

琉球大学学術リポジトリ

マツ属の生長におよぼす日長と気温の影響(附属演習林)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 新里, 孝和, Shinzato, Takakazu メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3981

マツ属の生長におよぼす日長と気温の影響

新里 孝和*

Takakazu SHINZATO : Effects of photoperiod and temperature on the vegetative growth in pine seedlings

目 次

Summary	233
緒 言	236
第 I 章 自然条件下で生育するマツ属の生長特性	238
第 II 章 アカマツ, クロマツの栄養生長におよぼす日長効果	240
1. 春分後の主軸生長におよぼす日長の影響	240
2. 京都と沖縄における日長, 温度変化と生長開始	242
3. 1年生苗の栄養生長におよぼす日長効果	243
4. 2年連続して日長処理したときの栄養生長	247
5. 討 論	249
第 III 章 生長期の日長効果におよぼす休眠期の低温条件	250
1. 実験条件	251
2. 実験結果	253
3. 討 論	257
第 IV 章 土用芽と冬芽形成におよぼす日長と温度の相互関係	258
1. 土用芽の出現状況	259
2. アカマツの土用芽の発生におよぼす日長と温度の関係	260
3. カラマツの冬芽形成におよぼす日長と温度の関係	263
4. 討 論	266
第 V 章 総合討論	267
摘 要	271
引用文献	272

Summary

Pinus densiflora and *Pinus thunbergii* are naturally distributed from Honshu to Kyushu in Japan. In Okinawa, however, it is

* 琉球大学農学部附属演習林

observed that the planted seedlings of these species do not grow well. This paper has tried to investigate a cause of their poor in Okinawa by means of the examination obtained through photoperiodic and temperature conditions.

The vegetative growth of first-year seedlings of pine species becomes greater with longer photoperiod. The photoperiodic responses are somewhat different in the growth between the first-year and more than second-year seedlings. It has been reported that the photoperiodic treatment applied during the elongating period of main shoot hardly affected the growth in the second-year and older seedlings. However, the growth of *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii* is continuously poor in Okinawa. In this paper the plants are therefore examined by the second-year and older seedlings.

1. The day length during the vegetative growth period in the northern hemisphere becomes longer as latitude increases upward from the vernal equinox on. Therefore, the photoperiodic treatment of vegetative growth of two pine species started from the Vernal Equinox Day. The result reveals that some increase on the shoot growth arises by continuous illumination (seedlings grown under natural day-length and the supplement illumination from sunset till sunrise). On the contrary, as to shoot growth, it appears, there is no notable difference between three treatments; that is, seedlings grown under natural day-length, seedlings grown under natural day-length and then the supplement illumination in two hours after sunset, and other seedlings grown under natural day-length and then the supplement illumination in two hours before sunrise. It is assumed that the seedlings completely begin to sprout before the vernal equinox and then the shoot has almost elongated before the photoperiodic treatment starts.

2. The following became clear after the preliminary investigation on vegetative growth of pine species. The time of the beginning and cessation of the shoot growth is different between Okinawa and Kyoto, which is equivalent to the central area of the distributed range of *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii*. In Okinawa the shoot had begun and stopped growing about two months before in Kyoto. In Okinawa the shoot growth by day-length far less than 12 hours before vernal equinox starts. The difference of day-length is about an hour and a half during the vegetative growth period between Okinawa and Kyoto.

Therefore, photoperiodic treatments are begun from the time of the beginning of the shoot growth and the experimental results between the two photoperiodic conditions are compared. The seedlings only grow under natural day light from sunrise to sunset (ND). Other seedlings grow under the same natural day light and then supplement illumination after sunset for two hours (LD). The LD treatment is under the condition close to the vegetative growth period of these species in Kyoto.

3. The vegetative growth, especially the elongation of main shoot and needles under ND treatment is remarkably less than those organs under the LD treatment.

The above results obtained reveal the fact that apparently the effect of photoperiodic treatment of the vegetative growth is also recognized in the case of second-year seedlings, and the growth of *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii* grown in Okinawa is evidently suppressed by natural day-length which is one of all environmental factors. But the photoperiodic treatment has less effect on *Pinus thunbergii* than on *Pinus densiflora*.

4. The following year it is investigated under the same conditions continuously on the effect of photoperiodic treatment of third-year seedlings which have been used in previous experiment. The results show approximately the same as that obtained from the second-year seedlings. These pine species of poor growth in Okinawa are considered to be influenced by short-day during growth period which repeat yearly the same process.

5. The relationship of photoperiodic effect on vegetative growth of second-year and older seedlings seems to be greatly influenced by warm conditions during the winter in Okinawa. The seedlings are divided into two groups for experiments so that the seedlings are thoroughly exposed to winter chilling and the other seedlings are not, and then these seedlings respectively are treated under photoperiodic conditions of previous experiment.

6. The results are as follows. The chilled seedlings cause their great growth and the normal pattern of vegetative growth regardless of photoperiodic treatments. The unchilled seedlings also cause their great growth and the normal pattern of vegetative growth under LD treatment (cf. 2) but do not cause the normal pattern of vegetative growth under ND treatment

(cf. 2); the vegetative growth is remarkably less than other three experimental groups.

7. It is assumed that the photoperiodic response of vegetative growth of the unchilled seedlings during winter dormancy is great.

8. *Larix leptolepis* cause the continuous growth under long day and the dormancy under short day. In this species, the critical day-length on the formation of winter bud is recognized to change with temperature. The critical day-length becomes longer as the temperature rises in the region of 15°C~20°C.

9. The lammas shoot of *Pinus densiflora* is more formed in Okinawa than in the natural range of this species. The summer bud is flushed at a temperature above 20°C and with a day-length of more than 12 hours. The extension growth of main shoot has become longer with a day-length of more than 14 hours.

10. It is concluded from the experiment described above that *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii* do not grow well in Okinawa, because of the unchilling during winter dormancy and of the effect of short day among growth period and of the relative short day of the time, when lammas shoot is flushed; their growth is suppressed by the interaction of these factors, which are repeated every year.

結 言

外国樹種を含め、ある樹種をその天然分布地域と異なった環境下に導入した場合、導入地(植栽地)では原産地と自然環境の違いによって、その樹種の生育が制約される。その機構は種や環境条件によって様々であるが、環境因子としては光、温度、水、風、雪、大気中の成分、無機養分、土壌の物理的・化学的性質が、生物的には他の植物、昆虫、各種動物との相互作用があげられる。それらの因子は総合的に、相互に影響しあって作用するものと考えられる。樹木の分布の北限、南限は温量指数(暖かさの指数)の変化によって、例えば180~240を亜熱帯降雨林、85~180を照葉樹林帯とし、紅樹林、アダン、ヤシ類の分布北限が180線にほぼ一致するなごうまく説明されてきた。原産地より低温の地域へ移植した場合の樹木の生育は、たいていの場合冬季の低温、いいかえると耐凍性によって支配されるものと考えられてきた^{35,39,89,111})。逆に原産地より高温の地域へ移植した場合、高温による呼吸速度の増大によって光合成速度との差が次第に少なくなり、物質収支の下均合をまねく結果となることが予想されるが、その他に日長の短日化、冬季の高温なども樹木の生育を制限するものとしてあげられよう^{7,74})。しかしこれらの要因の作用は、条件や種によって違うはずで、現在まで研究例が意外に少なくほとんど明らかにされていない。

樹木の分布域より低温地域へ移すことに関して問題となる低温に対する抵抗性、すなわち耐凍性については、カラマツなどの落葉樹において多くの研究があり、秋季日長の短日化にともなって休眠に入り耐凍性が増大するしくみをもっていることがわかっている。一般に北方産の樹木は、長く厳しい冬の寒

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

さに耐えるため冬季休眠中の耐凍性が大きい。そしてしばしばこれらの種については、冬季の低温条件が春季の開芽に影響を与えることが知られている。例えば、休眠期に暖かい温度条件下におかれると開芽が遅れたり、開芽不能になるが、ある期間低温をうけると正常に開芽するようになる^{4, 88, 102})。このように冬季の低温は単にそれに耐えるという耐凍性の問題だけでなく、休眠や開芽ということにも密接に関係しているとすると、それらの天然分布域より暖かい地域に移植された場合、生育にどのような結果をもたらすだろう。生育にとって、暖かい温度がむしろ生理的なマイナス要因となりはしないか、南下にともなう短日化が生長や形態形成に対してどのように作用するのか、など多くの検討すべき問題はらんでいるように思われる。

沖縄は亜熱帯降雨林帯にあたりとされていて、北緯約24~27°に位置している。クロマツは分布の南限が北緯約29°、アカマツは北緯約30°であって、いずれも沖縄には天然分布しない。これらのアカマツ、クロマツが沖縄に植栽されてから約20年になるが、生育はきわめて不良であり、林分の造成はほとんど不可能であると思われる⁹⁷)。この生育不良の原因については、天然分布から考えて当然の結果とされ、環境条件がその生長、生存に適していないことによるものとされてきた。しかし、その具体的な内容にたちいっての原因の解明は全くなされておらず、問題の解決にほど遠い現状にある。異郷土への導入、とくに原産地より南方へ移植した場合の樹木の生育不良に関する研究はきわめて少ない。本研究は、沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育不良の原因を、日長および温度の季節的な変化の面から明らかにしようとしたものである。

樹木の生長に影響をおよぼす多くの環境因子のうち、光はきわめて重要な因子である。光要因は強さ、光質、日長の三つに分けられ、光合成や形態形成等にかかわる。日長は栄養生長、形態形成の両面に作用するとみられる。

日長は1日24時間中の明期時間の長さで、季節的に変化し、また緯度によって異なる。日長の長短によって植物の生育に影響をおよぼす現象を光周性、または日長効果と称し、草本植物の生殖生長に関する研究が多い^{29, 90, 112}。樹木に関しては栄養生長についての研究が多く行なわれている⁷)。樹木における光周性の存在は、主軸や葉の生長にとって弱光系で日長効果が認められること⁵²)、光中断によって短日効果が消失すること^{52, 100})、光質によって効果が違うこと¹¹)、などによって実証されている。なお樹木の生長におよぼす日長効果は、草本植物の開花と同じように、明期時間より暗期の持続時間の長さによって決まることが報告されている^{29, 52, 90})。

樹木の光周性の研究は、主として当年生稚苗を材料とした伸長生長、諸器官の形態形成に関して進められてきた^{3, 9, 25, 36, 40, 48, 100})。当年生稚苗の主軸伸長は、伸長の盛んな時期に与える長日あるいは連続光処理によって促進される。ところがこれらの効果は当年生苗に限られ、1年生以上のものでは伸長生長の盛んな時期の長日、連続光処理は効果が認められないとされている²⁸)。また季節変化に対応した形態形成と日長との関係、とくに冬季の低温に対する抵抗形態として休眠芽形成との関係についての研究も盛んになってきた^{2, 44, 45, 59, 60, 61, 62, 69, 89, 103})。

沖縄はアカマツ、クロマツの天然分布する北緯30°以北の地域に比べると日長において明らかな違いがある。しかし沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育不良が日長の違いによるものだととしても、ここでは永続的な現象としてみられ、1年生以上の個体に対しては日長反応を認められないとする従来の研究結果から説明し難い問題である。日長が関与しているとすれば、当年生のみならず1年生以上の個体にとっても日長が制限因子となっている機構を解明しなければならないと考える。そのためには冬季の温度の関連の下でこの問題をとらえることが必要なのではないかと思われる。このような目的のもとに供試材料には、自然条件下での実験に関する限り1年生以上の苗を用い、上記の問題の解明を試みたのである。

本論文のとりまとめにあたり、京都大学堤 利夫教授に懇切な御指導をいただいた。研究の実行、とりまとめについては京都大学滝本 教教授、赤井龍男助教授、薬師寺清雄技官、琉球大学諸見里秀幸教授、高知大学永森通雄教授、池本彰夫教授、三重大学永田 洋教授に多大な御教示をいただいた。ここに心か

ら厚く御礼申し上げます。

さらに、琉球大学山盛 直教授、平田永二助教授には有益な御助言、御援助を賜わり、苗木の育成、調査に際し琉球大学農学部附属演習林職員の御協力をいただいた。明治山調査には元沖縄県林業試験場長又吉元一氏に御便宜をはかっていただいた。筆者が内地研修中、京都大学農学部附属演習林職員の御助力をいただいた。カラマツ苗は藪原宮林署の御高配によるものである。これらの方々の御好意に対し深く感謝したい。

終りに、樹木学の研究への道を開き、たえず激励して下さった恩師の鹿児島大学初島住彦名誉教授、今は亡き沖縄県立北部農林高等学校園原咲也先生に深甚の謝意を申し上げます。

第1章 自然日長下で生育するマツ属の生長特性

沖縄地方に天然分布するマツ属は、トカラ列島以南、琉球各島に生育するリュウキュウマツ (*Pinus luchuensis* Mayr) 1種である^{8,20)}。

沖縄県名護市にある県林業試験場明治山試験林にマツ属各種を植栽して、その生育比較を行なっている試験林分がある。この林分は尾根部斜面の乾性地に立地していて、土壤の理学的性質が悪く、地位の劣る林地である⁹⁹⁾。この林分に生育しているアカマツ (*P. densiflora* S. et Z.), クロマツ (*P. thunbergii* Parlatores), テーダマツ (*P. taeda* L.), スラッシュマツ (*P. elliotii* Engelm.), タイワンアカマツ (*P. massoniana* Lamb.) の生長量をリュウキュウマツと比較してみると^{42,97,98)}、植栽後2年目(3~4年生)で差が認められ、樹高はリュウキュウマツ43.9cmに対し、アカマツ26.6cm, クロマツ22.2cm, 5年目になるとアカマツ, クロマツの生長は著しく減少し、総生長量はリュウキュウマツの $\frac{1}{2}$ にも達しない。10年間の樹高生長量は、リュウキュウマツ448cm, スラッシュマツ449cm, タイワンアカマツ469cm, テーダマツ424cm, アカマツ, クロマツ160cmで、アカマツ, クロマツの生長は極端に不良である。この試験林分は地位の悪い所であるが、それでもスラッシュマツ, タイワンアカマツ, テーダマツの10年間における年平均樹高生長量の42~50cmに比べて、アカマツ, クロマツはその約 $\frac{1}{2}$ である。

各地域の林分収穫表^{24,34,98,110)}により20年目(沖縄のアカマツ, クロマツのみ10年目)の樹高から換算した年平均樹高生長量 ($H/20$) で比較してみると、Table 1に示すように沖縄においてリュウキュウ

Table 1. Mean annual stem growth for 20 years at each regions (cm)

Species \ Region	Okinawa	Fukuoka	Mid. and south Hiroshima	Inland sea Chugoku	Inland sea Shikoku	Kinki	Nagano Niigata	Iwaki	Iwate
<i>Pinus luchuensis</i>	49								
<i>Pinus densiflora</i>	16	41	57-47-36	62-52-42	48-38-29	60-51-41	60-52-44	68-47-37	52-42-34
<i>Pinus thunbergii</i>	16	39							

Annual stem growth is the average of total growth for 20 years in each regions and for 10 years in Okinawa. *Pinus densiflora* arrange the stem growth in order of site quality (high-medium-low). Total stem growth is quoted from yield table²⁴⁾, Yamamori¹¹⁰⁾, Uechi⁹⁸⁾, Katayama・Ishii³⁴⁾.

ウマツは各地域のアカマツの地位中以上であるが、アカマツ, クロマツは地位下のさらに $\frac{1}{2}$ 以下にすぎない。

前記の試験林に接して、同年に凹型斜面の崩積土に植栽されたアカマツ, クロマツがある。この林分は前記試験林より地位がよいとみられるので、これとほぼ同じ地位と思われるリュウキュウマツの林分

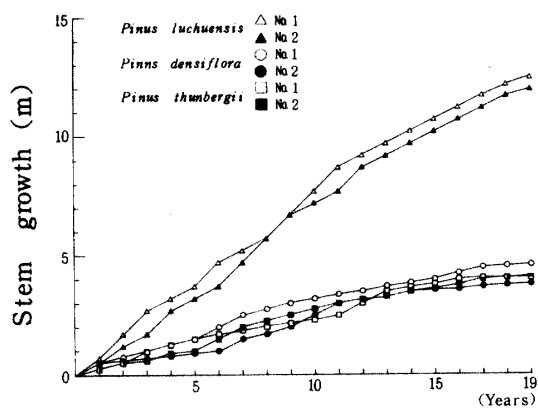


Fig. 1. Stem growth of *Pinus luchuensis*, *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii* in Okinawa (be on stem analysis)

Pinus luchuensis grown in Yona university forest of University of the Ryukyus. *P. densiflora* and *P. thunbergii* grown in Meijiyama stand of forest experimental station of the Okinawa Prefecture.

がある。2年生で4回⁴⁶⁾、3年生で3回¹¹⁰⁾のピークがみられたといい、このピークの間はしばしば連続していて、リュウキュウマツの主軸伸長は1年間休止することなく行なわれ、冬季でも僅かな伸長がみられるとの報告もある⁶⁵⁾。年1回の伸長ピークになるのは7~8年生からである。

このことを確かめるため、裸地に自生した6年生リュウキュウマツから4個体を選び、各個体の主軸の伸長経過と、各個体から10針葉ずつ選び、計40針葉の平均伸長経過を調べたいところ、Fig. 2のようであった。

主軸の伸長開始は各個体とも1月下旬頃で、5月上旬頃までは盛んに伸長した。No. 1は5月中旬に生長低下した後、明らかな再伸長は認められなかった。No. 2, 3, 4は6月上旬頃に一旦生長休止した後、No. 2は7月上旬から再び緩やかに伸長し続け、No. 3は9月中旬、No. 4は8月下旬にわずかに伸長した後、10月中旬頃にそれぞれ休止した。主軸が再伸長した部分は、側芽および葉の形成はみられなかった。すなわち6年生リュウキュウマツの主軸はほぼ年1回のflushをもつ伸長形式を示したが、個体によっては夏(7-8月)に僅かに伸長をみる場合があった。

斜葉伸長は葉鞘を含むため途中から測定されているが、主軸の伸長より遅れて3月上旬頃から開始し⁶⁵⁾、7月中旬頃まで盛んに伸長し、その後はほとんど伸長しなかった。

を選び、それぞれの林分から2個体ずつ選定し、地際から50cmごとに円板をとり、樹幹解析した。資料から樹高生長量をもとめFig. 1に示した。19年生の樹高は、アカマツ3.8, 4.6m, クロマツ4.1, 4.1mで、リュウキュウマツの11.8, 12.3mに比べ著しく低い。これを平均年樹高生長量(H/19)に換算すると、アカマツ20, 24cm, クロマツ22, 22cm, リュウキュウマツ62, 65cmとなる。これをTable 1と比較すると、アカマツは生長の最も小さい四国内海の地位下以下で、クロマツは福岡地方以下、リュウキュウマツは全国のアカマツ地位上の生長量を示している。Fig. 1から、リュウキュウマツは各年とも良好な生長を示しているのに対し、アカマツ、クロマツは生長のやや良好な年もみられるが、概して生長がおそい。

次に主軸の伸長形式をみると、アカマツ、クロマツと同じくリュウキュウマツは通常1生育期間に1枝階をつくり、伸長速度のピークを1回もつのが特徴である¹¹⁰⁾。しかし幼苗期は、アカマツ、クロマツで土用芽の発生がみられるように^{18, 19)}、リュウキュウマツも1年間に何回かの伸長ピークを示すこと

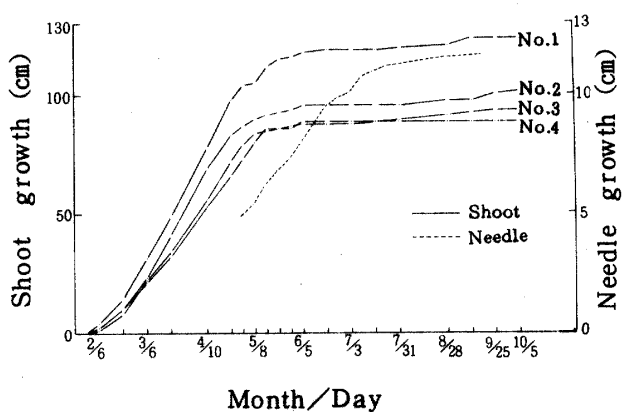


Fig. 2. Shoot and needle growth of 7-year-old trees of *Pinus luchuensis* in the open.

マツ属の主軸の伸長形式は3類に大別される^{66,92)}。リュウキュウマツのように1生育期間に1枝階をつくるものは単節形で、この型にはアカマツ、クロマツ、タイワンアカマツが含まれる。1生育期間にflushを繰り返しながら2~5枝階をつくるものは多節型であるが、そのうちスラッシュマツ、テーダマツのような典型的なものをテーダマツ型としている。もう一つのもはバンクスマツ(*P. banksiana* Lamb.)のように、単節型と同様1生育期間に1回伸長するだけであるが、芽の中にすでに多数の枝をもち多節となる型があり、これをバンクスマツ型とよんでいる。

前述したように、沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育はきわめて不良である。単節型の伸長形式を示すこれらのマツ属は、リュウキュウマツと同じように通常夏季の日長の長い時期に主軸伸長を休止する。一方、樹木には日長に反応して冬芽形成が遅れたり、あるいは反対に早められるという現象を示し、伸長生長の休止が日長に強く支配されているものがある^{16,111)}。単節型マツ類の生長周期と日長との関係はこれらの樹種とは異なったもののように思われる。

アカマツ、クロマツと同じく単節型の伸長様式をもつタイワンアカマツは、沖縄とほぼ同緯度に分布し、リュウキュウマツと同じような生長経過、伸長生長量を示した。

一方多節型であるテーダマツ、スラッシュマツは前述の試験林においてリュウキュウマツとほぼ同じ樹高生長を示した。北緯28°以北に分布するテーダマツ、スラッシュマツが沖縄においてかなり良好に生育しているのは、アカマツ、クロマツが不良なのに比して注目すべき事実である。このことが多節型という伸長形式の特性、単節型に比べて伸長期間が長いことなど関係しているかもしれない。多節型は日長の違う時期に伸長と休止を繰り返すものであるから、生長の開始や休止に対する日長反応が単節型とは違うことを示唆するものと考えられる。

なおテーダマツのように1年間に何回かflushするものは、その回数は一般に南より北へいくほど、また樹齢が高くなるに従って低下するという^{17,39,110)}。

第Ⅱ章 アカマツ、クロマツの栄養生長におよぼす日長効果

前述したように沖縄地方に植栽されたアカマツ、クロマツの生長は、外国産のマツやリュウキュウマツに比較して著しく不良であった。この章では、アカマツ、クロマツの生長におよぼす日長効果、とくに短日効果をとりあげ、加えて次年度の生長への影響について実験を行なった。

樹木の主軸伸長と日長との関係は、すでに多くの研究があり^{12,25,32,48,77,93,101)}、一般に日長が長くなるにつれて主軸伸長も増大することが知られている。1日周期の実験では8時間太陽光または強光人工照射を与え、その後それぞれの日長時間にあわせて白熱灯または蛍光灯などで補光することが多い。このような実験条件の下でアカマツの伸長生長は、24時間日長の連続光区で最大値を示すという報告がある^{50,57)}。ここでは前述したように1年生以上の個体を供試材料とした。日長処理については沖縄の自然日長を短日とし、これを基準として人工照明で補光することによって長日条件とした。このような条件下でアカマツ、クロマツの栄養生長と日長効果について検討した。

1. 春分後の主軸伸長におよぼす日長の影響

北半球において生長期の自然日長は北方にいくにつれて長日化するから、その違いは春分以降、すなわち12時間以上の日長条件下で起こってくることになる。そのため本実験ではまず南方で短日化する春分以降の日長効果をみた。

1) 実験材料と方法

材料は京都で育苗されたアカマツ1年生苗である。これを1973年10月20日に京都から沖縄に送り、内径24cmの素焼鉢に2本ずつ移植した。実験場所は琉球大学農学部附属与那演習林(北緯26°45′、東

経 128° 05', 第三章まで同じ)で、1955年から1980年までの観測によれば、年平均気温21.7°C, 最緩月7月の平均気温28.5°C, 最寒月1月の平均気温14.0°C, 年降水量2680.6mmである。

用土は川砂と森林土とパーク堆肥を3:2:1の割合で混合したものをを用いた。日長処理は自然日長区, 自然日長に日没時から2時間補光する区と, 日出前に2時間補光してから自然日長に移す区, 日没時から日出まで補光する連続光区の4区を設定した。供試本数は各試験区とも50本とした。

補光時間は自然日長が約10分増減するごとに調節した。光源は100Wナショナル散光型レフランプを用い, 材料の生長点付近で200luxになるよう調節した。処理期間中, 鉢の中の養分欠乏を補うためハイポネックス(6.5:6.0:19.0)を1000倍に希釈し, 各試験区とも1週間ごとに1鉢当たり約2dl施肥した。

春分の日(1974年3月21日)に日長処理を開始し, 約10日ごとに各試験区とも20個体について主軸の伸長量を測定した。10月20日に処理を終了した。

2) 結果と考察

各日長処理区の15個体平均値の主軸伸長生長経過をFig.3に示した。日長処理を開始した3月21日において, 主軸伸長はすでに開始されており, この日までに主軸は平均2.6cm伸長していた。

日長処理開始後, 連続光区の主軸伸長に処理効果があらわれ, 日没後, 日出前の両2時間補光区, 自然日長区との伸長差ははだいに大きくなった。実験の開始日から第1回目の伸長成長がほぼ休止する4月30日までの期間の主軸伸長量は, 連続光区2.5cm, 両2時間補光区1.2~1.3cm, 自然日長区1.0cmで, 連続光区は他の試験区の約2倍であった。自然日長区と2つの2時間補光区を比較すると, 主軸の伸長量にほとんど差は少なく, 2時間の長日化の影響は少なかった。

連続光区の主軸は4月下旬頃からほとんど伸長を休止したが, 8月中旬頃に再び伸長を始めた。その成長の開始期は他の試験区より遅く, 伸長速度が小さかった。両2時間補光区および自然日長区は処理開始後, 伸長速度は連続光区に比しゆっくりしていたが, 自然日長が最大となる6月下旬頃から盛んに伸長し, 7月中旬以後は連続光区より主軸長は大となり, 主軸長の差を広げていった。自然日長区や両2時間補光区で2度目のflushがみられたのは, この時期の日長が長日効果を示し, 夏季の休眠状態にある芽をたやすく打破したことによる¹⁰⁴⁾ともいえるが, 一方連続光区で2度目のflushが遅れ, 伸長量が少なかった。連続光処理が20時間日長より伸長期間が短く¹⁰⁰⁾, 18時間日長より伸長量が少なくなる場合がある⁴⁹⁾という報告がある。しかし, 本実験ではこのことに深く立ちいていない。2度目のflush(土用芽)に関係する日長の影響については, 連続光区は他の3試験区と明らかに違うという結果をえたが, その原因はなお明らかでなく, 再検討を要する。

10月20日時の自然日長区と両2時間補光区の3試験区の伸長量に明らかな差は認められなかった。アカマツ稚苗の生長量は継続している最大暗期時間数にほぼ比例して反応し⁵²⁾, *Pinus sylvestris* L.

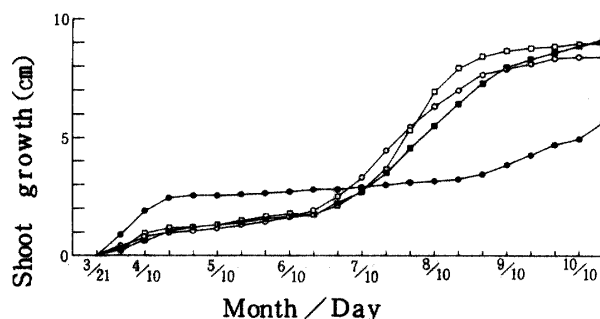


Fig. 3. Shoot growth of the second-year seedlings of *Pinus densiflora* under the various photoperiods from the Vernal Equinox Day.

Seedlings under natural day-length (○), seedlings under natural day-length and supplement illumination from sunset till sunrise (continuous light) (●), seedlings under natural day-length and supplement illumination in two hours after sunset (□), seedlings under natural day-length and supplement illumination in two hours before sunrise (■).

でも同じようなことが認められている¹⁰²⁾。両2時間補光区は日出と日没時の処理時間帯は違うが暗期時間数が同じであるため、伸長量に差があらわれなかったと考えられる。また本実験は春分に日長処理を開始している。この時点で、主軸伸長はすでに始まり、1回目のflushが継続中で、4月下旬に生長休止するまで自然日長区でも12時間以上の日長がある。従って全試験区において12時間以上の日長条件下での生長比較になる。マツ属の生育に影響をおよぼす限界日長が12~14時間にあるとすれば^{9,58)}、自然日長区と2時間補光区間では、主軸伸長量に明らかな差は現われてこないことは十分予想できることであろう。

アカマツ、クロマツの天然分布のほぼ中央にある京都と、沖縄の夏至における日長差は45分位である。これまでの研究結果から判断すると、2~3時間以上の日長差は主軸伸長に影響を与えるようであるが、45分という短い日長の差が、生長に反応をあらわすかどうかということは疑問である。しかも京都では例年6月には主軸の伸長生長を休止しているのが普通であるから、2つの地域における春分から夏至の間の日長差は最大日長差の45分よりもっと短いはずである。

すでに述べたように、春分の日から自然日長の季節変化に応じて常に2時間以上の人工補光を行なったが、自然日長区と2時間補光区とで主軸伸長量に明らかな差は認められなかった。このことから沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育不良に關与する日長効果は、天然分布域より高温のために開芽期が早くなること、その時期の短日条件を考慮にいれなければならないことを示唆している。

2. 京都と沖縄における日長、温度変化と生長開始期

前節の結果からこの節では、京都と沖縄(那覇)でのマツ属の生長開始期、伸長速度と日長および温度条件との関係について解析することにした。

まず前節の実験条件から自然条件下での生育状態を想定すると、アカマツの天然分布地域に18時間以上の日長はないので本研究の目的から連続光処理は必要でない。人工照明の補光時間帯はこれまでの光周性の研究から、一般に日没後(明期後)補光を採用することが多い。補光時間については後に論じるが、沖縄の自然日長をここでは短日、自然日長に日没時から2時間人工照明で補光して長日とし、生長開始期から休止期までの生長と日長反応について検討することにした。

1974年12月11日、京都で育苗されたアカマツ、クロマツの1年生苗(1974年春まきつけ)をとり寄せ、翌1975年の日長処理開始期を決めるための予備実験を行なった。

1975年1月下旬頃から頂芽が展開し始めたので、1月23日から日長処理を開始した。その結果、自然日長区(短日)と自然日長に常時2時間人工補光した区(長日)とでは、主軸の伸長量に差が認められ、自然日長区で伸長量が少なく、短日効果を示すことが観察された。

すなわち、アカマツ、クロマツの天然分布のほぼ中央部となる京都地方におけるそれらの生長開始期は3月下旬であり、5月中旬頃まで盛んに伸長生長するが、同下旬には伸長速度が低下し、6月中旬にほぼ伸長生長を休止する²⁸⁾。一方、沖縄地方におけるアカマツ、クロマツの生長開始期は観察結果から、リュウキュウマツの場合とほぼ同じように、1975年度では1月下旬で、3月中旬まで盛んに伸長し、4月上旬に春季の伸長生長をほぼ休止する。京都地方と沖縄地方では、マツの生長開始期と休止期に約2か月のずれがあるようである。

またこのことは針葉の生長についても同様で、京都地方は主軸の伸長生長がほぼ終りかける5月下旬頃から針葉の生長が始まり、8月初めまで続く。沖縄地方は3月下旬から始まり、6月上旬まで続くようである。従って沖縄地方は京都地方より主軸の伸長と針葉の生長経過が約2か月早く進行していることになる。

Fig.4に示すように、それぞれ生長開始期にあたる沖縄(那覇市)の1月下旬(破線①)と京都市の3月下旬(破線②)における自然日長差は約1時間30分で、沖縄の方が短く、この時期の那覇での平均

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

気温は、京都でアカマツ、クロマツが盛んに生長する4月下旬～5月上旬の平均気温とほぼ等しいことがわかる。すなわち沖縄は京都に比べ生長が早く開始し、早く休止するので、その生長期間中の自然日長が短くなる。主軸の伸長期間中の日長は、沖縄で11～12時間30分、京都で12～14時間30分位になる。

このように沖縄における生長期の自然日長の短いことが、アカマツ、クロマツの生長抑制に影響をおよぼしていることが観察結果から推定されたから、さらに材料を整え解析することにした。

3. 1年生苗の栄養成長におよぼす日長効果

前節で述べたように、京都と沖縄間でアカマツ、クロマツの生長開始期に約2か月の違いがあり、その時点での日長差は1時間30分位である。本実験は天然分布域の自然条件に近づくため、沖縄の自然日長に2時間だけ人工補光を行ない、アカマツ、クロマツの栄養生長や形態形成におよぼす影響を、沖縄の自然日長下のそれと対比させながら、沖縄における生育不良の原因を明らかにしようとしたものである。

1) 実験材料と方法

アカマツ、クロマツの1年生苗を1975年11月7日に京都からとり寄せ、ほぼ大きさのそろったものを内径24cmの素焼鉢に2本ずつ植えつけ、日長処理開始まで実験場所である琉球大学農学部附属与那演習林の野外においた。

日長処理は前述したように、自然日長区と自然日長に日没から人工照明によって2時間補光した処理区を設けて行なった。薄明時の日長反応がまだ明らかにされていないため、補光は日没時の1時間前から行なった。用土、光源、照度、点滅の調整、実生苗の管理等は本章1節の方法に準じた。

頂芽が動き出した1976年2月18日に日長処理を開始した。主軸の伸長生長は、各試験区29個体について、生長期は1週間ごとに、生長休止期は2週間ごとに測定した。針葉の伸長生長は各試験区10個体から1針葉ずつ選んで1～2週間ごとに測定した。春季の生長がほとんど休止した、処理後約4か月目の1976年6月15日に、各試験区から12個体を選んで各個体をFig. 5のように区分し、主軸

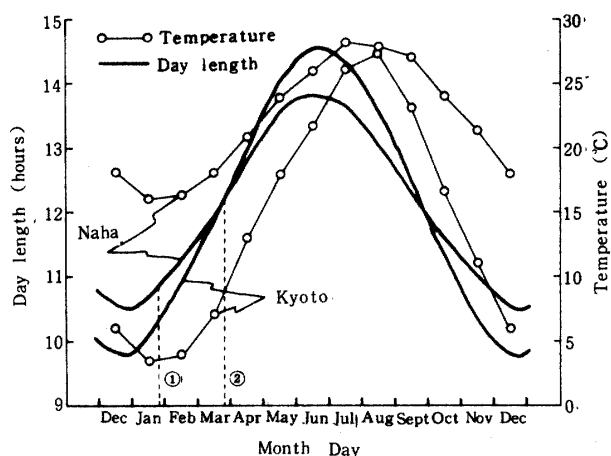


Fig. 4. Seasonal change of natural day-length and monthly mean temperature in Kyoto and Naha (Okinawa) (be based on a chronological table of science, 1978)

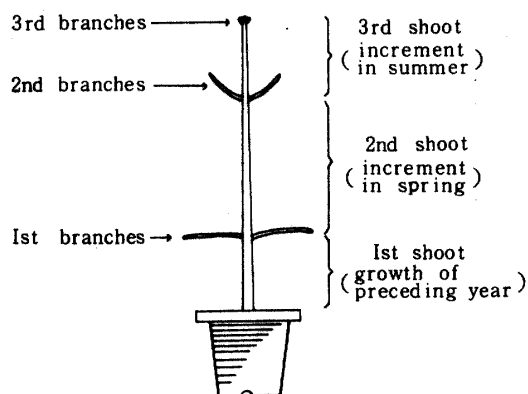


Fig. 5. Name of each part of second-year seedling for investigation.

長、地際直径、針葉数、針葉長、および各器官の乾重量を測定した。

2) 結果と考察

(1) 主軸と針葉の生長経過

実験開始後6月14日までの主軸と針葉の伸長経過はFig. 6のようであった。処理を開始した2月18日

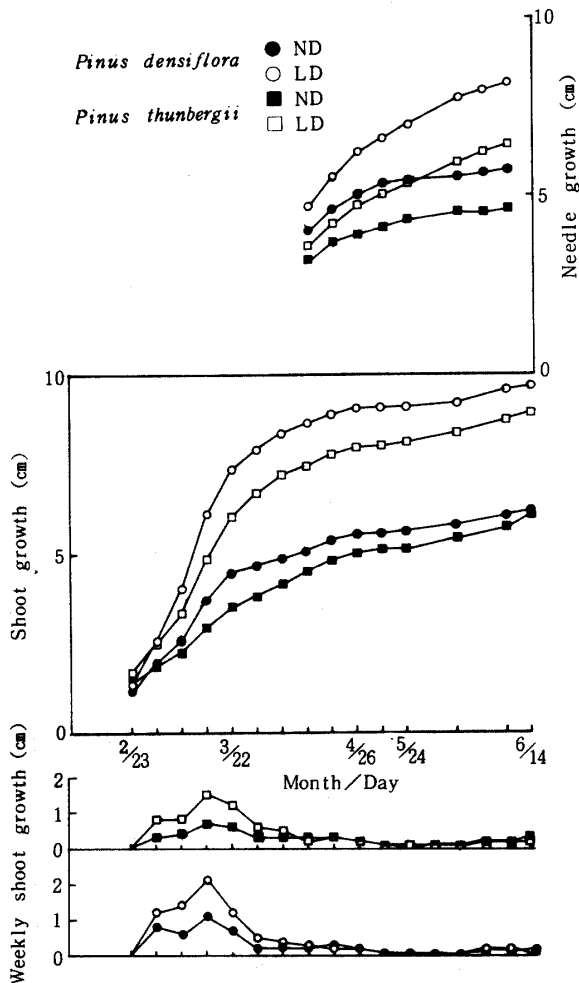


Fig. 6. Shoot and needle growth of second-year seedlings of two pine species under the different photoperiodic treatments (mean of 29 seedlings)

Seedlings under natural day light only (ND), seedlings under same natural day light and supplement illumination after sunset for two hours (LD).

時の自然日長時間は11時間30分、6月21日(夏至)時の最大日長は13時間50分、補光区はそれぞれの自然日長に常時2時間だけ補光したものである。図から明らかなように、その生育状態に著しい違いが認められた。

主軸の伸長生長は2月上旬頃に始まり、処理と同時に自然日長区と補光区との間に伸長差がみられるようになる。伸長生長がほぼ休止する3月29日現在、日長処理開始後35日目の主軸の伸長量は、アカマツ自然日長区で4.7 cm、補光区7.9 cm、クロマツ自然日長区で3.8 cm、補光区6.7 cmとなり、自然日長区での生長は補光区に比し著しく小さかった。なおこの時点で伸長を完全に休止しているわけではなく、冬芽を形成しながら緩やかに1回目のflushを続けているものや冬芽の生長しているものがみられる。しかし、その伸長量はきわめて少なく、処理開始後112日目の6月14日の両処理区の主軸伸長量の差は、アカマツ3.4 cm、クロマツ2.8 cmであって、3月29日時とほとんど違いはなかった。

Tabl 2, 3に6月14日時のアカマツ、クロマツの主軸伸長量について分散分析の結果を示した。

それによると、アカマツ、クロマツとも日長処理間に著しい有意差がみられた。週間生長量 (Fig. 6) の経時変化をみてもわかるように、生長の最も盛んな時期は1月下旬~4月上旬までの期間で、このときの伸長量が年間伸長量のほとんど全部を占める。従ってこの時期の日長がアカマツ、クロマツの主軸伸長に大きく影響しているといつてよいであろう。このことは従来行なわれてきた当年生苗に関する日長効果の報告^{28,50,51,108)} とほぼ同じような傾向を示した。

つぎに針葉長は、その生長開始の初期は葉鞘の中にあるため測定が困難で、測定が可能となった4月12日にはすでに両処理区間に違いがみられた。測定を終了した6月7日現在、針葉の長さはアカマツ自然

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

日長区で5.7 cm, 補光区8.1 cm, クロマツ自然日長区で4.5 cm, 補光区6.4 cmとなり、とくにアカマツで大きな違いが認められた。

Table 4, 5に針葉長について、分散分析の結果を示した。それによると、アカマツ、クロマツとも日長処理間に著しい有意差がみられた。

また Fig. 6から明らかのように、日長処理による主軸の伸長生長の違いは生長期間に差を生じたことよって起こったものではなく、伸長速度の差によるようである。これに対し針葉の生長は、5月中旬頃自然日長区においてほぼ休止しているが、補光区では継続し、両処理区間の生長期間にも差があるようである。すなわち自然日長区は主軸の伸長速度が補光区より小さく、針葉の生長は伸長速度のみでなく生長期間も短かった。

(2) 形態におよぼす影響

処理終了時における1個体当りの各器官の大きさの平均値を処理区別に示すとTable 6のとおりであった。

日長が主軸や針葉の伸長生長に影響をおよぼすように、その重量生長量にも大きな違いがみられ、自然日長区は補光区に比べ重量の生長量が少なかった。第1部位の主軸長は、日長処理する前の年の長さであるから処理間に差はない。地際直径は自然日長区が補光区より幾分小さくなるが、値が小さいため日長処理間の差もそれ程大きくはなかった。針葉数は日長処理間にほとんど差はなかった。アカマツの当年生苗や他の多くの樹木の場合と異なり、1年生以上のマツの場合は、一般に前年の冬芽形成時に葉数がすでに決まっているとされている^{9,101,105)}。そのため2月18日から開始した日長処理は、針葉の新しい発生を起こすことはないと思われる。主軸の節間長にのみ影響しているものと考えられる。その結果日

Table 2. Variance for shoot growth of second-year seedlings of *Pinus densiflora*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	172.76	1	172.76	32.29**
Error	299.62	56	5.35	
Total	472.38			

** Significant at 1% level

Table 3. Variance for shoot growth of second-year seedlings of *Pinus thunbergii*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	130.20	1	130.20	25.53**
Error	285.66	56	5.10	
Total	415.86			

** Significant at 1% level

Table 4. Variance for needle growth of second-year seedlings of *Pinus densiflora*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	29.14	1	29.14	33.49**
Error	15.64	18	0.87	
Total	44.78			

** Significant at 1% level

Table 5. Variance for needle growth of second-year seedlings of *Pinus thunbergii*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	17.29	1	17.29	26.20**
Error	11.91	18	0.66	
Total	29.20			

** Significant at 1% level

Table 6. Average value of each part per second-year seedlings after photoperiodic treatment

Species	Photoperiod	Length * 1st shoot (cm)	Length 2nd shoot (cm)	Total length shoot (cm)	Basal diameter shoot (mm)	No. needles 2nd shoot	Total needle length 2nd shoot (cm)
<i>Pinus densiflora</i>	ND	6.5 ± 2.2	5.5 ± 2.1	13.4 ± 4.1	4.75 ± 0.79	107 ± 29	969.3 ± 301.7
	LD	6.7 ± 1.5	9.4 ± 2.7	17.3 ± 2.9	5.43 ± 0.75	109 ± 14	1753.9 ± 266.9
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	5.1 ± 1.2	4.1 ± 1.4	10.4 ± 2.2	4.50 ± 0.33	93 ± 22	749.0 ± 132.4
	LD	6.3 ± 1.5	8.2 ± 1.7	15.4 ± 1.3	5.30 ± 0.38	102 ± 15	1121.6 ± 198.3

Species	Photoperiod	Total dry weight needles (mg)	Dry weight shoot and branches (mg)	Total dry weight top** (mg)	Total dry weight roots (mg)
<i>Pinus densiflora</i>	ND	1618.6 ± 800.0	734.9 ± 411.4	2353.6 ± 1163.0	2040.5 ± 1061.6
	LD	3162.1 ± 911.4	935.7 ± 300.9	4097.8 ± 1162.4	2760.6 ± 866.0
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	1751.1 ± 366.2	671.1 ± 155.8	2422.3 ± 497.8	1622.9 ± 308.7
	LD	3374.0 ± 507.1	1142.1 ± 183.8	4516.0 ± 653.4	2520.6 ± 315.4

* Refer to Fig. 5 ** shoot, branches, needles

長効果は、日長処理後の第2部位主軸長、第2部位の総針葉長に認められ、自然日長区は補光区に比べ明らかに小さい。大きさの生長からして、同化部重、非同化部重の重量生長も自然日長区は補光区に比べ小さかった。地下部重は自然日長区が補光区より幾分小さくなるが、地上部重のような大きな違いはなかった。

以上の結果から各器官のそれぞれの比をTable 7でみると、主軸長と針葉数の比は日長処理間で差が認められ、補光することによって主軸の節間長は増大した。針葉の形態は、針葉の重さと長さの比からみると日長処理間に差はないが、針葉の重さと数の比では差がみられ、補光することによって針葉

Table 7. Ratio of inter-organs per second-year seedlings after photoperiodic treatment

Species	Photoperiod	Shoot lgth.*	Needles wt.	Needles wt.	Total dry wt. needles	Total dry wt. top
		Needles No.	Needles lgth.	Needles No.	Dry wt. shoot and branches	Total dry wt. roots
<i>Pinus densiflora</i>	ND	0.51 ± 0.13	0.11 ± 0.01	10.66 ± 3.02	2.36 ± 0.71	1.18 ± 0.20
	LD	0.86 ± 0.22	0.13 ± 0.01	21.10 ± 4.08	3.46 ± 0.62	1.50 ± 0.11
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	0.44 ± 0.09	0.16 ± 0.03	13.39 ± 3.80	2.65 ± 0.41	1.50 ± 0.24
	LD	0.81 ± 0.13	0.17 ± 0.02	19.37 ± 4.85	2.98 ± 0.36	1.80 ± 0.02

* Shoot length is a part expanded needle leaves

長が増大した分だけ針葉の重量増加が認められた。同化部重と非同化部重の比では、補光区において同化部重が幾分大きくなる傾向がみられた。地上部重と地下部重の比でみると、補光区は自然日長区より地上部の生長が促進された。これは当年生苗に連続光処理した場合、同化産物の地上部への配分が多くなるということと同じ傾向を示し^{11,28,52)}、日長が稚苗の形態におよぼす影響のうちもっとも特徴的なものと考えられている¹⁰⁷⁾。

以上のとおり、日長処理は主軸や針葉の生長に影響をおよぼす。主軸長や針葉量の大きさは同化能力に直接的な関係をもつものと考えられる。沖縄の自然日長がアカマツ、クロマツの生長に対し短日効果をもち、それらの生長が補光区より小さい傾向を示すことは、その結果として同化量を少なくし、この面からも沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育を抑制していくものと考えられる。

4. 2年連続して日長処理したときの栄養生長

前実験では沖縄地方でアカマツ、クロマツの1年生苗が日長に反応し、生長期が短日条件下にあることが生長を抑制しているという結果をえた。しかしすでに述べたように、1年生以上の個体では日長の伸長生長におよぼす影響は認められないとする報告は多い。一方 *Pinus strobus* L., *Pinus resinosa* Ait., *Picea glauca* Voss., *Picea mariana* Mill. は原産地より南のフロリダへ移して2か年育成した結果、生長が不良で矮性苗となったが、その原因は自然日長の短日化にあったという報告がある¹⁰⁵⁾。従って沖縄においてアカマツ、クロマツの伸長生長が毎年継続して生長が少ないことに、自然日長の短日化が重要な要因として影響しているとしても、それが連続して影響しているかどうかを検討する必要がある。

そこで2年連続して日長処理を行ない、前年の日長処理の違いによる栄養生長の差が、同じような日長処理を繰り返したとき、翌年の生長量にどのような影響をおよぼすのか、以下の実験を行なった。

1) 実験材料と方法

本章2節の予備実験(1975年10月5日に日長処理を終了)で用いた、アカマツ、クロマツの2年生苗を各処理区とも鉢からとり出し、各処理区とも繰り返し同じ日長処理ができるように10×10cm間隔で苗畑に移植して実験材料に供した。供試本数は各試験区とも28~30個体とした。

日長処理は前節と同じように、自然日長区と、自然日長に日没から2時間だけ人工補光した区とした。

苗畑の用土は、琉球大学与那演習林内の黄褐色森林土と川砂を適度に混合したものである。光源、照度、点滅の調整、苗の管理等は前節の方法に準じた。

1976年2月中旬に頂芽が動き出したので、2月18日から日長処理を開始し、1~2週間ごとに主軸の伸長生長を測定した。生長がほぼ休止したとみられた処理後約4か月目の1976年6月15日に処理を終了し、各試験区とも10個体ずつ平均的に生育しているものを選んで掘りとり、各器官の数量、乾重など外部形態について調査した。

2) 結果と考察

(1) 主軸の伸長生長

主軸伸長は平均的な大きさのもの19~20個体について平均値を求めた。アカマツ、クロマツの各日長処理区における主軸の伸長生長経過をFig.7に示した。本実験は昨年からの続きで、実験開始時の試験区間の個体の大きさが異なるが、生長期に同じ処理を行ない、次のような結果になった。なお本実験開始時の苗木の大きさはTable10に示してある。

すなわちアカマツ、クロマツとも2月中旬頃から芽が動き出し、3月中旬頃になると伸長速度を増し、4月下旬から5月中旬にかけて緩やかとなり、伸長生長はほぼ休止した。伸長生長が最も大きくなるのは3月上旬から4月下旬の間で、この時期の補光区の主軸の生長は自然日長区よりはるかに大きく、日長処理区における伸長量の差はしだいに大きくなった。6月14日時における当年の主軸長はアカマツの自然日長区13.6cm、補光区22.1cm、クロマツの自然

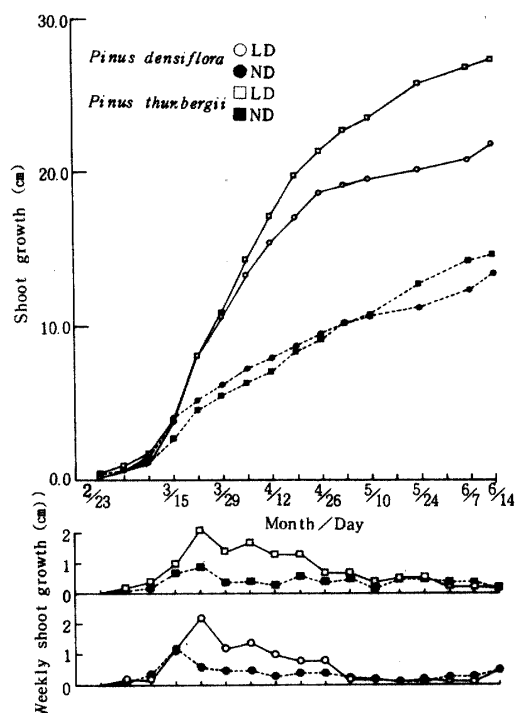


Fig. 7. Shoot growth of third-year seedlings of two pine species under the different photoperiodic treatments

日長区 14.9 cm, 補光区 27.6 cm で、いずれも補光区の方が著しく大きかった。

Table 8, 9 に 6 月 14 日時のアカマツ、クロマツの主軸伸長量について、分散分析の結果を示した。表から明らかなように、アカマツ、クロマツとも日長処理間に著しい有意差がみられた。

(2) 形態におよぼす影響

処理終了時における 1 個体当りの各器官の大きさの平均値を処理区別に示すと Table 10 のとおりであった。

日長効果は初年度のみでなく 2 年目にも影響がみられ、自然日長区は補光区に比較して各器官の生長が少なかった。初年度と同じように、主軸と針葉の長さおよび重量生長量に大きな違いがみられた。主軸長は前述のとおりであるが、総針葉長はアカマツの自然日長区 1994 cm, 補光区 3010 cm, クロマツの自然日長区 2593 cm, 補光区 4907 cm, 重さは地上部重でみるとアカマツの自然日長区 21097 mg, 補光区 33160 mg, クロマツの自然日長区 22968 mg, 補光区 24142 mg となり、補光区に比べ自然日長区で小さかった。本実験は前述の諸実験のように同一条件から開始したものと異なり、前年の日長処理が異なるため、針葉数に日長処理間の差がでてくることが予想されるが、平均値でアカマツにはほとんど差がなかった。クロマツの場合は、自然日長区より補光区で多くなるようにあるが、個体間の変異が大きく明らかでない。

Table 11 は各器官の関係をそれぞれの比で示したものである。主軸長と針葉数の比から、補光区はアカマツ、クロマツとも自然日長区より大きく、主軸の節間長が増大する傾向を示した。針葉は重さと長

Table 8. Variance for shoot growth of third-year seedlings of *Pinus densiflora*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	628.72	1	628.72	20.80**
Error	1118.45	37	30.23	
Total	1747.17			

** Significant at 1% level

Table 9. Variance for shoot growth of third-year seedlings of *Pinus thunbergii*

Source	s. s.	d. f.	M. s.	F.
Photoperiod	1577.54	1	1577.54	68.62**
Error	873.74	38	22.99	
Total	2451.28			

** Significant at 1% level

Table 10. Average value of each part per third-year seedlings after photoperiodic treatment

Species	Photoperiod	Shoot lgth. before treatment (cm)	Shoot lgth. after treatment (cm)	Total lgth. shoot (cm)	Basal diameter shoot (mm)	Needles No. on main shoot after treatment	Total needle lgth on main shoot after treatment (cm)
<i>Pinus densiflora</i>	ND	27.7 ± 5.2	13.8 ± 6.2	43.8 ± 9.4	9.2 ± 0.9	190 ± 103	1994.5 ± 1292.3
	LD	32.0 ± 4.6	20.9 ± 6.8	55.4 ± 8.3	10.3 ± 2.1	185 ± 53	3010.4 ± 1143.1
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	22.5 ± 5.1	16.6 ± 5.2	40.2 ± 7.5	8.7 ± 1.6	258 ± 58	2593.1 ± 800.2
	LD	25.5 ± 5.4	26.4 ± 6.0	53.1 ± 9.3	8.6 ± 1.8	380 ± 110	4907.5 ± 2001.6
Species	Photoperiod	Total dry wt. needles (mg)	Dry wt. shoot and branches (mg)	Total dry wt. top (mg)	Dry wt. roots (mg)		
<i>Pinus densiflora</i>	ND	11203.4 ± 3487.4	9894.1 ± 2646.8	21097.5 ± 5835.9	8423.1 ± 2521.7		
	LD	19503.3 ± 7373.9	13657.3 ± 5868.4	33160.6 ± 13093.2	11418.4 ± 6252.2		
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	13749.3 ± 6908.5	9219.2 ± 3399.8	22968.5 ± 10130.0	6051.3 ± 3354.1		
	LD	14132.8 ± 7609.8	10009.8 ± 4759.7	24142.6 ± 12255.7	6789.3 ± 3539.3		

Table 11. Ratio of inter-organs per third-year seedlings after photoperiodic treatment

Species	Photoperiod	Shoot lgth.*	Needles wt.	Needles wt.	Total dry wt. needles	Total dry wt. top
		Needles No.	Needles lgth.	Needles No.	Dry wt. shoot and branches	Total dry wt. roots
<i>Pinus densiflora</i>	ND	0.71 ± 0.16	0.11 ± 0.02	11.45 ± 4.23	1.15 ± 0.29	2.57 ± 0.60
	LD	1.04 ± 0.36	0.12 ± 0.03	20.50 ± 7.84	1.46 ± 0.21	3.18 ± 0.67
<i>Pinus thunbergii</i>	ND	0.40 ± 0.13	0.16 ± 0.02	16.12 ± 4.44	1.46 ± 0.30	3.98 ± 0.61
	LD	0.60 ± 0.17	0.16 ± 0.03	21.23 ± 7.63	1.41 ± 0.21	3.57 ± 0.40

* Shoot length is a part expanded needle leaves

さの比において日長処理間の差はないが、重さと数の比に日長処理間で差がみられ、補光区において針葉の重さが増大した。同化部重と非同化部重、地上部重と地下部重の比において、アカマツの補光区は自然日長区より大きく、同化部重の発達が非同化部重より大きいこと、地上部重の増加が地下部重のそれより大きいことを示しているが、クロマツではそれらの比にほとんど差がないか、逆に幾分小さくなっている。当年生苗では前述したように、補光することによってT/R比は通常高くなる。T/R比のこのような差異は、樹齢の違いより測定時期の違いによるのではないかと考えられる。夏季生長休止型のマツ類の生長は、伸長生長が先行し根の生長が遅れるから測定時期によってT/R比が変化することが予想される。本調査でT/R比が日長にあまり影響をうけなかったのは、主軸伸長が終了してから針葉が十分展開するまで、かなり時期をおいてから測定していることにもよるであろう。

5. 討 論

マツ属を含め樹木の生長におよぼす日長の影響に関して、1年生以上の実生苗の生長と日長の関係についてはいくつかの報告があるが^{21,101,107)}、これまで多くの研究が主に当年生苗について行なわれてきた。ただしこれらの多くは自然日長を基準とするものではなく、太陽光線あるいは光合成の可能な強光条件のもとに一定時間おき、その後弱光補光して各種の日長条件を作り、同一条件で長期にわたり処理したものが多^{26,28,30,36,52,58,75,76,86,100,108)}。

しかしある種をその分布の南限よりさらに南方へ移植する場合に、その生育に関係する要因としての日長を論じる場合、当年生苗は日長に反応するとしても1年生以上のものは反応し難いとする、日長の影響は大きな問題とならないだろう。とくにマツ属について当年生苗と1年生以上の個体では栄養生長に対する日長効果が異なることが従来しばしば指摘され^{28,49,52,101,102,107)}、短日処理と長日処理とは差がないこと、当年生苗の場合と比較して日長処理の効果が小さいこと、当年生苗は連続光で最もよく伸長するのに対し、連続光以下のある適度な日長で最大になること、日長効果のあらわれる生長時期に差異がみられることなどがあげられている。

これらのことから、日長効果の影響をより自然状況に近づけて実証する目的で、日々変化する沖縄の自然日長を基準として、種々の実験を行なうことが望ましいと考えた。また実験材料については、1年生以上の年齢のものについての日長の影響を検討する必要があった。

北半球において、春分以降の日長は北へいくにつれて長くなる。アカマツ、クロマツの天然分布域ではおおよそこの頃から生長がおこる。そこでまず春分の日から栄養生長におよぼす日長効果を確かめるため、アカマツ、クロマツの1年生苗にいろいろな日長処理を施した。その結果、2時間というわずかな

人工補光では自然日長区との間に明らかな違いは認められなかった。しかし1回目の flush において、連続光下で幾分主軸の伸長増加がみられた。このことはこれまでの報告と異なり、1年生以上の個体にも日長効果のあることを示した。

アカマツ、クロマツの天然分布のほぼ中央部となる京都と沖縄(那覇)における温度と日長の年変化から検討すると、京都でアカマツ、クロマツが盛んに伸長生長をする4月上旬～5月中旬の平均気温は、沖縄の1月下旬～2月中旬のそれにほぼ等しい。沖縄におけるアカマツ、クロマツの生長開始は1月下旬～2月上旬に起こることがわかった。一方京都では3月下旬頃に生長開始するから、沖縄での生長開始の温度は京都より幾分高い時期にあたっている。沖縄での生長開始は春分より約2か月も早く、この時期における日長はほぼ10時間45分である。これに対し京都では3月下旬に日長はほぼ12時間15分になり、その間に約1時間30分の差が認められた。このように生長開始が短日条件下で起こることがアカマツ、クロマツの沖縄での生長に重要な影響を与えているのではないかと考えられた。そこで次のような実験を行なってみた。すなわち天然分布域の生長期の日長として、沖縄における生長開始直後から毎日の日没後常時2時間補光する区と、沖縄の自然日長区を設け、生長状態を比較した。

その結果、各器官の絶対量、とくに主軸と針葉の伸長および重量生長量は日長処理によって明らかな差が生じ、補光区に比較して自然日長区で小さく、2年連続して同じ日長処理を施しても、初年度と同じような結果を示した。日長処理によって針葉数に明らかな差は認められないが、主軸長と針葉数の比から補光区で節間長が長くなる傾向がみられる。当年生苗と違ってアカマツの1年生以上の個体の葉数は、すでに前年につくられる一定数の冬芽中の始原細胞によって決まっているといわれている。このことから処理間において針葉の数の変化はみられず、日長効果にもとづく主軸伸長量の違い、いいかえると節間伸長量の違いとなって現われるのであろう。

以上のことから、沖縄ではアカマツ、クロマツの生長開始時の自然日長は短日条件下にあり、このことによって個体の生長、とくに節間長や針葉の伸長ならびに重量生長が小さくなったものと考えてよい。この結果は同化能力にも影響をおよぼすものと考えられ、さらに補光区で生長が大となることから日長に対する反応は2年目も同じように起こることが認められた。このように日長反応が多年にわたって継続する可能性のあること、同化器官の発達不良が生育不良をもたらすものと判断された。

第三章 生長期の日長効果におよぼす休眠期の低温条件

アカマツ、クロマツの1年生以上の個体の生長に日長が関与していることは前述のとおりである。一方、アカマツ、クロマツの天然分布域内で行なわれた従来の研究は、1年生以上の個体については生長期に日長効果はあらわれないとされ、本研究とは著しく異なった結果がえられている。沖縄とアカマツ、クロマツの天然分布域との間には、日長のみでなく温度の違いも著しい。沖縄でのアカマツ、クロマツの日長反応について、さらに新たな環境要因、とくに休眠期の温度をも加えて考えてみる必要がある。

樹木の生長が一時停止している現象を休眠しているという⁹⁰⁾。休眠についての分類はいろいろな試みがある^{69,73)}。休眠は乾燥、寒さ、暑さなどの不良環境に対する一つの適応である。一般に暖温帯以北の樹木は秋になると休眠するが、その冬芽は翌年の春、開芽するための冬の間一定の低温を要求する種が多い。休眠期間中に低温要求度が満たされないと、春の冬芽の展開が遅れたり、不規則になったりするが^{1,102)}、中には低温条件を経なくても長日処理がこれにとって代るものがある^{41,55)}。

冬芽の休眠打破に有効な温度は一般に0～10℃とされる⁹⁰⁾。さらに休眠打破に対する低温要求は、温度だけでなくある期間継続的に低温にさらされる必要がある。低温要求性は樹種によって異なり、アカマツは5℃±1℃で40日間⁵⁸⁾、カラマツは7℃以下の積算時間で1500時間以上⁴⁾、その他多くの樹木は冬の間5～8℃にさらされる必要があるとされている¹⁰²⁾。

今、琉球大学農学部附属与那演習林(実験場所)における1975年11月から1976年8月までの温度

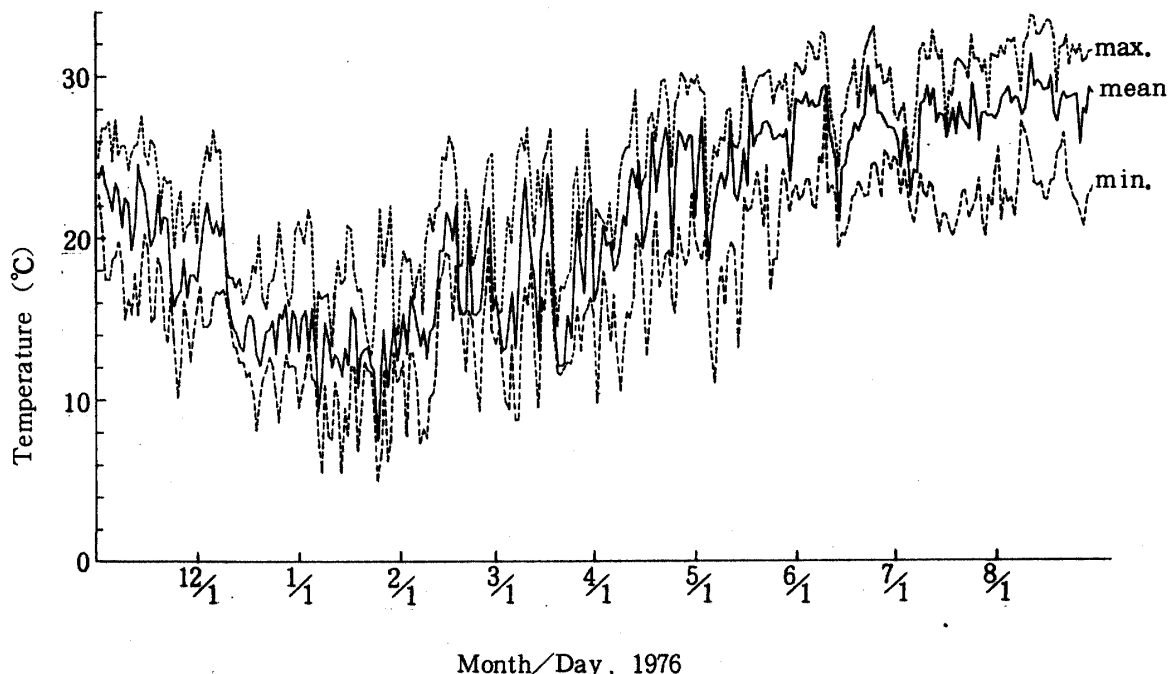


Fig. 8. Daily changes of temperature at the experimental place (Yona university forest of University of the Ryukyus)

変化を Fig. 8 に示した。Fig. 2, 3 から沖縄におけるリュウキュウマツ、アカマツ、クロマツの生長休止が 10~11 月頃に入っているものとすれば、生長開始の 1 月下旬~2 月上旬まで、最低気温が 8°C 以下になるのは 1 月上旬から 2 月上旬の 20~30 日間位で、その期間の最低気温は 5~20°C、平均気温は 8~24°C、最高気温は 13~28°C 位の間で変化している。最低気温が 6°C 以下になるのは 1 月中旬の 15 日間位にすぎない。その間の変温幅は大きく、従って低い温度が連続するわけではない。

沖縄は休眠期に短時間ながらある程度の低温はえられるが、きわめて断続的で、しかもその間の最高気温が高い。従ってアカマツ、クロマツの低温要求度は沖縄においては十分満たすことができないかもしれない。そのことがアカマツ、クロマツの開芽や生長にどのような影響を与えるか、日長効果とどのような関係があるのか、などについては十分な研究がないのが現状である。以下にそれらのことを実験によって確かめてみた。

1. 実験条件

1) 実験条件の検討

低温日数の積算効果(低温要求度)をみるため以下の予備実験を行なった。1 年生アカマツは、京都のような気候の下では 6 月はじめまでに伸長生長を終了し冬芽を形成する。冬芽は少しずつ大きくなりながら、9 月中旬から休眠期に入り、11 月中旬から休眠打破期となり、翌春まで生長休止する⁵⁹⁾。アカマツ、クロマツが休眠期を終え、休眠打破期になったと考えられる 1976 年 11 月 22 日から 1 か月ごとに 1 年生苗を京都からとり寄せ、これを低温処理日数とみなして 11 月低温区、12 月低温区、1 月低温区、2 月低温区とした。日長処理は第 II 章と同じように自然日長区と、自然日長に 2 時間人工補光した補光

区の2処理を、生長開始とともに全低温区について行なった。苗木は移植してから日長処理するまで、全試験区とも自然条件下で育てた。供試本数は各試験区とも20個体で補光時間の調整、管理等は第II章に準じた。

11月～1月低温区は1977年1月27日から、2月低温区は3月1日から日長処理を開始した。全低温区について、日長処理、樹種別の主軸の伸長生長経過をFig.9に示した。

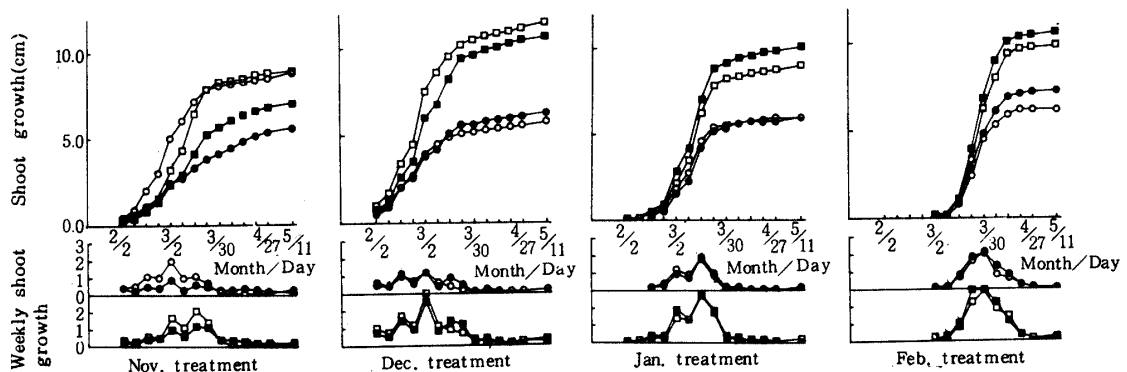


Fig. 9. Effects of chilling and photoperiodic treatment on the shoot growth
The seedlings were cultivated in Kyoto until November (Nov. treatment), December (Dec. treatment), January (Jan. treatment) and February (Feb. treatment) and then transplanted in Okinawa at each month. The photoperiodic treatment were started from the time of the beginning of the shoot growth

Pinus densiflora ; (○) LD, (●) ND (Refer to Fig. 6)
Pinus thunbergii ; (□) LD, (■) ND

11月低温区の主軸伸長量は補光区に比較し自然日長区で小さく、これまでと同じような結果をえた。12月低温区は11月低温区と同じ3月中旬～下旬頃生長を休止したが、主軸の伸長経過や伸長量には日長間で明らかな差が認められなかった。1月低温区、2月低温区は実験開始後直ちに伸長をはじめ急速に生長した後、比較的短期間で停止したが、12月低温区と同じように日長処理間で差は認められなかった。

すなわち京都で育てられたアカマツ、クロマツは、休眠してから11月下旬～12月下旬の間に低温要求度をほぼ満たすものと考えられる。低温要求度が満たされると休眠打破の状態になり、開芽や生長に対する日長依存性が減少していると考えてよいであろう。11月低温区と12月低温区以降のもとで、アカマツの伸長量に差がみられるが、処理前の苗木の大きさに差があったこと、移植時に鉢に納まりやすいよう根を剪定したことなどの影響と思われる。

以上のように休眠期にうける低温の期間によって沖縄での生長において日長効果に違いがあった。そこで重ねてアカマツ、クロマツ個体が休眠期間中 chillingを受けているものと受けていないものに分け、それぞれに対する栄養生長におよぼす日長効果を調べた。

2) 実験材料と方法

材料は京都とほぼ同じ緯度に位置する三重県鈴鹿市より送られたアカマツ、クロマツの1年生苗で、発送されるまで現地苗畑の自然条件下で育苗されたものである。低温処理は前項の実験結果から、chillingを受けていないと考えられる11月苗(1977年11月23日沖縄着、輸送期間は約3日)と、chillingを受けている1月苗(1978年1月10日着)の2区とした。用土、光源、照度、点滅の調整、苗の管理等は第II章3節に準じた。

苗はほぼ均一なものを24cm素焼鉢に4本ずつ移植した。供試本数は各試験区につき120個体とし、そ

の中の28~30個体について1週間ごとに測定した。

日長処理は1978年1月31日に開始し、生長のほぼ終了したとみられる処理後177日目の7月27日に25個体を任意に抽出して掘りとり、主軸長、地際直径、針葉数、各器管の乾重量などを測定した。

2. 実験結果

1) 主軸と針葉の生長経過

(1) アカマツ

各試験区の主軸の伸長経過はFig.10のようであった。11月苗は図から明らかのように、日長条件によって生長開始期および生長量に違いがみられた。すなわち自然日長区では2月下旬に生長開始し、ほぼ生長の休止する5月中旬までの約2か月半に主軸はわずか8.0cmほどしか伸長しなかった。これに対し補光区では2月中旬に生長開始し、5月上旬にはほぼ生長を休止したが、同じ2か月半で自然日長区の約2倍近い13.8cm伸長し、その伸長速度は自然日長区に比べ著しく大きかった。沖縄の自然日長区において主軸の生長が劣るのは、これまでの実験結果と同じ傾向を示している。

一方、1月苗の生長開始は11月苗より約半か月早い時期におこり、また生長休止も比較的早く、生長期間は自然日長区で1月下旬~4月下旬、補光区で1月下旬~3月下旬であった。この間の伸長量は補光区で13.0cmに対し、自然日長区で11.8cmであった。

本実験において、1月苗の主軸の伸長量は自然日長区で幾分小さいが、11月苗の自然日長区よりいずれも著しく大きく、両補光区の伸長差はきわめてわずかであった。Table12は主軸伸長量に関する各試験区間の分散分析の結果を示したものである。11月苗-自然

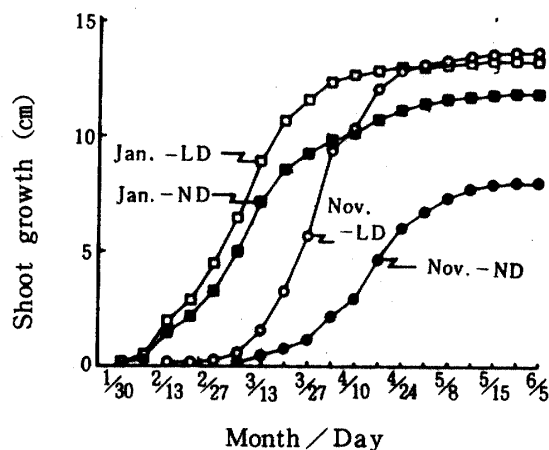


Fig. 10. Shoot growth of *Pinus densiflora* seedlings under the different chilling and photoperiodic treatments in Okinawa

Nov.: The seedlings were cultivated in Mie prefecture until November

Jan.: The seedlings were cultivated in Mie prefecture until January

ND: The seedlings grown under natural day length only

LD: The seedlings grown under natural day length and supplement illumination by incandescent lamps of about 200 lux in two hours after sunset

Table 12. Variance for shoot growth of *Pinus densiflora* after chilling and photoperiodic treatment

Chilling - Photoperiod	Average shoot growth (cm)	5%	1%
Nov. - ND	8.0	}	}
Jan. - ND	11.8		
Jan. - LD	13.0		
Nov. - LD	13.8		

Values included in the branches are not significantly different at the indicated levels

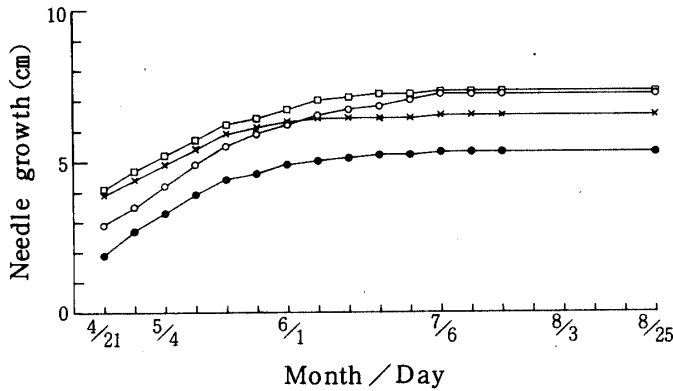


Fig. 11. Needle growth of *Pinus densiflora* seedlings under the different chilling and photoperiodic treatments
 ○, Nov. - LD, ●, Nov. - ND
 □, Jan. - LD, ×, Jan. - ND
 : Refer to Fig.10

Table 13. Variance for needle growth of *Pinus densiflora* after chilling and photoperiodic treatment

Chilling - Photoperiod	Average needle growth (cm)	5%	1%
Nov. - ND	5.3	}	}
Jan. - ND	6.4		
Nov. - LD	7.1		
Jan. - LD	7.2		

Values included in the branches are not significantly different at the indicated levels

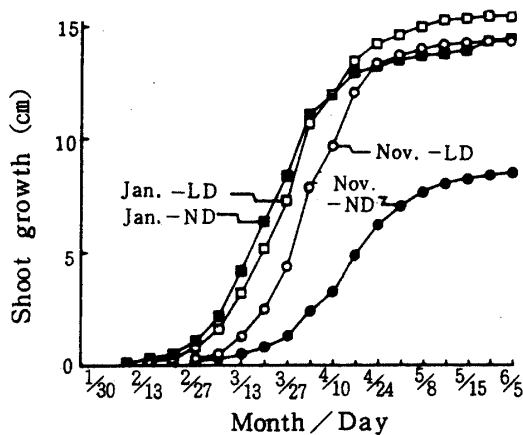


Fig. 12. Shoot growth of *Pinus thunbergii* seedlings under the different chilling and photoperiodic treatments
 The treatments are similar to Fig. 10

日長区と他の3試験区の間には有意差がみられたが、1月苗一自然日長区、1月苗一補光区、11月苗一補光区の3試験区の間には有意差はみられなかった。

針葉の生長経過は Fig. 11 に示すとおりである。自然日長区における針葉の生長休止は補光区に比べ、11月苗、1月苗とも幾分早かった。そのため針葉長は、補光区で11月苗、1月苗ともほぼ同じであったが、11月苗一自然日長区で短く、著しく抑制された。1月苗一自然日長区も補光区に比べて幾分短かった。

Table 13 は針葉伸長量に関する各試験区間の分散分析の結果を示したものである。11月苗一自然日長区と他の3試験区間に有意差がみられた。これら3試験区間は1%レベルで有意差がみられないが、5%レベルで1月苗一自然日長区と、11月苗一補光区および1月苗一補光区との間に有意差がみられた。

(2) クロマツ

主軸の伸長経過を Fig. 12 に示した。11月苗の主軸伸長はこれまでの結果と同じように自然日長区で少なく、伸長量は4月24日現在で6.5 cm であるのに対し補光区は13.2 cm に達し、その差は6.7 cm であった。アカマツと同様、11月苗の場合休眠期の低温条件を十分に満たしていないと推定され、その自然日長区の苗は開芽後の生長を著しく抑制されているようである。一方、1月苗はアカマツの場合と同じように、11月苗より生長開始期は早かった。しかし休止期は11月苗とほぼ同じ5月下旬頃で違いはなかった。主軸の伸長量は日長処理間に明らかな差はなく、補光区で15.6 cm、自然日長区で14.5 cm であって、11月苗一補光区と明らかな差はなかった。

Table 14 は主軸伸長量に関する各試験区間の分散分析の結果を示したものである。11月苗一自然日長区と他の3試

験区の間には有意差がみられたが、11月苗一補光区、11月苗一自然日長区、11月苗一補光区の3試験区の間には有意差はみられなかった。

針葉の生長経過を Fig. 13 に示した。図からわかるように、11月苗一自然日長区は他の3試験区より幾分針葉生長が抑制されたが、生長休止については、アカマツのように日長処理間で明確でなかった。

Table 15 は針葉生長量に関する各試験区間の分散分析の結果を示したものである。11月苗一自然日長区と他の3試験区の間には有意差がみられたが、11月苗一補光区、11月苗一自然日長区、11月苗一補光区の3試験区の間には有意差はみられなかった。

以上、11月苗一自然日長区はアカマツ、クロマツとも主軸と針葉生長が抑制されていたものと考えてよいであろう。

2) 形態におよぼす影響

(1) アカマツ

実験終了時における処理別1個体当りの各器官の大きさの平均値を Table 16 に示した。11月苗一自然日長区は他の3試験区より著しく生長量が少なかった。とくに主軸長、重量生長量に大きな違いがみられた。地際直径、針葉数に対する chilling、日長の影響は小さかった。前にも述べたように針葉数はすでに前年に芽の中で決定されており、当年の日長条件の差はあらわれていないことによるものと思われる。地際直径は補光区に比べ自然日長区で幾分小さいが、大きさそのものが小さいため明確な差はでてこない。

Table 17 は各器官の関係をそれぞれの比で示したものである。主軸長と針葉数の比から、11月苗一自然日長区は他の3試験区より小さい。これは主軸の伸長が小さく、針葉の着生密度が高いことを示している。1針葉当りの針

Table 14. Variance for shoot growth of *Pinus thunbergii* after chilling and photoperiodic treatment

Chilling-Photoperiod	Average shoot growth (cm)	5%	1%
Nov. - ND	8.3	}	}
Nov. - LD	14.1		
Jan. - ND	14.5		
Jan. - LD	15.6		

Values included in the branches are not significantly different at the indicated levels

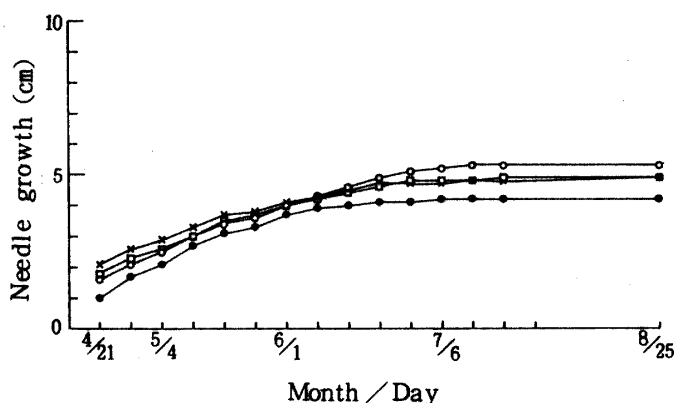


Fig 13. Needle growth of *Pinus thunbergii* seedlings under the different chilling and photoperiodic treatments
○, Nov. - LD, ●, Nov. - ND
□, Jan. - LD, ×, Jan. - ND
: Refer to Fig.10

Table 15. Variance for needle growth of *Pinus thunbergii* after chilling and photoperiodic treatment

Chilling-Photoperiod	Average needle growth (cm)	5%	1%
Nov. - ND	4.2	}	}
Jan. - ND	4.8		
Jan. - LD	4.9		
Nov. - LD	5.1		

Values included in the branches are not significantly different at the indicated levels

葉重も11月苗一自然日長区で小さかった。同化部重と非同化部重の関係には試験区間で明らかな差はなかった。地上部重と地下部重の比から、11月苗一自然日長区に比べ他の3試験区は相対的に地上部の生長が大きくなった。このことはこれまでの結果と同じような傾向を示した。

Table 16. Effects of chilling and photoperiod on the growth of *Pinus densiflora*

Chilling-Photoperiod		Length 1st shoot (cm)	Length * 2nd shoot (cm)	Total length shoot (cm)	Basal diameter shoot (mm)	No. needles 2nd shoot
Nov.	ND	9.2 ± 1.5	8.0 ± 2.7	20.4 ± 3.4	4.2 ± 0.8	106 ± 28
	LD	11.8 ± 2.7	17.2 ± 5.1	31.2 ± 6.4	5.7 ± 0.9	128 ± 30
Jan.	ND	10.2 ± 2.0	13.1 ± 2.8	24.6 ± 3.4	5.8 ± 1.0	135 ± 29
	LD	10.9 ± 2.4	16.0 ± 3.4	29.9 ± 5.2	5.9 ± 0.9	138 ± 32

Chilling-Photoperiod		Total dry wt. needles (mg)	Dry wt. shoot and branches (mg)	Total dry wt. top (mg)	Total dry wt. roots (mg)
Nov.	ND	1887.6 ± 728.2	1133.4 ± 390.5	3021.0 ± 1061.3	2651.5 ± 912.0
	LD	3501.4 ± 1390.3	2226.0 ± 991.3	5727.4 ± 2298.4	3300.3 ± 858.4
Jan.	ND	3626.5 ± 1193.1	1889.5 ± 792.8	5516.0 ± 1900.4	3499.5 ± 1243.2
	LD	4257.6 ± 1399.4	2368.7 ± 937.7	6626.2 ± 2235.8	3245.2 ± 1124.8

* Refer to Fig. 5

Table 17. Ratio of inter-organs per seedling of *Pinus densiflora* after chilling and photoperiodic treatments

Chilling-Photoperiod		Shoot lgth* Needles No.	Needles wt. Needles No.	Total dry wt. needles Dry wt. shoot and branches	Total dry wt. top Total dry wt. roots
Nov.	ND	0.65 ± 0.20	11.17 ± 2.22	1.69 ± 0.42	1.15 ± 0.17
	LD	1.23 ± 0.52	17.26 ± 5.70	1.66 ± 0.49	1.75 ± 0.47
Jan.	ND	0.85 ± 0.24	13.87 ± 4.60	2.00 ± 0.41	1.63 ± 0.39
	LD	1.02 ± 0.22	17.18 ± 3.54	1.86 ± 0.36	2.07 ± 0.43

* Shoot length is a part expanded needle leaves

(2) クロマツ

実験終了時における処理別1個体当りの各器官の大きさの平均値をTable18に示した。アカマツの場合と同じ傾向を示したが、処理間の差はアカマツより小さいようであった。概して11月苗一自然日長区は他の試験区に比較して、主軸長、同化部重、非同化部重、地上部重の生長が小さく、地際直径、針葉数、地下部重で影響が少なかった。

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

Table 18. Effects of chilling and photoperiod on the growth of *Pinus thunbergii*

Chilling-Photoperiod		Length 1st shoot (cm)	Length 2nd shoot (cm)	Total lgth. shoot (cm)	Basal diameter shoot (mm)	No. needles 2nd shoot
Nov. -	ND	11.2 ± 1.6	10.5 ± 3.5	23.5 ± 3.3	6.2 ± 0.7	142 ± 48
	LD	11.3 ± 1.3	16.9 ± 3.1	30.3 ± 3.2	6.2 ± 0.7	158 ± 41
Jan. -	ND	11.8 ± 2.0	14.6 ± 3.1	28.0 ± 3.4	6.2 ± 0.6	140 ± 36
	LD	11.8 ± 2.3	18.8 ± 3.8	32.5 ± 4.5	6.3 ± 0.8	154 ± 38

Chilling-photoperiod		Total dry wt. needles (mg)	Dry wt. shoot and branches (mg)	Total dry wt. top (mg)	Total dry wt. roots (mg)
Nov. -	ND	3689.7 ± 1143.6	2069.0 ± 672.7	5758.7 ± 1728.9	2874.1 ± 792.0
	LD	5425.7 ± 1420.2	2711.1 ± 667.5	8136.7 ± 2028.3	3383.8 ± 886.6
Jan. -	ND	4026.2 ± 1133.6	2263.9 ± 585.1	6290.1 ± 1619.4	2579.4 ± 659.2
	LD	4941.4 ± 1632.5	2779.6 ± 918.1	7720.9 ± 2477.4	2827.9 ± 920.4

Table 19. Ratio of inter-organs per seedling of *Pinus thunbergii* after chilling and photoperiodic treatments

Chilling-Photoperiod		Shoot lgth.* Needles No.	Needles wt. Needles No.	Total dry wt. needles Dry wt. shoot and branches	Total dry wt. top Total dry wt. roots
Nov. -	ND	0.60 ± 0.14	12.67 ± 3.62	1.83 ± 0.39	2.03 ± 0.40
	LD	0.85 ± 0.13	18.14 ± 5.33	2.01 ± 0.26	2.46 ± 0.47
Jan. -	ND	0.86 ± 0.17	17.30 ± 6.12	1.80 ± 0.33	2.48 ± 0.40
	LD	1.03 ± 0.18	19.19 ± 6.30	1.79 ± 0.28	2.75 ± 0.42

* Shoot length is a part expanded needle leaves

Table 19は各器官の関係をそれぞれの比で示したものである。主軸長と針葉数の比から、11月苗一自然日長区は他の3試験区より小さく、主軸の伸長が小さく針葉の着生密度が高い。1針葉当りの針葉重も11月苗一自然日長区で小さかった。同化部重と非同化部重の関係には試験区間で明らかな差はなかった。地上部重と地下部重の比から、11月苗一自然日長区は他の3試験区に比較して幾分地上部の生長が小さかった。

3. 討 論

アカマツ、クロマツとも、11月苗の生長は沖縄の自然日長下で2時間補光区より少なかった。自然日長に2時間人工補光すると生長が促進され、11月苗については日長効果が明らかであった。1月苗の場

合は、自然日長区でも補光区と同じような生長を示した。このことは休眠期の温度条件が伸長生長に対する日長反応に密接に関係しており、十分な低温を受けると日長への反応が低下していくことを示している。その低温期間は京都または鈴鹿の温度条件下で11月下旬～12月下旬以降にあるとみられ、11月苗では低温は十分でなく、1月苗は低温が満たされていると思われる。

従来、アカマツ、クロマツの天然分布域で行なわれた日長に関する実験で1年生以上の苗について日長効果が認められなかったのは、ことごとに基因するものと思われる。一方、沖縄の自然条件では休眠期に十分な低温を受けることができず、日長に対する反応が1年生以上の個体にも継続して残ることになると考えられる。

樹木の休眠打破への条件は(a)長日処理か低温処理か、どちらかで打破されるもの、(b)長日処理の必要なもの、(c)低温処理の必要なもの、に分けられる⁵⁵⁾。本実験結果で主軸、針葉伸長量、形態形成からみて、アカマツ、クロマツは(a)に属するであろう。これはアカマツ休眠打破の様式に関する永田⁵⁸⁾の結果と一致し、休眠期に低温を満たすことによって休眠が打破され、開芽後の生長において日長反応が低下して、より温度依存の反応になっているものと考えられる。

また低温条件は生長開始期や生長期間にも影響をおよぼすようで、11月苗は1月苗より生長開始が幾分遅れ、緩やかな生長を示した。この傾向は京都の温室内でのアカマツの休眠打破²⁶⁾、カラマツの開芽⁸⁸⁾や、シュウカイドウの塊茎の発育⁵⁴⁾にもみられる。低温の役割は休眠を誘導し維持するだけでなく、その働きを低下させ、生長を促進しようとする働きを発達させていくものと考えられる。1月苗より11月苗でアカマツ、クロマツとも生長開始が遅いのは、沖縄における低温条件が少ないことによるものであろう。そして低温要求度が満たされずに開芽した場合の生長には、生長開始後における日長依存度がより高くなる傾向が認められた。

春化における低温要求性は、発育の経過にともなって変化し、なかには齢が進むと低温要求性が低下するものもある。低温とか寒さというのは相対的なもので、種によっても様々である⁷²⁾。アカマツ、クロマツ稚苗にとって、沖縄の冬季の温度がchillingの面から限界温度以上で、持続期間も不十分である。明治山試験林の結果から、沖縄におけるこれらの生育不良は19年継続しており、齢がある程度進んでも同じ傾向を維持することを示唆している。沖縄の冬季の暖かさと生長期の短日化が生長抑制をひき起こし、生育不良の原因になっていると判断される。

単節型に属するアカマツ、クロマツは初夏に生長を休止した後、再度flushして土用芽を発生することがある。土用芽の発生は、形態だけでなく次年度の生長にも何らかの影響をおよぼすものと思われるが、このことについては次章でふれてみたい。

第IV章 土用芽と冬芽形成におよぼす日長と温度の相互関係

樹木の伸長生長のタイプは大きく3つに分けられる^{53,63,69,109)}。第I型、夏季に伸長生長を休止するもの(夏季生長休止型)、これらが休止するのは明らかに環境条件が満たされていないからではない。第II型は伸長生長に適度な条件下で伸長と休止を断続的に繰り返すもの。第III型は日長や温度などの要因が生長に制限的に作用するまで生長し続けるもの(連続生長型)である。

第I型は単節型のマツ属、第II型はテードマツ型、*Quercus*属¹⁷⁾などがある。第III型には多くの落葉樹、例えばカラマツやポプラ⁶³⁾などがある。温帯地方では夏季生長休止型の樹木が多く存在する。これらの休止してでき上がった芽が夏に再度伸長生長することがある。これを土用芽といい、二度伸びの現象は熱帯や亜熱帯でもみられる^{17,39)}。現象としては第II型に類似してくる。

樹木の伸長生長の開始と休止には日長が重要な関係を持ち、長日は伸長生長を促進して伸長生長の停止を遅らせ、短日は伸長の停止をもたらす^{10,13,73)}。伸長の停止、冬芽の形成は北方系樹種の場合、寒さに対する順応として重要な意味を持ち、短日による休眠芽形成によって耐寒性を増す⁴⁷⁾。そのことから

人為的に短日による休眠誘導で降雪や霜の低温害から保護する試みもなされている^{37,38)}。また同種の中でも緯度に対応した光周的生態型 (Photoperiodic ecotype) を生じることがある^{31,39,64,68)}。

夏季生長休止型のアカマツは、春季に開芽すると急速に主軸伸長し、伸長生長を継続しながら夏芽を形成していく。夏芽はそのまま冬芽になる場合と、土用芽となる場合とがあり、冬芽形成の時期については不明瞭である。連続生長型のカラマツは、適度な条件下で主軸伸長を持續するが、不適当な条件になると明らかに伸長生長を休止して冬芽を形成する。

連続生長型の樹木に対しては、日長が伸長生長の停止に関係があることがよく知られている^{1,6)}。これに対し夏季生長休止型のアカマツ、クロマツに対しては、その伸長生長の停止、冬芽の形成、土用芽の発生に日長、その他の環境因子がどのようにかかわっているかについてはまだ不明な点が多い。

日長と温度の相互作用としては、短日植物のアサガオ⁹¹⁾、長日植物のヒヨス⁴³⁾の開花現象について、温度によって限界日長が変化し、温度が高くなるにつれて限界日長が長くなることが報告されている。本章では夏季生長休止型としてアカマツ、連続生長型としてカラマツ属のカラマツを用い、土用芽の発生、伸長生長の休止、冬芽形成におよぼす日長と温度の相互作用を検討した。

1. 土用芽の出現状況

土用芽の定義はそれほど明確ではない。ここでは夏芽 (summer bud) が1cm以上伸長したものとし、形態については畑野¹⁹⁾の分類法を参考にしてFig. 14のように9タイプに分けた。頂芽のみ伸長して針葉を展開したもの (La)、側芽のみ伸長して針葉を展開したもの (Pr)、頂芽と側芽が伸長してそれぞれ針葉を展開したもの (LaPr)、また伸長軸をもつが針葉を展開していないものを秋長芽と称し、これが頂芽のみのも (Lo)、側芽のみもの (Po) とし、その他のものはそれらの組合せとした。土用芽を発生していないものを (o) とした。

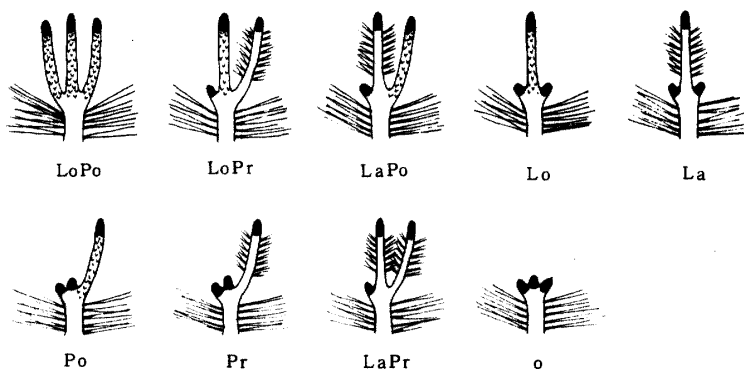


Fig. 14. Forms of lammas shoot

- La: The seedlings elongate the terminal bud and then grow the needles
- Pr: The seedlings elongate the lateral bud and then grow the needles
- Lo: The seedlings elongate the terminal bud, but do not grow the needles
- Po: The seedlings elongate the lateral bud, but do not grow the needles
- o: The seedlings do not elongate the terminal and lateral bud

これらの分類をもとに、第三章の実験材料について、日長処理を終了した後の7月27日時のアカマツ、クロマツの各試験区における土用芽の出現状況を調査した。その結果をTable 20に示した。

表からわかるように、アカマツにおいて土用芽の出現状態はどの試験区でも高かった。土用芽の形態は頂芽と側芽が伸長したもの、側芽のみ伸長したものが多く、それらは針葉を展開しない秋長芽 (LoPo, Po) が大部分である。クロマツはアカマツに比較して土用芽の出現状態はどの試験区でも低かった。クロマツに土用芽が少なかったことは、種の特性によるものかどうかは今日明らかでない。今後の検討課題の一つであろう。

アカマツについてみると、土用芽の発生は沖縄で7月上旬頃、田無 (東京都) では¹⁸⁾ 8月中旬頃にみ

Table 20. Number of seedlings of lammas shoot under the various temperatures and photoperiods

Species	Experiments	No. of testing seedlings	LoPo*	LoPr	LaPo	Lo	La	Po	Pr	LaPr	o
<i>Pinus densiflora</i>	Nov. - ND **	25	13	2	2	0	0	3	0	4	1
	Nov. - LD	25	13	1	0	0	0	11	0	0	0
	Jan. - ND	25	7	0	0	0	0	11	0	0	7
	Jan. - LD	25	14	0	0	0	0	11	0	0	0
<i>Pinus thunbergii</i>	Nov. - ND	25	4	0	0	1	1	1	0	0	18
	Nov. - LD	25	0	2	0	2	0	5	0	1	15
	Jan. - ND	25	0	0	0	0	0	4	1	0	20
	Jan. - LD	25	1	1	0	1	0	2	6	0	14

* Refer to Fig. 14 ** Refer to Fig. 10

られる。沖縄で休眠期間に chilling を受けない場合の自然日長区における第1回目の伸長休止期は5月中旬、京都(田無はほぼ同緯度)では²⁸⁾6月上旬頃である。従って伸長生長を休止してから土用芽の発生までの期間の長さに、沖縄と京都・田無で著しい違いはみられない。一方、1年生苗の土用芽出現率は、田無では多い場合で48%であるのに対し、沖縄では11-ND試験区で96%であって、沖縄で土用芽の発生が多い傾向がみられた。前述したようにテ-ダマツ型の生長型では flush の数は北より南で多くなるとされているが³⁹⁾、同じ傾向がアカマツの土用芽の発生にもみられるようである。

沖縄におけるアカマツ、クロマツの第1回の伸長生長の開始と休止は京都より早い。伸長生長の休止する4月上~下旬の日長は12時間30分~13時間、平均気温は21~23°C、土用芽のみられる7月上旬頃の日長は約13時間30分、平均気温は約27°Cである。これらの条件は生長するのに制現的であるとは考えられない。

多節型のマツ類は、1生長期間に生長一休止一芽の形成一生長を何回か繰り返していく。単節型のマツ類は、夏季に伸長生長を休止すると、通常そのまま冬芽を形成し、1生長期間に1回の伸長生長を行なう。しかし単節型のマツ類でも、上述したように適度な環境条件がある場合、1回の伸長生長を休止した後再度 flush する可能性があるように思える。

このような単節型マツ類の土用芽の発生とその伸長に対して、日長と温度がどのように関係しているかについて、次に少しく実験を行なってみた。

2. アカマツの土用芽の発生におよぼす日長と温度の関係

1) 実験材料と方法

夏季休眠芽の開芽、生長は適当な温度下で長日処理によって起こると報告がある^{28,58,68,104)}。土用芽の発生は夏の高温時に起こるから、第1回の伸長生長が休止して以後、夏の間の前処理として低温にさらされない条件下での、日長と温度の相互関係をみる必要がある。

日長と温度の相互関係を検討するための資料の一つとして、京都と沖縄における月平均気温と各月の中央(15日)の自然日長の変化を Fig.15 に示した。

前述したように、アカマツの土用芽(2回目の flush)がみられるのは京都では8月中旬頃^{18,28)}、沖縄の1回目の flush は1月下旬~2月中旬、2回目の flush は7月上旬頃である。Fig. 15の上でこれらの点を直線で結び、flush に対する温度による限界日長の推定線とした。すなわち温度変化に応じ

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

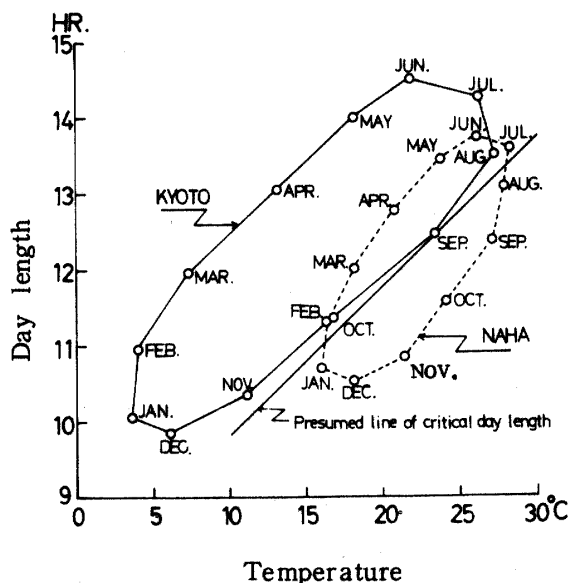


Fig. 15. Seasonal changes of natural day-length and monthly mean temperature in Kyoto and Naha (Okinawa) and the estimated line of critical day-length for sprouting of the terminal bud of *Pinus densiflora*

て、推定線以上の日長があれば flush が可能になるものと仮定した。

Fig. 16 に示すように、限界日長の推定線を基

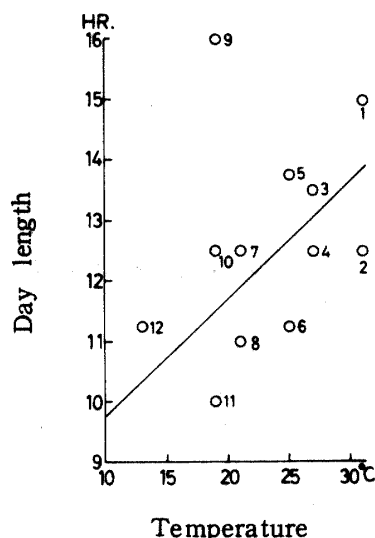


Fig. 16. Combination of examination of temperature and photoperiod for the formation of lammas shoot

準にして、①、③、⑤、⑦、⑨、⑩、⑫は flush する条件、②、④、⑥、⑧、⑪は flush しない条件とした。

実験 I は第 1 回の flush の終了した夏季生長休止中の 2 年生苗を用いて、1979 年 8 月 15 日にコイトロン内で Fig. 16 上の①、②、⑩、⑪、恒温器内で⑤、⑥、⑫の処理を行なった。

実験 II は chilling を受けないう、処理開始日まで温室内においた 1 年生苗を用い、同年 11 月 26 日にコイトロン内で③、④、⑦、⑧、恒温器内で⑨の温度および日長条件にして行なった。

各試験区の日長と平均温度の条件、および実験終了時に 1 cm 以上主軸伸長した個体の百分率を Table 21 にまとめた。主明期(苗木先端部での明るさは、3,000 5,000 lux)は 8 時間、弱光時間(120~180 lux)は必要とする日長に応じて調節した。主明期と弱光時間および暗期の温度差は 2 °C とした。実験場所は京都大学農学部附属演習林本部試験地である。

2) 結果と考察

温度は平均値を求め、各試験区は温度一日長の順、例えば 31 °C で 15 時間日長試験区は 31-15

Table 21. Percent of shoot growth of seedlings elongate above 1 cm under the various temperatures and photoperiods

Experiment No.	Treatment No.	Temperature (°C)	Photoperiod (hours)	No. of testing seedlings	Percentage (%)
I	1	31	15 : 00	16	93.8
	2	31	12 : 30	16	36.4
	5	25	13 : 45	12	66.7
	6	25	11 : 15	12	41.7
	10	19	12 : 30	16	25.0
	11	19	10 : 00	16	0
	12	13	11 : 15	12	0
II	3	27	13 : 30	15	53.3
	4	27	12 : 30	15	13.3
	7	21	12 : 30	15	6.7
	8	21	11 : 00	15	0
	9	19	16 : 00	12	100.0

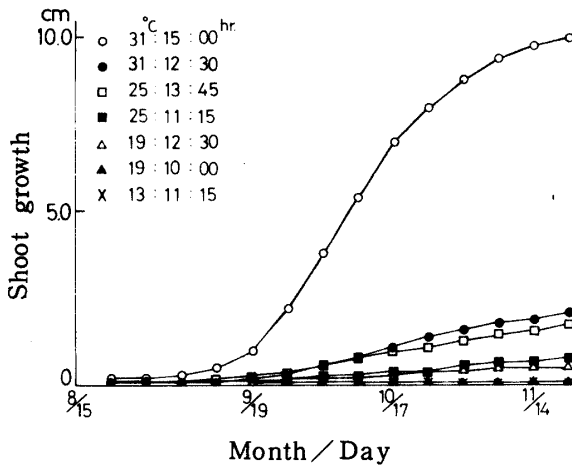


Fig. 17. Shoot growth of third-year seedlings of *Pinus densiflora* under the various temperatures and photoperiods (Exam. I)

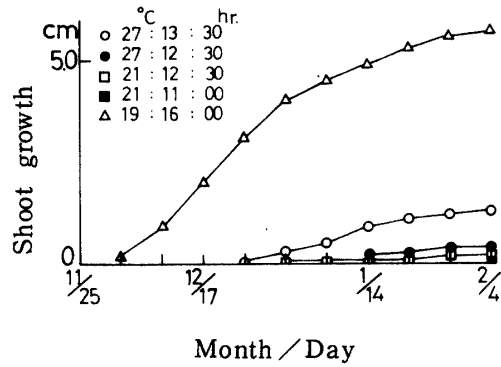


Fig. 18. Shoot growth of second-year seedlings of *Pinus densiflora* under the various temperatures and photoperiods (Exam. II)

:00であらわし、()で試験区番号をつけ加えた。

実験 I. 主軸の伸長生長経過は Fig. 17 に示すように、処理後 4 週目に 31-15:00 (①) は急速に伸長し、高い伸長量を示した。他の試験区の伸長量は 31-15:00 (①) の 10.1 cm に比較して明らかに小さく、31-12:30 (②) で 2.1cm, 25-13:45 (⑤) で 1.8cm とわずかに伸長した外、25-11:15 (⑥) で 0.8 cm, 19-12:30 (⑩) で 0.5cm, 19-10:00 (⑪) で 0.1cm, 13-11:15 (⑫) で 0.1cm とほとんど伸長しなかった。京都の 8 月の平均気温は約 27°C, 自然日長は 13 時間 30 分位である。従って本実験で 20°C 以下の試験区では自然状態での気温に比し温度の著しい低下をともなっており、このことが日長条件をこえて生長に影響したことも考えられる。

土用芽の形態で、主軸伸長量 1 cm 以上のものを土用芽として、各試験区ごとにその発生率を求め、これを前出の Table 21 に示した。すなわち試験区 ① と ⑤ で高く、②, ⑥, ⑩ でいくらか発生するが、⑪, ⑫ では発生しなかった。

実験 II. 主軸の伸長経過は Fig. 18 に示すように、19-16:00 (⑨) で伸長量 5.7cm と高く、27-13:

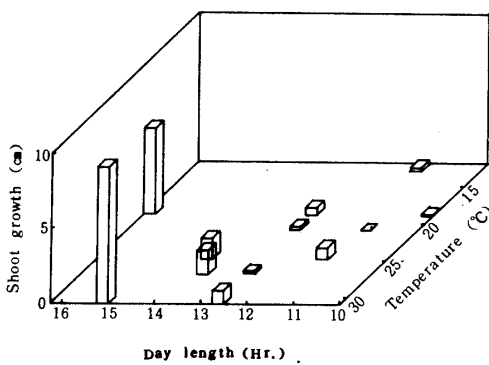


Fig. 19. Relations of temperature and photoperiod effect on the shoot growth of *Pinus densiflora* seedlings

30 (③) で 1.3cm といくらか伸長したが、他の試験区 27-12:30 (④) 0.4cm, 21-12:30 (⑦) 0.2cm, 21-11:00 (⑧) 0.0cm とほとんど伸長しなかった。実験 I と同じく Table 21 に示した 1cm 以上伸長した個体の発生率から Fig. 16 の推定線をもてみると、21°C 以下では 12 時間以上の日長がないと発生をみないが、25°C 以上では日長に関係なく発生している。ただこの場合でも、日長が長くなると発生率は高くなっていく。どの程度の発生率を基にして限界日長の線を描くかということに問題があるが、21°C 以下の温度では 12 時間以下の日長で主軸伸長が起こらないようであること、25°C 以上の温度では 13 時間 30 分以上の日長で明らかに多くなっている

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

ことを指摘しえよう。

アカマツ土用芽の主軸伸長におよぼす日長と温度の相互関係をまとめると Fig. 19 のようになった。温度による限界日長の変化を推定線から導いて実験したため、それぞれの日長と温度に対応した実験区は十分とれなかったが、図から認められるように、主軸の伸長量には日長が大きく影響しているようである。すなわち生育適温期における夏芽は、気温が21℃以上あるいは日長が12時間以上であれば開芽が可能となるが、その伸長生長は日長に支配され、14時間以上の日長でよく伸長するようである。

芽の開芽、生長、休眠はそれを引きおこす外部環境に対する内部的な感応や発現のしくみは複雑で、生育場所、いしかえると外部環境が変わることにより、生長の経過や形態の形成の変化をきたすものと思われる。

アカマツの夏芽は京都において8月中旬頃から開芽し易くなり⁵⁰⁾、土用芽がみられるが、気温が急に低下していく時期でもあり、日長もしだいに短くなるからやがて冬芽期に入ることによって開芽が困難になっていくものと思われる。一方、沖縄においては京都より生長開始期、休止が早く起こり、土用芽の発生は7月上旬頃からみられる。以後9月まで平均気温は25℃以上で高く、日長も12時間以上であって、土用芽の発生に適した条件にあるといえるようである。

12時間30分以上の日長があれば19℃以上の温度で土用芽が発生するが、試験区⑥のように短日下でも25℃の温度で主軸伸長が起こる場合もある。しかしその時期の日長は約13時間30分からしだいに短くなり、そのためたとえ土用芽が発生したとしても、その伸長量は少なく、秋長芽のような異常形態を呈するものと考えられる。

土用芽の発生は、その生長量を利用して育苗期間の短縮をはかることができるという^{27,75,76)}。しかしながら沖縄では針葉を展開しない秋長芽が多く、その部分が虫害等をうけ主軸が枯れる場合も多く観察され、次年度は不定芽や枝がわりがみられる。これらのことは生長にとって不利となり、生育不良や樹型異常につながる事が考えられる。

土用芽の発生に対しては日長と温度が相互に関係しているものと思われるが、当初推定した限界日長の検証については不明瞭のままである。アカマツの土用芽の発生は、冬芽形成の時期が不明瞭であるという種の特長や、発生の基準を伸長量で区分していることがそのことを一層不明瞭なものにしていると思われる。

この問題を確かめるためには環境条件によって伸長休止と、冬芽形成がきわめて明確な種について、限界日長と冬芽形成の関係を検討することが望ましい。そこでつぎに連続生長型のカラマツを材料としてこの点について実験を行なった。

3. カラマツの冬芽形成におよぼす日長と温度の関係

1) 実験材料と方法

カラマツ (*Larix leptolepis* Gordon) は今日、北海道にも広く植栽されているが、原産地の信州地方とは気温、日長に違いがあり、従ってその生長の開始、休止にも時期的な違いがみられる。例えばカラマツは北海道において霜害にかかり易いとされている^{95,111)}。

生長期の温度は天然分布域である信州地方より移植地である北海道の根室や紋別はかなり低い、日長は北海道の方が長い。通常カラマツの生長休止期は10月上旬頃で、この時期の日長は逆に北海道の方が短い。従って北海道ではこの時期の温度が低く、日長が短いから冬芽形成率が100%に達するのは信州より早いと予想できるのに対し、両地方とも同時期か、むしろ信州(長野)より北海道(紋別、東瀬棚)で遅れる場合がある^{1,5)}。このことが北海道で早霜害を起こし易いことの一つの原因になっているのではないかと思われる。

カラマツの生長の開始や休止に対する日長効果は著しいとされるから^{2,36)}、気温の高い信州地方より

低い北海道で冬芽形成が早く起こらないことは、温度の低いことが冬芽形成に対する限界日長を短くしているのではないかという疑問を生ぜしめる。このことを検討するためアカマツの場合と同じように、信州と根室における月平均気温と日長の季節変化を Fig. 20 に示した。

カラマツは信州において夏至をはさみ、その前後に1, 2, 3, 4週間、それぞれ短日処理して自然日長下(長日)にもどしてみると、1週間処理では冬芽形成がかなり遅れるが、2週間処理では自然日長が長日であるにもかかわらず一度100%冬芽を形成し、その後2週間位でまた開芽するようになる。つまりカラマツの日長効果による後作用は約2週間である²⁾。そのため普通にみられる冬芽形成時期として、信州は10月上旬~中旬^{1,6)}、北海道は10月中旬~下旬^{87,95)}であるが、これらの時期を約2週間前にずらして直線で結び、Fig. 20 の上に冬芽形成に対する温度による限界日長の推定線を描いた。

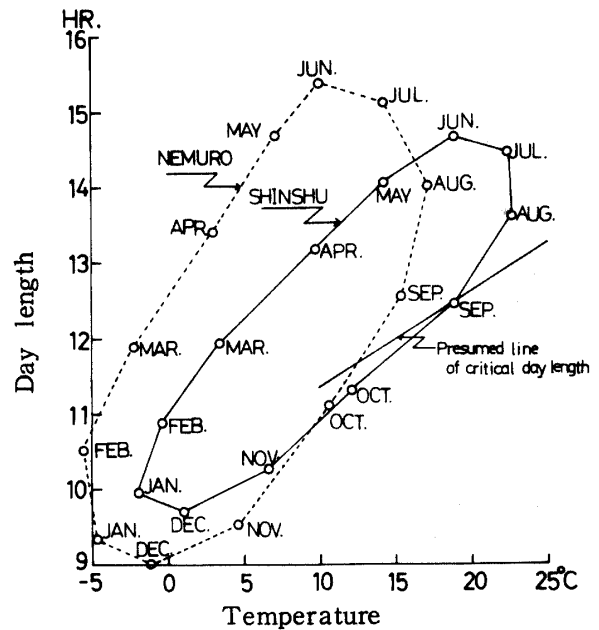


Fig. 20. Seasonal changes of natural day-length and monthly mean temperature in Shinshu and Nemuro and the estimated line of critical day-length for formation of the winter bud of *Larix leptolepis*

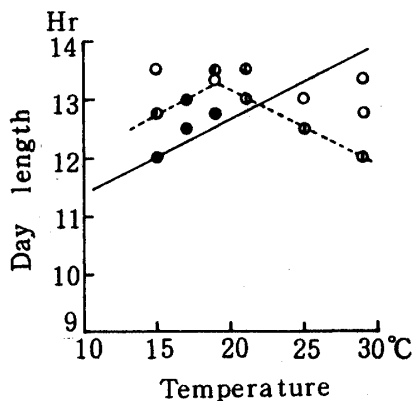


Fig. 21. Relations between temperature and photoperiod for the sprout and formation of winter bud of *Larix leptolepis* seedlings

- : The seedlings are growing the shoot or sprouting winter bud
- ⊙: The seedlings are delayed to form winter bud
- : The seedlings return to sprouting of winter bud, or show in a state of winter bud
- : The seedlings are forming winter bud

Fig. 21 に限界日長を基準にして実験を組立てた。すなわち温度変化に対して推定線より長い日長条件下では冬芽形成が起こり難いであろうと仮定した。

材料は実験 I ~ III に北海道産種子を藪原(長野県)で育苗した2年生苗を、実験 IV に北海道美明市産当年生苗を1979年10月11日~1980年2月5日まで環境制御室(26°C, 16時間日長)で育てたものを用いた。照度、日長、温度の調整はアカマツの実験に準じた。実験順序、試験区番号について、実験 I は1979年6月20日にコイトロン内で①と⑨を行なった。

実験 II, III は同年7月18日, 7月25日に実験 I の材料をそのまま用いて②⑩, ③⑧⑬⑭⑮を実施した。

実験 IV は1980年2月6日に④⑤⑥⑦をコイトロン内で、①②を恒温器内で実施した。

各試験区について開芽、冬芽形成について調査した。実験場所は京都大学農学部附属演習林本部試験地である。

2) 結果と考察

試験区の処理条件、実験経過および結果は Table

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

Table 22. Relation of temperature and photoperiod effects on the sprouting and formation of the winter bud of *Larix leptolepis*

Experiment I					Experiment II						
Treatment No.	Temperature (°C)	Photoperiod (hours)	No. of testing seedlings	Result after experiment (week)				Allotment of plants	Treatment No.	Photoperiod (hours)	Result after experiment (week)
				1	2	3	4				
1	29	13:20	26	26-0	26-0	26-0	26-0	→	2	12:45	26-0
9	19	13:20	24	24-0	24-0	24-0	24-0	→	10	12:45	7-17

Experiment III											
Treatment No. of Experiment II	No. of plants	Allotment of plants	No. of testing seedlings	Treatment No.	Temperature (°C)	Photoperiod (hours)	Result after experiment (week)				
							1	2	3	4	5
2	→	→	9	3	29	12:00	9-0	9-0	9-0	8-1	5-4
			9	15	15	12:00	9-0	9-0	7-2	0-9	0-9
			3	14	15	12:45	3-0	3-0	3-0	0-3	1-2
10	→	→	4*	13	15	13:30	0-4	0-4	0-4	0-4	0-4
			5				4-1	3-2	3-2	3-2	4-1
			5*				0-5	0-5	0-5	2-3	2-3
			2				2-0	2-0	2-0	2-0	2-0
			8*	8	19	13:30	0-8	0-8	0-8	0-8	0-8

Experiment IV									
Treatment No.	Temperature (°C)	Photoperiod (hours)	No. of testing seedlings	Result after experiment (week)					
				1	2	3	4	5	
4	25	13:00	12	12-0	12-0	12-0	11-1	10-2	
5	25	12:30	15	15-0	14-1	14-1	12-3	7-8	
6	21	13:30	11	11-0	10-1	10-1	8-3	5-6	
7	21	13:00	15	15-0	15-0	15-0	8-7	1-14	
11	17	13:00	15	15-0	15-0	15-0	14-1	0-15	
12	17	12:30	15	15-0	15-0	15-0	12-3	0-15	

* The plants are forming a winter bud. In result after experiment, number of left show to sprouting of winter bud and number of right show to forming of the winter bud

22のようであった。実験結果の試験区の記載は温度-日長の順、例えば29°C, 13時間20分日長区は29-13:00であらわし、()で試験区番号をつけ加えた。

実験 I, Table 22に示すように、29-13:20 (①), 19-13:20 (⑨) は処理後4週間でも冬芽を形成しなかった。

実験 II, 実験 I 終了後の材料を温度をそのままにして日長を12時間45分に短くした。その結果、29-12:45 (②) は生長を続けたが、19-12:45 (⑩) は生長を休止し始め、処理後1週間で24個体中、17個体が冬芽を形成した。

実験 III, 実験 II 終了後の材料を用いて Table 22 のように日長と温度を変え、再開芽と冬芽形成を調査した。処理後3週目(8月15日)に全個体を野外へ置いた。これは前述したようにカラマツの光周感応には約2週間の後作用があることに基づいている。結果は Table 22 のとおりで、29-12:00 (③) と 15-12:00 (⑮) はいずれも冬芽を形成するが⑮の方は冬芽を早く形成し、③はいくらか遅れるようであった。19-13:20 (⑧) は冬芽を形成していたものは開芽しないが、生長中のものも冬芽を形成しなかった。この条件では冬芽を形成し難いと判断される。15-13:30 (⑬) は冬芽を形成していたものは処理後4週目で開芽し、生長中のものは多分前処理による後作用で冬芽を形成するが、すぐ開芽がおこるため冬芽形成の条件ではないと思われる。15-12:45 (⑭) は冬芽を形成していたものは開芽しないが、生長中のものは冬芽を形成した後再開芽する個体がみられた。この条件は冬芽形成のおよそ限界ではないかと思われる。

前処理の後作用なども考えられ複雑であるが、これらの結果から、冬芽を形成し難い条件を①②⑨⑩⑬, 限界日長ぎりぎりの条件を③⑭, 冬芽を形成し易い条件を⑪⑮とすれば、概して Fig. 21 の破線で

示すような限界日長の推定線を改めて考えることができるようである。この推定線に従って実験Ⅳを行った。この設計は前述のとおりである。

実験Ⅳ. 結果を Table 22 に示した。25-13:00 (④) は一部冬芽を形成するが、ほとんどの個体は生長を継続する。25-12:30 (⑤), 21-13:30 (⑥) は約50%の個体が冬芽を形成した。これらの条件は冬芽形成を幾分遅延するか、限界日長ぎりぎりの条件にあるようである。21-13:00 (⑦) は冬芽形成が幾分遅れるが、処理後5週目でほとんどが冬芽形成した。17-13:00 (⑩), 17-12:30 (⑫) は処理後2週目に生長を停止し始め、5週目には全個体が冬芽を形成した。この結果は、個体間で多少のばらつきがみられるが、開芽や冬芽形成に Fig. 21 の破線による推定線のような限界日長があることをうかがわせる。

草本植物の開花現象でみられる限界日長の変化や自然状態での生長休止期から、カラマツの開芽や冬芽形成に対する限界日長は温度が高くなるに従って長くなる線を推定した。Fig. 21 からわかるように、この関係がみられるのは15~20°Cの間で、この間では温度が高くなると限界日長も長くなる傾向を示した。しかし21°C以上になると温度が高くなるにつれて逆に限界日長は短くなっていく結果となった。

原産地より北、あるいは南へ樹木を移植するとき、それらの開芽、生長、休止と日長および温度とは不可分な関係にある。カラマツの場合、信州から北海道に移すことは生長休止期には短日と低温の両方が作用することになる。この時期の気温は21°C以下で、温度の低下とともに限界日長が短くなる範囲にある。このことが信州と北海道との両地域において、冬芽形成期に違いを少なくしている原因になっているのだろう。21°C以上の高温ではほぼ日長に関係なく開芽、生長しているが、この地域ではむしろ12時間以下の日長になって、冬芽形成した後の低温不足が問題となってくるだろう。

4. 討 論

夏季生長休止型のマツ類の土用芽の発生は、常に必ず起こるものではなく、条件によって変わる。しかしその発生や生長に関係する要因についてはよくわかっていない。本実験では土用芽の発生はアカマツがクロマツより多く、種の違いが明らかであった。またアカマツについてみると休眠期に低温を受けていない、自然条件下で生育した苗木でもかなりの土用芽の発生をみた。土用芽の発生が高温地域で多くなるという事実からみて、生育期間の温度は重要な意味をもつと思われる。

アカマツの年軸の伸長は主に前年に蓄積された貯蔵養分を消費して行なわれる。従って京都での結果によれば、貯蔵デンプン量は7月下旬から8月上旬頃に極小となり、その後徐々に蓄積が進むという⁶⁶⁾。従って京都で土用芽がみられるのは8月中旬以降となる。沖縄では春季の、すなわち第1回目の生長の開始、休止が京都より早い時期に起こるので、消費された養分の蓄積も早く進むと思われる。養分蓄積がある程度進み、同時に頂芽の分化が進むと夏芽の flush が可能となり、7月上旬頃から土用芽がみられた。その時期の主軸伸長(土用芽)は chilling を受けていないので、日長依存度が高いと推定される。

土用芽の発生に必要な日長は、推定した限界日長の変化からみると12時間以上である。実験結果から、気温が約19°C以上で約12時間30分の日長があればある程度主軸伸長が起こる。沖縄で土用芽が発生する7月の自然日長は約13時間30分であり、開芽の可能な日長である。以後9月頃まで月平均気温は約25°C以上であるから、生育適温期が比較的長い。これらのことが沖縄で、とくにアカマツにおいて土用芽の発生の多かったことの原因と考えてよいだろう。

しかし開芽したとしても、その伸長生長には日長時間が関係しており、14時間以上の日長のときにはじめて平均5 cm以上の伸長がみられた。またアカマツの葉原基形成を停止させるのは約14時間を限界日長とする短日条件である⁶³⁾という。従って沖縄ではその時期の日長は主軸伸長や葉原基形成にとって十分でなく、伸長量が小さく、あるいは秋長芽になるなど異常な形態形成を起こすことの原因となっていると考えられる。

カラマツの冬芽形成に対する温度と限界日長の関係は、多少ばらつきはあるが15～20℃の範囲では温度が高くなるほど限界日長が長くなり、休眠誘導には温度の低いところでより短日を必要とする。これは北の方で限界日長が短くなることを意味しているといえよう。一方、21℃を越えると逆に温度が高くなると限界日長は短くなる傾向がみられる。同じような現象は花芽形成や樹木の伸長にもみられ^{22,23,33,40,71,94,99,113}、種によっても光周期反応に対する温度のかかわり方が異なり、また自然条件下では、日長と温度が連動して作用しており、生長に関してこの相互関係は無視できない。

このことはマツ属の伸長生長の休止、土用芽の発生にも関係しているであろう。従ってアカマツ、カラマツともこれらが正常に生育するためには、日長や温度に適度な範囲があり、その範囲を越えると生育不良の原因になっていくものと考えられる。

第V章 総合討論

天然分布地域をはなれて樹木を移植した場合、とくに北の方へ移植し、人工林を造ろうとする場合寒さに対して適応しうるかどうかが重要な条件となろう。逆に南の方へ移植する場合、どのような環境因子が、どのようにはたらきかけるのだろうか。

樹木の伸長生長型は普通3つのタイプに区分されている。1は生育期間中明らかな生長休止をもたないもの、2は生長と停止を何回か繰り返すもの、3は夏までに一定の生長をすると、その後伸長生長を休止するものがある。1は連続生長型、2はflush型、3は夏季生長休止型とし、ここでは連続生長型と夏季生長休止型について考えてみたい。一般に連続生長型はしだいに短くなっていく秋季の日長や低温に感応しながら冬芽を形成する。これに対し、マツのような夏季生長休止型は春に開芽して冬芽中の節間を伸長し終えると、まだ十分に温度が高く、日長が長い夏季に伸長生長を休止する。冬芽の形成は生長開始後しばらくして始まるが、伸長生長が休止して以降明らかに冬芽形成期に入り、秋には休眠期に移って冬の寒さに対応していくことが知られている^{12,14,15,39,69,88,89,103}。

冬芽の形成、休眠による耐凍性の増大は、通常暖帯以北から亜寒帯の冬の低温がかなり厳しい地域に分布する種の環境に対する適応とみられる。このような性質をもった種、アカマツ、クロマツが沖縄のように比較的暖かい冬をもつ地域では、その生長やリズムにどのような影響を与えているであろうか。例えばアカマツ、クロマツ同様、夏季生長休止型に属するリュウキュウマツは、1月下旬頃に開芽し初夏に生長休止した後、そのまま冬芽を形成することなく、幼苗期には何回かのflushを起こす個体が多い¹¹⁰。これは沖縄において生長期の温度が高く、生長期も長いこと、冬の温度が高いため高い耐凍性を必要としないこと、またモンスーン地域のように長期にわたる乾期が存在しないことなどに対応した現象のように思われる。

沖縄において土着のリュウキュウマツや、その他外国産マツでも沖縄とはほぼ同緯度地域に分布するタイワンアカマツ、flush型で暖地性といわれる⁶⁷テーダーマツ、スラッシュマツの生長は良好である。しかし鹿児島県以北に分布するアカマツ、クロマツを沖縄に移植すると生育はきわめて不良となる。同じようなことが、例えば千島列島に分布するグイマツを北海道へ移植したとき¹¹¹、WisconsinとMinnesota産の*Pinus strobus* L., *P. resinosa* Ait., *Picea glauca* Voss., *P. mariana* Mill.をFloridaに移植したとき¹⁰⁶などでも認められている。

樹木の、とりわけ夏季生長休止型に属するアカマツ、クロマツの分布の南限とその制限因子は何であろうか。どのような環境因子が生育阻害に関与するのだろうか。本研究は、アカマツ、クロマツの生育不良の原因に関与する環境因子とその生理的機能を究明することによって、天然分布や外来樹種の導入育成に関する問題を考察しようとしたものである。

アカマツ、クロマツの天然分布域の生長期の環境条件と沖縄のそれとを比較すると、両地域間で樹木の生長に影響をおよぼす環境因子中、明らかに違いのあるものの一つは日長である。短日条件は前述し

たように休眠を早め耐凍度を高めるが、生長期中の短日条件は北方産樹木の南方での生長にとって不利に作用することが考えられる。すなわち、樹木の栄養生長は一般に日長が長くなるにしたがって増大するが^{12,101)}、生長期の自然日長は北から南へいくにつれて短くなるからである。

多年にわたって生長、休眠を繰り返す樹木への日長反応は、開花結実によって年内に一生を終る一年生草本植物の開花現象に対する効果と違って、主に栄養生長への影響について観察されたものが多い^{28,102,103)}。したがって樹木の生長に対する日長効果を明らかにすることは、樹木の天然分布の解析や導入育種の可能性を考える上で重要な課題であろう^{47,52,89,111)}。

樹木の日長効果に関する研究は、環境制御室や野外で一定時間の光合成系の光(例えば7~8時間の太陽光線)を与えた後、低照度の人工光線をいろいろな時間帯に、種々時間を変えてその反応を調べることが多い。また実験材料は、小さくて扱い易く、比較的に日長に敏感な当年生苗を用いた純生理学的な研究が多い。このような条件下での実験の結果は自然日長条件下でのそれとは必ずしも一致しないことがあるという。例えば生長増加量について、自然日長区は16時間日長区より日長が短いにもかかわらず地上部重は同じくらいか、むしろ多くなることもある⁵²⁾。またアカマツの1年生以上の個体では、主軸伸長期に長日処理してもその効果はみられないとされている²⁸⁾。実験室内と違い自然条件下では季節の変化につれて気温と日長は連動して変化する。日長の効果が温度と全く独立に作用するのではなく、相互に関係をもっているとすると、季節的に変化する自然条件下での日長の効果を温度条件との関連の下で解析することが必要であろう。

種の分布の南限、外来種の導入にかかわる問題は、単に室内実験のみならず自然条件との対応関係において論じなければならない。沖縄におけるアカマツ、クロマツのように永年にわたって生育不良である場合、栄養生長に日長が関係しているとすれば、その効果は継続的、累積的なものでなければならないと考える。したがって本研究の目的、意義から沖縄の自然日長が、アカマツ、クロマツの生長抑制に影響するほど短日効果があるのか、とくに1年生以上の個体の栄養生長にも日長効果があり、それは連続性があるか、などの現象を追求する必要があった。そのため実験は日々変化する自然条件下で行ない、材料は1年生以上の苗木を用いたのである。

開芽が春分の頃、またはそれ以降に起こる地域では生長期における自然日長の季節変化をみると、北半球では、日長差は昼夜時間が12時間になる春分から起こる。その日から南北の日長差は大きくなり、高緯度地方ほど日長が長くなる。緯度による日長の違いと栄養生長の違いはその時期から現れ、低緯度地方では短日化により短日効果をあらわすはずである。

以上のことから、琉球列島より北に分布するアカマツ、クロマツの栄養生長に沖縄で短日の抑制効果がみられるかを検討するため、まず一つには沖縄の自然日長を短日とし、他は人工照明を用いて日没後あるいは日出前に2時間、および連続光という長日処理を春分の日から開始した。その結果、最初の主軸伸長は自然日長区に比較して連続光区で増大がみられたが、2時間補光区ではほとんど差がなかった。アカマツ、クロマツの天然分布地域では15時間以上の日長はないので、連続光という条件を沖縄におけるアカマツ、クロマツの生長と結びつけるのは困難である。しかし連続光処理における主軸伸長の増大は、1年生の個体でも日長効果のあることを示すものだろう。

京都において、外国産を含めてマツ属の主軸の伸長開始期には種間の差が認められるが、その違いは2週間程度のもので、ごく大まかにはほぼ同時期に生長開始が起こるとみてよいようである⁹²⁾。このことはマツ属の生長開始が気温に強く依存していることを示している。ある地域でのマツ属の生長開始が比較的そろい易いものとすれば、沖縄におけるアカマツ、クロマツもリュウキュウマツと同じ時期、1月下旬頃に生長開始しているものと思われる。実際これらは春分までかなりの程度に伸長しているのが観察された。このことは主軸の開芽は12時間以下の日長下で起こり、その後、主軸の伸長が起こるが、それは春分までの間は12時間以下の短日条件下で行なわれていることになる。

天然分布域では開芽が12時間以上の日長で起こる。この事実は沖縄におけるアカマツ、クロマツの生

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

長制御に重要な影響をもつのではないかと考えられた。予備的観察の結果、沖縄におけるリュウキュウマツ、アカマツ、クロマツの生長開始期をみると、1月下旬～2月中旬頃で、アカマツ、クロマツの天然分布域のほぼ中央部となる京都地方では3月下旬頃である。その後の主軸や針葉の伸長経過においても両地域の間には2か月位の差がみられた。そのため両地域間の生長開始期の日長差は1時間30分位で、沖縄は伸長生長の期間中、京都に比べて短日条件下にあることになる。このことが生長ならびに形態形成に重要な影響を与えていることが予想される。

そこで自然日長に対して、日没後2時間の人工照明による弱光補光という長日処理を行ない、沖縄での野外でみられる2月以降の生長にどのように反応するかを調べてみた。結果は第Ⅱ章で述べたように、2時間補光区では処理開始後、主軸は盛んに伸長するのに対し、自然日長区の伸長はきわめて緩慢で、主軸伸長は少なかった。針葉の生長経過も同じような傾向がみられ、2時間補光区に比べ自然日長区で少なかった。各部分の生長量をみると、補光区は自然日長区に比較して地上部重、とくに同化部重の生長が著しく、また節間長も大きくなった。これらは当年生苗とほぼ同じ傾向を示し^{28,52)}、1年生個体の栄養生長に対する日長効果が実証された。

このように沖縄の開芽、生長期における自然日長に2時間の人工補光をするだけでアカマツ、クロマツの生長が促進された。このことは沖縄の自然日長が短日効果として生長に対し、抑制的に作用しているものと考えてよいだろう。ただ永森⁵²⁾によれば、光合成系による生長と同化補償点以下の弱光系による稚苗の生長量には生長増加速度に差があり、弱光系における生長はいくらか小さくなるという。したがって弱光系による1日2時間の日長の延長は、実際の緯度の違いによる光合成系による生長とは多少異なるかもしれない。

また第Ⅱ章4で述べたように、前年日長処理した同じ個体に次の年同じ処理を繰り返しても同じような結果を示したことは、日長効果が連続する可能性を示唆している。沖縄では生長開始が1月下旬～2月中旬に起こり、その伸長生長期の自然日長は12時間以下であって、アカマツ、クロマツの生長を抑制する効果があり、しかもそれが毎年継続して起こる可能性のあることが指摘される。このことが著しい生長不良をもたらす原因の一つになっていると考えられた。

天然分布域では1年生以上の個体に長日処理しても日長効果は明らかにあらわれないのに、沖縄ではなぜ1年生以上の個体に、しかも連続して効果があるのだろうか。

マツ属の場合、一般に1年生以上の個体の生長は前年の芽の中ですでに決まっている原型を展開するだけであるが^{9,101,106)}、その芽は生長開始まで長い冬を過ごさなければならない。沖縄はアカマツ、クロマツの天然分布域より冬季の温度が高く、このことが芽の中の生理的機能に何らかの変化を与えているのかもしれない。

一般に樹木の芽は、秋に休眠すると春の休眠打破の前にある期間冬の低温にさらされる必要がある¹⁰²⁾。冬芽の休眠打破に有効なこの低温要求度はいろいろな樹種で、0～10℃の範囲にあり^{4,58,90,102)}、アカマツは5°±1℃の40日間処理で休眠打破されるといわれている⁵⁸⁾。実験地の温度の年変化をみると、日最低気温が8℃以下になる日数は30日ほどあるが、それらは断続的で連続しておらず、その間の日最高気温は13～28℃にもなる。日最低気温が6℃になるのは3日だけである。

したがって休眠期間中の温度はアカマツ、クロマツの低温要求性を十分満たしてはいないと考えられる。このような低温要求性の不足が、アカマツ、クロマツの開芽、生長にどのような影響をおよぼし、沖縄における日長効果とどのように関係するのか、生長期の栄養生長におよぼす日長効果と休眠期の低温要求性との関連性を解析してみた。

低温要求度を検討するため、休眠期に入った11月から1か月ごとに京都から苗をとり寄せ、その後開芽するまで沖縄の野外におき、京都における野外での低温経過日数と沖縄における開芽後の主軸の伸長生長との関係を調べてみた。その結果、京都の野外という条件下では低温要求性は11月下旬～12月下旬の間でほぼ満たされ、それ以降は休眠打破の状態にあることが認められた。その結果をふまえて、低温

条件が不十分な、休眠芽を形成したばかりの11月23日と、ほぼ低温条件が満たされていると思われる1月10日に京都とはほぼ同緯度にある三重県から再度苗木を移植し、それぞれの生長開始期から前回の実験と同様な日長処理を行なってみた。

処理した結果、低温要求度を満たした区は正常な生長経過を示し、生長経過や生長量に日長の違いによる差は認められなかった。低温の不十分な区については前回の実験結果と同様に、2時間補光した処理区の生長は低温要求度を満たした区と同じような生長経過、生長量を示したのに対し、自然日長区の生長は著しく少なかった。したがって低温要求度を満たした個体の開芽や生長は日長に関係なく温度依存の反応になり、低温の満たされない個体は日長効果が大きいという結果になっている。このことは休眠期に低温を感受する天然分布域では、野外における1年生以上の個体の開芽や生長に日長効果による影響がなくなる原因となり、休眠期に十分な低温を感受することができない沖縄では日長依存性が続くことになるものといえよう。

すなわちアカマツは生長開始後しばらくして冬芽形成期に入る¹⁴⁾。冬芽形成直後の休眠は打破されず、休眠してから低温にさらされる時間が増加するにつれて打破されるようになる⁵⁸⁾。そして低温要求度が満たされる時期になると、開芽、生長に対する日長依存性は減退してくる。秋から冬にかけての低温は休眠の誘導、維持だけでなく、次の生長期の生長にも影響を与えるが、沖縄の冬季の温度はアカマツ、クロマツにとって低温条件が十分でない。沖縄における休眠期の不十分な低温が、生長に対する日長依存性を強め、短日条件下で早い時期に開芽することによって生長が異常に抑制され、それを年々繰り返すことによって、継続的に生長不良をもたらしているといえる。

沖縄における生長の不良は、低温不足や短日効果による生長抑制だけでなく、生長の休止、土用芽の発生などの面においても影響しているようである。夏季生長休止型のマツ属の伸長生長は、夏の伸長休止後、前述したリュウキュウマツの幼齢時にみられるように、再度flushする(土用芽)ことがある。

沖縄におけるアカマツの土用芽の発生は7月下旬であるが、土用芽発生率は天然分布域より高い。春の開芽には休眠期の低温が関係するが、春の伸長生長が終了した後に起こる土用芽の発生は低温を感受しないで起こる。伸長生長のタイプは種によって違い、したがってその発生については冬季休眠期の休眠打破とは違ったしくみをもつことが予想される。ここでは環境要因として日長と温度をとりあげ、土用芽の発生について検討した。

土用芽の発生や生長に関係する要因については現在まだよくわかっていない。また頂芽は冬芽形成から土用芽まで長さが連続していて、その定義について明らかでない。ここでは1cm以上の明らかな伸長を示した芽を土用芽とした。一般に土用芽の発生は生長休止後に起こることから、ある樹種にとっては年生長量の増大に、逆に生長が長びくことから、ある樹種にとっては早霜害の原因になることがある^{10, 13, 17, 36, 47)}。沖縄におけるアカマツの土用芽のほとんどは針葉を展開しない秋長芽である。これらの秋長芽は虫害などの諸害に対する抵抗性が弱く、枯れる場合が多い。翌年は枝がわりか不定芽などによって生長するため、異常形態となっていく。

信州を原産地とするカラマツは、連続生長型で、北海道にも広く植栽されている。カラマツの北海道における冬芽形成は、温度がかなり低いにもかかわらず信州と同じ10月上旬頃で、むしろ信州よりいくらか遅れる場合があり、凍害への問題が指摘されている⁵⁾。カラマツの生長が休止する時期における日長は信州より北海道で幾分短い。このことは生長の休止(冬芽形成)が日長のみで決まるのではなく、温度によって限界日長が変化することを示唆している。草本植物の開花現象に認められるように^{43, 91)}、温度が高くなるにつれて限界日長は長くなり、温度が低いところで限界日長は短くなる。したがってカラマツの場合にも温度の低い北海道でむしろ冬芽形成が信州地方より遅れるということが起こるのではないかと考えられる。

このような推定のもとに日長と温度とを変えた条件の下での冬芽の形成について実験を行なってみると、多少のばらつきはあるが15~20°Cの範囲で冬芽形成にかかわる限界日長は、温度の上昇にともなっ

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

て長くなる傾向があった。すなわち環境制御室内での実験であるが、15℃から20℃の間でカラマツの冬芽形成に対する、温度による限界日長の変化が実証されたといえよう。同様な実験をアカマツの土用芽の発生について行なうと、温度が21℃以上で日長が12時間以上あれば開芽が可能となるが、主軸をある程度伸長させるには14時間以上の日長を必要とするようである。

アカマツは短日下でも25℃位の温度があれば開芽が可能となる。アカマツの生長可能な温度期間は京都より沖縄の方が長く、生長可能な温度の期間の長さによって開芽することもあるから⁴⁾、沖縄ではこの期間の長さによって土用芽を発生することも考えられる。しかし土用芽が発生する頃の沖縄の自然日長は、13時間30分から短くなっていくため、土用芽の発生率は高いが、十分な生長、形態形成は起こらず、秋長芽になることが多い。

以上述べてきたように、樹木の生長や形態形成に対して日長と温度は相互に関連している。天然分布域から北の方へ移植すると、気温の低下とくに冬の温度低下が問題となり、その準備のための冬芽形成が限界日長の変化によって遅延することもある。このことは早霜害の原因となるであろう。また天然分布域から南の方へ移植したとき、休眠期の低温要求度が満たされなくなり、その後の開芽、生長に対する日長依存性が高くなるため、南下による短日下がその生育を阻害していく。土用芽の発生による異常生長も多くなる。樹木の分布を支配している要因として、休眠期の低温や生長期の適温など、温度の影響は非常に大きく、それに日長が関係して作用していることが考えられる。

したがって沖縄のアカマツ、クロマツの生育不良は、天然分布域から南へ移植したことによって休眠期の低温が十分でなく、生長期の日長が短日化するため、生長の抑制が毎年連続して蓄積されていくことによって起こると結論された。このような現象は、天然分布地域を離れて人工造林する場合、水分、土壌、病虫害、気象害などのほか、日長および休眠期の低温なども重要な関係をもつことを示している。しかもこれらの要因に対する反応は種によって違うから、種の特性と植栽地の環境をよく理解しておくことが何よりも重要である。

摘 要

本研究は、沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育不良の原因を、日長と温度条件の面から究明しようとしたものである。

当年生アカマツ、クロマツの栄養生長は、日長が長くなるほど増大するが、1年生以上の個体は当年生苗の日長効果とは異なり、生長期の長日処理は効果がないとされている。しかし沖縄においてアカマツ、クロマツの生育は連続して不良である。この点を考慮し、供試材料は全試験区で1年生以上の個体を用いた。

(1) 北半球では春分以降、緯度が増すほど生長期の日長は長くなる。そこで春分から日長処理したところ、主軸伸長は連続光区で幾分増大したが、自然日長区と自然日長に日没後および日出前2時間補光区の3試験区間では差がなかった。これは春分前にすでに開芽し、実験開始まで主軸が大部分伸長していたことによるものと判断された。

(2) 予備観察の結果から、アカマツ、クロマツの天然分布域のほぼ中央部になる京都と沖縄では、生長開始、休止の時期に違いがあり、沖縄では2か月早く起こる。沖縄では春分以前に生長開始するため12時間以下の日長条件で生長を始めることになる。この時の沖縄の日長と京都での生長期における日長差は約1時間30分位である。そこで日長処理は生長開始期から開始し、沖縄の自然日長を基準としてこれに日没時から2時間補光して天然分布域の日長に近づけたものとで比較した。

(3) 両処理区における栄養生長、とくに主軸と針葉の生長量に顕著な差が認められ、自然日長区で少なかった。

この結果は栄養生長におよぼす日長の影響が1年生以上の個体でも効果のあることを示したもので、

沖縄の自然日長が短日効果としてアカマツ、クロマツの生長を抑制し、生育不良の原因になっているものと考えられた。ただクロマツはアカマツに比較して日長効果は小さかった。

(4) 同じような日長処理を2年連続して行なっても、初年度と同じ傾向を示した。したがって沖縄における生育不良は、生長期における自然日長の短日効果が年々繰り返されていくことによるものではないかと考えられた。

(5) このように1年生以上の苗の栄養生長に日長が関係することについて、沖縄の冬の暖かさが何らかの影響をもっているのではないかと考え、十分な低温条件を経過した苗と、不十分な苗についてそれぞれに生長開始時から前回の実験と同様な日長処理を行なった。

(6) 低温条件を満たした苗は正常な生長経過を示し、生長経過や生長量に日長の違いによる差は認められなかった。低温条件の不十分な苗は前回の実験と同様に、自然日長+2時間補光したものは低温条件を満たした苗と同じような生長経過、生長量を示したのに対し、自然日長区の生長は著しく少なかった。

(7) これらのことから、休眠期に低温条件が不十分な場合は、生長に関して日長依存度が高い状態になっていると推定できる。沖縄では開芽期が早く、生長期の自然日長が12時間より短いため、日長依存度が高いことによって著しい生長低下をきたすものと考えられた。このことが沖縄で1年生以上の苗において日長効果のみられた理由であり、同時に生長の抑制が連続することの原因であるといえよう。

(8) 連続生長型の冬芽形成に関して、温度による限界日長の変化が存在することはほぼ明らかで、カラマツは15~20°Cの範囲で温度が高くなるに従って限界日長は長くなった。

(9) アカマツの土用芽の発生は、天然分布域より沖縄で多くなる傾向にあるが、その形態は秋長芽がほとんどである。夏芽は、気温が21°C以上、日長が12時間以上で開芽が可能となるが、主軸は14時間以上の日長でよく伸長するようになる。

(10) 沖縄におけるアカマツ、クロマツの生育不良は、休眠期の低温条件の不足、その後起こる生長期の短日効果、土用芽の発生時の相対的短日などが、相乗的にそれらの生長を抑制し、しかもそれらが年々繰り返されていくことによるものと結論された。

引用文献

1. 赤井龍男・浅田節夫・野笹多久男 1964 カラマツの休眠現象に影響する光と温度の条件 第75回日本講 235~237
2. ———— 1966 カラマツ属の光周性について 第14回日林中支講 33~38
3. Allen, R.M. and McGregor, W.H.D. 1962 Seedling growth of three southern pine species under long and short days, *Silvae Gen.* 11 (2): 43~45
4. 浅田節夫 1958 カラマツ属の自発休眠に関する研究 信大農紀 8: 1~24
5. ———— 1964 北見事業区のカラマツ 住友林業株式会社 1~35
6. ————・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) 第76回日林講 234~236
7. Bonner, J., and Galston, A.W. 高宮 篤・小倉安之・訳 1972 植物の生理 348~378 東京 岩波書店
8. Critchfield, W.B. and Little, E.L. Jr. 1966 Geographic distribution of pines of the world, U.S. Dept. Agr. For. Serv. 1~97
9. Downs, R.J. and Borthwick, H.A. 1956 Effects of photoperiod on growth of trees, *Bot. Gaz.* 117 (4): 310~326
10. ———— 1957 Photoperiodic control of growth and dormancy in

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

- woody plants, The physiology of forest trees, 529~537, New York, Ronald Press Co.
11. ————— and Piringer, A.A. 1958 Effects of photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines, For. Sci. 4 (3) : 185~194
 12. ————— 1962 Photocontrol of growth and dormancy in woody plants, Tree growth, 133~148, New York, Ronald Press Co.
 13. Gustafson, F.G. 1938 Influence of the length of day on the dormancy of tree seedlings, Plant. Physiol. 13 : 655~658
 14. Hanawa, J. 1966 Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* I. Growth periodicity and structure of the terminal vegetative shoot apex, Bot. Mag. Tokyo, 79 : 736~746
 15. ————— 1967 Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch, Bot. Mag. Tokyo, 80 : 248~256
 16. 畑野健一 1973 林木の生理12か月(6) 林業技術 375 : 24~25
 17. ————— 1973 林木の生理12か月(7) 林業技術 376 : 27~28
 18. ————— 1975 アカマツ苗の土用芽形成に関する一考察, 日林誌 57 (11) : 390~394
 19. —————・八木喜徳郎 1977 再びアカマツおよびクロマツの土用芽の型に関する調査結果について, 日林誌 59 (4) : 144~147
 20. 初島住彦 1971 琉球植物誌, 214, 沖縄 沖縄生物教育研究会
 21. Hellmers, H. 1959 Photoperiodic control of bud development in coulter pine and bigcone douglas-fir, For. Sci. 5 (2) : 138~141
 22. ————— 1966 Growth response of redwood seedlings to thermoperiodism, For. Sci. 12 (3) : 277~283
 23. —————, Genthe, M. K. and Ronco, F. 1970 Temperature affects growth and development of engelmann spruce, For. Sci. 16 (4) : 477~452
 24. 本多静六原著 1971 森林家必携 385~389, 東京 林野弘済会
 25. 池本彰夫 1960 アカマツおよびリュウキュウマツ稚苗の主軸伸長に関する日長と温度の影響, 日林誌 42 (5) : 174~175
 26. ————— 1961 Effect of day-length upon breaking of dormancy in one-year-old seedlings of *Pinus densiflora* Jour. Jap. For. Soc. 43 (5) : 162~165
 27. —————・四手井綱英 1965 林木の光周性に関する研究(VII), トドマツ稚苗の生長に対する日長処理の有効期, 第76回日林講 : 216~218
 28. ————— 1972 長日条件下におけるアカマツ稚苗の栄養生長に関する研究, 群馬林試 特報 2 : 1~77
 29. Imamura, S. 1967 Physiology of flowering in *Pharbitis nil*, 1~150, Tokyo, Jap. Soc. Plant Physiol.
 30. Immel, M. J., Rumsey, R. L. and Carpenter, S. B. 1978 Comparative growth responses of northern red oak and chestnut oak seedlings to varying photoperiods, For. Sci. 24 (4) : 554~560

31. Irgens-Moller, H. 1957 Ecotypic response to temperature and photoperiod in douglas-fir, For. Sci. 3 (1): 79~83
32. 石井盛次・吉本 源 1975 アカマツ稚苗の光周反応, 第64回日林講: 191~193
33. Jensen, K. F. and Gatherum, G. E. 1965 Effects to temperature photoperiod, and provenance on growth and development of scotch pine seedlings, For. Sci. 11 (2): 189~199
34. 片山茂樹・石井佐吉 1943 北九州地方の山地に於ける佛国海岸松と赤松黒松との生長比較, 赤松林施業法研究論文集 331~338, 東京 日林会
35. 吉良龍男 1945 東亜南方圏の新気候区分, 1~24, 京都帝大農園芸学研究室
36. 小早川進 1944 日長が林木の栄養生長に及ぼす影響に就て, 東大演報, 34: 85~119
37. 今田敬一・武藤憲由・滝川貞夫 1959 林木生育の人為的調整(1), 日長操作が林木稚苗の生育におよぼす影響, 第69回日林講: 328~329
38. 香山信男 1942 Potoperiodism と Vernarization の内容とこれが造林上の応用価値について, 日林誌 24 (4): 182~196
39. Kozlowski, T. T. 1971 Growth and development of trees I. New York, Academic Press
40. Kramer, P. J. 1957 Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings, For. Sci. 3 (1): 45~55
41. ————— and Kozlowski, T. T. 1960 Environmental factors affecting growth, Physiology of trees, 12~535, New York, Mcgraw-Hill Book Co.
42. 国吉清保 1965 リュウキュウマツと外来松の成長量比較について(1), 琉球林試 8: 34~63
43. Lang, A. und Melchers, G. 1943 Die photoperiodische Reaktion von *Hyoscyamus niger*, Planta (Berl.) 33: 653~702
44. McCreary, D. D., Tanaka, Y. and Lavender, D. P. 1978 Regulation of douglas-fir seedlings growth and hardiness by controlling photoperiod, For. Sci. 24 (2): 142~152
45. 右田一雄・滝沢正人 1960 遮光と日長がポプラの落葉におよぼす影響, 日林誌, 42 (10): 369~372
46. 諸見里秀宰 1970 リュウキュウマツの生長, 沖縄農業, 9 (2): 28~32
47. Mosckov, B. S. 1935 Photoperiodismus und Frosthärte ausdauernder Gewächse, Planta, 23: 774~803
48. 永森通雄・石井盛次・牧坂三郎 1959 アカマツ並びにリュウキュウマツ稚苗の光周性について, 第69回日林講: 323~325
49. —————・有馬 功 1964 アカマツ稚苗の生育におよぼす各種日長の影響(2), 2年間連続して日長処理したときの主軸伸長, 第75回日林講: 237~239
50. ————— 1968 アカマツの光周性に関する研究(I), アカマツ稚苗の栄養生長におよぼす日長の影響, 高知大演報, 2: 47~57
51. ————— 1971 アカマツの光周性に関する研究(II), 短日ならびに光中断処理におけるアカマツ稚苗の栄養生長について, 高知大演報, 3: 76~105
52. ————— 1976 アカマツ稚苗の栄養生長におよぼす日長効果, 高知大農紀, 30: 1~87

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

53. ———・池本彰夫 1978 広葉樹類稚苗の伸長生長におよぼす日長の影響, 日林誌, **60** (9) : 334 ~ 336
54. 長尾昌之・岡上伸雄・江刺洋司 1970 シュウカイドウ地上塊基の休眠, 植物の化学調節, **5** (2) : 91 ~ 104
55. 永田 洋・八木喜徳郎・佐藤大七郎 1962 アカマツ休眠芽の光周性 1, 当年生アカマツの休眠打破におよぼす温度, 日長の効果, 第73回日林講 : 204 ~ 206
56. ———・佐藤大七郎 1965 林木の光周性 (IV), ポプラ, カラマツ, ウダイカンバの生長におよぼす日長とジベレリンの影響, 第76回日林講 : 214 ~ 216
57. ————— 1967 Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sied. et Zucc. (I). Effects of photoperiods on the growth of first- and second-year seedlings of *P. densiflora*, Jour. Jap. For. Soc. **49** (7) : 279 ~ 285
58. ————— 1967 Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sied. et Zucc. (II). Effects of temperature and photoperiod on the breaking of winter dormancy of first-year seedlings, Jour. Jap. For. Soc. **49** (12) : 415 ~ 420
59. ————— 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, Jour. Jap. For. Soc. **50** (6) : 176 ~ 180
60. ————— 1968 Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* Sied. et Zucc. (IV). Thermosensitivity of the terminal buds in the stage of predormancy, Jour. Jap. For. Soc. **50** (7) : 211 ~ 216
61. ————— 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, Jour. Jap. For. Soc. **51** (4) : 85 ~ 90
62. ——— 1968 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, 北海道林誌, **6** : 41 ~ 49
63. ——— 1969 林木の芽の休眠, 植物の化学調節, **4** (1) : 33 ~ 39
64. Nienstaedt, H. and Olson, J. S. 1961 Effects of photoperiod and source on seedling growth of eastern hemlock, For. Sci. **7** (1) : 81 ~ 96
65. 小田一幸・仲宗根平男 1978 リュウキュウマツの伸長生長と木部形成, 琉大農学報, **25** : 631 ~ 641
66. 大島誠一・田中弘之・藤本博次・中井 勇 1977 マツ属の肥大生長の季節変化, 京大演報, **49** : 20 ~ 28
67. ——— 1979 マツ属の分布と生理的特性, 北方林業, **31** (1) : 11 ~ 16
68. Pauley, S. S. and Perry, T. O. 1954 Ecotypic variation of the photoperiodic response in *Populus*, Jour. Arnold Arb. **35** : 167 ~ 188
69. Romberger, J. A. 1963 Meristems, growth, and development in woody plants, U. S. Dept. Agr. For. Serv. Tech. Bull. **1293** : 1 ~ 214
70. Rudolph, T. D. 1964 Lammis growth and prolepsis in jack pine in

- the Lake States, For. Sci. Monogr. 16:1~70
71. Rüniger, W. 1968 Über den Einfluß der Temperature und der Tageslänge auf die Blütenbildung von Larrainebegonien, Gartenbauwiss. 33(15): 469~475
 72. ———, 浅平 端・中村英司・訳 1978 園芸植物の開花生理と栽培, 1~252, 東京, 誠文堂新光社
 73. Samish, R. M. 1954 Dormancy in woody plants, Ann. Rev. Plant Physiol. 5: 183~204
 74. 佐藤大七郎・堤 利夫 1978 樹木一形態と機能一, 192~224, 東京, 文永堂
 75. 佐藤清左衛門 1961 栄養条件をちがえたトドマツ苗木の日長効果, 日林誌, 43(12):320~324
 76. ——— 1965 トドマツ, アカエゾマツの長日処理, 日林誌, 47(12): 426~433
 77. 沢藤稚也 1959 アカマツ並びにリュウキュウマツ稚苗の光周処理試験, 第69回日林講: 319~321
 78. 新里孝和・諸見里秀幸・赤井龍男 1976 沖縄におけるマツ属の生長制御に関する研究, 第87回日林論: 199~200
 79. ———・—————・————— 1977 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究(I), アカマツ, クロマツの栄養生長におよぼす日長の影響, 日林誌, 59(12): 468~471
 80. ———・—————・————— 1977 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究(II), 琉大農学報, 25: 695~703
 81. ———・—————・————— 1977 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究(III), 2年間連続して日長処理したときの栄養生長について, 第88回日林論: 229~230
 82. ———・—————・————— 1978 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究(IV), アカマツ, クロマツの幹の伸長生長におよぼす日長と温度の影響, 日林九支研論: 119~120
 83. ———・赤井龍男 1979 沖縄の日長条件下におけるマツ属の生長制御に関する研究(V), アカマツ, クロマツの幹の伸長生長および形態におよぼす日長と温度の影響, 第90回日林論: 285~286
 84. ———・—————・薬師寺清雄 1980 アカマツ苗の出芽と形態形成に対する日長と温度の影響, 第91回日林論: 273~274
 85. ———・—————・————— 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, 第91回日林論: 275~276
 86. Stahel, J. B. 1972 The effect of daylength on root growth of sitka spruce, For. Sci. 18(1): 27~31
 87. 管原セツ子 1966 トドマツ苗木の移植時期と地上部, 地下部の生長, 林試北支年報, 31~38
 88. 只木良也・赤井龍男 1974 森一そのしくみとはたらき一, 22~34, 東京, 共立出版
 89. 田口亮平・細川隆英・加藤陸奥雄・北沢右三・野村健一, 鳥居西蔵・八木誠政 1960 新編生態学汎論, 317~374, 東京, 養賢堂
 90. ——— 1962 作物生理学, 1~826, 東京, 養賢堂
 91. Takimoto, A. and Hamner, K. C. 1964 Effect of temperature and preconditioning on photoperiodic response of *Pharbitis nil*, plant Physiol. 39(6): 1024~1030

新里：マツ属の生長と、日長と気温の影響

92. 田中弘之・大畠誠一・赤井龍男 1976 外国産マツ属の新梢の伸長と形態, 京大演集, 11 : 38 ~ 49
93. 田島良男 1955 松類, 其他針葉樹幼植物に対する日長効果, 鹿大学報, 4 : 127 ~ 130
94. Tepper, H. B. 1963 Leader growth of young pitch and shortleaf pines, For. Sci. 9 (3) : 344 ~ 353
95. 津田耕次 1960 カラマツ苗木の生育と養分吸収の季節的変化, 林試北支年報 : 31 ~ 44
96. 津波古充清 1965 土壤の理学的性質とリュウキュウマツの成長, 琉球林試 8 : 1 ~ 22
97. 上地 豪 1967 リュウキュウマツと外来松の成長量比較について (2), 琉球林試, 10 : 25 ~ 39
98. ———・仲原秀明 1972 リュウキュウマツと外来松の成長量比較試験, 沖縄林試, 15 : 66 ~ 74
99. Vegis, A. 1955 Uber den Einfluss der Temperature und der taglichen Licht-Dunkel-Periode auf die Bildung der Ruheknospen zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Ruhezustandes, Symb. Bot. Upsal. 14 : 1 ~ 175
100. Wareing, P. F. 1950 Growth studies in woody species I. Photoperiodism in first-year seedlings of *Pinus silvestris*, Physiol. Plant. 3 : 258 ~ 276
101. ——— 1950 Growth studies in woody species II. Effect of day-length on shoot growth in *Pinus silvestris* after the first year, Physiol. Plant. 3 : 300 ~ 314
102. ——— 1951 Growth studies in woody species III. Further Photoperiodic effects in *Pinus silvestris*, Physiol. Plant. 4 : 41 ~ 56
103. ——— 1956 Photoperiodism in woody plants, Ann. Rev. Plant Physiol. 7 : 191 ~ 214
104. ——— and Black, M. 1957 Photoperiodism in seeds and seedlings of woody plants, The physiology of forest trees, 539 ~ 556, New York, Ronald Press Co.
105. Watt, R. F. and McGregor, WM. H. D. 1963 Growth of four northern conifers under long and natural photoperiods in Florida and Wisconsin, For. Sci. 9 (1) : 115 ~ 128
106. Wight, W. 1933 Radial growth of the xylem and the starch reserves of *Pinus sylvestris*: A preliminary survey, New Physiol. 32 (2) : 77 ~ 96
107. 薬師寺清雄・赤井龍男・池本彰夫 1972 マツ属稚苗の生長と形態におよぼす日長の影響について, 京大演集, 10 : 43 ~ 52
108. ———・——— 1976 アカマツ, クロマツ, リュウキュウマツを原産地と異なった日長条件下で生育させた場合の生育状態について, 京大演習, 11 : 50 ~ 57
109. ———・——— 1977 各種林木の生育におよぼす日長の影響(1), 第88回日林論 : 225 ~ 226
110. 山盛 直 1979 リュウキュウマツ林の水分特性と乾燥害回避に関する研究, 琉大農学報, 26 : 573 ~ 716
111. 柳沢聡雄 1961 主として気候上からみた本道への異郷土樹種の導入に関する考察, 北海道の林木育種, 4 (2) : 12 ~ 24

112. 吉井義次 1949 植物の光周性, 1~149, 東京, 養賢堂
113. Young, E. and Hanover, J. W. 1978 Effects of temperature nutrient, and moisture stresses on dormancy of blue spruce seedlings under continuous light, For. Sci. 24 (4): 458~467