

緯度系列で見たモウソウチクの形態的可塑性：各地域でのモウソウチク拡大戦略

福島慶太郎

京都大学フィールド科学教育研究センター

1. はじめに

日本に分布するタケにはさまざまな種類が存在する。そのうち、モウソウチクは約 270 年前に中国から日本に持ち込まれた外来種であり、タケノコや竹材の生産のために全国に急速に分布を広げた(柴田 2003)。しかしながら、20 年ほど前から安価なタケノコや竹材が海外から輸入されて国内の竹産業が衰退した結果、日本各地でモウソウチク林が放棄され、地下茎の伸長を通じて周辺の二次林や人工林へ拡大し始めた(鈴木 2008 など)。モウソウチクのサイズは日本に存在するタケの中でも最大級であり、侵入を許した森林では被陰によって木本樹木や下層植生が枯死し、モウソウチクの純林が形成される。こうしたモウソウチクの侵入・拡大は、生物多様性の喪失に直結し、またそれに伴う生態系機能の低下が懸念されている。

一般にタケ・ササ類はクローンで繁殖し、数十年(モウソウチクは一説では 67 年)に 1 度の周期で生じる一斉開花・枯死によって、世代が更新する(柴田 2003)。モウソウチクはほとんどが株分けによって日本全国的に広がっており、導入されてからの時間が他の植物に比べて極めて短いため、世代交代がなされていない可能性がある。実際に、日本に分布するモウソウチクはほとんど同一のクローンからなり、なおかつ日本にモウソウチクをもたらしたとされる中国南部のモウソウチクと同一であることが遺伝解析から明らかにされている(Oda et al. 未発表)。

日本は南北に長く、かつ地形も複雑であるため、気象の変化に富んでいる。植物は、限られた資源の中で生存するために、異なる外的環境下では形態を変化させて適応する(Reich et al. 1995; Wright et al. 2004)。特に光合成器官である葉は、光条件や他の資源(水分や窒素など)に対して、その形態や生理的特徴を変化させることが多くの植物で見出されている(Reich et al. 2004; 白石・渡辺 2002; 菊澤 2005)。同一クローンのモウソウチクが全国に分布していることを考えると、モウソウチクにも様々な気象環境に順応するための形態的な可塑性が存在するはずである。一方で世代交代が進んでおらず、遺伝的特性が同一であることから可塑性が存在していない可能性もある。植物の形態に関する既存研究においても、遺伝的特性がほとんど同一で、生殖隔離や地理的隔離が仮定されないクローナル植物が外的環境に対してどのくらい適応可能であるかについては明らかにされていない。そこで本

研究では、全国に分布するモウソウチク林を対象とし、各地の気象条件(降水量, 気温, 日射量など)の違いに着目して葉や稈の形態的特長を広域比較し、環境傾度に沿ったモウソウチクの形態的可塑性を明らかにすることを目的とした。

2. 方法

調査は、秋田県、岩手県、宮城県、新潟県、神奈川県、京都府、島根県、岡山県、高知県、香川県、福岡県、大分県、熊本県、鹿児島県の各地域にみられたモウソウチク林で行った。採取場所に関する詳細は、図1および表1に示した。モウソウチク林内では、10m×2mのコドラートを複数設置して、各コドラート内の全モウソウチクに対して胸高直径(DBH, cm)を記録した。本数から稈密度(N, 本/ha)を算出した。胸高直径コドラート内の胸高断面積合計(BA, m²)を算出した。モウソウチク林外から携帯型レーザー距離測定器(Tru-Pulse)を用いて平均群落高(H, m)を求めた。調査を行ったモウソウチク林は、管理の行き届いていない場所を選定した。

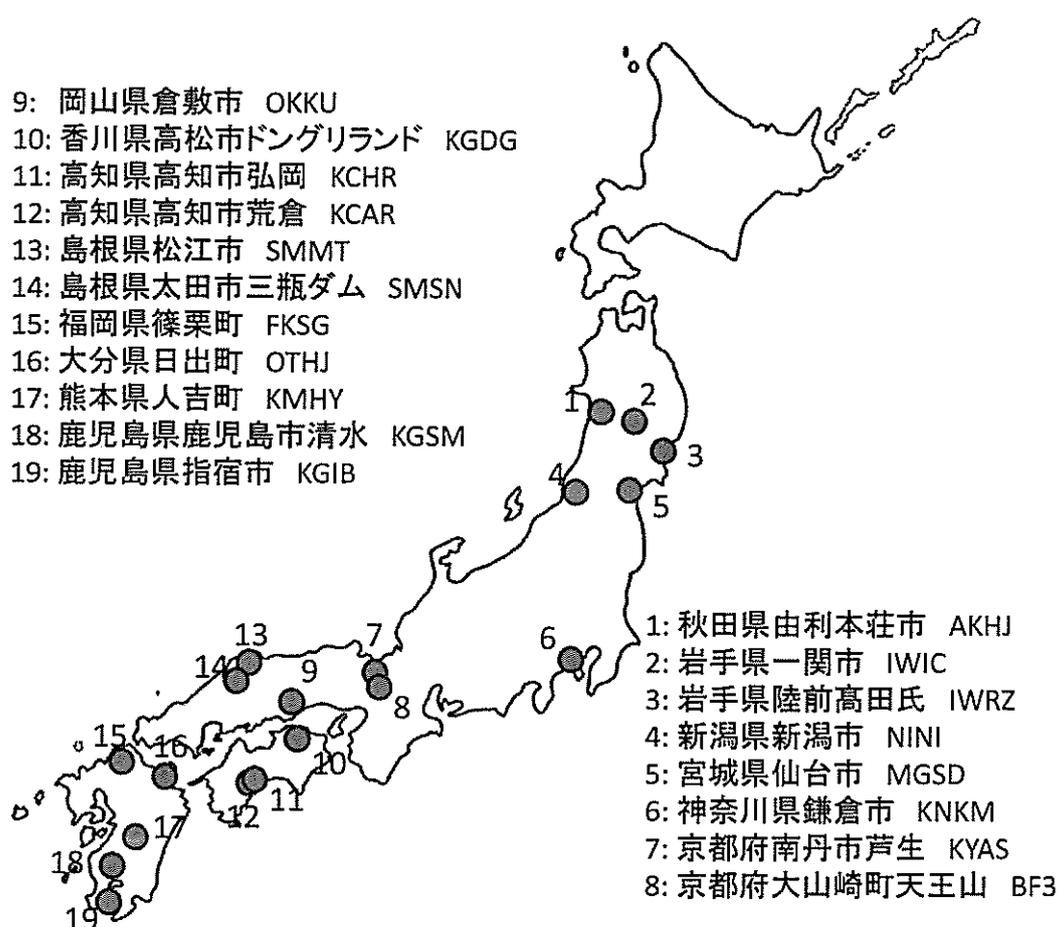


図1 本研究で調査を行ったモウソウチク林の位置

モウソウチクの葉の形態調査については、各モウソウチク林から複数稈選定して、よく日の当たった場所から葉を採取した。選定基準は、コドラート内の直径分布から考えてある程度サイズがばらつくようにした。葉の採取にあたっては高枝切ばさみを用いるか、許可が得られた場合は伐倒することで稈の先端に近い部分を枝ごと採取した。各稈から3-5枝ほど剪定し、各枝から5枚ずつ葉を採取した。採取した葉は持ち帰って葉の厚さを測定した。個葉の厚さはダイヤルシクネスゲージ(Mitutoyo社製)を用いて、3か所の平均値を用いた。

葉面積は5mm方眼紙を敷いたプラスチック製ハードケースに葉がたわまないように挟み込み、デジタルカメラで撮影後、PCに取り込んでフリーソフトLAI32(LAI for Win32)を用いて測定した。測定の際にはカメラのレンズによる歪みを補正した。測定に用いた葉は、40度あるいは70度で乾燥後、個葉重量を測定した。得られたデータに加えて、葉の形態的特徴の指標としてよく用いられる単位重量当たりの個葉面積(Specific Leaf Area, SLA, cm^2/g)を算出した。

各調査地の気象条件については、調査地最寄りの気象庁 AMeDAS データを用いた。AMeDAS データのうち、2000-2009年の10年間分の平均気温、平均降水量、年間日照時間を算出して解析に用いた(表1)。

表1 本研究におけるモウソウチク採取地点の概要

Site No.	Address	Abbreviation	MAT (°C)	MAP (mm)	Daylight (h)
1	秋田県由利本荘市	AKHJ	12.1	1779	1420
2	岩手県一関市	IWIC	11.7	1257	1497
3	岩手県陸前高田市	IWRZ	11.5	1499	1717
4	新潟県新潟市	NINI	14.1	1814	1643
5	宮城県仙台市	MGSD	12.6	1266	1780
6	神奈川県鎌倉市	KNKM	16.1	1649	1888
7	京都府南丹市芦生	KYAS	13.2	1724	1291
8	京都府大山崎町天王山	BF3	16.1	1408	1787
9	岡山県倉敷市	OKKU	16.0	959	1848
10	香川県高松市ドングリランド	KGDG	16.8	1043	2049
11	高知県高知市弘岡	KCHR	17.4	2439	2172
12	高知県高知市荒倉	KCAR	17.4	2439	2172
13	島根県松江市	SMMT	15.2	1744	1703
14	島根県太田市三瓶ダム	SMSN	15.4	1751	1648
15	福岡県篠栗町	FKSG	17.3	1571	1898
16	大分県日出町	OTHJ	15.8	1457	1969
17	熊本県人吉町	KMHY	15.9	2312	1851
18	鹿児島県鹿児島市清水	KGSM	18.9	2165	2002
19	鹿児島県指宿市	KGIB	18.4	2468	1922

MAT: 年平均気温(2000年から2009年), MAP: 年平均降水量(2000年から2009年)

3. 結果および考察

各調査地の稈密度, 平均胸高直径, 平均群落高, 胸高断面積合計を表 2 に示した。測定が一部完了していないものもあるため, 完全なデータセットでないことに注意していただきたい。現在までに測定が完了したサイトのデータを用いて, 解析結果を示す。

表 2 各調査地点におけるモウソウチク林の採取日, 稈密度, 平均胸高直径(DBH), 平均群落高, 胸高断面積合計の結果

		Date	Density n/ha	DBH cm	Height m	Basal Area m ² /ha	
1	AKHJ	2010/8/15	12250	8.7	11.5	73.3	
2	IWIC	2010/8/15	8625	7.9	13.5	42.1	
3	IWRZ	2010/8/16	23500	7.2	11.5	94.9	
4	NINI	2010/8/17	9875	8.6	11.2	57.9	
5	MGSD	2010/8/16	9625	9.5	11.9	67.8	
6	KNKM	2010/10/10	5000	n.d.	n.d.	n.d.	
7	KYAS	2010/9/9	7125	9.1	12.3	46.3	
8	BF3	2010/7/27	7475	11.4	n.d.	76.3	
9	OKKR	2010/8/6	20500	7.6	17.8	93.2	
10	KGDG	2010/8/5	7000	10.3	17.0	58.3	小林ら, 未発表
11	KCHR	2010/8/4	8000	12.9	17.7	104.6	
12	KCAR	2010/8/4	6750	13.5	17.8	96.9	
13	SMMT	2010/8/6	3750	10.7	n.d.	33.9	
14	SMSN	2010/8/20	7600	n.d.	n.d.	n.d.	
15	FKSG-A	2010/6/27	4000	n.d.	n.d.	n.d.	
15	FKSG-B	2010/6/27	9000	n.d.	n.d.	n.d.	
16	OTHJ	2010/6/26	7500	10.8	16.9	68.1	
17	KMHY	2010/6/29	7125	13.1	14.6	96.2	
18	KGSM	2010/6/30	7250	7.6	15.0	32.8	
19	KGIB	2010/7/1	7667	11.8	14.8	83.8	

n.d.: 未測定

モウソウチクの稈密度は, 3750 本/ha から 23500 本/ha と様々であった。平均胸高直径は, 7.2cm から 13.5cm であり, 直径階分布からはどのサイトにおいても平均値付近の稈数が最も多かった(データ省略)。平均の群落高は 11.2m から 17.8m であり, 高木樹木の樹高と匹敵あるいはそれ以上であった。胸高断面積合計は 32.8m²/ha から 104.6m²/ha で, 京都府北部の天然林(47.1m²/ha; 大畠ら 1991)や, 奈良県南部の 90 年生スギ人工林(77m²/ha; 福島・徳地 2008)など, 樹冠の閉鎖した森林の値よりも大きいサイトが多く, 空間に占める稈の割合が非常に高く, 混んだ状態であるといえる。

平均胸高直径と稈密度には負の相関関係が認められ, 稈密度が高いほど稈の直径が細くなる傾向が示された(図 2a)。また, 胸高直径とサイトの年平均気温との間には正の相関があ

り(図 2b), 稈密度と平均気温との間にも弱い負の相関が認められた。このことから, 平均気温の高い場所では稈密度が低く, 稈の直径の太いモウソウチク林分が形成されることが示された。また平均群落高は, サイトの年間日照時間と正の相関が認められ(図 2c), 晴天の多い地域ではモウソウチクの稈高が高くなることが示された。このように, モウソウチクの林分構造は気温や日照時間といった気象条件に対応した可塑性を有していることが示唆された。

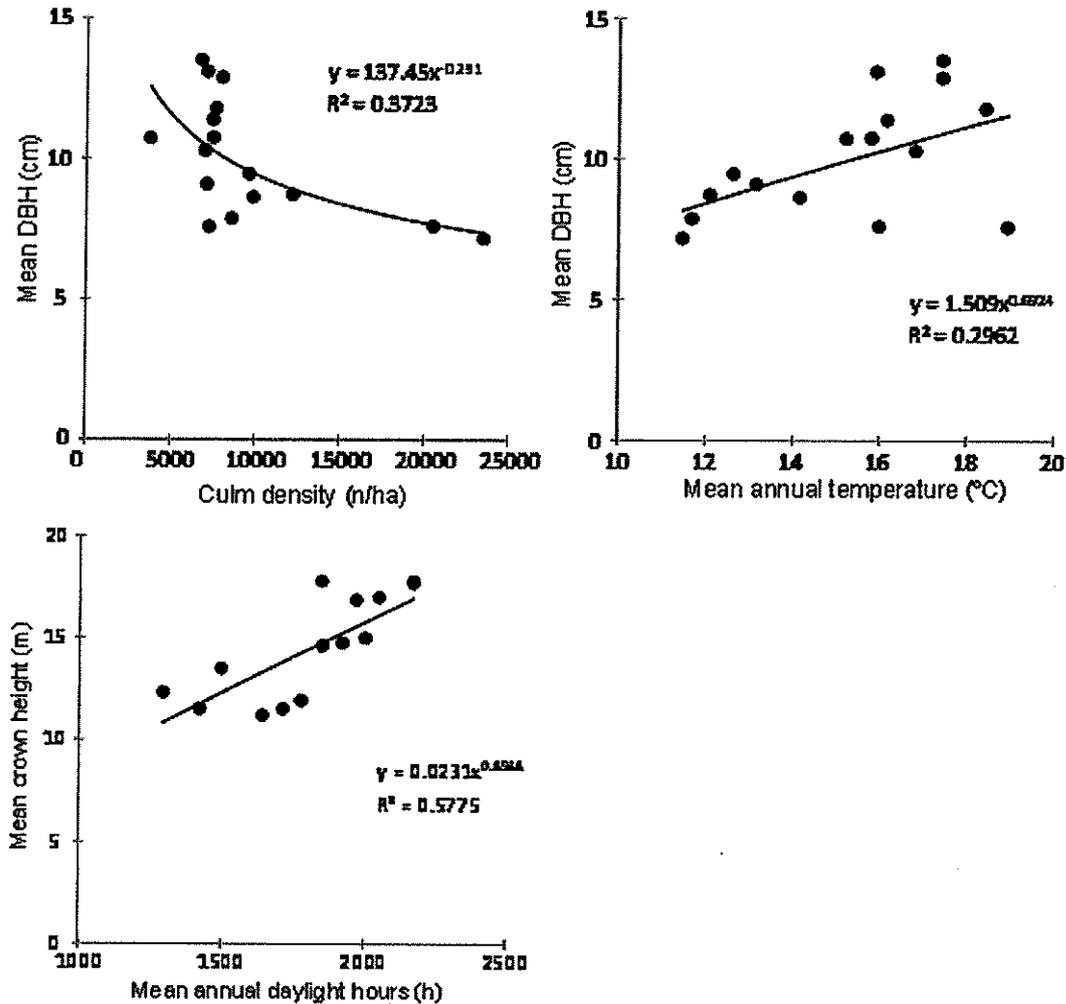


図 2 稈密度と胸高直径の関係(a), 平均気温と胸高直径の関係(b), 年平均日射時間と群落高の関係(c)

次に, モウソウチクの葉の性質について, 平均葉厚, 個葉重量, 葉面積を表 3 に示した。葉厚, 個葉重量および面積はそれぞれ 0.098mm から 0.139mm, 35.1mg から 72.8mg, 6.93mm² から 18.11mm²(未測定 of サイトあり)とサイト間で異なっていた。平均葉厚はサイトの年平均降水量と負の相関が(図 3a)認められた。降水量が少ないほど葉厚が厚くなる傾向は, 水分ストレスに対する反応であることが報告されている(McBurney 1991, 菊澤 2005 など)。これは, 水分ストレスを受けながらも光合成能力を高く維持するための植物の生存戦略として

表 3 各調査地点におけるモウソウチクの平均葉厚, 平均葉重, 平均個葉面積の結果

		Thickness mm	Weight mg	Area mm ²
1	AKHJ	0.101	37.4	8.85
2	IWIC	0.110	59.9	n.d.
3	IWRZ	0.127	53.5	n.d.
4	NINI	0.114	40.0	7.90
5	MGSD	0.114	63.8	16.51
6	KNKM	0.112	40.4	8.93
7	KYAS	0.130	66.8	11.72
8	BF3	0.118	64.2	16.05
9	OKKR	0.123	52.3	9.93
10	KGDG	0.139	72.8	7.50
11	KCHR	0.112	47.1	9.48
12	KCAR	0.106	51.0	9.21
13	SMMT	0.125	59.1	10.12
14	SMSN	0.114	55.8	8.57
15	FKSG-A	0.105	40.2	n.d.
15	FKSG-B	0.098	41.2	n.d.
16	OTHJ	0.111	35.4	n.d.
17	KMHY	0.109	47.0	18.11
18	KGSM	0.115	35.1	6.93
19	KGIB	0.114	46.5	9.16

n.d.: 未測定

認識されている。また比葉面積(SLA)とサイトの胸高断面積合計との間に正の相関が認められた(図 3b)。この関係から、胸高断面積合計の高い、すなわち地上部バイオマスの現存量が多い林分ほど、薄くて広い葉をつける傾向にあるということが分かる。このことは、一定の投資量に対して光合成能力の高い葉がついている林分で、地上部の現存量が多いことを意味する。

以上のことから、モウソウチクの葉の形態は、林分の気象条件や立地条件と密接に関連するとともに、林分の地上部現存量にも関連することが分かった。モウソウチクは、各地の環境条件に順応した形態的可塑性を有しており、モウソウチク林の物質生産を検討する際には地域性を考慮する必要があるといえる。

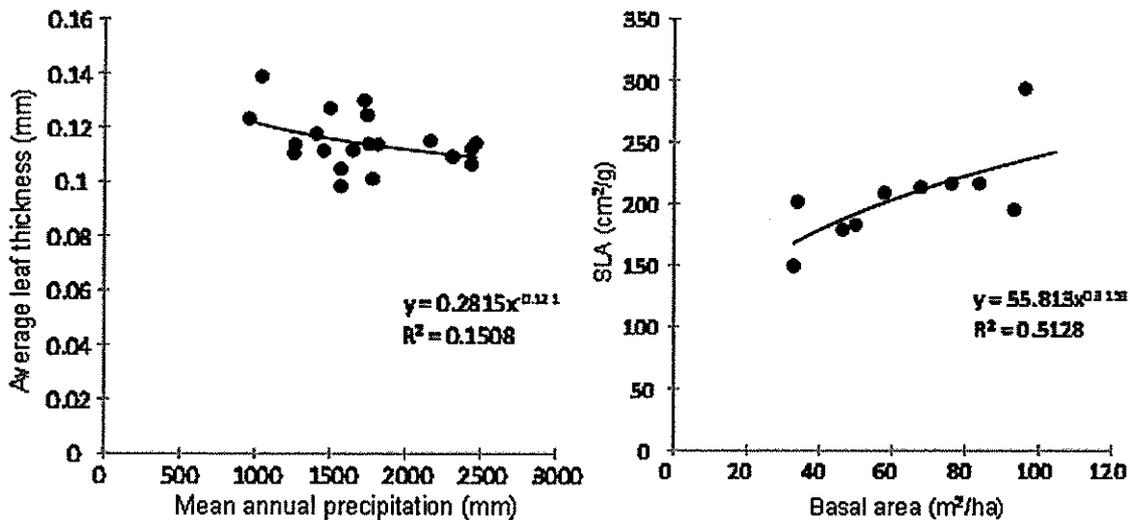


図 3 年平均降水量と葉厚の関係(a), 胸高断面積合計と比葉面積(SLA)の関係(b)

謝辞

本研究を行うにあたり、京都大学の臼井伸章氏には、調査補助から分析・測定に至るまで多大なご協力を頂いた。また、九州大学の大槻恭一氏、秋田県立大学の井上みずき氏、香川大学の小林剛氏、島根大学の藤巻玲路氏、鹿児島大学の館野隆之輔氏と川路まり氏、山梨大学の井手淳一郎氏、立正大学の鈴木重雄氏には、調査地の紹介およびサンプリングの補助をしていただきました。そして、「公益信託エスベック地球環境研究・技術基金」は資金面で大きな助力となりました。ここに記して御礼申し上げます。

引用文献

- 福島慶太郎・徳地直子 (2008) 皆伐・再造林施業が渓流水質に与える影響 -集水域単位で林齢の異なるスギ人工林を用いて- 日本森林学会誌 90: 6-16.
- 菊澤喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学-個葉から生態系へ-. 共立出版.
- McBurney T. (1991) The relationship between leaf thickness and plant water potential. *Journal of Experimental Botany* 43: 327-335.
- 大島誠一・山中典和・中島皇・牧田邦宏 (1991) 幽仙谷天然林試験地の概要と林分構造. 京都大学演習林報告 61: 54-65.
- Reich PB, Kloeppel BD, Ellsworth DS, Walters MB. (1995) Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24-30.
- Reich PB, Tilman D, Naeem S et al. (2004) Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the USA* 101: 10101-10106.
- 柴田昌三 (2003) モウソウチクと日本人. 日本緑化工学会誌 28: 406-411.
- 白石貴子・渡辺定元 (2002) 本州中部山地におけるブナの葉の形態的变化に関する研究. 地球環境研究 4: 23-38.
- 鈴木重雄 (2008) タケノコ生産地域における竹林の分布拡大過程-千葉県大多喜町の事例-. 植生学会誌 25: 13-23.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

