

土壤資源の変化にともなう先駆樹種の細根特性の変化^{*1}

國仲 航^{*2}・鶴川 信^{*3}

國仲 航・鶴川 信：土壤資源の変化にともなう先駆樹種の細根特性の変化 九州森林研究 68：81－85, 2015 先駆樹種間の細根特性の差異を明らかにすること、また、先駆樹種の細根特性と土壤資源量の関係を明らかにすることを目的とし、スギ植栽後下刈りを全くおこなっていない3つの林分において、斜面にそった土壤資源量（土壤水分量と土壤無機態窒素量）の変化を調べるとともに、それにもなうアカメガシワおよびカラスザンショウの細根特性の変化を調べた。アカメガシワの1次根は、カラスザンショウの1次根に比べ、Specific root length (SRL) が高く、養分吸収効率に優れた形態を持つことが示された。アカメガシワの1次根では、体積含水率と細根特性の間に関係がみられたが、plot 間で一貫して観察されるわけではなかった。したがって、アカメガシワでは、土壤資源量と細根特性の関係が個体群間で異なることが示された。一方、カラスザンショウでは、土壤資源量と細根特性の間に関係は確認できなかった。

キーワード：細根特性、1次根、先駆樹種、体積含水率、無機態窒素

I. はじめに

樹木の根は、水分や養分などの土壤資源を獲得する器官であり、樹木の成長や維持には欠かせない働きを担っている。特に、細根は、養分を吸収する能力が高く、樹木における土壤資源吸収の多くをまかなっている。ここで、一般に、森林では、地形にともなう水分や土砂の移動によって、1つの林分内においても、土壤中の水分や養分が偏在することが知られている（丹下ほか, 1989；Tateno *et al.*, 2003）。したがって、樹木は土壤資源の偏在に合わせ、細根の形態や生理活性を変化させ、個体全体の養分吸収効率を高めている可能性が考えられる。

細根における養分獲得戦略は、細根のバイオマス、形態、生理活性の3つの細根特性から捉えることができる。このうち、細根バイオマスは養分吸収に投資する量的パラメーターであり、細根バイオマスが多ければ多くの養分を吸収することができる。一方、細根形態と生理活性は、投資バイオマス量あたりのパフォーマンス（質的パラメーター）と考えることができる。つまり、同じ投資バイオマス量でも、細根形態や生理活性を変えて、効率のよい養分吸収を実現できるのかもしれない。これらのことから、上述する土壤資源の偏在にあわせ、樹木はこれらの細根特性を変化させているのかもしれない。

本研究では、質的パラメーターの1つである細根の形態、単位バイオマス量あたりの根長（SRL：specific root length）、平均直径、個根の平均の長さに着目した。SRLは、単位バイオマス量あたりの細根における土壤養分の探索効率を示す指標値である（Eissenstat, 1992；Pregitzer *et al.*, 2002）。同じ細根バイオマス量でも、SRLが高いほどより多くの土壤空間に根を伸ばし、土壤資源を探索・獲得することができる。また、平均直径は、SRLを説明する因子の一つである。つまり、SRLが高い理由として、長く細い根を形成することが考えられ、平均直径を調べることで、これを確認することができる。個根の平均の長さは、根系の分枝

パターンの1つを示す。つまり、同じ長さの根としても、短く多数の根を形成するか、長く少数の根を形成するかの違いがある。

一般に、細根は、根系構造によって、1～3次根（先端を1次根として、1次根の分岐1つ前の根を2次根、さらに、2次根の分岐1つ前の根を3次根とする）に分けられる。そして、次数が小さい細根ほど養分吸収の多くを担い、次数が大きい細根ほど養分輸送の多くを担っていることが知られている。Pregitzer *et al.* (2002) は、北アメリカに生育する8樹種について、1～3次根の細根形態を調べ、次数が小さい細根ほど直径が小さく、効率よく養分を吸収できる形態であることを報告している。したがって、土壤資源の偏在に合わせた細根特性の変化は、1次根に強く現れるものと考えられる。

Pregitzer *et al.* (2002) は、樹種間で細根形態が異なることを示している。また、Comas and Eissenstat (2004) は、成長の速い樹種は、成長の遅い樹種よりも、SRLが高く、直径が小さいことを報告している。このことから、成長の速い樹種は、成長の遅い樹種と比べて、養分吸収効率が優れていることが窺える。成長の速い樹種は、より多くの土壤資源が必要かもしれない。裏を返せば、成長の速い樹種は、多くの土壤資源を獲得するために、土壤資源の偏在に対する細根特性の変化が顕著なのかもしれない。さらに、同じように成長の早い樹種でも、樹種により細根形態が異なり、土壤資源の獲得戦略が異なる可能性がある。このように、同じ成長様式である、種々の資源獲得戦略の違いを明らかにすることは、多様性の維持に関する理解を深めることに繋がる。

以上を踏まえ、本研究では、先駆樹種間の細根特性の違いを明らかにするとともに、異なる土壤資源量の偏在に対して、どのように細根特性を変化させるのかを明らかにすることを目的とした。この目的を達成するために、代表的な先駆樹種であるアカメガシワとカラスザンショウを対象樹種とし、それぞれの1次根の細根特性（SRL、平均直径、個根の平均の長さ）を把握するとともに、斜面距離にそった土壤資源量の変化、また、土壤資源量と細根特

^{*1} Kuninaka, W., Ugawa, S.: Changes in fine root characteristics of pioneer species with soil resources.

^{*2} 鹿児島大学大学院農学研究科 Grad. Sch. Agric., Kagoshima Univ., Kagoshima 890-0065, Japan.

^{*3} 鹿児島大学農学部 Fac. Agric., Kagoshima Univ., Kagoshima 890-0065, Japan.

性の関係を調べた。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査は鹿児島県大隅半島に位置する鹿児島大学農学部附属高隈演習林で行った。高隈演習林一帯は、桜島の噴火の影響により、火山灰性の未熟土が形成されている。また、表層土壌には、1914年の大噴火により、火山噴出物が厚く蓄積している（館野ほか、2010）。高隈演習林管理棟脇で観測された気象データによると、2011年から2013年にかけての年平均気温は14.0℃、年降水量は平均3192mmであった。また、調査を行った2013年の、月別の降水量を図-1に示す。

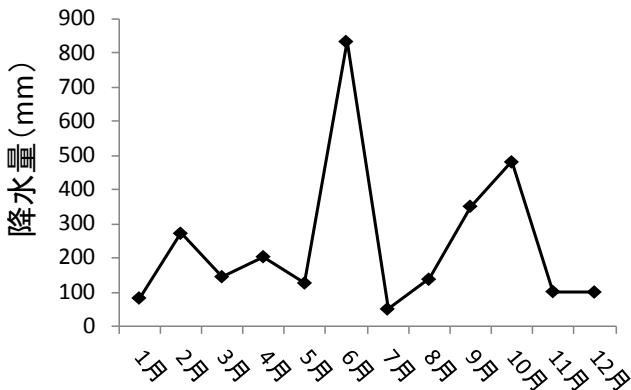


図-1. 高隈演習林の月別の降水量 (2013年)

高隈演習林において、3つの林分16林班よ小班（東経130度45分50秒、北緯31度32分10秒、標高600m）、16林班た小班（東経130度45分50秒、北緯31度32分10秒、標高600m）、11林班よ小班（東経130度47分30秒、北緯31度32分20秒、標高600m）を選び、それぞれ尾根から谷に沿ってplot1~3を設置した（表-1）。plotサイズはそれぞれ、斜面方向55m×斜面水平方向10m、斜面方向45m×斜面水平方向10m、斜面方向60m×斜面水平方向20mとした。これらの調査地は、いずれも、スギ人工林もしくは広葉樹林の皆伐後に下刈りが行われていない林分である。

2. 対象個体の選定

各plotにおいて、先駆樹種であるアカメガシワおよびカラスザンショウの個体を無作為に選び、対象個体とした（表-2）。また、これらの個体について、尾根からの距離（プロット上端からの距離）を記録した。

表-2. 各plotにおける対象個体数

樹種	plot1	plot2	plot3
アカメガシワ	10	10	9
カラスザンショウ	10	10	10

3. 細根のサンプリング

対象個体について、2013年10月10日から11月3日にかけて、細根を採取した。採取の手順は、まず、各個体の幹の根元から、土壌を掘り起こしながら根系を辿り、根系の先端に形成されている細根を採取した。この際、根系を採取した土壌の深さは0~30cmであった。採取した細根は、乾燥や損傷を防ぐため、細根の周りの土壌ごとビニールに入れた。なお、個体内における細根特性の偏りを考慮し、1つの個体について、複数の根系から細根を採取し、それらを合わせて1つの細根サンプルとした。また、1個体における細根の採取量は、以下に説明する1次根の乾燥重量が50mg以上確保できる量を目安とした。採取した細根は実験室に持ち帰り、水道水で丁寧に土壌を洗い流した。これらのサンプルは、以下の分析に供試するまで冷凍庫に入れて保存した。

4. 細根特性の測定

上述の細根サンプルについて、1次根の細根特性（平均の長さ、平均直径、SRL）を測定した。まず、採取した細根から1次根を切り分けた。ここで、1次根の定義は、Pregitzer *et al.* (2002)の方法に従った。切り分けた1次根について、スキャナ（GT-X 970, EPSON, Suwa, Japan）を用いてスキャン画像を得た。そして、このスキャン画像から、細根の長さ、平均直径を、根系画像解析ソフト（Win RHIZO regular, Regent Instruments, Quebec, Canada）を用いて測定した。また、スキャン画像から、細根の数をカウントした。その後、細根を70℃で48時間乾燥させ、乾燥重量を測定した。これらのデータから、細根の長さ（m）を乾燥重量（g）で除して、SRLを計算した。また、細根の長さ（mm）を細根の数で除して、細根の平均の長さを求めた。

5. 土壌資源量の測定

本研究では、土壌資源量として、対象個体周辺の体積含水率と土壌無機態窒素量を測定した。

体積含水率については、対象個体を中心とした正六角形の頂点（図-2の1~6の各地点）において、土壌水分測定器（Hydro Sense, Campbell Scientific, Logan, USA）を用い、深さ12cmまでの体積含水率（土壌体積に占める水分の割合）を測定した。これらの測定は、2013年5月25日、6月29日、7月16日、8月2日、8月21日、9月1日、9月18日、10月6日の8回行った。ただし、plot3では、5月25日に体積含水率の測定を行わなかった。これらの体積含水率のデータは、まず、個体周辺の6つの値を平均して、該当個体周辺の体積含水率とした。さらに、8回の

表-1. 各plotの概要

plot No	皆伐後経過年数	斜面の向き	傾斜角	斜面距離	plot面積
1	8年	南東	31°	55m	550m ²
2	8年	北西	39°	45m	450m ²
3	18年	南東	29°	60m	1200m ²

体積含水率を平均し、その値を、年間を通した該当個体周辺の体積含水率として、以下の統計解析に使用した。

土壌無機態窒素量については、対象個体を中心とした正三角形の頂点（図-2の2, 4, 6の地点）において、深さ0~10cmの土壌試料を採取した。これらの試料は、速やかに実験室に持ち帰り、48時間以内に土壌無機態窒素の抽出液を得た。この抽出液について、アンモニウム態窒素の濃度をインドフェノール法（Page *et al.*, 1982）を用いて定量した。また、硝酸態窒素の濃度をスルファニルアミド・ α -ナフチルアミン法（植物栄養実験法編集委員会, 1990）を用いて定量した。これらの定量には、分光光度計（U-5100 形レシオビーム分光光度計, Hitachi, Chiyoda, Japan）を用いた。これらのアンモニウム態窒素および硝酸態窒素の濃度から、乾土重量あたりの無機態窒素量（以後、「重量あたりの無機態窒素量」と表記）を計算した。また、図-2の1, 3, 5の各地点（深さ0~10cm）について、容積重を求め、それらを平均して、対象個体周辺の容積重とみなした。これらの容積重のデータを用いて、上述の土壌重量あたりの無機態窒素量から、土壌体積あたりの無機態窒素量（以後、「体積あたりの無機態窒素量」と表記）を計算した。

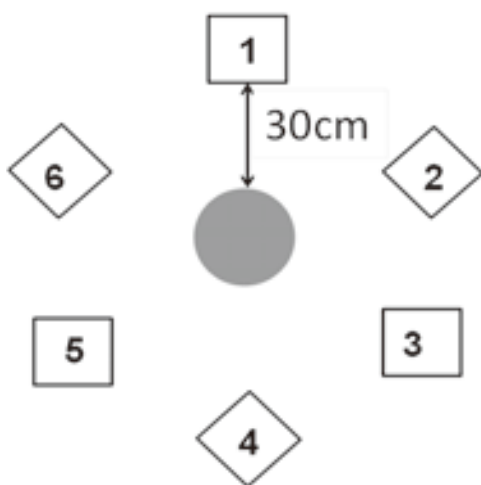


図-2. 土壌試料採取位置（●は対象個体を示す。）

6. 統計解析

アカメガシワとカラスザンショウ間の細根特性（細根の平均の長さ、平均直径、SRL）の差異を Wilcoxon の順位和検定を用いて評価した。また、斜面距離にともなう土壌資源量の変化、土壌資源量にともなう細根特性の変化を、Spearman の順位相関係数を用いて解析した。なお、これらの統計解析は、R version 3.0.2 を用いて行った。

Ⅲ. 結果と考察

1. アカメガシワとカラスザンショウの細根特性の比較

各 plot における、アカメガシワおよびカラスザンショウの細根特性を図-3に示す。いずれの plot においても、アカメガシワの1次根の平均の長さはカラスザンショウの1次根の平均の長さよりも有意に短かった ($p < 0.001$)。したがって、アカメガシ

ワは、カラスザンショウよりも、短い1次根を形成していると考えられる。

また、いずれの plot においても、アカメガシワの1次根のSRLがカラスザンショウの1次根のSRLよりも有意に高かった ($p < 0.001$)。また、いずれの plot においても、アカメガシワの1次根の平均直径はカラスザンショウの1次根の平均直径よりも有意に低かった ($p < 0.001$)。これらの結果から、アカメガシワでは、一定のバイオマス投資量あたりの根長がカラスザンショウよりも高いこと、また、その原因として、アカメガシワがカラスザンショウよりも細い1次根を形成することが考えられた。SRLが高いほど、効率よく土壌資源を探索することができる。また、細根直径が低いほど、単位細根バイオマス量あたりの細根の表面積が高くなる。以上のことから、同じ先駆樹種でも、細根の形態によって、アカメガシワはカラスザンショウよりも土壌中の養分を効率よく吸収できるものと考えられる。カラスザンショウに関しては、形態以外のバイオマスや生理活性の面において、効率の良い養分獲得戦略を実現しているのかもしれない。

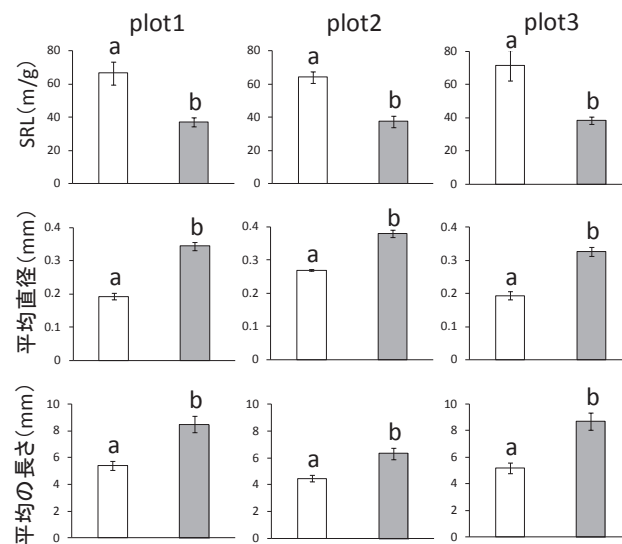


図-1. 各 plot におけるアカメガシワおよびカラスザンショウの細根特性

(□はアカメガシワ、■はカラスザンショウを示す。) 異なるアルファベットは樹種間における有意な差を示す ($p < 0.050$)。

2. 斜面距離にともなう土壌資源量の変化

各対象個体の尾根からの距離と当該個体周辺の土壌資源量の関係を図-4に示す。plot 1 と plot 2 では、アカメガシワおよびカラスザンショウの個体位置において、体積含水率が尾根からの距離にともない有意に増加した ($p < 0.050$)。また、plot 1 と plot 2 では、アカメガシワの個体位置において、重量あたりの無機態窒素量が尾根からの距離にともない有意に増加した ($p < 0.050$)。さらに、plot 2 のカラスザンショウの個体位置において、体積あたりの無機態窒素量が尾根からの距離にともない有意に増加した ($p < 0.050$)。これらのことから、plot 1 と plot 2 では、一部斜面にそった土壌資源量の偏在が確認され、とくに、土壌水分は斜面下方で高い傾向にあった。一方、plot 3 において

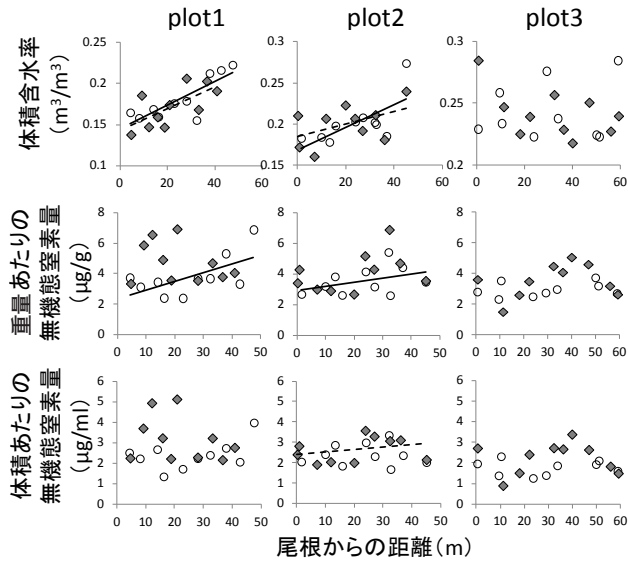


図-4. 各対象個体の尾根からの距離と当該個体周辺の土壌資源量の関係
 (○はアカメガシワ、◆はカラスザンショウを示す。
 ※実線はアカメガシワにおける近似線を示し、破線はカラスザンショウにおける近似線を示す ($p < 0.050$)。

は、いずれの樹種についても、各対象個体の尾根からの距離と当該個体周辺の土壌資源量の関係はみられず、斜面にそった土壌資源量の偏在は確認できなかった。

3. 土壌資源量と細根特性の関係

対象個体周辺の体積含水率と細根特性の関係を図-5に示す。アカメガシワについては、plot 1において1次根のSRLが体積含水率の増加にともない有意に減少した ($p < 0.050$)。また、plot 2では、1次根の平均の長さが体積含水率の増加にともない有意に低くなった ($p < 0.001$)。しかしながら、上記以外のplot、細根特性では、細根特性と体積含水率との間に有意な関係は示されなかった ($p > 0.050$)。以上のように、アカメガシワでは、plot間で一貫した結果は得られなかった。このことから、アカメガシワにおいて、土壌水分量に対する細根形成の感受性が、個体群間で異なる可能性が考えられる。一方、カラスザンショウについては、いずれのplotにおいても、細根特性と体積含水率との間に有意な関係は示されなかった ($p > 0.050$)。したがって、カラスザンショウの細根特性は、土壌水分量の変化に対して影響を受けにくいと考えられる。

対象個体周辺の土壌無機態窒素量と当該個体の細根特性の関係を図-6と図-7に示す。いずれのplotにおいても、アカメガシワおよびカラスザンショウの細根特性と、重量あたりの無機態窒素量との間に有意な関係は示されなかった ($p > 0.050$)。また、いずれのplotにおいても、アカメガシワおよびカラスザンショウの細根特性と体積あたりの無機態窒素量との間に有意な関係は示されなかった ($p > 0.050$)。今回扱った土壌無機態窒素量は、無機態窒素の現存量であり、生成速度ではない。無機化された窒素は、生物体に吸収され、また、系外へ流出するため、現存量が植物への養分供給量と直接リンクするとは限らない。しかしながら、館野ほか (2010) は、南九州のスギ人工林において、斜面位置に

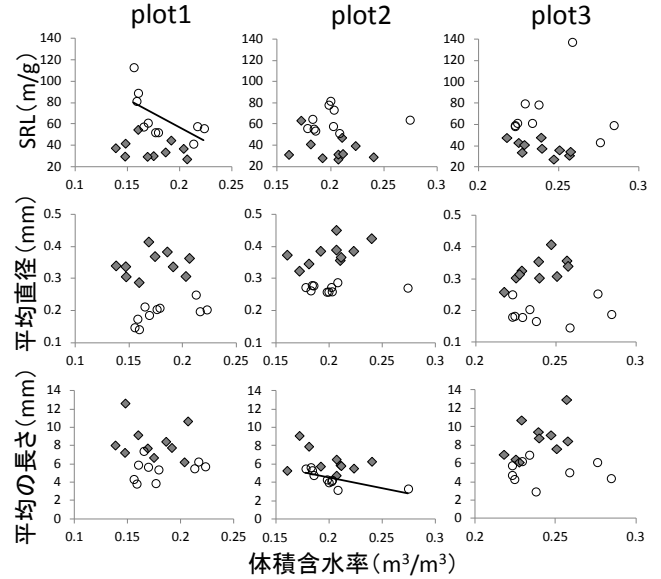


図-5. 対象個体周辺の体積含水率と当該個体の細根特性の関係
 (○はアカメガシワ、◆はカラスザンショウを示す。
 ※実線はアカメガシワにおける有意な相関を示す ($p < 0.050$)。

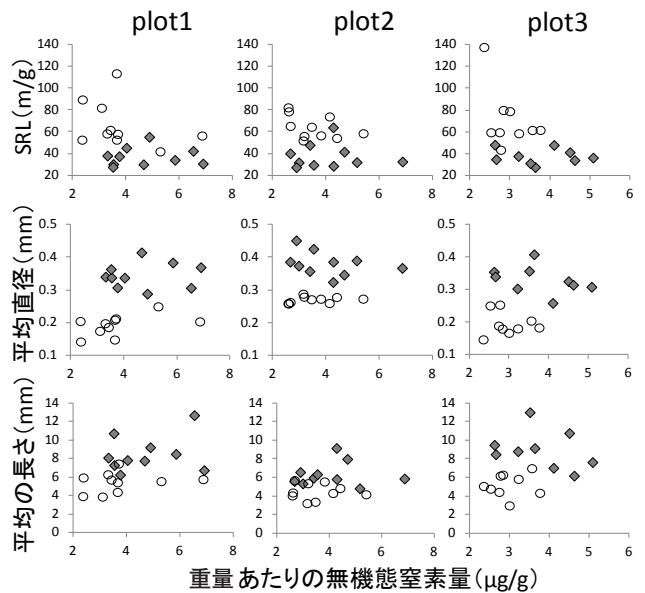


図-6. 対象個体周辺の土壌重量あたりの無機態窒素量と当該個体の細根特性の関係
 (○はアカメガシワ、◆はカラスザンショウを示す。)

よる土壌無機化速度の違いが示されないことを報告している。このことから、無機化速度と細根特性を比較した場合の結果の予想として、無機化速度と細根特性の関係は示されない可能性が考えられる。

本研究では、アカメガシワの1次根では、カラスザンショウの1次根よりもSRLが高く、養分吸収効率が優れていることが示された。そして、土壌水分量の変化にともなう1次根の細根特性の変化はアカメガシワにおいてのみ確認され、一方で、カラスザンショウでは確認されなかった。しかしながら、アカメガシワにおいて得られた結果はplot間で一貫したのではなく、土壌水

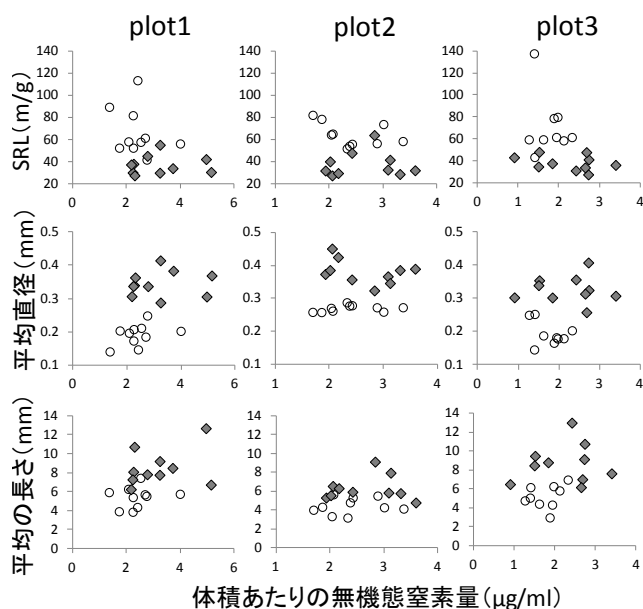


図-7. 対象個体周辺の土壌体積あたりの無機態窒素量と当該個体の細根特性の関係
(○はアカメガシワ、◆はカラスザンショウを示す。)

分量に対する細根形成の感受性は、個体群間で異なることが窺われた。ここで、本研究において、細根の採取は10月から11月にかけて行った。この期間は、樹木の成長期が終わり、降雨も比較的少ない時期である。そのため、樹木は細根の展開を積極的に行っていないのかもしれない。これらのことから、樹木の成長期など、細根の採取時期が異なれば、異なる結果が得られる可能性が考えられる。また、今回取り扱った細根特性は、細根の形態の

みであったが、Pregitzer *et al.* (2002) は、北アメリカに生育する8樹種について、土壌養分が多い立地で、細根の生理活性が高くなることを報告している。今後、土壌資源量にともなう細根の生理活性の変化を調査していく必要がある。

謝辞

本研究は農研機構生物系特定産業技術研究支援センター「攻めの農林水産業の実現に向けた革新的技術展開事業（うち産学の英知を結集した革新的な技術体系の確立）」により実施している。

引用文献

- Comas LH and Eissenstat DM (2004) *Functional Ecology* 18: 388-397.
- Eissenstat DM (1992) *JOURNAL OF PLANT NUTRITION* 15: 763-782.
- Page AL *et al* (1982) *Methods of soil analysis Part 2. Chemical and microbiological properties 2nd edition*, pp 674-676, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA.
- Pregitzer KS *et al* (2002) *ECOLOGICAL MONOGRAPHS* 72: 293-309.
- Tateno *et al* (2003) *Ecological Research* 18 (5) : 559-571.
- 植物栄養実験法編集委員会 (1990) *植物栄養実験法*, 488 pp, 博友社, 東京.
- 館野隆之輔ほか (2010) *鹿児島大学農学部演習林報告* 37: 129-136.
- 丹下健ほか (1989) *東京大学農学部演習林報告* 81: 39-51.
- (2014年11月9日受付; 2015年1月19日受理)