

論 文

斜面の異なる位置に生育するスギの樹冠内窒素分布

小林 元^{*,1,2}・玉泉幸一郎¹・齋藤 明^{1,3}

小林 元・玉泉幸一郎・齋藤 明：斜面の異なる位置に生育するスギの樹冠内窒素分布 日林誌 82：281~286, 2000
スギの樹冠内窒素分布に及ぼす光強度と立地の影響を明らかにすることを目的として、斜面位置の異なる3地点（斜面上部、中部、下部）において、樹冠内における当年葉の光強度と葉の窒素含量を測定した。面積あたりの窒素含量は樹冠の下層ほど低下し、斜面位置では上部から下部に向かって高くなった。面積あたりの窒素含量が樹冠の下層ほど低下したのは葉重比（葉の重さを面積で除した値）が低下したためであり、斜面の下部で高くなったのは乾重あたりの窒素含量が増加したためであった。面積あたりの窒素含量は光強度と正の相関にあり、斜面位置別に直線式で近似された。これらの直線式は回帰係数に差は認められず、 y -切片のみに有意差が認められた。つまり、斜面位置の違いは y -切片のみに表れ、光強度の影響を表す回帰係数は立地に影響されなかった。このことから、スギの樹冠内における当年葉の窒素分布は、立地ごとに決定される y -切片と樹冠内の光強度から推定できる可能性が示唆された。

キーワード：樹冠、スギ、窒素分布、光強度、立地

Kobayashi, H., Gyokusen, K., and Saito, A.: **Distribution of leaf nitrogen within sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy growing at different positions on a slope.** J. Jpn. For. Soc. 82: 281~286, 2000 To examine the effect of nitrogen availability on leaf nitrogen distribution within sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) canopy, we studied the relationship between leaf nitrogen content and light intensity in seven-year old trees that were growing at different positions on a slope (upper, middle and lower slope). Nitrogen availability increased from the upper position to the lower position on the slope. Leaf nitrogen per area (N_A) decreased with increasing depth from the top of the canopy; this was caused by the decrease in leaf mass per area (LMA). Leaves sampled from the upper, middle and lower positions on the slope had successively higher N_A at any one layer in the canopy. This was because leaf nitrogen per weight increased from the upper position to the lower position on the slope. N_A was linearly related to light intensity within the canopy at every position on the slope. The regression coefficient of the linear relationship between N_A and light intensity was similar for all positions on the slope. However, the y -intercept of the relationship increased with increasing nitrogen availability. This suggested that the distribution of leaf nitrogen within sugi canopy could be predicted from the light intensity within the canopy and the y -intercept by linear regression, and that the y -intercept could be determined by nitrogen availability.

Key words: canopy, *Cryptomeria japonica* D. Don, leaf nitrogen distribution, light intensity, nitrogen availability

I. はじめに

植物群落の光合成は樹冠内における光強度と葉に含まれる窒素の分布に強く影響される (Field, 1983; Hirose and Werger, 1987 b)。樹冠内の光強度は最上層で最も高く、下層ほど低くなる (Monsi and Saeki, 1953)。葉の窒素含量もまた、上層から下層にかけて低下する (Dejong and Doyle, 1985; Hirose and Werger, 1987 a, b)。窒素含量の高い葉では、強い光強度で高い光合成速度を達成できる (Gulmon and Chu, 1981; Hirose and Werger, 1987 a) ことから、このように、光強度が低下するにしたがって窒素含量が低下することは樹冠の光合成を高める上で有利である (Mooney and Gulmon, 1979; Field, 1983)。

Hirose and Werger (1987 b) はセイタカアワダチソウを用いた研究で、群落の光合成は葉の窒素が上層から下層にかけて低下することで、窒素が均等に分配されたときよりも20%以上大きくなっていることを示した。その後、樹冠内の窒素分布は樹冠構造に影響されており、積算葉面積指数 (Hirose *et al.*, 1988; Schieving *et al.*, 1992;

Sadras *et al.*, 1993; 小林ら, 1994)、または、吸光係数の大きな樹冠ほど上層から下層にかけての窒素含量の低下が大きいこと (Anten *et al.*, 1995)、さらに、光強度と葉の窒素含量との関係は直線式で近似されることが明らかにされた (Dejong and Doyle, 1985; Dejong *et al.*, 1989; 小林ら, 1993; Schoettle and Smith, 1999)。

このように、樹冠内において窒素は光強度に影響されて分布していることが明らかにされた。しかし、葉の窒素含量は光強度だけでなく土壌の窒素量にも影響される。すなわち、樹高成長の優れた地位の高い林分ほど土壌の窒素量は多く (伊藤, 1976; 生原, 1980; 脇, 1985)、葉の窒素含量も高い (河田・衣笠, 1968; 原田, 1970; 伊藤, 1976; 生原, 1980; 脇, 1985)。このことから、樹冠内の窒素分布は光強度に加えて土壌の窒素量の影響も受けると予想される。

Dejong *et al.* (1989) はモモの樹冠において、光強度と葉の窒素含量との関係は直線式で近似されたが、窒素施用量を増やしても回帰係数は変化せず、 y -切片のみが高くなることから、土壌の窒素量は葉の窒素含量を均一に高め

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: kobafor@mbox.nc.kyushu-u.ac.jp

¹ 九州大学農学部造林学教室 Lab. of Silviculture, Fac. of Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581

² 現在: 九州大学農学部附属演習林 (811-2415 福岡県糟屋郡篠栗町大字津波黒 394)

Present address: Research Institute of Kyushu University Forests, 394 Tsubakuro, Sasaguri, Fukuoka 811-2415, Japan.

³ 現在: 九州大学名誉教授 Emeritus Professor, Kyushu University

るだけで光強度と葉の窒素含量との関係に影響しないとした。しかし、光強度と窒素含量との関係は樹冠最上層の窒素含量を比例定数とした直線式で表されるとした最適化理論 (Sellers *et al.*, 1992; Anten *et al.*, 1995; Sands, 1995) によれば、窒素が理論どおりに分配された場合、窒素量の多い樹冠ほど直線式の回帰係数は大きくなるといえる。そこで筆者らは、我が国の主要造林樹種の一つであるスギを対象とし、樹冠内の光強度と葉の窒素含量との関係が成育地の窒素量で変化するかどうかについて検討した。本研究では窒素量の異なる立地として斜面上の異なる地点を選んだ。同一斜面の異なる位置に生育するスギの当年葉について、樹冠内の光強度と窒素含量との関係を調べた。

II. 材料と方法

1. 調査林分と供試木

大分県庄内町にある、九州林産株式会社所有の西大原山林 53 林班を対象とした。このスギ林 (品種: ヤマグチ) は、標高 900~1,000 m, 平均傾斜 30° の北東向き斜面に植栽されていた。林齢は 7 年生, 植栽間隔は 1.8 m, 土壌は黒色土であった。1996 年 11 月に林分中央の 5 列を対象として、斜面下部から上部に向かって幅 7 m, 長さ 97 m の方形プロットを設定した。プロット内の立木本数は 249 本で平均樹高は 4.8 m, 平均生枝下直径は 11.2 cm であった。3 列目の上部, 中部および下部にサブプロットを設け, それぞれ上, 中, 下プロットとし, 各サブプロットより供試木を 3 本ずつ選んだ。供試木の選定にあたっては, 隣接個体に枯損がなく, 樹高の揃った個体を選んだ。上, 中, 下プロットの供試木の平均樹高は, それぞれ 3.5 m, 4.2 m, 5.5 m, 平均生枝下直径は, 7.6 cm, 10.2 cm, 11.8 cm であった。樹冠は斜面下部ほど大きく, 下プロットでは樹冠下層が隣接個体と接触していた。供試木は樹冠を頂端から等間隔で区分し, それぞれの区分から伸長の盛んな一次枝を 1 本ずつ選んだ。区分の間隔は, 上, 中プロットで 50 cm, 下プロットでは 60 cm とした。

2. 光強度の測定と試料葉の分析

選定された供試木の一次枝先端の光強度を 12 月 13 日の曇天日に測定した。光強度は光量子センサー (LI-190 SA, ライカー社) を用い, 高さ 7 m の全天光強度と枝先端の光強度を同時に測定し, 相対値で表した。測定後に一次枝先端の当年葉を採取して面積と乾重, および窒素含量を測定した。試料葉は針葉を 1 枚ずつ剥ぎ取り, これを重ならないよう透明なポリエステルフィルムに複写し, 葉面積計 (LI-3000 A, ライカー社) を用いて面積を測定した。その後, 70°C で 48 時間乾燥させ, 重さを測定した。得られた葉乾重を面積で除して葉重比を求めた。窒素含量は CN コーダー (MT-500, 柳本) で測定した。得られた乾重あたりの窒素含量に葉重比を乗じて面積あたりの窒素含量を求めた。

3. 土壌調査

12 月 15 日に, 上, 中, 下の各サブプロットにおいて幅

0.8 m, 深さ 1 m の試孔を掘り, 土壌断面を観察した。斜面の位置による土壌の乾湿度には差が見られず, 各プロット内の土壌型は同じ B_h 型に分類された。深さ 10 cm から 60 cm までの土壌を 10 cm おきに採取し, pH (H₂O) と炭素および窒素濃度を分析した。pH (H₂O) は, 採取した土から根や石れきを取りのぞき, 孔径 2 mm の篩を通した生土 10 g を 25 mL の水で抽出し, ガラス電極法により測定した。また, 篩を通した土壌の一部を風乾し, さらに 1 mm の円孔篩でふるった後, 炭素と窒素濃度を CN コーダーで測定した。

III. 結果

供試木を設定した 3 列目について, 斜面下端から上部までの斜距離と樹高との関係を図-1 に示した。樹高は斜面下部に生育する個体では 5~6 m, 斜面上部に生育する個体では 3~4 m で, 斜面上部ほど低かった。

土壌の炭素と窒素の濃度 (%) および pH (H₂O) を表-1

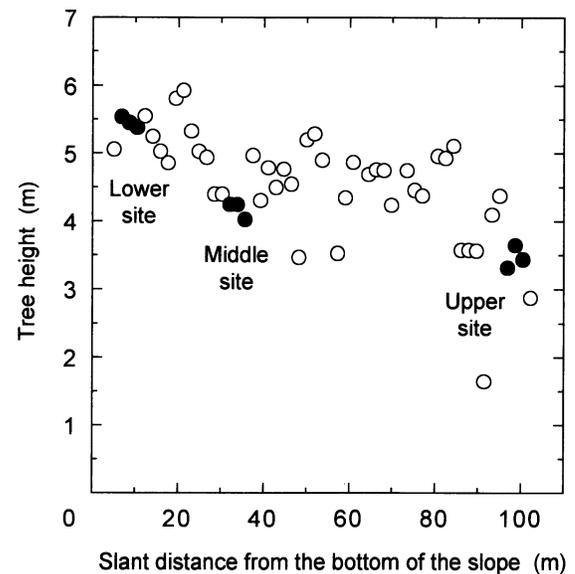


図-1. 斜面下端から上部にかけての斜距離と樹高との関係

Changes in tree height with slant distance from the bottom of the slope.

黒丸は供試木を表す。

Closed circle indicates sample tree.

表-1. 土壌の化学性

Chemical properties of the soil.

Site	C (%)	N (%)	C/N ratio	pH (H ₂ O)
Upper	6.35 ^a ±4.71	0.43 ^b ±0.33	14.9 ^a ±1.5	5.41 ^b ±0.42
Middle	8.70 ^a ±4.00	0.56 ^{ab} ±0.23	15.2 ^a ±2.0	5.23 ^b ±0.45
Lower	10.58 ^a ±1.15	0.77 ^a ±0.11	13.76 ^a ±0.74	6.07 ^a ±0.33

数値は深さ 10 cm から 60 cm までの平均と標準偏差 (n=6) を表す。アルファベット等の等しいものは 5% 水準で有意差なし (シェフェの検定)。Data are means and standard deviations (n=6). Means denoted by the same letter are not significantly different at *p*<0.05 (Scheffe's test).

に示した。炭素と窒素の濃度は斜面下部のプロットほど高い値を示し、窒素濃度は下プロットが上プロットより有意に高かった。しかし、CN比には差はなかった。pH(H₂O)は下プロットが上、中プロットより有意に高かった。

樹冠の深さと相対光強度との関係を図-2に示した。相対光強度は樹冠が深くなるほど低下した。同一の深さでは

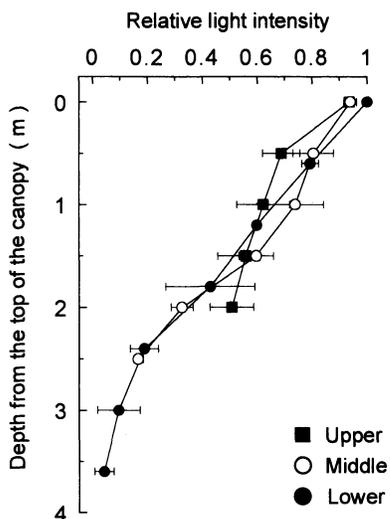


図-2. 樹冠内における相対光強度の分布
Vertical distribution of relative light intensity in *Cryptomeria japonica* canopy.
ドットと横棒は、それぞれ平均値と標準偏差 (n=3) を表す。
Means and standard deviations (n=3) are shown.

プロット間に明瞭な差は見られなかった。最下層の相対光強度は上、中、下プロットにおいて、それぞれ0.51, 0.17, 0.04で、斜面下部のプロットほど低かった。

樹冠の深さと面積あたりの窒素含量、乾重あたりの窒素含量、および葉重比との関係を図-3に示した。面積あたりの窒素含量は樹冠が深くなるほど低下した(上プロット: $p < 0.05$; 中プロット: $p < 0.01$; 下プロット: $p < 0.001$, F 検定)。また、同一の深さでは斜面下部のプロットほど高い値を示した。上、中、下プロットにおける樹冠最上層の窒素含量は、それぞれ2.36 gNm⁻², 2.70 gNm⁻², 3.68 gNm⁻²で、最下層の窒素含量はそれぞれ1.87 gNm⁻², 1.71 gNm⁻², 2.18 gNm⁻²であった。一方、乾重あたりの窒素含量は樹冠が深くなってあまり低下せず、上、下プロットでは低下しなかった(上プロット: $p > 0.05$; 中プロット: $p < 0.01$, 下プロット: $p > 0.05$, F 検定)。しかし、同一の深さでは斜面下部のプロットほど高い値を示した。上、中、下プロットにおける平均値はそれぞれ18.1 mgNg⁻¹, 20.0 mgNg⁻¹, 26.5 mgNg⁻¹であった。葉重比は上プロットでは変わらなかったが、中、下プロットでは樹冠が深くなるほど低下した(上プロット: $p > 0.05$; 中プロット: $p < 0.01$; 下プロット: $p < 0.01$, F 検定)。同一の深さではプロット間に明瞭な差は見られなかった。

相対光強度と面積あたりの窒素含量との関係を図-4に示した。各プロットとも供試木3本をまとめて示しており、それぞれ1本の直線式で近似された。近似式をプロット間で比較した結果、回帰係数に差は認められなかったが、 y -切片は有意に異なった(表-2)。上、中、下プロット

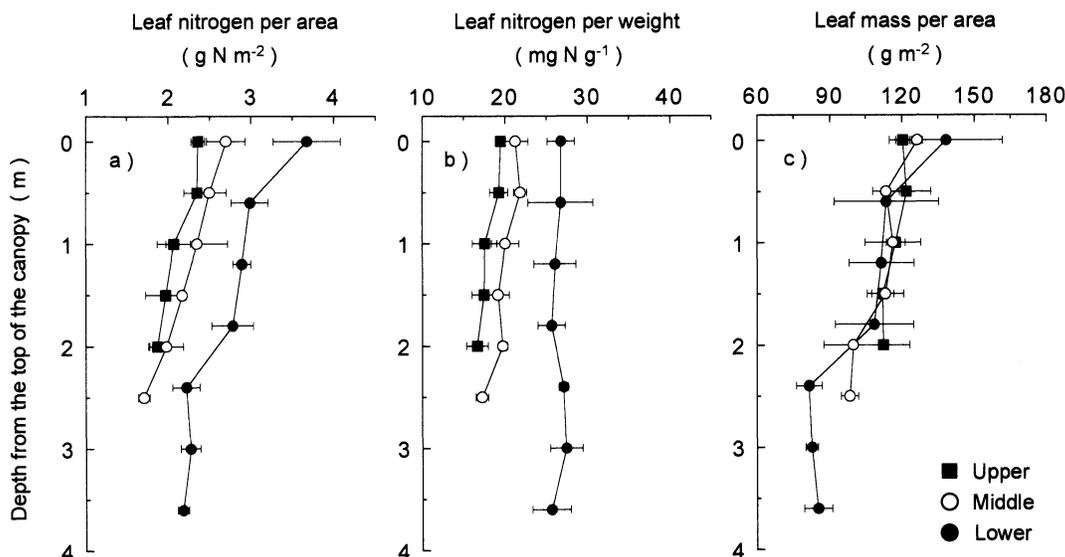


図-3. 樹冠内における面積あたりの窒素含量(a)と乾重あたり窒素含量(b)および葉重比(c)の分布
Vertical distribution of leaf nitrogen per area (a), leaf nitrogen per weight (b) and leaf mass per area (c) in *Cryptomeria japonica* canopy.
ドットと横棒は、それぞれ平均値と標準偏差 (n=3) を表す。
Means and standard deviations (n=3) are shown.

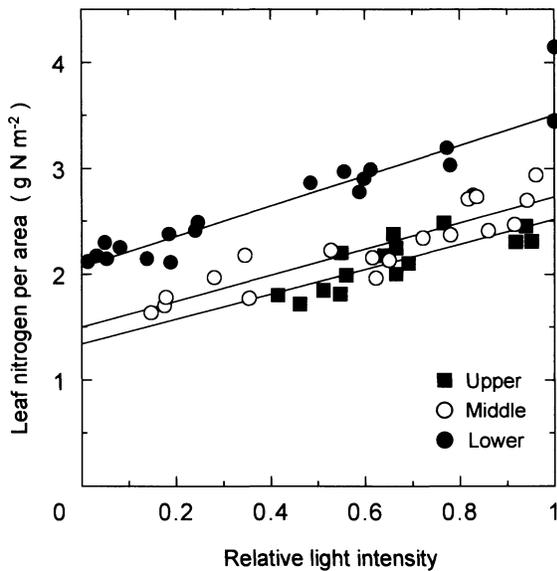


図-4. 相対光強度と面積あたりの窒素含量との関係
Relationship between leaf nitrogen per area and relative light intensity.

直線は一次回帰式を表す。

Linear regression lines are: $y=1.34+1.18x$ ($r=0.797, p<0.001$), $y=1.50+1.23x$ ($r=0.905, p<0.001$), and $y=2.07+1.43x$ ($r=0.926, p<0.001$) for upper, middle and lower site, respectively.

表-2. 共分散分析の結果

Summary table of analyses of covariance.

Source of variation	df	SS	MS	F
Among <i>b</i> 's (slopes)	2	0.049	0.025	0.727 ^{ns}
Within regressions	48	1.623	0.034	
Among <i>a</i> 's (adjusted means)	2	7.235	3.618	108.18 ^{***}
Error	50	1.672	0.033	

ns, not significant; *** $p<0.001$.

トの y -切片はそれぞれ 1.34 gNm^{-2} , 1.50 gNm^{-2} , 2.07 gNm^{-2} で、斜面下部のプロットほど高かった。共通の回帰係数は 1.36 であった。

IV. 考 察

1. 土壌の養分環境

土壌の窒素濃度は斜面下部のプロットほど高い値を示した (表-1)。森林土壌中の窒素は、その大部分が落葉、落枝などによって供給される有機物として存在している。本調査地でこれらの有機態窒素濃度が斜面下部のプロットほど高いのは、下部のプロットほど樹冠が鬱閉しており、樹木から供給されるリターの量が多いためと考えられる。また、有機態窒素は土壌中の微生物によって無機化された後、植物に利用されるが、有機態窒素の分解は土壌の水分、温度条件などに強く影響されており、斜面の位置によって異なる (堤, 1987)。一般に、斜面下部の土壌は適潤で、有機態窒素の分解がよく進むことから、CN 比は低

い。一方、斜面上部の土壌は乾燥しており、有機態窒素の分解が進みにくいことから、CN 比は高い。本調査地では CN 比に差がなかった (表-1) が、このことは、プロット間で有機態窒素の分解速度の差が小さいことを示しており、その原因として、本調査地の土壌である黒色土は保水力が高く、斜面の位置による土壌の乾湿の差が小さいことが挙げられる。

2. 樹冠内の窒素分布

面積あたりの窒素含量は樹冠上層から下層に向かって低下した (図-3 a)。また、同一の深さでは斜面下部のプロットほど高い値を示した。面積あたりの窒素含量は乾重あたりの窒素含量と葉重比の積として表される。よって、面積あたりの窒素含量が樹冠下層ほど低下したのは、葉重比が低下したためであり (図-3 c)、また、斜面下部のプロットほど面積あたりの窒素含量が高かったのは、乾重あたりの窒素含量が高いためであった (図-3 b)。このように、樹冠内で光強度が低下しても乾重あたりの窒素含量はあまり変わらず、葉重比を変えることで面積あたりの窒素含量が調節されることは、モモ (Dejong and Doyle, 1985; Dejong *et al.*, 1989)、プルーン (Weinbaum *et al.*, 1989)、マウンテン・ビーチ (Hollinger, 1989)、サトウカエデ (Ellsworth and Reich, 1993) などの広葉樹で報告されている。つまり、草本群落では窒素が下層から上層へ再分配されることで面積あたりの窒素含量は上層で高く、下層ほど低い値を示す (Mooney *et al.*, 1981; Hirose and Werger, 1987 b; Hirose *et al.*, 1988)。しかし、葉の寿命の長い樹木では成長期に窒素の再分配は行われないうちに、面積あたりの窒素含量は葉重比を変えることで調節されることになる (Ellsworth and Reich, 1993)。本研究の結果は広葉樹で示された結果と一致しており、針葉樹であるスギにおいても、当年葉における面積あたりの窒素含量は葉重比を変えることで調節しているといえる。

面積あたりの窒素含量は相対光強度と正の相関にあった (図-4)。相対光強度と面積あたりの窒素含量との直線式的回帰係数は土壌の窒素量が増大しても変わらず y -切片のみ高くなった (図-4, 表-2)。直線式的回帰係数は窒素が最適化理論どおりに分配された場合、窒素量の多い樹冠ほど大きくなる (Sands, 1995)。一方、Dejong *et al.* (1989) はモモの樹冠において、窒素施与量を増やしても回帰係数は増加せず y -切片のみ高くなることを示した。本研究で得られた結果はモモ樹冠の結果と一致しており、スギの当年葉において、窒素は樹冠の光合成を最大にするようには分配されていないと考えられる。

樹冠の光合成が最大になるように窒素が最適に分配された場合、相対光強度と面積あたりの窒素含量との関係は、次式で表される (Sands, 1995)。

$$N_z = (N_{\max} - N_{\min}) \text{RLI} + N_{\min}$$

ここで、 N_z と N_{\max} は樹冠内の深さ Z と樹冠最上層における窒素含量、 N_{\min} は光合成を行うのに必要最小限の窒素含量で定数である。RLI は相対光強度である。樹冠の

窒素量が増えると N_{max} の増大により直線式の傾きが大きくなり、上層と下層の窒素含量の差が大きくなる。しかし本研究では、傾きは増大せず y -切片のみが高くなり、窒素含量の差に変化は見られなかった (図-4)。このことから、スギでは理論上の最適な窒素含量より樹冠上層では低く、下層では高い値を示していることになる。このように、窒素は樹冠の光合成が最大となるよう分配された場合に比べて上層では少なく、下層では多く分配されることが多くの植物で報告されている (Hirose and Werger, 1987 b; Pons *et al.*, 1989; Evans, 1993; Schieving *et al.*, 1992; Anten *et al.*, 1995; Hollinger, 1996)。また、Hirose and Werger (1987 b) は、窒素量の多い樹冠ほど窒素が最適分布した場合と均等分布した場合における光合成量の差が大きくなることを示しており、スギにおいても窒素量の多い樹冠ほど実際の窒素分布と最適分布で得られる光合成量との差が大きくなっているといえる。このことは、スギは土壤の栄養条件が良くなるほど個体の窒素利用効率を低下させていることを意味しており、これがスギに特有の性質であるかどうかについては、さらに研究が必要である。

V. おわりに

スギ樹冠の当年葉の窒素分布は相対光強度を変数とした直線式で表すことが可能で、しかもこの直線式の回帰係数は、土壤の窒素量が変わっても変動せず、 y -切片のみが変動することを明らかにした。このことは、土壤の窒素量の異なる林分でも、直線式の y -切片を変えるだけでスギ樹冠の当年葉の窒素分布を表せる可能性を示唆している。樹冠内の窒素分布は樹冠の光合成を推定するための有効な指標となる (Sellers *et al.*, 1992; Schulze *et al.*, 1994)。よって、対象林分の y -切片を知ることができれば、その光合成量を簡便に推定できる可能性がある。一方、スギの葉の窒素含量は季節によって異なり、成長期に高く、成長休止期に低い値を示す (原田, 1970)。このことから光強度と葉の窒素含量との直線式は季節変化する (Dejong and Doyle, 1985) ことが予想され、これについては今後、継続して調査する必要がある。

九州林産株式会社の加賀英昭氏には、同社所有の山林を利用するにあたって数々の便宜を図っていただいた。ここにあつく御礼申し上げます。

引用文献

- Anten, N. P. R., Schieving, F., and Werger, M. J. A. (1995) Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C_3 and C_4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101: 504-513.
- Dejong, T. M. and Doyle, J. F. (1985) Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant Cell Environ.* 8: 701-706.
- Dejong, T. M., Day, K. R., and Johnson, R. S. (1989) Partitioning of leaf nitrogen with respect to within canopy light exposure and nitrogen availability in peach (*Prunus persica*). *Trees* 3: 89-95.
- Ellsworth, D. S. and Reich, P. B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96: 169-178.
- Evans, J. R. (1993) Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. II Stability through time and comparison with a theoretical optimum. *Aust. J. Plant Physiol.* 20: 69-82.
- Field, C. (1983) Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56: 341-347.
- Gulmon, S. L. and Chu, C. C. (1981) The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacis aurantiacus*. *Oecologia* 49: 207-212.
- 生原喜久雄 (1980) スギ施肥林分の栄養均衡に関する研究—北関東地方の秩父古生層地帯について—。東京農工大演報 16: 1-72.
- 原田 洸 (1970) スギの成長と養分含有量およびこれに及ぼす施肥の効果に関する研究。林試研報 230: 1-104.
- Hirose, T. and Werger, M. J. A. (1987 a) Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol. Plant.* 70: 215-222.
- Hirose, T. and Werger, M. J. A. (1987 b) Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* 72: 520-526.
- Hirose, T., Werger, M. J. A., Pons, T. L., and van Rheenen, J. W. A. (1988) Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. *Oecologia* 77: 145-150.
- Hollinger, D. Y. (1989) Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad-leaved evergreen montane forest. *Funct. Ecol.* 3: 53-62.
- Hollinger, D. Y. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.* 16: 627-634.
- 伊藤忠夫 (1976) 茨城県下における森林立地区分に関する研究。茨城県林試研報 9: 1-105.
- 河田 弘・衣笠忠司 (1968) スギ幼齢林施肥試験、関西地方における林地施肥試験 (第2報)。林試研報 216: 75-97.
- 小林 元・玉泉幸一郎・矢幡 久 (1993) スギ林縁木樹冠中の窒素分布。日林九支研論 46: 119-120.
- 小林 元・玉泉幸一郎・齋藤 明 (1994) スギ樹冠における葉内窒素の分布。日林誌 76: 276-278.
- Monsi, M. and Saeki, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.* 14: 22-52.
- Mooney, H. A. and Gulmon, S. L. (1979) Environmental and evolutionary constraints on photosynthetic characteristics of higher plants. *In* Topics in plant population biology. Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G. B., and Raven, P. H. (eds.), 584 pp, Columbia University Press, New York, 316-337.
- Mooney, H. A., Field, C., Gulmon, S. L., and Bazzaz, F. A. (1981) Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia* 50: 109-112.
- Pons, T. L., Schieving, F., Hirose, T., and Werger, M. J. A. (1989) Optimization of leaf nitrogen allocation for canopy photosynthesis in *Lysimachia vulgaris* (L.). *In* Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Lambers, H., Cambridge, M. L., Konings, H., and Pons, T. L. (eds.), 363 pp, SPB Academic, Hague, 175-186.
- Sadras, V. O., Hall, A. J., and Connor, D. J. (1993) Light-associated nitrogen distribution profile in flowering canopies of sunflower (*Helianthus annuus* L.) altered during grain growth. *Oecologia* 95: 488-494.
- Sands, P. J. (1995) Modelling canopy production. I. Optimal distribution of photosynthetic resources. *Aust. J. Plant*

- Physiol. 22: 593-601.
- Schieving, F., Pons, T. L., Werger, M. J. A., and Hirose, T. (1992) The vertical distribution of nitrogen and photosynthetic activity at different plant densities in *Carex acutiformis*. *Plant Soil* 14: 9-17.
- Schoettle, A. W. and Smith, W. K. (1999) Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiol.* 19: 13-22.
- Schulze, E. D., Kelliher, F. M., Körner, C., Lloyd, J., and Leuning, R. (1994) Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 629-660.
- Sellers, P. J., Berry, J. A., Collatz, G. J., Field, C. B., and Hall, F. G. (1992) Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sens. Environ.* 42: 187-216.
- 堤 利夫 (1987) 森林の物質循環. 124 pp, 東大出版会, 東京.
- 脇 孝介 (1985) 黒色土の養分条件とスギの成長. *日林論* 96: 203-204.
- Weinbaum, S. A., Southwick, S. M., Shackel, K. A., Muraoka, T. T., Krueger, W., and Yeager, J. T. (1989) Photosynthetic photon flux influences macroelement weight and leaf dry weight per unit of leaf area in prune tree canopies. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114: 720-723.

(1999年12月22日受付, 2000年5月16日受理)