73 幹材積生長量の度数分布

表20 幹材積の生長量の平均値( $\bar{X}$ ), 標準偏差(S), 変動係数(CV), および非対称度(SK)

Plot	林齢(年)	$\bar{X}(\text{m}^3)$	$S(\text{m}^3)$	CV(%)	SK
A	20	0.001285	0.001169	90.91	1.8953
	17	0.001106	0.000868	78.47	1.6036
	14	0.000786	0.000508	64.65	1.1506
	11	0.000517	0.000331	63.94	0.9689
	8	0.000282	0.000188	66.48	0.5424
	5	0.000160	0.000103	64.01	0.6191
B	20	0.001493	0.001526	102.20	1.7798
	17	0.001381	0.001169	84.61	1.6061
	14	0.000938	0.000682	72.69	1.5718
	11	0.000484	0.000328	67.82	0.8706
	8	0.000211	0.000138	65.27	0.7811
	5	0.000032	0.000024	74.87	1.6538

表21 幹材積の生長量の順位相関係数(rs)と順位変動指数(ln)

林齢(年)	rs		ln	
	PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
20~17	0.974	0.905	32	62
17~14	0.966	0.877	42	66
14~11	0.895	0.944	70	49
11~8	0.905	0.925	74	58

は幹材積の場合のようにはっきりしたものではないが、少なくなっていくものとみられる。

次に、幹材積とその生長量との関係をみると図74、表22のようである。

図74からは、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向がみられる。また、幹材積と生長量との順位相関係数はつねに高い値を示している。

これらのことは、つねに大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向のつよいことを示している。

図からは、同じ大きさの幹材積では林齢がたかくなると小さい生長量をもつ傾向がみられるが、これは林齢がたかくなるにつれ生長能力が低下していくことではなく、内的、外的要因により生長の悪い個体が、生長の良い個体にくらべて同じ大きさの幹材積になるのに多くの年数を要することによるものである。

表22 幹材積と生産量の順位相関係数(rs)

林齢(年)	PlotA	PlotB
20	0.976	0.956
17	0.957	0.940
14	0.922	0.974
11	0.974	0.983
8	0.985	0.992

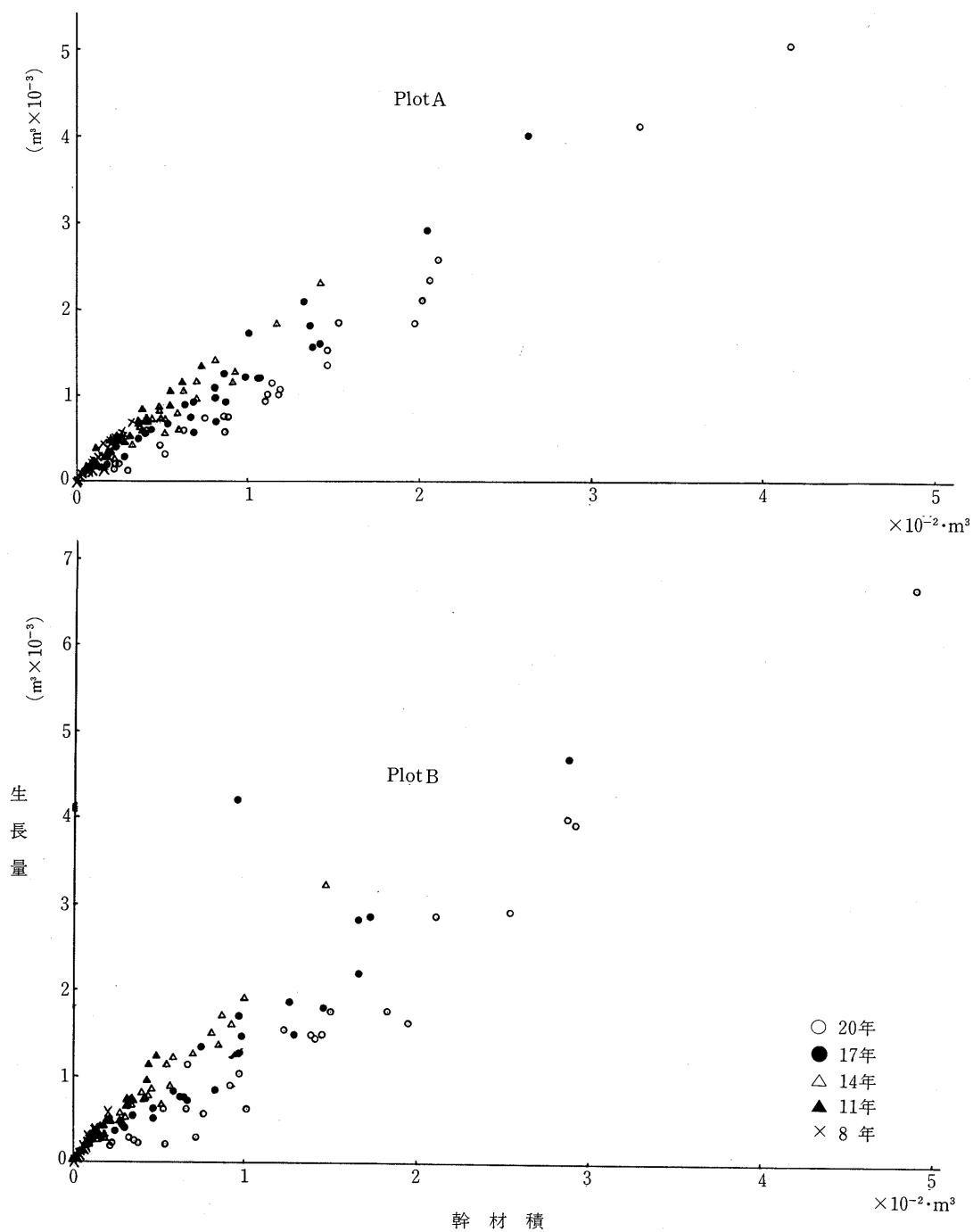


図74 幹材積と幹材積生長量との関係

## (iii) 幹材積生長率

各個体の幹材積生長率の林齢にともなう推移をみると図75のようである。各個体とも林齢がすすむと生長率が急速に低下し、また、幹材積や生長量の場合にくらべて曲線がかなり錯綜している。

次に、生長率に関する度年数分布、平均値 ( $\bar{x}$ )、標準偏差 (s)、変動係数 (cv)、非対称度 (Sk)、順位相関係数 (rs)、順位変動指数 (In) 等をみると図76、表23~24のようである。

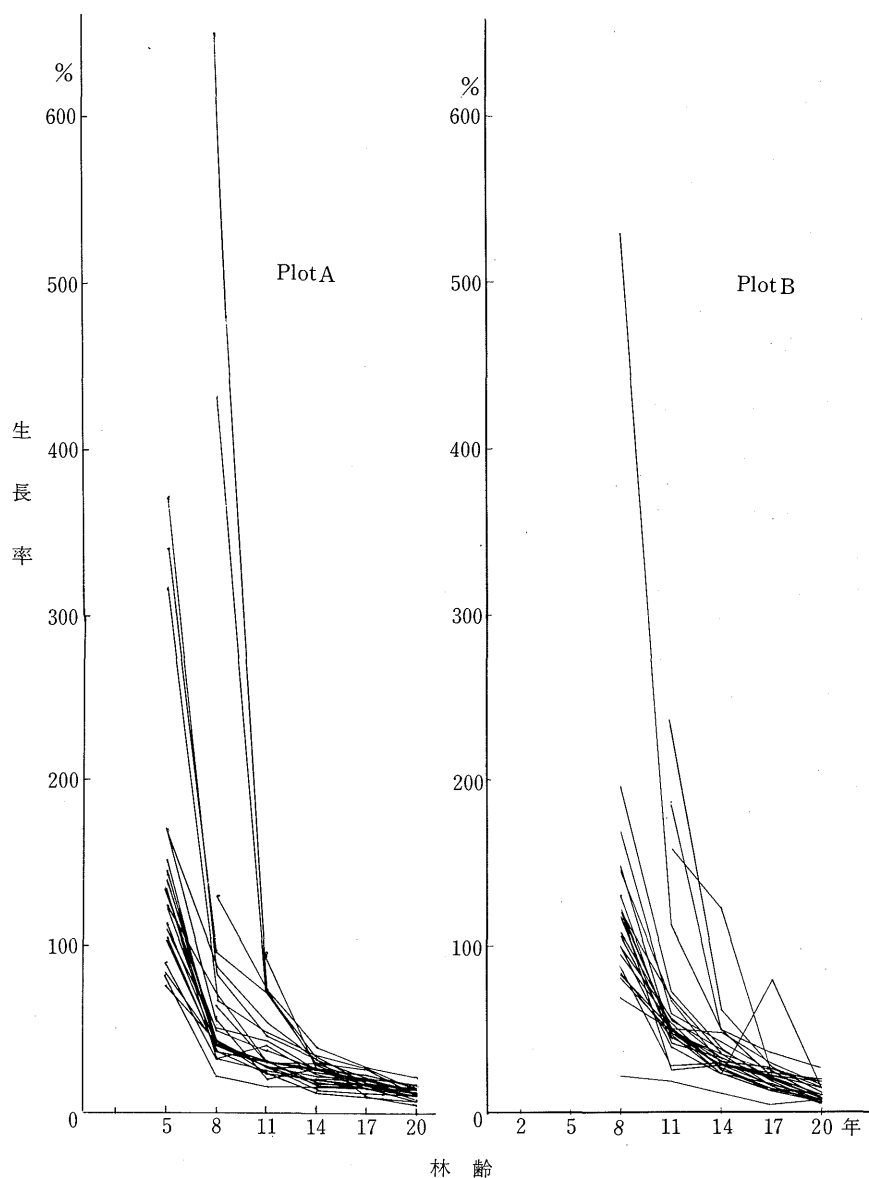


図75 幹材積生長率の推移

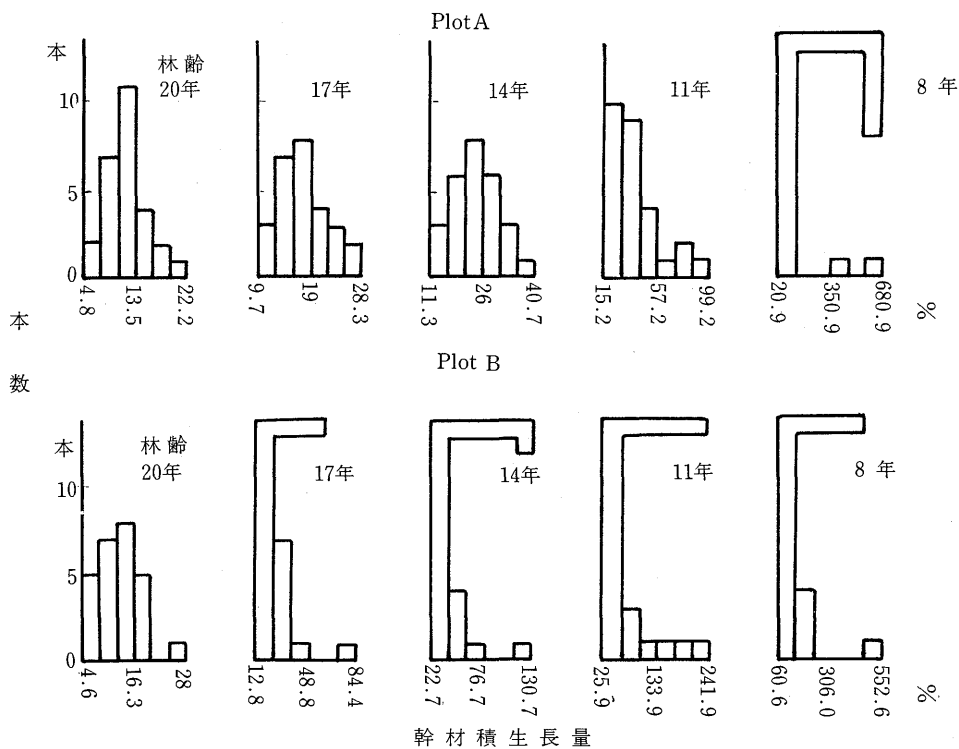


図76 幹材積生長率の度数分布

表23 幹材積の生長率の平均値( $\bar{X}$ ), 標準偏差(S), 変動係数(CV), および非対称度(SK)

Plot	林齢(年)	$\bar{X}$ (%)	S(%)	CV(%)	SK
A	20	12.113	3.445	28.44	0.5774
	17	17.706	4.504	25.44	0.4517
	14	24.330	6.749	27.74	0.2102
	11	38.803	19.292	49.71	1.2380
	8	89.208	38.879	56.80	3.5160
	5	148.367	81.761	55.11	1.8656
B	20	12.996	5.187	39.91	0.5559
	17	23.624	12.967	54.89	3.0211
	14	37.695	19.751	52.40	3.3467
	11	68.463	49.922	72.94	2.1282
	8	130.264	93.067	71.45	3.6438
	5	320.083	103.250	32.26	0.4969

表24 生長率の順位相関係数(rs)と順位変動指数(ln)

林齢(年)	rs		ln	
	PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
20~17	0.605	0.534	144	164
17~14	0.496	0.521	158	144
14~11	0.697	0.508	125	158
11~8	0.704	0.586	115	145

生長率の度数分布は、はじめ極めてシャープなL型分布をしているが、林齢がすすむにつれL型がくずれ正規型に近い分布に変わっていく。この点は幹材積やその生長量の場合にくらべて大きく異なる場所である。

生長率の $\bar{x}$ は林齢とともに急速に小さくなり、 $s$ ,  $cv$  および  $Sk$  も小さくなっていく傾向がみられ、明らかに幹材積や生長量とは異なる変化を示している。

幹材積生長率は、林齢がすすむにつれその値が急速に小さくなり個体間の差も著しく小さくなっていき、その度数分布はシャープなL型から正規型へと変わっていくものである。

順位の変動状態をみると、生長率の  $rs$  は生長量のそれよりさらに小さく、 $ln$  は、さらに大きい値を示している。また、林齢にともなう変化は幹材積の場合のようにはっきりした傾向を示さない。これらのことは、生長率の順位変動は生長量の場合よりもさらに大きく、林齢がすすんでも必ずしも小さくなっていかないことを示している。次に、幹材積とその生長率との関係をみると図77のようである。

全体としては、大きい幹材積で小さい生長率をもち、同じ幹材積なら年齢の高いもので小さい生長率をもつ傾向がみられる。しかし、こうした傾向は林齢がたかまっていくにつれくずれ、むしろ、大きい幹材積で大きい生長率をもつ傾向のようなものがみられるようになる。

この点を確認するため、幹材積とその生長率との順位相関係数( $rs$ )をみると表25のようである。

幹材積と生長率との  $rs$  は幹材積と生長量の場合と大きく異なっている。すなわち、はじめ負の相関を示しているが、林齢がすすむにつれその値が増加しやがて正の相関へと変わっていく。このことは、はじめ大きい幹材積のもので小さい生長率をもつ傾向のものが、次第に大きい幹材積のもので大きい生長率をもつ傾向へと変わっていくことを示している。

## 2) 胸高直径および樹高

### (i) 直径, 樹高

幹材積の場合と同じ2つのプロットにおいて、材木の胸高直径および樹高の巾を一定にして度数分布と順位変動状態をみると図78~79のようである。

直径、樹高とも林齢がすすむにつれて分布の巾がひろがり、直径の場合はややL型化し、樹高の場合は正規型又はJ型化していく傾向がみられる。

大きさの順位は、はじめの段階では幹材積のようにはっきりと差が認めにくいこともあって明白ではないが、幹材積にくらべて順位の変動は大きく、とくに樹高において著しい傾向がみられる。

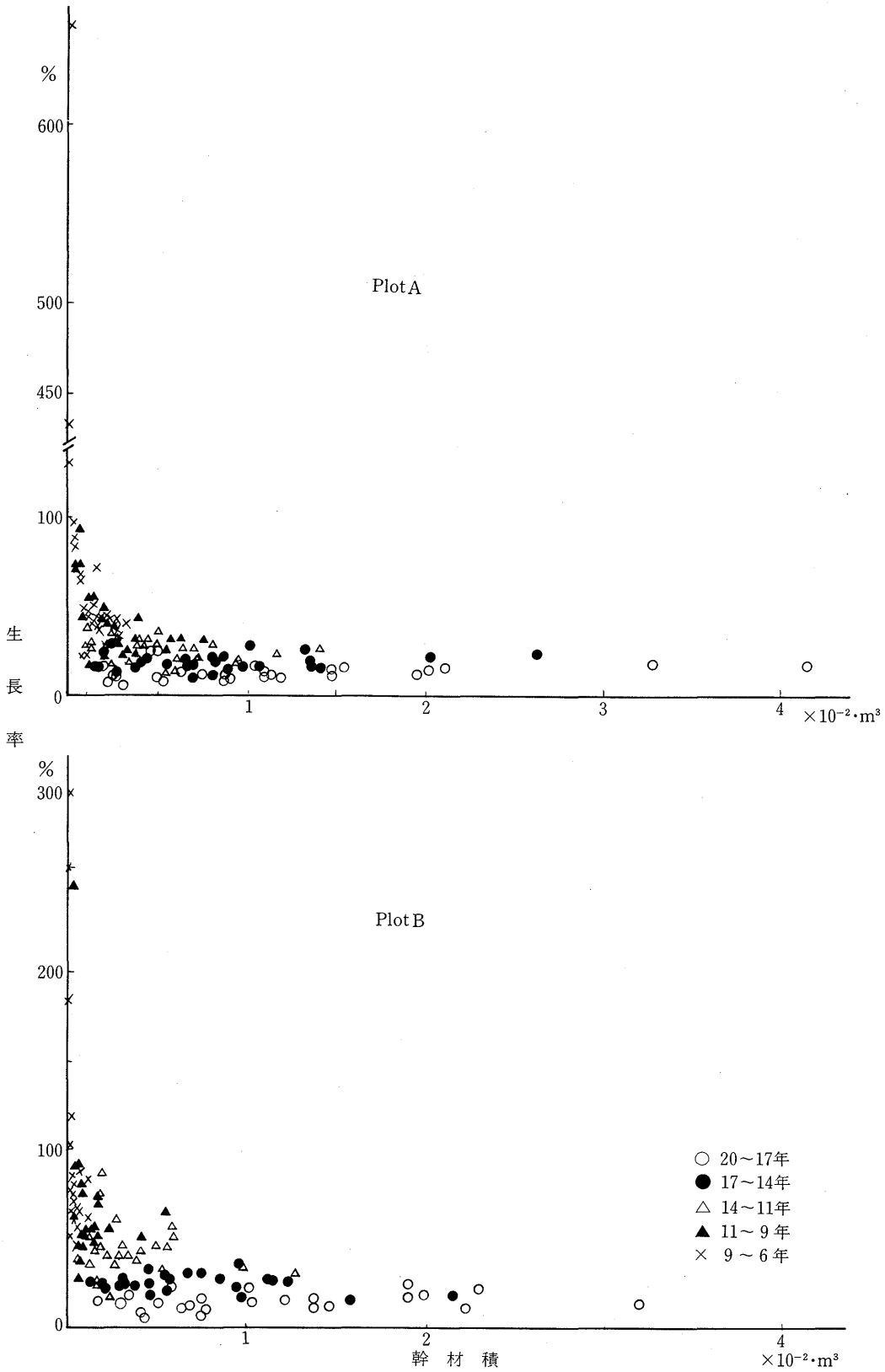


図77 幹材積と幹木積生長率との関係



表25 幹材積と生長率の  
順位相関係数(rs)

林齢(年)	PlotA	PlotB
20	0.624	0.631
17	0.112	-0.066
14	-0.466	-0.300
11	-0.490	-0.320
8	-0.679	-0.452

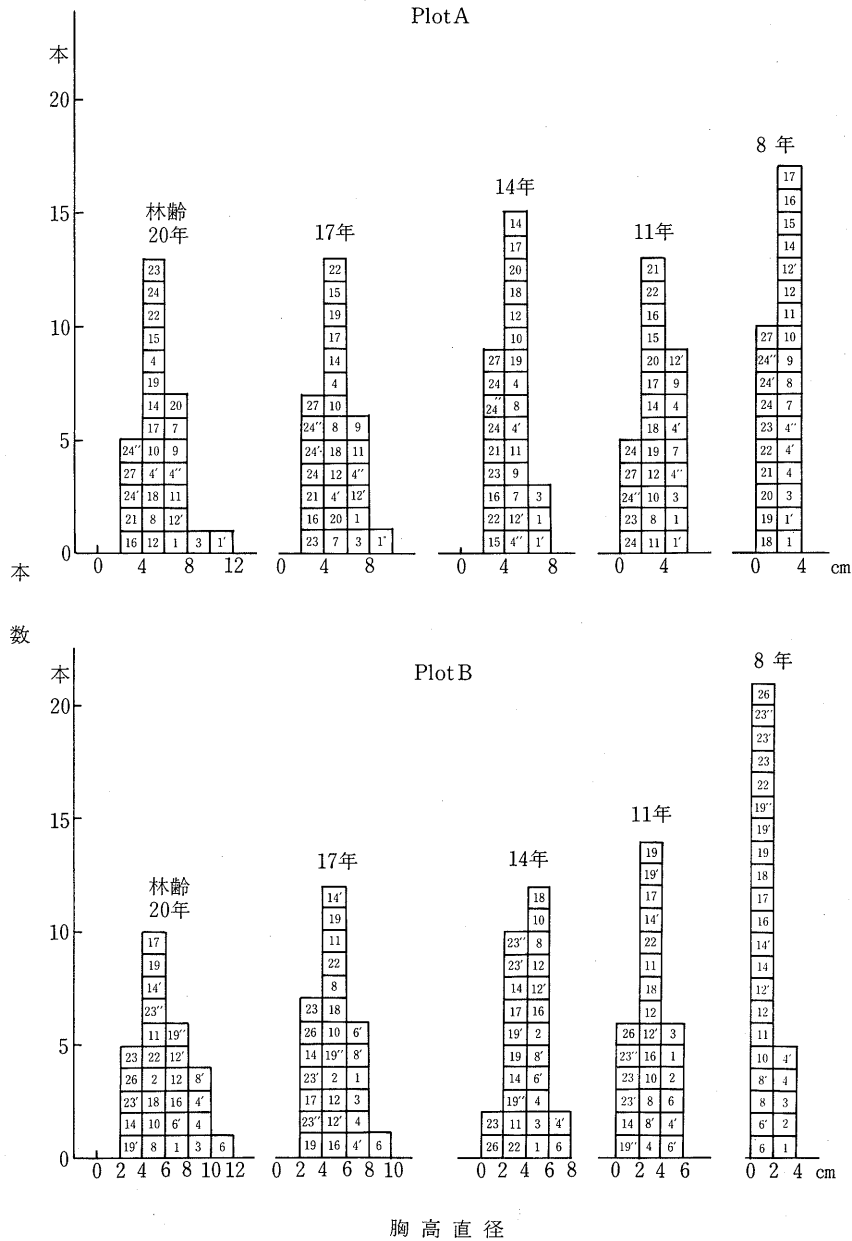


図78 胸高直径の分布と順位

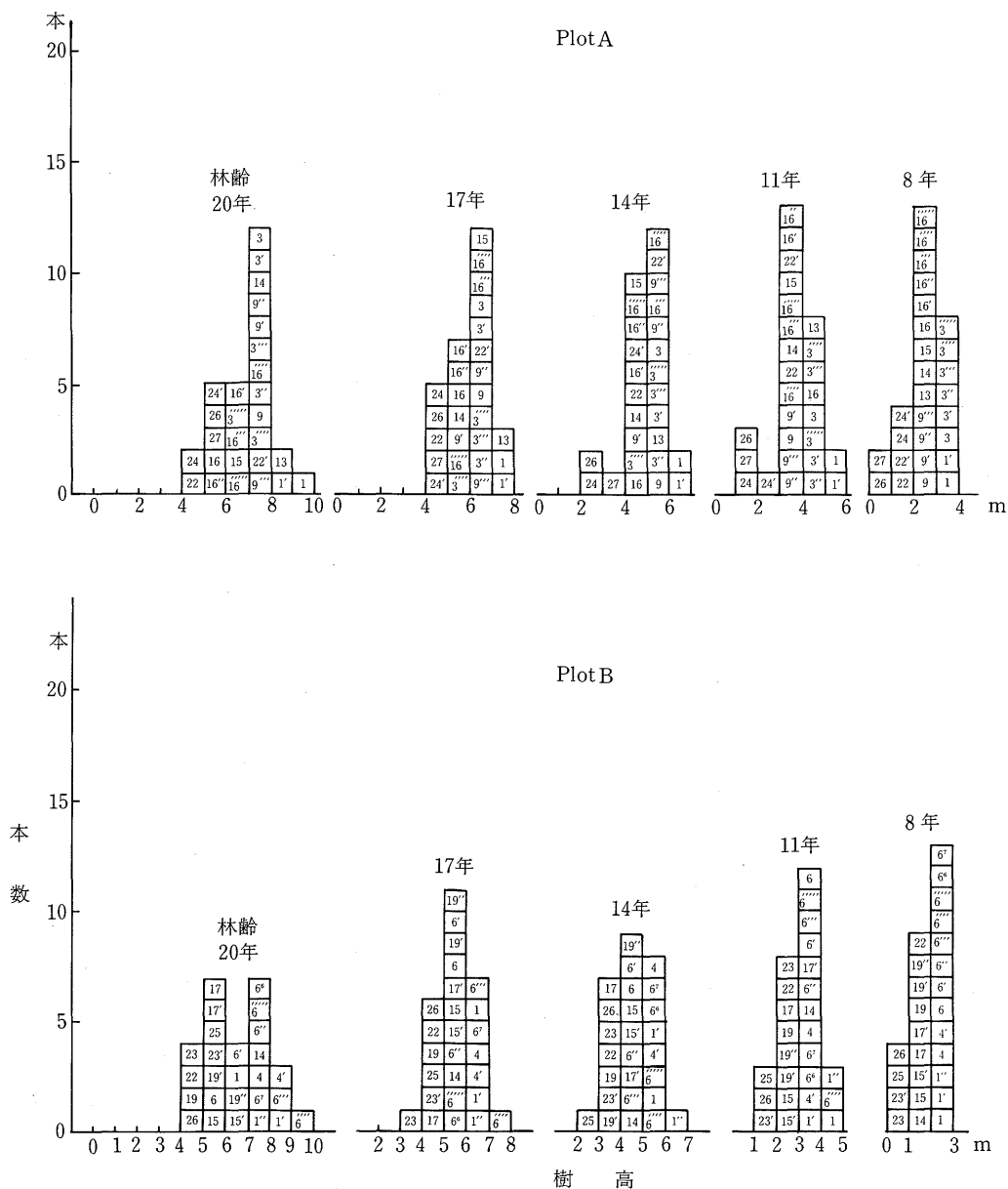


図 79 樹高の分布と順位

次に、林齢間や幹材積など相互の比較ができるよう分布巾をそろえた度数分布および平均値 ( $\bar{x}$ )、標準偏差 ( $s$ )、変動係数 ( $cv$ )、非対称度 ( $Sk$ ) 等をみると図80~81、表26のようである。

度数分布は、直径、樹高ともはじめ正規型に近い分布をしているが、林齢がすすむにつれて直径では次第にL型に、樹高ではL型化はみられず正規型に近い分布を維持している。

直径、樹高とも林齢がすすむにつれ  $\bar{x}$ ,  $s$  は増加していくが  $cv$  は減少していく傾向がみられる。 $Sk$  の場合は、直径でははじめ負の値を示すことがあるが林齢とともに増加し正の値を

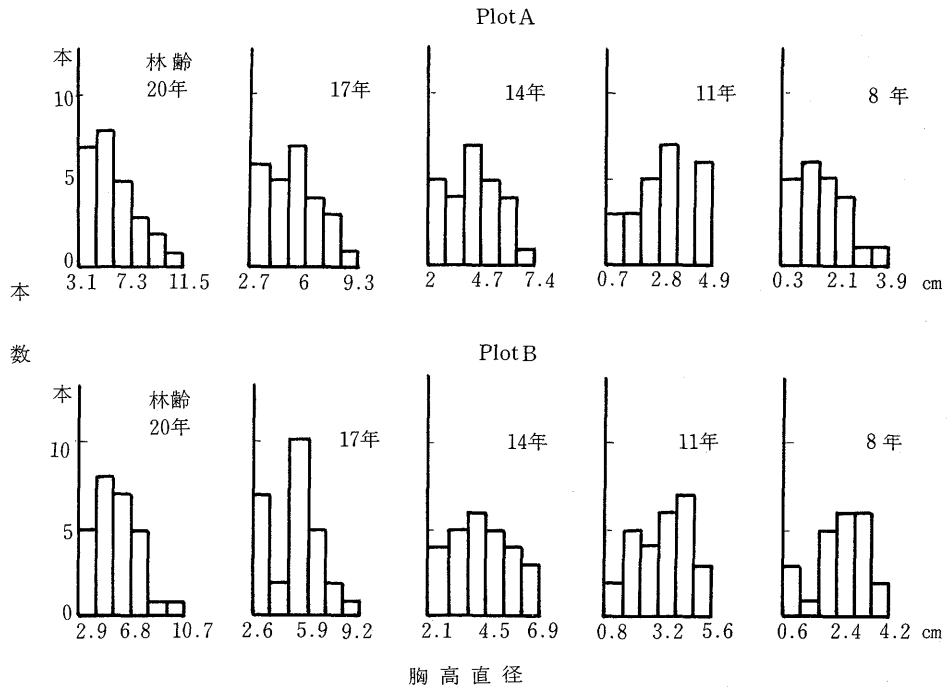


図80 胸高直径の度数分布

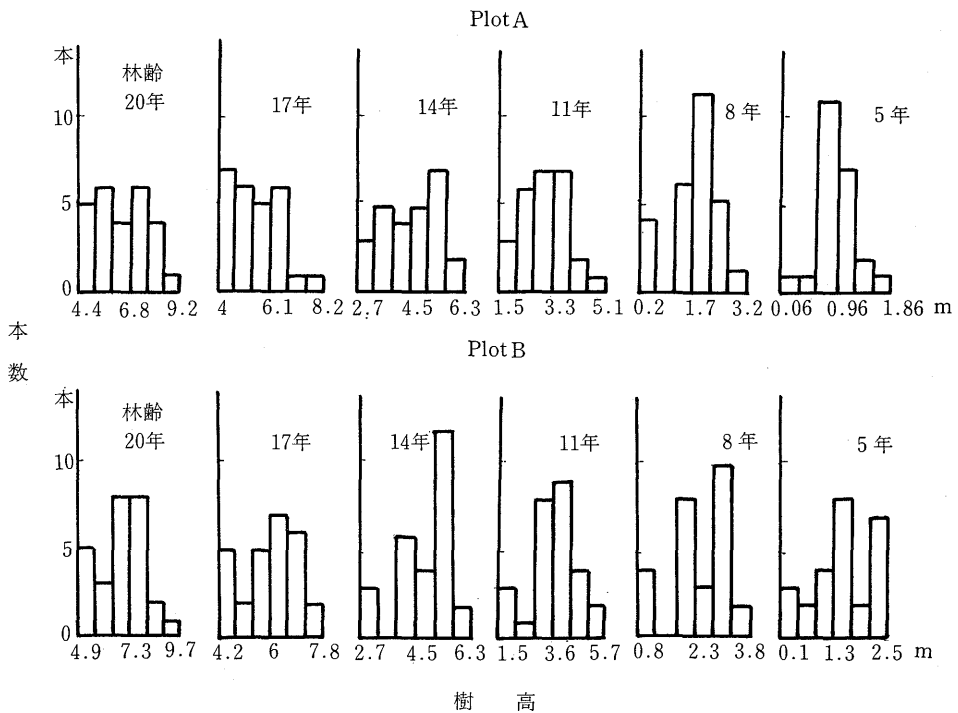


図81 樹高の度数分布

表26 胸高直径および樹高の平均値( $\bar{x}$ ), 標準偏差(S), 非対称度(SK), 変動係数(CV)

区分	Plot	林齢(年)	$\bar{x}$	S	SK	CV(%)
直 径	A	20	5.71	1.82	0.568	31.78
		17	5.06	1.55	0.182	30.63
		14	4.30	1.30	0.136	30.23
		11	3.33	1.19	-0.234	35.73
		8	4.47	0.89	-0.479	35.91
	B	20	5.97	1.99	0.774	33.33
		17	5.23	1.57	0.349	30.02
		14	4.26	1.36	0.098	31.92
		11	2.91	1.19	-0.109	40.89
		8	1.50	0.82	0.588	54.21
樹 高	A	20	6.97	1.10	-0.042	15.78
		17	6.02	0.95	-0.294	15.78
		14	4.83	0.94	-0.875	19.46
		11	3.67	0.93	-0.300	25.34
		8	2.47	0.80	-0.542	32.39
	B	5	1.46	0.66	-0.312	45.55
		20	6.52	1.26	0.147	19.33
		17	5.56	0.97	0.461	17.45
		14	4.46	0.93	-0.171	20.85
		11	3.08	0.81	0.195	26.30
高	B	8	1.85	0.68	-1.000	36.76
		5	0.96	0.33	-0.183	34.02

示すに対し、樹高では増加の傾向はみられず全体として負の値を示すものが多い。

これらのことから、直径の度数分布は林齢とともにL型化していくが、樹高の場合はL型化せず正規型かややJ型になることを示している。なお、直径分布のL型化は幹材積分布にくらべて顕著ではない。

次に、順位の変動状態を知るため、それぞれの順位相関係数(rs)および順位変動指数(In)の林齢にともなう推移をみると表27のようである。

林齢がすすむにつれて、直径ではrsが増加しInは減少していくに対し、樹高ではrs, Inに大きな変化はなく全体として直径にくらべてrsは小さく、Inは大きい値を示している。このことは、直径にくらべて樹高の順位変動は大きく、また、直径では林齢がすすむにつれ順位の変動が小さくなっていくが、樹高ではとくに小さくなっていかないことを示している。

次に、幹材積、直径、樹高の相互の順位関係を知るため順位相関係数(rs)をみると表28のようである。

rsは幹材積と直径との間で最も大きく、次いで幹材積と樹高、直径と樹高の順となる。林齢の関係では、幹材積と直径とのrsはつねに高く、幹材積と直径、直径と樹高のrsははじめ小さいが林齢がすすむにつれ次第に大きくなっていく。

このことは、幹材積と直径の間の順位相関はつねに高く、それより相関の低い幹材積と直径、および、それよりさらに低い直径と樹高の場合でも林齢がたかまっていくにつれ次第に相関が高くなっていくことを示していよう。

表27 胸高直径の順位相関係数(rs)と順位変動指数(ln)

区分	林 齢(年)	rs		ln	
		PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
直 径	20~17	0.995	0.982	14	26
	17~14	0.954	0.973	36	34
	14~11	0.976	0.964	47	42
	11~8	0.950	0.911	53	63
樹 高	20~17	0.923	0.938	64	50
	17~14	0.921	0.935	61	57
	14~11	0.892	0.932	68	52
	11~8	0.912	0.934	64	56
	8~5	0.836	0.867	59	82

表28 幹材積(V), 直径(D), 樹高(H)の相互の順位相関係数

Plot	林齢(年)	V-D	V-H	D-H
A	20	0.992	0.924	0.910
	17	0.987	0.895	0.856
	14	0.987	0.851	0.826
	11	0.983	0.840	0.780
B	20	0.985	0.949	0.936
	17	0.989	0.938	0.928
	14	0.995	0.918	0.909
	11	0.979	0.931	0.934

## (ii)直径生長量, 樹高生長量

直径および樹高の生長量(定期平均生長量)の度数分布, 平均値( $\bar{x}$ ), 標準偏差(s), 変動係数(cv), 非対称度(Sk)等の林齢にともなう推移をみると図82~83, 表29のようである。

直径生長量, 樹高生長量とも, はじめ正規型に近い分布をしているが, 林齢がすすむにつれ直径生長量ではL型化がみられ, 樹高生長量では正規型に近い分布を維持している。直径とその生長量および樹高とその生長量は, それぞれ類似した分布の推移をしている。

直径生長量の場合, 林齢がすすむにつれ $\bar{x}$ , cv, Skに増加傾向がみられるが, sはあまり変化がみられない。

樹高生長量の場合は,  $\bar{x}$ はやや増加後減少に転ずるが大きな変化ではなく, s, cvは増加し, Skははっきりした傾向がみられない。

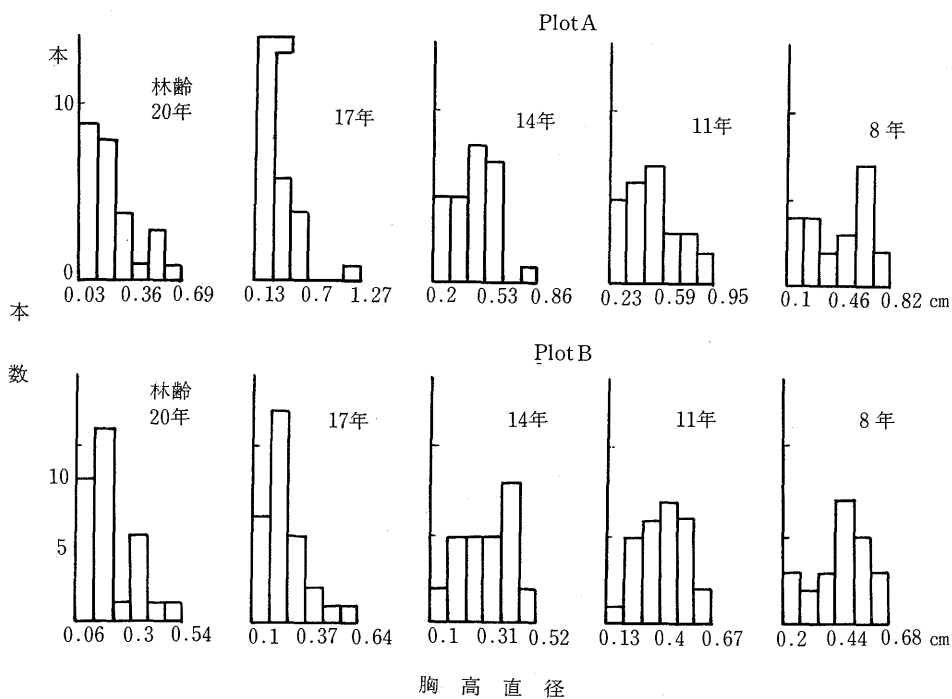


図82 直径生長量の度数分布

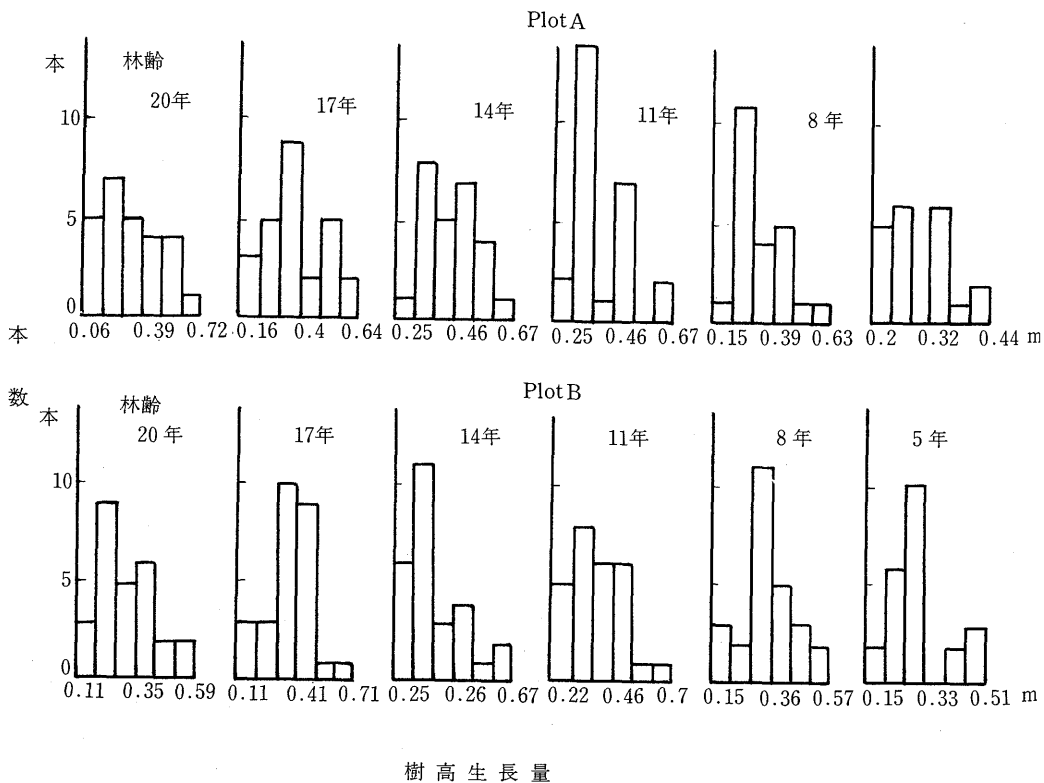


図83 樹高生長量の度数分布

表29 直径生長量および樹高の平均値( $\bar{x}$ ), 標準偏差(S), 変動係数(CV), 非対称度(SK)

区分	Plot	林齢(年)	$\bar{x}$	S	SK	CV(%)
直径生長量	A	20	0.22	0.12	0.972	54.45
		17	0.25	0.12	1.216	48.00
		14	0.32	0.11	-0.223	34.38
		11	0.41	0.12	-0.067	39.27
		8	0.45	0.12	-0.431	27.13
	B	20	0.24	0.18	0.985	75.00
		17	0.35	0.22	1.873	62.85
		14	0.44	0.14	0.247	31.82
		11	0.53	0.18	0.472	33.96
		8	0.46	0.20	1.977	43.43
樹高生長量	A	20	0.32	0.12	-0.077	37.50
		17	0.39	0.12	0.953	30.77
		14	0.39	0.11	0.490	28.21
		11	0.40	0.11	0.136	27.50
		8	0.35	0.10	0.791	28.57
	B	5	0.32	0.09	0.791	28.48
		20	0.32	0.16	0.353	50.00
		17	0.38	0.12	0.274	31.58
		14	0.45	0.10	0.943	22.22
		11	0.41	0.11	0.871	26.83
	B	8	0.35	0.10	0.432	28.57
		5	0.29	0.08	0.432	27.23

直径生長量, 樹高生長量とも量的に小さいこともあって変化の傾向は明確でない。しかし, 度数分布のSkの変化からみて, 直径生長量ではL型化していくに対し, 樹高生長量ではL型化していくとはいえない。

直径生長量, 樹高生長量の順位相関係数(rs), 順位変動指数(In)の林齢にともなう推移をみると表30のようである。

直径生長量のrsは, 直径のそれより小さく林齢とともに増加していく。樹高生長量のrsは直径生長量よりもさらに小さく, 林齢が高くなっても大きくなることはない。直径生長量の

表30 直径生長量および樹高生長量の順位相関係数(rs)と順位変動指数(In)

区分	林 齢(年)	rs		In	
		PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
直径生長量	20~17	0.891	0.784	74	95
	17~14	0.811	0.608	101	128
	14~11	0.339	0.347	170	160
樹高生長量	20~17	0.526	0.468	157	157
	17~14	0.123	0.057	213	227
	14~11	0.071	0.282	227	180
	11~8	0.238	0.085	188	221

In は、直径のそれより数倍大きく、林齢とともに減少していく。樹高生長量の In は樹高や直径生長量の場合よりさらに大きく、林齢がすすんでも減少することはない。

以上のことは、直径生長量の順位変動は直径のそれより大きい、直径の場合と同様に林齢とともに減少していくことを示し、樹高生長量の順位変動は樹高、直径生長量のそれよりさらに大きく、樹高の場合と同様に林齢がたかまっても小さくなっていくことのないことを示している。

次に、直径とその生長量および樹高とその生長量との順位相関係数(rs)の林齢の増加にともなう推移をみると表31のようである。

直径とその生長量との rs は、林齢とともに増加していくが、樹高とその生長量の rs は直径とその生長量の場合にくらべてかなり小さく、林齢にともなう変化も明白でない。このことは、直径とその生長量との順位相関は林齢とともに高まっていくが、樹高とその生長量との順位相関は、直径とその生長量の場合にくらべてかなり小さく、また、林齢がすすんでも必ずしも高くなっていかないことを示している。ただし、現在(17~20年)の順位相関がプロット A, Bとも急に高くなっており、樹高とその生長量の場合も相関が高まっていく可能性

表31 直径とその生長量、樹高とその生長量との順位相関係数

区 分	林齢(年)	PlotA	PlotB
直 径	20	0.737	0.802
	17	0.714	0.618
	14	0.422	0.507
	11	0.121	0.650
樹 高	20	0.697	0.753
	17	0.207	0.344
	14	0.223	0.432
	11	0.544	0.582

もあるが、これだけでは不十分であり今後の調査にまちたい。なお、幹材積、直径、樹高とそれぞれの生長量との順位相関は幹材積の場合で最も高く、次いで直径の場合である。

### (iii)直径生長率、樹高生長率

直径および樹高の生長率に関する度数分布、平均値( $\bar{x}$ )、標準偏差(s)、変動係数(cv)、非対称度(Sk)等の林齢にともなう推移をみると図84~85、表32のようである。

直径生長率、樹高生長率ともその度数分布ははじめシャープなL型を示しているが、林齢がすすむにつれくずれ正規型に近くなっていく傾向がみられる。

また、直径生長率、樹高生長率とも、林齢がすすむにつれ $\bar{x}$ , s, Sk 減少していくことがcvについてははっきりした傾向を示していない。



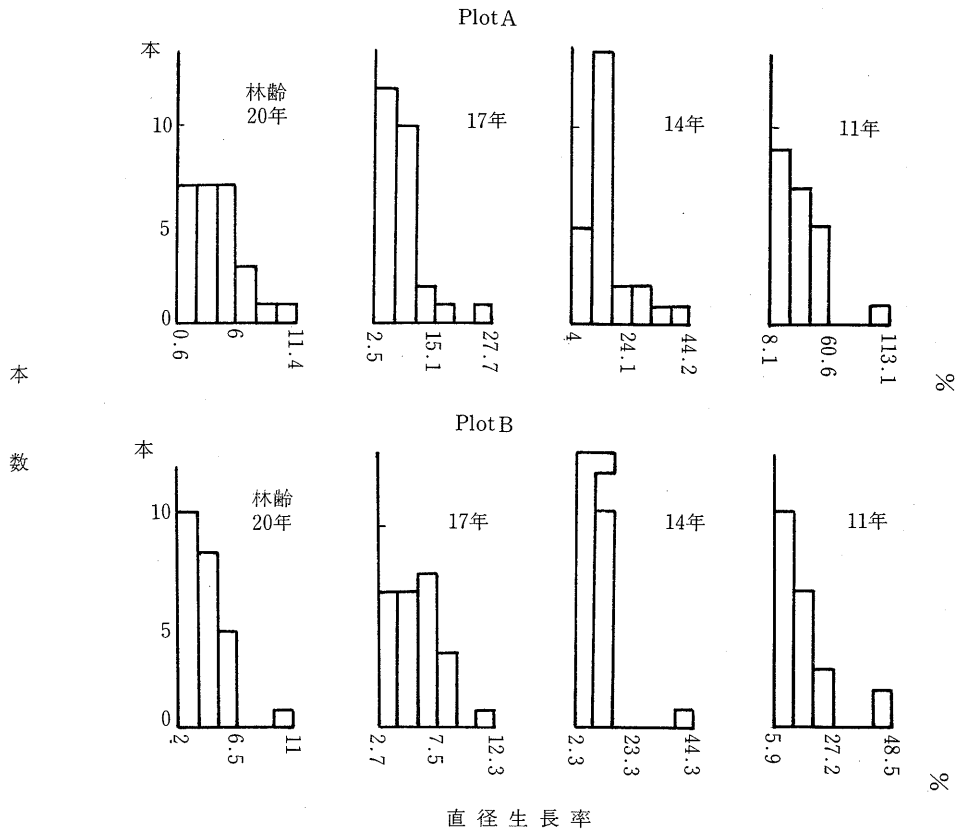


図84 直径生長率の度数分布

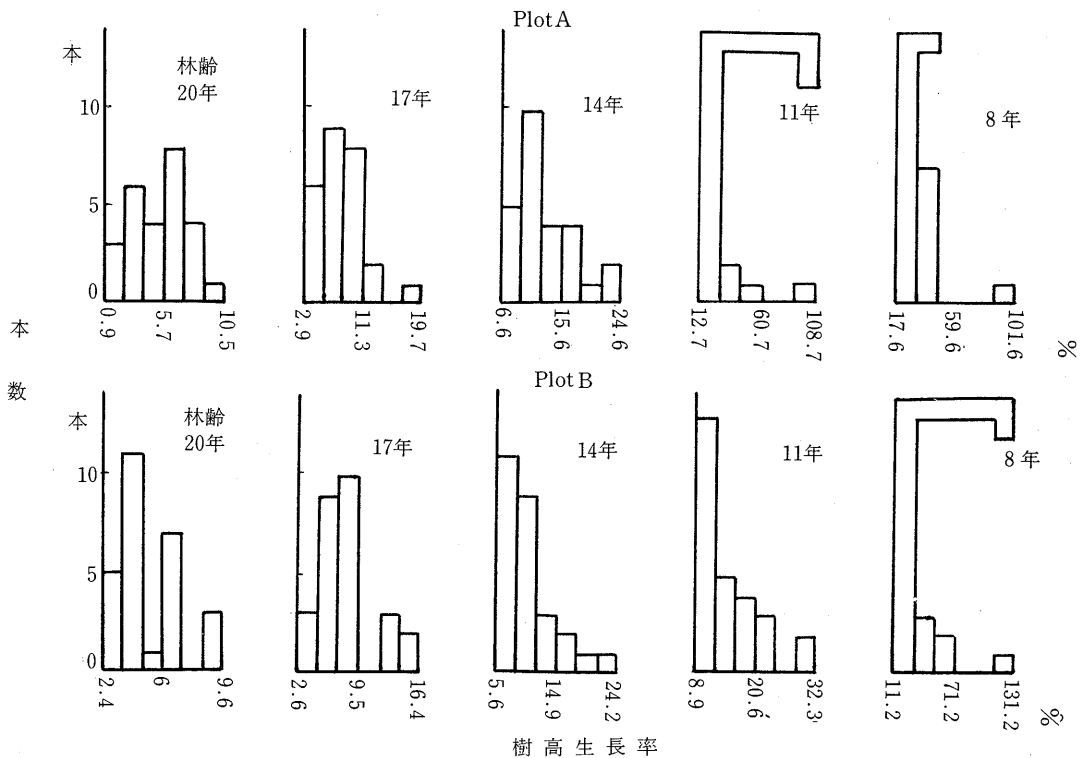


図85 樹高生長率の度数分布

表32 直径生長率および樹高生長率の平均値( $\bar{x}$ ), 標準差(S), 変動係数(CV), 非対称度(SK)

区分	Plot	林齢(年)	$\bar{x}$ (%)	S(%)	SK	CV(%)
直径生長率	PlotA	20	4.03	1.69	-0.093	41.94
		17	5.65	2.02	0.702	35.85
		14	10.17	7.07	3.167	69.52
		11	16.49	10.75	1.845	65.21
		8	29.86	11.74	1.016	39.32
	PlotB	20	4.21	2.37	—	56.29
		17	8.19	4.97	—	60.68
		14	15.61	8.43	—	54.00
		11	34.65	20.96	—	60.49
		8	—	—	—	—
樹高生長率	PlotA	20	5.06	1.84	0.737	36.36
		17	7.26	3.47	0.892	47.80
		14	10.31	4.67	1.360	45.30
		11	15.38	5.98	1.221	38.88
		8	27.09	24.43	1.016	9.02
	PlotB	20	5.36	2.24	—	41.79
		17	8.00	3.22	—	40.25
		14	13.47	4.33	—	32.15
		11	23.01	18.85	1.713	81.92
		8	32.33	16.58	—	51.28

これらのことから、直径生長率、樹高生長率とも林齢が高まっていくにつれその値が小さくなっていくとともに、個体間の差が小さくなり、その度数分布はシャープなL型から正規型へと変っていくものとみることができる。こうした変化は、幹材積生長率の場合と全く同じである。

次に、直径生長率、樹高生長率の順位相関係数(rs)および順位変動係数(In)の林齢にともなう推移をみると表33のようである。

直径生長率の場合、rsは直径生長量のそれより小さく、Inの方はかなり大きい値を示している。林齢にともなう変化では、rs、Inとも直径や直径生長量の場合のように一定の傾向を示していない。

これらのことから、直径生長率の順位変動は直径生長量のそれよりさらに大きく、林齢がすすんでも小さくなっていかないものとみることができる。

樹高生長率のrsは直径生長量のそれより小さく、Inの方は大きい値を示し、林齢にともなう変化ははっきりしない。このことは、樹高生長率の順位変動は直径生長率のそれより大きく、林齢がすすんでも小さくなっていくとはかぎらないことを示している。

次に、直径とその生長率および樹高とその生長率との順位相関係数(rs)の林齢にともなう推移をみると表34のようである。

両者ともはじめは負の値であるが、林齢がすすむにつれて増大していき正の値をとるようになる。こうした傾向は幹材積とその生長率の場合と同じである。

表33 生長、生長率および樹高生産率の順位相関係数(rs)と順位変動指数(ln)

林 齢(年)		rs		ln	
		PlotA	PlotB	PlotA	PlotB
直径 生長 率	20~17	0.754	0.522	113	147
	17~14	0.579	0.436	152	156
	14~11	0.867	0.674	93	117
	11~8	0.853	—	81	—
樹 高 生 産 率	20~17	0.631	0.318	142	176
	17~14	0.351	0.072	185	229
	14~11	0.341	0.399	180	173
	11~8	0.499	0.324	155	176

表34 直径とその生産率および樹高とその生長率との順位相関係数

区 分	林齢(年)	PlotA	PlotB
直 径	20	0.369	0.491
	17	0.074	-0.129
	14	-0.474	-0.525
	11	-0.480	-0.610
樹 高	20	0.286	0.494
	17	-0.144	-0.035
	14	-0.296	-0.331
	11	-0.426	-0.221

このことは、直径、樹高とも幹材積の場合ほどでないとしても、はじめ大きい個体で小さい生長率をもつ傾向のものが、林齢がすすむにつれて大きい個体で大きい生長率をもつ傾向へと変っていくことを示している。

### (3) 考察

一般に、植栽された苗木は大きさにそれほど差はなく大きさの順位も明白でないが、生育がすすむにつれ遺伝、環境など内的、外的条件のちがいにより生長に差が生じ、大きさの順位も次第にはっきりしてくる。

こうした順位は、一度決まると逆転しにくいものなのか、あるいは大巾に変動がおこるものなのか、また、それと度数分布がどのようにかわりどのように変化していくのかを知ることが、施業目的に合った適正な林分構造を造成、維持していくために極めて必要なことである。林木の生育がすすみ相対密度が高まり競争がはげしくなっていくにつれ、直径、幹重量の分布はL型に、樹高はJ型または正規型になりやすいとされている。

林木における順位変動についてはよくわかっていない。これまで、直径や苗長の順位変動についての若干の報告がみられるが、成林した林分での順位変動の機構や度数分布との関連についてふれたものはほとんどみられない。

砂丘地に植栽されているクロマツ林の幹材積の場合、林齢がすすむにつれて順位の変動が小さくなっていくとともに、度数分布のL型化が顕著となる。

生育がすすむにつれ順位変動は何故次第に小さくなり、度数分布は何故L型化していくものであろうか。

度数分布や順位の変化は、構成している林木の相互の関係にもとづく大きさの変化の仕方と密接なかかわりをもっている。

クロマツ幹材積の生長量の順位変動はそれほど大きくなく、大きい生長量をもつものが次も大きい生長量をもつ傾向がある。また、幹材積とその生長量との順位相関が高く、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向がみられる。

これらのことは、生育がすすむにつれて大きい個体は益々大きくなりやすく、小さい個体との差がひらき順位の変動が次第におこりにくくなっていくことを示している。

砂丘クロマツ林の幹材積は、林齢がすすむにつれ指数関数的に増大していく。一般に、生長が複利的に増加していく場合は、個体間の差も複利的に大きくなっていき、その度数分布ははじめ正規型をしていたものが次第に対数正規型（L型）になりやすい。

生長率は、生長を解析する場合に大きな役割をもち、度年分布や順位の変化にも密接なかかわりをもつとされている。

砂丘クロマツ林における幹材積の生長率は、幹材積やその生長量の場合と大きく異なり、林齢がすすむにつれて急速に小さくなり個体間の差が小さくなっていく。そしてその度数分布はシャープなL型から次第に正規型へと変っていく。

一般に、生長率の度数分布は正規型を示すものとされているが、砂丘クロマツ林の場合はそれと大きく異なり、はじめはシャープなL型分布を示しており、生育がすすむにつれてそれがくずれ正規型に近づいていく。

生長率の順位変動は、幹材積やその生長量の場合よりかなり大きく、林齢がすすんでも必ずしも小さくなっていかない。すなわち、大きい生長率をもつものが次も大きい生長率をもつ傾向が幹材積やその生長量の場合にくらべてよいことを示している。

幹材積と生長率の関係も、幹材積と生長量との関係と大きく異なっている。幹材積と生長率との順位相関は、はじめ負の値を示し、大きい幹材積で小さい生長率をもつ傾向がみられる。しかし、この場合でも大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向のみられることから順位の逆転はそれほど活発とは考えにくい。これがさらに林齢がすすんでいくと大きい幹材積で大きい生長率をもつ傾向へと変っていく。このことは、大きい個体は益々大きくなり、小さい個体との差をひろげ順位の逆転がしにくくなっていくことを示している。

砂丘クロマツ林の幹材積の場合、林齢がすすむにつれ指数関数的に増加していくこと、生長率の度数分布が正規型化していくこと、大きい幹材積で大きい生長率へ変っていくこと、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向のつよいことなどが関連し、幹材積の度数分布のL

型化がすすみ、順位の変動がおこりにくくなっていくものと考えられる。

従来、直径や樹高の度数分布についての報告は多くみられ、マツ林についても例えば、佐藤等<sup>50)</sup>の13年生アカマツ林の調査で植栽密度が高くなると直径の本数配分のモードが小さい方に移る傾向がみられ、Koyama et al<sup>32)</sup>は9年生アカマツ林の高密度林において樹高の分布は正規型を示すとし、一般に直径はL型分布を、樹高は正規型分布またはJ型分布を示すことが知られている。

砂丘クロマツ林の場合、生育がすすみ相対密度が高くなっていくにつれ、直径の分布はL型化し、樹高では正規型又はJ型を示す。

直径や樹高の順位変動に関する報告は少なく、只木等<sup>55)</sup>はスギ苗、アカマツ苗の苗長やスギ苗の直径の順位変動量は生育につれ減少するとし、高田<sup>58)</sup>は西ドイツのトウヒの直径の順位の変化は初期で大であるが漸時安定していくとしている。

砂丘クロマツ林の場合、直径の順位変動は樹高のそれより小さく、かつ林齢がすすむにつれさらに小さくなっていくに対し、樹高の場合は林齢がすすんでも小さくなっていくことはない。

何故、直径と樹高とでは度数分布や順位の変化にこのようなちがいがみられるものであろうか。

林木の場合、単位面積当りの断面積合計に上限があるため水平方向での競争がおこるが垂直方向ではそうした意味での上限がないため競争がおこりにくい。従って、直径は密度の影響をうけるが樹高ではうけにくいとされてきた。このように密度の影響をうけるかうけないかが度数分布や順位の変化に大きなかわりをもつことは確かとしても、これのみでは十分な説明とはならない。吉良等<sup>30)</sup>は、個体重の生長モデルN-N型において見かけ上正規分布を維持していくための条件として、(A)生長率の平均値が小さいこと、(B)生長率に対して生長率の標準偏差が小さいこと、(C)個体重と生長率との組合わせがたえずrandomizeされていることをあげている。

砂丘クロマツの樹高の場合、前提が同じとかぎらないこと、樹高生長率の平均値が直径生長率のそれより小さくないこと、組合わせが樹高の方がとくにrandomizeされていることはないことなどから、こうした考え方をそのままあてはめることに無理があろう。

砂丘クロマツにおいて、直径と樹高の度数分布や順位の変化に違いがみられる理由として次のことが考えられる。生長率をみると、度数分布のL型の顕著な幹材積で大きな値を示しているが、L型化する直径とL型化しない樹高とではあまり差はみられず、生長率の大きさがL型化するしないの要因とは考えられない。

Yoda et al<sup>73)</sup>は、クサフヨウにおいて植栽距離を小さくすると生長率が小さくなるが、生長率の標準偏差が大きくなるとし、このことが高密度の群落で早くからL型化する原因であるとしている。

しかし、砂丘クロマツ林の場合、生育がすすみ相対密度が高まっていくにつれ幹材積や直径がL型化していくが、この場合の生長率の標準偏差はむしろ減少していく。従って、生長率の標準偏差の増加もL型化と直接関係はないと思われる。

生長率の変動係数の小さいことが正規分布の維持と関係あるとする考え方<sup>30)</sup>もあるが、砂丘クロマツの場合は直径とくらべると樹高の生長率の変動係数が小さいが、L型化の顕著な幹材積の場合の方がさらに小さい値を示していることから、生長率の変動係数の小さいことが正規型分布をもたらす要因と考えにくい。

次に、幹材積、直径、樹高とその生長率との関係をみると、遺伝的なものかどうかは別としてはじめは順位相関係数はいずれも負の値を示し、それが生育につれ増加しやがて正の値を示すようになる。この場合の増加率をみると幹材積や直径にくらべて樹高の増加率が明らかに小さい。すなわち、はじめ大きい個体で小さい生長率をもつ傾向のものが、やがて大きい個体で大きい生長率をもつ傾向へと変っていくが、その速さは樹高では幹材積や直径にくらべて遅いことを示している。

生長量でみた場合も、幹材積とその生長量との順位相関が最も高く、次で直径の場合で樹高とその生長量の場合が最も低い。また、生長量の順位相関係数は幹材積生長量や直径生長量にくらべて樹高生長量が小さく、林齢がたかまっても直径生長量の場合のような著しい増加は樹高生長量ではみられない。すなわち、幹材積や直径の場合にくらべて樹高の場合は、大きい個体で大きい生長量をもつ確率が小さく、また、大きい生長量をもった個体が引きつづいて大きい生長量をもつ確率が小さいことを示している。

以上のことからみて、幹材積や直径の場合は大きい個体が益々大きくなり、小さい個体との差がひろがりやすく、その結果順位変動が少なくなり度数分布はL型化していく。それに対して樹高の場合は個体間の差がひろがりにくく、その結果順位の変動が比較的おこりやすく、また、そうしたことが関連してL型化していかないものとみられる。

同じ一次元の変化でも、直径と樹高でこのような差のみられることは、樹高では直径にくらべて生育につれ高まっていく相対密度の影響をうけにくいということが当然かわりをもっている。

## V 生長モデル

### 1. はじめに

近年、植物の生長に関するモデル（生長モデル）をつくり、それによるシミュレーションによって生長現象を明らかにしていこうとする試みが盛んになってきた。

Monsi 等<sup>34)</sup>は、植物群落の光合成に関する生長モデルをつくり、その理論値と実測値とがよく一致することをみとめた。これは単に生長モデルとしてすぐれているのみならず、植物の生長現象に関する部分から全体への統合の機構を明らかにした点でも画期的なものとされている。以後、それぞれの立場から多くの生長モデルが提案されるようになり、植物の生長現象を理解していくうえで有力な手段とみなされるようになった。

本報告では、砂丘クロマツ林を対象にして幹材積の度数分布および順位の変化をもとにした生長モデルについて検討した。

用いた調査資料は前記IVのものと同一である。

### 2. 従来の生長モデルに対するクロマツ幹材積の場合の適合性

これまで、植物に関する生長モデルはそれぞれの立場から多く示されてきたが、個体の度数分布や順位の推移に関するものとしては Koyama 等<sup>32)</sup>の生長モデルがあげられる。Koyama 等<sup>32)</sup>は、植物の個体重は指数関数式 ( $W_t = W_0 e^{\lambda t}$ ) に従うものと仮定し、はじめの個体重 ( $W_0$ ) および比生長速度 ( $\lambda$ ) は1つの値 ( $C$ ) か正規型分布 ( $N$ ) をとるものとした。

以上のことをもとに、C-C型等7つの生長モデルを提案した。

これら生長モデルに対する砂丘クロマツ幹材積の場合の適合性をみると次のようである。なお、クロマツの場合は初期重ではなく初期材積とした。

#### ① C-C型

このモデルは初期個体重 ( $W_0$ ) および生長率 ( $\lambda$ ) が一定であるとするものであり、従って、個体差はなく順位も生じないし度数分布の中も生じない。

生物の数値であるかぎり、値が一定ということは本来ありえないが、クロマツ林の初期幹材積をかりに人為的に一定にしたものとしても生長率に差があり、個体間に差のあることからみて、このモデルは当然不適合である。

#### ② C-N型

このモデルは、初期重が1つの値をとるが生長率は正規型分布をとるとするものである。このモデルでは個体重の分布はL型化していくが順位は不変である。

クロマツ幹材積の場合、かりに初期材積を一定とみなしたとしても、生長率は正規型分布

ではなく明白なL型分布をしており、順位もれきぜんと生じて決して不変ではない。従って、このモデルも不適合である。

### ③ N-C型

このモデルは、初期重が正規型分布をとるが生長率は一定であり、常に個体重は正規型分布を維持し順位は不変とするものである。

クロマツ林の場合、初期材積を正規型分布するとみなしたとしても、生長率は一定ではなく順位も不変でないことから、このモデルも不適合である。

### ④ N-N型

このモデルは、初期重、生長率とも正規型分布をし、初期重と生長率はランダムに組み合わせ以後組み合わせは変わらないとするものである。このモデルでは分布はL型化し、順位の変動がおこる。

クロマツ林の場合、初期材積を正規型分布するとみなしても生長率の方はシャープなL型分布を示し、生育がすすみ生長率が正規型分布を示す段階では幹材積の方がL型分布をするようになる。幹材積と生長率との組み合わせでは、はじめ負の相関を示すものが生育がすすむにつれやがて正の相関を示すようになり、このモデルのように組み合わせがランダムで以後は変わらないということはない。従って、このモデルも不適合である。

### ⑤ C-N complex 型

このモデルとC-N型と異なる点は、個体重と生長率との組み合わせが単位時間ごとにランダムに変わっていくことである。このモデルではC-N型ほどL型化が顕著でなく、順位も大幅に変動する。

クロマツ林の場合、かりに幹材積を一定にしたとしても生長率はL型となり、生長率が正規型分布する段階では幹材積の方は明白にL型分布を示すようになる。

また、幹材積と生長率との組み合わせはN-N型のところで述べたように一つの傾向があり、決して単位時間ごとにランダムに変わっていくことはない。そして幹材積の度数分布はシャープなL型になっていくとともに順位の変動の方は次第に小さくなっていく。以上のことからみて、このモデルも不適合とみなしてよい。

### ⑥ N-N Complex 型

このモデルとN-N型との相異点は、個体重と生長率との組み合わせが単位時間ごとにランダムに変わることである。このモデルでは分布はL型化しにくく、順位は大巾に変動する。クロマツ林の場合、初期材積が正規型分布するものとしても、C-N complex 型で述べたと同様な理由から、このモデルも不適合とみなすことができる。

### ⑦ N-N correspondent 型

このモデルとN-N型、N-N complex 型と異なる点は、個体重と生長率との組み合わせにおいて大きい個体重で大きい生長率をもつことである。このモデルでの分布はL型化するが順



位は不変となる。

クロマツ林の場合、生育がすすむにつれ大きい幹材積で大きい生長率をもつ傾向へ変ってはいくが、はじめは反対に大きい幹材積で小さい生長率をもつ傾向がみられる。また、分布はL型化する点では共通しているが、順位の方は変動がありはっきり異なっている。従って、このモデルも不適合である。

山岸<sup>71)</sup>は、以上の7つの生長モデルのみでは魚の場合を説明するには不十分であるとし、次のような新しい生長モデルを提案している。

#### ⑧ reversed N-N correspondent 型

このモデルの特徴は、大きい個体重で小さい生長率とが組合わされ、以後は変わらないとするものである。このモデルでは順位が完全に逆転し、それ以後はN-N correspondent 型になることになる。従って、順位が完全に逆転した後の度数分布はL型化し、順位の変動はなくなる。ただし、各個体の生長量がほぼ同じならば順位の逆転のおこらない reversed N-N correspondent 型もあるとしている。

クロマツ林の場合、すでに述べてきたように生長率の分布型が異なっている。幹材積と生長率との組合わせでは、はじめ大きい幹材積で小さい生長率をもち、やがて大きい幹材積で大きい生長率をもつ傾向へ変ることからかなり共通した面をもっている。しかし、その組合わせは不変ではないし、また、このモデルではある時点で順位が完全に逆転するとしているが、クロマツ林の場合は大きい幹材積で小さい生長率をもつ傾向のある段階でも大きい幹材積で大きい生長率をもつ傾向がみられ、順位の完全な逆転は考えられないし、実際にもおこっていない。また、このモデルでは各個体の生長量がほぼ等しいならば順位の変動がおこらない場合もあるとしているが、クロマツ林の場合は個体の生長量にはかなりの巾がありほぼ同じとみなすことはできない。

これらのことからみて、このモデルでも不十分であり不適合とせざるをえない。

以上のように、クロマツ林の幹材積に関しては、これまでの8つの生長モデルに完全に適合するものが存在しないことが明らかになった。

従って、砂丘クロマツ林に適合する新しい生長モデルを考えていく必要がある。

### 3. 生長率

クロマツ林の幹材積に関して、これまでの生長モデルが適合しない大きな要因の一つとして生長率があげられる。生長率は、大きさの順位や度数分布の変化に大きなかわりをもつ重要な因子であり、一般にその度数分布は正規型を示すものとしている。

しかし、砂丘クロマツ林の場合は、幹材積のみならず直径や樹高の生長率でも植栽初期段階ではシャープなL型分布を示しており、生育するにつれその値が急速に低下し分布は正規型の方向へと変っていく。

クロマツ林の生育の過程であられる生長率の分布を支配する要因としては、遺伝的なもの、生育にともなうもの、環境によるものなどがあげられる。

クロマツの種子の発芽から稚苗までのもの、すなわち、砂丘地への植栽前のものについては資料がなく、その生長率については不明である。しかし、生長率も生物の数値であるかぎりどの個体も同じ値をもつことはありえず、その値はある巾をもつものとみてよい。

全く同じ大きさの個体ならば、その生長率の分布は正規型を示すことが考えられようが、実際に植栽する場合に全く同じ大きさの個体を用いることは不可能であり、次に述べるようにわずかの大きさの変化で生長率が大きく変化するものでは、植栽時のクロマツ林の生長率が正規型分布するとは考えにくい。

幹材積は生育し大きくなっていくにつれ、その生長率は急速に低下していく。苗木段階で数百パーセントの生長率をもつものが、成林の頃は数パーセントになっていることがある。

ある生育段階でみた場合、同齡であっても内的外的条件のちがいにより幹材積の大きさに差が生じており、その結果として生長率にも大きな差のみられるのが普通である。すなわち、生育がすすみ幹材積の増加にともなう生長率の低下の度合の違いが、個体間の生長率の差に大きく影響し、その結果、大きい幹材積で小さい生長率をもつ傾向をもたらすことになる。こうした組合わせが遺伝的なものと考えにくいことは、小さい幹材積で大きい生長率をもつ傾向の段階でも大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向がつよく、順位の変動はそれほど多くおこらないからである。

生長率の度数分布は、初期ほどシャープなL型をしている。生育の初期では個体間の生長率の差が顕著で、同齡でも小さいものと大きいものとは100倍以上のひらきのあることは決してめずらしくない。こうした段階では生長率が急速に低下しており、値の小さい方に急速に集まる傾向がみられる。こうしたなかで分布の巾をそろえ段級巾を決めるならば、必然的に小さい段級の方に多くの個体が入ることになり、その結果として度数分布がL型を示すものとみられる。さらに生育がすすむにつれ生長率が低下し、生長率に関しては個体間の差が小さくなっていくにつれ度数分布のL型がくずれていくものであろう。

生長率の大きさは環境によっても影響をうける。生育がすすみ林分閉鎖がはじまり種内競争が厳しくなっていくにつれ、個体間に受光量、葉量等に差がでてくる。

その結果、大きい受光量、葉量を獲得したもので大きい生長量をもち、それに相応した大きい生長率をもつことになる。

こうした段階では、大きい幹材積で大きい生長率をもちやすく、逆に、被圧等で生長の抑制された小さい幹材積で小さい生長率をもつ傾向がおこるものとみられる。

以上生長率にかかわる要因についてみてきたが、現実にはこれらの要因が複雑にからんで生長率の分布を決めているものであろう。しかし、その生育段階によってこれらの要因の影響の仕方に差があることが考えられ、生育のごくごく初期には遺伝的なものが、生育につれ

幹材積の大きさにともなう要因が、さらに生育がすすみ種内競争がはげしくなっていくにつれおかれた環境によるものが、比較的大きく影響を及ぼすことが考えられよう。

しかし、いずれにしても砂丘クロマツ林の幹材積の度数分布や順位の変化に大きく影響をもたらすものは生長量の大小であり、生長率の大小が直接大きな影響をもたらすことは少ないように思われる。

#### 4. 助け合い現象とせり合い現象

##### (1) 助け合い

同じ種でも植栽密度が高くなっていくにつれ、また、同じ本数でも生育がすすむにつれ相対密度が高まり、種内競争が厳しくなっていく。その結果、個体間に生長の差が生じ、度数分布や順位にも変化がみられるようになる。

このような種内競争を進化における生存競争と同一視する考え方(ダーウィン等)、関連はあっても異なったカテゴリーの概念とする考え方(クレメンツ等)、本来種内競争は存在しないとする考え方(ルイセンコ等)などさまざまみられる。

近年、吉良等<sup>30)</sup>はトウモロコシやクサフヨウにおいて、草丈とその生長率との相関係数がはじめ負の値をとることから、これを背挫い、一種の助け合いとした。すなわち、同種の植物では種内競争のみ存在するものでなく、生長の段階によっては「助け合い」が存在するというのである。

クロマツ林においても、生育の初期では幹材積、直径、樹高とそれぞれの生長率との間において順位相関が負の値を示すことから、助け合い現象に相当するようなものがみとめられる。しかし、これが真の助け合い現象であるかについては大いに疑問である。

クロマツの幹材積の生長率は生育とともに急速に低下していく。生育の初めの段階では、わずかな生長の差、すなわち、わずかな幹材積の差でもその生長率においては大きな差を生じやすい。その結果、同齢でも大きい幹材積で小さい生長率を、生長のおくれている小さい幹材積で大きい生長率をもつ傾向を生むことになる。

従って、このことは大きさの順位が活発になることを意味しない。何故ならば、大きい幹材積が小さい生長率をもつ段階でも、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向がつよく、実際にも順位の逆転はそれほど多くない。むしろ、大きい個体と小さい個体との差がひろがり順位の逆転がおこりにくくなってきている。

以上のことからみて、クロマツ林の幹材積においてみられる現象は、真の助け合いではなく見せかけ上の助け合いとみることができる。

クロマツ林の樹高の場合も、幹材積の場合と基本的に同じであるが多少異なる側面をもっている。

樹高とその生長率との順位相関ははじめ負の値をもち、やがて正の値へ変っていく点は共

通しているが、その増加率が幹材積の場合よりかなり小さいこと、樹高とその生長量との順位相関が幹材積の場合にくらべてかなり小さいことなどのちがいがみられる。そして樹高そのものの順位変動は、幹材積のそれよりかなり大きく、生育がすすんでいってもとくに小さくなることはない。

樹高の場合は順位の逆転は多いとしても、それが助け合い現象にもとづくものとは考えにくい。何故ならば小さい樹高で大きい生長率をもつ段階でも、小さい樹高で大きい生長率をもつ傾向がみられるからである。

クロマツ林の幹材積、樹高の場合とも、生育がすすみ大きくなっていくにともない生長率が急速に低下していくという性格があり、それが生育の初期のような段階では生長のわずかな差が生長率では大きな差となり、大きい幹材積、樹高で小さい生長率をもつという現象をもたらすことになる。これがさらに生育がすすむにつれ相対密度が高まり、種内競争がはげしくなり大きい個体で大きい生長率をもつ傾向へと変っていく。こうした段階でも、樹高の場合は高まっていく相対密度の影響をうけることの少ないこともあって、樹高と生長率との順位相関が正の値に変化していくことがおそく順位変動が大きいのであって助け合いとは本来関係のないものと考ええる。

## (2) せり合い

吉良等<sup>30)</sup>によると、クサフヨウにおいて株間のせまい区では生育につれ草丈と生長率が負の相関から正の相関へ転じ、以後はその傾向を維持するとし、この状態を「せり合い」と呼んでいる。

クロマツ林の幹材積、樹高などでも、生長率の順位相関が負の値であるものが次第に増加しやがて正の値へと変っていく。すなわち、大きい個体で大きい生長率をもつ傾向がみられ、せり合い現象に相対するものがみられる。とくに幹材積では大きい個体で大きい生長率をもつ傾向があり、それが顕著である。

クロマツ林の幹材積では、生育がすすみ種内競争がはげしくなっていくにつれ、大きい個体ほど大きい受光量、大きい葉量を獲得しやすくなり、大きな生長率をもち、それに相応する大きい生長率をもつことになる。反対に小さな個体は被圧される機会が多くなり、受光量、葉量が少なくなると、小さい生長率をもちやすくなる。すなわち、大きい個体と小さい個体との差が益々ひらいていき順位の變動がおこりにくくなっていく。

砂丘クロマツ林の幹材積の度数分布や順位の変化をみる場合、このせり合いの方が本質的意味をもつとしてもたすけ合いの方は関係ないものと考ええる。

## 5. 生長モデル

クロマツ林の幹材積に関する生長モデルとして次のものが考えられる。

### (i) 種内競争の厳しくない段階

## 〔N-L reversible 型〕

このモデルは、はじめの幹材積の度数分布は正規型、生長率の度数分布はL型を示し、幹材積と生長率との組合わせは負の相関をもっている。すなわち、大きい幹材積で小さい生長率をもつものである。しかし、この組合わせは遺伝的なものより生育にともなう幹材積の大きさの変化にもとづく生長率の変化が大きく原因しているため、大きい幹材積で小さい生長量をもつことを意味するものでなく、むしろ、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向をつよくもっている。

従って、このモデルでは順位の変動はそれほど大巾でなく次第に少なくなっていくとともに、度数分布は正規型からL型へと変っていく。

なお、生長率の度数分布のL型はくずれ、次第に正規型に近くなっていく。

## (ii) 種内競争の厳しい段階

## 〔L-N correspondent 型〕

このモデルは、生育がすすみ相対密度が高まり種内競争が厳しくなってからの段階のもので、幹材積の度数分布はL型を、生長率の度数分布はN型を示すものである。幹材積と生長率との組合わせは正の相関をもつもの、すなわち、大きい幹材積で大きい生長率をもち、かつ、大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向が一段とつよくなるものである。

このモデルでは、時間とともに大きい個体と小さい個体との差がひろがり、順位の変動は益々おこりにくくなっていくとともに、度数分布の方は益々シャープなL型になっていく。

## VI 総 括

本研究は、砂丘地に植栽されているクロマツ林を今後より一層高度に利用していくための基礎的研究として、その物質生産力、林分構造、順位その他の生育にともなう変化およびその変化をもたらす機構を明らかにしようとするものである。

### 1. 物質生産

生育にともなう現存量、生産量その他の変化をみると次のようである。

- (1) 生産構造図は針葉型から広葉型へと変っていく。
- (2) 林分葉量には、林分閉鎖後はそれほど大きな変化はみられなくなる。
- (3) 生産量ははじめ極めて低いが、次第に増加していく。生産量の配分ははじめ葉、枝へ多いが、次第に幹への配分が多くなっていく。
- (4) 純同化率は次第に高まっていくが、相対生長率や葉重量比は減少していく。
- (5) 葉長、葉重が次第に増加していく。
- (6) 葉内のクロロフィル、N、P等が増加し、全炭水化物/N比は低下していく。
- (7) 砂土中のN、P、C等が増加し、C/N比は低下していく。
- (8) 施肥による主要成分の変化の傾向と生育にともなう変化の傾向とは類似している。
- (9) 林床上の落葉落枝量は次第に増加していく。
- (10) クロマツ林全体のN、P量は増加していく。

砂丘地に植栽されたクロマツ林は、はじめ物質生産能力は極めて不良である。しかし、生育につれ落葉落枝から供給される無機塩類の増加その他の要因により、次第に林地が肥沃化し、それとともに葉の生理、形態的充実（成熟化、正常化）がおこり、生産能力が次第に高まっていく。すなわち、生育する過程でクロマツと環境とが相互に影響し合いながら変化し、森林生態系としての機能を次第に高めていくものである。

このような同化器官である葉の未成熟から成熟化、正常化への段階、森林生態系として不安定から安定化、正常化していく段階での変化をみる尺度として、年齢を直接用いるよりも生物時間の尺度の一つである樹高を基準とし、それに年齢を組合わせていくのがより有効である。

### 2. 成熟化と老化

(1) 砂丘クロマツ林の葉は、植栽初期は生理的にも形態的にも未成熟状態にある。しかし、一方立地条件が同じようなところでくらべてみると葉の年齢がすすむにつれクロロフィル、蛋白質等主要成分の減少、不定芽、不定根などの再生能力の低下等がみられ明らかに老化現象がみとめられる。このことは葉齢がすすむにつれ未成熟状態のまま老化がすすんでいくこ

とを示している。

(2) この老化の原因に関連するものとして、主要成分の減少、欠乏と老化関連物質の増加があげられる。

(3) 一般林地のクロマツ林において、同じ1年生葉、芽でも母樹の年齢が高まるにつれクロロフィル、蛋白質等主要成分が減少し、不定芽、不定根などの再生能力の低下等がみられる。すなわち、最も新しい組織、器官でも母樹の年齢が高まるにつれ老化していくものである。

(4) この最も新しい組織、器官等の老化は、母樹のもつ老化した古い部分（組織、器官等）からの影響によるものと考えられる。

(5) 砂丘クロマツ林の1年生葉の場合は林齢がすすみ次第に成熟化していく過程においても再生能力の低下がみられる、すなわち、生育につれ成熟化、正常化していくとともに、一方で老化も進行していく。

(6) 葉における成熟現象と老化現象は別の機構で行われていることが考えられる。

### 3. 幹材積、直径、樹高の度数分布と順位

生育にともなう変化をみると次のようである。

(1) 生育につれ幹材積、直径の度数分布は正規型からL型へ、樹高はJ型又は正規型を維持する。

(2) 幹材積生長量、直径生長量の度数分布は正規型からL型へ、樹高生長量はJ型又は正規型を維持する。

(3) 幹材積生長率、直径生長率、樹高生長率の度数分布は、いずれにもはじめシャープなL型分布を示しているが、次第に正規型に近くなっていく。

(4) 順位変動は幹材積で最も小さく、次いで直径であり樹高で最も大きい。また、生育につれ幹材積や直径では順位変動が小さくなっていくに対し、樹高では小さくなっていくことはない。

(5) 幹材積生長量は幹材積より、直径生長量は直径より順位の変動は大きいですが、生育がすすむにつれ次第に小さくなっていく。樹高生長量は樹高より変動が大きく生育がすすんでも小さくなっていくことはない。

(6) 幹材積、直径、樹高のそれぞれの生長率の順位変動は、生長量の場合よりさらに大きく、生育につれ小さくなっていくことはない。

(7) 幹材積とその生長量との順位相関はつねに大きく、直径とその生長量との相関がそれより小さいが生育とともに次第に大きくなっていく。樹高とその生長量との順位相関は最も小さく、生育がすすんでもとくに大きくなっていくとはいえない。

(8) 幹材積、直径、樹高とそれぞれの生長率との順位相関は、はじめ負の値を示すが、生育がすすむにつれ増加していき、やがて正の値を示すようになる。その増加の度合は幹材積

の場合で最も大きく、樹高の場合で最も小さい。

(9) 幹材積、直径、樹高の相互の順位相関は幹材積と直径で最も高く、直径と樹高において最も小さい。

(10) 幹材積の場合、順位変動が最も小さく、度数分布のL型化が顕著である理由として、生育にともない幹材積は指数関数的に増加していくこと、大きい幹材積で小さい生長率をもつ段階でも大きい幹材積で大きい生長量をもつ傾向のつよいことなどから、大きい個体は益々大きくなりやすく小さい個体との差が益々ひらきやすいことによるものとする。

(11) 同じ次元の生長であっても、樹高は直径にくらべて順位変動は大きく、度数分布はL型化していかない。

その理由として、樹高とその生長率との順位相関の生育にともなう増加度合が直径にくらべて遅いこと、大きい樹高のものが大きい生長量をもつ傾向は直径よりも弱く、生育がすすんでもとくに大きくなっていかないことなどによるものとする。

こうしたことは、生育にともなって高まる相対密度の影響をうけることが直径にくらべて少ないことが当然関係していよう。

#### 4. 生長モデル

- (1) 砂丘クロマツ林の幹材積の場合、従来の生長モデルでは適合が不十分である。
- (2) 従来の生長モデルに適合しない原因の一つに生長率がある。
- (3) 生長率の度数分布を決める要因として、遺伝によるもの、生育にともなう個体の大きさの変化によるもの、環境によるものなどあげられる。
- (4) 生長率は、度数分布や順位の変化をもたらし場合の決定的要因とは考えられない。
- (5) 幹材積、直径、樹高のいずれの場合も、はじめの段階において大きい個体で小さい生長率をもつ傾向がみられ、いわゆる助け合い現象に相応するものがみられる。

しかし、これは真の助け合い現象でなく、見せかけ上のものにすぎない。

- (6) クロマツ林の幹材積の生長モデルとして次のことが考えられる。

##### ① 種内競争の厳しくない段階

〔N-L reversible 型〕

{ 幹材積の度数分布：N型，生長率の度数分  
布：L型，幹材積と生長率の相関：負 }

##### ② 種内競争の厳しい段階

〔L-N correspondent 型〕

{ 幹材積の度数分布：L型，生長率の度数分  
布：N型，幹材積と生長率の相関：正 }



## 文 献

- 1) 安藤貴：相対生長法による林分の現存量推定法についての問題点 日林講集, 76 pp.171~172 (1965)
- 2) Ando, T : Estimation of dry-matter and growth analysis of the young stand of Japanese black pine ( *Pinus Thunbergii* ), Adv. Pront, Pl. Sci ( New Delhi ) 10pp. 1~10 (1965)
- 3) 安藤貴：密度管理 農林出版 東京 pp.246 (1968)
- 4) 安藤貴：同令単純林の密度管理に関する生態的研究 林試研報 211 pp.1~156 (1968)
- 5) Bray, J. R. : The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central minnesota Canad, J. Bot 38pp.313~333 (1960)
- 6) Brougham, R. W. : The relationship between the critical leaf area, total chlorophyll content, and maximum growth-rate of some pasture and crop plant Ann. Bot. N. S. 24 pp.463~474 (1960)
- 7) Gessel, S. P. and Walker R. B. : Height growth response of Douglas-fir to nitrogen fertilization Proc. Soil. Sci. Soc Amer. 20 pp.97~100 (1956)
- 8) 蜂屋欣二・土井恭次・小林玲爾：  
アカマツ林の林分成長の解析——岩手地方壮齡林の一例, 林試研報, 176 pp.75~88 (1965)
- 9) 原 勝：砂防造林 朝倉書店 東京 pp.257 (1950)
- 10) 畑野健一・佐々木恵彦編著：樹木の生長と環境  
養賢堂 東京 pp.383 (1987)
- 11) 橋本与良：林地生産力の維持・増進 日本林業技術協会 pp.59 (1970)
- 12) 稲川悟一・  
海岸砂丘地に生立するクロマツの樹幹傾斜と偏倚生長 静大農研報 16 pp.111~118 (1966)
- 13) 伊藤忠夫・植田正幸・宮内宏：茨城県の森林立地区分 (II) 林齢, 地位, 立地によるスギ針葉の養分濃度の変化について 日林誌 54 pp.74~79 (1972)
- 14) 蒲谷肇・生嶋功・沼田真：クロマツ林の生長と間伐——クロマツ海岸林の生態学的研究 I. 千葉大文理学部銚子臨海研究分室 6 pp.1~22 (1964)
- 15) 蒲谷肇・生育の悪い海岸砂丘クロマツ林の施肥による改善とその生産生態学的研究 東大演報 70 pp.11~80 (1981)
- 16) 神奈川県：湘南海岸砂丘林調査報告 (中間報告) pp.1~109 (1966)
- 17) 神奈川県：湘南海岸砂防林調査報告 pp.1~35 (1967)

- 18) 神奈川県：湘南海岸砂防林調査報告（昭和43年度） pp.1～60 (1969)
- 19) 神奈川県：湘南海岸砂防林調査報告（昭和44年度） pp.1～58 (1970)
- 20) 河田弘：カラマツの成長および針葉の組成におよぼす施肥の影響 林試研報 162 pp.143～162 (1964)
- 21) 河田弘：湿性ポドソルにおけるカラマツ幼令林の施肥試験，カラマツの成長および針葉の組成におよぼす施肥の影響 林試研報 162 pp.143～162 (1964)
- 22) 河田弘・衣笠忠司：高野山国有林におけるスギ，ヒノキ幼令林施肥試験〔関西地方における林地施肥試験（第1報）〕 林試研報 191 pp.115～136 (1966)
- 23) 河田弘・丸山明雄・衣笠忠司：関西地方のアカマツ林土壌に関する研究（第1報）アカマツ針葉の養分組成（葉分析）と成長および土壌条件との関係 林試研報 199 pp.67～97 (1967)
- 24) 河田弘・衣笠忠司：スギ幼令林施肥試験〔兵庫県山崎営林署管内マンガ谷国有林〕 関西地方における林地施肥試験（第2報） 林試研報 216 pp.75～97 (1968)
- 25) 河田弘・西田豊・吉岡二郎：土壌および針葉の化学組成とヒノキの成分との関係（森林土壌におけるリン酸の可給性の指標としての Carbon/organic phosphorus 比について） 林試研報 253 pp.1～37 (1973)
- 26) 川又泰子・丸山幸平：土地価の異なる所のブナの葉の形質の比較：ブナ林の生態学的研究 28 新大演報 6 pp.11～27 (1972)
- 27) 川那辺三郎・四手井網英・岩坪五郎：パキスタンマツとアカマツ林の物質生産について 日林講集 72 pp.242～244 (1962)
- 28) 河崎弥生・田中一夫：海岸防災林におけるクロマツの生長と土壌の時系列的推移に関する研究 鳥大演報 14 pp.59～125 (1984)
- 29) 吉良竜夫：熱帯多雨林の物質代謝 自然 19 pp.22～29 (1954)
- 30) 吉良竜夫・穂積和夫・小川房人・小山博史・依田恭二・篠崎吉郎：同種植物個体間の競争現象 生物科学 8 pp.1～10 (1956)
- 31) 小坂淳一：海岸クロマツ林の成長 蒼林 10 (7) pp.16～27 (1959)
- 32) Koyama, Hand Kira. T. : Interspecific Competition among Higner Plant VII Frequency Distribution of Individual plant Weight as Affected by the Interaction between Plants J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Sec. D.7 pp.73～93 (1963)
- 33) Leyton L. : The relationship between the growth and mineral composition of the foliage of Japanese larch II Evidence from manurial trails. Plant and Soil 9 pp.31～46 (1957)
- 34) Monsi, Mand Saeki T. : Über den Lichtfactor in den Pflanzengesell schaften und

- Seine Bedeutung für die Stoffproduction Jap. J. Bot. 14 pp.22~52 (1953)
- 35) 村田吉男・長田明夫：水稻の光合成に関する研究 (Ⅶ) 肥料三要素供給量と光合成能力との関係 日作紀 28 (7) pp.184~187 (1959)
- 36) 中村健：葉分析によるカラマツ栄養診断に関する研究 信大農紀要 2 pp.378~419 (1961)
- 37) 小田隆則：海岸クロマツ林の生長と密度について 砂丘研究 23 (2) pp.14~22 (1977)
- 38) 小田島輝夫：北海道における海岸砂防の事例・桧山砂坂海岸における砂防造林木の生育状況とその考察 日林講集 69 pp.443~445 (1959)
- 39) 小笠原隆三：アカマツさしほの不定根形成に関する生理学的研究 (Ⅰ) 生長物質と樹令について 日林誌 42 pp.356~358 (1960)
- 40) 小笠原隆三：クロマツさし木に関する基礎的研究 (1) 日林誌 44 (10) pp.275~281 (1962)
- 41) Ogasawara, R: Eine präliminare Mitteilung über physiologische Untersuchung über die Altersschwäche der Kiefer 鳥大農学会報 16 pp.48~53 (1963)
- 42) 小笠原隆三：樹令，葉令によるアカマツの葉内成分の変化 日林誌 56 pp.271~275 (1974)
- 43) 小笠原隆三・曳地政雄・坪井考明他 海岸砂丘地における松林の発達と物質生産 (Ⅰ) 15年生クロマツ林の樹高と現存量，生産量などとの関係 鳥大砂丘研報 14 pp.25~31 (1975)
- 44) 小笠原隆三：砂丘地におけるクロマツ林の個体の順位変動について 日林関西支部講集 31 pp.71~72 (1980)-
- 45) 小笠原隆三・山本知治・有田智郎：コナラ二次林の現存量および生産量 広葉樹研究 4 pp.257~262 (1987)
- 46) 長田明夫・村田吉男：水稻品種の光合成と耐肥性に関する研究 (第1報) 中性品種の光合性と耐肥性との関係 日作紀 30 (3) pp.220~223 (1962)
- 47) 齊藤考蔵：砂丘クロマツ林の天然更新について 砂丘研実 4 (1) pp.1~5 (1957)
- 48) 坂上幸雄：林木の光合成能とN, P, K要素 森林と肥培 37 pp.1~5 (1965)
- 49) 坂口勝美・土井恭二・安藤貴：立木密度からみたアカマツ幼令林の生産構造 アカマツ研論集 pp.312~322 (1954)
- 50) 佐藤大七郎・中村賢太郎・扇谷正二：林分生長論資料(1) 立木密度のちがう若いアカマツ林 東大演報 48 pp.71~100 (1955)
- 51) 芝本武夫・田島俊雄：林木の葉分析に関する研究 (Ⅰ) ヒノキの葉の無機成分含有量と樹高成長および土壌型との関係 日林誌 43 pp.55~61 (1961)

- 52) 四手井網英編：アカマツ林の造成 地球出版 東京 pp.326 (1963)
- 53) 四手井網英・佐野宗一編：松と人生 明玄書房 東京 pp.290 (1973)
- 54) 四手井網英他：ヒノキ林——その生態と天然更新 地球社 東京 pp.369 (1974)
- 55) 只木良也・四手井網英：林木の競争に関する研究(Ⅳ) 生長にともなう林分内の個体順位の変動 日林誌 44 pp.203~212 (1962)
- 56) 只木良也・四手井網英：数量間伐に関する生態学的研究 京大演報 34 pp.1~31 (1963)
- 57) 只木良也・蜂屋欣二：森林生態系とその物質生産 林業科学振興所 東京 pp.64 (1968)
- 58) 高田和彦：西ドイツのトウヒ林における胸高直径の大きさの順位の変化について 日林誌 62 pp.311~314 (1980)
- 59) 武田友四郎・玖村敦彦：水稻における収量成立過程の解析(Ⅲ) 窒素と日射の複合条件が水稻の同化呼吸及び物質生産に及ぼす影響 日作紀 28 pp.175~178 (1959)
- 60) 戸刈義次・山田登・林武編：作物生理学講座 2 朝倉書店 東京 pp.298 (1960)
- 61) 戸刈義次編：作物の光合成と物質生産 養賢堂 東京 pp.395 (1971)
- 62) 津野幸人・稲葉伸由・清水強：主要作物の収量予測に関する研究(V) 水稻群落の乾物生産と体内窒素並びに日射量との関係 日作紀 28 pp.188~190 (1959)
- 63) 津野幸人・清水強：主要作物の収量予測に関する研究(VI) 登熟期における水稻光合成能力と葉自窒素含量との関係について 日作紀 30 pp.325~328 (1962)
- 64) 津野幸人・藤瀬一馬：甘藷の乾物生産に関する作物学的研究 農技研報 D-13 pp.1~131 (1965)
- 65) 筒井迪夫：続森林法の軌道 農林出版 東京 pp.179 (1977)
- 66) 塘隆男・原田洸・及川伸夫：林木養分含量に関する研究(Ⅱ) 年令別にみたアカマツ養分含量について 日林講集 69 pp.182~184 (1959)
- 67) 塘隆男：我国主要造林樹種の栄養および施肥に関する研究 林試研報 137 pp.1~158 (1962)
- 68) 塘隆男：苗畑施肥と林地肥培 地球出版 東京 pp.199 (1973)
- 69) 上中幸治・羽谷啓造・那須孝治・赤井龍男：植付け密度の異なるクロマツ幼令林分の生産量について 京大演集報 10 pp.53~59 (1972)
- 70) Went, F. W. and Thimann, K. V.: Phytohormones Macmillan Co (1937)  
〔川田, 八巻訳：植物ホルモン 養賢堂 東京 pp.299 (1951)〕
- 71) 山岸宏：成長の生物学 講談社 東京 pp.196 (1977)
- 72) 山本肇・真田悦子：トドマツ針葉の養分組成と成長および土壌条件との関係 林試研報 229 pp.23~62 (1970)

- 73) Yoda, K. and Hozumi K. : Futher analysis of the compititive interaction between adjacent individuals ( Intraspecific competitive among higer plant ) Jour. Inst. Polytech, Osaka City Univ. Ser D8 pp.161~178 (1957)
- 74) 依田恭二：森林の生態学 築地書店 東京 pp.331 (1972)