

## リュウキュウマツにおける枝無し連続成長の誘導

永田 洋・万木 豊・榎田 達矢  
三重大学生物資源学部

### Induced continuous shoot growth without branching in *Pinus luchuensis* MAYR

Hiroshi NAGATA, Yutaka YURUGI and Tatsuya KUSHIDA  
Faculty of Bioresources, Mie University

#### Abstract

*Pinus luchuensis* MAYR can be found throughout in Okinawa Prefecture (Subtropical Zone) on the photoperiods ranging from 11 to 15 hr. The terminal buds of this pine are not considered to be induced into the winter dormant state requiring winter chilling for its release. It is considered also that the shoot growth (internode elongation) of this pine is active on the photoperiods of 14 to 15 hr, and that leaf-primordia differentiation (activity of apical meristem) is active on the photoperiods of 11 to 12 hr.

Therefore, on the intermediate photoperiods of 12 to 14 hr, the balance between growth and differentiation is kept on a 50-50 basis, and the balanced continuous shoot growth without branching (foxtailing) is induced. In fact, a higher incidence of foxtailing was observed on the photoperiods of 12 and 13 hr without any special temperature control (Fig. 1-5 and Table 1). Under the temperature controlled conditions, however, not only photoperiod but also temperature is shown to have a great influence on inducing foxtailing. The highest incidence (80%) of foxtailing for over 500 days was observed on 12-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C. While no foxtailing was observed on 12-hr photoperiods of a 25°C day temperature (8 hr) with a 15°C night temperature (16 hr) as well as on 16-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C (Fig. 6-8 and Table 2).

Therefore, a low incidence of foxtailing at high elevations and latitudes seems to result from the longer photoperiods (high latitudes) and the greater difference between day and night temperatures (high elevations and latitudes).

True foxtailing is the balanced continuous shoot growth without branching taking place in the area with small annual and diurnal fluctuations in temperature in the Tropical Zone (photoperiods of 12-14 hr). In this case, both leaf-primordia differentiation and internode elongation do occur together without correlated inhibition throughout the year.

**Key words:** foxtailing, photoperiod, temperature, balanced continuous growth, Tropical Zone

#### 1. はじめに

熱帯、亜熱帯のマツ属に見られる Foxtailing と呼ばれ

る枝無しの主軸 (unbranched terminal leader) の成長は、非常に興味ある現象であるとともに育林上の重要問題でもある。この枝無し成長は、*Pinus radiata*, *P. caribaea*, *P. elliotti*, *P. palustris* など10数種で報告されている<sup>1)</sup>。

著者らは、温帯産アカマツ (*Pinus densiflora*) を用い

て20時間日長で枝無し連続成長の誘導に成功した<sup>2)</sup>。

アカマツの頂芽は、12時間以下の日長（短日条件）では、その解除に低温を必要とする休眠に導入されるが、14時間以上の日長（長日条件）では成長とその停止を繰り返す周期的成長を示すと考えられていた。しかし、この長日条件（14～24時間日長）には、節間成長（成長）に最適な22～24時間日長と葉原基形成・分化（分化）に最適な14～16時間日長がともに含まれている。また、節間成長の盛んなときは葉原基の分化が抑制され、一方、葉原基の分化が盛んなときは節間成長が抑制されるという相互抑制関係が存在する<sup>3)</sup>。したがって、両者の中間の日長、つまり、18～20時間日長では成長と分化に適当なバランスが保たれるためにアカマツの頂芽は連続的に成長し、これが枝無し成長を続ける仕組みであることを明らかにした<sup>2)</sup>。それ故、温帯産アカマツは、当然、自然日長下では枝無し連続成長を示すことはない。

一方、亜熱帯地域である沖縄産のリウキュウマツは、アカマツと同様の低温により解除される休眠に導入されることはない。この地域の日長の年変化11～15時間日長<sup>4)</sup>である。そして、長い日長は成長に適しており、短い日長は分化に適しており、中間日長である12～14時間日長で成長と分化のバランスがとれて枝無し連続成長がみられることになる<sup>5)</sup>と考えられる。

熱帯地域で Foxtailing 現象がしばしばみられる理由は次のように考えられる。短日条件下でも休眠に導入されない亜熱帯、熱帯産マツが原産地より日長変化の少なく、かつ、その変化が原産地の日長変化の中間に近い赤道付近に移されると、成長と分化のバランスがとれて枝無し連続成長を示すことになる。

ここでは、種々の日長条件の Foxtailing 現象への影響ならびに、同じ日長条件でも場所により Foxtailing の発生に差異があること（赤井・未発表）から、温度、特に夜温が関与している可能性について検討した。

## 2. 材料と方法

実験に用いた材料は、沖縄県宮古島産種子より育てた鉢植え2年生リウキュウアカマツ (*Pinus luchuensis* MAYR) である。

〔実験Ⅰ〕 1987年11月20日12本を1組として、野外から10, 12, 13, 14, 16時間日長のもとに移し、成長経過と

側芽形成経過を調べた。

日長処理は、午前8時30分から午後4時30分の8時間は、ガラス室内または野外で自然光のもとにおき、その後は暗箱に入れて補光時間を変えた。補光は昼光色蛍光灯により、植物体先端部で約1,000ルクスになるようにした。

温度条件は、最低気温が18°C以上の期間は、温度制御は行わなかったが、これ以下に気温の低下する時期は、温室において最低気温を18°C以上に保ち、最高気温は28°Cに制御した。

〔実験Ⅱ〕 1988年8月7日6本を1組として、定温で12時間及び16時間日長と変温で12時間日長の3処理を行い成長経過と側芽形成経過を調べた。

3処理区とも自然光8時間（8:30～16:30）の主明期はコイトロンS型内におき25°Cとした。

定温12時間日長区は、補光期4時間及び暗期ともに25°C定温庫内においた。

変温12時間日長区は、補光期4時間ならびに暗期を15°C定温庫内においた。

定温16時間日長区は、補光期及び暗期ともに25°C定温庫内においた。

補光は昼光色蛍光灯により、植物体先端部で1,000ルクスになるようにした。

## 3. 結 果

〔実験Ⅰ〕

10, 12, 13, 14, 16時間日長における成長経過と側枝形成回数 は Fig. 1～5 および Table 1 に示すとおりである。10～14時間日長で枝無し連続成長が見られたが、12, 13時間日長付近に枝無し連続成長に最適な日長があるようである。しかし、13時間日長では (Table 1), 側枝形成を全くしなかったものが3本ある一方、5回も形成したのものもあった。これは日長に対する反応性に相当個体間差があることを示している。この12～14時間の日長の年変化がみられるのは、北緯及び南緯約20度以下の熱帯地域である<sup>4)</sup>。

〔実験Ⅱ〕

定温12時間、変温12時間、定温16時間日長における成長経過と側枝形成回数は Fig. 6～8 および Table 2 に示すとおりである。

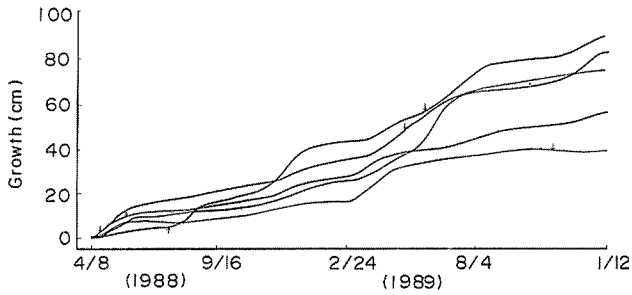


Fig. 1. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 10-hr photoperiods. Arrows show branching.

リュウキュウマツの10時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

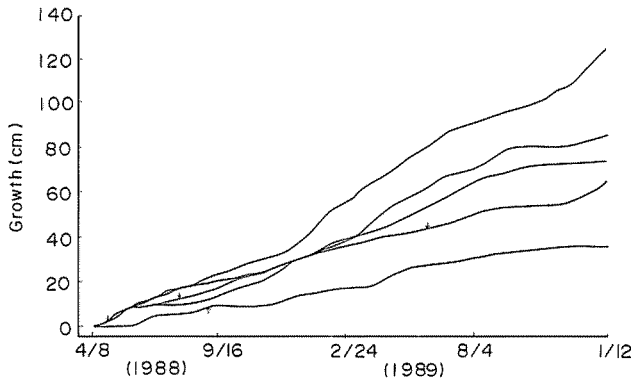


Fig. 2. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 12-hr photoperiods. Arrows show branching.

リュウキュウマツの12時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

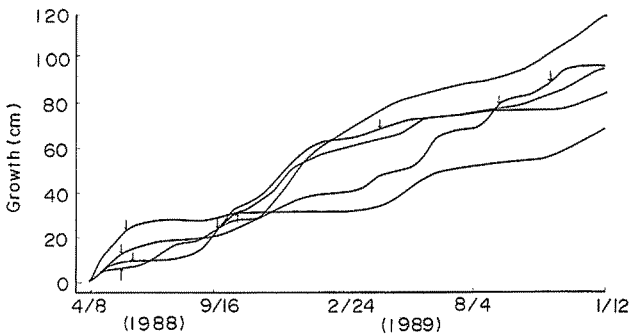


Fig. 3. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 13-hr photoperiods. Arrows show branching.

リュウキュウマツの13時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

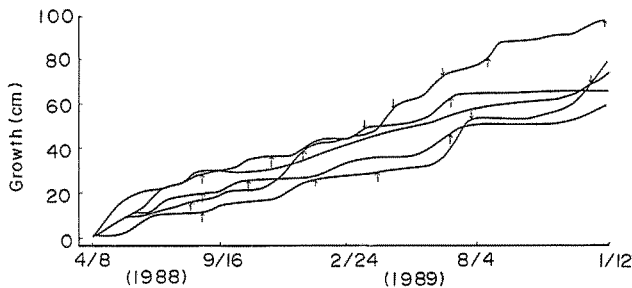


Fig. 4. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 14-hr photoperiods. Arrows show branching.

リュウキュウマツの14時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

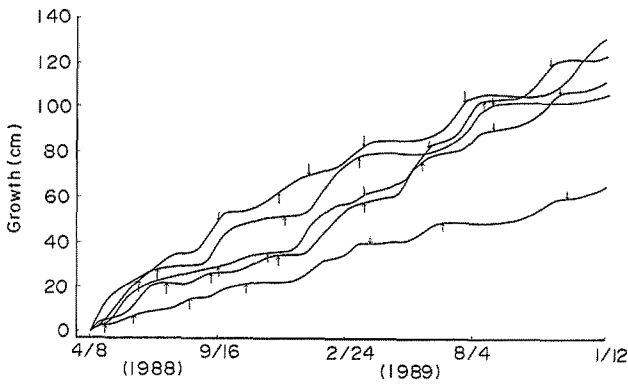


Fig. 5. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 16-hr photoperiods. Arrows show branching.

リュウキュウマツの16時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

Table 1. Branching on the main shoot grown on 10, 12, 13, 14, and 16-hr photoperiods for 15 months from October 10, 1988

リュウキュウマツの10, 12, 13, 14, 16時間日長における15か月間の側芽形成回数

	Photoperiod (hours) 日長 (時間)					
	10	12	13	14	16	
	No. of plants (%)					
	0	2(17)	4(44)	3(43)	1(11)	0(0)
	1	7(58)	3(33)	3(43)	4(44)	1(10)
Branching (times)	2	2(17)	2(24)	0(0)	1(11)	3(30)
側枝形成回数	3	1(8)	0(0)	0(0)	2(22)	1(10)
	4	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	5(50)
	5	0(0)	0(0)	1(14)	0(0)	0(0)
	6	0(0)	0(0)	0(0)	1(11)	0(0)

Table 2. Branching on the main shoot on 12-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C, on 12-hr photoperiods of a 25°C day temperature (8 hours) with a 15°C night temperature (16 hours), and on 16-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C for 17 months from December 1, 1988

リュウキュウマツの定温12時間日長, 変温12時間日長, 定温16時間日長における17か月間の側枝形成回数

	Photoperiod (hours) 日長 (時間)			
	12(25°C)	12(25-15°C)	16(25°C)	
	No. of plants (%)			
	0	4(80)	0(0)	0(0)
Branching (times)	1	1(20)	0(0)	0(0)
側枝形成回数	2	0(0)	1(17)	1(17)
	3	0(0)	1(17)	2(33)
	4	0(0)	3(50)	3(50)
	5	0(0)	1(17)	0(0)

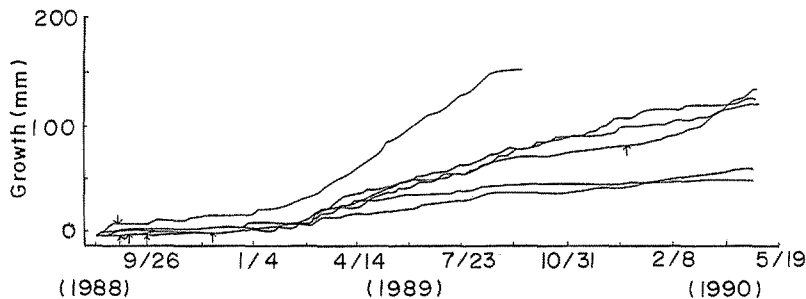


Fig. 6. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 12-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C. Arrows show branching.

リュウキュウマツの25°C定温条件下での12時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

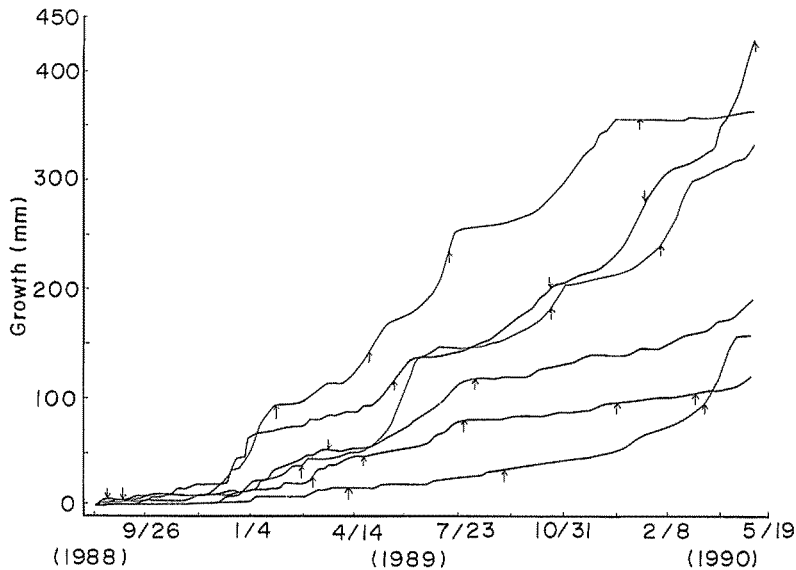


Fig. 7. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 12-hr photoperiods of a 25°C day temperature (8 hours) with a 15°C night temperature (16 hours). Arrows show branching.

リュウキュウマツの 25°C-15°C 変温条件下での12時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

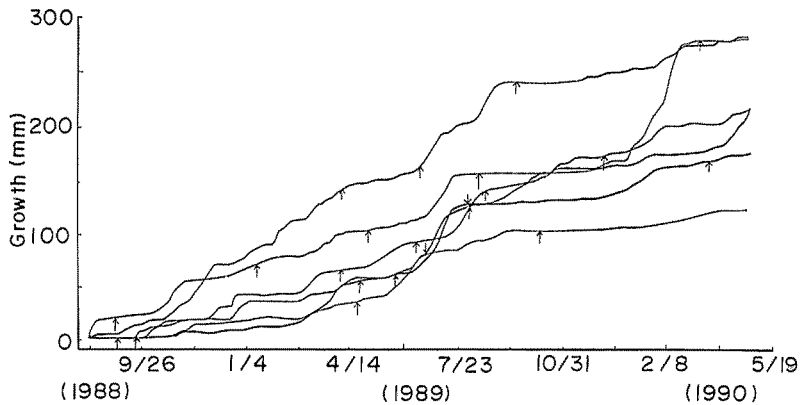


Fig. 8. Growth patterns of *Pinus* seedlings on 16-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C. Arrows show branching.

リュウキュウマツの 25°C 定温条件下での16時間日長における成長経過 (矢印は側枝形成を示す)。

定温12時間日長では、6本中1本は途中で枯れたが、400日以上枝無し連続生長を続け、4本は600日以上枝無し連続成長を続けた (Fig. 6, Table 2)。定温12時間日長において枝無し連続成長をしている先端部を Fig. 9 に示した。変温処理を行った12時間日長では、定温12時間日長と比べ、成長パターン、成長量、側枝形成回数にお

いて (Fig. 7, Table 2)、著しく様相を異にした。この違いは、単なる温周効果<sup>4)</sup>によるものか、低温による暗反応抑制<sup>6)</sup>によるのかは今後の検討にまっところであるが、温度の日長効果への影響が大きいことは明らかである。定温16時間日長では、変温12時間日長とよく似た成長パターン、側枝形成回数 (Fig. 8, Table 2) を示した。しか

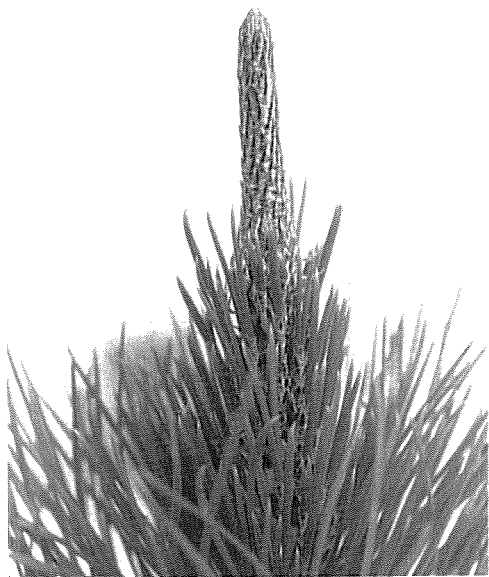


Fig. 9. Tip of continuously growing *Pinus luchuensis* foxtail on 12-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C.

25°C 定温条件下での12時間日長において枝無し連続成長を示しているリュウキュウマツの先端部

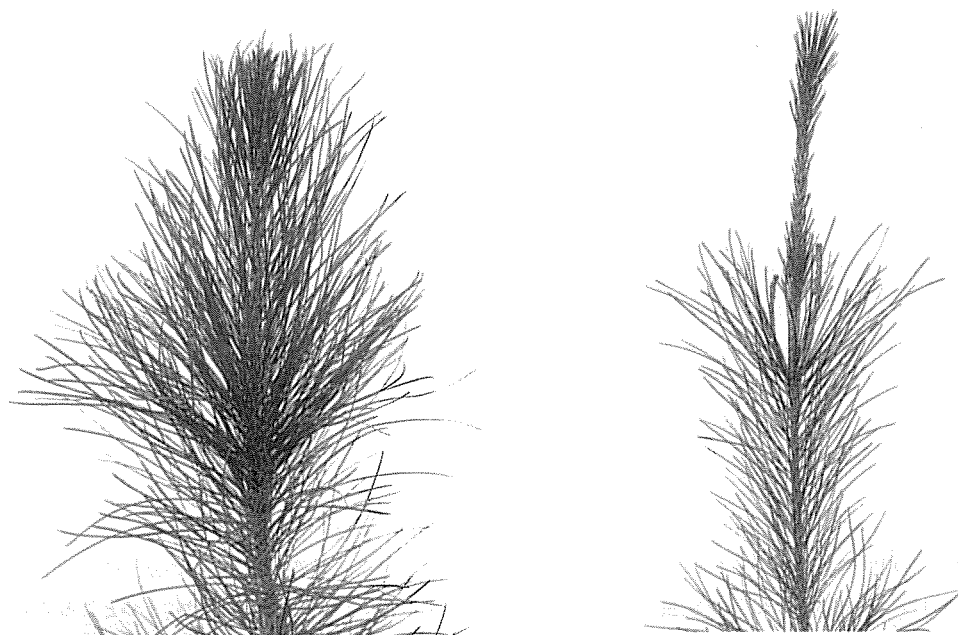


Fig. 10. Two growth types of *Pinus luchuensis* on 12-hr photoperiods of a 25°C day temperature (8 hours) with a 15°C night temperature (16 hours). one plant showed continuous shoot growth without branching for about 350 days (left), others showed growth with branching (right).

25°C 変温条件下での12時間日長において約350日間枝無し成長を示しているリュウキュウマツ (左) と側枝形成を示しているリュウキュウマツ (右)

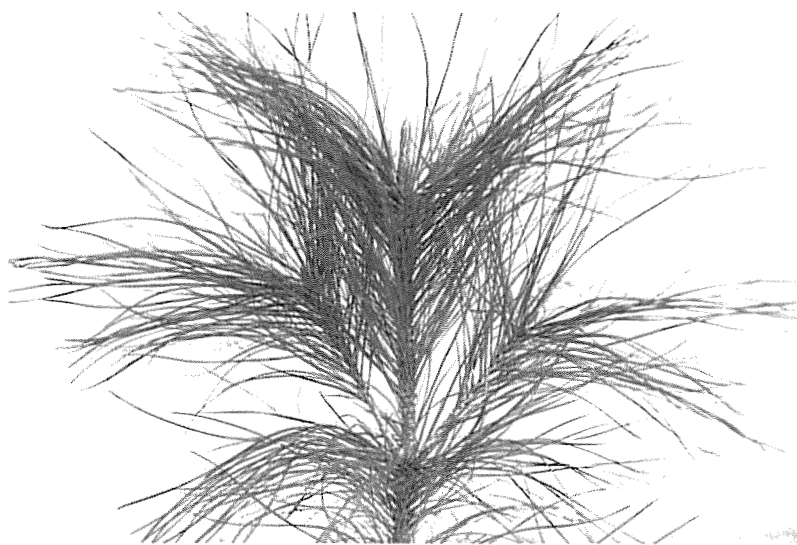


Fig. 11. Typical growth of *Pinus luchuensis* with branching on 16-hr photoperiods at a constant temperature of 25°C.

25°C 定温条件下での16時間日長において側枝形成を示すリュウキュウマツ

し、変温12時間日長では1本だけだが約350日にもおよび枝無し連続成長 (Fig. 10) を示したものがあったが、定温16時間日長では枝無し連続成長を示したものはなかった (Fig. 11)。

#### 4. 考 察

主として熱帯地域に見られる枝無し成長 (Foxtailing) は、日長ならびに気温に強い影響を受ける現象であると考えられる。LUCKHOFF<sup>7)</sup> は南アフリカで気温の低下する高地や高緯度ほど枝無し成長の出現率は低くなると述べているが、これは気温の日変化の大きいことと、日長の年変化が大きいことに起因すると考えられる。すなわち、熱帯地域の気温の平均日較差は、3°C から 16°C にまでも及ぶとされている<sup>8)</sup> ので、13時間前後の日長であっても、夜温は著しく低下する所もあり、地域によって Foxtailing の出現に大きな差が生ずるものと考えられる。同一緯度にあっても高地ほど Foxtailing 出現率が少なくなるのも、気温の低下ばかりではなく、日較差が大きくなるためではないかと考えられる。また、高緯度地域ほど Foxtailing 出現率が低下するのは、日長が長短変

動幅が大きくなり、枝無し連続成長に必要な成長 (節間成長) と分化 (葉原基形成) のバランスが保たれ難くなるためであると考えられる。

新里<sup>9)</sup> は沖縄県名護市での枝無し成長を調査し、沖縄の枝無し木は、連続成長を示さず休眠期をもち、その部分が針葉を出さず鱗片のみか、あるいは多くの針葉をロゼット状につけるという特徴がある、と報告している。この地域は北緯26度35分付近で日長の年変化は11時間30分から14時間30分になるので、節間成長の盛んな時期と葉原基分化の盛んな時期が存在する。すなわち、成長と分化のバランスが大きく変動するなかでの、ギリギリのバランスのところでの枝無し成長と言える。すると、枝無し成長であっても、成長の盛んなときに先端部で形成された主軸には、成長が盛んなことによる相互抑制<sup>2)</sup> が働いて葉原基形成が抑制され、針葉が欠けることになったのであろう。しかし、その上の部分は、成長が一時停滞したときに形成されたので、すなわち、成長による葉原基形成の相互抑制が弱くなっているときなので、葉原基形成が盛んに行われた部分である<sup>2)</sup>。そこで、多くの針葉をロゼット状につけることになる。

いずれにしても、典型的な Foxtailing は年間の日長変

化の少ない熱帯地域において、しかも、気温の年変化および日変化の少ない地域で見られる「枝無し連続成長」現象であろう。すなわち、常に、茎頂先端部においては葉原基形成がみられ、下方では節間成長がみられる、成長と分化のバランスが保たれることによって起こる連続成長が典型的な Foxtailing と言える。

#### 引用文献

- 1) KOZLOWSKI, T. T.: Growth and development of trees 1. Academic Press, New York p. 287~294 (1971)
- 2) 永田 洋・万木 豊: アカマツにおける枝無し連続成長の誘導. 日林誌 68: 397~405 (1986)
- 3) NAGATA, H.: Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (VI) Photopeiodsim in the terminal buds in the stage of formation in second-year seedlings. J. Jpn For. Soc. 51: 85~90 (1969)
- 4) 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)
- 5) 万木 豊・永田 洋: 12時間日長でのリュウキュウマツの枝無し連続成長の誘導. 日林誌 69: 236~239 (1987)
- 6) 永田 洋・万木 豊: 樹木の休眠に関する研究 (V) ポプラの冬芽形成におよぼす温度の影響. 三重大生物資源紀要4: 157~164 (1990)
- 7) LUCKHOFF, H. A.: The natural distribution, growth, and botanical variation of *Pinus caribaea* MOR. and its cultivation in South Africa. Ann. Univ. Stellenbosch 39: 1-160 (1964)
- 8) RICHARDS, P. W.: 熱帯多雨林—生態学的研究—(植松真一・吉良龍夫訳) 共立出版, 東京 (1978)
- 9) 新里孝和・田場和雄・山盛 直: リュウキュウマツのFoxtailing現象. 95回日林論: 349~350 (1969)