九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

# スギ樹冠における葉齢別の窒素分布

小林, 元
九州大学大学院農学研究院

玉泉, 幸一郎
九州大学大学院農学研究院

齋藤, 明
九州大学名誉教授

https://doi.org/10.15017/14829

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 82, pp.1-10, 2001-03-28. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

九大演報(Bull. Kyusyu Univ. For.), 82:1-10, 2001

論　文

# スギ樹冠における葉齢別の窒素分布*

小林　元**・玉泉幸一郎***・齋藤　明****

## 抄　　録

6年生のスギ林縁木の樹冠について，乾重あたりの葉の窒素含量を樹冠の深さと葉齢別に調べた．当年葉の窒素含量は相対光強度と正の相関にあり，樹冠が深くなるほど低下した．しかし，1年葉以上では樹冠が深くなっても低下せず，さらに葉齢が進んでも低下しなかった．このことからスギ樹冠において，1年葉以上の窒素含量は一定値として仮定出来ることが確かめられた．1年葉以上の窒素含量が変化しない原因には着生部位の光強度が低いことと，窒素が新しい葉に転流していることの2点が考えられた．特に転流に関しては，1年葉以上の窒素含量は当年葉の構築に必要な窒素含量より低い値を示したことから，新しい葉への窒素の供給源として役立っていると考えられた．

**キーワード**：樹冠，スギ，窒素分布，転流，葉齢

## 1. はじめに

植物の成長を律速する大きな要因の一つに，葉に含まれる窒素がある(Chapin, 1980)．植物が利用出来る窒素は生育する立地条件によって制約されるので，植物の成長に窒素が効率よく利用されるには，樹冠内で適切に分配される必要がある(Mooney and Gulmon, 1979)．

Field(1983)は，窒素が光強度の強い樹冠上層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考えた．また，Hirose and Werger(1987)はセイタカアワダチソウ

---

* KOBAYASHI, H., GYOKUSEN, K. and SAITO, A.：Distribution of Nitrogen in Relation to Leaf Age within a *Cryptomeria japonica* Crown.

** 九州大学大学院農学研究院森林資源科学部門森林生態圏管理学講座森林生産制御学研究室
Laboratory of Forest Resource Management, Division of Forest Ecosphere Sciences and Management, Department of Forest and Forest Products Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 811-2415

*** 九州大学大学院農学研究院森林資源科学部門森林機能開発学講座造林学研究室
Laboratory of Silviculture, Division of Forest Bioscience, Department of Forest and Forest Products Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-8581

**** 九州大学名誉教授
Emeritus professor, Kyushu University

(*Solidago altissima*)を用いた実験で，群落の光合成量は窒素が上層により多く分配されることで，均等に分配された場合と比べて最大で20%以上大きくなることを示した．

その後，樹冠内において窒素は光強度に影響されて分配されており，積算葉面積指数(Hirose *et al.*, 1988；Schieving *et al.*, 1992；Sadras *et al.*, 1993)，あるいは，吸光係数(Anten *et al.*, 1995)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．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；Hollinger, 1996)．しかし，これらの研究は草本や落葉樹で行われたものが多く，短い期間で落葉する植物を対象としている．

常緑樹においては窒素は葉齢にも影響されて分布している．一般に窒素含量は葉齢の進んだ葉ほど低下するが，シモフリマツ(*Pinus cembra*)では1年葉で大きく低下し，それ以降は低下しないことが報告されている(Nebel and Matile, 1992)．また，*Abies amabilis* (Brooks *et al.*, 1996)やロッジポールマツ(*Pinus contorta*)(Schoettle and Smith, 1999)では，1年葉以上においても窒素含量は光強度と正の相関にあることが示されている．

筆者らは，スギ人工林の炭酸ガス固定量を推定するために，樹冠内の窒素分布をモデル化する研究を行っている(小林ら，1999)．これまでの研究で，スギの葉の窒素含量は樹冠内の光強度に影響されて分布していることを明らかにした(小林ら，1993；1994；2000)．しかし，これらは全て一次枝先端に着生する当年葉について調べたものであり，葉齢の影響は明らかでない．汰木(1964)は，スギでは1年葉以上の窒素含量は樹冠の着生部位や葉齢が変わってもあまり変化しないことを報告したが，研究例は他に見あたらない．そこで本研究では，スギの葉の窒素含量と着生部位および葉齢との関係を明らかにするために，一つの樹冠内に高密度型と低密度型樹冠を併せ持つ林縁木の樹冠内窒素分布を調べた．

## 2. 材料と方法

熊本県林業研究指導所の苗畑に植栽されていた6年生スギ(品種：シャカイン)閉鎖林分の中から，南面に生育する林縁木を1個体選んだ．この林分は植栽間隔が0.8m(本数密度：16,000本/ha)で37行×40列の方形に植栽されていた．供試木の樹高は3.7mで，生枝下高は0.7m，生枝下直径は5.6cmであった．供試木は，樹冠を林分側に面した林内樹冠と林分の外側に面した林縁樹冠に分け，それぞれの樹冠を頂端から0.5m間隔で区分し，各区分から伸長の盛んな一次枝を4本ずつ選んだ．選定された一次枝先端の光環境を1992年11月30日に測定した．光環境は曇天のもとで魚眼レンズを用いて写真を撮り，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，供試木を地際より伐倒し，幹と一次枝に分けた．一次枝は葉と木部を分離し，葉は葉齢別に分けた．最も葉齢の進んだ葉は3年葉であった．葉は75℃で3日以上乾燥させた後，重さを測定した．窒素含量は光環境を測定した枝について測定した．葉齢別に試料葉の一部を乳鉢ですりつぶし，1mmの円孔篩を通したものをCNコーダー(MT-500型，柳本製作所)で測定した．

## 3. 結　　果

供試木の葉量を表1に示した．各樹冠の葉量を葉齢別に見ると，林内樹冠では当年葉と1年葉が多く，それぞれ樹冠の30%を占めた．林縁樹冠では当年葉が多く，樹冠の40%を占めた．

樹冠内における相対光強度の分布を図1に示した．相対光強度は樹冠が深くなるほど低下し，隣接個体の被陰を受ける林内樹冠では0.1まで低下した．一方，林縁樹冠での低下

表1　供試木の葉量

Table 1 Amount of foliage of the sample tree.

| | Current | 1-year-old | 2-year-old | 3-year-old | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| Closed crown (kg) | 0.37 (33.5) | 0.34 (31.2) | 0.21 (18.8) | 0.18 (16.5) | 1.10 |
| Open crown (kg) | 0.77 (41.3) | 0.50 (26.9) | 0.27 (14.6) | 0.32 (17.3) | 1.86 |

Numbers in the parenthesis indicate percentage of foliage in each crown.

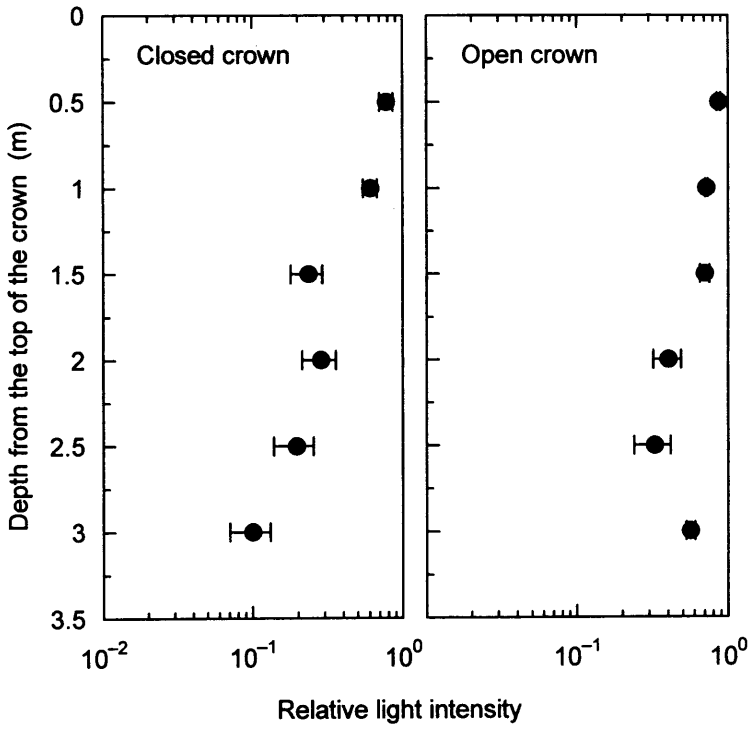


Fig. 1 Vertical distribution of relative light intensity in *Cryptomeria japonica* crown. Means and standard deviations ($n = 4$) are shown.

図1　樹冠内における相対光強度の分布

はこれより小さく，最も低い層で0.3，最下層では0.6であった．

樹冠内における葉の窒素含量の分布を図2に示した．当年葉の窒素含量は，林内樹冠では樹冠が深くなるほど低下した($p<0.001$，$F$検定)．林縁樹冠でも樹冠が深くなるほど低下する傾向が見られたが，有意差は認められなかった($p>0.05$，$F$検定)．両樹冠とも，1年葉以上の窒素含量は樹冠が深くなっても低下しなかった($p>0.05$，$F$検定)．

相対光強度と当年葉の窒素含量との関係を図3に示した．当年葉の窒素含量は，相対光強度が低くなるにしたがって低下した．共分散分析の結果，林内，林縁樹冠の直線式に有意差は認められず($p>0.05$，$F$検定)，両樹冠とも同一の直線で近似された．

葉齢別の平均窒素含量を図4に示した．平均窒素含量は，林内と林縁のそれぞれの樹冠において当年葉が有意に高く，1年葉以上では有意差はなかった($p<0.001$，シェフェの検定)．また両樹冠を比べると，当年葉と1年葉で林内樹冠が林縁樹冠より有意に低い値を示したが，2年葉と3年葉では有意差はなかった($p>0.05$，$t$検定)．

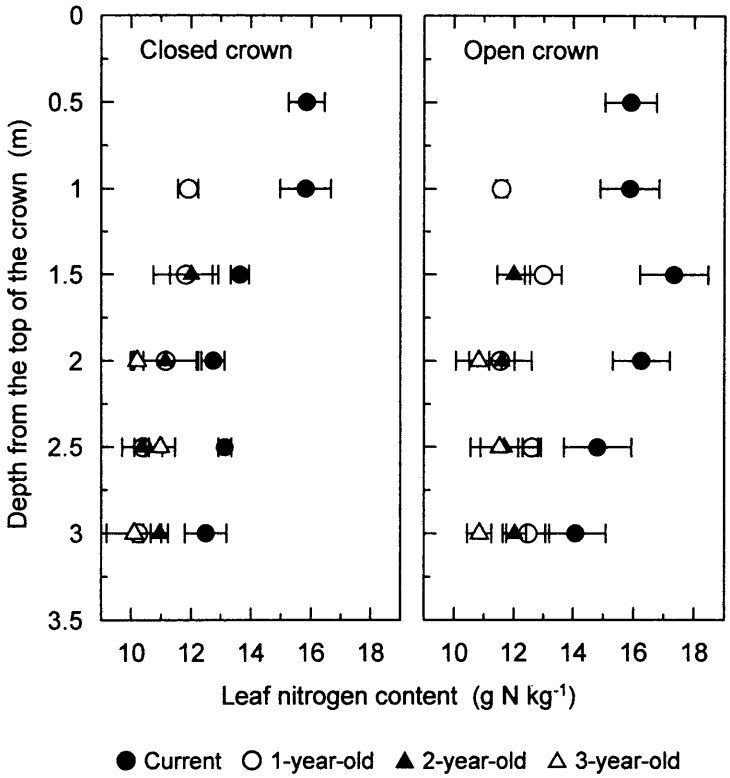


Fig. 2 Vertical distribution of leaf nitrogen content in *Cryptomeria japonica* crown. Means and standard deviations ($n=4$) are shown.

図2　樹冠内における葉の窒素含量の分布

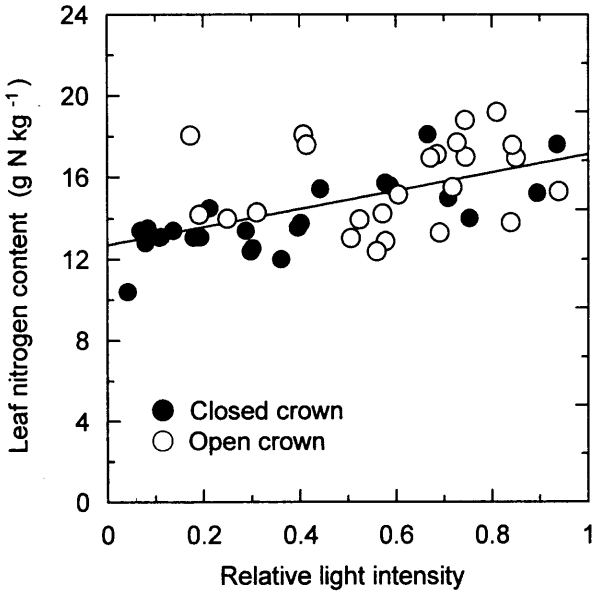


Fig. 3 Relationship between nitrogen content of current leaves and relative light intensity. Linear regression line is shown ($y = 12.70+4.42x$, $r = 0.570$, $p < 0.001$).

図3　相対光強度と当年葉の窒素含量との関係

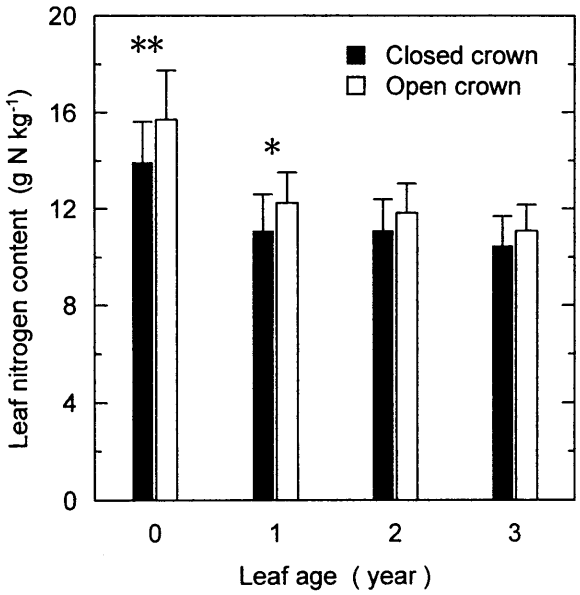


Fig. 4 Changes in leaf nitrogen content with different leaf ages. Means and standard deviations are shown. Pairs with asterisks are significantly different (** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$).

図4　葉齢別の平均窒素含量

## 4. 考　　察

窒素含量は当年葉では相対光強度と正の相関にあり(図3)，樹冠が深くなるほど低下したが，1年葉以上では樹冠が深くなっても低下しなかった(図2)．さらに，葉齢が進んでも低下しなかった(図4)．常緑針葉樹では古い葉の窒素含量も光強度に影響されることが知られており(Brooks *et al.*，1996；Schoettle and Smith，1999)，スギでも同様の結果が予想されたが，1年葉以上の窒素含量の低下は認められなかった．その原因の一つに，着生部位の光強度があまり変わらなかったことが考えられる．つまり，スギでは着生部位の光強度が1年目で急激に低下し，それ以降ほとんど変化しなかったと考えられる．一方，古い葉は新しい葉の養分供給源となり，古い葉の養分含有量は新しい葉のシンク強度に影響される(Fife and Nambiar，1984；Nambiar and Fife，1987；Lange *et al.*，1987；Weikert *et al.*，1989)．本研究では葉量全体に占める当年葉の割合が30%～40%と多かった(表1)．このことから，1年葉以上の窒素含量は当年葉のシンク強度に影響され，窒素が古い葉から新しい葉に多量に転流した可能性もある．つまり，*Abies amabilis* の新しい葉は当年葉と1年葉をあわせても全体の30%ほどしかなかった(Brooks，1987)．このような新しい葉の少ない樹冠では，古い葉から窒素はあまり転流せず，光強度の強い葉では高い窒素含量をそのまま保持することが出来た．しかし，新しい葉の多いスギ樹冠では，古い葉から多量の窒素が新しい葉に転流し，特に窒素含量の高い葉からは多量に転流した(Sanchez and Righetti，1990)と考えられる．

いずれにしても，古い葉の窒素含量が変化しない原因がこのような樹体の生理的作用にあるのか，それとも環境要因，特に光環境の変化にあるのか，今後の研究が必要である．本研究では魚眼レンズを用いて光強度を測定したが，この方法では装置が大きすぎ，葉群の密生した樹冠内部の光強度を測定することが出来なかった．今後，小型のセンサーを用いて樹冠内部の光強度を測定する予定である．

葉に含まれる窒素は光合成に関係する窒素と，光合成には直接関係せず葉の構築に関係する窒素の二つに分けられ，後者は光強度と葉の窒素含量との直線式の $y$-切片として表される(Charles-Edwards *et al.*，1987)．さらに，窒素含量がこれより低い葉は，葉の構築に用いた窒素を新しい葉に転流している(Charles-Edwards *et al.*，1987)．本研究における光強度と当年葉の窒素含量との直線式の $y$-切片は12.7gNkg$^{-1}$であった(図3)．そこで，葉齢ごとの窒素含量の度数分布を見ると(図5)，階級値で12.7gNkg$^{-1}$より低い葉は当年葉にはほとんど存在しないが，1年葉以上では大部分の葉が12.7 gNkg$^{-1}$より低かった．このことはすなわち，古い葉のほとんどは当年葉の構築に必要な窒素含量以下であることから光合成生産に寄与しておらず，新しい葉への窒素供給源として役立っていると考えられる．

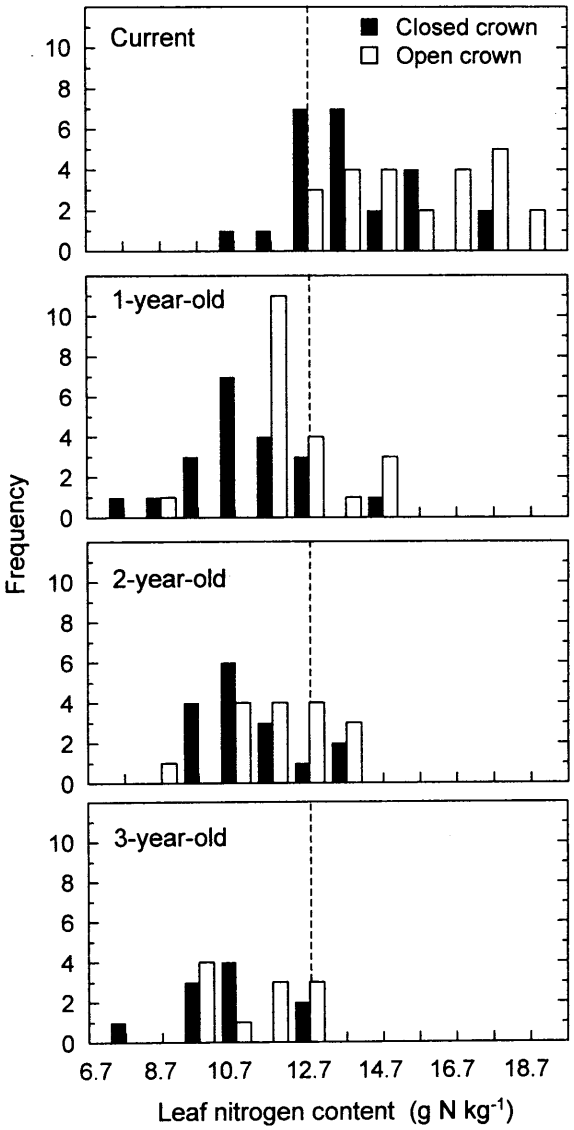


Fig. 5 Frequency distribution of leaf nitrogen content. Broken line represents the $y$-intercept of linear regression line in Fig. 3.

図5 葉の窒素含量のヒストグラム

## 5. おわりに

葉の窒素含量は光合成速度を簡便に推定する有効な指標であり(Field and Mooney, 1986；Evans, 1989)，樹冠の光合成量は樹冠内の窒素分布から推定することが出来る(Sellers *et al.*, 1992；Schulze *et al.*, 1994)．本研究ではスギ樹冠において，窒素含量は1年葉以上では樹冠が深くなっても低下しないこと，さらに，1年葉以上の窒素含量は葉齢が進んでも低下しないことを示した．このように，スギ樹冠において着生部位や葉齢が変わっても1年葉以上の窒素含量が変わらない結果は汰木(1964)の報告と一致し，スギ樹冠の窒素分布をモデル化するにあたって，1年葉以上の窒素含量は乾重あたりでは一定と仮定出来ることがわかった．

熊本県林業研究指導所には試験地を快く利用させていただき，数多くの便宜を図っていただいた．ここに厚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

BROOKS, J.R. (1987)：Foliage respiration of *Abies amabilis*. Masters Thesis, University of Washington, Seattle

BROOKS, J.R., SPRUGEL, D.G., and HINCKLEY, T.M. (1996)：The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within the canopy. Oecologia **107**：21-32

CHAPIN, F.S.I. (1980)：The mineral nutrition of wild plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. **11**：233-260

CHARLES-EDWARDS, D.A., STUZEL, H., FERRARIS, R., and BEECH, D.F. (1987)：An analysis of spatial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within the canopy. Ann. Bot. **60**：421-426

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

EVANS, J.R. (1989)：Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of $C_3$ 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.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-55

FIFE, D.N. and NAMBIAR, E.K.S. (1984)：Movement of nutrients in radiata pine needles in relation to the growth of shoots. Ann. Bot. **54**：303-314

HIROSE, T. and WERGER, M.J.A. (1987)：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. (1996): Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. Tree Physiol. **16**: 627-634

**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

**小林　元・玉泉幸一郎・齋藤　明 (1999)**: 樹冠内の窒素分布を組み入れたスギ人工林の炭酸ガス固定モデル. 日林学術講 **110**: 75-76

**小林　元・玉泉幸一郎・齋藤　明 (2000)**: 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

LANGE, O.L., ZELLNER, H., GEBEL, J., SCHRAMEL, P., KOSTNER, B., and CZYGAN, F-C. (1987): Photosynthetic capacity, chloroplast pigments, and mineral content of the previous year's spruce needles with and without the new flush: analysis of the forest-decline phenomenon of needle bleaching. Oecologia **73**: 351-357

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.). Columbia University Press, New York, pp. 316-337

NAMBIAR, E.K.S. and FIFE, D.N. (1987): Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relationship to nitrogen supply. Ann. Bot. **60**: 147-156

NEBEL, B. and MATILE, P. (1992): Longevity and senescence of needles in *Pinus cembra* L.. Trees **6**: 156-161

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

SANCHEZ, E.E. and RIGHETTI, T.L. (1990): Tree nitrogen status and leaf canopy position influence postharvest nitrogen accumulation and efflux from pear leaves. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **115**: 934-937

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 and 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., KORNER, 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., 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

WEIKERT, R.M., WEDLER, M., LIPPERT, M., SCHRAMEL, P., and LANGE, O.L. (1989): Photosynthetic performance, chloroplast pigments, and mineral content of various needle age classes of spruce (*Picea abies*) with and without the new flush: an experimental approach for analyzing forest decline phenomena. Trees **3**: 161-172

YAHATA, H. (1991): Photographic estimation of light environments on forest floor using computerized technique: (I) Estimation of photon flux densities of the diffuse light and the direct solar beam light only with total light. Annu. Rep. Pusrehut **1**: 14-23

**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

(2000年7月6日受付；2000年11月13日受理)

## Summary

The distribution of nitrogen with varying leaf age was measured in the crown of a six-year-old sugi(*Cryptomeria japonica* D. Don) tree at the edge of a stand. The nitrogen content (expressed on a weight basis) of current leaves was positively correlated with light intensity and decreased with increasing depth from the top of the crown. However, though the depth of the crown increased, the nitrogen content of leaves one or more years old did not decrease. Furthermore, the content did not decrease as leaf age increased. This demonstrated that nitrogen content of old leaves could be held constant in modeling canopy photosynthesis of sugi trees. Two reasons are suggested to explain why the nitrogen content of old leaves did not change. One is that the light intensity of old leaves was low. The other is that the nitrogen of old leaves was translocated to the new leaves. Since the nitrogen content of old leaves was lower than the value required for producing new leaves, nitrogen in old leaves may play an important role in supplying nitrogen to new leaves.

**Key words**: crown, *Cryptomeria japonica*, leaf age, nitrogen distribution, translocation