

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：21401

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23380088

研究課題名(和文) 温帯性 Bamboo の開花周期はなぜ長いのか？ジェネット混在型競争回避仮説の検証

研究課題名(英文) Importance of genet-intermingled spatial structure on extended flowering interval of temperate bamboos in the northern hemisphere.

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) 14,200,000 円

研究成果の概要(和文)：長寿命一回繁殖性の植物であるbambooの中でも、北半球の温帯性タケササ類は、ひときわ開花周期をもつことが知られている。なぜ熱帯に比べて温帯では開花周期が長期化したのか。それを明らかにするために、ジェネット混在型競争回避仮説を提唱し、その検証を試みた。その結果、水平な地下茎を伸ばすことでジェネットが巨大化しても有性繁殖時の繁殖成功率が下がらないことが実証され、また、理論研究でも長い地下茎をもつことが開花周期の長期化に結びつくことが示唆され、この仮説の有効性が支持された。

研究成果の概要(英文)：Bamboos in the temperate regions of the northern hemisphere are well known to have conspicuously long interfloral periods. To clarify the evolutionary trends of bamboo flowering behavior, we proposed the new insight by taking their genet-intermingled structure into account. In contrast with clump-forming tropical bamboos, temperate bamboos form genet-intermingled structure with horizontal extending rhizomes. We clarified that the large genets of the temperate bamboo after long clonal growth showed high reproductive success with low self-fertilization rate. Theoretical study also supported that the long rhizomes drive the evolution of delayed flowering. These studies strongly suggested the importance of genet spatial structure on the evolution of bamboo flowering behavior.

研究分野：生態学

キーワード：開花習性 bamboo 長寿命一回繁殖性 進化 空間ジェネット構造 繁殖成功率

1. 研究開始当初の背景

(1) タケササ類 (Bamboo) が長寿命一回繁殖性であり、しばしば広範囲にわたって同調的に開花するという特異的な生活史をもつことはよく知られている。しかし、同じ Bamboo であっても、温帯域に分布するタケササ類は熱帯のものに比べて著しく開花周期が長く、また開花の同調性も高い。その違いが何に起因するものなのかについてはあまり議論されてこなかった。

(2) 熱帯のものとは温帯のものとは、開花周期以外にも様々な違いがある。熱帯性の bamboo は Pachymorph 型の地下茎をもち、株立ちするのに対し、北半球温帯の bamboo は水平に走る Leptomorph 型の地下茎を有して稈が散生する。こうしたクローン構造の違いは有性繁殖時の繁殖成功率に大きな影響を与えるであろうと思われるが、これまでこうした検証は行われてこなかった。

2. 研究の目的

そこで、本研究では、熱帯と温帯のジェネット構造の違いに着目し、温帯域で水平な地下茎を有することでジェネット同士が入り交じる構造をもち、このことが長期にわたって栄養成長を続け、ジェネットが巨大化した後に有性生殖を行っても繁殖成功率を高めることに効いているのではないかという“ジェネット混在型競争回避仮説”を提唱し、その可能性を検証することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 一斉開花したチュウゴクザサのジェネット空間構造の解明及び親集団のジェネットサイズと繁殖成功率の解明: 2007年に京都市北部で一斉開花したチュウゴクザサ個体群で得られた、親集団のジェネット空間構造、生産された種子の遺伝構造、発生した実生集団の遺伝構造のデータ解析を進め、親集団のクローンサイズと繁殖成功率の関係について解析した。また、10x10mの調査区内に発生した実生集団の遺伝構造の追跡調査を行い、親集団のクローン構造が次世代にどのように受け継がれるかについて考察した。

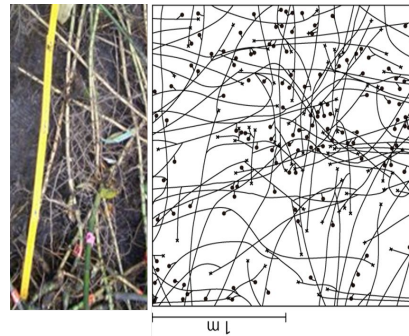
(2) タケササ類の開花習性に及ぼす空間構造の役割を解明するための理論的解析: 熱帯性のササは地下茎が短く、栄養繁殖の際ごく近傍にラメットを生産するのに対して、温帯性のササは水平方向に長い地下茎を持ち、ラメットはその生産者から離れたところに定着し、その結果、ジェネットは互いに入り交じる空間構造をつくる。こうした栄養繁殖上の特性を考慮した空間明示的数理モデリングを利用し、ササ・タケ類において開花周期の進化に地下茎構造が与える影響を調べた。

(3) 小面積開花のクローン構造の解明とその適応的意義: 秋田県周辺で3種24箇所の小面積開花地の探索し、開花集団及びその周辺

のジェネット識別を行い、小面積開花集団のクローン構造を明らかにし、その繁殖成功率を解析した。

4. 研究成果

(1) チュウゴクザサ一斉開花地に設けた10x10mの継続調査地内では、111ジェネットが生育し、複雑に入り交じったジェネット混在型空間構造を示していた(図1)。



(図1) チュウゴクザサの地下茎の分布写真(左)と地下茎走向の模式図(右)

これらから、19,659種子(/100 m²)が生産され、1,030ジェネットの実生が発生した。その後、実生ジェネット数は徐々に減少し、発生後5年で半減した。

親のジェネットサイズと種子生産数(雌の繁殖成功率)とはは明らかな正の相関があり(図2)、一方、自殖率はサイズとの関係が無いことが示された(図3)。このように、ジェネット混在型空間構造をもつササでは、サイズが巨大化しても有性繁殖時の繁殖成功率が低下しないことが示された(Matsuo et al. 2014)。

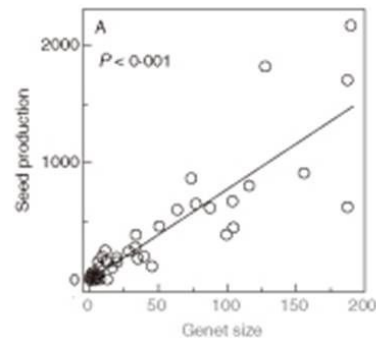


図2. ジェネットサイズとジェネットあたり種子生産量 (Matsuo et.al 2014)

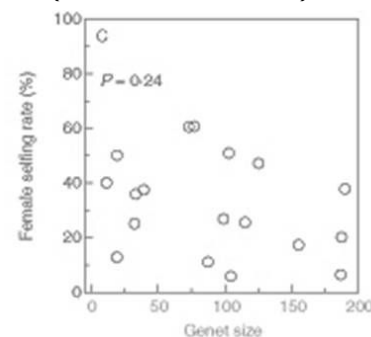


図3. ジェネットサイズと自殖率 (Matsuo et.al 2014)

(2) 一方、進化モデルの解析から、地下茎が長くなるに従って開花周期が長くなることが予測された。この依存性は栄養繁殖の際に、同一空間をめぐって同一ジェネットに属する近親者間での競争が地下茎の長さによって調節されることに起因していた。地下茎が長い場合には、同一空間をめぐる近親者競争が低く維持されるために、栄養繁殖を継続することが適応的になったと考えられる。また、近親交配に伴う近交弱勢の効果を調べたところ、地下茎が短いときには、近交弱勢によって、開花周期が長く進化することがわかった。地下茎が長い時には、近親交配が起こりにくく、その効果は弱くなった。これらの結果から、地下茎構造の局所適応の結果、開花周期に地理クラインが形成された可能性が示唆された(Tachiki et al. 2015)。

(3) 小面積開花については、1 または少数のジェネットの開花であることが確認され、当然自殖率は約 96%と著しく高く、また結実率は開花面積との関連があることが示された (Mizuki et al. 2014)。ただし、小面積開花でも実生の発生が確認され、更新に寄与する可能性があることが認められた。実生が多数発生した調査区については、現在も追跡調査を継続中である。また、多くの開花ジェネットには非開花部分が存在しており、1 ジェネットで複数の開花結実の機会をもつ可能性が示唆された。これらから、このような開花様式をもつこともタケササ類の開花習性の適応的意義を考える上での重要であると考えられた。

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. Tachiki Y, Makita A, Suyama Y, Satake A: A spatially explicit model for flowering time in bamboos: long rhizomes drive the evolution of delayed flowering. *J.Ecol.* 103: 585-593 (2015) 査読有 doi: 10.1111/1365-2745.12390
2. Mizuki I, Sato A, Matsuo A, Suyama Y, Suzuki J-I, Makita A: Clonal structure, seed set and seral-pollination rate in mass flowering bamboo species during off year flowering events. *Plos ONE* 9:e105051 査読有 (2014) 10.1371/journal.pone.0105051
3. Matsuo A, Tomimatsu H, Suzuki J-I, Saitoh S, Shibata S, Makita A, Suyama Y: Female and male fitness consequences of clonal growth in a dwarf bamboo population with a high degree of clonal intermingling *Annals of Botany* 114:1035-1041 (2014) 査読有 10.1093/aob/mcu176
4. 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 (2014) 査読無

5. 齋藤智之 ササの効果的な抑制方法を考える。 *みどりの東北* 124:5(2104) 査読無
6. 齋藤智之: ササのユニークな生態とその管理・利用: 林床植物としてのササの管理。 *森林科学* 69:2-3 (2013) 査読有
7. 蒔田明史 . ササの不思議な生活史 *森林科学* 69:4-8 (2013) 査読有
8. 蒔田明史 多様で気長な森の世界~見えない森の動きを觀よう! ~白神山地ビジターセンター白神山地だより 23:1-4 (2013) 査読無
9. Hagiwara, Y., Kachi, N. & Suzuki, J-I .: Effects of temporal heterogeneity of water supply and nutrient levels on plant biomass growth depend on the plant's relative size within its population *Ecological Research* 27: 1079-1086(2012) 査読有
10. 齋藤智之・杉田久志・西脇亜也・清和研二: チマキザサの現存量および成長特性のギャップから林内にかけての変化。 *日本森林学会誌* 94:175-181 (2012) 査読有

[学会発表](計 28 件)

1. 立木佑弥・佐竹暁子: ササ類一斉開花枯死に与える空間構造の役割 *日本生態学会第 62 回大会* 2014.3.22. 鹿児島市
2. 松尾知実, 可知直毅, 鈴木準一郎: クローナル植物の節間長に遺伝子型や栄養塩量は影響するか? *日本生態学会第 62 回大会* 2014.3.22. 鹿児島市
3. 菅野敬雅・米倉浩司・松木悠・陶山佳久: NGS-SNP 分析を用いた集団遺伝学的解析によるササ類の雑種起源の検証。 *第 46 回種生物学シンポジウム* 2014.12.5 人材開発センター富士研修所
4. 相川奈津美*・富松裕・松尾歩・蒔田明史: 広域同調開花後のチシマザサ個体群の回復過程と光環境に対する応答。 *東北植物学会* 2014.12.13 山形大学
5. 陶山佳久: 次世代 DNA シーケンシングによる森林分子生態学的研究。 *第 125 回日本森林学会大会(招待講演)* 2014.3.28 大宮ソニックシティ(埼玉県大宮市)
6. 大倉知夏・松下通也・井上みずき・蒔田明史: ササの小面積単独ジェネットの開花において実生更新は可能なのか *日本生態学会第 61 回大会* 2014.3.15 広島県広島市
7. 松尾歩・富松裕・陶山佳久・鈴木準一郎・齋藤智之・柴田昌三・蒔田明史: 広域同調開花したチュウゴクザサの更新初期過程 ~ ジェネット構造と繁殖成功率に注目して ~ *日本生態学会第 61 回大会* 2014.3.15 広島県広島市
8. Tanaka H, Marod D, Kutintara U, Panuthai S, Hirai K, Takahashi M, Saito T, Nakashizuka T, Sato T: Influence of under-growing bamboos to the aboveground biomass in a tropical seasonal

forest, Thailand. International Workshop on Ecological Knowledge for Adaptation on Climate Change 2013.12.2 Bangkok (Thailand)

9. Saitoh T, Marod D, Tanaka H, Sato T: Gregarious flowering and regeneration process of tropical bamboo under the influence of forest fire. International Workshop on Ecological Knowledge for Adaptation on Climate Change 2013.12.2 Bangkok (Thailand)

10. 菅野敬雅・陶山佳久: ササ3種の遺伝学的解析によるアズマザサの雑種起源説の検証. 第45回種生物学シンポジウム 2013.11.29 大分県別府市

11. 伏見愛雄・陶山佳久: チマキザサの小規模単独開花ジェネットを対象としたゲノム内変異の探索 第45回種生物学シンポジウム 2013.11.29 大分県別府市

12. 菅野敬雅・陶山佳久: DNA分析によるササ類の属間雑種の検証. 日本生態学会東北支部会第58回大会 2013.10.19 青森県弘前市

13. 伏見愛雄・陶山佳久: ササの開花遺伝子に関わるエピジェネティック変異の探索 日本生態学会東北支部会第58回大会 2013.10.19 青森県弘前市

13. 蒔田明史: タケ・ササ類の開花更新に関する研究の現状と課題. 日本生態学会 2013.3.9 静岡県静岡市

14. 大倉知夏・松下通也・井上みずき・蒔田明史: ササは単独ジェネット小面積開花でも更新しうるのか? 日本生態学会 2013.3.6 静岡県静岡市

15. 松尾歩・富松裕・山月融心・陶山佳久・蒔田明史: 林冠の光環境がチシマザサ一斉更新個体群のジェネット動態に与える影響 日本生態学会 2013.3.7 静岡県静岡市

16. 蒔田明史・齋藤智之・陶山佳久・鈴木準一郎・牧田肇: チシマザサ実生由来同齢個体群30年間の動態 第44回種生物学シンポジウム 2012.12.7 滋賀県高島市

17. 大倉知夏・松下通也・井上みずき・蒔田明史: 小面積開花におけるササのジェネット構造と繁殖成功率 第44回種生物学シンポジウム 2012.12.7 滋賀県高島市

18. 齋藤智之・杉田久志・清和研二: ギャップから林内にかけて分布するチマキザサの現存量と成長特性 第44回種生物学シンポジウム 2012.12.7 滋賀県高島市

19. 陶山佳久: タケとササの分子生態学 第44回種生物学シンポジウム(招待講演) 2012.12.8 滋賀県高島市

20. A. Makita, T. Saitoh, Y. Suyama, J-I. Suzuki, & H. Makita: How long does it take for the full recovery after synchronous flowering and death of *Sasa kurilensis* a dwarf bamboo?- Estimation based on three decades' demography 10th Clonal Plant Workshop 2012.10.12 Beijing(China)

21. C. Okura, A. Sato, M. Matsushita, I.

Mizuki, A. Makita: Clonal diversity and reproductive success of *Sasa* spp. Dwarf bamboos, for the case of small scale Flowering 10th Clonal Plant Workshop 2012.10.12 Beijing(China)

22. Y. Suyama, A. Matsuo, T. Saitoh, A. Nishiwaki, S. Shibata, A. Makita: Effects of spatial genet structure on sexual reproduction in monocarpic bamboos. 10th Clonal Plant Workshop 2012.10.12 Beijing(China)

23. T. Saitoh: Changes in biomass and the growth characteristics of *Sasa palmata* across the gap-understory continuum. 10th Clonal Plant Workshop 2012.10.12 Beijing(China)

24. 陶山佳久: タケ・ササ類における一斉開花枯死の周期性とそのずれ. 日本進化学会 2012.8.21 東京都八王子市

25. 蒔田明史: 笹竹二笹竹ノ花咲ク。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(招待講演) 2012.3.26 モンベルクラブ渋谷サロン 東京都渋谷区

26. 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(栃木県)

27. 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 2012.3.19 龍谷大学(滋賀県大津市)

28. 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(招待講演) 2012.12.11 静岡県富士吉田市

〔図書〕(計2件)

1. 津村義彦・陶山佳久(編) 文一総合出版 森の分子生態学 2 (2012) 414 ページ

2. 蒔田明史 無明舎出版 秋田の森林(もり)を歩く (2012) 125 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

秋田県立大学森林科学研究室

<http://www.akita-pu.ac.jp/bioresource/dbe/forest/>

研究紹介『一斉枯死したササ群落は何年で回復するのか? - 加-サ植物の面白さを探る -』

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

東北大学生物共生科学
<http://www.agri.tohoku.ac.jp/agri-field/001.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

蔭田 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

(2) 研究分担者

鈴木 準一郎 (SUZUKI Jun-ichiro)
首都大学東京・理工学研究科・准教授
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

齋藤 智之 (SAITOH Tomoyuki)
独立行政法人森林総合研究所・研究員
研究者番号： 00414483

井上 みずき (INOUE Mizuki)
秋田県立大学・生物資源科学部・助教

(3) 連携研究者

柴田 昌三 (SHIBATA Shouzo)
京都大学・農学部・教授
研究者番号： 50211959

西脇 亜也 (NISHIWAKI Aya)
宮崎大学・農学部・教授
研究者番号： 60228244

井鷲 裕司 (ISAGI Yuji)
京都大学・農学部・教授
研究者番号： 50325130

(4) 研究協力者

松尾 歩 (MATSUO Ayumi)
秋田県立大学・嘱託職員

立木 佑弥 (TACHIKI Yuuya)
北海道大学地球科学研究科・特別研究員

菅野 敬雅 (SUGANO Yoshimasa)
東北大学大学院・農学研究科・大学院生

大倉 知夏 (OKURA Chinatsu)
秋田県立大学・生物資源研究科・大学院生