

ヒノキからみた樹木細根系内の生活環における異質性と生態系機能

菱 拓雄

京都大学大学院農学研究科森林生態学研究室

要 旨：細根は樹木の土壌資源獲得機能を持つと同時に、土壌生態系への分解基質供給といった生態系機能を持つ。近年では、これらの両機能の関係を明らかにするため、細根系を構成する個根の性質の違いが注目されている。細根系内では、分枝位置に従って、先端ほど吸収力が高く、基部ほど低くなる。これは、個根の齢が増加するためだけでなく、原生木部などの維管束形態によって先天的に決められた生活環や機能の違いによるためでもある。樹木細根系では二次成長によってストレスから守られた長寿の基部が生存している間に先端の一次組織を中心とした吸収根を付け替える生活環の分化によって吸収力を維持している。したがって、先端の個根は基部近くの個根に比べ、枯死率が高い。枯死率の高い個根は枯死しにくい個根に比べて分解速度が速いことから、細根系内の個根の枯死様式は土壌分解系における根の働きにも重要な意味を持つ。これらのことから、土壌資源獲得能力を維持するための細根構造の維持様式は、個根の生態系機能における役割の違いと関係している。今後は植物細根構造の種内・種間変異、環境応答などを詳細に調べることで、樹木の土壌資源獲得機能から生態系機能の機構が明らかにされることが期待される。

キーワード：個根の生活環、枯死率、根系構造、細根の生態系機能、分解速度

Heterorhizic life cycles and ecosystem functions within a fine root architecture in *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) : Takuo HISHI (Laboratory of Forest Ecology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University)

Abstract: In relation to the linkage between physiological and ecosystem functions of fine roots in tree species, this article is reviewed from our work about forming and maintenance processes of fine root architecture in Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.). Apical roots are higher in physiological activities than the basal roots, because of not only aging, but also ontogenetic difference, 'heterorhizy'. These physiological functions affect the demography of individual roots within a fine root architecture, i.e., mortality rate is higher in apical roots than in a basal roots. Moreover, apical roots tend to die before secondary growth, whereas basal roots tend to die after secondary growth. These life cycle processes relate with decomposition rates. Thus, the heterorhizic fine root architecture is important not only for physiological functions but also for ecosystem functions. Further studies in plasticity of fine root architecture among inter- or intra-species to environmental factors will be needed to reveal the linkage between physiological and ecosystem functions of fine roots.

Keywords: Decomposition rate; Ecosystem function of fine root system; Life cycle of individual root; Mortality; Root architecture

1. はじめに

根の形成・維持などの振る舞いは、それぞれの植物個体による養・水分獲得という採餌行動として捉えられてきたが、生態系の物質駆動という大きな流れに向かう行動として理解されることはあまりなかった。樹木は、個体が生存する間、数十年以上にわたって、土壌資源を獲得し続ける必要がある。このために常に細根（通常直径 1-2mm 以下の根とされている根）を交換しており、多くの森林では毎年林床に降り積もる落ち葉と同等かそれ以上の有機物を土壌に供

給している (e.g. Vogt et al., 1996; 1986)。農業生態系では、外部から肥料によって植物の養分が供給される外部循環系であるのに対し、自然生態系では、植物自身が生産する枯死遺体が分解され、無機養分が再び植物に供給される内部循環が卓越している。それゆえ、農地生態系では馴染みがないが、自然生態系では植物器官の生理的機能だけでなく、枯死様式と土壌物質循環の間での相互作用を解明することが重要な課題になっている。以上のように、自然生態系では樹木細根は二つの重要な機能を持っている。

2006年2月6日受付

*連絡先 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院農学研究科森林生態学研究室
Fax: 075-753-6080 E-mail: tak@kais.kyoto-u.ac.jp

一つは個体の成長に必要な養分・水分といった土壌資源の獲得機能、もう一つは細根の生産と分解を介した土壌養分を生み出すための基質として働く生態系機能である。樹木は、地下部の資源を獲得するために細根系を形成、維持し、それによって巨大な細根系の生産と土壌への有機物供給が生じている。

熱帯林や温帯林、亜寒帯、ツンドラなどの気候帯スケールで比較すると、森林生態系における樹木細根の生産量は、降水や気温といった気候条件、地質や養分といった土壌条件などの外的要因によって決定されている (Vogt et al., 1996)。一方で、樹木個体による細根系構造の形成・維持特性といった生理的な内的要因が地下部生産とどのように関係するのかについてはほとんど分かっていない。これは生理生態学的な立場からは、細根がいつ、どのように、どのくらい付け替えられるのか、といった動的な視点が欠けていたためであり、生態系生態学的な立場からは、植物の生理的な制約や生長戦略に関する視点が欠けていたためである。

これまでの森林における細根の研究では、細根系は全て均質な吸収器官として位置づけられてきた。一方で根は、発生から加齢に伴って土壌資源の吸収機能が低下していくことが広く知られている。さらに最近の研究では、細根系を構成する個根は、例えば分枝位置や直径に従っ

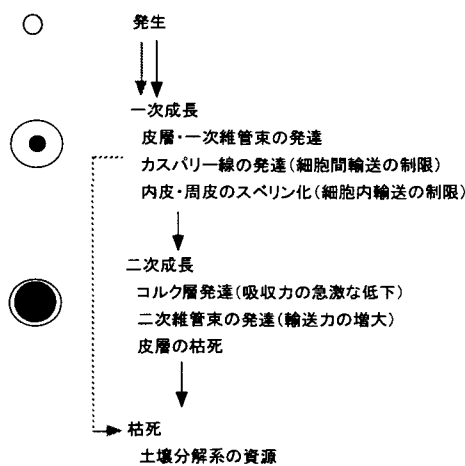
て、季節性、枯死率、化学性における異質性をもつことが示されている (Wells & Eissenstat, 2001; Pregitzer et al., 2002)。細根の枯死率の違いは、細根系を通して土壌に供給される有機物量に影響する。また、化学性の違いは、土壌における有機物分解速度に影響する。このように、同一細根系に含まれる個根の異質性は、土壌資源の吸収機能だけでなく、土壌の物質動態における寄与の違いを導くと考えられている。

この記事では、細根系の吸収機能と生態系機能の関係を細根系の構造形成・維持様式の面からみて、分枝位置に従う細根系構造内の性質がどのように異なり、その性質の違いが、土壌の物質循環とどのように関係しているかについて、主に著者の行ってきたヒノキ細根系内における生活環の異質性に着目した研究を中心に紹介する。

2. 細根系内における個根性質の異質性

細根系に含まれる個根の性質の違いは、加齢と発生時に持っている先天的性質の二つによってもたらされる (Hishi & Takeda, 2005a)。樹木の根の生活環は、以下のように進行する。まず頂端分裂組織から発生し、皮層細胞、一次維管束系を発達させる一次成長を経る。この間、皮層細胞ではカスパー線（細胞間輸送の制限）の内皮・周皮のスベリン化（細胞内輸送の制限）により、細胞外の養分移動が制限されていく。次に、コルク層形成、二次維管束系の発達による二次成長過程に至る。根は、これらの過程のいずれかの段階で枯死する（第1図; Esau 1974; 森田 2000）。二次成長は、樹木個根の成長における最も劇的な解剖学的変化の一つであり、コルク層の発達は、呼吸コストの高い皮層細胞の脱落及び、根の吸収能力の著しい低下、外部ストレスに対する抵抗性の向上をもたらす (McKenzie & Peterson, 1995a, b)。二次成長を経た根は、養・水分吸収器官から、通導器官として機能するようになる。

根は、必ず先端が伸長して成長する、という性質上、根系構造で先端に位置する最も若い根から基部に向かうにつれて齢は高くなる。齢の増加に伴い、個根は生きた柔組織を中心としたものから、二次組織を中心とした器官に移行する。先端部から基部の根に向かうに従い、個根の形態的特性や生理的活性、例えば、直径、組織密度の増加や、根長・根重比、呼吸量、吸収力、窒素濃度が低下する (Peterson et al. 1999; Pregitzer et al. 2002; Pregitzer et al. 1997) のは、このような個根の加齢による組織変化によって説明できる。しかしながら、根系内におけるそ



第1図 樹木個根の生活環。大きく分けて二つの生活環が考えられる。二次成長性の生活環は実線矢印、二次成長しない根の生活環は点線矢印で示されている。左の絵はそれぞれの発達段階における根の横断面の模式図。二次組織を中心とした維管束系（灰色）と柔組織を中心とした皮層（白抜き）の割合は発達段階で明らかに異なる (Hishi & Takeda, 2005aより改変)。

それぞれの個根によって、生産と枯死のタイミングが異なる細根系では、単に根端からの距離によって、連続的に齢構成や生理的変化を説明することはできない。樹木細根系における生理的特性の分布様式をより正確に知るためにも、細根系内の個根がどんな時期に、どのようなサイズのユニットで枯死・生産するのかを詳しく調べるのが重要である。

個根の加齢による生理的変化と同時に、細根は伸長と分枝によって分枝構造を発達させる。近年、細根系の分枝構造内の個根特性から、細根系機能の特性を理解しようとする気運が高まっている (Pregitzer 2002)。これまでの研究では細根の動態はサイズクラスのみを頼りに測定が行われ、細根系の中での個根の明確な機能や発達の違いを認識することができなかつた。細根系構造の発達・維持様式から樹木個体の生産様式をより詳細に理解するためには、細根系構造を構成する個根の構造内での位置付け及び発生・枯死様式と関連づけて理解することが必要である。

Hishi & Takeda (2005a, b) は、個根の解剖学的特性、特に原生木部数に着目してヒノキ細根系の発達・維持様式の研究を行っている。原生木部は維管束要素内ではじめに作られる木部で、後生木部 (meta-xylem) を含めた一次木部の最も外側に形成される。原生木部の数は、個根の生活環を通して変わらない。また、仮導管が木部要素として規則的に配列される針葉樹においては、一次成長、二次成長、枯死の過程でも根の横断面の顕微鏡観察から原生木部を容易に確認できる (荏住, 1979)。また、原生木部の分布は基本的に先端から基部に向かって増加することが知られている (Esau, 1964; Wilcox, 1962)。また、原生木部の増加に伴い、初期直径及び維管束サイズが増加するため、原生木部数の違いは個根に配分される栄養配分にも影響することが考えられる (Hishi & Takeda, 2005b)。これらのことは、原生木部数が個根の組織変化を通じても変わらない先天的特性として利用でき、さらに加齢現象と独立した、分枝位置と個根性質の対応関係を説明する指標とできる可能性が

第1表 一年間埋めたイングロスコアから毎月得た細根に含まれていた、各成長段階に含まれる原生木部群の割合。(Hishi & Takeda, 2005aを改変)

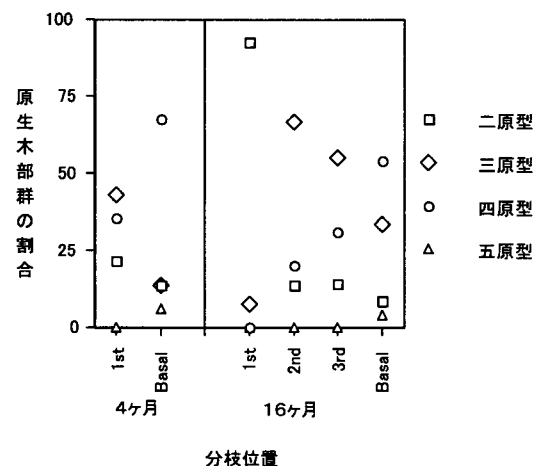
| | 二原型 | 三原型 | 四原型 | 五原型 |
|-----|-----|-----|-----|-----|
| 一次根 | 39 | 41 | 19 | 1 |
| 二次根 | 8 | 43 | 37 | 4 |
| 枯死根 | 67 | 27 | 5 | 0 |

あることを示している。

細根の成長段階はしばしば色によって区分される (McKenzie & Peterson, 1995a, b)。Hishi & Takeda (2005a) では、ヒノキ林で細根を見た目の色の違いとそれらの解剖学的特性から、発生した直後の一次根 (表面がなめらかなオレンジ・赤)・二次生長後の二次根 (表面に皺のある茶色)・枯死根 (黒) の各成長段階に分け、それぞれの原生木部群 (同じ原生木部数の個根集団) との対応関係を明らかにした (第1表)。方法にはイングロスコア法を用い、細根の発達・維持様式を検討した。原生木部数が二つの二原型の根では二次成長まで移行する確率が低く、土壌に含まれる枯死根のほとんどが二原型であった。四原型は二次成長した根に含まれる割合が高く、枯死根からは、ほとんど四原型が見いだされなかつた。三原型は全ての成長段階に多く含まれていた。つまり、発生した一次根が二次成長に移行するかどうかは、原生木部の数に依存している。原生木部が発生時にすでに決定されていることから、個根の生活環は発生段階ですでに決定されているといえる。

新しく発生した一次根に含まれる原生木部群の割合を時系列でみると、まず四原型を多く作り、三原型を形成した後、二原型を配置するという順番で細根系が形成されていた。これに従い細根系の分枝数は指数関数的に増加し、二原型を配置する時期に最大となった。

以上のことから、細根系はまず二次成長する



第2図 イングロスコアに進入後4ヶ月目と16ヶ月目の細根系における、各分枝位置ごとの原生木部群の割合。1stは頂端分裂組織を含む先端根、2ndは1stを保持する根、3rdは2ndの合流部分の根、Basalはイングロスコアに進入した点を含む最も基部に近い根 (Hishi & Takeda, 2005bを改変)。

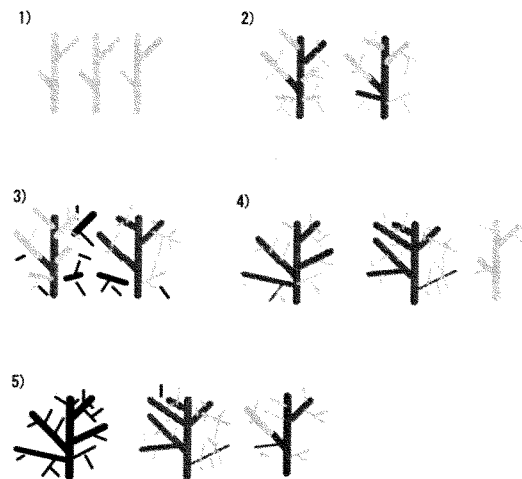
根を発達させ、それを構造骨格として、先端に二次成長に移行しない根を付加するという分枝構造の発達様式がみられる。発達途中と発達後における細根系内の分枝位置における原生木部群の分布（第2図）からみても、原生木部の分布様式が根系の構造位置に従って形成される過程が分かる。また、発達した細根系内の原生木部群の配置様式は、細根系内の構造位置に従って先天的な生活環の違いを示している。生活環の違いは、細根系構造内での齢による機能の違いをより明確に際立たせる。なぜなら、交換される先端根は、それが所属する根を元々形成した根端よりも若いはずだからである。樹木の細根系構造における個根の齢の違いや加齢に伴う生理的性質の変化は、特に先端の交換を何度も繰り返した場合、先端からの距離に従って比例、連続的に分布するのではなく、細根系構造内の分枝位置に従って、断続的に分布していると考えられる。細根系内の齢構成は、個根の生活環の違いからも影響を受けるのである。

3. 生活環の異なる個根の動態と生態系機能

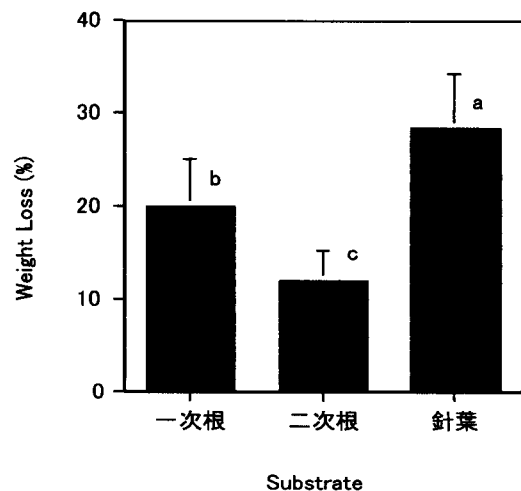
樹木細根の研究において、細根系の生態系における役割を明らかにすることは非常に重要である。細根の生態系機能を定量化するための重要なパラメータとして、細根の現存量、生産量、枯死量（しばしば安定した森林では生産量と同等とみなされる）、回転速度、分解速度などがあげられる。一般的には、細根量の動態を把握することで、細根の生産・枯死量の推定ができる（里村ら 2001）。

細根の土壌への加入を決定する個根の枯死率は、その寿命と強く関係する。近年の mini-rhizotron 法による研究から、個体内の個根の寿命は、数週間から数年に至るまで様々であり（Eissenstat & Yanai, 1997）、根の発生時の直径が十分の数 mm 違うだけで寿命は大きく異なることが分かった（Wells & Eissenstat 2001）。つまり、一つの細根系内でも明確な枯死率の違いがある。

樹木細根は、コルク層の発達によって吸収機能を低下させる代わりに外部ストレスから保護されるようになるため、二次成長は根の寿命の増加に寄与すると考えられる。Hishi & Takeda (2005b) では、四原型の根は、二年間単調に増加し続けたのに対し、二、三原型の根は増減を繰り返した。これは根の枯死率は先端近くの二原基で高く、基部近くの四原基では低いということを示している。これらの結果をまとめたものを第3図に示した。細根系では枯死するユ



第3図 Hishi & Takeda (2005b)における、インゲロスコア（3月に埋設）内の細根系動態の模式図。薄い灰色：一次根、濃い灰色：二次根、黒：枯死根。細根系は、先端のみ枯死する場合と、二次成長根からそれに所属する先端までが枯死する場合がある。
1) 埋設後4ヶ月目（梅雨）、三・四原型を中心とした細根系の進入。2) 7ヶ月目（秋）、二原型の先端配置による分枝の促進。四原型基部の二次成長。3) 16ヶ月目（梅雨）、先端に位置する二原型の多量枯死。三原型の根の成長。4) 19ヶ月目（秋）、二原型からなる先端根の再配置。三・四原型からなる新規細根群の加入。5) 24ヶ月目（冬）、三・四原型からなる、二次根を中心とした細根群全体の枯死。



第4図 リターバッグ実験による重量減少率。林床で集めたヒノキの一次根、二次根、針葉をそれぞれ6ヶ月間現地土壌中で分解させた。エラーバーは標準偏差。英文字の違いはそれぞれが有意水準0.05で有意に異なることを表す。

ニットサイズは様々であり、細根系のうち、先端のみ枯死するサイクルと、より基部から先端に至るまでが一時に枯死するこのような枯死様式の違いが見られる。細根系内の選択的な枯死様式は、これまでほとんど知られておらず (Pregitzer, 2002)、解剖学上の先天的な形態の違い (異形根性: Heterorhizy) に着目して、細根系内の個根動態から細根の枯死様式を示した研究はこれが初めてである。

さらに根系内の個根生活環の異質性は、土壌における枯死根の分解様式の異質性ももたらすと考えられている。Hishi & Takeda (2005b) では、二次成長した根では二次成長していない根よりも有意に C/N 比が高いことを示した。実際に分解試験をすると、二次成長した根はしていない根や針葉よりも分解率は有意に低かった (第 4 図)。第 2 図の原生木部群の分布様式と、第 1 表の二次成長への移行確率をあわせて考えると、先端の個根ほど基部側の個根に比べて分解速度は高いと結論づけられる。

これらの結果は過去の研究に一致する。Ruess et al. (2002) は、寿命の短い根ほど土壌で消失する速度が速いことを示した。Pregitzer et al. (2002) や Guo et al. (2004) は、各分枝位置におけるリグニン、炭水化物、C/N 比などの化学組成の違いから、分枝位置に従って分解系における役割が異なり、先端ほど分解速度が速いことを予測した。

先端の寿命の短い根ほど速く分解するのは、おそらく加齢するに従って増加する二次組織の影響が大きいと考えられる。植物体に含まれるリグニン、スベリンなどの二次組織構成要素は微生物による分解作用を受けにくい (Berg & McClaugherty, 2002)、二次成長する前と、した後の根の枯死遺体での分解速度の違いがみられると考えられるのである。このため、個根の二次成長は樹木細根の生態系機能を考える上で極めて重要なのである。

以上のことから、細根系の分枝構造内の個根によって (1) 寿命が異なること、(2) 枯死後の分解速度が異なることがわかる。このことは、細根系の生態系機能すなわち土壌分解系への寄与が一様でなく、分枝構造が重要な意味を持っていることを示している。

4. おわりに

以上に示してきたように、ヒノキ細根系を構成する個根には生活環上の違いがあり、それが細根系内における吸収機能の違いと、生態系機能の違いを生み出している。また、これらの違

いは細根系構造の分枝位置に拘束されている。

細根系の構造特性や個々の根の配置様式は、同種内でも立地条件、土壌層位、微生物との関係性の違いによって異なり、また種間でも大きく異なっていることが示されてきている。これらの違いは樹木による土壌資源の獲得機能の違いだけでなく、土壌資源の生産様式、つまり生態系機能の違いをも示しているかもしれない。今後、細根系構造の種内可塑性、種間差を明らかにしていくことで、生態系レベルの物質循環を駆動する機構が、樹木の資源獲得戦略から明らかにされることが期待される。個々の生き物の生理・生態学的な行動が、結果として生態系のようなマクロスケールの流れにつながっていることを明らかにしていく研究は、生物を理解するための有意義な方向性のひとつを示しているのではないだろうか。

謝辞

本稿の作成に当たり、横浜国立大学土壌学研究室の藤巻玲路博士、京都大学森林生態学研究室の水町衣里各氏の助言に深く感謝します。

引用文献

- Berg, B., McClaugherty, C. 2003. Plant Litter Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Eissenstat, D.M., Yanai, R.D. 1997. The ecology of root life span. *Adv. Ecol. Res.* 27:1-60.
- Esau, K. 1964. *Plant Anatomy*. 2nd. ed. John Wiley and Sons, Inc.
- Guo, D.L., Mitchell, R.J., Hendricks, J.J. 2004. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecol.* 140: 450-457.
- Hishi, T., Takeda, H. 2005a. Life cycles of individual roots in fine root system of *Chamaecyparis obtusa*. *J. For. Res.* 10: 181-187.
- Hishi, T., Takeda, H. 2005b. Dynamics of heterorhizic root systems: protoxylem groups within the fine-root system of *Chamaecyparis obtusa*. *New Phytol.* 167: 509-521.
- 森田茂紀 2000. 根の発育学. 東京大学出版. 東京.
- 荻住昇 1979. 樹木根系図説. 養賢堂. 東京.
- McKenzie, E.B., Peterson, C.A. 1995a. Root browning in *Pinus banksiana* Lamn. and *Eucalyptus pilularis* Sm. I. Anatomy and permeability of the white and tannin zones. *Bot. Acta.* 108: 127-137.
- McKenzie, E.B., Peterson, C.A. 1995b. Root browning in *Pinus banksiana* Lamn. and *Eucalyptus pilularis* Sm.

- II. Anatomy and permeability of the cork zone. Bot. Acta. 108: 138-143.
- Peterson, C.A., Enstone, D.E., Taylor, J.H. 1999. Pine root structure and its potential significance for root function. Plant. Soil. 217: 205-213.
- Pregitzer, K.S. 2002. Fine roots of trees - a new perspective. New Phytol. 154: 267-273.
- Pregitzer, K.S., Deforest, J.L., Burton, A.J., Allen, M.F., Ruess, R.W., Hendrick, R. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. Ecol. Monogr. 72: 293-309.
- Pregitzer, K.S., Kubiske, M.E., Yu, C.K., Hendrick, R.L. 1997. Relationships among root branch order, carbon and nitrogen in four temperate species. Oecol 111: 302-308.
- Ruess, R.W., Hendrick, R.L., Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Sveinbjornsson, B., Allen, M.F., Maurer, G.E. 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. Ecol. Monogr. 73: 643-662.
- 里村多香美、中根周歩、堀越孝雄 2001. ミニライゾトロンによる樹木細根の純生産の解析. 根の研究 10: 3-12.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant Soil 187: 159-219.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Vogt, D.J. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. Adv. Ecol. Res. 15: 303-377.
- Wells, C.E., Eissenstat, D.M. 2001. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. Ecology 82: 882-892.
- Wilcox, H. 1962. Growth studies of the root of incense cedar, *Libocedrus decurrens*. 1. The morphological features of the root system and growth behavior. Am. J. Bot. 49: 237-245.