

題目：Soil nitrogen dynamics affected by fine roots of a canopy tree species in a northern hardwood forest in eastern Hokkaido, Japan

(北海道東部の北方広葉樹林において林冠木の細根が影響を及ぼす土壌窒素動態)

要約：

窒素は多くの森林生態系において一次生産を制限する要因である。気候変動や地球温暖化の緩和に対し持続可能な森林管理が求められているが、そのためには森林生態系における窒素循環を解明することが必要である。森林土壌に蓄積する窒素の多くは植物が直接利用できない高分子量の有機態窒素であり、土壌における窒素循環プロセスである分解・無機化を経て植物が利用可能な低分子量の有機態窒素や無機態窒素へと転換される。分解・無機化の過程は土壌微生物が細胞外酵素を生産することで担うが、植物の根は周囲の微生物に根滲出物と呼ばれる易分解性の炭素化合物を供給することで、微生物の群集構造を変化させ、微生物の量や活性を高めることで、根の周りにおいて有機物の分解・無機化を促進することが知られている(根圏効果)。細根において共生している菌根菌の働きも根圏効果に重要であることが知られている。一方でこれらの根圏効果に関する知見は主に草本や実生における研究で明らかにされてきたものであり、森林を構成する林冠木に関する知見は限られている。また、植物の根からの炭素供給が根圏効果を駆動することから、多くの研究は盛んに光合成が行われる成長期に行われて来たが、近年、冬季の積雪下においても微生物は活動しており、落葉樹であっても落葉後に窒素を吸収しているなど、冬季の物質循環や植物の活動の重要性が指摘されている。しかし、森林の林冠木における根滲出物の季節性や冬季の根の周囲での分解・無機化の促進に関しては不明な点が多い。さらに、植物は窒素の吸収も行うため、植物の根は吸収による減少と分解・無機化の促進による増加という対立する二つの方向で植物が利用可能な土壌の低分子量の有機態窒素量や無機態窒素量に影響している。そのため、吸収と分解・無機化促進のバランスを解明することは林冠木の根と森林土壌の窒素動態との関係の解明し、森林における窒素循環を解明するために必要不可欠である。

本研究では、北海道東部の広葉樹林の林冠木であるミズナラ(*Quercus crispula* Blume)の細根と土壌窒素動態との関係性を、年間を通して明らかにすることを目的とした。本目的を達成するために、第三章において根圏効果を駆動する要因である根滲出物の季節性および根滲出物量に影響する要因の解明を行った。また、第四章において、林冠木における根圏効果の季節性を明らかにするために、休眠初期、休眠後期および成長期において根の周囲の微生物群集の群集構造や量および細胞外酵素活性の測定を行っ

た。さらに、第五章において、林冠木であるミズナラの根による吸収と無機化促進の年間でのバランスを明らかにするため、野外で生きたまま根を用いた土壌培養実験を行った。

第三章では、ミズナラの根滲出物の量の季節性とその量に影響する要因を解明するために、展葉後の5月から落葉後である11月にかけて毎月、根滲出物を採取した。その結果、ミズナラの根滲出物量は明確な季節変動は示さなかった一方で、日々の変動が大きいことが明らかとなった。赤池情報量基準に基づくモデル選択の結果、採取日前日の日射量を唯一の要因とする線形モデルが選択された。つまり、季節的に変化をする気温などの要因よりも日々大きく変動する日積算日射量が強く根滲出物の量に強く影響していることが明らかとなった。また、本研究において落葉後も一定量の根滲出物の放出がみられた。このことから、落葉後の冬季も根から炭素が一定量供給されるために根の周りでは微生物の量が多く、活動が活発であり、分解・無機化が促進されることが示唆された。

第四章では、微生物群集および細胞外酵素活性に対する根圏効果の季節変化を、落葉後である休眠期も含め明らかにすることとした。そのために第四章では、ミズナラ根圏および非根圏土壌における細胞外酵素のポテンシャル活性、細菌、真菌および古細菌の群集構造と遺伝子量、土壌の理化学特性を休眠初期である落葉後積雪前(11月：初冬)、休眠後期である融雪後展葉前(4月末から5月：初春)および成長期中期(8月：盛夏)に調査した。細菌・古細菌群集構造は、根圏・非根圏で有意に異なり、富栄養性の微生物であると考えられる *Actinobacteria* や *Bacteroides* に含まれる微生物が根圏で多かった。また、細菌の群集構造は、季節でも異なり、盛夏には *Proteobacteria* の相対優占度が高かった。ただし細菌および古細菌全体の遺伝子量は、どの季節においても根圏・非根圏で有意な差は見られなかった。一方で、真菌は *Archaeorhizomycetes* が根圏で有意に少なかったが、他の分類群では、根圏・非根圏で優占度に有意な違いがなかった。真菌の機能群のうち菌根菌が含まれる共生菌も初冬や初春に比べ盛夏に相対優占度が高かったが、根圏・非根圏の違いは有意ではなかった。真菌全体の遺伝子量は、どの季節においても根圏で高い傾向がみられた。窒素循環に関わる細胞外酵素のポテンシャル活性は、どの季節においても根圏で非根圏よりも有意に高かったが、季節による違いは見られなかった。これらのことから、林冠木の細根は落葉後も正の根圏効果を持ち、根の周囲で分解・無機化を促進することが示唆された。また、植物が利用しやすい可溶性の有機態窒素および無機態の窒素量は、休眠初期および休眠後期には根圏では非根圏よりも高いという結果が得られた。一方で、盛夏には根圏・非根圏における可溶性の有機態窒素量の差は有意ではなかった。土壌の植物が利用可能な窒素量は、根による吸収と微生物による分解・無機化の促進によって決まると考えられるため、根による吸収は休眠期はあまり多くない一方で、成長期と同様に根の周囲では、細菌・古細菌の群集構造を変え、真菌の遺伝子量を増やすことで、窒素の分解・無機化に関する細胞外酵素の活性を高め、窒素

循環を促進することが示唆された。

第五章では、林冠木の細根による吸収と分解・無機化の促進を考慮しつつ、細根が窒素循環に与える影響を評価するために、野外における土壌培養と窒素バランス法による窒素吸収量推定を組み合わせた新手法を開発した。土壌培養はレジンコア法で用いられる手法を一部改良したものであり、林冠木の細根を生きたまま培養容器側面から挿入することで土壌培養期間中に細根が土壌へ与える影響を考慮した。さらに毎木調査、リタートラップおよびイングロースコア法による成長量推定と各部位の窒素濃度を用いて、窒素バランス法により年間の窒素吸収量の推定を行った。本法を用い、生きたミズナラ細根を用いて 0-10 cm 深の土壌を約 1 年間現地で培養し、培養終了時の土壌中の無機態窒素現存量および根圏・非根圏の細胞外酵素活性を調査した。その結果、細根による年間の窒素吸収の推定値は、根圏効果によって促進された窒素の無機化量よりやや多いがほぼ同等であると推定された。また、土壌中の可溶態の有機態窒素量も細根の有無で差は見られなかった。つまり、細根による根圏効果によって促進された量は速やかに吸収され、年間では見かけ上は林冠木の細根は、土壌の植物が利用可能な窒素量に影響しないということが示唆された。

第六章では、林冠木の根滲出物(第三章)、根圏効果の季節性(第四章)および細根による年間での吸収-窒素循環促進のバランス(第五章)の結果をまとめ、北海道東部の林冠木が季節的に、また年間で土壌の植物が利用可能な窒素量とどのようなかわりを持つのかを議論した。第三章および第四章の結果から、落葉後の休眠期であったとしても、ミズナラは地下部への炭素投資によって根圏の窒素循環を促進させていることが考えられた。一方で、休眠期中の窒素吸収量は成長期の吸収量よりも少なく、植物が利用可能な窒素量を増加させる方向の影響を与え、成長期においては吸収が大きくなるため、植物が利用可能な窒素量を減少させるという季節的な林冠木-土壌窒素の関係性の違いも示唆された。しかし、そうした土壌窒素量への影響の季節的な違いにもかかわらず、第五章の結果は、二つの対立する窒素量への影響、つまり吸収と分解・無機化の促進は 1 年間というタイムスケールではつり合いが取れていることが示唆された。このように本研究では、ミズナラの細根は土壌中の植物が利用可能な窒素量に季節によって異なる影響を与える一方で、吸収と窒素循環プロセスの促進のバランスにより年間では見かけ上は土壌窒素量に影響しないことを明らかにした。地球温暖化による植物の成長期の長期化が報告されているが、本研究の結果から、成長期が長期化することで林冠木がより窒素を吸収し、現在の吸収-分解・無機化促進のバランスが崩れ、植物間の窒素獲得競争にも影響を及ぼすことが示唆された。