

論文

高齢スギ人工林の地上部純一次生産に間伐が及ぼす影響 —間伐強度の異なる林分での比較—^{*1}

榎木 勉^{*2}・溝上展也^{*2}・吉田茂二郎^{*2}

榎木 勉・溝上展也・吉田茂二郎：高齢スギ人工林の地上部純一次生産に間伐が及ぼす影響—間伐強度の異なる林分での比較— 九州森林研究 73：33－37，2020 間伐が高齢スギ人工林の地上部純一次生産に与える影響を明らかにするために、77年生時に強度の異なる間伐（相対幹距：15%，17%，19%）が実施された大分県玖珠郡九重町に位置する91年生のスギ人工林において、スギの地上部成長量とリターフォール量を測定した。また、間伐がスギの窒素利用様式に与える影響も明らかにするために、リターフォール中の窒素含有量を比較した。強度に間伐を施すと、個体あたりの直径成長速度は大きくなるが、林分あたりの地上部純一次生産量は弱度や中度の間伐と有意な違いは見られなかった。一方、強度間伐区では胸高直径やその成長の空間的ばらつきが大きかったことから、樹木サイズや林分構造の不均一性が高くなると考えられた。強度間伐区では繁殖器官への資源配分が増加した。また、強度間伐区でスギの窒素利用効率が増加したことから、間伐強度の違いはスギ人工林の窒素循環の質や量にも影響を与えることが示唆された。

キーワード：間伐強度，リターフォール，窒素利用様式，雄花生産量，樹形

I. はじめに

近年、日本では林業従事者の減少、経営コストの増加など様々な理由により主伐や再造林が控えられ、長伐期施業の傾向が強まっている。しかし、高齢人工林においても労働力不足等の状況は同様であり、壮齢時までに十分な間伐が行われない森林も多い。高密度な高齢人工林では、冠雪害など気象被害の危険性の増加（國崎，2005）、残存する形質不良木の増加（鈴木ほか，2009 a）、下層の光環境悪化に伴う林床植生の衰退（城田ほか，2012）による水土保全機能の低下（平岡ほか，2010）などが危惧される。しかし、高齢級人工林を適切に管理するための施業体系や技術は確立されておらず、必要な科学的な知見も十分ではない。

そこで施業コストの削減が見込まれる強度間伐が対応策の一つとして検討されている。高齢林においても間伐によって直径成長や樹高成長の増加が見られる（大住ほか，2000；竹内，2005；鈴木ほか，2009 b；渡邊ほか，2015）。高齢ヒノキ人工林の施業履歴と林分構造を解析した結果からは、良形質木からなる高蓄積の人工林造成のためには、若齢段階での不良形質木の除去が重要であり、その後の間伐を省いてもある程度は目標林分へと誘導が可能であるという指摘がある（鈴木ほか，2009 a）。比較的低い密度で管理されたスギ高齢人工林においては、強度の間伐を行い、その後も低い密度で管理することで大径材や高品質材の生産が可能になることが示唆されている（杉田ほか，2017）。しかし、高齢期に入ってから実施された間伐の効果を検証した研究は少ない。

間伐の影響として、光資源をはじめとする利用可能な資源量が増えることで、樹木の資源利用様式が変化する。間伐に伴う樹高成長の低下（正木ほか，2013）は樹高成長と直径成長の間に生じたトレードオフ（Sumida *et al.*, 1997）が原因の一つと考えられている。また、荒木ほか（2010）は、間伐強度が大きいほど間

伐に伴う樹高の低下は大きいことを報告している。一方、間伐による樹高成長の減少や停滞がみられない場合もある（細田ほか，2015）。間伐に伴う各器官への乾物配分率の変化については、雄花生産の増加がスギ林や（清野ほか，2003；稲垣ほか，2011）ヒノキ林で（中西ほか，2008）報告されている。しかし、これらの間伐の影響についても高齢林での研究例は少ない。

間伐による林分構造や樹木の資源利用様式の変化は、物質循環にも影響を及ぼす。間伐により地上部バイオマスが減少するため、地上部の炭素蓄積量、リターフォール量は減少するが、残存木の成長速度が増加すれば、地上部炭素蓄積増加速度に対する間伐の影響は小さくなる（野口ほか，2009）。間伐による地上部バイオマスの減少や土壌への枝条の供給は、土壌含水率（篠宮ほか，2004）、窒素無機化速度、個体あたりの窒素利用可能量の増加につながる（稲垣ほか，2008）。樹木の窒素利用様式については、窒素利用可能量の増加に伴う生葉の窒素濃度の増加（Inagaki *et al.*, 2008）や、光資源量の増加に伴う窒素引き戻し率の増加（Tateno and Kawaguchi, 2002）などが見られる。これらの結果、地上部の窒素蓄積速度（野口ほか，2009）や窒素の流出量などが変化する（Fukushima *et al.*, 2015；Chiwa *et al.*, 2018）。また、このような変化はスギの林齢（Inagaki *et al.*, 2004；Tateno *et al.*, 2009）や間伐強度により異なると考えられるが、情報は不足している。

そこで本研究では、間伐強度の違いが高齢スギ人工林の地上部純一次生産量に与える影響を明らかにすることを目的とし、3つの異なる強度の間伐を施した林分においてスギの地上部成長量とリターフォール量を測定した結果を報告する。また、リターフォール中の窒素含有量を測定し、間伐がスギの窒素利用様式に与える影響を検討し、間伐強度の違いが高齢スギ人工林の窒素循環に及ぼす影響について考察する。

^{*1} Enoki, T., Mizoue, N. and Yoshida, S.: Effects of thinning on the aboveground net primary production of old *Cryptomeria japonica* plantation -comparison between stands with different thinning intensity.

^{*2} 九州大学大学院農学研究院 Kyushu University Fukuoka 811-2415, Japan

II. 調査地と方法

調査は大分県玖珠郡九重町大字野上に位置する九州電力社有林（九州林産株式会社管理）15林班の小班内に設定された「平家山スギ参考林」で行った。平家山スギ参考林は1922（大正11）年に九州電力が山出苗を植林した林分の一つであり、1963年に少なくとも林齢100年まで残す山林として設定された（加賀, 1983; 加賀, 1999）。平家山スギの林齢は2012年時点で91年生である。調査地から9km離れた最寄りの気象台である湯布院地域気象観測所のデータによると、2003年から2012年までの10年間の年平均気温は13.2℃、年平均降水量は2,106mmであった。

1978年、平家山スギ参考林内に高齢級間伐試験地（2.03ha）を設定し、相対幹距が13%となるよう弱度間伐が行われた。その後、数度にわたる台風被害を受け試験地全体の立木密度にばらつきが生じたため、それを利用する形で、1998年（77年生）に高齢級間伐試験地の中に間伐強度を変えた3つの間伐区が設定された（加賀, 1999）。各間伐区は50m×50mで、強度間伐区（相対幹距19%）、中度間伐区（同17%）、弱度間伐区（同15%）とした（吉田, 2018）。事前に実施した林分調査結果に基づき、設定した相対幹距から間伐木の本数を算出し、概ね下層間伐を実施した。1998年の間伐後の林分構造を表-1に示す。

各間伐区の中に30m×30mのプロットを設置し、さらにそれを10m×10mの9つのサブプロットに分けた。調査プロット内に生育している個体の位置、樹高、胸高周囲長を測定した。樹高は2012年10月、胸高周囲長は2012年10月、2013年10月、2015年3月に測定した。各プロットの平均樹高と立木密度から「収量比数 Ry 計算プログラム（森林総合研究所 2012）」を用いて収量比数を算出した。各サブプロットの中心において、地上高2mで全天写真を撮影し、Gap Light Analyzer (GLA) を用いて林冠閉鎖度を算出した。また、各サブプロット中心には開口面積0.5㎡リタートラップを設置し、リターフォール量の測定を行った。リターフォールは2012年12月から2014年8月まで2ヶ月ごとに回収した。回収したリターは70℃で48時間乾燥した後、スギの葉、球果、雄花、枝・樹皮、他樹種の葉、およびその他に仕分けし、それぞれの重量を測定した。スギの葉の一部は電動ミルで粉碎し、CNコーダー（Yanaco MT-700）を用いて炭素および窒素含有量を測定した。地上部バイオマスの推定には、小宮山ほか（2011）の共通相対成長式を用いた。

統計解析はR 3.5.2を用いて行った。2012年の測定から得られた値の各調査区間の比較にはKruskal-Wallis Testを用い、5%の水準で有意な違いがあった場合は、pgirmessパッケージのKulskalmc関数を用いて各プロット間の違いの有意性を検討した。なお検定には、樹高と胸高直径およびそれらの成長量については各個体の値を、その他の値については9つのサブプロットの値を用いた。

III. 結果

間伐実施14年後の2012年において、立木密度は間伐強度に対応し、強度間伐区で小さく、弱度間伐区で大きかった（表-1）。

表-1. 各調査区間の林分構造

	測定年	弱度 間伐区	中度 間伐区	強度 間伐区
立木密度 (/ha)	1998年	312	228	220
	2012年	322 (79) ^a	256a (107) ^a	233a (94) ^a
樹高 (m)	1998年	35.9	37	33.5
	2012年	38.8 (3.4) ^a	38.8 (2.8) ^a	36.1 (2.1) ^b
収量比数	1889年	0.72	0.65	0.59
	2012年	0.76	0.7	0.64
胸高直径 (cm)	1998年	49.7	52.7	47.6
	2012年	55.5 (9.6) ^a	59.6 (11.4) ^a	56.0 (11.4) ^a
胸高断面積合計 (m ² /ha)	1998年	62	51.2	41.1
	2012年	80.2 (17.9) ^a	73.7 (27.5) ^a	59.9 (29.0) ^a
林冠閉鎖率 (%)	1998年	88.2	89.2	87.5
	2012年	(0.4) ^a	(0.3) ^b	(1.0) ^a
地上部バイオマス (Mg/ha)	1998年	453	410	316
	2012年	(95) ^a	(157) ^a	(153) ^a

各調査区間の平均値を示す。2012年の測定値は括弧内に標準偏差を記す。異なる記号は調査区間で有意な差があることを示す。

表-2. 各調査区間の地上部構造の変化率

	期間	弱度 間伐区	中度 間伐区	強度 間伐区
立木密度 (/ha)	1998-2012	0.23	0.88	0.42
	2012-2014	0	0	0
樹高 (m)	1998-2012	0.6	0.24	0.5
	2012-2014	0.06	0.13	0.09
収量比数	1998-2012	0.42	0.53	0.57
	2012-2014	0.13	0.29	0.24
胸高直径 (cm)	1998-2012	0.83	0.93	1.26
	2012-2014	0.24	0.37	0.43
胸高断面積合計 (m ² /ha)	1998-2012	2.09	3.14	3.26
	2012-2014	0.49	0.77	0.88

1998年から2012年までと2012年から2014年までの期間の増加率(%)を年数で割った値を示す。

ただし、サブプロットごとに得られる9つの値をもとにした検定では調査区間での有意な差は見られなかった。樹高は強度間伐区で有意に低かった。胸高直径および胸高断面積合計の間伐強度による有意な違いはなかったが、14年間での増加率は間伐強度が大きいほど高かった（表-2）。また、間伐強度が大きいほど胸高断面積合計のサブプロット間のばらつきは大きかった。林冠閉鎖率は中度間伐区で大きかった。弱度間伐区と強度間伐区では林冠閉鎖率の有意な差はなかったが、強度間伐区ではサブプロット間のばらつきが大きかった。地上部バイオマスは弱度間伐区で大きく、強度間伐区で小さい値を示したが、調査区間の有意な差はなかった。

間伐実施14年後からの2年間における胸高直径の成長速度は

表-3. 各調査区の地上部構造の成長速度および純一次生産量

	弱度 間伐区	中度 間伐区	強度 間伐区
直径成長速度 (cm/yr)	0.27 (0.14) ^a	0.44 (0.19) ^b	0.48 (0.16) ^b
樹高成長速度 (m/yr)	0.05 (1.37) ^a	0.10 (0.92) ^a	0.07 (0.70) ^a
断面積増加速度 (m ² /ha/yr)	0.79 (0.20) ^a	1.13 (0.46) ^a	1.05 (0.57) ^a
バイオマス成長速度 (Mg/ha/yr)	3.63 (0.89) ^a	5.08 (2.12) ^a	4.46 (2.41) ^a
地上部純一次生産量 (Mg/ha/yr)	8.62 (0.81) ^a	9.87 (2.01) ^a	9.83 (3.24) ^a

間伐実施14年後からの2年間の値を各調査区の平均値で示す。括弧内に標準偏差を記す。異なる記号は調査区間で有意な差があることを示す。

弱度間伐区で小さかった (表-3)。樹高成長速度の間伐強度による違いは見られなかった。胸高断面積合計とバイオマスの成長速度は、間伐強度による違いはなかったが、サブプロット間のばらつきは強度間伐区で大きく、弱度間伐区で小さかった。全リターフォール量は調査区間で有意な違いはなかったが、強度間伐区ではプロット内のばらつきが大きかった (表-4)。地上部純一次生産量も調査区間で有意な違いはなかったが、間伐強度が大きくなるほどサブプロット間のばらつきが大きかった。

全リターフォール量の半分以上を占めるスギの葉リターも同様の結果を示した (表-4)。リターフォール中の雄花量、球果量は強度間伐区で大きく弱度間伐区で小さかった。スギの枝および樹皮のリターフォール量は調査区間で有意な違いはなかった。その他のリターフォール量も間伐強度による違いはなかった。

スギ針葉リター中の窒素濃度は弱度間伐区で高かった (表-5)。スギ針葉リターによる林床への窒素還元量は調査区間で有意な違いは見られなかったが、弱度間伐区で平均値および標準偏差とも大きな値を示した。

IV. 考察

77年生のスギ人工林に異なる強度の間伐を施し、その後14年間の変化を比較すると、間伐強度が大きいほど胸高直径の増加率は大きかった (表-1)。強度間伐は樹木個体の直径成長を大きくすると言える。一方、胸高断面積合計の増加率は、中度間伐区と強度間伐区は弱度間伐区よりも大きかったが、中度間伐区と強度間伐区の違いはほとんどなかった (表-2)。胸高断面積合計の変化で間伐の効果を評価するのであれば、本試験の中度程度の間伐で十分であると考えられる。また、この増加速度が維持された場合、中度間伐区の胸高断面積合計が弱度間伐区と同程度になるには間伐後約40年、強度間伐区では500年以上が必要となる。間伐14年後から16年後にかけての胸高断面積の増加率は14年間の平均増加率よりも小さく、弱度間伐区の胸高断面積合計に追いつくにはさらに時間がかかると考えられる。これらの傾向は林分レベルのバイオマスでも同様であり、間伐に伴う樹幹や地上部バイオマスの増減に着目すると、強度間伐の効果は小さく、とり

表-4. リターフォール量

	弱度 間伐区	中度 間伐区	強度 間伐区
スギ針葉 (Mg/ha/yr)	3.18 (0.61) ^a	3.02 (0.42) ^a	3.06 (0.85) ^a
スギ雄花 (Mg/ha/yr)	0.60 (0.12) ^a	0.73 (0.16) ^{ab}	0.91 (0.21) ^b
スギ球果 (Mg/ha/yr)	0.37 (0.12) ^a	0.36 (0.12) ^a	0.64 (0.19) ^b
スギ枝・樹皮 (Mg/ha/yr)	0.26 (0.06) ^a	0.19 (0.10) ^a	0.20 (0.15) ^a
その他 (Mg/ha/yr)	0.56 (0.21) ^a	0.50 (0.11) ^a	0.57 (0.12) ^a
合計 (Mg/ha/yr)	4.99 (0.73) ^a	4.79 (0.61) ^a	5.37 (1.23) ^a

括弧内に標準偏差を記す。異なる記号は調査区間で有意な差があることを示す。

表-5. スギ針葉リター中の窒素濃度とリターによる窒素還元量

	弱度 間伐区	中度 間伐区	強度 間伐区
窒素濃度 (%)	0.67 (0.15) ^a	0.53 (0.05) ^{ab}	0.51 (0.04) ^b
窒素還元量 (kg/ha/yr)	21.4 (7.3) ^a	16.1 (3.0) ^a	15.5 (3.9) ^a

間伐実施14年後からの2年間の値を各調査区の平均値で示す。括弧内に標準偏差を記す。異なる記号は調査区間で有意な差があることを示す。

わけ中度間伐区と強度間伐区の違いは小さいと言える。国内のスギ、ヒノキ、カラマツ人工林11か所における間伐・無間伐の比較試験においても、間伐林の現存炭素量が無間伐林を下回っており (細田ほか, 2012)、本研究においても同様の結果が示されたと考えられる。

樹高成長については、間伐強度に対応した明瞭な傾向は見られなかった。間伐後14年間の樹高成長率は、中度間伐区で小さく、強度間伐区と弱度間伐区は同程度であった (表-2)。一方、間伐14年後からの2年間では、樹高成長速度は、それとは逆に中度間伐区が最も大きかった。本研究では、間伐直後の樹高の試験区による違いが大きく、その後の成長量にも影響を及ぼしていると考えられるため、比較には注意が必要である。間伐の効果を明確に比較するためには、施業履歴や樹木の期首サイズを揃える必要がある。高齢林での評価にはそれらをさらに長期間維持する必要がある、今後の課題と言える。

間伐実施14年後の林冠閉鎖度が調査区間で大きな差がなかったことは、間伐強度に応じて減少した林分レベルでの葉量が枝葉の発達により全ての調査区で同程度まで回復したことを示唆する。その結果、間伐14年後からの2年間の地上部純一次生産量は調査区間で有意な差がなかった (表-3) と考えられる。とりわけ中度間伐区と強度間伐区では地上部一次生産量の差は小さく、間伐の効果をこの時点の地上部純一次生産量で評価するのであれば、胸高断面積合計の変化と同様に、本試験の中度程度の間伐で十分であると考えられる。また、それぞれ有意な差はなかったが、バイオマス成長量は強度間伐区では中度間伐区よりも小さく、リ

ターフォール量が強度間伐区で大きくなった（表-4）ことから、間伐強度を高めると、ある程度まではバイオマス成長の増加が期待できるが、その程度を越えた強度の間伐ではリターフォールへの配分が大きくなるだけでバイオマス成長の増加は望めないことが示唆される。

これまでの研究により、間伐強度が大きくなると繁殖器官への光合成生産物の配分が大きくなることが示されている（清野ほか、2003；稲垣ほか、2011；中西ほか、2008）。本研究でも強度間伐区で球果や雄花のリター量が大きく、高齢林であっても間伐強度が大きくなると繁殖器官への光合成産物の配分が大きくなることが示された（表-4）。本研究の間伐実施後から14年間での収量比数の変化は、弱度間伐区で0.72から0.76、強度間伐区で0.59から0.64であった。これらの数値も清野ほか（2003）が示した値（収量比数がおよそ0.7以上では雄花生産量の大きな変化はみられず、地域によって異なるが収量比数が0.6未満や0.4未満で雄花生産量が最大になる）と概ね対応していた。

スギの針葉リターの窒素濃度は間伐強度が大きいくほど低くなった（表-5）。リター中の低い窒素濃度は、単位窒素量あたりの有機物量が多いと同義であり、リター生産における窒素利用効率が高いことを意味する。獲得する光資源量が多くなると窒素利用効率が増加する現象は、草本（Hikosaka and Hirose, 2001）や木本（Tateno and Kawaguchi, 2002）の個体群で観察されている。本研究においても、強度間伐によって多くの光資源の獲得が可能になると、樹木が獲得する窒素量は相対的に減少し、その結果、リター生産における窒素利用効率が高まったと考えられる。ただし、これまでの研究では、間伐により落葉の窒素濃度が増加する場合や、変化しない場合も報告されている（稲垣, 2008）。間伐の効果を明らかにするためには、樹種、立地環境など様々な条件により異なることが考えられるため、今後さらに多くのデータが必要である。スギ針葉リターによる林床への窒素還元量はリター中の窒素濃度の違いが影響し、弱度間伐区で大きな値を示した。この結果は、間伐強度の違いはリターの質を変化させるとともに窒素循環を量的に変化させる効果があることを示唆する。

強度間伐区では、肥大成長の増加、光合成生産物の枝葉への配分の増加、窒素利用効率の増加などが見られた。また、胸高直径や胸高断面積合計、樹冠閉鎖率など地上部構造に関わる値の空間的なばらつきが大きくなり、それに伴い成長速度やリターフォール量も空間的な不均一性が高くなった。一方、樹高と落葉の窒素濃度については弱度間伐区で空間的なばらつきが大きくなった。樹高のばらつきが大きくなると、各個体の光環境も不均一になる。その結果、弱度間伐区では、窒素利用効率を示す落葉の窒素濃度の空間的なばらつきが大きくなったと考えられる。なお、弱度間伐区で樹高のばらつきが大きくなる理由はよく分からないが、間伐後に残存した樹木の樹高のばらつきが大きかった可能性がある。

V. まとめ

77年生のスギ人工林に異なる強度の間伐を施し、14年が経過した林分では、間伐強度が大きいくほど個体の直径成長が大きかった。大径木を少しでも早く生産することが目的であれば、強度間伐は高齢林においても有効であると言える。一方、強度間伐区の

胸高断面積合計や地上部バイオマスの成長量は、強度間伐区と同程度もしくはやや小さい値を示した。林地の地上部構造の蓄積を評価するのであれば、強度間伐は効果的とは言えない。強度間伐区では幹よりも枝葉への光合成生産物の配分が大きくなる傾向が見られた。また、リターフォール量は強度間伐区でやや大きくなる傾向がみられたが、雄花や球果などの繁殖期間への光合成生産物の配分は明らかに大きくなった。間伐強度の違いにより、このような純一次生産の配分の変化に加え、スギの窒素利用様式の変化やスギ人工林の窒素循環への影響が示された。また、強度間伐により胸高断面積合計の成長速度やリターフォール量の空間的なばらつきが大きくなったことから、間伐強度に加えて残存木のサイズや空間配置の影響も示唆された。

ただし、以上の結果と考察は一試験林での事例に基づいたものであり、今後より多くのデータの収集と解析が必要である。また、施業履歴や林分の経年変化などの影響が評価できる手法を用いることも重要である。さらに、長伐期であれば、その間に発生頻度が低い大規模な台風などによる攪乱の影響を受ける可能性が高まる。そのため、これらの影響を考慮に入れた林分動態や物質循環の評価を行い、森林管理を考えていくことも重要となる。

謝辞

本研究の調査地である平家山スギ参考林の設定は九州林産株式会社および九州大学農学部森林計画学研究室によって設定され、林分動態等が継続的に測定されている。試験地の維持管理には関係する多くの方々による。2012年から2014年にかけての調査には九州大学森林生産制御学研究室の古賀信也博士、内海泰弘博士、菱拓雄博士にご協力いただいた。同研究室の中村聡汰氏には試料処理や分析に協力いただいた。ここに記して謝意を表する。

引用文献

- 荒木真岳ほか（2010）九州森林研究 63: 60-63
 Chiwa M *et al.* (2018) J Forestry Res : 1-9
 Fukushima K *et al.* (2015) Hydrol Process 29: 5109-5119
 Hikosaka K and Hirose T (2001) Oecologia 126: 174-181
 平岡真合乃ほか（2010）日林誌 92: 145-150
 細田和男ほか（2012）森林計画誌 45: 55-64
 細田和男ほか（2015）関東森林研究 66: 61-64
 Inagaki Y *et al.* (2004) For Ecol Manage 202: 107-117
 Inagaki Y *et al.* (2008) For Ecol Manage 255: 1859-1867
 稲垣善之ほか（2008）森林応用研究 17: 37-40
 稲垣善之ほか（2011）森林立地 53: 23-29
 加賀英昭（1983）日林九支研論集 36: 47-48
 加賀英昭（1999）日林九支研論集 52: 423-24
 清野嘉之ほか（2003）日林誌 85: 237-240
 小宮山章ほか（2011）日林誌 93: 220-225
 國崎貴嗣（2005）日林誌 87: 426-429
 正木隆ほか（2013）日林誌 95: 227-233
 中西麻美ほか（2008）森林立地 50: 167-173
 野口享太郎ほか（2009）森林総合研究所研究報告 8: 205-214

- 大住克博ほか (2000) 日林誌 82: 179-187
篠宮佳樹ほか (2004) 森林応用研究 13: 139-143
森林総合研究 (2012) <http://www.ffpri.affrc.go.jp/database/yieldindex/index.html> (2019年9月5日利用)
杉田久志ほか (2017) 森林総合研究所研究報告 16: 225-238
Sumida A *et al.* (1997) *Func Ecol* 11: 300-309
鈴木和次郎ほか (2009 a) 日林誌 91: 9-14
鈴木寿仁ほか (2009 b) 九州森林研究 62: 66-69
城田徹央ほか (2012) 信州大学農学部 AFC 報告 10: 17-26
竹内郁雄 (2005) 日林誌 87: 394-401
Tateno R and Kawaguchi H (2002) *Ecol Res* 17: 695-704
Tateno R *et al.* (2009) *J Forest Res* 14: 276-285
渡邊仁志 (2015) 日林誌 97: 182-185
吉田茂二郎 (2018) 日林誌 100: 77-80
(2019年10月28日受付; 2019年12月24日受理)