

萌芽能力の異なる2樹種における地下貯蔵物質—伐採と個体サイズによる変動—

村尾未奈 (東農大)・藤原栞 (JSP)・正木隆・壁谷大介 (森林総研)・佐藤明 (東農大)

要旨：広葉樹の根に貯蔵される炭水化物量は、萌芽再生能力に関係するとされているが、地下部の貯蔵炭水化物量と個体サイズとの関係に着目した報告例は少ない。前報では萌芽能力の高いアラカシ (*Quercus glauca*) と低いアカシデ (*Carpinus laxiflora*) を対象に、5月と8月の全非構造化炭水化物 (TNC) および糖とデンプン濃度の季節変化と個体サイズの影響を取り上げたが、本報はそれに10月と12月の計測結果を加え、1成長期内の TNC および糖とデンプン濃度の動態と伐採による影響を総合的に解析した。その結果、糖の濃度は両種ともに明確な季節変動を示したが、デンプン濃度の変動はアラカシのみで大きかった。また、アカシデの伐採個体は、全季節で未伐採個体よりも低い平均 TNC 濃度を示した。アラカシの糖を除き、個体サイズとの関係では、糖とデンプンの濃度は個体サイズの増大とともに減少する傾向を示した。このように、地下部貯蔵炭水化物量の季節や伐採による変動は種間差が大きく、地下部貯蔵炭水化物量と萌芽能力との関係性も種によって違いがあると考えられる。

キーワード：広葉樹、地下貯蔵物質、萌芽能力、全非構造化炭水化物

Abstract: Total non-structural carbohydrate (TNC) is stored in the roots of hardwood trees, and previous studies have shown them to be related to sprouting ability. However, little attention has been given to the relationship between individual tree size and the concentration of below-ground carbohydrates. In our previous study, we reported the effects of individual size and seasonal variation on the basis of the below-ground concentrations of TNC, sugar, and starch on low-sprouting ability in *Carpinus laxiflora* and high-sprouting ability in *Quercus glauca* between May and August. In this paper, we have added the experimental data for October and December and also analyzed the seasonal variation in and the impact of logging on the concentrations of TNC, sugar, and starch throughout one growing season. As a result, the concentration of sugar in two species indicated definite seasonal fluctuation. However, the concentration of starch fluctuated widely only in *Q. glauca*. Mean TNC concentration in *C. laxiflora* was decreased in logged individuals, in comparison with that in non-logged individuals. Except for sugar in *Q. glauca*, the relationship with tree size indicated that the concentration of sugar and starch tends to decrease with increasing tree size. There were large interspecific differences in the fluctuation of below-ground carbohydrates related to the season and logging, which suggests that the relationship between the amount of below-ground carbohydrates and sprouting ability varies with species.

Keywords: broadleaved tree, underground reserve, sprouting ability, total non-structural carbohydrate

I はじめに

多くの樹種では、地下部に貯蔵されている炭水化物の量が萌芽再生能力に影響しており(3)、その炭水化物の量は全非構造化炭水化物 (Total Non-structural Carbohydrate = TNC) として植物体内における炭素動態の指標とされる(10)。樹体の損傷等に起因する萌芽再生に影響を与える要因には、貯蔵炭水化物量のほかに萌芽原基の形成や維持(7)などが影響しているとされる。萌芽原基の量や状態を調べるには伐倒など破壊的な方法が主となるが、植物体の貯蔵炭水化物量の分析は微量のサンプルで可能であり(16)、試験体への損傷は比較的少ないという利点がある。地下部の貯蔵炭水化物量については、薪炭林施業等で効率よく萌芽更新を行わせるために関連する研究が数多く行われてきた(1,2,8,18)。しかし、そこで対象となる

樹種はクヌギなどの有用樹種に限られており、それ以外の樹種についてはまだ報告例が少ない。燃料革命以後、日本国内には放置された広葉樹二次林が多数存在し(13)、これらの今後の利活用方法を検討する上では、より様々な樹種の地下部の貯蔵特性を調べることは有意義である。また、一般的に個体サイズの増大とともに萌芽能力が低下することが知られているが(6)、個体サイズと地下部炭水化物量の関係についての報告は多くはなく、樹種も限定されている(4)。そこで、本研究では広葉樹二次林に頻出する萌芽能力の高い常緑樹であるアラカシ *Quercus glauca* と萌芽能力が低い落葉樹であるアカシデ *Carpinus laxiflora* を対象として、地下部炭水化物量の季節変化や個体サイズ、伐採の影響を調べ、樹種による地下部炭水化物量の違いが萌芽能力に与える影響について考察を行った。

Mina MURAO¹, Shiori FUJIWARA², Takashi MASAKI³, Daisuke KABEYA³, Akira SATO¹ (1. Tokyo Univ. of Agric. 1-1-1, Sakuragaoka, Setagaya-ku, Tokyo 2. J.S.P. 1-26-1, Nishi-shinjyuku Shinjyuku-ku, Tokyo 3. FFPRI, 1 Matsunosato Tsukuba-shi, Ibaraki) Below-ground carbohydrates of two tree species with different sprouting abilities -Effects of tree size and logging-

II 調査方法

1. 調査地概要 調査地は栃木県佐野市に位置する東京農工大学唐沢山演習林(162ha, 36°21'29"N, 139°36'02"E)である。年平均気温 13.9°C, 年平均降水量 1244.7mm(気象庁佐野観測所), 標高は 90~200m のなだらかな丘陵地で, 常緑カン類と落葉広葉樹が混交する二次林や針葉樹人工林がモザイク状に配置されている。

2. 調査材料 調査材料は, 林道脇や伐開地等に生育する, 被圧されず正常に成長したアラカシとアカシデの単幹個体を選定した。各樹種から DBH10cm 以下の個体を4本選び, 2011年の5月上旬に地際で伐採した(以下, 伐採個体)。それとの比較に, 未伐採の DBH10cm 以下の個体を各樹種4本選んだ(以下, 対照個体)。さらに, 個体サイズの影響を調べるため, 未伐採個体の DBH10cm 以上 40cm 未満の個体を各樹種8本選定し, 各樹種で計 16本を調査対象とした。2011年の5, 8, 10, 12月に全個体の露出根, もしくは掘り出した粗根から表皮を除く 5mm 程度をドリルで削り出した。また, 12月には伐採個体に発生した萌芽枝数とその萌芽枝長および根元径を計測し, 枝長と根元断面面積の積を材積の指標とした。根サンプルの前処理は前報(15)と同様に行った。

3. TNC の抽出および定量 サンプル中の可溶性糖分(以下, 糖)とデンプンの抽出方法は前報(15)と同様に行った。本研究では植物体の中を移動できる糖(単糖, 少糖類)と, 貯蔵形態であるデンプンおよび両者を足し合わせたものを TNC とし, 糖とデンプンおよび TNC それぞれの濃度を貯蔵炭水化物量の指標とした。

4. 解析方法 各季節における伐採個体と対照個体間の平均 TNC 濃度の差を検定するために, Welch-t-test を行った。また, 個体サイズと糖およびデンプン濃度との関係を示すために, 個体サイズ(DBH)を固定効果とした線形混合モデルを利用した。これらの関係には全季節のデータを同じモデルに当てはめたため, 季節をランダム効果として組み込んだ。モデルの選択はヌルモデルと切片のみ, および切片と傾きをランダム効果にしたモデルの間で, 分散分析を行い, 有意となったモデルを選択した(ANOVA, $p < 0.05$)。また, 糖およびデンプン濃度は, 生値と対数変換の双方でモデルの当てはめを行い, AIC の小さいモデルを採択した。これらの統計での有意水準は全て 5%とし, 解析ソフトには R.version 2.15.2(R Development core team)を用いた。

III 結果と考察

1. 地下部貯蔵物質の季節変化 伐採個体を除く全個体の糖とデンプン濃度の季節変化を図-1に示す。糖は両種とも8月に高く, 12月までに再び増加傾向を示し, それはアラ

カシで顕著となった。また, デンプン濃度ではアラカシは5月に最大となり, 12月にかけて徐々に減少したが, アカシデは1年を通じ増減の幅は少なかった。木本植物は冬期に耐凍性を高めるために樹体内の糖濃度が高くなるが(17), 常緑樹は冬期も光合成を行うため(11), アラカシはアカシデより高い糖濃度を保持したと考えられる。アラカシが5月にデンプンの蓄積が最大となるのは冬期から早春にかけて前年葉による同化が行われることによると考えられる。アラカシは新旧の葉の入れ替わりがピークとなる5月中旬(5)以降に, 急激にデンプン濃度が減少したことから, 貯蔵資源の多くは新葉の展開に利用されたと考えられる(19)。アカシデはデンプン濃度に季節間の目立った差異は少なく, 糖濃度は5月と10月に減少した。これは, 春期の開葉や開花, また秋期の堅果の成熟に地下部の糖が利用された可能性がある。しかし, これらの季節変動は地下部炭水化物量だけでは説明できず, 同時に地上部各器官の炭水化物濃度も測定することが今後の課題と言える。

2. 伐採個体からの萌芽発生量 伐採個体から発生した萌芽枝の本数および材積と, 伐採前の個体サイズとの関係を表-1に示す。萌芽枝の発生はアラカシの全個体で確認されたが, アカシデでは1個体で確認できず, 枯死したと考えられる。萌芽枝本数が全て 20本以上となったアラカシと比べ, アカシデでは2~8本と少なかった。また, 萌芽枝材積合計でも概ねアラカシの方がアカシデより大きく, 改めてアカシデの萌芽能力の低さを示した。しかし, 両種ともにサンプルサイズが小さく統計的な処理はできなかった。萌芽再生の一つの要因には, 伐り株への十分な日照が必要とされる(12)。本研究では皆伐条件下とは異なり, 伐採個体の伐り株面に十分な陽光が当たらない株も存在し, 枯死や萌芽枝数に日照条件が影響している可能性も考えられる。

3. 伐採による地下部 TNC 濃度の変化 DBH10cm 以下の伐採個体と対照個体について, 平均 TNC 濃度を季節毎に比較した(図-2)。アラカシでは5月と12月に伐採個体の平均 TNC 濃度が対照個体よりも低く, 8月と10月では対照個体よりも平均濃度が高かったが, いずれの組み合わせにも有意差は検出されなかった(Welch t-test, $p > 0.05$)。アカシデでは, 全季節で伐採個体の平均 TNC 濃度が対照個体を下回り, 10月と12月に未伐採個体と有意差が生じた(Welch-t-test, $p < 0.05$)。萌芽の発生が残存した地下部の貯蔵物質に依存すると仮定すれば, 伐採後に地下部貯蔵物質は減少すると考えられ, アカシデではそれと整合する結果となった。一方, アラカシでは対照個体と伐採個体との間で有意な差が生じないものの, 萌芽枝は多く発生している(表-1)ことから, アラカシの萌芽枝の発生には地下部の貯蔵物質以外の要因も影響していると考えられる(7)。

4. 個体サイズと地下部貯蔵物質との関係 伐採個体以外の全個体について、地下部の糖およびデンプン濃度と個体サイズとの関係を図-3に示す。なお、推定モデルはアラカシのデンプン濃度(図-3C)を除き、対数変換したモデルが採択された。各推定モデルによる季節変動は、アラカシが顕著となり(図-3A,C), アカシデは糖にやや変動があるものの、デンプン濃度に季節間の違いは検出されなかった(図-3D)。DBHと糖濃度との関係は、アラカシ(図-3A)では、DBHの増大とともに増加する正の関係を示すが、アカシデ(図-3B)では負の関係となり、その傾きは緩やかであった。デンプン濃度との関係では、アラカシ(図-3C)は個体サイズとの関係は負となり、アカシデ(図-3D)でも同様となった。また、全てのモデルでこれらのDBHと地下貯蔵物質との関係が季節により変化することはなかった。これらの結果から、両種のデンプン濃度は個体サイズが増大するとともに減少しており、加齢にともなう萌芽能力の減少と整合する(4)。その要因には樹体の成長にともなう呼吸量の増加が考えられる(14)。しかし、樹体の成長とともに地下部の体積も増大し(9)、貯蔵炭水化物量も増大することから、呼吸で消費する資源量と貯蔵炭水化物量のバランスが萌芽再生能力に影響すると考えられる。

IV おわりに

本研究結果より、萌芽能力と季節や伐採による地下部貯蔵炭水化物量の変動は、個体サイズや種間での差異が大きいことが明らかとなった。このことは、萌芽能力の指標には地下部貯蔵炭水化物量だけでは不十分であることを示唆している。そのため、萌芽能力の指標とするためにはその他の要因についても、種ごとの詳細な情報を得ることが必要だと考えられる。

本研究の一部は東京農業大学総合研究所平成24年度大学院高度化推進事業(博士後期課程研究支援制度)により補助を受けた。

引用文献

(1)BOUCHRA, EO., XAVIER, A., DOLORS, V., GEMMA, P. and ISABEL, F. (2003) Resource remobilization in *Quercus ilex* L. resprouts. *Plant and Soil* : **252**,pp.349-357
 (2)BOWEN, BJ. and PETE, JS. (1993) The Significance of Root Starch in Post-fire Shoot Recovery of the Resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae), *Ann Bot* : **72** ,pp.7-16
 (3)CRUZ, A. and MORENO, JM. (2001) Seasonal course of total non-structural carbohydrates in the lignotuberous Mediterranean-type shrub *Erica australis*. *Oecologia*:**128**, pp.343-350

(4)DEL, TP. (2001) Sprouting in temperate trees : a morphological and ecological review. *Bot Rev*:**67**, pp.121-140
 (5)藤本征司 (2008) 気温変動が暖温帯域の樹木の葉フェノロジーに与える影響の予測. *保全生態研究* : **13**, pp.75-87
 (6)紙谷智彦 (1983) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II) : 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係, *日林誌* : **68**,pp.127-134
 (7)KAUPPI, A., PAUKKONEN, K. and RINNE, P. (1991). Sprouting ability of aerial and underground dormant basal buds of *Betula pendula*. *Can j for res*:**21**,pp. 528-533
 (8)KAYS, JS. and CANHAM, CD. (1991) Effects of time and frequency of cutting on hardwood root reserves and sprout growth. *For sci*:**37**, pp.524-539
 (9)小見山章・中川雅人・加藤正吾 (2011) 冷温帯林樹木の個体重に関する共通相対成長式. *日林誌* : **93**, pp.220-225
 (10)KÖRNER, C. (2003) Carbon limitation in trees. *J Ecol*:**91**, pp.4-17
 (11)小杉緑子・小橋澄治・柴田昌三 (1994) 数種常緑広葉樹の光合成・蒸散速度の日変化と季節変化について. *日緑工誌* : **19**, pp.245-255
 (12)松浦光明・小林達明・有田ゆり子 (2002) 大径木化したコナラ二次林の萌芽更新規定要因. *日緑工誌*:**28**, pp.115-120
 (13)宮浦富保 (2012) 里山の歴史と現状. *人植関係学誌* : **12**, pp.1-4
 (14)森茂太・小山耕平・八木光晴・福森香代子(2013) 植物個体呼吸スケーリングの生態学的意義. *日生態誌* **63**, pp.125-132
 (15)村尾未奈・藤原栞・正木隆・壁谷大介(2013) 萌芽能力の異なる2樹種における地下貯蔵物質～個体サイズと伐採の影響～. *関東森林研究* : **64**(1), pp.109-110
 (16)SMITH, D. (1969) Removing and Analyzing Total Nonstructural Carbohydrates from Plant Tissue, *Bull. No. 2107 Wisconsin Agric Exp Stn, Madison, WI, USA*, 11pp.
 (17)酒井昭 (1957) 木本類の耐凍性増大と糖類及び水溶性蛋白質との関係 (1) *低温科学 生物編* **15**, pp.17-29
 (18)TEW, RK. (1970) Notes: Root Carbohydrate Reserves in Vegetative Reproduction of Aspen. *For Sci*:**16**, pp.318-320
 (19)WALTER, L. (2004) 佐伯敏郎・館野正樹監訳:植物生態生理学第2版. シュプリンガー・ジャパン, 東京, 109pp.

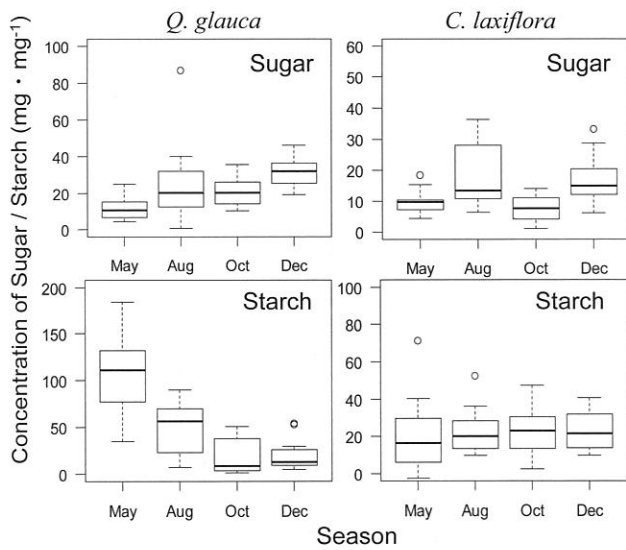


図-1. 各樹種の地下部における糖分とデンプンの季節変化(n=12)
箱の中心線は中央値を、箱の両端は第1, 3四分位点を、棒は最大および最小値、点は外れ値を示す。

Fig.1 Seasonal change of sugars and starch of below-ground in each species (n=12)

On each box, the central mark is the median, the edges of the box are the 25th and 75th percentiles. The whiskers are maximum and minimum value, points are outlier.

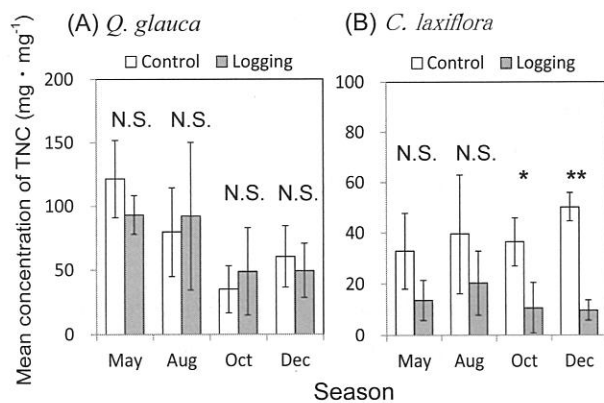


図-2. 対照個体と伐採個体との平均 TNC 濃度の季節変化

Fig.2 The season variation of mean concentration of TNC on control sample and logging sample

バーは標準偏差、各処理間の N.S.は処理間で有意差がないことを、アスタリスクは有意差があることを示す(*, p<0.05 ; **, p<0.01)

The bar shows standard deviations. N.S. shows “not significant” and asterisk indicates a significant difference between two treatments.

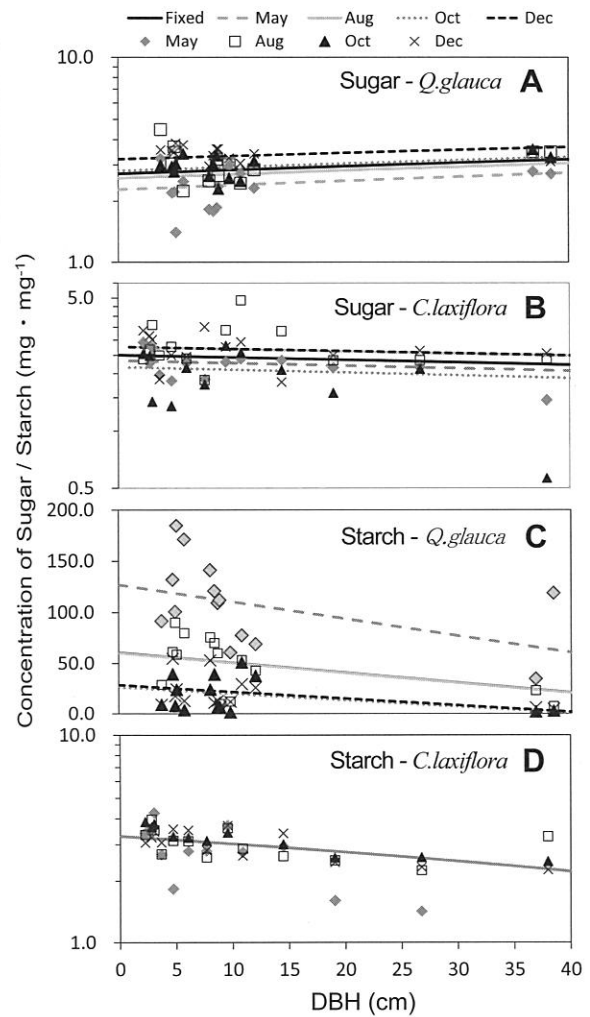


図-3. 地下部の糖分およびデンプン濃度と個体サイズ(DBH) との関係

Fig.3 Relationship between the individual size (DBH) and below-ground sugars and starch concentration

図中の線は当てはめたモデル式を示す。
The lines show estimated model expressions.

表-1. 伐採木のサイズおよび萌芽枝材積と本数

Tab.1 The DBH of the logging sample tree with the volume and number of sprouting stems for each species

Species	DBH before logging (cm)	Volume of sprout stems (cm ³)	Number of sprout stems
<i>Q. glauca</i>	3.5	20.12	23
	4.5	12.93	26
	7.5	90.00	25
	9.4	48.22	66
<i>C. laxiflora</i>	6.0	2.90	6
	6.4	5.79	2
	7.1	D	D
	9.5	16.94	8

D: Dead tree (non-sprouting)