

樹木の細根の更新について(総説)

近藤, 民雄
九州大学名誉教授

大賀, 祥治
九州大学大学院農学研究院

<https://doi.org/10.15017/14840>

出版情報 : 九州大学農学部演習林報告. 83, pp.85-96, 2002-03-27. 九州大学農学部附属演習林
バージョン :
権利関係 :

樹木の細根の更新について*

近藤 民雄**・大賀 祥治***

抄 録

樹木の細根は、水やミネラルなどの栄養素を取り込む吸収根として機能している。地上部の葉や枝が落葉したり落枝したりすると、同様に地下部の細根もまた枯死したり脱落したりする。しかし地上部のシュートは、生長期ごとの伸びを積算し長さを伸ばしていくが、細根の伸びには積算はみられず、伸びの更新が繰り返されるにとどまる。この点が細根の特徴的な生長パターンの一つである。ここでは細根更新について、各研究者の考えの違いや細根更新の表示様式の大要を述べると共に、細根更新と林分の地位および森林タイプとの関係などについて解説した。

キーワード：細根，細根更新，地位，森林タイプ

1. はじめに

森林土壌の調査やバイオマス検量の際、土壌中に生きた細根（生根live root）と一緒に枯死した細根（死根dead root）や腐朽中の細根がしばしば観察され（Persson, 1983; Santantonio and Grace, 1987），また根の脱落や腐朽分解の跡と考えられる大小の孔隙がみられたりする（森田, 1999b）。従って地上部の葉や枝が落葉したり，落枝するように地下部の根もまた枯死したり，脱落したりすると考えられる。

一生長期についてみると，根の伸びはシュートの伸びと相前後して始まり，その後両者は伸びの時期を交替し，しかもそれぞれ幾つかの生長のサイクルを示しながらシュートは秋まで，根は晩冬まで伸びつづけるというのが一般的である。

ピワのシュートと根の伸びについて，一年間の模様が図1に示されている（中川, 1988）。シュートの伸びは春に始まり，3つのサイクルを経て秋の終わりには，その年の最高の伸びに達している。一方根の伸びはやはり春に始まり，活発な伸びの第1および第4サイクルを含む4つのサイクルを経て晩冬に及んでいる。しかし根では伸びの積算はみられず，

* KONDO, T. and OHGA, S.: Fine Roots Turnover of the Tree (Review)

** 九州大学名誉教授

Emeritus Professor, Kyushu University, East Tsukiguma, Fukuoka 816-0054

*** 九州大学大学院農学研究院森林資源科学部門森林生態圏管理学講座

Division of Forest Ecosystem Sciences and Management, Department of Forest and Forest Products Science, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Sasaguri, Fukuoka 811-2415

その都度の更新にとどまっている。シュートの長さはサイクルを繰り返すたびに長くなっていくが、根ではそのような積算的増大はみられず、その都度の消長が繰り返されているに過ぎない。根では新根が発生しても、機能が終ると枯死してしまい、脱落していくために長さの追加的増大がみられないということである。これが細根の更新とか (Kramer, 1986), turnoverとか (Santantonio and Grace, 1987) と呼ばれるものであり、シュートの生長とは対照的な生長パターンの一つとされている。このような根とシュートとの生長パターンの違いは、大気中で万遍なく降り注がれる太陽の光に向けて伸びようとするシュートと、土壌中で局所的に偏在する水や栄養素に向けて伸びようとする根との、環境条件に対する適応性の違いによると考えられる。

ここでは樹木の細根の更新に関する問題を取り上げ、解説を加えてみたい。

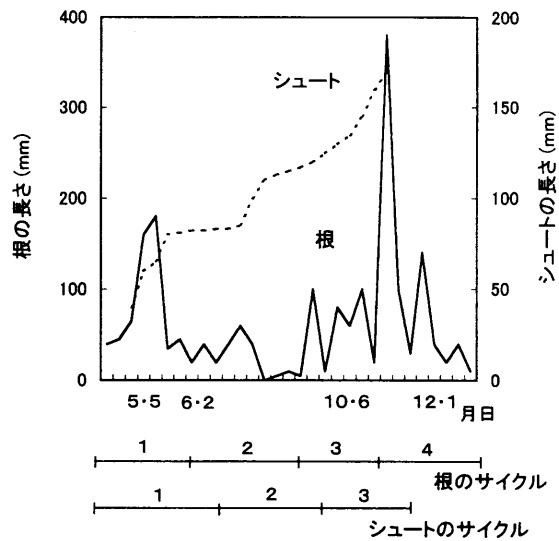


Fig. 1 Shoot and root growth of loquat

図1 ビワのシュートと根の生長
(中川, 1988より改編)

2. 樹木の細根

樹体を保持すると共に水や栄養素を取り込むことが、根に要求される大きな役割とされる。このうち細根に期待されるのは、主として水や栄養素の取り込みである。バイオマスの大きさからすると、細根は個体あるいは林分のそのほんの数パーセントに過ぎないが、生産性からするとかなりのパーセントを占める。例えばアラスカ、タイガの構成林の一つであるホワイトトウヒ林分について、細根の現存量は全バイオマスの2.0%に過ぎないが、生産性からすると新生細根量は林分の全生産量の49%に達するとされている (Ruess *et al.*, 1996)。新生細根量はしばしば地上部のシュート新生量を上回るとされ、このように細根の生産性が高いのは細根の新生と枯死とが同時的に行進し、しかもそれが繰り返されるためと考えられている (Grier *et al.*, 1981; Hendrick and Pregitzer, 1993a)。

細根というのは二次肥厚のみられない吸収根 (白根) のことであり、通常根毛がみられる。その直径は多くの場合2 mm未満とされるが、ときには< 5 mmとか (Joslin and Henderson, 1987), < 10mmとかの (Gholz *et al.*, 1986) 場合もあり一定していない。これは樹種、樹齢、立地条件などの違いによるようである。細根のサイズについては、一般に直径の太いものは長く、小さいものは短い傾向があるとされ、細根の先端の形状については生長活性の立場から (Jhonson-Flanagan and Ohsens, 1985), また直径の大きさについては二次肥厚の進行余地の立場から (Coutts, 1987), それぞれ取り上げられている。その他

パラゴムノキについて、細根直径と伸長速度との間に正の相関がみられるとされている (Thaler and Payes, 1996)。

根の生長とシュートの生長との関係については、両者が歩調を揃えるかのように進む面と、無関係にそれぞれ固有の歩みをする面との両面がみられる。発生生理の立場からすると、地上部のシュートではもっぱら光屈性を基軸とする固定的な生長パターンが堅持され、いくなればone patternの傾向が強い。しかし地下部の根では対照的であり、重力屈性を基軸としながらも、土壌の水分、温度さらに団粒構造などの環境要因に強く左右され、かなり可塑性の高い生長パターンを示すとされている (Feldman, 1984)。

落葉広葉樹を含む温帯地域の樹木の多くは、春先の開芽に先立って新根を発生し、発生した新根の活動は秋、シュートの活動休止より遅くまで続くとしてされている (中川, 1988; Kramer and Kozlowski, 1979b)。要するに根の活動期間は年間を通してみると、シュートのそれより幾分長いということである。しかし柑橘類とかビワなどの常緑果樹では、両者の活動開始がほとんど同時か、あるいは逆に開芽の方が先行するとされている (中川, 1988)。どの場合にも伸びには幾つかのサイクルがみられ、それぞれ交互に生長して生長周期の重複が避けられている (小林ら, 1989)。しかし一方では、根の生長はシュートの生長とさほど深く関わらないとするものもみられる (Persson, 1983)。

細根の林床での垂直方向の分布については、土壌の深さ10~30 cmの比較的地表に近いところに集中的に存在し、しかも直径の小さい細根が多数を占めると共に、老齢林分ほど表面層分布の割合が高いとされている (Firner *et al.*, 1997; Srivastava *et al.*, 1986)。とりわけ亜寒帯ではかなり浅い表面層に多くみられ、スコットランド、ヒース高原のシトカスプルス林分では深さ9 cmまでの所に圧倒的に多いとされている (Mckay and Malcolm, 1988)。

かなり以前から、可溶性糖類やデンプンなどの炭水化物の顕著な存在が、根の伸長生長の主な原動力のようだとされ (Ford and Deans, 1977)、根の生長には驚くほど多量の光合成産物の消費が予想されている (Kramer, 1986)。ダグラスファーの芽生えについて10℃の低温では根にデンプンが沈着しながら伸びが進み、デンプン沈着の停止と共に伸びが止まるなど細根の活動維持には沈着デンプンの存在が不可欠とされ、デンプン消失と同時に細根の寿命が終るようだとされている (Marshall and Wareing, 1985)。よく知られているように、根の先端の根冠にみられるデンプン粒は感受デンプン粒と呼ばれ、根が示す重力屈性反応で重力刺激の感知に役立っているとされている (増田, 1983)。デンプンの存在は根の生理にとって重要な意味を持ち、注目すべき事柄の一つのように思える。

3. 細根の更新 (turnover) とは

新生した細根は活動を終わると枯死し、脱落したのち分解を受けて崩壊し、ついに土壤有機物に還元してしまう。つまり新生-枯死-分解といった3段階からなる基本プロセスを経るのが通常である。根系の更新は構成に与る各細根それぞれでの更新の総括の結果として進行する。つまり新生と枯死とがほとんど同時に進行するので、各細根の更新は相互に重複し合い、あるいは相殺し合う。その結果、細根群全体としての生長の波 (サイクル) が作り出され更新が進むことになる。この場合細根の更新 (turnover) といっても、それが

きちんと定義され、しかもその定義が公認されているわけではない。各々の研究者が各自の見解と判断にもとづいて、それぞれの内容を提示しているといった実状である。従って細根の更新といっても、その具体的内容は多分に明確さを欠き、同時に曖昧さを含んでいる。研究者の見解のうちからいくつかを紹介し、細根更新の内容の理解に役立ててみたい。

細根更新の大小を示す表示法の一つとして、細根の現存量と当年の新生量との比を更新回数 (turnover rate) として目安とする方法があり (Persson, 1983; Srivastava *et al.*, 1986), 最もひろく使用されている。現在どれだけの細根が存在し、それがどれだけの細根を生産するかを示す、いうなれば生産性の大小として細根更新を表示しようとするものである。インド、バナナスのチーク造林地 (19年生) について、この方法で細根現存量 163gm^{-2} , 更新回数 1.17year^{-1} が得られている (Srivastava *et al.*, 1986)。細根の現存量と新生量との関係については、例えば表 1 に示すように、新生量が現存量の 2 倍あるいは $1/5$ と大きな変異を示す場合と、両者がほぼ近い値で更新回数は 1.0year^{-1} 前後の数字となる場合があり、後者のケースは決して少なくない (表 1 参照) (Usman *et al.*, 1999)。

前述のように、細根の基本プロセスは新生—枯死—分解の 3 段階経由で進むが、野外計測による把握が難しい新生量をとるよりも、むしろ枯死量を取り上げ生根の現存量との比で表示する方が適当とするものがみられる (Mckay and Malcolm, 1988)。スコットランド、ヒース高原のシトカスブルース造林地 (15年生) の純林についての更新回数 1.62year^{-1} , スコッチパインとの混合林について 1.70year^{-1} がこの方法で求められている。またこの報告では (Mckay and Malcolm, 1988) 基本プロセスが安定しており、しかも現存量が連年ほぼ横ばいであると仮定してみれば、新生量と枯死量とはほぼ等量と考えられ、それは当年の現存量の最高値と最低値との差として求められるとしている。さらに細根の動きをダイナミックに補足しようとする立場から、経時的に測定される生根および死根それぞれにつ

表 1 細根現存量および新生量 (北米落葉樹林)

Table 1 Comparison of fine root biomass and nitrogen standing crops and annual production in some North American deciduous forests

森林タイプ	現存量 (kg ha^{-1})	新生バイオマス & 窒素 ($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)		更新回数* (yr^{-1})
		Biomass	N	
Sugar maple	4,280	4,020	47	0.9
Red oak and maple	5,100	4,900	73	1.0
		9,900	184	1.9
Sugar maple	3,230	6,500		2.0
White oak	4,120	850	10	0.2
Tulip-poplar	8,500	6,750	76	0.8
Mixed oak, gum, and maple	7,430	9,890		1.3
Sugar maple	7,901	8,081	87	1.0
		6,887	7,302	88

*著者らによる計算値 (追加)
(Hendrick and Pregitzer, 1993より)

いての測定時ごとの繰り越し量をバランスさせる方法によれば、それぞれの評価値が得られるとしている。

細根の生長と更新の計測に向けて、生根と死根それぞれのバイオマスを2つのcompartmentsとし、これをつなぐ新生、枯死および分解の過程を3つのflowsとそれぞれみなし、これをもとにして組み立てたcompartment-flow modelが提案されている(図2参照)(Santantonio and Grace, 1987)。Compartmentsの大きさは林分で計測され、flowsのうち分解の段階については独立した分解テストを経て分解指数として補足される。これらのデータを当該モデルからの誘導式に投入して、新生量および枯死量が予測されるとしている。ニュージーランド、プルキーの12年生ラジアタパイン林分について、この方法により早春の最盛期の新生量と枯死量は $600\text{kg ha}^{-1}\text{ month}^{-1}$ とほぼ等しく、分解は夏前の頃に $300\text{kg ha}^{-1}\text{ month}^{-1}$ とそれぞれ報告されている。

細根の更新の尺度としては、基本プロセスの新生-枯死-分解の各段階におけるバイオマスの平均値を指標とするのが最も望ましいが、この基本プロセスが平衡状態を保ちながら作動していると仮定すれば、3段階のうちどれか一つの段階のバイオマスで代表させても良いと思われる。その際、比較的信頼性が高いと考えられる分解段階を取り上げるのが好ましい。アメリカ、ミズリー州のホワイトオークの成熟林分について、この方法により細根更新量として $220\text{g m}^{-2}\text{ year}^{-1}$ 、更新期間として4.8yearが提示されている(Joslin and Henderson, 1987)。

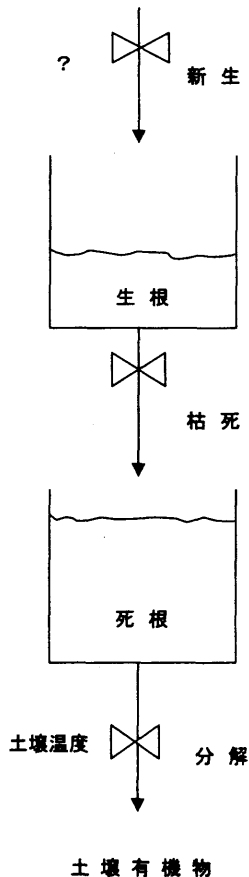


Fig. 2 Concept of the compartment-flow model (Santantonio and Grace, 1987より)

図2 Compartment-flow model概念図

細根の現存量ではなく新生量を基準とし、細根バイオマスについての生長期最初と最後の計測値の差を、新生量から控除したものを更新量とみなすものがある(Rytter and Rytter, 1998)。これは細根の更新量は新生量のほか、これに枯死および脱落による損失量を考慮にいたった考え方である。中央ヒマラヤの常緑林について、この方法により細根更新量はバンオーク林 $5037\text{kg ha}^{-1}\text{ year}^{-1}$ 、チルパイン林 $3583\text{kg ha}^{-1}\text{ year}^{-1}$ とされている(Usman *et al.*, 1999)。

細根の新生は前述のように枯死と同時進行するために、測定値から得られる新生量や枯死量は低く見積もられがちであり、その程度は同時進行の様子によって決まることになる。同時進行

の様子についてはアメリカ，ミシガン州のシュガーマープルを優勢木とする落葉広葉樹林について検討されている．新生は6月をピークとし，枯死は10月をピークとしてそれぞれ進行し，その際バイオマスの約1/3相当が同時進行に該当するとされ，一方細根群全体としてはさほどの増減はみられないとされている（Hendrick and Pregitzer, 1993b）．

以上の報告はいずれも，細根更新の表示をそのバイオマスの動きに注目して提示しようとするものである．しかしバイオマスを手がかりとしないで，その代わりに細根の数を手がかりとしてアプローチしたものがみられる．ミニリゾトロンにより観察される細根の数は生長の初期には増し，つづく横ばいの時期を経て生長後期の減少に向かう．細根の数についてみられる，このような増大－恒常－減少の経時変化が年間に何回繰り返されるか，そのサイクル数を細根更新の目安にしようとするものがそれである（Rytter and Rytter, 1998）．スウェーデン，ウプサラのバスケットウイローの短伐期造林において，この方法により林地では更新回数 $4.9\sim 5.8\text{year}^{-1}$ ，ライシメーターでは $4.8\sim 8.1\text{year}^{-1}$ と報告されている（Rytter and Rytter, 1998）．

4. 細根の表示

細根更新の大小は前述のように，更新に直接与る林床面積あたりのバイオマス（更新量）として，あるいは更新の年間の繰り返し頻度を示す更新回数（turnover rate）として，それぞれ表示されるのが通常である．しかし，このほかに更新の所要時間を示す更新期間（turnover time）が加えられる場合も少なくない．また根長密度（root length density）が追加される場合もある．本来は土壌体積中に含まれる根の長さで示されるはずであるが，しばしば測定に使用される観察視野の平面上での根の長さで示されたりする．例えば，細根の模様をミニリゾトロンによりコンピューター画像として取り込み，画像解析ソフトにより根長を算出する方法がある（Johnson *et al.*, 2000）．この場合には細根の新生にかぎらず，枯死についても年間の根長密度として相互の比較に利用されている．

細根の基本プロセスは新生－枯死－分解の3段階からなるので，それぞれの段階について細根の実態が計測され，それらの計測値に基づいて更新量や更新回数が算出される．しかしコアサンプラーを数多く打ち込み，あるいはミニリゾトロンによる観察回数を増やしたとしても，各段階の実態を正確に把握することは非常に難しい．技術的に困難であるばかりではない．前述のように各段階は相互に重複し，連動し合いながら物質循環の流れに加わっている．このために各段階の固定的な測定値に依存して，この流れの実態を把握しようとするのは至難なことと言わなければならない．従ってやむを得ず特定の段階のみを取り上げると共に，その場合でも実測値そのままではなく，むしろ修正値を使って更新表示値が算出されることが多い．結果として，細根更新の概要が表示されるにとどまることになる．細根更新表示値の取り扱いにあたっては，この点に充分留意する必要がある．特定の段階として取り上げられるもののうち，最も多いのは新生段階であり（Persson, 1983; Srivastava *et al.*, 1986; McKay and Malcolm, 1988; Rytter and Rytter, 1998）．ついで分解段階（Grier *et al.*, 1981; Gholz *et al.*, 1986），枯死段階（Santantonio and Grace, 1987; Usman *et al.*, 1999）の順である．

更新期間と個々の細根の寿命とは，どのような関係にあるだろうか．両者はもともと視

点の違う表示値である。しかし、更新期間は個体あるいは林分の構成細胞群のうち、最も長命なものの生存期間に相当し、構成細胞群の平均寿命が長ければ更新期間もまた長くなるといえよう。細根の寿命については測定の困難さに阻まれて実証的検討が進んでいない。しかし最近、前述のようなミニリゾトロンによるビデオカメラから得られる画像解析を利用する方法が採用されるようになり、細根の寿命に対する環境要因の影響が大きいことなどが明らかにされており (Watson *et al.*, 2000)、今後の展開が期待される。従来知見としては、モミ、ツガの場合吸収根として働くのは数日間、長くても十数日間とするものから (森田・阿部, 1999a)、落葉広葉樹の細根は全て毎年一回冬期に枯死するとされ (Kramer, 1986)、さらにノルウェースプルースについて通常3~4年であるが、最初の年に約10%枯死し、4年以上生き残るものも約20%あるとされるなど (Kramer and Kozlowski, 1979a)、広い範囲にわたっている。これは前述のように細根の直径についても、かなり大きな幅がみられるとしたが、直径についてみられる広いサイズ幅に対応する形で寿命にも広い範囲がみられるのであろう。一般に細根の直径の小さいものほど寿命が短く、更新期間も短いとされている (Srivastava *et al.*, 1986; Joslin and Henderson, 1987)。

更新量、更新回数および更新期間の3者の間には、どのような相互関係がみられるだろうか。樹種が同じで、その他の環境条件などにそれほど大きな違いがみられない場合には、更新量が大きいものは更新回数が多く、更新期間は短い傾向がみられ、表2からもこの傾向は支持されるようである。しかし樹種や環境が違う場合には、このような傾向はみられ

表2 樹木細根更新表示値 (森林生態系)
Table 2 Annual turnover and live pool residence time for fine roots

樹種	樹齢 (yr)	更新量 (g m ⁻² yr ⁻¹)	更新期間 (yr)
<i>Quercus rubra</i>	50	925	1.6
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	120	620	1.4
<i>P. menziesii</i>	170	770	1.1
<i>P. menziesii</i>	70	770	0.9
<i>Pinus resinosa</i>	53	530	1.1
<i>Quercus rubra-Acer-Betula</i>	80	700	1.2
<i>Pinus sylvestris</i>	18	348	0.4
<i>P. sylvestris</i>	120	218	1.6
<i>Liriodendron tulipifera</i>	50	750	0.6
<i>Pinus taeda</i>	14	580	0.3
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (high productivity site)	40	250	1.8
<i>P. menziesii</i> (low site)	40	700	1.5
<i>Abies amabilis</i>	23	1,000	0.9
<i>A. amabilis</i>	180	1,150	1.1
<i>Quercus alba</i>	105	220	4.8

(Joslin and Henderson, 1987 より)

ない。

細根の維持呼吸の大きさと更新回数との間には正の相関関係が予想されるので、呼吸基質としての可溶性炭水化物やデンプンの存在は細根更新に関係すると考えられる。この考えを支持するように、細根更新の制限因子の一つはデンプン濃度であるとされている (Marshall and Wareing, 1985)。この場合もう一つの制限因子とされる土壤要因については、土壤温度のほかに土壤水分の影響、とりわけ両者の変動幅の大小が強く関係している (McKay and Malcolm, 1988)。バスケットウイローの細根では、灌水がもたらす土壤湿度の均一性の方が、土壤温度よりも更新回数に深くかかわっていると報告されている (Rytter and Rytter, 1998)。

5. 細根更新と地位

地位の良否は林地の肥沃度と深く関係し、樹木の生育を左右する主要な要因の一つである。とりわけ根系の生長にとっては見逃すことのできない重要な要因といえよう。地位の良否が土壤栄養素および土壤水分に大きく左右されるとして、両者と細根更新との関係について述べる。

細根の更新回数と土壤の栄養素の量とは逆比例の関係にあるとされ (McKay, 1988)、あるいは林地への栄養素の供給が減ると、根系に振り向けられる光合成産物の割合が増加し、それと共に根の平均長が増してくる (Teskey and Hinckley, 1981)。以前土壤条件と根の生長との関係について、土壤温度および土壤水分がoptimal conditionにあるよりも、むしろsub-optimal conditionにある方が大型の根系が得られるとされている (Sutton, 1990)。これも同じように水分や栄養素が充分であることが、必ずしも根の生長にとってベストとはいえないことを示唆しているように思われる。

土壤栄養素の違いが、根に振り向けられる光合成産物量の差となる原因の一つであることを示す一例が表3に示されている (Sutton, 1990)。これはダグラスファー (40年生) の年間一次生産バイオマスについて、土壤栄養素が充分な良地位と不十分な不良地位とを比較したものである。地上部の生産は明らかに地位条件をそのまま反映しているが、根系 (地下部) 生産は不良地位が良地位の倍近くになり、根に振り向けられる光合成産物は全乾物生産の53%に達し、良地位の23%のほぼ倍以上に及んでいる。また最近の報告では、ポンドロザパインの細根の平均寿命が、林分への窒素投与量が増えると短くなるとされており (Johnson *et al.*, 2000)、やはり逆比例の関係が支持されているようである。このように森林生態系では、利用し得る栄養素の大きさと細根の更新量および更新回数とは、逆比例の関係にあるとする見解が一般的と言えそうである (Ruess *et al.*, 1996)。しかし一方では土壤栄養素と細根の生長とは、正比例の関係にあるとするものがみられ

表3 年間純一次生産物量 (40年生ダグラスファー林分)
Table 3 Annual net primary production of 40-year-old Douglas-fir stands

	不良地位 (t ha ⁻¹)	良地位 (t ha ⁻¹)
地下部	8.1	4.1
地上部	7.3	13.7

(Sutton, 1990より)

(Pregitzer *et al.*, 1993), 相反する見解が提示されている。

土壌水分との関係については前述のように、土壌水分の変動幅の大きさ、あるいは灌水がもたらす土壌湿度の均一性が、それぞれ細根の更新に関わるとする場合を含めて、土壌栄養素の場合と同じように相反する見解がみられる。ホワイトオークについて細根の伸びは土壌水分が増すほど大きいとされ (Sutton, 1990), 中央ヒマラヤの常緑林で土壌水分が多くなる雨期に細根生産は最高とされるなど (Usman *et al.*, 1999), 正比例の関係が報告されている。しかし一方、アメリカ、コロンビアのホワイトオークの成熟林について湿潤地林分の方が乾燥地林分より細根の更新量が小さいとか (Joslin and Henderson, 1987), あるいは細根の数は土壌の水ポテンシャルが -5 bar以下であれば小さいほど多くみられるなど (Teskey and Hinckley, 1981), 逆比例の関係が報告されている。このように土壌栄養素および土壌水分と細根の発生との間には、相反する結果がそれぞれ報告されている。この点については、例えば次のように理解すれば無理なく説明されるように思われる。それは個体あるいは林分には細根の発生にとって、最も適当と考えられる土壌栄養素あるいは土壌水分のレベルがあり、このレベルを超えるような環境条件下では逆比例の関係が、このレベルより低い条件下では正比例の関係が、それぞれ優先すると理解して説明できる。このような説明が妥当かどうか、いずれにしても今後の検討を待ちたい。

6. 細根更新と森林タイプ

森林タイプが異なると細根更新の模様にも違いがみられることが多い。そのいくつかについて触れてみよう。

針葉樹林と広葉樹林

針葉樹林よりも広葉樹林の方が細根の更新量および更新回数とも多いのが一般的である。例えばアラスカ内陸のタイガで細根の更新量および更新回数は、広葉樹ポプラ林 $438\text{g m}^{-2}\text{ year}^{-1}$ および 0.90year^{-1} 、針葉樹ホワイトスプルス林 $157\text{g m}^{-2}\text{ year}^{-1}$ および 0.42year^{-1} とされている。また林分の地上部を含む全生産量に対する細根の生産量の割合は、広葉樹林の方が小さく (広葉樹ポプラ林32%, 針葉樹ホワイトスプルス林49%), 細根による窒素の取り込み量は広葉樹林の方が大きい (Ruess *et al.*, 1996), その他細根の分解には、その化学組成が深く関係するとされ、広葉樹の細根には土壌微生物の栄養源となる窒素化合物が針葉樹よりも多く、土壌微生物の進入に対する抵抗源と考えられるリグニンが少ないことが、広葉樹林の細根の更新回数が大きい要因の一つのようだとされている (Firner *et al.*, 1997)。

若齢林分と成熟林分

針葉樹の人工造林地の一例として、アメリカ、フロリダ州のスラッシュパイン林分をみると、若い林分 (7年生) よりも壮齢林に近い林分 (27年生) の方が細根の現存量も、更新回数も、それぞれ2倍近く大きいとされている (Gholz *et al.*, 1986)。しかしスウェーデン中央部のスコッチパイン林分では、20年生のものが120年生のものより細根の現存量は小さいが更新量および更新回数は大きいとされている (Persson, 1983)。細根の更新回

数は若い林分の方が大きいとするものは他にもみられる (Joslin and Henderson, 1987). またクロマツ林分について若い林分 (17年生) の方が壮齢林分 (40年生) よりも細根の現存量は多く, 新生量もまた大きいとされている (Konopka and Tsukahara, 2000). 林分の成熟度と細根更新との関係についての一般法則が見出されるまでには, さらに多くの検討が必要のように思われる.

一方植生上の遷移を示す天然林の具体例として, カナダ, ケベック州の針葉樹, 広葉樹の混交林について火災後の経時変化を検討した事例がみられる. 火災後48, 122および232年経過した林分について, 細根の現存量にはさほどの変化はみられず, 細根の総延長はわずかに減少する程度であったが, 平均直径は明らかに増大していたと報告されている (Firner *et al.*, 1997).

純林と混交林

前述のように, スコットランド, ヒース高原の粗悪地改善の目的で造成されたシトカトウヒの造林地について, 栄養素不足の兆候がみられる純林と, 隣接する健全とみられるスコッチパインとの混交林とが比較調査された. その結果, 細根の現存量および更新量は純林の方が2倍近く大きい, 更新回数にはそれほどの差はみられなかったとされている (McKay and Malcolm, 1988). しかし, このような差が林分の樹種構成の違いのみによるものかどうかは明らかでない.

7. む す び

上述した点から明らかなように, 細根更新についてのこれまでの研究は, 森林をめぐる物質循環にかかわるバイオマス収支といった立場から取り上げられており, 生態的色彩の濃いものが圧倒的であったようである. しかし樹木の細根は水や栄養素の吸収に直接関与するため, その重要な出来事である細根更新については, その生理的意味合いに充分注目する必要があるように思われる. とりわけ, 細根更新の生理的背景としての内生植物ホルモンの動き, 細根更新の制御機構および細根更新と含有デンプンとの関係など, ほとんど未開拓のままであり, 今後の研究展開を待つほかない. なおここでは, 細根と菌根菌との共生問題には触れなかった点を断っておきたい.

引用文献

- Coutts, M. (1987):** Developmental process in tree root systems. *Can. J. For. Res.* **17**: 761–767
- Feldman, L. (1984):** Regulation of root development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **35**: 223–242
- Firner, L., Messier, C. and De Grandpre, 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
- Ford, E. and Deans, J. (1977):** Growth of a sitka spruce plantation: spatial distribution and seasonal fluctuation of lengths, weights and carbohydrate concentrations of fine roots. *Plant and Soil* **47**: 463–485
- Gholz, H., Herdry, L. and Cropper, W. (1986):** Organic matter dynamics of fine roots in plantations of slash pine in north Florida. *Can. J. For. Res.* **16**: 529–538
- Grier, C., Vogt, K., Keyes, M. and Edmonds, R. (1981):** Biomass distribution and above-and below-

- ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.* **11**: 155–167
- Hendrick, R. and Pregitzer, K. (1993a)**: The dynamics of fine root length, biomass and nitrogen content in two northern hard wood ecosystems. *Can. J. For. Res.* **23**: 2507–2520
- Hendrick, R. and Pregitzer, K. (1993b)**: Pattern of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature* **361**: 59–61
- Johnson, M., Philips, D., Tingey, D. and Storm, M. (2000)**: Effects of elevated CO₂, N-fertilization and season on survival of ponderosa pine fine roots. *Can. J. For. Res.* **30**: 220–228
- Johnson-Flanagan, M. and Orsens, J. (1985)**: Development of white spruce (*Picea glewica*) seedling roots. *Can. J. Bot.* **63**: 456–462
- Joslin, J. and Henderson, G. (1987)**: Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Sci.* **33**: 330–346
- Keys, M. and Grier, C. (1981)**: Above- and below-ground net production in 40 year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Can. J. For. Res.* **11**: 599–605
- 小林一治・萩原秋男・稻積和夫 (1989) : 当年生ヒノキ苗の地上部および地下部の周期的成長, 日林誌 **71**: 196–199
- Konopka, B. and Tsukahara, H. (2000)**: Biomass of fine and small roots in two Japanese black pine stands of different ages. *J. For. Res.* **5**: 71–76
- Kramer, P. 著, 田崎忠良 訳 (1986)** : 水環境と植物. 養賢堂, 東京, pp. 154
- Kramer, P. and Kozlowski, T. (1979)**: Physiology of woody plants. Academic Press, New York, pp. 99(a), 102(b)
- Marshall, J. and Wareing, R. (1985)**: Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Can. J. For. Res.* **15**: 791–800
- 増田芳雄 (1983) : 植物生理学, 培風館, 東京, pp. 336
- Mckay, H. (1988)**: The influence of pine on the form of sitka spruce fine roots. *J. Exp. Bot.* **39**: 1263–1266
- Mckay, H. and Malcolm, D. (1988)**: A comparison of fine root component of a pure and a mixed coniferous stand. *Can. J. For. Res.* **18**: 1416–1426
- 森田茂紀・阿部淳 編 (1999) : 根の辞典, 朝倉書店, 東京, pp. 40(a), 122(b)
- 中川昌一 (1988) : 果樹園芸原論, 養賢堂, 東京, pp. 439
- Persson, H. (1983)**: The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant and Soil* **71**: 87–101
- Pregitzer, K., Henderick, K. and Fogel, B. (1993)**: The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. *New Phytol.* **125**: 575–580
- Ruess, R., Cleve, K., Yaril, J. and Viereck, C. (1996)**: Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiger forests of the Alaskan interior. *Can. J. For. Res.* **26**: 1326–1336
- Rytter, R. and Rytter, L. (1998)**: Growth, decay and turnover rates of fine roots of basket willows. *Can. J. For. Res.* **28**: 893–902
- Santantonio, D. and Grace, J. (1987)**: Estimating fine root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment flow model. *Can. J. For. Res.* **17**: 900–908
- Srivastava, S., Singh, K. and Upadhyay, R. (1986)**: Fine root growth dynamics in teak (*Tectona grandis* L.). *Can. J. For. Res.* **16**: 1360–1364
- Sutton, R. (1990)**: Root growth capacity in coniferous forest trees. *HortSci.* **25**: 259–265

- Teskey, R. and Hinckley, T. (1981):** Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. *Physiol. Plant* **52**: 363–369
- Thaler, P. and Payes, L. (1996):** Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiol. Plant* **97**: 365–371
- Usman, S., Singh, S. and Rawat, Y. (1999):** Fine root productivity and turnover in two evergreen Central Himalayan forests. *Ann. Bot.* **84**: 87–94
- Watson, C., Ross, J., Bagnaresi, U., Minotter, G., Roffi, F., Atkinson, D., Black, K. and Hooker, J. (2000):** Environment-induced modifications to root longevity in *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. *Ann. Bot.* **85**: 347–401

(2001年11月16日受付；2002年1月25日受理)

Summary

Fine roots of the tree act as the organ for absorbance of water and minerals. Fine roots appear to undergo death and decomposition as well as the life cycle of leaves and shoots. Though growth of shoot length show integral extension, the cycles of production and turnover occur in the fine roots. This is the typical growth pattern of fine roots. Here, we discussed the differences of opinions of some researchers and the presentation of digital conversion concerning for fine roots turnover. We also discussed the relation between productivity status of stands or forest type and fine roots turnover.

Key words: fine root, forest type, site quality, turnover