

## スギ樹冠における光環境と当年葉窒素分布の季節変動

小林 元<sup>\*1</sup>・玉泉幸一郎<sup>2</sup>

小林 元・玉泉幸一郎：スギ樹冠における光環境と当年葉窒素分布の季節変動 日林誌 86：271~274, 2004 7年生のスギ閉鎖林分において、樹冠内における相対光強度と葉の窒素含量の分布の季節変動を調べた。相対光強度は6月から12月にかけて低下する傾向を示した。一方、当年葉における面積あたりの窒素含量は6月から9月にかけて増加し、12月から4月にかけて低下する傾向を示した。葉が被陰されて相対光強度が低くなっても面積あたりの窒素含量が低下せず反対に増加したのは、スギの葉が成熟するまでに長い期間を要したためであった。当年葉における面積あたりの窒素含量は、すべての季節で相対光強度と直線式で近似された。直線式の傾きは季節で異なり、6月から9月にかけて増加し、その後、低下した。直線式のy切片は1年を通してほぼ一定の値を示した。

キーワード：季節変動、個葉発達、スギ、光環境、葉内窒素分布

Kobayashi, H. and Gyokusen, K.: Seasonal Variations in Light and Leaf Nitrogen Distribution in a *Cryptomeria japonica* Canopy. J. Jpn. For. Soc. 86: 271~274, 2004 We investigated seasonal variations in light and leaf nitrogen distribution in the closed canopy of a seven-year-old *Cryptomeria japonica* D. Don stand. Within the canopy, light intensity relative to full sunlight tended to decrease from June to December. In contrast to light intensity, the leaf nitrogen content of current-year leaves (expressed on area basis) tended to increase from June to September and then decrease from December to April. Because it took a long time for the *Cryptomeria japonica* leaves to mature, the leaf nitrogen content of the current-year leaves increased even though the leaves became more shaded due to canopy development. The leaf nitrogen content of the current-year leaves was positively and linearly correlated with light intensity within each season. However, the slope of the linear regression between leaf nitrogen content and light intensity differed between seasons. The slope of the linear regression increased from June to September, and then decreased thereafter. The y-intercept of the linear regression was almost constant throughout the year.

**Key words:** canopy light environment, *Cryptomeria japonica*, leaf nitrogen distribution, leaf ontogeny, seasonal variation

## I. はじめに

植物群落の成長は、樹冠内における光強度と葉の窒素含量の分布に強く影響される (Field, 1983; Hirose and Werger, 1987 b)。樹冠内において、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、樹冠上層から下層にかけて低下する (Dejong and Doyle, 1985; Hirose *et al.*, 1988; Ellsworth and Reich, 1993)。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 (Hirose and Werger, 1987a)。このことから、光強度が低くなるにしたがって窒素含量が低下することは、窒素を光合成において効率よく利用する上で有利である (Mooney and Gulmon, 1979)。

樹冠内における個葉の光環境は季節で異なり、葉が次々と展葉するタイプの落葉樹や草本群落においては、古い葉は新しい葉に被陰されることによって光強度が大きく低下する。これらの落葉樹 (Dejong and Doyle, 1985) や草本群落 (Hirose *et al.*, 1989) においては、光環境の変動と対応して、葉の窒素含量も季節変動することが知られてい

る。つまり、葉面積指数が増大して光強度が低くなるにしたがって窒素含量も低下する。このように落葉樹の一部や草本群落においては、窒素分布の季節変動は樹冠の成長過程と密接に関連している。

一方、落葉樹や草本群落と比べて樹冠内の光環境が1年の中でそれほど変動しない常緑樹においては、窒素分布はどのように季節変動するのだろうか。これまでの研究で、スギ当年葉の窒素含量は夏から秋に増加して、冬から春に低下すること (小林・田代, 2003)、また、窒素含量の季節変動は樹冠の上層葉で大きく、下層葉では小さいことが報告されている (原田, 1970)。しかしながら、このような窒素分布の変動が樹冠内の光環境の変動と対応しているのかどうかは明らかでない。本研究では、スギ樹冠における当年葉窒素分布の季節変動と樹冠内の光環境との関連について検討した。

## II. 材料と方法

熊本県林業研究指導所の苗畑に植栽された、7年生のスギ林 (品種：シャカイン) を対象とした。この林分は植栽

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

<sup>1</sup> (独)九州大学農学部附属北海道演習林 (089-3705 北海道足寄郡足寄町北5条1-85)

Hokkaido Branch of Kyushu University Forests, Faculty of Agriculture, Kyushu University, 1-85 Kita-5-jou Ashoro-cho, Ashoro-gun, Hokkaido 089-3705, Japan.

<sup>2</sup> (独)九州大学大学院農学研究院造林学教室 (812-8581 福岡市東区箱崎6-10-1)

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Kyushu University, 6-10-1 Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka 812-8581, Japan.

(2004年3月24日受付; 2004年6月1日受理)

間隔が0.8 m (本数密度: 16,000 本/ha) で37行×40列の方形に植栽されていた。林分の平均樹高は3.9 m, 平均胸高直径は4.5 cmであった。林分は閉鎖しており, 葉面積指数はおよそ $6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ であった (玉泉ら, 1994)。林分の中ほどから, 平均的な3個体を選び, 供試木 I, II, IIIとした。供試木は樹冠を頂端から6等分し, 各区分から一次枝を1本ずつ選び, その一次枝先端での光環境と当年葉の窒素含量を測定した。樹冠最下層では当年葉はみられなかったことから, この区分は測定から除外した。光環境は曇天のもとで魚眼レンズを用いて全天空写真を撮り, 得られた画像から Yahata (1991) の方法で相対光強度を推定した。測定後, 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。スギの葉は木部にらせん状に着生しており, 一方向によじると平面に揃う (汰木, 1964)。この性質を利用して平面とした葉を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) を用いて面積を測定した。さらに, 葉と木部を分け, 葉を $70^\circ\text{C}$ で48時間乾燥させた後, 重さを測定した。得られた葉乾重を面積で除して葉面積重を求めた。葉の窒素含量はCN コーダ (MT-500, 柳本) で測定した。乾重あたりの窒素含量に葉面積重を乗じて面積あたりの窒素含量を求めた。本林分においては, 1993年の新葉展開は4月下旬から始まった (岡野ら, 1994)。光環境と窒素含量の測定は, 1993年6月7日, 7月12日, 9月11日, 12月

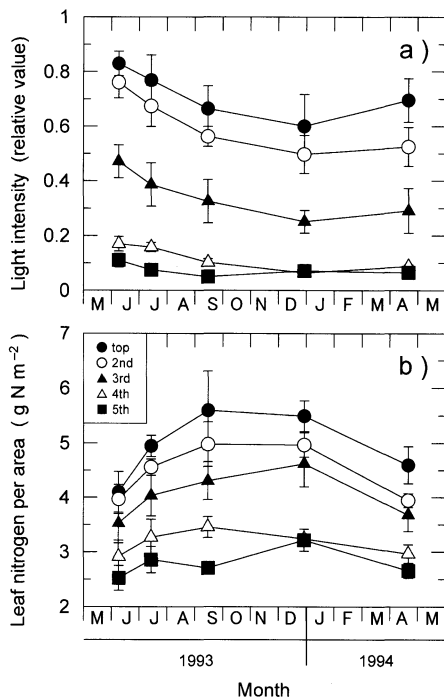


図-1. 相対光強度および当年葉における面積あたりの窒素含量の季節変動

Seasonal variations in light intensity relative to full sunlight (a) and leaf nitrogen content of current-year leaves (b) in each canopy layer.

Means and standard errors ( $n=3$ ) are shown.

24日, および1994年4月15日に行った。なお, 9月以降に採取した葉からは秋口に伸長した部分を除去して, 試料葉の展開してからの日数が揃うよう調整した。

### III. 結 果

図-1に相対光強度と当年葉における面積あたりの窒素含量の季節変動を階層別に示した。相対光強度は6月から12月にかけて低下する傾向を示したが, 樹冠の4層目以外では有意な季節変動は認められなかった。これとは反対に, 面積あたりの窒素含量は6月から9月にかけて増加し, 12月から4月にかけて低下する傾向を示した。しかし, 樹冠の2層目以外では有意な季節変動は認められなかった。相対光強度と面積あたりの窒素含量は, 樹冠上層

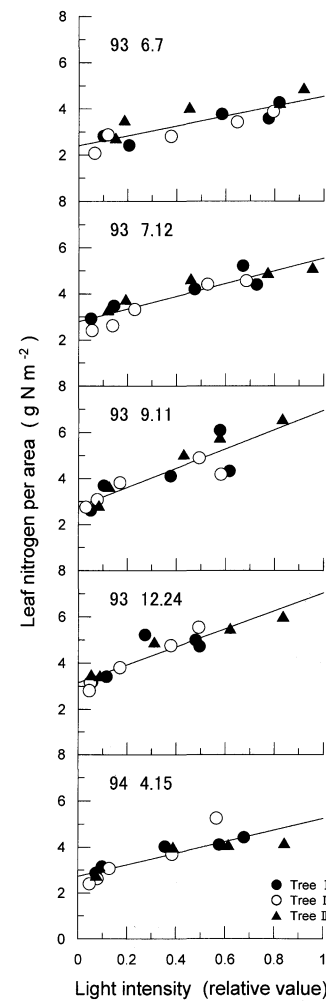


図-2. 相対光強度と当年葉における面積あたりの窒素含量との関係

Relationship between leaf nitrogen content of current-year leaves and light intensity relative to full sunlight.

Numbers represent sampling dates. Linear regression lines are: (June 1993)  $y=2.41+2.14x$ ,  $r=0.865$ ,  $p<0.001$ ; (July 1993)  $y=2.79+2.75x$ ,  $r=0.918$ ,  $p<0.001$ ; (September 1993)  $y=2.78+4.17x$ ,  $r=0.894$ ,  $p<0.001$ ; (December 1993)  $y=3.15+3.88x$ ,  $r=0.922$ ,  $p<0.001$ ; (April 1994)  $y=2.73+2.52x$ ,  $r=0.852$ ,  $p<0.001$ .

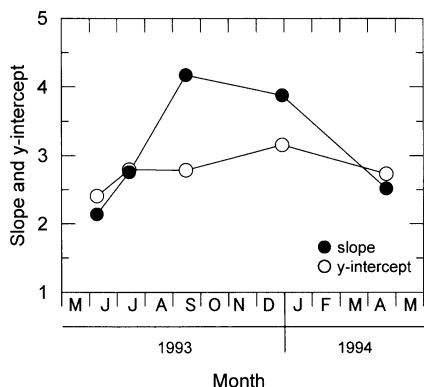


図-3. 直線式の傾きと y-切片の季節変動  
Seasonal variations in the slope and the y-intercept of the linear regression line between leaf nitrogen content of current-year leaves and light intensity relative to full sunlight.

ほど大きく季節変動する傾向を示した。相対光強度は樹冠の最上層では 0.83 から 0.60 の間で変動し、5 層目では 0.11 から 0.05 の間で変動した。一方、面積あたりの窒素含量は最上層では 4.1 g N m<sup>-2</sup> から 5.6 g N m<sup>-2</sup> の間で変動し、5 層目では 2.5 g N m<sup>-2</sup> から 3.2 g N m<sup>-2</sup> の間で変動した。

図-2 に相対光強度と当年葉における面積あたりの窒素含量との関係を月別に示した。面積あたりの窒素含量は、すべての季節で相対光強度と直線式で近似された ( $r = 0.852 \sim 0.922$ )。しかし、直線式の傾きは季節で有意に異なり (共分散分析,  $p < 0.01$ )、6 月から 9 月にかけて増加し、その後、低下した (図-3)。直線式の y-切片は 1 年を通してほぼ一定の値 (2.41 ~ 3.15 g N m<sup>-2</sup>) を示した。

#### IV. 考 察

##### 1. 窒素分布の季節変動

面積あたりの窒素含量は、すべての季節で相対光強度と直線式で近似された (図-2)。しかし、直線式の傾きは季節で異なった (図-3)。Dejong and Doyle (1985) は、モモ樹冠における窒素分布の季節変動を調べた。彼らは樹冠が成長して葉面積指数が増大するにつれて、光強度と面積あたりの窒素含量との直線式の傾きは大きくなることを示し、この現象は古い葉が新しい葉に被陰される過程で、古い葉の窒素が新しい葉に転流されることによって生じたと述べた。さらにこの結果は、光強度の低い古い葉の窒素を光強度の高い新しい葉へ転流することで窒素を光合成において効率良く利用できると考える Mooney and Gulmon (1979) の費用便益仮説と矛盾しないと論じ、窒素が光強度の強い樹冠上層葉により多く分配されることで樹冠全体の光合成量は高められるとする Field (1983) の窒素分配に関する最適化理論を支持した。このように、成長期に葉が次々と展葉するモモ (Le Roux *et al.*, 2001) のような展葉様式の落葉樹 (Dejong and Doyle, 1985) や草本群落

(Hirose *et al.*, 1989) においては、窒素分布の季節変動は樹冠の成長過程と密接に関連している。

一方、スギでは葉が被陰されて相対光強度が低くなって面積あたりの窒素含量は低下せず、反対に増加した (図-1)。これは、面積あたりの窒素含量が樹冠の成長期に長い時間をかけて増加したためであった。一般に、面積あたりの窒素含量は落葉樹や草本においては展葉終了後に最も高く、その後、緩やかに低下する (Šesták, 1985)。しかし、葉の構築により多くの同化産物を必要とする常緑樹 (Miyazawa *et al.*, 1998) においては、展葉終了後の窒素含量は低く、その後、徐々に増加する (Chabot and Hicks, 1982; Yamamura and Kimura, 1992; Sabaté *et al.*, 1995; Bauer *et al.*, 1997)。このように葉が成熟するまでに長期間を要する常緑樹のスギの樹冠においては、当年葉窒素分布の季節変動は個葉の発達過程を強く反映しているといえる。

##### 2. 窒素分布のモデリング

スギ樹冠における当年葉の窒素分布は、1 年を通して相対光強度を変数とした直線式で近似でき、この直線式の傾きは季節変動することを明らかにした。相対光強度と葉の窒素含量との直線式は、次のように表される (Hollinger, 1996)。

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

ここで  $N_z$  と  $N_{\max}$  は、それぞれ樹冠内の深さ  $z$  と樹冠最上層葉の窒素含量、 $N_{\min}$  は樹冠最下層葉の窒素含量である。 $RLI$  は相対光強度である。スギの場合、樹冠下層では葉の窒素含量はあまり季節変動しないことから  $N_{\min}$  は定数と仮定でき、当年葉における窒素分布の季節変動は  $N_{\max}$  を測定するだけで簡便に推定できる。葉の窒素含量は光合成速度を推定する有効な指標であり (Field and Mooney, 1986; Evans, 1989; Koike *et al.*, 2001)、樹冠全体の光合成量は樹冠内の窒素分布から推定することができる (Sellers *et al.*, 1992; Schulze *et al.*, 1994)。今後、スギ樹冠の年間光合成量を推定する上で、1 年生以上の旧葉における窒素分布の季節変動も明らかにする必要がある。

熊本県林業研究指導所には試験地を利用させていただき、数多くの便宜を図っていただいた。また、田代直明氏と久米 篤氏には、本研究をまとめるにあたって有益なご助言をいただいた。ここに、厚く御礼申し上げます。

#### 引用文献

Bauer, G., Schulze, E.-D., and Mund, M. (1997) Nutrient contents and concentrations in relation to growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* along a European transect. *Tree Physiol.* 17: 777-786.  
 Chabot, B.F. and Hicks, D.J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 229-259.  
 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.
- 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. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* 78 : 9-19.
- 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.
- Field, C. and Mooney, H.A. (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In *On the economy of plant form and function*, Givnish, T.J. (ed.), 717 pp, Cambridge University Press, Cambridge, 25-55.
- 玉泉幸一郎・小林 元・齋藤 明 (1994) スギ林冠内における光環境と葉面積指数の季節変動. *日林誌* 76 : 465-467.
- 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., and van Rheenen, J.W.A. (1989) Canopy development and leaf nitrogen distribution in a stand of *Carex acutiformis*. *Ecology* 70 : 1610-1618.
- 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. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.* 16 : 627-634.
- 小林 元・田代直明 (2003) スギ樹冠における葉齢別窒素含量の季節変動. *森林立地* 45 : 99-102.
- Koike, T., Kitao, M., Maruyama, Y., Mori, S., and Lei, T. (2001) Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiol.* 21 : 951-958.
- Le Roux, X., Walcroft, A.S., Daudet, F.A., Sinoquet, H., Chaves, M.M., Rodrigues, A., and Osorio, L. (2001) Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: Area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiol.* 21 : 377-386.
- Miyazawa, S.-I., Satomi, S., and Terashima, I. (1998) Slow leaf development of evergreen broadleaved tree species in Japanese warm temperate forests. *Ann. Bot.* 82 : 859-870.
- 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.
- 岡野哲郎・汰木達郎・小林 元・福山宜高 (1994) プラント・キャノピー・アナライザーによる LAI の測定について. *日林九支研論集* 47 : 69-70.
- Sabaté, S., Sala, A., and Gracia, C.A. (1995) Nutrient content in *Quercus ilex* canopies: Seasonal and spatial variation within a catchment. *Plant Soil* 168-169 : 297-304.
- 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.
- Šesták, Z. (1985) *Photosynthesis during leaf development*. 396 pp, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston and Lancaster.
- Yahata, H. (1991) Photographic estimation of light environments on forest floor using computerized technique: (II) Methodology and test of validity. *Ann. Rep. PUSREHUT* 1 : 24-46.
- Yamamura, Y. and Kimura, M. (1992) Matter-economical roles of evergreen leaves in *Aucuba japonica*, an understory shrub in the warm-temperate region of Japan 2. Dynamics and budgets of nutrients. *Bot. Mag. Tokyo* 105 : 95-104.
- 汰木達郎 (1964) 林木の成長を支配する要因に関する解析的研究. *九大演報* 37 : 85-178.