

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月11日現在

機関番号： 21401
 研究種目： 基盤研究（B）（一般）
 研究期間： 2008～2010
 課題番号： 20380092
 研究課題名（和文） ササはなぜ一斉開花するのか？遺伝的多様性に果たす一斉開花の役割の解析
 研究課題名（英文） Why bamboos flower simultaneously? Analysis of the role of mass flowering on the maintenance of genetic diversity of Sasa species.
 研究代表者 蒔田 明史（MAKITA AKIFUMI）
 公立大学法人秋田県立大学・生物資源科学部・教授
 研究者番号： 60315596

研究成果の概要（和文）：

ササ類は長寿命一回繁殖性植物であり、100年以上にわたって栄養繁殖を繰り返した後、広範囲にわたって一斉開花枯死する。しかし、旺盛な地下茎の伸長を繰り返し、長期にわたって排他的な群落を形成し続けることのできるササが、どうして一斉開花して枯死しなければならないのだろうか。この疑問に対し、本研究ではササ群落のジェネット空間分布構造に注目して遺伝構造を解析し、遺伝的多様性という観点からタケ・ササ類の開花習性の進化について議論した。

研究成果の概要（英文）：

Sasa, the dwarf bamboos, are long-lived monocarpic plants with vigorous rhizomatous vegetative reproduction for over 100 years. They often flower simultaneously in a wide range. It is a substantial question why bamboos flower to die simultaneously in a wide range although they can keep exclusive dominant populations with vegetative reproduction for a long period. In this research, we discussed the evolutionary trends of bamboo flowering habits from the viewpoint of genetic diversity, by analyzing the genetic structure of *Sasa* populations before and after mass flowering.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	5,300,000	1,590,000	6,890,000
2009年度	4,400,000	1,320,000	5,720,000
2010年度	2,700,000	810,000	3,510,000
年度			
年度			
総計	12,400,000	3,720,000	16,120,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：ササ・一斉開花・遺伝的多様性・クローン構造・生活史特性

1. 研究開始当初の背景

(1) ササ類が長寿命一回繁殖性植物であり、100年以上にわたって栄養繁殖を繰り返した後、一斉開花し枯死するという生活史をもつことはよく知られるようになってきた。しかし、一斉開花は稀な現象であり、その具体的

な解明は進んでこなかった。特にいつどこで開花が起こるかを予測できないために、有性繁殖時の繁殖成功度や開花集団（親个体群）の遺伝構造などに関する知見は著しく乏しかった。

(2) 一方、分子生態学的な解析手法は著しく

進歩し、ササのようなクローナル植物の生活史特性の解析には無くてはならないツールとなり、容易にジェネット構造や遺伝的多様性に関する解析が行えるようになっていた。(3)こうした状況の中、2007年前後に京都市北部地方を中心に、チュウゴクザサ *Sasa veitchii* var. *hirsuta* が年ごとに地域を違えながら一斉開花しているとの状況を把握し、開花前の群落調査をする機会を得た。

2. 研究の目的

①親個体群のジェネット空間分布構造を把握し、②花粉や種子をサンプリングしてDNA解析を行い、親個体のジェネットサイズが花粉や種子の生産にどう寄与しているかを明らかにする。③次いで発生した実生の追跡調査をおこない、実生の発生→定着→自己間引き過程を追いながら、その遺伝的構造がどう変化するかを明らかにしていく。こうしたデータに基づいて、ササ個体群の遺伝的多様性の維持機構について検討し、タケ・ササ類の開花習性の進化について考察する

3. 研究の方法

(1) 親個体群のジェネット空間分布構造を解析するために、チュウゴクザサが一斉開花した京都市北部大見地区に広域調査区(80 x 70 m)及び詳細調査区(4 m²)を設け、前者は5m間隔の格子点近くの稈より、後者は区内のすべての稈より葉のサンプルを採取し、ジェネット識別を行った(計363サンプル)。

(2) 親個体のジェネットサイズと繁殖成功度との関係を明らかにするために、10 x 10 mの調査区を設定し、そこに分布していた全花茎(2589本)のジェネット識別を行い、花茎ごとの種子数を計数した(全16,439粒)。さらに各花茎で生産された種子の約1割についてジェネット識別を行った(1736粒)。

(3) 上記のサンプルを用いて、花粉親の特定および親世代(花茎)と子世代(種子)との遺伝的多様性の比較を行った。

(4) 一方、ササの開花様式については、一斉開花のほかに、小面積に咲くいわゆる「部分開花」という開花様式も知られている。こうした小規模開花地でのジェネット構造を明らかにするために、宮城県大崎市および秋田県内各地の部分開花地において、開花域と周囲の非開花域からDNA解析用のサンプルを採取し、ジェネット識別を行った。

4. 研究成果

(1) 親個体群のジェネット空間分布構造：

広域調査区で得られた239サンプルからは192もの異なるジェネットが確認された。複数の格子点で同一のジェネットが検出された割合は18%と低く、非常に多数のジェネ

トから個体群が形成されていることが明らかになった。一方4 m²の詳細調査区では、124サンプルから21ジェネットが検出され、表土をはぎ取って地下茎の分布を確認したところ、多数の地下茎が入り交って分布していることが確認された。このようにチュウゴクザサの場合、一斉開花前の個体群は非常に高密度のジェネットから構成されていることが明らかになり、しかも、それらは排他的ではなく、混在していることが明らかになった。

ただし、松尾ら(2008, 2010)が秋田県十和田湖畔で同様の方法で調べたチシマザサ個体群の場合には、ジェネット密度が著しく低く、同一ジェネットが3,000 m²以上にわたって場を占有していることが明らかになっている。このように、ササ個体群のジェネット構造はどこでも一樣なわけではない。これは、その種がもつ地下茎の形態的特性(pachymorph vs. leptomorph rhizome systems)や、その群落が形成された履歴、さらにはかく乱の種類や頻度など多くの要因がジェネット空間分布構造に影響を与えるためではないかと考えられる。

(2) ジェネットサイズと繁殖成功度との関係：大量サンプルによるDNA解析結果をもとに、ジェネットサイズと繁殖成功度との関係を調べたところ、多数の花茎を有する大ジェネットは種子親として生産した種子数も花粉親としての種子数も多いことがわかった。つまり、親世代による大ジェネットは次世代に多数の遺伝子を残せる可能性が示された。また、自殖種子割合とジェネットサイズとの関連は見られなかった。

当初は、大ジェネットが排他的にある程度の空間を占め、そこに、少数ではあっても小ジェネットが生存し続けていることによって、一斉開花時に遺伝的な多様性を回復することができるというシナリオを考えていた。しかし、チュウゴクザサの場合、親世代のジェネットが非常に高密度で、しかも混在した構造をもっていた。今回得られた結果はこうしたジェネット構造がもたらしたものであると考えられる。このような混在型ジェネット空間分布構造をもつことは、長期間にわたって栄養繁殖を繰り返しながらも高い遺伝的多様性を維持している重要な要因である可能性がある。

こうした知見をもとに、ササの開花様式の進化に関して、ジェネット混在型競争回避仮説を提唱した(陶山ら2010)。今後、熱帯から温帯域にかけて様々な種のジェネット空間分布構造を調べることによって、特異的な開花習性をもつタケ・ササ類の進化に迫れる可能性があるのではないかと考えられる。

(3) 親世代と子世代との遺伝的多様性の比較：親世代と子世代の近交係数を比較したと

ころ、親世代のホモ接合の割合は子世代の1/5であった。実生の成長を通じての経時的変化は今後の追跡調査の結果を待つ必要があるが、生育過程を通じてホモ接合の割合は相対的に減少していくものと考えられた。

また、ジェネット混在型の群落形成には、チュウゴクザサのもつ単軸地下茎による成長様式が寄与しているものと考えられた。

(4)部分開花について：

ササの開花様式は多様である。そのうち、比較的小面積でみられる開花が部分開花と呼ばれている。これまで部分開花については、何らかの原因で弱ったジェネットが「死に花」を咲かせているのではないかと考えられ、あまり注目されてこなかった。しかし、今回の調査の結果、部分開花の際には、ジェネット内の全ラメットが開花しているわけではなく、開花ジェネットには非開花稈が含まれている場合が多いことが分かった。つまり、部分開花ジェネットはジェネット全体の開花ではないことが明らかになり、これまで一回繁殖性であると考えられてきたササ類にも、多回繁殖を行うジェネットが存在する可能性が示唆された。さらに、単一ジェネットによる開花の場合が多いが、複数ジェネットによる開花の場合も認められた。

(5)まとめ：

ジェネット構造に着目することによって従来とは異なる視点でタケ・ササ類の開花習性について考察を深めることができた。近年、DNA解析手法の進歩により、タケ・ササ類のジェネット構造に関する知見も著しく増した。こうした知見を集めて、私たちは日本生態学会第55回大会(2008)において、「Bamboo はなぜ一斉開花するのか?~熱帯から温帯へのクローナル特性と開花更新習性の進化を探る~」と題するシンポジウムを企画し、その成果を日本生態学会誌に同名の特集としてまとめた(蒔田ら2010他)。

従来は「ササは一斉開花する」と単純に考えられてきた。しかし、現実にはその開花様式は多様である。こうした議論を進めるうえで、従来持っていたタケ・ササ類の開花習性について概念整理をする必要性が認められた。そこで、これまで一斉開花と部分開花と漠然と分けられてきた開花様式について、開花規模(大面積 vs 小規模)とともに、開花ジェネットが単数(単独開花)か複数(同調開花)かという情報を組み合わせて示すことを提案した(陶山ら2010)。こうすることによって、ジェネットの一生という観点からタケ・ササ類の開花習性を考えることができ、従来注目されてこなかった一斉開花以外の開花様式や一斉開花時の非開花ジェネットの動向も含めて、長寿命一回繁殖性でしかも

多数のジェネットが広範囲にわたって同調的に開花するという非常に特異的な生活史特性がどのように獲得されてきたのかについて考えることができるようになる。

本研究で主に取り組んだ京都でのチュウゴクザサの開花地以外にも、我々は複数の種の、しかも開花年の異なる調査地を有している。こうした調査地を含めて、ジェネット空間分布構造に着目して研究を進めることによって、タケ・ササ類の開花習性の進化にさらに迫っていけるものと考えている。

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10件)

① K. Kitamura, T. Saitoh, A. Matsuo Y. Suyama, Development of microsatellite markers for the dwarf bamboo species *Sasa cernua* and *S. kurilensis* (Poaceae) in northern Japan. *Molecular Ecology Resources*, 9(6), 2009, 1470-1472.

② 陶山佳久・齋藤智之・西脇亜也・蒔田明史・長谷川尚史・柴田昌三、48年周期で一斉開花するタケ：インド・ミゾラム州における *Melocanna baccifera* の開花周期記録、時間生物学、査読有、15、2009、pp12-16.

③ 蒔田明史・鈴木準一郎・陶山佳久、Bamboo-その不思議な生活史、日本生態学会誌、査読有、60、2010、pp45-50.

④ 柴田昌三、タケ類 *Melocanna baccifera* (Roxburgh) Kurz. ex Skeels の開花-その記録と48年の周期性に関する考察、日本製外学会誌、査読有、60、2010、pp51-62.

⑤ 田中浩・トラク=マード・石田厚・高橋正通・齋藤智之・中静透、同所的に存在する熱帯性タケ類の一斉開花枯死後の更新-タケに稚樹バンクが存在する? 日本生態学会誌、査読有、60、2010、pp 63-72.

⑥ 松尾歩・陶山佳久・蒔田明史、チュウゴクザサとチシマザサにおける地下茎の分枝・伸長様式とジェネットの空間分布構造-、日本生態学会誌、査読有、60、2010、pp81-88

⑦ 井鷲裕司、多様なタケの繁殖生態研究におけるクローン構造と移植履歴の重要性、日本生態学会誌、査読有、60、2010、pp89-95.

⑧ 陶山佳久・鈴木準一郎・蒔田明史、タケ・ササ類の一斉開花に関する一考察、日本生態学会誌、査読有、60、2010、pp97-106.

⑨ 松尾歩・陶山佳久・山月融心・藤晋一・蒔田明史、DNA分析によって検出されたチシマザサの大ジェネット、*Bamboo Joournal*、査読有、25、2008、64-73.

⑩ Franklin DC, Kaneko S, Yamasaki

N、Isagi Y、Some wild bamboo clumps contain more than one genet、査読有、56、2008、pp433-436.

[学会発表] (計 27 件)

- ① 陶山佳久、48 年周期で一斉開花枯死による更新を繰り返すタケ、第 43 回種生物学シンポジウム、2011.12.11、富士吉田。
- ② 齋藤智之・杉田久志・西脇亜也・清和研二、ギャップから林冠下への連続的なチマキザサの現存量と生産構造の変化、第 123 回日本森林学会大会、2012.3.27、宇都宮大学。
- ③ 齋藤智之・壁谷大介・長谷川元洋・岡本透・清野達之、ミヤコザサを繰り返し地上部刈り取りしたときの応答、第 59 回日本生態学会大会、2011.3.19、龍谷大学。
- ④ 蒔田明史、笹竹ニ笹竹ノ花咲ク。ナニゴトノ不思議ナケレド。～熱帯から温帯へ、Bambooの開花習性の進化を探る～。ネイチャー&サイエンスカフェ Vol.30、2012.3.26、モンベル渋谷。
- ⑤ 陶山佳久・齋藤智之・西脇亜也・蒔田明史・柴田昌三、48 年周期で一斉開花したタケ (*Melocanna baccifera*) 群落のジェネット構造と親子解析、第 121 回日本森林学会大会、2010.4.4、筑波大学。
- ⑥ 蒔田明史・鈴木準一郎・陶山佳久、タケ・ササ類の開花様式概念整理、第 121 回日本森林学会大会、2010.4.4、筑波大学。
- ⑦ 佐藤朋華・阿部みどり・山月融心・蒔田明史、ササ一斉開花・枯死後にブナは本当に更新するのか?—林冠構造の不均一性に着目して—、第 42 回種生物学学会シンポジウム、2010.12.10、京都大学。
- ⑧ 松尾歩・蒔田明史・陶山佳久、日本産ササ類における形態および葉緑体 DNA の変異と類似の把握、第 42 回種生物学シンポジウム、2010.12.11、京都大学。
- ⑨ 齋藤智之・陶山佳久・鈴木準一郎・西脇亜也・蒔田明史、チシマザサ更新個体群における 20 年目からのクローン競争と成長の過程、第 58 回日本生態学会大会、2011.3.9、札幌コンベンションセンター。
- ⑩ 蒔田明史・佐藤綾香・井上みずき・佐藤朋華・品川朋仁・松尾歩・陶山佳久、ササの“部分開花”は 1 ジェネットだけの開花なのか?～秋田県内 26ヶ所の調査結果から～、第 58 回日本生態学会大会、2011.3.10、札幌コンベンションセンター。
- ⑪ 松尾歩・蒔田明史・陶山佳久、日本産ササ類における地理的・形態的・遺伝的変異、第 58 回日本生態学会大会、2011.3.9、札幌コンベンションセンター。
- ⑫ 新山馨・九島宏道・齋藤智之・柴田鏡江・堀良通、北茨城市小川試験地におけるササ類 3 種の 20 年間の動態、第 58 回日本生態学

会大会、2011.3.9、札幌コンベンションセンター。

- ⑬ 壁谷大介・齋藤智之・長谷川元洋・岡本透・清野達之、地上部刈り取りに対するミヤコザサの応答、第 58 回日本生態学会大会、2011.3.9、札幌コンベンションセンター。
- ⑭ 佐藤朋華・山月融心・星崎和彦・井上みずき・阿部みどり・蒔田明史、林冠構造の不均一性がササ一斉枯死後に定着したブナ稚樹個体群構造に与えた影響、第 122 回日本森林学会大会、2011.3.26、静岡大学。
- ⑮ Matsuo A、Suyama Y、Shibata S、Makita A、Effects of vegetative growth on reproductive success in a mass-flowering population of the monocarpic dwarf bamboo, *Sasa veitchii* var. *hirsuta*、9th Clonal Plant Workshop, July 1-4, 2009, Luven (Belgium)。
- ⑯ Y. Suyama、T. Saitoh、A. Nishiwaki、A. Makita、S. Shibata、Genet structure and reproductive behavior in a mass flowering population of *Melocanna baccifera* (Bambusoideae) after a 48-year flowering interval, 9th Clonal Plant Workshop, July 1-4, 2009, Luven (Belgium)。
- ⑰ T. Saitoh、Y. Suyama、A. Nishiwaki、J-I Suzuki、A. Makita、Clone dynamics for 28 years after mass flowering in *Sasa kurilensis* seedling population, 9th Clonal Plant Workshop, July 1-4, 2009, Luven (Belgium)。
- ⑱ A. Makita、A. Matsuo、Y. Suyama、J-I. Suzuki、Changes in clonal structure and genetic diversity through the long-lived life history of monocarpic bamboos, 9th Clonal Plant Workshop, July 1-4, 2009, Luven (Belgium)。
- ⑲ Y. Suyama、T. Saitoh、A. Nishiwaki、A. Makita、S. Shibata、Clonal structure and reproductive behavior in a mass flowering population of *Melocanna baccifera* (Bambusoideae). IUFRO Kuala Lumpur 2010, March 7-12, 2010, Kuala Lumpur, (Malaysia)。
- ⑳ Matsuo A、Suyama Y、Shibata S、Makita A、The relationship between reproductive success and clonal structure in a simultaneous flowering population of the monocarpic dwarf bamboo, *Sasa veitchii* var. *hirsuta*. 7th International Symposium on Integrated Field Science, October 10-12, 2009, Sendai (Miyagi)。
- ㉑ 佐藤綾香・井上みずき・蒔田明史、ササの部分開花現象の解明～クローン構造と種子の結実注目して～、森林・林業技術交流発表会、2010.2.4、秋田市。

22 松尾歩・陶山佳久・齋藤智之・住吉千夏子・齋藤誠子・井鷲裕司・柴田昌三・鈴木準一郎・西脇亜也・蒔田明史、チュウゴクザサの一斉開花個体群を対象とした遺伝的多様性解析、日本生態学会、2009. 3.19、岩手県立大学

23 齋藤智之・陶山佳久・西脇亜也・鈴木準一郎・蒔田明史、一斉開花後28年間にわたるチシマザサ実生由来個体群のクローン動態、日本生態学会、2009. 3. 19、岩手県立大学。

24 松尾歩・陶山佳久・品川朋仁・佐藤朋華・蒔田明史、ササの部分開花は単一ジェネットの開花か?～部分開花地における開花・非開花稈のジェネット識別～、日本森林学会、2009. 3. 26、京都大学。

25 齋藤誠子、柴田昌三、松尾歩、住吉千夏子、井鷲裕司、陶山佳久、西脇亜也、蒔田明史、一斉開花年の異なるチュウゴクザサ集団間の遺伝的組成の比較、日本森林学会、2009. 3. 26、京都大学。

26 住吉千夏子・井鷲裕司・松尾歩・陶山佳久・齋藤智之・齋藤誠子・柴田昌三・西脇亜也・鈴木準一郎・蒔田明史、一斉開花したチュウゴクザサ個体群における遺伝子流動、日本森林学会、2009. 3. 26、京都大学。

27 陶山佳久、植物個体群の全個体ジェノタイプピングから得られるもの、ISMシンポジウム「生態系のリスク管理と適応にむけた統計分析とその現状-データ解析・モデリングによる生態系変化の理解と制御への挑戦」、2009. 3. 9、統計数理研究所（東京）

〔図書〕（計2件）

- ① 蒔田明史、無明舎出版、秋田の「森林（もり）」を歩く、2012、125
- ② 柴田昌三、福音館書店、たくさんのふしぎ「竹は竹」、2010、40

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.akita-pu.ac.jp/bioresource/db/e/forest/index.html>

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

6. 研究組織

(1) 研究代表者

蒔田明史 (MAKITA AKIFUMI)

公立大学法人秋田県立大学・生物資源科学部・教授

研究者番号：60315596

(2) 研究分担者

陶山佳久 (SUYAMA YOSHIHISA)

東北大学・農学研究科・准教授

研究者番号：60282315

鈴木準一郎 (SUZUKI JUNICHIROU)

首都大学東京・理工学研究科・准教授

研究者番号：00291237

井鷲裕司 (ISAGI YUJI)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号：50325130

(3) 連携研究者

齋藤智之 (SAITOH TOMOYUKI)

森林総合研究所木曽試験地・研究員

研究者番号：00414483

西脇亜也 (NISHIWAKI AYA)

宮崎大学・農学部・教授

研究者番号：60228244

柴田昌三 (SHIBATA SHOZOU)

京都大学フィールド科学教育研究センター

研究者番号：50211959