

# トドマツ人工林における樹木の大きさごとの空間分布の林齢 にともなう変化

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者	清和, 研二 菊沢, 喜八郎
巻/号	69巻12号
掲載ページ	p. 465-471
発行年月	1987年12月

## 論 文

トドマツ人工林における樹木の大きさごとの  
空間分布の林齢にともなう変化

清和研二\*・菊沢喜八郎\*

清和研二・菊沢喜八郎：トドマツ人工林における樹木の大きさごとの空間分布の林齢にともなう変化 日林誌 69: 465~471, 1987 トドマツ人工林の構成個体を直径の適当なサイズクラスに分けてそのクラスに属する個体の分布様式を解析し、林齢にともなう変化を調べた。閉鎖直後の20年生時点では、大きな個体および小さな個体が集中して分布する傾向が見られた。25年生時点でも集中分布が同様に見られたが集中度は下がった。30年生になると、いずれのサイズクラスにおいても個体はランダム分布を示し、40、50年生では一様分布を示した。林齢にともなう分布様式の変化は個体間の相互作用が林齢にともなって「無関係」から「背揃い」そして「競争」へと変化することと対応させて考察した。閉鎖前後の段階では、小さい個体ほど大きなRGRをもち、その結果として、個体サイズは揃う傾向があり、大きな個体、小さな個体とも集中分布した。それ以降の「競争」の段階では、大きな個体ほど大きなRGRをもつため、大きな個体の周辺の個体は被圧により小さくなり、大きな個体の分布はランダムから一様化した。

SEIWA, Kenji and KIKUZAWA, Kihachiro: **Changes of spatial dispersions in trees with same sizes during the development of an *Abies sachalinensis* stand** J. Jpn. For. Soc. 69: 465~471, 1987 Changes of spatial dispersion in trees with similar sizes were analyzed during the development of an *Abies sachalinensis* MAST. stand. In a 20-year-old stand, just after canopy closure, trees belonging to the largest and smallest size classes were segregated. These size classes also had aggregated distributions 25 years after planting, although the degrees of aggregation were lower than those at 20 years. At 30 years, trees of the same size classes had random dispersions. At 40 and 50 years, trees in the same size classes were distributed evenly. These changes of the spatial dispersion of trees with stand age are discussed with reference to the following phases of interactions among trees, that is, non-interaction, cooperative interaction, and competitive interaction. At the time of canopy closure, the smaller trees had the greater relative diameter growth rate (RDGR) and represented an aggregated spatial distribution, suggesting cooperative interaction. Because the large trees having a larger RDGR in a further stage of forest development, smaller trees near the large ones were suppressed, suggesting the competitive interaction. Therefore at this stage, large trees were distributed randomly or evenly.

## I. はじめに

同種同齢植物個体群における大きな個体の空間分布パターンは隣接個体間の競争によって決定される(3, 5, 6)。閉鎖を完了した同種同齢人工林では個体は一様分布(3, 5, 7, 16, 19)をすることが知られている。これは、大きな個体が周囲の小さな個体を被圧した結果であると考えられている。隣接する個体間で大きな個体の方が小さな個体より多くの光を獲得できるので、より大きな相対

生長率(RGR)をもつことができるからだ(3, 5, 6)と説明されている。

一方、閉鎖以前の同種同齢人工林では大きな個体の空間分布様式は閉鎖以降の場合と異なって集中して分布していることが報告されており(7, 19)、大きな個体の空間分布様式が林分の閉鎖以前と以降では経年的に変化するのではないかということが示唆されている(7, 19)。このような変化が生じるのは隣接個体間の相互作用の仕方が変化しているからではないかと考えられる。

\* 北海道林業試験場 Hokkaido For. Exp. Stn., Bibai, Hokkaido 079-01

しかし、これまで同種同齢個体群における個体の空間分布に関する研究はいくつか見られる(3~7, 15, 16, 19)が、同一の人工林を経年的に追跡した例はない。ここでは、均一に植栽されたトドマツ人工林の20年生から50年生までの30年間の資料を用いて、サイズクラスごとの個体の分布様式が閉鎖直後から、林分の生育段階が進むにともなって経年的にどう変化するかを解析した。

また、個体サイズとRGRの関係を経年的に調べることにより、サイズごとの個体の分布様式の変化の説明を試みた。

II. 材料と方法

北海道豊頃町の久保トドマツ人工林の資料(9)を用いた。1929年に北海道道有林池田経営区2林班52小班(0.604 ha)にhaあたり4,200本のトドマツの苗木が方形に植栽され、1948年(20年生時)に0.202 haの試験地が設定されている。以来、試験地は今日まで無間伐である。周縁効果を除くために周囲一列を除いたサンプル・プロット(0.181 ha)を設けた。試験地は海拔高120 m、丘陵状地形にあり、傾斜5°以下の平坦面である。また試験地内では微細な地形の凹凸はみられず、試験地内での地位の差は非常に小さいと推定される。基岩は新第3紀層凝灰質砂質泥岩で上部に約30 cmの火山灰をのせている。土壌型はB<sub>1D</sub>型である。サンプル・プロット内の個体に番号をつけて胸高直径(地上高1.3 m)を測定した。測定は、1948年(20年生)から1978年(50年生)までの30年間5年間に計7回である。また、1975年に立木の位置を測定した。ただし、それ以前に枯死した個体の位置は立枯れ木や倒木の位置から推定した。

20年生から50年生にかけて5年または10年間に各年度の生存個体をいくつかのサイズクラスごとに分けてその分布様式の経年変化を調べた。個体の分布様式の解析にはIδ指数(18)を用いた。

$$I\delta = q \cdot \sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1) / (N(N - 1))$$

ただし、qは方形区数、n<sub>i</sub>はi番目の方形区中の個体数、Nは総個体数である。

次に各個体の直径の相対生長率(RDGR)の経年変化を調べた。時間t<sub>1</sub>, t<sub>2</sub>における直径をD<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>とし、D<sub>1</sub>は期間t<sub>1</sub>からt<sub>2</sub>の間で指数関数的に生長すると仮定するとRDGRは次式で求められる(8)。

$$RDGR = (\ln D_2 - \ln D_1) / (t_2 - t_1)$$

III. 結 果

1. 直径の頻度分布

図-1に直径の頻度分布とその歪度および尖度を示した。歪度は20年生時に最も小さく、25年生から35年生にかけて増加し、35年生以降は50年生まではほぼ同じ値を示したまま大きな変化は見られなかった。一方、尖度は20年生時に最も大きく50年生にかけて林齢とともに小さくなる傾向を示した。20~25年生時の枯死木はプロットあたり3本であり、個体間競争はまだ穏やかであったと考えられる。しかし、25~30年生では30本枯死し個体間競争が激しくなってきたものと考えられる。それ以降、50年生まで各年次とも小さい個体から枯死する傾向があった。

2. 個体の分布様式の林齢にともなう変化

20年生から50年生まで、それぞれの年次ごとに、直径の大きい順に全個体を並べ替えた。大きな個体から積算して全個体数の20, 40, 60, 80, 100%の個体の分布様式の経年変化を図-2に示した。分布様式はIδ-面積曲線を用いてあらわした。

20年生時には大きな個体から積算して20%および40%の個体は有意に集中分布した。しかし、60%の個体では集中度は低くなり、80%および100%の個体では方形植栽の影響を受け様な分布を示した。いいかえ

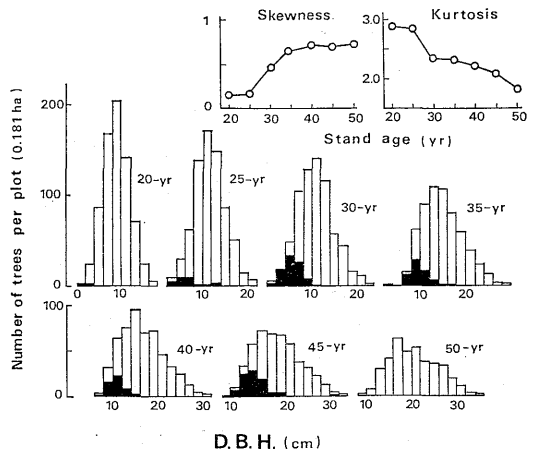


図-1. 胸高直径の頻度分布とその歪度と尖度の経年変化

Frequency distributions of D. B. H. of the 20-, 25-, 30-, 35-, 40-, 45-, 50-year-old stands  
 黒塗り部分は期間内の枯死木の数を示す。右上の図は胸高直径の歪度と尖度の林齢にともなう変化を示す。  
 Shaded histograms indicate the number of trees which died during the next five years. The insert graphs show the changes of shewness and kurtosis of D. B. H. with stand age.

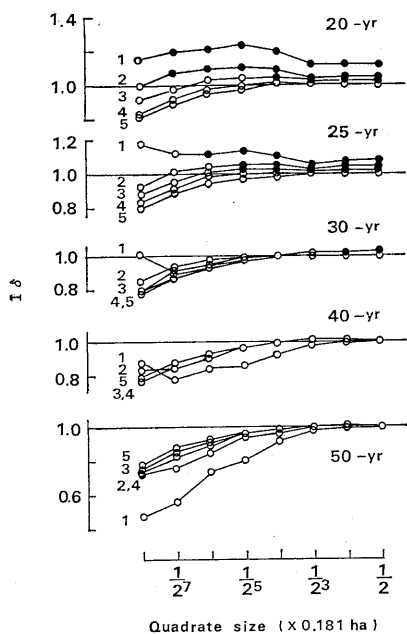


図-2. 大個体の空間分布パターンの林齢にもなる変化

Changes of the spatial dispersions of the largest trees with stand age

大個体とは、直径の大きい順に並べ替えた全個体の、①20、②40、③60、④80、⑤100%の個体を示し(ただし、100%は全個体を示す)、図中の数字、1、2、3、4、5はそれぞれのIθ-面積曲線を示す。

Trees were arranged from the largest D.B.H. tree to the smallest one. Numerals beside the graphs indicate Iθ-quadrat size relationships of 20, 40, 60, 80, 100% of the total trees cumulating from the largest one.

● Statistical significance at the 5% level.

ると積算個体数が少ないほど集中度は高く、積算個体数の増加とともにしだいにランダム分布を経て一様分布を示す。25年生時でも大きな個体から積算して20%の個体では20年生時よりも有意性は低い集中分布が見られた。しかし40、60、80、100%と積算個体数がふえるにつれて集中分布の傾向はなくなりランダム分布から一様分布へと移行した。30年生では大きな個体の集中分布は見られず、大きな個体はランダム分布し、小さな個体まで含めると一様分布を示した。40年生以降では、大きな個体から積算して20、40、60、80、100%の個体は、いずれも一様分布を示した。

個体群をサイズごとに5クラス(最大個体~20%、20~40%、40~60%、60~80%、80~100%)と3クラス(最大個体~33.3%、33.3~66.6%、66.6~100%)の2とおりに分け、それぞれのサイズクラスごとの個体の分布様式の経年変化を図-3に示した。20年生時にはそれ

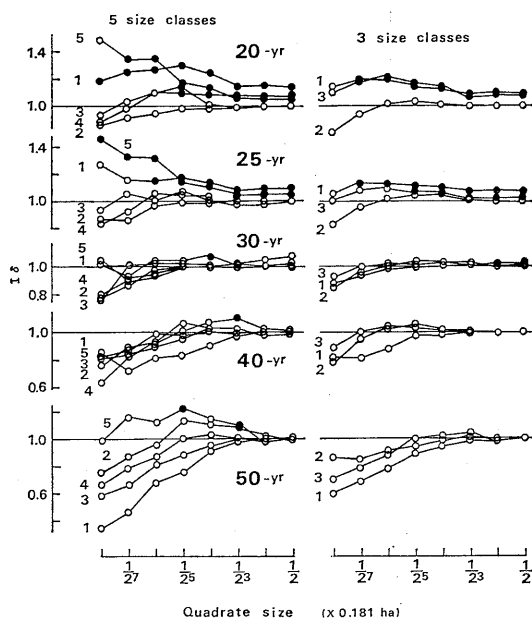


図-3. サイズクラスごとの個体の空間分布パターンの林齢にもなる変化

Changes of the spatial dispersions in trees of same size classes with stand age

直径の大きい順に並べ替えた全個体をサイズごとに五つ、①最大個体~20%、②20~40%、③40~60%、④60~80%、⑤80~100%、および三つ、①最大個体~33.3%、②33.3~66.6%、③66.6~100%のサイズクラスに分けた。図中の数字1、2、3、4、5および1、2、3はそれぞれのサイズクラスごとのIθ-面積曲線を示す。

Trees arranged from the largest D.B.H. were classified into 5 size classes, ①largest~20%、②20~40%、③40~60%、④60~80%、and ⑤80~100% of total trees, and into 3 size classes, ①largest~33.3%、②33.3~66.6% and ③66.6~100% of total trees. Numerals beside the graphs indicate Iθ-quadrat size relationships of trees in each size class.

● Statistical significance at the 5% level.

ぞれ大きな個体(最大サイズクラス)および小さな個体(最大サイズクラス)ともに有意に集中分布した。さらに5クラスに分けた場合での中間サイズクラス(40~60%、60~80%)でも有意性は低い集中分布していた。すなわち、20年生時では同じサイズの個体どうしがそれぞれ集中して分布する傾向が見られた。25年生時も20年生時とほぼ同様に大きな個体ならびに小さな個体はそれぞれ集中分布を示した。しかし、集中度は若干下がった。そして30年生になるとどのサイズクラスの個体もランダムな分布を示した。そして、40年生になると30年生に比べそれぞれのサイズクラスの個体はランダム分布から一様分布へと向かう傾向が強く見られた。50年生時になると、5クラスに分けた場合の最小クラスで集中分布が見られたのを除けば、すべてのサイズクラス

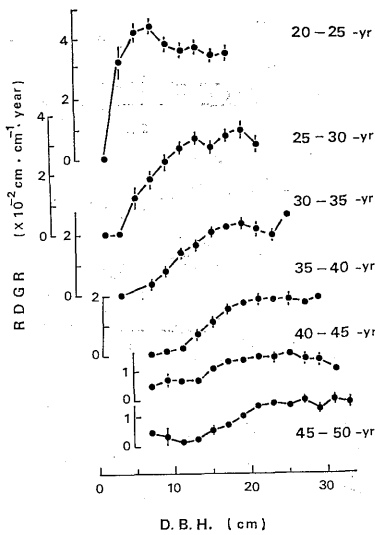


図-4. 直径階別の RDGR (直径の相対生長率) の経年変化

Change in the mean relative growth rate of D.B.H. (RDGR) in 2 cm class intervals with stand age. Vertical bars are  $\pm$  standard error.

で一様分布を示した。

すなわち、ほとんどすべてのサイズクラスにおいて、それぞれのサイズクラス内の個体は集中分布→ランダム分布→一様分布という変化を 20 年生から 50 年生にかけて見せている。

3. 直径の相対成長率 (RDGR) の林齢にともなう変化

各直径階ごとの RDGR を 20 年生から 50 年生まで各 5 年間隔で算出し、その変化を図-4 に示した。林冠を閉鎖した直径の 20~25 年生における RDGR は、5~7 cm の直径階で最大値を示し、これより大きい個体では小さかった。これはごく小さい個体を除いて個体サイズが揃う傾向を示している。しかし、25 年生以降 50 年生にかけては RDGR のピークは林齢とともにしだいに大きな直径階に移っていき、個体間の優劣が拡大する傾向を示した。

20 年生時には、小さな個体が集中した部分個体群 (未だ閉鎖に至らず相対的に生育の遅れた部分) や、大きな個体が集中した部分個体群 (相対的に生育が進んだ部分) がみられるので、上のような傾向は部分個体群間を比較したほうがより明確に示されるのではないかと推察される。そこで、20 年生時において個体サイズが異なる部分個体群を抽出し、個体サイズと RDGR の関係を経年的に調べた。部分個体群の抽出にあたり、部分個体群

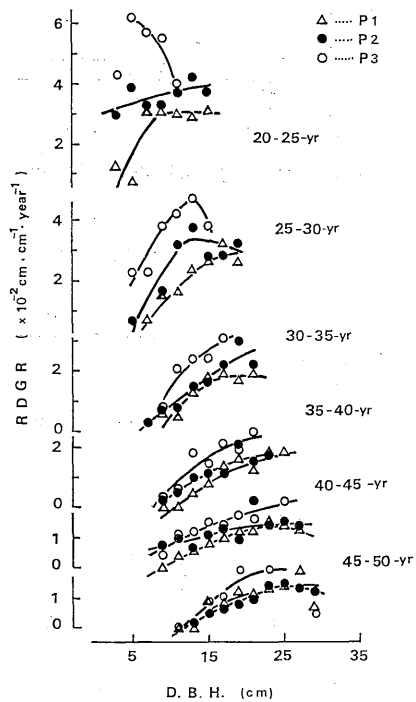


図-5. 部分個体群間の RDGR の比較  
Comparison of RDGR among sub-populations

20 年生時において生育段階の異なる三つの部分個体群における個体サイズと RDGR の関係の林齢にともなう変化  
Changes in the relationship between mean RDGR and D.B.H. with stand age on 3 sub-populations (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, and P<sub>3</sub>) which were different growth stages at 20 years of age.

△ P<sub>1</sub>, Large tree aggregation at 20 years; ● P<sub>2</sub>, Intermediate tree aggregation at 20 years; ○ P<sub>3</sub>, Small tree aggregation at 20 years.

の面積を  $I\delta_{(s)}/I\delta_{(2s)}$  曲線 (18) によって求めた。最大サイズクラス (最大個体~20, 最大個体~33.3%) および最小サイズクラス (66.6~100, 80~100%) に含まれる個体ともいづれの集中斑の面積もすべて同じで、それぞれサンプル・プロットの  $1/2^4$  (112 m<sup>2</sup>) であった。これらと同じ面積をもつ円形の小プロットをそれぞれの部分個体群の個体サイズが異なるように 8 個設定し、それぞれの小プロット内の個体の直径階別の RDGR の経年変化を比較した。そのうち典型的な三つの小プロットを図-5 に例示した。20~25 年生にかけては大きな個体が集中していた部分個体群 (小プロット P<sub>1</sub>) では大きな個体ほど大きな RDGR をもち個体間のサイズの差が拡大し個体間競争が強くなっていったことを示した。一方、小さな個体が集中した部分個体群 (小プロット P<sub>3</sub>) では逆に、大きな個体よりも小さな個体のほうが大きな

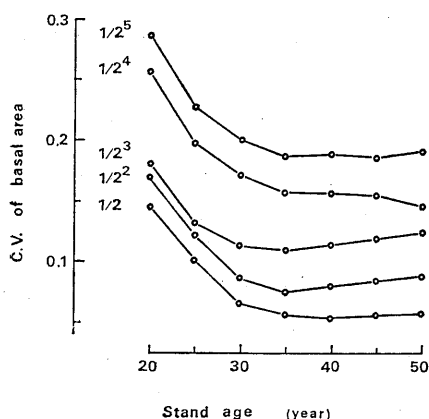


図-6. 部分個体群の胸高断面積合計の変動係数 (C. V.) の林齢ともなり変化  
Changes in the coefficient of variation (C. V.) of the basal area with stand age on different quadrat sizes  
Figures beside each curve indicate quadrat (sub-population) sizes.

RDGR をもち個体間のサイズが揃う傾向が見られた。サイズクラスごとの集中分布が見られなかった部分個体群 (小プロット P<sub>2</sub>) では、個体サイズと RDGR にははっきりした傾向は見られなかった。そして、25~30 年生時でも、P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub> で中間サイズに RDGR のピークが見られた。しかし、30 年生以降では三つの部分個体群ともに大きな個体の方が大きな RDGR をもち林齢とともに個体間の優劣が拡大していったことがわかる。

プロット間で比較すると、20 年生時においてより小さい個体をもつ部分個体群のほうが (P<sub>3</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>1</sub> の順) より大きな RDGR を示し、その部分個体群間の差は 20~25 年生時がいちばん大きく林齢とともにしだいに小さくなっていった。それとともに、部分個体群間の個体サイズの不均一性は林齢とともに小さくなっていき、林分内の現存量の分布もばらつきが小さくなっていったと考えられる。そこで、林分を全体の 1/2, 1/2<sup>2</sup>, 1/2<sup>3</sup>, 1/2<sup>4</sup>, 1/2<sup>5</sup> の等面積の方形区 (部分個体群) に分割し、それぞれの部分個体群の大きさごとに、部分個体群の胸高断面積合計の変動係数の林齢ともなり変化を調べた (図-6)。変動係数は 20 年生から 35 年生にかけていずれの大きさの部分個体群でも急激に減少し、35 年生から 50 年生にかけては部分個体群の大きさによっては若干増加する傾向もみられたが、ほぼ一定の値を示した。

#### IV. 考 察

植栽直後において、個体間の距離が個体の大きさに比

して十分に大きい場合には、個体間の相互作用は、「無関係」であると考えても大きな問題はないと考えられる。また、個体間の距離が個体の大きさに比して小さい場合には、個体間の相互作用がきわめて大きく、「競争」の段階にあることについても異論は少ないものと考えられる。後者の場合には、大きな個体とその周辺の小さな個体を被圧することも、多くの例では認められている (3, 5, 6, 8, 12, 21)。

上の二つの段階の中間に個体間の相互作用が相対的に働く場合が認められている。「背揃い」(11) として知られる現象である。たとえば、1 年生草木の 1 列植栽試験において隣り合う個体間の相互作用の仕方が生育前期と後期では逆転する傾向が見られている (12, 21)。生育の後期では、隣り合う個体のうち大きな草丈をもつ個体ほど大きな RGR をもち個体間には競争が見られたものの、生育前期では隣り合う個体のうち小さなものほど大きな RGR をもち個体間の草丈は揃う傾向、いわゆる「背揃い」が見られた。木本の場合でも草本と同様に、コバノヤマハンノキの密度試験 (13) およびトドマツの密度試験 (19) において、閉鎖前後と、それ以降とは、それぞれ、平均値および単木レベルで個体サイズ (D<sup>2</sup>H と材積) と RGR の関係が逆転する傾向が見られており、植栽密度の間で比較すると平均個体サイズは中間的密度で最大値を示す傾向が見られている。この最大値を示す密度は閉鎖直後の段階であり、時間とともに高密度から低密度側へと移行していく。

背揃いは、植物個体が集団で存在することの有利性が、集団で生活することの不利益性よりも大きい場合に成立するものと考えられる。すなわち、光、水、養分などの資源を他個体と分かちあわねばならない損失よりも、風によって揺られることによる生育阻害 (1) や、乾燥による水ストレス (20) を回避できる等の利得のほうが大きい場合に成立するものといえよう。

植物個体にとっては孤立した状態にあるよりも、閉鎖前後でいどの個体間距離にあるほうが個体の生長を促し、個体間に背揃い現象をひきおこす場合があるといえる。本研究においても一つの林分が林冠の閉鎖を完了していく過程において大きな個体より小さい個体のほうが大きな RDGR をもち傾向を示した。背揃い現象 (12, 21) が木本の場合でも見られた例といえよう。

個体の生長ともなって、こみあいがさらに進めば、限られた資源を多数個体で分け合わなければならない不利益のほうが、集団で存在することの利得を上回り、「競争」の段階に達し、大きな個体ほど大きな RDGR をもつに至ると思われる。すなわち、「背揃い」は個体間関

係が「無関係」から「競争」に至る過渡的な段階であり、ごく短期間に一時的に認められる現象であるといえるだろう。従来、背揃い現象は不安定な現象とされ、再現性に乏しいとされてきたのも、一時的に生じる現象であるために、時間が十分に経過した実験系では認められないということに起因するのではないかと考えられる。また、従来の研究では「背揃い」が量的に軽微であるため、競争密度効果からのデータの振れとして扱われてきた例(2, 10, 14)も多いと考えられる。

以下、この林分で見られた個体の分布様式の経時変化について考察する。この試験林の植栽時の状況は調査されていないが、植栽時には意図的に片寄った植え方はしていないと考えられるので大きな個体も小さな個体もサイズにかかわらずランダムに分布していたと仮定する。この時点では、個体間関係が「無関係」であり、個体の大きさそのものと、個体の位置とは無関係である。しかし、林冠が閉鎖した直後には大きな個体も小さな個体も集中して分布する傾向が見られた。その後、大きな個体も小さな個体も林齢とともにランダム分布から一様分布へと変化した(図-2, 3)。このような、分布様式の経年変化を、背揃いから競争への個体間の相互作用の経時変化と照らし合わせて以下に考察する。

背揃い現象が初めてランダムに分布していた大きな個体の周囲に隣接する個体について生じたのではないかと考えられる。つまり、大きな個体自身よりも、それに隣接する小さな個体の方の生長が促進されることにより大きな個体は集中して分布するようになったのであろう。一方、競争は、同一個体群内でも早期に閉鎖し大きな個体が集中した部分個体群で最初に生じた(図-5)。競争の結果、必然的に大きな個体の周辺個体は被圧されて小さくなるだろう。その部分個体群のなかの優勢個体が数本、最終的に大きな個体として残っていったものと考えられる。したがって、大きい個体は、ランダム分布から一様分布に移行していった。一方、小さい個体の集中班では相対的に閉鎖が遅れており個体間には競争関係が見られず、むしろ遅くまで背揃い現象がみられていた(図-5)。しかし、やがて、それら小さな個体の集中した部分個体群でも次々と林冠の競合が起こり個体間には競争が起こり、大きな個体ほど大きな RGR をもつようになり、個体サイズの大小差が現れる。林齢とともに個体間競争は進み、最終的には、各部分個体群の中で数個の大きな個体が残存するようになる。どの部分個体群においても数本の大きな個体が残存するようになる結果、初期には集中分布していた大きな個体は、ランダム、そして一様に分布するようになったと考えられる。植物は生

育過程を通じてその生育場所を移動できない。しかし、個体群の生育にともなって、個々の個体の置かれる環境は徐々に変化し、その環境の変化によって個体の生長も影響されているといえよう。隣接個体との林冠が閉鎖する前後は個体にとって最適な環境があらわれ、個体間には背揃いがあらわれる。しかし、林冠の閉鎖以降時間が経るにつれ隣接個体間には競争がみられ、個体間の優劣が加速され、その結果、枯死木も現れる。このように、植物個体の生長は個体自身のサイズ、隣接する周囲の個体のサイズ、および、それらとの距離に大きく影響されているといえよう。同種同齢個体群における個体サイズは個体の空間分布様式と密接な結びつきがあるといえる。

サイズクラスごとの個体の分布様式の変化は林分内の現存量の空間分布の変化となって現れた。閉鎖前後では同じサイズの個体どうしが集中分布することによって林分内は不均一な胸高断面積合計の分布となったが、大きな個体よりも小さい個体の集中する部分個体群の方が閉鎖以降の全生育段階にわたって大きな RGR をもった(図-5) ことにより、部分個体群間の胸高断面積合計のばらつきは小さくなっていった(図-6)と考えられる。林分内の現存量の空間分布は林齢とともにしだいに均一化していったといえよう。

この林分で見られた個体の分布様式の経時的変化は従来の研究における報告をも矛盾せず説明しうると考えられる。これまでの報告をみると、天然更新した個体群においては、生存個体が生育段階が進むにつれてランダムから一様に分布していく傾向が見られている(4, 15, 17)。また、人工植栽された個体群では、閉鎖後かなり生育段階の進んだ木本(5, 7, 16, 19)および高密度に植栽された1年生草本(5, 6)において大きな個体が一様に分布し、個体間には競争的な相互作用(5, 6, 19)が認められている。これらの例は、個体間の相互作用が「競争」段階に達してから以降の分析例といえる。一方、閉鎖以前の林分を解析した結果をみると本林分と同じように大きな個体(19)およびそれぞれのサイズクラスの個体(7)が集中して分布していた。また、密植した *Pinus contorta* DOUGL. の苗木を用いた試験でも、個体サイズと RGR の関係の逆転現象と大きな個体の分布パターンの集中からランダムへの変化が観察されている(3)。ところが、大きな個体の集中分布はプロット内の微細な地位の差によるものではないか(3, 7)と説明されている。しかし、本研究で見られた、大きな個体の20年生時における集中分布は、次の事実から微細な立地条件の違いによるものではないと考えられる。20年生時の小さな個

体の集まっていた部分個体群のほうがより大きな個体の集中分布した部分個体群より、20年生から50年生にかけていづれの期間も、大きなRDGRをもち続けた(図-5)。20年生時に小さな個体の集まった部分個体群が、もし劣悪な立地条件下にあるならば、地位のよいところより大きなRGRを30年間も維持できないであろう。同様に、部分個体群の胸高断面積合計が林齢にもなって均一化した(図-6)ことから試験地内には微細な地位の差がなかったことが容易に推察できる。したがって、部分個体群によって個体サイズが異なるのは、地位の違いによるものではなくて、個体間の相互作用の結果であると結論できよう。

## 引用文献

- (1) ASHBY, W.C., KOLAR, C.A., HENDRICKS, T.R., and PHARES, R.E.: Effect of shaking and shading on growth of three hardwood species. *For. Sci.* 25: 212~216, 1979
- (2) CANNELL, M.G.R.: Productivity of closely-spaced young poplar on agricultural soils in Britain. *Forestry* 53: 1~20, 1980
- (3) CANNELL, M.G.R., ROTHERY, P., and FORD, E.D.: Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Ann. Bot.* 53: 349~362, 1984
- (4) COOPER, C.F.: Pattern in ponderosa pine forests. *Ecology* 42: 493~499, 1961
- (5) FORD, E.D.: Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *J. Ecol.* 63: 311~333, 1975
- (6) FORD, E.D. and DIGGLE, P.J.: Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Ann. Bot.* 48: 481~500, 1981
- (7) GHENT, A.W. and FRANSON, S.E.: Change in mortality and size-class spatial distribution patterns in pre-closure and post-closure conifer plantations. *For. Sci.* 32: 559~575, 1986
- (8) HARPER, J.L.: Population biology of plant. 892 pp, Academic Press, London, 1977
- (9) 北海道林務部: 久保トドマツ人工林間伐試験地の資料整理に関する報告書: 112 pp, 札幌, 1982
- (10) 穂積和夫: 高等植物の生長と2, 3の生長要因間の定量的関係に関する実験生態学的研究. 京都大学博士論文: 1~213, 1961
- (11) 穂積和夫: 植物の相互作用. 124 pp, 共立出版, 東京, 1973
- (12) HOZUMI, K., KOYAMA, H., and KIRA, T.: Intraspecific competition among higher plants (IV) A preliminary account on the interaction between adjacent individuals. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* D6: 121~130, 1955
- (13) KIKUZAWA, K., ASAI, T., MIZUI, N., and SEIWA, K.: Optimum tree sizes against density in relation to crown volume in an alder plantation. *Proc. IUFRO*, S1: 93~103, 1986
- (14) KIRA, T., OGAWA, H., and SAKAZAKI, N.: Intraspecific competition among higher plants (I) Competition-yield-density interrelationships in regularly dispersed population. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* D1: 1~16, 1953
- (15) KITAMOTO, T.: The spatial pattern in a natural population of goldenrod (*Solidago altissima* L.), with particular reference to its change during the shoot growth. *Res. Popul. Ecol.* 14: 129~136, 1972
- (16) 北元敏夫・四手井綱英: 林木の空間分布の研究 (I) 人工一斉林における優勢木, 劣勢木の分布. 京大演報 43: 152~161, 1972
- (17) LAESSLE, A.M.: Spacing and competition in natural stands of sand pine. *Ecology* 46: 65~72, 1965
- (18) MORISITA, M.: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E* 2: 215~235, 1959
- (19) 清和研二・菊沢喜八郎: トドマツ密度試験における個体サイズごとの分布様式. 第31回日本生態学会大会講演要旨集: 91, 1984
- (20) 牛島忠広: 光合成・蒸散と環境要因. 群落の機能と生産 (岩城英夫編), pp. 1~41, 朝倉書店, 東京, 1979
- (21) YODA, K., KIRA, T., and HOZUMI, K.: Intraspecific competition among higher plants (IX) Further analysis of the competitive interaction between adjacent individuals. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* D8: 161~178, 1957

(1986年2月21日受理)