

「龍谷の森」における細根動態の長期観測

京都大学農学研究科

仲畑 了

京都大学地球環境学堂 里山学研究センター・研究員

大澤 晃

序 論

現在日本において、資源生産などを目的とした典型的な里山の利用は著しく減少してきているが、森林のもつ水源涵養や炭素固定などの公益的機能に関連して里山生態系の機能評価が求められている。

森林生態系における地下部器官の役割や機能の理解は地上部のそれと比較して著しく乏しいが、樹木の根系は樹体の支持などの力学的特性のみならず、生態系全体の物質循環に大きく関わっていることが注目されている。森林生態系における樹木の根はその機能と形態の違いから粗根と細根に大別される。一般的に直径2 mm以下の根として定義される細根は、養分・水分の吸収機能をもつ。また地上部の葉と同じように生産と枯死を繰り返すため伸長・枯死の回転が速く、生態系の炭素や栄養塩の動態において重要な役割を果たしている (Nadelhoffer and Raich 1992)。いくつかの先行研究では、森林の純一次生産の40%以上が細根に投資されているという結果が報告されており (e.g. Vogt et al. 1996)、それゆえに、森林生態系の物質循環を把握するためには細根動態の理解が必要不可欠であるといえる。

しかしながら、樹木の細根は普段土壤中に存在するため目にすることは難しく、その動態を測定することは容易ではない。細根動態を評価する手法として、これまで、細根を掘り取って調べる採取的手法と、直接細根の挙動を観察する観察的手法が開発されてきた。採取的手法は、特定の大きさの土壌コアを採取してコア内の細根を定量したり (Persson 1980)、予め設置した無根土壌に侵入してくる細根量を測定する (Finér et al. 1997) 方法である。採取する際には必ず土壌の攪乱をとめない、また土壌から細根を洗い出す作業に労力を要するが、細根の現存量や生産量を質量ベースで推定することが可能である。一方、観察的手法は、ガラス板や透明アクリル板を土壌中に設置して、板越しに現れる細根をスキャナーなどを用いて平面上で観察する方法 (Böhm 1979 ; Hendrick and Pregitzer 1993 ; Dannoura et al. 2008 ; 中村 2015) である。初めにアクリル板などの機材を設置する際に土壌の攪乱をとまうが、採取的手法とは異なり、特定の場所の同じ細根を連続的に追跡することが可能であるため、細根の伸長パターンなどを高い測定頻度で明らかにする際に有用である。

本研究では、高頻度の測定が容易な観察的手法の一つであるルーツキャナー法 (Dannoura et al. 2008 ; Nakahata and Osawa 2017) を用いて、森林生態系における細根の生産パターンを解析することを目的とした。本研究は中村 (2015) が龍谷の森において最初に行ったルーツキャナーによる研究を発展させたものである。

試料と方法

調査地

細根動態の調査を滋賀県大津市に位置する「龍谷の森」(34° 58'N, 135° 56'E)内の優占種の異なる2つの林分で行った(図1)。常緑針葉樹林のヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Endl.)人工林と落葉広葉樹林のコナラ(*Quercus serrata* Thunb.)二次林である。対象としたヒノキ人工林は約80年生であるが、少なくとも2010年までの40年間は管理がされておらず、現在も研究調査以外の目的では利用されていない(宮浦2009)。調査地の標高は約130mであり、調査地から約4 km離れた大津気象観測所(35° 00'N, 135° 55'E)における年平均気温は14.9℃、年間降水量は1530mmである(1981-2010年、気象庁)。

対象としたヒノキ林の林分面積、林分密度、平均胸高直径(DBH)は2014年においてそれぞれ600m²、1033ha⁻¹、24.4cmであり、胸高断面積合計の97.2%をヒノキが占めていた(表1)。一方で、コナラ林の林分面積、林分密度、平均胸高直径(DBH)は2014年においてそれぞれ1200m²、3717ha⁻¹、6.5cmであり、胸高断面積合計の64.7%をコナラが占めていた(表1)。

細根観察用のスキャナーの作成

本研究における細根動態の測定には観察的手法の一つであるルートスキャナー法を用いた。この方法は、ルートスキャナーという野外での細根観察用に改良したスキャナーを地中に埋設し、定期的に土壌断面を撮影することにより、細根の挙動を直接観察する手法である。本研究では、市販のA4型のフラットベッドスキャナー(GT-S600®, EPSONあるいはCanoScan LiDE 210®, Canon)をアクリル板で箱状に囲い、シリコンで隙間を防水加工してルートスキャナーを作成した(Nakahata and Osawa 2017)。シリコンで充填する際には、スキャナーにつながれたAC電源ケーブルやUSBケーブルの端点は外側に出しておいた。そして実際に地中に埋めて調査をするときにノートPCあるいはモバイルバッテリーから電源を供給し、USBケーブルを介してノートPCに画像データを保存した。

細根観察用の画像取得

細根動態を観察するために自作したルートスキャナーをそれぞれヒノキ林に6台(Scanner No.: H11, H12, H13a, H13b, H14, H15)、コナラ林に5台(Scanner No.: K21, K22, K23, K24, K25)埋設した。埋設する手順として、はじめに約50cm×約20cmの穴を深さ約30cmまで掘り、露出した根を剪定鋏で取り除いた。掘った穴の中にスキャナーの長辺を横にして垂直に入れ、そしてスキャナーの周りの空間を取り除いた土壌で注意深く埋めなおした。このとき、スキャナーの読み取り面とはじめに掘り取った土壌断面との間には5 cmほどの無根土壌が形成された。また、撮影範囲の上端が土壌の有機物層とリター層の間にくるように注意した。スキャナーの撮影範囲の短辺が20cm強あるため、本研究では土壌深度0 cmから20cmまでの土壌断面を解析の対象とした。

2009年5月にH11とH12のスキャナーをヒノキ林に埋設し、土壌断面の撮影を開始した。同林分で、2010年3月にH13a、2011年4月にH14とH15を追加で設置した。コナラ林においては、2011年4月にK21、K22、K23、K24のスキャナーを設置し、2012年3月にK25を追加した。2012年5月にH13aのスキャナーが浸水等で故障し、機能しなくなったため、同年8月、同じ場所に改めて作成したルートスキャナー H13bを埋め換えた。土壌断面の画像は、解像度

600dpi、48bitカラーで取得した。撮影頻度は、冬期には約2週間間隔、それ以外の時期には約1週間間隔で、2015年1月まで細根観測を行った（図2）。

画像解析

ルートスキャナーから得られた横約29cm×深さ約21cmのオリジナル画像から、画像編集ソフトウェアPhotoshop CS2（Adobe Systems, San Jose, Calif.）を用いて横5cm×深さ20cmの細根観察用画像を切り取った。細根を観察しやすくするために、切り取った画像を再度横5cm×深さ5cmの4つの画像に分割した。

オリジナル画像から同じ場所で切り取られた細根観察用の画像を時系列に沿って観察することによって、土壌断面に現れる細根の成長や消失を測定した。画像上における細根動態の測定には細根画像解析専用ソフトウェアWinRHIZO Tron MF 2013（Regent Instruments, Canada）を用いて、手動で根をトレースすることにより解析した。各画像においてVRA（visible root area）とGRA（gone root area）という測定値を取得した。VRAはある時間において対象となる画像（本研究では25cm²）に投影された根の面積（mm²）を示す。一般に、画像に現れてくる根の活性あるいは生死を、その色だけで判断することは難しく、観測者により判断は恣意的で大きくばらつく。それゆえに、本研究では画像上での根の生死の判別は行わなかった。よってVRAには生きている根だけでなく、枯死している根もそれが根と判別できる限り観測値として含まれた。GRAは、対象となる土壌断面（25cm²）に観測開始からある時間までの間に現れ分解などによって消失した根の面積（mm²）の積算値として定義される。GRAは根が消失した面積の累積値なので、測定期間中根が分解し消失するたびに増え続ける数値である。

細根生産・消失面積の計算

画像解析によって得られたVRA（mm² 25cm⁻²）とGRA（mm² 25cm⁻²）を用いて、各解析画像（5cm×5cm画像）における細根現存面積（Rs；mm² cm⁻²）および各画像とその前回の画像間における細根生産面積（Rp；mm² cm⁻² d⁻¹）と細根消失面積（Rd；mm² cm⁻² d⁻¹）を求めた。Rs（=VRA/S）は単位面積当たりの根の投影面積を表す。ここでSは解析した画像の面積に相当し、本研究では25（無次元）である。Rpは前回の画像から新しく伸長してきた根の投影面積ベースの生産速度を意味し、次の式で定義される。

$$R_p = \frac{(VRA_{t_2} - VRA_{t_1}) + (GRA_{t_2} - GRA_{t_1})}{S \cdot \Delta t} \quad (1)$$

ここでVRA_{t₁}とVRA_{t₂}はそれぞれ時刻_{t₁}と_{t₂}において画像に写る根の総面積であり、GRA_{t₁}とGRA_{t₂}はそれぞれ時刻_{t₁}と_{t₂}においてすでに消失した根の積算面積である。Δt（=t₂-t₁）は時刻_{t₁}と_{t₂}の間の時間を示す。Rdは前回の画像から新しく消失した根の投影面積ベースの消失速度を意味し、次の式で定義される。

$$R_d = \frac{GRA_{t_2} - GRA_{t_1}}{S \cdot \Delta t} \quad (2)$$

細根の成長解析

測定期間における各年の細根の成長動態を解析するために細根生産面積（Rp）の積算値に対してロジスティック曲線を当てはめた。ロジスティックモデルの3つのパラメーター（漸近上限値、成長係数、積分定数）を求めるために、非線形最小二乗法を適用し、パラメーターは次のロジスティック式を当てはめることにより推定した。

$$a = \frac{A}{1 + ke^{-\lambda t}} \quad (3)$$

ここでaは各時点におけるRpの積算値を示し、tは時間、Aはaの漸近上限値、 λ は成長係数、kは積分定数を意味する。このロジスティック曲線の当てはめは、それぞれスキャナーにおける特定の期間（生産速度が低い2月から翌年の1月までの期間）毎の積算Rpに対して行った。

結果と考察

細根のロジスティック成長

細根生産面積（Rp）の積算値に対して当てはめたロジスティック曲線から、細根は早ければ早春に成長を開始し、遅ければ晩秋まで成長を続けることがわかった（図3、図4）。一方で、どの年においても冬期にはほとんど細根の成長が見られなかった。そして、細根生産のもっとも活発な時期はスキャナーごと年ごとにばらつくが、いずれの場合も地上部の成長期の期間内であった。これらの結果は、細根動態が地上部の生理的動態や環境条件の季節的な変動と関連して明白な季節性を持つことを示唆している。

細根が春季から秋季にかけて成長し冬季に休止するという一貫したパターンをもつため、本研究で用いた解析のように、細根生産面積の積算値に対してロジスティック曲線を当てはめることができた。ヒノキ林ではどのスキャナーでも、スキャナーを設置した当年におけるロジスティック曲線の漸近上限値（A）が、他の年に比べて著しく高い傾向を示した（図3）。それぞれのスキャナーを埋設した年が必ずしも同じではないことから、これらの傾向は気象要因などによるその年固有の特徴ではなく、スキャナーを設置する際に共通して起こる土壌攪乱の影響を反映していると考えられる。Aの値をスキャナー設置（土壌攪乱）からの経過年数ごとに比べてみると、埋設当年の平均値は2年目以降の値に比べて明白に高いことがわかった（図5）。また、H11やH12ではAが年々減少していく傾向があった（図3）。この傾向も、観測初年における土壌攪乱の影響を示唆していると同時に、その影響が数年にわたって引き続く可能性を暗示している。H13aとH13bにおけるスキャナー設置当年のAは他のスキャナーの平均的な値に比べて2倍以上の値を示した（図3）。H13aとH13bは、観測時期は異なるが、同じ場所を観測対象としているため、これら2つのスキャナーが類似したパターンを示すことは、細根生産動態が年に関わらず特定の空間固有の生産パターンをもっている可能性を示唆している。

一方コナラ林では、ヒノキ林とは少し異なった傾向が示された。K23、K24、K25のスキャナーでは、ヒノキ林のスキャナーと似たように、埋設当年の漸近上限値が以降の年と比べて高い傾向を示したが、K21とK22で同様の傾向は示されなかった（図4）。ヒノキ林のスキャナーで共通した傾向は、コナラ林でも一貫して示されるわけではなかった。その一方で、コナラ林の

細根生産は、スキャナーを設置した当年のある時期に集中的に高くなる傾向が表れた（図4）。ロジスティック曲線における成長係数（ λ ）に着目すると、コナラ林では埋設当年の λ が2年目以降の値に比べて明らかに高い値を示すことがわかった（図5）。ロジスティック式のパラメーター A が一定であれば、 λ が高くなるにつれて曲線の傾きの最大値は増加する。そのため、攪乱当年の λ が高いという結果は、スキャナーを設置した（土壌攪乱が起きた）直後は細根が比較的短期間に集中的に成長するという傾向を示唆している。

これらの結果から、ヒノキ林とコナラ林で影響の表れ方は異なるが、どちらの林分においても土壌攪乱によって直後の細根の生産パターンは大きく変化することがわかった。土壌攪乱によって、ヒノキ林では生産される細根の総量が著しく増加し、コナラ林ではより集中した時期に細根が生産されることがわかった。このような、土壌攪乱に対する細根の応答性の違いは、ヒノキとコナラで細根の伸長戦略が異なる可能性を示唆している。スキャナー設置にともなう土壌攪乱において予想される細根への影響には、①根が切断されたことによる効果、②生きている根が存在しない無根土壌の効果、③土壌の物理的、化学的組成が変化したことによる効果などが考えられる（Vogt et al. 1998 ; Hendricks et al. 2006）。しかし、土壌攪乱によって引き起こされるこれらの効果がそれぞれどの程度大きく影響しているのかは現段階で不明である。それぞれの条件によってどの程度細根動態が変化するかを明らかにするためには、将来的に追加の操作実験が必要であると考えられる。

細根の生産・消失動態

本研究で得られた細根生産面積と細根消失面積の観測データから、土壌攪乱の影響が大きいと考えられるスキャナー埋設当年（埋設から翌年1月31日まで）のデータを除き、ヒノキ・コナラ林それぞれの平均的な値を求めた（図6）。細根は毎年、連続的に生産されるが、その一方で微生物分解などにより消失する。本研究においても、連続的な細根生産と同時に細根の消失を画像解析により観測した。

細根生産はロジスティック曲線でも表現されているように（図3、図4）、毎年明確な季節変動をもち、春から秋の成長期の間にピークを迎える。しかし、細根生産がピークを迎える時期は毎年同じであるとは限らず、特にヒノキ林ではその時期が年により大きく変動する傾向があった（図6）。一方コナラ林ではピークの時期が年間におおよそ2～3回見られる傾向にあり、ヒノキ林とは明確に異なる生産パターンが示された。細根の生産パターンが林分間で異なる原因の一つとして、優占種による生活型の違いが挙げられる。ヒノキは年間を通して葉を茂らせる常緑針葉樹であるのに対し、コナラは晩秋から冬季にかけて葉を落とす落葉広葉樹である。仮に、生理的メカニズムとして地上部の葉と地下部の細根に相互関係があると考えれば、生活型に依存する葉群動態の差異が細根の活動期間に影響を及ぼす可能性は容易に想定できる。また、コナラでは、春季の展葉とは別に、夏季に二次展葉することが経験的に確認されており、これは夏季に細根生産が一時低下する理由の一つとして考えられるかもしれない。

その一方で、細根生産は土壌環境や気候などの環境要因に大きく制限されている可能性が指摘されている。例えば、その年の気温や降水量の条件により細根の生産性が柔軟に変化する可能性は十分考えられる。いずれにしても、細根の生産がどのような要因により制限されているのかを解明するには、生理的要因や環境要因と突き合わせて統合的に解析する必要がある、今後の課題となる。

一方、細根の消失も、生産動態と同じように連続して引き起こされることが明らかになった(図6)。しかし、細根の消失は、生産と比較してパターンが不明瞭で、値のばらつきも大きいことがわかる。コナラ林では比較的安定して季節変動しているようにも見えるが、ヒノキ林ではそうでない。極めて高い値を示す時期とそうでない時期が存在し、それに対して妥当な理由を見出すことは容易ではない。特に高い消失が見られる時期では、実際に画像上で根がまとめて消え失せていたことがあった。しかし、短期間に多くの根が消えてしまうような動態は微生物による分解だけでは説明できないかもしれない。このような動態に関しては、例えば土壤動物による捕食や攪乱などの影響も考慮に入れるべきである。いずれにしても、細根の消失を引き起こすメカニズムは、生産のそれに比してはるかに複雑であり、解釈には十分注意する必要があるように思われる。

ある時刻にスキャナーに投影される細根現存面積は期間内に生産した根と消失した根の影響を受けて変動する(図6)。細根生産面積が比較的明瞭な季節変動を示すため、細根現存面積もそれに従ってある程度季節変動すると考えられる。しかし細根消失面積の不規則な変動パターンの影響も受けるため、実際には細根現存面積が明確な季節変動を示すとはいいがたく、林分や年によって様々なパターンが観察された(図6)。

細根現存面積の変動パターンは、よく採取的手法で得られるような質量ベースの細根現存量の変動パターンをある程度示唆していると考えられる。しかし、本研究で明らかになったように、細根の現存面積の変動パターンは細根の消失パターンの影響を受けるので、必ずしも細根の生産パターンを明確に示唆するとは限らない。林分における一般的な細根生産量の推定方法として、採取的手法により得られた細根現存量の変化量を用いる方法があるが、現存量のパターンが必ずしも生産量のパターンと一致しないことを考えると、従来の推定手法は明らかに受け入れがたい手法であるとみなすことができる(Osawa and Aizawa 2012)。本研究が示唆する重要な結論の一つは、採取的手法における細根の現存量だけではその生産様式を記述することは難しいということである。不明瞭な細根の分解あるいは消失パターンをいかに正確に推定できるかが、細根動態を評価する上で重要となる。

結 論

本研究では、「龍谷の森」における細根動態を観察的手法の一つであるルートスキャナー法により記述し、その結果を紹介した。

細根生産の季節変動はロジスティック曲線により表現することが可能で、モデルのパラメータは生産パターンの特徴を反映した。スキャナーによる数年間に及ぶ観測の中で、スキャナー埋設当年の細根生産が、土壤攪乱の影響を受けて明らかに異なったパターンを示した。土壤攪乱により、ヒノキ林では細根生産の総量が増加し、コナラ林では細根の成長速度が上がった。

土壤攪乱当年のデータを除外し、平均的な細根生産・消失動態を記述した。ヒノキ林の細根生産は毎年明確な季節変動を示すものの、ピークの時期が年ごとに異なる傾向があった。コナラ林の細根生産では毎年ピークが複数回確認され、比較的一貫したパターンが示された。細根の消失動態には明確な変動パターンは表れにくく、要因も複雑であるため、解釈には十分注意する必要があることが明白となった。

謝 辞

本研究において、調査地を提供してくださった龍谷大学の宮浦富保氏と里山研究センターに深く感謝申し上げます。また、細根の成長解析について有益な助言をくださった倉地奈保子氏に厚くお礼申し上げます。加えて、細根画像撮影あるいは毎木調査などに多方面から協力していただいた、An Jiyong氏、Holger Schäfer氏、中村瞳氏、服部和佐氏、川村あゆみ氏、石井将貴氏にもこの場をかりて改めて感謝申し上げます。

引用文献

- Böhm W (1979) Methods of studying root systems. Springer Science & Business Media
- 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. doi : 10.3117/plantroot. 2.14
- Finér L, Messier C, De Grandpré L (1997) Fine-root dynamics in mixed boreal conifer–broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Can J For Res* 27 : 304–314. doi: 10.1139/x96-170
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1993) The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Can J For Res* 23 : 2507–2520. doi : 10.1139/x93-312
- Hendricks JJ, Hendrick RL, Wilson C a, Mitchell RJ, Pecot SD, Guo D (2006) Assessing the patterns and controls of fine root dynamics : An empirical test and methodological review. *J Ecol* 94 : 40–57. doi: 10.1111/j. 1365-2745. 2005. 01067. x
- Nadelhoffer KJ, Raich JW (1992) Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology* 73 : 1139–1147.
- Nakahata R, Osawa A (2017) Fine root dynamics after soil disturbance evaluated with a root scanner method. *Plant Soil*. doi : 10.1007/s11104-017-3361-3
- Osawa A, Aizawa R (2012) A new approach to estimate fine root production, mortality, and decomposition using litter bag experiments and soil core techniques. *Plant Soil* 355 : 167–181. doi : 10.1007/s11104-011-1090-6
- Persson H (1980) Spatial Distribution of Fine-Root Growth, Mortality and Decomposition in a Young Scots Pine Stand in Central Sweden. *Oikos* 34 : 77–87. doi: 10.2307/3544552
- Vogt KA, Vogt DJ, Bloomfield J (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. In: Box Jr. J (ed) *Root Demographics and Their Efficiencies in Sustainable Agriculture, Grasslands and Forest Ecosystems* SE-61. Springer Netherlands, pp 687–720
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O’ Hara J, Asbjornsen H (1996) Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil An Int. J. Plant-Soil Relationships* 187 : 159–219.
- 宮浦富保 (2009) 瀬田丘陵の森林の第二次世界大戦後の変化. 里山から見える世界2008年度報告書174–183.
- 中村 瞳 (2015) 「龍谷の森」におけるヒノキ林内の細根の動態. 龍谷大学理工学部環境ソリューション工学科・卒業論文

表1 ヒノキ・コナラ林における林分データ。括弧内の値は林冠構成種（ヒノキ林ではヒノキ、コナラ林ではコナラ）のみにおける値である。林分データは2014年11月に行われた毎木調査より取得した。胸高直径が2 cm未満の個体は除外した（Nakahata and Osawa 2017を改変）

林分	林分面積 (ha)	平均胸高直径 (cm)	平均樹高 (m)	林分密度 (stems ha ⁻¹)	胸高断面積 (m ² ha ⁻¹)
ヒノキ林	0.06	24.4 (24.9)	20.2 (20.6)	1033 (983)	53.4 (52.0)
コナラ林	0.12	6.5 (22.0)	6.8 (17.8)	3717 (392)	24.1 (15.6)

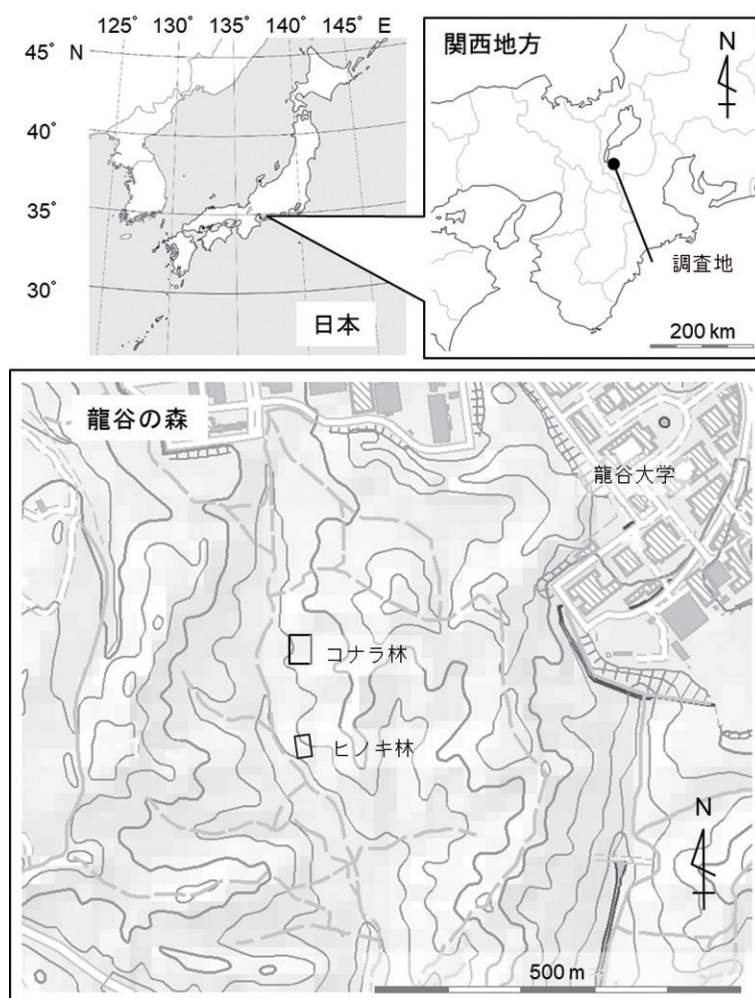


図1 龍谷の森の地図とヒノキ・コナラ林の位置関係。ヒノキ・コナラ林はどちらも西側に緩やかに傾斜した斜面上に位置し、直線距離で約100m離れている

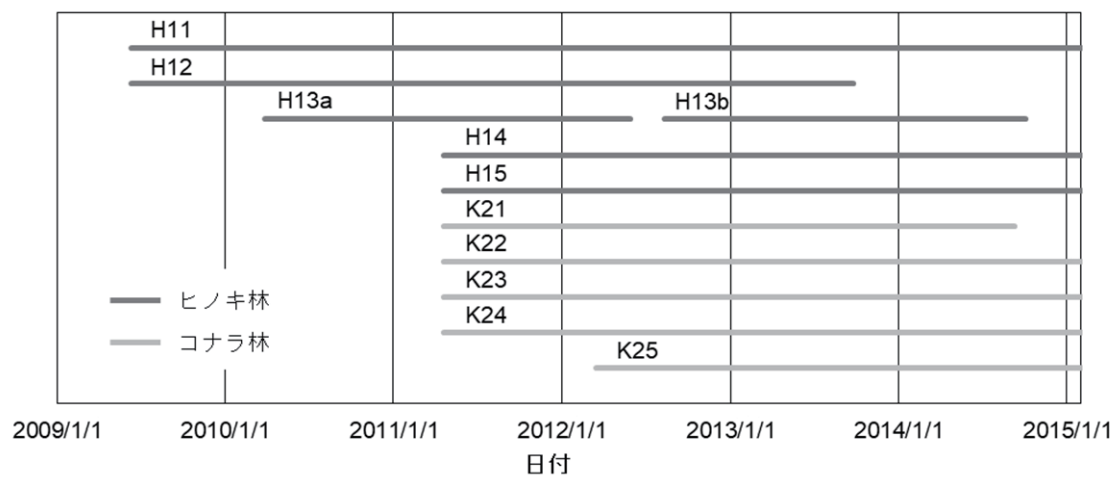


図2 ヒノキ・コナラ林に設置したそれぞれのルートスキャナーの観測期間。太線は2015年1月までの観測期間の範囲を示す。線が2015年1月まで届かないスキャナーは途中で故障し観測が継続できなかったことを意味する（Nakahata and Osawa 2017を改変）

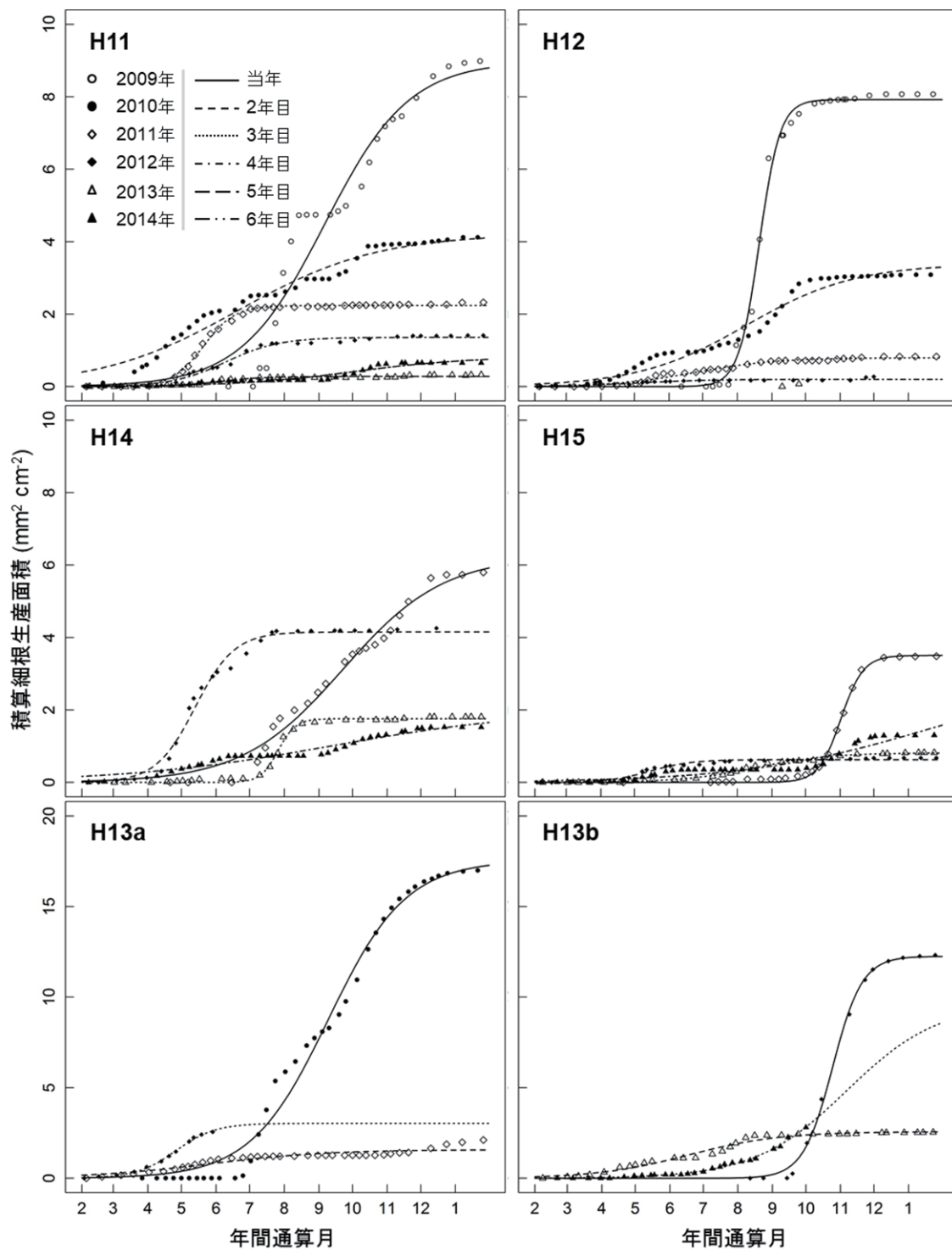


図3 ヒノキ林における各スキヤナーの積算細根生産面積 (Rp)。それぞれのシンボルは年度を表す。曲線は当てはめたロジスティック式を示し、線のスタイルはスキヤナー設置にともなう土壌攪乱からの経過年数を意味する (Nakahata and Osawa 2017を改変)

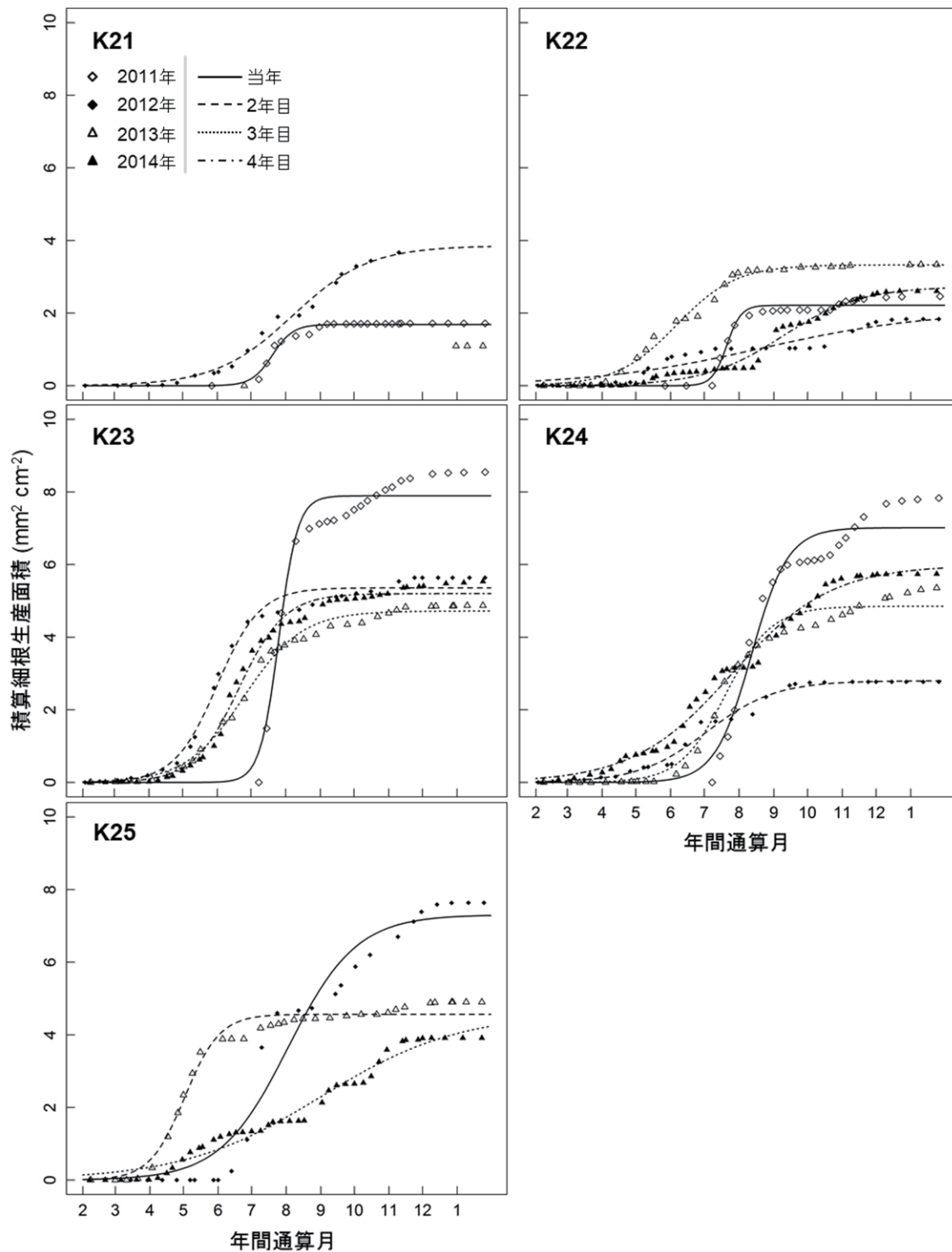


図4 コナラ林における各スキャナーの積算細根生産面積 (Rp)。それぞれのシンボルは年度を表す。曲線は当てはめたロジスティック式を示し、線のスタイルはスキャナー設置にともなう土壌攪乱からの経過年数を意味する (Nakahata and Osawa 2017を改変)

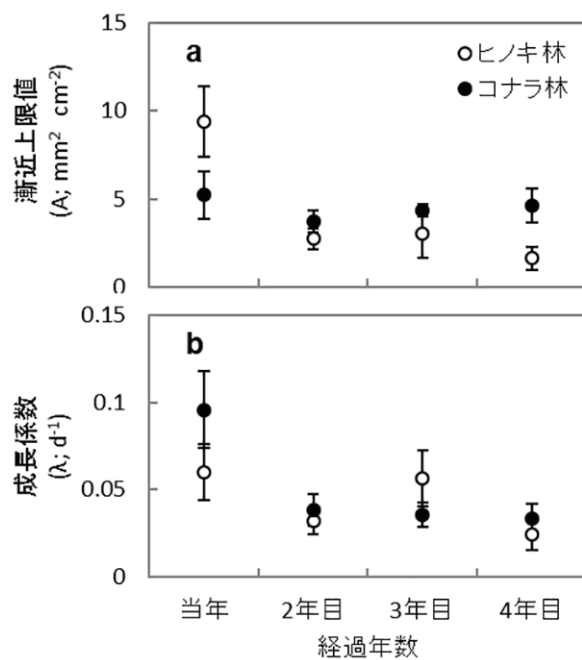


図5 ロジスティックモデルにより推定した (a) 漸近上限値と (b) 成長係数の平均値 ($\pm$ SE)。横軸はスキャナー設置 (土壌攪乱) からの経過年数を示す (Nakahata and Osawa 2017を改変)

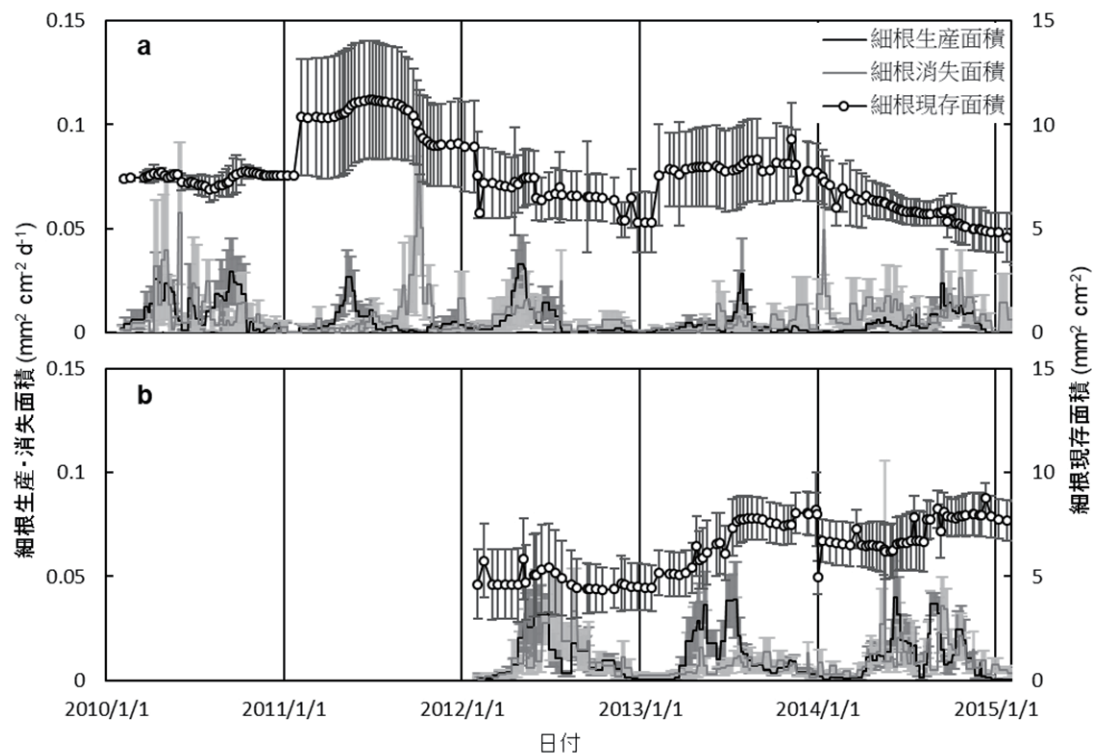


図6 (a) ヒノキ林と (b) コナラ林における細根生産面積、細根消失面積、細根現存面積の平均値。土壌攪乱の影響を除くため、スキャナー設置当年 (設置から翌年1月31日まで) の観測データは計算から除外した。誤差範囲は標準誤差 (SE) を示す