

## 140年生スギ人工林における地上部純一次生産と窒素利用：天然更新した広葉樹が優占する不成績造林地との比較

榎木, 勉  
九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

<https://doi.org/10.15017/4776826>

---

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 103, pp.1-6, 2022-03-29. The Kyushu University Forests  
バージョン：  
権利関係：

# 140年生スギ人工林における地上部純一次生産と窒素利用： 天然更新した広葉樹が優占する不成績造林地との比較

榎木 勉

高齢の人工林と広葉樹二次林の地上部純一次生産と窒素利用様式を明らかにするために、隣接する140年生のスギ人工林と造林が不成績に終わり天然更新した広葉樹が優占する二次林が成立している林分とを比較した。スギ人工林の地上部バイオマスの成長量は正の値を示し、炭素の吸収源として機能していると考えられた。二次林はスギ人工林よりも地上部バイオマスが小さく、成長量や地上部純一次生産も小さかった。この違いには、地位の違いやスギと広葉樹の資源利用様式の違いが関係していた。一方、調査結果は、台風や冠雪などの攪乱の影響が大きかったことを示唆しており、攪乱の頻度が高い地域における森林の長期管理には、攪乱の予測とリスク管理が重要であることが考えられた。

キーワード：不成績造林、天然更新、二次林、老齢人工林、炭素動態

To clarify the aboveground net primary production and nitrogen use of old plantation and secondary broad-leaved forest, we compared a 140-year-old *Cryptomeria japonica* plantation with an adjacent secondary forest that had been established by natural regeneration of broad-leaved tree after the unsuccessful plantation. The aboveground biomass of the plantation expressed positive value of growth rate, suggesting that the aboveground biomass function as a carbon sink. The aboveground biomass of the secondary forest was smaller than that of the plantation, and accordingly, the growth rate and aboveground net primary production were also lower. The difference may be related to the difference in the site fertility and the difference in resource use between *C. japonica* and broad-leaved trees. On the other hand, the results of this study also suggest that the effects of natural disturbance such as typhoons and snow accretion damage were significant. It is considered that prediction and risk management of disturbance are important for the long-term management of forests in areas with high frequency of disturbance.

Key words: Carbon dynamics, natural regeneration, old plantation, secondary forest, unsuccessful plantation

## 1. はじめに

森林の純一次生産は、成熟後林齢の増加にともない減少する (Kira & Shidei 1967; Gower *et al.* 1996; Law *et al.* 2003)。一方、アメリカ合衆国オレゴン州のボンデローサマツ林 (Law *et al.* 2003) や地中海の老齢二次林 (Badalamenti *et al.* 2019) などの林齢100年以上の森林での炭素蓄積量の増加が報告されており、老齢林は炭素の吸収源と言われている (Luyssaert *et al.* 2008)。しかし、森林の炭素収支については、その推定方法や解釈などについて議論が続いている (Gundersen *et al.* 2021)。

自然攪乱や伐採などの人為攪乱後の森林の再成長 (regrowth) は地球規模での炭素の吸収を増加させると考えられている (Pugh *et al.* 2019a, b)。全世界の森林による炭素吸収において、伐採や自然攪乱から回復過程にある森林の寄与は大きい (Pan *et al.* 2011)。施業の効果についても間伐 (Finkral & Evans 2008) や伐期の延長 (Selvaraj *et al.* 2017, Stokland 2021) など林分構造を複雑化させる施業 (Ford & Keeton 2017) が林木や土壌への炭素吸収を増大させることが報告されている。また、施業や自然攪乱は森林生態系の生産性を制限する窒素 (Vitousek & Howarth 1991)

の動態にも影響を及ぼす (Latty *et al.* 2004)。

近年、日本の主伐の先送りによる人工林の高齢級化が進行しており、2016年では10歳級以上の人工林の面積は663万haで全体の65%に達した (林野庁 2020)。高齢級人工林を対象とした施業の体系化は重要な課題と認識され、植栽木に関する施業やその取扱についての研究や議論が進められている (宮本 2015)。一方、高齢級人工林の炭素吸収能や物質循環などの機能についての研究は多くない。地上部バイオマスや窒素動態と林齢の関係を示した研究はいくつかあるが (Shutou & Nakane 2004; Tateno *et al.* 2009)、林齢が100年を越えるものはなく、高齢人工林の炭素蓄積量の増減やその要因ならびに炭素動態を検討するために十分な情報は得られていない。

人工林の高齢化に対し、施業コストの低減や森林生態系機能の維持のために人工林の天然更新による針広混交林や広葉樹林への移行が推奨されている (新山ら 2010; 田内 2010; 林野庁 2020)。針葉樹人工林の針広混交林や広葉樹林への移行に関する研究としては、針葉樹人工林内で広葉樹の天然下種更新を促す方法の検討 (杉田ら 2003; 今ら 2007)、埋土種子の人工林と隣接する天然林との比較 (酒

Tsutomu Enoki.: Aboveground net primary production and nitrogen use of 140-year-old *Cryptomeria japonica* plantation: comparison with an unsuccessful plantation dominated by naturally regenerated broad-leaved species

責任著者 (Corresponding author) Email. enoki.tsutomu.929@m.kyushu-u.ac.jp 〒089-3705 北海道足寄郡足寄町北5条1丁目85

九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

Division of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University

井ら 2006) や不成績造林地に天然更新した林分での調査 (Masaki *et al.* 2004) があるが、これらの研究は種多様性や林分動態に着目しており、炭素動態や物質循環についての研究は少ない (市川ら 2003)。

本研究では、高齢のスギ人工林と広葉樹二次林の地上部純一次生産 (Aboveground Net Primary Production : ANPP) と窒素利用様式を明らかにするために、140 年生のスギ人工林と隣接する造林が不成績におわり高齢の二次林が成立している林分との比較を行った。140 年生スギ人工林の値は、国内の他のスギ造林地のデータと比較し ANPP およびスギの窒素利用様式の林齢に伴う変化を評価した。次に、高齢の二次林が成立している林分と比較し、高齢人工林の広葉樹林化が ANPP および林木の窒素利用に与える影響を検討した。

## 2. 方法

調査は福岡県糟屋郡篠栗町 (北緯 33° 39′, 東経 130° 32′) に位置する九州大学農学部附属演習林福岡演習林 (以下福岡演習林) の 13・14 林班内の高齢スギ人工林 (以下、スギ林) と隣接する二次林で行った (図 1)。調査地は標高 380 m から 480 m に位置する。スギ林の林齢は調査時で約 140 年生と考えられている (大崎・長澤 1995)。スギ林では 1978 年に 30% の本数間伐が行われ、間伐木の樹齢は 108 ~ 110 年、平均材積は 1.05 m<sup>3</sup> 本<sup>-1</sup> であった。また、1991 年には台風による風倒木の伐採が行われた。隣接する二次林は、スギ林内で初期の活着不良により施業が放棄され、広葉樹が天然更新した林分である。二次林内には胸高直径が 1 m を超える常緑広葉樹も生育しており、天然更新はスギ植栽後かなり早い段階で開始されたと考えられる。二次林には植栽されたスギが残存し林冠に達しているが、天然更新した広葉樹が優占する。林冠層はスギの他、ウラジロガシ (*Quercus salicina*), イヌシデ (*Carpinus tschonoskii*), アカガシ (*Quercus acuta*), クスノキ (*Cinnamomum camphora*), ミズキ (*Cornus controversa*) などで構成され、亜高木層にはヤブツバキ (*Camellia japonica*) が多く見られた (Inoue *et al.* 2008)。下層にはアオキ (*Aucuba japonica*) やヤブニッケイ (*Cinnamomum yabunikkei*) が多く見られた

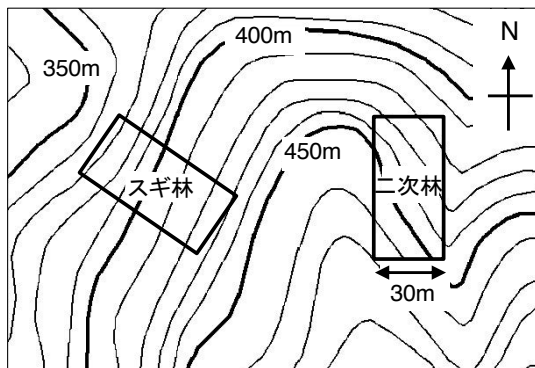


図 1. スギ人工林および広葉樹二次林に設置した調査プロット (30m×60m) の位置。

が (井上ら 2007), 近年はシカによる食害の影響を強く受け (壁村ら 2018), 林床植生は乏しい。

スギ林と二次林それぞれに 60 m × 30 m の調査プロットを設定した (図 1)。調査プロットは 18 個の 10 m × 10 m のセルに分割した。プロット内に出現する胸高周囲長 15 cm 以上の樹木の樹種同定を行い、胸高周囲長および位置を計測した (スギ林: 2010 年 10 月と 2012 年 10 月, 二次林: 2006 年 4 月と 2007 年 10 月)。リターフォールは開口面積 0.5 m<sup>2</sup> の円形リタートラップを各セルに一つずつ設置し毎月回収した (スギ林: 2010 年 8 月 ~ 2011 年 8 月, 二次林:

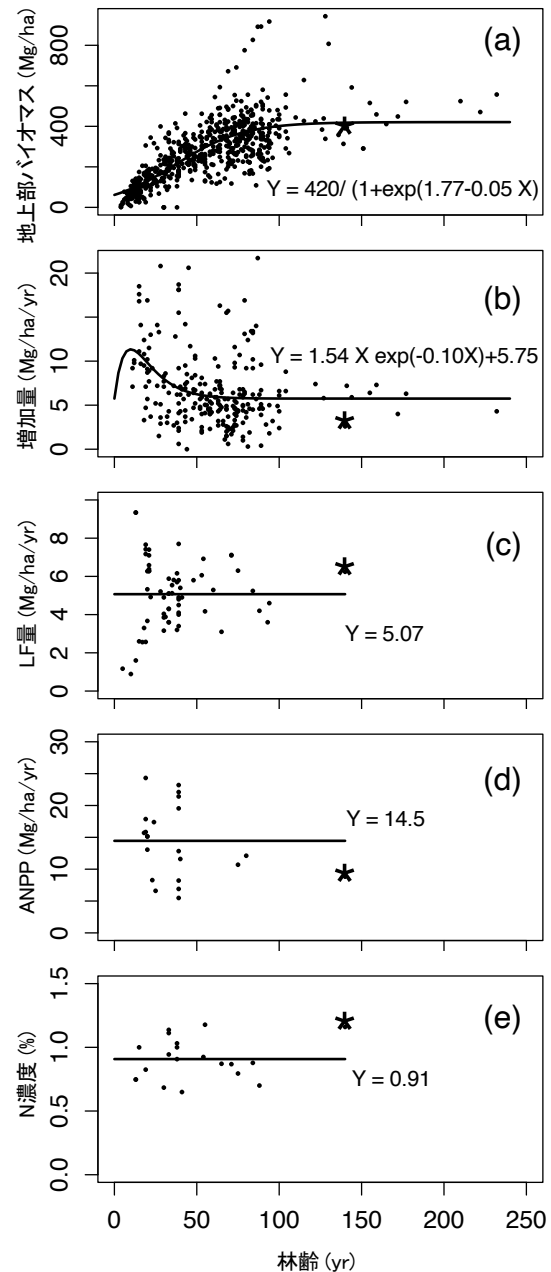


図 2. スギ人工林の (a) 地上部バイオマス, (b) 地上部バイオマスの増加量, (c) リターフォール量, (d) 地上部純一次生産量 (ANPP), (e) リターフォール中の窒素濃度の林齢による変化。\*は本研究の値を示す。

2006年8月～2007年8月)回収したリターは70℃で48時間乾燥し重量を測定した。測定後、試料はミルで粉碎し、炭素窒素濃度をCNコーダー(MT-600, Yanaco Inc., 京都)を用いて測定した。

スギ林および二次林の地上部バイオマス( $W_{Top}$ : kg)の計算には小宮山ら(2011)の共通相対成長式を用いた。スギ林は胸高直径(DBH: cm)と幹の比重( $\rho$ : 0.3524 kg/m<sup>3</sup>)からなる式、二次林はDBHのみからなる簡易式を用いた。

$$\text{スギ林: } W_{Top} = 0.1853 \rho \text{DBH}^{2.491}$$

$$\text{二次林: } W_{Top} = 0.08977 \text{DBH}^{2.466}$$

地上部バイオマスの増加量は2回の毎木調査で得られた値の差を2年分の増加量とし、1年あたりの増加量を算出した(kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>)。ANPPは地上部バイオマスの増加量とリターフォール量の和とした(kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>)。

日本国内のスギ人工林の地上部バイオマス、地上部バイオマスの増加量、リターフォール量、リターフォール中の窒素濃度の林齢による変化を検討するために、文献からデータを収集し、回帰分析をおこなった。モデルは大津ら(2015)にならい、線形モデル(1)、ロジスティックモデル(2)、maxima function(3)、Nullモデル(4)を用いた。

$$y = a t + b \quad (1)$$

$$y = a / (1 + \exp(b - c t)) \quad (2)$$

$$y = a t * \exp(b t) + c \quad (3)$$

$$y = a \quad (4)$$

ただし、 $t$ は林齢、 $a$ 、 $b$ 、 $c$ は係数である。

モデルの選択は赤池情報量(AIC)を用いて、値が最小となるモデルを最適モデルとした。統計解析にはR.3.6.3(R Core Team 2020)を用いた。

### 3. 結果

スギ人工林の地上部バイオマス、地上部バイオマスの増加量、リターフォール量、ANPP、リターフォール中の窒素濃度はそれぞれ390 Mg ha<sup>-1</sup>、2.59 Mg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、6.24 Mg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、8.83 Mg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、1.16%であった(表1)。日本のスギ人工林におけるスギの地上部バイオマスの林齢による変化は、ロジスティックモデルが選択され、本調査地のスギ人工林はほぼその回帰線上に位置した(図2)。地上部バイオマスの増加量はmaximaモデルが選択され、本調査地の値は回帰線よりもやや小さい値を示した。リターフォール量およびANPP、窒素濃度はNullモデルが選択された。本調査地のスギ人工林の値は、リターフォール量とリター中の窒素濃度では回帰線より大きい値を示し、ANPPでは低い値を示した。

二次林の最大胸高直径、最大樹高、リターフォール量はスギ人工林よりも小さかった(表1)。胸高断面積合計、地上部バイオマス、地上部バイオマスの増加量、ANPP、リ

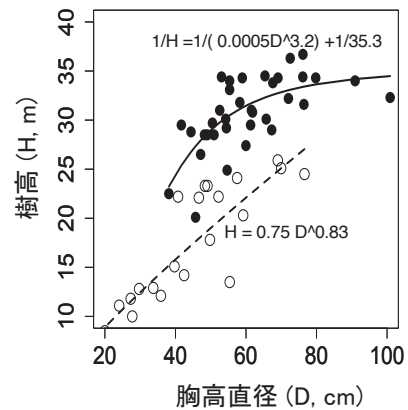


図3. スギ人工林と二次林に生育するスギの樹高(H)―胸高直径(D)関係。黒丸がスギ人工林、白丸が二次林を示す。

表1 スギ人工林と二次林における地上部構造、地上部バイオマスの増加量、リターフォール、地上部純一次生産量(ANPP)、リターフォール中の窒素含有量の平均値(標準偏差)を示す。

\*は調査区間に有意差(t-test,  $p < 0.05$ )があることを表す

	スギ人工林	二次林
立木密度(本 ha <sup>-1</sup> )	194 (93.8)	1072 (298) *
胸高断面積合計(m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	59.7 (31.6)	45.7 (24.3)
最大胸高直径(cm)	125 (48.6)	48.0 (17.5) *
最大樹高(m)	33.0 (2.26)	15.2 (5.20) *
地上部バイオマス(Mg ha <sup>-1</sup> )	390 (227)	290 (188)
地上部バイオマスの増加量(Mg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	2.59 (1.25)	-0.57 (13.0)
生残木の地上部バイオマスの増加量(Mg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	2.59 (1.29)	6.46 (4.94) *
リターフォール量(Mg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	6.24 (1.48)	5.10 (1.39) *
ANPP(Mg ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	8.83 (2.10)	4.52 (13.0)
リターフォールのN濃度(%)	1.16 (0.05)	1.22 (0.13)
スギ針葉リターのN濃度(%)	1.07 (0.05)	0.81 (0.13)

ターフォール中の窒素量は、有意な違いはなかったが、二次林のほうが小さな値を示した。立木密度、生残木の地上部バイオマスの成長量は二次林のほうが大きかった。リターフォール中の窒素濃度は、有意な違いはなかったが、それぞれ二次林で高い値を示した。スギ針葉リター中の窒素濃度はスギ人工林で高い値を示した。

二次林に生育するスギの樹高はスギ人工林に生育するスギよりも樹高が低かった（図3）。スギ人工林のスギはいずれも胸高直径が40 cm以上であったが、二次林には胸高直径40 cm以下のスギが見られた。スギ人工林のスギの樹高は胸高直径と逆数式の関係にあり、頭打ちが見られた。一方、二次林のスギの樹高は胸高直径の指数関数で表され、頭打ちが見られなかった。二次林内ではスギが残存するサブプロットの最大樹高、広葉樹のリターフォール中の窒素濃度がスギが残存しないサブプロットよりも大きかった ( $p < 0.05$ )。また、地上部バイオマスも有意差はないがスギが残存するサブプロットのほうが大きな値をしめした。

#### 4. 考察

本調査地のスギ人工林の地上部バイオマスは  $390 \text{ Mg ha}^{-1}$  であり、その値は日本のスギ人工林の地上部バイオマスを林齢で回帰したモデルの回帰線近くに位置した。林齢100年以上の林分のデータは少なく、値のばらつきも大きい。地上部バイオマスに関しては本調査地のスギ人工林は日本の平均的なスギ人工林と考えられる。スギ人工林の地上部バイオマスの増加量は  $2.59 \text{ Mg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$  であり、日本のスギ人工林の地上部成長量を林齢で回帰したモデルの回帰線よりもやや低い値であった。このことは地上部バイオマスの増加量がやや小さいことを示唆する。高齢人工林の成長量のデータは地上部バイオマス以上に少なく、本調査プロットの面積が小さいことも合わせて注意が必要であるが、地上部バイオマスの増加量が正の値であることは、生残木の成長量が枯死量を上回ったことを示し、本調査地の140年スギ人工林の地上部は炭素を吸収していることが示唆される。リターフォール量、ANPP、リターフォール中の窒素濃度のデータは少なく、とりわけ高齢林のデータはほとんど無いため他の林分との比較による考察は難しい。全国多地点のスギ針葉窒素含有量を解析した研究では、窒素含有量は林齢による有意な違いはなかったが、空間分布には地域スケールでの偏りがみられた（重永ら 2008）。落

葉の窒素濃度の逆数は窒素利用効率の指標として用いられ（Vitousek 1982）、地域内では林齢に伴う窒素利用効率の増加（Tateno *et al.* 2009）が観察されている。本研究でリターフォール中の窒素濃度と林齢の間に有意な関係が見られなかったことから、スギ林の窒素利用効率には地域や地形スケールによる林分の立地環境などの林齢以外の影響が大きいことが示唆される。

二次林の地上部バイオマスは  $290 \text{ Mg ha}^{-1}$  でスギ人工林の75%程度であった。二次林は最大樹高が低く、林内に残存する植栽されたスギの樹高もスギ人工林のスギよりも低かった。このことから二次林の地位が低いことが示唆される。二次林のスギ針葉リターの窒素濃度は人工林よりも低く、窒素利用効率が高いことが示された。森林の窒素利用可能性が減少すると窒素利用効率は増加する傾向がある（Vitousek 1982）ことから、二次林での窒素利用効率の増加は土壌中の窒素利用可能性の減少に対応した結果と考えると、不成績造林の理由の一つとして窒素制限による植栽木の生育不良であった可能性がある。

二次林の地上部バイオマスの増加量は負の値を示し、いくつかのサブプロットは調査期間中にサブプロット内のほぼ全ての樹木が死亡していた。二次林における樹木の主要な死亡要因は台風や冠雪による幹折れや倒木などの攪乱であった。この二次林を含む1 haの調査区の林分動態データは（Ishihara *et al.* 2011）、2006年から2011年、2011年から2016年の2期間とも直径成長量は負の値を示し、近年は恒常的な攪乱が生じていた。二次林における過去のスギ造林が不成績に終わった原因としては、このプロットにおける高頻度の攪乱が影響している可能性がある。佐藤ら（2018）は林齢が50年を越えた壮齢のコジイ二次林では腐朽に起因する幹折れ（Kusunoki *et al.* 1997）の発生頻度が上がり、台風攪乱への感受性が幼齢林分よりも高くなる可能性を示した。本調査地も高齢であり、同様の状況にあるのかもしれない。また、大原（2003）は降雪遮断率の低い広葉樹が混在する混交林は、林冠ギャップが散在する状態と同様の林冠構造となり、冠雪害に対する危険性が増加することを示した。本調査地付近では過去に大きな冠雪被害が発生した記録もあり（井上・柿原 1958）、本調査地の二次林も降雪遮断率の低い落葉広葉樹が混在すること、台風などの影響により林冠ギャップが散在する状態になっていることなどから、冠雪害を受けやすい状態にあった可能性がある。

表2 スギの生残が地上部バイオマスや樹木の窒素利用に与える影響。スギが生残しているサブプロットと生残していないサブプロットの平均値（標準偏差）を示す。\*は調査区間に有意差（t-test,  $p < 0.05$ ）があることを表す。

	スギ生残あり	スギ生残なし
最大樹高 (m)	18.8 (5.3)	12.3 (2.8) *
地上部バイオマス ( $\text{Mg ha}^{-1}$ )	357 (121)	236 (227)
広葉樹リターのN濃度 (%)	1.40 (0.04)	1.18 (0.14) *
スギ針葉リターのN濃度 (%)	0.76 (0.12)	—

二次林ではスギが残存するサブプロットの地上部バイオマスは残存しないサブプロットよりも大きな値を示した。温帯や熱帯の針広混交林では、針葉樹の優占度が高いほど林分の胸高断面積合計が大きくなる「付加的断面積」現象が報告されている (Aiba 2016; 相場 2017)。この現象の理由として、森林の上層に針葉樹がとどまり下層の広葉樹と階層構造を形成することで光資源を相補的に利用し大きなバイオマスを維持することが考えられている。本調査地においても二次林では残存するスギの樹高が天然更新した広葉樹よりも高く、樹冠が階層構造を形成しており、「付加的断面積」現象が生じていることが考えられる。スギが残存するサブプロットでは残存しないサブプロットよりも広葉樹の落葉窒素濃度が高かった理由は、広葉樹がスギの樹冠よりも下層にあることで相対的な光資源の不足が生じ上層木よりも落葉の窒素濃度が高くなった (Tateno & Kawaguchi 2002) ことやスギが残存する場所は二次林の中でも相対的に窒素利用可能量が多かったことが考えられる。後者の場合は、植栽されたスギの残存には土壌の窒素利用可能量が影響した可能性も生じる。

本研究では、140年生のスギ人工林と隣接する二次林における物質生産と窒素利用を比較した。スギ人工林の地上部バイオマスは成長量を正の値で維持し、炭素の吸収源として機能していると考えられた。二次林はスギ人工林よりも地上部バイオマスが小さく、それに伴い地上部バイオマスの増加量やANPPも小さかった。この違いは、両林地の地位の違いやスギと広葉樹の資源利用様式の違いにより説明することもできるが、二次林で台風や冠雪などの自然攪乱に起因した樹木の枯死が多発していたことの影響が大きいと考えられた。二次林の再生過程で形成される森林構造が攪乱への感受性を高める可能性がある。森林の管理期間が長期であるほど、その間に攪乱を受ける確率は増加するため、日本のように台風などの攪乱の頻度が高い地域では、その予測とリスク管理を考えることが重要である。本研究の解析では、地域性 (Nishizono *et al.* 2014) や品種 (Enoki *et al.* 2020) の影響は考慮していないが、地域スケール、地形スケールでの立地環境の違いや品種に応じた生産性を考えることに加えて、攪乱体制に配慮した施業方法を模索すること、そのためのデータ収集と解析の手法を検討し、実践することが必要であると考えられる。

## 謝辞

本研究の野外調査には多数の方々にご協力いただいた。野外調査に携わっていただいた九州大学農学部附属演習林の技術職員、九州大学農学部森林生産制御学分野の学生、教員の皆様にここに記してお礼申し上げます。

## 引用文献

Aiba S (2016) Vegetation zonation and conifer dominance along latitudinal and altitudinal gradients in humid regions of the western pacific. In: Kudo G (ed), Structure and function of mountain ecosystems in Japan, 89–114. Springer Japan,

Tokyo

- 相場慎一郎 (2017) 西太平洋湿潤地域の植生帯と針葉樹優占の生物地理学. 日本生態学会誌 67: 313–321
- Badalamenti E, Battipaglia G, Gristina L, Novara A, Rühl J, Sala G, Sapienza L, Valentini R, La Mantia T (2019) Carbon stock increases up to old growth forest along a secondary succession in Mediterranean island ecosystems. PLoS ONE 14: e0220194
- Enoki T, Takagi M, Ugawa S, Nabeshima E, Ishii H (2020) Regional and topographic growth variation among 45-year-old clonal plantations of *Cryptomeria japonica*: effects of genotype and phenotypic plasticity. J For Res 25: 329–338
- Finkral AJ, Evans AM (2008) The effects of a thinning treatment on carbon stocks in a northern Arizona ponderosa pine forest. For Ecol Manage 255: 2743–2750
- Ford SE, Keeton WS (2017) Enhanced carbon storage through management for old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. Ecosphere 8: e01721
- Gower ST, McMurtrie RE, Murty D (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. Trend Ecol Evol 11: 378–382
- Gundersen P, Thybring EE, Nord-Larsen T, Vesterdal L, Nadelhoffer KJ, Johannsen VK (2021) Old-growth forest carbon sinks overestimated. Nature 591: E21–E23
- 市川貴大, 高橋輝昌, 浅野義人 (2003) 落葉広葉樹林天然林のヒノキおよびスギによる人工林化が生態系内の養分動態に及ぼす影響. 森林立地 45: 5–42
- Inoue T, Enoki T, Tashiro N, Sakuta K, Inoue S (2008) Effects of topography and planted trees on the distribution of naturally regenerated broad-leaved trees in a 140-year-old *Cryptomeria japonica* plantation in northern Kyushu, Japan. J For Res 13: 365–371
- 井上貴文, 長慶一郎, 山内康平, 鍛冶清弘, 椎葉康喜, 井上一信, 作田耕太郎, 田代直明, 榎木勉, 井上晋 (2007) 高齢スギ不成熟造林地における広葉樹稚樹の分布. 九州森林研究. 60: 64–65
- 井上由扶, 柿原道喜 (1958) 粕屋演習林における冠雪被害林の研究. 九州大学演習林集報 9: 1–27
- Ishihara MI, Suzuki SN, Nakamura N, Enoki T, Fujiwara A, Hiura T, Homma K, Hoshino D, Hoshizaki K, Ida H, Ishida K, Itoh A, Kaneko T, Kubota K, Kuraji K, Kuramoto S, Makita A, Masaki T, Namikawa K, Niiyama K, Noguchi M, Nomiya H, Ohkubo T, Saito S, Sakai T, Sakimoto M, Sakio H, Shibano H, Sugita H, Suzuki M, Takashima A, Tanaka N, Tashiro N, Tokuchi N, Yakushima Forest Environment Conservation Center, Yoshida T, Yoshida Y (2011) Forest structure, composition, and dynamics in 34 sites over Japan. Ecol Res 26: 1007–1008
- 壁村勇二, 榎木勉, 大崎繁, 山内康平, 扇大輔, 古賀信也, 菱拓雄, 井上幸子, 安田悠子, 内海泰弘 (2018) 九州大学福岡演習林におけるニホンジカの日撃数増加と造

- 林木および下層植生への食害. 九大演報 99: 18–21
- Kira T, Shidei T (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap J Ecol* 13: 70–83
- 小宮山章, 中川雅人, 加藤正吾 (2011) 冷温帯林樹木の個体重に関する共通相対成長式. *日林誌* 93: 220–225
- 今博計, 渡辺一郎, 八坂通泰 (2007) トドマツ人工林における間伐が広葉樹の天然下種更新に及ぼす影響. *日林誌* 89: 395–400
- Kusunoki M, Kawabe Y, Ikeda T, Aoshima K (1997) Role of birds in dissemination of the thread blight disease caused by *Cylindrobasidium argenteum*. *Mycoscience* 38: 1–5
- Latty EF, Canham CD, Marks PL (2004) The effects of land-use history on soil properties and nutrient dynamics in northern hardwood forests of the Adirondack Mountains. *Ecosystems* 7: 193–207
- Law BE, Sun OJ, Campbell J, Van Tuyl S, Thornton PE (2003) Changes carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Glob Change Biol* 9: 510–524
- Luyssaert S, Schulze ED, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, Ciais P, Grace J (2008) Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455:213–215
- Masaki T, Ota T, Sugita H, Oohara H, Otani T, Nagaike T, Nakamura S (2004) Structure and dynamics of tree populations within unsuccessful conifer plantations near the Shirakami Mountains, a snowy region of Japan. *For Ecol Manage* 194: 389–401
- 宮本和樹 (2015) 人工林の高齢化と向きあう前に. *日林誌* 97: 169–170
- 新山馨, 小川みふゆ, 九島宏道, 高橋和規, 佐藤保, 酒井武, 田内裕之 (2010) 人工林の広葉樹林化に向けた広葉樹更新に関する文献の収集と評価. *日林誌* 92: 292–296
- Nishizono T, Kitahara F, Iehara T, Mitsuda Y (2014) Geographical variation in age-height relationships for dominant trees in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) forests in Japan. *J For Res* 19: 305–316
- 大原偉樹 (2003) スギ・広葉樹混交林で発生した冠雪害の特徴—スギ林と比較した事例—. *雪氷* 6: 533–541
- 大崎繁, 長澤久視 (1995) スギ学術参考保護林 (13 林班と小班, 陣場の大杉) の毎木調査. 平成 7 年度 演習林年報, 九州大学農学部附属演習林: 26–28
- 大津洋暁, 菱拓雄, 田代直明, 井上幸子, 長慶一郎, 緒方健人, 馬淵哲也, 榎木勉 (2015) 北海道東部のミズナラ造林地における土壌の炭素および窒素の蓄積様式—連続した 0-40 年生林分を用いた解析—. 九大演報 96: 1–15
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forest. *Science* 333: 988–993
- Pugh TAM, Arneth A, Kautz M, Poulter B, Smith B (2019a) Important role of forest disturbances in the global biomass turnover and carbon sinks. *Nature Geosci* 12: 730–735
- Pugh TAM, Lindeskog M, Smith B, Poulter B, Arneth A, Haverd V, Calle L (2019b) Role of forest regrowth in global carbon sinks dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA* 116: 4382–4387
- R Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria) <https://www.R-project.org/>
- 林野庁 (2020) 森林・林業白書令和 2 年度版. 全国林業改良普及協会
- 酒井敦, 酒井武, 倉本恵生, 佐藤重穂 (2006) 四国の中標高域における天然林とこれに隣接する針葉樹人工林の埋土種子組成. *森林立地* 48: 85–90
- 佐藤保, 斎藤哲, 荒木眞岳 (2018) 台風攪乱を伴った壮齢コジイ二次林の地上部純一次生産量の変動. *森林総合研究所研究報告* 17: 325–332
- Selbaraj S, Duraisamy V, Huang Z, Guo F, Ma X (2017) Influence of long-term successive rotations and stand age of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil properties. *Geoderma* 306: 127–134
- 重永英年, 高橋正通, 長倉淳子, 赤間亮夫 (2008) 日本におけるスギ針葉窒素含有量の空間変動. *日林誌* 90: 182–189
- Shutou K, Nakane K (2004) Change in soil carbon cycling for stand development Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation following clear-cutting. *Ecol Res* 19: 233–244
- Stokland JN (2021) Volume increment and carbon dynamics in boreal forest when extending the rotation length towards biologically old stands. *For Ecol Manage* 488: 119017
- 杉田久志, 猪内次郎, 百目木忠之, 田口春孝, 岩根好伸, 大石康彦, 昆健児 (2003) 天然更新におけるカラマツ人工林の広葉樹林への誘導—小岩井農場山林における事例—. *東北森林科学会誌* 8: 1–9
- 田内裕之 (2010) 人工林を広葉樹林にする—誘導する意義とその可能性—. *森林科学* 59: 2
- Tateno R, Kawaguchi H (2002) Differences in nitrogen use efficiency between leaves from canopy and subcanopy trees. *Ecol Res* 17: 695–704
- Tateno R, Fukushima K, Fujimaki R, Shimamura T, Ohgi M, Arai H, Ohte N, Tokuchi N, Yoshioka T (2009) Biomass allocation and nitrogen limitation in a *Cryptomeria japonica* plantation chronosequence. *J For Res* 14: 276–285
- Vitousek P (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Ame Nat* 119: 553–572
- Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115

(2021 年 10 月 19 日受付 : 2022 年 1 月 19 日受理)