

## 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\*

永田 洋・万木 豊  
三重大学生物資源学部

## Studies on Dormancy in Woody Plants (IV)

Relationship Between Ecotype and Dormancy in *Machilus Thunbergii* SIEB. et ZUCC.

Hiroshi NAGATA and Yutaka YURUGI  
Faculty of Bioresources, Mie University

### Summary

The terminal buds of *Machilus* seedlings from the seeds collected in the Subtropical Zone (Iriomote, Okinawa, Amami) could not survive the winter, but the seedlings from the Temperate Zone (Kagoshima, Kochi, Mie, Chiba, Iwate, Aomori) grew up well without frost damage in Mie (Table 1).

The terminal buds of *Machilus* seedlings grown in the Subtropical Zone were not induced into the dormancy requiring chilling for its release and had a relatively wide range of temperatures suitable for bud break (Table 4 and 5). So the terminal buds often sprout in the winter in Mie and then are killed by frost.

On the other hand, the terminal buds of *Macilus* seedlings collected from the Temperate Zone could be induced into the dormancy requiring chilling for its release (Table 4 and 5) and sprouted in spring without frost damage in Mie.

This dormancy, however, could not be induced with short-days at the temperatures ranging from 18 to 28°C (Fig. 5-8). The relationship between photoperiod and temperature seems to play an important role in inducing dormancy. And photoperiod seems to have a great effect on the growth patterns, that is, the relationship between leaf initiation and internode growth (Fig. 9).

**Key words:** dormancy, ecotypic variation, Subtropical Zone, Temperate Zone,  
*Machilus thunbergii*

### 1. はじめに

VILLIERS<sup>1)</sup>によると、気候は植物分布を決める最大の要因であり、ある植物が厳しい季節に耐えて生育できるかどうかは、生化学的、生理的、構造的適応の進化にか

かっている。この適応こそ休眠といわれる現象で、この休眠の発達によって植物が厳しい季節に耐えられるとともに、発育ステージを季節変化に同調させることができる。この休眠こそ分布域拡大をもたらすための進化における最大の要因である。温帯の樹木が分布域を広げにくくするためには、成長、開花、結実を冬の到来までに終えらるとともに、厳冬期の寒さに耐えられるだけでなく、初霜の時期までに成長を停止し、晩霜の危険のある間には成

\* 本研究の一部は文部省科学研究費 (課題番号 61304022) で行なった。

平成元年11月30日 受理

長を開始しないという、季節変化に同調できなければならない。たとえば、櫻村<sup>2)</sup>によると、奥羽山地南部では標高およそ 800 m 以上にはブナ林がみられるが、これより低地では、東側と西側にはブナ林が存在するが、中央部ではブナ林を欠き、中間温帯林的様相を呈する。これは、厳冬期にはブナはコナラ、ミズナラよりも高い耐凍性をしめすが、春開芽後の晩霜に対しては、耐凍性を失わない冬芽を一部開芽せずに残すコナラ、ミズナラのほうが耐凍性が強いいため、春はやく雪が消えるが、おそくまで晩霜の危険がある内陸部の山地帯低地にブナ林が成立できないと考えられる。

樹木の生育が季節変化に同調していることは、樹木が温度や日長の変化を信号として感受し、発育や代謝をコントロールしていると考えられる。すると、日長、温度変化が異なる地域では、成長停止、冬芽形成をもたらす日長にも違いがみられることになり、日長が関与する生態型 (photoperiodic ecotype) の存在は当然考えられる。このことは、WAREING<sup>3)</sup> によって紹介されたポプラ、ヨーロッパ・アカマツの他、DOWNS ら<sup>4)</sup>、長尾ら<sup>5,6)</sup>、永田ら<sup>7)</sup> によってもカンバ類での数多くの報告がなされている。これらのカンバ類は、温帯地域以北の冬期、降霜 (凍結) のある地域に成育し、その解除に低温を必要とする休眠を持っている。このようなシラカンバで、深さの程度、導入のための日長などと気候との関連を検討したものである。しかし、寒さによる凍結の危険のない地域 (奄美大島、沖縄本島、八重山諸島) から九州以北の降霜 (凍結) のみられる地域への分布の拡大の過程で、生き残り機構 (survival mechanism) としての休眠獲得がどのように進化してきたか最初のステップ<sup>1)</sup> を明らかにしたいと考えた。

そこで、沖縄本島、高知、三重、京都産の種子から育てたイイギリ、センダン、トベラ苗を琉球大学農学部演習林、高知大学農学部、三重大学農学部、京都大学農学部において野外で育てた。イイギリでは沖縄と高知と三重・京都の3つの photoperiodic ecotype を、センダンでは沖縄と高知・三重・京都の2つの photoperiodic ecotype の存在を、それぞれ示唆する成長経過がみられた<sup>8,9)</sup>。しかし、常緑広葉樹のトベラでは4産地の苗の成長過程には明らかな差はみられなかった<sup>10)</sup>。さらに、三重産の常緑広葉樹のクスノキ、アラカシ、ヤマモモ、タブノキについて短日による休眠導入の可能性を調べた結果、最

も北まで分布しているタブノキでその可能性がみられた<sup>11)</sup>。そこで、西表から青森までの各地産の種子から育てた苗を用いて、生態型、特に休眠導入の有無、導入条件などについて検討した。

## 2. 実験材料

西表 (沖縄八重山郡竹富町字上原周辺)、沖縄 (沖縄県国頭郡国頭村周辺)、奄美 (鹿児島県名瀬市内)、鹿児島 (鹿児島県指宿市内)、高知 (高知県土佐清水市内)、三重 (三重県津市内)、千葉 (千葉県佐原市香取神宮)、岩手 (岩手県下閉伊郡山田町周辺)、青森 (青森県西津軽郡深浦町周辺) の各地で採取した種子を播種し、三重大学構内の野外で育てたタブノキ (*Machilus thunbergii* SIEB. et ZUCC.) の鉢植えの2~3年生苗を実験材料とした。

## 3. 結果と考察

### 【実験 I】 三重大学構内における各地産タブノキの野外での越冬状況

西表で3月中旬、三重で7月中旬、岩手では8月下旬に、それぞれ採取したタブノキの種子は、ただちに育苗

**Table 1.** Number of terminal buds of the *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iriomote, Okinawa and Amami (Sub-tropical Zone), Kagoshima, Kochi, Mie and Chiba (Warm-temperate Zone) and Iwate and Aomori (Cool-temperate Zone) survived the winter in Mie Pref.

各地産タブノキの越冬状況 (頂芽生存数)

	1985 (6 plants)*	1988 (20 plants)*
Iriomote	0	—
Okinawa	2	5
Amami	3	—
Kagoshima	5	14
Kochi	—	20
Mie	5	20
Chiba	6	—
Iwate	6	20
Aomori	6	—

\* Number of plants used for treatment.

箱に播種し、翌春植えかえた苗木を実験に用いた。1984年春、鉢植えした苗（各産地6本ずつ）の野外での1985年春の越冬生存した頂芽数、および1987年春、苗畑に植え付けた苗（各産地20本ずつ）の1988年春生存した頂芽数は Table 1 に示すとおりであった。なお、両実験期間中の降霜危険期間の旬間最高、最低気温は Table 2 に示した。

鹿児島以南のタブノキでは頂芽の枯死するものが目立ち、亜熱帯地域に属する奄美以南のもの枯死率は極端に高かった。

【実験Ⅱ】各地産タブノキ頂芽の開芽経過

西表、沖縄、奄美産タブノキは、野外では冬の間に頂芽が枯死するものがみられたので、頂芽の開芽途中での枯死を避けるため、野外にくらべ成育温度は幾分高くな

**Table 2.** Maximum and minimum temperatures of each decade of the month in the open (°C) (F; first, M; middle, L; last decade)  
各地産タブノキの越冬状況調査地旬間最高、最低気温 (°C)  
(F; 上旬, M; 中旬, L; 下旬)

1984~1985												
	October			November			December			January		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
Max	31.0	27.0	23.7	23.7	20.5	18.0	14.2	19.5	12.1	11.0	12.3	10.5
Min	12.0	11.0	6.8	3.5	6.5	0.9	-1.0	0.5	-1.5	-3.5	-3.5	-3.5
	February			March			April			May		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
Max	15.0	13.5	9.0	14.5	18.3	19.0	24.3	22.5	26.5	27.5	27.0	27.2
Min	-2.5	0.0	-0.5	2.5	1.5	3.8	0.7	5.5	8.8	12.2	13.1	14.3
1987~1988												
	October			November			December			January		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
Max	27.2	25.8	25.8	22.5	20.2	17.0	13.2	14.5	19.5	13.6	14.0	17.2
Min	15.6	11.0	9.5	4.8	7.6	1.8	0.9	2.1	2.1	-1.6	1.5	-0.4
	February			March			April			May		
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	F	M	L
Max	14.0	11.6	11.0	13.2	17.5	14.3	19.2	24.2	27.0	26.3	30.0	24.8
Min	-1.0	-1.6	-1.6	-0.2	0.6	1.5	2.3	4.9	6.3	8.5	13.3	13.2

**Table 3.** Maximum and minimum temperatures of each decade in the glasshouse with the side windows kept open (°C) (F; first, M; middle, L; last decade)  
各地産タブノキの頂芽の開芽経過をみた開け放ったガラス室内の旬間最高、最低気温 (°C) (F; 上旬, M; 中旬, L; 下旬)

1984~1985										
	November			December			January			
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	
Max	25.0	22.5	21.5	15.5	21.5	12.8	13.2	14.5	12.0	
Min	3.8	6.5	1.2	-0.2	0.5	-0.8	-2.0	-1.8	-2.7	
	February			March			April			
	F	M	L	F	M	L	F	M	L	
Max	16.3	15.0	10.5	16.2	20.0	21.5	25.5	24.0	28.0	
Min	-1.8	0.7	0.0	2.5	1.8	4.2	1.2	5.5	9.0	

る (Table 2 and 3) が、霜よけのために、両側のガラス戸を開け放したガラス室内での開芽経過をしらべた (Fig. 1)。

西表、沖縄、奄美の亜熱帯地域産タブノキの開芽は鹿児島以北産タブノキにくらべて著しく早く、三重地方の降霜期間 (11月19日～4月8日) にほとんどの頂芽が開芽した。

一方、鹿児島以北産タブノキでは、鹿児島産タブノキの一部に開芽の早いものがみられたが、ほかには三重地方に成育するポプラ<sup>7)</sup>などの落葉広葉樹とよく似た開芽経過を示した。また、北方産のものほど開芽が遅れる傾向もみられた。

このことは、亜熱帯産タブノキの頂芽は休眠に入らず、鹿児島以北産タブノキの頂芽は休眠に入り、かつ、北方産のものほど休眠が深いことを示唆している。

#### 【実験Ⅲ】 各地産タブノキの各種日長条件下での成長パターン

三重産のタブノキは、長日条件 (16, 20時間日長) 下では周期的成長 (periodic growth) を示したが、短日条件 (8, 12時間日長) 下では5週間以内に成長を停止し、

その後15週間は成長の再開はみられなかった<sup>11)</sup>。そこで、タブノキについても短日による休眠導入の可能性を確かめるため、各地産タブノキの種々の日長下での成長パターンを調べ、休眠の差異を検討した。

日長処理は、1984年7月28日に開始し65週間おこなった。植物体を毎日、午前9時から午後5時までの8時間、温室または室外で太陽光のもとにおき、その後室内で20 W 昼光色蛍光灯の補光 (植物体上部で約1,000ルクス) を行なった。温度条件は、最低気温が20°C以上の期間は特に制御しなかったが、20°C以下の期間は、温室は最低気温を20°C、最高気温を28°Cに、また、補光暗室内は20°Cに制御した。

12, 16および20時間日長下での各地産タブノキの個体別の成長経過は Fig. 2～8 に示すとおりである。亜熱帯の西表、沖縄、奄美も、そして温帯の鹿児島、三重、千葉、岩手産タブノキも、すべて、短日、長日いずれの日長条件下でも周期的成長を示した。

我が国の温帯以北 (北緯30度～45度) では天文日長に自然薄明を加えた明期 (日長) が12時間以下になるのは10月中旬以降であり<sup>12)</sup>、この期間には、すでに降霜がみ

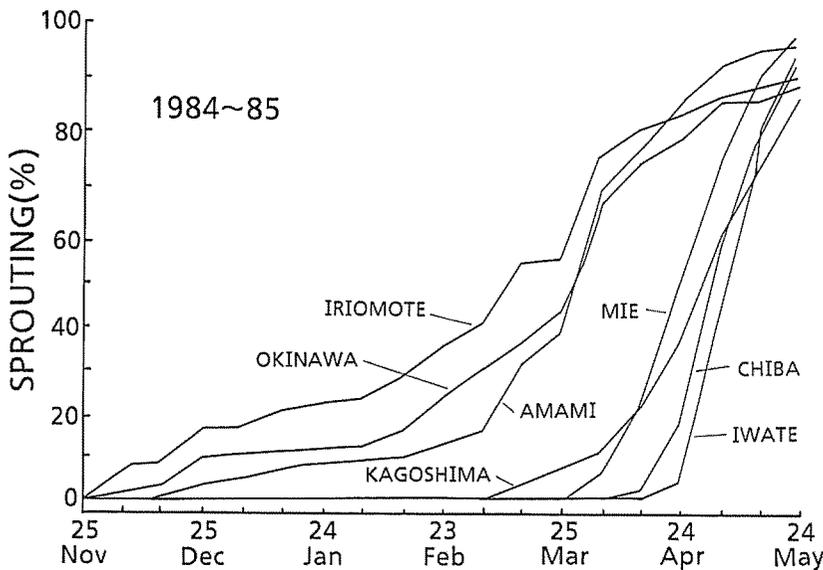


Fig. 1. Sprouting patterns of the terminal buds of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iriomote, Okinawa, Amami (Sub-tropical Zone), Kagoshima, Mie, Chiba (Warm-temperate Zone) and Iwate (Cool-temperate Zone) in the glasshouse with the side window kept open in order to the open air in Mie Pref..

各地産のタブノキ頂芽の両側のガラス戸を開け放したガラス室内での開芽経過。

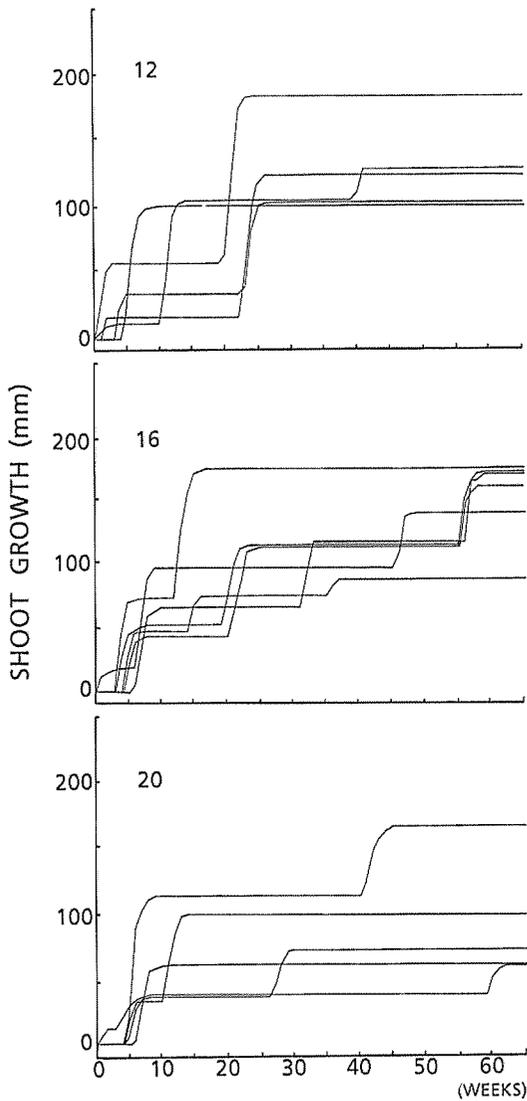


Fig. 2. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iriomote on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.  
西表産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

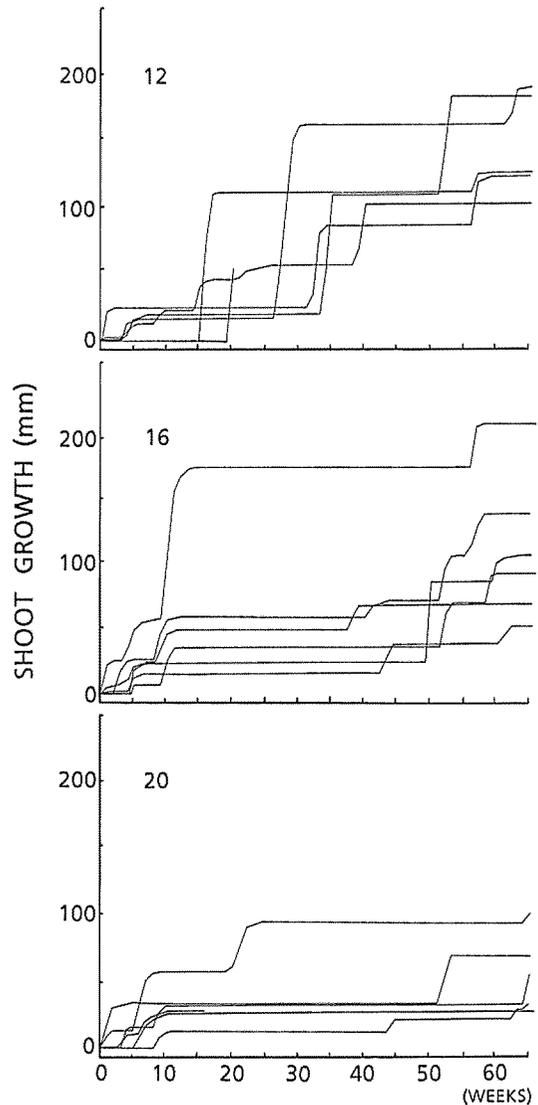


Fig. 3. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Okinawa on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.  
沖縄本島産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

られるところもあるし、三重地方でも降霜の危険があり、また、一か月以内には全国的に降霜期間にはいる。そして、落葉広葉樹でみると、高知、京都、津産のイイギリ<sup>8)</sup>、センダン<sup>9)</sup>は三重大学構内では9月には成長を停止するし、実験的にも、ポプラ<sup>13)</sup>、シラカンバ<sup>13)</sup>、タニ

ウツギ<sup>14)</sup>などは12時間で成長停止がみられる。また、Downsら<sup>12,15)</sup>によって、温帯、亜寒帯地域の樹木にとって12時間日長は成長停止(短日効果)をもたらしている。

このように、自然条件下では、多くの落葉広葉樹の成

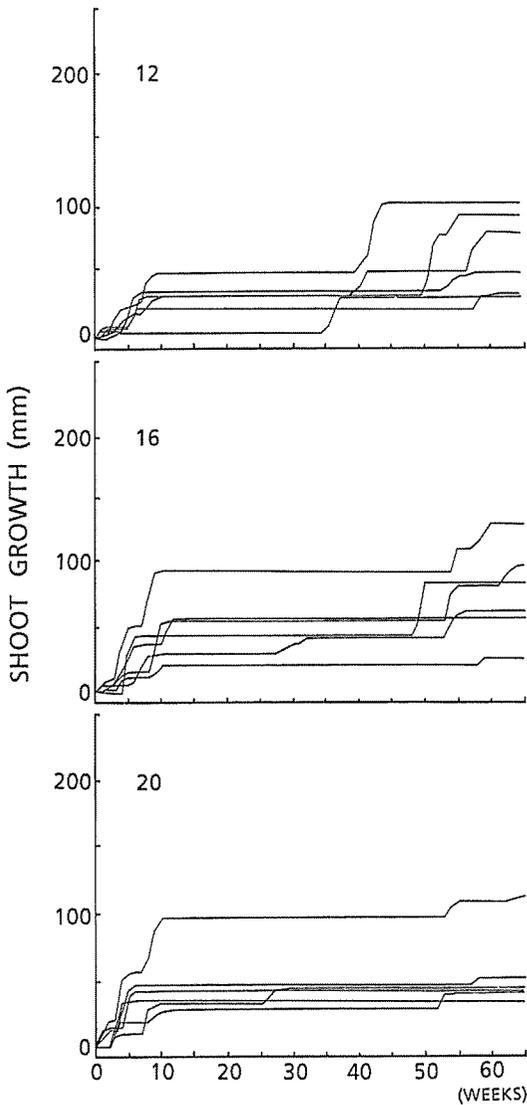


Fig. 4. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Amami on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.

奄美産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

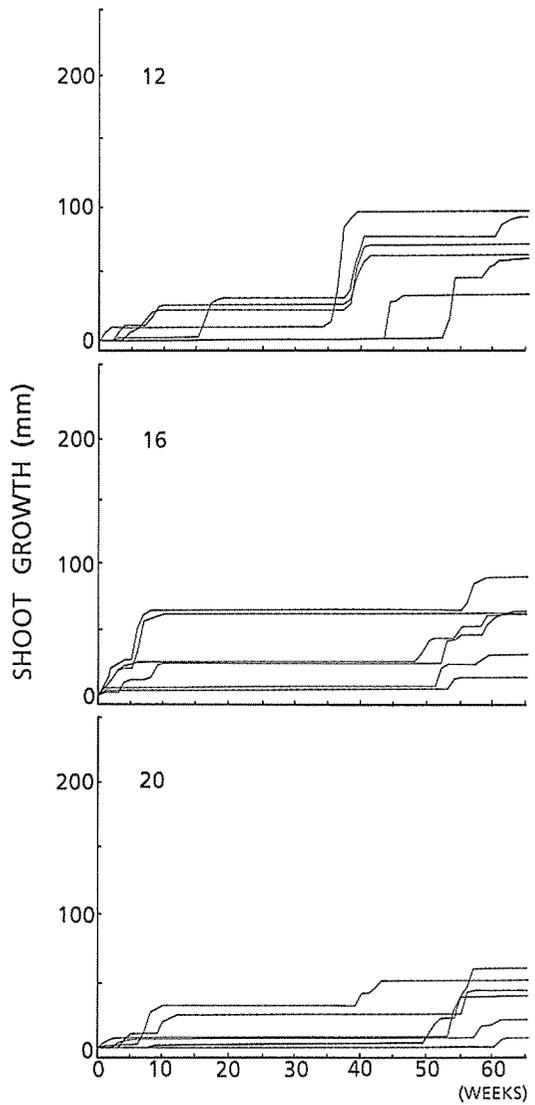


Fig. 5. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Kagoshima on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.

鹿児島産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

長停止（短日効果）をもたらした12時間日長下でも、1年以上の長期にわたり、すくなくとも、本実験の温度条件下では、岩手産タブノキでも、明らかな休眠導入はみられなかった。この実験結果からは、日長条件が休眠導入の要因とはならないと考えられる。沖縄産タブノキの

8, 12, 14, 16, 20時間日長での成長経過 (Fig. 9) を比較すると、成長パターンでは明らかな日長による差異が認められた。

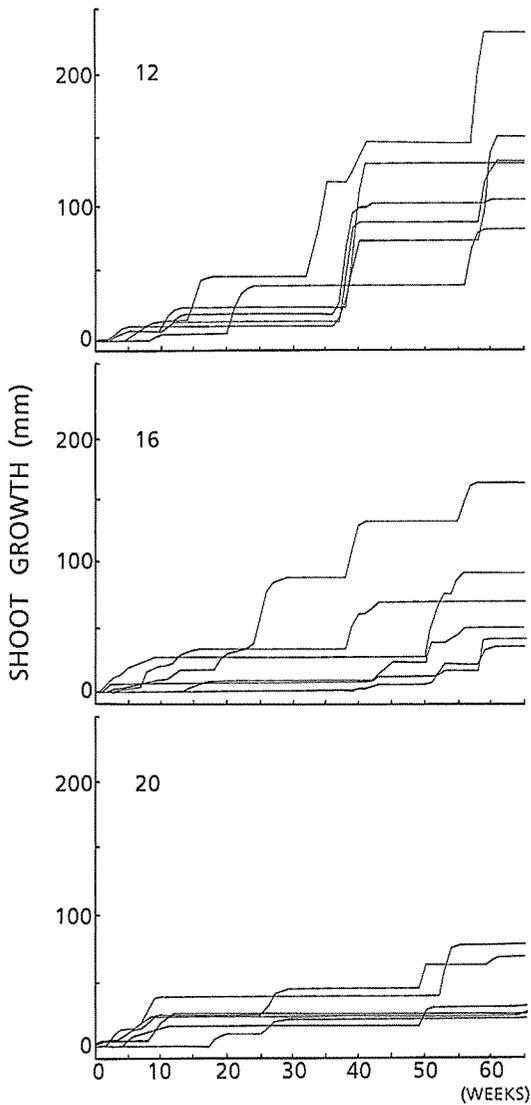


Fig. 6. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Mie on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.

三重産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

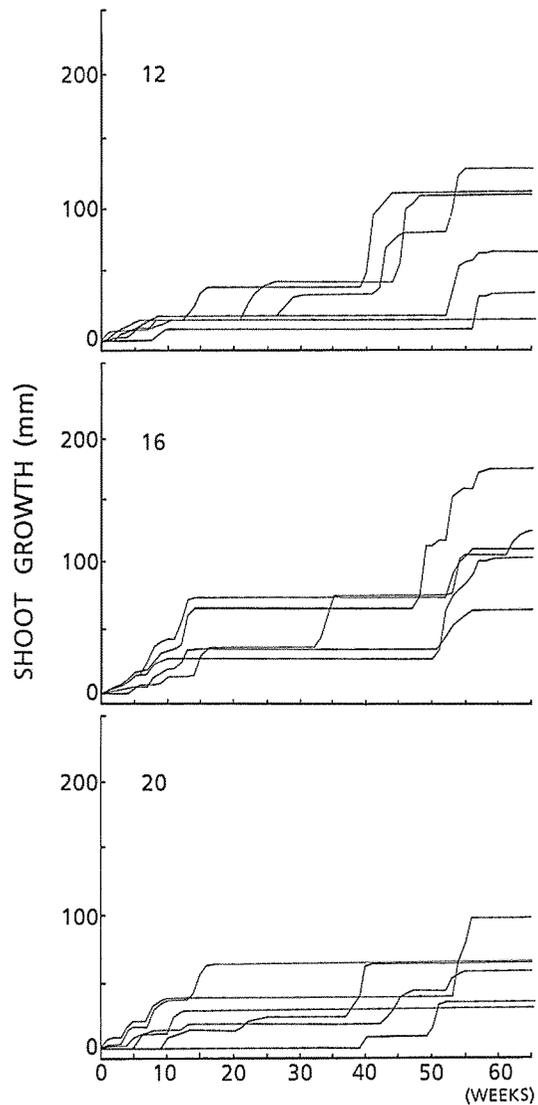


Fig. 7. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Chiba on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.

千葉産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

〔実験Ⅳ〕 各地産タブノキ頂芽の開芽におよぼす温度の影響

20°C 以上ではタブノキは12時間日長下でも休眠に入らないと考えられる (Fig. 2~8)。そこで、野外でのタブノキの頂芽の休眠導入の可能性を調べるために、秋か

ら冬にかけて、野外の自然日長下で育ててきた鉢植えの苗を、18, 28°C 人工気象室 (コイトロンS型) に移して開芽状態を調べた。日長条件は自然日長とした。開芽経過は Table 4,5に示すとおりである。

1984~1985年の実験 (Table 4) では、岩手、千葉産タ

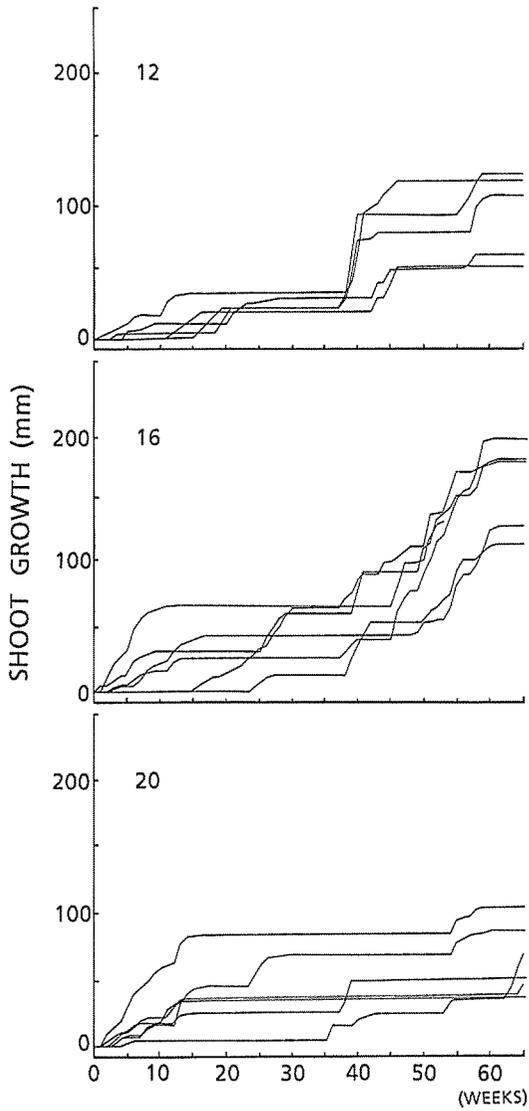


Fig. 8. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iwate on 12-, 16- and 20-hour photoperiods.

岩手産タブノキ苗の12, 16, 20時間日長での成長経過。

ブノキは、11月3日に野外から18°Cに移したもよりも、50日遅れて12月22日から移したとき、より早く開芽する傾向を示した。冬の低温にさらされた期間が長いいため解除される休眠の段階に達していたためではないかと考えられる。11月3日に野外から28°Cへ移したときの

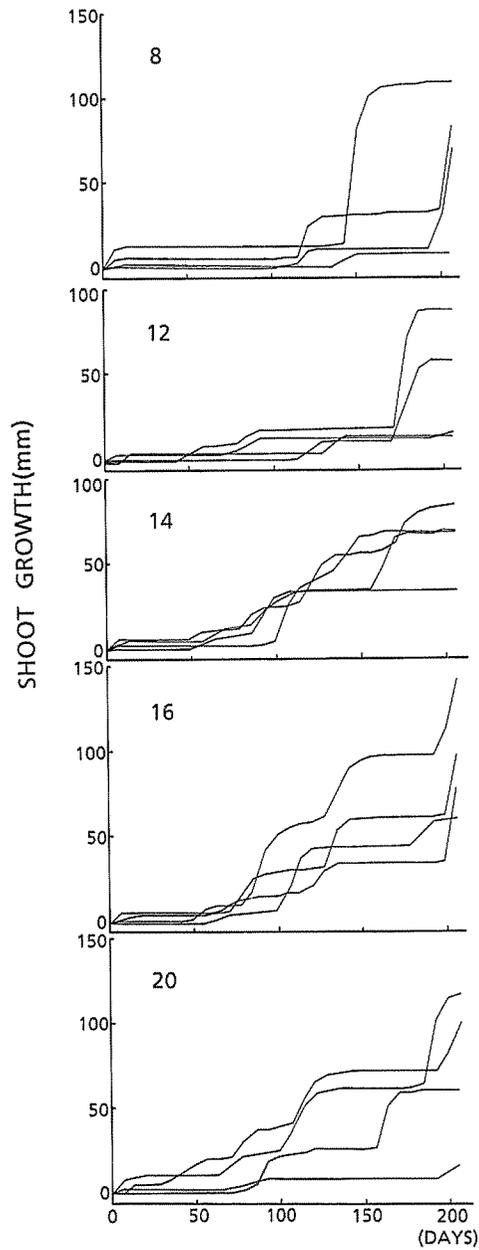


Fig. 9. Growth patterns of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Okinawa on 8-, 12-, 14-, 16- and 20-hour photoperiods.

沖縄本島産タブノキ苗の8, 12, 14, 16, 20時間日長での成長経過。

開芽は、早く、かつ高率であった。この時期の休眠しているポプラの頂芽は28°Cでも殆ど開芽しない<sup>11)</sup>。した

**Table 4.** Sprouting of the terminal buds of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iwate, Chiba and Okinawa placed in the greenhouse of 18 and 28°C on Nov. 3 and Dec. 22 from the open 岩手, 千葉, 沖縄産タブノキの 18°C および 28°C における頂芽の開芽経過 (1984-1985)

		Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	(plants)*
Nov. 3 (28°C)	Iwate				1	1	1	1	(6)
	Chiba					1	2	2	(6)
	Okinawa	2	3	3	5	6	6	6	(6)
Dec. 22 (18°C)	Iwate				2	2	2	2	(6)
	Chiba			3	4	4	4	4	(6)
	Okinawa		4	4	5	5	5	5	(5)
Nov. 3 (28°C)	Iwate	4	5	6	6	6	6	6	(6)
	Chiba	3	4	5	5	5	5	5	(5)
	Okinawa	2	2	2	3	5	6	6	(6)

\* Number of plants used for treatment.

**Table 5.** Sprouting of the terminal buds of *Machilus* seedlings from the seeds collected in Iwate, Chiba and Okinawa placed in the greenhouse of 18 and 28°C on Sept. 22, Nov. 11 and Dec. 31 from the open 岩手, 千葉, 沖縄産タブノキの 18°C および 28°C における頂芽の開芽経過 (1986-1987)

		Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	(plants)*
Sep. 22 (18°C)	Iwate						1	2	3	(8)
	Chiba								1	(8)
	Okinawa			2	5	8	8	8	8	(8)
Nov. 11 (18°C)	Iwate							4	5	(8)
	Chiba					2	2	3	3	(8)
	Okinawa			1	4	6	6	7	9	(9)
Dec. 31 (18°C)	Iwate				3	5	5	5	5	(8)
	Chiba			1	6	6	6	6	6	(8)
	Okinawa		4	7	7	8	8	8	8	(8)
Nov. 11 (28°C)	Iwate	7	7	7	7	7	7	7	7	(8)
	Chiba	4	5	5	6	6	7	7	7	(8)
	Okinawa	1	1	1	1	1	2	4	4	(8)

\* Number of plants used for treatment.

がって、岩手、千葉産タブノキの休眠は導入されても、それほど深いものではないと思われる。また、沖縄産タブノキは、18、28°C いずれでも容易に開芽し、休眠導入はないようである。

1986-1987年の実験 (Table 5) では、岩手、千葉産タブノキは、野外から50日間隔で 18°C に移した。この場合も、最も晩く (12月31日) 18°C に移した苗、すなわち、最も長く冬の低温にさらされたものが、早く高率の開芽を示した。これは、頂芽が低温によって解除される休眠の状態にあったためと考えられる。一方、沖縄産タ

ブノキは、12月31日に 18°C にうつしたものが幾分早く開芽したが、他産地のそれとくらべ3処理間での差は大きくなく、最終開芽率は、いずれの処理区でも、100%であった (Table 5)。これは、9月22日から12月31日までの間、18°C でも野外でも、頂芽の開芽への進行に大差なかったことを示している。これは、沖縄産タブノキの頂芽は休眠に入らず、かつ、開芽可能な温度域も広く低温限界も低いと考えられる。三重大学構内で冬の間にも沖縄産タブノキが開芽してくるのは、このためであろう。

## 4. ま と め

タブノキは、我が国の亜熱帯から冷温帯にかけて広く分布している。このうち、亜熱帯地域に分布しているタブノキは、暖温帯地域に属する三重県三重大学構内で冬期に頂芽が枯死するものが多い。これは、タブノキの頂芽は低温によって解除される休眠には入らず、開芽可能温度巾も広く、冬期に開芽してくるためであろう。

一方、温帯地域に分布しているタブノキは、低温下では開芽できないようになる。すなわち、開芽可能温度巾が狭くなるような休眠に導入され、この休眠は低温によって解除されると考えられる。

## 引用文献

- 1) VILLIERS, T. A.: Dormancy and the survival of plants. Edward Arnold, London, p. 1-68 (1975).
- 2) 樫村利道: ブナ, ミズナラ, およびゴナラの春先における耐凍性の消失経過について. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集 (東北植物生態談話会), 450-465 (1978).
- 3) WAREING, P. F.: Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7: 191-214 (1956).
- 4) DOWNS, R. J. and J. M. BEVINGTON: Effect of temperature and photoperiod on growth and dormancy of *Betula papyrifera*. *Amer. J. Bot.* 68: 795-800 (1981).
- 5) 長尾精文・西山嘉彦・佐々木恵彦: 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 (1985a).
- 6) 長尾精文・西山嘉彦・佐々木恵彦: 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 (1985b).
- 7) 永田 洋・万木 豊: 樹木の休眠に関する研究—ポプラ冬芽の休眠の深さ—. 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 (1988).
- 8) 永森通雄・西村武二・池本彰夫・赤井龍夫・薬師寺清雄・永田 洋・武田明正・新里孝和・諸見里秀幸: 京都, 三重, 高知, 沖縄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 (1983b).
- 9) 永森通雄・西村武二・池本彰夫・赤井龍夫・薬師寺清雄・永田 洋・武田明正・新里孝和・諸見里秀幸: 京都, 三重, 高知, 沖縄産広葉樹のそれぞれ相互の各地域における生育反応 (I)—センダンについて—. 94回日林論, 749-752 (1983a).
- 10) 永森通雄・西村武二・池本彰夫・赤井龍夫・薬師寺清雄・永田 洋・武田明正・新里孝和・諸見里秀幸: 京都, 三重, 高知, 沖縄産広葉樹のそれぞれ相互の各地域における生育反応 (III)—トベラについて—. 94回日林論, 755-756 (1983c).
- 11) 万木 豊・永田 洋: 樹木の休眠に関する研究 (II) 常緑広葉樹の生長パターンと天然分布. 三重大農学報, 63: 199-203 (1981).
- 12) DOWNS, R. J. and H. HELLMERS: 環境と植物の成長制御 (小西通夫訳). 174 pp, 学会出版センター, 東京 (1978).
- 13) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二: ポプラ, シラカンバの冬芽形成における短日効果におよぼす暗期温度の影響, 100回日林講要旨集, 95 (1989).
- 14) 永田 洋 (未発表)
- 15) DOWNS, R. J. and H. A. BORTHWICK: Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117: 310-326 (1956).