

令和元年6月14日現在

機関番号：21401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H04518

研究課題名(和文) 一斉更新過程における“陣取り”の役割-タケササ類のクローン特性の進化と適応的意義

研究課題名(英文) The role of space occupation during the simultaneous regeneration process of bamboos, with special reference to its adaptive significance.

研究代表者

蒔田 明史 (Makita, Akifumi)

秋田県立大学・生物資源科学部・教授

研究者番号：60315596

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,500,000円

研究成果の概要(和文)：叢生型の地下茎をもち株立ちする熱帯のタケと異なり、東アジア温帯のタケササ類は、水平に広がる地下茎をもち平面的に個体の分布を拡大できる。この特性が、森林という不均質な環境下での一斉開花枯死後のササ群落の回復にどう影響するかを検証した。その結果、林内の暗い環境下では実生発生後10年にわたって群落の回復は非常に遅れたが、その後、林冠ギャップ等明るい環境下で成長した個体の侵入によって急速な回復を示した。この結果は、ササの更新過程において水平に伸びる地下茎を有することの重要性を示すものである。

研究成果の学術的意義や社会的意義

日本人にとってタケササは古くからなじみの深い植物である。しかしながら、その生態についてはほとんど認識されてはこなかった。これまでの代表者らの研究により、長寿命一回繁殖性植物で同調開花するクローナル植物であるという非常に特異的なタケササ類の生活史特性とその開花習性の進化について探求する視点が明らかになってきた。さらに、本研究成果により、日本のブナ林の重要な構成要素であるササの更新におけるクローン特性の重要性が明らかとなり、日本の森林の長期的動態への理解を深めることができた。

研究成果の概要(英文)：In contrast to the clump-forming tropical bamboos, temperate bamboos in East Asia can extend horizontally via long rhizomes. We verified the effects of such characteristics of the temperate bamboos on their regeneration process after mass flowering in the heterogeneous environments of the forest understory. Bamboo populations in the dark conditions under the canopy trees grew very slowly during the first 10 years after germination, but after then, recovered rapidly. It was caused by the invasion of the well-grown clones from the canopy gaps by horizontal rhizome extension. Our results indicated the importance of the mode of clonal growth of bamboos on the regeneration process after mass flowering and death.

研究分野：森林生態学

キーワード：クローン成長 タケササ 長寿命一回繁殖性 更新 発育段階 地下茎

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) タケササ類 (Bamboo) は長寿命一回繁殖性植物であり、しばしば広範囲にわたって同調開花するという特異な生活史特性をもつ。また、叢生型の地下茎 (pachymorph type) をもち株立ちする熱帯性タケ類とは異なり、東アジア温帯のタケササは水平に伸長する地下茎 (leptomorph type) をもち、竹林やササ原を形成し、非常に長い開花周期をもつ。(2) 代表者は、こうしたクローン特性と開花習性の関連性に注目し、水平型の地下茎を持ちクローン同士が混在する構造をもつことが、熱帯から温帯への進化につれて開花周期の長期化に結びついたのでないかとの考察を深めてきた。



<熱帯:叢生型>

仮軸型地下茎により  
固着型の密な群落形成



<温帯:混合型>

仮軸と単軸の両タイプの地下茎をもち、  
叢生した株と水平展開型地下茎をもつ



<温帯:水平展開型>

単軸型地下茎を有し、  
平面的移動性に富む

### 2. 研究の目的

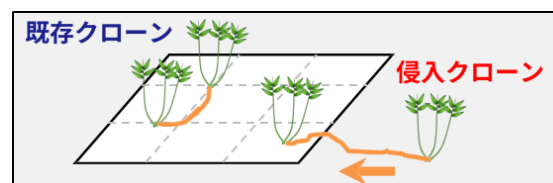
本研究では、単軸型地下茎をもって平面的に分布拡大できるクローン成長様式をもつことが、一斉開花枯死後のササの更新過程にどのような効果を与えているかを明らかにすることによって、クローン特性の進化についての適応的意義を明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

(1) 調査は1995年に林床のチシマザサが一斉開花枯死した十和田湖畔のブナ林で行った。チシマザサは叢生型と水平型の両タイプの地下茎をもつ混合型である。本調査地では1996年に開花枯死地と非開花地を含んだ1ha調査区が設置され、林冠条件の異なるプロットでのチシマザサの回復過程や樹木実生の動態等についての追跡調査が行われている。

(2) チシマザサの全域的回復状況: 一斉開花枯死後の全域的な回復状況と光環境の関係性を明らかにするために、4 m<sup>2</sup>プロット85区 (非開花区を含む) を設け、10年目と19年目に被度や稈密度、現存量を測定した。

(3) より詳細にチシマザサの回復過程を明らかにするために、林冠状態の異なる9 m<sup>2</sup>のプロット6区を設け、一斉枯死後10年目から21年目までの現存量やクローン数の変化を調べ、光条件との関係を解析した。さらに、閉鎖林冠下の現存量の回復がギャップ等で成長したクローンの平面的分布拡大に依るものかどうかを明らかにするために、閉鎖林冠下で成長しているクローンの由来を調べ、その場で発芽して成長してきたクローン (既存クローン) か、外部から地下茎の伸長によって侵入してきたクローン (侵入クローン) かを判別した。さらに侵入クローンについては地下茎を追跡し、クローンの拡がりを調べた。

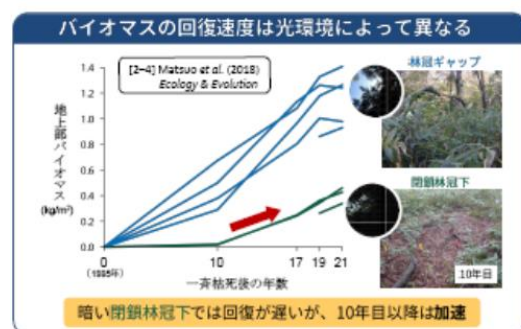


### 4. 研究成果

(1) 全域的回復状況: 一斉枯死後10年目でも19年目でも光環境とチシマザサの被度や稈数、現存量には正の関係が見られ、林冠ギャップ等明るい場所の方が実生個体群の成長が速やかに進行することが明らかになった。

ただし、10年目以降、暗い環境下で著しい成長が認められた (Aikawa *et al.* 2017)。非開花域では閉鎖林冠下とギャップでの差がほとんど認められなかったことから考えて、閉鎖林冠下でのササ個体群の成長はさらに続くものと思われた。

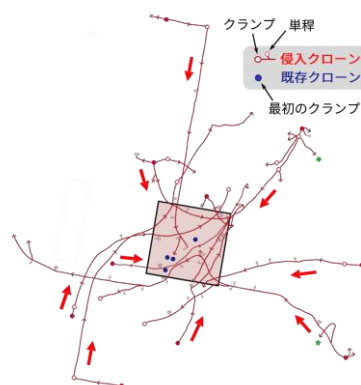
(2) 詳細プロットにおいても、光条件の良いプロットでは当初から継続的な成長が続いていたが、閉鎖林冠下では枯死後10年ほどは非常に生育が悪いが、その後急速に現



存量を増やしていることが認められた(富松ら 2017 ; Matsuo *et al.* 2018)。一方、10 年め以降のクローン数の変化を見ると、林冠ギャップではクローン数が減少し、強い種内競争による個体の死亡が生じていることが推定されたが、閉鎖林冠下ではむしろクローン数は増加していた。一斉開花時以外に新たな実生の発生はないので、クローン数の増加は侵入クローンの存在によるものと推定された。

(3) 地下茎の追跡調査により、閉鎖林冠下への侵入クローンの多くは地下茎を 10m 以上 (最大 39m) 伸ばして広がっていることが明らかとなった。これらの侵入クローンの稈の光条件を調べたところ、林冠ギャップ等の明るい場所から侵入してきたものが多いことがわかった (Tomimatsu *et al.* 投稿中)。

(4) これらの結果から、不均質な環境を有するブナ林では、一斉開花したチシマザサは林冠ギャップ等の明るい条件下で発生したクローンが成長し、平面的に分布域を拡大することによって群落の回復を早めていることが示唆され、単軸型地下茎をもつというクローン成長様式が、ササの更新に重要な意味をもつことが明らかになった。



閉鎖林冠下における侵入クローンの地下茎分布。  
中央の調査区は3m x 3m。矢印は地下茎の伸長方向。

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 7 件)

- ① Matsuo A, Tomimatsu H, Sangetsu Y, Suyama Y & Makita A: Genet dynamics of a regenerating dwarf bamboo population across heterogeneous light environments. *Ecology and Evolution* 8: 1746-1757 (2018) 査読有  
DOI:http://dx. doi. org/10. 1002/ece3. 3793
- ② 鈴木準一郎: モジュール性から見たクローン性: クローナル植物とクローン性を示す他の生物群の比較. *日本生態学会誌* 67:181-187(2017) 査読有
- ③ Aikawa N, Tomimatsu H, Matsuo A, Sangetsu Y & Makita A: Recovery process of a dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) population for 19 years after synchronous flowering and die-off. *Bamboo Journal* 30:8-17 (2017) 査読有
- ④ Tachiki Y, & Koizumi I: Absolute versus relative assessments of individual status in status-dependent strategies in stochastic environments. *The American Naturalist* 118:113-123 (2016) 査読有 DOI:10. 1086/686899
- ⑤ Abe T, Tachiki Y, Kon H, Nagasawa A, Onodera K, Minamino K, Han Q & Satake A: Parameterisation and validation of a resource budget model for masting using spatiotemporal flowering data of individual trees. *Ecology Letters* 19:1129-1139 (2016) 査読有 DOI:10. 1111/ele. 12651
- ⑥ Tachiki Y & Satake A: Pair-approximation analyses of evolutionarily stable strategies for flowering time in clonal monocarpic plants. *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics* 32:615-639 (2015) 査読有  
DOI:10. 1007/s13160-015-0194-4
- ⑦ 蒔田明史: 不思議に満ちたササの一生. *グリーンエージ* 9:36-37 (2015) 査読無

[学会発表] (計 43 件)

- ① Suzuki J-I: Bamboos stand still and wait to be illuminated: growth dynamics of culms on *Pleioblastus chino* (Franch. et Sav.) Makino in an urban forest. International meeting on bamboos in Southwest China University, Chongqing. 2019
- ② Tomimatsu H: Regenerating process of *Sasa kurilensis* population after an episodic die-off. International meeting on bamboos in Southwest China Univ, Chongqing. 2019
- ③ Suyama Y: MIG-seq: an efficient tool for the study of genetic differentiation among individuals, populations and species. International meeting on bamboos in Southwest China Univ., Chongqing. 2019
- ④ Makita A: Evolutionary trends of bamboo flowering behavior from tropics to temperate. International meeting on bamboos in Southwest China Univ., Chongqing. 2019
- ⑤ Makita A: Evolutionary trends of bamboo flowering and clonal growth behavior from tropics to temperate. International seminar in International Center of Bamboo & Rattan, Beijing, China. 2019
- ⑥ 富松裕・谷口稜太郎・工藤恵梨・金子悠一郎・松尾歩・齋藤智之・陶山佳久・蒔田明史: 個体群の長期動態: 一斉枯死後の回復過程とクローン成長の寄与. 日本生態学会第 66 回大会 2019

- ⑦ 鈴木智之・綱本良啓・松尾歩・下野綾子・久本洋子・蒔田明史・陶山佳久：衰退過程にあるスズタケの景観的遺伝構造：MIG-seq による解析．日本森林学会第 130 回大会 2019
- ⑧ 立木佑弥：樹木豊凶と種子捕食者の休眠延長戦略の共進化動態．日本生態学会第 66 回全国大会 2019
- ⑨ Tachiki Y：The evolution of rhizome system in bamboos under spatial heterogeneities. 11th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology. Lisbon Portugal. 2018
- ⑩ Tachiki Y：The evolution of a geographic cline in flowering time in bamboos. 2018 Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology. Sydney Australia. 2018
- ⑪ Makita A：Significance of the mode of clonal growth on regeneration process after mass flowering. Bamboo & Rattan Congress 2018. Beijing. 2018
- ⑫ 丹羽峻也・井鷲裕司・岡本透・齋藤智之：スズタケは 120 年の長期開花周期をどのように計測しているのか？ 日本植物学会大会研究発表 2018
- ⑬ 蒔田明史：熱帯から温帯へ Bamboo の開花習性の進化を探る．竹文化振興協会「竹の情報発表会」 2018
- ⑭ 蒔田明史・宮島誠志郎・高木豊大・佐藤朋華・松尾歩・阿部みどり・星崎和彦：ササが枯れると本当にブナは更新できるのだろうか・・・ササ枯死後 21 年間のブナ稚樹の動態．日本生態学会第 65 回全国大会 2018
- ⑮ 木村(加藤) 恵・川村 遼馬・井上 みずき・齋藤 智之：120 年ぶりに開花したスズタケ種子の形態的・生理的特性．日本生態学会第 65 回全国大会 2018
- ⑯ 岡本透・齋藤智之・星野大介：中部地方におけるスズタケの 2017 年一斉開花の範囲．第 129 回日本森林学会大会 2018
- ⑰ 齋藤智之・中川弥智子・星野大介・酒井武・岡本透・依田浩輝・栗田悟・鈴木智晴・野口和幸：中部地方で一斉開花したスズタケの繁殖特性．第 129 回日本森林学会大会 2018
- ⑱ Makita A：Perspective of flowering behavior and regeneration process in temperate bamboos, Japan. International meeting on "Research wrap-up on temperate and tropical bamboos". 2017
- ⑲ Suyama Y：Bamboo studies using MIG-seq: an novel genome-wide sequencing method. International meeting on "Research wrap-up on temperate and tropical bamboos". 2017
- ⑳ Suzuki J-I：Spatial distribution of dwarf bamboo shoots in an abandoned coppice forest at early successional stages. 12th International Congress of Ecology, Beijing. 2017
- ㉑ 富松裕・金子悠一郎・谷口稜太郎・大矢陽太・工藤恵梨・松尾歩・陶山佳久・蒔田明史：一斉枯死後のチシマザサ個体群の長期動態：クローン成長とバイオマス回復への寄与．第 49 回種生物学シンポジウム 2017
- ㉒ 坂田ゆず・上山芝穂・蒔田明史：スズタケの種子散布前の種子食害率：開花規模の異なる集団間の比較．第 49 回種生物学シンポジウム 2017
- ㉓ 工藤恵梨・松尾歩・金子悠一郎・富松裕・蒔田明史：チシマザサー一斉更新過程において生理的統合は有効か？ 日本生態学会第 64 回大会 2017
- ㉔ 工藤恵梨・松尾歩・金子悠一郎・富松裕・蒔田明史：平面的クローン成長に着目したブナ林床でのチシマザサの一斉更新過程．平成 28 年度森林・林業交流発表会 2017
- ㉕ 立木佑弥・深野祐也：つる植物におけるホスト選択理論：環境の不均質性、不確実性の効果．日本生態学会第 64 回全国大会 2017
- ㉖ 大矢陽太・富松裕・陶山佳久・松尾歩・蒔田明史：1995 年に一部が同調開花・枯死したチシマザサ個体群におけるジェネットの多様性と空間分布．第 61 回日本生態学会東北地区会大会 2016
- ㉗ Tachiki Y：A spatially explicit model for mass flowering in bamboos: long rhizomes drive evolution of delayed flowering. British Ecological Society Annual Meeting 2016. (招待講演) 2016
- ㉘ Kanno T, Suyama Y：Population genetic *Sasaella*. The 13th International Symposium on Integrated Field Science: Conservation and Utilization of Biodiversity. 2016
- ㉙ 立木佑弥・深野祐也：つる植物における巻き戻り行動の理論研究：環境の不均質性と巻き戻り回数．第 48 回種生物学シンポジウム 2016
- ㉚ 立木佑弥：植物の同調繁殖戦略の多様性を生活史から読み解く．第 48 回種生物学シンポジウム (招待講演) 2016
- ㉛ 工藤恵梨・松尾歩・金子悠一郎・富松裕・蒔田明史：閉鎖林冠下のチシマザサー一斉更新過程における面的クローン成長の役割．日本生態学会第 63 回大会 2016
- ㉜ 蒔田明史・高木豊大・松尾歩・佐藤朋華・阿部みどり：開花年のずれたササの枯死がブナ林の動態に与える影響：十和田湖畔のリシマザサー一斉開花の事例．日本生態学会第 63 回大会 2016
- ㉝ 高木豊大・佐藤朋華・松尾歩・阿部みどり・井上みずき・星崎和彦・蒔田明史：ササ

の一斉枯死と林冠構造の違いがブナ林の更新動態に与える影響. 日本生態学会第63回大会 2016

- ③4 富松裕・松尾歩・陶山佳久・蒔田明史：光環境が不均質な林床におけるチシマザサの長期的動態. 日本生態学会第63回大会 2016
- ③5 立木佑弥：地下茎伸長が開花周期を決める!? ササ・タケ類の空間明示的モデリング. 日本生態学会第63回大会 2016
- ③6 岡野邦弘・松尾歩・蒔田明史・鈴木準一郎・陶山佳久・井上みずき：NGSを利用したチシマザサのジェネット内SNPs変異. 日本生態学会第63回大会 2016
- ③7 鈴木準一郎：0から始まったクローナル植物の「空間」構造研究. 日本生態学会第63回大会（招待講演）2016
- ③8 Tomimatsu H: Genet dynamics and recovery process of a dwarf bamboo population after a synchronous flowering and die-off. 11th Clonal Plant Workshop 2015
- ③9 Tachiki Y, Makita A, Suyama Y & Satake A: The evolution of mass flowering in bamboos: severe intra-genet competition shortens flowering time. 11th Clonal Plant Workshop 2015
- ④0 Makita A: Variety of bamboo flowering patterns, with special reference to the significance to the sporadic small scale flowering. 11th Clonal Plant Workshop 2015
- ④1 工藤恵梨・松尾歩・金子悠一郎・富松裕・蒔田明史：チシマザサ一斉枯死後の回復過程における閉鎖林冠下での面的クローン成長について. 日本生態学会東北地区会 2015
- ④2 立木佑弥・蒔田明史・陶山佳久・佐竹暁子：ササ・タケ類一斉開花枯死の進化モデル：ジェネット内競争による開花周期の調整. 第47回種生物学シンポジウム 2015
- ④3 蒔田明史：地下茎の形態が開花習性を変える？—温帯性 bamboo の開花周期はなぜ長いのか. 第42回根研究学会 2015

〔図書〕（計2件）

- 1. 門脇浩明・立木佑弥：京都大学学術出版会 遺伝子・多様性・循環の科学：生態学の領域融合へ（2019）446 ページ
- 2. 陶山佳久：文一総合出版 48年周期で生まれ変わるタケ in 生物時計の生態学& #8212; リズムを刻む生物の世界（2015）288 ページ

〔産業財産権〕

- 出願状況（計0件）
- 取得状況（計0件）

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.akita-pu.ac.jp/stic/souran/study/detail.php?id=75>

<http://tomimatsulab.sakura.ne.jp/research.html>

<https://www.akita-pu.ac.jp/oshirase/oshirase2017/1115>

[https://www.yamagata-u.ac.jp/jp/files/4515/1598/0650/20180115\\_pressrelease\\_HP.pdf](https://www.yamagata-u.ac.jp/jp/files/4515/1598/0650/20180115_pressrelease_HP.pdf)

新聞報道

しんぶん赤旗 2018年2月12日（月）チシマザサ暗い森でも再生なぜ

河北新報 2018年2月13日（火）一面「ブナ林の「敵」対策に光—チシマザサ成長過程解明」

日経新聞 2018年2月16日（金）「山形大と東北大など、1995年に十和田湖畔で一斉開花・枯死したチシマザサ集団の更新過程を分析」

山形新聞 2018年3月4日（日）「陽光浴び地下茎進入」

秋田魁新報 2018年3月30日（金）「ネマガリタケの生態解明」

## 6. 研究組織

### (1) 研究分担者

鈴木 準一郎（SUZUKI Jun-Ichiro）

首都大学東京・理学研究科・教授

研究者番号：00291237

陶山 佳久（SUYAMA Yoshihisa）

東北大学・農学研究科・准教授

研究者番号：60282315

富松 裕（TOMIMATSU Hiroshi）

山形大学・理学部・教授

研究者番号：40555398

立木 佑弥 (TACHIKI Yuuya)  
首都大東京・理学研究科・助教  
研究者番号：40741799

齋藤 智之 (SAITOH Tomoyuki)  
国立研究開発法人森林研究整備機構・森林総合研究所・主任研究員  
研究者番号：00414483

井上 みずき (INOUE Mizuki)  
日本大学・文理学部・准教授  
研究者番号：80432342

(2) 研究協力者

松尾 歩 (MATSUO Ayumi)  
工藤 恵梨 (KUDO Eri)  
相川 奈津実 (AIKAWA Natsumi)  
金子 悠一郎 (KANEKO Yuichiro)  
大矢 陽太 (OOYA Youta)  
谷口 稜太郎 (TANIGUCHI Ryoutaro)

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。