

アカマツ休眠芽の光周性に関する研究

VII. 形成期の1年生アカマツ冬芽の低温感応性*

永 田 洋**

Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.

VII. Effect of low temperature on the shoot growth of the second-year seedlings in the stage of formation*

By Hiroshi NAGATA**

アカマツ休眠芽の光周性に関する研究のシリーズの結果をまとめてみると^{1)~4)}、1年生以上のアカマツは、表-1のような、サイクルをくりかえし生長している。アカマツには、10月近い冬芽期(生長停止期)があるが、それは、頂端分裂組織の活動が最大になる“形成期”，そして、短日効果によって分化形成が抑制されていく“休眠導入期”，そして“休眠期”，低温効果によっておこる“休眠打破期”，そして、休眠状態はまったくさめているが温度条件が生長に適していないため生長できない“休止期”とにわけられる。これは、他の植物の休眠と比較検討できるように、さらに、本質的には、ペコニヤのムカゴ、ジャガイモの塊茎などの休眠と、同じ性質のものであるとの考えに由来している。

そこで、休眠は「外環境や Aging 等によって、植物体内に生化学的変化がおこり、その結果できた、または量的に変化した物質によって、ひきおこされる生長分化の停止」であると定義した。

そこで、その休眠をもたらす要因は、短日でも長日でも⁵⁾、Aging^{5),6)}でも、また低温でも高温でも、乾燥でもよいわけである。ただし、それが直接生長を抑制しているとき、たとえば生長に不適な春先の低温や、夏の高温や乾燥による生長抑制や停止は、休眠ではなく強制された生長抑制(停止)であり、これは休止状態で、休眠ではない。その点 Summer dormancy(夏休眠)という表現が、夏のあいだみられる生長停止⁷⁾や、ムカゴの形成⁸⁾につけられているが、その本質を混同させる危険をもっているので、ここではとらなかつた。夏、単に水分不足それにとまらぬ養分吸収不足、高温などによる生長抑制(停止)は夏休眠というようなものでなく“夏休止”ともいうべきものであろう。

表-1 生長型

Table 1. Growth pattern

生長 Growth	形成 Formation	休眠導入 Predormancy	休眠 Dormancy	休眠打破 Postdormancy	休止 Quiescence
--------------	-----------------	---------------------	----------------	----------------------	------------------

* この実験は東京大学農学部在学中に行なった。

** 三重大学農学部 Faculty of Agriculture, Mie University, Tsu, Mie.

次に、休眠打破に低温が必要であるとか、長日で打破されるとかで休眠の深さや本質がちがうとは考えられない。すなわち、樹木の芽が休眠にはいったとき、葉や芽が、どのようなかたちで存在し、光をどのように感じるかというちがいが、休眠打破の条件に関係してくるのである。たとえば、ポプラは休眠にはいったあと、光を感じる葉は落ちていて芽は光を感じなくなっているので休眠打破に低温が必要であるが、アカマツは休眠にはいったも葉も芽も光を感じるので長日で休眠は打破される。休眠に本質的なちがいがあるとは考えられず、他樹種と休眠の深さを比較するのは無意味であろう。

アカマツの生長に適した日長は16時間日長以上であるが、東京附近での最高日長は16時間以下であるので、生長に適した日長は存在しない。このような環境で充分生育が可能で良い生長を示し得るのは、まず、形成期があり（これには自然日長が適している）、次年の生長の“原型”が完成していて、休眠にはいり、低温効果(chilling)で打破されて、生長がまったく日長に関係なくおこり得るようになるので、生長よりも形成に適する日長のもとで、正常な生長が可能なのである。

すなわち、生長に適した日長の存在しない環境のもとでは、アカマツの休眠は越冬性(耐寒、耐凍性)と同時に、休眠にはいり、低温で打破され、生長が温度依存の反応になることが正常な生長を可能にすることで意味があるわけである。

ここでは、前に形成期から休眠期にかけて冬芽の低温感応性をみたのにつづいて、休眠に導入する短日効果が比較的少なく、分化形成には適した12時間日長と、休眠に導入する効果はもたないが、分化形成には適した16時間日長とで、前処理をおこなったうえで、低温処理(5°C)をおこない、その効果を比較検討した。

材料と方法

野外で3月末に生長をはじめ、5月末には生長を停止し、冬芽を形成した鉢植の1年生アカマツ(*Pinus densiflora*)を材料として用いた。この苗は、その後も実験がはじまるまで野外においた。

冬芽が形成期にある7月15日から、12時間日長(実験I)と16時間日長(実験II)の前処理(3~11週間)を行なったあと、7週間の低温処理を行なって冬芽の生長をみた。7週間の低温処理では、形成期の冬芽は害を受けないし、休眠期の冬芽は、だいたい休眠は打破される。

日長処理は、8時間(午前8時30分~午後4時30分まで)ガラス室(通気は野外と自由)、または、温室内で自然光のもとにおき、そのあと暗箱にいった。

8時間より長い日長の補光は、昼光色蛍光灯(Toshiba 20ワット)で行ない、地表面で約250ルクスになるようにした。

温度条件は、秋から冬にかけて、最低が18°C以下にならないように、最高は28~30°Cをこえないようにした。

結果

実験I 7月15日より“12時間日長”前処理を行なって、低温処理の効果をみた。前処理なし(図-1と表-2)と4週間前処理(図-2

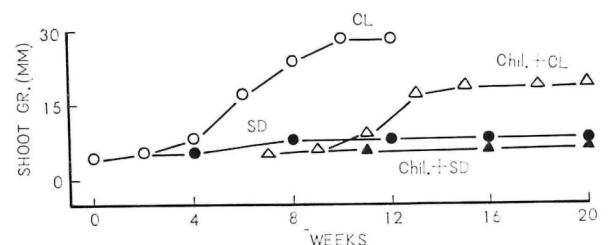


図-1 自然状態にある1年生アカマツを7月15日からすぐ長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの冬芽の生長経過

Fig. 1. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks from July 15 and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

表-2 冬芽が形成期にある7月15日から12時間日長(実験 I)と16時間日長(実験 II)の前処理をおこなって7週間低温処理をおこなったものとおこなわないものとの針葉の展開の経過

Table 2. Rate of needle-expansion of the seedlings grown in the open until July 15 and received the photoperiodic pretreatment and then placed on continuous light (CL) and short days (SD), and the seedlings exposed to low temperatures (5°C) for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

Pretreatment	Treatment (plants)	Weeks after the beginning of treatment																				
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. No photo. treat.	CL (26)	L.																				
	SD (20)	L.					0	4	20	40	52	68	72	80	84	92	96	100	%			
	Chil.+CL (20)	L.																			0	5
	Chil.+SD (20)	L.															0	20	50	60	70	90
2. 12-hr. photo., 4 wks	CL (29)	L.																				
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.*																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
3. 12-hr. photo., 7 wks	CL (30)	L.																				
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
4. 12-hr. photo., 11 wks	CL (27)	L.																				
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
5. 16-hr. photo., 2 wks	CL (29)	L.																				
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
6. 16-hr. photo., 4 wks	CL (30)	L.																				
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
7. 16-hr. photo., 7 wks	CL (29)	L.	0	7	10	14	24	45	59	72	93	100										
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (20)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				
8. 16-hr. photo., 11 wks	CL (40)	L.	8	8	10	10	13	48	68	93	97	100										
	SD (20)	L.																				
	Chil.+CL (24)	B.																				
	Chil.+SD (20)	L.																				

* New terminal bud formed without needle-expansion

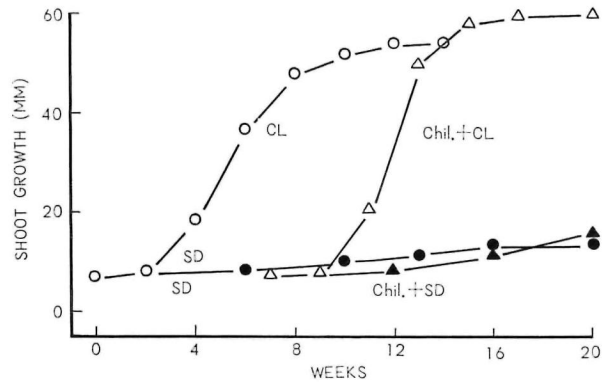


図-2 7月15日から4週間の12時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツの冬芽の生長経過

Fig. 2. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 12-hour photoperiods for 4 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

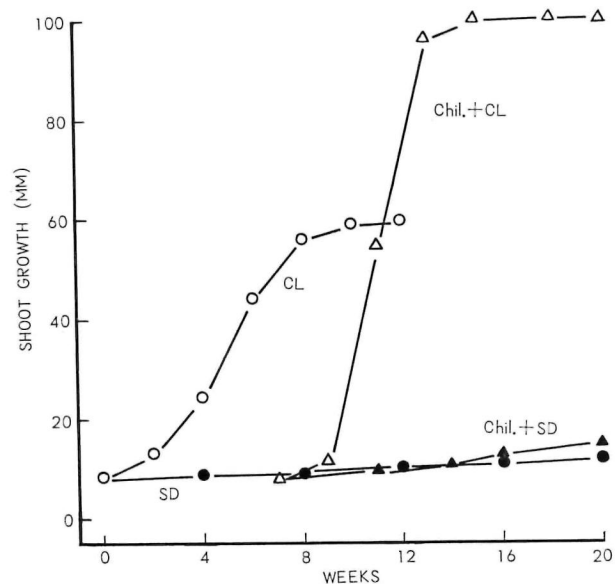


図-3 7月15日から7週間の12時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツの冬芽の生長経過

Fig. 3. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 12-hour photoperiods for 7 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to the low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and (Chil.+SD).

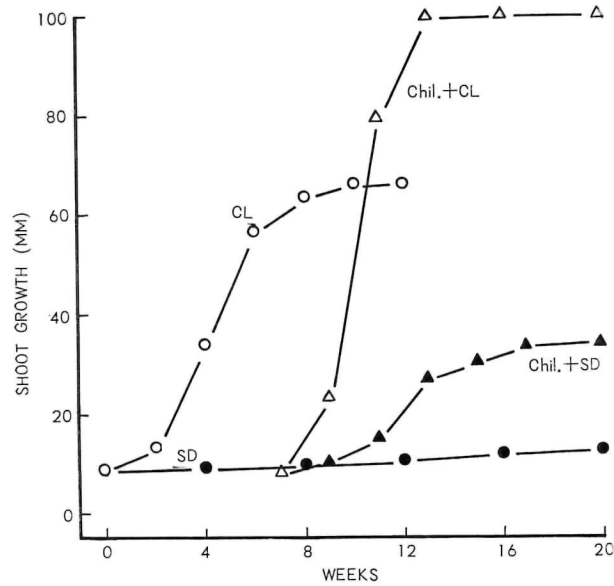


図-4 7月15日から1週間の12時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツ冬芽の生長経過

Fig. 4. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 12-hour photoperiods for 11 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

と表-2)では、低温処理効果はみられない。7週間前処理で(図-3と表-2)低温処理は、長日での冬芽の生長を促進するようになり、11週間前処理(図-4と表-2)で低温処理は、長日での冬芽の生長を促進し短日でも冬芽は生長して針葉を展開するようになる。

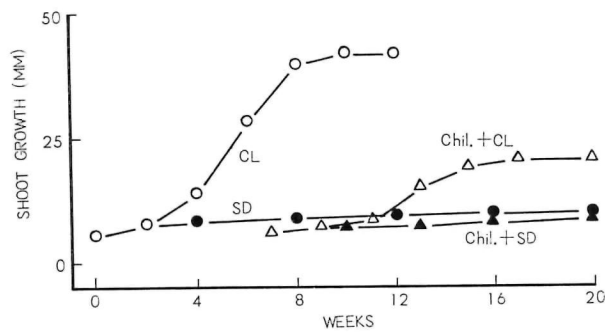


図-5 7月15日から2週間の16時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツ冬芽の生長経過

Fig. 5. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 16-hour photoperiods for 2 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

実験 II 12時間日長は“分化期の冬芽”を休眠化する日長であるが、ここでは休眠化させない、“16時間日長前処理”を行なって、低温処理の効果をみた。

2週間 (図-5と表-2)、4週間 (図-6と表-2) 前処理では、低温処理の生長促進はみられず、2週間前処理では

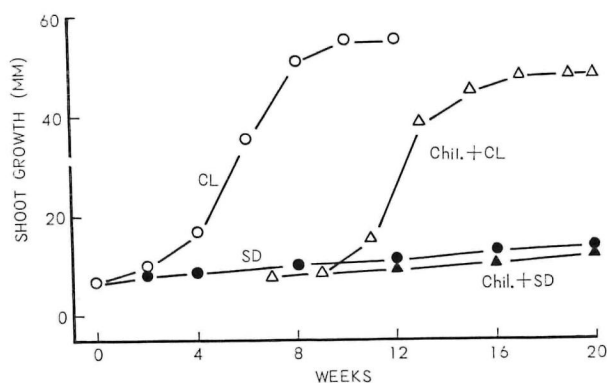


図-6 7月15日から4週間の6時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツ冬芽の生長経過

Fig. 6. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 16-hour photoperiods for 4 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

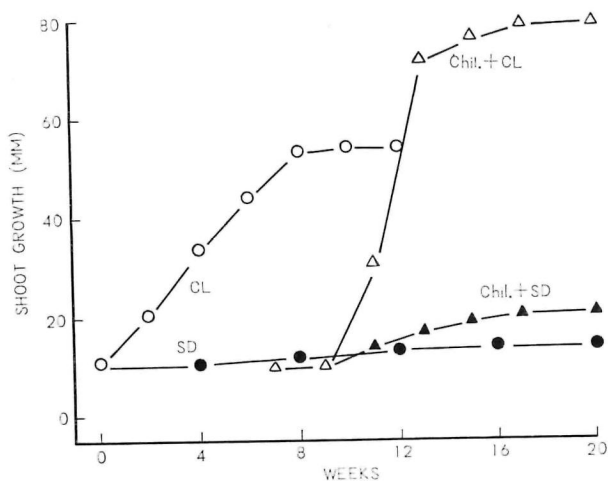


図-7 7月15日から7週間の16時間日長前処理をしたあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツ冬芽の生長経過

Fig. 7. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 16-hour photoperiods for 7 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

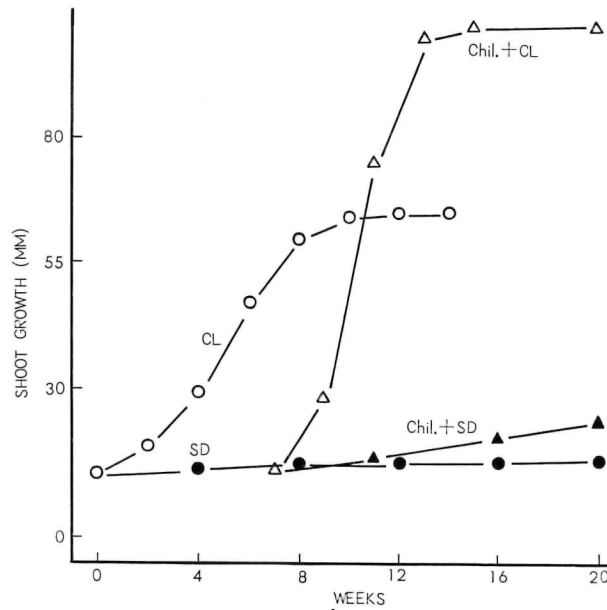


図-8 7月15日から11週間の16時間日長前処理したあと長日、短日処理したものと、7週間低温処理したあと長日、短日処理したものの1年生アカマツ冬芽の生長経過

Fig. 8. Shoot growth of the seedlings grown in the open until July 15 and received the pretreatment of 16-hour photoperiods for 11 weeks and then placed on CL (CL) and SD (SD), and the seedlings exposed to low temperatures for 7 weeks after the pretreatment and then placed on CL (Chil.+CL) and SD (Chil.+SD).

低温処理で生長抑制がみられる。ところが、7週間 (図-7と表-2)、11週間 (図-8と表-2) 前処理を行なうと、低温処理は長日での“冬芽の生長”を促進するようになり、短日での“冬芽のうごき”(部分的な針葉展開、次の冬芽形成)も促進される。

考 察

12時間日長で前処理した場合は、休眠にはいる過程での低温処理の効果をみたわけであるから、8時間日長で前処理したときとおなじく⁹⁾、まず、低温処理が長日だけの生長を促進するステージがあり、いずれの時も休眠にはいりかけたとき (休眠導入期) にみられるようだ。休眠への過程は、8時間日長では7週間処理で休眠期にはいり、低温処理をすることで、短日でも冬芽は生長をはじめののに対して、12時間日長では、休眠期にはいるのに11週間以上の処理が必要のようだ。このことが同じ休眠をもたらす日長である8時間日長では、12時間日長に比べて形成期の冬芽の葉原基形成にずっと不利なのだろう¹⁰⁾。

16時間日長前処理をした場合は、休眠にはいることはないのに低温処理の効果がみられる (図-7, 8)。形成期は生長するものがなくなったので^{10), 11)}、生長の準備をするステージと考えられる。アカマツが形成期にはいる時期 (5月末) の日長は、まったく休眠をもたらすようなものでないので、実験開始までに生長抑制物質や休眠物質ができたとは考えられないし、そのあとの16時間日長処理でも休眠にはいることはない。そこで、まず12時間日長処理をしたときの休眠導入期にみられた低温処理の長日での生長促進効果 (実験 I) と、16時間日長処理

(実験 II) を行なったときの低温処理の長日での生長促進効果とは別の性質のものであろう。1年生アカマツの冬芽は、形成期初期では、長日でも生長しにくい、短日処理を行なうとのびだしが促進される¹⁰⁾。これは、冬芽は生長や針葉の展開が盛んなときは、葉原基形成がおさえられ、葉原基形成が盛んなときは、生長、針葉展開がおさえられる相互関係 (correlated inhibition) があり、短日処理で葉原基形成がおさえられ、生長、針葉展開を抑制する要因がなくなったためであろうと述べた²⁾。全く休眠化の過程を進んでいない冬芽でも、低温処理することで、長日下での生長促進がみられる。

これは、低温処理によって冬芽の葉原基形成が抑制されたため、生長抑制の要因がなくなったためか、長日条件のもとでも、やがて休眠導入期に似た状態になったためかなど考えられるがわからない。

摘 要

アカマツの冬芽が休眠導入期の後期にあるとき、低温処理を行なうと短日では冬芽の“のびだし”はみられないが、長日では冬芽の生長が促進される。しかし、16時間日長処理をしても休眠とは関係なく、最後には同じような反応を示すようになる。

この研究にあたってご指導いただいた佐藤大七郎先生にあつくお礼をもうしあげる。

引 用 文 献

- 1) NAGATA, H. 1967. 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. Jap. For. Soc. 49: 279-285.
- 2) NAGATA, H. 1967. Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sieb. et ZUCC. (II). Effects of temperature and photoperiod on the breaking of winter dormancy of first-year seedlings. J. Jap. For. Soc. 49: 415-420.
- 3) NAGATA, H. Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (III). (unpublished).
- 4) NAGATA, H. Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (V). (unpublished).
- 5) 岡上伸雄 1967. 草本植物の休眠芽の比較生理 植物の化学調節 2: 121-124
- 6) 橋本 徹・猪飼 隆・田村三郎 1967. ナガイモ地上塊茎の休眠物質の単離と同定 日本植物学会第32回大学研究発表記録 25-26
- 7) WAREING, P. F. 1956. Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 7: 191-214.
- 8) 柴崎 徹・尾田義治 1966. *Spirodela polyrhiza* の休眠芽形成条件とその発芽特性について 日本植物生理学会および第7回シンポジウム 45
- 9) NAGATA, H. Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (IV). (unpublished).
- 10) NAGATA, H. Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (VI). (unpublished).
- 11) KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T. 1960. Physiology of trees. MCGRAW-HILL Book Company, Inc. New York.

Summary

Predormancy includes the stage in which exposure to the low temperatures can induce the increase of shoot growth under long-day conditions but not the breaking of terminal bud under short-day conditions. Under 16-hour photoperiods the terminal buds do not enter the state of dormancy but enter the stage in which the shoot growth increases under long-day conditions with previous exposure to low temperatures.