

平成23年 3月 31日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2008～2010

課題番号：20580029

研究課題名 (和文) 里山林創出と保全を目的とした林床ササ群落の生態的特性に関する基礎的研究

研究課題名 (英文) Fundamental study on the ecological characteristics of dwarf bamboo species in the understory for the purpose of creation and conservation of *Satoyama* forests.

研究代表者

坂本 圭児 (SAKAMOTO KEIJI)

岡山大学・大学院環境学研究科・教授

研究者番号：90205766

研究成果の概要 (和文)：

里山林創出と保全を目指し、二次林に生育するササ群落の光環境に対する順応性を明らかにすることを目的とした。そのため、異なる光環境で生育するケネザサの生理生態的特性を明らかにするための実験を実施した。その結果、暗い光環境では、稈、枝、および葉の寿命を長くすることによって生産性を高め、明るい環境では、稈、枝、および葉の寿命が短く、高い光合成速度を持つ葉を早く入れ替えることによって生産性を高めていることを明らかにした。また、明るい環境ほど冬季に光ストレスを受けやすく、そのストレス回避のため葉では熱散逸色素プール量を増加させることを明らかにした。以上から、光環境によって、異なった稈、枝、および葉の動態があり、それによって群落を維持していることを明らかにした。

研究成果の概要 (英文)：

The objective of this research was to clarify the accommodation of dwarf bamboo communities growing in the secondary forests to light environments, for the purpose of creation and conservation of *Satoyama* forests. Several experiments were conducted to examine the eco-physiological characteristics of *Pleioblastus pubescence* under different light conditions. The results showed that photosynthesis rates of leaves are higher but longevities of culms, branches, and leaves are shorter in the light conditions than in the dark conditions. Individuals in the light conditions are under excess light stress and increase the pool size of heat dissipation pigments in the leaves for the protection from that stress. The results suggested that *P. pubescence* maintains productivities by different dynamics of culms, branches and leaves in different light conditions.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2009年度	900,000	270,000	1,170,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：園芸・造園

キーワード：ササ群落、ケネザサ、里山、光環境、光合成、葉の寿命、光ストレス、光阻害

## 1. 研究開始当初の背景

生物多様性の維持と持続的生物資源利用という観点から、里山生態系の創出、修復、および保全が大変重要な課題となっており、基礎から実践まで幅広い研究事例がみられる(武内他, 2001)。これまで、里山創出と保全を目的とし、劣化しつつあるマツ林(Sakamoto et al., 2003; 坂本他, 2004)、あるいは拡大傾向にある竹林(高橋他, 2004; Saroinsong et al., 2006)を研究対象として調査研究を行ってきた。同様に、ナラ属樹種が優占する落葉広葉樹二次林も里山創出のためには重要な森林であり、ここでは、林床に繁茂するササ群落のコントロールが最も重要な課題の1つである。しかし、単に刈り取りして除去するというだけでなく、ササ群落も1つの構成要素であり、むしろ里山管理によって創出される林分構造によってコントロールされるという視点が必要であり、そのためには、ササ自体の生態学的な特性を基礎的に明らかにすることが不可欠である。

ササ類(矮生タケ類)が樹種の更新に与える影響に関しては大変豊富な研究成果がみられ、ササ群落の開花枯死やササ群落の衰退が実生バンクの形成を促すことが明らかにされ(Veblen, 1982; Nakashizuka, 1988; Taylor & Qin, 1992; Taylor et al. 1995; Abe et al., 2001; Abe et al., 2002; Nomiya et al., 2003)、ササ群落の刈り取りによるブナの更新誘導も試みられている(片岡, 1991)。一方、ササ類の生活史特性として、一斉開花枯死後の再生過程の成長や密度変化、ラメットの密度調節機構(Makita, 1996; 1998a; 1998b)、クローナル植物としての生産構造、生産効率、および養分転流の特性(上田・内村, 1958; Oshima, 1961)、養分転流による生理的統合によるヘテロな環境での生育メカニズム(Saitoh et al., 2002)が明らかにされている。

しかし、本研究が対象とするケネザサ(*Pleioblastus pubescens* Nakai)については、まだ十分な研究蓄積がない。暖温帯におけるネザサ類(*Pleioblastus* spp.)の研究という見地では、関東地方のアズマネザサ(Kobayashi, 1997; 堀他, 1998; 東他, 2003)、あるいは九州地方のネザサ(小山・小川, 1993)に関する研究成果がみられるもの大変少なく、ケネザサを対象とした調査研究は、異なる光環境における成長特性(馬場他, 2004)にみられる程度である。

ケネザサは西日本暖温帯の落葉樹二次林に頻繁に出現し、光環境が異なる様々な構造の林分で群落を維持している。西日本暖温帯の二次林の重要な構成要素であり、その生態的特性を明らかにすることは、里山林の創生と保全にとって必須である。以上から、本研究が果たすべき役割は大変大きい。

## 2. 研究の目的

研究の学術的背景をもとに、本研究は、異なる光環境に対するケネザサの順応機構と群落維持機構を解明することを目的とした。そのために、落葉広葉樹二次林の林床に生育しているケネザサ群落から地下茎を採取し、その地下茎を実験的に栽培して、異なる光条件下で生育させ、次の2点に焦点を絞り、生理生態的特性を比較した。すなわち、(1)稈の発生、生残、成長、枯死、および葉の展葉、生残、劣化、落葉の季節的変化からみた稈群と葉群の動態、(2)個葉の光合成特性、葉のクロロフィル蛍光反応、および色素組成の変化からみた、様々な光条件下における光利用特性とストレス耐性、の2点である。(1)と(2)から、ケネザサの光順応機構と群落維持機構を明らかにし、異なる光環境におけるケネザサ群落の構造と動態の違いを説明し、それによって、里山管理の基礎的知見を提供することを目指した。

## 3. 研究の方法

岡山大学半田山自然教育研究林(133° 55' E, 34° 41' N)の落葉広葉樹二次林下層に生育するケネザサ群落で、2005年4月16日に地下茎を採取した。地下茎の長さを50cmに切り揃えて生重、太さ、および節数を測定した後、採取当日に植栽して、実験に供した。栽培土壌には川砂を用い、コンクリートブロックを積み上げて縦・横120cm、深さ60cmの植枡を処理区の数だけつくった。実験期間中、圃場容水量を常に保つよう灌水した。

光環境については、寒冷紗を用い、高さ180cmで植枡を覆う直方体の骨組みを塩化ビニールパイプで作り、以下の設定の光条件に合うように寒冷紗の組み合わせを調節した。光条件としては、相対照度1%、5%、15%、50%、100%の5段階の処理区を設定した。この設定は、ケネザサが生育している岡山大学半田山自然教育研究林内における林床の相対照度の測定結果にもとづいた。疎林、落葉広葉樹林(下層発達林分、下層未発達林分)、および落葉常緑混交林(下層発達林分、下層未発達林分)の5林分でそれぞれ相対照度を測定し、その測定値によって処理区相対相度を決定した。処理区ごとに12本の地下茎を植栽し、繰り返しとした。

植栽後、以下の測定を実施した。

### (1) 稈のセンサス

各処理区内では、発生したケネザサの稈を対象として、地際直径と長さを測定した。稈には番号を付し生残を追跡調査できるようにした。

### (2) 枝と葉の動態、および葉の形態

ランダムに選んだ稈を対象として、枝については、枝の発生数、生残数、および枯死数、

葉については、葉数、および葉の褐変度を週に1回から2回の間隔で測定した。また、葉の厚さと面積を測定した。

### (3) 個葉の光合成特性の季節変化

春、夏、秋、冬の年4回、個葉の光合成速度を携帯式光合成測定装置 LI6400 (Li-Cor社製)により測定した。測定では、光強度を変化させて光合成速度を測定した。設定した光強度は、1500, 1000, 700, 500, 300, 150, 100, 60, 40, 20, 10, および  $0 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  とした。チャンバー内の気温は  $20^{\circ}\text{C}$  から  $25^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度は60%から75%、 $\text{CO}_2$ 濃度は  $400 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  とした。得られた測定値を光-光合成速度曲線の非直角双曲線モデル式にあてはめ、光飽和点光合成速度、光補償点、光補償点初期勾配を算出した。

### (4) 葉の蛍光反応と色素組成の季節変化

光エネルギー過剰による光ストレスと光阻害(Ball et al.,1994)をみるため、携帯式クロロフィル蛍光反応測定装置 MINI-PAM(Walz社製)によって個葉の潜在量子収率を測定した。潜在量子収率を測定するために、測定時間は夜間12時前後とした。熱散逸色素による過剰な光エネルギーに対する対応(Thayer et al.,1990)をみるため、個葉を採取し葉の色素組成の分析を行った。定量した色素は、クロロフィル a と b、熱散逸色素として、キサントフィルサイクル色素のバイオラキサニン、アンテラキサニン、ゼアキサニンである。

## 4. 研究成果

稈の発生と生残では、明るい条件ほど稈の発生開始時期が早く、発生期間が長かった。稈の積算発生数は明るい条件下で多かった。地下茎を植栽した1年目では、1%区と100%区で枯死稈が特に多かったが、明るい条件下では、積算発生数が多いため、生残稈も多かった。稈の伸長成長では、明るい処理区ほど伸長速度が遅く、伸長終了後の稈の長さが短かった。稈あたり平均乾重と面積あたり稈密度の関係を検討した結果、暗い条件ほど乾重が大きく本数が少なく、明るい条件ほど乾重が小さく本数が多かった。したがって、ケネザサでは、明るい条件下では短い稈の数を増やし水平方向に広がるように、暗い環境では稈の長さを長くして垂直方向に伸びるように成長し、それぞれ群落を発達させると考えられる。2年目以降は、1%区で新しい稈がほとんど発生せず、1%区では2年目で全ての稈が枯死した。その他の処理区では、毎年新稈が増加し、それらの稈の枯死数も極めて少なかった。枝の枯れは頻繁に起こった。明るい条件では、枝の発生が多く、枯死率が高く、ターンオーバー率が大きいのにに対して、暗い条件下では、発生枝数が少なく、枯死率が低く、ターンオーバー率が小さかった。したが

って、明るい条件下で枝の入れ替わりが早く、暗い条件下では枝の入れ替わりが遅いと考えられる。

葉群動態では、明るい処理区ほど葉が早く褐変し、落葉も早かった。葉群の動的寿命表から葉の平均寿命を推定したところ、5%区で8.9ヶ月、15%区で7.1ヶ月、50%区で5.2ヶ月、100%区で4.7ヶ月となり、明るい処理区ほど葉の寿命が短かった。いずれの処理区でも年間を通じて葉が維持されており、明るい処理区では、稈や枝の発生期間が長いために、葉が次々と展葉することによって葉群を維持し、暗い処理区では、葉が展葉できる期間は短い、葉の寿命が長いことによって葉群を維持することが示唆された。

こうした葉群動態の違いに対して、それぞれの処理区で光利用特性がどのように異なるかを検討した。まず、葉の形態については、明るい条件ほど葉の面積が小さくて葉が厚く、葉のSLAが小さい陽葉的な葉をもち、暗い条件ほど葉の面積が大きくて葉が薄く、葉のSLAが大きい陰葉的な葉をもつことが示唆された。同化器官と非同化器官の現存量からC/F比を検討すると、明るい条件ほど同化器官の現存量が大きく、同化器官の現存量が地上部の現存量の中で占める割合も高かった。したがって、明るい条件ほど葉に投資することによって強い光を十分に利用し生産量を高めていると考えられる。ただ、地下部への投資も考慮する必要があり、地下部の現存量を今後測定し、地下部への分配の比率を検討する必要がある。

異なる光条件による光合成速度では、葉の寿命と次のような関係がみられた。明るい条件ほど葉の寿命が短く、春季と夏季の最大光合成速度が高いのにに対して、暗い条件ほど葉の寿命が長く、最大光合成速度は低い傾向があった。したがって、光資源が豊富な明るい条件下では、光合成速度が高い葉を頻繁に入れ替え、資源を効率よく利用する一方、暗い処理区では、光合成速度の低さを、葉の寿命を長くすることで補償していると考えられる。

以上のように、光条件によって稈、枝、および葉の入れ替わり、葉の量、最大光合成速度が異なることが分かった。そこで、群落全体では、潜在的な光合成生産量がどのように異なるかを検討した。個葉の光合成速度をもとに、面積あたりの光合成生産量を算出したところ、明るい条件下では、暗い条件下より春季と夏季に高い値を示した。明るい条件下では、春季と夏季に比べて冬季の光合成生産量が低下し易く、暗い条件下では、春季、夏季から冬季にかけて光合成生産量の変化が少ないことが認められた。年間を通じた潜在的な光合成生産量を推定したところ、明るい条件ほど生産量が大きいことが推定された。実

際、稈の伸長停止時期の地上部現存量を比較したところ、明るい条件ほど地上部の現存量が大きかった。

群落全体として、葉の年齢構成も異なると考えられる。そこで、1年葉と当年葉の面積あたりの光合生産量を比較した。1年葉の春季の生産量は、暗い条件ほど全生産量の中で占める割合が高く、明るい条件ほど全生産量の中で占める割合が低かった。明るい条件下では、当年葉でも1年葉でも、季節が進むにつれ光合生産量の低下が著しく、1年葉では夏季以降に光合成生産に貢献できなかった。暗い条件では、葉齢が進めば、光合成生産量が低下するが、その低下の程度が明るい処理区に比べると小さかった。暗い条件では、夏季以降でも生産に対する1年葉の貢献度が高かった。

ケネザサの葉は半常緑性であり、冬季でも葉をつけている。明るい条件では、葉の平均寿命が短い、葉の入れ替わりがあることによって、結果的に冬季にも葉をつけている。このように冬季でも葉をつけていることによって、冬季の低温条件下では光が過剰となってストレスになると考えられる。そこで、クロロフィル蛍光反応を検討したところ、明るい条件ほど、葉の潜在量子収率が低く、その傾向は冬に顕著であることから、明るい条件ほど冬季に過剰な光エネルギーによる光ストレスを受けていることが示唆された。そうしたことが葉の寿命が短い要因の一つと考えられる。

冬季に生残する常緑の葉では、そうした光ストレスに対処するため、葉のキサントフィルプールサイズを大きくするか、熱散逸色素の割合も高めることが既往研究で示されている。そこで、ケネザサの冬季における熱散逸色素量の光条件による相違を検討した。ケネザサでは、熱散逸色素のビオラキサンチンとアンテラキサンチンの色素量の割合には大きな差がなかったが、キサントフィルプールには顕著な差があり、明るい条件でキサントフィルプールサイズが増加した。したがって、ケネザサでは、冬季に過剰な光によってストレスを受けた場合に、キサントフィルプールの中で熱散逸色素の割合を高めるのではなく、キサントフィルプールサイズを大きくすることによって熱散逸色素量を高め、過剰な光エネルギーを放散していると考えられる。また、明るい条件ほど、クロロフィルa/bが高く、十分な光をより効率よく利用するためだけでなく、光ストレスに対処するためにも、反応中心クロロフィルa/bの割合を高めていることが示唆された。

以上の結果から、異なる光条件下で生育するケネザサの生存戦略は、以下のように結論することができる。明るい条件下では、葉の寿命が短い、稈や枝の発生時期を長くしな

がら、枝の入れ替わりを早くすることによって新葉を次々と展開して葉群を維持し、暗い条件下では、稈や枝の発生期間が短い、稈、枝、および葉の寿命が長いことによって葉群を維持すると考えられる。明るい条件下では、葉は冬季にストレス受け易く、葉の寿命は短い、陽葉的な葉をもち、より強い光を効率よく利用できるようにし、春季と夏季に光合成速度が高く生産性を高めて生育していると考えられ、結果的に、明るい条件ほど光合成による生産量が高いと考えられる。暗い条件下では、光合成速度が低い、陰葉的な葉をもち、夏季の弱い光を効率よく利用できるようにするとともに葉の寿命が長い、翌年も同程度の光合成速度を維持する葉群をもつことによって、明るい条件に比べると生産量は小さいが、一定の生産量を維持して生育していると考えられる。

本研究で得られた結果は、さまざまな林相でケネザサが稈、枝、および葉についてどのような形態と動態を持ち、どのような群落構造を維持しているかを示唆しており、保全が課題とされている里山林において、その里山林の異なる林分構造によって、どのようなケネザサ群落形成され維持されるのかについて、知見を与えてくれる。この知見をもとにすれば、樹林の構造から予め林床を優占するケネザサの群落構造と動態を予測することが可能であり、林床のケネザサの群落構造をコントロールすることが可能である。ケネザサ群落を刈取りによって抑制するという観点では、直接の知見を与えるものではないが、それぞれ異なる環境条件で生産特性と構造が異なることから、それぞれに対応した刈り取り手法が必要であることを示唆している。基礎的な観点からは、異なる光環境に対して、葉や稈の寿命と生産量とのトレードオフの関係や、光ストレスに対する応答について新しくオリジナルな知見を提供している。したがって、国内外の学会での発表や、公表論文によって、応用的な観点と基礎的な観点から評価を受けるものと考えられる。

本研究は、植栽初期の群落を対象としているため、今後より発達した群落を対象とする必要がある。また、ケネザサをはじめタケ、ササ類はクローン植物であり、ジェネットとラメットを明確にしたうえで、今回得られた知見が、どのように生理的に統合され群落維持メカニズムとして働くのかを明らかにしていく必要があるだろう。そのような生理的統合を明らかにするためには、遺伝的な解析とともに、地下茎構造と物質の転流を明らかにして行く必要がある。今後これらの点を明らかにしていくことによって、植生管理の観点からも植物生態学の基礎的な観点からも有用な成果が得られるものと期待される。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

① Sakamoto, K. (2010) Conservation of secondary forests for biodiversity and sustainable bio-resource management in Japan. Proceedings of the 2010 International Conference on Community Forestry, 11-16. (査読無)

② 阿拉坦花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢 (2009) 異なる光条件で生育させたケネザサ(*Pleioblastus pubescens* Nakai)の稈と葉の諸特性の季節変化. 日本緑化工学会誌, 34(3), 524-533. (査読有)

③ 阿拉坦花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢 (2009) 異なる光条件で生育させたケネザサ(*Pleioblastus pubescens* Nakai)個葉の光合成特性. 日本緑化工学会誌, 34(4), 636-640. (査読有)

④ 阿拉坦花・石井義朗・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢 (2009) 異なる光条件で生育させたケネザサ(*Pleioblastus pubescens* Nakai)個葉の光ストレスに対する生理生態的反応. 日本緑化工学会誌, 35(1), 51-56. (査読有)

[学会発表] (計3件)

① Sakamoto, K., Conservation of secondary forests for biodiversity and sustainable bio-resource management in Japan. The 2010 International Conference on Community Forestry, 8th Dec. 2010, Taipei.

② 阿拉坦花・石井義朗・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢, 異なる光条件で生育させたケネザサ(*Pleioblastus pubescens* Nakai)個葉の光ストレスに対する生理生態的反応. 第40回日本緑化工学会大会, 2009年9月27日, 淡路市.

③ Sakamoto, K., Mitsui, D., Aladanhua, and Yoshikawa, K., Eco-physiological characteristics of dwarf bamboo, *Pleioblastus pubescens* Nakai, in secondary broad-leaved forests of the warm-temperate zone of Japan. The 4th International Conference on Landscape and Ecological Engineering, 22th to 24th, Nov. 2009, Taipei.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

坂本 圭児 (SAKAMOTO KEIJI)  
岡山大学・大学院環境学研究科・教授

研究者番号: 90205766

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし