

## 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～

## タケ・ササ類の一斉開花に関する一考察

陶山 佳久\*・鈴木 準一郎\*\*・蒔田 明史\*\*\*

\* 東北大学大学院農学研究科

\*\* 首都大学東京大学院理工学研究科

\*\*\* 秋田県立大学生物資源科学部

For the comprehension of gregarious flowering in bamboos, Yoshihisa Suyama (Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University), Jun-Ichirou Suzuki (Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Metropolitan University), Akifumi Makita (Faculty of Bioresource Sciences, Akita Prefectural University)

要旨：近年のDNA分析技術の発展を背景としたジェネット識別データ等の蓄積により、タケ・ササ類の一斉開花に関する新たな視点が加わり、関連する議論を整理する必要があると考えられた。そこで本稿では、タケ・ササ類の一斉開花に関して、いくつかの用語の定義と仮説の提唱を行った。まず一斉開花の概念を整理し、開花の個体性と規模を明確に分けて表現することとし、「同調開花」、「単独開花」、「広域開花」および「小規模開花」という用語の使用を提唱した。次に、ジェネット混在型の空間分布構造が、タケ・ササ類の一斉開花性を強化する要因の一つになりうることを指摘し、「ジェネット混在型競争回避仮説」として提唱した。また、典型的な一回繁殖・一斉開花性には合致しない現象として「再開花」、「開花後生残稈」、「再生稈」、「小規模開花」、「一斉前小規模開花」および「一斉後小規模開花」に注目し、これらが一回繁殖・一斉開花性のリスク回避（保険）システムとして機能しうることを指摘した。最後に、個体群内に生じる可能性のある長周期開花性の突然変異は、長寿命クローナル植物のジェネット混在型高密度優占個体群において固定されやすいことを説明し、長期待機型一斉開花性の進化メカニズムの一つとして考えられることを提案した。

キーワード：ジェネット識別、クローナル植物、同調開花、部分開花、競争回避仮説

## はじめに

Janzen (1976) などにより古くから注目されてきたタケ・ササ類の一斉開花現象は、近年になって新たな視点による議論の対象として新展開を迎えている。その背景には、この分野の研究にDNA分析技術が導入され、これまで把握することのできなかつたジェネット識別データが得られるようになったことがあげられる (Suyama et al. 2000 ; 陶山 2001 ; Isagi et al. 2004 ; Franklin et al. 2008 ; 松尾ほか 2008 ; Kitamura and Kawahara 2009 ; Miyazaki et al. 2009 ; および本特集の松尾ほか 2010 ; 宮崎ほか 2010 ; 井鷲 2010)。さらに、長期におよぶ個体群動態データなどの綿密な調査結果が蓄積し始めたこと (Makita 1992, 1996 ; Makita et al. 1993 ; 蒔田ほか 2004 ; Taylor et al. 2004 ; およ

2009年11月10日受付、2010年2月1日受理

\*e-mail: suyo@bios.tohoku.ac.jp

び本特集の田中ほか 2010) や、開花記録等の精査と現地調査とが組み合わせられ、情報が整理されつつあることなど (例えば本特集の柴田 2010) が、一斉開花現象に関する新たな議論の原動力となったと言える。本特集は、これら新展開のもとになった最新の成果を結集したものである。

本特集での成果を概観することで最初に見えて来たのは、タケ・ササ類の一斉開花に関して、概念を再整理することの必要性である。すなわち、開花習性に関して正確な議論をおこなうために、対象とすべき一斉開花現象をその用語の定義を含めて整理・明確化する必要があるということである。その第一には、一斉開花と部分開花それぞれの意味を明確にすることがあげられる。これは単に用語の問題だけでなく、タケ・ササ類の開花習性全般に関する議論の前提となるべき事項であると考えられるため、本稿で最初にとりあげた。

次に、「一斉開花とはどのような現象か？」という問題を整理し、さらに最新の個体識別データを併せて検討することにより、一斉開花性を強化する要因がひときわはっきりとしたイメージとして浮かび上がって来た。タケ・ササ類が一斉開花する理由についてはすでに諸説あるが（Janzen 1976；Simmonds 1980；Campbell 1985；西脇 1995）、それらを実際に証明することは難しいというのが現状である。本稿で提唱する一斉開花の要因に関する仮説は、先行研究により提唱された仮説と完全に独立ではないが、個性性の認識に基づく個体の空間分布パターンを理解した上での説明は、これまでになかった説得力をもっている。そこで本稿では、個体識別データの裏付けから得られた視点に絞って、一斉開花の要因を説明する試みを行った。

このようにして一斉開花の要因について考察するうち、これまでタケ・ササ類の繁殖生態として観察されてきたもののなかに、一回繁殖・一斉開花のリスク回避として解釈できる現象の存在に気づいた。つまり、個体群の更新という視点からすると、個体が一生に一度しか開花せず、一斉に枯死してしまうというシステムは、ただ一度の更新機会しかもたない一見リスクな生活史だとも思える。しかし、従来はあまり注目されてこなかったが、ササの生活史の中には一斉開花時の更新失敗を「保障」するメカニズムと解釈できる現象がある。現段階では、この「保険」メカニズムは仮説にすぎないが、一斉開花性の理解を深めるための問題提起という位置づけで、「一回繁殖・一斉開花による更新のリスク回避（保険）システム」としてまとめてみたい。

さらにこれらの考察を進めると、タケ・ササ類の長期待機型一斉開花性が進化するメカニズムについても仮説が浮かび上がって来た。本特集では、長周期性のメカニズムについてはあまり触れていないが、一斉開花性に密接に結びついた特性として、今後検証すべき課題の提唱という意味でまとめることとした。

本稿では、上記で示した4点について議論を絞ってまとめることで、この特集の総括としたい。すなわち、タケ・ササ類を対象として、1) 一斉開花に関する用語の整理、2) 一斉開花を強化する要因、3) 一回繁殖・一斉開花による更新のリスク回避（保険）システム、4) 長期待機型一斉開花性の進化メカニズムについて、それぞれ情報と論点を整理するとともに、今後の研究の方向性の一助とすべく、仮説の提唱を行う。

## 一斉開花に関する用語の整理

遺伝マーカーを用いたジェネット識別技術が導入される以前には、ササの開花現象における個性性の情報は取得し難いものであった。つまり、従来「一斉開花」とは、群落の大部分のラメットが「広範囲」にわたって同時に開花することを漠然と指す用語として多くの場合用いられてきた。McClure (1966) は「ある世代のタケが全て同時に繁殖段階に入ること」と説明したが、本特集の冒頭論文で蒔田ほか (2010) が説明したように、現実的に「全て」を確認することは不可能に近い。言い換えると、これまでは主に技術的な制約によって、複数ジェネットの開花同調性を厳密に規定することができないままに開花習性が論じられてきたと言える。このことは単に用語上の問題だけでなく、しばしば一斉開花現象の本質的な理解を妨げるという問題を生み出してきた可能性がある。例えば、本特集で紹介されているような「一斉開花」の事例には、1ジェネットによる単独の開花と、複数ジェネットの同調した開花が混在している。私たちはこれらを異なる開花現象として区別すべきだと考えた。なぜならば、この点がタケ・ササ類の開花習性の進化を考える上で本質的な問題だと捉えているからである。しかしながら、これらの異質な開花現象は、これまでに適切な定義や用語がないために、「一斉開花」という一つの言葉でしばしば混同して表現されてきたと考えられる。そこで本節では、「一斉開花」に関する用語を中心として、特に個性性の情報を重視した用語の整理と提案を行う。

### 開花の個性性に基づく用語：同調開花と単独開花

先にふれたとおり、従来用いられてきたタケ・ササ類の「一斉開花 (gregarious flowering あるいは mass flowering)」という用語には、「複数ジェネットの開花の同調性」という概念と「開花の広域性」という概念が混在していることに問題がある。私たちは、タケ・ササ類の開花現象を理解するためには、この二つを明確に区分して認識することが必要であると考え、以下のように整理することとした。

まず、「一斉開花」という用語自体については、従来の用法やタケ・ササ類以外でも用いられる汎用性の高い用語であることを考慮して、「広域にわたって群落の大多数のラメットが同時に開花する現象」という広い意味の用法を継承することとし、個性性の概念を特に規定しないまま用いることが妥当であると考えた。個性性の概念を含む用語としては、別の用語を用いるほうがわかりやす

いと考えたためである。すなわち、複数ジェネットが同調した開花であるか否かを明確に示す用語としては、ここで別途「同調開花 synchronous flowering」および「単独開花 single-genet flowering」という2つの用語を再定義して提唱することとした。「同調開花」は、複数のジェネットによる同調した開花を指し、その対語である「単独開花」は、単一ジェネットによる単独の開花を指す。双方の違いは、開花ジェネットが複数であるかどうかだけである。

従来の「同調開花」という用語は、1) 広域にわたる複数ラメット（必ずしも複数ジェネットではない）の同調した開花という用法と、2) 開花規模に関わらず、複数ジェネットの同調した開花という、両方のイメージを含んで用いられてきた。このうち、1) の用法については、先に述べた「一斉開花」の用法と変わらない。そこで本稿では、「同調開花」という用語は2) の「複数のジェネットが同時に開花すること」に限って用いることを提案したい。補足すると、1) の意味する「一斉開花」の中の、より限定された意味として「同調開花」を位置づける。この提唱は McClure (1966) による定義を、現在の調査技術レベルに即して再構築したものである。つまり、McClure (1966) の言う「ある世代のタケ全て」の開花同調を条件とはせず、「複数ジェネット」の同調を条件とするわけである。これは、本特集で井鷲 (2010) が「複数の異なったクローンが同調して開花」する「タイプB」として区分しているものと同義である。本特集では、柴田(2010)の *Melocanna baccifera*、田中ほか (2010) のタケ3種、松尾ほか(2010)のチュウゴクザサ (*Sasa veitchii* var. *hirsuta*)、井鷲 (2010) の *Bambusa arnhemica* の例が、ここで定義した「同調開花」にあたる。

この定義に従うと、例え開花範囲が広域に及ぼうとも、それらを構成するものが1ジェネットであるならば、それは「同調開花」ではなく「単独開花」と呼ぶことができ、混同すべきではないケースを明確に区別することができる。例えば、本特集で宮崎ほか (2010) が報告したオモエザサ (*Sasa pubiculmis* subsp. *pubiculmis*) の例や、河原 (2010) が紹介しているオクヤマザサ (*Sasa cernua*) の例 (Kitamura and Kawahara 2009) がこれにあたる。さらに一歩進めると、本特集の井鷲 (2010) の分類で、「タイプA」の「単一クローンまたは遺伝的に類似しているがゆえに開花同調」として区分されたもの（人為的な株分けなどの後に、体細胞突然変異によって遺伝的な違いが一部に認められる株どうしの同調した開花）は、「単独開花」現象の一形態として含めるべきであろう。したがって、井鷲 (2010) が警告しているとおり、遺伝的に類似した

マダケ (*Phyllostachys bambusoides*) 群落の大規模開花も、むしろ単独開花の一形態として考えた方がいいのかもしれない。以上のように本稿での定義に従うと、これまで「一斉開花」として混同して表現してきたものを、「同調開花」と「単独開花」として明確に区別して表現することができる。

#### 開花規模に基づく用語：広域開花と小規模開花

上記の「開花の個性性」の認識に基づく用語とは別に、より一般的に認識できる「開花規模」に基づく用語も整理しておく、さらに正確な記述が可能である。これらについて私たちは、「広域開花 extensive flowering」および「小規模開花 small scale flowering」という用語を提唱したい。文字通り、「広域開花」は単に広範囲での開花を指し、その対語である「小規模開花」は狭い範囲での開花（局所開花 local flowering）あるいは密度の低い散在的な開花（散在開花 scattered flowering）を指す。いずれも構成ジェネットが複数であるかどうかは考慮しない。もちろん、どれだけの面積（範囲）であれば広域（あるいは小規模）であるのかを定義することは困難であるが、個性性とは関連づけずに開花域の広さあるいは密度のみについて表現することによって、意図する情報を限定できる。実際のところ、開花現象を観察した時点では個性性の認識情報は得られないことが普通なので、曖昧さを含みながらもその用途は広いと考えられる。ここで重要なのは、前述した「開花の個性性」と、ここでの「開花範囲」とはそれぞれ独立した概念なので、それらを組み合わせた表現が可能なことである。つまり、従来「一斉開花」と認識された事象には、二つの概念の用語を組み合わせることで、「広域同調開花（広域で複数ジェネットが開花）」および「広域単独開花（広域だが単独のジェネットが開花）」と表現すべき例があることはすでに述べたとおりで、このように明確な表現による区別ができる。他の組み合わせとしては「小規模同調開花（小規模だが複数ジェネットが開花）」と「小規模単独開花（小規模で単独ジェネットが開花）」があるが、これらの例については後述する。このように用語を再定義して表現することにより、個性性に注目した上で開花現象をより明確に記述することが可能となる。なお、「広域開花」は、一般的な用語として定義した「一斉開花」にほぼ置き換えることができ、「小規模開花」は後述する「部分開花」にほぼ置き換えることができるが、開花規模に関する「広域」「小規模」の用語から個性性の概念を排除して、単純に「規模」のみに着目した用語として用いることによって、上記の

ような組み合わせによる直感的に理解しやすい記述が可能になる。このことが、本稿であえて新しくこれらの用語を提唱する意図の一つである。

さて、タケ・ササ類の開花習性に関しては、「一斉開花」の対語として「部分開花 sporadic flowering」という用語が用いられることがある (McClure 1966)。本稿での「一斉開花」に関する定義に合わせて、この用語についても整理する必要がある。これまで「部分開花」という用語は、「小規模開花」の定義と同じく 1) 狭い範囲での開花 (局所開花) あるいは 2) 密度の低い散在的な開花 (散在開花) として用いられてきた。つまり、1) 広い群落の中のごく小面積で開花したという意味と、2) 開花域の中で開花率の割合が低いという意味の、両方の概念を含んだ用語であった。また、「一斉開花」の用語と同様に「開花の個体性」については考慮されずに用いられてきた。つまり、「部分」というのが、個体群内の「部分」なのか、個体内の「部分」なのかを区別していない。そこで私たちは、「部分開花」という用語については以下のように整理することとした。まず、「部分開花」という用語自体については、なるべく「小規模開花」に置き換えて用いる (すなわち、個体性を排除して規模だけについて表現する) ことが妥当であると考えた。そのうえで、さらに「小規模開花」の詳しい記述として「狭い範囲での開花」なのか「密度の低い散在的な開花」なのかを表現する必要がある場合には、それぞれ「局所開花」および「散在開花」という用語を用いればよい。次に、「一斉開花」の用語と同様に、開花の個体性を考慮した表現を考えてみると、実は新たな用語を定義する必要はなく、前述の用語の組み合わせによって表現できることがわかる。つまり、複数ジェネットによる小規模の開花は「小規模同調開花」、単独ジェネットによる小規模の開花は「小規模単独開花」として明確に表現することができる。ただし、「小規模単独開花」の場合には、ジェネット内の全部なのか一部なのかを表現しきれっていないので、その場合には「1 ジェネット全体の」や「1 ジェネット内の一部分による」などの言葉を補って表現する必要があるだろう。なお、「小規模同調開花」の例としては、後述する *Melocanna baccifera* の「ずれた開花」時に、複数のジェネットが同調して小規模に開花したケースをあげることができる (陶山ほか 2009)。「小規模単独開花」の例は、いわゆる「部分開花」として頻繁に観察されているササ類の小規模な開花が、単独ジェネット内の一部の稈の開花である例として報告されている (松尾ほか 2010)。

### 一斉開花前後の小規模開花：一斉前小規模開花と一斉後小規模開花

さて、ここで一步進んで、一斉開花に関わる開花現象をさらに細かく整理して用語を定義したい。本特集で柴田 (2010) が指摘しているとおおり、一斉開花年の前後には、しばしば小規模な開花が見られることが知られている。われわれはこのような開花のことを、それぞれ「走り咲き」および「咲き遅れ」などとして表現してきた。柴田 (2010) が報告した *Melocanna baccifera* の調査対象個体群では、広域同調開花の前後に少なくとも 1 年ずつ小規模同調開花現象が見られた。本特集での田中ほか (2010) のタケや、松尾ほか (2010) のチュウゴクザサ、さらには蒔田ほか (2004) が報告しているチシマザサ (*Sasa kurilensis*) の例など、同様の「ずれた開花」は、観察例としてむしろ一般的と言えるだろう。

このような小規模な開花は、短期的な観察では一斉開花との関連性が認識できず、開花特性の理解を妨げる要因の一つとなって来た可能性がある。そこで私たちは、柴田 (2010) の言うように、一斉開花にともなうこれらの小規模な開花を一連の開花現象としてとらえるべきだと考えた。そして、一斉開花に先立って小規模に開花する現象であるいわゆる「走り咲き」を「一斉前小規模開花」として、遅れて咲くいわゆる「咲き遅れ」を「一斉後小規模開花」として名付け、単なる「小規模開花」ではなく、一斉開花スケジュールの一部として位置づけることとしたい。ここで、一斉開花からのどの程度の「ずれ」を「一連のもの」として見なせばよいのかを定義することは難しいが、便宜的に「本質的に同一の開花メカニズムの狂い (ずれ) によるもの」と考え、具体的には数年以内のずれを想定したものとする。なお、ここであえて漠然とした用語である「一斉」を用いたのは、このような「ずれた開花」は、本特集の中でも見られるとおおり同調開花においても単独開花によっても観察されているためであり、あえて個体性を考慮しない包括的な用語が適切だと考えたためである。

### 用語に関するまとめ

ここで、本稿で提案した用語の用法を整理しておく。まず、個体性の概念を含まない一般的な用語として「一斉開花」を認めた。つぎに、個体性の概念を示す用語として、「同調開花」と「単独開花」という 2 つの用語を、開花規模の概念のみを示す用語としては、「広域開花」および「小規模開花」という用語を定義した。これらの用語の便利な点は、二つの概念を組み合わせた記述が可能

なことである。つまり、「一斉開花」あるいは「広域開花」の中には「広域同調開花」と「広域単独開花」が、「小規模開花」の中には「小規模同調開花」と「小規模単独開花」があるという関係になる。さらに小規模開花種の分布まで表現したい場合には、「小規模」を「局所」あるいは「散在」に置換えて、「局所単独開花」のように用いれば良い。「一斉開花」という広義の用語とともに、必要に応じて組み合わせて使うことで、誤解を生まない正確な表現が可能となるだろう。一方、一斉開花の前後に見られる小規模な開花を、それぞれ「一斉前小規模開花」および「一斉後小規模開花」と名付け、一斉開花スケジュールの一部として位置づけた。

### 一斉開花性を強化する要因

本特集においても複数の著者が説明しているとおり、タケ・ササ類が一斉開花する理由としては、Janzen (1976) による「捕食者飽食仮説」や、Nicholson (1922) などによる「親子間の競争回避仮説」、そのほか「風媒仮説」(Jackson 1981) などが考えられている。これらの説は、いずれも究極要因の少なくとも一部を説明していると考えられ、一斉開花メカニズムの進化においてそれぞれポジティブな働きをしている可能性がある。これらの説に加え、ここで著者らがあえて取り上げたいのは、個体識別データによって明らかになった詳細なジェネット空間分布構造の実例を裏付けとした視点である。

本特集での松尾ほか (2010) によるチュウゴクザサのジェネット空間分布構造は、重要な示唆に富む内容を示している。確かに、単軸型地下茎による散生型の種分布をベースに考えると、数多くのジェネットが複雑に入り交じって分布する状況は不自然ではなく、むしろ理にかなっている。しかし、更新から少なくとも何十年にもわたってクローナル成長を続け、開花を迎える段階にまで成熟した群落では、長期間におよぶ間引きによって個体数が減少し、少数の優勢なジェネットのみが優占する単純なジェネット空間分布構造を有するのではないかと予想することもできた。現に、松尾ほか (2010) が示したチシマザサのジェネット構造は、まさに少数ジェネットの排他的な場の占有を示していた。しかし、一方のチュウゴクザサについて示された空間分布構造図は、この予測に全くあてはまらなかった。本特集の中では詳しく述べられてはいないが、柴田 (2010) が報告した *Melocanna baccifera* の一斉開花群落においても、多くのジェネットが入り交じるように分布している構造が示さ

れている (陶山ほか 2009)。これまでは技術的な制約により、一斉開花時のジェネット空間分布構造が全く不明であったため、それぞれの種がもつジェネット空間構造と開花習性とを合わせて考えることはできなかった。近年得られているこれらの新しい成果は、一斉開花の究極要因を論じる上で力強い説得力をもつ。

理解を助けるために、典型的な例を用いて説明する。松尾ほか (2010) によるチュウゴクザサの事例で示されたように、1) 高密度に一種が優占し、2) 異なるジェネットのラメットが隣接して混在する個体群を想定すると、単一個体だけが非同調的に開花・枯死することは適応的でないことが容易に理解できるであろう。すなわち、このような空間分布構造の特徴と高い光要求性を示す生理的特性を合わせて考えると、単独開花由来の実生が発生しても、周囲の非開花ジェネットに被陰されてしまい、生残して更新できる見込みは極めて低い。このようにして単独開花・枯死という形質は即座に淘汰されてしまうであろう。もちろん、そもそも単独開花では自殖せざるを得ず、近交弱勢によって結実率・生存率・成長率などの低下が想定されるし、捕食者の存在によっても単独開花が不利になることが想定され、これらは一斉開花性を強化する主要な要因として挙げられる。これらの説明については「風媒仮説」や「捕食者飽食仮説」によってすでに指摘されている。本稿で強調したいのは、ジェネット空間分布構造の実例を裏付けとした競争の視点である。「親子間の競争回避仮説」では、1 ジェネットがある程度の広さを占有し、親個体による強い被陰が想定される熱帯性の株立ちのタケなどについて、同様の説明をしている。この説明は、親が枯死することによって子の生存確率が高まるメカニズム、つまり「一回繁殖性」の進化についてある程度説得力をもっている。しかし、本稿ではジェネット混在型の空間分布構造を明確に想定し、「一回繁殖性」のみならず「開花の同調性」の進化をも説明できるという点で、「親子間の競争回避仮説」の説明とは異なる。あえて名付けるなら、「ジェネット混在型競争回避仮説」とでもするべきだろうか。もちろん、熱帯から温帯へというタケ・ササ類の進化の歴史を考えると、「親子間の競争回避」が「捕食者飽食」や「風媒」とともに一斉開花性の強化をもたらしたと考えられることに異論はない。したがって、少なくとも主に温帯性のタケ・ササ類に見られるジェネット混在型の空間分布構造は、従来説明されてきた要因により進化的にすでに発達していた一斉開花性を、さらに強化する要因の一つとして機能したと考える方が妥当だろう。熱帯性のタケ・ササ類より

も温帯性のタケ・ササ類で一斉開花性が強い例が多く見られるのは、この予測に矛盾しない。

以上のように本稿では、本特集で具体的事例として報告されたジェネット混在型の空間分布構造を根拠とすることに絞り、タケ・ササ類の一斉開花性を強化したと考えられる要因の一つを「ジェネット混在型競争回避仮説」として説明した。

### 一回繁殖・一斉開花による更新の リスク回避（保険）システム

前項で説明したとおり、典型的なジェネット混在型高密度優占個体群においては、単独（あるいは少数）開花する遺伝的形質は適応的でないため、同調開花する形質が選択されやすいであろう。しかしながら、この説明では一斉開花・枯死というシステムにともなう繁殖失敗のリスクを免れ得ないという点で問題が残る。例えば、数十年以上に一度の開花の年に、たまたま晩霜や台風などの気象害、病虫害、さらには単独開花による結実失敗など、致命的な障害が生じた場合、個体群が全滅する可能性すらある。著者らは、本特集において集められた最新の研究成果とこれまでの知見を概観するうち、このように一見危ういシステムの「保険」とも考えうる、更新失敗を回避するメカニズムとして解釈できる現象の存在に気づいた。そこで本稿では、これらの「保険」仮説として、考慮に値する現象をまとめてみることにした。

タケ・ササ類の典型的な開花の特徴は、一回繁殖性・一斉開花性を骨格としているが、本特集で紹介した研究事例のほぼすべてにおいて、厳密な意味ではこの典型に当てはまらない事例が観察されている。例えば本特集の柴田（2010）によれば、一斉開花とは異なるタイミングで開花する「走り咲き（一斉前小規模開花）」と「咲き遅れ（一斉後小規模開花）」が観察されている。さらに、一連の一斉開花イベントとは同調しない小規模な竹林の存在が現地で古くから知られており、今回の一斉開花イベントの期間においてもその存在が確認されている。田中ほか（2010）が報告した熱帯性のタケ類では、開花が観察された2種ともに、一度にすべての個体が開花枯死せず、1種は2年にわたって開花枯死し、もう1種はわずかな株が一斉開花後も生残した。松尾ほか（2010）によると、チシマザサでは1995年の一斉開花時に開花せずに生残したラメット群があり、またチュウゴクザサでは、一斉前小規模開花および一斉後小規模開花に加え、一斉開花時に極度の食害を受けた後に、二度目の花序を伸長

させて開花・結実に至ったことが観察されている（阿部ほか 未発表）。宮崎ほか（2010）によるオモエザサの例では、1ジェネット内に開花・非開花稈が混在すること、開花後に再生する稈が認められることなど、一回繁殖・一斉開花性に当てはまらない事例が明確に示されている。さらに井鷲（2010）は、マダケでは一斉開花しても種子生産による更新が認められず、後に栄養繁殖によって再生したことを解説している。以上のすべては、一回繁殖・一斉開花性に合致しない事例であり、これまでしばしば同様の現象が自然条件下で一般的に観察されてきた経緯からも、これらは例外というレベルのものではなく、むしろ普遍的な現象として捉えることができると考えられた。

これらの一回繁殖・一斉開花性に合致しない事例の至近的要因は、おそらく突然変異や環境ストレスなどによる単なる「狂い」や「揺らぎ」としても解釈できることに異論はない。しかし著者らは、このような「狂い」が、一斉開花時に更新失敗するリスクを分散する機能としても働いている可能性があると考え、以下のとおりまとめてみた。まず、いわゆる「再開花」や「再生（復活）稈」として知られている現象を考える。典型的な一回繁殖性に従うと、一斉開花の後には枯死することになる。しかし、チュウゴクザサやオモエザサ、マダケなどで示された例を始めとして、開花後の種子生産に失敗した場合には必ずしも親個体は枯死せず、新たな花序を伸長させて再び開花させるか（再開花）、開花しても枯死せずにその後も生き残る場合（生残稈）、あるいは新たな稈を伸長させて再生し（再生稈）、消滅することなく生残しているケースがしばしば観察される。これらの現象は、一回繁殖による更新失敗を回避している最も端的なパターンだと解釈することができる。結実に失敗した場合に再開花や再生稈を生じる至近要因については、自然条件下でしばしば観察される状況からある程度推定することができる。おそらくこれらのリカバリー現象のトリガーとなるのは、本来は結実によって消費されるはずであった貯蔵資源であり、残存した貯蔵資源の存在がさらなる開花や稈伸長のシグナルとして働くのではないかと考えられる。

また、非同調的にジェネット内の一部が咲く小規模単独開花や、一斉開花に前後して開花する一斉前小規模開花と一斉後小規模開花についても、一斉開花時だけに投資するリスクを回避している現象であるとも解釈することが可能である。言い方を変えると、ジェネット内の小規模開花は、一斉開花とは関係のない時期に個体内の一部だけ開花させて、一斉開花時のみに全資源を投資するリスクから回避する方法であり、個体内レベルでの「開

花の試行」とみなすこともできるかもしれない。一方、一斉前小規模開花と一斉後小規模開花は、それぞれ一斉開花時にリンクしてその前後にリスク回避するタイプだと考えることができる。例えば一斉後小規模開花は、一斉開花時にすべてを枯死させてしまうというリスクを避けて、少しだけ保険として個体の一部を残しておく、個体レベルの更新失敗回避戦略であると考えられると理解しやすい。前述したとおり、このような「ずれ」は選択圧とは関係のない単なる制御系の正確さに関する制約から生じざるを得ないものなのかもしれないが、万が一何らかの原因によって一斉開花時の同調開花個体が更新に失敗した場合などに、こうした「ずれた」開花が結果的に保険として機能しうることを否定できない。実際に、柴田(2010)の *Melocanna baccifera* の例で報告されているように、一斉前小規模開花によっても結実がみられ、実生の発生が観察されている。もしも一斉開花年に気象害などの開花・結実・更新を妨げるようなアクシデントが生じた場合には、このような「ずれた」開花・結実による次世代の生残が保険として機能し、更新失敗を回避する役割を果たし得ると考えられる。逆に、一斉開花年に大きなアクシデントが生じなければ、前節で述べた一斉開花性を強化する要因により、これらの「ずれた」次世代が生存する確率は低いため、一斉開花成功時にはこの保険にメリットはない。実際に、*M. baccifera* の例では、一斉前小規模開花に由来する実生は、翌々年までにほとんどが死亡した(陶山ほか 未発表)。一斉開花時にアクシデントがなければ、これらの保険は「掛け捨て」になるだろう。

以上のようにはなはだ大胆ではあるが、結果として一回繁殖・一斉開花性のリスク回避(保険)システムとして機能しうる現象として、1) 再開花、2) 開花後生残程、3) 再生程、4) 小規模開花、5) 一斉前小規模開花、6) 一斉後小規模開花についてとりあげた。しかし、これらが本当に「保険」として機能しているのかどうかについては、本特集で河原(2010)が指摘しているとおおり、今後の観察事例を蓄積していかなければならない。

### 長期待機型一斉開花性の進化メカニズム

前項で検討した一回繁殖・一斉開花性のリスク回避(保険)システムについてさらに考察を進めると、これらの仮説はタケ・ササ類の開花の長周期性についても重要な示唆を与えていることに気づく。

理解を簡単にするために、再び前提として典型的なタ

ケ・ササ類におけるジェネット混在型高密度優占個体群を想定する。このような個体群では、前述のジェネット混在型競争回避仮説のほか、捕食者飽食仮説や親子間の競争回避仮説、風媒仮説などから考えても、一斉開花に同調する形質が選択されやすい。したがって、同調開花個体の子孫は更新に成功し、典型的なパターンとしては次々と一斉開花形質が強化されていくと考えられる。しかし前項で示した通り、このストーリーから外れた現象として、一斉開花に同調しない単独開花が自然条件下でしばしば観察される。このような非同調開花が、「開花の試行」として機能していると考えれば次の理解が容易になる。

例えば、24年の基本周期をもつ個体群の中で、体細胞突然変異などによって10年目に個体内の小規模単独開花(開花の試行)が生じたとする。残念ながらこのような単独の非同調小規模開花では、自殖による近交弱勢によって実生の生存率が低くなることが想定されるだけでなく、先に述べたように高密度個体群の中で庇陰されるため、更新に成功する可能性は低いだろう。したがってこのような短周期開花の変異は固定されにくく、一斉開花を迎えるまでこのような「試行」は失敗し続ける可能性が高い。そして結局は、基本周期である一斉開花の周期性が強化されることになるだろう。

それでは、一斉開花周期よりも長い周期で開花する突然変異が生じた場合はどうであろう。一斉開花時に同調開花せず、「咲き遅れ」あるいは「枯れ残り」の状態で生残し続ける変異の場合である。同じ例で、例えば24年目には開花せず、40年目に小規模に開花したとする。このようなケースも、残念ながら前例と同様にその次世代の更新は容易ではなく、この形質も簡単には固定されないだろう。しかしこのような開花の試行が何度も生じ、48年目に開花を迎えたらどうだろう。この年は、そのほかの個体にとっては2回目の一斉開花年にあたり、偶然にも全体の一斉開花と同調することになる。結果としてこの一周期遅れの開花は結実・実生の更新に成功する可能性があり、長周期開花の変異が次世代に引き継がれる可能性を生むことになる。

ここで注目しておくべきことは、この変異をもつ個体は個体間競争に有利な状況が想定できることである。つまり、このような「長周期」の変異をもつ個体は、次の基本周期である24年目には開花枯死しない。その結果、通常の基本周期を持つ別個体の24年目の更新を、庇陰によって妨げることになる。一方でその後、「長周期」の開花年にあたる年(2倍周期なら48年目)には、基本周期

を持つ個体の次世代個体数が少なくなっているだけでなく（24年目の更新時に庇陰されている）、それらに比べて2倍の期間をかけてクローナル成長を続けた長期生存個体は、個体サイズがより大きくなっている可能性が高い。つまり、長周期個体は巨大ジェネットになっている可能性があり、個体サイズに依存した繁殖パフォーマンスも高くなる可能性がある。これらのことは、結果としてこの変異の固定・拡大を加速させる要因の一つになりうると考えられる。さらに想定できる有利な可能性として、ジェネットサイズが巨大化した個体では、体細胞突然変異が起きうる部位も絶対量として多くなると考えられるため、数多くの開花の試行が生じることに繋がる可能性もあり、逆に開花の試行による損失割合や個体自体の生存に関わるリスクは下がることになるかもしれない。このように、タケ・ササ類がクローナル植物であることが、長周期化の進化に大きく寄与している可能性が考えられる。

このような「長周期（長期待機型）遺伝子」を持った個体による更新が基本周期の個体群の中で成功すると、この変異が急速に個体群を席卷し、長周期を基本とする集団に導いて行くシナリオが想定できる。つまり、ジェネット混在型高密度優占個体群であることと、クローナル植物であることの2つの特徴が、競争による短周期開花遺伝子頻度の減少（あるいは個体サイズを生かした長周期開花遺伝子頻度の増大）として働き、急速な長周期性の進化をもたらす可能性が考えられる。

一方で、このような長周期化変異形質の有利性にも限界があることが予想できる。上記のシナリオでは、長周期の変異になればなるほど、個体サイズが増大して巨大なジェネットを形成する可能性が高くなる。そして極端に長周期化した変異の果てには、単一ジェネットのみで優占する群落が形成されることが想像できる。ここで、風媒による花粉散布距離がある程度限られるという制限があり、近交弱勢が存在する条件下では、このような巨大単独ジェネットの開花時には自殖率が高くなるため、有性生殖としてはむしろ不利な状況が想定できる。つまりこのような超長周期による巨大ジェネット化の形質は、行き過ぎた場合には必ずしも適応的ではないと考えられる。本特集で報告されているチシマザサの非開花巨大ジェネットや（松尾ほか 2010）、*Melocanna baccifera* の例で報告されている非開花竹林（柴田 2010）などは、このような長周期化変異個体そのものの存在をリアルタイムで示しているのかもしれない。特に、種子生産に成功しないマダケ（井鷲 2010）の例などは、超長周期化進化の袋小路に入り込んでしまった姿と考えると興味深い現象で

ある。さらに、宮崎ほか（2010）が報告したオモエザサの巨大化したジェネットの例では、開花が観察された3年間のうちに2年間は結実が全く見られず、残る1年も0.10%という低い結実率であったことが示されており（Miyazaki et al. 2009）、有性生殖時における巨大ジェネットの弊害を端的に示す事例としてとらえることができるかもしれない。このように考えると、種ごとの「最適な」一斉開花間隔は、種特性や環境要因によって規定されている地下茎伸長スピードや花粉散布距離などを介し、「効率的な遺伝子流動が可能な空間分布構造が形成されるまでの期間」として理解することができるのではないだろうか。さらに踏み込んで言うならば、上記の事例を俯瞰した上でこの仮説を考えてみると、私たちが想定している「開花周期」というのは、現実的にはそれほど固定されたものではないのかもしれない。「走り咲き（一斉前小規模開花）」や「咲き遅れ（一斉後小規模開花）」は、数年違いの周期を試行しているとも考えることもできるし、*M. baccifera* における非開花竹林の例は、少なくとも2倍以上の周期が試行されているケースとしても考えることができる。このように、ある程度の「最適値」のまわりで常に試行が起き、揺らぎが生じ続けている動的なものの一断面が観察されているに過ぎないと考え、前項で検討したリスク回避（保険）システムとしてとりあげた現象も、より自然な反応として受け入れることができそうである。

以上のような、タケ・ササ類の長期待機型一斉開花性の進化メカニズムは、すでに Janzen (1976) が論じているところであるが、近年得られたジェネット構造等の知見を背景とすると、より現実的なイメージをもって考えることができる。すなわち本報告では、長周期性の突然変異が、1) ジェネット混在型の、2) 高密度に優占する、3) 長寿命クローナル植物個体群において、より固定されやすい可能性があることを説明した。さらに、行き過ぎた長周期性は、1) 限られた花粉散布範囲で、2) 自殖による近交弱勢があり、3) クローナル成長によってジェネットが空間を独占する場合に、遺伝的な弊害が生じやすいことを推定した。このようなアクセルとブレーキのバランスが種特性と関連しながら影響し合うことにより、それぞれの種ごとに「ほどほどの長周期」として観察されているのではないかと考えられる。

これらの仮説を裏付けるために、今後検討すべき課題は数多く思い浮かぶ。著者らの研究グループでは、すでに小規模開花の実態を把握すべく、ササの小規模開花地におけるジェネット構造を調べている。また、一斉開花

地におけるジェネットサイズと有性生殖時の繁殖パフォーマンスの関係やジーンフローの実態、一斉開花に同調しない小規模非開花個体群のジェネット構造の把握など、多くの調査解析を進めている。今後、これらの研究成果が明らかになることで、タケ・ササ類の長周期一斉開花の進化要因解明に貢献できると考えている。

### むすびに

本稿では、本特集で報告された最新の知見をもとにして、タケ・ササ類の一斉開花に関する用語の整理、一斉開花性を強化する要因、一回繁殖・一斉開花による更新のリスク回避（保険）システム、さらには長期待機型一斉開花性の進化メカニズムについて若干大胆に論じた。本特集で多くの著者が指摘している通り、現状ではこれらの仮説を証明するために、さらに多くの検討や調査観察事例の蓄積、DNA分析データ等の追加が必要なことは言うまでもない。しかし、著者ら自身が強く実感しているのは、このわずか数年で蓄積された研究成果によって、数年前とは明らかに異なるスタンスによってタケ・ササ類の一斉開花を議論できていることへの感動である。むしろ、次々と出てくる最新データに対して、理解とアイデアが追いつかない雰囲気さえ感じる。知れば知るほど新しい疑問が湧き出てくることに興奮と感謝を覚えつつ、今後のこの分野の研究の進展にあらためて尽力していきたいという意志を表明して、むすびのことばにかえたい。

### 謝 辞

本特集に投稿していただいた著者の方々、特集の企画編集にご尽力をいただいた本誌編集部および校閲者の方々、特集のもととなったシンポジウムに参加して有意義な議論をつくりあげていただいた参加者の方々に、ここに謹んでお礼申し上げます。なお、この研究は日本学術振興会科学研究費補助金（課題番号 16380108 および 17255007）の助成を受けて行いました。ここに記して謝意を表します。

### 引用 文 献

Campbell JJN (1985) Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. *J Am Bamboo Soc* 6:17-35

- Franklin DC, Kaneko S, Yamasaki N, Isagi Y (2008) Some wild bamboo clumps contain more than one genet. *Aust J Bot* 56:433-436
- 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
- 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
- Jackson JK (1981) Insect pollination of bamboos. *Nat Hist Bull Siam Soc* 29:163-166
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annu Rev Ecol Syst* 7:347-391
- 河原孝行 (2010) 第55回日本生態学会大会企画シンポジウム「Bambooはなぜ一斉開花するのか？」に参加して. *日本生態学会誌* 60:108-110
- 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
- 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 (1996) Density regulation during the regeneration of two monocarpic bamboos: self-thinning or intracolonial regulation? *J Veg Sci* 7:281-288
- 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
- 蒔田明史・阿部みどり・箕口秀夫・中静 透 (2004) 十和田湖南岸域における一斉開花枯死後8年間のチシマザサ個体群の動態～特に非開花集団に着目して～. *Bamboo J* 21:57-65
- 蒔田明史・鈴木準一郎・陶山佳久 (2010) <企画趣旨> Bamboo—その不思議な生活史. *日本生態学会誌* 60:45-50
- 松尾 歩・陶山佳久・山月融心・藤 晋一・蒔田明史 (2008) DNA分析によって検出されたチシマザサの大ジェネット. *Bamboo J* 25:63-72
- 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* 60:81-88
- McClure FA (1966) *The bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington and London
- Miyazaki Y, Ohnishi N, Hino T, Hiura T (2009) Genets of dwarf bamboo do not die after die after one flowering events: evidence from genetic structure and flowering pattern. *J Plant Res* 122:523-528
- 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
- Nicholson JW (1922) Note on the distribution and habit of *Dendrocalamus strictus* and *Bambusa arundinacea* in Orissa. *Ind For* 48:425-428

- 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
- 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
- Simmonds NW (1980) Monocarpny, calendars and flowering cycles in angiosperms. Kew Bull 35:235-245
- 陶山佳久 (2001) 遺伝子の指紋：AFLP分析を用いた森林構造の解明—ササ群落の隠された構造を暴く—. (種生物学会編) 森の分子生態学. 文一総合出版, 東京, pp 19-37
- 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
- 陶山佳久・齋藤智之・西脇亜也・蒔田明史・長谷川尚史・柴田昌三 (2009) 48年周期で一斉開花するタケ：インド・ミゾラム州における *Melocanna baccifera* の開花周期記録. 時間生物学 15:12-16
- 田中 浩・ドララク マロード・石田 厚・高橋正通・齋藤智之・中静 透 (2010) 同所的に存在する熱帯性タケ類の一斉開花後の更新—タケに稚樹バンクが存在する?—. 日本生態学会誌 60:63-72
- Taylor AH, Jinyan H, ShiQiang Z (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