

## 論 文

## 春季の加温処理によるアカマツの土用芽の誘導

櫛田 達矢<sup>\*1</sup>・中島 敦司<sup>2</sup>・永田 洋<sup>1</sup>

櫛田達矢・中島敦司・永田 洋：春季の加温処理によるアカマツの土用芽の誘導 日林誌 81：57～64，1999 アカマツの冬芽内の葉原基の形成経過と日長反応性の関連から，土用芽の発生要因を検討した。1年生苗を2月20日，3月7，22日の各日からガラス室で加温処理した後，5月22日に野外に搬出し，主軸の先端に形成された冬芽の土用芽の発生状況を調査した。その結果，早い時期から加温した個体ほど，より早い時期に冬芽内の節間が伸長し始め，土用芽の発生率も高く，二次伸長量も大きくなった。また，3月6日から6月4日まで加温した処理区（加温区）と無加温区の冬芽を定期的に採取し，冬芽内に形成された葉原基の数を解剖学的方法で調べたところ，加温区では冬芽内の節間で急激な伸長の認められた8月中に，90以上の葉原基の形成が確認された。一方，無加温区で90以上の葉原基が確認されたのは9月上旬の短日条件になってからであり，節間の急激な伸長はみられなかった。以上の結果，アカマツの土用芽とは，90～100程度まで葉原基を形成した冬芽において，その内部の節間が野外の14時間以上の長日条件で伸長成長したのと考えられた。

キーワード：アカマツ，加温，土用芽，日長，葉原基

Kushida, T., Nakashima, A., and Nagata, H.: Lammas shoot induction in *Pinus densiflora* by heating in spring. *J. Jpn. For. Soc.* 81: 57~64, 1999 The potted, two-year-old seedlings of *Pinus densiflora* were transferred into a greenhouse from the outdoors on February 20, March 7, and 22, 1990, before the initiation of spring flush. On May 22, 1990, the plants were returned to the outdoors. The earlier the seedlings were transferred into the greenhouse, the earlier the second flush started, the greater the percentages of Lammas shoot elongation were, and the larger the amounts of the secondary flush were. In the second experiments, potted seedlings were divided into two groups: 1) 139 plants grown in the greenhouse from March 6 to June 4, 1990 (heated), and 2) 237 plants grown under outdoor conditions (non-heated). The terminal buds of the seedlings in both treatments were periodically sampled and the number of leaf primordia formed on the buds was counted with a microscope. In the heated seedlings, more than 90 leaf primordia were observed in August when rapid internodal elongation in the buds occurred. While more than 90 leaf primordia were observed in the non-heated seedlings in September under short-day conditions, the internodal elongation did not occur. It can be concluded that Lammas shoots in *Pinus densiflora* are the elongated buds, which have formed 90 through 100 leaf primordia under 14 h day length or more.

**Key words:** day length, heating, Lammas shoot, leaf primordia, *Pinus densiflora*

## I. はじめに

アカマツ *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. は，中部日本においては3月下旬から4月上旬に冬芽の一次伸長であるフラッシュ成長を開始する。この時，針葉束と針葉束の間の節間伸長にともなうシュートの伸長と，針葉束の展開がみられる。この一次伸長は，5月下旬から6月上旬には終了し，各シュートの頂端に再び冬芽を形成する(4, 9, 12)。これらの冬芽の大半は，形成後すぐには成長を再開しない。一般にアカマツの冬芽は，秋季の休眠導入，低温遭遇による休眠解除，内的成長の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。ところが，一部の冬芽は休眠導入される以前の8月頃に二次伸長を示すことがあり，これらは土用芽(Lammas shoots)と呼ばれている。さらに，アカマツの土用芽は，他樹種よりも高い確率で発生するが，その二次伸長量は大きくないとされている(6, 8, 23)。

アカマツをはじめとする北方系マツ類の土用芽の発生要因については，移植によるストレス(20)，光強度(21)，

前年の栄養条件(1)，温度や日長の影響(23)等，生育環境との関連から報告されている。他方では，産地特性を主体とした遺伝的特性(3)，植物ホルモンの関与も示唆されている(2, 19, 22)。これらの知見から，マツ類の土用芽は，日長，温度，内生的な植物ホルモンの作用が複合することで発生する生物季節現象と考えられている(7)。

一方，櫛田，永田ら，あるいは新里らは，アカマツの冬芽の成長過程を日長条件との関連で解析し，以下のような成長特性を明らかにしている(11~16)。①前年度に形成され，冬の低温に遭遇した冬芽では長日成長性が完全に消失している。②冬休眠が解除された後，開芽が可能な温度条件下において急激な一次伸長を示す。この時，冬芽のおかれた日長条件の違いによって節間伸長量には差はみられるが，展開する針葉数(針葉束数)と展開速度，伸長開始および停止の各時期，その後の冬芽形成時期はほぼ同じである。③春の一次伸長の停止とともに，一次枝の先端に新たに冬芽が形成され，その4~5週間後から冬芽内に葉原基が形成され始める。④冬芽内に葉原基が形成されても，葉原基束の数が40程度までの発育初期の段階では，いか

\* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author)

<sup>1</sup> 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 1515)

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

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

なる日長条件下でも、節間伸長をとまなう伸長成長はおこらない。⑤冬芽内の葉原基束の数が40~80程度の发育段階における開芽の限界日長は18時間以上である。葉原基束数100以上の发育後期の段階では、開芽の限界日長は14時間程度にまで短縮される。さらに、アカマツの分布地域では、葉原基の形成が終了する前に開芽の限界日長以下の短日条件に移行し、二次伸長である土用芽の形成が抑制されるとみられる。なお、14時間日長は冬芽の休眠を導入する限界日長でもある。⑥最低温度18°C以上、18~20時間日長の冬芽が休眠を導入されない温度、日長条件下においてアカマツの幼木を生育させると、枝なし連続成長(foxtail)を誘導することができる。

上記の①~⑥は、アカマツの土用芽発生メカニズムを検討する上で重要な知見を与えるものである。しかし、いずれも、アカマツの外部形態的な成長経過を観察した結果から判断した成長特性であり、内部形態を検討した上での結論はみられていない。特に、冬芽内の葉原基の形成経過と日長反応性の関連について示した③、④、⑤は、考察の域を出ないものと理解される。そこで本論では、上記①~⑥の知見を踏襲し、解剖学的な視点から冬芽内の葉原基の形成過程と日長反応性の関係性を検討した。さらに、得られた結果から、アカマツの土用芽の発生要因を考察したので報告する。

## II. 材料と方法

### 1. 春季の加温処理による土用芽の誘導実験(実験1)

本実験は、三重県津市の三重大学構内で行った。供試材料は、マサ土、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量混合した培養土を入れた直径27cm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1年生のアカマツ苗を用いた。

1989年2月25日に植えつけた供試個体を野外で育成し越冬させた後、1990年の春のフラッシュを開始する前の、2月20日、3月7日、22日の各日に、供試個体の一部を自然日長条件のガラス室内に搬入し(以下、加温処理とする)、これらのすべてを5月11日に再び野外へ戻した。以上に示した加温区は、温室への搬入開始の日程の違いによって、2月20日、3月7日、3月22日加温開始区とし、これらの区とは別に、加温処理を実施せずに自然の条件下で育成した無加温区を加えた。各処理区の一次伸長の終了日は、2月20日加温開始区で4月22日±5日、3月7日加温開始区で4月30日±6日、3月22日加温開始区で5月3日±6日、無加温区では5月21日±7日であった。以上のような条件におかれた供試個体を対象に、一次伸長の停止後に一次枝の先端に形成された冬芽の二次伸長、すなわち土用芽の発生状況を調べた。

調査は、供試個体の主軸の頂芽、側芽の双方を対象に実施した。調査項目は、冬芽の发育が完全に停止した12月下旬の冬芽長、それまでの土用芽の発生率および針葉を展開した冬芽の割合(針葉展開率)とした。さらに、観察対

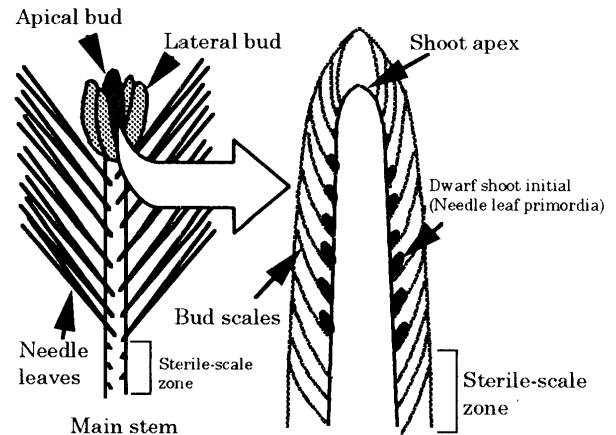


図-1. アカマツの頂芽と側芽の位置とその構造  
Diagrams illustrating the loci of apical and lateral buds (left) and the structures of a bud (right) in a *Pinus densiflora* seedlings.

象の冬芽の先端部分に、後述する図-6に示したような状況で土用芽の先端に新しい冬芽(以下、新冬芽とする)が形成された場合、その新冬芽の形成率を求めた。

一方、本論では、一次伸長の停止後、主軸の先端に形成された頂芽(Apical bud)、側芽(Lateral bud)(図-1)の個々の冬芽を調査対象に、これらの中で10mm以上の緑色の伸長部分を持った冬芽を土用芽(Lammas shoots)とした。したがって、土用芽の発生時期は、冬芽に緑色の伸長部分が10mm以上に達した時点とした。このように、本論での土用芽の定義には、新里(23)の認められた長芽(long bud)を含めた。なお、通常、土用芽は伸長する芽の部位の違いによって、頂芽からのものを(Lammas shoot)、側芽からのものを(proleptic shoot)、腋芽からのものを(sylleptic shoot)に分けられている。さらに、全体を慣習的に(Lammas shoot)ということが多く(7)、本論もこの定義にしたがって記載した。

各処理区の供試個体数と観察対象の頂芽および側芽の数は、2月20日加温開始区(供試個体19個体、頂芽19個、側芽85個)、以下順に、3月7日加温開始区(21個体、21個、87個)、3月22日加温開始区(14個体、14個、62個)、無加温区(23個体、23個、99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200ppm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200cc与えたほか、毎日1回の灌水を与えることにした。

### 2. 冬芽の发育と土用芽の発生の関係の解析(実験2)

供試材料には、実験1と同様の素焼き鉢および培養土で育成した、三重県鈴鹿市産の1年生のアカマツ苗を用いた。1995年2月21日に植えつけた供試個体を野外で育成し越冬させた後、1996年の一次伸長開始前の3月6日から6月4日までの90日間、最低気温15°C以上、20時間日長条件(自然光に加え、不足の日長時間を植物体上部で約500ルクスになるよう昼光色蛍光灯で補光して調節)の

ガラス室内で加温処理を行った。その後、これらの供試個体を野外に搬出し、加温処理を行わなかった無加温区の個体とともに、冬芽の発育と土用芽の発生状況を調べた。さらに、10~15日間隔で冬芽のサンプルを採取し、これらの内部形態を後述する解剖学的な手法によって観察した。なお、加温区と無加温区の一次伸長の停止時期は、それぞれ4月28日±13日、5月16日±6日であった。

解剖学的な観察に用いた冬芽のサンプルは、6月4日より、加温区では15日間隔で11月16日まで、無加温区では10日間隔で11月21日まで、各個体の主軸の頂端部の6~12個の頂芽から採取した。採取したサンプルはFAA固定液（ホルマリン：酢酸：70%アルコール=5：5：90，v/v）で24時間以上固定した後、一昼夜水洗して、エタノールとブタノールのシリーズで脱水し、パラフィン（融点52~54°C：56~58°Cのパラフィン=1：1）で包埋した。このようにして作成したパラフィンブロックを、回転式マイクロトームで厚さ10 μmに切断し、その中央縦断切片（図-7,8）をサフラニンとファストグリーンで二重染色して、観察用のプレパラートを作成した。

次に、光学顕微鏡を用い、上記の手法によって作成したプレパラート上で確認された葉原基の数を計測した（図-1, 7, 8）。さらに、細胞内で染色体の存在が確認された細胞は細胞分裂期にあると考え、茎頂分裂組織において、細胞分裂期にある細胞の数を数えた。なお、細胞分裂期にある細胞が観察されない場合は茎頂分裂組織の細胞の分裂が停止していると判断した。

各処理区の供試個体数は、加温区139個体、無加温区237個体とした。これらのうち、肉眼による観察に用いた個体数と観察対象の頂芽および側芽の数は、それぞれ、加温区で個体数13個体、頂芽13個、側芽13個、無加温区では同様に30個体、30個、30個とした。また、供試個体の育成管理は、実験1に準じた。

### III. 結果と考察

#### 1. 春季の加温処理による土用芽の誘導（実験1）

実験1の結果を表-1に示す。これによると、頂芽、側芽ともに、加温開始時期の早い処理区ほど、冬芽長が大きくなった。さらに、測定した冬芽のうち、土用芽となった冬芽の割合も、同様に加温開始時期の早い処理区ほど多くなった。

また、各処理区の冬芽のうち、土用芽（Lammas shoots）になった冬芽の大きさを比較してみた（図-2）。これによると、2月20日加温開始区と3月7日加温開始区では、頂芽、側芽ともに土用芽の長さが100 mm以上に達するものがみられた。また、側芽について土用芽の大きさをDuncanの方法によって多重検定したところ、加温開始時期の早い処理区ほど冬芽長が大きくなった（ $p < 0.01$ ）。これらの結果より、春のフラッシュ前の加温処理の開始時期を早くすることで、土用芽の発生率が高くなり、二次伸長量も大きくなることが明らかになった。

ここで、一般的なアカマツの主軸の頂端付近の形態をみると、冬芽の基部には葉原基の形成されない部位（以下、ステライルとする（16））があり、その上部に葉原基が形成される（図-1）。本実験では、アカマツの二次伸長は、節間成長が基部から始まり、求頂的に進んだ。

一方、針葉を展開した冬芽は少なかったが、その中でも加温開始時期の早い処理区において、針葉が展開した冬芽の割合（針葉展開率）は大きくなった。そして、針葉を展開した冬芽はすべて、ステライル部の節間の伸長が完了し、ステライル部の上部にある葉原基を形成した節位まで節間の伸長が進んだものであった。

また、新冬芽（観察対象の冬芽の先端部分に新たに形成された冬芽）を形成した冬芽の割合は、2月20日加温開始区において大きくなった。新冬芽の形成は、土用芽の発生と何らかの関係があると考えられたが、その検討は、実

表-1. 加温処理時期の違いがアカマツの形態形成に及ぼす影響

Effects of heating time on Lammas shoot formation in *P. densiflora* seedlings.

		The time of heating treatments			
		Feb. 20	Mar. 7	Mar. 22	Non-heated
No. of plants		19	21	14	23
No. of buds	Apical	19	21	14	23
	Lateral	85	87	62	99
Bud length (mean±SD) (mm)	Apical*	42.5±43.2 <sup>a</sup>	34.3±34.8 <sup>a</sup>	16.9±4.8 <sup>b</sup>	18.4±14.6 <sup>b</sup>
	Lateral**	45.2±30.2 <sup>a</sup>	36.9±26.1 <sup>a</sup>	26.3±15.0 <sup>b</sup>	18.4±13.1 <sup>c</sup>
Percentages of Lammas shoot formation (%)	Apical	52.6	52.4	28.6	13.0
	Lateral	76.5	75.9	66.1	40.4
Percentages of needle leaf expansion (%)	Apical	5.3	14.3	0.0	0.0
	Lateral	14.1	6.9	3.2	1.0
Percentages of new bud formation (%)	Apical	26.3	4.8	7.1	4.3
	Lateral	16.5	2.3	1.6	0.0

\*\*\* Means with common letters within rows are not significantly different at the 5% levels (Duncan's multiple range test).

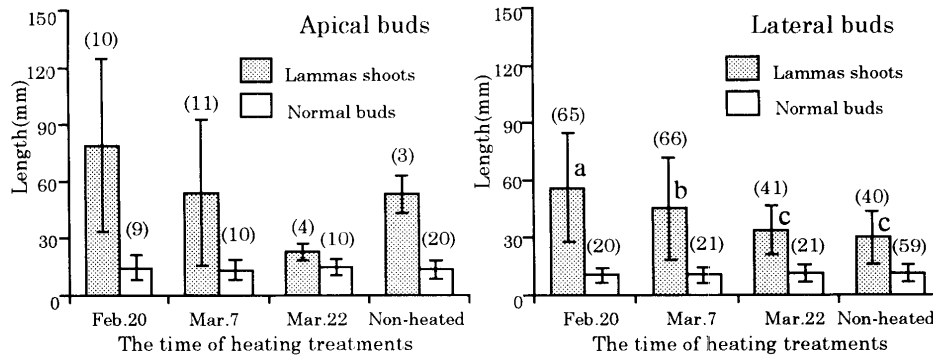


図-2. 無加温と2月20日, 3月7日, 3月22日から5月11日まで加温処理したアカマツの土用芽 (Lammas shoots) と土用芽にならなかった冬芽 (Normal buds) の大きさの比較

Lengths of Lammas shoots and normal buds of *P. densiflora* seedlings heated from Feb. 20, Mar. 7, and Mar. 22 to May 11.

エラーバーは標準偏差を示す。括弧内の数値は各処理区の土用芽と土用芽にならなかった冬芽の数を表す。異なるアルファベットは1%の水準で有意であることを示している。

The data of control seedlings were also indicated as non-heated. Error bars represent standard deviations. Values in parentheses are the numbers of Lammas shoots and normal buds. Means accompanied by the same letter are not significantly different at the 1% level (Duncan's multiple range test).

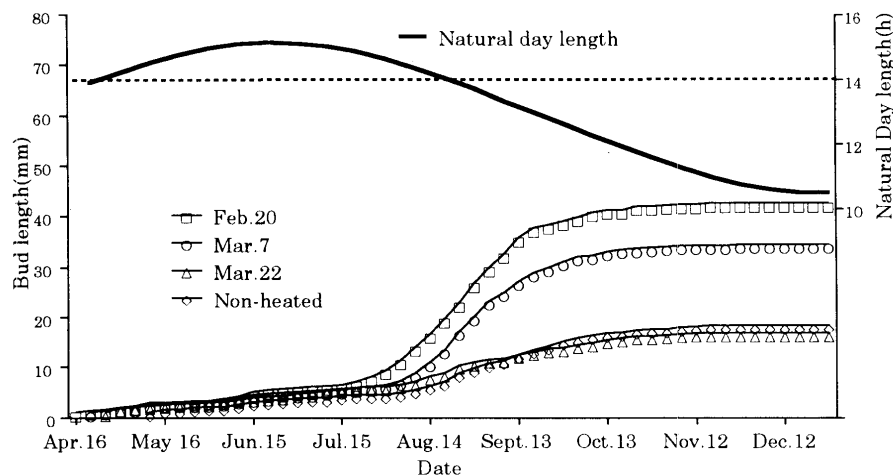


図-3. 加温区と無加温区のアカマツの冬芽の成長パターンと三重県津市における自然日長の変化

The growth patterns of buds in heated and non-heated *P. densiflora* seedlings and changes in day length (Tsu, Mie pref.).

□, 2月20日から5月11日まで加温処理; ○, 3月7日から5月11日まで加温処理; △, 3月22日から5月11日まで加温処理; ◇, 無加温 (野外条件)。  
 □, Heated from Feb. 20 to May 11; ○, Heated from Mar. 7 to May 11; △, Heated from Mar. 22 to May 11; ◇, Non-heated (outdoors).

験2の結果をもとに行い, 後述する。

図-3に, 各処理区の頂芽の成長曲線 (平均) と実験を行った三重県津市における自然日長を示した。なお, 自然日長は, 日の出から日の入りまでの時間に, 薄明時間を考慮し, 一律に40分を加えた時間とした。

2月20日加温開始区および3月7日加温開始区では, 14時間以上の長日条件の続く8月上旬~中旬から急激な冬芽長の増大が認められたが, 3月22日加温開始区お

び無加温区では, 期間を通じ, 急激な冬芽長の増大が認められなかった。また, 急激な冬芽長の増大を示した2月20日加温開始区および3月7日加温開始区でも, 9月中旬以降には冬芽長の増大が鈍り, この結果, 各処理区とも10月下旬までに完全に冬芽長の増大が停止した。

前述のように, アカマツでは, 冬芽内に形成された葉原基の数が増加すること, つまり冬芽の発育が進むことによって, 冬芽の伸長成長を可能にする限界日長の時間が短

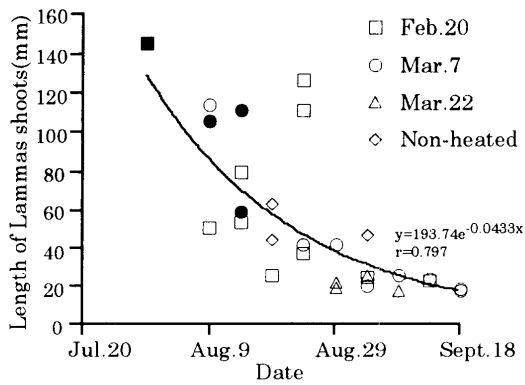


図-4. 加温区と無加温区のアカマツの土用芽の発生時期と12月下旬に測定した土用芽の長さの関係

The relationship between the starting dates of secondary flush and Lammas shoot lengths measured in late December in heated and non-heated *P. densiflora* seedlings.

□, 2月20日から5月11日まで加温処理; ○, 3月7日から5月11日まで加温処理; △, 3月22日から5月11日まで加温処理; ◇, 無加温(野外条件). ■, ●, 針葉を展開した土用芽.  
□, Heated from Feb. 20 to May 11; ○, Heated from Mar. 7 to May 11; △, Heated from Mar. 22 to May 11; ◇, Non-heated (outdoors). ■, ●, Lammas shoots with expanded needle leaves.

縮され、野外の長日条件下でも二次伸長が可能になることが知られている(14)。本実験では、加温開始の早い処理区ほど、より早い時期に急激な冬芽長の増大がみられたが、これは、加温開始の早い処理区ほど、より早い時期に、冬芽が野外の長日条件下で二次伸長を可能になる段階にまで発育した結果と考えられる。早春の加温処理による土用芽の誘導は、サザンカでもみられる(18)。アカマツのように春期に一度フラッシュした後は、ほとんど伸長しない樹木のうち、いくつかの樹種では、早春の加温処理による土用芽の誘導が可能なものと考えられる。

図-4に、冬芽の二次伸長を開始した時期と、冬芽長の増大がまったく認められなくなった12月下旬の冬芽長の大きさの関係を示す。冬芽の二次伸長は、2月20日加温開始区で7月下旬、3月7日加温開始区で8月上旬、3月22日加温開始区と無加温区では8月中旬から始まった。冬芽長は、二次伸長を開始した時期の早かった冬芽ほど大きくなる傾向がみられた。また、針葉を展開した冬芽は、二次伸長の開始が早く冬芽長の大きくなったものであった。

## 2. 冬芽の発育と土用芽の発生の関係(実験2)

実験2の土用芽の発生状況を表-2に示した。これによると、頂芽、側芽ともに最終的な冬芽長は無加温区より加温区の個体で大きく、土用芽の発生率も高かった。このように、実験1に引き続き、実験2においても、春のフラッシュ成長開始前の加温処理によって土用芽が誘導されることが明らかとなった。

加温区および無加温区におかれた個体の、一週間に形成

表-2. 3月6日から6月4日までの加温処理がアカマツの形態形成に及ぼす影響  
Effects of heating from Mar. 6 to Jun. 11 on Lammas shoot formation in *P. densiflora* seedlings.

	Treatments	
	Heated	Non-heated
No. of plants	13	30
No. of buds	Apical	13
	Lateral	30
Bud length (mean±SD) (mm)	Apical	26.7±22.1*
	Lateral	35.7±10.1**
Percentages of Lammas shoot formation (%)	Apical	23.1
	Lateral	92.3
Percentages of needle leaf expansion (%)	Apical	0.0
	Lateral	7.7
Percentages of new bud formation (%)	Apical	0.0
	Lateral	7.7

Symbols: \* = significantly different from non-heated plants at the 5% level, and \*\* = at the 1% level. (Two sample *t* test).

された葉原基の数とその累積値を図-5 A, B に、一週間あたりの冬芽長の増加量とその累積値を図-5 C, D に示す。これによると、葉原基の形成が確認された時期は、概ね、加温区の個体の冬芽では6月中旬から、無加温区のものでは7月中旬からであった。このように、春のフラッシュ成長開始前の加温処理によって、冬芽の発育が早く進むことは明らかである。

加温区の個体では、8月上旬から二次伸長にともなう急激な冬芽長の増大が始まり、14時間以上の長日条件の続く8月下旬までに顕微鏡切片から確認された葉原基の総数は20個以上に達した。これに対し、無加温区の個体では、いずれの時期でも急激な冬芽長の増大はみられず、8月下旬までに認められた葉原基の数は約15にとどまった。そして、無加温区の個体において、冬芽内の葉原基数が20個以上に達した時期は、野外の日長が短くなった9月上旬以降であった(図-5 A, B)。

これらの結果から、アカマツが二次伸長をするためには、14時間以上の長日条件の続く時期までに、顕微鏡による冬芽の中央縦断切片の観察オーダーで冬芽内に20個以上の葉原基が形成される必要があると考えられた。さらに、無加温区の個体で急激な二次伸長がみられなかった要因は、長日条件の続く8月下旬までに、冬芽内に一定以上の数の葉原基が形成されなかったためと考えられた。

本論では、冬芽の内部形態の観察を中央縦断切片によって行ったため、計測される葉原基の数は、実際に冬芽内に存在している葉原基の総数とは異なる。このため、実際の葉原基の数を知らするためには、顕微鏡切片で測定した値から推定することになる。東京におけるアカマツの葉原基の形成期間は概ね7月から9月であり、その後、春のフラッシュまで葉原基の形成はおこらないことが明らかにされている(5)。本実験の無加温区では、10月中旬以降、葉原基

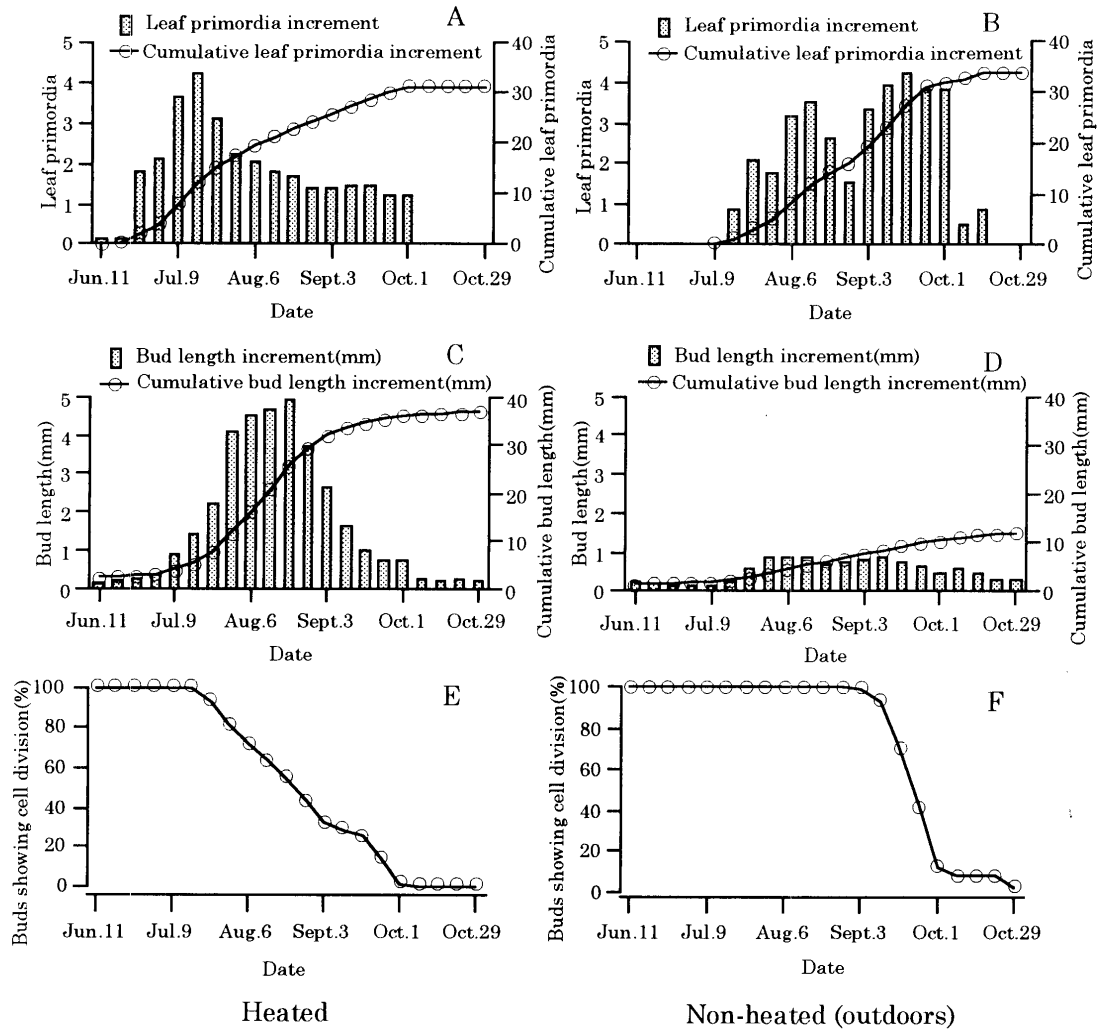


図-5. アカマツにおける加温区と無加温区別の、一週間当たりの葉原基の形成数とその累積数 (A, B)、一週間当たりの冬芽長の増加量とその累積値 (C, D)、および茎頂分裂組織で細胞分裂が確認された冬芽の割合の変化 (E, F)

The development of winter buds and the formation of Lammas shoots in *P. densiflora* seedlings: the weekly number increment and cumulative number increment of leaf primordia in heated (A) and non-heated (B) seedlings; the weekly bud length increment and cumulative bud length increment in heated (C) and non-heated (D) seedlings; and changes in the percentage of buds showing cell division in apical meristem in heated (E) and non-heated (F) seedlings.

数の増加がみられなくなっている (図-5 B)。これらのことから、10月中旬以降、冬芽内に存在する葉原基の数は、翌春のフラッシュ時に展開した針葉束の数に、針葉を展開しなかった葉原基の数 (1 mm 程度の芽状の形態を示し、肉眼による確認が可能である) を加えた合計数と一致すると考えられる。

そこで、10月以降に採取した冬芽のサンプルの葉原基の数を顕微鏡切片から計測したところ、平均で33.1個であった。一方、翌春のフラッシュ時に、実際に展開してきた針葉束の数と未展開の葉原基の数の合計数は平均で153.1であった。翌春のフラッシュ時に展開した葉原基数153.1と顕微鏡切片上で計測したものの33.1の比は4.6 (=

153.1/33.1) である。この値を、顕微鏡切片から計測された葉原基の数に乗じることで、実際に存在する葉原基の数の推定が可能と考えられる。したがって、顕微鏡切片で葉原基の数が20個と計測された場合には、実際には冬芽内には約90個 (20個×4.6) 相当の葉原基が形成されると推定される。一方、先に述べたように、冬を越していないアカマツの冬芽の場合、冬芽内に100個以上の葉原基が形成されることによって、14時間日長でも伸長成長が可能になると考察されており (14)、本実験の結果は、この知見とほぼ一致した。

次に、加温区と無加温区の個体の茎頂分裂組織の細胞分裂の有無を比較したところ、無加温区の個体のサンプルの

中には、9月中旬には細胞分裂を停止したものが認められ、9月下旬には50%以上の茎頂が細胞分裂を停止した。加温区の個体の茎頂は、8月上旬から細胞分裂を停止し始め、9月上旬には50%以上の茎頂で細胞分裂を停止した。このように、加温区の個体では無加温区のものに比べ、20~30日、茎頂分裂組織の分裂活性の停止時期が早くなった(図-5 E, F)。

上記の無加温区の個体における茎頂分裂組織の分裂活性の停止は、8月下旬以降の14時間以下の短日条件に反応した結果と考えられる(14)。加温区の個体では、8月上旬から茎頂分裂組織の分裂活性を停止した冬芽がみられたが、この時期は日長も長く、温度も高い状態にあることから、日長や温度によって分裂活性を停止したとは考えにくい。アカマツでは、冬芽内の葉原基の形成と、節間成長の間に相互抑制の関係が存在することが知られ(16)、アカマツの春のフラッシュの際には、急激な伸長成長によって、一時的に茎頂分裂組織の分裂活性が抑制されることが確認されている(10)。本実験の加温区の個体では、二次伸長を開始した時期と茎頂分裂組織の分裂活性の停止がみられた時期が一致している。また、一週間当たりの葉原基数の増加数と冬芽長の増加量を比較してみると、急激な冬芽長の増大がみられた8月初旬以降、加温区の個体の冬芽内の葉原基数の増加数は、無加温区のものよりも少なくなっている(図-5 A, B, C, D)。



図-6. 先端部分に新たに冬芽(新冬芽)が形成されたアカマツの土用芽

Lammas shoots forming new buds on the apices in a *P. densiflora* seedling.

これらのことから、冬芽の二次伸長、すなわち冬芽内の葉原基と葉原基の間の節間が伸長することによって、茎頂分裂組織の分裂活性を抑制した可能性が考えられる。前述の実験1の結果では、加温処理の開始時期の早い2月20日加温開始区で、新冬芽の形成率が高くなった(表-1)。これは、長日条件の下、冬芽の二次伸長によって、茎頂分裂組織の分裂活性が抑制され、一旦はその分裂活性を停止したものの、その後引き続き、長日および高い温度条件下で茎頂分裂組織が分裂活性を再開した結果と考えられる。したがって、アカマツ冬芽の節間伸長にともなう伸長成長と細胞分裂活性の間にみられる拮抗関係は、櫛田、永田、中島ら(17, 18)がいくつかの樹種の成長、開花、休眠等で認めている相互抑制現象の一部と理解される。

以上の結果を整理すると、アカマツの土用芽の発生のメカニズムは、以下のように整理される。①春の一次伸長の停止後に形成された冬芽において、その内部の葉原基数が90~100程度にまで増加すると、②順次、野外の14時間以上の長日条件に反応して葉原基と葉原基の節間を伸長し始める。③このようにして二次伸長を開始した冬芽の多くは、その後の日長時間の短縮、温度の低下によって針葉

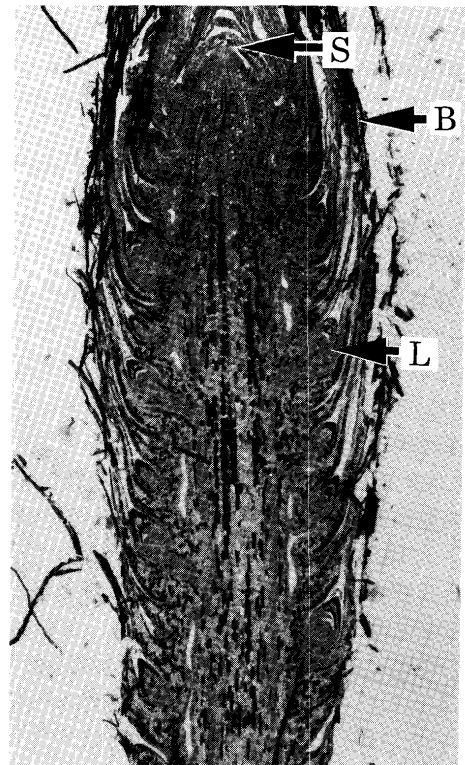


図-7. 3月4日から6月4日まで加温処理したアカマツの頂芽の中央縦断切片

Longitudinal section through shoot apex of a *P. densiflora* seedlings heated from March 6 to June 4 and harvested on August 3.

8月3日に採取したサンプル。S, 茎頂部; L, 葉原基; B, 芽鱗。

S, shoot apex; L, leaf primordia; B, bud scales.

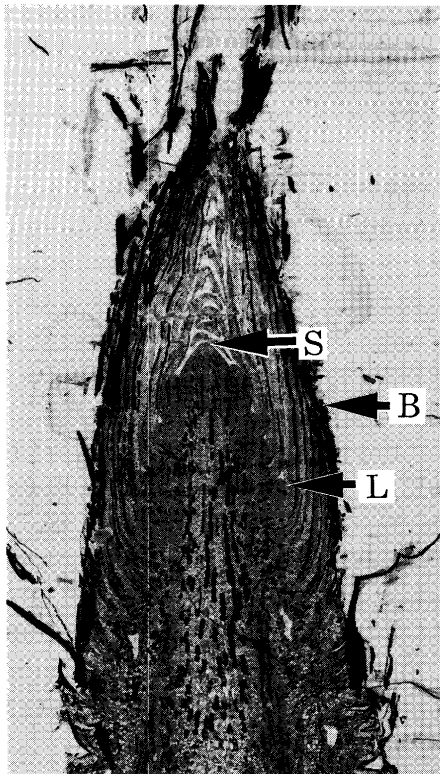


図-8. 無加温区のアカマツの頂芽の中央縦断切片  
Longitudinal section through shoot apex of a *P. densiflora* seedlings non-heated in spring and harvested on August 3.

8月3日に採取したサンプル。S, 茎頂部; L, 葉原基; B, 芽鱗。

S, shoot apex; L, leaf primordia; B, bud scales.

を展開する前に伸長成長を停止する。これがアカマツの土用芽であると結論づけられる。

一方, 実験 1, 2 の無加温区の個体では, 8月中旬から土用芽の発生がみられ, 東京都の田無市(6)や京都市(9)の野外での観測結果とほぼ同じであった。一方, 三重県北部や京都市の中部日本産のアカマツを沖縄県に植栽した場合, 7月上旬から土用芽が発生することが報告されている(23, 24)。三重県北部では3月下旬から春のフラッシュが始まり, 5月下旬に終了するのに対し, 沖縄県では1月下旬~2月下旬に春のフラッシュが始まり, この一次伸長は4月上旬~下旬に終了する(23, 24)。このため, 沖縄県では三重県北部と比べ30日間以上早い時期に冬芽の形成が始まることになる。したがって, 沖縄県の7月上旬に対し三重県北部の8月中旬のように, 沖縄県で30日間以上も早い時期に土用芽が発生した現象は, 冬芽が二次伸長可能な段階にまで発育した時期が三重県北部よりも30日間以上早かったためと考えられる。

#### 引用文献

- (7) Alden, T.(1971) Influence of CO<sub>2</sub>, moisture and nutrients on the formation of Lammas growth and prolepsis in seedlings

- of *Pinus silvestris* L. Stud. For. Suec. 93: 1-21.
- (2) Alden, T. and Eliasson, L.(1970) Occurrence of indole-3-acetic acid in the buds of *Pinus silvestris* L. Physiol. Plant. 23: 145-153.
- (3) 千葉 茂・柴田 勝 (1968) 有名アカマツ産地間交雑種の特徴 (I) 組合せ間における2次成長の差異. 79回日林講: 178-179.
- (4) Hanawa, J.(1967 a) 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.
- (5) Hanawa, J.(1967 b) Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch. Bot. Mag. Tokyo 80: 248-256.
- (6) 畑野健一 (1975) アカマツの土用芽形成に関する一考察. 日林誌 57: 390-394.
- (7) 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.
- (8) 畑野健一・八木喜徳郎 (1977) 再びアカマツおよびクロマツの土用芽の型に関する調査結果について. 日林誌 59: 144-147.
- (9) 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.
- (10) 柳田達矢・万木 豊・永田 洋 (1996) アカマツの春のフラッシュ成長に及ぼす温度の影響. 中部森林研究 45: 91-92.
- (11) Nagata, H.(1967) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (I) Effects of photoperiods on the growth of first- and second-year seedlings of *P. densiflora*. J. Jpn. For. Soc. 49: 279-285.
- (12) Nagata, H.(1968 a) 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.
- (13) Nagata, H.(1968 b) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.(V) The locus of photoperiodic perception in relation to the breaking of terminal buds. J. Jpn. For. Soc. 50: 238-240.
- (14) Nagata, H.(1968 c) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.(VI) Photoperiodism in the terminal buds in the stage of formation in second-year seedlings. J. Jpn. For. Soc. 51: 85-90.
- (15) 永田 洋・柳田達矢・万木 豊 (1994) アカマツにおける土用芽の誘導. 日林誌 76: 361-363.
- (16) 永田 洋・万木 豊 (1986) アカマツにおける枝無し連続生長の誘導. 日林誌 68: 397-405.
- (17) 中島敦司・永田 洋 (1995) 開芽からの恒温条件がサザンカの開花, 土用芽の発生に及ぼす影響. 日林誌 77: 254-259.
- (18) 中島敦司・養父志乃夫・柳田達矢・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.
- (19) Odani, K.(1977) Lammas shoot growth of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. mediated by the exogenous cytokinin. J. Jpn. For. Soc. 59: 22-23.
- (20) 佐藤敬二 (1936) マツに関する基礎造林学的研究. 東大演報 22: 1-42.
- (21) 澤江正晴・遠山富太郎・上田信良 (1964) アカマツの樹形改善に関する研究(II) クレモナ寒冷紗による遮光がアカマツ2年生床替苗の樹形におよぼす影響. 75回日林講: 293-296.
- (22) 澤江正晴・遠山富太郎・坂根 肇 (1964) アカマツの樹形改善に関する研究(III) NAA がアカマツ2年生床替苗の樹形におよぼす影響. 75回日林講: 297-299.
- (23) 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.
- (24) 新里孝和・赤井龍男・薬師寺清雄 (1980) アカマツ苗の出芽と形態形成に対する日長と温度の影響. 91回日林論: 273-274.
- (1998年3月23日受付, 1998年12月7日受理)