日本におけるスギ針葉窒素含有量の空間変動

重永英年^{*1}・高橋正通²・長倉淳子²・赤間亮夫³

重永英年・高橋正通・長倉淳子・赤間亮夫：日本におけるスギ針葉窒素含有量の空間変動 日林誌 90: 182~189, 2008
日本に広く植栽されているスギについて、人工林の窒素の栄養状態を全国規模で評価すること、針葉窒素含有量が高いまたは低い地域を見出すこと、針葉窒素含有量と生育地の温度ならびに降水環境、緯度との関係を検討することを目的として、全国の531地点から採取された針葉の窒素含有量を調べた。針葉窒素含有量の平均値は 14.0 mg N g^{-1} であり、採取地点の半数で概ね適正と考えられる 12.5 mg N g^{-1} から 15.5 mg N g^{-1} の範囲にあった。空間クラスターの探索に利用される $G_i^*(d)$ 統計量を用いた解析から、針葉窒素含有量の空間分布には地域スケールでの偏りがあることが明らかとなり、福井県周辺と紀伊半島西部は針葉窒素含有量が高く、東北地方中部は低い地域であることが指摘された。生育地の温度ならびに降水環境、緯度と針葉窒素含有量との関係は明瞭ではなく、これらの因子が野外で観察される針葉窒素含有量の変動に及ぼす影響は小さかった。

キーワード：温度環境、空間変動、針葉窒素含有量、 $G_i^*(d)$ 統計量、スギ

H. Shigenaga, M. Takahashi, J. Nagakura, and A. Akama: **Spatial Variations in Needle Nitrogen Content in Sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) Plantations across Japan.** J. Jpn. For. Soc. 90: 182~189, 2008 For a general assessment of the nitrogen status of sugi plantations in Japan, we measured nitrogen content in the needles of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) trees growing at 531 sites across the country. We attempted to find local pockets with high or low needle N and to ascertain the relationships between needle N and temperature, the rainfall environment or latitude. Average needle nitrogen content was 14.0 mg N g^{-1} with half the sites ranging from 12.5 mg N g^{-1} to 15.5 mg N g^{-1} ; a level thought to be reasonably appropriate. Spatial analysis using $G_i^*(d)$ statistics showed a spatial autocorrelation and indicated that needle N contents were high in two areas. These were in and around Fukui Prefecture and in the western part of the Kii Peninsula. Contrarily, needle N content was low in the mid-Tohoku district. The relationships between needle N and temperature or rainfall environment or latitude were weak. Thus, these factors cause little variation in needle N in sugi plantations across Japan.

Key words: *Cryptomeria japonica*, $G_i^*(d)$ statistics, needle nitrogen content, spatial variation, temperature

I. は じ め に

樹木葉の窒素含有量は、森林生態系における窒素の栄養状態を表す指標となる。葉分析による栄養診断は、従来から林地における養分の過不足の判定や施肥効果の予測に利用されてきた (e.g. Romanyà and Vallejo, 1996)。近年では、森林生態系に及ぼす過剰な窒素負荷の影響が注目されているが、森林における窒素飽和の進行に応じて、土壌での硝化速度の増大やCN比の低下とともに、葉の窒素含有量は上昇すると考えられている (Aber *et al.*, 1989, 2003)。ヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*) では、1990年代の葉の窒素含有量は30年前に比べて12%程度上昇し、窒素沈着の影響が示唆された (Duquesnay *et al.*, 2000)。このように、葉の窒素含有量を中長期的に調べることで、森林生態系における窒素の栄養状態とその変化を評価できる。また、葉の窒素含有量の地域間比較からは、窒素の栄養状態の空間的偏りに関する情報が得られる (Boggs *et al.*, 2005)。こ

れは、広域に影響する窒素負荷量の増大に対して感受性が高い地域を予測するのに役立つであろう。

葉の窒素含有量はまた、光合成速度 (Reich *et al.*, 1995) や呼吸速度 (Reich *et al.*, 1998) と密接な関係があることから、生産力に関連する重要なパラメータの一つとしても位置づけられている (Aber and Federer, 1992)。地球温暖化といった環境変動に対する植物応答をマクロスケールで予測する必要性が高まっていることから、近年、生物地理学的な観点から、葉の窒素やリン含有量の空間的变化を明らかにする研究が注目されてきた (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2005)。陸上植物全般では、葉の単位乾物あたりの窒素含有量は、高緯度の低温環境から低緯度の高温環境にかけて低下する傾向にあるが (Reich and Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005)、降水量との関係はみられない (Wright *et al.*, 2005)。樹木葉の窒素含有量と地理や気候条件との関係については、北米や欧州の針葉樹では高緯度の地域で低い例 (Yin, 1993; Oleksyn *et al.*, 2003)、スベ

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: shige1@ffpri.affrc.go.jp

¹ (独) 森林総合研究所九州支所 (860-0862 熊本市黒髪 4-11-16)

Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kurokami, Kumamoto 860-0862, Japan.

² (独) 森林総合研究所 (305-8687 つくば市松の里 1)

Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan.

³ (独) 森林総合研究所東北支所 (020-0123 盛岡市下厨川字鍋屋敷 92-25)

Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 92-25 Nabeyashiki, Shimokuriyagawa, Morioka 020-0123, Japan.
(2007年1月26日受付; 2008年2月11日受理)

インに植栽されたラジアータマツ (*Pinus radiata*) では大西洋側と地中海側とで差がみられない例 (Romanyà and Vallejo, 2004), ハワイの山岳林では降水量の増加に対して低下する例 (Schuur and Matson, 2001) などが報告されている。このような葉の窒素含有量の変化には、炭素ならびに窒素の獲得と利用といった植物生理学的な側面、土壌窒素の可給性といった生物地球化学的な側面が関与していると考えられており (Reich and Oleksyn, 2004), 生育地の緯度、温度、降水環境と葉の窒素含有量との関係は、森林生態系への温暖化影響を予測する上で、多くの示唆を与える。

日本の主要な造林樹種であるスギは、北海道南部から沖縄に至るまで、広域かつ大面積に植栽されており、おもな植栽地域は緯度で 10 度以上、年平均気温で 8℃ 以上の広がりを持つ。また、年降水量についても、1,000 mm 未満や 3,000 mm 以上の地域があり、その幅は広い。全国の多点に生育するスギを対象として針葉の窒素含有量を調べることで、日本のスギ人工林全般について窒素の栄養状態を把握できるとともに、マクロスケールでの緯度、温度ならびに降水環境と針葉窒素含有量との関係を検討できる。さらに、針葉窒素含有量が高い地域を検出できれば、そこでは窒素栄養が潤沢な状況にあることが予想され、窒素負荷量の増大に対して脆弱なスギの植栽地域を示唆することができるであろう。

野外におけるスギ針葉窒素含有量は、葉齢 (小林・田代, 2003), 樹冠内での着生位置や山腹斜面での生育位置 (小林ら, 1994, 2000; 小林・玉泉, 2004), 立地区分や土壌化学性 (伊藤ら, 1972; 伊藤, 1976), 衰退現象 (福井県, 1986; 赤間ら, 1991), 施肥に対する応答 (Ueda *et al.*, 1971) 等との関連で調べられているが、全国を対象とした広域調査は行われていない。本研究では、北海道から九州に及ぶ 500 を超える地点から採取されたスギ針葉の窒素含有量を調べ、1) その頻度分布から日本のスギ人工林における窒素の栄養状態を全国規模で評価すること、2) 針葉窒素含有量が高いまたは低い地域を見出すこと、3) 針葉窒素含有量と生育地の温度ならびに降水環境、緯度との関係を検討することを目的とした。

II. 材料と方法

1. 分析試料と窒素の定量

スギ針葉窒素含有量の分析には、「酸性雨等森林被害モニタリング事業 (第一期)」(林野庁, 1997a) において全国の 531 地点から採取され、乾燥粉化して保存されている試料を用いた。窒素の定量は、約 70 mg の試料を 80℃ の恒温器で 12 時間以上乾燥させて重量を測定した後、CN コーダ (MT-600, 柳本) を用いて行った。

上記事業では、全国で約 1,000 カ所の林分を対象として、1990 年から 1999 年にかけて、酸性雨等による森林の衰退状況が調査され (佐々木ら, 2001; 高橋ら, 2005, 2006), その一環として林木の葉の全硫黄含有量が調べられた (林

野庁, 1997a)。葉については、調査地 (0.1 ha) 内の優勢木を対象として樹冠上部に着生する当年生葉を 8 月から 10 月にかけて採取すること、優勢木からの採取が困難な場合には近傍の個体から採取すること、個体が小さい場合には数個体からの採取を行い、混合して 1 試料とすることとされた (林野庁, 1997b)。

本研究で利用したスギ針葉は、1990 年から 1994 年にかけての各年度に、それぞれ、127, 106, 105, 108, 85 地点から採取されたものである。採取地点は北海道南部から鹿児島県の屋久島にかけて点在し、緯度では 42.4°N から 30.4°N の範囲にある。林分の 9 割弱は林齢が 20 年から 50 年の人工林であるが、高齢の社寺林等も少数含まれている。林野土壌の分類 (土じょう部, 1976) では、全採取地点の 3/4 が褐色森林土群に、2 割が黒色土群に属していた。土壌型別では、全採取地点の 5 割が適潤性褐色森林土 (B_D) であり、適潤性黒色土 (B_L_D) と適潤性褐色森林土偏乾亜型 (B_p(d)) のそれぞれが 2 割弱と、三者で全体の 8 割強を占めていた。採取地点の気候条件は、年平均気温が 5.5℃ から 18.5℃ の範囲にあり、年降水量は最少で 920 mm, 最大で 4,220 mm である (気象庁, 2002)。

2. $G_i^*(d)$ 統計量による空間分布パターンの解析

空間内の各地点に対して計算される局所的な統計量で、空間クラスターの探索に利用される Getis-Ord の $G_i^*(d)$ (Getis and Ord, 1992; Ord and Getis, 1995; 張, 2001) を用いて、針葉窒素含有量の空間分布パターンを解析した。

空間内に n 個の地点 (または領域) が存在し、各地点の属性値が正の変数 $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$ である場合、地点 i における $G_i^*(d)$ 統計量は以下の式によって定義される。

$$G_i^*(d) = \frac{\sum_{j=1}^n w_{ij}(d)x_j}{\sum_{j=1}^n x_j} \quad (1)$$

ここで、 $w_{ij}(d)$ は、局所空間を規定する距離パラメータ d を持つ空間重み行列で、地点 i から距離 d 内 (以下、近傍領域と呼ぶ) に地点 j が位置する場合には 1, それ以外では 0 の値をとる。本統計量は、端的には、属性値の空間全域での平均に対する、局所空間での平均の比率を表すものである (Fortin and Dale, 2005)。統計学的仮説検定では、属性値である変数 x_i は、空間全域のいずれの地点にも出現し得るというランダム仮定を帰無仮説とする (Getis and Ord, 1992)。ある地点 i で帰無仮説が棄却された場合には、 i の近傍領域となる局所空間では、観測された属性値が空間全域の各地点にランダムに出現した偶然の結果であるとはいえない、つまり、属性値が高いまたは低いクラスターが形成されていると考える。

本研究では、各採取地点の針葉窒素含有量を $G_i^*(d)$ 統計量における変数 (x_i) とし、緯度、経度から球面三角法により計算される 2 地点間距離をもとに $w_{ij}(d)$ を求め、 $G_i^*(d)$ 統計量を算出した。この際、他の採取地点と離れて単独で存在する島根県隠岐の島の 1 地点を除外し、530 地点を対

象とした。本データセットでは、すべての地点が、近傍領域に自身以外の地点を少なくとも一つ持つ最小距離は43 kmとなる。距離パラメータ d は、43 km, ならびに、45 km から 100 km にかけての 5 km 間隔に設定した。

帰無仮説採否の判定には、 $G_i^*(d)$ 統計量の期待値と分散の理論値から算出される標準化変量が正規性仮定のもとで利用されるが、近傍領域の地点数が少ない場合には $G_i^*(d)$ の正規性が保持されないため (Ord and Getis, 1995), 統計量の分布を仮定しないランダムな並べ替え法の使用が推奨される (Boots, 2002)。本研究では、距離パラメータの設定に関わらず、近傍領域の地点数が3以下となる地点があることから、ランダムな並べ替え法を使用した。すなわち、まず、530 地点の針葉窒素含有量の値を各地点にランダムに配置し、 $G_i^*(d)$ 統計量の計算を繰り返し行う。この操作により、ランダム仮定の下での $G_i^*(d)$ 統計量の分布を得る。次に、その分布と実際の $G_i^*(d)$ 統計量から有意確率 (p_i) を算出して、帰無仮説の採否を判定した。この際、近傍領域の地点間で生じる検定の多重性の問題 (Ord and Getis, 1995) を補正するため、 p_i 値を以下の方法により調整した p_i^* (Greiling *et al.*, 2005) を用いて、危険率 0.05 の両側検定を行った。

$$p_i^* = (n_i + 1 - \alpha)p_i \quad (2)$$

ここで、 n_i は地点 i における近傍領域内の地点数、 α は n_i 個の地点について計算された各 p 値を小さい順に並べて 1 から始まる番号をつけた場合に p_i がとる番号である。

数値計算には Visual Basic 2005 (Microsoft) で作成したプログラムを利用し、ランダムな並べ替え計算は 99,999 回行った。

3. 針葉窒素含有量と温度ならびに降水環境、緯度との関係

生育地の温度ならびに降水環境の違いが針葉窒素含有量の変動に及ぼす影響を、採取地点の年平均気温と年降水量を説明変数に含む重回帰モデルを利用して評価した。解析においては、地点数が少ない林齢が 20 年生未満の若齢林と 60 年生以上の高齢林を除外し、土壌型については B_D , $B_D(d)$, Bl_D に限定した 410 地点を対象とした。採取年度、林齢、土壌型、 $G_i^*(d)$ 統計量により検出されたクラスターの 4 因子については、それぞれの効果と温度ならびに降水環境の効果とを分離するため、質的データとして説明変数に加えた。採取年度については 1990 年から 1994 年度にかけての各年度の 5 水準を、林齢については 20 年生から 29 年生、30 年生から 39 年生、40 年生から 59 年生までの 3 水準を、土壌型については B_D , $B_D(d)$, Bl_D の 3 水準を、クラスターについては、43 km の距離パラメータで検出された針葉窒素含有量が有意に高い地点とその近傍領域に含まれる地点、同低い地点とその近傍領域に含まれる地点、それら以外の地点の 3 水準を設定し、モデルにおいてはダミー変数により処理した。

$$N_i = \alpha + \beta_T MAT_i + \beta_P MAP_i + \beta_{soil} D_{soil-i} + \beta_y D_{y-i} + \beta_{age} D_{age-i} + \beta_c D_{c-i} + \varepsilon_i \quad (3)$$

ここで、 N_i は針葉窒素含有量、 α は定数項、 MAT_i は年平均気温、 MAP_i は年降水量、 D_{soil-i} , D_{y-i} , D_{age-i} , D_{c-i} は、それぞれ、土壌型、採取年度、林齢階、クラスターについてのダミー変数、 β はそれぞれの効果のパラメータ、 ε_i は誤差項である。採取地点の年平均気温と年降水量は、3 次メッシュ区画の気候値 (気象庁, 2002) から得た。計算には統計パッケージ (JMP Ver. 5.1.2) を使用した。

針葉窒素含有量と緯度との関係については、上記の重回帰モデルで年平均気温と年降水量の因子を生育地の緯度に変えて、同様の解析を行った。

III. 結 果

全国の 531 地点から採取されたスギ針葉の単位乾物あたりの窒素含有量は 6.0 mg N g^{-1} から 22.8 mg N g^{-1} の範囲にあり、平均値と中央値はともに 14.0 mg N g^{-1} であった。頻度分布は正規型に近く、歪度は 0.31、尖度は 1.05 であった (図-1)。標準偏差と変動係数は、それぞれ 2.42 mg N g^{-1} と 17.2% であった。

1990 年から 1994 年にかけての各年度の針葉窒素含有量の平均は 13.8 mg N g^{-1} から 14.3 mg N g^{-1} の範囲にあり (表-1)、年度間で平均値に有意な違いはなく ($p=0.48$, ANOVA), 標準偏差も大差がなかった。林齢の情報が欠如した 2 地点を除いた採取地点を、林齢が 20 年生未満、20 年生から 29 年生、30 年生から 39 年生、40 年生から 59 年生、60 年生以上の林齢階に区分した場合、針葉窒素含有量の平均は、 13.7 mg N g^{-1} から 14.3 mg N g^{-1} の値を示し (表-2)、林齢による有意な違いはなかった ($p=0.17$, ANOVA)。褐色森林土群では、針葉窒素含有量の平均は、 $B_B \cdot B_C$ が 13.0 mg N g^{-1} , $B_D(d)$ が 13.7 mg N g^{-1} , B_D が 14.2 mg N g^{-1} , B_E が 14.4 mg N g^{-1} と、乾性から湿性にかけて増加する傾向にあるが (表-3)、これらの土壌型間で平均値に有意な違いはなかった ($p=0.16$, ANOVA)。また、黒色土群の Bl_D と褐色森林土群の B_D とでは、針葉窒素含有量の平均値に差はみられなかった ($p=0.64$, t 検定)。

針葉窒素含有量の頻度分布 (図-1) では、10, 25, 75, 90 % の各分位点は、それぞれ、11.0, 12.5, 15.5, 17.0 mg N g^{-1} に相当する。これらの分位点で採取地点を区分し、地図上に位置を記した (図-2)。90%分位点以上

表-1. 採取年度別のスギ針葉窒素含有量の平均値 (Mean), 標準偏差 (SD) と地点数 (n)
Needle nitrogen content of sugi (*Cryptomeria japonica*) by year of sampling.

	Year				
	1990	1991	1992	1993	1994
Needle N (mg N g^{-1})					
Mean	13.8	14.0	14.2	14.1	14.3
SD	2.18	2.27	2.44	2.57	2.70
n	127	106	105	108	85

表-2. 林齢別のスギ針葉窒素含有量の平均値 (Mean), 標準偏差 (SD) と地点数 (n)Needle nitrogen content of sugi (*Cryptomeria japonica*) sorted by stand age.

	Stand age (years-old)				
	<20	20~29	30~39	40~59	≥60
Needle N (mg N g^{-1})					
Mean	14.0	13.7	14.3	14.3	13.7
SD	2.84	2.46	2.30	2.53	1.98
n	15	195	193	103	23

表-3. 土壌型別のスギ針葉窒素含有量の平均値 (Mean), 標準偏差 (SD) と地点数 (n)Needle nitrogen content of sugi (*Cryptomeria japonica*) growing in different soil types.

	Soil type				
	B _B ・B _C	B _D (d)	B _D	B _E	Bl _D
Needle N (mg N g^{-1})					
Mean	13.0	13.7	14.2	14.4	14.0
SD	1.42	2.77	2.46	2.78	2.25
n	14	87	260	18	90

B_B, 乾性褐色森林土; B_C, 弱乾性褐色森林土; B_D(d), 適潤性褐色森林土偏乾亜型; B_D, 適潤性褐色森林土; B_E, 弱湿性褐色森林土; Bl_D, 適潤性黒色土。B_B と B_C については同一区分とし, 地点数が 10 以上の土壌型についてのみ記した。

表-4. 針葉窒素含有量に対する重回帰分析の結果

Multiple regression analysis for needle nitrogen content.

Effects	r^2	Adjusted r^2	F	p
Full model	0.125	0.099	4.731	<0.001
MAT			0.037	0.848
MAP			0.069	0.794
Soil type			2.908	0.056
Year			0.796	0.529
Stand age			1.549	0.214
Cluster			20.32	<0.001

MAT, 年平均気温; MAP, 年降水量。

の地点, 10%分位点未満の地点は全国的に分布するが, 前者は沿岸部や関西から北陸にかけての地域に, 後者は内陸部や関東以北に多く出現する傾向がみられた。

$G_i^*(d)$ 統計量を用いた空間分布パターンの解析では, ある距離パラメータを半径とする近傍領域で, 針葉窒素含有量が有意に高いまたは低い地点が複数検出された。距離パラメータが 43 km から 100 km の範囲では, 検出される地点数が最大となるのは, 高い地点については 55 km, 低い地点については 75 km であった。距離パラメータが 43, 55, 75 km について, 有意な地点とその近傍となる地点を図-3 に示した。福井県周辺と紀伊半島西部の二つの地域には有意に高い地点が, 東北地方中部の地域には有意に低い地点が, それぞれ集中した。このような地域性は, 距離パラメータの大小に関わらず共通してみとめられた。距離パラメータが 50 km 以下では, 青森県東部に有意に高い地点 (データは示さない) が, 山梨県南部と長崎県北部に有意に低い地点 (図-3(a)) が, 単独で検出される場合があった。これらを除けば, 上記三つの地域以外で有意な地点が検出されることはなかった。福井県周辺, 紀伊半島西部,

図-1. スギ針葉窒素含有量の頻度分布

Frequency distribution of nitrogen content in needles of sugi (*Cryptomeria japonica*) trees growing at 531 sites across Japan.

東北地方中部の各地域で, 有意な地点とその近傍となる地点の針葉窒素含有量の平均は, 距離パラメータが 43 km では, それぞれ, 15.9, 16.6, 12.3 mg N g^{-1} となり, 全域での平均値に対して 10%以上の偏差を示した。これらの地点群では, B_B, B_C, B_E や未熟土等の土壌型が優占するということとはなかった。

採取地点の年平均気温ならびに年降水量と針葉窒素含有量との関係は明瞭ではなかった。ある温度や降水環境における針葉窒素含有量は大きなばらつきを有しており, 相関係数は小さかった (図-4(a)~(f))。年平均気温, 年降水量, 土壌型, 採取年度, 林齢階, $G_i^*(d)$ 統計量から判定されたクラスターを説明変数とする針葉窒素含有量への重回帰モデルでは, その決定係数は 0.13 と低かった (表-4)。効果のすべてのパラメータが 0 であるという帰無仮説に対する結合検定においては, 危険率 0.05 ではクラスターの因子のみが有意となり, 同 0.1 では土壌型が有意な因子に加わった (表-4)。重回帰モデルのパラメータ推定値 (表-5) は, B_D, Bl_D に比べて B_D(d) で低く, また, 林齢階の増加に対しては増加傾向にあった。年平均気温ならびに年降水量についてのパラメータ推定値は, いずれも有意ではなかった。

採取地点の緯度と針葉窒素含有量との関係は, 温度や降水環境の場合と同様に明瞭ではなかった (図-4(g), (h), (i))。緯度を説明変数とする重回帰モデルでは, 針葉窒素含有量に及ぼす緯度の効果は認められなかった。モデルの決定係数, 緯度以外の因子の効果に関するパラメータ推定値とその有意性は, 上述した年平均気温と年降水量を説明変数とするモデルの場合と同様の結果であった (データは示さない)。

IV. 考 察

スギは養水分に対する要求度が比較的高い樹種であり (橋本ら, 1969), 自然状態ではスギの生育にとって十分に肥沃な土壌は少ないと考えられていた (伊藤, 1973)。このため, 林地肥培に関する研究が盛んに行われた時期があった (原田, 1979)。一方, 近年では, 大気沈着による

窒素の過剰化が日本の森林においても進行している可能性が指摘され（楊ら, 2004）, 小流域における窒素収支から、窒素飽和の状況にあるスギ・ヒノキ林の存在が示唆されている（大類, 1997）。スギについては、成木への長期の窒素負荷試験も行われている（Nagakura *et al.*, 2006）。

葉の窒素含有量と光合成速度との関係は一般に飽和型

図-2. スギ針葉の採取地点と窒素含有量の百分位数
Percentile map of nitrogen content in sugi (*Cryptomeria japonica*) needles in Japan.

の曲線を示し、スギの場合には 15 mg N g^{-1} 付近に飽和点が存在し（坂上, 1965）, それ以上では含有量が増加しても光合成速度は大きくは増加しない（小林・玉泉, 2002）。また、個体成長との関係において、針葉窒素含有量の適正值は、概ね 13 mg N g^{-1} から 16 mg N g^{-1} にあることが指摘されている（河田, 1974；伊藤, 1976；生原, 1982）。このような知見からは、本研究で明らかとなった 14.0 mg N g^{-1} という針葉窒素含有量の平均（図-1）は、単葉の光合成速度や個体成長にとって大きな過不足がない値であるといえる。また、正規型に近い頻度分布からは、平均から正負いずれかへの顕著な偏りはないことが示されるとともに、全体の半数は概ね適正と考えられる 12.5 mg N g^{-1} から 15.5 mg N g^{-1} の範囲にあった。このようなことから、全体的にみれば、日本のスギ人工林は窒素栄養に関して不足または飽和の状態には偏ってはいないと考えられる。

全般には過不足がないと考えられる針葉窒素含有量であるが、その空間分布には偏りがあることが $G_i^*(d)$ 統計量を用いた解析から明らかとなり、福井県周辺と紀伊半島西部は針葉窒素含有量が高く、東北地方中部は低い地域であることが指摘された（図-3）。

野外に生育する林木の葉の窒素含有量は、一般には、遺伝的性質、気象条件にみられるような生育環境の年変動、林分の発達段階、気候や土壌条件といった生育立地と密接に関連する因子など、多くの要因に影響を受けて変動していると考えられる。欧州のヨーロッパアカマツ（*Pinus sylvestris*）では、同一の生育環境下では北方に種子源を持つ個体群は南方のものに比べて高い窒素含有量を有す

図-3. スギ針葉窒素含有量のクラスター分布
Spatial clustering of needle nitrogen content in sugi (*Cryptomeria japonica*) in Japan.

距離パラメータ (a), $d=43 \text{ km}$; (b), $d=55 \text{ km}$; (c), $d=75 \text{ km}$. $G_i^*(d)$ 統計量から判定した有意 ($p^* < 0.05$) な地点 (significant points) とその近傍 (neighbor points). $G_i^*(d)$ statistics were used to test for spatial clustering ($p^* < 0.05$). Distance (a), $d=43 \text{ km}$; (b), $d=55 \text{ km}$; (c), $d=75 \text{ km}$.

るが、本来の生育地にある場合には北方で低い値を示す (Oleksyn *et al.*, 2003)。日本のスギには多くの地域性品種、栽培品種がある (宮島, 1989)。このことに関連した遺伝的性質の地域性が、図-3 で示される空間分布パターンと関係しているかどうか分からない。しかし、同一県内の異なる地域の採穂園に植栽されたスギでは、針葉窒素含有量の差異は採穂園間で大きく、クローン間ではみられないという報告 (山内・田中, 1978) がある。この知見は、図-3 のクラスターに関して遺伝的性質が関与する可能性が低いことを示唆する。

前述したように、本研究で利用した葉試料は 1990 年からの 5 年間で採取されたが、その実施は各都道府県が管内の調査地を対象に順次行った。このため、クラスターに含まれる地点 (図-3) では特定の年度に集中して試料が採取されているということはない。また、それらの地点では林齢に極端な偏りはみられず (データは示さない)、年度と林齢による針葉窒素含有量の変動自体も大きくはない (表-1, 2, 5)。これらのことから、クラスターが検出された地域においては、生育環境の年変動や林分の発達段階の効果が空間的に偏っていたのではなく、針葉窒素含有量に影響を及ぼす生育立地と密接に関連した何らかの因子 (群) の効果が地域スケールで偏在していることが予想される。

植物体の養分含有量は、乾物生産とそれに対して供給される養分量とのバランスによって決まる。たとえば、乾物生産に対してより多くの養分が供給される場合には、“ぜ

いたく吸収”と呼ばれる含有量の増加が生じる (Driessche, 1974; Tripler *et al.*, 2002)。窒素施肥量と土壤乾湿とを組み合わせる栽培したスギ苗木では、低窒素条件に比べて多窒素条件で、また、湿潤条件に比べて乾燥条件で針葉の窒素含有量が高まり、後者でみられた同一施肥条件下での含有量の増加はシュートの伸長抑制と関係していた (長倉ら, 2006)。アメリカ北東部で 1990 年代後半にみられた樹木葉の窒素含有量の増加には、窒素飽和の進行ではなく、生育に不適な気候条件の関与が指摘された (Pardo *et al.*, 2007; Boggs *et al.*, 2007)。これらの事例は、窒素の供給が多い場合や、窒素の供給が少なくても何らかの因子によって生育が抑制された場合には、葉の窒素含有量が増加することを示している。このような観点からは、針葉窒素含有量が高いもしくは低い地域 (図-3) では、その他の地域と比較して、連年の新たなシュートの展開とそれに対して供給される窒素量とのバランスが、どちらか一方に傾いていると考えることができる。

針葉窒素含有量が高い地域であった福井県周辺では、本州西南部の他の地域に比べて同一土壌型での地位指数が低く (長谷川, 1976)、スギの生産力が低い地域であることが予想される。一方、窒素の供給という点からは、この地域を含む本州中北部日本海側では、大陸に由来した汚染物質の流入が示唆されている (環境省酸性雨対策検討会, 2004)。紀伊半島西部には土壌成分に乏しい痩悪林地が広がるが (橋本, 1961)、この地域では 1990 年代にウメの生

図-4. 土壌型別の年平均気温 (a)~(c)、年降水量 (d)~(f) および緯度 (g)~(i) とスギ針葉窒素含有量との関係
Needle nitrogen content in relation to MAT (mean annual temperature) (a)~(c), MAP (mean annual precipitation) (d)~(f) and latitude (g)~(i) for sugi (*Cryptomeria japonica*) growing in different soil types in Japan.

(a), (d), (g): 適潤性褐色森林土 B_D ; (b), (e), (h): 適潤性褐色森林土偏乾亜型 $B_D(d)$; (c), (f), (i): 適潤性黒色土 B_L . 図中には相関係数 (r) を記した。図-3(a) の有意な地点とその近傍地点 (Low, High) はその他の地点 (Others) とシンボルを区別した。
(a), (d), (g): B_D ; (b), (e), (h): $B_D(d)$; (c), (f), (i): B_L in soil type. The r denotes a correlation coefficient. Symbols for significant and neighbor points shown in Fig. 3 (a) (Low, High) are separated from the others (Others).

表-5. 重回帰モデルによるパラメータ推定値と統計量
Parameter estimates and statistics for the multiple regression model.

Parameters	Estimates	Standard error	$p(t\text{-test})$
Intercept	14.18	0.692	<0.001
MAT	0.011	0.057	0.848
MAP	-0.000	0.000	0.794
Soil type [B _D]	0.200	0.164	0.223
Soil type [B _D (d)]	-0.492	0.206	0.018
Soil type [B _L]	0.292	0.211	0.166
Year [1990]	-0.357	0.227	0.117
Year [1991]	-0.087	0.232	0.707
Year [1992]	0.157	0.246	0.524
Year [1993]	0.045	0.237	0.851
Year [1994]	0.242	0.248	0.330
Stand age [20~29]	-0.289	0.165	0.080
Stand age [30~39]	0.073	0.167	0.662
Stand age [40~59]	0.216	0.193	0.264
Cluster [High]	2.178	0.367	<0.001
Cluster [Low]	-2.072	0.340	<0.001
Cluster [Others]	-0.106	0.235	0.652

MAT, 年平均気温; MAP, 年降水量。B_D, 適潤性褐色森林土; B_D(d), 適潤性褐色森林土偏乾亜型; B_L, 適潤性黒色土。

育障害が大規模に発生したことが報告されている（大見, 2003）。このような、スギの生育と利用可能な窒素量との関係、地域ならびに時期的なストレスの発生が、本研究で明らかとなった針葉窒素含有量の地域性と関連する可能性もあり、土壌の窒素動態やスギ人工林の生育特性に着目してクラスターが形成された原因を明らかにしていくことは、今後の課題である。

年平均気温、年降水量または緯度の傾度に対して、針葉窒素含有量は明瞭な変化を示さなかった（図-4）。また、重回帰分析では、これらの因子が針葉窒素含有量の変動に及ぼす効果は有意ではなかった（表-4）。日本の広域に植栽されているスギ人工林では、生育地の温度や降水環境、緯度の違いに対応して針葉窒素含量は大きくは変化していないと考えられる。パラメータ推定値（表-5）から仮に計算した10℃の年平均気温の差異に対する針葉窒素含有量の変化量は1 mg N g⁻¹に満たない。この値から考えれば、今世紀末に予測されている2~3℃程度の気温上昇幅に対する針葉窒素含有量の変化は小さく、日本のスギ人工林の針葉窒素含有量に及ぼす温暖化影響は大きくはないことが示唆される。ただし、地理的分布の違いから生じる温度環境の差異の効果と、温暖化という比較的短期間に時系列で生じる温度環境の変化の効果とは異なる可能性がある点に留意すべきである。四国のスギ人工林では、降水量が多い地域で窒素の無機化速度が低いことが報告されている（稲垣ら, 2002）。この結果からは、多雨環境がスギの利用可能な窒素量に影響を及ぼし、針葉の窒素含有量を変化させることが予想されるが、本研究では降水量と針葉窒素含有量との関係はみられなかった。降雨環境に影響される土壌窒素動態の変動は、スギの窒素栄養に顕著な影響を及ぼしていないと考えられる。

本研究では、全国多点のスギ針葉窒素含有量を調べ、そ

の頻度分布から、日本のスギ人工林は全般的には窒素栄養に関して不足または飽和の状態には偏ってはいないこと、空間分布パターンの解析から、全域での平均値に対して10%以上の偏差を持つ地域があることを指摘した。また、生育地の温度や降水環境、緯度の差異が針葉窒素含有量の変動に及ぼす効果は小さいことを明らかにした。本研究の結果は、1990年代の日本のスギ人工林の特性として位置づけられ、温暖化や窒素負荷量の増加に対する森林の応答や影響予測の研究を進める上で有益な情報となる。現在の日本においては、窒素負荷の影響による森林衰退の可視的な証拠はないと考えられているが（Ohte *et al.*, 2001）、針葉窒素含有量が高い値を示した地域（図-3）のスギ人工林では、窒素栄養が相対的に潤沢な状態にあるのであれば、今後の窒素負荷量の増大に対して脆弱であることが予想される。これらの地域では、スギ人工林を対象とした、植物、大気、土壌のモニタリング調査を長期的に進めていく必要があると考える。

本研究は、林野庁森林吸収量報告・検証体制緊急整備対策事業に関連して行った。葉試料は同庁による酸性雨等森林被害モニタリング事業で得られたものであり、本事業を推進した林野庁研究普及課および現地調査を行った都道府県の担当者各位のご尽力に敬意を表します。本報告のとりまとめにあたり、森林総合研究所九州支所の今矢明宏氏、酒井正治氏（現(独)国際農林水産業研究センター）にはそれぞれの専門の立場から貴重なご意見をいただいた。また、試料の整理に関しては林業科学技術振興所 佐藤久男氏のご協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Aber, J.D. and Federer, C.A. (1992) A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92: 463-474.
- Aber, J.D., Goodale, C.L., Ollinger, S.V., Smith, M.L., Magill, A.H., Martin, M. E., Hallett, R.A., and Stoddard, J.L. (2003) Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *Bioscience* 53: 375-389.
- Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler P., and Melillo, J.M. (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* 39: 378-386.
- 赤間亮夫・西本哲昭・溝口岳男 (1991) 衰退したスギの葉中の窒素と硫黄の濃度. *森林立地* 33: 16-18.
- Boggs, J.L., McNulty, S.G., and Pardo, L.H. (2007) Changes in conifer and deciduous forest foliar and forest floor chemistry and basal area tree growth across a nitrogen (N) deposition gradient in the northeastern US. *Environ. Poll.* 149: 303-314.
- Boggs, J.L., McNulty, S.G., Gavazzi, M.J., and Myers, J.M. (2005) Tree growth, foliar chemistry, and nitrogen cycling across a nitrogen deposition gradient in southern Appalachian deciduous forests. *Can. J. For. Res.* 35: 1901-1913.
- Boots, B. (2002) Local measures of spatial association. *Ecoscience* 9: 168-176.
- 張 長平 (2001) 8.3 空間クラスターの発見. (地理情報システムを用いた空間データ分析. 古今書院, 東京). 152-160.
- 土じょう部 (1976) 林野土壌の分類 1975. *林試研報* 280: 1-28.
- Driessche, R. van den (1974) Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot. Rev.* 40: 347-394.

- Duquesnay, A., Dupouey, J.L., Clement, A., Ulrich, E., and Le Tacon, F. (2000) Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. *Tree Physiol.* 20: 13–22.
- Fortin, M.-J. and Dale, M.R.T. (2005) 3.4 Local spatial statistics. *In* Spatial Analysis: A Guide for Ecologists. Cambridge University Press, Cambridge, 153–159.
- 福井県 (1986) VII 葉中成分調査. (福井平野におけるスギの樹勢衰退要因に関する調査報告書. 福井県公害技術会議編, 福井県公害技術会議, 福井). 83–121.
- Getis, A. and Ord, J.K. (1992) The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geogr. Anal.* 24: 189–206.
- Greiling, D.A., Jacquez, G.M., Kaufmann, A.M., and Rommel, R. G. (2005) Space-time visualization and analysis in the Cancer Atlas Viewer. *J. Geogr. Syst.* 7: 67–84.
- 生原喜久雄 (1982) スギ施肥林分の栄養均衡. 森林と肥培 114: 1–7.
- Han, W., Fang, J., Guo, D., and Zhang, Y. (2005) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytol.* 168: 377–385.
- 原田 洸 (1979) 林地肥培研究の動向—戦後の日本における—. 森林と肥培 100: 19–23.
- 長谷川敬一 (1976) 樹高成長曲線の比較方法に関する研究—とくに本州西南部のスギについて—. 林試研報 286: 53–74.
- 橋本与良 (1961) 瘦悪荒廃林地の分布と成因. (瘦悪荒廃林地とその改良. 全国瘦悪林地改良協会, 東京). 3–8.
- 橋本与良・真下育久・宮川 清 (1969) スギ人工林の成長と環境. (スギのすべて. 全国林業改良普及協会編, 全国林業改良普及協会, 東京). 17–62.
- 稲垣善之・三浦 寛・山田 毅・小谷英司 (2002) 四国地域において降水量がスギとヒノキ林の窒素動態に及ぼす影響. 森林立地 44: 9–13.
- 伊藤忠夫 (1973) 立地条件と肥効. 森林と肥培 78: 5–7.
- 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. 茨城県林業試験場研究報告 9: 1–105.
- 伊藤忠夫・植田正幸・宮内 宏 (1972) 茨城県の森林立地区分(II) 林齢, 地位, 立地区によるスギ針葉の養分濃度の変動について. 日林誌 54: 74–79.
- 環境省酸性雨対策検討会 (2004) 酸性雨対策調査総合とりまとめ報告書. 432 pp. 環境省, 東京.
- 河田 弘 (1974) 林木の栄養と施肥反応—葉分析による栄養診断とその応用—. 森林と肥培 79: 9–12.
- 気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000. CD-ROM, 気象庁, 東京.
- 小林 元・玉泉幸一郎 (2002) スギ苗木の光合成速度と窒素含量に及ぼす庇陰と施肥の影響. 日林誌 84: 180–183.
- 小林 元・玉泉幸一郎 (2004) 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.
- 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.
- 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: 276–281.
- 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樹冠内窒素分布. 日林誌 82: 281–286.
- 宮島 寛 (1989) II 5. スギの林業品種. (九州のスギとヒノキ, 九州大学出版会, 福岡). 29–34.
- 長倉淳子・重永英年・高橋正通 (2006) 土壌水分・窒素条件の異なるスギ苗木当年葉の生理特性. 日林関東支論 57: 123–124.
- Nagakura, J., Akama, A., Mizoguchi, T., Okabe, H., Shigenaga, H., and Yamanaka, T. (2006) Effects of chronic nitrogen application on the growth and nutrient status of a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) stand. *J. For. Res.* 11: 299–304.
- 大見興一 (2003) 和歌山の梅枯れ問題現状の報告. 人間と環境 29: 221–224.
- 大類清和 (1997) 森林生態系での “Nitrogen Saturation” —日本での現状—. 森林立地 39: 1–9.
- Ohte, N., Tokuchi, N., Shibata, S., Tsujimura, M., Tanaka, T., and Mitchell, M.J. (2001) Hydrobiogeochemistry of forest ecosystems in Japan: major themes and research issues. *Hydrol. Process.* 15: 1771–1789.
- Oleksyn, J., Reich, P.B., Zytokowiak, R., Karolewski, P., and Tjoelker, M.G. (2003) Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia* 136: 220–235.
- Ord, J.K. and Getis, A. (1995) Local spatial autocorrelation statistics: Distributional issues and an application. *Geogr. Anal.* 27: 286–306.
- Pardo, L.H., McNulty, S.G., Boggs, J.L., and Duke, S. (2007) Regional patterns in foliar ¹⁵N across a gradient of nitrogen deposition in the northeastern US. *Environ. Pollut.* 149: 293–302.
- Reich, P.B. (2005) Global biogeography of plant chemistry: filling in the blanks. *New Phytol.* 168: 263–266.
- Reich, P.B. and Oleksyn, J. (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS* 101: 11001–11006.
- Reich, P.B., Kloeppel, B.D., Ellsworth, D.S., and Walters, M. B. (1995) Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24–30.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., Vose, J.M., Volin, J.C., Gresham, C., and Bowman, W.D. (1998) Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471–482.
- 林野庁 (1997a) 酸性雨等森林被害モニタリング事業報告 (平成 2～6 年度). 74 pp. 農林水産省林野庁, 東京.
- 林野庁 (1997b) 酸性雨等森林被害モニタリング事業実施マニュアル. 31 pp. 農林水産省林野庁, 東京.
- Romanyà, J. and Vallejo, V.R. (1996) Nutritional status and deficiency diagnosis of *Pinus radiata* plantations in Spain. *Forest Sci.* 42: 192–197.
- Romanyà, J. and Vallejo, V.R. (2004) Productivity of *Pinus radiata* plantations in Spain in response to climate and soil. *For. Ecol. Manage.* 195: 177–189.
- 坂上幸雄 (1965) 林木の光合成能力と NPK 要素. 森林と肥培 37: 2–5.
- 佐々木重行・桑原康成・高宮立身・春海賢一・横尾謙一郎・水久保孝英・前迫俊一・漢那賢作 (2001) 酸性雨等森林被害モニタリング第 1 期における九州地区の特徴. 森林立地 43: 45–52.
- Schuur, E.A.G. and Matson, P.A. (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128: 431–442.
- 高橋正通・加藤正樹・石塚和裕 (2005) 日本の森林域における梅雨期の降水成分—1990 年代における降水成分の全国分布と年変動—. 森林総研研報 394: 1–37.
- 高橋正通・坪田 宏・稲垣昌宏・石塚和裕 (2006) 樹木の樹冠形状モニタリングによる 1990 年代の我が国の森林の衰退・被害状況. 森林資源管理と数理モデル 5: 169–177.
- Tripler, C.E., Canham, C.D., Inouye, R.S., and Schnurr, J.L. (2002) Soil nitrogen availability, plant luxury consumption, and herbivory by white-tailed deer. *Oecologia* 133: 517–524.
- Ueda, M., Ito, T., and Kawana, A. (1971) Studies on fertilization in established stands (IV) Examination of fertilization periods according to different growing phase of sugi (*Cryptomeria japonica*) stands. *J. Jpn. For. Soc.* 53: 42–50.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I., and Westoby, M. (2005) Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15: 411–421.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklass, E., and Villar, R. (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- 山内孝平・田中郁太郎 (1978) スギ品種の栄養的特性について (ハアラ系統の養分の特徴). 鹿児島県林業試験場業務報告 26: 24–27.
- Yin, X. (1993) Variation in foliar nitrogen concentration by forest type and climatic gradients in North America. *Can. J. For. Res.* 23: 1587–1602.
- 楊 宗興・木平英一・武重祐史・杉山浩史・三宅義則 (2004) 渓流水の NO₃⁻¹ 濃度と森林の窒素飽和. 地球環境 9: 29–40.