

クリーンラーチの休眠

－温暖化で秋の冬芽形成や春の芽吹きが阻害されるのか－

来田 和人

はじめに

冬、氷点下になり雪が積もる北海道では、樹木は秋から冬に休眠し、春にまた成長を再開するという年周期を持ちます。北国の厳しい冬を乗り越えるためには必要不可欠な戦略です。春から夏に活発に成長している樹木は、8月～10月、温度の低下や日長が短くなることを合図に枝の伸長成長を停止し、枝先には冬芽を作り、休眠状態に入ります（休眠導入）。山や公園の木々を見ると、北海道ではエゾヤマザクラが9月下旬から紅葉を始め、次いでミズナラやカエデの葉が色づき、最後に北海道より南に原産地を持つイチョウが11月に入って黄葉します。南に原産地を持つものほど寒さに反応して早く黄葉するのではと考えたくなりますが、秋に紅葉（黄葉）する条件は樹種によって大きく異なるようです。

カラマツは、10月に入るところに枝の伸長が停止し、ミズナラ、カエデよりも遅くイチョウより少し早いかほぼ同じ時期に黄葉します。しかし最近、温暖化によりカラマツの伸長がいつまでも止まらなると聞くことが多くなりました。成長中の枝や葉などの組織は軟弱で、伸長が止まっていない苗木を山に植栽すると枯れることもあります。そのため北海道では秋の伸長成長停止後と春の開芽前の2時期が苗木の植栽適期となります。最近では、カラマツは10月下旬になってようやく伸長成長を止め、それから秋植栽が始まります。雪の降る中、植栽することも珍しくありません。温暖化が進行すると降雪が遅れることも考えられますが、伸長成長停止もさらに遅れるのではと不安が大きくなっています。

グイマツとカラマツの交雑種のグイマツ雑種F₁やその優良家系のクリーンラーチは、秋にカラマツよりも伸長成長が早く停止します。そのため秋植えに適した樹種としても人気がありますが、今後、温暖化がさらに進行すると伸長成長の停止が遅れ、カラマツと同様に植栽に支障をきたすのでしょうか。北アメリカ原産のダグラスファーでは日長8時間、昼25℃、夜15℃で冬芽の形成が始まり、本州原産のカラマツは日長8時間、気温22℃で冬芽の形成が開始されると報告されています（下山ら 2021）。日長が短くなると比較的高い気温でも冬芽の形成が始まっていて、冬芽の形成は気温よりも日長に大きく影響されているようです。温暖化が進んでも日長は変わらないことから、冬芽の形成は遅くならないのではと楽観視したくなりますが、冬芽形成の条件は樹種によって異なることから調べてみないとわかりません。

休眠開始の遅れに加えて、温暖化は春先の休眠解除にも影響を及ぼす可能性があります。休眠に入ってからしばらくの間は一時的に暖かい日があっても休眠が解除されることがありません。これは、これからどんどん冬に向かっていくのに間違えて開芽しないようにする仕組みです。この状態を自発休眠といいます。そして、本格的な冬が訪れ一定期間低温を経験すると、休眠はしているが開芽に適した条件になるといつでも休眠が解除できる状態に移行します。これを他発休眠といいます。温度が十分に下がらなかったり、低温の期間が短いと、他発休眠への移行がスムーズに進まず、開芽しなかったり開芽が遅れることがあります。この休眠導入・解除の仕組みについて日頃耳にしている例が、桜の開花予想です。天気予報会社それぞれが独自の工夫を凝らして開花予想日の正確さを競っていますが、素人でも休眠導入・解除の仕組みを使って桜の開花日のある程度予想できる簡易な方法があります。その方法では「休眠が打破された日、すなわち自発休眠から他発休眠への移行が完了した日を2月1日と想定し、その日から日平均気温を毎日足し合わせて合計が400℃に達した日に開花する。」というものです。ただし、ソ

メイヨシノの場合は10月以降、8℃以下の寒さに約800～1,000時間さらされる必要があります。毎年テレビやインターネットで「今年は春先の温度が高かったので開花が早まります。」とよく耳にしますが、たまに「冬が温かったので開花が遅くなります。」と聞くことがあります。これは、まさに十分な低温にさらされなかったため、自発休眠から他発休眠への移行、すなわち成長に好適な気温に反応できる状態に移行した日が2月1日より遅れた好例です。

今、桜の例を出しましたが、成長が停止し冬芽の形成を開始させるために必要な温度や日長、自発休眠から他発休眠に移行するために必要な低温の温度やその期間も、休眠導入の条件と同様に樹種によって異なります。自発休眠から他発休眠に移行するにはオウシュウシラカンバ、ヨーロッパ原産のフユボダイジュ、中央ヨーロッパから南西アジアに分布するセイヨウカジカエデでは-2℃が適しており、一方、ヨーロッパナラ、ヨーロッパブナ、ヨーロッパカラマツでは、気温10℃以下では温度による違いはないと報告されています。自発休眠の解除に氷点下の低温にさらされる必要がある樹種では、一定期間低温に暴露されると好適条件下での開芽率が急激に高まり、一方、比較的高い温度の低温要求しかない樹種では低温暴露期間の長さにあわせて開芽率が徐々に増加する傾向があるようです。

本小論では、温度、日長を人為的にコントロールしたクリーンラーチ（CL）挿し木苗の休眠誘導解除試験（来田・伏見 2023）と苗畑におけるCL実生苗木の冬芽形成調査（Kita et al. 2014）の結果から、温暖化がCLの休眠に及ぼす影響について考察しました。

人工環境下における頂芽の形成

秋、日長が短くなり温度が下がると、伸長しているCLの枝先で頂芽の形成が開始されます。最初に

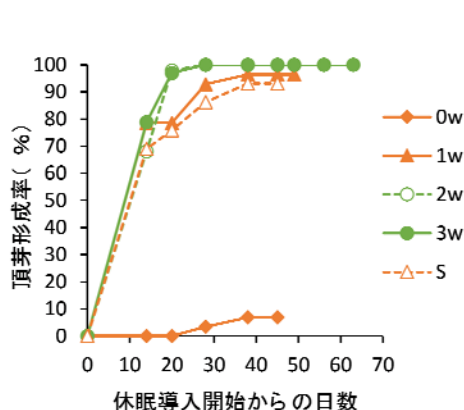
表－1 休眠導入試験の処理条件

処理名	温度	週												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
23℃短日なし(0w)	23℃													
	10℃													
	5℃													
	-5℃													
23℃短日1週間(1w)	23℃													
	10℃													
	5℃													
	-5℃													
23℃短日2週間(2w)	23℃													
	10℃													
	5℃													
	-5℃													
23℃短日3週間(3w)	23℃													
	10℃													
	5℃													
	-5℃													
10℃遭遇短(S)	23℃													
	10℃													
	5℃													
	-5℃													

細長い緑色の針葉に替わり扁平な芽鱗が分化を始めます。成熟すると茶色になります。しかし、芽鱗が完成してもそのまま休眠に入るわけではなく、芽鱗の下では翌春に開葉する針葉の分化が開始されます。それらは葉原基と呼ばれます。

それでは、どのような条件で頂芽の形成が開始されるのでしょうか。環境を人為的にコントロールした室内実験で調べました。23℃・16時間日長で育成していた伸長中のCL挿し木苗を低温で日長が短い10℃・8時間日長の環境に移すと、そのまま伸長成長を止めてしまい頂芽が形成されません（表－1，図－1：0w）。一方、温度を下げず23℃のまま日長だけを8時間にすると1週間で頂芽の形成が始まります（0w以外）。さらに2週間、合計3週間、日長8時間、温度23℃の条件を継続すると、ほぼすべての苗で頂芽が形成されます（3w）。23℃の期間を2週間に短くし、その後、温度を10℃に下げ

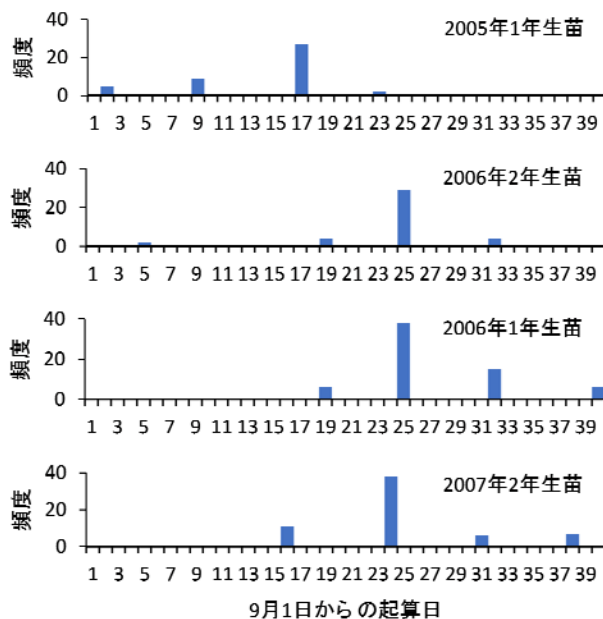
でも頂芽の形成が継続され、頂芽の形成に必要な期間は変わりません (2w)。さらに 23℃の期間を 1 週間に短くし温度を 10℃に下げると、ほぼすべての苗で頂芽が形成されるまで 1 か月以上を要し、頂芽形成に必要な期間が長くなります (1w)。以上のことをまとめると、頂芽の形成開始のシグナルには温度よりも日長が短くなる短日条件が重要であり、頂芽形成のスイッチが入るには日長 8 時間、温度 23 度の条件が 1 週間でよいが、頂芽の分化を継続させるためにはさらに高温 (実験では 23℃) の条件が 1 週間必要であることを示しています。これは、細胞分化は化学反応の積み重ねであり、化学反応は温度が高いほど速く進むことと関係しており、低すぎると化学反応が遅延もしくは停止すると考えられます。



図ー1 人工環境下で休眠誘導した CL 挿し苗の頂芽形成率の推移

凡例の処理内容については表ー1 参照

出典：来田・伏見 (2023)



図ー2 苗畑 (美唄市) における CL 実生苗の頂芽形成日

調査を原則 1 週間毎に実施し、グラフの棒の位置が調査日を示している

苗畑における実生苗木の頂芽形成

環境を人為的にコントロールした室内実験で CL の頂芽形成には短日 (日長 8 時間) と高温 (気温 23℃) を 2 週間継続することが必要であるとわかりました。この結果を参考に、2014 年に公表した論文 (Kita et al. 2014) のデータを再解析しました。

林業試験場 (美唄市) の苗畑においてほぼ 1 週間おきに頂芽形成を調べたところ 2005 年 1 年生の CL 実生苗木では 9 月 17 日に頂芽を形成する苗がピークを迎えました (図ー2)。2006 年の 1, 2 年生苗木では 9 月 25 日、2007 年の 2 年生苗木では 9 月 24 日であり、年によって 1 週間程度のばらつきがありました。このばらつきを先の室内実験の結果で説明できるのでしょうか。

気象庁美唄気象観測所 (アメダス) のデータを用いて、8 月 1 日以降、日最高気温から 23℃を差し引いた値がマイナスになったものを足し合わせた合計値を積算寒度 (℃) とし、9 月 1 日以降の結果を図ー3に示しました。頂芽形成が最も多く観察された日の積算寒度は、2005 年が -17.7℃、2006 年が -22.0℃、2007 年が -20.4℃でした。頂芽形成の観察が少なかった 1 回前の調査日の積算寒度は、それぞれ、-9.4℃、

-7.5℃, -15.1℃であり, 積算寒度が-15.1~-17.7℃で頂芽形成が促進されることが示唆されます。9月中旬の日長時間は12~13時間であり(図-4), 室内実験の日長条件8時間と開きがあります。頂芽形成のシグナルとなる環境条件を正確に推定するには室内実験の条件設定が粗いことから確定はできませんが, CLは日長13時間に短縮, 日最高気温が断続的に23℃よりも低下する(例えば, 日最高気温20℃の日が5~6日あり, 積算寒度が-15~-18℃になると)と頂芽の形成が開始される可能性が示されました。(表-2)

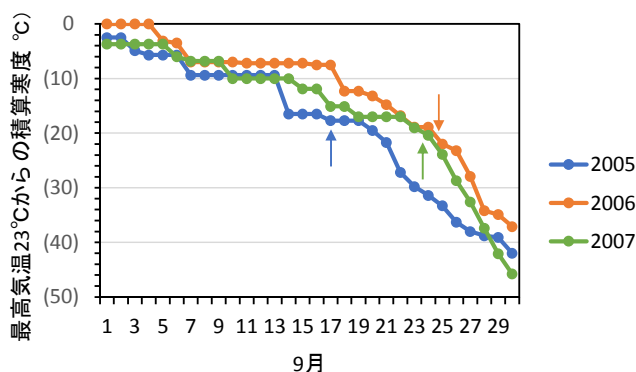


図-3 8月1日以降, 日最高気温から23℃を差し引いた値がマイナスになったものを足し合わせた積算寒度(℃)の推移

9月1日から図示している。図中の矢印は図2で示した頂芽形成日の最頻値を示した日

気象データ: 気象庁美唄気象観測所(アメダス)

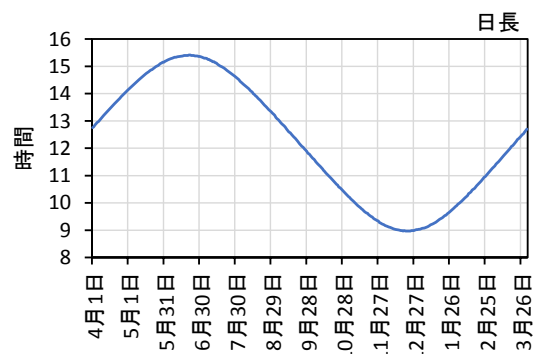


図-4 美唄における日長の年周期(2024年)

出典: 国立天文台暦計算室・こよみの計算長期版

表-2 CLの休眠導入・解除の環境条件

フェーズ	樹木の状態	温度・期間	日長
休眠導入	休眠の開始	23℃・1週間	13時間以下
↓	冬芽形成 (芽鱗分化)	23℃・2週間	↓
		↓	
	冬芽発達 (葉原基分化)	10℃・4週間	11時間以下
		↓	↓
自発休眠		5℃・2週間	8時間
↓		-5℃・4週間	暗黒
他発休眠		↓	↓
↓			
休眠解除	開芽	20℃	12時間

休眠の解除

頂芽が形成された直後は, 開芽に適した条件になっても開芽しない自発休眠の状態にあり, 開芽するには一定期間, 低温に暴露する必要があります。室内実験で頂芽が速やかに形成される条件(気温23℃・日長8時間を2~3週間(2w, 3w))に続き, 気温10℃・日長8時間で4週間の低温順化期間を設けた後, 気温5度・日長8時間を2週間, 気温-5℃・暗黒を4週間の合計6週間の低温に暴露すると, 開芽に適した条件(気温23℃日長12時間)に戻すとほとんどの苗の頂芽が開芽します(図-5)。一方, 短日・高温の期間が短い処理(0w, 1w)では, 同じ条件の低温暴露を経験しても開芽率が低下し

ます。また, 4週間の低温順化期間(気温10℃・日長8時間)を1週間に短縮しても開芽率が低下します(S)。ダグラスファーでは, 昼25℃, 夜15℃, 日長8時間の条件に1週間さらすと芽鱗の分化が始まり, さらに短日が6~8週間継続することで冬芽の中で翌春に開く葉の基となる「葉原基」が発達すると報告されています。つまりCLやダグラスファーの実験結果から, 芽鱗が形成されても1か月~2か月の間, 細胞の分化が可能な温度(10℃)が維持されることが休眠芽(冬芽)の完成には必要であり, スム

ーズな休眠解除には、低温にさらされるだけでなく、低温にさらされる前に冬芽が健全に形成されていることが重要であるとわかりました（表-2）。

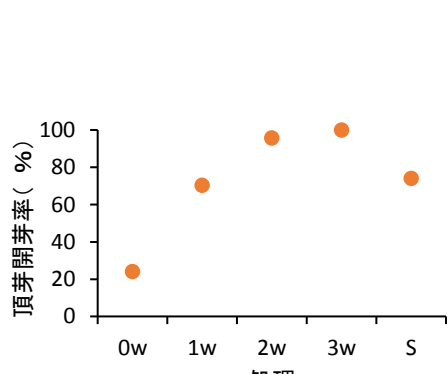


図-5 人工環境下で休眠誘導した CL 挿し木苗の頂芽開芽

休眠導入条件は表-1, 図-1 と同じ 0, 1w, 2w, 3w, S

低温暴露条件 すべて 5℃ 2 週間→-5℃ 4 週間

休眠解除条件 すべての処理で 2 週間かけて 20℃にあげ、以後 20℃一定、日長 12 時間。

出典：来田・伏見（2023）

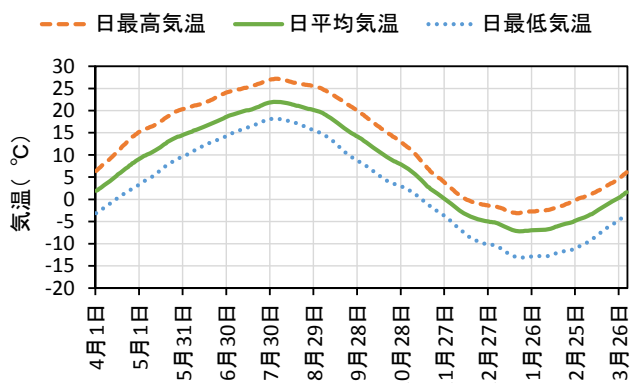


図-6 美唄における日平均気温、日最高気温、日最低気温の平年値（1991 年～2020 年）

気象データ：気象庁美唄気象観測所（アメダス）

温暖化の影響

まず、平年値（統計期間：1991～2020 年）の日平均気温のもとで、低温順化、低温暴露の条件がいつ満たされるのか確認します。積算寒度が 17.7℃に達するのは 9 月 26 日です。気温が 10℃を下回るのは、日平均気温で 10 月 17 日、日最高気温で 11 月 8 日です（図-6）。頂芽形成からこの時期まで冬芽の中では葉原基が分化、発達します（表-2）。頂芽が形成されたのは 9 月下旬だったので、葉原基の発達に必要な期間が日最高気温で 4 週間確保されています。さらに開芽には 5℃以下の気温に 6 週間さらされ、他発休眠に移行する必要があります。5℃を下回るのは日平均気温で 11 月 9 日、日最高気温で 11 月 23 日であり、それから 6 週間経過した 12 月下旬から 1 月上旬に開芽に適した条件になればいつでも開芽できる他発休眠に移行すると考えられます。

この結果を踏まえ、温暖化により CL の休眠・開芽がどれだけ影響を受けるか考察しました。ここでは、現在の平年値が単純に 2℃上昇すると仮定しました。この仮定は IPCC 第 6 次評価報告書の温暖化シナリオ SSP2-4.5（中道的な発展の下で気候政策を導入するシナリオ）に相当します。積算寒度が 17.7℃に達するのは現在の平年値より 10 日遅い 10 月 6 日となり、頂芽の形成は 9 月下旬から 10 月上旬にずれ込みます。それでも現在のカラマツ秋植栽時期（10 月下旬から 11 月下旬）より早いことから CL の優位性は維持できると考えられます。また、日最高気温が 10℃を下回るのは 11 月 13 日であり、葉原基の発達に必要な 10 度以上の日が、4 週間が確保されています。

開芽に必要な低温暴露はどうでしょうか。2℃上昇すると仮定すると 5℃を下回るのは日平均気温が 11 月 15 日、日最高気温が 11 月 30 日となります。それぞれ現在の平年値より 6 日、7 日遅れ、頂芽形成と比べると遅れ幅が 3 日から 4 日短くなっていました。低温暴露に必要な 6 週間に達するのは 1 月上旬から中旬であり、その頃の日平均気温が -4～-5℃、日最高気温が -2～-0℃です。気温は 1 月下旬までさ

らに低下することから、他発休眠に移行するためには十分な低温と期間であり、2℃の温暖化では開芽に影響しないと推察されます。

本小論で使ったデータは、温暖化の影響を検証するために組まれた実験によるものではありません。また、温暖化のシナリオも極端に単純化しましたが、考察した結果から今後検証すべき仮説を提示できたものと考えています。今後、温暖化が進む中で、より詳細な試験や植栽地の観察から CL の適性についてさらに詳しく調査し、現場の施業に役立てていきたいと考えています。

引用文献

- Kita K, Uchiyama K, Ichimura Y, Moriguchi Y, Tsumura Y, Kuromaru M (2014) Verification of a phenotypic discrimination method for hybrid larch seedlings using DNA markers. *Journal of Forest Research* 19: 461-468. DOI 10.1007/s10310-014-0438-1
- 来田和人・伏見愛雄 (2023) グイマツ×カラマツ F₁ 雑種「クリーンラーチ」挿し木苗の最適な休眠導入条件. *日本森林学会誌* 105: 265-274
- 下山真人・溝田陽子・高橋真一・赤松伯英 (2021) 循環型林業における人工光苗木育成技術の研究. *大林組技術研究所報* 85: 1-8

(副場長)