

論 文

アカマツの土用芽の発生と翌春の雄花と雌花の開花の関係

櫛田 達矢^{*1}・中島 敦司²・永田 洋¹

櫛田達矢・中島敦司・永田 洋：アカマツの土用芽の発生と翌春の雄花と雌花の開花の関係 日林誌 81：109~115, 1999 フラッシュを開始する前の2月20日, 3月2, 12, 22日の各日に, アカマツの1年生苗を最低温度を18°Cに調整したガラス室へ搬入し, 5月21日に再び野外へ戻した。その後, これらの苗の頂端に形成された冬芽を対象に, 各区の土用芽の発生率, 12月下旬の冬芽長, 翌春の雄花と雌花の開花数を調べた。この結果, 土用芽は, 2月20日区などの加温開始時期の早い区において多く発生し, これらの区の個体では連鎖的に休眠期の冬芽長が大となった。さらに, これらの区の個体では翌春の雄花の数が野外のものよりも多くなったが, 雌花の数は少なくなった。このように, 土用芽の発生にともなう冬芽長の増大は雄花の分化を促進したとみられた。しかし, 過多に伸長した冬芽では雄花数が多くならなかった。また, いずれの区でも雄花と雌花の双方を着生した個体はほとんどみられなかった。

キーワード：アカマツ, 雄花, 土用芽, 雌花

Kushida, T., Nakashima, A., and Nagata, H.: **Relations between lammas shoot elongation and flowering of male and female flowers in *Pinus densiflora* seedlings.** J. Jpn. For. Soc. 81: 109~115, 1999 Potted, two-year-old *Pinus densiflora* seedlings grown under outdoor condition were carried into the greenhouse, which had an adjusted minimal temperature of 18°C, on February 20th, March 2nd, 12th, and 22nd before budding. They were again returned to the outdoors on May 21st. Afterwards, we determined the percentages of lammas shoot formation, the lengths of winter buds at the end of December, and the numbers of male and female flowers in the next spring. As heating treatments in the greenhouse initiated earlier, the percentages of lammas shoots and the lengths of terminal buds became greater. The number of the male flowers in the heated seedlings became more abundant than that of outdoor seedlings, while the number of the female flowers became fewer. The elongation of the terminal buds as the result of the lammas shoot formation seemed to be related to the differentiation of the male flowers. However, the number of the male flowers was infrequent in excessively-elongated buds. Moreover, few seedlings had both male and female flowers in any treatment.

Key words: female flower, lammas shoot, male flower, *Pinus densiflora*

I. はじめに

アカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. は, 九州から北海道まで広く分布する温帯性の常緑針葉樹である。中部日本に生育しているアカマツの場合, 一般的には3月下旬から4月上旬にかけて冬芽の一次成長であるフラッシュを開始する。このとき, 針葉束の展開に加え, 針葉束と針葉束の間の節間伸長をともなう当年枝(シュート)の伸長成長がみられる。このフラッシュは, 本研究を実施した中部日本では, 概ね5月下旬から6月上旬に終了し, その後, 新たに伸長したシュートの頂端に再び冬芽を形成する(1, 3, 5)。そして, この冬芽は, 翌春に成長する部位として休眠導入期の秋季まで発育する。

冬芽の形成開始から9月末までの期間, 冬芽の中には, 翌年の春に開花する雄花の原基, 雌花の原基, 短枝原基(その後ここから葉原基が形成されるため, 本論文では以下, 葉原基と呼ぶことにする)が数多く形成される(1)。このように, アカマツの冬芽は, 一つの冬芽の中に多数の葉芽, 花芽などをもった混芽の形態となる。さらに, 冬芽の大半は, 秋季からの休眠導入, 低温に遭遇することによる休眠解除, 内的成長の各発育プロセスを経た翌春に, 再

び節間伸長し, 針葉束を展開する(6)。ところが, 一部の冬芽は, 休眠導入される以前の夏季に冬芽内に形成された節間を伸長することがある。さらに, この中には, 針葉束が展開するものもある(2)。このような二次成長によって伸長した冬芽は, 一般的には土用芽(lammas shoots)と呼ばれている(2)。

アカマツの土用芽の誘導条件は, 春季から加温処理を実施した櫛田らの研究によって検討されている(7)。この結果によると, アカマツの土用芽とは, 春のフラッシュ停止後に形成された冬芽の内部で, 順次形成された葉原基の数が90~100程度にまで増加した場合に, 野外の14時間以上の長日条件に反応して不時的に節間伸長した冬芽と理解される。さらに, 筆者らは, 5年間の7, 8, 9月の野外の温度条件とアカマツの土用芽の発生状況を比較した結果, 7, 8, 9月の平均気温の高い年ほど土用芽の発生率が高くなることに加え, 冬芽の二次伸長量も大きくなることを確認している。

一方, 温帯樹種のサザンカ *Camellia sasanqua* では, アカマツと同様に, 春季の加温処理によって土用芽の発生が促進され, 土用芽の発生は花芽の発育を抑制することが明らかになっている(8)。アカマツについても, 土用芽の発

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author)

¹ 三重大学生物資源学部森林育成学研究室 (514-8507 津市上浜町)

Laboratory of Silviculture, Faculty of Bioresources, Mie University, 1515 Kamihamacho, Tsu 514-8507, Japan.

² 和歌山大学システム工学部 Fac. of Syst. Eng., Wakayama Univ., Wakayama 640-8510

生と翌春の雄花の開花の関連性が指摘されているが(4)、雄花の原基の分化から開花に至るまでのプロセスにおいて、土用芽の発生がどのように関与しているのかは不明である。さらに、雌雄異花であるアカマツでは、土用芽の発生と雌花の開花の関係はよくわかっていない。

本論では、花芽の分化から開花までの期間が長く、開花までのプロセスが複雑なマツ属の開花過程(9, 11)の解明を目的とし、アカマツに対して、春季から加温処理を施すことで人為的に土用芽を誘導し、土用芽の発生と翌春に開花する雄花および雌花数との関係を検討したので報告する。

II. 材料と方法

実験は、三重県津市の三重大学構内で行った。供試植物には、マサ土、パーミキュライト、腐葉土を容積比で同量混合した培養土を満した直径27 cmの素焼き鉢に、1鉢当たり5本植えにした三重県鈴鹿市産のアカマツの1年生苗を用いた。

1995年、供試個体が春のフラッシュを開始する前の、2月20日、3月2日、12日、22日の各日に、一部の個体を最低温度を18°Cに調整したガラス温室内へ搬入(以下、加温処理とする)した。これらの苗は、すべてを5月21日に再び自然条件の野外へ戻した。以上の加温区は、温室へ搬入した日付によって、2月20日区、3月2日区、3月12日区、3月22日区とした。また、加温区とは別に、対照区として、実験期間中を通じて供試個体を自然の条件下で育成した野外区を加えた。各処理区のフラッシュの開始時期は、2月20日区で2月下旬、3月2日区で3月上旬、3月12日区で3月中旬、3月22日区で3月下旬、野外区で3月下旬であった。

以上のような条件下で育成した供試個体について、フラッシュ停止後にシュートの先端に形成された冬芽(図-1)を対象に以下の項目についての調査を実施した。調査項目は、土用芽の発生率、冬芽長の増大がまったく認めら

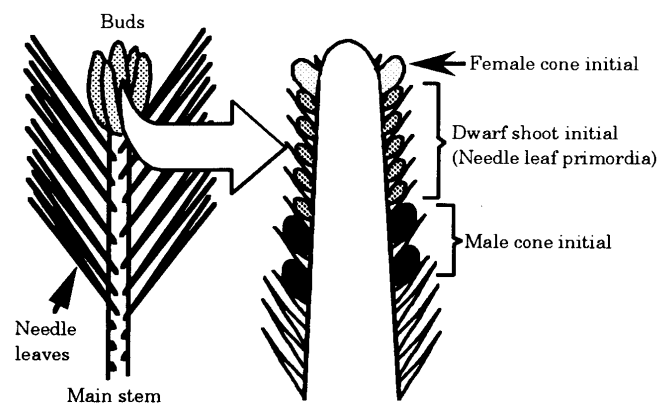


図-1. アカマツの冬芽の位置と冬芽の構造
The loci of terminal buds and the structures of buds of *Pinus densiflora*.

れなくなる12月下旬の冬芽長、翌1996年5月に開花した雄花の球花(以下、雄花)と雌花の球花(以下、雌花)の総数、雄花と雌花が開花した個体の割合、雄花と雌花が開花した冬芽の割合、1冬芽当りの雄花と雌花の着生数とした。

なお、本論では、新里の定義(10)にしたがって、冬芽内で節間伸長がおこったことで、10 mm以上の緑色の伸長部分をもった冬芽を土用芽とした。

各処理区の供試個体数と観察対象の冬芽の数は、2月20日区(供試個体25個体、冬芽161個)、以下順に、3月2日区(25個体、152個)、3月12日区(24個体、144個)、3月22日区(25個体、148個)、野外区(25個体、146個)であった。

供試個体の育成管理は、窒素、リン酸、カリの濃度をいずれも200 ppmに調整した液肥(ハイポネックスジャパン社製)を月に1度1鉢当たり200 cc与えたほか、灌水は毎日1回にとどめた。

III. 結果と考察

1. 土用芽の発生状況

図-2に、各処理区の土用芽の発生率を示した。これによると、2月20日区の土用芽発生率は90.1%、3月2日区は84.9%、3月12日区は61.8%、3月22日区は48.0%、野外区は45.2%であった。とくに、2月20日区の土用芽の発生率は高く、野外区の発生率の約2倍になった。

図-3に、12月下旬に測定した処理区別の供試個体の冬芽の長さを示した。これによると、2月20日区の冬芽長は 65.4 ± 47.7 mm、3月2日区は 46.9 ± 29.8 mm、3月12日区は 28.9 ± 18.4 mm、3月22日区は 23.2 ± 13.1

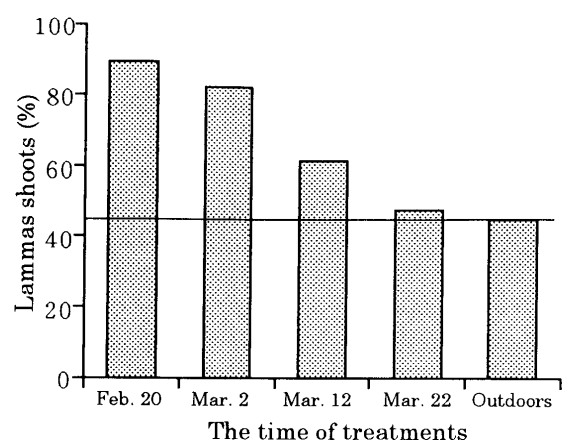


図-2. 野外区と2月20日、3月2日、12日、22日から5月21日まで加温処理したアカマツの土用芽の発生率の比較

The percentages of lammas shoot formation in the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

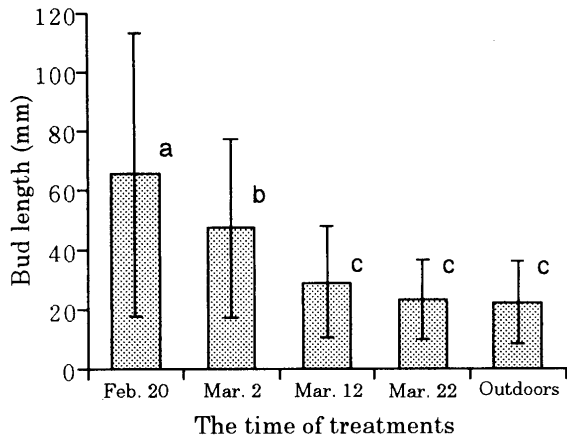


図-3. 野外区と2月20日, 3月2日, 12日, 22日から5月21日まで加温処理したアカマツの冬芽長の比較

The bud lengths of the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

異なるアルファベット記号は1%の有意水準で差があることを示す。

The same letters are not significantly different at the 1% levels (Duncan's multiple range test).

mm, 野外区は 22.1 ± 13.9 mm であった。これら各処理区間の冬芽長について, Duncan の多重検定を行ったところ, 3月12日区, 3月22日区および野外区の間では, 有意な差は認められなかったが, 3月12日区, 3月22日区および野外区と2月20日区の間, および3月12日区, 3月22日区および野外区と3月2日区の間で, 有意な差が認められた ($p < 0.01$)。

以上のように, これまでの知見(7)と同様に, 加温処理の開始時期が早いほど, 土用芽の発生率が高くなり, 冬芽の長さが大きくなることが確認された。

2. 翌春の雄花, 雌花の開花状況

図-4に, 各処理区の雄花ならびに雌花が開花した冬芽の割合を示した。これによると, 2月20日区で雄花が開花した冬芽の割合は13.0% (21/161芽), 3月2日区は23.0% (35/152芽), 3月12日区は1.4% (2/144芽), 3月22日区は6.1% (9/148芽), 野外区は6.2% (9/146芽)であった。2月20日区, 3月2日区の雄花が開花した冬芽の割合は, それぞれ, 野外区の2倍, 3倍になった。一方, 雌花についてみると, 2月20日区で雌花が開花した冬芽の割合は0.6% (1/161芽), 3月2日区は5.3% (8/152芽), 3月12日区は4.2% (6/144芽), 3月22日区は8.1% (12/148芽), 野外区は10.3% (15/146芽)であった。2月20日区において雌花が開花した冬芽の割合は, 野外区の1/17程度にとどまった。

図-5に, 各処理区における1冬芽当りに着生した雄花, 雌花の数を示した。これによると, 1冬芽当りの雄花数は, 2月20日区で 25.2 ± 26.7 個, 3月2日区で $12.9 \pm$

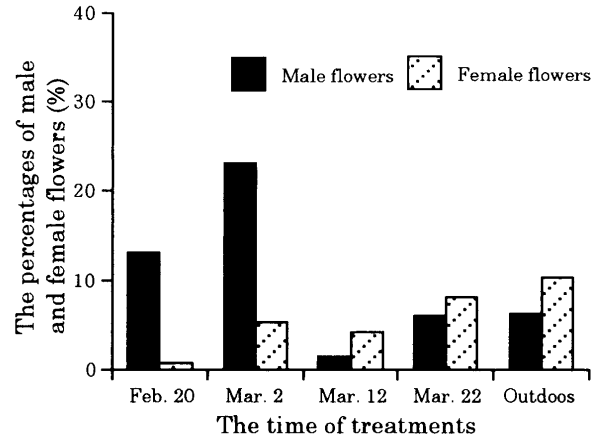


図-4. 野外区と2月20日, 3月2日, 12日, 22日から5月21日まで加温処理したアカマツで翌春に雄花と雌花を開花した冬芽の割合

The percentages of the buds that had male and female flowers in the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

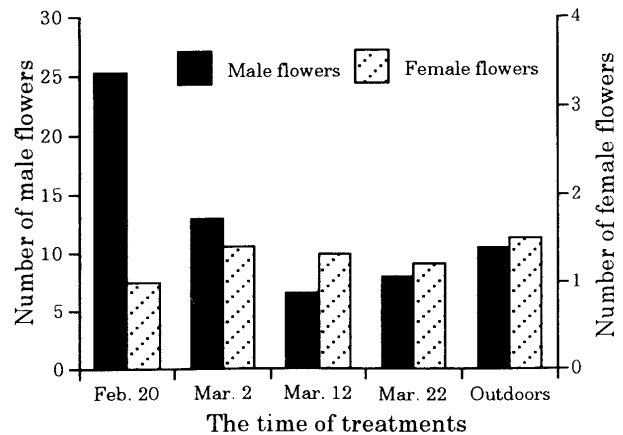


図-5. 野外区と2月20日, 3月2日, 12日, 22日から5月21日まで加温処理したアカマツで翌春に1冬芽当りに着生した雄花と雌花の数

The number of male and female flowers per bud in the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

17.2個, 3月12日区で 6.5 ± 7.8 個, 3月22日区で 7.8 ± 5.2 個, 野外区では 10.4 ± 9.2 個であった。これらについて Duncan の多重検定を行ったところ, 2月20日区と野外区の間で, 有意な差が認められた ($p < 0.05$)。これに対し, 1冬芽当りに着生した雌花数は, いずれの処理区でもほぼ同じ数であった。

以上のように, 雄花が開花した冬芽の割合は, 加温開始時期の早かった2月20日区と3月2日区で高くなり, 1冬芽当りに着花した雄花の数も2月20日区で多くなった。

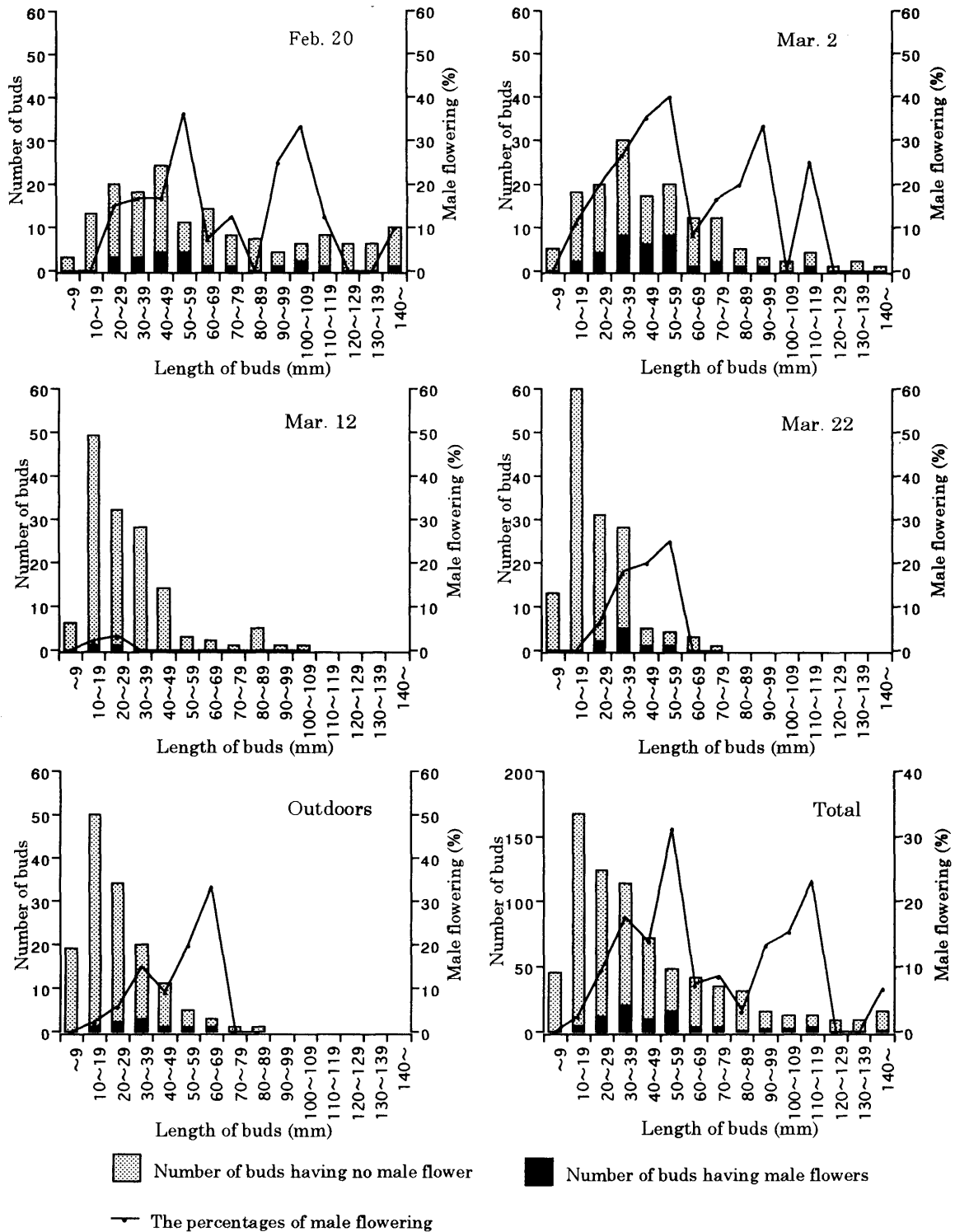


図-6. 2月20日区, 3月2日区, 3月12日区, 3月22日区および野外区の冬芽長別にみた雄花の開花した冬芽数とその割合

The number of buds with or without male flowers and the percentages of male flowering on the classes of bud lengths in the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

これに対し, 雌花が開花した冬芽の割合は処理区の中で2月20日区において最低となった。これらのことから, 2月下旬~3月上旬からの加温処理によって, 翌春の雄花の

開花数は増加するが, 雌花の開花数は少なくなると考えられた。

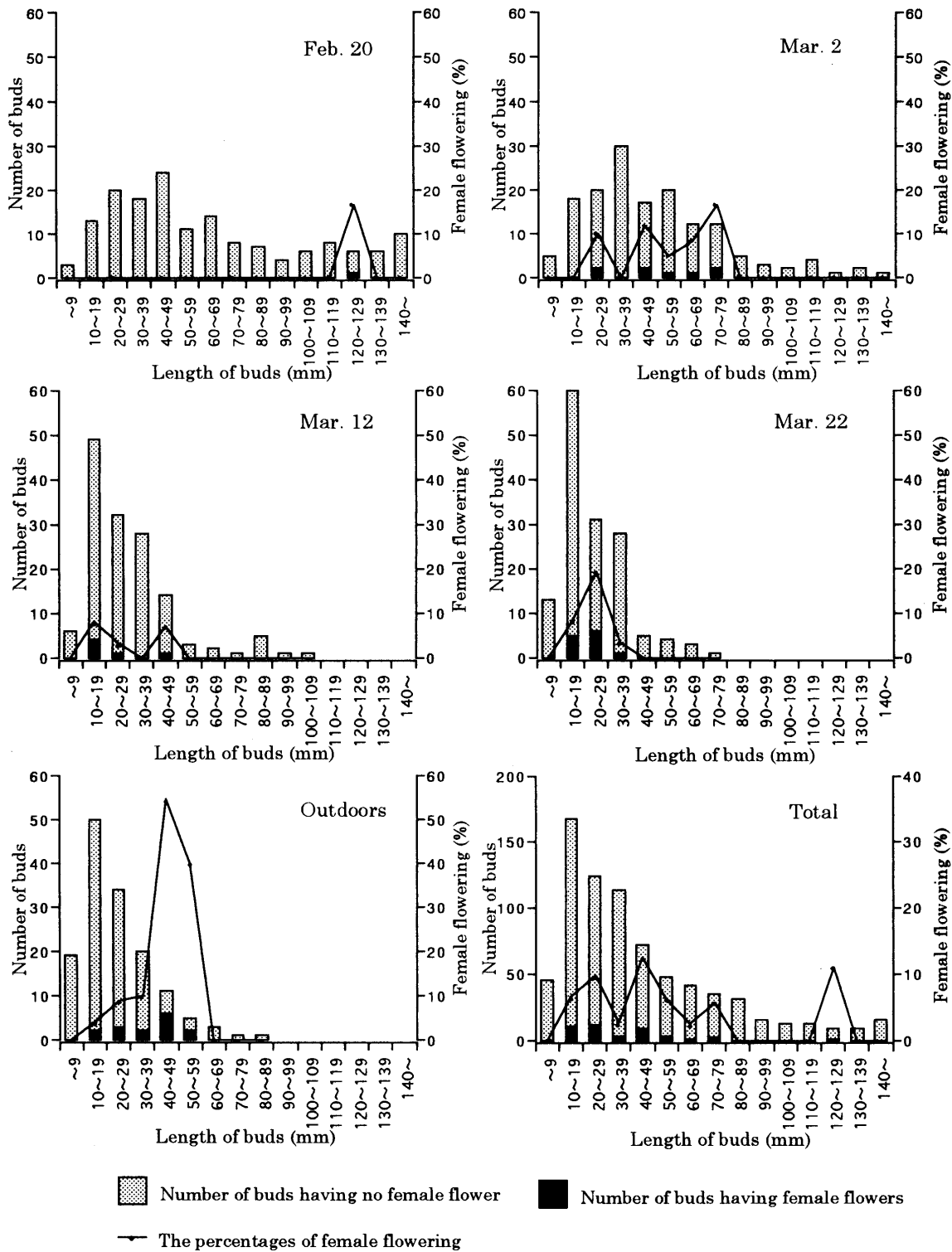


図-7. 2月20日区, 3月2日区, 3月12日区, 3月22日区および野外区の冬芽長別にみた雌花の開花した冬芽数とその割合

The number of buds with or without female flowers and the percentages of female flowering on the classes of bud lengths in the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

3. 土用芽の発生と翌春の雄花・雌花の開花との関係

これまでの知見では, アカマツの雄花の開花について, 前年の土用芽の発生との関連性が指摘されている(4)。そ

こで, 各処理区の土用芽の発生状況と雄花と雌花の開花状況の関係を検討した。

これまでに示した結果をみると, 雄花が開花した冬芽の

割合 (図-4) および 1 冬芽当りに着生した雄花の数 (図-5) は、土用芽発生率が高く、かつ 12 月下旬における冬芽長が大であった 2 月 20 日区と 3 月 2 日区で大きくなる傾向がみられた。一方、雌花が開花した冬芽の割合 (図-4) は、土用芽の発生率が低く、12 月下旬の冬芽長が小さい野外区で大となる傾向がみられた。これらのことから、土用芽の発生 (冬芽の二次成長) は雄花の分化を促進し、雌花の分化を抑制する可能性が考えられる。

そこで、土用芽の発生にともなう冬芽の伸長と雄花、雌花の分化の関係性を調べるため、各処理区の個々の冬芽について、12 月下旬の冬芽長と翌春の雄花、雌花の開花した冬芽数とその割合を示した (図-6, 7)。これによると、雄花の開花した冬芽の少なかった 3 月 12 日区を除いた全区で、冬芽長が 50~59 mm になるまでは、冬芽長が大きくなるにしたがって、雄花を着生した冬芽の割合が増加する傾向がみられた。しかし、冬芽長が 70 mm 以上になった場合には、雄花が開花した割合は減少した。また、全処理区の冬芽についても、雄花が開花した割合の最も高く

なった冬芽長は 50~59 mm の範囲であった。この結果から、雄花の分化は、冬芽長が 50 mm 程度にまで二次成長した冬芽内で、最も起こりやすくなると考えられた。

次に、各処理区における冬芽長と翌春の雌花の開花の関係についても同様に検討した。各処理区について、冬芽長別に雌花が開花した冬芽の割合をみると、翌春に雌花を開花した冬芽は、冬芽長が 11~123 mm の範囲でみられたが、個々の冬芽長と雌花の開花数の間には関連性はみられなかった。このように、本実験の結果からは、雌花の分化が、土用芽の発生によって抑制されるとはいえなかった。

筆者らの調査によって、通常、二次成長しなかった場合の冬芽の長さは、12 月下旬の休眠期には 5~20 mm 程度であることがわかっている。本実験では、春季の加温処理によって冬芽の二次成長を誘導し、冬芽長を 50 mm 程度まで増大させたことで、雄花の分化が促進されたと考えられた。しかし、二次成長によって 50 mm を上回る程度にまで大幅に伸長した冬芽では、必ずしも翌春に開花する雄花数が増加しなかった。

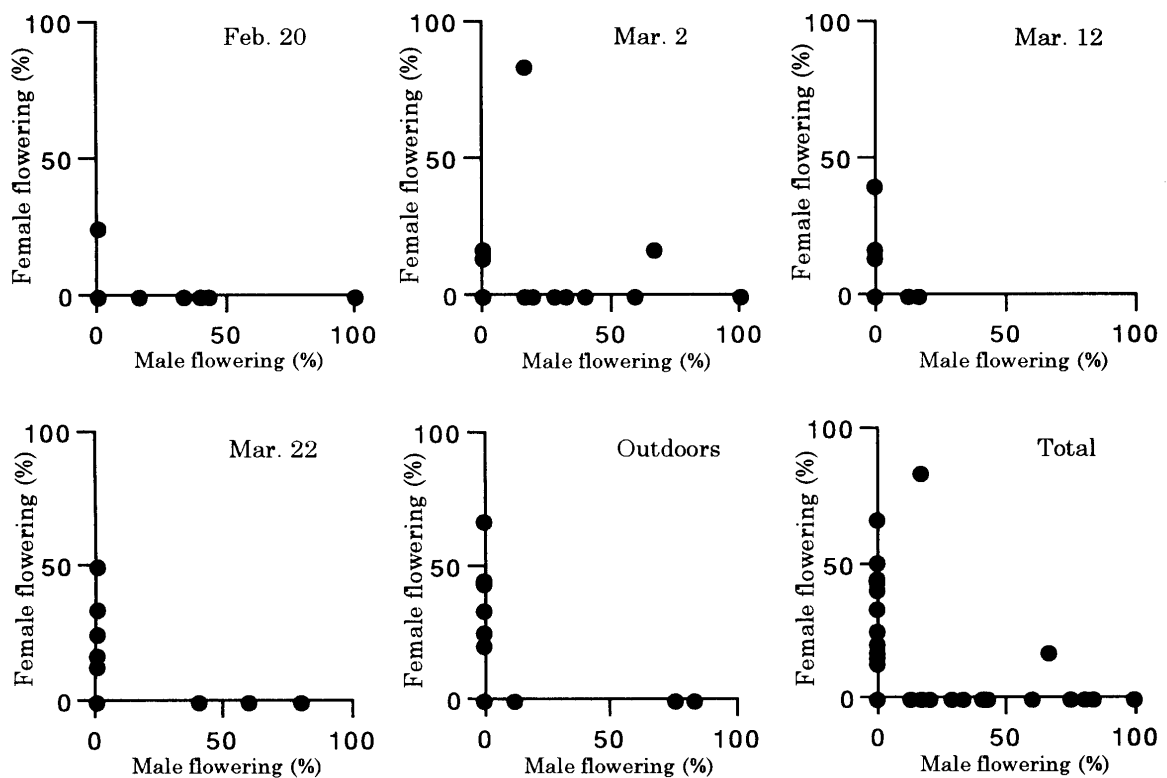


図-8. 2 月 20 日区, 3 月 2 日区, 3 月 12 日区, 3 月 22 日区および野外区における個体ごとの冬芽の雄花開花率と雌花開花率との関係

The relationships between the percentages of the male flowering and female flowering in each of the *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 2, Mar. 12, and Mar. 22 to May 21 and the control seedlings grown under outdoor condition.

5 個の冬芽をもつ個体において、雄花が開花した冬芽が 4 個、雌花が開花した冬芽が 0 個だった場合、雄花開花率 80% (=4/5 個)、雌花開花率 0% (=0/5 個) の点にプロット。

In the case that one seedling with five buds had male flowers in 4/5 of the buds and no female flower in any bud, a symbol (●) was plotted at 80% (=4/5) on the horizontal axis for indicating male flowering rates and 0% (=0/5) on the vertical axis for female flowering rates.

一方、本実験では、野外区を含むいずれの処理区の個体ともわずかな例外を除いて、全く開花しないか、雄花か雌花の片方だけを開花させた(図-8)。このため、あたかも雄株、雌株に別れたような状況となった。さらに、雄花の数が処理区中で最大であった2月20日区では、雌花の数は最小となり、加温開始時期が遅くなるにしたがって雄花の数は減少した(図-6)。なお、冬芽長と雌花数の間には直接的な関係は認められなかったが、上記の結果を検討すると、アカマツの冬芽において、雄花原基と雌花原基の分化は両立しにくくなっている可能性がある。このため、2月20日区のように、翌春に雄花の開花数が多く、雌花の開花数が少なくなった植物個体では、土用芽の発生によって、冬芽内の雄花原基の形成が促進され、その結果として、雌花原基の形成が進まなかった可能性が考えられた。

IV. おわりに

温帯域に生育し、冬季に休眠するアカマツの冬芽の場合、冬季から春季にかけての温度条件は、休眠解除期、冬芽の内的成長期、フラッシュ開始の各生育プロセスの進行と深く関係している(6)。このため、温暖化による気温の上昇は、春のフラッシュの開始時期の早晩に大きな影響を与えるものと考えられている(6)。

本実験の春季の加温処理によってフラッシュが早まったことで、連鎖的に冬芽内における葉原基の形成開始も早まったとみられる。このため、冬芽が二次成長するために必要とされる90~100程度の数の葉原基(6, 7)が休眠導入前に多くの冬芽内で形成され、結果的に土用芽の発生が誘導されたと考えられる。したがって、何らかの要因で春のフラッシュが遅くなった場合には、葉原基の形成開始時期も遅くなるため、冬芽内の葉原基数は秋までに90~100程度にまで増加せず、土用芽の発生率は低下すると考えられる。

温暖化などの影響によってアカマツの春のフラッシュが大幅に早まった場合、連鎖的に土用芽は多発されると考えられる。そして、二次成長によって冬芽長が50 mm程度にまで伸長した場合には、翌春の雄花の開花数が大幅に増加する一方で、雌花の開花数は減少すると考えられる。逆

に、他の環境変化によってアカマツのフラッシュ開始が大幅に遅れ、土用芽の発生が抑制された場合には、翌春の雄花の開花数が減少すると考えられる。

以上の結果、アカマツにおいて、フラッシュの開始時期が変動することによって、連鎖的にアカマツの雄花と雌花の性比が変化すると考えられる。このことは、温暖化などの環境変化がアカマツの栄養成長と生殖成長の双方に影響することを示している。しかしながら、本件については不明な点も多く、今後、年間を通じた温暖化実験を実施するなどして、さらに詳しく検討する必要がある。

引用文献

- (1) Hanawa, J. (1967) Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* I. Growth periodicity and structure of the terminal vegetative shoot apex. Bot. Mag. Tokyo 79: 236-246.
- (2) 畑野健一・佐々木恵彦(1987)土用芽の生長。(樹木の生長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編著, 383 pp, 養賢堂, 東京). 169-171.
- (3) 池本彰夫(1972)長日条件下におけるアカマツ稚苗の栄養生長に関する研究. 群馬林試特報2: 1-77.
- (4) 櫛田達矢・万木 豊・永田 洋(1995)アカマツの土用芽発生と着花に及ぼす温度と日長の影響. 日林論 106: 385-388.
- (5) Nagata, H. (1968) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (III) Photoperiodism in the terminal buds of the second year seedlings. J. Jpn. For. Soc. 50: 174-180.
- (6) Nagata, H. (1968) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (IV) Photoperiodism in the terminal buds in the stage of formation in second-year seedlings. J. Jpn. For. Soc. 51: 85-90.
- (7) 永田 洋・櫛田達矢・万木 豊(1994)アカマツにおける土用芽の誘導. 日林誌 76: 361-363.
- (8) 中島敦司・養父志乃夫・櫛田達矢・永田 洋(1997)サザンカにおける土用芽の発生と花芽の形成および開花の関係. 日林誌 79: 69-75.
- (9) Owens, J. N. (1991) Flowering and seed set. In Physiology of trees. Raghavendra, A. S. (eds.), 509 pp, John Wiley & Sons, Inc., New York, 247-271.
- (10) 新里孝和(1984)マツ属の生長におよぼす日長と気温の影響. 琉大農学報 31: 233-278.
- (11) Wareing, P. F. (1957) Reproductive Development in *Pinus sylvestris*. In The physiology of forest trees. Thimann, K. V. (eds.), 678 pp, Ronald Press, New York, 643-654.

(1998年7月21日受付, 1998年12月17日受理)