

アシウスギの結実の豊凶について

中根勇雄・中井 勇

は じ め に

わが国の主要針葉樹であるスギ (*Cryptomeria japonica* D. DON) は秋田から屋久島まで広く天然分布¹⁾し、それぞれの地域の環境に適応した地方品種が林業経営上重要な地位を占めている。

種苗は母樹となる個体の諸形質をそのまま安定したかたちで生産する無性繁殖と変異の大きなかたちで生産する有性繁殖に分けられる。前者の場合には変異幅の狭い形質を備えており、単一クローンの繰り返しの場合は、その造林が不成績につながることもある。後者の場合には種々な形質を備えており、いわゆるさしき造林に比べて林分構成の上で優れていると考えられている²⁾。さらにこの両方法で育てられた林分の主伐期における優良形質の遺伝率には違いがないとされている³⁾。こうしたことから、有性繁殖、すなわち種子による繁殖法が一般の林業経営で広く用いられている。そのためには例年の需要に合った種子が確保されなければならないが、結実には周期性があり、目的とする種子を入手することの難しさがある。したがって、豊作年に多量の種子を収穫保存しておく対策が構じられているが、結実の豊凶が事前に予測することができ、そのメカニズムが明らかにできれば、その対策も容易である。結実の豊凶は古くから調べられているが、同一地域で長年にわたるものは比較的少ない。

こうしたことを踏まえて、本報告ではアシウスギ (*Cryptomeria japonica* D. DON v. *radicans* NAKAI) を対象として1973年から1990年の18年間にわたって、同一場所 (5カ所) における同じ個体 (25個体) の結実状況を調べ、個体間、場所間の結実差や豊凶の周期性などを検討し、併せて気象との関係を解析しとりまとめた。なお、本調査は中根が京都大学芦生演習林に在任中に行ったもので、今回中井とともに資料を整理し検討したものである。本論に先立ち芦生演習林勤務の歴代の教職員各位に感謝し、本稿のとりまとめに際して終始有益な助言を賜った上賀茂試験地の古野東洲助教授に厚くお礼申し上げます。

調査地の概況および調査方法

調査は京都府北桑田郡美山町芦生にある京都大学農学部附属芦生演習林で行った。同地域はアシウスギが天然分布し、その分布の中心域となる標高600m以上では総蓄積量の約1/3を占めている。調査地は図-1のように、内杉谷 (標高505m)、樺坂 (同765m)、中ノツボ (同790m)、扇谷 (同685m) と大谷 (同640m) で、これらの場所には天然生アシウスギが群生し、周辺にはミズメ (*Betula grossa* SIEB. et ZUCC.), リョウブ (*Clethra barbinervis* SIEB. et ZUCC.), クロモジ (*Lindera umbellata* THUNB.), イヌツゲ (*Ilex crenata* Thunb.), クリ (*Castanea crenata* SEIB. et

Isao NAKANE and Isamu NAKAI

Cone-production of *Cryptomeria japonica* D. DON v. *radicans* NAKAI at Ashiu University Forest of Kyoto University

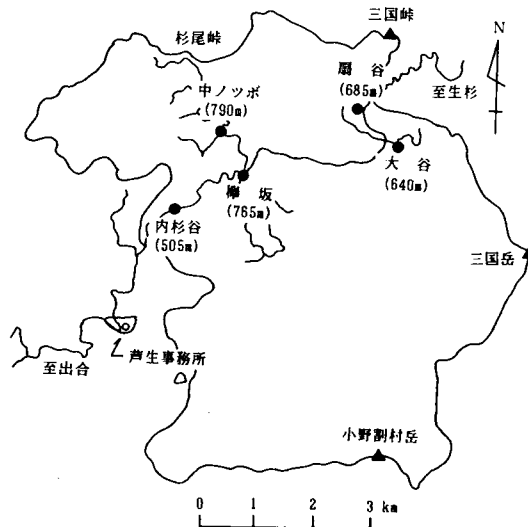


図-1 アシウスギの結実状況の調査場所
(●, カッコ内は標高を示す)

Zucc.) などがみられる。

調査はそれぞれの場所とも樹冠全体に陽のよく当たるところに生育している5個体について行った。1973年の秋における調査木の大きさは、平均胸高直径が34～42cm、平均樹高は26～32mで、場所ごとの大きさには大きな差はみられなかった。調査木の樹齢は今までに伐倒調査された胸高直径と樹齢との関係からみてほぼ80年以上と考えられ、これらの個体の種子の生産能力は十分であった。

結実状況の調査は毎年9月下旬に行なった。その方法は個体の樹冠を上、中と下部に分け、それぞれの部分の球果の着果状況から鈴成りの状態を指数100、ほとんど着果していない状態を指数0として、その中間を指数で評価し、個体の平均値を求めた。

結実と気象の検討では、花芽分化期（結実前年の6月下旬から9月上旬までの期間）や開花期（後述）、成熟期（開花したのち成熟するまでの4月上旬から9月下旬までの期間）に分けて解析した。気象解析で要因とした平均気温は花芽分化と成熟期間は旬単位、開花期間では日単位とした。晴天や雨天日数、降水量はそれぞれの期間内の積算値とし、温量指数（ここでは温量とした）は3月1日を基準日として花芽分化や成熟期間の最終旬までの平均気温から5℃をマイナスした値を旬単位として積算したもので、開花期間ではそれを日単位とした。また降水量は台風（1975年8月、1979年9月）による値が含まれている。気象資料は芦生演習林事務所構内の定点観測（標高363m）によっているが、気温や温量は各調査地の標高を勘案し、低減率（100mにつき0.5℃）により調整した。

結果と考察

1. 個体による結実差

場所ごとに設定した25個体の毎年の観察結果を表-1に示した。個体ごとの結実指数にはかなりのバラツキはあるが、ここでは結実指数30以下を凶作、70以上を豊作、その中間を並作として、18年間の回数を求めた。凶作回数のもっとも多かった個体は内杉谷5号木の17回、ついで樺坂5号木の15回、内杉谷4号木と大谷5号木の13回が続き、その回数の少なかった個体は扇谷4号木

表-1 アシウスギの結実状況（結実指数）

調査 場所	調査 番号	調査年度(年)																		平均結 実指数
		'73	'74	'75	'76	'77	'78	'79	'80	'81	'82	'83	'84	'85	'86	'87	'88	'89	'90	
内 杉 谷	1	50	10	20	60	50	30	50	40	10	100	0	60	20	20	0	0	0	0	28.8
	2	50	10	30	60	40	80	50	20	0	100	0	10	60	20	0	0	50	0	32.2
	3	70	50	50	80	20	80	60	10	10	100	0	60	20	0	0	20	60	40	40.6
	4	30	0	20	40	40	80	60	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	20.6
	5	20	0	0	0	0	20	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0	7.2
平均		44	14	24	48	30	58	44	14	4	98	0	26	20	8	0	4	22	8	25.9
樺 坂	1	40	0	20	0	40	70	50	40	40	100	0	10	40	0	0	10	0	40	27.8
	2	60	20	50	40	0	40	50	50	0	100	0	10	40	0	0	10	0	40	28.3
	3	70	40	60	50	50	80	50	50	40	100	0	10	40	50	0	40	0	60	43.9
	4	50	0	50	70	20	80	80	40	0	100	0	0	20	20	0	10	20	90	36.1
	5	30	0	0	50	0	70	20	0	0	100	0	20	0	0	0	0	0	0	16.1
平均		50	12	36	42	22	68	50	36	16	100	0	10	28	14	0	14	4	46	30.4
中 ノ ツ ボ	1	50	30	30	50	40	50	70	10	10	100	0	60	40	50	0	80	60	60	43.9
	2	30	0	30	60	20	50	70	20	0	100	0	20	80	20	0	20	80	80	37.8
	3	80	30	40	50	50	100	60	50	10	100	0	60	50	40	20	40	40	80	50.0
	4	30	0	20	30	30	100	60	40	0	100	0	40	50	50	20	80	40	80	48.2
	5	80	30	80	40	70	70	40	20	10	100	0	60	80	40	0	0	80	60	47.8
平均		54	18	40	46	42	74	60	28	6	100	0	48	60	40	8	44	60	72	44.4
扇 谷	1	50	50	60	50	40	80	50	20	40	100	0	10	40	0	0	10	80	80	42.2
	2	30	20	40	50	20	80	60	40	40	100	0	70	30	0	0	0	60	70	39.4
	3	50	30	80	80	60	100	60	20	60	100	0	80	80	50	20	40	80	60	58.3
	4	70	50	30	60	40	80	70	50	40	100	0	90	60	70	20	50	80	80	57.8
	5	80	50	80	70	40	100	60	10	20	100	0	10	80	0	0	60	80	90	51.7
平均		56	40	58	62	40	88	60	28	40	100	0	52	58	24	8	32	76	74	49.9
大 谷	1	60	50	60	50	70	100	50	10	10	100	0	80	50	50	0	30	70	0	46.7
	2	60	30	40	60	10	90	40	0	0	100	0	20	40	10	0	0	0	0	27.8
	3	40	0	20	40	40	60	10	20	10	100	0	80	80	50	0	10	80	50	38.3
	4	30	0	20	50	60	100	50	40	20	100	0	20	60	0	0	0	40	0	32.8
	5	30	0	40	60	20	80	60	20	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	22.8
平均		44	16	36	52	40	86	42	18	8	100	0	40	46	22	0	8	38	10	33.7
総平均		50	20	37	50	35	75	51	25	15	100	0	35	42	22	3	20	40	42	37.1

の3回、樺坂3号木、中ノツボ3号木、扇谷3号木が4回であった。一方、豊作回数の多かった個体は扇谷4、5号木の8回、中ノツボ5号木、扇谷3号木の7回で、豊作年が1回だけのものは内杉谷の1、5号木、樺坂の2号木の3個体であった。全調査期間を通じて並作回数の多かった個体は樺坂3号木、中ノツボ3号木であった。これらの個体の中でもっとも異なる結実を示した個体は内杉谷の5号木で、凶作が17回で豊作が1回であった。

全調査期間の平均結実指数は扇谷3、4号木が60近い高い値を示し、もっとも低かった個体は内杉谷5号木の7.2、次いで樺坂5号木の16.1であった。しかし全体的には平均結実指数は25～50のものが多かった。結実の極端に少ない個体について、中島⁴⁾はスギには強雌性型、強雄性型のあることを認めており、長年結実の少ない個体（内杉谷5号木など）は強雄性型である可能性が高い。このように個体間の結実には1、2の例外を除き統計的に有意でなく、ある幅をもった結実傾向にあると思われる。

2. 生育場所別の結実差

5個体を合わせた各場所ごとの平均結実指数を先に示した凶作を30以下、豊作を70以上、その中間値を並作とした値が表-1に示されている。凶作は内杉谷の12回がもっとも多く、その反対に扇谷では少なく、豊作は扇谷で4回、中ノツボの3回、大谷の2回で内杉谷や樺坂では1回であった。平均結実指数は扇谷が49.9で高く、内杉谷の25.9と比べれば約倍の値を示している。他の場所では30～44の範囲にあった。内杉谷で低い値を示した個体を除くと30.6にたかまり、場所間の平均結実指数には統計的に大きな違いが見いだせなかった。しかし、1989年は樺坂の調査木は他の4地域の調査個体とやや異なった結実傾向がみられる。また、1990年には内杉谷、大谷は前年より結実が悪く、他の3地域では反対に結実のよい傾向を示している（図-3A 参照）。標高別にみた針葉樹の結実の調査例はないが、クスノキの結実は300m以下でよく、400m以上で悪かったと報告している⁵⁾。本調査結果では標高による違いや場所ごとの豊凶の違いは明らかでない。

3. 結実の年変動

図-2に示した個体ごとの豊・凶作、あるいは並作などの18年間の年変動から、豊作は1982年にすべての個体で認められ、1974、1980、1981、1983、1986、1987、1988年には平均結実指数が30以下であり、他の年度は並作以上であった。とくに1982年の大豊作の翌年には全調査個体が全く結実しない大凶作を示していることが注目される。この現象は、これまでいくつかの調査で明らかにされているように、結実の豊凶は樹体の栄養回復と関係⁶⁾するようである。しかしながら、1978年には6個体が指数100の大豊作（表-1 参照）であるにもかかわらず、その翌年には凶作となっていない。さらに凶作の続く個体（内杉谷4、5号木、樺坂5号木、大谷2、5号木）や並作を維持している個体（樺坂3号木、中ノツボ3号木）があり、結実に関与すると考えられる樹体の養分の回復リズムが個体により異なり、これにかかわる外的要因との相乗効果として現れているものと思われる。

図-3Aに示した場所ごとの結実には1974～1976年の扇谷のように他地域より豊作で、そのリズムにやや違いがみられるものの、全般に豊凶のリズムはほぼ同じ傾向とみなされる。例外的には1989年の樺坂は結実が少なく、1990年の扇谷、中ノツボ、樺坂では前年より上昇し、内杉谷、大谷では前年より下降する違いがみられた。この事例を例外とみて、調査地5ヶ所を平均した図-3Bは芦生地域でのアシウスギの平均的な豊凶のリズムと考えたい。

4. 結実の周期

表-2はSCHWAPPACH⁸⁾が提案した結実係数と結実周期に基づいた計算結果が整理されている。ここでは結実の程度を5段階評価とし、87.5%以上を豊作（100）、87.4～62.5%までを並上作（75）、6.24～37.5%までを並作（50）、37.4～12.5%までを並下作（25）とし、12.4以下を凶作

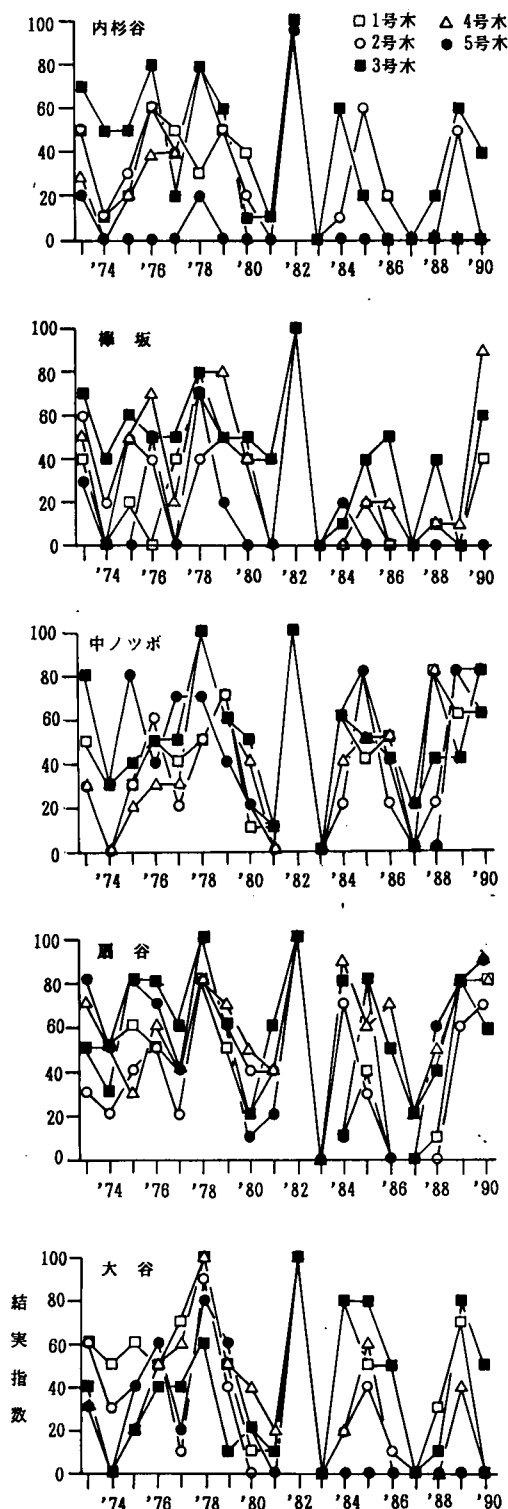


図-2 場所別、個体別結実指数の年変動

(0)としてその回数に重みを加えて計算されている。これによると、結実周期のもっとも短い個体は扇谷4号木の1.7年で、結実係数は58.3%と高かった。結実周期の3年以内のものは内杉谷の2, 3号木, 樺坂の3, 4号木, 中ノツボの全個体, 扇谷の2号木以外の個体と大谷の1, 3号木であった。これらの結実係数は30~50%を示し全体の結実係数の中で平均値より高い傾向がみられた。また、結実周期が4~6年の個体は内杉谷の4号木, 樺坂の2, 5号木, 扇谷の2号木と大谷の5号木であり、調査期間中1982年を除いてほとんど結実しなかった内杉谷の5号木は12年の周期で長く、結実係数は低い(8.3%)。このように、結実係数の低い個体ではその周期が長くなる傾向を示し、その反対に周期の短い個体は結実係数が高まっている。スギ、ヒノキ、カラマツではクロマツやアカマツに比べて豊作年の翌年には結実のきわめて悪いことが知られており、これは花芽分化に必要な養分量の欠乏によるものであるとされている⁷⁾。本調査でも大豊作の翌年にまったく結実しなかったことはこれらの理由によるものであろう。

芦生演習林におけるアシウスギ全体としてとらえると、結実周期は 3.3 ± 2.1 年で、結実係数は 36.1 ± 12.4 と計算され、上田⁸⁾が京都の山国地方で調べたスギの結実周期3年、全国的にみた場合2~3年⁶⁾とよく一致している。

5. 結実の豊凶と気象

結実の豊・凶作を左右する外的要因として、熊剥ぎなどの物理的被害を受けた個体では開花が促進され、その結果豊作となることがある。これは一般に開花を促進させる方法として幹の皮を剥いだり、バンデングすることと似た効果がある。本調査地域は熊剥ぎ被害が多発しているが、調査した個体はこの被害は受けていなかった。このことから、気象資料を花

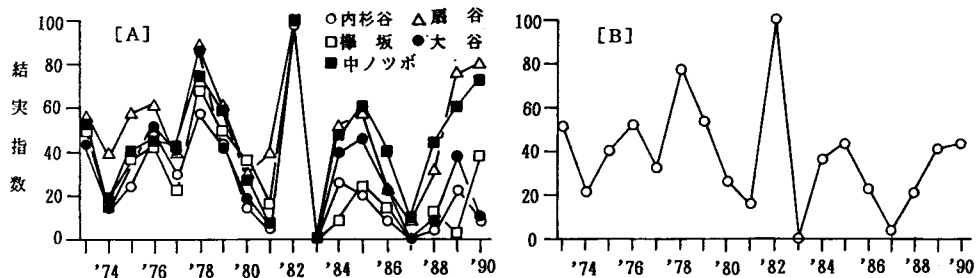


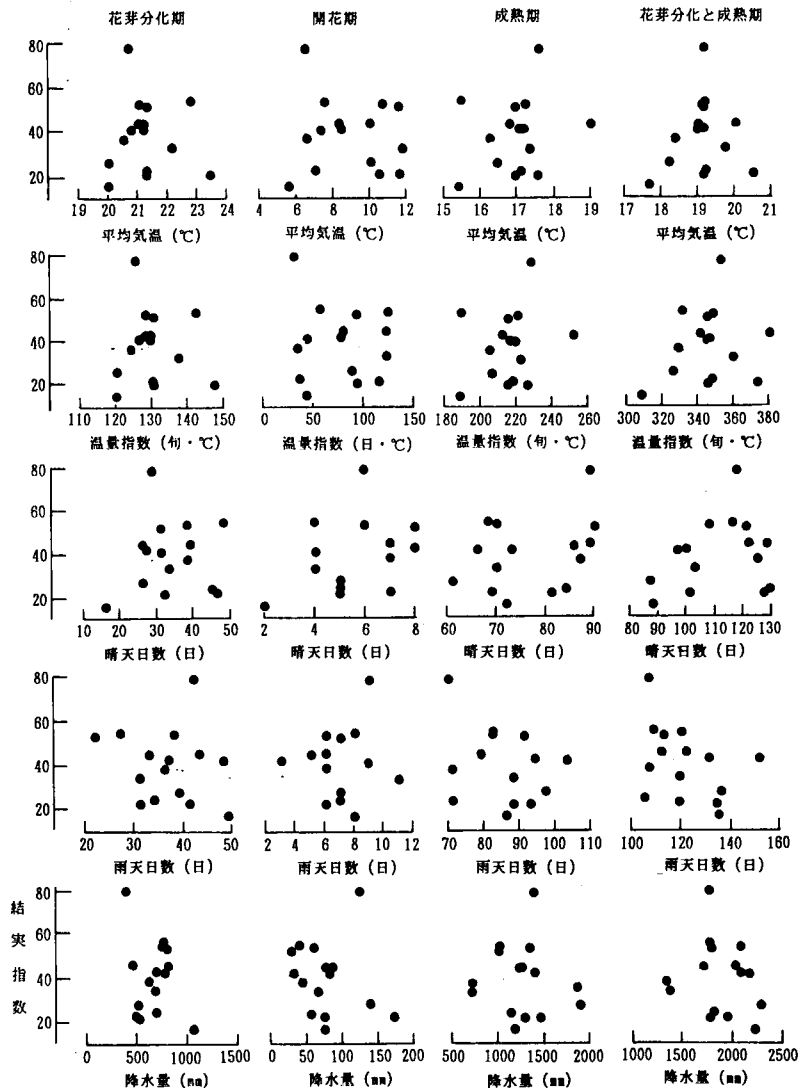
図-3 場所別にみた結実指数の年変動[A]と全調査木の平均結実指数の年変動[B]

芽分化期、開花期と成熟期のそれぞれの期間で整理し、結実の豊凶との関係を検討した。スギの花芽分化期は橋詰⁹⁾が鳥取で調べた結果によると、雌、雄花で若干の違いがあるようであるが、概ね6月の下旬から9月の上旬と考えている。ここでは芦生と鳥取地方でのこの期間の気象には大きな違いがないものとして取り扱った。開花期は厳密には個体ごとの時期を調べなければならないが、相対的な値として、生物季節、すなわち、芦生演習林構内に生育しているサクラの1973～1990年の満開とスギの花粉飛散時期を調べた。サクラの満開は4月13日から4月27日間で、かなりのバラツキはあるが、サクラとほぼ同じ場所に生育しているスギの花粉飛散開始時期は18年間を通して4月8日から4月22日間であった。スギの花粉飛散初期はサクラの満開前のほぼ10日目に相当し、平均すると4月の上旬頃になる。これをスギの開花初期と推定し、開花期間は概ね2週間と定めた。場所による花粉飛散初期については調査木が生育する場所の標高を勘案して求めた。さらに成熟期は開花から種子が成熟する9月下旬までの期間とした。これらの期間の設定には若干の問題は残されるが、大まかに芦生地域の結実

表-2 アシウスギの結実係数と平均結実周期*

調査場所	個体番号	結実程度別回数				結実係数 (%)	平均結実周期 (年)
		豊 100	並上 75	並 50	並下 25	凶 0	
内杉谷	1	1	2	4	4	7	30.6
	2	2	1	5	5	3	33.3
	3	1	3	6	3	5	38.9
	4	1	1	3	2	1	20.8
	5	1	0	0	2	15	8.3
扇坂	1	1	1	7	1	8	30.6
	2	1	0	6	2	9	25.0
	3	1	2	11	0	4	44.4
	4	2	3	3	3	7	36.1
	5	1	1	1	3	12	16.7
中ノツボ	1	1	2	9	2	4	41.7
	2	1	4	2	7	4	37.5
	3	2	2	10	2	2	50.0
	4	2	2	6	5	3	43.1
	5	1	6	5	2	4	47.2
扇谷	1	1	3	8	1	5	41.7
	2	1	3	6	4	4	25.3
	3	2	6	6	3	1	56.9
	4	2	6	7	2	1	58.3
	5	3	5	4	1	5	50.0
大谷	1	2	3	7	1	5	44.4
	2	2	0	5	2	9	27.8
	3	1	3	6	2	6	37.5
	4	2	0	6	4	6	33.3
	5	1	1	3	3	10	22.2
計		36	60	136	64	154	36.1

*Schwappach の計算方法による



図－４ 年平均結実指数と平均気温、温量指数、晴天日数、雨天日数および降水量との関係

状態と気象要因との関係を検討する上では大きな間違いはないものとして取り扱った。

気象要因は、上記のうち、花芽分化期と成熟期間についてはそれぞれの期間内の平均気温を旬平均、晴天日数、雨天日数や降水量は積算値として表わし、開花期間は日単位の値を採用した。温量については先に定めた方法により求めた。調査した18年間の結実とそれぞれの気象要因との関係を図－４に示した。まず、それぞれの関係において特異と思われるものは大豊作の1982と大凶作の1983年であり、この現象は気象要因との関係より個体の内的要因が結実に大きく関与した結果と考えたい。そこで結実と気象要因との関係ではこの2カ年を除いて検討した。それぞれの気象要因と結実指数との関係には大きなバラツキをとまっている。両者の傾向を示すための相関関係を求めたが、いずれの場合もその値は極めて低いものであり、その有意性については十分でなかった。したがっておおまかな傾向を求めることにした。

A) 花芽分化期の気象

図-4では上から順次平均気温、温量、晴天日数、雨天日数と降水量が示されている（以下同様）。いずれの要因においてもバラツキを伴うが、平均気温や温量では明らかな傾向が示されず、晴天日数ではその日数が多い年ほど結実がやや高まる傾向にあり、また、雨天日数や降水量との関係ではその値が高まるほど結実がやや低下する傾向がみられる。上田⁸⁾や小沢⁶⁾は結実の前年の花芽分化期の気温が高いことや降水量が少ない場合には豊作となることを推測しているが、本調査結果ではこれらの結果と必ずしも符合するものでなかった。

B) 開花期の気象

スギの開花期は先に述べた方法によって推定したものであるが、この期間内の気象要因との関係が図-4に示されている。平均気温や温量と結実との関係ではあまり明らかな傾向がみられなかった。これは開花期間が短いことや日平均気温によるもので、さらに詳しく検討する必要がある。晴天日数では、その日数が多いほど結実の高まる傾向を示した。一般に、風媒花であるスギでは開花期に晴天の続くことは花粉の飛散が十分であり、雌花の生殖的熟期も高められ、同時に受粉が十分で、花粉の発芽、花粉管の伸長発育に良い影響を及ぼしているものと理解される。一方、雨天日数の多い年や降水量の多い年で結実の低下する傾向は明らかに示されなかったが、一般に雨天の続く年には花粉の飛散が十分でなく、雌花の成熟にも悪い影響があるものと理解すれば、ここで検討した傾向はほぼ納得できる。このことはマツでも考えられ、とくにゴヨウマツでは6月になって開花するため、梅雨期が早かったり、その期間に雨がよく降る年の翌年の結実や種子（マツでは受粉の翌年に種子が充実する）の生産が極めて悪い傾向がみられる¹⁰⁾。

C) 成熟期の気象

受粉した幼球果の発達や受精、種子形成、成熟などの期間は開花した4月から種子が成熟する10月上旬である。この期間の外的要因となる気象要因は内的な生理活動に大きく影響するものと考えられる。図-4は4月上旬から9月下旬までのそれぞれの気象要因と結実の関係が示されている。整理した平均気温は15℃～19℃の範囲で、その差は4℃であった。プロットされた値はバラツキを伴うものの、気温が高くなるにしたがって結実のやや高まる傾向を示している。この傾向は温量においても同様であった。一般的傾向として結実気温は気温や温量が増加することによって高められることが予測されるが、大きなバラツキの原因として考えられることは、内的要因の他に一定の平均気温や温量を越える値は結実を促すために必要としないのかも知れない。これはマツの開花と気温との関係でも同様の結果¹²⁾が得られており、ここでは必要量以上の気温や温量の値が加算されていることによっているのかも知れない。晴天日数ではその日数が増加するほど、雨天日数が少ないほど、結実がやや高まる傾向を示し、降水量における傾向は明らかでなかった。このことから球果の発達や成熟には晴天日数や雨天日数などの要因が介在していることを示唆しているものと思われる。

D) 花芽の分化期と成熟期の気象

一般に結実の前年の夏から秋季の花芽分化期や結実当年の春から秋季にかけての成熟期の天候の良い年には結実の多いことが知られている。そこで花芽の分化期に相当する6月下旬から9月上旬の気象要因と発達、成熟期に相当する結実当年の4月上旬から9月下旬のそれぞれの値を合わせた結果が図-4に示されている。両期間を合わせた気象要因と結実との関係は前項でみた傾向とほぼ似通った傾向を示し、平均気温、温量、晴天日数、雨天日数や降水量と結実との間での相関は明瞭ではないものの、相対的に気象要因が結実に影響しているものと考えられる。

以上のように芦生演習林におけるアシウスギの結実の豊凶状態を、気象要因に絞って検討してきたが、その結果はこれまでから理解されている傾向とほぼ一致するもので、それぞれの要因が

決定的なものでなかった。本調査での唯一の知見は天候の良否が重要な要因であろうことは明らかであった。しかし、上述のような気象要因と結実の解析にはさらに詳しい検討が必要であり、結実には樹体の養分の蓄積、回復、さらには遺伝的に制御されることも考え合わせなければならないであろう。

お わ り に

京都大学芦生演習林における18年間のアシウスギの結実状態は上述のとおりであった。造林事業としての種苗の育成には豊作年に多量の種子を収穫、貯蔵し、凶作年に備える必要はあるが、ここで調べた結果からは、例年幾つかの個体で並作以上が見込まれることから、その必要性はそれほど高くない。ただし、種苗を大量に生産するには、今回の調査結果が示したように、豊作年はほぼ3年の周期で訪れており、しかも個体によって結実量にかなりの違いが認められていることから考えると、毎年新鮮な種子を収穫、充当することは容易でないであろう。そのための配慮は必要である。

この報告ではアシウスギの結実豊凶について調査したものであるが、種子数や種子の充実度については調べなかった。したがって、球果の結実の豊凶と球果内の種子数や充実種子数などの関係について再検討する必要がある。さらに大豊作が調査した18年間で1回であったが、次の大豊作が訪れるまでの調査が続けられているならば、その周期がより明確にされたものと思われる。今後の課題は、結実の豊凶を定量的に調査することや球果内の種子の生産量やその充実度と樹体の養分回復や外的要因との関係について詳細に検討することであり、このことによってスギの豊凶の原因を探り、精度の高い予知が可能となるであろう。

引 用 文 献

- 1) 林 弥栄 (1960) 日本産針葉樹の分類と分布. 246pp., 農林出版. 東京.
- 2) 戸田良吉 (1957) スギの林分内変異と遺伝力. 林試研報 100. 1~21.
- 3) ——— (1979) 今日の林木育種. 231PP., 農林出版. 東京.
- 4) 中島道朗 (1940) スギの開花結実に関する研究. 日林講 76. 103~110.
- 5) 大久保 恭 (1941) 樟の結実調査. 日林講 77. 136~146.
- 6) 小沢準一郎 (1962) 針葉樹のタネ—生産と管理—. 地球出版. 東京. 451PP.
- 7) Schwappach, A.: (坂口勝美・伊藤清三 (1965) 造林ハンドブックより引用) 養賢堂. 東京. 419~426.
- 8) 上田弘一郎: スギの開花結実. (佐藤弥太郎 (1950) スギの研究より引用). 養賢堂. 東京. 63~78.
- 9) 橋詰隼人 (1973) 針葉樹の花芽分化, 花性分化とその調節に関する研究. 鳥大演報 7. 1~139.
- 10) 中井 勇: ゴヨウマツの結実と気象. (未発表)
- 11) ———他 (1983) マツ属の開花に関する研究 (I) クロマツとアカマツの開花期について. 京大演集 16. 66~76.
- 12) ——— (1976) マツ属の交雑育種に関する研究 (II) クロマツ×アカマツ他数種類の種間交雑における受精過程について. 京大演報 48. 31~45.