Bamboo Journal No.33: 47~65, 2025

論 文

タケ見本園における開花後の管理指針の検討: 京都大学のタケ見本園における事例

小林彗人^{1),2),3)}·竹重龍一^{2),4)}·柴田昌二⁵⁾

1) 国立研究開発法人森林研究·整備機構森林総合研究所関西支所

〒612-0855 京都市伏見区桃山町永井久太郎 68

2) 京都大学大学院農学研究科

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

3) 同志社大学理工学部

〒610-0394 京田辺市多々羅都谷1-3

4) 国立研究開発法人国立環境研究所

〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2

5) (元)京都大学大学院地球環境学堂

〒606-8501 京都市左京区吉田本町

Study on management methods of bamboo gardens after flowering: A case study of Kyoto University, western Japan

Authors: Keito Kobayashi^{1),2),3)}, Ryuichi Takeshige^{2),4)}, Shozo Shibata⁵⁾

- 1) Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68 Nagaikyutaroh, Momoyama-choh, Fushimi-ku, Kyoto, 612-0855 Japan
- 2) Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawaoiwake-tyo, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8502 Japan
- 3) Faculty of Science and Engineering, Doshisha University, Tataramiyakodani, Kyotanabe, Kyoto, 610-0394 Japan
- 4) National institute for environmental studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki, 305-8506 Japan
- 5) Graduate School of Global Environmental Studies, Kyoto University, Kyoto, 606-8501 Japan

要旨

各地の植物園等に設置されているタケの植栽地(タケ見本園)において、開花後の管理指針はこれまで体系だったものがない。管理指針を検討するためには、タケの種類ごとに異なる開花や再生様式の理解が重要である。本稿では、2017年から2023年にかけて京都大学の2か所のタケ見本園で開花した11植栽区画(7属8種)を対象に、開花、衰退、開花後の再生状況を調べた。調査の結果、開花様式には大きく、植栽されている全ラメットの開花、一部のラメットのみの開花があり、結実性は種類により異なっていた。開花後のラメットは、1年以上かけて次第に枯れるか生き残るかであり、開花後の再生は、実生、生き残った地下茎より発生する矮小化したラメット(矮小ラメット)、ま

たは枯れないラメットを起点とする可能性があった。実生や矮小ラメットは、侵入・定着する植物による被陰やニホンジカによる食害によって衰退傾向を示していた。本研究の対象種を開花や再生の様式に基づき5タイプにわけ、先行研究を踏まえた上で、タイプごとに開花後の管理指針をまとめた。今後、各地のタケ見本園において開花後に次世代を残す際、本研究の知見は重要な指針になるだろう。

キーワード:タケ見本園、管理、開花

Abstract

In bamboo gardens there have been no systematic guidelines for post-flowering management methods. Understanding flowering and regeneration characteristics of each bamboo is essential for considering management methods. This paper focuses on flowering 11 plantations (7 genera, 8 species) in two bamboo gardens at Kyoto University from 2017 to 2023. The study revealed that flowering patterns can be broadly categorized into full and partial flowering, with fruiting varying by bamboos. Post-flowering ramets either gradually wither over more than a year or survive. Regeneration can occur through seedlings, dwarf ramets emerging from survived rhizomes, or survived ramets. In the surveyed plantations, seedlings and dwarf ramets exhibited a declining trend due to competition from invasive plants and/or browsing by sika deer. Based on flowering and regeneration characteristics, the studied bamboos were classified into five types, and management guidelines for each type after flowering were summarized, with consideration of previous studies. The findings of this study will serve as important guidelines for maintaining bamboos through post-flowering management in bamboo gardens.

Key words: Bamboo specimen plantation, management, flowering

I. 序 文

タケ(イネ科タケ亜科)は、各地の植物園、学術機関内の附属施設内、森林公園などの公共施設にも植えられ、観賞用のみならず、学術研究用、教育用などの目的として利用されることがある。本稿では、複数種のタケが植栽されたタケ植栽地(庭園を除く)を「タケ見本園」と呼び、タケ見本園における開花後の管理指針の明確化を目指すこととした。

タケ見本園におけるタケの管理は、植栽の目的は異なるものの、庭園において行われる方法が参考となる。一般的な管理として、潅水、施肥、病虫害の予防、稈(本稿ではクローナル植物の用語の「ラメット」を用いる)の間引き、剪定等に関する管理手法が知られている(上田・伊佐1969; 上田 1970; 岡村ほか1991; 柴田2006)。一方で、開花(有性生殖)後の管理指針は、筆者の知る限りでは一般書の中で一部紹介される程度にとどまり(上田・伊佐1969; 上田1976)、体系だったものはこれまでにない。各地のタケ見本園では一年から数年に一度、何らかの種類で開花や枯死が認められ、開花後の適切な系統保存がタケの生活史解明に不可欠であることも指摘されている(例えば、小林ほか2024a)。したがって、開花後のタケの管理指針を検討し、提案することには意義がある。

開花後のタケの管理指針を検討する上では、タケの有性繁殖に関わる諸特性の把握が欠かせない。タケは一般に、一生に一度だけ開花・結実し、その後枯死するという一回繁殖型の生活史を持つとされている(Janzen 1976)が、実際には開花や再生などの特性は種間および種内で様々である(例えば、開花~枯死時の状態:小林ほか2024b、結実性:村松1969、頴果の休眠性:室井1966、開花後の再生:岡村ほか1991)。多様な種類が集められたタケ見本園では、異なる開花や再生パターンが現れることが予想されるため、繁殖特性に基づいたタイプ分けを行い、タイプごとに管理指針を検討することが有効であろう。

これまで、野外環境下の管理竹林では、有用竹種(マダケ、ハチク)を対象に、開花後の回復を促すための管理指針が確立されており、開花後に枯死するラメットの早期伐採や矮小ラメットの育成、次世代の成長を促進する施肥などが推奨されてきた(例えば、白井 1911; 坪井 1913; 近野1938; 上田1976; 笠原ほか 1984)。これらの管理指針は、ほとんど、あるいは全てのラメットが開花し、その後結実を伴わないとみなされ、生き残った地下茎から矮小ラメット(再生竹などと呼ばれる)を発生させて再生するというタイプのタケに適したものであったが、これらが他のタイプのタケにも適用できるかどうかを検討する必要がある。

本稿では、京都大学の2か所のタケ見本園で2017年から2023年にかけて開花したタケを対象に、 開花とその後の衰退・枯死およびその後の再生状況を調査した。得られた結果に基づきタイプ分け を行い、先行研究の知見も踏まえた上でタケ見本園における開花後の管理指針を検討した。

Ⅱ. 方 法

調杳地

日本各地には各種タケが植栽されているタケ見本園があり(図1)、開花が確認されることもしばしばある。例えば、富士竹類植物園における開花事例は、富士竹類植物園報告の「富士竹類植物園栽培報告」や「富士竹類植物園観察報告」といった連載記事の中で度々報告された(例えば、室井・岡村1965)。また、愛媛県林業試験場(当時の施設名称)の竹笹見本園での開花事例は宇都宮(1980)で報告された。本研究は、著者がこれまでタケの生態観察を進めてきた京都大学の2施設の京都大学フィールド科学教育研究センター上賀茂試験地と理学研究科植物園のタケ見本園で行った(以下、上賀茂試験地と理学部植物園)(図1、2参照)。両施設の立地条件や気象データは、小林ほか(2024b)に詳しい。

上賀茂試験地は京都市北区に位置し、1 林班と2 林班、標本室前に合わせて71種のタケが計82区 画に植えられている(林 2021)。林班内では、各種がコンクリート枠で区切られ、混生しないよう管理されていた。開花した一部の種では、開花後に成熟頴果が採取され、播種試験や実生の育苗が行われてきた(林 2021)。1953年から2004年にかけて園内で開花した11種のタケのうち、2 種は開花後に枯死した。5 種は現存個体の由来が不明(実生かあるいは開花後枯死しなかったものなのかが不明)という記録があった(林 2021)。このことから、過去には開花後に管理が十分になされていない場合があったと考えられる。

理学部植物園は、京都市左京区の京都大学吉田キャンパス北部構内東部に位置する。京大植物園を考える会のウェブサイト内の「CONTENTS 植物園の紹介」の中のPDF資料「沿革」にタケ・ササ類に関する種情報が一部掲載されていた(京大植物園を考える会 2011)。1973年に報告

された種リストには8種のタケが掲載されていた(Hatakeyama et al. 1973)が、これらが現在植栽されている種類を網羅しているわけではなかった。上賀茂試験地とは異なり、各種の植栽区画が明瞭な形で分けられていないため、複数種が一部で混生していた(例えば、トウチク植栽のエリアでは、メダケ属リュウキュウチク節やホウライチク属のタケが混生)。どちらのタケ見本園でも、密度管理のための筍採取や枯死ラメットの除去は定期的に行われてきたが、少なくとも本研究が始まる前後に施肥はなされていない。

著者らのこれまでの観察から、日本各地のタケ見本園では開花後に管理されずに放置された状態の植栽地が散見される。そこで、管理されていない状態における開花後の再生状況を考察するため、調査地では開花開始後、園の安全管理などの目的で倒伏するラメットを除去する以外の管理を行わないよう施設管理者に依頼した。ただし、開花後のタケが回復



図1 日本各地のタケ見本園(黒丸)と本研究の調査地である京都大学の2か所のタケ見本園の位置: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(a)と理学研究科植物園(b) 日本各地のタケ見本園は、上田(1970)上

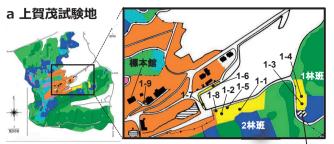
日本各地のタケ見本園は、上田 (1970)、上 田 (1976)、濱田 (1996)、柴田 (2006)、内 村 (2014)、小林 (2019)、小林ほか (2024a) で紹介されたタケ見本園をもとに、筆者が 情報を更新し地図化したものである。

できずに消滅することが危惧されたため、上賀茂試験地のモウソウチクでは2021年7月から、他種では2021年12月から除草作業を継続的に行ったことを附言する。

調査対象種

調査対象種は、両タケ見本園で2017年6月から2023年6月までの6年間に開花した11区画、7属8種のタケとした(表1、図2参照)。標準和名は施設内の記録に基づき、学名は基本的に鈴木(1996)に従った。いずれもジェネット構造は不明であった。この中でモウソウチクの2系統(二軒茶屋系統と阿南系統と呼ぶ)は、実生苗から栽培され、発芽から開花までがそれぞれ66年、67年であることが示されたものである(Kobayashi et al. 2022a; 小林ほか2024a)。ハチク類(ハチク、ウンモンチク、メグロチク)は、現在、日本全国的に明治時代後期以来の開花期を迎えている(小林 2019; Kobayashi et al. 2022b; Yamada et al. 2023)。ナリヒラダケは上賀茂試験地で1998~1999年に開花記録がある(柴田 2000; 林 2021)が、今回開花したものが以前のものと同じ株かどうかは不明である(林 2021)。理学部植物園のトウチクと上賀茂試験地のスホウチクでは、以前にも部分開花が観察されたことがある(柴田昌三氏、私信)。タイミンチクは、同時期に他の植物園でも開花が報告されたが(小林ほか2019)、本見本園内の系統と同じかどうかは不明であった。チゴカンチクはこれまで開花が観察されていないが、カンチク類が部分開花することは珍しくない(例えば、若山2010)。

なお、ハチク、メグロチク、タイミンチクは、導入元である岐阜県養老公園内のタケ見本園(竹研究家、故坪井伊助氏の遺物)や京都府立植物園のタケ見本園でも同時期に開花が認められた。ナリヒラダケは導入元の京都府立植物園では情報を得られなかったが、「アオナリヒラ」のネームプ



リュウキュウチク節のタケ 2019年開花エリア

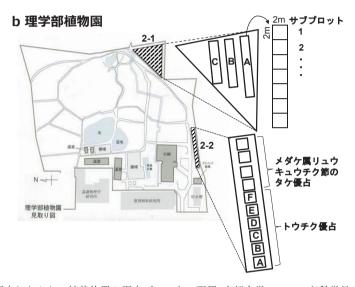


図2 本研究で調査したタケの植栽位置や調査プロットの配置:京都大学フィールド科学教育研究センター上賀茂試験地(a)と理学部植物園(b) 各施設 HP 上より見取り図を取得し(2023年2月)、一部を改変して示した。図中の番号は調査対象のタケのおよその植栽位置を示す。各番号は表1のIDを参照。(a)では、1 林班のタケ見本園に隣接する森林(拡大図の右下、南側の斜面沿い網掛け部)において2019年頃にメダケ属リュウキュウチク節のタケの優占する群落で一斉開花が認められた。開花状況や開花後の再生状況も本調査対象のタイミンチクと同様であったが、種同定までは行っていない。混生していたヤダケ属およびマダケ属のタケは非開花であった。(b)において、斜線部は調査対象の生育エリアを示す。アルファベットはプロットIDを示す。

レートのついた区画のタケ類では同時期に開花していた。ハチクは京都府立植物園でも同時期に開花していた(以上は筆者の小林の観察による)。アズマザサは導入元の富士竹類植物園では既に消滅していた(林 2021)。

調査方法

各種ともに、開花を確認してから調査を開始した。設置したプロットのサイズ等に関する調査方法を表2にまとめた。

開花後に伐採対象となるラメットの開花や衰退過程を明らかにするため、プロット内のラメットの状態を単に観察するだけではなく、小林ほか(2024b)で提案された類型化カテゴリーに基づき、非開花、開花・結実、開花後の衰退、枯死の4段階に分類し(類型化の詳細は小林ほか(2024b)

モウソウチク、ハチ 調査したタケの基礎情報:植栽履歴、植物体のサイズ (平均稈直径、最大稈高、平均稈密度)、開花開始時期。このうち、 ク、ウンモンチク、メグロチク、ナリヒラダケ、トウチクは小林ほか (2024b) で報告済みである。 表1

場所	А	各名	掛	台帳記録に基づく植栽履歴	現在の 植栽面積	平 均 稈直径 (cm) ^{5,6)}	最大高 (m) ⁵⁾	平 均 稈密度 (/m²) ⁵⁾	開 開始年月	標本登録番号
上賀茂試験地		モウソウチク ¹⁾	1-1 モウソウチク [』] Ph. edulis (Carrière) J.Houz	京都市北区上賀茂二軒茶屋の開花竹林由来 の実生(1955年開花, 1956年実生)	5m×5m	3.6	8.7	92.0	2021年7月	KYO 00027086
	1-2	モウソウチクD	1-2 モウソウチク [』] Ph. edulis (Carrière) J.Houz	徳島県阿南市橘町の開花竹林由来の実生 (1955年開花, 1956年実生)	$5m \times 5m$	5.7	13.4	89:0	2022年7月	KYO 00027087
	1-3	1-3 ハチク	Ph. nigra (Loddiges) Munro var. henonis (Bean) Stapf ex Rendle	岐阜県養老公園より株分(1951年3月4日)	$3m \times 3m$	4.3	2.6	3.0	2019年10月	KYO 00027084
	1-4	1-4 メグロチク	Ph. nigra (Loddiges) Munro f. megrochiku (Makino ex Tsuboi) Nakai	岐阜県養老公園より株分(1951年3月4日)	$2m \times 3m$	3.1	7.7	4.0	2017年6月	KYO 00027085
	1-5	1-5 ナリヒラダケ	Semiarundinaria fastuosa (Mitford) Makino var. fastuosa	京都府立植物園より株分(1949年10月27日)	$2m \times 3m$	96.0	3.3	33.0	2019年10月	KYO 00027088
	1–6	1-6 アズマザサ	Sasaella ramosa (Makino) Makino var. ramosa	富士竹類植物園より株分(2003年)	0.9m×0.9m	0.25	0.7	248.0	2019年5月	KYO 00027089
	1-7	タイミンチク	1-7 タイミンチク Pleioblastus gramineus (Bean) Nakai	岐阜県養老公園(1951年3月4日)もしくは 京都府立植物園より株分(1949年10月27日)	$2m \times 3m$	0.91	2.0	48.0	2019年3月	I
	1-8	1-8 チゴカンチク	Chimonobambusa marmorea f. variegate (Makino) Ohwi	森林総合研究所関西支所より株分(1975年)	$2m \times 3m$	0.29	1.8	133.3	2023年2月	KYO 00027082
	1-9	1-9 スホウチク	Bambusa multiplex (Loureiro) Raeuschel f. alphonso-karri (Satow) Nakai	不明(1981年)	$2m \times 1.8m$	1.7	2.9	n.d.	不明③	I
理学部 植物園	2-1	ウンモンチク	Ph. nigra (Loddiges) Munro f. boryana (Mitfold) Makino	不明	$300\mathrm{m}^{2}$	4.8	16.3	3.6	2020年4月4)	KYO 00027111
	2-2	トウチク	Sinobambusa tootsik (Makino) Makino ex Nakai	不明(1947年以前)	$30 \mathrm{m} \times 2 \mathrm{m}^{2)}$	3.3	13.0	15.7	2019年3月	KYO 00027090

1) 本文では、1-1を三軒茶屋系統、1-2を阿南系統と呼んだ。二軒茶屋系統の植栽履歴には異なる情報も残されていた(学名の扱いについてもKobayashi et al. 2022aを参照)。
 2) 植栽面積は概数である。
 3) 林班外で試験地の事務所と標本室との間。1株管理。毎年のように開花しているようであり開花開始年月は不明とした。
 4) 2019年6月に林緑で小型の稈2本が開花していることを確認していたが、ここでは林分レベルで開花し始めた時期を記した。

開花後に行った調査から得た推定値である。 $\widehat{2}$ ナリヒラダケ、アズマザサ、タイミンチク、チゴカンチクでは稈の基部位置を、それ以外の種では稈の胸高位置(高さ1.3m)を測定した。

著者の小林が2023年6月1日に植物体の一部を採取し(チゴカンチクは5月23日)、証拠標本として京都大学総合博物館(KYO) に受け入れていただいた。表中には KYOで付与された標本番号を記した。なおウンモンチクは2023年4月27日に布施静香博士が採取し、その後登録されたものである。

表 2	開花後の開花状況や更新状況に関する調査概要
	再生状況に関する調査では、実生、矮小ラメット、新稈の発生状況を調べた。

場所	ID	和 名	開花ラ	メットに関する調査	再生料	犬況に関する調査
		(開花開始年月)	調査年月	調査区画	調査年月	調査区画
上賀茂試験地	1-1	モウソウチク 二軒茶屋系統 (2021年7月)	2022年7月 2023年6月	区画全体 同上	2021年10月 2022年7月 2023年5月	区画全体 同上 同上
	1-2	モウソウチク 阿南系統 (2022年7月)	2022年7月 2023年6月 2024年2月	区画全体 同上 同上	2022年12月 2023年5月 2024年2月	区画全体 同上 同上
	1-3	ハチク (2019年10月)	2020年4月 2021年12月 2023年2月	区画全体 同上 同上	2020年4月 2021年12月	区画全体 0.3mのコドラートを8個
	1-4	メグロチク (2017年6月)	2020年4月 2021年12月	区画全体 同上	2020年4月 2021年12月	区画全体 0.3mのコドラートを8個
	1-5	ナリヒラダケ (2019年10月)	2021年12月 2022年7月	0.3mのコドラートを9個 同上	2021年12月	0.3mのコドラートを8個
	1-6	アズマザサ (2019年5月)	2022年7月	0.3mのコドラートを3個	2022年7月	0.3mのコドラートを3個
	1-7	タイミンチク (2019年3月)	2021年12月	0.3mのコドラートを9個	2021年12月	0.3mのコドラートを9個
	1-8	チゴカンチク ²⁾ (2023年2月)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
	1-9	スホウチク ²⁾ (不明)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
理学部 植物園	2-1	ウンモンチク ³⁾ (2020年4月)	2021年2月 2021年12月 2022年9月	2m幅のトランセクトを3個 同上 同上	2022年10月	2mのコドラートを6個
	2-2	トウチク ¹⁾ (2019年3月)	2019年3月 2022年10月	区画全体 区画全体	2022年10月	区画全体

¹⁾ 園の南端にある長細い区画に植えられ(図2b)、管理上の都合から10のクラスター(まとまった株状)に分けられていた。この中のトウチクが優占する西側の6クラスターA~Fにプロットを設け(図2b)、結果にはこれら6クラスターの平均値を示した。更新状況の調査では、矮小ラメットの調査を行っていない。

を参照)、不定期で記録した。開花ラメットでは、開花後に目視および花序を手で触ることによって成熟頴果の有無を簡易に調べた。

また、開花後の再生状況を明らかにするため、設置したプロット内に出現する全ての実生または矮小ラメットの茎長を測定した。開花後の地下茎に由来せず、非開花ラメットと同程度の直径のラメット (新稈)が出現する場合、それらのラメット数を記録した。また、区画内に出現した主要な植物種も記録した。なお、本稿でいう矮小ラメットとは、上田 (1963)でマダケ開花時に定義された再生竹や回復ザサ、Kobayashi et al. (2022b)でハチク開花時にdwarf rametsと呼ばれたものと同義であり、笠原ほか (1984) に詳しい。

²⁾ プロット調査を行っていないため「n.d.」とした。

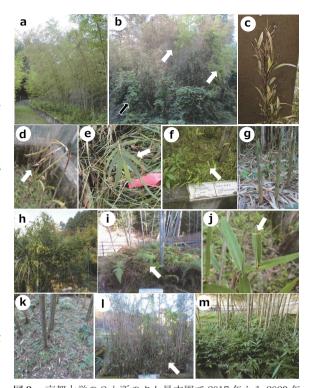
³⁾ 図2bに示すように、東西方向に幅2mのベルトトランセクトプロットを3つ設置した($A\sim C$ のトランセクト長は南側よりそれぞれ20m、14m、10m)。これら3プロットは竹林全体をカバーするように配置された。各トランセクトを2mごとに区切った上で、東側から2番目と4番目の $2m \times 2m$ サブプロットを使用し(つまり1プロットにつき2つのサブプロット)、結果には6サブプロットの平均値を示した。

Ⅲ. 結果

開花状況・結実状況

区画内の全ラメットが開花する場合(図 3a) と一部のラメットが開花する場合(図 3b.c) が認められた。全ラメットの開花 は、モウソウチク(二軒茶屋系統、阿南系 統)、ハチク類(ハチク、メグロチク)、タ イミンチク、ナリヒラダケの6区画で認 められた(図4)。このうち、モウソウチ ク、タイミンチク、ナリヒラダケ、メグロ チクでは開花開始年度内に、ハチクでは開 花開始年度から2か年内に全ラメットが開 花した。一方、区画内の一部のラメットや 枝の一部で開花が認められたのは、アズマ ザサ、トウチク、ウンモンチク、チゴカン チク、スホウチクの5区画であった。調査 期間内では開花開始年より毎年継続して開 花しており、例えばトウチクとウンモンチ クでは開花開始時にあった全ラメットのう ち15.6%および20.4%のラメットが調査終了 時点でも非開花であり、周辺には非開花 ラメットと同程度の直径のラメットの発生 が認められた(ただし、ウンモンチクの区 画では調査終了後、2023年の秋以降にそれ まで非開花であったラメット全てが開花し た、小林ほか 2024b) (図4)。

開花後のラメットから成熟頴果が目視で 認められたのは、モウソウチクの 2 系統、 アズマザサ、タイミンチク、チゴカンチク、 スホウチク、トウチクの 7 区画であった(図 3 d)。一方、認められなかったのは、ハ チク類(ハチク、メグロチク、ウンモンチク)とナリヒラダケの 4 区画であった。



京都大学の2か所のタケ見本園で2017年から2023年 に観察されたタケの開花、再生状況の例 開花パターンとして観察されたのは大きく2つ、すな わち全ラメットの開花 (a: モウソウチク二軒茶屋系統 撮影年月2021年7月)と一部のラメットの開花(b: ウンモンチク 2019年5月、c: チゴカンチク 2023年2 月)。成熟頴果の観察例(d:アズマザサ 2022 年 7 月)。 開花後に発生するタイプには大きく3つがあり、実 生 (e: モウソウチク阿南系統 2024 年 2 月)、生き残っ た地下茎より出現した矮小化したラメット (f. メグロ チク 2019年7月)、非開花ラメットと繋がる地下茎 より出現した筍 (g: トウチク 2019 年8月)。 開花後の 植栽区画で観察された、競合する植物による被陰 (h: タイミンチク 2020年8月、i: メグロチク 2021年 12月) やニホンジカによる葉の採食跡 (j. アズマザサ 2022 年 7 月) とシカ害による林床の衰退様相 (k: ハ チク 2021 年 12 月)。除草作業による効果として、顕 著な回復傾向を示した例(I:ナリヒラダケ 2021 年 12 月、m: ハチク 2022 年 7 月)。パネル b の白矢印は非 開花ラメットを、黒矢印は開花後に開花ラメットに登 攀したつる植物を示す。

開花後の開花ラメットの衰退状況

小林ほか(2024b)で報告されたように、開花ラメットの多くは開花後次第に衰退の様相を示した(図4)。しかしいずれの区画でも開花翌年の時点では開花ラメットの多くが枯死の状態には未だ至っておらず、葉や花序がわずかに再生産されている状態(衰退期)にあり、その後開花から2~3年のうちに枯死の状態に至った。トウチクでは、開花ラメットが衰退の状態を経つつも枯れず

に生残し、稈の節部より新しい枝を発生させて栄養成長を再開するものも認められた(小林ほか 2024b)。

開花後の再生状況

開花後には、実生、矮小ラメット、生存ラメットに由来する新しいラメットのいずれかの発生を観察した(図3e-g)。上述の成熟顯果の認められた7区画のうち、実生の発生も確認できたのはモウソウチクの阿南系統、タイミンチク、スホウチクの3区画であり、調査期間の最後まで実生が生存していたのはモウソウチク阿南系統のみであった(実生3個体。茎長18-25cm、葉数2-8枚)(図3e、表3)。

開花由来の地下茎から出現する矮小化したラメット(矮小ラメット)はプロット調査を行った全ての区画(モウソウチク、ハチク類、ナリヒラダケ、タイミンチク、トウチク)で認められたが(図3f)、それらの出現期間は種によって異なった。開花開始年の秋から翌年にかけてのみ出現したのは、モウソウチク二軒茶屋系統のみであり、それらはその後開花・枯死した(阿南系統においても同様であった)。その他のタケでは、調査終了時まで継続的な出現が確認され、開花と非開花の矮小ラメットが混在していた。非開花ラメットの周囲で非開花ラメットと同程度の直径の筍が出現していた

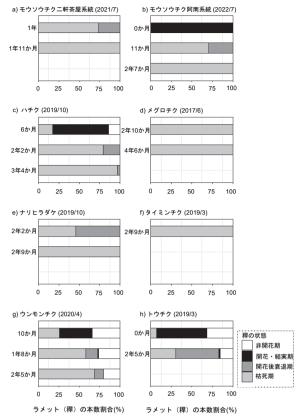


図4 京都大学の2か所のタケ見本園において2017年から2023年に開花したタケのラメットの状態ラメットの類型化カテゴリーの方法は小林ほか(2024b)に従い、非開花期、開花・結実期、開花後の衰退期、枯死期の4段階に分類し、各段階のラメットの本数割合の平均値を示した。各図において和名の右側には括弧書きで開花開始時期(年月)を示した。縦軸には開花からの経過年月を示した。結果の一部は、より詳細に分類した形で小林ほか(2024b)で報告した。アズマザサ、チゴカンチク、スホウチクではプロット調査を行っていないため示していない。g)、h)では、調査開始以降に出現した新稈の本数(表3参照)を含めていない。

のは、プロット調査したものの中でウンモンチクとトウチクであった。

実生や矮小ラメットは、開花開始以降に侵入・定着した種々の植物に被陰されたほか、ニホンジカに葉を食べられるなどの影響を受けていた(図 3 h-k)。実生や矮小ラメットよりも背の高い先駆性の木本植物や高茎草本類によって被陰されていたのはモウソウチク、ハチク類(ハチク、メグロチク、ウンモンチク)、タイミンチク、ナリヒラダケの5区画であり、区画内の同種の非開花ラメットに被陰されていたのはトウチク、ウンモンチクの2区画であった。また、つる植物の登攀による被陰を著しく受けていたのはウンモンチク、ナリヒラダケ、タイミンチクの3区画であった(図3b)。

開花後初期の再生状況に関する結果 表3

カッコ内には最小値から 調査時期、実生、新稈の本数密度、矮小ラメットの密度と茎長、および出現した主な植物をまとめた。平均値を示し、 最大値までを示した。「n.d.」はデータ取得無しを示す。

	1 /2))))))))))))))))))))						
	E		祖子正相	開花開始からの	実生密度	新程密度	矮小化した稈(矮小ラメット)	倭小ラメット)	を を を を を を を を を を を を を を	2.6.4.6.16.16.14.14.14.14.14.14.14.14.14.14.14.14.14.
M M		全	阿里哈姆	時間経過	$(/m^2)$	$(/m^2)$	密度 (/m²)	高さ (m)	個核地内に日祝った土み価数	イップの発光に兼
上賀茂試験地	1-1	モウソウチク 二軒茶屋系統	2021年10月 2022年7月	3か月 1年	0	0	0.24	0.9 (0.7–1.6)	nd. アレチヌスビトハギ,ヨモギ,ダ ンドボロギクアシボソ	タイワンタケクマバチの巣穴あり
			2023年5月	1年10か月	0	0	0	1	n.d.	
1		モウソウチク	2022年12月	5か月	0	0	1.52		n.d.	
	1-2	阿南系統	2023年5月 2024年2月	10か月 1年7か月	$0 \\ 0.12^{1)}$	00	0.32 0.48	0.6 (0.2–1.2) 0.7 (0.2–1.2)	n.d. n.d.	
1	1-3	ハチク	2020年4月 2021年12月	6か月 2年2か月	0 0	0 0	36.1 (0-111.1)	0.1 (0.0–0.2)	マッパラン イワヒメワラビ,マッsp.ソヨゴ, ヤプコウジ,サルトリイバラ	マツバラン消失。ニホンジカの糞あり、 タイワンタケクマバチの巣穴あり
'	1-4	メゲロチク	2020年4月	2年10か月	0	0	17.2	0.4 (0.1–1.2)	タラノキ.サンショウ.マツsp.イ	タイワンタケクマバチの巣穴あり 1回目の調査時に出現した再生竹
			2021年12月	4年6か月	0	0	22.2 (21.4-55.6)	0.2 (0.1-0.5)	ノヒメンフに	9.52%が生せ ニホンジカによる食痕あり
ı	1–5	ナリとラダケ	2021年12月	2年2か月	0	0	12.9 (0-44.4)	0.7 (0.3–1.8)	ヨウシュヤマゴボウ,セイタカアワダチソウ,ナッフジ,ヤマノイモ,コウゾ	計11本の再生作のうち2本は花が ついており9本には花がつかず。 葉数は2~21枚
1	$1-6^{2}$	アズマザサ	2022年7月	3年2か月	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	ニホンジカによる食痕あり
1	1-7	タイミンチク	2021年12月	2年9か月	0	0	1.4 (0-11.1)	2.0	ススキ,エノキ,ダンドボロギク, ベニバナボロギク,コウゾ,ヤマ ノイモ,ヒヨドリジョウゴ	2019年7月時点で実生を確認
•	1-8	チゴカンチク			n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	2024年2月にも1本の程で開花を確認
	1-9	スホウチク			n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	2022年7月に林床で実生を確認
理学部植物園	2-13)	ウンモンチク	2022年10月	2年6か月	0	0.2	2.4 (0.5-4.3)	0.8 (0.05–2.7)	アサガオsp,エノキ,モウソウチク メダケ属ネザサ節sp.	黒穂病に罹患しながら開花する 場合が散見 タイワンタケクマバチの巣穴あり
1	2-2	トウチク	2022年10月	3年7か月	0	3.8	n.d.	n.d.	メダケ属リュウキュウチク 節sp.	メダケ属リュウキュウチク節の タケは隣接地から侵入し,密度0か ら2.8本/m²へ増加

開花から1年7か月後に実生が認められた。開花翌年の調査(2023年5月)には発芽していなかったか、発芽後間もなかったため見落としていたと考えられた。 3.02247月の調査実施時、ニホンジカの葉の探食によってラメットの状態を適切に評価ができない状態となっており、本文図4には結果を示すことができなかった。 予備的調査の結果は以下の通りである。区画内に $0.3m \times 0.3m$ のコドラートを 3.022にした結果、葉のみ生残するラメットが45.4%、花と葉が生残するラメットが3.8%、花のみ生残するラメットが、周花の通りである。区画内に $0.3m \times 0.3m \times 0.3m$ のコドラートを 3.0設定した結果、葉のみ生残するラメットが、開花の履歴を持つかどうかが不明であった。 のみ生残するラメットが3.4%、花と葉が生残するラメットが3.8%、花のみ生残するラメットが、開花の履歴を持つかどうかかが不明であった。 開花開始から1.0のか月後の2021年2.01に調査トランセクト内のラメットを対象に詳細に調査した結果、登攀されたラメットが3.4%であった。 登攀の割合は林緑に近いほど高く、図2bに示すサブプロット1で76.7%であった。 開花開始から1.4%、登攀されていないが株元に蔓が控えるラメットが3.4%であった。 登攀の割合は林禄に近いほど高く、図2bに示すサブプロットで7.7%0、7.5%0、7.5%0、開花開始から1.4%0、7.5%0、7.5%0、7.5%0、7.5%0、7.5%0、開花開始から1.5%0、7.5%0、7.5%0、7.5%0、日間鎖率9.5%0、7.5%1、7.5%0、7.53

Ⅳ. 考 察

開花状況

本研究の調査対象としたタケにおいて、開花のタイプには大きく「全ラメットの開花」と「一部ラメットの開花」の2つがあり、「全ラメットの開花」のタイプでも全ラメットが開花するまで1年以上かかる場合もあることが明らかになった。これまでにタケの開花のタイプには一斉開花(全面開花)と部分開花(局所開花、散在開花)が知られている(陶山ほか 2010)。本研究はタケ見本園に植えられたタケの調査結果ではあるが、既存の開花タイプをおおむね網羅していると考えられた。

林分レベルで全ラメットが開花に至る年数には種内や種間で違いがあり、例えばモウソウチクでは 1年(Watanabe et al. 1982; 井手・鈴木 1998; 柴田 1999; Kobayashi et al. 2022a)、 2年(若山 1999; 小林ほか2024a)、 3年(Isagi et al. 2004)、ハチクでは 6-7年(兵庫県姫路市、小林ほか 未発表)といった報告がある。このような年数に関する報告はタケ見本園においては未だ多くないため今後も研究知見の蓄積が重要である。これらの開花状況に関する知見は、タケ見本園での開花後の管理においても有益である。例えば、ある年に一部のラメットが開花した場合、全ラメットの開花に至るケースもあれば、至らないケースもあるということである。そしてこれはタケ種ごとに定まっているというわけでもないだろう。管理現場ではこの点に留意した上で、開花初年度から開花状況を記録し、経過観察を続けることが重要である。

結実状況

簡易調査を行った程度であり詳細なことは明らかでないが、調査対象種では結実性が異なっていた。ハチク類およびナリヒラダケでは成熟頴果および実生が確認されなかったが、これは先行研究における指摘と矛盾しない(ナリヒラダケ属:柴田 2000; 村松 2013、ハチク類:掘 1911; 坪井 1913; Kobayashi et al.2022b; Yamada et al. 2023)。ハチク類では稀に認められる場合もあるが(小林2025)、筆者が知る限りナリヒラダケでは例がない。タケの結実性は、種や系統、環境条件によって異なり、日本国内のタケでも多量の結実から不稔の状態までが報告されてきた(例えば、村松1969)。本研究では上記のように結実が認められなかった種類のほか、幾分の結実が認められるものも確認されたが、多量に結実するタケは認められなかった。この理由として、これまで多量結実が報告されてきたササ属やスズダケ属やメダケ属ネザサ節のタケが本調査対象に含まれていなかったことのほか、虫害(Sakata et al.2022)、少数のジェネットからなる場合の結実率の低下(宮崎ほか 2010; Mizuki et al.2014)が関連している可能性が考えられた。なお、開花後の管理指針を検討する上では、結実量は大きな問題にはならないと考えられる。今回十分に検討できなかったが、管理を行う上では結実時期、頴果の落下時期、および発芽時期の把握も重要である。

開花ラメットの衰退状況

断片的なデータではあるが、開花開始から1年以内に全てのラメットが枯死するわけではないことを明らかにした。また、調査地のトウチクでは枯れずに栄養成長を再開する開花ラメットもあった(小林ほか2024b)。これらの他に、本調査では観察されていないが、開花後1年で枯死に至るタイプもありえる。以上から、開花後のラメットの衰退過程や枯死時期は種内や種間によって異なることが示唆されるが、本研究では十分な調査を行えておらず、今後継続的なデータ収集と情報蓄

積が重要と考えられる。

これまで、開花ラメットは開花後に枯れることから早期に伐採することが古くから推奨されてきた(例えば白井1911)。この背景には、矮小ラメットや実生の保育を行う上で、作業上邪魔になること、開花ラメットを長期間残すことでつる植物が絡みつく対象となり、その結果実生や矮小ラメットが被圧されてしまう可能性があること、また、つる植物が絡みつき、立ち枯れたり倒れてから処理することの手間を回避するといった意図が考えられる。また、衰退したラメットを伐らずに残すことで、それらに幾分生残する葉や花によって養水分が消費される可能性も懸念される。一方、管理竹林ではラメットの伐採を遅らせ、つる植物の登攀をある程度許容して林床が明るくなりすぎないようにすることで、林床への他種の侵入を抑える効果が見込まれるという見方もかつてあった(近野1938)。タケ見本園では基本的には従来の指摘通り早期伐採が適していると考えられるが、成熟額果の認められる種では、結実時期や顯果の落下時期を見定めて伐採することが基本となる(モウソウチクでは開花年の秋以降など)。また、タケ見本園は多目的で利用されるため、たとえば教育目的で「タケが種類によっては開花後に1年以上一定期間衰退状態を保つことや栄養成長を再開させること」を見せる場合、開花後のタケが消滅しないように留意しながらも、開花ラメットを伐採しないまま残しておくという選択もありえる。このように、開花ラメットの伐採のタイミングは開花ラメットの衰退状況を踏まえた上で目的に応じて柔軟に対応することも重要である。

再生状況

本研究では、開花後には実生、矮小ラメット、開花/非開花ラメットに由来する生存ラメット、の3つのいずれかを起点として再生(更新)しうることが観察された。これらも既存のタケの開花後の更新タイプをおおよそ網羅していた。岡村ほか(1991)に基づけば、開花後の再生タイプとして(1)開花群落が地上部・地下部ともに枯死し、実生から再生、(2)開花群落の地上部は枯死するが結実が認められず、生き残った地下茎から矮小ラメットが発生し、それを起点に再生、(3)散発的な開花と少数の結実により実生が得られるが、群落は枯死せずに実生あるいは非開花ラメットを起点として再生、の大きく3つが知られる。また、(1)と(2)が組み合わる例も普通に知られる(例えば、Hisamoto & Kobayashi 2013)。

本調査地では基本的に放置条件下における再生状況を明らかにしたが、上記(1)の実生の生残は、調査期間内に除草作業を始めたモウソウチクの阿南系統(図3e)を除いて認められなかった。(2)の矮小ラメットについても、生育状況を見る限り成長が良好であるとは考えられなかった。例えば、調査地の矮小ラメットの稈高は、開花確認から2年2か月後のハチクでは 0.1m、開花確認から4年6か月後のメグロチクでは 0.2m であり(表3)、ハチクの開花後初期に発生する典型的な矮小ラメットのサイズ(0.89 ± 0.21 m, 平均 \pm 標準偏差, Kobayashi et al. 2022b)よりも著しく小さかった。再生可能な形であると思われたのは、上記(3)の生存ラメットを起点とした再生のみであった。(1)と(2)の再生が困難となる理由は、侵入・定着した高茎草本類、木本植物やつる植物によって被陰されることや、ニホンジカによる食害を受け、より大きなラメットを生産できていないことにあると考えられた(表3)。近年野外環境下におけるササ類の開花研究において、(1)の実生の消滅がニホンジカの影響であるとする報告例が挙がっている(例えば、阿部・柴田 2012:東口・柴田 2017など)。また(2)の矮小ラメットの消滅は、ハチクを対象とした最近の研究でも報告が

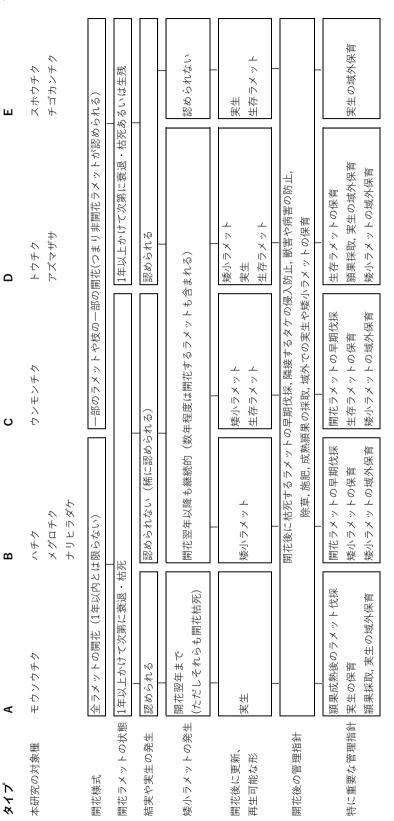
ある(Yamada et al. 2023)。これまでの長期データからは、開花後5年程度や10-20年程度で開花前の林分高へ回復するという結果が報告されており、再生可能であることを示す報告が多いが(例えば、マダケ:Isagi et al. 1993、ササ類:Makita 1992など)、開花後に再生せずに消滅するという指摘も古くからあり(例えば、近野 1938)、適切な管理がなされていないタケ見本園では開花後に再生が上手く進行しない場合もあることを念頭に置く必要がある。例えば著者の小林による観察では、上述の岐阜県養老公園内のタケ見本園において、2017年より順次一斉開花したハチク類やメダケ属リュウキュウチク節のタケの植栽区画においてそのような状況を確認している。

以上より、開花後にタケを再生させるためには、発生した実生や矮小ラメットを保育するための管理(タケ以外の植物の除草やシカ柵の設置などによるシカ害防除)が基本となる。開花後に消滅しかけたという事情もあり、上賀茂試験地では、1 林班で2021年11月に、2 林班で2020年1月にニホンジカ侵入防止のための防獣柵が設置された。2021年12月の調査実施後には、筆者らも区画内のタケ以外の植物の除草作業を始め、矮小ラメットから回復(上記(2)の再生)を促す環境を整えた。その効果もあり、ナリヒラダケ(図31)やハチク(図3m)では顕著な回復傾向が認められている。また、成熟顯果の採取や開花地で採取した実生あるいは矮小ラメットを域外で栽培することも重要であり、上賀茂試験地ではそのような試みもなされている(林 2021、Kobayashi et al. 2022a)。

タケ見本園における開花後の管理方法

開花後のタケを消滅させないようにするために必要な管理指針として、基本的には、管理竹林でこれまで指摘されてきた方法、すなわち、開花枯死ラメットの早期伐採、除草、施肥(白井 1911)のほか、隣接する非開花タケの侵入や獣害や病害の防止、成熟顯果の採取、域外での実生や矮小ラメットの栽培、がタケ見本園においてもまた重要であると考えられた。しかし、管理で留意すべき点は開花や再生の特性によって幾分異なる。上述のように、本調査対象となった11区画のタケでは、既報のタケの開花・再生パターンをおおむね網羅したと考えられた。そこで、本研究で得られた開花や再生に関する調査結果を踏まえ、5タイプに分けた上で、開花したタケの次世代を残すための管理指針をまとめた(図5)。なお、各タイプで示した種は各見本園の系統における調査期間内の結果に基づくため、各種が実際にどのタイプに属するかについてはさらなる検討が必要である。また、図中には書いていないこととして、留意すべき点は以下の通りである。

- (a) タケの品種は開花後に母種の形質に戻ることも指摘されている(例えば、カタシボやシボチ クがマダケに戻る、室井 1962)ため、品種を維持するためには母種の形質に戻った矮小ラメッ トを優先的に取り除く。仮に母種の形質に戻った場合にはその旨を記録に残し、標本として も残す。
- (b) 本研究対象地の理学部植物園のように各植栽区間で明瞭な仕切りがない場合、開花後に隣の区画のタケが地下茎を伸ばし、侵入することが懸念される。これを防ぐ必要がある。
- (c) 穎果の休眠性が種によって異なることを念頭におき、発芽試験をおこなうことや実生を保育する必要がある。たとえば、室井(1966)では、1年生果実で休眠期間がないもの、2年生果実で休眠期間が半年以上のもの、1年生または2年生果実の3つが紹介されている。その他、近年各地で一斉開花しているスズダケのように2年の休眠期間をもつ種も知られる(例、Nakagawa et al. 2023)。



ここで、矮小ラメットとは、マダケ開花時に回復ザサや再生竹と呼ばれたもの(上田1963)と同義である。ここでは開花の有無を問わないが、一般に、開花後数 年は開花した状態も含まれる。生存ラメットとは、非開花ラメットや開花後に枯死しなかったラメットのことを指す。なお、各タイプとして示したタケの種は、 京都大学のタケ見本園で2017年から2023年に開花したタケの調査期間内における開花や開花後の再生の様式に基づくタイプ分け、および開花後の管理指針 本調査地の調査期間内に明らかになったものであり、必ずしも種として一般化できるわけではないことには注意が必要である。 <u>図</u>

(d) いかなる方法で管理を行う場合でも、開花・衰退や再生の状況やその後の管理について施 設内の台帳などに書き残す。

次に、以下には各タイプの概要を示す。

【タイプA:本研究のモウソウチク】

全ラメットが開花し、開花後には地上部は次第に衰退し、結実や実生が幾分認められる。矮小ラメットは開花翌年まで出現し、それらも開花し、枯死する。開花後の再生は実生による。重要な管理は、頴果の成熟・落下時期以降に開花ラメットを伐採すること、そして発生した実生を保育することである。開花ラメットより成熟した頴果を採取し、域外で育苗してある程度育ったところで元の区画に移植することも有効である(例えば、小林ほか2024a)。

【タイプB:本研究のハチク、メグロチク、ナリヒラダケ】

全ラメットが1年のうちに、あるいは数年以上かけて開花する。開花後に地上部器官は次第に衰退し、結実や実生は稀にしか認められない。地下部器官は枯死せず、矮小ラメットが開花後から断続的に出現し、これらも開花後数年は継続的に開花し、枯死するものが多い。開花後の再生は矮小ラメットによる。重要な管理は、開花ラメットの早期伐採と矮小ラメットの保育を行うことである。

【タイプC:本研究のウンモンチク】

竹林の一部のラメットが開花し、開花ラメットからは結実や実生は稀にしか認められない。非開花ラメットの一群からはそれらと同程度の直径の筍が出現し、開花ラメットの近くからは矮小ラメットが断続的に出現する。重要な管理は、開花ラメットの伐採と非開花ラメットの保育である。矮小ラメットは周囲の非開花ラメットや侵入・定着した他の植物に被陰され消滅してしまう懸念もあるため、開花ラメットの地下茎から出現した矮小ラメットを地下茎とともに採取し、域外で保育することが重要かもしれない。なお、長期的にみれば全ラメットの開花に至る可能性を念頭におくことも重要である。

【タイプD:本研究のトウチク、アズマザサ】

竹林の一部のラメットが開花し、開花ラメットからは結実や実生が幾分認められる。矮性ラメットも出現する。非開花ラメットの一群からはそれらと同程度の直径の筍が出現し、開花ラメットが枯死せずに栄養成長を再開することもある。重要な管理は、開花ラメットを伐採し、非開花ラメットの一群や開花後に栄養成長を再開するラメットを保育することのほか、開花後に出現した実生や矮小ラメットを域外で保育することである。矮小ラメットについては、非開花ラメットに繋がる地下茎から出現したものかを明確化させた上で域外保育を行う。なお、長期的にみれば全ラメットの開花に至る可能性を念頭におくことも重要である。

【タイプE:本研究のスホウチク、チゴカンチク】

枝の一部や数本のラメットでのみ開花し、結実や実生が幾分認められる。実生から再生すると考えられるが、周囲の非開花ラメットによって被陰され、開花地で実生によって再生する可能性は低い。重要な管理は、区画の中で生残するラメットの保育を行うとともに、成熟頴果あるいは発生した実生を採取し、域外で保管・育苗することである。

タケ見本園における開花研究

日本各地のタケ見本園では、開花後に発生した実生や矮小ラメット、学術的に重要な様々なタケ の育苗や株分けが行われ、発芽から開花結実までの年数(開花周期とも呼ばれる)の解明に向けた 研究が進められている。特にモウソウチクでは、これまでに独立した実生起源の5系統が主に67年 (一部で66、68、69年) や25年前後の寿命を持つことが報告されている (Kobayashi et al. 2022a: 小 林ほか2024a.b)。また、地理的に遠く離れた場所に植栽された系統が自生地のものと同時期に開花 する現象もしばしば報告されている (例えば、柴田 2010: 小林 2017)。これらの報告は、一斉開花 のタイミングが何らかの体内時計によって支配されていることを示す根拠となっている。以上から、 タケ見本園は、タケの開花習性の解明においても重要な役割を果たしており、見本園内で開花が新 たに認められた場合、長期実験に新たに加える研究材料が増えたと捉えることができる。図5に示 す管理をベースとして開花後の次世代を保存し、タケの開花や再生に関する情報および開花後の管 理方法を書き記し、さらには石標や看板等を設置してタケの由来等を示すことが望ましい(モウソ ウチクにおける例、小林ほか2024a)。各地の試験地(図1に示すタケ見本園などの)情報を集約す るデータベースの管理や更新、各種の各植栽区画内の遺伝子型の調査等も今後の課題である。筆者 らが観察する限りにおいても、日本各地のタケ見本園では種同定が誤ったまま植栽されたタケも散 見されることから、開花時には改めて種同定を行うとともに(あるいは専門家に依頼し)、さく葉 標本として残すことも重要だろう。

タケ見本園内では複数の種が近接して植栽されている。ナリヒラダケ属やアズマザサ属が属間雑種起源であると示唆されるように、タケは属内だけでなく属間でも交雑が可能な場合がある(村松2013)。本研究で示されたように、タケ見本園内で隣接して複数種が同時期に開花することもありえるだろう。交雑実験を行える機会があると捉えられると同時に、採取や播種した成熟頴果が自然交雑起源のものになっている可能性に考慮する必要があるかもしれない。

謝辞

施設利用に際しては、上賀茂試験地と理学部植物園の施設スタッフおよび京都大学の主に坂本正 弘博士と貫名涼博士にお世話になった。野外作業の一部や植物種の同定では、西山典秀博士(当時 東京大学大学院)、王仁博士、駒田夏生博士(当時京都大学大学院)、京都大学大学院農学研究科森 林生態学研究室の職員や学生らに手伝っていただいた。上賀茂試験地のタケの移植履歴や開花情報 は、渡邊政俊博士、蒔田明史博士、松本茂氏、張庭維博士(当時京都大学大学院)からご教示いた だいた。その他の見本園の情報は、施設管理者やその関係者らよりご教示いただいた。本研究の一 部は、JSPS 科研費 19J11336、20J23214、23K13989 および(国研)森林研究・整備機構森林総合 研究所交付金プロジェクト(課題番号 202211)の研究費を用いて実施した。貫名博士および梅村 光俊博士からは原稿執筆時に助言をいただいた。以上の方々に御礼申し上げる。

引用文献

- 阿部佑平・柴田昌三 (2012) シカの採食が一斉開花・枯死後のチュウゴクザサの実生更新に及ぼす 影響. 日本緑化工学会誌 38: 449-453.
- 濱田甫(1996)『暮らしに生きる竹』春苑堂出版.
- Hatakeyama I, Murata G, Tabata H (1973) A list of plants in the Botanical Garden of Kyoto University and some ecological data. Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Biology 6: 91-148.
- 林大輔(2021)<個別報告>タケ・ササ類の開花記録およびタイミンチクとアズマザサの播種報告. 研究林・試験地情報 2019: 27-30.
- 東口涼・柴田昌三 (2017) 一斉開花後のチュウゴクザサ (Sasa veitchii var. hirsuta) 群落再生におけるニホンジカの継続的採食圧の排除がもたらす効果, 日本緑化工学会誌 43: 74-79.
- Hisamoto Y, Kobayashi M (2013) Flowering habit of two bamboo species, *Phyllostachys meyeri* and *Shibataea chinensis*, analyzed with flowering gene expression. Plant Species Biology 28: 109-117.
- 掘正太郎(1911)竹の開花病一名自然粳病の原因及其豫防法. 農業世界 6: 43-50.
- 井出雄二・鈴木誠 (1998) 東京大学農学部附属演習林千葉演習林の竹の開花年限試験地におけるモウソウチクの開花. 林業技術 672: 11-14.
- Isagi Y, Kawahara T, Kamo K (1993) Biomass and net production in a bamboo *Phyllostachys bambusoides* stand. Ecological Research 8: 123-133.
- 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. Molecular Ecology 13: 2017-2021.
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 7: 347–391.
- 笠原基知治・岡村はた・田中幸男(1984)竹類開花-7-マダケ全面開花後の回復初期過程の観察と 考察. 富士竹類植物園報告 28: 20-66.
- 小林慧人(2019)日本国内におけるメグロチクの一斉開花の記録:大正から昭和・平成の時代に受け継がれた株は消えてゆくのか? . 竹 141: 21-24.
- Kobayashi K, Nishiyama N, Kashiwagi H, Shibata S (2022a) Mass-flowering of cultivated Moso bamboo, *Phyllostachys edulis* (Poaceae) after more than a half-century of vegetative growth. Journal of Japanese Botany 97: 145-155.
- Kobayashi K, Umemura M, Kitayama K, Onoda Y (2022b) Massive investments in flowers were in vain: mass flowering after a century did not bear fruit in the bamboo *Phyllostachys nigra* var. *henonis*. Plant Species Biology 37: 78-90.
- 小林慧人・西山典秀・杉本恵里子・柏木治次・若山太郎・久本洋子 (2024a) 「三百年計画、竹の開花年限に関する実験」の過去から現在まで: 実生起源のモウソウチクにおける長期植栽試験の実態. 森林総合研究所研究報告 23:135-151.

- 小林慧人・竹重龍一・柴田昌三(2024b) 開花竹林の段階的な変化に関する分類方法の検討. 日本森 林学会誌 106: 257-262.
- 小林 慧人(2025) タケ類ハチクにおける実生起源の竹林の初記録, 植物研究雑誌100:165-170.
- 小林幹夫(2017)『日本のタケ亜科植物図鑑』北隆館.
- 小林幹夫・古本良・柏木治次・三樹和博 (2019) タイミンチク Pleioblastus gramineus (メダケ属リュウキュウチク節: タケ亜科) の開花と花器官の形態. Bamboo Journal 31: 1-10.
- 近野英吉 (1938) 竹林の開花現象と其回復策. 日本林學會誌 20:1-9.
- 京大植物園を考える会(2011)沿革. http://ja3yaq.ampr.org/~bgarden/introduction/Drnoma.pdf. (最終閲覧日2025-02-13)
- Mizuki I, Sato A, Matsuo A, Suyama Y, Suzuki JI, Makita A (2014) Clonal structure, seed set, and self-pollination rate in mass-flowering bamboo species during off-year flowering events. PLOS One 9: e105051.
- Makita A (1992) Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. Ecological Research 7: 245-254.
- 村松幹夫 (1969) タケ類の不稔現象に関する考察、特に自家不和合性植物として. 富士竹類植物園報告 14: 19-26.
- 村松幹夫(2013)「日本列島のタケ連植物の自然誌—篠と笹, 大型タケ類や自然雑種—」山口裕文編 『栽培植物の自然史 II』 北海道大学出版: 59-94.
- 室井綽(1962)『有用竹類図説』六月社.
- 室井綽・岡村はた(1965) 富士竹類植物園栽培報告(7). 富士竹類植物園報告10:5-8.
- 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.
- 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 (< 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). 日本生態学会誌 60: 73-79.
- Nakagawa M, Yoda K, Asahi K, Yumigeta Y, Watanabe A, Celegeer (2023) Reproductive characteristics in an understory bamboo and gradual environmental changes after its dieback provide an extended opportunity for overstory tree regeneration in a mixed cool temperate forest in central Japan. Plant Biology 25: 687-695.
- 岡村はた・田中幸男・小西美恵子・柏木治次(1991)『原色日本園芸竹笹総図説』はあと出版.
- Sakata Y, Kobayashi K, Makita A (2022) Multi-trophic consequences of mass flowering in two bamboos (Poales: Poaceae). Biological Journal of the Linnean Society 137: 642-650.
- 柴田昌三 (1999) 京都大学大学院農学研究科附属演習林上賀茂試験地におけるモウソウチクの開花 - 日本で2回目に確認された周期67年の開花の事例 - . Bamboo Journal 16: 1-11.
- 柴田昌三 (2000) 近ごろ私のまわりに現れ始めた珍しい竹達のふるまい. 富士竹類植物園報告 44: 29-39.
- 柴田昌三 (2006) 『竹・笹のある庭 観賞と植栽』 創森社.

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 (<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~). 日本生態学会誌 60: 51-62.

白井光太郎 (1911) 竹類の自然枯病に就て. 日本農業雑誌 7: 22-25.

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(<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~).日本生態学会誌 60:97-106.

坪井伊助(1913)『実験竹林造成法』岐阜県山林会.

鈴木貞雄(1996)『日本タケ科植物図鑑』聚海書林.

上田弘一郎(1963)『有用竹と筍:栽培の新技術』博友社.

上田弘一郎(1970)『竹と人生』明玄書房.

上田弘一郎(1976)『竹の観賞と栽培』北隆館.

上田弘一郎・伊佐義朗(1969)『竹と庭―栽培と観賞―』金園社.

内村悦三(2014)『タケ・ササ総図典』創森社.

宇都宮東吾 (1980) 愛媛県におけるタケ・ササの開花. 竹BAMBOO 19: 15-17.

若山幸央(1999)モウソウチクの一斉開花と部分開花. 富士竹類植物園報告 43: 91-103.

若山幸央(2010) モウソウチクの部分開花・2009. 富士竹類植物園報告 54: 106-114.

Watanabe M, Ueda K, Manabe I, Akai T (1982) Flowering, seeding, germination, and flowering periodicity of *Phyllostachys pubescens*. Journal of the Japanese Forest Society 64: 107-111.

Yamada T, Imada K, Aoyagi H, Nakabayashi M (2023) Does monocarpic *Phyllostachys nigra* var. *henonis* regenerate after flowering in Japan? Insights from 3 years of observation after flowering. PLOS One 18: e0287114.