

樹木の休眠に関する研究

櫛 田 達 矢*

Studies on Dormancy in Woody Plants

Tatsuya KUSHIDA

Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu Mie 514-8507

要 旨

伸長様式の異なる2つの樹種、ポプラとアカマツの芽に対し、温度、日長条件が伸長、伸長停止、休眠導入、休眠解除等の各生育ステージにどのように影響するかを調べ、芽の温度、日長特性等の季節変化について、形態学的、生理学的な見地から検討した。ポプラの冬芽形成に及ぼす日長と温度の影響を調べたところ、明期と暗期で温度反応性が異なることが明らかになり、明期と暗期には独立した生理反応系が存在することが示された。アカマツの土用芽発生機構についてみると、アカマツの土用芽とは、90~100程度の葉原基を持った頂芽が14時間以上の日長条件下で再成長したものであることが明らかとなった。他方、ポプラとアカマツの芽の温度、日長反応性から個体の生育ステージを整理した結果、温帯樹木の休眠期は休眠導入期、冬休眠期、休眠解除期の3段階に分けられた。多くの研究者が認めている準自発休眠、夏休眠、他発休眠、後休眠等は温帯樹木には存在しないと判断された。代わりに、休眠解除期の後に内的成長期の存在が確認された。本研究を通じ、芽の環境反応性と1年間のライフサイクルを把握し、これに対応した森林保全・育成の計画と施業の重要性が認められた。

キーワード：1年間のライフサイクル、環境反応性、休眠、森林保全

目 次

要旨 (Summary)	6
緒言	7
1. 研究の背景と目的	7
2. 実験材料の種特性	11
(1) ポプラI-214	11
(2) アカマツ	11
第1章 ポプラの伸長成長に及ぼす日長, 温度, 施肥の影響	12
I-1. はじめに	12
I-2. 実験	13
1. 日長, 温度, 施肥がポプラI-214の成長過程における節数 及び節間長に及ぼす影響 (実験1)	13
(1) 材料と方法	13
1) 日長処理実験	13
2) 温度処理実験	14
3) 施肥実験	14
(2) 結果と考察	14
1) 日長処理実験	14
2) 温度処理実験	16
3) 施肥実験	16
2. ポプラの冬芽形成に及ぼす明期温度の影響 (実験2)	19
(1) 材料と方法	19
1) 明期温度の限界日長に及ぼす影響	19
2) 各種定温条件下における冬芽の形成経過	20
(2) 結果と考察	20
1) 明期温度の限界日長に及ぼす影響	20
2) 各種定温条件下における冬芽の形成経過	22
3) 光周性反応について	22
I-3. 摘要	23
第2章 ポプラの冬芽の休眠特性に関する研究	24
II-1. はじめに	24
II-2. 実験	24
1. 野外における頂芽の休眠の深さの変化 (実験1)	24

(1) 材料と方法	25
(2) 結果と考察	25
2. 短日及び低温処理したポプラの頂芽の休眠の深さ (実験2)	30
(1) 材料と方法	30
(2) 結果と考察	31
1) 短日処理したポプラの頂芽の開芽パターン	31
2) 低温処理したポプラの頂芽の開芽パターン	32
3. 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光と低温の影響 (実験3)	34
(1) 材料と方法	34
1) 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光の影響	34
2) 休眠導入期にある頂芽の開芽に低温 (10, 15℃) が及ぼす影響	35
(2) 結果と考察	35
1) 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光の影響	35
2) 休眠導入期にある頂芽の開芽に低温 (10, 15℃) が及ぼす影響	36
4. 休眠解除に及ぼす低温及び凍結の影響 (実験4)	38
(1) 材料と方法	40
(2) 結果と考察	41
5. 休眠解除期以降の頂芽の耐凍性と含水率の変化 (実験5)	43
(1) 材料と方法	44
1) 1996年の実験	44
2) 1997年の実験	44
3) 1998年の実験	44
(2) 結果と考察	44
1) 1996年の実験	44
2) 1997年の実験	47
3) 1998年の実験	49
II-3. 摘要	51
第3章 アカマツの伸長成長に及ぼす日長, 温度, 施肥の影響	52
III-1. はじめに	52
III-2. 実験	53
1. 日長, 温度, 施肥がアカマツの春の伸長成長における節数 及び節間長に及ぼす影響 (実験1)	53
(1) 材料と方法	53
1) 日長処理実験	53
2) 温度処理実験	53
3) 施肥実験	54
(2) 結果と考察	54

1) 日長処理実験	54
2) 温度処理実験	56
3) 施肥実験	58
2. 野外におけるアカマツの成長と冬芽の発育の経過 (実験 2)	59
(1) 材料と方法	60
(2) 結果と考察	60
III-3. 摘要	61
第 4 章 アカマツの土用芽発生 (二次伸長) に及ぼす日長と温度の影響	61
IV-1. はじめに	61
IV-2. 実験	62
1. 春季の加温処理によるアカマツの土用芽の誘導 (実験 1)	62
(1) 材料と方法	63
1) 春季の加温処理による土用芽の誘導実験	63
2) 冬芽の発育と土用芽発生との関係	64
(2) 結果と考察	64
1) 春季の加温処理による土用芽の誘導実験	64
2) 冬芽の発育と土用芽発生との関係	66
2. 夏季の日長処理がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響 (実験 2)	71
(1) 材料と方法	72
(2) 結果と考察	72
1) 日長がアカマツの土用芽の発生及び二次伸長量に及ぼす影響	72
2) 日長が土用芽 (二次伸長枝) の形態に及ぼす影響	74
3. 夏季の気温がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響 (実験 3)	74
(1) 材料と方法	74
(2) 結果と考察	75
4. 施肥がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響 (実験 4)	77
(1) 材料と方法	77
(2) 結果と考察	78
IV-3. 摘要	78
第 5 章 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	80
V-1. はじめに	80
V-2. 実験	80
1. 材料と方法	80
2. 結果と考察	81
(1) 土用芽の発生状況	81
(2) 翌春の雄花, 雌花の開花状況	82

(3) 土用芽の発生と翌春の雄花・雌花の開花との関係	82
V-3. 摘要	87
第6章 総合討論	87
VI-1. ポプラ型とアカマツ型樹種の伸長成長の比較	87
VI-2. アカマツ型とコナラ型樹種の伸長成長について	90
VI-3. 生長様式に対応した森林育成技術	92
1. アカマツ型	92
2. ポプラ型	92
VI-4. 温帯樹木の休眠ステージについて	93
1. ポプラの開芽可能温度の経時変化	93
2. ポプラの芽の休眠を導入していく条件	94
3. 休眠解除に及ぼす低温の影響	95
4. 内的成長期	95
5. 休眠期の光周性	96
VI-5. 温帯樹木の1年間のライフサイクル	97
謝辞	98
引用文献	98

Summary

Two tree species, *Populus x euramericana* and *Pinus densiflora* were used to investigate the effects of temperature, day length, and soil nutrition on sprouting, elongation, termination of elongation, dormancy induction, dormancy release and so on. During the study, seasonal changes of those bud characteristics to day length and temperatures were investigated morphologically and physiologically. The effects of photoperiods and temperature on the terminal buds formation of *P. euramericana* were investigated. The results, there were two independent physiological reaction systems in day and night length function respectively in the process of buds formation, were obtained. It was speculated that balance of both physiological reaction systems decide the critical day length to bud formation in *P. euramericana*. From study of mechanism of lammas shoots formation in *P. densiflora*, it was found the winter buds could re-elongate when they have 90 to 100 leaf primordia in their buds under the condition longer than 14-h day length. From results of reaction in winter buds of *P. euramericana* and *P. densiflora* to temperatures and day length, dormancy stage of both tree species can be distinguished as fellows, First is Dormancy induction stage, Second is Winter dormancy stage and Third is Dormancy release stage. And it was recognized for the first time that Inner growth stage existed following dormancy release before growing. Through this study, it was emphasized that the knowledge of responses to the environment of buds in each trees and their annual life cycle was significant in forest conservation and silviculture field.

Key words : annual life cycle, dormancy, forest conservation, responses to the environment

緒 言

1. 研究の背景と目的

日本に自生する温帯樹木は伸長成長のタイプの違いによって、ポプラ型 (*Populus* type), アカマツ型 (*Pinus* type) およびコナラ型 (*Quercus* type) に分けられる (36, 65, 102)。

ポプラ型の伸長は、春に伸長を開始してから、秋に日長、温度などの環境条件やagingなどの内的要因によって伸長が抑制されるまで連続的に伸長するタイプである。このことから、ポプラ型は連続成長型とも呼ばれている (102)。このポプラ型の樹種には、落葉広葉樹のポプラ類 *Populus* spp., カンバ類 *Betula* spp., ハンノキ類 *Alnus* spp., シナノキ類 *Tilia* spp., ヤナギ類 *Salix* spp., ユーカリ類 *Eucalyptus* spp., ギンネム類 *Leucaena* spp., アカシア類 *Acacia* spp., 常緑針葉樹のスギ *Cryptomeria japonica*, ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* などがある。

これに対し、アカマツ型の伸長は、春に伸長を開始してまもなく伸長を停止し、その後、日長、温度などの環境条件が好適であるにも関わらず、ほとんど伸長しないタイプである。アカマツ型の樹種には、落葉広葉樹のトネリコ類 *Fraxinus* spp., クルミ類 *Juglans* spp., トチノキ類 *Aesculus* spp., 常緑針葉樹のアカマツ *Pinus densiflora*, クロマツ *P. thunbergii*, ヨーロッパアカマツ *P. silvestris*, モミ *Abies firma*, トウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis* などがある。

一方、コナラ型の伸長は、1生育期間中に2~3回の伸長と成長停止を周期的に繰り返すタイプである。このコナラ型の樹種には、コナラ *Quercus serrata*, ミズナラ *Q. crispula*, アラカシ *Q. glauca*, *Q. borealis* などの多くのカシ類 *Cyclobalanopsis*, マテバシイ *Pasania edulis*, カンキツ類 *Citrus* spp., タブノキ *Machilus Thunbergii*, クスノキ *Cinnamomum camphora*, ヤマモモ *Myrica rubra*, スラッシュマツ *P. ellioti*, テーダマツ *P. taeda* などの温暖な地域に生育するマツ類などがある。このように、温帯樹木にはコナラ型の樹種が比較的多い。

温帯樹木における伸長成長の様式は、芽の特性、形態と密接に関係していることが知られている (29, 97)。例えば、ポプラ型の樹木は、一般的に未定芽と呼ばれるタイプの芽を持つ。未定芽とは、冬芽の中に数枚の葉原基しか持たない芽である (97)。未定芽を持つ樹木、すなわちポプラ型の樹木は、冬芽の中に存在した葉原基を展開した後、茎頂部で新しい葉原基を分化し、それらを次々に展開しながら伸長成長する。ポプラ型の樹木のうち、シラカンバ *B. plantyphylla* var. *japonica* やカラマツ *Larix leptolepis* などでは、冬芽の中にある葉 (早葉, 春葉, Early leaves) と伸長期間中に形成され展開される葉 (後葉, 夏葉, Late leaves) の形態の異なった2種類の葉を形成する。そのため、このような芽を異葉芽 (Heterophyllous bud) と呼ぶことがある (29, 40, 97, 121)。

一方、アカマツ型やコナラ型の伸長をする樹種は、既定芽 (Predetermined bud) もしくは既成芽 (Preformed bud) と呼ばれるタイプの芽を持つ (29, 97, 121)。既定芽には、一回の伸長成長で展開する葉原基のすべてが存在している。一般に、既定芽を持つ樹種の成長は短期間で終了し、芽の中に存在する葉原基のすべてを展開し、葉原基間の節間伸長が完了すると、頂端と葉腋部に次の新しい芽の形成を始める (29, 97)。多くの場合、未定芽、既定芽による伸長成長の様式をそれぞれ自由成長 (Free growth), 固定成長 (Fixed growth) と呼んでいる (29, 97, 121)。

未定芽を持つ樹種（ポプラ型）と既定芽を持つ樹種（アカマツ型，コナラ型）では，成長に及ぼす土壌養分の影響なども異なっている。未定芽を持つ樹種では，環境条件が好適になるにしたがって成長速度が増大し，また，施肥の効果も速効的な作用を示す（97）。これに対し，既定芽を持つ樹種では，芽が大きいほど開芽後の伸長量が大きくなり，施肥の効果は直ちに現れず，翌年，もしくは次の伸長成長（Flush）の際，展開葉数，伸長量に現れる特徴がある（29，97）。これは，施肥が次の成長時における成長するもの，すなわち葉原基の形成を促進することを示唆するものである。

これらの伸長成長の様式は，種や属によって類型化することはできない（29，88）。つまり，分類学上の分類に対する方向性と伸長成長の様式に統一性はみられない。例えば，針葉樹のマツ属ではアカマツ，ヨーロッパアカマツ，レジノーサマツ *P. resinosa* の北方系の二葉松や，ストロブマツ *P. strobus*，チョウセンゴヨウ *P. koraiensis* などの北方系の五葉松のいずれも，1年間に1回伸長成長するが，レジノーサマツ，テーダマツなどの南方系のマツは，1年間に数回伸長成長する。すなわち，両者とも固定成長型という点では同じであるが，前者はアカマツ型の成長型となり，後者はコナラ型の成長型といえる。広葉樹のカエデ属 *Acer* には，自由成長をする樹種と，固定成長する樹種の両方がある（29）。

一方，ポプラ型の伸長（自由成長），アカマツ型の伸長（固定成長）の間には，次のような関係がみられる。

①樹種によっては，同じ個体の中に，自由成長と固定成長をする芽（苗木）の双方が存在することがある（29）。

②アカマツ，テーダマツ，トウヒなどは，幼齢期には自由成長するが，その後，固定成長に変化する（29，58～59）。

③カリピアマツ *P. caribaea* var. *hondurensis*，メルクシーマツ *P. merkussi*，ラジアータマツ *P. radiata*，スラッシュマツ，リュウキュウマツ *P. luchuensis* などの若齢個体では，側枝を形成せず連続的に伸長（枝なし連続成長）するものがあるが，成木では連続成長することはない（29，74，102，104）。

④アカマツ，リュウキュウマツでは日長処理によって人為的にFoxtail（枝なし連続成長）の誘導が可能である（68，74，125）。

⑤自然状態で固定成長をするブナも，長い日長条件下では自由成長となる（123）。

上記の生物季節現象は，アカマツ型の伸長（自由成長）とポプラ型の伸長（固定成長）が遺伝的に決定された性質ではなく，樹齢や環境条件によって可逆的に変化する性質であることを示している（65，74）。

さらに，アカマツ型とコナラ型の伸長の間にも，次のような関係がみられる。

①1年間に1回の伸長であるアカマツ型の個体の中には，春季に一次伸長（First flush）した後，冬芽を形成し，しばらくは他の個体と同様に伸長しないものの，夏季頃になって二次伸長（Second flush）するものがある。この時に伸長したシュートは，一般的には土用芽（Lammas shoot）といわれる（3，27，43～45，80）。

②アカマツ，トウヒ，ブナ *Fagus crenata* では，南方産の個体ほど二次伸長しやすく，その場合の二次伸長量も大きくなる（29，102，123）。

③コナラ型の樹種では，南方産の個体ほど同じ環境条件下におけるフラッシュ（Flush）の回数が多い

くなる (40)。

これらの事例は、アカマツ型の樹種とコナラ型の伸長には、生理学的なメカニズムの観点から強い関連性がある可能性を示すものである。

以上のような伸長様式に関わる現象とその生理メカニズムについては、これまでも、形態学的・分類学的な視点、生育環境と伸長成長の関係性、生活形に関する生態学的な視点、伸長成長様式の起源に関する系統学および進化学的な視点から議論されてきた (29, 88, 101)。生理学的な観点からは、伸長成長の様式に及ぼす日長及び温度の影響について、多くの研究が数多くある (12~13, 33, 41, 46, 49, 53, 58, 112, 125)。中でも、アカマツ型のアカマツやリュウキュウマツのシュートの成長過程で、節間伸長と葉原基形成の間に相互抑制の関係が存在していることが明らかにされるなど、アカマツ型の伸長成長機構の解明がすすめられている (43, 58~64, 68, 125)。

また、多くの温帯樹木は、成長にとって不適な冬の期間を休眠の状態で過ごしている。温帯域で生育する樹木の伸長の様式とこれに関わる生育ステージを考える場合、温帯樹木の芽の休眠は、冬が寒冷な地域での個体の生存を可能にする非常に重要な性質である (29, 36, 94~96)。

樹木の芽の休眠については、研究者によって様々な解釈がなされている。環境要因や内的要因によって成長が一時的に停止した状態を休眠と考える研究者が多いが (21, 36, 48, 51, 93, 113~115, 120)、永田 (65~66, 69, 74) は、休眠物質 (Dormancy Inducer) によってもたらされる伸長と分化の停止した場合のみを休眠と定義している。

Romberger (93) は樹木の芽の休眠を、休眠を支配している要因の違いから、まず、環境要因による他発休眠 (Dormancy imposed by environment, Quiescence) と生理的休眠 (Physiological Dormancy) に分け、さらに、生理的休眠を休眠器官以外の植物の要因や条件による準自発休眠 (Correlated Inhibition) と休眠器官それ自体の要因や条件による自発休眠 (Rest) に分けている。Wareing (113~115, 117~118, 120) の示した夏休眠 (Summer-dormancy) と冬休眠 (Winter-dormancy) は、Rombergerによる準自発休眠、自発休眠のそれぞれに相当する。その他、Lang et al. (48, 51) は、芽の休眠をEcodormancy (他発休眠に相当)、Paradormancy (準自発休眠に相当)、Endodormancy (自発休眠に相当) の3種類に整理している。

一方、芽の休眠に関する以上の整理とは別の観点で、Vegis (110) は、芽が開芽してくる最低温度と最高温度の差から、芽の休眠を3つの段階に分けた。すなわち、芽の休眠の初期の段階に相当し、開芽可能最低温度の上昇によって開芽可能温度幅が狭くなる過程を前休眠 (Predormancy)、いかなる温度でも開芽できない過程を真正休眠 (True Dormancy)、真正休眠の後、開芽可能最低温度の下降によって開芽可能温度幅が広がる過程を後休眠 (Postdormancy) とした。

さらに、永田ら (74) は、樹木の芽の開芽可能温度幅と開芽抑制度の変化から、芽の休眠を①休眠導入期 (Dormancy Induction)、②冬休眠期 (Winter Dormancy)、③休眠解除期 (Dormancy Release) に分けている。また、温度、日長、水分などの環境要因が不適當であるために一時的に成長を停止した状態であるとされている他発休眠、Ecodormancyなどを休眠とは認めず、準自発休眠、夏休眠、Paradormancyなどは休眠の浅い段階、休眠解除期にあたりと整理している。さらに、休眠解除期の後に他発休眠、Ecodormancyなどのステージは存在せず、休眠解除期と開芽までの期間には、内的成長期 (Inner Growth) の存在を想定している。

以上のように、休眠に関する見解は統一されていない。このことは、芽の休眠が形態形成をとまなう

複雑な生理現象であるためと考えられる。同時に、芽の休眠に関する研究がまだ十分になされていないことを示している。

多くの温帯樹木は、季節の変化にともなう環境の変化をシグナルとして、冬が訪れる前の秋までに伸長を停止し、冬芽を形成し、休眠導入する (94~96, 111)。Downs (9~14) や Wareing (112, 120) から多くの研究者が、多くの温帯樹木の伸長停止、冬芽形成、休眠導入が短日条件で行われることを明らかにしている。

温帯樹木の伸長停止、冬芽形成、休眠導入といった一連の休眠導入過程は、秋の急激な気温の低下による霜害がおこる前から開始する。樹木において伸長を停止し、茎頂部に冬芽を形成することは、茎頂部の分裂組織を機械的に低温、凍結、乾燥から保護することを意味し、多くの温帯樹木で形成される冬芽やスギ、ヒノキなどでみられる茎頂部が固化した状態は、越冬に向けた第一段階と考えられる (36, 94~96)。

日本の温帯域は、北緯30° (種子島) から北緯40° (北海道西南部, 十勝南部の低地) までと広いため、冬の気象条件は地域によって大きく異なっている。また、日長も緯度によって異なっている。そのため、温帯樹木では、成長可能期間 (Growth possible period) の長さ、冬季の気温、日長が生育している地域によって異なり、休眠特性は大きく異なっていると考えられる。

広い地域に分布している温帯樹木では、以下のように、伸長停止、冬芽形成に関する日長反応性や休眠特性に関して様々な生態的変異 (生態型, Ecotype) が存在していることが知られている。

①タブノキでは、北方産のものほど休眠が深い (71)。

②ポプラ *P. trichocarpa*, ダグラスファー *Pseudotsuga menziesii* では生育地の緯度、高度の違いによって伸長停止の時期が異なっている (90, 92)。

③シラカンバ *Betula pubescens*, *B. verrucosa*, ノルウェースプルース *Picea abies*, ヤナギ *Salix pentandra*, *S. Carpa*, *Alnus incana*, カナダツガ *Tsuga canadensis* などでは伸長停止時期に及ぼす日長及び温度の反応特性が産地によって異なっている (14, 31, 37, 54~55, 77, 82)。

以上のような芽の休眠における温度、日長特性があるため、各樹種の持つ固有の日長反応性や休眠特性を十分に把握せずに温帯樹木を原産地から他の地域へ移植を行った場合、生育上の問題が生じることがある (1~2, 5, 15, 102, 109, 124)。例えば、低緯度の長野から高緯度の北海道に移植されたカラマツで早霜害がみられ、材の形成にも影響を及ぼすのは、原産地である長野より北海道の方が日長が長いために、成長停止、冬芽形成の時期が遅れるためと考えられる (124)。

一方、原産地からより南の地域、すなわち高緯度から低緯度へ移植した場合、例えば、アカマツ、クロマツが沖縄で正常に生育できないのは、休眠を解除する低温不足、日長が短かすぎることが原因であると考えられている (102)。

本研究は、伸長成長のタイプの異なるポプラ I-214 *Populus x euramericana* cv. I-214 とアカマツ *Pinus densiflora* を実験材料として、温帯樹木の1年間のライフサイクル (Annual life cycle) の各ステージの温度、日長特性を把握することを目的に実施した。

第1章では、気象条件 (温度、日長など)、光条件、栄養条件などがポプラ型の樹木の成長ステージに与える影響を解明することを目的として議論を進めた。

第2章では、ポプラ I-214 を用いて、温帯樹木の生育過程において大きな意義をもつ芽の休眠の生理的メカニズムを解明する目的で議論を進めた。

第3章では、気象条件（温度、日長など）、光条件、栄養条件などがアカマツ型の樹木の成長ステージに与える影響を説明することを目的として議論を進めた。

第4章では、アカマツ型の樹木における二次伸長、すなわち土用芽の発生の要因の説明を目的として議論を進めた。

第5章では、開花プロセスの複雑なマツ属の開花過程（89, 119）の説明を目的として議論を進めた。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。

2. 実験材料の種特性

（1）ポプラI-214

ポプラI-214 (*Populus x euramericana* cv. I-214) はヤナギ科 (*Salicaceae*) ヤマナラシ (ポプラ) 属 (*Populus* L.) の落葉広葉樹であり、樹高が20m以上になる高木である。ヤナギ科の植物は4（もしくは5）属約400種があるとされ、オーストラリア、ニュージーランド～マレー半島を除く全世界に分布し、低地から高山の森林限界まで様々な環境に生育している（6, 19, 83）。そのうちポプラ属は北半球に多く分布し、約100種類があるとされている。日本には、ヤマナラシ (*P. sieboldii*)、ドロノキ (*P. maximowiczii*)、ニオイドロ (*P. koreana*) の3種が自生している。

ポプラ属は、① *Leuce*節 *Albidae*亜節 (White poplar, ギンドロ亜節), *Trepidae*亜節 (Aspen, ヤマナラシ亜節), ② *Aigeiros*節 (Black poplar, クロポプラ節), ③ *Tacamahaca*節 (Balsam poplar, ドロノキ節), ④ *Turanga*節, ⑤ *Leucoides*節の5節に分けられる。この中で、特に林業上重要なものは①, ②, ③の3節である（6, 83）。

ポプラI-214はクロポプラ節でありヨーロッパに分布している *P. nigra* と、同じくクロポプラ節で北アメリカ大陸に広く分布している *P. deltoides* の雑種であり、ヨーロッパで品種改良された品種である（6, 19, 83）。根系の発達だけでなく主幹の生育も良く、ヨーロッパのほか世界の各地域に植栽されている。日本では北海道の寒地を除いた各地でその適応性が認められている（42, 83）。

ポプラの主な用途はパルプである。特に機械的パルプ（グランドパルプ）として優良品が認められている。材は軽軟、均質でベニヤ、用材としても使われ、また街路や庭園にも植えられ、環境緑化にも役立つ（6, 83）。

また、ポプラ類は挿し木繁殖が容易であり、成長も早く、土地に対する適応性も高いことから森林再生への基礎をつくるパイオニア樹種としても利用されている（6）。近年、クロポプラ節は肥沃地、ギンドロ・ヤマナラシ節および *Turanga* 節のコトカケヤナギ (*P. euphratica*) は乾燥地、ドロノキ節は山地の造林に適していることが明らかにされ、その育種事業も分化されてきている（6, 122）。早生樹種でありCO₂固定効率のよいポプラ類の造林、森林維持は温暖化を抑止するための決め手の1つになると期待されている（122）。

（2）アカマツ

アカマツ (Japanese red pine, *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) はマツ科 (*Pinaceae*) マツ属 (*Pinus* L.) の常緑針葉樹であり、樹高は30mに達する高木である。マツ科の植物は9（もしくは11）属約200種が知られ、その大部分が北半球の熱帯地方から極地の森林生育限界まで分布している（26,

83, 96~97)。

その中で、マツ属はマツ科最大の種数(約100種)を持つ。マツ属は2つの亜属、*Strobus*(五葉松系)と*Pinus*(二, 三葉松系)に分けられる。二, 三葉系のマツは(アカマツ, クロマツ, リュウキュウマツなど)は亜熱帯, 暖帯, 温帯に広く分布し, 五葉系のマツ(チョウセンゴヨウ, ハイマツ*P. pumila*, ゴヨウマツ*P. parviflora*, ハッコウダゴヨウ*P. hakkodaensis*など)は冷温帯に分布する種が多い(26, 83, 96~97)。

アカマツの天然分布は, 青森県下北半島から鹿児島県屋久島までである。垂直的には2,000mをこえる高地まで広く分布している。さらに朝鮮半島, 中国遼東半島, 中国東北地方まで分布している(26, 83, 97)。しかし, アカマツは典型的な陽樹であり, 種子の発芽, 苗木, 成木の各段階で十分に陽光のあたる場所でないと生育できない性質を持つ(26, 83, 97)。また側根が外生菌根と共生し, ほかの樹種の生育しにくいやせ地でも生育が可能であることから, もともとアカマツ林は乾燥地, 瘠悪地の土地的極相地, また崩壊跡地, 火山噴出跡地などの自然裸地に, 先駆林として局所的に成立したものと考えられている(97, 121)。

従来, アカマツは形態, 分布, 生理的な性質で類似性が認められ, しばしば雑種形成が行われているクロマツと進化系統上非常に近縁な関係にある考えられてきた。しかし最近, マツ属の葉緑体DNAを調べた研究によって, アカマツとクロマツは従来考えられていたほど近縁な種ではないこと, アカマツは北方由来のマツであり, クロマツは南方由来のマツである可能性が報告されている(105)。

アカマツはスギ, ヒノキとともにわが国の主要造林樹種である。材は建築, 土木, パルプ, 薪炭材として用いられる。人工林は, 防風林, 防潮林, 風致林として海岸に造成される。また庭園樹としても重要で品種も多い(26, 83)。

今後, 地球温暖化が予測されるように進行した場合, 温帯林・北方林の成長量の増大, 温帯乾燥地域の面積の拡大が予測されている(34, 122)。温帯林・北方林の主要な構成種であり, 乾燥地でも良好な成長の期待できるマツ属樹木の造林, 育成, 保護の重要性, 必要性は, 今後さらに高まると考えられている。

第1章 ポプラの伸長成長に及ぼす日長, 温度, 施肥の影響

I-1. はじめに

三重県津市(三重県中部)において生育しているポプラI-214 *Populus* × *euramericana* cv. I-214は, これまでの調査によって, 3月末から4月初めに開芽, 伸長成長を始め, その後9月上旬に伸長成長が停止するまでの間, 一時的に伸長停止をすることなく伸長し続けること, また冬芽の形成は典型的な短日反応であることがわかっている(47, 76)。

しかし, ポプラのような連続成長型の伸長成長の過程において, 日長や温度が葉の展開数や節間の長さによつてどのような影響を与えるかについてはわかっていない。また, 典型的な短日反応を示すポプラI-214の成長停止及び冬芽形成に, 主明期を含んだ明期の温度がどのように関わっているか調査した例はない。

本章では, ポプラI-214を用いて, ①日長, 温度, 施肥が伸長成長の過程において, 葉の展開数(節

数)や節間長にどのような影響を与えているか調べ、成長ステージにおいて、分化(節数)と伸長(節間長)がどのように行われているか検討した(実験1)。さらに、②冬芽形成に及ぼす明期温度の影響を調べ、光周性反応における温度の関わりを考えた。

I-2. 実験

1. 日長、温度、施肥がポプラI-214の成長過程における節数及び節間長に及ぼす影響(実験1)

ポプラ、カラマツ、ウダイカンバなどの連続成長型の樹木は、16時間以上の日長条件で成長を続け、長い日長条件ほど伸長量が大きくなることがわかっている(57)。この伸長量は、形成した節の数(節数)とその節と節との間の長さ(節間長)によって決まるが、連続成長型の樹木の伸長成長の過程において、日長や温度が節数や節間長にどのような影響を与えるか調査した例はほとんどない。

本実験ではポプラI-214を用いて、日長及び温度が、伸長成長の過程において形成される節数や節間長にどのような影響を与えているかを調べ、ポプラI-214の伸長成長の過程において分化(節数)と伸長(節間長)がどのように行われているかを検討した。

(1) 材料と方法

供試材料は、イタリア・ポプラ I-214 (*P. x euramericana* cv. I-214)である。2月に三重大学構内に植栽されているポプラ I-214の当年生枝を採取し、15cmの長さに切り揃え、2℃の冷蔵庫で保存し、挿し穂として用いた。

1) 日長処理実験

冷蔵庫内で保存しておいた挿し穂を、1996年4月19日にパーミキュライト、マサ土、腐葉土を体積比でそれぞれ等量配合した直径27cmの素焼きの鉢に1鉢あたり5本挿しつけ、これを20時間日長、18℃以上に調節した温室に搬入した。温室内の日長条件は、自然光による自然日長時間と不足の日長時間を昼光色蛍光灯で補光して調整した。また、補光時の照度は樹体上部で1,000ルクスになるように調節した。

樹高が20cm程度まで伸長した当年生苗を、1996年5月15日から日長処理実験に用いた。日長処理は8, 12, 14, 16, 24時間日長に設定した温室で行った。各日長時間は、8時30分から16時30分までの自然光(8時間)に不足の日長時間を昼光色蛍光灯で補光して調節した。また、補光時の照度は樹体上部で1,000ルクスになるように調節した。日長処理の期間の温度は、18℃以上になるように調節した。30℃を超えた場合は、野外の最高気温と同じである。各日長処理の供試数は20個体である。供試個体には、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5日に1度1鉢あたり200cc与えた。

観察は5日ごとに行い、各個体の樹高(伸長成長量)及びシュートの先端部で冬芽(頂芽)が形成された場合、その時期(冬芽の形成時期)を調査した。なお、冬芽の形成時期は、シュートの先端部に赤褐色の芽鱗の存在が確認された時期とした。

形成された節数及び節間長の測定の方法は、以下のように行った。日長処理0日目にすべての個体を対象として、茎頂部において、肉眼で観察できる最先端の未展開の葉(葉原基)から5番目に位置する葉原基の一部を解剖用のハサミで切り取り印をつけておき、日長処理50日目にこの印より上部にある葉

の数を数え、各個体の節数を求めた。また、各個体の節間長は、印を付けた葉の上下2つの節を測定した。節間長を測定した2つの節間長は、日長処理0日目の時点では、まだ数mm程度であり、その後の節間の伸長量は各日長処理の影響があらわれると考えられた。

2) 温度処理実験

冷蔵庫内で保存しておいた挿し穂を、1994年12月22日にバーミキュライト、マサ土、腐葉土を体積比でそれぞれ等量配合した直径27cmの素焼きの鉢に1鉢あたり5本挿しつけ、これを20時間日長、18℃以上に調節した温室に搬入した。温室内の日長条件と補光時の照度は日長処理実験と同じにした。

樹高が20cm程度まで伸長した当年生苗を、1995年1月18日から温度処理実験に用いた。温度処理は10、15、20、25、30℃に設定した自然採光型のファイトトロン（コイトトロン）で行った。日長は24時間日長で行い、補光の光源、補光時の照度、肥料の条件は日長処理実験と同じにした。各日長処理の供試個体数は20個体である。

温度処理実験は60日間行った。この点を除いて、観察方法、観察項目は前述の日長処理実験と同じとした。

3) 施肥実験

冷蔵庫内で保存しておいた挿し穂を、1995年12月6日にバーミキュライト、マサ土、腐葉土を体積比でそれぞれ等量配合した直径27cmの素焼きの鉢に1鉢あたり5本挿しつけ、これを20時間日長、18℃以上に調節した温室に搬入した。温室内の日長条件と補光時の照度は日長処理実験と同じにした。

樹高が20cm程度まで伸長した当年生苗を、1995年12月29日から施肥実験に用いた。施肥の条件は、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5日に1度1鉢あたり200cc与えたもの（以下、施肥区）と無施肥区とした。これを14.5時間日長、25℃一定温度に調節した人工気象室（コイトトロン-KB型）に搬入した。人工気象室の日長条件は、主明期は人工光線（東芝製メタルハライドランプ（陽光ランプD400）と昼光色蛍光灯）を用いて約20,000ルクスとした。補光期は昼光色蛍光灯を用い植物体上部で約1,000ルクスとした。

温度処理実験は60日間行った。この点を除いて、観察方法、観察項目は前述の日長処理実験と同じとした。

(2) 結果と考察

1) 日長処理実験

樹木の伸長成長は、茎頂部の分裂組織によって葉（節）を分化、形成し、その節間（葉と葉の間の部分）を伸長させることによっておこる現象である。そしてこの伸長成長量は、分化された葉の数と節間の長さによって決定される。ここでは、以上のことをふまえて、日長及び温度がポプラの伸長成長に及ぼす影響をみた。

図-1.1に、8、12、14、16、24時間の各日長におけるポプラの伸長成長の経過を示した。50日の日長処理期間に、16、24時間日長では連続的に伸長成長したが、8、12、14時間日長では、成長を停止し、茎頂部に冬芽を形成した。冬芽の形成時期は、8、12時間日長では処理開始後20日目、14時間日長では25日目であった。最終的な伸長成長量は24時間日長で最も大きくなり、8時間日長で最も小さくなり、長い日長ほど最終的な伸長成長量は大きくなる傾向がみられた（Duncanの多重検定、 $p < 0.05$ ）。

図-1.2に、8、12、14、16、24時間の各日長において展開した葉の数（形成された節数）を示した。

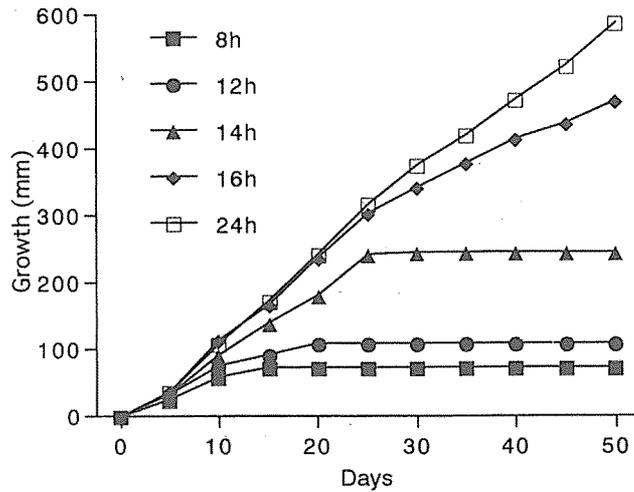


図-1. 1 異なる日長条件下におけるポプラ I-214の伸長成長

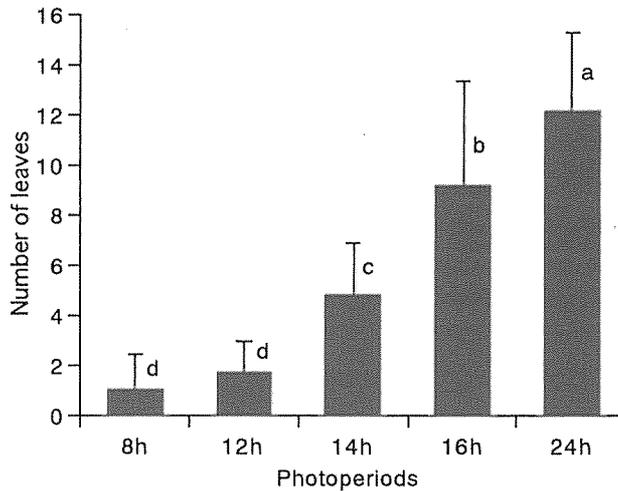


図-1. 2 異なる日長条件下における50日間の展開葉数の比較
異なるアルファベットは5%の危険率で有意差あり (ダンカンの多重検定)

早い時期に伸長成長を停止し、冬芽を形成した8, 12時間日長で節数が最も少なくなり、次いで14時間日長で少なかった。一方、連続成長した24時間日長の節数は、同じく連続成長した16時間日長よりも多くなった (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。16時間日長と24時間日長では、葉の分化速度に違いがあると考えられた。

図-1.3に、8, 12, 14, 16, 24時間の各日長における節間の長さ (節間長) を示した。8, 12, 14, 16, 24時間の各日長における節間長はそれぞれ、 32.5 ± 5.6 , 31.5 ± 6.5 , 30.3 ± 8.1 , 30.9 ± 8.6 , 29.2 ± 8.0 mmであり、日長による差は認められなかった (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

これらのことから、ポプラの伸長成長の過程において、日長は、葉の分化に強く影響し、このとき長い日長ほど分化する葉の数が増えることが明らかになった。一方、日長は節間の伸長にはほとんど影響しなかった。日長によって伸長成長の経過、最終的な伸長成長量が違った (図-1.1) 原因は、形成された葉の数の違いにあると考えられた。

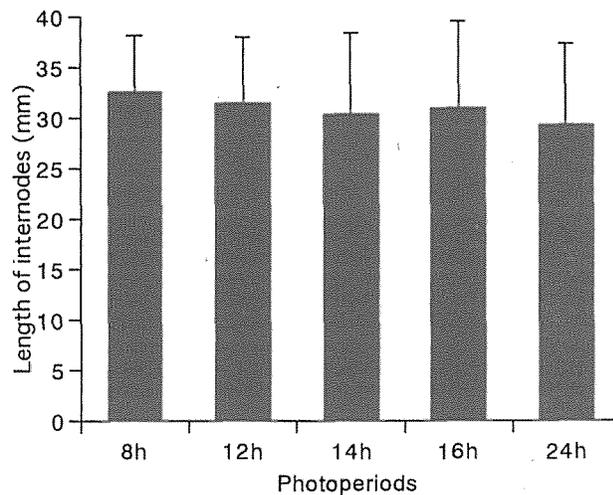


図-1. 3 異なる日長条件下におけるポプラ I-214の節間長の比較
5%の危険率で有意差なし (ダンカンの多重検定)

2) 温度処理実験

図-1.4に、24時間日長、10、15、20、25、30℃の各温度におけるポプラI-214の伸長成長の経過を示した。24時間日長条件下では、10、15、20、25、30℃の各温度で連続成長することが明らかになった。最終的な伸長成長量は30℃で最も大きくなり、高い温度ほど最終的な伸長成長量は大きくなる傾向がみられた (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

図-1.5に、24時間日長、10、15、20、25、30℃の各温度において展開した葉の数 (形成された節数) を示した。30℃の節数が 13.6 ± 3.8 個で最も多くなり、高い温度ほど節数は多くなる傾向がみられた (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

図-1.6に、10、15、20、25、30℃の各温度における節間の長さ (節間長) を示した。20、25、30℃の各温度の節間長はそれぞれ、 32.0 ± 6.8 , 31.5 ± 7.6 , 31.6 ± 7.8 mmと大きくなり、これら20、25、30℃の節間長に差はみられなかった。一方、10、15℃の各温度の節間長はそれぞれ、 21.1 ± 6.2 , 25.8 ± 6.8 mmであり、20、25、30℃の各温度の節間長と比べて小さくなった (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

これらのことから、ポプラの伸長成長の過程において、温度は、葉の分化及び節間の伸長に強く影響し、このとき温度が高いほど分化する葉の数が多くなり、また節間の伸長量は大きくなった。温度によって伸長成長の経過、最終的な伸長成長量が違った (図-1.4) 原因は、形成された葉の数と節間長の両方にあると考えられた。

3) 施肥実験

図-1.7に、14.5時間日長、25℃一定温度条件の施肥区と無施肥区のポプラI-214の伸長成長の経過を示した。施肥区では連続成長するが、無施肥区では40%の個体が伸長停止し、茎頂部に冬芽を形成することが明らかになった (表-1.1)。また、最終的な伸長成長量は施肥区で大きくなった (t 検定, $p < 0.01$)。

14.5時間日長、25℃一定温度条件の施肥区と無施肥区の展開した葉の数 (節数) は (図-1.8)、施肥区で多くなったが、節間の長さ (節間長) には差はみられなかった (図-1.9) (t 検定, $p < 0.05$)。

これらのことから、ポプラの伸長成長の過程において、施肥は、葉の分化に強く影響を与えるが、節間長にはほとんど影響を与えなかった。無施肥区で最終的な伸長成長量が少なくなった (図-1.8) 原

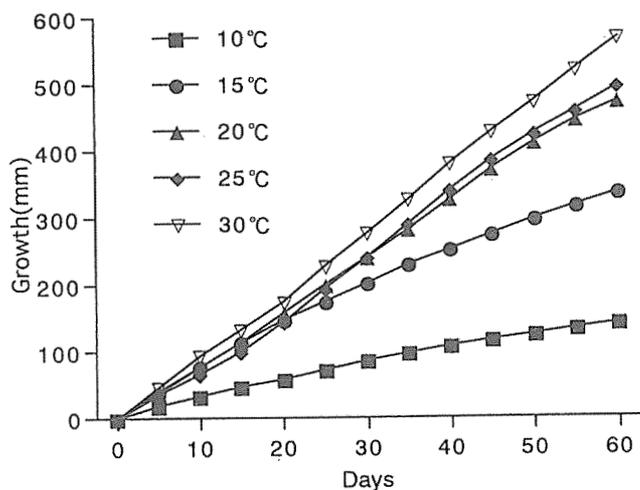


図-1. 4 異なる温度条件下におけるポプラ I-214の伸長成長

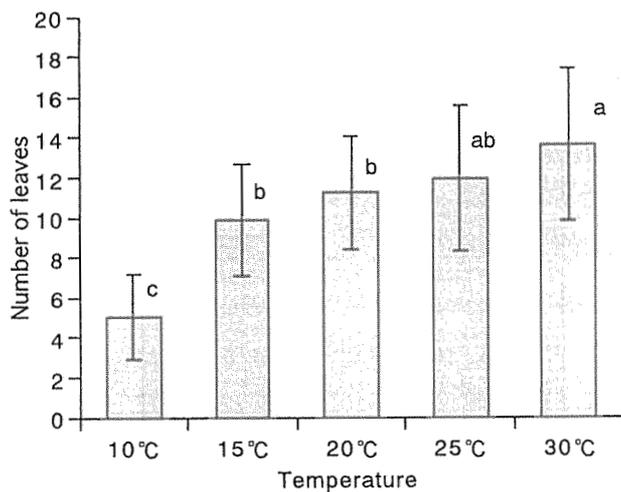


図-1. 5 異なる温度条件下における60日間の展開葉数の比較
異なるアルファベットは5%の危険率で有意差あり(ダンカンの多重検定)

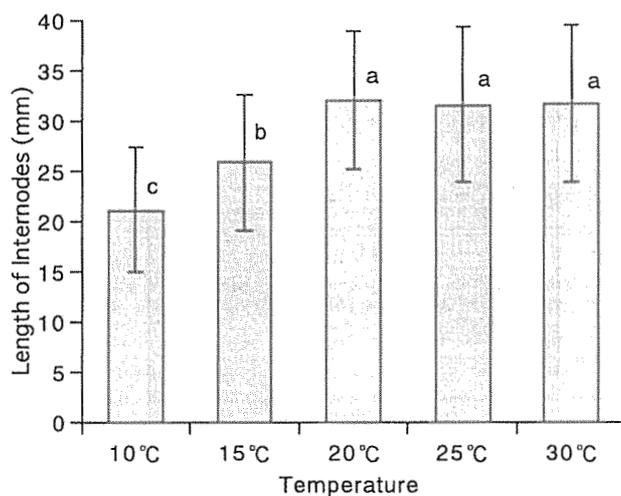


図-1. 6 異なる温度条件下におけるポプラ I-214の節間長の比較
異なるアルファベットは5%の危険率で有意差あり(ダンカンの多重検定)

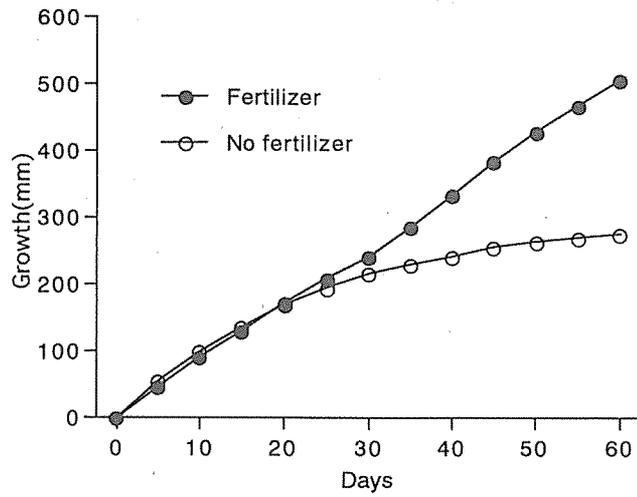


図-1. 7 施肥の有無がポプラ I-214の伸長成長のパターンに及ぼす影響

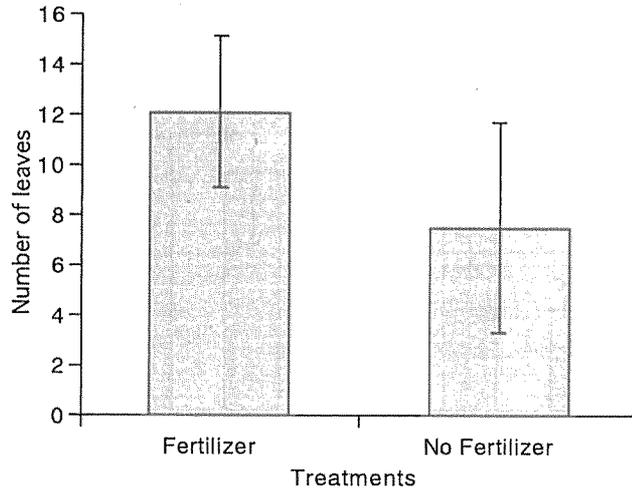


図-1. 8 施肥の有無が60日間の展開葉数に及ぼす影響
1%の危険率で有意差あり (*t*検定)

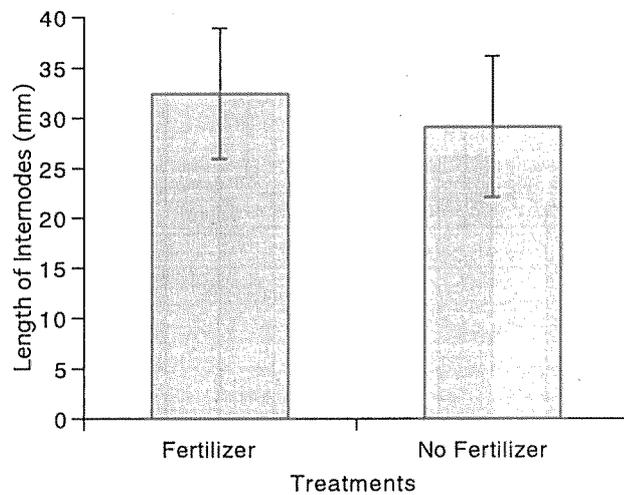


図-1. 9 施肥の有無がポプラ I-214の節間長に及ぼす影響
5%の危険率で有意差なし (*t*検定)

表-1. 1 施肥の有無がポプラの冬芽形成率に及ぼす影響 (14.5時間日長, 25℃一定温度)

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
Fertilizer	(15)									0	%
No fertilizer	(15)				7	7	7	20	27	40	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

因は、施肥区ではすべての個体が連続成長したのに対し、無施肥区では40%の個体が成長停止、冬芽形成したためと考えられた (表-1.1)。

2. ポプラの冬芽形成に及ぼす明期温度の影響 (実験2)

ポプラ、シラカンバとも冬芽形成は短日条件下でもたらされる。両樹種とも、冬芽形成については短日植物とされる。そして、この短日条件における暗期の効果は温度によって変化する。例えばポプラの場合、冬芽形成は暗期温度25℃で最も早くなり、それよりも高くても低くても冬芽形成は遅れること、またシラカバの場合、冬芽形成は暗期温度15℃付近で最も早くなり、それよりも高くても低くても冬芽形成が遅れることがわかっている。これらは、最大の短日効果をもたらす温度はポプラでは25℃付近、シラカンバでは15℃付近にあり、それよりも高くても低くても短日効果は抑制されることを意味し、暗期温度によって短日効果をもたらす日長、限界日長が変化することを示している (76~77)。

一方、明期温度も日長効果に大きな影響を及ぼすことは、オナモミの開花 (126)、アサガオの花芽形成 (86)、シュウカイドウの地上塊茎形成 (18)、ヤナギの伸長停止 (37)、*Picea abies* (8, 31) などから明らかである。

しかし、これらの実験には、日長処理と変温処理を組み合わせるとき、日長時間は変化させているのに、変温時間は昼温12時間、夜温12時間のように固定しているものがある (8, 37)。これでは、温度がどのように日長効果に働いているか解析できない。

本実験では、ポプラにおける冬芽形成に及ぼす明期温度の影響を明らかにし、明期、暗期温度を組み合わせることで、ポプラの冬芽形成にどのような影響がみられるか検討した。

(1) 材料と方法

実験には、ポプラI-214の萌芽当年生苗を用いた。これをマサ土、バーミキュライト、腐葉土を容積比で同量混合した培養土を満たした直径27cmの素焼き鉢に、1鉢当たり5本を挿し付けた。実験開始までは室内 (20時間日長, 18~30℃) において育て、樹高が20cm程度までに成長した個体を実験に用いた。

1) 明期温度の限界日長に及ぼす影響

暗期温度は短日効果をもたらすために最適な25℃ (76) に設定し、明期温度を10, 13, 16, 20, 25, 30℃の6区を設定した。日長条件は、明期温度10℃の場合、18, 19, 20時間日長、13℃の場合、15.5, 16, 17時間日長、16℃の場合、14, 14.5, 15時間日長、20℃の場合、13.5, 14, 14.5時間日長、25℃の場合、13.5, 14, 14.5時間日長、30℃の場合、14, 14.5時間日長とした。処理は1996年8月3日、12月

22日, 1997年3月18日, 12月30日からそれぞれ60日間, 計4回に分けて行った。各処理区の供試個体数は15~25個体である。

実験は人工気象室(コイトロン-KB型)で行った。各日長は8時間の主明期に補光期を加えて調整した。主明期の光源は実験1の施肥実験と同じに, 補光期の照度, 肥料の条件は, 実験1の日長処理実験と同じにした。

観察は5日ごとに行い, シュートの先端部で冬芽(頂芽)が形成された時期(冬芽の形成時期)を調査した。なお, 冬芽の形成時期は, シュートの先端部に赤褐色の芽鱗の存在が確認された時期とした。

本論文では, 各処理区の冬芽形成の経過は冬芽の形成率で比較した。これは, 各処理区の明期の温度条件の違いによる光合成の量的な違いが, 冬芽形成という形態形成に反映する量的な側面があったとしても, 光合成の影響が強く現れるのは, 冬芽の形成数や伸長量であり, 冬芽の形成率として示した場合にはさしあたり問題はないと考えられるためである。

2) 各種定温条件下における冬芽の形成経過

日長条件を, これまでに明らかになっているポプラI-214の自然条件下での限界日長付近である14時間および14時間15分に, また, 明期と暗期の温度条件をともに10, 15, 20, 25, 30℃の一定温度に設定した。14時間15分日長10, 15, 20, 25, 30℃の定温区の実験は1997年11月10日から50日間, また14時間日長10, 15, 20, 25, 30℃の定温区の実験は, 1998年4月23日から50日間行った。各処理区の供試個体数は24~30個体である。

実験装置, 主明期および補光時の光の条件, 施肥条件, 観察方法は実験1と同じである。

(2) 結果と考察

1) 明期温度の限界日長に及ぼす影響

明期温度を10℃にして暗期温度を25℃にした場合(表-1.2), 明らかに長日条件と考えられている18時間日長でも70%以上の個体で伸長の停止, 冬芽の形成がみられた。すなわち, 短日効果が現れたことになる。19時間日長以上では, 伸長停止, 冬芽形成をした個体は全くみられず長日条件, すなわち伸長を続ける日長となった。明期温度を13℃にして暗期温度を25℃にした場合(表-1.3), 15.5時間日長では80%以上の個体で短日効果が現れたが, 16時間日長以上では伸長停止, 冬芽形成した個体がほとんどみられず長日条件となった。この場合, 10℃のときに比べると2時間以上短い日長で伸長を続けたことになる。明期温度を16℃にして暗期温度を25℃にした場合(表-1.4), 15時間以上が長日条件となった。明期温度を20および25℃にして暗期温度を25℃にした場合(表-1.5, 1.6), 14.5時間以上が長日条件と

表-1.2 ポプラの明期温度10℃, 暗期温度25℃での18,19,20時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
18h	(21)						5	5	5	71	%
19h	(21)									0	
20h	(17)									0	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

なり、明期温度を30℃にして暗期温度を25℃にした場合（表-1.7）、14時間日長付近が長日、短日条件の境界である限界日長となった。

暗期温度を一定に保ち明期温度を変えていくと、開花（86, 126）や地上塊茎形成（18）でみられたように、明らかに長日条件と考えられる日長条件下でも、ポプラでは伸長停止、冬芽形成をもたらす短日効果が現れることが明らかになった。すなわち、日長反応は暗期の長さ、効果が同じでも、明期の効

表-1. 3 ポプラの明期温度13℃、暗期温度25℃での15.5, 16, 17時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
15.5h	(15)						33	60	67	80	%
16h	(20)									5	
17h	(17)									0	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

表-1. 4 ポプラの明期温度16℃、暗期温度25℃での14, 14.5, 15時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
14h	(24)					4	13	42	58	92	%
14.5h	(21)								10	67	
15h	(15)									7	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

表-1. 5 ポプラの明期温度20℃、暗期温度25℃での13.5, 14, 14.5時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
13.5h	(23)				4	35	39	70	87	100	%
14h	(25)					12	12	24	40	68	
14.5h	(15)									0	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

表-1. 6 ポプラの明期温度25℃、暗期温度25℃での13.5, 14, 14.5時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
13.5h	(20)							30	45	65	%
14h	(23)				4	4	13	30	52	61	
14.5h	(15)									0	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

表一. 7 ポプラの明期温度30℃, 暗期温度25℃での14, 14.5時間日長における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment									
		20	25	30	35	40	45	50	55	60	
14h	(20)						5	5	10	30	%
14.5h	(18)									6	

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

果が変化することで短日効果や長日効果もたらされることもあることになる。

長野県産のカラマツを北海道に植栽すると、伸長停止、冬芽形成の時期が遅れることが知られているが(2, 102, 124), これは、より高緯度の地域に植栽することで日長が長くなったために伸長停止が遅れただけでなく、夕方から夜間にかけての低温がさらに伸長停止、冬芽形成を遅らせた可能性もある。

また、同じ日長条件下の場合、高い温度条件では長日条件に、低い温度条件では短日条件になるとの考え方(84)もあるので、実験2として、自然条件下の限界日長である14~14時間15分日長条件、10~30℃の一定温度条件下でのポプラの冬芽形成の状況を比較、検討した。

2) 各種定温条件下における冬芽の形成経過

定温条件下での14時間および14時間15分日長下でのポプラの冬芽の形成経過(表一.8, 1.9)をみると、14時間日長の場合、10, 15℃の一定温度条件では高い割合で冬芽が形成され明らかな短日効果にあることを、30℃では冬芽の形成率は4%と低く長日効果にあることを、20, 25℃では限界日長付近にあることがわかる。

ところが、これよりも日長が15分長い14時間15分日長の場合、15℃では冬芽形成率が80%以上になり短日効果を見せたが、それより低い10℃でも、それより高い20, 25, 30℃でも冬芽形成率は0~7%と低く長日効果もたらされたことを示している。

以上の結果は、必ずしも高温のほうが長日効果を、低温のほうが短日効果をもたらしやすいということではなく、温度の影響を受けて明期の長日効果と暗期の短日効果が独立的に微妙に変化して、両者のバランスによって長日効果もたらされたり、短日効果もたらされたりすることを示している。

3) 光周性反応について

明期と暗期の反応はともに、明らかに温度の影響を受けるが、それぞれの温度依存特性は異なるものであり、明期と暗期の温度の組み合わせによって冬芽形成をもたらす限界日長が大きく変動する可能性が示唆された。Esashi(18)は、温周性は植物の生育を制御しているが、これは光周性反応過程に積極的に関与することによって生育を制御しているとして、次のように述べている。日長反応性を示す植物は、短日植物、長日植物を問わず、二つの相拮抗する作用をもつ日長反応系が共存することによってその生活環を制御している。換言すれば、日長条件に依存する発育・分化は、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において制御されていることになり、この短日効果と長日効果の平衡点が限界日長となる。

このとき温度は、温度特性の異なる明期と暗期の双方に影響を及ぼし、限界日長に変化をもたらすこ

表一. 8 ポプラの14時間日長での10, 15, 20, 25, 30℃定温条件における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment						
		20	25	30	35	40	45	50
10℃	(30)						43	90 %
15℃	(30)					43	67	90
20℃	(24)					25	46	50
25℃	(24)				8	21	29	33
30℃	(28)					4	4	4

* 供試個体数

* The number of plants used for the treatment.

表一. 9 ポプラの14.25時間日長での10, 15, 20, 25, 30℃定温条件における冬芽形成率

	Plants*	Days after the beginning of the treatment						
		20	25	30	35	40	45	50
10℃	(30)							0 %
15℃	(30)					30	80	83
20℃	(28)			7	11	7**	4**	7
25℃	(24)							0
30℃	(27)							0

* 供試個体数

** 1個体が再開芽

* The number of plants used for the treatment.

** One terminal bud sprouted.

とになる。短日植物は暗期温度を最適に保ち、明期を不適な温度に保つならば、通常花成の起こらない長い日長条件下でも花成が起こると考えられる。

*Picea abies*の北方生態型は、21℃定温条件の場合、連続光下では連続成長するが、一日のうち、10時間を4℃にすると連続光下でも伸長を停止した(31)。また、同じ*P. abies*で暗期を3～5時間低温(10℃)にすると、冬芽形成が抑制された(8)。すなわち、冬芽形成の限界日長が短くなり、冬芽形成にはさらに長い暗期が必要となった。前者は低温によって明期反応が抑制され、後者は暗期反応が抑制されたためと考えられる。

ポプラの場合、本実験の2)のように、10℃低温条件下での14時間15分日長で冬芽形成がみられなかったのは、明期、暗期反応ともに大きく抑制されたが、暗期反応の抑制が強かったために短日効果をもたらさず、冬芽形成がみられなかったためと考えられる。

光周性反応は、暗期だけでなく明期も積極的に関与しているので、温度の影響は明期、暗期両過程の反応との関連で検討されるべきであろう。

I-3. 摘要

ポプラ I-214の伸長成長の過程において、日長、温度、肥料が節数及び節間長に及ぼす影響を調べた。

その結果、日長は葉の分化に強く影響し、長い日長ほど分化する葉の数が多くなることが明らかになった。温度は葉の分化及び節間の伸長両方に強く影響し、温度が高いほど分化する葉の数が多くなり、また節間の伸長量は大きくなることが明らかになった。施肥は葉の分化に強く影響し、施肥によって分化する葉の数が多くなることが明らかになった。14時間以下の日長条件及び14.5時間日長、無施肥区の個体で成長を停止し、冬芽を形成する個体がみられたが、それ以外の個体では、茎頂部で常に新しい葉原基の形成が認められ、それらを次々に展開させることで連続成長する様子が確認された。

ポプラの冬芽形成に及ぼす明期温度を調べて、明期と暗期の温度の相関を検討した。暗期温度を短日効果にとって最適の25℃に設定し、明期温度を変えると、20~30℃ではそれほど冬芽形成の限界日長に影響を及ぼさなかったが、16℃以下では通常長日条件と考えられる14.5時間以上の長い日長条件で冬芽形成がみられ、10℃では18時間日長でも冬芽が形成された。また、定温条件下では、14時間15分日長の場合、15℃では冬芽形成がみられ、短日効果が確認されたが、10℃および20~30℃では長日効果が確認された。

第2章 ポプラの冬芽の休眠特性に関する研究

II-1. はじめに

Vegis (110) は、芽の休眠の深さの変化を、開芽できる温度（開芽可能温度、Sprouting possible temperature）の幅の変化で表現している。それによると、休眠の深まっていく過程（休眠導入過程）では、開芽可能温度幅が狭くなっていき、休眠の浅くなっていく過程（休眠解除過程）では、開芽可能温度幅が広がっていくことが示されている。しかし、これら休眠導入及び休眠解除過程において、冬芽の開芽可能温度の幅がどのように変化するか、また、その時に低温、凍結及び光が開芽可能温度の変化にどのような影響を与えるのかあまり知られていない。

本章では、①野外における頂芽の休眠の深さの変化（実験1）、②短日及び低温処理したポプラ I-214の頂芽の休眠の深さ（実験2）、③休眠導入過程における頂芽の開芽に及ぼす光と低温の影響（実験3）、④休眠解除に及ぼす低温及び凍結の影響（実験4）、⑤休眠解除期以降の頂芽の耐凍性と含水率の変化（実験5）を調べた。そして、得られた知見から、ポプラ I-214の冬芽の発育ステージにおいて、前述した準自発休眠、夏休眠、Paradormancy, Ecodormancy, 他発休眠と呼ばれるようなステージがあるのか検討し、ポプラ I-214の頂芽の休眠のステージの分類を試みた。

本章の実験1~5で用いた供試材料は、すべてポプラ I-214である。冬季に三重大学構内に植栽されているポプラ I-214の当年生枝を採取し、15cmほどの長さに切り揃え、2℃の冷蔵庫で保存した。春先にこれを挿し穂として、バーミキュライト、マサ土、腐葉土を体積比でそれぞれ等量配合した直径27cmの素焼きの鉢に1鉢あたり5本挿しつけ、野外で、萌芽、伸長した当年生苗を実験に用いた。

II-2. 実験

1. 野外における頂芽の休眠の深さの変化（実験1）

本実験では、1995年9月10日~1996年3月18日までの各時期における頂芽の開芽可能温度（66, 69）を求め、さらに、野外の気温の変化から各時期における開芽の可能性を示す開芽抑制度（66, 69, 74）

を求め、これらを用いて、各時期における頂芽の休眠の深さの違いを比較、検討した。

(1) 材料と方法

三重大学構内の圃場で、1995年9月中旬までに樹高が50~70cmに成長し、主軸の先端に頂芽を形成したポプラ I-214の萌芽当年生苗を実験に用いた。

これらの材料を1995年9月10, 20, 30日, 10月10, 20, 30日, 11月19日, 12月9, 29日, 1996年1月18日, 2月7, 27日, 3月18日の各時期に野外から、10, 15, 20, 25, 30℃に調節した恒温室に搬入し、頂芽の開芽の様子を調査した。搬入した材料に葉が付いている場合はすべて除去し、葉の有無によって頂芽の開芽に影響がでないようにした。1処理で用いた個体数は18~30個体である。各温度の恒温室内の光条件は、昼光色蛍光灯を用い、連続光条件で、冬芽の位置で1,000ルクスになるように調節した。

観察は5日ごとに行い、頂芽の開芽時期を調査した。頂芽の開芽の時期は、芽鱗から葉柄まで見える葉が現れた時期とした。また、野外で育成中の材料には、窒素、リン酸、カリの濃度をいずれも200ppmに調整した液肥（ハイボネックスジャパン社製）を5日に1度1鉢あたり200cc与えた。

(2) 結果と考察

野外における冬芽の休眠の深さに関する実験は、永田(66)が同様な実験をポプラの水挿し苗を用いて行っているが、本実験では鉢植え苗を用いて実験を行った。これは、鉢植え苗から得られる結果の方が、自然条件下で生育しているポプラの冬芽の状態をより正確にあらわすと考えたためである。

図-2.1に、1995年9月10日から1996年3月18日の各時期、10, 15, 20, 25, 30℃の連続光下の恒温室に搬入したポプラI-214の頂芽の開芽の経過を示した。9月20日までに搬入したものは、20℃以上の温度で80%以上の頂芽の開芽がみられるが、9月30日に搬入したものでは、30℃でも約30%でしか開芽がみられなくなり、その後10月30日までに搬入したものでは、30℃でもほとんど開芽がみられなくなり、休眠が深くなっていく様子がみられた。

一方、11月19日に搬入したものでは、再び30℃で60%以上で開芽がみられるようになり、12月9日には25℃でも50%以上で、12月29日以降に搬入したものは10℃でも80%以上で開芽がみられるようになった。三重県津市では、11月上旬から最低気温が10℃以下になり(図-2.3)、これによって休眠が浅くなったものと考えられた。

図-2.2に、各時期における10, 15, 20, 25, 30℃でのポプラI-214の頂芽の開芽率を示した。10℃では、頂芽の開芽がみられない期間は、9月10日から12月9日までの約90日間であるが、15℃では、9月2日から12月9日までの約80日間、20℃では、9月30日から12月9日までの約70日間、25℃では、10月10日から11月19日までの約40日間、30℃でみた場合、10月10日から10月30日までの約20日間になり、開芽をみた温度条件によって、開芽がみられない期間が大きく変わることが示された。このことは、設定した温度によって休眠の期間が大きく違ってくことを示している。

また、図-2.2をみるかぎり、10, 15, 20, 25, 30℃のいずれの温度条件でも、秋にかけて開芽率が低下していく過程(休眠導入過程)と冬から春にかけて開芽率が上昇していく過程(休眠解除過程)が、休眠の最も深い時期を中心として、左右対称になっていないことがわかる。例えば20, 25, 30℃の場合、休眠導入過程では、30日間の開芽率が0%のときには100日間でも開芽率は0%であり、30日間で開芽するときは、30日間でも100日間でも開芽率はほぼ同じになっているのに対して、休眠解除過程では、

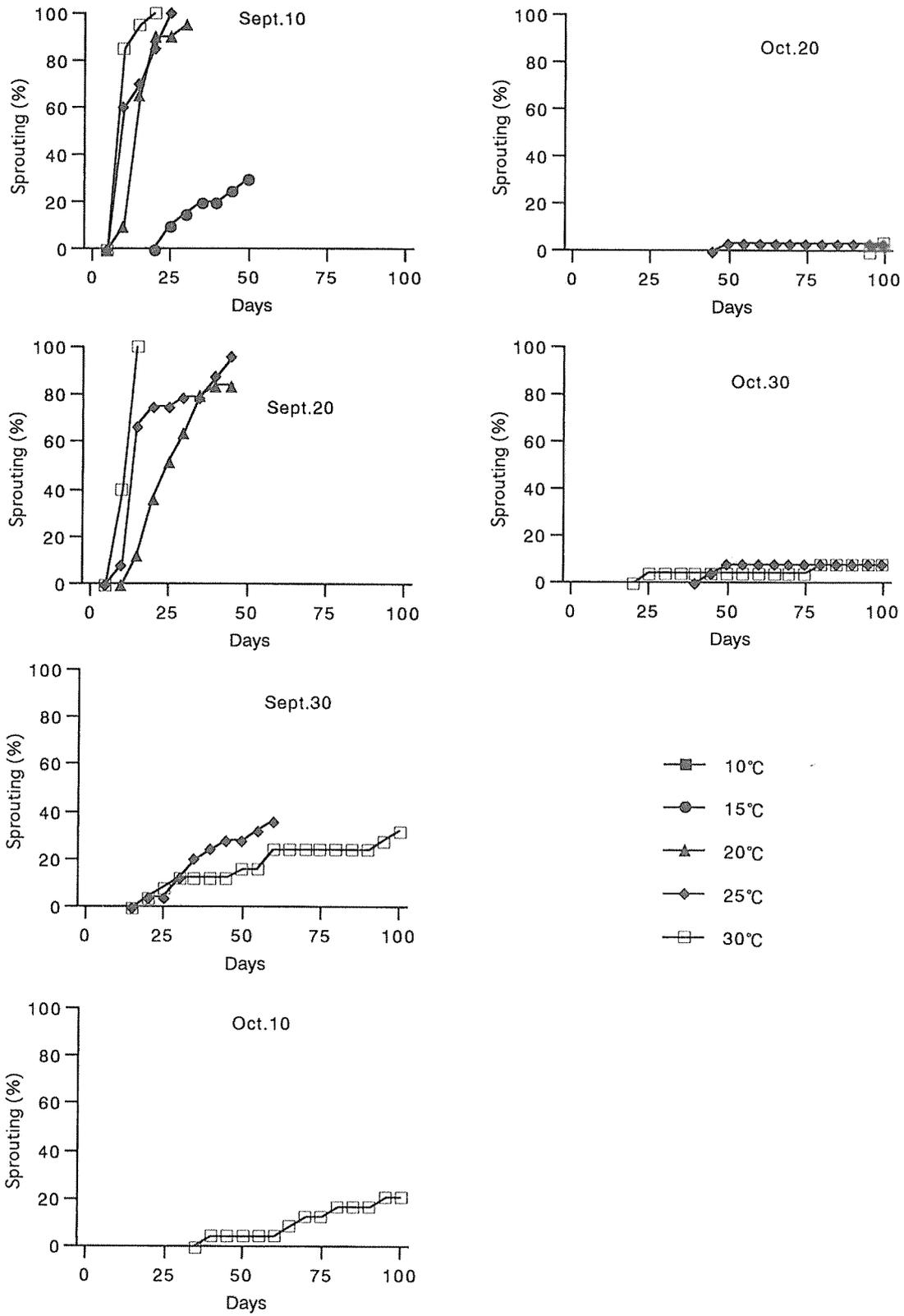


図-2. 1 a 異なる時期に温度の異なる恒温室に搬入したポプラの頂芽の開芽経過 (その1)

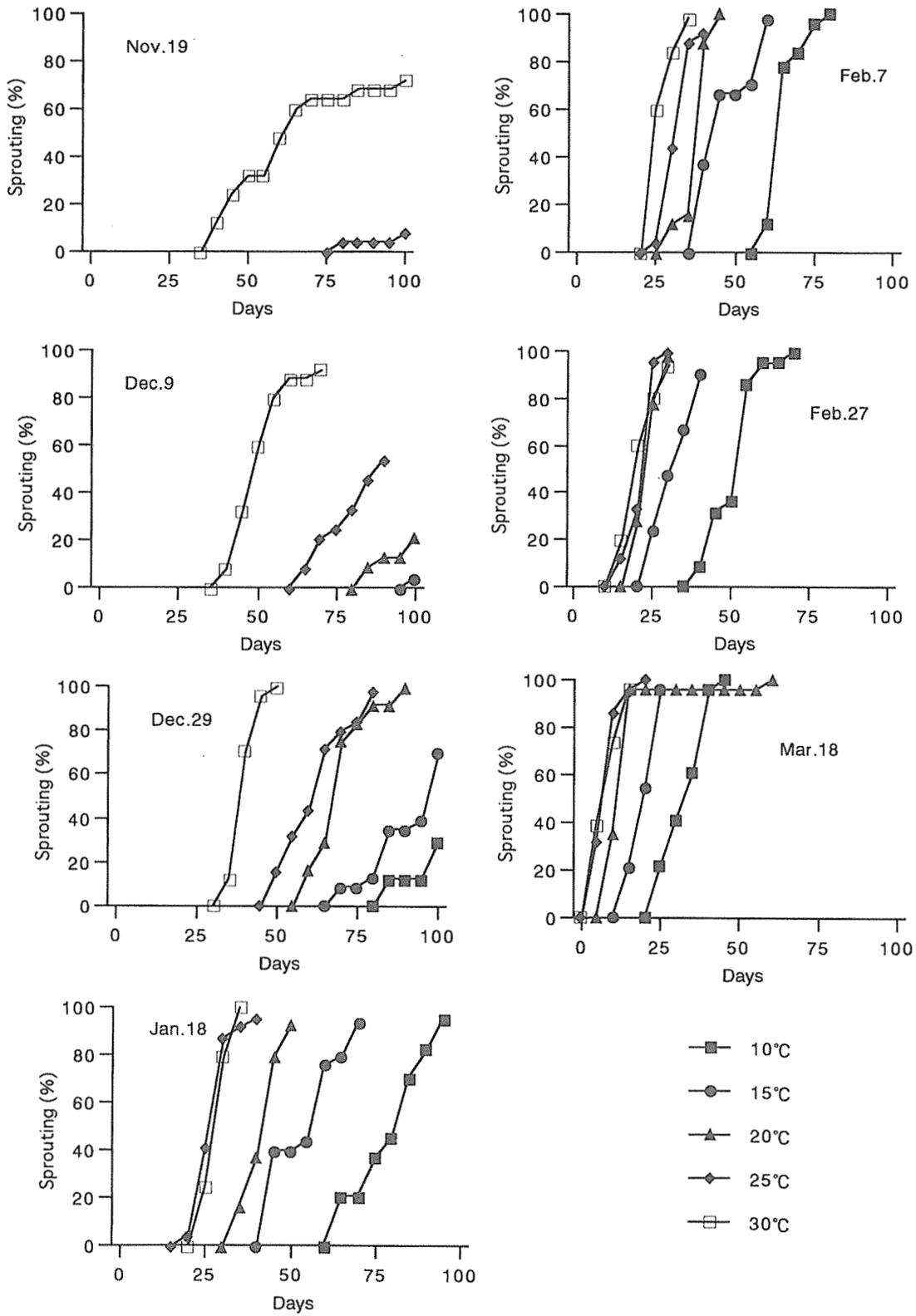


図-2. 1b 異なる時期に温度の異なる恒温室に搬入したポプラの頂芽の開芽経過 (その2)

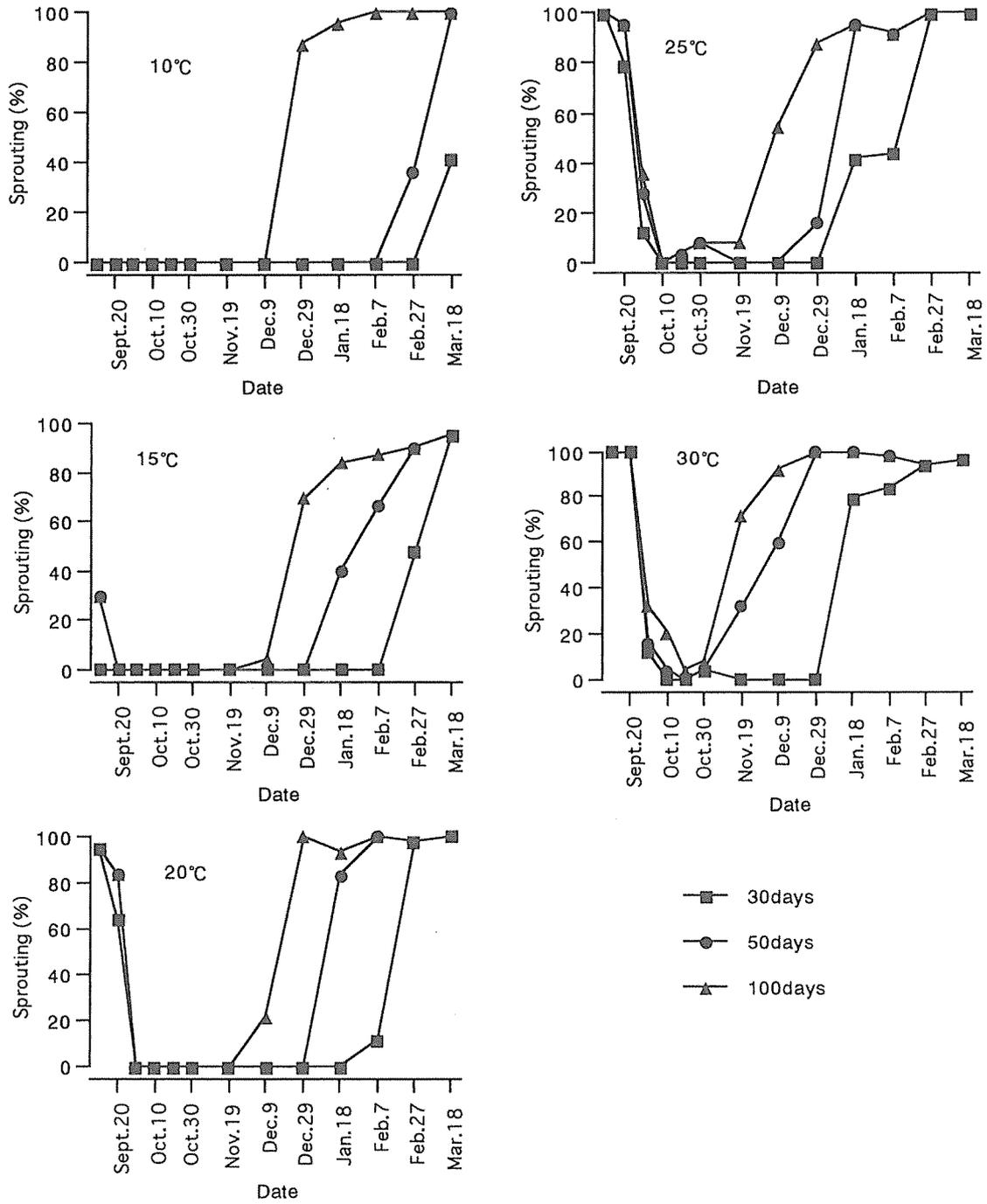


図-2. 2 各時期に異なる温度の恒温室に搬入したポプラの頂芽の開芽率の変化

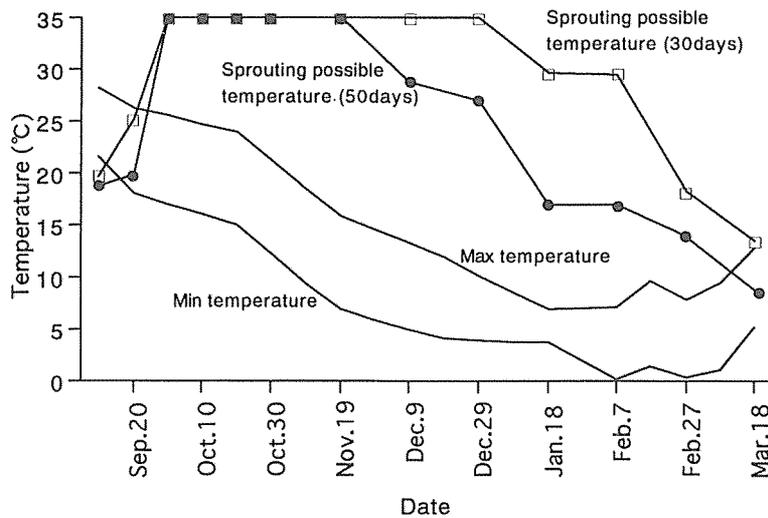


図- 2. 3 1995年9月10日から1996年3月18日までの最高・最低気温の変化 (三重県津市) と80%の開芽率をもたらす温度 (開芽可能温度) の変化

表- 2. 1 開芽可能温度と最高気温より求めた頂芽の開芽抑制度 (三重県津市, 1995年)

	Sept.10	Sept.20	Sept.30	Oct.10	Oct.20	Oct.30	Nov.19	Dec.9	Dec.29	Jan.18	Feb.7	Feb.17	Mar.18
30days	-9	-1	10	10	11	14	19	22	25	23	22	10	0
50days	-9	-7	10	10	11	14	19	15	17	10	10	6	-5

30, 50, 100日と、開芽率が上昇している (図-2.2)。また、10, 15℃の場合には、休眠導入過程では、ほとんど開芽がみられないのに対して、休眠解除過程では30, 50, 100日と、開芽率が上昇している。このことから、休眠導入過程と休眠解除過程とでは、開芽の過程が異なっていると考えられ、両過程における休眠の深さの比較が難しいことを示している。

次に、開芽可能温度を用いて、各時期の休眠の深さを考えた。開芽可能温度は、30及び50日間で80%の開芽率を示す温度とした。例えば、9月20日における、30日間の15℃での開芽率は15%、20℃の開芽率は95%であったので、この時には、15%から95%開芽率を上げるのに、5℃温度を上げる必要があった。この割合でいくと、開芽率を80%にするには、何℃にしなければいけないか、比例計算によって求めた結果、9月20日における30日間の開芽可能温度は19.7℃になった。また、開芽可能温度を算出するにあたり、開芽可能温度が無限大になった場合、ポプラの冬芽の開芽と枯死の限界が35℃であったため、開芽可能温度の最高は35℃とした。

図-2.3に、30及び50日間で開芽率より推定した開芽可能温度の変化と、1995-1996年の三重県津市における最高及び最低気温の変化を示した。さらにこの図-2.3から、各時期の開芽可能温度から最高気温の差である開芽抑制度を求め (表-2.1)、開芽可能温度及び開芽抑制度から、各時期の頂芽の休眠の状態を考えた。また、開芽抑制度は、自然条件下での頂芽の開芽しにくさを表す指標であり、その値が小さいほど開芽の可能性が高いことを示す (66, 69, 74)。

頂芽形成直後の9月10, 20日は休眠が浅く開芽可能温度が20℃程度と低いが、この時期は気温も高い

ため開芽抑制度はマイナスになっている。しかし、自然条件下では、この時期に冬芽が開芽することはほとんどない。これは、この時期には日長を感応する葉が着生しているため(36, 72, 117~118, 120)、この葉が短日条件に反応して休眠物質を作りだし、それが冬芽に送られるためと考えられる(21, 29, 52, 91, 106~107, 120)。このため、台風や虫害によって葉がなくなり、さらに高い気温が数日続かない限りは、冬芽は開芽、再成長する可能性は小さい。その後、10月初めには開芽可能温度が急激に上昇し、10~12月まで開芽可能温度の高い、休眠の深い状態が続く。さらに気温も低下するために、開芽抑制度も大きな値を示すようになる。

12月中旬から1月下旬にかけては、開芽可能温度が低下してくるが、これは低温によって休眠が覚めてきたことを示している。しかし、気温も引き続き低下するため、開芽抑制度が最も高く、自然状態で頂芽が開芽する可能性の最も低い時期である。また、この時期は耐凍性の高い時期でもある(94~96, 108)。

2月下旬以降は、開芽可能温度の低下はますます大きくなる一方、気温は上昇に転じる。そのため、開芽抑制度は急激に小さくなる。その後、気温が開芽可能温度を超えた頃、つまり開芽抑制度が「0」になった頃に休眠解除過程は終了し、冬芽は開芽に向けて動き出すと考えられる。本実験(1996年)で、30日間の開芽可能温度の開芽抑制度が「0」になったのは、3月中旬であった。

開芽抑制度が「0」になってから冬芽の肥大、開芽まで、頂芽に外見上の変化のみられない時期がしばらく続くが、この期間は、冬芽の中で外見的にはみることのできない小さな成長が進む、内的成長期(Inner growth stage)であると考えられる(69~70, 74)。この休眠解除以降の開芽までの期間については、他発休眠(36)、強制休眠(36)、Ecodormancy(48)、休止期(36)などとする考え方もあり、この点をふまえて、内的成長期については、後の実験5において、詳しく論じることにする。

2. 短日及び低温処理したポプラの頂芽の休眠の深さ(実験2)

ポプラI-214は、自然条件下では14時間以下の短日条件下で冬芽が形成され、休眠が導入されることが知られている(47)。また、この休眠は多くの温帯性樹木の冬芽の休眠と同様に、低温によって解除される(66, 69)。

本実験では、ポプラに対して10~60日間の短日及び低温処理を行い、それぞれの処理によって、頂芽の休眠の深さがどのように変化するかを調べ、実験1によって明らかになった自然状態の頂芽の休眠の過程と比較した。

(1) 材料と方法

三重大学構内の圃場で、樹高が40~60cmに成長したポプラI-214の萌芽当年生苗を、1990年7月1日に野外から短日条件(8時間日長)、最低気温を18℃以上に調節した温室に搬入し、短日処理を開始した。日長時間は8時30分から16時30分までの8時間の自然光とした。これらの材料は、短日処理開始後、20日目までに主軸の先端に頂芽を形成した。

1) 一部の材料を、短日処理開始から20, 30, 40, 50, 60日目の各時期に、10, 15, 25及び30℃に調節した連続光条件の恒温室へ搬入し、着生している葉をすべて除去した状態で、恒温室で頂芽の開芽の様子を調査し、短日処理によって頂芽の開芽可能温度がどのように変化するか調べた。

2) 残りの材料は、60日間の短日処理をして、着生している葉をすべて除去した後、三重県津市における真冬の平均気温である5℃に調節した連続光条件の恒温室に搬入した。10, 20, 30, 40, 60日間の

低温処理した後、連続光条件の恒温室へ搬入し、恒温室で頂芽の開芽の様子を調査した。

肥料の条件、光条件、観察方法及び観察項目は実験1と同じである。1処理で用いた個体数は20~30個体である。

(2) 結果と考察

1) 短日処理したポプラの頂芽の開芽パターン

図-2.4に、短日処理を10, 20, 30, 40, 50, 60日間行った後、10, 15, 20, 25, 30℃の連続光下の

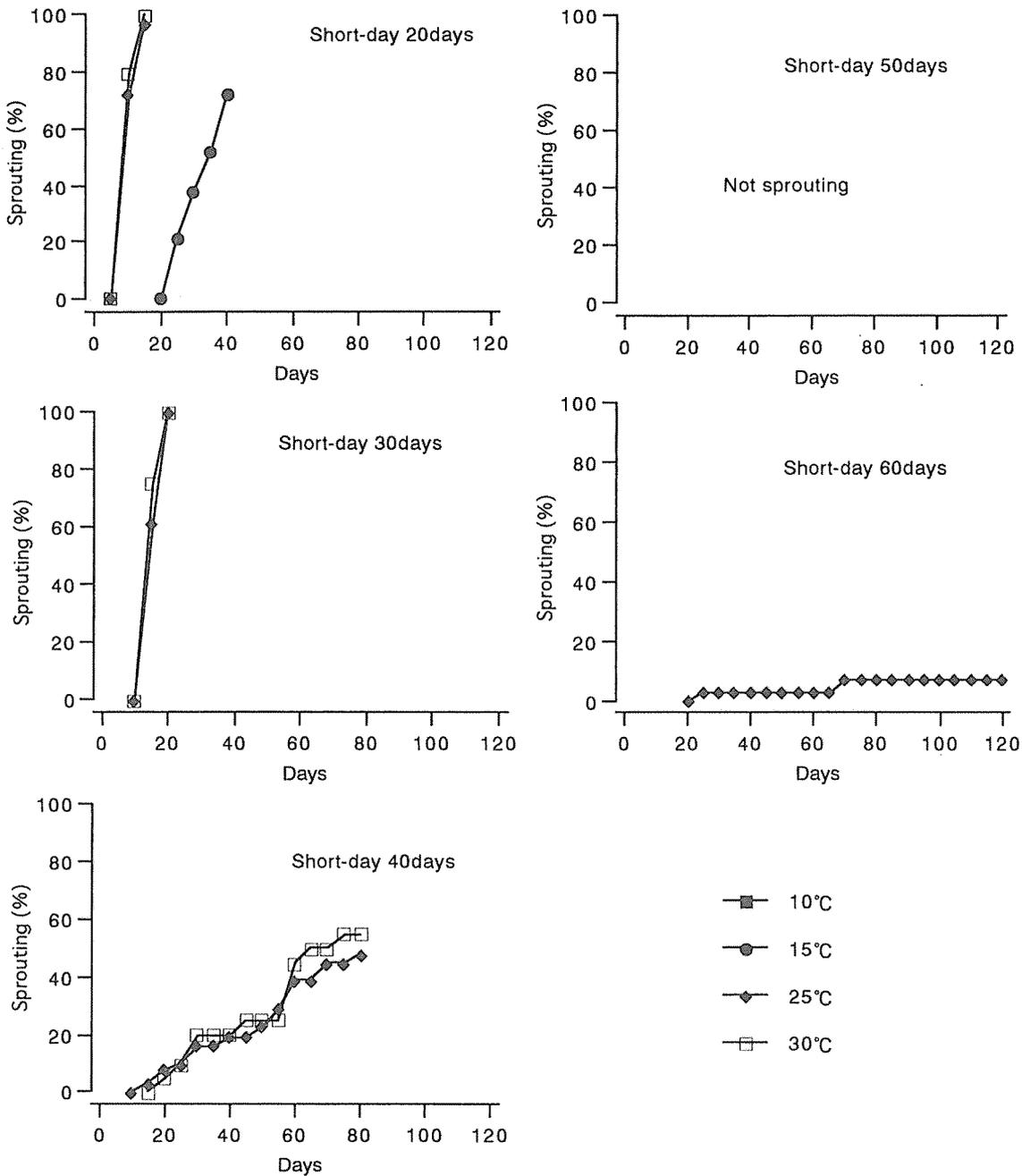


図-2.4 短日処理期間の異なるポプラ I-214の頂芽の開芽経過

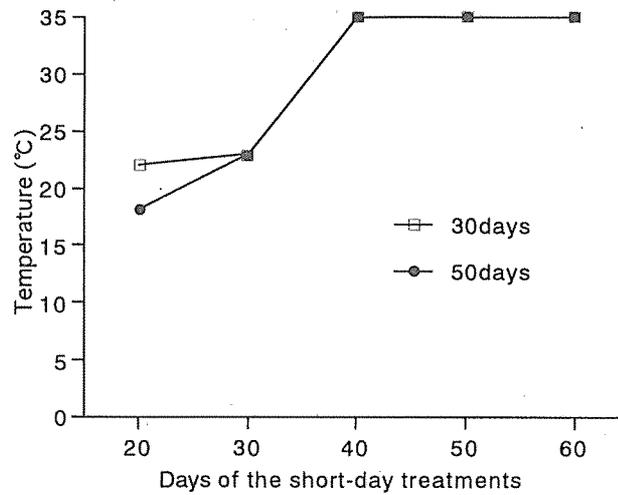


図-2.5 ポプラの頂芽の開芽可能温度に対する短日処理期間の影響

恒温室に搬入したポプラI-214の頂芽の開芽の経過を示した。短日処理を20, 30日間行ったものでは, 25, 30°Cの温度で90%以上の開芽がみられたが, 処理40日間では, 25, 30°Cでも約50%しかみられなくなり, 処理50, 60日間では, 30°Cでもほとんど開芽がみられなくなり, 短日処理の期間が長くなることで, 休眠が深くなっていくことがわかった。

また, 実験1の野外のポプラの頂芽の開芽経過と比較すると, 本実験の短日処理20, 30日間の冬芽の状態(休眠の深さ)は, 野外の9月中旬の冬芽の状態, 処理40日間では, 9月下旬, 処理50, 60日では, 10月中~下旬の冬芽の状態とほぼ同じであることが明らかになった。これは, 20~60日間の短日処理を行うことで, 9月中旬から10月中~下旬までの頂芽の状態を再現できることを示している。

次に, 短日処理を20, 30, 40, 50, 60日間したときの開芽可能温度を求め, 短日処理によって開芽可能温度がどのように変化するかをみた。図-2.5に, 30及び50日間で80%の開芽率を示す開芽可能温度の変化を示した。開芽可能温度の算出方法は, 実験1と同じである。

これによると, 短日処理20, 30日の場合, 20°C前後であった30及び50日間の開芽可能温度が, 処理40日になると, 35°Cまで急激に上昇することがわかった。短日処理による開芽可能温度の急激な上昇は, 自然状態の休眠導入過程における開芽可能温度の上昇の様子(図-2.3)とよく似ていることがわかった。

2) 低温処理したポプラの頂芽の開芽パターン

図-2.6に, 60日間の短日処理をした後, 5°Cの低温で10, 20, 30, 40, 60日間処理して, その後, 10, 15, 20, 25, 30°Cの連続光下の恒温室に搬入したポプラI-214の頂芽の開芽経過を示した。また, 低温処理0日の開芽経過は, 前述の短日処理60日間の結果と同じである(図-2.4)。

低温処理0日ではほとんど開芽がみられなかったが, 処理10, 20日間では, 30°Cの温度で約50%以上, 処理30日間では, 25°Cでも80%以上, 処理40, 60日間では, 10°Cでも80%以上の頂芽で開芽がみられるようになった。このように, 低温処理の期間が長くなることで, 休眠が浅くなっていく様子がわかった。

また, 実験1の野外のポプラの頂芽の開芽経過と比較すると, 本実験の低温処理10, 20日間の冬芽の状態は, 野外の11月上~下旬, 処理30日間では, 12月上~下旬, 処理40日間では, 1月上~中旬, 処理

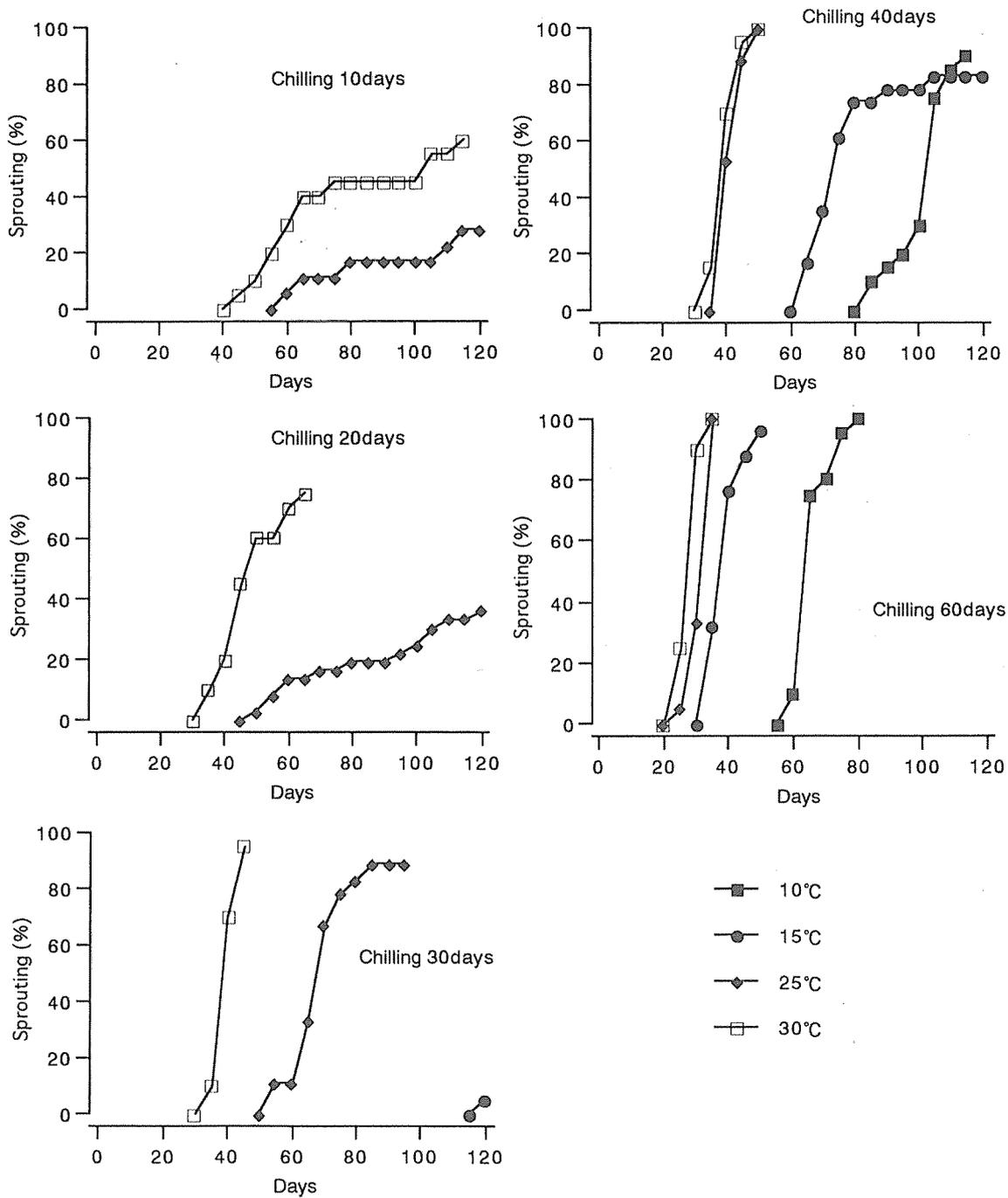


図-2.6 低温処理（5℃）期間の異なるポプラ I-214の頂芽の開芽経過

60日間では、2月上旬の冬芽の状態とほぼ同じであることが明らかになった。これは、60日間の短日処理の後、0～60日間の低温処理を行うことで、11月上旬～2月上旬の頂芽の状態（休眠の深さ）を再現できることを示している。

次に、低温処理を10, 30, 40, 60日間行ったときの開芽可能温を求め、低温処理によって開芽可能温度がどのように変化するかみた。図-2.7に、30及び50日間で80%の開芽率を示す開芽可能温度の変化

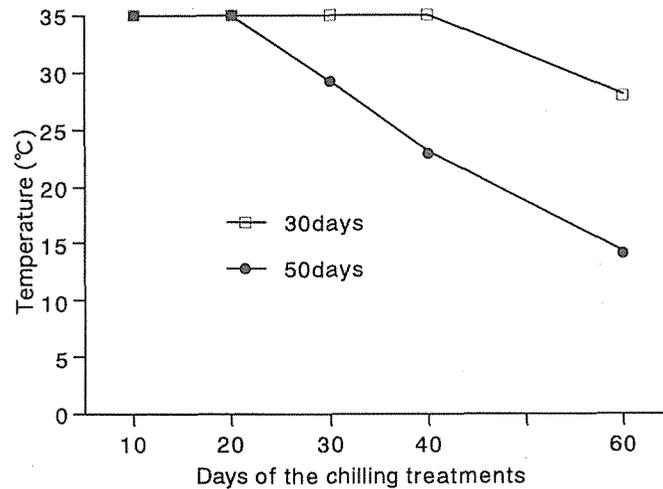


図-2.7 ポプラの頂芽の開芽可能温度に対する低温処理期間の影響

を示した。30日間の開芽可能温度は低温処理60日から、50日間で低温処理30日から、それぞれ徐々に低下していることがわかった。この開芽可能温度のゆっくりとした低下の様子は、自然条件下における休眠解除過程でみられた開芽可能温度の低下の様子（図-2.3）とよく似ていることが明らかになった。

本実験の短日及び低温処理を行った結果からも、短日による休眠導入の過程では、開芽可能温度が急激に上昇する、すなわち休眠が急激に深くなっていくのに対して、低温による休眠解除の過程では、開芽温度が徐々に低下する、すなわち休眠が徐々に覚めてくることが明らかになった。

3. 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光と低温の影響（実験3）

シュウカイドウの地上塊茎では、その休眠化段階（休眠が深くなっていく過程）において、発芽に光を必要としない暗発芽段階、発芽に光を必要とする光発芽段階、発芽に長期の低温期間を必要とする低温要求段階の3つの段階があることが知られている（16, 56, 87）。また、同じくシュウカイドウの地上塊茎では、その休眠化段階（休眠導入過程、光発芽段階）において、低温（14~19℃）が塊茎の休眠を深めることが知られている（17, 56, 87）。

そこで、本実験では、1) ポプラI-214の頂芽の休眠導入過程にも、シュウカイドウの地上塊茎の休眠でみられたと同じ、暗発芽段階及び光発芽段階があるのか、2) ポプラI-214の頂芽の休眠導入過程にも、シュウカイドウの地上塊茎の休眠でみられたと同じ、低温が頂芽の休眠を深める働きがあるかどうか調べた。

(1) 材料と方法

1) 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光の影響

三重大学構内の圃場で、1996年6月9日までに樹高が30~50cmに成長したポプラI-214の萌芽当年生苗を、同日に実験2と同様に短日処理を開始した。人工光源は、実験2と同様である。これらの材料では、短日処理開始後、20日目までに主軸の先端に頂芽を形成した。

短日処理を20, 30, 40, 60日間行った後、葉を残した苗（以下、葉付き苗）と除葉した苗（以下、除

葉苗)に分け、葉付き苗、除葉苗ともに0, 8, 12, 13, 14, 14.5, 15, 16, 18, 20, 24時間日長に設定した25℃恒温室に搬入し、恒温室で頂芽の開芽の様子を調査した。

恒温室内の8時間日長以上の光条件は、8時30分から16時30分までの8時間の自然光に加え、不足の時間を人工光で補光して調節した。人工光には昼光色蛍光灯を用い、樹体上部で1,000ルクスになるように調節した。

さらに除葉苗については、上記の光条件で行った処理(以下、強光処理)とは別に、光源に自然光を用いず、人工光(昼光色蛍光灯、樹体上部で1,000ルクス)の弱光のみで日長時間(0, 4, 8, 12, 13, 14, 14.5, 15, 16, 18, 20, 24時間日長)を調節した処理(以下、弱光処理)を設定し、光の強さが頂芽の開芽に及ぼす影響を調べた。

観察方法、観察項目、肥料の条件は実験1と同じである。1処理で用いた個体数は15~25個体である。

2) 休眠導入期にある頂芽の開芽に低温(10, 15℃)が及ぼす影響

三重大学構内の圃場で、樹高が40~50cmに成長したポプラ I-214の萌芽当年生苗を、1992年6月20日に実験2と同様に、短日処理を開始した。日長時間は8時30分から16時30分までの8時間の自然光とした。これらの材料では、短日処理開始後、20日目までに主軸の先端に頂芽を形成した。

短日処理を20, 30, 40, 50日間行った後、葉を除去し、10及び15℃に調節した連続光条件の恒温室に搬入し、0~40日間低温処理を行った。その後、25℃に調節した連続光条件の恒温室に搬入し、恒温室で頂芽の開芽の様子を調査した。

恒温室内の光条件は、実験2と同様に調節した。また観察方法、観察項目、肥料の条件は実験1と同じである。1処理で用いた個体数は18~30個体である。

(2) 結果と考察

1) 休眠導入期にある頂芽の開芽に及ぼす光の影響

図-2.8に、短日処理を20, 30, 40, 60日間行った後、8, 13, 14, 14.5, 15, 16, 18, 20, 24時間

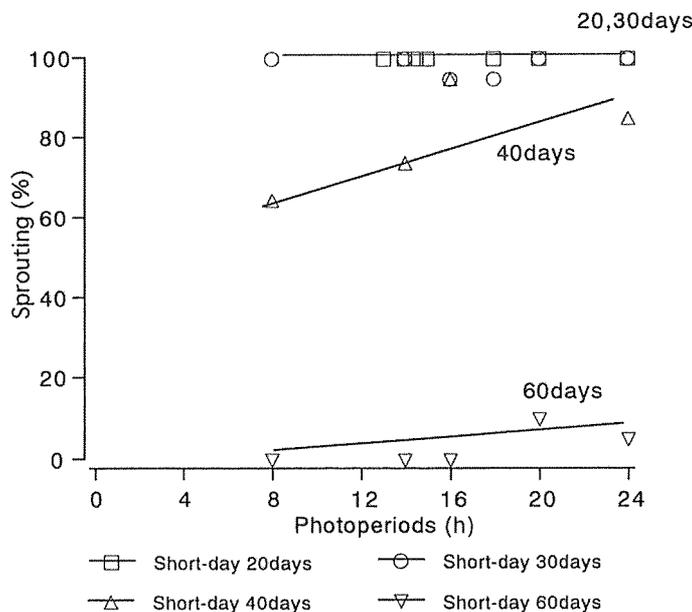


図-2.8 弱光条件下における除葉苗の頂芽の開芽率に対する短日処理日数と日長の影響

日長、25℃の恒温室に搬入した強光処理除葉苗の頂芽の50日後の開芽率を示した。

短日処理20, 30日では、8～24時間の各日長で95%以上の頂芽が開芽しているが、処理40日になると、8, 14, 16, 24時間日長の開芽率は、それぞれ65, 74, 95, 85%になり、日長時間が長いほど、開芽率が大きくなる傾向がみられた。処理60日では、8～24時間の各日長でほとんどの頂芽が開芽しなかった。

図-2.9に、短日処理を20, 30, 40, 60日間行った後、0, 4, 8, 12, 14, 14.5, 15, 16, 18, 20, 24時間日長、25℃の恒温室に搬入した弱光処理除葉苗の頂芽の50日後の開芽率を示した。短日処理20日では、暗黒条件下で85%、4～24時間の各日長ですべての頂芽が開芽した。処理30日では、暗黒条件下で5%、4～24時間の各日長で60～80%の頂芽が開芽した。また、処理40日では、暗黒条件下の開芽率は0%、4, 8, 16, 24時間日長の開芽率は、それぞれ34, 68, 74, 67%であり、日長時間が長いほど、開芽率が高くなる傾向がみられた。処理60日では、8～24時間の各日長で頂芽は開芽しなかった。また、除葉苗における強光と弱光処理の開芽率を比較すると、短日処理30及び40日の同一日長では、強光処理の方が、開芽率が大きい傾向がみられた(図-2.8, 2.9)。

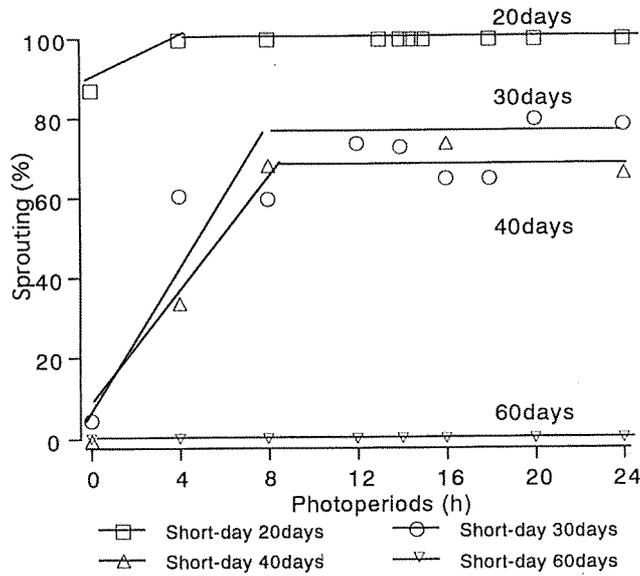
除葉苗の頂芽は、短日処理20日までは、暗黒条件下(0時間日長)でも開芽したが、処理30, 40日になると開芽しなくなる。しかし処理40日でも、4時間以上の日長(光の照射)があれば頂芽が開芽し、そのときの日長時間が長いほど、また強光の時ほど開芽率は高くなった。つまりこのことは、除葉苗の頂芽は、シュウカイドウの地上塊茎(16, 56, 87)と同様に、休眠の浅い時期には、「暗発芽段階」にあり、その後休眠が深くなると頂芽の開芽に光が必要となる「光発芽段階」に入ることを示している。この「光発芽段階」では、光量に比例して開芽率が大きくなった(56, 72, 87)。その後、頂芽は、連続光条件(24時間日長)でも開芽せず、発芽に長期の低温期間を必要とする「低温要求段階」に入る(16, 56, 66, 69, 74, 87)。除葉苗では、日長(光周性)の感受部である葉が無いため、冬芽自身が光に反応して開芽するものと考えられた。

図-2.10に、短日処理を20, 30, 40, 60日間行った後、8, 12, 13, 14, 14.5, 15, 16, 18, 20, 24時間日長、25℃の恒温室に搬入した葉付き苗の頂芽の50日後の開芽率を示した。短日処理20, 30, 40, 60日ともに、日長時間が14時間以下の場合に、頂芽の開芽率は22%以下になり、日長が16時間以上の場合には開芽率は55%以上になった。これは、葉付き苗の場合、日長(光周性)の感受部位である葉の存在によって、14～15時間以下の短日条件下で、頂芽に休眠が導入され、16時間以上の長日条件下で、頂芽の開芽、成長が促進されたためである。すなわち、葉付き苗でみられた反応は、光周性反応による結果であると考えられた。

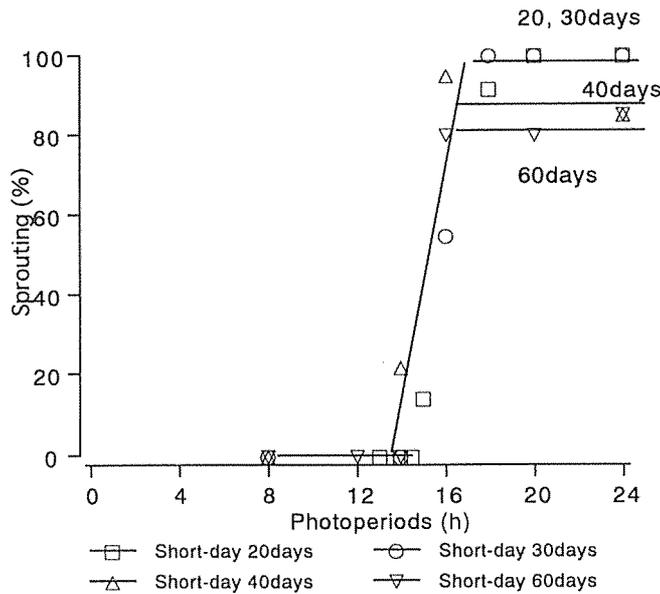
2) 休眠導入期にある頂芽の開芽に低温(10, 15℃)が及ぼす影響

図-2.11に、短日処理を20日間行った後、10℃の低温処理を10, 20, 40日間おこない、24時間日長、25℃の恒温室に搬入したポプラの頂芽の開芽経過を示した。10℃の低温処理を行わなかった苗(低温処理0日)の最終的な開芽率は97%であり、低温処理10日間の苗では95%、20日の苗では58%、40日の苗では14%であった。このように、10℃の低温処理を20, 40日した苗の開芽率は、低温処理0日と比べて明らかに低くなった。また、短日処理20日間の後、15℃の低温処理を10, 20, 40日間行った苗でも、15℃の低温処理を20, 40日した苗の開芽率は、低温処理0日と比べて低くなった。

図-2.12に、短日処理をそれぞれ30, 40, 50日間行った後、10℃の低温処理を10, 20, 30, 40日間おこない、24時間日長、25℃の恒温室に搬入したポプラの頂芽の開芽経過を示した。短日処理30日の場合、



図一 2. 9 強光条件下における除葉苗の頂芽の開芽率に対する短日処理日数と日長の影響



図一 2. 10 葉付き苗の頂芽の開芽率に対する短日処理日数と日長の影響

低温処理0日の苗の開芽率は85%であったが、低温処理20, 30, 40日の苗の開芽率は、それぞれ74, 57, 64%であり、短日処理20日の苗と同様に(図-2.11), 20日間以上の低温処理によって開芽率が低くなる傾向がみられた。また、短日処理40日では、低温処理0日の苗の開芽率は66%, 処理10日は33%, 処理20日は12%であり、処理10, 20日の開芽率は、処理0日と比べて小さくなっている。しかし、低温処理の期間が30, 40日と長くなった場合には、それぞれの開芽率は70%, 75%と、再び高くなった。

一方、短日処理50日の場合、低温処理0日の100日後の開芽率は11%, 200日後は15%で、処理40日の100日後の開芽率は24%, 200日後は80%であり、40日間の低温処理によって、開芽率が明らかに高くなった。低温処理10, 20, 30日の苗では、開芽は全くみられなかった。

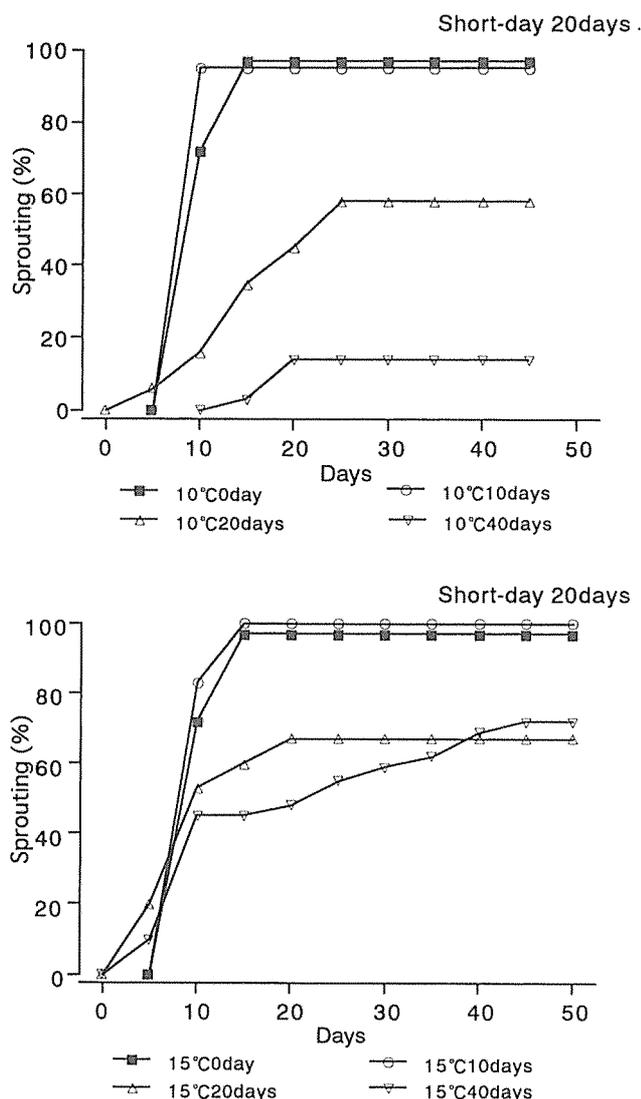


図-2.11 ポプラの頂芽の開芽に及ぼす低温処理温度と日数の影響

以上のように、短日処理20、30日までの苗では、20～40日間の低温処理によって、開芽率が低下することが明らかになった。これは、低温（10～15℃）によって、頂芽の休眠が深められたためと考えられる。一方、短日処理50日の苗では、40日間の低温処理によって、短日処理20、30日の場合とは逆に、開芽率が高くなっている。これは、低温によって、頂芽の休眠が解除されたためと考えられる。すなわち、休眠導入過程の休眠が浅い段階では、低温が休眠を導入し、ある程度休眠が深くなった後では低温が休眠を解除するためと考えられる（17, 56, 72, 87）。また、短日処理40日の苗では、10、20日間の低温処理では開芽率が低下し、30、40日間の低温処理では開芽率が再び高くなっていることから、休眠導入期における低温の役割の転換は、短日処理40日前後でおこった。

4. 休眠解除に及ぼす低温及び凍結の影響（実験4）

一般に、樹木の冬芽の休眠は低温によって解除され、この低温効果は0～12℃の範囲で認められ（36, 59, 67, 69, 96, 120）、なかでも0～5℃が最も効果が高いことが知られている（120）。また、凍結

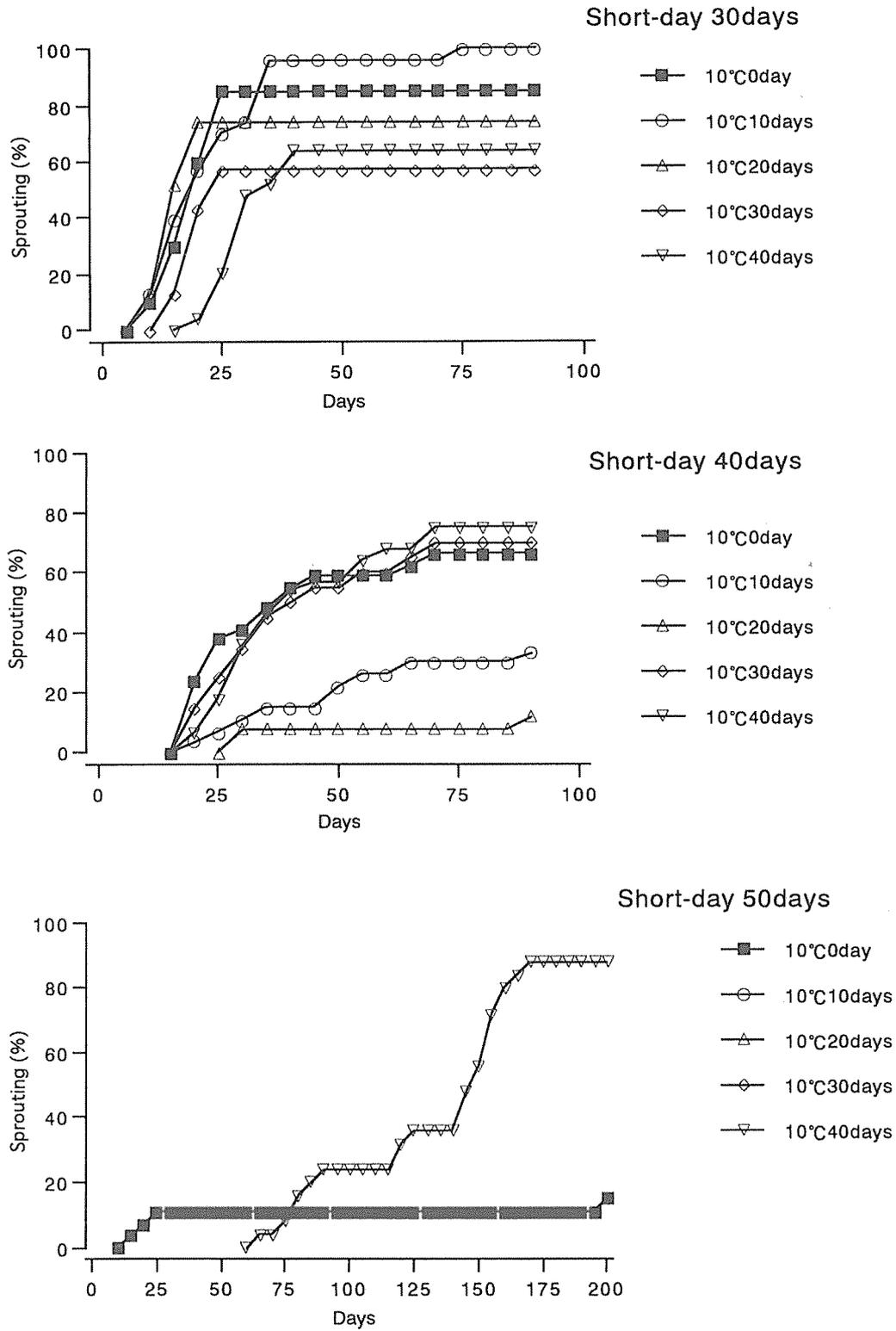
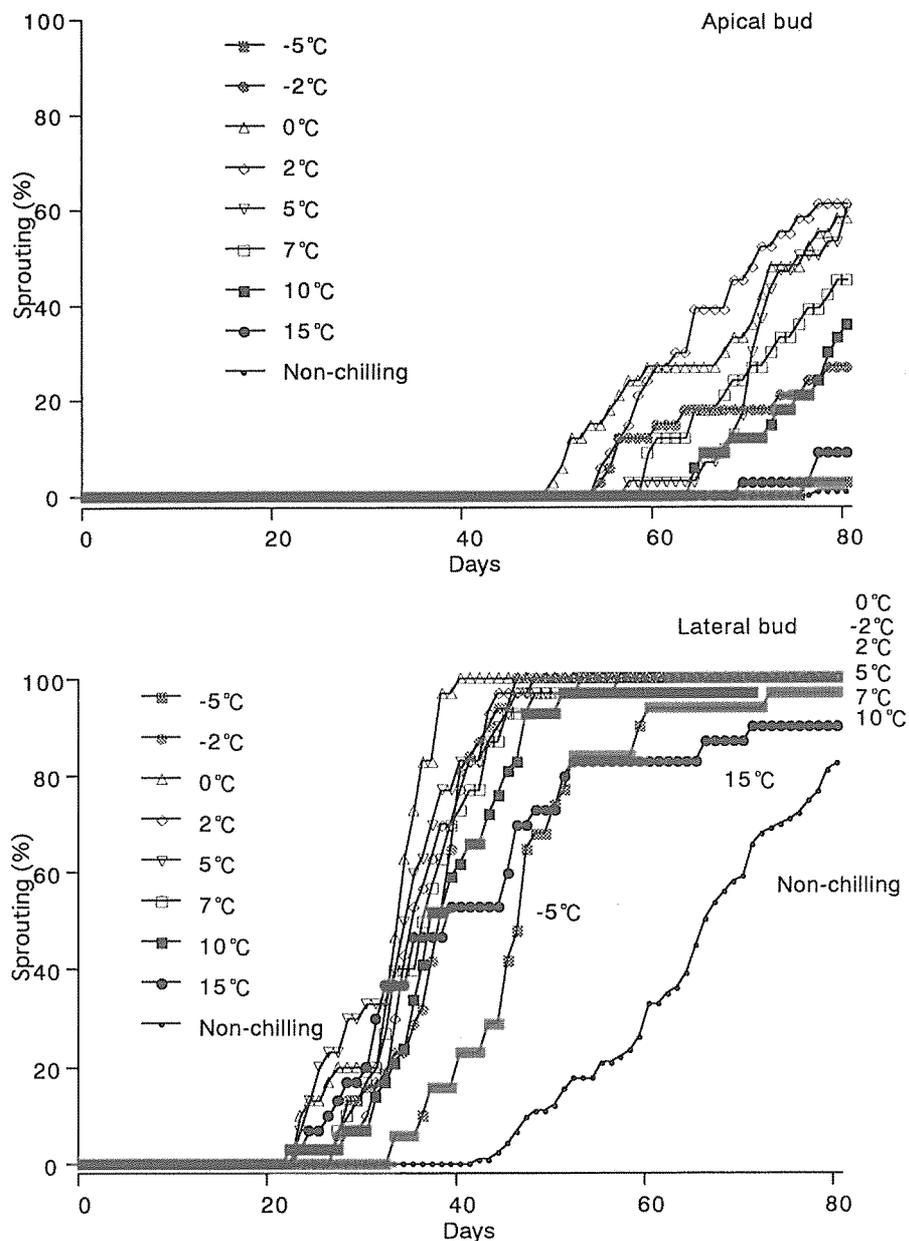


図-2. 12 ポプラの頂芽の開芽に及ぼす短日と低温処理日数の影響

(-5℃)でも休眠は解除される場合がある(24, 94~95)とされているが、休眠解除の初期の段階では、凍結(-5℃)によって休眠が深まることもみられる(66, 75)。本実験は、-5℃、-2℃の凍結温度が、ポプラの冬芽(頂芽及び側芽)の休眠解除にどのような影響を与えるか調べた。

(1) 材料と方法

三重大学構内の圃場で、1996年11月14日までに樹高が50~70cmに成長し、主軸の先端に頂芽を形成したポプラ I-214の萌芽当年生苗の枝から、頂芽を含む約10cmの長さで切った枝と、頂芽から約15cm下に位置する側芽を含む約10cmの長さで切った枝の2種類の切り枝を採取し、この切り枝を1996年11月14日から-5、-2、0、2、5、7、10、12、15℃の各温度に調節した冷蔵庫(暗黒条件)でそれぞれ、20、40、60日間処理した後、100cc容量のプラスチック製の広口瓶に水差しにして、15℃の連続光



図一 2. 13 ポプラの頂芽と側芽の開芽に及ぼす低温処理温度の影響(低温処理期間20日)

条件の恒温室内で頂芽及び側芽の開芽の様子を調査した。15℃の恒温室内の光条件は、昼光色蛍光灯を用いた人工光であり、樹体上部で1,000ルクスになるように調節した。

観察方法、観察項目、肥料の条件は実験1と同じである。1処理で用いた切り枝の数は29~33本である。

(2) 結果と考察

-5, -2, 0, 2, 5, 7, 10, 15℃の各温度で20日間処理した頂芽と側芽(図-2.13), 40日間処理した頂芽と側芽(図-2.14), 60日間処理した頂芽と側芽(図-2.15)の開芽経過を示した。また, -5, -2, 0, 2, 5, 7, 10, 15℃の各温度で, 20, 40, 60日間処理した頂芽と側芽(図-2.16)において, 開芽率が80%に達するのにかかった日数を示した。

頂芽の場合, 20, 40, 60日間処理のいずれにおいても, 0~7℃の開芽率が最も大きくなり, 80%の

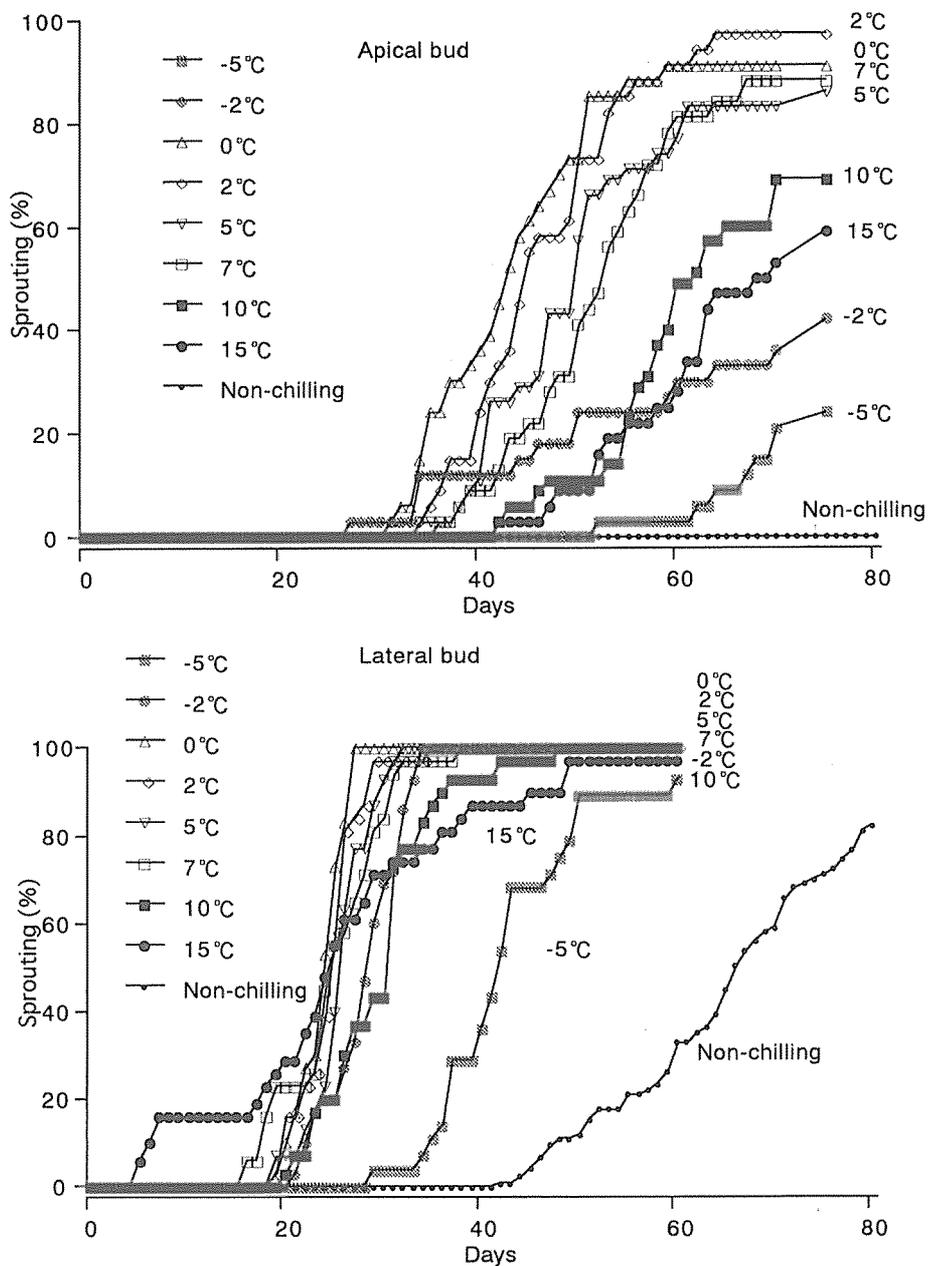


図-2.14 ポプラの頂芽と側芽の開芽に及ぼす低温処理温度の影響(低温処理期間40日)

開芽率に達する日数も少なかった(図-2.16)。一方、 -5 、 -2 ℃の開芽率は24~50%と低く、サクラ(オオシマザクラ系の1品種、*Prunus lannesiana* WILSON f. *asahiyama* HORT.) (67)で休眠解除に低温効果をもつ上限の温度と考えられている 15 ℃の開芽率とほぼ同じか、それ以下であった。

側芽の場合、20、40、60日間処理のいずれにおいても、 -5 、 -2 ℃を含むすべての温度で90%以上の開芽率を示した。しかし、 -5 ℃において80%の開芽率に達する時期を、最も開芽経過の早かった 0 ℃と比較したところ(図-2.16)、 -5 ℃は 0 ℃よりも20、40、60日間処理でそれぞれ、15、23、20日も遅くなり、 15 ℃とほぼ同じか、より遅かった。一方 -2 ℃において80%の開芽率に達する日数を、最も80%の開芽率に達する日数の少なかった 0 ℃と比較したところ、 -2 ℃では、 0 ℃より20、40、60日間処理でそれぞれ、4、5、10日遅い程度であった(図-2.16)。

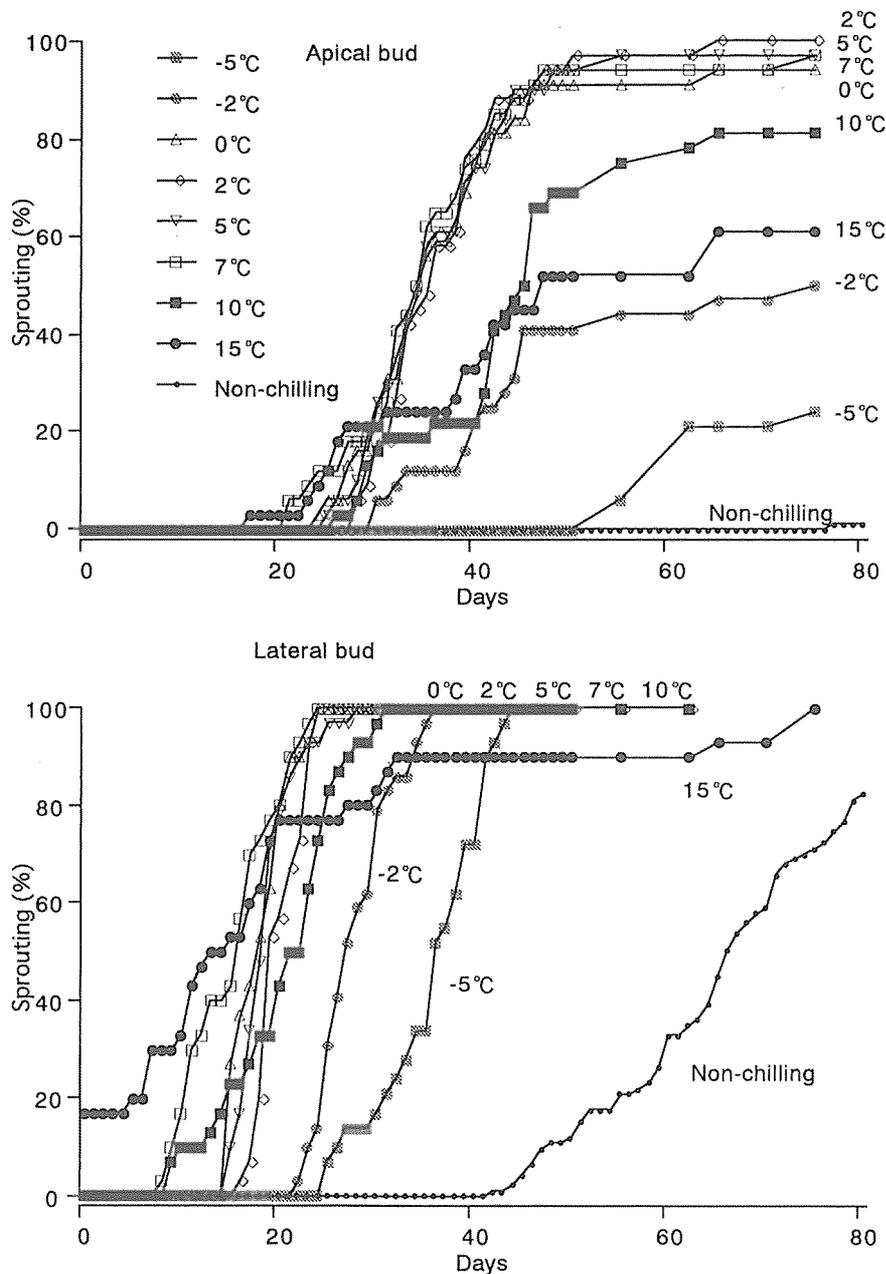
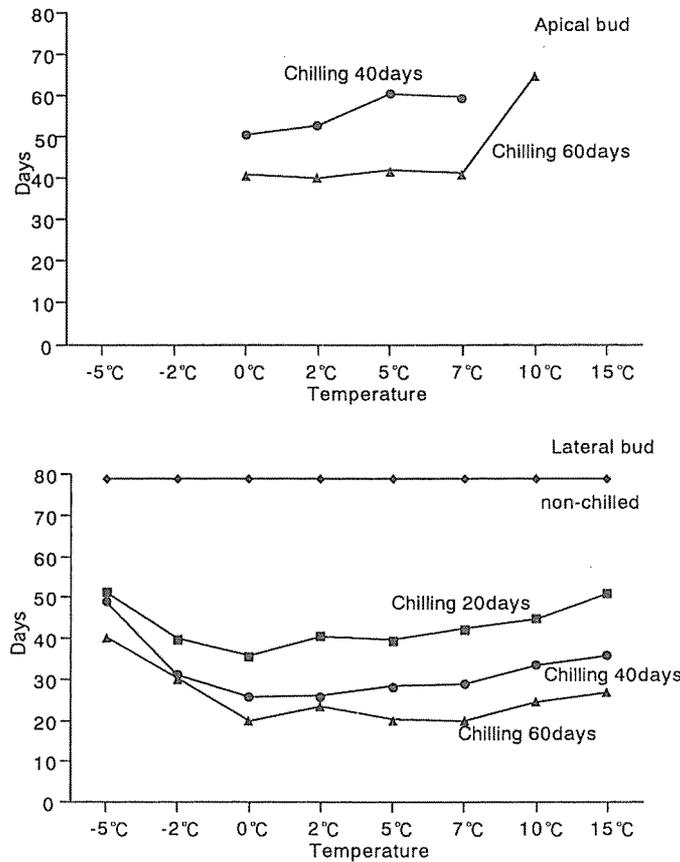


図-2.15 ポプラの頂芽と側芽の開芽に及ぼす低温処理温度の影響(低温処理期間60日)



図一 2. 16 ポプラの頂芽と側芽の開芽率が80%に達するのにかった日数の比較

以上の結果から、-5℃には、頂芽および側芽の休眠を解除する低温効果はないと判断された。一方-2℃には、頂芽の休眠を解除する低温効果はみられなかったが、側芽は0～7℃と同程度の低温効果が認められた。ポプラの場合、1本のシュート上に着生する冬芽でも、冬芽の位置（頂芽か側芽か）によって、休眠の深さや開芽のパターンが異なっていることがわかっている(70)。本実験でみられた、-5℃に対する頂芽と側芽の反応の違いは、頂芽と側芽の休眠の深さの違いに起因する可能性がある。

5. 休眠解除期以降の頂芽の耐凍性と含水率の変化（実験5）

本章の実験1では、開芽抑制度が「0」になり、休眠解除過程が終了した時期から冬芽の肥大が開始するまでの期間を「内的成長期」と呼ぶことが適当であると論じた。この内的成長期に関して、永田(74)、永田・万木(70)は、内的成長期の開始は、耐凍性の低下の始まる時期でもあると考え、永田・万木(70)は頂芽の内的成長を人為的に開始させることで、頂芽の耐凍性がどのように変化するかを調べた。その結果、冬芽の耐凍性の消失は休眠の深さとは関係なく、内的成長の開始から始まることを明らかにした。そして、耐凍性の消失経過を調べることで、逆に、内的成長の存在が明らかになるとした。

本実験は、1995年冬～1996年春、1996年冬～1997年春、1997年冬～1998年春の3カ年、冬芽の耐凍性の消失経過、含水率の変化、開芽可能温度の変化、野外の気温の変化を調査し、内的成長期の存在の可能性を検討し、さらに各年度の内的成長の時期を比較した。

(1) 材料と方法

1) 1996年の実験

1996年2月29日, 3月16, 20, 24, 29日, 4月1, 6日の各時期に, 三重大学構内に植栽されている32個体の樹高約4mのポプラI-214の当年生枝から, 約10cmの間隔で冬芽を含む切り枝を採取し, これらを冷凍庫に入れ, -30, -20, -10℃の温度で24時間凍結させた後, 25℃に設定した連続光条件の恒温室内で冬芽の開芽の様子を観察し, 冬芽の生存率(耐凍性)を調べた。切り枝を凍結させるときは, 冷蔵庫内で前もって2℃に2時間, さらに-5℃に0時間置いた後, -30, -20, -10℃の各温度で24時間凍結させた。処理後, 2℃の冷蔵庫内で解凍した後, さらに5℃に1時間置いた後, 25℃の恒温室に搬入した。1処理で用いた切り枝は10~15本である。

また, 1996年2月29日, 3月5, 13, 16, 20, 25, 29, 31日, 4月6, 9日の各時期に, 冬芽の耐凍性を調べたのと同じポプラI-214の当年生枝から, 頂芽及び側芽(先端からそれぞれ5, 10, 15cm下に位置する側芽)を5~10個採取し, 電子天秤で冬芽(頂芽及び側芽)の生重量を測定した。その後, 冬芽を80℃の炉乾燥機で48時間乾燥させ, 冬芽の乾燥重量を測定し, 冬芽の含水率($((\text{生重量}-\text{乾重量})/\text{生重量})\times 100$)を求めた。

2) 1997年の実験

1997年2月15, 23, 28日, 3月6, 11, 14, 20, 24, 28, 31日の各時期に, 1996年に採取したのと同じポプラI-214の当年生枝から, 1996年と同じ方法で, -30, -10, -5℃に対する冬芽の耐凍性(生存率)を調べた。1処理で用いた切り枝は10~15本である。

また, 1997年2月8, 18, 23日, 3月1, 6, 11, 15, 20, 23, 26, 29, 31日の各時期に, 1996年と同じ材料の頂芽及び側芽を10個採取し, 1996年と同じ方法で頂芽及び側芽の含水率を求めた。さらに, 三重大学構内の圃場で, 1997年2月上旬までに樹高が60~70cmに成長し, 主軸の先端に頂芽を形成したポプラI-214の萌芽当年生苗を, 1997年2月9, 19日, 3月1, 11, 21日の各時期に野外から, 5, 7, 10, 15℃に調節した連続光条件の恒温室に搬入し, 頂芽の開芽の様子を調査し, 頂芽の開芽可能温度及び開芽抑制度を求めた。1処理に用いた個体数は25~30個体である。その他の実験条件, 供試個体の育成管理の方法, 観察方法及び観察項目は実験1と同じである。

3) 1998年の実験

1998年2月26日, 3月5, 10, 15, 18, 23, 26, 31日の各時期に, 1996年に採取したのと同じポプラI-214の当年生枝から, 1996年と同じ方法で, -30及び-10℃での冬芽の生存率を調べた。1処理で用いた切り枝は12本である。

また, 1998年2月26, 28日, 3月5, 10, 15, 18, 23, 26, 31日の各時期に, 1996年に採取したのと同じ材料から, 頂芽及び側芽(先端から10cm下に位置する側芽)を12個採取し, 1996年と同じ方法で, 頂芽及び側芽の含水率を求めた。

(2) 結果と考察

1) 1996年の実験

図-2.17に, 野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の-30, -20, -10℃に対する生存率の変化を示

した。-30、-20、-10℃に対する頂芽及び側芽の生存率の低下は、それぞれ、3月15日、20日、25日頃からみられた。また、頂芽と側芽で、生存率に大きな違いはみられなかった。

図-2.18に、野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の含水率の変化を示した。2月下旬から3月上旬の含水率は、44~45%で大きな変動はみられなかったが、3月25日の含水率は48~52%に上昇してお

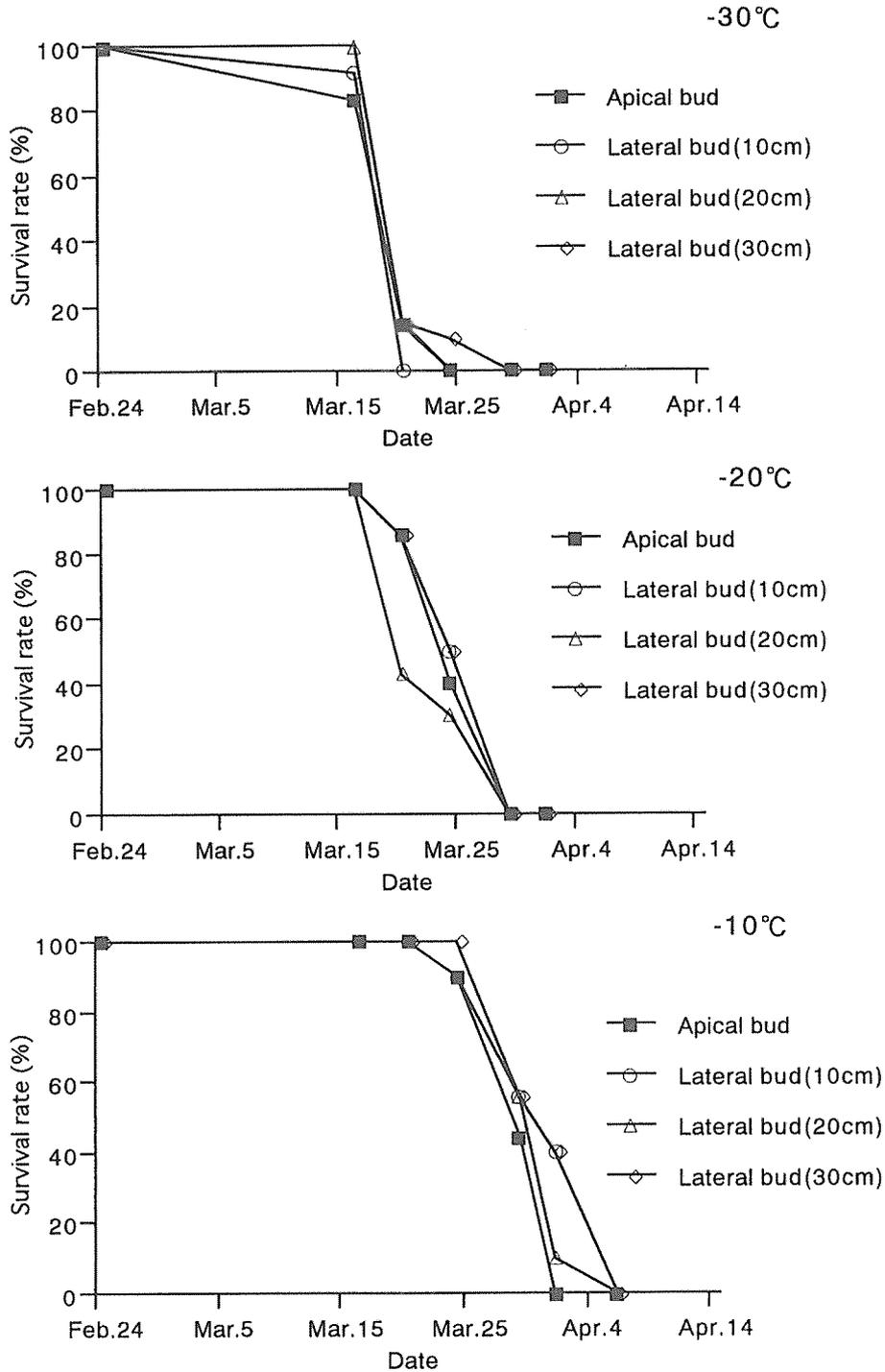


図-2.17 1996年の異なる時期に採取したポプラの冬芽（頂芽・側芽）の生存率（耐凍性）に対する凍結処理温度の影響

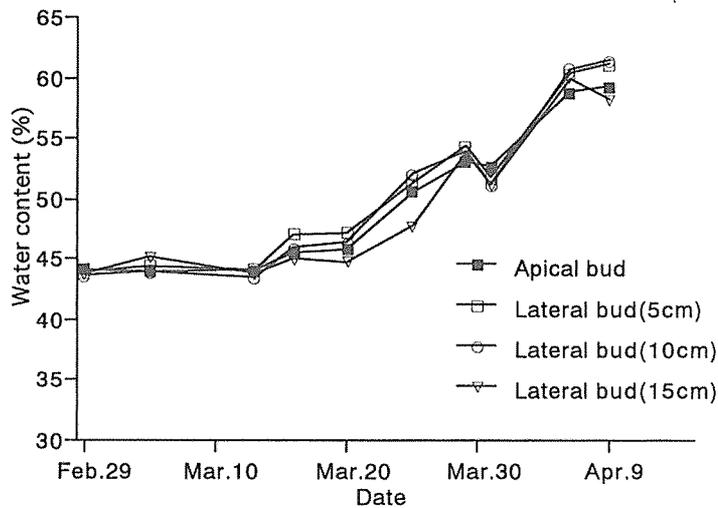


図- 2. 18 各時期に採取したポプラ I -214の冬芽（頂芽・側芽）の含水率

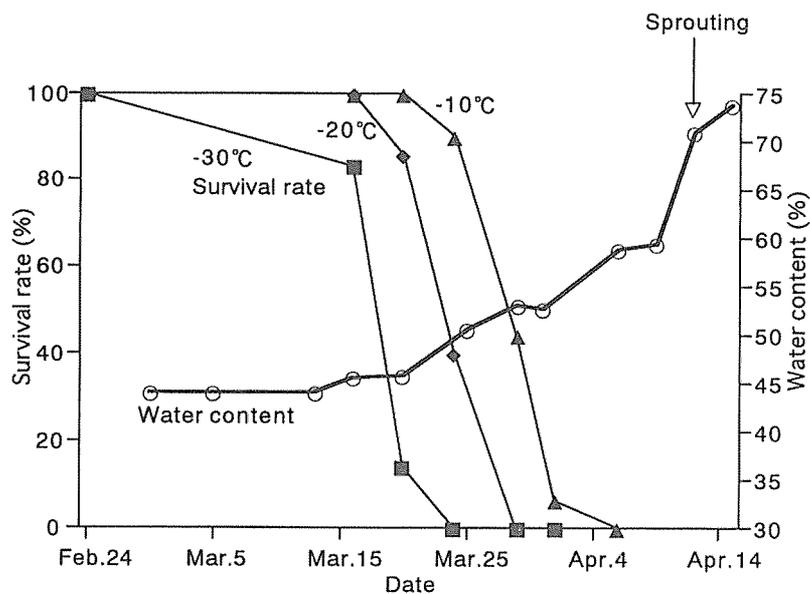


図- 2. 19 1996年におけるポプラの頂芽の耐凍性と含水率の関係

り、その後含水率は、80%以上の頂芽及び側芽で開芽が認められた4月9日まで上昇を続けた。また、頂芽と側芽で含水率の変動の経過に違いはみられなかった。

次に、三重大学構内の圃場で生育させたポプラ I -214の萌芽当年生苗を、1995年9月20日から3月18日の各時期に野外から、10、15、20、25、30℃に調節した恒温室に搬入し、頂芽の開芽の様子を調べた実験1の開芽抑制制度（表-2.1）をみると、1996年の頂芽で開芽抑制制度が「0」になるのは、3月中旬であることが明らかになっている。そして、この時期は、本実験で求めた頂芽の耐凍性が低下を始める時期（3月15～25日、図-2.17）、含水率が上昇を始める時期（3月25日、図-2.18）とほぼ一致することが確かめられた（図-2.19）。

実験1で開芽抑制制度が「0」になる時期は、休眠解除過程の終了する時期であり、内的成長の開始す

る時期であると述べた。冬芽の耐凍性の消失や含水率の上昇は、冬芽の性質が大きく変化をしたことを示すものであり、これら耐凍性が低下を始めた時期、含水率が上昇を始めた時期は、冬芽が休眠解除過程から内的成長過程へ転換した時期であると考えられる。本実験及び実験1の結果から、1996年のポプラの頂芽は、3月20日頃に休眠解除過程から内的成長過程に進行したと推測された。

2) 1997年の実験

図-2.20に、野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の-30、-10℃に対する生存率の変化を示した。-30、-10℃に対する頂芽及び側芽の生存率の低下は、それぞれ3月上旬、中～下旬からみられた。また、生存率の低下において、先端より30、40、50cm下に位置する側芽（それぞれ30、40、50cm側芽）の-10℃に対する生存率の低下が、頂芽よりもやや遅れる場合があったものの、その他では頂芽と側芽で生存率の低下に大きな違いはみられなかった。

図-2.21に、野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の含水率の変化を示した。2月上旬から3月上旬の頂芽及び側芽の含水率は、43～45%で大きな変動はみられなかったが、3月15日は49～50%に上昇しており、その後の含水率は、80%以上の頂芽及び側芽で開芽が認められた4月1日まで上昇を続けた。また、頂芽と側芽で含水率の変動の経過に違いはみられなかった。

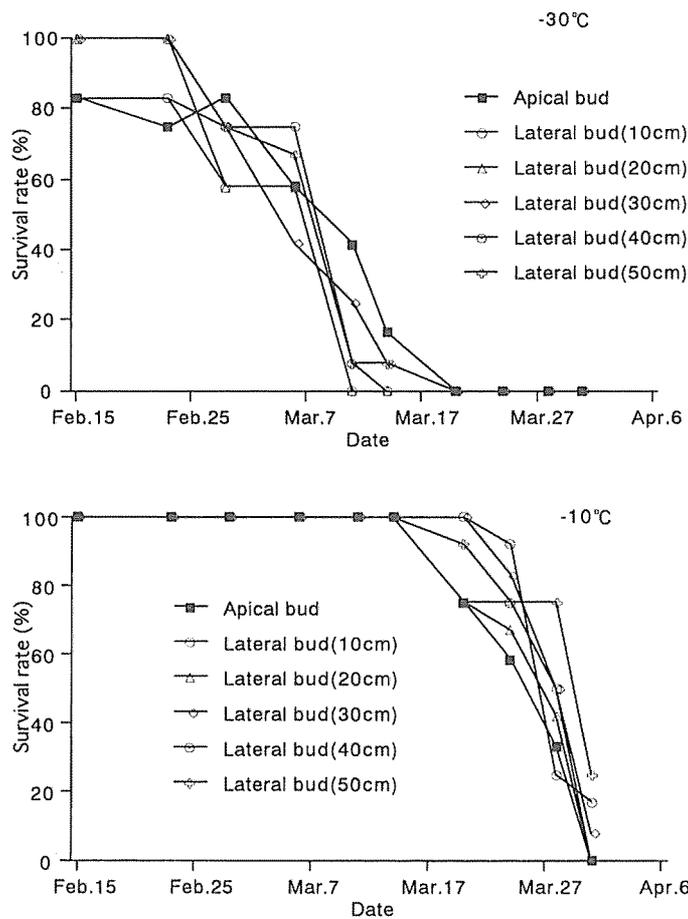
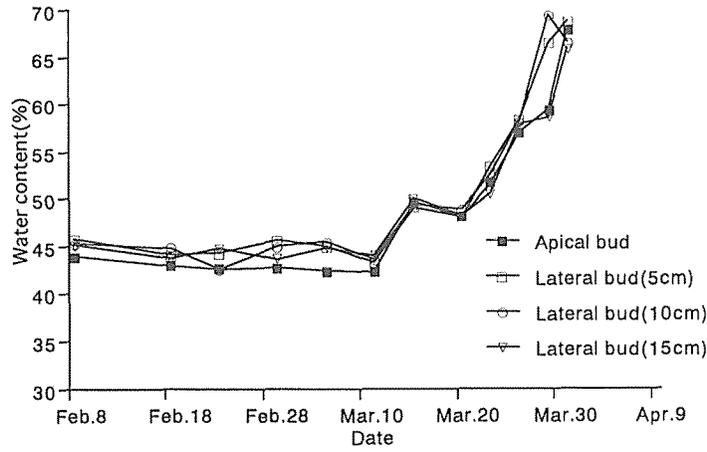
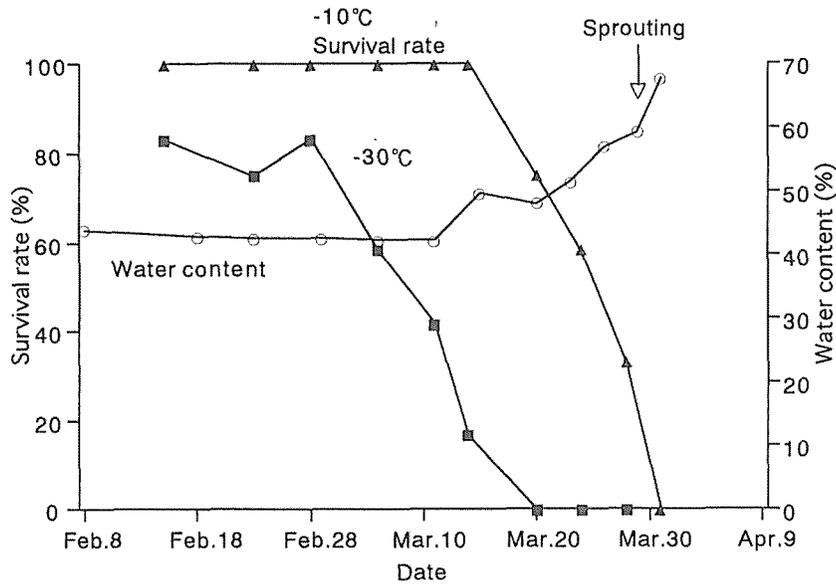


図-2.20 1997年の異なる時期に採取したポプラの冬芽（頂芽・側芽）の生存率（耐凍性）に対する凍結処理温度の影響



図一 2. 21 1997年の異なる時期に採取した冬芽（頂芽・側芽）の含水率



図一 2. 22 1997年におけるポプラの頂芽の耐凍性と含水率の関係

表一 2. 2 30日間と50日間の開芽可能温度と最高気温より求めた頂芽の開芽抑制制度の変化（三重県津市，1997年）

	Feb.9	Feb.19	Mar.1	Mar.11	Mar.21
30days	10	9	8	4	-4
50days	10	9	3	-5	-7

表-2.2に、30日間及び50日間で80%の開芽率を示す開芽可能温度と野外の最高気温（1997年）から求めた各時期の開芽抑制度を示した。これによると、50日間の開芽可能温度でみた場合の開芽抑制度が「0」になる時期は、3月11日で、30日間では、3月21日であった。

1997年の実験において、頂芽の生存率の低下がみられ始めた時期（3月上～中下旬、図-2.20）、含水率の上昇がみられ始めた時期（3月15日頃、図-2.21）、開芽抑制度が「0」になった時期（3月11日～21日、表-2.2）は、1996年の結果と同様に、ほぼ一致していることが確かめられた（図-2.22）。1997年のポプラの頂芽は、3月15日頃に休眠解除過程から内的成長過程に進行したと推測された。

3) 1998年の実験

図-2.23に、野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の-30、-10℃に対する生存率の変化を示した。-30、-10℃に対する頂芽及び側芽の生存率の低下は、それぞれ3月上旬、中旬からみられた。また、頂芽と側芽で耐凍性の消失経過に大きな違いはみられなかった。

図-2.24に、野外に生育しているポプラの頂芽及び側芽の含水率の変化を示した。2月上旬から3月

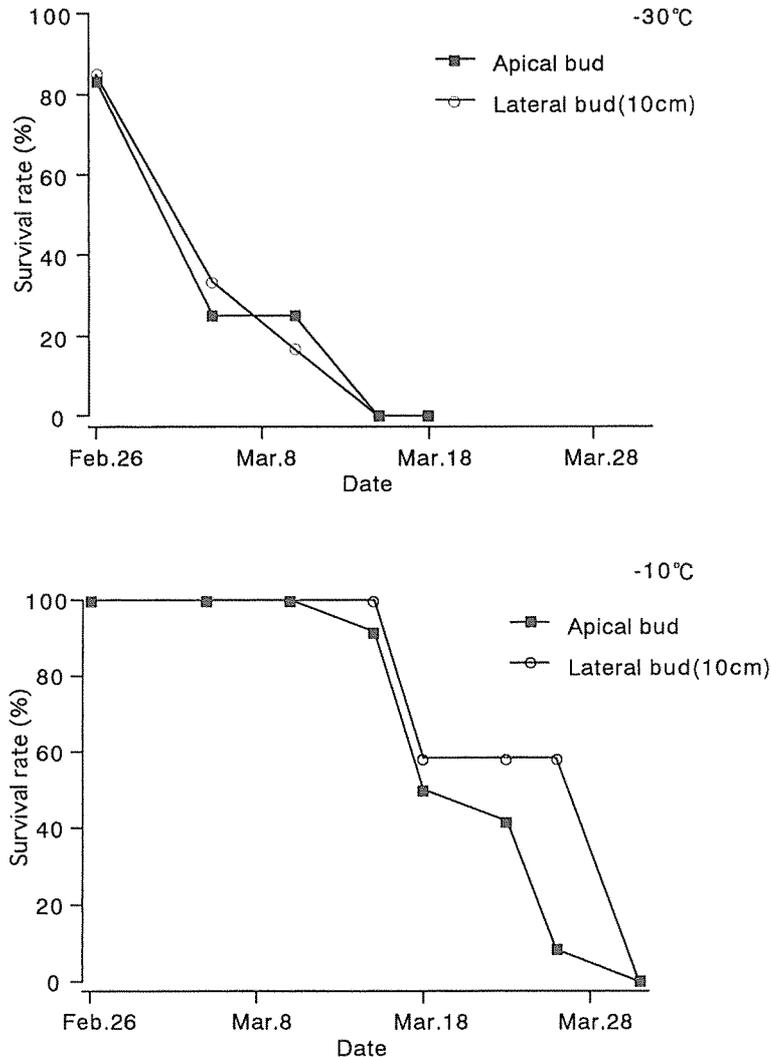


図-2.23 1998年の異なる時期に採取したポプラの冬芽（頂芽・側芽）の生存率（耐凍性）に対する凍結処理温度の影響

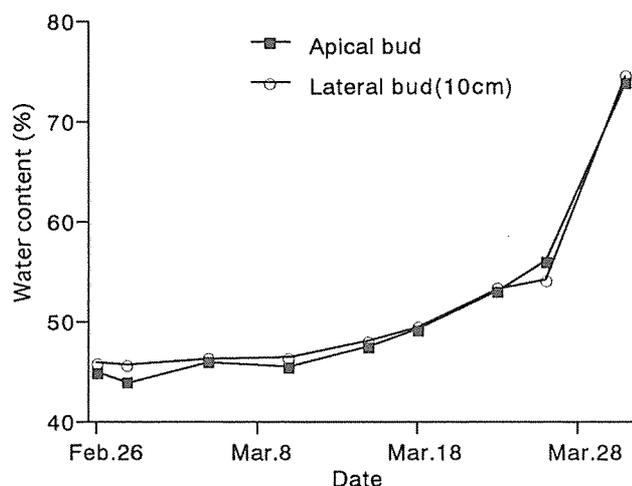


図-2. 24 1998年の異なる時期に採取したポプラの冬芽（頂芽・側芽）の含水率

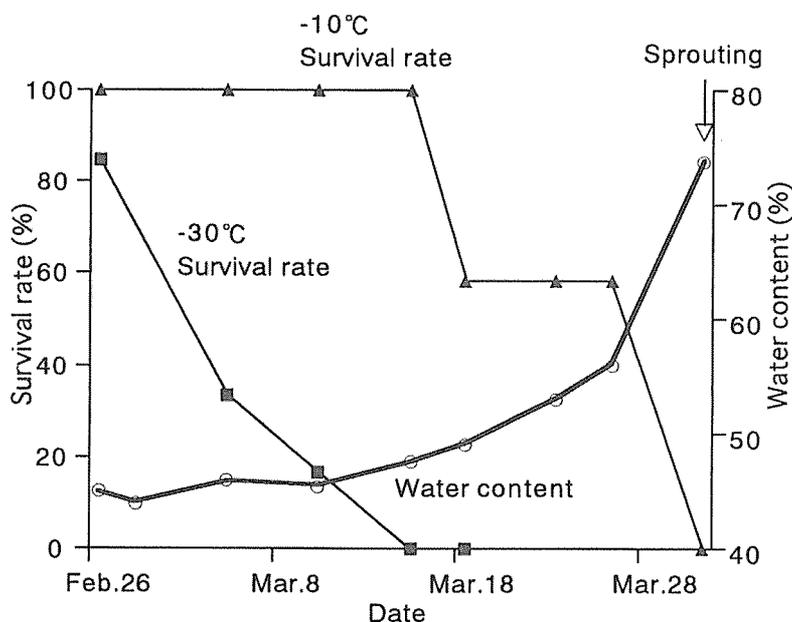


図-2. 25 1998年におけるポプラの頂芽の耐凍性と含水率の関係

上旬の頂芽及び側芽の含水率は、44～46%で大きな変動はみられなかったが、3月15日には50%に上昇しており、その後含水率は、80%以上の頂芽及び側芽で開芽が認められた3月31日まで上昇を続けた。また、頂芽と側芽で含水率の変動の経過に違いはみられなかった。1998年の実験では、ポプラの頂芽の開芽可能温度を求める実験は行っていない。

このように、1998年の実験において、頂芽の生存率の低下がみられ始めた時期（3月上～中旬，図-2.23），含水率の上昇がみられ始めた時期（3月15日頃，図-2.24）は、ほぼ一致していることが確かめられ（図-2.25），1998年のポプラの頂芽は、3月15日頃に休眠解除過程から内的成長過程に進行したと推測された。

1996年から1998年の3カ年，ポプラの冬芽の耐凍性の消失経過，含水率の上昇の経過を調査し，ポプ

ラの冬芽の休眠ステージにおいて休眠解除期の後、開芽、成長までの間に、内的成長期が存在することが明らかになった。

一般には、休眠解除後から冬芽の肥大開始までは、休眠期の一部である他発休眠期、後休眠期、*Ecodormancy*、もしくは、休止期として扱われている(48, 93, 110, 120)。しかし、本実験の結果からも明らかになったように、耐凍性の低下する期間(図-2.19, 2.22, 2.25)を休眠期とするのは問題があると考えられる。

また、休眠解除期から開芽までの期間には、冬芽の含水率は上昇し続けており(図-2.19, 2.22, 2.25)、この期間は、冬芽では開芽、成長に向けて生理学的、生化学的な活性が高まっていく期間であると考えられ、この期間を、休止期(気温が低く成長できずにいる時期)とするのは適当でない。

II-3. 摘要

Fuchigami (20) は1種類の温度条件で開芽実験を行い、その結果をもとにして各時期の休眠の深さを比較している。しかし、1種類の温度条件で開芽状況をみた場合、設定した温度条件によって、休眠の導入や解除の時期が大きく変わる(図-2.2)などの問題が生じる。そこで、本研究では、ポプラの頂芽について、10~30℃の複数の温度条件で開芽実験を行い、開芽可能温度を求め、この開芽可能温度を基準として各時期の休眠の深さを表してきた。その結果、1種類の温度条件で実験を行った場合に生じる上記の問題を解決するだけでなく、休眠導入過程や休眠解除過程における、冬芽の温度に対する微妙な変化も、開芽可能温度の変化として表すことが可能になった。

野外におけるポプラの頂芽の休眠の深さの変化を開芽可能温度の変化としてみると(図-2.3)、*Vegis*の開芽可能温度幅の図(110)と異なり、休眠導入過程と休眠解除過程が、休眠の最も深い時期を中心として、左右対称になっていない。例えば、30日間で80%の開芽率を示す開芽可能温度でみた場合、休眠導入過程では、開芽可能温度が20℃である9月10日から、開芽可能温度が35℃になる9月30日まで、約20日間しかからないのに対して、休眠解除過程では、逆に、開芽可能温度が35℃である12月29日から開芽可能温度が20℃になる2月下旬まで、約50日間もかかっている。すなわち、休眠導入過程では、休眠は急激に深まるのに対して、休眠解除過程では、休眠は徐々に解除されてくる。

ここでさらに、開芽可能温度と野外の最高気温の差から自然条件下での頂芽の開芽のしにくさを表す指標である開芽抑制度(66, 69, 74)を求めて(表-2.1)、各時期の冬芽の休眠の状態を検討した。休眠導入過程では、9月10, 20日に開芽抑制度が「0」前後になり、この時期は開芽しやすい状態にあることを示している。しかし、自然の状態ではこの時期に開芽してくることはほとんどない。これは、この時期には日長を感応する葉が着生しているため、この葉が短日条件に反応して休眠物質を作りだし、それが冬芽に送られるためと考えられる(36, 52, 65, 69, 74, 91, 106, 120)。

休眠導入過程の冬芽の開芽は、葉の存在によって抑制されていることがわかる。Romberger (93) は、この時期の休眠は休眠器官である冬芽自体ではなく、葉が要因となっておこった休眠であるとして、準自発休眠(*Correlated inhibition*)と呼び、この準自発休眠は、休眠器官である冬芽自体の要因による休眠、自発休眠(*Rest*)とは独立した別の休眠のステージとして位置づけている。しかし、前述したように、葉を除去すると開芽する状態にある冬芽と、葉を除去しても開芽しない状態にある冬芽の違いは、冬芽内の休眠物質の蓄積量の違いであり、休眠の深さの程度が違うだけであると考えられる。このことから、休眠導入期から冬休眠期までの期間は、1つの連続した休眠ステージと考えるのが適当

であり、Rombergerが示した準自発休眠なる休眠ステージは、ポプラの冬芽の休眠ステージには存在しないと考える。

またこの休眠導入段階では、シュウカイドウの地上塊茎と同様に、休眠が深まることで、ポプラの冬芽の開芽に及ぼす光の影響が変化すること（図-2.8~2.10）、すなわち、暗発芽段階、光発芽段階、低温要求段階へと変化することが明らかになった。

次に、冬休眠以降の休眠ステージについて検討した。ポプラの頂芽は、10月下旬には、30℃でもほとんど開芽がみられず（図-2.1a）、休眠の最も深い時期と判断される。その後、12月上旬には、30℃で80%以上、12月下旬には、20℃以上の温度で80%以上、1月中旬には、10℃でもほとんどの冬芽が開芽するようになってくる。そして、この時の10℃の温度条件は、自然条件下でポプラの頂芽が開芽がみられる3月末から4月初め（図-2.19, 2.22, 2.25）の平均気温とほぼ同じである。

Romberger (93) やLang (48) は、自発休眠やEndodormancyが解除された後、冬芽が開芽するまでの間に、野外の気温が低すぎるため、冬芽が開芽できずにいる期間つまり他発休眠期(Quiescence)やEcodormancyとする休眠期があると考えている。仮に、RombergerやLangの考え方を認めるとすると、1月中旬以降、冬芽の開芽が認められる3月末~4月初めまでの期間は、他発休眠期やEcodormancyとなる。しかし、冬芽の開芽可能温度の変化をみてみると（図-2.3）、1月中旬以降も開芽可能温度が低下を続けていることがわかる。開芽可能温度の低下がみられるこの時期を、休眠期の一部である他発休眠期やEcodormancyとして扱うことは適当でないと考えた。そして、開芽可能温度の低下がみられるこの時期は、休眠解除期と考える。

それでは、休眠解除期はいつまで続くのであろうか。これは、開芽抑制度が「0」になった時期までと考えられる。1996、1997年に行った調査によって、開芽抑制度が「0」になる3月中~下旬に、冬芽が耐凍性を消失し、さらに冬芽の含水率が急激に上昇を始めることが確かめられた。これら冬芽の耐凍性の消失や含水率の上昇は、開芽、成長の前段階もしくは準備段階である内的成長の始まったことを意味する。そして、内的成長がしばらく続いた後、冬芽が開芽、成長してくる（図-2.19, 2.22, 2.25）。ポプラの頂芽においては、休眠解除期の後、内的成長期、開芽、成長と続く判断された。

第3章 アカマツの伸長成長に及ぼす日長、温度、施肥の影響

III-1. はじめに

三重県津市（三重県中部）で生育しているアカマツ *Pinus densiflora* SIEB. et Zucc. は、3月末から4月初めに開芽、伸長成長（一次伸長、First flush）を始め、5月末から6月初めに伸長成長が停止し冬芽を形成する。その後、夏季に一部の個体で再び伸長成長（二次伸長、土用芽）するものもみられるが、多くの個体では秋まで伸長成長することなく、そのまま休眠が導入されることがわかっている（43, 73）。しかし、成長に適していると考えられる夏季に伸長成長を停止させる要因ははっきりしていない。また、温帯樹木の1年間の生育ステージの中で、このアカマツ型樹種の夏季の停止期間をどのような位置づけにするか、研究者によって意見が分かれている（29, 36, 65, 93, 113~115, 118）。

本章では、アカマツを用いて、①日長及び温度が、春の伸長成長（一次伸長）の過程において、節数（葉の展開数）や節間長に及ぼす影響（実験1）、②野外における成長と冬芽の発育経過の関係（実験2）

を調べ、1章で議論したポプラI-214の伸長成長の過程との比較を行った。さらに、解剖学的手法を用いて、茎頂部の発育過程を観察し、伸長成長の経過において夏季に伸長成長を停止する要因を、またその後の停止期間が1年間の生育ステージにおいてどのような段階であるのか察した。

III-2. 実験

1. 日長、温度、施肥がアカマツの春の伸長成長における節数及び節間長に及ぼす影響（実験1）

本実験は、アカマツの春の伸長成長（一次伸長）において、日長が節数（針葉束の数+ステライル部の節数）、節間長、一次伸長の停止時期にどのような影響を与えるか調べた。

（1） 材料と方法

1) 日長処理実験

実験は、三重県津市の三重大学構内で行った。実験には、マサ土、バーミキュライト、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アカマツ1年生苗を用いた。

1995年、供試個体が春の伸長成長を開始する前の3月2日に、8、14、24時間日長に設定したガラス温室内へ搬入し、アカマツの一次伸長の経過を観察した。各日長時間は、8時30分から16時30分までの自然光（8時間）に不足の日長時間を昼光色蛍光灯で補光して調節した。また、補光時の照度は樹体上部で1,000ルクスになるように調節した。日長処理の期間の温度は、18℃以上になるように調節した。30℃を超えた場合の温度条件は、野外の最高気温と同じである。供試個体数は8時間日長が28個体、14時間日長が25個体、24時間日長が25個体である。供試個体には、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5日に1度1鉢あたり200cc与えた。

観察は5日ごとに行い、各個体の主軸のシュートの長さ（伸長成長量）を測定し、シュートの先端部で冬芽（頂芽）が形成された時期（冬芽の形成時期）、一次伸長の停止の時期を調査した。なお、冬芽の形成時期は、シュートの先端部に芽鱗をもった芽の存在が確認された時期とした。また、処理期間中に各個体が展開した針葉束の数及びステライル（シュートの下部にある針葉束を着生しない部位）の部分にある節の数を数え、伸長したシュートに存在する節の総数を求めて、最終的なシュートの長さから、各シュートにおける平均の節間長を求めた。

2) 温度処理実験

1996年、供試個体が春の伸長成長を開始する前の3月6日に、自然日長条件、18、26、34℃に設定した自然採光型のファイトトロンへ搬入し、アカマツの一次伸長の経過を観察した。実験ではさらに、自然状態のもの（野外区）を加えて、同様に一次伸長の経過を観察した。供試個体数は、18℃が60個体、26℃が60個体、34℃が60個、自然状態のもの（以下、野外）が90個体である。

各温度の供試個体のうち、18℃の20個体、26℃の19個体、34℃の20個、野外の30個体は、伸長成長の経過の調査に用いた。観察は日長処理実験と同様に行った。

残りの供試材料は、解剖学的手法による茎頂部の観察に用いた。成長しているシュートの先端部を5～10日間隔で5、6個採取し、FAAで固定の後、パラフィンで包埋して、回転式マイクロトームで厚さ

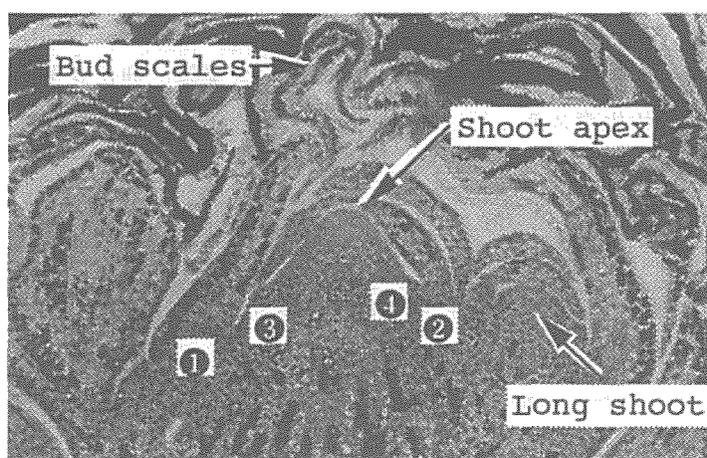


図-3.1 アカマツの茎頂部の状態と節数の計測方法

10 μ mの中央縦断切片をつくり、サフラニンとファストグリーンで二重染色し、プレパラートを作製した。光学顕微鏡を用いて、作製したプレパラートから茎頂部で新たに形成された節の数を数えた(図-3.1)。

3) 施肥実験

1994年、供試個体が春の伸長成長を開始する前の3月2日から、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10日に1度1鉢あたり200cc与えた個体(以下、施肥区)と液肥を与えない個体(無施肥区)の一次伸長の経過を観察した。供試個体数は施肥区、無施肥区ともに25個体である。

観察方法、その他の条件は日長処理実験と同様にした。

(2) 結果と考察

1) 日長処理実験

図-3.2に、3月2日から8, 14, 24時間の各日長で処理したアカマツの伸長成長の経過を示した。各日長とも、処理開始後10日目から伸長成長を開始し、急激な伸長成長をした後、処理開始後50日目までに伸長成長を停止した。その後、14時間日長では処理開始後55日目(平均)に、8及び24時間日長では処理開始後60日目(平均)に、シュートの先端(茎頂)において新しい冬芽の形成が肉眼で確認された。最終的なシュートの長さは、8時間日長が 119.4 ± 43.2 mm, 14時間日長が 126.8 ± 39.9 mm, 24時間日長が 133.7 ± 41.5 mmであり、各日長間で最終的なシュートの長さに差は認められなかった(Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

図-3.3に、8, 14, 24時間の各日長におけるシュートの節数を示した。各日長における節数は、8時間日長が 88.4 ± 12.7 個, 14時間日長が 88.7 ± 13.5 個, 24時間日長が 82.0 ± 14.2 個であり、各日長間で節数に差は認められなかった(Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

図-3.4に、8, 14, 24時間の各日長におけるシュートの平均の節間長を示した。各日長における平均の節間長は、8時間日長が 1.35 ± 0.42 mm, 14時間日長が 1.43 ± 0.45 mm, 24時間日長が 1.63 ± 0.51 mmであり、節間長は長い日長ほど大きくなる傾向が認められた(Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

永田(58)は、アカマツの春の伸長成長(一次伸長)に及ぼす日長の影響について、日長によって節

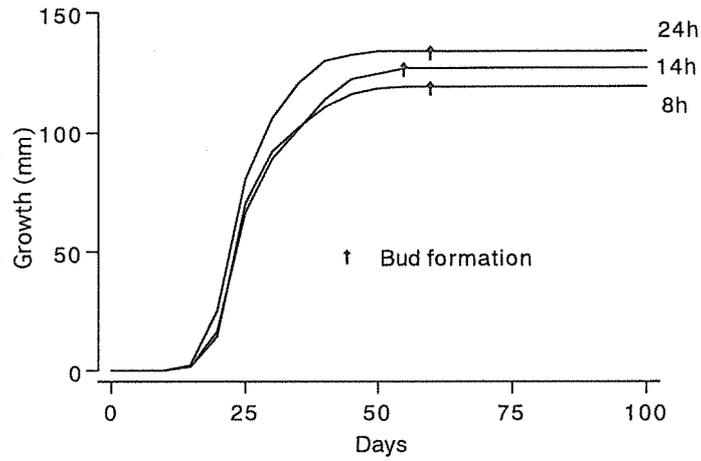


図-3.2 3月2日から各日長で処理したアカマツの伸長成長

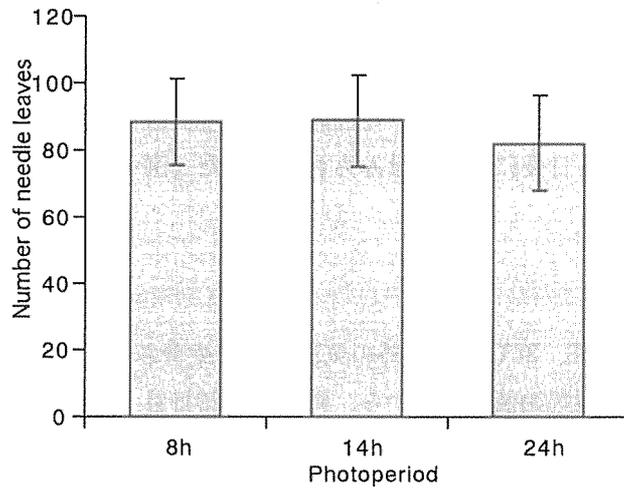


図-3.3 各日長において展開した節（ステライル部の節+針葉束）の数
5%の危険率で有意差なし（ダンカンの多重検定）

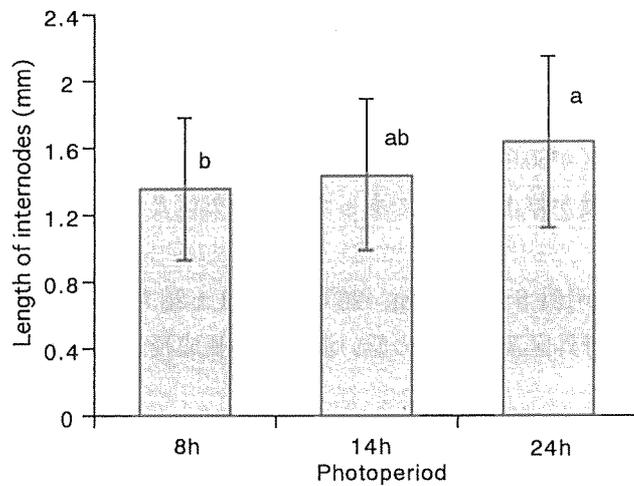


図-3.4 各日長で処理したアカマツの節間長
異なるアルファベットは5%の危険率で有意差あり
(ダンカンの多重検定)

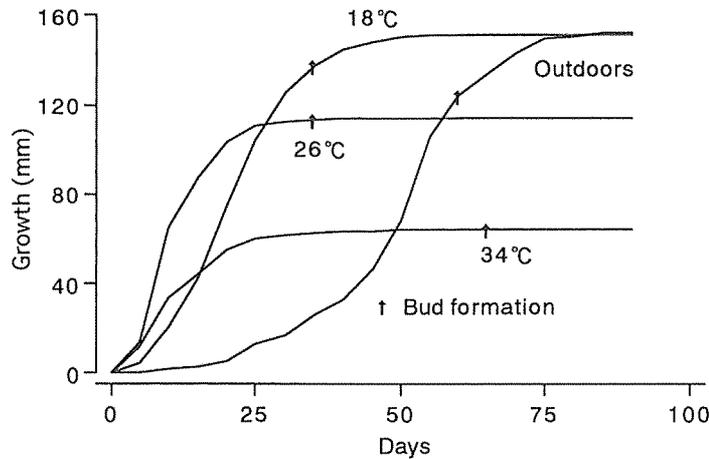


図-3.5 各温度条件下におけるアカマツの伸長成長

間長や針葉束の長さには差はみられるが、針葉束の数（節数）、針葉束の展開の時期、伸長成長の停止時期、冬芽の形成時期には差がないとしている。今回の日長処理実験の結果も、節数（針葉束の数＋ステイル部の節数）などに対する日長による差はみられなかった（図-3.2, 3.3）が、節間長は長い日長ほど大きくなった（図-3.4）。

2) 温度処理実験

図-3.5に、3月6日から18, 26, 34°C及び野外の気温条件で生育させたアカマツの伸長成長の経過を示した。18, 26, 34°Cでは処理開始後5日目から、野外区は20日目（3月26日）から伸長成長を開始した。伸長成長の停止時期（平均）は、18°Cが40日目、26°Cが25日目、34°Cが0日目、野外区が処理開始後70日目（5月15日）であった。また各温度における伸長成長の期間（平均）は、18°Cが35日間、26°Cが20日間、34°Cが25日間、野外区が50日間であった。このように、温度によって伸長成長の停止時期、伸長成長の期間に大きな差がみられた。また野外区における伸長成長の開始から停止までの時期の平均気温は13.1°Cで、野外区や18°Cのような低い温度で、伸長成長の停止時期が遅れ、伸長成長の期間が長くなる傾向がみられた。

肉眼によってシュートの先端に新しい冬芽の形成が確認された時期（平均）は、18°Cが35日目、26°Cが35日目、34°Cが65日目、野外区が60日目（5月5日）であった。新しい冬芽が確認された時期は、26°C及び34°Cの高い温度では伸長成長が停止した後であったが、野外区及び18°Cの低い温度では伸長成長する前であった。

最終的な伸長成長量は、18°Cが 151.5 ± 45.6 mm、26°Cが 114.1 ± 25.1 mm、34°Cが 64.5 ± 27.8 mm、野外区が 152.0 ± 60.6 mmであり、野外区及び18°Cの低い温度で伸長成長量が大きくなる傾向が認められた（Duncanの多重検定, $p < 0.05$ ）。

図-3.6に、3月6日から18, 26, 34°C及び野外の気温条件において生育させたアカマツのシュートの節数を示した。各温度における節数は、18°Cが 95.2 ± 34.7 個、26°Cが 90.0 ± 27.7 個、34°Cが 86.8 ± 25.1 個、野外区が 89.0 ± 32.3 個であり、各温度の間で節数に差は認められなかった（Duncanの多重検定, $p < 0.05$ ）。

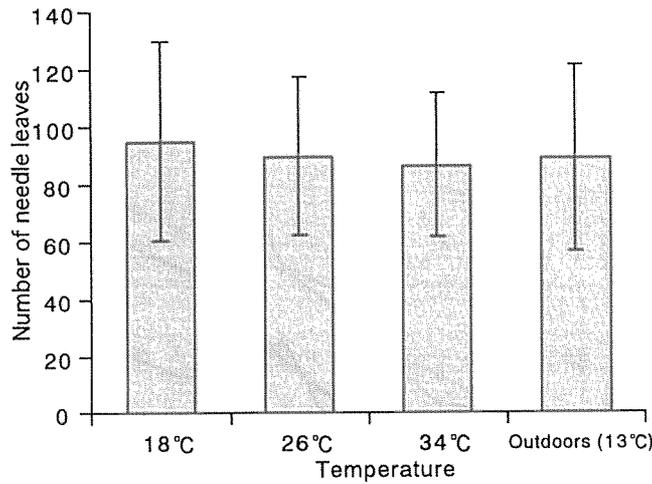


図-3.6 各温度条件下において展開した節（ステライル部の節+針葉束）の数
5%の危険率で有意差なし（ダンカンの多重検定）

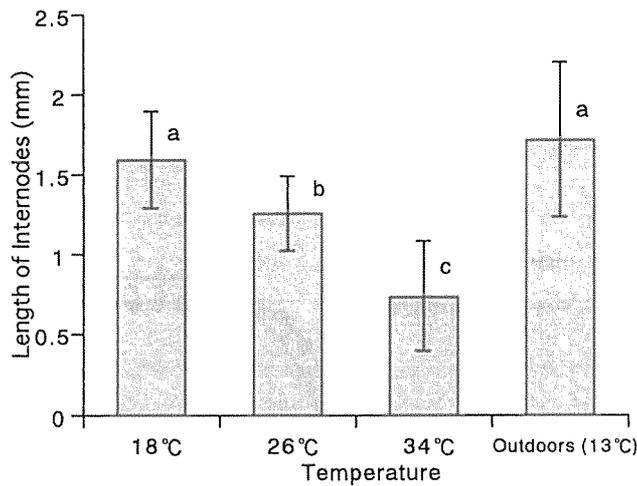


図-3.7 各温度条件下におけるアカマツの節間長
異なるアルファベットは5%の危険率で有意差あり
(ダンカンの多重検定)

図-3.7に、3月6日から18、26、34°C及び野外の気温条件において生育させたアカマツのシュートにおける平均の節間長を示した。各日長における平均の節間長は、18°Cが $1.59 \pm 0.30\text{mm}$ 、26°Cが $1.26 \pm 0.23\text{mm}$ 、34°Cが $0.74 \pm 0.34\text{mm}$ 、野外区が $1.71 \pm 0.48\text{mm}$ であり、野外区及び18°Cの低い温度で節間長が大きくなる傾向が認められた（Duncanの多重検定, $p < 0.05$ ）。

図-3.8に、シュートの先端に新しく形成された冬芽の中の節数の変化を示した。18及び26°Cでは20日目から、34°Cでは30日目から、野外区では40日目（4月14日）からそれぞれ節の増加がみられ、いずれの温度でも、肉眼によって新しい冬芽の形成が確認された時期よりも以前から、冬芽の形成が始まっていることがわかる。しかし、本実験の90日間（3月6日～6月4日）の処理期間内に、新しい冬芽の中に針葉束の原基（葉原基）が形成されることはなかった。

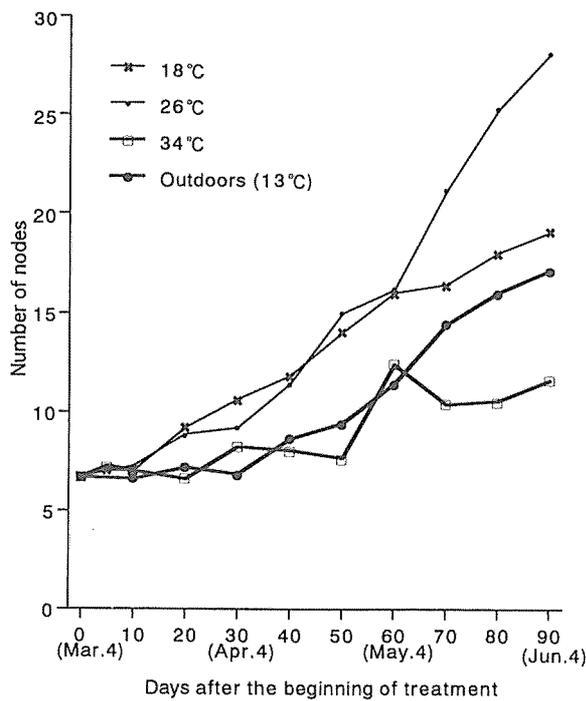


図-3.8 各温度条件下で生育させたアカマツのシュートの先端に新しく形成された冬芽中の節数

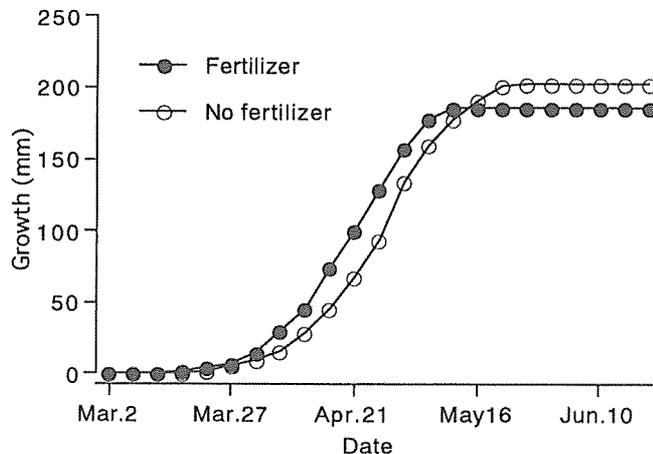


図-3.9 施肥の有無がアカマツの伸長成長のパターンに及ぼす影響
5%の危険率で有意差なし (t検定)

3) 施肥実験

図-3.9に、施肥区と無施肥区の伸長成長の経過を示した。施肥区、無施肥区とも、3月下旬から伸長成長を開始した。伸長停止の時期は、施肥区では5月上旬、無施肥区では5月中旬になり、施肥区の方がやや早かった。最終的な伸長成長量は、施肥区が 186.2 ± 62.9 mm、無施肥区が 203.1 ± 82.1 mmであり、処理区の間で最終的な伸長成長量に差は認められなかった (t検定, $p < 0.05$)。施肥区と無施肥区のシュートの節数は、施肥区が 110.4 ± 25.7 個、無施肥区が 113.2 ± 24.7 個であり (図-3.10)、処理区の間で節数に

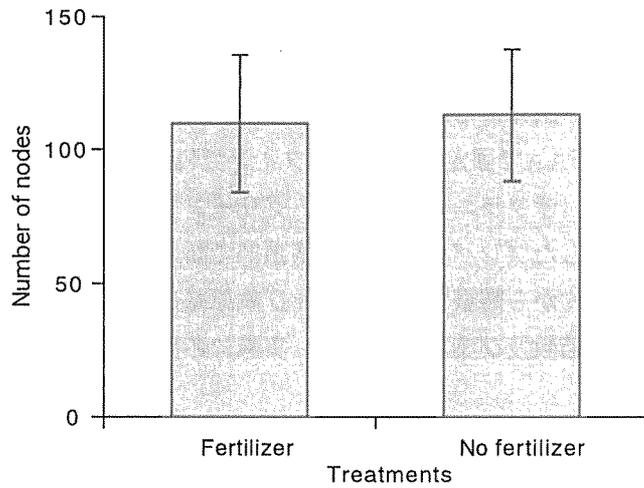


図-3.10 施肥の有無がアカマツの節数に及ぼす影響
5%の危険率で有意差なし (*t*検定)

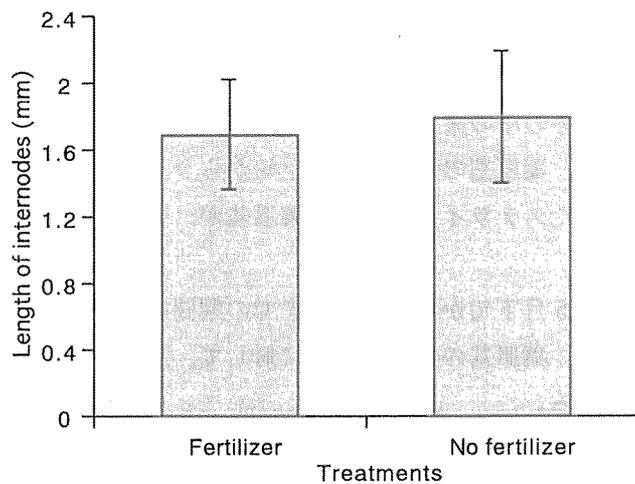


図-3.11 施肥の有無がアカマツの節間長に及ぼす影響
5%の危険率で有意差なし (*t*検定)

差は認められなかった (*t*検定, $p < 0.05$)。また、平均の節間長は、施肥区が $1.69 \pm 0.33\text{mm}$ 、無施肥区が $1.79 \pm 0.39\text{mm}$ であり (図-3.11)、処理区の間で差は認められなかった (*t*検定, $p < 0.05$)。

以上、日長、温度、肥料の有無による節数の差は認められなかったことから (図-3.3, 3.6, 3.9)、アカマツの一次伸長の過程において、茎頂分裂組織による葉原基形成は、日長、温度、施肥の影響を全く受けないことが明らかになった。

2. 野外におけるアカマツの成長と冬芽の発育の経過 (実験2)

本実験では、野外における1年間のアカマツの伸長成長と冬芽の発育経過との関係を調査した。

(1) 材料と方法

実験の期間は、1996年3月6日から翌1997年3月1日までである。供試個体数は330個体でそのうち30個体は伸長成長の調査に用いた。観察方法、その他の条件は実験1と同様にした。

残りの供試材料は、解剖学的な手法による茎頂部の観察に用いた。成長しているシュートの先端部を5～10日間隔で5～10個採取し、FAAで固定の後、パラフィンで包埋して、回転式マイクロトームで厚さ10 μ mの中央縦断切片をつくり、サフランとファストグリーンで二重染色し、プレパラートを作製した。光学顕微鏡を用いて、作製したプレパラートから茎頂部で新たに形成された節の数及び葉原基の数を数えた。ただし、中央縦断切片から観察できる節数及び葉原基は、冬芽の中の一部の節数及び葉原基であり、この方法で求められた節数及び葉原基の数は、実際に冬芽の中に含まれている数ではない。

(2) 結果と考察

図-3.12に、アカマツの伸長成長の経過と冬芽内に形成されたステライル部の節と葉原基の数の変化を示した。アカマツにおける一次伸長の期間は、3月末～5月下旬の約2ヶ月間であり、6月以降は冬芽長のわずかな増大がみられる程度で、大きな伸長はみられなかった。

また、冬芽の中におけるステライル部の節数の増加は4月上旬から6月下旬にみられ、その後増加は認められなかった。このことは、ステライル部の節の形成が4月上旬から6月下旬におこったことを示している。

次に、冬芽の中における葉原基の数をみた。冬芽の中ではじめて葉原基が確認されたのは、7月上旬のサンプルであった。その後、冬芽の中の葉原基の数は9月下旬まで増加し、その後葉原基の数の増加は認められなかった。このことは、葉原基の形成が7月上旬から9月下旬に行われたことを示している。そして、これらの時期に形成されたステライル部の節や葉原基が、翌年の一次伸長で展開することになる。

すなわち、一次伸長が停止した5月下旬から9月下旬までの期間は、翌年の一次伸長で展開するすべての葉原基を形成する期間であり、葉原基の分化、形成に対して、夏季の高い光合成能力を効率よく利用したステージであると考えられる。

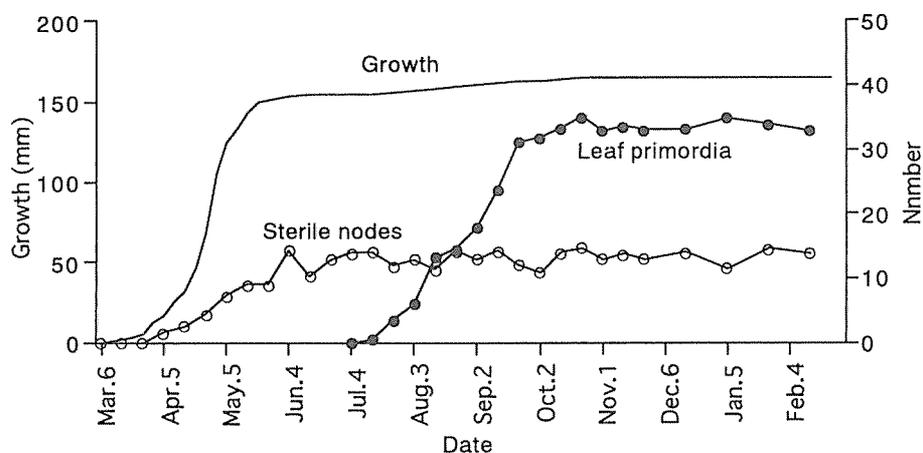


図-3.12 自然状態のアカマツの伸長成長と冬芽中のステライル部の節数と葉原基（短枝原基）の数

永田ら(74)は、6月以降の葉原基が形成されるステージを葉原基形成期(Differentiation stage)と呼び、これを成長期の一部であると考えている。一般的には、一次伸長停止後の成長のみられない時期を、休止期(Quiescence, 36)、他発休眠期(Correlated inhibition, 93)、夏休眠期(Summer dormancy, 118)としている場合が多い。しかし、これまでに述べてきたように、この時期は、翌年の一次伸長に向けて、葉原基の形成が活発に行われている時期であり、この時期の植物体の状態を休止、もしくは休眠状態とすることは適当ではない、また、通常アカマツが二次伸長(Second flush, Lammas growth)しない理由は、一次伸長停止後まもなくは、展開する葉原基がないために成長できないためと考えられるが、一部の個体では、7~8月に二次伸長してくる場合がある。この二次伸長の発生機構については、4章で詳しく議論することにする。

III-3. 摘要

アカマツの一次伸長に及ぼす日長、温度、施肥の影響を調べた。その結果、節間長は長い日長条件で大きくなり(図-3.4)、また、18~34℃の温度範囲において、低い温度条件で大きくなった(図-3.7)。一方、展開した節数については、日長(図-3.3)、温度(図-3.6)、施肥(図-3.10)による差は認められなかった。

また、本実験によるアカマツの茎頂部の解剖学的な調査によって、自然条件下では、伸長成長の期間は、針葉束の葉原基の形成が行われないことが確認された。

1章で議論したように、ポプラの伸長成長の過程では、茎頂分裂組織による葉原基の分化、形成は、14時間より長い日長で連続的に行われ(図-1.1, 1.2)、さらに24時間日長の場合、葉原基の分化の速度に差はみられるが10~30℃の範囲で、やはり葉原基の分化は連続的に行われることが明らかになっている(図-1.4, 1.5)。すなわち、ポプラでは短日条件になるまで、葉原基の分化は停止せず、連続成長が続くことになる。三重県津市における14時間以下の短日条件は8月下旬から始まり、自然状態のポプラはこれに反応して、9月上~中旬に成長停止し、冬芽を形成するものと考えられる。

一方、アカマツの一次成長の過程では、日長、温度、施肥に関係なく、葉原基の分化、形成はいつもおこなれないことが明らかになった。したがって、アカマツの一次伸長は、前年に冬芽の中に形成された葉原基を展開するステージであり、一次伸長の停止は、展開する(伸長する)ものがなくなってしまいうためにおこる現象であると考えられた。またその後の成長が停止している期間は、次の伸長成長時に展開する葉原基の形成を行っている期間であり、この期間を、休止期や他発休眠期(93)、あるいは夏休眠期(118)とするのは適当でないと考えられる。

第4章 アカマツの土用芽発生(二次伸長)に及ぼす日長と温度の影響

IV-1. 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(First flush)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月下旬には終了し、各シュートの頂端に再び冬

芽を形成する (22, 35, 60)。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 (61, 102)。ところが、一部の冬芽は、休眠に導入される以前の7～8月に二次伸長 (Second flush) 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 (28, 30, 102)。

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 (98)、光強度 (100)、前年の栄養条件 (3)、温度や日長の影響 (102～103) 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 (7)、植物ホルモンの関与も示唆されている (4, 85, 99)。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 (29)。

一方、櫛田ら (43～45)、永田ら (58, 60, 62, 64, 68, 73)、新里 (102)、新里 (103) 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た。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、伸長開始及び停止の各時期、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、いかなる日長条件下でも、節間伸長をとも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程度の発育段階においては、開芽の限界日長は18時間以上である。葉原基束数100以上の発育後期の段階では、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冬芽が休眠に導入されない最低温度18℃以上、18～20時間日長条件下において、アカマツの幼木を生育させた場合、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の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。しかしながら、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ではない。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、推論の域を出ていない。

そこで本章では、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及び温度の関係を検討し、アカマツの土用芽の発生要因を考察した。

IV-2. 実験

1. 春季の加温処理によるアカマツの土用芽の誘導 (実験1)

春季の加温処理によって一次伸長の開始が早まった場合、その後の葉原基の形成過程の進行が早くなり、土用芽の発生が促進されるものと推定し、その推定の検証を行い、アカマツの土用芽の発生機構について検討した。

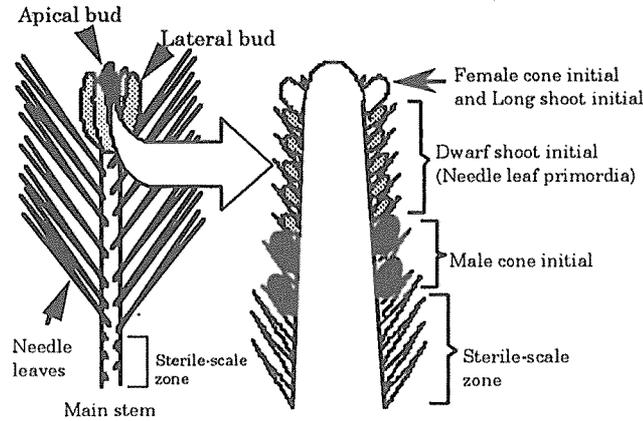


図-4.1 アカマツの頂芽と側芽の位置とその構造

(1) 材料と方法

1) 春季の加温処理による土用芽の誘導実験

本実験は、三重県津市の三重大学構内で行った。供試材料として、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。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、冬芽の発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及び針葉を展開した冬芽の割合(針葉展開率)とした。さらに、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(図-4.6)、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)と側芽(Lateral bud)(図-4.1)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(102)の認めた長芽(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(29)。さらに、全体をLammas shootということが多く(29)、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及び側芽の数は、2月20日加温開始区では供試個体19個体、頂芽19個、側芽85個、以下順に、3月7日開始区では21個体、21個、87個、3月22日開始区では14個体、14個、62個、無加温区では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鉢あたり200cc与えたほか、毎日1回の灌水を与えた。

2) 冬芽の発育と土用芽発生との関係

供試材料には、実験1と同様の素焼き鉢及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℃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、第3章実験1と同様に観察用のプレパラートを作成した（図-4.7，4.8）。

次に、光学顕微鏡を用い、上記で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。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及び側芽の数は、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。

(2) 結果と考察

1) 春季の加温処理による土用芽の誘導実験

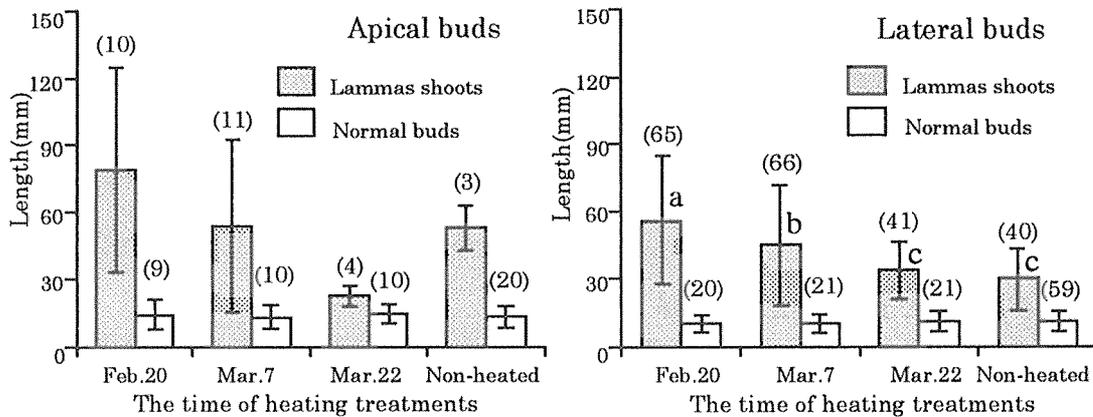
結果を表-4.1に示した。頂芽、側芽ともに、加温開始時期の早い処理区ほど、冬芽長が大きくなった。さらに、測定した冬芽のうち、土用芽となった冬芽の割合も、同様に加温開始時期の早い処理区ほど多くなった。また、各処理区の冬芽のうち、土用芽になった冬芽の大きさを比較した（図-4.2）。側芽について、土用芽の大きさをDuncanの方法によって多重検定したところ、加温開始時期の早い処理区ほど冬芽長が大きくなった（ $p < 0.01$ ）。また、2月20日加温開始区と3月7日加温開始区では、頂芽、側芽ともに土用芽の長さが100mm以上に達するものがみられた。これらの結果より、春のフラッシュ前の加温処理の開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

表一 4. 1 加温処理時期の違いがアカマツの形態形成におよぼす影響

		The time of heating treatments			
		Feb.20	Mar.7	Mar.22	Non-heated
Number of plants		19	21	14	23
Number of buds	Apical	19	21	14	23
	Lateral	85	87	62	99
Bud length (mean±S.D.)(mm)	Apical*	42.5±43.2 ^a	34.3±34.8 ^a	16.9±4.8 ^b	18.4±14.6 ^b
	Lateral**	45.2±30.2 ^w	36.9±26.1 ^x	26.3±15.0 ^y	18.4±13.1 ^z
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).



図一 4. 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

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。

部位 (以下、ステライルとする) があり (68), その上部に葉原基が形成される (図-4.1)。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、針葉を展開したすべての冬芽は、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多くなった。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、実験2の結果をもとに行い、後述する。

図-4.3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日及び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日加温開始区及び無加温区では、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日及び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、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(64)。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す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(81)。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-4.4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した。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日開始区で8月上旬、3月22日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、冬芽長も大きくなった。

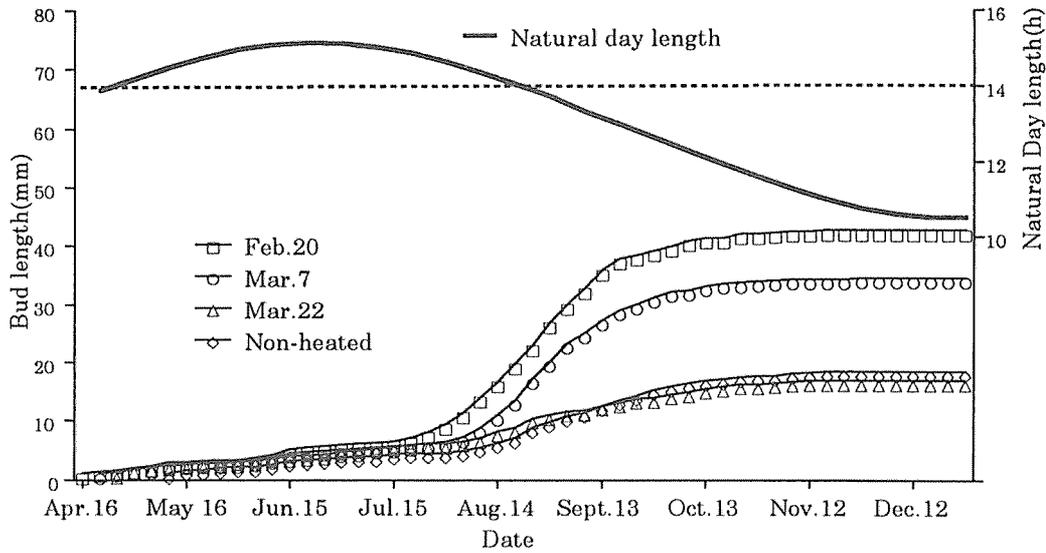
2) 冬芽の発育と土用芽発生との関係

土用芽の発生状況を表-4.2に示した。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。実験2においても、春の伸長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。

加温区及び無加温区におかれた個体の、一週間に形成された葉原基の数とその累積値を図-4.5A,Bに、一週間あたりの冬芽長の増加量とその累積値を図-4.5C,Dに示した。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。

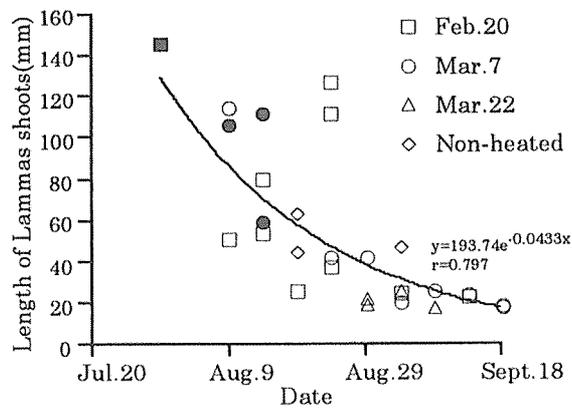
加温区の個体では、8月上旬から二次伸長にともなう急激な冬芽長の増大が始まり、14時間以上の長日条件の続く8月下旬までに顕微鏡切片から確認された葉原基の総数は20個以上に達した。これに対し、無加温区の個体では、いずれの時期でも急激な冬芽長の増大はみられず、8月下旬までに認められた葉原基の数は約15にとどまった。そして、無加温区の個体において、冬芽内の葉原基数が20個以上に達した時期は、野外の日長が短くなった9月上旬以降であった(図-4.5A,B)。

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、



図一 4. 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

□, 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)。



図一 4. 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

□, 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。

表-4. 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

		Treatments	
		Heated	Non-heated
Number of plants		13	30
Number of buds	Apical	13	30
	Lateral	13	30
Bud length (mean±S.D.)(mm)	Apical	26.7±22.1 *	12.5±3.5
	Lateral	35.7±10.1 **	16.6±8.5
Percentages of Lammas shoot formation (%)	Apical	23.1	0.0
	Lateral	92.3	20.0
Percentages of needle leaf expansion (%)	Apical	0.0	0.0
	Lateral	7.7	6.7
Percentages of new bud formation(%)	Apical	0.0	3.3
	Lateral	7.7	6.7

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

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、実際の葉原基の数は、顕微鏡切片で測定した値から推定した。

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(23)。本実験の無加温区では、10月中旬以降、葉原基数の増加がみられなくなっている(図-4.5B)。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、翌春の伸長成長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(1mm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乘じることで、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ていると推定される。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(64)、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とは比べ、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-4.5E,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(64)。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(68)、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(46)。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

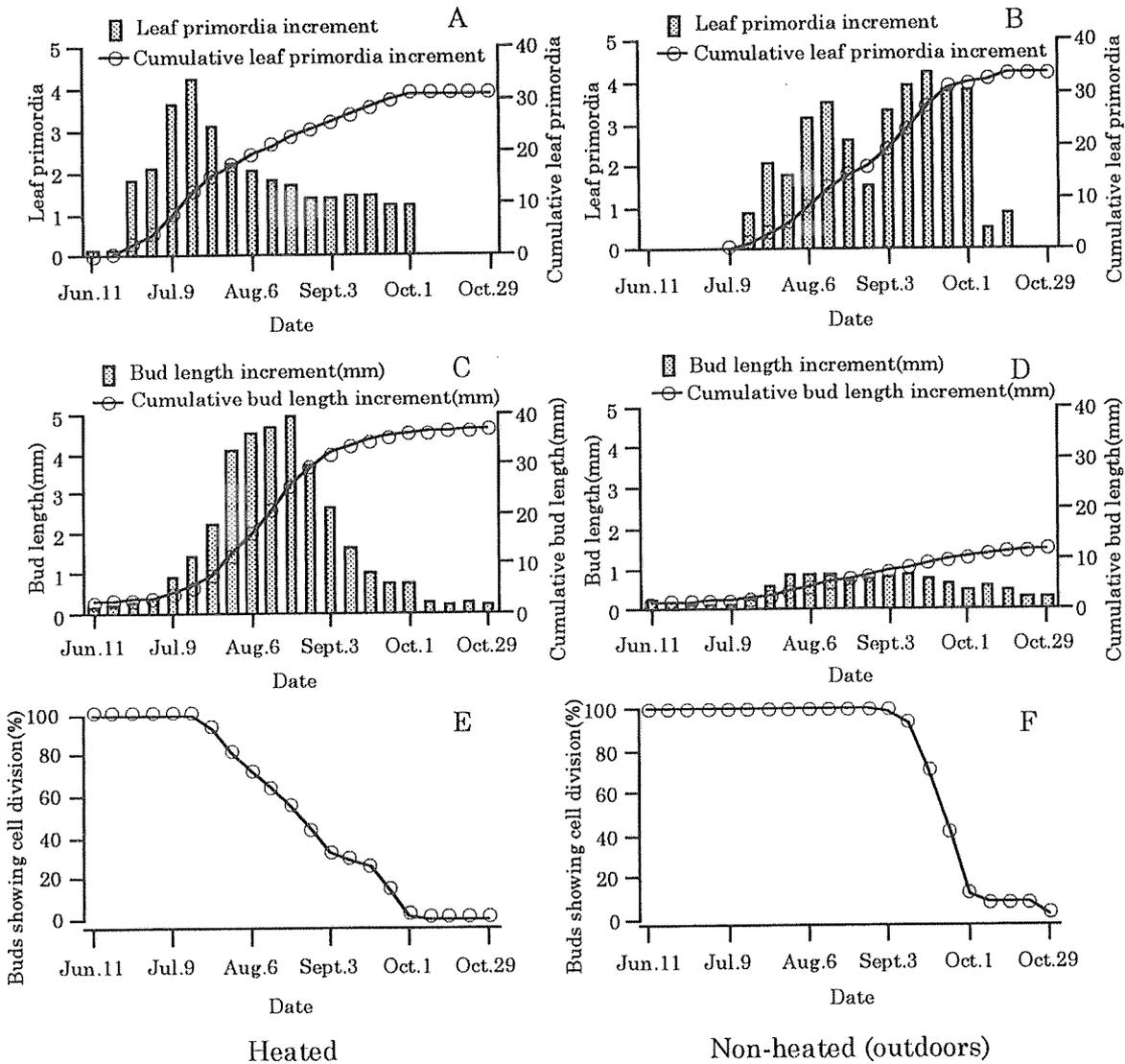


図-4.5 アカマツにおける加温区と無加温区別の、一週間あたりの葉原基の形成数とその累積数(A, B)、一週間あたりの冬芽長の増加量とその累積値(C, D)、および茎頂分裂組織で細胞分裂が確認された冬芽の割合の変化(E, F)



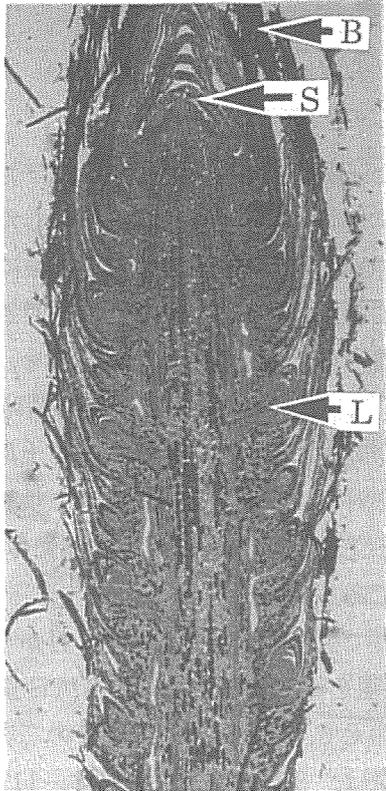
図-4.6 先端部分に新たに冬芽（新冬芽）が形成されたアカマツ

た、一週間あ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の増加数は、無加温区のものよりも少なくなっている（図-4.5A,B,C,D）。

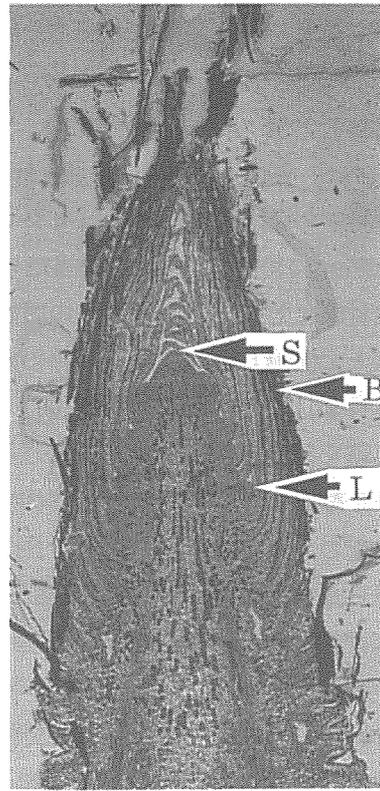
これらのことから、冬芽の二次伸長、すなわち冬芽内の葉原基と葉原基の間の節間伸長することは、茎頂分裂組織の分裂活性を抑制した可能性が考えられる。実験1の結果では、加温処理の開始時期の早い2月20日加温開始区で、新冬芽の形成率が高くなった（表-4.1）。これは、長日条件の下、冬芽の二次伸長によって茎頂分裂組織の分裂活性が抑制され、一旦はその分裂活性を停止したものの、その後に引き続く、長日及び高い温度条件下で茎頂分裂組織が分裂活性を再開した結果と考えられる。したがって、アカマツ冬芽の節間伸長にともなう伸長成長と細胞分裂活性の間にみられる拮抗関係は、中島、永田（80）、中島ら（81）がいくつかの樹種の成長、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、①春の一次伸長の停止後に形成された冬芽において、その内部の葉原基の数が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（28）や京都市（35）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



図一4.7 3月6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 8月3日に採取したサンプル。
S、茎頂部； L、葉原基； B、芽鱗



図一4.8 無加温区のアカマツの頂芽の中央縦断切片 8月3日に採取したサンプル。
S、茎頂部； L、葉原基； B、芽鱗

(102~103)。三重県北部では3月下旬から春の伸長成長が始まり、5月下旬に終了するのに対し、沖縄県では1月下旬~2月下旬に春の伸長成長が始まり、4月上旬~下旬に終了する(102~103)。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、土用芽が沖縄県で30日間以上も早い時期(7月上旬)に発生した現象は、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。

2. 夏季の日長処理がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響(実験2)

本章の実験1によって、アカマツの土用芽は、90~100程度まで葉原基を形成した冬芽が、14時間以上の日長条件で伸長成長したものであると考えられた。このことは、冬芽の中の葉原基形成が進むことが、土用芽発生の必要条件であることを意味している。また、アカマツにおける葉原基の形成は、日長の影響を強く受けることが知られ、葉原基形成に対する各日長の性質は以下のようにまとめられる(73)。①14(12)時間以下の短日条件は、葉原基の形成を停止し、休眠を導入する日長であり、②14(12)~16時間の中間日長は、葉原基の形成に最も適した日長であり、③18時間以上の長日条件は、短日条件のように休眠を導入することはないが、葉原基の形成には適していない日長である。

本実験は、葉原基形成期の一定期間を8時間日長(短日)、16時間日長(中間日長)、20時間日長(長

日)で処理をした後、自然条件下で二次成長する様子を調査し、アカマツの土用芽の発生(二次伸長)と日長との関係を、葉原基形成の関連で解析した。

(1) 材料と方法

供試材料には、実験1と同様の素焼き鉢及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。1990年2月19日に、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本植えにして野外で育成し越冬させた材料を実験に用いた。

①一部の材料に対して、一次伸長の開始時期を早くする目的で、1991年3月22日から5月28日まで、18℃以上に調節した自然日長条件のガラス温室内で加温前処理を行なった。この材料を、5月28日から7月9日までの期間(6週間)、自然の日長時間及び8、16、20時間及び自然日長時間の各日長で処理を行い、7月9日(自然日長15時間程度)に再び野外に戻し、自然条件下で土用芽の発生の様子を観察した。観察は、各個体の主軸の頂芽と側芽を対象に行なった。各処理の供試個体数と観察対象の冬芽の数は、8時間日長が供試個体25個体、冬芽147個、16時間日長が25個体、145個、20時間日長が25個体、148個、自然日長が28個体、164個である。

②残りの材料に対しては、加温前処理は行わなかった。野外で生育させた後、7月9日から8月20日までの期間(6週間)、8、16、20時間の各日長で日長処理を行い、8月20日(自然日長14時間程度)に再び野外に戻し、これらに野外区(自然日長)を加えて、自然条件下で冬芽の二次伸長の様子を観察した。各処理の供試個体数と観察対象の冬芽の数は、8時間日長が20個体、117個、16時間日長が20個体、125個、20時間日長が20個体、124個、野外区が19個体、111個である。

日長処理期間の温度条件は18℃以上に、最高気温は野外と同じになるように調節した。日長処理期間の日長条件は、午前8時30分から午後4時30分までの8時間を自然光で、不足の日長は昼光色蛍光灯を用いて補光し、植物体上部で約500ルクスになるように調節した。各時期の自然日長時間は、日出から日入りまでの時間である天文日長に、薄明期間を考慮して、40分を加えた時間として求めた。

その他の実験条件、観察方法は、実験1と同じにした。

(2) 結果と考察

1) 日長がアカマツの土用芽の発生及び二次伸長量に及ぼす影響

表-4.3に、春季に加温処理したグループの8時間日長、16時間日長、20時間日長、自然日長における冬芽の長さ、土用芽の発生率、針葉の展開率、新冬芽の形成率を示した。冬芽の長さ(二次伸長量)及び土用芽の発生率は、8時間日長で最も大きくなり、次いで、16時間日長と自然日長で大きくなり、20時間日長区で最も小さくなった。

このような結果は、各日長間で葉原基の形成の経過に違いがあったためと考えられる。アカマツの場合、14時間以下の短日条件で葉原基の形成が停止し、休眠が導入されることがわかっている(64)。本実験の8時間日長の場合も、葉原基の形成の活動の低下、停止がおこったものと考えられる。また、アカマツでは葉原基形成が盛んに行われているときは、節間伸長はおこりにくいことが知られている(68, 73)。このため、8時間日長では、葉原基の形成が停止し、二次伸長に対する抑制が除かれたことで、野外の14時間以上の長日条件で二次伸長が促進されたものと考えられた。

16時間日長と自然日長の場合、葉原基の形成に適した日長条件であったため、葉原基の形成が順調に

表-4.3 加温前処理した後、5月28日から7月9日まで8、16、20時間日長で処理したアカマツの野外での土用芽の発生（二次伸長）状況の比較

	Photoperiods			
	8 hours	16hours	20hours	Natural day length
Number of plants	25	25	25	28
Number of buds	147	145	148	164
Bud length (mm) *	80.1±42.3 ^a	48.4±25.4 ^b	31.5±27.9 ^d	39.2±20.4 ^c
Lammas shoot formation (%)	89.3	82.1	54.7	78.7
Needle leaf expansion (%)	30.6	14.5	27.0	4.9
New bud formation (%)	46.9	5.5	18.2	3.7

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

表-4.4 7月9日から8月20日まで、8、16、20時間日長で処理したアカマツの野外での土用芽の発生（二次伸長）状況の比較

	Photoperiods			
	8 hours	16hours	20hours	Outdoors
Number of plants	20	20	20	19
Number of buds	117	125	124	111
Bud length (mm) *	11.8±6.2 ^b	24.3±18.2 ^a	21.2±21.5 ^d	21.3±14.0 ^c
Lammas shoot formation (%)	3.4	44.0	32.3	28.8
Needle leaf expansion (%)	0.9	15.2	25.8	1.8
New bud formation (%)	16.2	2.4	9.7	1.8

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

進み、野外の14時間以上の長日条件で二次伸長するために必要な葉原基（葉原基数90~100程度）の形成が早く進み、8時間日長に次いで二次伸長の開始が早くなり、二次伸長の期間も長くなったことで、二次成長量が大きくなったものと考えられた。一方、20時間日長の場合、16時間日長や自然日長と比べて葉原基の形成速度が遅く、葉原基の形成が長く続き、二次伸長の開始が遅れ、二次伸長の期間が短くなったことで、16時間日長や自然日長よりも二次伸長量が小さくなったと考えられた。

表-4.4に、無加温のグループの8時間日長、16時間日長、20時間日長及び野外区における冬芽の長さ、土用芽の発生率、針葉の展開率、新冬芽の形成率を示した。冬芽の長さ及び土用芽の発生率は、16、20時間日長及び野外区で大きくなり、8時間日長区で小さくなった。加温処理した結果と異なり、8時間日長区で冬芽の長さ及び土用芽の発生率が小さくなったのは、8時間日長では、葉原基の形成が抑制され、二次伸長に対する抑制が除かれたが、供試個体を野外へ搬出した時期が8月20日と遅く、その日長が14時間以下の短日条件であったため、二次伸長がおこらなかったためと考えられた。

日長条件によって葉原基形成は停止したり、また、その形成速度が異なる。そのため、アカマツの二次伸長に対して日長は、葉原基の形成の終了時期、二次伸長の開始する時期を変化させることで、土用芽の発生率及び二次伸長量に影響を与えたと考えられた。

2) 日長が土用芽(二次伸長枝)の形態に及ぼす影響

表-4.3に、春季に加温処理したグループの8時間日長、16時間日長、20時間日長、自然日長における針葉の展開率(針葉を展開した冬芽の割合)と新冬芽の形成率を示した。針葉の展開率は、8時間日長と20時間日長で高く、次いで16時間日長、自然日長で最も低くなった。一方、新冬芽の形成率は、8時間日長で最も高くなり、次いで20時間日長で高くなり、野外区と16時間日長で低くなった。表-4.4に、無加温のグループの8時間日長、16時間日長、20時間日長、野外区における針葉の展開率と新冬芽の形成率を示した。針葉の展開率は16及び20時間日長で大きくなり、新冬芽の形成率は8時間日長で大きくなった。

このように、針葉の展開率は、加温処理、無加温のグループともに20時間の日長条件で高くなっており、長い日長条件で針葉の展開率が高くなる傾向がみられた。加温処理したグループでは、8時間日長の針葉の展開率も高くなっているが、これは加温処理したグループの8時間日長の場合、冬芽長(二次伸長量)が極端に大きくなったためと考えられる。一方、20時間日長では、冬芽長及び土用芽発生率が小さかったにもかかわらず、針葉の展開率が大きくなる傾向がみられた。

また、新冬芽の形成率は、加温処理したグループ、無加温のグループともに8時間の日長条件で高くなっており、冬芽(長枝)の形成に短日条件が深い関わりをもっていることが示唆された。

アカマツの一次伸長の場合、日長によって、伸長成長の開始時期、針葉束の展開時期、伸長成長の停止時期、新たな冬芽の形成時期に差がみられることはなかった(3章)。しかし二次伸長の場合、日長によって伸長成長の経過、針葉束の展開状況、新たな冬芽の形成状況が大きく異なることが明らかになった。これは、一次伸長が、冬の低温に遭遇した後、冬芽の中にある葉原基を展開するだけのステージであるのに対して、二次伸長が葉原基の形成を行い、それを展開するステージであることが原因であると考えられる。本実験の二次伸長の過程をみる限り、アカマツの冬芽の成長過程における、伸びること(節間伸長)、針葉束を展開すること(葉原基の発達)、冬芽を形成すること(茎頂分裂組織の活動)は、それぞれ独立した現象である可能性が示された。

3. 夏季の気温がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響(実験3)

アカマツの場合、産地や樹齢によって、土用芽の発生状態が異なることが知られている(28~30)が、数年にわたり、同一産地、同齢の材料を用いて土用芽の発生状況を調査した例はない。そこで、本実験では、三重県津市の三重大学構内の野外条件において、1990、1991、1993、1995、1996年のアカマツの冬芽の土用芽の発生状況を調査し、冬芽の二次成長と気温との関係を検討した。

(1) 材料と方法

供試材料には、実験1と同様の素焼き鉢及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。野外条件下で、1990、1991、1993、1995、1996年に春のフラッシュの後に形成される冬芽の二次成長の状態を調べた。各処理区の春のフラッシュ成長の終了時期(平均)は、1990年が5月21日、1991年が5月20日、1993年が5月21日、1995年が5月11日、1996年が5月16日であった。

観察は主軸の頂芽、側芽を対象に行った。冬芽の活動がみられなくなる12月末までの最終的な冬芽の大きさ、土用芽の発生率、針葉を展開した冬芽の割合(針葉展開率)、また新冬芽の形成率を調査した。二次成長の開始時期は、冬芽において緑の伸長部分が確認された時点とした。さらに1993、1995、1996

年の調査では、冬芽の発育程度を比較する目的で、8月下旬に冬芽内に形成された葉原基の数を調べた。ただし、肉眼によって冬芽内に形成された葉原基の数を計測することは不可能であるので、本章の実験1と同じ方法で、冬芽の中央縦断切片のプレパラートを作成し、これを光学顕微鏡を用いて観察し、葉原基の数を数えた。

各年の供試個体数と観察対象の頂芽及び側芽の数は、1990年は供試個体23個体、頂芽23個、側芽99個、以下順に、1991年は19個体、19個、92個、1993年は20個体、20個、86個、1995年は25個体、25個、113個、1996年は30個体、30個、30個である。1990、1991、1993、1995年の調査では、極端に発育状態の悪い冬芽を除き、各個体の主軸の頂芽1つと、すべての側芽を観察対象としたが、1996年の調査では、各個体の主軸の頂芽1つと側芽のうち任意の1つを選び、これを観察の対象とした。冬芽内に形成された葉原基数の比較は、1993年は頂芽20個、側芽20個、1995年は頂芽のみで25個、1996年は頂芽15個、側芽45個のサンプルを用いて行った。

気象データは、各年の気象庁年報（気象庁編集）の月別値を引用した。

供試個体の育成管理は、実験1と同じにした。

(2) 結果と考察

表-4.5に、各年の12月末に冬芽の長さ、土用芽の発生率、新冬芽（長枝）の形成率を調査し、最終的に確定した各年の土用芽の発生（二次伸長）状況を示した。冬芽の長さは1995年が最も大きく、次いで、1991、1990、1996年の順に大きく、1993年の長さが最も小さかった（Duncanの多重検定、 $p < 0.05$ ）。また、冬芽の長さと同様、土用芽の発生率も1995年が最も高く、次いで、1991、1990、1995年の順に高く、1993年の発生率が最も低くなった。一方、針葉の展開率および新冬芽（長枝）の形成率は、1995年が10.9%でやや高くなっているが、他の年は0.8~5.7%と低かった。

各年の土用芽の発生状況は、針葉の展開率や新冬芽（長枝）の形成率では大きな違いはみられないが、冬芽の長さや土用芽の発生率において、大きな違いのあることが明らかになった。本章の実験1で明らかになったように、中部日本におけるアカマツの土用芽の発生には、14時間以上の日長条件である8月下旬までに、冬芽内に90~100程度まで葉原基を形成している必要がある。そこで、中部日本のアカマツにおいて葉原基が形成される時期にあたり（3章の実験2、23、43）、土用芽の発生に関連性が強い

表-4.5 1990、1991、1993、1995、1996年における1年生アカマツの土用芽の発生状況（三重県津市）

	Years				
	1990	1991	1993	1995	1996
Number of plants	23	19	20	25	30
Number of buds	122	111	106	138	60
Bud length (mm) *	18.4±13.4 ^b	21.3±14.0 ^{ab}	7.6±3.4 ^d	22.1±13.9 ^a	14.6±6.8 ^c
Lammas shoot formation (%)	35.2	28.8	1.9	44.9	10.0
Needle leaf expansion (%)	0.8	1.8	5.7	10.9	3.3
New bud formation (%)	0.8	1.8	4.7	10.9	5.0

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

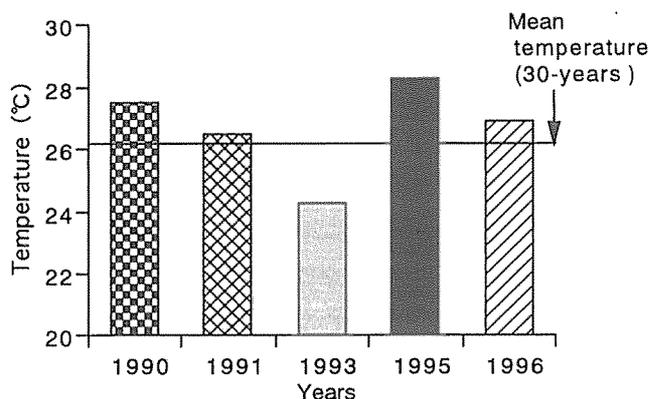


図-4.9 1990, 1991, 1993, 1995, 1996年における7, 8月の平均気温の比較

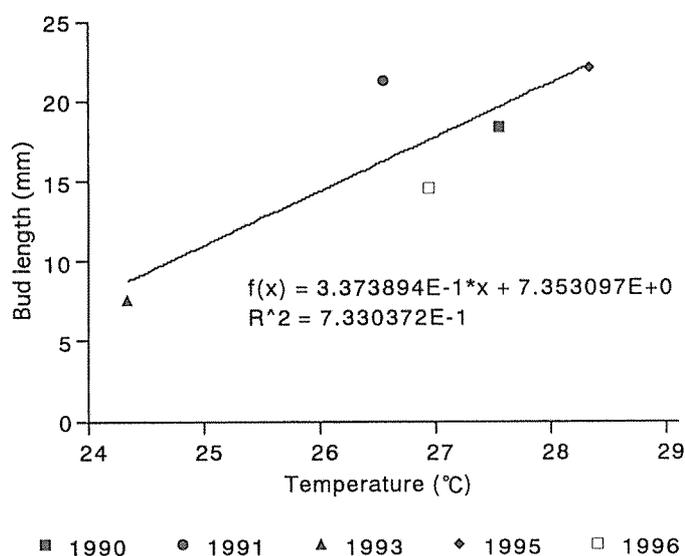


図-4.10 各年の7, 8月の平均気温と12月時点でのアカマツの冬芽の長さの関係

と考えられる各年の7, 8月の気温条件を比較した。三重県津市における各年の2ヶ月間の平均気温(平年値26.2°C)は, 1990年(27.5°C), 1991年(26.5°C), 1993年(24.3°C), 1995年(28.3°C), 1996年(26.9°C)であり, 最も平均気温の高かった1995年と最も低かった1993年の間には, 4.0°Cの差があった(図-4.9)。

図-4.10に, 各年の最終的な冬芽の長さ(表-4.5)と2ヶ月間の平均気温の関係を示した。冬芽の長さが大きかった1990, 1991, 1995年は気温が高く, 一方小さかった1993年は気温が低かったことがわかる。このように, 7, 8月の平均気温の高い年に冬芽の長さが大きくなる傾向が認められ, 土用芽の発生には, 7, 8月の気温が関係している可能性が示唆された。

さらに, 1993, 1995, 1996年には, アカマツの土用芽発生に必要な条件と考えられている8月下旬までに冬芽内に形成された葉原基数を調査し, 各年に形成された葉原基の数と7, 8月の平均気温の関係, さらに土用芽の発生との関係を検討した。

図-4.11に, 各年の8月下旬までに冬芽内に形成された葉原基を示した。8月下旬までに冬芽内に形

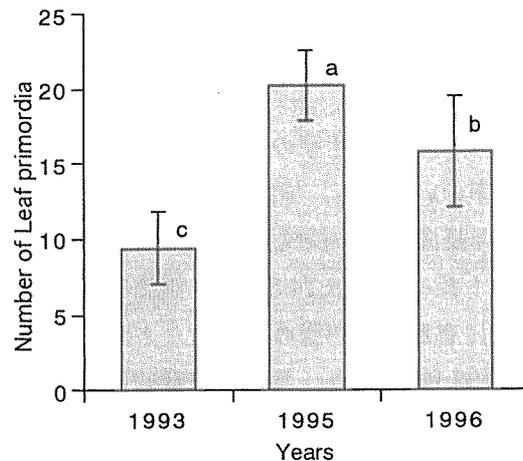


図-4.11 8月末に採取したアカマツの冬芽中で確認された葉原基数

成された葉原基の数は、1995年が最も多く 20.2 ± 2.3 個、次いで1996年が 15.8 ± 3.7 個、1993年は最も少なく 9.4 ± 2.4 個であった。形成された葉原基数の最も多かった1995年には、最も少なかった1993年と比べて2倍以上の葉原基が形成されたことになり、計測された葉原基の数には、統計的に有意な差があることが明らかになった (Duncanの多重検定, $p < 0.05$)。

各年の8月までに冬芽内に形成された葉原基の数、7、8月の平均気温 (図-4.9)、土用芽の発生状況との関係から、平均気温の高かった1995年には、葉原基数が多だけでなく、冬芽の長さおよび土用芽の発生率が大きくなることがわかった。一方、平均気温の低かった1993年には、葉原基数が少なく、冬芽の長さおよび土用芽の発生率が小さくなっていることがわかる。このことから、7、8月の気温は、葉原基形成の進行に影響を与えることで、その後の土用芽の発生に関係している可能性が示唆された。1993年のように7、8月の気温が低い年には、葉原基の形成が抑制され、土用芽の発生が抑制されると推測された。逆に、1995年のように7、8月の気温が高い年には、葉原基の形成が促進され、土用芽の発生も促進されると推測された。

第3章において、アカマツの葉原基形成期は夏季の高い光合成能力を有効に利用したステージであると述べたが、夏季の気温が高いほど、葉原基の形成が進むことが明らかになった本実験の結果は、このことを支持するものである。

4. 施肥がアカマツの土用芽の発生に及ぼす影響 (実験4)

(1) 材料と方法

供試材料には、実験1と同様の素焼き鉢及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日に植えた供試個体を野外で育成し越冬させた後、葉原基形成が始まる1996年7月1日から8月30日まで、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10日に1度、1鉢あたり200cc与えた個体 (以下、施肥区) と液肥を与えなかった個体 (以下、無施肥区) の土用芽の発生状況を調べた。さらに翌1997年6月、その年の春に伸長したシュートの長さ、節数、平均の節間長を測定し、夏季の施肥が翌年の伸長成長に与える影響について調査した。供試個体数は、施肥区、無施肥区とも25個体であり、各個体の主軸の先端に形成され

た頂芽を観察の対象とした。観察方法、その他の条件は実験1と同様にした。

(2) 結果と考察

表-4.6に、施肥区と無施肥区のアカマツの土用芽の発生状況を示した。冬芽の長さ、土用芽の発生率、針葉束の展開率、新冬芽の形成率のいずれも、施肥区と無施肥区で差はみられなかった。

図-4.12に、施肥の有無が翌年の伸長成長、伸長成長の際に展開する節数、シュートの節間長に与える影響を示した。施肥区のシュート長は 221.5 ± 74.5 mm、無施肥区のシュート長は 170.8 ± 56.1 mmであり、施肥区と無施肥区で統計的に有意な差が認められた (t 検定, $p < 0.01$)。また施肥区の節数は 134.2 ± 39.2 節、無施肥区は 107.5 ± 33.1 節であり、両区で統計的に有意な差が認められた (t 検定, $p < 0.05$)。しかし節間長には差は認められなかった (t 検定, $p < 0.05$)。このことから、施肥による翌年の伸長成長の増大は、葉原基数(節数)を増加させることでおこると判断された。

夏季の施肥は、土用芽の発生を促進することはなかったが、翌年の一次伸長時に展開する節数及び伸長成長量を増大させる効果があることが明らかになった。夏季の施肥によって、葉原基の形成が促進されることは明らかであるが、今回の実験では、施肥による葉原基形成の促進効果が弱く、土用芽の発生にまで結びつかなかったものと考えられた。

IV-3. 摘要

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日、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(表-4.1)。

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(図-4.5)。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(図-4.5)。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ものと考えられた。

日長や温度は、葉原基の形成速度に影響を与えることで土用芽の発生に関係していると考えられる。短日処理によって土用芽の発生は促進されるが、これは茎頂分裂組織による葉原基形成を停止させることで、節間伸長に対する抑制が取り除かれるためである(表-4.3)。また高い温度条件ほど形成される葉原基の数が多くなり、土用芽の発生が促進されると考えられた(図-4.9~4.11)。

表-4.6 施肥の有無による土用芽の発生状況の違い

	Treatments	
	Fertilizer	No fertilizer
Number of plants	25	25
Number of buds	25	25
Bud length (mm)	17.1±7.8	15.0±10.7
Lammas shoot formation (%)	8.0	4.0
Needle leaf expansion (%)	4.0	0.0
New bud formation (%)	4.0	0.0

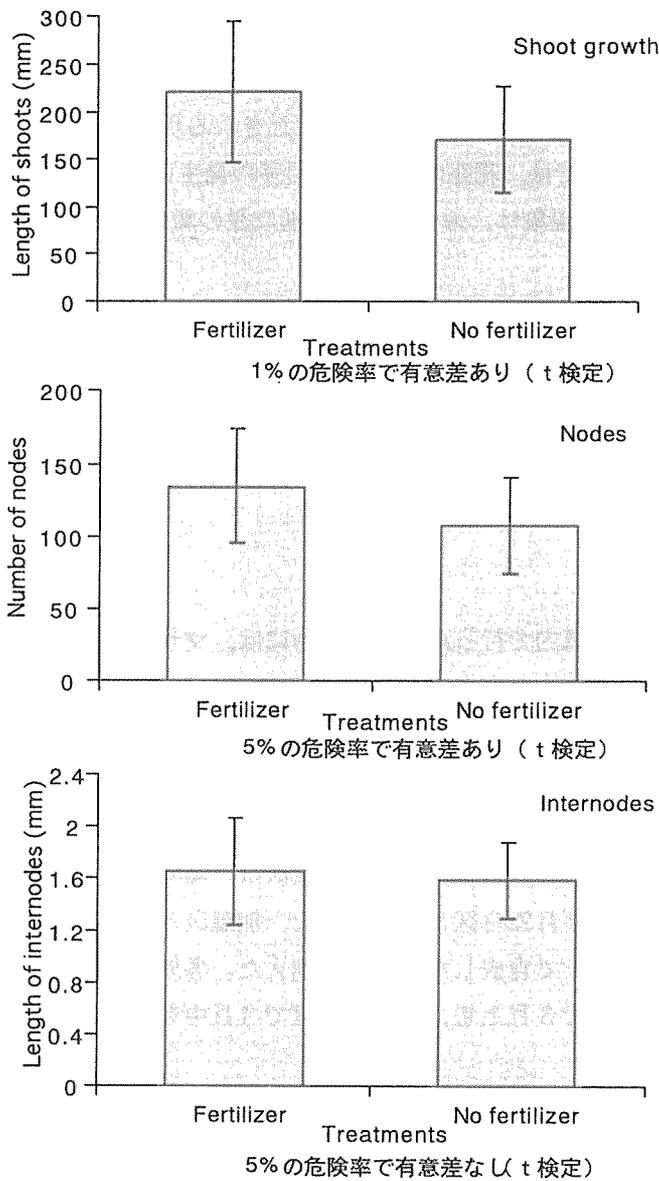


図-4.12 施肥の有無が翌年のアカマツの伸長成長、節数、節間長に与える影響

第5章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

V-1. はじめに

これまでに述べてきたように、アカマツは、春の一次伸長を停止した後、新たに伸長したシュートの頂端に新しい冬芽を形成する(22, 35, 60)。そして、7月以降、この冬芽の中には翌年の春に展開する針葉束の原基(葉原基)が形成されるほか、翌年の春に開花する雄花の原基、雌花の原基が数多く形成される(27, 30)。そのためアカマツの冬芽は、1つの冬芽の中に多数の葉芽、花芽などを持った混芽の形態をとる(図-4.1, 22~23, 25, 88)。

マツ属の花芽の分化、形成、開花については、Wareing (119) やOwens (89) によって数多く研究されているが、アカマツの開花過程については不明な点が多い(25, 29, 36, 38)。榎田ら(44)は、アカマツの雄花の開花が、前年の土用芽の発生によって促進される現象を報告している。また、温帯樹種のサザンカ *Camellia sasanqua* では、花芽の発育が土用芽の発生によって抑制されることが明らかになっている(79~81)。これらの現象は、栄養成長と生殖成長の関係を解明する上で非常に興味深いものである。

本章では、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(89, 119)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。

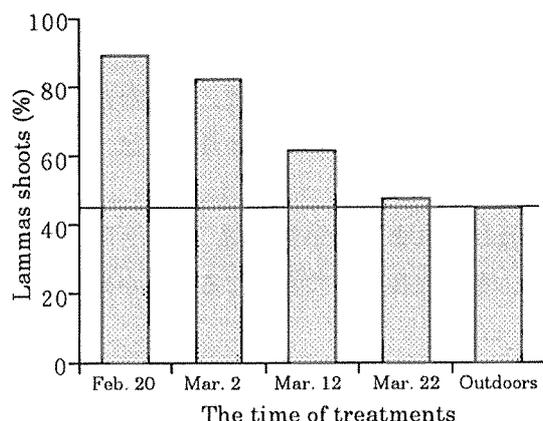
V-1. 実験

1. 材料と方法

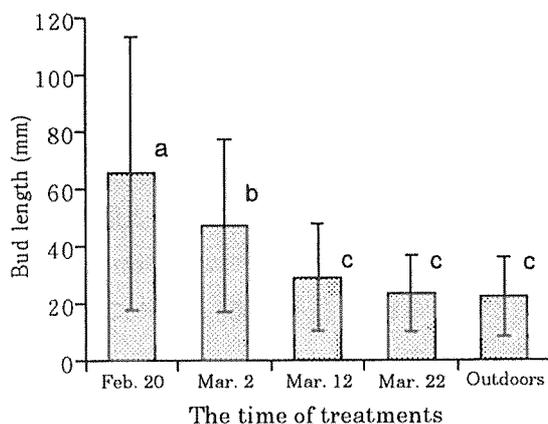
実験は、三重県津市の三重大学構内で行った。供試植物には、マサ土、バーミキュライト、腐葉土を容積比で同量混合した培養土を満たした直径27cmの素焼き鉢に、1鉢当たり5本植えにした三重県鈴鹿市産のアカマツの1年生苗を用いた。

1995年、供試個体が春の伸長成長を開始する前の、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℃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、全てを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。各処理区の伸長成長の開始時期は、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、伸長成長停止後にシュートの先端に形成された冬芽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冬芽あたりの雄花と雌花の着生数とした。



図一 5. 1 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



図一 5. 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冬芽長の比較（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）

各処理区の供試個体数と観察対象の冬芽の数は、2月20日区は供試個体25個体、冬芽161個、以下順に、3月2日区は25個体、152個、3月12日区は24個体、144個、3月22日区は25個体、148個、野外区は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鉢あたり200cc与えたほか、灌水は毎日1回にとどめた。

2. 結果と考察

(1) 土用芽の発生状況

図一5.1に、各処理区の土用芽の発生率を示した。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。特に、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。

図一5.2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。2月20日区の冬芽長は

65.4±47.7mm, 3月2日区は46.9±29.8mm, 3月12日区は28.9±18.4mm, 3月22日区は23.2±13.1mm, 野外区は22.1±13.9mm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 ($p<0.01$)。

以上のことから、4章の実験1及びこれまでの知見(43, 73)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-5.3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。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。

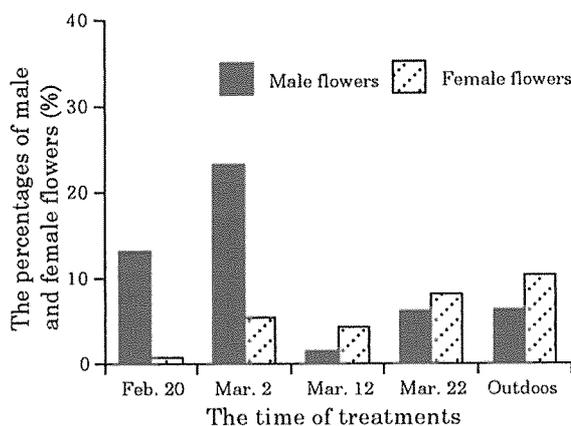
図-5.4に、各処理区における1冬芽あたりに着生した雄花、雌花の数を示した。1冬芽当たりの雄花数は、2月20日区で25.2±26.7個, 3月2日区で12.9±17.2個, 3月12日区で6.5±7.8個, 3月22日区で7.8±5.2個, 野外区では10.4±9.2個であった。これらについてDuncanの多重検定を行ったところ、2月20日区と野外区の間で、有意な差が認められた ($p<0.05$)。これに対し、1冬芽あたりに着生した雌花数は、いずれの処理区でもほぼ同じ数であった。

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冬芽あたりに着生した雄花の数も2月20日区で多くなった。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日区において最低であった。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。

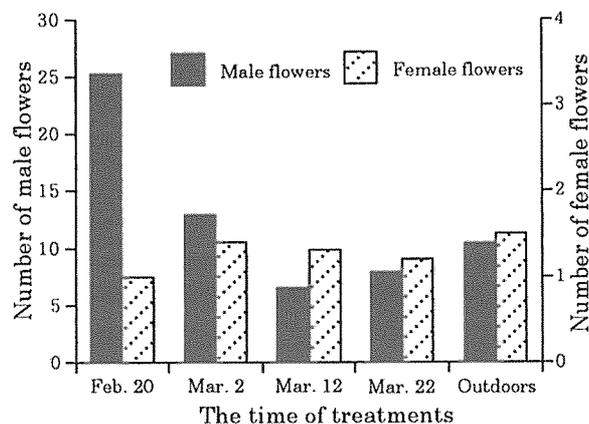
(3) 土用芽の発生と翌春の雄花・雌花の開花との関係

これまでに示した結果から、雄花が開花した冬芽の割合(図-5.3)および1冬芽あたりに着生した雄花の数(図-5.4)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-5.3)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、土用芽の発生に伴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-5.5, 5.6)。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50～59mm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。一方、冬芽長が70mm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50～59mmの範囲であった。この結果から、



図一 5. 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で翌春に雄花と雌花を開花した冬芽の割合



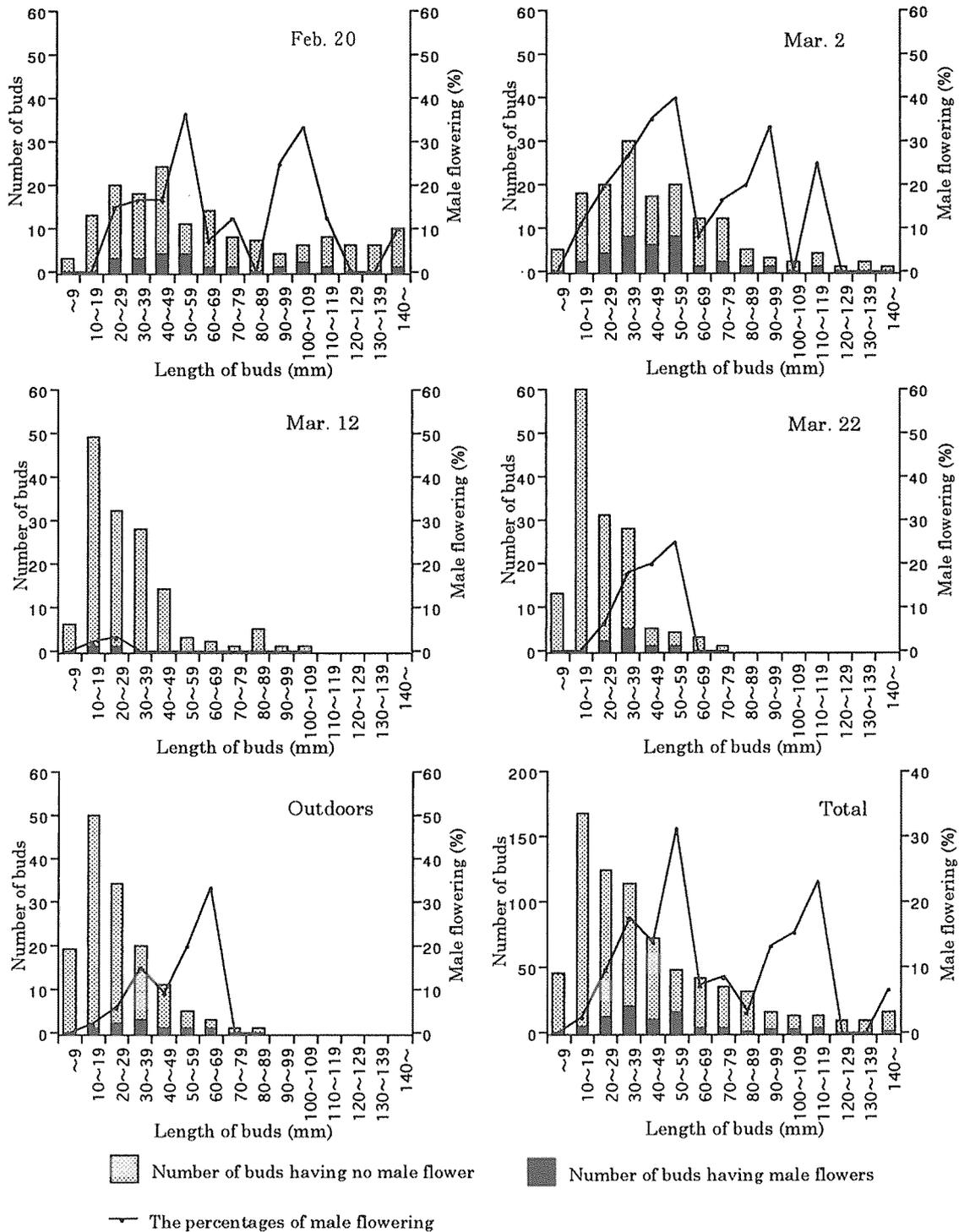
図一 5. 4 野外区と2月20日、3月2日、12日、22日から5月21日まで加温処理したアカマツで翌春に1冬芽あたりに着生した雄花と雌花の数

雄花の分化は、冬芽長が50mm程度にまで二次伸長した冬芽内で、最も起こりやすくなると考えられた。

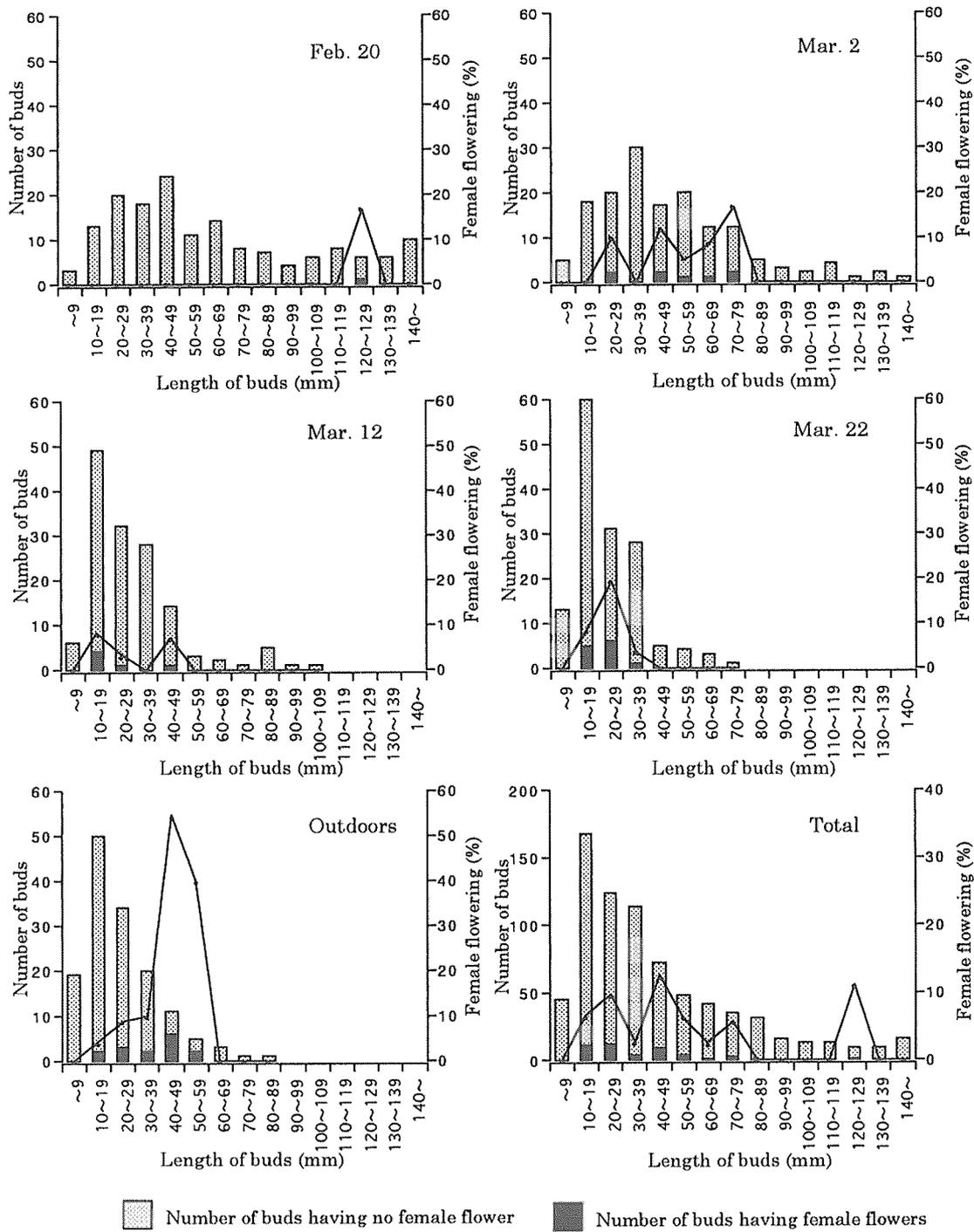
次に、各処理区における冬芽長と翌春の雌花の開花の関係についても同様に検討した。各処理区について、冬芽長別に雌花が開花した冬芽の割合をみると、翌春に雌花を開花した冬芽は、冬芽長が11~123mmの範囲でみられたが、個々の冬芽長と雌花の開花数の間には関連性はみられなかった。このように、本実験の結果からは、雌花の分化が、土用芽の発生によって抑制されるとはいえなかった。

通常、二次伸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5~20mm程度であることがわかっている(43)。本実験では、春季の加温処理によって冬芽の二次伸長を誘導し、冬芽長を50mm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、二次伸長によって50mm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。

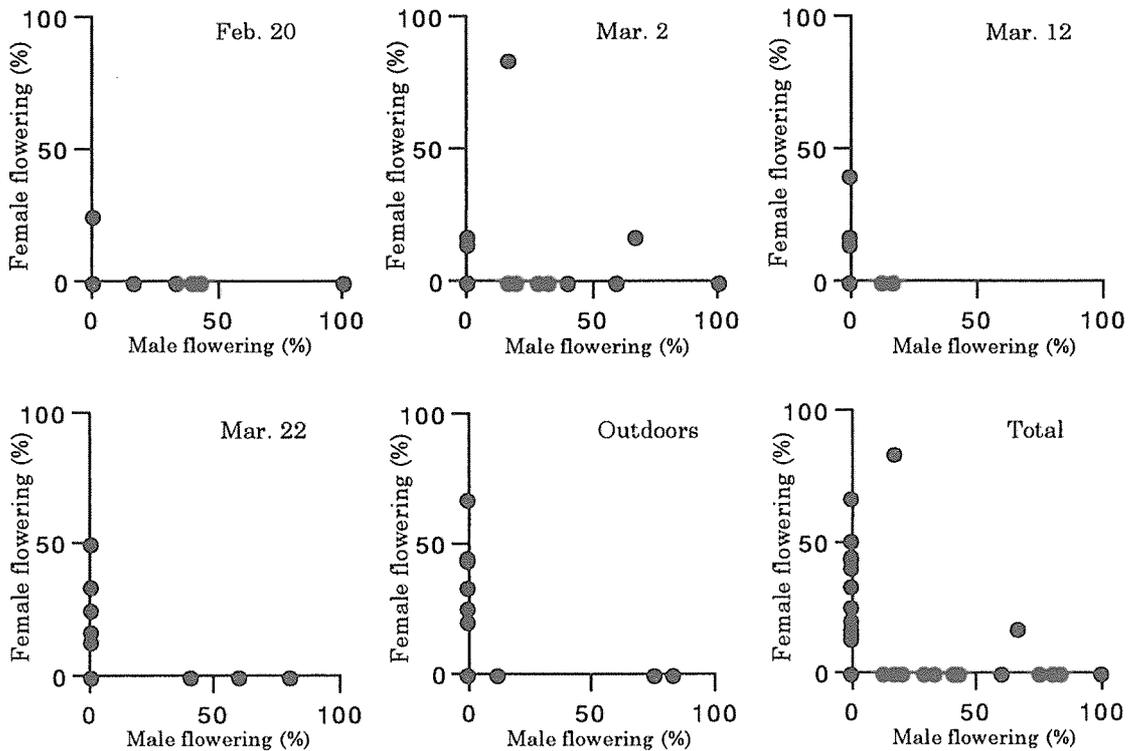
一方、本実験では、野外区を含むいずれの処理区の個体ともわずかな例外を除いて、全く開花しないか、雄花か雌花の片方だけを開花させた(図-5.7)。このため、あたかも雄株、雌株に別れたような状況となった。さらに、雄花の数が処理区中で最大であった2月20日区では、雌花の数は最小となり、加温開始時期が遅くなるにしたがって雄花の数は減少した(図-5.5)。なお、冬芽長と雌花数の間には直



図一五. 5 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



図一五. 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雌花の開花した冬芽数とその割合



図一 5. 7 2月20日区, 3月2日区, 3月12日区, 3月22日区および野外区における個体ごとの冬芽の雄花開花率と雌花開花率の関係

5個の冬芽を持つ個体において, 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。

接的な関係は認められなかった。上記の結果から, 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。

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, 伸長成長開始の各生育プロセスの進行と深く関係している(64, 74)。このため, 温暖化による気温の上昇は, 春の伸長成長の開始時期の早晩に大きな影響を与える可能性がある(64)。

本実験の春季の加温処理によって伸長成長が早まったことで, 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, 冬芽が二次伸長するために必要とされる90~100程度の数の葉原基(4章, 43, 64, 73)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。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, アカマツの春の伸長成長が大幅に早まった場合, 連鎖的に土用芽は多発すると考えられる。そして, 二次伸長によって冬芽長が50mm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。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ことになる。

以上の結果、伸長成長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、まだ不明な点も多く、今後、気温の変化が栄養成長と生殖成長に及ぼす影響を調べるなどして、さらに詳しく検討する必要がある。

V-3. 摘要

伸長成長を開始する前の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℃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(図-5.1)、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(図-5.2)。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(図-5.3, 5.4)。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(図-5.5)。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(図-5.7)。

第6章 総合討論

VI-1. ポプラ型とアカマツ型樹種の伸長成長の比較

伸長成長について、ポプラ型の温帯樹木は、短日条件下で伸長成長を停止し、長日条件では連続成長することに加え、その伸長量は日長が長いほど大きくなる傾向がある(9~12, 37, 57, 112)。

本研究では、ポプラI-214の伸長成長に対する日長・温度の影響について以下のことが明らかになった。

- ①14時間以下の日長条件で成長停止し、16時間以上の日長条件で連続成長する(第1章, 図-1.1)。
- ②日長が長いほど展開葉数が多くなる(第1章, 図-1.2)。
- ③節間長については日長による差はみられない(第1章, 図-1.3)。
- ④24時間日長条件では、高い温度条件ほど伸長量が大きくなる。さらに、伸長量が最も小さくなった10℃においても、茎頂部では常に新しい葉原基(未熟な葉)の形成が認められ、このために連続成長する(第1章, 図-1.4)。
- ⑤温度が高いほど展開葉数が多くなる(第1章, 図-1.5)。
- ⑥節間長は20℃以上の温度条件で大きくなる(第1章, 図-1.6)。

一方、アカマツ型の樹種の伸長成長は、長日条件下でシュートの伸長量、節間長、針葉束(本葉)の長さ、地上部の乾重量が大きくなり、夜間の低温条件によって、伸長量が大きくなる(14, 41, 46, 53, 58, 102)。

本研究の結果によると、1年生のアカマツの場合、

- ①春の伸長成長（一次伸長）は長い日長条件下でシュートの伸長量および節間長が大きくなる（第3章，図-3.2，3.4）。
- ②低温条件下では、伸長量および節間長が大きくなり（第3章，図-3.5，3.7），その上、伸長成長期間が長くなる（第3章，図-3.5）。
- ③展開した節の数に日長及び温度の影響がみられない（第3章，図-3.3，3.6）。
- ④また、解剖学的手法によってシュートの茎頂部の様子を観察した結果、伸長成長期間及びその後1ヶ月は、新しい葉原基の形成は全くおこっていない（第3章，図-3.12）。

ことなどが明らかになった。

一方、本研究の結果、伸長停止の要因もポプラI-214とアカマツで大きく異なっていると考えられた。

ポプラI-214は、成長停止、冬芽形成に関して典型的な短日植物である（47，76）。西山ら（84），長尾ら（54～55），Junttila（37）は、ポプラ型の樹種の伸長停止について、温度条件によって限界日長が変化し、低温条件下で伸長停止が促進されると報告した。また、永田らは、ポプラI-214（76），シラカンバ（77）の冬芽形成に及ぼす暗期の温度特性を検討した結果、伸長停止、冬芽形成に最適な暗期温度は、ポプラで25℃，シラカンバでは15℃であるとしている。

本研究において、ポプラI-214の冬芽形成に及ぼす明期温度の影響を調べた結果（第1章，表-1.2～1.7），冬芽形成に対する限界日長は、明期温度10℃で約18時間，13℃で約15時間30分，16℃で約14時間30分，20℃で約14時間，25℃で約14時間，30℃で14時間以下であった。このように、明期温度が低いほど、冬芽形成に対する限界日長は長くなる。さらに、10，15，20，25，30℃の一定温度条件で14時間日長（第1章，表-1.8）及び14時間15分日長における冬芽形成率を比較すると（第1章，表-1.9），14時間日長の場合、10，15℃の一定温度条件では90%以上の個体で冬芽が形成され、明らかに短日効果であることが示されたが、14時間15分の日長の場合、15℃では80%以上の個体で冬芽を形成したものの、10℃では冬芽を形成した個体は全くみられなかった。

Esashi（18）は、光周性反応における日長と温度の関係について次のように述べている。日長反応性を示す植物は、短日植物、長日植物を問わず、二つの相拮抗する作用をもつ日長反応系（長日反応系、短日反応系）が共存することによって、その生活環を制御している。換言すれば、日長条件に依存する発育・分化は、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において制御されていることになり、この短日効果と長日効果の平衡点が限界日長となる。このとき温度は、短日効果をもたらす暗期と長日効果をもたらす明期の双方に影響を及ぼし、限界日長を変化させることになる。本研究におけるポプラI-214では、単純に低温条件下で限界日長が長くなるのではなく、限界日長は温度特性の異なる明期反応と暗期反応のバランスによって決定されると考えられた。

一方、アカマツの伸長停止について、

- ①日長や温度の違いによって展開する節の数に差がみられない（第3章，図-3.3，3.6）。
- ②伸長成長の期間は、新しい葉原基の形成が全くみられない（第3章，図-3.12）。

の2点が確認された。したがって、アカマツの一次伸長の停止は、ポプラ型の樹木ように短日反応によって誘導されるのではなく、展開する葉原基がなくなるために伸長できない現象と考えられた。アカマツでは、一次成長にともなう伸長が停止した後、茎頂部において葉原基形成が始まり（第3章，図-3.12），この葉原基は翌年に針葉として展開する部位となる（22，43）。このようにアカマツでは、一次伸長の

過程で、節間伸長と葉原基形成の時期が異なっているが、これは両者が相互抑制の関係にあるためと考えられる。同様のことは、他の研究でも報告されている (68, 74, 125)。一次伸長の過程において、節間伸長と葉原基形成が同時に進まない点は、アカマツ型の樹種の特徴といえる。

永田・万木 (68) は、アカマツの冬芽の成長に及ぼす日長の影響を詳細に調査し、22~24時間日長が節間伸長に最も適していること、冬を経験していない冬芽では、14~16時間日長が葉原基形成に最も適していることを明らかにし、これら節間伸長と葉原基形成に適した中間の日長条件で、節間伸長と葉原基形成が共存するであろうと推測した。その上で、20時間日長、18℃以上の温度条件でアカマツを育成することで、節間伸長と葉原基形成を同時に進行させ、連続成長させることに成功している。このように人為的に誘導されたアカマツの連続成長は、ラジアータマツ、カリビアマツ、スラッシュマツなどの南方系のマツの幼齢期でみられるFoxtailing (枝無し連続成長) と同じ現象と考えられる。また、自然条件下ではアカマツ型の伸長成長をおこなうブナ、リュウキュウマツでも、適当日長及び温度条件にすることによって、連続成長することが報告されている (123, 125)。

アカマツ型の樹種でも、日長と温度を適当な条件に保つことによって、ポプラ型のように連続成長する現象は、ポプラ型およびアカマツ型の伸長様式が遺伝的に一義的に決定されたものではないことを示している。それぞれの伸長様式の発現は、遺伝的な要因と環境要因の相互作用の結果であり、ポプラ型とアカマツ型の伸長様式の違いは、日長が長く気温も高い春~夏までの成長可能期間 (Growth possible period) 内で、節間伸長と葉原基形成が同時におこるか (ポプラ型)、おこらないか (アカマツ型) の違いであるとみなすことができる (図-6.1)。

また、前述のように、ポプラI-214では14時間以下の短日条件で葉原基形成、節間伸長が停止し、冬芽が形成される (第1章, 図-1.1)。一方、アカマツでも14時間以下の短日条件で葉原基形成が停止し (図-6.2)、二次伸長、すなわち節間伸長が停止する (第4章, 図-4.3)。このことから、ポプラ型、アカマツ型樹種において節間伸長及び葉原基形成を行うステージである「成長期 (Growth stage)」は、秋の短日条件によって終了し、その後、両タイプとも「休眠期 (Dormancy stage)」に入る点で共通であると考えられた。

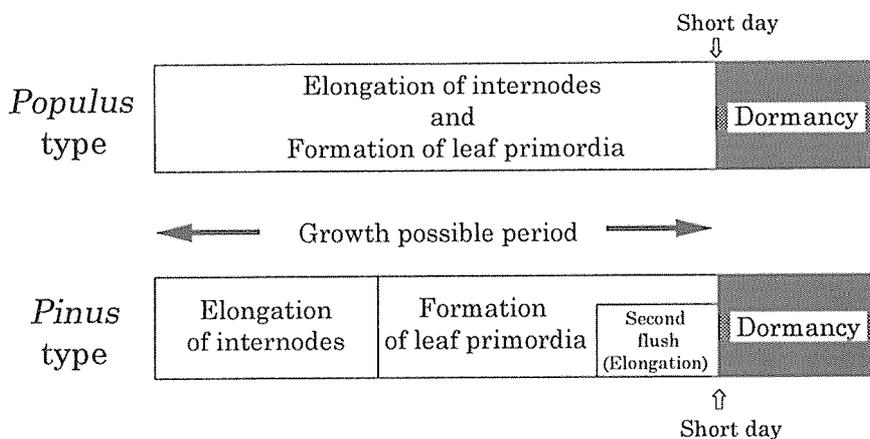
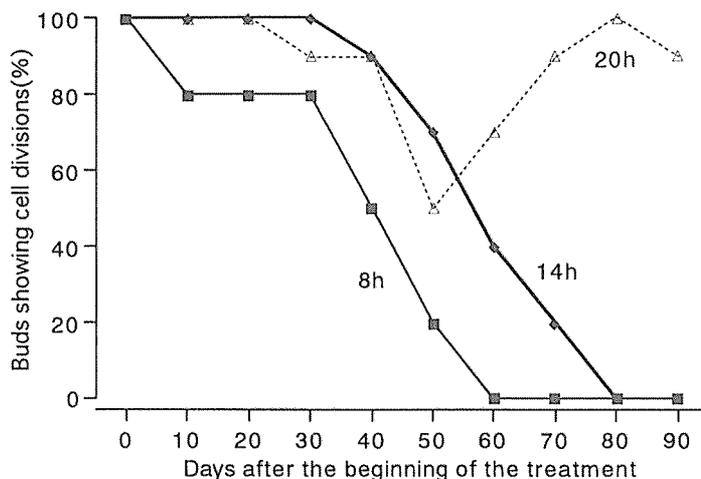


図-6.1 ポプラ型とアカマツ型樹種の成長期の比較



図一六．二 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

アカマツの1年生苗を1995年8月1日から8, 14, 20時間日長で処理を行い、冬芽を10日間隔で10個ずつ採取。パラフィン包埋の後、中央縦断切片（プレパラート）を作成し、光学顕微鏡を用いて観察した。

VI-2. アカマツ型樹種とコナラ型樹種の伸長成長について

第4章において、アカマツの土用芽の発生に及ぼす日長、気温の影響について検討した。その結果をまとめると以下のようなになる。

- ①一次伸長前に加温処理をおこない、成長可能期間を長くすることで、土用芽の発生率、土用芽の長さ、針葉束の展開率、新しい冬芽（新冬芽）の形成率が大きくなる（第4章、表-4.1, 4.2）。
- ②葉原基の形成がおこなわれている期間（形成期）に日長処理することで、葉原基の形成速度差が生じ、土用芽の発生率、土用芽の長さに変化する。また、針葉束の展開、新冬芽の形成状況にも日長が影響する（第4章、表-4.3, 4.4）。
- ③土用芽の発生状況と気温の関係から、7, 8月の気温の高い年ほど冬芽の中に形成された葉原基の数が多くなり、土用芽の発生率、土用芽の長さが大きくなる（第4章、表-4.5）。

以上のことは、アカマツの土用芽の発生において、日長が14時間以上の成長可能期間内（4月下旬～8月下旬）に、冬芽の中の葉原基形成、すなわち冬芽の発育がどの程度進むかが重要であることを意味している。土用芽の発生原因は、肥料、土壌含水量、体内の貯蔵物質、植物ホルモン、遺伝性、日長、温度などとされてきたが（3～4, 27～30, 98～100, 103）、本研究の結果からみると、いずれの要因も二次的なものにすぎない。例えば肥料などの要因は、葉原基の形成速度に影響を与えることで土用芽の発生に関与すると考えられる。

アカマツの土用芽は、他の樹種よりも比較的高い確率で発生するが、その伸長量は大きくない（28, 30, 102）。この理由は次のように考えられる。

- ①アカマツの土用芽は、90～100程度の葉原基を持った冬芽が、14時間以上の長日条件で二次伸長したものである。

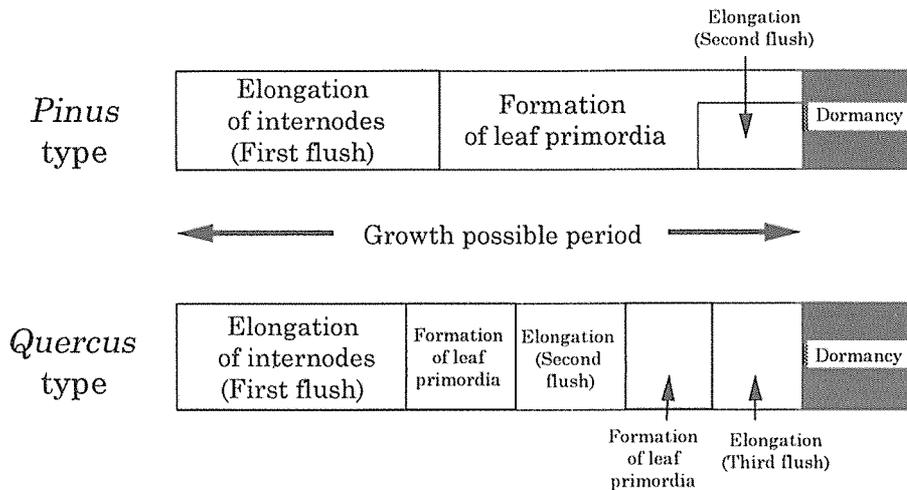


図-6.3 アカマツ型とコナラ型樹種の成長期の比較

②三重県津市において、14時間以上の長日条件である成長可能期間は8月下旬までであるので、この時期までに90~100程度の葉原基が形成されれば二次伸長する。

③しかし、アカマツで90~100程度の葉原基が形成されるのは、通常9月上旬である。このため、葉原基形成の早く進んだ一部の冬芽が二次伸長することになるが、二次伸長を開始した時期が遅いために伸長期間が短くなり、その結果、二次伸長量が小さくなる。

また新里(102)は、アカマツ型の樹種の土用芽の発生状況について、コナラ型の樹種の二次、三次伸長の類似性を指摘している。このほかにも、アカマツ型の樹種とコナラ型の樹種について、以下のような事例が知られている。

①アカマツ型の樹種(アカマツ、トウヒ、ブナ)では、南方産の個体ほど二次伸長(土用芽)しやすく、その二次伸長量も大きくなる(29, 102, 123)。

②マツ属では、北方のマツ類はアカマツ型が多く、南方のマツ類はコナラ型が多い(29, 88, 102)。

③コナラ型の樹種では、南方産の個体ほど伸長成長(Flush)の回数が多くなる(40)。

さらに、アカマツ型の樹種とコナラ型の樹種は、どちらも既定芽を持つ点で共通しており、双方の伸長成長のメカニズムは基本的に同じであると考えられる。アカマツの場合、二次伸長が可能となる状態にまで冬芽が発育(90~100程度の葉原基形成)する時期は、概ね晩夏から初秋である。この頃は、温度、日長条件からみて、生育可能期間の終了時期に相当するため、たとえ二次成長を開始しても、その伸長量は大きくならない。ところが、冬芽が発育が早く進み、生育期の早い時期に二次伸長が可能となる状態にまで冬芽が発育するならば、伸長成長を二次、三次と繰り返すことが可能となる(図-6.3)。

このことからすると、アカマツ型とコナラ型の違いは、年間のフラッシュ成長の回数が多いか少ないかという点にあり、温帯樹木の伸長様式はポプラ型(Populus type)とアカマツ型(Pinus type)の2種類に分けるのが適当と考えた。すなわち、永田(36, 65)の定義したコナラ型は、フラッシュ成長を繰り返すグループとして、アカマツ型樹種の中の特殊タイプとして捉えるべきであろう。

VI-3. 成長様式に対応した森林育成技術

1. アカマツ型

前述のように、アカマツ型の樹種では、冬芽の発育が早く進むことで、土用芽が発生しやすくなる。そして、土用芽は早霜の被害を受ける可能性が高い。また、アカマツ型樹種の土用芽は、翌春に伸長する分を、冬芽が休眠導入される前の夏季～秋季に伸長させてしまったものであるから、土用芽が発生した場合には、当然ながら翌春の伸長が小さくなる。したがって、アカマツ型の樹種を用いた森林育成、樹木生産の場面では、土用芽を発生させないような対処が求められる。

ここで、アカマツ型樹種の土用芽は、どのような条件下で発生しやすくなるのかについて、樹木生産の視点からまとめると、以下ようになる。

- ① 土壌養分に富んだ林分での個体の育成，育苗段階での過剰な施肥
- ② 土壌水分に富んだ林分での個体の育成，育苗段階での過剰な給水
- ③ 南方系の遺伝的性質を有する個体を日長の長い北方へ大きく移動させて育成した場合
- ④ 夜間照明の影響のある林分，苗圃での個体の育成

その他、日当たりが良い条件下でも、被陰地よりは土用芽が発生しやすいと考えられる。

これらは、いずれも、エネルギー生産に有利な林分、苗圃、肥培管理下においては、冬芽内の葉原基形成が活発に行われ、このために土用芽が発生しやすくなるというものである。また、遺伝的な地域特性やアカマツ型の成長様式の特徴を無視した、森林育成の計画や施業に対する警告でもある。

しかし、土用芽の発生を恐れるあまり、極端な貧栄養条件、乾燥条件下での個体の育成は、持続的な森林育成、樹木生産において必ずしも効果的とは考えにくい。むしろ、積極的な育成管理の中で、個体の生産に有効な技術指針を構築する必要があると考えられる。

一方、アカマツ型樹種の中で、1年間に数回のフラッシュを繰り返すグループ、すなわち、永田(36, 65)の定義したコナラ型の樹種では状況が異なる。これらの樹種の場合、アカマツの土用芽のように早霜による霜害を受ける可能性があるのは、1年間の最後のフラッシュの後に形成された芽が休眠導入初期段階で不時開芽あるいは不時伸長した場合である。それより以前に形成された芽では、霜害や翌春の成長には関連がない。

コナラ型樹種では、春季から夏季までは、土壌養分や水分条件に富んだ条件下で育成した方が、葉原基形成が活発となり、次のフラッシュに向けての準備が短時間で進むことになる。この場合、1年間のフラッシュの回数は増加する可能性が高く、それによってもって年間伸長量も大きくなる。つまり、同一時間内での生産量を増加させることになる。

しかし、上述のように、過度に土壌養分や水分条件に富んだ条件下では、秋季以降の成長停止時期が遅れ、早霜の害を受ける可能性も考えられ、コナラ型の樹種でも、積極的な育成管理の中で、個体の生産に有効な技術指針を構築する必要がある。

2. ポプラ型

ポプラ型の樹種による森林育成、樹木生産においては、連続成長するという特徴からすると、以下のような事項を理解しておく必要がある。

- ① 伸長量は、節数と節間長で決まる。したがって、節数、すなわち葉原基数を増やすことは、個体を

大きく伸長させるために重要である。

②葉原基数を増加させるためには、土壤養分、水分条件を好適に維持する。

③しかし、過剰に土壤養分、水分条件に富んだ条件下では、秋口の成長停止、冬芽の形成、休眠導入が遅れ、早霜の害を受ける可能性が高くなる。

④南方系の遺伝的性質を有する個体を秋口の日長の長い北方へ大きく移動させて育成した場合、成長停止、冬芽の形成、休眠導入が遅れ、早霜の害を受ける可能性が高くなる。ただし、イイギリ *Idesia polycarpa* など、成長停止に対する日長感受性の鈍い樹種もあり (49)、そのような例外もある。

⑤夜間照明の影響のある林分、苗圃での個体の育成は、秋口の成長停止、冬芽の形成、休眠導入が遅れ、早霜の害を受ける可能性が高くなる。ただし、イイギリなど、例外の樹種もある (50)。

上記の①～⑤の中で、③～⑤については、中村ら (78) の報告が参考になる。この中村らは、ポプラ型の樹種であるカラマツの成長停止を誘導する環境条件について、日長と土壤養分と温度の関連から検討し、貧栄養条件下では長い日長条件下でも成長停止しやすいことを明らかにした。そして、貧栄養地に生育する個体は、9月上旬頃の早い時期に成長停止することで異常に初霜の早い年でも冷温障害を受けにくく、このことがカラマツの自生地が貧栄養地に集中する原因と考えた。

すなわち、カラマツは、エネルギー生産が低い条件下では、同じ温度、日長条件下において、成長停止時期が早まることになる。ただし、カラマツの場合、日長が短くなるという環境条件の変化そのものが細胞分裂を中心とした葉原基形成の生理活性に影響するので、エネルギー生産の低下は、日長(短日)の効果を強める補助的な役割に寄与する。

以上のことを考慮すると、ポプラ型の樹種でも、積極的な育成管理の中で、個体の生産に有効な技術指針を構築する必要がある。

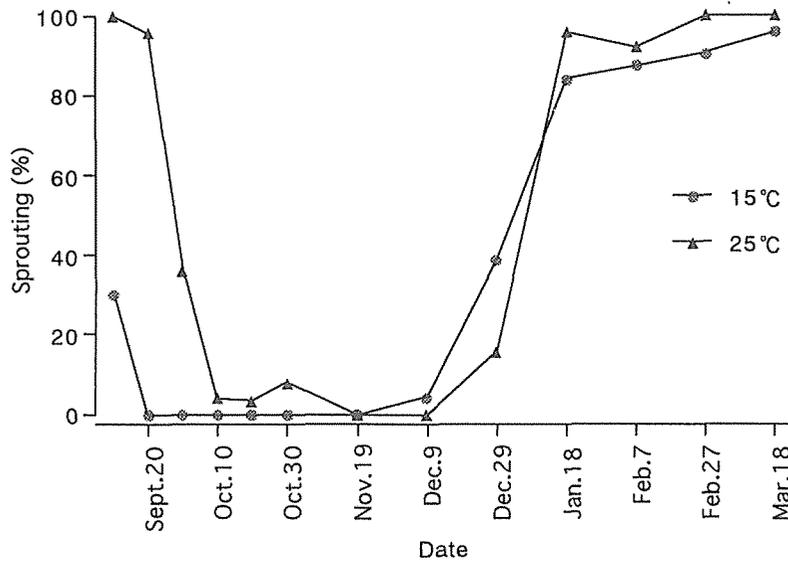
VI-4. 温帯樹木の休眠ステージについて

本研究では、温帯樹木の休眠ステージを理解する目的で、ポプラの頂芽(冬芽)について、開芽可能温度、開芽抑制度、冬芽の耐凍性、含水率の変化、また光(日長、光量)、低温、凍結の影響を調べ、これらをもとに休眠の深さの経時変化を検討した。その結果は、以下のようにまとめられる。

1. ポプラの開芽可能温度の経時変化

開芽可能温度の変化から、野外におけるポプラの頂芽の休眠の深さの変化をみると(第2章、図-2.3)、休眠導入過程では急激に開芽可能温度が上昇することがわかる。それに対し、休眠解除過程では徐々に開芽可能温度が低下する(第2章、図-2.3)。

このことは、図-6.4からも明らかである。各時期におけるポプラの頂芽の15℃100日間と25℃50日間の開芽率を比較すると、休眠導入過程の9月10日、20日、30日の25℃50日間の開芽率は100、97、36%、同時期の15℃100日間の開芽率は30、0、0%となった。このように、休眠導入過程では、25℃50日間で開芽がみられても、15℃100日間では開芽しなかった。これに対し、休眠解除過程の12月29日、1月18日、2月7日、27日、3月18日の25℃50日間の開芽率は、それぞれ、16、96、92、100、100%、同時期の15℃100日後の開芽率は39、84、88、91、96%となり、25℃50日後に開芽できる場合は、15℃100日



図一 6. 4 各時期におけるポプラ I-214の頂芽の25°C50日後及び15°C100日後の開花率の比較

後でも開芽できる状態になっていることがわかる。

以上のことから、温帯樹木の芽の休眠ステージにおいて、休眠は休眠導入過程では急激に深くなるのに対して、休眠解除過程では徐々に浅くなるものと考えられる。また、休眠が休眠導入期で急激に深くなっていく性質は、初秋における冬芽の開芽、新葉の展開を抑制し、早霜の被害を防ぐのに有効に働くものと考えられる。

2. ポプラの芽の休眠を導入していく条件

シュウカイドウの地上塊茎（ムカゴ）では、休眠導入の段階において、暗発芽段階、光発芽段階、低温要求段階へと変化することが知られている（16, 56, 87）。本研究では、ポプラの冬芽においても休眠導入段階で、開芽に必要な光量が増加すること、開芽に及ぼす低温の影響が変化することが明らかになった（第2章、図-2.8, 2.9, 2.11, 2.12）。

さらに、本研究を実施した三重県付近で育成したポプラI-214の冬芽は、形成された8月中旬から9月上旬までが暗発芽段階、9月中旬から10月上旬が光発芽段階、10月上旬から下旬が低温要求段階にあると推測された（第2章、図-2.8, 2.9, 2.11, 2.12）。

また、休眠導入過程において、シュートに着生している葉を強制除去した苗（除葉苗）と、葉が着生した状態の苗（葉付き苗）の開芽の様子を比較したところ、14時間以下の短日条件下において、除葉苗では容易に開芽したのに対し、葉付き苗ではまったく開芽しなかった（第2章、図-2.9, 2.10）。これは、葉付き苗では、日長感應部位である葉の存在によって、14時間以下の短日の刺激によって冬芽の休眠が深くなるためであり、葉の存在が冬芽の成長を抑えているわけではない。したがって、Rombergerなど（29, 36, 48, 51, 93, 120）多くの研究者の言う休眠器官以外の部位、例えば、葉が要因となっておこる休眠と呼ばれてきた休眠ステージは、温帯樹木には存在しないと判断した。

3. 休眠解除に及ぼす低温の影響

ポプラにおいて、暗発芽段階、光発芽段階までの冬芽は、低温によって休眠が深くなるが（第2章、図-2.11, 2.12）、低温要求段階に入った冬芽は、低温によって休眠が解除される（第2章、図-2.12~2.15）。一般に、温帯樹木の冬芽の休眠を解除する効果のある低温は、0~12℃であるが（36, 59, 67, 96, 120）、本研究の結果からは、凍結にも休眠をさます効果のあること（24, 94~95）が一部認められた（第2章、図-2.13~2.15）。

野外におけるポプラ I-214の冬芽の休眠の深さを比較すると、10月下旬に、30℃の高温条件に個体を移しても、冬芽ほとんど開芽しなかった。（第2章、図-2.1a）。このため、10月下旬頃には、冬芽の休眠の最も深い時期に到達していると判断される。

その後は、12月上旬になると、30℃の高温条件下で80%以上の冬芽が展開し、12月下旬では20℃以上の条件下で80%以上が展開するようになった。さらに、1月中旬は、10℃の条件下でもほとんどの冬芽が開芽した（第2章、図-2.1b）。このように、野外に置かれた期間、すなわち低温に遭遇した期間が長くなるにしたがって、開芽できる温度条件（開芽可能最低温度、39, 66, 69, 110）が低下していくのがわかる。

以上のことから、ポプラI-214の冬芽は、三重県において、1月中旬頃には10℃で開芽できる程度にまで休眠解除されたステージにあると判断できる。つまり、その頃の開芽可能最低温度は、少なくとも10℃以上であるといえる。

この開芽可能最低温度は、1月中旬以降も低下を続け、3月中旬頃には13℃程度にまで低下する（第2章、図-2.3）。しかし、3月下旬頃までは、野外の気温は開芽可能最低温度よりも低く、冬芽は開芽できない。なお、10℃は、三重県付近の自然条件下でポプラの冬芽の開芽がみられる3月下旬から4月初旬（第2章、図-2.19, 2.22, 2.25）の日平均気温とほぼ同じである（66, 74）。

Rombergerなど多くの研究者は（29, 36, 48, 51, 93）、温帯樹木の冬芽では、1月頃までには、休眠が解除され、その後、開芽するまでの期間は、気温条件が低いために開芽できない生理的な状態にあるとしている。そして、1月から開芽するまでの期間を、他発休眠期（休止期）、Ecodormancy、あるいは後休眠と定義している（29, 36, 39, 48, 51, 93, 110, 120）。しかし、後述する内的成長が開始するまでの期間は、永田（74）が述べているように、休眠解除期とするのが適切と判断した。

4. 内的成長期

本研究では、休眠解除期以降の冬芽の耐凍性及び含水率の変化を調査し、休眠解除期から開芽までの期間に永田（74）らの想定する内的成長期（Inner growth stage）（69~70, 74）があるかどうか検討した。

その結果、1996, 1997, 1998年の-30, -10℃に対する冬芽の耐凍性が低下する時期、冬芽の含水率が急激に増加する時期は、いずれも3月中旬であった（第2章、図-2.19, 2.22, 2.25）。このことから、開芽可能最低温度と野外の気温差で定義される開芽抑制度（66, 69, 74）が「0」になる時期は、3月中旬であることが明らかになった（第2章、表-2.1, 2.2）。

永田・万木（70）は、冬芽の耐凍性が、休眠の深さとは関係なく成長の開始によって消失することを報告している。一方、冬芽内の含水率が高い状態は、冬芽内での生化学的な反応が活発に進んでいる状態と捉えることができる。これらのことから、ポプラ I-214の冬芽において認められた3月中~下旬か

らの冬芽の耐凍性の消失，含水率の急激な上昇は，冬芽の内部で開芽に向けて生理学的，生化学的な活性が高まっていること，すなわち内的成長が開始したことを示している。

以上のことから，内的成長の開始から開芽までの期間は，永田・万木（70）が定義したように，内的成長期（Inner growth stage）であることが明らかとなった。

5. 休眠期の光周性

ポプラI-214をはじめ，多くの温帯樹木の冬芽は，秋が深まって低温要求段階に入ると，25℃連続光のような条件下でも開芽できなくなる（第2章，図-2.1a, 2.2, 2.4）。しかし，樹種によっては，低温に遭遇しなくとも，長日条件や連続光下で開芽してくるものがある。ヨーロッパブナ *Fagus sylvatica*，カバノキの一種 *Betula pubescens*，ヨーロッパカラマツ *Larix decidua* などの冬芽がそのような性質を持っている（32, 116~117, 120）。本研究で用いたアカマツも，三重県付近で休眠が最も深い時期の10月頃，連続光下で開芽してくることが明らかとなっている（60）。

図-6.5に，1995年10月30日に，野外から8，10，12，14，16，18，20，24時間日長，18℃以上に調節したガラス室に搬入したアカマツの冬芽の開芽率の経過を示した。これによると，16時間以上の日長の処理区において，ガラス室搬入後50日間で50%以上の冬芽が開芽しているが，それよりも短い日長条件下ではまったく開芽しなかった。このことから，アカマツの冬休眠期の冬芽は日長反応性を示すことに加え，その開芽は，ポプラと異なり光周性の影響下にあることが明らかとなった。

このような，アカマツとポプラの芽における休眠期の日長反応性の違いは，光周性の感応部がアカマツとポプラで違っていることが原因と考えられる。アカマツやブナでの光周性の感応部は冬芽であり，休眠ステージの期間，常に冬芽の開芽が光周性反応を示すのに対して，ポプラの光周性の感応部は葉である。すなわち，ポプラでは，秋から冬にかけての落葉現象などによって葉を失なった場合に，光周性反応を示さなくなるのである。事実，最も休眠の深い状態にあるポプラの冬芽でも，葉を付けた状態（葉付き苗）の個体では，16時間以上の日長条件下に移すことで，すみやかに開芽してくる（第2章，図-2.10）。

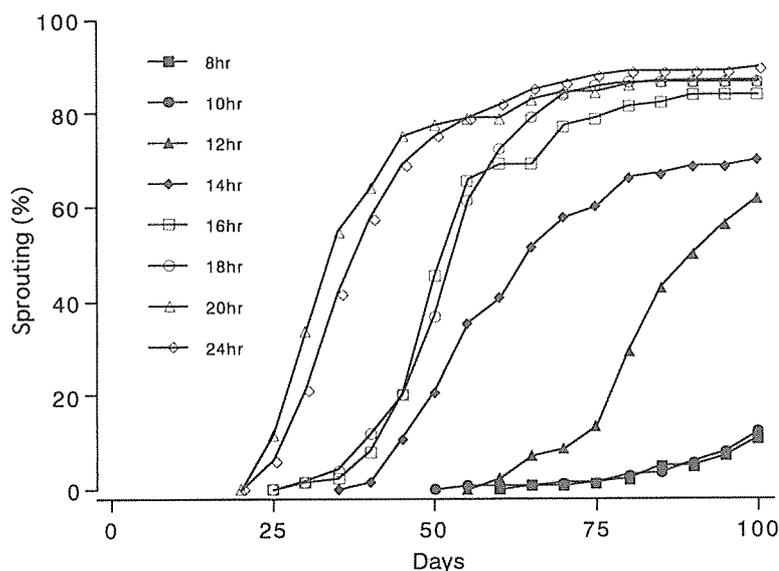


図-6.5 10月30日に各日長のガラス温室に搬入したアカマツの開芽経過

一方、休眠状態にあるアカマツの冬芽の場合、低温に遭遇することによって短日条件下でも開芽できるようになる。すなわち、低温によって休眠解除されることで、開芽のための条件が日長依存から温度依存に変化し、冬休眠以降、ポプラ型と同じ開芽経過をたどるのである。これと類似あるいは関連した現象は、アカマツを用いた他の研究でも報告されている (60, 65, 74)。

なお、休眠期の光周性の有無は、光周性の感応部位がその時に植物体に着生しているか、あるいは機能しているかどうかの問題であり、休眠の深さとは関係ない。

VI-5. 温帯樹木の1年間のライフサイクル

本研究では温帯樹木の生育ステージを、成長期、休眠期に分け、それぞれのステージにおいて、日長や温度などの環境要因が樹木の生育にどのような影響を与え、それに対して植物体がどのような反応を示すのか、植物体の外部形態、内部形態、生理的な視点から検討してきた。その結果、ポプラ型樹木 (ポプラI-214) とアカマツ型樹木 (アカマツ) の生育ステージは、図-6.6のようにまとめることができた。

まず、ポプラ型とアカマツ型の成長期を比較する。この時期、実際に伸長している期間は、ポプラI-214の場合、約5カ月間 (4月初め～8月下旬) であるのに対して、アカマツの場合、約2カ月 (4月初め～5月下旬) である (1章, 3章)。同じ温帯樹木でありながら、このような違いがみられるのは、ポプラ型の成長期が、節間伸長と葉原基形成が同時に進行するステージである対して、アカマツ型の成長期が、前年に形成された葉原基を展開し、節間伸長する「(一次) 伸長期 (Elongation stage)」と翌年に展開する葉原基を形成する「葉原基形成期 (Differentiation stage)」に分離しているためである。この葉原基形成期は、葉原基の形成に適した夏季の14～16時間の中間日長 (第4章, 表-4.3, 4.4) および高い気温 (第4章, 図-4.9, 4.11) を有効に利用したステージであり、成長期の一部である。Wareing (118) のように、この時期を休眠期の一種である「夏休眠期」とするのは適当ではない。休眠期は、ポプラ型、アカマツ型ともに、秋の短日条件や温度の変化などの休眠導入因子によって導

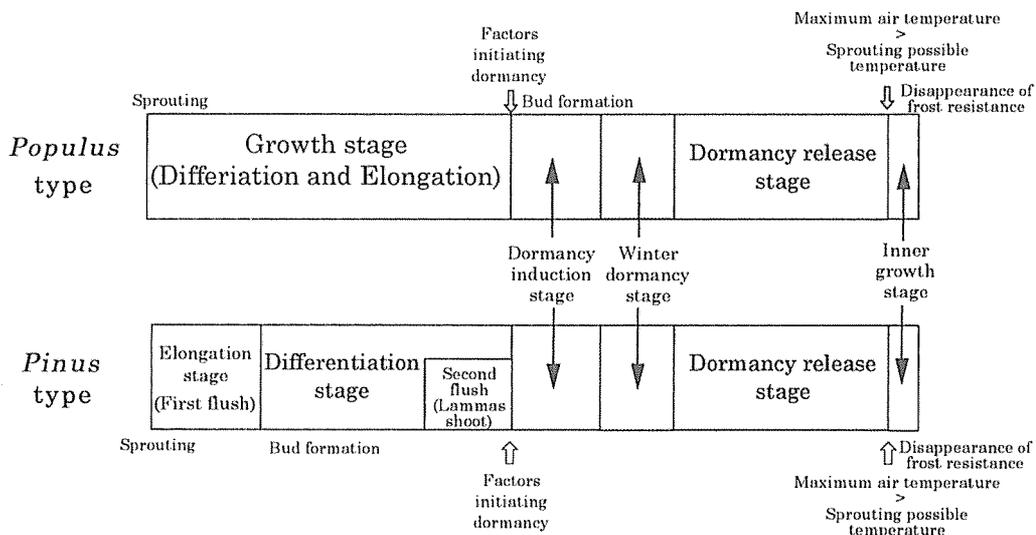


図-6.6 ポプラ型、アカマツ型の樹木の1年間の生育ステージ

入されるステージであると考え。休眠期は、休眠が深くなっていく段階である「休眠導入期」、夏季の気温条件でも開芽できないほど休眠が深くなった段階である「冬休眠期」、休眠が浅くなっていく段階である「休眠解除期」に分けられる。休眠解除期では開芽可能温度の低下が進む。そして野外の最高気温が開芽可能温度を上回ると冬芽内で葉原基が成長を開始する。これが「内的成長期」であり、冬芽の耐凍性が消失する時期である。その後、開芽までの期間が「内的成長期」にあたる。茎頂部に冬芽を形成し、越冬する温帯樹木において成長期のスタートは、冬芽の「開芽」からではなく、「内的成長」の開始からと考える。

なお、本研究では、生化学的な分析や遺伝子レベルでの分子生物学的な検討を行っていない。そのため、光周性反応や光形態形成と関係の深いフィトクロムなどの光受容体の分析、生育温度に依存して変化し、耐凍性とも関係のある生体膜、特に膜脂質組成の分析、休眠物質の同定、植物ホルモンと休眠現象との関係の解明などが行えなかった。今後筆者は、以上の課題に対する実験を行い、分子レベルでの休眠メカニズムの解明、温帯樹木の分布拡大機構、生態型 (Ecotype) の分化機構など明らかにしていきたいと考えている。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、三重大学生物資源学部の永田洋名誉教授には、実験計画からとりまとめまで、幅広い学識から、ご指導を賜った。三重大学生物資源学部の武田明正教授、伊藤進一郎助教授には、実験、論文のとりまとめにあたり適切なご助言、文章の校閲を賜った。三重大学生物資源学部の飛岡次郎名誉教授には、論文のとりまとめにあたり貴重なご意見をいただいた。三重大学生物資源学部の万木豊助教授には、実験遂行にあたりご指導を、また様々な便宜を図っていただいた。和歌山大学システム工学部の中島敦司講師には、論文のとりまとめにあたりご指導、また生態学的な観点から有益な討論をしていただいた。森林総合研究所関西支所の小谷圭司育林部長、元森林総合研究所の長尾精文氏には、樹木生理学上の有益な討論をしていただいた。渡邊定元先生には、データの分析手法についていろいろとご指導していただいた。研究の遂行には河南農業大学の劉震氏、大学院生の田中一登君、奥野史恵君をはじめとする三重大学生物資源学部森林育成学研究室の皆さんの多大なる協力を得た。ここに感謝の意をしめす。

引 用 文 献

- (1) 赤井龍男・船越三朗 (1988) 日長生態的にみたカラマツの枝形成の特性。(日長生態的に見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). 191-205.
- (2) 赤井龍男・浅田節夫・野笹多久男 (1964) カラマツの休眠現象に影響する光と温度の条件. 75回日林講: 235-237.
- (3) Alden, T. (1971) Influence of CO₂, moisture and nutrients on the formation of Lammas growth and prolepsis in seedlings of *Pinus silvestris* L.. Stud. For. Suec. 93: 1-21.

- (4) Alden, T. and Eliasson, L. (1970) Occurrence of indole-3-acetic acid in the buds of *Pinus silvestris* L.. *Physiol. Plant.* 23: 145-153.
- (5) 浅田節夫・赤井龍男・高橋延清 (1965) 信州地方におけるカラマツ属の生長について (予報). 76回日林講 : 234-236.
- (6) 千葉 茂 (1996) 林木の材質検定法 (4) ポプラ類. 林木の育種 180 : 41-49.
- (7) 千葉 茂・柴田 勝 (1968) 有名アカマツ産地間交雑種の特性 (I) 組合せ間における2次成長の差異. 79回日林講 : 178-179.
- (8) Dormling, I. (1977) Critical night length for budset in *Picea abies* (L.) KARST. Influence of light intensity and temperature. *Experimental Genecology*, Stockholm, Royal Coll. For., Dep. of Forest Genetics, Res. Notes. 27: 18-25.
- (9) Downs, R. J. (1957) Photoperiodic control and dormancy in woody plants. In *The physiology of forest trees*. Thimann, K. V. (eds.), 678pp, Ronald Press, New York, 529-537.
- (10) Downs, R. J. (1962) Photocontrol of growth and dormancy in woody plants. In *Tree growth*. 442pp, Ronald Press, New York, 133-148.
- (11) Downs, R. J. and Bevington, J. M. (1981) Effect of temperature and photoperiod on growth and dormancy of *Betula papyrifera*. *Amer. J. Bot.* 68: 795-800.
- (12) Downs, R. J. and Borthwick, H. A. (1956) Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117: 310-326.
- (13) Downs, R. J. and Hellmers, H. (1978) Environment and the experimental control of plant growth. (環境と植物の生長制御. 小西通夫訳, 174pp, 学会出版センター, 東京).
- (14) Downs, R. J. and Piringer, A. A. (1958) Effect of Photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines. *For. Sci.* 4 : 185-194.
- (15) 江口 完・渡辺富夫・森田健次郎・山根玄一・岡田 滋・合田昌義 (1972) 北海道における林木の寒害. 北方林業業書. 50 : 3-6.
- (16) Esashi, Y. (1962) Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* ANDR. Photosprouting of tuberizing buds. *Plant & Cell Physiol.* 3 : 67-82.
- (17) Esashi, Y. (1969) The relation between light and temperature effects in the induction and release of dormancy in the aerial tuber of *Begonia evansiana*. *Plant & Cell Physiol.* 10: 583-595.
- (18) 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: 1-10.
- (19) FAO (1980) *Poplars and willows in woodproduction and land use*. 328pp, International Poplar Commission, Rome.
- (20) Fuchigami, L. H., Hotze, M., and Weiser, C. J. (1977) The relationship of vegetative maturity to rest development and spring bud-break. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 450-452.

- (21) 藤伊 正 (1975) 植物の休眠と発芽. 102pp, 東京大学出版会, 東京.
- (22) Hanawa, J. (1967a) 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.
- (23) Hanawa, J. (1967b) 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.
- (24) 長谷川聖人・坪井 愛 (1960) 桑樹休眠覚醒におよぼす低温の影響について. 蚕糸学雑誌 29 : 27-28.
- (25) 橋詰隼人 (1961) クロマツ花性分化の人工管理 (Ⅲ) 花芽分化期, 球花発育過程ならびに花性転換の気候について. 日林誌 43 : 297-305.
- (26) 橋詰隼人・中田銀佐久・新里孝和・染郷正孝・滝川貞夫・内村悦三 (1993) 図説実用樹木学. 214pp, 朝倉書店, 東京.
- (27) 畑野健一 (1973) 林木の生理12カ月. (7) 林業技術 376 : 27-28.
- (28) 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.
- (29) 畑野健一・佐々木恵彦 (1987) 樹木の生長と環境. 383pp, 養賢堂, 東京.
- (30) 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.
- (31) Heide, O. M. (1974) Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*). I. Interaction of photoperiod and temperature. Physiol. Plant. 30: 1-12.
- (32) Heide, O. M. (1993) Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica*) requires both chilling and long days. Physiol. Plant. 89: 187-191.
- (33) Hellmers, H., Genthe, M. K., and Ronco, F. (1970) Temperature affects growth and development of engelmann spruce. For. Sci. 16: 447-452.
- (34) 井出雄二 (1995) 地球温暖化と温帯・北方系樹種. 林木の育種 177 : 13-17.
- (35) 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.
- (36) 池本彰夫 (1978) 樹木の調節. (樹木—形態と機能. 佐藤大七郎・堤 利夫, 309pp, 文永堂, 東京) .192-224.
- (37) Junttila, O. (1980) Effect of photoperiod and temperature on apical growth cessation in two ecotypes of *Salix* and *Betula*. Physiol. Plant. 48: 347-352.
- (38) 金川 侃・勝田 柁 (1982) ジベレリンによるアカマツ, クロマツの着花促進効果. 林木の育種 122 : 25-28.
- (39) 小西国義 (1985) 植物の成長と発育. 244pp, 養賢堂, 東京.
- (40) Kozlowski, T. T. (1971) Growth and development of trees I. In Physiological ecology. Harold A. Mooney. (eds.), 443pp, Academic Press, New York, 287-294.
- (41) Kramer, R. J. (1957) Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings. For. Sci. 3: 44-55.

- (42) 倉橋昭夫・梶 幹男 (1996) ポプラ苗木 (I-214) のフェノロジー 東京大学北海道演習林・秩父演習林の事例. 森林地域における酸性雨等地球環境モニタリング体制の確立 (II) 平成5~7年度科学研究費補助金試験研究 (A) 研究成果報告書. 28-34.
- (43) 櫛田達矢・中島敦司・永田 洋 (1999) 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.
- (44) 櫛田達矢・中島敦司・永田 洋 (1999) アカマツの土用芽の発生と翌春の雄花と雌花の開花との関係. 日林誌 81 : 109-115.
- (45) 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. 106回日林論 : 385-388.
- (46) 櫛田達矢・万木 豊・永田 洋 (1997) 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.
- (47) 櫛田達矢・万木 豊・永田 洋 (1999) ポプラの冬芽形成に及ぼす明期温度の影響. 日林誌 81 : 116-119.
- (48) Lang, G. A., Early, J. D., Martin, G. C., and Darnell, R. L. (1987) Endo-, para- and ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. Hort. Science 22: 271-277.
- (49) 劉 震・櫛田達矢・中島敦司・永田 洋 (1998) イイギリの成長停止を誘導する環境条件に関する研究. 環境工学研究論文集 35 : 487-494.
- (50) 劉 震・中島敦司・櫛田達矢・北岡 哲・永田 洋 (1998) 冬季の温度環境がイイギリ頂芽の開芽に及ぼす影響. 環境システム研究 26 : 239-244.
- (51) Martin, G. C. (1991) Bud Dormancy in Deciduous Fruit Trees. In Plant physiology. Steward, F. C. (eds.). Vol. X: Growth and development. Bidwell, R. G. S. (eds.), 572pp, Academic Press, San Diego, 183-225.
- (52) Mohr, H. and Schopfer, P. (1995) Pflanzenphysiologie. (Plant physiology. translated by Lawlor, G. and D. W. 629pp, Springer-Verlag, Berlin).
- (53) 森田正勝・岩本重治・樋口春三 (1978) 観賞樹木の生育に及ぼす温周性と光周性の相互影響 (第3報) 低温処理によるサンゴジュとクロマツの生長に対する温度と光周反応の変化. 園学雑 47 : 425-430.
- (54) 長尾精文・西山嘉彦・佐々木恵彦 (1985a) カンバ類の生長の光周性に対する温度の影響 (I) 異なる自然日長下における生長反応 .96回日林講要旨集 : 59. (樹木の生長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編, 383pp, 養賢堂, 東京) .
- (55) 長尾精文・西山嘉彦・佐々木恵彦 (1985b) カンバ類の生長の光周性に対する温度の影響 (II) 人工光下における日長効果と温度との関係 .96回日林講要旨集 : 59. (樹木の生長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編, 383pp, 養賢堂, 東京) .
- (56) 長尾昌之・岡上伸雄・江刺洋司 (1970) シュウカイドウ地上塊茎の休眠. 植物の化学調節 5 : 91-103.
- (57) 永田 洋・佐藤大七郎 (1965) 林木の光周性 (IV) ポプラ, カラマツ, ウダイカンバの生長に及ぼす日長とジベレリンの影響. 76回日林講 : 214-216.

- (58) Nagata, H. (1967a) 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.
- (59) Nagata, H. (1967b) 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. Soc. 49: 415-417.
- (60) Nagata, H. (1968a) 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.
- (61) Nagata, H. (1968b) 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.
- (62) Nagata, H. (1968c) 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.
- (63) 永田 洋 (1968d) アカマツの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応性. 北海道林試報 6: 41-49.
- (64) Nagata, H. (1969a) 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.
- (65) 永田 洋 (1969b) 樹木の芽の休眠. 植物の化学調節 4: 33-39.
- (66) 永田 洋 (1981) 樹木の休眠に関する研究 (I) ポプラ頂芽の休眠の深さ (1). 日林誌 63: 263-272.
- (67) 永田 洋・万木 豊 (1982) 生物季節に関する研究 (I) なぜサクラは春に咲くか. 森林文化研究 3: 77-93.
- (68) 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.
- (69) 永田 洋・万木 豊 (1988a) 樹木の休眠に関する研究 (III) ポプラ頂芽の休眠の深さ (2). (日長生態的に見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.
- (70) 永田 洋・万木 豊 (1988b) ポプラの冬芽の内的成長の開始と耐凍性低下. (日長生態的に見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) .206-210.
- (71) 永田 洋・万木 豊 (1990a) 樹木の休眠に関する研究 (IV) タブノキの生態型と休眠の相関関係. 三重大生物資源紀要 4: 147-156.
- (72) 永田 洋・万木 豊 (1990b) 樹木の休眠に関する研究 (VI) ポプラの頂芽の休眠導入過程. 101回日林論: 365-366.
- (73) 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.
- (74) 永田 洋・中島敦司・万木 豊 (1994) 樹木の芽の休眠. 三重大演報 18: 17-42.

- (75) 永田 洋・万木 豊・船越三朗 (1989) 樹木の休眠に関する研究 (Ⅲ) ポプラの開芽に及ぼす凍結の影響. 100回日林論 : 147-156.
- (76) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二 (1990a) 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. 三重大生資紀要 4 : 157-164.
- (77) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二 (1990b) シラカンバの冬芽形成におよぼす暗期温度の影響. 日林誌 72 : 339-341.
- (78) 中村昌幸・万木 豊・永田 洋 (1996) 日長・肥料がカラマツの頂芽形成に及ぼす影響. 107回日林論 : 187-188.
- (79) 中島敦司 (1996) 緑化樹木の生物季節に関する研究. 三重大演報 20 : 41-99.
- (80) 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.
- (81) 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.
- (82) Nienstaedt, H. and Olson, J. S. (1961) Effects of photoperiod and source on seedling growth of eastern hemlock. For. Sci. 7: 81-96.
- (83) 林業技術協会 (1975) 林業百科事典 新版第2版. 1168pp, 丸善, 東京.
- (84) 西山嘉彦・長尾精文・佐々木恵彦 (1982) 異なる温度および日長条件におけるカンバ類の生長. 93回日林講要旨集 : 73. (樹木の生長と環境. 畑野健一・佐々木恵彦編, 383pp, 養賢堂, 東京).
- (85) Odani, K. (1977) Lammas shoot growth of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. mediated by the exogenous cytokinin. J. Jpn. Soc. 59: 22-23.
- (86) Ogawa, Y. (1960) Über die Auslösung der Blütenbildung von *Pharbitis Nil* durch niedere Temperatur. Bot. Mag. Tokyo. 73: 334-335.
- (87) 岡上伸雄・江刺洋司 (1970) 光と休眠. 植物生理 8 : 94-101.
- (88) 大島誠一 (1970) 針葉樹の冬芽の形態と伸長様式-マツ属の新条形成をめぐって. 京都大演報 59 : 52-64.
- (89) Owens, J. N. (1991) Flowering and Seed Set. In Physiology of Trees. Raghavendra, A. S. (eds.), 509pp, John Wiley & Sons, Inc., New york, 247-271.
- (90) Pauley, S. and Perry, T. O. (1954) Ecotypic variation of the photoperiodic responses in poplars. J. Arnold Arbor. 35: 167-188.
- (91) Phillips, I. D. J. and Wareing, P. F. (1958) Studies in dormancy of sycamore. I. Seasonal changes in the growth-inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. J. Exp. Bot. 9: 350-364.
- (92) Rehfeldt, G. F. (1977) Growth and cold hardiness of interverietal hybrids of Douglas-fir. Theor. Appl. Genet. 50: 3-15.
- (93) Romberger, A. (1963) Meristems, growth and development in wood plants. U. S. Dept. Agr. For. Serv. 1293: 71-165.
- (94) 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応-冬の生理. 生態学. 469pp, 学会出版センター, 東京.

- (95) 酒井 昭 (1983) 植物と低温 . 138pp, 東大出版会, 東京.
- (96) 酒井 昭 (1995) 植物分布と環境適応—熱帯から極地,砂漠へ. 164pp, 朝倉書店, 東京.
- (97) 佐々木恵彦・八木久義・大庭喜八朗・浅川澄彦・原田 洸・藤森隆郎・安藤 貴・前田禎三 (1994) 造林学-基礎の理論と実践技術. 238pp, 川島書店, 東京.
- (98) 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.
- (99) 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.
- (100) 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.
- (101) Shaw, G. R. (1914) The Genus Pinus. 96pp, Riverside Press., Cambridge.
- (102) 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.
- (103) 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.
- (104) 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.
- (105) 白石 進・渡辺敦史 (1995) rbcL遺伝子多型を利用したアカマツとクロマツの葉緑体ゲノム識別 . 日林誌 77 : 429-436.
- (106) Smith, H. and Kefford, N. P. (1964) The chemical regulation of the dormancy phases of bud development. Amer. J. Bot. 51: 1002-1012.
- (107) 高橋信孝・増田芳雄 (1994) 植物ホルモンハンドブック 下. 431pp, 培風館, 東京.
- (108) Takeda, A. (1975) Studies on the cold resistance of forest trees (Ⅳ) Relation between bud dormancy and frost hardiness. Bull. Fac. Agr. Mie. Univ. 46: 261-274.
- (109) 津田耕次 (1960) カラマツの苗木の生育と養分吸収の季節変化. 林試北海道支年報 : 31-44.
- (110) Vegis, A. (1964) Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 15: 185-224.
- (111) Villiers, T. A. (1975) Dormancy and the survival of plants. The institute of biology's studies in biology No.57. 68pp, Edward Arnold, London.
- (112) Wareing, P. F. (1949) Photoperiodism in woody species. Forestry 22: 211-221.
- (113) Wareing, P. F. (1950a) Growth studies in woody species I. Photoperiodism in first year seedlings of *Pinus silvestris*. Physiol. Plant. 3: 258-276.
- (114) Wareing, P. F. (1950b) Growth studies in woody species II. Effect of day-length on shoot growth in *Pinus silvestris* after the first year. Physiol. Plant. 3: 300-314.
- (115) 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.
- (116) Wareing, P. F. (1953) Growth studies in woody species V. Photo-periodism in dormancy buds of *Fagus sylvatica* L.. Physiol. Plant. 6: 692-706.
- (117) Wareing, P. F. (1954) Growth studies in woody species VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiol. Plant. 7: 261-277.

- (118) Wareing, P. F. (1956) Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7 : 191-214.
- (119) Wareing, P. F. (1957) Reproductive Development in *Pinus sylvestris*. In *The physiology of forest trees*. Thimann, K. V. (eds.), 678pp, Ronald Press, New York, 643-654.
- (120) Wareing, P. F. and Phillips I. D. J. (1983) Growth & differentiation in plants. (植物の成長と分化. 古谷雅樹訳, 490pp, 学会出版センター, 東京).
- (121) 渡邊定元 (1994) 樹木社会学. 450pp, 東京大学出版会, 東京.
- (122) 渡邊定元 (1995) 地球環境問題と林木育種. *林木の育種* 175 : 15-18.
- (123) 渡邊定元・長尾精文・佐々木恵彦 (1995) プナの光周性・温周性と伸長成長. (地球温暖化に伴う温帯・北方系樹種の生態遺伝育種に関する研究. 平成7年度科学研究費(総合研究A)研究成果報告書). 97-110.
- (124) 柳沢聡男 (1961) 主として気候上からみた本道への異郷土樹種の導入に関する考察. *北海道の林木育種* 4 (2) : 12-24.
- (125) 万木 豊・永田 洋 (1987) 12時間日長でのリュウキュウマツの枝無し連続生長の誘導. *日林誌* 69 : 236-239.
- (126) Zeeuw, de D. (1957) Flowering of *Xanthium* under long-day conditions. *Nature* 180: 558.

Received December 14, 1999