



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	林床にササが生育する冷温帯林における細根バイオマス，生産量および枯死量の時間変化
Author(s)	福澤，加里部
Citation	根の研究， 31(1)， 7-20 https://doi.org/10.3117/rootres.31.7
Issue Date	2022-03-20
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/88948
Type	journal article
File Information	Fukuzawa_Root Research_31_1.pdf



林床にササが生育する冷温帯林における細根バイオマス、生産量および枯死量の時間変化

福澤加里部

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

要 旨： 細根の生産－枯死－分解プロセスは森林生態系の炭素や養分循環において重要であるが、十分に理解されていない。これは、細根が地下にあって目にするのができないために、細根量としては評価できても、同時に起こっている細根の生産と枯死・分解の時間変化（細根動態）に関する評価が極めて限られているためである。細根量（バイオマスまたは密度）に対する細根生産量や細根枯死（分解）量の比率として表現される細根回転速度（ターンオーバー速度）の大きさの違いは、森林生態系の細根生産量や枯死量の大きさの違いとして現れる。そのため、細根動態を正確に評価することが求められる。本稿では、著者らが北海道北部の林床にクマイザサ (*Sasa senanensis*) が密生する冷温帯林において行った、コア法を用いた細根バイオマスと、非破壊的手法であるミニライゾトロン法を用いた細根密度と細根生産・枯死の時間変化に関する事例研究を紹介する。その中で、上層木および林床に密生しているクマイザサの地上部フェノロジーと細根生産および枯死の時間変化の関係を考察した。また、森林の生産性における細根の寄与を知るために、細根生産量と地上部純一次生産量を比較した。そして、冷温帯林の生産性における細根生産の重要性を示した。

キーワード： 環境要因, クマイザサ, 細根ターンオーバー速度, 純一次生産量, 地上部フェノロジー.

Temporal variation in fine-root biomass, production, and mortality in a cool-temperate forest covered with understory *Sasa senanensis* : Karibu FUKUZAWA (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University)

Abstract : The fine root production–mortality–decomposition process is crucial for carbon and nutrient cycling in forest ecosystems, however the process remain understudied. This is because quantifying temporal changes in fine root production and mortality or decomposition which occur simultaneously (fine root dynamics) has been quite limited even if fine root biomass can be evaluated, as fine roots are invisible belowground. The difference in fine root turnover rate which is expressed as the ratio of fine root production or mortality (decomposition) to fine root amount (biomass or density) is seen in the difference in fine root production or mortality in forest ecosystems. Thus, such dynamics must be evaluated accurately. Here, I reviewed our case study that investigated temporal changes in the fine root biomass using core method, and fine root density, production, and mortality using the non-destructive minirhizotron method in a cool-temperate forest covered with dense understory dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in northern Hokkaido. In this review, I considered the correlations of aboveground phenology of overstory trees and the dwarf bamboo with the temporal patterns of fine root production and mortality. In addition, to understand the contribution of fine roots to forest productivity, I compared fine root production with aboveground net primary production. Ultimately, I demonstrated the significance of fine root production in the productivity of the cool-temperate forest.

Keywords : Aboveground phenology, Environmental factor, Fine root turnover rate, Net primary production, *Sasa senanensis*.

1. はじめに

植物細根（直径 2 mm 未満と定義されることが多い）は、全樹木バイオマスへの寄与は小さいものの（Karizumi, 1977 ; Vogt et al., 1996 ; Scarascia-Mugnozza et al., 2000 ; Helmisaari et al., 2002 ; Hertel et al., 2009）、回転が速い（ターンオーバー速度が大き

い）ために森林生態系の炭素や養分循環において重要な構成要素であると考えられている（McClagherty et al., 1982 ; Hendrick and Pregitzer, 1992, 1993 ; Nadelhoffer and Raich, 1992）。地上部と地下部を含む純一次生産量（NPP : Net Primary Production, 以下では NPP と呼ぶ）合計に対する細根生産量の割合は 40–60% であることが報告されている（Aber et al., 1985 ;

Hendrick and Pregitzer, 1993 ; Vogt et al., 1996 ; Tateno et al., 2004). しかし、細根ターンオーバー速度や細根生産量は同じ環境条件においてもかなり変動することも知られ、一般化するにはかなりの不確実性が残されている (Finér et al., 2011 など). 直接観測することが難しい地下部の細根動態やその生産性に関する報告例は地上部に比べ限られているため、さらなる研究が必要である.

細根量の時間変化は、細根ターンオーバー速度と年間の細根生産量・枯死量を評価する上で必要不可欠な情報である. 細根バイオマスの時間 (季節) 変動は空間変動に比べると小さいことが知られている (Yuan and Chen, 2012). 一方、ミニライゾトロン法などの非破壊的手法により、生産と枯死・分解が同時に起こる細根プロセスにおいて、個々の根を継続的に追跡することが可能となるため、根長密度 (RLD : Root Length Density) や細根生産、細根枯死速度の時間変化が検出されている (Hendrick and Pregitzer, 1992 ; Satomura et al., 2007). しかし、細根生産のピーク時期については報告間で必ずしも一致せず、環境要因に加えて植物個体全体での炭素配分と関連した地上部フェノロジー (内因的要因) との関係性が指摘されている (Joslin et al., 2001 ; Tierney et al., 2003 ; Steinaker et al., 2010). また、細根生産量は年により2倍以上の差があることがアラスカのヤナギ類が優占する森林において報告され (Ruess et al., 1998)、気候の年々変動が細根生産量に及ぼす影響が示唆されている. このように、細根動態には複数の要因が関与しているため、年間を通じた細根動態観測を行い、環境要因や内因的要因の変化パターンと関連付けることが、細根動態を一般化し予測につなげる上で欠かせない.

また、細根動態パターンは樹種間でも異なるため (Kozłowski and Pallardy, 1997 ; Steinaker et al., 2010 ; Fukuzawa et al., 2010 ; McCormack et al., 2014 ; Makoto et al., 2020)、単一種の人工植栽地でない限りは森林の種構成を考慮する必要性も指摘されている. さらに、森林を構成するのは樹木だけではない、林床植生が森林の炭素や養分循環に果たす役割の重要性が、温帯林や寒帯林において指摘されている (Nilsson and Wardle, 2005 ; Moore et al., 2007 ; Cavard et al., 2011 ; Finér et al., 2011). 例えば、北欧において林床植生の森林全体のバイオマスへの寄与は小さいが、NPP においては林床植生が樹木に匹敵しうることが報告されている (Helmisaari et al., 2002 ; Nilsson and Wardle, 2005). 一方、我が国では森林の代表的な林床植生としてササ類が広く分布し、例えば北海道では森林面積の 89% にササ類が生育している (Toyooka, 1983). 北海道北部の冷温帯林における観測から、ク

マイザサの細根バイオマスは樹木より大きいことが報告されており (Fukuzawa et al., 2007)、ササの細根生産パターンが森林全体の細根生産パターンを決定する可能性が示唆される. ここで、森林の NPP や炭素・養分循環における林床植生や細根生産の役割を理解するためには、樹木や地上部 NPP と比較することが必要である (Vogt et al., 1986).

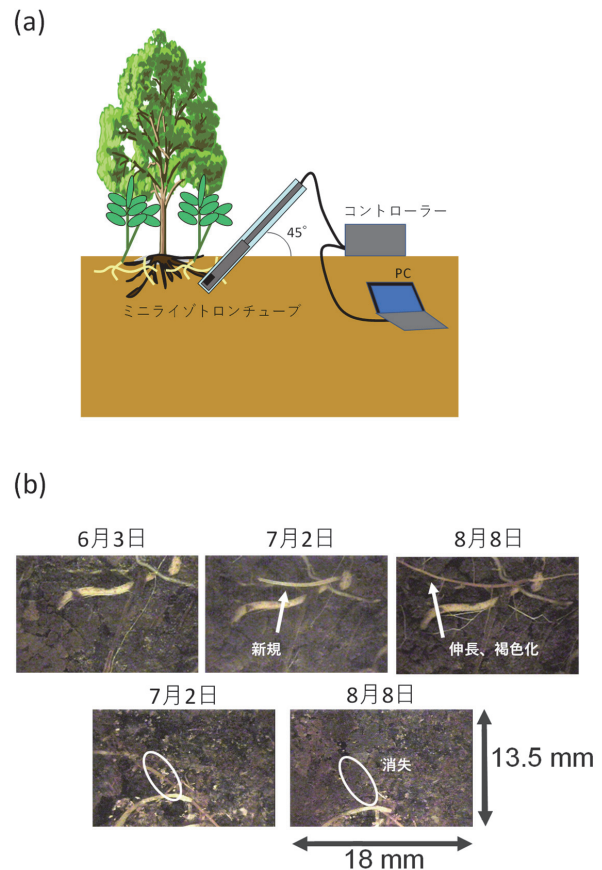
本稿では、著者らがこれまでに北海道北部の林床にクマイザサ (*Sasa senanensis* ; 以下ではササと呼ぶ) が密生する冷温帯林において行った、細根バイオマス・生産量・枯死量の時間変化と環境要因・地上部フェノロジーとの関係、および地上部 NPP との比較に基づいた細根生産量の寄与評価に関する研究事例を紹介するとともに、今後の展望について述べたい.

2. 細根バイオマスと細根生産量・枯死量を測定する方法

細根バイオマスを測定するには、オーガーを用いて一定体積の土壌コアを採取し、洗浄により根のみを取り出し、乾燥 (例えば、70℃・48 時間) 後に重量を測定するコア法がよく用いられる. より大きな土壌ブロックを掘り出し、同じく洗浄によって根を取り出すモノリス法という方法もある. これらの方法では採取した断面積を用いて、単位面積当たりの生根や枯死根の重量 (細根バイオマス、細根ネクロマス : g m^{-2}) に変換する. 根の垂直分布を知るために土壌深度別に分けて評価することも多い. 一方、細根生産量の評価法は複数ある. 古くから用いられてきたのは、同じく土壌コアを用いて根を連続的に採取し、その測定間隔の差を細根生産量とする連続コア法 (破壊的手法) である. 連続コア法はさらに計算方法により、有意差のある細根バイオマスの最大値と最小値の差を細根生産量とする最大-最小法 (Vogt et al., 1986)、各測定間隔の細根バイオマス、ネクロマス、細根分解量の差の総和を細根生産量とするコンパートメントフロー法 (Santantonio and Grace, 1987)、細根バイオマスの正の差 (増加分) のみを合計する方法 (Persson, 1978)、各測定間隔の細根バイオマスとネクロマスの差の総和とする決定行列法 (Decision matrix : McClaugherty et al., 1982 ; Yuan and Chen, 2013 ; Brunner et al., 2013) などに分けられる. 測定間隔間で有意な差がない場合には過大評価になるため補正を行っている研究がある一方 (Vogt et al., 1998)、有意差がないデータも計算に組み込んでいる研究例もある (Brunner et al., 2013). いずれの方法においても、細根バイオマスやネクロマスの時間変化が検出できない場合には評価することが難しい. さらに、毎回異なる場所で破壊的に採取しているために細根量に空間的ばらつきが生じることも、

時間変化の検出に影響する。イングロスコア法は、あらかじめ土壌を採取して根を除去し、一定体積のメッシュ状のイングロスコア内に根を含まない土壌を充填して埋設し、一定期間後に回収する方法であり、期間内にイングロスコア内に侵入した根の量を細根生産量とする (Oliveira et al., 2000 ; Tatenno et al., 2004)。この方法は根を含まない土壌の準備による攪乱 (根を取り除く行為や土壌構造の破壊など土壌の性質の変化) を伴うので絶対値の評価には注意を要するが、同じ条件で行われるのでプロット間比較や各種野外処理の影響を調べるときにしばしば用いられる。

一方、非破壊的手法には、ミニライゾトロン法、ライゾトロン法、ルートウィンドウ法、スキャナー法などの直接的な方法 (Smit et al., 2000 ; Dannoura et al., 2008)、また炭素収支法 (Nadelhoffer and Raich, 1992)、窒素収支法 (Nadelhoffer et al., 1985) などの間接的な方法や、細根ターンオーバーを評価する方法として、炭素安定同位体 ^{13}C ラベリングを用いる方法 (Matamala et al., 2003)、放射性同位体 ^{14}C (radiocarbon) 濃度を指標とする方法 (Gaudinski et al., 2001 ; Joslin et al., 2006) がある。直接的な方法においては根が出現する土壌断面を観察する。その中でミニライゾトロン法は、圃場の地下室にて根を観測するライゾトロン法を多様な多地点のフィールドで観測できるように小型化したものであり、森林での観測に適している。また、画像撮影や PC での解析技術の発展に伴い、ルートウィンドウ法に比べて画像撮影を行うミニライゾトロン法やスキャナー法の利用が増えている。ミニライゾトロン法では、あらかじめ埋設した透明のアクリル製のチューブに CCD カメラを挿入し、チューブに接した土壌面に現れた根を連続的に観察することで、個々の根の成長と枯死・分解のプロセスを別々に追跡できるため、同時に起こる細根生産と枯死・分解を精度よく評価することができる (第 1 図 ; Hendrick and Pregitzer, 1992 ; 里村, 2001 ; Satomura et al., 2007)。また画像内の細根を PC 上でトレースし、根長の変化を計測する。近年は画像上の根の投影面積から細根量を評価する研究例もある (Narisetti et al., 2019)。いずれにしてもミニライゾトロン等で得られたデータは画像上の二次元データであるので、物質循環における細根の役割を検討するためには、細根バイオマスの測定も同時に行い、単位土地面積あたり・重量ベースの生産量や枯死量に変換する必要がある。その方法は、(1) ミニライゾトロンの観察面深度をある一定値と仮定し二次元から三次元に変換するもの (Lopez et al., 2001)、(2) 土壌体積当たりの細根量とミニライゾトロン上の画像当たりの細根量の比を利用するもの (Noguchi et al., 2005)、(3) 細根ターンオーバー速度と



第 1 図 ミニライゾトロン (Bartz Technology 社製, BTC-100X カメラシステムおよび BTC I-CAP ソフトウェア) を用いた細根動態観測システムの概要 (a) と画像例 (b)。チューブは透明のアクリル製。

細根バイオマスから細根生産量・枯死量を算出する方法 (Hendrick and Pregitzer, 1993) などがある。(1), (2) では直径毎の根長と根重の関係をあらかじめ測定しておき、根長データを根重に変換する必要がある。なお、著者らは方法 (3) を用いた。

ミニライゾトロン法において、個々の根を追跡するには、WinRHIZO Tron (Regent Instruments 社, カナダ) や MSU ROOTS Tracer (ミシガン州立大学, 米国) などの根画像解析ソフトが市販されている。細根生産は、測定間隔中に画像に新たに出現した根の根長と既存根の伸長分の根長の合計、また細根枯死は、画像から消失した根の根長合計と定義されることが多く (Tingey et al., 2000 ; Satomura et al., 2007)、著者らもその定義を用いた。ここで、根の消失を枯死と定義するときには、生理的枯死を経て微生物による分解までを含んだパラメーターであることに留意する必要がある (Tingey et al., 2000 ; Satomura et al., 2007)。

根長データは、すべて画像面積 (例えば、 18×1.35 mm) あたりの根長である RLD (mm cm^{-2}) に変換して

解析されることが多い。細根ターンオーバー速度 (yr^{-1}) は、年間の累積の細根生産・細根枯死 (分解) ($\text{mm cm}^{-2} \text{yr}^{-1}$) と年最大または平均細根量 (RLD: mm cm^{-2}) を用い、以下の式 1, 2 により算出する (Gill and Jackson, 2000; Gill et al., 2002)。また、細根量において初期値を用いている研究もある (Hendrick and Pregitzer, 1992, 1993)。

$$\text{生産 TN 速度} = \text{年細根生産} / \text{最大または平均細根量} \quad (\text{式 1})$$

$$\text{枯死 (分解) TN 速度} = \text{年細根枯死 (分解)} / \text{最大または平均細根量} \quad (\text{式 2})$$

ここで、TN はターンオーバーを表す。重量ベースの細根生産量・枯死 (分解) 量 ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) への変換は、根長 (mm cm^{-2}) ベースと重量 (バイオマス, g m^{-2}) ベースの細根ターンオーバー速度が等しいとの仮定のもと、以下の式により算出する (Hendrick and Pregitzer, 1993)。

$$\text{重量ベースの細根生産量} = \text{細根バイオマス} \times \text{生産 TN 速度} \quad (\text{式 3})$$

$$\text{重量ベースの細根枯死 (分解) 量} = \text{細根バイオマス} \times \text{枯死 (分解) TN 速度} \quad (\text{式 4})$$

3. 調査研究の概要

ここでは、著者らの研究 (Fukuzawa et al., 2013) の概要について紹介したい。著者らの研究目的は、(1) 冷温帯林における細根バイオマス、生産量、枯死量の時空間変動 (季節変動、年々変動および土壌深度変動) を明らかにすること；(2) 細根動態要因を気温、地温、降水量、土壌水分率などの気候要因や植物体内の内因的な制御に関わる地上部フェノロジーと関連付けることにより、細根動態の制御要因を明らかにすること；(3) 細根ターンオーバー速度や重量ベースの細根生産量、枯死量を定量的に評価し、森林の NPP における細根生産の寄与を明らかにすること、であった。北海道北部に位置する北海道大学天塩研究林内の冷温帯林において、0.25 ha のプロットを設定し、その中で優占樹種であるミズナラを対象木とし、ミズナラ樹冠下にて細根動態 (対象木より 2 m 地点) と樹木の肥大成長率およびリターフォール量を調べた。林分 (状態が一律のひとまとまりの森林) レベルの樹木の地上部 NPP と粗根生産量の評価のために、毎木調査を行った。また、林床にはクマイザサが密生しており、細根動態におけるササの役割についても検討した。

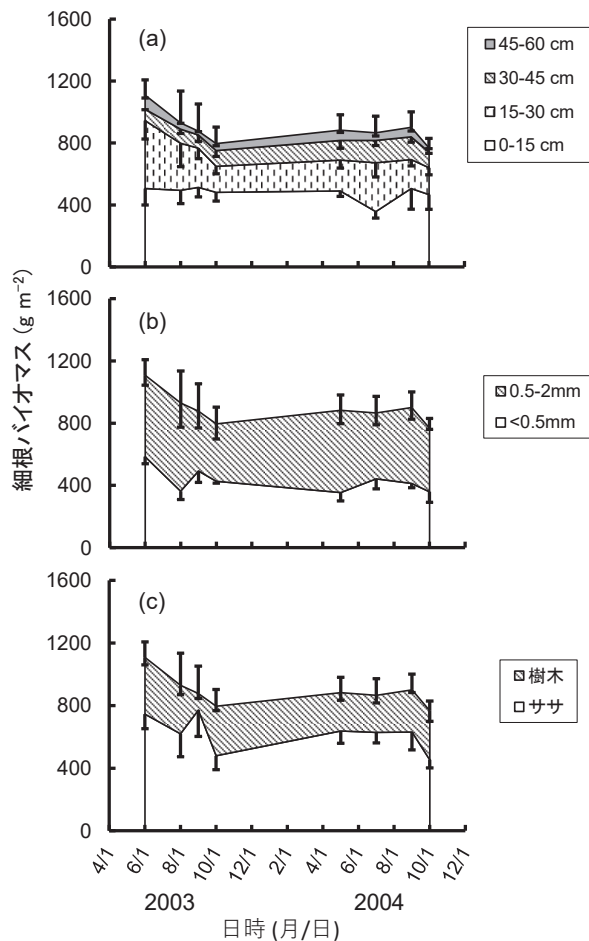
著者らの研究では、コア法 (内径 4.2 cm) を用いて

細根バイオマス (生根)・ネクロマス (枯死根) を、ミニライゾトロン法 (チューブ内径 5.08 cm) を用いて根長、細根生産および枯死の時間変化と細根ターンオーバー速度をそれぞれ評価した。コア法による細根バイオマス調査は、2003–2004 年に各年 4 回行い、土壌深度 60 cm まで 15 cm 毎に定量した。ミニライゾトロンは、2001 年 6 月にチューブを埋設し、2002 年 4 月から 2004 年 11 月まで生育期に月 1 回の頻度で観測を行い、土壌表層から 45 cm 深まで 15 cm 毎の平均値を集計した。また、2003–2004 年の冬季間に何回か観測を行った。ミニライゾトロンで得られた画像の解析には、MSU ROOTS Tracer を用いた (現在は販売されていない)。細根データの解析は前章に記載の方法により行った。なお、消失根を細根枯死と定義したため、以下の著者らの研究結果の紹介においては、「枯死分解」と表記する。重量ベースの細根生産量の算出は、全期間の平均または最大細根バイオマスに全期間の平均ターンオーバー速度 (平均 RLD または最大 RLD を用いた算出値) をそれぞれ乗じて算出した (式 3)。

細根以外の観測として、気候要因は細根観測期間中に連続自動観測を行った。地上部フェノロジーを把握するため、上層木およびササの植物面積指数 (Plant Area Index: PAI) を月に 1 回プロット内にて測定した。一方、地上部 NPP および粗根生産量の評価のために、0.25 ha プロット内にて毎木調査を行った。全樹木の胸高直径 (高さ 1.3 m) を計測し、既存の胸高直径–バイオマス関係式 (アロメトリー式: Takagi et al., 2010) に当てはめて、幹、枝、粗根のバイオマス (乾物重量) を計算した。そして幹と枝の合計を地上部バイオマスとした。林分のバイオマス (g m^{-2}) はプロット内の単木のバイオマスを合計し、プロット面積で除することにより算出した。プロット内の成熟したミズナラについて、年輪幅の計測により年平均肥大成長率を求め、地上部および粗根バイオマスに乗じることにより、地上部および粗根肥大成長量 (年バイオマス増加量: $\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) を算出した。リターフォール量 (葉生産量: $\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) はミズナラ樹冠下にて測定した。樹木の地上部 NPP ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) はリターフォール量と樹木地上部肥大成長量の合計として計算した。また、ササの葉と稈生産量を刈り取り法により、当年性の稈と葉のバイオマスとして評価し、その合計をササ地上部 NPP ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) とした。

4. 細根生産量・枯死量の時空間変動と制御要因

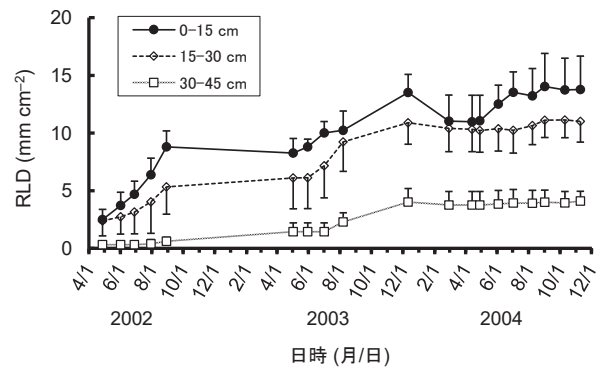
著者らの研究において、コア法を用いて定量した細根バイオマスは、明瞭な時間変化を示さなかった (第 2 図)。細根バイオマスは、生育期の生産を反映して秋に最大になるとの報告もある (McClagherty et al.,



第2図 細根バイオマスの時間変化。

(a) 土壌深度, (b) 直径, (c) 植物種毎の各サンプリング日における平均値と標準誤差 ($n = 3$; 上向き: 全体, 下向き: 各要素) を示す。Fukuzawa et al. (2013) より改変。

1982; Brassard et al., 2009) 一方, 季節変化が小さいかまたは見られないという報告例が多い (Persson, 1978; Aber et al., 1985; Yuan and Chen, 2010)。これは, 破壊的手法においては毎回別の場所でサンプリングされるので, 空間変動の方が時間変動よりも大きいときに空間変動が時間変動を覆い隠してしてしまうためである (Santantonio and Grace, 1987)。一方のミニライゾトロン法により得られた RLD は, 生育期に上昇し休眠期にやや低下するという明瞭な季節変化パターンを示した (第3図)。このような RLD の時間変化パターンは多くのミニライゾトロンを用いた既往研究でも報告されている (Hendrick and Pregitzer, 1993; Noguchi et al., 2005; Satomura et al., 2006)。細根バイオマスと RLD は, とともに細根量の指標となるパラメーターであるが, ミニライゾトロン法は非破壊的方法であり常に同一根を観測しているために, コア法のような空間変動の問題は発生せず, このような違いが生じたと



第3図 各土壌深度における根長密度 (RLD) の時間変化。平均値と標準誤差 ($n = 3$) を示す。Fukuzawa et al. (2013) より改変。

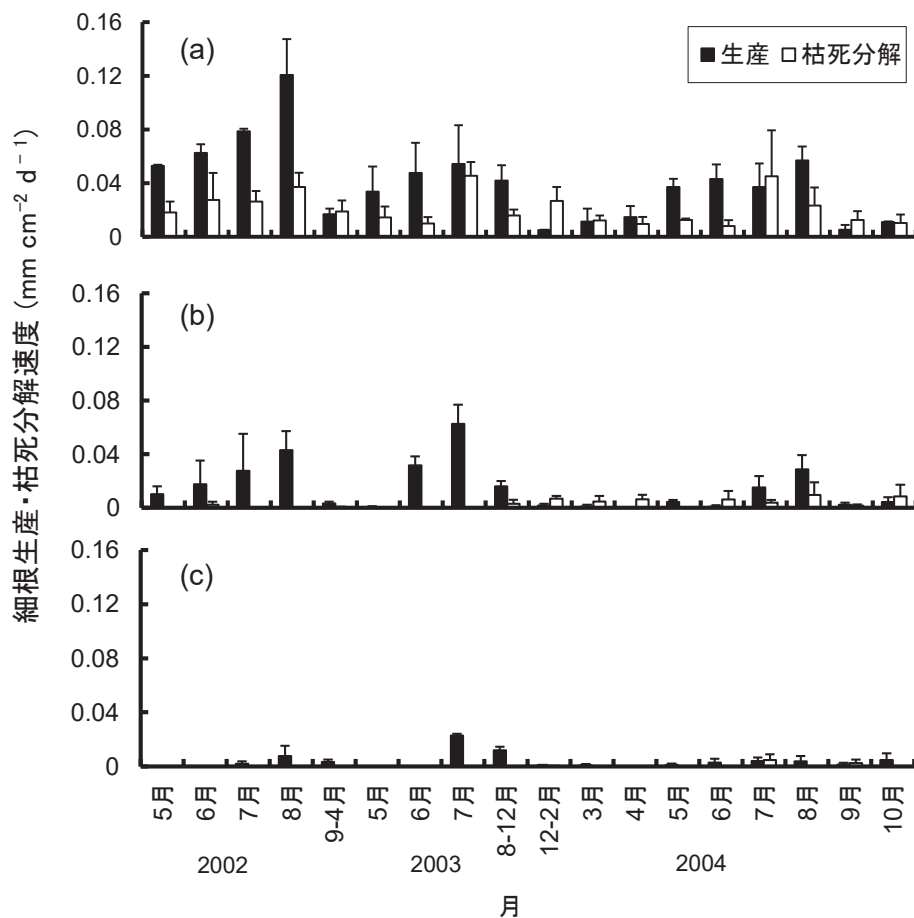
考えられた (Hendricks et al., 2006; Satomura et al., 2007)。したがって, コア法よりもミニライゾトロン法の方が実際の細根量の時間変化を正確にとらえているといえよう。

また, ミニライゾトロンは, 個々の根を直接観測するため, 細根生産と枯死の季節変化パターンを評価するのに適している。ミニライゾトロンにより観測された細根生産速度は, 生育期, 特に夏中盤から晩夏にかけて高まる一方, 休眠期には低いことも示された (第4図)。一方, 細根枯死分解速度は7月に高い傾向がみられたものの, その時間変化は明瞭ではなかった (第4図)。

各年の細根バイオマス, ネクロマス, 細根生産速度, 細根枯死分解速度について, 土壌深度, 時間 (時期) およびその交互作用の影響について検討したところ, 土壌深度は一部の年のネクロマス, 細根枯死分解速度を除いて有意な影響を及ぼしていたのに対し, 時間は細根生産速度のみに有意な影響を及ぼしていた (第1表)。このこともバイオマスやネクロマス, 細根枯死分解速度の不明瞭な季節変化と細根生産速度の明瞭な季節変化を示すものである。土壌深度の影響については, 細根バイオマス, RLD, 細根生産速度, 細根枯死分解速度ともに表層で最大となり, 深層になるほど減少・低下するという明瞭なパターンを示し (第2図, 第3図, 第4図), 北方樹種について報告されている Gale and Grigal (1987) のパターンと一致した。

細根バイオマスは, 直径別では 0.5 mm 未満の根は 0.5-2 mm の根と同程度あり, 植物種別ではササの根が全体の 59-88% を占めていた (第2図)。森林内であるにも関わらず林床植生ササの根は細根バイオマスの主要な構成要素であった。

環境要因との関係においては, 細根生産速度は表層 30 cm において地温と強い正の関係があり, 地温が重要な因子であることが示された (第2表)。強い土壌乾



第4図 各土壌深度における細根生産および枯死分解速度の時間変化。

(a) 0–15 cm, (b) 15–30 cm, (c) 30–45 cm. 黒色, 白色のバーはそれぞれ細根生産・細根枯死分解速度の平均値であり, エラーバーは標準誤差 ($n = 3$) を示す. Fukuzawa et al. (2013) より改変.

第1表 土壌深度, 時間と交互作用が細根バイオマス, ネクロマス, 細根生産と枯死速度に及ぼす影響.

	年	深度	時間	深度 × 時間
バイオマス	2003	27 ***	1.07	0.79
	2004	38.6 ***	0.28	0.92
ネクロマス	2003	1.44	1.10	0.97
	2004	11.3 **	0.65	0.34
生産	2002	29.3 ***	7.64 *	2.54
	2003	7.86 *	7.44 *	1.14
	2004	24.3 **	5.95 *	2.66
枯死分解	2002	28.5 ***	0.39	0.39
	2003	18.8 **	2.29	3.23
	2004	2.94	1.06	0.83

反復測定 ANOVA の F 値を示す.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Fukuzawa et al. (2013) より改変.

第2表 回帰分析による細根生産・細根枯死分解速度と環境要因および内因的要因の関係.

深度 (cm)	回帰式	N	R^2	P
細根生産速度 ($\text{mm cm}^{-2} \text{d}^{-1}$)				
0–15	$\text{Ln}(\text{生産}) = 0.107(\text{地温}) - 4.51$	18	0.24	*
	$\text{Ln}(\text{生産}) = 0.0921(\text{気温}) - 4.45$	18	0.42	**
	$\text{Ln}(\text{生産}) = 0.789(\text{PAI}_{\text{樹木}}) - 4.845$	14	0.36	*
15–30	$\text{Ln}(\text{生産}) = 0.260(\text{地温}) - 7.50$	18	0.50	***
	$\text{Ln}(\text{生産}) = 0.143(\text{気温}) - 6.53$	18	0.30	*
	$\text{Ln}(\text{生産}) = 2.39(\Delta \text{PAI}_{\text{ササ}}) - 5.30$	14	0.33	*
30–45	$\text{Ln}(\text{生産}) = 5.69(\text{PAI}_{\text{ササ}}) - 27.7$	14	0.65	***
細根枯死分解速度 ($\text{mm cm}^{-2} \text{d}^{-1}$)				
0–15	$\text{Ln}(\text{枯死}) = 1.17(\Delta \text{PAI}_{\text{ササ}}) - 4.32$	14	0.50	**

N : 観測数, R^2 : 自由度調整済み決定係数. 細根生産速度, 枯死速度は対数変換した. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Fukuzawa et al. (2013) より改変.

燥に曝されない冷温帯林, 寒帯林で行われた多くの報告でも同様の季節変化パターンが報告されており, 地温が細根生産の重要な制御要因であることが示唆され

ている (Tryon and Chapin, 1983; Burke and Raynal, 1994; Steele et al., 1997; Ruess et al., 1998; Tierney et al., 2003; Steinaker et al., 2010). Alvarez-Uria and Korner (2007) は, 地温制御実験系における観測によ

り、地温が低い状態では春の細根の成長が阻害されることを示した。一方、Fukuzawa et al. (2013) では、細根生産速度は気温や地温が比較的高い9月～10月に低いことが示されている。Tierney et al. (2003) は、春から晩夏までの期間は水や養分需要を満たすために新根が必要である一方、植物の代謝活性が低下する休眠期前の期間における水や養分の必要性は低下するために、温度と細根生産速度の関係は春と秋の間で異なること、そして環境要因に加えて植物の内因的要因が細根生産パターンに関与していることを示唆した。

また、細根生産速度は、表層30 cmにおいて気温とも強く関係していた(第2表)。気温は細根生産に直接的に影響しないので、地上部の光合成を介した内因的制御に関与している可能性が指摘されている(Tierney et al., 2003)。Joslin et al. (2001) は米国テネシー州の温帯林での観測から、葉フェノロジー、特に初夏の葉の展開後の光合成産物の供給増加がその後の細根生産に重要な役割を果たしていることを示唆した。異なる葉フェノロジーをもつ樹木と林床植生からなる天然生林では、地上部との関係はさらに複雑である。ミズナラは一斉開葉型の樹種であり、5月下旬～6月上旬に一斉に開葉し、生育期間中にその葉量を維持する。クマイザサ葉の平均寿命は1.98年であり(Yajima et al., 1997)、稈の成長と葉の展開は7月に最も集中する。土壤深度15–30 cmにおいて細根生産速度はササの葉量の指標となるササPAI (PAI_{ササ}) ではなく、ササPAIの増加量(Δ PAI_{ササ})と強い正の関係があった(第2表)。これは、秋に当年性葉が落葉することなく、また越冬した葉が翌年の夏季以降に順次落葉するササにおいて、PAI_{ササ}そのものより Δ PAI_{ササ}の方が葉の展開パターンを反映するからである。一方で表層0–15 cmの細根生産速度は樹木PAI (PAI_{樹木})とも有意な正の関係があった。樹木細根はササに比べて表層に集中分布する傾向があり(Fukuzawa et al., 2007)、このような土壤深度間での違いが生じたのかもしれない。また、細根生産速度が表層より極度に少ない30–45 cmにおいては、PAI_{ササ}と有意な関係があった。これはこの層において夏以降にも継続する細根生産パターンを示すためであると考えられる。細根生産の時間変化パターンが樹木とササの両方の地上部フェノロジーとの関係がみられたことと関連して、細根生産のピークタイミングはシュート(葉)生産より樹木で8週遅れであるのに対し、イネ科草本では2–4週遅れと短いことが報告されている(Steinaker et al., 2010)。そのことを考慮に入ると、林床にササが密生する冷温帯林において、環境要因の影響に加えて、異なる葉生産タイミングとその後の異なる細根生産のタイムラグをもつ各植物群(樹木とササ)の予想される細根生産パターン(内

因的要因の影響)の点からも、このサイトにおいて夏中盤から晩夏に細根生産が高まることは妥当であるといえる。

一方、細根生産速度と降水量または土壤水分率の関係は弱く(第2表)、土壤水分率は温度ほど細根生産を制御する重要な要因ではないことが示唆された(Steinaker et al., 2010)。北海道北部のこの冷温帯林における土壤体積水分率は30%を下回ることはなく、夏季に激しい土壤乾燥に曝されないことが夏中盤から晩夏の継続的な細根生産を可能にしていると考えられた。

細根枯死分解速度と温度、降水量、土壤水分を含む環境要因との関係性は弱かった(第2表)が、表層15 cmにおいて、 Δ PAI_{ササ}と有意な正の関係があった。北方の冷温帯林において、細根枯死速度は細根生産速度がピークを迎えた後の晩夏から秋にかけて最大になり、各年における細根生産と細根枯死の季節変化パターンは一致しないことが報告されている(Tierney et al., 2003; Tingey et al., 2005; Brassard et al., 2009)。それに対してFukuzawa et al. (2013)では、必ずしも秋に細根枯死が高まっていない。細根枯死の制御要因に関する知見は細根生産よりもはるかに少ないが、冷温帯林において地温が高いサイトにおいて細根枯死量が高まることや(Hendrick and Pregitzer, 1993)、ミカン属やリングにおいて落葉による炭素制限のために細根枯死が促進されることが示唆されている(Eissenstat and Duncan, 1992; Eissenstat and Yanai, 1997)。環境要因や植物地上部との関係を考慮した内因的要因の双方から今後のさらなる研究が必要である。また細根枯死の季節変動を知るには、枯死の定義について考慮しなければならない(Tingey et al., 2000; Satomura et al., 2007)。多くのミニライゾトロンを用いた研究では、細根の消失を枯死と定義しており、生理学的な枯死だけでなく、分解まで含んでいる。そのために著者らの研究においても細根枯死の季節変動が見えづらく、他の要因との関係が明確でなかった可能性がある。一方、著者らの研究では黒色根を経て消失する細根本数割合は全消失根の1%に過ぎなかった(福澤, 未発表)。このことは、色を基準とした枯死評価を行った場合(黒色根への変化を枯死に含めた場合であるが)でも、消失と定義した細根枯死分解速度と大きく変化しないことを示唆する。色を基準に枯死判別を行った場合であっても、細根枯死の不確実性は残る可能性がある。

5. 細根生産量・枯死量と年々変動

3年間の観測から、年細根生産は年により有意に異なり、表層において2004年に対して2002年に有意に高かった(第3表)。既往研究では、観測1年目に細根

第3表 各年における年細根生産 (P) と年細根枯死分解 (M) および枯死に対する生産割合 (P/M).

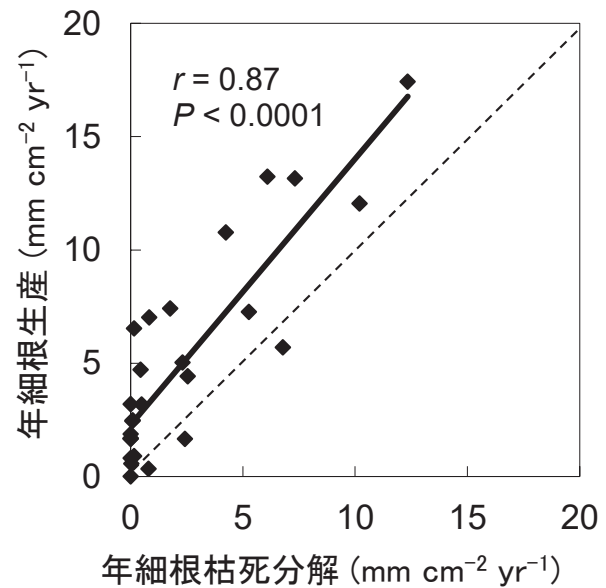
深度 (cm)	年	年細根生産 (P) (mm cm ⁻² yr ⁻¹)	年細根枯死分解 (M) (mm cm ⁻² yr ⁻¹)	P/M
0–15	2002	13.8 (1.94) a	7.96 (2.36) a	1.91
	2003	10.8 (1.82) ab	7.19 (1.52) a	1.58
	2004	5.85 (0.87) b	3.70 (1.56) a	2.27
15–30	2002	3.86 (1.39) a	0.21 (0.14) a	25.3
	2003	5.59 (0.72) a	1.19 (0.57) a	7.16
	2004	1.68 (0.72) a	0.88 (0.57) a	1.22
30–45	2002	1.11 (0.56) ab	0 a	–
	2003	2.44 (0.43) a	0.02 (0.02) a	34.3
	2004	0.57 (0.14) b	0.27 (0.26) a	10.2

平均と標準誤差 (n = 3) を示す. 異なるアルファベットは各土壌深度において観測年の間に有意な差 (Tukey HSD 検定, $P < 0.05$) があることを示す.

Fukuzawa et al. (2013) より改変.

生産が高まることが報告され, ミニライゾトロンチューブ埋設による根切断に対する補償成長やチューブ埋設による窒素無機化の促進によることが指摘されている (Joslin and Wolfe, 1999). そのため, 多くの研究ではチューブ埋設から時間をおいてから観測を始めている. Fukuzawa et al. (2013) においても, チューブ埋設の翌年から観測を始めており, チューブ埋設の影響は大きくないと考察されている. 一方, Ruess et al. (1998) は複数年の観測から, 細根生産が暖かく乾燥した年に高いことを示唆した. Fukuzawa et al. (2013) は各年の気候条件を比較し, 2002年の生育期 (5月–8月) の平均地温は観測期間の中で平均的, 平均気温は最低であった一方, 春 (3月–4月) の平均気温が全期間平均より 1.2℃ 高かったことを指摘した. 関連して, 2002年に東アジア全体において生育期初期の純生態系生産量 (総光合成量と生態系の総呼吸量の差) が高いことが報告されており, 同年の春季の高温が樹木葉の展開時期を早め光合成量が増加したためであることが示唆されている (Saigusa et al., 2008). 細根生産量は地上部生産量と正の関係性をもつことから (Vogt et al., 1986), この年の高い地上部生産量が細根生産量を高めたことが示唆される.

また, 各年の年細根枯死分解が年細根生産よりも最大で 60% 低かった (第5図, 第3表). 細根生産と細根枯死の関係性については既往研究でもさまざまな報告がある. 例えば, Noguchi et al. (2005) は, 温帯のスギ人工林において細根生産と細根枯死がほぼ釣り合っていることを報告した. 一方, 細根枯死量の方が低くなるとの報告が米国の冷温帯林や草地において報告されている (Hendrick and Pregitzer, 1993; Gill et al., 2002). Gill et al. (2002) はこの不一致をチューブ埋設



第5図 各チューブおよび土壌深度における年細根生産と年細根枯死分解の関係. Fukuzawa et al. (2013) より改変. 図中の斜線は 1 : 1 線を示す.

後に出現した若い根をみていることと, 前述のとおりチューブ埋設後の細根生産の促進のためとした. しかし, Fukuzawa et al. (2013) においては, 最も細根が集中する表層 0–15 cm 層の細根生産・枯死比率は年によって大きく変化しなかったことから (第3表), チューブ埋設の影響は小さいと考察された. 他方, 観測年数の経過に伴い細根枯死が増加することや, 細根生産と細根枯死が釣り合うまでには数年を要することが報告され, 長期観測の必要性が指摘されている (Joslin et al., 2000; Krasowski et al., 2010).

6. 細根ターンオーバー速度と森林生態系の NPP における細根生産の寄与

北海道北部の冷温帯林において, 細根生産ターンオーバー速度は 0.2–2.7 yr⁻¹, 細根枯死分解ターンオーバー速度は 0–1.6 yr⁻¹ と算出された (第4表). 細根生産および枯死分解ターンオーバー速度ともに深度が増すごとに低下したことから, 表層において細根の寿命が短いまたは分解が速いことが示唆された. Fukuzawa et al. (2007) はミニライゾトロンの画像解析における直径 0.5 mm 未満の根の割合が表層 0–15 cm では 80% であったのに対し, 30–45 cm においてはわずか 16% であることを報告しているように, 深度によって細根の直径分布が大きく異なる. 直径が小さい根ほど寿命が短く, ターンオーバー速度が大きいことが知られており, 深度ごとの直径分布の違いが細根ターンオーバー速度の違いをもたらす大きな要因であると考えられる (Joslin et al., 2006).

第4表 各年における根長密度 (RLD) に対する年細根生産 (P) または年細根枯死分解 (M) の比率として計算される細根ターンオーバー速度 (yr^{-1}).

土壌深度 (cm)	年	生産		枯死分解	
		P / RLD _{最大}	P / RLD _{平均}	M / RLD _{最大}	M / RLD _{平均}
0–15	2002	1.65 (0.33) a	2.65 (0.64) a	0.95 (0.27) a	1.57 (0.54) a
	2003	0.79 (0.05) ab	1.00 (0.02) ab	0.53 (0.08) a	0.67 (0.11) a
	2004	0.43 (0.03) b	0.44 (0.01) b	0.30 (0.15) a	0.30 (0.13) a
	3年平均	0.84 (0.05)	1.04 (0.11)	0.53 (0.08)	0.66 (0.13)
15–30	2002	0.73 (0.14) a	1.66 (0.80) a	0.03 (0.03) a	0.05 (0.04) a
	2003	0.56 (0.15) a	0.72 (0.26) ab	0.10 (0.03) a	0.12 (0.04) a
	2004	0.16 (0.06) a	0.17 (0.06) b	0.09 (0.08) a	0.09 (0.08) a
	3年平均	0.42 (0.08)	0.52 (0.12)	0.08 (0.03)	0.10 (0.03)
30–45	2002	0.81 (0.15) a	2.76 (1.23) a	0 a	0 a
	2003	0.69 (0.15) a	1.01 (0.28) ab	0.01 (0.01) a	0.01 (0.01) a
	2004	0.19 (0.10) a	0.20 (0.11) b	0.05 (0.05) a	0.05 (0.05) a
	3年平均	0.49 (0.09)	0.62 (0.10)	0.03 (0.02)	0.03 (0.02)

平均と標準誤差 ($n = 3$) を示す. RLD_{最大} : 年間の最大 RLD, RLD_{平均} : 年間の平均 RLD.

異なるアルファベットは, 各土壌深度において観測年の間に有意な差 (Tukey HSD 検定, $P < 0.05$) があることを示す. Fukuzawa et al. (2013) より改変.

第5表 既往研究との細根ターンオーバー速度および細根生産量の比較.

地域・森林タイプまたは樹種	土壌深度 (cm)	観測方法 (細根枯死の定義)	ターンオーバー速度 (yr^{-1}) 細根生産量 ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$)	引用元
細根生産ターンオーバー速度				
カナダ, 寒帯林	0–30	ミニライゾトロン	1.4–3.3	Steele et al. (1997)
米国, 温帯林	0–10	ミニライゾトロン	0.7–0.8	Burton et al. (2000)
米国, 冷温帯林	0–30	ミニライゾトロン	1.0–1.1	Hendrick and Pregitzer (1993)
中部地方, 冷温帯林	0–20	ミニライゾトロン	0.9–1.2	Satomura et al. (2006)
全球, 全タイプ (レビュー)	–	複数の方法	0.1–2.6	Gill and Jackson (2000)
全球, 全タイプ (レビュー)	–	ミニライゾトロン	1.2	Finér et al. (2011)
欧州, ブナ・トウヒ林 (レビュー)	–	決定行列法 (連続コア)	0.9–1.1	Brunner et al. (2013)
北海道北部, 冷温帯林	0–15	ミニライゾトロン	0.8, 1.0	Fukuzawa et al. (2013)
細根枯死ターンオーバー速度				
米国, 温帯林	0–10	ミニライゾトロン (枯死 / 消失)	0.4–0.5	Burton et al. (2000)
米国, 草地	0–20	ミニライゾトロン (枯死 / 消失)	0.3	Gill et al. (2002)
中部地方, 冷温帯林	0–20	ミニライゾトロン (消失)	0.4–1.1	Satomura et al. (2006)
北海道北部, 冷温帯林	0–15	ミニライゾトロン (消失)	0.5, 0.7	Fukuzawa et al. (2013)
細根生産量				
カナダ, 寒帯林	0–30	ミニライゾトロン	58–235	Steele et al. (1997)
米国, 冷温帯林	0–30	ミニライゾトロン	730–808	Hendrick and Pregitzer (1993)
関東地方, スギ人工林	0–40		320	Noguchi et al. (2005)
寒帯, 寒帯林 (レビュー)	–	複数の方法	311	Finér et al. (2011)
温帯, 温帯林 (レビュー)	–	複数の方法	428	Finér et al. (2011)
全球, 全タイプ (レビュー)	–	ミニライゾトロン	420	Finér et al. (2011)
欧州–北米, 寒帯広葉樹林 (レビュー)	–	複数の方法	201	Yuan and Chen (2010)
北海道北部, 冷温帯林	0–60	ミニライゾトロン	589, 726	Fukuzawa et al. (2013)

– : レビューにおいて土壌深度が統一されていないことを示す.

Fukuzawa et al. (2013) は, RLD 最大値, RLD 平均値を用いた3年平均算出値の順に表示.

Fukuzawa et al. (2013) におけるターンオーバー速度の最大値 (1.7 yr^{-1} : RLD_{最大} を用いた算出値) は, Gill and Jackson (2000) による細根生産ターンオーバー速度のレビュー (0.1 ~ 約 2.6 yr^{-1}) の上限に近く, Steele

第6表 冷温帯林における樹木とクマイザサの地上部純一次生産量 (NPP) と地下部・細根生産量.

部位	NPP ($\text{g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$)
地上部	
樹木リターフォール	267 (75)
樹木肥大成長	72 (19)
樹木地上部計	339
ササ葉	230 (37)
ササ稈	459 (105)
ササ地上部計	689
地下部	
樹木粗根肥大成長	16 (4)
細根生産	589 (107), 726 (132)
地上部・地下部生産合計	1632, 1769
細根生産割合 (%)	36, 41

平均と () 内に標準偏差を表示. 反復数は, 樹木の肥大成長率測定にて3, 地上部ササ NPP にて4, 細根生産にて6, リターフォールにて9であった. 細根生産においては, $\text{RLD}_{\text{最大値}}$, $\text{RLD}_{\text{平均値}}$ を用いた算出値の順に表示. 樹木地上部および粗根の肥大成長率は, 地上部および粗根バイオマスに肥大成長率を乗じることにより算出した.

Fukuzawa et al. (2013) より改変.

et al. (1997) による $1.4\text{--}3.3 \text{ yr}^{-1}$ の範囲に収まっていた (第5表). 一方, 表層 15 cm の3年平均細根生産ターンオーバー速度は多くの既往研究の報告と一致した (Burton et al., 2000; Hendrick and Pregitzer, 1993; Satomura et al., 2006; Brunner et al., 2013; Finér et al., 2011). 細根枯死ターンオーバー速度に関する報告は生産よりも限られている. Fukuzawa et al. (2013) の表層 0–15 cm における3年平均細根枯死分解ターンオーバー速度 0.5 または 0.7 yr^{-1} (第4表) は, Satomura et al. (2006) の $0.5\text{--}1.1 \text{ yr}^{-1}$ と同程度か若干低かったのに対し, Burton et al. (2000) の $0.4\text{--}0.5 \text{ yr}^{-1}$ より若干高く, Gill et al. (2002) の約 0.3 yr^{-1} より高かった (第5表).

細根生産ターンオーバー速度より算出した重量ベース・単位土地面積当たりの深さ 60 cm までの平均細根生産量は 589 または $726 \text{ g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ と算出された (第5表, 第6表). 特に $\text{RLD}_{\text{平均}}$ を用いたときに Hendrick and Pregitzer (1993) の細根生産量に匹敵した. しかし, カナダのバンクスマツ, アスペン, 黒トウヒ林における報告 (Steele et al., 1997) や関東地方のスギ人工林における細根生産量の報告 (Noguchi et al., 2005) より大きかった. なお, 著者らの研究における 0–30 cm の平均細根生産量は 511 または $628 \text{ g m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ であった. また, 全球スケールでの寒帯林平均や温帯林平均, ミニライゾトロンを用いた細根生産量の平均 (Finér et al., 2011), 寒帯の広葉樹林平均 (Yuan and Chen, 2010) などよりも大きく, 全球スケールでみても北海道北部で

の細根生産量は大きかった. Finér et al. (2011) は, 全球スケールのデータセットによる解析から, 細根生産量に最も強く影響する要因は温度や降水量などの環境要因よりも細根バイオマスであると述べており, 細根ターンオーバー速度の変動よりも細根バイオマスの変動の方が大きいことを示唆している. Fukuzawa et al. (2013) の観測サイトでは, 細根ターンオーバー速度は全球平均に近かったことから, 細根生産量が大きかったのは細根バイオマスが大きいためであると考えられた. また, 梁川 (2015) は, このサイト周辺の樹種構成が異なる複数の林分における総細根バイオマスは, 樹木地上部バイオマスの大きさに対応せず, ササが生育している林分で高まることを報告している. Brassard et al. (2011, 2013) は, 種の多様性が高まると細根バイオマスや細根生産量が増加することを示唆している. また梁川 (2015) では, コア法とイングロスコア法を用いた樹木とササの細根バイオマスと生産量から各植物の細根ターンオーバー速度を算出したところ, 両者の間に有意な差は見られなかった. これらの知見と Fukuzawa et al. (2013) において細根バイオマスに占めるササの割合が高いこと (第2図) をあわせると, 樹木とは異なる機能タイプ (林床植生, 草本) であるササが生育することが細根バイオマスを高め, さらにこの森林の細根生産量を高めていることが示唆された.

一方, 細根生産量は地上部生産量の変化に連動して変化するため, 地上部地下部生産を合計した総 NPP における細根生産量割合が, より森林生産における細根の役割を理解するために有用な指標となる. Fukuzawa et al. (2013) における細根生産割合は 36% または 41% であった (第5表). ターンオーバー速度の計算法の違いは細根生産割合に決定的な違いをもたらさず, 相当量の光合成産物 (炭素) が地下の細根へ転流していることが示唆された. Vogt et al. (1996) は既往研究のレビューにより, 森林全体の NPP に対する地下部生産量の割合を 3–54% と報告しており, Fukuzawa et al. (2013) の結果はその上限に近い. ミニライゾトロンを用いた観測では, Hendrick and Pregitzer (1993) は米国ミシガン州の冷温帯林において細根生産割合を 58–60% と報告しているが, Lopez et al. (2001) はスペインの地中海性ナラ林において 11% と報告している. 一方, Aber et al. (1985) は米国北部の複数のサイトにおいて窒素収支法と連続コア法 (最大–最小) を用いた評価により, 広葉樹林で細根生産割合は 24–41% および 4–35%, 針葉樹林で 18–30% および 10–38% と報告している. Tatenno et al. (2004) は近畿地方の冷温帯林においてイングロスコア法を用いて斜面位置に沿った観測により, 細根生産割合が

16–56%で変動し、斜面上部(尾根)に向かうほど高まることを報告している。Fukuzawa et al. (2013) の値はこれらの報告の上限値に近く、森林の NPP における細根生産の重要性を示した。

7. おわりに—まとめと今後の展望—

北海道北部の林床にササが生育する冷温帯林における細根バイオマスと、ミニライゾトロンを用いた細根量、細根生産と枯死の時間変化に関する研究事例を紹介した。細根バイオマスの時間変化は小さかったが、RLD は夏に高まる明瞭な季節変化パターンを示した。細根生産は夏中盤から晩夏に高まる明瞭な季節変化パターンを示し、環境要因の関係では地温、気温との関係が強かった一方、土壌水分との関係は弱かった。細根生産速度は、優占樹種であるミズナラとササの地上部フェノロジー ($PAI_{ミズナラ}$, $\Delta PAI_{ササ}$) と有意な正の関係があったことから、温度要因に加えて、上層木と林床植生の内因的要因による影響も受けていることが示唆された。3 年間の平均細根生産量はターンオーバー速度の算出法により、589 または $726 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と見積もられ、それぞれ全 NPP の 36%, 41% を占めた。細根バイオマスにおけるササの割合が大きかったことから、細根生産においてもササの寄与が大きいたことが推定された。これらの結果から、ササが生育する冷温帯林において、細根生産は季節変動と年々変動をすること、そしてかなりの割合の同化産物が地下部の細根系へ転流することが示された。

一方、今後も引き続き取り組まれるべき課題もある。細根枯死分解の時間変化や制御要因は明瞭ではなかった。これには、上述の通り、枯死の定義が関係している可能性がある。しかし、色を基準に枯死判定した場合でも枯死判定が難しいことに変わりはない。近年発達している根圏における非破壊分光画像計測技術(中略ら, 2012)の応用により、生理学的枯死と分解の分離が可能となり、細根枯死-分解の詳細なメカニズム解明が進むことを期待したい。また、短期の観測研究が多いのが現状であるが、長期観測により細根動態の不確実性を減らすことができるであろう。

また、多様な種で構成される混交林における細根動態は、各構成種の細根動態の総和であるが、画像中の根を構成種ごとに分別することは難しいため、種ごとに分けて評価した研究は極めて少ない。本調査地では著者らにより、ミニライゾトロン画像中で白色根と褐色根に分けて評価した結果、木化しない白色根の割合が多かったことから、当該森林においてクマイザサ根の割合が多いことが示唆されている(Fukuzawa et al., 2015)。また北海道東部の比較的植生構成が単純な森林(上層木ミズナラ、林床ミヤコザサの2種)において、

積雪減少を模倣した積雪除去処理を行い、ミズナラとミヤコザサそれぞれの細根動態を評価したところ、細根生産の時間変化パターンは2種の間で大きく変わらないが、積雪減少に対してミヤコザサのみが応答し、細根生産タイミングを早めることが報告され(Fukuzawa et al., 2021)、環境変化に対する細根の応答が種間で異なる可能性が示唆されている。Tanikawa et al. (2019) は、複数の樹種を用いた計測により、可視-近赤外分光反射率の樹種特性を明らかにした。このような新たな画像解析技術を用いることにより、種ごとの細根動態の評価が進めば、環境変動下における細根動態の理解はさらに進むであろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、野口享太郎博士(森林総合研究所)、里村多香美博士(元香川大学)および柴田英昭教授、高木健太郎准教授、佐藤冬樹教授、小池孝良名誉教授、笹賀一郎名誉教授(北海道大学)には多大なご助言をいただいた。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- Aber, J. D., Melillo, J. M., Nadelhoffer, K. J., McClaugherty, C. A., Pastor, J. 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66: 317-321.
- Alvarez-Uria, P., Korner, C. 2007. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Funct. Ecol.* 21: 211-218.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Bergeron, Y. 2009. Influence of environmental variability on root dynamics in northern forests. *Crit. Rev. Plant Sci.* 28: 179-197.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Bergeron, Y., Pare, D. 2011. Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands. *Funct. Ecol.* 25: 238-246.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Cavard, X., Laganier, J., Reich, P.B., Bergeron, Y., Pare, D., Yuan, Z. Y. 2013. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *J. Ecol.* 101: 210-219.
- Brunner, I., Bakker, M. R., Bjork, R. G., Hirano, Y., Lukac, M., Aranda, X., Borja, I., Eldhuset, T. D., Helmisaari, H. S., Jourdan, C., Konopka, B., Lopez, B.C., Perez, C.M., Persson, H., Ostonen, I. 2013. Fine-root turnover rates of European forests revisited: an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores. *Plant Soil* 362: 357-372.
- Burke, M. K., Raynal, D. J. 1994. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant Soil* 162: 135-146.
- Burton, A. J., Pregitzer, K. S., Hendrick, R. L. 2000. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan

- northern hardwood forests. *Oecologia* 125: 389-399.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Pare, D. 2011. Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *J. Veg. Sci.* 22: 1105-1119.
- Dannoura, M., Kominami, Y., Oguma, H., Kanazawa, Y. 2008. The development of an optical scanner method for observation of plant root dynamics. *Plant Root* 2: 14-18.
- Eissenstat, D. M., Duncan, L. W. 1992. Root-growth and carbohydrate responses in bearing citrus trees following partial canopy removal. *Tree Physiol.* 10: 245-257.
- Eissenstat, D. M., Yanai, R. D. 1997. The ecology of root lifespan. *Adv. Ecol. Res.* 27: 1-60.
- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., Hirano, Y. 2011. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *For. Ecol. Manag.* 262: 2008-2023.
- Fukuzawa, K., Dannoura, M., Kanemitsu, S., Kosugi, Y. 2010. Seasonal patterns of root production of Japanese oak seedlings and dwarf bamboo grown in rhizoboxes. *Plant Biosyst.* 144: 434-439.
- Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Satoh, F., Koike, T., Sasa, K. 2007. Vertical distribution and seasonal pattern of fine-root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: Implication of the understory vegetation, *Sasa* dwarf bamboo. *Ecol. Res.* 22: 485-495.
- Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Satoh, F., Koike, T., Sasa, K. 2013. Temporal variation in fine-root biomass, production and mortality in a cool temperate forest covered with dense understory vegetation in northern Japan. *For. Ecol. Manag.* 310: 700-710.
- Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Satoh, F., Koike, T., Sasa, K. 2015. Roles of dominant understory *Sasa* bamboo in carbon and nitrogen dynamics following canopy tree removal in a cool-temperate forest in northern Japan. *Plant Species Biol.* 30: 104-115.
- Fukuzawa, K., Tateno, R., Ugawa, S., Watanabe, T., Hosokawa, N., Imada, S., Shibata, H. 2021. Timing of forest fine root production advances with reduced snow cover in northern Japan: implications for climate-induced change in understory and overstory competition. *Oecologia* 196: 263-273.
- Gale, M. R., Grigal, D. F. 1987. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Can. J. For. Res.* 17: 829-834.
- Gaudinski, J., Trumbore, S., Davidson, E., Cook, A., Markewitz, D., Richter, D. 2001. The age of fine-root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon. *Oecologia* 129: 420-429.
- Gill, R. A., Burke, I. C., Lauenroth, W. K., Milchunas, D. G. 2002. Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecol.* 159: 241-251.
- Gill, R. A., Jackson, R. B. 2000. Global patterns of fine root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol.* 147: 13-31.
- Helmisaari, H. S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E., Makkonen, E. 2002. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *For. Ecol. Manag.* 165: 317-326.
- Hendrick, R. L., Pregitzer, K. S. 1992. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* 73: 1094-1104.
- Hendrick, R. L., Pregitzer, K. S. 1993. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Can. J. For. Res.* 23: 2507-2520.
- Hendricks, J. J., Hendrick, R. L., Wilson, C. A., Mitchell, R. J., Pecot, S. D., Guo, D. 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *J. Ecol.* 94: 40-57.
- Hertel, D., Moser, G., Culmsee, H., Erasmi, S., Horna, V., Schuldt, B., Leuschner, C. 2009. Below- and above-ground biomass and net primary production in a paleotropical natural forest (Sulawesi, Indonesia) as compared to neotropical forests. *For. Ecol. Manag.* 258: 1904-1912.
- Joslin, J. D., Gaudinski, J. B., Torn, M. S., Riley, W. J., Hanson, P. J. 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. *New Phytol.* 172: 523-535.
- Joslin, J. D., Wolfe, M. H. 1999. Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 218-221.
- Joslin, J. D., Wolfe, M. H., Hanson, P. J. 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytol.* 147: 117-129.
- Joslin, J. D., Wolfe, M. H., Hanson, P. J., 2001. Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. *Plant Soil* 228: 201-212.
- Karizumi, N. 1977. Root biomass. In: Shidei, T., Kira, T. eds., *Primary Productivity of Japanese Forests*, JIBP Synthesis 16. University of Tokyo Press, pp 45-52.
- Kozlowski, T. T., Pallardy, S. G., 1997. Vegetative growth. In: Kozlowski, T. T., Pallardy, S. G. eds., *Physiology of Woody Plants*. 2nd edn. Academic Press. pp 36-67.
- Krasowski, M. J., Lavigne, M. B., Olesinski, J., Bernier, P. Y. 2010. Advantages of long-term measurement of fine root demographics with a minirhizotron at two balsam fir sites. *Can. J. For. Res.* 40: 1128-1135.
- Lopez, B., Sabate, S., Gracia, C. A. 2001. Annual and seasonal changes in fine root biomass of a *Quercus ilex* L. forest. *Plant Soil* 230: 125-134.
- Makoto, K., Wilson, S. D., Sato, T., Blume-Werry, G., Cornelissen, J. H. C. 2020. Synchronous and asynchronous root and shoot phenology in temperate woody seedlings. *OIKOS* 129: 643-650.
- Matamala, R., Gonzalez-Meler, M. A., Jastrow, J. D., Norby, R. J., Schlesinger, W. H. 2003. Impact of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* 302: 1385-1387.
- McClagherty, C. A., Aber, J. D., Melillo, J. M. 1982. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 63: 1481-1490.

- McCormack, M. L., Adams, T. S., Smithwick, E. A. H., Eissenstat, D. M. 2014. Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. *Ecology* 95: 2224-2235.
- Moore, P. T., Van Miegroet, H., Nicholas, N. S. 2007. Relative role of understory and overstory in carbon and nitrogen cycling in a southern Appalachian spruce–fir forest. *Can. J. For. Res.* 37: 2689-2700.
- Nadelhoffer, K. J., Aber, J. D., Melillo, J. M. 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: A new hypothesis. *Ecology* 66: 1377-1390.
- Nadelhoffer, K. J., Raich, J. W. 1992. Fine root production estimates and below-ground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology* 73: 1139-1147.
- 中路達郎, 野口享太郎, 小熊宏之 2012. 根圏動態研究における非破壊分光画像計測の可能性. *植物科学の最前線* 3: 22-29.
- Narisetti, N., Henke, M., Seiler, C., Shi, R., Junker, A., Altmann, T., Gladilin, E. 2019. Semi-automated Root Image Analysis (saRIA). *Sci. Rep.* 9: 19674.
- Nilsson, M. C., Wardle, D. A. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front. Ecol. Environ.* 3: 421-428.
- Noguchi, K., Sakata, T., Mizoguchi, T., Takahashi, M. 2005. Estimating the production and mortality of fine roots in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation using a minirhizotron technique. *J. For. Res.* 10: 435-441.
- Oliveira M. R. G., van Noordwijk, M., Gaze, S. R., Brouwer, G., Bona, S., Mosca, G., Hairiah, K. 2000. Auger sampling, ingrowth cores and pinboard methods. In Smit, A. L., Bengough, A. G., Engels, C., van Noordwijk, M., Pellerin, S., van de Geijn, S. C. eds., *Root Methods: A Handbook*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 175-210.
- Persson, H. 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. *OIKOS* 30: 508-519.
- Ruess, R. W., Hendrick, R. L., Bryant, J. P. 1998. Regulation of fine root dynamics by mammalian browsers in early successional Alaskan taiga forests. *Ecology* 79: 2706-2720.
- Santantonio, D., Grace, J. C. 1987. Estimating fine-root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment-flow model. *Can. J. For. Res.* 17: 900-908.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Hirata, R., Ohtani, Y., Ide, R., Asanuma, J., Gamo, M., Hirano, T., Kondo, H., Kosugi, Y., Li, S. G., Nakai, Y., Takagi, K., Tani, M., Wang, H. M. 2008. Temporal and spatial variations in the seasonal patterns of CO₂ flux in boreal, temperate, and tropical forests in East Asia. *Agric. For. Meteorol.* 148: 700-713.
- 里村多香美 2001. ミニライゾトロンによる樹木細根の純生産の解析. *根の研究* 10: 3-12.
- Satomura, T., Fukuzawa, K., Horikoshi, T. 2007. Considerations in the study of tree fine-root turnover with minirhizotrons. *Plant Root* 1: 34-45.
- Satomura, T., Hashimoto, Y., Koizumi, H., Nakane, K., Horikoshi, T. 2006. Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate forest in central Japan. *Ecol. Res.* 21: 741-753.
- Scarascia-Mugnozza, G., Bauer, G. A., Persson, H., Matteucci, G., Masci, A. 2000. Tree biomass, growth and nutrient pools. In Schulze, E. D. eds., *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg. pp. 49-62.
- Smit, A. L., George, E., Groenwold, J. 2000. Root observations and measurements at (Transparent) interfaces with soil. In Smit, A. L., Bengough, A. G., Engels, C., van Noordwijk, M., O'Pellerin, S., van de Geijn, S. C. eds., *Root Methods: A Handbook*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 235-271.
- Steele, S. J., Gower, S. T., Vogel, J. G., Morman, J. M. 1997. Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiol.* 17: 577-587.
- Steinaker, D. F., Wilson, S. D., Peltzer, D. A. 2010. Asynchronicity in root and shoot phenology in grasses and woody plants. *Glob. Chang. Biol.* 16: 2241-2251.
- Takagi, K., Kotsuka, C., Fukuzawa, K., Kayama, M., Makoto, K., Watanabe, T., Nomura, M., Fukazawa, T., Takahashi, H., Hojyo, H. et al. 2010. Allometric relationships and carbon and nitrogen contents for three major tree species (*Quercus crispula*, *Betula ermanii*, and *Abies sachalinensis*) in northern Hokkaido, Japan. *Eurasian J. For. Res.* 13: 1-7.
- Tanikawa, N., Nakaji, T., Yahara, H., Makita, N. 2019. Exploring patterns of fine root morphological, chemical, and anatomical traits of 12 tree species from visible-near-infrared spectral reflectance. *Plant Soil* 445: 469-481.
- Tateno, R., Hishi, T., Takeda, H. 2004. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *For. Ecol. Manag.* 193: 297-306.
- Tierney, G. L., Fahey, T. J., Groffman, P. M., Hardy, J. P., Fitzhugh, R. D., Driscoll, C. T., Yavitt, J. B. 2003. Environmental control of fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Glob. Chang. Biol.* 9: 670-679.
- Tingey, D. T., Phillips, D. L., Johnson, M. G. 2000. Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover. *New Phytol.* 147: 87-103.
- Tingey, D. T., Phillips, D. L., Johnson, M. G., Rygielwicz, P. T., Beedlow, P. A., Hogsett, W. E. 2005. Estimates of Douglas-fir fine root production and mortality from minirhizotrons. *For. Ecol. Manag.* 204: 359-370.
- Toyooka, H. 1983. Sasa growing in Hokkaido as biomass resources. *Bamboo J.* 1: 22-24.
- Tryon, P. R., Chapin III, F. S. 1983. Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Can. J. For. Res.* 13: 827-833.
- Vogt, K. A., Grier, C. C., Vogt, D. J. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 15: 303-377.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Bloomfield, J. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production

- of forests at an ecosystem level. *Plant Soil* 200: 71-89.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* 187: 159-219.
- Yajima, T., Watanabe, N., Shibuya, M. 1997. Changes in biomass of above- and under-ground parts in *Sasa kurilensis* and *Sasa senanensis* stands with culm height. *J. Jpn. For. Soc.* 79: 234-238.
- 梁川紗奈江 2015. 林床植生ササが森林の細根動態及び養分吸収に果たす役割. 北海道大学修士論文 pp. 58.
- Yuan, Z. Y., Chen, H. Y. H. 2010. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses. *Crit. Rev. Plant Sci.* 29: 204-221.
- Yuan, Z. Y., Chen, H. Y. H. 2012. Fine root dynamics with stand development in the boreal forest. *Funct. Ecol.* 26: 991-998.
- Yuan, Z. Y., Chen, H. Y. H. 2013. Simplifying the decision matrix for estimating fine root production by the sequential soil coring approach. *Acta Oecol.* 48: 54-61.