野外における小型チャンバー法を用いた枯死根の分解呼吸量の直接測定

松 本 晃¹・小 南 裕 志²・石 井 弘 明^{*1}

森林土壌における枯死根の分解呼吸量を推定するため、L層に直接埋設した枯死根を定期的に掘り出して、小型チャンバーを用いて枯死根からのCO₂放出量を測定した。枯死根からのCO₂放出量は83.3~577.3 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹で、枯死根の分解に伴って発生していると考えられた。CO₂放出量は季節変化を示し、気温が高いほど高い値を示した。また、枯死根の平均直径が小さいほどCO₂放出量は高かった。これらの結果から、森林土壌における枯死根の分解呼吸量の推定においては季節変化および直径の小さい細根の枯死分解過程を考慮する必要があることが示唆された。

キーワード：炭素循環, 細根, 枯死根, CO₂放出量

Akira Matsumoto,¹ Yuji Kominami,² and Hiroaki Ishii^{*1} (2010) Field Measurement of Heterotrophic Respiration of Root Litter Using a Small Chamber System. J. Jpn. For. Soc. 92: 269–272. In order to estimate the heterotrophic respiration of fine dead root (R_{hr}), we tested a new method of direct measurement of dead roots buried in the L-layer of forest soil using a small chamber system. CO₂ efflux from the dead roots ranged 83.3~577.3 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ and was inferred to be from the decomposition of the dead roots. The CO₂ efflux showed seasonal change and increased exponentially with increasing soil temperature. In addition, CO₂ efflux increased with decreasing mean root diameter, and the relationship could be described by a power function. Our results suggested that seasonal change and decomposition of very fine roots morphology need to be considered in estimating CO₂ efflux from fine root litter in forest soils.

Key words: carbon cycle, fine roots, dead roots, CO₂ efflux

I. は じ め に

土壌呼吸は森林生態系からのCO₂放出の大部分を占めていると推定されている (Curtis *et al.*, 2002; Kominami *et al.*, 2008)。しかし、森林の土壌呼吸は空間変異が大きく、地温や土壌含水率といった環境因子を用いた推定では推定精度がなかなか向上しないことが問題となっている (Loescher *et al.*, 2006)。この原因として、土壌呼吸は、独立栄養呼吸である根呼吸と従属栄養呼吸である有機物分解呼吸という異なるCO₂放出過程を含んでいること (Epron *et al.*, 1999; Bond-Lamberty *et al.*, 2004)、さらに有機物分解呼吸の中にも、落葉、枯死木、枯死根など、さまざまな基質が含まれており、それぞれのCO₂放出特性が異なることが考えられる。そのため、土壌呼吸の推定精度向上とその内部粗過程の理解のために、これらの複雑なCO₂放出過程を分離して、その特徴を明らかにする必要がある。

土壌からのCO₂放出過程の中でも根の介在するものの推定には非破壊的な手法を用いることが困難であるため、測定手法も含めて新しい取り組みが必要とされている。生きている根からの呼吸 (根呼吸) については直接的な測定が行われており、温度の上昇に対して呼吸量が指数関数的に増加することや (Zogg *et al.*, 1996; Burton and Pregitzer, 2003)、より湿潤な条件で呼吸量が多い (Burton and

Pregitzer, 2003) といった環境要因との関係が報告されている。また、根呼吸量は高い直径依存性があることが報告されており (Desrochers *et al.*, 2002; Marsden *et al.*, 2008)、特に直径0.5 mm以下の細根の呼吸量が高いことが示されている (Pregitzer *et al.*, 1998; Makita *et al.*, 2009)。細根のターンオーバーは早い (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000; Janssens *et al.*, 2002)、細根の動態および分解呼吸量を定量化することは、森林の土壌呼吸を正確に推定する上で非常に重要である。

一方で、枯死根の分解に伴うCO₂放出量 (枯死根分解呼吸量) を直接的に測定した研究は非常に少ない。Chen *et al.* (2000) は、直径1~3 cmの4種のマツ科の粗根について、実験室で分解呼吸量の測定を行い、粗根の分解呼吸量は温度および枯死根の含水率の上昇とともに増加し、最適温度、最適含水率に達した後、減少したことを報告している。しかし、枯死根の分解呼吸量について、野外において細根を対象に測定した研究例はみられない。そこで本研究では、切断した樹木根を再び土壌に埋め戻し、これらを定期的にサンプリングして、枯死根からのCO₂放出量を直接測定することで枯死根の分解呼吸量を定量化することを試みた。また、枯死根の分解呼吸量に対する環境要因および根の形態の影響を評価した。

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail : hishii@alumni.washington.edu

¹ 神戸大学大学院農学研究科 〒657-8501 神戸市灘区六甲台町1-1 (Graduate School of Agricultural Science, Kobe University, 1-1 Rokkoudai-cho, Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan)

² 森林総合研究所関西支所 〒612-0855 京都府伏見区桃山町永井久太郎68 (Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68, Nagaikyutaro, Momoyama, Fushimi, Kyoto 612-0855, Japan)
(2010年3月18日受付; 2010年6月11日受理)

II. 調査地および方法

1. 調査地

測定は京都府木津川市に位置する山城試験地（北緯 34° 47′, 東経 135° 50′）で行った。試験地の面積は 1.7 ha, 年間降水量は 1,449 mm, 年平均気温は 15.5℃である。本試験地は高木層にコナラ (*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*) が優占する広葉樹二次林である (後藤ら, 2003)。試験地の土壌は花崗岩由来の未熟土的褐色森林土である。

2. 調査方法

2008 年 9 月 14 日に本試験地の土壌表層から生きたコナラの根系を切断してサンプルとした。切断後速やかに枯死すると考え, 直径 5 mm 以下の樹木根をサンプルとして用いた。採取した根系は水洗いした後, その場で直径ごとにおよそ 0~1 mm (25 個), 1~2 mm (27 個), 2~5 mm (27 個) の直径階級に切り分けた。サンプルはチャンバー内に収まるように長さで 0~1 mm は約 15 cm, 1~2 mm は約 10 cm, 2~5 mm は約 5 cm の大きさとした。後で採取できるように, 各サンプルの端にひもを結び, 地表に立てた針金にくくりつけた後に, 5 cm 間隔で土壌表面の L 層に埋め戻した (以下, 枯死根サンプルと呼ぶ)。ここまでの工程を 1 日で行った。

埋設後 10 日経過した 2008 年 9 月 24 日以降, 枯死根サンプルからの CO₂ 放出量の測定を開始した。埋設しておいた枯死根サンプルを土壌表層から傷つけないように丁寧に, また乾燥を避けるためにすばやく掘り出した。枯死根サンプルに付着している土を大まかに取り除き, さらに 10 回振ることで細かい土を落とし後, 円柱形の小型チャンバー (体積=0.308 L) を装着した赤外線ガスアナライザー (IRGA, GMP343, Vaisala, Finland) を用いて, 密閉法により枯死根サンプルからの CO₂ 放出量を測定した。測定は 2008 年 9 月 24 日から 11 月 25 日かけて, 7~14 日おきに合計 8 回行った。各測定日には各直径階級から 3~4 個の枯死根サンプルについて CO₂ 放出量を測定した。

測定中はチャンバー内温度および深さ 5 cm の土壌温度を熱伝対で測定し, チャンバー内の CO₂ 濃度とともに 1 秒間隔でデータロガー (NR-1000, Keyence, Japan) に記録した。各枯死根サンプルのからの CO₂ 放出量の測定は約 10 分程度行われ, 投入時の CO₂ 放出量の変動が落ち着くのを確認した後, 約 7 分間のチャンバー内における CO₂ 濃度の上昇から, サンプルの CO₂ 放出量を求めた。

$$R_{hr} = \frac{1}{n} \left(\sum_{i=1}^n \frac{C_{CO_2}(t_i + \Delta t) - C_{CO_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \times \frac{V_{cham}}{V_{air}} \frac{273.2}{273.2 + T_{cham}} \frac{M_{CO_2}}{DW} \times 3,600 \quad (1)$$

R_{hr} , サンプルからの CO₂ 放出量 (mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹); n , 濃度上昇速度のデータ数; $C_{CO_2}(t)$, 時間 t (second) におけるチャンバー内 CO₂ 濃度; t_i , 測定開始時間; Δt , CO₂

放出量測定時間; V_{cham} , チャンバー内体積 (0.308 L); V_{air} , 標準気体の体積 (22.41 L); T_{cham} , チャンバー内温度 (℃); M_{CO_2} , 二酸化炭素の分子量 (44.01 g); DW , サンプルの乾燥重量 (g)。チャンバー内の CO₂ 放出濃度上昇に対する (1) 式の回帰はすべて有意で ($p < 0.001$), 決定係数 (r^2) は 0.628 以上であった。

測定後の枯死根サンプルはチャック付のポリ袋に入れて実験室に持ち帰り生重量 (g) を測定した後, 65℃で 48 時間以上乾燥させ, 乾燥重量 (DW , g) を求めた。さらに, それぞれの枯死根サンプルをフラットヘッドスキャナ (Expression 10000XL, EPSON) で撮影し, 画像解析ソフト WinRHIZO Pro 2007a (Regent instruments, Quebec, Canada) を用いて, 平均直径を求めた。

3. 解析方法

呼吸量と温度の関係は指数関数で表されることが多い (e.g., Kirschbaum, 1995; Lloyd and Taylor, 1994)。そのため, 枯死根の分解呼吸量と温度の関係についても以下の式を用いて回帰を行った。

$$R_{hr} = a \exp^{(bT)} \quad (2)$$

R_{hr} , 枯死根の分解呼吸量 (mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹), T_c , チャンバー内温度 (℃); a , b , 定数

枯死根からの CO₂ 放出量と平均直径の関係を明らかにするため, 最も CO₂ 放出量の測定値が多かった 22℃を中心に測定値を増やし, 最も決定係数 (r^2) が高かった 16 の測定値について平均直径との関係を回帰した。回帰には, 根呼吸量と根平均直径との関係で用いられている以下の関係式を用いた (Makita *et al.*, 2009)。

$$R_{hr} = aD^b \quad (3)$$

D , 根平均直径 (mm); a , b , 定数。

III. 結果および考察

各測定日 (2008 年 9 月 24 日から 2008 年 11 月 25 日の内 8 日) における測定中のチャンバー内温度は 13.2~26.4℃であった。枯死根サンプルからの CO₂ 放出量の最小値は 83.3 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ (サンプルの平均直径, 2.06 mm; チャンバー内温度, 13.4℃) で, 最大値は 577.3 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ (サンプルの平均直径, 0.34 mm; チャンバー内温度, 25.3℃) であった (図-1)。Chen *et al.* (2000) は実験室で管理された温度, 含水率条件で直径 1~3 cm の枯死したロジボールマツ (*Pinus contorta*) 粗根からの分解呼吸量を直接的に測定し, その最大値は 30℃で約 200 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ であると推定している。また, 他の有機物分解呼吸量を直接測定した研究では, Kim *et al.* (2005) が北海道のミズナラ (*Quercus mongolica*) などが優占する広葉樹林で, 広葉樹の葉リターを採取した後, 実験室で温度を調整して, 葉リターに分解呼吸量の測定を行っている。その結果から, 広葉樹葉リターの分解呼吸量の最大値は

10月に採取した葉リターにおいて30℃で約300 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹であったことを示している。さらに、Jomura *et al.* (2008) は本試験地でコナラ枯死木からの分解呼吸量を直接的に測定し、その最大値は約30℃のときのおよそ90 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹であったことを報告している。本研究で測定した枯死根サンプルからのCO₂放出量は他の有機物分解呼吸量の最大値を含み、枯死根サンプルからのCO₂放出量の最大値はそれらの値より大きい傾向を示した。一方、根呼吸の直接測定では、Burton and Pregitzer (2003) がアメリカ、ミシガン州のアップー半島でサトウカエデ (*Acer saccharum*) からの根呼吸量の直接測定を野外で行い、その最大値は約20℃のときに約1,900 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹であったことを示している。さらに、本試験地でチャンバー内温度が約23℃で測定されたコナラ (*Quercus serrata*) の生きた細根の根呼吸量の最大値は1,784.6 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹であったことが示されている (Makita *et al.*, 2009)。最大値で比較すると、根呼吸は本研究で測定した枯死根サンプルからのCO₂放出量の約3.3倍の値を示している。樹種、測定温度は異なるものの、本研究で直接測定した枯死根サンプルからのCO₂放出量は、他の有機物分解呼吸量よりやや大きいものの比較的近い値を示し、生きた細根の根呼吸量よりも小さい値を示した。そのため、本研究の測定値は根呼吸量ではなく、枯死根の分解に伴うCO₂放出量 (枯死根分解呼吸量) であると考えることが妥当である。

トレンチ法などを用いて根を切断し有機物分解呼吸量を

図-1. コナラ枯死根サンプルからのCO₂放出量と気温の時間的変化

実線はCO₂放出量の平均値を結んでいる。点線は測定期間における調査地の平均気温。

推定した研究では、地温の変化に応じた土壌呼吸量の季節変化が観察された (Lee *et al.*, 2003)。本研究では、埋設10日後のCO₂放出量が比較的小さい値を示したものの、その後の各測定日における枯死根からCO₂放出量の平均値は気温の変化に応じた季節変化を示した (図-1)。

枯死根からのCO₂放出量とチャンバー内温度の関係は指数関数で表すことができたが、チャンバー内温度が高いときの分散が大きかった (図-2)。枯死根からのCO₂放出量と温度の関係式から求めたQ₁₀の値は2.09であった。

枯死根からのCO₂放出量は枯死根の平均直径が小さくなるほど大きくなる傾向を示し、それらの関係はべき乗関数で表された (図-3a)。このうち、チャンバー温度22.4–22.7℃の範囲で最も強い関係がみられた (図-3b)。根直径が小さいほど分解が早い傾向はリターバッグ法などを用いた研究からも示されている (Burke and Raynal, 1994; Lehmann *et al.*, 1995; Silver and Miya, 2001)。Silver and Miya (2001) はこの理由として、直径が小さいほど可溶性物質の溶脱速度が速く、菌類が進入しやすく、難分解性有機物の割合が低いなどといった要素を挙げている。一方、根呼吸量についても、根直径と強い負の相関があることが示されており (Pregitzer *et al.*, 1998; Desrochers *et al.*, 2002; Marsden *et al.*, 2008)、本試験地におけるコナラの根呼吸量については、平均直径0.4 mm以下の根呼吸量が特に大きいことが明らかになっている (Makita *et al.*, 2009)。細根の呼吸量が高いのは生理活性の高さに起因すると考えられるが、森林の土壌呼吸量を正確に評価するためには、

図-2. コナラ枯死根サンプルからのCO₂放出量とチャンバー内温度の関係

回帰は指数関数。

図-3. 枯死根サンプルからのCO₂放出量とサンプルの平均直径の関係

(a) 全測定日のデータ、(b) チャンバー内温度22.3–22.7℃のデータ。回帰はべき乗関数。

表-1. リターバック法および埋め戻し法による重量減少率 (%) の比較

根直径 (mm)	リターバック法	埋め戻し法
<1.0	75.4 ± 0.7 (12)	58.7 ± 1.9* (6)
1.0~2.0	83.4 ± 0.4 (6)	73.0 ± 0.8** (6)
2.0~5.0	78.8 ± 0.9 (6)	72.2 ± 0.7* (7)

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (t検定)。埋設期間は2009年7~12月。数値は平均値 ± 標準誤差。() 内はサンプル数。

根呼吸量および枯死根の分解呼吸量において根の形態を考慮する必要があることが示唆された。以上の結果から、枯死根からのCO₂放出量をチャンバー内温度と根平均直径の両方を含む関係式で表した：

$$R_{lr} = 41.83 \exp(0.076T_c) D^{-0.40} \quad (R^2 = 0.608) \quad (4)$$

これまで、枯死根の分解速度の推定にはリターバック法による重量減少率の測定結果が用いられてきた。たとえば、Burke and Raynal (1994) はアメリカのサトウカエデ、アメリカブナ、カバノキ、アカトウヒが優占する広葉樹林において、リターバック法を用いて直径0.5 mm以下の細根の重量減少速度を測定し、1年目の重量減少速度は約30%であったと報告している。枯死根の分解にともなう重量減少は、炭素の無機化に加えて溶脱や細片化など、さまざまな過程を含んでいるが、二酸化炭素放出量と重量減少の関係について検討した研究例はまだない。本報告では生きた根から枯死根サンプルを作成したため、重量減少を計算することができなかったが、翌2009年にリターバック法と並行して乾燥重量を測定した枯死根をそのまま埋め戻す実験を行った結果、埋め戻し法による重量減少率はリターバック法の70~90%の値を示した(表-1)。このことから、コナラ根の初期分解においては、炭素の無機化による重量減少の寄与率が高いことが示唆された。今後は枯死根の化学性の変化を考慮に入れて、より長期間にわたる枯死根からのCO₂放出量を測定し、さらに詳しく検証する必要がある。

引用文献

- Bond-Lamberty, B., Wang, C., and Gower, S.T. (2004) A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Glob. Chang. Biol.* 10 : 1756-1766.
- Burke, M.K. and 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., and Pregitzer, K.S. (2003) Field measurements of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiol.* 23 : 273-280.
- Chen, H., Harmon, M.E., Griffiths, R.P., and Hicks, W. (2000) Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots. *For. Ecol. Manage.* 138 : 51-64.
- Curtis, P.S., Hanson, P.J., Bolstad, P., Barford, C., Randolph, J. C., Schmid, H.P., and Wilson, K.B. (2002) Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agric. For. Meteorol.*

113 : 3-19.

- Desrochers, A., Landhausser, S.M., and Liefers, V.J. (2002) Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiol.* 22 : 725-732.
- Epron, D., Farque, L., Lucot, E., and Badot, P.M. (1999) Soil CO₂ efflux in a beech forest: the contribution of root respiration. *Ann. For. Sci.* 56 : 289-295.
- 後藤義明・小南裕志・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. *森林総研研報* 387 : 115-147.
- Janssens, I.A., Sampson, D.A., Curiel-Yuste, J., Carrara, A., and Ceulemans, R. (2002) The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest. *For. Ecol. Manage.* 168 : 231-240.
- Jomura, M., Kominami, Y., Dannoura, M., and Kanazawa, Y. (2008) Spatial variation in respiration from coarse woody debris in a temperate secondary broad-leaved forest in Japan. *For. Ecol. Manage.* 255 : 149-155.
- Kim, H., Hirano, T., and Urano, S. (2005) Seasonal variation in CO₂ production of leaf litter from defferent deciduous forest at the early decomposition stage. *J. Agric. Meteorol.* 62 : 95-104.
- Kirschbaum, M.U.F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biol. Biochem.* 27 : 753-760.
- Kominami, Y., Jomura, M., Dannoura, M., Goto, Y., Tamai, K., Miyama, T., Kanazawa, Y., Kaneko, S., Okumura, M., Misawa, N., Hamada, S., Sasaki, T., Kimura, H., and Ohtani, Y. (2008) Biometric and eddy-covariance-based estimates of carbon balance for a warm-temperate mixed forest in Japan. *Agric. For. Meteorol.* 148 : 723-737.
- Lee, M.S., Nakane, K., Nakatsubo, T., and Koizumi, H. (2003) Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant Soil* 255 : 311-318.
- Lehmann, J., Schroth, G., and Zech, W. (1995) Decomposition and nutrient release from leaves, twigs and roots of three alley-cropped tree legumes in central Togo. *Agrofor. Syst.* 29 : 21-36.
- Loescher, H.W., Law, B.E., Mahrt, L., Hollinger, D.Y., Campbell, J., and Wofsy, S.C. (2006) Uncertainties in, and interpretation of, carbon flux estimates using the eddy covariance technique. *J. Geophys. Res.* 111 : 1-19.
- Lloyd, J. and Taylor, J.A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* 8 : 315-323.
- Makita, N., Hirano, Y., Dannoura, M., Kominami, Y., Mizoguchi, T., Ishii, H., and Kanazawa, Y. (2009) Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. *Tree Physiol.* 29 : 579-585.
- Marsden, C., Nouvellon, Y., and Epron, D. (2008) Relating coarse root respiration to root diameter in clonal *Eucalyptus* stands in the Republic of the Congo. *Tree Physiol.* 28 : 1245-1254.
- Pregitzer, K.S., Laskowski, M.J., Burton, A.J., Lessard, V.C., and Zak, D.R. (1998) Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiol.* 18 : 665-670.
- Scarascia-Mugnozza, G., Bauer, G.A., Persson, H., Matteucci, G., and Masi, A. (2000) Tree biomass, growth and nutrient pools. In *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Schulze, E.D. (eds.), Springer Verlag Berlin, 49-62.
- Silver, W.L. and Miya, R.K. (2001) Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* 129 : 407-419.
- 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.