

チュウゴクザサの開花，更新過程に関する生態学的研究

阿部 佑平

目次

第 1 章	研究背景	3
第 2 章	チュウゴクザサの時間的・空間的開花様式	7
2.1	本章の課題と目的	
2.2	研究方法	
2.3	結果	
2.4	考察	
2.5	本章のまとめ	
第 3 章	一斉開花前部分開花から一斉開花後部分開花 に至る一連の開花におけるチュウゴクザサの 花と種子の生産様式	21
3.1	本章の課題と目的	
3.2	研究方法	
3.3	結果	
3.4	考察	
3.5	本章のまとめ	
第 4 章	チュウゴクザサの種子生産に影響を及ぼす 要因：種子散布前捕食と同調開花	31
4.1	本章の課題と目的	
4.2	ハエ類の幼虫による散布前捕食が種子生産に与える影響	
4.2.1	研究方法	
4.2.2	結果	
4.2.3	考察	
4.3	同調開花が種子生産及び更新に与える影響	
4.3.1	研究方法	
4.3.2	結果	
4.3.3	考察	
4.4	本章のまとめ	
第 5 章	チュウゴクザサの一斉開花が資源利用 に与える影響	43
5.1	本章の課題と目的	
5.2	研究方法	

5.3	結果	
5.4	考察	
5.5	本章のまとめ	
第6章	チュウゴクザサの種子の発芽特性と実生の発生・定着過程	59
6.1	本章の課題と目的	
6.2	研究方法	
6.3	結果	
6.4	考察	
6.5	本章のまとめ	
第7章	チュウゴクザサの実生の成長様式と自生地における実生更新	71
7.1	本章の課題と目的	
7.2	実生の成長様式	
7.2.1	研究方法	
7.2.2	結果	
7.2.3	考察	
7.3	光環境と実生の成長の関係	
7.3.1	研究方法	
7.3.2	結果	
7.3.3	考察	
7.4	自生地における実生更新状況	
7.4.1	研究方法	
7.4.2	結果	
7.4.3	考察	
7.5	本章のまとめ	
第8章	総合考察	93
引用文献		97

第1章 研究背景

1.1 研究背景

イネ科タケ亜科に属する植物（以下、タケ・ササ類という。）は、世界に多数の種の存在が確認されている（Ohrnberger & Goerrings 1990）。タケ・ササ類は、熱帯、亜熱帯、温帯域に広く分布している（渡辺 1987）。タケ・ササ類の多くの種は、数十年から百年という長期間の地下茎による栄養成長の後、広範囲にわたり一斉に開花して枯死する（Janzen 1976）。タケ・ササ類の生活史は、このような特異な開花習性によって特徴付けられる。その進化的意義に関しては明らかにされていないものの、種子散布後の捕食者の飽食（Janzen 1976）や親子間競争の回避（Simmonds 1980）、受粉効率の向上（西脇 1995, Nihsiwaki & Konno 1990）、散布前捕食の回避（Makita 1997, 西脇 & 蒔田 1998）、他家受粉の促進（Kitamura & Kawahara 2011a）などの意義があると考えられている。タケ・ササ類の中には、森林の下層に生育する種（*Fargesia* 属, *Sasa* 属, *Chusquea* 属など）が世界で多数確認されている（Veblen 1982, 鈴木 1978, Wang et al. 2009）。それらの種は成長が早く、下層を優占するため、熱帯や温帯域の森林において樹木の更新を阻害することが報告されている（Gratzer et al. 1999, Nakashizuka 1987, 1991, Narukawa & Yamamoto 2002, Tabarelli & Mantovani 2000, Tang et al. 2007, Widmer 1997）。一方、森林の下層を優占するタケ・ササ類が一斉開花・枯死した後は、樹木の実生が発芽し、定着することが確認されている（Abe et al. 2001, Giordano et al. 2009, González et al. 2002, Marchesini et al. 2009, Nakashizuka 1988）。このため、森林の下層を優占するタケ・ササ類は、森林の動態に影響を与える重要な存在である。森林の下層を優占するタケ・ササ類の開花、更新過程を明らかにすることは、それらの生活史を明らかにするとともに、下層にタケ・ササ類を有する森林の動態を明らかにするうえで重要であると考えられる。

日本の温帯域と北方域には、森林の下層を優占する種としてササ属（*Sasa*）の種が広く分布している（鈴木 1978）。ササ属の種も多くのタケ・ササ類と同様に、60 年以上とも言われる地下茎による長期間の栄養成長の後、一斉に開花して枯死するという生活史を有する（Campbell 1985, Makita 1998, Numata 1970, 上田 1961）。近年、ササ属の種も含めたタケ・ササ類の開花・種子生産様式に関して体系的に整理した報告が見られるが（陶山ら 2010）、開花がまれな事象であるため、それを詳細に記録した研究はこれまでほとんど見られない。さらに、ササ属の種の種子発芽特性に関する研究は非常に少なく（松村 & 中島 1981, 西脇 1988）、実生の定着過程に関してはほとんど記録されていない。ササ属の種の実生の成長様式に関しては、2 種についてしか詳しく調査されておらず（Makita 1992, Makita et al. 1993, Makita 1996）、近年の研究で指摘されて

いるササ属の種の個体群遺伝構造の形成と成長様式の関係は（松尾ら 2010），解明の途上にある。これらのことから，ササ属の種の開花，更新過程に関しては十分に理解されているとはいえず，開花から実生更新に至る一連の過程に関して生態学的に詳しく研究する必要がある。また，ササ属の種を含めたササ類は日本各地で，食品を包む材料や屋根を葺く材料，庭園への植栽，のり面の緑化等に利用されていることから（犬井 2002，室井 1973，小川ら 2005，柴田 2006，武田ら 2000，渡辺 1996），ササ属の種の開花，更新過程に関する生態学的知見は，ササ属の種を森林資源や緑化植物として利用する面からも有益であり，ササ属の種の一斉開花・枯死がその利用に及ぼす影響を明らかにして，生態学的知見をふまえた資源管理のあり方を検討することも必要である。

そこで本研究では，京都市北部山間地域において，近年，一斉開花したチュウゴクザサ（*Sasa veitchii* (Carrière) Rehder var. *hirsuta* (Koidzumi) S. Suzuki）を対象に，生活史の中の重要な段階である開花過程と更新初期過程を生態学的に記述することを目的に，開花・種子生産様式と種子の発芽特性，実生の定着過程，成長様式を調査した。また，チュウゴクザサの葉は，京都市において食品を包む材料や伝統行事である祇園祭の厄除粽の作成に利用され，非常に重要な森林資源であることから，チュウゴクザサの一斉開花・枯死がその葉の利用に及ぼす影響を明らかにすることを目的に，一斉開花前後の葉の生産・利用状況を調査した。

第 2 章では，地域レベル・個体群レベル・稈レベルからチュウゴクザサの時間的・空間的開花様式を調査した。第 3 章では，一斉開花前部分開花から一斉開花後部分開花に至る一連の開花におけるチュウゴクザサの花と種子の生産様式の調査結果について，解析を行った。第 4 章では，散布前捕食と同調開花が種子生産に影響を及ぼす影響について検討した。第 5 章では，チュウゴクザサの開花が資源利用に及ぼした影響について，社会学的観点から分析を行った。第 6 章では，チュウゴクザサの種子の発芽特性と実生の発芽・定着過程の調査結果について，解析を行った。第 7 章では，実生の成長様式とそれに与える光環境の影響及び自生地における実生更新状況に関する調査結果の解析・検討を行った。これらの結果をふまえ，第 8 章では，チュウゴクザサの開花・種子生産様式，発芽特性，実生の成長様式と開花・枯死後の動態，資源利用との関係について総合的な考察を行った。

なお，本論では，「ササ」と表記する場合はササ属の種を指し，「ササ類」と表記する場合はササ属以外の種を含むものとする。

1.2 調査対象種の概要

ササ類には園芸品種を含めて 6 属 181 種存在するが（柴田 2003）、そのうちチュウゴクザサ（*Sasa veitchii* (Carrière) Rehder var. *hirsuta* (Koidzumi) S. Suzuki）はササ属チマキザサ節（*Sasa* Sect. *Sasa*）に分類される。チュウゴクザサは本州日本海側に広く分布しており（図-1-1）、造園的に利用されるクマザサの近縁種である（鈴木 1978）。本調査を行った京都市においては、北部山間地域に分布している。

チュウゴクザサの稈は、高さが 1～2m であり、下部でまばらに分枝し、寿命は 1 年から数年程度である。稈鞘に長い毛が密生していること、葉鞘と葉の両面は無毛であること、葉の先端が尖り隈取りにくいことが特徴である。地下茎に関しては、細くて長い単軸型地下茎からなると考えられている。花序は、4～10 個の小花を有する小穂によって構成される。小花は、花穎と内花穎、雄ずい、雌ずい、鱗被からなる。果実は、種皮が果皮に融合し、一つの種子からなる穀果である（鈴木 1978, 図-1-2）。開花の段階においては、地下部の器官から、花序のみを有する当年生稈の発生がみられる。

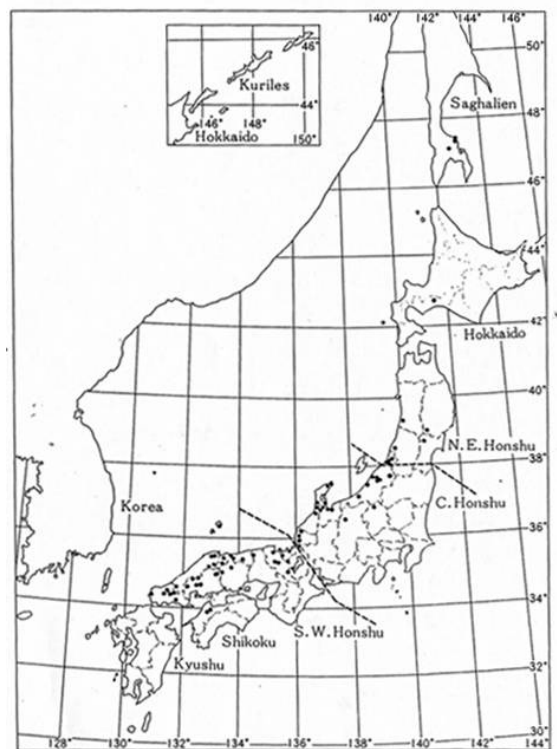


図-1-1 チュウゴクザサの形態（左）と分布（右）
（鈴木 1978 より抜粋）

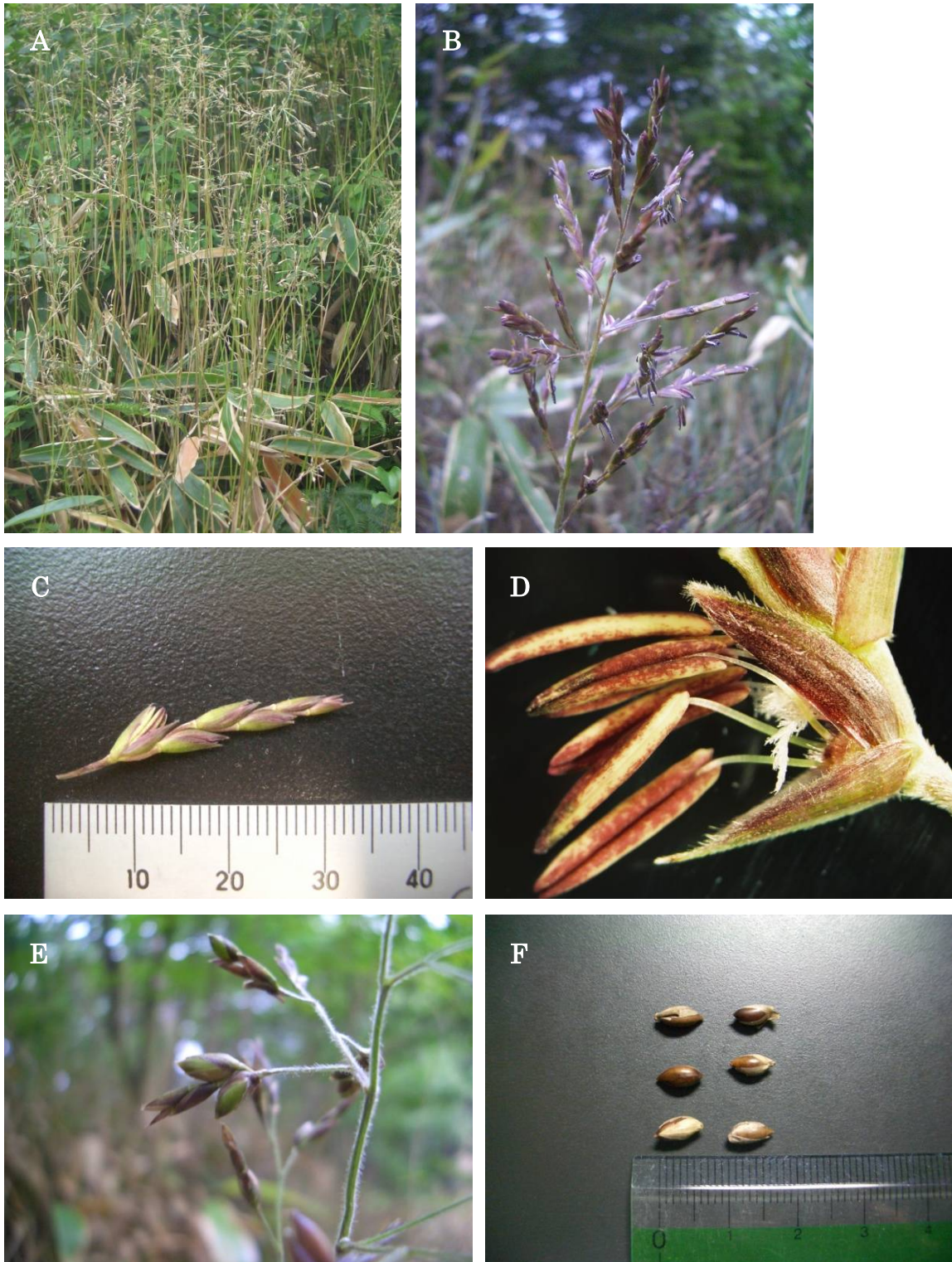


図-1-2 チュウゴクザサの花と種子の形態

A, B : 花序, C : 小穂, D : 小花, E, F : 種子

第2章 チュウゴクザサの時間的・空間的開花様式

2.1 本章の課題と目的

タケ・ササ類の群落単位の開花過程に関しては、一般的に次の4つの様式にまとめられる (Franklin 2004)。

- 1 多くの稈・クランプは一斉開花の年に開花するが、少数の稈・クランプは一斉開花の前後の年に開花する。
- 2 一斉開花がパッチ状に数年間連続して生じる。
- 3 開花周期が個体群間で異なる。
- 4 ランダムまたは散発的に開花する。

一斉開花・枯死の進化的意義については、捕食者飽食説 (Janzen 1976) や親子間競争仮説 (Simmonds 1980)、風媒仮説 (Nishiwaki & Konno 1990, 西脇 1995)、散布前捕食回避仮説 (Makita 1997) などのいくつかの学説がある。一方、一斉開花において繁殖が失敗した場合には、一回繁殖性や同調性に当てはまらない開花様式が更新に寄与する可能性が指摘されている (陶山ら 2010)。開花過程に関する研究は、既存の報告でまとめられている開花様式の体系を証明するのに必要であるが、開花がまれに生じる事象であるために、気づかれにくい場合が多く、開花過程を記述した研究はほとんど見られない。これまでは主に、タケ・ササ類の一斉開花・枯死後の更新過程に関して研究が行われてきたため (Makita 1992, Makita et al. 1993, Franklin & Bowman 2003, Taylor et al. 2004)、上記の進化仮説を議論するのに寄与する開花過程に関する基礎的情報はかなり不足しているのが現状である。以上のことから、開花過程を記述することは、タケ・ササ類の開花様式を理解するうえで重要である。

そこで本章では、開花様式に関する地域レベル、個体群レベル、稈レベルの調査により、チュウゴクザサの時間的・空間的開花様式を明らかにするとともに、その生態学的意義を検討することを目的とした。

2.2 研究方法

調査地の概要

地域レベルの開花様式に関する調査は、京都市の北部山間地域において行った。チュウゴクザサの開花は、京都市周辺地域の京都府南丹市美山町、兵庫県丹波篠山市、大阪府能勢町でも生じたが、本調査地域は一斉開花地域の中心部にあたる。個体群レベルの開花様式に関する調査は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（35°04' N, 135°46' E; 109 – 225 m a.s.l.）の自生地、稗レベルの開花様式に関する調査は同センター北白川試験地（35°02' N, 135°47' E; 60 m a.s.l.）の植栽地において行った。これらの試験地は、上記山間地域の南端地域に位置する。直近の過去 30 年間の上賀茂試験地における年平均気温、年平均降水量は 14.6℃, 1,538mm, 北白川試験地における年平均気温、年平均降水量は 15.1℃, 1,465mm である。

京都市の森林面積は 610.2km² であるが、そのうち人工林が約 40%, 二次林が約 60%を占める。京都市北部山間地域においてチュウゴクザサは、主に落葉広葉樹から構成される二次林の下層に個体群を形成している。上賀茂試験地では、マツ人工林やメタセコイア人工林、二次林（構成種はヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*), コナラ (*Quercus serrata*), ソヨゴ (*Ilex pedunculosa*), ネジキ (*Lyonia ovalifolia*), リョウブ (*Clethra barbinervis*), ヒサカキ (*Eurya japonica*), コバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum*), モチツツジ (*R. macrosepalum*) 等) の下層にチュウゴクザサが個体群を形成している。北白川試験地では、樹木園の一画（面積約 25m²）にチュウゴクザサが植栽されている。このチュウゴクザサの植栽起源は不明であるが、自生地の個体群と同調して開花したことから、稗レベルの開花様式に関する調査は、自生地のチュウゴクザサの開花様式を反映しているとみなした。

地域レベルの時間的・空間的開花様式

地域レベルの時間的・空間的開花様式を明らかにするため、京都市北部山間地域内の道路沿いのチュウゴクザサ個体群の位置及び開花の状態を、2004 年から 2007 年の間、毎年 5 月から 9 月にかけて 100m 間隔で記録した。記録地点は合計で 687 地点であり、4 年間の調査期間中、全地点を毎年観測した。開花の状態については、少なくとも 50 稗に関して稗と花の状態を観察し、(1) 一斉開花（90%以上の稗が開花して枯死した状態）、(2) 部分開花（10%未満の稗が開花して枯死した状態）、(3) 非開花（全ての稗が開花・枯死していない状態）の 3 つに分類した。開花状態の観察において、開花・枯死した稗が 10%以上 90%未満の個体群は確認されなかった。2005 年に調査に追加した北西部地域に関しては、2004 年の開花の状態を開花前の 2005 年 3 月と 4 月における稗、花の状

態から判断した。各調査地点の地理学的な位置は GPS を用いて測定し、GIS ソフト ArcGIS 9.2 を使用して地図上に示した。

個体群レベルの開花・枯死過程

個体群レベルの開花の過程を明らかにするため、2005 年に 2.2ha にわたり一斉開花が確認された上賀茂試験地において、1m×1m のコドラートを 15 個設置し、調査を 2 年間行った。開花個体群の変化を、2005 年の 3 月 1 日から 7 月 31 日までは 2～3 日の間隔で、2005 年 8 月 1 日から 2006 年 3 月 31 日までは 2 週間間隔で、2006 年 4 月 1 日から 7 月 31 日までは 2～3 日間隔で観測した。一斉開花における 1 回目（後述）の開花終了後の 2005 年 6 月 11 日、2 回目（後述）の開花終了後の 2005 年 7 月 20 日、一斉開花後の部分開花終了後の 2006 年 7 月 22 日に、各コドラート内の全ての稈に関して開花・枯死の状態を記録した。葉が枯れ、稈の色が緑色から茶色に変化した稈を枯死稈、葉は枯れても稈が緑色の稈を生残稈とみなした。

稈レベルの開花・結実フェノロジー

開花・結実フェノロジーを明らかにするため、北白川試験地において無作為に 30 稈を選択し、2006 年 4 月 1 日から 7 月 31 日にかけて、2～3 日間隔で、稈あたりの開花している小花の数、結実している種子の数を測定した。雄ずいと雌ずいが穎の間から出ている状態の小花を開花小花、子房がふくらみかけた状態から熟して落果前の状態の種子を結実種子とみなした。

2.3 結果

開花の時空間的同調性・非同調性

京都市北部山間地域では、2004 年から 2007 年にかけて各地域で一斉開花が確認された（図 2-1）。687 の観測地点のうち、2004 年の一斉開花は 78 地点、2005 年の一斉開花は 314 地点、2006 年の一斉開花は 29 地点、2007 年の一斉開花は 214 地点であり、2004 年から 2007 年の間に一斉開花が確認された地点は全地点の 92.4%であった。2004 年には、開花域中央部に位置する鞍馬地区において東西 4km・南北 5km（標高 424m～805m）にわたって、周山地区において東西 5km・南北 4km（標高 243m～505m）にわたって一斉開花が確認された。2005 年には、開花域南部に位置する北山地区において東西 11km・南北 7km（標高 158m～656m）にわたって、北西部に位置する京北地区において東西 12km・南北 10km（標高 240m～663m）にわたって一斉開花が確認された。2006 年には、京北地区の西端に位置する京北宇野地区において、東西 1km・南北 2km（標高 272m～452m）にわたって一斉開花が確認された。2007 年には、開花域北東部の久多地区から広河原地区、花脊地区、大見地区、百井地区にかけて、東西 12km・南北 16km（標高 148m～844m）にわたって一斉開花が確認された。4 年間の観測期間における一斉開花の発生に空間的な方向性は確認されなかった。ほとんどの地域において、一斉開花が確認された年の前年に部分開花が確認された。京北地区と北山地区では 2004 年に、京北宇野地区では 2005 年に、久多地区、広河原地区、花脊地区、大見地区、百井地区では 2006 年に部分開花が確認された（図 2-2）。

2008 年以降、チュウゴクザサの一斉開花は認められず、非開花地点で開花は発現しなかった。

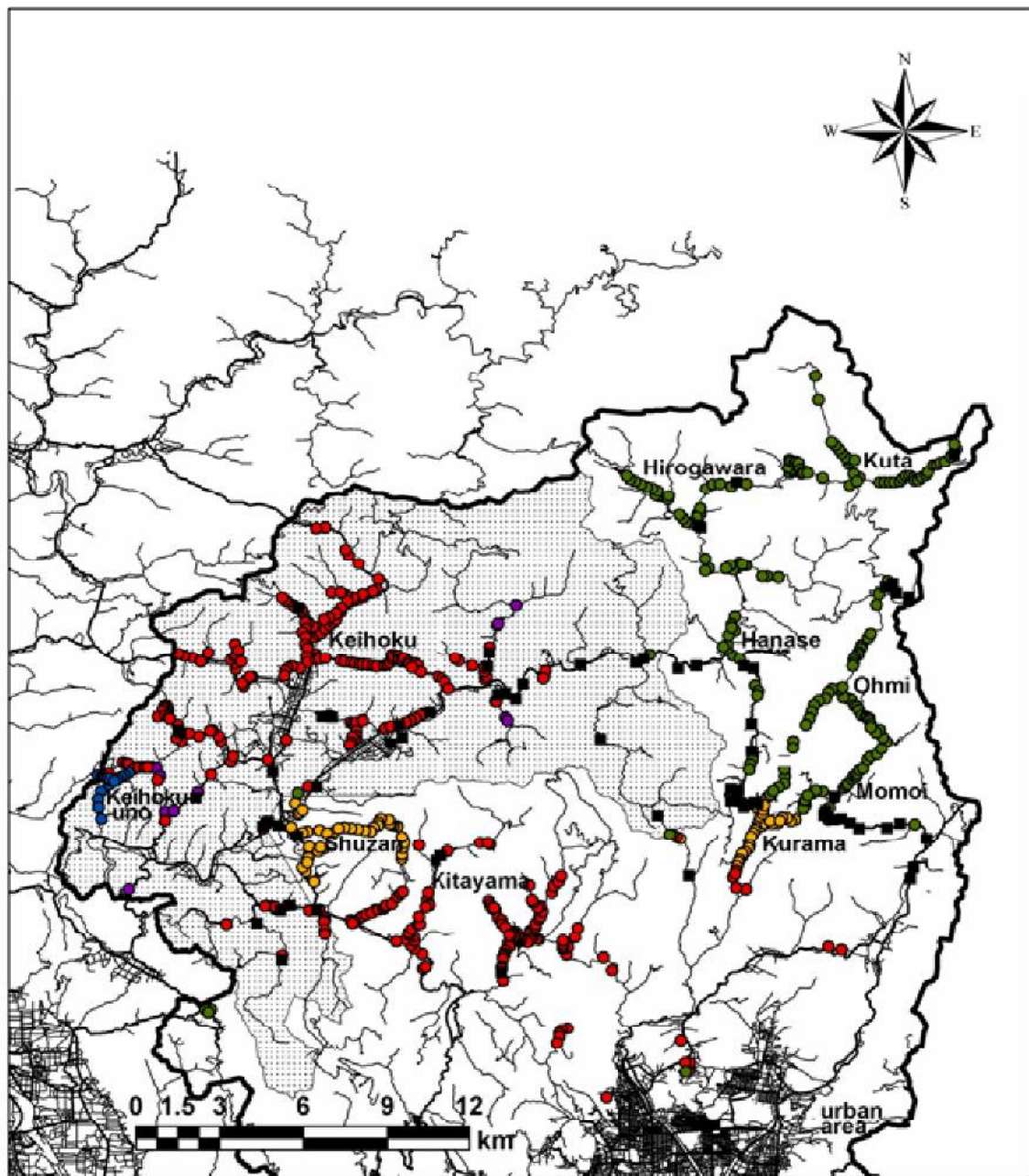


図 2-1 京都市北部山間地域における 2004 年から 2007 年にかけて一斉開花したチュウゴクザサ個体群の分布

(●：2004 年以前の一斉開花，●：2004 年の一斉開花，●：2005 年の一斉開花，●：2006 年の一斉開花，●：2007 年の一斉開花，■：非開花，▨：2005 年に調査対象に追加された区域，太線は京都市の境界)

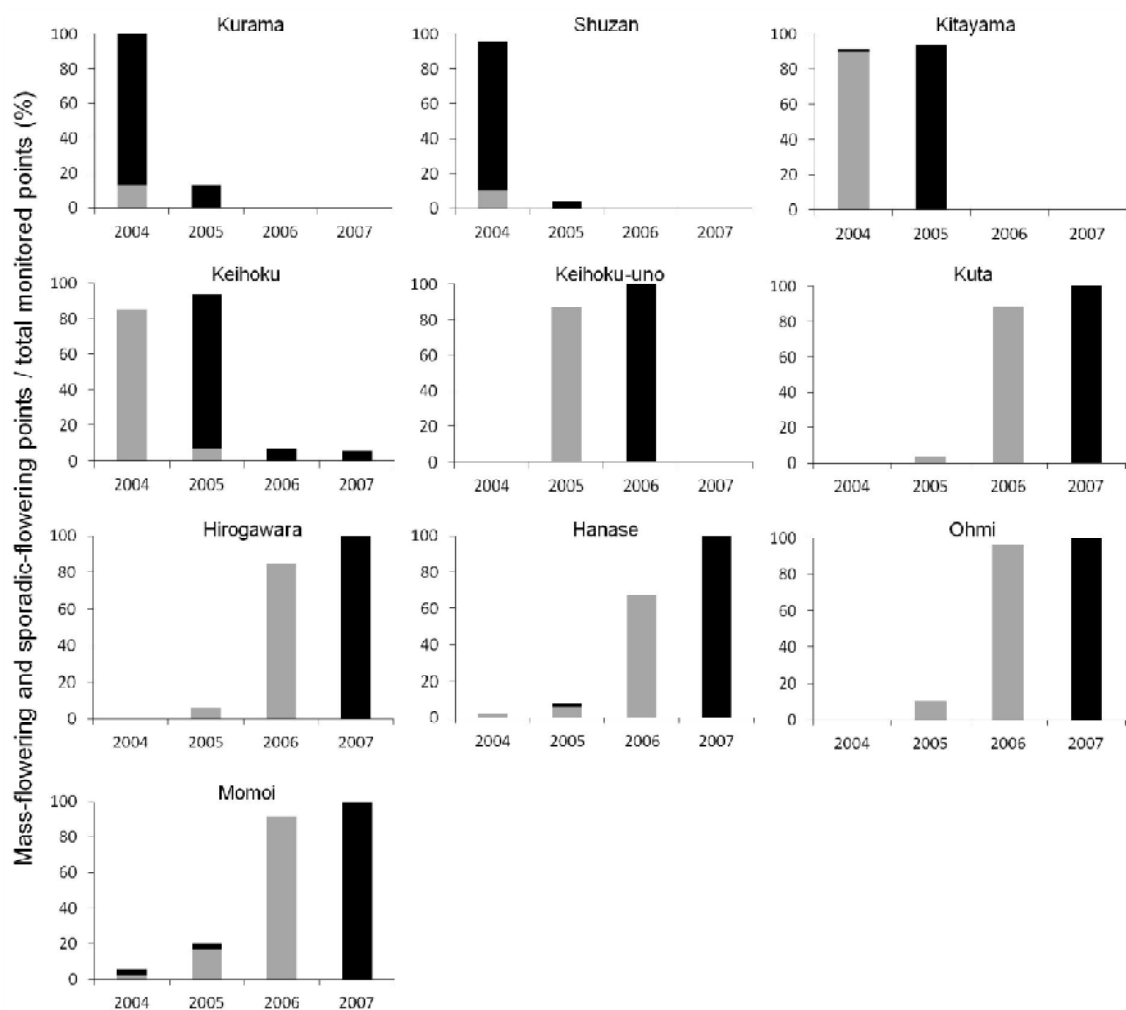


図 2-2 京都市北部山間地域における各地区の 2004 年から 2007 年にかけての
 チュウゴクザサの全観測地点に対する一斉開花地点，部分開花地点の割合
 (■：一斉開花地点，■：部分開花地点)

開花・結実フェノロジー

北白川試験地の一斉開花地においては、2006年4月から7月にかけて、開花・結実のピークが2度確認された（図2-3）。開花している小花は4月16日から5月6日にかけてと、5月30日から6月19日にかけて確認され、稈あたりの開花小花数のピークは4月25日（ 60.6 ± 31.1 個/稈）と6月7日（ 32.7 ± 38.4 個/稈）に確認された。結実している種子は、5月8日から5月27日にかけてと、6月19日から7月7日にかけて確認され、稈あたりの結実種子数のピークは5月18日（ 8.4 ± 5.0 個/稈）と6月28日（ 6.9 ± 7.1 個/稈）に確認された。稈あたりの結実率は、1回目の開花が $6.4 \pm 3.4\%$ 、2回目の開花が $7.5 \pm 6.5\%$ であった。

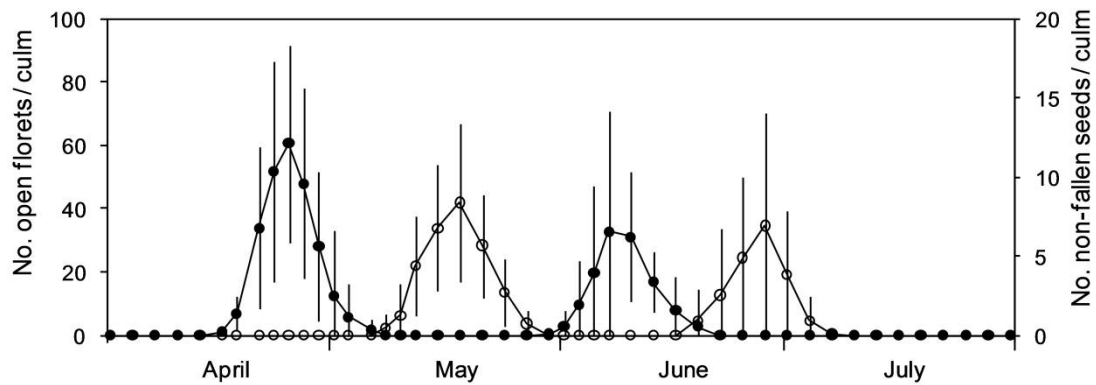


図 2-3 北白川試験地におけるチュウゴクザサの 2006 年 4 月から 7 月にかけての開花小花数，結実種子数の平均値
（●：開花小花数，○：結実種子数，縦線は標準偏差）

開花・枯死の過程

上賀茂試験地における一斉開花でも、開花・結実のピークが2度確認され、1回目の開花・結実は2005年の4月30日から6月9日にかけて、2回目の開花・結実は6月13日から7月16日にかけて観察された。一斉開花の翌年の2006年には、部分開花（2005年非開花稈の全稈の開花）が確認された。1回目の開花・結実終了時には、1m²あたり平均稈密度27.7稈のうち、23.2±8.7%の稈が枯死したが、72.7±8.1%の稈は葉がほとんど枯れるものの生残していた。1回目の開花で枯れなかった稈は再度開花し、2回目の開花・結実終了時には、合わせて97.8±3.0%の稈が枯死した。2回目の開花においては、花序のみを有する稈が極わずかであるが確認された。一斉開花において開花・枯死しなかった稈（全稈のうちの1.5±2.6%）、開花したが枯死しなかった稈（全稈のうちの0.7±1.5%）は、翌年の2006年に開花して枯死した。2006年の一斉開花後部分開花においても、花序のみを有する稈の発生が確認された。一斉開花後部分開花の終了時の2006年7月下旬までに、全ての稈が枯死した（表2-1、図2-4）。

表2-1 上賀茂試験地における一斉開花、一斉開花後部分開花における1m²あたりの累積稈密度及び生残稈密度、全稈に対する開花稈の割合（n=15）

調査項目	一斉開花（2005年）		一斉開花後 部分開花 （2006年）
	1回目の開花	2回目の開花	
累積稈密度/ m ²	27.7±5.6	28.8±5.8	29.3±6.1
生残稈密度/ m ²	21.6±5.8	0.7±1.0	0.0±0.0
全稈に対する非開花稈の割合（%）	4.1±5.1	1.5±2.6	0.0±0.0
全稈に対する開花・生残稈の割合（%）	72.7±8.1	0.7±1.5	0.0±0.0
全稈に対する開花・枯死稈の割合（%）	23.2±8.7	97.8±3.0	100.0±0.0

数値は平均値±標準偏差



図 2-4 上賀茂試験地における 2005 年 5 月から 2006 年 11 月にかけてのチュウゴクザサ個体群の定点から撮影した写真

(A : 2005 年の一斉開花における 1 回目の開花中, B : 2005 年の一斉開花における 1 回目の開花後, C : 2005 年の一斉開花における 2 回目の開花後, D : 2006 年の一斉開花後部分開花の後)

2.4 考察

地域レベルの時間的・空間的開花様式に関する調査により、チュウゴクザサは 2004 年から 2007 年にかけて、それぞれの地区で東西と南北に数 km から十数 km の範囲に亘って一斉開花したことが明らかになった。この 4 年間で、当地域全体にわたって、ほとんどのチュウゴクザサ個体群が開花して枯死した。このことから、一斉開花は数年間連続して異なる地区で生じ、その規模は地区によって異なり、地域全体のほとんどの個体群が開花・枯死するのに数年間かかることが示唆された。既存の報告では、タケ・ササ類の開花に関して、個体性と遺伝構造の観点から、「同調開花（複数のジェネットの開花）」と「単独開花（1つのジェネットによる開花）」という用語が提案されている（陶山ら 2010）。チュウゴクザサ個体群に関しては、先行研究により、多数のジェネットから構成されることが報告されている（松尾ら 2010, 陶山ら 2010）。この提案と報告から、京都市北部山間地域におけるチュウゴクザサの一斉開花では、多くのジェネットが同調して開花したことが推測される。一斉開花が数年間連続して生じることは、インド北西部における *Melocanna baccifera*（柴田 2010）や、オーストラリア北西部における *Bambusa arnhemica*（Franklin 2004）などの他のタケ類の開花でも確認されている。*Melocanna baccifera* と *Bambusa arnhemica* は、数年間で、地域全体のほとんどの個体群が一斉開花、枯死したことが報告されている。さらに、*Melocanna baccifera* に関しては、個体群が多数のジェネットから構成されていること（陶山ら 2010）、*Bambusa arnhemica* に関しては、異なるジェネットが同調して開花したことが報告されている（井鷲 2010）。チュウゴクザサの開花様式は、これらの種の開花様式と類似している。上記の既存の報告による提案と観察結果を考慮すると、チュウゴクザサは数年のずれを伴って地域全体にわたり同調して開花すると考えられる。

タケ・ササ類の一斉開花が数年間続くことの要因に関して、先行研究では、洪水や森林火災、台風のような攪乱によるストレスによって生物時計がずれることと、気温や湿度の季節変化のような環境の周期性における不規則性によって生物時計がずれることの、2つの可能性が指摘されている（Franklin 2004）。数年間続く一斉開花に関して、空間的方向性があるという報告と空間的方向性はないという報告があるが、もしこのような偶発的事象によって生物時計にずれが生じるとすれば、数年間続く一斉開花に空間的な方向性はみられないという結果に帰着すると考えられている（Franklin 2004）。本研究では、一斉開花の確認された年が異なる地区間では、標高に明確な違いは確認されなかった。土壌、地質、地形、傾斜の区分を示した土地分類図（国土庁土地局国土調査課、1976）において、一斉開花の確認された年が異なる区域間を比較したが、土地条件の明確な違いは確認されなかった。また、各地区における平均気温、降水

量、積雪量は同程度である（京都市経済局 1989）。そのため、生育地の土地条件や平均的な気象条件が一斉開花年の地区間の相違の要因ではないと考えられる。一方、調査地域において偶発的な事象が生じたかどうかは明らかでないため、本研究は前述の仮説の裏付けとはなり得ないが、4年間続いた一斉開花に空間的方向性は確認されなかったことについては先行研究を支持した（Gadgil & Prasad 1984, Franklin 2004）。

地域レベルの開花様式に関する調査を行ったほとんどの地区において、一斉開花の前年に部分開花が確認された。また、個体群レベルの開花・枯死過程の調査により、一斉開花の年に約 98%の稈が開花し、残りの約 2%の稈は一斉開花の翌年に開花したことが明らかになった。一斉開花の前年に、極少数の稈の開花が確認されたが、全稈に対する開花稈の割合は 1%に満たないものであった。これらのことから、個体群内のほとんどの稈は一斉開花の年に開花するが、少数の稈は一斉開花の前後の年に開花することが示唆された。タケ・ササ類の一斉開花における開花稈または開花クランプの割合に関しては、55.7～96.5%という値が報告されている（表 2-2）。チュウゴクザサの一斉開花における開花稈の割合（約 98%）は、これらの他の種の値より大きかった。先行研究では、*Sinarundinaria fangiana* の一斉開花における結実率は部分開花の結実率より大きく（Taylor & Qin 1988）、*Bambusa arnhemica* の一斉開花地における実生の密度は部分開花地より大きかった（Franklin 2004）ことが報告されている。チュウゴクザサ個体群では開花稈の割合が大きかったことから、一斉開花によって種子生産が促進されたと考えられる。一方、既存の報告では、部分開花は一斉開花メカニズムの狂いの結果として生じ、一斉開花スケジュールの一部とみなすことが提案されている（陶山ら 2010）。*Melocanna baccifera* と *Bambusa arnhemica* に関しては、ほとんどの個体群が一斉開花の前後に部分開花を伴い

表 2-2 先行研究で報告されているタケ・ササ類の開花稈・クランプの割合

種	開花率 (%)	文献
<i>Actinocladum verticillatum</i>	93	Filgueiras & Pereira 1988
<i>Chusquea talamancensis</i>	55.7	Widmer 1998
<i>Chusquea tomentosa</i>	91.9	Widmer 1998
<i>Sinarundinaria fangiana</i>	80～90	Taylor & Qin 1988
<i>Bambusa arnhemica</i>	95.7	Franklin 2004
<i>Chusquea culeou</i>	96.5	Marchesini et al. 2009
チュウゴクザサ (<i>Sasa veitchii</i> var. <i>hirsuta</i>)	97.8	本研究

ながら、数年間にわたり同調して開花・枯死したことが報告されている（柴田 2010, Franklin 2004）。チュウゴクザサの開花様式は、これら 2 種の開花様式と類似している。このことから、チュウゴクザサの一斉開花の前後で生じる部分開花は、既存の報告（陶山ら 2010）で提案されているように、一斉開花スケジュールの一部とみなせると考えられる。

北白川試験地におけるチュウゴクザサの稈レベルの開花様式に関する調査では、開花イベントが 1 年に 2 度生じることが明らかになった。2 回の開花イベントのいずれにおいても、種子の生産が確認された。定量的に記録できなかったが、同様の開花様式が京都市北部山間地域全体にわたって確認された。このことから、チュウゴクザサは 4 月から 7 月にかけて 2 度の開花・結実のピークを伴って開花することが示唆された。多くのタケ・ササ類は、一斉開花後に枯死するが、それは特に種子生産量が多い場合に顕著であり（Campbell 1985）、開花後の稈の枯死は、種子生産によって資源が消費されるためである（Janzen 1976）と考えられている。先行研究では、種子生産が少なかった場合には稈が枯死しなかったことが報告されている（Miyazaki et al. 2009）。上賀茂試験地におけるチュウゴクザサの一斉開花では、1 回目の開花でいくつかの稈が枯死したが、多くは生残り、再度開花した。このことから、一斉開花における 2 回目の開花は、1 回目の開花後に残る資源量による可能性のあることが示唆された。2 回目の開花は 1 回目の開花で種子生産量が少なく、資源が消費されなかった場合に生じると考えられ、一斉開花において繁殖の失敗を回避するメカニズムである可能性が示唆された。

2.5 本章のまとめ

チュウゴクザサの時間的・空間的開花様式を明らかにするため、京都市北部山間地域において開花様式に関する地域レベルの調査を行うとともに、当地域内の試験地において個体群レベル、稈レベルの調査を行った。

地域レベルの調査により、チュウゴクザサは 2004 年から 2007 年にかけて、いくつかの地域で東西及び南北数 km から十数 km にわたって一斉開花したことが確認され、一斉開花の年と規模は地区によって異なり、全体として一斉開花が数年間続くことが明らかになった。この開花様式は他の種に関する報告と類似していることから、チュウゴクザサは数年のずれを伴い、地域全体にわたって同調して開花することが示唆された。

個体群レベルの調査では、一斉開花の前年にわずかに部分開花が確認され、さらに、一斉開花の年には個体群内の約 98%の稈が開花し、残り約 2%の稈は一斉開花の翌年に開花することが確認された。このことから、個体群内の多くの稈は一斉開花の年に開花するが、少数の稈は一斉開花の前後の年に開花することが明らかとなった。この開花様式も他の種に関する報告と類似していることから、部分開花は一斉開花スケジュールの一部とみなせることが示唆された。

稈レベルの調査により、一斉開花における開花小花数、結実種子数の平均値のピークは、4 月から 7 月にかけて 2 度生じることが確認され、チュウゴクザサの開花イベントは 1 年に 2 度生じることが示唆された。個体群レベルの調査では、約 23%の稈は 1 回目の開花で枯死したが、約 73%の稈は再度開花したことが確認された。このことから、一斉開花における 2 回目の開花は、1 回目の開花で種子生産量が少なく（第 3 章 参照）、資源が消費されなかった場合に生じ、一斉開花において繁殖の失敗を回避するメカニズムである可能性が示唆された。

第3章 一斉開花前部分開花から一斉開花後部分開花に至る一連の開花 におけるチュウゴクザサの花と種子の生産様式

3.1 本章の課題と目的

タケ・ササ類の種子生産に関して、部分開花では結実率が低い、一斉開花では結実率が高いと考えられている (Makita 1997)。また、部分開花地においては、実生の定着が見られないのに対して、一斉開花地においては実生の定着が確認されている (Kudoh & Ujiie 1990, Makita 1992, Makita et al. 1993)。このため、一斉開花はタケ・ササ類の実生更新の成功に寄与しており、生活史の重要な構成要素といえる。一方、部分開花に関しては、短期的な観察事例が多く、一斉開花との関連性はあまり認識されてこなかった。

第2章においては、チュウゴクザサ個体群の開花様式を調査し、一斉開花の前後の年に部分開花が見られることを明らかにし、それらは一斉開花スケジュールの一部であることを指摘した。一方、一斉開花の前後の年に生じる部分開花は、一斉開花における繁殖失敗の危険性を回避するメカニズムとして機能する可能性が指摘されている (陶山ら 2010)。以上のことから、一斉開花前部分開花から一斉開花、一斉開花後部分開花に至る一連の開花過程の種子生産様式を明らかにすることは、ササの生活史を明らかにするうえで重要であると考えられる。

さらに、第2章では、チュウゴクザサが一斉開花する年に、開花・結実イベントが2度生じる現象が確認された。この開花様式に関して、既存の研究では、種子の生産と花序の生産の関連性が指摘されている (Kitamura & Kawahara 2007)。この開花様式に関して、第2章で述べたように、2回目の開花は1回目の開花で種子生産量が少なく、資源が使い尽くされなかった場合に生じる可能性があり、一斉開花における繁殖の失敗を回避する役割を果たすと考えられる。一斉開花における2回目の開花の発生と1回目の開花における種子生産量との関連性、2回目の開花が更新に寄与する可能性を検証することもまた、ササの生活史を明らかにするうえで重要と考えられる。

そこで、本章では、ササの生活史を明らかにするうえで重要な上記の開花過程における種子生産に焦点をあてることとした。すなわち、チュウゴクザサの部分開花と一斉開花における花と種子の生産量に関する調査を行うことにより、

- 1 一斉開花前部分開花から一斉開花、一斉開花後部分開花に至る一連の開花における種子生産様式を明らかにすること、
 - 2 一斉開花における2回目の開花は1回目の開花の種子生産との関連性があり、更新に寄与するのかどうかを明らかにすること、
- を目的とした。

3.2 研究方法

調査地の概要

一斉開花と部分開花における花と種子の生産に関する調査は、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、京都市北部山間地域の大見地区で行った。上賀茂試験地の概要は第 1 章で述べたとおりである。京都市北部山間地域の北東部に位置する大見地区では、ミズナラ (*Quercus crispula*) やクリ (*Castanea crenata*)、リョウブ、ネジキ等から構成される二次林の下層にチュウゴクザサが生育している。上記の北東部地域では、2007 年に東西 12km、南北 16km の範囲にわたってチュウゴクザサが一斉に開花し、枯死した。大見地区においても、一斉開花は 4 月から 7 月にかけて生じ、その間に開花は 2 度確認された。1 回目の開花は 4 月下旬から 6 月中旬にかけて、2 回目の開花は 6 月下旬から 7 月下旬にかけて生じた。

一斉開花前部分開花から一斉開花後部分開花に至る一連の開花における花と種子の生産

一斉開花の前年に生じた部分開花における種子生産量を明らかにするため、上賀茂試験地の 2005 年一斉開花地において、2004 年 6 月 16 日と 2004 年 7 月 14 日にそれぞれ花序を無作為に 100 花序採集し、花序あたりの小花の数と種子の数を測定した。

一斉開花における花と種子の生産を明らかにするため、2005 年 5 月下旬に、上賀茂試験地の二次林内にコドラート (1m×1m) を 16 個設置した。そのうち 8 個のコドラート内の全ての稈と花序を一斉開花の 1 回目の開花の終わり頃の 2005 年 5 月 31 日に採集し、残り 8 個のコドラート内の全ての稈と花序を一斉開花の 2 回目の開花の終わり頃の 2005 年 7 月 6 日に採集した。そして、1m² 当たりの稈、花序、小花、種子の数を測定した。さらに、各時期に採集した全ての稈からそれぞれ無作為に 50 稈を選択して稈当たりの花序の数を測定し、各時期に採集した全ての花序から無作為に 50 花序選択し、花序当たりの小花の数と種子の数を測定した。種子に関しては、各時期に採集した全ての種子からそれぞれ無作為に 50 個選択し、80℃で 48 時間乾燥して乾燥重量を測定した。

大見地区においては、2007 年 5 月下旬にチュウゴクザサ個体群内にコドラート (1m×1m) を 3 つ設置し、一斉開花の 1 回目の開花の終わり頃の 6 月 16 日と 2 回目の開花の終わり頃の 7 月 21 日にコドラート内の全ての稈と花序の数を測定した。それぞれの調査日に、コドラート内から無作為に花序を 30 花序採集し、花序あたりの小花数を測定した。1m² あたりの種子生産量は、1m² あたりの花序生産量に花序あたりの種子生産量を乗じることにより算出した。6 月 16 日には、種子を採集するためにコドラートの周囲でさらに 50 花序採集した。種

子に関しては、各時期に採集した全ての種子からそれぞれ無作為に 50 個選択し、80℃で 48 時間乾燥して乾燥重量を測定した。

一斉開花時に生産された種子に関しては、発芽率を測定した。上賀茂試験地での 2005 年の一斉開花における 1 回目の開花で採集した種子は、2 回目の開花で種子が生産されるまで、25℃の条件下で、水が滴らない程度に湿らせた砂の中に入れて保存した。両開花において採集した種子は 2005 年 7 月から 2006 年 3 月まで、湿らせた砂の中で 2℃の条件下（低温湿層処理）で保存した。その後、それぞれの種子を 50 粒ずつ（反復数は 4）、湿らせた濾紙を 2 枚敷いたシャーレ（直径 9cm）に入れた。シャーレは 25℃で 12 時間ずつの明暗条件に設定したインキュベータに設置し、2～3 日おきに発芽した種子の数を 60 日間測定した。大見地区での 2007 年の一斉開花における 2 回目の開花において採集した種子は、2007 年 7 月から 2008 年 3 月まで、湿らせた砂の中で 2℃の条件下で保存した後、上記と同様に発芽試験を行った。発芽に関しては、幼根の発生をもって種子の発芽とみなした。なお、大見地区での 2007 年の一斉開花における 1 回目の開花に関しては、結果で述べるように、結実率が非常に低く、発芽試験に必要な数の種子を採集することができなかったため、発芽試験には 2 回目の開花において採集した種子のみを用いた。

一斉開花の翌年に生じた部分開花における種子生産量を明らかにするため、上賀茂試験地において、2006 年 6 月 3 日と 2006 年 7 月 10 日にそれぞれ花序を無作為に 50 花序採集し、花序あたりの小花と種子の数を測定した。

チュウゴクザサの一連の開花に関しては、第 2 章で述べたように、一斉開花の年に全稈の約 98%が開花し、残り 2%の稈はその前後の年に開花した。これに基づき、上賀茂試験地における 2004 年の一斉開花前部分開花と 2006 年の一斉開花後部分開花で開花した稈の合計数は、2005 年の一斉開花における 2 回目の開花時の開花稈数に 2/98 を乗じることにより算出した。2004 年の一斉開花前部分開花と 2006 年の一斉開花後部分開花における稈あたりの花序生産量は、詳細に測定できていないため、2005 年の一斉開花における稈あたりの花序生産量と同程度と仮定した。2004 年の一斉開花前部分開花と 2006 年の一斉開花後部分開花における 1 回目と 2 回目の開花の 1m²あたりの種子生産量は、2004 年の一斉開花前部分開花と 2006 年の一斉開花後部分開花で開花した稈の合計数に、2005 年の一斉開花における稈あたりの花序生産量、2004 年の一斉開花前部分開花または 2006 年の一斉開花後部分開花における花序あたりの種子生産量を乗じることにより算出した。

統計解析

一斉開花とその前後の部分開花における結実率については変数変換（arcsin 変換）し、一元配置分散分析と Tucky の多重比較で分析した。1m²あたりの稈

の数、花序生産量、小花生産量、種子生産量、結実率、稈あたりの花序生産量、花序あたりの小花生産量、結実率に関して、一斉開花における 1 回目の開花と 2 回目の開花の相違を **Mann-Whitney U** 検定で分析した。一斉開花における 1 回目の開花と 2 回目の開花で生産された種子の重量の相違は、**Welch** 検定で分析した。一斉開花における 1 回目の開花と 2 回目の開花で生産された種子の発芽率の相違に関しては **Mann-Whitney U** 検定で分析した。解析には統計解析ソフト **R2.12.1** を使用した。

3.3 結果

上賀茂試験地での一連の開花における花と種子の生産

上賀茂試験地での 2005 年の一斉開花における開花稈数は 25.2 ± 4.9 本, 2004 年の一斉開花前部分開花と 2006 年の一斉開花後部分開花における開花稈数の合計は 0.5 ± 0.1 本であった。2005 年の一斉開花における 1 回目の開花の結実率 ($15.0 \pm 11.0\%$) と 2 回目の開花の結実率 ($16.8 \pm 16.7\%$) は, 2004 年の一斉開花前部分開花における 2 回目の開花の結実率 ($7.0 \pm 14.5\%$), 2006 年の一斉開花後部分開花における 1 回目の開花の結実率 ($0.1 \pm 0.4\%$) と 2 回目の開花の結実率 ($0.3 \pm 0.8\%$) より大きかったが, 2004 年の一斉開花前部分開花における 1 回目の開花の結実率 ($10.5 \pm 10.0\%$) とは有意な差は確認されなかった (表 3-1)。1m² あたりの種子生産量に関しては, 2004 年の一斉開花前部分開花では 15.8 個以下と推定され, 2005 年の一斉開花では 479.9 個であり, 2006 年の一斉開花後部分開花では 0.3 個以下と推定された (表 3-1)。

上賀茂試験地での一斉開花における花と種子の生産量

2005 年の上賀茂試験地における一斉開花に関しては, 1m² あたりの花序・小花・種子の生産量, 結実率は, 1 回目の開花ではそれぞれ 58.0 ± 17.2 個, 2264.6 ± 742.0 個, 298.9 ± 116.8 個, $13.0 \pm 3.6\%$ であり, 2 回目の開花では 26.5 ± 5.4 個, 1192.9 ± 313.3 個, 181.0 ± 108.9 個, $14.6 \pm 5.5\%$ であった。1 回目と 2 回目の開花の合計で, 1 m² あたり平均 84.5 個の花序, 3457.5 個の小花, 479.9 個の種子が生産され, 結実率は 13.8% (種子生産量の合計/小花生産量の合計) であった。稈あたりの花序の生産量は 1 回目の開花より 2 回目の開花において有意に少なくなっていた。花序あたりの小花の生産量は, 2 回目の開花においてわずかに大きくなっていた。1m² あたりの花序・小花の生産量は 1 回目の開花より 2 回目の開花において有意に少なくなっていたが, 種子の生産量と結実率は 1 回目と 2 回目の開花で有意な差は確認されなかった。種子の重量は, 1 回目の開花より 2 回目の開花において有意に小さくなっていた。1 回目と 2 回目の開花で生産された種子の発芽率は, それぞれ $65.3 \pm 5.0\%$, $23.0 \pm 6.2\%$ であり, 1 回目の開花より 2 回目の開花において有意に小さくなっていた (表 3-2)。

表 3-1 上賀茂試験地での 2005 年の一斉開花, 2004 年と 2006 年の部分開花における種子生産量の比較

調査項目	部分開花				一斉開花	
	2004 年 (一斉開花前)		2006 年 (一斉開花後)		2005 年	
	1 回目 の開花	2 回目 の開花	1 回目 の開花	2 回目 の開花	1 回目 の開花	2 回目 の開花
推定開花稈密度 (本/ m ²)	0.5 ± 0.1				25.2 ± 4.9	
花序生産量 (個/稈)	—	—	—	—	3.0 ± 2.3	1.6 ± 0.9
結実率/花序 (%)	10.5 ± 10.0 a	7.0 ± 14.5 b	0.1 ± 0.4 c	0.3 ± 0.8 c	15.0 ± 11.0 a	16.8 ± 16.7 a
種子生産量 (個/花序)	8.7 ± 9.8	3.4 ± 6.8	0.1 ± 0.2	0.1 ± 0.3	6.4 ± 5.9	7.8 ± 8.4
推定種子生産量 (個/m ²)	< 13.1	< 2.7	< 0.2	< 0.1	289.9	181.0
推定種子生産量合計 (個/ m ²)	< 15.8		< 0.3		479.9	

数値は平均値±標準偏差（推定稈密度に関しては n=8, 花序生産量に関しては n=50, 種子生産量と結実率に関して, 2004 年の一斉開花前部分開花では n=100, 2005 年の一斉開花と 2006 年の一斉開花後部分開花では n=50）。

異なるアルファベットは有意差を示す（Tucky の多重比較, $p<0.05$ ）。

大見地区での一斉開花における花と種子の生産量

2007 年の大見地区における一斉開花では、1m² あたりの花序生産量、花序あたりの小花生産量に関して、1 回目の開花と 2 回目の開花の間に有意な差は確認されなかった。1 回目の開花における花序あたりの種子生産量及び結実率、1m² あたりの推定種子生産量は、それぞれ 1.6 ± 3.5 個、 $1.4 \pm 2.8\%$ 、95.5 個であったが、2 回目の開花におけるそれらの値は、 38.1 ± 13.3 個、 $29.8 \pm 10.5\%$ 、2,145 個であり、花序あたりの種子生産量及び結実率は 2 回目の開花のほうが有意に大きかった。種子の重量は、1 回目の開花と 2 回目の開花で有意な差は確認されなかった。2 回目の開花で生産された種子の発芽率は $43.0 \pm 6.8\%$ であった（表 3-2）。

表 3-2 2005 年の上賀茂試験地での一斉開花と 2007 年の大見地区での一斉開花における花と種子の生産量

採集地・調査項目	n	1 回目の開花	2 回目の開花
上賀茂試験地（2005 年）			
稈密度（本/m ² ）	8	24.7 ± 7.7 a	25.6 ± 4.9 a
花序生産量（個/m ² ）	8	58.0 ± 17.2 a	26.5 ± 5.4 b
小花生産量（個/m ² ）	8	$2,264.6 \pm 742.0$ a	$1,192.9 \pm 313.3$ b
種子生産量（個/m ² ）	8	298.9 ± 116.8 a	181.0 ± 108.9 a
種子生産量合計（個/m ² ）		479.9	
結実率/m ² (%)	8	13.0 ± 3.6 a	14.6 ± 5.5 a
結実率/花序 (%)	50	15.0 ± 11.0 a	16.8 ± 16.7 a
花序生産量（個/稈）	50	3.0 ± 2.3 a	1.6 ± 0.9 b
小花生産量（個/花序）	50	39.8 ± 14.6 a	48.0 ± 22.6 b
種子生重量（mg）	50	23.7 ± 5.4 a	14.9 ± 3.9 b
種子発芽率 (%)	4	65.3 ± 5.0 a	23.0 ± 6.2 b
大見地区（2007 年）			
稈密度（本/m ² ）	3	36.0 ± 4.6 a	42.0 ± 5.6 a
花序生産量（個/m ² ）	3	59.7 ± 15.0 a	56.3 ± 10.3 a
小花生産量（個/花序）	30	116.4 ± 33.0 a	127.6 ± 32.0 a
種子生産量（個/花序）	30	1.6 ± 3.5 a	38.1 ± 13.3 a
結実率/花序 (%)	30	1.4 ± 2.8 a	29.8 ± 10.5 b
推定種子生産量（個/m ² ）	3	95.5	2,145.0
推定種子生産量合計（個/m ² ）		2,240.5	
種子生重量（mg）	30	29.5 ± 7.0 a	25.8 ± 7.8 a
種子発芽率 (%)	4	—	43.0 ± 6.8

数値は平均値±標準偏差

異なるアルファベットは 1 回目と 2 回目の開花の間に有意差があることを示す（種子サイズ以外の項目に関しては Mann-Whitney U 検定、種子サイズに関しては Welch 検定）。

3.4 考察

上賀茂試験地において、2004 年の一斉開花前部分開花における 1 回目の開花の結実率は、2005 年の一斉開花における結実率と同程度であったが、1m²あたりの推定種子生産量は 2005 年の一斉開花のほうが大きかった。このことから、一斉開花が種子生産に大きく寄与し、一斉開花前部分開花は幾分か更新の成功にする可能性を有することが示唆された。第 1 章で述べたように、上賀茂試験地における一斉開花では、ほとんどの稈が 4 月から 7 月にかけて開花・枯死した。地表面付近の光環境に関しては、ササの一斉開花・枯死後に大きく改善されることが報告されている (Makita 1992, Makita et al. 1993)。また、多くのササの種子は開花の翌年に発芽することが確認されている (Kitamura & Kawahara 2011b, 松村 & 中島 1981, 西脇 1988)。これらの先行研究に基づくと、チュウゴクザサの一斉開花・枯死後の地表面付近の光環境は、一斉開花前部分開花により生産された種子から発芽した実生の定着に適していると考えられる。定量的に記録できていないが、上賀茂試験地で 2004 年に部分開花が確認された箇所では、一斉開花直後の 2005 年 11 月に、少数のチュウゴクザサ実生の定着が確認された (第 6 章参照)。これらのことから、一斉開花前部分開花で生産された種子に由来する実生は定着する可能性があることが示唆された。上賀茂試験地での一斉開花における 1 回目と 2 回目の開花で生産された種子の発芽率は、それぞれ 65%, 23%であった。上賀茂試験地の二次林においては、一斉開花の翌年の 2006 年 11 月に、1m²あたり約 10 個体の実生が定着し、2007 年から 2010 年にかけて実生の稈密度、稈の高さの増加が確認された (第 6 章及び 7 章参照)。これらのことから、チュウゴクザサの一連の開花における種子生産様式は、実生更新の成功に寄与することが示唆された。

2005 年の上賀茂試験地でのチュウゴクザサの一斉開花における 1 回目の開花の結実率は、先行研究で報告されているイブキザサの結実率とは同程度であるが、他のササの結実率より小さく (表 3-3)、2 回目の開花で再び種子が生産された。2007 年の大見地区における一斉開花では、1 回目の開花の結実率は 1.4% とほとんど種子が生産されなかったが、2 回目の開花で種子が生産され、結実率は 29.8%であった。先行研究では、オクヤマザサに関して、1 年に 2 度の開花が確認され、1 回目の開花では種子が生産されなかったことが報告されている (Kitamura & Kawahara 2007))。大見地区における本研究結果は、この先行研究の報告と類似している。タケ・ササ類は種子生産量が顕著であった場合に枯死すると言われており (Campbell 1985)、稈が枯死する原因は、種子生産に多くの資源を消費し、稈を再生するための資源が残らないからであるとの提案がなされている (Janzen 1976)。これらのことから、チュウゴクザサの 2 回目の開花は、1 回目の開花において種子生産量が小さく、資源が残ったために

表 3-3 先行研究で報告されているササの一斉開花における結実率

種名	結実率 (%)	文献
イブキザサ (<i>S. tsuboiana</i>)	8~20	Makita et al. 1993
クマイザサ (<i>S. senanensis</i>)	29.9	室井 1966
チシマザサ (<i>S. kurilensis</i>)	45	室井 1968
ミクラザサ (<i>S. kurilensis</i> var. <i>jotanii</i>)	22.7	西脇 & 蒔田 1998
チュウゴクザサ (<i>S. veitchii</i> var. <i>hirsuta</i>)	13.0	本研究 (上賀茂試験地・1 回目の開花)

生じた可能性が示唆された。1 回目の開花で種子が生産された上賀茂試験地の一斉開花では、2 回目の開花において、花序の生産量、種子の生産量、種子のサイズ・発芽率が小さくなっていた。このことから、1 回目の開花で資源を消費し、2 回目の開花では繁殖のための資源量が低下することが示唆された。一方、1 回目の開花で種子がほとんど生産されなかった大見地区では、2 回目の開花における花序の生産量と種子のサイズは 1 回目の開花と同程度であり、生産された種子の発芽率は 43%であった。このため、1 回目の開花で種子がほとんど生産されなかった場合には、2 回目の開花が更新に大きく寄与することが示唆された。

3.5 本章のまとめ

ササの一斉開花前部分開花から一斉開花後部分開花に至る一連の開花と 1 年に開花イベントが 2 度生じることに關しては、これまで十分に理解されていなかった。このような背景に對し、本章では花と種子の生産量に焦点をあて、調査を行った。

調査の結果、チュウゴクザサの種子生産量は一斉開花と一斉開花前部分開花において促進され、生産された種子は更新に寄与する潜在力を有していることが明らかになった。さらに、一斉開花における 2 回目の開花は、1 回目の開花で種子生産量が少なかった場合に顕著に生じ、更新に寄与することが明らかになった。これらの結果は、既存の報告における提案（陶山ら 2010）を支持した。以上のことから、一連の開花と 1 年に 2 度開花イベントが生じることは、チュウゴクザサの更新の成功に寄与する点で重要であると考えられた。

第4章 チュウゴクザサの種子生産に影響を与える要因：種子散布前捕食と 同調開花

4.1 本章の課題と目的

ササの種子生産に関しては、部分開花では結実率が低い、一斉開花では結実率が高いと考えられており (Makita 1997)、一斉開花地においてのみ実生更新の成功が確認されている (Makita 1992, Makita et al. 1993)。ササの一斉開花の進化的意義は、これまで捕食者飽食説、親子間競争回避説、風散布説などいくつかの学説によって説明されてきた。

一方、近年、種子散布前捕食の回避といった観点から仮説が提唱され (Makita 1997, 蒔田 & 西脇 1998)、一斉開花の利点として有力視されている。この仮説は、部分開花地において、ミモグリバエ属 (*Dicraeus* Loew) のハエの幼虫によって大部分のササの小花の雄ずい、雌ずいが食害されることが確認された (Kanmiya 1971, 上宮 1995, Makita 1997, 西脇 & 蒔田 1998) ことから提唱されたものである。また、近年の遺伝学的観点からの研究により、ササ個体群は遺伝的に多様な個体から構成されるが (Kitamura & Kawahara 2009, Suyama et al. 2000)、部分開花では遺伝的に限られた数の個体または単独個体が開花し (Kitamura & Kawahara 2009, Miyazaki et al. 2009)、結実率は低く、生産された種子の自殖率が高いことが確認されており、その種子は発芽率が低く更新初期段階で排除されることが指摘されている (Kitamura & Kawahara 2011a)。このことから、一斉開花は遺伝的に多様な個体が同調開花することにより他家受粉が促進され、遺伝的に多様な種子の生産に寄与するといった意義を有する可能性があると考えられる。しかし、近年の報告から示唆される一斉開花の意義に関しては、情報の蓄積が少なく、十分に検討されているとはいえない。

京都市北部山間地域におけるチュウゴクザサの一斉開花では、第2章で述べたように一斉開花の前後で部分開花が生じるが、大部分の稈が一斉開花の年に開花することが確認された。また、第3章で述べたように、一斉開花後部分開花では一斉開花より結実率が著しく小さいことが確認された。一斉開花と部分開花においてチュウゴクザサの小花の虫害状況を比較することや、自家受粉と他家受粉に由来する種子の発芽率、発芽した実生の成長を比較することは、上記のようなササの一斉開花の意義を検討するうえで重要であると考えられる。

そのため本章では、

- 1 チュウゴクザサの一斉開花と部分開花における小花の食害率と結実率を調査することにより、散布前捕食が種子生産に与える影響を明らかにすること、
- 2 同調開花における自然条件下で生産された種子と自家受粉に由来する種子の発芽率や発芽した実生の成長を調査することにより、同調開花が種子生産

と更新に与える影響を明らかにすること，
を目的とした。

4.2 ハエ類の幼虫による散布前捕食が種子生産に与える影響

4.2.1 研究方法

一斉開花と一斉開花後部分開花における小花の虫害率と結実率

調査は、京都市北部山間地域の北東部に位置する大見地区で行った。大見地区の概要は第3章のとおりである。

チュウゴクザサの一斉開花における小花の虫害率を明らかにするため、1回目と2回目それぞれの開花イベントにおいて、花序が開花前の段階（小花が開く前の段階）、開花の段階（小花が開いている段階）、結実の段階（種子が結実し花序に着生している段階）のときに、無作為に選択した30稈からそれぞれ1花序を無作為に採集した（1回目の開花イベントにおける採集日：開花前の段階、5月5日；開花の段階、5月27日；結実の段階、6月17日；2回目の開花イベントにおける採集日：開花前の段階、6月30日；開花の段階、7月8日；結実の段階、7月28日）。全小花の数を測定した後、全小花の雄ずい、雌ずいを観察し、それらが食害された小花の数を測定した。花序が結実の段階の時には、花序あたりの種子の数を測定した。小花内に幼虫が確認された場合は採集して、1花序あたりの幼虫の数を測定した。採集した幼虫は、湿らせたバーミキュライトを敷きならしたシャーレ（直径9cm）に入れ、室温で保存した。成虫が発生した場合は、種の同定を行った。

さらに、2008年の一斉開花後部分開花における小花の虫害率を明らかにするため、1回目と2回目それぞれの開花イベントにおいて、結実の段階（種子が結実し花序に着生している段階）のときに（1回目の開花イベントにおける採集日：6月12日；2回目の開花イベントにおける採集日：7月25日）、上記と同様の測定を行った。

統計解析

開花前と開花の段階の小花の虫害率に関して、一斉開花における1回目の開花と2回目の開花の相違をMann-Whitney U検定で分析した。結実の段階の小花の虫害率に関しては、一斉開花と一斉開花後部分開花における1回目の開花と2回目の開花の相違を、Kruskal-Wallis testとSchefféの多重比較で分析した。

解析には統計解析ソフトR2.12.1を使用した。

4.2.2 結果

2007 年の一斉開花においては、花序の発生段階から結実の段階に至る間に花序あたりの小花の食害率、幼虫の個体数が上昇した。1 回目の開花では、結実の段階における花序あたりの小花の食害率、幼虫の個体数、結実率はそれぞれ $74.9 \pm 23.9\%$, 6.2 ± 4.1 匹, $1.4 \pm 2.8\%$ であった。一方、2 回目の開花では、結実の段階における花序あたりの小花の食害率、幼虫の個体数はそれぞれ $11.7 \pm 4.7\%$, 1.2 ± 0.9 匹であり、1 回目の開花より有意に小さく、結実率は $29.3 \pm 11.4\%$ と有意に大きかった (表 4-1)。

2008 年の部分開花においては、1 回目と 2 回目の開花の結実の段階における花序あたりの小花の食害率はそれぞれ $85.0 \pm 12.1\%$, $81.9 \pm 10.3\%$, 幼虫の個体数はそれぞれ 7.1 ± 4.8 匹, 7.3 ± 4.8 匹, 結実率はそれぞれ $0.5 \pm 0.9\%$, $0.4 \pm 0.7\%$ であり、一斉開花における 1 回目の開花と同程度であった。一方、一斉開花における 2 回目の開花より小花の食害率、幼虫の個体数は有意に大きく、結実率は有意に小さかった (表 4-1)。

2007 年の一斉開花、2008 年の一斉開花後部分開花ともに小花から採集された幼虫を入れたシャーレ内では、ハエの成虫が発生し、その成虫はヒメササノミモグリバエ (*Dicraeus nartshukae* Kanmiya) 1 種であった (図 4-1)。また、シャーレ内ではハチの成虫も発生し、その成虫は寄生蜂であるヒメコバチ科 (Euphoridae) の *Tetrastichus* 属の 1 種と推定された (図 4-1)。

表 4-1 大見地区での 2007 年の一斉開花, 2008 年の一斉開花後部分開花における花序あたりの小花数, 食害率, 幼虫の個体数

花芽の状態と測定項目	n	2007 年	一斉開花	2008 年	一斉開花後部分開花
		1 回目の開花	2 回目の開花	1 回目の開花	2 回目の開花
花序の発生・開花前の段階					
小花数	30	104.3 ± 25.2 a	113.3 ± 25.3 a	—	—
小花の食害率 (%)	30	3.2 ± 4.6 a	0.6 ± 0.8 a	—	—
幼虫の個体数	30	0.6 ± 0.6 a	0.2 ± 0.4 a	—	—
開花の段階					
小花数	30	106.6 ± 26.0 a	123.0 ± 38.7 a	—	—
小花の食害率 (%)	30	26.2 ± 6.1 a	4.0 ± 3.2 b	—	—
幼虫の個体数	30	5.8 ± 2.4 a	0.4 ± 0.5 b	—	—
結実の段階					
小花数	30	116.4 ± 33.0 a	127.6 ± 32.0 a	122.5 ± 31.5 a	115.6 ± 29.6 a
小花の食害率 (%)	30	74.9 ± 23.9 a	11.7 ± 4.7 b	85.0 ± 12.1 a	81.9 ± 10.3 a
幼虫の個体数	30	6.2 ± 4.1 a	1.2 ± 0.9 b	7.1 ± 4.8 a	7.3 ± 4.8 a
結実率 (%)	30	1.4 ± 2.8 a	29.3 ± 11.4 b	0.5 ± 0.9 a	0.4 ± 0.7 a

数値は平均値±標準偏差。

異なるアルファベットは有意差を示す（開花前の段階及び開花の段階における変数に関しては Mann-Whitney U 検定, 結実の段階における変数に関しては Kraskal-Wallis 検定及び Scheffé の多重比較, $p<0.05$ ）。

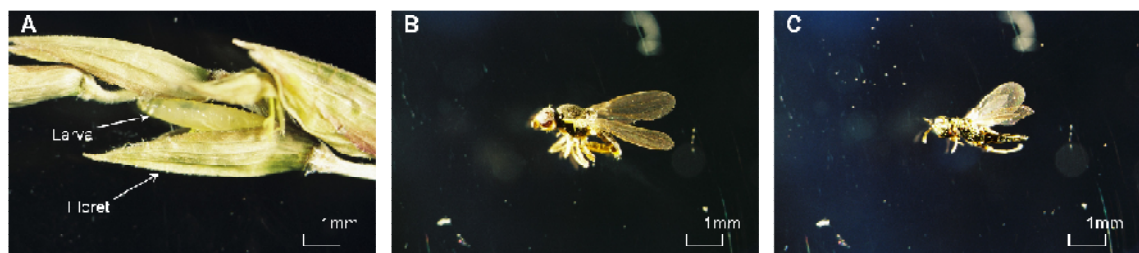


図 4-1 幼虫により食害された小花及び幼虫から発生した成虫

(A : ヒメササノミモグリバエの幼虫による食害を受けている小花, B : 幼虫から羽化したヒメササノミモグリバエの成虫, C : *Tetrastichus* 属の 1 種の成虫)

4.2.3 考察

一斉開花において、花序あたりのヒメササノミモグリバエの幼虫の個体数は小花の数より少なく、食害率は開花の始まりから終わりにかけて上昇した。このことから、ヒメササノミモグリバエの幼虫が複数の花序を食害し、開花の始まりから終わりにかけて小花の虫害が進行することが明らかになった。結実の段階に関しては、一斉開花における 1 回目の開花では、約 75% の小花が食害され結実率は極めて低く、2 回目の開花では食害された小花は約 12% で種子は生産された。一方、一斉開花後部分開花においては、1 回目、2 回目の開花ともに 80% 以上の小花が食害され、種子はほとんど生産されなかった。先行研究では、チマキザサの部分開花においてハエ類の幼虫による小花の食害率が約 80% であったこと (Makita 1997)、中国のタケの部分開花においてはほとんどの小花がハエ類の幼虫により食害されたこと (Taylor & Qin 1988) が報告されている。ミクラザサに関しては、一斉開花地ではヒメササノミモグリバエの幼虫による食害率が約 8% と低く、結実率は約 23% であったが、試験地に移植された個体による小規模開花においては食害率が約 70% と大きく、種子はほとんど結実しなかったことが報告されている (西脇 & 蒔田 1998)。これらの既存の報告から、ササの一斉開花は、種子散布前に小花を食害するハエ類の幼虫を飽食させ、種子生産につながる利点があると考えられている。大見地区におけるチュウゴクザサの一斉開花後部分開花では食害率が高く、ほとんど種子が生産されなかったが、一斉開花の 2 回目の開花における食害率は小さく、結実率が約 29% であった本研究結果は、上記の既存の報告を類似している。このことから、チュウゴクザサの 2 度の開花イベントを伴った一斉開花は、ヒメササノミモグリバエの幼虫によって大部分の小花が食害されてしまうことを回避し、種子生産量を高めることが示唆され、本研究結果は、先行研究 (Makita 1997, 西脇 & 蒔田 1998) の提案を支持した。一方、チュウゴクザサの一斉開花における 1 回目の開花では食害率が大きく、ほとんど種子が生産されなかったことから、ヒメササノミモグリバエの幼虫は、部分開花だけでなく一斉開花においても種子生産に大きな影響を与える場合があることが示唆された。チュウゴクザサに見られる 1 年に 2 度の開花イベントが生じる開花パターンに関しては、第 2 章及び 3 章で述べたように結実の失敗を補償するメカニズムであると考えられる。本研究結果から、1 年に 2 度の開花イベントが生じるチュウゴクザサの開花パターンは、一斉開花においてヒメササノミモグリバエの幼虫の食害により結実が失敗することを回避するのに寄与することが示唆された。

4.3 同調開花が種子生産及び更新に与える影響

4.3.1 研究方法

受粉様式が種子生産に与える影響

調査は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で行った。上賀茂試験地の概要は第 2 章で述べたとおりである。当試験地におけるチュウゴクザサ個体群が生育している面積は約 2.5ha であるが、2005 年に約 2.2ha にわたってチュウゴクザサ個体群が開花し、残りの 0.3ha の個体群は 2007 年に開花した。本章では、2007 年に開花した個体群を対象にした。2007 年の開花は、第 2 章で述べた 2005 年の開花と同様に、4 月から 7 月にかけて生じ、その間に開花イベントは 2 度確認された（1 回目の開花：4 月下旬～6 月上旬，2 回目の開花：6 月中旬～7 月中旬）。チュウゴクザサ個体群の遺伝構造に関しては、大見地区における 50×50m (0.25ha) のプロット内に 105 の個体が存在し、遺伝的に異なる個体の稈が複雑に入り混じった構造をしていることが報告されている（松尾ら 2010）。当試験地における 2007 年の開花は、面積が 0.3ha で上述の先行研究と同程度の規模であり、その中のほとんど全ての稈が開花したことから、遺伝的に多様な個体の稈が同調開花したとみなされる。

自家受粉に由来する種子を採集するため、2007 年に 0.3ha にわたって開花したチュウゴクザサ個体群において、花序が発生し小花が開く前の 2007 年 6 月 4 日に、無作為に 25 個の花序を選択し、紙袋で覆った。種子が結実して落下する前の 2007 年 7 月 14 日に、紙袋で覆った花序を回収するとともに、紙袋で覆っていない花序（以下、「自然状態の花序」という。）を無作為に 25 個採集し、花序あたりの小花数と種子数を測定した。紙袋で覆った花序から採集された種子は、自家受粉に由来する種子とみなせる。紙袋で覆った花序と自然状態の花序から採集した種子の中からそれぞれ無作為に種子を 30 個選択し、生重量を測定した。さらに、それらの種子の中からそれぞれ無作為に種子を 200 個選択し、湿らせた砂を充填したプラスチックバックに入れ、2008 年 4 月まで約 2℃の状態 で保存した。このような低温湿層処理後、それぞれの種子を 50 粒ずつ、湿らせた濾紙を 2 枚敷いたシャーレ（直径 9cm）に入れ、アルミ箔で覆った。シャーレは 25℃に設定したインキュベータに入れ、2～3 日おきに発芽した種子の数を 60 日間測定した。幼根の発生を種子の発芽とみなした。なお、発芽試験の方法については、第 6 章の結果に基づいたものである。

発芽した種子は、配合土（鉬物質土：バーミキュライト：バーク堆肥=2:1:1。以下、同じ配合率。）を充填した円筒形のポリポット（直径 12cm，高さ 10cm）に移し（1 つのポリポットに種子を 1 個播種），上賀茂試験地の防草シートを敷いた苗畑で育成した。ポリポットへの灌水は定期的に行った。2008 年 11 月 29

日に、生残している当年生実生の数を測定した。自然状態の花序から採集された種子に由来する当年生実生の生残数は多かったため、その中から無作為に 30 個選択し、紙袋で覆った花序から採集された種子に由来する実生は全てを対象にし、個体あたりの稈の数、稈の高さ（各個体に関して全稈の高さの平均値を個体の稈の高さとみなした）を測定した。その後、測定を行った実生のみを配合土を充填した縦 48cm×横 33cm×高さ 7cm の育苗箱に 1 個体ずつ植え替えて育成し、残りのポットの実生は本研究から除去した。2009 年 12 月 5 日、2010 年 11 月 21 日に、生残している実生の数を測定し、個体あたりの稈の数、最も大きい稈の高さを測定した。2010 年 11 月 21 日の調査では、実生を育苗箱から掘り上げて土を払い、個体あたりの地下茎の長さを測定した。

統計解析

自然状態の花序と紙袋で覆った花序の小花生産量及び結実率、それぞれの花序から採集された種子の発芽率及び実生の稈の数の相違を、Mann-Whitney U 検定で分析した。自然状態の花序と紙袋で覆った花序から採集された種子の生重量、それぞれの種子に由来する実生の稈の高さ、地下茎の長さの相違に関しては、Welch 検定で分析した。

解析には統計解析ソフト R2.12.1 を使用した。

4.3.2 結果

自然状態の花序と紙袋で覆った花序の小花生産量には有意な差が確認されなかったが、結実率は紙袋で覆った花序のほうが有意に大きかった。種子の生重量、種子の発芽率に関しては、自然状態の花序から採集された種子のほうが有意に大きかった（表 4-2, 図 4-3）。自然状態の花序と紙袋で覆った花序から採集された種子に由来する実生の成長に関しては、当年生実生では稈の数と稈の高さに有意な差は確認されなかったが、1 年生実生では前者のほうが稈の高さが有意に大きく、2 年生実生では前者のほうが稈の数と高さ、地下茎の長さが有意に大きかった。発芽してから 2 年後の実生の生残率は、自然条件下での受粉に由来する実生に関しては 80%であったが、自家受粉に由来する実生に関しては 36%であった（図 4-2, 図 4-3）。

表 4-2 自然状態の花序と紙袋で覆った花序の小花生産量及び結実率と生産された種子の生重量及び発芽率

測定項目	n	自然状態の花序	紙袋で覆った花序
小花数／花序	25	125.6 ± 41.6 a	129.8 ± 35.3 a
結実率／花序 (%)	25	9.1 ± 5.1 a	17.8 ± 10.2 b
種子の生重量 (mg)	30	30.5 ± 6.6 a	25.6 ± 7.4 b
種子の発芽率 (%)	5	48.0 ± 8.1 a	8.8 ± 5.8 b

数値は平均値±標準偏差。

異なるアルファベットは有意差を示す（小花数, 結実率, 発芽率に関しては Mann-Whitney U 検定, 種子の生重量に関しては Welch 検定, $p<0.05$ ）。

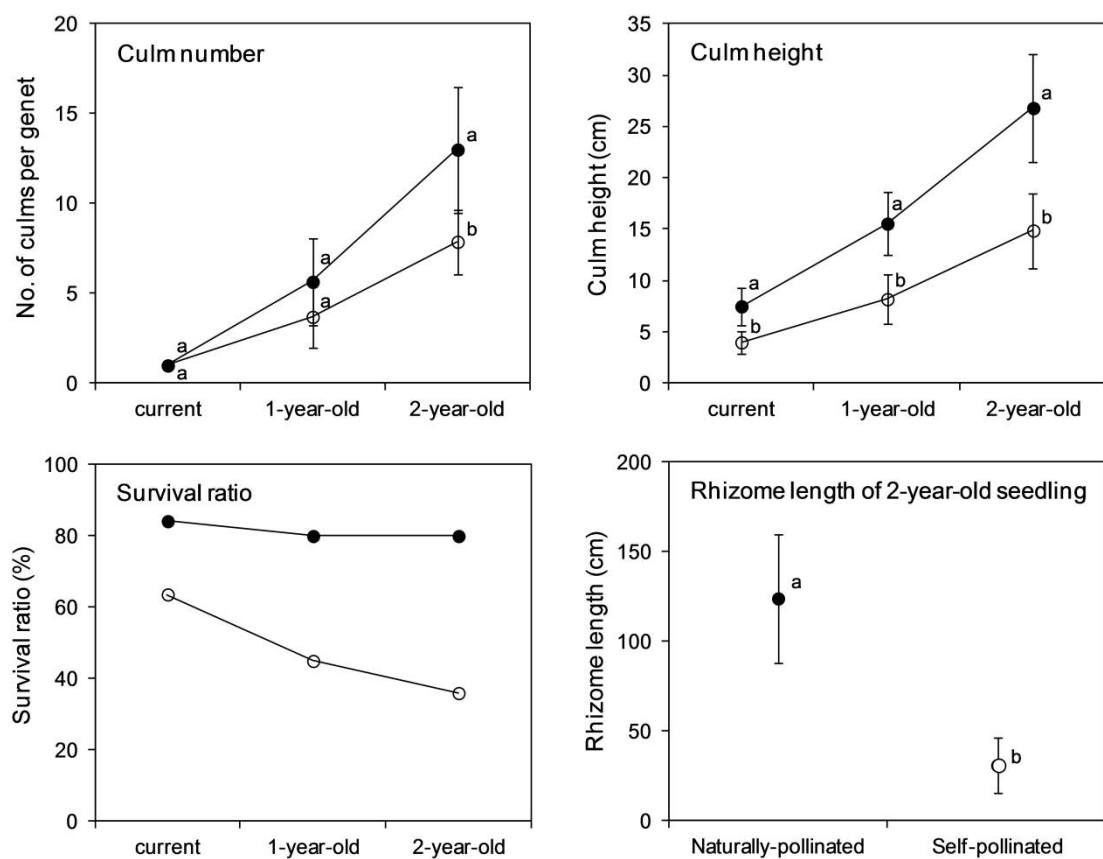


図 4-2 自然状態の花序と紙袋で覆った花序から採集された種子に由来する実生の当年生から 2 年生にかけての個体あたりの稈の数、高さ、生残率の変化と、2 年生実生の地下茎の長さ

●：自然状態の花序から採集された種子に由来する実生，○：紙袋で覆った花序から採集された種子に由来する実生。縦線は標準偏差。

異なるアルファベットは有意差を示す (稈の数・生残率に関しては Mann-Whitney U 検定，稈の高さ・地下茎の長さに関しては Welch 検定， $p<0.05$ 。)



図 4-3 自然状態の花序と紙袋で覆った花序から採集された種子とそれらの種子から発芽した実生の比較 (A: 種子, B: 1 年生実生, C: 2 年生実生)

4.3.4 考察

遺伝的に多様な個体が同調開花したとみなせる今回のチュウゴクザサの開花では、自然条件下での受粉に由来する種子の重量と発芽率、その種子に由来する実生の稈の数及び高さ、地下茎の長さ、生残率は、自家受粉に由来する種子や実生のそれらの値より有意に大きかった。植物の繁殖に関しては、自殖による子孫は他殖のものに比べ生存力が低いことが知られており、発芽期以降に近交弱勢が大きくあらわれる種のあることが確認されている（石田 2001）。ササの部分開花に関しては、遺伝的に限られた数の個体が開花し（Miyazaki et al. 2009, Kitamura & Kawahara 2011a）、生産された種子には自家受粉に由来するものが多く、それらは発芽・定着の段階で淘汰されることが報告されている（Kitamura & Kawahara 2011a）。一方、チュウゴクザサの一斉開花においては、ジェネットの優占度にかかわらず、他殖率が 50～90%と比較的高いことが報告されている（斎藤 2008）。このことから、遺伝的に多様なチュウゴクザサ個体の稈が同時に開花した同調開花では、他家受粉が促進されたと考えられ、生産された種子の発芽率、実生の成長量は自殖のものより大きくなることから、同調開花は開花・枯死後の更新と個体群の遺伝的多様性に大きく寄与する可能性が示唆された。

チュウゴクザサの開花に関しては、第 2 章及び第 3 章で述べたように、一斉開花の前後の年に、個体群内の極少数の稈がまばらに開花する部分開花が生じ、そのうち一斉開花前部分開花では幾分か種子が生産される。チュウゴクザサの部分開花に関して遺伝学的には調査されていないが、先行研究の報告をふまえると、開花した個体はごく限られたものであったと推察される。ササはいくつかの種で自家和合性であることが確認されており（Nishiwaki & Konno 1990, Kitamura & Kawahara 2011a）、部分開花のような遺伝的に限られた数の個体が開花した場合でも、自家和合性により多少なりとも種子の生産につながることを報告されている（Kitamura & Kawahara 2011a）。本研究において、紙袋で覆った花序は結実率が約 18%であったことから、チュウゴクザサは自家和合性で、それが一斉開花前部分開花においても種子が生産されうることには寄与していると考えられる。一斉開花で種子生産が失敗した場合には、一斉開花前部分開花で生産される種子が幾分か更新に寄与する可能性があると考えられる。

4.4 本章のまとめ

近年の研究 (Makita 1997, 西脇 & 蒔田 1998) により, ササの一斉開花の進化的意義として, ミモグリバエ属のハエ類の幼虫による種子散布前捕食の回避が示唆されている。また, 遺伝学的観点からの研究 (Kitamura & Kawahara 2009, Kitamura & Kawahara 2011a, Miyazaki et al. 2009, Suyama et al. 2000) をふまえると, ササの一斉開花は, 他家受粉の促進により遺伝的多様性の向上に寄与するといった意義があると考えられる。本章では, ハエ類の幼虫による散布前捕食が種子生産に与える影響を明らかにすること, 同調開花が種子生産と更新に与える影響を明らかにすることを目的とした。

調査の結果, ヒメササノミモグリバエの幼虫による小花の食害率は一斉開花においても大きい場合があるが, 一斉開花後部分開花と比べて小花が食害され尽くされることはなく, 一斉開花は種子の生産に寄与することが明らかになった。同調開花と種子生産・更新の関係に関しては, 自然条件下で生産された種子は人工的に自家受粉して生産した種子に比べ, 発芽率, 発芽後の実生の生残率や成長量が多いことが明らかとなり, 遺伝的に多様な個体の稈が同時に開花する一斉開花では他家受粉に由来する種子の生産が促進され, 実生更新に有利であると考えられた。一斉開花は, ヒメササノミモグリバエの幼虫による小花の食害の回避, 他家受粉の促進という生態学的意義を有することが示唆された。

第5章 チュウゴクザサの一斉開花が資源利用に与える影響

5.1 本章の課題と目的

森林の下層を優占するササは、日本各地でその葉が食品を包む材料などに広く利用されている（室井 1973）。京都市では、北部の山間地域にチュウゴクザサが分布し、その葉が京都の伝統文化である和菓子や生麩、寿司、祇園祭の厄除け粽の作成に利用されてきた（渡辺 1996, 犬井 2002）。しかし、京都市北部山間地域では高齢化、過疎化が進行するとともに（京都市経済局 1989, 図 5-1）、2004 年から 2007 年にかけてチュウゴクザサが一斉開花・枯死したため、その葉の採集が困難になった（京都新聞 2007, 産経新聞 2008）。

チュウゴクザサが分布していた京都市北部山間地域の森林は、その地域の住民によって維持管理されてきた森林であり、里山とみなされる。里山管理に関しては、地域固有の資源を活用する知恵や技術が重要な役割を果たしてきたが、里山の維持・管理が放棄されることによって、その知恵や技術が失われつつあることが指摘されている（深町 2004, Cetinkaya 2009）。今世紀に入ってから、国際連合はミレニアム生態系評価を実施し、生態系が人間に与える利益を生態系サービスと定義してそれを供給、調整、文化、基盤の 4 つのサービスに分類した。日本では、ミレニアム生態系評価の中で作られたサブ・グローバル評価の枠組みを適用した里山の生態系評価が行われており、里山の重要性が認識されるようになっている（Takeuchi 2010）。これらのことから、里山資源を持続的に利用する仕組みを確立し、地域の知恵や技術を活かして里山の保全を図ることは重要であると考えられる。京都市北部山間地域ではチュウゴクザサが一斉開花・枯死したことから、その葉を利用する体制が崩れた状況になっている。チュウゴクザサの葉の生産・流通及びその利用に一斉開花・枯死が与えた影響を明らかにすることは、チュウゴクザサの葉を利用する体制を再生し、維持していくうえで重要であり、ひいては地域の里山の保全を図ることに寄与する。しかし、チュウゴクザサの葉の資源としての利用に関する研究報告や統計資料はほとんど見られないため、チュウゴクザサの葉の生産・流通及び近年の一斉開花・枯死がその葉の利用に与える影響に関して、実態は明らかではない。

そこで本章では、京都市でチュウゴクザサの葉の採集・加工と流通・利用に関わってきた関係者に聞き取り調査を行った結果を分析し、チュウゴクザサの葉の採集・加工方法と流通・利用の状況を明らかにするとともに、京都市において市内で採集されたチュウゴクザサの葉を利用する体制が成立し維持されてきた要因、近年の一斉開花・枯死がその葉の利用に与える影響を明らかにすることを目的とした。さらに、チュウゴクザサの葉の意義とチュウゴクザサの葉を利用する体制を再生するうえでの課題についても検討することとした。

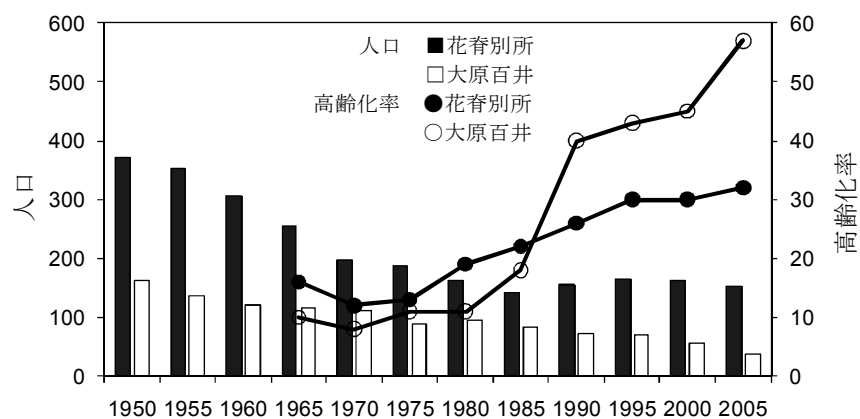


図 5-1 花脊別所町と大原百井町の人口及び高齢化率の推移

京都市総合企画局情報化推進室情報統計課（1997，2002，2007）京都市の人口，京都市総務局総務部統計課（1988，1992）京都市の人口，京都市総務局統計課（1977，1983）京都市の人口，京都市統計センター（1973）京都市の人口，京都市統計解析センター（1967）京都市の人口，京都市市長公室統計課（1956，1961）京都市の町別人口，京都市総務局統計課（1951）京都市の人口概要を基に作成。

高齢化率とは全人口に対する 65 歳以上の人口の割合を示す。ただし，1965 年と 1970 年の高齢化率は全人口に対する 60 歳以上の人口の割合。1950～1960 年の高齢化率については，参考資料に記載が無かったため不明。

5.2 研究方法

チュウゴクザサの葉の採集地域の概況

ササの葉が採集されていた地域である京都市北部山間地域の花脊別所町と大原百井町の中心部の標高は、それぞれ 570m, 620m であり、市街地（平均気温 16.1℃）より気温が 2～3℃低く、冬期の積雪は 2m 近くになる（京都市経済局 1989）。当地域では古くから木材や薪炭の生産が盛んであり、それらの林産物は主に京都市の市街地に出荷されていた（京都市 1979, 平凡社 1979）。しかし、化石燃料が普及し始めた 1960 年代以降は、市街地における薪炭の需要が減少し、当地域における薪炭の生産量は減少した。ササの葉の採集・加工については、1920 年代頃から行われるようになった（京都府京都農業改良普及所 1984）。

チュウゴクザサの葉の採集・利用とそれに一斉開花・枯死が与える影響

本章では、チュウゴクザサの葉の採集と利用を明らかにするとともに、それに開花様式（一斉開花）が与える影響を明らかにするため、京都市左京区の北部山間地域に位置する花脊別所町と大原百井町で 2003 年頃までササの葉の採集・加工を行っていた住民と、両町の住民がササの葉を出荷していた卸売業者、和菓子店、生麩店、料亭、祇園祭の厄除け粽の作成者（以下「厄除け粽作成者」と表記する）に聞き取り調査を行った。花脊別所町と大原百井町の住民に対して調査した項目は、ササの葉を採集していた場所、時期、採集方法、採集量、加工方法、出荷量、出荷先、後継者の有無、ササの一斉開花・枯死後の状況である。ササの葉の採集場所に関しては、土壌、地質、地形、傾斜の区分を示した土地分類図（国土庁土地局国土調査課 1976）によって、採集範囲とその周辺地域の土地条件の比較を行った。また、里山管理の方法についても聞き取りを行った。卸売業者に対しては、京都市内のササが枯れる前と枯れた後のササの葉の入荷先と出荷先及びササの葉の質について感じることを聞き取り調査した。和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者に対しては、京都市内のササが枯れる前と枯れた後で使用しているササの葉の産地と質について感じることを聞き取り調査した。調査は 2009 年 9 月～2010 年 2 月に行った。調査対象者は花脊別所町において 11 世帯、大原百井町において 6 世帯、卸売業者 6 業者、和菓子店 1 店と生麩店 1 店、料亭 1 軒、厄除け粽作成者 14 名である。ササの葉の採集・加工に携わっていた住民は、花脊別所町で約 20 世帯、大原百井町で約 10 世帯の合計約 30 世帯と推定されることから（住民からの聞き取りによる）、本研究では、ササの葉の採集・加工を行っていた世帯の半数以上とその出荷先に聞き取り調査を実施できたと考えられる。また、聞き取り調査を行った卸売業者は、京都市でササの葉を扱う主要な業者であり、祇園祭の厄除け粽に関しては、その作成者のほとんどに調査できた。なお、卸売業者とは、様々な菓子の材料を

仕入れ，和菓子店等に販売する業者のことである。

5.3 結果

チュウゴクザサの葉の採集・加工

京都市では、花背別所町と大原百井町の農家及び林家が、チュウゴクザサの葉の採集・加工を行っていた。チュウゴクザサの葉の採集は京北芹生町から花脊別所町、大原百井町、大原大見町、大原尾越町にわたる約 2,000ha の範囲において行われていた（図 5-2）。この範囲は、チュウゴクザサが 2004 年に一斉開花した地域と 2007 年に一斉開花した地域に及んでいた。チュウゴクザサは天然生林（二次林）の下層に生育しているが、京都市の全森林面積に占める天然生林の割合は約 60%であり（京都市 2008）、その割合はこの範囲においても同様と考えられることから、この範囲内の約 1,200ha の天然生林においてチュウゴクザサの葉の採集が行われていたと推測された。この範囲のチュウゴクザサは、葉の裏に毛がなく香りがよいということが、採集範囲を決めていた理由であり、一斉開花した年が異なる地域間（2004 年と 2007 年に一斉開花した地域）でも、この葉の性質は同じであった。チュウゴクザサの葉の採集範囲とその周辺地域の土地条件（土壌、地質、地形、傾斜）を土地分類図に基づき比較したが、明確な相違は確認されなかった。採集は 8 月下旬から 10 月下旬まで行われていた。8 月中旬以前に採ると葉が変色しやすく、11 月以降になると葉が硬くなり使うときに破れやすいため、これ以外の期間に採集はしなかった。チュウゴクザサの葉の採集は、8 月下旬から 10 月下旬までの間ほぼ毎日に行われた。採集の対象としたのは森林内の当年生枝だけであった。古い葉や直射光がよく当たったチュウゴクザサの葉は、硬くて破れやすいということがその理由であった。採集した当年生枝は片手で握れる量（約 30 本）を一束にし、1 人で 1 日に 30～70 束（平均 57 束）を採集していた（表 5-1、表 5-3）。

採集したササの葉は、天日で乾燥させてから出荷する。乾燥を行う理由としては、香りを良くするためと保存期間を長くするためである。加工工程としては、まず、採集した枝葉を 1 日程度天日干しにした後、葉を選別（1 つの枝から 4～5 枚の葉を選別）して枝から切り離し、100 枚単位で葉の基部を括り、束にする。このとき、葉の表面に虫食いの跡や斑点があるものは除去し、きれいな葉を選別する。次に 100 枚束の葉先を広げて 2～3 日程度天日干しにする。このとき、濡れると葉が変色するため、雨天時には室内に入れてストーブをつけて乾燥させたり、露がつかないように夜は室内に入れたりする。葉が乾燥すると、夜に 1～2 時間程度外気にさらして、露で少し湿らせ葉を柔らかくしてから葉先を縛る。さらに、その縛った 100 枚束を 2～3 日程度天日干しにする。葉の基部が完全に乾燥すれば、段ボール等にいれて出荷する（表 5-2）。年間の出荷量は 1 世帯あたり 20～50 万枚（平均 31 万枚）で、出荷先は主に卸売業者、厄除け粽作成者であり、和菓子店や生麩店、料亭に出荷する世帯もあった（表 5-3）。

花脊別所町と大原百井町の住民は、乾燥させたササの葉を 1 枚 2～3 円で売っており、世帯の収入として重要であった。チュウゴクザサの葉に関する世帯当たりの年間の売り上げは、約 40～150 万円であると推測された。

労力を要するチュウゴクザサの葉の採集と天日乾燥以外の加工のうち、前者は朝から夕方にかけて、後者は夕方から夜中にかけて行われた。チュウゴクザサの葉の採集・加工を行う期間は約 2 ヶ月であるが、1 ヶ月の労働日数を 20 日とすると、採集に約 40 日、加工は 1 日の労働時間が半日に相当すると考えられるため約 20 日を要すると推測された。チュウゴクザサの葉の採集・加工に従事した世帯は花脊別所町と大原百井町で約 30 世帯であり、採集は女性 1 人、加工は男性及び女性の 2 人で行ったことから、当地域における採集及び加工の年間労働量はともに約 1,200 人日、合計で約 2,400 人日と推測された。採集に関して、チュウゴクザサが枯死し始めた年（2003 年）までの 1 日あたりの当年生枝の平均的な採集量は 57 束、1 束あたりの枝の数は約 30 本、1 つの枝から 4～5 枚の葉を選別できるため 1 枝あたりの選別葉数を 4.5 枚とすると、労働日数は約 40 日であることから、花脊別所町と大原百井町における 2003 年までの平均的な年間のササの葉の採集量は 923 万枚と推測された。加工したササの葉の出荷量に関して、2003 年までの 1 世帯あたりの平均的な年間出荷量は約 31 万枚、チュウゴクザサの葉の生産に携わっていた世帯数は約 30 世帯であるため、2003 年までの花脊別所町と大原百井町からの平均的な年間の出荷量は 930 万枚と推測された。一方、聞き取り調査を行った卸売業者、和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者のチュウゴクザサの葉の平均的な年間取扱量の合計は 969 万枚であった。2003 年までの花脊別所町と大原百井町におけるチュウゴクザサの葉の平均的な採集量及び出荷量と、卸売業者や和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者のササの葉の平均的な取扱量の合計は同程度であるため、本調査結果は妥当であり、京都市における 2003 年までのチュウゴクザサの葉の生産・流通量は 900～1,000 万枚と推測された。

聞き取り調査を行った花脊別所町と大原百井町の住民は、全て 65 歳以上の高齢者であった。後継者がいて、チュウゴクザサの葉の採集・加工方法を継承できている世帯は 3 世帯だけで、後継者のいない世帯が 14 世帯と多かった（表 5-3）。2004～2007 年にかけて京都市内のチュウゴクザサが一斉開花・枯死した以降は、全ての世帯がササの葉の採集・加工を行うことができなくなっていた。

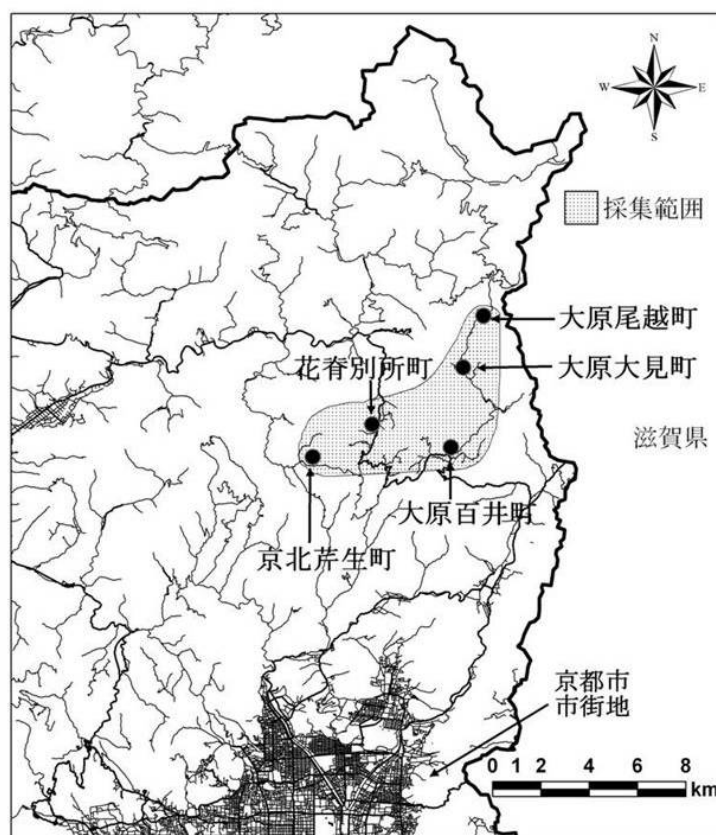


図 5-2 花脊別所町と大原百井町の住民によるチュウゴクザサの葉の採集範囲聞き取り調査を基に作成。

表 5-1 花脊別所町と大原百井町の住民によるチュウゴクザサの葉の採集方法

項目	内容	理由
採集範囲	京北芹生町から花脊別所町, 大原百井町, 大原大見町, 大原尾越町にわたる範囲	ササの葉の裏に毛がなく, 香りがよい
採集対象	森林内のササの当年生枝	古いササの葉や直射光がよく当たったササの葉は硬く, やぶれやすい
採集時期	8 月下旬～10 月下旬	8 月中旬以前のササの葉は変色しやすい 11 月以降のササの葉はやぶれやすい

聞き取り調査を基に作成。

表 5-2 花脊別所町と大原百井町の住民によるチュウゴクザサの葉の加工工程

工程順	作業内容	注意点
1	採集した枝葉を 1 日程度乾燥させる	—
2	葉を選別（1 つの枝から 4～5 枚の葉を選別）して枝から切り離し、100 枚の葉をまとめて基部で括り束にする	葉の表面に虫食いの跡や斑点があるものを除去する
3	100 枚束の葉先を広げて 2～3 日程度天日で乾かす	葉が濡れると変色するので、雨のときは室内に入れ、ストーブをつけて乾かす 夜は露がつかないように室内に入れる
4	夜に 1～2 時間程度外気にさらして露で少し湿らせ、葉先を束ねる	—
5	葉先を縛った 100 枚束を 2～3 日程度天日で乾燥させる	葉が濡れると変色するので、雨のときは室内に入れる 夜は露がつかないように室内に入れる
6	段ボール等に入れて出荷する	—

聞き取り調査を基に作成。

表 5-3 花脊別所町と大原百井町におけるチュウゴクザサの葉の採集・出荷

地域	世帯	回答者の 年齢・性別	採集量 (束/日)	出荷量 (万枚/年)	出荷先	後継者
花脊別所	A	73(男)	40	20	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	B	77(男), 68(女)	70	50	卸売業者, 厄除け粽作成者, 料亭	有
	C	81(男), 70(女)	60	20	卸売業者, 厄除け粽作成者, 生麩店	無
	D	88(男)	40	20	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	E	81(女)	60	30	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	F	77(男), 72(女)	70	50	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	G	72(女)	60	20	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	H	75(女)	60	30	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	I	86(女)	60	30	卸売業者, 厄除け粽作成者	有
	J	72(男)	30	10	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	K	71(男)	70	40	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
大原百井	A	86(男), 83(女)	60	40	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	B	74(男), 71(女)	70	50	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	C	86(男)	60	30	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	D	65(男)	60	30	卸売業者, 厄除け粽作成者, 和菓子店	有
	E	75(男), 73(女)	60	40	卸売業者, 厄除け粽作成者	無
	F	74(男)	40	20	卸売業者, 厄除け粽作成者	無

聞き取り調査を基に作成。採集量の1束とは、当年生枝を片手で握れる量（約30本）を束にしたもの。

採集量及び出荷量は、京都市内のチュウゴクザサが一斉開花・枯死するまで（2003年まで）の平均的な量。

里山管理

チュウゴクザサの葉が採集されていた地域の森林では、花脊別所町と大原百井町の農家・林家が1960年代まで薪炭生産のための広葉樹林の管理を行っていた。管理方法は15～30年生のコナラやミズナラ、リョウブ等を択伐する方法であったという証言が全ての調査対象者から得られた。広葉樹の択伐が行われた場所では、森林内が適度に明るく、採集に適するチュウゴクザサの当年生枝の発生量が多かったという意見も全ての調査対象者からあった。1960年代以降、広葉樹の択伐を止めたという情報が調査対象の17世帯のうちの15世帯からあり、調査時点で広葉樹の択伐を行っていたのは2世帯だけであった。広葉樹が伐採されなくなった場所では、樹高が大きくなることにより森林内が暗くなり、チュウゴクザサの当年生枝の発生量が少なくなったという意見も全ての調査対象者からあった。1960年代以降も上記の範囲の中で、これまでと同程度の量のチュウゴクザサの葉を採集できたが、当年生枝を見つけるために採集範囲内を広く歩き回り、チュウゴクザサの葉の採集に苦労したとの情報もあった。

一斉開花・枯死前後のチュウゴクザサの葉の流通・利用

卸売業者は、取り扱うササの葉の大部分を花脊別所町と大原百井町から入荷し、市内の多くの和菓子店や生麩店、寿司店、料亭に販売していた。卸売業者から厄除け粽作成者に直接販売される量は少なかった。また、他の産地として、長野県、青森県、中華人民共和国（以下「中国」と表記する）のササの葉も取り扱っていたが、量的には少なかった。和菓子店、生麩店、料亭の中には、花脊別所町と大原百井町の住民から直接入荷する店もあった。厄除け粽の作成者は、使用するササの葉の大部分を花脊別所町と大原百井町の住民から直接購入していて、卸売業者を通じて購入しているのはごく一部であった。2004～2007年にかけて京都市内のチュウゴクザサが一斉開花・枯死した以降は、卸売業者は長野県、青森県、中国からササの葉を入荷し、和菓子店、生麩店、寿司店、料亭だけでなく厄除け粽作成者にも販売していた。聞き取り調査をした和菓子店、料亭は花脊別所町と大原百井町の住民からササの葉を購入することができなくなり、卸売業者から長野県や青森県のササの葉を購入していた。聞き取り調査をした生麩店に関しては、岐阜県や滋賀県の住民から直接ササの葉を購入していた（表5-4、図5-3）。以上のように、チュウゴクザサの一斉開花は、森林の動態だけでなく、社会的にも大きな影響を及ぼしていることが明らかになった。

ササの葉の質に関しては、花脊別所町と大原百井町のチュウゴクザサの葉は葉の裏に毛がなくて扱いやすく、天日乾燥であるため香りが良いという意見が全ての調査対象者からあった。さらに、現在は他の産地のササの葉を使用しているが、京都市内のチュウゴクザサが再生すれば、花脊別所町と大原百井町で

生産されたチュウゴクザサの葉を扱いたいという意見がほぼ全ての調査対象者からあった。花脊別所町と大原百井町で生産されたチュウゴクザサでなくともかまわないという意見を述べたのは、厄除け粽作成者 14 名のうちの 2 名だけであった。一方、聞き取り調査をした和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者 12 名からは、地元のチュウゴクザサの葉を使って食品や料理、厄除け粽を作るという伝統文化を大切にしたいため、花脊別所町や大原百井町で生産されたチュウゴクザサの葉を使いたいという意見があった。聞き取り調査をした卸売業者からは、取引先の和菓子店や寿司店などから同様の意見があるという情報も得た。長野県産、青森県産のササの葉については、葉の裏に毛があって扱いにくく、機械による熱風乾燥のためか香りがあまり良くないという意見が全ての調査対象者からあった。岐阜県産、滋賀県産のササの葉は、葉の裏に毛がなく扱いやすいが、天日乾燥しているのに香りはあまり良くないという意見が調査対象の生麩店からあった。中国産のササの葉は、葉の裏に毛がなく扱いやすいが、香りが良くないという意見がこれを扱っている調査対象者からあった（表 5-5）。

表 5-4 花脊別所町と大原百井町の住民がチュウゴクザサの葉を出荷していた出荷先のササの葉の取扱状況

調査対象	年間取扱量 (万枚/年)	産地		
		ササが枯れる前	ササが枯れた後	
卸売業者	A	200	大部分は京都市，一部は長野と中国	大部分は長野，一部は中国
	B	50	大部分は京都市，一部は長野	長野
	C	60	大部分は京都市，一部は青森	大部分は青森，一部は中国
	D	50	大部分は京都市，一部は長野と青森	長野，青森
	E	150	大部分は京都市，一部は長野と青森	長野，青森
	F	200	大部分は京都市，一部は青森	大部分は青森，一部は中国
和菓子店	8	京都市	長野	
生麩店	45	京都市	岐阜，滋賀	
料亭	6	京都市	長野，青森	
厄除け粽作成者	200	大部分は京都市，一部は長野と青森	長野，青森	

聞き取り調査を基に作成。産地に関して、京都市とは花脊別所町と大原百井町を、中国とは中華人民共和国を指す。

厄除け粽作成者に関しては、調査対象者 14 名の総計。

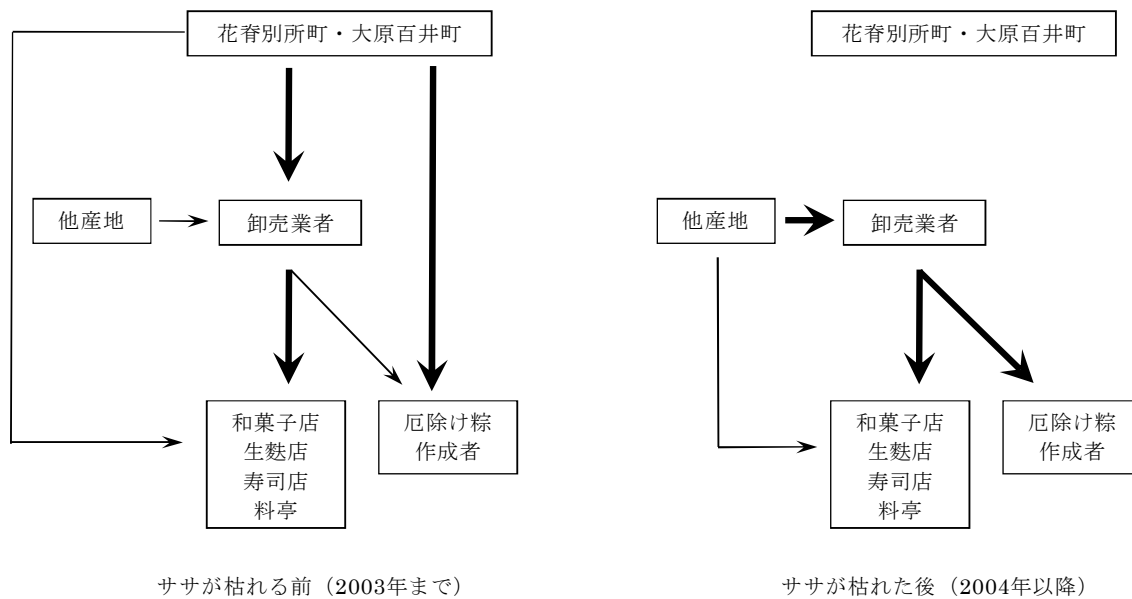


図 5-3 京都市におけるササの葉の流通経路の変化

聞き取り調査を基に作成。他産地とは、花脊別所町と大原百井町以外のササの葉の産地のこと。

太線は量が多いこと、細線は量が少ないことを示す。

表 5-5 京都市（花脊別所町と大原百井町）産と他産地のササの葉の特徴

産地	特徴
京都市	乾燥した葉（天日乾燥）で、葉の裏に毛がなく、香りが良い
長野県、青森県	乾燥した葉（機械による熱風乾燥）で、葉の裏に毛があり、香りがあまり良くない
岐阜県、滋賀県	乾燥した葉（天日乾燥）で、葉の裏に毛がなく、香りはあまり良くない
中国	真空パックされた生の葉（着色している）で、葉の裏に毛がなく、香りがあまり良くない

聞き取り調査を基に作成。産地に関して、京都市とは花脊別所町と大原百井町を、中国とは中華人民共和国を指す。

5.4 考察

チュウゴクザサの葉の生産・流通の実態とその利用体制の成立要因

花脊別所町と大原百井町の住民は、葉の裏に毛がなく香りが良いチュウゴクザサの葉を、花脊別所町と大原百井町の集落周辺を中心とした約 2,000ha の範囲内の約 1,200ha の天然生林において採集しており、その範囲には 2004 年と 2007 年に一斉開花した地域が含まれていた。京都市でササの葉を扱う卸売業者、和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者は、葉の裏に毛がなく香りが良いチュウゴクザサの葉を求めていた。このことから、花脊別所町と大原百井町の集落周辺のチュウゴクザサの葉は、京都市における食品の包装や厄除け粽への利用に適しており、これに根差した利用体制が京都市内で成立していたことが明らかとなった。チュウゴクザサの葉の採集範囲とその周辺地域とは、気温、降水量、積雪量が同程度であり、土地条件（土壌、地質、地形、傾斜）にも明確な相違は認められなかった。利用に適したチュウゴクザサの葉は、環境条件や一斉開花の年の相違の影響によるものではなく、当地域のチュウゴクザサの特徴と考えられた。

チュウゴクザサの葉の採集にあたっては、変色しにくく、使用するときによぶれにくい葉を採るため、8 月下旬から 10 月下旬の期間に、直射光をあまり受けていない森林内の当年生枝のみを対象にしていた。採集したチュウゴクザサの葉の加工にあたっては、一週間程度の時間をかけて天日で乾燥させ、乾燥している間は葉が濡れたり湿ったりして質が低下しないように注意を払っていた。京都市内でササの葉を扱う卸売業者、和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者は、花脊別所町と大原百井町で生産されたチュウゴクザサの葉が他の産地のササの葉と比べて香りが良く扱いやすいため、好んで利用してきた。これらのことから、花脊別所町と大原百井町におけるチュウゴクザサの葉の採集・加工方法によって、品質の良いチュウゴクザサの葉が生産されていたことが明らかになった。また、和菓子店や生麩店、料亭、厄除け粽作成者の多くは、伝統文化を大切にしたいため、地元のチュウゴクザサの葉を使いたいと考えていた。長野県や青森県など他にもササの葉の産地はあるが、文化を大切にする意識と地域の資源を活用する知恵や技術によって、京都市においてチュウゴクザサの葉を生産し、利用する体制が形成され、最近まで維持されてきたと考えられた。花脊別所町と大原百井町では主に女性がチュウゴクザサの葉を採集し、加工を男性と女性が協力して行うことにより、約 2 ヶ月間で 1 世帯が 20～50 万枚のチュウゴクザサの葉を出荷し、その売り上げは 40～150 万円であったと推測された。チュウゴクザサの葉の生産は、花脊別所町と大原百井町の住民にとって収入源として重要であったことも、京都市でチュウゴクザサの葉を生産し、利用する体制が最近まで維持されてきた要因と考えられた。

チュウゴクザサの葉の生産と里山管理の関連性

チュウゴクザサの葉が採集されていた地域の里山では、両町の住民によって1960年代まで薪炭の生産のための広葉樹の択伐が行われていた。択伐が行われた場所では、森林内が適度に明るく、当年生枝の発生量が多かったが、1960年代以降、広葉樹が伐採されなくなった場所では、当年生枝の発生量が少なくなったという証言が聞き取り調査で得られた。既存の研究では、暗いところほどササの現存量は小さく、葉の厚さが薄いことが報告されている（河原ら 1978, 河原ら 1981：西條 1990）。また、ササは相対照度 30%の光条件下で最も生長が良いという報告もなされている（柴田 1988）。これらのことから、広葉樹の択伐といった里山管理は、チュウゴクザサの旺盛な生育につながっていた可能性があると考えられた。一方、広葉樹の択伐は薪炭の生産を目的としたもので、チュウゴクザサの葉の生産を考慮して実施してはいなかった。薪炭の生産を目的とした里山管理の方法に関しては、周期的に小面積で皆伐して萌芽更新を図ることが報告されているが（亀山 1996, 養父 2009）、本調査結果から、里山の管理方法は地域によって異なり、花脊別所町と大原百井町における里山管理は、偶然にも品質の良いチュウゴクザサの葉の生産に適った管理方法であった可能性が示唆された。

チュウゴクザサの一斉開花・枯死の影響とその葉の生産・利用体制を再生するうえでの課題

近年のチュウゴクザサの一斉開花・枯死により、これまで維持されてきた生産・流通体制は大きく変化していた。一方、今回調査した卸売業者、和菓子店、生麩店、料亭、厄除け粽作成者のほとんどは、地元のチュウゴクザサの葉を使って食品や料理、厄除け粽を作るという伝統文化を大切にしたいため、できるだけ花脊別所町や大原百井町で生産されたチュウゴクザサの葉を使いたいという意識を持っていた。さらに、上記関係者のほとんどは、京都市内のチュウゴクザサが一斉開花・枯死した以降、他の産地のササの葉が利用されているが、京都市内のチュウゴクザサが再生すれば、花脊別所町や大原百井町で生産されたチュウゴクザサの葉を扱いたいと考えていた。このことから、京都市において、チュウゴクザサは葉を利用する者の精神性に関わるとともに文化の象徴としての意義があり、また、葉の採集・加工に関する知恵や技術も形成されていることから、国際連合が定義した森林生態系の供給サービスだけでなく、文化的サービスにも関わる重要な存在であると考えられた。一方、聞き取り調査を行った花脊別所町と大原百井町の住民は全て65歳以上の高齢者であり、チュウゴクザサの葉の採集・加工や里山管理について後継者がいない世帯が多かったことから、チュウゴクザサの葉の採集・加工に関する知恵や技術の継承が難し

くなっていることが明らかとなった。また、京都市で取り扱われると推定された 900~1,000 万枚のチュウゴクザサの葉を生産するのに約 2,400 人日の労働力が必要であることが本調査で推測されたが、チュウゴクザサが一斉開花・枯死してから元の状態に回復するまでに 20 年程度かかる (Nakashizuka 1988, Makita 1992) と報告されていることを考慮すると、過疎化及び高齢化が進行している花脊別所町と大原百井町において、チュウゴクザサの再生後に再び前述のような労働力を確保できるかどうか危惧される。京都市において文化的にも重要なチュウゴクザサの葉を再度生産し、利用していくうえで、900~1,000 万枚のチュウゴクザサの葉を生産するために必要な約 2,400 人日の労働力を確保し、チュウゴクザサの葉の採集・加工に関する地域の知恵や技術を伝えていくことが課題であると考えられた。前節で述べた里山管理を再度実施すれば、チュウゴクザサの生長を促し、一斉開花・枯死後のササの回復を促進するにつなると考えられるが、広葉樹を活用する仕組みが確立されていない現状では、その実施は困難と判断される。一方、花脊別所町と大原百井町において、わずかなではあるが後継者のいる世帯が確認されたことを考慮すると、その世帯を中心にして労働力の確保とチュウゴクザサの葉の採集・加工に関する知恵や技術の継承を図ることは、チュウゴクザサの葉の生産・利用体制を再生するうえで、現実的な対応と考えられる。

5.5 本章のまとめ

京都市では、左京区の北部山間地域でチュウゴクザサの葉が採集され、京都市内で食品の包装や祇園祭厄除け粽の作成に利用されてきた。本章では、近年の一斉開花・枯死がその葉の利用に与える影響を明らかにすることを目的に、一斉開花前後のチュウゴクザサの葉の採集・加工と流通・利用の状況を調査した。

調査の結果、当地域の花脊別所町と大原百井町の集落周辺の里山で、裏に毛のないチュウゴクザサの当年生葉が採集され、天日乾燥されていたことが明らかになった。また、広葉樹の択伐といった里山管理がササの旺盛な生育につながっていた可能性が示唆された。このような地域の知恵や技術により、品質の良いチュウゴクザサの葉を生産し、利用する体制が最近まで維持されてきたと考えられた。一方、2004年から2007年にかけて京都市内のチュウゴクザサが一斉開花・枯死したことにより、これまでの流通・利用体制が変化し、他の産地のササの葉が利用されていた。これらのことから、チュウゴクザサの一斉開花は森林の動態に影響を与えるだけでなく、社会的にも大きな影響を与えることが明らかになった。また、チュウゴクザサの葉の生産に関して後継者が不足していることが確認された。京都市において再びチュウゴクザサの葉を生産し、利用していくうえで、チュウゴクザサの葉の生産に必要な労働力を確保すること、チュウゴクザサの葉の生産に関する地域の知恵や技術を伝えていくことが重要であると考えられた。

第6章 チュウゴクザサの種子の発芽特性と実生の発生・定着過程

6.1 本章の課題と目的

タケ・ササ類の多くの種の一斉開花・枯死後の更新は、他の植物種と同様に実生更新による。植物種の実生の発芽・定着段階は、環境条件の影響を受けやすいため、植物種の生活史の重要な段階と考えられている (Harper 1977, Crawley 1997, Silvertown & Charlesworth 2001)。実生更新の段階に関しては、温度や光、水分などの様々な環境要因が種子の発芽に影響を与え (Baskin & Baskin 2001)、光や水分は実生発生直後の段階において、実生の生残に大きな影響を与えることが報告されている (Nagamatsu et al. 2002, Sack 2004)。そのため、タケ・ササ類の種子の発芽と実生の定着に影響を与える要因を明らかにすることは、タケ・ササ類の更新過程を明らかにするうえで、主要な課題のひとつといえる。

タケ・ササ類の多くの種は、種子に休眠がみられないが、ササに関しては、いくつかの種で種子の休眠が確認されており、これらの種の種子の休眠は低温の経験によって解除されること (Kitamura & Kawahara 2011b, 松村 & 中島 1981, 西脇 1988)、種子の休眠により発芽時期にバラツキがあることが報告されている (Kitamura & Kawahara 2011b)。このような種子の発芽特性は、生育に適した時期に発芽することによって、個体群の絶滅リスクを分散する意義があると考えられている (Black & Wareing 1955, Brown & Venable 1986, Cohen 1967, Van Assche & Vanlerberghe 1989)。タケ・ササ類の中でも冷温帯域に分布し、一回繁殖型の生活史を有するササにとって、種子がこのような発芽特性を有することは、実生の定着に有利になると考えられる。しかし、ササの種子の発芽特性に関する研究は上述の程度であり、これらの研究は実験室における発芽試験のみによるもの、または生育地における実生の調査のみによるものである。このため、種子の休眠とそれによる発芽時期のバラツキが実生の定着に与える影響は、十分に理解されているとはいえない。さらに、低温の経験以外の要因（温度、光、水分など）が種子の発芽と実生の定着に与える影響に関しては、ほとんど調査されておらず、森林内のどのような環境条件下でササの実生の発生・定着が促進または阻害されるのかも十分に理解されているとはいえない。このため、発芽試験によりササの種子の発芽特性を明らかにするとともに、生育地における実生動態の調査により発芽特性が実生の定着に与える影響を明らかにする必要がある。

本章では、チュウゴクザサの種子の発芽に低温の経験、光、温度、乾燥が与える影響を明らかにするとともに、種子の発芽特性が生育地における実生の定着に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、発芽試験結果と生育地における実生の動態の調査結果を考察した。

6.2 研究方法

調査地の概要

低温、光、温度、乾燥が発芽に与える影響に関する実験は、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京都市北山間地域の百井地区でそれぞれ採集したチュウゴクザサの種子を用いて行い、実生の発生・定着と生長に関する調査は上賀茂試験地で行った。上賀茂試験地の概要は第 2 章で述べたとおりである。京都市北部山間地域の北東部に位置する百井地区では、ミズナラやクリ、リョウブ、ネジキ等から構成される二次林の下層にチュウゴクザサが生育している。百井地区では、2007 年にチュウゴクザサが一斉に開花し、枯死した。

発芽試験

低温の経験と光、温度、乾燥がチュウゴクザサの種子の発芽に与える影響を明らかにするための発芽試験は、上賀茂試験地で採集した種子を用いてインキュベータ内で行った。種子が熟して落果する前の 2005 年 5 月 31 日に上賀茂試験地の二次林内にコドラート (1m×1m) を 16 個無作為に設置し、コドラート内の全ての花序を採集した。結実率は第 2 章のとおりである。さらに、種子を集めるために 100 花序を採集し、合計で 2,911 個の種子を採集した。採集した種子から無作為に 2,500 個を選択し、500 個ずつの 5 つのグループに分けた。各グループには次の異なる処理を施した。

- (1) 採集後すぐに発芽試験を行ったもの (未処理)
- (2) 湿らせた砂を充填したポリエチレン袋の中に入れ、温度条件 2℃の冷蔵庫内で 2005 年 6 月から 2005 年 9 月まで保存したもの (低温湿層処理 4 ヶ月間)
- (3) 湿らせた砂を充填したポリエチレン袋の中に入れ、温度条件 2℃の冷蔵庫内で 2005 年 6 月から 2006 年 3 月まで保存したもの (低温湿層処理 10 ヶ月間)
- (4) ポリエチレンの網袋に入れ、二次林内のリターの下に 2005 年 6 月から 2005 年 9 月まで保存したもの (埋設処理 4 ヶ月間)
- (5) ポリエチレンの網袋に入れ、二次林内のリターの下に 2005 年 6 月から 2006 年 3 月まで保存したもの (埋設処理 10 ヶ月間)

各グループに関して、上記処理後、種子を 50 粒ずつ湿らせた濾紙を 2 枚敷いたシャーレ (直径 9cm) に入れ、反復数 8 つのうち、4 つを 25℃恒温・光照射条件下で、残り 4 つを 25℃恒温・暗黒条件下で発芽試験を行った。2～3 日おきに発芽した種子の数を 180 日間測定した。

温度と乾燥の影響に関する発芽試験に関しては、百井地区で採集した種子を

用いて行った。2007 年 6 月 17 日に、百井地区の二次林内において、花序を無作為に 200 花序採集した。結実率は $20.7 \pm 10.6\%$ であり、合計で 4,016 個の種子を採集した。採集した種子は、湿らせた砂を充填したポリエチレン袋に入れ、温度条件 2°C の冷蔵庫内で、2007 年 6 月から 2008 年 3 月まで保存した。その後、温度の影響を調べる発芽試験に関しては、種子を 50 個ずつ無作為に選択し、湿らせた濾紙を 2 枚敷いたシャーレ（直径 9cm）に入れ、 10°C 、 15°C 、 20°C 、 25°C 、 30°C 、 35°C の恒温・暗黒条件下、12 時間ごとの 15°C と 25°C の変温・暗黒条件下で行った。各温度条件ともに反復数は 4 とした。乾燥の影響を調べる発芽試験に関しては、無作為に選択した種子を 200 個ずつの 8 グループに分け、プラスチックのトレイに入れて室温条件下で乾燥させてから発芽試験を行った。各グループの乾燥期間は、それぞれ 3 日、5 日、7 日、10 日、15 日、20 日、25 日、30 日とした。それぞれの乾燥期間の後、種子を 50 粒ずつ湿らせた濾紙を 2 枚敷いたシャーレ（直径 9cm）に入れ、 25°C 恒温・暗黒条件下で発芽試験を行った。各乾燥期間ともに反復数は 4 とした。

暗黒条件下での全ての発芽試験に関しては、シャーレをアルミ箔で二重に包むことにより行った。発芽に関しては、幼根の発生をもって発芽とみなした。

生育地における実生の発生・生長

チュウゴクザサの実生の発生・定着を調査するため、上賀茂試験地の二次林とマツ実験林にそれぞれプロット（ $15\text{m} \times 15\text{m}$ ）を 1 つ設置し、各プロット内にコドラート（ $1\text{m} \times 1\text{m}$ ）をそれぞれ 13 個と 10 個設置した。コドラート内の開花枯死稈数はマツ実験林のほうが二次林より多かった。一斉開花の翌年の 2006 年 5 月から 11 月にかけて、各月に 1 回、プロットの四隅と中央で表層から深さ 10cm の層の土壌を 100cc 採集して、 105°C で 48 時間乾燥し、乾燥前後の重量から土壌含水率を算出した。同期間、月に 1 回、プロットの四隅と中央において地表面から高さ 30cm の位置に積算日射量測定フィルム（オプトリーフ R-2D、大成化工社製）を設置し、3 日間積算日射量を測定し、全天下の相対値に換算した。実生に関しては、4 月から 11 月にかけて 1 週間間隔でコドラート内に新たに発生した実生と枯死した実生の数を測定した。

統計解析

最終発芽率に関しては、変数変換（arcsin 変換）して統計解析を行った。低温の経験と光が種子の発芽に与える影響を調べる発芽試験に関して、最終発芽率だけでなく、発芽期間の長さを定量的に示すため、先行研究を参考にし（Shimono & Kudo 2005）、全発芽種子数の 50% の種子が発芽するのに要する日数（T50）、累積発芽率が 10～90% 期間の日数（T10-90）を算出した。各変数に関して、処理と光の影響を二次元配置分散分析で解析し、有意な差が確認さ

れた要因については Tucky の多重比較を行った。温度条件と乾燥期間が発芽に与える影響については、一元配置分散分析と Tucky の多重比較により分析した。二次林とマツ実験林における 1m^2 あたりの開花枯死稈数、実生の発生数、実生の枯死数、定着数の相違は、Mann-Whitney 検定で分析した。 1m^2 あたりの実生の定着率（全発生数に対する定着数の割合）については、変数変換（arcsin 変換）後、Welch 検定により分析した。統計解析には、ソフト R2.12.1 を使用した。

6.3 結果

低温の経験と光が種子の発芽に与える影響

発芽率，T10-90 に関しては，処理による有意な差が確認された。一方，発芽率，T50，T10-90 とともに，光，処理と光の相互作用による影響は確認されなかった（表 6-1）。

未処理と埋設処理 4 ヶ月間の種子に関して発芽は確認されなかったが，低温湿層処理と埋設処理 10 ヶ月間の種子では発芽が確認された（表 6-2，図 6-1）。低温湿層処理 10 ヶ月間の種子は，試験開始から 54 日で発芽率が上限に達し（図 6-1），その種子の T10-90 は，低温湿層処理 4 ヶ月間と埋設処理 10 ヶ月間の種子の値より小さかった（表 6-2）。

表 6-1 二元配置分散分析の結果（処理（未処理，低温湿層処理，埋設処理）と光及びそれらの相互作用が発芽率，T50，T10-90 に与える影響）

変数	df	MS	F	P
発芽率				
処理	4	13,378.7	105.72	<0.001
光	1	0.9	0.007	0.933
処理 × 光	4	25.0	0.197	0.938
T50				
処理	2	23.0	3.197	0.065
光	1	2.7	0.370	0.551
処理 × 光	2	18.4	2.555	0.106
T10 – 90				
処理	2	4,186.1	42.445	<0.001
光	1	1.5	0.015	0.903
処理 × 光	2	237.8	2.411	0.118

表 6-2 異なる処理，光条件下におけるチュウゴクザサの種子の発芽率，T50，T10-90

処理	発芽率 (%)		T50 (日)		T10-90 (日)	
	暗黒	光照射	暗黒	光照射	暗黒	光照射
未処理	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	—	—	—	—
埋設処理 4ヶ月間	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	—	—	—	—
低温湿層処理 4ヶ月間	63.5 ± 10.4 b	60.5 ± 10.4 b	22.5 ± 1.7 a	24.0 ± 2.5 a	42.3 ± 6.7 a	39.3 ± 8.6 a
埋設処理 10ヶ月間	63.0 ± 10.7 b	60.5 ± 11.7 b	22.0 ± 3.7 a	21.8 ± 4.5 a	61.8 ± 14.4 a	65.5 ± 16.3 b
低温湿層処理 10ヶ月間	73.5 ± 9.2 b	76.5 ± 9.9 b	19.5 ± 1.7 a	20.3 ± 2.9 a	19.0 ± 8.8 b	16.8 ± 7.9 c

数値は平均値±標準偏差

処理間で異なるアルファベットは有意差を示す (Tukey の多重比較, $p < 0.05$)

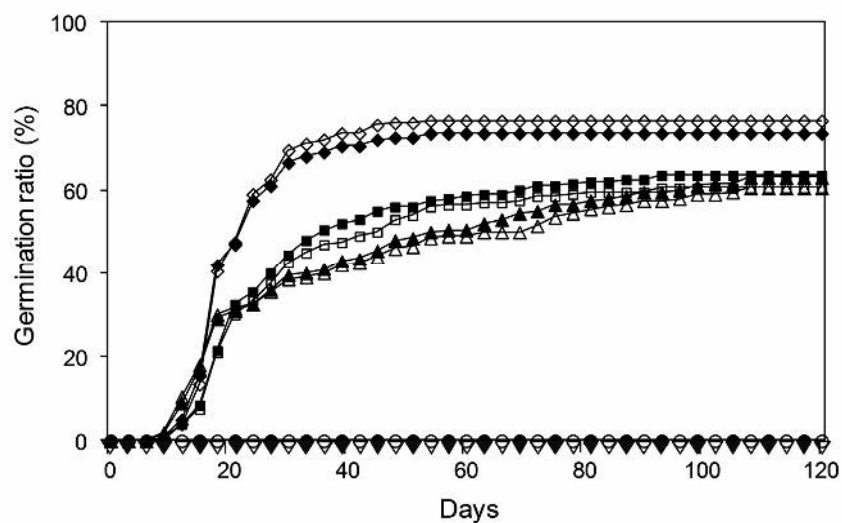


図 6-1 異なる処理，光条件下でのチュウゴクザサの種子の平均累積発芽率

○ 未処理・光照射条件下，● 未処理・暗黒条件下，▽ 埋設処理 4ヶ月間・光照射条件下，▼ 埋設処理 4ヶ月間・暗黒条件下，△ 埋設処理 10ヶ月間・光照射条件下，▲ 埋設処理 10ヶ月間・暗黒条件下，□ 低温湿層処理 4ヶ月間・光照射条件下，■ 低温湿層処理 4ヶ月間・暗黒条件下，◇ 低温湿層処理 10ヶ月間・光照射条件下，◆ 低温湿層処理 10ヶ月間・暗黒条件下

温度と乾燥が種子の発芽に与える影響

温度条件間では、発芽率に有意な差が確認された。30℃、35℃の恒温条件下における発芽率は、15℃、20℃、25℃の恒温条件下、15℃と25℃の変温条件下における発芽率より小さかった。15℃と25℃の変温条件下と15℃、20℃、25℃の恒温条件下では、発芽率に差は確認されなかった。10℃では、ほとんどの種子が発芽しなかった（図 6-2 上図）。

乾燥期間と発芽率に関しても有意な差が確認された。20 日間以上乾燥した種子では発芽率が低下し、30 日間乾燥した種子は発芽しなかった（図 6-2 下図）。

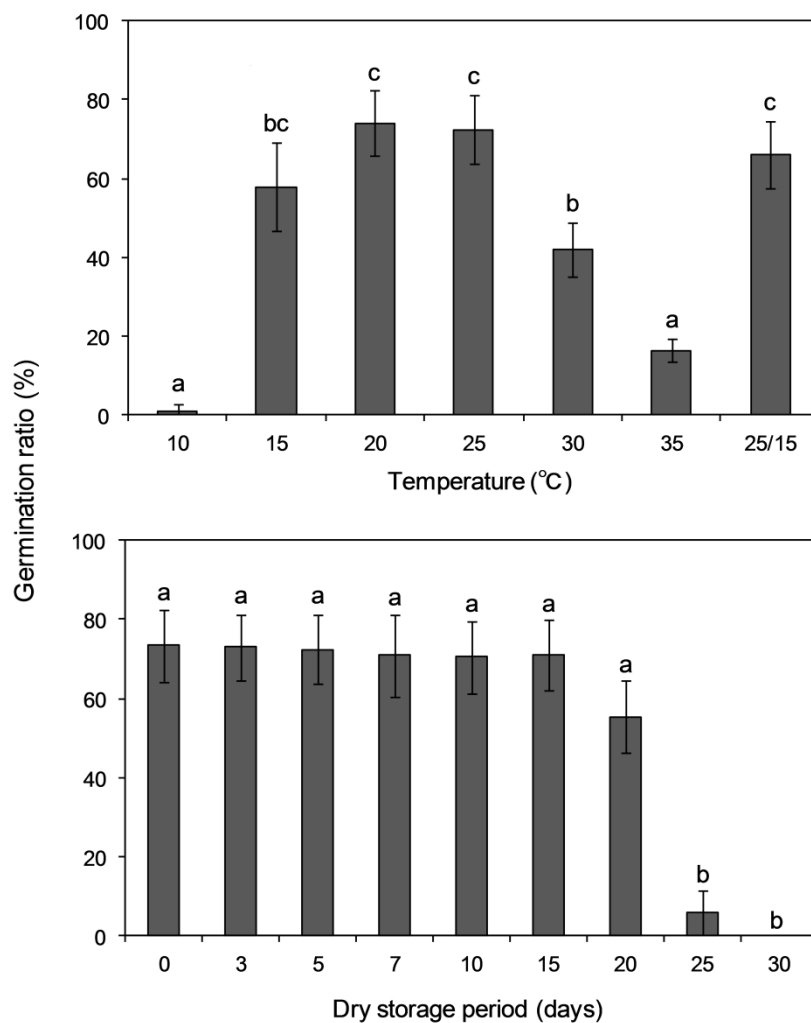


図 6-2 異なる温度条件，乾燥期間におけるチュウゴクザサの種子の発芽率の違い
温度条件，乾燥期間の間に異なるアルファベットは有意差を示す（Tukey の多重比較， $p < 0.05$ ）

当年生実生の発生・定着

上賀茂試験地の二次林における 2006 年 5 月から 11 月にかけての相対日射量は 7~29%，土壤含水率は 32~53%であった。相対日射量は 6 月以降 10%程度と低く，土壤含水率は 8 月に 32%と低くなっていた（図 6-3 左上図）。実生の発生は 2006 年 6 月 15 日から 10 月 20 日にかけて確認され，ピークは 7 月 30 日であった（ $2.1 \pm 1.1/\text{m}^2$ ）。実生の枯死は 7 月 4 日から 10 月 31 日にかけて確認され，ピークは 8 月 17 日であった（ $1.1 \pm 1.3/\text{m}^2$ ）（図 6-3 左下図）。実生の生残率は $79.5 \pm 16.4\%$ であり，実生の枯死数は発生数に比べ小さかった（表 6-3）。

上賀茂試験地のマツ実験林における 2006 年 5 月から 11 月にかけての相対日射量は 28~52%，土壤含水率は 13~31%であった。土壤含水率は 8 月に 13%と低くなっていた（図 6-3 右上図）。実生の発生は 2006 年 6 月 23 日から 10 月 13 日にかけて確認され，ピークは 7 月 4 日（ $1.4 \pm 1.9/\text{m}^2$ ），14 日（ $1.4 \pm 1.7/\text{m}^2$ ）であった。実生の枯死は 8 月 7 日から 8 月 31 日にかけて確認され，ピークは 8 月 17 日であった（ $1.2 \pm 1.7/\text{m}^2$ ）（図 6-3 右下図）。実生の生残率は $48.5 \pm 37.9\%$ であった（表 6-3）。

一斉開花翌年の 2006 年の二次林における実生の総発生数・定着数，2006 年 11 月時点の定着率は，マツ実験林における値より有意に大きかった（表 6-3）。

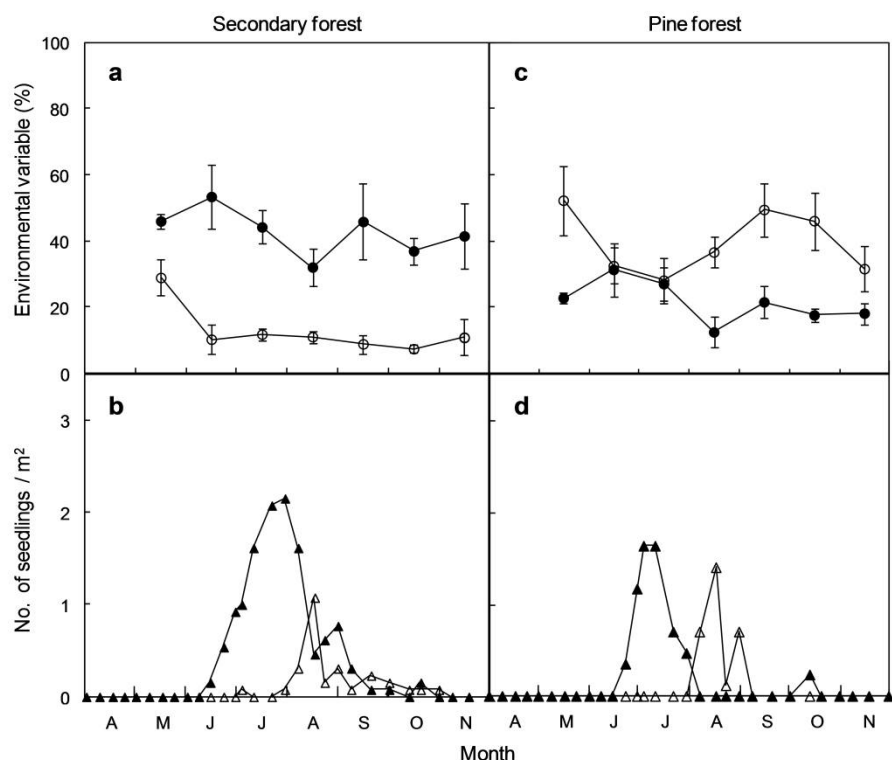


図 6-3 上賀茂試験地の二次林，マツ実験林における土壌含水率・相対日射量，新たに発生・枯死した実生の数

上図：調査期間 2006 年 5 月～11 月，● 土壌含水率，○ 相対日射量

下図：調査期間 2006 年 4 月～11 月，▲ 実生発生数，△ 実生枯死数

縦線は標準偏差

表 6-3 上賀茂試験地の二次林 (n=13)，マツ実験林 (n=10) における 2006 年の 1m² あたりのチュウゴクザサ実生の総発生数，総枯死数，定着数，11 月時点の生残率

調査項目	二次林	マツ実験林
開花枯死稈数/m ²	27.3 ± 5.6 a	43.1 ± 10.5 b
実生発生数/m ²	12.5 ± 6.4 a	5.3 ± 5.0 b
実生枯死数/m ²	2.8 ± 2.7 a	2.5 ± 2.6 a
実生定着数/m ²	9.8 ± 5.3 a	2.8 ± 3.0 b
生残率/m ² (%)	79.5 ± 16.4 a	48.5 ± 37.9 b

数値は平均値±標準偏差

二次林とマツ実験林の間で異なるアルファベットは有意差を示す（開花枯死稈数，実生の発生数，枯死数，定着数に関しては Mann-Whitney U 検定，生残率に関しては，Welch 検定， $p < 0.05$ ）

6.4 考察

インキュベータを用いた発芽試験では、未処理の種子、埋設処理 4 ヶ月間の種子に関して発芽は確認されなかったが、低温湿層処理の種子、埋設処理 10 ヶ月間の種子に関しては発芽が確認された。二次林においては、一斉開花の翌年に実生の発生が確認された。温帯域におけるタケ・ササ類の数種に関して、種子の発芽に低温の経験が必要であることが報告されており (Makita et al. 1993, 松村 & 中島 1981, 西脇 1988, Taylor & Qin 1988, Wang et al. 2007), 本研究結果はこれらの報告と類似している。このことから、チュウゴクザサの種子の発芽には低温の経験が必要であることが明らかになった。本研究では、埋設処理 10 ヶ月間の種子と低温湿層処理 4 ヶ月間の種子では、約 100 日間累積発芽率が上昇したが、冬の期間よりも長く低温を経験した低温湿層処理 10 ヶ月間の種子では、約 50 日で累積発芽率が上限値に達した。低温経験期間が長かった場合に種子が速やかに発芽する現象は、他の植物種でも確認されている (趙ら 2005, Meyer & Monsen 1991, 養父ら 1998)。埋設処理 10 ヶ月間の種子と低温湿層処理 4 ヶ月間の種子に関する結果は、二次林内で実生の発生が 6 月から 10 月までの約 4 ヶ月間に及んだことと矛盾しない。このことから、チュウゴクザサは自生地において、ほとんどの種子が短期間で発芽することではなく、実生は初夏から秋にかけて緩やかに発生することが明らかになった。発芽に低温の経験が必要であることは、生育に適さない冬季の前の発芽を抑え、生育適期に発芽する仕組みであると考えられており (Black & Wareing 1955, Van Assche & Vanlerberghe 1989), 種子の休眠により発芽にバラツキが生じることは、生育期間における偶発的事象により個体群が絶滅するリスクを回避する仕組みであると考えられている (Cohen 1967, Brown & Venable 1986)。本研究により明らかになったチュウゴクザサの種子の低温要求性は、上記のような適応度を高める生態学的意義を有すると考えられる。熱帯域のタケ・ササ類では種子の休眠がみられないが (Bellairs et al. 2008), それはタケ・ササ類の生物時計が発芽のときにセットされ、発芽におけるリスクを分散させるよりも一回繁殖性の選択圧の方が強いと考えられている (Janzen 1976)。チュウゴクザサに関しては、低温経験後の一斉開花の翌年に 60%以上の種子が発芽した。定量的には記録できていないが、発芽しなかったほとんどの種子が、発芽試験中に腐敗した。これらのことから、上記のようなチュウゴクザサの発芽特性は今後の一斉開花を乱すことはないと考えられる。一方、タケ・ササ類の開花・結実においては、因果関係は明らかにされてはいないが、ネズミが異常発生し、種子を食べることが報告されている (伊藤 1975, 中津 1985)。本研究により明らかになったチュウゴクザサの種子の低温要求性は、ネズミに食べられるリスクも高めると考えられた。

発芽試験では、光照射条件と暗黒条件における種子の発芽率に差はなく、処理と光の相互作用による発芽率への影響も確認されなかった。また、チュウゴクザサの種子は高温条件（30℃、35℃）で発芽率が低かったが、変温条件（15℃と25℃の変温）と恒温条件（15℃、20℃、25℃）では発芽率が高く、それらの条件間では有意差は確認されなかった。さらに、20日間を超える乾燥で発芽率が低下することが確認された。このことから、高温と乾燥はチュウゴクザサの種子の発芽に負の影響を与えるが、光と変温は発芽に影響を与えないことが明らかになった。ササは森林の下層だけでなく、しばしば草地などの開放地においても密な個体群を形成するが、京都市北部山間地域においては、チュウゴクザサはほとんどの場合、森林の下層に生育している。林冠のない箇所は、森林内より光の強度が大きいこと、土壌含水率が小さく、日中の地表面温度が高いこと（Liu et al. 2008）、地表面温度の日較差が森林内より草地で大きいこと（鷲谷 1989）が報告されている。ササが一斉開花・枯死した後数年間の地表面付近の光環境は、森林内より草地において大きく改善されることも報告されている（Makita 1992, Makita et al. 1993）。これらの既存の報告から、ササが一斉開花・枯死した後の数年間は、森林の下層よりも草地において、地表面温度とその日較差は大きく、土壌含水率は小さいことが推察される。先駆種や荒地植物のような開放地や林冠ギャップ地で更新する種は、種子の発芽に光や高温、変温を要求するとともに、埋土種子を形成することが報告されている（鷲谷 1989, Baskin & Baskin 2001）。チュウゴクザサの種子の発芽に関する本研究結果は、上述の既存の報告とは異なっている。そのため、本研究により明らかとなったチュウゴクザサの種子の発芽特性は、森林の下層での更新に適していると考えられた。当年生実生の動態調査を行った二次林では、マツ実験林より開花・枯死稈の密度は小さかった。ササの種子生産量に関しては、稈密度が大きい箇所で種子生産量が大きいことが報告されている（Makita et al. 1993）ことから、本調査地の二次林における種子生産量はマツ実験林における種子生産量より少ないと推測される。一方、マツ実験林より相対日射量が小さく、土壌含水率が大きい二次林において、実生の総発生数、定着数、定着率はマツ実験林より大きかった。また、二次林、マツ実験林ともに土壌含水率の低い8月に実生の枯死数が多かった。定量的に記録はできなかったが、枯死した実生に関して虫による食害や立ち枯れの症状はほとんど確認されなかったため、主な実生の枯死原因は乾燥と考えられた。以上のことから、チュウゴクザサの発芽特性は、自生地の森林の下層において、実生の発生・定着を促進させることに寄与すると考えられた。

6.5 本章のまとめ

本章では、チュウゴクザサの種子の発芽に影響を与える要因を明らかにするとともに、発芽特性が実生の定着に及ぼす効果を明らかにするため、インキュベータによる発芽試験と二次林における一斉開花・枯死後の当年生実生の動態調査を行った。

発芽試験の結果、種子の発芽には低温の経験が必要であり、冬季と同程度の低温期間（4 ヶ月間）を経験した種子は緩やかに発芽するが、冬季より長い低温期間（10 ヶ月間）を経験した種子は速やかに発芽することが明らかになった。生育地の二次林においては、一斉開花の翌年の 6 月から 10 月にかけて実生の発生が確認され、発芽試験の結果は自生地における観察結果と矛盾しなかった。このことから、一斉開花の翌年の初夏から秋にかけて緩やかに発芽するというチュウゴクザサの発芽特性は、個体群絶滅のリスクを分散させる生態学的意義を有する可能性が示唆された。一方、この発芽特性は、ネズミにより種子が捕食される可能性を高めることも示唆された。

発芽試験により、光と変温は種子の発芽に無関係であるが、高温と乾燥は種子の発芽に負の影響を与えることが明らかになった。また、当年生実生の動態調査により、相対日射量が大きく、土壌含水率が小さい場所に比べ、森林の下層において実生の定着率が大きいことが明らかになった。これらのことから、チュウゴクザサの種子の発芽特性は、森林の下層における実生の定着の促進に寄与することが示唆された。

第7章 チュウゴクザサの実生の成長様式と自生地における実生更新

7.1 本章の課題と目的

タケ・ササ類の地下茎に関しては、仮軸型地下茎と単軸型地下茎の2つのタイプが確認されている (McClure 1966)。仮軸型地下茎は太くて短い地下茎であり、この地下茎を有する種は稈が群がったクランプを形成する。一方、単軸型地下茎は細くて長い地下茎であり、この地下茎を有する種は稈が散在した密な個体群を形成する。ササに関しては、単軸型地下茎のみを有する種と仮軸型地下茎を含む両方の地下茎を有する種が確認されている (Makita 1998)。

ササの一斉開花・枯死後の再生は、実生更新による。先行研究では、単軸型地下茎のみを有するイブキザサの実生は、更新初期段階から平面的に様々な方向に地下茎を伸長させるが、仮軸型地下茎と単軸型地下茎の両方を有するチシマザサに関しては、個体の高さを大きくした後、平面的な広がりを示すことが報告されている (Makita 1998)。このように実生の成長様式が異なれば、実生個体群の動態に与える影響も異なることが指摘されている (Makita 1996, Makita 1998)。さらに、チシマザサ個体群においては、少数のジェネットが排他的に広範囲を優占するが、単軸型地下茎のみを有すると考えられているチュウゴクザサの個体群においては、多数のジェネットが混在することが確認されており、ササの成長様式の相違は、個体群の遺伝構造に影響を与えることが示唆されている (松尾ら 2010)。このため、実生の成長様式に関する知見は、個体群動態や遺伝構造を議論するうえで有益であり、ササの生活史を明らかにすることと、下層にササが生育する森林の動態を明らかにするうえでも重要と考えられる。京都市北部山間地域において一斉開花・枯死したチュウゴクザサの実生の成長様式を明らかにすることは、単軸型地下茎のみを有するササ個体群の遺伝構造形成の解明に寄与すると考えられる。

植物の実生の成長には、光環境が大きく影響することが報告されている (壁谷 2008)。光環境とササの成長に関しては、明るい環境下にあるササほど稈密度、現存量が大きい (河原 2001)、暗い環境下でもササの被度は高く、これは、ササが地下茎を通じて明るい環境下にある葉が生産した養分を暗い環境下の部位に転流させているためと考えられている (斎藤 & 清和 2007)。ササの実生に関しては、発芽して少なくとも3~4年間は、地下茎の発生・伸長が見られない (Makita 1992, Makita et al. 1993) ことから、ササの実生の成長には発芽した場所の光環境が重要といえる。チュウゴクザサの実生の成長と光環境の関係を明らかにすることは、森林内のどのような場所が成長に有利であるかを検討するうえで有益である。

チュウゴクザサの自生地である京都市北部山間地域においては、近年、シカ

の採食による森林植生への影響が顕在化してきている。シカがチュウゴクザサの実生を採食し、その影響が大きければ、一斉開花・枯死後の実生更新によるチュウゴクザサ個体群の再生が困難となる可能性がある。自生地におけるチュウゴクザサの実生更新の状況を明らかにするとともに、シカの採食がその実生に与える影響を明らかにすることは、森林の保全だけでなく、第 5 章で述べたように緑化植物や里山資源としての利用の再生を図るうえでも有益である。

チュウゴクザサの実生の成長に関する知見は、以上のような観点から非常に重要であるが、これまで調査は行われていない。そこで本研究では、京都大学上賀茂試験地においてチュウゴクザサの実生更新を調査するとともに、当試験地で光環境の異なる試験区を設定して光環境とチュウゴクザサ実生の成長の関係について調査を行った。さらに、チュウゴクザサの自生地である京都市の花脊峠付近の二次林において、実生更新の状況を調査した。

本章では、

- 1 チュウゴクザサの実生の成長様式を明らかにすること、
- 2 光環境とチュウゴクザサの実生の成長の関係を明らかにすること、
- 3 自生地における一斉開花・枯死後のチュウゴクザサの実生更新の状況と、
その実生更新にシカの採食が与える影響を明らかにすること、

を目的とした。

7.2 実生の成長様式

7.2.1 研究方法

調査は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において行った。上賀茂試験地の概要は第2章のとおりである。

チュウゴクザサの実生の成長を調査するため、2005年にチュウゴクザサが一斉開花した二次林内にプロット（15m×15m）を設置し、プロット内にコドラート（1m×1m）を13個設置した。2006年から2010年にかけて毎年11月に、コドラート内の実生の稈密度を測定した後、プロット周辺で実生を30個体無作為に選択し、地表面からの稈の高さを測定した後、地下部を含めた実生全体を採集し、地下茎の長さを測定した。その後、実生を葉、稈と枝、地下部（根・地下茎）に分け、80℃で48時間乾燥し、絶乾重量を測定した。地上部（葉と稈・枝）と地下部の重量から、TR比（地上部重量／地下部重量）を算出した。2009年と2010年の調査の際には、実生の有効節率（稈を有する地下茎の節数／地下茎の全節数）を測定した。

先行研究（松尾ら 2010）によれば、前回の開花から十分な年数を経た個体（以下、「成熟個体」という）の地下茎の伸長様式は、実生の成長様式と個体群動態を明らかにするうえで有益であることが示唆されている。チュウゴクザサに関しては、2×2mのプロット内にクランプは確認されなかったという既存の報告（松尾ら 2010）はあるが、1つのジェネットが単軸型地下茎のみを有するのかどうかは明らかではない。これらのことから、成熟個体の地下茎の伸長様式を明らかにするため、一斉開花後部分開花前の2006年3月に、一斉開花において開花・枯死しなかった3個体の地下茎を掘り上げ、個体あたりの地下茎の長さ、稈の数、有効節率を測定し、地下茎の伸長の仕方、地下茎と稈のつながりをスケッチした。

7.2.2 結果

実生の成長

2006 年から 2010 年にかけて、実生個体に関して 1m^2 あたり及び 1 個体あたりの稈の数、1 個体あたりの稈の高さ、乾燥重量の増加が確認された。2007 年の 1 年生実生においては、分けつにより稈の数が増加し、2008 年の 2 年生実生においては、70%の実生が地下茎を伸長させたことが確認された。2009 年の 3 年生実生、2010 年の 4 年生実生では、全ての実生が地下茎を発生させていた。TR 比は、2006 年の当年生実生から 2007 年の 1 年生実生にかけて増加したが、2008 年以降、低下する傾向が確認された。2010 年の 4 年生実生においては、地下茎の長さは $46.7 \pm 27.3\text{cm}$ であり、有効節率は $9.6 \pm 6.8\%$ であった(表 7-1)。

表 7-1 2006 年から 2010 年にかけてのチュウゴクザサ実生の 1m^2 あたりの稈密度 (n=13)、1 個体あたりの稈数、稈高、地下茎長、乾燥重量、TR 比、有効節率の変化 (n=30)

調査項目	2006	2007	2008	2009	2010
稈密度/ m^2	8.7 ± 5.9	12.3 ± 10.2	16.8 ± 12.7	23.0 ± 14.6	26.6 ± 16.9
稈数/個体	1.0 ± 0.0	2.4 ± 1.2	4.0 ± 0.9	5.2 ± 1.6	6.0 ± 2.4
稈高/個体 (cm)	11.0 ± 2.5	14.4 ± 6.3	18.1 ± 7.8	21.3 ± 9.6	29.9 ± 13.4
地下茎伸長実生の割合 (%)	0	10	70	100	100
地下茎長/個体 (cm)	0.0 ± 0.0	0.2 ± 0.6	11.9 ± 12.5	29.0 ± 20.2	46.7 ± 27.3
乾燥重量/個体 (g)					
葉	0.006 ± 0.001	0.048 ± 0.034	0.234 ± 0.144	0.661 ± 0.414	1.058 ± 0.663
稈・枝	0.008 ± 0.002	0.049 ± 0.025	0.181 ± 0.165	0.461 ± 0.293	0.738 ± 0.470
根・地下茎	0.007 ± 0.003	0.035 ± 0.027	0.172 ± 0.134	0.691 ± 0.399	1.160 ± 0.670
合計	0.021 ± 0.005	0.132 ± 0.083	0.587 ± 0.419	1.814 ± 1.033	2.956 ± 1.682
TR 比/個体 (%)	2.39 ± 0.80	3.39 ± 1.31	2.73 ± 0.99	1.80 ± 0.95	1.71 ± 0.90
有効節率/個体 (%)	—	—	—	10.0 ± 14.6	9.6 ± 6.8

数値は平均値±標準偏差

成熟個体の成長様式

成熟した段階のチュウゴクザサにおいて、個体あたりの地下茎の長さ、生稈数、枯死稈数、有効節率はそれぞれ $14.4 \pm 5.1\text{m}$ 、 15.3 ± 7.5 稈、 9.3 ± 2.3 稈、 $4.6 \pm 1.1\%$ であった（表 7-2）。採集した 3 個体とも、地下茎の連なりは単軸型地下茎から構成されており、地下茎の節から生じた稈が散在して分布していた。仮軸型地下茎により稈が密集したクランプは確認されなかった（図 7-1）。

表 7-2 成熟段階のチュウゴクザサ 1 個体あたりの
地下茎長、生稈・枯死稈数、有効節率

調査項目	値
地下茎長/個体 (m)	14.4 ± 5.1
生稈数/個体 (本)	15.3 ± 7.5
枯死稈数/個体 (本)	9.3 ± 2.3
有効節率/個体 (%)	4.6 ± 1.1

数値は平均値±標準偏差

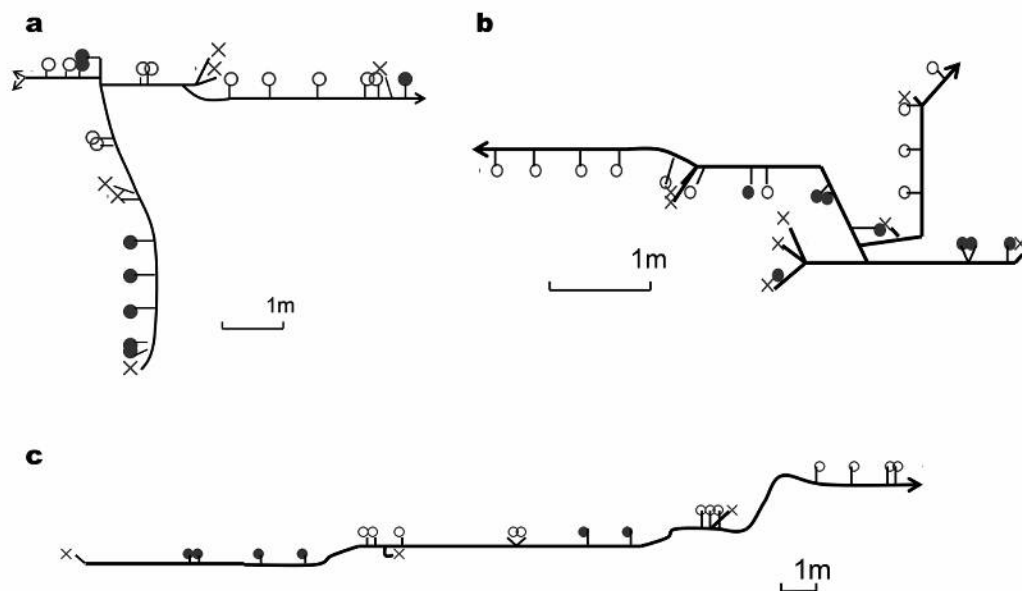


図 7-1 成熟段階のチュウゴクザサ 3 個体の地下茎の連なり

(— 地下茎, → 生きた地下茎の先端, × 枯死した地下茎の先端, ○ 生稈, ● 枯死稈)

7.2.3 考察

1年生の実生においては分けつにより個体あたりの稈の数が増加しが、2年生から4年生にかけての実生においては、地下茎の発生と伸長、地下部の乾燥重量の増加によるTR比の低下が確認された。このことから、チュウゴクザサの実生では2年生以降、地上部より地下部の生長量が多いことが示唆された。ササの成長様式に関して、単軸型地下茎のみからなる地下茎の連なりを有するイブキザサでは、実生の発生後3年目から平面的な地下茎の伸長が確認されているが、仮軸型地下茎と単軸型地下茎からなる地下茎の連なりを有し、クランプを形成するチシマザサでは、実生の発生後10年間は平面的な広がりは見られないことが報告されている(Makita 1998)。成熟した段階のチュウゴクザサに関しては、地下茎の連なりは単軸型地下茎のみから構成されていることが明らかとなった。このことは、チュウゴクザサ個体群内にクランプが確認されなかったとする既存の報告(松尾ら 2010)と矛盾しない。地下茎の連なりと発生後5年間の実生の成長に関する本研究結果は、イブキザサに関する先行研究の結果と類似している。これらのことから、チュウゴクザサの実生は、更新初期段階から地下茎を伸長させ、平面的に分布域を拡大する成長様式を有することが示唆された。

チュウゴクザサと同様な地下茎の連なりを有するイブキザサに関しては、分けつと更新初期段階からの地下茎の伸長、地下茎からの盛んな稈の生産により、更新が成功したことが報告されている(Makita et al. 1993)。チュウゴクザサとイブキザサの3年生と4年生実生の生長を比較すると、有効節率に関して、チュウゴクザサでは約10%であったが、イブキザサでは50%以上であることが報告されている(Makita et al. 1993)。乾燥重量に関して、地上部の乾燥重量は両種とも同程度であるが、地下部の重量はチュウゴクザサのほうが大きい(Makita et al. 1993)。これらのことから、単軸型地下茎のみからなる地下茎の連なりを有する種間でも実生の成長様式は異なり、チュウゴクザサは稈の生産量は小さく、地下茎の伸長量が多いことが示唆された。チュウゴクザサ個体群においては、多くのジェネットの稈が混在しているが、チシマザサ個体群においては、多数の稈を有する少数のジェネットが排他的に分布しており、ササ個体群の遺伝子構造は地下茎の伸長様式によることが報告されている(松尾ら 2010)。さらに、一斉開花・枯死後10年を経過したチシマザサの実生個体群でも、少数のジェネットが排他的に分布していることが確認されている(Makita & Sangetsu 2006)。チュウゴクザサの実生の成長様式は、更新初期段階からジェネットが他のジェネットの分布域に地下茎を伸長させ、多数のジェネットの地下茎から生じた稈が混在する状態となりうることを示唆しており、本研究結果は先行研究(松尾ら 2010)の仮説を支持した。チュウゴクザサの場合、更新

初期段階から実生が地下茎を盛んに伸長させることにより、それぞれのジェネットが生産した稈が混在した個体群が再生されると考えられる。

7.3 光環境と実生の成長の関係

7.3.1 研究方法

種子の採集

上賀茂試験地において、種子が結実して落果する前の 2005 年 6 月上旬に、チュウゴクザサの花序を無作為に 200 花序採集し、小花と種子の数を測定した。花序あたりの平均小花数は 41 個、平均結実率は 13.6%であり、合計で 1,012 個の種子を得た。種子は湿らせた砂を充填したプラスチックバックに入れ、温度を 2°Cに設定した冷蔵庫に 2006 年 3 月まで保存した。

実生の調査

2006 年 3 月下旬に、上賀茂試験地の苗畑約 100m²に防草シートを設置し、そこに 1.5m×6.5m の試験区を 5 箇所設置した。そのうち 4 箇所の試験区には、図 7-2 のように寒冷紗で覆った被陰格子（高さ 80cm）を設置した。各試験区において使用した寒冷紗の種類（遮光率約 23%の白色の寒冷紗，遮光率約 52%の黒色の寒冷紗）と枚数は表 7-3 のとおりである（試験区 A：寒冷紗なし，試験区 B：寒冷紗白 1 枚，試験区 C：寒冷紗黒 1 枚，試験区 D：寒冷紗黒 3 枚，試験区 E：寒冷紗黒 5 枚）。各試験区内に 5 箇所，高さ 30cm の位置に簡易日射量測定フィルム（オプトリーフ R-2D，大成化工社製）を設置して 3 日間積算日射量を測定し，全天下における日射量（上賀茂試験地近隣の裸地（開発地）内の 5 箇所で同様に測定した日射量の平均値）を 100%として相対値に換算した。測定に関しては，雨天及び快晴の日を避け，曇天が続く日に実施した。

2006 年 4 月 8 日に各試験区内に配合土（鉍物質土：バーミキュライト：バーク堆肥=2:1:1。以下，同じ配合率。）を充填した円筒形のポリポット（直径 12cm，高さ 10cm）を 100 個設置し，1 個のポットにチュウゴクザサの種子を 1 個播種した。本研究では，1 つのポット内の実生を 1 個体とみなした。

2007 年 2 月 22 日に各試験区から無作為にポットを 20 個（20 個体）選択し，当年生実生の各個体の稈の数と高さ（各ポットの実生に関して全稈の高さの平均値を各個体の稈の高さとした），直径（各ポットの実生の全稈に関して，基部から先端部に向かって 1 番目の節と 2 番目の節の間の中央部の直径を測定し，その平均値を各個体の稈の直径とした）を測定した後，葉，稈と枝，地下茎と根の器官別に分け，80°Cで 48 時間乾燥させ，乾燥重量を測定した。2007 年 2 月 23 日に各試験区の残りのポットから無作為に 30 個（30 個体）を選択し，配合土を充填した縦 48cm×横 33cm×高さ 7cm の育苗箱に 1 個体ずつ植え替えて育成し，残りのポットの実生は本研究から除去した。

2007 年 11 月 11 日に各試験区から育苗箱を無作為に 10 個（10 個体）選択し，

1 年生実生の各個体の稈の数を測定した後、それらの稈の中から 5 本を選択し、高さ（5 本の稈の高さの平均値を各個体の稈の高さとした）、直径（基部から先端部に向かって 1 番目の節と 2 番目の節の間の中央部の直径を測定し、その平均値を各個体の稈の直径とした）を測定した。さらに、各個体の地下茎の長さ、直径（節間中央の直径を 5 箇所測定し、その平均値を各個体の地下茎の直径とした）を測定した後、器官別に分けて 80℃で 48 時間乾燥させ、乾燥重量を測定した。2007 年 11 月 12 日に苗畑に設置した防草シートの面積を約 150m²に拡大するとともに、各試験区の面積を 3m×6.5m に拡大し、残り 20 個の育苗箱から無作為に 12 個（12 個体）を選択し、配合土を充填した縦 1m×横 1m×高さ 8cm の木製プランターに 1 個体ずつ植え替えて育成した。各試験区における残り 8 個の育苗箱内の実生は本研究から除去した。

2008 年 12 月 14 日に各試験区からプランターを無作為に 6 個（6 個体）選択し、2 年生実生の各個体の稈の数と高さ、直径、地下茎の長さ、直径を測定（測定の仕方は 1 年生実生の調査のときと同様）した後、器官別に分けて 80℃で 48 時間乾燥させ、乾燥重量を測定した。各試験区における残り 6 個のプランター内の実生（6 個体）は、縦 2m×横 2m×高さ 8cm の木製プランターに 1 個体ずつ植え替えて育成し、2009 年 12 月 14 日に 3 年生実生の各個体の稈の数と高さ、直径、地下茎の長さ、直径を測定した後（測定の仕方は 1 年生実生の調査のときと同様）、器官別に分けて 80℃で 48 時間乾燥させ、乾燥重量を測定した。

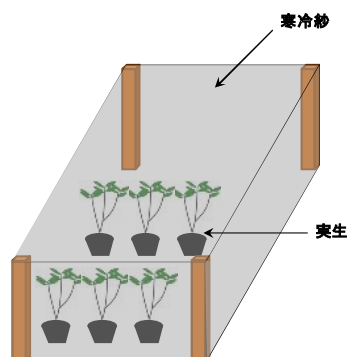


図 7-2 各調査区に設置した被陰格子の模式図

表 7-3 各試験区における寒冷紗の種類及び枚数と相対日射量

項目	試験区				
	A	B	C	D	E
寒冷紗の種類	—	白	黒	黒	黒
寒冷紗の数	0	1	1	2	3
相対日射量 (%)	90.1±3.5	73.4±3.8	54.5±3.1	28.4±2.8	14.6±2.1

数値は平均値±標準偏差

自生地の光環境が実生の成長に与える影響

自生地におけるチュウゴクザサの実生の更新に光環境が与える影響を検討するため、チュウゴクザサが生育し、2004年に一斉開花が認められた京都市北部山間地域の左京区花脊地区の二次林（35°09' N, 135°47' E; 810 m a.s.l., 斜面方位は南、構成樹種はミズナラ、リョウブ、ネジキ等）において、光環境の調査を行った（図 7-3）。ササは林冠木の落葉期（秋から春の間）に盛んに光合成をおこなうことが報告されているが（Lei & Koike 1998）、京都市北部山間地域は12月から3月にかけて地表面が雪で覆われるため（積雪量は1～2m）、チュウゴクザサの実生にとっては融雪後から積雪前（4月から11月）の光環境が重要と考えられる。そこで、2006年5月（ほとんどの樹木が展葉済）から11月（ほとんどの樹木が落葉済）にかけて、毎月1回、林冠下（上層にミズナラが、中層にリョウブ、ネジキ等が生育しており、林冠は閉鎖している）と林冠ギャップ地（数年前に約200m²の面積にわたり樹木が伐採された箇所）において、それぞれ10箇所に地表面から高さ30cmの位置に簡易日射量測定フィルムを設置して3日間積算日射量を測定し、全天下における日射量（調査地近隣の裸地（残土処分地）内の10箇所で同様に測定した日射量の平均値）を100%として相対値に換算した。測定に関しては、雨天及び快晴の日を避け、曇天が続く日に実施した。

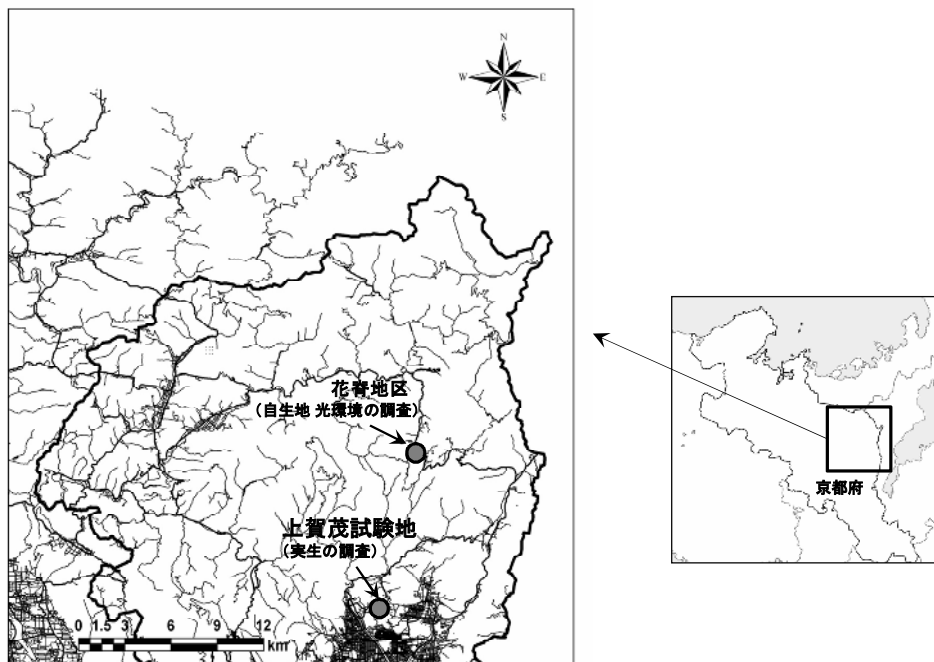


図 7-3 調査地（上賀茂試験地，花脊地区）の位置関係

7.3.2 結果

当年生の実生では、稈の数と直径に関して試験区間で有意な差は確認されなかったが、稈の高さに関しては最も暗い光条件（相対日射量 15%）の試験区 E で最も大きく、乾燥重量の合計値に関しては相対日射量 55%の試験区 C で最も大きかった。また、いずれの試験区においても、地下茎の発生は確認されなかった。TR 比に関しては、試験区間で有意な差は確認されなかった（表 7-4）。

1 年生の実生では、稈の数に関しては試験区間で有意な差は確認されなかったが、稈の高さに関しては試験区 C, D, E で大きく、稈の直径は試験区 C, D で大きかった。いずれの試験区においても地下茎の発生が確認され、地下茎の長さ及び直径は試験区 C, D で大きかった。乾燥重量の合計値に関しては、試験区 C で最も大きく、TR 比は試験区 E で大きかった（表 7-4）。

2 年生及び 3 年生の実生では、稈の高さに関しては、試験区 C, D, E 間で有意差は見られないものの、相対日射量が小さい試験区ほど大きくなる傾向が認められた。稈の数及び直径、地下茎の長さ及び直径、乾燥重量に関しては、試験区 C で最も大きく、試験区 C より相対日射量が大きくまたは小さくなるほど、値は小さくなる傾向が確認された。TR 比は、相対日射量が試験区 C より小さくなるほど大きくなる傾向が確認された（表 7-4）。

チュウゴクザサの自生地である京都市左京区花脊地区の二次林における光環境に関しては、5 月から 11 月の相対日射量の平均値は、林冠下で 15.5～31.5%、林冠ギャップ地で 44.1～55.6%であった（図 7-4）。

表 7-4 各試験区における当年生から 3 年生のチュウゴクザサ実生の成長

実生の年齢 測定項目	n	試験区				
		A	B	C	D	E
当年生						
稈の数	20	2.8 ± 0.8 a	3.0 ± 0.8 a	3.7 ± 1.2 a	3.2 ± 1.0 a	3.1 ± 1.0 a
実生の高さ（cm）	20	6.7 ± 1.3 a	7.2 ± 1.5 ab	8.4 ± 1.5 bc	9.7 ± 1.7 cd	10.2 ± 1.8 d
稈の直径（mm）	20	0.9 ± 0.1 a	1.0 ± 0.1 a	1.0 ± 0.2 a	1.0 ± 0.2 a	0.9 ± 0.2 a
地下茎の長さ（m）	20	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a
地下茎の直径（mm）	20	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a	0.0 ± 0.0 a
乾燥重量（合計）（g）	20	0.2 ± 0.1 a	0.2 ± 0.1 ab	0.3 ± 0.2 c	0.3 ± 0.1 cb	0.2 ± 0.1 ab
葉（g）	20	0.04 ± 0.01 a	0.04 ± 0.01 ab	0.06 ± 0.03 c	0.05 ± 0.02 cb	0.04 ± 0.02 ab
稈・枝（g）	20	0.04 ± 0.02 a	0.05 ± 0.02 ab	0.08 ± 0.03 c	0.07 ± 0.03 cb	0.05 ± 0.02 ab
根・地下茎（g）	20	0.11 ± 0.04 a	0.13 ± 0.05 ab	0.20 ± 0.10 c	0.17 ± 0.08 cb	0.13 ± 0.06 ab
TR 比	20	0.7 ± 0.2 a	0.7 ± 0.2 a	0.7 ± 0.1 a	0.7 ± 0.1 a	0.7 ± 0.1 a
1 年生						
稈の数	10	10.6 ± 4.6 a	11.5 ± 4.1 a	16.7 ± 3.5 a	14.0 ± 3.6 a	16.3 ± 3.9 a
実生の高さ（cm）	10	11.5 ± 1.1 a	16.0 ± 3.7 b	24.2 ± 2.9 c	26.4 ± 1.4 c	26.1 ± 1.4 c
稈の直径（mm）	10	1.1 ± 0.2 a	1.2 ± 0.1 a	1.5 ± 0.3 b	1.3 ± 0.2 ab	1.1 ± 0.2 a
地下茎の長さ（m）	10	0.6 ± 0.3 a	1.2 ± 0.4 a	2.5 ± 0.8 b	1.9 ± 0.5 b	0.7 ± 0.3 a
地下茎の直径（mm）	10	1.4 ± 0.3 a	1.5 ± 0.1 a	1.9 ± 0.3 b	1.6 ± 0.2 ab	1.3 ± 0.4 a
乾燥重量（合計）（g）	10	5.7 ± 2.1 a	14.6 ± 6.3 b	27.8 ± 7.5 c	18.7 ± 7.6 b	8.1 ± 1.8 a
葉（g）	10	0.8 ± 0.3 a	2.4 ± 1.2 b	5.2 ± 1.0 c	4.7 ± 2.4 c	2.2 ± 0.7 a
稈・枝（g）	10	1.2 ± 0.4 a	3.4 ± 1.6 b	4.5 ± 1.0 c	3.3 ± 1.1 b	2.4 ± 0.5 a
根・地下茎（g）	10	3.7 ± 1.5 a	8.8 ± 3.9 b	18.1 ± 6.3 c	10.8 ± 4.5 b	3.5 ± 1.1 a
稈の数	10	0.6 ± 0.4 a	0.7 ± 0.2 a	0.6 ± 0.3 a	0.8 ± 0.2 a	1.4 ± 0.6 b
2 年生						
稈の数	6	14.3 ± 5.2 a	27.7 ± 9.7 ab	48.9 ± 11.3 b	43.2 ± 17.5 b	33.2 ± 6.2 ab
実生の高さ（cm）	6	15.1 ± 3.4 a	18.3 ± 3.8 b	29.8 ± 5.4 c	33.4 ± 3.4 c	35.1 ± 4.8 c
稈の直径（mm）	6	1.4 ± 0.1 a	1.5 ± 0.2 ab	2.0 ± 0.1 c	1.6 ± 0.1 b	1.4 ± 0.1 a
地下茎の長さ（m）	6	2.7 ± 0.9 a	6.4 ± 2.3 bc	16.2 ± 4.9 d	9.3 ± 2.2 c	4.0 ± 1.2 ab
地下茎の直径（mm）	6	1.8 ± 0.2 a	2.0 ± 0.2 a	2.4 ± 0.2 b	1.9 ± 0.1 a	1.7 ± 0.1 a
乾燥重量（合計）（g）	6	29.6 ± 15.1 a	59.8 ± 25.9 b	103.1 ± 21.3 c	68.6 ± 9.6 b	27.7 ± 6.9 a
葉（g）	6	4.1 ± 3.0 a	7.5 ± 4.2 a	14.0 ± 4.4 b	16.3 ± 1.5 b	7.7 ± 2.8 a
稈・枝（g）	6	4.3 ± 3.1 a	6.3 ± 3.8 a	16.9 ± 6.5 b	14.7 ± 3.4 b	7.6 ± 1.7 a
根・地下茎（g）	6	21.2 ± 9.1 a	46.0 ± 17.9 b	72.1 ± 12.8 c	37.6 ± 4.8 b	12.4 ± 2.5 a
稈の数	6	0.4 ± 0.1 a	0.3 ± 0.1 a	0.4 ± 0.1 a	0.8 ± 0.1 b	1.2 ± 0.1 c
3 年生						
稈の数	6	40.7 ± 7.6 a	78.7 ± 13.9 ab	176.0 ± 40.7 c	129.7 ± 52.5 bc	79.7 ± 14.8 ab
実生の高さ（cm）	6	18.7 ± 3.1 a	20.7 ± 4.0 a	35.3 ± 7.2 b	40.3 ± 1.4 b	41.3 ± 4.0 b
稈の直径（mm）	6	1.7 ± 0.3 ab	1.9 ± 0.3 ab	2.5 ± 0.2 c	2.1 ± 0.2 b	1.6 ± 0.1 a
地下茎の長さ（m）	6	7.6 ± 1.3 a	18.1 ± 3.3 b	58.2 ± 16.1 c	27.8 ± 6.5 b	9.6 ± 2.9 a
地下茎の直径（mm）	6	2.2 ± 0.5 a	2.5 ± 0.4 a	3.2 ± 0.4 b	2.6 ± 0.3 ab	2.0 ± 0.2 a
乾燥重量（合計）（g）	6	82.0 ± 28.5 a	167.8 ± 44.0 b	371.0 ± 76.8 c	205.7 ± 28.9 b	66.5 ± 16.6 a
葉（g）	6	11.0 ± 6.5 a	20.7 ± 8.4 a	50.5 ± 16.0 b	48.8 ± 4.5 b	18.6 ± 6.6 a
稈・枝（g）	6	11.5 ± 6.7 a	17.2 ± 7.7 a	60.8 ± 23.2 b	43.9 ± 10.1 b	18.3 ± 4.1 a
根・地下茎（g）	6	59.5 ± 15.3 a	129.9 ± 27.9 b	259.7 ± 46.0 c	112.9 ± 14.4 b	29.6 ± 6.0 a
稈の数	6	0.4 ± 0.1 a	0.3 ± 0.1 a	0.4 ± 0.1 a	0.8 ± 0.1 b	1.2 ± 0.1 c

数値は平均値と標準偏差

各測定項目に関して、試験区間で異なるアルファベットは有意差があることを示す（稈の数：Kruskal-Wallis test 及び Scheffé の多重比較、稈の数以外の測定項目：一元配置分散分析及び Scheffé の多重比較、 $p<0.05$ ）

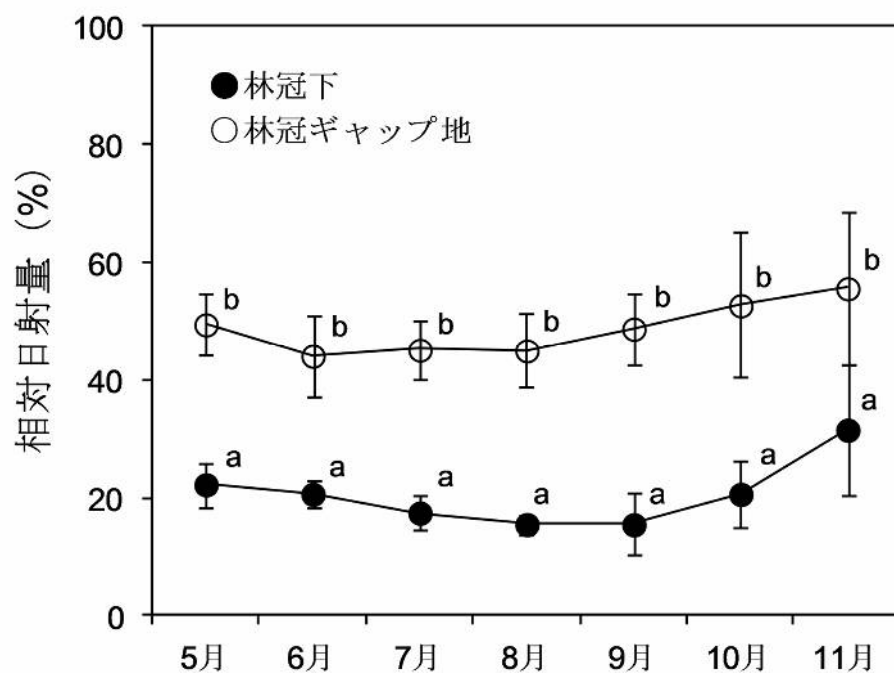


図 7-4 京都市左京区花脊地区の二次林における林冠下及び林冠ギャップ地の2005年5月から11月にかけての相対日射量の変化

縦線は標準偏差。各月において林冠下と林冠ギャップ地の間で異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Mann-Whitney U 検定, $p<0.05$)。

7.3.3 考察

実生の生育段階が当年生から 3 年生へと経るにつれ、試験区間の実生の成長の差が明瞭になり、3 年生実生では、相対日射量が約 55%の試験区 C において、稈の直径、地下茎の長さ、地下茎及び根の乾燥重量、乾燥重量の合計値が他の試験区より大きかった。また、3 年生実生の稈の数、地下茎の直径、葉の乾燥重量、稈及び枝の乾燥重量は、試験区 C、D 間で有意差は見られないものの、それらの平均値は試験区 C で最も大きかった。一方、3 年生実生の稈の高さに関しては、試験区 C、D、E 間で有意差は見られないものの、その平均値は試験区 E で最も大きい、試験区 E における稈の数は少なく、稈の直径及び全体の乾燥重量も小さかった。これらのことから、光環境はチュウゴクザサの実生の地上部だけでなく地下部の成長にも影響を与えられ、チュウゴクザサの実生は日射量が全天下の半分程度の光環境下で成長量が大きく、それより日射量が大きい環境下や少ない環境下では成長量が小さいことが示唆された。ササの成長と光環境の関係に関して、チシマザサでは光環境が改善された林冠ギャップ地で実生の成長量が大きいことが、ミヤコザサでは相対照度が 30~60%で成長量が大きいことが報告されている（壁谷 2008, 柴田 1988）。チュウゴクザサに関しては、第 5 章で述べたように、調査地の一つである花脊地区では、薪炭の生産を目的とした里山管理が行われていたころは当年生稈・当年生枝の発生量は多かったが、里山管理が放棄されるようになった以降は、広葉樹が成長して森林内が暗くなり、当年生稈・当年生枝の発生量が少なくなったことが地域住民への聞き取り調査によって明らかとなり、チュウゴクザサは森林内の比較的明るい箇所で成長が盛んであったことが示唆されている。本調査結果は、これらの既存の報告を裏付けるものである。さらに、チュウゴクザサが生育していた京都市北部山間地域の二次林における 5 月から 11 月にかけての地表面付近の相対日射量の平均値は、林冠ギャップ地で 50%前後であり、林冠下ではそれより有意に小さかった。これらのことから、開放地や林冠の閉鎖した二次林の下層より、二次林内の林冠ギャップ地のような光環境が全天下の半分程度に改善された箇所が、チュウゴクザサの実生の成長にとって有利であると考えられる。

一方、自生地 of 林冠下と同程度の光環境である試験区 E では、当年生から 3 年生の実生において稈の数、個体サイズの増加が確認されたが、林冠ギャップ地と同程度の光環境である試験区 C より、稈の高さ及び TR 比以外の値は有意に小さかった。このことから、林冠が閉鎖した二次林の下層では、チュウゴクザサの実生の成長は可能であるが、林冠ギャップ地のような森林内の比較的明るい箇所より個体総体としての成長量は小さいと考えられる。2 年生と 3 年生の実生に関して、試験区 D、E では、試験区 A、B、C より TR 比が大きく、稈の

高さは試験区 C と有意差はないものの試験区 A, B より大きいことが確認された。相対日射量が小さい環境下では、チュウゴクザサの実生は地下部よりも地上部に資源を配分すると考えられ、これは上方伸長による光獲得のための対応である可能性が示唆された。森林内では、しばしばギャップが形成され、それにより林床の光環境は不均一であることが知られている (Denslow et al 1998)。本研究の試験区 E でも 1 年生以降の実生に関して地下茎の発生、伸長が確認されており、先行研究ではササは地下茎を通じて養分の転流を行うことが指摘されている (斎藤&清和 2007) ことから、自生地 of 林冠下で発生したチュウゴクザサの実生が地下茎を林冠ギャップのような光環境が改善された箇所まで伸長させた場合、その箇所で葉が生産した養分を林冠下の部位に転流することも起こりうると思われる。そのため、自生地 of 林冠下では、チュウゴクザサの実生の成長量は試験区 E よりも大きいと推察される。

ササの実生の地下茎に関しては、成熟個体が仮軸型地下茎と単軸型地下茎の両方を有するチシマザサの実生の場合は、発生後 10 年経過しても地下茎の伸長はわずかであるが、成熟個体が単軸型地下茎のみを有するイブキザサの実生の場合は、発生後 3 年目から地下茎を発生させて平面的に分布域を拡大していくことが先行研究で報告されており (Makita 1998)、種によって実生の地下茎の伸長様式は異なると考えられる。本研究では、光環境の異なるいずれの試験区においても、1 年生の実生において地下茎が発生し、2 年生から 3 年生の実生にかけて地下茎の伸長が確認された。チュウゴクザサの成熟個体の地下茎に関しては、単軸型地下茎のみからなると考えられており (松尾ら 2010)、チュウゴクザサの成熟個体の状態と実生の成長様式はイブキザサの成長様式と類似している。これらのことから、チュウゴクザサは光環境に関わらず更新初期段階から地下茎を伸長させるという活発な地下茎の成長様式をもつと考えられ、実生の成長様式は成熟個体の成長様式と関係がある可能性が示唆された。

7.4 自生地における実生更新

7.4.1 研究方法

調査は、京都市左京区花脊別所町と鞍馬本町の境に位置する花脊峠付近の二次林（35° 09' N, 135° 47' E; 822 m a.s.l.）において行った。本調査地は、上賀茂試験地よりも標高差が約 600m あることから、平均気温が 3~4℃低いと判断され、冬季の積雪量は 2m 近くになる。本調査地では、ミズナラ、リョウブ、ネジキ等から構成される二次林の下層に、チュウゴクザサが生育していたが、2004 年に一斉開花し、枯死した。

チュウゴクザサが生育していた京都市北部山間地域では、シカによる森林植生への採食が顕著になってきていることから、本調査地において、2005 年 10 月に防鹿柵（高さ 1.5m）で囲った 20m×20m の調査区を 2 箇所設置し、防鹿柵内外で実生の成長を調査することとした。防鹿柵を設置した時点においては、チュウゴクザサや他の種の実生がシカに採食されている状況はあまり見られなかった。

2 つの調査区うち 1 つの調査区内に、1m×1m のコドラートを無作為に 16 個設置し、2005 年から 2010 年まで、毎年 11 月にコドラート内のチュウゴクザサ実生の稈の数、最も大きい稈の高さを測定した。同時期に、もう一方の調査区内において、無作為に 20 個体の実生を採集し、個体あたりの稈の数、シュートの数、地下茎の長さを測定した後、器官別（葉、稈・枝、地下茎・根）に分け、80℃で 48 時間乾燥し、乾燥重量を測定した。さらに、測定した器官別の乾燥重量を基に、TR 比（葉と稈・枝の乾燥重量の合計/地下茎・根の乾燥重量）、CF 比（稈・枝と地下茎・根の乾燥重量の合計/葉の乾燥重量）を算出した。

防鹿柵で囲った調査区の周辺に 1m×1m のコドラート無作為に 16 個設置し、防鹿柵内の調査と同時期に、コドラート周辺のチュウゴクザサ実生に関して、上記調査と同様の調査を行った。防鹿柵で囲った 2 箇所の調査区とその周辺は、ともに閉鎖した林冠下にあるため、光環境に有意な差はないと考えられる。2005 年における 1 個体あたりの稈の数は 1 稈であったことから、2005 年の稈密度は実生の個体数密度に等しく、防鹿柵内外におけるその値は、それぞれ 6.7 ± 4.2 個体/m²、 6.5 ± 3.5 個体/m² であり、調査区設定時点において実生の個体数密度に有意差はなかった。

7.4.2 結果

防鹿柵内外におけるチュウゴクザサ実生の成長に関する調査の結果を図 7-5, 7-6 に示す。防鹿柵内においては, 2005 年から 2010 年にかけてチュウゴクザサ実生の稈密度 (図 7-5-a), 個体あたりの稈及びシュートの数 (図 7-5-c~d), 稈の高さ (図 7-5-b), 乾燥重量 (図 7-5-f~i) の増加が確認され, 地下茎に関しては 2007 年以降に発生と伸長が確認された (図 7-5-e)。防鹿柵外の実生に関しては, 稈密度 (図 7-5-a), 個体あたりの稈及びシュートの数 (図 7-5-c~d), 地下茎の長さ (図 7-5-e), 乾燥重量 (図 7-5-f~i) は 2005 年から 2009 年まで前年より増加または前年と同程度であったが, 2010 年には値が減少する傾向が確認された。稈の高さ (図 7-5-b) は 2007 年まで増加したが, 2008 年以降は減少した。防鹿柵内外のチュウゴクザサ実生の成長を比較すると, 2005 年から 2007 年までは成長の差は確認されなかったが, 2008 年以降, 成長の差が確認され, 防鹿柵外の実生はシカの採食を受けたことが観察された。防鹿柵外のチュウゴクザサ実生は, 防鹿柵内の実生に比べ, 稈密度 (図 7-5-a), 個体あたりの稈及びシュートの数 (図 7-5-c~d) に関しては 2008 年と 2009 年に有意に多かったが, 2010 年には有意な差は確認されなかった。防鹿柵外のチュウゴクザサ実生の稈の高さ (図 7-5-b), 地下茎の長さ (図 7-5-e), 乾燥重量 (図 7-5-f~i) に関しては, 2008 年以降, 防鹿柵内の実生より有意に小さくなり, TR 比 (図 7-5-j) は 2008 年と 2010 年に防鹿柵内の実生より有意に小さく, CF 比 (図 7-5-k) は 2008 年以降, 防鹿柵内の実生より有意に大きくなっていた。

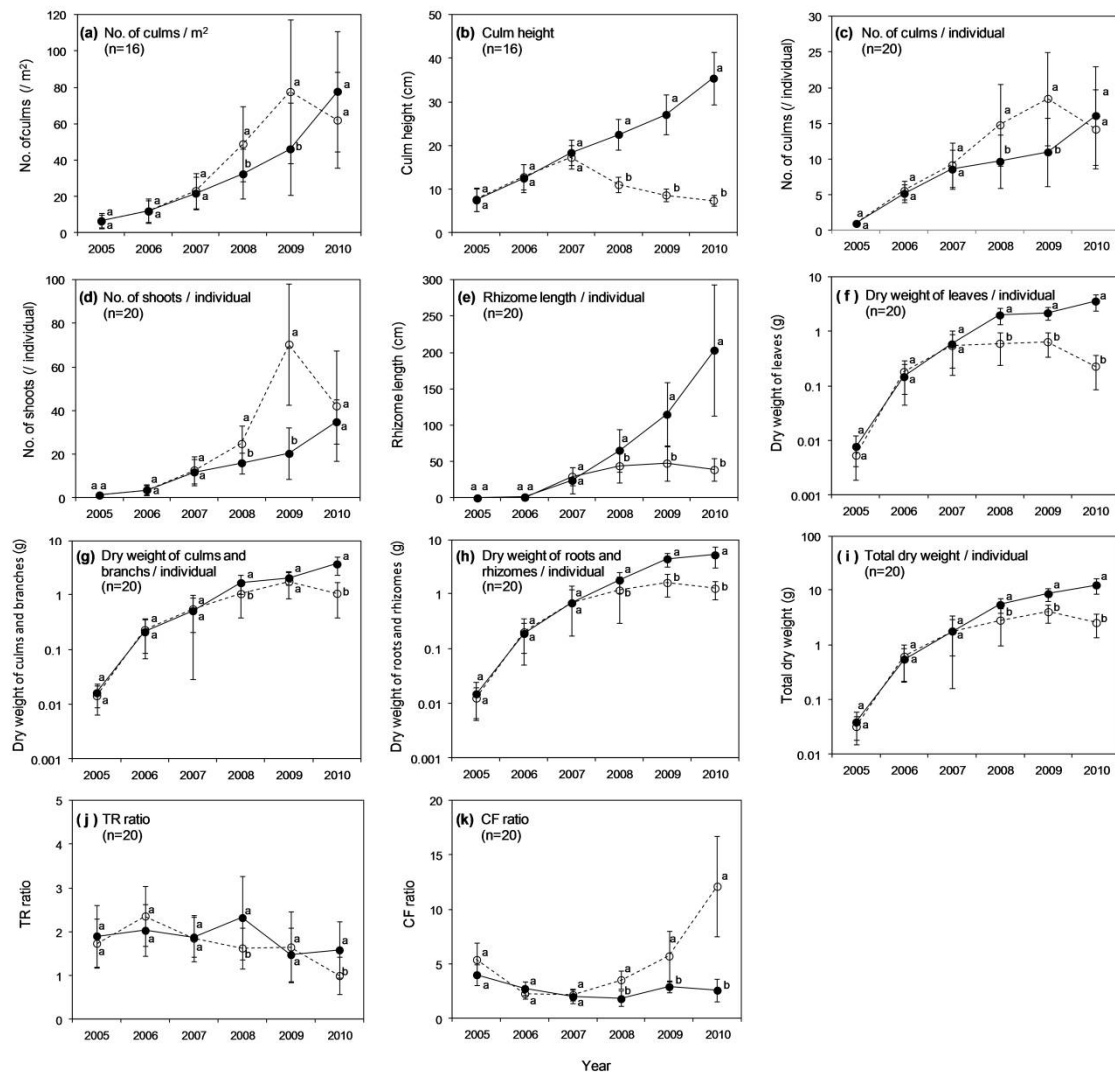


図 7-5 2005年から2010年にかけての防鹿柵内外におけるチュウゴクザサ実生の稈及びシュートの数と個体サイズの変化

●及び実線は防鹿柵内、○及び破線は防鹿柵外。縦線は標準偏差。各年の防鹿柵内外間で異なるアルファベットは有意な差があることを示す（1m² 当たりの稈の数・1 個体当たりのシュートの数：Mann-Whitney U 検定，1 個体当たりの稈の高さ・地下茎の長さ・乾燥重量：Welch 検定， $p<0.05$ ）。



図 7-6 2009 年の防鹿柵内外におけるチュウゴクザサの実生更新の状況及び実生の個体サイズ

7.4.3 考察

チュウゴクザサの自生地において、防鹿柵内外のチュウゴクザサ実生の成長を測定した結果からは、2008 年以降、防鹿柵外において実生がシカの採食を受けたことにより、稈の高さ、地下茎の長さ、乾燥重量が防鹿柵内より有意に小さくなったが、稈密度、個体あたりの稈及びシュート数はシカの採食を受けてから 2 年間は増加し、3 年目には減少した。本調査地は 2004 年にチュウゴクザサが一斉開花・枯死した箇所であるが、近隣には 2007 年に広範囲にわたりチュウゴクザサが一斉開花・枯死した地域が分布する（第 2 章参照）。ササはシカの重要な食物であるといわれており (Takatsuki 1983, Yokoyama et al. 1996)、2007 年には京都市内のほぼ全てのチュウゴクザサが枯死したことから（第 2 章参照）、これまで採食されていたチュウゴクザサが消失し、2008 年以降、調査地付近の実生が採食されるようになったと考えられた。チュウゴクザサの実生は、シカの採食を受けると一時的には小型化、高密度化（稈及びシュート数の増加）するが、継続的にシカの採食を受けると稈及びシュート数も減少すること、シカの採食による影響は地下茎の伸長量の減少など地下部の成長にも及ぶことが示唆された。

ミヤコザサに関する先行研究では、シカの採食を受けるとミヤコザサは小型化するが、高密度化して葉を多数つけることによりその損失を補い、ある程度の採食圧までは耐えること（横山 2009）、地下部に同化産物を蓄積する割合を高めることによりシカの採食に適応していること（寺井ら 2009, 辻ら 2009）が報告されている。シカの採食を受けたチュウゴクザサ実生が小型化、高密度化するとともに、TR 比が小さくなったことは、上記の先行研究で報告されていることと同様の生態学的意義があると推察される。一方、シカの採食を受けたチュウゴクザサ実生は CF 比が 2008 年から 2010 年にかけて増加したことから、シカの採食により同化器官の量が著しく減少して非同化器官の成長を支えきれなくなり、シカの採食を受けてから 3 年目には稈密度や個体あたりの稈及びシュート数、乾燥重量、地下茎の長さが前年より減少したと考えられた。先行研究では、ミヤコザサがシカの採食を過度に受けると現存量が極度に減少し、衰退の可能性があることが報告されている（寺井 & 柴田 2002）。本調査結果は、ミヤコザサに関する既存の報告と類似していることから、今後もシカの採食を受ければ、調査地付近のチュウゴクザサ実生は衰退していく可能性があると考えられた。定量的には記録できなかったが、2005 年、2007 年にチュウゴクザサが一斉開花した地域においても、広くチュウゴクザサ実生がシカの採食を受けていることが確認され、中にはほとんど実生個体がみられない箇所も確認された。そのため、本調査地において推察されたことは、京都市北部山間地域全体にあてはまると考えられた。チュウゴクザサが衰退すると、シカが食物

を求めて他の地域へ移動し、その間にチュウゴクザサが再生する可能性はあるが、他の地域においてシカの採食により衰退したササが自然に再生したという報告は見られないことから、上記のような可能性は低く、現状のままではチュウゴクザサの再生は困難と考えられた。

シカの採食により衰退したササ群落に関しては、防鹿柵の設置がササ群落の回復に効果のあることが報告されている（田村 2008, 横山 2009）。ミヤコザサに関しては、防鹿柵の設置によりシカの採食から開放されると、地下部に蓄積した同化産物を地上部に投資して、地上部現存量の回復を図ることが報告されている（寺井ら 2009, 辻ら 2009）。一方、シカの採食による植生の衰退後、防鹿柵の設置が遅ければ、回復が困難となる植物種のあることが報告されており（田村 2010）、シカの採食によるササ群落の衰退が深刻な場所では、防鹿柵の設置とともに、ササの地下茎の植栽を行っている事例もみられる（四国森林管理局 2009）。チュウゴクザサに関しては、前述の考察のように、シカによる採食への適応として形態の変化（小型化・高密度化）と資源配分の変化（TR 比の低下）が確認されたが、シカによる採食圧力は大きく、京都市北部山間地域におけるチュウゴクザサ実生は、現在、衰退の過程にある可能性があることから、森林及びチュウゴクザサ群落の保全を図るための対策を早急に行う必要があると考えられた。

7.5 本章のまとめ

チュウゴクザサの実生の成長様式を明らかにするため、上賀茂試験地において一斉開花・枯死後 5 年間、実生更新に関する調査を行うとともに、光環境の異なる試験区で実生を育成して光環境と実生の成長の関係を調査し、さらに、自生地におけるチュウゴクザサの実生更新の状況を明らかにするため、左京区花脊別所町と鞍馬本町の境界付近の森林において防鹿柵を設置し、柵の内外で実生の成長を調査した。

上賀茂試験地における実生更新に関する調査の結果、1 年生実生では、分けつにより稈数が増加するが、2 年生以降は、地下茎の伸長と TR 比の減少が確認された。また、3 年生実生と 4 年生実生の有効節率は約 10%であった。さらに、成熟段階のチュウゴクザサは、単軸型地下茎のみからなる地下茎の連なりを有することが明らかとなった。これらのことから、チュウゴクザサの実生は更新初期段階から平面的に地下茎を伸長させ、稈をまばらに生産することが示唆された。このような実生の成長様式により、ジェネットが他のジェネットの分布域に地下茎を伸長させることとなり、このことが様々なジェネットの稈が混在する個体群の再生に寄与すると考えられた。

光環境の異なる試験区で実生を育成して光環境と実生の成長の関係を調査した結果、チュウゴクザサの実生は、相対日射量が全天下の半分程度（森林内の林冠ギャップ地と同程度）の試験区で地上部及び地下部の成長量が大きく、それより日射量が大きいまたは少ない環境下では成長量が小さいことが明らかとなった。これらのことから、光環境はチュウゴクザサの実生の地上部と地下部の成長に影響を与えると考えられ、森林内では林冠ギャップ地のような比較的明るい環境が実生の成長に有利であることが示唆された。また、いずれの試験区でも 1 年生の実生において地下茎の発生が確認され、2 年生から 3 年生の実生にかけて地下茎の伸長が確認されたことから、チュウゴクザサは光環境に関わらず更新初期段階から地下茎を伸長させるといった旺盛な地下茎の伸長様式を有することが示唆された。

自生地におけるチュウゴクザサの実生更新に関する調査では、2008 年以降、実生はシカの採食を受けていることが明らかとなり、採食を受け始めてから 2 年程度の間は実生が小型化・高密度化するが、3 年以上シカの採食を受けると稈及びシュートの数、個体サイズが減少すること、シカの採食による影響は地下茎の伸長量の減少など地下部の成長にも及ぶことが示唆された。今後もシカの採食が続けば、京都市におけるチュウゴクザサ実生は衰退する可能性があり、森林及びチュウゴクザサ群落の保全を図るための対策を早急に行う必要があると考えられた。

第 8 章 総合考察

本研究では、ササの生活史と下層にササを有する森林の動態を理解するうえで重要なササの開花，更新過程に関する生態学的知見を得るため，京都市北部山間地域で 2004～2007 年に一斉開花したチュウゴクザサを対象に，開花様式と種子生産量，種子の発芽特性，実生の定着過程，成長様式を調査した。さらに，ササは資源としても様々に利用されていることから，一斉開花が資源利用に及ぼす影響を明らかにし，開花習性によって特徴付けられるササの生態を考慮した資源管理に関する知見を得るため，チュウゴクザサの一斉開花前後の資源としての利用状況を調査した。

開花過程に関しては，チュウゴクザサは数年のずれを伴い，地域全体にわたって同調して開花すること，一斉開花スケジュールの一部として前後の年に部分開花が生じること，一斉開花と一斉開花前部分開花において種子生産が促進され部分開花も更新に寄与する可能性を有すること，開花イベントは 1 年に 2 度生じ 1 回目の開花で種子生産が失敗した場合に，2 回目の開花が更新に寄与することを明らかにした。また，一斉開花は，ヒメササノミモグリバエの幼虫による種子散布前捕食の回避，他家受粉の促進といった生態学的意義があることを明らかにした。

更新過程のうち種子の発芽，実生の定着過程に関しては，チュウゴクザサは種子の発芽に低温の経験が必要であること，自然条件下における低温経験期間では種子が緩やかに発芽すること，光と変温は発芽に無関係であるが，高温と乾燥は発芽に負の影響を与えること，日射量が大きく，土壌含水率が小さい場所に比べ，森林の下層において実生の定着率が大きいことを明らかにした。これにより，チュウゴクザサの実生は，一斉開花の翌年に，森林の下層において発芽，定着が促進されることを指摘した。さらに，実生の成長過程においては，チュウゴクザサ実生は更新初期段階から平面的に地下茎を伸長させ，稈をまばらに生産することを明らかにし，このような成長様式が様々なジェネットの稈が混在する個体群の再生に寄与することを指摘した。また，苗畑での育成試験により，チュウゴクザサの実生は全天下の半分程度の光環境下で成長量が多いことを明らかにし，林冠ギャップ地のような比較的明るい環境が実生の成長に有利であることを指摘した。一方，チュウゴクザサの自生地である京都市北部山間地域では，実生がシカの採食を受け衰退傾向にあることを明らかにした。

チュウゴクザサの開花と資源（葉）利用に関しては，一斉開花・枯死により京都市におけるこれまでのチュウゴクザサの葉の生産・利用体制が変化し，一斉開花が社会的にも大きな影響を与えたことを明らかにした。

以上の知見から明らかになったことは、以下のように要約できる。

チュウゴクザサは、地域レベルでは数年のずれを伴って同調的に開花し、個体群レベルでは一斉開花の前後の年に部分開花するとともに、開花の年に 2 度の開花イベントを生じ、これが地域全体の個体群が絶滅するリスクの回避につながっている。

一斉開花後は、種子が有する発芽特性と実生の立地要求性により、日射量が比較的中庸で、土壌含水率が安定した森林内の林冠下において定着が促進される。

実生定着後は、更新初期段階から地下茎を旺盛に伸長させるといった成長様式により、様々なジェネットの稈が混在する個体群が再生される。

これらの生態学的知見をふまえ、京都市北部山間地域におけるチュウゴクザサの資源としての利用（葉の利用）を考えると、チュウゴクザサの一斉開花が始まって一度に当地域内の全て個体群が枯死することはないため、ある個体群が開花・枯死すれば開花・枯死していない別の個体群で葉の採集を続け、当地域内の個体群が全て開花・枯死した後は、当地域で行われていた里山管理に基づいた管理を行い、実生の成長を促進させるとともに、シカの食害防止対策を行うことが重要である。

本研究では、これまでの断片的な研究では明らかにできていなかったササの開花から更新初期段階に至るまでの全過程を生態学的に記述するとともに、その過程における開花・種子生産様式の生態学的意義、種子の発芽特性と実生の定着が促進される環境条件、実生の成長様式がササ個体群の遺伝構造の形成に寄与することを考察することができた。さらに、開花がササの資源としての利用に及ぼす影響に関しても記録することができた。本研究は、ササの開花から更新初期過程までを詳細に調べた研究としては初めてのものであり、ここで得られた知見は、ササの生活史の解明と下層にササを有する森林の動態の理解、資源としてのササの利用において、大いに寄与すると考える。

謝辞

最後に、本研究を行うにあたり、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の職員の方々、京都大学農学研究科森林育成学研究室の方々に御協力をいただきました。チュウゴクザサの開花様式に関するデータの解析に関しては、京都大学農学研究科森林育成学研究室の松山修平博士、森下和路氏（いずれも当時）に御指導いただきました。GIS によるチュウゴクザサの開花地点の表示に関しては、京都大学フィールド科学教育研究センターの長谷川尚史准教授に御指導いただきました。ヒメササノミモグリバエの同定に関しては、久留米大学比較文化研究所の上宮健吉博士に御協力いただきました。本論文の調査委員である京都大学大学院農学研究科の柴田昌三教授（主査）、井鷲裕司教授、大澤晃教授（いずれも副査）からは、貴重な御助言をいただきました。ここに厚く感謝申し上げます。

引用文献

- Abe M, Miguchi H, Nakashizuka T (2001) An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127: 281 – 286
- Baskin CC, Baskin JM (2001) Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, 666pp.
- Bellairs SM, Franklin DC, Hogarth NJ (2008) A tropical, gregariously semelparous bamboo shows no seed dormancy. *Biotropica* 40: 28-31
- Black M, Wareing PF (1955) Growth studies in woody species VII. photoperiodic control of germination in *Betula pubescens*. *Physiol Plant* 8: 300-316
- Brown JS, Venable DL (1986) Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *Amer Nat* 127: 31-47
- Campbell JJN (1985) Bamboo flowering patterns: A global view with special reference to East Asia. *J Am Bamboo Soc* 6: 17-35
- Cetinkaya, G (2009) Challenges for the maintenance of traditional knowledge in satoyama and satoumi ecosystems, Noto Peninsula, Japan. *Hum. Ecol. Rev.* 16 : 27-40
- 趙慧卿・高橋邦秀・渋谷正人・斎藤秀之・金鍾眞・洪性 (2005) 低温湿層処理・温度・乾燥がサイシウモミとトドマツの発芽特性に与える影響, *日本森林学会誌* 87: 465-470
- Cohen D (1967) Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *J Theor Biol* 16: 1-14
- Crawley MJ (1997) Plant ecology. Blackwell, Oxford
- Denslow, J.S., Ellison, A.M. and Sanford, R.E. (1998) Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *J. Ecol.*, 86 : 597-609.
- Filgueiras TS, Pereira BAS (1988) On the flowering of *Actinocladum verticillatum* (Gramineae: Bambusoideae). *Biotropica* 20: 164-166
- Franklin DC (2004) Synchrony and asynchrony: observations and hypotheses for the flowering wave in a long-lived semelparous bamboo. *J Biogeogr* 31: 773-786
- Franklin DC, Bowman DJM (2003) Bamboo, fire and flood: regeneration of *Bambusa arnhemica* (Bambuseae: Poaceae) after mass-flowering and die-off at contrasting sites in monsoonal northern Australia. *Australian Journal of Botany* 51: 529-542
- 深町加津枝 (2004) 里山とはーその構造と地域性ー. *森林科学* 42 : 4-9
- 古澤仁美 (2009) シカがササを食べると森林土壌はどうなる, 柴田叡弼・日野輝明編, 大台ヶ原の自然誌 森の中のシカをめぐる生物間相互作用, 東海大学出版会, pp.164-175
- Gadgil M, Prasad SN (1984) Ecological determinants of life history evolution of two

- Indian bamboo species. *Biotropica* 16: 161-172
- Giordano CV, Sanchez RA, Austin AT (2009) Gregarious bamboo flowering opens a window of opportunity for regeneration in a temperate forest of Patagonia. *New Phytol* 181: 880-889
- González ME, Veblen TT, Donoso C, Valeria L (2002) Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo die-off in South-Central Chile. *Plant Ecol* 161: 59-73
- Gratzer G, Rai PB, Glatzel G (1999) The influence of the bamboo *Yushania microphylla* on regeneration of *Abies densa* in central Bhutan. *Can J For Res* 29: 1518-1527
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London, 892pp.
- 平凡社編 (1979) 京都市の地名, 平凡社, 1201pp.
- 犬井正 (2002) 里山と人の履歴, 新思索社, 361pp.
- 井鷲裕司 (2010) 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* 60: 89-95
- 石田清 (2001) ホオノキが語る近交弱勢の謎, 種生物学会編, 森の分子生態学, 文一堂出版, pp.39-58.
- 伊藤武夫 (1975) 関西・中国地方におけるハタネズミの異常発生, 林業試験場研究報告 271: 39-92
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Ann Rev Ecol Syst* 7: 347-391
- 壁谷大介 (2008) 光への応答反応からみた実生の戦略, 正木隆編, 森の芽生えの生態学, 文一堂出版, pp.87-110.
- 亀山章編 (1996) 雑木林の植生管理ーその生態と共生の技術ー, ソフトサイエンス社, 303pp.
- Kanmiya K (1971) Study on the genus *Dicraeus* Loew from Japan and Formosa (Diptera, Chlopidae). *Mushi* 45: 157-180
- 上宮健吉 (1995) タケ, ササの一斉開花に係わるミモグリバエ属(*Dicraeus* Loew)の適応的生活史, まくなぎ 18: 21-29
- 河原輝彦・鈴木健敬 (1981) ササ群落に関する研究 (VI) チシマザサとチマキザサの現存量. *日本林学会誌* 63(5): 173-178
- 河原輝彦・只木良也 (1978) ササ群落に関する研究 (III) 明るさとミヤコザサの現存量. *日本林学会誌* 60(7): 244-248
- 河原輝彦 (2001) ササの生態, 河原輝彦編, 多様な森林の育成と管理, 東京農業大学出版会, pp.29-38.
- Kitamura K, Kawahara T (2007) Flowering culm dynamics in sporadic flowering of *Sasa cernua* Makino. *Bulletin of FFPRI* 6: 239-244
- Kitamura K, Kawahara T (2009) Clonal identification by microsatellite loci in sporadic flowering of a dwarf bamboo species, *Sasa cernua*. *J Plant Res* 122: 299-304

- Kitamura K, Kawahara T (2011a) Estimation of outcrossing rates at small-scale flowering sites of the dwarf bamboo species, *Sasa cernua*. J Plant Res 124: 683-688
- Kitamura K, Kawahara T (2011b) Difference in germination response to cold stratification intervals between two dwarf bamboo species, *Sasa cernua* and *S. senanensis*. Bulletin of FFPRI 10: 1-5
- 国土庁土地局国土調査課 (1976) 土地分類図 26 (京都府) . 日本地図センター
- Kudoh H, Ujiie M (1990) Regeneration of *Sasa kurilensis* and tree invasion after mass flowering. Bamboo J 8: 38-49
- 京都府京都農業改良普及所 (1984) 暮らしの記録 在所のぬくもり, 京都府京都農業改良普及所, 98pp.
- 京都市(2008) 京都市森林整備計画, 京都市, 51pp.
- 京都市編 (1979) 資料京都の歴史 8 左京区, 平凡社, 716pp.
- 京都市経済局 (1989) 「ふるさと森都市」の地域づくりー左京区北部農林業地域振興構想ー, 京都市経済局, 44pp.
- 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課 (2007) 京都市の人口 (平成 17 年度国勢調査結果), 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課, 355 pp.
- 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課 (2002) 京都市の人口 (平成 12 年度国勢調査結果), 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課, 330pp.
- 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課 (1997) 京都市の人口 (平成 7 年度国勢調査結果), 京都市総合企画局情報化推進室情報統計課, 321pp.
- 京都市総務局総務部統計課 (1992) 京都市の人口 (平成 2 年度国勢調査結果), 京都市総務局総務部統計課, 333pp.
- 京都市総務局総務部統計課 (1988) 京都市の人口 (昭和 60 年度国勢調査結果), 京都市総務局総務部統計課, 317pp.
- 京都市総務局統計課 (1983) 京都市の人口 (昭和 55 年度国勢調査結果), 京都市総務局統計課, 407pp.
- 京都市総務局統計課 (1977) 京都市の人口 (昭和 50 年度国勢調査結果), 京都市総務局統計課, 273pp.
- 京都市統計センター (1973) 京都市の人口 (昭和 45 年度国勢調査結果), 京都市統計センター, 259pp.
- 京都市統計解析センター (1967) 京都市の人口 (昭和 40 年度国勢調査結果), 京都市統計解析センター, 241pp.
- 京都市市長公室統計課 (1961) 京都市の町別人口 (昭和 35 年度国勢調査結果), 京都市, 64pp.
- 京都市市長公室統計課 (1956) 京都市の町別人口 (昭和 30 年度国勢調査結果), 京都市, 64pp.
- 京都市総務局統計課 (1951) 昭和 25 年度国勢調査結果 京都市の人口概要ー町別人口ー,

- 京都市総務局統計課, 159pp
- 『京都新聞』2007年6月27日夕刊. 祇園祭ササえきれない
- Lei, T.T. and Koike, T. (1998) Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in northern Japan. *Int. J. Plant Sci.*, 159: 812-820.
- Liu G, Mao P, Wang Y, Han J (2008) Effects of adult neighbor and gap size on seedling emergence and early growth of *Bromus inermis* Leyss. *Ecol Res* 23: 197-205
- Makita A (1992) Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecol Res* 7: 245-254
- Makita A, Konno Y, Fujita N, Takada K, Hamabata, E (1993) Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecol Res* 8: 215-224
- Makita, A. (1996) Density regulation during the regeneration process in two monocarpic bamboos: self-thinning or intraclonal regulation? *J. Veg. Sci.*, 7: 281-288.
- Makita A (1997) The regeneration process in the monocarpic bamboo, *Sasa* species. In: GP Chapman (ed.) *The Bamboos*. Academic Press, London, pp 135-145
- Makita A (1998) The significance of the mode of clonal growth in the life history of bamboos. *Plant Species Biol* 13: 85-92
- Makita A, Sangetsu Y (2006) Clonal dynamics in the cohort of a monocarpic dwarf bamboo, *Sasa kurilensis*, during the regeneration process after mass flowering. *Clonal Plant Workshop* 8: 31
- Marchesini VA, Sala OE, Austin AT (2009) Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *J Veg Sci* 20: 424-432
- 松村正幸・中島仁蔵 (1981) 有用野草の播種増殖に関する基礎的研究-8-クマイザサの種子繁殖に関連した2・3の観察, 岐阜大学農学部研究報告 45: 289-297
- 松尾歩・陶山佳久・蒔田明史 (2010) 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, 60(1): 81-88.
- McClure FA (1966) *The bamboos: a fresh perspective*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 347pp.
- Meyer SE, Monsen SB (1991) Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* spp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* 72: 739-742
- Miyazaki Y, Ohnishi N, Takafumi H, Hiura T (2009) Genets of dwarf bamboo do not die after one flowering event: evidence from the genetic structure and flowering pattern. *J Plant Res* 122: 523-528
- 室井綽 (1966) タケ類の開花原因と鼠害, 富士竹類植物園報告 11: 7-38
- 室井綽 (1968) 氷の山におけるネマガリダケの開花, 富士竹類植物園報告 13: 90-106

- 室井緯 (1973) ものと人間の文化史・竹, 法政大学出版局, 311pp.
- Nagamatsu D, Seiwa K, Sakai A (2002) Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *J Veg Sci* 13: 35-44
- Nakashizuka, T. (1987) Regeneration dynamics of beech forest in Japan. *Vegetatio*, 69: 169-175.
- Nakashizuka T (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol Res* 3: 21-35
- Nakashizuka T (1991) Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. *J Veg Sci* 2: 413-418
- 中津篤 (1985) ササの開花結実と野ねずみ・林木被害, 北方林業, 37: 121-124
- Narukawa Y, Yamamoto S (2002) Effects of dwarf bamboo (*Sasa* spp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *For Ecol Manage* 163: 61-70
- 西脇亜也 (1988) 日本に分布するタケ亜科植物の大別—ササ属と他のタケ類の比較 *Bamboo J* 6: 6-13
- Nishiwaki A & Konno Y (1990) Pollination system in two Japanese dwarf bamboo species. *Bamboo Journal* 8: 17-20
- 西脇亜也 (1995) タケ・ササの大量結実は捕食者飽食戦略説で説明可能か?, 個体群生態学会会報, 52: 55-62
- 西脇亜也・蒔田明史 (1998) 伊豆諸島御蔵島で 1997 年に見られたミクラザサ (*Sasa kurilensis* var. *jotanii*) の一斉開花における大量結実と発芽, *Bamboo Journal* 15: 1-9
- Numata, M. (1970) Conservation implication of bamboo flowering and death in Japan. *Biol. Conserv.* 2: 227-229
- 小川菜穂子・深町加津枝・奥敬一・柴田昌三・森本幸裕 (2005) 丹後半島におけるササ葎き集落の変遷とその継承に関する研究, ランドスケープ研究, 68(5): 627-632.
- Ohrnberger, D. and Goerrings, J. (1990) The bamboos of the world. International Book Distributors, 1010pp.
- Sack L (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127
- 斎藤誠子 (2008) 一斉開花年の異なるチュウゴクザサ集団の遺伝構造, 京都大学大学院農学研究科 修士論文
- 斎藤智之・清和研二 (2007) クローナル植物の生理的統合: チマキザサの資源獲得戦略, 日本生態学会誌, 57(2): 229-237.
- 西條好迪 (1990) 林内および林外におけるクマイザサ (*Sasa senanensis* (Franch et Savat.) Rehder) の地上部現存量とその関連形質. 日本草地学会誌 35(4): 358-362
- 『産経新聞大阪版』2008 年 7 月 10 日夕刊. ササ異変京菓子ピンチ
- 柴田昌三 (1988) 小型竹笹類の相対照度の違いによる生育差に関する研究, 造園雑誌,

- 51(5) : 138-143.
- 柴田昌三 (2003) 緑化植物としてのササ類の特性とその利用, 芝草研究 32 別 2 号 : 52-62
- 柴田昌三 (2006) 竹・笹のある庭 -観賞と植栽-, 創森社, 157pp.
- 柴田昌三 (2010) 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—, 日本生態学会誌 60: 51-62
- 四国森林管理局 (2009) ニホンジカによる食害からの再生を目指して—滑床山 (三本杭) でのミヤコザサ植生回復への取組—, 林野, 33 : 16-17
- Shimono Y, Kudo G (2005) Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. Ecol Res 20: 189-197
- Simmonds NW (1980) Monocarpy, calendars and flowering cycles in angiosperms. Kew Bull 35: 235-245
- Silvertown J, Charlesworth D (2001) Introduction to plant population biology. Blackwell Science, 347pp.
- Suyama Y, Obayashi K, Hayashi I (2000), Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. Molecular Ecology 9: 901-906
- 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関する一考察, 日本生態学会誌, 60: 97-106
- 鈴木貞雄 (1978) 日本タケ科植物総目録, 学習研究社, 384pp.
- Tabarelli M, Mantovani W (2000) Gap-phase regeneration in a tropical *montana* forest: the effect of gap structure and bamboo species. Plant Ecol 148: 149-155
- Takatsuki S (1983) The importance of *Sasa nipponica* as a forage for sika deer (*Cervus nippon*) in Omote-Nikko, Jpn J Ecol 33: 17-25.
- 武田一夫・柴田昌三・竹内典之・水島達朗 (2000) ミヤコザサによる寒冷地の道路法面緑化に関する研究(I): ミヤコザサの植栽後 2 年間の成長と環境条件の影響, 日本緑化工学会誌, 26(2):117-126.
- Takeuchi, K. (2010) Rebuilding the relationship between people and nature: the Satoyama Initiative. Ecol. Res. 25 : 891-897
- 田村淳 (2008) ニホンジカによるスズタケ退行地において植生保護柵が高木性樹木の更新に及ぼす効果—植生保護柵設置後 7 年目の結果から—, 日本森林学会誌, 90(3): 158-165
- 田村淳 (2010) ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護柵の設置年の差異が多年生草本の回復に及ぼす影響, 保全生態学研究, 15: 255-264
- Tang CQ, Li T, Zhu X (2007) Structure and regeneration dynamics of three subtropical midmontane moist evergreen broad-leaved forests in southwestern China, with special reference to bamboo in the forest understories. Can J For Res 37: 2701-2714
- Taylor AH, Jinyan H, Qiang ZS (2004) Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: a

- 12-year study. For Ecol Manage 200: 347-360
- Taylor AH, Qin Z (1988) Regeneration from seed of *Sinarundinaria fangiana*, a bamboo, in the Wolong giant panda reserve, Sichuan, China. Am J Bot 75: 1065-1073
- 寺井裕美・柴田昌三 (2002) ミヤコザサの維持と樹木実生の更新にエゾシカの採食が与える影響, 森林研究, 74: 77-86
- 寺井裕美・柴田昌三・日野輝明 (2009) 草食性哺乳類がミヤコザサの地上部と地下部に与える影響—採食排除後 4 年目の調査から, 日本緑化工学会誌, 34(3): 516-523
- 辻涼子・松村光子・横田岳人・佐藤宏明 (2009) シカの採食によるササ現存量の変化, 柴田 叡式・日野輝明編, 大台ヶ原の自然誌 森の中のシカをめぐる生物間相互作用, 東海大学出版会, pp.108-116
- 上田弘一郎 (1961) 竹林の開花枯死現象とその林相回復促進の対策(Ⅱ) 非開花竹の混生林における竹の開花と一連りの地下茎との関係. 京都大学演習林報告 33: 1-26
- Van Assche JA, Vanlerberghe KA (1989) The role of temperature on the dormancy cycle of seeds of *Rumex obtusifolius* L. Funct Ecol 3: 107-115
- Veblen TT (1982) Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forest and their influences in forest dynamics. Bull Torrey Bot Club 109: 474-487
- Wang W, Franklin SB, Cirtain MC (2007) Seed germination and seedling growth in the arrow bamboo *Fargesia qinlingensis*. Ecol Res 22: 467-474
- Wang YJ, Tao JP, Zhong ZC (2009) Factors influencing the distribution and growth of dwarf bamboo, *Fargesia nitida*, in a subalpine forest in Wolong Nature Reserve, southwest China. Ecol Res 24: 1013-1021
- 鷲谷いづみ (1989) 種子発芽の生態学: 方法論と展望の模索. 種生物学研究 13: 1-17
- 渡辺弘之 (1996) 樹木がはぐくんだ食文化, 研成社, 122pp.
- 渡辺政俊 (1987) 生態的立場から見た竹林施業に関する基礎的研究, 日本の竹を守る会, 144pp.
- Widmer Y (1997) Life history of some *Chusquea* species in old-growth oak forest in Costa Rica. In: GP Chapman (ed.) The Bamboos. Academic Press, London, pp. 17-31
- Widmer Y (1998) Flowering phenology of *Chusquea* bamboos with special reference to *Chusquea talamancensis* in Costa Rica. J Am Bamboo Soc 12: 1-20
- 養父志乃夫・駒走裕之・中島敦司・山田宏之 (1998) 緑化用ブナ科植物 9 種の種子発芽に与える温度等諸条件の影響, ランドスケープ研究 61: 497-500
- 養父志乃夫 (2009) 里地里山文化論 下 循環型社会の暮らしと生態系, 農山漁村文化協会, 223pp.
- 横山昌太郎 (2009) 食われると姿を変えるササ, 柴田 叡式・日野輝明編, 大台ヶ原の自然誌 森の中のシカをめぐる生物間相互作用, 東海大学出版会, pp.98-107
- Yokoyama S, Koizumi T, Shibata E (1996) Food habitat of sika deer as assessed by fecal

analysis in Mt. Ohdaigahara, central Japan, J For Res 1: 161-164