

若齢ヒノキ林における葉内窒素含量の垂直分布と季節変化*¹荒木眞岳*^{2,3}・重永英年*³・玉泉幸一郎*⁴・梶本卓也*⁵

荒木眞岳・重永英年・玉泉幸一郎・梶本卓也：若齢ヒノキ林における葉内窒素含量の垂直分布と季節変化 九州森林研究 68：47－50, 2015 10年生ヒノキの樹冠表面に分布する葉を対象に、葉乾重あたりの窒素含量 (N_{mass})、葉面積あたりの窒素含量 (N_{area}) および葉面積あたりの葉乾重 (LMA) の垂直分布を季節ごとに調べた。 N_{mass} は、秋から冬は林冠内で一定であったが、春から夏にかけては林冠上層の葉で高かった。一方、 N_{area} と LMA は、一年を通じて林冠の上層の葉ほど値が高く、相対光強度と正の相関が認められた。当年葉の伸長期である春から夏にかけて、上層の葉ほど N_{mass} が増加した一方で LMA が大きく減少したため、 N_{area} はやや減少した。当年葉の成熟期である秋から冬にかけては、 N_{mass} がほぼ一定だったのに対し LMA が増加したため、 N_{area} は増加した。常緑針葉樹であるヒノキでは、樹冠表面の葉の窒素含量は葉の伸長や成熟過程によって季節変化するものの、窒素の転流などにより、年間を通じて光強度の変化に応じた窒素の垂直分布が達成されていると考えられた。

キーワード：ヒノキ、窒素、Leaf mass per area, 相対光強度、林冠、樹冠

I. はじめに

葉に含まれる窒素は、光とならんで植物の光合成速度の主要な決定要因である (Evans, 1989)。また、葉の呼吸速度も葉の窒素含量に強く影響を受ける (Reich *et al.*, 1998; Griffin *et al.*, 2001)。したがって、植物群落における林冠全体の光合成量や呼吸量を推定する際、葉内窒素含量の樹冠内分布は非常に重要な情報である (Field, 1983; Hirose and Werger, 1987)。

一般に、光強度は林冠の上層から下層にかけて減衰することが知られている (Monsi and Saeki, 1953)。葉面積あたりの窒素含量も、上層から下層にかけて減少し (Dejong and Doyle, 1985; 小林ほか, 1994)、相対光強度と正の相関を示すことが報告されている (小林・田代, 2003; Han and Chiba, 2009)。しかし、葉面積あたりの窒素含量が季節変化するのか、またその相対光強度への反応が季節によって異なるのかについての知見はほとんどない。

葉面積あたりの窒素含量 (N_{area}) は、葉乾重あたりの窒素含量 (N_{mass}) と葉面積あたりの葉乾重 (LMA) の積として求められる。したがって、 N_{area} の垂直分布や季節変化は、 N_{mass} と LMA の変動に強く影響されると考えられる。そこで本研究は、10年生のヒノキを対象に、葉内窒素含量 (N_{mass} , N_{area}) と LMA の垂直分布と季節変化を明らかにすることを目的とした。また、 N_{mass} , N_{area} および LMA それぞれについて、相対光強度との相関を季節ごとに検討した。

II. 材料と方法

森林総合研究所九州支所立田山実験林9林班 (熊本市) におい

て、10年生のヒノキ林に50×12mの調査区を設定した。熊本市の年平均気温、年降水量の平年値 (1981-2010年) は、それぞれ16.9度、1986mmであった (熊本地方気象台)。調査林分は、2001年に植栽されて以降間伐はされておらず、10年生時で林冠は閉鎖し下枝は枯れ上がり、葉はおおよそ地上高3-8mの範囲に分布していた。2011年3月の調査区における立木密度は2,000本 ha⁻¹、胸高直径と樹高の平均±標準偏差は、それぞれ10.2±2.1cm、7.10±0.89mであった。

調査区内のほぼ中央にタワー (断面が1辺4mの三角形、高さ9.5m) を建設し、光量子センサー (Li-190 SA, Li-cor) を林冠表面より上部 (地上高9m) と地上高3-7mまで1mおきに各高さ3個ずつ (計18個) 設置した。一樣な曇天であった2011年4月19日に、Plant canopy analyzer (LAI-2000, Li-cor) を用いて、設置した光量子センサーの直上で葉面積指数 (LAI) を測定した。快晴から雨まで様々な天候状態を含んだ2011年4月20日から26日に10分間隔で光量子束密度を測定し、7日間の積算値について9mの値に対する各高さにおける相対値 (相対光強度、RLI) を求めた。これら LAI と RLI の値から、両者の Beer-Lambert の関係 ($RLI = \exp(-0.742 \text{ LAI})$, $R^2 = 0.987$, $p < 0.001$, $n = 15$) を得た。

2011年7月、9月、12月、および2012年2月、4月、6月の計6回、タワーに隣接するヒノキ11個体 (平均胸高直径10.8cm、平均樹高7.78m) を対象に、以下のような測定を行った。林冠層を厚さ1mの5層に分け、各層から3本ずつ、樹冠表面にある一次枝または二次枝の先端を合計15本選んだ。一樣な曇天日にサンプル枝先端における地上高と LAI を測定した後、主軸先端から長さ25cmの枝葉を採取し、木化した枝、緑色の軸、および鱗片葉に分けた。なお、長い鱗片葉からなる緑色の軸は、

*¹ Araki, M.G., Shigenaga, H., Gyokusen, K. and Kajimoto, T.: Vertical gradient and seasonal variation of leaf nitrogen in response to light attenuation in a young hinoki cypress (*Chamecyparis obtusa*) canopy.

*² 九州大学大学院生物資源環境科学府 Grad. Sch. Agr., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan.

*³ 森林総合研究所九州支所 Kyushu Res. Ctr., For. & Forest Prod. Res. Inst., Kumamoto 860-0862, Japan.

*⁴ 九州大学大学院農学研究院 Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan.

*⁵ 森林総合研究所植物生態研究領域 Dep. Plant Ecology, For. & Forest Prod. Res. Inst., Tsukuba 305-8687, Japan.

葉として解析対象に含めた。葉が重ならないようにフラットベッドスキャナ (MP 970, Canon) に並べて画像を取り込み、画像解析ソフト LIA 32 ver. 0.378 (山本, 2008) を用いて葉面積を測定した後、65度で72時間乾燥させ葉乾重を測定した。乾燥させた葉はミルで粉碎した後、乾式燃焼法 (日本土壤肥料学会, 1997) によって炭素窒素分析計 (Sumigraph NC-22 F, SCAS) を用いて全窒素濃度を測定し、葉乾重あたりの窒素含量 (N_{mass} , mgN g^{-1}) を求めた。葉面積あたりの窒素含量 (N_{area} , gN m^{-2}) を、 N_{mass} と葉面積あたりの葉乾重 (Leaf mass per area, LMA, g m^{-2}) の積として計算した。

合計 90 本 (15 本 \times 6 回) のサンプル枝のうち、一次枝が 57 本 (63%), 二次枝が 33 本 (37%) であった。また、ヒノキ 11 個体から 1 個体あたり 2-21 本の枝葉が採取されたが、うち 4 個体から採取された枝葉が 69 本 (77%) を占めた。しかし、個体の違いは N_{mass} , N_{area} および LMA に対して有意な影響を与えなかった ($P > 0.05$, クラスカル-ウォリス検定)。一方、枝の次数は、LMA に対して有意な影響を与えたものの ($P = 0.041$), N_{mass} と N_{area} に対しては有意な影響を与えなかった ($P > 0.05$, ウィルコクソンの順位和検定)。したがって、以後の解析では個体の違いや枝の次数を考慮しない。

各測定月に採取した 15 本のサンプル枝葉は、先端の地上高が高い順に 5 本ずつ、上層 (概ね 7 m 以上)、中層 (概ね 5-7 m) および下層 (概ね 3-5 m) の 3 層に分け直した。測定月ごとに、各層における N_{mass} , N_{area} および LMA の平均値の差を一元配置分散分析で検定し、有意な差 ($P < 0.05$) が認められた場合はホルムの方法で有意水準を調整した t 検定で多重比較を行った。また、サンプル枝先端で測定した LAI から、前述した Beer-Lambert の関係を用いてサンプル枝先端における RLI を推定し、測定月ごとに N_{mass} , N_{area} および LMA と RLI との相関 ($n = 15$) を調べた。統計解析には、プログラム R 3.0.3 (R core team, 2014) を用いた。

なお、ヒノキは芽鱗を形成せず、外見から葉齢を区別することが困難であるため、本研究では樹冠表面に分布する葉を対象とした。したがって、サンプル葉には当年から数年分の葉が含まれる可能性があり、それらの割合はサンプル枝先端の地上高や季節によって異なる。

III. 結果

全サンプル葉 ($n = 90$) における N_{mass} , N_{area} および LMA の平均 \pm 標準偏差は、それぞれ、 $15.4 \pm 2.1 \text{ mgN g}^{-1}$, $2.85 \pm 0.68 \text{ gN m}^{-2}$ および $185 \pm 33 \text{ g m}^{-2}$ であった。

N_{mass} , N_{area} , および LMA それぞれについて、各層の平均値の季節変化を図-1に示した。 N_{mass} は、9月、12月、2月では平均値に層間で差が認められず、高さによらず林冠内で一定であった。しかし、4月から6月にかけて特に上層で N_{mass} が増加したため、4月、6月、7月では上層の方が下層よりも N_{mass} が高かった。また、 N_{mass} は、6月以降9月にかけて減少した後、再び12月にやや増加する傾向が認められた。一方、 N_{area} は、9月と12月では有意ではなかったものの、年間を通じて林冠の上層ほど高い傾向を示した。 N_{area} は、7月 (中・下層) あるいは9月 (上

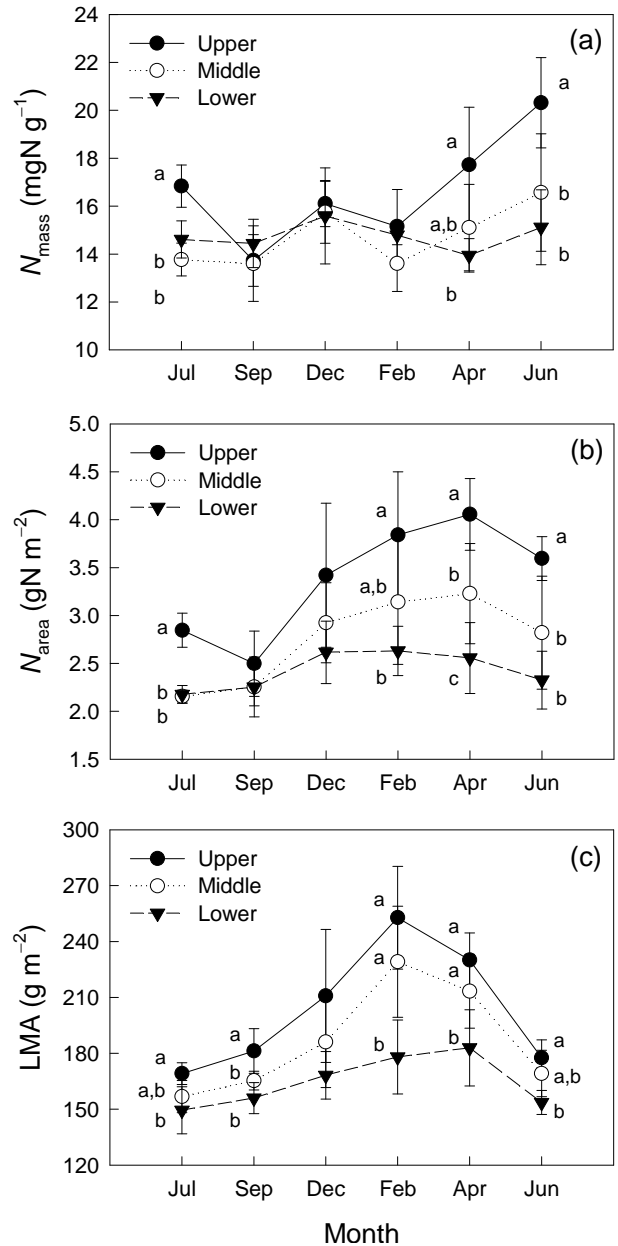


図-1. 10年生ヒノキの林冠における、(a) 葉乾重あたりの窒素含量 (N_{mass}), (b) 葉面積あたりの窒素含量 (N_{area}), および (c) 葉面積あたりの葉乾重 (LMA) の垂直分布と季節変化。林冠を上層 (Upper), 中層 (Middle), 下層 (Lower) に分け、それぞれの平均値と標準偏差を示す ($n = 5$)。アルファベットが付いていない月は、平均値に有意な層間差がなかったことを示す ($P > 0.05$, 一元配置分散分析)。同じアルファベットは平均値に有意差がないことを示す ($P > 0.05$, ホルムの方法で有意水準を調整した t 検定)

層) からゆるやかに増加して4月に最大となり、夏にかけて減少するという季節変化を示した。また、季節変化における N_{area} の変動幅は、下層よりも上層の方が大きかった。LMA の垂直分布は、 N_{area} と同様、年間を通じて上層ほど値が大きかった。LMA は、7月から増加を続けて2月に最大となり (下層は4月)、春から夏にかけて急激に減少し、 N_{mass} や N_{area} よりも明瞭な季節変化を示した。

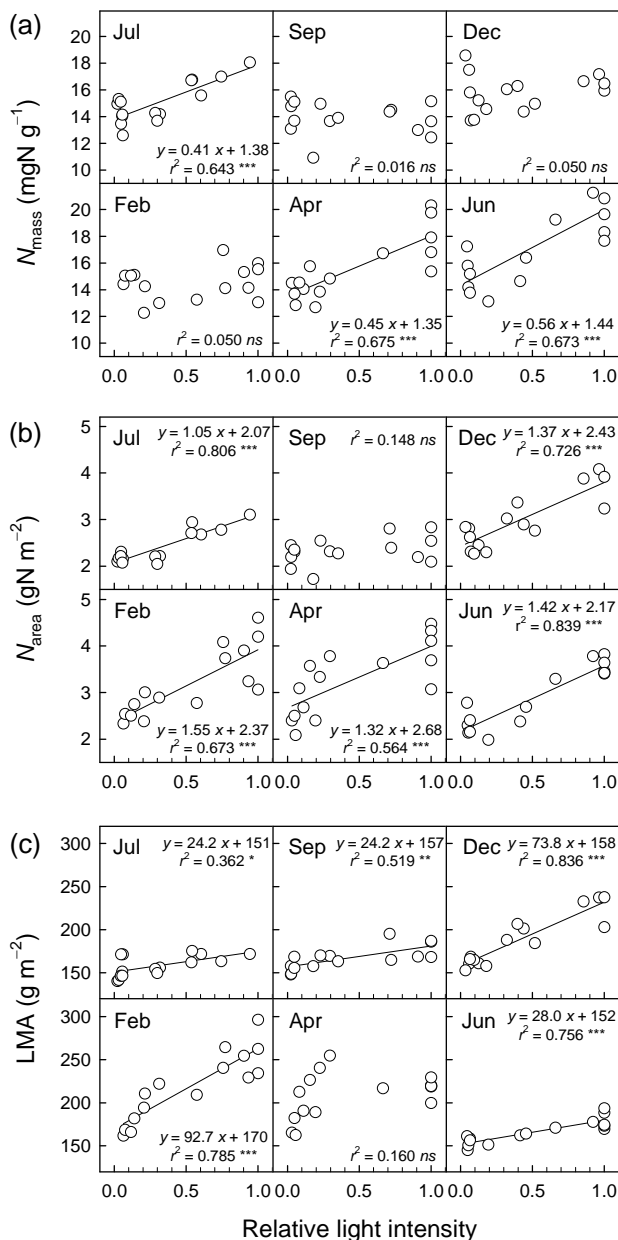


図-2. 10年生ヒノキの林冠における、(a) 葉乾重あたりの窒素含量 (N_{mass}) と相対光強度 (RLI) との関係、(b) 葉面積あたりの窒素含量 (N_{area}) と RLI との関係、および (c) 葉面積あたりの葉乾重 (LMA) と RLI との関係を、それぞれ測定月ごとに示す。図中に回帰直線と決定係数 (r^2) を示した (ns: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$)。

N_{mass} と RLI, N_{area} と RLI, および LMA と RLI の散布図を、それぞれ測定月ごとに図-2に示した。 N_{mass} と RLI は、9月、12月、2月では相関がなかったが、4月、6月、7月では正の相関が認められた。 N_{area} と RLI は、9月を除く全ての測定月で有意な正の相関を示した。RLI に対する N_{area} の回帰係数 (回帰直線の傾き) は、7月は1.05と他の月に比べるとやや小さかったものの、12月から6月では1.32-1.55の範囲にあった。また、9月を除いた全データをプールした場合の回帰係数は1.44であった。LMA と RLI は、4月を除く全ての測定月で有意な正の

相関を示した。RLI に対する LMA の回帰係数は、6月、7月、9月では24.2-28.0の範囲であったのに対し、12月と2月ではそれぞれ73.8、92.7と比較的大きかった。

IV. 考察

関東地方以西の日本各地から採取したヒノキの葉について N_{mass} を調べた例では (重永英年, 私信), その平均±標準偏差は 13.3 ± 2.2 mgN g⁻¹ ($n = 290$) であり, その中でも高かった長崎県の値 (14.7 ± 1.6 mgN g⁻¹) と比較しても, 本研究で得られた N_{mass} の平均値 (15.4 ± 2.1 mgN g⁻¹) はやや高かった。したがって, 本調査林分におけるヒノキの葉内窒素含量は, 全国的にみて高い水準にあると考えられる。

落葉広葉樹では, N_{area} と LMA (葉の厚さの指標) は明るい上層で高く (厚く), 暗い下層ほど低く (薄く) なることが知られており, N_{area} と LMA は樹冠内の光強度の変化に順化していると考えられている (Dejong and Doyle, 1985; Ellsworth and Reich, 1993)。小林ほか (2000) は, 7年生スギの一次枝先端の当年葉について12月に調べた結果から, N_{mass} は樹冠内でほぼ一定であるのに対し, N_{area} と LMA は樹冠の上部から下部にかけて減少していることを報告している。10-12年生のヒノキについても, ほぼ同様の結果が示されている (Han *et al.*, 2006; Han and Chiba, 2009)。本研究でも, 9月, 12月, 2月では, N_{mass} は RLI と相関が認められず (図-2 a), N_{mass} は林冠内で一定であった (図-1 a)。一方, N_{area} と LMA は, ほぼ全ての月で RLI と強い相関を示し (図-2 b, c), 年間を通じて上層の葉ほど値が大きかった (図-1 b, c)。したがって, 常緑針葉樹であるスギやヒノキにおいても, N_{area} と LMA は相対光強度に応じて樹冠の上部から下部にかけて減少していることが確認された。

本ヒノキ林では, 4月の中旬から一次枝先端の枝葉が伸長を始め, 下層の枝では7月ごろ, 上層の枝では10月初旬ごろまで伸長が継続する (荒木・玉泉, 2013)。また, 下層の枝では1年間に数 cm 程度しか伸びないのに対し, 中層の枝は20cm程度, 上層の枝では40cm程度伸長する (荒木・玉泉, 2013)。したがって, 春から夏にかけて当年葉が伸長するにつれて, サンプル葉に占める当年葉の割合が上層ほど増加する。新しく伸長した当年葉は, 旧葉と比べて窒素濃度 (すなわち N_{mass}) が高く, 葉が薄い (LMA が低い) と考えられる (小林・田代, 2003)。そのため, 4月と6月では, 上層の葉ほど N_{mass} が増加した一方で LMA が大きく減少したため, N_{area} が減少したと考えられる (図-1)。一方, 秋から冬にかけて見られた LMA の増加は, 伸長が終了した当年葉 (例えば上層ではサンプル葉のうち100%が当年葉となる) が成熟する (葉が厚くなる) 過程を反映していると考えられる。LMA の増加は主に葉面積あたりの炭素量の増加を反映しているが, これにともない N_{area} も秋から冬に増加しているため, この間に窒素の流入が起こっていることが示唆される。特に, 落葉期である12月には N_{mass} の増加も観察され (図-1 a), 落葉から引き戻された窒素が当年葉に転流している可能性も考えられる。以上のことから, ヒノキの樹冠表面 (すなわち一次枝または二次枝先端) の葉において, 葉面積あたりの葉内窒素含量は季節変化を示すことが明らかとなったが, この季節変化パターンは当

年葉の伸長フェノロジーや成熟過程、窒素の転流に影響を受けていると考えられる。

RLI に対する N_{area} の回帰係数について、小林ほか (2000) は 7 年生スギについて 1.36 という値、Han and Chiba (2009) は 10 - 12 年生ヒノキについて 0.92-1.57 という範囲を報告している。本研究で 10 年生のヒノキについて得られた値 (1.44) や範囲 (1.05-1.55) も、これらと同程度であった。また、 N_{mass} と RLI の相関が認められなかった冬 (12 月, 2 月) では RLI に対する LMA の回帰係数が大きかったのに対し、 N_{mass} と RLI の相関が認められた春から夏 (6 月, 7 月) では RLI に対する LMA の回帰係数が比較的小さかった (図 - 2a, c)。すなわち、 N_{mass} と LMA の RLI に対する回帰係数は、季節によって異なったものの、 N_{area} に対して相殺するように変化したため、RLI に対する N_{area} の回帰係数は月によってそれほど大きく変化しなかったと考えられる (図 - 2b)。したがって、 N_{area} の垂直分布は N_{mass} と LMA の垂直分布の両方に影響を受けるが、それらの影響の度合いは季節によって異なるため、 N_{area} の垂直分布パターンは季節によって大きく変わらないことが明らかとなった。

V. おわりに

10 年生ヒノキの樹冠表面の葉において、葉面積あたりの窒素含量は季節によらず林冠の上層ほど高く、相対光強度と正の相関を示した。常緑針葉樹であるヒノキでは、当年葉の伸長や成熟過程にともなって葉内窒素含量は季節変化を示すものの、窒素の転流などにより、年間を通じて、光強度に応じた葉内窒素含量の垂直分布が達成されていると考えられる。

引用文献

- 荒木眞岳・玉泉幸一郎 (2013) 日本森林学会大会発表データベース 124: P 2-214.
- Dejong TM and Doyle JF (1985) *Plant Cell Environ* 8: 701-706.
- Ellsworth DS and Reich PB (1993) *Oecologia* 96: 169-178.
- Evans JR (1989) *Oecologia* 78: 9-19.
- Field C (1983) *Oecologia* 56: 341-347.
- Griffin KL *et al.* (2001) *Funct Ecol* 15: 497-505.
- Han Q *et al.* (2006) *Photosynthetica* 44: 523-529.
- Han Q and Chiba Y (2009) *J For Res* 14: 349-357.
- Hirose T and Werger MJA (1987) *Oecologia* 72: 520-526.
- 小林元ほか (1994) *日林誌* 76: 276-278.
- 小林元ほか (2000) *日林誌* 82: 281-286.
- 小林元・田代直明 (2003) *森林立地* 45: 99-102.
- Monsi M and Saeki T (1953) *Jap J Bot* 14: 22-52.
- 日本土壤肥料学会 (1997) *土壤環境分析法*, 427 pp, 博友社, 東京.
- R Core Team (2014) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reich PB *et al.* (1998) *Oecologia* 114: 471-482.
- 山本一清 (2008) <http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~shinkan/LIA32/>.
- (2014 年 11 月 10 日受付; 2015 年 1 月 22 日受理)