

マツ属のフォックステイル形成機構とその人為的誘導に関する研究

万 木 豊

Studies on the Mechanism and the Artificial Induction of Foxtailing
in *Pinus* spp.

Yutaka YURUGI

Abstract

Pine trees in the tropics and subtropics often continue shoot growth throughout years, known as a phenomenon of foxtailing formation. *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC., a species of temperate zone, however, naturally grows with developing lateral bud periodically. This phenomenon appeared to be closely related to the correlative inhibition between internode elongation and leaf primordia differentiation on the apices. Therefore, it is interesting to investigate whether periodic growth of temperate zone pines is converted to foxtailing growth artificially by controlling their correlative inhibition. In this study, seven young plants of *P. densiflora* grown on a photoperiod of 20hr, continued shoot growth without forming lateral bud throughout 28 months, showing the switch over of internode elongation on a longer photoperiod compared to the natural condition. It was also obvious that *P. luchuensis* MAYR grown in Okinawa Prefecture had the highest incidence of foxtailing growth on the photoperiod of 12 and 13hr without any special temperature control. In the highest incidence (80%) of foxtailing, it was observed on 12hr photoperiods at a constant temperature of 25°C, while the foxtailing growth was not observed on 12hr photoperiod under 25°C and 15°C of day and night temperatures, respectively. In conclusion, the present study suggests that differences in a growth cycle between plants of *P. densiflora* and *P. luchuensis* MAYR may be related to enhancement of shoot growth and / or depression of leaf primordia differentiation.

key words : foxtailing, artificial induction, *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.,
P. luchuensis MAYR, photoperiod

要 旨

マツ属のフォックステイル現象とは、幹の先端部に側芽を形成しないで連続的に伸長成長を続ける現象のことである。亜熱帯や熱帯地域では、自然条件下でマツ属のフォックステイル現象がみられるが、温帯地域では一般に自然条件下ではみられない。わが国の代表的なマツ属であるアカマツについて、幹の先端部の葉原基形成と伸長成長が互いに抑制しあう関係のあることが知られており、これにより側芽を形成しながら周期的な成長を続けているため、フォックステイル現象が発現しないと考えられている。筆者はこの点に着目し、日長処理と温度条件を組み合わせ、葉原基形成と伸長成長が共存できる条件を作りだし、2年間以上にわたってフォックステイル現象を人為的に発現させることに成功した。さらに、沖縄の自然条件下でフォックステイル現象がみられるリュウキュウマツについて、12～13時間の日長処理でフォックステイルが形成されやすいが、同じ日長条件でも、沖縄の自然条件下ではみられないような大きい温度較差を与えることによってフォックステイルが形成され難くなることを明らかにした。

キーワード：フォックステイル，人為的誘導，アカマツ，リュウキュウマツ，日長

目 次

緒 言	4
第1章 アカマツにおけるフォックステイルの誘導	
I. はじめに	5
II. 材料および方法	8
1. 冬休眠期の冬芽の伸長	9
2. 葉原基形成期の冬芽の伸長	9
3. フォックステイルの誘導	9
III. 結 果	
1. 冬休眠期の冬芽の各日長における伸長経過	9
2. 葉原基形成期の冬芽の各日長における伸長経過	10
3. 葉原基形成期の冬芽の葉原基形成におよぼす各日長の影響	10
4. フォックステイルの誘導	12
IV. 考 察	14
V. ま と め	17
第2章 リュウキュウマツにおけるフォックステイルの誘導	
I. はじめに	18
II. 材料および方法	18
III. 結 果	
1. リュウキュウマツの 12, 14, 16 時間日長条件のもとでの伸長経過	19
2. フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より長い日長条件のもとでの伸長経過	20
3. フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より短い日長条件のもとでの伸長経過	23
IV. 考 察	27
V. ま と め	28
第3章 リュウキュウマツの成長パターンにおよぼす日長と温度の影響	
I. はじめに	28
II. 材料および方法	29
III. 結 果	
1. フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より 長い日長条件のもとで定温、および変温条件に設定したときの伸長経過	30
2. 13 時間日長条件のもとで変温条件を設定したときの伸長経過	31
IV. 考 察	34
V. ま と め	40
第4章 総合考察	40
摘 要	44
謝 辞	45
引用文献	45

緒 言

植物の多くは、好適な外部環境を求めて移動することができず、同じ場所で生活環を営み、次世代を繁殖している。季節的変化がはっきりしている中緯度から高緯度の地域においては、生育環境の季節的変化にどのように適応するかが、その植物の生存にとって大きな問題となる(12, 18, 26, 35)。

個体の生育期間が秋季に終了する草本植物は、環境要因が生育に好適な時期の終期に起こる日長の変化を感じ、冬を迎えるまえに開花、結実して、種子を残し、次世代へと種を維持している。また、永年性植物である樹木類は、日長の変化に感応して、気温の低下する前に苗条の伸長を停止し、その先端にある茎頂が冬の低温にさらされないよう保護して、翌春の伸長期に備えている(26, 54, 55, 56, 57, 65, 67, 68)。

このように、生育環境の季節的変動が著しい中緯度より高緯度の地域に生育する樹木類では日長が生活環を制御している。このことに関する研究は、前世紀末から始まり、たとえば、KLEBS(23)による初期の頃の研究では、*Fagus* 属、*Quercus* 属と *Fraxinus* 属に含まれるある種は24時間日長の連続光のもとでは休眠しないことを示したが、昼夜の時間比、すなわち、光周性 (photoperiodism) が生活環の制御にかかわっているという認識には至らなかった。光周性は1920年 GARNER and ALLARD(13)によって、日長がタバコの品種 'Maryland Mammoth' の開花時期を決定しているとの報告で初めて認識された。この発見以来、今日までに光周性は花芽分化のほかに栄養繁殖器官や休眠器官の分化・形成など、生活環の種々の過程に関わっていることが報告されている(4, 5, 6, 7, 8, 26, 29, 30, 35, 44)

その後、林木の光周性に関して GARNER and ALLARD(14)は *Liriodendron tulipifera* を冬期間に比較的長い日長条件下の温室で育てると、伸長を続けることを認め、伸長を継続させるためには必ずしも連続光は必要でないことを示した。

その後、林木に関する光周性の研究は草本類の花芽形成に関するものほど急速な発展はみられなかったが、KRAMER(27), WAREING(69, 70, 71, 72, 73)らによって調べられ、多くの樹種に及んでいる。

わが国におけるこの分野に関する研究は、トドマツを調べた原田(19)に始まり、その後、林業的側面を考慮した報告が多くある(21, 22, 43, 46, 47, 60, 61, 62)。

水や温度が制限要因にならない場合の日長が樹木の生育に及ぼす影響は、島地ら(58)によると、長日条件下では苗条の伸長の開始、継続、短日条件下では伸長の停止にみられ、これにともなう形成層活動の開始と停止によって、木部の形成期間を決定している。また、散孔材をもつ広葉樹の多くは短日条件によって伸長を停止すると、形成層活動も間もなく停止するが、針葉樹や環孔材をもつ広葉樹では、伸長が停止しても形成層の活動はかなり長い間続く。例えばアカマツでは6月上旬に伸長を停止した後、肥大成長は11月頃まで続き、伸長停止後につくられる木部細胞は晩材になると述べている。このことは、日長条件を異にする外国産樹種の導入をおこなうとき考慮する必要がある。

すなわち、天然分布域を越えて高緯度地域に植栽した樹木は、日長反応性が天然分布域における反応とは異なり、気温の低下する以前に冬芽を形成せず、苗条の茎頂を寒さから保護できなくなるなど、寒さによる障害を受けることがある。また、低緯度地域に植栽したとき、短い日長が伸長に影響を及ぼし、主軸の形態や樹形に変化がみられる。この一例が低緯度地域でみられるマツ属のフォックステイルであると考えられている。

フォックステイルとは1914年 LLOYD(31) によってラジアータマツの異状形に名付けられたもので、側枝を発達させずに伸長を続け、針葉の着生状態が文字通りキツネの尾のようにみえる苗条のことをいう。先端部には常に未展開の葉原基（頂芽）が存在し、頂芽の内部の茎頂では連続的に新しい葉原基を形成しつつ、頂芽の下部では針葉を展開し、細胞分裂とその拡大による葉原基間の節間伸長を行っている。すなわち、先端部には常に未展開の葉原基が存在する連続成長である。この現象は熱帯地域の低地でよくみられ、この地域の高地や亜熱帯地域でもみられることが報告されている(2, 3, 24, 26, 31, 63)。

KOZLOWSKIら(24)の報告によると、熱帯地域におけるマツ属の正常な成長は、苗条の伸長と停止を短い周期で繰り返し、温帯地域と同じように頂芽と側芽が形成される。その周期は一年間に2~4回であり、一回の伸長量はおよそ3~6cmである。一方、側枝を形成せずに成長するフォックステイルは、樹高6mぐらいまでみられ、時折12mまでみられることもあるがその後は正常な伸長になる。フォックステイルは、側枝にもみられ、幹は風害に弱く、肥大成長を減少させ、晩材を形成せず、圧縮あて材が存在し、種子の生産量が減少するといわれる。この現象の発現は、熱帯地域におけるマツ属の造林に際して最大の問題となっており、その発現要因は土壌養分などの環境要因によるもの、あるいは遺伝的なものとされてきた(66)が、詳しいことはよくわかっていない。これを明らかにすることは、マツ属の造林上大きな意味があると考えられる。

マツ属は、主に北半球の高緯度地域から熱帯地域まで分布し、垂直分布は海岸から約4,000mの高地にまでおよぶ(34)。針葉の横断面に2個の維管束をもつ複維管束亜属(*Diploxyton*)は約80種存在し(hard pines)、材は硬くて樹脂が多い。一方、針葉の横断面に1個の維管束をもつ単維管束亜属(*Haploxyton*)は約30種存在し(soft pines)、材は軟らかく樹脂が少ない(15, 34)。このようにマツ属は、広範囲に分布し多くの種がみられ、やせ地にまで生育して、概して陽樹である(15)。また、マツ属の生育に密接な影響を及ぼす環境要因は日長、温度要因の他に土壌栄養、土壌物理性、土壌pH、水分、林内照度、菌類との共生関係、病虫害など多くの要因を挙げることができる。これらの要因の中で日長及び温度要因の影響は、他の樹種に比べマツ属では特徴的であり、永田はアカマツの苗木を用いて伸長におよぼす影響を詳しく解析し(37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44)、苗条における節間伸長と葉原基形成との間に相互抑制の関係があることを見出した(42)。

本論文では、アカマツとリュウキュウマツを用いて実験的にフォックステイルの形成を試み、マツ属は日長要因により、伸長と側芽の形成の様式が変動して樹形が決定されることを明らかにした。

第1章 アカマツにおけるフォックステイルの誘導

I. はじめに

アカマツ (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) の天然分布の範囲は屋久島から本州北端まで、すなわち暖帯から温帯まで幅広く分布しているが、苗条の先端に存在する頂芽と側芽からなる冬芽が自然条件のもとで春に伸長するときの様式は同じである。

春、冬芽は急激な伸長とともに、針葉の展開を開始し、冬芽の外部から針葉が確認できるようになり(開芽)、その後も展開を続け、伸長を停止するとともに針葉の展開も終了する。このように伸長に伴い、芽の中にすでにつくられていた葉原基が展開する伸長をフラッシュ成長という。この成長は、葉原基が

すべて展開し終わったとき終了する。この時点で、新しい苗条の先端部に翌年の春に開芽する小さな新しい冬芽を外部から確認することができるようになる（冬芽形成）。この小さな冬芽の「痕跡」ともいえるものが9月中旬までに2年生苗では1~2cm程度に発育する。なかには、およそ3~5cmにまで伸長（秋伸び）する個体が少しみられ、針葉を一部展開する個体も稀にみられる。この秋伸びした冬芽を土用芽(18, 50)と呼んでいる。

冬芽が開芽してできた新しい苗条は、その基部から少し上部までは針葉を展開することなく鱗片葉だけが着生しており、この部分を葉なし部分 (sterile-scale zone) と呼び、自然条件下でのアカマツの苗条の通常の伸長の形態を特徴づけている。アカマツの伸長期間は約2カ月間だけで、残りの10カ月間は冬芽期(44)であり、苗条の先端部には冬芽が存在している。

1年生アカマツの伸長と日長・温度条件との関係は、NAGATA(37, 38, 39, 40, 41, 42)によって詳しく調べられており、次のような知見が得られている。

- (1) アカマツの冬芽が春に伸長を開始し、開芽するときの主因は温度であり、この時期は、温度に依存した伸長を示し、日長条件の違いは開芽後の苗条の伸長量および展開する針葉長を変化させるものの、開芽時期の早晚には影響しない。
- (2) その後の苗条が伸長停止する時期および冬芽形成の時期も日長の影響を受けない。
- (3) 苗条が伸長する時期に展開する針葉束数も伸長期の日長の影響を受けない。
- (4) したがって、アカマツの春の伸長とは、冬芽の開芽と前年に冬芽内部に形成されている葉原基の展開および節間の伸長である。
- (5) アカマツの冬芽は、生育に好適な温度と18時間以上の長日条件を人為的に与えることによって時期の違いに関わらず開芽するが、8月初旬以降になれば人為下の14時間日長でも開芽するようになる。このことは、開芽の限界日長が季節の経過とともに変化することを意味している。
- (6) アカマツ冬芽の開芽を18℃以上の24時間連続光下で誘導すると、展開する針葉束数は6月から9月中旬まで増加するが、その後は変化しない(図1-1)。この結果は、アカマツの冬芽内における葉原基形成が9月中旬までに終了することを示している。

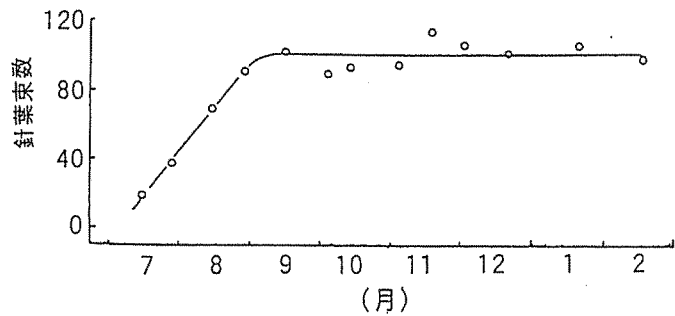


図1-1. 1年生アカマツの冬芽を各時期から連続光条件に移したときの針葉束数の変化 NAGATA⁽³⁹⁾より一部改変

葉原基形成の限界日長は、14時間日長程度なので自然日長では限界日長を越える8月下旬から葉

原基形成が停止へと向う。

4 5 6 7 8 9 10 11 12 1 2 3(月)

伸長期 開芽↓	冬芽形成↓	葉原基形成期	休眠導入期	冬休眠期	休眠解除期	内的成長期
------------	-------	--------	-------	------	-------	-------

注：永田(39)より一部改変

図1-2. アカマツの生育過程

- (7) 初夏から葉原基形成の終了する9月中旬、さらに、冬芽が低温にさらされるまでは冬芽の開芽には、14時間より長い日長を必要とするが、低温を経過するに伴い長日条件の必

要性は失われ、冬休眠から完全に解除された早春の2月になると、冬芽の開芽条件は完全に温度だけに変わる。

永田(39)は、以上の結果からアカマツの生育過程を次の6過程に区分した(図1-2)。

- ① 伸長期：葉原基群の展開による冬芽の開芽および伸長の開始から、伸長が停止し、冬芽を形成するまでの期間。
- ② 葉原基形成期：形成された冬芽内部において葉原基形成が開始される時期から、短日の刺激によって葉原基形成の抑制が始まるまでの期間。
- ③ 休眠導入期：短日の刺激によって葉原基形成の抑制が始まった時期から葉原基形成が完全に停止するまで。
- ④ 冬休眠期：葉原基形成が完全に停止した時期から、冬芽が冬季の低温にさらされるに至るまでの時期。
- ⑤ 休眠解除期：冬芽が冬季の低温にさらされる時期から、休眠が解除されて開芽の長日依存性を失っていく期間。
- ⑥ 内的成長期：冬芽内の葉原基が開芽に向けて再成長を始めてから開芽するまでの期間。

アカマツの苗条の先端部における葉原基形成の活性(以下、葉原基形成活性とする)は、開芽後から始まり、伸長期には鱗片葉は形成されるが、その葉腋に葉原基は形成されることはない。そこで、アカマツでは伸長が停止したときには苗条の先端部に葉原基群が存在しなくなっており、葉原基群が展開することによる伸長はみられないため、連続して伸長することができない。したがって、伸長を停止し、冬芽の中で新しい葉原基を形成することになる。

アカマツの冬芽の発育過程をみると伸長停止後に形成された冬芽内部では、日長が長くなるにともなって葉原基形成が活発となる。永田(44)は、1年生アカマツの葉原基数と開芽可能な限界日長は葉原基数の増加とともに短縮されることを明らかにした(表1-1)。たとえば、その数が100以上になると14~16時間日長条件下でも開芽できるようになる(42)。これは、自然条件下では秋伸び(土用芽)にみられるが土用以降は日長が短くなることにより冬芽が開芽することはない(50)。

表1-1. アカマツの冬芽の葉原基形成期と冬休眠期の各日長での反応

日長 (時間)	葉原基形成期			冬休眠期
	40以下	40~80	100以上 (葉原基数)	
8~10	葉原基形成	休眠導入	休眠導入	冬休眠
12~14	葉原基形成	葉原基形成	休眠導入	冬休眠
14~16	葉原基形成	葉原基形成	開芽	開芽
18~24	葉原基形成	開芽	開芽	開芽

注：永田(44)より一部改変

アカマツの天然分布域において、分布北限付近をのぞき自然日長が16時間を越えるような地域はほとんどない(8)。一方、アカマツの葉原基形成活性は中間日長の14~16時間日長で最大となることが明らかになっており(42)、自然日長条件では、6月から8月下旬頃に最大になる。

アカマツの天然分布域において、分布北限付近をのぞき自然日長が16時間を越えるような地域はほとんどない(8)。一方、アカマツの葉原基形成活性は中間日長の14~16時間日長で最大となることが明らかになっており(42)、自然日長条件では、6月から8月下旬頃に最大になる。

NAGATA(42)は、24時間連続光下においても開芽しないステージにあるアカマツの1年生苗木を8時間日長で短日処理し、その後連続光下に移したところ、すみやかに開芽することを確認した。8時間日



図1-3. フォックステイルを発現しているリュウキウマツの苗条の先端部

長は、明らかに葉原基形成活性を抑制する日長である。すなわち、短日によって葉原基形成活性を抑制することで開芽が促進されたことになる。すなわち、アカマツにおける葉原基形成活性は、伸長の活性(以下、伸長活性とする)を抑制すると結論づけた。

また、伸長活性が高まっている春の開芽直後は葉原基形成がみられないことから、伸長活性も葉原基形成活性を抑制するものと考察した。

このようにアカマツでは、伸長活性と葉原基形成活性の両活性が相互に抑制しあうため伸長期と葉原基形成期が分かれて存在することになる。

同じマツ属の樹木でも、カリビアマツ (*Pinus caribaea*)、ラジアータマツ (*P. radiata*) など、熱帯・亜熱帯産の南方系マツにおいては、年間を通じて伸長期と伸長を停止する期間を繰り返す周期的成長を示す。ところが、一部の個体ではフォックステイルとして知られている連続成長を示すものが観察される。これら個体の苗条の先端部をみると、常に未展開の葉原基群が存在し、すべての葉原基が展開してしまうことがないことがわかる(図1-3)。

もし、双方の活性を共存させることができるならば、アカマツも先端部に葉原基群が常に存在するような伸長(連続成長)がみられ、すなわちフォックステイルを誘導することになる可能性がある。

本章では、アカマツの伸長活性と葉原基形成活性の最適条件を調べ、双方の活性が共存する中間的条件を明らかにすることを試みた。そして、アカマツをこうした中間的条件下で育成することによって、温帯を天然分布域とするマツ属にフォックステイルを誘導する実験にとりかかった。

II. 材料および方法

実験に用いたアカマツは、宮城県産の実生の1年生苗木である。1980年4月上旬に三重大学生物資源学部内の実験圃場内において、直径27cmの素焼き鉢に上記の苗木を5個体および1個体ずつ植え付けた後、開芽・伸長し、6月上旬に伸長を停止し、冬芽を形成したものである。

実験は日長条件を変えた以下(表1-2)に示す4つの実験区に分割しておこなった。実験I, II, IIIではすべての個体を日中の8時間(午前8時30分~午後4時30分)はガラス室内で処理を行ったが、気温が35°C以上のときは野外においた。その後は最低気温18°C以上に制御した暗室に入れて日長処理を行っ

表1-2. 実験I, II, III, IVにおける日長処理時間

実験	日長処理時間 (時間)
I	12, 14, 16, 18, 20, 22, 24
II	実験Iと同じ
III	実験Iと同じ(10週間) → 24
IV	20

た。実験Ⅳは、昼夜とも日長処理をガラス室内でおこない、補光期、暗期とも暗室に入れなかった。8時間日長より長い日長処理区では植物体上部で約1,000lxになるように、それぞれ昼光色蛍光灯を用いて補光した。温度条件は、最低気温が18℃以上のときは温度制御を行わなかったが、これより気温の低下する時期については、日中はガラス室内で処理し、補光期、暗期ともに最低温度18℃以上に制御した。いずれの実験区においても各処理区間の温度条件は同一である。

1. 冬休眠期の冬芽の伸長

〔実験Ⅰ〕冬休眠期の冬芽の各日長における伸長経過

野外で育てた供試個体を1980年10月8日に12, 14, 16, 18, 20, 22, 24時間日長に調節したガラス室に移し、冬芽の伸長経過を測定した。なお、供試個体数は1処理区25本(5個体×5鉢)とした。

2. 葉原基形成期の冬芽の伸長

〔実験Ⅱ〕葉原基形成期の冬芽の各日長における伸長経過

野外で育てた供試個体の冬芽内で葉原基形成がさかんになり、連続光下では開芽できるようになっているが、葉原基形成が伸長に強い抑制を及ぼしていると考えられる1980年7月30日に12, 14, 16, 18, 20, 22, 24時間日長に調節したガラス室に移し、冬芽の伸長経過を測定した。なお、供試個体数は1処理区20本(5個体×4鉢)とした。

〔実験Ⅲ〕葉原基形成期の冬芽の葉原基形成におよぼす各日長の影響

野外で育てた供試個体を、葉原基形成活性期にある1980年7月30日から12, 14, 16, 18, 20, 22, 24時間日長に調節したガラス室内で10週間処理し、24時間日長の連続光条件に調節したガラス室に移して、その後の伸長経過と展開した針葉束数を測定した。なお、供試個体数は1処理区20本(5個体×4鉢)とした。

3. フォックステイルの誘導

〔実験Ⅳ〕フォックステイルの誘導

野外で育てた供試個体を、1980年7月30日に20時間日長に調節したガラス室内に移し、苗条の伸長経過と冬芽を形成したときに生じた側芽の形成時期を測定した。側芽の形成時期は苗条の先端部に肉眼で側芽を確認できたときとした。なお、供試個体数は12本(1個体×12鉢)としたが、実験期間が5年におよんだため、最終的には健全に生育した10個体を観察対象とした。

Ⅲ. 結 果

1. 冬休眠期の冬芽の各日長における伸長経過

〔実験Ⅰ〕

本実験の目的は、葉原基形成活性のないとき日長処理により伸長が積極的に促進されることを証明することである。

冬芽が冬休眠に入り、冬芽内における葉原基

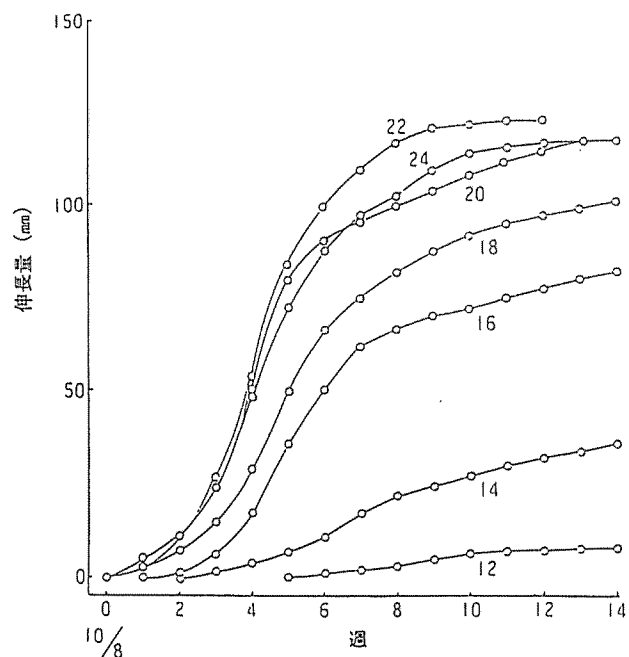


図1-4. 冬休眠期の冬芽の各日長条件における伸長経過(図中の数字は日長時間を示す。)

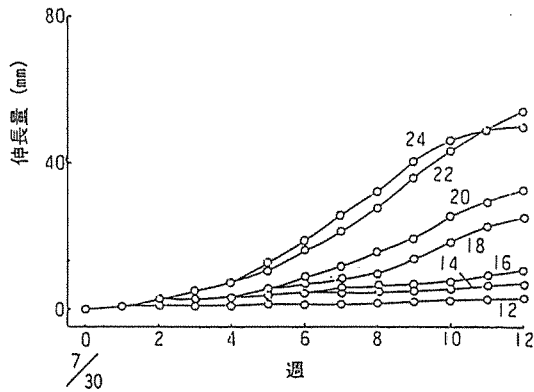


図1-5. 葉原基形成期の冬芽の各日長条件における伸長経過
(図中の数字は日長時間を示す。)

2. 葉原基形成期の冬芽の各日長における伸長経過〔実験Ⅱ〕

本実験の目的は、葉原基形成活性期には冬休眠期より開芽の限界日長が長くなり、日長処理による伸長が大きくないことを証明することである。

葉原基形成活性が高くなって、伸長活性を強く抑制するステージにある冬芽における日長反応性を検討した。

16時間日長よりも短い日長条件下では冬芽がほとんど開芽・伸長しなかった(図1-5)。18時間日長よりも長い日長処理区では冬芽が開芽・伸長を開始したが、とくに22、24時間日長処理区では、実験Ⅰの結果と同様に、苗条が大きく伸長した(図1-5)。すなわち、本実験では、開芽の限界日長が18時間日長と、〔実験Ⅰ〕において冬休眠期の冬芽の開芽の限界日長であった14時間日長よりも4時間長くなることを示した。

このように、葉原基形成期では冬休眠期よりも開芽の限界日長が長くなることは、NAGATA(42)、永田(44)の明らかにした葉原基形成と伸長の相互抑制によるものと考えられる。

3. 葉原基形成期の冬芽の葉原基形成におよぼす各日長の影響〔実験Ⅲ〕

本実験では、葉原基形成期における冬芽の葉原基形成活性と伸長活性についての日長反応性を明らかにすることが目的である。10週間の日長処理の後、葉原基形成を抑制し、伸長だけを促進するとされる(42)24時間日長に移し、展開する針葉束数の違いを検討した。この処理により、葉原基形成期における各種の日長処理によって形成された葉原基数を測定することができる。

10週間の日長処理の後に24時間連続光下に移した個体が展開した針葉束数は14、16時間日長処理区において著しく多くなった(図1-

形成は停止し、伸長への抑制が考えられなくなったステージにある冬芽の日長反応性を検討した。なお、温度条件は前述のように、野外の最低気温が18℃以上のときは温度制御を行わなかったが、これより気温の低下する時期については、ガラス室内において最低温度18℃以上に制御した。

12時間日長処理区をのぞく処理区において冬芽が開芽したが、14～22時間日長の範囲では日長が長くなるにしたがって開芽期が早くなり、伸長量が大きくなった。24時間日長(連続光)処理区では、14～18時間日長処理区よりも開芽期が早く、伸長量も大きくなった(図1-4)。

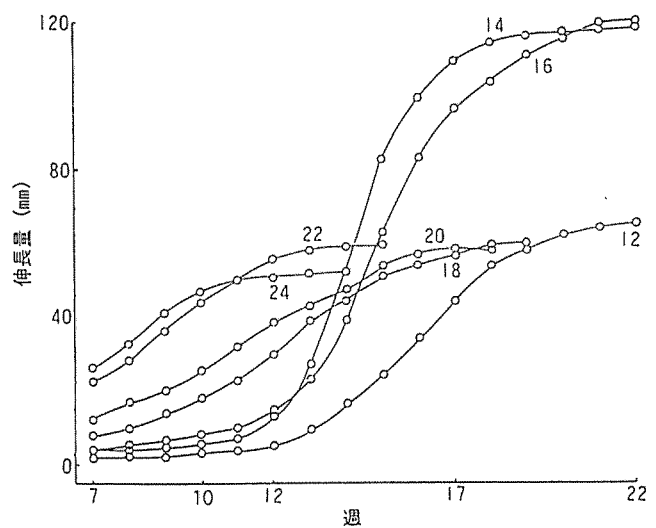


図1-6. 葉原基形成期の冬芽を各日長条件に10週間おいたあと24時間日長条件での伸長経過
(図中の数字は日長時間を示す。)

7)。また、これらの処理区では伸長量も最大となった(図1-6)。これは、10週間の14, 16時間日長条件下で形成された葉原基が24時間日長条件下で展開したためであった(図1-6)。一方、14, 16時間日長よりも処理日長時間の長い処理区、短い処理区のいずれにおいても伸長量、針葉束数とも小さかった。このことは、14, 16時間日長条件下で葉原基形成活性がもっとも高まったことを意味している。14時間以上の日長条件は、アカマツの天然分布地域では6~8月の日長に相当する。なお、12時間日長処理区では展開した針葉束数は14, 16時間日長より少なく、18時間日長処理区と同じ程度であり、伸長量も14, 16時間日長より小さくなった。これは、12時間日長条件下において冬芽が冬休眠に入ったことを意味しており、葉原基形成活性と伸長活性がともに抑制されたことによると考えられた。

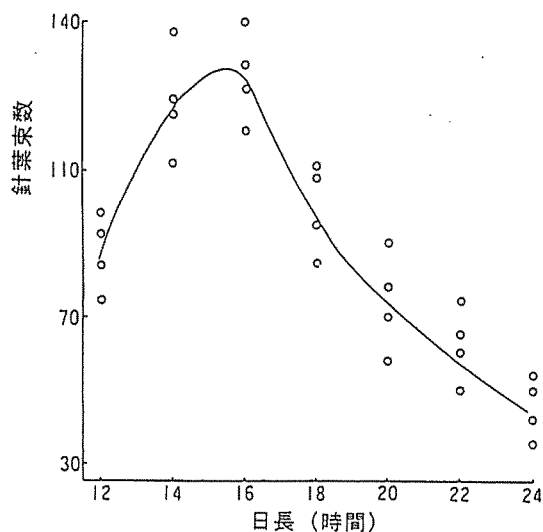


図1-7. 葉原基形成期の冬芽を12~24時間の日長条件下に10週間おいたあと24時間日長条件を与えて展開した針葉束数

伸長活性と葉原基形成活性の関係をみるために、各日長での処理開始10週間目すなわち、図1-6に

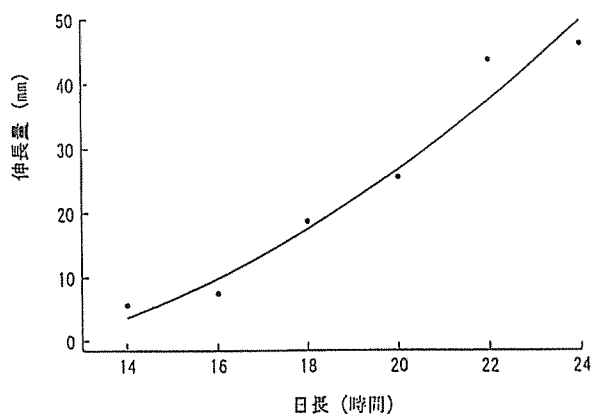


図1-8. 実験II(図1-5)の10週間目の各日長における伸長量

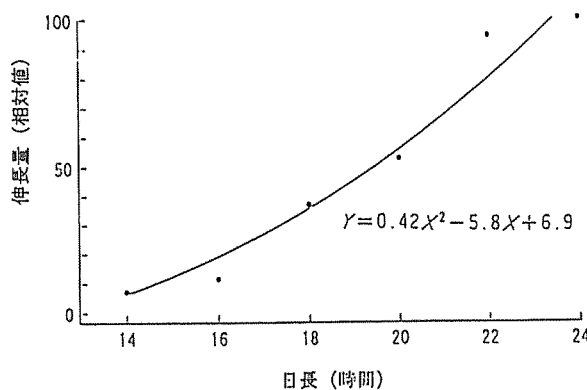


図1-9. 実験II(図1-5)の10週間目の各日長における伸長量(相対値)

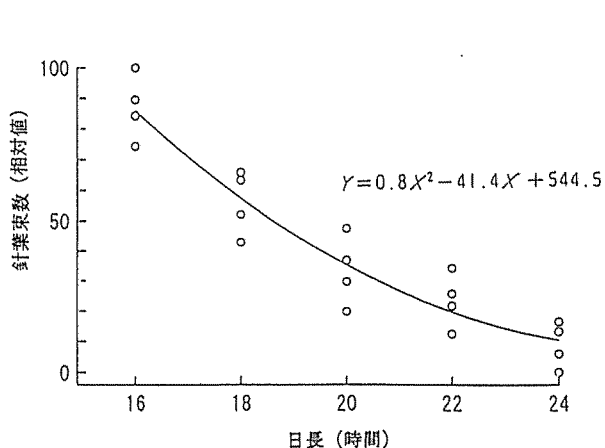


図1-10. 実験II(図1-6)の各日長条件に10週間おいたあと24時間日長条件下で展開した針葉束数(相対値)

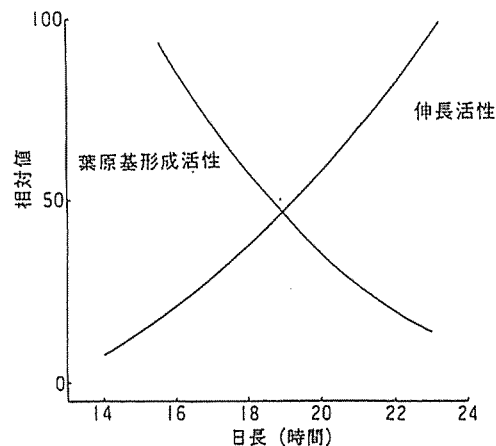


図1-11. 葉原基形成期の冬芽の各日長条件下での伸長活性と葉原基形成活性の相対値

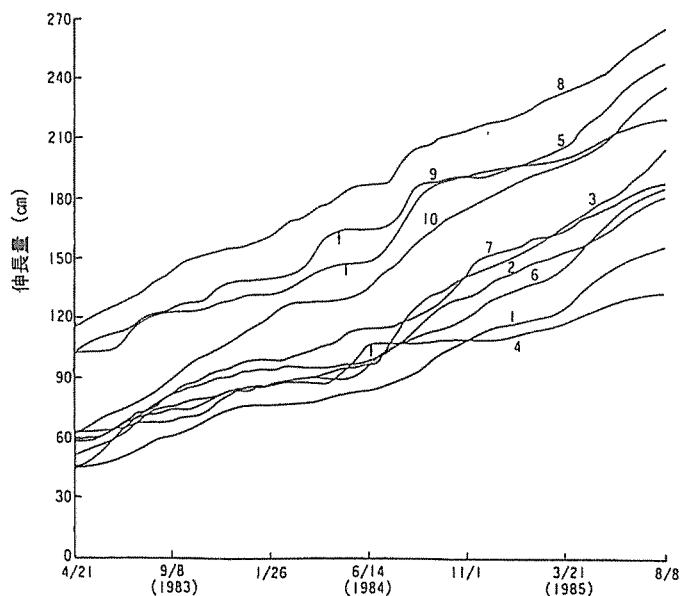


図1-12. アカマツの20時間日長条件における28か月間のフォックステイル発現経過
(図中の数字は個体番号, 矢印は4, 5, 9号の個体が伸長を停止し, 側芽形成がみられた時期を示す。)

における10週間目の各日長の伸長量を図1-8に示し, 伸長量を相対値(最高値を100, 最低値を0とした指数)を用いて図1-9に示した。さらに, 図1-7において針葉束数が最大値を示す16時間日長から24時間日長までの展開した針葉束数のそれぞれの相対値(最高値を100, 最低値を0とした指数)を日長別にまとめた(図1-10)。図1-9と図1-10を重ねると交叉する2本の2次曲線が示された(図1-11)。この図の両曲線の交点である19時間日長付近において伸長, 葉原基形成の相対活性ともにはほぼ50%の値を示した。それよりも短い日長では葉原基形成活性が, 長い日長では伸長活性がそれぞれ大きくなった。したがって, 18~20時間日長が伸長活性と葉原基形成活性が共存できる日長条件の範囲とみることが

ができる。このように, アカマツでは, 伸長活性と葉原基形成活性は明らかに拮抗しており, 相互抑制の関係にあると考えられた。

4. フォックステイルの誘導〔実験Ⅳ〕

実験Ⅲの結果から, 18~20時間日長では伸長活性と葉原基形成活性が, 各々およそ50%の割合になり, 両活性の共存が可能であろうと考えられたので, アカマツの苗木を20時間日長・最低温度18℃以上の条件下でフォックステイルの人為的誘導を試みた。本実験は, フォックステイルが発現するまで長期間かかる可能性があり, 1処理の日長条件しか設定できなかった。そのため, 側芽形成経過をみるためにも20時間日長とした。この日長条件下では, 図1-11から短期的には伸長活性が葉原基形成活性より高くなり, 伸長が優勢になり展開する葉原基がなくなり, 伸長が停止して側芽が形成される可能性がある。

実験開始以前に冬芽の中に側芽が形成されている個体は, 処理開始後, その側芽が展開して側枝となるが, その後は苗条の先端に側芽を形成することなく, 徐々に針葉を展開しながら伸長した(図1-12)。図1-12に, 実験開始2年6カ月後から2年4カ月間の伸長経過を示した。供試12個体のなかで10個体が健全に生育し, 7個体にフォックステイルが発現した。残り3個体については, 各1回ずつ側芽を形成し一時的に伸長を停止したが, その前後では, フォックステイルが発現した。形態的にみても, 全個体がかなりの期間にわたってフォックステイルが発現していたことがわかる(図1-13)。このように, 北方系マツであるアカマツでフォックステイルが誘導されたことによって, フォックステイルが南方系マツ属における遺伝的に特異な成長パターン(3, 64)ではないことを明らかにすることができた。

一方, 側芽を形成した3個体の伸長曲線に注目すると, 側芽は伸長速度が大きくなった後に形成されたが, 同じ個体において, 側芽が形成された直前と, 伸長速度は大きかったが側芽が形成されなかった時期の伸長曲線を拡大して重ねたところ図1-14のようになった。この結果から伸長速度が大きくなり

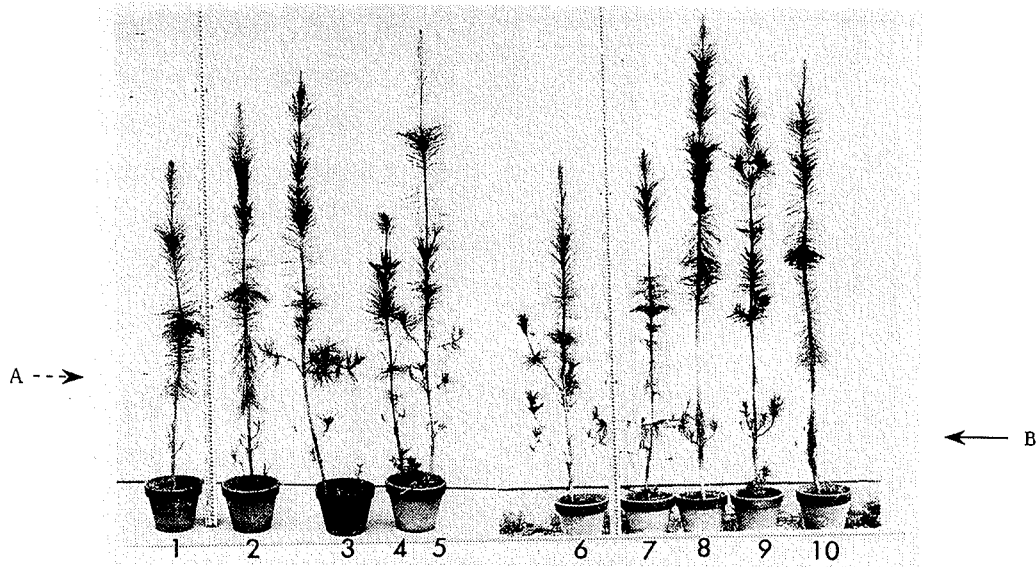


図1-13. 20時間日長条件のもとで生育させた10本のアカマツ
 -----> A: 矢印Aは1~5号個体の処理開始時の苗木の高さを示す。
 ← B: 矢印Bは6~10号個体の処理開始時の苗木の高さを示す。

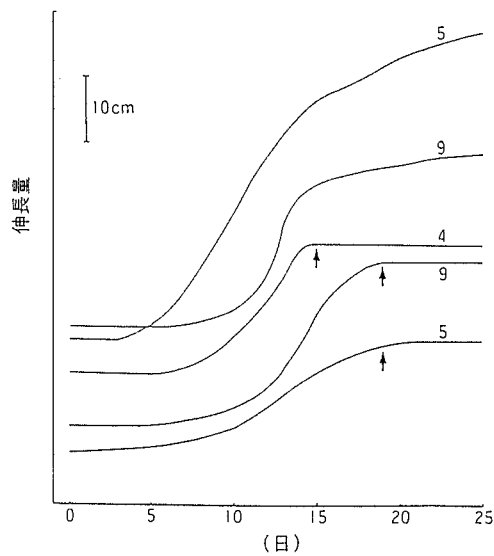


図1-14. 4, 5, 9号の試験個体が側芽形成(矢印)と側芽形成しなかったときの伸長経過の比較

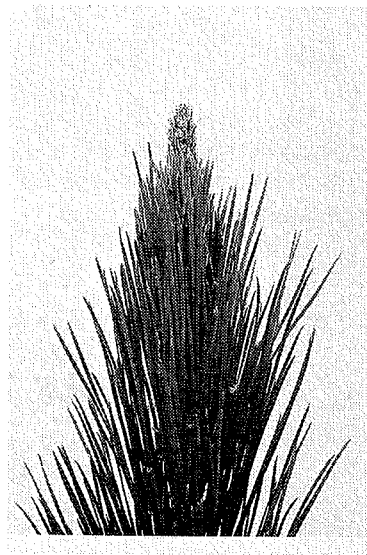


図1-15. フォックスタイルを発現しているアカマツの先端部

さらに、その後に伸長が停止したときのみ、側芽が形成されたことがわかる。

なお、実験を開始してから5年経過した1985年8月13日の時点では、観察対象とした10個体ともフォックスタイルが発現しており、苗条の先端部は図1-15に示したように側芽をもたない冬芽が存在し、冬芽の下部から連続的に針葉が展開していることから、冬芽の中には、常に未展開の葉原基群が存在していることが確認できる。このように、マツ属の樹種が連続して伸長を続けるためには、常に、苗条の先端部に存在する冬芽の中に未展開の葉原基群が存在していることが必須条件になっていることが明らかになった。

アカマツが日長に感応する部位は冬芽であり(4I)、冬芽の中に存在する葉原基が長日に反応して展開し

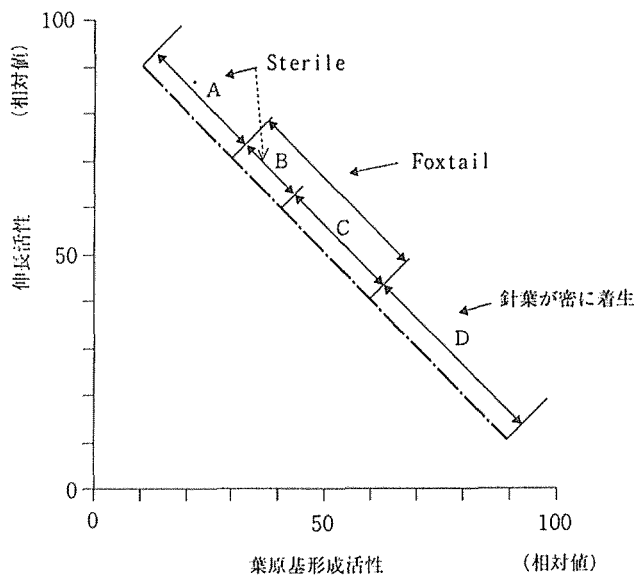


図1-16. 伸長・形成バランスと伸長型
 図中に示した点線は日長要因による伸長・形成バランスの変化を示す。

- A : 伸長・形成バランスが80 : 20付近にあり、典型的な sterile を示す。
- B : 伸長・形成バランスが70 : 30から60 : 40の範囲内にあり、sterileのみられるフォックステイルが発現する。
- C : 伸長・形成バランスが60 : 40から40 : 60の範囲内にあり、典型的なフォックステイル発現ゾーンを示す。
- D : 伸長・形成バランスが20 : 80付近にあり、針葉が密に着生した主軸がみられる。

付近でみられる (図1-17 A)。

この図1-16におけるフォックステイル発現ゾーンから右下へバランスが乱れる、すなわち伸長活性が低下すると、針葉が密についた主軸がみられ、左上方へ乱れると逆に針葉のみられない主軸 (葉無し

つづけ、また、苗条の先端部では葉原基形成が続くことから葉原基群が常に存在することになる。この結果、伸長活性と葉原基形成活性のバランスが同程度で保たれる条件においてのみ、フォックステイルが誘導されると考えられる。したがって、フォックステイルはマツ属のすべての種で発現する可能性があるものと考えられる。このようにマツ属のフォックステイルは自然条件下では南方系のみで多くの環境条件が重なったときに限られ、北方系では自然条件下ではおこらない。

IV. 考 察

フォックステイルを発現しているアカマツの伸長パターン (図1-12) をみると伸長量が増大していく過程において、伸長速度に変化がみられることが分かる。図1-16は伸長活性と葉原基形成活性との相互関係から日長要因によるフォックステイルの発現範囲を示したものである。フォックステイルは伸長と葉原基形成活性のバランス (以下、伸長・形成バランスという) が50 : 50

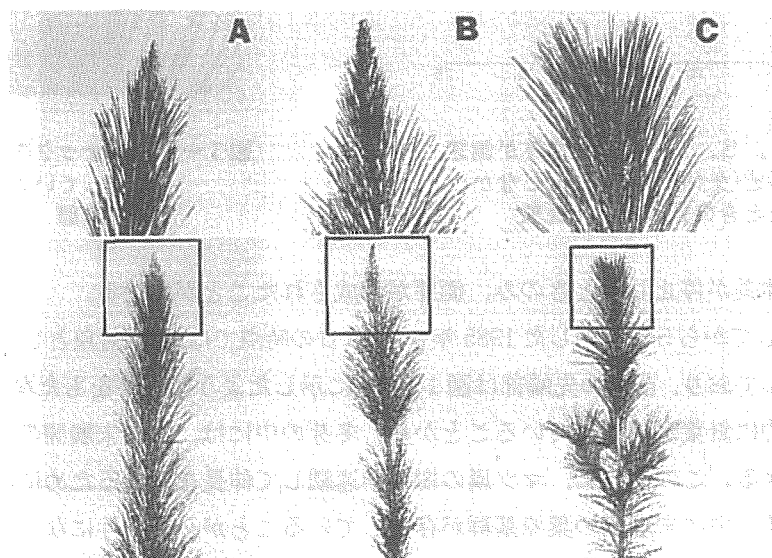


図1-17. アカマツの代表的な3つの伸長タイプA. B. C. の先端部 (上の写真は□内を拡大したものである。)

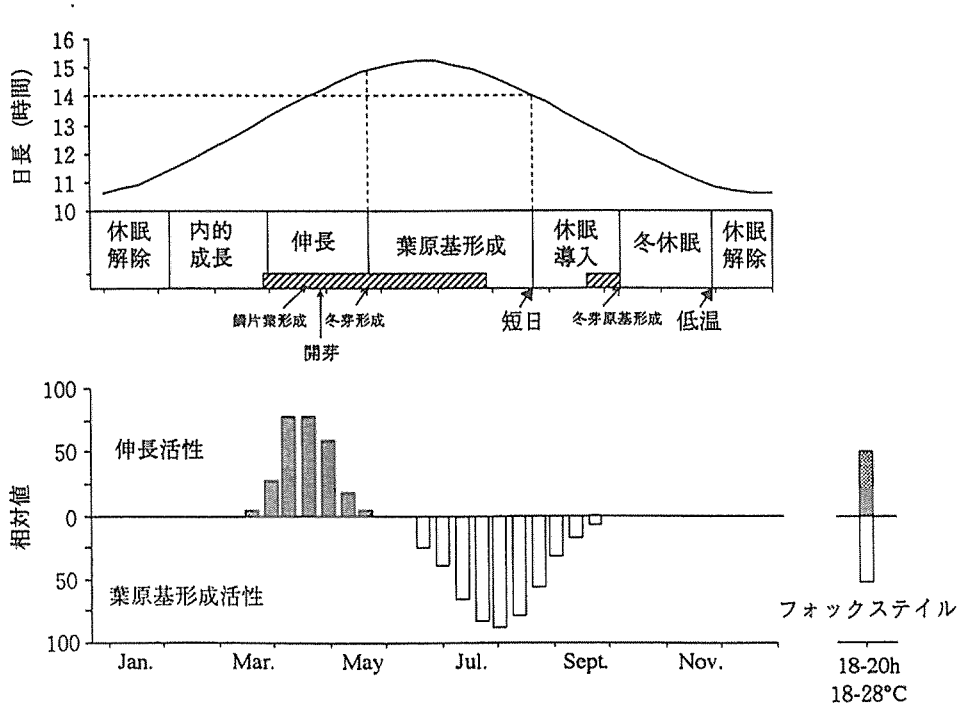


図1-18. 自然条件下のアカマツの生育過程と伸長活性および葉原基形成活性の相対値との関連

□, 葉原基形成活性; ■, 伸長活性; ▨, 鱗片葉形成

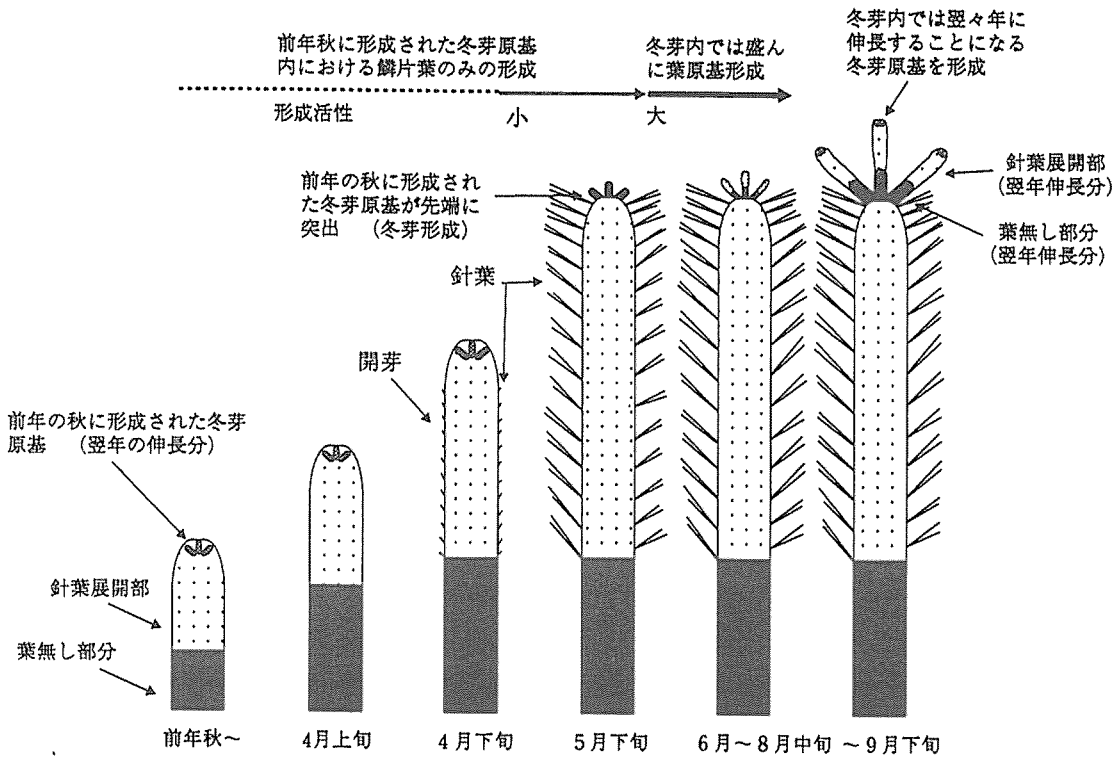


図1-19. アカマツの冬芽原基の形成, 冬芽形成および葉なし部分の形成経過

部分, sterile-scale zone) (図1-17 B)になる。さらに, 伸長・形成バランスが大きく乱れると伸長は停止し, 側芽が形成(図1-17 C)され, フォックステイルにはならない。

三重県地方における自然状態での2~3年生苗の伸長活性と葉原基形成活性(以下, 形成活性とする)の変化を日長変化との関連(図1-18)でみると, 1年間の伸長を4~5月の2ヵ月間で終わる伸長期には伸長活性が大きく, 前年9月下旬に形成されている冬芽(頂芽, 側芽)の原基は殆ど伸長開始と同時に形成活性を発現するが, 形成活性すなわち葉原基形成は大きく抑制されてその結果, 鱗片葉が形成されるだけである(16)。このとき形成された頂芽, 側芽から生じた主軸, 側枝には針葉の展開がみられない葉無し部分が生じる。春の伸長が停止する頃に冬芽が見えるようになり, 冬芽の形成である。そして, 完全に伸長を停止したのち, ようやく本格的に葉原基形成が始まり, 14時間以上の日長が与えられている間持続する。この形成活性の高い間は伸長活性は抑制されている。この葉原基形成は日長が14時間をきる頃から低下しはじめ9月下旬には停止する。この停止するとき翌年の冬芽(頂芽, 側芽)の原基が形成される(17)。この冬芽の原基が翌春の伸長停止する頃, 冬芽の形成が見られる(図1-19)。春の冬芽の伸長は, 島地ら(58)によると, 茎の節間は細胞の分裂と拡大を行うことによって, たたまれた望遠鏡を引き伸ばすように伸長し, 葉の展開もおこると述べている。すなわち, 葉原基が展開し, 葉原基の間隔が細胞の拡大によって大きくなり, 図1-19に示した伸長がみられる。

伸長・形成活性がある程度高い状態で共存する状態は自然状態ではみられない。この両活性をバランスのとれた状態で持続させて連続的に伸長させることでフォックステイルが誘導できると考えた。その条件が温室における18~20時間日長であることが実験Ⅲより判明した。20時間日長でこの両条件を組み合わせることで処理をおこなった結果, 長期間にわたりアカマツにフォックステイルを発現させることができた。

フォックステイルを発現しているもののなかで, 側芽を形成し, それが伸長し側枝になった9号木で側芽形成過程をみると図1-20のようになる。

そのときまでフォックステイルを発現していたものが, 針葉束密度(主軸5cmあたりの針葉束数)が63から19に減少したことが示すように急激に葉原基間の細胞の拡大による節間伸長がみられ, 先端部に存在した葉原基群を展開し終わって, 伸長を停止した。この時に先端には冬芽(頂芽, 側芽)形成が確

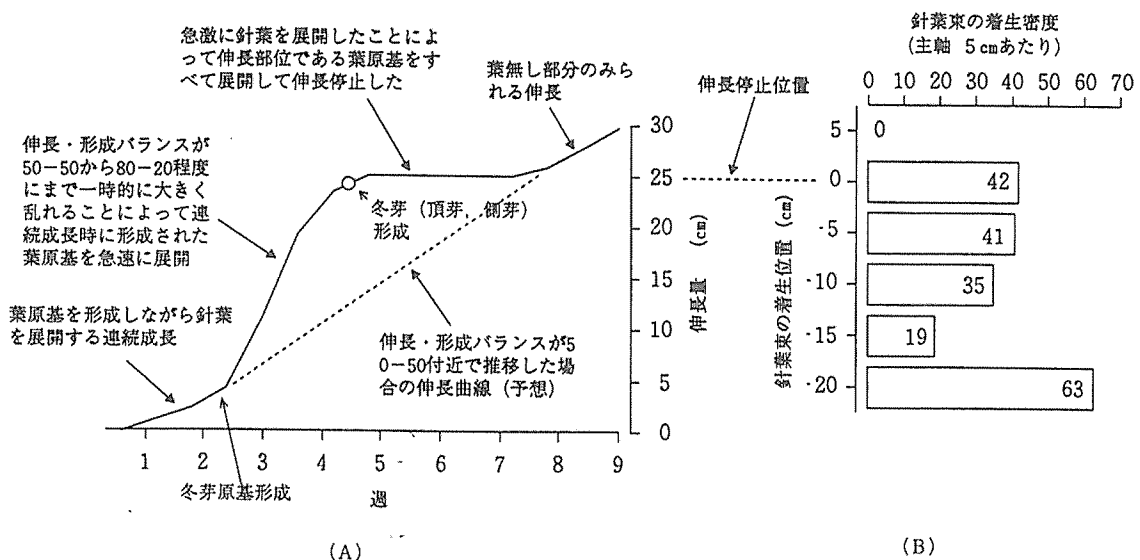


図1-20. 冬芽(頂芽, 側芽)形成したときの9号木アカマツ試験個体の伸長経過(A)と側芽形成し, 伸長停止位置から5cmあたりの針葉束数(B)

認められた。この冬芽が約3週間発育したあと伸長を開始し、頂芽は主軸に、側芽は側枝になっていく。このときの形態は、図1-17 Cに示すように再びフォックステイルを発現した。自然条件下におけるものと同じように針葉の展開していない部分、すなわち葉無し部分 (sterile-scale zone) がみられる。この葉無し部分ができるのは伸長活性の大きいことによって形成活性が抑制されたためと考えられる。また、自然状態での冬芽形成過程から推測すると、1) 葉無し部分は急激な伸長のみられた第2~5週に作られた、2) 冬芽の原基の形成はそれ以前にあったものと考えられる。

すなわち、フォックステイルを発現していて、急激な伸長に転換するとき先端部においても冬芽の原基の形成という転換がおこったことを意味する。冬芽、すなわち頂芽と側芽の原基が形成されたこと、すなわち、側枝ができてフォックステイルが中断する原点は、急激な伸長の開始時に起こったのものと考えられる。また、フォックステイルの発現ゾーンである20時間日長条件下で伸長・形成バランスが大きく乱れ、側芽が形成するときは日長以外の要因、たとえば温度や土壌の栄養などの要因が考えられる。

V. まとめ

自然条件においてアカマツは夏の長日条件下でも連続成長せずに伸長を停止する。これは、伸長活性と形成活性の間に相互抑制が存在するためである。伸長のさかんなときは葉原基形成が抑制され、葉原基形成がさかんなときは伸長が抑制される。そこで、この両活性が共存できる温度と日長条件があれば、連続成長が可能であり、フォックステイルを誘導できるものと考え実験計画をたてた。

アカマツの1年生苗木を用いて14時間から24時間日長条件のもとで葉原基形成期における伸長活性と形成活性が最適となる日長条件を調べてみると、伸長には22時間から24時間日長、葉原基形成には14時間から16時間日長が最適となった。したがって、この二つの最適日長の中間の18時間から20時間日長条件において伸長活性、形成活性が最高値の50%程度で共存すると考えられる。実際に、20時間日長条件下において、10個体中7個体で2年4ヵ月間の長期間にわたってフォックステイルが発現した。残りの3個体も1度だけ伸長を停止し、側芽を形成しただけであり、それ以外の時期はフォックステイルが発現した。アカマツの側芽形成は、苗条が急激に伸長したときに伸長・形成バランスが大きく乱れ、苗条の先端でみられた。この側芽形成は日長以外の要因、例えば温度や土壌栄養などの要因が考えられる。

以上から、フォックステイルは、苗条の先端部に常に未展開の葉原基群が存在している状態で連続成長がみられるときに発現することになる。

アカマツが、天然分布している地域の自然条件下では、14時間以下の日長条件により冬休眠期にはいるためフォックステイルが発現することはないが、伸長活性と形成活性が共存できる人為的日長条件・温度条件を与えることで低緯度地域でしかみられないフォックステイルを発現させることができた。このことから、低緯度地域でみられるフォックステイルは、日長条件と温度が発現の主な環境要因であると考えられる。

第2章 リュウキュウマツにおけるフォックステイルの誘導

I. はじめに

温帯地域に分布しているアカマツは、短日による休眠導入期、冬休眠期、低温による休眠解除期の過程を経過する(38)。すなわち、アカマツの生育には日長と温度の両要因が関与している。一方、トカラ列島の悪石島、宝島以南から八重山列島の亜熱帯地域に天然分布する(6I)リュウキュウマツ(*Pinus luchuensis* MAYR.)の冬芽の伸長の開始、停止は、この地域がアカマツが分布する温帯地域に比べ冬季の気温低下がはげしくないことから年間を通じて日長の影響が大きいと考えられる。すなわち、リュウキュウマツが天然分布する沖縄地方の亜熱帯地域では年間の日長の変動幅は最も大きいところで、11時間10分～15時間であり、最も小さいところでは11時間40分～14時間20分である(8)。このように、温帯地域に比べて日長の年変動幅が小さく気温低下のはげしくないところでは日長や気温ではなく、雲などによる日照時間の短縮、水分、養分の不足などが伸長および葉原基形成を左右する要因となることが予想される。

フォックステイルが自然条件下で発現する地域では、日長の変動幅が少ないことにより日長条件が伸長・形成バランスを大きく乱さないため、全葉原基を展開するような急激な伸長がおこることはない。したがって伸長活性と形成活性の間に相互抑制がはたらかないものと考えられる。この結果、先端部に存在する葉原基群が展開し終わる前に新たな葉原基形成が開始し、連続的に葉原基群が作られるため、先端部に常に未展開の葉原基群(頂芽)が存在することになって、フォックステイルを発現するのであろう。すなわち、急激に伸長しないことがフォックステイル発現の条件であるとすれば、冬休眠に導入されない南方系マツ類を、より低緯度で日長の年変動幅が極めて小さく、かつ低温期のない熱帯地方に移すことによってフォックステイルが多発することになるであろう。そこで、リュウキュウマツを12～14時間日長・高温条件の赤道付近で生育させたとすれば、カリビアマツ(*Pinus caribaea*)、スラッシュマツ(*P. elliottii*)やラジアータマツ(*P. radiata*)などと同じようにフォックステイルを発現する個体が多数出現するものと考えられる。リュウキュウマツの天然分布地域は、伸長の最適日長条件である14時間日長以上と葉原基形成の最適日長条件である12時間日長以下の中間に、伸長・形成バランスが50:50前後で共存できる日長条件があることになり、12～14時間日長条件の範囲内ではフォックステイルの誘導が可能になると考えられる。

本章では、フォックステイルを発現させることを目標に12, 14, 16時間日長条件でのリュウキュウマツの伸長を調べた。さらに、これらの日長条件より短い日長条件とより長い日長条件を加えてリュウキュウマツのフォックステイルが発現する最適の日長条件を明確にすることを試みた。

II. 材料および方法

実験I, II, III各処理区とも沖縄本島産種子から実生で育てたリュウキュウマツの苗木を三重大学生物資源学部内の実験圃場において、直径27cmの素焼き鉢に各1個体ずつ植え付けて用いた。

日長処理は、各処理区とも供試植物を日中の8時間(午前8時30分～午後4時30分)はガラス室においたが、室内の最高気温が35℃以上のときは野外において処理をおこなった。その後の補光期、暗期

ともに暗室に入れ、補光期は、植物体上部で約1,000lxになるように昼光色蛍光灯によって補光した。日中、補光期、暗期ともに最低気温が18℃以上のときは温度制御をおこなわなかったが、これより気温が低下する時期は最低気温を18℃以上に制御した。いずれの実験区においても各処理区間の温度条件は同一である。

表2-1. 実験I, II, IIIにおける日長処理時間

実験	日長処理時間 (時間)
I	12, 14, 16
II	10, 12, 13, 14, 16
III	8, 10, 11, 12, 13, 14

実験I, II, IIIの日長処理時間を表2-1に示した。

天然分布地域に生育するリュウキュウマツは、冬の低温にさらされることがなくアカマツのように冬休眠期が存在しない。したがって、リュウキュウマツを用いた日長処理実験においては実験開始時期は、その結果に影響しないとみなされ、時期に拘らずに実験を開始した。

〔実験I〕リュウキュウマツの12, 14, 16時間日長条件のもとでの伸長経過

本実験は、2年生のリュウキュウマツの苗木を用いた。

1984年に1処理区を10本として、12, 14, 16時間の日長処理を開始し、主軸の伸長量および側芽形成経過を測定した。側芽形成の時期は側芽を苗条の先端において外部から肉眼で確認できた時期とした。この時期の確認方法は、実験II, IIIともに同じであり、第1章の実験IVの確認方法に従った。供試用土はマサ土単用とし、用土が乾燥しないよう適時灌水した。

〔実験II〕フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より長い日長条件のもとでの伸長経過

本実験は、前年に植え付けた2年生苗木を用い、1処理区12個体として10, 12, 13, 14, 16時間の日長処理を1987年から開始し、主軸の伸長および側芽形成経過を測定した。供試用土はマサ土単用とし、用土が乾燥しないよう適時灌水した。

〔実験III〕フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より短い日長条件のもとでの伸長経過

本実験は開始前々年に植え付け、翌年に直径27cm素焼きの鉢に移植された3年生個体を1処理区12個

表2-2. リュウキュウマツの12, 14, 16時間日長条件における1985年2月7日から1986年4月10日までの14か月間の平均伸長量と側芽形成回数別個体数

日長 (時間)	12	14	16
平均伸長量	22.5	24.7	38.8 (cm)
(回)			(個体数)
側芽形成回数			
0	3	1	0
1	3	5	0
2	3	2	1
3	1	1	5
4	0	1	2
5	0	0	1
6	0	0	1

体として、8, 10, 11, 12, 13, 14時間日長処理を1989年から開始し、主軸の伸長経過と側芽形成経過を測定した。日長および温度処理条件は実験Iと同じとした。また、供試用土はマサ土単用とし、用土が乾燥しないよう適時灌水した。

III. 結 果

1. リュウキュウマツの12, 14, 16時間日長条件のもとでの伸長経過

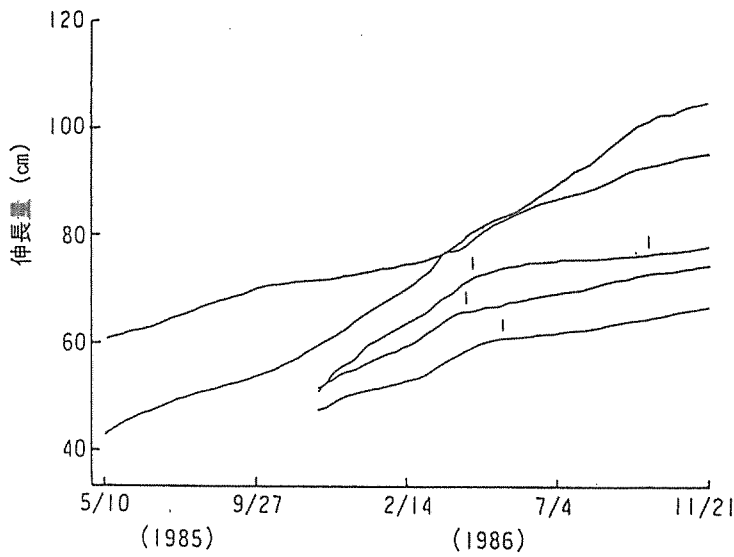


図2-1. リュウキュウマツの12時間日長条件における伸長経過（矢印は側芽形成を示す）

（年平均3.1回）側芽が形成された（図2-4）。実験が長期間におよんだため衰弱する個体が出現し10本を実験終了まで追跡調査できなかったが、12時間日長処理区において、その後、7ヵ月間健全に成育した5個体中2個体がフォックステイルを発現していた（図2-1、図2-2）。

一方、14時間日長処理区では、その後、9ヵ月間フォックステイルが発現する個体は認められなくなった（図2-3、図2-5）。この結果、観察期間中、フォックステイルの発現を継続した個体は、12時間日長処理区の2個体のみであった。14時間日長条件では12時間日長条件よりフォックステイルの発現期間は短かった。これは、日長処理中の温度を一定条件に制御していないため、実験期間を通じて低温の影響はみられないものの、季節的な変温による伸長促進効果が重なったためと考えられる。

リュウキュウマツとアカマツの先端部を比較すると両者とも常に未展開の葉原基群（頂芽）が存在するときにフォックステイルが発現している（図2-2）。しかし、図2-1、図2-5からも明らかなように、冬芽（頂芽、側芽）が形成されたときに明らかな伸長の停止はみられない場合が多く、アカマツの成長パターン（図1-12）とは幾分異なっている。

2. フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より長い日長条件のもとでの伸長経過〔実験Ⅱ〕

本実験は、実験Ⅰで明らかになっ

過〔実験Ⅰ〕

本実験は、12、14、16時間日長条件のもとでリュウキュウマツのフォックステイルが発現する日長条件を調べることが目的である。

処理を開始してから7ヵ月が経過し、処理開始以前の影響がなくなったと判断された1985年2月7日から1986年4月10日までの1年2ヵ月の平均伸長量と側芽形成回数を表2-2に示した。この期間中に、12時間日長処理区では3本、14時間日長処理区では1本、フォックステイルが発現する個体が観察されたが、16時間日長処理区では各個体とも2~6回

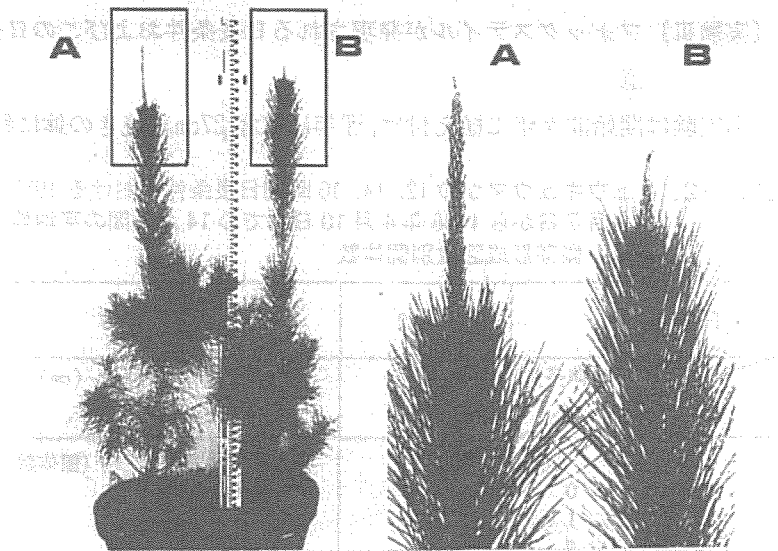


図2-2. リュウキュウマツの12時間日長条件でフォックステイルを発現している2個体（A、B）と右側の2個体は、同先端部の□内の拡大図を示す。

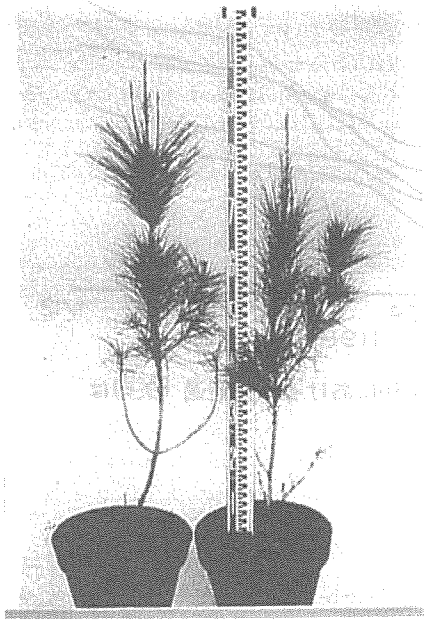


図2-3. 14時間日長条件で生育しているリュウキュウマツ

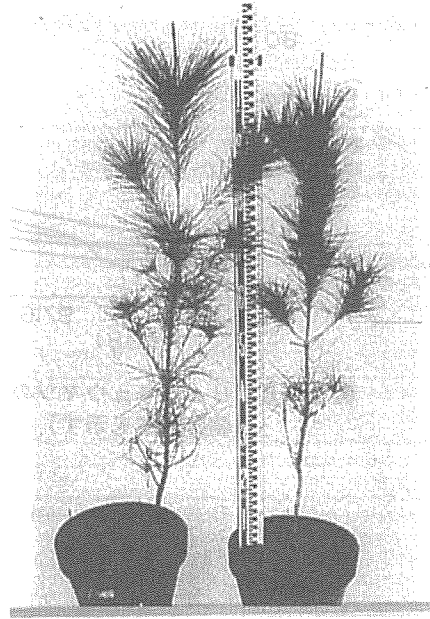


図2-4. 16時間日長条件で生育しているリュウキュウマツ

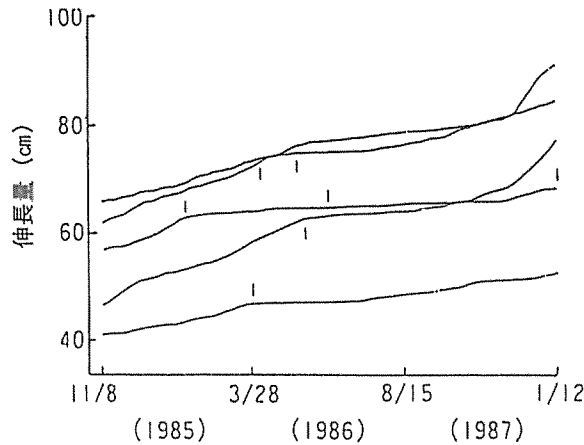


図2-5. リュウキュウマツの14時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

たリュウキュウマツのフォックスタイルが発現されやすい12時間日長条件からその発現が可能な14時間日長条件を中心に長い日長条件、さらに、短い日長条件を加えて、主にフォックスタイルが発現されやすい日長より長い日長条件のもとでの日長反応性を調べるのが目的である。各個体における10, 12, 13, 14, 16時間日長処理区の主軸の伸長経過と側芽形成回数を図2-6～10および表2-3に示した。

10～14時間日長処理区のいずれにおいてもフォックスタイルを示す個体が認められたが、その発現率は12, 13時間日長処理区で高く、13時間日長時間条件でもフォックスタイルが発現しやすいことが明らかになった。実験Iでも12時間日長条件でフォックスタイルの発現が多くみられた(表2-2)ことから、少なくとも2年生の個体では、12～13時間日長条件付近においてフォックスタイルが発現しやすいと判断された。また、13時間日長処理区では、側芽をまったく形成しなかった個体が12個体中で3個体観察されたが、5回(年平均4回)も形成した個体も1個体認められた。14時間日長条件では、実験I

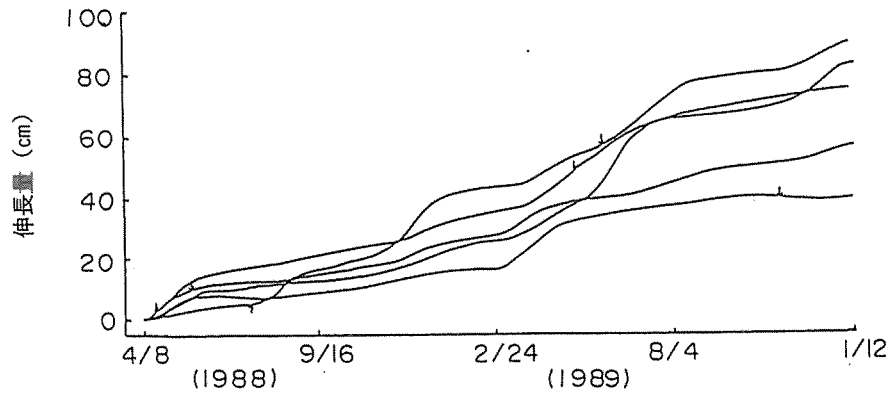


図2-6. リュウキュウマツの10時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

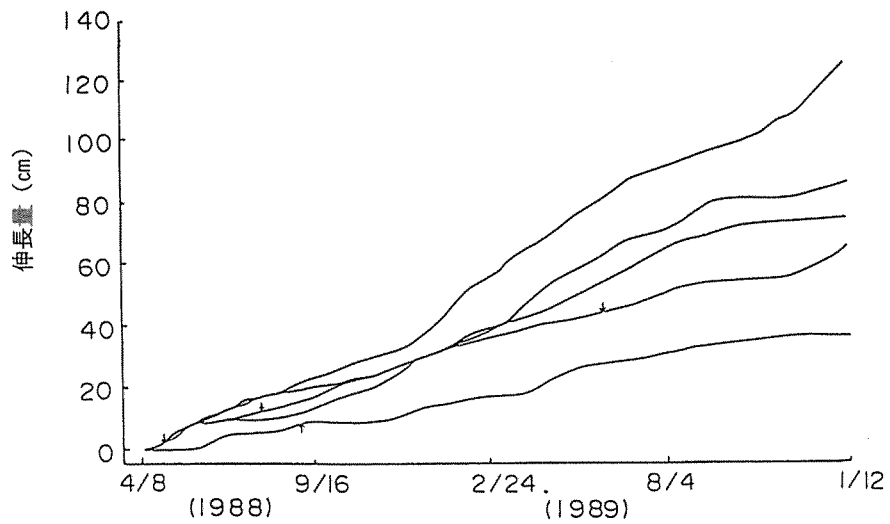


図2-7. リュウキュウマツの12時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

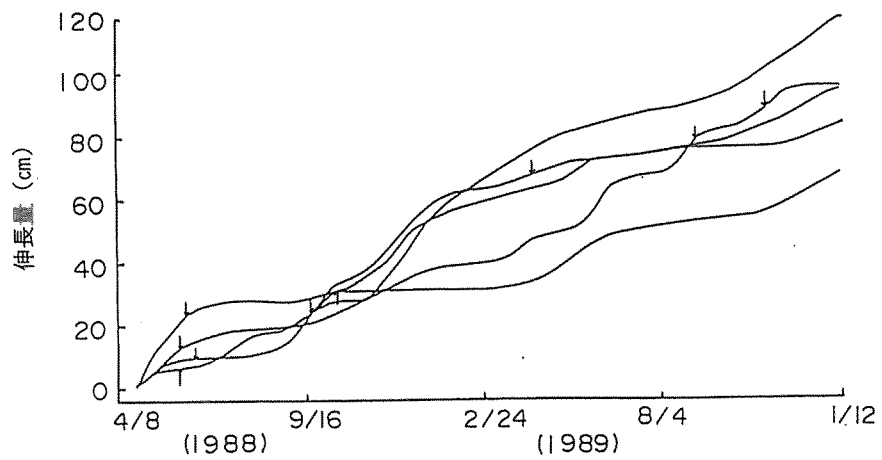


図2-8. リュウキュウマツの13時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

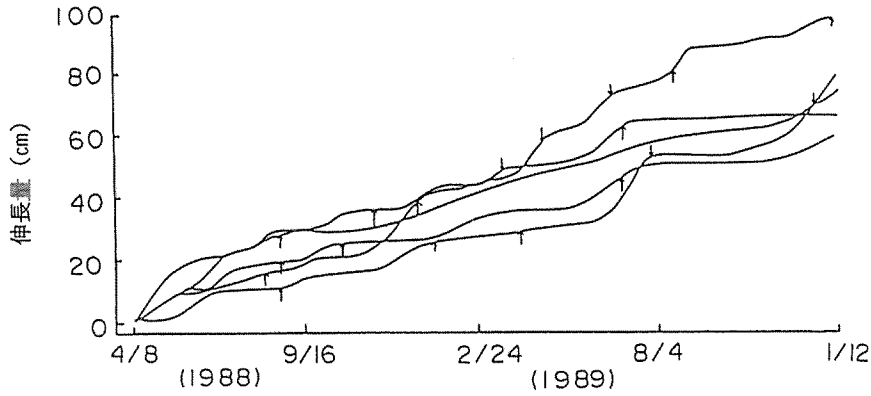


図2-9. リュウキュウマツの14時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

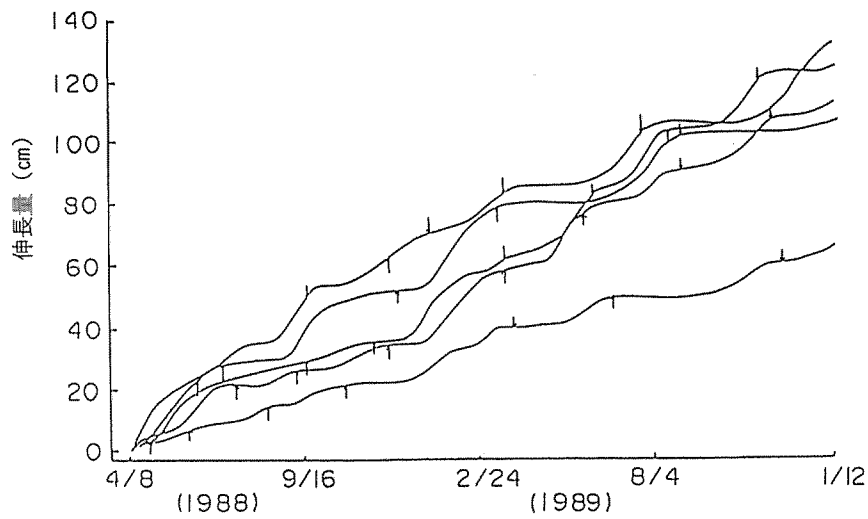


図2-10. リュウキュウマツの16時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

でもフォックスタイルの発現がみられ(表2-2), 本実験においても1個体みられたが, 同じ処理で6回(年平均4.8回)も側芽形成をするものが1個体みられた。16時間日長条件では実験Iと同じく, フォックスタイルの発現がみられず, すべての個体で側芽形成がみられた(表2-3)。したがって, 日長に対する

表2-3. リュウキュウマツの各日長条件における15か月間の側芽形成回数別の本数()は日長時間別の本数%を示す)

日長(時間)	10	12	13	14	16
側芽形成回数(回)					
0	2(17)	4(44)	3(43)	1(11)	0(0)
1	7(58)	3(33)	3(43)	4(44)	1(10)
2	2(17)	2(24)	0(0)	1(11)	3(30)
3	1(8)	0(0)	0(0)	2(22)	1(10)
4	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	5(50)
5	0(0)	0(0)	1(14)	0(0)	0(0)
6	0(0)	0(0)	0(0)	1(11)	0(0)

反応性に個体差のあることは明らかである。14時間日長条件でフォックスタイルの発現がみられたことは, 亜熱帯地域(原産地)で生育するリュウキュウマツにフォックスタイルの発現の可能性があるものと考えられる(63)。なお, この12~14時間の日長の年変化がみられるのは, 北緯および南緯20°以下に囲まれる熱帯地域である(8)。

3. フォックスタイルが発現される日長条件およびこの日長より短い日長条件のもとでの伸長経過

[実験Ⅲ]

本実験は, 実験I, IIで明らかになったリュウキュ

ウマツのフォックステイルが発現されやすいのは、12、13時間の日長条件であるが、この日長より短い日長条件およびフォックステイルの発現が可能な14時間日長条件のもとで日長処理を行うことにより、主にフォックステイルが発現しやすい日長とそれより短い日長条件のもとでの日長反応性を比較することが目的である。

処理開始約2ヵ月後から約4年間の主軸の伸長および側芽の形成経過を図2-11～16に示した。矢印で図示した側芽形成時期を検討すると、いずれの処理区においても処理開始初期に側芽が形成されやすく、その後の側芽形成パターンは日長条件の違いによって異なった。さらに、本実験の測定終了日から遡って約20か月間の主軸の側芽形成回数を表2-4に示した。この結果は、実験Ⅱとほぼ同じものであり、およそ1年の樹齢の違いは日長反応性に大きな影響を及ぼさないことが明らかとなった。この結果、本実験は実験Ⅱに8時間日長区を加えた実験として検討できるものであると判断された。

樹齢および実験年度による生育条件の差を無視して実験Ⅱ、Ⅲにおける1個体あたりの年平均側芽形成回数（以下、側芽形成回数とする）を図2-17に示したところ、12時間日長条件下で側芽形成回数が最少となった。そして、側芽形成回数は12時間日長より長い日長条件下では日長が長くなるにしたがっ

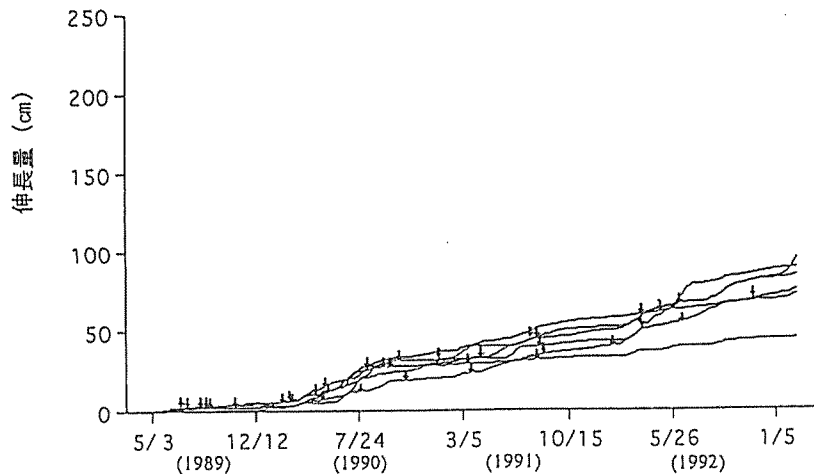


図2-11. リュウキュウマツの8時間日長条件における伸長経過（矢印は側芽形成を示す）

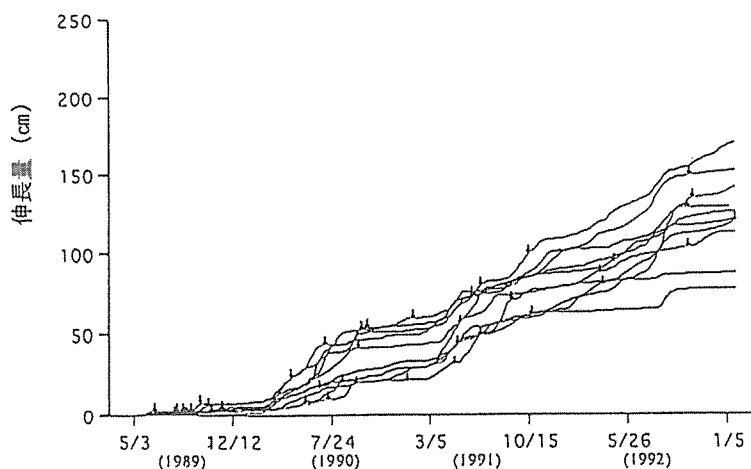


図2-12. リュウキュウマツの10時間日長条件における伸長経過（矢印は側芽形成を示す）

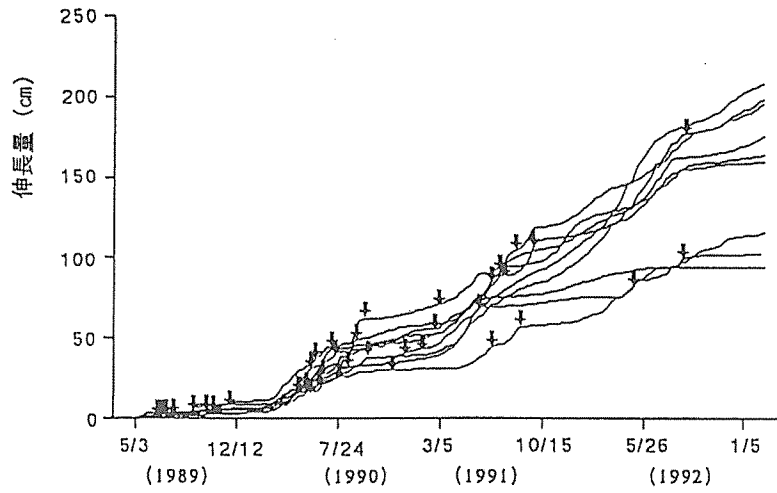


図2-13. リュウキュウマツの11時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

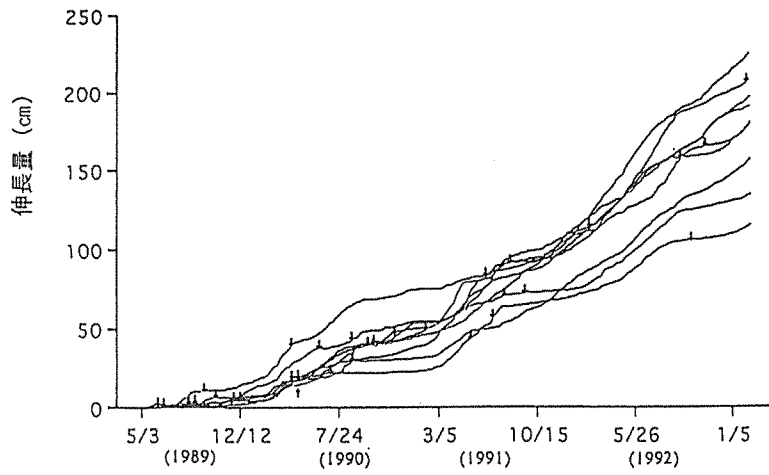


図2-14. リュウキュウマツの12時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

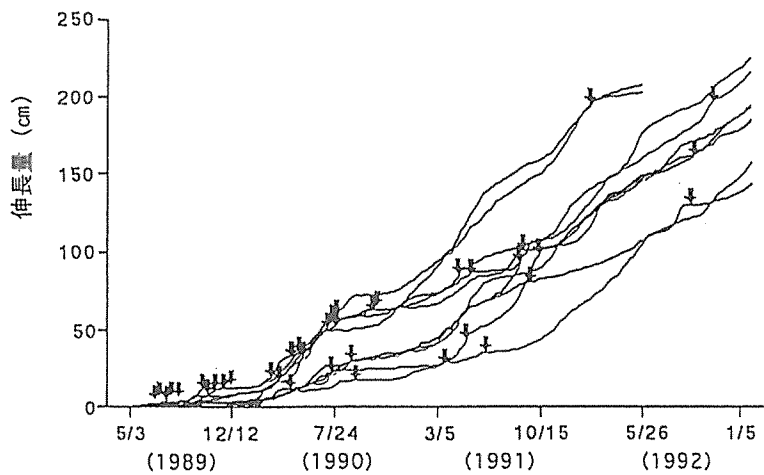


図2-15. リュウキュウマツの13時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

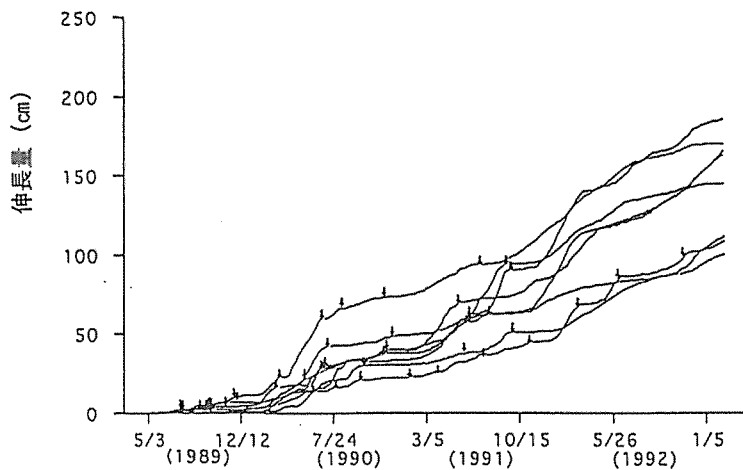


図2-16. リュウキュウマツの14時間日長条件における伸長経過(矢印は側芽形成を示す)

表2-4. リュウキュウマツの各日長条件における20か月間の側芽形成回数別の本数()は日長時間別の本数%を示す)

日長(時間)	8	10	11	12	13	14
側芽形成回数(回)						
0	0(0)	0(0)	4(40)	4(45)	3(38)	0(0)
1	2(33)	6(60)	2(20)	3(33)	1(12)	5(64)
2	1(17)	1(10)	2(20)	2(22)	3(38)	1(12)
3	1(17)	2(20)	2(20)	0(0)	1(12)	0(0)
4	2(33)	1(10)	0(0)	0(0)	0(0)	1(12)
5	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(12)

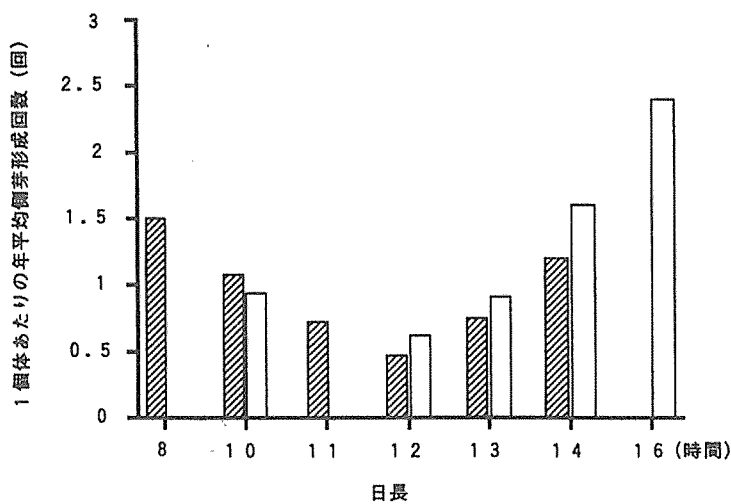


図2-17. リュウキュウマツの各日長条件下における一個体あたりの年平均側芽形成回数

□ 実験Ⅱ ▨ 実験Ⅲ

て、また、12時間日長より短い日長条件下では日長が短くなるにしたがっていずれも増加した。

12時間日長処理区で1,000日間以上フォックステイルを発現した個体が2個体認められたこと(表2-5)からも明らかのように、12時間日長条件下では最も側芽が形成されにくく、このために長期間フォックステイルを続ける可能性が増大すると考えられる。

実験Ⅱおよび実験Ⅲの結果から、フォックステイルは11～13時間日長条件下で生育している個体において多く発現されるが、

これらの日長よりも長い日長条件下でも短い日長条件下でも側芽形成回数が増加し(図2-17)、伸長とその停止を繰り返す成長、すなわち周期的成長(periodic growth)(44)を示した。以上から、リュウキュウマツの主軸の伸長は3つの伸長型に分けることができる。すなわち、フォックステイルを発現する伸長型(フォックステイル型)、この発現がみられない短い日長条件のもとで周期的成長を示す伸長型(短日型)、フォックステイル型を示す日長条件より長い日長条件のもとで周期的成長を示す伸長型(長日型)である。周期的成長を示す長日型および短日型の伸長は、伸長・形成バランスが大きく乱れるため、伸長の段階で先端部に存在する葉原基群のすべてを展開し、伸長が停止して側芽が形成されることによりフォックステイルの発現が起こらなくなると考えられる。

IV. 考 察

第1章の実験の結果から、アカマツは20時間日長条件のもとで冬芽を形成するときは、明らかに伸長を停止したが、リュウキュウマツが冬芽を形成するときは、苗条の先端部に存在する葉原基がすべて展開し、その先端部に新たに冬芽の形成が確認されたあと冬芽の下部の苗条の伸長が継続した。

このように、アカマツとリュウキュウマツでは、フォックステイルの発現メカニズムは幾分異なるものと思われるが、本質的には先端部に常に未展開の葉原基群が存在する連続成長現象であることが認められた。

リュウキュウマツでは、12時間日長付近で伸長・形成バランスが50:50に保たれ、先端部には常に未展開の葉原基群が存在するため、フォックステイルが発現する個体が見られると考えられる。これは、第1章の図1-11における実験結果より得た、苗条の形態と伸長・形成バランスについての知見を応用したものである。12時間日長条件下でフォックステイルが発現した2個体の先端部をみると、片方(図2-2, B)は、伸長・形成バランスが50:50近くで典型的なフォックステイルに近いが、他方(図2-2, A)は、伸長・形成バランスに揺らぎがみられるときの形態を示している。すなわち、伸長・形成バラ

表2-5. リュウキュウマツの各日長条件下における各個体の側芽形成までの最長連続伸長期間

日長(時間)	8	10	11	12	13	14
200～300	3	1				1
301～400	1	3	4		3	1
401～500	1	2	1	3		2
501～600	1	3	1	2	4	4
601～700		1	1		2	
701～800			3			
801～900				2	2	
901～1000						
1001～				2		
処理個体合計本数(本)	6	10	10	9	11	8

ンスが 50 : 50 近くからおよそ 70 : 30 ぐらいまで伸長へ傾き、その後、30 : 70 ぐらいまで形成へ傾いたあと、およそ 50 : 50 になったときの変動であろう。これは第 1 章の図 1 - 11 に示したように、フォックスタイル発現の限界条件であると予想される。

このことは、水分、養分、気温、樹齢などの条件が同一の場合、伸長・形成バランスが 50 : 50 となって典型的なフォックスタイルが発現する最適日長に個体間変異が存在することを示唆するものである。この個体間変異は 14, 16 時間日長処理区においても、側芽形成回数について個体間に大きな差異が認められたことから明らかである。そして、12 時間日長は 5 個体中 1 個体 (図 2 - 2, B) においてのみフォックスタイルの発現にとって最適条件であったといえる。実験 I では、フォックスタイルは 12 時間日長条件で発現し、14 時間日長では、その発現の可能性があるが、16 時間では発現しないことが明らかになった。さらに、実験 II, 実験 III の結果から、リュウキュウマツの主軸の伸長は、日長の影響を受け、12 ~ 13 時間日長条件下でフォックスタイルを発現しやすくなり、これよりも長い日長および短い日長条件下では側芽形成の回数が増えることが明らかになった。

V. まとめ

リュウキュウマツは亜熱帯地域の沖縄地方に天然分布しており、天然分布地域において自然条件下でフォックスタイルがみられる。この地方の日長は 11 時間 30 分から 14 時間 30 分である。リュウキュウマツの伸長に最適の日長は 14 時間から 15 時間、葉原基形成に最適の日長は 11 時間から 12 時間であると推定され、この中間の 12 時間から 14 時間日長の間伸長・形成バランスが 50 : 50 前後で共存できる日長が存在し、フォックスタイルが発現すると考えられる。そこで、12, 14, 16 時間日長条件で処理を行ったところ、フォックスタイルの発現は 12 時間日長条件で 2 年間以上発現する個体が 2 本みられた。14 時間日長条件では 1 年 2 か月間発現する個体が 1 本みられたことから 14 時間日長条件でのフォックスタイル発現の可能性があることを示した。16 時間日長条件ではすべての個体が側芽を形成しながら伸長することから、その発現の可能性はほとんどないと考えられる。

12 ~ 14 時間日長条件を中心に長い日長、短い日長条件のもとでの側芽形成経過を調べると、最もフォックスタイルの発現しやすい日長条件は 11 ~ 13 時間日長であることが分かった。この日長は自然条件では、およそ赤道付近とみなされる。このことは、リュウキュウマツのフォックスタイルの発現は低緯度地域ほど多くなることを示している。フォックスタイルの発現しやすい日長とこの日長より長い日長、短い日長条件での側芽形成回数は長い日長でも短い日長でも増加することが確認され、周期的成長を示した。

第 3 章 リュウキュウマツの成長パターンにおよぼす日長と温度の影響

I. はじめに

前章では、リュウキュウマツのフォックスタイルの発現メカニズムはアカマツと本質的には同じであり、12, 14 時間日長条件でフォックスタイルが発現することを示し、12 時間日長では 14 時間日長より長期間発現する個体がみられたことから、14 時間日長より短い日長条件においてフォックスタイルが発現しやすい可能性が示された。さらに、フォックスタイルが発現する日長条件より長い日長条件、およ

び短い日長条件を加えて伸長の日長反応性を調べた結果、12～13時間日長条件下でフォックステイルを発現しやすくなり、これよりも長い日長および短い日長条件下では側芽形成の回数が増えることを示した。このことから、マツ属のフォックステイルは、伸長・形成バランスをある範囲内での変化にとどめ、伸長・形成バランスが大きく乱されないようにすることで発現することを明らかにした。そして、天然分布地域において生育するアカマツはフォックステイルが発現しないのに対し、リュウキュウマツでフォックステイルが発現する要因は、形成活性と伸長活性における日長反応性が異なるためと判断できる。この結果、休眠に導入されない南方系のマツ属の樹種では、天然分布地域でもフォックステイルが発現する可能性があることを証明した。

LUCKHOFF(32)は、南アフリカにおいて気温の低下する高地ほどフォックステイルの発現率は低くなることと述べているが、これは、日長の年変化および気温の日変化が熱帯地方よりも大きい南アフリカ地域におけるフォックステイルである。温度の日変化が大きくなる場合、同一日長条件下で示される伸長・形成バランスは大きく変化すると考えられる。

そこで本章では、前章に引き続いて日長と温度がリュウキュウマツの日長反応性にどのように関与しているかについて検討した。

II. 材料および方法

実験に用いたリュウキュウマツは、実験処理開始の前年および前々年に三重県津市の三重大学生物資源学部内の実験圃場において、素焼き鉢に1個体ずつ植え付けた沖縄本島産種子由来の2および3年生苗木である。第2章において示したように、リュウキュウマツは、アカマツのように休眠期がみられないことから、実験開始の時期は実験結果に影響しないと考えられる。

〔実験Ⅰ〕フォックステイルが発現する日長条件およびこの日長より長い日長条件のもとで定温および変温条件に設定したときの伸長経過

本実験は前年に植え付けた2年生個体を直径18cmの素焼き鉢に移植し、1処理区6個体として、12時間日長条件で25℃定温と25－15℃変温、16時間日長条件で25℃定温の3処理を1988年から開始し、主軸の伸長経過と側芽形成経過を測定した。側芽の形成時期は、苗木の先端部に肉眼で側芽を確認できたときとした。この確認方法は、第1章、実験Ⅳおよび第2章の実験Ⅰ、Ⅱ、Ⅲの方法に従った。日長および温度処理は、3処理区とも日中の8時間（午前8時30分から午後4時30分）を主明期として、25℃定温に設定した自然採光型グロースチャンパー（コイトロンS型）内においた。その後、プレハブ保冷庫内に移動させ、保冷庫内の温度は12時間日長・25℃定温区は補光期4時間および暗期12時間を25℃定温に、12時間日長・25－15℃変温区は補光期4時間および暗期12時間を15℃定温に16時間日長・25℃定温区は補光期8時間および暗期8時間を25℃定温に設定した。なお、補光は昼光色蛍光灯により植物体上部で約1,000lxになるように調節した。供試用土はマサ土単用とし、用土が乾燥しないよう適時灌水した。

〔実験Ⅱ〕13時間日長条件のもとで変温条件を設定したときの伸長経過

1991年に、実験開始前々年に植え付け、翌年に直径18cmの素焼きの鉢に移植した3年生個体を1処理区7個体として、13時間日長・25℃定温、25℃－20℃－25℃の変温、25℃－15℃－25℃の変温処理をおこない、主軸の伸長経過と側芽形成経過を測定した。実験は130週間で打ち切ったが、その期間、25－15℃変温区では枯死や伸長不良な個体を観察対象から除外した。日長および温度処理は、実験Ⅲと同じ

ように、3処理区とも日中の8時間（午前8時30分～午後4時30分）を主明期として、25℃定温に設定した自然採光型グロースチャンパー（コイトロンS型）内におき、その後、プレハブ保冷庫内に移動させ、25℃定温および25→15→25℃、25→20→25℃変温に設定した。暗期の変温設定は、暗期の最初1時間を25℃とし、その後4時間かけて15、20℃にまで温度を低下させ、5時間を設定温度に保ち、残りの1時間で25℃に再び戻す台形制御とした。なお、補光は昼光色蛍光灯により、植物体上部で約1000lxになるように調節した。また、供試用土はマサ土単用とし用土が乾燥しないよう適時灌水した。

Ⅲ. 結 果

1. フォックステイルが発現される日長条件およびこの日長より長い日長条件のもとで定温、および変温条件に設定したときの伸長経過〔実験Ⅰ〕

表3-1. リュウキュウマツの12, 16時間日長・定温(25℃)および12時間日長, 変温(25→15℃)条件における17か月間の側芽形成回数別の本数()は日長時間別の本数%を示す)

日長 (時間)	12 (25℃)	12 (25-15℃)	16 (25℃)
側芽形成回数 (回)			
0	4 (80)	0 (0)	0 (0)
1	1 (20)	0 (0)	0 (0)
2	0 (0)	1 (17)	1 (17)
3	0 (0)	1 (17)	2 (33)
4	0 (0)	3 (50)	3 (50)
5	0 (0)	1 (17)	0 (0)

本実験は、前章の実験Ⅱおよび実験Ⅲの結果をまとめた図2-17が示しているようにフォックステイルが発現されやすい12時間日長条件と周期的成長を示す16時間日長条件のもとで変温条件が伸長経過に与える影響を調べることを目的にした。LUCKHOFF(32)は、南アフリカにおいて、平地に較べ気温の日較差の大きい高地でフォックステイルの発現率が低いことは、変温条件、すなわち日較差の大きい条件のもとでは伸長・形成バランスが大きく乱れ、周期的成長が起こりやすくなるためであろうと述べている。12, 16時間日長・25℃定温、および12時間日長・25→15℃変温条件のもとでの主軸の伸長経過と1個体あたりの側芽形成回数を図3-1～3および表3-1に示した。12時間日長・25℃定温条件では、実験の途中で枯死した1個体を除く5個体が400日以上の期間にわたってフォックステイルの発現がみられ、さらに、その中の4個体は600日間以上フォックステイルを発現した(図3-1, 表3-1)。また、12時間日長・25℃定温条件においてフォックステイルを発現した個体の先端部を図3-4に示したが、アカマツの場合と同じように、苗条の先端部にみられる冬芽の中に未展開の葉原基群が存在していることが認められる。

一方、12時間日長・25→15℃変温条件では、12時間日長・25℃定温条件と比較すると、伸長パター

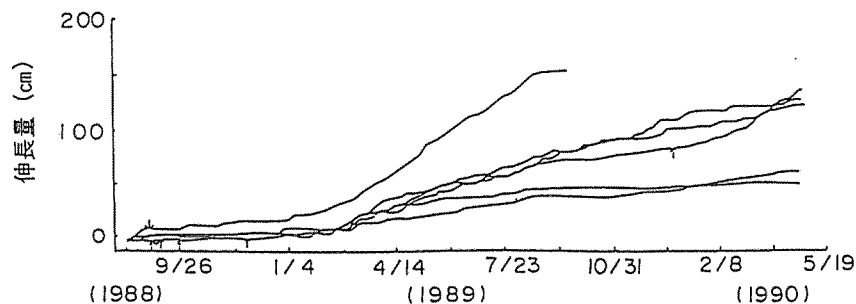


図3-1. リュウキュウマツの16時間日長・25℃定温条件下における伸長経過(矢印は側枝形成を示す)

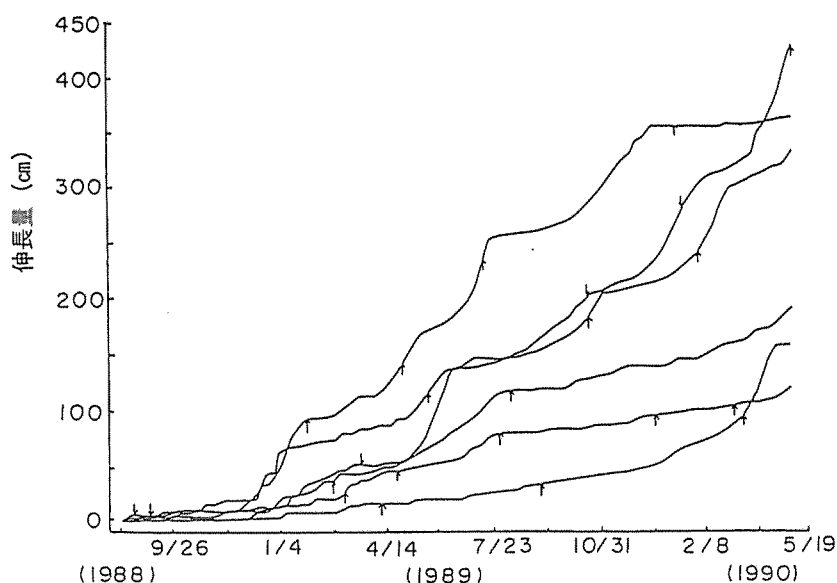


図3-2. リュウキュウマツの12時間日長・25-15°C変温条件下における伸長経過（矢印は側芽形成を示す）

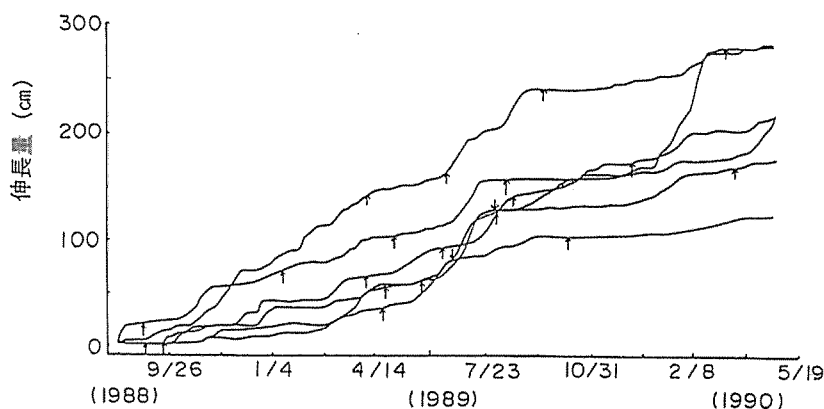


図3-3. リュウキュウマツの16時間日長・25°C定温条件下における伸長経過（矢印は側芽形成を示す）

ン、伸長量、側芽形成回数のいずれにおいても、著しく様相を異にした（図3-2、表3-1）。この違いは、温度条件の違いが日長効果に大きな影響を及ぼすことを表わしている。また、16時間日長・25°C定温条件のもとでは、12時間日長・25-15°C変温条件と類似した伸長パターンと側芽形成回数（図3-3、表3-1）を示した。12時間日長・25-15°C変温条件では350日を上回る期間にわたってフォックスタイルを発現した個体が1本あったが（図3-5、表3-1）、16時間日長・25°C定温条件ではフォックスタイルを発現した個体は認められなかった（図3-6）。フォックスタイルが発現されやすい12時間日長のもとで変温条件を与えることによって16時間・25°C定温の長い日長に近い効果を示した。

2. 13時間日長条件のもとで変温条件を設定したときの伸長経過〔実験Ⅱ〕

本実験は、図2-17に示したようにフォックスタイルが発現されやすいが、やや長日型の周期的成長を示す日長条件に近い13時間日長条件のもとでの温度条件の違いが伸長経過に与える影響を調べることを目的とした。各処理条件における伸長経過と平均側芽形成回数、およびフォックスタイル発現個体数を図3-7～9および表3-2に示した。

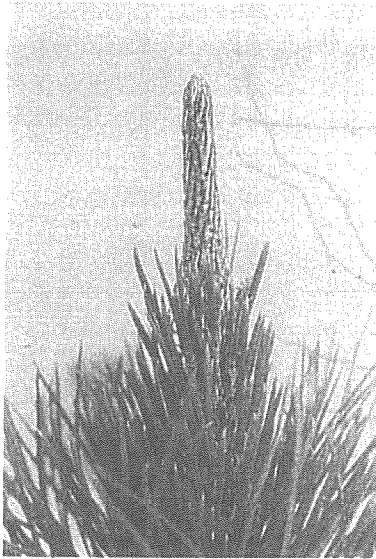


図3-4. 12時間日長・25°C定温条件のもとでフォックステイルが発現しているリュウキュウマツの先端部

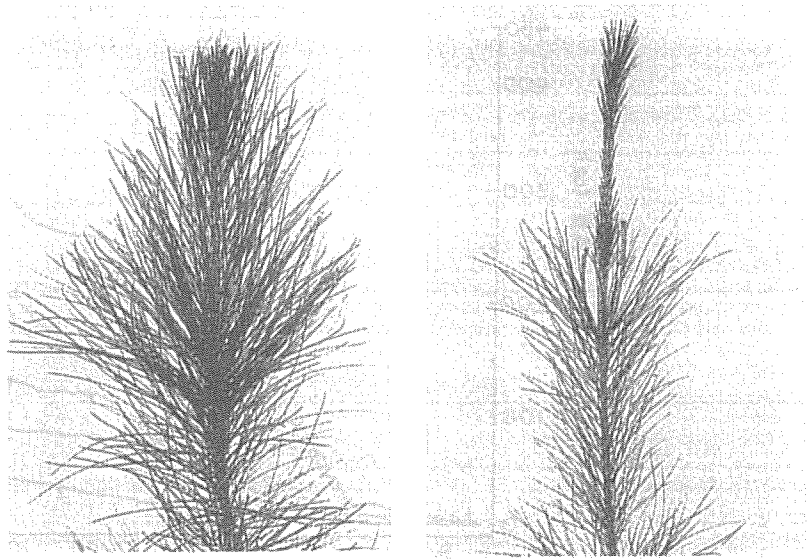


図3-5. 12時間日長・25-15°C変温条件下において約350日間フォックステイルを示しているリュウキュウマツ（左）と側芽形成を示しているリュウキュウマツ（右）。

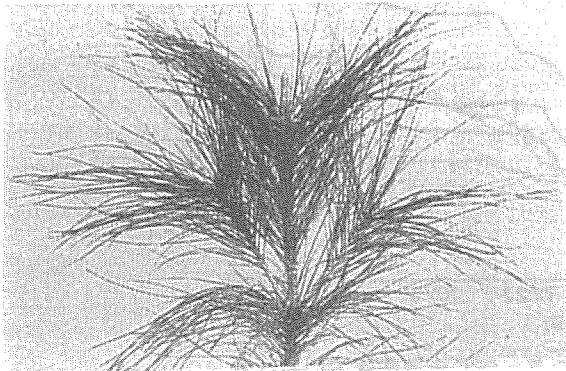


図3-6. 16時間日長・25°C定温条件で側芽形成を示しているリュウキュウマツ

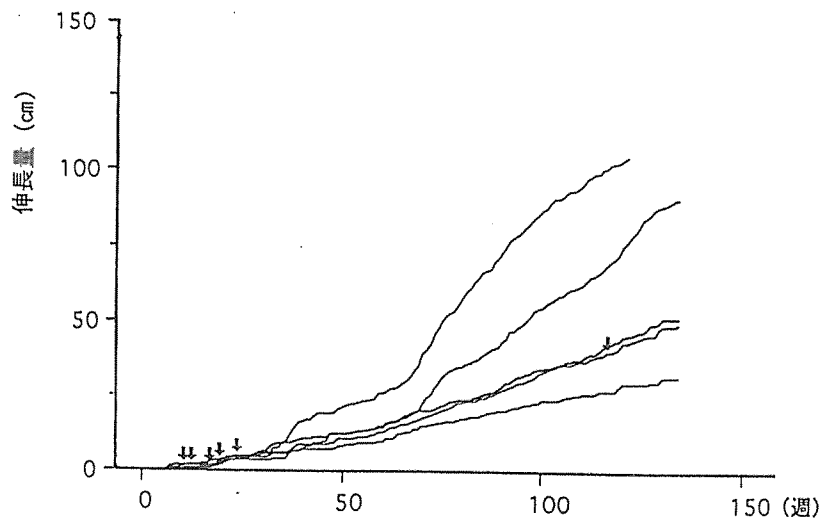


図3-7. リュウキュウマツの13時間日長・25-15°C変温条件下における伸長成長経過（矢印は側芽形成を示す）

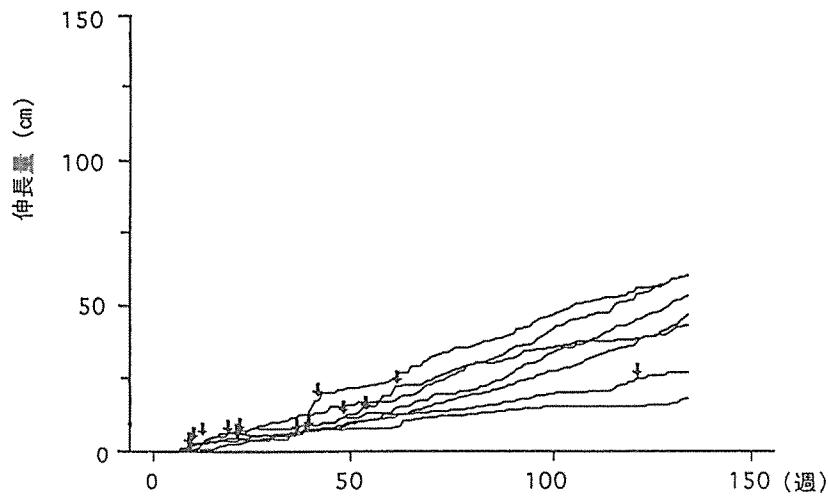


図3-8. リュウキュウマツの13時間日長・25-20°C変温条件下における伸長成長経過 (矢印は側芽形成を示す)

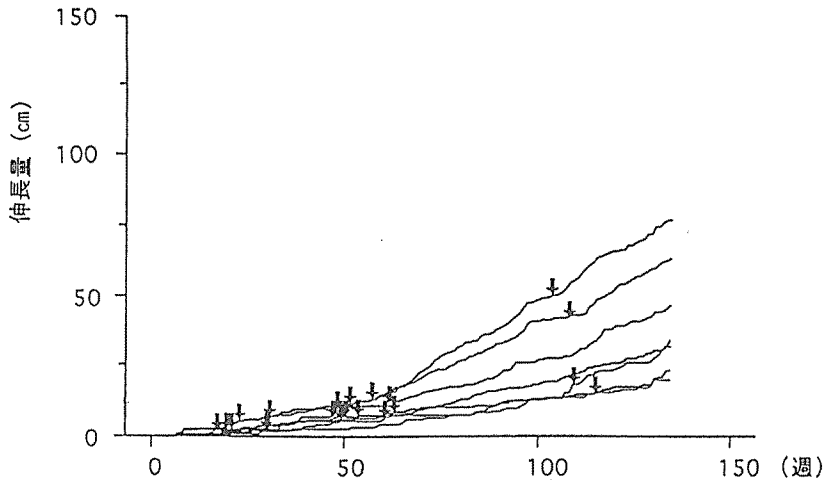


図3-9. リュウキュウマツの13時間日長・25°C定温条件下における伸長成長経過 (矢印は側芽形成を示す)

矢印で図示した側芽形成時期を検討すると、第2章の実験Ⅱ、実験Ⅲの伸長経過と同じように、いずれの処理条件においても処理開始初期に側芽が形成されやすく、その後の側芽形成経過は温度条件の違いによって異なった。そこで、実験終了の前700日間のフォックステイル発現個体数を処理条件別に比較したところ (表3-2)、暗期温度が低くなるにしたがってフォックステイルが発現する個体数が増加した。一方、同じ期間にみられた側芽形成回数は、暗期温度が高くなる

表3-2. リュウキュウマツの13時間日長・定温、変温条件下における2年間の平均側芽形成回数、およびフォックステイル発現個体数 (処理本数 15°C 5本, 20°C 7本, 25°C 7本)

	明 期 温 度 (25°C)		
	15	20	25
暗 期 温 度 (°C)	15	20	25
平均側芽形成回数 (回) (年間の側芽形成回数/年)	0.2 (0.1)	1.0 (0.5)	1.9 (1.0)
フォックステイル発現 個体数 (本)	4	2	0

にしたがって増加した。各処理区の伸長量を比べる(図3-7~9)と、25-15°C変温区で大きく伸長する個体が2本みられた(図3-7)。本実験結果を実験Iと比べると、変温処理によるフォックスタイルの発現個体数、側芽形成回数の効果は、実験Iとは反対に変温処理によって、フォックスタイルが発現されやすくなった。

IV. 考 察

変温処理の条件によっては、実験Iの結果が示しているように、12時間日長の定温条件ではフォックスタイルの発現がみられるが、変温条件では、この発現がみられなかった。一方、実験IVの結果から13時間日長においては、変温条件ではフォックスタイルの発現がみられるが、定温条件ではこの発現がみられなくなるような、一見、反対の結果が示されるなど、リュウキュウマツのフォックスタイルの発現に関わる伸長・形成バランスの変化は複雑であると考えられる。

本章で分類した周期的成長、フォックスタイル型成長を解析する目的で、両成長を示したそれぞれの個体について側芽形成回数、針葉着生状況を調査した。各日長における成長パターンをみると、12~13時間日長においてフォックスタイル型成長が多発し、より長い日長条件でも、短い日長条件でもフォックスタイル型成長を示す個体は減少し、側芽形成する個体が増えるとともに側芽形成回数が増加していく。しかし、短い日長条件(8~10時間日長)では側芽形成回数は年平均1~2回(以下短日型とする)であるのに対し、長い日長条件(14~20時間日長)では側芽形成回数は年平均4~5回(以下長日型とする)にも達する。そこで、典型的な短日型成長、フォックスタイル型成長、長日型成長を示す個体を短日型については8時間日長処理区から、長日型についてはフォックスタイル型成長を示す可能性のある14時間日長処理区から選んで、各個体の伸長期間、側芽形成回数(表3-3)、および針葉着生状況については側枝間を1.5cm間隔で区切り、そこに位置する鱗片葉数、針葉束数、針葉長を測定した(図3-10~15)。ただし、14時間日長処理区の温度条件は、本章の実験IIと同じ条件である。まず、14時間日長においては暗期温度によってフォックスタイル型成長(個体D)と長日型成長(個体E、F)を示す個体があることが分かる。リュウキュウマツは、14時間日長のもとでフォックスタイルを発現する個体と周期的成長が起こる個体があり、個体差が明らかになる日長であるとも考えられる。ここに示された

表3-3. 短日型成長、フォックスタイル型成長、および長日型成長を示すリュウキュウマツの各個体の側芽形成回数と伸長期間

成長型	短日型成長		フォックスタイル型成長		長日型成長	
個体名	A	B	C	D	E	F
日長(時間) (暗期温度)	8	8	13 (20°C)	14 (15°C)	14 (25°C)	14 (25°C)
側芽形成回数	5	4	0	0	11	8
伸長期間	3年3ヵ月	3年9ヵ月	2年6ヵ月	2年7ヵ月	2年9ヵ月	1年10ヵ月
平均側枝形成回数 (回/年)	1.5	1.1	0	0	4	4.4

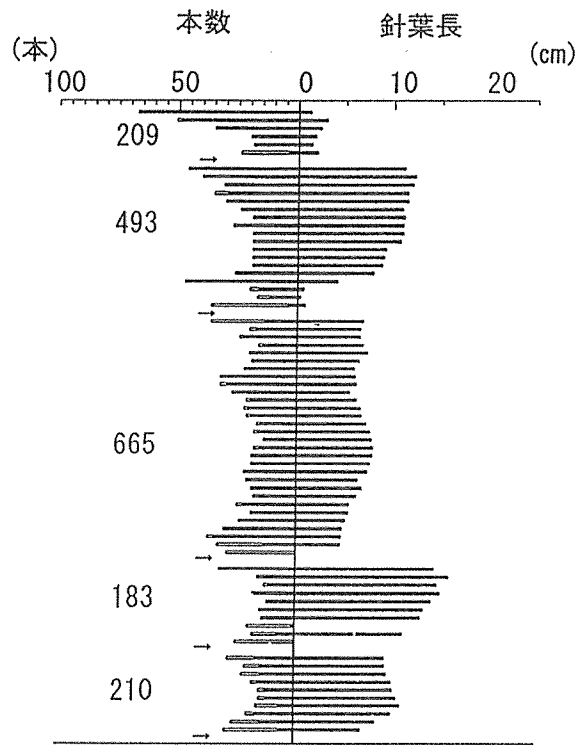


図3-10. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Aの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。

凡例 □, 鱗片葉数; ▨, 針葉束数; ■, 針葉長。

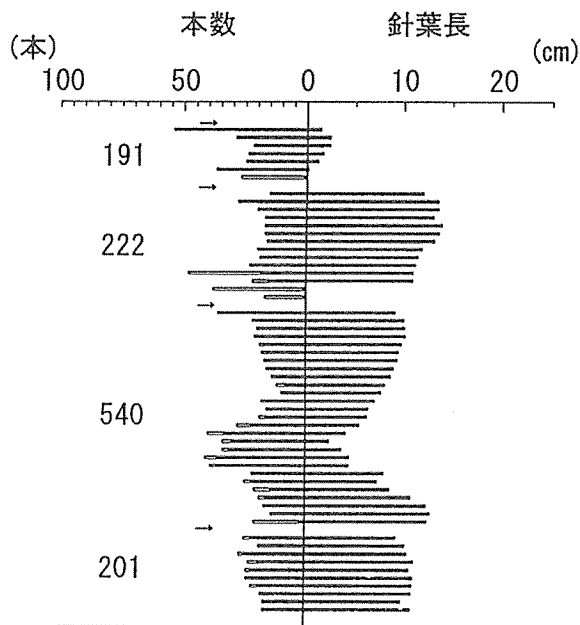


図3-11. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Bの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。

凡例 □, 鱗片葉数; ▨, 針葉束数; ■, 針葉長。

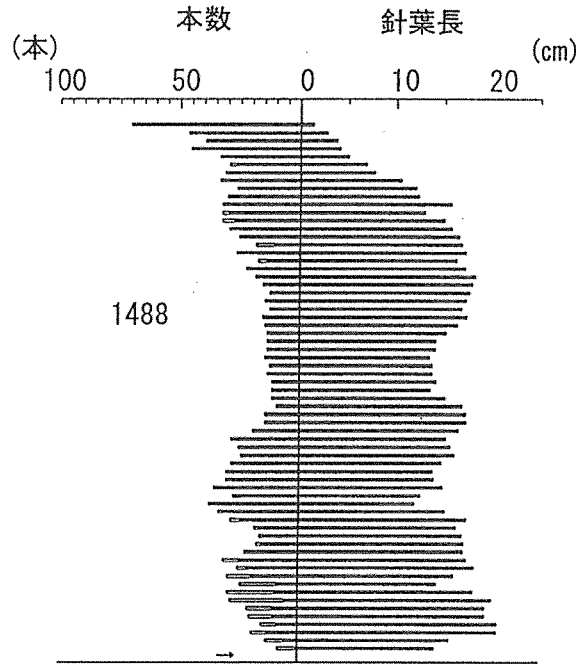


図3-12. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Cの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。
 凡例 □, 鱗片葉数; [checkered], 針葉束数; [solid black], 針葉長。

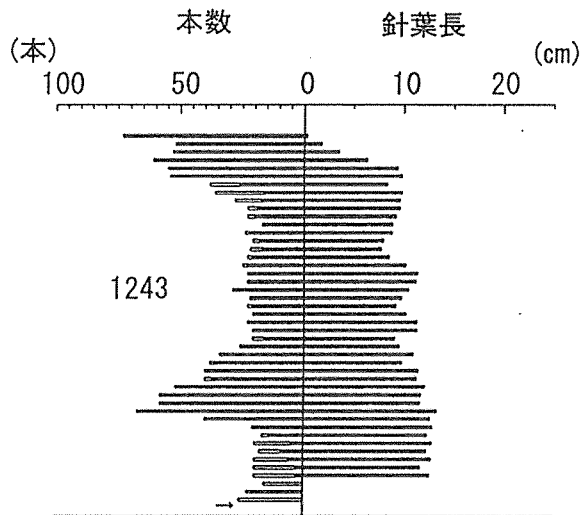


図3-13. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Dの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。
 凡例 □, 鱗片葉数; [checkered], 針葉束数; [solid black], 針葉長。

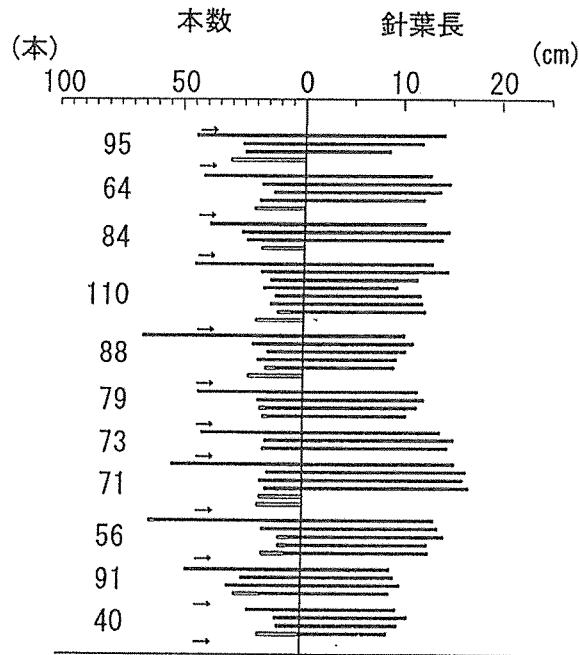


図3-14. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Eの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。
 凡例 □, 鱗片葉数; ▨, 針葉束数; ■, 針葉長。

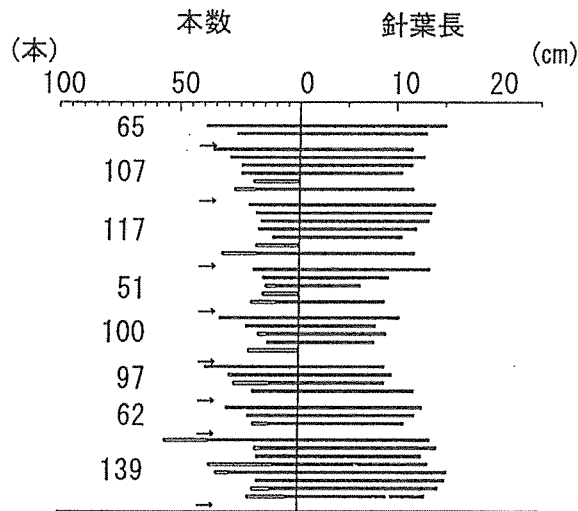


図3-15. リュウキュウマツの短日型成長を示す個体Fの針葉着生状況
 主軸の側枝間の下部から1.5cmごとの針葉束数および針葉長。
 図中の数字は1側枝間の針葉束合計を示す。矢印は側芽形成を示す。
 凡例 □, 鱗片葉数; ▨, 針葉束数; ■, 針葉長。

フォックステイル型成長（図3-12, 13）は典型的なもので、途中で針葉の展開しなかった部分も殆どなく、先端部は新しい針葉が徐々に展開している様子が見事に現われている。すなわち、伸長・形成バランスが均衡していて、葉原基形成とその展開が長期間持続していることが分かる。

短日型、長日型成長とも周期的成長を示しているが、年平均側芽形成回数には明らかな違いがみられる。長日型成長では、1節間（側枝間）に着生する針葉数（針葉束数）は、50 - 100程度であり、節間ごとの差は比較的少なかった。一方、短日型成長では、1節間（側枝間）に着生する針葉数（針葉束数）は120 - 590の範囲で大きくばらつき、針葉束数そのものも長日型成長に比べて明らかに多かった。これは、アカマツで葉原基の増加に伴って伸長の限界日長が短く変化することからみても、長日型成長区の方が少ない葉原基数で冬芽の伸長が可能であることによると考えられる。また、短日型成長区での1節間の針葉束数の変異が大きかったのは、この実験区は長日型成長区と異なり温度管理が十分できない温室で行わなければならなかったことも関係していると考えられる。温室の気温の日変化は2 - 4月頃が最も大きく、この時期が最も伸長速度が大きい。すなわち、日長効果としては、8時間日長より長い日長効果がもたらされたと考えられる時期である。夏期から秋期は気温の日変化の少ない伸長の小さい時期であり、多量の葉原基が冬芽に蓄積されて、次の伸長期に展開する節間には多くの針葉束が出現する。

いずれにしても、1節間（側枝間）に着生する針葉束数は、日長や気温の影響を受けるが、冬芽の開芽と伸長の開始に必要な葉原基数の違いに由来していると考えられる。

冬休眠に導入されない南方系マツ属のフォックステイルは、伸長活性、形成活性の低下するような低温条件下では発現しにくく、このために、温度が高く推移する熱帯で多く観察されると考えられる。

実験Ⅲ、Ⅳの結果、リュウキュウマツの成長パターンは12 - 13時間日長条件下においては温度の日変化に強く影響されることが明らかとなった。すなわち、12時間および13時間日長条件下では変温の効果が異なって示された。この現象は、日長条件に温度要因を加えて伸長現象を解析することにより、自然条件下でみられる伸長現象をより正確に理解することができると考えられるが、このための実験設定条件が充分でなく、正確な実証には至らなかったが、以下のように考えられる。

苗木の伸長は、一定温度よりも昼夜の変温により伸長促進効果のあることは、すでに、1957年にKRAMER(28)のテーダーマツ (*Pinus taeda*) を用いた報告などにより知られており、温周性 (thermoperiodism) と呼ばれている。しかし、林木において温周性と光周性との関連は現在でも詳しくは解明されていないが、ESASHI ら (9)、江刺 (10, 11) によると日長感性を示す植物は、短日植物、長日植物にかかわらず、二つの相反する作用をもつ日長反応系の共存によって、その生活環が制御されている。換言すれば、日長条件に依存する発育・分化すなわち伸長・形成は、長日と短日の二つの条件によって形成される作用物質の反応系の平衡関係において制御されており、この短日効果と長日効果が平衡するとき、いわゆる限界日長となる。

さらに、江刺 (11) は、温周性はそれ自体が独立して植物の生活環にはたらくことはほとんどなく、一般に、光周性の明期や暗期の反応速度を規制することによって間接的に成長調節に関与していると指摘している。この上記のESASHI ら (9)、江刺 (10, 11) の説は、実験Ⅲ、実験Ⅳの結果にも適応できる。実験Ⅲと実験Ⅳでは変温条件が異なるが実験Ⅲ、Ⅳとも暗期を低温条件下においたことにより伸長・形成バランスが変化しその結果、フォックステイルの発現に影響を与えたと考えられる。

ある日長条件下で補光期に与えられた低温は、暗期の効果を促進することをESASHI ら (9) がシュウカ

イドウの地上塊茎の萌芽によって明らかにしている。また、永田ら(49)がポプラの冬芽の冬芽形成(短日効果)のための暗期温度、成長誘導(長日効果)のための補光期温度の温度依存特性を示している。実験Ⅲの変温条件は、補光期から15℃低温条件においたため、暗期の低温効果が葉原基形成を促進し、25℃定温条件に比べ伸長・形成バランスが大きくみだれ、その結果、葉原基形成期と伸長期が分離することにより側芽を形成し周期的成長を示したのであろう。また、伸長量(図3-2)が16時間日長・25℃定温条件(図3-3)に比べ大きくなったことは変温による伸長促進効果ははたらいのため(24)と予想される。16時間日長・25℃定温条件は日長条件が周期的成長を示す条件であるために側芽を形成した。

つぎに実験Ⅳの結果を考察すると、変温条件は暗期から低温条件に設定したため補光期は主明期と同じ効果がはたらくと考えられ、ポプラでみられるように暗期温度を低下させると、短日効果が低下する(49)ため、すなわち、葉原基形成よりも伸長が促進され、25℃定温条件より25-15℃変温条件では伸長量の大きい個体のみられ、側芽形成回数も少なくなったと考えられる。

熱帯における気温の平均日較差は3~16℃にまで及ぶが(53)、このような地域では、夜間の気温が著しく低下する高地においてフォックステイルの発現頻度が低下すると報告されている(32)。したがって、実験Ⅲの12時間日長条件下で示された変温区、すなわち暗期温度の低い条件下で連続成長個体の減少した結果は、この報告に適合すると考えられる。すなわち、日長が短い範囲で変動する熱帯では温度日較差の大きくなる高地ほど伸長・形成バランスの変動が大きくなることを示している。一般に、植物の細胞分裂は深夜から夜明けにかけておこなわれていることが知られているが(1)、細胞の伸長は明るい時間帯の午前中に行われていることが報告されている(26)。このように、明期には伸長の、暗期には形成のそれぞれの活性が増大するものと考えられる。第1章でも示したように、アカマツは長日条件になるにたがって伸長活性が大きくなったが、リュウキュウマツを含めたマツ属全般でも同じであると考えられる。

したがって、リュウキュウマツの場合、13時間日長条件下では12時間日長条件下よりも明期の間に伸長活性が高められたと考えられる。そして、伸長活性の低い12時間日長条件下において25℃定温から25-15℃変温に変化させる処理は、夜間の形成活性を低下させたことになる。また、伸長活性の高い13時間日長条件下では25℃定温で推移する場合、25-15℃変温条件下よりも形成活性が活発になったと考えられる。すなわち、12時間日長条件下においてフォックステイルが発現していた25℃定温から25-15℃変温に移すと夜間の形成活性が低下して、伸長・形成バランスが大きく乱れるようになり、フォックステイル型から周期的成長・長日型に変化する。また、13時間日長条件下においてフォックステイルが発現していた25-15℃変温から25℃定温に移すことで夜間の形成活性が活発になり、伸長・形成バランスが大きく乱れ、フォックステイル型から周期的成長・短日型に変化した結果、フォックステイルの頻度が低下したと考えられる。なお、このことに関しては、完全に統一された条件下において追試をおこなう必要があるが、いずれにせよ、リュウキュウマツのフォックステイルは伸長・形成バランスの非常に微妙な変化によって支配されていることは明白であろう。

沖縄県内の自然条件のもとでのリュウキュウマツの伸長に関する報告(33, 36, 52, 74)では、フォックステイルに関しては詳しく調べられていない。

新里(59, 60, 61, 62, 63)は亜熱帯に属する沖縄県名護市におけるリュウキュウマツのフォックステイルの形態特性を調査した結果、沖縄でみられるフォックステイルは、連続成長を示さず休眠期をもち、その部分が針葉を出さず鱗片のみか、あるいは多くの針葉をロゼット状につけるといった特徴があると報

告した。沖縄地域は北緯 26 度 35 分付近であり、日長の年変動は 11 時間 30 分から 14 時間 30 分であり、低温期はあるものの温暖な条件で 1 年間を推移するため、常に伸長活性、形成活性が存在しうる条件下にあるといえる。また、本章の実験結果からリュウキュウマツは短い日長条件である 8 時間日長でさえも、アカマツのように冬休眠に導入されることなく周期的成長を示したことから、新里 (63) の述べている休眠期は、気温の低下している時期の伸長がほとんどみられない状態であり、したがって、ここで示されているフォックステイルは、日長、温度条件の変化に伴って、伸長・形成バランスが常に変動する側芽形成条件に近い条件下でのフォックステイルと考えられる。そのため、フォックステイルであっても、伸長活性の高いときに苗条の先端部で形成された主軸には、伸長が盛んなことによる葉原基形成の抑制効果が作用して形成活性が低下し、針葉が欠けるものと考えられる。しかし、その上部で認められる針葉束は、伸長が一時停滞したとき、すなわち、伸長による葉原基形成の抑制効果が弱くなっている段階で形成されたものであり、このために多くの針葉をロゼット状につけることになるのであろう。

このように、フォックステイルの発現パターンの地域変異は大きいようである。冬休眠に導入されない南方系マツ属におけるフォックステイルは、日長の年変動の少ない熱帯地域、すなわち赤道付近のおよそ北緯 10° から南緯 10° 以内の地域で明期の日長がおよそ 12 時間 30 分から 13 時間 30 分で (8)、しかも、気温の年および日変化の少ない地域でみられるフォックステイル現象であり、この地域では、常に、冬芽の中においては葉原基形成がみられ、下方では節間成長がみられることにより伸長するような伸長・形成バランスが保たれることによって起こる典型的なフォックステイルが発現されると考えられる。しかし、日長条件が熱帯地域より大きく変化するような亜熱帯地域では、日長、気温の変化にともない伸長・形成バランスが熱帯地域より乱れやすいことにより、伸長期間中に葉原基が形成されなくて針葉が存在しない部分を形成する可能性が高くなると考えられる。

したがって、新里 (63) の報告にあるような沖縄本島でみられるフォックステイルは伸長・形成バランスの変化が熱帯地域より大きく、側芽は形成しないものの針葉の存在しない部分のあるフォックステイル、あるいは、側芽を形成するが側芽が発達せずにみかけ上、枝が形成されていないだけの、疑似的フォックステイルが形成される可能性があることが明らかになった。

V. まとめ

本章では伸長に及ぼす温度の影響について検討した。伸長に及ぼす暗期温度の影響は暗期を低温にすることにより伸長が促進され側芽形成が多くなった。すなわち、明期と暗期の温度が同じ条件である 12 時間日長 25°C 定温条件下でフォックステイルの発現が多くみられたが、変温条件にすることにより側芽形成が多くみられ、長日の 16 時間日長に類似した周期的成長を示した。13 時間日長では 25°C 定温と 25 - 15°C 変温を比べると、変温条件により、伸長が促進された。

短日型成長、フォックステイル型成長、長日型成長に分類して針葉の着生状態を分析したところ短日型成長は伸長再開に多くの葉原基が必要であり、フォックステイル型成長は葉原基形成と伸長が共存した状態にある成長を示し、長日型成長は伸長再開に少ない葉原基しか必要としないことがわかった。

第 4 章 総 合 考 察

フォックステイルは、南方系のマツ属であるメルクシーマツ、ラジアータマツ、カリビアマツ、スラッ

シュマツ、テーダーマツなどで発現することが報告されているが、これが発現する要因は、遺伝的な性質に支配された南方系のマツ属に特有の形態的特徴であるとする説が多くある。たとえば、SLEER と NIKLES (64) は、フォックステイルの発現する個体を除去した林分から得られた実生苗木からはその発現率が減少することを報告している。一方、フォックステイルの発現は、LUCKHOFF(32) らが述べているように、温度、降水量などの気候要因によるとする説がある。しかし、いずれもフォックステイル形成機構に関する理論的根拠を示していない。

そこで、マツ属のフォックステイルとはどのような現象であるのか、他の研究者らが認めている特徴を整理してみると、

- (1) フォックステイルは南方系のマツ属、特に、幼木でみられることが多い。カリビアマツでは15年生の成木においてもフォックステイルを発現することがある。側枝も主軸と同じように連続成長し、これがフォックステイルを発現することもある(30)。
- (2) フォックステイルを発現している時点では、側芽を形成しない。苗条の先端部には常に未展開の葉原基(頂芽)が存在し、頂芽の内部の茎頂では連続的に新しい葉原基を形成しつつ、頂芽の下部では針葉を展開し、節間伸長を行っている。すなわち、先端部には常に未展開の葉原基が存在する連続成長である(18)。
- (3) フォックステイルを発現している先端部に近い部分で展開した針葉ほど長さが短い(30)。
- (4) 同じ場所においてフォックステイルを発現する個体と、しない個体が混在して生育する場合があります。したがって、フォックステイルは遺伝的な形質と環境の交互作用によって出現する現象である(18, 30)。

これらの説明は、自然条件における状況のとりまとめであるが、幼木における実験をおこなった結果、少なくとも、(2)、(3)についてはほぼ同じ現象が認められた。一方、(4)については、人為的条件下において同じ現象がみられたが、発現メカニズムについては筆者は考え方を異にした。すなわち、フォックステイルは遺伝的な形質が環境条件にかかわらず発現するものではなく、日長と温度条件により、その発現率は異なると考えた。本研究により、アカマツおよびリュウキュウマツでは伸長活性および葉原基形成活性(形成活性)が相互抑制の関係にあり、伸長と形成の両活性には異なる最適な条件が存在し、温度・日長を制御すると、伸長・形成バランスは常に変化することを明らかにした。筆者は、マツ属のフォックステイルは伸長・形成バランスが50:50前後にある状態で発現する現象であると結論した。この結論に従えば、フォックステイルは、生育環境の変化にかかわらず発現する遺伝的な特性ではなく、マツ属、北方系の例えばアカマツでも発現しうる可能性があることになる。このことは、アカマツの日長処理実験によりフォックステイルの発現を実証することにより証明できた。一方、天然分布しているアカマツがフォックステイルを発現しない要因については以下のような理由によると思われる。

アカマツのフォックステイルが発現する最適日長条件は18~20時間であることが第1章から明らかになった。このことは、第2章のリュウキュウマツの実験結果が示しているように、フォックステイルが発現しやすい日長より短い、あるいは長い日長条件のもとでは、伸長・形成バランスが大きく乱れるため、側芽を形成しながら伸長する周期的成長を示す。天然分布するアカマツの生育環境では18時間より短い日長条件のもとに生育していることから、フォックステイルを発現することはなく、たとえ、冬季の低温期がなく、1年を通じて温暖であっても伸長活性と葉原基形成活性の間の相互抑制関係により周期的成長を示すと考えられる。

ところが、アカマツは14時間以下の日長条件下におくと冬休眠に導入されるため伸長活性および葉原基形成活性とも強く抑制され、低温を経過した春まで伸長しない。実際に、沖縄本島に植栽されたアカマツは、ほとんど伸長しない(59)。沖縄地方においてアカマツが原産地と同様の周期的成長を示すためには、冬季に低温期が存在したとしても、アカマツには葉原基形成期の初期は低温に反応しないステージがあるため(39)、低温条件だけではアカマツは、充分伸長することができず、伸長活性および葉原基形成活性とも同時に強く抑制されない14時間以上の日長が必要であろう。

以上述べたように、アカマツの天然分布下では発現しないフォックステイルの伸長を解析し、葉原基形成と伸長の関係を考察して、日長時間を制御することにより誘導することができた。

アカマツより低緯度の亜熱帯地域に天然分布するリュウキュウマツは自然条件のもとでフォックステイルが発現することが認められている。そこで、リュウキュウマツはアカマツより短い日長条件のもとでフォックステイルを誘導できると考え、誘導実験を行ったところ、12～13時間日長条件がフォックステイル発現の最適日長条件であることが明らかになった。しかし、12時間日長と13時間日長条件でのフォックステイルの形態をみると、13時間日長では苗条に針葉の着生がみられない部分(sterile-scale zone)がより多く観察されることから、伸長・形成バランスは12時間日長より乱れやすいと考えられる。これ以上、伸長・形成バランスが大きく乱れると、側芽を形成するものと考えられるので、さらに長い時間の日長処理実験をおこなったところ14時間日長でもフォックステイルが発現したが、16時間日長では発現する可能性はほとんどないこと、また、14、16時間日長では個体間に日長反応性の違いが大きいことが明らかになった。

この結果から、年間の日長時間の幅が最大14時間日長を示す地域は、北緯 20° 以内の熱帯地域であり、この地域より高緯度の亜熱帯地域に天然分布しているリュウキュウマツのフォックステイルの発現は、日長がより短くなる天然分布の南限に近いほど多く発現するものと考えられた。このことは、例えば、沖縄本島と先島諸島では発現率が異なってくる可能性を示している。すなわち、沖縄本島は日出から日没までの時間は10時間30分から13時間50分の間を年変動し薄明期を加えると、およそ11時間30分から14時間30分の日長条件の間を変動することになる(8)。日長条件だけを考えてもフォックステイルが発現する限界に近い条件の間を変動することになり、さらに、気温は那覇では月平均値でおよそ 16°C から 31°C の間を年変動しており、最も気温の低い1月の日最低気温の月平均値 13.6°C 、日最高気温の月平均値は 18.6°C である。この温度要因を加えて考察すると、伸長・形成バランスがより大きく乱れることになり、フォックステイルが発現しても常に針葉を展開しながら伸長するような典型的なフォックステイルは、ほとんどみられないと考えられる。また、伸長が促進されることにより、針葉をもたない部分のみみられるフォックステイルが発現するか、あるいは、側芽が形成されるがその発達がみられずに、あたかも、フォックステイルが発現したかのような、疑似フォックステイルとみなすべき個体が発現する可能性が大きい。

一方、先島諸島の石垣島では、日出から日没までの時間は10時間40分から13時間40分の間で推移し、薄明期を加えると、およそ11時間40分から14時間20分の日長条件の間を変動することになる(8)。沖縄本島に比べ日長条件は最も長い時期、短い時期とも約10分短い。このことは、伸長・形成バランスが沖縄本島に比べて、釣り合いやすくなることを示している。気温は月平均値でおよそ 18°C から 32°C の間を年変動している。最も気温の低い1月の日最低気温の月平均値は 15.4°C 、日最高気温の月平均値は 20.5°C である。年間を通じて最も寒い1月の月平均気温は、那覇の 16.0°C に対し 17.7°C であり、1月の

日較差は石垣島、那覇とも約 5°C となり、ほぼ同じ値を示しているが、1月の最低気温は石垣島では約 2°C 高く、日長条件が沖縄本島より最大約10分短いことに加えてこの温度要因によって、伸長・形成バランスが沖縄本島に比べてさらに釣り合いやすくなることを示している。このため、石垣島などの先島諸島では沖縄本島よりフォックステイルの発現が多くなると考えられる。今までに詳しい調査報告はされていないが、第3章の実験結果から石垣島では沖縄本島よりフォックステイルは多く発現することが予想できる。また、リュウキュウマツのフォックステイルが発現する最適な日長条件が12時間から13時間であることは、亜熱帯地域より日長条件が短い低緯度の熱帯地域に植栽したとき、温度較差が小さい場所ではより多くのフォックステイルがみられ、典型的なフォックステイルが発現される可能性を示している。

一方、フォックステイルの発現要因は日長要因のみに基づくものではなく、自然条件下では、温度、水分、栄養などの要因が加わって発現する。IBRAHIMら(20)は土壌条件の良好な所と不良な所では、3年生の苗木のフォックステイルの発現比率は、12% (良)、34% (不良)であったが6年生では30% (良)、47% (不良)と良好な所での発現比率が3年生より高くなった。このことは、3年間で成長活性が高くなり、伸長・形成バランスが3年前より50:50付近になる個体が増加したためであろう。また、土壌条件の不良な所ではフォックステイルの発現率が大きく変化しなかったことは、この条件では成長活性が高くならなかったためであろう。また、熱帯地域でフォックステイルが発現する日長条件としては最適であっても、気温の日較差の大きい高地や水分条件が大きく変化する雨期と乾期がある地域では、伸長・形成バランスが大きく乱れフォックステイルが消滅することになるであろう。

このように、フォックステイルは、伸長活性および葉原基形成活性ともに低下しない環境条件下において伸長・形成バランスが50:50付近にあることによって発現する現象といえる。マツ属のフォックステイルの発現メカニズムについてまとめてみると、

- (1) フォックステイルは南方系マツ属でよくみられるが、南方系マツ属が遺伝的にフォックステイルを発現しやすい性質を有するわけではない。
- (2) 北方系のマツ属、たとえばアカマツでも人為的に日長と温度を制御した環境条件下ではフォックステイル現象が発現する。
- (3) 北方系マツ属のフォックステイルは短日条件により冬休眠に導入されない環境条件下でのみ発現する現象である。一方、南方系マツはフォックステイルを示しやすい日長条件が、その天然分布および植栽地域に存在するためフォックステイルが発現しやすくなる。
- (4) マツ属がフォックステイルを示しているとき、伸長活性と葉原基形成活性の相互抑制関係のバランス(伸長・形成バランス)は「50:50」付近にある。
- (5) 南方系のマツ属の伸長活性と葉原基形成活性をともに促進させる日長条件は北方系のマツ属に比べ現実になりやすい範囲にある。このため、これらのマツ属が天然分布、あるいは植栽されている低緯度地域では、少しの日長の変化によって伸長・形成バランスは「50:50」になり、フォックステイルが低緯度地域で多くみられることになる。
- (6) マツ属のフォックステイルは、種によってその条件は異なるものの、原則的に伸長と葉原基形成の相互抑制関係に制御された、みかけ上(表現形質)の現象である。

本論文は、マツ属各種の日長試験の結果から、フォックステイル形成のしくみを理論解析したものである。

摘 要

亜熱帯、熱帯地域の自然条件のもとで発現しているマツ属のフォックステイル現象は、苗条に側芽を形成することなく、連続的に伸長する現象であり、苗条の先端部には常に未展開の葉原基群が存在している。その主な発現要因は遺伝的要因であるとする説と環境要因であるとする説とに分かれていたが、日長条件による環境要因であるとの考えのもとにその証明のための実験を行った。

葉原基形成と伸長には相互抑制関係が存在することが明らかにされている。自然条件下のアカマツは、伸長と葉原基形成の活性が日長条件によって分離しているため側芽を形成しながら周期的成長を示すが、伸長と葉原基形成が共存可能な日長条件を人為的に作るができるならば、アカマツでも、側芽のみられない連続的な伸長が可能になり、それがフォックステイルの形成であると考え、実験を設計した。アカマツ苗木の伸長活性に最適な日長は 22 時間から 24 時間、葉原基形成活性に最適な日長条件は 14 時間から 16 時間であった。したがって、この二つの最適日長の中間の 18 時間から 20 時間日長条件のもとで、両活性が共存し、フォックステイルを形成すると考えられた。そこで、20 時間日長（気温 18°C 以上）条件で処理して、2 年 4 か月間、フォックステイルを人為的に誘導することに成功した。天然分布条件下でフォックステイルのみられるリュウキュウマツの天然分布地域の日長は、およそ 11 時間 30 分から 14 時間 30 分である。この樹種は、アカマツのように短日条件による冬休眠には入らないので 12～14 時間日長条件のもとで伸長活性と葉原基形成活性が共存し、フォックステイルがみられると考えられる。

リュウキュウマツについて、12～14 時間日長条件に、その前後の日長を加えてフォックステイルが発現しやすい日長条件をみたところ、その発現に最適な日長は、12～13 時間日長であり、10～14 時間日長でその発現の可能性があることが示された。さらに、8 時間日長を加えて、フォックステイルが発現しやすい日長条件を確認したところ、12～13 時間日長より短い日長（短日型成長）、長い日長（長日型成長）とも側芽の形成回数は多くなり、12～13 時間日長が、フォックステイルが発現しやすい日長条件であることを確認した。

この結果、リュウキュウマツは 12～13 時間日長条件に近くなる、すなわち、より低緯度で生育している個体ほどフォックステイルが発現しやすくなると推測される。

リュウキュウマツの短日型成長、フォックステイル型成長、長日型成長の伸長成長を解析した結果、次のような特徴が認められた。

- ① 短日型成長は、短日条件下で伸長が再開するとき多くの葉原基が必要である。
- ② フォックステイル型成長は、常に、伸長活性と葉原基形成活性が共存する。
- ③ 長日型成長は、長日条件下では、伸長が再開するとき短日型成長に比べ、少ない葉原基で十分である。

夜間温度を低下させると、伸長が促進され、フォックステイルが発現されやすい日長条件下でもフォックステイルの発現が起こらなくなった。琉球列島でのフォックステイルは、長日型成長に近い日長条件でみられるため「真性フォックステイル」ではないと考えられる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、京都大学農学部岩坪五郎教授には、終始懇切な助言と適切なお指導をいただいた。また、京都大学農学部川那辺三郎教授、泉井 桂教授には、論文の校閲を賜わり、多くのご教示をいただいた。深甚な謝意を表するものである。本研究の端緒から研究全般にわたって懇切なお指導を賜った三重大学生物資源学部永田 洋教授に深い感謝の意を表する。

元京都大学農学部赤井龍男博士には、本研究をとりまとめるまで終始多くの助言をいただいた。

三重大学生物資源学部渡邊定元教授、武田明正助教授からは多くの貴重な助言をいただいた。

本研究を遂行する上で三重大学生物資源学部森林育成学研究室（旧農学部造林学研究室）の学生諸君の多大な協力をいただいた。

本研究は、これら多くの方々のご指導と協力のもとに遂行できたものである。以上の方々に心から感謝の意を表するものである。

引 用 文 献

- (1) Brady, J. (1980) 生物時計 (千葉喜彦訳). 91pp 朝倉書店, 東京.
- (2) 千葉 茂・永田義明・坂本 武 (1975) マレーシア試験 造林成績調査報告王子マレーシア造林 K.K. 試験地 第一報. 南方造林 5 : 1 - 109
- (3) CHIBA, S. (1979) Observations on the growth and characteristics of caribbean pine at the test plantation established in Malaysia. Tropical Agric, Res. Ser. No. 12: 11 - 23
- (4) DOWNS, O. J. and BORTHWICK, H. A. (1956) Effects of photoperiod on growth of trees. Bot. Gaz. 117(4): 310 - 326
- (5) DOWNS, R. J. (1957) Photoperiodic control of growth and dormancy in woody plants. The physiology of forest trees. 529 - 537, Ronald Press, New York.
- (6) DOWNS, R. J. and PIRIGER, A. A. (1958) Effect of photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines. For. Sci. 4 (3): 185 - 194
- (7) DOWNS, R. J. (1962) Photocontrol of growth and dormancy in woody plants. Tree growth, 133-148, Ronald Press, New York.
- (8) DOWNS, R. J. and HELLMERS, H. (1978) 環境と植物の成長制御 (小西通夫訳). 174pp 学会出版センター, 東京.
- (9) ESASHI, Y., OGATA, K., and NAGAO, M. (1964) Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* Andr. IX Effects of temperature on tuber initiation. Plant & Cell Physiol. 5: 1 - 9
- (10) 江刺洋司 (1965) 太陽時計と生物(1). 自然 20 (11) : 17 - 24
- (11) 江刺洋司 (1965) 太陽時計と生物(2). 自然 20 (12) : 68 - 75
- (12) 古谷雅樹 (1972) 植物生理学講座 第4巻 生活環の制御. 187, 朝倉書店, 東京.
- (13) GARNER, W. W., and ALLARD, H. A. (1920) Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Jour. Agr. Res.

18:553 - 606

- (14) GARNER, W. W., and ALLARD, H. A. (1923) Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *Jour. Agr. Res.* 23:871 - 920
- (15) 浜谷稔夫 (1971) 林業百科事典, 872 - 873, 丸善, 東京.
- (16) HANAWA, J. (1966) Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* (I)
Growth periodicity and structure of the terminal vegetative shoot apex. *Bot. Mag. Tokyo* 79:736 - 746.
- (17) HANAWA, J. (1967) 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
- (18) 畑野健一・佐々木恵彦 (1987) 樹木の生長と環境. 383pp, 養賢堂, 東京.
- (19) 原田 泰 (1938) 日長時間の長短とトドマツ稚苗の発芽生育について. *植物及動物* 6 : 1511
- (20) IBRAHIM, S. and GREATHOUSE, T. E. (1972) Foxtailing in exotic pines. Preliminary results of a study in West Malaysia. *Malay. Forester* 35(1), 17 - 23
- (21) IKEMOTO, A. (1961) Effect of day-length upon breaking of dormancy in one year old seedlings of *Pinus densiflora* J. *Jpn. For. Soc* 43:162 - 165.
- (22) 池本彰夫 (1971) アカマツおよびリュウキュウマツ稚苗の主軸伸長に関する日長と温度の影響. *日林誌* 42 : 174 - 175
- (23) KLEBS, G. (1914) *Über das Treiben der einheimischen Baume speziell der Buche.* Heidelberg. *Akad. der Wiss., Math.-Nat. Kl. Abhandl.* 3, 116pp.
- (24) KOZLOWSKI, T. T. and GREATHOUSE, T. E. (1970) Shoot growth and form of pines in the tropics. *Unasylva* 24(4), 6 - 14
- (25) KOZLOWSKI, T. T. (1971) Growth and development of trees. 1:287 - 294, Academic Press, New York.
- (26) KOZLOWSKI, T. T., KRAMER, P. J. and PALLARDY, S. G. (1991) The physiological ecology of woody plants. 657pp, Academic Press, New York.
- (27) KRAMER, P. J. (1936) Effect of variation of length of day on growth and dormancy of trees. *Plant Physiol.* 11: 127 - 137
- (28) KRAMER, P. J. (1957) Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the growth of loblolly pine seedlings. *Forest Sci.* 3:45 - 55
- (29) KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T. (1960) *Physiology of trees.* McGraw-Hill Book Co., New York.
- (30) KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T. (1979) *Physiology of woody plants.* 811pp, Academic Press, New York.
- (31) LLOYD, F. E. Morphological instability, especially in *Pinus radiata* *Bot. Gaz.*, 57:314-319.
- (32) LUCKHOFF H. A. (1964) The natural distribution, growth, and botanical variation of *Pinus caribaea* MOR. and its cultivation in South Africa. *Ann. Univ. Stellenbosch* 39:1 - 160.
- (33) 諸見里秀幸 (1970) リュウキュウマツの生長. *沖縄農業* 9 (2) : 28 - 32
- (34) MIROV N. T. and R. G. STANLEY (1959) The pine tree. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:223 -

238.

- (35) MOHR, H. and SCHOPFER, S. (1995) Plant physiology 629pp, Springer London.
- (36) 中須賀常雄・馬場繁幸 (1981) リュキュウマツの生長に関する研究 (V) シュートの伸長生長パターン. 亜熱帯林 3 : 66 - 83
- (37) NAGATA, H.(1967) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.(I) Effect of photoperiods on the growth of first-and second-year seedlings of *P.densiflora*. J.Jpn. For. Soc. 49 : 279 - 285.
- (38) NAGATA, H.(1967) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.(II)Effects of temperature and photoperiod on the breaking of winter dormancy of first-year seedlings. J.Jpn. For. Soc. 49:415 - 420.
- (39) NAGATA, H.(1968) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.(III) Photoperiodism in the terminal buds of second-year seedlings. J.Jpn. For. Soc. 50:174 - 180.
- (40) NAGATA, H.(1968) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.(IV)Thermo-sensitivity of the terminal buds in the stage of predormancy J.Jpn. For. Soc. 50:211 - 216.
- (41) NAGATA, H.(1969) 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.
- (42) NAGATA, H.(1969) 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.
- (43) 永田 洋 (1969) アカマツ休眠芽の光周性に関する研究Ⅶ. 形成期の1年生アカマツ冬芽の低温感受性. 北海道林試 6 : 41 - 49.
- (44) 永田 洋 (1969) 林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4 : 33 - 39
- (45) 永田 洋 (1981) 樹木の休眠に関する研究 (I) ポプラ冬芽の休眠の深さ (I). 日林誌 63 : 263 - 272
- (46) 永田洋・万木豊 (1988) 樹木の休眠に関する研究 (III) ポプラ冬芽の休眠の深さ (II). 日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究. 昭和 62 年度科学研究費 (総合研究 A) 研究成果報告書 : 155 - 190.
- (47) 永田洋・万木豊 (1988) ポプラの冬芽の内的成長の開始と耐凍性低下. 日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究. 昭和 62 年度科学研究費 (総合研究 A) 研究成果報告書 : 206 - 209.
- (48) 永田洋・万木豊 (1990) 樹木の休眠に関する研究 (IV) ポプラの頂芽の休眠導入過程. 101 回日林論 : 365 - 366.
- (49) 永田洋・万木豊・堀内洋二 (1990) 樹木の休眠に関する研究 (V) ポプラの冬芽形成におよぼす温度の影響. 三重大生物資源学部紀要 4 : 157 - 164.
- (50) 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.
- (51) 永田洋・中島敦司・万木豊 (1994) 樹木の芽の休眠. 三重大演習林報 18 : 19 - 42.

- (52) 小田一幸・中宗根平男 (1978) リュウキュウマツの伸長生長と木部形成. 琉大農学報 25 : 631 - 641.
- (53) RICHARDS, P.W. (1978) 熱帯多雨林—生態学的研究— (植松真一, 吉良龍夫訳) 共立出版, 東京.
- (54) ROMBERGER, A. (1963) Meristems , growth and development in woody plants. U.S. Dept.Agr. For.Serv. 71 - 165.
- (55) 酒井 昭 (1982) 植物の耐寒性と寒冷適応. 467PP, 学会出版センター, 東京.
- (56) 酒井 昭 (1983) 植物と低温. 138pp 東大出版会, 東京.
- (57) 酒井 昭 (1995) 植物の分布と環境適応. 164pp 朝倉書店, 東京.
- (58) 佐藤大七郎・堤利夫編 (1978) 樹木—形態と機能—. 309pp , 文永堂, 東京 .
- (59) 新里孝和・赤井龍男 (1979) 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究 (V). アカマツ、クロマツの幹の伸長生長におよぼす日長と温度の影響. 第 90 回日林論 :285 - 286
- (60) 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 第 91 回日林論 : 273 - 274
- (61) 新里孝和・赤井龍男・薬師寺清雄 (1980) カラマツ苗の出芽と形態形成に対する日長と温度の影響. 第 91 回日林論 : 275 - 276
- (62) 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.
- (63) 新里孝和・田場和雄・山盛直 (1984) リュウキュウマツの Foxtail 現象. 95 回日林論 : 349 - 350.
- (64) SLEE,M.U.and NIKLES,D.G. (1968) Variability of *Pinus caribaea* Mor. in young Queensland plantations. 9th Brit. Commonw. For. Conf. New Delhi.
- (65) SMITH . & KEFFORD, N .P. (1964) The chemical regulation of the dormancy phase of bud development.Amer.J. Bot. 51:1002 - 1012.
- (66) 堤利夫編 (1994) 造林学. 230 - 231. 文永堂出版, 東京.
- (67) VEGIS, A. (1964) Dormnncy in higher plants.Ann.Rev.Plant physiol. 15:185 - 224
- (68) VILLIERS, T .A.(1975) Dormancy and the survival of plants. Studies in biology 57:1 - 17,Edward Arnold Ltd London.
- (69) WAREING, P.F. (1950) Growth studies in woody species I . Photoperiodism in first year seedlings of *Pinus silvestris*. Physiol. Plant 3:258 - 276.
- (70) WAREING, P.F. (1950) Growth studies in woody species II. Effect of daylength on shoot growth in *Pinus silvestris* after the first year. Physiol. Plant.3:300 - 314
- (71) WAREING,P.F.(1951)Growth studies in woody species III Further photoperiodic effects in *Pinus silvestris* after the first year. Physiol. Plant.4:41 - 56.
- (72) WAREING,P .F . (1954) G rowth studies in woody species IV The locus of photo-peiodicperception in relation to dormancy. Physiol. plant. 7:261 - 277.
- (73) WAREING, P.F .(1956)Photoperiodism in woody plants. Ann .Rev .Plant Physiol.7:191 - 214.
- (74) 山盛直・大山保表 (1975) リュウキュウマツの造林法研究Ⅲ異なる地形におけるリュウキュウマツ幼令林の生長 琉大農学報 22 : 761 - 769.