



# 森林生態系の炭素循環における樹木根系の寄与

檀浦, 正子

---

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

2006-03-25

(Date of Publication)

2010-11-02

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲3700

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1003700>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



博 士 論 文

森林生態系の炭素循環における樹木根系の寄与

檀浦 正子

神戸大学大学院自然科学研究科

平成 18 年 2 月

# 目次

## 第1章 はじめに

## 第2章 試験地の概要

## 第3章 試験地の根現存量および根表面積の推定

### 3-1 はじめに

### 3-2 調査方法

3-2-1 全木掘り上げ法による根重量および根表面積の測定

3-2-2 土壌ブロックサンプリング法による根重量および根表面積の測定

### 3-3 結果と考察

3-3-1 全木掘り上げ法による根重量および根表面積の測定結果

3-3-2 土壌ブロックサンプリング法による根重量および根表面積の測定結果

3-3-3 調査地における根現存量および根表面積の推定

## 第4章 根呼吸量の直径依存性および地上部呼吸量との比較

### 4-1 はじめに

### 4-2 方法

4-2-1 サンプリング法による呼吸量の測定

4-2-1-1 測定システムの概要

4-2-1-2 サンプリングによる攪乱が呼吸量に与える影響の検討

4-2-1-3 サンプリングにおけるシリコン塗布の効果の検討

4-2-2 サンプリング法を用いた樹体呼吸量の測定

4-2-2-1 サンプル木の選定

4-2-2-2 サンプルの作成

4-2-2-3 サンプリング法による呼吸量の測定

4-2-3 サンプリング法を用いた季節ごとの根呼吸量

### 4-3 結果と考察

4-3-1 根呼吸量の直径依存性および地上部呼吸量との比較

4-3-2 温度－呼吸量関係の直径依存性の評価

## 第5章 森林土壌から放出される根呼吸量の算出

### および土壌呼吸量との比較

#### 5-1 はじめに

#### 5-2 方法

##### 5-2-1 土壌表面積あたりの平均根呼吸量の推定

##### 5-2-2 多点（265箇所）観測による平均土壌呼吸量の測定

##### 5-2-3 土壌呼吸量の季節変動の測定

#### 5-3 結果

##### 5-3-1 土壌呼吸量の多点観測との比較

##### 5-3-2 土壌呼吸の季節変動観測との比較

#### 5-4 考察

## 第6章 根呼吸量の連続観測

#### 6-1 はじめに

#### 6-2 方法

##### 6-2-1 自動開閉式チャンバーによる根呼吸量の自動計測

##### 6-2-2 根呼吸量を分離して連続測定するための方法

#### 6-3 結果と考察

##### 6-3-1 年間の各呼吸量の推移

##### 6-3-2 温度に対する反応性

##### 6-3-3 含水率に対する反応性

## 第7章 根呼吸量の季節性の評価

7-1 はじめに

7-2 方法

7-3 結果と考察

## 第8章 森林の林床面での炭素収支における根の役割の評価

8-1 はじめに

8-2 サンプルング法と連続測定により測定された根呼吸量の比較

8-2-1 重量あたりの根呼吸量での比較

8-2-2 単位土壌表面積あたりの根呼吸量での比較

8-3 年間の根呼吸量および放出炭素量の推定

8-3-1 方法

8-3-2 結果

8-4 考察

## 第9章 まとめ

## 引用文献

## 謝辞

# 第1章 はじめに

## 森林における根の機能

根の働きは、土壌中から植物の生活に必要な養水分を吸収する吸収作用、光合成によって直接有機物生産を行う葉やそれを支える幹や枝など地上部の器官全体の支持作用、それに物質貯蔵作用の三つに大きく分けることができる（荏住，1979）。こうした機能を持つ根は全体として根系と呼ばれている。このような根系を研究する重要性に関して Atkinson（2000）は *Root Methods* の冒頭で以下のような指摘をしている。

(1) 基本的生態学上の情報として植物体の中で重要な部分をしめる器官の基本情報を得ることはそれ自身重要であり、(2) 地上部と地下部への資源の配分はその環境に適した植物の反応を示す指標となるが、(3) どうしてこの場所に特有の植物が生育するのかという疑問に答えるための、根量や深さによる根分布などの測定例がまだまだ不足している。また根は、(4) 支持機能および (5) 栄養塩類や水分を吸収する基本的役割を担っており、(6) 根と菌相は土壌構造と土壌特性に大きく影響する。それと同時に (7) 大気から土壌と根圏に生育する土壌生物への炭素の流れの主な通り道となる。根圏に生育する生物は土壌の炭素固定において多くのプロセスの鍵を握り、土壌への炭素固定量の変動要因となりうる。

以上のような理由、すなわち、植物の生育に関する基本知見の集積や、植物体が陸域生態系に与える影響についての評価、という観点から、根系の調査の必要性が指摘されてきた。しかし、土壌中に生育する根系を外界から直接的に観察することは不可能であり、根系を地下部から掘り出すことに多くの労力、時間を伴うことが、根の研究をいっそう困難なものにしている（田中，1998; Bohm, 1979）。

## 森林の炭素循環における炭素蓄積庫としての根の役割

陸域生態系の中でも森林生態系は炭素の蓄積が大きく、海洋とならび  $\text{CO}_2$  を固定する機能をもつ重要な生態系である（Landsberg and Gower, 1997）。森林生態系において根バイオマスは重要な役割をもち、根系の動態を理解し定量化することは陸域炭素循環の炭素蓄積を評価するための最初の段階である（Kurz *et al.*, 1996）。

これまで、根系の現存量に関しては、国内でも 1960 年代から IBP (International Biological Program) によって、多くの森林の現存量・生産量を推定する中でその推定が行われてきた (吉良, 1976; Shidei *et al.*, 1977; 只木ら, 1965, 1968)。また国外でも Vogt *et al.* (1996) や Jackson *et al.* (1996) は多数の測定例をもとに、陸域生態系の異なる植生において根系の分布や現存量をまとめており、気候、土壌条件、構成樹種等によって林分の根現存量や成長量が異なることを報告している。

地上部現存量はその役割の違いから葉、枝、幹など器官別に測定されることが多い。一方、地下部については、基本的に掘り出さなければならないことから労力や時間が多大に必要となる。そこで、掘り出しを行わずに、例えば TR 比 (地上部重量を地下部重量で割ることによって求めた植物の物質分配の指標) を仮定して地上部現存量の測定値を元にした大まかな推定値を求めることが多い。この場合、根系全体の推定値精度はもとより、根を太いものから細いものまで同一に扱う場合が多いため、機能の異なる細根 (Fine root) と粗根 (Coarse root) を分けることができず、さらに生産量推定の精度を低くすることの一因ともなつたと考えられる。粗根は根系バイオマスの多くの部分を担っており (Misra *et al.*, 1998)、栄養塩類や水分の通道組織、貯蔵物質のための貯蔵組織、樹体の支持組織から成り、細根と比較するとゆっくりではあるが、生成枯死を繰り返している。そのターンオーバーは、結果として長期に渡って土壌と土壌生物相へ炭素の供給を行うため、生態系生産量 (NEP: Net Ecosystem Production) と森林からの CO<sub>2</sub> 放出量に長期的な影響を与えている (Resh *et al.*, 2003)。細根は、地下部の物質動態に大きく影響を与えており、そのターンオーバーは根系の純一次生産量 (NPP: Net Primary Production) 推定に欠かせない構成要素である (Buyanovsky *et al.*, 1987)。また細根のターンオーバーによる栄養塩類の土壌への供給は、粗根と比較するとその速度は非常に大きいと考えられており、地上部リターによる土壌への供給量と同程度かあるいはもっと多いと見積もられている (Joslin and Henderson, 1987; Hendrick and Pregitzer, 1993)。そのため根系を粗根と細根に分けて評価することは、根系の動態を明らかにするために必須であり、地下部生産量の推定、土壌内部の炭素動態の解明、ひいては森林生態系の炭素動態の解明に欠かせないものである。

## 森林の炭素循環における炭素放出源としての根の役割

森林と大気の間で起こる CO<sub>2</sub> の交換量 (*NEE*: Net Ecosystem Exchange) は総光合成量 (*GPP*: Gross Primary Product) と独立栄養呼吸である植物体の呼吸量 (*R<sub>a</sub>*: Autotrophic Respiration) と従属栄養呼吸である分解による呼吸量 (*R<sub>h</sub>*: Heterotrophic Respiration) を用いて

$$NEE = GPP - (R_a + R_h) \quad (1-1)$$

で表される。通常 *NEE* は大気-森林間の CO<sub>2</sub> フラックスと呼ばれ微気象的手法を用いて測定される。*NEE* は森林の純生態系生産量 (*NEP*: Net Ecosystem Production) と内容的にはほぼ同一で、*NEP* にマイナス記号をつけて表される。このうち  $GPP - R_a$  は、バイオマス測定による成長量 ( $\Delta W$ ) やリター量 ( $L$ ) の測定を組み合わせる生態学的手法により測定することが可能で、純一次生産 (*NPP*: Net Primary Production) とよばれている。 $G$  は動物による被食量であり一般に小さいとして無視される。

$$NPP = \Delta W + L + G = GPP - R_a \quad (1-2)$$

$R_a$  は地上部の呼吸 ( $R_{above}$ ) と地下部の呼吸 ( $R_{root}$ ) からなる。したがって、

$$NEP = GPP - \{ (R_{above} + R_{root}) + R_h \} \quad (1-3)$$

となり、一般に測定が可能なのは地上部では  $R_{above}$ 、地下部においては  $R_{root} + R_h$  として混合して放出される土壌呼吸量となる (Fig.1-2)。土壌呼吸量と測定では、この  $R_a$  由来の  $R_{root}$  と  $R_h$  が混在して計測されるために、生態学的積み上げ法を用いた *NPP* と従来の呼吸量測定から *NEP* を推定することが困難になっている。*NEE* と *NEP* の比較を行うためには、地下部から放出される  $R_{root}$  と  $R_h$  を分離する必要がある、このことは解決しなければならない重要な課題となっている。



## 森林炭素循環における地下部の重要性

地下部の炭素循環プロセスは陸域炭素循環の大きな部分を占めると考えられている。森林生態系において、根系に蓄えられる炭素は地上部バイオマスの 20%程度と見積もられている (Jackson and Chittenden 1981)。植物は光合成産物の 35–80%を根の生産や呼吸、菌根、あるいは滲出物として地下部に分配し (Raich and Nadelhoffer 1989; Davidson *et al.* 2002; Giardina *et al.*, 2003; Ryan *et al.*, 2004), 10%を地上部のリターに分配しているとの報告もある (Raich and Nadelhoffer 1989)。このため地下部の炭素量の変動は陸域生態系の炭素蓄積と大気への炭素放出量に大きな影響を与えたと考えられる。

植物の地下部と微生物の呼吸からなる土壌呼吸は、生態系から大気への炭素の主な移動経路のひとつであり、*NEP* に大きな影響を与えている。*NEP* は光合成量 (*GPP*) と生態系呼吸量の差し引きで求められるが、渦相関法による森林と大気間の  $\text{CO}_2$  観測から、平均して *GPP* の 80%が呼吸として大気に戻されることや (Law *et al.*, 2002), 70%までの生態系呼吸量が土壌から放出されている (Goulden *et al.*, 1996a ; Law *et al.*, 1999) ことが報告されており、これらの呼吸現象が森林の *NEP* の変動を説明する大きな要因となっていることが示唆されている (Valentini *et al.*, 2000)。

土壌中での炭素循環プロセスは、地上部から投入されるリターの供給に加えて、根の枯死による根リターの供給、分解者によるこれらのリターの分解、植物の根系からの呼吸による  $\text{CO}_2$  の放出、などが相互に関連している。つまり土壌表面で観測される  $\text{CO}_2$  の放出はいくつかの呼吸過程を経て地表に出てきた結果である。土壌表面から放出されるおよそ半分の  $\text{CO}_2$  は根の生産や菌根などの代謝によるものであり、残りの大部分は分解者からの従属栄養呼吸として放出されたものである (Trumbore 2000; Giardina *et al.*, 2004)。しかし、その割合は季節や植生あるいは調査方法によって 10-90%と大きく異なっていることが報告されており (Hanson *et al.*, 2000), 炭素循環の各過程を理解し、森林全体の炭素収支に関するより正確な値を検証するためには、本質的に由来の違う「根の呼吸量」と「分解による呼吸量」を分離する必要がある。

## 本研究の位置づけ

これまで述べたように、樹木根系は、森林の炭素循環において、蓄積源としても吸収および放出源としてもその重要性が指摘されているにもかかわらず、測定や解析が困難であるがゆえに研究が立ち遅れている。本研究では、京都府南部に位置する落葉広葉樹二次林において、基礎的な情報である地下部現存量の調査に関して、従来行われてきた方法を組み合わせて細根から粗根までの多数のサンプルを採取し、また根直径を詳細に測定することによって、試験地での根の直径分布を明らかにした (Fig. 1-1, 第3章)。また、これらの結果と、根呼吸量の直径階級ごとの測定 (第4章) と組み合わせることによって、根現存量から試験地森林の根呼吸量を推定した (第5章)。その結果、根呼吸量における細根呼吸量の重要性が示されたために、細根を生きたまま野外で長期間連続測定できるシステムを開発した (第6章)。次に環境要因に対する根呼吸の反応特性や季節性を評価することを試み (第7章)、土壌呼吸における根呼吸の割合についても詳細に解析し、年間の根起源の炭素放出量を試算した (第8章)。このように森林生態系を総合的に理解するために不可欠な森林の炭素循環における根の役割を評価した。

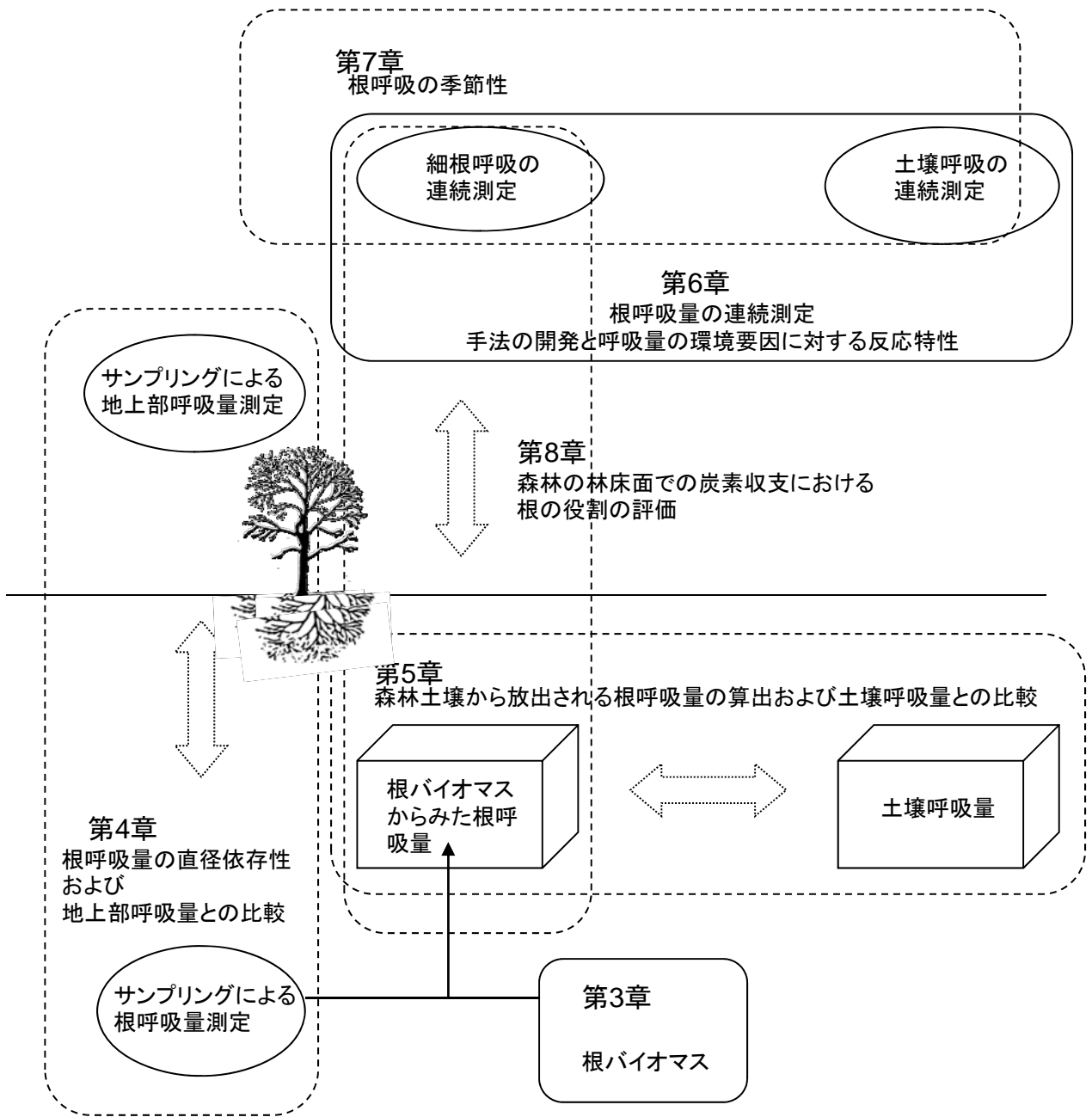
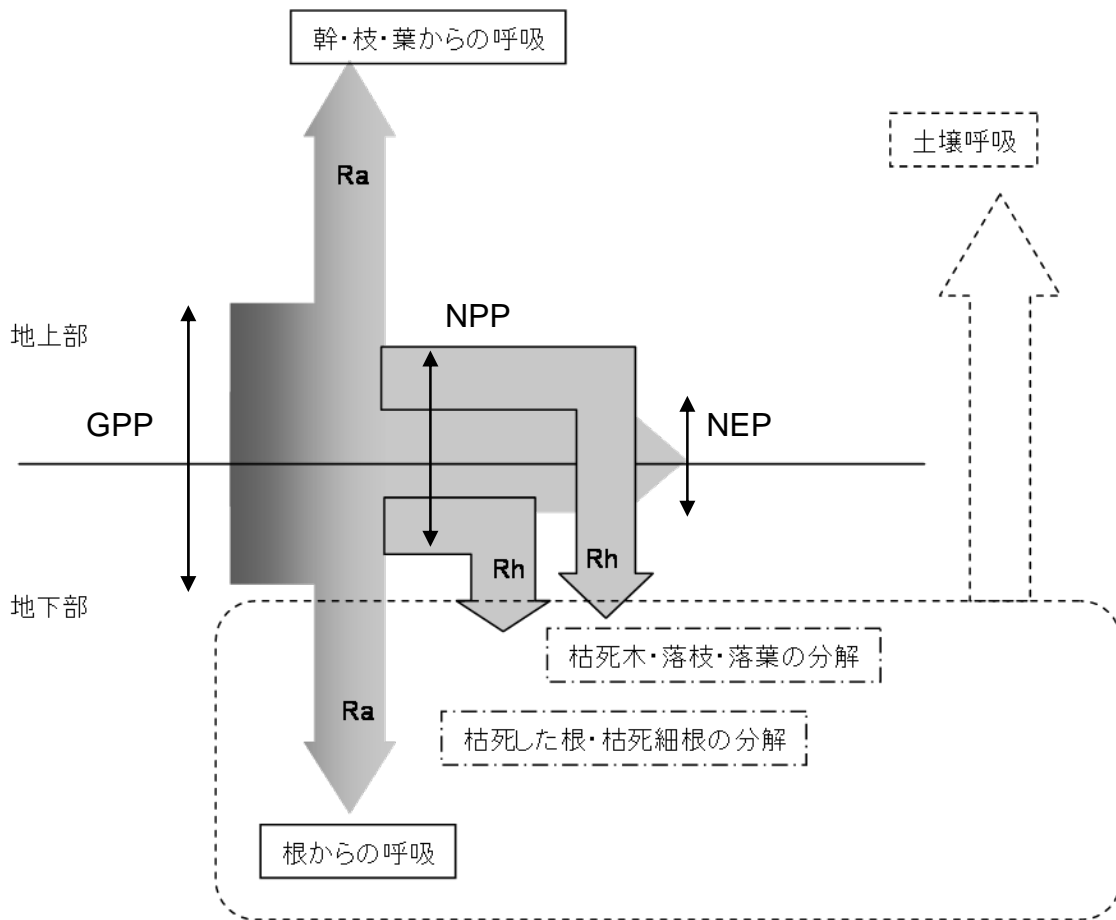


Fig. 1-1 The flow of this thesis



GPP: Gross Primary Production  
 NPP: Net Primary Production  
 NEP: Net Ecosystem Production  
 Ra: Autotrophic Respiration  
 Rh: Heterotrophic Respiration

Fig. 1-2 Carbon balance of forest ecosystem

## 第 2 章 試験地の概要

京都府相楽郡山城町に位置する山城試験地（北緯 34° 47' ， 東経 135° 50' ）で調査を行った。当試験地は森林の水文調査を目的に設定されたもので、面積は 1.7 ha であり、年間降水量は 1449 mm，年平均気温は 15.5°C である。針葉樹を含む広葉樹の二次林であり、胸高断面積合計では、胸高直径（DBH）3cm 以上の樹木の 90% が広葉樹であり、林冠高は 12 m である。高木層ではコナラ（*Quercus serrata*）が優占し、亜高木層から低木層にかけてはソヨゴ（*Ilex pedunculosa*），リョウブ（*Clethra barbinervis*），ネジキ（*Lyonia ovalifolia* var. *elliptica*），ヒサカキ（*Eurya japonica*）などが多く見られる。また低木層以下ではコバノミツバツツジ（*Rhododendron reticulatum*）とモチツツジ（*Rhododendron macrosepalum*）の 2 種が優占している（後藤ら，2003）。本試験地における土壌はいずれも層位の分化が十分でなく、花崗岩由来の未熟土的褐色森林土であり、一部は極めて未熟土に近いものである（Araki *et al.*, 1997）。本調査地のような広葉樹二次林は、特に関西以西においてその面積は多いものの、一般的に林業的価値が低いために、現存量、成長量に関する研究は針葉樹の人工林等に比べて比較的少ない。しかし日本の森林の炭素循環を評価する上で、このような落葉・常緑の広葉樹で形成される二次林の炭素循環過程を評価することは重要な研究課題であると考えられる。そのため、本試験地でも気象観測タワーが設置され、1999 年から現在まで微気象学的観測による森林の *NEP* の評価が行われている（Kominami *et al.*, 2003）。しかし本試験地のような複雑な地形上に成立した森林では、風のない夜間の呼吸量がほとんど測定できない（Kominami *et al.*, 2003）。そのため、それぞれのコンパートメントの呼吸量を測定する必要性が生じ、地上部に関しては葉群の CO<sub>2</sub> 交換量（Miyama *et al.*, 2005）や、チャンバー法による土壌呼吸量（Tamai *et al.*, 2005）、枯死木の CO<sub>2</sub> 交換量（Jomura *et al.*, 2005）などの観測が行われてきた。また 1994 年から、生態学的積み上げ法をもちいた *NPP* の評価が行われており、定期的な毎木調査および植生調査が行われている（後藤ら，2003）。微気象学的手法を用いた *NEP* と生態学的手法を用いた *NEP* の検証を行ううえでも、方法論や測定技術を含めて未解明な部分が多く残されている地下部の現存量の推定および呼吸量の評価を行うことは重要な課題となっている。

## 第3章 試験地の根現存量および根表面積の推定

### 3-1 はじめに

樹木根系は、研究の対象や目的によって根直径 1 mm から 5 mm 程度を境として、粗根 (coarse root) と細根 (fine root) に分けられる (Gill and Jackson, 2000)。粗根に関しては、全木掘り上げ法で根重量を求め、相対成長式から林分の根現存量を推定する方法が多く行われている。Vogt *et al.* (1996) や Jackson *et al.*, (1996) は多数の測定例から、根系の分布や現存量をまとめているが、気候や土壌条件や樹種等によって林分の根現存量は大きく異なる。日本においても林分状態や立地要因で根現存量が変動することが指摘されている (小野, 2002)。一方、細根に関しては土壌ブロックを採取して求める方法が一般に行われており (Vogt and Persson, 1991)、地球規模での細根の分布を根表面積指数 (root area index,  $RAI \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ) を含めて Jackson *et al.* (1997) がまとめている。粗根は根現存量の大きな部分を占めるため、炭素蓄積量の調査ではこれだけで十分なことも多い。一方細根は現存量としては少ないが、ターンオーバーが速く林分の純生産における細根の寄与率は 30-54% と大きい (Vogt *et al.*, 1982)。このように粗根と細根は性質の違いから別に取り扱われることが多いが、地下部の炭素循環においてはどちらも重要な要素である。同じ林分で粗根と細根を同時に扱った例では Vance and Nadkarni (1992) や Kajimoto *et al.* (1999) による調査結果が報告されているが、これらは根現存量の調査にとどまり、根の吸収・呼吸活動の指標となる根表面積に関して同時に報告された例は非常に少ない。しかし Dannoura *et al.* (2003) によって、根呼吸量の根直径依存性が指摘されているように、呼吸等の根表面を介して行われる活動を考える場合、粗根と細根の統一した取り扱いと、根表面積の評価は重要である。そこで本研究では京都府南部の二次林において、粗根には全木掘り上げ法を、細根にはブロックサンプリング法を適用し、根現存量と根表面積を推定し、それらの情報を統合して根直径別に整理した。本調査地のような落葉と常緑の広葉樹が混在する二次林はいわゆる里山と呼ばれ、関西以西を中心に広く分布しているが、人工林と比較して、特に地下部諸量に関しては、調査例が非常に少ない。このため本研究は貴重な資料となることが期

待される。

## 3-2 調査方法

### 3-2-1 全木掘り上げ法による根重量および根表面積の測定

測定に用いたサンプル木の概要を Table3-1 に示す。本試験地における毎木調査の資料（後藤ら, 2003）をもとに、サンプル木樹種の胸高断面積合計の試験地内に占める割合（*RBA*: %）と試験地内での順位を併記する。2000 年 11 月および 2001 年 9 月にサンプル木の地上部を伐倒し、3 点固定式チェーンブロックを用いて根を掘り上げた。掘り上げに際しては、根を切らないように注意し、切れた根は別に採取して全体の構造を再現した。掘り上げた根は水洗して土壌を除去した後 95°C で 48 時間乾燥させ、乾燥重量を求めた。これらサンプル木の地上部については *DBH*, 地際直径 (*D<sub>0</sub>*: cm), 樹高および地上部乾燥重量を測定した。また検土杖を用いて基岩までの深さを測定し、これをサンプル木が生育していた土壌深とした。採取した根は  $d \geq 2$  mm の部分について根直径 (*d*: mm) を根株側から 5 cm 間隔で測定した。サンプル根の根表面積の分布は、5 cm ごとの円柱を仮定して求めた。根重量の分布に関しては、5 cm ごとの円錐台の連続として求めた体積の分布と個体ごとの平均重量を用い、密度は一定であると仮定して算出した。また風倒したソヨゴ (*Ilex pedunculosa*) を大型根系のサンプル木として利用した。この個体は根がえりによる損失部分がみられたため、損失重量の推定用に、同一個体から太さを考慮して根サンプルを選び（直径 7.0-34.7 mm;  $n=23$ ）、これらの根サンプルの切断面の直径 (*ds*: mm) と切断位置から先端までの根重量 (*RWs*: g) の関係式

$$RWs = 0.0738ds^{2.4652} \quad (r^2 = 0.66) \quad (3-1)$$

を作成し、損失された根の切断面の直径を代入して損失部分を推定した。なお、この根に関しては、損失部分があるため直径計測による根表面積を測定していない。

### 3-2-2 土壌ブロックサンプリング法による根重量および根表面積の測定

一般に細根・小径根などの小根は林内での分布が比較的均一であることから、一定量の土壌ブロックサンプリングによる根量の測定から単位面積あたりの根現存量を求めることができると考えられる（苅住，1979）。本試験地において直径の小さい根の根現存量および根表面積を推定するため、この方法を用いて、2002年10月に、平均的な土層深を持つ10ヶ所を選定し、内径20cm、高さ15cmの塩ビ製の筒を用いて土壌ブロックを採取し、根量の測定を行った。ほとんどの場所でA層は10cmを超えない厚さであったため全層を採取し、またB層については0-10、10-20、20-30、30-40cmの4層を採取し、各層の根重量および根表面積の算出に用いた。ただし基岩に到達した1ヶ所については3層を採取した。採取した土壌は、2mm、600 $\mu$ m、180 $\mu$ mのふるい上で水洗し根を取り出した。直径5mm以下の根を測定対象とし、採取した根はVogt *et al.* (1991)の方法に抛り、硬さ、芯の有無、色により生死を判別した。生きている細根については直径を測定して $d < 2$ mmと $2 \leq d < 5$ mmの2つの直径階級に分けた。これら2階級の細根と枯死根のそれぞれについて土壌深度ごとに乾燥重量を求めた。また、 $d < 2$ mmの根の表面積については、試験地内の落葉広葉樹を代表してコナラ (*Quercus serrata*)、常緑広葉樹を代表してソヨゴ (*Ilex pedunculosa*)の細根を表面積推定用サンプルとして別途掘り取った。この細根はIshii and Dannoura (2004)による方法を用いて、スキャナーで細根の画像を読み取り、細根を円柱であると仮定して細根表面積を算出し、細根重量から表面積を推定する式を作成した。

## 3-3 結果と考察

### 3-3-1 全木掘り上げ法による根重量および根表面積の測定結果

サンプル木の根重量と根表面積を、根直径の計測をもとに $2 \leq d < 5$ mm、 $5 \leq d < 20$ mm、 $20 \leq d < 50$ mm、 $d \geq 50$ mmの4階級に分けた (Table3-2)。直径階級別の根重量と根表面積との関係について、直径の範囲を限ると根重量と根表面積は直線で回帰できる (Fig. 3-1 (a))。また、樹木の $D_0$ と、根重量および根表面積関係には明確な樹種間差はみられなかった (Fig.3-2 (a), (b))。



### 3-3-2 土壌ブロックサンプリング法による根重量および根表面積の測定結果

試験地を代表的する落葉樹と常緑樹であるコナラ (*Quercus serrata*) とソヨゴ (*Ilex pedunculosa*) の2樹種について、画像解析を用いて根表面積の測定を行ったところ、根重量との関係において樹種による違いは見られなかったため、ここでは2樹種のデータを用いて、 $d < 2$  mmの細根重量 ( $RW_{0.2}$ : g) と細根表面積 ( $RS_{0.2}$ :  $\text{cm}^2$ ) の関係式

$$RS_{0.2}=71.28RW_{0.2} \quad (r^2=0.79) \quad (3-2)$$

を作成した (Fig.3-1 (b))。  $2 \leq d < 5$  mmの根に関しては、Fig.3-1 (a)における根現存量 ( $RW$ : g) と根表面積 ( $RS$ :  $\text{cm}^2$ ) の関係式のうち、  $2 \leq d < 5$  mmの階級での関係式、

$$RS_{2.5}=20.35RW_{2.5} \quad (r^2=0.77) \quad (3-3)$$

から、根表面積を推定した。

10ヶ所でサンプリングされた  $d < 2$  mm,  $2 \leq d < 5$  mmの根現存量、根表面積および枯死根量の鉛直分布を Table3-3 に示す。生きている根は、  $d < 2$  mm,  $2 \leq d < 5$  mmのいずれの根直径階級においても根重量、根表面積ともにA層およびB層の0-20 cmの層に含まれる部分が全体の80%以上を占めており、枯死根も全体の90%以上がA層とB層上部までに存在していた。しかし細根量は採取場所によって  $173.71-830.53 \text{ g m}^{-2}$  と大きな違いが見られた。ここでは平均値を試験地の平均細根量として採用するが、細根・小径根などの小根の林内での分布は比較的均一とは限らないことが明らかになった。特に本試験地のように多樹種で構成され地形も複雑な森林では、細根量の空間変動は大きく、正確に把握するためには空間分布を考慮することが必要であると考えられる。

### 3-3-3 調査地における根現存量および根表面積の推定

調査地における根現存量および根表面積を求める際に、  $d \geq 5$  mmの根には、掘り上げ

法で得られた値を、また、 $d < 5$  mm の根には、土壌ブロックサンプリング法で得られた値を用いた。毎木調査のデータに適用するために、サンプル木の根の直径階級ごとに得られた根重量および根表面積と、 $DBH$  および  $D_0$  から単純相対成長関係式を求めた。相対成長関係のパラメータは最小自乗法により決定した。全木掘り上げ法によって得られた  $2 \leq d < 5$  mm の根に関しては、根重量、根表面積ともに相関が低く、掘り取りによる損失も考えられるため、推定には使用しないものとした。また  $D_0$  を独立変数に用いた推定式の方が、 $DBH$  を用いた推定式よりも決定係数が高かったため、本研究では  $D_0$  を独立変数に根直径階級ごとの  $RW$ 、 $RS$  を従属変数に用いた以下の推定式を用いた。

$$RW_{5-20}=19.51D_0^{1.32} \quad (r^2=0.63; 5 \leq d < 20 \text{ mm}) \quad (3-4-a)$$

$$RW_{20-50}=5.04D_0^{2.25} \quad (r^2=0.87; 20 \leq d < 50 \text{ mm}) \quad (3-4-b)$$

$$RW_{50-}=2.43D_0^{2.73} \quad (r^2=0.72; d \geq 50 \text{ mm}) \quad (3-4-c)$$

$$RS_{5-20}=130.61D_0^{1.31} \quad (r^2=0.53; 5 \leq d < 20 \text{ mm}) \quad (3-5-a)$$

$$RS_{20-50}=9.08D_0^{2.39} \quad (r^2=0.90; 20 \leq d < 50 \text{ mm}) \quad (3-5-b)$$

$$RS_{50-}=0.80D_0^{3.15} \quad (r^2=0.69; d \geq 50 \text{ mm}) \quad (3-5-c)$$

$DBH \geq 3$  cm の樹木に関しては毎木調査で  $D_0$  の測定を行っていないため、2000 年および 2001 年に本試験地で行われた伐倒調査によって得られた  $D_0$ - $DBH$  関係式

$$D_0=1.10DBH^{1.0544} \quad (r^2=0.98) \quad (3-6)$$

を用いた。これらの式と 1999 年に行われた毎木調査によって得られた試験地における全木の  $DBH$  および  $D_0$  を用いて、全木の根重量および根表面積を推定し、その合計を試験地面積で除して単位面積あたりの諸量を算出した。 $d < 2$  mm と  $2 \leq d < 5$  mm の根に関しては土壌ブロックサンプリングで得られた 10 ヶ所の平均値を単位面積あたりの根現存量とした。この根現存量に重量あたりの根表面積を乗じ、単位面積あたりの根表面積指数 ( $RAI$ )

を求めた。

推定結果を Table3-4 に示す。同試験地の地上部現存量は  $102.01 \text{ t ha}^{-1}$  である(後藤ら, 2003)。根現存量は  $23.41 \text{ t ha}^{-1}$ , 試験地の TR 比は 4.36 と計算された。また RAI は  $3.50 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  と計算された。

本試験地の根量は, Jackson *et al.* (1996) のレビューによる平均的な温帯林の全根量  $42 \text{ t ha}^{-1}$  と比較すると少ない。また RAI についても本試験地の  $d < 2 \text{ mm}$  の根における RAI は  $2.63 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  であり, この値は Jackson ら (1997) によりまとめられた温帯広葉樹林における細根の RAI の平均値  $9.8 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  と比較すると小さな値となった。しかし TR 比に関しては, Jackson ら (1996) の平均値 4.35 とほぼ同程度の値であり, 地上部地下部の比率は, 現存量が少ない本試験地においても維持されていることが伺える。

直径階級別にみると  $d < 2 \text{ mm}$  および  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$  の根現存量はそれぞれ全体の 15.8%, 10.1% と多くはない。しかし RAI はそれぞれ全体の 75.1%, 13.7% と大きな部分を占める。一方  $d \geq 50 \text{ mm}$  の根現存量は 43.9% を占めるが RAI は 3.6% にすぎない。このように現存量では約 1/4 程度である  $d < 5 \text{ mm}$  の細根が表面積では大部分を占めていた。根における様々な物質の交換過程を考える場合には外部との接触の程度が大きな支配要因になり, 根表面積の分布は根の機能を評価する際の重要な指標になると考えられる。

Table.3-1 Outline of sample trees

種名	Species	生活形 Life-form	Age (year)	Height (m)	DBH (cm)	D <sub>0</sub> (cm)	RBA (%)	Aboveground weight (g)	Soil depth (cm)
シヤンパンホ*	<i>Vaccinium bracteatum</i>	Eg	40	5.52	6.00	8.36	1.1 (16)	9229	100
ネスミモチ	<i>Ligustrum japonicum</i>	Eg	22	5.8	5.10	8.05	0.2 (31)	9338	20
アラカシ	<i>Quercus glauca</i>	Eg	21	5.19	4.66	6.47	1.9 (10)	4695	50
イヌツゲ*	<i>Ilex crenata</i>	Eg	25	4.9	4.21	7.24	0.7 (22)	4341	35
イヌツゲ*	<i>Ilex crenata</i>	Eg	23	4.87	3.30	4.96	0.7 (22)	1993	-
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i>	Eg	32	3.5	2.52	5.72	4.2 (6)	1438	-
アセビ*	<i>Pieris japonica</i>	Eg	26	2.63	2.32	4.10	1.0 (19)	1015	-
ソヨゴ*	<i>Ilex pedunculosa</i>	Eg	16	2.47	1.42	2.74	14.7 (2)	501	30
ソヨゴ*	<i>Ilex pedunculosa</i>	Eg	12	1.14	-	2.15	14.7 (2)	177	20
リョウブ*	<i>Clethra barvinervis</i>	De	-	8.55	6.71	9.23	6.3 (5)	12490	70
コナラ	<i>Quercus serrata</i>	De	-	7.2	5.22	7.48	27.5 (1)	7340	55
リョウブ*	<i>Clethra barvinervis</i>	De	39	5.68	2.96	3.97	6.3 (5)	1651	70
ネシキ	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	De	37	3.2	2.40	3.75	9.8 (3)	1026	15
モチツツジ*	<i>Rhododendron macrosepalum</i>	Hd	24	3.82	2.16	3.32	0.0 (52)	895	7
ネスミサシ	<i>Juniperus rigida</i>	Co	77	9.7	8.50	12.37	1.4 (12)	17531	45
ソヨゴ(大径木)	<i>Ilex pedunculosa</i> (Large)	Eg	-	11.96 <sup>#</sup>	30.69	47.49	14.7 (2)	483140 <sup>#</sup>	-

Eg: Evergreen, De: Deciduous, Hd: Hemidesiduous, Co: Conifer

RBA: Relative basal area. ( ): Order of RBA in research site.(DBH=>3 cm) (Goto et al., 2003)

\**Rhododendron macrosepalum* was 2nd species in RBA. (DBH < 3 cm)

#: Estimated by allometric relationships.

Table.3-2 Root weight and root surface area of sample root measured by root sampling methods by excavation

種名	Species	Root weight (g)					Root surface area (cm <sup>2</sup> )				
		Class of root diameter (mm)					Class of root diameter (mm)				
		2-5	5-20	20-50	50-	Total	2-5	5-20	20-50	50-	Total
シャヤンホ*	<i>Vaccinium bracteatum</i>	4.39 (0.1)	80.55 (2.6)	699.05 (22.2)	2368.79 (75.1)	3152.78	65.38 (2.0)	332.44 (10.2)	1368.33 (41.9)	1497.57 (45.9)	3263.72
ネスミモチ	<i>Ligustrum japonicum</i>	102.95 (5.4)	639.93 (33.8)	744.65 (39.4)	404.32 (21.4)	1891.85	2235.70 (24.8)	4694.80 (52.2)	1775.98 (19.7)	295.02 (3.3)	9001.50
アラカシ	<i>Quercus glauca</i>	120.14 (10.1)	419.41 (35.3)	415.43 (35.0)	232.01 (19.6)	1186.99	1834.10 (39.2)	2204.99 (47.1)	538.41 (11.5)	105.05 (2.2)	4682.55
イヌツゲ*	<i>Ilex crenata</i>	33.50 (2.9)	236.24 (20.4)	372.16 (32.2)	514.15 (44.5)	1156.05	633.00 (17.8)	1516.09 (42.7)	970.04 (27.3)	435.05 (12.2)	3554.18
イヌツゲ*	<i>Ilex crenata</i>	55.41 (8.2)	287.84 (42.3)	336.69 (49.5)	-	679.94	981.22 (26.8)	1952.75 (53.4)	725.89 (19.8)	-	3659.86
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i>	16.72 (2.0)	213.05 (25.0)	266.44 (31.2)	357.27 (41.9)	853.48	231.80 (10.5)	1050.58 (47.5)	632.87 (28.6)	298.67 (13.5)	2213.92
アセビ*	<i>Pieris japonica</i>	27.08 (9.2)	107.22 (36.4)	47.32 (16.1)	112.82 (38.3)	294.44	557.03 (33.7)	824.14 (49.9)	191.22 (11.6)	79.91 (4.8)	1652.30
ソコ*	<i>Ilex pedunculosa</i>	18.02 (14.8)	73.29 (60.3)	30.19 (24.9)	-	121.50	315.51 (34.2)	561.69 (61.0)	44.16 (4.8)	-	921.36
ソコ*	<i>Ilex pedunculosa</i>	12.08 (13.4)	37.37 (41.4)	40.90 (45.3)	-	90.35	331.23 (45.1)	282.90 (38.5)	120.74 (16.4)	-	734.87
リョウブ*	<i>Clethra barbinervis</i>	45.72 (2.6)	313.98 (18.0)	727.30 (41.6)	661.10 (37.8)	1748.10	787.17 (15.7)	2069.01 (41.3)	1742.94 (34.8)	414.45 (8.3)	5013.57
コナラ	<i>Quercus serrata</i>	48.14 (2.6)	348.59 (18.9)	555.41 (30.1)	892.87 (48.4)	1845.01	911.11 (18.7)	1950.20 (40.1)	1227.28 (25.2)	777.86 (16.0)	4866.45
リョウブ*	<i>Clethra barbinervis</i>	33.87 (12.4)	137.22 (50.4)	101.25 (37.2)	-	272.34	631.09 (39.8)	749.47 (47.2)	205.81 (13.0)	-	1586.37
ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	4.54 (1.6)	89.70 (32.2)	184.07 (66.1)	-	278.31	66.81 (7.2)	571.34 (61.2)	295.75 (31.7)	-	933.90
モチツツジ*	<i>Rhododendron macrosepalum</i>	54.80 (25.3)	106.04 (49.0)	55.68 (25.7)	-	216.52	1231.77 (57.3)	792.64 (36.9)	126.02 (5.9)	-	2150.43
ネスミサシ	<i>Juniperus rigida</i>	65.32 (1.7)	491.78 (12.9)	949.87 (25.0)	2293.64 (60.4)	3800.61	2489.23 (16.1)	5958.39 (38.5)	3916.04 (25.3)	3128.48 (20.2)	15492.14
ソコ*(大径木, <i>Ilex pedunculosa</i> (Large))		-	-	-	-	131056	-	-	-	-	-

( ): Percentage in total sample root

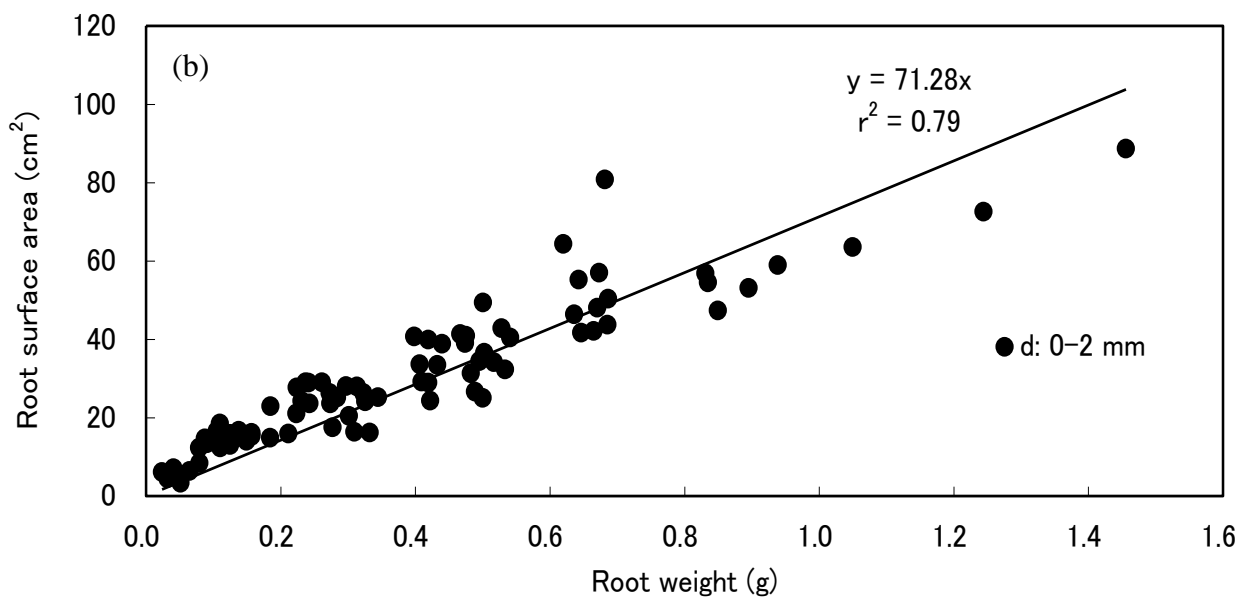
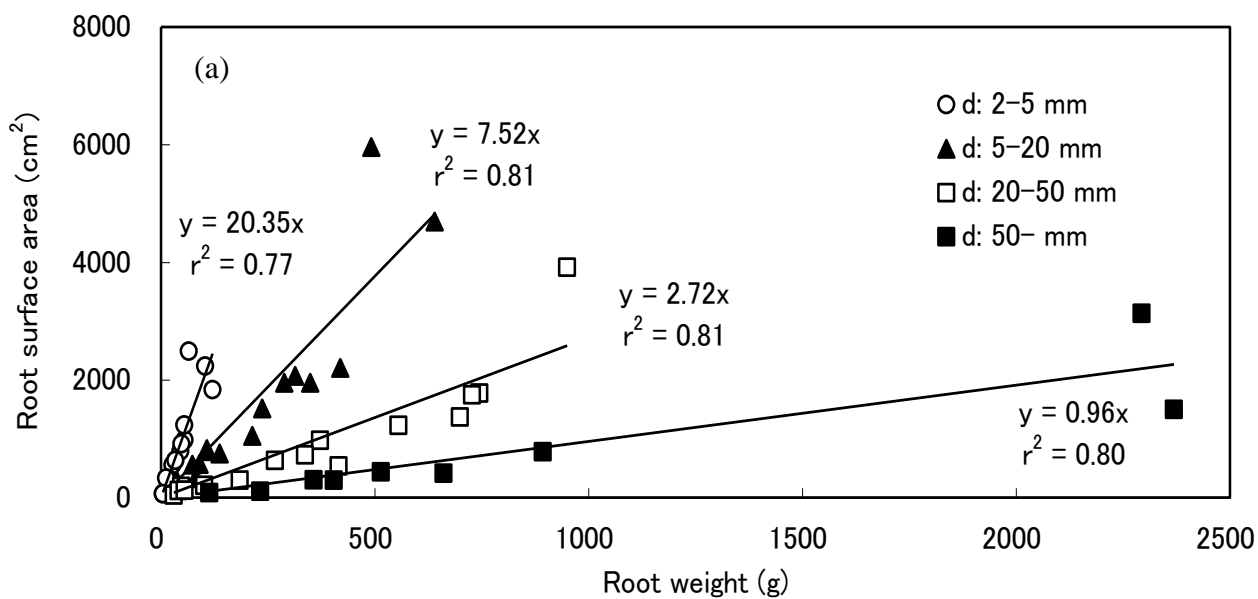


Fig.3-1 The relationship between root weight and root surface area using root sampling method by excavation (a) and soil block sampling method (b)

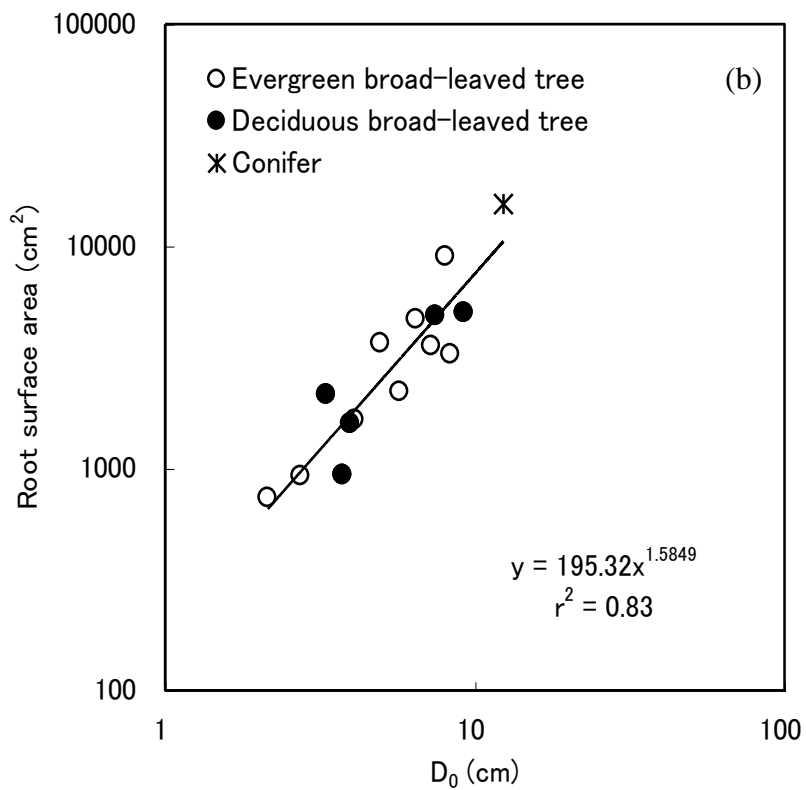
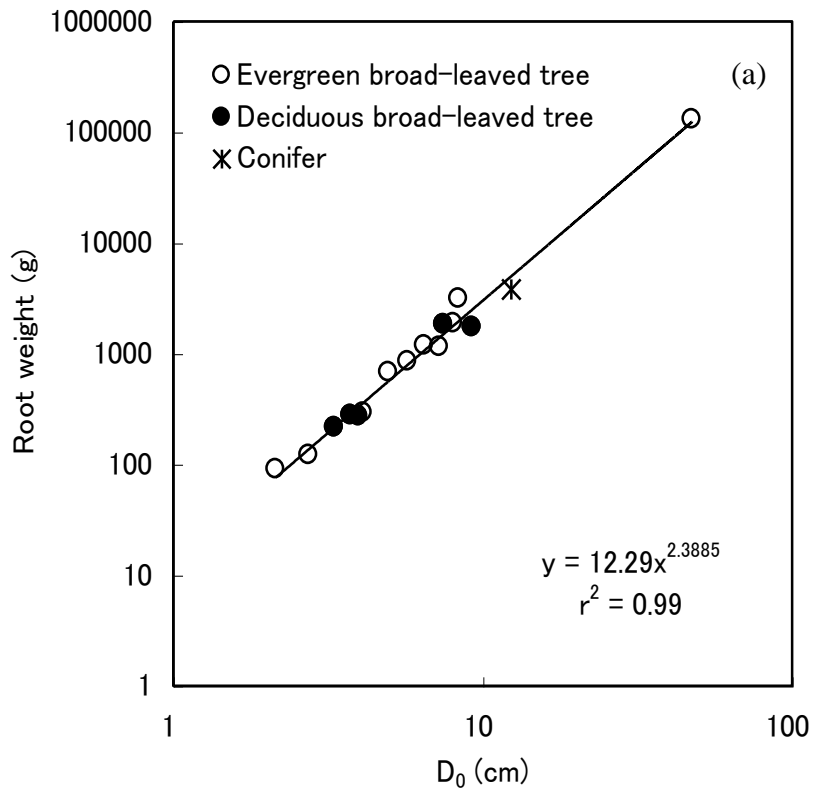


Fig.3-2 Allometric relationship between diameter at base ( $D_0$ ) and root weight (a) and root surface area (b) of sample trees

Table.3-3 Live and dead root biomass and live root area index in each soil layer measured by soil block sampling method

Soil horizon		Root biomass ( $\text{g m}^{-2}$ )						RAI ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ )			
		Dead		Live				Live			
				Class of root diameter (mm)				Class of root diameter (mm)			
Layer	Depth (cm)	Mean	SD	0-2		2-5		0-2		2-5	
				Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
A		36.96	18.1	125.64	89.0	80.79	102.9	0.90	0.6	0.16	0.2
B	0-10	37.46	11.8	113.25	58.0	53.22	45.6	0.81	0.4	0.11	0.1
B	10-20	17.50	14.1	66.76	36.9	62.71	133.4	0.48	0.3	0.13	0.3
B	20-30	4.86	4.7	44.15	37.3	39.41	124.6	0.31	0.3	0.08	0.3
B	30-40	1.47	0.9	19.28	6.3	-	-	0.14	0.0	-	-

The average value of 10 plots. SD means standard deviation.

RAI (root area index): Root surface area per unit ground area (Jackson, *et al.*, 1997)



Table.3-4 Estimated root biomass and surface area of Yamashiro Experimental Forest

	Root biomass ( $t\ ha^{-1}$ )					RAI ( $m^2\ m^{-2}$ )				
	Class of root diameter (mm)					Class of root diameter (mm)				
	0-2	2-5	5-20	20-50	50-	0-2	2-5	5-20	20-50	50-
1 $3cm \leq DBH$	-	-	1.286	4.551	9.773	-	-	0.083	0.125	0.124
2 $1 \leq DBH < 3cm$	-	-	0.679	0.555	0.509	-	-	0.045	0.012	0.003
1+2 Root sampling method by excavation	-	-	1.965	5.106	10.282	-	-	0.128	0.137	0.127
3 Soil block sampling method	3.691	2.361	-	-	-	2.631	0.481	-	-	-
Total	3.691	2.361	1.965	5.106	10.282	2.631	0.481	0.128	0.137	0.127

Excluding dead root

## 第4章 根呼吸量の直径依存性および地上部呼吸量との比較

### 4-1 はじめに

根呼吸量を測定する手法として、サンプリングした根の呼吸量をチャンバーを用いて測定する直接法、根を除去した場合としていない場合の対照区の差を用いて間接的に呼吸量を測定する間接法 (Nakane *et al.*, 1996; Ohashi *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2003) や  $C^{13}$  などの同位体を用いる方法 (Rochette *et al.*, 1999; Andrews *et al.*, 1999) があげられる。本試験地のような樹種が多く、地形が複雑な林分では、地下部根系の分布が不均一であると予測されるため、均一な林分を仮定して行われる間接法や同位体を用いる方法のような手法の適用は困難であると考えられる。そのため根をサンプリングし、サンプル根からの  $CO_2$  放出量をチャンバーに入れて測定する直接法の適用を試みた。ここではこの方法をサンプリング法と呼び、測定された根からの  $CO_2$  放出量を根の呼吸量 ( $R_r$ ) と定義した。

チャンバーを用いた植物体からの  $CO_2$  フラックスの測定については、地上部に関しては非破壊的な測定手法が開発されており、葉や樹幹表面等からの  $CO_2$  フラックス測定に多く用いられている (Sprugel, 1990; Ryan *et al.*, 1994, 1995)。一方、根呼吸に関しては、非破壊的な土壌表面で観測によって根からの  $CO_2$  フラックスのみを直接測定することは非常に困難であり、また根のサンプリングを伴った測定であっても、掘り取りに多大な労力を要するために、大型根系の呼吸測定例は少ない (Mori and Hagihara, 1991)。Pregitzer *et al.* (1998) はサンプリング法による測定により、根の直径が小さく土壌の浅いところに存在する根ほど呼吸速度が大きいことを示した。しかし、掘り取りによる攪乱の影響あるいは切り出しによる傷害の影響などを考慮する必要がある、特に測定時のチャンバー内の  $CO_2$  濃度が土壌中の高  $CO_2$  濃度条件と異なる場合の影響の有無が議論されている。低濃度  $CO_2$  条件下では根呼吸量が有意に増大するという報告もあるが (Qi *et al.*, 1994; Burton *et al.*, 1997; Clinton *et al.*, 1999)、一方、最近では根の呼吸に対する  $CO_2$  分圧の影響は少ないという報告もある (Burton *et al.*, 2002; Burton *et al.*, 2003)。このように根呼吸測定においてサンプリング法を適用する場合には、サンプリングが及ぼす影響を評価する必要がある。本

研究でも、サンプリング法を適用したときの、根呼吸量にあたる掘り取りの影響を評価するために、掘り取り前の根呼吸量と掘り取った後の根呼吸量を測定できるチャンバーを作成し、従属栄養呼吸のほとんどないと考えられるビーズ栽培を行ったポット苗をもちいて、掘り取りの前後で呼吸量を測定し、その影響を評価した。また、サンプリングに際しては樹体の切断によって傷害の影響が現れると呼吸量は増大するため、その増大の前に測定を行うことが望ましいとの報告がある (Ohata *et al.*, 1976)。このため切り口からの呼吸量の影響を排除するために切り口にシリコンを塗布し、その効果についても評価し、手法上の検討を行った。

その後、サンプリング法を用いて、地下部バイオマスからの呼吸量を細根から粗根まで、直径によって区分して呼吸量を測定した。また比較のために地上部バイオマスについても呼吸量を直径によって区分して呼吸量を測定した。測定は同じ期間に行い、環境要因の変動による影響をできるだけ除外し、樹体の部位による違いを確認できるようにした。また根呼吸については、同様の観測を季節ごとに5回行い、温度-根呼吸量関係の検討を行った。

## 4-2 方法

### 4-2-1 サンプリング法による呼吸量の測定

#### 4-2-1-1 測定システムの概要

測定システムは、サンプルを入れるためのアクリル製チャンバー、赤外線ガスアナライザー (Li-cor 社製 ; Li-800 および Li-820)、ポンプ (榎本マイクロポンプ社製 ; GS-3EA) からなる。これらをポリエチレンチューブ (内径 6 mm) でつなぎ、流量計を用いて空気を毎分 1 リットルの速度に制御し、系内の空気を循環させて、ガスアナライザーによりその CO<sub>2</sub> 濃度の変化を計測することによってチャンバー内のサンプルからの CO<sub>2</sub> 放出量を測定した (密閉法)。アクリル製チャンバーを様々な形状、大きさのものに変更することによって、多様なサンプルを測定することができる。この測定装置 (Fig.4-2) を用いて CO<sub>2</sub> フラックスを測定した。この装置を用いて、5-10 分間蓋を密閉し、CO<sub>2</sub> 濃度の上昇をデータロガー (KEYENCE 社製 ; NR-1000) に記録した。サンプリング間隔は 1 秒である。最初と最後の

1 分間程度を除いたデータを用いて、以下の式から呼吸速度を計算した。

$$R_r = \Delta CO_2 \times (V - V_s) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO_2} / 10^3 \quad (4-1)$$

上式において

$$\Delta CO_2 = \frac{1}{n} \left( \sum_{i=1}^n \frac{C_{CO_2}(t_i + \Delta t) - C_{CO_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \quad (4-2)$$

$R_{r(sa)}$  : 根表面積あたりの  $CO_2$  放出量 ( $mgCO_2 m^{-2} s^{-1}$ ),  $R_{r(weight)}$ : 根重量あたりの  $CO_2$  放出量 ( $mgCO_2 g^{-1} s^{-1}$ ),  $\Delta CO_2$  : チャンバー内の単位時間あたりの平均  $CO_2$  濃度上昇速度 ( $ppm s^{-1}$ ),  $V$ ; システム全体の体積 ( $l$ ),  $V_s$ ; サンプルの体積 ( $l$ ),  $V_{air}$ ; 標準気体の体積 ( $22.41 l$ ),  $T$ : IRGA の内部の測定セルの温度 ( $^{\circ}C$ ),  $M_{CO_2}$ ;  $CO_2$  の分子量 ( $44.01$ ),  $n$ ; データ数,  $t_i$ ; 測定開始時間,  $\Delta t$ ; 濃度上昇計算時間,  $CO_2(t)$ ; 時間  $t$  における  $CO_2$  濃度 ( $ppm$ )

#### 4-2-1-2 サンプリングによる攪乱が呼吸量に与える影響の検討

サンプリング法を適用したときの、根呼吸量にあたる掘り取りの影響を評価するために、従属栄養呼吸のほとんどないと考えられるビーズ栽培を行ったポット苗をもちいて、掘り取りの前後で呼吸量を測定した。

栄養溶液として 1/10 Hoagland 溶液をもちいてビーズ栽培を行った 3 年生スギ挿し木苗 13 本を材料とした (Fig.4-1)。樹高はいずれも 50 cm 程度である。スギ苗から根呼吸として放出される  $CO_2$  フラックス ( $R_{r(pot)}$ ) を測定するために、ポットあたりの地下部からの  $CO_2$  放出量を測定した。ポット部分だけが入るチャンバー (W26×D26×H30 (cm)), 掘り出した根を入れるチャンバー (W20×D20×H20 (cm)) の 2 種類のアクリル製チャンバーを作成した。まずポット部分から放出される  $R_{r(pot)}$  を測定し、掘り取って、地下部だけをチャンバーに入れて再び  $R_{r(pot)}$  を測定した。赤外線ガスアナライザー (Li-cor 社製; Li-800),

アクリル製チャンバー，ポンプからなる測定装置 (Fig.4-2) を用いて CO<sub>2</sub> フラックスを密閉法で測定した。10 分間の測定を行い，最初と最後の 1 分間を除いたデータから，ポットあたりの根呼吸速度 (mgCO<sub>2</sub> s<sup>-1</sup>pot<sup>-1</sup>) を計算した。測定後，サンプルを leaf (葉)， stem (幹)， under stem (幹の地下部分)， old root (木化した根)， white root (白根) にわけて乾燥重量を測定した。また各部位の体積は水置換法を用いて計測した。得られたサンプルの概要を Table.4-1 に示す。測定に先立って実験室は暗くして 20℃程度に保ち，チャンバー内の温度は熱電対を用いて計測した。測定時は光合成の影響を排除するためにチャンバーを黒い布で覆い，スギ苗を暗条件下においた。得られた呼吸量は次のようにして温度に対して標準化を行った。

温度と呼吸量との関係を以下のように指数関数で近似したときの温度に対する反応性は一般に  $Q_{10}$  と呼ばれている。すなわち，

$$R = a \cdot \exp^{bT} \quad (4-3)$$

$R$ : 呼吸量  $T$ : 温度  $a, b$ : 定数

における係数  $b$  を用いて， $Q_{10}$  は，

$$Q_{10} = \exp^{10b} \quad (4-4)$$

で求められる。

測定した  $R_r$  は掘り取った根を温度を変化させて計測することによって求めた  $Q_{10}=1.69$  を用いて以下の式を用いて 20℃でのフラックスに換算した。20℃における呼吸量は以下のよう計算される。

$$R_r = R_{r,20^\circ\text{C}} \cdot Q_{10}^{(T-20)/10} \quad (4-5)$$

$R_{r,20^{\circ}\text{C}}$ : 20°Cにおける呼吸量,  $T$ : 温度 (°C)

掘り取りの前および後での  $R_r$  の測定結果を比較した。両者の間に大きな違いはみられず (Fig.4-3), 掘り取り後の  $R_r$  と掘り取る前の  $R_r$  を比較すると平均で掘り取り後の  $R_r$  の方が 7%大きかった (Fig.4-4)。掘り取る前後での  $R_r$  の違いは, 個体間の  $R_r$  の差に比べて小さく (Fig.4-4, paired t-test,  $t=0.502$ ,  $p=0.688$ ), 掘り取りによる影響はそれほど大きくないと考えられた。

切断面からの傷害呼吸は非常に大きく, 無視できないことが報告されている (大畠ら, 1976)。掘り取り前後で呼吸量がそれほど違わなかった要因のひとつとして, 根系を切りとって呼吸量を測るのではなく, 掘り取って完全な形で測定したことによって傷害が小さかったことも考えられる。本実験のように根系への直接的な切断作用を行わなかった場合には, 二酸化炭素濃度等, 掘り取りの前後での周囲の環境の違いが呼吸速度に与える影響は少ないことが示唆された。

またポットあたりの  $R_r$  は White root と Old root の合計重量には相関がみられず (Fig.4-5), White root の重量とは弱い正の相関が見られた (Fig.4-6)。すなわち, White root の割合が高いほど呼吸量が高いことを示しており, White root の根呼吸への寄与率が高い可能性が示唆された。直径の小さい細根は, 呼吸速度が速く (Pregitzer *et al.*, 1998), 寿命が短く (Bloomfield *et al.*, 1996), ターンオーバータイムが短い (Gill *et al.*, 2000) ことなどが報告されており, 気候の変動や養水分の変化に敏感に反応する (Persson, 2000)。ここでも根の成長部での高い呼吸活性が観測され, その役割が他の根系と区別して扱われる必要性が示された。

#### 4-2-1-3 サンプルングにおけるシリコン塗布の効果の検討

サンプルング法において, サンプルを掘り取ることによる呼吸量への影響はそれほど大きくないことが示されたが, サンプル全体をチャンバーに入れることが困難な場合には, 適当な大きさにサンプルを整形しなければならない。この場合, 切り口からの傷害呼吸を何らかの方法で遮断することが必要となってくる。ここではこの遮断の方法としてシリコン

の塗布を適用した場合の効果を予備的に検証した。

検証にはアラカシの枝をサンプルとして用いた。直径 5 cm 長さ 15 cm 程度の枝を 8 サンプル切り出し、切断面にシリコンを塗布し、アクリル製チャンバー (W20×D20×H20 (cm)) にいれて呼吸量を測定した。その後中央で 2 つに切断し、半数はシリコンを塗布し、半数は無処理のまま、呼吸量を測定した。測定は実験室で行い、室内の気温を一定に保つようにした。測定は切断後 52 時間半経過するまで行った。

シリコンを塗布しなかったものは、切断直後に急激な呼吸量の上昇が見られた。シリコンを塗布したものは呼吸量の急激な変化は見られず切断後も切断前と同程度の呼吸量が観測された (Fig.4-7)。このことから、サンプリング法を用いる際にシリコンを塗布した場合には、ほぼ自然状態と同程度の呼吸量が得られると考えられる。

以上の検討により、本研究では、根のサンプリングにおいては切断面にシリコンを塗布した。また、呼吸量測定装置を試験地に持ち出し、根をサンプリングした後その場ですぐに呼吸量を測定することにより、サンプリング法によって根の呼吸量が測定可能であると考えた。

## 4-2-2 サンプリング法を用いた樹体呼吸量の測定

### 4-2-2-1 サンプル木の選定

サンプル採取用の試験木として、試験地森林を代表する落葉樹であるコナラ (*Quercus serrata*) を 5 本 (DBH; 9.1, 17.3, 24.3, 32.1, 44.0 cm), 常緑樹であるソヨゴ (*Ilex pedunculosa*) を 2 本 (DBH; 8.1, 24.9 cm) 選び、DBH の大きいものから小さいものまで網羅できるように選定した。サンプル木採取場所を Fig.4-8 に示す。コナラは 1999 年の毎木調査で胸高断面積合計の 27.5% を占め、第 1 位の優占木である。また、ソヨゴは 14.7% を占め第 2 位である (Goto *et al.*, 2003)。

### 4-2-2-2 サンプルの作成

地下部に関しては、各試験木の地際から張り出した根系を可能な範囲で掘り取っていき、掘り出した大径根から細根までの根を直径に応じて切り分け、呼吸量測定用サンプルとした。根直径が 2 cm 以下程度の細い根については少量では CO<sub>2</sub> 放出量の測定が困難であるた

め、根直径が近いものを複数本まとめ、1回の測定分を1サンプルとした。また3章の根のバイオマス測定との整合性をとるために、小径根のうち2 mm以下のものは、細根としてまとめて呼吸量の測定を行った。サンプル数はコナラ 48, ソヨゴ 25 であった。

地上部に関しては、Miyama *et al.* (2005) によって同期間に呼吸量の測定が行われた。地上部サンプルについても直径に応じて切り分け、それぞれ呼吸量測定用サンプルとした。直径が1 cm以下程度の細い枝については少量ではCO<sub>2</sub>放出量の測定が困難であるため、直径が近いものを20本程度まとめ、1回の測定分を1サンプルとした。

サンプルは、切断面からのCO<sub>2</sub>の放出を防ぐために全ての切断面にシリコンを塗布した。呼吸量測定後、サンプル根を持ち帰り、直径と長さを測定し、表面積を求めた。直径2 mm以下の細根に関してはスキャナを用いた画像解析によって (Ishii and Dannoura, 2005) 表面積を求めた。根サンプルについてはシリコンを除去した後、85°Cで48時間乾燥させ、乾燥重量を求めた。地上部サンプルについては乾燥重量は測定していない。

#### 4-2-2-3 サンプルング法による呼吸量の測定

これらのサンプルの呼吸量は、赤外線ガスアナライザー (LI-800 および LI-820, Li-cor 社製, 米国), ポンプ (GS-3EA, 榎本マイクロポンプ社製, 日本), アクリル製チャンバーからなる測定装置を用いて測定した。5分間のCO<sub>2</sub>の濃度上昇を測定し、測定開始時および終了時の1分間ずつを除いたデータを用いて根呼吸量を計算した。

$$R_{r (weight)} = \Delta CO_2 \times (V - V_s) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO_2} / 10^3 / dw \quad (4-6)$$

$$R_{r (sa)} = \Delta CO_2 \times (V - V_s) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO_2} / 10^3 / sa \quad (4-7)$$

$$R_{above (sa)} = \Delta CO_2 \times (V - V_s) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO_2} / 10^3 / sa \quad (4-8)$$

上式において



$$\Delta CO_2 = \frac{1}{n} \left( \sum_{i=1}^n \frac{C_{CO_2}(t_i + \Delta t) - C_{CO_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \quad (4-9)$$

$R_{r(sa)}$  : 根表面積あたりの  $CO_2$  放出量 ( $mgCO_2 m^{-2} s^{-1}$ ),  $R_{above(sa)}$  : 地上部表面積あたりの  $CO_2$  放出量 ( $mgCO_2 m^{-2} s^{-1}$ ),  $R_{r(weight)}$ : 根重量あたりの  $CO_2$  放出量 ( $mgCO_2 g^{-1} s^{-1}$ ),  $\Delta CO_2$ : チャンバー内の単位時間あたりの平均  $CO_2$  濃度上昇速度 ( $ppm s^{-1}$ ),  $V$ : システム全体の体積 (l),  $V_s$ : サンプルの体積 (l),  $V_{air}$ : 標準気体の体積 (22.41 l),  $T$ : IRGA の内部の測定セルの温度 ( $^{\circ}C$ ),  $M_{CO_2}$ :  $CO_2$  の分子量 (44.01),  $sa$ : サンプルの表面積 ( $m^2$ ),  $dw$ : サンプルの乾燥重量 (g),  $n$ : データ数,  $t_i$ : 測定開始時間,  $\Delta t$ : 濃度上昇計算時間,  $CO_2(t)$ ; 時間  $t$  における  $CO_2$  濃度 (ppm)

アクリル製チャンバーはサンプルの大きさに応じて一辺が 20 cm と 32 cm の立方体のものを用意して使い分けた。温度は熱電対を用いてチャンバー内の温度を測定し、解析時の根の温度とした。測定は 2003 年 9 月 9 日から 9 月 11 日にかけて行った。この間気温は 24.6-31.7 $^{\circ}C$ であった。

#### 4-2-3 サンプリング法を用いた季節ごとの根呼吸量

様々な温度条件下における根呼吸量を調べるために、上述の夏期 (9 月 9-11 日, 気温 24.6-31.7 $^{\circ}C$ , コナラ, ソヨゴ) に加えて、春期 (4 月 22 日, 気温 20.6 $^{\circ}C$ , ネジキ), 盛夏期 (7 月 16 日, 気温 32.4 - 34 $^{\circ}C$ , ネジキ), 秋期 (11 月 11 日, 気温 18.9 - 21.2 $^{\circ}C$ , ネジキ), および冬期 (12 月 10 - 11 日, 気温 6.8-7.9 $^{\circ}C$ , ネジキ, アオハダ) において同様に直径階級ごとの  $R_r$  の測定を行った。測定方法は 4-2-4-3 に準ずる。

### 4-3 結果と考察

#### 4-3-1 根呼吸量の直径依存性および地上部呼吸量との比較

測定された  $R_{r(weight)}$  とサンプル直径との関係を Fig.4-8 (a) に示す。根重量あたりの呼吸量は、樹種や、個体の大きさによる明らかな違いはなく、直径が小さいほど大きくなる

傾向が見られ、特に直径 2 mm 以下の細根においては非常に大きな値を示した。また、細根の呼吸量についてはばらつきも大きく、0.0669 から 0.195  $\mu\text{gCO}_2\text{g}^{-1}\text{s}^{-1}$  と 3 倍程度の差が見られた。一方、 $R_{r(sa)}$  は、100 mm 程度以下までの根系に関しては直径が大きくなるほど高い値を示す傾向が見られた (Fig.4-8 (b))。  $R_{above(sa)}$  (Miyama *et al.*, 2005) は、コナラでは 0.02–0.116  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、ソヨゴでは 0.024–0.092  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  の値を示し、Fig.4-9 にみられるように、地下部の根系と地上部の幹・枝の呼吸量は、同程度の呼吸量を放出していた。直径 5 mm 程度以下の枝の呼吸量を平均すると、コナラで 0.028  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、ソヨゴで 0.029  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であるのに対し、根系ではコナラで 0.024  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、ソヨゴで 0.019  $\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  とやや小さい値を示した。

また、チャンバー内の気温が高いほど根呼吸量はおおきくなった (Fig.4-10)。これまでの研究では  $R_r$  の  $Q_{10}$  は 2 から 3 を示すと報告されてきた (Burton *et al.*, 1998; Burton *et al.*, 1996; Ryan *et al.*, 1996; Zogg *et al.*, 1996)。この期間の測定では、サンプル根の直径を  $d < 2\text{ mm}$ ,  $2 \leq d < 5\text{ mm}$ ,  $5 \leq d < 20\text{ mm}$ ,  $20 \leq d < 50\text{ mm}$ ,  $d \geq 50\text{ mm}$  の 5 階級に分けそれぞれの  $Q_{10}$  を求めると、順に 2.46, 2.55, 1.95, 1.71, 2.31 となった (Fig.4-10)。

#### 4-3-2 温度－呼吸量関係の直径依存性の評価

測定された  $R_{r(weight)}$  および  $R_{r(sa)}$  を Fig.4-11 (a), (b) に示す。 $R_{r(weight)}$  は直径の小さいサンプルのほうが大きな値を示し、逆に  $R_{r(sa)}$  は、直径の大きいサンプルのほうが大きな値を示した。温度と直径ごとの  $R_{r(weight)}$  および  $R_{r(sa)}$  の関係を Fig.4-12 に示す。いずれの呼吸量も高温下の夏季に大きく、冬季は低く、温度依存性を示した。 $R_{r(weight)}$  は直径の小さいサンプルのほうが、逆に  $R_{r(sa)}$  は、直径の大きいサンプルのほうが値は大きかった。いずれの  $R_{r(weight)}$  および  $R_{r(sa)}$  も温度に対して指数関数で近似が可能であった。図中に示した階級ごとの近似関数のパラメータおよび決定係数を Table.4-2 に示す。 $Q_{10}$  は 2.52 から 4.34 の値を示した。

このように、詳細な根直径階級ごとの根呼吸量の測定から、直径の違いによって根呼吸量が異なり、この傾向は異なる温度条件下においても維持されるという特徴が明らかになった。根直径が小さくなるほど、単位重量あたりの根呼吸量は大きくなり、根直径 2 mm 以下の範囲の根における根呼吸量は非常に大きかった。しかし根直径 2 mm 以下の根の呼吸量

はばらつきが非常に大きかったため、細根に関してはより細かい根直径の違いが影響している可能性があると考えられた。細根に関しては、その定義も明確には存在していない。しかし多数のサンプルを用いてもばらつきが存在するという根呼吸量の測定結果からも、成長に伴うコルク層の形成などによる機能面での違いが、呼吸活性の違いを生じさせている可能性が示唆される。したがって細根の呼吸量に関してはより詳細な研究が必要であろう。



Fig.4-1 The potted Japanese cedar before sampling in acrylic chamber

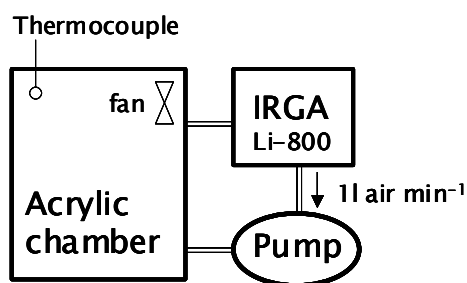


Fig.4-2 The measurement system

Table 4-1 The outline of samples (n=13)

	Aboveground biomass		Belowground biomass		
	Leaf	Stem	Under stem	Old root	White root
Mean dry weight (g)	21.56	5.18	5.17	4.70	0.46
(Max-min)	(27.78-11.77)	(7.03-3.9)	(6.5-3.81)	(8.00-2.51)	(0.59-0.16)
Mean volume (cm <sup>3</sup> )	93.6		40.4		
(Max-min)	(161.3-61.8)		(67.9-21.8)		

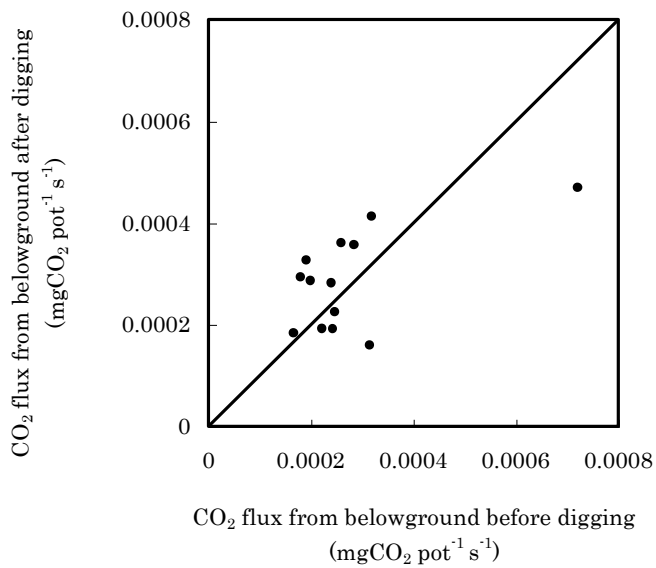


Fig. 4-3 The relationship between before and after digging

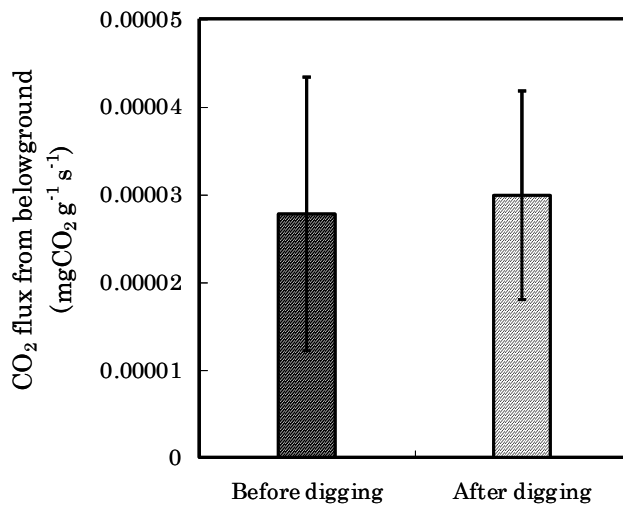


Fig. 4-4 The difference of flux between before and after digging  
Mean  $\pm$  SD (n=13) is indicated

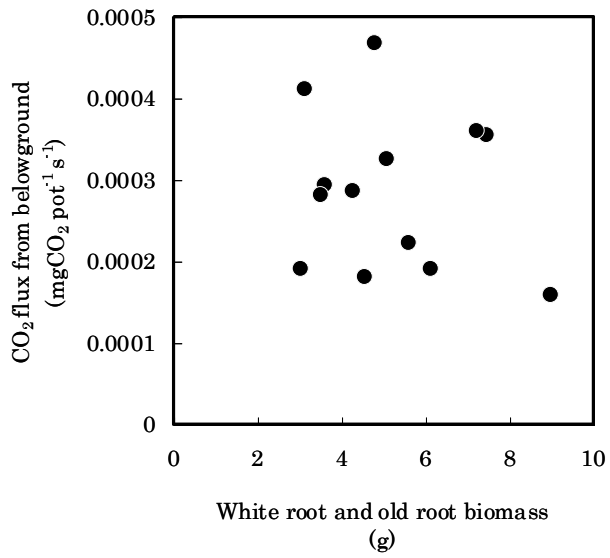


Fig. 4-5 The relationship between root biomass and root respiration

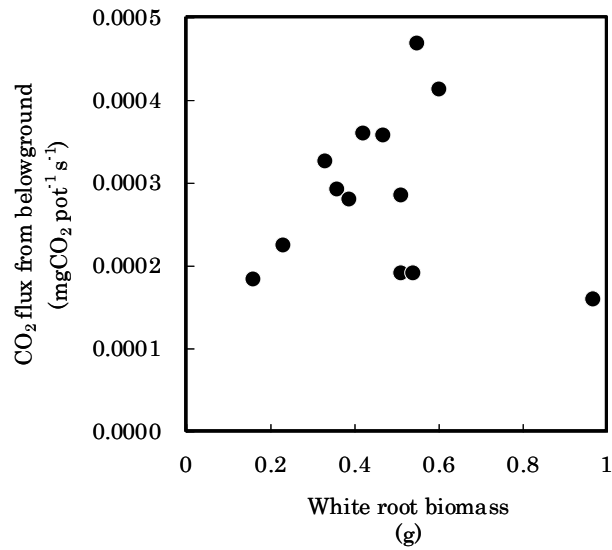


Fig. 4-6 The relationship between white root biomass and root respiration

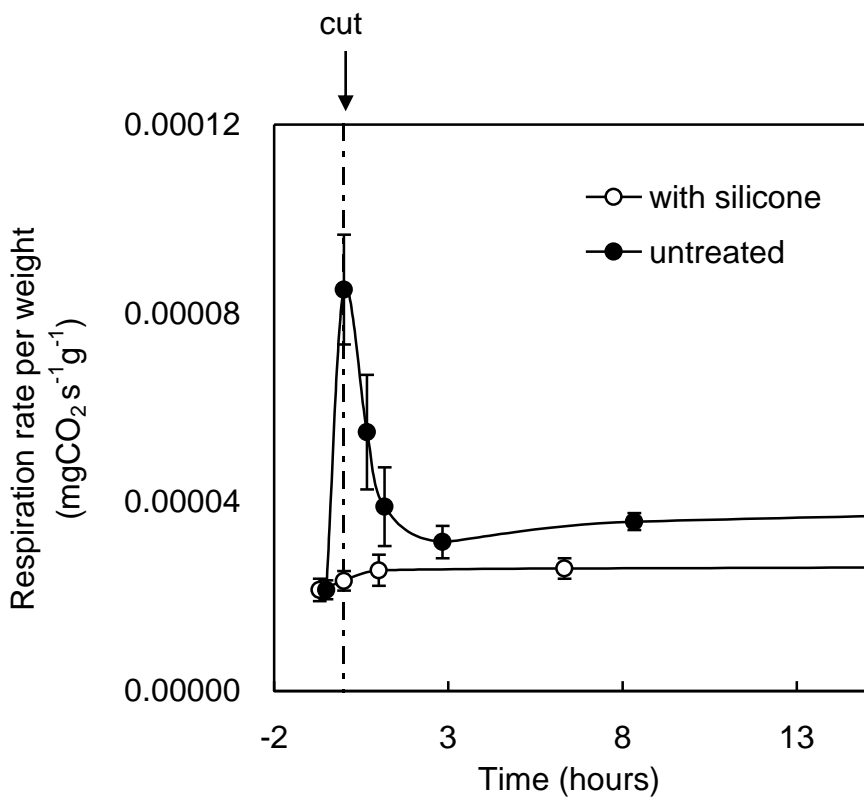


Fig. 4-7 The change of respiration rate from cutting

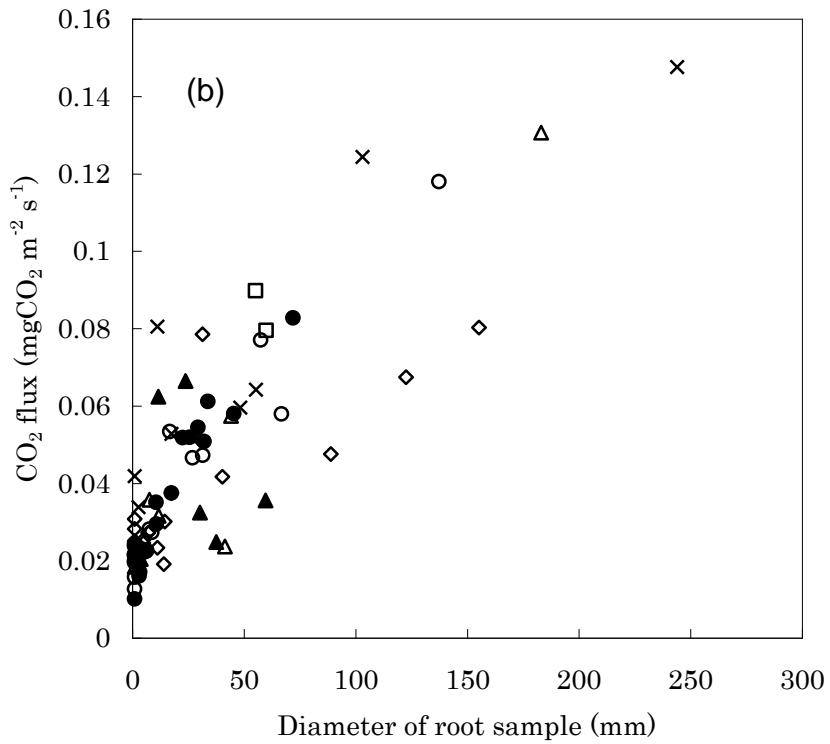
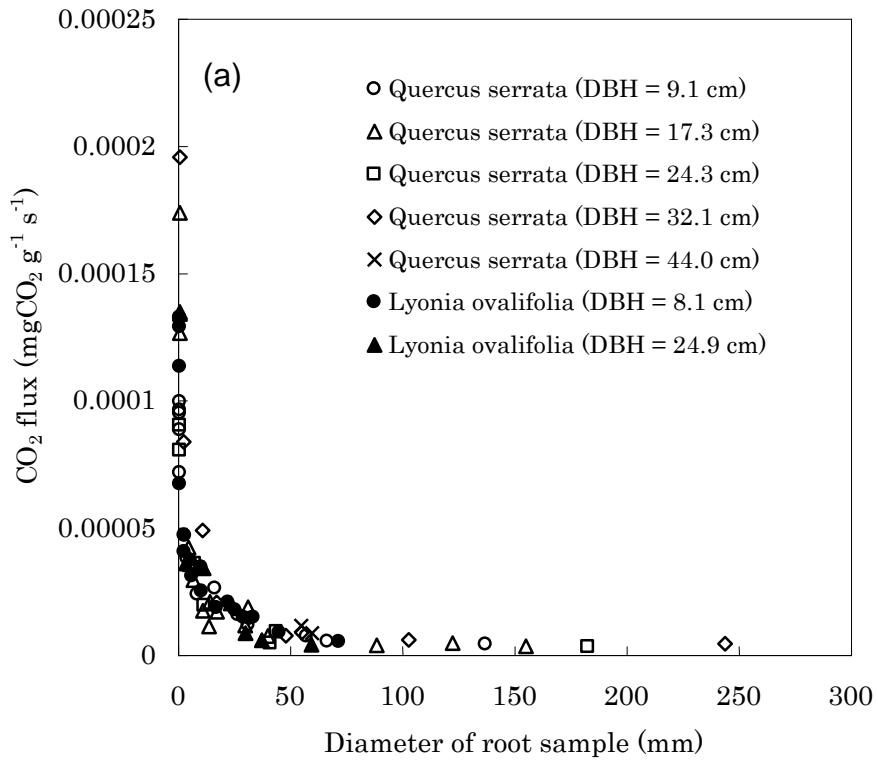


Fig. 4-8 The relationship between diameter and respiration rate of root samples



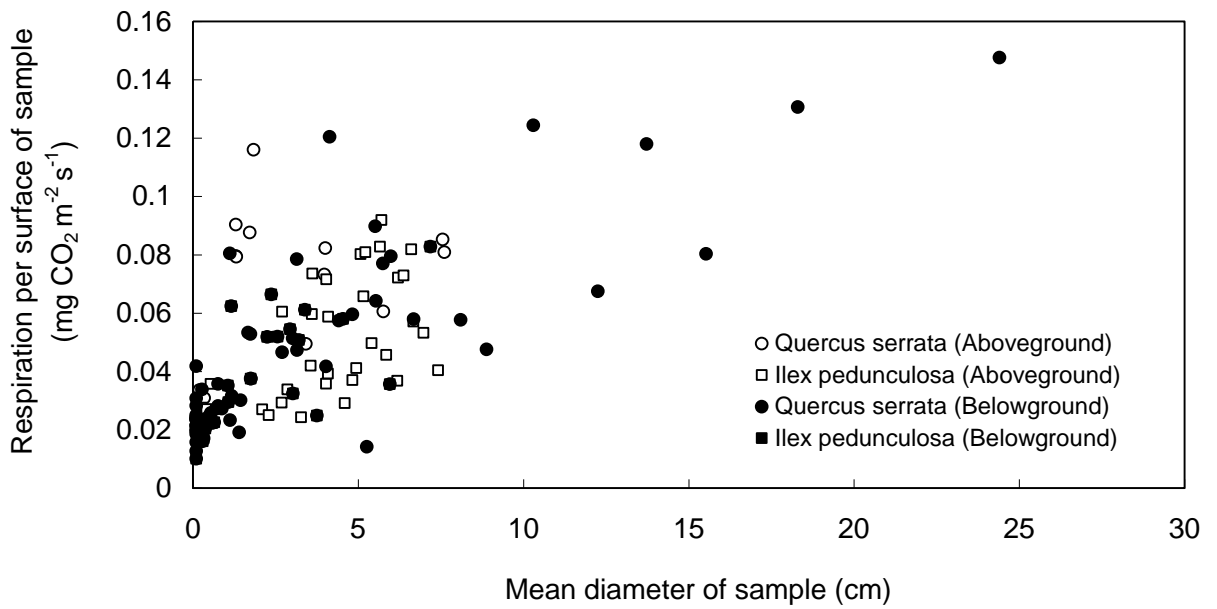


Fig. 4-9 The relationship between diameter and respiration rate per sample surface area of root samples and aboveground samples

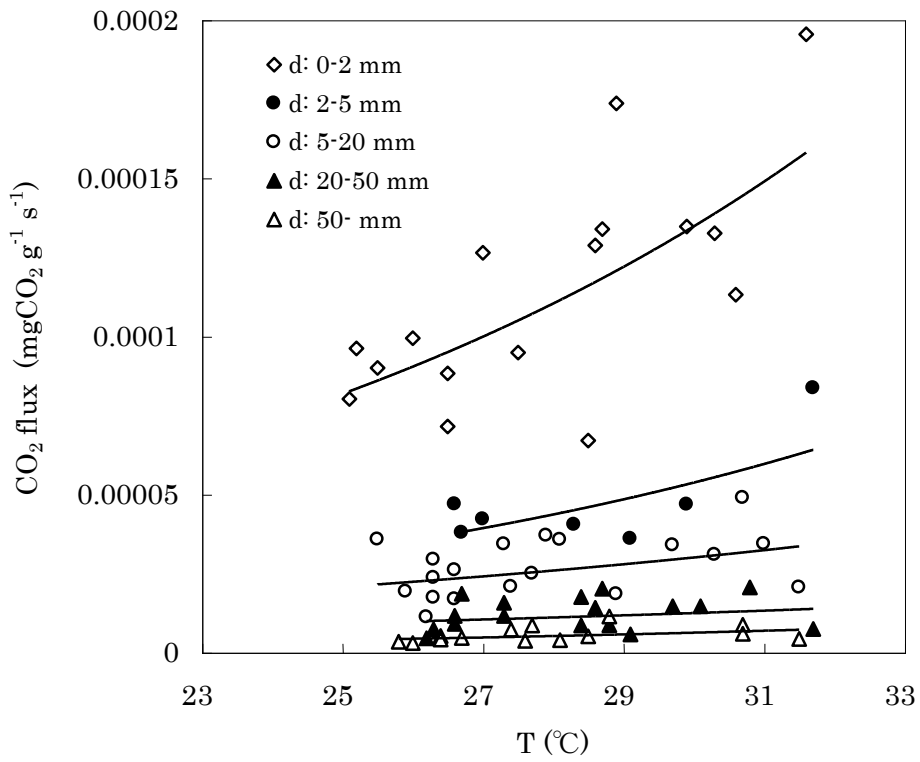


Fig. 4-10 The relationship between temperature in chamber and root respiration

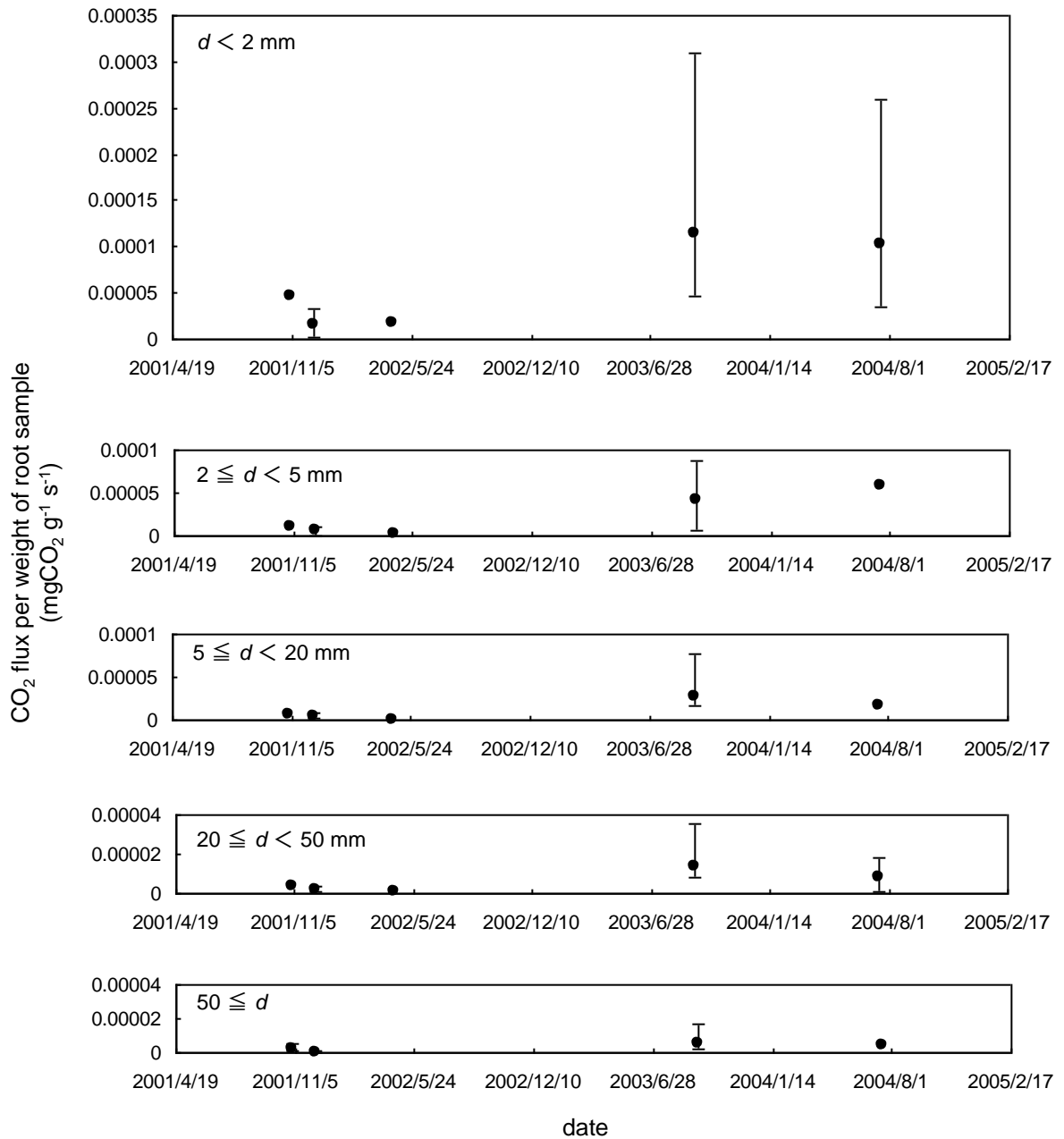


Fig. 4-11(a) The collected data of  $R_{r(weight)}$ . Error bars mean max. and min of  $R_{r(weight)}$ .

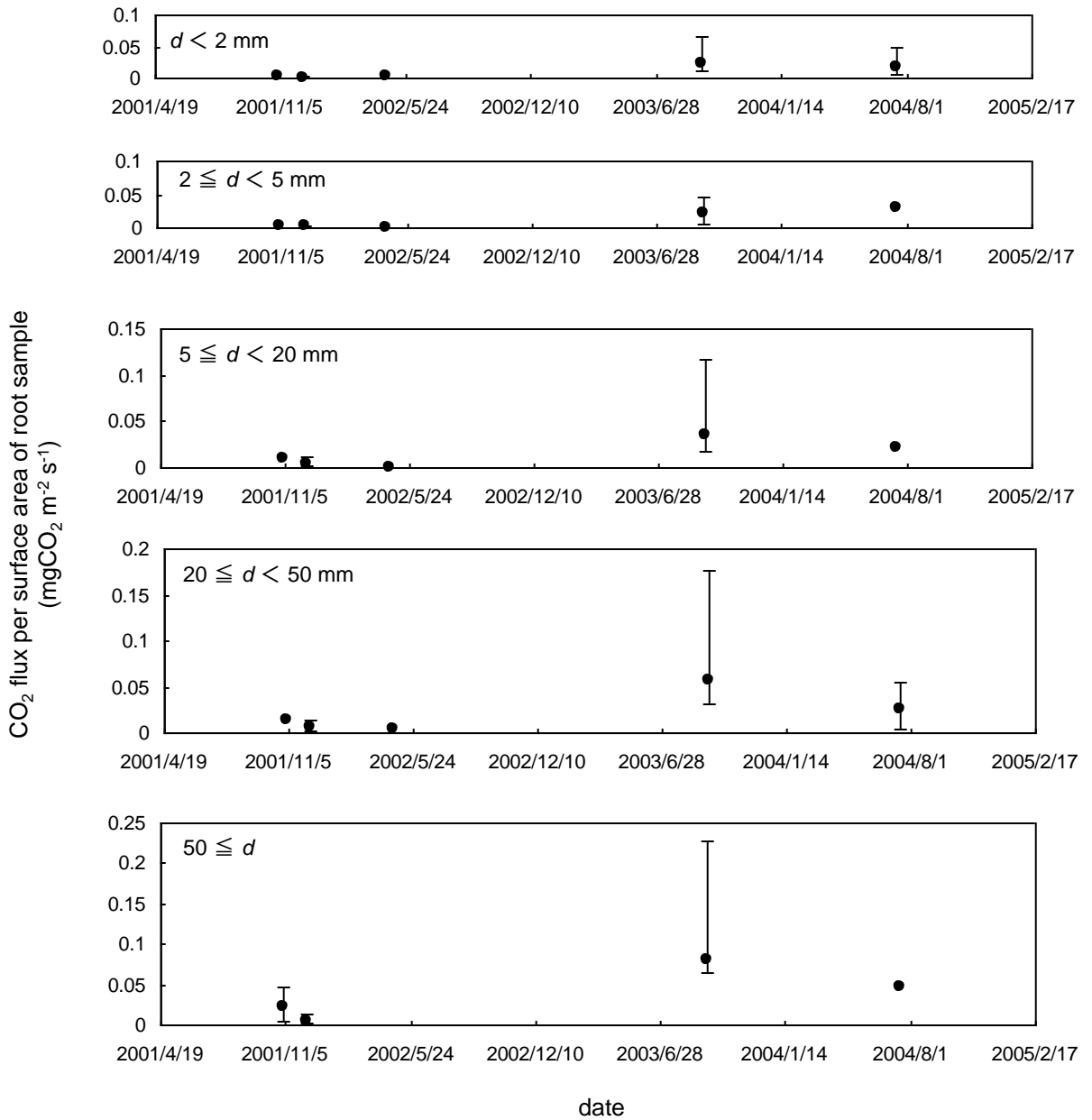


Fig. 4-11(b) The collected data of  $R_{r(sa)}$ . Error bars mean max. and min of  $R_{r(sa)}$ .

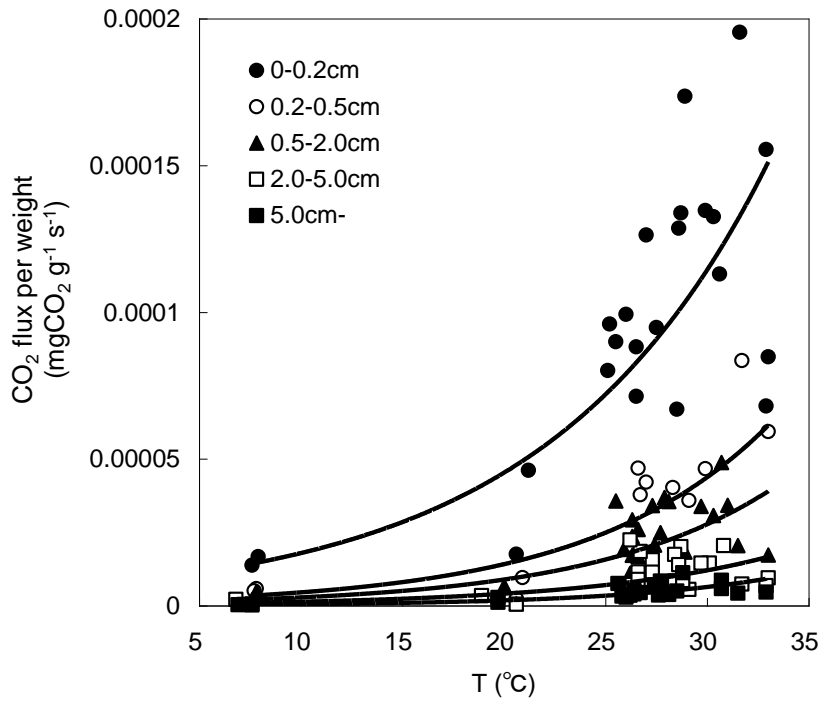
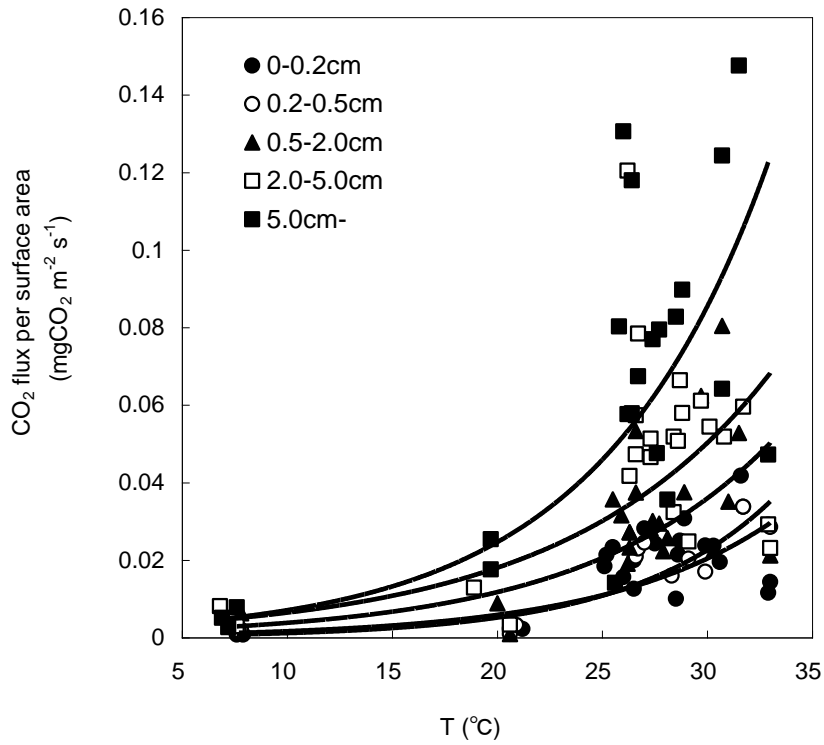


Fig. 4-12 The relationship between temperature in chamber and root respiration

**Table 4-2**

Parameters for allometric relationships ( $Y = a \cdot \exp bT$ ) and coefficients of determination ( $r^2$ )

<i>Y</i>	<i>T</i>	class of diameter	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
<i>Rr per surface area</i> (mgCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	<i>temperature in a chamber</i>	0-2mm	0.0003	0.1468	0.764
		2-5 mm	0.0005	0.1240	0.699
		5-20 mm	0.0013	0.1116	0.520
		20-50 mm	0.0023	0.1023	0.541
		50 mm-	0.0021	0.1243	0.764
<i>Rr per weight</i> (mgCO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	<i>temperature in a chamber</i>	0-2mm	7.E-06	0.0926	0.732
		2-5 mm	1.E-06	0.1127	0.688
		5-20 mm	9.E-07	0.1131	0.522
		20-50 mm	5.E-07	0.1069	0.523
		50 mm-	2.E-07	0.1234	0.848

## 第5章 森林土壌から放出される根呼吸量の算出 および土壌呼吸量との比較

### 5-1 はじめに

この章では、4章で求めた階級ごとの根呼吸量と、3章で求めた階級ごとの根現存量を用いて、試験地における土壌の単位面積あたりの根呼吸量を算出し森林全体の根呼吸量の推定を行った。さらにその結果を、並行して測定された空間分布を考慮に入れた土壌呼吸量推定値と比較することにより、森林の土壌呼吸において根呼吸の占める役割の評価を試みた。

本試験地では、さまざまな樹種が混在し、地形も複雑なので、空間的な根呼吸量の変動は大きいと考えられ、トレンチ法によって根呼吸量を測定することは困難であり、また土壌呼吸についてもその空間変動を考慮に入れた観測を行う必要がある。そこで、サンプリング法による根呼吸量観測と、多点土壌呼吸量観測（玉井ら、2005）を並行して行い、(1) 根呼吸に関しては3章の根現存量の推定結果と4章の根直径－根呼吸量関係を用いることにより試験地内の平均的な根呼吸量の推定を行った。(2) つぎに、土壌呼吸に関しては、その空間分布を考慮に入れるために試験地内の256点で測定を行い土壌呼吸量の分布と試験地内の平均的な土壌呼吸量の推定を行った。この二つの結果を比較することにより、本章では土壌呼吸量における根呼吸量の寄与を評価した。つぎに、季節ごとに測定された根呼吸量についても同様な手法で、試験地の単位面積あたりの呼吸量に換算した。この結果と、玉井ら（2005）によって行われた土壌呼吸の季節変化の観測を比較した。

### 5-2 方法

#### 5-2-1 土壌表面積あたりの平均根呼吸量の推定

試験地における土壌呼吸量に占める根呼吸量の寄与を推定するためには、土壌面積あたりの根呼吸量を推定する必要がある。そのために、サンプリング法を用いて求めた重量あ

たりの根呼吸量 ( $R_{r (weight)}$ ) と、根直径ごとの根現存量を用いて、試験地土壌面積あたりの根呼吸量 ( $R_{r (area)}$ ) を計算した。

春期 (4月22日)、盛夏期 (7月16日)、夏期 (9月9-11日)、秋期 (11月11日)、および冬期 (12月10-11日) に、根直径 ( $d$ ) を、 $d < 2 \text{ mm}$ ,  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ ,  $5 \leq d < 20 \text{ mm}$ ,  $20 \leq d < 50 \text{ mm}$ ,  $d \geq 50 \text{ mm}$  の5階級にわけ、サンプリング法を用いて  $R_{r (weight)}$  が測定された (Fig. 4-3)。4章で示したように、短期間であっても温度と呼吸量の間には指数関数的な関係が得られたが、サンプル間のばらつきも大きく、測定期間中の比較的狭い温度範囲の中で温度-呼吸量関数から等温度呼吸量を算出するのは適切ではないと考えられる。また、サンプリングによる測定時と土壌中とでは温度条件が異なるが、ここでは測定された値をそのまま根呼吸量として用いることとした。各期間における直径階級ごとの  $R_{r (weight)}$  の平均値を求め、5階級ごとに求められた根現存量 (Dannoura *et al.*, 2006) に乗じて、試験地の季節ごとの  $R_{r (area)}$  を求めた。

#### 5-2-2 多点 (265箇所) 観測による平均土壌呼吸量の測定

2003年9月9日、11日に、土壌呼吸量 ( $R_s$ ) と根呼吸量 ( $R_r$ ) を同時に観測した。 $R_s$  の測定には Nobuhiro *et al.* (2003) が開発した手動チャンバーを用いた。これは土壌表面に埋設されたソイルカラー (塩ビ製の直径9.1 cmの円筒) の上に、IRGA 二酸化炭素濃度センサー (GMD-20, Visala 社製) が内蔵されたチャンバーをかぶせて土壌呼吸を測定する仕組みになっている。山城試験地全体の土壌呼吸量を推定する目的で、試験地を横断するように2本のライン A, B を設定し、ライン A には96個の、ライン B には160個のソイルカラーを約70 cm 間隔で設置した (Fig.5-1)。ライン A 上における土壌呼吸量は9月9日12-18時に、ライン B 上における土壌呼吸量は9月11日10-16時に測定された。この試験地内256ヶ所において玉井ら (2005) によって測定された  $R_s$  の平均値を、この期間の土壌呼吸量とした。5cm深の地温を熱電対で、5cm深の土壌含水率を土壌水分センサー (HYDRA moisture probe, Stevens Vitel 社製, 米国) でそれぞれ測定しており、9月9日の地温は  $26.7 \pm 1.0^\circ\text{C}$ 、土壌含水率は  $0.094 \pm 0.029 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ 、9月11日の地温は  $26.1 \pm 0.9^\circ\text{C}$ 、土壌含水率は  $0.107 \pm 0.042 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  であった。



### 5-2-3 土壌呼吸量の季節変動の測定

玉井ら（2005）によって、試験地内の 8 点の各点について 2002 年 9 月から 2003 年 7 月にかけて 30 回の土壌呼吸量の測定が行われており、この測定結果を上述の根呼吸量測定結果と比較することにより、土壌呼吸量に占める根呼吸量の割合を季節ごとに推定した。土壌呼吸量の測定は 5-2-1-2 と同様に、IRGA 二酸化炭素濃度センサー（GMD-20, Visala 社製）が内蔵されたチャンバーをかぶせて測定されており、5cm 深さの地温が近傍で測定されている。

## 5-3 結果

### 5-3-1 土壌呼吸量の多点観測との比較

平均  $R_r$  (*weight*) および標準偏差, Dannoura *et al.* (2006) の結果に基づいた試験地における根現存量を Table 5-1 に示す。直径階級ごとの根呼吸量を、根直径階級ごとの根現存量に乗じて  $R_r$  (*area*) を算出した。この期間中の平均  $R_r$  (*area*) は  $0.071 \text{ mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  となった。また、細根の根呼吸量における高い寄与率が示された (Fig. 5-2)。

測定された調査地内 256 ヶ所での土壌呼吸量の平均値は、 $0.19 \text{ mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であった (玉井ら, 2005)。この値を調査地の平均値と仮定して、根量から算出された根呼吸の値と比較すると、この期間、本試験地において、土壌呼吸量に占める根呼吸量の割合は 37.2%であると計算された。

### 5-3-2 土壌呼吸の季節変動観測との比較

季節ごとに測定された  $R_r$  (*area*) および根直径階級ごとの  $R_r$  (*area*) の内訳を Fig.5-3 に示す。どの季節でも細根からの呼吸量が大きく、特に春期の測定においては細根の占める割合が高かった。玉井ら（2005）によって測定された  $R_s$  と、サンプリング法で得られた  $R_r$  (*area*) を比較した (Fig.5-4)。前節で示したように、夏期（9月9, 11日）は土壌呼吸と根呼吸の並行測定によって、土壌呼吸に占める根呼吸の割合は 37.25%であると推定された。この期

間以外の各季節に関しては  $R_r$  (*area*) が測定された月日と最も近い  $R_s$  と比較し、土壌呼吸に占める根呼吸の割合は、春期（4月22日）では18.7%、盛夏期（7月16日）では52.3%、秋期（11月11日）では59.8%、および冬期（12月10-11日）では23.6%であった。

温度と呼吸量の関係について、季節ごとに測定した  $R_r$  (*area*) と温度の関係を Fig5-5 に示す。試験地の単位面積あたりの根重量を階級別の  $R_r$  (*weight*) に乗じているため指数関数の傾きは  $R_r$  (*weight*) と同じであり、 $Q_{10}$  の変動は2.5から3.1であった。試験地内の8点を平均したものを、その日の試験地における  $R_s$  とし（玉井ら、2005）、 $R_s$  と5cm深さでの地温の関係を示した（Fig.5-6）。 $R_s$  の  $Q_{10}$  は2.06と計算された。

#### 5-4 考察

本章では、試験地面積あたりの根呼吸量を算出した。その結果、いずれの季節においても、根現存量のうち15%程度である根直径2mm以下の細根からの呼吸量が根呼吸量の約6割以上を占めていると推定された。Pregitzer *et al.* (1998) は、根呼吸量の直接的な制限要因として窒素濃度、根直径、土壌深度をあげており、根の直径が小さいほど、また浅いところに存在する根ほど呼吸速度が大きいことを示している。本研究においても、根直径の小さい根の呼吸量が大きく、根呼吸量に対する高い寄与が示された。

本研究では、サンプリング法による根呼吸量の測定と土壌呼吸量の測定を並行して同時期に行うことで、根由来の  $\text{CO}_2$  放出量が土壌呼吸量に占める割合を推定した。また、毎木調査に基づく試験地全域の根現存量と試験地における土壌呼吸量の多点観測から、空間変動の大きい土壌呼吸量にしめる根呼吸量の寄与率を広範囲で推定することができた。Bowden *et al.* (1993) は、温帯の広葉樹混交林において、土壌呼吸量のうち33%が生きている根からの呼吸量であり37%が地上部リター、30%が根リター由来であったと推定しているが、この値と比較しても、同程度の値であった。

また Nakane *et al.* (1996) は温帯落葉広葉樹林で皆伐をした結果から土壌呼吸にしめる根呼吸の割合を51%と推定している。Ohashi *et al.* (2000) によるスギ人工林での実験によるとその割合は49-57%であった。Lee *et al.* (2003) はトレンチ法を用いて土壌呼吸に占

める根呼吸の割合を推定し、実験を行った2年間のうち特異的に寄与率の高かった11月を除くと1年目では32–48%、2年目では最も寄与率の高かった5月を除くと27–39%であったと述べている。さらに年間を通して27–71%の間で推移しており、根呼吸には環境要因だけでなく季節性も重要であると考察している。本研究では、夏季の集中的な根呼吸と土壤呼吸の観測により、土壤呼吸に占める根呼吸の割合を37.2%と推定した。さらに夏季以外に4回サンプリング法による根呼吸の測定を行った結果、明確な温度依存性が確認でき、直径階級別に得られた $Q_{10}$ は2.5から3.1であった。この値は根呼吸量の温度に対する反応において $Q_{10}$ が2–3程度の値を示すとした報告(Burton *et al.*, 1998; Burton *et al.*, 1996; Ryan *et al.*, 1996; Zogg *et al.*, 1996)と同程度の値であった。一方、土壤呼吸に占める根呼吸の割合は18.7–59.8%と変動したが、土壤呼吸も根呼吸も日変化や季節変化が大きく、瞬間の値で評価することは困難であり、サンプリング法を用いた根呼吸の測定だけでは季節性について述べることは難しいと考えられる。

樹体呼吸量の季節変化(例えばBosc, *et al.*, 2003; Cannell and Thornley, 2000)や、土壤呼吸量の環境要因に対する反応(例えばLee, *et al.*, 2002; Mizoguchi *et al.*, 2005)などについては多数報告されている。本試験地においても自動開閉式チャンバーを用いた土壤呼吸量(玉井ら, 2005)および樹体呼吸量の観測(Miyama *et al.*, 2003)が行われており、それぞれの呼吸現象について季節変動特性が示されている。根においても、生産量や枯死量といった媒体の季節変動および、呼吸活性の環境要因に対する変動にしたがって、根の土壤呼吸に対する寄与も大きく変動することが予想される。ここでは、根の太さによる寄与の違いが大きく、現存量で15%とそれ程大きくはない細根が、根呼吸のなかで大きな役割を果たすことが明らかになった。そこで、次章において細根の呼吸量を連続的に測定するための測定装置を用いた根呼吸量の季節性の評価を行う。

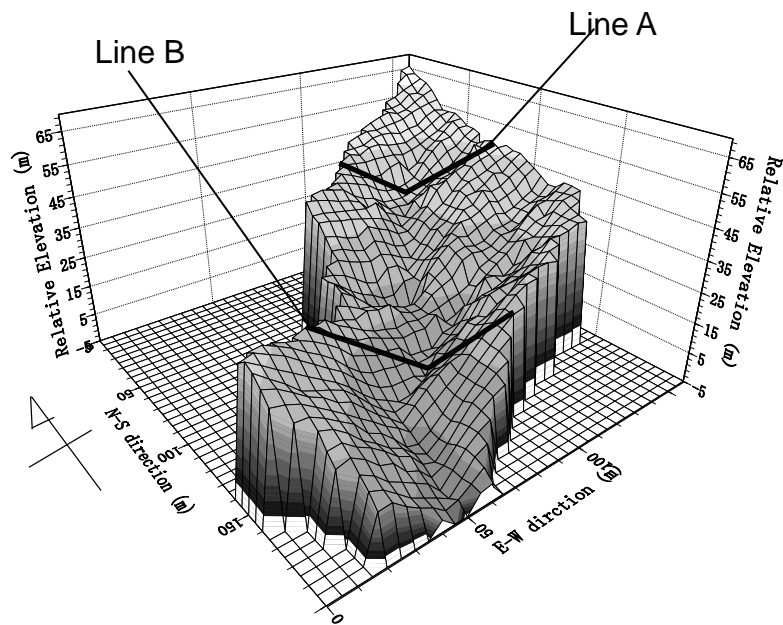


Fig.5-1 Yamashiro Experimental Forest

Table 5-1. Estimated root biomass and root respiration of Yamashiro Experimental Forest

	Class of root diameter (mm)				
	0-2	2-5	5-20	20-50	50-
Root biomass ( $t\ ha^{-1}$ )	3.691	2.361	1.965	5.106	10.282
Root respiration ( $\mu\ gCO_2\ g^{-1}\ s^{-1}$ )	0.114	0.048	0.027	0.012	0.006
SD of root respiration	0.036	0.016	0.009	0.005	0.002

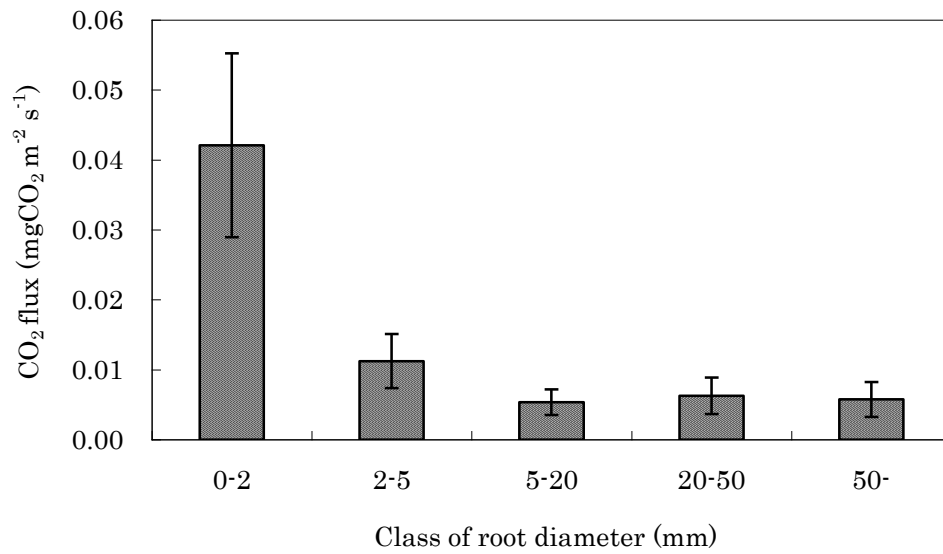


Fig.5-2 Root respiration per unit area classified by root diameter

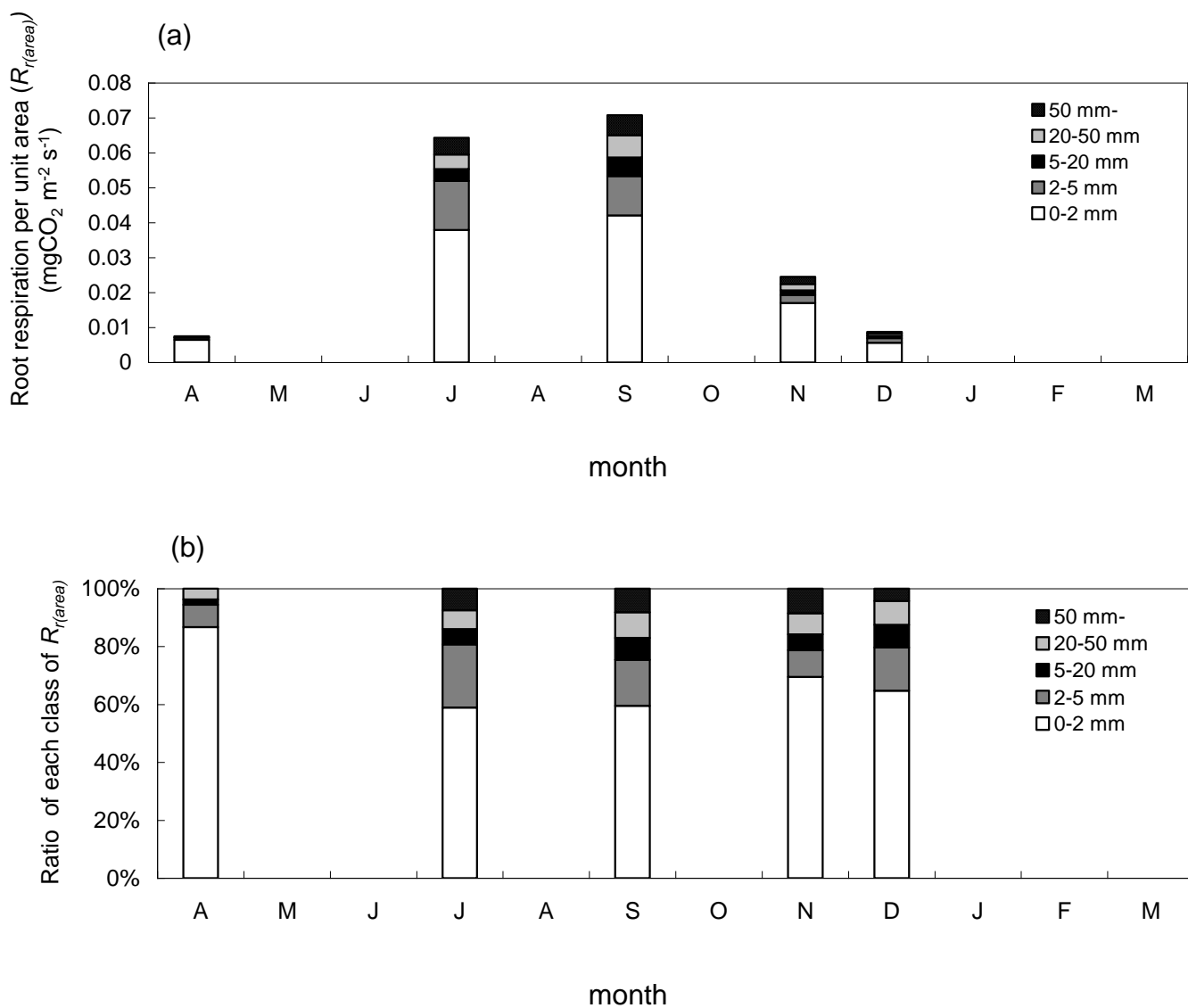


Fig.5-3  $R_{r(areaa)}$  calculated using  $R_{r(weight)}$  and root biomass by root class (a) and ratio of each class of  $R_{r(areaa)}$  (b)

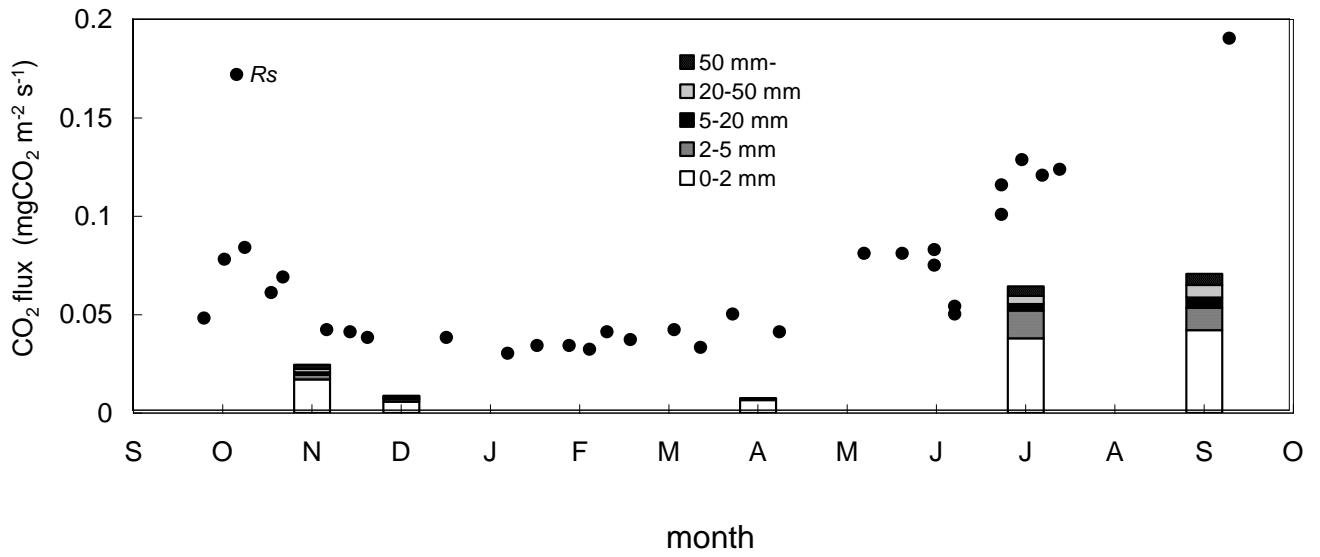


Fig.5-4 Seasonal comparison of  $R_{r(area)}$  and  $R_s$

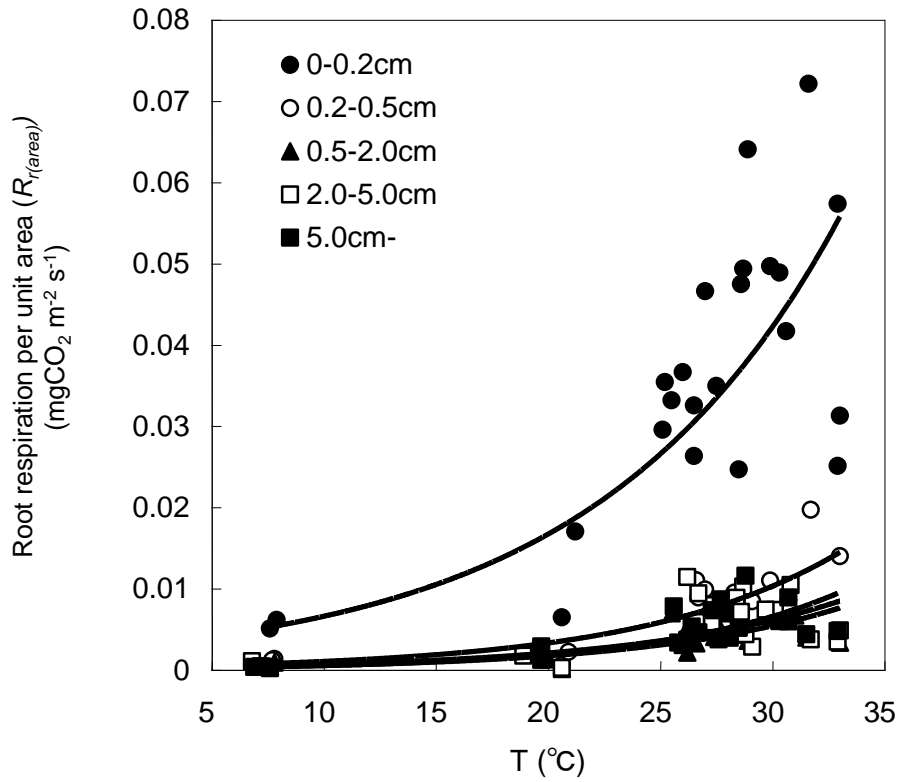


Fig. 5-5 The relationship between temperature in chamber and  $R_r(\text{area})$  of each diameter class



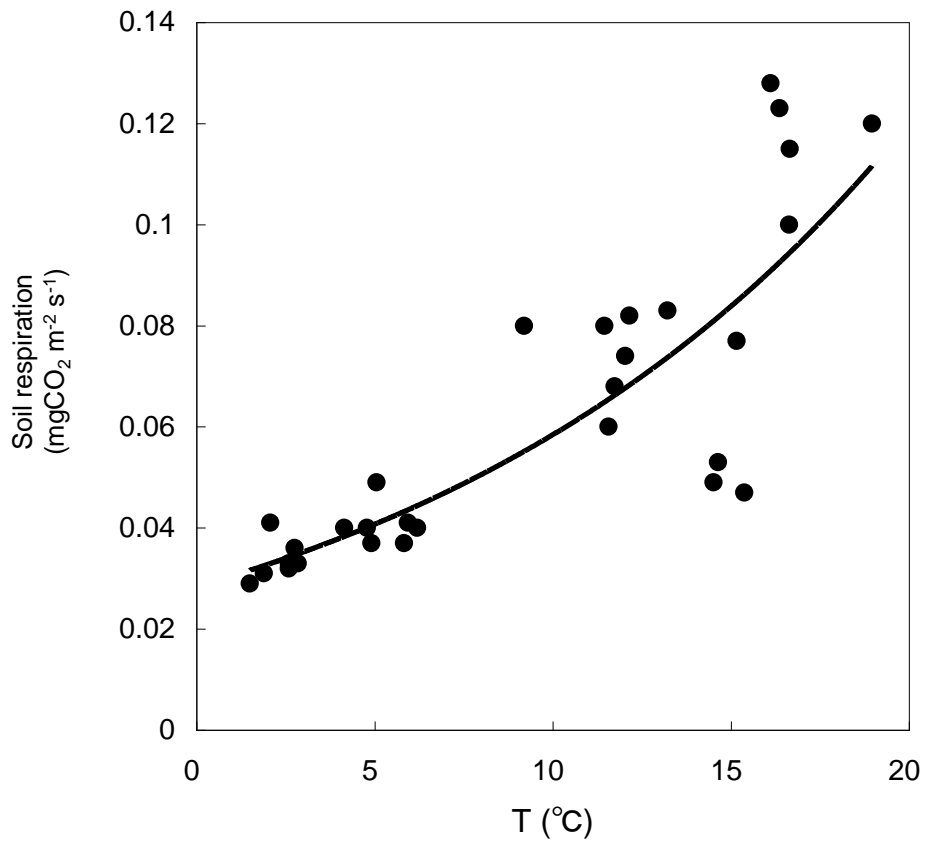


Fig.5-6 The relationship between soil temperature(5cm in depth) and  $R_s$

## 第6章 根呼吸量の連続観測

### 6-1 はじめに

第4章ではサンプリング法を用いた根呼吸量の測定によって、根呼吸量の直径依存性を明らかにした。しかし、サンプリング法は、攪乱を伴う破壊的測定であるため、同一サンプルを連続して測定することができない。しかし、直径ごとの根呼吸量の測定から、細根の呼吸量の重要性が示され、季節ごとの根呼吸測定から、根呼吸の温度依存性が示された。根呼吸量を評価するためには、細根の呼吸量を正確に把握し、根呼吸量の環境要因に対する反応特性を明らかにする必要がある。そこで、根からの呼吸量を生きたまま連続的に測定するための装置を開発した。これは Mizoguchi *et al.* (2003) や Liang *et al.* (2003) に見られるような、通常土壌呼吸の測定に用いられる通気密閉法を応用したものである。本研究では、土壌を、有機物土壌、根、鈣質土層の3つのコンパートメントに分離し、土壌表面から放出されるそれぞれのコンパートメント由来のCO<sub>2</sub>を個々に測定するために、独自の操作実験を試みた。この方法は、自然状態により近い状態で根呼吸を連続して測定できる新しいアプローチである。

### 6-2 方法

#### 6-2-1 自動開閉式チャンバーによる根呼吸量の自動計測

土壌表面を介したCO<sub>2</sub>フラックスを連続して測定するための自動開閉式チャンバーを作成した。このシステムは5つのチャンバーとIRGA (LI-820, Li-cor, Lincoln, USA) からなる。各チャンバーは、内径13 cm×28 cm、高さ4 cm、アクリル厚さは1 cmであり、土壌接地面積は364 cm<sup>2</sup>である。プログラムタイマー (ZEN, Omron 社製) を使用して、これらのチャンバーを順番に稼働させた。チャンバーの蓋は個々に内蔵されたモーターによって開閉される。蓋を閉めてチャンバーを密閉し、チャンバー内部のCO<sub>2</sub>の濃度上昇をIRGA (赤外線ガスアナライザー) を用いて測定した。電磁弁によって測定中のチャンバーのみが、IRGAに接続される。本研究では測定時間は5分間に設定した。5つのチャンバーが順

番に稼動し、最初のチャンバーがふたたび稼動するまでの時間はおよそ 35 分であった。本研究では、1 秒間に 1 回の頻度でロガーに記録された  $\Delta\text{CO}_2$  を用いて以下の式により土壌からの  $\text{CO}_2$  放出量 ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) を計算した。

$$R_{(area)} = \Delta\text{CO}_2 \times V / 22.4 \times 273.2 / (273.2 + T_{cell}) \times 44.01 / 10^3 / area \quad (6-1)$$

上式において

$$\Delta\text{CO}_2 = \frac{1}{n} \left( \sum_{i=1}^n \frac{C_{\text{CO}_2}(t_i + \Delta t) - C_{\text{CO}_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \quad (6-2)$$

$R_{(area)}$  : 土壌表面積あたりの  $\text{CO}_2$  放出量 ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\Delta\text{CO}_2$  : チャンバー内の単位時間あたりの平均  $\text{CO}_2$  濃度上昇速度 ( $\text{ppm s}^{-1}$ ),  $V$  : 系内の空气体積 ( $\text{m}^3$ ) ( $V =$  チャンバー容積 + チューブ内体積 - サンプル体積),  $T_{cell}$  : IRGA の内部の測定セルの温度 ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $area$  : チャンバーの接地面積 ( $\text{m}^2$ ),  $n$  : データ数,  $t_i$  : 測定開始時間,  $\Delta t$  : 濃度上昇計算時間,  $\text{CO}_2(t)$  : 時間  $t$  における  $\text{CO}_2$  濃度 ( $\text{ppm}$ )

## 6-2-2 根呼吸量を分離して連続測定するための方法

本試験地の土壌は、有機物の多く含まれる A 層と、有機物のほとんど含まれない B 層(鉍質土層)からなる。また A 層は非常に薄く、そのため根は土壌表層付近にシート状に分布している。土壌呼吸量、根呼吸量、鉍質土層を測定するために以下の 3 種類のプロットを設けた。それぞれの  $\text{CO}_2$  放出量を比較するために、プロットの設置は試験地の尾根部における隣接した場所で行った。

### (A) 土壌呼吸量 ( $R_s$ ) 測定プロット

A 層の有機物、および根、B 層の鉍質土層の全てを含めた  $\text{CO}_2$  放出量、すなわち土壌呼吸量を測定するための無処理区である (Fig.6-1-(A))。

### (B) 根呼吸量 ( $R_r$ ) 測定プロット

土壌表層に存在する細根からの呼吸量を測定するために、A 層の有機物土壌を注意深く除去

し、細根だけを残した。本試験地の土壌は花崗岩由来であるため、有機物土壌のかわりに有機物が含まれておらず母材に比較的近いと考えられるマサ土を充填した(Fig.6-1-(B))。測定に用いたマサ土からの CO<sub>2</sub> 放出量が測定上無視しうる程度に軽微であることは事前に確認を行った。B 層以下からの CO<sub>2</sub> の放出を遮断するために A 層と B 層の境目にアクリル板を挿入した。根を枯死させないために測定プロットは樹木 (*Q. serrata*) の根株付近に設置し、根系がチャンバーの下を通るように設置した(Fig.6-2)。

### (C) 鈹質土層からの CO<sub>2</sub> フラックス ( $R_m$ ) 測定用プロット

B 層以下からの CO<sub>2</sub> 放出量を評価するために、A 層を根を含めて全て除去し、かわりにマサ土を充填した。なお、B 層は花崗岩由来のレキであり、有機物はほとんどみられない(Fig.6-1-(C))。

根呼吸量の測定用に 3 つ、土壌呼吸量、鈹質土層からの呼吸量測定用に各 1 つずつの自動チャンバーを設置した。3 深度(地表面付近:1cm, 最も細根が多く見られる深度:4cm, A 層の最深部:7cm)での土壌温度を、熱電対を用いて測定した。また各チャンバー付近で土壌含水率を 30 分に一回の頻度で測定した。この連続測定は 2004 年 4 月から 2005 年 9 月にかけて行った。

## 6-3 結果と考察

### 6-3-1 年間の各呼吸量の推移

2004 年 4 月から 1 年間以上にわたり連続して測定を行い、根の呼吸量の季節変化を得ることができた。Fig.6-3 に 2004 年 4 月から 2005 年 9 月にかけての地温、土壌含水率、CO<sub>2</sub> 放出量の季節変動を示す。 $R_s$ 、 $R_r$ 、 $R_m$  はいずれも冬期に減少し、2005 年の春期には再び呼吸量の増大が観測された。 $R_m$  の土壌呼吸に占める割合は、年間を通して 20%程度であった。根、菌根、および根圏の呼吸は、葉や細根のリターの分解とともに、土壌呼吸の大きな部分を占める(Bhupinderpal *et al.*, 2003; Giardina *et al.*, 2004)という指摘と同様に、A 層が薄い本試験地においても、A 層からの呼吸量が全土壌呼吸の 80%を占めていた。

Fig.6-4 に、降雨後の変化に伴う各要素の日変化の一例を示す。地温、含水率、各処理区からの呼吸量、 $R_r$  と  $R_m$  が  $R_s$  に占める割合が、降雨後 5 日間にわたり示されている(Dec.13.2004—Dec.17.2004)。この期間、地温は明瞭な日変化を示し、土壌含水率は 0.195 (cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup>)から 0.155

( $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ )に減少した。 $R_s$ は日変化を示しながら、土壌含水率の低下に伴って減少した。一方、 $R_r$ は、土壌含水率の低下に伴った減少は見られなかった。その結果、 $R_s$ に占める $R_r$ の割合は日変化を示しながら徐々に増加する傾向を示した。 $R_s$ と $R_r$ は、降雨に対する反応性に違いがある可能性が示された。

### 6-3-2 温度に対する反応性

$R_s$ 、 $R_r$ 、 $R_m$ ともに、地温との間で指数関数による近似が可能であった。5つのチャンバーにおける30分ごとに得られたデータを用いて $\text{CO}_2$ 放出量と4cmの深さでの地温との関係式は、以下の式で近似された。

$$R = a \exp (bT_s) \quad (6-3)$$

$R$ : 各チャンバーからの $\text{CO}_2$ 放出量,  $T_s$ : 4 cmの深さでの地温

$Q_{10}$ は $R_r$ の3つのチャンバーでそれぞれ2.64, 2.38, 2.12,  $R_m$ では1.93,  $R_s$ では2.97であった。Fig.6-5にそれぞれの近似曲線を示す。

しかし、地温と $\text{CO}_2$ 放出量との関係の中で、特に高温下の場合には、近似曲線からの変動幅が大きかった。たとえば、 $25^\circ\text{C}$ の等温下において、 $R_s$ の値は $0.11$ から $0.28(\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ の値をとり、 $R_r$ でも、 $0.01$ から $0.18(\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ の値をとった。これらのデータは30分ごとに得られたデータであるので日変化を含んだ変動を示している。この変動幅が温度だけでは説明されず、土壌含水率や季節性といったほかの要因を考慮に入れる必要があると考えられる。

Fig.6-6は $R_s$ 、 $R_r$ 、 $R_m$ それぞれについて、Fig.6-5で示された指数近似式の残差を、地温と土壌含水率それぞれについてプロットしたものである。

$R_s$ では、近似関数からの残差は、地温が高いときと、土壌含水率が低いときに、マイナスの値をとる傾向が見られた。高温下での乾燥が土壌呼吸の制限要因となることが示唆される。一方、 $R_r$ の乾燥による影響は $R_s$ と比較すると小さかった。

日平均値を用いた、4 cm 深での地温と各処理区での $\text{CO}_2$ 放出量との関係を Fig.6-7 に示す。 $R_r$

は3つのチャンバーの平均値を用いている。CO<sub>2</sub>放出量はどの処理区においても地温の増加に対して指数関数的な反応を示した。それぞれの処理区におけるCO<sub>2</sub>放出量は以下のように近似された。

$$R_s = 0.015 e^{0.1099T_s} \quad (6-4)$$

$$R_r = 0.011 e^{0.0861T_s} \quad (6-5)$$

$$R_m = 0.0057 e^{0.0675T_s} \quad (6-6)$$

ここで、 $T_s$  は 4 cm の深さにおける地温の日平均値である。 $R_s$ ,  $R_r$ ,  $R_m$  の  $Q_{10}$  はそれぞれ 3.00, 2.37, 1.96 であった。

Boone *et al.* (1998) は、根の含まれないプロットからの土壌呼吸量とコントロールプロットでの土壌呼吸量との差を「根呼吸」と仮定して  $Q_{10}$  を計算し、4.6 であったと述べている。この値はほかの研究で報告された値 (Burton *et al.*, 1998; Burton *et al.*, 1996; Ryan *et al.*, 1996; Zogg *et al.*, 1996) よりも大きく、さらにコントロールプロットでの土壌呼吸の  $Q_{10}$  よりも大きな値であった。Boone *et al.* (1998) は、この理由を、根呼吸として計算された値には、根呼吸のみならず、菌根や、たとえば、根圏の微生物相の作用による detritus (生物体の破片や残骸などの有機物) や滲出のような根由来の有機物質の分解による呼吸が含まれているためだとし、根が土壌呼吸の温度反応特性に大きな影響を与えていることを強調している。

本研究で得られた  $R_r$  の  $Q_{10}$  は 3 つのチャンバーでそれぞれ 2.64, 2.38, 2.12 となり、これら 3 チャンバーを平均し、日平均値を用いて計算すると 2.37 となった。この  $R_r$  の  $Q_{10}$  はいずれも  $R_s$  よりも低く、 $R_m$  よりも高い値となっている。本研究では Boone *et al.* (1998) とは異なり、呼吸量測定の対象となる根は有機物土壌中ではなく、マサ土中に存在する。したがって有機物の影響を受けにくく、根からの呼吸量をより分離して測定できたと考えられる。

### 6-3-3 含水率に対する反応性

Fig.6-8 は日平均値を用いた土壌含水率と  $R_s$  および  $R_r$  との関係を示す。 $R_s$  は降雨直後の非常に高い含水率のもとで落ち込みが見られる点を除いて、土壌含水率の低下に伴って減衰していた。玉井ら(2005)の結果と同様に、高含水率下での呼吸量が大きい傾向がみられた。また、上村(2005)が、有機物分解呼吸の最大値は比較的高い土壌含水率で見られること報告しているように、 $R_s$  にみられる土壌含水率に対する反応は分解呼吸において観察される反応と同じような傾向を示した。サンプリング法を用いて、本試験地で2003年9月に行った実験で  $R_r$  が  $R_s$  の 37.2%を占めることが報告されている(Dannoura *et al.*, *in press*)ように、本試験地では  $R_s$  の大きな部分を有機物分解呼吸が占めており、 $R_s$  に対して有機物分解呼吸が与える影響は大きいと考えられる。

一方、 $R_r$  は  $R_s$  と比較すると、各温度で、土壌含水率との間に明確な正の相関は見られなかった。 $R_s$  の最大値は、土壌含水率の高い期間に見られたが、 $R_r$  はそれよりも低いおよそ  $0.1 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  の土壌含水率で最大値を示した(Fig.6-8)。土壌含水率の低下に伴う急激な減衰は、非常に乾燥した期間を除いて  $R_r$  では観察されなかった。Irvine *et al.* (2005) は樹木の片方からだけ水を与える実験を行い、乾いた側からの  $R_s$  が増大することを報告している。また成長期の  $R_r$  に光合成産物が強く影響することを示唆している。本研究では日平均値を用いた  $R_s$  に対する  $R_r$  の割合は主に土壌含水率に伴って変化した。Fig.6-9 に  $R_s$  に対する  $R_r$  の割合と土壌含水率の関係を示す。 $R_r/R_s$  の値は土壌含水率の増加に伴って 64.8% から 27.3% に減少した。

根の呼吸に関して自然状態のまま、環境要因に対する反応性について調べた研究例はほとんどみられない。根の呼吸量の温度に対する反応性を測定した研究はいくつかみられ(Burton *et al.*, 1998; Burton *et al.*, 1996; Ryan *et al.*, 1996; Zogg *et al.*, 1996),  $Q_{10}$  が 2-3 程度の値を示すことを報告している。これらに対して、Boone *et al.* (1998) は、土壌呼吸と根を除去した呼吸の温度に対する反応性の違いから根の  $Q_{10}$  が他の実験によって求められた呼吸量と比較して高いことを示し、根だけでなく菌根など、根をとりまく要素も同時に測定できるような実験をおこなうと  $Q_{10}$  は高くなると述べている。土壌呼吸は主に有機物分解呼吸量と根呼吸量とからなる。有機物分解呼吸量は降雨や含水率に大きく支配されており(上村, 2005), 今回の測定から、根呼吸は分解呼吸量と比較して、含水率に対する関係性が緩やかだということが示された。両者の合成である土壌呼吸は、それらの特徴が混合されたものであると予想される。根に関しては枯死再生サイクルを含め、未解明

の部分非常多い。今後は、根の季節特性を考慮に入れることで、森林炭素循環における根の役割がより明らかになると考えられる。



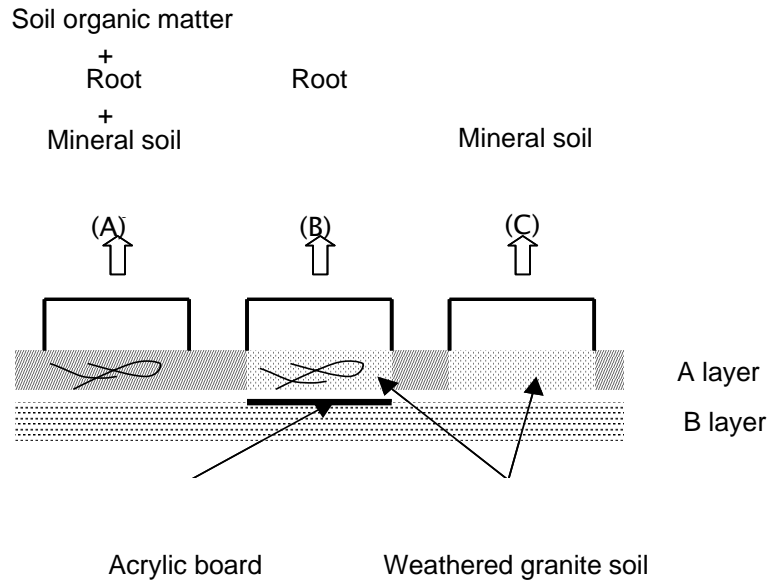


Fig. 6-1 Experimental design. (A)  $R_s$  plot: Normal soil respiration was measured. (B)  $R_r$  plot: Living root respiration was measured by removal of organic soil and interception of  $R_m$ . (C)  $R_m$  plot: A layer was removed and filled with weathered soil.

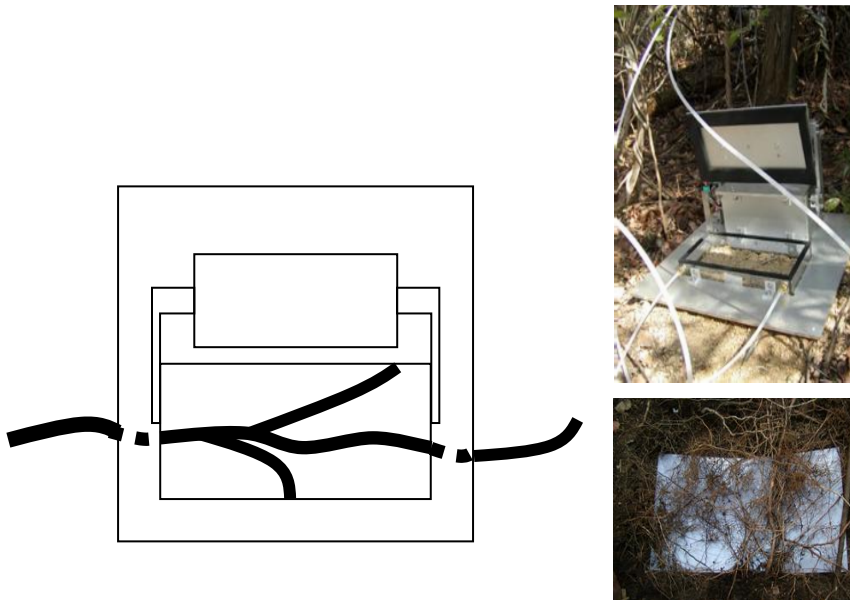


Fig.6-2 An illustration is the over view of image of  $R_r$  measurement. An automatic chamber was installed over root system. The upper picture is automatic chamber, and lower picture is root system before being buried in weathered soil.

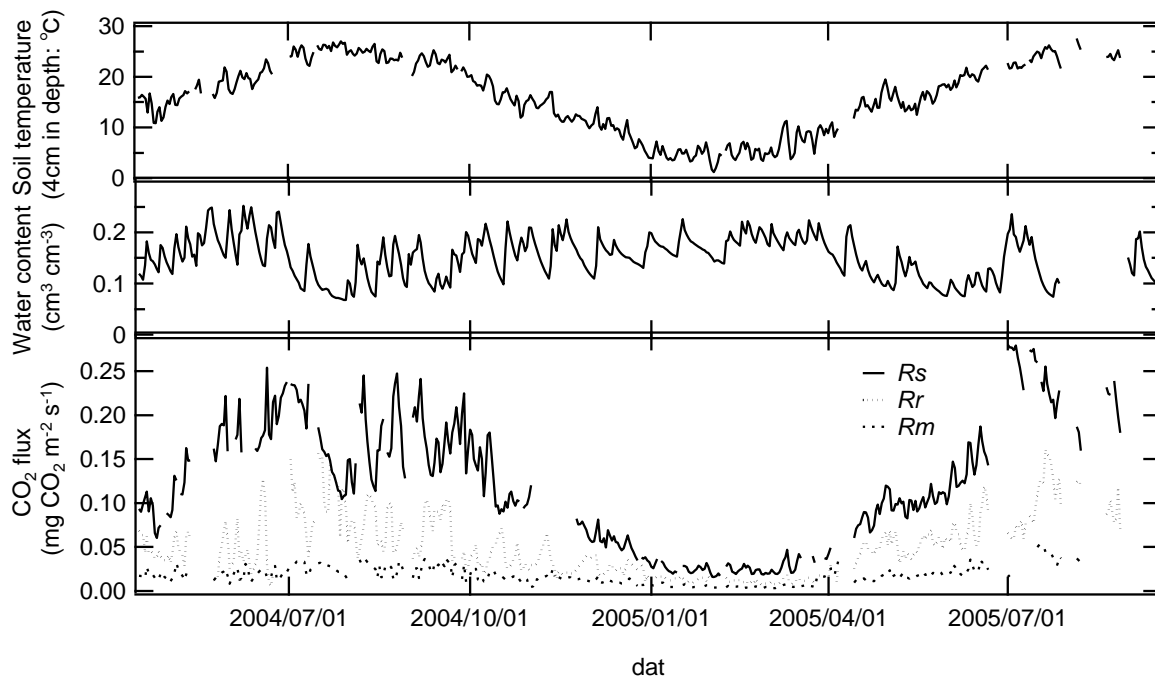


Fig.6-3 Seasonal change of soil temperature (top) and soil water content (middle) and CO<sub>2</sub> efflux (down).

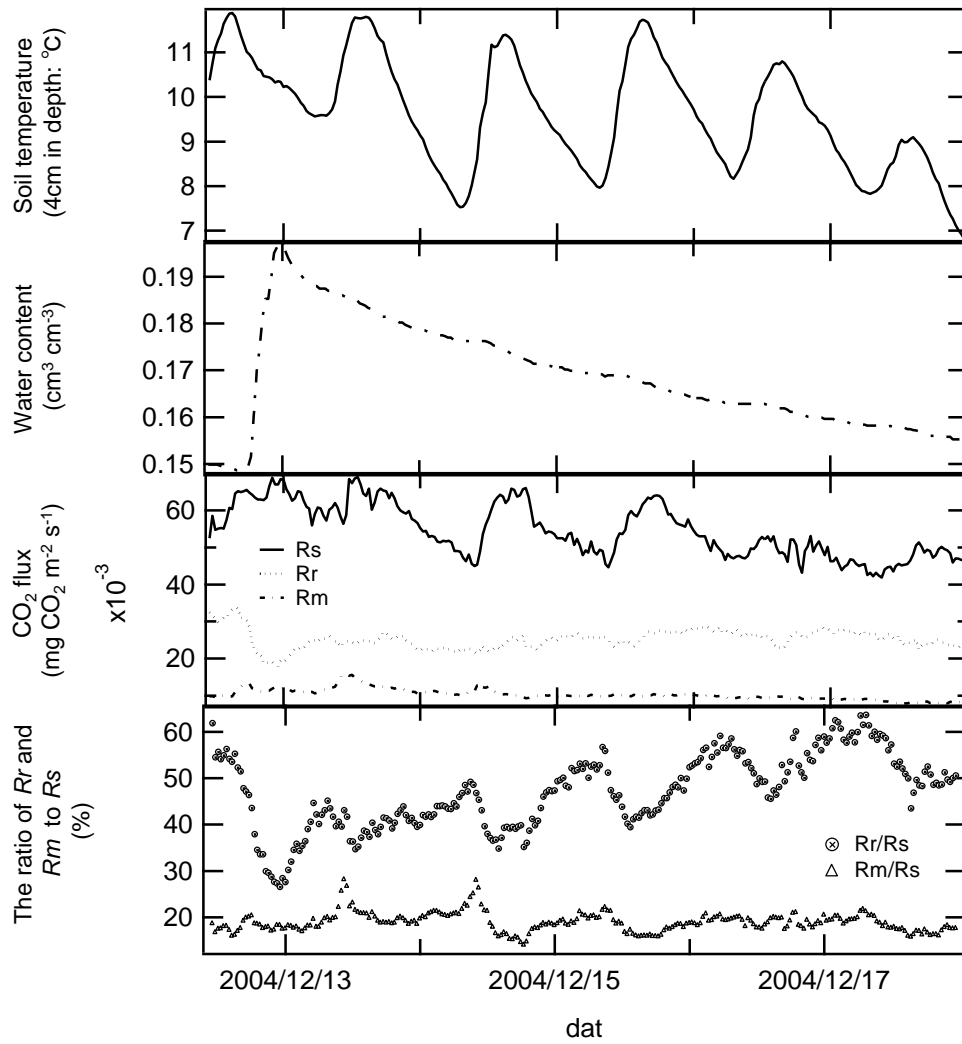


Fig.6-4 The example of daily variation in soil temperature, soil water content, CO<sub>2</sub> efflux, and the ratio of  $R_r$  and  $R_m$  of  $R_s$ .

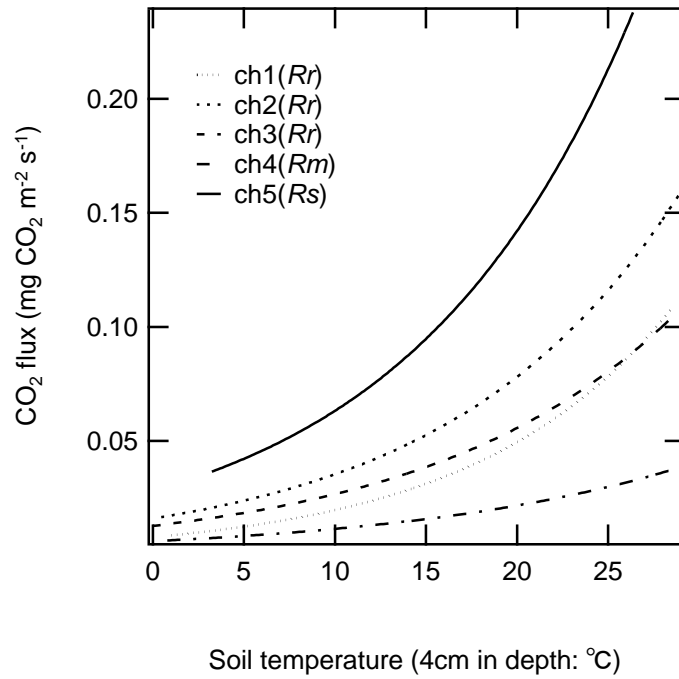


Fig.6-5 The fitting curve of the relationship between CO<sub>2</sub> efflux and soil temperature at 4cm depth.

Residuals from each fitting curve

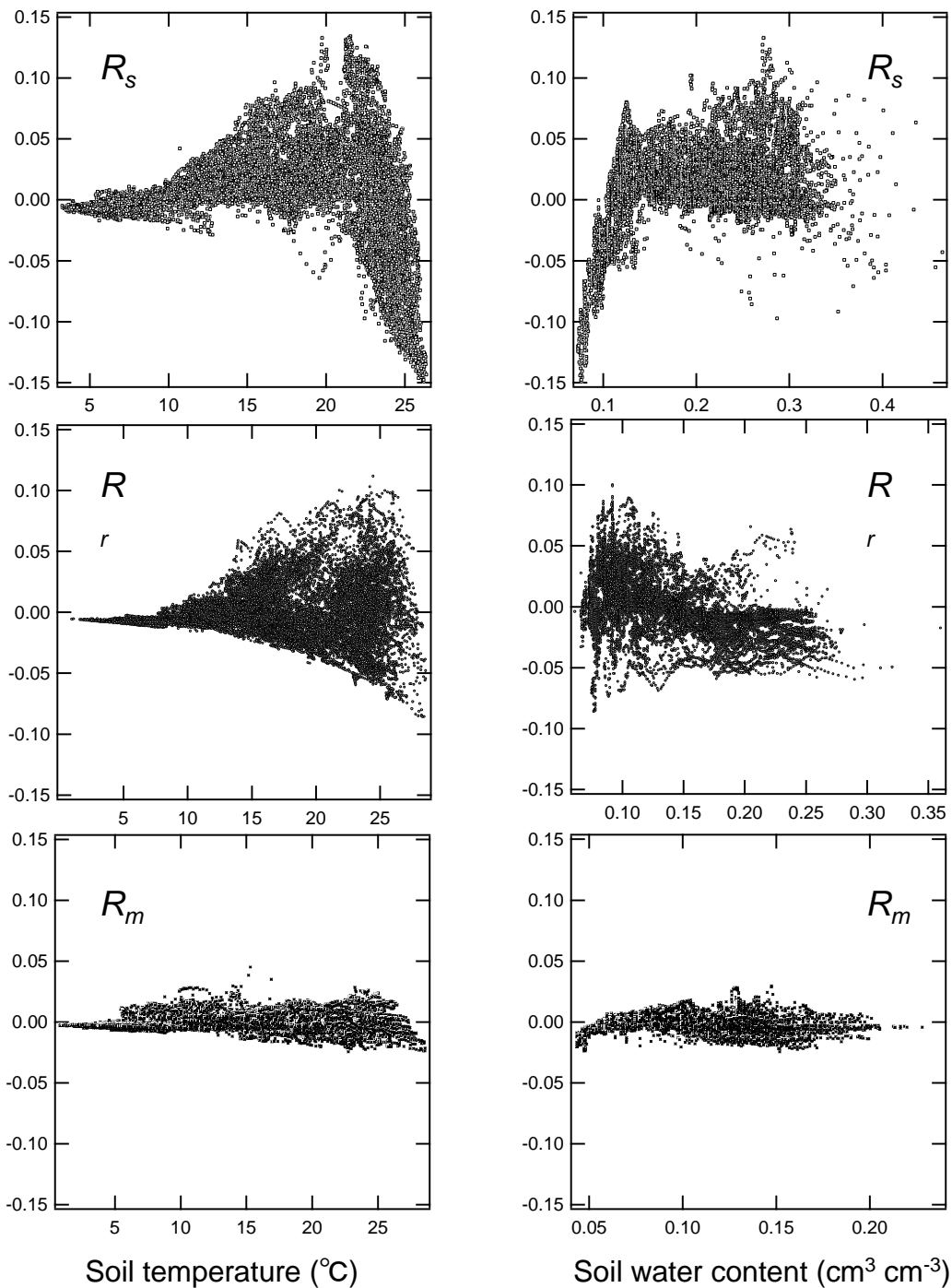


Fig.6-6 The relationship between residuals of each fitting curve of  $R_s$ ,  $R_r$  and  $R_m$  and soil temperature and volumetric soil water content.

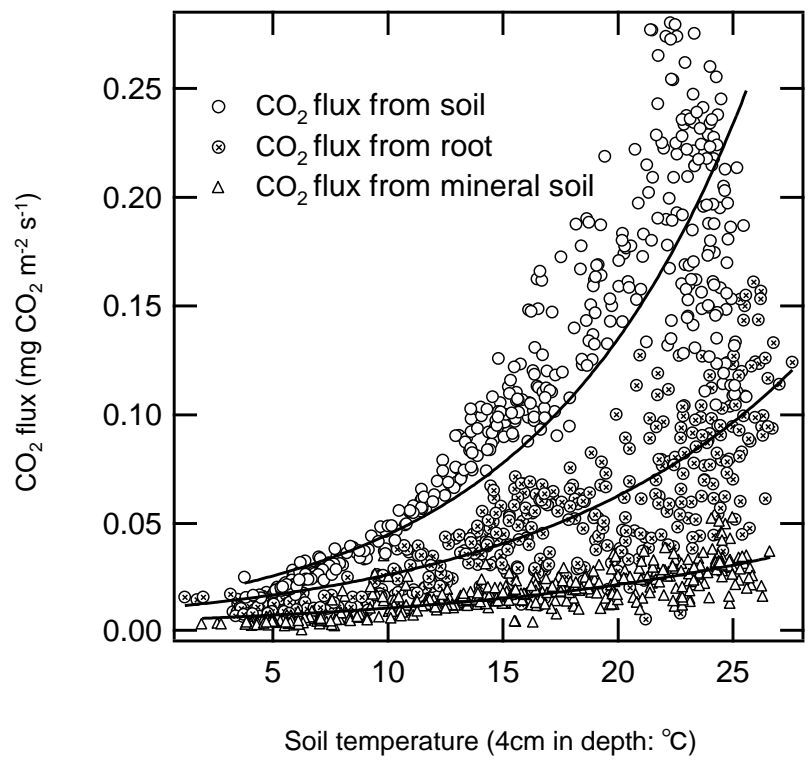


Fig.6-7 The relationship between  $R_s$ ,  $R_r$  and  $R_m$  and soil temperature using daily mean data.

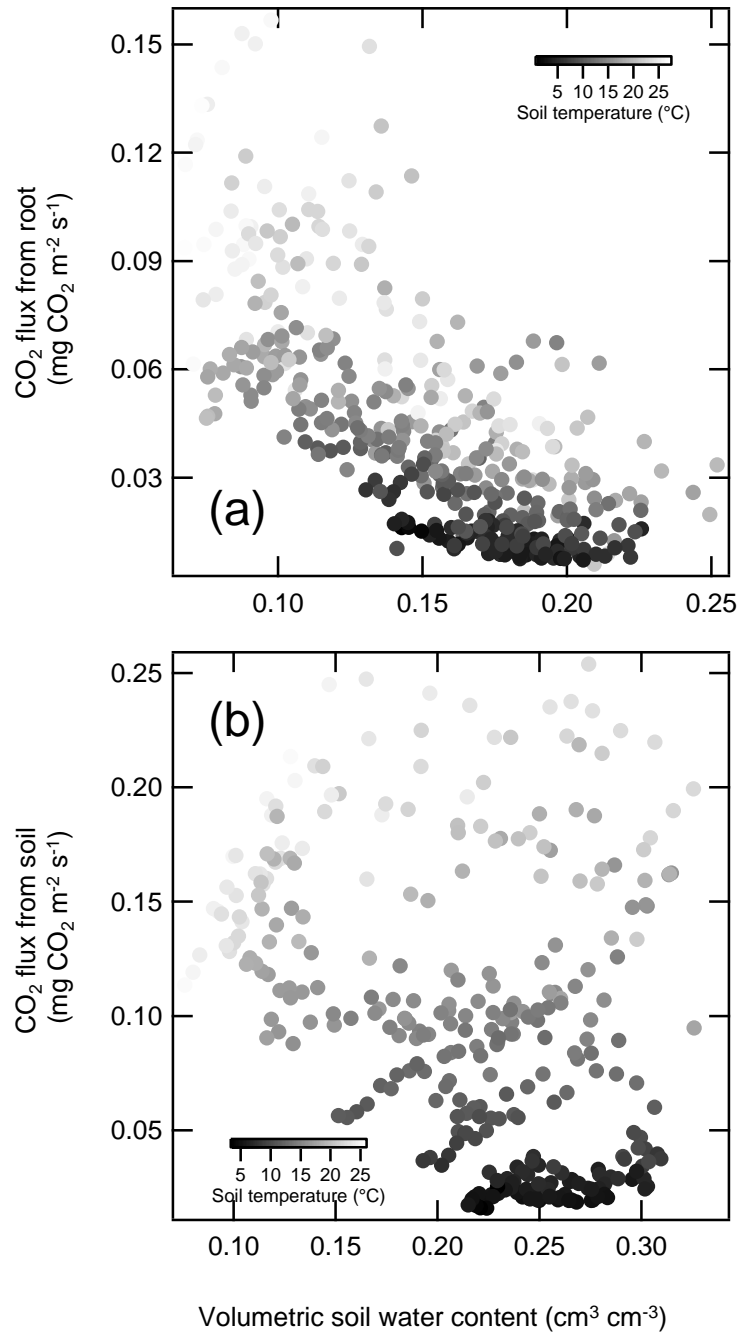


Fig.6-8 The relationship between soil water content and  $R_r$ (a) or  $R_s$  (b) . Color means soil temperature.

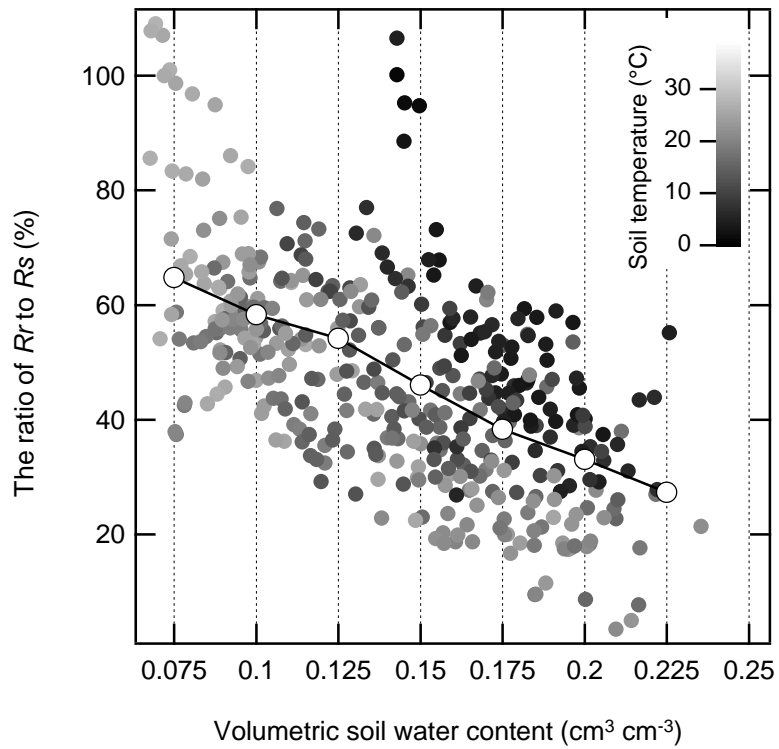


Fig.6-9 The relationship between the ratio of  $R_r$  to  $R_s$  and soil water content. Color means soil temperature. The symbol of white circle was the average value of every  $0.05 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$



## 第7章 根呼吸量の季節性の評価

### 7-1 はじめに

これまで、土壌呼吸 ( $R_s$ ) にしめる根呼吸 ( $R_r$ ) の分離は、森林炭素循環を考える際の非常に大きな課題としてさまざまな研究がなされてきた (例えば Bouma *et al.*, 1997; 片桐ら, 1988)。樹体の呼吸量が、環境要因に対して高い反応性をもち (例えば Maier, 2001; Bosc *et al.*, 2003; Xu *et al.*, 2000), また土壌呼吸が時空間的なばらつきが大きいということも報告されている (例えば Mizoguchi *et al.*, 2005; Lee *et al.*, 2002; 玉井ら, 2005)。にもかかわらず、ほとんどの研究で、土壌呼吸量にしめる  $R_r$  の割合に関して短期的な推定にとどまり、季節性を含めた長期的な解析は極めて少ない。また、長期的な観測であっても 1 ヶ月に数回程度の頻度での測定にとどまっている (例えば Lee *et al.*, 2003; Bowden *et al.*, 1993)。前章で示した詳細な測定の結果からも、土壌呼吸量、根呼吸量ともに、一日、あるいは数日以内での呼吸量の変動が大きく、降雨イベントに対しても反応していることが示されている。つまり、日変化や降雨による変化を評価しなければその測定結果に季節的な代表性があるかどうかは判断できず、年間で数回の測定では、季節変化を捉え、年間値を推定するには不十分であることを示している。6章で、地温と呼吸量の指数近似曲線からの残差を求め、高温乾燥下の  $R_s$  の低下が顕著であるが  $R_r$  は  $R_s$  と比較すると乾燥の影響が小さく、 $R_s$  に占める  $R_r$  の割合が含水率の変化によって変動することが明らかになった。本章では、これらの結果を試験地全体にスケールアップする前段階として、近接する場所で測定された  $R_s$  と  $R_r$  を用いて  $R_s$  に占める  $R_r$  の割合の季節変化について述べ、 $R_s$  と  $R_r$  の差の長期的な変動の評価を試みる。また、これらの違いの季節性を示し、期間ごとの  $R_s$  と  $R_r$  の平均値から、より詳細な根の寄与率の季節変化を解析する。

### 7-2 方法

6章で求めた、自動開閉式チャンバーを用いた連続測定によって得られた呼吸量と地温と

の関係式から得られた近似関数における残差 (Fig. 6-6) について、 $R_s$ 、 $R_r$ 、鉱質土壌層からの呼吸量 ( $R_m$ ) のそれぞれについて半月ごとの平均値を求めた。

$R_s$ 、 $R_r$ 、 $R_m$  の値を季節的に評価するために、月ごとにそれぞれ平均値を求めた。また  $R_s$  に占める  $R_r$  の割合および、 $R_s$  に占める  $R_m$  の割合に関しても、月ごとに平均値を求めた。

### 7-3 結果と考察

根呼吸や分解呼吸等の呼吸現象と地温との関係はフェノロジーや生物学的な要因によって季節変動すると考えられる (Lavigne *et al.*, 1997)。Fig.7-1 において、値がプラスであれば各呼吸量は、近似関数によって地温から予測される値よりも、実際に観測された値のほうが大きいことを示している。 $R_s$  および  $R_r$  について、地温との近似曲線からの残差は季節的な変動がみられた。Davidson *et al.* (2002) は、土壌呼吸とリター量との関係に注目し、

$$R_{soil} = R_{root} + \text{root litter C decomposition} + \text{aboveground C decomposition} \quad (7-1)$$

という式を提唱し、 $R_{root} + \text{root litter C decomposition}$  を地下部に配分されている炭素量 (TBCA : total belowground carbon allocation)、 $\text{aboveground C decomposition}$  を地上部リターフォール量とし、世界の 33 の森林における土壌呼吸量とリターフォールの量の関係を報告している。Fig.7-1 に示されるように、本試験地における  $R_s$  は春期および秋期に予測値よりも高かった。この季節は本試験地ではリターフォールの時期にあたる。本試験地は、常緑広葉樹と落葉広葉樹の混交林であり、落葉樹葉と針葉は 10~12 月にピークが見られるが、常緑樹葉は春と秋の 2 回ピークが見られた (後藤ら, 2003)。そのため、リターフォール量は Fig.7-2 に示されるように 2 つのピークを示す。したがって、この時期における  $R_s$  の温度に対する反応の高さは、リターの供給による呼吸基質の増大が一因だと考えられる。

さらに、 $R_s$  は梅雨の時期に高く、乾燥する夏に低かった。本試験地は夏に蒸散抑制が起こるほど乾燥することが報告されている (Kominami *et al.*, 2003)。 $R_r$  に関しては、指数近似曲線からの残差は冬に低く、春と梅雨の後に高かった。これは成長期の構成呼吸量の増

大が関与していると考えられる。

$R_s$ ,  $R_r$ ,  $R_m$ のそれぞれについて、月ごとの平均値を Fig.7-3 に示す。 $R_s$  のピークは地温がピークを迎える 8 月よりも早い時期であった。リター等の有機物の分解は高温と梅雨にもたらされる降雨によって促進される。実際に本試験地でのリターの分解は早く、夏にはリターがほとんど見られない場所もある。夏季に高温にもかかわらず  $R_s$  の落ち込みが観察されるのは、リター量の減少が原因である可能性も考えられる。 $R_s$  に対する  $R_r$  の割合は、秋よりも春に比較的高く、測定期間を通じて、およそ 25% から 60% を推移した (Fig.7-3)。

サンプリング法によって得られた  $R_s$  に対する  $R_r$  の割合は、春期 (4 月 22 日) では 18.7%、盛夏期 (7 月 16 日) では 52.3%、夏期 (9 月 9, 11 日) では 37.2%、秋期 (11 月 11 日) では 59.8%、および冬期 (12 月 10 - 11 日) では 23.6%であり、変動幅は 18.7–59.8%と、同程度を示した。しかし、この割合の季節変動については必ずしも両方法で一致せず、特に春期と冬期にはサンプリング法による値の方が低くなった。しかし、サンプリング法は瞬間値であり、季節変化などの長期的な傾向を捉えるには適さないと考えられる。このように、土壌呼吸に対する根呼吸の割合を推定する際には、1 回だけの値ではなく、連続して測定する必要があると考えられる。

Bond-Lamberty *et al.* (2004) は 54 の森林に関して、独立栄養呼吸および従属栄養呼吸が、年間の土壌呼吸量と非常に強い関係性をもつことを見出した。このように、森林の炭素循環は、短期的な値では評価できず、年間の収支を考慮にいれる必要があると考えられる。本章でも、根呼吸量は土壌呼吸と異なる季節性をもち、土壌呼吸に対する寄与率は年間を通して変化したように、 $R_r$  が森林に果たす役割を明らかにするためには、年間を通じた長期的な測定が必要であることが示された。

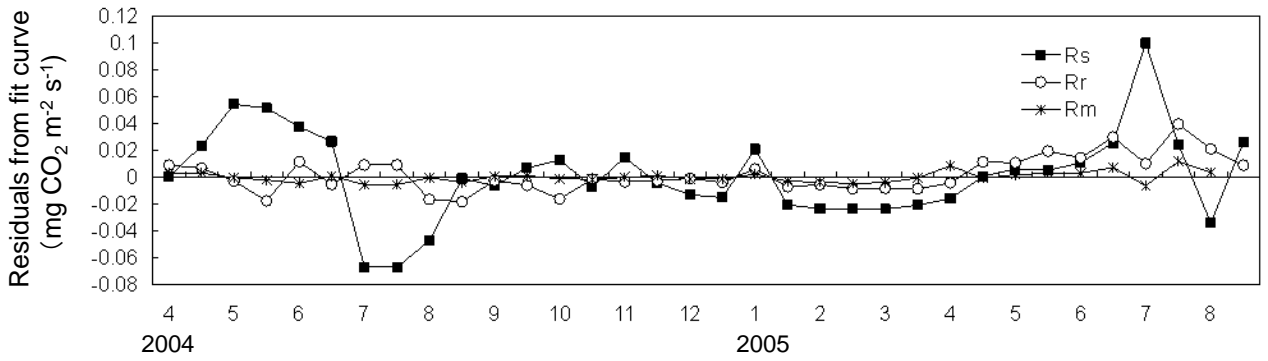


Fig. 7-1 The seasonal change of residuals from fitting curve of CO<sub>2</sub> efflux to soil temperature

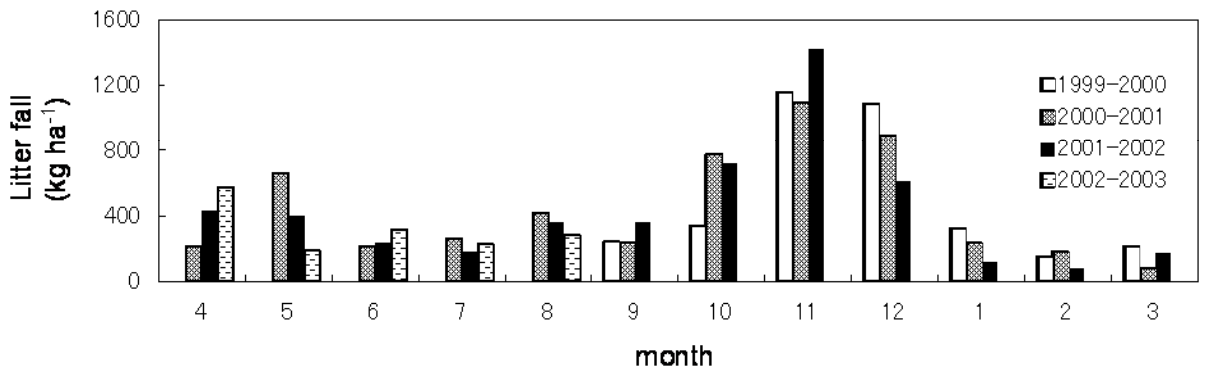


Fig. 7-2 The seasonal change of amount of litter fall in research site.

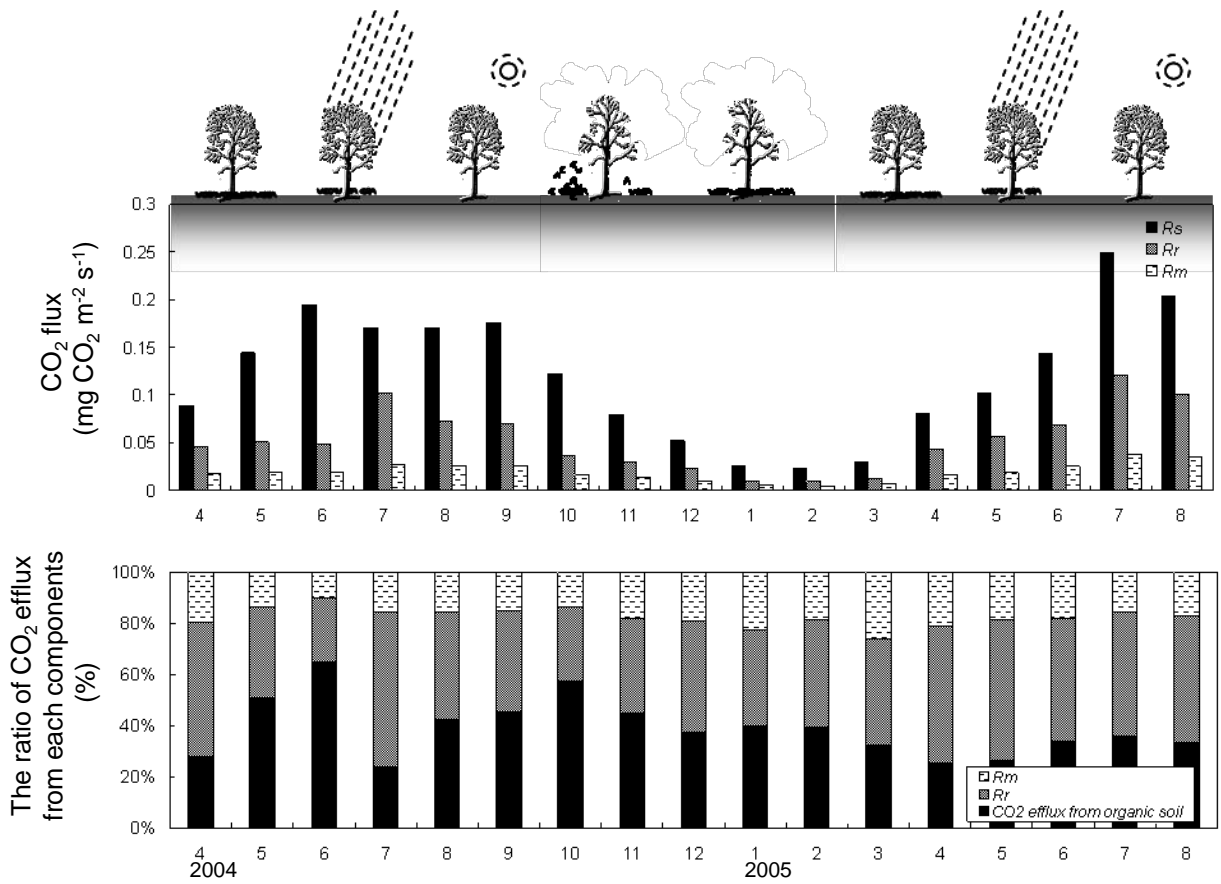


Fig. 7-3 The seasonal change of  $R_s$ ,  $R_r$  and  $R_m$  (upper) and the ratio of  $R_r/R_s$ ,  $R_m/R_s$  and calculated ratio of CO<sub>2</sub> efflux from mineral soil to  $R_s$  (lower).

## 第8章 森林の林床面での炭素収支における根の役割の評価

### 8-1 はじめに

5章での土壌呼吸に対する根呼吸の割合は、試験地における根量の直径分布および土壌呼吸の空間分布を考慮して推定されたが、時間を短期間に限定したものである。7章での土壌呼吸に対する根呼吸の割合は、季節変動や環境要因に対する両者の反応性の違いを考慮して季節ごとに推定されたが、調査対象は試験地全体の一部に過ぎない。方法によって長所と短所があり、目的によって使用する方法は異なってくる。このため森林生態系の炭素循環における根の役割をより正確に求めるためには、単一の方法ではなく、複数の測定結果をむすびつけて、試験地全体にスケールアップする必要がある。特に地下部を調査対象としている場合には、自然状態での測定が困難であるため、より多面的な考察が必要となってくる。本研究で対象としている試験地は複雑地形かつ混交林であるため、試験地の単位面積あたりの根呼吸量を推定する際には、平坦で単純な林分を想定したトレンチ法は用いず、根現存量と根呼吸量を直径階級別にそれぞれ乗じて林床面から放出される根由来の呼吸量を推定した。ここで、フラックスは、ある平面を移動する物質と定義される。すなわち、この推定法は、根呼吸を根から土壌に放出される  $\text{CO}_2$  フラックスとしてとらえており、根現存量が大きな支配要素となっている。また、季節性を考慮に入れるにあたっては、土壌呼吸の測定に用いられる自動開閉式の通気密閉法を応用し、林床面からの  $\text{CO}_2$  放出量として、根由来の  $\text{CO}_2$  を測定した。この測定法は、根呼吸を林床面から大気中に放出される  $\text{CO}_2$  フラックスとしてとらえている。本章では、このように複数の方法で得られた  $R_r$  について比較し、それぞれの結果の妥当性を検討する。サンプリング法と、自動開閉式チャンバーを用いた連続測定を組み合わせ、空間分布と季節性を考慮にいたした群落の  $R_r$  を推定し、リターフォールや  $R_s$  との比較から、 $R_r$  が森林の林床面での炭素循環に占める寄与についても考察する。

## 8-2 サンプルング法と連続測定により測定された根呼吸量の比較

### 8-2-1 重量あたりの根呼吸量での比較

サンプルング法によって測定された重量あたりの根呼吸量 ( $R_r$  (*weight*):  $\text{mgCO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) と比較するために、自動開閉式チャンバーを用いて測定された試験地の単位面積あたりの根呼吸量 ( $R_r$  (*area*):  $\text{mgCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) を、チャンバー内に含まれる根量を用いて  $R_r$  (*weight*) に換算した。2005年9月に、根呼吸測定用の3つの自動開閉式チャンバー内に含まれる根量を掘り取り、乾燥重量を測定した。自動開閉式チャンバーの中に含まれていた根は全て直径が5mm以下であった。測定された  $R_r$  (*area*) は掘り取った全ての根から均一に放出されていたと仮定し、自動開閉式チャンバーを用いた連続測定における  $R_r$  (*weight*) を算出した。チャンバー内に含まれる根量は根直径が2mm以下のものと2-5mmのものについて、それぞれ、1chでは84.41, 165.06 ( $\text{g m}^{-2}$ ), 2chでは134.69, 157.38 ( $\text{g m}^{-2}$ ), 3chでは32.70, 69.59 ( $\text{g m}^{-2}$ ) であった。 $R_r$  (*weight*) と温度との関係をサンプルング法と連続測定との間で比較した。サンプルング法による値は直径5mm以下のものを対象にし、ある測定日に同一個体から採取された根サンプルのうち、根直径2mm以下における平均  $R_r$  (*weight*) と2-5mmにおける平均  $R_r$  (*weight*) をそれぞれ求め、足し合わせたものを根直径5mm以下の  $R_r$  (*weight*) とした。結果を Fig.8-1 に示す。根直径5mm以下の根における  $R_r$  (*weight*) は、自動開閉式チャンバーによる連続測定における値のほうが大きく、サンプルング法による測定では活性の低下がおこった可能性も考えられた。

### 8-2-2 単位土壌表面積あたりの根呼吸量での比較

単位土壌表面積あたりの根呼吸量 ( $R_r$  (*area*):  $\text{mgCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) を2つの方法で比較するために、サンプルング法によって得られた値を、平均根量を用いて、試験地の単位面積あたりの放出量に変換した。サンプルング法を用いた根呼吸量を測定は(1)4月22日、(2)7月16日、(3)9月9, 10, 11日、(4)11月1日、(5)12月10, 11日に行われた。直径階級ごとに、これらの5回の平均測定値を試験地の平均根量に乗じて、試験地の単位面積あたりの根呼吸量を推定した。自動開閉式チャンバーによって測定された  $R_r$  (*area*) は、サンプルン

グ法が行われた月の平均値を求め、4/22, 7/16, 9/11, 11/1, 12/11の  $R_r$  (*weight*) から計算された  $R_r$  (*area*) とそれぞれ比較した。サンプリング法による測定と、自動開閉式チャンバーを用いた測定は年次が異なるが、ここでは季節変化について解析を行うために年次の違いは考慮にいれないものとする。

Fig.8-2 に両方の方法で求めた  $R_r$  (*area*) を季節ごとに示す。サンプリング法で求めた値よりも自動チャンバーによる連続観測で得られた値の方がやや高い傾向を示すものの、季節的な変動のパターンには顕著な違いは見られず、同じような傾向が見られた。

細根からの呼吸量については、サンプリング法による呼吸量と、自動開閉式チャンバーを用いた根呼吸量を比較すると、後者の方が前者よりも小さい値を示す。サンプリング法による細根呼吸量が過少評価であるか、自動開閉式チャンバーによる測定値が過大評価である可能性がある。土壌中サンプリング法による根呼吸量の測定では、サンプリングにより自然状態とは異なった環境におかれる。直径のある程度大きいものであれば、切断後も呼吸量を維持できるが、特に細根に関しては活性の低下が指摘されており (Ohata *et al.* 1976), サンプリング法を用いる場合でも、サンプリング当日に呼吸量の測定を行う (Clinton *et al.*, 1999), 水分を含んだ布に包んでおく (Zogg *et al.*, 1996) 等の工夫をおこなっている。ゆえに本研究でも、細根に関しては、サンプリングによって呼吸活性の低下が起こった可能性も考えられる。一方、根の存在により土壌に有機物が供給され、その結果として土壌呼吸に大きな影響を与えることも指摘されており (Boone *et al.*, 1998), 根と土壌の間での炭素の滲出や枯死根の流入が、自動開閉式チャンバーにおける根とマサ土との間で行われたために、連続測定によって得られた値が根現存量から推定される呼吸量よりも大きい値を示していた可能性も考えられる。しかし観測終了後の根を除いたマサ土の中に含まれていた全炭素含有量は3つの根呼吸量測定用チャンバーにおいて、21.4, 22.7, 19.5g kg<sup>-1</sup>と非常に少なく、滲出や枯死脱落はそれほど顕著ではなかったと考えられる。したがって細根については、サンプリングによって呼吸活性の低下が起こる可能性があることが示唆された。

しかし、サンプリング法によって求められた細根の呼吸量が過小評価の可能性のあることを考慮しても、どの季節においても、重量当たりの呼吸量は、太い根よりも大きく、細根の根呼吸全体に占める役割は非常に高いことが示された。



### 8-3 年間の根呼吸量および放出炭素量の推定

#### 8-3-1 方法

ここでは、空間的偏在性の高い粗根に関して、試験地における平均根量から推定するために、サンプリング法を用いて、年間の  $R_r (area)$  を求めた。また、空間的に比較的均一に分布する細根に関しては、サンプリング法では活性の低下が示唆され、環境要因に対する反応性や季節的な変動特性が示されたため、自動開閉式チャンバーで観測された値を用いて、年間の  $R_r (area)$  を求めることとした。

直径 5mm 以上の根に関する年間  $R_r (area)$  の推定に関しては、サンプリング法を用いて求められた直径階級ごとの根呼吸量を用いた。直径階級ごとに、根呼吸量と根現存量から推定された  $R_r (area)$  は Fig.5-5 に示されるように、温度に対して指数関数的に反応する。試験地の 4cm 深さでの地温の日平均値を用いて、 $R_r (area)$  の日平均値を求め、それを月ごとに平均した。各月の積算値をもとめ、それらを 1 年分足し合わせて年間の呼吸量とした。測定は 2004 年 4 月から 2005 年 9 月まで行われた。平均的な年間呼吸量とするために、2004 年 4 月から 2005 年 3 月までの 1 年間、また 2004 年 5 月から 2005 年 4 月までの 1 年間、というように、積算期間をずらして求め、それらを平均した。ここで、

$$C_r (area) = (12/44) \cdot R_r (area) \quad (8-1)$$

$C_r (area)$ : 単位面積あたりの炭素放出量

であるので、求めた年間の  $R_r (area)$  から、試験地の根由来の炭素放出量を計算した。

根直径が 5mm 以下のものについては、自動開閉式チャンバーを用いて算出された根重量あたりの根呼吸量を、試験地の A 層に含まれる平均根量を用いて算出した。3 章で示されたように、本試験地の A 層に含まれる根量は、根直径が 0-2 mm の根で 125.64 (sd=89.0; g m<sup>-2</sup>),

2-5 mmの根で 80.79 (sd=102.9; g m<sup>-2</sup>) であった。この合計値, 206.43 (g m<sup>-2</sup>) を用いて, 試験地における直径 5mm以下の根呼吸量を推定した。 $R_r$  (*area*) の日平均値を求め, それを月ごとに平均した。8-3-1 と同様に, 4月からの1年間, 5月からの1年間というように積算期間をずらして平均の年間値を求めた。求めた  $R_r$  (*area*) を用いて, (8-1) 式より, 試験地の根由来の炭素放出量を計算した。

### 8-3-2 結果

試験地において, 直径 5mm 以上の根の呼吸による年間炭素放出量は, 0.4456 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と計算された。また, 炭素放出量は季節変動を示し, 7月に最大値 0.0924 tC ha<sup>-1</sup> mon<sup>-1</sup>, 2月に最小値 0.00799 tC ha<sup>-1</sup> mon<sup>-1</sup> をとった。また, 直径 5mm 以下の根に関しては, 3.839 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と計算された。7月に最大値 0.8797 tC ha<sup>-1</sup> mon<sup>-1</sup>, 2月に最小値 0.0634 tC ha<sup>-1</sup> mon<sup>-1</sup> をとった。ここから, 根由来の炭素放出量は, 4.28 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と推定された。Fig.8-3 に, 直径 5mm 以上および 5mm 以下の根の呼吸による炭素放出量の推移を示す。

本試験地では, 年間に根由来の炭素放出量は, 4.28 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と試算された。自動開閉式チャンバーがおかれた場所における土壌呼吸量は年間で 8.986 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と計算された。また鉍質土層からの炭素放出量は 1.437 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> と計算された (Fig.8-4)。ここから, 本研究における測定プロットでは年間で 47.68%が根由来の呼吸量, 16.42%が鉍質土層からの CO<sub>2</sub> 放出量だと推定できる。後藤ら (2003) によると山城試験地のリターフォール量は年間 2.58 tC m<sup>-2</sup> であった。Davidson *et al.* (2002) らの報告によれば, 本試験地のリターフォール量から推定される土壌呼吸量は 10.98 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> となり, 本試験地はこれらの研究対象の森林と比較して, 地下部に配分されている炭素量 (TBCA : total belowground carbon allocation) が少ないと考えられる。すなわち, 地上部から供給されたリターが地下部に蓄積されないうちに高速で分解を受け, その結果地下部への炭素配分が少なくなっている可能性が示唆される。葉や枝のリターが 1年間で全て分解されると仮定すると, 年間で 2.58 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> が炭素として放出されることになる。したがって, 土壌からの放出炭素のうち, リター由来の炭素量は 28.71%を占めていると計算された。この場合, 年間に土壌呼吸として放出される炭素量から根, 鉍質土層, リター由来の炭素量を差し引くと 7.6%が由来の未確定な炭

素放出量の存在が示された。

#### 8-4 考察

サンプリング法による呼吸量の測定によって細根において単位重量あたりの呼吸量が非常に大きいことが示された。この細根呼吸量と 3 章で求められた細根現存量を用いて、試験地面積あたりの根呼吸量が推定されたが、先に示したようなサンプリングによる呼吸活性の低下を考慮しても、2 mm 以下の細根の根呼吸量に占める割合は非常に高く、どの温度条件下でも 60%程度を占めていた。5 mm 以下の細根を含めると、根呼吸量に占める割合は 75.4–94.4%であった。またサンプリング法と連続測定を組み合わせることで求めた年間炭素放出量においても 5 mm 以下の細根からの呼吸量は 89.7%と非常に大きかった。

しかし、4 章に示されるようにサンプリング法による細根呼吸量は大きなばらつきを示し、6 章に示されるように自動開閉式チャンバーを用いた連続測定においても細根呼吸量は 3 ヶ所において異なる値を示す。同程度の直径をもち、細根に分類される根であっても、呼吸活性に違いがあることが示唆される。本研究をはじめ、多くの研究で、細根の分類には直径を用いているが、これは便宜上の分類方法であって機能面を評価したものではない。根による呼吸活性の違いが示されれば、呼吸量を指標にして機能や役割の違いを評価することもできる可能性があると考えられる。

また、細根の現存量に関しては、比較的均一に存在するとされ、3 章で示したように土壌コアあるいは土壌ブロックをサンプリングして求める方法が一般的であるが、樹種や斜面の位置によって変動することが報告されている。例えば京都府の落葉広葉樹林における報告では、構成樹種が多く斜面上部にあるプロットの方が、斜面下部にあるプロットよりも 5mm 以下の細根量が 1.9 倍多く（堤ら、1984）、スギの人工林における報告においても斜面上の位置によって 2.3 あるいは 5.5 倍の変動があった（糟谷ら、1996）。本試験地においても、3 章で示されたように細根の分布は一様というわけではなく、例えば  $d < 2$  mm の細根についてみると 10 ヶ所の採取場所によって 4.78 倍の差があった。土壌表面からの根呼吸量は、根重量あたりの呼吸量に細根の現存量を乗じて求めているため、細根の現存量も大き

な要因となりうる。10カ所で測定された細根量 (Fig.8-5) を用いて  $d < 2 \text{ mm}$ ,  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$  のそれぞれについて、土壌面積あたりの根呼吸量を算出すると、Fig.8-6 に示すように、根量の違いによって土壌面積あたりの根呼吸量は大きく異なる。このことから、細根の分布の偏在性を考慮していく必要があると考えられる。根呼吸において非常に重要な細根の呼吸量を評価するためには、細根の空間分布を考慮に入れてより詳細に調査する必要が示された。

木質化しない細根はターンオーバーのスピードが速く、林分の純生産における細根の寄与率は 30–54% と非常に大きいとされており (Vogt *et al.*,1982)、現在のところ測定の不可能な根のリターも評価されるべきだという観点から、地下部の観察を行う新しいミニライゾトロン法 (里村ら, 2001) などが開発されつつある。本試験地で求められた地上部現存量 (後藤ら, 2003) や枯死量の推定 (上村ら, 2005) による値を Fig.8-7 に示す。本研究でも根のリターについては評価されていないが、地上部と地下部が平衡しているとする、根由来のリターは無視できない量が土壌に供給されるはずである。したがって土壌呼吸における由来の不明な 7.6% の放出炭素量が根リター由来である可能性も考えられる (Fig.8-8)。また、7 章では、細根呼吸量について温度との関係式だけでは説明されないフェノロジカルな季節性も示された。このように細根の呼吸量については大きな変動幅が示され、空間分布や季節性については今後評価していくべきであろう。

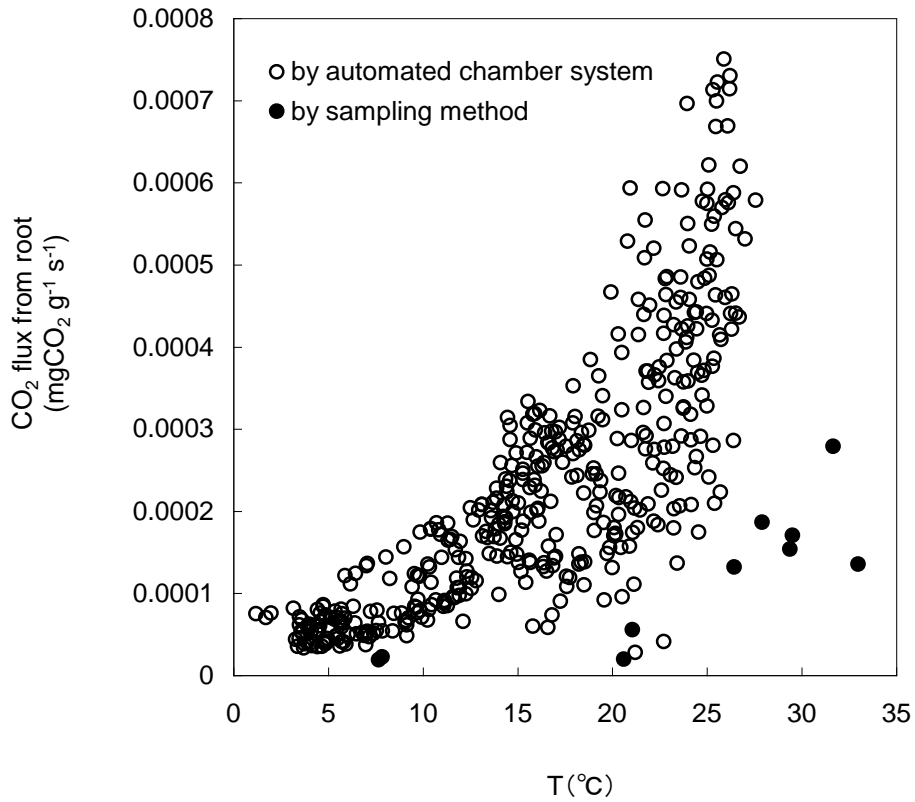


Fig.8-1 A comparison of  $R_{r(weight)}$  measured by sampling method and by automatic chamber system.  $T(^{\circ}C)$  is air temperature in sampling method, and is soil temperature (4 cm in depth) in the measurement by automatic chamber system.

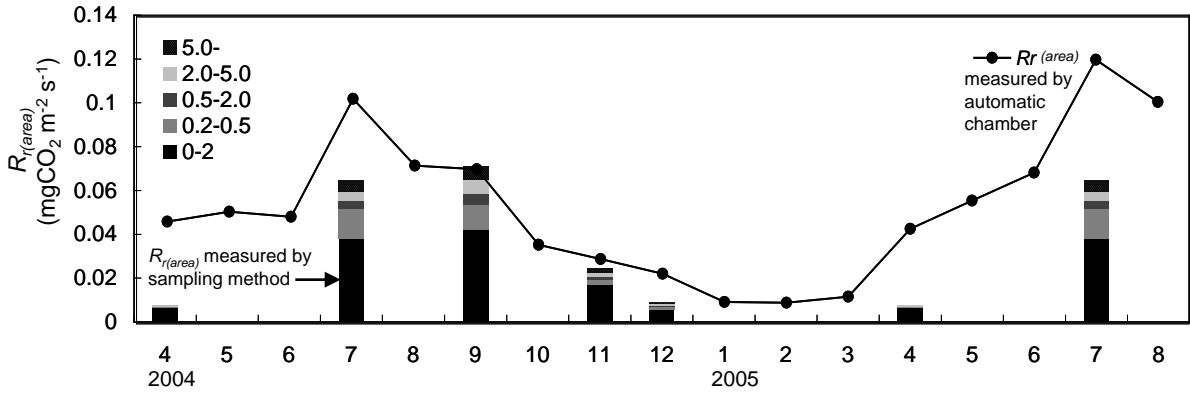


Fig.8-2 A comparison of  $R_{r(areaa)}$  measured by sampling method and by automatic chamber.

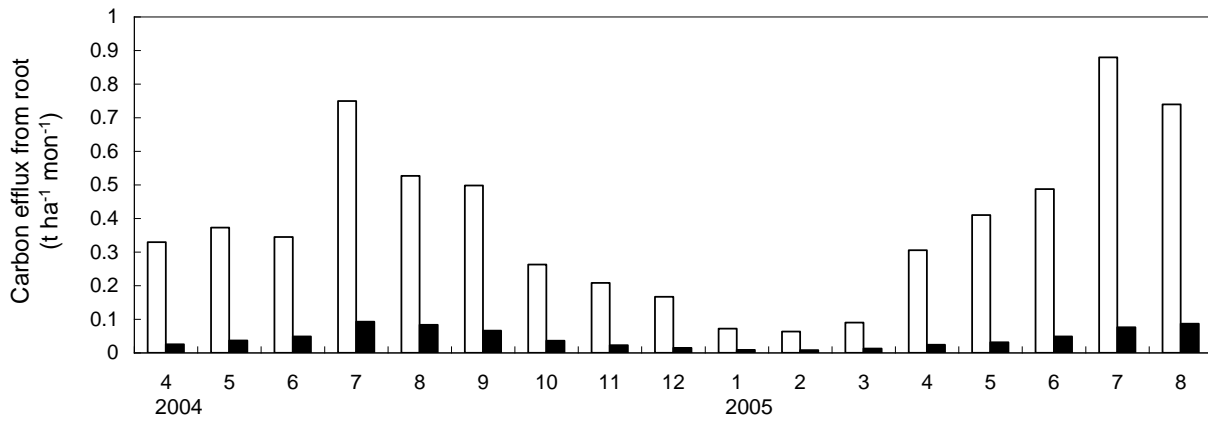


Fig.8-3 Seasonal change of carbon efflux from root. Monthly carbon efflux from root <5 mm in diameter was measured by automatic chamber system, and that >=5 mm in root diameter was measured by sampling method.

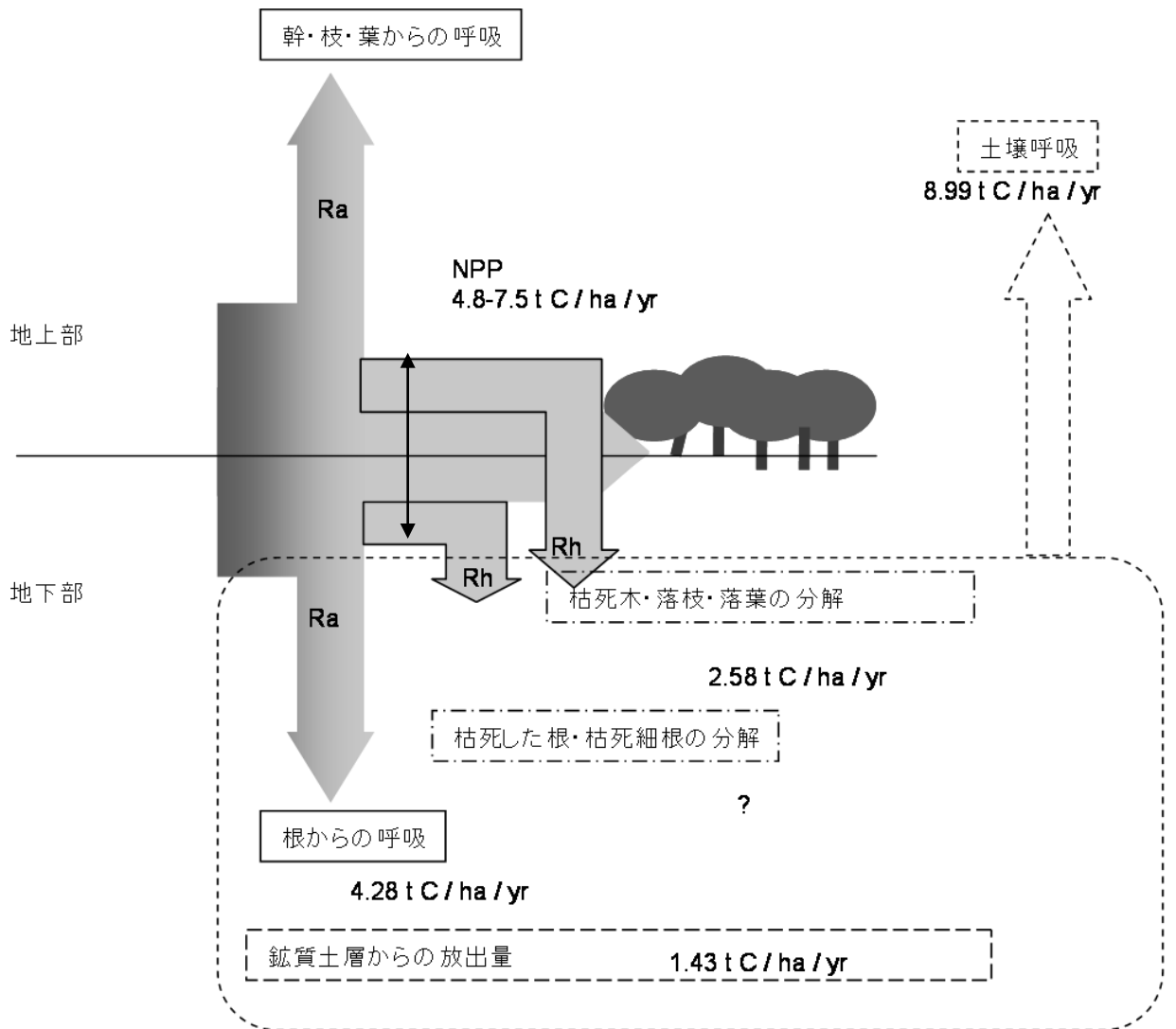


Fig.8-4 The flow of carbon of Yamashiro Experimental Forest

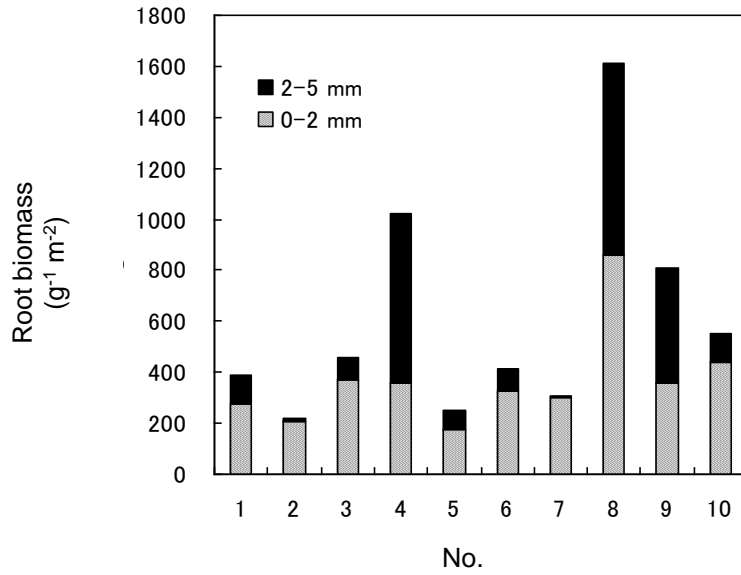


Fig.8-5 Root biomass measured by soil block sampling at 10 plots.

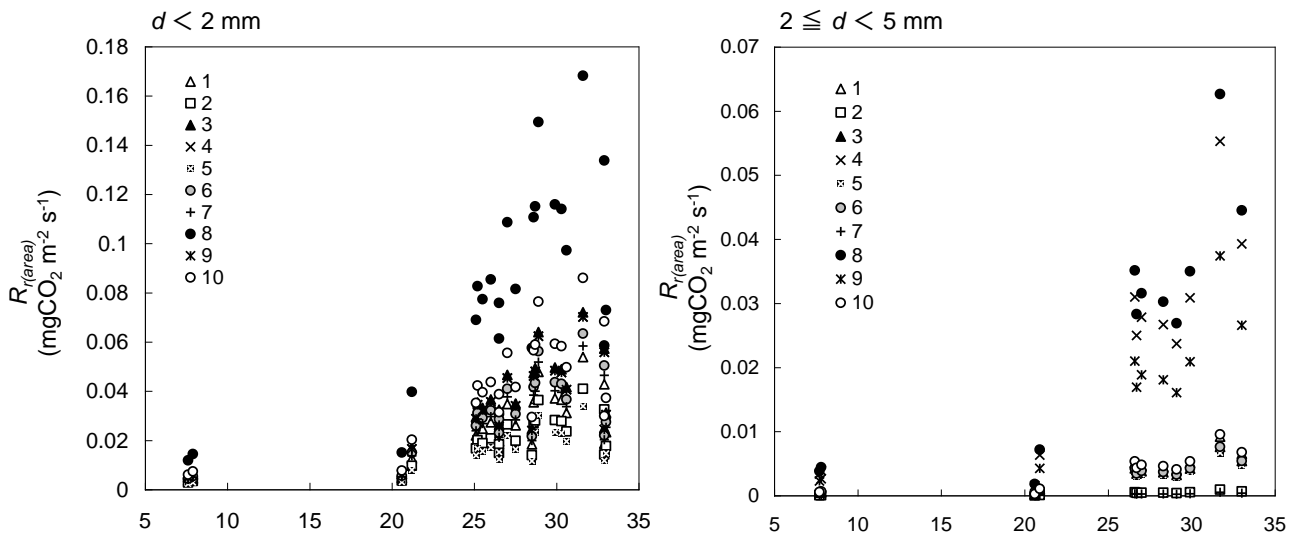


Fig.8-6 Root respiration per area calculated by each plots. The number corresponds to the plot number in Fig.8-3.



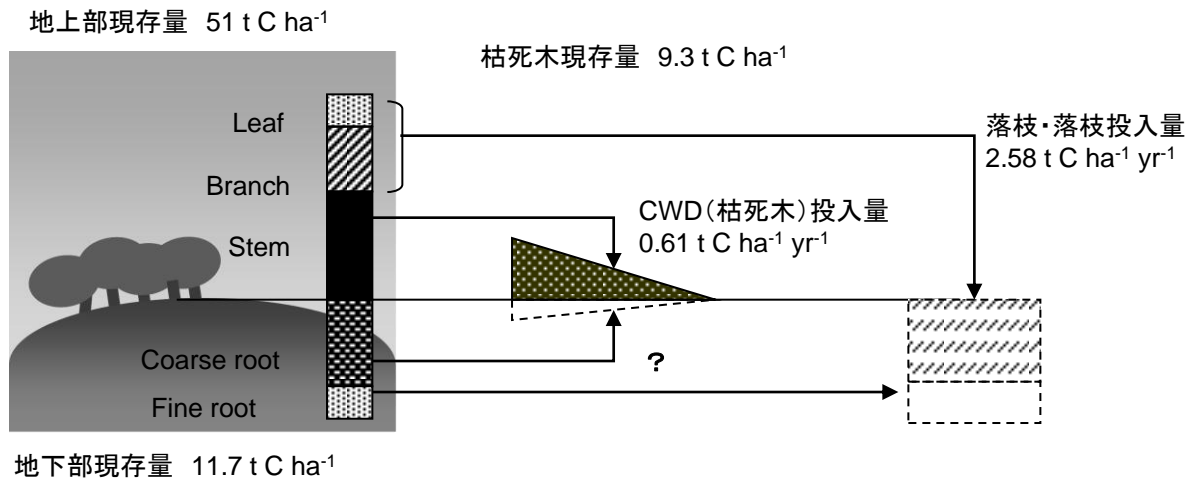


Fig.8-7 Above and below biomass and dead biomass of Yamashiro Experimental Forest

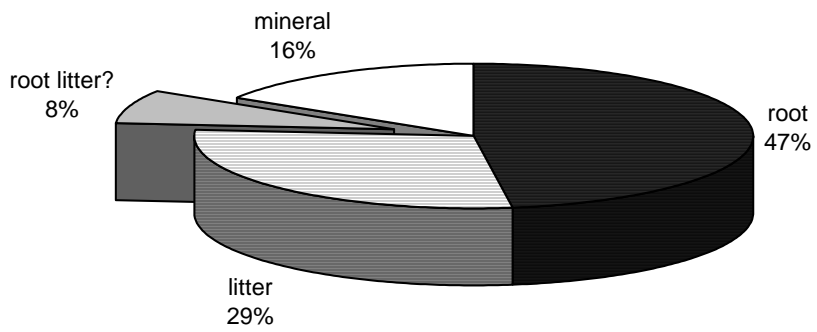


Fig.8-8 The ratio of CO<sub>2</sub> efflux from each component in forest floor.

## 第9章 まとめ

陸域生態系の炭素収支においては、陸域面積の28%を占める森林が46%の炭素を固定しており（IPCC 特別報告 2000）、森林の炭素循環の定量化は現在あるいは将来の地球環境を評価する上で重要な研究課題である。

森林の炭素吸収機能を評価する際には大気と森林とのCO<sub>2</sub>の移動を測定する手法である渦相関法が一般的に使われており（Baldocchi *et al.*, 2001）、本試験地でも気象観測タワーが設置され、1999年から現在まで森林のNEPの評価が行われている（Kominami *et al.*, 2003）。しかしこの手法では、夜間の呼吸量測定における過小評価に起因する不確実性も指摘されており（Goulden *et al.*, 1996b）、Kominami *et al.* (2003) は本試験地のような複雑な地形上に成立した森林での夜間呼吸量の困難性を報告している。さらに温暖化等、地球環境変動時の森林生態系炭素収支変動予測の必要性等を受けて、森林内の各コンパートメントでのCO<sub>2</sub>交換量の評価が重要な研究課題となっている。これらのコンパートメント評価の中で地上部に関しては、葉における光合成-呼吸量の評価に関しては非常に多くの研究がなされており樹種、森林タイプ、気候型に応じた様々な研究がなされている。また枝、幹等の地上部非同化器官に関してもフェノロジカルな要因でおこる温度や季節変動に対する反応特性に関してすでに議論されている（Miyama *et al.*, 2005; Lavigne *et al.*, 1997）。これらと比較して、地下部の呼吸活動に関しては、方法論や測定技術を含めて未解明な部分が多く残されている。地下部からの呼吸量は一般に林床面からのCO<sub>2</sub>放出量の観測（土壌呼吸）によって測定されているが、その測定値には、独立栄養呼吸である根呼吸と、従属栄養呼吸である分解呼吸とが混在しており、その分離方法の確立と各要素の評価が重要視されている。加えて森林の炭素循環を考える場合においても、地下部の根に関しては、その評価が地上部と比較すると立ち後れているのが現状である。炭素の蓄積庫として根をとらえる場合に基本的に評価すべき根のバイオマス量に関しても、その蓄積庫への炭素の出入り、例えば生産量や、呼吸、滲出、ルートリターなどに関しても、その定量化は十分ではない。森林の炭素蓄積能および、炭素の吸収能を評価するうえでも、地下部根系のバイオマスや炭素の放出活動である呼吸量の研究を行うことは重要な課題である。

そのため、本研究では森林生態系の炭素収支において根が持つ機能とその役割を評価するために、根現存量の分布と根による呼吸現象に着目し方法論の開発を含め、これらの項目に関して多角的な検討を行った。第 3 章では、根バイオマスに関する検討を行い、根を掘り取る方法と土壌ブロックを採取する方法を併用し、また、詳細な直径計測と画像解析を併用することで、根現存量および表面積の直径ごとの分布の評価を試みた。その結果、試験地森林の根現存量は  $23.41 \text{ t ha}^{-1}$  と計算され、本試験地は、平均的な温帯林の根量  $42 \text{ t ha}^{-1}$  (Jackson *et al.*, 1996) と比較すると、TR 比は同程度ながら、現存量が少ないことが示された。第 4 章では、様々な根サンプルを用いて呼吸量を測定し、重量あたりの根呼吸量が直径によって大きく異なることを明らかにした。すなわち、根呼吸を評価する際には、根の大きさによる評価が必要であり、特に細根においては単位重量あたりの呼吸量が非常に大きいため、粗根とは分けて評価する必要性が示された。

第 5 章では、細根の呼吸量の詳細な測定を試みた。生きたまま細根による呼吸量を長期的に連続観測できるシステムを開発し、試験地において 1 年 5 ヶ月間の連続測定を行った。細根呼吸量の地温および含水率に対する反応特性を土壌呼吸と対比して解析を行った。両者の違いは、土壌呼吸は含水率の低下に伴う呼吸量の顕著な減少がみられるが根呼吸ではそれがみられず、主に含水率に対する反応性において細根呼吸と土壌呼吸の差異が明らかとなった。

これをうけて第 6 章では、第 3 章で求めた根現存量と、第 4 章で求めた根呼吸量を根直径別に組み合わせて、試験地の土壌面積あたりから放出される根直径ごとの根呼吸を推定した。推定された全根呼吸量に対する根直径階級ごとの寄与率からは、現存量では全根量の 15% 程度を占める直径 2mm 以下の細根が、全根呼吸量の 6 割以上を放出していることが示され、細根呼吸量の評価の重要性が示された。また根呼吸と土壌呼吸の並行測定を年間に 5 回行い、根呼吸の土壌呼吸に占める割合が 18.7-59.8% と大きな季節変動もつことを示した。

第 7 章では根呼吸の長期測定から、根呼吸の季節的な変動についての評価を行った。根呼吸量は生育期である春季に温度に対して他の期間よりも高い反応性を持つことが観測された。一方で土壌呼吸はリターの供給のピークである春と秋に温度に対して高い反応性を

示した。森林の炭素循環における根呼吸の役割を評価する場合においても、樹木の他の部位と同様に、短期的な値による比較ではなく、長期観測の必要性が示された。第 8 章では本研究で用いた根呼吸測定方法の比較検討を行い、林床に不均質に分布する粗根にはサンプリング法を用い、活性が低下しやすく、林床に比較的均一に分布する細根には自動開閉式チャンバーを用いて、根呼吸の年間値を計算した。森林の林床面での炭素循環における根呼吸の寄与が 47%であることが示され、またルートリターや滲出などの、未測定な部分の存在も示唆された。

本研究は森林の炭素循環における根の役割を様々な側面から評価している。特に議論がされはじめた根呼吸の分離に関して新しい測定手法を提案するとともに、その評価には年間を通じた長期観測の必要性があることを明確にした。

## 引用文献

- Andrews, J. A., Harrison, K. G., Matamala, R., and Schlesinger, W. H. 1999. Separation of Root Respiration from Total Soil Respiration Using Carbon-13 Labeling during Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE). *Soil Sci. Soc. Am. J.* **63**, 1429-1435.
- Araki, M., Torii, A., Kaneko, S., and Yoshioka, J. 1997. Estimation of soil water holding capacity and soil water content in a granite small watershed. *Ap. For. Sci., Kansai* **6**, 49-52.
- Baldocchi D., Falge E., Gu L., Olson R., Hollinger D., Running S., and Anthoni P., et al 2001. A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Meteorol.Soc*
- Bhupinderpal, S., Nordgren, A. , Lofvenius, M. O., Hogberg, M. N., Mellander, P. E., and Hogberg P 2003. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell Environ.* **26**, 1287-1296.
- Bloomfield, J., Vogt, K., and Wargo, P. M. 1996. Tree root turnover and senescence. In : Y.Waisel et al.(des.) *Plant roots. The hidden half. Second edition, revised and expanded.* Marcel Dekker, Inc., New York, 363-381.
- Bohm, W. 1979. Methods of studying root systems. *Springer-Verlag. Berlin* pp188.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C., and Gower, S. T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* **10**, 1756-1766.
- Boone, R. D., Nadelhoffer, K. J., Canary, J. D., and Kaye, J. P. 1998. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* **396**, 570-572.
- Bosc, A., Grandcourt, A. D., and Loustau, D. 2003. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree. *Tree Physiol.* **23**, 227-236.
- Bouma, T. J., Nielsen, K. L., Eissenstat, D. M., and Lynch, J. P. 1997. Estimating respiration of

- roots in soil: Interactions with soil CO<sub>2</sub>, soil temperature and soil water content *Plant and Soil* **195**, 221-232.
- Bowden, R. D., Nadelhoffer, K. J., Boone, R. D., Melillo, J. M., and Garrison, J. B. 1993. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Can. J. For. Res.* **23**, 1402-1407.
- Burton, A. J., and Pregitzer, K. S. 2002. Measurement carbon dioxide concentration does not effect root respiration of nine tree species in the field. *Tree Physiol.* **22**, 67-72.
- Burton, A. J., and Pregitzer, K. S. 2003. Field measurement of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiol.* **23**, 273-280.
- Burton, A. J., Pregitzer, K. S., Zogg, G. P., and Zak, D. R. 1996. Latitudinal variation in sugar maple fine root respiration *Can. J. For. Res.* **26**, 1761-1768.
- Burton, A. J., Pregitzer, K. S., Zogg, G. P., and Zak, D. R. 1998. Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecol. Appl.* **8**, 771-773.
- Burton, A. J., Zogg, G. P., Pregitzer, K. S., and Zak, D. R. 1997. Effect of measurement CO<sub>2</sub> concentration on sugar maple root respiration. *Tree Physiol.* **17**, 421-427.
- Buyanovsky G.A., Kucera C.L., Wagner G.H. 1987. Comparative analyses of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems. *Ecology* **68**, 2023-2031.
- Cannell, M. G. R., and Thornley, J. H. M. 2000. Modeling the components of plant respiration : some guiding principles. *Ann. Bot.* **85**, 45-54.
- Clinton, B. D., and Vose, J. M. 1999. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of CO<sub>2</sub> in controlled environments. *Tree Physiol.* **19**, 475-479.
- D. Atkinson 2000. Root Characteristics: Why and What to Measure *A.L. Smit et al. (eds.), Root Methods Springer-Verlag Berlin Heidelberg* pp587.
- Dannoura M., Kominami Y., Suzuki M., Miyama T., Goto Y., Tamai K., and Kanazawa Y. 2003. Measurement of root respiration according to root thickness—Observation in Yamashiro.

*Experimental Forest(5) —International Workshop on Flux Observation and Research in Asia. Proceedings.* 167-168.

Dannoura, M., Kominami, Y., Goto, Y., and Kanazawa, Y. In press. Estimation of root biomass and root surface area of a broad-leaved secondary forest in the southern part of Kyoto prefecture. *Journal of Japanese Forest Science*

Dannoura, M., Kominami, Y., Tamai, K., Goto, Y., Jomura, M., and Kanazawa, Y. In press. Short-term evaluation of the contribution of root respiration to soil respiration in a broad-leaved secondary forest in the southern part of Kyoto Prefecture *Journal of Agricultural Meteorology*

Davidson, E. A., Savage, K., Bolstad, P., Clark, D. A., Curtis, P. S., Ellsworth, D. S., Hanson, P. J., Law, B. E., Luo, Y., Pregitzer, K. S., Randolph, J. C., and Zak, D. 2002. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurement. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**, 39-51.

Giardina, C. P., Binkley, D., Ryan, M. G., Fownes, J. H., and Senock, R. S. 2004. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia* **139**, 545-550.

Gill, R. A., and Jackson, R. B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems *New Phytol* **147**, 13-31.

Goto, Y., Kominami, Y., Miyama, T., Tamai, K., and Kanazawa, Y. 2003. Aboveground biomass and net primary production of a broad-leaved secondary forest in the southern part of Kyoto prefecture, central Japan. *Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute* **387**, 115-147.

Goulden M.L., Muger J.W., Fan S.M., Daube B.C., Wofsy S.C. 1996a. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science* **271**, 1576-178.

Goulden, M.L., Munger, J.W., Fan, S.M., Daube, B.C., and Wofcy, S.C. 1996b. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology* **2**, 169-182.



- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T., and Andrews, J. A. 2000. Separating root and soil microbial contribution to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**, 115-146.
- Hendrick, R.L. and Pregitzer, K.S. 1993. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature* **361**, 59-61.
- IPCC 2000. Special report on Land use, land-use change, and forestry. *Cambridge University Press, UK*.
- Irvine, J., Law, B. E., and Kurpius, M. R. 2005. Coupling of canopy gas exchange with root and rhizosphere respiration in a semi-arid forest. *Biogeochemistry* **73**, 271-282.
- Ishii, H. and Dannoura, M. 2004. Measurement of three-dimensional structure and surface area of conifer shoots and roots using the desktop scanner and silhouette image analysis. *Eurasian J. For. Res.* **7-1**, 27-32.
- Jackson D.S. and Chittenden J. 1981. Estimation of dry matter in *Pinus radiata* root systems. 1. *Individual trees. New Zeal. J. For. Sci.* **11**, 164-182.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O.E., and Schulze, E. D. 1996. A global analysis of root distribution for terrestrial biomes. *Oecologia* **108**, 389-411.
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., and Schulze, E.D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Ecology* **94**, 7362-7366.
- Jomura, M., Kominami, Y., and Kanazawa, Y. 2005. Long-term measurements of the CO<sub>2</sub> flux from coarse woody debris using an automated chamber system. *Journal of Japanese Forest Science* **87**, 138-144.
- Joslin J.D., Henderson G.S. 1987. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Science* **33**, 330-346.
- Kajimoto, T., Matsuura, Y., Sofronov, M. A., Volokitina, A. V., Mori, S., Osawa, A., and Abaimov, A. P. 1999. Above- and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia *Tree Physiology* **19**, 815-822.
- Kominami, Y., Miyama, T., Tamai, K., Nobuhiro, T., and Goto, Y. 2003. Characteristics of CO<sub>2</sub>

- flux over a forest on complex topography. *Tellus* **55B**, 313-321.
- Kurz, W. A., Beukema, S. J., and Apps, M. J. 1996. Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector *National Research Council Canada* **26**, 1973-1979.
- Landsberg J.J. and Gower, S.T. 1997. Application of photosiological ecology to forest management. *Academic Press, San Diego, CA*.
- Lavigne, M. B., Ryan, M. G., Anderson, D. E., Baldocchi, D. D., Crill, P., Fitzjarrand, D. R., Goulden, M. L., Gower, S. T., McCaughey, J. H., Rayment, M., and Striegl, R. G. 1997. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites. *J. Geophys. Res. Atmospheres* **102**, 28977-28985.
- Law B.E., Falge E., Gu L., Baldocchi D.D., Bakwin P., Berbigier P., Davis K., Dolman A. J., Falk M, Fuentes JD, Goldstein A, Granier A, Grelle A, Hollinger D, Janssens IA, Jarvis P, Jensen NO, Katul G, Mahli Y, Matteucci G, Meyers T, Monson R, Munger W, Oechel W, Olson R, Pilegaard K, Paw KT, Thorgeirsson H, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**, 97-120.
- Law, B. E., Ryan, M. G., and Anthony, P. M. 1999. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biology* **5**, 169-182.
- Lee M.S., Nakane K., Nakatsubo T., Mo W.H., Koizumi H. 2002. Effects of rainfall events on soil CO<sub>2</sub> flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecological Research* **17**, 401-409.
- Lee, M., Nakane, K., Nakatsubo, T., and Koizumi, H. 2003. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool temperature deciduous forest. *Plant and soil* **255**, 311-318.
- Liang N, Inoue G, Fujinuma Y 2003. A multichannel automated chamber system for continuous measurement of forest soil CO<sub>2</sub> efflux. *Tree Physiology* **23**, 825-832.

- Maier, C. A. 2001. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability *Tree Physiology* **21**, 1183-1193.
- Miyama T, Kominami Y, Tamai K, Goto Y 2005. Seasonal changes in nocturnal foliar respiration in a mixed deciduous and evergreen broadleaved forest. *Journal of Agricultural Meteorology* **60**, 753-756.
- Miyama, T., Kominami, Y., Tamai, K., Nobuhiro, T., and Goto, Y. 2003. Automated foliage chamber method for long-term measurement of CO<sub>2</sub> flux in the uppermost canopy. *Tellus* **55B**, 322-330.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Watanabe, T., Yasuda, Y., and Okano, M. 2003. Long-term continuous measurement of CO<sub>2</sub> efflux from a forest using dynamic closed chambers with automatic opening/closing capability. *Japanese Journal of Ecology* **53**, 1-12.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., and Watanabe, T. 2005. Influence of soil temperature and soil moisture on forest floor CO<sub>2</sub> efflux -clarification of the effect of soil moisture using field data-. *J. Agric. Meteorol.* **60(5)**, 761-764.
- Mori, S., and Hagihara, A. 1991. Root respiration in *Chamaecyparis obtuse* trees. *Tree Physiol.* **8**, 217-225.
- Nakane, K., Kohno, T., and Horikoshi, T. 1996. Root respiration rate before and just after clear felling in a mature, deciduous, broadleaved forest. *Ecol. Res.* **11**, 111-119.
- Nobuhiro, T., Tamai, K., Kominami, Y., Miyama, T., Goto, Y., and Kanazawa, Y. 2003. Development of the IRGA enclosed-chamber system for soil CO<sub>2</sub> efflux measurement and its application to a spatial variation measurement. *Journal of Forest Research* **8**, 297-301.
- Ohashi, M., Gyokusen, K., and Saito, A. 2000. Contribution of root respiration to total soil respiration in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) artificial forest. *Ecol. Res.* **15**, 323-333.
- Ohata, S., Shidei, T., Tsuji, H., and Hatayama, I. 1976. Changes in respiratory rate of excised tree organs. *Bull. Kyoto Univ. For.* **39**, 100-109.

- Persson, H. 2000. Adaptive tactics and characteristics of tree fine roots *The supporting roots of trees and woody plants: Form, function and physiology* A.Stokes(ed.), 337-346.
- Pregitzer, K. S., Laskowski, M. J., Burton, A. J., Lessard, V. C., and Zak, D.R. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiol.* **18**, 665-670.
- Qi, J., Marshall, J. D., and Mattson, K. G. 1994. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas fir. *New Phytol.* **128**, 435-442.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology* **70**, 1346-1354.
- Resh, S. C., Battaglia, M., Worledge, D., and Ladiges, S. 2003. Coarse root biomass for eucalypt plantations in Tasmania, Australia: sources of variation and methods for assessment *Trees* **17**, 389-399.
- Rochette, P., Angers, D. A., and Flanagan, L. B. 1999. In Situ Measurements of maize residue decomposition using natural abundance of  $^{13}\text{C}$ . *Soil Biol. Biochem.* **31**, 157-162.
- Ryan M.G., Binkley D., Fownes j.H., Giardina C.P. and senock R.S. 2004. An experiment test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecol. Monog.* **74**, 393-414.
- Ryan, M. G., Gower, S. T., Hubbard, R. M., Waring, R. H., Gholz, H. L., Cropper, W. P. Jr., and Running, S.W. 1995. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia* **101**, 133-140.
- Ryan, M. G., Hubbard, R. M., Clark D. A., and Sanford, R. L. Jr. 1994. Woody tissue respiration for *Simarouba amara* and *Miconia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* **10**, 213-220.
- Ryan, M. G., Hubbard, R. M., Pongracic, S., Raison, R. J., and McMurtrie, R. E. 1996. Foliage, fine-root, woody tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relationship to nitrogen status. *Tree Physiol.* **9**, 255-266.
- Ryan, M. G., and Law, B. E. 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* **73**, 3-27.
- Shidei, T. and T. Hosokawa eds. 1977. Primary productivity of Japanese forests *Productivity of*

- terrestrial communities. *University of Tokyo Press JIBP Synthesis* **16**,
- Sprugel, D.G. 1990. Components of woody-tissue respiration in young *Abies amabilis* trees. *Trees* **4**, 88-98.
- Trumbore, S. 2000. Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications* **V10N2**, 399-411.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.-D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grunwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, U., Berbigier, P., Loustau, D., Gudmundsson, J. Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S., and Jarvis, P.G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* **404**, 861-8565.
- Vance, E. D., and Nadkarni, N. M. 1992. Root biomass distribution in a moist tropical montane forest *Plant and soil* **142**, 31-39.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* **187**, 159-219.
- Vogt, K.A. and Persson, H. 1991. Measuring growth and development of roots. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. Lassoie, J.P. and Hinckley, T.M. (eds.), 599pp, 478-493..
- Vogt, K.A., Grier, C. C., Meier, C.A., and Edmonds, R.L. 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology* **63**, 370-380.
- Xu, M., DeBiase, T. A., and Qi, Y. 2000. A simple technique to measure stem respiration using a horizontally soil chamber *Can. J. For. Res.* **30**, 1555-1560.
- Zogg, G. P., Zak, D. R., Burton, A. J., and Pregitzer, K. S. 1996. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree. Physiol* **16**, 719-725.

- 後藤義明・小南祐志・深山貴文・玉井幸治・金澤洋一 2003. 京都府南部地方における広葉樹二次林の地上部現存量及び純生産量. 森林総合研究所研究報告 387, 115-147.
- 上村真由子 2005. 広葉樹二次林における樹木枯死・分解過程の定量化とモデルの構築 神戸大学自然科学研究科 博士論文
- 糟谷信彦, 島田博匡 1996. スギ細根量の斜面上の位置による変化 京都府立大学演習林報告 40, 1-12
- 片桐成夫 1988. 落葉広葉樹林における土壌呼吸に占める根の呼吸量の推定 日林誌 70(4), 151-158.
- 苅住昇 1979. 樹木根系図説. 誠文堂新光社, 東京. 1121pp.
- 吉良竜夫 1976. 陸上生態系. 生態学講座2 共立出版
- 小野賢二 2002. 根現存量に影響を及ぼす要因の検討—既往の報告より— 森林立地学会誌 44(2), 63-69.
- 大畠誠一, 四手井綱英, 辻英夫, 畠山伊佐男 2006 切り取り前後の樹木の呼吸変化について 京都大学演習林報告 100-109.
- 里村多香美, 中根周歩, 堀越孝雄 2001. ミニライゾトロンによる樹木細根の純生産の解明 根の研究 10, 3-12.
- 只木良也, 蜂屋欣二 1968. 森林生態系とその物質生産. わかりやすい林業研究解説シリーズ 29 林業科学技術振興所. 東京 64pp.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男 1965. 九州スギの物質生産力 林試験報 173, 45-66.
- 玉井幸治, 小南裕志, 深山貴文, 後藤義明 2005. 山地小流域における地温、土壌含水率からの土壌呼吸量時系列データの推定とその空間変動-京都府南部における風化花崗岩地域の場合- 日本森林学会誌 87, 331-339.
- 田中典幸 1998. 根の研究方法概論. 根の事典. 根の事典編集委員会編. 438pp, 朝倉書店, 東京)371-374.
- 堤俊夫, 酒井正治 1984. 2つのタイプの天然生落葉広葉樹林の細根量とその垂直分布について 京都大学農学部演習林報告 56, 60-66.

## 謝辞

本研究を行うにあたり、神戸大学自然科学研究科の金澤洋一教授には、研究室配属以来多くの御指導をいただきました。また森林をフィールドとする研究分野において、野外調査等を通じてたくさんの貴重な経験をさせていただきました。同石井弘明助手には研究を進めるにあたり適切な助言をいただき、論文作成に関しても多くを学ばせていただきました。森林総合研究所の小南裕志氏には、大学院進学以来、調査の方法、データの解析、学会での発表や論文の執筆に関して、丁寧にご指導いただき、さらに研究に対する姿勢に関しても多くを学ばせていただきました。同研究所の後藤義明氏、玉井幸治氏、深山貴文氏、細田育広氏、金子真司氏、平野恭弘氏、溝口岳男氏、古澤仁美氏、千葉幸弘氏、近口貞介氏、檜山真司氏には、山城試験地での調査や森林総合研究所での実験や研究活動においてたくさんのご指導や有益なご助言をいただきました。神戸大学農学部植物資源学科の稲垣昇教授および生物環境制御学科の阿江教治教授には本論文の審査の過程で貴重なご助言をいただきました。森林資源学研究室の上村真由子氏には研究室の唯一の先輩として研究活動全般についてご指導いただきました。また野外調査や研究発表など多くの時間を共有させていただき、御家族の皆様にもお世話になりました。同研究室を卒業された櫻井知氏、嶋田敬子氏、延廣竜彦氏、真下慶子氏とは研究室の同期として研究室がまだ少人数だった頃から多くの時間を共有させていただきました。また同研究室の皆様には試験地における機材の設置や調査に関してご協力いただき、研究室内外で楽しい時間を共有することができました。鈴木麻友美氏、浜田昇吾氏とは根系調査を通じて研究に対する意見を交換することができました。また佐々木泰三氏、木村仁氏、吉村謙一氏、鈴木大智氏には機材の設置等に際して特にお世話になりました。そのほかにも、藤崎泰治氏、田中真紀子氏、Budi Adi氏、日野修吾氏、大森丈司氏、岡林真由氏、中山絵里氏、相村英範氏、新格日勸氏、竹田史代氏、斉藤悦子氏、新見晶代氏、Maleque Md.Abdul氏、Ika heriansyah氏、包俊生氏、岩崎絢子氏、角谷友子氏、それから書ききれませんが、現在学部生の方々、それから周りのたくさんの皆様にお世話になりました。ありがとうございました。

またアサヒビール学術財団および公益信託エスベック地球環境研究・技術基金には研究助成金を賜りました。根研究会には海外渡航費をご支援いただき、国際学会での発表の機会を得ることができました。

最後に10年間にわたる学生生活を支えてくださり、研究活動に対する理解をいただいた尊敬する両親に、深く感謝いたします。