九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

天然生アカマツ林内の林冠木および亜高木の成長特性

國崎, 貴嗣
九州大学農学部林学科

溝上, 展也
九州大学農学部林学科

今田, 盛生
九州大学農学部林学科

https://doi.org/10.15017/10921

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 74, pp.23-40, 1996-03-28. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

九大演報（Bull. Kyushu Univ. For.），74：23-40，1996

天然生アカマツ林内の林冠木および亜高木の成長特性

國崎貴嗣**・溝上展也**・今田盛生**

抄録

天然生アカマツ林施業のための基礎資料を得るため，アカマツ林内の林冠木および亜高木の胸高断面積と樹高の成長について解析を行った．対象林は九州大学宮崎演習林における天然生アカマツ林である．樹幹解析のため，樹種構成，林分密度およびサイズ構造の異なる約70年生の2林分から，アカマツ4本，モミ1本，ツガ5本，ミズナラ3本を資料木として採取した．解析の結果は以下の通りである．

林冠木であるアカマツは，断面積，樹高ともに，4樹種の中で最も平均成長速度が高かった．亜高木の中ではモミの平均成長速度が高く，ツガとミズナラはほぼ同様な平均成長速度で，モミよりも緩やかに成長した．樹幹の形状比は相対的にアカマツやモミが低く，ミズナラが高い値を示した．すべての樹種において，短期的あるいは長期的に肥大成長を抑制し，伸長成長を優占する個体が確認された．また，亜高木であるツガとミズナラにおいては，生育期間途中から伸長成長が著しく抑制される個体も確認された．アカマツと他樹種の間の，断面積のサイズ差は時間とともに増大し，樹高のサイズ差はアカマツが30年あるいは40年生に至るまで増大し，その後は微増か，ほぼ一定となった．

キーワード：階層構造，成長，アロメトリー，相対成長速度，樹幹解析

1. はじめに

九州大学宮崎演習林では，1978年度から天然生林の一部に対し細胞式皆伐作業法（九州大学農学部附属演習林編，1986）を適用することにより，スギ（*Cryptomeria japonica* D. Don）・ヒノキ（*Chamaecyparis obtusa* Endl.）人工林への林種転換を進めてきた．しかし，更新された幼齢林の多くで，シカによる食害および気象害が原因と考えられる，林木本数の著しい減少が確認され（寺岡ら，1991），経済林としての成林が危ぶまれていることから，現在では対象林への本作業法の適用は停止されている．そのため，対象林に適用する，新たな森林作業法の検討が必要となってきた（今田，1995）．

そのような状況をふまえ，太田ら（1994）は，細胞式皆伐作業法の代替案の1つとしてアカマツ（*Pinus densiflora*）林施業を提唱し，その適用可能性を明確にするため，対象地域内に成立する複数の天然生アカマツ林において林分調査を行い，林型区分を試みた．その結果，種組成や蓄積といった点でアカマツ林は多様な構造を呈しており，現段階で木材生産が可能な林分も一部見受けられるものの，森林更新あるいは経済的側面から，木材生

---

* KUNISAKI, T., MIZOUE, N. and IMADA, M. : Stem Growths of Canopy and Sub-Canopy Trees in Natural Akamatsu (*Pinus densiflora*) Stands.

** 九州大学農学部林学科
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-81

産が困難な林分も多数存在していることが明らかにされた．そして，これらの林分を適正に育林管理し，木材生産の可能な林分へと誘導していく必要性が指摘された（太田ら，1994）．

天然生アカマツ林を目標林分へ，つまり木材生産可能な林分へと誘導していくためには，アカマツ林の林分構造特性（國崎・今田，投稿中）や，林木の成長過程についての情報を収集することが必要不可欠である．天然生林における林木の生育環境は，一般に，人工同齢林における林木のそれよりも多様で，かつ変動も大きいため，このような環境への適応の結果として，林木の成長経過もしばしば劇的に変化する（増谷ら，1995）．加えて，そのような成長経過の変化傾向は，伸長成長と肥大成長では大きく異なることが多い（千葉，1990）．そのため，天然生林における林木の成長解析では，従来行われてきた直径や樹高の総成長曲線の検討だけではなく，伸長成長や肥大成長への光合成産物の分配傾向の経年変化について調べることも必要であろう．そこで，本研究では，2つの天然生アカマツ林分から得られた，アカマツ（*Pinus densiflora*），モミ（*Abies firma*），ツガ（*Tsuga sieboldii*）およびミズナラ（*Quercus mongolica* var. *grrosseserrata*）の年輪データを用いて，各林木の胸高断面積と樹高の総成長，相対成長関係および相対成長速度を調べ，各樹種の成長特性について若干の議論を行った．

2．　対象林，資料および方法

2.1.　対象林

対象としたのは，九州大学宮崎演習林三方岳団地，29および33林班に成立する約70年生のアカマツ林，29-5（A）および33-4（B）（太田ら，1994）である．林分Aは標高1050m，傾斜角約25°の東向き斜面に，林分Bは標高1100m，傾斜角5°未満の北西向き斜面に成立している．2林分ともに，林冠がアカマツ，その下層が他の樹種によって構成されている（太田ら，1994）．

これら2林分の概要を表1に示す．林分Aは林分密度が2225本／haで，そのほとんど

表1　プロット林分の概要
Table 1　General descriptions of plot stands.

Plot	Species	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	No./ha	SDR (%)
A	*Pinus densiflora*	38.83	20.83	300	33.99
	Abies firma	20	12	25	1.11
	Tsuga sieboldii	13.21	9.66	1825	62.83
	Broad-leaved trees	9.33	8.67	75	2.07
	Total	16.61	11.16	2225	100
B					
	Pinus densiflora	51.82	23.73	275	45.32
	Abies firma	27.50	16.50	200	15.19
	Tsuga sieboldii	13.55	10.45	550	26.81
	Broad-leaved trees	15.60	12.20	250	12.68
	Total	24.39	14.61	1275	100

がアカマツとツガで構成され，積算優占度SDRはアカマツ33.99%，ツガ63.94%である．モミ，広葉樹は，SDRがそれぞれ1.11%，2.07%と，アカマツやツガに比べて極めて少数である．一方，林分Bは林分密度が1275本／haと，Aに比べて約1000本／ha少ない．SDRは，アカマツ45.32%，モミ15.19%，ツガ26.81%，広葉樹12.68%となっており，Aよりモミ，広葉樹の占める割合が大きい．アカマツ，モミ，ツガの3樹種でSDRの積算値が87.32%となり，林分Bも針葉樹主体であることが分かる．また，各樹種グループの平均直径および平均樹高を林分間で比較すると，いずれのグループにおいても，Bの方が明らかに大きな値であることが分かる．

2.2. 資料

1993年3月に，階層構造に着目して，林分Aから林冠木としてアカマツ2本（P1, P2），亜高木としてツガ3本（T1, T2, T3）およびミズナラ1本（Q1）の計6本を，林分Bから林冠木としてアカマツ2本（P3, P4），亜高木としてモミ1本（A1），ツガ2本（T4, T5）およびミズナラ2本（Q2, Q3）の計7本を資料木として伐倒し，樹幹解析用にアカマツについては地上高0.2mから1.0m間隔で，他の樹種については地上高0.2mから0.5m間隔でそれぞれ円板を採取した．各樹種の資料木は，各階層の中からできるだけ標準的なものを選ぶよう心掛けたが，林分Bにおけるアカマツ資料木は平均直径より小さなものになった．

各資料木の概要を表2に示す．年輪数から，林分Aでは亜高木のツガおよびミズナラは林冠木のアカマツとほぼ同時か，あるいは若干早く更新しており，林分Bではアカマツと比較してミズナラが若干ではあるが遅く，モミおよびツガが早く更新していることが分かった．しかし，アカマツと他樹種の更新の時間差はAで最大7年，Bで最大11年とさほど

表2　資料木の一覧
Table 2　List of sample trees.

Plot	Tree name	Species	DBH (cm)	Height (m)	Age (year)	Year to reach breast height (year)
A	P1	*pinus densiflora*	41.79	20.60	72	5
	P2	*pinus densiflora*	39.69	24.52	70	4
	T1	*Tsuga sieboldii*	21.73	13.51	75	6
	T2	*Tsuga sieboldii*	20.88	14.50	77	12
	T3	*Tsuga sieboldii*	7.68	9.11	71	7
	Q1	*Quercus mongolica*	12.33	14.24	75	10
B						
	P3	*pinus densiflora*	38.66	24.43	71	5
	P4	*pinus densiflora*	28.84	24.30	71	5
	A1	*Abies firma*	25.93	17.70	82	10
	T4	*Tsuga sieboldii*	17.28	12.51	80	9
	T5	*Tsuga sieboldii*	8.91	10.70	77	11
	Q2	*Quercus mongolica*	11.92	10.81	67	3
	Q3	*Quercus mongolica*	15.00	15.83	65	2

大きいものではなかった．

2.3. 解析方法

まず，樹幹解析（石橋，1983）により各資料木の胸高断面積および樹高の連年成長量を推定した後，林分ごとにこれら2因子の総成長量を調べ，その特徴について樹種間で比較を行った．

次に，各資料木の断面積と樹高の相対成長関係（千葉，1990）を調べ，各樹種のトラジェクトリーの変化および樹種間の樹幹形の相違について検討を行った．

さらに，各資料木における光合成生産物の断面積成長および樹高成長への分配を，以下のような隅田ら（1995）の方法を用いて調べ，樹種間での分配傾向の相違について検討を行った．

林木の胸高断面積，樹高と材積との間に次のような関係が成り立つと仮定する．

$$V_i = aB_iH_i \tag{1}$$

ここで，i は任意の樹齢，V_i は i 年における材積，B_i は i 年における胸高断面積，H_i は i 年における樹高，a はパラメータである．両辺について自然対数をとれば，(1)式は

$$\ln \mathrm{V_i} = \ln \mathrm{a} + \ln \mathrm{B_i} + \ln \mathrm{H_i} \tag{2}$$

となる．(2)式の樹齢を $i+t$ 年（$t = 1, 2, 3, \cdots \mathrm{n}$）に置き換えた式を(2)'とすれば，(2)'−(2)より

$$\ln V_{i+t} - \ln V_i = (\ln B_{i+t} - \ln B_i) + (\ln H_{i+t} - \ln H_i) \tag{3}$$

となる．両辺を t で割れば

$$(\ln V_{i+t} - \ln V_i) / t = \{(\ln B_{i+t} - \ln B_i) + (\ln H_{i+t} - \ln H_i)\} / t \tag{4}$$

$$\therefore \quad \mathrm{RVGR} = \mathrm{RBGR} + \mathrm{RHGR} \tag{5}$$

ここで，RVGR，RBGR，RHGR はそれぞれ材積，胸高断面積，樹高の相対成長速度（RGR）である（Messier・Puttonen，1995）．すなわち，(1)式の関係が成立する場合，断面積と樹高の RGR の和は理論的に材積の RGR と等しくなることから，材積の RGR に対する断面積あるいは樹高の RGR の比率を調べることで，光合成生産物の肥大および伸長成長への分配傾向を推定することができる．なお，解析では，(1)式の関係が成立するか否かを検証するため，最初にベキ乗式

$$V_i = a\,(B_iH_i)^b \tag{1'}$$

を当てはめ，パラメータ b の値について調べた．

3. 結　　果

3.1. 総成長曲線

まず，林分Aにおける，各資料木の樹高および胸高断面積の総成長曲線を図1に示す．

樹高について樹種ごとに検討すると（図1a），アカマツはいずれも，先に成立した他樹種の個体を1934年までに追い抜いた後，急激に成長が良くなったが，1950年付近からやや成長速度を緩やかにした．ツガは，いずれも短期的に成長速度の増減が見られるものの，全体として見た場合，アカマツのように成長速度が大きく変化することはなく，ほぼ一定速度で成長した．なお，T1は1970年代半ばから成長がほぼ頭打ちとなった．ミズナ

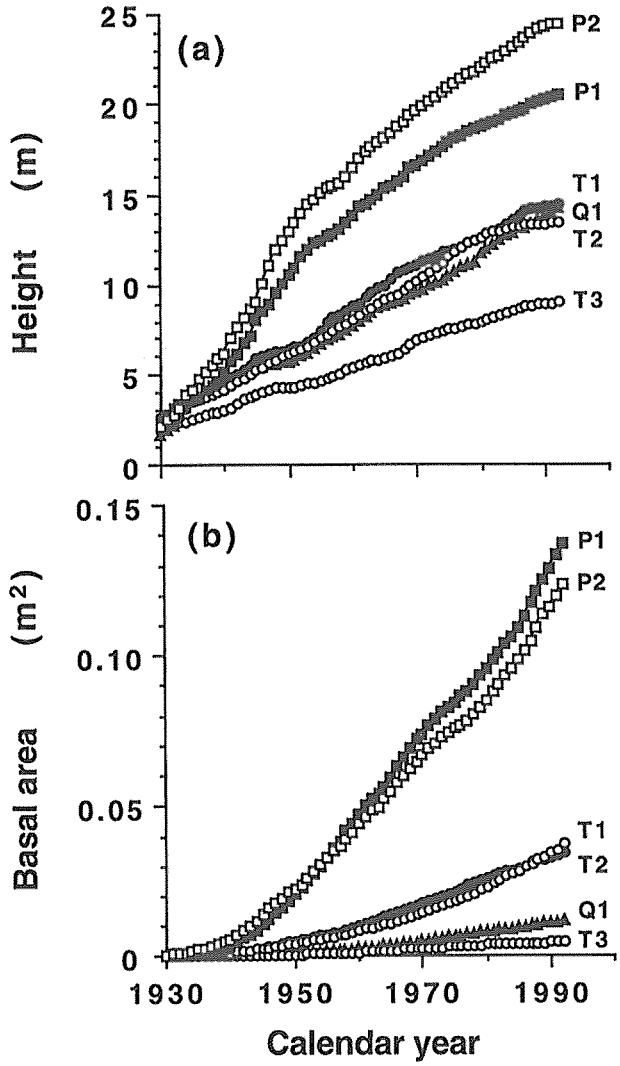

Fig. 1　Growth curves for each tree in the stand A. P*, T* and Q* indicate *Pinus densiflola*, *Tsuga sieboldii* and *Quercus mongolica* respectively.
図1　各資料木の成長曲線（林分A）

ラも，ツガと同様に，生育期間を通じてほぼ一定速度で成長した．なお，アカマツと他樹種（ツガ T3 を除く）との間で樹高のサイズ差を比較すると，1940 年 0.85m，1950 年 5.23m と，時間の経過とともにサイズ差が急速に増大するものの，その後は，1960 年時 6.61m，1990 年時で 8.33m と極めて緩やかに増加した．

胸高断面積については（図1 b），アカマツは，いずれも 1929 年に他樹種を上回った後，1940 年付近から指数関数的にサイズが増大した．ツガは，T1 および T2 が緩やかに増大

し，T3が極めて緩やかに増大した．ミズナラはT3と同様，極めて緩やかに増大した．ここで，断面積のサイズ差を樹種間で比較すると，アカマツと他樹種の間では，1950年0.016m²，1970年0.056m²，1990年0.093m²と，時間の経過とともにサイズ差が増大した．また，T1，T2とT3，Q1との間でも，緩やかではあるものの，サイズ差が増大した．

次に，林分Bにおける，各資料木の樹高および胸高断面積の総成長曲線を図2に示す．

樹高については（図2a），アカマツはいずれも，1930年付近から急激に成長が良くな

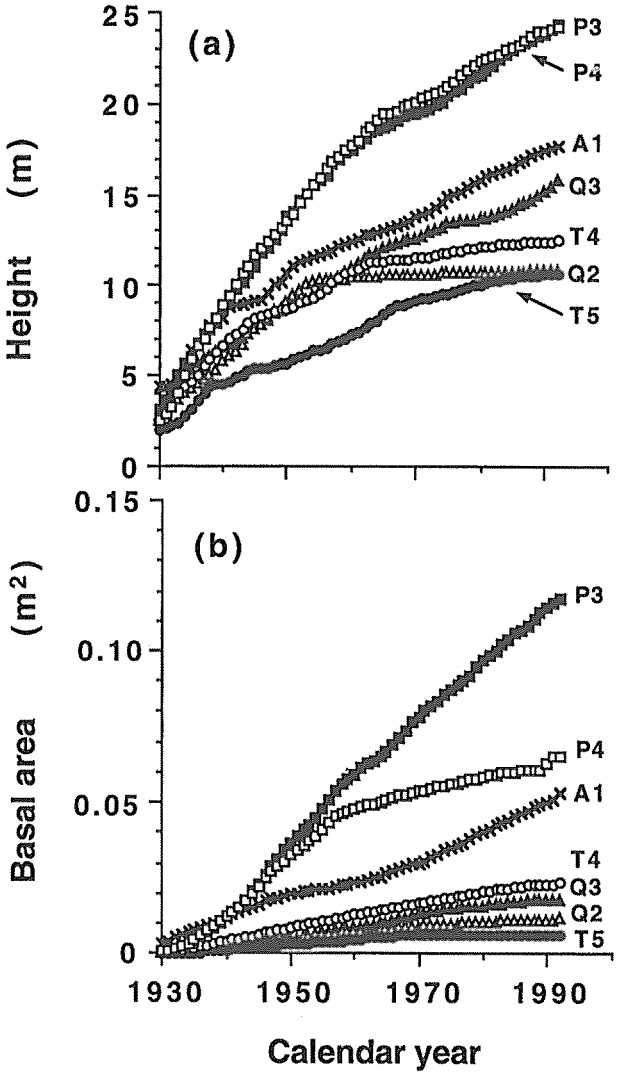

Fig. 2 Growth curves for each tree in the stand B. A1 indicates Abies firma, and other characters are same as that of fig. 1.
図2 各資料木の成長曲線（林分B）

り，1939年までに他樹種を追い抜いた後，1960年付近まで良好な成長を維持したが，それ以降はやや成長速度を緩やかにしながら成長した．モミは，アカマツに追い抜かれるまでは急速な成長を示すものの，それ以降は成長速度が緩やかとなり，ほぼ一定速度で成長した．ツガは，T4が1960年付近まで急速に成長した後，急激に成長速度が減少して，伸長成長がほぼ頭打ちとなり，T5が初期に急速に成長した後，1940年付近から成長速度が減少して，樹高成長がほぼ一定速度になった．ミズナラは，Q2が1950年付近まで急速に成長した後，急激に成長速度が減少して伸長成長が頭打ちとなり，Q3が生育期間を通じてほぼ一定速度で成長した．樹種間でサイズ差を比較すると，アカマツと他樹種との間では，いずれも1939年から1960年付近まではサイズ差が増大した．それ以降においては，伸長成長が頭打ちとなったT4およびQ2，伸長成長が極めて緩やかなT5との間ではさらにサイズ差が増大し，モミA1およびQ3との間では1960年時で5.1m，1990年時で6.1mと，サイズ差はほぼ一定となった．

断面積については（図2 b），アカマツは，P3が1930年付近から急激に成長が良くなり，その後も急速な成長速度を維持したが，P4は1955年付近までP3と同様に急速な成長を示すものの，それ以降は急激に成長速度が減少し，緩やかに成長した．モミは，初期において急速に成長していくものの，アカマツに樹高を抜かれた後，急激に成長速度が減少し，1950年から1960年付近では成長が極めて緩やかとなった．しかし，その後，再び成長速度が増大した．ツガおよびミズナラは，生育期間を通じて，T4とQ3が緩やかに成長しており，T5とQ2が極めて緩やかに成長した．アカマツと他樹種との間でサイズ差を比較すると，P3と他樹種との間では，1939年以降サイズ差が増大していき，他方，P4と他樹種との間では，1939年から1955年付近までサイズ差が増大するものの，それ以降モミとの間のサイズ差は減少していき，その他の樹種との間のサイズ差はほぼ一定か，微増した．

3.2.　相対成長関係

図3に，林分Aにおける各資料木の断面積と樹高の相対成長関係を示す．形状比に着目しながら各樹種のトラジェクトリーを見ていくと，アカマツは生育段階初期から形状比を低く保ちながら成長した．ツガは，T1およびT2が生育段階初期からアカマツより若干高い形状比を示しながら成長し，断面積が約0.02m^2（DBH約16cm）に到達した後は，T1は樹高が極めて緩やかに成長することでトラジェクトリーの傾きが緩やかになり，T2はアカマツP2とほぼ同様な形状比を保って成長した．T3はT1およびT2よりも常に高い形状比を示し，0.003m^2（DBH約6.2cm）付近からトラジェクトリーが急になった．ミズナラは，生育期間を通じて，T3よりもさらに高い形状比を示した．

Bにおける各資料木の断面積と樹高の相対成長関係を図4に示す．アカマツのP3は，生育段階初期ではアカマツのP4やモミよりも高い形状比を示すものの，断面積が約0.02m^2（DBH約16cm）に到達した後は，最も低い形状比で成長した．アカマツのP4およびモミは，生育段階初期では最も低い形状比を保ち，断面積が0.02m^{2}に到達した後は，P3よりも高い形状比となって成長した．なお，P4は0.05m^2（DBH約25.2cm）付近から肥大成長が極めて緩やかとなり，トラジェクトリーが急になった．ツガはアカマツおよびモミよりも高い形状比を示し，断面積が0.005m^2（DBH約8cm）に到達した後は，T4はP4

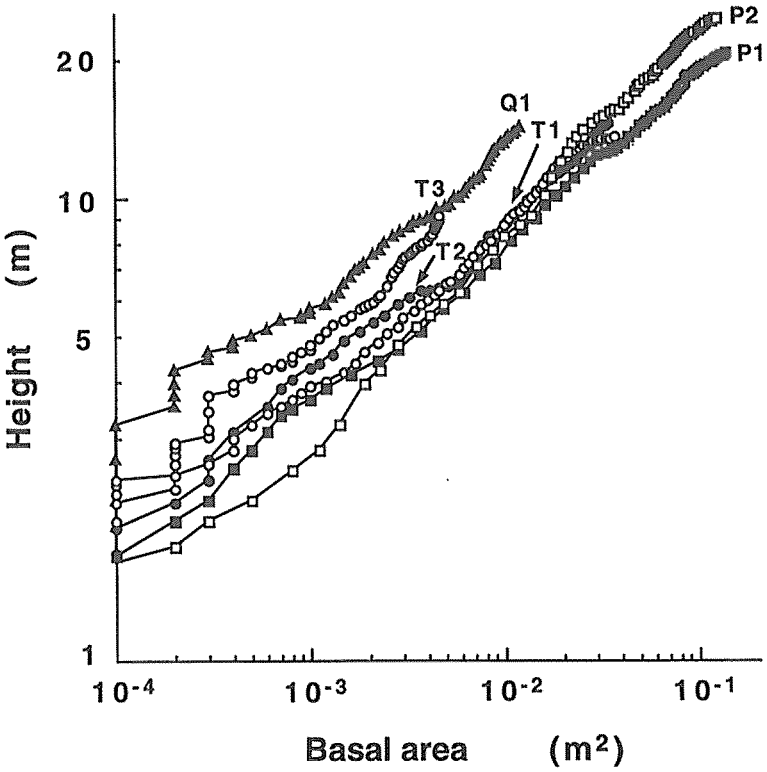

Fig. 3 Allometric relationships between basal area and height for each tree in the stand A.
図3 各資料木の相対成長関係（林分A）

やモミと同様な形状比に推移し，T5は肥大成長が頭打ちとなり，トラジェクトリーが急になった．ミズナラは，いずれも生育期間を通じて他樹種よりも高い形状比を保って成長した．

3.3. RGR比の経年変化

まず，線形最小二乗法により推定した，各資料木の（1)'式のパラメータを表3に示す．パラメータbは0.93から0.97までの値を示し，その平均は0.95であった．これらは，ほぼ1とみなしても差し支えない値であると考え，今回，隅田ら（1995）の方法を適用することにした．

次に，林分Aにおける各資料木のRGR比（RAGR／RVGR，RHGR／RVGR）の経年変化を図5に示す．RGR比は3年ごとの移動平均値で表記されている．各資料木とも，生育期間を通じて断面積のRGR比の方が樹高のそれより高い値を示していた．また，アカマツは，断面積のRGR比が増加すれば樹高のRGR比は減少するというように，断面積と樹高のRGR比の増減がほぼ対応しているのに対し，他の樹種は断面積と樹高のRGR比の増減がアカマツのように明確に対応しておらず，加えて，断面積と樹高のRGR

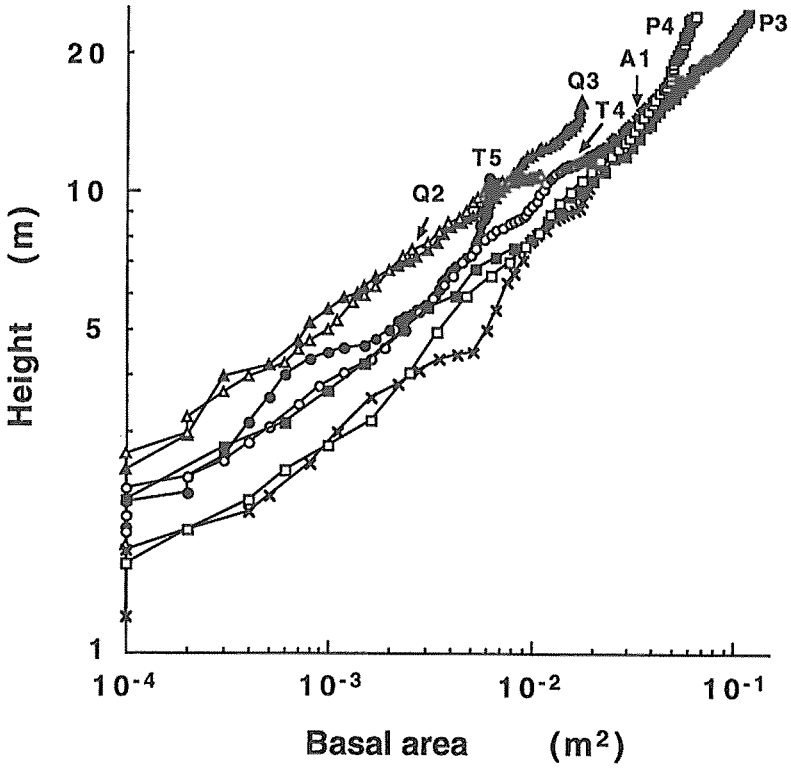

Fig. 4 Allometric relationships between basal area and height for each tree in the stand B.
図4 各資料木の相対成長関係（林分B）

表3 各資料木における(1)' 式のパラメータ
Table 3 Parameters of eqn.(1)' for each sample tree.

Tree name	Parameter a	Parameter b	r^2
P1	0.47	0.94	1.000
P2	0.49	0.94	1.000
P3	0.48	0.94	1.000
P4	0.49	0.94	1.000
A1	0.48	0.94	0.999
T1	0.39	0.93	0.999
T2	0.42	0.95	0.998
T3	0.43	0.97	0.995
T4	0.44	0.96	0.998
T5	0.43	0.97	0.995
Q1	0.43	0.94	0.997
Q2	0.39	0.93	0.995
Q3	0.43	0.96	0.999

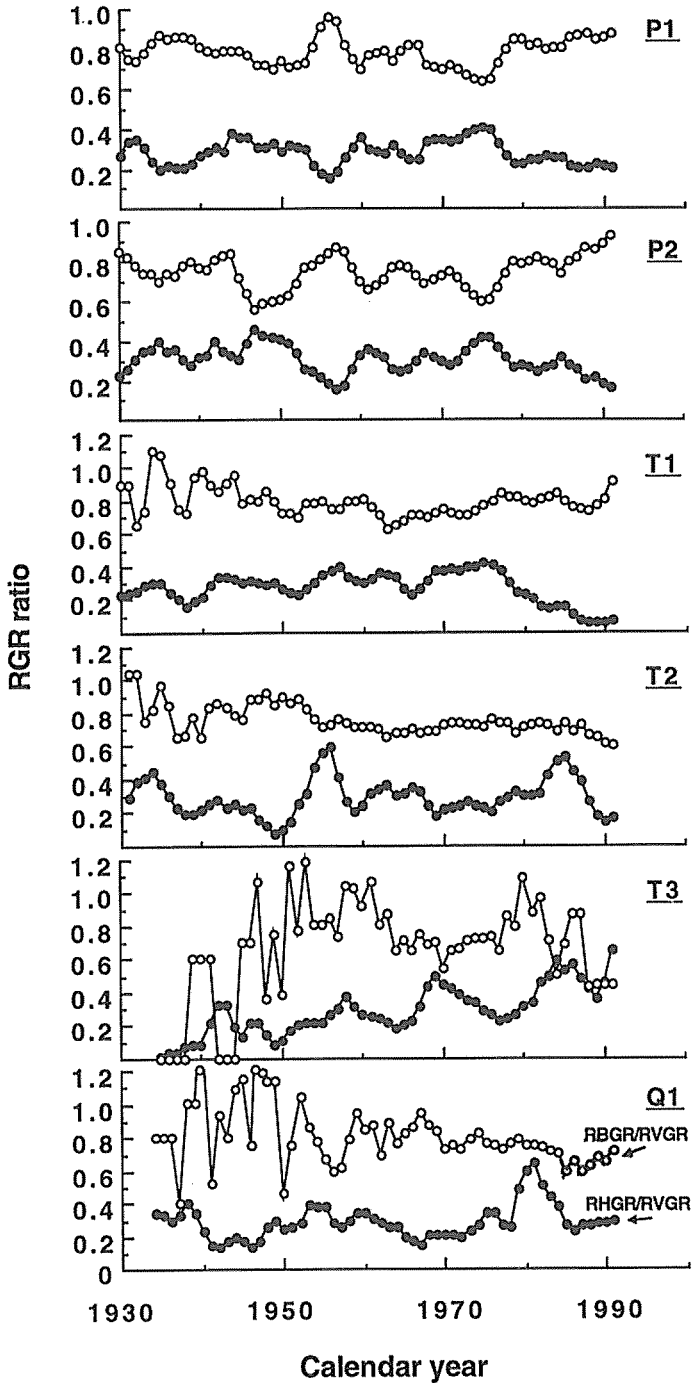

Fig. 5 RGR ratio curves for each tree in the stand A. RVGR, RBGR and RHGR indicate RGR of volume, basal area and height respectively.
図5 各資料木の RGR 比の推移（林分A）

比の和が1を大きく上回る時期が度々生じていた．

樹種ごとに傾向を見ていくと，アカマツのP1は短期的に大小の増減を繰り返しながら，断面積のRGR比が0.62から0.96，樹高のRGR比が0.14から0.40の範囲内で変動した．P2も短期的に大小の増減を繰り返しつつ，断面積のRGR比が0.56から0.91，樹高のRGR比が0.16から0.47の範囲内で変動した．

ツガのT1は，断面積のRGR比が1960年代半ばまで緩やかに減少し，その後は緩やかに増加した．樹高のRGR比は1970年代半ばまで緩やかに増加した後，急速に減少した．T2は，断面積のRGR比が1950年代半ばまで0.64から1.04の範囲で増減を繰り返し，その後はほぼ0.70付近を推移した．樹高のRGR比は短期的に大小の増減を繰り返しながら主に0.08から0.40を中心に推移し，1955年および1985年頃に0.60に到達する大きなピークを示した．T3は，断面積のRGR比が短期的な大小の増減を繰り返しながら1960年代半ばまで増加し，それ以降0.45から1.10の範囲内で変動した．樹高のRGR比は短期的な大小の増減を繰り返しつつ，全体的に増加した．

ミズナラは，断面積のRGR比が，1970年まで大小の増減を繰り返しながら0.40から1.16の範囲内で変動した後，緩やかに減少した．樹高のRGR比は，短期的に大小の増減を繰り返しながら0.16から0.40の範囲で変動し，1980年頃には0.68に到達する大きなピークを示した．

さらに，林分Bにおける各資料木のRGR比の経年変化を図6に示す．資料木によっては一時的に逆転している場合があるものの，この林分でも生育期間を通じて断面積のRGR比の方が樹高のそれより大きな値を示していた．また，アカマツ，ツガのT5およびミズナラのQ3においては，断面積と樹高のRGR比の増減傾向がほぼ対応していたのに対し，その他の資料木においてはRGR比の増減傾向の対応が明確でなかった．

アカマツのP3は，短期的な大小の増減を繰り返しながら，断面積のRGR比が緩やかに減少し，樹高のRGR比が緩やかに増加した．P4は，短期的な大小の増減を繰り返しながら，断面積のRGR比が減少，樹高のRGR比が増加した．また，1960年代から1980年代にかけて，樹高のRGR比が一時的に断面積のそれを上回る時期が3度生じていた．

モミは，断面積のRGR比が1950年代半ばまで減少し，その後は緩やかに増加した．樹高のRGR比は，短期的に大小の増減を繰り返しつつ0.12から0.50の範囲内で変動し，1935年頃には0.68に到達するピークを，1950年頃には0.90と断面積のRGR比を上回る大きなピークを示した．

ツガのT4は，断面積のRGR比が1940年代まで減少した後，短期的に増減を繰り返しながら0.62から0.88の範囲で変動した．樹高のRGR比は，1950年まで増減を繰り返しつつ0.12から0.38の範囲内で変動し，1950年から1965年頃に0.62に到達する大きなピークを示した後，RGR比が急速に低下し，その後は極めて緩やかに増加していた．T5は，断面積のRGR比が，1960年代半ばまで短期的に大小の増減を繰り返しながら0.25から0.98の範囲で変動した後，急速に減少し，RGR比が0付近で推移した．樹高のRGR比は，1940年代半ばまで増減を繰り返しながら0.10から0.40の範囲内で変動した後，時間とともに増加し，1960年代半ばから断面積のRGR比を上回った．

ミズナラのQ2は，断面積のRGR比が1950年代半ばまで減少した後，1955年および1985年頃に急増して大ピークを示し，樹高のRGR比は，1950年まで小さな増減を繰り

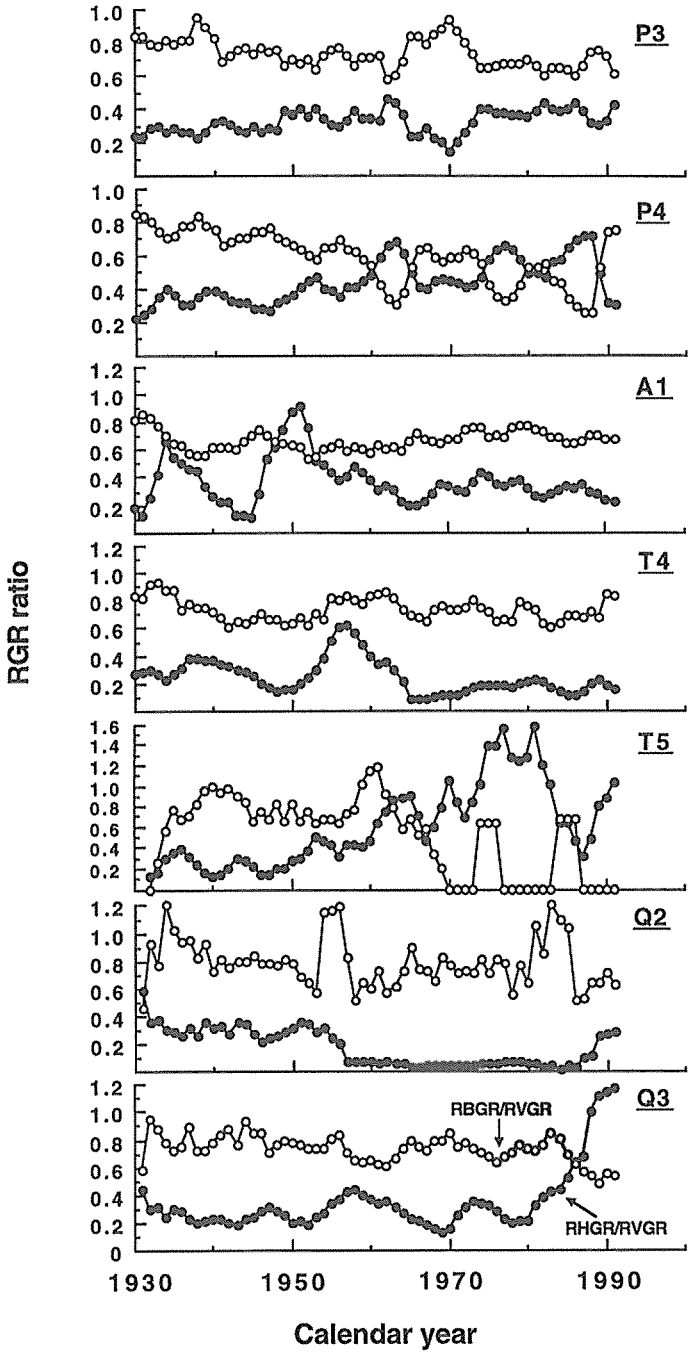

Fig. 6 RGR ratio curves for each tree in the stand B.
図6 各資料木の RGR 比の推移（林分B）

返しながら 0.22 から 0.58 の範囲内で変動した後，急速に減少し，0.07 付近で推移した．Q3 は，短期的に増減を繰り返しながら，断面積の RGR 比が 0.57 から 0.95，樹高の RGR 比が 0.13 から 0.44 の範囲内で変動していき，1980 年代後半より断面積の RGR 比が減少，樹高の RGR 比が急増した．

4．考　　察

4.1．各樹種の成長と樹幹形

各資料木の成長特性を樹種ごとにまとめていくと，以下のようになる．

アカマツは 4 樹種の中で最も成長が良く，樹高と胸高直径（DBH）の平均成長速度は，それぞれ 0.29m/year から 0.35m/year，0.43cm/year から 0.61cm/year であった．樹高は 11 年から 17 年生時に他樹種を上回ると，30 年ないし 40 年生時まで急激に成長し，その後は徐々に成長速度が減少し，緩やかに成長するという，飽和型の成長を示した．一方，断面積は，途中で成長が頭打ちとなる P4 を除くと，指数関数的に成長した（図 1，2）．ここで，光合成産物の樹幹への分配を見ると，伸長成長への分配比が増加する時期，肥大成長への分配比が増加する時期を短期的に交互に繰り返しながら推移しており，急激な分配比の変化は見られなかった．ただし，P4 は傾向が異なり，短期的に増減を繰り返しながら，全体的に伸長成長への分配比が増加，肥大成長への分配比が減少しており，時折，伸長成長と肥大成長の分配比が逆転する現象も生じた（図 5，6）．また，アカマツの樹幹形は，生育期間を通して他樹種より低い形状比を維持しながら変化した（図 3，4）．

モミは 1 本のみではあるが，アカマツに次いで成長が良かった樹種であり，樹高と DBH の平均成長速度は，それぞれ 0.22m/year，0.36cm/year であった．この値は，荒上（1987）が宮崎演習林で調査したモミ優勢木の平均成長速度（0.30m/year，0.73cm/year）と被圧木の成長速度（0.04m/year，0.06cm/year）の中間であり，被圧木よりも明らかに成長速度は大きいことが分かる．なお，荒上（1987）の直径成長速度は地際直径のそれである．これは，稚樹段階にスズタケによる被圧を受けなかったこと，および上木がアカマツであり，林内照度が比較的高いこと（外舘・野呂，1991）に由来するものと推測される．樹高はアカマツに抜かれるまでは急速に成長し，その後は成長速度がやや緩やかとなり，ほぼ一定速度で成長した．一方，断面積は初期に急速に成長していたものの，アカマツに樹高を抜かれた後，成長速度の低下する状態が続き，そして，再び成長速度が高くなった（図 2）．ここで，生産物の分配傾向を見ると，アカマツと双方向的に競争（原，1995）していたと推測される 1930 年代は，伸長成長への分配比が急増し，肥大成長への分配が急速に減少していた．また，断面積成長が極めて緩やかになった 1940 年から 1950 年代半ばまでは，伸長成長への分配比が再び急激に増大し，肥大成長のそれを上回る時期も生じていた．その後の断面積成長が回復した時期には，肥大成長への分配比が緩やかに増大していた（図 6）．また，モミの形状比は，生育期間を通してアカマツとほぼ同様な値で推移した（図 4）．

ツガは，樹高と DBH の平均成長速度が，それぞれ 0.13m/year から 0.19m/year，0.12 cm/year から 0.32cm/year であり，アカマツ，モミよりも成長速度が小さかった．しかし，劣勢木である T3（0.13m/year，0.12cm/year）および T5（0.14m/year，0.13cm/year）を

除けば，荒上（1987）が調査したツガ優勢木の平均成長速度（0.18m/year，0.34cm/year）とほぼ同じであった．これは，モミの部分で指摘したように，スズタケによる被圧がなかったことと，アカマツ林内の照度が比較的高いことに由来するものと思われる．樹高成長は，T2，T3のように生育期間を通してほぼ一定速度で成長するもの，T5のようにアカマツに樹高を追い抜かれるまで急速に成長し，その後やや緩やかに成長するもの，そしてT1，T4のように途中まで一定速度，あるいは急速に成長した後，成長が頭打ちになるものが見られた．一方，断面積はいずれも，生育期間を通して緩やかに，あるいは極めて緩やかに成長した（図1，2）．ここで，生産物の分配傾向を見ると，T1は，伸長成長への分配比が時間とともに緩やかに増加した後，伸長成長が頭打ちになった1970年代半ばから，急速に分配比が減少した．T2は，1955年および1985年頃に，伸長成長への分配比が急激に増加するとともに，肥大成長への分配比が減少した．T3は，生育期間を通して伸長成長への分配比が増加した．T4は，伸長成長への分配比が1950年から1960年代半ばに大きなピークを示した後，伸長成長が頭打ちになった時期には分配比が大きく低下した．T5は，1960年代半ばから伸長成長への分配比が急激に増加するとともに，肥大成長への分配比が急激に低下した（図5，6）．このように，ツガはいずれも，伸長成長への分配比を短期的あるいは長期的に増加させていた．また，樹幹の形状比は，断面積が約0.02 m^2（DBH約16cm）未満ではアカマツ，モミよりも高く，断面積がそれ以上になるとアカマツ，モミと同様な値を示した（図3，4）．

ミズナラは，樹高とDBHの平均成長速度がそれぞれ0.16m/yearから0.24m/year，0.18cm/yearから0.23cm/yearと，ツガとほぼ同様な値を示した．ただし，胸高到達年数はQ1の10年を除くと，Q2が3年，Q3が2年と極めて早いことから（表2），Q2およびQ3は萌芽更新により成立した個体と考えられる．樹高成長はQ1，Q3のように，生育期間を通して一定速度で成長するもの，Q2のように途中まで急速に成長し，その後成長が頭打ちになるものが見られた．一方，断面積は生育期間を通して緩やかに，あるいは極めて緩やかに成長した（図1，2）．生産物の分配を見ると，Q1は伸長成長，肥大成長とも一定の範囲内で分配比が変動した後，1980年代に伸長成長への分配比が急激に増加するとともに，肥大成長への分配比が減少していた．Q2は1955年頃に肥大成長への分配比が急増するとともに，伸長成長への分配比が減少しており，伸長成長が頭打ちとなる時期には，伸長成長への分配比が約0.07と極めて低い値を示した．Q3は，1980年頃まで一定の範囲内で分配比が変動した後，伸長成長への分配比が急増するとともに，肥大成長への分配比が減少した（図5，6）．また，ミズナラの樹幹形は，生育期間を通して，他の樹種よりも常に高い形状比を保っていた（図3，4）．

以上の結果から，林冠木であるアカマツのP4と，その下層木であるモミ，ツガ，ミズナラにおいて，生産物の分配傾向に大きな変化が生じているのは明らかである．各個体についての詳細な成長履歴は明らかではないが，これらの変化は主に，同一階層木間での光をめぐる双方向的競争，あるいは上層木と下層木との間での光をめぐる一方向的競争（原，1995）に起因するものではないかと考えられる．

アカマツP4の挙動は，P4と周囲のアカマツ個体との間で光をめぐる激しい競争が生じたため，P4が肥大成長を抑制して伸長成長に光合成産物を回すように分配比を変化させることで，競争に勝とうとした結果であろう．短期的に伸長成長への分配比を急増させ

たモミ，ツガ T2，T4，およびミズナラ Q1，Q3 は，なんらかの原因，例えば上木の枯損などによる一時的な光環境の好転に反応した個体であり，長期的に伸長成長への分配比を増加させたツガ T1，T3 および T5 は，次節に述べるような，上木の成長に伴う林内光環境の好転（石塚・金沢，1989）に顕著に反応した個体であろうと推察される．また，生育途中で伸長成長が頭打ちの傾向を示していたツガ T4 とミズナラ Q2 は，上木との一方向的競争の効果に亜高木間での光をめぐる競争の効果が加わることで，これらの個体の光環境が悪化したためではないかと推察される．

生育期間を通して，各樹種の樹幹の形状比はアカマツ，モミで低く，それ以外ではツガ，ミズナラの順に高くなった．また，ツガ劣勢木の T3，T5 は，他のツガ資料木よりも明らかに高い形状比を示した．比較した樹種数およびその資料数が極めて少ないため，今回の結果のみから結論を導くことは困難であるが，これら林木の樹幹形には，それぞれの樹種特性（Niklas，1994）や，光，風といった個体の生育環境因子（Holbrook・Putz，1989；King，1986；Kohyama，1987）が大きく影響している可能性が考えられる．

4.2.　林冠木と亜高木のサイズ差

アカマツが 11 年から 17 年生時に他樹種の樹高を追い抜いた後，これらの樹種間で，時間の経過とともに樹高や断面積のサイズに差が生じ始め，約 70 年生時点ではアカマツが林冠木に，その他のモミ，ツガ，ミズナラが亜高木になっていた（太田ら，1994）．

林冠木と亜高木のサイズ差は樹高と断面積で，その推移傾向が異なった．すなわち，断面積のサイズ差は，途中から肥大成長が頭打ちになった P4 を除くと，時間とともに増大していくのに対し，樹高のサイズ差は，アカマツの伸長成長が急速である約 30 年ないし 40 年生の時までは急激に増大し，その後，アカマツの伸長成長がやや緩やかになると，ほぼ一定か，微増した（図 1，2）．この傾向は，発達段階が異なるアカマツ林分の構造解析の結果ともほぼ一致していた（國崎・今田，投稿中）．一般に，上木の庇陰による下木成長の抑制効果が，伸長成長より肥大成長の方に顕著に表われることは，よく知られた事実であるが（赤井ら，1990；Messier・Puttonen，1995；鈴木ら，1990），今回の結果は従来の知見を支持するものであると考えられる．

樹高のサイズ差が途中からほぼ一定か，あるいは微増傾向に変化した理由としては，第一に林冠木であるアカマツの伸長成長速度が緩やかになり，亜高木の成長速度と同程度になったことが挙げられる．さらに，石塚・金沢（1989）によれば，樹冠下における林木の成長を促す環境は，主に上木樹高の初期成長の速さ，樹高成長に対する樹冠高上昇の早さ，同一樹冠高での樹冠下の明るさなどの条件が複合的に働くことで形成されるという．アカマツはこれらの条件を満たし得る樹種であることから（井上，1960；外舘・野呂，1991），第二の理由として，アカマツの成長に伴う階層構造の変化が林内光環境の改善を引き起こし，その結果，亜高木の伸長成長が良くなっているという可能性が考えられた．

4.3.　アカマツ林の更新と推移

年輪解析の結果，1992 年時で林分Ａのアカマツが樹齢 70 年から 72 年生，ツガが 71 年から 77 年生，ミズナラが 75 年生であり，一方，林分Ｂのアカマツが 71 年生，モミが 82 年生，ツガが 77 年から 80 年生，ミズナラが 65 年から 67 年生であった（表 2）．2 林分

のみではあるものの，アカマツの樹齢が約70年生と一致しており，その他の高木樹種も65年から82年生と樹齢の差はさほど大きくなかった．加えて，アカマツは典型的な陽樹であり，裸地でしか更新できないことを考慮すれば（井上，1960），1920年以前にこの地域で何らかの撹乱が生じたものと考えられる．汰木・薛（1992）は当地域の落葉広葉樹二次林において調査を行った結果，1910年以前に伐採が入っていることを明らかにしている．この地域では1910年代の初期まで銅が採掘されており，坑木，製炭用に大量の木材が必要であったと推測されることから（汰木・薛，1992），今回の対象林分付近も，1910年あるいは1920年代に伐採されたものと推測される．

当地域のアカマツ二次林の多くは，林冠層がアカマツのみで構成されている．また，亜高木層にはモミ，ツガやミズナラなどが多く，アカマツは全く存在していない．鈴木（1984）は，高知県の山岳地帯に成立するモミ・ツガ二次林で詳細な調査を行った結果，調査林分の一部は，かつてアカマツが優占した林分であったことを明らかにしている．また，二宮ら（1980）によれば，愛媛大演習林内のモミ・ツガ二次林には，多数のモミ，ツガ，シデ類の大径木に混じって，少数のアカマツ大径木が出現していたという．それゆえ，宮崎演習林内に成立するアカマツ二次林も，いずれはモミ，ツガやミズナラなどが優占する林分へと移行するものと推測される．

謝　辞

本研究を進めるにあたって，九州大学演習林の荒上和利助教授，宮崎演習林の椎葉康喜技官，故・椎葉辰雄技官をはじめとする演習林関係者各位，九州大学農学部林学第一講座ならび平成4，5年度の林学科3年生諸氏には，林分調査および資料収集において多大なる御協力を戴きました．また，日本大学農獣医学部の増谷利博博士，宮崎大学演習林の伊藤　哲博士には，調査，資料収集とともに貴重な助言を数多く戴きました．ここに記して深甚の謝意を表します．

引　用　文　献

赤井龍男・吉村健次郎・古野東洲・上田晋之助（1988）：クロマツ人工林に天然生ヒノキ，アカマツ，広葉樹の階層混交した複層林の構造．京大演報　**60**：77-89

荒上和利（1987）：九州中部山岳地帯におけるモミ・ツガ天然林の成立過程に関する研究．九大演報　**57**：17-108

千葉幸弘（1990）：樹幹断面積と樹高の相関成長図．日林論　**101**：395-396

原登志彦（1995）：植物集団における競争と多種の共存．日生態誌　**45**：167-172

Holbrook, N. M. and Putz, F. E. (1989) : Influence of neighbors on tree form : effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). Amer. J. Bot. **76** : 1740-1749

今田盛生（1995）：わが国の林業技術進展の基本的方向．林業経済　**559**：22-26

井上由扶（1960）：アカマツ林の中林作業法に関する研究．九大演報　**32**：1-265

石橋整司（1983）：樹幹解析プログラム2題．J. PC Forestry　**1**：22-38

石塚森吉・金沢洋一（1989）：針広混交林におけるエゾマツ・シナノキ・イタヤカエデ樹冠下のトドマツの成長過程．日林誌　71：281-287

KING, D. A.（1986）：Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in Acer saccharum. Ecology 67：980-990

KOHYAMA, T.（1987）：Significance of architecture and allometry in saplings. Func. Ecol. 1：399-404

九州大学農学部附属演習林（1986）：九州大学農学部附属演習林宮崎地方演習林第4次森林管理計画書．pp.27-29

増谷利博・柿原道喜・國崎貴嗣（1995）：樹幹解析による海岸クロマツ老齢木の成長特性．九大農芸誌　49：179-189

MESSIER, C. and PUTTONEN, P.（1995）：Growth, allocation, and morphological responses of Betula pubescens and Betula pendula to shade in developing Scot pine stands. Can. J. For. Res. 25：629-637

NIKLAS, K. J.（1994）：Plant allometry. The University of Chicago Press, Chicago, 395pp.

二宮生夫・冨田英司・辻田昭夫・荻野和彦（1985）：モミ・ツガ二次林の種組成の多様性と林分構造．愛媛大演報　23：59-76

太田和樹・増谷利博・今田盛生（1994）：九州大学宮崎演習林における天然生アカマツ混交林の類型化．九大演報　71：13-25

外舘聖八朗・野呂忠幸（1991）：アカマツ林における林分構造と林内相対照度．日林論　102：561-562

隅田明洋・伊東宏樹・井鷺裕司（1995）：アラカシ個体群の樹形に関するアロメトリー　直径成長と樹高成長．第42回日生態学会講演要旨集，p.94

鈴木英治（1984）：暖温帯におけるモミ・ツガ林の更新．遺伝　38：56-61

鈴木　誠・鈴木　保・鴇田　好・高浜静子（1990）：非皆伐施業地における二段林造成に関する研究（XI）上層木の密度の違いと下木の現存量．日林論　101：55-56

寺岡行雄・増谷利博・今田盛生・溝上展也・荒上和利・椎葉康喜（1991）：細胞式皆伐作業法適用林における造林木の残存率と樹種，植栽年度及び立地因子との関係解析．九大演報　65：47-66

汰木達郎・薛　孝夫（1992）：九州山地における落葉広葉樹二次林の発達に関する研究　階層構造と齢構成．九大演報　66：1-18

（1995年11月28日受付；1996年1月10日受理）

Summary

Growth, allometry, and biomass allocation to stem in canopy and sub-canopy trees in 70-year-old *Pinus densilflora* (Pinus) stands were studied at the Kyushu University Forest in Miyazaki. The purpose of this study was to collect basic information in order to construct a working system for natural Pinus stands. Sample trees of *Pinus densiflora*, *Abies firma* (Abies), *Tsuga sieboldii* (Tsuga) and *Quercus mongolica* var. *grossesserrata* (Quercus) were selected for stem analysis in the stands where tree species composition, stand density and size structure were different. The four species were compared for height and basal area growth. The results obtained were as follows.

The canopy tree, Pinus had the greatest height and basal area growth rate, and sub-canopy trees of Abies, Tsuga and Quercus had a lower growth rate. The ratios of height to diameter at breast height had relatively low values for Pinus and Abies, and Quercus had the highest ratio values. For all species, there were trees whose biomass allocation to basal area growth decreased and biomass allocation to height growth increased greatly over short or long periods. Further, there were also sub-canopy trees (Tsuga and Quercus) whose biomass allocation to height growth decreased greatly. Size difference in basal area between Pinus and other species trees increased with stand development. However, size difference in height was approximately constant or increased very slowly, after size difference increased until Pinus reached 30 or 40-year-old. From these results, it was concluded that competition for light among intra-species trees and/or among inter-species trees might influence biomass allocation to stem and the growth in each species.

Key words : stratification; growth; allometry; relative growth rate; stem analysis.