学位論文

モウソウチク地上部呼吸のスケーリング

-タケノコから成熟タケへ-

岩手大学大学院

連合農学研究科

生物環境科学専攻

王莫非

(山形大学所属)

笌	第1章	序論	1
	1.1	モウソウチクの生態的・生理的な特徴	1
	1.2	植物呼吸スケーリングの生態学的意義	3
	1.3	本論文の構成	4
笌	尊2章	モウソウチクタケノコ(開葉前)の呼吸特性	6
	2.1	緒言	6
	2.2	調查地概要	6
	2.3	材料と方法	7
	2.3	3.1 材料	7
	2.3	3.2 方法	7
	2.4	結果	9
	2.4	4.1 タケノコ全体の呼吸	10
	2.4	4.2 タケノコ部位ごとの呼吸	10
	2.5	考察	11
笌	芎3章	開葉後の地上部呼吸特性	20
	3.1	緒言	20
	3.2	材料と方法	20

3.3 結	5果	21
3.3.1	成熟(1年生から5年生以上)モウソウチクの地上部呼吸	21
3.3.2	成熟(1年生から5年生以上)モウソウチク地上部器官ごとの呼吸	22
3.4 考	5察	
第4章	総括	
要旨		40
引用文献	<u>.</u>	
謝辞		58

第1章 序論

1.1 モウソウチクの生態的・生理的な特徴

タケ類は木本と草本の両方の特質を持っている植物として知られており、イネ科タケ亜 科に属し(Isagi *et al.* 2016)、およそ 75–107 属、1250–1500 種があり(Scurlock *et al.* 2000; Yuen *et al.* 2017)、世界中の熱帯から温帯にかけて広く分布し(Larpkern *et al.* 2011)、世界の 森林総面積の 0.8%、約 3150 万 ha の土地を占めている(Song *et al.* 2011; Yuen *et al.* 2017)。 食品、建築材料、繊維から現代化学工業まで、タケの利用は至るところにあるので、人間 の文化や経済活動において非常に重要な役割を果たしている(Buckingham *et al.* 2011; Durst *et al.* 2004; Ruiz-Pérez *et al.* 2001; Shanmughavel & Francis 1997)。特にモウソウチクは日本三 大有用竹として、古くから日常生活に広く活用されてきた。

モウソウチク (Phyllostachys pubescens)は、被子植物門、単子葉植物綱、イネ目、イネ 科、タケ亜科、マダケ属に属するタケであり、日本のタケ類の中で最大で、高さ 25 m に達 するものもある。モウソウチクは地下茎によるクローン繁殖と、67 年を1回か周期(柴田 1999; Watanabe et al. 1982)とする小規模一斉開花による有性繁殖の2つの繁殖様式を生活史 に含んでいるが、通常、地下茎を広げることによって生息域を広げる(野村 1980)。他の タケ類と同じ、成長速度が速く、ピークの時は1日で119 cm も伸長する(上田 1962)。葉 が出る前のタケノコの高い成長速度は地下からの炭素供給により実現していると考えられ る(野村 1980; Song et al. 2016)。

Isagi et al. (2016) はマイクロサテライトマーカーを用いて、現在日本に広く分布するモウ ソウチクの遺伝子を分析し、ほぼ単一のクローンで構成されている可能性を示した。クロ ーナル植物としてのモウソウチクは、一つの個体が連結する地下茎のネットワーク構造を もち、そこから地上部(ラメット:親個体から分離されても独立に存在できる潜在能力を もつ形態上の単位)を多数発生させる。クローン植物が地下茎でつながっているため、ラ メット間で資源のやりとりが可能である。このようなラメット間で、地下茎を通じて同化 産物や栄養塩類や水、情報などをやりとりする現象は生理的統合(physiological integration) (Pitelka & Ashmun 1985; Marshall 1990)と呼ばれる。資源の転流があるため、個 体全体の生存・成長・繁殖などのパフォーマンスを向上させていると考えられる(Alpert & Mooney 1986; Evans 1999; Shumway 1995)。これまでの研究では同位体を用いた実験などに よって、ラメット間の資源転流のメカニズムが解明されてきた(Alpert 1996; Ashmun *et al.* 1982; Fischer & van Kleunen 2001; Newell 1982; Saitoh *et al.* 2002; Saitoh *et al.* 2006; van Kleuen & Stuefer 1999)。一方、クローナル植物では、個々のラメットが異なる生育環境にある場 合、それぞれの場所で最大限効率的に資源獲得を行うように個々のラメットや地下茎の形 態や生理的形質を変化させ、それぞれの環境に特化しているような現象を示す場合がある (Friedman & Alpert 1991; Stuefer *et al.* 1996)。例えば、十分な光があるところに多くの葉を 発達させ、十分な水があるところには多くの根を発達させる。このような現象は分業化 (division of labour)と呼ばれており、生理的統合をより効率的に行うための適応的な変化だ と考えられる(Hutchings & Wijesinghe 1997)。

モウソウチクは 1700 年代前後に中国から日本にもたらされ (内村 2005)、丸竹やタケノ コとして利用されてきた。しかし、代替え製品の普及や輸入の増加によって,タケノコ・ 丸竹共に生産量が減少した。それに伴い、管理が十分に行われていないモウソウチク林は 隣接地に侵入し、その面積を拡大した(柴田 2003,2010)。1980 年代以前は、モウソウチク に関する研究は、タケノコや竹材生産に主眼をおいて行われてきた(鈴木・成田 1975;森ら 1983)。モウソウチクの拡大が顕在化してきた 1990 年代以降、モウソウチク林の面積拡大 の実態を把握しようとした研究や、モウソウチク林の拡大が公益的機能に与える影響を評 価しようと試みた研究も行われるようになってきた。隣接する森林に侵入したモウソウチ クは、土に出てから約2ヶ月で林冠まで達し、低木層や林床の植生を被陰する、常緑で耐

 $\mathbf{2}$

陰性の強い種などの限られた植物しか生育できない環境となり、多様性が低下すると言わ れている (Isagi & Torii 1998; Okutomi *et al.* 1996; Suzaki & Nakatsubo 2001; 鈴木 2010; Touyama *et al.* 1998)。近年、気候変動や温暖化でタケの生育に適した環境が広がり、タケ の拡大問題は日本だけではなく、アジア全体で一つの環境問題として生物多様性への脅威 と考えられる (Bai *et al.* 2013; Peng *et al.* 2013; Takano *et al.* 2017; Tang *et al.* 2013)。竹林の拡 大のメカニズムに関する研究はいくつか報告されており (Okutomi *et al.* 1996; 大野ら 1999; 鳥居・井鷲 1997; Yang *et al.* 2015)、竹林の実態と問題点について認識されるようになっ た。一方、タケの速い成長速度と炭素固定能力は温暖化対策の一つだと考えられる (Chen *et al.* 2009; Nath & Das 2012; Nath *et al.* 2009; Yen *et al.* 2010)。タケはカーボンシンクとして 重要視されているが、CO₂吸収能力に関する検証が限られている (Lin *et al.* 2017; Wen *et al.* 2011; Zhou *et al.* 2005; Zhou *et al.* 2011)。

1.2 植物呼吸スケーリングの生態学的意義

個体代謝は様々な生物現象を支えるためにエネルギーや物質を変換する重要なプロセ スであり、環境変動に対する生物の適応現象と成長の基盤である(Brown et al. 2004; Sibly et al. 2012)。呼吸はどの生物にも見られる普遍的代謝である一方、呼吸は生物成長や二酸化 炭素収支における消費、支出という概念で定義された。しかし、呼吸が生む ATP エネルギ ーは個体ベースの資源獲得や成長、環境変動への耐性として重要であり、生態系の炭素循 環に影響を及ぼす。広い意味で、呼吸は様々な物質とエネルギーの間の変換プロセスであ り、植物の成長、防御や適応など多様な生物現象を担っている(Sibly et al. 2012)。

この個体呼吸が生成するエネルギーフローを生態学的に検討する Metabolic Ecology は、 「呼吸は消費」とした概念を変革し、ミクロからマクロに統合的に生物現象を見る新手法 となりつつある(Sibly *et al.* 2012)。しかし、測定が困難な大木の根を含む実測データはほと んどなく、実生~巨木の多数の樹木個体呼吸を実測した研究は極めて限定的である。 一般的に、個体の呼吸速度は個体サイズの変化とともに一定の傾向で変化する。この呼 吸速度と個体サイズとの関係を表すのは呼吸スケーリングである。

植物個体の重量の成長幅は1兆倍に及ぶため、実生~巨木の呼吸実測は困難なため、こ れまでの個体呼吸に関する研究は器官レベルの呼吸からモデル化して評価する研究が中心 であった。また生態系の CO₂収支は主に呼吸が制御しているとされ(Valentini *et al.* 2000)、 個体呼吸のスケーリング則を巡り様々な論争がある(Banavar *et al.* 2010; Brown *et al.* 2004; Brown *et al.* 2005; Coomes 2006; DeLong *et al.* 2010; Dodds *et al.* 2001; Glazier 2005; Savage et al. 2004; West *et al.* 1999; Yagi *et al.* 2010)。 Max Kleiber 法則(Kleiber 1932)、WBE モデル(West *et al.* 1997)「両対数軸上で個体呼吸は重量の 3/4 乗倍に比例」が主要説であるが、Reich *et al.* (2006)は「呼吸は個体重量比例」と異論を唱えた。しかし、両説とも個体全体の呼吸実測 ではなく、器官レベルの測定からの推定や数理モデルによるものであり、これらの研究へ の賛否両論がある。Mori *et al.* (2010)はシベリアから熱帯の多種の実生~巨木の根を含む多 数の個体呼吸実測により「小個体ほど呼吸は重量比例、大個体ほど 3/4 乗倍に比例」の、2 相系の混合べき関数モデルを提案した。このように系統や環境を超えた統一的な傾向につ いては現在も議論が続いている(Banavar *et al.* 2014; Poorter *et al.* 2015)。

1.3 本論文の構成

植物体の構造から繁殖や生長の仕組みまで様々な生態学特性において、クローナル植物のモウソウチクは樹木と大きな違いがある。近年、モウソウチクの隣接森林への侵入が一つの環境問題である(Bai et al. 2013; Peng et al. 2013; Takano et al. 2017; Tang et al. 2013)。 タケはカーボンシンクとして重要視され、温暖化対策の切り札と呼ばれていたが、CO2吸収能力に関する検証が限られている。特に地上部全体に関する研究が今までほとんどなかった。そこで本研究はモウソウチクの地上部呼吸特性を明らかにすることを中心として調査を行った。 本論文は以下2~4章からなり、それぞれのタイトルと内容は以下の通りである。

第2章「モウソウチクタケノコ(開葉前)の呼吸特性」では、開葉前のモウソウチクタ ケノコの地上部呼吸を実測し、急速な成長途中のタケノコの呼吸スケーリング(地上部呼 吸と地上部重量の関係)、およびタケノコ高さごとの呼吸分布特性を実測した。これらの 結果から、タケノコの地上部呼吸スケーリングとその制御メカニズムを検討した。

第3章「開葉後のモウソウチク(成熟タケ)地上部の呼吸特性」では、モウソウチク(土に 出てから一年以上)の地上部呼吸に着目し、地上部全体の呼吸を実測した。測定に用いる 地上部を選択する際は、竹林の最小個体から最大個体を幅広く選択した。樹木の地上部呼 吸と比較し、両対数軸上で呼吸スケーリングの傾きには有意差がないことを明らかにした。 また、地上部呼吸を制御する要因を明らかにするため、地上部各器官の呼吸も測定し、成 熟モウソウチクの地上部呼吸特性について検討を行った。

第4章「総括」では、本研究で明らかにしたモウソウチクの地上部呼吸特性などにおける結果をもとに、これらのメカニズムについて議論を行った。

第2章 モウソウチクタケノコ (開葉前)の呼吸特性

2.1 緒言

春季に伸長途上のタケノコは陸上植物の中で最も速い成長速度を示すと言われている (Muchiri & Muga 2013)。葉が出る前のモウソウチク地上部(本研究では、枝が伸長してお らず、葉の無いタケ地上部をタケノコと定義した)の急速な成長は、地下茎を通じて親竹 の幹などの器官に貯蔵された炭素が急速にタケノコに転流することにより実現していると 考えられる(野村 1980; Song et al. 2016)。樹木のような二次分裂組織がなく、二次成長を行 わないため、タケの最終的な大きさは限られている(野村 1980)。それに対して、個体ごと に独立することが多い樹木は長期間にわたって徐々に成長し、森林生態系では巨大な炭素 貯蔵量を実現している。

モウソウチクと樹木は形態から成長仕組みまで大きな違いがあるため、両者の呼吸スケ ーリングも異なるだろうと予測された。これまで、Mori *et al.* (2010)は二次形成層をもち、 二次成長して大型化する樹木を中心に個体呼吸測定を行うことで、樹木呼吸の一般特性を 探ってきた。しかし、モウソウチクタケノコ(以降「タケノコ」と記述)の呼吸に関する 研究は全く行われていなかった。本章では、枝葉が未分化な伸長成長期のタケノコの地上 部呼吸特性を明らかにすることを目的に、タケノコの地上部呼吸を実測し、研究室既存の 樹木の地上部呼吸データと比較した。

2.2 調查地概要

山形県鶴岡市の山形大学農学部付属やまがたフィールド科学センター生物多様性保全研 究園(38°43'59.0"N 139°49'22.6"E)のモウソウチク(*Phyllostachys pubescens*)林全体を調査地を とした。この竹林は、東側は駐車所、西側は住宅に囲まれ、さらに北側にはトレンチが掘 られており周辺域への竹林拡大は限定的である。1981 年から 2010 年までの鶴岡にある気 象庁の AMeDAS 観測所(調査地からの直線距離は約 0.6 km)の平均気温と年間降水量はそ れぞれ 12.9 °Cと 2097.5 mm であった。調査地のモウソウチク林はほぼ水平であり、海抜 16 m の標高にあり、総面積は約 792m²である。当竹林は、一つのジェネットと推察され る。竹林密度は 6415 本 ha⁻¹ (2015 年)、竹林の平均胸高直径 (DBH) と平均全長は、それぞ れ 6.77 (SD = 1.92) cm と 9.68 (SD = 2.66) m だった。

2.3 材料と方法

2.3.1 材料

調査地で、2014年5月上旬から2016年6月中旬まで、大小83本(地面に出る前の全長6 cm、5.00×10⁻³ kgのタケノコ(図3-1(a))~開葉する直前の全長約12m、20.1 kg (fresh wt.) の大きいタケノコ(重量レンジ約4000倍))のタケノコ地上部を材料として選択した。

2.3.2 方法

Mori et al. (2010) は非破壊法と破壊法の二種類の呼吸測定方法を開発した。非破壊法は測 定対象をそのままにしてチャンバー内で、呼吸を測定する方法であり、破壊法は測定対象 を切断し、チャンバーに入れて、呼吸を測定する方法である。先行研究には、切断がサン プルの呼吸に影響がないということを報告されている (Dang et al. 1997; Mitchell et al. 1999; Mori et al. 2010; Reich et al. 1998) 時間と手間を考慮し、呼吸の測定には破壊法が一般的であ る。本研究でも破壊法を用いて呼吸測定を行った。

これまで、タケノコに関する呼吸測定がないため、事前にタケノコの切断の影響の有無 を確認した。大小2本のタケノコを選定し、まず非破壊法で地上部の呼吸を測定した(図2-2(c))。その後、この2本のタケノコの地上部を切断し、切断面にワセリンを塗り、呼吸を 測った(図2-2(d))。この二つの方法で測った呼吸を比較した。図2-3に示す通り、同じサ ンプルの切断前後の呼吸速度は傾き1の直線上にあるため、同じタケノコの非破壊法と破 壊法で測定した呼吸速度は差が無く、切断の影響はなかった。

測定の手順として、まず、選定したサンプルの地上部を切断し、重量を測定した。水分 蒸発による材料の温度上昇を抑えるため、材料切断直後に水をかけ、通気性の高い黒いシ ートで材料を覆い、直射日光を遮った。なお材料を切断するときもなるべく直射日光が当 たらないように注意した。

サンプルをサンプルの大きさに合わせた 0.00016-0.96 m³の 11 サイズの自作チャンバーに 入れ、材料が光合成をしないように黒いシートでチャンバーを覆い、ファンを使用しチャ ンバー内の空気を十分循環しながら密閉法を用いて測定した。交流電源ファンを使用する と出力が大きく、熱が発生し、チャンバー内部の温度が測定中に上昇してしまうため、呼 吸測定に用いたファンは直流電源ファンとした。チャンバーサイズとファンのサイズは測 定結果と直接に関連があるため、サンプルに応じたサイズのチャンバーとチャンバーに応 じたファンを選択するのは非常に大事である。また、測定する場所は、チャンバー内の温 度上昇を避けるため、直射日光が当たらない場所を選んだ。測定時間が短ければ内部の温 度変化がない。数分(30-300 秒) で測定は完了する。5 秒ごとに Vaisala 社のセンサー (GMP343, Vaisala) 一台自動的に CO₂ 濃度を記録した。チャンバー内部にサンプルを密閉し 空気を十分に循環すると内部の CO₂ 濃度は急速に上昇した。図 2-4 に示すように、経過時 間とチャンバー内部の CO₂ 濃度上昇の関係は直線で回帰できるので、この上昇速度の傾き から呼吸速度を算出した。

非常に小さいサンプルを測定する時に 0.00016 m³ チャンバー(図 2-2(a))を使用した。測 定際に、CO₂ センサー自体をアルミニウムテープで覆い、小型のファンを内蔵し、センサ ー自体をチャンバーとして用いた。測定されたサンプルを細かい穴の開いたアルミ箔で包 むことで測定中の光合成を防いた。また、タケノコの部位ごと(高さごと)の呼吸特性を検 討するため、上記 83 本の内、大小 16 本(生重量のレンジは 0.370–16.9 kg、高さのレンジは 1.58–12.1 m)のタケノコを適切な長さ(約 20–80 cm)に切り (6–23 分割)、部位ごとの呼吸、

8

重量、長さと直径を実測した。記録した呼吸、重量、温度、チャンバーサイズのデータを パソコンに転送し、データ処理を行った。

サンプルの呼吸速度 $R(\theta)$ (μ mol sec⁻¹)は下記の式を用いて算出した。

$$R(\theta) = V \left(\frac{273.2}{(273.2 + \theta)}\right) \left(\frac{10^3}{22.4}\right) \frac{dC}{dt}$$
 [Eq. 1]

V = f + v / v 一内部の体積(m³), $dC/dt = CO_2$ 濃度の上昇(µmol mol⁻¹s⁻¹), また $\theta =$ 測定温度(C)である。すべての測定は標準気圧で行った。f + v / v 一内部の体積はf + v / v 一の体積と測定サンプルの重量から計算した。呼吸は $Q_{10} = 2$ と仮定して、呼吸を 20 C に温度補正した(Glaizer 2010; Hoque *et al.* 2010)。

重量と呼吸速度の関係は下記の単純べき関数を用いて両対数で示した。

$$R = aM^b$$
 [Eq. 2]

R は呼吸速度 (μ mol s⁻¹), *a* (μ mol s⁻¹ kg⁻¹)は*M*が1の時の切片(スケーリング定数)で、 *M* は個体重量(kg),また *b* は両対数軸上の傾き(スケーリング指数)である。

代謝の視点から見ると、生物体内の酵素などのすべての活性成分が液相に含まれ、代謝 活性の源であるため、測定材料の生重量を使用することが重要である(Huang *et al.* 2019; Kurosawa *et al.* 2020; Makarieva *et al.* 2008; Thakur *et al.* 2018)。本研究の重量に関する値はす べて生重量を使用した。実際、進化生物学や代謝生態学に関する研究では、代謝スケーリ ングは通常、さまざまな系統の生重量に基づいて行われている(Ferrio *et al.* 2018; Makarieva *et al.* 2008; Sibly *et al.* 2012)。

測定値を両対数軸上にプロットし、フリーソフト PAST (Hammer *et al.* 2001)を用いて Reduced Major Axis (RMA) (Niklas & Hammond 2014)で Eq.1 により回帰した結果の呼吸スケ ーリングの傾き *b* と切片 *a* を求めた。

2.4 結果

測定データを用いてタケノコの重量と呼吸速度の関係を両対数軸図で表した。結果は

RMA 回帰分析を行った。また、部位ごとを測定された 16 個体の根元からの距離と重量当 たりの呼吸速度の関係、呼吸が一番高い部位の高さとタケノコ全長の関係も図で表示した。

2.4.1 タケノコ全体の呼吸

Eq. 2 を用いて両対数軸上で横軸に地上部生重量 (kg)、縦軸に地上部呼吸速度 (μ mol CO₂ s⁻¹ (20 °C))をとり、重量と呼吸速度の関係を図 2-5 で表した

図 2-5 に示す通り、タケノコの呼吸 $R \mu mol CO_2 s^{-1}$ とその生重量 M kgの関係は、 $R = 2.086M^{0.850}$ ($r^2 = 0.962$, n = 83, 95 % CI of b = 0.814 - 0.883, 95 % CI of a = 1.945 - 2.241) でモデル 化された。一方、これまで測定してきた樹木芽生え~大木の地上部呼吸スケーリングは $R = 0.306M^{0.826}$ ($r^2 = 0.980$, n = 254, 95 % CI of b = 0.799 - 0.851, 95 % CI of a = 0.267 - 0.348) でモデル化されている (Mori *et al.* 2010)。伸長途上のタケノコ呼吸は樹木のより大幅に高かった が、タケノコ、樹木の呼吸スケーリングの傾き b に差はなく、いずれの値も従来の法則の 3/4 より有意に高かった。

2.4.2 タケノコ部位ごとの呼吸

枝葉が未発達のタケノコの呼吸スケーリングの傾き b<1 となるメカニズムを検討するため 16 本のタケノコ高さ別に呼吸を測定した。

図 2-6 に示す通りタケノコ高さごとの呼吸は不均一であり、介在分裂組織にある部分の 呼吸が最も高い、伸長を停止した下部では呼吸が急速に低下した。図 2-7 に示したように タケノコの部位ごとの重量あたりの呼吸速度は地際から全長の 3/4 の位置で最も高かった。 成長に伴い呼吸の高い部位は上に移動したが、地際から全長の 3/4 の位置に維持されてい た。タケノコの呼吸速度の一番高い部位が重量や直径などに関わらず自身の高さに依存す る可能性があると考えられる。

2.5 考察

タケと樹木との間の重要な形態学的な区別の一つは、最終的な体の大きさを決める二次 分裂組織の有無だと考えられる。介在分裂組織によって短期間に特定の体の大きさを実現 するタケノコの節間成長と二次分裂組織による巨大な体の大きさを実現する放射状の樹木 の成長には著しい違いがある。しかし、図 2-5 と表 2-1 に示したように、開葉前のタケノコ の呼吸は樹木の地上部の呼吸より明らかに高かったが、両者の呼吸スケーリングの傾きは 有意差がなかった。

多くの植物は種子に蓄えられた栄養を使い果たした後は、光合成によって自力で栄養を つくりながら成長する。一方、モウソウチクは地下茎を通じて周りの親タケからも炭素供 給を受けることができる(野村 1980; Song et al. 2016)。地下茎からの急速な炭素転移により 高い呼吸速度を実現する可能性があるため、タケノコの呼吸速度は、樹木の地上部の呼吸 速度より高いと考えられる。

タケノコ部分ごとの呼吸は不均一であり、タケノコの直径および重量にかかわらず、最 も活発な介在分裂組織によって、最も高い呼吸速度の部位は地際から全長の約 3/4 の位置 にあった(図2-7)。しかし、急速な伸長とともに介在分裂組織の割合が減少し、タケノコ全 体の重量当たりの呼吸は急速に低下した。この結果、タケノコ呼吸スケーリングの傾きが 1 より小さかった。したがって、タケノコ呼吸スケーリングの傾きは介在分裂組織の割合 で決まる。

樹木の呼吸スケーリングの傾き *b* < 1 となる制御メカニズムは、樹木が大きいほど、幹、 枝、根などの非同化器官内に呼吸活動の低い組織が多く蓄積される (Cheng *et al.* 2010; Mori & Hagihara 1988; Mori & Hagihara 1995; West *et al.* 1999)。タケノコの呼吸スケーリングの傾 き*b* < 1 となる制御メカニズムは伸長した大きなタケノコほど介在分裂組織の占める割合が 低下した。タケノコと樹木の呼吸スケーリングの傾き *b* に共通性が確認されたが、傾き *b* の制御メカニズムは異なっていた。



図 2-1 調査地であるモウソウチク林を東から撮影した様子。



図 2-2 タケノコ地上部呼吸の測定風景。

広い重量幅の材料を採集し、材料サイズに応じたチャンバーに、材料、CO₂センサーとともに空気攪拌用のファンを封入し、呼吸測定を行う。

(a) 0.00016 m³ チャンバーを用いて小型のタケノコの呼吸を測定する様子; (b) 0.04 m³ チャンバーを用いて中型のタケノコの呼吸を測定する様子; (c) 非破壊法で呼吸を測定する様子
子 (切断前の呼吸); (d) 破壊法で c と同じ個体の呼吸を測定する様子 (切断後の呼吸)、 c と d の切断前後の呼吸比較は図 2-3 に示す。



図 2-3 樹木 (Mori et al. 2010) とタケノコの切断前後の地上部呼吸。



図 2-4 測定中チャンバー内の CO₂ 濃度 dC / dt (µmol mol⁻¹ s⁻¹)の上昇する様子。



地上部生重量 M(kg)

図 2-5 タケノコ、樹木の地上部呼吸と地上部生重量の関係。 95% CI of intercept:切片(呼吸スケーリング定数)の95% 信頼限界 95% CI of slope:傾き(呼吸スケーリング指数)の95% 信頼限界

r²: 寄与率 n: サンプル数



図 2-6 タケノコ重量当たりの呼吸速度と先端からの距離の関係、16 個体のタケノコは小個 体から大個体までの高さの順番で並べた。

M:タケノコ地上部の生重量(kg) G:タケノコ地際部位の周囲長(cm)



図 2-7 タケノコ最も呼吸が高い部位の地上からの高さ *Y*(m)とタケノコ全長 *X*(m)の関係 枠中の数字は測定した各タケノコの生重量(kg)

の呼吸と生重量の関係の分析結果。p<0.001 95 % CI of b サンプル数 **傾き** b 切片 a 95 % CI of *a* r^2 0.962 タケノコ 83 0.850 0.814-0.883 2.086 1.945-2.241 樹木^а 254 0.826 0.799-0.851 0.306 0.267 - 0.3480.980

表 2-1 RMA 分析(Reduced major axis analysis)を用いて両対数軸上でタケノコ、樹木の地上部

^a Mori *et al*. 2010

第3章 開葉後の地上部呼吸特性

3.1 緒言

個々の地上部と各器官の呼吸スケーリングは、モウソウチク(以降「タケ」と記述)群 落と樹木群落の間の動態や炭素収支を比較するための基本的な手がかりと考えられる (Collati *et al.* 2019; O'Leary *et al.* 2019; Salomón *et al.* 2020)。竹林や樹木の群落は、小さな地 上部や大きな地上部で構成されていることを考えると、個々の地上部の呼吸スケーリング を明らかにする必要がある。さらに、竹林はクローン的に統合された異なるサイズの地上 部、すなわちラメットで構成されている。竹林のようなクローン群集(ジェネット)内のラ メットの間では、炭素を含む様々な資源を交換することができ、不均一な環境条件の下で、 より高い生産性を実現することができる(Liu *et al.* 2016; Saitoh *et al.* 2002; Stuefer *et al.* 1996)。 統合されたタケとは異なり、独立した樹木は一般的に光エネルギーを取り込むために競争 していると考えられてきた。タケと樹木には生態も生理も異なるため、両者の呼吸スケー

タケと樹木の主な生態系レベルでの違いを明らかにすることを目的として、植物体の構造と機能に関するいくつかの比較研究が行われてきた(Isagi *et al.* 1997; Isagi *et al.* 1998; Isagi *et al.* 2016; Mao *et al.* 2016; Song *et al.* 2016)。しかし、タケ地上部のサイズが大きすぎて測定 チャンバーに入れることができないため、タケ地上部全体の呼吸に関する実証的研究は、 私たちの知る限りではほとんど行われていない。本章は成熟したタケと樹木の呼吸スケー リングの違いを明らかにするために、タケ地上部とその全器官の呼吸を実測した。

3.2 材料と方法

材料

第2章と同じ調査地で、竹林全体の端から中央まで、1年生(土に出てから1年)から5 年生以上の異なる発生年、生重量は0.275~31.0 kgの計58本のモウソウチク地上部を選択 した。58本の地上部全体の呼吸を測定した。58本のうちの30本は、器官別(葉、枝、およ び幹全体)の呼吸を測定し、全器官の呼吸を加算した値は地上部全体の呼吸になる。残り の28本は、器官呼吸を測定せずに地上部全体の呼吸を直接測定した。測定期間は2017年 と2018年の7月下旬から9月中旬までのタケ地上部の急速成長期の後だった。モウソウチ クの呼吸と樹木の呼吸を比較するために、この研究と同じ方法で測定された研究室既存の 67種、254本の樹木(シベリアから熱帯まで)の地上部呼吸(Mori et al. 2010)を使用した。

方法

第2章と同じ方法で呼吸を実測した。モウソウチク地上部の器官ごとの呼吸を測定際、 まず枝葉を切り落とし、枝葉の呼吸を測定した(図3-1)。次は枝と葉を分離し、枝だけの呼 吸を測定し、枝と葉の別々の呼吸を得られた。最後は幹の呼吸測定を行った(図3-2)。

3.3 結果

3.3.1 成熟(1年生から5年生以上)モウソウチクの地上部呼吸

全体の結果は Reduced Major Axis (RMA) 回帰分析を行った。Eq. 2 を用いて両対数軸上で 横軸に地上部生重量(kg)、縦軸に地上部呼吸(μmol CO₂ s⁻¹ (20°C))をとり、重量と呼吸速 度の関係を図 3-3 で表した。

図 3-3 に示す通り、タケの呼吸 R µmol CO₂ s⁻¹とその生重量 M kg の関係は、R=0.414M^{0.843} (r² = 0.941, n = 58, 95 % CI of b = 0.797-0.885, 95 % CI of a = 0.379-0.459) でモデル化された。 これまで測定してきた樹木芽生え~大木の地上部呼吸スケーリングは R = 0.306M^{0.826} (r² = 0.980, n = 254, 95 % CI of b = 0.799-0.851, 95 % CI of a = 0.267-0.348) でモデル化されている (Mori *et al.* 2010)。比較した樹木にはシベリアや熱帯の種も含まれるが、驚いたことにタケ 呼吸はこれらの樹木呼吸の範囲内にあった。第2章で測定したタケノコと比較すると、三 者の呼吸スケーリングの傾きbに差はなく、いずれの値も従来の法則の3/4より有意に高か った(図3-4)。回帰線上(図3-3)では、一番小さいタケ地上部は、一番大きいタケ地上部の 約2.3 倍の最も高い重量当たりの呼吸速度を示した。異なる発生年のタケの地上部呼吸と 地上部生重量の関係を両対数軸図で表した(図3-5)。異なる発生年のタケの地上部呼吸スケ ーリングはほとんど差がないため(図3-5、表3-2)、すべての地上部に同じ式を用いた。

3.3.2 成熟(1年生から5年生以上)モウソウチク地上部器官ごとの呼吸

タケ地上部の呼吸をより明らかにするために、地上部の各器官の呼吸を実測した。タケ 30 本の葉、枝、幹の器官毎の呼吸スケーリングのすべての傾き b に、1 と差は無く、器官 呼吸は器官生重量に比例していた。このため、葉、枝、幹の生重量当たりの平均呼吸速度 はそれぞれ 1.19 (SD = 0.0736)、0.224 (SD = 0.0221)、と 0.0978 (SD = 0.0205) μ mol CO₂ kg⁻¹ s⁻¹ と器官で大きく異なるものの、サイズに関わりなく一定値を示した。葉の重量当たり の呼吸速度は幹の約 12.2 倍であった。

三つの器官の中、幹の生重量は常にタケ地上部全生重量の一番高い割合を占めていた (図 3-7)。表 3-3 に示したように、幹生重量 vs. 地上部生重量のスケーリングの傾き b は 1 より高い値で、つまり地上部生重量に占める幹の割合が地上部生重量の増加とともに増加し、 モウソウチク地上部の生重量が大きいほど、低呼吸の幹の生重量への分配が高くなる。幹の生重 量の割合が回帰線上で 42.7 % から 77.2 % に増加した。一方、葉生重量・枝生重量 vs. 地上部 生重量のスケーリングの傾き b は 1 より低い値を示した。地上部生重量に占める葉生重量、 枝生重量の割合はそれぞれ 36 % から 11.3 % に、21.3 % から 11.5 % に減少した。

地上部全体の呼吸に占める葉呼吸の割合が常に三つの器官の中に最も高いである(図3-8)。 葉呼吸・枝呼吸 vs.地上部生重量のスケーリングの傾き bは1より低い値を示した(表 3-3)。 タケ地上部の生重量が大きいほど、高呼吸の葉・枝への呼吸分配が低くなる。地上部全体の呼吸 に占める葉呼吸の割合が 83.5 % から 60.2 % に減少した。地上部全体の呼吸に占める枝呼吸 の割合が 9.4 % から 11.4 % にほぼ変わらなかった。それに対して、地上部全体の呼吸に占 める幹呼吸の割合が 7.1 % から 28.4 % に増加した。

3.4 考察

タケは、植物体の構造から繁殖や成長の仕組みまで様々な生態学特性において、樹木と 大きな違いがある。驚いたことに、これらの生理生態の違いがあるにも関わらず、タケと 樹木は、両対数軸上で地上部呼吸のスケーリングの傾きは統計的に一致した(図 3-3、表 3-1)。一般的な呼吸スケーリングに生物の系統や環境を超えて一般性が存在するか否かも不 明な点が多い、現在にも議論されている(Banavar *et al.* 2014; Makarieva *et al.* 2008; Poorter *et al.* 2015; Reich *et al.* 2006)。本研究の結果は、タケや樹木を含む様々な陸生植物において、 地上部呼吸 vs.地上部生重量が同じスケーリングの傾きを持つことを裏付けていた。

本研究では、タケと樹木の両方において、地上部の呼吸スケーリングの傾きが統計的に 従来の法則の 3/4 より高いことを実証した。同じく、3/4 より高い呼吸スケーリングの傾き が他の研究でも報告された(Cheng *et al.* 2010; Glazier 2005; Peng *et al.* 2010; Reich *et al.* 2006)。 タケと樹木の間に、地上部レベルで 3/4 より高い類似したスケーリングの傾きの理由を解 明するために、タケの器官ごとの呼吸スケーリングを比較する必要がある(Enquist *et al.* 2007)。

様々な生物を対象としたいくつかの研究では、代謝率の負のアロメトリー(呼吸スケー リングの傾き b < 1)は、幹や根のような代謝率の低い器官の相対的な質量が増加すること に一部起因すると示唆された(Atkin 2010; Cheng *et al.* 2010; Glazier 2014; Kurosawa *et al.* 2020; Mori *et al.* 2010; Oikawa & Itazawa 2003)。樹木におけるこの個体サイズ依存のシフト(地上 部の生重量が大きいほど、重量あたりの呼吸速度が低くなる)の理由の一つは物理化学的 制御(Atkin 2010; Ballesteros *et al.* 2018; Kurosawa *et al.* 2020; Mori *et al.* 2010)、主に植物が成 長につれてますます大きくなる重力である (Enquist *et al.* 2007; Enquist & Bentley 2012)。樹 木には二次形成層があるため、樹木が大きいほど、幹、枝、根などの非同化器官内に呼吸 活動の低い組織が多く蓄積される (Cheng *et al.* 2010; Mori & Hagihara 1988; Mori & Hagihara 1995; West *et al.* 1999)。樹木と同じ、タケの場合も、地上部が大きくなるほど、呼吸活動の 低い幹への重量配分が大きくなり、活発な呼吸を行う葉への重量配分は小さくなる (図 3-7、表 3-2(B))。しかし、タケに限っては、各器官の重量当たりの呼吸速度はサイズに依存 せず、一定であることがわかった(図 3-6、表 3-2(A))従って、タケと樹木の呼吸スケーリ ングの傾きが同じであっても、それを制御するメカニズムは異なる。その制御メカニズム の違いは、竹林が生理的に統合されたラメットで構成されているのに対し、樹木群落は競 争する独立の大小個体で構成されているためと考えられる。

いくつかの研究では、クローナル植物群落が生理的に統合されたラメット間で炭素など の資源が転流し、個体全体の生存・成長・繁殖などのパフォーマンスを向上させているこ とが示されていた(Liu et al. 2016; Saitoh et al. 2002; Stuefer et al. 1996; Tomimatsu et al. 2020)。 最近、Song et al. (2016) はモウソウチクの幹における NSCs (非構造性炭水化物) 濃度の 28 倍 の季節変動を報告し、翌年に発生するタケノコの急速成長のために、幹が NSCs の貯蔵器 官として重要な役割を果たしていることを示唆した。従って、タケの葉、枝、幹の一定の 重量当たりの呼吸速度は、NSCsの活発な転流によって引き起こされる可能性があると考え られる。

図 3-7、3-8 に示すように、タケの地上部が大きいほど、幹への重量と呼吸の分配が大き くなり、地上部が小さいほど、葉への重量と呼吸の分配が大きくなった。草本のクローナ ル植物群落に関する過去の研究では、ラメットが高光量条件下で日陰のラメットと接続さ れている場合、葉へのバイオマス分配が大きくなっていた(Roiloa *et al.* 2007; Stuefer *et al.* 1996)。モウソウチクの竹林管理に関するいくつかの研究によると、刈り取られた場所で は、高い光環境を伴って、葉の多い小型のタケが発生する傾向が見られた(Ishida *et al.*

24

1999; 石井 2009; 岩澤・廣瀬 2015; 鳥居・奥田 2018)。調査地区画内の立木の位置関係やサ イズを把握するため、樹幹投影図シミュレーションソフト Forest Windows Version 2.53 (Nobori 1998)を用いて立木位置図を作成した(図 3-9)。図 3-9 に示すように、小型の地 上部は竹林の端近くで発生する傾向がある。小型の地上部は、樹木の不定枝と同様に、タ ケの樹冠の隙間を埋める役割を持っているのかもしれない。従って、タケは、様々なサイ ズのラメット間で炭素が活発に移動するため、分業化を実現する可能性がある。つまり、 炭素獲得の役割を担う小型のタケと炭素貯蔵の役割を担う大型のタケに分けられ、サイズ に応じた炭素獲得と炭素貯蔵の分業化が示唆された。このことから、大小個体間で競争す る樹木群落と異なり、クローンのタケ間の協力的な関係が隣接森林へ侵入する一要因にな り得るだろう。

タケは、アジアで CO₂を固定能力が最も高い植物として認識されているが、竹林が炭素 ソースなのか炭素シンクなのかを判断することは困難であった(Lin *et al.* 2017; Wen *et al.* 2011; Zhou *et al.* 2005; Zhou *et al.* 2011)。竹林の炭素収支に関する研究は、全地上部レベルだ けではなく、全器官レベルでのタケの呼吸測定を含む限られたものであった(Chen *et al.* 2018; Isagi *et al.* 1997)。本研究は両対数軸上のタケの地上部呼吸スケーリングの傾きが樹木 のと有意差がないことを初めて実証し、明らかにした「クローンのタケ群落と独立個体か らなる森林群落における個体呼吸スケーリングの類似点と器官呼吸スケーリングの相違点」 は両者の動態や炭素収支比較の新たな手掛かりを提供する。

25



図 3-1 成熟したタケの枝葉の呼吸を測定する様子。

材料の枝葉を保湿用のブルーシートで包み、0.96m³のチャンバーに入れ、ダクト付きの空 気撹拌ファンを回し、CO2センサーで呼吸測定を行う。



図 3-2 成熟したタケの幹の呼吸を測定する様子。



地上部の生重量 (kg)

図3-3 成熟したタケと樹木(Mori et al. 2010)の地上部呼吸と生重量の関係 95% CI of intercept:切片(呼吸スケーリング定数)の95% 信頼限界 95% CI of slope:傾き(呼吸スケーリング指数)の95% 信頼限界

*r*²:寄与率 *n*:サンプル数



地上部生重量 M(kg)

図 3-4 タケノコ、成熟したタケ、樹木の地上部呼吸と地上部生重量の関係。

95% CI of intercept: 切片(呼吸スケーリング定数)の95% 信頼限界

95% CI of slope: 傾き(呼吸スケーリング指数)の 95% 信頼限界

*r*²: 寄与率 *n*: サンプル数



図 3-5 異なる発生年の成熟したタケの地上部呼吸と地上部生重量の関係。



葉、枝、幹の生重量 (kg)

図 3-6 成熟したタケの地上部各器官の呼吸と生重量の関係。

95% CI of intercept: 切片(呼吸スケーリング定数)の95% 信頼限界

95% CI of slope: 傾き(呼吸スケーリング指数)の95% 信頼限界

r²:寄与率 n:サンプル数



地上部の生重量 (kg)

図 3-7 成熟したタケの地上部各器官の生重量と地上部全体の生重量の関係。 95 % CI of intercept:切片(呼吸スケーリング定数)の 95 % 信頼限界 95 % CI of slope:傾き(呼吸スケーリング指数)の 95 % 信頼限界

r²: 寄与率 n: サンプル数



地上部の生重量 (kg)

図 3-8 成熟したタケの地上部各器官の呼吸と地上部全体の生重量の関係。 95 % CI of intercept:切片(呼吸スケーリング定数)の 95 % 信頼限界 95 % CI of slope:傾き(呼吸スケーリング指数)の 95 % 信頼限界

r²:寄与率 n:サンプル数



図 3-9 調査地モウソウチク全地上部の分布図(Forest Windows による)。

タケノコ 83 0.850 0.814-0.883	2.086	1.945-2.241	0.962
成熟タケ 58 0.843 0.797-0.885	0.414	0.379–0.459	0.941
樹木 ^a 254 0.826 0.799-0.851	0.306	0.267-0.348	0.980

表 3-1 RMA 分析(Reduced major axis analysis)を用いて両対数軸上でタケノコ、成熟タケ、樹木の地上部の呼吸と生重量の関係の分析結果。p < 0.001

^a Mori *et al*. 2010

樹齢	サンプル数	傾き <i>b</i>	95 % CI of <i>b</i>	切片 a	95 % CI of <i>a</i>	r^2
1年生	33	0.863	0.819-0.907	0.438	0.410-0.476	0.958
2 年生	8	0.747	0.667–0.849	0.497	0.396-0.592	0.976
3年生	4	0.706	0.492–0.858	0.569	0.412-0.756	0.975
4 年生	6	0.912	0.607-1.065	0.291	0.239-0.335	0.984
5年生以上	7	0.779	0.459–1.247	0.354	0.253-0.738	0.837

表 3-2 RMA 分析(Reduced major axis analysis)を用いて両対数軸上で異なる発生年度の成熟タケの地上部呼吸と地上部生重量の関係の分析結果。

	傾き b	95 % CI of <i>b</i>	切片 a	95 % CI of <i>a</i>	r^2			
(A) 各器官の呼吸 vs. 各器官の生重量								
葉	0.990	0.932-1.047	1.172	1.095-1.252	0.976			
枝	0.983	0.887-1.059	0.215	0.193-0.237	0.957			
幹	0.981	0.840-1.093	0.085	0.068-0.111	0.875			
(B)各器官の生重量 vs. 地上部の生重量								
葉	0.787	0.714-0.851	0.246	0.211-0.294	0.926			
枝	0.894	0.849–0.948	0.174	0.155-0.193	0.978			
幹	1.122	1.081 - 1.158	0.533	0.489–0.586	0.993			
(C) 各器官の呼吸 vs. 地上部の生重量								
葉	0.780	0.691-0.862	0.292	0.240-0.363	0.898			
枝	0.881	0.788-0.962	0.039	0.035-0.045	0.934			
幹	1.100	0.941-1.225	0.046	0.036-0.063	0.894			

表 3-3 RMA 分析(Reduced major axis analysis)を用いて両対数軸上で成熟タケの(A) 葉、枝、 幹の呼吸と生重量の関係、(B) 葉、枝、幹の生重量と地上部生重量の関係、(C) 葉、枝、幹 の呼吸と地上部の生重量の分析結果。*n* = 30,*p* < 0.001。

第4章 総括

呼吸はあらゆる大小の様々な生物個体のエネルギー生産の指標であり、陸上生態系の炭 素収支評価には不可欠な指標である。生物個体呼吸速度 R は個体サイズ M の増加とともに 一定の傾向で増加し、一般的に、両者の関係は両対数軸上のスケーリング式(単純累乗式 R=aM^b)でモデル化される。a は M が 1 の時の切片で、b は両対数軸上の傾きである。様々 な生物で、この式の傾き b は一般的に 3/4 であるとするマックスクライバー法則が知られ る。その制御メカニズムについて、理論モデルも提案されているが実験的検証は殆どなく 議論は今も続いている。さらに、生物の系統や環境を越えて一般性が存在するか否か不明 な点が多い。このように生物学上の重要課題でありながら議論に決着がつかない背景には、 大型植物個体全体の呼吸の正確な実測研究困難なため実測研究がほとんど無い事が一因に ある。そこで、成長ステージに異なるモウソウチクタケノコーの成熟モウソウチク(以下 「タケ」と記述)地上部呼吸を測定材料に、これらと系統や成長特性の異なる樹木地上部 呼吸スケーリングの結果(Mori et al. 2010)と比較を試みた。本研究では、地上部呼吸スケー リングに成長段階や成長特性を越えて一般性が存在するかを検証するとともに、その制御 メカニズムの実験的解明を目的とした。

第2章では、開葉前の地下茎を通じてほかのタケの栄養で成長するモウソウチクタケノ コ(以降「タケノコ」と記述)に注目し、タケノコの地上部全体と部位ごとの呼吸を実測 した。タケノコ地上部の呼吸は樹木の地上部呼吸と比較し、その制御メカニズムを検討し た。その結果、タケノコの呼吸速度は樹木地上部のより大幅に高かったが、両対数軸上の 呼吸スケーリングの傾き b が樹木と差はなく、従来の法則の 3/4 より有意に高かった (図 2-5)。タケノコ高さごとの呼吸測定結果(図 2-6)に示したように、タケノコ高さごとの呼 吸は不均一であり、先端部よりやや下部に位置する介在分裂組織の部位で呼吸が高かった が、伸長とともに介在分裂組織のタケノコに占める割合が低下し、このためタケノコ全体 の呼吸速度は地上部の生重量比例にならず、呼吸スケーリングの傾きbが1より低かった。

第3章では、成長段階が終えて成熟したタケの地上部呼吸と地上部の各器官の呼吸も実 測した。結果として、成熟したタケの地上部の呼吸と重量の関係は両対数軸上の傾きが樹 木の地上部の傾きに差がなく、ほぼ平行で1より低い値を示した(図3-4)。器官ごとの呼吸 の結果から見ると、葉、枝、幹の全体の呼吸は、それぞれの生重量にほぼ比例して増加し た(図 3-6)。従って、タケの葉、枝、幹の重量当たりの呼吸速度は、それぞれの器官生重 量に関係なく一定であった。これは、タケは地下茎でつながっており生理統合されて、活 発な炭素転流が生じた結果であろう。さらに、大きなタケほど高呼吸の葉への重量配分は 低く、逆に低呼吸の幹への配分は高かった。このためタケ呼吸スケーリングの傾き b は樹 木同様1より低かった。(図 3-7)。一方で、小型のタケは明るい林縁に多く出現して炭素獲 得を担い、大型のタケは幹重量分配率が高く炭素貯蔵を担い、大小のタケで炭素貯蔵と獲 得の分業化が示唆された。このように、タケの傾き bの制御メカニズムは、「樹木で b<1 となる制御メカニズム:太い幹ほど低呼吸組織を内部に多く蓄積する」と異なっていた。 さらに、大小の独立個体間で競争する樹木群落と異なり、クローンの大小タケ間の分業化 によって協力的関係が生じ、これがタケの隣接森林への侵入の一要因となる可能性がある。 以上、タケノコ、タケ、樹木の呼吸スケーリングの傾き bに共通性が確認されたが(図3-5)、傾き b の制御メカニズムは 3 者で異なっていた。本研究で明らかにした「クローンの タケ群落と独立個体からなる森林群落における個体呼吸スケーリングの類似点と器官呼吸

スケーリングの相違点」は両者の動態や炭素収支比較の新たな手掛かりを提供する。

39

要旨

呼吸はあらゆる生物個体のエネルギー生産過程であり、生態系のエネルギーフローや炭 素収支評価の指標である。大小サイズの生物個体呼吸速度 R は個体サイズ M とともに一定 傾向で増加するとされ、両者の関係は一般的に両対数軸上のスケーリング式(単純累乗式 R=aM[¢])でモデル化される。a は M が 1 の時の切片で、b は両対数軸上の傾きである。様々 な生物で、この式の傾き b は 3/4 であるとするマックスクライバー法則が知られる。その制 御メカニズムについて、理論モデル(WBE モデル)が提案されているが実測例に乏しく議 論は続いている。

呼吸スケーリングに生物の系統や環境を越えた一般性が存在するか否かも不明な点が多 い。結論がつかない背景には、大小連続サイズの植物個体呼吸実測が乏しい事に一因があ る。問題解決のため、成長ステージの異なるモウソウチクのタケノコ(枝葉が未発達なス テージ)、成熟したモウソウチク地上部全体(以降「タケノコ」、「タケ」と記述)の呼吸 を実測した。さらに、タケと系統や成長特性の異なる樹木芽生え~大木の地上部呼吸スケ ーリング(Mori *et al.* 2010)と比較を試みた。本研究では、タケノコ、タケ、樹木の呼吸スケ ーリングに共通性が存在するか否か正確な実測による検証、およびその傾き *b* の制御メカ ニズム解明を目的とした。

本研究では、タケノコ、タケの呼吸を直接正確に測定できる大小測定装置を自作した。 できるだけ広い地上部生重量レンジに渡るようタケノコ(83本)とタケ(58本)を選定した。 タケノコとタケの生重量のレンジはそれぞれ 5.00×10⁻³~20.1kg、0.275~31.0kg であった。 このうち、タケノコ 16本は高さ別に、タケ 30本に関しては個体全体で葉、枝、幹の器官 別に呼吸を測定した。タケ、タケノコと比較する樹木呼吸は、本研究と同じ方法で実測し たものであり、国内種の他シベリア、熱帯の種も含まれる。呼吸は Q₁₀ = 2 を仮定して 20 ℃に補正した。

タケノコの呼吸 $R \mu mol CO_2 s^{-1}$ とその生重量 M kgの関係は、 $R = 2.086 M^{0.850}$ ($r^2 = 0.962, n$

= 83,95 % CI of b = 0.814-0.883,95 % CI of a = 1.945-2.241) で、タケ呼吸では R = 0.414 $M^{0.843}$ (r^2 = 0.941, n = 58,95 % CI of b = 0.797-0.885,95 % CI of a = 0.379-0.459) でモデル化された。 一方、これまで測定してきた樹木芽生え~大木の地上部呼吸スケーリングは R = 0.306 $M^{0.826}$ (r^2 = 0.980, n = 254,95 % CI of b = 0.799-0.851,95 % CI of a = 0.267-0.348) でモデル化されて いる (Mori *et al.* 2010)。伸長途上のタケノコ呼吸は樹木やタケより明らかに高かった。しか し、驚いたことに伸長を停止したタケ呼吸は樹木呼吸の範囲内にあった。また、タケノコ、 タケ、樹木の呼吸スケーリングの傾きbに差はなく、いずれの値も従来の法則の3/4より有 意に高かった。

タケ 30 本の葉、枝、幹の器官毎の呼吸スケーリングの傾き b は 1 と差は無く、器官呼吸 は器官生重量に比例していた。葉、枝、幹の生重量当たりの平均呼吸速度はそれぞれ 1.19、 0.224、0.0978 µmol CO₂ kg⁻¹ s⁻¹ と器官で大きく異なるものの一定値を示した。これは、タ ケは地下茎でつながっており生理統合されて、活発な炭素転流が生じた結果であろう。さ らに、大きなタケほど高呼吸の葉への重量配分は低く、逆に低呼吸の幹への配分は高かっ た。このためタケ呼吸スケーリングの傾き b は樹木同様 1 より低かった。

一方で、小さいタケは明るい林縁に多く出現して炭素獲得を担い、大きなタケは幹重量 分配率が高く炭素貯蔵を担い、大小のタケで炭素貯蔵と獲得の分業化が示唆された。この ように、タケの傾き b の制御メカニズムは、「樹木で b < 1 となる制御メカニズム:太い幹 ほど低呼吸組織を内部に多く蓄積する」と異なっていた。さらに、大小の独立個体間で競 争する樹木群落と異なり、クローンの大小タケ間の分業化によって協力的関係が生じ、こ れがタケの隣接森林への侵入の一要因となる可能性がある。

樹木やタケと同様に、タケノコの呼吸スケーリングの傾きが b<1となるメカニズムを検 討した。その結果、大小のタケノコ全てで、先端部よりやや下部に位置する介在分裂組織 の部位で呼吸が高かったが、伸長した大きなタケノコほど介在分裂組織の占める割合が低 下し、このため傾き b<1となった。このように、傾きを制御するメカニズムはタケノコと 成熟したタケのステージで変化した。

以上、タケノコ、タケ、樹木の呼吸スケーリングの傾き b に共通性が確認されたが、傾き b の制御メカニズムは 3 者で異なっていた。本研究で明らかにした「クローンのタケ群 落と独立個体からなる森林群落における個体呼吸スケーリングの類似点と器官呼吸スケー リングの相違点」は両者の動態や炭素収支比較の新たな手掛かりを提供する。

- Alpert P, Mooney HA (1986) Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. Oecologia 70:227–233
- Alpert P (1996) Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. Journal of Ecology 84:395–406
- Ashmun JW, Thomas RJ, Pitelka LF (1982) Translocation of photo assimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. Annals of Botany 49:403–415
- Atkin O (2010) Faculty of 1000 Biology: evaluations for Mori S et al. [Peer commentary on the paper "Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees" by Mori S et al.]. Retrieved from https://f1000.com/prime/2712970
- Bai SB, Zhou GM, Wang YX, Liang QQ, Chen J, Cheng YY, Shen R (2013) Plant species diversity and dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in Tianmu Mountain Nature Reserve. Biodivers Sci 21:288–295.
- Ballesteros FJ, Martinez VJ, Luque B, Lacasa L, Valor E, Moya A (2018) On the thermodynamic origin of metabolic scaling. Sci Rep 8:1448. doi:10.1038/s41598-018-19853-6

- Banavar JR, Mose ME, Brown JH, Damuth J, Rinaldo A, Sibly RM, Maritan A (2010) A general basis for quarter-power scaling in animals. Proc Natl Acad Sci USA 107:15816–15820. (doi:10.1073/pnas.1009974107)
- Banavar JR, Cooke TJ, Rinaldo A, Maritan A (2014) Form, function, and evolution of living organisms. Proc Natl Acad Sci USA 111:3332–3337. (doi:10.1073/pnas.1401336111)
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85:17714–1789. (doi:10.1890/03-9000)
- Buckingham K, Jepson P, Wu L, Rao IVR, Jiang S, Liese W, Lou Y, Fu M (2011) The potential of bamboo is constrained by outmoded policy frames. AMBIO 40:544–548. (doi:10.1007/s13280-011-0138-4)
- Cheng DL, Li T, Zhong QL, Wang GX (2010) Scaling relationship between tree respiration rates and biomass. Bio Lett 6:715–717. (doi:10.1098/rsbl.2010.0070)
- Chen SL, Jiang H, Cai ZJ, Zhou XL, Peng CH (2018) The response of the net primary production of Moso bamboo forest to the On and Off-year management: A case study in Anji County, Zhejiang, China. For Ecol Manage 409:1–7. doi:10.1016/j.force.2017.11.008
- Chen XG, Zhang XQ, Zhang YP, Booth T, He XH (2009) Changes of carbon storages in bamboo stands China during 100 years. For Ecol Manage 258:1489–1496.

(doi:10.1016/j.foreco.2009.06.051)

- Collalti A, Tjoelker MG, Hoch G, Makela A, Guidolotti G, Heskel M, Petit G, Ryan MG, Battipaglia G, Matteucci G, Prentice IC (2019) Plant respiration: Controlled by photosynthesis or biomass? Glob Chang Biol (doi:10.1111/gcb.14857)
- Dang QL, Margolis HA, Coyea MR, Mikailou SY, Collatz GJ (1997) Regulation of branch-level gas exchange of boreal trees: roles of shoot water potential and vapor pressure difference. Tree Physiol 17:521–535. (doi:10.1093/treephys/17.8-9.521)
- DeLong JP, Okie JG, Moses ME, Sibly RM, Brown JH (2010) Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. Proc Natl Acad Sci USA 107:12941– 12945. (doi:10.1073/pnas.1007783107)
- Dodds PS, Rothman DH, Weitz JS (2001) Re-examination of the "3/4-law" of metabolism. J Theor Biol 209:9–27. (doi:10.1006/jtbi.2000.2238)
- Durst PB, Killmann W, Brown C (2004) Asia's new woods. J For 102:46–53. (doi:10.1093/jof/102.4.46)
- Enquist BJ, Allen AP, Brown JH, Gilloly JF, Kerkhoff AJ, Niklas KJ, Price CA, West GB (2007) Does the exception prove the rule? Nature 445:E9–E10. (doi:10.1038/nature05548)
- Enquist BJ, Bentley LP (2012) Land plants: New theoretical direction and empirical prospects. In: Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown (Eds.) Metabolic ecology: A scaling approach. Wiley-

Blackwell, Chichester, pp 164–187.

- Evans JP (1991) The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia 86:268–275.
- Ferrio JP, Kurosawa Y, Wang M, Mori S (2018) Hydraulic constraints to whole-tree water use and respiration in young *Cryptomeria* trees under competition. Forests 9:449. doi:10.3390/f9080449
 Fischer M, van Kleunen M (2001) On the evolution of clonal plant life histories. Evol Ecol 15:565–

582.

- Freidman D, Alpert P (1991) Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. Oecologia 86:76–80.
- Glazier DS (2005) Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. Biol Rev 80:611–662 (doi:10.1017/S1464793105006834)
- Glazier DS (2014) Metabolic scaling in complex living systems. Systems 2:451–540. (doi:10.3390/systems2040451)
- Glazier DS (2018) Rediscovering and reviving old observations and explanations of metabolic scaling in living systems. Systems 6:4. (doi:10.3390/systems6010004)
- Glazier DS (2020) Activity alters how temperature influences intraspecific metabolic scaling: testing the metabolic-level boundaries hypothesis. J Comp Physiol B 190:445–454. (doi:10.1007/s00360-020-01279-0)

- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol Electron 4:9.
- Hoque ATM, Sharma RS, Suwa R, Mori S, Hagihara A (2010) Seasonal variation in the size-dependent respiration of mangrove *Kandelia obovata*. Mar Ecol Prog Ser 404:31–37. (doi:10.3354/meps08505)
- Huang W, Ratkowsky DA, Hui C, Wang P, Su J, Shi P (2019) Leaf fresh weight versus dry weight: Which is better for describing the scaling relationship between leaf biomass and leaf area for broadleaved plants? Forests 10:256. (doi:10.3390/f10030256)
- Huang H, Ran J, Ji M, Wang Z, Dong L, Hu W, Deng Y, Hou C, Niklas KJ, Deng J (2020) Water content quantitatively affects metabolic rates over the course of plant ontogeny. New Phytol 228:1524–1534. doi:10.1111/nph.16808
- Isagi Y, Kawahara T, Kamo K, Ito H (1997) Net production and carbon cycling in a bamboo *Phyllostachys pubescens* stand. Plant Ecology 130:41–52. (doi:10.1023/A:1009711814070)
- Isagi Y, Torii A (1998) Range expansion and its mechanism in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. J Sustain For 6:127–141. (doi:10.1300/J091v06n01_08)
- Isagi Y, Oda T, Fukushima K, Lian C, Yokogawa M, Kaneko S (2016) Predominance of a single clone of the most widely distributed bamboo species *Phyllostachys edulis* in East Asia. J Plant Res 129:21–27. (doi:10.1007/s10265-015-0766-z)

Ishida H, Hattori T, Imanishi T, Katoh A, Takahira H, Toyoki M, Yamada M, Yamazaki K (1999)

Vegetation dynamics of the *Phyllostachys pubescens* forest after clear-cuuting in Flower Town, Sanda, Hyogo Prefecture. Human and Nature 10:29–40.

石井哲 (2009) 竹林拡大防止技術に関する研究. 岡山県林試研報 25:13-32.

岩澤勝巳, 廣瀬可恵 (2015) 竹林拡大を防ぐ 一放置竹林対策の手引きー. 農林水産技術会議 技術指導資料

Kleiber M (1932) Body size and metabolism. Hilgardia 6:315–353. (doi:10.3733/hilg.v06n11p315)

- Kurosawa Y, Mori S, Wang M, Ferrio JP, Yamaji K, Koyama K, Haruma T, Doyama K (2021) Initial burst of root development with decreasing respiratory carbon cost in *Fagus crenata* Blume seedlings. Plant Species Biol 36:146–156. doi:10.1111/1442-1984.12305
- Levin S (1999) Fragile dominion: complexity and the commons. Reading, Massachusetts, USA: Perseus.
- Lin MY, Hsieh IF, Lin PH, Laplace S, Ohashi M, Chen TH, Kume T (2017) Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forests as a significant carbon sink? A case study based on 4-year measurements in central Taiwan. Ecol Res 32:845–857. doi:10.1007/s11284-017-1497-5
- Liu F, Liu J, Dong M (2016) Ecological consequences of clonal integration in plants. Front Plant Sci 7:700. doi:10.3389/fpls.2016.00770

Lobovikov M, Schoene D, Yping L (2012) Bamboo in climate change and rural livelihoods. Mitig.

Adapt. Strateg. Glob Change 17:261–276.

- Makarieva AM, Gorshkov VG, Li BL, Chown SL, Reich PB, Gavrilov VM (2008) Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: Evidence for life's metabolic optimum. Proc Natl Acad Sci USA 105:16994–16999. (doi:10.1073/pnas.0802148105)
- Mao F, Li P, Zhou G, Du H, Xu X, Shi Y, Mo L, Zhou Y, Tu G (2016) Development of the BIOME-BGC model for the simulation of managed Moso bamboo forest ecosystems. J Environ Manage 172:29–39. (doi:10.1016/j.jenvman.2015.12.013)
- Marshall C (1990) Source-sink relations of interconnected ramets. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function (eds van Groenendael J, de Kroon H), pp. 23–41. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Mitchell KA, Bolstad PV, Vose JM (1999) Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. Tree Physiol 19:861–870. (doi:10.1093/treephys/19.13.861)
- 森茂太,小山耕平,八木光晴,福森香代子 (2013) 植物個体呼吸スケーリングの生態学的意義. 日本生態学会誌 63:125-132.
- Mori S *et al.* (2010) Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. Proc Natl Acad Sci USA 107:1447–1451. (doi:10.1073/pnas.0902554107)

Mori S, Hagihara A (1988) Respiration in stems of hinoki Chamaecyparis obtusa) trees. J Jpn For Soc

70:481-487.

- Mori S, Hagihara A (1995) Branch respiration in hinoki [*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.] trees, with reference to branch positions within tree crowns. Bull Nagoya Univ For 14:25–34. (https://nagoya.repo.nii.ac.jp/records/7034#.YMBXqPkzY2w)
- 森格良, 宇都宮東吾, 豊田信行 (1983) モウソウチク林の管理技術に関する研究. 愛媛県林 試研報 8:131–137.
- Nath AJ, Das AK (2012) Carbon pool and sequestration potential of village bamboo in the agroforestry system of northeast India. Trop Ecol 53:287–293.
- Nath AJ, Das G, Das AK (2009) Above ground standing biomass and carbon storage in village bamboos in north east India. Biomass Bioenergy 33:1188–1196
- Newell SJ (1982) Translocation of 14-C-photoassimilate in two stoloniferous Viola species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 109:306–317
- Niklas KJ, Hammond ST (2014) Assessing scaling relationships: uses, abuses, and alternatives. Int J Plant Sci 175:754–763. (doi:10.1086/677238)
- Nobori Y (1998) Development of the tree-dimensional computer graphics system for forest stand structures. Journal of forest Planning 4:83–87

- Oikawa S, Itazawa Y (2003) Relationship between summated tissue respiration and body size in a marine teleost, the porgy *Pagrus major*. Fish Sci 69:687–694. doi:10.1046/j.1444-2906.2003.00675.x
- Okutomi K, Shinoda S, Fukuda H (1996) Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. J Veg Sci 7:723–728. (doi:10.2307/3236383)
- O'Leary BM, Asao S, Millar AH, Atkin OK (2019) Core principles which explain variation in respiration across biological scales. New Phytol 222:670–686.
- 大野朋子,平井潤,丸山宏,前中久行(1999)地形図を用いた都市近郊林における竹林化の解析.

ランドスケープ研究 62(5):599-602

- Peng Y, Niklas KJ, Reich PB, Sun S (2010) Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. Funct Ecol 24:502–512. (doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01667.x)
- Peng YS, Zhang XB, Gui ZM, Du J, Zhou S (2013) Spatial distribution pattern in *Emmenopterys henryi and Phyllostachys edulis* mixed forest in Lushan Mountain. Guihaia 33:502–507
- Pitelka LF, Ashmun JW (1985) Physiology integration of ramets in clonal plants. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms (eds Jackson JBS, Buss LW, Cook RE), pp. 399–437. Yale University Press, New Haven.
- Poorter H, Jagodzinski AM, Ruiz-Peinado R, Kuyah S, Luo Y, Oleksyn J, Usoltsev VA, Buckley TN, Reich PB, Sack L (2015) How does biomass distribution change with size and differ among species?

An analysis for 1200 plant species from five continents. New Phytologist 208:736–749. (doi:10.1111/nph.13571)

- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proc Natl Acad Sci USA 94:13730–13734. (doi:10.1073/pnas94.24.13730)
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD (1998) Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. Oecologia 114:471–482. (doi:10.1007/s004420050471)
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, Oleksyn J (2006) Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. Nature 439:457–461. (doi:10.1038/nature04282)
- Roiloa SR, Alpert P, Tharayil N, Hancock G, Bhowmik PC (2007) Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. J Ecol 95:397–405. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01216.x
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A (2006) Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: an isotopic (¹⁵N) assessment. Ann Bot 98:657–663. (doi:10.1093/aob/mcl147)
- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A (2002) Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. J Ecol 90:78-85. (doi:10.1046/j.0022-0477.2001.00631.x)

齋藤智之(2003) チマキザサの生理的統合に関する研究.東北大学大学院博士学位論文 齋藤智之,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 57:229-237

- Salomón RL, De Roo L, Oleksyn J, De Pauw DJW, Steppe K (2020) TReSpire a biophysical Tree Stem respiration model. New Phytol 225:2214–2230. (doi:10.1111/nph.16174)
- Savage VM, Gilloly JF, Woodruff WH, West GB, Allen AP, Enquist BJ, Brown JH (2004) The predominance of quarter-power scaling in biology. Funct Ecol 18:257–282. (doi:10.1111/j.0269-8463.2004.00856.x)

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 年の開花事例—, Bamboo Journal 16, 1–11.

柴田昌三 (2003) モウソウチクと日本人. 日緑工誌 28:406-411.

柴田昌三 (2010) 竹資源の新たな有効利用のための竹林施業.森林科学 58:15-19.

- Scurlock JMO, Dayton DC, Hames B (2000) Bamboo: an overlooked biomass resource? Biomass Bioenerg 19:229–244. (doi:10.1016/S0961-9534(00)00038-6)
- Shumway, SW (1995) Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in New England salt marsh. Ann Bot 76:225-233.
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A (2012) *Metabolic ecology: a scaling approach*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.

- Song X, Zhou G, Jiang H, Yu S, Fu J, Li W, Wang W, Ma Z, Peng C (2011) Carbon sequestration by Chinese bamboo forests and their ecological benefits: assessment of potential, problems, and future challenges. Environ Rev 19:418–428.
- Song X, Peng C, Zhou G, Gu H, Li Q, Zhang C (2016) Dynamic allocation and transfer of nonstructural carbohydrates, a possible mechanism for the explosive growth of Moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). Sci Rep 6:25908. (doi:10.1038/srep25908)
- Stuefer JF, de Kroon H, During HJ (1996) Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. Func Ecol 10:328–334.
- Suzaki T, Nakatsubo T. (2001) Impact of the bamboo *Phyllostachys bambusoides* on the light environment and plant communities on riverbanks. Journal of Forest Research 6:81–86
- 鈴木健敬,成田忠範 (1975) モウソウチク林の施業試験―林分の成長と収穫に対する密度と 施肥の効果―.林試研報 273:75-93.
- Takano KT, Hibino K, Numata A, Oguro M, Aiba M, Shiogama H, Takayabu I, Nakashizuka T (2017) Detecting latitudinal and altitudinal expansion of invasive bamboo *Phyllostachys edulis* and *Phyllostachys bambusoides* (Poaceae) in Japan to project potential habitats under 1.5°C–4.0°C global warming. Ecol Evol 7:9848–9859.
- Tang DS, Yin J, Peng ZB, Kuang BG, Yuang ZK, Xia JL (2013) Drawing of vegetation distribution map of Nanyue based on 3S technology. J Cent South Univ For Technol 33:15–19.

- Thakur D, Rathore N, Chawla A (2018) Increase in light interception cost and metabolic mass component of leaves are coupled for efficient resource use in the high altitude vegetation. Oikos 128:254–263. (doi:10.1111/oik.05538)
- Tomimatsu H, Matsuo A, Kaneko Y, Kudo E, Taniguchi R, Saitoh T, Suyama Y, Makita A (2020) Spatial genet dynamics of a dwarf bamboo: Clonal expansion into shaded forest understory contributes to regeneration after an episodic die-off. Plant Species Biol 2020:185–196. doi:10.1111/1442-1984.12272
- 鳥居厚志, 井鷲裕司 (1997) 京都府南部地域における竹林の分布拡大. 日本生態学会誌 47:31-41.

鳥居厚志 (2018) 竹を駆除するポイント.森林総合研究所関西支所研究情報 No.127

Touyama Y et al. (1998) Myrmecofaunal change with bamboo invasion into broadleaf forests. J For

Res 3:155–159.

Ueda K (1960) Development of bamboo: Bull Kyoto Univ.For.30:13-82.

上田弘一朗 (1962) 有用竹と筍 博友社

- 内村悦三 (2005) タケと竹を活かす―タケの生態・管理と竹の利用―. 全国林業改良普及 協会
- Valentini R et al. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. Nature 404:861–865.

- Van Kleunen M, Stuefer JF (1999) Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in clonal plant by use of steam-girdling. Oikos 85:135–145.
- Wang Y, Bai S, Binkley D, Zhou G, Fang F (2016) The independence of clonal shoot's growth from light availability supports moso bamboo invasion of closed-canopy forest. For Ecol Manag 368:105–110. (doi:10.1016/j.foreco.2016.02.037)
- Watanabe M, Ueda K, Manabe I, Akai T (1982) Flowering, seedling, germination, and flowring periodicity of *Phyllostachys pubescens*. Journal of the Japanese Forestry Society 64:107–111
- Wen G, Zhang L, Zhang L, Cao Z, Zhou G, Huang G, Wong G (2011) Temporal and spatial dynamics of carbon fixation by Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in Subtropical China. Bot Rev 77:271–277. doi: 10.1007/s12229-011-9068-x
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science 276:122–126. (doi:10.1126/science.276.5309.122)
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. Nature 400:664–667. (doi:10.1038/23251)
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428:821–827. (doi:10.1038/nature02403)
- Xu CY, Schooler SS, Klinken RDV (2010) Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs. J Ecol 98:833–844. (doi:10.1111/j.1365-

- Yagi M, Kanda T, Takeda T, Ishimatsu A, Oikawa S (2010) Ontogenetic phase shifts in metabolism: links to development and anti-predator adaptation. Proc Royal Soc B 277:2793–2801. doi:10.1098/rspb.2010.0583
- Yang QP, Yang GY, Song QN, Shi JM, Ouyang M, Qi HY, Fang XM (2015) Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism. Chinese J Plant Ecol 39(1):110–124. doi:10.17521/cjpe.2015.0012
- Yen TM, Ji YJ, Lee JS (2010) Estimating biomass production and carbon storage for a fast-growing makino bamboo (Phyllostachys makino) plant based on the diameter distribution model. For Ecol Manage 260:339–344.
- Yuen JQ, Fung T, Zeigler AD (2017) Carbon stocks in bamboo ecosystems worldwide: estimates and uncertainties. For Ecol Manag 393:113–138. doi:10.1016/j.foreco.2017.01.017
- Zhou BZ, Fu MY, Xie JZ, Yang XS, Li ZC (2005) Ecological functions of bamboo forest: Research and Application. J For Res 16:143–147.
- Zhou G, Meng C, Jiang P, Xu Q (2011) Review of Fixation in Bamboo Forests in China. Bot Rev 77:262–270. doi:10.1007/s12229-011-9082-z

本研究を遂行し学位論文をまとめるあたり、多くのご支援とご指導を賜りました。研究 全般にわたる多大なご支援、ご指導を賜りました指導教官である山形大学農学部食料生命 環境学科 森茂太 教授に深く感謝しております。時に応じて、厳しくご指導いただいた こと、また優しく励ましてくださったことを通して、私自身の至らなさを実感することが できたことは今後の努力の糧になるものであります。論文をまとめるあたり、有益なご助 言とご指導を賜りました山形大学農学部食料生命環境学科 吉村謙一 准教授、弘前大学 農学生命科学部食料資源学科 赤田辰治 准教授、岩手大学農学部森林科学科 真坂一彦 教授に心より感謝しております。

本研究を進めるあたり、有益なご助言や情報をいただいた Aragon Agency for Research and Development (ARAID) Ferrio Juan Pedro 博士、筑波大学生命環境系 山路恵子 教授、 帯広畜産大学環境農学研究部門 小山耕平 助教に心から御礼を申し上げます。また、現 地調査にあたり多くのサポートをいただいた山形大学農学部付属やまがたフィールド科学 センター演習林 新井大輔氏、飯塚禎明氏に感謝の意を表します。

山形大学農学部食料生命環境学科森林生態学研究室の学生の皆様には、様々な意見、援助をいただき、日常の研究生活を送る中で多くの励ましをいただいた。また、現地調査、 データ収取および分析の際、多大なご協力を頂きました。 本研究を遂行するにあたり、日本学術振興会科学研究費助成事業(JSPS KAKENHI Grant Numbers 16H04871, 19H02987, 19H01161, 19H01158 and L-14560)から支援を頂きました。

最後に、温かく見守り、励ましてくれた両親、家族、友人にも感謝いたします。