琉球大学学術リポジトリ

リュウキュウマツの木部形成に関する研究(第 3 報) : シュートの生長と発達(林学科)

メタデータ	言語: Japanese 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: 小田, 一幸, 仲宗根, 平男, Oda, KazuYuki, Nakasone, Hirao メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/4115

リュウキュウマツの木部形成に関する研究（第3報）

シュートの生長と発達*

小田一幸**・仲宗根平男**

Kazuyuki ODA and Hirao NAKASONE : Studies on the wood formation in *Pinus luchuensis*. Ⅲ. Growth and development of the shoot.

Ⅰ はじめに

前報までの報告[5,6]で，平均的に生長しているリュウキュウマツの木部形成を，種々の樹令の林分を対象に検討し，リュウキュウマツの生長輪形成は2月に始まって翌年の2月に終ることを明らかにしてきた。そこで，この実験においては，木部形成の季節的経過やその結果としての生長輪の構造は，生長促進物質や光合成物質の供給源であるシュートの伸長生長と密接な関係があるという観点から，このようにほぼ1年中行われているリュウキュウマツの木部形成を理解するために，シュートの生長と発達について検討した。

リュウキュウマツシュートの生長に関しては，これまでにも二，三の研究[4)7)]があり，1年間に2～3回の伸長ピークがあることや，ほぼ1年中伸長し続けていることが観察されている。しかし，これらの研究は，幼令木を対象とした外部形態的な生長の測定にとどまっており，成木を対象とした研究や芽の形成時期やその過程を観察した例は見当らないようである。したがって，芽の形成段階から伸長期までの一連の生長過程を明らかにしていくことは，木部形成を理解するためだけではなく，造林学上の基礎資料を得るためにも重要と考える。ここでは，シュートおよび針葉の伸長パターン，芽の形成過程，シュート頂の形態の季節変化，および伸長期について報告する。

Ⅱ 実験方法

1. 伸長量の測定と試料採取

マツ属には，一生育期間に1枝階をつくる単節型の樹種と数枝階をつくる多節型の樹種があるが，一生育期間に1枝階をつくり伸長する単節型の樹種でも樹令が若い場合には，秋芽を形成し多節型を示す個体がある。リュウキュウマツもこのような生長パターンを持っており，樹令が増すにつれて冬芽のみを形成して伸長する単節型になるが，幼令時には1年間に2～3回芽を形成して伸長する多節型を示すことが知られている。山盛[8)]は，5年間にわたって幼令木の新芽の形成回数を調査し，多節型から単節

---

* 本報告の一部は第29回日本木材学会大会（1979年7月，札幌）において発表した。

** 琉球大学農学部林学科

琉球大学農学部学術報告 27：343～353（1980）

型に移行し終える樹令はおおよそ7～8年と推定している。そのため，この実験は，幼令木の伸長生長の調査ではなく，ある程度樹令が経過した個体の伸長生長を明らかにするのが目的であるので，単節型の生長を示す樹令8年以上の個体を対象に行った。

琉球大学与那演習林内の8年生林分，および西原町千原キャンパス内の約15年生林分から，それぞれ数本ずつを供試木として選び，個々の供試木について伸長量の測定と試料採取を1ケ月間隔で毎月20日ごろ行った。伸長量の測定はシュートと針葉の両方について行い，シュートの長さは，主軸のシュートあるいは樹冠上部の枝のシュート数本ずつの基部から先端までの距離を測り，針葉の長さはこれらのシュートから1本を選び，その節間の中央付近で測定した。また，試料採取は供試木ごとに樹冠上部からシュートを1～2本ずつ，その基部から切り取る方法で行った。なお，このような伸長量の測定および試料採取は，8年生の供試木では1978年2月から，15年生の供試木では補足する目的で1979年2月からそれぞれ1年間行い，全体として2年間継続した。

2. 顕微鏡観察

りん片葉でかたくおおわれた試料の脱水，包埋処理は困難であるので，採取した試料は破損しない程度にりん片葉をむしり取ったのち，長い場合は1～1.5 cm間隔で切断し，1晩から数日間FAAで固定した。固定した試料は脱水後，セロイジンとパラフィンで二重包埋し，横断面および半径面切片をつくった。染色にはヘマトキシリンとサフラニンを使用し，プレパラートにした。

このようにして毎月製作したプレパラートを用いて，シュートの基部から頂端までを光顕で観察し，前述したように，芽の形成過程，シュート頂の形態の季節変化，伸長期について検討した。その際，シュート頂の形態はHanawa[2,3]が行ったように，切片上で一番若い原基の葉えきのところのシュートの直径（D）とその葉えきからの高さ（H）を測定し，その比（H／D）で表わすことにした。この方法では，原基は葉序にしたがって形成されるので，切片上の一番若い原基が必ずしもシュートの中では一番若いとは限らず，DおよびHは両方とも多少大きな値を示すと思われるが，H／Dにおよぼす測定誤差の影響は小さいと考えた。

Ⅲ　結果と考察

1. シュートおよび針葉の伸長パターン

シュートの伸長には，芽が形成されるためにシュートの長さが増加する伸長と，形成された芽が細胞の寸法を拡大することによって伸びる伸長（節間生長）とがあるが，ここでは特に断わらない限り，シュートの伸長とは，両方を含めたシュートの長さの増加を言っている。さて，シュートおよび針葉の伸長生長の例をFig.1とFig.2に示す。Fig.1は，2月から測定し始めたシュートが伸長生長を終了したので，7月からはその上に新しく形成されたシュートの伸長経過を表わしている。また，針葉の開く時期や経時的な長さはシュートの部位によって異なると考えられるので，Fig.2には，シュートの平均的な値を示す中央付近での針葉の伸長経過をプロットしている。

Fig.1に示すように，シュートは2月下旬から急激に伸長し始め4月中旬までは盛に長さを増すが，それ以降は速度が低下し5月には伸長生長を終った。その後しばらくはシュートの長さに著るしい変化が認められないが，7月になると，新芽が肉眼で観察できるほどの大きさに生長し，10～11月までは比較的速くその長さを増した。そして，11月以降は緩慢な増加になるが，翌2月下旬から再び急激な伸長を始めた。したがって，新芽形成は後述するように2月から始まるが，ある節のシュートの外観的な伸長は7月ごろから始まって翌年の5月に終ると推定された。また，その過程で2回，2月から4月と8月から10月に伸長のピークが認められるとともに，12月から2月の冬期にもわずかであるがシュート

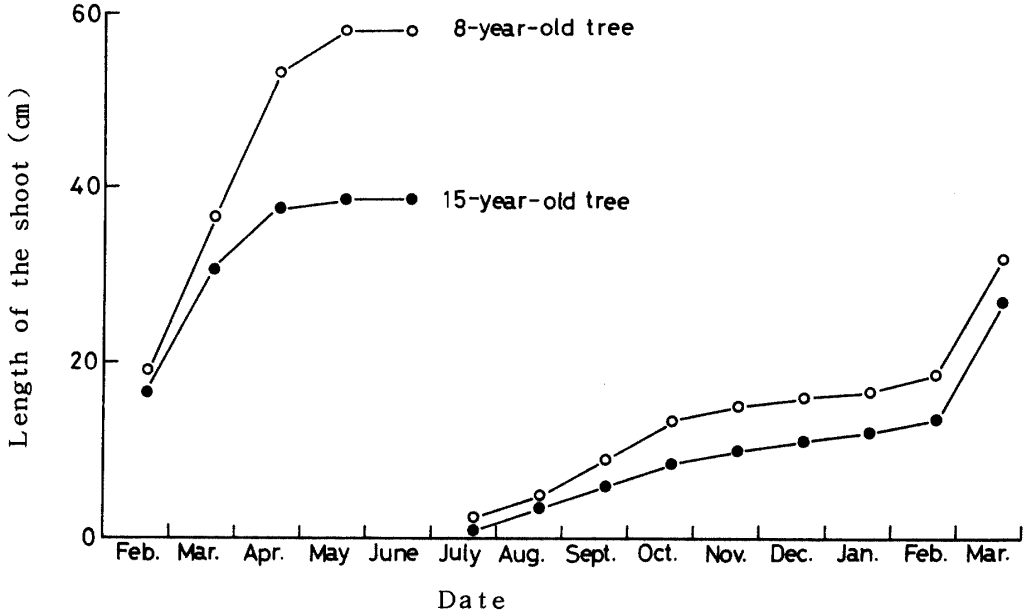


Fig. 1. Elongation growth of the shoot.

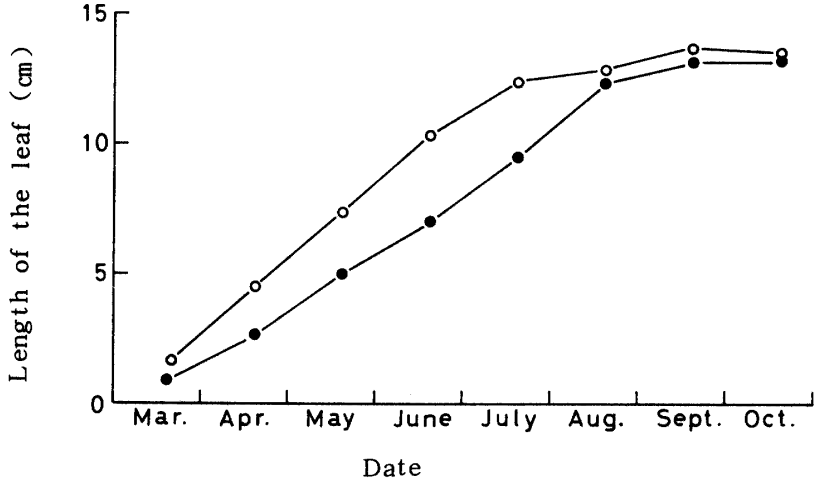


Fig. 2. Elongation growth of the leaf. Symbols are the same as those in Fig. 1.

の伸長が観察された。なお，2月から4月のピークにはシュートの伸長に伴って針葉が開き始めるが，8月から10月のピークには芽が伸長し candle shoot を形成するだけで針葉は開かなかった。

針葉はシュートと同時に伸長するのではなく，シュートより1ケ月ほど遅れて伸び始めた。すなわち針葉の伸長は，シュートがある程度の大きさに達してから，シュートの下部の方から求頂的に始まった。3月にりん片葉を破って開き始めた針葉は，Fig. 2 に示したように，8月まではほとんど直線的に伸び続けるが，9月には約14cmに達し伸長を停止した。このように，針葉の伸長は3月から始まって9月に終り，その期間はほぼ6ケ月間と考えられた。

シュートと針葉の伸長経過を比較すると，シュートの長さが最終的な長さの65～90％に達する3月

に針葉が伸び始め，シュートの伸長がほぼ終る4月下旬には針葉の長さは最終的な長さの20～30％であるが，7月に新しいシュートが伸び始めるときには75～90％に達した。つまり，シュートの伸長期間中には針葉の伸長がある程度抑えられているが，シュートの伸長が終わりに近づくにつれて針葉の伸長が盛んになり，針葉がほぼ伸びきると新しいシュートの形成が活発に始まった。

2. 芽の形成過程

1）終了時期と開始時期

一般に，温帯地方のマツ属の生長周期は，休止期，伸長期，新芽形成期の3時期に分けられ，翌年の伸長のための芽の形成が終ると休止し，休止期間は例えば東京のアカマツでは9月下旬から3月下旬の約6ケ月間とされている[2)]。しかし，リュウキュウマツの場合，シュート頂の活動が緩慢になるか一時中断することはあっても，明らかな休止期は認められなかった。したがって，順序は逆になるが，芽の形成の終了時期から述べる。

Fig. 3 に，1月20日に採取したシュートの頂端付近の状態を示している。冬芽の形成は，最初にえき芽をつくらないりん片葉が形成され，最後に再びえき芽をつくらないりん片葉でシュート頂がおおわれて終るが，この時期には長枝の原基が認められシュート頂がりん片葉でおおわれている試料もあれば，Fig. 3 のようにまだ長枝の原基が認められない試料もあった。しかし，2月3日になるとFig. 4 に示すように，すべての試料に長枝の原基が認められるとともに，シュート頂はえき芽を持たないりん片葉でおおわれ冬芽の形態が整っていた。したがって，春に伸長するための芽の形成は1月には終り，この時期には休止期に入っていると考えられた。

次に，新芽の形成開始時期についてみると，2月21日の切片をFig. 5 に示すように，シュート頂および長枝の原基の周囲では，Fig. 4 に比べるといくぶんりん片葉の数が増加しており，2月上旬から継続してりん片葉の形成が行われているようである。りん片葉の形成は，3月20日の切片をFig. 6 に示すように，3月以降も行われるので，2月にはすでに新芽の形成が始まっていることがわかった。このことは，1月にシュート頂がりん片葉でおおわれ芽の形成を終ると，長くても数週間ほどの休止期ののち次の芽を形成し始めることを示している。

りん片葉の形成が始まるときを芽の形成開始時期，シュート頂がりん片葉でおおわれるときを終了時期と考えると，上述のように芽の形成は2月に始まり，翌年の1月に終ることがわかった。しかし，冬芽形成の末期につくられるりん片葉と新芽形成の初期につくられるりん片葉とは形態的に識別できないし，また，温帯産のマツのようにそれらの形成期の間に明らかな休止期が存在しないので，どこまでが冬芽の形成で，どこからが新芽の形成なのか，その境をはっきりさせることはできなかった。今後，頂端分裂組織の活動の面などから検討する必要があろう。

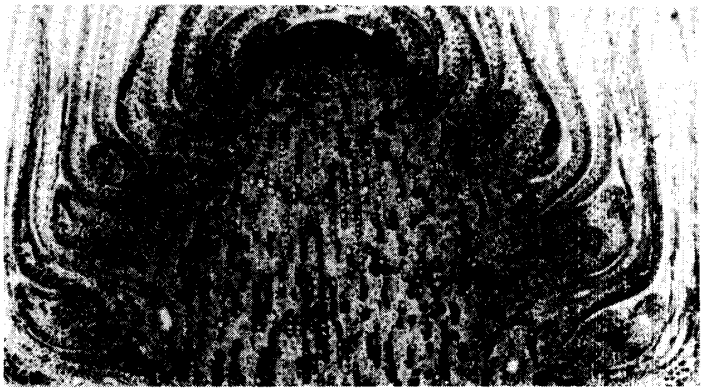


Fig. 3. Terminal region of winter bud just before the dormancy phase. Long-shoot primordia are still unvisible. January 20.

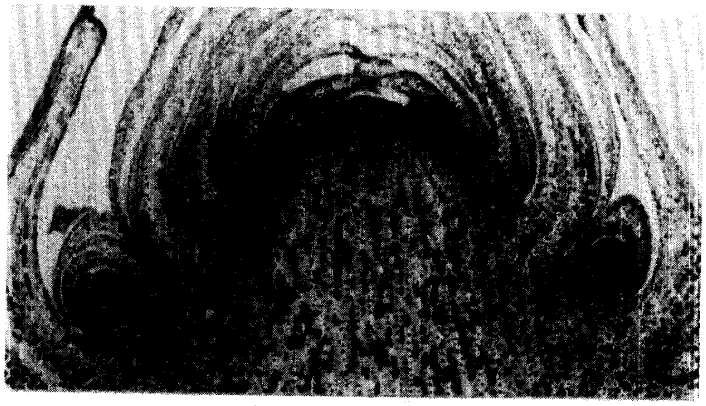


Fig. 4. Teminal region of winter bud during the dormancy phase. Lateral buds and terminal bud scales are observed. February 3.

Fig. 5. Shoot tip at the beginning of the phase of new bud formation. February 21.

Fig. 6. Shoot apex producing cataphylls which subtend no axillary buds. March 20.

2) 短枝および長枝の原基形成

以上のようにして新芽の形成が始まるが，シュートは2月から4月にかけて，針葉は3月から8月にかけて伸長するので，樹体内に貯蔵された栄養分や成葉で生産される光合成物質が伸長のために消費されることもあって，伸長期間内の芽の形成速度はかなり遅いようである。Fig. 7に，芽の形成が始まって4ケ月を経過した6月中旬の状態を示している。側芽は頂芽とほぼ同じ大きさになるまで生長しているが，芽の長さは両方とも1cm以下である。また，これまでの期間内にシュート頂で形成されるのは，少数のえき芽をつくらないりん片葉だけであった。しかし，7月になるとFig. 1に示したように，新芽の長さが増加し始めるとともに，Fig. 8 に示すように芽の上部に短枝の原基が認められ，実質的な芽

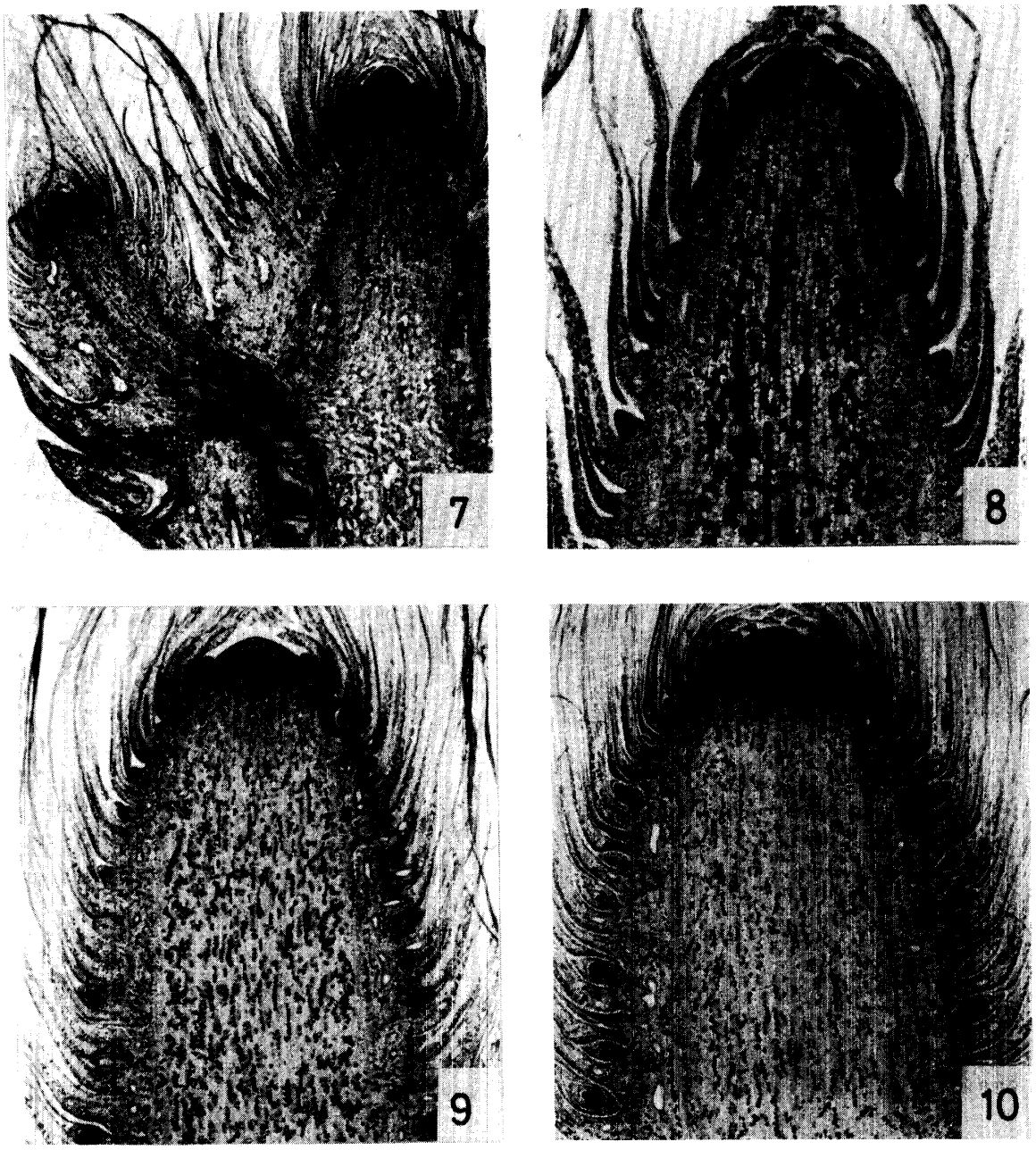


Fig. 7. Apical bud and lateral bud. Formation of sterile cataphylls continues until either late June or early July. June 19.

Fig. 8. Shoot tip initiating the formation of cataphylls which subtend axillary buds. July 20.

Fig. 9. Development of winter bud. Short-shoot primordia develop in the axils of cataphylls below a few nodes from the apex and form their own cataphylls and leaf primordia. October 21.

Fig. 10. Upper region of winter bud. Formation of leaf primordia continues until either late December or early January. December 19.

の形成が始まった。

えき芽をつくるりん片葉とつくらないりん片葉とでは，最初からその機能に差異があるのか，あるいは本来同じ機能を持っているのかどうかわからないが，7月ごろから頂端分裂によって形成されるりん片葉の原基は，シュート頂から4～5番目のりん片葉になるまで生長すると，その葉えきから短枝の原基を発達させ始めた。初期に形成される短枝の原基は，雄花あるいは針葉へ発達するが，ここでは樹冠の上部から試料を取ったので，原基はある程度の大きさに生長すると自分のりん片葉を10枚前後形成したのち，葉原基を形成し翌春針葉へ発達した。このような短枝の原基形成は，Fig. 9に10月下旬，Fig. 10に12月中旬のシュート頂付近の状態を示すように，7月以降12月まで継続して行われた。

12月にはFig. 10に示したように，シュート頂は低いドーム状となり，芽の形成が終る兆候を示したが，まだ長枝の原基は認められなかった。長枝の原基が最初に認められたのは，前述したように1月20日の切片からであったので，短枝の原基形成は12月下旬か1月上旬まで続くと推定された。

長枝の原基は，短枝の原基より大きく，短枝の原基形成が終ったのちシュート頂をおおうりん片葉のすぐ下に形成され，雌花あるいは側芽へ発達した[1)]。雌花へ発達しないときは側芽になるが，一般に，最初に形成された長枝の原基のいくつかが雌花へ発達し，その上に形成されたいくつかの残りの原基が側芽になる。このような長枝の原基は12月から2月にかけての切片の状態から，早い場合は1月上旬，遅くても1月下旬には形成されると考えられた。なお，雌花の原基は形成されるとまもなく自分のりん片葉をつくり，シュートの伸長を待たずに急速に生長を始めた。また，側芽の原基は少数のりん片葉を形成すると伸長期までその大きさに著るしい変化が認められないが，シュートの伸長と同時に次の伸長のための芽を形成し始めた。

3. シュート頂の形態の季節変化

シュート頂の分裂活動によって芽が形成されるので，シュート頂の形態と芽の形成過程とは密接な関係があると推定される。そこで，1年間をとおしてシュート頂の寸法がどのように変化しているのかを調べてみた。方法は前述したように，シュートの最も若い原基の葉えきから上の高さ（H）とその葉えきのところのシュートの直径（D）を測定し，直径に対する高さの比（H／D）でシュートの形状を表わすことにした。その結果をFig. 11に示す。

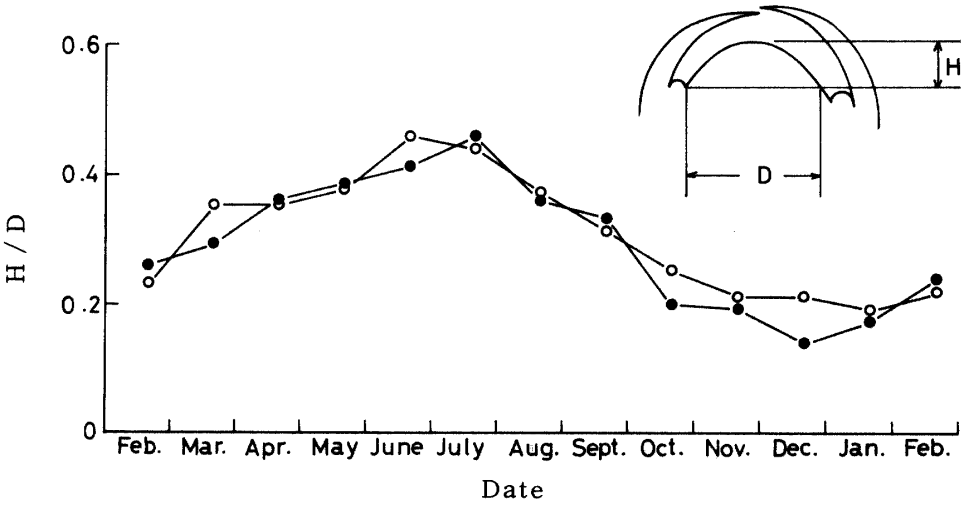


Fig. 11. Seasonal variation of the ratio of height (H) to diameter (D) of the shoot apex. Symbols are the same as those in Fig. 1.

Fig. 11によると，H／Dは季節の経過にともなって変化し，6～7月に最大値，12～1月に最小値を示す曲線を描いている。つまり，シュート頂は，2月から6月にかけてりん片葉だけが形成されるときにはだんだんと突出した形状になり，短枝の原基形成の直前から直後の6～7月には高いドーム状を示すが，実質的な芽の形成が進行するにつれて徐々に低いドーム状の形状へ移った。そして，芽の形成が終る直前から休止期にかけての12月から1月には平らなドーム状を示した。

このように，シュート頂の直径に対する高さの比は，頂端分裂の最盛期には0.42～0.45であるが，緩慢な時期あるいは休止期には0.15～0.18に減少し，シュート頂の形態は，芽の形成過程の各段階に対応した変化を示すことがわかった。ところで，Hanawa[2] によると，頂端分裂組織の実体は年間をとおして不変に維持されていると推定されているので，シュート頂が高いドーム状を示すときは分裂組織が上方へ前進し，低いドーム状のときは内部へ後退していると考えられる。

4. 伸長期

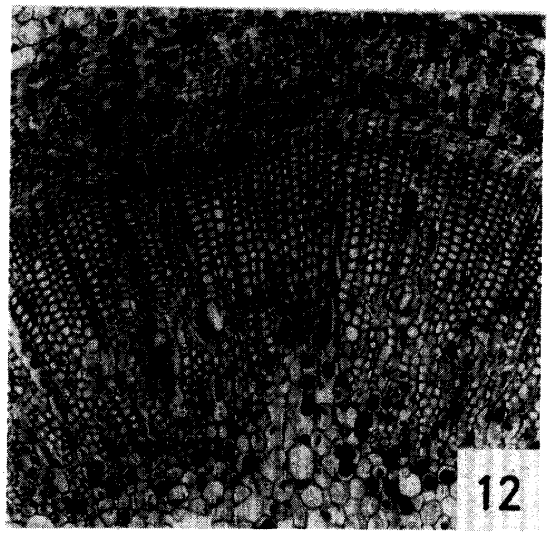
Fig. 1に示したシュートの伸長パターンには，芽の形成による長さの増加と節間生長による長さの増加の両方が含まれているので，シュートがどのような伸長生長のしかたをしているのか知るためには，芽の形成期と節間生長による伸長期を明らかにする必要がある。芽の形成期については，前述したように2月に始まり翌年の1月に終ることがわかったので，次に伸長期について調査した。

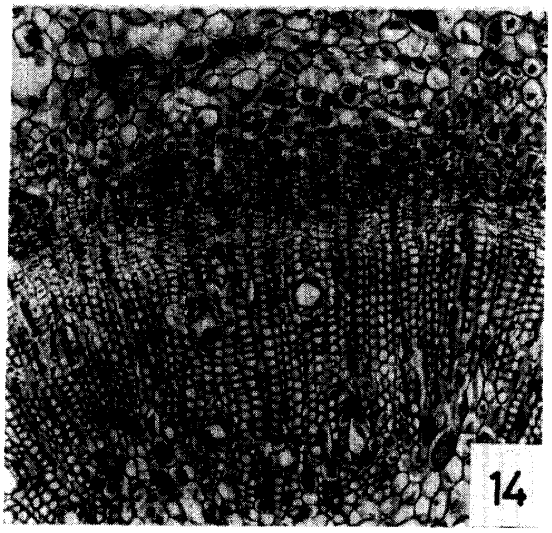
まず，春の伸長期からみると，Fig. 1から推定できるように，シュートの節間生長は，2月下旬ごろ新芽形成とほとんど同時に始まり，4月中旬までは盛に行われ，その後速度は遅くなるが数週間ほど続いた。5月20日に採取したシュートの上部，すなわち新芽の下付近を観察すると，Fig. 12に示すように二次木部と二次師部が認められたので，シュートの節間生長はすでに終っていることがわかった。したがって，春の伸長期は2月下旬から4月下旬か5月上旬までと推定された。

次に，新しいシュートは8月から10月にかけて比較的速くその長さを増すので，この期間内にも伸長期があると考えられた。そこで，シュートの伸長のしかたについてみると，良好な生長をしているシュートでは8月から，大半のシュートでは9月になってから，りん片葉間の間隔が拡がり始め，伸長期があることが認められた。伸長の開始時期はシュート間にバラツキがあってはっきりしなかったが，9月21日には，Fig. 13に示すように，シュートの下部付近では，えき芽をつくらないりん片葉の部分が節間生長しているのが認められるとともに，Fig. 14に示すように，髄および一次木部を環状に包囲する維管束形成層が完成し，二次木部と二次師部の生産が進行しているのが観察された。つまり，この時期のシュートは，シュート頂では冬芽を形成しながら，シュートの下部では細胞の大きさを増加させることによって伸長し，candle shoot を形成していた。

このようなシュートの伸長は10月ごろまで続き，葉原基から下のりん片葉だけの部分が伸長し，葉原基の部分はFig. 15に示すように，多少節間が拡がるが伸長しなかった。普通，秋に伸びたシュートの部分からは翌春針葉が開かないので，葉原基の部分は翌春の伸長期に生長すると考えられた。なお，節間生長したりん片葉の部分では，その後も二次木部の形成が続いた。

以上のように，シュートの伸長期は1年に，9月から10月と2月下旬から5月上旬の2回存在し，9月から10月にかけてはえき芽を持たないりん片葉だけの部分が伸長し，2月下旬から5月上旬にかけては葉原基から上の部分が伸長すると推定された。また，新芽形成期と伸長期を比較すると，シュートはそれらの相を交互に繰り返して伸長しているのではなく，ほぼ1年中続く新芽形成期に伸長期が重なって伸長していることがわかった。





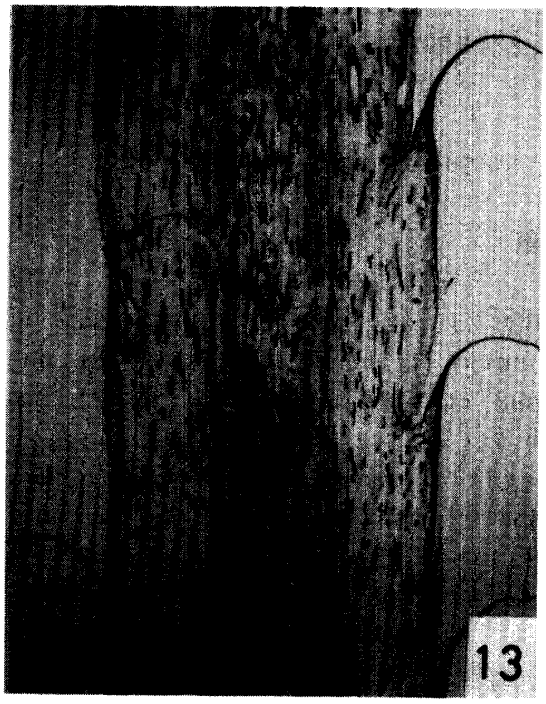


Fig. 12. Transverse section of the upper region of shoot. Formation of secondary xylem and secondary phloem show that internodal growth of the shoot was over in late April or early May. May 20.

Fig. 13. Radial section of the sterile cataphyll region of winter bud. Internodal growth has been done. September 21.

Fig. 14. Transverse section of the same bud with Fig. 13. Secondary xylem and secondary phloem are visible at the sterile cataphyll region.

Fig. 15. Radial section of the middle region of winter bud. Internodal growth of the short-shoot region does not occur until the next season. October 21.

Ⅳ まとめ

樹冠の生長と木部形成の間には密接な関係があり，樹幹での木部形成を理解するためには，シュートの生長と発達について知る必要がある。ここでは，沖縄本島に生育しているリュウキュウマツを対象に，シュートおよび針葉の伸長パターンについて述べ，芽の形成過程，シュート頂の形態，伸長期の観察結果を報告した。

1.シュートおよび針葉の伸長パターンをそれぞれ Fig. 1 と Fig. 2 に示した。

2.芽の形成は2月から始まり，2月から6月にかけてはえき芽をつくらないりん片葉だけが形成された。えき芽をつくるりん片葉の形成は7月から始まり，7月から12月にかけての期間に短枝の原基が，翌1月に長枝の原基が形成された。したがって，芽の形成期は2月から1月までで，明らかな休止期は認められなかった。

3.シュート頂の形態は芽の形成過程の各段階に応じて変化し，シュート頂は芽の形成の最盛期には突出したドーム状となり，直径に対する高さの比は0.42～0.45 であるが，緩慢な時期には平らなドーム状となり，その比は 0.15～0.18 に減少した。

4.シュートの伸長期は9月から10月と2月下旬から5月上旬の2回認められ，9月から10月にかけての期間にはえき芽を持たないりん片葉の部分が伸長し，2月下旬から5月上旬にかけての期間にはえき芽を持つりん片葉の部分が伸長した。

この研究を行うに当り，試験地を提供していただいた本学与那演習林に厚くお礼を申し上げる。

文　　献

1. Bollmann M. P. and Sweet G. B. 1976 Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand 1 : The initiation and extension of the leading shoot of one clone at two sites, New Zealand Journal of Forestry Science, **6** (3) :376～392
2. 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
3. ――― 1967 *ibid*, II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch, *ibid*, **80** : 248－256
4. 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
5. 小田一幸・仲宗根平男　1978　リュウキュウマツの木部形成に関する研究（第1報），伸長生長と木部形成，琉大農学術報告，**25**：631～641
6. ――――――――――――　1979　同上（第2報），生長輪形成の季節的経過，同上，**26**：536～546
7. 山盛　直・大山保表　1975　リュウキュウマツの造林研究法Ⅲ，異なる地形におけるリュウキュウマツ幼令林の生長，同上　**22**：761～769
8. 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，同上　**26**：573～716

Summary

Growth and development of the shoot of *Pinus luchuensis* growing in Okinawa were investigated. Length of shoots and leaves were measured and sampling for microscope observation was done, at vigorous branches in the upper whorls, at monthly intervals respectively.

Formation of the new bud began in February and continued until January in the next year and there was no clear period of bud dormancy. During the period from February to June, cataphylls which subtend no axillary buds were formed, and formation of cataphylls which subtend axillary buds initiated in July. Primordia of short-shoot were formed during the period from July to either late December or early January, and primordia of long-shoot in January.

The ratio of height to diameter of the shoot apex (shape of the shoot apex) varied with correlation to the each stage of new bud formation.

The phase of bud expansion was from September to October and from late February to early May. During the period from September to October, the sterile cataphyll region of the new bud elongated and the bud developed into the candle shoot. The region of cataphylls which subtend axillary buds elongated during the period from late February to early May.