

亜熱帯域に分布するイイギリの 休眠に関する研究

劉 震*

Studies on the Dormancy in *Idesia Polycarpa*
Distributing in the Subtropical Zone

Liu ZHEN

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

要 旨

樹木の季節との同調性、休眠獲得過程と分布拡大の機構を解明するために、本研究は、亜熱帯と温帯にまたがって分布している落葉広葉樹イイギリを用い、沖縄県産イイギリ種子と頂芽の休眠特性を三重県産のものと比較しながら検討した。その結果、沖縄県産イイギリの頂芽は、三重県産と同じく冬休眠に導入された。この冬休眠の導入は日長に影響されず、しかも同じ環境条件下では産地間に差がなかった。また種子と冬芽の休眠は15℃で解除されることは産地間で同じであった。したがって休眠の有無からみた生態型の分化が起こらなかった。ただし、冬芽の休眠の深さと休眠解除のための効果低温範囲の下限に産地による差が認められたことから地域個体群の分化が起こった。このように、イイギリは凍結の危険性がない亜熱帯北部から冬休眠を獲得し、さらに低い適温に適応した個体群が北上することによって分布を凍結の危険性がある温帯にまで広げたと推察される。これらの結果に基づいて、イイギリの冬休眠を南方系冬休眠と定義し、北方系冬休眠とタブノキ型休眠と区別した。異なる休眠タイプの樹種では温暖化がもたらす気温の上昇に対する反応が異なると予測した。

キーワード： 休眠, イイギリ, 亜熱帯

* 450002 中国郑州市文化路95号 河南農業大学林学園芸学院
College of Forestry and Horticulture, Henan Agricultural University,
Wenhua Street No.95, Zhengzhou 450002, China

ABSTRACT

The dormancy of terminal buds and seeds of deciduous broad-leaved trees (*Idesia polycarpa*) from origin of Okinawa prefecture located in the subtropical zone was compared with that from origin of Mie prefecture located in the temperate zone in order to explain the synchronism of trees with seasons and the relations between dormancy induction and distribution. The results showed that terminal buds and seeds in *Idesia polycarpa* from Okinawa prefecture origin were induced to winter dormancy as the same with those from Mie prefecture origin. Moreover, dormancy induction of buds was not affected by photoperiod and not different between two origins. Furthermore, the dormancy of buds and seeds in *Idesia polycarpa* from both origins could be released by 15 °C. Namely, ecotypes from dormancy did not differentiate in *Idesia polycarpa* distributing in the subtropical and temperate zone. However, there were some differences in intensity of bud dormancy and the lowest limit of effective chilling temperatures to dormancy release between two origins. So differentiated individual communities from dormancy have emerged in *Idesia polycarpa*. It was thought that *Idesia polycarpa* spread its distribution from subtropical zone to temperate zone by getting winter dormancy in the north part of subtropical zone. According to those results, winter dormancy like *Idesia polycarpa* was defined to southern winter dormancy comparing with northern winter dormancy in northern trees and *Machilus thunbergii* type's dormancy, which was not induced to winter dormancy. Finally, the effects of global warming were discussed on the growth and development in trees of different types' dormancy.

Key words: Dormancy, *Idesia polycarpa*, Subtropical zone

目 次

緒 言	111
第1章 温帯樹木の休眠とイイギリ特性	113
1・1 厳しい環境条件下で生き抜くための機構「休眠」	113
1・2 冬芽の休眠	113
1・3 種子の休眠	114
1・4 休眠を醒ます効果低温からみた亜熱帯の気候	115
1・5 冬芽の休眠現象からみた生態型分化	117
1・6 イイギリの分布と特徴	118
第2章 イイギリ冬芽の開葉に及ぼす冬季温度の影響	119
2・1 はじめに	119
2・2 材料および方法	120
2・3 結果	121
1. 野外における冬芽の形成、開葉経過と越冬状況	121
2. 各時期に野外から25℃に移したイイギリ冬芽の開葉および伸長経過	121
3. 15℃恒温条件下における開葉と伸長経過	123
4. 10℃恒温条件下における開葉経過	123
5. イイギリ冬芽の開葉後の伸長におよぼす低温の影響	124
2・4 考察	125
2・5 摘要	126
第3章 イイギリの伸長停止を誘導する環境要因	126
3・1 はじめに	126
3・2 材料および方法	127
3・3 結果	128
1. 日長および肥料がイイギリ苗の伸長停止に及ぼす影響	128
2. 日長がイイギリ苗の葉の展開に及ぼす影響	129
3. 温度がイイギリ苗の伸長停止時期に及ぼす影響	130
4. 伸長と伸長停止段階における茎頂部に存在する葉原基数	131
5. 春先の加温が伸長停止に及ぼす影響	131
6. 明期の温度が伸長停止に及ぼす影響	132
3・4 考察	132
3・5 摘要	133
第4章 イイギリ冬芽の形成に及ぼす日長の影響	134
4・1 はじめに	134
4・2 材料および方法	134

4・3	結果	134
1.	イイギリ冬芽の形成に及ぼす日長の影響	134
2.	異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の開葉パターン	135
3.	異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の展開葉数	136
4.	異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の開葉後の伸長経過	137
5.	異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽に存在する葉原基数	137
4・4	考察	137
4・5	摘要	138
第5章	異なる日長条件下で形成されたイイギリ冬芽の開葉に及ぼす低温の影響	139
5・1	はじめに	139
5・2	材料および方法	139
5・3	結果	140
1.	イイギリ冬芽の開葉パターンに及ぼす低温の影響	140
2.	イイギリ冬芽の展開葉数に及ぼす低温の影響	140
3.	イイギリ冬芽の開葉後の主軸伸長に及ぼす低温の影響	141
4.	開葉から伸長開始までの期間に及ぼす低温の影響	141
5・4	考察	142
5・5	摘要	142
第6章	イイギリ種子の発芽に及ぼす低温と光の影響	143
6・1	はじめに	143
6・2	材料および方法	143
6・3	結果	144
1.	沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす低温の影響	144
2.	三重県産イイギリ種子の発芽に及ぼす低温の影響	145
3.	沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす光の照射日数の影響	146
4.	沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす光の照射時間と照射時期の影響	147
6・4	考察	148
6・5	摘要	149
第7章	総合討論	149
7・1	イイギリの休眠特性と天然分布	149
7・2	イイギリ冬芽の休眠の導入要因	151
7・3	休眠タイプの区分および温暖化の影響について	152
	摘要	155
	謝辞	156
	引用文献	156

緒 言

多くの温帯樹木は、季節の移り変わりにともなって変化する温度や日長等をシグナルとすることで、寒く乾燥する冬が訪れる前の秋までには成長を停止し、冬芽を形成する。さらに、形成された冬芽は休眠し、春季まで成長しない(79)。多くの温帯樹木は、進化と適応の過程の中で休眠の性質を獲得したことによって、分布域を寒冷地にまで拡大したと考えられている(67)。

種の分布の変化は、生物圏全体に影響する可能性がある(16,21,84)ため、この影響範囲を把握する目的で、各地において遺伝的に同一の樹木個体を対象とし、開芽などのフェノロジーの経年モニタリングが実施されている(38,39)。しかし森林を構成する樹種は多様であり、生物圏の保全と修復を目指した生物圏保全科学の分野では、樹種ごとに温度に対する反応性を把握する必要がある。とりわけ、日本の森林環境の保全を考えるためには、本邦産の自生の樹種についての研究が重要である。そのため、櫛田ら(23,24)はアカマツ(*Pinus densiflora*)を、渡邊ら(85)はブナ(*Fagus crenata*)を、永田ら(48)はシラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)を、新里ら(72)はカラマツ(*Larix leptolepis*)を材料に、それら温帯樹木の温度特性を把握する研究を行ってきた(表-1)。

多くの温帯樹木は、進化と適応の過程の中で休眠の性質を獲得したことによって、分布域を寒冷地にまで拡大したという酒井(67)の報告を支持すると、冬季の温暖化に対してはそれぞれの個体が反応し、それらが積み重なって個体群や種の分布が変化すると理解できる。したがって、個体を用いた育成実験の結果をとりまとめ、冬季の低温及び乾燥条件下での生き残りのメカニズムを樹種ごとに把握することの意義は高いと考えられる。このことについては、櫛田ら(24,25)、劉ら(27,28)、中島(54)も指摘している。その中で特に、冬季の低温あるいは土壤凍結を含めた乾燥などの厳しい環境条件下での生き残りの機構である休眠現象と、これに関連するメカニズムを把握することは、温暖化の傾向がみられる今では大きな意味をもつ。

温帯樹木では、冬芽の形成をとまなう成長停止や冬芽の休眠導入を促すシグナルは、いずれも短日、温度の低下、これらの複合条件下で誘発されることが知られている(4,6,13,15,19,29,48,51,71,72)。また、樹種および産地の違いによって、環境要因に対する反応性が異なることも明らかである(1,5,13,15,19,48,51,53,59)。これらの反応性の違いは、樹種の違いや同樹種内での生態型の分化に起因する部分が多いと考えられる。

樹木の休眠についての研究の中で、常緑広葉樹タブノキ(*Machilus thunbergii*)の温度特性を検討した永田・万木の研究(46)は重要である。タブノキは、亜熱帯から温帯にかけて広く分布しているが、これは同種内で休眠しない亜熱帯型から、休眠する温帯型の生態型分化がおこっているためであることを、永田・万木(46)は明らかにした。すなわち、タブノキは冬芽の休眠からみた生態型の分化によって、分布を南北に広げたと考えられる。

このように、温帯から亜熱帯まで広く分布する樹種についての産地比較試験を行うことは、種の分布拡大の要因解明に重要な知見を与える。とりわけ、南北に分布域の広い樹種では、温度や日長に対する反応性が、タブノキで認められたような産地別に生態型に分化している可能性があり、温暖化が危惧される中、このような樹種の研究は重要である。

本研究では、タブノキと同様に南北に広く分布している本邦産の自生の樹種である落葉広葉樹イイギ

表-1. 各樹種のライフサイクルに及ぼす温度、日長の影響

	伸長成長	休眠導入	冬休眠	休眠解除	発表者
アカマツ <i>Pinus densiflora</i>	前年度芽の中に作った葉原基だけの展開で日長と温度は針葉の展開数に影響せず節間長だけに影響する。長日と低い温度下で節間長が長い。夏の長日、高温下で葉原基は作られ90～100枚以上になれば14h以上の日長下で土用芽発生1,2)	14h以下の短日によって葉原基の分化が停止に向かう1)	25℃短日下で再成長できないが、長日下で再成長する1)	低温にさらすと開芽の長日依存性を失い、そしてさらされた低温期間が長くなるにしたがって伸長量が多くなる1)	1)永田(36) 2)櫛田ら(24)
ブナ	低緯度の産地ほど長日の伸長促進効果大きい。25℃17h日長下で固定成長から自由成長にかわる。高緯度で植栽する場合低緯度の山地ほど伸長量が大きく、二次成長比率が高くなる1) <i>F. crenata</i>	短日による。限界日長は12～13 hである1) <i>F. crenata</i>	高温長日下でも再成長しない2) (<i>F. sylvatica</i>)	低温にさらされた後も再成長するには長日が必要2) 低温にさらさなくても長日で解除される3) (<i>F. sylvatica</i>)	1) 渡邊ら(85) 2) Heide, (14) 3) Wareing (81)
シラカンバ	長日条件下で成長が促進される1) (<i>B. papyrifera</i> var. <i>humilis</i>)	短日による。産地によって限界日長が異なるがどの産地でも15℃～20℃の暗期温度下で冬芽の形成が早まる2) <i>B. platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	高温長日下でも再成長しない1) (<i>B. pubescens</i>)	種子の休眠は5℃、10℃で解除されるが、15℃では解除されない3)	1) Downs and Bevington (5) 2) 永田ら(48) 3) 永田ら(52)
カラマツ <i>Larix leptolepis</i>	長日条件下で連続成長する1)	短日による。21℃より温度が高くなるにつれて限界日長が短くなる2)		低温にさらされないと休眠が解除されない	1) 中村ら(30) 2) 新里ら(72)

り (*Idesia polycarpa*) を取り上げた。そして、本種の伸長成長と休眠のライフサイクルに及ぼす日長、温度などの環境要因の影響を明らかにした上で、イイギリが南北に分布を拡げた要因について検討した。さらに、常緑広葉樹のタブノキおよび北方系落葉樹ポプラなどとの違いを抽出した上で、異なる樹種の生育におよぼす温暖化の影響について考察した。

第1章 温帯樹木の休眠とイイギリの特性

1・1 厳しい環境条件下を生き抜くための機構「休眠」

熱帯から高緯度地域にいくにつれ、成長期間が短くなるばかりか温度自体も低下し、低温期である冬が現れるようになる。したがって、厳しい冬の低温や短い成長期間をどう生き抜くかは、永年定住する樹木にとって生死にかかわる重要な問題である。

このため、多くの温帯樹木は、成長に不適な冬が訪れる前の秋までには成長を停止して冬芽を形成し、形成された冬芽は休眠し、温度の上昇する翌春まで成長しない(79)。亜寒帯、温帯、暖帯など、成長に適さない低温期が存在する地域に分布する樹木の大半は、夏から秋にかけて生理的な態勢を「冬ごもり」の体制へと転換し、成長に不適な期間を休眠状態で過ごす(67)。そして、多くの樹木は、進化と適応の過程の中で休眠の性質を獲得し、低温順化によって細胞の耐寒性を高め、厳しい冬を生き抜いている(62~68)。また休眠現象は、冬芽だけでなく種子でもみられることが多い(8,12)。

一方、熱帯に自生する植物の多くは15℃前後の温度でChilling Injuryを受ける(69)。また、屋久島を北限とする樹種の大半は凍結に耐えられない(62,63)。これらの温度特性は、低温に適応した休眠の獲得と密接に関わっていると考えられる。

1・2 冬芽の休眠

休眠(Dormancy)の定義については諸説あるが、多くの研究者は「成長が一時的に停止した状態である」と定義している(17,61)。永田(36)は、冬芽の休眠は休眠物質(Dormancy Inducer)による成長と分化の停止のみに限定した。PERRY(60)は、①植物の頂端(Terminal)と側生(Lateral)の分裂組織の細胞の分化があまり起こらないか、あるいはまったく起こらない著しい成長の減速時期があること、②再成長に際して冬の低温経過が必要であること、の二つの条件を休眠植物の特性と定義した。VILLIERS(79)は、休眠は単なる成長停止、休止のことではなく、日長、温度などの環境シグナルを利用して、移り変わる季節に生理的な態勢を同調させるステージであると説明している。小西(22)は、休眠を生理的成長活性の低い状態であると定義している。また、酒井(67)は、熱帯の乾燥気候に耐えるための休眠を乾燥休眠とし、暖帯以北の冬を生き抜くための休眠を低温休眠としている。さらに、双方とも乾燥条件に対する耐性の高いことを認めた上で、乾燥休眠の機構を有する熱帯樹木は凍結に耐えられないが、低温休眠の機構を有する温帯樹木は氷点下の条件下でも枯死しないことを示した(63~66)。本論では、成長と分化の停止状態を休眠とする。

冬芽の休眠について、ROMBERGER(61)は、①外的な環境要因による他発休眠(強制休眠)(Quiescence, Imposed Dormancy)と、②休眠の要因が、植物自体に存在する生理的休眠

(Physiological Dormancy) に分類した。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) と休眠器官自体の要因や条件による自発休眠 (Rest) に細分した。

WAREING (82) は、準自発休眠と自発休眠をそれぞれ夏休眠 (Summer-dormancy) と冬休眠 (Winter-dormancy) とした。LANG et al.(26) は、他発休眠を Ecodormancy, 夏休眠を Paradormancy とし、冬休眠を Endodormancy としている。

一方 VEGIS (78) は、いかなる温度条件下でも開芽しない冬芽の休眠を真正休眠 (True Dormancy) とし、この真性休眠に入る前に、開芽可能温度幅が次第に狭くなっていく過程を前休眠 (Predormancy) とし、真性休眠の後に開芽可能温度幅の広がっていく過程を後休眠 (Postdormancy) とした。また、多くの樹種の冬芽では、真正休眠の段階にまで入らず、前休眠から直接後休眠に入るとし、この場合、冬芽は伸長成長できる能力を持っているものの、狭い温度条件下でしか成長ができない相対的休眠 (Relative Dormancy) 状態にあると説明した。VILLIERS (79) は、VEGIS (78) の前休眠、真性休眠と後休眠を踏襲した上で、後休眠の後環境要因により成長再開ができない状態を休止とした。

永田ら (50) は、冬芽の休眠期は開芽可能温度幅の下限值である開芽可能最低温度 (Sprouting Possible Minimum Temperature) が変化するプロセスととらえた。このため、永田ら (50) は、開芽可能温度幅で規定される「休眠の深さ」が変化する過程として、①休眠導入期 (Dormancy Induction) ②冬休眠期 (Winter Dormancy) ③休眠解除期 (Dormancy Release) にわけている。休眠導入期では冬芽の開芽可能温度が上昇し、冬休眠期に入ると 25℃ の条件下においても春のような正常な成長ができない。冬休眠に導入された冬芽は、春のような低い温度でも再成長するため、冬の低温を経過しなければならない。低温を経過することで開芽可能最低温度の低下する過程は休眠解除期とされている。そのため、準自発休眠あるいは前休眠および後休眠は、本質的には冬休眠と同じメカニズムに支配された現象であり、それぞれ休眠導入期と休眠解除期にあたると主張した。さらに野外の最高気温は冬芽の開芽可能最低温度を 4~5 日上回ると、冬芽の耐凍性が低下し、内的成長期 (45) に入り、休眠期と成長期の間に他発休眠あるいは休止のステージ (17, 61, 79) は認められない。このように、冬芽の休眠の深さは、開芽可能温度によって判定することが可能であり、さらにこの開芽可能温度と野外温度との比較をすることによって、冬芽の状態を判断することができる。温帯樹木の冬芽と季節との同調性を理解するには、この冬芽の開芽可能温度を明らかにすることが重要な意味を持つ。

本論では、冬芽の休眠期を休眠導入期、冬休眠期、休眠解除期に分けて、樹木の冬芽の休眠を論じることとする。また 25℃ の条件下においても、春のような正常な成長ができない状態を冬休眠とする。

1・3 種子の休眠

冬芽の休眠と同様、種子の休眠は樹木の分布域を広げるのに重要な役割を果たしている。樹木の個体は、一度芽を出してそこに定着すると、長い間同じ場所に生き続けなければならない。母樹から散布された種子は、発芽後の環境条件が好適であればそのまま成長できるが、好適でない場合には幼植物の段階で枯死する可能性が高い (83)。このため、多くの樹種の種子は休眠し、幼植物の成長に好適な環境条件下でのみ発芽する (83)。低温による休眠の解除は、冬の間の発芽を避け、春発芽を保障するため

のメカニズムとして、温帯に生育する多くの植物の種子に広く認められる性質である (9,10,11,83)。そのほか、伐採跡地、ギャップ内、山火事跡地などの、高温刺激あるいは光の照射で休眠が解除されることもある (83)。種子の休眠と発芽の環境条件依存性は、種子が外界の環境をモニターして、幼植物体の成長にふさわしい場所と時を選択するためのメカニズムとして、生態学的な意義を持つと考えられる (83)。

発芽能力はあっても発芽しない状態は、休眠と呼ばれている (75)。しかし鷲谷 (83) は、種子の内部に発芽阻害要因が存在している状態のみを種子の休眠とした。また、狭い温度条件下でしか発芽しないような場合、相対的休眠と呼ぶこともある (78)。種子の休眠に係わる用語や分類も、冬芽の休眠と同様に統一見解がみられない (12)。

種子の休眠は、水や酸素などを透しにくい種皮および胚の未熟や代謝阻害などの原因によって生じるとされている (8,12,75,83)。休眠が種皮に起因する場合、種皮に傷を付けたり、種皮を取り除いたりすることによって種子が発芽するようになる (12,75)。しかし休眠が胚に起因する場合、種皮を取り除くことで発芽する種子もあるが、一般的には低温処理によって発芽性を回復するものが多い (8)。

一方、胚の一部が休眠状態にあるにも関わらず、他の部分では休眠に導入されていない現象もある。ミズナラ (*Quercus mongolica*) の堅果にみられる上胚軸休眠 (Epicotyl Dormancy) はこの一例であり、秋に幼根をのばすが上胚軸は休眠状態にあるためにシュートは伸長せず、低温にさらされる冬季に休眠が解除され、春になってから初めて成長できるようになる (8)。

常温の乾燥状態で保存することによって、休眠が解除される種子もあるが、低温湿層処理によって休眠解除される種子が多い (3,8,9,10,12,49,52,86)。また、種子の多くが光発芽種子であり、光を与えないと発芽できない (11,52,83,86)。

本論では、低温湿層処理を受けない限り、良い発芽条件下においても発芽できない状態を種子の冬休眠とする。

樹木の種子の休眠と冬芽の休眠との共通点は、生き残り機構として、厳しい季節に対する適応であると考えられる。秋散布される温帯樹木の種子は、冬芽と同じく寒さの厳しい冬を避けるため休眠に入り、そして冬の低温を経過することで休眠が解除され、翌春になってから初めて発芽する (8,12,83)。種子の休眠には樹種および産地変異があることが多いが (3)、冬季の低温に対応するために休眠に導入される点では、冬芽の休眠と同様である。いずれにせよ、冬芽も種子も冬の低温に適応した休眠を獲得したからこそ、北方に分布域を広げられたと考えられる。

1・4 休眠を醒ます効果低温からみた亜熱帯の気候

温帯樹木は、冬の厳しい季節を耐えるため休眠に導入されるが、導入された休眠は冬の低温を経過することで解除される。この冬芽の休眠を解除する温度条件について、個体を対象とした研究の結果を見ると、ポプラ (*Populus × euramericana* 'I-214'), サトザクラ (*Prunus lannesiana* f. *asahiya*) (38,40,41,42) などの温帯樹種では、人工気象室内での実験環境下において、休眠の解除は低温条件下で進み、その効果は 0℃～12℃の範囲でみられ、2～7℃の範囲で最大になる。また種子の休眠解除に効果のある低温の範囲は、冬芽と同様で 0℃～12℃で、至適低温は 5℃付近であるとされている (22,52,83)。

表-1-1. 各地の気温と降霜の状況

	低温日 日平均 気温15 ℃以下 の日数	最低気温			最低気 温記録	降霜期間 (平年値)	最早 初霜	最晩 終霜
		10℃ 以下 の日	12℃ 以下の 日	15℃以 下の日				
札幌	254	248	268	303	-23.9	10/14~4/25	09/09	6/28
秋田	228	222	242	273	-20.2	10/29~4/21	10/04	5/20
新潟	199	189	211	243	-13.0	11/24~4/08	10/25	5/16
仙台	215	207	232	264	-11.7	11/06~4/18	10/03	5/20
東京	168	156	180	221	-9.2	12/01~3/13	10/21	5/16
津	179	168	193	229	-7.8	11/18~4/08	10/24	4/30
宮崎	149	137	165	212	-7.5	11/23~3/24	10/22	5/02
種子島	131	71	112	146	0	01/17~2/3	11/06	3/3
名瀬	51	0	50	125	3.1	— *	— *	— *
名護	42	0	51	121	3.4	— *	— *	— *
那覇	0	0	0	73	6.6	— *	— *	— *
石垣島	0	0	0	0	5.9	— *	— *	— *

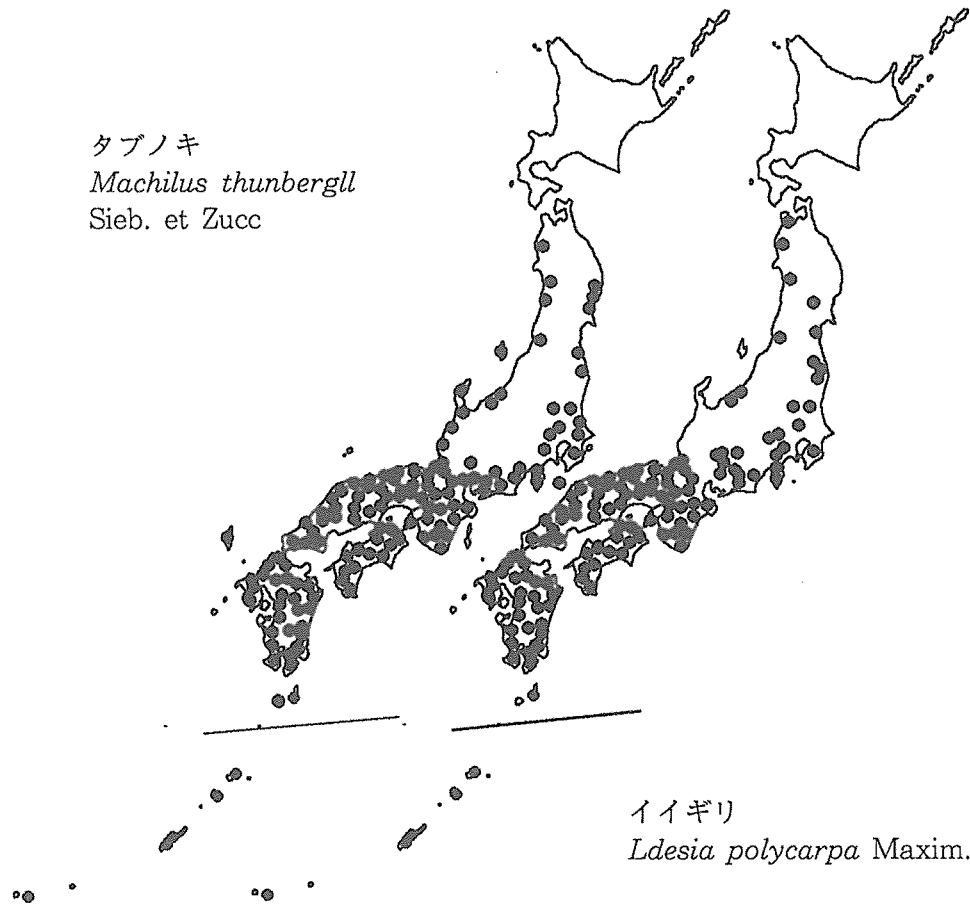
* : 降霜期間なし

(日本気候表1991年と理科年表1994年による)

しかし、野外の気温は変動するため、日平均気温12℃以下の日数で温帯樹木の休眠を醒ます効果低温がある日数を判断することができない。例えば、日平均気温15℃の日には、最低気温は12℃以下に下がり、ポプラ、サトザクラなどの温帯樹木の休眠を醒ます低温帯が存在すると考えられる。永田(39)は、日平均気温15℃以下の日数とソメイヨシノ(*Prunus × yedoensis* cv. *Yedoensis*)の開花日の平均気温との相関を求めたところ、二者の間に負の相関を認めた。そこで永田(39)は、この日平均気温15℃以下の日数を低温日とした。

日本列島においてこの低温日を調べたところ、興味深いことは降霜がない亜熱帯域にも低温日が存在することである(表-1-1)。那覇市と石垣島の低温日は0日であったが、名護市と名瀬市の低温日はそれぞれ42日、51日ある。したがって、亜熱帯の那覇市と名護市の間には、低温日が存在するか存在しないかの境界があるといえる。このことから、亜熱帯の北部名護では、温帯樹木の休眠を醒ます低温が存在すると考えられる。しかし、温帯樹木アカマツを名護に植栽すると、低温不足のため生育不良になることが明らかとなっている(71)。また種子島は、多くの温帯樹木の分布南限となっている(18,20,67)。すなわち、亜熱帯北部には低温日があるものの、多くの温帯樹木の休眠解除には低温不足のため、亜熱帯に生育できないと理解される。前述のように、亜熱帯産のタブノキの冬芽は休眠の機構を持たないことも明らかになっている。また酒井(66,67)は、耐凍性を獲得する必要性から、凍結の危険性がない亜熱帯域に分布する樹木は休眠せず、凍結の危険性がある温帯域に分布する樹木は休眠すると論じてきた。

しかし、表-1-1に示した亜熱帯の気候をみると、過去100年間で、最低気温の記録は、石垣島では



図一 1-1. タブノキとイイギリの天然分布

5.9℃, 那覇市では6.6℃, 名瀬市では3.1℃であった。さらに, 那覇市以北では, 降雪の記録さえある。このことから亜熱帯の気候下では, 多くの熱帯植物にみられるような冷温障害を引き起こす低温があるといえる。温帯樹木の休眠を解除できる低温日があることと, 同時に熱帯植物の冷温障害を引き起こす可能性もあることから, 亜熱帯樹木はこの低温期に何らかの対応が必要であると考えられる。

1・5 冬芽の休眠現象からみた生態型分化

常緑広葉樹タブノキは, 降霜の期間がない亜熱帯と降霜の期間がある温帯にまたがって分布している(図一1-1)。厳しい冬の季節がある高緯度において, タブノキはどのようにして, 生き抜いているのだろうか。ここで, 亜熱帯とそれ以北の暖帯から温帯にかけて分布するタブノキ冬芽の休眠に関わる温度特性を整理すると, 以下のようにまとめられる。

酒井(63)は, 鹿児島県に分布するタブノキの冬芽の耐凍度は -8°C であり, 岩手県の船越市に分布するタブノキの場合は -10°C であることを報告した。冬芽の耐凍性の面では, 鹿児島県と岩手県の個体で大きな違いはみられなかった。永田・万木(46)は, 沖縄県の石垣島から青森県までの各地の種子から育てたタブノキの苗を用いて, 冬芽の休眠について比較した結果, 降霜期のない亜熱帯産の個体の冬芽は休眠の機構を持たず, 鹿児島以北の温帯産の冬芽は休眠に入り, そして高緯度産ほど休眠は深いことを明らかにした。

これまでに示したように、冬芽の休眠現象は、冬の寒さと乾燥に対応するために樹木が獲得した遺伝的な性質である(67)。このため、亜熱帯産の冬芽は休眠せず、温帯産の冬芽は休眠するようになったことは、冬芽の休眠からみた生態型の分化が起こったことを意味する。また、温帯域に分布するタブノキの冬芽の休眠の深さは量的な変化差異であり、休眠するかしないかの質的な差異ではない。本論では、休眠の生理面から生態型の分化を休眠するかしないかに限定し、休眠の深さなどの変化を地域個体群の分化とする。

このように、常緑広葉樹のタブノキは、冬芽の休眠からみた生態型の分化によって降霜のない亜熱帯と降霜のある温帯の両方にまたがって分布を広げたと考えられる。さらに休眠の深さを高めた地域個体群の分化によって、タブノキはより高緯度にまで分布を広げたといえる。

以上のことから、タブノキのように南北に分布の広い樹種の産地比較試験は、適応や進化の過程の中で、休眠の獲得と樹木の分布域の拡大との関係を理解するのに重要な知見を与える。

一方、常緑広葉樹よりも北方系の性質を持つと思われる落葉広葉樹を用いた、このような研究はまだされていない。

そこで本研究では南北に広く分布している落葉広葉樹イイギリ(図-1-1)に注目し、亜熱帯に分布する個体の休眠特性と温帯産個体の休眠特性を比較し、休眠からみた生態型あるいは地域個体群の分化の可能性を確かめた。

1・6 イイギリの分布と特徴

イイギリ (*Idesia polycarpa*) は、1属1種からなる東アジア特産の落葉広葉樹である。日本では、北緯24° 20′ から40° 49′ の範囲に分布し(図-1-1)、北緯24° 20′ の石垣島を南限とし、北緯35° 39′ の敦賀より以南の西日本の低地から内陸部にまで多く広く生育している。それよりも北方では、海岸付近の低地と河川沿いを中心に生育し、北緯40° 49′ の青森県中部付近まで分布する。西日本地域では、大台ヶ原や剣山のような寒冷な降雪地にまで分布するが、滋賀県や岐阜県よりも北方では高冷地に分布していない(18)。

自生地の生育環境は日当たりの良いやや湿気のある肥えた土地とされている(20,77,87,88)。果実の熟期には橙赤色の果実が目立つことから、日本だけでなく中国や韓国においても、景観木としての需要がある(20,87)。さらに、近年の都市部においては、鳥集樹として植栽されることもある(87)。

本種は、樹高15mに達する高木、大枝が段階状に輪生して水平に広がる顕著なミズキ型樹形を示す(18)。花は円錐花序の状態で頂生または腋生し、4~5月に開花する。果実は10月に成熟し、球形の漿果

表一 1-2 沖縄県産と三重県産イイギリ苗の形態的な違い

産地	沖縄県	三重県
葉形	長卵心形、表面濃緑色	広卵心形、表面黄緑色
葉柄	先端に2対腺体がある	先端に1対腺体がある或いは無し
冬芽	紅葉色、比較的長い、	深赤色、丸くて短い

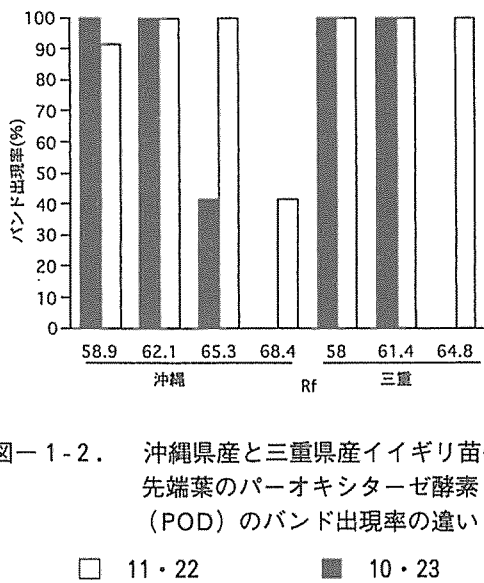


図-1-2. 沖縄県産と三重県産イイギリ苗の先端葉のパーオキシターゼ酵素(POD)のバンド出現率の違い

□ 11・22 ■ 10・23

で橙赤色に熟し、落葉後も落果せず枝間に見られる(18,20,87,88)。これらの果実は、ヒヨドリ(*Hypsipetes amaurotis*)やムクドリ(*Sturnus cineraceus*)などの鳥類に摂食され(87)、種子が鳥類によって散布されることで生育地を拡大している。

本研究では、沖縄県産の個体と三重県産の個体を供試材料としたが、両者は、葉、葉柄、冬芽の形態に産地変異が認められる(表-1-2)。

沖縄県産と三重県産のイイギリ種子を、三重大学構内(三重県津市)で育成させた当年生苗の若葉を、1996年10月23日と11月22日に20個体から採集し、パーオキシターゼ酵素(POD)(73,74,76)を調べた。結果は図-1-2に示したように、沖縄県産イイギリのPODバンド数は、同時期の三重県産のものより多かった。

このように、沖縄県産のイイギリは、形態的にも遺伝的にも、三重県産のイイギリと異なることが明らかとなった。これは、両産地のイイギリが、それぞれの分布地の気候に適応した結果と考えられる。さらに産地試験を通じて、伸長停止の経過からイイギリの生態型は、沖縄型と四国・本州型に分けられている(53)が、この点についてまだ不明な点が多い。生理的な面から、沖縄県産と三重県産イイギリの冬芽と種子の休眠特性の差異を検討することは、イイギリの分布域の拡大機構を理解するために重要な知見を与えられよう。

第2章 イイギリ冬芽の開葉に及ぼす冬季温度の影響

2・1 はじめに

冬の低温に適応した温帯樹木は、初霜が来る前に冬芽を作って休眠に入り、冬の間に開芽せず、冬の低温を経過してから開芽するようになる。冬芽の開芽の温度特性から、冬芽の休眠特性を判断することができる。亜熱帯産のタブノキの冬芽は、温帯の津市の野外において冬の間に開芽し枯れる個体が多く、休眠の機構を持たないと判断された(46)。鹿児島以北産のタブノキの冬芽は、津市の冬に開芽せず越冬できたことから、休眠の機構を持つと判断された。北方系の樹種ポプラの冬芽は、休眠が最も深いとき25℃の条件下でも開芽せず(37)、冬休眠状態にあると判断できる。この冬芽は、0~12℃の低温を一定期間経過すると、低い温度下でも開芽するようになる(37,44)。

本章では、亜熱帯北部の名護付近に分布している落葉樹イイギリ(*Idesia polycarpa*)の冬芽(頂芽、以下同)は、休眠性を有しているかどうか、冬の低温にどのように影響されるかを明らかにするため、琉球大学演習林付近から採種した種子(以下沖縄県産と呼ぶ)を用い、凍結の危険性がみられる三重大学構内(三重県津市)で育成した。野外で育成された沖縄県産イイギリの冬芽の形成時期、越冬状況、開芽時期および各種温度条件下における開芽状況を、津市で採種したイイギリ(以下三重県産と呼

ぶ)のそれと比較することにより、沖縄県産イイギリ冬芽の温度特性を調べた。また、両産地イイギリの冬芽の開芽におよぼす各低温処理の影響を調べた。

2・2 材料および方法

沖縄県国頭郡(北緯 $26^{\circ}46'$)と三重県津市(北緯 $34^{\circ}44'$)に自生していたイイギリ(*I. polycarpa*)の種子は、それぞれ1994年11月と1995年12月に採取した。採取した種子は、室温において乾燥させ、ピンセットで果肉を除去した後、ビニール袋に入れて密封し、1996年1月10日まで、 -20°C の冷凍庫内で保存した。

次に、これら両産地の種子は、1996年1月10日から $4\sim 7^{\circ}\text{C}$ の冷蔵庫内で低温湿層処理を行った後、同年3月10日にマサ土を満たした育苗箱へ播種した。同年5月25日、発芽個体を直径6.5cmのビニールポットに移植し、樹高が10cm程度まで育った個体を9月2日に選抜し、用土(マサ土、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した)を満たした直径17cmの素焼き鉢に1個体ずつ植えかえた。なお供試個体は、播種から後述する実験処理開始までの期間、三重大学構内の圃場において野外の温度、日長条件下で育成した。なお、実験期間中の野外の温度条件は図-2-1に示したとおりである。

苗の冬芽の形成を5つのステージに分け、一週間ごとに観察した。ステージの判定基準は次の通りである。0:芽鱗が形成されていなかった, 1:芽鱗がまだ包み重なっていない, 2:芽鱗が包み重なったが冬芽の色が緑色であった, 3:冬芽が緑褐色になった, 4:冬芽が深褐色になった。

同年10月8日から1997年1月21日までの期間、両産地の供試個体15個体ずつを15日の間隔で24時間日長に調節した 25°C のグロースチャンバーへ搬入し、これら供試個体の冬芽の開葉と開葉後の伸長経過を調べた。また、同年10月8日から1997年2月25日までの期間、両産地の供試個体15個体ずつを約15日あるいは30日の間隔で24時間日長に調節した 10°C と 15°C のグロースチャンバーへ搬入し、これら供試個体の冬芽の開葉経過を調べた。さらに上記の温度処理区に加え、三重県産の個体については、3月12日に 10°C と 15°C のチャンバーへ入れる処理区を追加した。なおチャンバー内の光条件は、昼光色蛍光灯による人工照明であり、冬芽の位置で $250\sim 350\text{lux}$ になるように調節した。

供試個体をチャンバーへ入れる際、個体に着生している葉の全てを除去した。なお本章では、肉眼で葉が明確に確認できる状態を開葉とした。

また、上述した同じ種子から同じ方法で育てた1年生苗を用い、両産地冬芽の開葉後の伸長におよぼす低温処理の影響についての実験を、1998年から1999年にかけて行った。深褐色になった沖縄県産イイギリの冬芽を、15個体ずつ 5°C 、 10°C 、 12°C 、 15°C の低温連続光下(250lx)に70日間おいた後、 25°C 連続光下(500lx)に移動し、冬芽の開葉後の伸長経過を調べた。深褐色になった三重県産の冬芽を、15個体ずつ 5°C 、 10°C 、 15°C の低

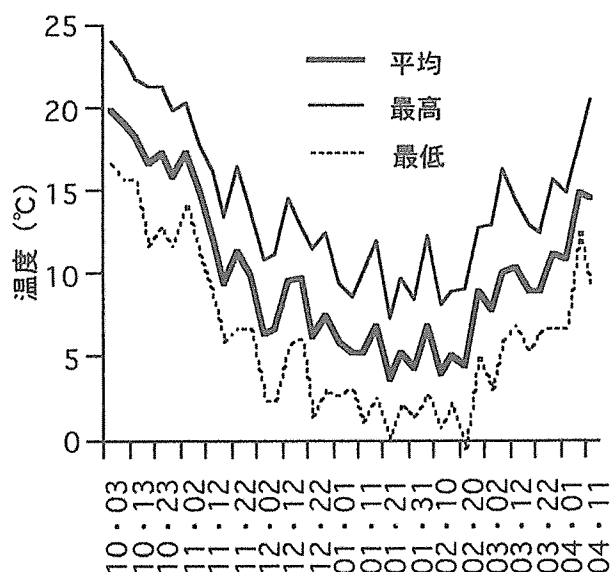


図-2-1. 津市の平均気温の変化

温連続光下(250lx)に20日、40日、100日間おいた後、25℃の連続光下(500lx)に移動し、冬芽の開葉後の伸長経過を調べた。

2・3 結果

1. 野外における冬芽の形成、開葉経過と越冬状況

図-2-2に、津市の野外における両産地イイギリ当年生苗の冬芽の形成経過を示した。9月中旬から冬芽が形成され、10月上旬になると平均2.5のステージに達し、10月下旬になるとすべて4のステージに達した。産地間で差はみられなかった。

図-2-3に、当年生苗の冬芽の開葉経過を示した。3月10日には、両産地の冬芽は未展開の状態であっ

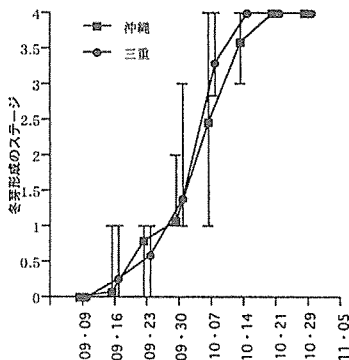


図-2-2. 野外におけるイイギリの頂芽形成のステージ

冬芽形成は5つのステージに分けた:

- 0: 芽鱗が形成されていなかった,
- 1: 芽鱗がまだ包み重なっていないかった,
- 2: 芽鱗が包み重なったが冬芽の色が緑色であった,
- 3: 冬芽が緑褐色になった,
- 4: 冬芽が深褐色になった。

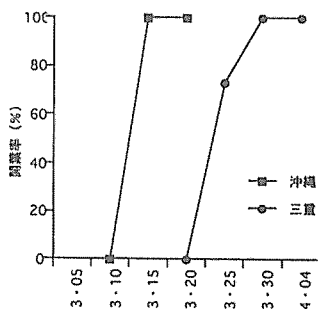


図-2-3. 野外におけるイイギリ当年生苗の冬芽の開葉率

た。しかし、沖縄県産個体の冬芽はその2~3日後には開葉し、さらにその2~3日後の3月15日には開葉率が100%に達した。これに対して、三重県産のものでは沖縄県産よりも10日ほど遅い3月25日に急激に開葉が始まり、その5日後の3月30日には100%の開葉率になった。

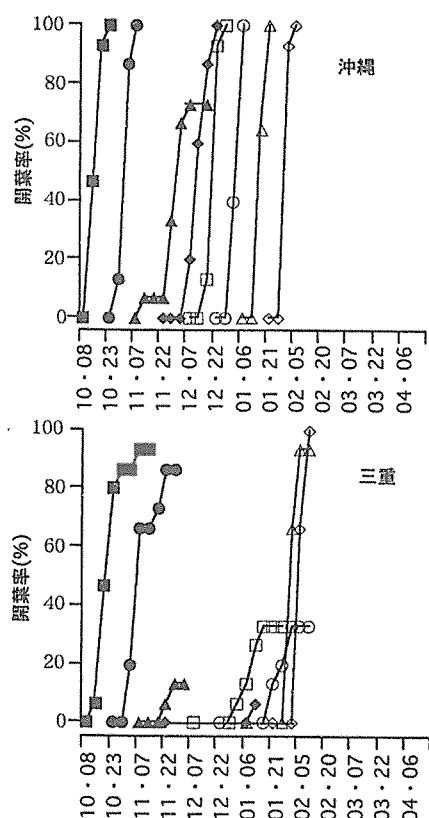
沖縄県産イイギリ冬芽は、三重県産イイギリ冬芽と同じく全個体の冬芽が開葉し、冬季の野外の低温で枯れることはなかった。

2. 各時期に野外から25℃に移したイイギリ冬芽の開葉および伸長経過

図-2-4に、10月8日から1月21日までの間、15日間隔で野外から25℃連続光のチャンバーへ移した両産地の供試個体の冬芽の開葉経過を示した。

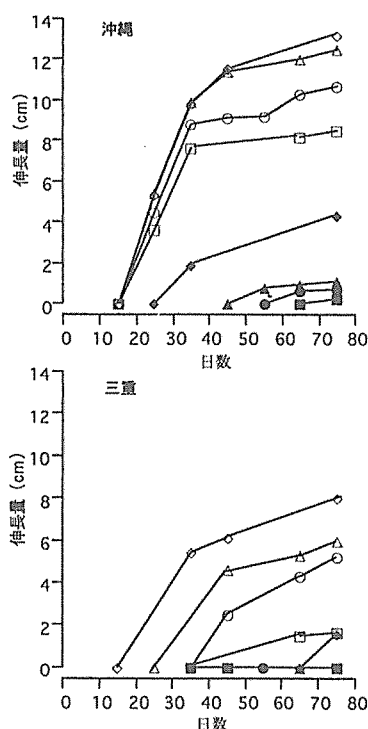
沖縄県産個体では、11月7日搬入区における最終開葉率の73.3%をのぞき、いずれの処理区とも100%の最終開葉率となった。また、11月7日と11月22日搬入区をのぞいた処理区では、搬入後5~10日後には開葉し、搬入後15日目にはほぼ100%の開葉率となった。これに対し、11月7日および11月22日搬入区では、搬入後30日目に最大値に達した。この結果は、三重県で生育させた沖縄県産個体の冬芽が、11月初旬から中旬にかけ、他の時期よりも25℃条件下で開葉しにくい生育ステージにあることを示している。

三重県産個体の冬芽の開葉経過をみると、10月8日、10月23日、1月6日ならびに1月21日搬入区では、チャンバーへ搬入後それぞれ20日目、15日目には開葉し、その後5日から15日間で80%を上回る開葉率に達した。これに対し、11月7日から12月22日の間にチャンバーへ搬入した処理区における最終開葉率は、いずれも40%以下であった。さらにこれらの処理区では、前述の10月8日、10月23日、1月6日および1月21日の4つの搬入区よりも、開葉までの所要日数が大きくなる傾向がみられた。この結果、三重県産個体の冬芽は、



図一2-4. 10月から1月までの各時期に25℃の条件下に搬入したイイギリ苗の冬芽の開葉率

—■— 10・08 —●— 10・23 —▲— 11・07
—◆— 11・22 —□— 12・07 —○— 12・22
—△— 01・06 —◇— 01・21



図一2-5. 10月から1月までの各時期に25℃の条件下に搬入したイイギリ苗の伸長長

—■— 10・08 —●— 10・23 —▲— 11・07
—◆— 11・22 —□— 12・07 —○— 12・22
—△— 01・06 —◇— 01・21

11月7日から12月22日の間、その前後の時期よりも25℃の温度条件下で開葉しにくい生育ステージにあるといえる。

三重県産個体の冬芽は、10月23日以降徐々に25℃条件下で開葉しにくくなり、11月22日頃にはほとんど開葉できなくなった。しかし、1月6日以降冬芽は再び開葉しやすい状態に変化した。このような冬芽の温度に対する反応の変化は、永田(47)のいう「開芽可能最低温度」が、冬季の野外での低温遭遇によって低下したためと考えら

れる。すなわち、25℃条件下における最終開葉率が40%以下であった11月7日から12月22日の搬入区での開葉可能最低温度は、少なくとも60%以上の個体においては、25℃よりも高温であつたことになる。

さらに野外での育成期間が長くなるほど、25℃条件下で開葉する冬芽の割合が増加し、同時に搬入から開葉開始までの所要日数が短縮される傾向があることから、開葉可能最低温度は野外の低温の遭遇期間が長くなるにしたがって低下したといえる。

同様のことは沖縄県産の冬芽でもいえるが、沖縄県産の個体の方が開葉しにくい期間は短く、またより短い期間の低温の遭遇によって、冬芽の開葉可能最低温度に低下がみられた。さらに同じ搬入時期では、沖縄県産個体の冬芽の方が三重県産のものよりも早く開葉する傾向がみられた。

図一2-5に、10月8日から1月21日までの間、15日間隔で野外から25℃連続光のチャンバーへ移した両産地冬芽の開葉後の伸長経過を示した。

沖縄県産の個体では、10月8日から11月7日までの搬入区では開葉後ほとんど伸長しなかった。一方11月22日以降の搬入区では、伸長速度、伸長量とも急に大きくなった。1月21日の搬入区での伸長量は、1月6日の搬入区と大きく変わらなかった。

三重県産の個体は、10月8日から11月7日までの搬入区では開葉後全く伸びなかった。また11月22日と12月7日搬入区では、開葉した個体の伸長量が2 cm以下であったが、12月22日の搬入区から伸長量が急激に増加した。

このように、沖縄県産の個体は三重県産の個体と同じく、芽が開いて開葉しても主軸が伸びない時期があった。ただし、同じ搬入時期のものを比較すると、沖縄県産個体の冬芽の方が三重県産よりも1カ月ほど早く伸長を始め、伸長量も多かった。

3. 15℃恒温条件下における開葉と伸長経過

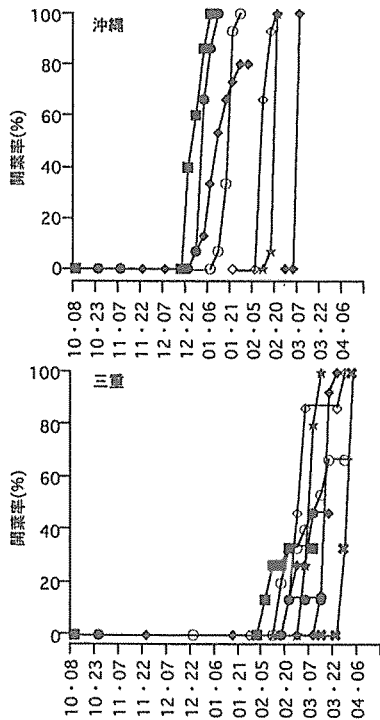


図-2-6. 10月から3月までの各時期に15℃の条件下に搬入したイイギリ冬芽の開葉率

—■— 10・08 —●— 10・23 —◆— 11・22
—○— 12・22 —◇— 01・21 —★— 02・10
—◇— 02・25 —×— 03・12

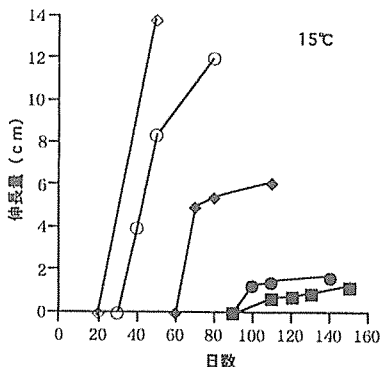


図-2-7. 10月から1月までの各時期に15℃の条件下に搬入した沖縄県産イイギリ苗の伸長量

—■— 10・08 —●— 10・23 —◆— 11・22
—○— 12・22 —◇— 01・21

図-2-6には、10月8日以降、15日および30日間隔で、野外から15℃連続光のチャンバーへ移した両産地の供試個体の冬芽の開葉経過を示した。

沖縄県産の個体は、2月10日と2月25日に搬入したものは、搬入後15日で100%の開葉率に達したが、それ以前の搬入区では搬入後15日で開葉するものはなかった。この結果、2月10日以前は明らかに15℃条件下で開葉しにくいことがわかる。また、これら開葉の遅れた処理区の中で、11月22日搬入区では最終開葉率は80%にとどまり、他の搬入区よりも低かったことから、この時期は15℃条件下において沖縄県産個体の冬芽がもっとも開葉しにくい時期であると考えられた。この結果は、前述の25℃搬入区の結果と一致した。

一方、三重県産個体の冬芽の開葉経過をみると、10月8日から11月22日搬入区では、搬入から開葉までの所要日数が長いことに加え、最終開葉率が50%以下と非常に低くなった。なかでも、10月23日搬入区においては、最終開葉率は12%であった。これに対し、1月21日搬入区では、搬入後30日の開葉率が50%にまで上昇することに加え、70日後には100%の開葉率となった。さらにそれ以降の搬入区では、15℃条件下に搬入した後速やかに開葉を始め、短期間で100%の開葉率に達した。これらの結果から、三重県産の個体でも沖縄県産と同様、15℃条件下で開葉しにくい期間があることがわかった。しかしその期間は、25℃搬入区の結果とは若干異なり、10月8日から12月22日であった。また、同じ搬入時期を比較すると、沖縄県産個体の方が三重県産のものよりも早く開葉する傾向がみられた。この結果は、25℃搬入区と同じ傾向であった。

次に、沖縄県産個体の伸長は、10月搬入区では2 cm以下であったが、11月22日搬入区以降、伸長量は大きくなり、伸長速度も速くなった(図-2-7)。三重県産の個体では、10月搬入区においては全く伸長しなかった。

4. 10℃恒温条件下における開葉経過

図-2-8には、10月8日以降、15日および30日間隔で、野外から10℃連続光のチャンバーへ移した両産地の供試個体の冬芽の開葉経過を示した。

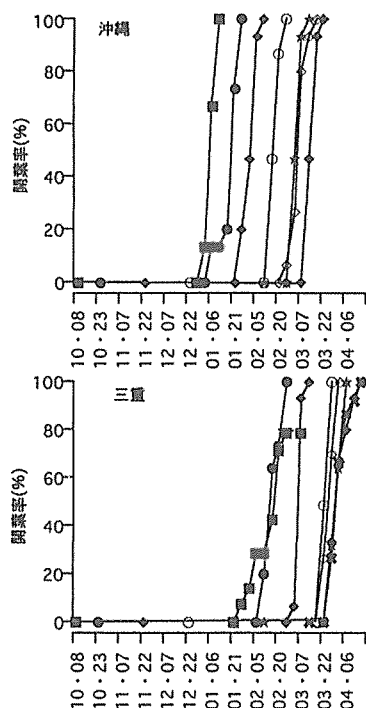


図-2-8. 10月から3月までの各時期に10℃の条件下に搬入したイイギリの冬芽の開葉率

—■— 10・08 —●— 10・23 —◆— 11・22
—○— 12・22 —◇— 01・21 —★— 02・10
—◆— 02・25 —×— 03・12

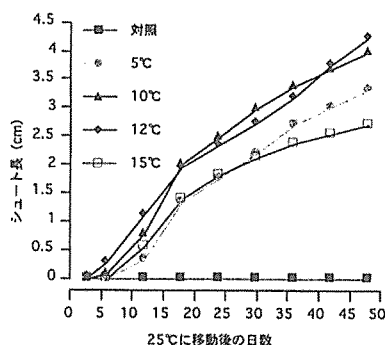


図-2-9. 25℃における70日間の低温処理をした沖縄県産イイギリ冬芽の開芽後のシュート長

は、三重県産個体の冬芽でもみられた。しかし、同時期に10℃条件下に搬入した場合、両産地の個体を比較すると、三重県産の方が沖縄県産よりも開葉が遅れること、10月8日搬入区では最終開葉率が100%に達しなかった点で、沖縄県産とは異なった。

これらの結果は、産地の違い、搬入時期の違いにも関わらず、10℃条件下ではほぼ100%の開葉率となることを示している。しかし、両産地の個体とも、2月10日以降の搬入区では、それ以前の搬入区のものより開葉までの所要日数が短縮されたことから、10℃の条件下においては、1月下旬まではそれ以降よりも開葉しにくい状況にあると判断できる。

5. イイギリ冬芽の開葉後の伸長におよぼす低温の影響

図-2-9に、沖縄県産イイギリ冬芽の開芽後のシュート長におよぼす5℃、10℃、12℃、15℃の70日間の低温処理の影響を示した。

低温処理をしなかった個体の冬芽は全く伸長しなかったのに対して、5℃から15℃までの低温処理を70日間を行うと、伸長するようになった。10℃と12℃の低温処理によって、48日目のシュート長はそれぞれ4.0、4.2cmに達した。10℃の低温処理をした個体の冬芽の開芽後のシュート長は、12℃の低温処理

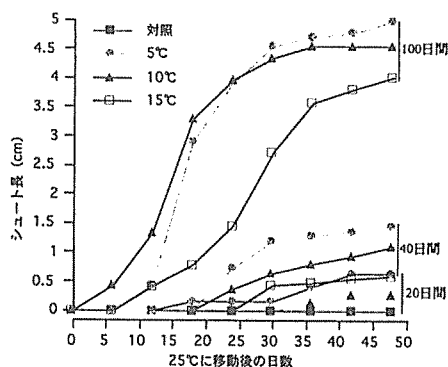


図-2-10. 25℃における低温処理をした三重県産イイギリ冬芽の開芽後のシュート長

のものと変わらなかった。5℃と15℃の低温処理の場合、48日目のシュート長はそれぞれ3.3、2.7cmに達した。5℃の低温処理をした個体の冬芽の開芽後のシュート長は、15℃の低温処理のものと大きく変わらなかった。このように、10℃と12℃の低温処理をした個体のシュート長は、5℃と15℃の低温処理のものよりも大きかったことが明らかとなった。これらの結果から5℃から15℃の低温は、冬芽の伸長に効果があることがわかった。

図-2-10に、三重県産イイギリ冬芽の開芽後のシュート長におよぼす20日、40日、100日間の5℃、10℃、15℃の低温処理の影響を示した。

低温処理をしなかった個体の冬芽は、全く伸長しなかった。20日間の5℃、10℃と15℃の低温処理をした個体でも、冬芽の開芽後の伸長がほとんどみられなかった。40日間以上の低温処理では伸長がみられ、低温処理の期間の増加にしたがってシュート長は大きくなった。5℃と10℃の100日間の低温処理をした個体の冬芽の48日目のシュート長は、それぞれ5.0、4.6cmに達した。これに対して、15℃の低温処理をした個体の48日目のシュート長は4.0cmであり、5℃と10℃の低温処理のものよりも小さかった。すなわち、15℃の低温効果は、5℃と10℃よりも弱かった。

2・4 考察

沖縄県産イイギリの苗は、三重県産のものと同じく津市の野外で初霜が降りる前に冬芽を作り、越冬して枯れる個体はなく、春の3月になってから開芽したことから、両産地の個体とも冬芽は休眠に導入されたと考えられた。また、25℃の温度条件下においては、10月8日から11月7日に搬入した沖縄県産個体では冬芽が開いても主軸が伸びず、春のような正常な成長がみられなかった。すなわち、沖縄県産イイギリ冬芽は、三重県産と同じく冬休眠に導入されたと考えられた。また、両産地の冬芽は低温を経過しないと伸長できないことから、両産地冬芽の冬休眠は、低温によって解除されたと考えられた。つまり、凍結の危険性がない亜熱帯域の北部に分布するイイギリ個体は、温帯樹木でみられる冬ごもりの機構「休眠」を獲得していた。したがって、両産地のイイギリには、冬芽の冬休眠導入の有無から生態型の分化が起こらなかったといえる。一方、冬休眠期の開始時期は産地間で差がなかったが、冬休眠期の終了時期は、沖縄県産が11月上旬、三重県産が12月上旬であり、沖縄県産冬芽の冬休眠期は、三重県産よりも1ヶ月ほど短かった。また、冬芽の休眠を醒ます温度は、10℃が効果的であることは両産地とも共通であったが、5℃の効果は三重県産の冬芽にとって10℃の効果と同じであったのに対して、沖縄県産の冬芽にとっては10℃の効果よりもやや弱かった。両産地冬芽とも、15℃の効果は10℃よりも弱かった。冬芽の休眠を醒ます効果的な低温範囲は、両産地の間に大きく変わらなかった。これらの結果から、沖縄県産冬芽の冬休眠は、三重県産よりも短期間の低温によって解除され、三重県産ほど深くなかったと考えられる。すなわち、冬芽の休眠の有無からみた生態型の分化が認められないものの、休眠の深さからみた地域個体群の分化が起こったといえる。以上のことから、イイギリは、凍結の危険性がない亜熱帯北部から冬休眠を獲得し、さらに低温要求量の高い個体群が北上し、凍結の危険性がある温帯にまで分布域を広げたものと推察された。

各時期に25℃に搬入した両産地イイギリ冬芽の開葉結果をみると、開葉と開葉後の伸長が同時に進行しないステージ（すなわち開葉しても伸びない）が存在することが明らかとなった（図-2-4、図-2-5）。つまり、多くの樹木で普通みられる冬芽の開芽にともなう葉の展開と伸長の同時進行が、イイギリではみられない時期があった。このことは、イイギリ冬芽の葉原基の展開と伸長が、異なった抑止原因による生理現象である可能性を示唆している。

いずれの温度条件下でも、1月21日以降に搬入したものは、それ以前に搬入したものよりも早く開葉して伸長を始め、さらに伸長量も大きくなったことから、冬の日平均5℃～10℃の低温（図-2-1）にさらされることによって、両産地イイギリの休眠が次第に解除されていったと考えられる。1月の25℃搬入区では、沖縄県産イイギリの伸長量が最大に達したことから、沖縄県産のイイギリ冬芽の休眠は、1月下旬になると25℃で完全に解除されたと判断される。

ポプラの冬芽は、津市の野外において8月下旬に形成され、9月上旬に深褐色になるが(37,44)、イイギリの冬芽は9月中旬から形成され始め、深褐色になるのは10月下旬であった。イイギリ冬芽の形成時期は、ポプラより遅いことが明らかである。このことが、イイギリの分布域をさらに高冷地にまで広げられない制限要因の一つである可能性が示唆された。

沖縄本島と奄美大島産のタブノキの冬芽は、津市の野外で冬に開芽し枯れる個体が多かったことから、亜熱帯域に分布している常緑広葉樹タブノキは休眠に入らないといわれている(46)。同じ地域に分布する落葉樹イイギリ冬芽は、冬休眠に導入されたことから考えると、落葉樹は常緑樹よりも冬休眠を獲得しやすい可能性がある(2)。落葉樹イイギリは、凍結の危険性がない亜熱帯の北部において冬休眠を獲得しているにも関わらず、シラカンバ(*Betula mandshurica*)やオノエヤナギ(*Salix sachalinensis*)などの落葉樹と異なり、主に暖地に分布し、冷温帯や亜寒帯には分布を広げていない(18)。そこで、イイギリ冬芽の休眠特性と他の北方系樹種の休眠との違いを明らかにするために、以下の第3章において、イイギリの休眠導入の要因について検討した。

2・5 摘要

亜熱帯と温帯にまたがって分布する落葉広葉樹イイギリの休眠獲得と分布の関連を明らかにする目的で、沖縄県産イイギリを凍結の危険性がある三重県津市の野外で育苗し、冬芽の形成時期、越冬状況、開芽時期および各温度における開葉および伸長経過を、三重県産イイギリと比較しながら調べた。さらに、両産地の冬芽の開芽後の伸長におよぼす低温の影響についても検討した。その結果、沖縄県産イイギリは三重県産イイギリと同じく、津市の野外で越冬可能であり、野外の日平均5℃～10℃の低温に相当期間遭遇してから開葉、伸長がはじめて可能となることがわかった。25℃の条件下では、春にみられる開葉にともなう節間伸長がみられない時期が存在した。これらのことから、沖縄県産イイギリ冬芽は三重県産と同じく冬休眠に導入されたことが示唆された。ただし、沖縄県産の冬芽は三重県産よりも開葉、伸長しにくい期間は短く、休眠解除のための低温要求量が少なかったことから、沖縄県産冬芽の休眠は三重県産よりも浅いと判断された。このように、冬休眠導入の有無から、イイギリでは生態型の分化が認められなかった。ただし、休眠の深さは両産地で異なることから、地域個体群の分化が起こったと考えられる。すなわち、イイギリは、地域個体群の分化によって分布域を温帯にまで広げたと推察される。

第3章 イイギリの伸長停止を誘導する環境要因

3・1 はじめに

多くの樹種では、産地から離れたところに植栽された場合、伸長停止の遅れによる初霜の害、逆に早期の伸長停止による生育不良などが起こる(1,58,71,72)。したがって樹木の自然分布は、伸長停止を引き起こす要因に影響されていると考えられる。異なる産地のイイギリの伸長停止に及ぼす要因を明らかにすることは、イイギリの分布域を制限する要因の解明にもつながる。

樹種および産地の違いによって、環境要因に対する反応性は異なる(4,5,6,13,14,15,19,20,25,51,53,58,59,71,72,80,82,89,90)。沖縄、高知、三重、京都産のイイギリを用いた産地比較試験の結果、伸長経過の相違から沖縄型と四国・本州型に分けられている(53)。しかし、イイギリの伸長停止を誘導する環境要因については明らかにされていない。冬休眠に導入されたイイギリの伸長停止を引き起こす要因を明らかにすることは、イイギリの休眠特性を解明するために重要である。そこで本章では、亜熱帯域に分布する沖縄県産イイギリの伸長停止に及ぼす日長、温度、土壌養分等の環境要因の影響を、三重県産イイギリ苗と比較しながら検討した。

3・2 材料および方法

実験には、第2章と同じ種子を使用した。供試個体は播種から後述するそれぞれの実験処理開始までの期間、三重大学構内にある圃場で育成した。

実験 3-1

1996年7月2日、樹高が4 cm程度までに育った当年生苗を選抜し、用土(マサ土、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した)を満たした直径16 cmの素焼き鉢に1個体ずつ植え付けた。1996年8月14日から、樹高が12 cm程度まで育った両産地の当年生苗を、8、12、14、16時間日長条件下で生育させ、これらの供試個体のシュートの伸長経過を調べた。

日長処理は、午前8時30分から午後4時30分までの8時間を野外の自然光のもとで行い、その後は暗箱を用いた。8時間より長い日長の補光は、昼光色蛍光灯で行った。また補光は、供試個体上部で1000lxになるように調節した。

施肥条件は、窒素、リン酸、カリウムの濃度をいずれも200ppmに調整した液肥(ハイポネックスジャパン社製)を1個体あたり、10日に1回25ccを与えるもの(以下、25cc)と、5日に1回、50ccを与える(以下、50cc)ものとした。

処理区は、上記の8、12、14、16時間日長のそれぞれの日長条件に、25ccと50ccの施肥条件を設け、8処理区とした。各処理区の供試数は10本とした。

温度条件は、最低気温が18℃以上の時には温度制御は行わなかったが、これより気温の低下する場合には、最低気温が18℃以上になるように制御した。

観察は5日ごとに行い、全供試個体のシュート長の測定とシュートの伸長停止時期を調査した。

実験 3-2

1997年4月15日、樹高が15 cm程度までに育った個体を選抜し、用土(マサ土、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した)を満たした直径27 cmの素焼き鉢に5個体ずつ植え付けた。1997年6月15日から、樹高が20 cm程度まで育った1年生苗を、8、12、14、16、18、20、24時間日長条件下で生育させ、これらの供試個体のシュートの伸長経過および展開葉数を調べた。各処理区の供試個体数は15個体とした。

施肥条件は、実験1と同じ濃度の液肥(ハイポネックス水溶液)を1鉢あたりに、一週間に1回350cc与えた。観察は一週間毎に行い、全供試個体のシュート長、シュート長の伸長の停止時期、展開葉数(葉の展開数)、葉の展開の停止時期を調査した。日長処理の方法および温度の制御は、実験3-1と同じにした。

実験 3-3

1997年4月15日、樹高が15cm程度までに育った個体を選抜し、用土（マサ土、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した）を満たした直径27cmの素焼き鉢に5個体ずつ植え付けた。1997年7月15日から、樹高が30cm程度まで育った1年生苗を、25℃恒温の自然採光型のグロースチャンバーを用い、自然日長と24時間日長に調節した条件と野外の温度条件下で自然日長と24時間日長に調節した条件で生育させ、これらの供試個体のシュートの伸長経過および展開葉数を調べた。各処理区の供試個体数は15個体とした。

日長処理は自然光を利用して行った。24時間日長処理の場合は、自然光に加え、午後4時30分から午前8時30分まで昼光色蛍光灯で補光を行い、供試個体上部で500lxになるようにした。

施肥条件および観察方法は、実験3-2と同様にした。

実験 3-4

1997年7月18日から10月28日まで、15～20日間隔で、野外条件下で生育させた1年生苗から茎頂部を5個体ずつ採取した。採取したサンプルは、FAA固定液（ホルマリン：酢酸：70%アルコール＝5：5：90，v/v）で24時間以上固定した後、一昼夜水洗して、エタノールとブタノールのシリーズで脱水し、パラフィン（融点52～54℃：56～58℃のパラフィン＝1：1）で包埋した。作成したパラフィンプロックから、回転式ミクロトームを用いて厚さ10μmの茎頂部の横断面の連続切片を作成後、サフラニンとファストグリーンで二重染色して観察用のプレパラートを作成した。観察には光学顕微鏡を用い、作成したプレパラート上で確認された葉原基数を計測した。

実験 3-5

1998年2月26日、沖縄県産イイギリ当年生苗（平均樹高は約8cm）と三重県産イイギリの1年生苗（平均樹高は約22cm）各15個体を、温度18℃以上、日長を12時間に調節した温室内に搬入し、両産地苗の冬芽の展開葉数と伸長停止の経過を5日ごとに観察した。それと同時に、実験3-4と同じ方法で冬芽に存在する葉原基数を計測した。日長処理の方法は、実験3-1と同じにした。

実験 3-6

1998年5月19日、沖縄県産イイギリ1年生苗15本を、それぞれ10℃/25℃（10℃21時間、25℃3時間、日長21時間）、25℃恒温自然日長、30℃/25℃（30℃13時間、25℃11時間、13時間日長）のグロースチャンバーで生育させ、苗の伸長経過と展開葉数を1週間ごとに観察した。10℃/25℃の日長の制御は太陽光を利用し、午前4時30分から8時30分までと午後4時30分から午前1時30分までの時間帯に昼光色蛍光灯を用いて補光を行った。30℃/25℃の場合も主明期には太陽光を利用し、午後4時30分から午後9時30分の時間帯に昼光色蛍光灯を用いて補光を行った。照度は、苗の上部で500lxになるように調節した。

3・3 結果

1. 日長および肥料がイイギリ苗の伸長停止に及ぼす影響（実験3-1）

図-3-1に、施肥条件と8, 12, 14, 16時間の各日長を組み合わせた条件下で生育させた個体の伸長経過を示した。

各処理区の伸長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、25ccの場合には、8時間日長が

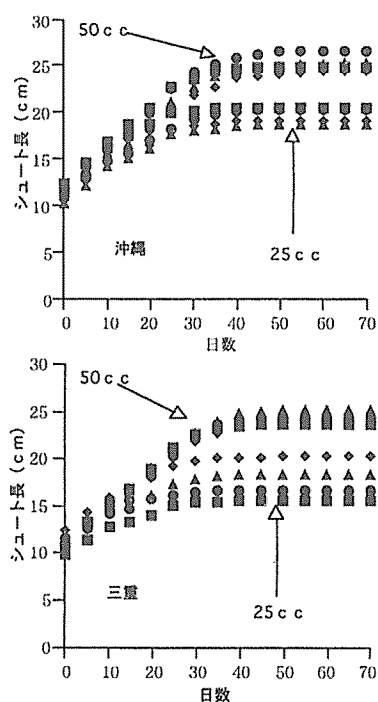


図-3-1. 当年生イイギリの苗のシュート長に及ぼす日長と肥料の影響

■—8 h, ●—12 h, ▲—14 h, ◆—16 h
図中の数字は、1000倍に希釈したハイポネックス(N:P:K=20:20:20)液体肥料の量を示す。

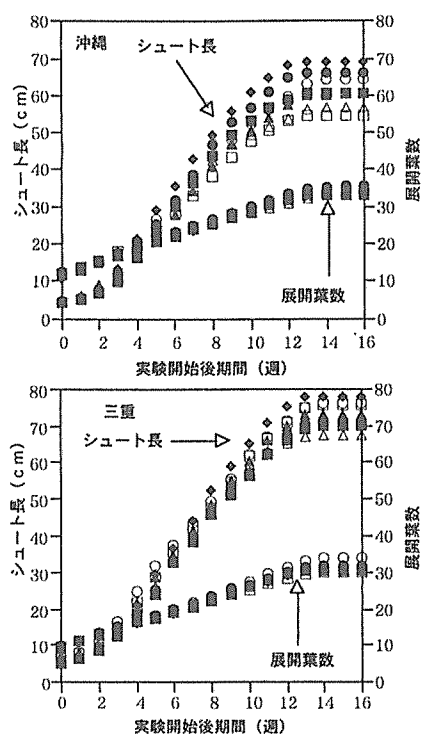


図-3-2. イイギリの展開葉数とシュート長に及ぼす日長の影響

■—8 h, ●—12 h, ▲—14 h, ◆—16 h,
□—18 h, ○—20 h, △—24 h

処理開始後32.5, 32.5日目, 12時間日長が40.0, 35.0日目, 14時間日長が37.5, 35.0日目, 16時間日長が40.0, 35.0日目, 50ccの場合には, 8時間日長が40.0, 40.0日目, 12時間日長が47.5, 45.0日目, 14時間日長が45.0, 40.0日目, 16時間日長が45.0, 40.0日目であった。

25ccと50ccの施肥条件を比較すると, 両産地ともすべての日長条件において, 25ccで伸長停止の時期が早くなった。また, 同一の施肥条件下では, 各日長時間で両産地の伸長停止時期に大きな差はなかった。さらに同じ施肥条件, 日長条件の場合には, 両産地個体の

伸長停止時期にも大きな差はなかった。

各処理区のシュート長は, 沖縄県および三重県産個体でそれぞれ25ccの場合には, 8時間日長が20.7, 15.7cm, 12時間日長が20.6, 16.8cm, 14時間日長が18.9, 18.5cm, 16時間日長が19.3, 20.4cm, 50ccの場合には, 8時間日長が24.9, 23.7cm, 12時間日長が26.7, 24.5cm, 14時間日長が25.5, 25.3cm, 16時間日長が24.7, 23.8cmであった。施肥条件25ccの場合, 三重県産個体の8および12時間日長のシュート長がやや小さかったのを除き, 両産地個体ともに, 日長間で, シュート長に大きな差はなかった。一方, 25ccと50ccの施肥条件を比較すると, すべての日長条件において, 両産地個体ともに50ccの条件でシュート長が大きくなった。

2. 日長がイイギリ苗の葉の展開に及ぼす影響(実験3-2)

図-3-2に, 8, 12, 14, 16, 18, 20および24時間日長条件下で生育させたイイギリ一年生苗の葉の展開と伸長停止の経過を示した。

各処理区で, 展開葉数は, 沖縄県および三重県産個体でそれぞれ, 8時間日長が33.8, 30.9枚, 12時間日長が35.9, 32.3枚, 14時間日長が34.4, 32.2枚, 16時間日長が34.9, 31.2枚, 18時間日長が33.9, 30.4枚, 20時間日長が34.9, 34.1枚, 24時間日長が33.3, 31.2枚であった。いずれの日長条件でも, 展開葉数に差はなかった。また, 各処理区における葉の展開の終了時期は, 沖縄県および三重県産個体でそれぞれ, 8時間日長が処理開始後14, 13週目, 12時間日長が14, 13週目, 14時間日長が14, 13週目, 16時間日長が14, 13週目, 18時間日長が14, 13週目, 20時間日長が14, 14週目, 24時間日長が14, 13週目

目であり、いずれの日長条件でも、葉の展開の停止時期に差はなかった。このことから、両産個体ともに、葉の展開の停止時期および葉の展開速度は、日長の影響を受けないことが明らかになった。

一方、各処理区の伸長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ8時間日長が処理開始後14, 14週目, 12時間日長が13, 14週目, 14時間日長が13, 13週目, 16時間日長が13, 13週目, 18時間日長が13, 14週目, 20時間日長が14, 14週目, 24時間日長が13, 13週目であった。実験3-1の結果と同様、いずれの日長条件下でも、両産地間で伸長停止時期に大きな差はなかった。また、各処理区のシュート長は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ8時間日長が60.9, 70.3cm, 12時間日長が66.5, 71.5cm, 14時間日長が60.7, 73.5cm, 16時間日長が69.6, 78.2cm, 18時間日長が54.9, 76.1cm, 20時間日長が64.7, 76.3cm, 24時間日長が56.9, 67.6cmであった。

展開葉数、葉の展開の停止時期、伸長停止の時期は、同じ日長条件の場合には、両産地個体間に大きな差はなかった。ただし、シュート長については、すべての日長条件下で、三重県産の個体が沖縄県産の個体よりも大きくなった。

3. 温度がイイギリ苗の伸長停止時期に及ぼす影響 (実験3-3)

図-3-3に、7月15日から、25℃24時間日長、25℃自然日長、野外24時間日長、野外自然日長の4条件下で生育させたイイギリの伸長停止と葉の展開の経過を示した。

各処理区の伸長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、25℃24時間日長区で8月21日、8月19日、25℃自然日長区で8月20日、8月19日、野外24時間日長区で9月18日、9月16日、野外自然日長区で9月9日、9月2日であった。伸長停止時期は、25℃24時間日長区と25℃自然日長区で他の区よりも早くなった。

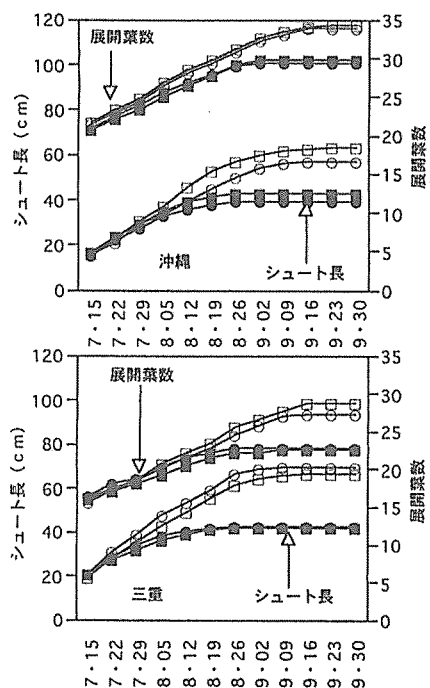


図-3-3. イイギリの展開葉数とシュート長に及ぼす温度と日長の影響

■—25℃24h日長処理区, ●—25℃自然日長処理区,
□—野外24h日長処理区, ○—野外自然日長処理区

各処理区の葉の展開の停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、25℃24時間日長区で8月26日、8月26日、25℃自然日長区で8月26日、8月26日、野外24時間日長区で9月16日、9月16日、野外自然日長区で9月16日、9月9日であった。葉の展開の停止時期も、25℃24時間日長と25℃自然日長区で早くなった。

図-3-4に、処理期間中の三重県津市における野外の気温

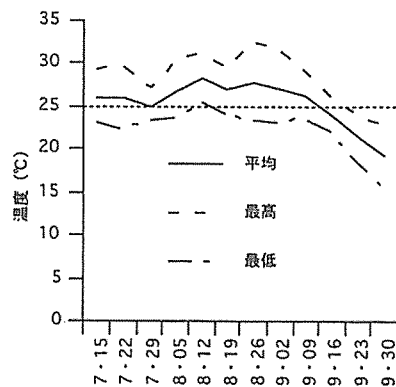
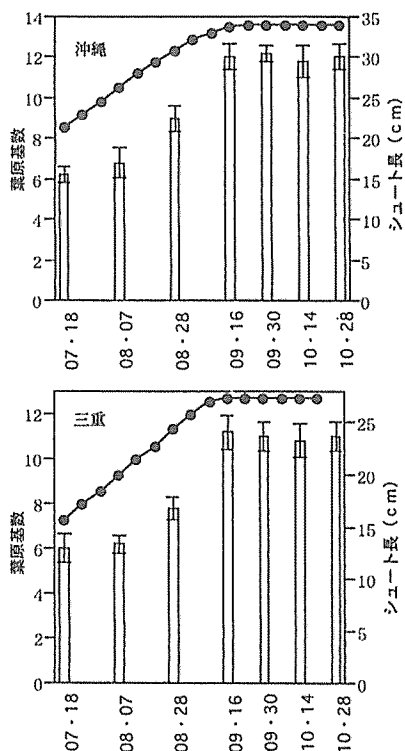


図-3-4. 1997年7月15日から9月30日までの津市野外の週平均気温の変化

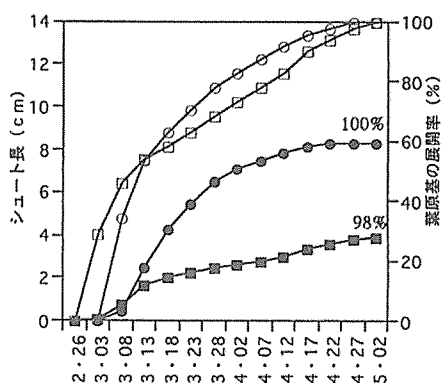
の変化を示した。処理開始から、両産地個体が伸長停止と葉の展開を終了する(9月上旬)までの平均気温は25℃以上であり、野外24時間日長区および野外自然日長区の温度は、25℃24時間日長区と25℃自然日長区と比較して高かったことがわかる。

以上の結果から、伸



図一3-5. 各時期におけるシュート長と葉原基数の変化

● シュート長 □ 葉原基数



図一3-6. 野外から温室内に移動した沖縄県産（当年生）と三重県産（一年生）イイギリ冬芽のシュート長と葉原基の展開率

□ 沖縄（芽にある葉原基の展開率）
■ 沖縄（シュート長）
○ 三重（芽にある葉原基の展開率）
● 三重（シュート長）

図中に示したパーセントは5月2日の時、伸長が停止した個体のしめる割合

長停止時期および葉の展開終了時期は、日長ではなく温度の影響を受けることが明らかになった。

4. 伸長と伸長停止段階における茎頂部に存在する葉原基数（実験3-4）

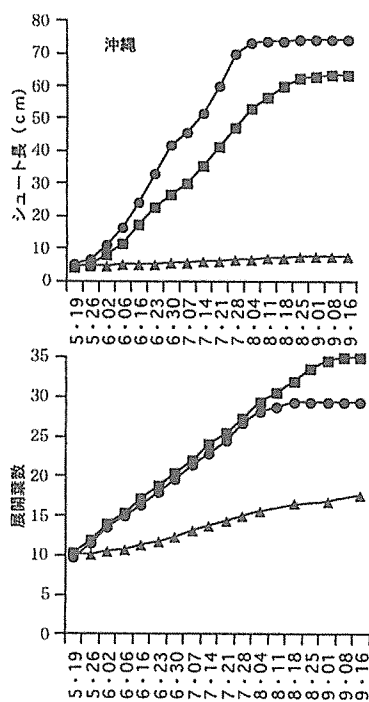
図一3-5に、7月18日から10月28日までの期間、津市の野外で生育させた両産地個体の茎頂部に存在する葉原基数と伸長停止の経過を示した。

各時期の茎頂部に存在する平均葉原基数は、沖縄県産と三重県産個体でそれぞれ、7月18日は 6.4 ± 0.45 , 6 ± 0.63 枚, 8月7日は 6.8 ± 0.75 , 6.2 ± 0.4 枚, 8月28日は 9 ± 0.63 , 7.8 ± 0.75 枚, 9月16日は 12 ± 0.63 , 11.2 ± 0.75 枚であった。9月16日以降、冬芽期の間に葉原基の数は増えなかった。このことから、両産地の個体ともに、伸長成長の続く7月中旬から伸長成長の終了した9月中旬にかけて、茎頂部に存在する未展開の葉原基の数は増加することが示された。

5. 春先の加温が伸長停止に及ぼす影響（実験3-5）

図一3-6に、1998年2月26日に、野外から温度を 18°C 以上、日長を12時間に調節した温室内に搬入した沖縄県産（当年生）と三重県産（1年生）イイギリ冬芽の開芽後の伸長停止と茎頂部にある葉原基数の展開経過を示した。

両産地苗とも、茎頂部にある葉原基の展開率が100%に近づくに伴って主軸の伸長は停止に向かい、葉原基が100%展開すると伸長の停止がみられた。すなわち、春先の加温によって、イイギリ冬芽にある葉原基の展開が促進され、新しい葉原基が作られず、その結果芽に存在する葉原基を展



図一3-7. 異なる温度と日長条件下でのシュート長と展開葉数

$30^{\circ}\text{C}/25^{\circ}\text{C}$ (■) (30°C 13時間, 25°C 11時間, 13時間の日長), 25°C (●) (恒温, 自然日長), $10^{\circ}\text{C}/25^{\circ}\text{C}$ (▲) (10°C 21時間, 25°C 3時間, 21時間日長)

開し尽くしたことによって伸長を停止したと考えられる。

6. 明期の温度が伸長停止に及ぼす影響（実験3-6）

図-3-7に、30℃/25℃（13時間日長，明期温度30℃暗期温度25℃），25℃恒温自然日長，10℃/25℃（日長21時間，明期温度10℃暗期温度25℃）の条件下での伸長と葉の展開経過を示した。

25℃恒温・自然日長下では，主軸の伸長量は30℃/25℃の処理区よりも多かったが，展開葉数はほぼ同じであり，伸長の停止時期は早かった。また10℃/25℃の温度条件下では，シュート長，展開葉数とも少ないが，伸長を停止しない連続的な伸長パターンを示した。

3・4 考察

本章の実験3-1，3-2と3-3の結果から，イイギリ苗の伸長停止時期には日長が影響しないことが明らかになった。また，実験3-3～3-6の結果から，温度条件の違いによって伸長停止時期および成長パターンが異なることが明らかになった。自然条件下において，夏の間に伸長中のイイギリは，シュート頂に5～6枚の葉原基（沖縄のものは三重のものよりも約1枚多い）を持ちながら伸長し，ポプラ型のような連続成長パターンを示す。春先に加温すると，冬芽に存在する葉原基をすべて展開して新しい葉原基をつくれず，短期間で伸長が停止した（実験3-5）。7月中旬から野外の高温条件下に置かれたものよりも，25℃条件下に置かれたイイギリ個体の方が早く伸長を停止した（実験3-3）。5月中旬から，25℃自然日長のグロースチャンバーで生育させた沖縄県産イイギリは，30℃/25℃（日長13時間，明期温度30℃，暗期温度25℃）で生育させたものと比較して同時期の葉の展開速度が変わらなかったが伸長速度が早く，伸長と葉の展開を早めに停止した。さらに，5月中旬から10℃/25℃（日長21時間，明期温度10℃，暗期温度25℃）のグロースチャンバーで生育させた沖縄県産イイギリでは，成長そのものは悪いものの，実験終了まで長期間の連続成長を続けた（実験3-6）。これらのことから，イイギリの伸長停止は，シュート頂端での葉原基形成と節間伸長との相互抑制関係によると考えられた。つまり，25℃条件下に置かれた個体では，伸長の生理活性が大きくなったため葉原基形成の生理活性が抑制され，このことは成長停止を速めた要因と推測される。明期30℃，暗期25℃の条件下に置かれた個体では，伸長の生理活性が25℃条件下ほど増大されなかったものの，葉原基形成の生理活性が徐々に抑制され，比較的長期間の伸長を続けた後伸長停止が誘導された。これに対して，5月中旬から10℃/25℃（日長21時間，明期10℃暗期25℃）条件下に置かれた個体では，葉原基形成と節間伸長とのバランスが維持され，連続的な成長パターンが示された。さらに土壌の貧栄養条件下では，伸長停止が早まった（実験3-1）ことから，節間伸長と葉原基分化との相互抑制関係に栄養条件が関与していたと考えられる。伸長と分化との相互抑制現象は，アカマツの枝無し連続成長（フォックステイル）の人為誘導（43），アカマツ土用芽の発生（23），サザンカの成長継続による開花の遅延（54,55）などで確認されている。また，25℃恒温17時間日長の条件下でのブナ（*F. crenata*）の連続成長（85），夜温25℃/16時間日長条件下でのサンゴジュ（*Viburnum Awabuki* k.）の連続成長（29），短日条件下で，カバノキ属の一種（*B. pubescens*）（82）が10～14日以内に成長停止するなどは，基本的にはこの成長と分化の相互抑制によるものである。

両産地苗の伸長停止時期があまり変わらなかったことから，伸長停止の段階でも，両産地イイギリには生態型の分化が起こっていないものと推察される。このことは，沖縄県産イイギリ苗が津市の気候条

件下において、初霜が降りる前に伸長を停止し、休眠に入ることが可能になっている事実からも裏付けられる。これに対し、伸長停止および休眠導入の段階における日長反応性が異なるヤナギ(19)やシラカンバ(5,19,48)などでは、産地によって、伸長停止および休眠導入の限界日長が異なるため、生育地より高緯度の地域に植栽すると伸長停止や休眠導入時期が遅れる結果、霜害に遭う機会が高くなる。カリフォルニア(北緯33°)からアラスカ(北緯62°)までの北アメリカの西海岸に広く分布しているポプラ(*P. trichocarpa*)がある。それら異なる産地のポプラ苗を、全てボストン近郊(北緯42°)に植えると、高緯度からのポプラは早く伸長を停止し、低緯度からのものは伸長停止が遅れる傾向がみられた(58)。また、北緯39°のアメリカのフランクリンから北緯67°のアラスカまでの各地から採種した *Betula papyrifera* 苗の成長と休眠におよぼす日長と温度の影響が検討された結果、22/14℃においてアラスカ産苗では16時間日長下で75%、14時間日長下で100%の個体が休眠に導入されたが、他の産地の苗では14時間以上の日長条件下ではすべての個体が休眠に導入されなかった(5)。日本に自生しているシラカンバ(*Betula papyrifera* var. *humilis*)では、同じ温度条件下では北海道産の冬芽形成の限界日長は長野県産よりも長いものの、両産地とも15~20℃の暗期温度下での短日効果は大きく、暗期温度が高くても低くても短日効果が弱まることが知られている(48)。

一方、北緯37°付近の長野県産のカラマツ(*Larix leptolepis*)を北緯約43°の北海道中央部へ移植すると、伸長停止が10月上中旬まで遅れた結果、霜害を受けた個体がみられた(1,72)。これに対し、南千島に分布するグイマツ(*Larix gmelini* var. *japonica*)は、分布地よりも南方の北海道へ移植すると、8月下旬から9月上旬頃には成長を停止し、冬芽を形成するため、霜害を受けるようなことはない(1)。

なお、両種は別種ではあるが、容易に人為交配できる。したがって、カラマツとグイマツの種分化は、日長反応性からみた同種内の生態型の分化と同様な意味を持つと判断できる。

またイイギリでは、伸長停止に向かって茎頂端に存在する葉原基数は増加し、伸長を一旦停止すると葉原基の分化も停止したことから、伸長停止は休眠に導入されたことを意味すると考えられる。

3・5 摘要

イイギリが、冬休眠に導入される前段階としての伸長停止を誘導する環境条件を明らかにする目的で、日長、肥料および温度がイイギリの伸長停止に及ぼす影響を調べた。その結果、伸長停止には日長の影響はなく、温度の影響がみられた。25℃の温度条件に置かれたイイギリは、それより高温条件下(例えば30℃/25℃変温)に置かれた場合よりも早く伸長を停止した。野外では、イイギリはポプラ型の連続的な成長パターンを示したが、春先の加温によって、イイギリの冬芽に存在する葉原基は全て展開してから伸長を停止した。イイギリの伸長停止は、日長を除き、温度や肥料などの環境要因に反応して、節間伸長と葉原基分化との相互抑制関係によって誘導されると考えられた。また、両産地イイギリの伸長停止を誘導する環境要因の違いによる生態型の分化は起こっていないことが明らかになった。

第4章 イイギリ冬芽の形成に及ぼす日長の影響

4・1 はじめに

短日条件下で生育させたポプラ (*Populus × euramericana* cv. 'I-214') の冬芽は、短日処理期間が増加するにしたがい、開芽可能最低温度が高くなり、休眠が徐々に深くなっていく (37)。この過程では、冬芽の開芽はシュウカイドウ地上塊茎と同じく (7,31,56)、暗黒条件下でも開芽できる段階から、暗黒条件下では開芽できなくなり、開芽には光が必要である光開芽段階に進み、さらに光があっても開芽できない低温要求の段階に変化する (36,47)。第2章で明らかになったように、25℃の条件下では、10月のイイギリ冬芽は開葉しても伸長できず、11月に入ると沖縄県産イイギリ冬芽は70%が開葉したものの、三重県産のものは90%以上は開葉もできなくなった。この過程は、冬芽は開葉ができて伸長できないことから冬休眠期に属すると考えられるが、開葉からみれば休眠の深さがだんだん変化していた過程と考えられる。この冬芽の変化する過程において、冬芽の外観はどのように変化して生理的な変化と対応しているのか、また秋の短日は冬芽の形成と生理的な変化に影響するかどうかを明らかにすることは、イイギリの休眠特性を解明するために重要である。日長はイイギリの伸長停止に影響を与えないことは、第3章で明らかになったが、もし冬芽の形成と生理的な変化に日長が影響を与えるとすれば、イイギリの分布にも影響する可能性がある。

そこで本章では、両産地イイギリ冬芽の外観的、生理的变化の過程におよぼす日長の影響を明らかにする目的で、沖縄県産イイギリの冬芽形成と冬芽の開芽に及ぼす日長の影響を、三重県産イイギリ苗と比較しながら検討した。

4・2 材料および方法

実験には、実験3-2と同じ苗を用いた。1997年7月20日から、樹高が30cm程度まで育った両産地の1年生苗を、12時間日長と16時間日長に調節した条件下で生育させ、苗の冬芽の形成を5つのステージに分けて一週間ごとに観察した (ステージの判定基準は第2章と同じにした)。同時に、100日、130日、160日間の日長処理を行い、形成された異なるステージの冬芽を、それぞれ25℃連続光下 (昼光色蛍光灯を用い、冬芽上部の照度を約500lxに調整した) に移動し、冬芽の開葉率、展開葉数及び伸長経過を5日ごとに観察した。各処理区の供試数は15個体とした。

また、100日、130日間の日長処理を施した両産地苗の冬芽をそれぞれ5個体ずつ採集し、実験3-4と同じ方法で、冬芽内に存在する葉原基数を数えた。日長処理の方法および温度の制御は、実験3-1と同じにした。施肥条件は実験3-2と同じにした。

4・3 結果

1. イイギリ冬芽の形成に及ぼす日長の影響

図-4-1に、温度を18℃以上、日長を12時間と16時間に調節した温室で育成させたイイギリ冬芽の形

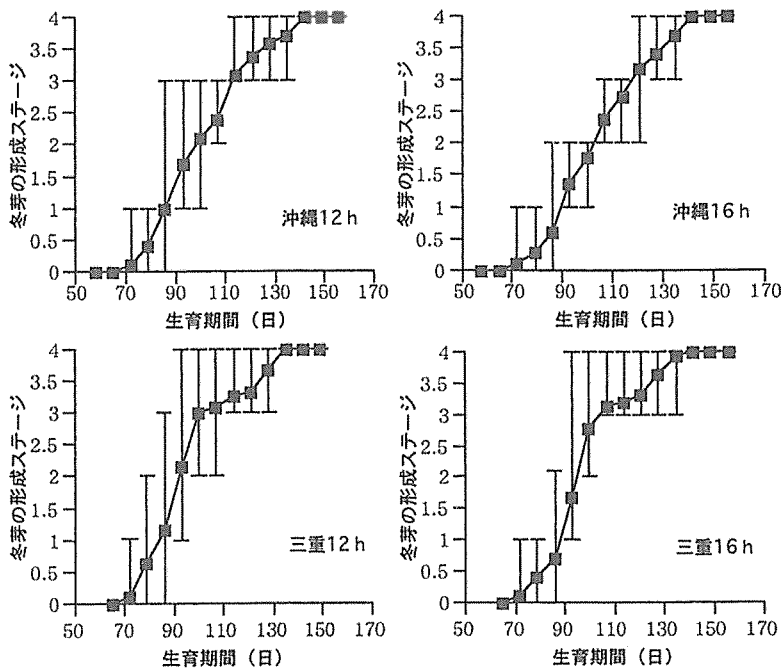


図4-1. 温度を18℃以上に調整した温室で育成させたイイギリ冬芽の形成ステージの推移 (1997年7月20日実験開始)

頂芽の形成は5つのステージに分けて肉眼で判断した。

- 0 : 芽鱗が形成されていなかった,
- 1 : 芽鱗がまだ包み重なっていなかった,
- 2 : 芽鱗が包み重なったが冬芽の色が緑色であった,
- 3 : 冬芽が緑褐色になった, 4 : 冬芽が深褐色になった。

産苗よりも、0のステージの期間が1週間ほど短かった。12時間日長処理を施した冬芽は79日目から形成され始め、100日目に平均約3に、130日目に平均約3.6に、140日目に全ての個体が4のステージに達した。16時間日長処理をした三重県産イイギリ冬芽の形成ステージの進みは、12時間日長処理をしたものとはほぼ変わらなかった。両産地苗の間には、冬芽の形成の速さに差はなかった。

2. 異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の開葉パターン

図4-2に、温度を18℃以上、日長を12時間と16時間に調節した温室で、100日、130日、160日間生育させたイイギリ冬芽の25℃連続光下での開葉経過を示した。

12時間、16時間日長条件下で、実験開始から100日間生育させた沖縄県産イイギリ冬芽(約2のステージに達した冬芽)は早く開葉し、しかも100%開葉した。130日間の12時間日長処理をした冬芽(約3.5のステージに達した冬芽)は、最終開葉率が100%に達したものの、開葉が遅い個体がみられた。これに対して、130日間の16時間日長処理をした冬芽(約3.5のステージに達した冬芽)は、開葉が遅くしかも開葉できない個体もみられた。160日間の12時間日長処理をした冬芽(4のステージに達した冬芽)は、最終開葉率が100%に達したものの、開葉が遅い個体がみられた。一方、160日間の16時間日長処理をした冬芽(約4のステージに達した冬芽)は、100%開葉したものの開葉が遅かった。130日間と160日間の12時間日長処理をした冬芽の開葉率と開葉速度は、16時間日長処理をしたものと差がみられたが、その差は大きくなかった。日長処理の期間を長くすると、沖縄県産イイギリ冬芽は開葉しにくくなった。

12時間、16時間日長条件下で、実験開始から100日間生育させた三重県産イイギリ冬芽(約3のステー

成ステージの推移を示した。

沖縄県産イイギリ苗は、58日目から72日目の間に伸長を停止した個体がみられたものの、まだ托葉が冬芽の芽鱗になっていない段階だった。そこでこのときの冬芽の形成ステージを0とした。12時間の日長処理をした沖縄県産イイギリ冬芽は79日目から形成され始め、100日目は平均約2に、130日目は平均約3.5に、140日目には全ての個体が4のステージに達した。16時間の日長処理を施した冬芽の形成ステージの進行状況は、12時間の日長処理をしたものと変わらなかった。

三重県産イイギリ苗は、72日目では伸長を停止した個体がみられたものの、冬芽の形ができていなかった。ただし、沖縄県

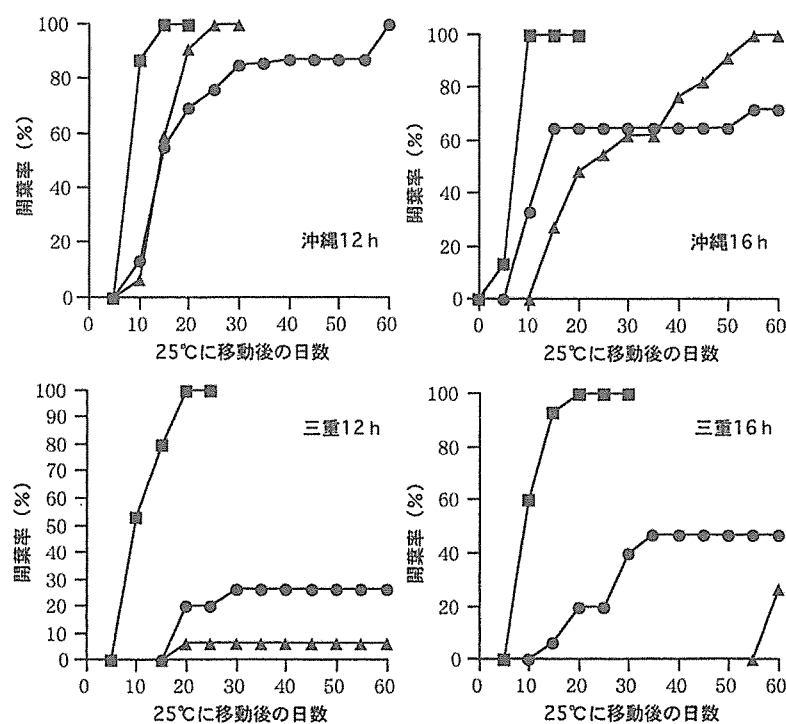


図-4-2. 温度を18℃以上に調節した温室で育成させたイイギリ冬芽の25℃連続光下(500lx)での開葉率

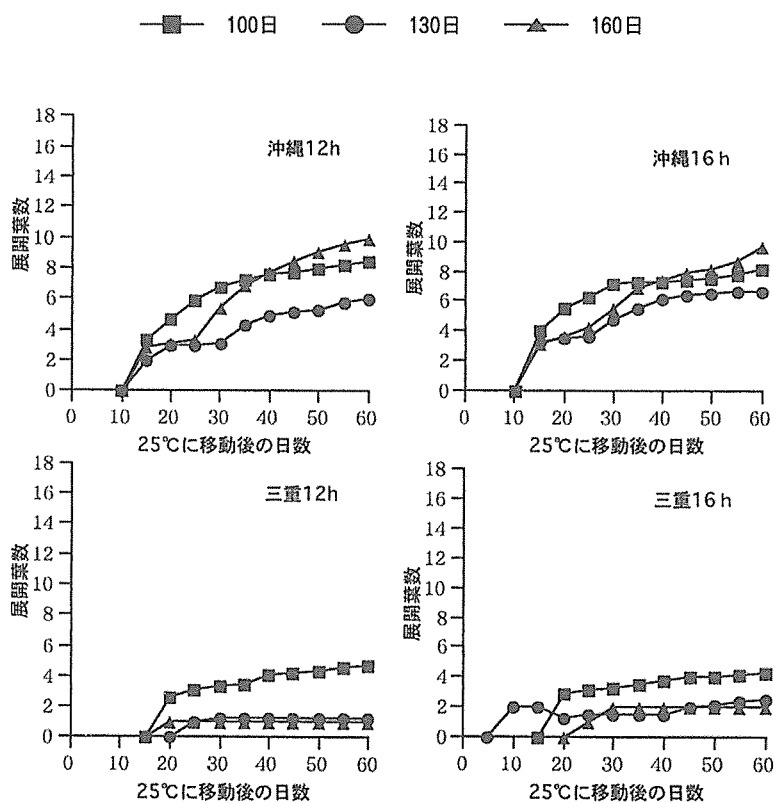


図-4-3. 温度を18℃以上に調節した温室で育成させたイイギリ冬芽の25℃連続光下(500lx)での展開葉数

ジに達した冬芽)は早く開葉し、しかも100%開葉した。12時間、16時間日長条件下で130日、160日間生育させた三重県産イイギリ苗は、開葉率がだんだん下がり、開葉できない個体も多くみられた。三重県産イイギリ冬芽の開葉経過には、日長の影響は大きくなかった。

これらのことから、両産地イイギリ冬芽は、日長条件の違いよりも、形成ステージによって開葉しにくくなったと考えられる。

3. 異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の展開葉数

図-4-3に、温度を18℃以上、日長を12時間と16時間に調節した温室で、100日、130日、160日間生育させた両産地イイギリ冬芽の25℃連続光下での展開葉数(開葉した個体の平均)の変化を示した。

沖縄県産イイギリの開葉した個体の最終展開葉数は、12時間、16時間日長処理でそれぞれ、100日間では8.1、8.1枚、130日間では5.9、6.2枚、160日間では10、9.7枚であった。130日間の日長処理の場合、展開葉数が一番少なかった。また日長による展開葉数の差はほとんどなかった。三重県産イイギリの開葉した個体の最終展開葉数は、12時間、16時間日長処理でそれぞれ、100日間では4.6、4.1枚、130日間では1、2.2枚、160日間では1、2枚であった。

このように、冬芽のステージの進行にしたがって、展開葉数が次第に減少していくことがわかった。

4. 異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽の開葉後の伸長経過

図-4-4に、温度を18℃以上、日長を12時間と16時間に調節した温室で100日、130日、160日間生育させた両

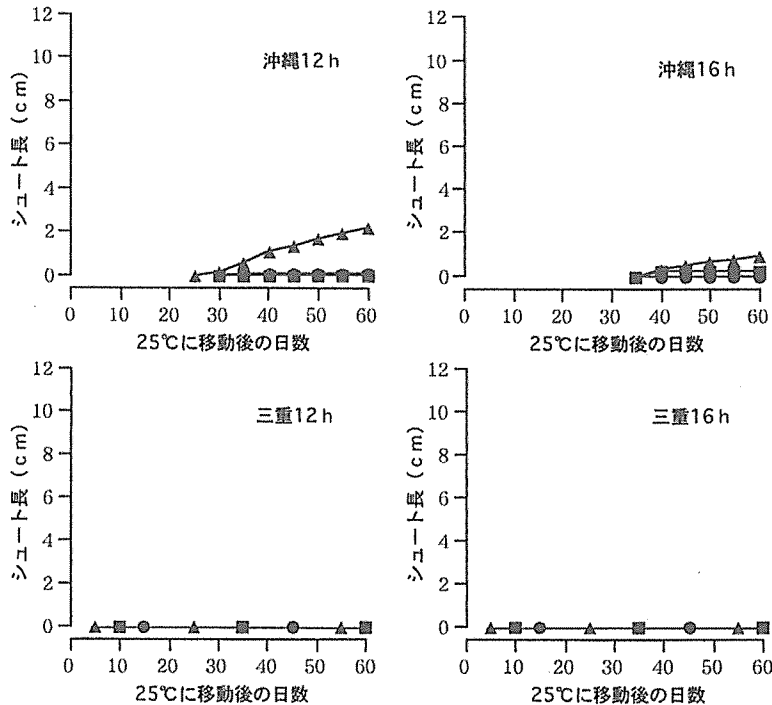


図-4-4. 温度を18℃以上に調節した温室で育成させたイイギリ冬芽の25℃連続光下(500lx)でのシュート長

■ 100日 ● 130日 ▲ 160日

産地イイギリ冬芽の25℃連続光下での開葉後の伸長経過(開葉した個体の平均シュート長)を示した。

12時間、16時間日長処理を160日間行った沖縄県産イイギリ冬芽は、開葉後主軸の伸長がみられたものの、伸長量は2 cm以下であった。これ以外の処理区では、主軸の伸長がみられなかった。

5. 異なる日長条件下で生育させたイイギリ冬芽に存在する葉原基数

表-4-1からわかるように、三重県産イイギリ冬芽に存在する葉原基数は、日長にも冬芽のステージにも影響されなかった。

表-4-1. 異なる日長条件下で育成させたイイギリの頂芽に存在する葉原基数

	沖縄県産		三重県産	
	100日目	130日目	100日目	130日目
12 h	15.8±1.92	15.8±2.17	13.6±2.10	13.8±2.23
16 h	14.5±1.5	14.8±0.83	13.7±1.96	13.8±2.17

それに対して、沖縄県産イイギリ冬芽に存在する葉原基数は、日長の違いによる差がみられた。ただし、差は約1枚程度で大きな差ではなかった。沖縄県産イイギリ冬芽の中には、平均14~16枚の葉原基が、三重県産イイギリには平均13~14枚の葉原基があることが分かった。

4・4 考察

沖縄県産イイギリの冬芽の形成は、三重県産イイギリと同じく日長に影響されないことが明らかとなった。

伸長停止してから葉原基数が変わらなくなったことは、実験3-4の結果と一致した。アカマツでは、冬芽内に存在する葉原基を全て展開し終わってから伸長を停止し、夏の間に冬芽の中に葉原基を作り続け、秋の短日条件で葉原基の形成も停止して休眠に導入されることが知られている(32,34,35,36)。一方イイギリでは、アカマツが葉原基を作りながら芽を大きく成長させるのと異なり、芽の形ができる前に葉原基を作り終わることが明らかとなった。

また、ポプラとイイギリの比較では、前者が短日で伸長を停止した後冬芽がすぐ形成されるのに対して、後者では伸長を停止してから深褐色冬芽に達するには1ヶ月間以上かかる(図-4-1)ことも明らかとなった。ポプラの場合、津市の野外において8月中旬までに冬芽を形成し、9月初めには冬芽が褐色となって休眠に導入され、その後休眠は次第に深くなり、10月下旬にはさらに休眠が深い冬休眠期に入ることが知られている(37,44)。一方イイギリでは、どの日長条件下でも伸長を停止してから冬芽を作り、この過程において、冬芽のステージが進むにしたがって、次第に開葉しにくくなった(図-4-2)。以上述べたことから考えると、イイギリ冬芽が開葉しにくくなっていく期間は、休眠が次第に深くなっていく過程であると推測される。

さらにこの過程において、イイギリの主軸の伸長がみられないこと(図-4-4)から、この過程は第2章で議論したように、冬芽内にある頂端の活性が低い冬休眠期にあると同時に、冬芽の形成時期でもあったと考えられる。ヨーロッパアカマツ(*Pinus silvestris*) (82)、アカマツ(33,34,36)、トドマツ(*Abies sachalinensis*) (70)の冬芽は、形成途中(夏の7~8月)でも長日条件下に移すと再成長することができる。一方イイギリでは、冬芽は形成期を独立させず、冬休眠に導入されてから冬芽を作っていることが明らかとなった。これらのことから、イイギリは、冬芽の形成期(葉原基を作る段階)と休眠導入期(短日による葉原基形成の抑制効果が始まった時期から完全に分化活動を停止するまで)が区別されるアカマツ(36)、また冬芽の形成期間が短く、即座に休眠導入期に入るポプラ(37,44)とは異なることが明らかになった。

冬芽のステージが進むにしたがって、沖縄県産イイギリ冬芽の開葉率と展開葉数は、三重県産よりも高く、かつ多かった。また沖縄県産イイギリでは、主軸が伸長し始めた個体がわずかながらみられたが、三重県産の個体ではみられなかった。このことは、三重県産イイギリの冬芽は、沖縄県産よりも深い休眠に導入されていたことを示唆している。

4・5 摘要

両産地イイギリ冬芽の外観的、生理的変化の過程に対する日長の影響を明らかにする目的で、異なる日長条件下で沖縄県産イイギリの冬芽形成、25℃における冬芽の開芽の違いを、三重県産イイギリと比較しながら検討した。その結果、両産地のイイギリ冬芽の形成は日長に影響されないことがわかった。冬芽形成のステージと葉原基の観察から、イイギリは、芽ができる前に葉原基を作り終わり、冬芽が深褐色になるまで1ヶ月間以上かかることも明らかとなった。また冬芽のステージが進むにしたがって、次第に開葉しにくくなったことから、イイギリ冬芽が開葉しにくくなっていく過程は、休眠が次第に深くなっていく過程であると考えられた。ただし、この過程では主軸の伸長がみられないことから、この時期は深い冬休眠期でもあったと判断される。また三重県産イイギリ個体の冬芽は、沖縄県産のものよりも深い冬休眠に導入されたと考えられる。

第5章 異なる日長条件下で形成されたイイギリの冬芽の開葉に及ぼす低温の影響

5・1 はじめに

高緯度に分布しているタブノキ冬芽の休眠の深さは、より低緯度に分布する個体よりも深いことが明らかにされている(46)。また樹種および産地の違いによって、環境要因に対する反応性が異なることも知られている(13,48,58,59,85,89,90)。特に分布域が広い樹種では、異なる生態型に分化し、それぞれの自生地の季節と同調することで、異なるライフサイクルを営んでいると考えられている(79)。このことから、休眠導入を促す限界日長や温度条件が異なる場合休眠の深さも異なり、休眠解除に求められる低温要求量も異なると考えられる。

第2章で明らかになったように、沖縄県産イイギリ冬芽の休眠は三重県産よりも浅く、低温要求量も少なかった。ただし第3、4章で明らかになったように、両産地イイギリの伸長停止と冬芽の形成に対して、日長は全く影響していなかった。両産地では、日長の季節変化は異なっているにも関わらず、なぜ沖縄県産は三重県産ほど深い休眠に導入されなかったのであろうか。異なる日長条件下で導入された冬休眠の深さが異なれば、低温要求量も異なることになる。日長の影響は、低温に遭遇した後に発現する可能性もあると考えられる。亜熱帯から温帯にかけて広く分布しているイイギリの休眠特性を明らかにするためには、異なる日長条件下で導入された冬休眠の低温要求量の違いを明らかにする必要がある。

そこで本章では、日長処理を施した沖縄県産イイギリ冬芽の開芽と開芽後の伸長状況に及ぼす低温の影響を、三重県産イイギリ冬芽と比較しながら検討した。

5・2 材料および方法

材料は第4章と同じものを用いた。7月20日から1月6日まで、温度を18℃以上、日長を12時間と16時間に調節した温室で生育させた両産地イイギリ苗を津市の野外に移し、1月6日から、0日、20日(1/6~1/26)、40日(1/6~2/15)間(三重県産の場合、1/6~3/7の60日間の低温にもさらした)低温にさらした後、25℃連続光下に搬入し、それぞれの冬芽の開葉経過、葉の展開数およびシュートの伸長を観察した。一処理区の個体数は15個体とした。実験期間中の津市の野外の気温は、図5-1に示したとおりであった。25℃連続光の光源としては昼光色蛍光灯を用い、冬芽の上部で照度が約500lxになるように補光を行った。

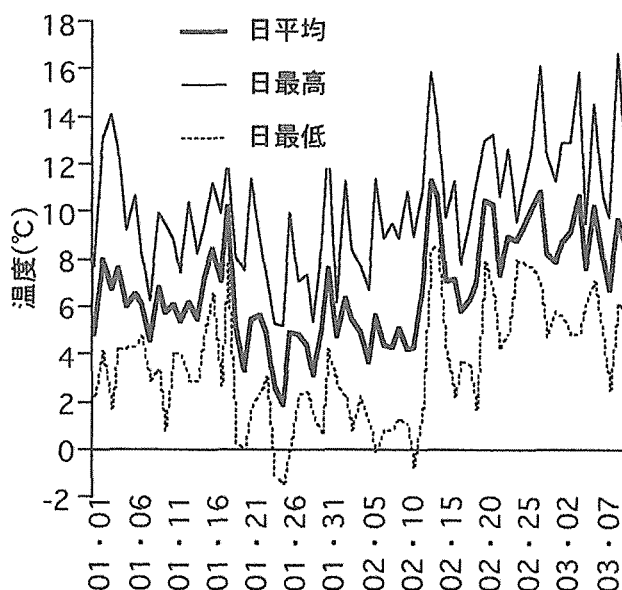
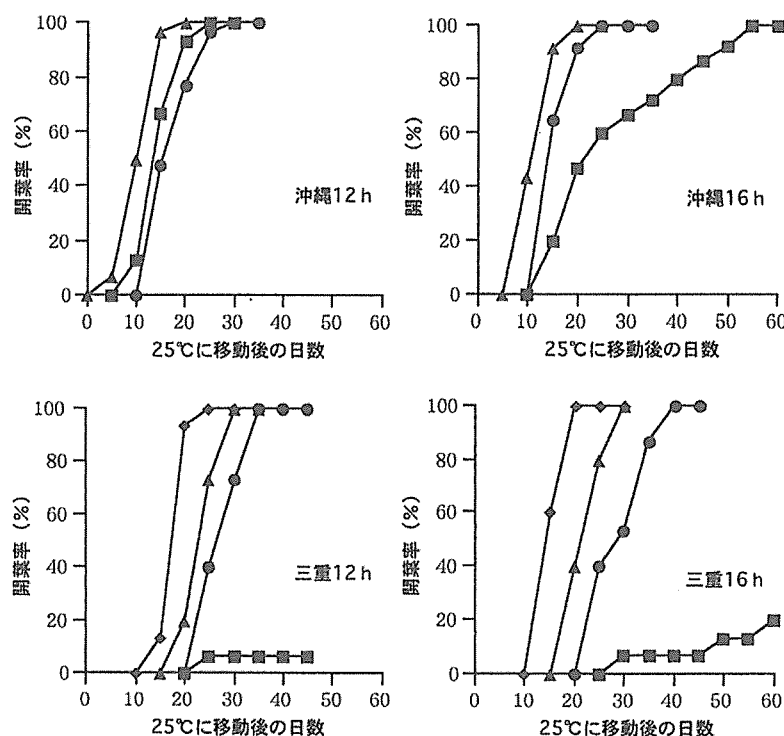


図5-1. 1998年1月1日から3月10日までの津市野外における気温の変化

5・3 結果

1. イイギリ冬芽の開葉パターンに及ぼす低温の影響



図一 5-2. 25℃連続光下 (500lx) におけるイイギリ冬芽の開葉率に及ぼす低温の影響

1997年7月20日から1998年1月6日まで温度を18℃以上日長を12, 16時間に調節した温室で両産地苗を育成させた後、0日, 20日, 40日間 (三重産苗の場合, 60日間も) 津市野外の低温条件下においた後、25℃連続光条件下に搬入した。

—■— 0日 —●— 20日 —▲— 40日 —◆— 60日

しかも低温処理の期間が長くなると開葉が早まった。12時間, 16時間日長処理の間には、開葉率に大きな差がなかった。

2. イイギリ冬芽の展開葉数に及ぼす低温の影響

図一5-3に、25℃連続光下におけるイイギリ冬芽の展開葉数 (開葉した個体の平均) に及ぼす低温の影響を示した。

低温処理を受けることによって、両産地イイギリ冬芽の展開葉数が増加し、低温処理の期間が長くなるにしたがって、展開葉数が増加することが明らかとなった。

12時間, 16時間日長条件下で生育させた沖縄県産イイギリ冬芽は、低温処理を受けなくても最終の展開葉数が10枚近くに達したが、40日間の低温処理を受けると最終の展開葉数がそれぞれ約16枚, 14枚に達し、冬芽に存在する葉原基 (表一4-1) をほとんど展開したと考えられた。日長による差はなかった。

12時間, 16時間日長条件下で生育させた三重県産イイギリ冬芽は、低温処理を受けない場合開葉しても2枚以下しか展開せず、60日間の低温処理を受けると最高の展開葉数が約13~14枚に達し、冬芽に存在する葉原基をほとんど展開した。12時間日長下で生育させた三重県産イイギリ冬芽の展開葉数は、

図一5-2に、25℃連続光下におけるイイギリ冬芽の開葉に及ぼす低温の影響を示した。

12時間日長条件下で生育させた沖縄県産イイギリ冬芽の開葉は、低温処理の期間に大きく影響されなかった。16時間日長条件下で生育させた沖縄県産イイギリ冬芽は、低温処理を受けない場合100%開葉するのに55日間かかったが、低温処理を受けると25日以内に100%開葉した。このように低温処理によって、沖縄県産イイギリ冬芽の開葉が早くなることがわかった。ただし、低温処理を受けない場合も、最終開葉率は100%に達した。

これに対して、三重県産イイギリ冬芽は低温処理を受けないと開葉率が20%以下と低く、低温処理を受けると速やかに開葉して40日以内に100%開葉し、

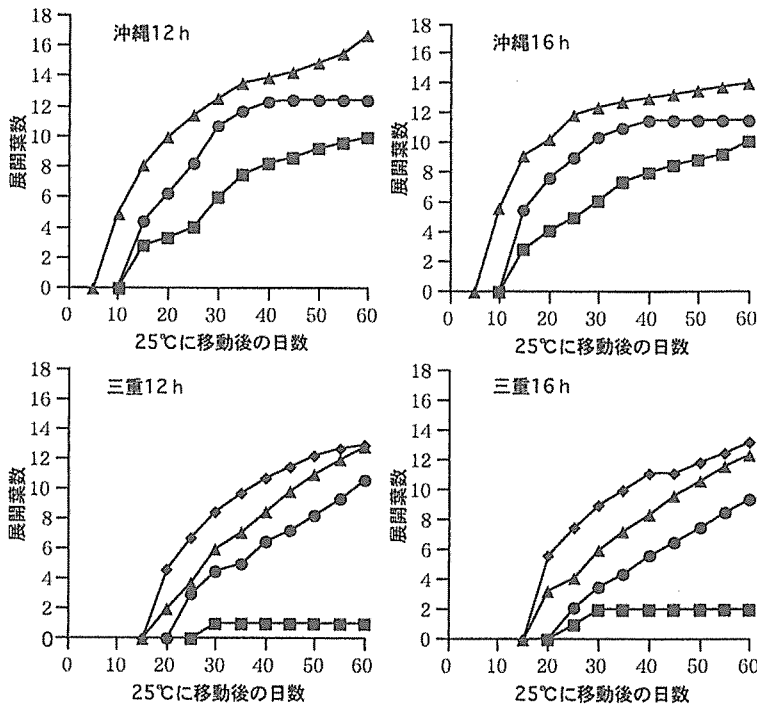


図-5-3. 25℃連続光下(500lx)におけるイイギリ冬芽の展開葉数に及ぼす低温の影響

1997年7月20日から1998年1月6日まで温度を18℃以上日長を12, 16時間に調節した温室で両産地苗を育成させた後、0日、20日、40日間(三重産苗の場合、60日間も)津市野外の低温条件下においた後、25℃連続光条件下に搬入した。

—■— 0日 —●— 20日 —▲— 40日 —◆— 60日

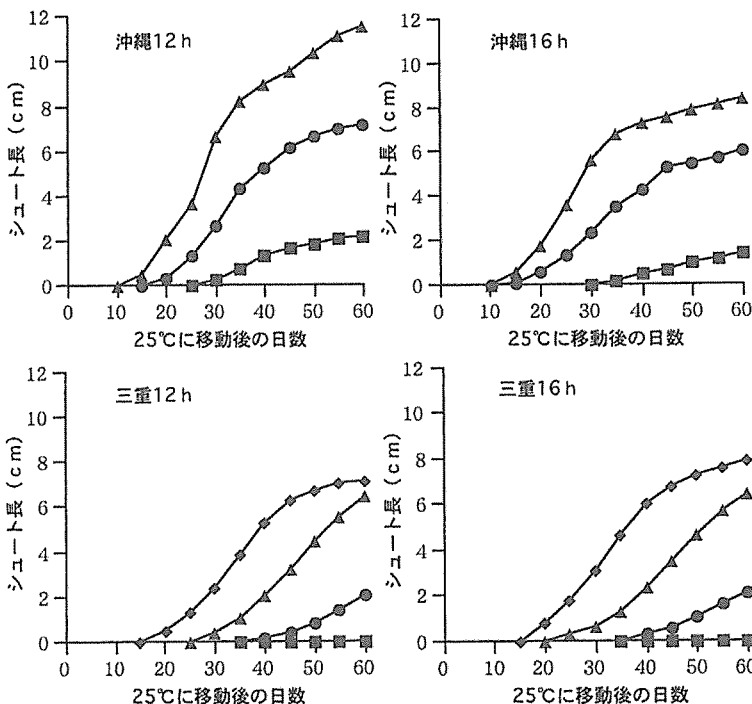


図-5-4. 25℃連続光下(500lx)におけるイイギリ冬芽の開芽後のシュート長に及ぼす低温の影響

1997年7月20日から1998年1月6日まで温度を18℃以上日長を12, 16時間に調節した温室で両産地苗を育成させた後、0日、20日、40日間(三重産苗の場合、60日間も)津市野外の低温条件下においた後、25℃連続光条件下に搬入した。

—■— 0日 —●— 20日 —▲— 40日 —◆— 60日

16時間日長下で生育させたものと変わらなかった。

3. イイギリ冬芽の開葉後の主軸伸長に及ぼす低温の影響

図-5-4に、25℃連続光下におけるイイギリ冬芽の開葉後の主軸の伸長経過(開葉した個体の平均シュート長)に及ぼす低温の影響を示した。低温処理を受けることによって、両産地のイイギリ冬芽の開葉後の伸長量が大きくなることが明らかとなった。しかも低温処理の期間が長くなると、伸長量が増加した。

12時間、16時間日長条件下で生育させた沖縄県産イイギリのシュート長は、低温処理を受けないと2 cm以下であったが、40日間の低温処理を受けると、それぞれ約11 cm, 9 cmに達した。12時間日長条件下で生育させた沖縄県産イイギリ冬芽の開葉後の伸長量は、16時間日長条件下よりも多かったが、最終伸長量には差が認められなかった。

12時間、16時間日長条件下で生育させた三重県産イイギリのシュート長は、低温処理を受けないと0 cmであったが、低温処理を受けるとそれぞれ7 cm, 8 cmに達した。日長による差はなかった。

4. 開葉から伸長開始までの期間に及ぼす低温の影響

図-5-5に、25℃連続光下において津市野外の低温にさらした期間の違いが、イイギリ冬芽の開葉から伸長開始までの期間に及ぼす影響を示した。

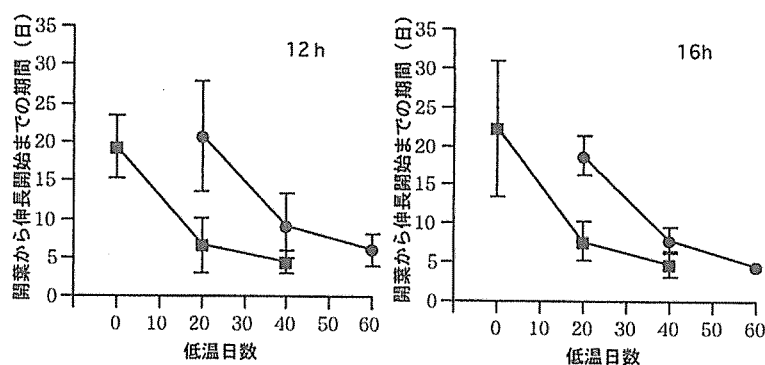


図-5-5. 25℃連続光下(500lx)におけるイイギリの開葉から伸長開始までの期間に及ぼす低温の期間の影響

1997年7月20日から1998年1月6日まで温度を18℃以上日長を12, 16時間に調節した温室で両産地苗を育成させた後, 0日, 20日, 40日間(三重産苗の場合, 60日間も)津市野外の低温条件下においた後, 25℃連続光下に搬入した。

—■— 沖縄 —●— 三重

低温にさらされなかった沖縄県産イイギリ苗の場合, 開葉から伸長開始までの期間は約20日であったが, 20日, 40日間の低温にさらした場合, 開葉から伸長開始までの期間は, それぞれ約6日, 5日に短縮されることがわかった。これに対して, 低温にさらされなかった三重県産イイギリ苗の場合, 伸長する個体が多かったが, 20日間の低温にさらされると伸長する個体がみられ, 開葉から伸長開始までの期間は約20日であった。さらに, 40日, 60日間の低温にさらさ

れると開葉から伸長開始までの期間は, それぞれ約8日, 5日に短縮された。

両産地苗の冬芽は, 低温にさらされることによって伸長しやすくなり, しかも開葉してから主軸の伸長がすぐ見られるようになった。また低温にさらされない場合でも, 伸長を開始することあるいは伸長開始までの期間が短いことから, 沖縄県産イイギリの低温要求量は三重県産よりも少ないことが示唆された。

5・4 考察

12時間, 16時間日長条件下で生育させた両産地イイギリ冬芽は, 低温に遭遇した後25℃連続光下においてほぼ同じように開葉, 伸長したことから, 低温に遭遇した後も日長の影響は発現されなかった。

冬芽の開芽に対する低温の影響について, 第2章と同じ結果が得られた。低温にさらされることによって, 両産地イイギリ冬芽は開葉しやすく, 展開葉数も多く, 主軸の伸長量も多くなり, しかも伸長する個体の開葉から伸長開始までの期間も短縮された。両産地とも, 休眠の解除には低温が必要であった。ただし, 低温に遭遇する期間が同じ条件下では, 沖縄県産のものは三重県産よりも早く開葉, 伸長を始め, 伸長量も多かった。沖縄県産イイギリでは, 休眠が解除されるための低温要求量は, 三重県産イイギリよりも少なかった。このことから, 沖縄県産イイギリ冬芽の休眠は, 三重県産のものよりも浅いと判断される。これは, 第2, 4章の結果とも一致している。

5・5 摘要

イイギリ冬芽の休眠の深さにおよぼす日長の影響を明らかにする目的で, 12時間, 16時間日長下で形成された両産地イイギリ冬芽を野外の低温にさらしてから25℃に移動し, 冬芽の開葉と開葉後の伸長状況を観察した。その結果, 日長の影響はみられなかった。また, 沖縄県産イイギリも休眠解除には低温が必要であることは, 第2章の結果と一致した。

第6章 イイギリ種子の発芽に及ぼす低温と光の影響

6・1 はじめに

第2章から第5章では、亜熱帯の北部に分布するイイギリの休眠特性を冬芽で調べた。しかし樹木の分布を論じるには、分布域を拡大する直接の役割を果たしている種子の休眠についても調べる必要があると考えられる(83)。

イイギリの果実は10月に熟すが、冬の間は落下しない。この要因として、鳥などによる種子散布が考えられるとともに、発芽した幼植物体の生存にとって厳しい冬の季節を避けるためとも考えられる(83,87)。東京大学小石川植物園の母樹から採種したイイギリ種子を用い、発芽に及ぼす低温湿層処理の影響が検討された結果、イイギリ種子の発芽には低温湿層処理が必要であることが明らかとなった(86)。この結果から、イイギリ種子は休眠に導入された可能性が推測される。しかしながらイイギリの分布域をみると、亜熱帯から温帯にかけて広く分布しているものの、主に暖地に分布し、冷温帯や亜寒帯には分布を広げていない(18,88)。この事実は、冬の寒さがイイギリの分布域を北へ拡大する制限要因になっている可能性を示唆している。

そこで、イイギリの分布に関連する種子の休眠特性を明らかにするため、両産地イイギリ種子の発芽に及ぼす低温と光の影響を検討した。

6・2 材料および方法

両産地のイイギリ種子は、1997年11月に沖縄県国頭郡(北緯26° 46' : 琉球大学演習林)と三重県津市(北緯34° 44')に生育していたイイギリの個体から採集した。採種後の種子の処理は、2章の実験と同様である。12月2日から5月21日の実験開始まで、-10℃の冷凍庫で貯蔵して実験に用いた。

実験6-1

沖縄県産イイギリ種子を用いて、実験6-1を行った。発芽床として、直径9 cmのシャーレに脱脂綿を敷き、その上に濾紙を乗せて十分に蒸留水を含ませたものを用いた。各処理区とも、1シャーレに60粒を置床し、3シャーレを1組として、その平均発芽率で示した。低温処理は、発芽床に種子をまいた後2枚の黒布で包み、5℃(±1℃)、10℃(±1℃)、12℃(±1℃)と15℃(±1℃)の冷蔵庫で行った。低温期間は、それぞれ0日、10日、20日、30日、40日、60日間とした。低温処理後、それぞれの種子を15℃、25℃と25℃/15℃(25℃12時間、15℃12時間)の三つの温度条件に制御したチャンバー内に置き、それらの発芽経過を観察した。チャンバー内の光条件は連続光とした。光源としては、昼光色蛍光灯を用い、照度を発芽床の上で約2000lxになるように調節した。

実験6-2

三重県産イイギリ種子を用い、実験6-2を行った。低温処理の期間は、0日、20日、40日、60日間とした。発芽床、低温処理の方法、発芽の温度条件などは、実験6-1と同じにした。

実験6-3

実験材料は、実験6-1に用いた沖縄県産イイギリ種子と同じである。発芽床、低温処理の方法および

光の照度などは、実験6-1と同じにした。各処理区とも、1シャーレに100粒を置床し、3シャーレを1組として、その平均発芽率で示した。低温処理の温度は10℃とし、期間を30日、40日、60日間とした。低温処理後、25℃恒温と25℃/15℃（25℃12時間、15℃12時間）の変温条件下において、種子をそれぞれ、

処理A) 暗黒と連続光下で発芽させ、30日目の発芽率を調べた。これと同時に、1日、2日、4日、6日、10日間光照射を行った後暗黒条件下に戻し、30日目の発芽率を調べた。

処理B) 25℃恒温と25℃/15℃（25℃12時間、15℃12時間）変温条件下において3分、10分、30分の光照射を10日間行った後暗黒条件下に戻し、30日目の発芽率を調べた。

処理C) 25℃恒温と25℃/15℃（25℃12時間、15℃12時間）変温条件下において30分、100分、300分の光照射を1日目、3日目、5日目、7日目、9日目に行った後暗黒条件下に戻し、30日目の発芽率を調べた。

6・3 結果

1. 沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす低温の影響

図-6-1に、低温処理の温度（5℃、10℃、12℃、15℃）と低温処理の期間（0日、10日、20日、30日、40日、60日間）の違いが、25℃連続光下における沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす影響を示した。

低温処理を受けなかった処理区では種子の発芽がなかったが、5℃から15℃までの低温処理を受けた処理区では、種子の発芽がみられた。ただし、最高発芽率は15%であった。また、10℃と12℃の低温処理区では、低温処理の期間の増加による発芽率の増加が見られ、その最高発芽率は、5℃と15℃の低温

処理区の最高発芽率よりもやや高かった。

一方、15℃連続光下においては、いずれの処理区でも種子の発芽はほとんどみられなかった。

図-6-2に、低温処理の温度（5℃、10℃、12℃、15℃）と低温処理の期間（0日、10日、20日、30日、40日、60日間）の違いが、25℃/15℃変温（25℃12時間、15℃12時間）連続光下における沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす影響を示した。

低温処理を受けなかったイイギリ種子の最終発芽率は20%以下であったのに対して、10℃、12℃と15℃の低温処理を受けると最高発芽率は約2倍高くなり、発芽開始時期も10日間ほど早くなった。低温処理の期間の増加による発芽率の増加は必ずしもなかったものの、処理期間の

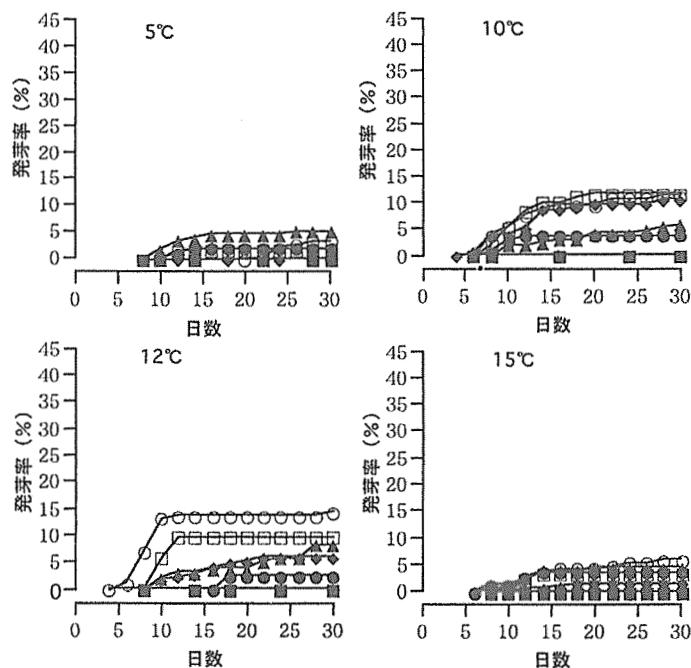
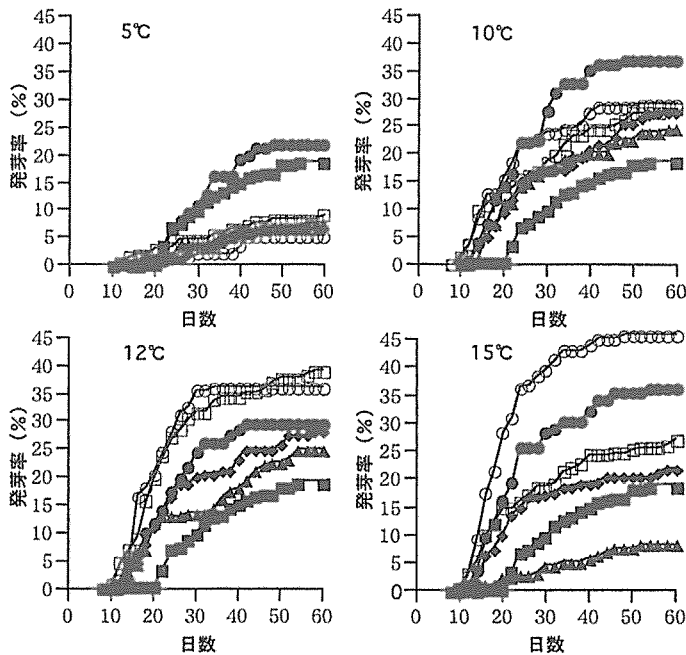


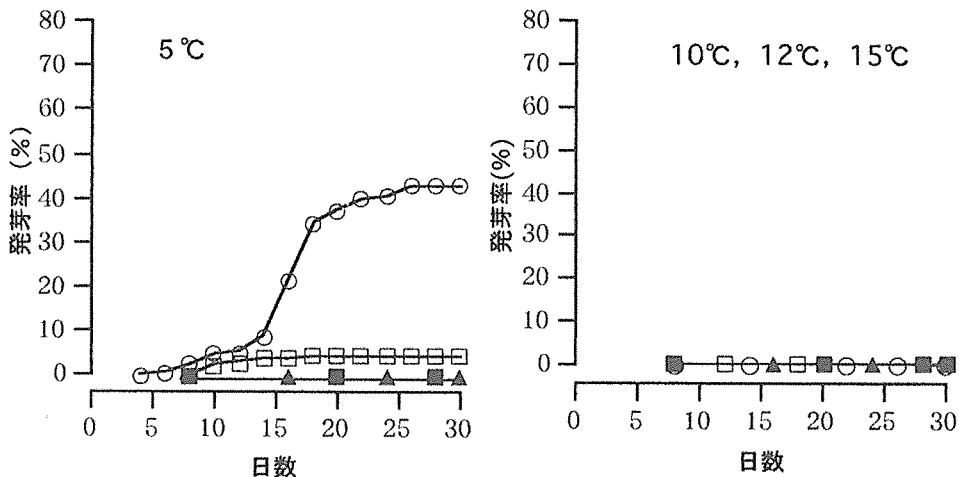
図-6-1. 沖縄県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす低温処理の影響

発芽温度の条件は25℃とした。低温処理は0日(■), 10日(●), 20日(▲), 30日(◆), 40日(□), 60日(○)行った。



図一 6 - 2. 変温連続光下における沖縄県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす低温処理の影響

発芽温度の条件は25℃/15℃（25℃12時間，15℃12時間）とした。低温処理は0日（■），10日（●），20日（▲），30日（◆），40日（□），60日（○）行った。



図一 6 - 3. 恒温連続光下における三重県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす低温処理の影響

発芽温度の条件は25℃とした。低温処理は0日（■），20日（▲），40日（□），60日（○）間行った。

低温処理を受けなかった種子の最高発芽率は20%以下であったのに対して，5℃の低温処理では最高発芽率は50%を越え，10℃，12℃と15℃の低温処理では80%に達した。5℃の処理区では，処理の期間を長くしても発芽率の増加はなかった。10℃と12℃の処理区では，20日の処理では発芽率が60%を越え，40日間以上では約80%に達した。15℃の低温処理区では，処理期間の増加にしたがって発芽率が増加し，

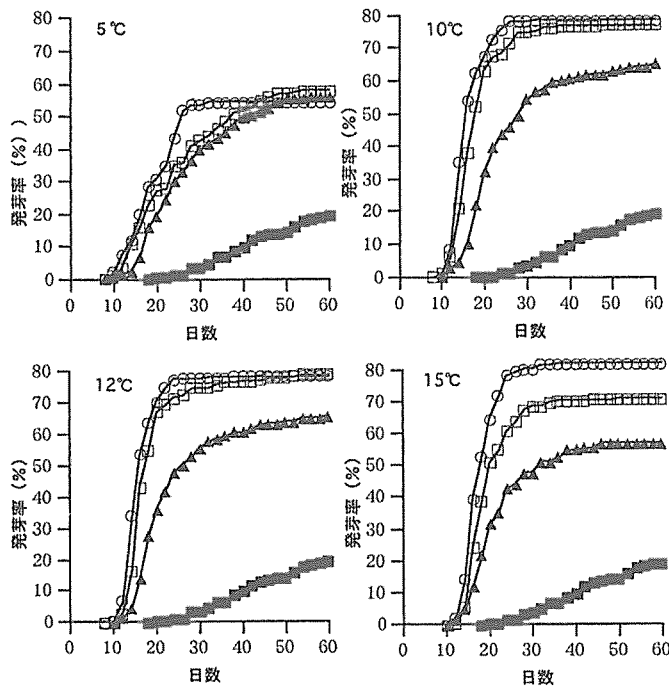
長い12℃と15℃の低温処理によって発芽率の増加がみられた。また，10℃から15℃までの10日間低温処理でも，種子の発芽率の増加がみられた。これらに対して，5℃の低温処理区では，10日間低温処理を施した種子の最終発芽率が低温処理を施さなかったものと変わらなかったが，20～60日間の低温処理を施すと，最終発芽率は逆に約5%にまで下がった。

2. 三重県産イイギリ種子の発芽に及ぼす低温の影響

図一6-3に，25℃連続光下において低温処理の温度（5℃，10℃，12℃，15℃）と低温処理の期間（0日，20日，40日，60日間）の違いが三重県産イイギリ種子の発芽に及ぼす影響を示した。5℃の60日間低温処理を行った種子が40%発芽したのを除き，ほかの低温処理区では種子の発芽が見られなかった。また，15℃連続光下においては，いずれの処理を行っ

ても種子の発芽はほとんどなかった。

図一6-4に，25℃/15℃変温連続光下における低温処理の温度（5℃，10℃，12℃，15℃）と低温処理の期間（0日，20日，40日，60日間）の違いが，三重県産イイギリ種子の発芽に及ぼす影響を示した。



図一 6-4. 変温連続光下における三重県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす低温処理の影響

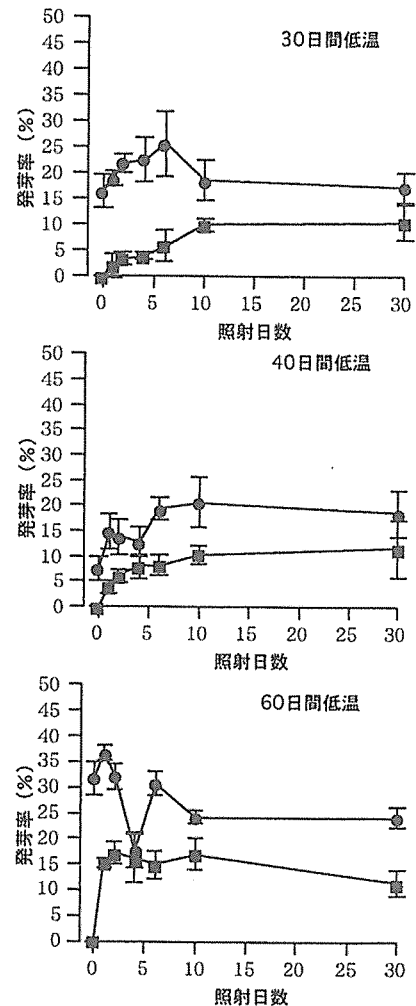
発芽温度の条件は25℃/15℃ (25℃12時間, 15℃12時間) とした。
低温処理は0日(■), 20日(▲), 40日(□), 60日(○)間行った。

最高発芽率が80%に達した。また、低温処理を行った種子は、低温処理を行わなかった種子よりも発芽の開始時期が10日間早く、しかも発芽速度も速かった。

3. 沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす光の照射日数の影響

図一6-5に、処理Aの発芽率を示した。25℃恒温条件下では、光の照射を受けないといずれの低温処理区でも種子は発芽しなかった。30日間と40日間の低温処理を行った種子は、光の照射日数の増加にしたがって発芽率が増加し、10日間の光の照射を受けると発芽率が最高約10%に達し、連続光下と変わらなくなった。60日間の低温処理を行った種子は、1日の光照射によって発芽率が約15%に達し、それ以降光の照射日数を増やしても発芽率の増加がなかった。また、低温処理の期間の増加にしたがい、短期間の光の照射でも最高発芽率に達した。ただし25℃恒温条件下では、イイギリ種子の発芽率は全体に低く、実験6-1の結果と一致した。

一方、25℃/15℃の変温条件下では、光照射を行わなくてもイイギリ種子の発芽がみられた。光の照射を行うと、30日間と40日間の低温処理を行った種子では発芽率の増加がみられたが、60日間の低温処理を行った種子では発芽率の増加がみられなかった。したがって、短期間の低温処理を行ったイイギリ種子の発芽には、変温条件下では光照射は発芽率を高めるが、逆に長期間の低温処理を行った場合には、光照射による発芽率の増加がみられなかった。



図一 6-5. 10℃低温前処理を行った沖縄県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす照射日数の影響

—■— 25℃ —●— 25/15℃

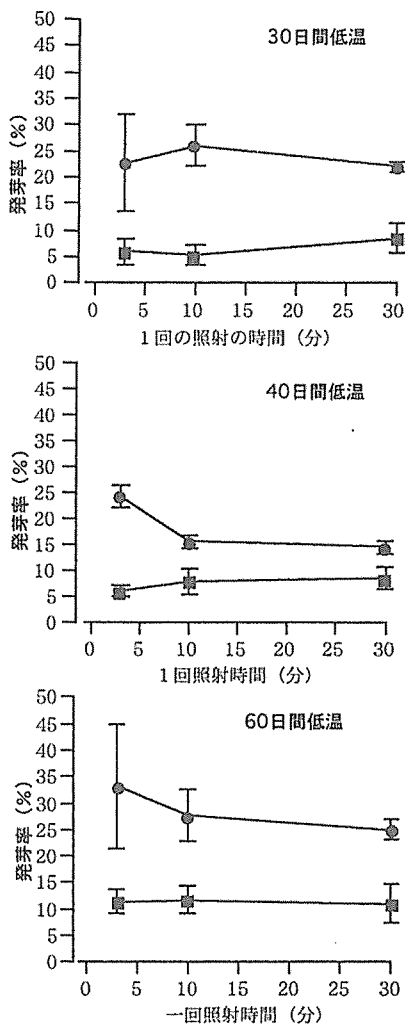


図-6-6. 25℃恒温と25/15℃変温条件下において10℃低温処理を行った沖縄県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす照射時間の影響

—■— 25℃ —●— 25/15℃

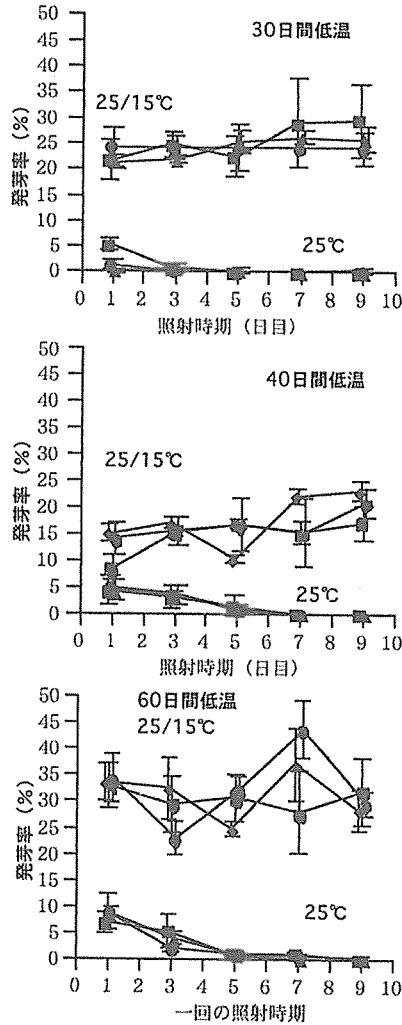


図-6-7. 10℃の低温処理を行った沖縄県産イイギリ種子の発芽率に及ぼす照射時間および照射時期の影響

—■— 30分 —●— 100分 —▲— 300分

4. 沖縄県産イイギリ種子の発芽に及ぼす光の照射時間と照射時期の影響

図-6-6に、処理Bの発芽率を示した。恒温、変温条件下において、同じ日数の低温処理では、光照射時間によって発芽率に大きな差がなかった。

図-6-7に、処理Cの発芽率を示した。25℃恒温条件下では、30日間低温処理では1日目に種子の発芽がみられたが、3日目以降は光照射を行っても種子の発芽がなかった。これに対して、40日間と60日間の低温処理では、5日目までの光照射によって種子の発芽がみられたが、5日目以降は光の照射を行っても種子の発芽がなかった。このように、低温処理を施したイイギリ種子を25℃の高温暗黒条件下に一定期間おいた場合、光照射に反応せず、発芽できなくなった。しか

も、この発芽できなくなる高温暗黒の期間は低温処理の期間が増加するにしたがって長くなった。また、光の照射期間には発芽率の差がなかった。一方、25℃/15℃の変温条件下では、光の照射期間と照射時期による発芽率の差が大きくなかった。

結果は以下の通りまとめられる。

1) 低温処理を行わなかった両産地のイイギリ種子は、25℃、15℃の一定温度条件下では発芽しなかったが、25℃/15℃の変温条件下では発芽率が約20%に達した。

2) 低温処理を行った両産地のイイギリの種子は、15℃恒温条件下では発芽しなかったが、25℃と25℃/15℃の二つの温度条件下では発芽がみられ、25℃/15℃変温条件下での発芽率の方が高かった。

3) 沖縄県産イイギリ種子の発芽には、25℃恒温条件下では、10℃と12℃の低温処理の効果は、5℃と15℃の効果よりも大きかった。しかし25℃/15℃変温条件下では、10℃から15℃までの低温処理の効

果が著しくみられたが、10日間の5℃低温処理の効果がみられず、20日間以上の5℃低温処理では逆に発芽率は約5%に下がった。これに対して、三重県産イイギリ種子の発芽には、25℃恒温条件下では、5℃60日間の低温処理を除き低温処理の効果はみられなかったが、25℃/15℃変温条件下では、5℃から15℃までの低温処理の効果が著しかった。ただし5℃の低温処理の効果は、10℃、12℃と15℃の効果ほど大きくなかった。

4) 低温処理の期間の増加に従って、発芽率の増加がみられた。しかし変温条件下においては、10℃から15℃までの10日間の低温処理を行った場合、沖縄県産イイギリ種子の発芽率の著しい増加がみられた。

5) 25℃恒温条件下では、沖縄県産イイギリ種子は光発芽種子であり、低温処理を受けても光がなくでは発芽できなかった。低温処理の期間が長くなると、短期間の光の照射でも最高発芽率に達した。また光の照射時期が遅くなると光照射に感じなくなり、発芽できなくなった。一方、毎日3分、10分、30分の10日間照射および1日目から9日目までの各時期の30分、100分、300分照射による発芽率には、差が認められなかった。しかし同じ照射時間であっても、一回照射よりも照射の繰り返しが発芽には効果的であった。このことから、光の照射時期は光の照射時間よりも、イイギリ種子の発芽に重要であることがわかった。

6) 25℃/15℃の変温条件下では暗黒条件下でも発芽し、しかも光の照射による発芽率の著しい増加はなかった。全般的には、発芽に及ぼす光の影響はほとんど見られなかった。

6・4 考察

沖縄県産イイギリ種子は、三重県産種子と同様に低温処理を受けないと、25℃/15℃の変温条件下でも発芽率が20%以下であり、低温処理を受けることによって最高発芽率が2倍以上高くなった。このことから両産地イイギリ種子は休眠することが明らかになった。また変温条件下では、10℃から15℃までの低温処理が、両産地イイギリ種子の休眠解除に対して著しく効果的であり、両産地種子の休眠には類似性がみられた。ただし5℃の低温処理は、三重県産イイギリ種子の休眠解除には効果がみられたものの、沖縄県産種子の休眠解除には効果がなく、逆に20日間以上の低温処理は種子の発芽を抑制した。以上のことから、亜熱帯に分布する沖縄県産イイギリ種子は、三重県産イイギリ種子同様、休眠に導入された。そして、低温によって休眠が解除されるが、5℃の低温湿層条件下では冷温障害を受ける可能性が示唆された。熱帯に分布しているフタバガキ科の*Shorea*属のうち、*Rubroshorea*, *Eushorea*亜属の含水量の高い種子は4℃では数時間から数日しか生存できず、生存の限界温度は15℃であると報告されている(69)。沖縄県産イイギリ種子は、10℃から15℃の低温に耐えるとともに、休眠解除にはこの低温を利用できるが、20日間以上5℃の低温に耐えられなかった。このことから、沖縄県産イイギリ種子は、上述した熱帯産種子よりもさらに低温に適応したものの、耐冷性はまだ弱いと考えられる。

また、沖縄県産イイギリ種子の休眠解除には、15℃が効果的であった。多くの温帯樹木では、休眠解除に0℃から10℃が効果的であるとされている(8,22,52)が、イイギリはこれらの知見と異なることが明らかになった。

6・5 摘要

亜熱帯北部に分布するイイギリ種子の休眠特性を明らかにする目的で、両産地イイギリ種子の発芽に及ぼす低温および光の影響を調べた。その結果、沖縄県産イイギリ種子は、三重県産種子と同じく休眠に導入され、しかも10℃～15℃の低温処理によって解除されることが明らかになった。ただし、5℃の低温湿層条件下では、沖縄県産イイギリ種子は冷温障害を受ける可能性が示唆された。またイイギリ種子は、恒温条件下では発芽しにくく、25℃/15℃の変温条件下で発芽しやすくなるとともに、発芽に対しては光の影響が少ないことがわかった。

第7章 総合討論

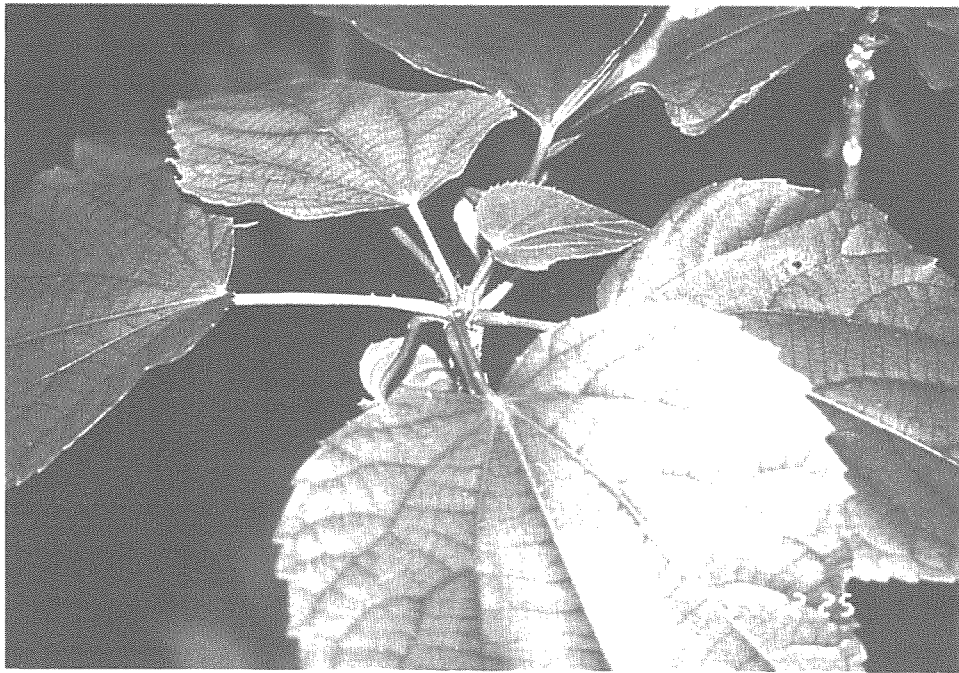
多くの温帯樹木は、寒く乾燥する冬が訪れる前の秋までには成長を停止して冬芽を形成し、形成された冬芽は休眠し、翌春になってから始めて開芽する(79)。進化と適応の過程で、温帯樹木は休眠という性質を獲得したことによって、分布域を寒冷地にまで拡大したと考えられている(67)。

このような見地から亜熱帯から温帯にかけて広く分布する樹種についての休眠に関する研究は、休眠獲得の過程や年生育過程の季節変化への同調性を解明することに対して重要な知見を得られることになると考えられる。その点で、亜熱帯から温帯に広く分布する常緑広葉樹タブノキ(*Machilus thunbergii*)の、産地による冬芽の休眠の深さの変化や休眠導入におよぼす日長の影響を検討した永田・万木(46)の研究は、重要な意味を持つ。とりわけ、南北に分布域の広い樹種では、温度や日長に対する反応性として、タブノキのように産地別に特異な生態型に分化している可能性があり、温暖化による気温の上昇が危惧されている中、このような樹種の研究は意義が高い。

本研究では、タブノキと同様に亜熱帯と温帯にまたがって分布する本邦産の自生樹種として、落葉広葉樹イイギリ(*Idesia polycarpa*)を取り上げた。低温日が存在する亜熱帯の北部名護付近に自生する沖縄県産イイギリの休眠特性を、温帯の津市に自生する三重県産のものと比較し、イイギリが南北に分布を広げた要因について考察した。さらに、本種の休眠特性を他の樹種と比較した上で、各樹種におよぼす温暖化の影響についての予測も行った。

7・1 イイギリの休眠特性と天然分布

沖縄県産イイギリ苗は、三重県産のものと同じく津市の野外において初霜が来る前に伸長を停止し、冬芽を形成した。しかもその後低温の冬を越え、3月には開芽を開始し、冬の低温による冬芽の枯れがなかった(第2章参照)。また25℃の温度条件下においては、形成された両産地の冬芽は低温に遭遇しない限り開葉できなかつたり、開葉しても主軸の伸長がみられないなど、正常な成長がみられなかった。すなわち、開葉と開葉後の伸長が同時に進行しないステージが存在することが明らかとなった(第2, 4章参照)(写真-1)。これまでに、このような現象の報告はまだみられていない。多くの樹木でみられる冬芽の開芽にともなう葉の展開と節間伸長の同時進行は、イイギリではみられない時期があった。また低温の遭遇量が不足した場合、イイギリ冬芽は開葉してから伸長するが、冬芽に存在する葉原基がすべて展開できず、伸長量は少なかった(第2, 5章参照)。また、冬の低温に遭遇する期間が長くな



写真－１． 低温に遭遇しなかった沖縄県産イイギリ冬芽の25℃での開芽状況

るにしたがって伸長がみられ伸長量が増大していくこと（第2，5章参照）から，イイギリ冬芽の休眠は低温によって解除されと考えられた。これらの結果から，沖縄県産イイギリ冬芽は，三重県産と同じく冬休眠に導入されたと判断した。凍結の危険性がない亜熱帯域の北部に分布するイイギリ個体は，温帯樹木でみられる冬ごもりの機構「休眠」を獲得し，沖縄県に不時的な降霜があったとしても生き残れると考えられた。

25℃の条件下において，沖縄県産の冬芽は三重県産よりも開葉しにくい期間と主軸の伸長がみられない期間が短く，同時に同じ搬入時期では早く開葉して伸長を始める傾向がみられた（第2章参照）。また低温に遭遇しない沖縄県産の冬芽は，三重県産よりも開葉しやすい状態（早く開葉，そして展開葉数が多い）にあった（第4章参照）。さらに冬芽の休眠解除には，両産地とも10℃の低温は効果的であったが，5℃の低温は沖縄県産の冬芽にとって10℃よりもやや弱いものに対して，三重県産冬芽にとって10℃の効果と変わらなかった。すなわち，三重県産イイギリ冬芽の休眠を醒ます効果的な低温は，沖縄県産よりもより低い低温に適応したと考えられる。さらに休眠解除（早く開葉，冬芽に存在する葉原基をすべて展開して最大の伸長量に達し，そして開芽可能最低温度が低下する）のための低温要求量は，沖縄県産の方が三重県産よりも少なかった（第2，5章参照）。これらのことから，沖縄県産イイギリ冬芽の冬休眠は，三重県産よりも浅いと考えられた。

さらに，分布域拡大の役割を直接に担うイイギリ種子の休眠を検討した結果，高い発芽率を得るためには，沖縄県産イイギリ種子も10℃から15℃の低温を必要とした。両産地の種子は，冬芽と同じく休眠の性質を持つことが明らかとなった。ただし5℃の低温処理は，三重県産イイギリ種子の休眠解除には効果がみられたものの，沖縄県産種子の休眠解除には効果がなく，逆に20日間以上の低温処理は種子の発芽を抑制し，発芽率を大幅に低下させた。つまり，亜熱帯に分布する沖縄県産イイギリ種子は，三重

県産イイギリ種子と同様休眠に導入されたものの、休眠解除の効果温度の範囲が比較的の高い温度に依存しており、さらに低い低温にさらした場合には、逆にChilling Injuryを受ける可能性が示唆された。これらのことから、三重県産種子は、沖縄県産種子よりもさらに低温に適応したものと考えられた。

このように、沖縄県産イイギリ冬芽と種子は、三重県産と同じく休眠の機構を持ち、そして15℃のような高い低温によって休眠が解除された。すなわち、冬芽の休眠からみた生態型の分化が起ころなかったといえる。一方、休眠の深さと休眠解除の低温効果の範囲は両産地の間に差がみられたことと、両産地苗には形態的、遺伝的に差異がみられたことから、亜熱帯から温帯域に広く分布しているイイギリでは地域個体群の分化が起こったと考えられる。これらのことから、イイギリは凍結の危険性がない亜熱帯北部から冬休眠を獲得し、多くの低温要求量を必要としながらさらにより低い低温に適応した地域個体群が北上したことによって、凍結の危険性がある温帯にまで分布域を広げたと推察される。

イイギリと同様に、亜熱帯から温帯にかけて広く分布している常緑広葉樹タブノキの場合、亜熱帯産個体は津市の野外において降霜期間中も開芽し頂芽が枯れることから、休眠の機構を持たないことが明らかとなっている(46)。沖縄県産イイギリ冬芽は、冬休眠に導入されたのに対して、沖縄県産タブノキ冬芽は休眠の機構を持たないことから、同じ地域に分布している落葉樹は常緑樹よりも休眠を獲得しやすいことが認められた(2)。また、鹿児島以北に分布するタブノキ冬芽は休眠に導入されたものの、28℃の条件下ではどのステージの冬芽も容易に開芽した。すなわち、暖温帯に分布しているタブノキ冬芽の休眠は、イイギリ冬芽の休眠ほど深くないと考えられる。また、高緯度産タブノキ冬芽の休眠は低緯度産より深いことから、タブノキは降霜の危険性がある温帯域で休眠を獲得し、さらに休眠の深さを深めることによって、分布域を温帯に広げたと考えられる。このように、常緑広葉樹タブノキの分布拡大の機構は、落葉広葉樹イイギリと異なることがわかった。

7・2 イイギリ冬芽の休眠の導入要因

ポプラのような連続成長型の温帯樹木の多くは、季節の移り変わりに伴って変化する日長をシグナルとし、成長に不適な冬が訪れる前に伸長を停止し、休眠に導入される。これらの樹木では、長日条件は伸長を促進し、逆に短日条件は伸長停止を引き起こす(4,5,6,19)。これは、温度が低下する前に成長を停止して冬芽を形成することで、霜害が起こるような低温期の始まる時期までに、日長をシグナルとして季節と同調させ、冬ごもりの態勢を整えるためと考えられる(79)。したがって伸長停止は、秋口の野外の平均気温が20℃を上回るような「温暖な」時期に見られるのが普通である。これに対して、北方系樹種と同じように冬休眠に導入されたイイギリの伸長停止を誘導する環境要因を検討した結果、シグナルとしての日長は全く利用されておらず、温度条件の違いおよび栄養条件によって伸長の停止時期あるいは成長パターンが異なることが明らかになった(第3章参照)。またイイギリの伸長停止は、シュート頂端における葉原基の形成と節間伸長の相互抑制関係に起因すると考えた。つまり、春先に加温すると葉原基の展開にともなう節間伸長が促進されたため、葉原基の形成が抑制され、冬芽にある葉原基がすべて展開してしまう結果、伸長を停止しなければならない。また、5月から25℃条件下に置かれた個体では、伸長成長が促進されたため葉原基の形成が抑制されることが、伸長停止を早めた要因と考えられる。明期30℃、暗期25℃の条件下に置かれた個体では、伸長成長が25℃条件下ほど増大されなかったものの、葉原基の形成が徐々に抑制され、比較的長期間伸長を続けた後、伸長停止が誘導された。これに

対して、5月中旬から10℃/25℃（日長21時間，明期10℃暗期25℃）条件下に置かれた個体では，葉原基の形成と節間伸長とも抑制され，連続的な成長パターンが示された。しかし，イイギリの葉原基の形成と節間伸長との相互抑制関係は，温度条件にどのように作用されているかは今後の課題である。

沖縄県産苗と三重県産苗の伸長停止時期はあまり変わらなかったことから，伸長停止からみた生態型の分化は起こっていないものと推察される。このことは，イイギリの伸長停止には日長の影響がなく，温度の影響があったことから説明できる。これは，両産地の日長の季節変化と冬の気候が大きく異なっても，夏の高温はほぼ変わらないためであると推察される。伸長停止の段階において生態型の分化が起こっていないため，沖縄県産イイギリ苗は津市の気候条件下において初霜が降りる前に伸長を停止し，休眠に入ることが可能になっている。イイギリと異なって日長をシグナルとして利用する北方系の樹種では，伸長停止および休眠導入の段階において，日長反応性の違いによる生態型の分化が起こる場合が多い（13,19,58）。

イイギリの伸長停止は，前述のように葉原基の形成と節間伸長の相互抑制関係に起因することは，多くの北方系樹種と同様であった（23,43,54,55）。しかし，このバランスに影響する環境要因は，イイギリでは日長ではなく温度である可能性が示された点では，北方系樹種と異なることが明らかとなった。

落葉広葉樹のイイギリと同様に，主に暖地に分布している常緑広葉樹タブノキでは，どのような日長条件下でも周期的な成長パターンを示し，短日による休眠の導入はみられなかった（46）。他の多くの常緑広葉樹，例えばクスノキ（*Cinnamomum camphora*），アラカシ（*Quercus glauca*），ヤマモモ（*Myrica rubra*）でも同じような傾向がみられた（90）。このことから，主に暖地に分布している樹種の多くは，イイギリと同様に休眠性を獲得しても日長を媒介しないと考えられた。

7・3 休眠タイプの区分および温暖化の影響について

上述したことをまとめると，西日本を中心に亜熱帯から温帯にかけて分布するイイギリは，北方系樹種のカラマツやポプラなどと同様に，冬休眠に導入された。しかし休眠の導入には日長を媒介せず，しかも15℃のような高い低温も休眠を醒ます効果をもつ面では，北方系樹種とは異なることが明らかとなった。また，休眠導入が短日によるものではないことは，常緑広葉樹タブノキでも同様であったが，休眠の獲得と休眠の深さではイイギリはタブノキと異なった。亜熱帯域に分布するタブノキは休眠の機構を持たず，温帯域に分布するタブノキの冬芽は休眠の機構を持つが，休眠が深いときでも28℃の条件下では再成長する。すなわち，主に暖地に分布している落葉樹イイギリは冬休眠に導入されたが，同様に分布している常緑広葉樹タブノキの冬芽は休眠の有無からみた生態型の分化が起こっただけではなく，温帯域に分布する個体の冬芽が休眠の機構を持ってもイイギリほど深くなかった。ここでは，ポプラ，カラマツ，シラカンバなどの北方系冬休眠と区別し，イイギリのような冬休眠は，南方系冬休眠と定義する。イイギリほど休眠が深くない温帯域に分布するタブノキ冬芽の休眠をタブノキ型休眠と呼ぶことにする。北方系冬休眠，南方系冬休眠，タブノキ型休眠の特徴は，表7-1にまとめた。

表7-1に示したとおり，亜熱帯から亜寒帯までの気候帯を持つ日本列島において，三つの休眠タイプがみられた。気温の上昇をもたらす温暖化は，異なる休眠タイプの樹種に対する影響が異なると予測される。ここで例を取って異なる休眠タイプの樹種の生育におよぼす温暖化の影響について予測を試みた。

表-7-1. 休眠タイプの分類

北方系冬休眠：	日長を媒介して導入され、そして12℃以下の低温で解除される冬休眠例えば ポプラ(<i>Populus×euramericana</i> cv.I-214), カラマツ(<i>Larix leptolepis</i>), シラカンバ(<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>), アカマツ(<i>Pinus densiflora</i>)
南方系冬休眠：	日長を媒介せず、温度の影響を受けて導入され、そして15℃のような低温でも 解除され、主に暖地に分布しているイイギリ (<i>Idesia polycarpa</i>) のような 冬休眠
タブノキ型 休眠	：日長を媒介せず、低温によって導入された浅い休眠。この休眠の最も深い時期 でも25℃以上の条件下で再成長する。

まず、亜熱帯から温帯にかけて広く分布するイイギリ（南方系冬休眠）とタブノキ（タブノキ型休眠）の分布域内の名護と津の温度条件に3℃の気温上昇を仮定した場合の気温変化を図-7-1に示した。3℃の気温上昇によって、名護の1月の平均気温は現在の約15℃から18℃に上昇し、最低気温は約11～12℃から14～15℃に上昇する。沖縄県産イイギリの冬芽と種子の冬休眠は15℃で解除されることから、3℃の気温上昇によって、沖縄県産イイギリの冬休眠を醒ます低温がなくなることはないと考えられる。ただし、沖縄県産イイギリの冬芽の休眠を醒ます効果的な低温は10℃、12℃にあることから、3℃の気温上昇によって沖縄県産イイギリの冬芽の休眠を醒ます効果的な低温帯がなくなってしまう。その結果、沖縄県産イイギリ冬芽の休眠が十分に解除されない可能性があると考えられる。これに対して津の場合、3℃の気温上昇によって平均気温が15℃以下に下がり始めた日は、現在の11月上旬から11月中旬に変化

する。津では、11月にはイイギリ冬芽の休眠は深くなったことから、休眠の解除のために低温不足にならない。すなわち津では、3℃の温暖化によって低温不足になることはまずない。このことから、津では3℃の気温上昇があっても、イイギリの生育に大きな影響がないと予想される。イイギリに対して亜熱帯に分布するタブノキの個体は休眠の機構を持たないため、温暖化による冬季の低温不足によって生育できなくなることは考えにくい。以上のことから、タブノキよりもイイギリの方が温暖化の影響を受けやすいと考えられる。

また、イイギリのような南方系冬休眠に導入された樹種にとっては、冬休眠の導入は短日によるものではないため、気温の上昇と日長の相互影響を考えなくても良いといえる。しかし、短日によって、北方系冬休眠に導入されたカラマツ、シラカンバなどの樹種にとっては、温度と日長の相互影響を考えなければならない。一方北方においては、3℃の気温上昇があっても、冬の低温不足によって休眠が解除されないことなく、樹木が生存できなくなる心配はないと考えられる。北方系冬休眠に導入された樹種の休眠導入に

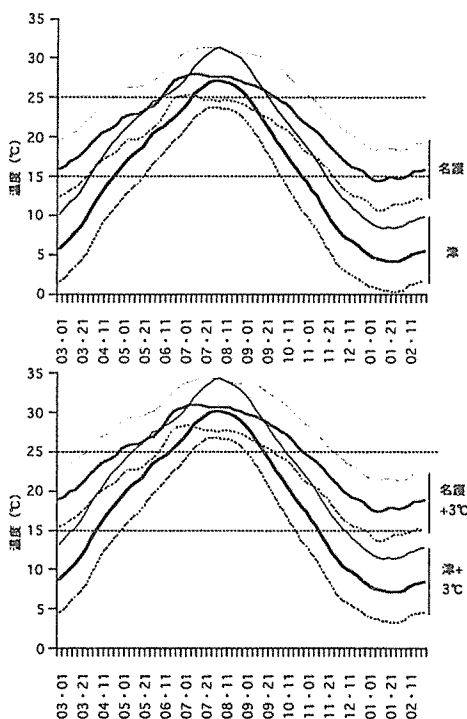
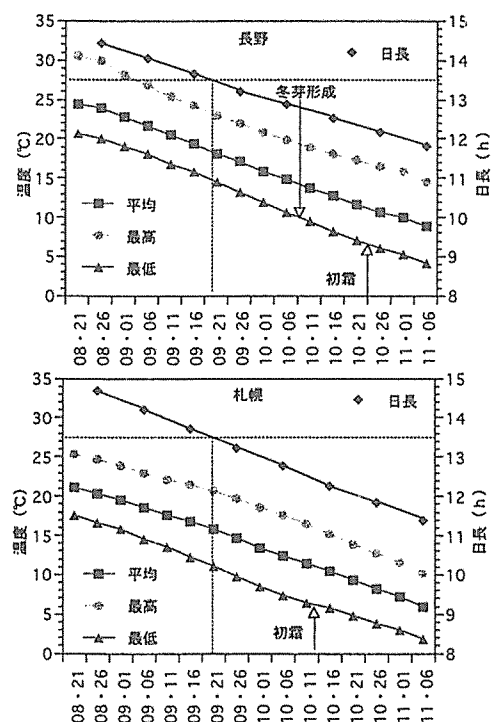
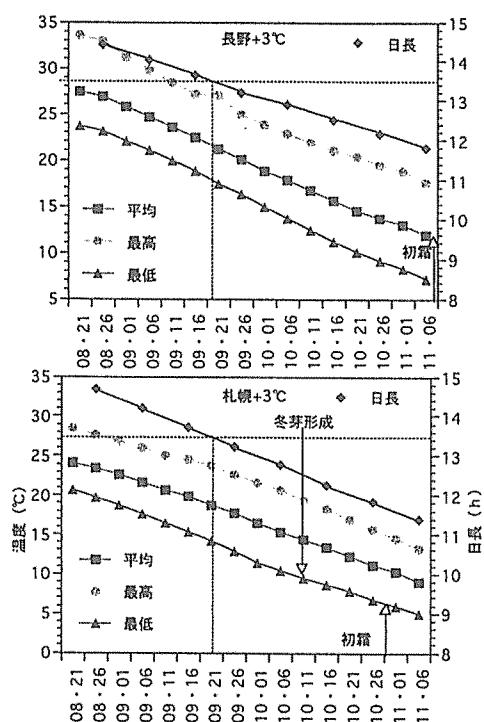


図-7-1. 名護と津の半月別の気温の変化
および温暖化による3℃の気温
上昇の場合の気温の変化



図一 7-2. 8月下旬から11月初旬までの長野と札幌の半旬別の気温と自然日長（天文日長+40分）の変化および長野に分布しているカラマツの冬芽形成の時期



図一 7-3. 温暖化が3℃の気温上昇をもたらす時の長野と札幌の8月下旬から11月初旬の気温の変化および札幌に植栽されているカラマツの冬芽形成時期の予測

ついて今までの実験結果をまとめると、休眠の導入をもたらす短日効果は温度条件に影響される(5,13,15,19,48,51)。シラカンバでは暗期温度は15℃～20℃の場合短日効果が著しく、それより高くても低くても短日効果が弱くなる(48)。カラマツでも、同じような傾向が見られる。また、ポプラでは明期温度が20℃以上では限界日長があまり変わらない(25)。

図一7-2, 図一7-3に、北方系冬休眠に導入されたシラカンバの天然分布域とカラマツの栽培分布域である長野と札幌の、8月から10月までの日長と温度および気温が3℃上昇した場合の変化を示した。日長が13.5時間の時、3℃気温上昇の場合、長野と札幌の最低気温は、それぞれ15℃、11℃から18℃、14℃に変化する。このように3℃の気温上昇によって長野に生育しているカラマツ、シラカンバ冬芽の形成と休眠導入は、夜温の変動範囲は15℃～20℃の間にあることから、短日の効果におよぼす影響はほぼないと判断できる。すなわち3℃の温暖化が発生しても、長野に分布しているカラマツやシラカンバの休眠導入時期はあまり変わらないと考えられる。温暖化によって初霜が降る日も遅くなることから、カラマツとシラカンバの生存には脅かすことはないと予測する。これに対して札幌では、夜温が15℃以下に低下することで短日効果が弱くなり、植栽されているカラマツ冬芽の形成時期は10月中旬まで遅れることになる。しかし、温暖化によって3℃の気温上昇をもたらすと、札幌の温度条件は今の長野の温度条件と似るようになり、最低気温が15℃近くにあがり、短日効果が強まることになることで、カラマツの冬芽の形成時期は早まると考えられる。また温暖化によって、初霜が10月下旬になると予測されることから、札幌ではカラマツは生育できると予測できる。

このように、温暖化に対する反応について、北方系冬休眠に導入された樹種は南方系冬休眠に導入された樹種とは異なることが予測される。また、常緑広葉樹タブノキにも温暖化の影響はイイギリと異なると予測される。すなわち温暖化の影響は、異なる休眠特性と天然分布を持つ樹種によって異なることになる。多樹種を構成する森林生態系の変動が予想される。

摘 要

多くの温帯樹木は、季節の移り変わりにともなって変化する温度や日長などをシグナルとすることで、寒く乾燥する冬が訪れる前の秋までには成長を停止し、冬芽を形成する。さらに、形成された冬芽は生理的に休眠し、翌春まで成長しない。温帯樹木は、休眠という性質を獲得することによって分布域を寒冷地にまで拡大したと考えられる。

このような見地から、亜熱帯から温帯にかけて広く分布する樹種についての休眠に関する研究は、休眠獲得過程の解明や年生育過程の季節変化への同調性を解明することに対して、重要な知見を得られることになると考えられる。とりわけ、南北に分布域の広い樹種では、温度や日長に対する反応性として、タブノキ (*Machilus thunbergii*) のように産地別に特異な生態型に分化している可能性があり、温暖化による気温の上昇が危惧される中、このような樹種の研究は重要な意味を持つ。

本研究では、南北に広く分布している本邦産の自生の樹種として、落葉広葉樹イイギリ (*Idesia polycarpa*) を取り上げた。そして、本種のライフサイクルの各部におよぼす日長、温度、土壌養分などの環境条件の影響について検討した。

イイギリは、亜熱帯の沖縄県産の個体を温帯の三重県で生育させても枯死することなく越冬できた。また、三重県に移された沖縄県産の個体も三重県産の個体とほとんど同時に伸長を停止し、冬芽を形成した。そして、ほぼ同時に春になってから開芽した。さらに、この冬芽は冬の低温に遭遇しないと、25℃の条件下でも成長を再開しない。このことから、沖縄県産の個体の冬芽（頂芽）も三重県産のものと同様に、休眠解除に低温を必要とする「冬休眠」に導入されることが確認された。つまり、凍結害の起こらない亜熱帯地域産のイイギリ個体の冬芽にも、「冬休眠」の存在することが初めて確認された。この「冬休眠」の導入要因を検討したところ、シラカンバなどの北方系樹種と異なり、日長のシグナルは全く利用されず、しかも、同じ日長、温度などの環境条件下において両産地イイギリの休眠導入の時期は変わらなかった。

イイギリの種子の発芽についても、興味深い現象が認められた。イイギリの種子は、沖縄県産のものでも三重県産のものでも、発芽の際には低温要求することから、双方とも冬休眠をすると考えられる。

すなわち、亜熱帯産イイギリの種子も冬芽も温帯産イイギリの種子も冬芽も、温帯北部に分布するシラカンバなどと同様に、冬休眠に導入されることが初めて確認された。しかし、この冬休眠を解除する低温を調べてみると、休眠解除に有効な温度域には明らかな違いがみられた。温帯のみに分布する樹種の冬休眠の解除にはほとんど効果のなかった15℃で沖縄県、三重県産のイイギリの種子と冬芽の冬休眠が解除された。しかし、5℃の低温は、沖縄県産イイギリの種子の休眠解除には効果がなく、三重県産のイイギリの種子の休眠解除には効果がみられた。冬芽の休眠解除には、5℃は、沖縄県産のものにとって効果が10℃よりも弱く、三重県産の冬芽にとっては効果が10℃と同じであった。両産地イイギリの冬休眠を解除する低温の下限には違いがみられた。一方、沖縄県産の個体は、短期間の効果的な低温にさ

らされると成長を再開するようになったが、三重県産の個体では成長を再開するために、より長い期間の効果的な低温にさらされる必要があった。

したがって、イイギリは凍結の危険性のない亜熱帯北部から休眠性を獲得し、凍結の危険性のある温帯域まで分布を広げたとみられる。そして、種子と冬芽の耐冷性の高い個体、冬芽の休眠解除に対する低温要求性の高い個体が、より北方にまで分布していったと考えられる。イイギリでは、タブノキで見られるような、亜熱帯に分布するものは休眠に導入されることはないが温帯に分布するものは休眠に導入されるといった生態型の分化はみられず、地域個体群による特性が認められた。

これらの結果に基づいて、イイギリの冬休眠を南方系冬休眠と定義し、ポプラ、シラカンバなどの短日によって導入され、12℃以下の低温によって解除される北方系冬休眠と区別した。また、冬休眠に導入されなかった南方系樹種タブノキの休眠をタブノキ型休眠とした。これら休眠タイプの異なる樹種の温度、日長に対する反応を比較し、それら樹種の生育におよぼす温暖化がもたらす気温上昇の影響を予測した。

謝 辞

本研究を進める上で三重大学生物資源学部の永田洋教授には、樹木の休眠と分布との関連をはじめ、生物学的な観点から、実験計画、結果の取りまとめまで細かくご指導いただいた。また、三重大学生物資源学部の飛岡次郎教授には森林科学に関する幅広い知識をご教授賜り、本研究の応用方面への参考とさせていただいた。さらに三重大学生物資源学部の武田明正教授に、環境システム理論をはじめ、イイギリの生態的位置付けなどのご助言をいただいた。本論文の取りまとめにあたり、三重大学生物資源学部の伊藤進一郎助教授と和歌山大学システム工学部の中島敦司博士からは適切なアドバイスとご校閲をいただいた。本研究の実行にあたっては、三重大学生物資源学部の万木豊助教授、櫛田達矢先輩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諸君のご協力を得た。ここに厚くお礼を申し上げる。

引 用 文 献

- (1) 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.
- (2) AXELROD, D. I. (1966) Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution*. 20: 1-15.
- (3) DENSMORE, R., and ZASADA, J. (1983) Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Can. J. Bot.* 61: 3207-3215.
- (4) DOWNS, R. J. (1957) Photoperiodic control of growth and dormancy in woody plants. (Thimann, K. V. (edit.), *The physiology of forest trees*. 678pp, Ronald Press, New York). 529-537.
- (5) 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.
- (6) DOWNS, R.J., and BORTHWICK, H.A. (1956) Effects of photoperiod on growth of trees. Bot.Gaz. 117: 310-326.
- (7) 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.
- (8) 藤伊 正 (1975) 植物の休眠と発芽. 102pp, 東京大学出版会, 東京.
- (9) GOSLING, P. G. (1988) The effect of moist chilling on the subsequent germination of some temperate conifer seeds over a range of temperatures. J. of Seed Technol. 12: 90-98.
- (10) GRIME, J.P., MASON, G., CURTIS, A.V., RODMAN, J., BAND S. R., MOWFORTH, M.A.G., NEAL, A.M., and SHAW S. (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69: 1017-1059.
- (11) 花房 尚・永田 洋・佐藤大七郎 (1966) 林木の光周性 (V) ウダイカンバ種子発芽の光周性. 77回日林講: 167-169.
- (12) 畑野健一 (1970) 林木種子休眠に関する諸問題. 日林誌 52: 274-282.
- (13) HEIDE, O.M. (1974) Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod and temperature. Physiol. Plant. 30: 1-12.
- (14) HEIDE, O.M. (1993) Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica*) requires both chilling and long days. Physiol. Plant. 89: 187-191.
- (15) HELLMERS, H., GENTHE, M.K., and RONCO, F. (1993) Temperature affects growth and development of Engelmann spruce. Forest Sci. 16: 447-452.
- (16) 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.
- (17) 池本彰夫 (1978) 樹木の調節 (佐藤大七郎・堤 利夫著, 樹木—形態と機能, 309pp, 文永堂, 東京). 192-224.
- (18) 石谷憲男 (1964) 原色日本林業樹木図鑑. 217pp, 地球出版, 東京.
- (19) JUNTILA, O. (1980) Effect of photoperiod and temperature on apical growth cessation in two ecotypes of *Salix* and *Betula*. Physiol. Plant. 48: 347-352.
- (20) 北村文雄・中村恒雄・興水 肇・藤田 昇 (1982) 都市樹木大図鑑. 545pp, 講談社, 東京.
- (21) 小島 覚 (1994) 北方林生態系と気候温暖化. 日生態会誌 44: 105-113.
- (22) 小西国義 (1985) 植物の成長と発育. 244pp, 養賢堂, 東京.
- (23) 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.
- (24) 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. 中森研 45: 91-92.
- (25) 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 投稿中.
- (26) LANG, G.A., EARLY, J.D., ARROYAVE, N.J, DARNELL, R.L. (1987) Endo-, para- and

- ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. Hort. Science 22: 271-277.
- (27) 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.
- (28) 劉 震・中島敦司・櫛田達矢・北岡 哲・永田 洋 (1998) 冬季の温度影響がイイギリの開芽に及ぼす影響. 環境システム研究 26: 239-244.
- (29) 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1報) 温度処理によるサンゴジュ (*Viburnum Awabuki k.*) の生長に対する光周反応の変化. 園学雑 46: 495-500.
- (30) 中村昌幸・万木 豊・永田 洋 (1996) 日長・施肥がカラマツの頂芽形成に及ぼす影響. 107回日林論: 187-188.
- (31) 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(2): 91-109.
- (32) 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. Jan. For. Soc. 49: 279-285.
- (33) 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. Jan. For. Soc. 49: 415-420.
- (34) NAGATA, H. (1968) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (III) Photoperiodism in the terminal buds of second-year seedlings. J. Jan. For. Soc. 50: 174-180.
- (35) NAGATA, H. (1969) Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (VI) Photoperiodism in the terminal buds in the stage of formation in second-year seedlings. J. Jan. For. Soc. 51: 85-90.
- (36) 永田 洋 (1969) 林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4(1): 33-39.
- (37) 永田 洋 (1981) 樹木の休眠に関する研究 (I) ポプラ冬芽の休眠の深さ(1). 日林誌 63: 263-272.
- (38) 永田 洋 (1996a) 樹木の開花, 開葉などに影響を与える気象因子の評価法について. (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) 17-23.
- (39) 永田 洋 (1996b) 気象庁の生物季節観測データからポプラ観測および考察法を考える. (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) 24-30.
- (40) 永田 洋・万木 豊 (1982a) 樹木の生物季節学的研究 (I) サクラの花芽形成と開花. 三重大農学報 63: 205-216.
- (41) 永田 洋・万木 豊 (1982b) 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(1) : 77-93.

- (42) 永田 洋・万木 豊 (1985) 生物季節に関する研究 (Ⅳ) サクラ, ウメ, サザンカの開花・開葉 (続). 森林文化研究 6 (1) : 65-69.
- (43) 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.
- (44) 永田 洋・万木 豊 (1988a) 樹木の休眠に関する研究 (Ⅲ) ポプラの冬芽の休眠の深さ(2). (日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究, 昭和62年度科学研究費 (総合研究A) 研究成果報告書) 155-190.
- (45) 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.
- (46) 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. 三重大生資紀要 4 : 147-156.
- (47) 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.
- (48) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二 (1990) シラカンバの冬芽形成に及ぼす暗期温度の影響. 日林誌 72 : 339-341.
- (49) 永田 洋・花房 尚・林 勇治郎・佐藤大七朗 (1968) 樹木の光周性 (Ⅸ) ウダイカンバ種子発芽に及ぼす低温処理と温周処理の影響. 北海道林業試験場報告 6 : 50-55.
- (50) 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.
- (51) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二 (1990) 樹木の休眠に関する研究 (Ⅴ) ポプラの冬芽形成に及ぼす温度の影響. 三重大生資紀要. 4 : 157-164.
- (52) 永田 洋・飛岡完治・矢頭献一・肥後 純 (1969) 樹木の光周性 (Ⅺ) シラカンバ種子の発芽と低温湿層処理. 80回日林講 : 182-184.
- (53) 永森通雄・西村武二・池本彰夫・赤井龍男・薬師寺清雄・永田 洋・武田明正・新里幸和・諸見里秀幸 (1983) 京都, 三重, 高知, 沖縄県産広葉樹のそれぞれ相互の各地域における生育反応 (Ⅱ) -イイギリについて. 94回日林論 : 753-754.
- (54) 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.
- (55) 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.
- (56) 岡上伸雄・江刺洋司 (1970) 光と休眠. 植物生理 8 : 94-101.
- (57) 大沢雅彦 (1993) 東アジアの植生と気候. 科学 63 : 664-672.
- (58) PAULEY, S.S., PERRY, T.O. (1954) Ecotypic variation of the photoperiodic response in *Populus*. J. Arnold Arbor. 35: 167-187.
- (59) PERRY, T.O. (1962) Racial variation in the day and night temperature requirements of red maple and loblolly pine. Forest Sci. 8: 336-344.
- (60) PERRY, T.O. (1971) Dormancy of trees in winter. Science. 171: 29-36.
- (61) ROMBERGER, A. (1963) Meristems, growth and development in wood plants. U. S. Dept. Agr. For. Serv. 1293: 71-165.

- (62) 酒井 昭 (1974) 屋久島の常緑および落葉広葉樹の耐凍性. 日生態会誌 24 : 35-42.
- (63) 酒井 昭 (1975) 日本における常緑及び落葉広葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌 25 : 101-111.
- (64) SAKAI, A. (1980) Freezing resistance of broad-leaved evergreen trees in the warmtemperate zone. Low Temp. Sci., Ser. B. 38: 1-14.
- (65) 酒井 昭 (1981) マツ属の耐凍性と分布 I. 耐凍性の季節変化. 日生態会誌 31 : 79-89.
- (66) 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応—冬の生理・生態学. 学会出版センター, 東京, 81-126.
- (67) 酒井 昭 (1995) 植物分布と環境適応—熱帯から極地, 砂漠へ. 朝倉書店, 東京, 67-74.
- (68) 酒井 昭・倉橋昭夫 (1975) 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌 25 : 192-200.
- (69) SASAKI, S. (1979) Physiological study on Malaysian tropical tree species. Study on storage and germination of Leguminosae and Dipertoracarpaceae seeds. Trop. Agric. Res. Ser. 12: 75-87.
- (70) 柴草良悦・木俣聡彦 (1975) トドマツの休眠に関する研究 (I) 長日処理の秋伸び形成および初期休眠打破におよぼす影響. 日林誌 57 : 224-227.
- (71) 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.
- (72) 新里孝和・赤井龍男・薬師寺清雄 (1980) カラマツ苗の出芽と冬芽形成に対する日長と温度の影響. 91回日林論 : 275-276.
- (73) 白石 進 (1987a) アイソザイム分析法 (1). 林木の育種 142 : 23-25.
- (74) 白石 進 (1987b) アイソザイム分析法 (2). 林木の育種 143 : 34-38.
- (75) 田川日出夫 (1981) 種子の発芽活性と休眠 (沼田 真編, 種子の科学. 214pp, 研成社, 東京). 74-80.
- (76) 津村義彦・戸丸信弘・陶山佳久・モハマドーナイム・大庭喜八郎 (1990) アイソザイム分析法. 筑大演報 6 : 63-95.
- (77) 上原敬二 (1976) 樹木大図説. 1276pp, 有明書房, 東京.
- (78) VEGIS, A. (1964) Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 15: 185-224.
- (79) VILLIERS, T.A. (1975) Dormancy and the survival of plants. The institute of biology's studies in biology no. 57. 68pp, Edward Arnold, London.
- (80) WAREING, P.F. (1949) Photoperiodism in woody species. Forestry. 22: 211-221.
- (81) WAREING, P.F. (1953) Growth studies in woody species V. Photoperiodism in dormancy buds of *Fagus sylvatica* L. Physiol. Plant. 6: 692-706.
- (82) WAREING, P.F. (1956) Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 7: 191-214.
- (83) 鷺谷いづみ (1989) 種子発芽の生態学—方法論と展望の模索. 種生物学研究 13 : 1-17.
- (84) 渡邊定元 (1995) 地球環境問題と林木育種. 林木の育種 175 : 15-18.
- (85) 渡邊定元・長尾精文・佐々木恵彦 (1995) ブナの光周性・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.

- (86) 八木喜徳郎(1968) イイギリ種子の発芽と変温. 日林誌 50 : 21-23.
- (87) 山中寅文(1975) 樹木の実生と育て方. 256pp, 誠文堂新光社, 東京.
- (88) 矢頭猷一・岩田利治(1966) 図説樹木学—落葉広葉樹, 編一. 朝倉書店, 東京, 179-180.
- (89) YOUNG, E. and HANOVER, J. (1978) Effects of temperature, nutrient, and moisture stresses on dormancy of blue spruce seedlings under continuous light. Forest Sci. 24: 458-467.
- (90) 万木 豊・永田 洋(1983) 樹木の休眠に関する研究 常緑広葉樹の成長パターンと天然分布. (昭和57年度科学研究費補助金(総合研究A)研究成果報告書) 93-100.

Received December 14, 1999