

マレーシアにおける早生樹種 *Endospermum diadenum* の萌芽特性と貯蔵物質

田中憲蔵 (森林総研)・米田令仁 (国際農研)・市栄智明 (高知大農)・
MA Azani・NM Majid (マレーシアプトラ大)

要旨: 東南アジアに生育するトウダイグサ科の *Endospermum diadenum* (現地名: *Sesendok*) は、成長が速く用材として植林も行われている。熱帯産の早生樹種には、ユーカリなど萌芽力が強い種が多く、収穫後の萌芽更新が行われているが、*Sesendok* に関しては研究例がほとんどなく、萌芽更新が可能かどうか不明である。本研究では、稚樹から成木までサイズの異なる個体を伐採し、*Sesendok* の萌芽枝の成長と根の貯蔵物質であるデンプンと全糖濃度の変化を調べた。伐採6ヵ月後には親株サイズに関係なく7割以上の個体で萌芽が発生し、比較的高い萌芽能力があることが分かった。伐採19ヵ月後には、地際直径10cm未満の小サイズの親株では、萌芽枝が2-3mに成長し、順調な更新が見られた。しかし、親株サイズが直径20cmを超える個体では、8割以上が枯死した。根のデンプンや全糖濃度は小サイズの親株で高い傾向があった。これらの貯蔵物質はサイズに関係なく伐採後減少し、特に貯蔵形態であるデンプン濃度の低下が大きかった。萌芽の成長速度と伐採前の根のデンプン濃度には正の相関が見られたが全糖濃度とは相関が無く、萌芽の成長には根のデンプン濃度が重要であると考えられた。
キーワード: 萌芽再生, デンプン, 炭水化物, 二次林, 熱帯林

Abstract: *Endospermum diadenum* (Euphorbiaceae) is fast growing and wide spread secondary forest trees in tropical Southeast Asia. Several tropical fast growing trees such as Eucalyptus usually shows high sprouting ability and managed as coppice stand. However it is little known about sprouting ability of *E. diadenum*. In this study, we conducted cutting treatment between different mother tree sizes from 1cm to 30cm in diameter at ground level in tropical secondary forest in Malaysia. We measured sprout diameter and height at 6, 12, 19 months after treatment, and root starch and sugar concentration at before and 6 month after the treatment. We found that there was high sprout occurrence (c.a. 70%) regard less tree size class after 6 month. In the small size class (diameter less than 10cm), maximum sprouted shoots reached 2-3m after 19 months. However many sprouted shoot were dead for large tree size class (diameter larger than 20cm) after 19 months. Root starch concentration positively correlated with sprout growth rate, though sugar concentration had no effect for the rate.

Keywords: coppice, *sesendok*, sprout, starch, secondary forest, TNC

I はじめに

樹木の萌芽は、樹木が攪乱などにより破壊された場合の個体の再生手段として重要な働きを持っている(3, 5, 9, 19)。コナラやクヌギに代表される萌芽能力の高い樹種では、伐採後の萌芽再生を期待した森林施業が行われてきた(5)。しかし萌芽能力は樹種による差が大きく、全く萌芽能力を持たない樹種も見られる(5, 20)。一般的には、河川敷や火災が起こる森林など、攪乱頻度が高い環境に生える樹木で萌芽能力が高い傾向が見られる(2, 7, 21, 23)。一方、同じ樹種でも、稚樹から成木までの生育段階によって萌芽能力が異なり、個体サイズと共に萌芽能力が高くなる種や(11, 20)、逆に萌芽能力が失われる種など様々である(5)。

萌芽の再生には、多くの場合、地上部の光合成器官が失われているため、樹体内の貯蔵物質が利用される(14, 17, 18)。これまでの研究から、特に糖やデンプンなど非構造炭水化物(TNC)の量や濃度と萌芽能力に相関があることが指摘されており(4, 10, 14, 16)、樹体内の貯

蔵物質を調べることで、萌芽能力を予測することが可能になると考えられる。

東南アジアに生育するトウダイグサ科の *Endospermum diadenum* (現地名: *Sesendok*) は、成長が速く、植栽後10-15年で直径30cm、樹高20mに達する(22)。材は加工しやすいためトレイや合板などとして幅広く利用され、早生の郷土樹種としてマレーシアなどでは植林が行われている(22)。熱帯産の早生樹種には、ユーカリやグメリアなど萌芽力が強い種が多く、伐採後の再植林の手間が省けることから萌芽更新が行われている場合がある(11)。*Sesendok* に関しては、萌芽特性についての研究例がほとんどなく、萌芽更新が可能かどうか不明である。本研究では稚樹から成木までサイズの異なる個体を伐採し、*Sesendok* の萌芽能力とデンプンなど樹体内貯蔵物質の変化について明らかにすることを目的に調査を行った。

II 材料と方法

調査はマレーシアセランゴール州に位置する Ayer

Hitam 森林保護区で行った。当保護林は熱帯湿潤気候に属し、年降水量は約 2700mm、年平均気温は約 25 度で明確な雨季乾季は無い (13)。調査林分はトウダイグサ科の *Endospermum* 属や *Macaranga* 属が主な構成樹種の二次林である。調査には、地際直径 1~30cm までのトウダイグサ科の遷移初期樹種である *Endospermum diadenum* を用いた。この樹種は、ボルネオ島やマレー半島の二次林に主に出現し、最大で樹高 35m、直径 100cm に達することもある。

調査個体は合計 38 個体で、地際直径別に、10cm 未満、10-20cm、20-30cm の 3 クラスに分けた。2006 年 8 月に対象個体を地際から 20cm の高さで伐採し、6 ヶ月後と 12 ヶ月後、19 ヶ月後に、再生した萌芽の数、基部直径、高さを測定した。萌芽枝の乾燥重量は萌芽枝の直径と高さから相対成長式で推定した (12)。

対象個体のうち 20 個体については、伐採前と伐採 6 ヶ月後の根の試料を採取し、デンプンと全糖濃度を調べた。また、予備的に直径 30cm 以上の非伐採木 5 個体の貯蔵物質も調べた。サンプリングは木工用ドリルで行い、主根の深さ 5 cm までの材をくりぬきすばやく冷凍した (8)。その後、試料を乾燥機に入れ 60°C で 48 時間全乾させた。乾燥した試料は粉砕機でパウダー状に粉砕した。粉砕試料をエタノールで熱抽出し、フェノール硫酸法を用いて全糖濃度を測定した。また、抽出後の残差について、酵素 (α -amylase 及び amyloglucosidase) を用いてグルコースに分解した後、フェノール硫酸法を用いて比色定量し、測定値に 0.9 を乗じてデンプン量とした (1, 6, 8)。

III 結果と考察

1. *Sesendok* の萌芽特性 *Sesendok* の萌芽能力は比較的高く、個体サイズでも能力が異なることが明らかになった (図 1)。萌芽枝をもつ個体の割合は、サイズが小さいクラスでやや高い傾向を示したが、すべてのサイズクラスで伐採 6 ヶ月後には 70% 以上の個体から萌芽が見られた。伐採 6 ヶ月後の萌芽発生個体当りの萌芽枝本数は、サイズの大きいクラスのほうが多く、10cm 未満クラスが約 2 本だったのに対し、20-30cm クラスでは約 6 本出現した。これらの結果から *Sesendok* は、伐採直後には比較的高い萌芽能力を持つと考えられた。

萌芽枝の本数は伐採後の時間経過と共に減少したが、10cm 未満の小サイズの個体では、1 本当りの萌芽枝が大きく成長し、萌芽による個体の再生が順調であった (図 1 C)。19 ヶ月後の萌芽枝の本数は、10cm 未満と 20-30cm クラスでは平均 1 本になった (図 1 B)。10-20cm クラスでは伐採 6 ヶ月後以降にも新しい萌芽枝が発生し、

12 ヶ月後に本数が約 6 本と最大になりその後低下した。しかし、萌芽枝を持ち生存している個体の割合は大サイズで減少し、19 ヶ月後には 10cm 未満のサイズクラスで 37% だったのに対して、10-20cm で 23%、20-30cm で 14% に低下した。萌芽枝がすべて枯れた個体は、その後の萌芽発生が見られず、根茎も枯死した。萌芽枝が枯死する直接的な要因は不明であったが、動物などによる被食や葉の病変はほとんど見られず、立ち枯れが多かった。萌芽枝の生存には、光や土壌水分環境が影響する可能性があり、また、大きな個体では、萌芽枝だけでは地下部の呼吸量をまかなうだけの光合成生産が得られず、枯死した可能性も考えられた (5, 17)。今後、萌芽を利用した施業を行うためには、これら環境要因と萌芽枝の生存の関係も調べる必要があると考えられる。

一方、生き残った萌芽枝の平均重量は、いずれのサイズクラスでも伐採後増加し続けたが、クラス間で重量に違いも見られた (図 1 C)。伐採 6 ヶ月、12 ヶ月後には、10-20cm クラスの個体で萌芽枝が最も大きかったが、19 ヶ月後には 10cm 未満の個体の萌芽枝が他のクラスの 3~10 倍に大きく成長した。このクラスの最も大きな萌芽枝は、樹高が 2~3 m に達した。

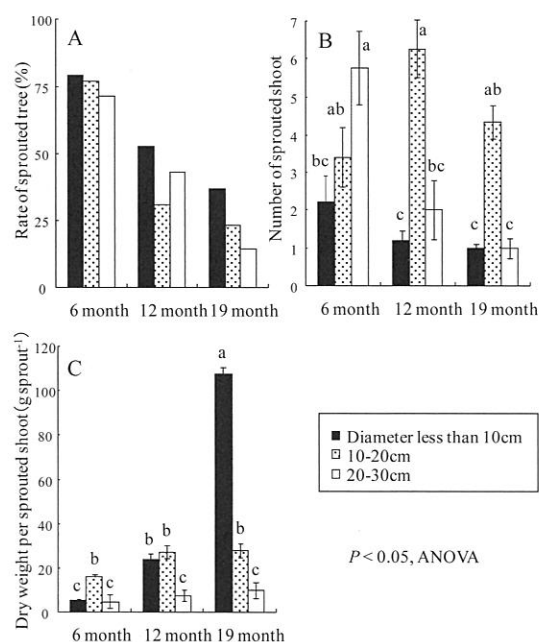


図 - 1. 個体サイズ別の伐採後 6 ヶ月、12 ヶ月、19 ヶ月後の萌芽枝を持つ個体の割合 (A)、萌芽枝の本数 (B)、1 本当りの平均萌芽枝乾重 (C)

Fig - 1. Sprouting rate (A), number of sprouted shoot (B), dry weight of each sprouted shoot (C) between parent size classes at 6, 12, 19 month after cutting

2. 個体サイズや伐採前後での貯蔵物質の変化 伐採前の *Sesendok* は、個体サイズと共に根のデンプンなど貯蔵物質の濃度が低下することが明らかになった(表1)。TNC 濃度(根のデンプンと全糖濃度を足した非構造体炭水化物濃度)やデンプン濃度と個体サイズの間には有意な負の相関が見られた。しかし、根の全糖濃度は、TNC 濃度と同様に個体サイズと共に緩やかに低下したが、有意差は検出できなかった。

一方、伐採前に比べ、伐採6ヶ月後のデンプン、全糖、TNC 濃度は萌芽発生の有無にかかわらず低下した。特に、デンプン濃度の低下が著しく、伐採前の3.2%から伐採後には0.4%と、約1/8になった。一方、糖濃度は伐採前には4%だったものが、伐採後には2.3%と1/2未満の低下にとどまった。デンプンは主に貯蔵形態の資源として知られ、伐採後 *Sesendok* がデンプンを分解して萌芽の成長や、残存した根系の呼吸基質などに利用していたことが推測された(2, 4, 7)。また、個体サイズとこれらの濃度にも統計的な関連は全く見られなくなった。

表 - 1. 伐採の前後での根のデンプン、全糖、TNC の濃度と個体サイズの関係。*は回帰分析での5%未満での有意差を示す。

Table - 1. Relation between mother tree size and concentrations of root stored resources (%) before and after cutting treatment. * mean $P < 0.05$

Treatment		Slope	Intercept	Regression coefficient	Average content (\pm SE)
Before cutting	starch	-0.073	4.16	0.22 *	3.2 (0.38)
	sugar	-0.036	4.44	0.20 ns	4.0 (0.16)
	TNC	-0.108	8.60	0.38 *	7.2 (0.41)
After 6 months	starch	0.000	0.39	0.00 ns	0.4 (0.10)
	sugar	0.001	2.30	0.00 ns	2.3 (0.21)
	TNC	0.001	2.69	0.00 ns	2.7 (0.28)

3. 萌芽能力と根の貯蔵物質の関係 根のデンプン濃度が高い個体ほど、萌芽枝の成長速度が大きいことが分かった。貯蔵形態の資源であるデンプン濃度と、伐採6ヶ月目までの萌芽枝重量の成長速度には有意な正の相関が見られた(図-2A)。しかし、糖濃度やTNC 濃度と萌芽枝の成長速度には有意な関係は見られなかった(図-2B,C)。これらのことから *Sesendok* では、炭水化物の貯蔵形態であるデンプン濃度が萌芽の発生や成長に関係していると考えられた。過去の研究からも、萌芽の発生や生育に根に貯蔵されているデンプンなど炭水化物が重要な働きをしていることが指摘されており、今回の結果と矛盾しなかった(2, 4, 14, 16, 17)。

IV まとめ

以上の結果から、*Sesendok* はサイズに関係なく萌芽を発生させる能力があることが明らかになった。また萌芽の成長には貯蔵形態であるデンプン濃度が関係しており(5, 14, 17)、根のデンプン濃度から萌芽の成長を予測することが可能であると考えられた。しかし、個体サイズが大きな個体では、萌芽枝の成長量や生存率が低く、たとえ萌芽を出しても枯死する場合も多かった。これは、大きな個体では残存する根系も指数関数的に増加するため、根の大きな呼吸量により貯蔵資源を使いきることが一因であると考えられる(5)。そのため、大きな個体の萌芽再生を行うためには、伐採高を上げることや、萌芽枝の仕立て本数を制御する施業などの対策が考えられた(15)。また、萌芽枝による光合成生産を増やすために全天に近い環境で伐採を行うことも有効かもしれない(5, 15)。今後、萌芽の成否と伐採高や萌芽株の生育環境との関連を調べることで、適切な *Sesendok* の萌芽更新技術を開発できると考えられた。

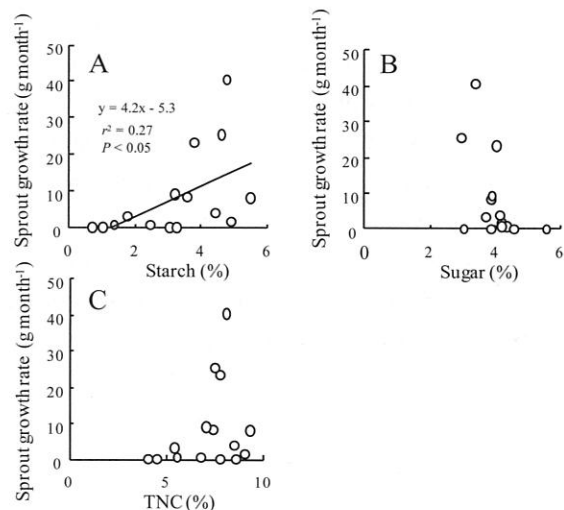


図 - 2. 伐採6ヶ月目までの萌芽枝の成長速度と根のデンプン (A)、全糖 (B)、TNC (C) の濃度の関係

Fig - 2. Relation between sprout growth rate and root starch (A), total sugar (B), TNC (C) concentration

引用文献

(1) ASHWELL, G. (1966) New colorimetric methods of sugar analysis. VII. The phenol-sulfuric acid reaction for carbohydrates. *Methods Enzymol.* 8: 93-95.
 (2) BELL, T. L., and OJEDA, F. (1999) Underground starch storage in *Erica* species of the Cape Floristic Region -

differences between seeders and resprouters. *New Phytol.* 144: 143-152.

(3) BOND, W. J., and MIDGLEY, J. J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16: 45-51.

(4) CANHAM, C.D., KOBE, R.K., LATTY, E.F. and CHAZDON, R.L. (1999) Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121: 1-11.

(5) DEL TREDICI, P. (2001) Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Bot. Rev.* 67: 121-140.

(6) DUBOIS, M., GILLES, K.A., HAMILTON, J.K., REBERS, P.A. and SMITH, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28: 350-356.

(7) HANSEN, A., PATE, J.S. and HANSEN, A. P. (1991) Growth and reproductive performance of a seeder and a resprouter species of *Bossiaea* as a function of plant age after fire. *Ann. Bot.* 67: 497-509.

(8) ICHIE, T., KENZO, T., KITAHASHI, Y., KOIKE, T. and NAKASHIZUKA, T. (2005) How does *Dryobalanops aromatica* supply carbohydrate resources for reproduction in a masting year? *Trees* 19: 703-710.

(9) IWASA, Y., and KUBO, T. (1997) Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbance. *Evol. Ecol.* 11: 41-65.

(10) KABEYA, D., and SAKAI, S. (2005) The relative importance of carbohydrate and nitrogen for the resprouting ability of *Quercus crispula* seedling. *Ann. Bot.* 96: 479-488.

(11) KAMO, K., SATO, A. and JAVING, A. L. (1990) Coppice growth of some tropical tree species in Mindanao Island, the Philippines. *JARQ* 24: 235-241.

(12) KENZO, T., ICHIE, T., HATTORI, D., ITIOKA, T., HANDA, C., OHKUBO, T., KENDAWANG, J. J., NAKAMURA, M., SAKAGUCHI, M., TAKAHASHI, N., OKAMOTO, M., TANAKA-ODA, A., SAKURAI, K., and NINOMIYA, I. (2009) Development of allometric relationships for accurate estimation of above- and belowground biomass in tropical secondary forests in Sarawak, Malaysia. *J. Trop. Ecol.* 25: 371-386.

(13) KENZO, T., YONEDA, R., MATSUMOTO, Y., AZANI M. A., and MAJID, N. M. (2011) Growth and photosynthetic response of four Malaysian indigenous tree species under different light conditions. *J. Trop. For. Sci.* 23: 271-281.

(14) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., AZANI M. A., and MAJID, N. M. (2013) Ontogenetic changes in carbohydrate storage and sprouting ability in pioneer tree species in Peninsular Malaysia. *Biotropica* in press.

(15) KHAN, M. L. and TRIPATHI, R. S. (1989) Effects of stump diameter, stump height and sprout density on the sprout growth of four tree species in burnt and unburnt forest plots. *Acta Oecologia* 10: 303-316.

(16) KOBE, R.K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80: 226-233.

(17) POORTER, L., and KITAJIMA, K. (2007) Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88: 1000-1011.

(18) POORTER, L., KITAJIMA, K., MERCADO, P., CHUBIÑA, J., MELGAR, I. and PRINS, H. H. T. (2010) Resprouting as a persistence strategy in dry and moist tropical forest trees: its relation with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91: 2613-2627.

(19) PUTZ, F.E., and BROKAW, N. V. L. (1989) Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70: 508-512.

(20) 菅原未知登, 林田光祐, 田中憲蔵, 二宮生夫 (2005) 松枯れ後に成立した二次林を構成する低木・亜高木種の萌芽特性. *森林立地*. 47: 39-46.

(21) VESK, P.A. (2006) Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *J. Ecol.* 94: 1027-1034.

(22) YAP, S. K. and HUSIN, R. (1980) The reproductive behavior of *Sesendok* (*Endospermum malaccense*). *Malay. For.* 43: 37-43.

(23) ZIMMERMAN, J.K., EVERHAM III, E. M., WAIDE, R. B., LODGE, D. J., TAYLOR, C.M., BROKAW, N. V. L. (1994) Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *J. Ecol.* 82: 911-922.