

碎石場跡地でのアカマツの窒素代謝

米田 健・上田哲也¹・塚本恵子¹・恒川法子¹・岡崎亜矢¹・稲田有希¹

(森林管理学講座・育林学研究室, ¹大阪教育大学・教養学科)

平成14年8月9日 受理

Nitrogen Metabolism of a Pine Tree Ecosystem in an Abandoned Quarry

Tsuyoshi YONEDA, ¹Tetsuya UEDA, ¹Keiko TSUKAMOTO, ¹Noriko TSUNEKAWA, ¹Aya OKAZAKI and ¹Yuki INADA
(Dept. Environmental Sciences & Technology, Labo. Silviculture: ¹Div. Arts & Sciences, Osaka Kyoiku University)

キーワード：アカマツ, 一次遷移, 窒素代謝, マツ葉のデモグラフィー, 養分転流

緒 言

森林における窒素循環は, 一次生産力と密接に関わっているため, これまで多くの研究者が様々な森林生態系で取り組んできた^{1, 5, 8, 13, 14, 24, 31, 32)}. 最近の研究では, 窒素の循環特性を利用効率³⁴⁾や地球規模での気候要因³⁵⁾から評価している.

有効態窒素の多少は, 植物の成長に強く影響する^{6, 34)}. 窒素利用の効率を高めるための多様な循環特性が, これまでツンドラ⁷⁾, 高山植生¹⁹⁾, 温帯や熱帯地域に分布するヒース林^{2, 3, 4, 15)}さらに山地の尾根³²⁾など, 窒素が不足している場所で明らかにされてきた. Chapin⁶⁾は, これら貧栄養地での植物の適応戦略を, 緩やかな成長速度と根の潜在的に低い養分吸収力にあると捉えている.

アカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. は, 樹体内での養分転流²⁹⁾, 葉の老化にともなう養分回収²⁰⁾, さらに外生菌根菌を活用した養分吸収^{21, 27)}などの多様な効率的な養分利用システムを発揮して, 西日本を中心とした貧栄養な場所にその植生を拡大してきた. 本研究は, 表土を完全に剥ぎ取られた碎石場跡に先駆植物として定着したアカマツを対象とし, その土壌-植生系にみられる窒素代謝と窒素の集積過程の特徴を明らかにすることを目的としている.

平坦地に生育し, 最下枝が枯れ上がることなく地面を這うように伸びて, 樹冠で地表面を直接覆った樹形をもつアカマツ孤立木とその樹冠下の土壌を, 閉鎖性の高い一つの生態系とみなし, 窒素の集積量と成長, 枯死さらに分解過程を通じた窒素の流量を調べた. とくに, 集積量と流量で大きな割合を占め

る葉の動態に焦点をあて, そのデモグラフィーを通じた窒素の動きを調べ, 孤立木生態系の経年的・季節的な窒素代謝における特徴の解明を試みた.

調査地と調査法

調査地

本研究は, 大阪府柏原市 (34° 33'N, 135° 39'E) の丘陵地内に拓かれた, 標高150-170mに広がる凝灰岩の碎石場跡地約30 haで行なった. 調査を開始した1987年時点で, 自然放置されてからすでに15年経過しており, 植生回復が進んだ所では, 樹高が4~6 m程度まで成長したアカマツやヤシャブシ類 *Alnus* spp. が散在していた. 平坦地に生育していたこれらアカマツ孤立木を研究の対象とした. 孤立木との比較のため, 碎石場に隣接した林令38年 (1987年現在) のアカマツ林内に8 m×8 mの森林区を設けた. これら研究対象地を1940年代末に撮影された空中写真では, 戦前・戦中における過度の里山的利用の結果として, 裸地が目立つ, 現在の碎石跡地植生と似たサバナの景観を示していた. すなわち, 隣接の森林区を採石場跡地植生の成長が進んだ段階ととらえ, 植生構造および諸機能量を比較解析した. 1975~1988年の年平均降水量と年平均気温は, 最寄りの大阪气象台で1239mmと15.5℃であった.

調査法

孤立木と森林区の両生態系の各プールにおける窒素集積量, 樹木の成長・枯死さらに土壌での分解を通じた窒素の代謝量, また旧葉除去による新葉の窒素含有量への影響などの調査を実施した (表1).

アロメトリー：アカマツ孤立木の各器官重量と幹直径・樹高とのアロメトリーを，伐採と根の掘上げ調査により調べた。地上部の調査(Exp.9)は，1987年9月に12本のシュートを対象に，各部位での幹直径と樹高を測定した後，地際で伐採し，器官別に仕分けて湿重量を測定し，乾燥率から絶乾重量を推定した。なお，シュートは1本の幹に支えられた樹体と定義する。調査シュートのサイズは，樹高で37~505cm，根元直径で1.5~19.0cmであった。12本中の8本は，最下位の枝が根元から分枝していた。これらについては，根元と最下位枝の直上の2箇所を伐り，1シュートの単位として，最下位枝を含めた場合と除外した場合の2通りのアロメトリーで解析できるように諸量を測定した。根の調査(Exp.10)は6個体を対象に，1988年7~8月に伐採し地上部重量と根重を測定した。対象木のサイズは，樹高で10~472cm，根元直径で0.5~13.5cmであった。

炭素・窒素の集積量：平坦地に生育していた1本の孤立木の生体とその樹冠下土壤に集積している炭素・

窒素の集積量を1988年7月に測定した(Exp.1)。対象木(孤立木A)は，根元から3本のシュートが萌芽した株立ち個体であったが，1つの円錐樹形を形成していた。樹冠の周囲は裸地であった。シュートの幹直径，樹高さらにすべての枝の高さを測定した(表2)。樹冠面積の発達過程を推定する目的で，放射状に伸びた最下枝の分枝点の投影位置を測定した(図1)。土壤を乱さないように地際で伐採し，器官別重量を測定し，それらの炭素・窒素含有率を測定した。地上部をすべて取り除いた後，根元から放射状に4方向へ12cm×12cmの小方形枠を用いAo層リターをL層とFH層に分け連続して採集した。さらに各Ao層リター直下の土壤を直径5cmの採土管を用いて採集した。基岩までの土壤はもっとも深い地点でも10cm以下であった。測定地点数は全体で69であった。採集したリターはマツの器官別とマツ以外に仕分けた後に秤量し，炭素・窒素の含有率を測定した。採集した土壤は，4mmのメッシュを通過した風乾土壤のみを対象として秤量し元素分析を行なった。

Table 1. Outline of the experiments and field survey. The symbol C&N denotes carbon and nitrogen.

Serial No.	Main subject	Target tree or forest	Season & Period	Items measured
Exp.1	Structure of a single-tree ecosystem	Tree A	July 1988	Accumulation of carbon and nitrogen at each pool
Exp.2	C&N accumulation in soil	Forest plot	June-Aug. 1987	Accumulation in Ao layer and mineral soil
Exp.3	Growth rate	Tree B & C	Apr. 1988, Feb. 1989	Stem diameter, tree height
Exp.4	Growth rate	Forest plot	May 1987 & Mar. 1994	Stem diameter at the breast height
Exp.5	Seasonal changes of C&N accumulation in Ao layer	Tree B & C, Forest plot	Four times from Apr. 1988 to Jan. 1989	Accumulation at leaf litter in Ao layer, C&N concentrations of needles
Exp.6	Demography of pine needles	Tree B & C, Forest plot	Monthly from Apr. 1988 to Mar. 1989	Proportion of needles by age, C&N concentrations of needles
Exp.7	Seasonal changes of litter-fall rates	Tree B & C, Forest plot	Monthly from May 1988 to Apr. 1989	Litter-fall rate and C&N concentrations of each component
Exp.8	Effects on 1st year needles of removing 2nd year needles	Tree D & E	Apr. 1998 - Aug. 1998	Growth rates, C&N concentration and average length of 1st year needles.
Exp.9	Allometry	12 shoots of pine	Sep., 1987	Dimensions of above-ground organs
Exp.10	Allometry	6 shoots of pine	July-Aug. 1988	Dimensions of roots
Exp.11	Biomass - necromass relations	9 shoots of pine	Dec. 1990	Litter accumulation in Ao layer, pH of surface soil

森林区での両元素集積量を、1987年5月での毎木調査(Exp.4)と1987年6~8月の土壌調査(Exp.2)から推定した。37年生アカマツ林で得られたアロメトリー(西岡, 私信)を用いて毎木調査資料から生体量を推定し、孤立木Aの器官別元素含有率を使って生体中の炭素・窒素の集積量を推定した。森林区内のAo層リター集積量には水平的な勾配はないと仮定し、ランダムに選んだ7地点で1m²の方形枠を用いて採集し、器官別に分類し、秤量・分析した。無機土壌は、直径10.5cm、深さ5cmの採土管を用いて

深さ42.5cmまで連続的に土壌を採集し、その秤量・分析から推定した合計値を集積量とした。

樹高を目安に、サイズが異なる9個体の孤立木のAo層リター集積量を測定した(Exp.11)。1990年12月に根元から10cm離れた地点でのリターを10cm×10cmの方形枠を用いて採集・秤量した。調査個体のサイズは、樹高が9~632cmで、根元直径が0.4~16.0cmであった。リター採集後、その直下の表層土壌を直径5cmの採土管を用いて採集し、その酸性度(pH_{H₂O})を測定した。

Table 2. Dimensions of five pine trees and a neighboring pine forest plot. Parameters of *H*, *D* and *S* are tree height, stem diameter at ground level and crown projection area, respectively. Values at a forest plot are those of an average canopy tree in 1987.
*: diameter at breast height, dbh.

	Age (year)	<i>H</i> (cm)	<i>D</i> (cm)	<i>S</i> (m ²)
Tree A	13	470	13.5	13.2
Tree B	14	392	11.6	9.2
Tree C	13	657	19.2	15.7
Tree D	15	208	2.44*	4.0
Tree E	11	189	4.45*	—
Forest	39	804	11.9*	5.0

2本の孤立木(B, C:表2)と森林区において、1988年4・7・10月と1989年1月の計4回、Ao層中の落葉リター集積量を測定した(Exp.5)。孤立木では、根元からの距離を毎回同じとして1地点で、直径15.5cm、深さ10cmのスチール製円筒を用いて構造を壊さないようにAo層リターすべてを採集した。森林区では1m²の面積内から毎回4地点で採集した。採集したリターから落葉リターのみを対象とし、外見から菌の侵入の有無を判断して分類し秤量した。また、それらの両カテゴリーの炭素・窒素含有率を分析し、その集積量を推定した。

孤立木生態系の炭素・窒素集積過程のシミュレーション: 孤立木Aの土壌-植生系を対象とし、これまでの成長過程にともなう炭素・窒素の集積過程を下記の方法で推定した。生体での集積量は、地際での幹の切断面から読み取った年輪から推定した過去の幹直径と、各枝高から推定した過去の樹高を用いてアロメトリーから各器官重量を計算し、それに元素含有率を積することで過去の元素集積量を推定した。土壌での集積量は、各地点において樹冠が被覆してからの経過年数(以下、樹冠被覆年齢)とAo層リターおよび土壌中の元素集積濃度との間の現在の関係が、発達過程にともなう元素集積濃度(単位面積あたりの集積量)の変化に適用できると仮定することにより推定した。つまり、各樹冠被覆年齢別の集積量を、その面積と集積濃度の積として計算し、それらを合計することで各成長段階の元素集積量を推定した。
成長量と循環量: 孤立木B, Cと森林区の林冠木を対象に、3年枝(1986年春の伸長枝)につく葉の葉齢構成と窒素含有率の季節変化を調べた(Exp.6)。1988年4月から1989年3月までの毎月、各対象木から3本の3年枝を採集し、それら3本を区別することなく枝と葉を年齢別に仕分け、葉は重量と窒素含有率、枝は体積と重量をそれぞれ測定した。

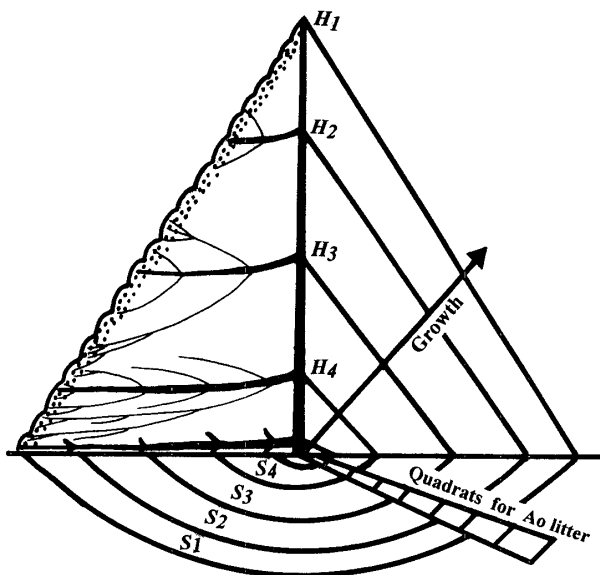


Fig. 1 A schematic diagram of three-dimensional structure and its development process of a pine tree ecosystem. Two parameters in the diagram, *H*, and *S*, show tree height *t* years ago and crown projection area aged *t* years, respectively. Nitrogen accumulation in the Ao layer and mineral soils was observed along four lines drawn radiately from a tree base.

2本の孤立木と森林区の成長量を推定するため、

孤立木については1988年4月と1989年2月に幹直径と樹高を測定し、本研究で得たアロメトリーを用いて現存量推定した。冬季を除いたこの10ヶ月間の成長量を年間成長速度とした(Exp.3)。森林区は、1987年5月と1994年3月に毎木調査(Exp.4)し、先に示した37年生林でのアロメトリーを用いてそれぞれの現存量を推定し、7年間の成長量から年間成長速度を求めた。器官ごとの年間成長速度と元素含有率から、成長に伴う両元素の集積速度を推定した。

2本の孤立木と森林区で、落葉枝供給速度の季節変化を調べた(Exp.7)。孤立木BとCには、受口面積400cm²のリタートラップを樹冠下にそれぞれ4つと8つ、森林区では受口面積1m²のリタートラップ4つを設置し、1988年5月から1989年4月までの1年間、毎月1回落葉枝を回収し、器官ごとに仕分けて秤量した。各月の落葉の炭素・窒素含有率を測定した。

2年葉除去実験：孤立木A、B、Cと同様に表土がほとんどない土壤に生育していた孤立木Dと、土壤の養分・水分環境が前者に比べて良好と推察できる盛土上に生育した孤立木Eを対象に、展葉後2年目にあたる2年葉をすべて除去した枝と無処理の枝間で、それら2年葉をつけた2年枝に直接支持されている1年葉の成長にどのような差が生じるかを調べた(Exp.8)。対象とした2年枝と1年枝(当年枝)の数は、孤立木Dではそれぞれ11本と28本、孤立木Eでは15本と69本であった。2年葉の除去処理は1年

葉が展葉しはじめた1995年4月上旬に行い、同年8月上旬に対象枝をすべて採集し、2年枝を単位にして1年枝の体積と重量、1年葉の重量、両元素含有率、1年葉の平均長を測定した。2年枝については、葉の除去時と枝の採集時にその体積を測定した。

炭素・窒素の元素分析：両元素の分析は、大阪教育大学理科中央研究センターのC-H-Nコーダ(柳本MT-3タイプ)を使用した。

結 果

孤立木生態系の構造

アロメトリー：碎石場跡地に生育するアカマツ孤立木は、直立した幹の地際近くから出た枝が枯れることなく地表面を這うように伸び、円錐形の樹冠を地表面に直接置いたような樹形をしていた(図1)。1株から数本の幹(シュート)が立ち上がった個体も存在したが、その場合であっても、個体を形成している複数のシュートが1つの円錐樹形を形成していた。

8~9月時の伐木調査で得られたシュート単位での地上部の各器官重(w)は、幹直径の2乗と樹高の積(X)との間に高い相関を示し、両者の関係は $w=10^a \times X^b$ のべき乗式で近似することができた。最下位の枝高が30cm以下のシュートに対しては、 X の変数としての幹直径は地表から30cm高での直径、枝下高が30cm以上のシュートに対しては地際直径が $r^2 > 0.707$ の高い相関を示した(表3)。堀上げ調査

Table 3. Allometric regressions, $w = 10^a \times X^b$, of pine trees obtained by logging observation at an abandoned quarry. A parameter, w , is dry weight (g) of each organ, being stem (w_s), branches (w_b), needles (w_n), above-ground non-photosynthetic organs (w_o), attached dead branches (w_{bd}) and roots (w_r) of a tree, respectively. The parameter of X is a dimension of D^2H (cm³) for above-ground organs or total above-ground weight (w_t) for root. The parameter, D , is stem diameter at 30 cm (D_{30}) or 0 cm (D_0) above the ground for a shoot with the lowest branch under 30 cm height (Type A) or a shoot with the branch over 30 cm height (Type B), respectively. The parameter, H , is tree height. The symbols n and r^2 refer to sample number and coefficient of determination.

	w_s	w_b	w_n	w_o	w_{bd}	w_r
Type A: $X=D_{30}^2H$						
a	0.700	1.823	2.445	1.744	-1.981	—
b	0.616	0.384	0.197	0.459	1.100	—
r^2	0.949	0.904	0.707	0.933	0.968	—
n	8	8	8	8	8	—
Type B: $X=D_0^2H$ or w_t						
a	-0.882	-0.593	0.337	-0.400	-2.922	-0.153
b	0.944	0.911	0.680	0.922	1.162	0.912
r^2	0.994	0.986	0.949	0.996	0.889	0.996
n	12	12	12	12	12	6

によって測定した個体の根重は、地上部総重量との間で高い相関を示し、両者間を同様にべき乗式で近似できた(表3)。

今回得られた近似式を用いてアカマツの地上部重量に占める葉重割合を計算すると、たとえば枝下高が30cm以上のシュートから求めた近似式の場合、樹木サイズが大きくなるにともない葉重割合が減少するが、伐採シュートの最小サイズクラスの $D_0^2 H = 10^3 \text{ cm}^3$ で全体の約半分を占め、最大サイズに相当する $D_0^2 H = 10^{5.5} \text{ cm}^3$ においても全体の約20%を占めた。枝下高が30cm以下のシュートを対象とした近似式でも、同一サイズのシュートでは同程度の割合を占めた。37年生のアカマツ林から得られたアロメトリー(西岡, pc.)では、これらのサイズの葉量割合は10%未満であった。

炭素・窒素集積量: 孤立木Aの生体とその樹冠下の土壤に集積している炭素量と窒素量を推定した。生体中の集積量は、伐採と根の堀上調査により直接秤量した乾物重量(全体で67kg, 樹冠投影面積当たりの現存量は51 ton ha⁻²)と、器官別に分析した炭素・窒素含有率から推定した。樹冠下のAo層リターおよび無機土壌中の炭素・窒素の集積濃度は、根元から遠ざかるにともない明瞭に減少した(図2)。孤立木の樹冠投影面積を最下枝の分枝点の位置から推定した樹冠被覆年齢(図1)ごとに分割し、各年齢別でのこれら両元素の集積濃度を、もっとも近い位置にある実測値から推定した。各年齢別集積濃度は、水平分布を調べた4方向からの平均濃度とし、各樹冠被覆年齢の面積とこの平均濃度の積を各年齢での集積量と仮定し、それらを合計することで全体の集積

量とした。これらの手順で推定した土壌-植生系における炭素と窒素の集積量はそれぞれ38.0kg Cと351 g N, 樹冠投影面積あたりの平均集積量は2829 g C m⁻²と26.7 g N m⁻²であった(表4)。なお、樹冠外の裸地での窒素集積量は、1.2~1.3 g N m⁻²であった。

森林区の炭素・窒素の集積量は、アロメトリーに基づく生体中(地上部現存量は76 ton ha⁻²)での集積量に実測した土壌中の集積量を加えて求めた。それぞれ7364 g C m⁻²と116 g N m⁻²であった。

孤立木の土壌-植生系では、生体が炭素・窒素のおもな集積場所であった。隣接する森林区と比較すると、とくに窒素元素で生体への偏りが大きかった(表4)。すなわち、森林区の窒素量は生体中に系全

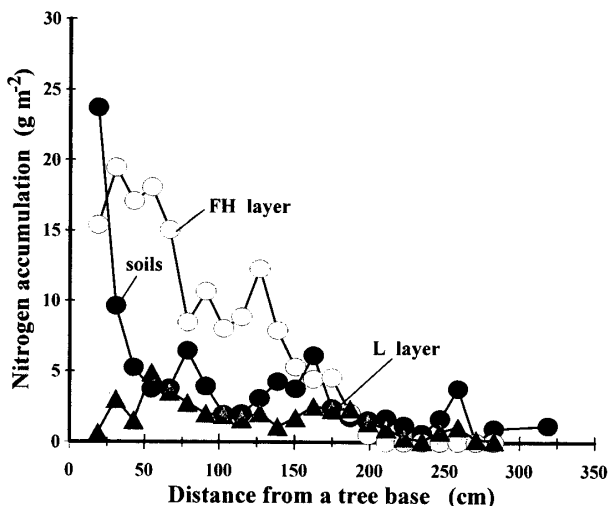


Fig. 2 Horizontal distributions of nitrogen accumulation in the Ao layer and mineral soils under the crown projection area of a pine tree, Tree A.

Table 4. Accumulation of carbon and nitrogen in a tree ecosystem and a forest ecosystem. Values show proportion (%) of each item to total amount. *: attached dead branches. **: values based on crown projection area for a tree ecosystem.

	Tree A		Forest Plot	
	Carbon (%)	Nitrogen (%)	Carbon (%)	Nitrogen (%)
Stem	17	3	37	5
Branches	34	21	10	4
Needles	19	35	3	5
Fruits	2	2	—	—
Roots	18	8	13	3
Subtotal (biomass)	90	69	64	18
Dead branches*	1	0	—	—
L litter	1	4	9	8
FH litter	4	13	10	25
Mineral soils	4	13	16	48
Total	100	100	100	100
Total amount**	2829 g C m ⁻²	26.7 g N m ⁻²	7364 g C m ⁻²	116 g N m ⁻²

体の18%、葉中窒素量はわずか4%の構成であったが、孤立木では、葉中窒素のみで系全体の3分1を占め、生体全体の窒素量は系全体の70%に達した。孤立木の樹冠投影面積当たりで求めた葉中窒素集積量は 9.3 g N m^{-2} で森林区の1.4倍であった。孤立木樹冠下の土壌には系全体の窒素量の30%が集積し、その60%がAo層リター中に存在した。Ao層リターのN集積量全体の90%がアカマツの葉部リターであった。

生体量とAo層リター量の相関：サイズが異なる9個体のアカマツ孤立木の根元から10cm地点でのAo層リター集積量は、樹高と正の相関を示した ($r^2=0.702$)。各個体の根元直径と樹高をもとに対象木の地上部現存量を伐採調査で得られたアロメトリーを用いて推定し、リター集積量との関係を調べたところ、両対数軸上で直線関係が成立した。すなわち、Ao層リター集積量は地上部現存量の0.25乗に比例した ($r^2=0.887$)。Ao層リター測定地点の表層土のpHは、最大範囲で4.22~5.55の値を示し、リター集積量の多い個体ほどpH値が低くなる負の相関を示した ($r^2=0.591$)。

Ao層葉部リター集積量の季節変化：2本の孤立木B、Cと森林区でのAo層葉部リター中の窒素集積量の季節変化を図3にまとめた。森林区の各測定時での値は4ヶ所の平均値を示す。孤立木では、10月時の集積量をもっとも少なく、他の期間では大差が認められなかった。つまり、1988年7月21日から10月12日の測定間で集積量が大きく減少し、さらに大量落葉後の1989年1月では7月時の集積量に近い値まで増加していた。とくに、孤立木Bでその変化が大きくあらわれた。森林区においても、孤立木と同様に10月時の集積量をもっとも少なかったが、その減少率は孤立木ほどには大きくなかった。7月時に菌糸の侵入を確認した葉部リターのC/N比は50以下であった。このカテゴリーのリターが孤立木B、C、森林区において、それぞれ窒素集積量全体の89%、58%、81%を占めた。

葉の窒素代謝

葉重とN含有率の季節変化：2本のアカマツ孤立木B、Cの枝と森林区の林冠部の枝との間には葉齢構成の季節変化に大きな差が認められなかった(図4)。すなわち、観測年の春に展葉した1年葉の葉量は、5月中旬では全体の10%以下であったが、8月中旬には約70%まで増加した。また、11月から12月の期間中にその割合が再び急増した。前半の増加

は、1年葉の活発な成長と、観測前年・前々年に展葉した2年葉・3年葉の落葉とが原因していた。後半の増加は、おもに2年葉の大量落葉が原因していた。4月に葉量全体の約20%を占めていた3年葉は9月までに完全に消失した。1年枝上の芽は9月頃から観測できた。

葉の窒素含有率の季節変化においても、そのパターンは孤立木と林木との間で大差がなかった(図5)。

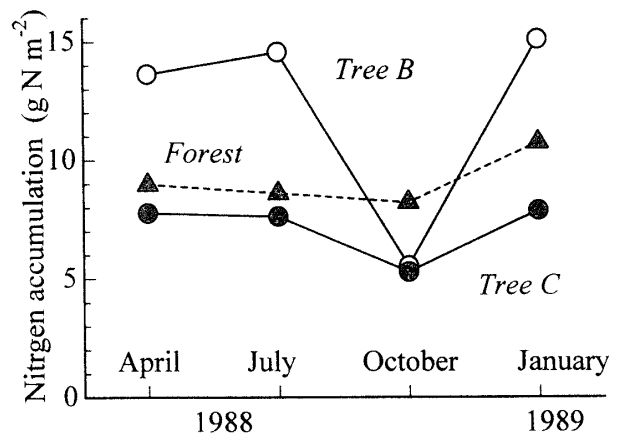


Fig. 3 Seasonal changes of nitrogen accumulation of leaf litter in the Ao layer.

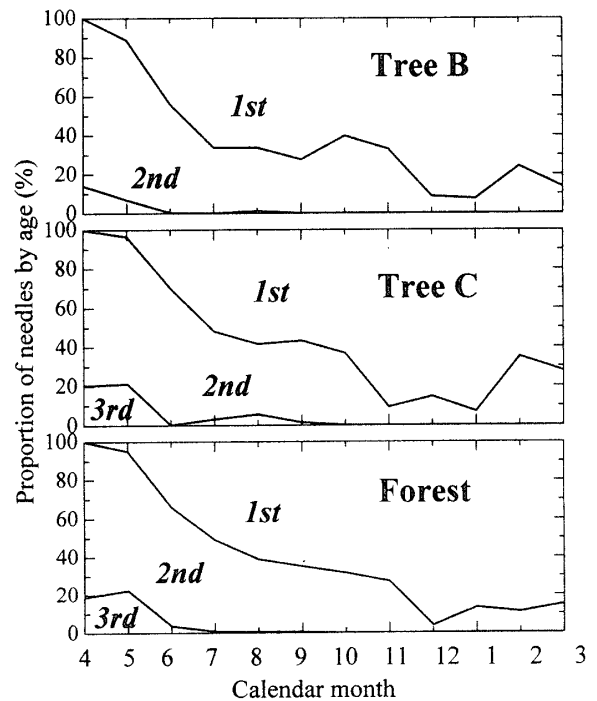


Fig. 4 Seasonal changes in needle proportions by age on a 3rd year branch of two trees and a forest canopy tree. Proportion were assessed by the dry weight of needles. The figures 1st, 2nd and 3rd in the diagram refer to 1st year (new needles), 2nd year and 3rd year needles, respectively.

すなわち、展葉直後の1年葉の窒素含有率は高く、その後の活発な成長期に徐々に低下し、7~8月頃から増加しはじめ、10~11月に安定した。2年葉の窒素含有率は、春から大量落葉が始まる11月までの間はほぼ一定であり、その値は1年葉の成熟段階の値と大差なかった。3年葉の含有率は春から徐々に低下する傾向を示した。

葉部リターは乾物量や炭素量では年間落葉枝量の約85%、窒素量では約70%を占めた(表5)。落葉は7月以降に多くなり、11月上旬に始まる大量落葉期までに年間落葉の約半分が落葉した。残りの半分が11月上旬からの1ヶ月間に集中した。落葉の窒素含有率は春から秋にかけ次第に減少する傾向を示した(図5)。落葉の大部分を占める2年葉の窒素含有率と落葉の含有率の差は、孤立木の方が林木より大きかった。この濃度差が、老化にともなう樹体への窒素の回収の結果だとみならず、毎月の落葉量と濃度差から求めた窒素回収量は、孤立木では落葉による土壌への還元量の約1.4倍、林木では0.9倍に相当した。2年葉に含まれていた窒素量をベースにした場合、孤立木の回収率は55%で林木の21%を大きく上回った。

2年葉が1年葉のN代謝に及ぼす影響：2年葉が1年葉の成長に及ぼす影響を、2年葉の葉を除去することで調べた(表6)。孤立木Aと同様の円錐樹形をした孤立木Dでは、2年葉を除去した場合は2年枝の体積当たりの1年葉量と1年葉中窒素量、さらに葉の長さが、同一個体内の無処理の枝にくらべてそれぞれ有意に小さかった。一方、盛土上に生育していた孤立木Eでは、処理枝の葉の長さが無処理枝にくらべて小さかったが、葉量や葉中窒素量では処理の影響はあらわれなかった。

考 察

採石場跡地に定着したアカマツの多くは、図1に示すような特殊な樹形をしていた。この樹形の最大のメリットは、葉量に対する幹・枝の支持器官へのコストを小さくできることにある。生産機能効率の高いこの樹形が、結果として樹冠下土壌に対し、一種のマルチングとして作用し、土壌水分や地表温の安定化にも役立っていた。また、土壌表面を樹冠

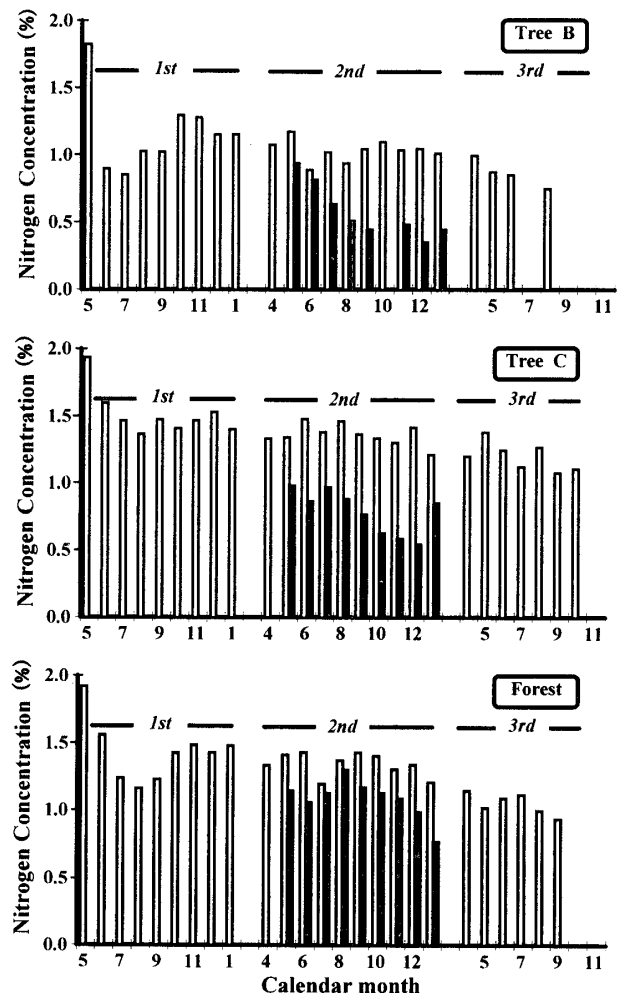


Fig. 5 Seasonal changes of nitrogen concentration (%) of living (non-shaded histograms) and falling (shaded histograms) needles. Figures in diagrams show age of needles.

Table 5. Annual litter-fall rates at two trees and a forest plot.

	Tree B		Tree C		Forest	
	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen
Needles (%)	84	68	85	75	71	69
Pine's other parts (%)	8	10	7	6	12	7
Others (%)	8	22	8	18	17	25
Total (g m ⁻² y ⁻¹)	143	1.45	126	1.70	233	4.70

Table 6. Effects on new (1st year) needles of removing 2nd year needles. Details of this treatment are shown in text. The initial nitrogen content of 1st year needles in April was 1.03% of Tree D and 1.64% of Tree E. The symbols *a* and *b* denote the significant differences at $P < 0.01$ and $P < 0.05$ levels, respectively.

Removed proportion (%)	Dry weights per 2nd year branch (g cm^{-3})		Nitrogen content (%)		Nitrogen amount per 2nd year branch (mg N cm^{-3})		Average length of needles (cm)	
	Tree D	Tree E	Tree D	Tree E	Tree D	Tree E	Tree D	Tree E
100	1.06 ^b	1.39	1.13	0.81	0.011 ^a	0.010	3.15 ^a	6.24 ^b
0	2.07 ^b	1.19	1.31	0.73	0.027 ^a	0.010	4.87 ^a	7.18 ^b

で閉鎖することにより樹冠外への落葉の流失をも防ぎ、とくに平坦地では物質循環において閉鎖性の高い土壤-植生系を造り上げていた。土壤中の水分・養分が極端に欠乏した環境下で形成されたこのアカマツ孤立木生態系がもつ窒素代謝の特徴を以下に考察する。

葉中窒素のデモグラフィ

1年葉は5月中旬から活発に成長し、8月中旬頃までには葉重量はほぼ成熟した。1年葉の葉重や葉の長さについての同様な成長パターンが、本研究地から北東に約60km離れた京都において観測されている^{16, 22)}。1年葉の展葉前に2年葉を除去した場合、1年葉の成長が大きく抑制されたことから、1年葉の成長には2年葉で合成されたエネルギーが転流されていると推察する。大島ら²³⁾は、篩管内のデンプン量が7月下旬から8月上旬に最低となり、その後晩秋にかけて増加すると報告し、Kieholz¹⁷⁾も *Pinus. resubise* や *P. strobus* について同様なエネルギーの利用パターンを報告している。すなわち、これらのことは1年葉の展開直後の急速な成長には、2年葉からのエネルギー転流だけでなく、それと平行して前年の蓄積養分が多く投入されていることを示唆している。

成長に伴う葉中の窒素含有率は、エネルギーと窒素の獲得速度のバランスで決まる。1年葉中の窒素含有率は、急成長期には減少し、7~8月頃から増加がはじまり、10~11月に安定した。急成長期の窒素源として、効率よく利用できる樹体内窒素の転流が考えられる。本研究結果は、孤立木の葉中窒素の約半分が落葉前に樹体へ回収することを示唆した。これら窒素は1年葉への窒素源の一つと予想できる。しかし、その回収量は、8月までのごくわずかで、それ以降に増加し、大量落葉期の11月後半までに年間回収量の半分に達した(図6)。すなわち、これらは8月以降の窒素源としては利用できるが、急成長期には大きな窒素源とはならない。その結果として、急成長期には窒素補給量がエネルギー(炭素)の大

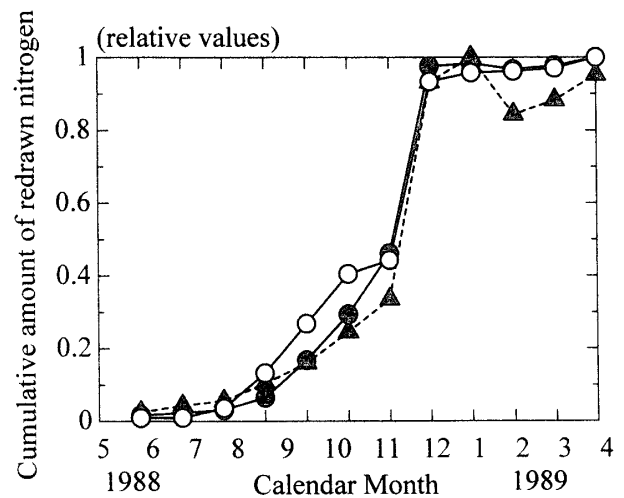


Fig. 6 Time trends of cumulative nitrogen reabsorbed from needles before defoliation. Non-shaded and shaded circles and triangles show Tree B, Tree C and Forest Plot, respectively.

量転流に追いつかなかったため窒素含有率が低下したのであろう。落葉の多くを占める2年葉をすべてむしりとった枝で、その当年葉の窒素量が無処理枝にくらべて大幅に少なかった。このことも、とくに貧栄養地に生育するアカマツにとって、2年葉中の窒素が1年葉の成長過程全体を通しては大きな窒素源となっていることを示唆している。11月からの大量落葉期には、年間回収量の約半分相当が樹体に回収された。その貯蔵場所について観測していないが、9月頃から成長を始めた芽である可能性が高いと予想している。

堤²⁹⁾はアカマツの窒素源として、7月頃を境に樹体から土壤に切り替わると報告している。成長しつつある樹木にとって、1年葉が成長に必要なとする窒素量は、老化にともなう落葉前の回収量だけではもちろん大幅に不足している。すなわち、8月以降の窒素含有率が增加する時期には、根を通じ土壤からかなりの量の窒素を吸収しているものと推察する。土壤全体の窒素集積量の60%をしめるAo層リター

中の窒素量が、この時期に大きく減少した。このことは、Ao層リターがその供給源の一つとなっている可能性が高いことを示唆している。7月時のAo層葉部リターの大半は、C/N比が50以下であった。Stauf & Berg²⁶⁾は、分解基質のC/N比が60以下の基質であれば、分解者である微生物は代謝産物として窒素を生体外へ放出すると報告している。窒素が欠乏した土壤環境に生育する孤立木生態系においては、このC/N比の条件を満たしたAo層リターは植物にとって有望な窒素源であろう。8月以降の高温期には、菌根菌の活発な活動を通じアカマツがAo層リターから直接窒素を取り込んでいる可能性が高い。

落葉前に栄養塩類を樹体内へ回収する現象は、多様な条件下の樹木で確認されている。小笠原²⁰⁾は、アカマツ葉が老化にともない、栄養塩類だけでなくタンパク質やDNA様化学物質なども樹体へ回収していると報告している。貧栄養条件下の樹木は菌根による効率的な養分吸収システムを発達させているが、菌根菌の活性をも制約するほどに環境がきびし

くなれば、より効率的な栄養塩の利用システムが必要となる。そのひとつが、葉の老化にともなう養分回収率を高めることであろう。

窒素の利用効率

孤立木BとCの樹冠投影面積当たりの純生産速度を表7に示した。なお、根の枯死速度は考慮していない。孤立木Cの乾物重量での生産速度は12.4 ton ha⁻¹ y⁻¹となり、日本のアカマツ林の平均値13.64 ± 5.00 ton ha⁻¹ y⁻¹¹⁸⁾に近い値であった。孤立木Cの値は、Bおよび森林区のそれぞれ1.7倍、1.5倍と高かったが、葉量当たりの純生産速度、すなわち純同化率で比較すると3者間には大差がなかった(表8)。3者の平均純同化率1.9 g g⁻¹ y⁻¹は、日本のアカマツ林の範囲1.88~3.35 g g⁻¹ y⁻¹²⁵⁾の下限に近い値であった。すなわち、孤立木Cの純同化率は低いが、円錐樹形で多量の葉をつけることで日本の平均純生産速度に近い値を獲得していたといえる。

孤立木BとCの根による窒素の年間吸収量は、それぞれ樹冠面積当たり2.83 g N m⁻² y⁻¹と5.20 g N m⁻² y⁻¹であった。これらの値は、43年生アカマツ

Table 7 Annual rates of nitrogen and carbon metabolism of three trees and a forest plot. The WDN rate is the annual rate of withdrawn nitrogen before defoliation. Values for Tree A are averages one over the last four years estimated by simulation of the accumulation process.

	Biomass A (g cm ⁻²)	Increment rate B (g m ⁻² y ⁻¹)	Death rate C (g m ⁻² y ⁻¹)	Input rate B+C (g m ⁻² y ⁻¹)	WDN rate D (g m ⁻² y ⁻¹)	Net rate E (g m ⁻² y ⁻¹)	Contribution of leaf in E (%)	Contribution of D in E D/E (%)
Carbon								
Tree A	2036	300	—	—	—	—	—	—
Tree B	898	213	156	370	—	370	43	—
Tree C	1927	477	158	635	—	635	28	—
Forest	3535	175	242	417	—	417	42	—
Nitrogen								
Tree A	14.7	1.92	—	—	—	—	—	—
Tree B	6.6	1.45	1.38	2.83	1.35	4.18	73	32
Tree C	15.5	3.49	1.71	5.20	1.47	6.66	68	22
Forest	15.8	0.69	4.25	4.94	0.86	5.80	74	15

Table 8 Net assimilation rate (NAR) and some indexes for nitrogen use efficiency of two isolated trees and a forest. The NU1 index shows nitrogen utility in terms of organic carbon productivity per unit amount of nitrogen taken up by roots (Hirose, 1971). The NU2 index shows nitrogen utility per total nitrogen including withdrawn nitrogen before defoliation. The En index shows nitrogen use efficiency in terms of organic carbon growth rate per unit amount of nitrogen in leaf biomass (Williams, 1946; Hirose, 1984).

	NAR (g C g ⁻¹ C y ⁻¹)	NU1 (g C g ⁻¹ N y ⁻¹)	NU2 (g C g ⁻¹ N y ⁻¹)	En (g C g ⁻¹ N y ⁻¹)
Tree B	1.94	131	89	104
Tree C	1.95	122	95	73
Forest	1.85	84	72	79

林の $2.5 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ²⁸⁾, 温帯域における日本の針葉樹林の値, $2.6 \sim 7.4 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ³³⁾ の範囲内に入る. Ovington²⁴⁾ は, 55年生 *P. sylvestris* 林の平均値を $8.8 \text{ g N g}^{-1} \text{ y}^{-1}$ と推定している.

2本の孤立木について, 根の年間窒素吸収量あたりの有機炭素生産量で窒素利用率¹⁰⁾を評価した場合, 孤立木の値は森林区より高くなったが, 落葉前回収の窒素量を含めれば, 森林間と大差がなくなった(表8). 他の窒素貯蔵源からの転流量を考慮することができれば, 両者間の差はさらに小さくなるだろう. 葉の窒素量あたりの有機炭素生産量を用いて窒素利用率^{11, 36)}を評価した場合, 孤立木Bは森林区より大きく, 孤立木Cと森林区との差はほとんどなくなった. つまり, アカマツ孤立木は, 老化にともなう窒素の回収効率を高めることにより葉中窒素量を効率的に確保し, そのことにより森林区と変わらない程度の純同化率を維持していた.

土壌-植生系での窒素の集積過程

孤立木Aの土壌-植生系における, これまでの炭素と窒素の集積過程を, 構造上の特徴とアロメトリーを用いて推定した(図7). その結果, 生葉は期間を

通じもっと大きな窒素のプールで, Ao層リターを含めた土壌全体での窒素集積量に対して, 集積過程全期間の平均で 1.9 ± 0.45 倍であった. すなわち, 孤立木Aは, 葉の老化過程での葉中窒素の体内転流, さらに根-菌根菌系によるAoリターからの窒素の取り込みなどを通して, 葉中窒素の半分しか存在しない土壌窒素で葉の窒素代謝をやりくりしてきたといえる. 一方, 系の炭素集積量は, 期間を通じ窒素とは対照的に枝・幹に集中していた. 窒素と炭素の両元素の集積速度はしだいに加速する傾向を示し, 最近の4年間の平均集積速度は, それぞれ $3.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ と $340 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であった. この窒素集積速度は, 若齢期のアカマツ植林内のヤシャブシ林分での $10 \text{ g N g}^{-1} \text{ y}^{-1}$ ³⁰⁾, またアラスカの氷河融解地での $6.2 \text{ g N g}^{-1} \text{ y}^{-1}$ ⁹⁾にくらべて低いが, 京都での林内雨としての窒素供給量の $0.30 \sim 1.21 \text{ g N g}^{-1} \text{ y}^{-1}$ よりは高い³³⁾. 岩坪・堤¹²⁾は, 京都のマツ林での観測から, エアロゾルなどとして葉面に吸着し, 雨で洗い流され林内に入る $\text{NH}_4\text{-N}$ や $\text{NO}_3\text{-N}$ が, 林外雨中に溶け込んでいる量の1.7~3倍もあると推定している. 吉田・一国³⁷⁾は, 横浜郊外のス

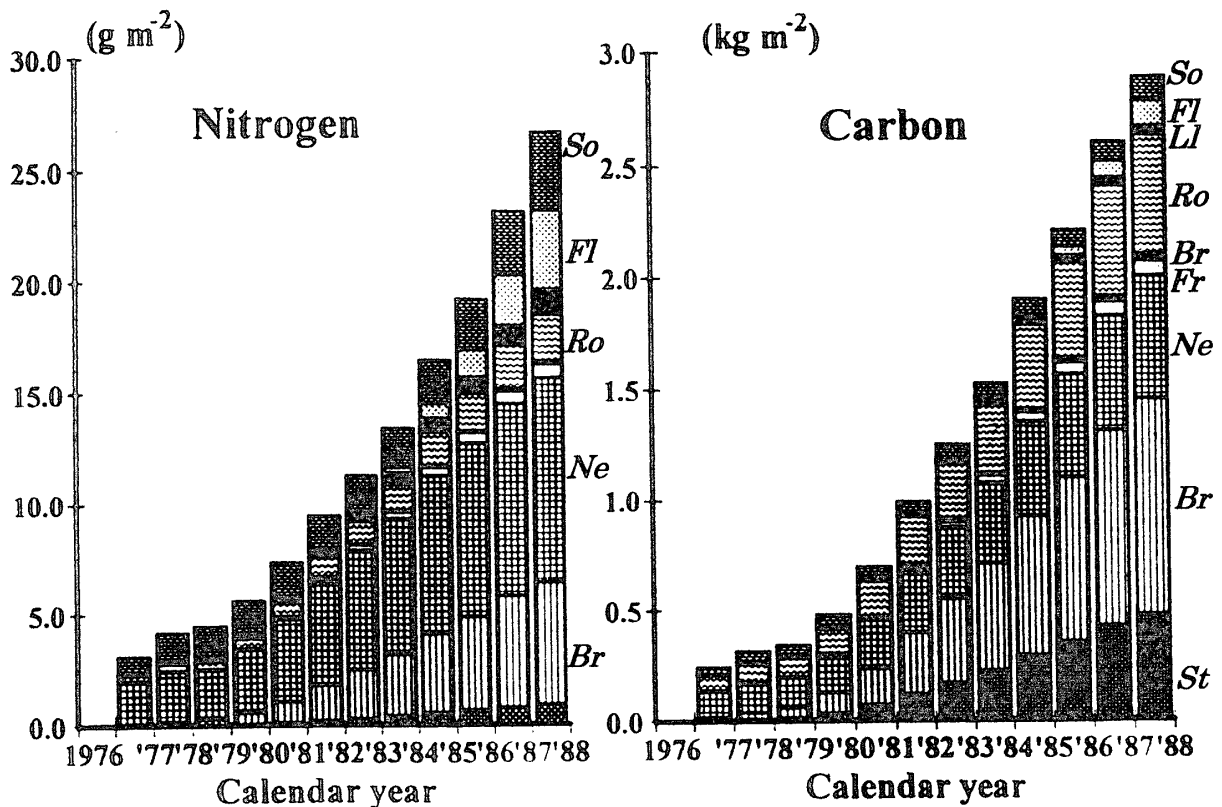


Fig. 7 Simulated time trends of nitrogen and carbon accumulation at each pool of a single-tree ecosystem. Symbols *St*, *Br*, *Ne*, *Fr*, *Bd*, *Ro*, *Ll*, *Fl* and *So* in a diagram were stem, branches, needles, fruits, attached dead branches, roots, litter in L and FH layers, and soils, respectively.

ギ林での同様な観察から、空中の浮遊物質としての $\text{NO}_3\text{-N}$ 供給量が雨水供給量の2.1倍と報告している。巨大都市大阪に隣接した本研究地では、雨水と浮遊物質によって供給される窒素量は、最近4年間の平均窒素増加速度 $3.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ 以上であろう。すなわち、これらが当土壌—植生系の主要な窒素源と推察する。サバナの景観状態にある本研究地において、散在するこれらアカマツやヤシヤブシの樹冠下には、野ウサギや野鳥の糞さらに多種類の実生が頻繁に観測できた。これら動物により、パッチ状に分布する植生内に養分や多様な種子が集中して集められることも、土壌—植生系の発達を加速化させる要因の一つと考える。

要 約

- 1) 大阪の郊外、植生回復の初期段階にある碎石場跡地でのアカマツの窒素代謝を、針葉のデモグラフィーを通じた窒素の動態から調べた。
- 2) 樹齢13年、樹高4.7m、生体量67kgのアカマツ孤立木Aの場合、生葉中の窒素量は生体全体量の半分、また樹冠下の土壌を含めた土壌—植生系全体の3分の1を占めた。落葉リターはAo層の窒素集積量の90%を占めた。
- 3) アカマツの葉は4月に展葉をはじめ、8月に成熟サイズに達した。落葉は2年目の11~12月に集中するが、一部は3年目の9月まで着葉していた。葉の窒素含有率は展葉直後がもっとも高く、7~8月まで減少し、その後増加して10~11月に安定期に達し、3年目では徐々に低下した。落葉の窒素含有率は、安定期の2年葉よりかなり低かった。この差を老化にともなう樹体への回収とすると、その回収率は55%で、隣接アカマツ林の21%を大きく上回った。
- 4) 2年葉を除去した枝では、とくに表土がない場所のアカマツにおいて、1年葉の成長さらに窒素含有量が大きく低下した。
- 5) Ao層中の葉部リターの窒素集積量は、7月から10月の期間内に低下した。
- 6) 以上の結果にもとづき、孤立木が1年葉の成長にともない必要とする窒素を、旧年葉の老化にともなって樹体へ回収される窒素と、またAo層リターの分解過程を通じ根から吸収される窒素と、どのようにリンクさせているかを考察した。
- 7) 葉量/非同化器官量比が大きくて生産効率が高

い樹形、さらに葉の成長過程を通じた樹体内転流が、一次生産に対する窒素の利用効率とどのように関連しているかを考察した。

- 8) 孤立木Aを対象に、その土壌—植生系の発達過程を通じた系内への窒素の集積過程をシミュレーションした。その結果、孤立木は、成長過程を通じ葉中窒素の半分しか存在しない土壌窒素で葉の窒素代謝をやりくりしてきたことが明らかとなった。現在、 $3.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ の速度で系内窒素量が増加している。その供給源についても考察した。

文 献

- 1) Anderson, J.M., Proctor, J. and Vallack, H.W.: Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak III. Decomposition process and nutrient losses from leaf. *Journal of Ecology*, 71, 503-527 (1983)
- 2) Aerts, R.: Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84, 391-397 (1990)
- 3) Aerts, R. and Berendse, F.: Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 77, 343-356 (1989)
- 4) Berendse, F.: Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 78, 413-427 (1990)
- 5) Bormann, F.H. and Likens, G.E.: Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York (1979)
- 6) Chapin, F.S.III.: The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260 (1980)
- 7) Chapin, F.S. III., Johnson, D.A. and McKendrick, J.D.: Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem—Implications for herbivory. *Journal of Ecology*, 68, 189-209 (1980)
- 8) Cole, D.W. and Rapp, M.: Elemental cycling in forest ecosystems. Dynamic properties of forest ecosystem (ed. Reichle, D.E.), pp.341-409. *International Biological Programme 23*, Cambridge University Press, London (1981)
- 9) Crooker, R.L. and Major, J.: Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *Journal of Ecology*, 43, 427-448 (1955)
- 10) Hirose, H.: Nitrogen turnover and dry matter production of a *Solidago altissima* population. *Journal of Ecology*, 21, 18-21 (1971)
- 11) Hirose, H.: Nitrogen use efficiency in growth of *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc. *Annals of Botany*, 54, 695-704 (1984)
- 12) 岩坪五郎・堤利夫：森林内外の降水中の養分について(II)。京都大演報, 39, 110-124 (1967)

- 13) Jordan, C.F.: Nutrient cycling in tropical forest ecosystem. John Wiley & Sons Ltd., Chichester (1985)
- 14) Jordan, C.F.: An Amazonia rain forest - The structure and function of a nutrient stressed ecosystem and the impact of slash-and-burn agriculture. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, New Jersey (1989)
- 15) Jordan, C.F. and Herrera, R.: Tropical rain forests: Are nutrients really critical? *American Naturalist*, **117**, 167- 180 (1981)
- 16) 河原輝彦：リターの分解について (VI) 落葉落枝までの重量変化. 日林誌, **60**, 317-322 (1978)
- 17) Kienholz, R.: Leader, needle, cambial, and root growth of certain conifers and their interrelations. *Botanical Gazette*, **96**, 73-92 (1934)
- 18) Kira, T.: Net production. Primary productivity of Japanese forests (eds. Shidei, T. & Kira, T.). *JIBP Synthesis*, **16**, 101-108 (1976)
- 19) Morecroft, M.D., Marrs, R.H. and Woodward, F.I.: Altitudinal and seasonal trends in soil nitrogen mineralization rate in the Scottish Highlands. *Journal of Ecology*, **80**, 49- 56 (1992)
- 20) 小笠原隆三：林齢・葉齢によるアカマツの葉内成分の変化. 日林誌, **56**, 271- 275 (1974)
- 21) 小川真：作物と土をつなぐ共生微生物. pp.241, 農産漁村文化協会, 東京 (1987)
- 22) 大島誠一・中井勇・赤井龍男：マツ属の針葉の伸長について. 京都大演報, **11**, 58-68 (1976)
- 23) 大島誠一・田中弘之・藤本博次・中井勇：マツ属の肥大成長の季節変化. 京都大演報, **49**, 20-29 (1977)
- 24) Ovington, J.D.: Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Advances in Ecological Research*, **1**, 103-192 (1962)
- 25) 四手井綱英：アカマツ共同体の物質生産機構の解析. “アカマツ林の造成 - 基礎と実際-” (四手井綱英編), pp. 56-103, 地球出版, 東京 (1963)
- 26) Staaf, H. and Berg, B.: Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest II. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 1561-1568 (1982)
- 27) 武田博清：アカマツ林における落葉の分解と土壤堆積腐植層の形成過程. 京都大演報, **59**, 76-90 (1987)
- 28) 塘隆男・原田洗・及川伸夫：林分の養分含有量に関する研究 (2)年齢別に見たアカマツの養分含量について. 日林誌, **69**, 182-184 (1959)
- 29) 塘隆男：わが国主要造林樹種の栄養および施肥に関する基礎的研究. 林試研報, **167**, 1-158 (1962)
- 30) 堤利夫：森林の成立および皆伐が土壤の2・3の性質に及ぼす影響について 第1報 森林の成立にともなう土壤の性質の変化. 京都大演報, **34**, 37-64 (1963)
- 31) Tsutsumi, T.: On the relation between nutrient element concentration in leaves of trees and shrubs and their growing soil conditions. *Physiology and Ecology*, **18**, 137-147 (1981).
- 32) Tsutsumi, T.: The nitrogen cycle in a forest. *Memories of the College of Agriculture, Kyoto University*, **130**, 1-16 (1987a)
- 33) 堤利夫：森林の物質循環. pp.124, 東京大学出版会, 東京 (1987b)
- 34) Vitousek, P.M.: Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, **119**, 553-572 (1982)
- 35) Vogt, K.A., Grier, C.C. and Vogt, D.J.: Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, **15**, 303-377 (1986)
- 36) Williams, R.F.: The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation rate. *Annals of Botany*, **10**, 41-72 (1946)
- 37) 吉田聡・一国雅巳：森林を通じての元素の移動 - とくに樹冠の役割- 環境科学会誌, **1**, 31-38 (1988)

Summary

1. This paper aims to reveal the nitrogen management of a pine tree under poor nitrogen conditions in soils at an abandoned quarry in Osaka, Japan, by means of nitrogen dynamics through the demography of pine needles.
2. It was found that nitrogen of the tree ecosystem accumulated largely in the plant body, more particularly in the needles. In a tree 13 years old, the needles accounted for half of the whole plant body, and accounted for one third of total nitrogen including total nitrogen in the soil under the tree crown. Needle litter was a major component of Ao litter, accounting for 90% of total nitrogen in the Ao layer.
3. New needles started to grow in April and reached mature sizes in August. The 2nd year needles largely defoliated in late autumn from November to December, though some of them remained until the next September as the 3rd year needles. The nitrogen content of needles was highest at the initial growth stage of new needles in spring, and gradually decreased with their active growth in size until July or August. Then the content started to increase and reached mature levels by October or November, and kept nearly constant throughout the 2nd year. The nitrogen content of the 3rd year needles gradually decreased with time. Fallen needles showed lower nitrogen content than the stable value for the 2nd year needles. When the differences of nitrogen contents between 2nd year needles and fallen needles could be caused by reabsorption of nitrogen with senescence of leaves, the redrawn nitrogen was estimated at 55% of content of 2nd year needles. The proportion was fairly larger than the value estimated from forest trees, being 21%.
4. When we artificially removed all 2nd year needles of a branch at the early stage of new needles in April, the growth of new needles on the branch was largely suppressed during the following growth season as was nitrogen content.
5. Nitrogen accumulation in the Ao layer under the tree crown showed a clear reduction during the period from July to October without clear changes in other seasons.
6. Seasonal nitrogen management of a pine tree is discussed with consideration given to nitrogen dynamics through translocation with growth and senescence of leaves, and the decomposition process in the Ao layer in particular.
7. The efficiency of nitrogen utility, primary productivity of a tree per total nitrogen taken up by roots and from senescent leaves, was not largely different to that in a neighboring forest.
8. Simulation of nitrogen accumulation in a single-tree ecosystem showed efficient nitrogen management that pine needles has successfully kept twice as much amount of nitrogen as total nitrogen in the soil under the tree crown throughout the growth process. The present increment rate of nitrogen of a tree ecosystem could be estimated at $3.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. We discuss its major source including dry deposition.

Key words: *Pinus densiflora*, primary succession, nitrogen metabolism, demography of pine, translocation of nutrient