

根の呼吸の日中変動とその要因

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者	別宮, 有紀子 坂田, 剛
巻/号	59巻1号
掲載ページ	p. 55-63
発行年月	2009年3月

特集 根系の水と養分吸収の生理生態

根の呼吸の日中変動とその要因：根と葉の結びつきを考慮した生態学研究の新たな可能性

別宮(坂田) 有紀子 *・坂田 剛 **

* 都留文科大学初等教育学科

** 北里大学一般教育部

Midday fluctuation of tree root respiration: perspectives on the study considering root and leaf connection. Yukiko S Bekku (Department of Primary Education, Tsuru University), Tsuyoshi Sakata (Center for natural Sciences, Kitasato University)

要旨：根の呼吸は通常、温度と強い相関を示すことが知られている。ところが、野外で根が樹木本体につながった状態でヒノキとミズナラの個根の呼吸速度を測定した結果、日中に温度が低下していないにもかかわらず、呼吸速度が一時的に低下する現象が観測された。他の樹種でも温度に依存しない根の呼吸の一時的な低下や変動が同様に観測されていることから、温度に依存しない根の呼吸の日中変動が常緑・落葉に関わらず木本種で広範におこっている可能性がある。この根の呼吸の日中変動が葉の蒸散速度の変化と関係している可能性について筆者らの研究をもとに論じながら、植物の根と葉の結びつきを考慮した生態学研究の新たな可能性について提示する。

キーワード：根の呼吸、日中変動、蒸散、光合成、炭素循環、栄養塩吸収

はじめに

葉と根はつながっている。もちろん葉と根は物理的につながっていて当然であるし、根は水や栄養塩吸収を介して地上部の形態や機能に影響し、地上部は同化産物の分配を通して地下部の形態や機能に影響を与えている。また根で生産されたアブシジン酸が葉に輸送され、葉の気孔の開閉を制御していることはよく知られている。地下部のバイオマス生産量やフェノロジーに関する研究により、根の伸長と葉の展開との間に何らかの関係性があることも示唆されている (Reich et al. 1980 ; Satomura et al. 2006 ; Fukuzawa et al. 2007)。このように、植物体の根と葉が、水や栄養塩の吸収や光合成産物の輸送、植物ホルモンによるシグナル伝達などを通して“つながっている”ということは、これまで多くの研究によって明らかにされてきた。本稿は、これらに加え、新たに代謝レベルで“葉と根のつながり”を示唆する事例として、野外における樹木の根の呼吸速度が一日の間に大きく変動しており、その変動に葉の蒸散速度が大きく関わっている

可能性があることを紹介する。

根の呼吸に関する研究は、地上部（葉や茎、地上部全体）の呼吸に関する研究に比べて圧倒的に少ない。それでも農学分野においては、根の活性の指標として、土壤条件や施肥量、栽培条件、品種との関係などが論じられてきた (Naito et al. 1994 ; Lee et al. 1994 ; Shinano et al. 1995 ; Saitoh et al. 2000 など)。また植物生理学の分野においても、水と栄養塩吸収に関連して多くの研究がなされている。例えば、Hansen (1980) はネズミムギ (*Lolium multiflorum* Lam.) の根の呼吸が、水耕液中の硝酸濃度や地上部の光強度に影響を受け、大きく変化することを水耕実験により示している。しかしながらこれらの研究の多くは栽培作物や実験用のモデル植物を用いて実験室内や制御環境下でおこなわれており、野外の自然条件下で生育する植物の根の呼吸が、環境に応じてどのように制御されているのかについて明らかにした研究例はほとんどない。

一方、陸上生態系における炭素循環に関する研究分野では、根の呼吸は土壤中の炭素収支や、生態系生産量の推定に欠かせない重要な因子であり、生態系レベルでの根の呼吸量を推定するために多くの研究がなされている

2008年10月15日受付、2009年2月2日受理

*e-mail: bekku@tsuru.ac.jp

(大橋・斎藤 1998; Hanson et al. 2000; 莫・関川 2005 などのレビューが参考になる)。しかしこれらの多くは、根の呼吸量を間接的に推定するか、直接測定する場合でも植物本体から根を切り離した状態で呼吸を測定し、地上部との連関を考慮せずに呼吸速度やその温度依存性が論じられている (Burton et al. 1996; Nakatsubo et al. 1998; Uchida et al. 1998)。すなわち、野外に生育する植物、特に樹木において、根が植物本体につながった状態で根の呼吸を測定・研究するということはほとんどおこなわれてこなかった。筆者らは、森林の炭素収支の推定に必要な根の呼吸量をなるべく正確に推定するために、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* Sieb. Et Zucc) とミズナラ (*Quercus crispula* Blume) の林冠木 (樹高約 15 m) の個根の呼吸速度を現地で根が幹につながった状態で測定した。その結果、日中、根の呼吸速度が温度に依存せずに大きく変動していることを発見した (Bekku et al. 2009)。本稿ではこの根の呼吸の日中変動とその要因についての筆者らの研究結果を紹介し、地上部と根の呼吸の関係を考慮することが、新たな生態学的視点をもたらすことを提示したい。

根の呼吸の日中変動

根の呼吸は他の植物器官の呼吸と同様に、通常、温度と強い相関を示す。図 1 に典型的な温度-呼吸曲線を示す。このように根の呼吸は温度に対して指数関数的に変化することが知られており、温度係数 (Q_{10})^{註1} という指標を用いてその温度依存性を評価し、樹種や齡、生息環境などとの関係が議論されてきた (Earnshaw 1981; Cropper and Gholz 1991; Burton et al. 1996; Nakatsubo et al. 1998 など多数)。しかし先に述べたようにこのような知見のほとんどは、切除した根、あるいは地上部とつながっていても、地上部をある一定の環境において測定したものである。根を樹木個体から切り離して根の呼吸を測定することの問題点 (Nakane et al. 1983; Hanson et al. 2000) は多くの研究者が自覚しつつも、測定の難しさなどから、野外の自然状態において根が地上部とつながった状態で根の呼吸速度を測定した研究は非常に少な

註1 温度係数 (Q_{10})

温度係数 (Q_{10}) とは、温度が 10°C 上昇した際に、反応速度が何倍になるかを示す温度依存性の指標で、以下の式で定義される。

$$Q_{10} = \left(\frac{v_2}{v_1} \right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$$

ここで、 v_1 は温度 T_1 の時の反応速度、 v_2 は温度 T_2 の時の反応速度。

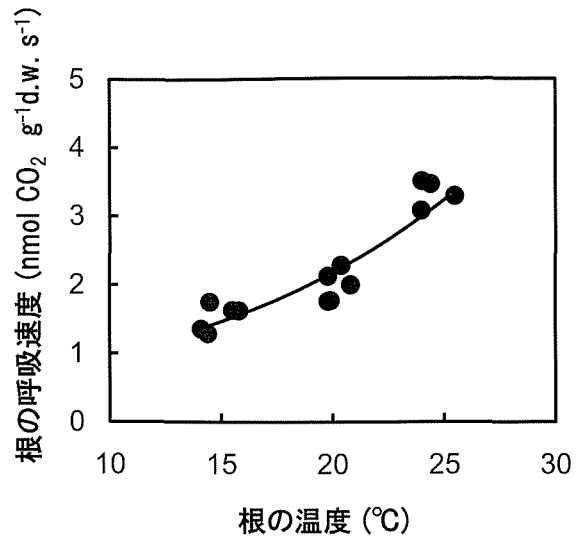


図 1. 根の呼吸速度と温度との関係。通常、根の呼吸速度は温度と強い相関を示し、図に示したような指数関数的な温度-呼吸曲線を描く。

った。筆者らは溶岩流の上に成立した森林では、土壌が薄く根が水平方向に広がり掘り出しやすいことを利用して、根が樹木個体についたままの状態での根の呼吸速度を測定した。以下、本稿では樹木個体に根がつながった状態での個根の呼吸速度をインタクトの呼吸、樹木個体から根を切除して実験室内で測定した個根の呼吸をデタッチドの呼吸と呼ぶことにする。

図 2 はヒノキとミズナラにおけるインタクトの根の呼吸速度の日変化を示したものである。この図から午前 8 時から午後 3 時の間に、根の温度が低下していないにもかかわらず、呼吸速度が 30 ~ 50%、多いものでは 50% 以上低下するサンプルが存在していることがわかる (図中の黒いシンボル)。また、根の温度が上昇しているにもかかわらず呼吸速度が増加しない、あるいは温度が一定であるのに呼吸速度が増加している場合もあった。このような根の呼吸速度の一時的な低下や、温度に依存しない呼吸速度の変動は、全ての根で同時におこるわけではなく、サンプルによっては温度に依存して変化しているように見えるもの (図中の白いシンボル) もあった (Bekku et al. 2009)。全ての根の呼吸が同調して低下するわけではないので、個体レベルで日中に呼吸が低下しているかどうかは不明であるが、測定した根の約 85% は一時的な呼吸速度の低下を示していた。同じ個体の中でも日中に呼吸が低下する根とそうでない根があるのは何故か、それはまだわかっていない。ただ、ドイツトウヒを用いた

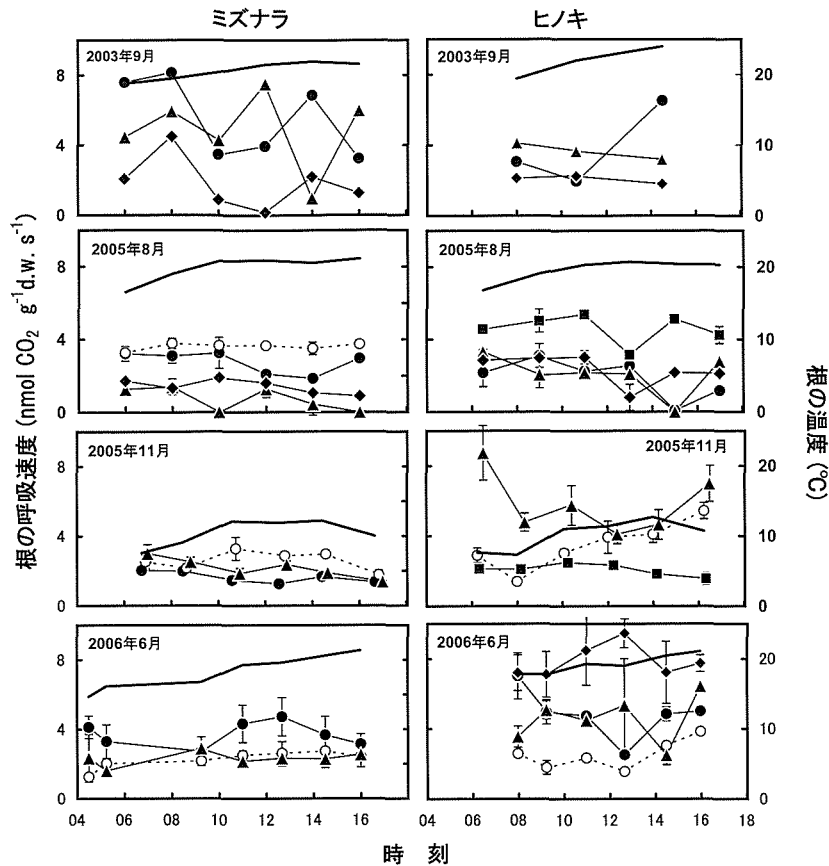


図2. ヒノキとミズナラの根の呼吸速度の日変化。富士山麓青木が原の針葉樹林において、ヒノキとミズナラの林冠木（樹高約15 m）の根の呼吸速度の日変化を、根が樹木につながった状態で測定した。2003年の測定には密閉法を、2005年と2006年の測定には携帯用土壌呼吸測定システム（LI-6400-09）とルートチャンバー（6400-RT）を用いた。図中の線で結ばれたそれぞれのシンボルは同一個体内の異なる個根の呼吸速度を示す（測定反復回数 $n = 2 \sim 3$ 。バーは $n = 3$ の際の標準偏差を表す）。また2003年に行った密閉法での測定は $n = 1$ のため標準偏差は示していない。温度が低下していても関わらず呼吸速度が30%以上低下した個根を黒のシンボルで、その他を白いシンボルで示した。（Bekku et al. 2009 より改変）

研究では日中の蒸散速度の低下が樹冠のすべての部位で同時におこるわけではないことが示されている（Larcher 1995）。後述のように、根の呼吸速度が葉の蒸散速度と関係していることから、根の呼吸速度がすべての根で同時に低下しないのは、樹冠での葉の位置と蒸散速度が関係しているのかもしれない。

また、ヒノキとミズナラの個根の呼吸速度を野外で通年（冬期は測定せず）測定した結果、初夏～晩秋にかけて日中に呼吸の低下が頻繁におこっている可能性が示唆されている（Bekku et al. 2009）。この他にも、シラカンバとイヌツゲの稚樹でも6月～10月にかけて、日中、個根の呼吸速度が10～50%、時には50%以上も低下することが確認されている（図3：中村・長谷 未発表）。これまで測定したヒノキ、ミズナラ、シラカンバ、イヌツゲの

4種類の樹種すべてにおいて日中に個根の呼吸速度の低下が観測されていることから、野外に生育する樹木において個根レベルでは日中に根の呼吸の低下が普遍的におこっている可能性もある。

根の呼吸の日中変動はなぜ起こるのか？

先に述べたように通常、根の呼吸速度は温度と強い相関を示すことが知られている。図4はミズナラとヒノキにおけるインタクトの根の呼吸速度と温度との関係であるが、明瞭な温度依存性を示さない（図中の白いシンボル）。ところが、この根をサンプリングし、実験室内でデタッチドの呼吸を測定したところ、根の呼吸速度は通常よく見られる指数関数的な温度依存性を示すのである（図

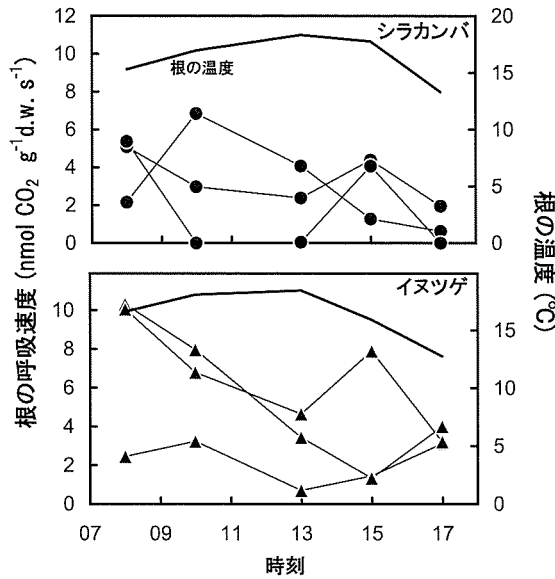


図3. シラカンバとイヌツゲの根の呼吸速度の日変化。シラカンバ(上図)とイヌツゲ(下図)の稚樹(樹高約1 m)の根の呼吸速度と、測定中の根の温度(実線)の日変化を示す。それぞれのシンボルは異なる個体の個根の呼吸速度を示す。(中村・長谷 未発表)

中の黒いシンボル)。これらのことから、野外で樹木本体につながった状態での個根の呼吸速度は、日中、温度以外の要因によって大きく変動していることがわかる。さて、それでは温度以外に、個根の呼吸速度に影響を与える因子とは何なのであろうか？

筆者らは根の呼吸速度の日中変動を発見した際、真先に光合成の日中低下(昼寝現象)との関係を考えた。光合成の日中低下とは、真夏の強い日差しの下、蒸散量の増加による気孔閉鎖や、光化学系の阻害により、光合成速度が日中一時的に低下する現象をさし、地中海性気候の半乾燥地の樹木(ナラ・カシ類)や、熱帯林の高木種、林の中や林縁に分布するマイズルテンナンショウや、イネの葉などで観察されている(Larcher 1995; Muraoka et al. 2000)。

そこで筆者らは、樹高15 mのヒノキとミズナラ林冠木の樹冠部の個葉光合成と個根の呼吸速度を同時に測定することを試みた。図5にヒノキ・ミズナラ両種の個葉の光合成速度と個根の呼吸速度の日変化を示す。ヒノキ、ミズナラ共に、日中、光合成速度が大きく低下している葉が存在している様子がわかる。一方、根の呼吸速度も同様に日中に大きく低下する個根が存在するものの、光合成の低下と必ずしも同時におこっているわけではなかった。

さらに個葉のガス交換に関連する各パラメーターと個根の呼吸速度の相関解析をおこなった結果、光合成速度、蒸散速度、光合成有効光量子密度、気孔コンダクタンスのいずれとも有意な相関は認められなかった。しかし、1時間前の蒸散速度との関係を見ると、ヒノキにおいて図6のような飽和型の曲線を示すことがわかった。ミズナラでは不明瞭ではあるが、ヒノキでは蒸散速度がある一定の値を超えて下がると急激に低下していることがわかる。このようにリアルタイムの蒸散速度ではなく1時間前の蒸散速度と相関を示すのは、樹体(幹や枝)における貯水機能の影響が関係しているのかもしれない。高木では葉における蒸散速度の変化に対して、幹の蒸散流が1~3時間遅れる現象が観察される。Schulze et al. (1985)によると、樹高20~25 mのドイツトウヒとカラマツでは、夜明けに葉の蒸散速度が上昇してもすぐには幹の蒸散流は増加せず、2時間経ってから蒸散流が増加し、さらに日中や夕方気孔閉鎖時にも蒸散速度の低下より2時間ほど遅れて蒸散流が減少していた。これは、蒸散速度が変化するとき、幹や枝の細胞内の水が一時的に取水・貯水され、バッファの役割を果たしていることを示している。この貯水量は樹木サイズと正の相関があり、樹木

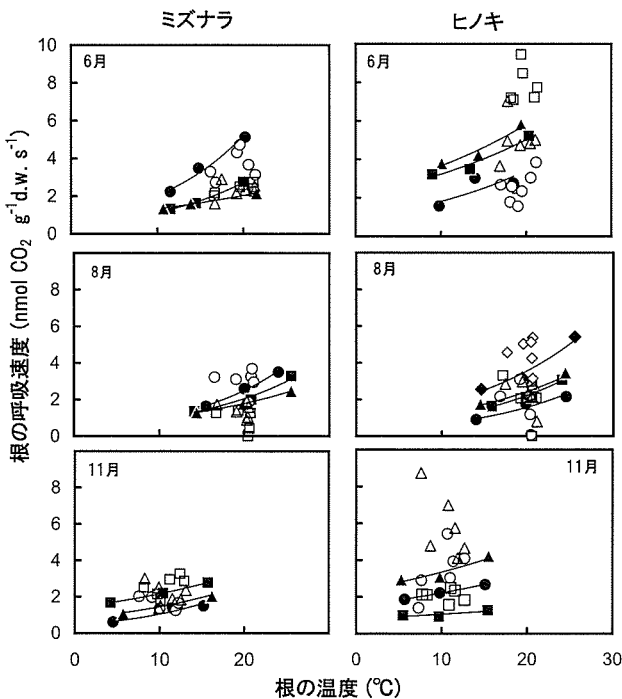


図4. ミズナラとヒノキの根の呼吸速度と温度との関係。ミズナラ(左図)とヒノキ(右図)のデタッチドの呼吸速度(黒いシンボル)は通常よく見られる指数関数的な関係を示すが、インタクトの根の呼吸速度(白いシンボル)は明瞭な温度依存性を示さない。(Bekku et al. 2009 より改変)

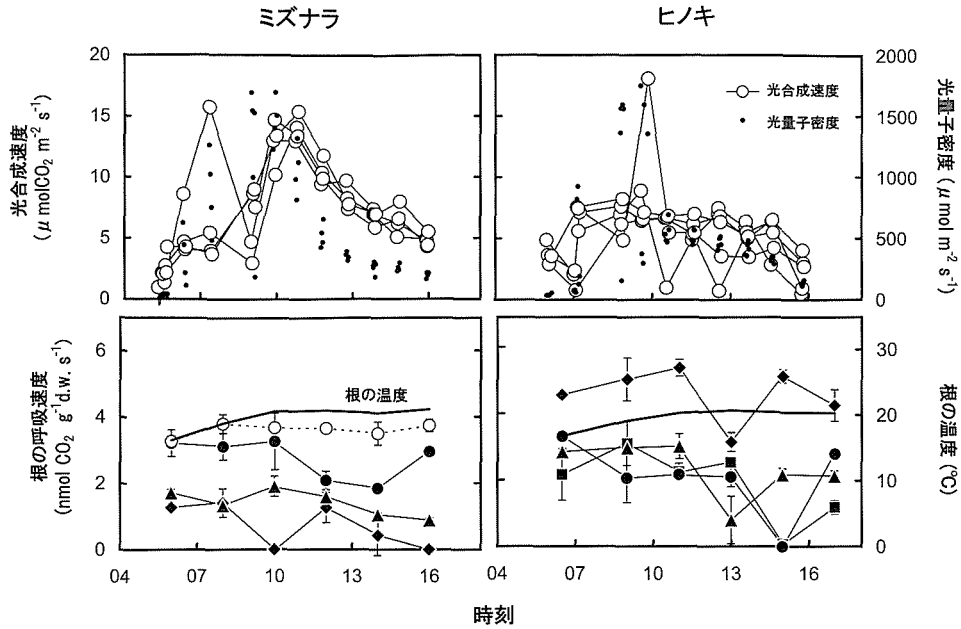


図5. ミズナラとヒノキにおける光合成速度と根の呼吸速度の日変化。ミズナラ（左図）とヒノキ（右図）の林冠木（樹高約15 m）の個葉の光合成速度とインタクトの根の呼吸速度を同時に測定した。根の呼吸速度のグラフでは、温度が低下していないにもかかわらず呼吸速度が30%以上低下した個根を黒のシンボルで、その他を白いシンボルで示した。光合成速度および根の呼吸速度の低下は両種で見られたが、両者は必ずしも同時におこっていなかった。（Bekku et al. 未発表）

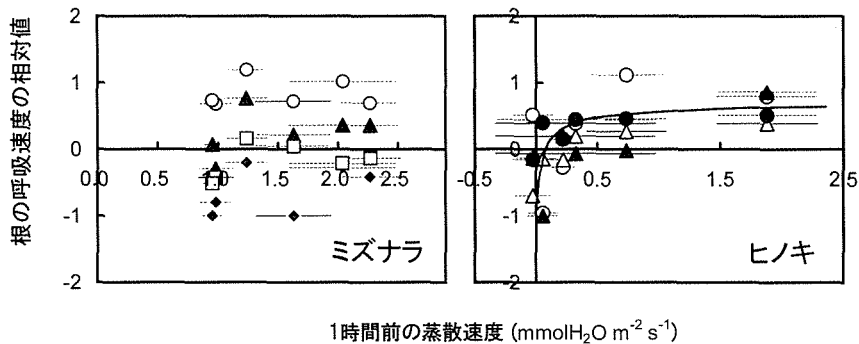


図6. 根の呼吸速度と1時間前の蒸散速度との関係。根の呼吸速度は温度の影響を除いた相対値で示してある。温度Tにおけるアタッチドの呼吸速度を $R_d(T)$ 、インタクトの呼吸速度を $R_i(T)$ とした時、根の呼吸速度の相対値を、相対値 = $(R_i(T) - R_d(T))/R_d(T)$ として求めた。つまり根の呼吸の相対値は温度以外の要因によって呼吸速度が増減した比率を表している。シンボルの色と形の違いは同一個体中の異なる個根を示す。図中の棒線は標準偏差を示す。ヒノキの蒸散速度が一部負の値を示すが、これは蒸散速度の測定中に短時間で外気の湿度が変動した際に生じる測定上の誤差であり、実際に葉で水が吸収されていることを示すものではない。（Bekku et al. 未発表）

サイズが大きくなればなるほど貯水量が多く（Meinzer et al. 2004）、蒸散速度の変化に対する蒸散流の遅れは大きくなると考えられる。つまり葉における蒸散速度の変化が蒸散流を介して根に伝わるまでに、樹体の貯水量に応じた遅延があるのではないかと筆者らは考えている。

蒸散速度の低下が根の呼吸速度の低下を引き起こすと

すれば、そのメカニズムはどのようなものなのか？それとも蒸散速度との相関は見かけ上のもので、他の原因、例えば日中の根の細胞内での呼吸基質の不足などによって呼吸が低下したのか？野外における光合成速度と蒸散速度、気孔コンダクタンスの日変化はお互いに密接に関連し、相互に影響を及ぼし合っているため、それらの相

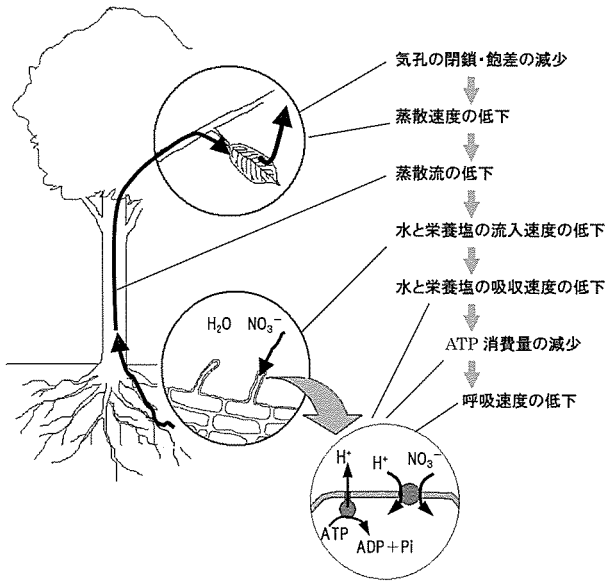


図7. 根の呼吸の昼中変動のメカニズムに関する仮説。根の表皮細胞で吸収された水と栄養塩は木部道管へ輸送され幹から葉へと送られ、水は葉の気孔から蒸散する（黒い太矢印）。葉における蒸散速度が何らかの要因で低下すると、幹から根へと蒸散流の減少が伝導し、根の表皮細胞における水と栄養塩の吸収速度が低下する。水と栄養塩の吸収速度が低下すると、能動輸送に使われるATPや細胞膜の電位差を保つためのATPの消費量が減少し、呼吸速度が低下する可能性がある。

関係だけからは、厳密な議論はできないように思われる。

そこで筆者らは、ミズナラとヒノキの稚樹を用い、人工気象室内で、大気中の二酸化炭素濃度や湿度、温度、および光強度を制御して、葉の光合成速度と蒸散速度、気孔コンダクタンスをそれぞれ独立に変化させながら根の呼吸速度を測定した。その結果、光合成速度や気孔コンダクタンスではなく、蒸散速度の変化が根の呼吸速度に影響を与えていることが明らかになりつつある (Bekku et al. 未発表)。では葉の蒸散速度が根の呼吸速度に影響を与えるメカニズムはどのようなものなのだろうか？

現在筆者らが想像しているメカニズムは次のようなものである (図7)。葉での蒸散速度が気孔の閉鎖や大気との飽差の減少によって低下すると、根から葉への蒸散流の速度が低下する。蒸散流の減少は、根の表皮細胞への水と栄養塩供給速度の低下をもたらすと考えられる。すると、根の細胞膜における水と栄養塩吸収速度が低下し、栄養塩吸収に使われるATP量 (後述) が減少すると考えられる。Taiz and Zeiger (2004) によると、ATP消費量が

減少し細胞内にATPが蓄積すると、ミトコンドリアの内膜における電子伝達鎖の反応が阻害され、マトリックスにおけるNADHの蓄積を促す。NADHはクエン酸回路の多くの酵素活性を阻害することでクエン酸回路の回転速度を低下させ (Taiz and Zeiger 2004)、クエン酸回路におけるCO₂放出速度、すなわち呼吸速度が低下するのではないかと筆者らは考えている。逆に、気孔が開いたり飽差が増加して蒸散速度が増加すると、根から葉への蒸散流が増加し、根の細胞での水や栄養塩の吸収速度が増加するため、呼吸速度が増すのだろうと推測している。

根の呼吸と植物の栄養塩吸収

さて、根の呼吸が蒸散速度の低下に反応して日中に大きく変動している可能性が高いことが示された。前述のように根の呼吸速度は、一時的に50%以上減少することもあることから、蒸散速度つまりは水吸収とそれに伴う栄養塩吸収が根の呼吸に与える影響は非常に大きいことが推察される。水や栄養塩の吸収という視点から根の呼吸を考えることにはどのような生態学的意義があるのだろうか？根の表皮細胞における栄養塩吸収は、大きく分けて能動輸送と受動輸送の2つに分かれる。能動輸送では、細胞膜に存在するプロトンポンプがATPの加水分解エネルギーを利用して細胞内から細胞外へH⁺を汲み出し、その結果生じたH⁺の電気化学ポテンシャルを利用して硝酸イオンやリン酸イオンを輸送する (末吉 2003; 三村 1999)。受動輸送ではエネルギーは直接消費しないが、輸送の駆動力である電気化学ポテンシャル (電位差) を維持するために多くのATPが使われる。これら栄養塩吸収のために使われるエネルギーは根の呼吸により供給されるエネルギーの10~40% (van der Werf et al. 1988; 彦坂 1999) あるいはそれ以上になると見積もられている (Kurimoto et al. 2004)。これらは草本植物を用いて実験条件下で得られたデータであり、貧栄養な森林においてもこれらの数値がそのまま当てはまるとは限らない。しかし、貧栄養であればこそ、少ない資源を得るために栄養塩の存在量や吸収速度に応じて根の呼吸速度を最適にコントロールしている機構が存在しても不思議ではない。また根による水の吸収にはこれまでエネルギーコストは存在しないと考えられてきたが、筆者らの実験によると、水のみを与えた根においても蒸散速度に応じて呼吸速度が変化したことから (Bekku et al. 未発表)、水の吸収にも何らかのエネルギーを消費している可能性が示唆される。これらの水や栄養塩吸収ともなうエネルギーコストが

植物種や環境によってどのように異なるのか？どのようにこれらのエネルギーコストを最適化しているのか？その戦術は植物種や生育環境によって異なる可能性があるし、日単位あるいは季節に応じて変化するかもしれない。例えば、植物が根から吸収した硝酸イオンは根や葉の細胞内でアンモニア態窒素へと還元されてはじめて有機体窒素として利用できるが、その際はたらく硝酸還元酵素 (NR) 活性の硝酸態窒素に対する依存性や硝酸態窒素供給量の変化に対する反応性は種によって異なることが、Koyama and Tokuchi (2003) によって示されている。根における NR 活性の調節や維持に必要なエネルギーコストについて論じた研究はまだないが、土壌中の栄養塩濃度の季節変化に対応して、根の呼吸速度や NR 活性がどのように変化しているのかということは、植物の栄養塩獲得戦略を理解する上で大変興味深い。この他、根における栄養塩吸収と水吸収のコストに関しては、小口氏や斎藤氏らが総括論文で詳しく論じているのでそちらを参照されたい。

根の呼吸と森林生態系における物質循環

野外における根の呼吸速度が葉における蒸散速度の影響を受けている可能性が高いことが本稿で示唆された。このことは、森林生態系における炭素循環を考える際、非常に大きな意味を持っている。森林生態系の炭素固定量 (NEP) は、植物の光合成による炭素固定量 (純生産量: NPP) から土壌有機物分解によって大気に放出される炭素量 (Rh) を差し引いて求める (図 8)。土壌有機物分解によって大気に放出された炭素量 (Rh) は、多くの場合、土壌呼吸量 (SR) から根の呼吸量 (Rr) を差し引いて求めるため、根の呼吸量は森林生態系の炭素固定量の推定値に大きな影響を与えうる重要な因子である。

筆者らの試算では、インタクト (根が樹木本体につながった状態) の呼吸速度から計算したミズナラとヒノキ両種の根の日積算呼吸量は、デタッチド (切除根) の呼吸速度から推定した呼吸量にくらべ、両種とも 20 ~ 50% 程度大きい傾向にあった (Bekku et al. 2009)。これは、根の呼吸速度は日中に大きく低下するものの、インタクトの状態では、蒸散流に関係した呼吸の増加分があるので、インタクトの呼吸量の方がデタッチドに比べ大きくなるからだと考えられる。つまり、切除根 (デタッチド) で測定された根の呼吸には、水と栄養塩吸収のための呼吸コストが含まれていないため、自然状態の根の呼吸速度を過小評価している可能性が高い。したがって炭素循

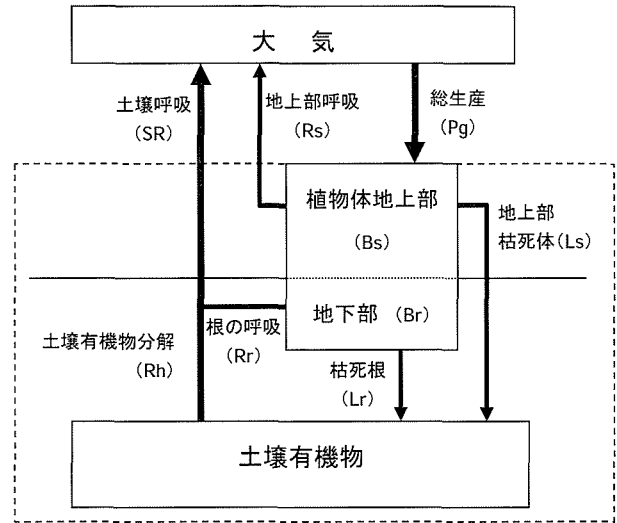


図 8. 陸上生態系における炭素循環の模式図。矢印とボックスはそれぞれ炭素のフラックスと現存量を示す。生態系 (破線で囲まれた部分) が固定した炭素量は以下のように求めることができる。生態系の炭素固定量 (NEP) は破線で囲まれた部分に入ってくる矢印 (Pg) と出て行く矢印 (Rs と SR) の差し引きであるので、

$$NEP = Pg - Rs - SR \quad (1)$$

$$Pg = NPP + Rs + Rr \quad (2)$$

$$SR = Rr + Rh \quad (3)$$

ここで、Pg は植物の総生産量、NPP は植物の純生産量、Rs は地上部の呼吸、Rr は地下部の呼吸、SR は土壌呼吸を示す。

(1)、(2)、(3) 式より

$$NEP = (NPP + Rs + Rr) - Rs - (Rr + Rh) \\ = NPP - Rh$$

すなわち、植物の純生産量 (NPP) から土壌有機物分解量 (Rh) を差し引いた値が生態系の炭素固定量となる。

環という観点では、根の呼吸速度をインタクトの状態で測定することは大変重要であり、これまでのようにデタッチドの根を用いた推定法は生態系レベルの根の呼吸量を過小評価している可能性がある。ただし、森林生態系における根の呼吸量の推定には、根の呼吸を直接測定しないトレンチ法を採用している研究も多く (Nakane et al. 1983; Ohashi et al. 2000; Lee et al. 2003 など多数)、既存の全ての研究が一概に根の呼吸量を過小評価しているとは言えない。また、自然状態の根の呼吸は蒸散速度の変化を反映して日中大きく変動しているため、根の呼吸量をより正確に推定するには、根の呼吸の日中変動を考慮した推定が必要であろう。

仮に根の呼吸量が過小評価されている、つまり実際の根の呼吸量 (Rr) はこれまでの推定値に比べてもっと大きいとすると、土壌有機物の分解量 (Rh) がこれまで

の推定値より小さくなる可能性があり、ひいては森林生態系の炭素固定量 (NEP) の推定値が増加する可能性が出てくる。陸上生態系における炭素循環研究の中で、切除根 (デタッチド・ルート) によって根の呼吸量を推定した研究は少なくない (Edwards and Herris 1977; Tate et al. 1993; Burton et al. 1996; Nakatsubo 1998; Uchida et al. 1998 など多数)。これらの研究では、土壌呼吸量 (SR) に占める根の呼吸の割合は約 20 ~ 60% と推定されているが、仮にこれらの値が根の呼吸量 (Rr) を 30% 過小評価していると仮定すると、土壌有機物分解量 (Rh) の推定値は 6 ~ 38% 減少することになる。Nakatsubo et al. (1998) は北極ツンドラ生態系において優占種 3 種の切除根の呼吸速度と温度依存性を実測し、土壌呼吸に占める根呼吸の割合を 29% と推定している。Nakatsubo et al. (2005) によると、北極ツンドラ生態系の純生産量 (NPP) と土壌呼吸量 (SR)、根の呼吸量 (Rr)、土壌有機物分解量 (Rh) はそれぞれ 30 gC m^{-2} 、 19 gC m^{-2} 、 8 gC m^{-2} 、 11 gC m^{-2} と見積もられている。Rr が 30% 過小評価されるとすると、Rr は 11.5 gC m^{-2} となり、Rh は 7.5 gC m^{-2} に減少し、NEP の推定値は約 1.2 倍に増加することになる。もちろんここで挙げた例は文献値を用いて単純な仮定のもとに計算しただけのものであり、あくまで可能性を述べたに過ぎないが、根の呼吸量の推定値いかにによって生態系の炭素固定量の推定値が大きく変わることは実感していただけるだろう。

森林生態系や各種生態系における二酸化炭素吸収量の推定という社会的な要求が強い昨今、根の呼吸量を正確かつ機能的に推定することの意義は大きい。しかし、現実的にはインタクトの状態測定された根の呼吸速度を、森林生態系の炭素固定量の推定値に反映させるのは現時点では難しい。なぜなら現在わかっているのは、限られた樹木種の個根レベルでの呼吸速度についてのみであるからだ。同じ個体内の個根でも土壌中の微環境 (土壌中の利用可能な栄養塩や水の量、酸素濃度等) や根の齢、水や栄養塩の吸収能力、あるいは季節によって呼吸速度は異なるだろう。また、日中変動の程度も同一個体内で根によって異なる。それぞれの根の呼吸速度とそれを律速する要因との関係を解明し、個々の根の呼吸量や、さらに個体レベル、群落レベルの根の呼吸量を求められる機能的モデルが開発されることが今後望まれる。また本特集の総括論文で谷氏が述べているように、森林生態系レベルで植物の蒸散作用と根の呼吸が連動しているとすれば、森林レベルでの水循環と炭素循環を連動して考える必要が出てくるだろう。

いずれにせよ、根の呼吸速度が温度以外の要因により、一日という短いタイムスケールの中でダイナミックに変動すること、そしてその変動が遠く離れた地上部の挙動と関連していることは、植物個体の生き様を理解する上で大変興味深いことである。物質循環というマクロスケールの視点においても、また個体レベルや、細胞生理学や分子生物学のようなミクロスケールにおいても、根の呼吸や根における水や栄養塩吸収のエネルギーコストに関しては未だ不明な点が多い。今後より多くの研究者がこの分野の研究に参加し、生態系の物質循環と植物の環境適応のメカニズムに関して、個体をベースにした統合的な理解が進むことを期待したい。

謝 辞

本稿で紹介した研究は、中野隆志、田中格、中村綾子、長谷思実、小泉博、大塚俊之の各氏との共同研究として、あるいは支援を得て遂行されたものであり、この場を借りて厚く御礼申し上げる。また石田厚氏には樹木の水分生理に関する有益な助言をいただいた。本特集の企画者、編集者および校閲者の方々からは本稿に対して貴重なコメントをいただいた。最後に、別宮武重・敏子両氏の支援がなければ本稿で紹介した筆者らの研究は実現しなかったであろう。ここに心から感謝の意を表す。本稿で紹介した研究は、文部科学省科学研究費 (15770014) および環境省の地球環境研究総合推進費 (S-1 プロジェクト) による補助を受けておこなわれた。

引用 文 献

- Bekku SY, Sakata T, Nakano T, Koizumi H (2009) Midday depression in root respiration of *Quercus crispula* and *Chamaecyparis obtusa*: its implication for estimating carbon cycling in forest ecosystems. *Ecol Res* (DOI:10.1007/s11284-008-0560-7)
- Burton JA, Pregitzer SH, Zogg PG, Zak RD (1996) Latitudinal variation in sugar maple fine root respiration. *Can J For Res* 26:1761-1768
- Cropper PW, Gholz LH (1991) In situ needle and fine root respiration in mature slash pine (*Pinus elliotii*) trees. *Can J For Res* 21:1589-1595
- Earnshaw MJ (1981) Arrhenius plots of root respiration in some arctic plants. *Arct Alp Res* 13:425-430
- Edwards NT, Harris WF (1977) Carbon cycling in a mixed-deciduous forest floor. *Ecology* 58:431-437
- Fukuzawa K, Shibata H, Takagi K, Satoh F, Koike T, Sasa K (2007) Vertical distribution and seasonal pattern of fine-

- root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: implication of the understory vegetation, *Sasa* dwarf bamboo. *Ecol Res* 22:485-495
- Hansen GK (1980) Diurnal variation of root respiration rates and nitrate uptake as influenced by nitrogen supply. *Physiol Plant* 48:421-427
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000) Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48:115-146
- 彦坂幸毅 (1999) 植物の窒素利用. (渡邊 昭, 篠崎一雄, 寺島一郎監修) 植物の環境応答. 秀潤社, 東京, pp 160-170
- Koyama L, Tokuchi N (2003) Effects of NO₃⁻ availability on NO₃⁻ use in seedlings of three woody shrub species. *Tree Physiol* 23:281-288
- Kurimoto K, Day DA, Noguchi K (2004) Effect of respiratory homeostasis on plant growth in cultivars of wheat and rice. *Plant Cell Environ* 27:853-862
- Larcher W (1995) *Physiological plant ecology*. 3rd edn. Springer Heidelberg New York
- Lee CY, Tsuno Y, Nakano J, Yamaguchi T (1994) Ecophysiological studies on the drought resistance of soybean : II. Effect of soil water deficit on leaf wilting and changes in photosynthesis and bleeding influenced by re-watering. *Jpn J Crop Sci* 63:215-222
- Lee M, Nakane K, Nakatsubo T, 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
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G (2004) Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiol* 24:901-909
- 三村徹朗 (1999) 植物とリン環境の関わり合い. (渡邊 昭, 篠崎一雄, 寺島一郎監修) 植物の環境応答. 秀潤社, 東京, pp 191-199
- 莫 文紅・関川清広 (2005) 土壌からの炭素放出の定量. *日本生態学会誌* 55:125-140
- Muraoka H, Tang Y, Terashima I, Koizumi H, Washitani I (2000) Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant Cell Environ* 23:235-250
- Naito H, Tsuchiya M, Kumano S (1994) Physiological response to salinity in rice plant: II. Relationship of sodium exclusion to transpiration and root-respiration rates in NaCl-treated rice plant. *Jpn J Crop Sci* 63:320-325
- Nakane K, Yamamoto M, Tsubota H (1983) Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem. *Jpn J Ecol* 33:397-408
- Nakatsubo T, Bekku Y, Kume A, Koizumi H (1998) Respiration of belowground parts of vascular plants: its contribution to total soil respiration on a successional glacier foreland in Ny-Ålesund, Svalbard. *Polar Res* 17: 53-59.
- Nakatsubo T, Bekku SY, Uchida M, Muraoka H, Kume A, Ohtsuka T, Masuzawa T, Kanda H, Koizumi H (2005) Ecosystem development and carbon cycle on a glacier foreland in the high Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *J Plant Res* 118:173-179
- Ohashi M, Gyokusen K, Saito A (2000) Contribution of root respiration to total soil respiration in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) artificial forest. *Ecol Res* 15:323-333
- 大橋瑞江・斎藤 明 (1998) 植物の根に関する諸問題 [54] 一生態学の立場からみた樹木根の呼吸測定とその意義一. *農業および園芸* 73:67-71
- Reich PB, Teskey RO, Johnson PS, Hinckley TM (1980) Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Sci* 26:590-598
- Saitoh K, Doi T, Kuroda T (2000) Effects of nitrogen application on dark-respiration in different parts of rice seedlings. *Plant Prod Sci* 3:243-245
- Satomura T, Hashimoto Y, Koizumi H, Nakane K, Horikoshi T (2006) Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate deciduous forest in central Japan. *Ecol Res* 21:741-753
- Schulze ED, Čermák J, Matyssek R, Penka M, Zimmermann R, Vasíček F, Gries W, Kučera J (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees — a comparison of xylem flow porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66:475-483
- Shinano T, Osaki M, Tadano T (1995) Comparison of growth efficiency between rice and soybean at the vegetative growth stage. *Soil Sci Plant Nutr* 41:471-480
- 末吉 邦 (2003) 無機窒素トランスポーター. (加藤 潔・島崎研一郎・前島正義・三村哲郎監修) 植物の膜輸送システム. 秀潤社, 東京, pp 48-56
- Taiz L, Zeiger E (2004) *Plant physiology* 3rd edition (西谷和彦・島崎研一郎監訳) 培風館, 東京, pp 221-257
- Tate KR, Ross DJ, O'Brien BJ, Kelliher FM (1993) Carbon storage and turnover, and respiratory activity, in the litter and soil of an old-growth southern beech (*Nothofagus*) forest. *Soil Biol Biochem* 25:1601-1612
- Uchida M, Nakatsubo T, Horikoshi T, Nakane K (1998) Contribution of micro-organisms to carbon dynamics in black spruce (*Picea mariana*) forest soil in Canada. *Ecol Res* 13:17-26
- van der Werf A, Kooijman A, Welschen R, Lambers H (1988) Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiol Plant* 72:483-491