

平成30年6月15日現在

機関番号：32689

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2017

課題番号：15K14609

研究課題名(和文) 森林生態系における土壌炭素放出に対する根圏渗出物の量的寄与と環境応答特性の解明

研究課題名(英文) A contribution of root exudation to carbon cycle and its responsibility to environmental conditions in forest ecosystems

研究代表者

小泉 博 (Koizumi, Hiroshi)

早稲田大学・教育・総合科学学術院・教授

研究者番号：50303516

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：根圏渗出物の放出速度の季節変化と純一次生産(NPP)に与える影響を明らかにするために、2つの森林生態系(コナラ林、アカマツ林)において2016年から2017年にかけて渗出速度の測定を行った。我々が新たに開発した測定手法によって、平均渗出速度はコナラ林とアカマツ林でそれぞれ0.49、1.09 mgC g fine root⁻¹ day⁻¹と測定された。これらの速度と細根バイオマスから推定された年間渗出量は30、61 gC m⁻² year⁻¹となり、NPPに占める割合はそれぞれ2.6%、9.6%となった。これらの結果は、根圏渗出速度は樹木の生活形に依存した季節変化を示すことを示唆している。

研究成果の概要(英文)：To clarify seasonal variation in carbon flux from live root to pedosphere (root exudation) and contribution of it net primary production (NPP), root exudation rate was measured from 2016 to 2017 in two types of forests; dominated by *Quercus serrata* (deciduous broad-leaved tree; Q forest) and *Pinus densiflora* (evergreen conifer tree; P forest). Using a new method developed by us, averaged exudation was measured at 0.49 and 1.09 mg C g fine root⁻¹ day⁻¹ in the Q and P forest, respectively. It in Q forest showed significant seasonal variation with high value in summer season, although that in P forest showed no clear seasonal variation. Annual exudation was estimated at 30 and 61 gC m⁻² year⁻¹, which contributed to NPP at 2.6 and 9.6%, in Q and P forest, respectively. These results suggest that the root exudation rate vary based on tree functional type, and is important factor to evaluate the carbon balance of forest ecosystem.

研究分野：生態系生態学

キーワード：根圏渗出物 森林生態系 炭素循環 生態系純生産 純一次生産 独立栄養生物呼吸

1. 研究開始当初の背景

森林生態系の炭素収支とその生態学的、生化学的、大気化学的メカニズムと量的な変動機構の解明は、陸上生態系がもつ地球環境調節機能の重要性を背景として長年の課題であり続けた。近年では、顕在化している地球温暖化の主要な原因である大気中のCO₂濃度の調節に対する森林生態系の炭素固定（シーケストレーション）機能への期待は強まる一方である（IPCC 2014）と同時に、炭素吸収源としての森林生態系の効果的な管理・保全の必要性も増している。

陸域生態系の炭素収支（生態系純生産、NEP）は、定義上は、光合成による大気からの炭素吸収量（GPP）と呼吸（Re）による大気への炭素放出量の差し引きであり、この考え方は世界の数100カ所での微気象学的観測（渦相関法）による評価の基礎をなしている。しかし実際には生態系スケールの炭素収支は、植生を構成する個々の植物個体レベルの光合成産物の生成、この光合成産物を資源とする各器官（葉・茎・根）の呼吸、植物体の成長への分配、そして土壌有機物の分解に伴う従属栄養生物の呼吸など、多様な生態学的プロセスによって構成されている。これらのうち土壌中の従属栄養生物の呼吸の資源には植物の枯死体と根からの光合成産物の滲出物が含まれるが、これらの量的バランスや植物生理生態学的な変動機構などについては不明である。

2. 研究の目的

本研究では日本の温帯樹林を代表する樹種であるアカマツとコナラを主要な材料として、①樹木個体レベルでの滲出物量と光合成生産量との関係をそれらの環境応答とともに生理生態学的手法により解明し、②その手法と知見を森林調査フィールドに適用することを目指す。

3. 研究の方法

(1) 調査地

埼玉県本庄市に位置する早稲田大学本庄キャンパス（北緯 36°12'57.6"，東経 139°10'17.4"）で 2015 年 4 月から 2017 年 12 月まで調査を行った（図 1）。調査の対象とした林分の標高は、それぞれ約 103 m のコナラ林と約 84 m のアカマツ林である。コナラ林とアカマツ林の優占種はそれぞれコナラ（*Quercus serrata* : Q）、アカマツ（*Pinus densiflora* : P）であり、下層植生の優占種は 2 林分ともアズマネザサ（*Pleioblastus chino*）である。本庄市周辺の気候は夏季に湿潤、冬季に乾燥する太平洋型気候となっている。気候帯は暖温帯に属しており、1981

年から 2010 年における年平均気温は 14.9°C、年平均降水量は 1286.3 mm である（熊谷地方気象台）。また、土壌は適潤性褐色森林土に分類される。

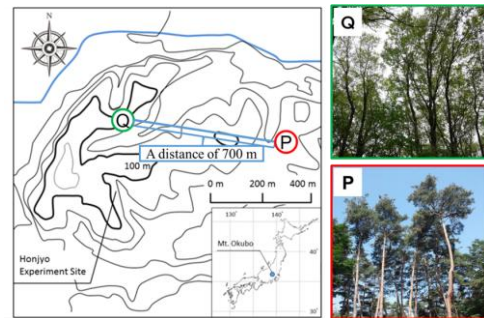


図 1：埼玉県本庄市早稲田大学本庄キャンパス。Q：落葉広葉樹コナラ林の様子、P：常緑針葉樹アカマツ林の様子

(2) 根圏滲出速度の測定

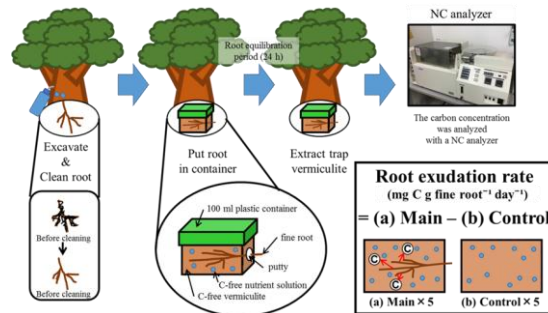


図 2：Exudation の測定手法の概略図

Exudation 速度をコナラ、アカマツそれぞれ 2015 年 5 月、2016 年 8 月から 5 点ずつ毎月測定した。Phillips ら (2008) の non-soil syringe system を改変して、無傷の細根（直径 2 mm 以下の根）から Exudation を回収した（図 2）。樹木の細根を土壌中から露出させ、バーミキュライト（バーミキュライト、あかぎ園芸、日本、炭素含有率=0.004%）と栄養液（HYPONeX、ハイポネックスジャパン、日本）で満たした 100 ml のプラスチック容器（バーリコンテナ S45、山田化学、日本）に注意深く入れ、土壌中へ埋め戻した。測定箇所は葉のリター（Leaf litter）で覆われ、太陽光および熱から遮断された。その容器を一定期間（24 時間）後に回収し、バーミキュライトを 80°C で 72 時間乾燥させ、NC アナライザー（SUMIGRAGH NF-22、住友化学分析センター、日本）を用いて容器内の炭素量の変化を測定することで、炭素の Exudation 速度を次式で算出した。

$$\text{Exudation 速度} = \text{①} - \text{②}$$

①：メイン（細根が含まれた容器中のバーミ

キュライトに付着した炭素)

- ②: コントロール (細根が含まれない容器中のパーミキュライトに付着した炭素)

(3) 細根バイオマスの測定

滲出された有機物量を生態系スケールに換算するために、細根バイオマスをコナラ、アカマツそれぞれ 2016 年 2 月、2017 年 2 月から 5 点ずつ毎月測定した。縦×横×深さ=20 cm×20cm×20 cm の穴を掘り、細根バイオマスを採取した。採取した細根はコナラ・アカマツとササに仕分け、80 度で 72 時間乾燥させ、細根バイオマス (mg D. W. m⁻²) を求めた。

(4) 環境要因の測定

環境要因として、Exudation の測定時に、同時に地温 (Soil temperature : ST) と土壤含水率 (Soil water content : SWC)、光合成光量子束密度 (photosynthetic photon flux density : PPFD) を 2017 年 1 月から毎月測定した。地温の測定にはデジタル温度計 (TT-508、TANITA、日本)、土壤含水率の測定には Theta Probe (Type ML3、Delta-T Devices、イギリス) を用いて、それぞれ各樹木の周囲 1 m 以内に 3 点ずつ測定した。PPFD は調査地近くにある気象観測装置ウェザーステーション内にある全天日射計を用いて全天日射量を測定し、相関式を用いて全天日射量から PPFD を次式で算出した。

$$PPFD = 1.7172 \times \text{Wat}$$

4. 結果

(1) コナラ林とアカマツ林における Exudation 速度の比較

図 3 に 2016 年と 2017 年における Exudation 速度の季節変化を示した。2 樹種で比較してみると、コナラ林では夏季 (7-9 月) に高く、冬季 (1-3 月) に低い傾向を示した。これに対してアカマツ林では、明瞭な季節変化は示さなかったが、冬季に高い Exudation 速度を示した。

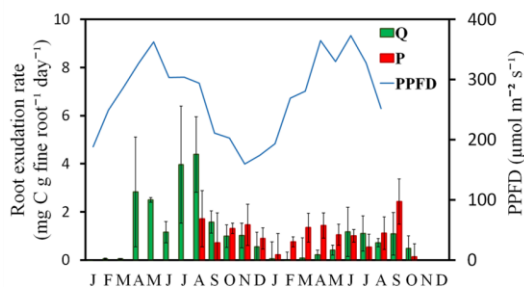


図 3: 両林分における Exudation 速度の季節変化

2017 年における平均 Exudation 速度はコナラ林とアカマツ林で、それぞれ 0.49 mg C g fine root⁻¹ day⁻¹ と 1.09 mg C g fine root⁻¹ day⁻¹ となり、アカマツ林の方が高い値を示した。両林分における平均 Exudation 速度に有意な差は見られなかった (one-way ANOVA)。

(2) 細根バイオマスの比較

両林分とも細根バイオマスは、夏季に高く、冬季に低いという明瞭な季節変化を示した (図 4)。特にコナラ林では、6 月から 7 月にかけて細根バイオマスが急激に増加する現象が両年ともに見受けられた。Yang (2010) によると、同一期間においてターンオーバーが起こると報告されている。両林分における細根バイオマスに有意な差は見られなかった (one-way ANOVA)。

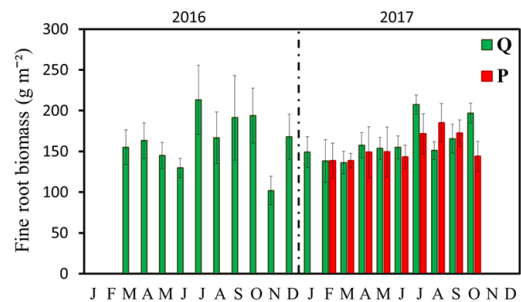


図 4: 両林分における細根バイオマスの季節変化

(3) Exudation 量の比較

Exudation 量は各月に測定した Exudation 速度と細根バイオマスの積によって算出される。そこで Exudation 量はコナラ林とアカマツ林で、それぞれ 55 g C m⁻² year⁻¹ と 58 g C m⁻² year⁻¹ となり、アカマツ林の方が高い結果となった。Exudation 量の季節変化は、Exudation 速度の影響を強く受け、両林分とも Exudation 速度と同様の季節変化を示した (図 5)。

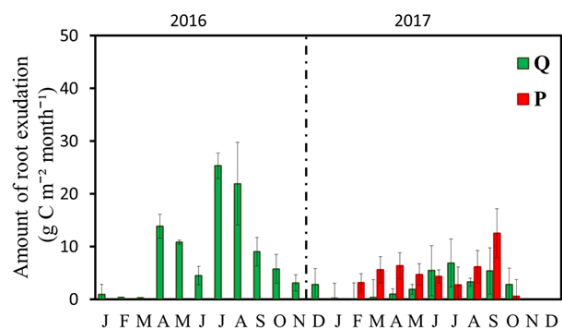


図 5: 両林分における Exudation 量の季節変化

5. 考察

(1) Exudation の季節変化

コナラ林は夏季(7-9月)に高く、冬季(1-3月)に低い傾向を示した。コナラは1-3月の期間、コナラは落葉期にあたるため、植物に炭素が固定されず、葉から根へと炭素の転流が起こらないため、Exudation 速度はかなり低い値を示す。4-6月では、展葉期のため、植物に炭素が固定され始める。しかし、コナラは4月から8月にかけて順々に展葉していく順次展葉型植物であり、炭素を展葉に使用するため(吉川ほか 2003)、Exudation として分配される炭素は少ない。また、2016年の6月において、Exudation 速度の値が低くなるのはPPFDの値が低く、葉に固定された炭素が少ないことに由来する。それに対し、2017年の6月ではPPFDの値が高く、葉に固定された炭素が多いため、Exudation 速度の値が高くなったと推察される。7-9月の期間では、展葉や樹木の成長に用いる炭素が減り、光合成活性が高くなることで、Exudation として分配される炭素が最大となり、高いExudation 速度を示した。しかし、2017年の8月では連続20日間の降雨により、PPFDの値が2016年よりも低下したため、Exudation 速度も低下したと考えられる。10-12月では、落葉樹であるコナラは11月以降落葉し始める。また、紅葉によりクロロフィル量が少なくなり、光合成活性が低くなることで、Exudation 速度の値も低くなったと推察される。

アカマツ林では、Exudation 速度の明瞭な季節変化は示さなかったが、コナラ林とは対照的に冬季(1-3月)に高いExudation 速度を示した。1-3月の期間、アカマツは常緑針葉樹のため、樹冠に葉が存在する。したがって、光合成を行うため、高いExudation 速度を示した。また、地温の上昇に伴い、Exudation 速度も高くなった。4-6月では、アカマツは4月から5月に炭素の固定量がピークに達し、それ以降、夏に向かって炭素の固定量が低くなるといわれている。したがって、炭素固定量の低下に伴い、Exudation 速度は低くなった。これは、コナラの展葉に伴い、アカマツの光獲得条件が悪化し、光合成活性が低くなることで、Exudation 速度も低くなったと推察される。7-9月の期間では、2016年と2017年ともに8月から9月にかけて、Exudation 速度は再び高い値を示した。これは、樹木が展葉や幹の成長へ使う炭素を地下部のバイオマスや Exudation へと分配したため、高いExudation 速度を示したと予想される。10-12月では、常緑針葉樹のアカマツは気温の低い秋季・冬季でも炭素を固定する。また、コナラは11月以降に落葉し始めるため、アカマツの光獲得条件が良好とな

ることで光合成活性が高くなり、Exudation 速度も高くなったと推察される。

(2) 光合成能力が Exudation に与える影響

棚澤(2017)の研究から、コナラにおける光合最大光合成速度(Maximum photosynthetic rate: Pmax)は夏季に最も高くなり、秋季に向かって低くなるという季節変化を示した。さらに、Exudation と Pmax を測定したときの日照時間をウェザーステーションで算出した。Pmax と日照時間の積によって算出された光合成産物指数と Exudation には高い相関関係を示した。つまり、光合成活性が高くなるほど Exudation 速度は高くなることが明らかにされた。またアカマツでは、春季に最も高い光合成活性を示した後、秋季に向かって低下し、1月に最も低い活性を示すと報告されている(Han et al. 2004)。本研究において、アカマツの Exudation は1月に低くなるが、3月以降高くなる。したがって、コナラと同様にアカマツにおいても Exudation は光合成に強く影響されることが予想される。したがって、光合成産物指数が増加するほど Exudation 量は増加することが明らかにされた。

また、落葉樹と常緑樹の光合成能力に注目すると、一般的に葉の寿命が長いほど低いことが言われている(Chabot et al. 1982)。Han(2008)によると、常緑樹であるアカマツの葉の寿命は樹冠の上層と下層で異なると報告されている。上層の葉の寿命は3年と短いですが、光合成能力は展葉から落葉までの期間、高い値を維持し続ける。一方、下層の葉の寿命は5年と長いですが、光合成能力は2年目まで高く、その後落葉までの期間では、光合成能力はピークの1-6割程度まで落ち込むことが明らかにされている。これに対し、落葉樹であるコナラは全ての葉を1年以内に落葉するため、高い光合成能力を有すると予想される。

植物の光合成によって固定される炭素量[総一次生産量(Gross Primary Production: GPP)]は、アカマツはコナラの落葉期にも着葉するため、コナラよりも高い値を示すと考えられる。実際に、日本の森林における葉現存量は、落葉広葉樹林(ブナ科)では3.0 Mg ha⁻¹、常緑針葉樹(アカマツ)では6.5 Mg ha⁻¹程度であると報告されている(只木ほか1997)。したがって、アカマツはコナラよりも低い光合成能力を示すが、着葉期間等が長い場合、GPPが高くなり、高いExudation 速度を示したと考えられる。以上より、着葉期間の長さや着葉量などの違いにより、樹種によって異なる光合成能力を示し、葉に固定する炭素量が季節ごとに異なると推察される。したがって、Exudation は光合成の影響

を強く受け、樹種によって異なる季節変化を示したと考えられる。

(3) Exudation が土壌微生物に与える影響

Leyval and Berthelin (1993) によると、Exudation 量の増加に伴って土壌微生物バイオマスも増加するとされている。本研究において、Exudation 量の増加に伴って SMR 量も増加した結果となった。これは、土壌微生物にとって重要な栄養源である Exudation が土壌中に豊富になることで、土壌微生物の活性が促進され、その呼吸速度が増加したと推察される。また、Exudation 速度は 2016 年の 6 月では低く、7 月では高い値を示した。嶋田 (2016) の研究によると、森林土壌表層の有機物層 (A₀ 層) にある腐朽層 (F 層 : Fermentation) の厚みは 2016 年の 6 月では厚く、7 月では薄くなった。これは Exudation によって土壌微生物の活性が高くなったことで、F 層の分解が促進されたと予想される。

このように、土壌微生物が活性化されることで、土壌有機物 (Soil organic matter : SOM) の分解が促進され、大気中の CO₂ 放出速度が上昇する現象をプライミング効果 (Priming effect : PE、分解促進効果) という。つまり大気中の CO₂ 濃度が上昇することで、光合成が促進されると、Exudation によって植物由来の有機物が土壌中へより多く供給され、PE によって土壌からの CO₂ 放出が増加すると推察される。

また、C/N 比の低い土壌微生物が C/N 比の高い植物由来の有機物 (Exudation やリター) を吸収 (分解) すると、土壌微生物は炭素に対して窒素が不足すると考えられる。そこで、土壌微生物は不足した窒素を補うために、SOM を分解して、窒素やリンなどの栄養塩を獲得するために土壌をマイニング (Mining、採掘) する働きがある。したがって、栄養を得た土壌微生物は活性化し、SOM を分解して、大気中へと CO₂ を過剰に放出することが予想される。

以上より、Exudation を吸収した土壌微生物は窒素不足に陥ると、窒素を求めて土壌をマイニングし、その活性が高くなることで土壌からの CO₂ 放出が大きくなる (=PE が大きくなる) と推察される。

(4) 植物における炭素の分配

植物は光合成によって固定された炭素を、主に①展葉、②樹木成長量 (幹)、③細根バイオマス、④Exudation に分配する。落葉広葉樹であるコナラは 4 月に一次展葉、6 月に二次展葉、8 月に三次展葉すると報告されている (古川ほか 2003)。樹木成長量では、4 月から 8 月にわたり行われ、8 月以降肥大成長されなかった。これは、コナラの展葉様式

と類似している。また細根バイオマスでは、6 月から 7 月にかけて約 30% 増加することが明らかになった。これは細根のターンオーバーが起こったと推察される。細根のターンオーバーとは、細根が一年で入れ替わる回数と定義される。ある生態系で細根のターンオーバーが 0.5 year⁻¹ とすると、その生態系における細根の寿命は二年と推定できる。増田 (2017) の研究から、本調査地における細根のターンオーバーを算出した。コナラ林における細根のターンオーバーは 0.96 year⁻¹ であった。つまり、コナラ林における細根の寿命は一年と推定され、細根は 6 月から 7 月にかけて生産速度が上昇するため、この時期に多量の炭素が地下部へと分配されると考えられる。Exudation では、夏季に最も炭素を滲出することが明らかにされた。Exudation は光合成に強く依存するため、Pmax が高くなると、Exudation も高くなることが推察される。

常緑針葉樹のアカマツは、着葉期間は落葉樹のコナラと比較すると長いと考えられる。アカマツの展葉は、5 月中旬から 6 月下旬までの約 1 ヶ月半の間に起こると報告されている。樹木成長量では、春季から夏季に集中的に行われたコナラとは対照的に、アカマツは春季から秋季にかけて行われた。また細根バイオマスでは、春季から夏季にかけて増加し、冬季に向かって減少することがわかった。したがって、地下部の細根には夏季に炭素を分配されると考えられる。Exudation では、秋季から冬季に高い Exudation 量を示すことが明らかにされた。これは、同一環境下のコナラが落葉する期間にアカマツは着葉し光合成を行うため、Exudation 量は高くなったと考えられる。

以上より、アカマツでは春季に①展葉と②樹木成長、③細根バイオマスに分配され、秋季以降④Exudation として光合成によって固定された炭素を分配することが明らかになった。コナラと比較すると、アカマツは秋季から冬季にかけて樹木成長や Exudation に固定された炭素を分配することがわかった。これは、常緑樹のアカマツが落葉樹のコナラと異なる光合成能力を有するためであると推察される。

<引用文献>

- Chabot B.F. and Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:229-259
- Han Q., Kawasaki T., Nakano T. and Chiba Y. (2004) Spatial and seasonal variability of temperature responses of biochemical photosynthesis parameters

and leaf nitrogen content within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology* 24: 737-744

Han Q., Kawasaki T., Nakano T. and Chiba Y. (2008) Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology* 28: 551-558

IPCC (2014) *Climate Change 2014: Synthesis Report*

Phillips R.P., Ehlitz Y., Bier R. and Bernhardt E.S. (2008) New approach for capturing soluble root exudates in forest soils. *Functional Ecology* 22: 990-999.

Leyval, C. and Berthelin, J. (1993) Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils* 15: 259-267

Yang L., Wu S. and Zhang L. (2010) Fine root biomass dynamics and carbon storage along a successional gradient in Changbai Mountains. *China Forestry* Vol. 83 No. 4: 379-387

吉川賢, 矢崎直子, 坂本圭児 (2003) 摘葉処理がケヤキ (*Zelkova serrata* (Thunb.)) Makino) とコナラ (*Quercus serrata* Thunb.) の葉の展開と光合成能に及ぼす影響、日緑工誌 29(1): 101-106

嶋田彩加 (2016) 暖温帯コナラ林におけるバイオチャー散布がF層構造に与える影響、早稲田大学教育学部理学科生物学専修卒業論文

棚澤由実菜 (2017) バイオチャー散布が暖温帯コナラ林の光合成に与える影響、早稲田大学教育学部理学科生物学専修卒業論文

増田信悟 (2017) バイオチャー散布がコナラ林における細根動態に及ぼす影響、早稲田大学大学院先進理工学研究科生命理工学専攻修士論文

6. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 1 件)

① Suminokura Nobuhiko, Suzuki Mayuko, Tanami Kenta, Tomotsune Mitsutoshi, Yoshitake Shinpei, Koizumi Hiroshi (2017) Non-destructive measurement of soil respiration in a grassland ecosystem using the multiple microchambers method *Ecological Research*. 査読有, 33: 471-477. DOI: <https://doi.org/10.1007/s112>

84-018-1562-8

[学会発表] (計 5 件)

① Asahi Honda, Hisashi Shinkai, Shingo Masuda, Nobuhiko Suminokura, Mitsutoshi Tomotsune, Hiroshi Koizumi (2017) Seasonal variations in root exudation in two tree species in a warm temperate forest, in Japan. *Ecology Across Borders*.

② 本多朝陽, 新海恒, 増田信悟, 墨野倉伸彦, 友常満利, 小泉博 (2018) 暖温帯コナラ林とアカマツ林における根圏滲出物の季節変化、第 65 回日本生態学会大会

③ 本多朝陽, 墨野倉伸彦, 小泉博 (2017) 暖温帯コナラ林における根圏滲出物の季節変化、第 64 回日本生態学会大会

④ 新海恒, 鈴木庸平, 鈴木真祐子, 友常満利, 小泉博 (2016) 暖温帯アカマツ林とコナラ林における炭素動態の比較 ~根圏滲出物を考慮したバイオメトリック NEP~, 第 63 回日本生態学会大会

⑤ 本多朝陽, 新海恒, 墨野倉伸彦, 友常満利, 小泉博 (2016) 暖温帯コナラ林における根圏滲出物の野外測定、第 63 回日本生態学会大会

7. 研究組織

(1) 研究代表者

小泉博 (KOIZUMI Hiroshi)
早稲田大学、教育・総合科学学術院、教授
研究者番号: 50303516

(2) 研究協力者

友常満利 (TOMOTSUNE Mitsutoshi)
本多朝陽 (HONDA Asahi)
棚澤由実菜 (TANAZAWA Yumina)
鞠子茂 (MARIKO Shigeru)
村岡裕由 (MURAOKA Hiroyuki)