

PDF issue: 2025-07-06

# 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

<mark>(Degree)</mark> 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撹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 サンプリ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(苅住、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 間に答えるための、根量や深さによる根分布などの測定例がいまだ不足している。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 と菌相は土壤構造と土壤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 CO<sub>2</sub> 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 もなったと考えられる。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>b</sub>*: Heterotrophic Respiration)を用いて

$$NEE = GPP - (R_a + R_h) \tag{1-1}$$

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て収支を求め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。

$$NPP = \Delta W + L + G = GPP - R_a \tag{1-2}$$

 $R_a$ 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、

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

$$(1-3)$$

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り、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ると考えられる。

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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>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 CO<sub>2</sub>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 CO<sub>2</sub> 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℃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 barvinervis), ネジキ (Lyonia ovalifolia var.ellipitica), 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が生じ、地上部に関しては葉群の CO2 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 CO2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* m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>) 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

#### 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℃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* ≧ 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

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

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 20 cm,高さ 15 cm 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 10 cm 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, 30-40 cm 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 取した土壤は, 2 mm, 600 μm, 180 μm のふるい上で水洗し根を取り出した。直径 5 mm 以下の根を測定対象とし、採取した根は Vogt et al. (1991)の方法に拠り、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 pendunculosa)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  $\leq d < 5 \text{ mm}$ ,  $5 \leq d < 20 \text{ mm}$ ,  $20 \leq d < 50 \text{ mm}$ ,  $d \geq 50 \text{ mm}$  の 4 階級に分けた (Table 3-2)。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 pendunculosa)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( $RS_{0,2}$ : cm<sup>2</sup>)の関係式

$$RS_{0.2} = 71.28RW_{0.2}$$
 (r<sup>2</sup>=0.79) (3-2)

を作成した(Fig.3-1 (b))。 $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ 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*: cm<sup>2</sup>)の関係式のうち,  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ の階級での関係式,

$$RS_{2.5}=20.35RW_{2.5}$$
 (r<sup>2</sup>=0.77) (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,  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ 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,  $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ 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 g m<sup>-2</sup> 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 ≧ 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。毎本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。

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

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

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

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

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

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

 $DBH \ge 3 \text{ cm}$ 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

$$D_0 = 1.10DBH^{1.0544}$$
 (r<sup>2</sup>=0.98) (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 $2 \leq d < 5 \text{ mm}$ 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 t ha<sup>-1</sup> である(後藤ら, 2003)。 根現存量は 23.41 t ha<sup>-1</sup>, 試験地の TR 比は 4.36 と計算された。また *RAI* は 3.50 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup> 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 t ha<sup>-1</sup> と比較すると少ない。また *RAI*についても本試験地のd < 2 mmの根における *RAI*は 2.63 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>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 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>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 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 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。

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)
シャシャンホ゛	Vaccinium bracteatum	Eg	40	5.52	6.00	8.36	1.1 (16)	9229	100
ネス゛ミモチ	Ligustrum japonicum	Eg	22	5.8	5.10	8.05	0.2 (31)	9338	20
アラカシ	Quercus glauca	Eg	21	5.19	4.66	6.47	1.9 (10)	4695	50
イヌツケ゛	Ilex crenata	Eg	25	4.9	4.21	7.24	0.7 (22)	4341	35
イヌツケ゛	Ilex crenata	Eg	23	4.87	3.30	4.96	0.7 (22)	1993	-
<b>ヒサカキ</b>	Eurya japonica	Eg	32	3.5	2.52	5.72	4.2 (6)	1438	-
ד <i>י</i> דענ	Pieris japonica	Eg	26	2.63	2.32	4.10	1.0 (19)	1015	-
<b>7</b> 3ว	Ilex pedunculosa	Eg	16	2.47	1.42	2.74	14.7 (2)	501	30
VJJ	Ilex pedunculosa	Eg	12	1.14	-	2.15	14.7 (2)	177	20
リョウフ゛	Clethra barvinervis	De	-	8.55	6.71	9.23	6.3 (5)	12490	70
コナラ	Quercus serrata	De	-	7.2	5.22	7.48	27.5 (1)	7340	55
リョウフ゛	Clethra barvinervis	De	39	5.68	2.96	3.97	6.3 (5)	1651	70
ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	De	37	3.2	2.40	3.75	9.8 (3)	1026	15
モチツツシ゛	Rhododendron macrosepalum	Hd	24	3.82	2.16	3.32	0.0 (52)	895	7
ネス゛ミサシ	Juniperus rigida	Co	77	9.7	8.50	12.37	1.4 (12)	17531	45
ソヨゴ (大径2	木) <i>Ilex pedunculosa</i> (Large)	Eg	-	11.96 <sup>#</sup>	30.69	47.49	14.7 (2)	483140 <sup>#</sup>	_

Table.3-1 Outline of sample trees

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 speicies 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

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

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

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

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

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

	C	Root b Class of r	oiomass ( oot diam	t ha <sup>-1</sup> ) eter (mm	n)	(	RAI (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> ) 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≦DBH	-	-	1.286	4.551	9.773	-	-	0.083	0.125	0.124	
2 1≦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	

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

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<sup>13</sup>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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 放出量を根の呼吸量(*R<sub>r</sub>*)と定義した。

チャンバーを用いた植物体からの CO<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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、掘り取りによる撹乱の影響あるいは 切り出しによる傷害の影響などを考慮する必要があり、特に測定時のチャンバー内の CO<sub>2</sub> 濃度が土壌中の高 CO<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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、根呼吸量にあたえ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。

$$R_{r} = \Delta \operatorname{CO}_{2} \times (V - V s) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO2} / 10^{3}$$
(4-1)

上式において

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

 $R_{r (sa)}$ :根表面積あたりの CO<sub>2</sub> 放出量 (mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),  $R_{r (weight)}$ :根重量あたりの CO<sub>2</sub> 放 出量 (mgCO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>),  $\Delta$ CO<sub>2</sub>: チャンバー内の単位時間あたりの平均 CO<sub>2</sub> 濃度上昇速度 (ppm s<sup>-1</sup>), V; システム全体の体積 (l), V<sub>s</sub>; サンプルの体積 (l), V<sub>air</sub>;標準気体の体積 (22.41 l), T: IRGA の内部の測定セルの温度 (°C),  $M_{CO2}$ ; CO<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> (t);時間 t における CO<sub>2</sub> 濃度 (ppm)

### 4-2-1-2 サンプリングによる撹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,根呼吸量にあたえ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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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 をチャンバーにいれて再び  $R_{r (pot)}$ 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*<sub>10</sub> と呼ばれている。すなわち,

$$R = a \cdot exp^{bT} \tag{4-3}$$

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、

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

で求められる。

測定した *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*<sub>10</sub>=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 うに計算される。

$$R_r = R_{r_20\,\mathcal{C}} \cdot Q_{10} \,^{(T-20)/10} \tag{4-5}$$

*R*<sub>r 20℃</sub>: 20℃における呼吸量, *T*: 温度(℃)

掘り取りの前および後での *R*<sub>r</sub>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*<sub>r</sub>と掘り取る前の *R*<sub>r</sub>を比較すると平均で掘り取り後の *R*<sub>r</sub>の方が 7%大きかった (Fig.4-4)。掘り取る前後での *R*<sub>r</sub>の違いは, 個体間の *R*<sub>r</sub>の差に比べて小さく (Fig.4-4, pared 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 の重量とは弱いが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 サンプリングにおけるシリコン塗布の効果の検討

サンプリング法において、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い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年の毎本 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2mm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 1cm 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 2mm 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℃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 サンプリ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CO2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。

$$R_{r\,(weight)} = \Delta \operatorname{CO}_2 \times (V - Vs) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO2} / 10^3 / dw$$
(4-6)

$$R_{r (sa)} = \Delta CO_2 \times (V - Vs) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO2} / 10^3 / sa$$
(4-7)

$$R_{above (sa)} = \Delta CO_2 \times (V - Vs) / V_{air} \times 273.2 / (273.2 + T) \times M_{CO2} / 10^3 / sa$$
(4-8)

上式において

$$\Delta CO_{2} = \frac{1}{n} \left( \sum_{i=1}^{n} \frac{C_{CO_{2}}(t_{i} + \Delta t) - C_{CO_{2}}(t_{i})}{\Delta t} \right)$$
(4-9)

 $R_{r (sa)}$ :根表面積あたりの CO<sub>2</sub> 放出量 (mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),  $R_{above (sa)}$ :地上部表面積あた りの CO<sub>2</sub> 放出量 (mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),  $R_{r (weight)}$ :根重量あたりの CO<sub>2</sub> 放出量 (mgCO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>),  $\Delta$ CO<sub>2</sub>: チャンバー内の単位時間あたりの平均 CO<sub>2</sub> 濃度上昇速度 (ppm s<sup>-1</sup>), V; システム 全体の体積 (*l*), V<sub>s</sub>; サンプルの体積 (*l*), V<sub>air</sub>;標準気体の体積 (22.41 l), T:IRGA の 内部の測定セルの温度 (°C),  $M_{CO2}$ ; CO<sub>2</sub> の分子量 (44.01), sa: サンプルの表面積 (m<sup>2</sup>), 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<sub>2</sub> 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℃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℃, コナラ, ソヨゴ) に加えて, 春期 (4 月 22 日, 気温 20.6℃, ネジキ), 盛夏期 (7 月 16 日, 気温 32.4 - 34℃, ネジキ), 秋期 (11 月 11 日, 気温 18.9 - 21.2℃, ネジキ), およ び冬期 (12 月 10 - 11 日, 気温 6.8-7.9℃, ネジキ, アオハダ) において同様に直径階級ご との *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  $\mu$  gCO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> と 3 倍程度の差が 見られた。 一方, *R<sub>r</sub>*<sub>(*sa*)</sub> 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<sub>above</sub>*<sub>(*sa*)</sub> (Miyama *et al.*, 2005) は,コナラ では 0.02-0.116 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, ソヨゴでは 0.024-0.092 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>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 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, ソヨ ゴで 0.029 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> であるのに対し、根系ではコナラで 0.024 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, ソヨゴで 0.019 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 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 mm,  $2 \leq d < 5$  mm,  $5 \leq d < 20$  mm,  $20 \leq d < 50$  mm,  $d \geq 50$  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2mm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2mm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)	)

	Abovegroun	d biomass	Belowground biomass				
	Leaf Stem		Under stem	Old root	White root		
Mean dry weight (g)	Mean dry weight (g) 21.56		5.17	4.70	0.46		
(Max-min)	) (27.78-11.77) (		(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 pf 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  $R_{r(weight)}$ .

0.1 *d* < 2 mm 0.05 I 0 2001/4/19 2001/11/5 2002/5/24 2002/12/10 2003/6/28 2004/1/14 2004/8/1 2005/2/17 0.1  $2 \leq d < 5 \,\mathrm{mm}$ 0.05 0 2001/4/19 2001/11/5 2002/12/10 2003/6/28 2004/1/14 2004/8/1 2005/2/17 2002/5/24  $CO_2$  flux per surface area of root sample (mg $CO_2$  m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) 0.15  $5 \leq d < 20 \text{ mm}$ 0.1 0.05 0 2001/4/19 2001/11/5 2002/5/24 2002/12/10 2003/6/28 2004/1/14 2004/8/1 2005/2/17 0.2  $20 \leq d < 50 \text{ mm}$ 0.15 0.1 0.05 0 2001/4/19 2001/11/5 2002/5/24 2002/12/10 2003/6/28 2004/1/14 2004/8/1 2005/2/17 0.25  $50 \leq d$ 0.2 0.15 0.1 0.05 0 2001/4/19 2001/11/5 2002/5/24 2002/12/10 2003/6/28 2004/1/14 2004/8/1 2005/2/17 date

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 4-2Parameters for allometric relationships ( $Y = a \cdot expbT$ ) and coefficients of determination ( $r^2$ )

Y	Т	class of diameter	а	b	$r^2$
Rr per surface area	temperature in a chamber	0–2mm	0.0003	0.1468	0.764
(mgCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		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> )	temperature in a chamber	0-2mm 2-5mm 5-20mm 20-50mm 50mm-	7.E-06 1.E-06 9.E-07 5.E-07 2.E-07	0.0926 0.1127 0.1131 0.1069 0.1234	0.732 0.688 0.522 0.523 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 呼吸量に関しても同様な手法で、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 < 2mm, $2 \leq d < 5$ mm, $5 \leq d < 20$ mm, $20 \leq d < 50$ mm, $d \geq 50$ 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。 5 cm 深の地温を熱電対で、5 cm 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±1.0℃、土壌含 水率は 0.094±0.029 cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup>, 9 月 11 日の地温は 26.1±0.9℃、土壌含水率は 0.107±0.042 cm<sup>3</sup>

## 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 mgCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> 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 mgCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>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<sub>r (area</sub>)が測定された月日と最も近い R<sub>s</sub>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,土壤深度をあげており,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 CO<sub>2</sub> 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) ら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 土壌呼吸の観測により、土壌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*<sub>10</sub>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*<sub>10</sub>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、土壌呼吸に占める根呼吸の割合は18.7-59.8%と変動したが、土壌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,土壌 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壌呼吸 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、根の土壌 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

	Class of root diameter (mm)					
	0-2	2-5	5-20	20-50	50-	
Root biomass (t ha <sup>-1</sup> )	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	

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



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



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



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



Fig. 5-5 The relationship between temperature in chamber and Rr(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,撹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,鉱質土層の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動させた。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  $\Delta CO_2$ を用いて以下の式により土壌か らの CO<sub>2</sub>放出量(mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)を計算した。

$$R_{(area)} = \Delta CO_2 \times V/22.4 \times 273.2/(273.2 + T_{cell}) \times 44.01/10^3/area$$
(6-1)

上式において

$$\Delta CO_{2} = \frac{1}{n} \left( \sum_{i=1}^{n} \frac{C_{CO_{2}}(t_{i} + \Delta t) - C_{CO_{2}}(t_{i})}{\Delta t} \right)$$
(6-2)

**R** (area) : 土壌表面積あたりの CO<sub>2</sub> 放出量 (mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),  $\Delta$ CO<sub>2</sub> : チャンバー内の 単位時間あたりの平均 CO<sub>2</sub> 濃度上昇速度 (ppm s<sup>-1</sup>), V: 系内の空気体積 (m<sup>-3</sup>) (V= チ ャンバー容積+チューブ内体積-サンプル体積), T<sub>cell</sub>: IRGA の内部の測定セルの温度 (°C), area: チャンバーの接地面積 (m<sup>2</sup>), n; データ数, t<sub>i</sub>; 測定開始時間,  $\Delta$ t; 濃度上昇計算時 間, CO<sub>2</sub> (t); 時間 t における CO<sub>2</sub> 濃度 (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(鉱質土 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、鉱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 CO<sub>2</sub> 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<sub>s</sub>) 測定プロット

A層の有機物,および根,B層の鉱質土層の全てを含めたCO2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<sub>r</sub>*) 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) 鉱質土層からの CO<sub>2</sub>フラックス (R<sub>m</sub>) 測定用プロット

B層以下からのCO₂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,鉱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<sub>r</sub>* と *R<sub>m</sub>* が *R<sub>s</sub>* 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

(cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup>)に減少した。*R*<sub>s</sub>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*<sub>r</sub>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*<sub>s</sub>に占める*R*<sub>r</sub>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*<sub>s</sub>と*R*<sub>r</sub>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<sub>s</sub>*, *R<sub>r</sub>*, *R<sub>m</sub>*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 CO<sub>2</sub>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。

$$R = a \exp(bT_s) \tag{6-3}$$

R: 各チャンバーからの CO<sub>2</sub> 放出量, T<sub>s</sub>: 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 CO<sub>2</sub> 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℃の等温下において、 $R_s$ の値は0.11から0.28(mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)の値をと り、 $R_r$ でも、0.01から0.18(mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)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<sub>s</sub>, R<sub>r</sub>, R<sub>m</sub>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*<sub>s</sub>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*<sub>r</sub>の 乾燥による影響は*R*<sub>s</sub>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 CO2 放出量の関係を Fig.6-7 に示す。Rr

は3つのチャンバーの平均値を用いている。CO2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 CO2放出量は以下のように近似され た。

$$R_s = 0.015 \ e^{0.1099T_s} \tag{6-4}$$

$$R_r = 0.011 \ e^{0.0861T_s} \tag{6-5}$$

$$R_m = 0.0057 \ e^{0.0675T_s} \tag{6-6}$$

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*<sub>10</sub>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*<sub>10</sub>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*, の *Q*<sub>10</sub>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*, の *Q*<sub>10</sub>はいずれも *R*<sub>s</sub>より も低く, *R*<sub>m</sub>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Rs およびRr との関係を示す。Rs 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、Rs 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Rr がRs 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Rsの大きな部分を有機物分解呼吸が占めており、Rs 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 cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup> 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<sub>10</sub>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<sub>10</sub>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<sub>10</sub>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 の部分が非常に多い。今後は、根の季節特性を考慮にいれることで、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  $CO_2$  efflux (down).



Fig.6-4 The example of daily variation in soil temperature, soil water content,  $CO_2$  efflux, and the ratio of  $R_r$  and  $R_m$  of  $R_s$ .



Soil temperature (4cm in depth: °C)

Fig.6-5 The fitting curve of the relationship between  $CO_2$  efflux and soil temperature at 4cm depth.





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.



Soil temperature (4cm in depth: °C)

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



Volumetric soil water content (cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup>)

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 cm<sup>3</sup> cm<sup>-3</sup>
# 第7章 根呼吸量の季節性の評価

# 7-1 はじめに

これまで,土壤呼吸(R<sub>s</sub>)にしめる根呼吸(R<sub>r</sub>)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<sub>r</sub>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,の低下が顕著であるが R,は R,と比較すると乾燥の影響が小さく, R, に占める R,の割合が含水率の変化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リングアップする前段階として、近接する場所で測定され た R, と R, を用いて R,に占める R, の割合の季節変化について述べ, R, と 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,と 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<sub>s</sub>*および *R<sub>r</sub>*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、

## $R_{soil} = R_{root} + root \ litter \ C \ decomposition + above ground \ C \ decomposition$ (7-1)

という式を提唱し,  $R_{root}$  + root litter C decomposition を地下部に配分されている炭素量 (TBCA: total belowground carbon allocation), 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*<sub>s</sub> 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*<sub>r</sub> 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<sub>s</sub>*, *R<sub>r</sub>*, *R<sub>m</sub>*のそれぞれについて, 月ごとの平均値を Fig.7-3 に示す。*R<sub>s</sub>* 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<sub>s</sub>*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<sub>s</sub>*に対する *R<sub>r</sub>*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*<sub>s</sub>に対する *R*<sub>r</sub>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*,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 caluckated 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リング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量と定義される。 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 CO2 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、季節性を考慮にいれるにあたっ 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 CO, 放出量として,根由来の CO<sub>2</sub>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 CO, 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<sub>r</sub>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て、空間分布と季節性を考慮にいれた群落の R,を推定し、リターフォールやR,との比較から、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 サンプリ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

サンプリ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): mgCO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>)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  $(R_{r (area)}, mgCO_2 m^{-2} s^{-1})$  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5 m m以下であった。測定された R<sub>r (area</sub>) 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<sub>r(weicht)</sub>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  $(g m^{-2})$ , 2ch では 134.69, 157.38  $(g m^{-2})$ , 3ch では 32.70, 69.59  $(g m^{-2})$  $m^{-2}$ ) であった。 $R_{r}$  (weight) と温度との関係をサンプリング法と連続測定との間で比較した。 サンプリ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 Rr (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<sub>r (weight)</sub>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、サンプリ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): mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) を 2 つの方法で比較するため に、サンプリ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。サンプリ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、サンプリン 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<sub>r</sub>*(weight)から計算 された*R<sub>r</sub>*(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<sub>r</sub>* (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があるこ 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、

$$C_{r (area)} = (12/44) \cdot R_{r (area)}$$

$$(8-1)$$

Cr (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Rr (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;gm<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 チャンパ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 た鉱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%が鉱質土層からの 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うけ、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、鉱質土層、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,2mm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。5mm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て求めた年間炭素放出 量においても5mm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ヵ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ヵ所で測定された細根量(Fig.8-5)を用いてd < 2 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。このことからも、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い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と、 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(°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  $R_{r(area)}$  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  $CO_2$  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 CO2 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 CO2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ゥ 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 掘りと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 tha<sup>-1</sup>と計算され、本試験地は、平均的な温帯林の根量42 tha<sup>-1</sup>

(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.,, Runninng 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 Flex 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 CO2, 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., Pregizer, 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 CO2 concentration on suger maple root respiration. *Tree Physiol.* 17, 421-427.
- Buyanovsky G.A., Kucera C.L., Wagner G.H. 1987. Comparative analyses of carbon dynamics innative and caltivated 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 strobes) in situ: the importance of CO2 in controlled environments. *Tree Physiol.* 19, 475-479.
- D.Atkinson 2000. Root Characteristics: Why and What to Mesure 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 rizosphere 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 radiate 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 CO2 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 CO2

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 Reseach 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 Anthoni, 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 CO2 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 tatal soil respiration in a cooltemperature 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 CO2 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 bloadleaved 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 CO2 flux in the uppermost canopy. *Tellus* 55B, 322-330.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Watanabe, T., Yasuda, Y., and Okano, M. 2003. Long-term continuous eaurement of CO2 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 CO2 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 CO2 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 tatal soil respiration in Japaniese 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 suger 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 13CO2.
- 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 Minquartia 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 Synthesis16,

- 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 Nadkarrni, 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. Reviw 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 Edomonds, 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,楢山真司氏には、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, 新格日勒氏, 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ペック地球環境研究・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。