

開花竹林の段階的な変化に関する分類方法の検討

小林 慧人^{*,1,2,3}・竹重 龍一²・柴田 昌三⁴

タケ類（イネ科タケ亜科）は、長期にわたり栄養成長を続けた後、一斉開花性と一回結実性を示す特徴が知られる。開花後、竹林は時間の経過と共に衰退・枯死と段階的に変化するが、この過程はこれまで客観的な指標に基づき理解されてこなかった。本研究では、開花から開花後の衰退・枯死過程にある様々な状態の竹林を記述する方法を検討した。開花竹林内のラメット（竹稈）の状態に着目し、文献調査や筆者らの野外観察に基づきラメットを11段階（大きくは、非開花、開花・結実、開花後の衰退、枯死の4段階）に分類できることを提案した。京都大学のタケ見本園において、2017年から2022年に開花した3属4種2品種の竹植栽区画を対象にこの分類方法を適用し、開花時の状態のみならず、衰退から枯死過程の状態も含めて統一的に記述することが可能であることを確認した。また、開花から枯死までに1年以上の時間を要することも明らかにした。

キーワード：有性繁殖；一回繁殖；一斉開花；見本林；植生動態

Keito Kobayashi^{*,1,2,3}, Ryuichi Takeshige², Shozo Shibata⁴. 2024. Consideration of Classification Methods for the Gradual Changes in Flowered Bamboo Stands. *J Jpn For Soc.* 106(8): 257-262. Bamboos (Poaceae; Bambusoideae) typically exhibit a unique pattern of mass-flowering and one-time fruiting after long-term clonal growth. This phenomenon leads to a collective die-off and significant changes in the vegetation of the area, but the condition of the bamboo stand in this process has been overlooked. In this study, we investigated a method for the classification of various states of bamboo stands from flowering to the subsequent decline and death processes. Focusing on the condition of bamboo ramets within flowering bamboo stands, we proposed a classification into 11 stages based on literature review and our field observations. These stages are broadly divided into four categories: non-flowering, flowering and fruiting, post-flowering decline, and death. In the bamboo garden of Kyoto University, we applied this classification method to bamboo plantations consisting of three genera, four species, and two forms that flowered from 2017 to 2022. This allowed us to confirm that it is possible to quantitatively assess not only the condition of the stand at the time of flowering but also the stages from decline to death. Additionally, we clarified that the process from flowering to death at stand level takes more than one year.

Key words: sexual reproduction; monocarpy; mass flowering; specimen plantation; vegetation dynamics

I. は じ め に

タケ類（イネ科タケ亜科）は森林・草原・河岸などに分布する常緑多年生のクローナル植物である。タケ類の生活史では、長期にわたる栄養成長ののちに、一斉開花性と一回結実性を示す特徴が知られ、一斉開花・枯死現象は、生態系のみならず生活資材や食料（筍）の不足、獣害の発生など人間社会に大きな影響を与えることもある（Janzen 1976）。開花後に林内に散在する立ち枯れのラメットや倒伏したラメットはタケ類の更新をはじめ開花地の植生動態に影響を及ぼす。本稿で「ラメット」とは、竹林を構成する各地上部器官の一単位（竹稈）のことを指し、茎（稈と枝）、葉、および繁殖器官から構成される。各ラメットでは、一般に開花に際して落葉が生じ、葉芽の代わりに花芽が形成される。

タケ類の開花現象は、特定の竹林単位でみれば、大きく一斉開花（全面開花）と部分開花（小面積開花、局所開花、散在開花）の二つに分けて理解されてきた（McClure 1966; 陶山ら 2010）。一斉開花は竹林内の大多数のラメットが同

時期に開花する現象を指し、部分開花は竹林の一部のラメットまたはラメット内の一部の枝で開花する現象を指す。一斉開花時には、竹林内のラメット間で開花タイミングにずれが生じる、走り咲きや咲き遅れの現象も知られる（陶山ら 2010）。開花竹林の林況を記述するための方法としては、林内に調査枠を設置し、各ラメットの状態（開花、非開花）を記録し、それぞれの本数割合を算出する形がこれまで採用されてきた（例：沼田 1969; Kobayashi et al. 2022a, 2022b）。また、最近ではDNA分析技術が確立し、竹林内のジェネット構造の解明、ラメットやジェネットの開花同調性の評価、さらに厳密な意味での一回繁殖性の検証も行うことが可能となった（Isagi et al. 2004; 陶山ら 2010）。

一方、開花した竹林の衰退以降の植生の回復および林況変化の過程については見過ごされてきた。タケ類は開花後、種子結実期を過ぎると、繁殖器官が脱落し、ラメットは立ち枯れることが基本と考えられ、「一斉開花後に枯死する」と一口で説明される。しかし、実際の林内では、栄養器官や繁殖器官の脱落具合やラメットの倒伏までの状態に連続的な段階が見られる。本稿では、開花時点から衰退・枯死

*連絡先著者（Corresponding author）E-mail: kobakei1105@fpi.affrc.go.jp  <https://orcid.org/0000-0003-1459-2767>

¹ 国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所関西支所 〒612-0855 京都市伏見区桃山町永井久太郎 68（Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68 Nagaiyutaro, Momoyama-choh, Fushimi-ku, Kyoto 612-0855, Japan）

² 京都大学大学院農学研究科 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町（Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawoiwake-tyo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan）

³ 同志社大学理工学部 〒610-0394 京田辺市多々羅都谷 1-3（Faculty of Science and Engineering, Doshisha University, 1-3 Tataramiyakodani, Kyotanabe, Kyoto 610-0394, Japan）

⁴ 京都大学大学院地球環境学堂 〒606-8501 京都市左京区吉田本町（Graduate School of Global Environmental Studies, Kyoto University, Kyoto 606-8501, Japan）

（2024年2月1日受付；2024年5月31日受理；2024年12月28日発行）

©2024 一般社団法人日本森林学会：この著作はクリエイティブ・コモンズのライセンス CC BY-NC-ND（引用を表示し、改変せず、非営利目的に限定）の条件の元で再配布・二次利用が可能なオープンアクセスです。 <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.ja>

までに至る一連の状態の竹林を「開花竹林」と呼ぶことにする。開花竹林における既報の観察記録（例：笠原ら 1969; 柴田 1999; 陶山ら 2010; Hisamoto and Kobayashi 2013）に基づけば、竹林を構成する個々のラメットは開花開始から数カ月～1年のうちに開花・結実し立ち枯れの傾向を示す場合から、すぐには立ち枯れずに数年間展葉や開花を幾分続ける場合（それぞれ再展葉、再開花と呼ぶ）、また開花が停止し栄養成長を再開する場合などが知られている。林内の個々のラメットのこうした多様な状態を客観的な基準にしたがって類型化することで、開花後の衰退・枯死過程における竹林の段階的な変化を適切に記述できる場合があると考えられる。開花竹林に関する類型化の方法提示は、単にタケ類の生活史の理解深化のみならず、開花地の生態系動態やその管理を考える上でも有益な知見となる可能性がある。

本研究の目的は、開花竹林において、開花時のみならず開花後の衰退・枯死過程を含む林況を統一的に記述するための指標を検討することである。そのために、まずは近年各地で開花の確認されたタケ類（J-Stage 電子付録付図-1, 付表-1）や過去に観察されたことのあるタケ類各種において、開花竹林で見られるラメットの状態を調査した。そして、ラメットの状態の類型化カテゴリーに基づき、京都大学フィールド科学教育研究センター上賀茂試験地および理学部植物園のタケ見本園で開花した計7区画を対象に、開花竹林の林況（各カテゴリーのラメットが竹植栽区画の中でそれぞれ何割を占めるのか）を調査した。2010年代後半から日本各地でマダケ属のハチク *Phyllostachys nigra* var. *henonis* の開花が顕著となっており、明治時代後期以来の現象として注目を集めている（Kobayashi et al. 2022a; Yamada et al. 2023）。モウソウチク *P. edulis* では、毎年のように各地で部分開花が観察されており（小林・小林 2019）、圃場に植栽されている実生起源の竹林が一斉開花する現象も複数例知られる（Kobayashi et al. 2022b）。その他にも筆者らが調べる限りでは様々なタケ類の開花を観察することができている。このように多くの観察材料に恵まれる時機を活かし、研究を実施した。

II. 方 法

1. 開花竹林におけるラメットの状態の類型化

筆者らのこれまでの各地における開花竹林の観察（主に3属6種のタケ類を計100林分以上。J-Stage 電子付録付図-1にはその一部を示した）や、日本産タケ類各種の開花様式に関する詳しい記載のある文献に基づき（マダケ属マダケ *P. bambusoides*: 近野 1934; 笠原ら 1969; モウソウチク: 柴田 1999; 笠原 1999; Kobayashi et al. 2022b; ハチク: 坪井 1913; Kawamura 1927; Kobayashi et al. 2022a; ホテイチク *P. aurea*: Kawamura 1927; 岡村 1970; ナリヒラダケ属ナリヒラ

ダケ *Semiarundinaria fastuosa* (Mitford) Makino var. *fastuosa*: 柴田 2000; 村松 2000; タケ類全般: 陶山ら 2010; Hisamoto and Kobayashi 2013), 開花竹林で見られるラメットの状態を列挙し、類型化した。なお、竹林では開花前後に著しく矮小化したラメットが林床から出現するが（再生竹、回復ザサなどと呼ばれる、上田 1963）、本稿ではこれらを含めない。開花前に発生した矮小化していないラメットを対象とした。

2. 野外調査地

調査は、タケ類の開花が見られた京都大学の2施設：京都大学フィールド科学教育研究センター上賀茂試験地と理学部植物園で行った（以下、上賀茂試験地と理学部植物園。表-1）。

上賀茂試験地は京都市北区に位置する。試験地内では、1950年代からタケ類の生理生態学的な基礎研究や管理に関する実験が網羅的に行われ、国内外のタケ類の研究の重要な拠点として機能してきた（Ueda 1960; 渡邊 1987）。実生起源のモウソウチクの2系統が67年目に一斉開花した報告もある（Watanabe et al. 1982; 柴田 1999）。2003年頃に施設内で移植作業が行われ、現在は1林班と2林班内のタケ見本園や標本室前に計71種（園芸品種も含む）82区画のタケ亜科植物が植栽されている（林 2021）。

理学部植物園は、京都市左京区の京都大学吉田キャンパス北部構内東部に位置する。1923年に設置され、およそ一世紀が経つ。植物園内へのタケ亜科植物の移植履歴の詳細は不明であるが、トウチク *Sinobambusa tootsik* (Siebold) Makino ex Nakai について2019年4月に村田源氏に行った聞き取りでは、村田氏が京都大学に勤務しはじめた1947年にすでに生育していたとのことであった（村田氏は、当見本園の管理に長く携わった植物分類学者である）。京大植物園を考える会ウェブサイトの「沿革」によれば、形態学的研究を展開された竹内叔雄博士のコレクションがもともと主であったようである。加えて、ホウライチク *Bambusa multiplex* (Loureiro) Raeuschel が開花したことや実生由来のササ類（1977年に比良山系で採取された種子に起源をもつイブキザサ *Sasa tsuboiana* Makino と1979年に八甲田山で採取された種子に起源をもつチシマザサ *S. kurilensis* (Ruprecht) Makino et Shibata var. *kurilensis*）が植えられたことも記されている（「沿革（京大植物園を考える会）」, <http://ja3yaq.ampr.org/~bgarden/>, 2024年1月6日確認）。他にも、トウチクの部分開花が確認されたことがある（柴田昌三氏私信）。いずれも詳細な開花記録は不明である。

いずれの竹植栽区画でも、密度管理のための筍採取や枯れたラメットの除去が定期的に行われてきたが、少なくとも本研究が始まる前後に施肥は行われていない。本研究に際して、開花開始後には、倒伏したラメットを除去する以外の管理は行わない方針を管理者に伝えた。

表-1. 調査地の立地や気象に関する基礎情報

所在地	緯度	経度	標高 (m)	年平均気温 (°C)	年降水量 (mm)
上賀茂試験地 京都府京都市北区	35° 04' 13" N	135° 45' 53" E	130	14.8 ± 0.74 (13.5–16.7)	1657.9 ± 277.6 (1073.0–2220.5)
理学部植物園 京都府京都市左京区	35° 01' 50" N	135° 47' 13" E	68	15.7 ± 0.69 (14.3–17.1)	1578.7 ± 273.4 (880.5–2061.0)

気象データは1955年から2021年までのデータを集計し、平均値±標準偏差（最小-最大）を示した。上賀茂試験地は施設内で観測されたデータ（2018年分まではNakagawa et al. 2020）を、理学部植物園は京都市のアメダスデータを用いた。

3. 野外調査の対象種と方法

調査対象種は、両見本園で2017年から2022年に開花した3属4種2品種のタケ類とした(図-1)。各タケ類のサイズおよび開花開始年月の基礎情報を表-2にまとめた。学名は概ね鈴木(1996)に準じた。この中でモウソウチクの2区画(二軒茶屋系統, 阿南系統)は実生に起源をもち、発芽からそれぞれ66年目, 67年目の2021年, 2022年に一斉開花したものである(二軒茶屋系統はKobayashi et al. (2022b)を参照)。上賀茂試験地において、モウソウチク以外の調査対象種の開花記録は林(2021)で報告された。

2017年6月以降に開花したタケ類を対象に観察を開始した。各ラメットの類型化カテゴリーに基づく記録は、2019年3月から2024年3月にかけて不定期で実施し、各区画において開花から枯死までを可能な限り網羅できるようにした。モウソウチクの2区画、ハチク、メグロチク、トウチクでは区画内の全ラメットを対象とし、ラメット数の多いナリヒラダケとウンモンチクでは、区画内に設置した調査区(ナリヒラダケ: 0.3 m×0.3 m コドラートを9個, ウンモンチク: 2 m幅で長さ20 m, 14 m, 10 mのトランセクトを3本)内の全ラメットを対象とした。各ラメットの状態の判別は目視で行い、目視で判断できない場合には

双眼鏡を用いた。

III. 結果と考察

1. 開花竹林におけるラメットの類型化

開花竹林で見られるラメットの状態を類型化し、図-2に概念図として示した。ラメットの状態として、大きく四つの段階: 非開花 A, 開花・結実 B, 開花後の衰退 C, 枯死 D に分けられた。以下では、それぞれの段階について概説する。

一つ目の「非開花 A」は、開花竹林において繁殖器官が出現していない状態を指す。ラメットは年齢を経るにつれて葉量を減少させるが(Ueda 1960)ここでは葉量に関わらず、繁殖器官の有無を重視した。花芽と葉芽が目視で判別しにくい場合もあり調査者によって判断が変わりうるため、仮に花芽が確認できた場合でも A に含めた。

二つ目の「開花・結実 B」は、繁殖器官(花序など)が出現している状態を指す。開花が始まると、ラメットを構成する葉と繁殖器官の量的バランスが顕著に変化する。このため、量的なバランスに基づいて、葉>>繁殖器官の B1, 葉≒繁殖器官の B2, 葉<<繁殖器官の B3, 繁殖器官のみの B4 の四つに分けた。B2 には、開花初期にみられ、

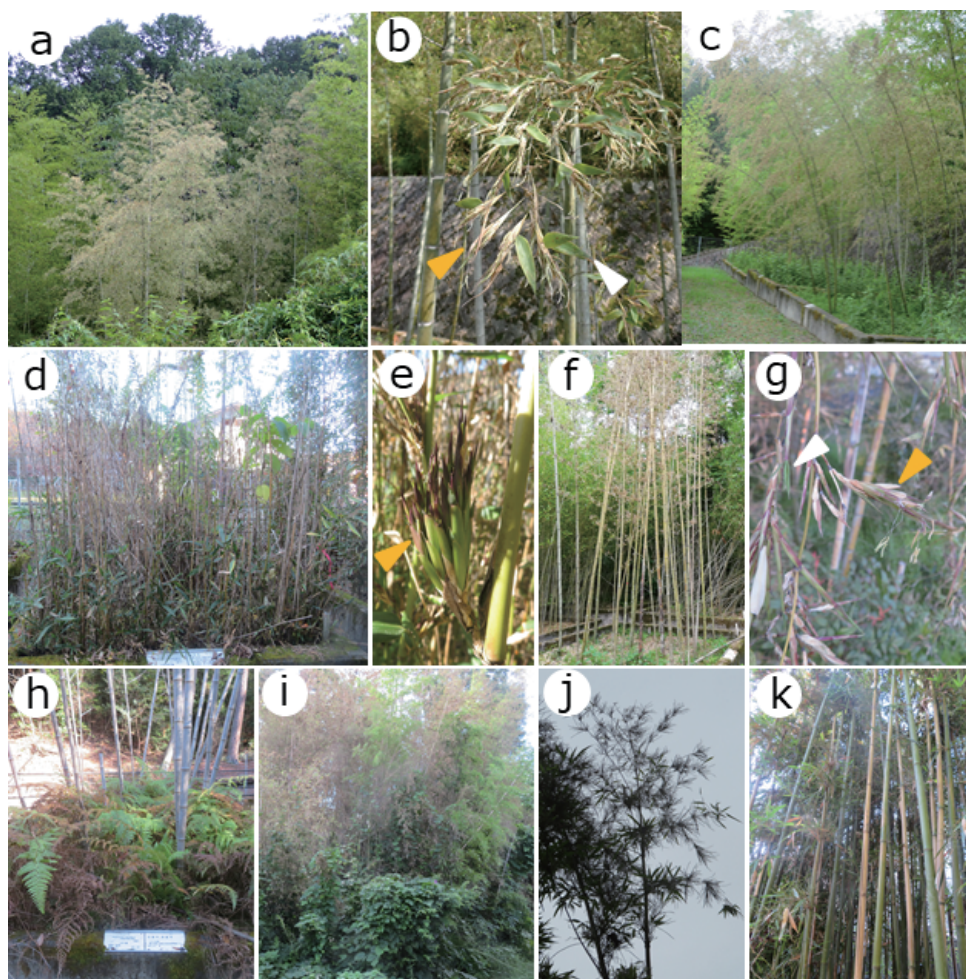


図-1. 京都大学のタケ見本園において調査対象のタケ類の開花から衰退・枯死時の様相

上賀茂試験地のモウソウチク阿南系統 (a), モウソウチク二軒茶屋系統 (b, c), ナリヒラダケ (d, e), ハチク (f, g), メグロチク (h), 理学部植物園のウンモンチク (i), トウチク (j, k)。各種の基礎情報は表-2を参照。写真は2019~2022年に筆者(小林)が撮影したものである。橙色矢印は花芽や繁殖器官を、白矢印は葉を示した。図-2の類型化カテゴリーに基づけば、bはB2(開花開始から0か月後), eはC2(開花開始から6か月後), gはB3(開花開始から6か月後)のラメットの一部を拡大した写真である(詳細はJ-Stage電子付録表-1を参照)。

表-2. 調査したタケ類の基礎情報：植栽履歴，植物体のサイズ（平均稈直径，最大稈高，平均稈密度），開花開始時期

場所	和名	学名	台帳記録に基づく植栽履歴 および登録標本番号 ⁷⁾	現在の 植栽面積	平均稈 直径 (cm) ^{3), 4)}	最大高 (m) ³⁾	平均 稈密度 (m ⁻²) ³⁾	開花 開始 年月
上賀茂 試験地	モウソウチク ¹⁾	<i>Phyllostachys edulis</i> (Carrière) J.Houz ²⁾	徳島県阿南市橘町の開花竹林由来 の実生(1955 年開花, 1956 年実生) KYO 00027087	5 m×5 m	5.7	13.4	0.68	2022/7
	モウソウチク ¹⁾	<i>P. edulis</i> (Carrière) J.Houz ²⁾	京都市北区上賀茂二軒茶屋の開花 竹林由来の実生 (1955 年開花, 1956 年実生) KYO 00027086	5 m×5 m	3.6	8.7	0.76	2021/7
	ナリヒラダケ	<i>Semiarundinaria fastuosa</i> (Mitford) Makino var. <i>fastuosa</i>	京都府立植物園より株分 (1949 年 10 月 27 日) KYO 00027088	2 m×3 m	0.96	3.3	33.0	2019/10
	ハチク	<i>P. nigra</i> (Loddiges) Munro var. <i>henonis</i> (Bean) Stapf ex Rendle	岐阜県養老公園より株分 (1951 年 3 月 4 日) KYO 00027084	3 m×3 m	4.3	9.7	3.0	2019/10
	メグロチク	<i>P. nigra</i> (Loddiges) Munro f. <i>megrochiku</i> (Makino ex Tsuboi) Nakai	岐阜県養老公園より株分 (1951 年 3 月 4 日) KYO 00027085	2 m×3 m	3.1	7.7	4.0	2017/6
理学部 植物園	ウンモンチク	<i>P. nigra</i> (Loddiges) Munro f. <i>boryana</i> (Mittf.) Makino	不明 KYO 00027111	およそ 300 m ²	4.8	16.3	3.6	2020/4 ⁵⁾
	トウチク ⁶⁾	<i>Sinobambusa tootsik</i> (Siebold) Makino ex Nakai	不明 (1947 年以前), 竹内叔雄博 士のコレクションの可能性あり KYO 00027090	およそ 30 m×2 m	3.3	13.0	15.7	2019/3

¹⁾ モウソウチクは 2 区画あり，本論文では，表の上から順に阿南系統，二軒茶屋系統と呼んだ。²⁾ 学名は鈴木（1996）に準じた。ただし，モウソウチクでは近年の研究でよく使われる学名を用いた。J-Stage 電子付録付表-1 でも同様である。³⁾ 稈のサイズや密度は，開花後に行った調査から得た推定値である。⁴⁾ ナリヒラダケでは稈の基部直径を，それ以外のタケ類では胸高直径を測定した。⁵⁾ ウンモンチクでは，2019 年 6 月にプロット外の林縁の 2 本で開花を確認したが，ここでは大面積での開花を確認した 2020 年 4 月を開花開始時期とした。⁶⁾ トウチクでは，一部のプロットを対象とした調査や観察を 2019 年 8 月と 2020 年 10 月にも実施した。⁷⁾ 各植栽区画では著者の小林が 2023 年 6 月 1 日に植物体の一部を採取し，証拠標本として京都大学総合博物館（KYO）に受け入れていただいた。表中には KYO で付与された標本番号を記した。なおウンモンチクは 2023 年 4 月 27 日に布施静香博士が採取し，その後登録されたものである。

一つの枝の中に葉と繁殖器官が混在するもの（J-Stage 電子付録付図-1h）に加え，半面開花と呼ばれ，ラメットの片面に位置する枝で開花が見られ，もう片面では開花が見られない現象も含めた（マダケの観察例は，笠原ら（1969）などに詳しく，ハチクの観察例は J-Stage 電子付録付図-1i を参照）。開花時期の終了時点で葉が幾分生残している B3 の状態は，キメラ状の開花であると表現される現象に相当する（笠原ら 1969; 岡村 1970）。必ずしも B1 から B4 の一方向に推移するとは限らない。また，繁殖器官が大幅に脱落するまでの時期はこの B の段階に含めた。

三つ目の「開花後の衰退 C」は，開花後に繁殖器官が一通り脱落した後の状態を指し，残存する繁殖器官や葉の程度によって四つに分けた。すなわち，開花と展葉がわずかに見られる C1，開花がわずかに見られる C2，展葉がわずかに見られる C3，非開花時の葉の半分程度の葉が残り展葉が見られる C4 とした。C1-C3 は柴田（1999）や陶山ら（2010）などで言及されている，「再開花」や「再展葉」の状態に相当する。これらの葉や繁殖器官は，開花・結実時にはなく，開花後に新たに作られる場合もあることから，図中では開花・結実時に示した葉や繁殖器官の色と変えて

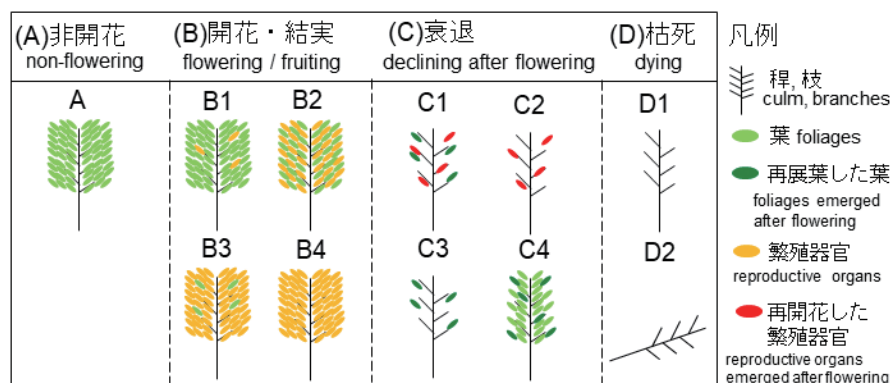


図-2. 開花竹林におけるラメットの状態類型化に関する概念図

図中の黒線は茎（稈や枝）を示す。黄緑丸は生葉，深緑丸は再展葉した葉，橙丸は繁殖器官，赤丸は再開花した繁殖器官を示す。非開花 A は，非開花の状態の他，花芽形成時の状態も含めた。開花・結実 B は，葉と繁殖器官の量的バランスに着目し，葉>>繁殖器官である B1，葉≒繁殖器官である B2，葉<<繁殖器官である B3，繁殖器官のみの B4 の四つに分類した。開花後の衰退 C は，繁殖器官と葉の生残程度に基づき，少量の再開花した繁殖器官と再展葉した葉が見られる C1，少量の再開花した繁殖器官のみ見られる C2，少量の再展葉した葉のみ見られる C3，葉が相当量残る C4 の四つに分類した。枯死 D は，立ち枯れ D1 と倒伏 D2 の二つに分類した。詳しくは本文を参照。

示した。図中に示した葉や繁殖器官の位置は一例である。Bと同様、必ずしもC1からC4の一方方向に推移するとは限らない。C1からC3とC4は性質が異なることにも注意が必要である。

四つ目の「枯死D」は、葉や繁殖器官がすべて脱落した状態を指す。立ち枯れの状態D1と、倒伏した状態D2の二つに分けた。稈や枝の生存は見た目では判断がつかない場合があるため、かろうじて生存しているように見える場合（目視で稈表面に緑色が認められる場合など）もD1に含めた。Dには、開花後の枯死と、通常の栄養成長後の枯死の両方が含まれる。また、開花地では種子採取のために伐倒したラメットや、倒伏後に管理の都合上伐倒されて切り株のみが残るなど人為の影響が認められる場合もあるが、これらもすべてD2に含めた。

2. 調査竹植栽区画における開花竹林の状態の分析

図-2で作成した類型化カテゴリーに基づき、竹植栽区画で簡易調査した結果を図-3にまとめた。モウソウチク2系統、ナリヒラダケ、ハチク、メグロチクの区画では、調査期間の最後の時点で非開花の状態のラメットが0%であり、全面開花であった。特にモウソウチク阿南系統では、同じ月に全ラメットが開花しており、まさに一斉開花といえる様相を示した（図-3a）。一方、ウンモンチクとトウチクの区画では非開花Aのラメットが幾分残り（最終調査時にはそれぞれ20%、15%）、植栽区画全体としては部分開花の様相であった。なお、ウンモンチクでは開花開始から4年目の2023年秋頃に全面開花の様相へと変化した。管理の都合上、多くのラメットが伐採され、2024年3月

時点で調査実施が困難であったためデータを示せなかった。トウチクでは、開花開始から6年目の2024年3月の時点で開花が認められず、2019年から続いていた部分開花が終わり、栄養成長が再開したと考えられた（詳しい調査は行っていない）。

開花開始後、いずれの区画においても時間経過とともに非開花Aや開花・結実Bのラメットの本数割合が著しく低下し、衰退Cや枯死Dの本数割合が増加する傾向にあった（図-3）。モウソウチクでは、開花開始から1年程度経った段階で衰退Cおよび枯死Dのラメットが混在しており、2年程度が経つと枯死Dのみとなっていた（図-3a, b）。ナリヒラダケでは開花開始から26ヵ月後（2年2ヵ月後）、ハチクでは40ヵ月後（3年4ヵ月後）、ウンモンチクでは開花開始から29ヵ月後（2年5ヵ月後）、トウチクでは43ヵ月後（3年7ヵ月後）においても衰退Cのラメットが認められた（図-3c, d, f, g）。これらの結果は、調査したタケ類では、林分レベルで開花・結実Bから1年のうちに完全に枯死Dにまでに至らなかったことを示す（メグロチクでは開花開始から34ヵ月後（2年10ヵ月後）に調査を開始し、すでに枯死Dのみとなっていたが、現地で観察する限り同様の傾向）。理学部植物園のトウチクでは、開花後にも関わらず非開花時の半数程度の葉を残し、栄養成長を再開しているラメットも認められた（全ラメットのうち35.2%、図-3gのC4）。こうした現象は、筆者の知る限りタケ類のマダケ属ではこれまで報告されていないが、ササ類で類似した報告が知られる（例えば、宮崎ら2010）。

3. 開花竹林の記述方法に関する成果と展望

本研究では、竹林の開花後の植生動態分析を行う上で不可欠な、開花竹林自体を記述するための指標を提案し、検討した。開花竹林を構成する個々のラメットに着目し、先行研究や筆者のこれまで野外観察をもとに、ラメットの状態を11段階と細分化して分類できることを提案し（図-2）、竹植栽区画に適用した（図-3）。先行研究では、開花竹林において開花時を対象に、非開花ラメットと開花ラメットの2段階（沼田1969）、非開花ラメットと開花ラメットと半面開花ラメットの3段階（Kobayashi et al. 2022a）の類型化が採用されてきた。本研究では、衰退から枯死時の状態までも網羅することにより、開花地の植生動態を理解する上で必要な、竹林の段階的な変化を統一的な方法で示し、開花竹林において各段階のラメットの占める割合を示すことができるようになった。基本的には時間経過に伴い各開花ラメットはB→C→Dの順に推移することが考えられるが、調査時期によってはC→BやD→Cの推移もあり得ることに留意しておく必要もあるだろう。

本研究において十分に網羅されていない以下の点は、今後の研究展開が期待される。例えば、本研究では結果的に調査の実施が不定期となり（図-3の開花後経過期間を参照）、個々の区画において段階的な変化を具体的に評価するまでには至っていない。開花時（場合によっては開花開始前）から固定試験地を設置し、各ラメットを識別し、開花開始からの調査頻度を揃えることによって、ラメットレベルでの開花から枯死に関する属間、種間、種内の比較等

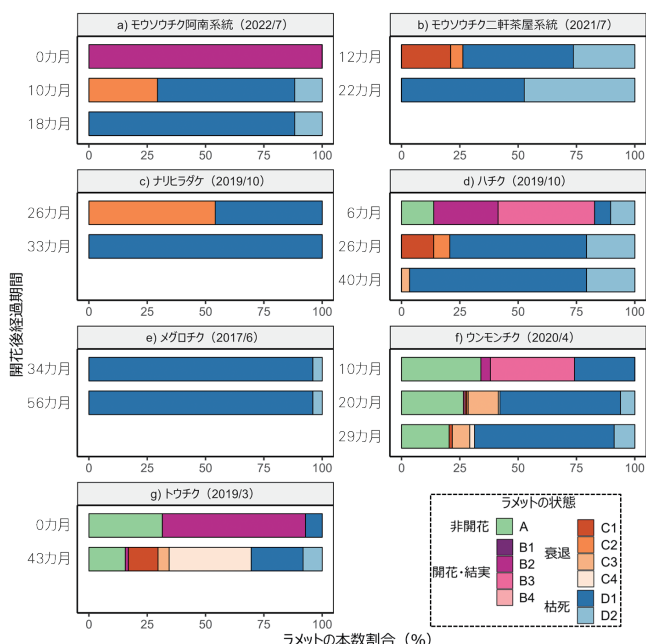


図-3. 京都大学のタケ見本園において2017年から2022年に開花した竹林の調査結果

上賀茂試験地のモウソウチク阿南系統(a)、モウソウチク二軒茶屋系統(b)、ナリヒラダケ(c)、ハチク(d)、メグロチク(e)、理学部植物園のウンモンチク(f)、トウチク(g)。各パネルの右上にはそれぞれ開花開始の推定年月を括弧書きで示した。図-2の類型化カテゴリーに基づき各ラメットの状態を色分けし、本数の割合(%)を横軸に示した(平均値)。縦軸には開花からの経過期間(月)を示した。

が可能かもしれない。さらに、日本のササ類における開花様式（例えば、工藤ら 1994; 小林・野村 2001; 宮崎ら 2010）や熱帯に生育するタケ亜科植物における開花様式（例えば、Franklin 2004; Montti et al. 2011）の報告を参考にすれば、タケ類を対象として提案した本類型化はタケ亜科植物全体にもある程度適用可能ではないかと推察され、今後、実際の開花地で精査されることが望まれる。ササ属の種類では結実の様子も目視でわかるため、開花時の状態として結実状況に注目した類型化もありえる。また本稿では扱っていない矮小化したラメット（回復ザサ、再生竹）をも考慮に入れることで、開花後の植生動態の解明に向けてより汎用性のある類型化が提案可能かもしれない。本研究では小さな区画やプロットレベルで利用可能な指標を提案したが、より広域に面的な形で把握するためには、近年精度の上がっているマルチスペクトルカメラ、UAV、LiDAR といった複数のリモートセンシング技術を組み合わせて用い、波長やレーザーのデータから指標値を計算するという方法等も有用かもしれない。

謝 辞

施設利用の際、京都大学の上賀茂試験地と理学部植物園の施設スタッフおよび京都大学の貫名涼氏と坂本正弘氏にお世話になった。野外作業では、上賀茂試験地の職員、京都大学大学院農学研究科森林生態学研究室の職員や学生らに手伝っていただいた。上賀茂試験地のタケ類の移植履歴や開花情報は、渡邊政俊氏、松本茂氏、張庭維氏からご教示をいただいた。その他のタケ類の開花情報や文献は、柏木治次氏からご教示いただいた。竹林景観ネットワーク所属の研究者らはタケ類の開花現象に関して有意義な助言をくださった。本研究の一部は、JSPS 科研費 19J11336, 20J23214, 23K13989 および(国研) 森林研究・整備機構森林総合研究所交付金プロジェクト(課題番号 202211)の研究費を用いて実施した。査読者からは論文の構成等について有意義な助言をいただいた。以上に御礼申し上げる。

開示すべき利益相反はない。

引用文献

- Franklin DC. 2004. Synchrony and asynchrony: Observations and hypotheses for the flowering wave in a long-lived semelparous bamboo. *J Biogeogr.* 31 (5): 773–786.
- 林大輔. 2021. <個別報告>タケ・ササ類の開花記録およびタイミンクとアズマザサの播種報告. 研究林・試験地情報. 2019: 27–30.
- Hisamoto Y, Kobayashi M. 2013. Flowering habit of two bamboo species, *Phyllostachys meyeri* and *Shibataea chinensis*, analyzed with flowering gene expression. *Plant Species Biol.* 28 (2): 109–117.
- Isagi Y, Shimada K, Kushima H, Tanaka N, Nagao A, Ishikawa T, Onodera H, Watanabe S. 2004. Clonal structure and flowering traits of a bamboo [*Phyllostachys pubescens* (Mazel) Ohwi] stand grown from a simultaneous flowering as revealed by AFLP analysis. *Mol Ecol.* 13 (7): 2017–2021.
- Janzen DH. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annu Rev Ecol*

- Evol Syst.* 7: 347–391.
- Kawamura S. 1927. On the periodical flowering of the bamboos. *Jpn J Bot.* 3: 335–349.
- 笠原基知治, 岡村はた, 田中幸雄. 1969. 竹類開花第1報 マダケの開花キメラ. 富士竹類植物園報告. 14: 172–203.
- 笠原基知治. 1999. 実生モウソウチクの開花年限. 富士竹類植物園報告. 43: 12–33.
- 小林幹夫, 野村崇. 2001. ミクラザサ *Sasa jotanii* 一斉開花2年後における再生程の出現. *Bamboo Journal.* 18: 37–44.
- 小林慧人, 小林剛. 2019. 高知県土佐市のモウソウチク林分で生じた高密度の局所開花. 森林応用研究. 28: 11–15.
- Kobayashi K, Umemura M, Kitayama K, Onoda Y. 2022a. Massive investments in flowers were in vain: mass flowering after a century did not bear fruit in the bamboo *Phyllostachys nigra* var. *henonis*. *Plant Species Biol.* 37: 78–90.
- Kobayashi K, Nishiyama N, Kashiwagi H, Shibata S. 2022b. Mass-flowering of cultivated Moso bamboo, *Phyllostachys edulis* (Poaceae) after more than a half-century of vegetative growth. *J Jpn Bot.* 97: 145–155.
- 近野英吉. 1934. 竹の開花に關する憶説に就て. 日林誌. 16 (7): 529–535.
- 工藤弘, 門松昌彦, 野田真人. 1994. チシマザサの部分開花と更新 (I). *Bamboo Journal.* 12: 56–63.
- McClure FA. 1966. The bamboos. London (UK): Harvard University Press.
- 宮崎祐子, 大西尚樹, 日野貴文, 日浦勉. 2010. 開花特性と遺伝構造が示すササ類 (オモエザサ) の非一回繁殖性. 日生態会誌. 60 (1): 73–79.
- Montti L, Paula IC, Guillermo G. 2011. Flowering, die-back and recovery of a semelparous woody bamboo in the Atlantic Forest. *Acta Oecol.* 37 (4): 361–368.
- 村松幹夫. 2000. タケ連植物の最近の開花の事例. 富士竹類植物園報告. 44: 34–45.
- Nakagawa H, Hasegawa A, Hayashi D, Furuta M, Kishimoto Y, Miyagi Y, Ohashi K, Okabe Y, Yamauchi T, Ishihara M. 2020. Long-term monthly climate data at the forest stations of Kyoto University. *Ecol Res.* 35: 733–741.
- 沼田真. 1969. マダケ林の開花の生態 Ⅲ. 富士竹類植物園報告. 14: 10–18.
- 岡村はた. 1970. ホテイチクの開花. 富士竹類植物園報告. 15: 56–68.
- 柴田昌三. 1999. 京都大学大学院農学研究科附属演習林上賀茂試験地におけるモウソウチクの開花—日本で2回目に確認された周期67年の開花の事例—. *Bamboo Journal.* 16: 1–11.
- 柴田昌三. 2000. 近ごろ私のまわりに現れたた竹達の珍しいふるまい. 富士竹類植物園報告. 44: 29–39.
- 陶山佳久, 鈴木準一郎, 蒔田明史. 2010. タケ・ササ類の一斉開花に關する一考察. 日生態会誌. 60 (1): 97–106.
- 鈴木貞雄. 1996. 日本タケ科植物図鑑. 千葉: 聚海書林.
- 坪井伊助. 1913. 実験竹林造成法. 岐阜: 岐阜県山林会.
- Ueda K. 1960. Studies on the physiology of bamboo with reference to practical application. *Bull Kyoto Univ Forests.* 30: 1–167.
- 上田弘一郎. 1963. 有用竹と筍. 東京: 博友社.
- Watanabe M, Ueda K, Manabe I, Akai T. 1982. Flowering, seeding, germination, and flowering periodicity of *Phyllostachys pubescens*. *J Jpn For Soc.* 64: 107–111.
- 渡邊政俊. 1987. 大学のキャンパスと竹 京都大学—上賀茂試験地の竹—. 竹. 32: 10–12.
- Yamada T, Imada K, Aoyagi H, Nakabayashi M. 2023. Does monocarpic *Phyllostachys nigra* var. *henonis* regenerate after flowering in Japan? Insights from 3 years of observation after flowering. *PLOS ONE.* 18 (6): e0287114.