

日本産メダケ属植物における形質と
野外観察にもとづく分布の把握と分類

Understanding of the distribution and taxonomy based
on morphology and field observation in the genus
Pleioblastus plants in Japan

2023.9

三樹和博

Kazuhiro Miki

目次

図表リスト	1
既発表論文目録および各章との対応	4
学位論文審査会	5
要旨	6
Abstract	9
第 1 章 序論	12
第 2 章 ネザサ節における分布域形成と分枝数の二方向性分化	
はじめに	21
調査地域と方法	32
結果と考察	
積雪要因と分布域の形成	34
分布域と分枝形態に表れた分化	38
北海道におけるアズマネザサの分布起原	46
第 3 章 メダケ節における推定雑種起原分類群	
はじめに	52
調査地域と方法	55
結果と考察	56
第 4 章 ゴザダケザサ（リュウキュウチク節）における分類形質と 新産地の意義	

はじめに	62
調査地域と方法	66
結果と考察	68
第 5 章 総合考察	75
証拠標本	82
謝辞	84
引用文献	85

図表リスト

Fig. 1. Distribution area of *P. chino* var. *chino* and *P. chino* var. *viridis* (Suzuki 1978、Kobayashi 2017) . P.23

Fig. 2. Distribution maps of sect. *Nezasa*. (Kobayashi 2017). A: *P. chino* var. *chino*. B: *P. chino* var. *vaginatus* . C: *P. chino* var. *viridis*. D: *P. humilis*. E: *P. nagashima* var. *nagashima*. F: *P. nagasima* var. *koidzumii*. G: *P. shibuyan*. H: *P. kongosanensis*. I: *P. hattorianus*. P.24

Fig. 3. Winter damage of *P. chino* (Apr.10,2012. Kobuchizawa. Yamanashi). P.28

Fig. 4. A: *P. chino* proliferating in open spaces (Jan.28,2021. Hinodemachi, Tokyo). B: *P. chino* var. *viridis* becoming grassland (Mar.6,2013. Mt. Rokko. Kobe). P.31

Fig. 5. Distribution of *Pleioblastus* in Toyama prefecture (Ota 2012). Dotted line: northern Limit of >60 cm snow cover. ●: Habitat. P.36

Fig. 6. *P. chino* var. *chino* with culms bent under the weight of snow (Feb.10,2014. Sagami-hara, Kanagawa). P.37

Fig. 7. A: Branching of *P. chino* var. *viridis*. B: Branching of *P. chino*. Scale bar :1 cm (Culm sheaths removed). P.40

Fig. 8. Specimen of *P. shibuyan* collected by Fumio Maekawa (Mishuku, Setagaya-ku, Tokyo). P.44

Fig. 9. Distribution of *Sasaella* species in Muroran, Hokkaido, Japan. A: Distribution points of *Sa. sasaki*. B: Distribution points of *Sa.*

sawadae (Miki 2018). P.48

Fig. 10. A: Mixed population of *P. chino* and *Sa. sasakiana*. B: Close-up view of the two species. C: Branching at the top of *Sa. sasakiana*. D: Branching at the middle node of *Sa. sasakiana*. E: Oral setae of *Sa. sasakiana*. F: Leaf vein of *S. cerunua*. G: Leaf vein of *Sa. sasakiana*. H: Leaf vein of *P. chino* (A~G: Sep.13,2017. Muroran. Hokkaido, H: Jan.21,2021. Sagamihara, Kanagawa). P.49

Fig. 11. A: Branching profile of *P. pseudosasaoides*. B: Phyllotaxis. C: Branching. D: Oral setae. (Oct. 24, 2014. Kakudahama, Niigata). P.54

Fig. 12. Distribution area of *P. pseudosasaoides* and *Ps. japonica* (Miki 2016). P.57

Fig. 13. Habitat view of *P. pseudosasaoides* (Oct. 24, 2014. Kakudahama, Niigata). P.61

Fig. 14. Distribution area of Sect. *Pleioblastus*. Inside the dotted line: Distribution area of *P. linearis* and *P. gramineus*. Inside of solid line: Distribution area of *P. gozadakensis*. (Suzuki 1978,1996. Kobayashi 2017). P.65

Fig. 15. A and B are culm node of *P. gozadakensis* (A:Old culm node. B: New culm node). C: Culm node of *P. linearis*. Scale bar :1 cm (A、 B: Apr.10,2019. Omotodake,C:July 4, 2015. Tanegashima). P.67

Fig. 16. A: Mt. Maetake view from the foot of the mountain on the east side (Arrows indicate). B: Mt. Omotodake view from the summit of Mt. Maetake. C: Canopy of the *P. gozadakensis* community. D:

Status of tufted of *P. gozadakensis*. (Dec.9,2016. Ishigakij). P.69

Fig. 17. Single branching at a node of *P. gozadakensis*. Scale bar :1 cm (Culm sheaths of main culm removed. Dec.7,2016. Komidake).

P.72

Table 1. *Pleioblastus* species distributed in Japan. (Kobayashi 2017).

P.15

Table 2. *Pleioblastus* sect. *Nezasa* (Kobayashi 2017). P.39

Table 3. Morphology comparison among *Pseudosasa japonica*, *Pleioblastus pseudosasaoides* and *P. chino*. P.60

Table 4. Node-culm ratio in old and new culms of *P. gozadakensis* and *P. linearis* (Node diameter/Culm (Internode) diameter) . P.71

既発表論文目録および各章との対応

1. 学位論文を構成する論文（学位論文審査要件を満たすもの）

三樹和博．2015．富山県におけるササ類（ササ属、メダケ属、アズマザサ属）の分布．植物地理・分類研究 63 巻 1 号：9-15．（第 2 章）

三樹和博．2022．メダケ属ネザサ節植物の東西日本における分枝形態の分化．植物地理・分類研究 70 巻 2 号：127-134．（第 2 章）

三樹和博・古本良・小林幹夫．2022．ゴザダケザサの分類学的特徴と石垣島における新産地の意義．植物地理・分類研究 68 巻 2 号：93-98．（第 4 章）

2. 学位論文を構成する論文（学位論文審査要件を満たさないもの）

三樹和博．2018．北海道におけるアズマザサ属 2 種（トウゲダケ、ハコネシノ）の新産地とフロラの背景．植物地理・分類研究 66 巻 2 号．147-153．（第 2 章）

三樹和博．2016．エチゴメダケの新産地．分類 16(1): 53-57．（第 3 章）

学位論文審査会

2023年6月29日

宇都宮大学農学部

審査委員会

主査：宇都宮大学 大久保達弘

副査：茨城大学/国立科学博物館 國府方吾郎

審査委員：宇都宮大学 逢沢峰昭

審査委員：宇都宮大学 飯塚和也

審査委員：東京農工大学 吉川正人

審査委員：小林幹夫

要旨

イネ科タケ亜科 *Bambusoideae* の中のササ類（ササ亜連 *Arundinariinae*）は、日本列島に固有分布する種が多く、国内の広い範囲に分布域を形成している。その中でも、比較的低標高域に分布するメダケ属 *Pleioblastus* 植物に関する包括的な研究は、これまでほとんど行われてこなかった。

本研究ではまず、分布域形成に個々の環境要因がどのように作用しているのか、詳細な調査によりその実態を把握した。分類群ごとに形成された分布域は、種を確定する上で、重要な情報であり、それに加えて、生態や形態、交雑の実態などを把握することは種分化の有り様を知る上で、必須な要因であると考えられる。

形態形質については種間は勿論、種内での変異にも着目した。その過程において、メダケ属植物には稀な、雑種起原と推定される種が存在していることも確認した。

第1章の序論ではまず、メダケ属を含むササ類における研究史ならびに現在の分類学的位置付けを確認した。

メダケ属は、3節（ネザサ節 *Sect. Nezasa*、メダケ節 *Sect. Medakea*、リュウキュウチク節 *Sect. Pleioblastus*）で構成されている。メダケ属の中で最も広い分布域を形成するネザサ節では、フォッサ・マグナ地域を境に、東日本に分布域を形成するアズマネザサ *P. chino* var. *chino* などの種群と、西日本に分布域を持つネザサ *P. chino* var. *viridis* などの種群に二分されている。一方、同じように本州地域に分布域を持つメダケ節では、その傾向は確認されていない。また、リュウキュウチク節は、南西諸島の島々にその分布域を広く発達させている。

最新の分類体系では20種3変種が認められているメダケ属植物が、日本列島において発達を遂げてきた要因についても検討を行った。

第2章では、北海道南部に位置する室蘭市近郊の太平洋岸周辺で、北海道では人為分布の見解も聞かれるアズマネザサの分布状況につ

いて、地域ササ類相も含め詳細な調査を行った。この地域内では、アズマネザサとともに、アズマザサ属 *Sasaella* の 2 種の分布も発見した。それらは、形態的特徴により、アズマネザサが関わった推定雑種起原種であることが示唆された。

同一地域内における 2 種類の推定雑種起原種の出現は、この地における交雑現象の痕跡を示唆していると同時に、北海道南部におけるアズマネザサの自生の北限を裏付けるものでもある。

フォッサ・マグナ地域の中にある甲府盆地や、フォッサ・マグナの西縁に近い富山平野では、ネザサ節植物が、現在の分布域形成に影響を受けていることが推測される気候的要因について、自生地の分布状況や標本データも利用し調査を行った。一方、形態形質に関して、分枝本数に着目した調査を、ネザサ節植物の自生する国内各地で行った。その結果、ネザサ節の分布に対する積雪量の影響の度合いを明らかにすることができた。また、東西に分布域を分けている分類群間には、分枝時に伸長する枝の本数に、異なる二方向性分化が存在していることを確認し、分類形質としても利用可能なものであることを指摘した。

第 3 章では、種分化に対する交雑の影響を取り上げた。今まで、メダケ節の中で推定雑種起原種は知られていなかった。しかし、調査により、新潟県に分布するエチゴメダケ *P. pseudosasaoides* が、雑種起原と推定される種であることが明らかになった。エチゴメダケは、ヤダケ *Pseudosasa japonica* とアズマネザサとの交雑起原の種であることが推定される。それは、エチゴメダケの各部の形態形質が、両親種の中間的な特徴を表していることにより示唆されているからである。また、片親であるヤダケが、交雑起原の可能性を有していると推測されていることから、エチゴメダケは、複雑な浸透交雑による網状進化の産物である可能性もある。

第 4 章では、南西諸島に分布域を持つリュウキュウチク節の調査結果から、ゴザダケザサ *P. gozadakensis* の形態と、生育立地から推測される生態的な特異性について考察した。

南西諸島の島々では、リュウキュウチク節の種が広く分布している。しかし、南西諸島全域でのリュウキュウチク節における分布に関しては、未だ未解明な部分が多く残されている。

本研究では、南西諸島南端の八重山諸島に分布するゴザダケザサが、リュウキュウチク *P. linearis* の生態型だとする見解もあることから、石垣、西表両島での調査を行った。その結果、既知の分布地と新たに発見した分布地ともに、両島山地の山頂部にのみゴザダケザサ群落が形成されていることを確認した。これは、分布地の植生と気候環境、すなわち、常緑樹などとの競争に対し、風衝条件などの山頂効果が作用した結果形成されたものであると推測された。

形態形質では、ゴザダケザサの節の形態や、節上部からの分枝の特徴などにより、リュウキュウチクとは明らかに区別可能な形質を有していることが明らかになった。

第5章総合考察では、メダケ属において、気候や人為的要因の影響を受け形成された種ごとの分布域や、交雑起原種の存在意義、またネザサ節の発達と日本列島の地史との関係性などを再確認し、本研究により浮かび上がってきた結果と、最近のメダケ属の内部構造に関する分子系統解析データとの比較も行った。そして、メダケ属分類には、いまだに残された課題も多く、現生種の背景にある実態解明を目的として議論を行った。

Abstract

Many species of the subtribe *Arundinariinae* within the subfamily *Bambusoideae* which are exclusively found in the Japanese islands. However, only limited comprehensive studies have been conducted on the species belonging to the genus *Pleioblastus*, which primarily inhabit relatively low altitudes. This study aimed to determine the influence of individual environmental factors on the formation of distribution ranges through detailed surveys. The distribution patterns established for each taxon play a crucial role in species determination. Furthermore, understanding the ecology, morphology, and hybridization of these species is essential in elucidating the process of speciation. Morphological studies have successfully identified species of putative hybrid origin, although such occurrences are rare in the genus *Pleioblastus*.

Chapter 1

Pleioblastus comprises three sections: section (sect.) *Nezasa*, sect. *Medakea*, and sect. *Pleioblastus*. Sect. *Nezasa* exhibits the widest distribution and is divided by the Fossa Magna region into two groups: *P. chino* var. *chino*, etc., distributed in eastern Japan and *P. chino* var. *viridis*, etc., distributed in western Japan. Sect. *Medakea* also has a distribution area in the Honshu region. Sect. *Pleioblastus* has developed a wide distribution area on the islands of the Nansei Archipelago. An examination was conducted to identify the factors that contributed to the development of *Pleioblastus* in the Japanese Islands. In the latest taxonomic treatment, the genus comprises 20 species and three varieties that have been recognized.

Chapter 2

A comprehensive survey was conducted along the Pacific coast near

Muroran City in southern Hokkaido to determine the northern limit of *P. Chino*'s distribution. This species is also considered to be naturalized in Hokkaido. Moreover, the survey identified two species of the genus *Sasaella* coexisting with *P. chino* in the same area. The occurrence of two species of putative hybrid origin within Muroran City provides evidence of a hybridization event in the region. In addition, it indicates the northern limit of the native habitat of their probable parent species, *P. chino*, in southern Hokkaido. Additional surveys were conducted in the Kofu Basin within the Fossa Magna region and in the Toyama Plain, which lies close to the western margin of the Fossa Magna. The initial focus of the analysis was on the effects of the climatic environment, including snow depth and temperature, which are believed to play a significant role in shaping the current distribution range. In terms of morphological characteristics, a survey centered on the number of culm branches was carried out in various parts of Japan where species of *sect. Nezasa* are native. The results revealed a noticeable difference between taxa that have distinct east-west distribution ranges within *sect. Nezasa*. Specifically, they differ in the number of branches originating from each culm node during the branching season.

Chapter 3

The study investigated the effects of hybridization on speciation. Until now, no species of putative hybrid origin were known in the genus *Pleioblastus*. However, recent research has uncovered that *P. pseudosasaoides*, distributed in Niigata Prefecture, is indeed a species of putative hybrid origin. Its hybrid origin is suggested by various morphological features of *P. pseudosasaoides*, which appear to be intermediate between the equivalent features of the parental species. In addition, it is possible that *P. pseudosasaoides* resulted from reticulate

evolution through complex introgressive hybridization, as there have been speculations about one of its putative parents, *Pseudosasa japonica*, also being of hybrid origin.

Chapter 4

The study examined the morphology of *Pleioblastus gozadakensis* Nakai and its speciation within its habitat based on the survey results of sect. *Pleioblastus*, which is distributed in the Nansei Islands. Species of sect. *Pleioblastus* are widely distributed across the islands of the Nansei Archipelago. However, many aspects concerning the distribution of species within sect. *Pleioblastus* remain unresolved. To address this, surveys were conducted on both Ishigaki and Iriomote Islands. Some experts suggest that *P. gozadakensis*, distributed in the Yaeyama Islands at the southern end of the Nansei Archipelago, may be the ecotype of *P. linearis*. The analysis of known and newly discovered distribution sites of *P. gozadakensis* reveals that it forms communities only at the summits of mountains on these two islands. In terms of diagnostic characters, *P. gozadakensis* can be clearly distinguished from *P. linearis* by the morphology of its nodes and the habit of branching from the upper part of the node.

Chapter 5

The General Discussion section addresses the background of the present species by reaffirming the significance of the distribution range of each species and the formation of interspecific hybrid origin species under the influence of climatic and anthropogenic factors in the genus *Pleioblastus*. Furthermore, the results revealed in this study were compared with the data from the phylogenetic analysis. And the remaining issues were reviewed to reconfirm the reality of the background of species in the genus *Pleioblastus*.

第 1 章 序論

日本産タケ類は、アルンディナリア連 *Arundinarieae* に相当し、その中で稈鞘の宿存するササ亜連と、筍の伸長とともに稈鞘の脱落するオカメザサ亜連（タケ亜連）*Shibataeinae*（マダケ亜連 *Phyllostachydinae* はオカメザサ亜連に含めることが多い）に分類される（小林 2017）。

これら日本国内に分布するタケやササは、これまでにイネ科 *Poaceae* の一群として扱われたり、独立したタケ科 *Bambusaceae* として認める見解に分かれていた。

国内でのタケ類研究の黎明期、牧野(1935)は、植物体の各部位における特徴から、イネ科の一群であることを強調する見解を発表している。しかし、稈が木化し多年生であること、葉柄を有することなどから、草本性のイネ科とは区別すべき妥当性が存在する点も付加している。このことは、Takenouchi(1931) などでも肯定されており、タケ類の栄養成長器官における形態および解剖学的な基礎研究を深め、形態形質による分類法を提案した。この Takenouchi(1931) の研究は McClure (1966) でも引用され高く評価されており、大井 (1983) や杉本 (1963)、館岡 (1959) でもイネ科の一群として支持されることになるが、一方で中井 (1933) は、上記に挙げたタケ類の特徴が、イネ科の範囲を超えていると考え、タケ科を立てることを提唱した。この見解は後の鈴木 (1978,1996) でも継承されている。

しかし後年、小林 (1993) の中で議論された結論では、解剖学的形質と生態学上の特性に基づき、特に胚の特徴や鱗被の形などの 10 の形質をあげて、Soderstrom and Ellis(1987) が提案したタケ亜科 *Bambusoideae* の枠組みから、イネ連とマコモ連を除いた一群を、広義のタケ亜科として提案している。加えて、アジア諸国や欧米ではこの時すでに、木本性タケ類に草本性で林床生活型のタケ類も含め、イネ科タケ亜科として位置づけることが定説となっていた。

このタケ亜科植物に対して、日本人自身がその研究に着手し始めた頃、日本国内に分布するササ類の大部分の種は *Arundinaria* の属とみ

なされていた。しかし、*Arundinaria* は 19 世紀に北米産の少数のものを基に設定された属であり、日本産のすべての種とは異なるものであったため、牧野富太郎と柴田桂太によるササ属 *Sasa* Makino et Shibata (牧野・柴田 1901) を皮切りに、牧野や中井猛之進らにより設けられた新たな属へと移されていくことになる。本論の研究対象であるメダケ属もやはり、*Arundinaria* の中の一群とみなされていたが、中井によって設けられた *Pleioblastus* へ、一括して移された (Nakai 1925)。中井はその後、カンザンチク *P. hindsii* を含むリュウキュウチクなど南西諸島分布種の地下茎の性状や、肩毛などに特異な点が見られることを指摘し、メダケ属から引き離そうと試みた (中井 1942)。しかし、小泉源一はそれらの相違点は属を分けるほどのものではないと反論し (小泉 1943)、南西諸島に分布するリュウキュウチクなどのグループを Sect. *Cacspitosae* とし、それ以外を Sect. *Nipponocalamus* とし、さらに後者を Subsect. *Medakea* と Subsect. *Nezasa* の二つの亜節に分けた。メダケ属内を 3 つの分類群としたこの小泉の基本的なスタンスは、その後、鈴木 (1978,1996) や小林 (2017) でも踏襲されているが、いまだに、タケ亜科植物の分類に関わってきた研究者ごとに異なる見解が存在し、統合された状態には至っていない。

また、メダケ属を含むササ類は、生育地の環境などの影響により変異した個体ごとに、大変多くの種が記載されていた時代を経ており、ササ類の分類は混乱を呈していたが、鈴木 (1978) によりかなりの種がシノニムとして整理された。しかし、古い記載種もあり、基準標本が不明のものや、記載情報に関する見解も統合を見ることもなく、一部の種の属性を捉えにくい状況は継続している。

植物区系学的研究では、前川 (1949,1961)、山崎 (1959)、ならびに河野 (1967) らによって、日本海側と太平洋側地域に分かれて種分化を遂げた固有植物の中の一例としてササ属植物があげられた。その後、堀田 (1974) により、日本列島の植物の来歴と固有性に関する論考がまとめられた。しかし、日本産ササ類における研究は、ササ属植物な

らびにその近縁分類群に関する研究に主眼が置かれてきた傾向がある。例えば、植物の寒冷適応に関する見地から、酒井（1982）はササ属およびスズダケ属 *Sasamorpha* の耐凍性の差異による棲み分け現象の存在を指摘した。さかのぼって、薄井（1961）では地史的要因と関連したササ類の分布域形成について言及した。今世紀に入り、Kobayashi and Furumoto（2004）の日本産ササ類の系統解析が行われ、この中で、メダケ属はヤダケ属 *Pseudosasa* と同一の分岐群を構成しながら、他のササ類に対して姉妹群を形成し、最も初期に系統分岐したことが示唆された。最新の研究（Long 2022）では、ネザサ節の中に遺伝的に共通するいくつかの種群が存在し、その種群内や種群間においても遺伝的な交流の形跡を認めている。

日本国内のササ類は、現在 6 属（ササ属、スズザサ属 *Neosasamorpha*、スズダケ属、アズマザサ属、メダケ属、ヤダケ属）の自生が認められている（鈴木 1996、小林 2017）。

本論の研究対象であるメダケ属は、中国南東部の揚子江以南から（易他 2008）、日本列島では南西諸島から北海道南部まで、亜熱帯から冷温帯下部にかけて分布している。日本国内に自生が認められているのは、最新の分類体系である小林（2017）では、3 節で 20 種 3 変種（ネザサ節：11 種 3 変種、メダケ節：5 種、リュウキュウチク節：4 種）が記載されている（Table 1）。その内の 18 種が日本列島に固有分布する分類群とみなされている。

Table 1. *Pleioblastus* species distributed in Japan. (Kobayashi 2017).

Section	Species	Japanese name	Type locality
Sect. <i>Pleioblastus</i>	<i>Pleioblastus gozadakensis</i> Nakai (1935)	Gozadakezasa	Goza-dake, Iriomote Island, Ishigaki City, Okinawa Prefecture
	<i>P. hindsii</i> Nakai (1925)	Kanzanchiku	Southern China
	<i>P. linearis</i> Nakai (1925)	Ryuukyuuichiku	Nago, Onna Village, Okinawa Prefecture
	<i>P. gramineus</i> Nakai (1925)	Taiminchiku	※
			Medake
Sect. <i>Medakea</i>	<i>P. simonii</i> Nakai (1925)	Medake	※
	<i>P. kodzmae</i> Makino (1928)	Kiboushino	Kimposan, Houtaku-gun, Kumamoto Prefecture
	<i>P. matsunoi</i> Nakai (1925)	Yokohamadake	Nishitobe, Yokohama City, Kanagawa Prefecture
	<i>P. nabeshimanus</i> Koidz. (1934)	Shirashimamedake	Shirashima, Wakamatsu City, Fukuoka Prefecture
	<i>P. pseudosasaoides</i> Sad.Suzuki (1977)	Echigomedake	Mineoka, Maki Town, Nishikanbara-gun, Niigata Prefecture
Sect. <i>Nezasa</i>	<i>P. chino</i> Makino var. <i>chino</i> (1926)	Azumanezasa	Yokosuka City, Kanagawa Prefecture
	<i>P. chino</i> Makino var. <i>vaginatus</i> Sad.Suzuki (1977)	Hakonedake	Hakone, Kanagawa Prefecture
	<i>P. chino</i> Makino var. <i>viridis</i> Sad.Suzuki (1977)	Nezasa	※
	<i>P. pygmaeus</i> Nakai (1933)	Keoroshimachiku	※
	<i>P. argenteostriatus</i> Nakai (1933)	Okinadake	※
	<i>P. akebono</i> Nakai (1933)	Akebonozasa	※
	<i>P. shibuyanus</i> Makino ex Nakai (1934)	Shibuyazasa	Saiguyama, Meguro-ku, Tokyo
	<i>P. fortunei</i> Nakai (1933)	Chigozasa	※
	<i>P. humilis</i> Nakai emend M.Kobay. (1935)	Toyookazasa	※
	<i>P. nagashima</i> Nakai var. <i>nagashima</i> (1933)	Hirouzasa	Yasuoka Village, Shimoina-gun, Nagano Prefecture
	<i>P. nagashima</i> Nakai var. <i>koidzumii</i> Sad.Suzuki (1977)	Echizennezasa	Tojinbo, Mikuni-cho, Sakai City, Fukui Prefecture
	<i>P. kongosanensis</i> Makino (1928)	Kongoudake	Mt. Kongo, Osaka
	<i>P. viridistriatus</i> Makino (1926)	Kamurozasa	※
<i>P. hattorianus</i> Koidz. (1935)	Aragenezasa	Miharu, Tamura -gun, Fukushima Prefecture	

※: Species with unknown type locality. (): Year of species description.

ササ類の播種試験を行うと、暖温帯上部から冷温帯を主な生育地とするササ属の種子では、一年近くの休眠を有するのに対し、暖温帯に分布の中心があるメダケ属の種子は、非休眠のまま播種後数日で発芽を開始する。このことから分かるように、ササ類の生態分布は、冬季の気候環境、特に温度要因や積雪要因によって規定されていることが推測される（紺野 1977、三樹 2015）。

日浦（1978）では、第四紀におけるウルム氷期とそれ以降の生物の分布に関して、堀田（1974）の提唱した分布類型に、環境と地理的要因を加味したものに基づきとの見解を示した。この中で日浦は、固有的環境に生息する生物の新たな類型化を試み、大河川の下流域では森林が成立せず、氷期からの草原的環境の存在を指摘している。現在でも、海岸から河川下流部にかけて、メダケ属の種は群落を形成しているため、補償点が高く、陽地性植物であるメダケ属植物（小川・小川 1993）にとって、これらの環境が本来の潜在分布域であると考えられる。特に海岸部や河川沿いにおいて群落を形成するキボウシノ *Pleioblastus kodzuma*e、ヨコハマダケ *P. matsunoi*、シラシマメダケ *P. nabeshimanus*、エチゼンネザサ *P. nagashima* var. *koidzumii*、アラゲネザサ *P. hattorianus* などは、特に強く生育地分化を遂げた種であると考えられる。

以上のような環境要因のもとで、大きく分布域を形成しているメダケ属だが、一部の種では、土地の乾燥度合いなどの微地形的な条件のもと、特有の生育環境を選択する例も見られる。また、地下茎による栄養繁殖を主とするササ類では、種子繁殖を常とする植物以上に、地質学的イベントや、氷期-間氷期の海水面変動などの影響を強く受けながら、その分布域が形成されてきたことは間違いない。そして、日本列島の地史も、種分化への影響が強く推定される。中でも、メダケ属最大のグループであるネザサ節は、北海道南部から九州までの範囲に分布域を形成している。ネザサ節の中でも、糸魚川-静岡構造線を西縁とし、新潟県北部から千葉県周辺部までと推測されているフォッ

サ・マグナ地域を分布境界として、東日本ではアズマネザサなどの種が、西日本ではネザサなどが、それぞれの範囲に広く分布している（鈴木 1978,1996、小林 2017）。

第2章では、形態形質とともに、地史や生育立地における環境要因の影響の上に分化を進行させたと推定されるネザサ節を対象として調査を行い考察を展開する。

植物種の同定に際して、花器官は重要な意味を持っている。しかし、ササ類では、花器官を利用した同定を行う場合、標本化されたものではその保存状態も問われ、生体での同定では、長い開花周期を待たなければならない。その上、稈や葉などの植物体各部においては、非常に可塑性が高い植物である。

メダケ属植物の形態的な特徴をあげると、広楕円状披針形の葉を持つササ属に対して、メダケ属の葉はそれより細長い狭披針形～狭長方形であり、リュウキュウチク節の種の枝先に付く葉は線形に近い狭長なものである。肩毛は直立した平滑毛であり、1節よりの分枝は、ササ属では1本の枝しか出さないが、メダケ属全体では3-9本の多数分枝を行う。それ以外にも、これまであまり着目されることのなかった形質として、葉脈の格子構造がある。メダケ属の葉の格子構造は縦長の矩形を呈するが、ササ属では横長の矩形が優占する構造を示す（竹内 1932、三樹 2018）。これらの点は、ある程度、属間での相違を表す形質であり、両属間の雑種では各形質で中間的な表現型を示す（前川 1960、Watanabe et al. 1991、Takahashi et al. 1994、小林 2011a）。また、メダケ属各節を区別する形質としては、葉鞘上縁の角度の相違（リュウキュウチク節：円形、メダケ節：斜上、ネザサ節：水平に近い）を利用する。ネザサ節の中で種を決定している基本的な分類形質としては、葉形や各部位（葉裏、稈鞘、葉鞘）に付属する毛の種類や有無による。しかし、時期や環境により剥落する場合があります、そのサイズにも変異の幅が存在しているため、本論では、ネザサ節を大きく二分する分類形質として、分枝時の本数の相違を用いることを提唱した。

ササ類の分類に関しては前述したとおり、現在でも統合された形は存在せず、過去には膨大な種が記載されていた。こうした状況を惹起させた要因として、タケ亜科植物の交雑親和性の高さ(村松 2002)や、環境要因などによる可塑性なども、種同定を混乱させる要因ではあるが、最大の要因はやはり、分類形質が不安定なことである。形態や分布域のみに依っていたササ類の分類をより精度の高いものにするためには、系統解析による分子データの活用は勿論、有効な分類形質の新たな発見を進めていくことが必要である。

メダケ節の分布域は、ほぼ北緯 37 度線付近(太平洋側では福島県南部、日本海側では新潟県南部以南)の海岸地域を北限に、九州地方にかけて分布している(小林 2001)がエチゴメダケのみが北側に突出した分布域を有している。

ササ類の中には、交雑起原の種と推定されているものが数多く存在する(小林 2017)。しかし、メダケ属の中で、交雑起原と推定される種はこれまで認識されていなかったが、新潟県の海岸部周辺に分布するエチゴメダケは、その分布域や形態的な特徴について、メダケ節の範疇を逸脱したものであることから調査を行った。

第 3 章では、メダケ節の中での、推定雑種起原の分類群の発見と、その地域的な広がりや人為的な移動の関係などについても検討した。

第 4 章では、分布調査の遅れているリュウキュウチク節を対象に、特に種としての存在に疑問の声もあったゴザダケザサを中心に調査を行った。リュウキュウチク節の種は、大隅諸島以南の南西諸島に広く分布域を形成していると推定されるが、南西諸島全域での分布情報は得られていない。

リュウキュウチク節の種は、葉が細く、線形から狭披針形であり、皮～革質であるという特徴を持つ(小林 2017)。本研究の対象種としたゴザダケザサは、リュウキュウチク節の中でも最南部に分布する種であり、形態や生態的にも固有的な分化を示す分類群である。このリュウキュウチク節の中のタイミンチク *P. gramineus* の開花が、近年報

告されており（小林他 2019）、国内各地に植栽された個体間でも同時期に開花が確認された。この報告は、一回繁殖型のタケ亜科植物（小林 2017）における開花の一斉性が、この開花においても検証されたことになる。また、この報告の中で行われた開花花序の観察により、タイムンチクの花序が、高次の複擬小穂構造を有することが確認され、鱗披の大きさ（5.5 mm）や内穎の竜骨の間の脈数（6本）が日本産ササ類中最大級であることも判明している。

メダケ属の大部分の種は、その分布圏が人間の生活圏と重なるため、縄文期から人為的な利用も行われて来た（米田・佐々木 2014）。このことは、人為攪乱の影響を受けながら、分布域が形成されてきたことを示唆している。そのために本来の自生環境や分布実態が見えにくくなっていることは否定できない。

また、各地の標本庫などに収蔵されているササ類標本を見ていると、他の植物種以上に誤同定されたものが散見される。しかも、種レベルでの誤り以上に、節や属のランクでの誤りが多いことも事実である。採集された標本の状態も同定結果を左右するが、それ以上に、節や属としてくくられた分類群固有の形質が、同定時に即断できるほどの鮮明な差異を示すものではないことも大きな原因でもある。

本研究に当たっては、上にあげた地域を含む各地の自生地で、いまだ詳らかにされていない分野に対して、実態調査を繰り返し行った。その過程では、国内に広く分布域を形成する種がある一方、固有性の高い、かなり限定された地域や立地にのみ生育する種の存在も明らかになった。加えて、副産物として、節や属の中を大きく分けるような形質も明らかにすることができた。

第2章以下では、日本列島の地史や地形的要因とネザサ節の分布域形成の関係や、それに平行して存在する形態的な分化について議論する。

メダケ節では、新たに確認した推定雑種起原種の調査に基づく種分化に対する交雑の影響や、リュウキュウチク節のゴザダケザサにおけ

る分布環境と形態の特異性の調査から、新たに確認された分類形質や分布域形成の方向性についても考察していく。

その結果を総合考察の中で改めて議論し、メダケ属植物の外面に表れた分類群固有の実態を再確認し、近年発表されている分子系統解析データとの比較も行う。

なお本研究では、形態形質の比較や分布域の確認において、既存の標本データも利用している。

第 2 章 ネザサ節における分布域形成と分枝数の二方向性分化

はじめに

ネザサ節は、メダケ属の中でも最も多くの種が帰属する分類群である。海岸付近の乾燥した立地に生育するエチゼンネザサ（小林 2017）や、北関東の湿地環境周辺に見られるアラゲネザサ（松澤 2001）などは、独自の立地環境へ進出し分化を遂げている。その反面、ネザサ節を含むメダケ属植物は、多雪地での分布は見られない。ササ類と積雪の関係に関する研究では、チマキザサ節 *Sect. Sasa* とミヤコザサ節 *Sect. Crassinodi* の分布境界線（ミヤコザサ線）を明らかにした論考（鈴木 1959）がよく知られているが、メダケ属植物の分布に対する積雪の直接的な影響に関する論考は報告されていない。そこで、植物の分布を規定する基本的な要因である気候的な影響について、特にメダケ属植物の分布と積雪深の関係に焦点をあてた。加えて本章では、メダケ属の分化を促したと推測される日本列島の地史的要因についても調査を行い、その中に潜在している形質の分化を洗い出し、分布域形成との関係性にも目を向けた。また、未確定であったネザサ節の分布北限について、北海道内での生育が確認されているアズマネザサの分布実態の解明も研究課題とした。

ネザサ節の分布域形成に関する大きなテーマとして注目すべきは、ネザサ節を東西に二分する分布境界の存在である。ネザサ節を代表する 2 種、ネザサとアズマネザサは、フォッサ・マグナ地域を境に、東西に分かれた分布域を形成している（鈴木 1978、小林 2017: Fig. 1）。フォッサ・マグナ地域を分布境界とする状況は、他の植物においても確認されている（前川 1949）。しかし、本来この地域は、フォッサ・マグナ要素と呼ばれる固有種のホットスポットとして認識されている（高橋 1971、海老原 2011）。

フォッサ・マグナ地域には、ネザサとアズマネザサ以外のネザサ節の種においても、類似の分布境界が存在している（Fig. 2）。特にフォッサ・マグナの西縁と考えられている糸魚川—静岡構造線側に分布境

界の存在が強く由来していると思われる。この分布境界は、ネザサ節と部分的に分布域が重なるメダケ節では確認されていないため、ネザサ節を大きく二つに分割している分布境界の存在意義に焦点をあてた。しかし、ネザサ節の中で唯一、シブヤザサ *P. shibuyanus* のみが、東西日本の両地域に渡って分布が認められている（鈴木 1978、小林 2017）。

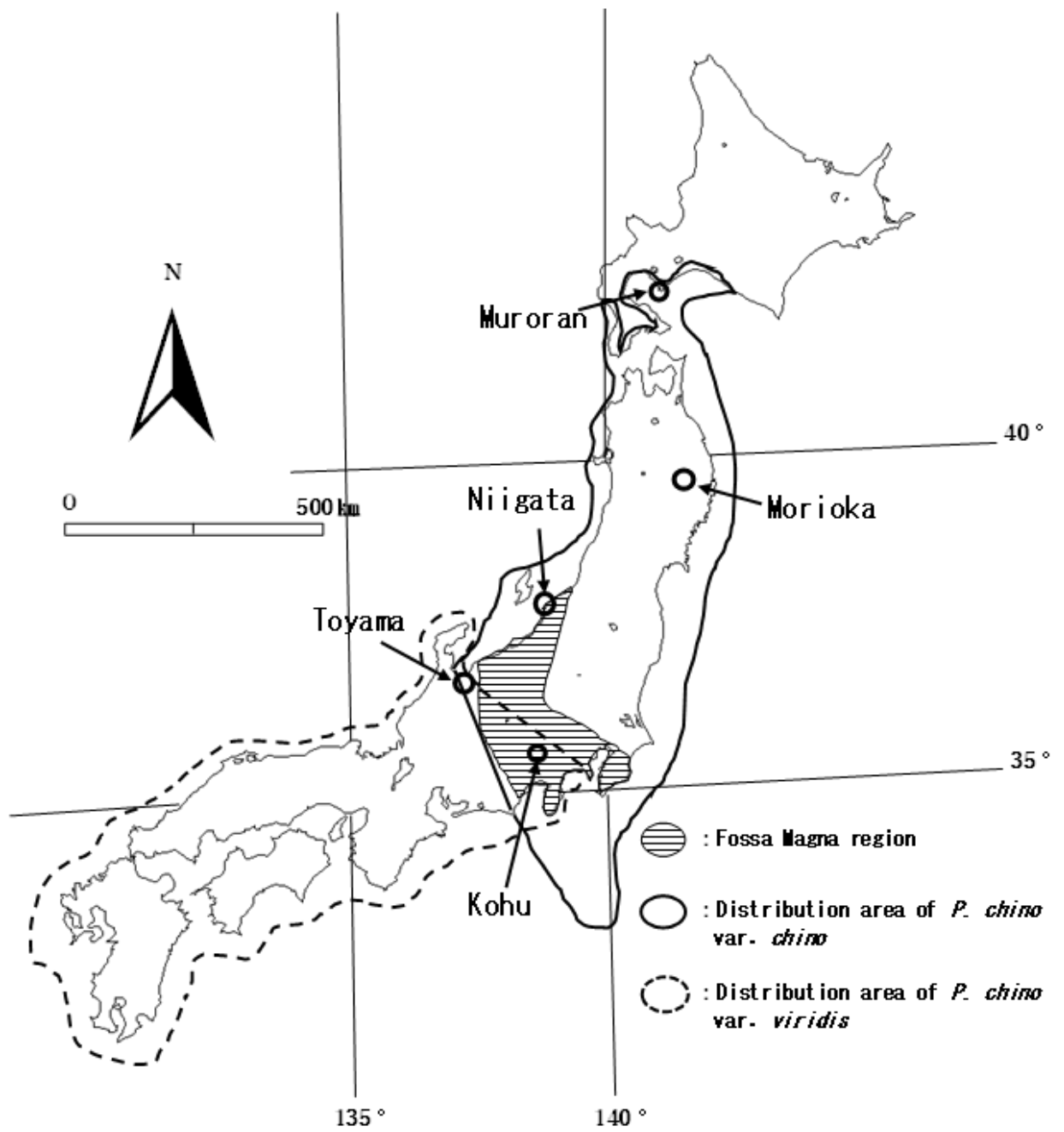


Fig. 1. Distribution area of *P. chino* var. *chino* and *P. chino* var. *viridis* (Suzuki 1978, Kobayashi 2017)

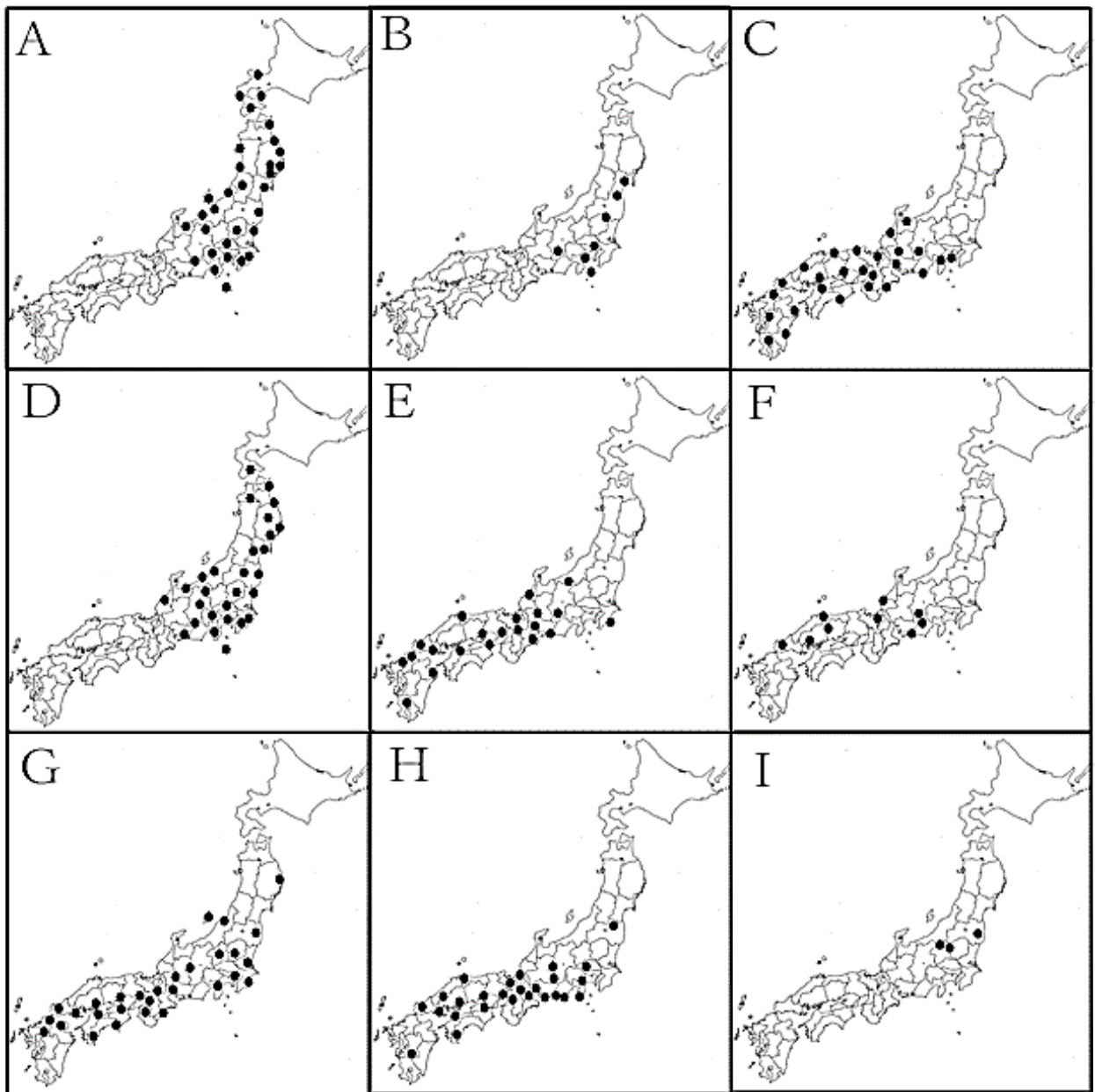


Fig. 2. Distribution maps of sect. *Nezasa*. (Kobayashi 2017). A: *P. chino* var. *chino*. B: *P. chino* var. *vaginatus*. C: *P. chino* var. *viridis*. D: *P. humilis*. E: *P. nagashima* var. *nagashima*. F: *P. nagasima* var. *koidzumii*. G: *P. shibuyanensis*. H: *P. kongosanensis*. I: *P. hattorianus*.

ネザサ節の形態形質に関しては、本研究によるネザサ節の網羅的調査の過程で、あまり分類形質として供されたことのない形質の発見を念頭に置いた。その過程では、フォッサ・マグナ地域を境に東西に分布域を分ける分類群間において、異なる分枝形態が存在していることが判明した。詳しくは後述によるが、今までネザサ節では、分類形質としてあまり重要視されてこなかった分枝数において、東西地域に分かれて分布域を持つ種間での分化を象徴している。

一方、アズマネザサの自生分布域に関する議論では、鈴木(1978,1996)や小林(2017)では、アズマネザサの北限は北海道南部までとしているが、近年の発表(北海道環境生活部環境局 2010、五十嵐 2016)では、北海道内におけるアズマネザサの分布は、建築資材として利用する目的や、植栽木に付随していた事などによる本州よりの移入とする見解が示されている。確かに、ササ類は栄養繁殖型の植物であるため、上記のような経路での国内移入の可能性は高いと推測される。人為分布と考えられるヤダケ(室井 1960)やモウソウチク *Phyllostachys pubescens* などと同様に、定着してしまえば、時間経過とともに、個体規模が増大するプロセスを伴っているため、ササ類の分布の起原を明らかにすることは容易ではない。北海道南部でも、人家周辺でアズマネザサの生育が見られ、低地の林縁などにも生育している。現在分布しているアズマネザサに対する分布地調査のみでは、それらの分布起原についての確証を得ることはできなかった。

本調査地(室蘭市)に近い北東側の登別市や白老町、さらに東側に位置する石狩低地帯南部などで行われた土壌累積層における植物珪酸体分析(佐瀬他 2004,2013)では、間氷期のほぼ現在と同様の気候であった時期の土壌層から、メダケ属由来の植物珪酸体が低い割合ではあるが複数検出されている。この調査結果は、人為の及ばなかった時代において、ササ属の分布量を陵駕する程ではないものの、アズマネザサなどのメダケ属の種が存在し、消長を繰り返していたことを示唆しており、現在の北海道南部におけるアズマネザサの分布起原が国内移入であることへの反証となり得るデータである。

後述する北海道胆振地方における調査では、室蘭市のアズマネザサ群落において、アズマザサ属のトウゲダケ *Sasaella sasakiana* の混生と、少し離れた別の地点でハコネシノ *Sa. Sawadae* の分布を確認することができた（三樹 2018）。アズマザサ属は、メダケ属とササ属の何らかの種を両親種とすると推定されている雑種起原の分類群（小林 2017）であり、上記の2種を発見したことが、アズマネザサの分布を考察する上での鍵となった。

ネザサ節の種は、九州以北に分布するメダケ節とは、部分的に重なる分布域を形成している。しかし、海岸地帯や河川沿いに多いメダケ節に比べ、ネザサ節の種は、より内陸や高所、北方へも分布を拡大している。西日本でのネザサの分布は、近畿地方や中国、四国地方の瀬戸内沿岸などで集中した分布地が多く、岡山県などの瀬戸内海の島嶼部にもネザサの分布が見られる（狩山 2015）。

メダケ節の分布量が多い九州地域における調査では、平野部においてはメダケ節の種が優占するが、山麓部から山地高原（標高 950 m 以下）にかけてネザサが分布する傾向をも確認している。

紺野（1977）では、アズマネザサの葉や芽の耐寒温度が -10°C ～ -15°C の間に存在するとしている。温度要因により分布域が規定されている例として、フォッサ・マグナ地域の中央に位置する甲府盆地では、ネザサやアズマネザサが、盆地内から山地の中腹にかけ分布が見られ、釜無川沿いに北西へと延びていき、長野県境周辺で分布が途絶える（三樹 2015）。この地域は、植物の分布に影響をあたえるほどの積雪環境ではないため、分布境界を成立させているのは、積雪の影響によるものではない。分布境界付近にあるアズマネザサ群落の季節的な変化を観察していくと、冬季に殆どの葉が枯れ込む光景（Fig. 3）が展開されることから、この地域は、アズマネザサの耐寒温度（ -10°C ～ -15°C ）を下回る領域への移行地域であることが推測される。この地域（山梨県大泉：標高 867m）で過去 34 年間に、実際に記録された冬季の最低気温は、ほぼ -10°C ～ -15°C の範囲（平均 -11.2°C ）にある（気

象庁 2015)。またこの地域は、山梨県における暖温帯の上限とされる標高 800 m (宮脇他 1977) を上下する地域でもある。アズマネザサの垂直方向に存在する分布境界は、関東北部周辺までは標高 800 m 前後の立地まで生育をみるが、東北地方の岩手県内では標高 300 m ほどで上限となり、北海道南部では海岸周辺の分布に限られている。一方、九州地域でのネザサの分布は 950 m ほどの標高まで生育が見られる。また、メダケ節の種と隣接して分布する場所では、交雑個体を見ることがある (三樹 2010)。



Fig. 3. Winter damage of *P. chino* (Apr.10,2012. Kobuchizawa. Yamanashi).

メダケ属植物は本来、陽地性の強い植物である。しかし、ネザサでは相対照度の低い林内でも、ある程度の光合成速度を維持する能力を保持している（小山・小川 1993）。ネザサ（ケネザサ *P. pubescens*）の研究では、落葉広葉樹などの林内に、群落の一部が侵入し日照条件が悪くなると、葉の光合成能力と寿命におけるトレードオフを最適な状態に保つことにより、生産性のバランスを維持しようとする能力を有している（阿拉他 2009）。同じネザサ節のオロシマチク *Pleioblastus argenteostriatus* でも、裸地に対して相対照度 30 % 以上の条件下で、地上部の成長は最大に近づくが、相対照度の低い条件下の方が、地上部の寿命が長くなることが示されている（柴田 1988）。しかし、雑木林内で生育するアズマネザサの例では、林内各階層を構成する種の増加により、林床が過度に暗くなるとアズマネザサは衰退していく（奥富他 1976）。

ネザサやアズマネザサでは、地上部サイズと C/F 比における可塑性により、幅広い環境下での生育を可能にしており（堀他 1998、大久保他 2001）、下草刈りが定期的に行われるコナラ林などでも、地面に張り付くサイズまで矮小化して集団を維持する。こういった表現型可塑性は、シカなどの草食獣による喫食圧に対しても高い耐性を発揮し、長い期間、矮性個体を維持することを可能にしている（Takatsuki 1980）。また、阿蘇外輪山のような地力の低い土地で、ネザサが人為的利用にも耐えながら生育を維持することができるのは、地下茎と地上部での効率的な窒素配分を季節ごとに行っていることが主要因であると考えられている（小山・小川 1993）。

以上のように、メダケ属最大のグループであるネザサ節植物は、適応環境の幅と、適応能力における柔軟性を、ある程度保持する植物であると考えられる。

人為攪乱に対しては、アズマネザサが造成地など裸地化された場所で急激に増殖をすることがある（Fig. 4-A）。また、山地や丘陵地などでの放牧や森林火災によりネザサが草原化（Fig. 4-B）する現象（伊藤 1966）などから、地下茎による栄養繁殖を常とするネザサ類にとって

は、人為による環境の改変は、二次的な分布拡大を促進する要因にもなり得ることを示唆している。さらにこれは、縄文期以降、農耕の発達とともに森林が伐開され（塚田 1981、辻他 1983）、それを足掛かりに内陸へと分布域を拡大していった可能性の指摘されているメダケ属植物（室井 1960）の発達パターンを例示しているのかもしれない。

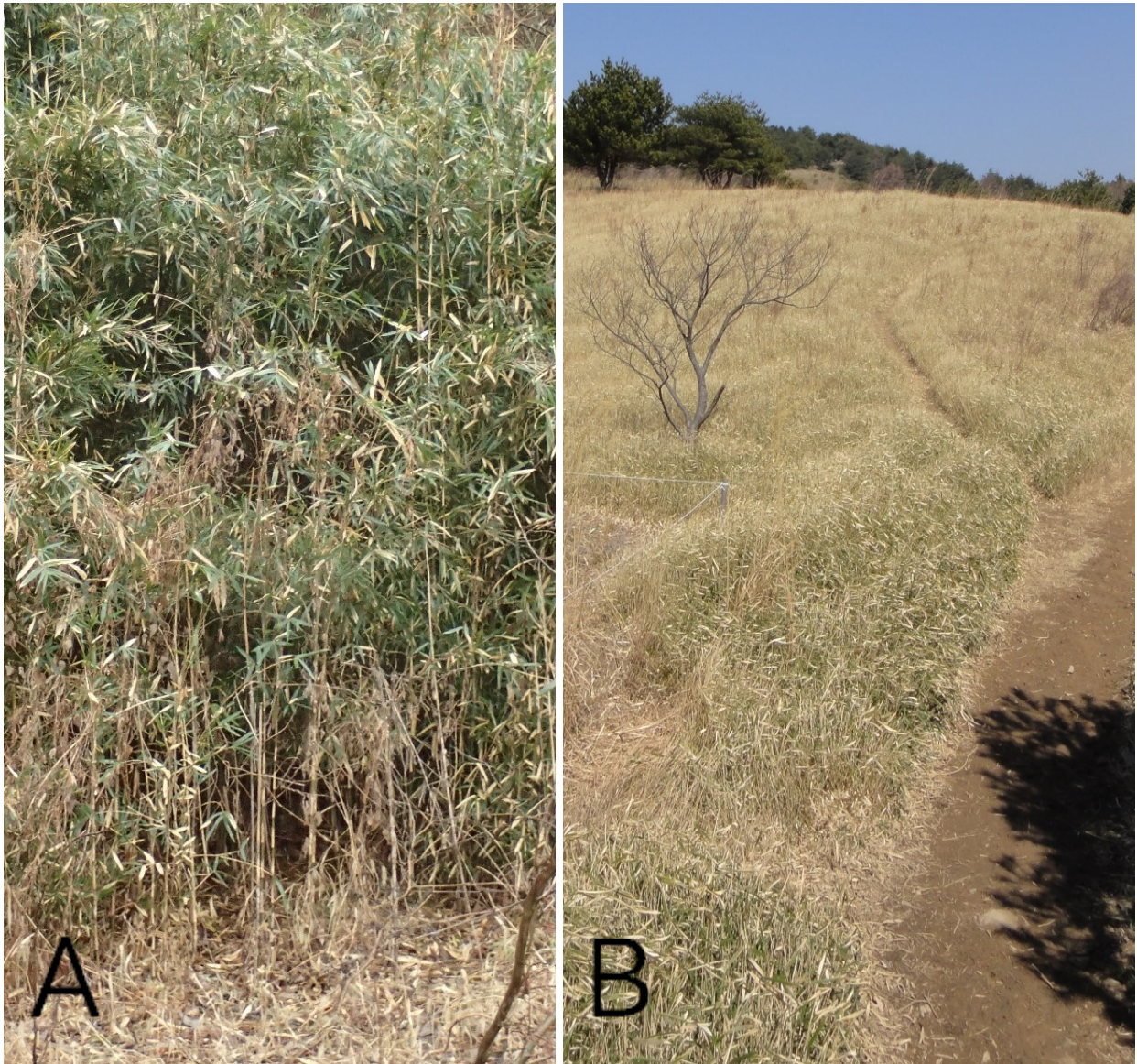


Fig. 4. A: *P. chino* proliferating in open spaces (Jan.28,2021. Hinodemachi, Tokyo).
B: *P. chino* var. *viridis* becoming grassland (Mar.6,2013. Mt. Rokko. Kobe).

調査地域と方法

ネザサとアズマネザサなどの分布境界を形成するフォッサ・マグナ地域周辺では、富山平野や新潟県の海沿い地域において積雪要因の影響を調査した。メダケ属の分布域形成と積雪との関係を知るために、富山県内で採集された標本データ（メダケ *P. simonii*、キボウシノ、アズマネザサ、ネザサ）を利用し、実際の自生地踏査により立地条件および分布状況を確認の後、分布が確認された範囲と積雪環境（気象庁 2012：統計期間—1981～2010年の最深積雪）を照らし合わせ、その関係性を評価した。

富山平野や甲府盆地は、ネザサとアズマネザサなどの混生地域であるため、ネザサ節における形態の比較調査を自生環境で可能にしている。この2種の形態形質の比較調査を目的として、まず甲府盆地において、ネザサとアズマネザサの形態形質における相違点を探った。

他のネザサ節の種に関しては、国内各地（神奈川県相模原市及び箱根町、福岡県福岡市、東京都目黒区、熊本県人吉市、長野県飯田市、愛知県名古屋市、群馬県館林市）において自生と推定される分布地ごとに、分枝形態をはじめとする形態形質を調べた。群落の中から、平均的なサイズの若い稈5本をランダムに選び、一次分枝後の最大分枝数をカウントし、種ごとの平均値を基に分布域との関係性について検討した。

この調査に関連して、ネザサ節では例外的に東西の両地域に分布域を有するとされているシブヤザサの分布域形成の背景を探るために、基準産地である東京都目黒区西郷山と、比較のためその周辺地域にあり、緑地としてかなりの歴史を有する場所（羽根木公園、駒場野公園、松濤公園、三宿神社、等々力溪谷、林試の森公園）に自生するネザサ節の形態形質を調べた。なお、分枝形態の確認には、各地の標本庫に収蔵されている標本調査も行ったが、シブヤザサの基準標本は、現在その所在が不明である。

アズマネザサの北海道における調査は、胆振地方の室蘭市周辺で行った（三樹 2018）。室蘭市から伊達市にかけての一带は「北海道の湘

南」と言われるほど（宮脇 1988）、道内でも特に温暖な地域であり、冬場の最深時積雪深の平均も 29 cm（増田 1983）と少ない。同地域のフロラは、東北地方北部との類似性も高く、この地域に分布北限を持つ種も多い（宮脇 1988）。また、胆振地域にある新冠町沿岸などでは、アズマネザサがこの地域の代表的な潜在植生であるカシワ林縁に、ミヤコザサ *Sasa nipponica* などササ属の種を伴って出現する傾向があり（小林 2017）、このような混生は本州各地（特に東北地方の太平洋側）に見られるアズマネザサの自生状態の分布と比較しても、生育レベルに大きな差は見られない。

室蘭市では、アズマネザサ群落内の詳細な形態調査をはじめ、同一地域内で見られるササ類相を洗い出し、当該地域新産であるアズマネザサ属 2 種とアズマネザサの各部形態（肩毛、分枝数、葉脈の形状）を比較した後、地域ササ類相形成のプロセスを推定した。

結果と考察

積雪要因と分布域の形成

フォッサ・マグナ地域の西側で日本海に面した富山平野では、平野部から丘陵地にかけての低標高域にのみ、ネザサ節を含むメダケ属の種の分布が見られる。しかし、同程度の標高であっても、より内陸の立地（標高 300 m 以下程度）では、生育が途絶える。これは、積雪条件により生育が規定されている可能性が推測されるため、富山県内におけるメダケ属植物（メダケ、キボウシノ、アズマネザサ、ネザサ）の標本データ（太田 2012）から、その採集地点と積雪深のデータ（気象庁 2012）を照合した。すると、富山平野周辺の分布確認地点は、ほぼ積雪深 60 cm の等深線以下のエリアに限られていることが判明した（Fig. 5）。

富山平野から日本海側を北上していくと、ネザサの分布は確認できなくなり、アズマネザサの分布も海岸部に近い平野部周辺などに限定的に見られるのみとなっていく（新潟市立総合教育センター植物資料室 2015）。さらに、新潟県以北の日本海側でのアズマネザサの分布地点は、東北太平洋側の同緯度地域に分布するアズマネザサの出現頻度（福島県植物誌編さん委員会 1987）に比べて明らかに少ない。これは、新潟県内では海岸部に沿った地域でも、年ごとの最深積雪深の平均が 60 cm を超える地点もある（気象庁 2020）ため、積雪環境の相違による結果であることが推測される。

積雪時のアズマネザサの反応の例として、神奈川県内における積雪時のアズマネザサ群落（Fig. 6）では、30 cm ほどの積雪量で稈は折れ曲がり、融雪後も直立状態に戻らないものも多く、折損する稈も出現する。このように、積雪時の植物体に対する影響からも、積雪に対して適応的な生活史を有していないことは明白である。

これらの本研究の成果により、メダケ属植物の分布に対する積雪の影響度合いが明らかになった。これは、積雪環境に対して適応的なササ属のチシマザサ節 *Sect. Macrochlamys* やチマキザサ節などのように、

稈が地表に対して斜上しておらず、直立稈のため、雪の重さを受けると稈が湾曲せざるを得ない。このように、積雪要因はメダケ属植物の分布に対して、一定の制限要因であることが示唆される。

調査の副産物として、富山平野の中央部に位置する呉羽丘陵では、標本データ（太田 2012）でも記録されているメダケ属の種に加えて、ササ属でも数種の分布が見られ、メダケ属とササ属の何らかの種による雑種起原と推定されるアズマザサ属も、数種の分布を確認した。

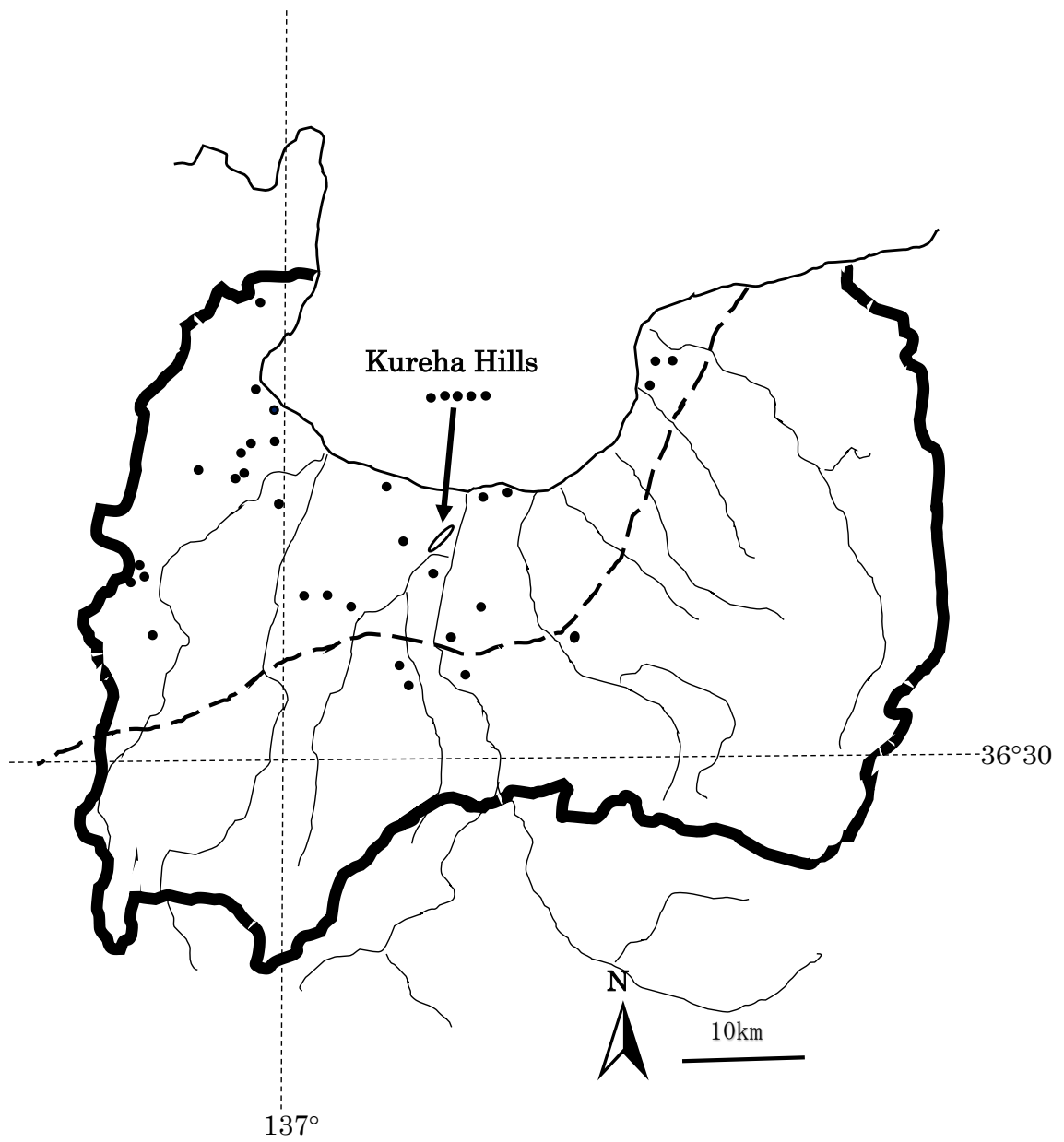


Fig. 5. Distribution of *Pleioblastus* in Toyama prefecture (Ota 2012). Dotted line: northern Limit of >60 cm snow cover. ●: Habitat.



Fig. 6. *P. chino* var. *chino* with culms bent under the weight of snow (Feb.10,2014. Sagamihara, Kanagawa).

分布域と分枝形態に表れた分化

アズマネザサとネザサが同一地域内に分布している甲府盆地において、分枝数に異なる特徴が両種間に存在していることを発見した。その後、東西日本各地のネザサ節植物の自生地において、一次分枝が完了した程の比較調査を行った結果、最多分枝の本数が、東日本分布種と西日本分布種の間で異なっていることも判明した (Table 2)。西日本に分布域を持つネザサでは 3 本分枝に集中しており、わずかに 4-5 本分枝を行う程が混在していた (以下ネザサ型分枝 : Fig. 7-A)。一方、東日本に分布域を形成するアズマネザサでは、節上部からの最多分枝は 5-9 本まで幅をもった分枝を行う傾向を確認した (以下アズマネザサ型分枝 : Fig. 7-B)。

そのほかの種についても、西日本に分布域を持つ種では 3 本分枝を中心としたネザサ型分枝であり、東日本に分布する種では、シブヤザサ以外で、9 本までのアズマネザサ型の分枝を行う性質を保持していた。一部地域 (岡山県、熊本県、長崎県) においては、分枝本数や葉鞘上縁の角度、葉質などの点において、西日本には分布量が多いメダケとネザサ節植物との中間的な特徴を示す、両種の雑種と推定される個体も確認した。

ネザサ節に見られる、フォッサ・マグナ地域を境界とする分布域形成は、ネザサ節と分布域が一部重なっているメダケ節では確認されていない。これは、ネザサ節における祖先種が、フォッサ・マグナ地域に起因すると思われる地史的要因により分化したものと考えられる。その後、陸域となったフォッサ・マグナ地域において分布の接触混淆の状態に至っていることが推測される。このことは、分布域の分化と重なるように、分枝形態の上でも二方向性の分化が存在していることから示唆されている。

Table 2. *Pleioblastus* sect. *Nezasa* (Kobayashi 2017).

Species	Type locality	Distributional area (East japan : E, West japan : W)	Research site	Number of Branches	
				Maximum	Minimum Average
<i>P. chino</i> var. <i>chino</i>	Yokosuka City, Kanagawa Prefecture	E	Sagamihara City, Kanagawa Prefecture	9	7 8
<i>P. chino</i> var. <i>vaginatus</i>	Hakone, Kanagawa Prefecture	E	Hakone, Kanagawa Prefecture	9	6 7.8
<i>P. chino</i> var. <i>viridis</i>	※1	W	Hakata-ku, Hukuoka Prefecture	4	3 3.2
<i>P. pygmaeus</i>	※1,2	-	-	-	-
<i>P. argenteostriatus</i>	※1,2	-	-	-	-
<i>P. akebono</i>	※1,2	-	-	-	-
<i>P. shibuyanus</i>	Saigouyama, Meguro-ku, Tokyo	E, W	Hishikari Park, Meguro-ku, Tokyo	3	3 3
<i>P. fortunei</i>	※1,2	-	-	-	-
<i>P. humilis</i>	※1	E	Sagamihara City, Kanagawa Prefecture	8	6 7
<i>P. nagashima</i> var. <i>nagashima</i>	Yasuoka Village, Shimoina-gun, Nagano Prefecture	W	Hirayoshi City, Kumamoto Prefecture	3	3 3
<i>P. nagashima</i> var. <i>koidzumii</i>	Tojinbo, Mikuni-cho, Sakai City, Fukui Prefecture	W	Ida city, Nagano Prefecture (Specimen)	3	3 3
<i>P. kongosanensis</i>	Mt. Kongo, Osaka	W	Nagoya City, Aichi Prefecture etc. (Specimen)	3	3 3
<i>P. viridistriatus</i>	※1,2	-	-	-	-
<i>P. hattorianus</i>	Miharu, Tamura-gun, Fukushima Prefecture	E	Tatebayashi City, Gunma prefecture	9	6 7.4

※1: Species with unknown type locality. ※2: Species with unknown native habitat.

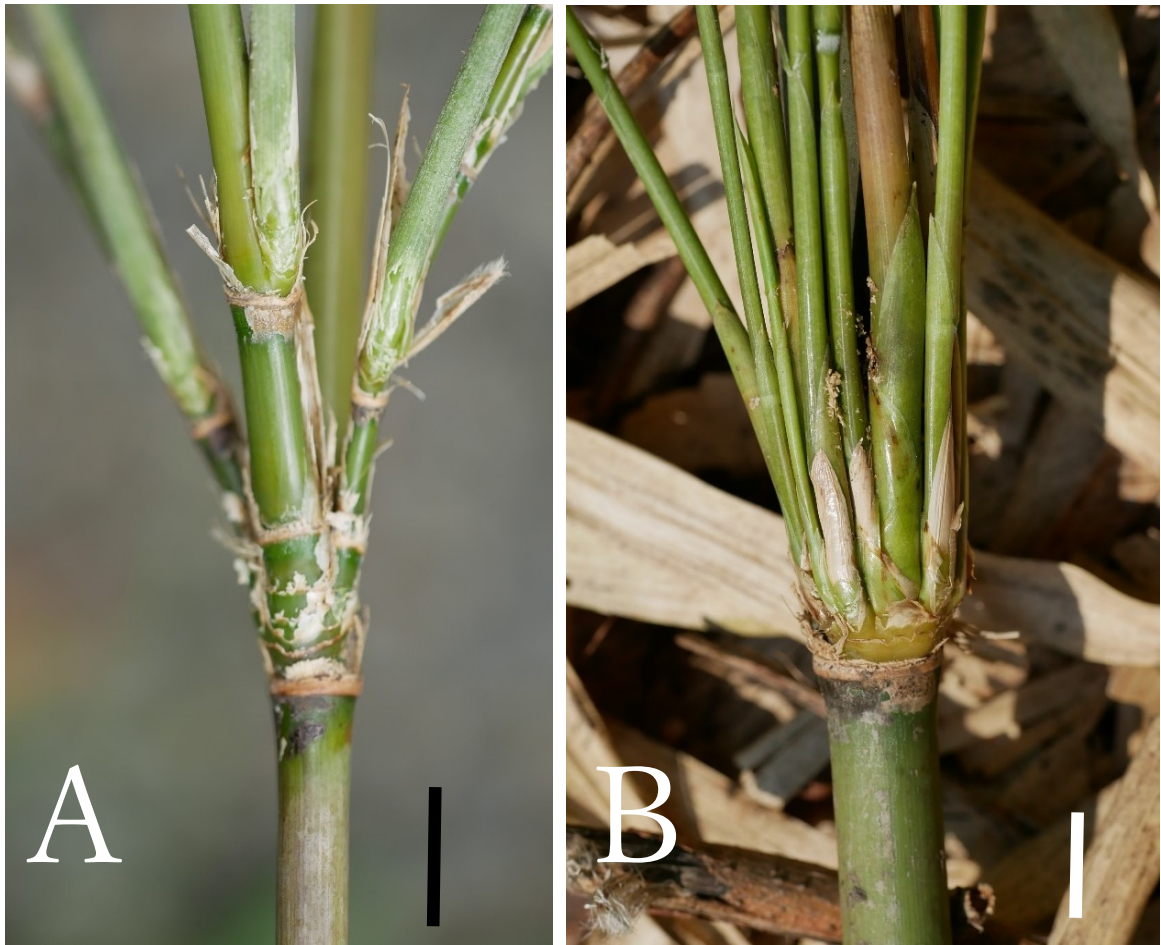


Fig. 7. A: Branching of *P. chino* var. *viridis*. B: Branching of *P. chino*. Scale bar :1 cm (Culm sheaths removed).

薄井宏による、日本産タケ類における節上部の前出葉中に生じる芽に関する研究（薄井 1957）では、ネザサ節植物の枝となる芽は最低 3 個存在し、発育のいい芽の内側に更に前出葉を生じ、7-9 本ほどまでの枝を生じるとしている。この中で薄井は、分枝本数を決める要因は「発育の度合い」としている。しかし、典型サイズまで育ったネザサ節植物では、分枝本数において、東西日本で異なる傾向を確認することができたため、稈からの一次分枝の本数を決定しているのは「発育の度合い」ではなく、東西日本に分かれて分布する分類群それぞれに固有的な形質であることが明らかになった。

薄井（1957）の研究に利用されたネザサ節植物がアズマネザサかネザサであったかの記録はないが、ネザサでも、年数を経た稈では、一見すると多数の枝が節周辺に束生しているように見えることがある。しかしそれは、一次分枝した枝の第一節以降の節から二年目以降に二次分枝を行い、それ以降の分枝も、成長の度合いに従って年次ごとに繰り返されるため、節周辺にある程度の枝が集中しているように見えるためであり、西日本に分布する種と、東日本に分布する種との間には、明らかに分枝様式に相違が生じている。なお、メダケ節では、交雑起原と推定されるエチゴメダケ（三樹 2016）と、特殊な発達パターンを有すると推測されるシラシマメダケ（未発表）以外の全種でアズマネザサと同じ分枝様式を行っている。

シブヤザサの分布域について、鈴木（1978）や小林（2017）では、ネザサ節の中では例外的な、東西日本にわたる分布域を認めており、基準産地は東京都目黒区西郷山としている。この西郷山において、シブヤザサの現地調査を行ったところ、東日本のアズマネザサ型の多数分枝ではなく、ネザサ型の 3 本分枝を行うものであった。東京都より南西側に位置する神奈川県内では、ネザサ型の分枝を行う種は確認されておらず（神奈川県植物誌調査会 2018）、シブヤザサは、分布域、分枝形態の両面において、ネザサ節の中で例外的な種である。

そこで、比較検証のため西郷山・菅刈両公園から半径 10 km 圏内にある六ヶ所の緑地（羽根木公園、駒場野公園、松濤公園、三宿神社、等々

力溪谷、林試の森公園)内のササ類相を調べたところ、緑地内で現在生育するササ類は、明らかに植栽目的で持ち込まれたと推測可能な種以外では、ほぼアズマネザサに限定された(一部メダケとアズマザサ *Sasaella ramosa* を確認)。またシブヤザサが記載された直後、前川文夫によって世田谷区三宿でも、シブヤザサとされるものが採集されている(中井 1934)。この時採集された標本(Fig. 8)を、東京大学総合研究博物館で確認したところ、西郷山のシブヤザサとは異なるアズマネザサ型の分枝を行う個体であった。

西郷山は、現在目黒区内にある西郷山・菅刈両公園として、シブヤザサ記載当時(1932年)からの緑地の一部が残存している。記載以前の当該地域については、西郷隆盛の弟である西郷従道の邸宅庭園があったことにより西郷山と呼ばれ、庭園に配するための銘石や、多くの樹木が西国から運ばれ植栽され、現在でもその一部が残存している(鹿野ほか 1998、東京都目黒区 1998)。また、江戸期における200年の間、この場所は豊後岡藩(大分県竹田市)の藩主中川家の屋敷であった。この時代に西国からの樹木が持ち込まれた記録は定かではないが、かなり多様な植物が生育していた記録は残っている(鹿野ほか 1998、東京都目黒区 1998)。こうした人為的管理の歴史を強く持つ土地であるため、植栽木などにシブヤザサの地下茎が付随して移入された可能性は非常に高い。

以上の結果から、現在知られているシブヤザサの分布域は「誤認」であると判断でき、基準産地は人為的に生み出されたものであることが明らかになった。この事例は、ある意味非常に興味深いことであると言える。この「誤認」は、二つの要因が重なって惹起された。一つは、西日本産のシブヤザサが、基準産地である西郷山に人為的に移入されたことである。これは、タケ亜科植物の分布域を攪乱する大きな原因ともなっている。もう一つは、ネザサ節における分枝形質に着目した同定が定着していなかったことが挙げられる。前川が採集したものを、基準産地のものと同様の種と判断してしまったのは、この二つの理由による。前川が採集したものは、アズマネザサ型の多数分枝

をするものであり、これと同様のものは、東日本各地で確認されている（証拠標本参照）。つまり、これらは基準産地のシブヤザサとは異なる、アズマネザサの葉裏有毛品と判断すべきものなのである。

現在の西郷山、菅刈両公園内では、シブヤザサ以外にもツツジ類の植え込みに混ざってネザサも生育しており、これなども西日本から移入された可能性が高い。以上のことを考慮すると、西郷山で採集され記載されたネザサ型の分枝を行うシブヤザサは、自生分布ではなく、西日本より移入された個体であった可能性が濃厚になった。

実は鈴木（1978）では、シブヤザサの分布域を東西日本の両地域としていたが、鈴木（1996）になって、シブヤザサの中で西日本に分布するもののみを、ケネザサ（小林 2017）としてシブヤザサのシノニムに訂正している。しかしこれは、節の毛や葉の形質についての相違点にのみ着目して再考されたものであり、分枝形態にはまったく触れていない（Suzuki 1992）。そのため、分布域を東日本のみとしたシブヤザサは、基準産地の西郷山のものとは分枝様式において異なるものであり、西郷山を基準産地とするシブヤザサの分布域は、西日本にのみ形成されていることは言うまでもない。このシブヤザサの基準産地と分布域の関係を、正確に記載している既存の文献を見出すことはできない。



4392

Herb. Universitatis Imperialis Tokyoensis.

東京帝國大學理學部腊葉室

Pleioblastus shibuyanensis Makino

世田谷 三宿

Jan. 27. 1932.

F. Maekawa.

Fig. 8. Specimen of *P. shibuyanensis* collected by Fumio Maekawa (Mishuku, Setagaya-ku, Tokyo).

ネザサとアズマネザサを見分ける上で、鈴木（1978、1996）や小林（2017）では、種の解説の冒頭で、葉の形状の相違をあげている。しかし、ネザサ節植物の葉は、稈頂に付く葉と、分枝後の枝先に付く葉とではサイズにかなりの違いがある（竹内 1932）。その上、生育環境による可塑性により同一個体でも形状が一定せず、分類形質としては不安定な形質である。このほかにも稈のサイズや、小穂の構造などを分類形質として記載しているが、開花が稀なササ類では利用頻度も低い。シブヤザサのケースのような、メダケ節を構成する種の属性を誤った解釈に陥ることなく、形態形質に基づいた分類をより精度の高いものにするためには、分枝形態における二方向性分化のような、ある分類階級において特徴的な形質を新たに特定し、利用していく必要性は高いと考えられる。

北海道におけるアズマネザサの分布起原

室蘭市の太平洋に面した、絵鞆半島イタンキ浜に続く海岸段丘北側 (Fig. 9-A) の標高 48m にあるアズマネザサ群落において (Fig. 10-A)、稈高 2.5~3 m 程のアズマネザサと混生する形で群落の南側に集中して、アズマザサ属のトウゲダケが生育しているのを発見した (Fig. 10-B)。群落北側にはミヤコザサ節のニッコウザサ *S. chartacea* var. *nana* も生育しており、道路をはさみオクヤマザサ *S. cerunua* 群落も広がっている。これとは別の 1 km 程西側 (Fig. 9-B) でも、アズマザサ属のハコネシノがアズマネザサ群落に隣接して群落を形成していた (三樹 2018)。

アズマザサ属は、そのほとんどがメダケ属とササ属の何らかの種を両親種とする雑種起原の分類群と推定されており、分枝数や葉型などにおいては、ササ属とメダケ属の種が有する形質の中間的な特徴を示し、肩毛ではキメラ状形質を表す (前川 1960、Watanabe et al. 1991、Takahashi et al. 1994、小林 2011a)。国内各地のメダケ属とササ属の種が分布する地域では、アズマザサ属の種が単独で、もしくは両親種のいずれかと混生または近接する群落を形成している。

アズマザサ属の種は、東北地方では青森県までの低標高域に広く分布が確認されており (鈴木 1978,1996、小林 2017、弘前大学白神自然環境研究所 2018)、特に太平洋側の宮城県や岩手県の低標高域などには多様なアズマザサ属のフロラが広がっている (岩手県立博物館 2006、宮城県植物誌編集委員会 2017)。しかし、メダケ属の種の分布が少ない北海道や、本州の冷温帯域、多雪地域などではアズマザサ属の分布は確認されていなかった (松井 2015)。

北海道内に分布するササ類としては、海岸線に近い平野部から山地に至るまで、ササ属に帰属するミヤコザサ節やチマキザサ節、チシマザサ節、またスズダケ属やスズザサ属などの種が、それぞれの生育適地に豊富に分布している (豊岡他 1983)。北海道の南西部に位置する室蘭市 (Fig. 9) でも、ミヤコザサ節のニッコウザサやチシマザサ節のオクヤマザサが各所に見られる。特にオクヤマザサは、海岸段丘の斜

面から内陸の鷲別岳周辺まで拡大しており、鷲別岳周辺では、チマキザサ節のクマイザサ *S. senanensis* などの分布も確認した(三樹 2018)。また市内各所でアズマネザサが、宅地開発などで分断されながらも、大小の群落を形成している。

トウゲダケは岩手県内に基準産地を持つ種であり、チシマザサ *S. kurilensis* とアズマネザサとの交雑起原と推定されている(小林 2017)。東北地方や北陸地方を中心に分布が散見され、葉を光にかざすと葉脈を白く鮮明に浮き出させる特徴や、葉が縦に裂けやすいといったチシマザサ節特有の形質をある程度受け継いでいる(小林 2017)。

ハコネシノは神奈川県箱根に基準産地があり、中部地方から東北地方にかけてまれに分布する。基準産地のものはハコネダケ *P. chino* var. *vaginatus* やアズマネザサとトクガワザサ *S. tokugawana* またはイブキザサ *S. tsuboiana* のいずれかの種を両親種とする交雑由来の分類群と推定されている(小林 2017)。室蘭市内に分布しているものは、基準産地のものに比して節の膨らみがやや少なく、葉裏の毛が明らかに少ないという特徴を持つ(三樹 2018)。

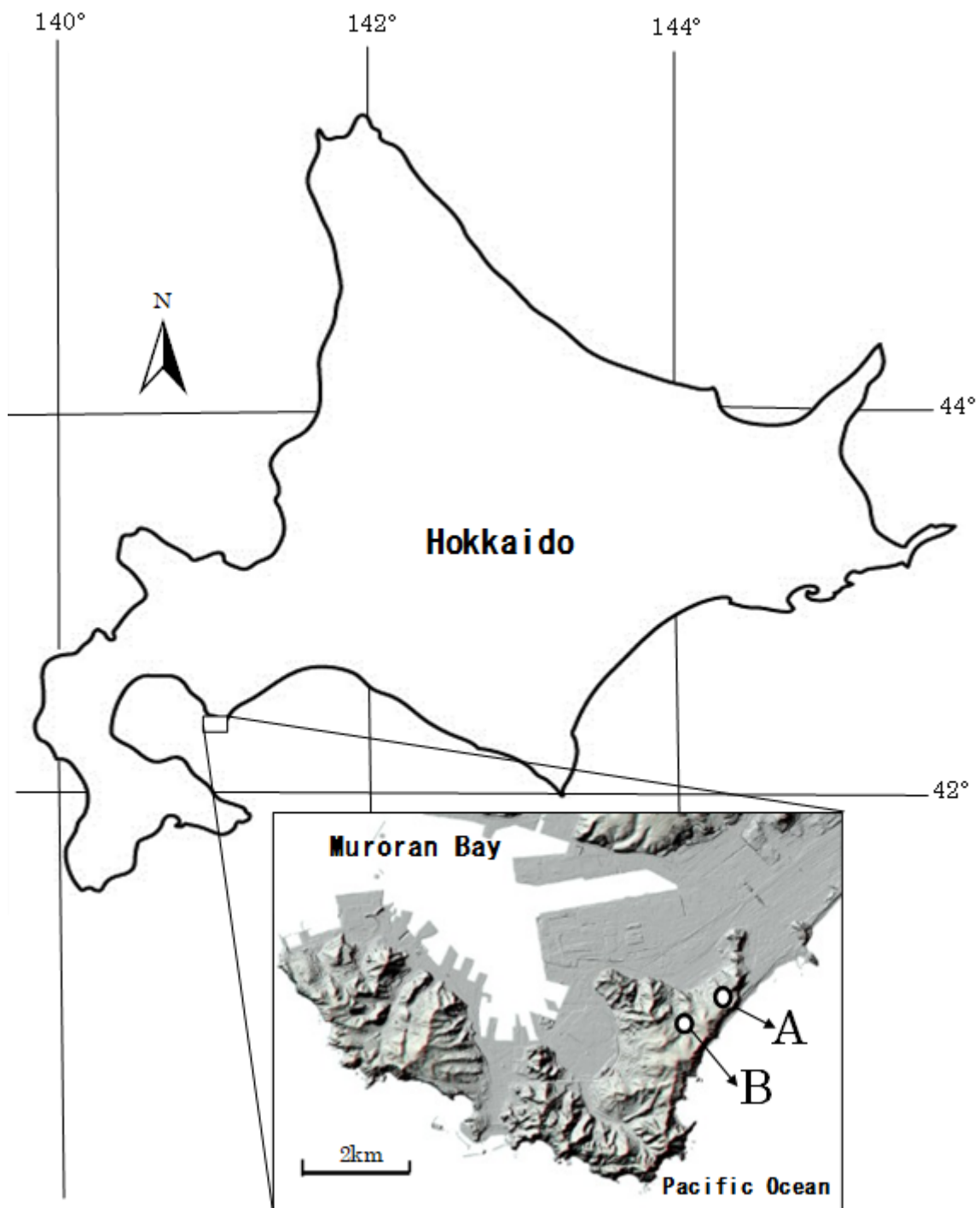


Fig. 9. Distribution of *Sasaella* species in Muroran, Hokkaido, Japan. A: Distribution points of *Sa. sasakiana*. B: Distribution points of *Sa. sawadae* (Miki 2018).

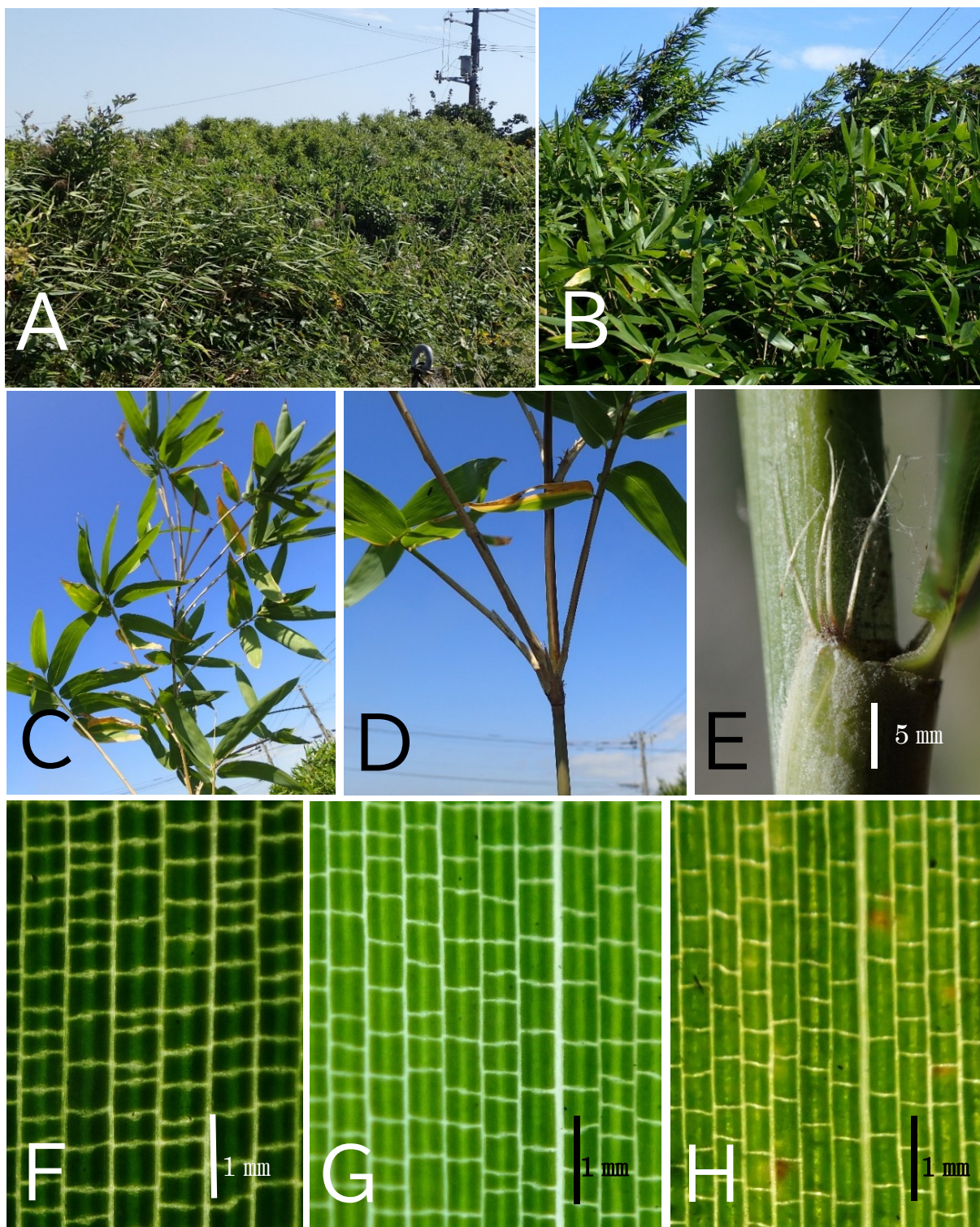


Fig. 10. A: Mixed population of *P. chino* and *Sa. sasakiana*. B: Close-up view of the two species. C: Branching at the top of *Sa. sasakiana*. D: Branching at the middle node of *Sa. sasakiana*. E: Oral setae of *Sa. sasakiana*. F: Leaf vein of *S. cerunua*. G: Leaf vein of *Sa. sasakiana*. H: Leaf vein of *P. chino* (A~G: Sep.13,2017. Muroran. Hokkaido, H: Jan.21,2021. Sagami-hara, Kanagawa).

室蘭市内に分布する 2 種のアズマザサ属の各部の形態を見ると、肩毛ではアズマネザサの形に近い、ほぼ直立したものが少数付属するものが多い (Fig. 10-E)。オクヤマザサの肩毛は、量は少ないが全面粗渋の状態であり、アズマネザサでは肩毛全体が平滑という特徴を持っている。ここで現れたトウゲダケなどは、両者の特徴をキメラ的に示し、先端部付近のみ平滑であり、それ以下は粗渋であった。

分枝数では、オクヤマザサの 1 本とアズマネザサの 5-9 本までの多数分枝の中間と見られる 3 本の枝を伸ばしている (Fig. 10-D)。加えて、アズマザサ属の形質としてほとんど指摘されたことはないが、葉脈の形状分布に着目した。葉を縦に見た場合、オクヤマザサでは横長の矩形がほとんどである (Fig. 10-F)。それに対してアズマネザサでは縦長の矩形ばかりであるが (Fig. 10-H)、トウゲダケやハコネシノでは横長と縦長の矩形が混在していて (Fig. 10-G)、両親種と推定されるアズマネザサとオクヤマザサの中間的な特徴を表していた (三樹 2018)。

この室蘭市内におけるトウゲダケとハコネシノの分布は、両種における分布北限であり、同時にアズマネザサの分布北限域の中に有ると考えられる。このようにオクヤマザサとメダケ属の種が同一地域内に分布し、アズマザサ属の種がその近傍に生育する状況は、先述した富山市内の丘陵地などでも確認されている (太田 2012)。

以上のように、開花周期の長いササ類において、アズマネザサを片親に持つと考えられるアズマザサ属の異なる 2 種が、その親種と同一地域内で分布している。開花機会の稀なササ類の両親種間での開花が重なり、交雑が成立するためには、両親種の同一地域内における分布が、かなりの期間継続されなければならないと推測される。室蘭市では、アズマザサ属の種が、個々の地点において 2 種出現したことを考慮すると、両親種の同一地域内での分布継続には、より長期間を要したかもしれない。このことは、片親であると推定されるアズマネザサの室蘭市における自生分布の可能性を間接的に示唆している。

このような、同一地域内に形成された推定雑種起原の分類群を含むササ類相が、現生種の分布実相や過去のササ類相の形跡を如実に記録

として残している（三樹 2018）。

実は、ここで発見したアズマザサ属 2 種の片方の親種と推定されるオクヤマザサは、チシマザサとチマキザサ節双方の何らかの種が関係する雑種起原の分類群と推定されている（小林 2017）。また Kobayashi（2019）では、狭義のオクヤマザサを含む一群について、様々な頻度で浸透交雑を経て形成された中間形としてのチシマザサ—チマキザサ複合体（広義のオクヤマザサ）*Sasa* sect. *Macrochlamys*—sect. *Sasa* hybrid complex という見解に基づく記載を行っている。

オクヤマザサは、生殖時の稔性の値にばらつきはあるものの、稔性そのものは維持されていることが確認されている（高橋・吉田 2019）。生態的にもチシマザサなどに比べ、土壌の深い位置（深さ 40 cm 以上）にまで地下茎を伸ばすことが可能なため、本調査地のような、人為攪乱に晒される頻度の高い低標高域の環境にも、分布を維持するための生活史戦略として働いている（小林 2011a）。こうしたオクヤマザサが保持する生活史が、メダケ属の種との接触の機会を増大させる要因ともなっていると推測される。

室蘭市内に形成されている以上のようなササ類のフロラは、交雑親和性の高いササ類全体の枠組みの中で、戻し交配またはそれ以上の交雑によると推測される個体をも、各地に出現させている（小林 2011a, 2017、三樹 2015, 2019, 2020）。

第 3 章 メダケ節における推定雑種起原分類群

はじめに

近年では、ササ類における推定雑種起原分類群の存在は明らかなものとして認知されるようになって来ており、国内に分布するタケ亜科植物の中で、実に 4 属（ナリヒラダケ属 *Semiarundinaria*、インヨウチク属 *Hibanobambusa*、スズザサ属、アズマザサ属）が、ほぼ雑種起原と推定される分類群のみで構成されている（小林 2017）。中でも、ナリヒラダケ属（メダケ属とマダケ属 *Phyllostachys* のいずれかの種による属間雑種起原）や、アズマザサ属（メダケ属に対して、ササ属、スズダケ属もしくはスズザサ属のいずれかの種、またはそれ以上の複数の種が関わった属間雑種起原）は、各地で確認されているメダケ属が雑種の片親として関わったと推定される分類群である（小林 2011a）。これらの分類群に関する研究も、アズマザサ属の成り立ちに関する論考や（前川 1960、Watanabe et al. 1991、Takahashi et al. 1994）、スズザサ属の開花時の動態に関する研究（宮崎他 2010）など、興味深い報告も散見される。これらの多くは、属間での交雑を起原とすると推測されるものであり、いかに交雑親和性の高い植物であるかを物語る状況である。また、ササ属の内部では、節をまたいだ浸透性交雑によると推測される複合体が、3 タイプ記載されている（小林 2017）。

しかし、タケ亜科分類において、鈴木（1996）では、舘脇（1940）が設けた推定雑種起原の分類群としてのスズザサ属を採用してはいないものの、推定雑種分類群の存在に言及することはほとんど無かった。小林（2001）になって、国内に分布するタケ亜科について、推定雑種分類群の概念を取り入れた分類体系が構築された。

高知県など国内数か所から報告されている（室井 1969、小林 2017）、メダケ属の種と、ヤダケを両親種と推定される、メンヤダケ × *Pleiopseudosasa simojaponica* M.Kobay. et Kashiwagi が近年、正式に属間雑種として雑種記載されている（Kobayashi 2019）。また、現在では、三樹（2016）の報告に基づき、エチゴメダケを、推定雑種起原のもの

としての見解に基づく記載がされているが（小林 2017）、それまではメダケ属として記載されているものの中で、雑種起原種の存在は認識されていなかった。メダケ属の中でも、メダケとネザサ節の何らかの種とが関わったと推定される個体が発見されることもあり（三樹 2010）、ササ属などと同様に、交雑による個体の形成は少なくないと推測される。

本章の対象種であるエチゴメダケは、メダケ属メダケ節の 1 種として、鈴木貞雄により記載された（Suzuki 1977）。稈は直径 8-13 mm、高さは 3-4m まで伸び、葉鞘は無毛だが稈鞘は長毛が散生し、葉は長さ 24-30 cm、幅 18-22 mm の披針形で両面とも無毛である。葉鞘上縁が斜上し、平滑な肩毛が直立して付く（Fig. 11-D）ことにより、メダケ属メダケ節に分類され、メダケとは、稈鞘に長粗毛のあらわれることにより識別できるとされている（鈴木 1996）。

また、エチゴメダケは、一見するとヤダケ属のヤダケによく似ている。学名にも、ヤダケに類似するという意味の種小名（*pseudosasaoides*）がつけられており、鈴木自身は、ヤダケとの関係性を類推していた可能性はあるものの、雑種起原の見解を示すことは無く、メダケ節の他種と同列に扱っている。このように、エチゴメダケはヤダケとよく似ているため、ヤダケとの誤認も起こりやすいと推測されるが、稈鞘がヤダケの稈鞘より短く、ヤダケの分枝数が 1 本なのに対し、3 本以上分枝（Fig. 11-C）する点でヤダケとは識別可能である。

エチゴメダケの分布に関して鈴木（1996）では、新潟県と福島県の一部に、ごく稀に分布するとしている。近年では宮城県で、エチゴメダケに該当すると思われる種が確認されている（宮城県植物誌編集委員会 2017）。なお、現在までに確認されたすべての産地は、他のメダケ節の分布域から北側へ逸脱した地域にある。

本研究では、エチゴメダケの形態的な特徴と、その形成過程や要因の検討を通して、温帯性種であるメダケ属のササ類に対する人為の影響と、メダケ属における新たな交雑起原種の探査を目的とした（三樹 2016）。

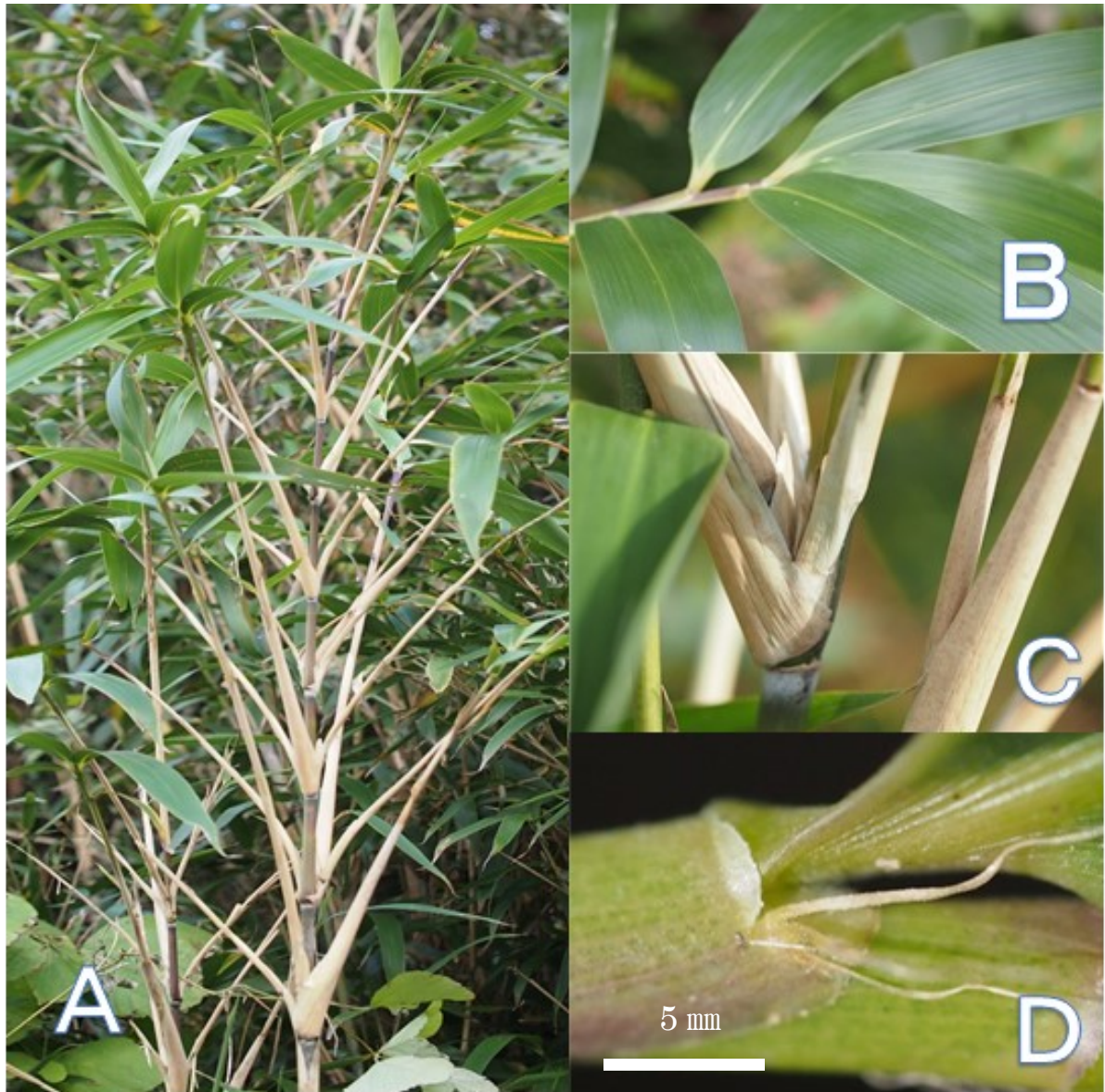


Fig. 11. A: Branching profile of *P. pseudosasaoides*. B: Phyllotaxis. C: Branching. D: Oral setae. (Oct. 24, 2014. Kakudahama, Niigata).

調査地域と方法

メダケ節全般の分布情報に関する文献調査により、特異的な分布域を形成しているエチゴメダケをリストアップした。現在までに確認されている分布情報として、東北大学植物園植物標本庫（TUS/TUSG）に保管されている過去に採集された標本を確認し、新潟県のフロラリストや各地の植物誌などに記録されたエチゴメダケに関する情報から、既知の分布地の抽出を行った（三樹 2016）。その上で、新潟県におけるササ類相調査を、2014年10月に集中して行った。

現地調査は、基準標本産地である新潟県新潟市西蒲区峰岡を囲む市街地の広い範囲と、日本海の海岸沿いに、柏崎方面から国道402号線を北上するコースで行った。

また、ヤダケやアズマネザサ、エチゴメダケなどの植物体各部（全高、葉長、葉幅、葉形、分枝数、葉鞘、肩毛、稈鞘の長さ、葉鞘上縁の傾き、節の形状）の数値（鈴木 1996 と本調査データ）から形態形質の比較も行い、3種の関係性を議論した。

結果と考察

東北大学植物園植物標本庫に保管されているエチゴメダケの副基準標本には「1989年12月記」として、エチゴメダケの消長に関する鈴木貞雄自筆のメモが付されている。それによると、本種は1958年新潟県西蒲原郡巻町峰岡（現新潟市西蒲区峰岡）で鈴木貞雄自身が発見し、基準標本となる個体を採集したが、1977年の記載発表のための基準産地の再調査は、現地の知人である伊藤至氏に依頼して行われ、その時にはすでに、峰岡の分布地は消滅していたとされる。その後、福島県河沼郡湯川村（旧笈川村）で1956年に採集され、アイズメダケと仮称されていたものが同種であったことが確認されたが、その分布地も既に開墾により失われていたこともメモに記録されている。1987年に刊行された鈴木貞雄監修の福島県植物誌（1987）には、エチゴメダケの分布について「会津地方にごく稀」と記載されているが、この2年後に書かれた上述のメモの内容から、鈴木自身は上記2ヶ所以外で、エチゴメダケが現存（当時）する産地は把握していなかった可能性が高いと思われる。

基準産地である峰岡周辺での調査では、やはりエチゴメダケの分布は確認できなかった。しかし、峰岡から数kmほど南東に位置する、吉田地区の住宅地内でエチゴメダケを発見した。吉田地区では、昔から冬季の季節風に対する風よけのために、住宅の周囲に本種を植栽していた事が、現地での聞き取りにより判明したが、近年では手入れを厭うために激減したということであった。峰岡の基準産地について鈴木は「人家と空地の境に、4 m²くらいの狭い処に群生しているのを見つけて採集した」とメモに記録しているため、峰岡でも吉田地区と同様の目的での植栽起源の分布であった可能性もある。また、新潟県におけるフロラリストの確認も行ったが、新たなエチゴメダケに関する記録は発見できなかった。

新たに発見したエチゴメダケの生育地は、新潟市西蒲区の弥彦・角田山系西麓から、北部の日本海の海岸部一帯（Fig. 12）であり、基準産地の同区峰岡は同山系の東麓の内陸側に位置している。

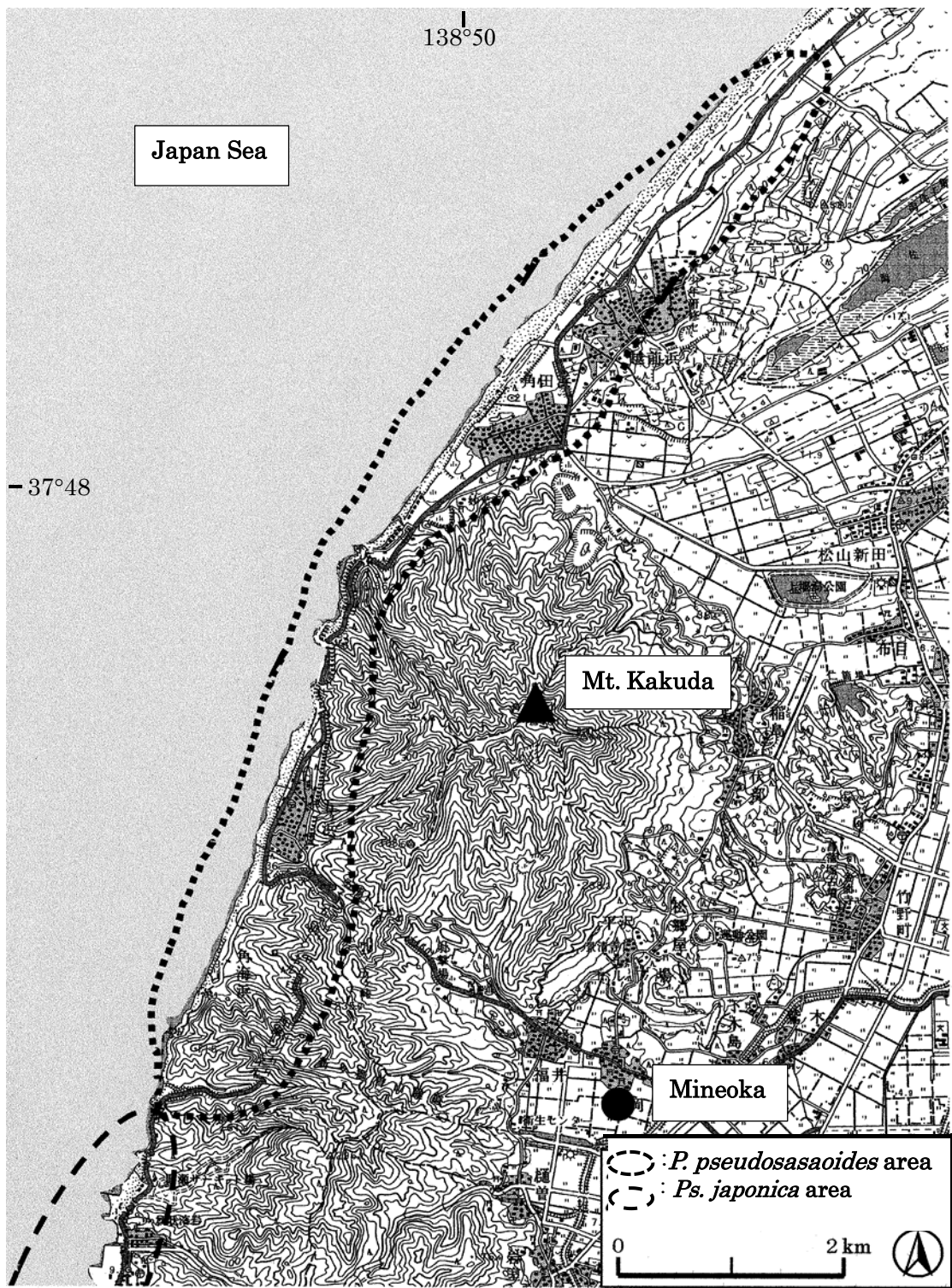


Fig. 12. Distribution area of *P. pseudosasaoides* and *Ps. japonica* (Miki 2016).

この新たな生育地では、いままでエチゴメダケの分布は確認されておらず、同地域での調査を行ったフロラリストの記録（伊藤 1981）にも、ヤダケの記録はあるが、エチゴメダケは登載されてはいない。この地域でのエチゴメダケの分布は広範囲に渡り、記録漏れは考えられないため、エチゴメダケをヤダケと誤認していた可能性が高い。

柏崎方面から国道 402 号線を北上していくと、角海トンネル南側付近で、それまで続いていたヤダケ群落の分布が、エチゴメダケ群落に入れ替わり、国道沿いに北側へと分布は続いていく。北部では群落は分断されたものとなり、やがて、クロマツなどの海岸林の林内で、他種の被度が高くなると見られなくなるため、角田山西麓一帯が最もまとまった分布地であると考えられる。角田山系周辺では、アズマネザサの分布も確認されている（新潟市立総合教育センター植物資料室 2015）。

エチゴメダケの形態は、稈鞘や節、分枝数など各部の形態が、ヤダケとメダケ属の種（特にアズマネザサ）との中間的な形態を示す（Table 3）。加えて、地上部の形態のみならず、群落の相観もヤダケ群落によく似ている（Fig. 13）。これらにより、エチゴメダケが、ヤダケとアズマネザサとの交雑起原のものであることが推定される（三樹 2016）。

この新たに確認したエチゴメダケの新潟県での分布地は、人為分布種と考えられているヤダケ（室井 1960）を片親に、高い交雑親和性により自生種のアズマネザサとの属間交雑により生まれた個体が、地下茎による栄養繁殖を繰り返しながら拡大し形成されたのではないかと推測される。一方、かつて基準産地で確認されていたエチゴメダケは、人為的に移植された個体に起因するものであった可能性が高い。なお、2022 年には、新潟市在住の平慎三氏によって信濃川流域で、エチゴメダケの生育地が複数地点発見されたが（平 2023）、これらの生育地も、堤防上や、農地と河川との間などに広がっていることから、護岸目的の植栽起原であると推定される。

エチゴメダケは、ヤダケとアズマネザサが両親種であると推定されるが、最近の研究では、片親のヤダケも雑種起原の種である可能性が

指摘されている（村松 2004）。ヤダケは、開花後に結実が見られず、種子稔性は低いと思われるものの、花粉稔性は4割程度維持されていることが分かっている（高橋 2013）。

この地域での本種の生育面積の広がり方から、人為分布種とされているヤダケの植栽時期はかなり古い時代であったことが推測される。しかし、ヤダケは各地で頻繁に見られ、関東以北ではアズマネザサの生育地と隣接する場所も少なくない。こうした条件の立地では、詳細なササ類調査を行うことにより、エチゴメダケの分布が、新たに確認される確率は低くはないと推測される。このエチゴメダケの新産地のように、ひとたび交雑により生まれたササ類個体が、栄養繁殖により広大な群落形成に至ることは、他の雑種起原の分類群の例を出すまでもなく十分考えられる結果である。

交雑親和性が高く、種の垣根の低いササ類では、エチゴメダケのように形態形質の比較により、その成り立ちを判断可能なものもあれば、形態上では判断の付きかねるような個体にも出会うことがある。それらは、当然のことながら、戻し交配を含むより高次の交雑を経た個体である可能性が高く、メダケ属を含むササ類の種分化の様相を象徴しているのかもしれない。また、同じイネ科植物のススキなども、多様な雑種が報告されている（西脇 2014）が、一般に雑種個体は稔性も低く、栄養繁殖を伴わない種では、個体の規模をあまり増大させることもない。しかし、メダケ属を含むササ類では、交雑起原の個体が、地下茎による栄養繁殖を繰り返し、広大な範囲に群落を拡大させ、それがササ類の分類を混乱させている要因の一つともなっている。

Table 3. Morphology comparison among *Pseudosasa japonica*, *Pleioblastus pseudosasaoides* and *P. chino*.

	<i>Ps. japonica</i>	<i>P. pseudosasaoides</i>	<i>P. chino</i>
Culm height(m)	2—5	3—4	3—4
Leaf length (cm)	25—35	24—30	15—25
Leaf width(mm)	25—35	18—22	15—22
Shape of leaf base	Lanceolate	Lanceolate	Narrowly lanceolate
Number of branches	1	3—5※	3—7
Culm sheath	Dense with long hairs	Scattered long hairs	Glabrous
Oral setae	Absent	White and smooth	White and smooth
Length of culm sheath/length internodes	0.75—1	0.5—0.75	0.33—0.66
Leaf sheath upper margin	Slant	Slant	Horizontal
Shape of node	Flat	Slightly prominent	Prominent

※This data is from this survey; all other data is from Suzuki (1996).



Fig. 13. Habitat view of *P. pseudosasaoides* (Oct. 24, 2014. Kakudahama, Niigata).

第 4 章 ゴザダケザサ（リュウキュウチク節）における分類形質と新産地の意義

はじめに

鈴木（1978）では設けていなかったメダケ属の下位ランクとして、リュウキュウチク亜属 *Sabgen. Pleioblastus* と、メダケ亜属 *Sabgen. Nipponocalamus*（メダケ節、ネザサ節）を、鈴木（1996）では設定した。その最大の要因として、地下茎からの分枝に関する挙動の違いを挙げ「リュウキュウチク類（リュウキュウチク節）は、仮軸分枝により叢生し株立ちになり、それに対してメダケ類（メダケ節）は単軸分枝が卓越するが、両軸分枝によってやや密生する」としている。しかし最新の分類体系である小林（2017）では、上記の理由によるランクの変更は行っておらず、本研究では鈴木（1978）や小林（2017）の分類に従い、メダケ属はリュウキュウチク節、メダケ節そしてネザサ節の3節を並列して扱うこととした。

リュウキュウチク節は、メダケ属の中でも日本列島の最南部に分布域を形成している（Fig. 14）。鈴木（1978）では、リュウキュウチク節の種（カンザンチク以外）が南西諸島原産であることの記述はあるものの、分布図は掲載されていない。これは、鈴木自身が南西諸島でのリュウキュウチク節の分布の全容を得られていなかったことを表しており、大小合わせて200近い島々がある南西諸島のササ類相をすべて把握することは非常に困難であると推測される。未知の種の存在の可能性も含めて、メダケ属の中でもリュウキュウチク節が、最も未解明の部分を残す分類群であると考えられる。

リュウキュウチク節のササ類は、メダケ属の他節の種に比べて葉がより細長く、葉表面の質が革質である点が最大の特徴である。南西諸島に広く分布しているリュウキュウチクは、鹿児島県の薩南諸島を北限に、八重山群島より北に位置する南西諸島各島の平野部から山地にかけて広く分布している。これまで薩南諸島や種子島、沖縄本島においてリュウキュウチクの分布地を観察したが、照葉樹林内にも群落を

形成し、このような立地にも適応的な生態を保持しているものと推測される。タイミンチクは、薩南諸島から、沖縄本島中部までの沿岸部を主な生育地としている（室井 1959、小林 2017）。

一方、ゴザダケザサは、石垣、西表両島にのみ分布するとされており（正宗 1956、鈴木 1978,1996、小林 2017）、西表島の御座岳の山頂付近から採集された標本に基づき記載された（中井 1935）。御座岳（420 m alt.）以外にも、西表島ではテドウ山（441 m alt.）、および古見岳（470 m alt.）にも生育する（小林 2017）。石垣島では、オモトダケの別名で於茂登岳（526 m alt.）に分布することが知られている（正宗 1956、小林 2017）。これらの既知の産地での綿密な分布調査は、森林総合研究所林木育種センター西表熱帯林育種技術園（2016年当時）の古本良氏によって行われており、御座岳では標高 300 m 付近からゴザダケザサが出現し、植物体は稈高 3.5 m、太さ 12 mm に達するとされている（小林 2017）。なお、中国および台湾では、本種の自生分布は確認されていない（陈ほか 1996、呂 2010）。

初島（1971）では、ゴザダケザサをリュウキュウチクの生態型とみなし、その最大の理由として、ゴザダケザサの節の肥大に対する見解をあげている。ゴザダケザサの節は、リュウキュウチクの節に比べ、著しく肥大するが、初島（1971）では、この特徴を「永年伐採されないために（リュウキュウチクの）老幹（稈）の節が肥大した形である」と考えた。

この見解は米倉・邑田（2012）でも踏襲されている。また、鈴木（1978,1996）では独立種として記載されてはいるものの、リュウキュウチクの生態型である可能性にも言及しており、いまだに種の実態が不明瞭のままであるため、リュウキュウチク節における死角として残された課題である。しかし、最近の系統解析の結果では（Long 2022）ゴザダケザサとリュウキュウチクの形態と遺伝的分化度合いは調和的であることを指摘している。

本研究では、南西諸島最南部の八重山諸島に位置する石垣、西表両島に分布し、種の実態が不明瞭のままであるゴザダケザサの両島自生

地における生態と形態両面での調査を行い、その分布実態の解明を目的とした。

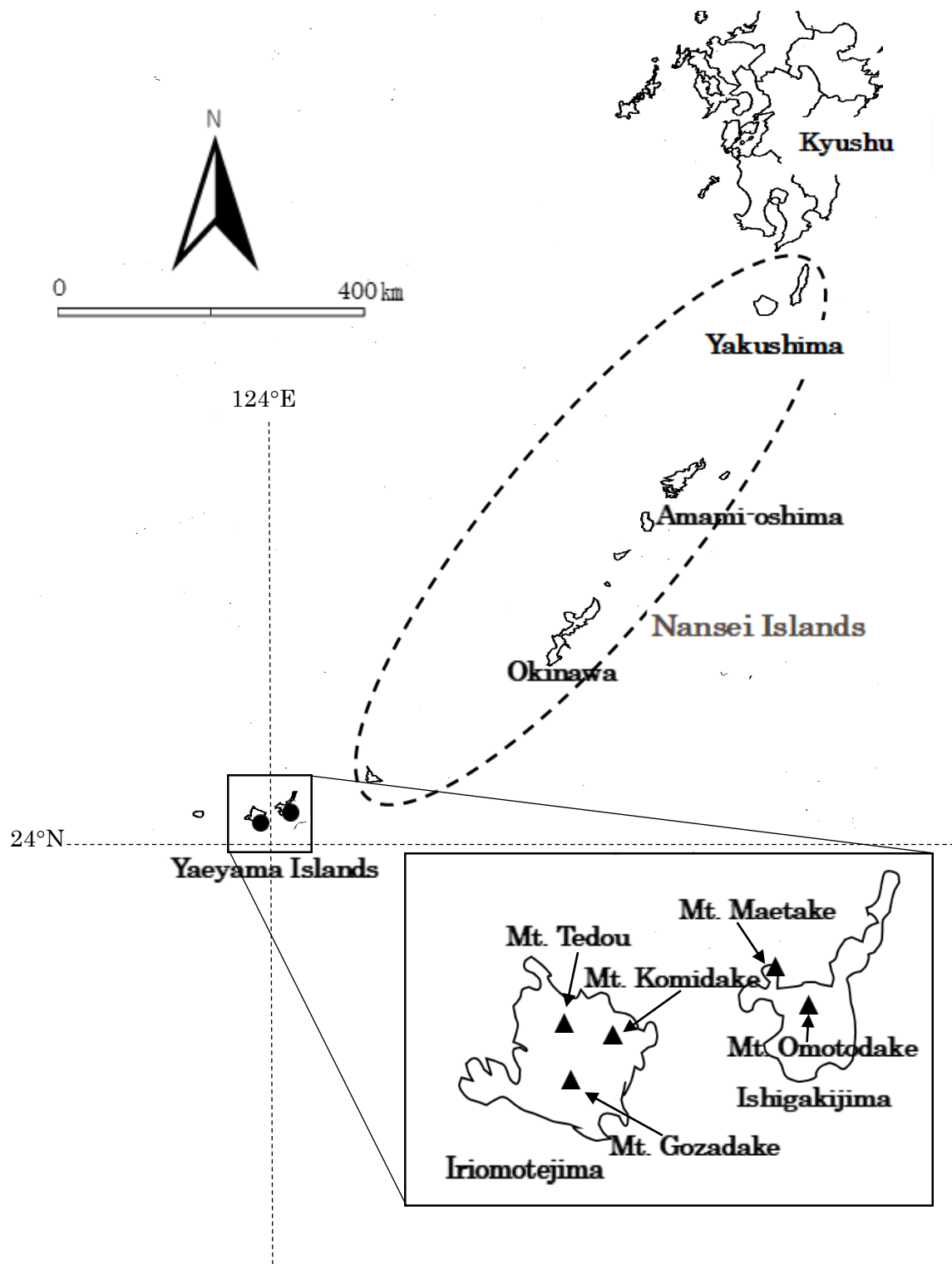


Fig. 14. Distribution area of Sect. *Pleioblastus*. Inside the dotted line: Distribution area of *P. linearis* and *P. gramineus*. Inside of solid line: Distribution area of *P. gozadakensis*. (Suzuki 1978,1996. Kobayashi 2017).

調査地域と方法

本研究での調査にあたっては、既知の産地である西表島の古見岳、石垣島では於茂登岳と、ゴザダケザサの生育は未確認である前嵩（263 m alt.）で行った。ゴザダケザサを区別する上で重要であり、初島（1971）が生態型とみなした稈齢と節の肥大との関係を明らかにするため、前嵩と於茂登岳のゴザダケザサ群落において、その年に出筍した若い稈（Fig. 15-B）と、出筍後2年以上経過した稈（Fig. 15-A）を3本ずつ選択し、それぞれ節稈比から平均値を算出し比較を行った。なお出筍後の年数は、稈鞘の傷み具合や分枝の進行程度から推定した。ここでは、地上50 cmほどの高さにある節を選び、節上部の膨出部の径を節径として測定した。また、その直下の節との節間上の中間点で稈径を測定した。さらに、同様の測定方法により得られた種子島産のリュウキュウチク（出筍後数年経過したもの：Fig. 15-C）のデータも比較のため利用した。

また、鈴木（1996）における、リュウキュウチク亜属設定の根拠とされた仮軸分枝のパターンや頻度に着目し、ゴザダケザサにおいて様々な生育ステージにある稈の分枝状況を調べた。

調査対象地の選択にあたっては、かろうじて利用可能な登山道が残存していた前嵩（Fig. 14）を選んだ。

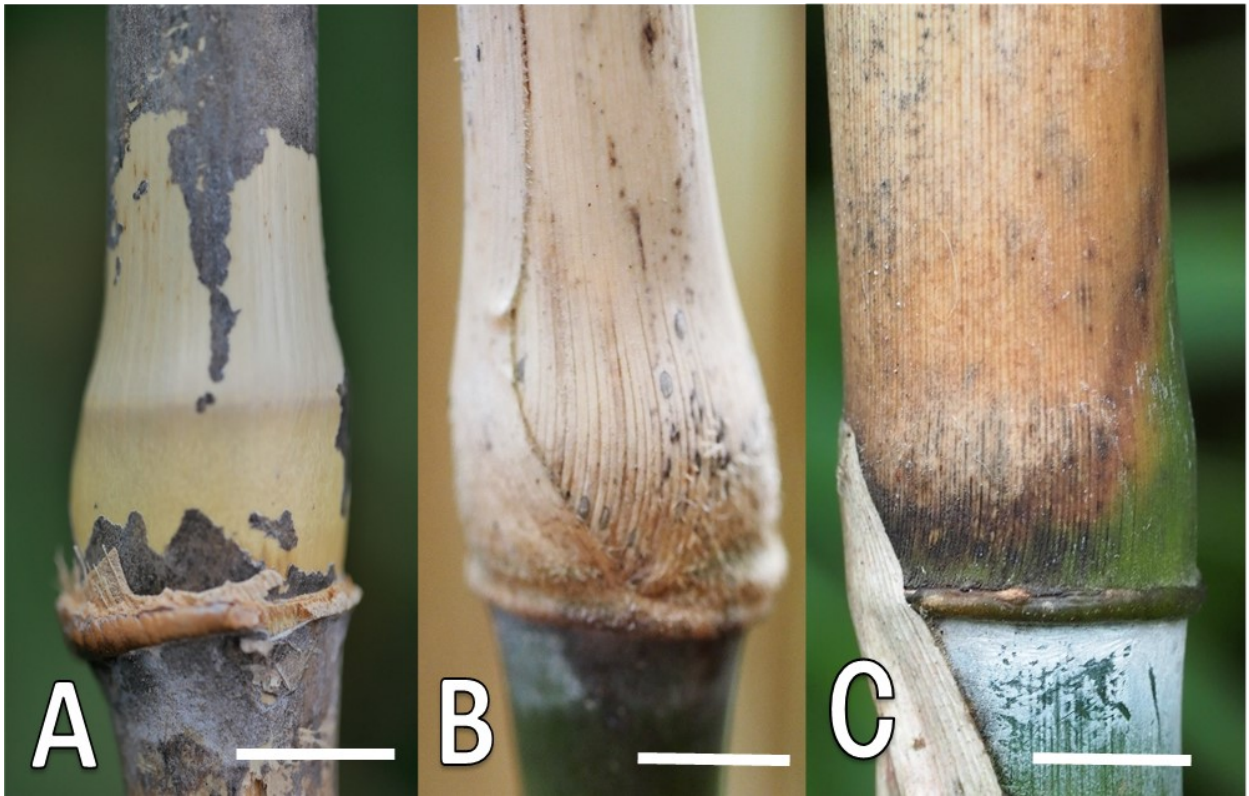


Fig. 15. A and B are culm node of *P. gozadakensis* (A:Old culm node. B:New culm node). C:Culm node of *P. linearis*. Scale bar :1 cm (A,B:Apr.10,2019. Omotodake,C:July 4, 2015. Tanegashima).

結果と考察

本研究における調査で訪れた西表島の古見岳では、登山道沿いを亜熱帯特有の常緑樹が埋めており、山頂直下まで来ると急に樹林帯が開け、ヘゴの疎林となる。ゴザダケザサは、その隙間を埋めるように現れ、山頂帯のゴザダケザサの純群落へと続いていく。於茂登岳山頂のゴザダケザサ群落も、樹林を伴わないゴザダケザサの純林となっている。

新たに行った前嵩での調査では、山地上部の登山道は、ほぼ常緑樹林に覆われてしまっており、人為攪乱の影響を受けなくなった植生は飽和状態に至り、極相一潜在自然植生が成立または遷移しつつあると推測されたため、ゴザダケザサ自体も、本来の自生環境の中での生育が確認可能であることが推測された。前嵩でも山頂部周辺において、新たなゴザダケザサ群落を確認した (Fig. 16-A)。石垣島西部の川平湾と崎枝湾に挟まれた半島中央に位置する前嵩は (Fig. 14)、他の既知の生育地と比べ標高 (263 m alt) が著しく低く、ゴザダケザサは、標高差にしてわずか 4-5 m の範囲にのみ生育していた。群落内では、地上稈が叢生するか (Fig. 16-D)、単独稈が散生している。ゴザダケザサ群落と常緑樹林との境界は克明であるが、群落内には常緑樹 (ケナガエサカキ、ツゲモドキなど) の稚樹や、サツマサンキライなどのツル植物もしばしば侵入しているが、成木は確認できない。

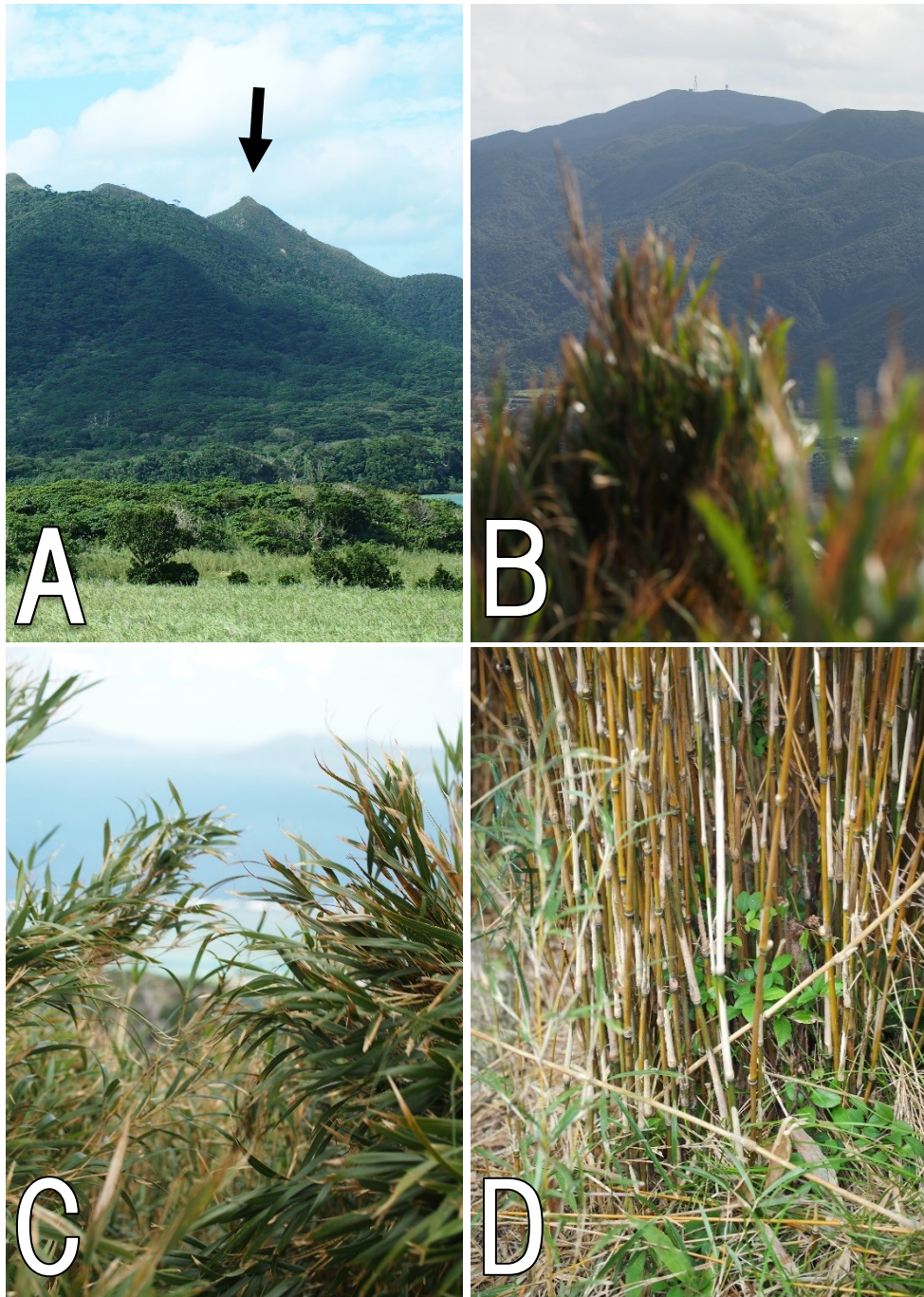


Fig. 16. A: Mt. Maetake view from the foot of the mountain on the east side (Arrows indicate). B: Mt. Omotodake view from the summit of Mt. Maetake. C: Canopy of the *P. gozadakensis* community. D: Status of tufted of *P. gozadakensis* (Dec.9,2016. Ishigakij).

ゴザダケザサの新旧の稈における節と、リュウキュウチクの節の状態を比較した結果、ゴザダケザサの新しい稈における節稈比と古い稈の節稈比との間には有意差は認められなかった (Table 4)。一方、ゴザダケザサとリュウキュウチクの節を比較すると、節稈比が明瞭に異なった。従って、ゴザダケザサの節の肥大は稈齢とは無関係であり、ゴザダケザサとリュウキュウチクとは節の肥大の違いにより区別できると考えられる。

また、ゴザダケザサの自生地における分枝をはじめとする各部形態について調査を行ったところ、ゴザダケザサに特徴的な分枝パターンを確認した。

リュウキュウチク節植物の分枝は通常、節ごとに7本までの枝を伸ばす (鈴木 1978,1996、小林 2017)。しかし、叢生が進んだ地上稈や矮化稈では、稈下部や地際の節からの分枝が1本になることがある。またササ類一般では、主軸稈上部の欠損により、その直下の節からの補償成長によって単生分枝が行われることもある。ところがゴザダケザサでは、側枝の単生化が、散生する独立の正常稈でも頻繁に観察される (Fig. 17)。これは本種特有の性質であり、分類形質としても利用可能であろう。

これ以外にも、ゴザダケザサでは肩毛の基部に、わずかだが葉耳が出現することがあり、これは他のリュウキュウチク節の種は勿論、メダケ属全体でも、例を見ない特徴であることも明らかになった。

Table 4. Node-culm ratio in old and new culms of *P. gozadakensis* and *P. linearis* (Node diameter/Culm (Internode) diameter).

Species	Habitat	Culm (Internode) (mm)	Average(mm)	Node (mm)	Average(mm)	Culm node ratio	Average
<i>P. gozadakensis</i>	New culm	5.9		8.5		1.44	
		9.0	7.3	12.4	10.4	1.37	1.43
	Old culm	7.0		10.4		1.48	
		10.0		14.3		1.43	
	Mt. Maetake	7.8	8.7	11.3	12.4	1.44	1.42
		8.2		11.6		1.41	
		9.3		13.6		1.46	
<i>P. linearis</i>	New culm	8.9	8.6	12.7	12.2	1.42	1.42
		7.5		10.4		1.38	
	Old culm	8.4		12.5		1.48	
		7.2	8.0	10.0	11.6	1.38	1.43
	Mt. Omotodake	8.5		12.4		1.45	
		21.6		23.9		1.10	
		22.5	20.5	24.4	22.4	1.08	1.09
		17.4		19.0		1.09	



Fig. 17. Single branching at a node of *P. gozadakensis*. Scale bar :1 cm (Culm sheaths of main culm removed. Dec.7,2016. Komidake).

ゴザダケザサ固有の形態形質により、種としての実態を明らかにすることができた訳だが、ゴザダケザサの種実態を最も不安定化させていた節の肥大に関して、そもそもタケ亜科植物における地上部の成長過程は、数ヶ月にわたり伸長・肥大成長を行う出筍期が終了すると、それ以後は稈の伸長・肥大成長は通常起こらないとされている（上田 1963、鈴木 1996）。

ゴザダケザサの地上部節における分枝パターンにおいても、リュウキュウチク節の中では、固有な条件の下で単生分枝を展開していることを確認した。加えて、葉鞘上部での葉耳の付属などの結果から、ゴザダケザサは、リュウキュウチク節の中の種としての独立性が示唆されている。それも、かなり独自の分化を示す分類群であると言えるであろう。

ゴザダケザサの新産地（前嵩）を含む石垣、西表両島での分布地も、リュウキュウチク節の他種とは異なる山地の上部に集中して立地していることを確認した。その要因として、石垣、西表両島は南西諸島の中でも比較的標高が高いため、山頂部周辺は風衝性が高く、森林植生が成立しにくくなっている（宮脇 1989）。そのため、山頂部に広がるゴザダケザサ群落は、風衝性群落であると推測される。しかし、前嵩は（Fig. 14）、他の既知の生育地と比べ標高が 200 m 程度も低い。このことは、本種の分布が、標高の直接的な影響よりも、むしろ地形（常緑樹林に対する山頂効果）や、他種との競争（日照条件）など、二次的な要因により規定されている可能性を示唆している。また、この性質が過去から維持され続けてきたのであれば、標高の高い山地が存在しなかった琉球列島の形成初期から（神谷 2001）、本種ないし祖先種は、新規の島嶼に移入することが容易であったと考えられる

現在の集落周辺においては、ホウライチク属 *Bambusa* のホウライチク *B. multiplex* とともに、リュウキュウチクやタイミンチクが見られるが、これらは燃料や筍を採る目的などのほか、編組品の材料や屋根葺き材、建築材、祭祀や牧畜の飼料など、幅広く生活に不可欠な資材として古くから用いられて来たため（天野 1982）、八重山諸島で見られ

る人家や畑周辺の小群落のものは、植栽起原のものではないかと推測される。

古本良氏よりの情報では、本研究で確認した新産地以外にも、航空写真などから石垣、西表両島山地の山頂域にササ群落を確認でき、それらは未知のゴザダケザサ群落である可能性がある。

また、ゴザダケザサ以外のリュウキュウチク節の他種についても、分布域の把握が遅れているため、南西諸島全域でのリュウキュウチク節に関する分布状況調査を継続して行く必要があるだろう。

第 5 章 総合考察

メダケ属植物を含むササ類には日本固有種が多く（小林 2011b）、特にメダケ属の種は、他のササ類に比して温帯域に生息域を形成しているため、日本人にとって最も身近なササ類であると言える。しかし、メダケ属植物を対象とした包括的な研究の遅れは否めず、分類学的な統合を見るには至っていない。また、メダケ属を含むササ類の分類に共通することであるが、植物分類史上において最も激しい分類学的な変遷を経てきたと言える。分類学の基盤が未発達時代には、産地ごとに変異した個体に対して種名が与えられ、膨大な種が乱立した。しかし、次第に後続の研究者によって整理が試みられ、近年では様々な角度から種の実態を追及するアプローチによる新たな体系も構築されてきている（小林 2013, 2016, 2018）。とは言え、高い可塑性や捉えにくい分類形質、また高い交雑親和性（村松 2002）による複合体の出現（小林 2011a）、メダケ属では人為的な攪乱も加わり、分類群の全体像が見えにくい状態は継続されている。

本研究では、日本各地に産するメダケ属植物を対象として、メダケ節、ネザサ節、リュウキュウチク節それぞれの中に存在する中心的課題をクローズアップし、形態形質と同様に、分類形質として重要な意味を有する分布域、そして種分化の一翼をなしているとさえ考えられる交雑の実態にも視点を据えて、自生植物の外面に表れた分化の実態を探ることを目的として、自生地での調査を繰り返し行った。

第 2 章では、メダケ属の中で最大のグループであるネザサ節を対象に研究を行った。ネザサ節では、フォッサ・マグナ地域を境に、節内を大きく東西に分ける分布域が形成されていることはすでに知られていた（鈴木 1978、小林 2017）。本研究ではまず、フォッサ・マグナ地域の中にあるいくつかの地域において、東西それぞれに分布域をもつ種群、特にこの節を代表するアズマネザサとネザサの分布域における自生地調査を行った。その結果、現在の両種の分布域は、鈴木（1978）

や小林 (2017)の分布図に表されたようにフォッサ・マグナ地域において重複し、分布境界は広い混生地帯となっていることが推測された。

フォッサ・マグナ地域は、かつては大きく本州を二分する海峡であったことが知られている。新第三期中期中新世末ごろからは隆起の傾向が目立つようになり、後期中新世に至って以後の火山活動の活発化などにより、火山性盆地が形成され、陸域化していったと考えられている(足立 2018)。

生物相にとってフォッサ・マグナ地域は、生息域を分ける境界として現在でも作用している。特に昆虫では、フォッサ・マグナ地域に鮮明な分布境界が成立している例(吉川他 2001、福井 2018)が少なくない。植物においては、いわゆるフォッサ・マグナ要素と呼ばれるフォッサ・マグナ地域で変異した植物群がある(植松 1951、高橋 1971)が、ネザサ節植物は、その分布状況から、フォッサ・マグナ地域を分布境界とする多くの植物群(前川 1949)と類似の経過をたどった一群であると推測される。ネザサ節植物では、フォッサ・マグナ地域が陸化する以前に、東西に分かれて分化したグループが存在しており、そのグループを代表するアズマネザサやネザサは、主に地下茎による栄養繁殖により、陸域化したフォッサ・マグナ地域内に侵入し、現在では両種が接触混交の状態にあると推測される。

また、小林(2017)では、ササ類の系統解析の結果として、メダケ属ではメダケが最も初期に分化したとされており、日本列島では、メダケが氷期一問氷期を通じ分布域を消長させながらも、ネザサ節植物を分化させたことも、上記の前段階として推測される。

このようなネザサ節内での分布域形成を裏付けるように、分枝形態においても、二方向性の分化を伴うものであることが本研究において明らかになった。この分枝形態に見られる特徴は、人為的に改変された立地などで高い頻度で現れるササ類の国内移入において、ネザサ節の種の自生分布を判断する上で、有効な材料としても利用可能である。実際に、この研究の過程でも、シブヤザサの基準産地が、西日本からの人為的な移入起原の分布であることが判明している。

地史的影響による分化に対して、環境要因の影響調査の結果として、メダケ属それぞれの種が、環境要因による固有の分布域を発達させている例も確認した。ササ属のチマキザサ節とミヤコザサ節の間で確認されているような、積雪深による分布境界（鈴木 1959）を、富山県内での調査により、メダケ属でも初めて確認することができ、ほぼ積雪深 60 cm がメダケ属の分布の制限要因として働いていることが示唆された。

本州からの移入の可能性が指摘されていた北海道内のアズマネザサの分布起原に関する調査の過程では、雑種起原と推定されるアズマザサ属 2 種の分布を確認した。これは、アズマザサ属 2 種の片親と推定されるアズマネザサの分布が一定期間以上に渡る可能性を裏付けるフロラ的な証拠となり得るものであった。このような事例はまた、ある時点でのササ類フロラが、過去の種組成の変遷を示唆していると言える。

雑種起原の分類群と推定されているアズマザサ属（前川 1960、Watanabe et al. 1991、Takahashi et al. 1994）の種は、南は屋久島まで分布が見られ、中には両親種とは隔絶した単独での分布地も存在している。このようなアズマザサ属は、メダケ属とササ属のいずれかの種の組み合わせ起原と推定されているが、第 3 章では、今まで交雑起原種の存在は確認されていなかったメダケ属の中にも、アズマネザサとヤダケを両親種と推定される種が存在することを、形態比較と分布域の特異性に基づく調査研究により確認した。それがエチゴメダケである。

開花機会が稀であるにも関わらず、現在までの研究で、ササ属やスズザサ属、アズマザサ属などに、多くの推定交雑起原の種の存在が報告、記載されている（小林 2011a, 2017）。メダケ属の中においても、エチゴメダケという交雑起原と推定される種を確認した。それら推定交雑起原として確認されているものは、そのほとんどが属の垣根を越えるかたちで起こったと推定されるものである。また、国内各地におい

でも、室蘭のようなササ類フロラが存在しており、こうした種間を越えた交雑現象は、他の植物群以上にササ類進化における原動力として機能している可能性もある。

アズマザサ属の種の稔性についての報告では（村松 1995）、岡山県内でクリオザサの開花時、雄側の葯は裂開せず葯内の花粉は不稔花粉であり、雌側にのみ低い稔性が確認されたとしている。しかし、神奈川県北西部でおこったアズマザサ *Sasaella ramosa* 群落の開花では、近隣に他種の開花はみられず、アズマザサ単独での開花であったが、開花群落内では一定の結実を確認し、それらの種子は発芽能力をも有するものであった（未発表）。神奈川県内のアズマザサは、戻し交配を含むより高次の浸透交雑により稔性を回復させた個体であったのかもしれない。これらの例は、交雑起原と推定されるアズマザサ属の中にも、多様な交雑個体が存在している可能性を示唆している。

本来なら数十年に一度というような稀な開花は、異種間での交雑に対する隔離機構として機能するはずであるが、より長いスパンでの種分化の流れの中では、非常に緩慢ではあるが、遺伝情報の組み換えを惹起する結果を生み出しており、メダケ属を含むササ類では、網状進化的な様相を呈していることも推測される。

第4章では、列島最南部に分布域を持つリュウキュウチク節（鈴木 1978, 1996、小林 2017）のゴザダケザサに関する実態調査を行った。

リュウキュウチク節は、その分布域とされる南西諸島における網羅的な分布情報が収集されておらず、最も未解明の領域を残す分類群ではないかと推測される。本研究で対象としたゴザダケザサにおいても、種分化の程度さえ不明瞭なままであった（初島 1971、鈴木 1996）。本研究では、八重山諸島内の2島の調査を行った。その結果、ゴザダケザサの新産地の発見と、生育立地の特異性や、節と分枝の形態などにおいて、リュウキュウチクとは異なる固有の形質を確認することができ、課題であった分類学的位置付けを検証することができた。特に、ゴザダケザサが、低標高の島内山域でも、山頂帯のみに群落を形成し

ていることは、他のリュウキュウチク節の種では見られない生態的特性である。このことは、本州の山地上部に分布するササ属の種や、屋久島の宮之浦岳などの山頂部周辺に広がるヤクシマヤダケ *Pseudosasa owatarii* 群落（鈴木 1978,1996、小林 2017）などと同様の生活史に起因する現象の可能性もあり、メダケ属に帰属する種では興味深い発見である。

リュウキュウチク節の種は、この地域に分布域を持つ他の植物群と同様に、島ごとに固有な分断と陸橋化の歴史を有する南西諸島の歴史の中で、琉球要素の一種であることを強く裏付けるように分化し、薩南諸島までの間に分布域を広げたと考えられる（前川 1977）。

西表島は中新世後期～鮮新世（5.23～2.59 Ma）に隆起が開始され、琉球諸島が広く陸化した鮮新世末～更新世初期（2.59～0.78 Ma）にかけて急激に高度を増した（神谷 2001）。八重山諸島産の植物種の中には、南西諸島内に生育する同種や近縁種に比べ、遺伝的に異なった集団が複数確認されており、それらは台湾や他の琉球諸島の島々から、長期間隔離された結果もたらされた遺伝的分化の所産であることが示唆されている（堀田 2003、瀬尾 2006）。このような地史を有する八重山諸島において、その地史や気候環境が相俟って、リュウキュウチク節の中でも個性的な種であるゴザダケザサが分化したものと推測される。

ゴザダケザサの他種との関係性にまつわる報告では、石垣・西表両島の山地エリアには、ゴザダケザサに生活史を依存するアサヒナキマダラセセリという両島固有の蝶が生息している（藤岡・宇田川 1970）。さらに、マサキウラナミジャノメは、八重山諸島固有の蝶であり、於茂登岳山頂帯で生育する個体のみが大型化し、これはゴザダケザサを食草とするために起こる変異である可能性が指摘されており（鈴木紀之氏私信）、進化生態学の上からも興味深い。

島嶼という閉ざされた環境を数多く内包する南西諸島では、まだ多くの未知の情報が埋もれている可能性は消して少なくない。未確認ではあるが、南西諸島のある島では、島内に生育するリュウキュウチク

に、何らかの変異が存在するという情報もある（島民への聞き取りによる）。これは、すべてのササ類研究に共通する課題であるが、特に南西諸島におけるリュウキュウチク節では、未確認の領域を洗い出すための調査研究を継続していくことが強く求められる。

メダケ属植物は、ごく身近に産する植物ではあるのだが、これまでは他種との関係において研究されることが優先され、メダケ属独自の研究はあまり進んで来なかった。しかし、節または個々の種を詳細に見ていくと、意外なほど様々な環境要因に対して、鮮明な反応を示す性質も有している植物であることが分かってきた。このようなメダケ属の特性は、環境指標生物としてのポテンシャルも決して低くはないことを示唆している。

本研究は、形態形質や分布域形成といったメダケ属植物の外面に表れた特徴に対して調査研究を重ねた結果であるが、これまであまり知られていなかったメダケ属における交雑現象に関係した種分化の実態も垣間見ることができた。しかし、メダケ属を含む、ササ類の種分化の有り様を追求するためには、形態形質のみならず、分類群ごとの分布域や生育地の環境条件などの生態情報の把握も重要であり、ひいては、ササ類の交雑の実態を明らかにするためのフロラ調査も求められる。

本研究でみてきたメダケ属における分化のプロセスは、大きくは日本列島の地史的な流れの中で、異所的種分化を来とし、その形跡は、現在の分布域自体と、その範囲に生育する分類群に存在する形態形質によって示唆されていることが推測される。

最近の分子系統解析による研究結果によると、メダケ属の中には、種間交雑を起原とするものが複数あることが指摘されている（Triplett and Clark 2021、Long 2022、Brown 2022）。本研究の中で取り上げたエチゴメダケの片親であるヤダケが、メダケ属とスズダケ属の何らかの種を両親種として生まれた交雑起原であることが、AFLP データによって示唆されたことも報告されている（Triplett and Clark 2021）。ま

た、Brown (2022)では、日本国内の広い範囲に分布するメダケが、メダケ属内での種間雑種起原である可能性を指摘している。そして、Long (2022)においては、メダケ属最大のグループであるネザサ節の節内構造について、遺伝的に大きく二つの種群に分けられ、それらの種群内や種群間でも遺伝的交流が行われているとしており大変興味深い。このような研究結果は、メダケ属各種の分布域や高い交雑親和性（村松 2002）の上から、ある程度想定される状況であり、網状進化を伴う分類群であることも推測される。とは言え、見かけ上は形態形質の奥に隠蔽された現象でもあり、今後は、メダケ属を含むササ類全体での分類群形成の全容解明のためには、日本国内において豊富な自生植物をサンプルとした精度の高い系統解析を実施する必要性が大きい。

研究の基礎となるメダケ属を含むササ類の分類体系は、これまで形態形質をもとにして構築されてきたものであるため、ササ類自身を持つ生態的特徴により高い可塑性を表し、自然分類の有り様を分かりにくくしていることは記述した通りである。また、属を越えて生まれた交雑個体が頻出する状況や、分類の枠組みを再検討するためにも、Kobayashi and Furumoto (2004)により得られたタケ亜科植物における分子系統解析の基礎情報を発展させた分析研究を行い、各種間の関係を確認し、これまでの分類形質とのすり合わせを行うことは、今後の必須の課題である。

証拠標本

アズマネザサ *Pleioblastus chino* var. *chino* : 山梨県北杜市高根町下黒澤 . June19,2016 KM1602 SCM56745 ; 山梨県甲府市和田町千代田湖 . June19,2016 KM1603 SCM56746 ; 神奈川県相模原市与瀬 . Nov.23,2021 KM1510 SCM56873 .

ハコネダケ *Pleioblastus chino* var. *vaginatus* : 神奈川県箱根町 . Nov.25,2021 KM1511 SCM56871 .

ネザサ *Pleioblastus chino* var. *viridis*: 富山県富山市呉羽山 . Nov.8,2011 TOYA-Sp-97249, TOYA97250 . 熊本県阿蘇根子岳山麓 . Nov.7,2014 KM4301 SCM56861 ; 鳥取県大山山麓 . May28,2015 KM3201 SCM56860 ; 山梨県北杜市高根町下黒澤 . June19,2016 KM1605 SCM56747 ; 山梨県甲府市帯那町 . June19,2016 KM1606 SCM56748 ; 福岡県博多区下臼井緑地 . Nov.8,2021 KM4101 SCM56866 .

シブヤザサ *Pleioblastus shibuyan* : 徳島県眉山 . Sept.30,1985 TKPM-SP200433 ; 東京都目黒区菅刈公園 . Nov.12,2021 KM1401 SCM56868 ; (アズマネザサ葉裏有毛品) 山形県高畠町入生田 . Nov.26,2005 GMNHJ-BS89497 ; (アズマネザサ葉裏有毛品) 東京都八王子市景信山 . Nov.26,2021 KM1402 SCM56872 ; (アズマネザサ葉裏有毛品) 東京都世田谷区三宿 . Jan.27,1932 TI .

トヨオカザサ *Pleioblastus humilis* : 群馬県館林市日向町 . June14, 1988 GMNHJ-BS182013 ; 群馬県太田市八王子丘陵 . Sep.26,2000 GMNHJ-BS83841 ; 神奈川県相模原市与瀬 . Nov.23,2021 KM1509 SCM56869 .

ヒロウザサ *Pleioblastus nagashima*: 福井市鷹巣山 . Nov.17,2011 KPM-NA0200829-1 ; 福井県敦賀市岩籠山登山道 . July21,2014 KM2303 SCM56863 ; 熊本県人吉市別府 . Nov.10,2021 KM4302 SCM56867 .

エチゼンネザサ *Pleioblastus nagashima* var. *koidzmii*: 長野県飯田市弁
天橋東側. Nov.17,2015 KM1833 SCM56864.

コンゴウダケ *Pleioblastus kongosanensis*: 京都府. Dec.3,1934 TI; 和歌
山県白浜. Oct.14,2001 KPM-NA0151439; 静岡県下田市須崎. May28
2003 KPM-NA0161085; 愛知県名古屋市東谷山. Dec.12,2009
KM2101 SCM56865.

アラゲネザサ *Pleioblastus hattorianus*: 群馬県館林市野鳥の森.
Oct.20,2015 KM1101 SCM56862; 群馬県館林市茂林寺. Nov.19,2021
KM1102 SCM56870.

エチゴメダケ *Pleioblastus pseudosasaoides*: 新潟県新潟市西蒲区角田
浜. Oct.23,2014 KM0801 TI.

トウゲダケ *Sasaella sasakiana*: 北海道室蘭市みゆき町三丁目.
Sep.13,2017 SCM55665-1、2.

ハコネシノ *Sasaella sawadae*: 北海道室蘭市大沢町三丁目. Sep.13,2017
SCM55664-1、2.

ゴザダケザサ *Pleioblastus gozadakensis*: 沖縄県西表島御座岳.
Feb.19,2015 TNS01273054-01273055; 沖縄県西表島御座岳.
Mar.28,2015 TNS01273056-01273057、TNS01273061-01273064; 沖
縄県石垣島於茂登岳. Apr.12,2015 TNS01273067-01273071、
TNS01273136-01273138; 沖縄県西表島古見岳. May.3,2015
TNS01273058-01273060、TNS01273065-01273066、TNS01273077-
01273078; 沖縄県西表島テドウ山. May.6,2015 TNS01273079-
01273080、TNS01273139-01273141、TNS01273072-01273074.

(GMNHJ:群馬県立自然史博物館.KPM:神奈川県立生命の星・地球博物
館.SCM:相模原市立博物館.TKPM:徳島県立博物館.TI:東京大学総合研
究博物館.TNS:国立科学博物館植物標本室.TOYA:富山市科学博物館).

謝 辞

本研究に関係する調査を行う上で、各地のフロラ情報の提供や多くのご教示を賜った方々に謝意を表します。特に、福岡の黒岩展子氏、広島の斎藤隆登氏、岡山の片山久氏、宮城の上野雄規氏、新潟の斉藤文夫氏の皆様には大変便宜を図って頂きました。そして相模原市植物調査会の皆様には、多くの調査協力を賜りました。

また、神奈川県立生命の星・地球博物館の勝山輝男氏、田中徳久氏、富士竹類植物園の柏木治次氏、元桜美林大学教授の木場英久氏、森林総合研究所の古本良氏、津山 幾太郎氏、東京大学秩父演習林の久本洋子助教、高知大学の鈴木紀之准教授の皆様には、研究を進める上で有益なるご教示を頂きました。論文執筆においては、宇都宮大学農学部森林科学科の大久保達弘先生より多大なご教示を賜りました。また審査にあたっては、大久保達弘先生（主査）をはじめ、国立科学博物館（茨城大学）の國府方吾郎先生（副査）、宇都宮大学の飯塚和也先生、逢沢峰昭先生、東京農工大学の吉川正人先生、宇都宮大学名誉教授の小林幹夫先生の皆様には、貴重なお時間と的確なるご意見を賜りました。

標本調査に際しては、神奈川県立生命の星・地球博物館の石田祐子氏、大西亘氏、群馬県立自然史博物館の大森威宏氏、相模原市立博物館の秋山幸也氏、東北大学植物園（TUS/TUSG）の大橋広好氏。東京大学総合研究博物館（TI）では池田博准教授、清水晶子氏、徳島県立博物館（TKPM）の茨木靖氏、富山市科学博物館（TOYA）の太田道人氏の皆様には貴重な標本を閲覧する機会を与えて頂きました。

最後になりましたが、小林幹夫先生には研究の機会と、それを深めるきっかけを再三にわたりご提供頂き、幾多のご教示を賜りました。ご助力頂きました皆様に対しここに深謝の意を表します。

引用文献

- 足立久男．2018．フォッサマグナ地域における後期中新世の全般的隆起と造溝－火成活動．地球科学 72: 41-57.
- 天野鉄夫．1982．琉球列島有用樹木誌．琉球列島有用樹木誌刊行会．那覇．
- 阿拉担花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢．2009．異なる光条件下で生育させたケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) 個葉の光合成特性．日本緑化工学会誌 34(4): 636-640.
- Brown, M.C. 2022. “Cryptic Hybridization in the Temperate Bamboos: Is *Pleioblastus simonii* a Species of Hybrid Origin?”. Theses 41.
- 陈守良・陈绍云・盛国英．1996．大明竹属．耿伯介・王正平（編）中国植物志第九卷第一分冊．pp. 588-612．科学出版社、北京．
- 海老原淳．2011．日本固有植物のホットスポット．加藤雅啓・海老原淳（編）．日本の固有植物．pp. 29-35．東海大学出版会．神奈川．
- 初島住彦．1971．琉球植物誌．沖縄生物研究会．那覇．
- 弘前大学白神自然環境研究所（編）．2018．新青森県植物目録．弘前大学白神自然環境研究所、弘前．
- 日浦勇．1978．現生生物の分布パターンとウルム氷期．第四紀 24: 7-25.
- 北海道環境生活部環境局．2010．北海道ブルーリスト．
<http://bluelist.pref.hokkaido.lg.jp/> 2017年9月閲覧．
- 堀良通・河原崎里子・小林剛．1998．アズマネザサの地上部 C/F 比の可塑性と生態的意義．日林誌 80(3): 165-169.
- 堀田満．1974．植物の分布と分化．三省堂．東京．

- 堀田満．2003．九州南部から南西諸島地域での植物の新化．*Bunrui* 3(2): 77-94.
- 福井順治．2018．フォッサマグナの昆虫生物地理 フォッサマグナ地域のカワトンボ属の分布と形態．*昆虫と自然* 53: 12-16.
- 藤岡知夫・宇田川正和．1970．アサヒナキマダラセセリ♀の発見．*蝶と蛾* 21(3-4): 84-86.
- 福島県植物誌編さん委員会(編)．1987．福島県植物誌．福島県植物誌編さん委員会．いわき．
- 五十嵐博．2016．北海道外来植物便覧 2015年版．北海道大学出版会．札幌．
- 伊藤至．1981．新潟県弥彦の植物．第一印刷所．新潟県西蒲原郡弥彦村．
- 伊藤秀三．1966．わが国の山地草原におけるササおよびネザサの生態について．*草地生態* 7: 34-41.
- 岩手県立博物館(編)．2006．岩手県立博物館収蔵資料目録 第19集 生物Ⅴ 笹村コレクションⅡ タケ・ササ類編．岩手県立博物館、盛岡．
- 神谷厚昭．2001．西表島の地形と地質．沖縄県立博物館(編)．西表島総合調査報告書．pp.3-20．沖縄県立博物館．沖縄．
- 神奈川県植物誌調査会(編)．2018．神奈川県植物誌 2018．神奈川県植物誌調査会．小田原．
- 鹿野陽子・服部勉・楊舒淇・仲田茂司・進士五十八．1998．東京都目黒区・旧西郷従道邸庭園に関する造園生活史的研究．*ランドスケープ研究* 61(5): 389-394.

- 狩山俊吾．2015．岡山県の島の植物．倉敷市立自然史博物館．倉敷．
- 河野昭一．1967．日本のフローラ（植物相）．植物と自然 1(5-6): 11-13．
- 気象庁．2012．メッシュ平年値 2010 CD-ROM．気象業務センター
- 気象庁．過去の気象データ検索
<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>．2015年1月、
2020年1月閲覧．
- 小林幹夫．1993．タケ類の系統分類学的位置をめぐる問題点—タケ科
かイネ科かタケ亜科か—．植物地理・分類研究 41(1): 31-43．
- 小林幹夫．2001．タケ類．福井植物研究会（編）．福井県植物図鑑 V 福
井のコケと地衣・[補遺]．pp. 185-214．福井県．福井．
- Kobayashi, M. and Furumoto, R. 2004. A phylogeny of Japanese dwarf
bamboos, the Sasa-group based on RAPD- and morphological data
analyses. *J. Phytogeography & Taxon* 52: 1-24.
- 小林幹夫．2011a．日本産タケ類における推定雑種分類群の存在意義と
識別法．東北植物研究 16: 1-15．
- 小林幹夫．2011b．タケ亜科．加藤雅啓・海老原淳（編）．日本の固有植
物．pp. 269-176．東海大学出版会．神奈川
- 小林幹夫．2013．ササ属およびその近縁属（タケ亜科）における当年生
稈の各節の芽の有無による同定．植物研究雑誌 88(4): 239-248．
- 小林幹夫．2016．日本産ササ類（ササ亜連:アルンディナリア連:タケ亜
科）における稈鞘の挙動によって特徴づけられる分枝様式の分類
学的意義．植物研究雑誌 91(3): 141-159．
- 小林幹夫．2017．日本のタケ亜科植物．北隆館．東京．
- 小林幹夫．2018．日本産ササ類（ササ亜連,アルンディナリア連,タケ亜

- 科,イネ科)における腋芽と前出葉の芽翼の形態比較とその分類学的意義. 植物研究雑誌 93(5): 307-316.
- 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.
- Kobayashi, M. 2019. Nomenclatural Novelties in Poaceae Subtribe Arundinariinae in Japan. *The Journal of Japanese Botany* 94:242-254.
- 小泉源一. 1943. ネザサ属 (*Pleioblastus*) に就て. 植物分類・地理. 12(2): 118-119.
- 紺野康夫. 1977. ササ植物の生態と分布. 種生物学研究 1: 52-64.
- 小山信明・小川恭男. 1993. ネザサ (*Pleioblastus variegatus* Makino)の生育特性. 日本草地学会誌 39(1): 28-35.
- Long, R.J. 2022. “Molecular Evidence of Cryptic Hybridization in the Japanese Nezasa Bamboos (*Pleioblastus* section *Nezasa*)”. Theses 44.
- 前川文夫. 1949. 日本植物区系の基礎としてのマキネシア. 植物研究雑誌 24: 91-96.
- 前川文夫. 1960. 属または種の間雑種の進化論的な意義. 丘英通(編). ダーウィン進化論百年記念論集. pp. 115-124. 日本学術振興会. 東京.
- 前川文夫. 1961. 植物地理学の二、三の問題. 地理 6: 1030-1035.
- 前川文夫. 1977. 日本の植物区系. 玉川大学出版部. 東京.
- 牧野富太郎・柴田桂太. 1901. 竹亜科ノ新属 *Sasa* ニ就テ. 植物学雑誌

15: 26-27.

牧野富太郎．1935．植物集説 上．誠文堂新光社．東京．

正宗巖敬．1956．ゴザダケザサについて．北陸の植物．5(2): 66.

増田久夫．1983．新技術情報 No.6．北海道積雪分布図（平均最深）．林業試験場北海道支場．札幌．

松井洋（編）．2015．北海道維管束植物目録．高橋英樹監修、札幌．

松澤篤郎．2001．群馬県タケ、ササ類植物誌．みやま文庫．前橋．

McCLURE, F.A. 1966. The Bamboos. Harvard Univ. Press. Cambridge.

三樹和博．2010．アズマネザサ紀行．富士竹類植物園報告 54: 27-36.

三樹和博．2015．長野県ササ類地図（1）八ヶ岳をめぐる二つの交雑帯．長野県植物研究会誌 48: 5-8.

三樹和博．2016．エチゴメダケの新産地．分類 16(1): 53-57.

三樹和博．2018．北海道におけるアズマザサ属 2 種（トウゲダケ、ハコネシノ）の新産地とフロラの背景．植物地理・分類研究 66(2): 147-153.

三樹和博．2019．長野県ササ類地図（5）八ヶ岳周辺のササ類相（追補）．長野県植物研究会誌 52: 9-11.

三樹和博．2020．長野県ササ類地図（6）諏訪地域北西部のササ類相．長野県植物研究会誌 53: 21-23.

宮城県植物誌編集委員会編．2017．宮城県植物誌．宮城県植物誌編集委員会．宮城．

宮脇昭・鈴木邦雄・藤原一絵・原田洋・佐々木寧．1977．山梨県の植生．山梨県．

- 宮脇昭．1988．日本植生誌 9 北海道．至文堂、東京．
- 宮脇昭．1989．日本植生誌 10 沖縄・小笠原．至文堂．東京．
- 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(1): 73-79．
- 村松幹夫．1995．日本産タケ連植物の遺伝育種学的研究 I．アズマザサ属 1 種の稔性．育種学雑誌別冊 45(1): 314．
- 村松幹夫．2002．日本産タケ連植物の属間交雑親和性と生物学的種概念．富士竹類植物園報告．46: 3-14．
- 村松幹夫．2004．日本産タケ連植物の遺伝育種学的研究 XX．ヤダケは雑種起源か?．育種学研究 6(別 2): 365．
- 室井綽．1959．琉球の竹と笹．富士竹類植物園報告 4: 68-96．
- 室井綽．1969．竹・笹の話．北隆館．東京．
- 室井綽．1960．竹笹の生態を中心とした分布．富士竹類植物園報告 5: 103-122．
- Nakai, T. 1925. Two new genera of Bambusaceae, with special remarks on the related genera growing in eastern asia. Journal of the Arnold Arboretum 6(3): 145-153.
- 中井猛之進．1933．日本本部ノ竹ト笹（其一）．植物研究雑誌 9(1): 5-34．
- 中井猛之進．1934．日本本部ノ竹ト笹（其五）．植物研究雑誌 10(4): 1-23．
- 中井猛之進．1935．日本産竹類の新種（其三）．植物研究雑誌 11(1): 1-

9.

中井猛之進．1942．新属川竹属．植物研究雑誌 18(7): 1-22.

長野県植物誌編纂委員会編．1997．長野県植物誌．信濃毎日新聞社．
長野．

新潟市立総合教育センター植物資料室．植物資料データベース．

<http://www.netin.niigata.niigata.jp/shiryoshitsu/shiryoshitsu.html>. 2015年5月閲覧．

西脇亜也．2014．ススキ属植物の系統進化における交雑の影響．日本
草地学会誌 60(2): 111-117.

小川信明・小川恭男．1993．ネザサ (*Pleioblastus variegates* Makino)
の生育特性 1. 光合成と貯蔵窒素の利用．日本草地学会誌 39(1):
28-35.

奥富清・辻誠治・小平哲夫．1976．南関東の二次林植生．東京農工大学
農学部演習林報告 13: 55-66.

大井次三郎．1983．新日本植物誌．至文堂．東京．

大久保忠旦・渡辺也恭・板野志郎．2001．放牧と禁牧条件下におけるネ
ザサ (*Pleioblastus chino* var. *viridis*) の物質生産．日本草地学会
誌 47(3): 262-268.

太田道人編．2012．富山市科学博物館収蔵資料目録 第25号 被子植物
単子葉類．富山市科学博物館．富山

呂錦明．2010．台湾竹圖鑑．晨星出版有限公司．台中．

酒井昭．1982．植物の耐凍性と寒冷適応．学会出版センター．東京．

佐瀬隆・山縣耕太郎・細野衛・木村準．2004．石狩低地帯南部、テフラ
-土壌累積層に記録された最終間氷期以降の植物珪酸体群の変遷．

第四期研究 43(6): 389-400.

佐瀬隆・山縣耕太郎・細野衛・木村準．2013．クッタラ火山周辺域に分布する後期更新世テフラ-土壌累積層の植物珪酸体記録．植生史研究 22(1): 23-28.

柴田昌三．1988．小型竹笹類の相対照度の違いによる生育差に関する研究．造園雑誌 51(5): 138-143.

瀬尾明弘．2006．琉球列島に生育する複数の植物種の遺伝的分化の地理的パターンの比較．分類 6(2): 115-120.

Soderstrom, T.R. and Ellis, R.P. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

杉本順一．1963．タケ、ササ類と他のイネ科植物の変異について．富士竹類植物園報告 8: 21-29.

鈴木貞雄．1959．関東・東北地方に於けるササ属及びスズ属の分布と生態（予報）．広島大学生物学会誌 26: 26-34.

Suzuki, S. 1977. New taxa and nomenclatural change in Bambusaceae. Hikobia 8: 59-69.

鈴木貞雄．1978．日本タケ科植物総目録．学習研究社．東京．

Suzuki, S. 1992. New or Noteworthy Plants of Japanese Bambusaceae (9). Journal of Japanese Botany 67: 286-290.

鈴木貞雄．1996．日本タケ科植物図鑑．聚海書林．千葉．

平慎三．2023．新潟平野とその周辺におけるエチゴメダケの分類と検討．じねんじよ 33: 13-30.

高橋秀男．1971．フォッサマグナ要素の植物．神奈川県立博物館研究

- 報告（自然科学）2: 1-63.
- Takahashi, K., Y. Watano and T. Shimizu. 1994. Allozyme Evidence for Intersectional and Intergeneric Hybridization in the Genus *Sasa* and Its Related Genera (Poaceae; Bambusoideae). J. Phytogeography & Taxon 42: 49-60.
- 高橋一臣. 2013. ヤダケとスズタケの花粉稔性. 富山県中央植物園研究報告 18: 31-34.
- 高橋一臣・吉田めぐみ. 2019. 立山産オクヤマザサの花粉稔性と小穂の形態、葉の表皮構造. 富山中央植物園研究報告 25: 31-36.
- Takatsuki, S. 1980. The effects of Sika deer (*Cervus nippon*) on the growth of *Pleioblastus chino*. Japanese Journal of Ecology 30: 1-8.
- Takenouchi, Y. 1931. Sistematisch-vergleichende Morphologie und Anatomie der Vegetationsorgane der japanischen Bambus-Arten. Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University. Mathematics 3(1): 1-60.
- 竹内叔雄. 1932. 竹の研究. 養賢堂. 東京.
- 館岡亜緒. 1959. イネ科植物の解説. 明文堂. 東京.
- 舘脇操. 1940. 北海道笹類の分類 (2). 北海道林業会報 38: 45-53.
- Triplett, J.K. and Clark, L.G. 2021. Hybridization in the Temperate Bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Arundinarieae): A Phylogenetic Study Using AFLPs and cpDNA Sequence Data. Systematic Botany 46(1): 48-69.
- 東京都目黒区. 1998. 東京都目黒区青葉台二丁目公園（仮称）庭園調査報告書. 日本造園学会. 東京.

- 豊岡 洪・佐藤 明・石塚 森吉. 1983. 北海道ササ分布図概説. 林業試験場
北海道支場. 札幌.
- 辻 誠一郎・南木 睦彦・小池 裕子. 1983. 縄文時代以降の植生変化と農耕.
第四紀研究 22(3): 251-266.
- 塚田 松雄. 1981. 過去一万二千年間一日本の植生変遷史Ⅱ 新しい花粉
帯. 日本生態学会誌 31: 201-215.
- 上田 弘一郎. 1963. 有用竹と筍. 博友社. 東京.
- 植松 春雄. 1951. フォッサマグナのもつ植物分類学的意義. 植物研究
雑誌 26: 33-40.
- 薄井 宏. 1957. 日本産竹類の前出葉に関する形態学的研究. 植物学雑
誌 70: 223-227.
- 薄井 宏. 1961. ササ型林床優占種の植物社会学的研究. 宇都宮大学農
学部学術報告特輯 11: 1-31.
- Watanabe, M., M. Nishida and S. Kurita. 1991. On Presumed Hybrid
Origin of the Genus *Sasaella* Makino (Bambusaceae). The Journal
of Japanese Botany 66: 160-165.
- 山崎 敬. 1959. 日本列島の植物分布. 自然科学と博物館 26: 1-19.
- 易同陪・史军义・马丽莎・王海涛・扬林. 2008. 中国竹类图志. 科学出
版社. 中国.
- 米田 恭子・佐々木 由香. 2014. 植物珪酸体分析による下宅部遺跡出土
編組製品と素材束の素材同定. 国立歴史民俗博物館研究報告
187: 347-356.
- 米倉 浩司・邑田 仁. 2012. 日本維管束植物目録. 北隆館. 東京.
- 吉川 貴浩・井出 幸介・久保田 康男・中村 好宏・武部 寛・草桶 秀夫. 2001.

ミトコンドリア ND5 遺伝子の塩基配列から推定されたゲンジボタルの種内変異と分子系統. 昆虫. ニューシリーズ 4(4): 117-127.