

## 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

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者	井鷲, 裕司
巻/号	60巻1号
掲載ページ	p. 89-95
発行年月	2010年3月

## 特集 Bamboo はなぜ一斉開花するのか？

～熱帯から温帯へのクローナル特性と開花更新習性の進化を探る～

# 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

井鷲 裕司

京都大学大学院農学研究科

Importance of clonal structure and assisted colonization for researches of reproduction ecology of bamboo species.

Yuji Isagi (Graduate School of Agriculture, Kyoto University)

要旨：タケ類の生活史は、長期間にわたる栄養繁殖と、その後の一斉開花枯死で特徴づけられる。タケ類に関しては、地下茎の形態と稈の発生様式、開花周期と同調性、開花後の株の振舞いなどにいくつかのパターンが知られており、それぞれの特徴をもたらし、究極要因や至近要因が解析・考察されてきた。しかしながら、タケ群落で観察される繁殖生態上の特性は、種が本来的に持つ特徴というよりは、たまたまその地域に人為的に導入された系統の性質であったり、あるいは群落を構成するクローン数が極端に少ないという事に起因する可能性がある。また、タケ類は開花周期が長いため、世代交代時に働く選択のフィルターが機能する頻度も低く、人為による移植の影響や移植個体群の遺伝的性質が長期間にわたって維持される可能性も高い。本論では、単軸分枝する地下茎を持つマダケ属 (*Phyllostachys*) とササ属 (*Sasa*)、仮軸分枝する地下茎を持つ *Bambusa arnhemica* の事例をとりあげ、群落の遺伝的多様性の多寡と開花同調性の有無に基づいて、開花現象を4つのタイプにわけ、タケ類の繁殖生態研究で留意すべき点を考察した。

キーワード：一斉開花、種特性、マダケ属、ササ属、*Bambusa*

## はじめに

タケノコによる稈の更新を長期間にわたって続けた後に一斉開花するというタケ類の特異な生活史は、広く一般に知られている。また、タケ類に見られる様々な地下茎の形態と開花特性の関係についても、それぞれの特徴をもたらし、究極要因や至近要因が考察されてきた。このような研究では、ある種が示す特徴は長い進化の歴史を経て獲得されてきたという事を前提とし、繁殖生態上の解析を進めることが多い。しかしながら、タケ類は有用であるがために、古くから移植が行われているものも少なくなく、また、世代時間が長いために、タケ類が示す繁殖生態上の特性は、種レベルの特徴というよりは、偶然、その地域に人為的に導入された限定された系統の性質であったり、群落を構成するクローン数が極端に少ないという事に起因する可能性がある。本論では、このような要因がタケ類の繁殖生態研究に及ぼす影響について、いくつかの分類群における具体例と共に考察する。

2009年6月12日受付、2009年11月19日受理  
e-mail: isagiy@kais.kyoto-u.ac.jp

## タケ類の生活史

タケ類の生活史は、長期間にわたる栄養繁殖と、その後の一斉開花枯死で特徴づけられる。しかしながら、世界には約80属1000種のタケが知られており、これらの繁殖特性を調べてみると、「長期間の栄養繁殖と一斉開花枯死」という表現だけではカバーできない例も少なくない。また、タケ類に関しては、地下茎の形態と稈の発生様式、開花周期と同調性、開花後の株の振舞いなどにいくつかのパターンがあるが、一般によく知られているのが、稈が密生し、株立ちになる熱帯性のタケと、稈が散生する温帯性のタケという区分だろう (McClure 1993)。つまり、典型的な熱帯産のタケは地下茎が仮軸分枝し、稈は密生したクランプを形成するが、温帯産のタケは、ある程度成長すると地下茎が水平に長く伸び、稈は地下茎から単軸分枝して発生し散生するというパターンである。もちろん、タケ類の多様な地下茎構造は単軸分枝と仮軸分枝の二つのタイプのみで説明しうるものではない。これらの中間的なものや、その組み合わせが知られており (McClure 1993)、更に、同一個体ですら成長段階によ

って地下茎の形態が大きく異なることがあることには注意が必要である。例えば、代表的な温帯のタケ類のマダケ属 (*Phyllostachys*) やササ属 (*Sasa*) の種は、典型的な単軸分枝の地下茎を持つものとして知られているが、幼植物の地下茎は仮軸分枝をおこなう。これらの種では植物体が生長するにしたがって単軸分枝を始め、稈が空間的に広がってゆく。

単軸分枝と仮軸分枝という地下茎の形態の違いは、稈の存在様式を決めるだけでなく、開花様式とも関連が認められている。すなわち、密生する稈を持つタケ類では、クランプレベルで同調するけれども、広い面積に散在するクランプ間では同調しない事が多い。もちろん、この現象には、後に述べるように、稈を密生させる *Bambusa arnhemica* F. Muell. が流域レベルで同調して開花する等、例外も知られている。地下茎が仮軸分枝をするタケにおいては、密生したクランプを構成する稈が開花同調するのは、それらが単一のクローンであるためと考えられる。これに対して、温帯に生育する稈が散生するタイプのタケは大面積にわたって一斉に開花枯死する事が多い (Makita 1998)。後者のタイプは広い面積の群落を形成することが多いので、出現頻度、被度、バイオマスなどの点において生態系内でも重要な地位を占め、一斉開花枯死の個体群動態や生態系に与える影響が報告されている (Nakashizuka 1988; Makita et al. 1993; Abe et al. 2002 など)。

この様に、タケ類において、地下茎の形態に由来する稈の存在様式 (散生と株立ち) と繁殖様式には関連性が認められており、それが、温帯から熱帯までの幅広い環境条件に適応している多彩なタケの進化様式と関連づけて理解することが試みられている (Makita 1998)。

しかしながら、多くの生物学的法則の例にもれず、この関連性にも例外は認められる。本論では、そのような例外のいくつかを紹介しつつ、タケの繁殖生態研究を行うに際しての注意点について考察してみたい。

## マダケ属

マダケ属のタケはアジアの温帯から亜熱帯地域に約 30 種と 200 程度の品種が知られており、単軸分枝を行うタケ類として代表的なものであり、稈は散生する。マダケを漢字で真竹と書く事にもあらわれているように、古くから本属の植物は代表的な竹として取り扱われてきており、群落の生産力や物質循環についても詳細な研究が行われている (例えば、Watanabe 1983; Isagi et al. 1993; Isagi 1994; Isagi et al. 1997 など)。日本には、本属の植物はモウソウチク *Phyllostachys heterocycla* (Carr.) Mitford、

マダケ *P. bambusoides* Sieb. et Zucc.、ハチク *P. nigra* (Lodd.) Munro var. *henonis* (Bean) Stapf の 3 種が野生状態で生育しているが、いずれも由来はあまりはっきりわかっていない。

開花周期はマダケで 120 年 (Janzen 1976)、モウソウチクで 67 年 (Watanabe et al. 1982; 長尾・石川 1998; 鈴木・井出 1998) と、いずれも、きわめて長いものであるが、開花同調性や開花後の植物体の更新様式は、マダケとモウソウチクで著しく異なったものとなっている。すなわち、日本のマダケのほとんどは 1960 年代に一斉に開花枯死したが、モウソウチクではそのような大面積の開花枯死現象は知られておらず、ごく小面積で開花するに過ぎない。マダケの開花は 1960 年代の一斉開花期以降、ほとんど知られていないが、モウソウチクの小規模な開花は毎年のように新聞や TV 等で散発的に紹介されている。

開花の結果得られた種子の稔性も両者で大きく異なっている。1960 年代に全国的に一斉開花したマダケでは、種子にほとんど稔性がなかったが、モウソウチクでは 40 ~ 80 パーセントの種子が正常に発芽する (Watanabe et al. 1982)。種子に稔性のないマダケは、1960 年代の一斉開花枯死後、一部生き残った地下茎が栄養繁殖を繰り返し、群落が再生された (Watanabe 1983)。モウソウチクに関しては、発芽した種子を圃場で育てることで、群落が再生し、播種から 67 年後に再び開花結実したことが複数例報告されている (Watanabe et al. 1982; 長尾・石川 1998; 鈴木・井出 1998)。これらの報告によってなされている 67 年という開花周期の特定は、タケ類の開花周期推定において、しばしば採られる方法、すなわち、実際に植物体の一生を追わずして、各種文献等 (古文書など、いわゆるグレーペーパーが多い) に基づく推定ではなく、実際に種子をまき、発芽と長い栄養成長期を経た後に開花した個体の観察に基づくものである点で、他のタケ類で行われている開花周期の推定とは一線を画すものである。

全国レベルで同調したマダケの一斉開花と種子の稔性の低さは、日本に生育するマダケが遺伝的にきわめて均一、あるいは単一クローンである可能性を示唆するものである。マダケの化石は中新世 (2300 万 ~ 500 万年前) に形成された地層からも見いだされており、古くから日本で野生状態にあったと考えられているが (北村・村田 1979)、氷河期の間に何らかのボトルネックを受けたのかもしれない。また、マダケはタケノコ、竹材ともに有用であるため、現在、日本各地の河川沿いに生育する個体が、限られた系統が人為的に移植されたものに由来するという可能性もある。日本のマダケ属植物の遺伝的多様性に

関してはミトコンドリア DNA を対象にした RFLP による簡単な報告例があるが (田口ほか 1988)、今後、より情報量の多い遺伝マーカーを用いた解析が待たれる。

日本で長期間にわたって維持されてきた田園地帯や里山には、ヒガンバナ、シャガ、ヤブカンゾウのように、有性生殖を行わず、人が移植した結果増えたと思われる植物が普通種として生育している。マダケのように人の生活に有用に活用できる植物は、活発に植栽されたことが想像される。マダケが広い面積に渡って一斉に開花するという特徴については、それが長い進化の結果、種の特長として獲得された形質である可能性とともに、人為的のごく限られた系統が広められた結果として得られた性質である可能性も否定できない。

モウソウチクは近年、里山で分布面積を増大させており、生物多様性保全の面から問題を生じているが (Isagi and Torii 1997; 鳥居・井鷲 1997)、日本に生育するようになった比較的近年のことである。図鑑類では 1736 年に中国から薩摩藩に持ち込まれたと記述されていることが多いが (北村・村田 1979; 村田 1989)、更に古くから持ち込まれていたとする説もある。また、持ち込まれた系統の数も明らかでない。最近、モウソウチクで開発されたマイクロサテライトマーカーを用いて解析した結果、日本に生育するモウソウチクは、新潟県から鹿児島県に至るまで、単一クローンといて良いほど、遺伝的に類似していることが明らかになった (小田ほか 未発表データ)。

モウソウチクにおいては、前述のように、開花結実種子に由来する個体を長期間にわたって育成した結果、開花周期が 67 年であることが明らかになっている。しかしながら、圃場で維持されている実生由来の群落を訪ねてみると、かならずしもすべての稈が同時に開花枯死しているわけではなく、2~3 年かけて、開花・枯死が進行していることもある。この様に、同一開花結実イベントに由来するけれども開花年にずれの認められる稈を遺伝解析した結果、開花年の違いは、クローンの違いに対応していることが明らかになった (Isagi et al. 2004)。一斉開花結実時に有性生殖によって得られた種子は、当然ながら、それぞれが遺伝的に異なった個体を生じる。圃場で維持されていたモウソウチク林は複数のクローンが混在したものであり、そのクローンの違いが 67 年後に 1~2 年の微妙な開花時期の違いを生んでいたのである。

先に述べたマイクロサテライトマーカーを用いた解析では、新潟県、静岡県、京都府、島根県、山口県、徳島県、愛媛県、熊本県、鹿児島県で採集したモウソウチクのサンプルはすべて同じ遺伝子型であった。ところが、各地

の圃場で維持されている実生由来の個体を同じマイクロサテライトマーカーを用いて解析すると、複数の遺伝子型をもつ個体が見いだされ、9 府県から採集したサンプル全体よりも個々の圃場に生育している個体間の方が遺伝的差異が大きいという驚くべき結果が明らかになっている (小田ほか 未発表データ)。

この現象は何を意味するのであろうか。日本全土に生育しているモウソウチクは、ほぼ単一クローンといて良いほど遺伝的に均一であり、そのほとんどが人為による移植と栄養繁殖に由来すると考えられる。日本ではモウソウチクは、毎年のようにどこかで開花し稔性のある種子を生産している。有性生殖の結果生まれた実生は組換えが起こっており、野生状態のものとは異なった遺伝子型を持っている。しかしながら、その様な個体は、圃場で育てるとそのまま大きく成長するけれども、野外において群落の更新にはほとんど貢献しておらず、野生状態では生育していないのである。この様にモウソウチクは、現在の日本ではもっとも分布面積が広いタケであるが、その由来や集団の遺伝的特性は人為的な持ち込みや移植の影響を強く受けていると考えられる。今後、中国に分布する個体との比較解析も必要である。

また、マダケに関しても開花結実様式から、日本に生育するものの遺伝的均一性が考えられるが、台湾に生育するマダケは稈鞘の形態が異なることから (岡村 1997)、遺伝的に異なった系統が分布していると考えられる。モウソウチクと同様に、日本国外に生育しているマダケとの系統関係や遺伝的多様性、遺伝的分化に関する解析が必要である。また、一斉開花後に生じる種子の稔性や一斉開花の同調性などについても比較解析が必要である。

以上のように、現在、日本においてももっとも親しまれているタケであるマダケ属植物に関しては、観察される繁殖生態上の特性が、種の特徴というよりは、人為的に導入された系統の性質であったり、あるいはクローン数が少ないという事に起因する可能性があり、タケ類の繁殖特性に関する一般的な考察を行う上で注意が必要である。

### ササ属

ササ類は世界的に見てもっとも北方まで分布を広げたタケ類である。日本ではしばしば林床で優占し、森林の動態や更新に強い影響を及ぼしている。現在のところ、日本に生育するササ属の植物としては 5 節、30~40 種程度の分類群が認識されているが (北村・村田 1979)、検討が必要である (村田 1989)。

ササ属やスズタケ属 (*Sasamorpha*) の植物が広い面積

にわたって一斉に開花・枯死する光景は人々の注目を集めてきた。林床で優占してきた群落の一斉枯死は、森林の更新過程にも当然、大きな影響を与えるものである (Nakashizuka 1988 ; Abe et al. 2002)。広い面積にわたるササ類の一斉開花枯死は稀な現象であるが、小面積では比較的高頻度で発生している。夏の開花時期にササの群生地を訪ねれば、たいていは、小規模な開花現象 (最も小さなものは1本の稈のみ) を観察することができるだろう。

ササ類の広い面積にわたる一斉開花枯死という同調性をもたらすのは、クローン構造であると考えられてきたが、遺伝マーカーを用いた解析によると、ササ群落のクローン構造はそれほど単純なものではなく、多くのクローンが混在しているという (Suyama et al. 2000)。小規模な開花枯死は、その様なクローン構造を反映しているとも考えられてきたが、最近のササ群落を対象とした詳細な遺伝解析によって、その点についても再考が必要となってきた。すなわち、これまで、ササ類では同一クローンが一斉開花し、そしてその後枯死すると考えられてきたのだが、大きく育ったクローンの全体が開花枯死するわけではなく、一部が生き残るということもあるようだ (本特集号の宮崎ほか (2010) および Miyazaki et al. (2009))。タケ類が一斉開花枯死することの究極要因として、飽食説があげられることが多い (Janzen 1976)。捕食者たちが食べきれないほど大量に生産された種子が成長していくためには、親は枯死して光条件を改善しなければならない。しかしながら、飽食によって被食されることを逃れた次世代の成長を促すために、すべての繁殖個体が枯れる必要はないだろう。有性生殖を行った植物体の一部が生き残り栄養繁殖する事で、保険として機能するという形質は、進化的にも安定であり世代間で継承されやすいものであるだろう。前述のように、日本のマダケは120年おきに開花しても稔性のある種子を生産していない代わりに、地下茎の一部が生き残り、群落が再生する。日本のマダケが実質上、有性生殖を行っていない理由は不明であるが、開花時に繁殖個体のすべてが枯れないという性質のおかげで、日本のマダケ群落は維持されているのである。この事は、ササ類において最近見いだされた、同一クローン内の部分的開花という現象と関連するものであり、タケ群落の維持メカニズムという点で興味深いものである。

#### 株立ちするタケ *Bambusa arnhemica*

オーストラリア北部の河川沿いには *Bambusa arnhemica*

というタケが生育している。*B. arnhemica* は典型的な仮軸分枝タイプの地下茎をもつ種である。稈の高さは15メートル程度、稈が密生したクランプは、直径数メートルに達する。本種は1990年代から開花を続けているが、オーストラリアにおける生育地全体の開花を詳細に継続調査した結果、流域ごとに開花年が同調していることが明らかになっている (Franklin 2004)。開花の同調性をもたらす要因について明らかにするために、*B. arnhemica* のマイクロサテライトマーカーを開発し (Kaneko et al. 2008)、本種の集団レベルの遺伝構造について解析した結果、生育地の河川流域ごとに、遺伝的にまとまったクレードは認められたものの、同調している個体がそれぞれ同一のクローンというわけではなく、同一河川沿いに生育する異なったクローンが同調して開花・枯死していることがわかった (井鷲ほか 未発表データ)。更に、密生した稈で構成されるクランプの中には複数のクローンから構成されるものもあることがわかった (Franklin et al. 2008)。

先にも述べたように、密集するクランプを構成する種では、一つのクランプは一つのクローンに由来するがゆえに開花同調すると考えられてきた。*B. arnhemica* は典型的な仮軸分枝の地下茎を持ち、密生するクランプを形成する種であるが、複数のクローンからなるクランプ全体が同時に開花するのに加えて、かなり広い面積にわたって、異なったクローン個体であるクランプ間で開花は同調している。本種における開花特性、すなわち、異なったクローン間の同調はどのように形成されたのであろうか。現在のところ、タケ類の長い開花周期を決定づける遺伝子座や、発現のメカニズムが明らかになっていないので、多くの推測をいれざるを得ない。*B. arnhemica* に関しては、同調して開花することで適応度が上がるという進化的利点があるために、流域ごとの開花同調パターンが形成されてきたとも考えられるが、その一方で、オーストラリアにおける *B. arnhemica* は、人為的に外部から持ち込まれたものと考えられているため、開花同調のパターンがそれぞれの流域に持ち込まれた系統の性質を偶然に引き継いでいるだけという可能性も否定できない。また、群落間の地理的距離と遺伝的距離の関係を解析すると、オーストラリアにおける *B. arnhemica* 個体群は地理的な隔離よりも開花年の違いが個体群間の遺伝的差異に影響していることも明らかになっている (井鷲ほか 未発表データ)。

表 1. タケ類に見られる群落の遺伝的構成と開花同調性。

	群落の遺伝的構成	
	単一クローンまたは遺伝的に類似	複数クローンまたは遺伝的に多様
開花同調	タイプ A ●単一クローンまたは遺伝的類似性により開花同調 ●栄養成長が卓越するタケ類では普遍的？ ●移植の影響	タイプ B ●複数の異なったクローンが同調して開花 ●開花同調を起こす至近要因や究極要因の存在 ●移植の影響もあり得る？
開花非同調	タイプ C ●単一クローンの一部のみが部分的に開花 ●これまで考えられていたより多い？ ●一斉開花枯死と更新失敗による個体群消滅を防ぐ？	タイプ D ●開花要因や開花周期の異なる複数クローンが存在

### タケ群落の遺伝的構成と開花同調性

単軸分枝する地下茎を持つマダケ属とササ属、仮軸分枝する地下茎を持つ *B. arnhemica* の事例を紹介してきたが、タケ類の群落の遺伝的構成と開花同調性について、簡単にとりまとめ、タケ類の繁殖生態研究で留意すべき点を考察してみよう。タケ類の群落は開花同調の有無と群落の遺伝的多様性の多寡に基づいて4つのタイプに分ける事ができる (表1)。

タイプ A は群落が単一クローン、あるいは、遺伝的にきわめて類似した稈によって構成されるが故に群落レベルで開花が同調するというものである。長期間にわたって地下茎の伸長を繰り返すタケ類ではこのケースは多く見られるものと思われる。また、経済的価値を持つタケ類では、単一または、ごく少数のクローンが移植され、それが大きな群落に成長する事が考えられるので、タイプ A は、普遍的に見られるケースと考えられる。

タイプ B は遺伝的に多様なクローンによって群落が構成されているにもかかわらず、開花同調が起こるケースである。開花同調の至近要因や究極要因を解析する上では興味深いケースである。タケ類の開花現象に関わる研究では、遺伝解析によってタイプ A と B をはっきりと区別しないと、解析結果の解釈に無用な混乱をもたらさだろう。また、*B. arnhemica* の項でも考察した様に、長い開花更新周期を持つタケ類は、ヒトによる移植の影響を長く保持することが考えられるので、現在、複数の異なったクローンが開花同調しているとしても、それが淘汰の結果形成されたパターンであると簡単に断定できないことにも注意しなければならない。

タイプ C は遺伝的には均質であるにもかかわらず、開花が同調しない、あるいは、部分的に開花するというもの

のである。従来から、種が持つ性質として、部分開花するタケがあることは知られているが (Janzen 1976)、タイプ C で注目すべきは、ササ属のように、これまで同一クローンは一斉開花枯死すると当然のように考えられてきたものでも、遺伝解析すると、同一クローン内に開花・枯死せず、栄養成長続けるものが見いだされた事である (本特集号の宮崎ほか (2010) および Miyazaki et al. (in press))。これは、同一クローンであっても完全な一斉開花枯死を行わないことで、クローンが有性生殖による更新に失敗したときに保険として機能しているのであろう。タイプ C は、タケ類が示す長期間の栄養成長と一斉開花枯死という生活史の進化を理解する上で、タイプ B とともに解析対象として興味深いものである。

タイプ D は遺伝的に異なった個体によって群落が構成されており、また、開花同調も見られないというものであり、タケ類の開花同調の研究では、あまり注目されてこなかったものである。しかしながら、例えば、林床のササ群落の中で、毎年のように開花する少数の稈について、その開花メカニズムや適応度を明らかにすることは、一斉開花のメリットを評価する上で比較の重要であり、その点で注目すべきものである。

### おわりに

ある生物分類群が示す特徴は、長い進化の歴史を経て獲得されてきたという事を前提として、繁殖生態上の解析を進めることが多い。しかしながら、

いくつかの例を示して見てきたように、タケ類の生活史、特に繁殖生態を解析するにあたっては、その特徴が分類群が持つ特徴なのか、あるいは、群落のクローン構造に起因するものなのかを区別することが必要である。

タケ類は、発芽後、長期間にわたって地下茎の伸長と稈の更新を続けるため、外見からは多数の個体からなる群落に見えても、一つあるいは、きわめて少数のクローンにより形成されている可能性がある。この場合、群落が示す繁殖特性は、その分類群が本来持つ特徴に加えて、少数のクローンによって群落が構成されているという事実起因する特徴を重ね合わせて観察していることになる。大面積にわたる開花の同調という現象に関しても、異なったクローン間で同調している場合(表1のタイプB)と、クローンが1つである故に、一見多数の稈が同調して開花している場合(表1のタイプA)では意味が異なる。タケの繁殖生態の理解のためには両者を正確に識別しなければならない。また、タケ類は古くから有用植物としてタケノコや稈が利用されてきた。様々な人工の素材や食材にあふれた現代とは異なり、過去の生活においては、タケ類は、より重要な植物であったはずであるし、より活発に移植もなされていたであろう。そのような状況を反映して、タケ類では、一見、自然群落に見えるものでも、人による植栽に由来する群落が少なくない。そのような状況は特定の群落にとどまらず、種全体で、あるいは属全体においてすら自然分布や由来が不明なものすらある。更に、タケ類は有性生殖による世代交代に長い時間を要するため、移植された時の遺伝的性質が長期間にわたって維持される可能性も高い。また、タケ類は開花周期が長いこと、世代交代時に働く選択のフィルターが機能する頻度も低いであろう。それだけ、人為による移植の影響、移植個体群の遺伝的性質が長期間にわたって維持される可能性が高い。従って、例えば、群落全体が一斉開花する種においても、その繁殖生態上の特徴が、種が持つ特徴なのか、あるいは、たまたま、ごく少数のクローンが人為的に移植されたために由来するのか、注意を要する。

タケ類の繁殖特性を正しく理解するためには、群落の履歴を可能な限り明らかにすると共に、高精度で情報量の多い遺伝マーカーから得られる情報を活用する事が必要であろう。

## 謝 辞

本研究の一部は、文部科学省科学研究費(課題番号20380092)によって行った。

## 引用文献

Abe M, Izaki J, Miguchi H, Masaki T, Makita A, Nakashizuka

- T (2002) The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *J Veg Sci* 13:565-574
- 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, Kaneko S, Yamasaki N, Isagi Y (2008) Some wild bamboo clumps contain more than one genet. *Aust J Bot* 56:433-436
- Isagi Y, Kawahara T, Kamo K (1993) Biomass and net production in a bamboo *Phyllostachys bambusoides* stand. *Ecol Res* 8:123-133
- Isagi Y (1994) Carbon stock and cycling in a bamboo *Phyllostachys bambusoides* stand. *Ecol Res* 9:47-55
- Isagi Y, Kawahara T, Kamo K, Ito H (1997) Net production and carbon cycling in a bamboo *Phyllostachys pubescens* stand. *Plant Ecol* 130:41-52
- Isagi Y, Shimada K, Kushima H, Tanaka N, Nagao A, Ishikawa T, Onodera H, Watanabe S (2004) Clonal structure and flowering traits of a bamboo (*Phyllostachys pubescens* (Mazel) Ohwi) stand grown from a simultaneous flowering as revealed by AFLP analysis. *Mol Ecol* 13:2017-2021
- Isagi Y, Torii A (1997) Range expansion and its mechanism in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. *J Sustain Forest* 6:127-142
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annu Rev Ecol Syst* 7:347-391
- Kaneko S, Franklin DC, Yamasaki N, Isagi Y (2008) Development of microsatellite markers for *Bambusa arnhemica* (Poaceae: Bambuseae), a bamboo endemic to northern Australia. *Conserv Genet* 9:1311-1313
- 北村二郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑 木本編 [II]. 保育社, 大阪
- Makita A (1998) The significance of the mode of clonal growth in the life history of bamboos. *Plant Sp Biol* 13:85-92
- Makita A, Konno Y, Fujita N, Takada K, Hamabata E (1993) Recovery of a *Sasa truboiana* population after mass flowering and death. *Ecol Res* 8:215-224
- McClure FA (1993) *The Bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington and London
- 宮崎祐子・大西尚樹・日野貴文・日浦 勉 (2010) 開花特性と遺伝構造が示すササ類(オモエザサ)の非一回繁殖性. *日本生態学会誌* 60:73-79
- 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
- 村田 源 (1989) イネ科. (佐竹義輔・原 寛・亙理俊次・富成忠夫編) 日本の野生植物木本II. 平凡社, 東京, pp 254-261
- 長尾精文・石川敏雄 (1998) 森林総合研究所における実生由来モウソウチクの一斉開花. *森林防疫* 47:11-14
- Nakashizuka T (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo

- (*Sasa kurilensis*). Ecol Res 3:21-35
- 岡村はた (1997) タケ. 植物の世界11. 朝日新聞社, 東京, pp 13-20
- Suyama Y, Obayashi K, Hayashi I (2000) Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. Mol Ecol 9:901-906
- 鈴木 誠・井出雄二 (1998) 東京大学千葉演習林のモウソウチク67年生で開花. 森林防疫 47:9-10
- 田口文緒・寺地 徹・常脇恒一郎 (1988) マダケ属植物3種のミトコンドリアDNAからみた種内及び種間変異. Bamboo J 6:29-36
- 鳥居厚志・井鷲裕司 (1997) 京都府南部における竹林の分布拡大. 日本生態学会誌 47:31-41
- Watanabe M (1983) On the productivity of a *Phyllostachys bambusoides* stand in recovery from flowering. J Jpn For Soc 65:89-93
- Watanabe M, Ueda K, Manabe I, Akai T (1982) Flowering, seeding, germination, and flowering periodicity of *Phyllostachys pubescens*. J Jpn For Soc 64:107-111