

緑化樹木の生物季節に関する研究

誌名	三重大学生物資源学部演習林報告
ISSN	09168974
著者名	中島,敦司
発行元	三重大学生物資源学部附属演習林
巻/号	20号
巻号補足	
掲載ページ	p. 41-99
発行年月	1996年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



緑化樹木の生物季節に関する研究

中 島 敦 司

Phenological Studies in Revagative Trees

Atsushi NAKASHIMA

目 次

緒 言	43
第1章 供試植物の特性	
1・1. サザンカについて	45
1) サザンカの分布特性	45
2) カンツバキおよび供試品種「獅子頭（シシガシラ）」	46
3) サザンカの着蕾特性	47
1・2. サツキツツジについて	48
1) サツキツツジの分布と常緑ツツジの分類	48
2) サツキツツジの着蕾特性とフェノロジー	49
第2章 夏期の温度および日長がサザンカの開花に及ぼす影響	
2・1. はじめに	50
2・2. 材料および方法	51
2・3. 結果および考察	51
1) 開花経過	51
2) 花の形態	54
3) 頂芽とTFB-1の成長経過	55
第3章 開芽からの恒温条件がサザンカの開花ならびに土用芽の発生に及ぼす影響	
3・1. はじめに	61
3・2. 材料および方法	61
3・3. 結果および考察	62
1) 18℃ならびに25℃恒温条件下における開花状況	62
2) 花の形態と経過温度の関係	65
3) 10℃における土用芽の発生	66

第4章 肥培条件の違いがサザンカの花芽の形成, 土用芽の発生ならびに開花に及ぼす影響	
4・1. はじめに	67
4・2. 材料および方法	68
4・3. 結果および考察	70
1) 花芽の形成期	70
2) 花芽の形成割合	71
3) 土用芽の発生	72
4) 開花状況	73
第5章 緯度ならびに標高差がサザンカの開花に及ぼす影響	
5・1. はじめに	76
5・2. 材料および方法	76
5・3. 結果および考察	78
第6章 初秋からの低温がサザンカの開花と開芽に及ぼす影響	
6・1. はじめに	80
6・2. 材料および方法	81
1) 実験6-1	81
2) 実験6-2	81
6・3. 結果および考察	82
1) 実験6-1	82
2) 実験6-2	82
第7章 休眠解除後の温度, 日長条件がサツキツツジの開花ならびに開芽に及ぼす影響	
7・1. はじめに	84
7・2. 材料および方法	84
1) 実験7-1	84
2) 実験7-2	84
7・3. 結果および考察	85
1) 低温処理が成育ステージに及ぼす影響	85
2) 休眠解除後の加温条件が開花, 開芽に及ぼす影響	86
3) 休眠解除後の開花プロセスと開芽プロセスの関係	87
第8章 総合討議	
8・1. サザンカの温度特性と天然分布の関係	90
8・2. 相互抑制について	92
結 言	93
謝 辞	94
引用文献	95

緒 言

多くの温帯植物は、絶えず変化する季節と同調（Synchronize）しながら、器官や植物自体の形態、生理的状态、成育ステージを進めている^{41,66)}。生理的な状態が異なれば、温度や日長などの環境条件が同じであっても、植物の示す反応も異なる⁴¹⁾。また、障害などのストレスを受けない限り、成育ステージの進行は、その期間の長短の違いはあっても、ライフサイクルのなかでは決まった順序で進行する⁴¹⁾。

一年生の植物で基礎的な研究の進んでいるイネ *Oryza sativa* L. では、成育ステージに則応したきめ細かい生産技術が開発されており、地域や年次差などに対応し、生産の不安定要因除去の方策が確立されている²⁹⁾。この結果、イネでは、成育ステージを基準として、栽培地の緯度、標高、気象、成育状態などに応じた管理や植物調節がほぼ可能になっている。その際、成育ステージの推移は、通常、生物季節現象（フェノロジー）の変化として捉えられている。

緑化および園芸植物では、開花調節実験を通して成育ステージの進行、転換が明らかにされる例が多い^{5,23~26)}。これは、開花調節そのものが、成育ステージの調整に他ならないことを示している。しかし、得られた結果を、成育ステージと対応して議論し、技術上の指針として明示した報告はほとんどみあたらない。また、月別温度などの環境要因と関連させて緑化指針が論じられる例はあるが^{18,27,63)}、この指針には地域差や年次差による緑化技術上の煩雑が多い。特に、地球温暖化が危惧されるなか、過去の指標が整合性を失う場合の生ずる可能性すらある^{72,73)}。

テーダーマツ *Pinus taeda* L. やユリノキ *Liriodendron tulipifera* L. などでは、水分要求、蒸散量が季節変化することが知られている²²⁾。なかでも、高温期の8月よりも温度の低下する9月に多くの水を要求する現象は、休眠導入に向かう植物の成育ステージの進行と水分要求が同調していることを示唆している。したがって、9月も旱天が続く場合には応急的な散水で対応できる。ところが、緑化植物および工法に関する多くの解説書や技術書を著した近藤は、1992年の夏期のような旱天対策としては、①散水設備の充実、②耐乾性品種の採用などが有効であると報告している⁹⁾。これらは、確かに旱天対策としては効果的であるが、反面、施工コストの増大、植栽デザインの制限を意味するもので、多様化した緑化のニーズに則した指針としてはあまり現実的でない。植物を少量の土壌で育成させる人工地盤上緑化工法¹⁸⁾、コンテナプランツ¹⁸⁾などの鉢ものを直接設置する緑化工法では散水設備が不可欠である。しかし、わが国の降水量を考慮するならば、従来からの植え込み緑化工法では、散水設備の推進よりは成育ステージと対応した管理暦の方が現実的である。このように、成育ステージの的確な把握は、緑化推進の實際上、重要であるが、この点を明らかにした技術書は少ない。さらに、成育ステージそのものについても、現在、統一した理解は得られていない。

温帯樹木の成育ステージは、成長期と休眠期に大別されることが多い^{7,8,21,22,37,41,57~59,65~71)}。温帯樹木の芽における休眠現象を、アブジジン酸（ABA）などの休眠物質²⁾に制御される冬休眠として一元的にとらえようとした、VILLIERS⁶⁶⁾、SMITH & KEFFORD⁶²⁾、KRAMER & KOZOŁOWSKI²²⁾の報告は、芽の休眠現象の統一的解釈としては理解できる。しかし、休眠と成長との関連、とりわけ成長が再開した休眠解除以降のステージを内的成長期^{41,48)}ではなく成長停止状態とする解釈には疑問がある。

WAREING^{67~71)}、ROMBERGER⁵⁷⁾の定義および解釈は、1960年代以降、多くの研究者に支持されてきたが、温帯樹木の芽の休眠現象をいくつかに分割するもので、休眠の定義そのものに問題がある。その後、

KRAMER & KOZOŁOWSKI²²⁾ 永田ら⁴¹⁾によって、温帯樹木の芽の休眠現象はいくつにも分けられるべきでないと修正が加えられたが、わが国ではいまだにROMBERGERらの定義を支持する研究者が多い^{7,8,10,11,59)}。仮に、成育ステージの重要性が認識されたとしても、ステージ自体の的確な判定を誤る可能性がある⁴¹⁾。

また、ある種の植物が、みかけ上、特異的な反応を示した時、種や品種の特徴、性質として整理されてしまう場合もある⁴¹⁾。例えばFoxtailing現象は南方系マツ固有の性質であるかのように報告されてきたが^{7,22,60,61)}、環境条件によっては北方系マツのアカマツ *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. などでも人為的に誘導される^{45,75)}。また、サトザクラ *Prunus lannesiana* WILS. や、ウメ *P. mume* SIEB. et ZUCC. の開花と開芽の順位は、遺伝的に決まっていると報告されてきたが、実験的には開花と開芽の順位は容易に逆転する^{42,44)}。これらは、成育ステージが環境との相互関係によって生じる現象的な変化であるにも関わらず、その植物種固有の性質と誤解されてきた例といえる。

いずれにせよ、緑化植物の成育ステージは、その変化のメカニズムが複雑なばかりでなく、これまでの報告だけでは十分な議論が困難であると考えられる。さらに、成育ステージの規定は難しく⁸⁾、関連するデータを積み重ねる必要がある。

筆者は本研究を足がかりとして、今後も緑化植物および林木における生物季節現象を明らかにしようとするものであるが、今回は、植栽される機会が多く植栽地域も広い⁶⁾、サザンカ *Camellia sasanqua* THUNB. およびサツキツツジ *Rhododendron indicum* SWEET の生物季節現象について検討したので報告する。本研究は、これら植物の緑化指針などを検討するものではないが、生物季節現象と、これに関わるメカニズムを明らかにし、地球温暖化にむけた基礎的な知見を得る目的でおこなった。

第1章 供試植物の特性

ABSTRACT

The natural distribution of *Camellia sasanqua* THUNB. are limited around Kyushu area. The author examined the main factors limiting the natural distribution of *C. sasanqua*, basing on several reports which have been published on the physiology of the cold hardiness of woody plants (SAKAI A.), the phenological changes of *C. hiemalis* NAKAI (NAGATA H. & YURUGI Y., GOI M.), the genetic classification of *Camellia* species (TAMURA T. & HAKODA N., KIRINO A., NAGATO K.), and the relations between the plants and the vector animals distributions (INOUE T. & KATO M.). But they did not explain the reasons limiting the natural distribution of *C. sasanqua*.

Generally, the flower buds of *Camellia* species were formed laterally (GOI M., KOSUGI K., KURIYA T.). But there are two types of the flower buds, terminal and axillary bud types in *C. sasanqua* when examined morphologically.

Although the phenological changes of *Rhododendron indicum* SWEET have already been reported by some authors (KAKU S. & IWAYA-INOUE M., KUNISHIGE M. & TAKEUCHI T., GOI M.), but they did not offer the phenological changes in *R. indicum*.

1・1. サザンカについて

1) サザンカの分布特性

サザンカ *C. sasanqua* THUNB. の来歴は十分には明らかにされていない^{19,51)}。天然分布は、九州から四国南部までとされているが¹⁹⁾、植栽分布は北海道南部にまでおよんでいる (Fig.1.1)⁶⁾。一方、ヤブツバキ *C. japonica* L. は九州から青森まで天然分布域しており (Fig.1.1)、サザンカとは対照的である。

一般に、温帯植物の天然分布は耐寒性と深い関わりがあるとされているが^{7,8,22,58,59)}、Fig.1.1 から明らかなようにサザンカの個体としての耐寒性からみた生存北限はヤブツバキと同程度と考えられる。しかしながら、天然分布域は植栽分布の北限より緯度で10°も南の九州付近に制限されており、天然分布の決定には何か別の要因も関わっていると考えられる。

鳥媒あるいは虫媒花であるサザンカ¹²⁾は、通常は晩秋から冬にかけて開花する^{19,43,44,63)}。この開花期に送粉者の密度や活動が低ければ、未受精の花が増加すると考えられる。しかし、サザンカの開花期である晩秋から冬には、送粉者にとって、他のエサの絶対量が減少するので、送粉者の絶対数が減少しても、残った送粉者を独占できる可能性は高い¹²⁾。また、自生地の北限からわずか1°北の三重県付近に植栽されたサザンカの開花期である11月～12月に、送粉者がゼロになるとは考えられない。事実、開花状況の観察中には、ヒヨドリ、メジロなどの鳥や、クマバチ、ハナバチ、アリなどの虫が、サザンカの花に集まっていた。少なくとも、三重県付近でも花粉自体は媒介されると考えられる。一方、天然分布の拡大には、種子の運搬者が必要であるが¹²⁾、この点では、サザンカもヤブツバキも条件的には大差ないと考えられる。

このように、サザンカが分布域を拡大するエコロジカルな条件からみる限り、自生地の九州付近より

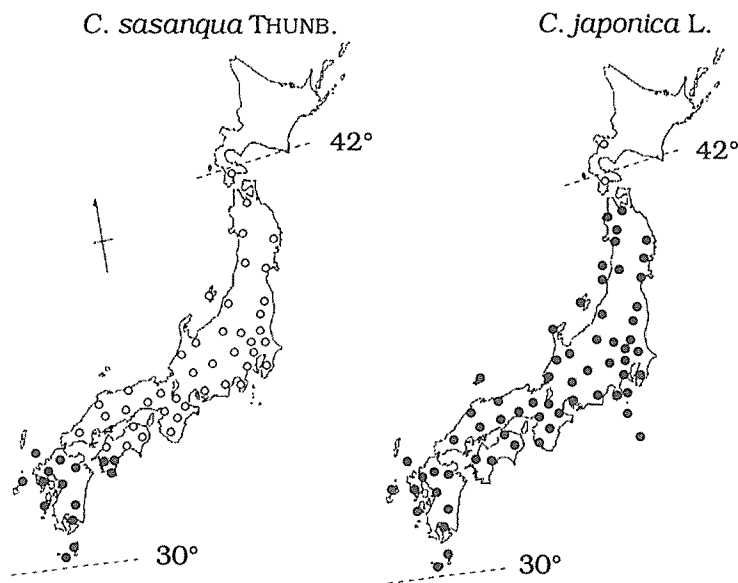


Fig. 1.1 サザンカとヤブツバキの天然分布域の違い

The natural distribution (●) and the planting area (○) of *Camellia sasanqua* THUNB. and *C. japonica* L. in Japan. (after IIZIMA R. & ANDOU T. 1974)

も三重県付近の方が有利であるとはいえないが、決定的に不利であるとは考えられない。したがって、耐寒性やエコロジカルな要因ばかりでなく、何か別の要因も関わっていると考える方が妥当であろう。

永田らは、サザンカの開芽、開花における温度特性を検討したところ、形態的に未完成な花芽の開花は高温条件下で抑制され、高温条件が長期間継続すると大半の花芽は落下するが、完成した花芽の開花は高温条件下で抑制されないばかりか、逆に促進されることを明らかにした。そして、自然の野外では、夏～秋には花芽の形態は未熟なために残暑の影響で開花できず、花芽の完成する11月以降は、野外では温度が低いため、開花が促進される温度条件との較差が大きくなり、サザンカの開花期は初冬以降にまで遅れると報告している^{43,44,52)}。

また、五井は、サザンカは最低気温が18℃以下にならないと開花がしないが、香川県では、9月～10月に形態的に未完成の花芽は5～10℃で落下すると報告している⁵⁾。そして、サザンカとヤブツバキの大きな違いは、葉の形態⁶⁴⁾だけでなく、サザンカの花芽は休眠しないが、ヤブツバキの花芽は休眠する点 (Fig.1.2) にあるとした⁵⁾。

これらの状況から判断すると、サザンカの開花が高温で抑制されないためには、温度の低下が必要となるが、9月～10月の急激な温度低下は、開花数の減少をまねく恐れがある。すなわち、サザンカにとって、温度低下には開花を早くするプラスの効果と、開花数を減少させるマイナスの効果の両面があり、温度の低下がない場合にも逆の面で同じことがいえる。したがって、サザンカとヤブツバキの分布域の違いは、単純に植物種の示す耐寒性や、エコロジカルな要因の、ある一側面から捉えるよりは、生物季節全体に関わる多面的な要因を考慮すべきであろう。

2) カンツバキおよび供試品種「獅子頭 (シシガシラ)」

本研究では、カンツバキ (*C. hiemalis* NAKAI) グループの「獅子頭 (シシガシラ)」を供試材料として使用したが、カンツバキは、原種サザンカ *C. sasanqua* THUNB. と学名を異にしている。また、カンツバキの来歴についてはサザンカの園芸品種であるという考えと、原種サザンカとヤブツバキの雑種であるとする説があるが^{51,63)}、いずれにせよ、種の成立の段階でサザンカの影響を受けたものと考えられる。なお、獅子頭についてはカンツバキのなかでも最も古い品種であるとみられている^{63,64)}。

長戸は⁵¹⁾ 日本における *Camellia* の近縁関係を検討し、パーオキシダーゼアイソザイムのパターンを分析したところ、原種サザンカのアイソザイムパターンは、他の *Camellia* と比較してばらつきが大き

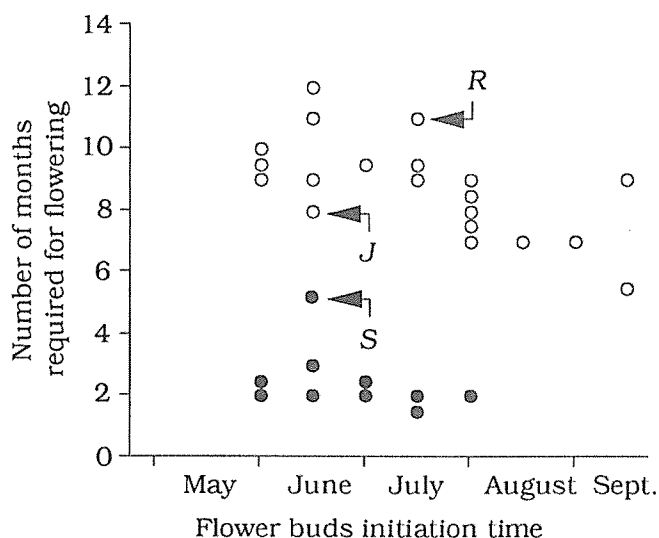


Fig.1.2 サザンカ、ヤブツバキ、サツキツツジと日本における代表的な花木の花芽形成期と開花期までの期間の関係

Months required for flowering from flower buds initiation time of *Camellia sasanqua* THUNB. (S), *C. japonica* L.(J), *Rhododendron indicum* SWEET (R) and typical flowering trees and shrubs in Japan. (after Goi M. 1982)

○, Dormancy group; ●, Non dormancy group

く、カンツバキはヤブツバキと原種サザンカの雑種である可能性はあるが、アイソザイムパターンにはヤブツバキとの間に連続性はないと報告した。また、カンツバキはリュウキュウサザンカ *C. miyagii* MAKINO et NEMOTO とともに原種サザンカと近縁にあることを示した。さらに、エステラーゼアイソザイム分析の結果、ヤブツバキ～ハルサザンカ *C. vernalis* MAKINO～カンツバキ～サザンカのパターンで遺伝的な連続性がみられることを明らかにした。なお、ハルサザンカについては、ヤブツバキとサザンカの雑種であるとされているが^{19,63)}、パーオキシダーゼアイソザイムによっても、このことが支持された⁵¹⁾。

なお、リュウキュウサザンカに関しては、現在では原種サザンカと同一種と考える研究者もいるが^{19,63)}、永田ら⁴⁴⁾によってリュウキュウサザンカの葉芽は休眠しないことが明らかにされた結果、葉芽が休眠する原種サザンカと単純には同一視できない。また、長戸⁵¹⁾はリュウキュウサザンカのエステラーゼアイソザイムのパターンを明らかにしていないので、リュウキュウサザンカが、ヤブツバキ～ハルサザンカ～カンツバキ～サザンカのどの位置に含まれるかは不明である。しかし、葉芽が休眠しない点を考慮すると、原種サザンカよりヤブツバキとの類縁関係は遠いものと推察される。なお、*Camellia* 全般の来歴がはっきりしていない^{19,51,63,64)}ので、原種サザンカそのものがリュウキュウサザンカとヤブツバキの雑種である可能性もあるが、詳細は明らかでない。

いずれにせよ、カンツバキは種として成立する過程でヤブツバキの影響を受けていると考えられる。しかし、桐野¹⁹⁾はカンツバキをサザンカの園芸種と取り扱っていること、永田ら^{43,44)}によってカンツバキの花芽は休眠しないが葉芽は休眠することが明らかになっているなど、原種サザンカと共通する点が多い。このように、カンツバキと原種サザンカの基本的な特性は大差ないと考えられるので、本研究ではカンツバキによる実験結果をもとにサザンカの生物季節について考察した。

3) サザンカの着蕾特性

サザンカを含む *Camellia* の花芽は、新軸の頂端部に形成されることが多いとされている^{5,28)}。そして、これらは頂端に形成された葉芽の内部に形成された一次的側生花芽、すなわち副芽が芽鱗を押し開いたものであった (Terminal Flower Bud, 以下TFBとする) (Fig.1.3, 左)。

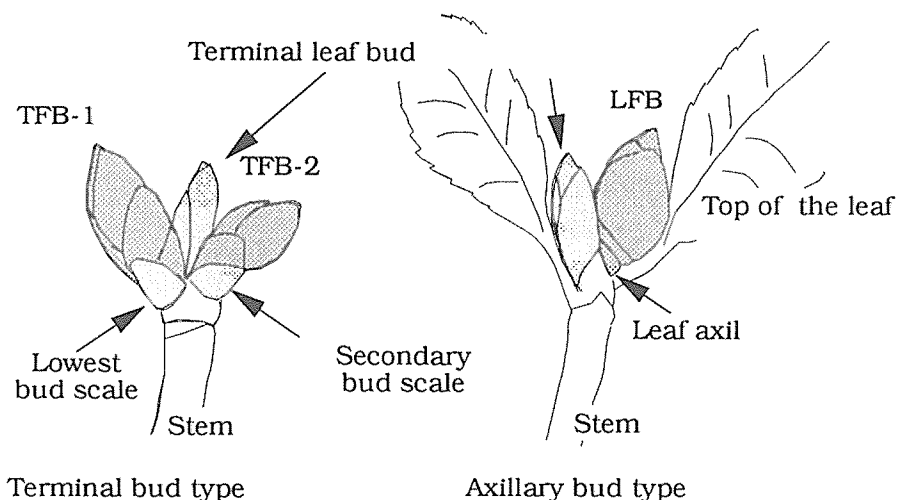


Fig.1.3 サザンカの頂芽付近の花芽の着生位置
The loci of the flower buds of *Camellia hiemalis* NAKAI

TFBは発達すると、主芽である葉芽よりも大きくなることもある (Fig.1.3, 左)。このため、TFBは頂芽と扱われることもあるが⁶³⁾、解剖学的には副芽であることが確認されている⁵⁾。なお、TFBは1つの葉芽に対して1個とは限らず (Fig.1.3, 左)、本研究では、複数形成されることが多かったため、同一の葉芽に形成された順番にしたがって、TFB-n (nは形成された順番) と示した。

また、一部の新梢では、副芽であるTFBから、さらに新たな花芽、すなわち二次的側生花芽が形成された。なかには、TFBから次々と二次的側生花芽が形成され、みかけの上では、頂端の葉芽を10個以上の花芽が取り囲むような状態も観察された。しかし、二次的側生花芽は、着生位置の関係から副芽であるTFB-2やTFB-3と区別した。

また、花芽は葉腋部にも形成されたが、この花芽の多くは、一次的側生葉芽に形成された二次的側生花芽、すなわち副芽であり⁵³⁻⁵⁶⁾、葉腋の中央部には一次的側芽である葉芽が存在していた。しかし、最上位葉の葉腋に形成される花芽のほとんどは、一次的側芽が花芽となったものであった (Lateral Flower Bud, 以下LFBとする) (Fig.1.3, 右)⁵⁵⁾。LFBは、当年枝から成長点にかけての同一軸上に着生する花芽という点ではTFBと同一視できるが、TFBとLFBの着生する腋部の形成時期は、開芽から次の開芽までの期間分の差があるため、本研究ではTFBとLFBを区別した (Fig.1.3)。

したがって、本研究のなかで観察されたサザンカの花芽は、いずれも側生の花芽であったが、主軸上に形成された側芽あるいは副芽が花芽となる場合 (TFB-nとLFB) と、二次的側生花芽があった。なお、二次的側生花芽については、形成数も少なく、ほとんど開花に至らなかったもので、議論から削除した。

1・2. サツキツツジについて

1) サツキツツジの分布と常緑ツツジの分類

サツキツツジ *R. indicum* SWEET には、インドのツツジを意味する *indicum* の種名がつけられているが、

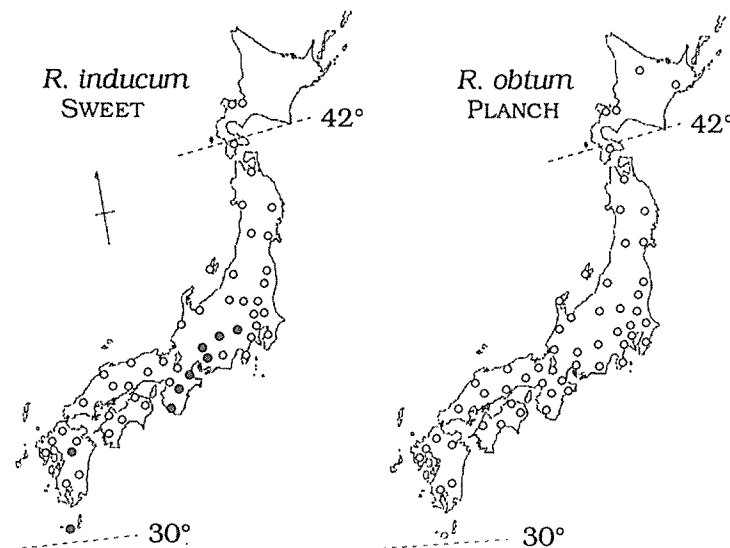


Fig. 1.4 サツキツツジとクリシマツツジの分布域の違い
The natural distribution (●) and the planting area (○) of *Rhododendron indicum* SWEET and *R. obtatum* PLANCH in Japan. (after IZIMA R. & ANDOU T. 1974)

日本固有の種である²⁷⁾。そして、関東以西、福井県以南から屋久島まで天然分布しており、四国には自生していないとされているが²⁷⁾、植栽分布は北海道にまでおよんでいる (Fig.1.4)⁶⁾。また、常緑ツツジのなかでは、比較的耐寒性の大きい北方種とされており、多湿に強い特性もあるため、広い範囲に植栽されている²⁷⁾。

日本の野生の常緑ツツジには、サツキツツジの他、ケラマツツジ *R. acabrum* D. DON, サタツツジ *R. sataense* NAKAI, マルバサツキ *R. eriocarpum* NAKAI, キシツツジ *R. ripense* MAKINO, モチツツジ *R. macrosepalum* MAXIM. などが知られている。これらの天然分布域は、モチツツジを除いて、四国南部、九州付近から沖縄にかけての地域が中心とされている²⁷⁾。モチツツジは本州にも自生しているが、それでも、サツキツツジの自生北限よりは明らかに暖地に限られている²⁷⁾。以上の天然分布域をみても、サツキツツジが北方種であることがわかる。なお、上記の常緑ツツジのなかで、サツキツツジ以外の種の園芸品種は、あまり広く普及していないこともあって²⁷⁾、植栽分布についての報告はみられなかった。

その他、園芸種では、キシマツツジ (鹿児島県霧島山中に自生していた系統不明の常緑ツツジからの選抜種) およびクルメツツジ (キシマツツジとサタツツジの雑種とみられる) *R. obtusum* PLANCH, オオムラサキツツジ *R. oomurasaki* MAKINO (形態はケラマツツジに近いが、来歴は不明、自生はみられていない), ヒラドツツジ (長崎県平戸市付近の愛好家の間に普及していたケラマツツジとキシツツジまたはモチツツジとの雑種で、大型グループの総称) などの園芸種も広く植栽されている²⁷⁾。これらの園芸種は、耐寒性に富むものが多く、北方まで植栽が可能とされている (Fig.1.4)⁶⁾。

なお、本研究では、典型的なサツキツツジの園芸品種である「大盃 (オオサカズキ)」を供試したが、大盃は緑化材料としては最もポピュラーな品種とされている²⁷⁾。

2) サツキツツジの着蕾特性とフェノロジー

サツキツツジは、3月～4月初旬に開芽を示していると思われる“枝の伸長”がはじまり、開花は5月中旬～7月上旬までとされている²⁷⁾。この“枝の伸長”後は、イタリアポプラ *Populus euramericana* のように、新葉を展開しながら連続的には成長しないため、成育パターンとしてはマツ (コナラ) 型^{37,41)}に含まれると考えられる。

しかし、クルメツツジなどは、まず3月中旬～4月初旬に開花がはじまり、花期の終了した5月頃になって“枝の伸長”がみられるとされている²⁷⁾。そして、*Rhododendron* の“枝の伸長”と開花の各ステージは独立的で、フェノロジーの観察される順序は種によって決まっていると報告されている²⁷⁾。

サトザクラやウメでも、同じことが報告されているが、実験的には開芽と開花の順序は、温度条件によって逆になる⁴⁴⁾。サツキツツジにおいても、開芽と開花の順序は、種によって特に決まっているものではないと考えられる。また、サツキツツジの場合、サトザクラやソメイヨシノ *Prunus yedoensis* MATSUM. などと比較して、開芽や開花の期間は、フラッシュと呼ばれる現象よりは明らかに長い。では“枝の伸長”と開花、開芽、休眠はどのように関わっているのだろうか。

KAKU & INOUE は、数種の常緑ツツジにおける休眠解除期の冬芽内部の糖や脂質の量的な変化を検討し¹³⁻¹⁷⁾、アザレア (タイワンヤマツツジ) *R. simmsii* PLANCH (Azarea Group) の休眠解除期は12月～1月中旬であることを明らかにした。サツキツツジの開花期は、アザレアよりも1カ月以上も遅いとされているが²⁷⁾、休眠もそれだけ深いのであろうか。また、“枝の伸長”がアザレアよりも早いのは、栄養芽 (葉芽) の休眠が浅いためだろうか。単純に考えると、アザレアよりも北方種であるサツキツツジ

では、休眠は深くて当然であるとも判断されるが、現在、なお不明な点が多い。

また、サツキツツジの花芽は基本的には頂芽であるが、葉芽については、頂芽と側芽の場合がある²⁷⁾。したがって、頂芽が花芽の場合は、仮軸分枝になるし、葉芽の場合は単軸分枝（徒長枝）となる。徒長枝は、園芸的には、価値の低い枝として、休眠導入前には剪定されることが多く²⁷⁾、このような場合には、翌春に、仮軸分枝のみが観察されることになる。側芽は、三重県では12月頃には肉眼やルーペでは確認できないほど小さいが、仮に“枝の伸長”が側枝の伸長を示しているのであれば、単純に休眠の深さと、“枝の伸長”と開花の関連を比較できない。

さらに、サツキツツジは、春に伸長したシュートの先端に、夏頃、花芽（頂芽、冬芽）を形成し、キリシマツツジと同じように休眠導入までには花器がほぼ完成するとされている^{5,27)}。この結果、サツキツツジの開花が、キリシマツツジよりも遅くなる理由としては、①花芽の休眠が深く、内的成長プロセスに移行する時期が遅くなる、②休眠は同じ時期に解除されるが、何らかの要因によって、内的成長プロセス^{41,46,47)}、すなわち花器の発達がゆっくりと進む、などの可能性が考えられるが、詳細は明らかにされていない。

第2章 夏期の温度および日長がサザンカの開花に及ぼす影響

ABSTRACT

Three years old plants of *Camellia hiemalis* NAKAI were grown at 18°C-constant on 20h photoperiod for 0, 15, 30 and 45 days from Jun.5 and then transferred to 25°C-constant on 20h photoperiod. All of the flower buds had dropped until mid.-October. On the reverse temperature conditions under which grown at 18°C after 25°C, the longer the periods at 25°C, the greater the flowering percentages at 18°C. Highly positive relationships between the developments of stamens or pistils and the period at 25°C were found. The development of flower buds was enhanced at 25°C until mid.-August. A short-day treatment from Jun.5 promoted the flowering date more greatly than the long-day treatment in the open, but the flowering percentages were not affected by the photoperiod.

Positive relationship was found between the increase in the length of TFB-1 per a week and that of leaf buds. And growth of the leaf bud inhibited the developments of the flower buds, number of stamens and pistil length, during summer season of late-July to mid.-August. So the growth of leaf buds inhibited developments of flower buds (the correlative inhibition phenomenon).

2・1. はじめに

第1章ですでに示したように、永田ら^{39,43,44)}は、8月下旬以降の温度がサザンカの開花に及ぼす影響を検討した結果、①8月下旬から28°Cの高温条件が10月中旬まで継続すると多くの花芽は落下（枯損）すること、②開花直前のプロセスは18°C付近では進むが、高温条件の28°Cでは進みにくいこと、③花芽

の完成する11月中旬までは、仮に28℃で花芽が落下せずに開花しても、花弁は完全には展開しないことなどを明らかにした。しかし、夏期の温度、および日長条件とサザンカの開花との関係には言及しなかった。そこで、本章では、実験処理の開始時期を永田らの実験よりも2カ月半早い、6月初旬にまでさかのぼり、初夏以降の温度、日長がサザンカの開花に及ぼす影響について検討した。

2・2．材料および方法

実験には、三重県鈴鹿市で同一母樹から野外の苗床で挿し木増殖し、マサ土にバーク堆肥を容積比で40%混合した用土を満した直径15cmのビニールポットに鉢上げした後、同市内の圃場で育成した3年生サザンカ（獅子頭）の苗を用いた。

1992年5月上旬に冬芽を展開し、6月までには成長を停止した供試苗を、津市の三重大学構内の圃場へ移した。6月5日から、20時間日長に調節された自然採光型の2基のグロースチャンパー（18℃恒温、25℃恒温）と野外に15、30、45日間置き、その後、18℃からは25℃に、25℃からは18℃に、野外からは18℃と25℃にそれぞれ移した（Table-2.1）。また、一部の供試材料を、6月5日から8時間日長に調節された18℃恒温と25℃のチャンパー内で育成した。さら

に、他の供試材料について、6月5日から野外において日長を8時間（SD）、20時間（LD）に調節し、自然日長の対照区と比較した（Table-2.1）。そして、SD処理については、明期を野外、暗期を15℃とする処理区も設け、15、30、45日で打ち切って自然条件に移すか、開花の終了するまで継続させた（Table-2.1）。なお、以下では、最終的な育成温度条件により、18℃区、25℃区、ならびに野外区とする。

観察は、すべてのTFB、LFB（Fig.1.3）について、開花日、花の直径、花弁数、雄ずい（花弁に癒合した奇形花弁数⁶⁴）、雄ずい数、雌ずい長などの花を構成する器官についておこなった。さらに、実験開始時に、1個体あたり主軸を含む3本の枝に色テープを付け、それらの枝に着生した頂芽とTFB-1の長さをノギスによって計測した。

なお、各処理区とも5個体を供試し、灌水は毎日朝夕におこない、施肥は実験前年の1991年9月19日に、肥効90日タイプのIB化成肥料（10-10-10）を施し、追肥はおこなわなかった。さらに、実験期間中、病害は発生しなかったが、害虫のみられた場合は、薬剤などによらず手によって除去した。

2・3．結果および考察

1) 開花経過

25℃区では、10月中旬までに花芽（TFB-1）の大半が落下した結果、最終的な開花率（全枝数に対

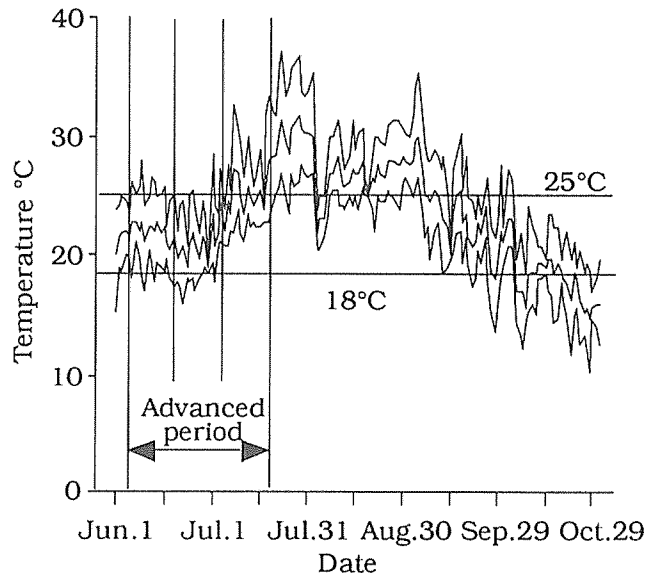


Fig. 2.1 実験中の野外の温度

The temperature condition in the open (1992, Tsu)

Low, middle and upper lines indicate daily min., mean and max. air temperature.

Table-2. 1 6月5日からの温度および日長条件がサザンカの開花日、開花率、花の形態に及ぼす影響

Effects of temperature and photoperiod from Jun.5 on flowering date, percents and the some flower organs of *Camellia hiemalis* N AKAI

Growth temperature	Temperature and photoperiod			Flowering date		Flowering percentages	Number of			Pistil length	Flower diameter
	Jun. 5	Jun. 20	Jul. 5	Jul. 20	Start	Terminated	Petals	Deformed*	Stamens		
25°C	25LD	→	→	→	Nov. 14	Nov. 19	2.1 ± 5.0 %	19.0	1.0	9.0	7.8 mm
	25LD	→	18LD	25LD	Not flowering		0.0 ± 0.0	-	-	-	2.8 cm
	25LD	18LD	→	25LD	Nov. 28	Dec. 4	1.8 ± 5.0	22.0	2.0	4.0	No pistils
	25LD	18LD	25LD	→	Nov. 22	Nov. 28	1.9 ± 3.6	All flowers were abnormal**			3.4
	18LD	→	→	25LD	Not flowering		0.0 ± 0.0	-	-	-	-
	18LD	→	25LD	→	Not flowering		0.0 ± 0.0	-	-	-	-
	18LD	25LD	→	→	Nov. 24	Nov. 30	0.0 ± 6.7	20.0	3.0	4.0	2.6
	LD	→	→	25LD	Oct. 28	Nov. 14	17.5 ± 14.6	20.2	0.4	13.8	4.2
	LD	→	25LD	→	Not flowering		0.0 ± 0.0	-	-	-	-
	LD	25LD	→	→	Nov. 11	Nov. 19	2.6 ± 5.7	19.0	3.0	8.0	5.4
18°C	25SD	→	→	→	Nov. 11	Jan. 4	4.0 ± 11.4	19.0	2.5	4.5	No pistils
	18LD	→	→	→	Sep. 27	Dec. 26	19.0 ± 8.1	23.6	1.6	2.4	1.2
	18LD	→	25LD	18LD	Oct. 2	Nov. 22	56.1 ± 17.6	21.9	1.9	3.3	4.7
	18LD	25LD	→	18LD	Oct. 12	Nov. 24	61.2 ± 16.1	20.0	2.2	3.9	4.5
	18LD	25LD	18LD	→	Sep. 28	Nov. 22	57.4 ± 27.8	20.1	3.0	2.9	3.5
	25LD	→	→	18LD	Sep. 22	Nov. 1	86.5 ± 7.5	21.2	2.4	5.9	6.1
	25LD	→	18LD	→	Sep. 24	Nov. 24	59.5 ± 10.9	21.7	2.3	6.7	5.6
	25LD	18LD	→	→	Sep. 18	Nov. 21	40.0 ± 21.2	21.6	2.9	3.1	4.1
	LD	→	→	18LD	Oct. 3	Nov. 21	80.0 ± 8.8	21.5	1.5	6.1	5.7
	LD	→	18LD	→	Sep. 19	Nov. 14	49.0 ± 18.1	20.8	2.3	3.7	4.0
Open	LD	18LD	→	→	Oct. 7	Nov. 11	36.7 ± 20.8	22.2	2.4	1.9	2.9
	18SD	→	→	→	Oct. 3	Nov. 5	18.8 ± 9.7	22.1	2.7	0.9	2.4
	LD	→	→	→	Nov. 9	Jan. 16	92.5 ± 10.8	20.4	1.5	12.9	9.4
	15SD	→	→	→	Oct. 20	Dec. 7	91.7 ± 9.3	19.9	1.7	11.1	7.6
	15SD	→	→	Open	Oct. 22	Jan. 7	97.6 ± 4.4	19.2	1.6	12.0	7.8
	15SD	→	Open	→	Nov. 4	Jan. 11	92.7 ± 8.0	19.5	1.1	10.0	8.6
	15SD	Open	→	→	Oct. 29	Jan. 14	80.8 ± 2.3	21.2	1.3	18.9	6.0
	SD	→	→	→	Oct. 28	Dec. 25	93.0 ± 8.6	20.0	2.1	5.5	7.4
	cont.	→	→	→	Oct. 9	Jan. 17	97.7 ± 4.4	20.3	1.4	13.4	9.4
											6.0

25 (18) LD : 25 (18)°C constant on 20 h photoperiods, 25 (18) SD : 25 (18)°C constant on 8 h photoperiods

LD (SD) : 20 (8) h photoperiods in the open, 15SD : 8 h photoperiods (night temp. at 15°C, day time in the open)

* : healing of petals and stamen

** : flower bud opened, but not completely (half opened)

するTFB-1が開花した枝数、以下開花率とする)は、最大でも17.5%、他は0~2.6%と極めて低くなった(Table-2.1)。そして、落下せず開花しても、完全には展開しない半開きの状態であった。高温条件下における半開きの花は永田らも確認しているが⁴³⁾、サザンカの開花において、25℃は高すぎる温度であると考えられた。

一方、18℃区では、野外区より1カ月以上も早く開花したが、開花率は全般的に野外区よりも低かった(Table-2.1)。実験開始時の6月5日に、外部から花芽(TFB-1)は観察されなかった。その後、6月下旬には18℃区、25℃区、および野外区のいずれの処理区においても、TFB-1を着生した頂芽が観察され、7月中旬には着蕾率(全枝数に対するTFB

-1を着生した枝数)は、いずれの個体でも95%以上に達した。したがって、開花率の低下は花芽の分化数やその割合の多少によるものではなく、形成されたTFB-1の落下割合の増加を示すものである。

また、18℃区では、18℃に移される前の25℃の処理期間を45日間とすると、0、15、30日間の処理区よりも開花率が高く、野外-LD処理区においても、同様の傾向が示された(Table-2.1)。なお、この期間(6月5日~7月20日)の野外の平均気温は20~23℃であった(Fig.2.1)。そして6月5日から18℃においた、18℃-LD区、18℃-SD区の開花率は、それぞれ19.0%、18.8%であり、25℃および野外-LD処理区よりも低かった(Table-2.1)。

18℃区における、事前の25℃処理の効果についてみると、30日間の処理では処理時期の違いは開花率に影響を及ぼさなかったが、開花は6月5日からの処理区で20日近くも早くなった(Table-2.1, Fig.2.3)。しかし、15日の間処理では、6月5日からの処理区で開花率が40%と低く、6月20日からの処理区は6月5日から30日間の処理とおおよそ同程度の開花率となった(Table-2.1, Fig.2.3)。

野外区における開花率は80~90%以上で、18℃区よりも高かったものの、開花は1カ月以上遅れた(Table-2.1)。また、野外区では、自然日長の対照区、SD区、LD区の順に開花が始まったが(Table-2.1)、花数の増加時期はSD区で早く、次いで対照区、LD区の順であった(Fig.2.2)。したがって、野外における開花期は短日処理によって早まるが、長日条件下では遅れることが示唆された。しかし、開花率は、日長の影響を受けなかった(Table-2.1)。

一方、6月5日から、明期を野外の条件とし、暗期15℃の恒温暗室で8時間日長の短日処理をおこなったところ、処理期間が30日間以下で対照区よりも開花が遅れたが、45日間の処理区と継続区では、対照区と同じ頃に開花した(Table-2.1)。しかし、30、45日間の処理区では野外対照区とはほぼ同様な開花曲線を示した(Fig.2.4)。また、継続区では全体的に開花期が促進され、開花曲線は野外-LD区

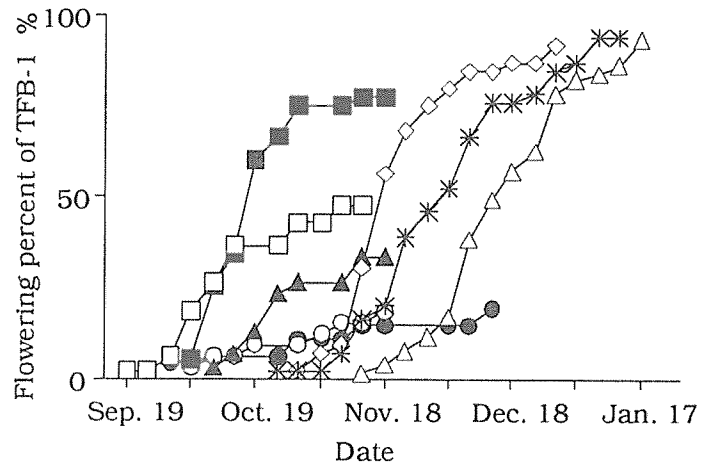


Fig. 2.2 6月5日からの温度および日長条件がサザンカの開花に及ぼす影響

Effect of temperature and photoperiod after Jun. 5 on flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI

The plants were grown in the growth chamber on 20 h (LD) (●) and 8h (SD) (○) photoperiods at 18°C constant, or in the open on LD (△), SD (◇), and natural day length (*), from Jun.5. The plants grown in the open on LD from Jun.5, were transferred to the chamber of LD at 18°C constant on Jun.20 (▲), Jul.5 (□), and Jul.20 (■).

と類似したパターンを示した (Table-2.1, Fig.2.2, 2.4)。

以上のことから、6月5日からの18℃恒温処理区では、開花率は低くなったが、開花の開始は早くなったといえる ($p \leq 0.05$)。また、7月20日から25℃の高温条件が10月中旬まで継続すると、大半の花芽が落下した。この結果、花芽の発達と開花の温度特性は異なることが明らかになった。そして、少なくとも花芽形成から開花までの間に、花芽の生理的な状態、あるいは、植物自体の成育ステージの転換期が存在すると考えられた。

2) 花の形態

6月5日からの処理温度、ならびに、その後の温度の違いは花の形態にも影響を及ぼした。特に、18℃区では野外区と比較して花径が小さいばかりでなく、雄ずい数も少なく、雌ずいは短くなるなど、花の形態は野外区のものよりも発達が劣った (Table-2.1)。さらに、開花の早かった18℃区では、花弁数、および、雄ずいが癒合した奇形な花弁数が多くみられた (Table-2.1)。

この結果、花芽内部における花の諸器官の形態的な完成が必ずしも開花の前提条件ではないといえる。一方、開花数は少数であったが、25℃区における雄ずい数、雌ずい長は、野外区と18℃区のほぼ中間の値であった (Table-2.1)。

野外区では、18℃区よりも雄ずい、雌ずいともに大きく発達したが (Table-2.1)、これにともない、開花までの日数が長くなったが、今後、変温が花芽の発達に及ぼす影響についても検討する必要があるだろう。また、同じ育成温度区の間で比較すると、短日処理によって雄ずい数が減少した (Table-2.1)。

そこで、6月5日からの経過温度が花の形態、すなわち、花芽の発達にどのような影響を及ぼしたのかを明らかにする目的で、積算温度と花を構成する各器官の形態との

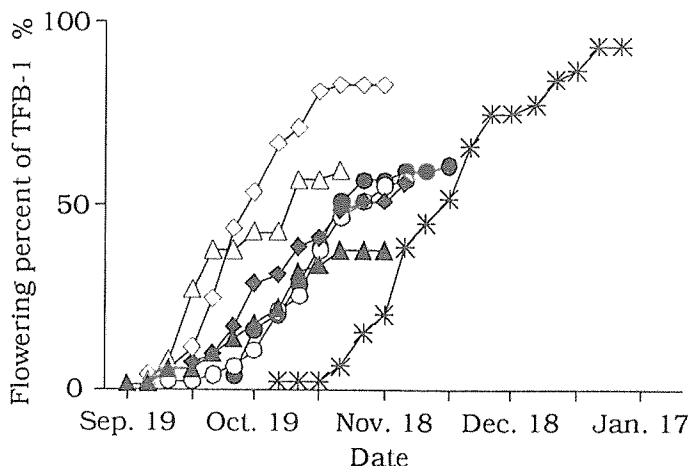


Fig.2.3 25℃-20時間日長の前処理の期間と処理時期の違いが18℃-20時間日長条件におかれたサザンカの開花に及ぼす影響

Effect of the duration of 25°C treatment on 20h (LD) photoperiod starting from Jun.5 on flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI at 18 °C on LD (after treatment).

◇, 45 days (Jun.5 to Jul.20); △, 30 days (Jun.5 to Jul.5); ●, 30 days (Jun.20 to Jul.20); ▲, 15 days (Jun.5 to Jul.20); ○, 15 days (Jun.20 to Jul.5); ◆, 15 days (Jul.5 to Jul.20); *, open (natural day length)

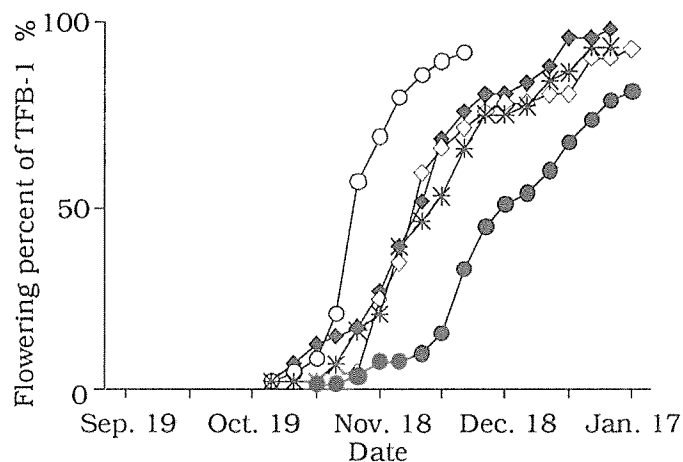


Fig. 2.4 6月5日からの暗期温度15℃-8時間日長の短日処理がサザンカの開花に及ぼす影響

Effect of the periods on 8h photoperiod (day time in the open, night temperature at 15°C) from Jun. 5 to Jun.20, Jul.5 and Jul. 20 on flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI.

The plants were treated on 8h photoperiod from Jun.5 to Jul. 20(◆), Jul.5 (◇), and Jun.20(●). And the 15°C treatment was repeated to the end of flowering time (○), or kept in the open on natural day length (*).

相関関係を検討した (Fig.2.5)。なお, Fig. 2.5における各プロットは, それぞれ独立した統計分析によって求めた相関係数を示したものであり, 有意水準別に色分けした (白: $p \leq 0.01$, 灰色: $p \leq 0.05$, 黒: 無関係)。

この結果, 明らかに7月中旬以降は, 積算温度が大きくなるほど, 花弁数や, 雄ずいが増加した花弁数が減少し ($p \leq 0.05$), 生殖器である雄ずい数や雌ずい長が増加する傾向 ($p \leq 0.01$) が認められた。特に, 8月中旬以降はこれらの傾向が強くなり, その後も高い相関関係 ($p \leq 0.01$) が続くことから, 8月中旬に, 花芽の生理機構上の転換がおこる臨界時期があるものと推察した。

積算温度については積算閾値をどのように設定するかが重要になる。そこで, 仮の閾値を18℃から25℃まで1℃刻みで設定し, 花の各形態との相関関係を検討したが, 閾値を考慮しなかった前述の結果と同様の傾向であった。

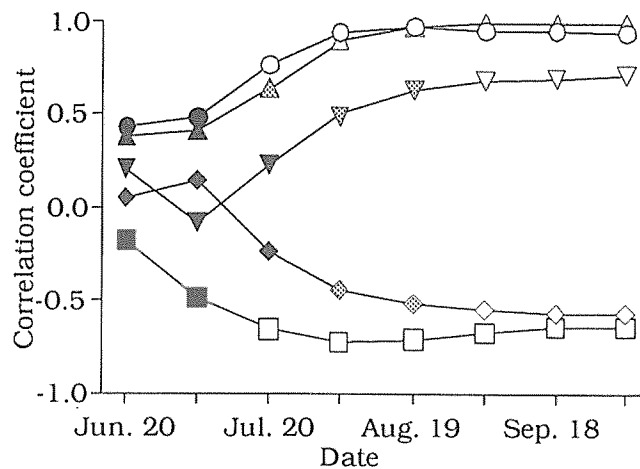


Fig. 2.5 6月5日から図中の各日程までの積算温度と花の形態における相関係数の推移

Changes of the correlation coefficients between the some flower organs and temperature summation from Jun.5 to each date.

■, number of petals; ◆, number of deformed petals (66); ▲, number of stamens; ●, pistil lengths; ▼, flower diameters
(closed: ns, dotted: $p \leq 0.05$, open: $p \leq 0.01$)

3) 頂芽とTFB-1の成長経過

Fig.2.6~2.8に, 頂芽とTFB-1の成長経過を示した。いずれの処理区においても, 花芽, 葉芽ともに, 形成初期の成長速度は大で, 8月以降は, それまでよりも小さく (Fig.2.6~2.8) なったが, この傾向は25℃区で顕著であった (Fig.2.7)。その後, いずれの処理区でも葉芽は成長を停止した。このように, 18℃区, 野外区では葉芽と花芽の発育は「成長盛期」「成長停滞期」「開花, 休眠期」の3段階に分けられると考えられた。

成長盛期後の葉芽と花芽の成長曲線をFig.2.6~2.8に示すが, 同じ処理区内では, 双方がほぼ平行的に発達した。そこで, それぞれの1週間あたりの成長量間の関係を, それぞれの段階別に検討した (Fig.2.9)。この結果, 処理区全体としては成長盛期および停滞期には有意な ($p \leq 0.05$) 正の相関関係が認められたが, 葉芽の成長がみられなくなる開花, 休眠期には, 有意な相関関係はみられなかった (Fig.2.9)。

温度別にみると, 野外区よりも開花の早くなった18℃区は, 25℃区, 野外区よりも相関係数が小さかった (Fig.2.9)。また, 野外区では, 成長停滞期の相関係数が大きく, 開花, 休眠期でも, $r=0.58$ ($p \leq 0.01$) となったが (Fig.2.9), これは, 秋以降の温度低下で, 花芽の発育がゆっくり進んだためと考えられた。

葉芽と花芽は, 以上のような関係を示しながら成長したが, 成長パターンをさらに明らかにするために, 葉芽と花芽の1週間あたりの伸長量と前の週の伸長量との週偏差を求めた (Fig.2.10~2.12)。偏差の曲線は, 葉芽, 花芽ともにいずれの処理区でも上昇, 下降を繰り返すジグザク型の周期性を示したが, 18℃区の一部を除き, 葉芽と花芽の週偏差の周期性はかなり同調的であった (Fig.2.10~2.12)。

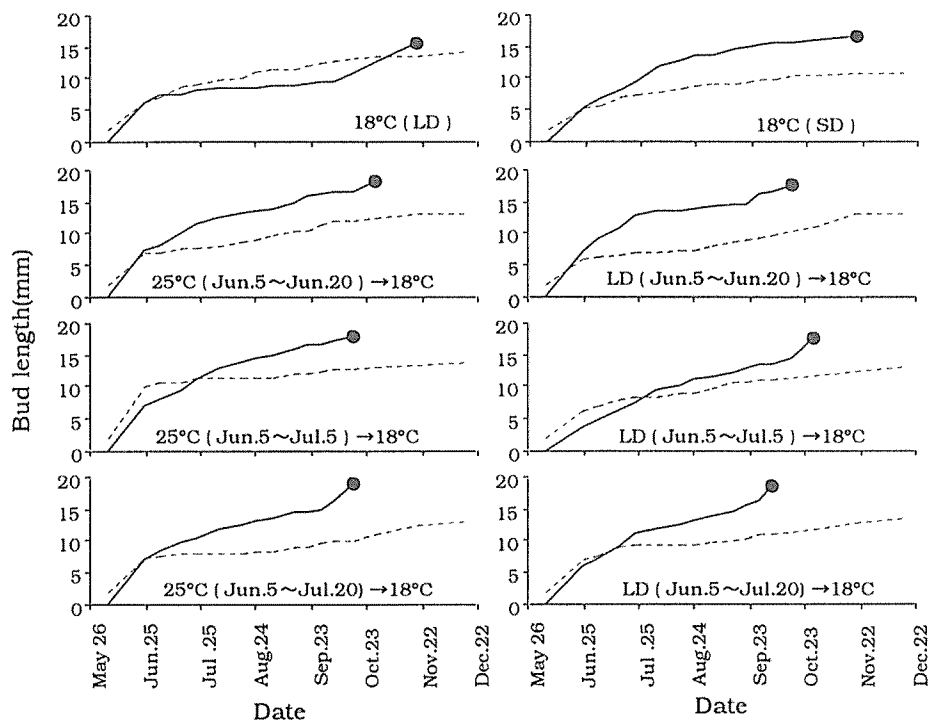


Fig. 2.6 18°C条件におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長経過

Growth of the flower buds (TFB-1) and terminal leaf buds of *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 18°C-constant.

—, Growth of the flower buds; ●, Flowering; ----, Growth of the terminal leaf buds

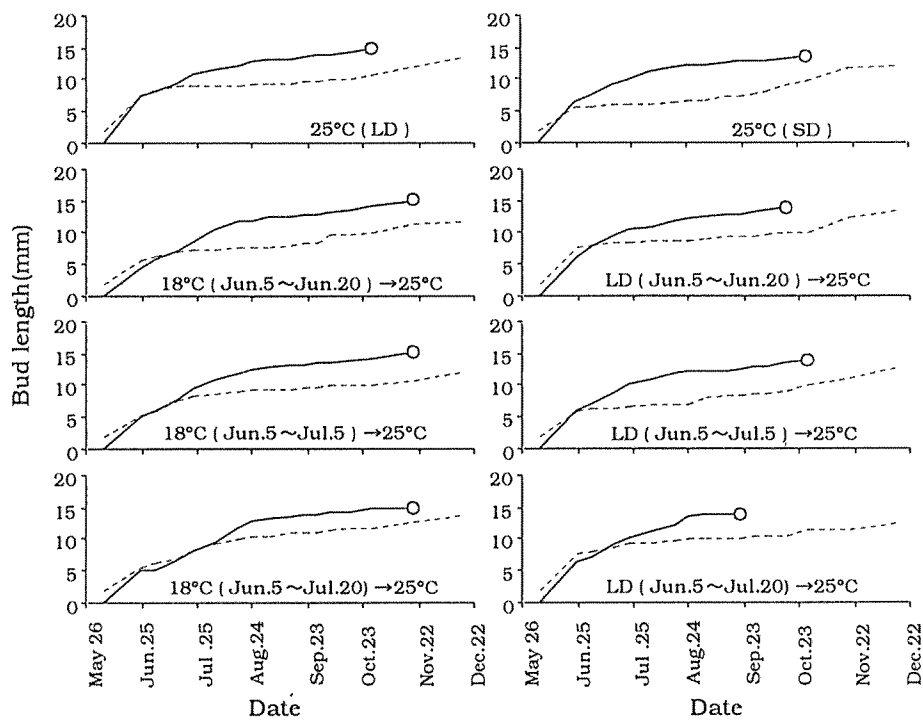


Fig. 2.7 25°C条件におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長経過

Growth of the flower buds (TFB-1) and terminal leaf buds of *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 25°C- constant.

—, Growth of the flower buds; ○, Abscission; ----, Growth of the terminal leaf buds

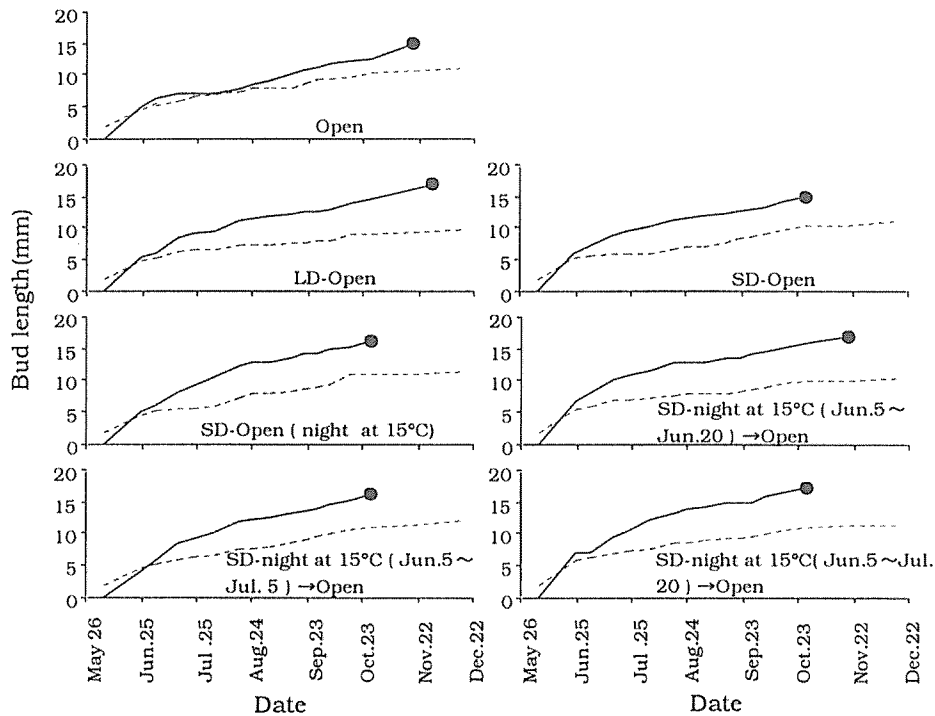


Fig. 2.8 野外におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長経過

Growth of the flower buds (TFB-1) and terminal leaf buds of *Camellia hiemalis* NAKAI grown in the open.

—, Growth of the flower buds; ●, Flowering; ----, Growth of the terminal leaf buds

特に、野外区では、葉芽と花芽の周期が、ほぼ重なる時期がみられた (Fig.2.12)。そこで、葉芽と花芽の週偏差の関係を検討したところ、正の相関関係 ($r=0.61$, $p \leq 0.01$) が認められた (Table-2.2)。

さらに、18℃に移される前の温度が異なっている、同じ温度条件での周期性は同調的であった (Fig.2.10~2.12)。

サザンカの葉芽と花芽の位置は近い、それぞれの成長は、エネルギーの生産とその分配の影響を受けられる。そこで、1週間あたりの日照時間、積算温度を x に、葉芽、花芽の1週間あたりの成長量、および、それぞれの成長の週偏差を y として回帰分析をおこなったが、日照時間の長短や、積算温度の大小が、葉芽、花芽の成長量や週偏差の周期性に影響を及ぼすという傾向は認められなかった。この関係は x を前の週の値としても同じになった。したがって、エネルギーの生産と

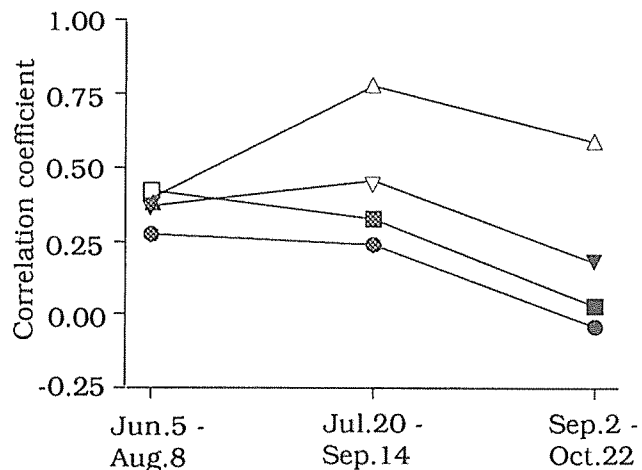


Fig. 2.9 育成温度の違いがサザンカの葉芽と花芽の成長量間の相関係数の変化に及ぼす影響

Effects of the temperature on the changes of the correlation coefficients between the growth of flower buds and the growth of leaf buds of *Camellia hiemalis* NAKAI.

○, 18°C; □, 25°C; △, Open; ▽, All of the treatments (closed, ns; dotted, $p \leq 0.05$; open, $p \leq 0.01$)

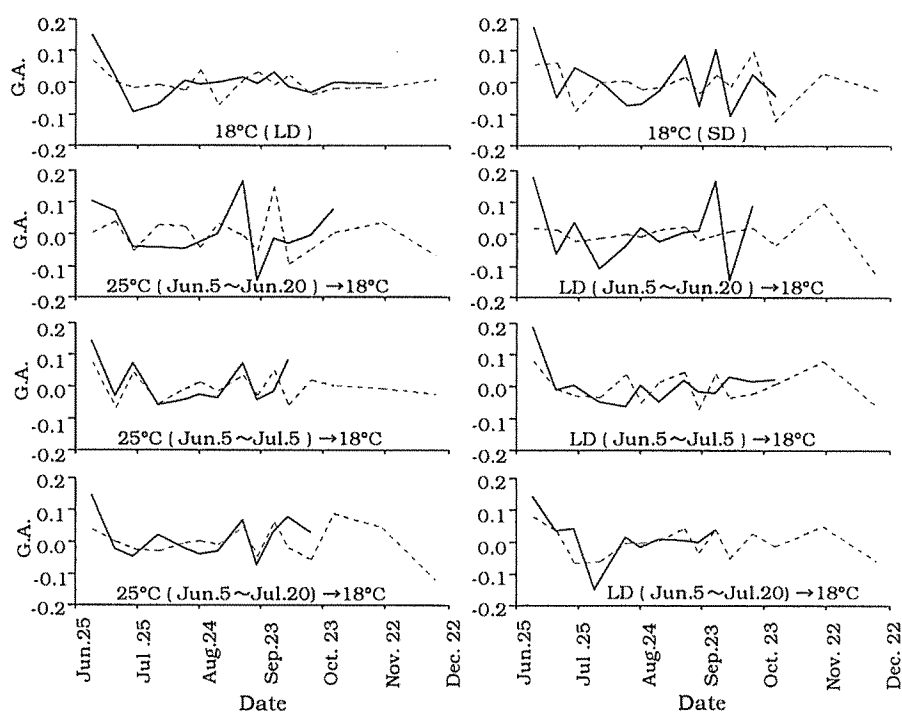


Fig. 2.10 18°C条件におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長量の週偏差(G. A.)の変化
Changes of correlation coefficients between the difference of leaf (LB, ---) and flower (FB, —) bud length of weekly increase of two successive weeks (G.A.) in *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 18°C- constant.

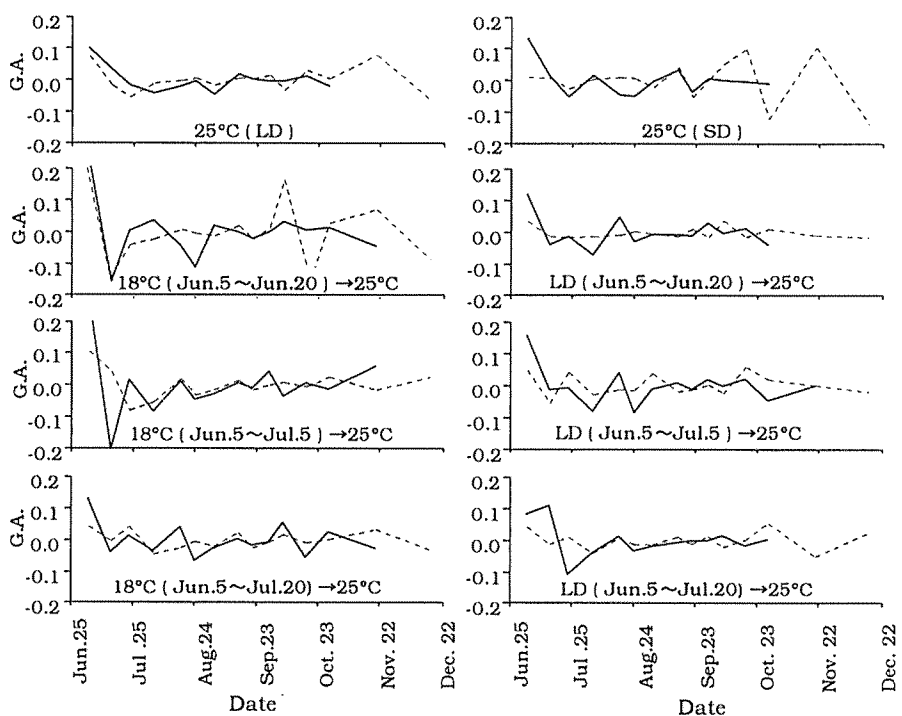


Fig. 2.11 25°C条件におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長量の週偏差(G. A.)の変化
Changes of correlation coefficients between the difference of leaf (LB, ---) and flower (FB, —) bud length of weekly increase of two successive weeks (G.A.) in *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 25°C- constant.

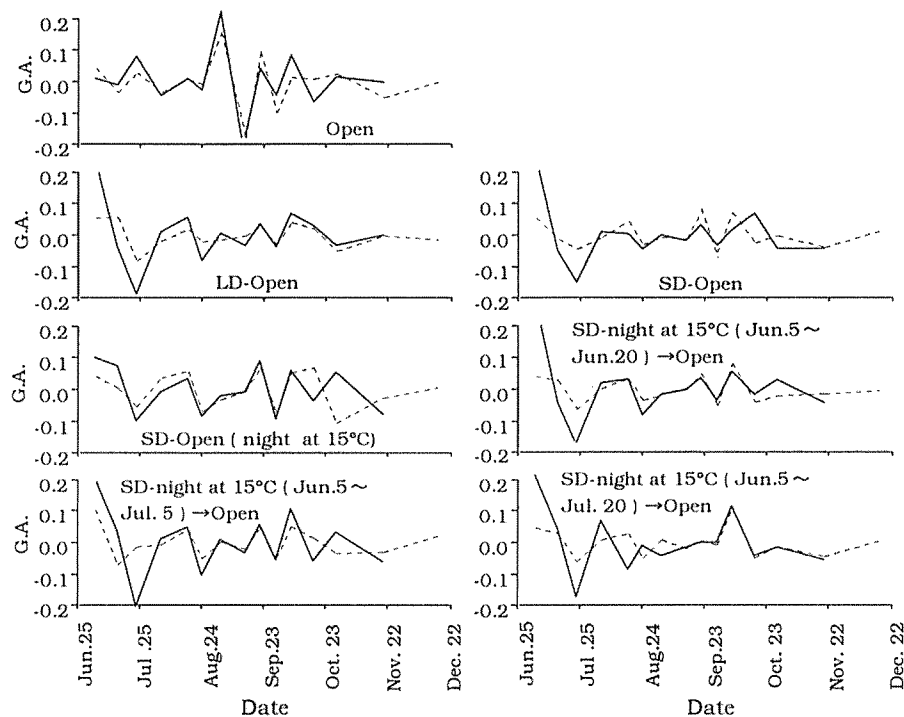


Fig. 2.12 野外条件におかれたサザンカの花芽と葉芽の伸長量の週偏差(G.A.)の変化
Changes of correlation coefficients between the difference of leaf (LB, ---) and flower (FB, —) bud length of weekly increase of two successive weeks (G.A.) in *Camellia hiemalis* NAKAI grown in the open.

消費の関係が葉芽と花芽の成長に影響するとは単純にはいえなかった。

そこで、葉芽と花芽の成長の週偏差について、比較する時期を1週間ずらし相関関係を検討した。この結果、葉芽、花芽の成長の週偏差は次の週の偏差と有意な負の相関関係にあり (Table-2.2), ある時期の成長の週偏差が大きくなると、次の週の偏差は小さくなるという傾向が認められた。さらに、葉芽あるいは花芽の成長の週偏差と、これに対応する花芽あるいは葉芽の次の週の偏差との関係を検討したところ、負の相関関係 ($r = -0.47, p \leq 0.01$) が認められた (Table-2.2)。

今回の実験においては、二次成長を示した頂芽 (土用芽) はみられなかったが、後述するように (第3および4章), サザンカでは土用芽の発生 (頂芽=葉芽の発育) と花芽の発育は拮抗的な関係にある。このことを考慮すると、葉芽と花芽は互いに拮抗しながら

Table-2.2 サザンカの葉芽と花芽の伸長量の週偏差の関係
Changes of correlation coefficients between the difference of leaf (LB) and flower (FB) bud length of weekly increase of two successive weeks in *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 18°C- constant.

				<i>r</i>
G.A. of LB	-	G.A. of FB		0.606*
(G.A. of FB	-	G.A. of LB)		
G.A. of LB	-	G.A. of next week of LB		-0.612*
G.A. of FB	-	G.A. of next week of FB		-0.470*
G.A. of LB	-	G.A. of next week of FB		-0.466*
(G.A. of FB	-	G.A. of next week of LB)		

*, $p \leq 0.01$

ΔG , Increase in the bud length per a week

G.A. = ΔG of a given week - ΔG of a preceding week

成長し、この関係がそれぞれの成長の週偏差に影響するまでには、1週間のずれのあることが明らかになった (Table-2.2)。

そこで、葉芽の発達、開花にどのような影響を及ぼすのかを検討するため、6月25日以降の15日間の葉芽の伸長量と開花日、開花率、雄ずい数、雌ずい長との間の相関係数を求め、その変化を調べた。なお、25℃区では開花しなかったため (Table-2.1)、また、野外区では開花日の早晚以外、開花率と花の形態には、処理間で差がみられなかった (Table-2.1)、18℃区の結果のみを対象とした。

初期の段階では、葉芽の成長量が大きくなると、開花率、雄ずい数、雌ずい長が増大する傾向が認められた (Fig.2.13)。その後、これらの相関係数は小さくなったが、7月下旬～8月上旬になると、相関係数は負となり ($p \leq 0.05$)、9月中旬には再び有意性は低下した (Fig.2.13)。したがって、夏期の葉芽の成長は花芽の発育に抑制的であったと考えられる。

サザンカの葉芽と花芽の成長に関する以上の結果から、花芽の成長に影響を及ぼす主因は、葉芽の成長速度の違いにあると考えられる (Table-2.2)。さらに、サザンカの葉芽と花芽は、周期性を示しながら成長するが、環境要因の違いに関わらず、この周期性は互いに同調的であった (Fig.2.10～2.12)。しかし、葉芽の成長の週偏差と、これに対応する花芽の次の週の偏差との間には、有意な負の相関関係が認められた (Table-2.2)。したがって、葉芽と花芽が周期的に成長した要因は、両者が相互に抑制しながら成長するためと考えられた。

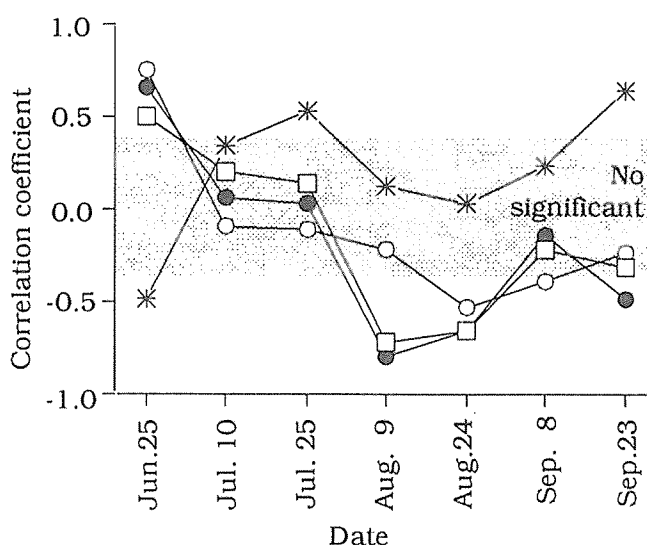


Fig.2.13 サザンカの葉芽の成長量と対応する花芽の開花日、花器の構造、ならびに開花率との相関係数の変化

Changes of the correlation coefficients between the leaf bud growth for 15days and flowering date (*), percentages (□), number of stamens (○) and pistil length (●) of *Camellia hiemalis* NAKAI.

第3章 開芽からの恒温条件がサザンカの開花ならびに土用芽の発生に及ぼす影響

ABSTRACT

Four years old plants of *Camellia hiemalis* NAKAI were grown at 25℃-constant on 18h photoperiod for 0, 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120 and 135 days from May 10 when plants started the spring flush, and then transferred to 18℃-constant on 18h photoperiod. The flowering percentages became higher with over 90 days treatments of 25℃.

In the other experiments, the plants were grown at 18℃-constant on 18h photoperiod

from May 10 and transferred to 25°C-constant on 18h photoperiod on May 24, June 9, June 24 and July 9. And then, they were returned to 18°C-constant on 18h photoperiod after the 25°C treatment for 15, 30, 45, 60 days. It was required for opening a lot of flower buds without abscission to subject to the condition at 25°C-constant on 18h photoperiod from early-July to early-August.

The flowering percentages had a highly positive relationship with the development of stamens and pistils, and they developed well when placed at 25°C-constant from Jul.9 to Aug.23.

The plants grown at 10°C-constant from May 10 formed no flower buds and 87.1% of terminal (leaf) buds sprouted (lammas shoot). Under the constant temperature conditions of 10°C, 18°C and 25°C, lammas shoots were observed at the leaf buds where no flower buds were formed.

3・1. はじめに

前章で、初夏以降の温度、日長が、サザンカの開花に及ぼす影響を検討し、①フラッシュ後に形成された花芽が発達するためには、7月から8月中旬に、少なくとも25～28°C以上の比較的高い温度の経過が必要であること、②この時期の低温条件は、生殖器官である雄ずいや雌ずいの発達を抑制し、このような花芽は18°C条件においても、開花せずに落下（枯損）すること、③25～28°Cの高温条件が8月下旬～10月中旬まで継続すると、大部分の花芽が落下すること、④この頃に高温条件下におかれた場合にも、落下せず開花する花芽も一部みられたが花弁は完全に展開しないこと、⑤花芽の内部形態が完成した11月下旬以後は、逆に高温条件下で開花が早くなること、そして、花芽の発育ステージの違いによって開花可能温度幅⁵⁶⁾が異なることなどを明らかにした。

また、第2章の実験では、フラッシュの終了後から6月初旬までは、自然の野外で管理された植物を対象に実験をおこなったが、本章では、実験の開始をフラッシュの時点までさかのぼり、サザンカが18°C, 25°C, および10°Cの恒温条件下でどのようなフェノロジーの変化を示すのかについて検討した。

3・2. 材料および方法

実験には、15cmビニールポットに鉢上げした他は前章と同じ方法で増殖、育成した4年生サザンカ（獅子頭）の苗を用いた。なお、実験開始時における供試材料の大きさは、平均樹高37.5cm, 平均樹幅28.9cm, 1992年以前に形成された枝の本数は15.3本であった。

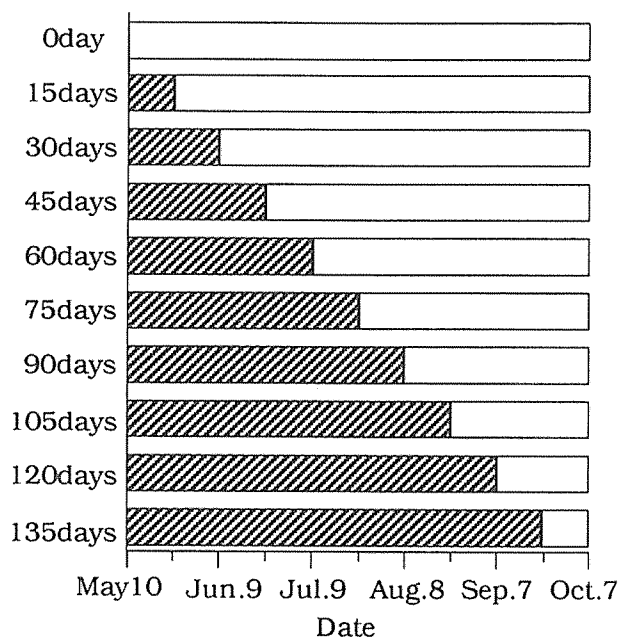


Fig. 3.1 実験3-1の処理スケジュール

The duration of the 18°C and 25°C (18h photoperiod) treatment in Experiment 3-1

▨, 25°C-treatment (25°C constant on 18h photoperiod) ;

□, 18°C-treatment (18°C constant on 18h photoperiod)

供試材料は1993年4月18日に津市の三重大学構内の圃場へ移し、フラッシュ開始直後の5月10日に、18時間日長で25℃恒温に調節された自然採光型のグロースチャンパー内へ搬入し、それぞれ0, 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120, および135日間おいた。この前処理の後、同じ18時間日長で18℃恒温のグロースチャンパー内に移した(実験3-1)(Fig. 3.1)。

また、他の供試植物を、5月10日に18℃条件に搬入し(前処理)、5月25日、6月9日、6月24日、7月9日に、18℃恒温から25℃恒温に移し、それぞれ15, 30, 45, および、60日間置いた後、再び18℃恒温に戻した。なお、7月9日からの処理区については、15日間の処理を中止した(実験3-2)(Fig. 3.2)。

さらに、他の供試植物を、フラッシュ後から、高温条件に遭遇させないで、5月10日から24時間日長で10℃恒温としたグロースチャンパー内で育成した(実験3-3)。

フラッシュの終了した5月下旬には、すべての新鞘の先端に、新たな頂芽が形成されたが、TFB-1, 2, 3およびLFB(Fig. 1.3)が肉眼によって観察された日を、それぞれの花芽の形成日として記録した。また、新鞘には、各個体における花芽の形成順に番号札を取り付けた。調査は、前年に伸長した枝の頂芽から伸長した新鞘のすべてについておこない、側芽からの新鞘は除外した。

その後は、それぞれの札にしたがって、新鞘別に、開花、または、花芽の枯損した日付などを記録した。また、開花がみられた場合には、花の形態(花弁数、雄ずいが癒合した花弁数、雄ずい数、雌ずい長)を測定し記録した。二次成長(土用芽)が観察された場合、その日付を記録し、開芽した順番にすべての土用芽に番号札を取り付けた。

供試個体の管理は手灌水で毎日朝夕におこない、施肥は処理の開始後の1993年5月18日に90日タイプのIB化成肥料(10-10-10)を施した。また、実験中、特に病害は発生しなかったが、害虫のみられた場合は、薬剤によらず手によって除去した。

3・3. 結果および考察

1) 18℃ならびに25℃恒温条件下における開花状況

観察はTFB, LFB(Fig. 1.3)に分けて記録したが、同一個体における花芽の総数はTFB-1の数との間に高い正の相関関係($r=0.90$, $p \leq 0.01$)が認められた。この結果、花芽はTFB-1を中心に形成されていたと判断し、ここでは、TFB-1の結果についてのみ示した。

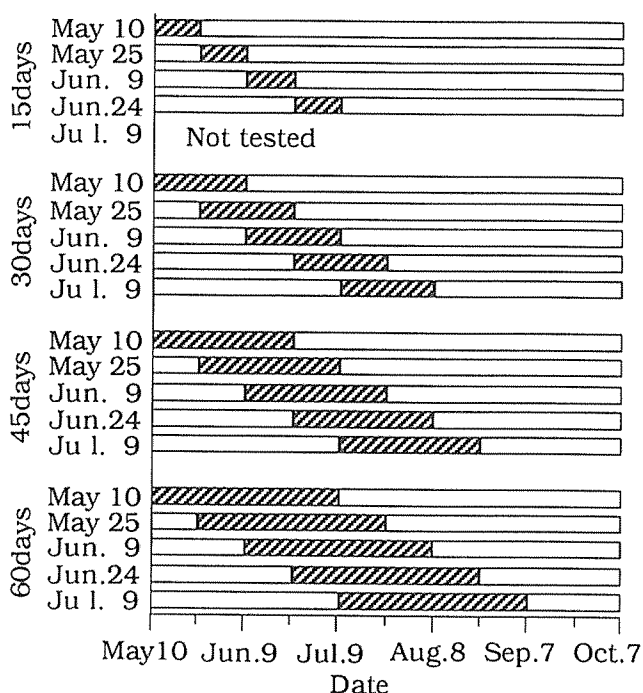


Fig. 3.2 実験3-2の処理スケジュール

The duration of the 18℃ and 25℃ (18h photoperiod) treatment in Experiment 3-2

▨, 25℃-treatment (25℃ constant on 18h photoperiod);

□, 18℃-treatment (18℃ constant on 18h photoperiod)

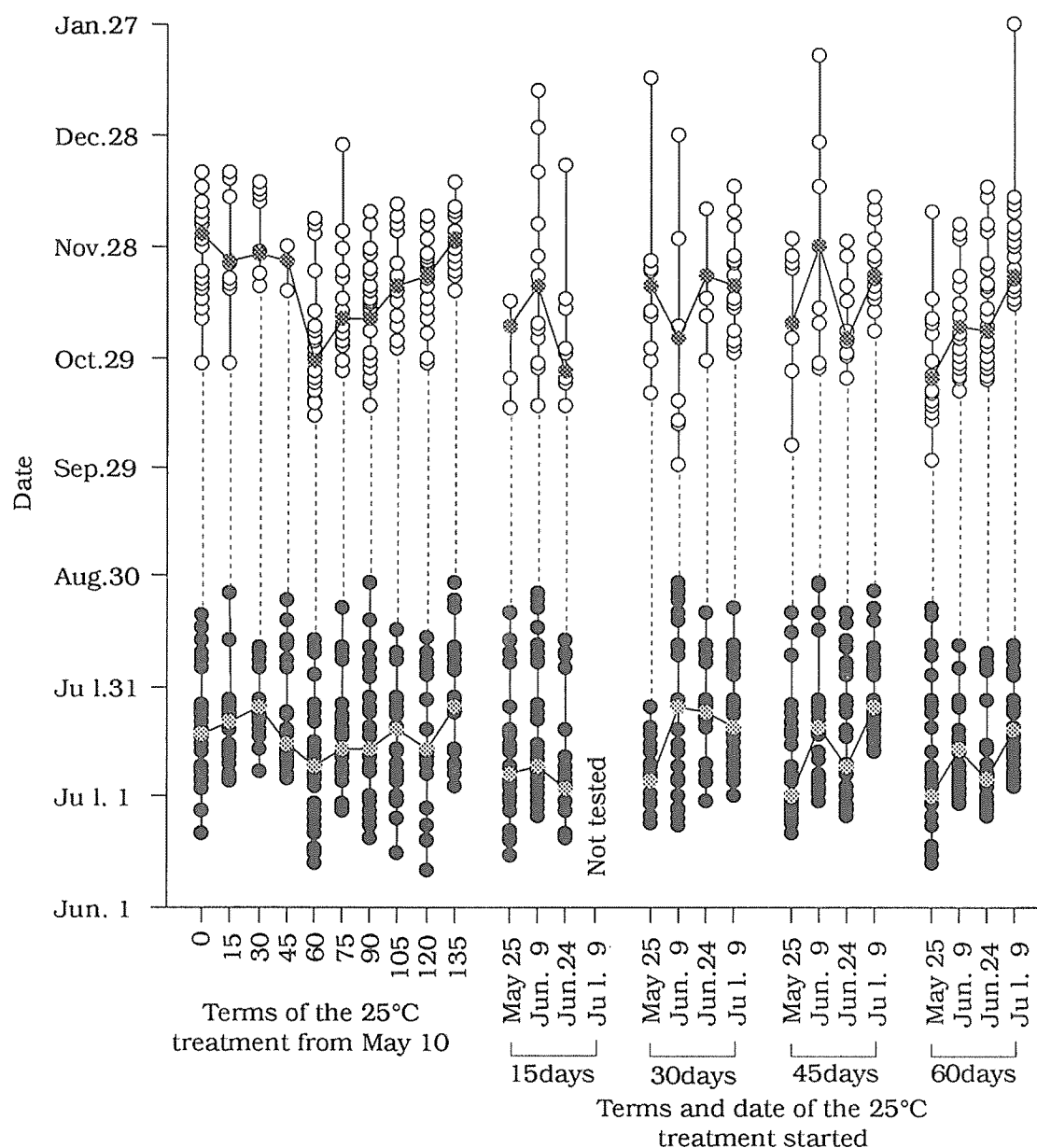


Fig. 3. 3 25°C恒温処理の期間と時期の違いが、18°C恒温条件下におかれたサザンカの花芽 (TFB-1) の形成期、開花期に及ぼす影響

Effects of the 25°C-treatment on the duration of flower buds (TFB-1) formation and flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI grown at 18°C-constant.

●, Flower buds formation (—●—, 50% of flower buds formation); ◐, Flowering (—◐—, 50% of flowering median)

TFB-1 は6月中旬から8月中旬にかけて形成された (Fig.3.3)。また、自然の野外 (対照区) におけるTFB-1の平均形成日は7月3日 (±6.2日) であったが、対照区よりも有意に早められた処理区はみられなかった (Fig.3.3には形成日の中央値を示した)。

5月10日～5月25日の期間、18°Cに置かれた処理区のTFB-1の形成日は、25°Cに置かれた処理区よりも有意に ($p \leq 0.05$) 早められた (Fig.3.3)。サザンカの花芽の形成は、高温一長日で促進されると

されているが^{1,5,20,28,52~55)}、本実験の結果を単純にみるとこの報告と矛盾している。しかし、後の第6章で述べるように、サザンカの休眠解除後の開芽プロセス^{41~44)}は、高温によって抑制される可能性がある。したがって、本実験における、5月10日からの25℃恒温処理は、開芽プロセスを遅らせたと推察できる。サザンカの花芽形成は、フラッシュの後にみられるため、25℃恒温処理による開芽プロセスの遅れは、花芽形成の遅れをもたらしたものと考えられる。

Fig.3.3には、TFB-1の開花日も示した。しかし、ほとんどの処理区において花芽の発達プロセス^{41~44)}が高温抑制される9月~10月までに^{7~9,12)}18℃に移動されたため、開花期と温度の関係を特定する傾向は認められなかった。

一方、TFB-1形成が早い処理区の開花は、おおよそほぼ平行して早くなった (Fig.3.3)。そこで、TFB-1の形成日と開花日の相関関係を検討したところ、いずれの処理区でも、相関係数 r は0.65以上 ($p \leq 0.05$) であった。

実験3-1におけるTFB-1の開花率をFig.3.4に示した。なお、開花率は、各個体のTFB-1の形成数に対する開花数の割合で示した。5月10日、すなわちフラッシュの時点からの処理で、開花率が50%以上に達するためには、25℃に90日間以上置く必要があった (Fig.3.4)。また、25℃で30日間の処理区の開花率は、個体間の差が大きく0~100%の範囲でばらついたが (Fig.3.4)、開花率が0%または100%になった個体は供試5個体中、それぞれ1個体ずつであった。さらに、開花率0%の個体は、15日間の処理区でも認められたが (Fig.3.4)、5個体中、1個体であった。

一方、5月10日から25℃を経過することなく、18℃に置かれた個体 (0日処理区) は、25℃に15~45日間おかれた個体よりも開花率が大となったが (Fig.3.4) (いずれも、 $p \leq 0.05$)、TFB-1の形成割合が100%であり、他の処理区よりも10%前後大きかった (いずれも、 $p \leq 0.05$) ためと考えられる。0日処理区におけるTFB-1の形成割合が大きくなった原因は不明であるが、フラッシュに関わる温度特性と思われるので、今後、明らかにしたい。

実験3-2におけるTFB-1の開花率はFig.3.5に示した。5月25日、6月9日、6月24日、7月9日に18℃から25℃に移すと、45日以下の処理では開花率が30%程度と低くなった (Fig.3.5)。また、60日の処理でも、移動時期が6月9日以降でないと、開花率が高められたとはいえなかった (Fig.3.5)。これは単に、25℃-60日間の効果によって開花率が大となるとはいえないことを示している。

6月9日からの60日後は8月8日に、また7月9日からの60日後は9月7日にあたる。この双方が重複する期間は7月9日~8月8日である。また、実験3-1で開花率が高くなったのは、少なくとも8

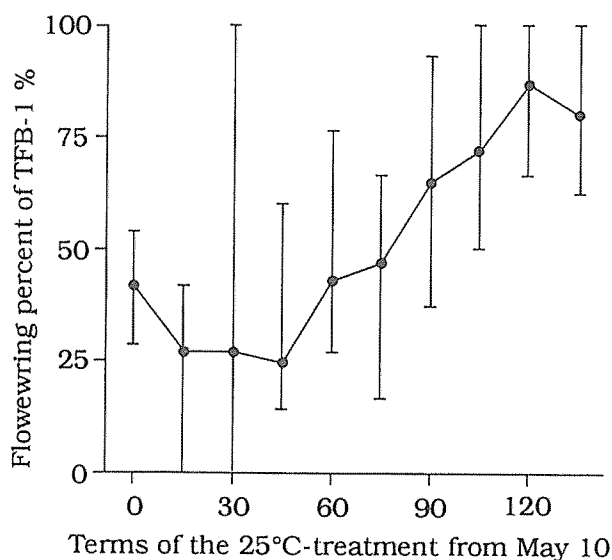


Fig. 3.4 5月10日からの25℃恒温の期間の違いが18℃恒温条件下で育成されたサザンカの開花率に及ぼす影響

Effect of terms of 25°C-constant on 18h photoperiod from May 10th on the flower buds formation (per all of the shoots) and flowring percentages per TFB-1 of *Camellia hiemalis* NAKAI growing at 18°C-constant on 18h photoperiod.

The vertical bars indicate the minimum to the maximum value at each treatment.

月8日まで25℃に置かれていた処理区であった (Fig.3.4)。さらに、実験2の7月9日から25℃-45日間の処理区では、7月24日までは25℃に置かれていたが、開花率は大とならなかった (Fig.3.5)。このことから、7月24日から8月8日までの期間、25℃を経過した処理区で開花率が大きくなったと判断した。

したがって、サザンカの開花率は、高温の経過期間の長短だけではなく、経過時期、経過する期間と時期の組み合わせによって変化すると考えられる。

2) 花の形態と経過温度の関係

第2章では、6月初旬以降の温度がサザンカの花の形態、特に、雄ずい、雌ずいの発達に及ぼす影響について検討した。本章では、さらに詳細な実験設定をおこない、種々の考えられる要因について因果関係を検討した。

まず、雄ずい数、雌ずい長のそれぞれを x とし、 y を TFB-1 の開花率に設定して回帰分析をおこなったところ、双方とも、 $p \leq 0.01$ で回帰直線式が得られた (Fig.3.6)。さらに、前者では $r = 0.83$ 、後者では $r = 0.84$ の相関係数を得た (Fig.3.6)。しかし、花卉数や、雄ずいが癒合した奇形花卉数と開花率との間には、有意な ($p \leq 0.05$) 相関関係は認められなかった (それぞれ、 $r = 0.34, 0.03$)。

この結果、サザンカの開花率は、第2章の結果と同様に、雄ずいや雌ずいの発達によって影響されることが明らかになった。次に、どのような条件下で、これら生殖器官が発達するのかを検討した。

第2章では、野外で育成されたサザンカを6月上旬に25℃に搬入し、15、30、および、45日後に18℃に移す実験をおこなった。この結果、25℃の期間が長くなるにしたがって、開花率が高くなり、雄ずい、雌ずいともに、より一層発達することを明らかにした。そして、この理由としては、この期間の積算温度による影響と考えた。しかし、開芽から6月までの温度の開花への影響については言及しなかった。

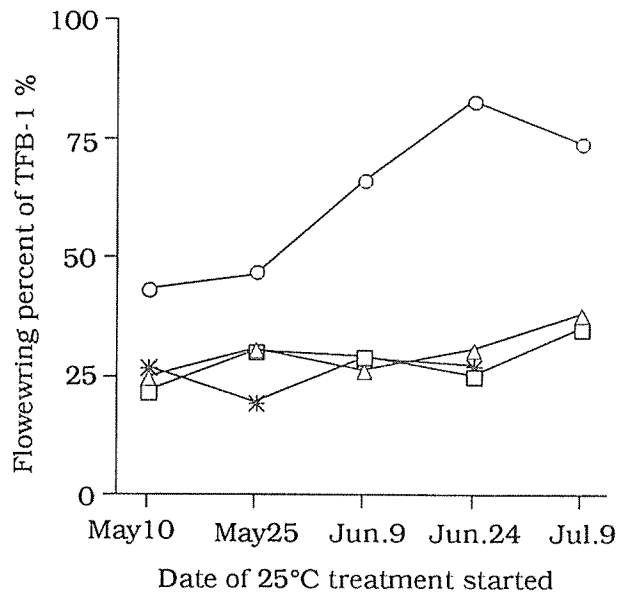


Fig. 3.5 図中の各日程から15、30、45、および60日間を25℃恒温で育成されたサザンカの18℃恒温条件下における開花率
Effect of terms and date of 25°C-treatment started on 18h photoperiod on the flowering percentages per TFB-1 of *Camellia hiemalis* NAKAI growing at 18°C-constant on 18h photoperiod.
*, 15days; □, 30days; △, 45days; ○, 60days

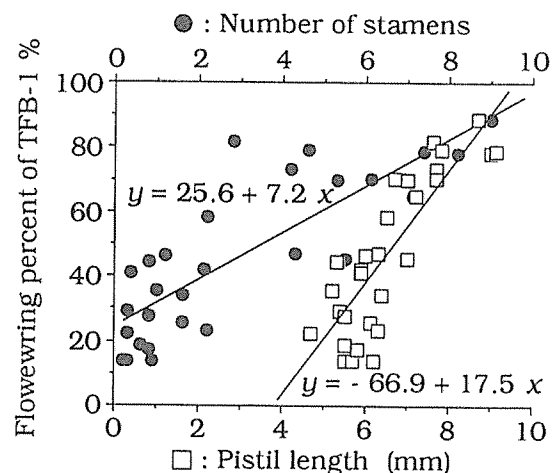


Fig. 3.6 雄ずい数、ならびに雌ずい長と開花率の関係

The linear regressions between the flowering percentages per TFB-1 and the number of stamens or the pistil length in *Camellia hiemalis* NAKAI.

Number of stamens : $r = 0.83, p \leq 0.01$

Pistil length : $r = 0.84, p \leq 0.01$

そこで本章では、積算温度の起算日をフラッシュの時点（実験開始）である5月10日からとし、9月7日まで、各15日間隔で設定した。積算する期間は、各起算日から15日間とし、積算温度と花の形態（雄ずい数、雌ずい長）の相関係数を求めた。

雄ずい数、雌ずい長ともに6月24日以前を起算日とすると、相関係数 r は低かった（Fig.3.7）。また、双方とも、7月9日と7月24日を起算日としたときにピークがみられたが、その後、相関係数は徐々に低下した（Fig.3.7）。したがって、7月中旬から8月中旬までの積算温度が生殖器官の発達に強く影響することが明らかになった。

本実験では、TFB-1の形成期は6月下旬以降であったが（Fig.3.7）、形成期以前の温度が花芽の発達に影響しないことは矛盾しない。また、本実験は、フラッシュ以降、恒温条件下で育成されたものであり、自然の状態でのステージの推移については単純には適用できない。

しかし、初夏の高温が生殖器官の発達を促し、開花率も増大（花の絶対数の増加）させるということは十分に考えられる。

3) 10°Cにおける土用芽の発生

サザンカは、フラッシュ後に冬芽を形成し、その後はポプラのように連続成長しないので、成長型としては、マツ（コナラ）型^{37,41)}に属すると考えられる。このタイプの樹木は生理的な状態と外部環境の関連によって、二次成長、すなわち土用芽を発生させることがある^{40,41)}。

本実験においても、土用芽となって開芽、伸長する頂芽がみられたが、土用芽の発生割合は、18°C恒温と25°C恒温を組み合わせた、実験3-1、3-2のいずれの処理区でも5%未満であった（Fig.3.8）。しかし、フラッシュ直後の5月10日から10°C恒温のグロースチャンバーに移した（実験3-3）個体の土用芽の発生割合は、87.1±9.7%と、他のすべての処理区よりも有意に大

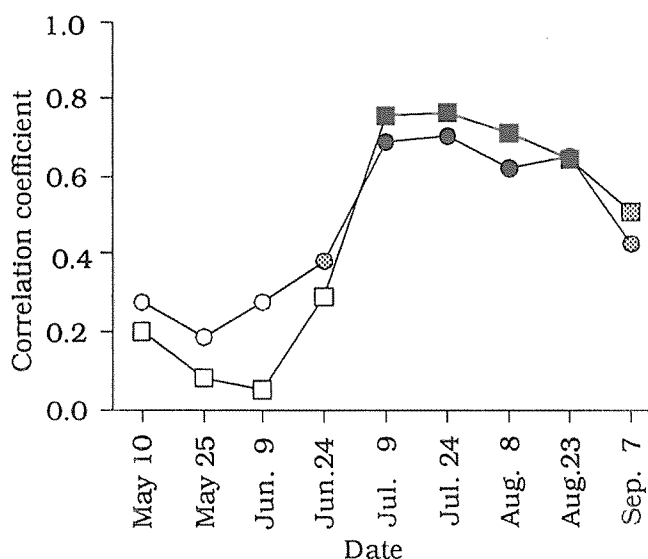


Fig. 3.7 図中の各日程から15日間の積算温度と雄ずい数、雌ずい長の相関係数の変化

Changes of the correlation coefficients between the 15days temperature summation from each date and number of stamens or the pistil length of *Camellia hiemalis* NAKAI.

●, Number of stamen; ■, Pistil length (open, ns; dotted, $p \leq 0.05$; closed, $p \leq 0.01$)

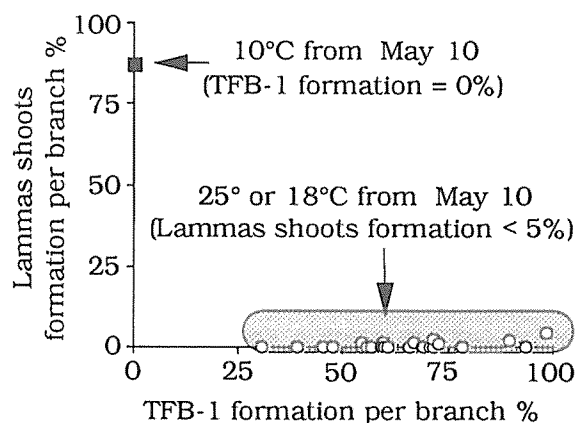


Fig. 3.8 花芽（TFB-1）の形成割合と土用芽の発生割合の関係

The relations between the TFB-1 formation per branch and lammas shoots formation per branch of *Camellia hiemalis* NAKAI.

■, 10°C; ○, All of Experiment 3-1 and 3-2 treatments (over 18°C)

であった ($p \leq 0.01$) (Fig.3.8)。また、この10℃恒温区において、花芽はまったく形成されなかった (Fig.3.8)。

また、本実験においては、土用芽の発生は温度条件に関わらず、TFB、LFBともに形成されなかった頂芽においてのみ観察された。しかし、TFBの形成されなかった頂芽はすべて土用芽になった訳ではなかったが、花芽が形成されなかったという植物の生理的な状態は、土用芽の発生に何らかの影響を及ぼすものと推察された。

第4章 肥培状況の違いがサザンカの花芽の形成、土用芽の発生ならびに開花に及ぼす影響

ABSTRACT

Three years old plants of *Camellia hiemalis* NAKAI were grown in the green house from Mar.18 to Apr.18 to force the leaf bud sprouting. On May 8 immediately after the spring flush, the plants were given 0 and 20g IB-fertilizer (10-10-10, 90days-type) per a plant (pot). On May 12, Jun.11 and Jul.11, the plants were transferred from the natural open to the growth chambers at 18℃ or 25℃-constant or to LD (in the open) on 18h photoperiod. The time of flower buds formation under 25℃ and LD treatment became earlier comparing with those at 18℃ and in the open.

The number of flower buds on a shoot and the percentages of lammas shoots formation were promoted by the fertilizer application. Lammas shoots elongated from the terminal buds without flower bud (A), with a flower bud which could not develop after the formation (B), and with a flower bud which abscised before the lammas shoot elongation (C). But the terminal buds which bearing flower buds on the same branch did not sprout.

And the flowering percentages of TFB-1 became lower with fertilizer application than those without fertilizer application, especially when held at 18℃-constant after the transferring on Jul.11 or later. The flowering percentages showed a negative relationship with the percentages of lammas shoots elongation.

4・1. はじめに

前章までの実験では、春期の開芽以降の温度および日長条件を調節し、サザンカの季節変化について検討した。そして、①フラッシュ後に形成された花芽が発達するためには、7月から8月中旬に、少なくとも25～28℃の高温を経過する必要があること、②この時期の低温条件は生殖器官である雄ずいや雌ずいなどの発達を抑制し、花芽は18℃においても、開花せずに落下（枯損）すること、しかし、③25～28℃の高温条件が8月下旬～10月中旬まで継続すると、ほとんどの花芽が落下すること、④8月下旬～11月中旬までの高温条件によっても、落下せず開花する花芽も少数はみられたが、花は完全に展開せず半開きの状態となること、⑤花器が外部形態的に完成した11月中旬以後は、逆に高温条件下で開花が早

くなること、⑥花芽の発育ステージがすすむにしたがって開花可能温度幅が高温域に拡大していくことなどを明らかにした。

すなわち、三重県付近の自然の野外の条件では、10月中旬までの開花可能温度⁵⁶⁾は18℃付近にあり、この時期の平均気温は18℃よりも高温であるために、開花プロセス^{41)~44)}が進行せずに開花できない。その後、花芽の発達が進むにしたがって、開花可能温度幅⁵⁶⁾は高温域にまで拡大され開花促進温度は上昇するが、野外の気温は低下するため、開花促進温度との差は拡大し、開花プロセスはよりゆっくりと進むことになる。このためにサザンカの開花は秋以降にまで遅れると考えられる。

一方、花芽だけについてみると、10℃の長日条件下では花芽が形成されないが、18℃では短日条件下でも花芽が形成されることを確認した。

また、一部では土用芽となる頂芽もみられたが、これら土用芽は、花芽を着生しない頂芽の二次成長によるもので、また、花芽をまったく形成しなかった10℃では、頂芽の87%以上は土用芽となった。この結果から、サザンカの開花プロセスと開芽プロセスは拮抗的な関係にあるのではないかと考えたが、詳細な議論は残されたままであった。

本章では、いくつかの樹種で土用芽の発生しやすいとされている、早春の加温によって開芽期を早め、また生育期間を延長し、さらに施肥をおこない^{40,41)}、サザンカの土用芽の発生と花芽の形成との関係について検討した。

4・2．材料および方法

実験には、第2章の材料と同じ方法で増殖、育成した3年生サザンカ（獅子頭）の苗を用いた。供試材料は、1993年3月18日に無加温ビニールハウスへ搬入し、開芽直前の4月18日に津市の三重大学構内の自然の圃場へ移した。5月8日には、全体の半数の個体に、肥効90日タイプのIB化成肥料（10-10-10）を1ポット当たり20g施し（施肥区）、残りの個体には施肥をおこなわなかった（無施肥区）。なお、供試個体の平均開芽日は4月24日であった。

施肥区、無施肥区とも、フラッシュ終了後の5月12日から9月9日まで、30日おきに、圃場から18時間日長で18℃恒温、または25℃恒温に調節された2基の自然採光型のグロースチャンバー内に移した。さらに、他の個体を、18時間日長の圃場（以下では、野外-LDとする）へ移した。また、温度、日長ともに自然条件の対照区も設けた。

実験は、合計で32処理区であったが、供試個体数は各処理区とも5個体とした（計160個体）。なお、フラッシュ前の実験開始時における供試個体の大きさは、平均の樹高25.8cm、樹幅19.2cm、前年に形成された枝の本数は12.1本であった。

供試材料のフラッシュの開始は、温室から野外への搬出時期の前後であったが、4月下旬にはすべての新梢の先端に頂芽が形成された。その後、TFB-1、2、3およびLFB（Fig.1.3）が肉眼で観察されたとき、逐次、新梢別に花芽の形成日を記録した。また、新梢には、各個体におけるTFBの形成順にしたがって、番号札を取り付けた。なお、調査は、前年に形成された枝の頂芽から伸長した新梢のすべてについてのみおこない、側芽からの新梢は除外した。

その後、各新梢ごとに、開花、または花芽の枯損した日付を記録した。一方、二次成長、すなわち土用芽の観察された場合には、その日付を記録し、開芽した順番にしたがって、すべての土用芽に番号札をとりつけた。また、開花がみられたときは、開花日の他、花弁数、雄ずいが癒合した奇形な花弁数、

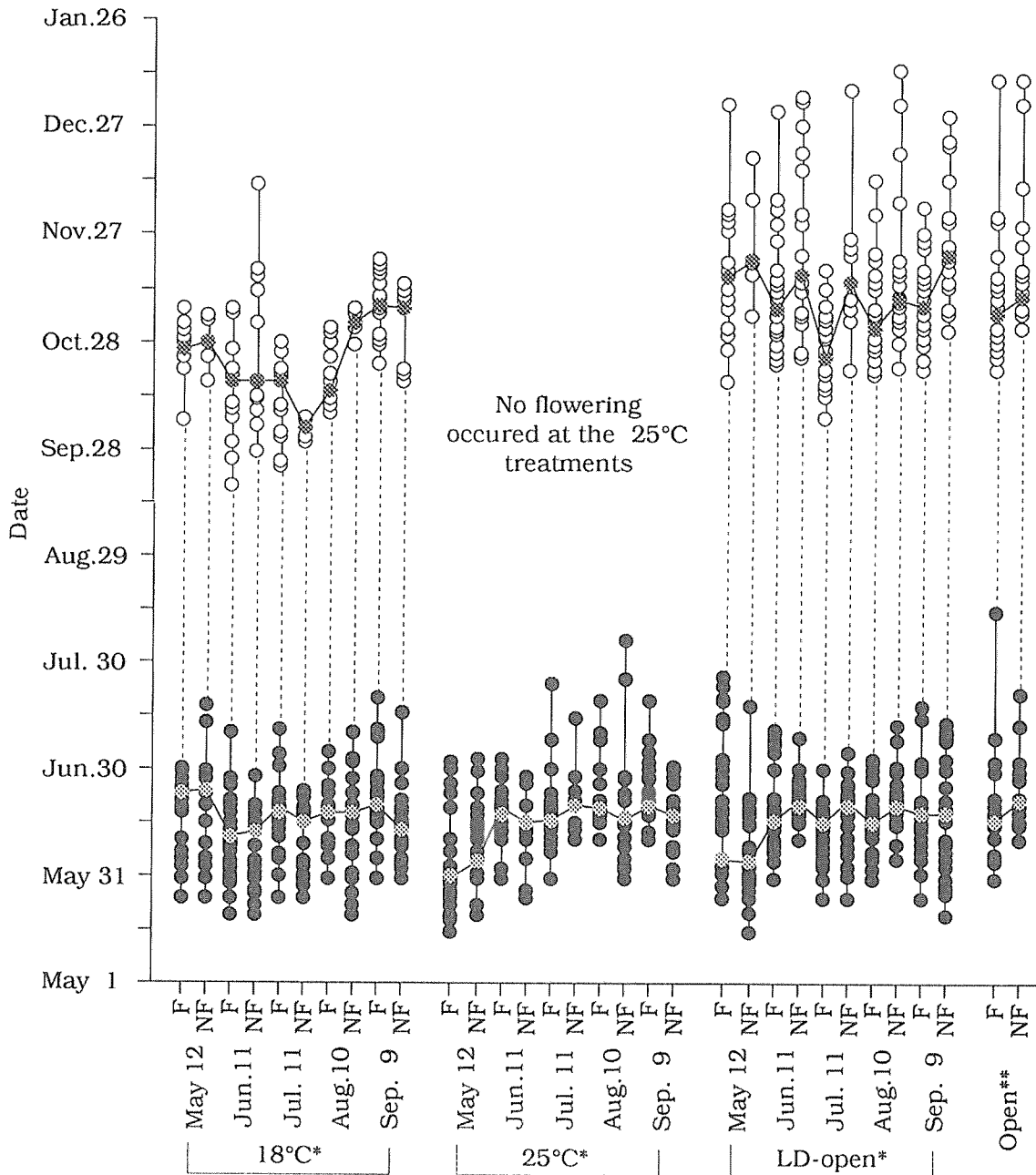


Fig. 4.1 温度、日長、および肥培状況の違いが、サザンカの花芽 (TFB-1) の形成期、開花期に及ぼす影響

Effects of temperature, photoperiod and the fertilizer application on the duration of flower buds (TFB-1) formation and flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI.

●, Flower buds formation (●, 50% of flower buds formation); ○, Flowering (○, 50% of flowering median); *, 18°C or 25°C-constant and in the open on 18h photoperiod; F, Fertilizer application; NF, No fertilizer application

雄ずい数ならびに雌ずい長を測定した。

供試個体には毎日朝夕に灌水をおこない、実験器官中、特に病害は発生しなかったが、害虫のみられた場合は、薬剤などによらず、手によって除去した。

4・3. 結果および考察

1) 花芽の形成期

野外の自然条件下において、TFB-1は6月初旬から観察され始め (Fig.4.1), TFB-1形成の平均日は施肥区で6月22日, 無施肥区では6月19日であった (Fig.4.1)。なお, 3月18日にビニールハウスへの搬入をおこなわなかった個体の平均開芽日は, 5月10日 (搬入した個体との差は17日間) であり, TFB-1形成の平均日は7月3日 (無施肥-LD区との差は14日間) であった。

一方, 5月12日に, 25℃や野外-LDに移動した処理区のTFB-1の形成日は対照区や18℃に搬入した処理区よりも早められ (Fig.4.1), このことは t 検定によっても確認された ($p \leq 0.05$)。この結果, サザンカの花芽の分化が, 高温, 長日によって促進されることは明白となった。なお, いずれの処理区でも遅くとも6月11日まではTFB-1の形成は開始している (Fig.4.2), 6月11日以降の移動処理はTFB-1の形成に直接影響を与えるものではなかった。

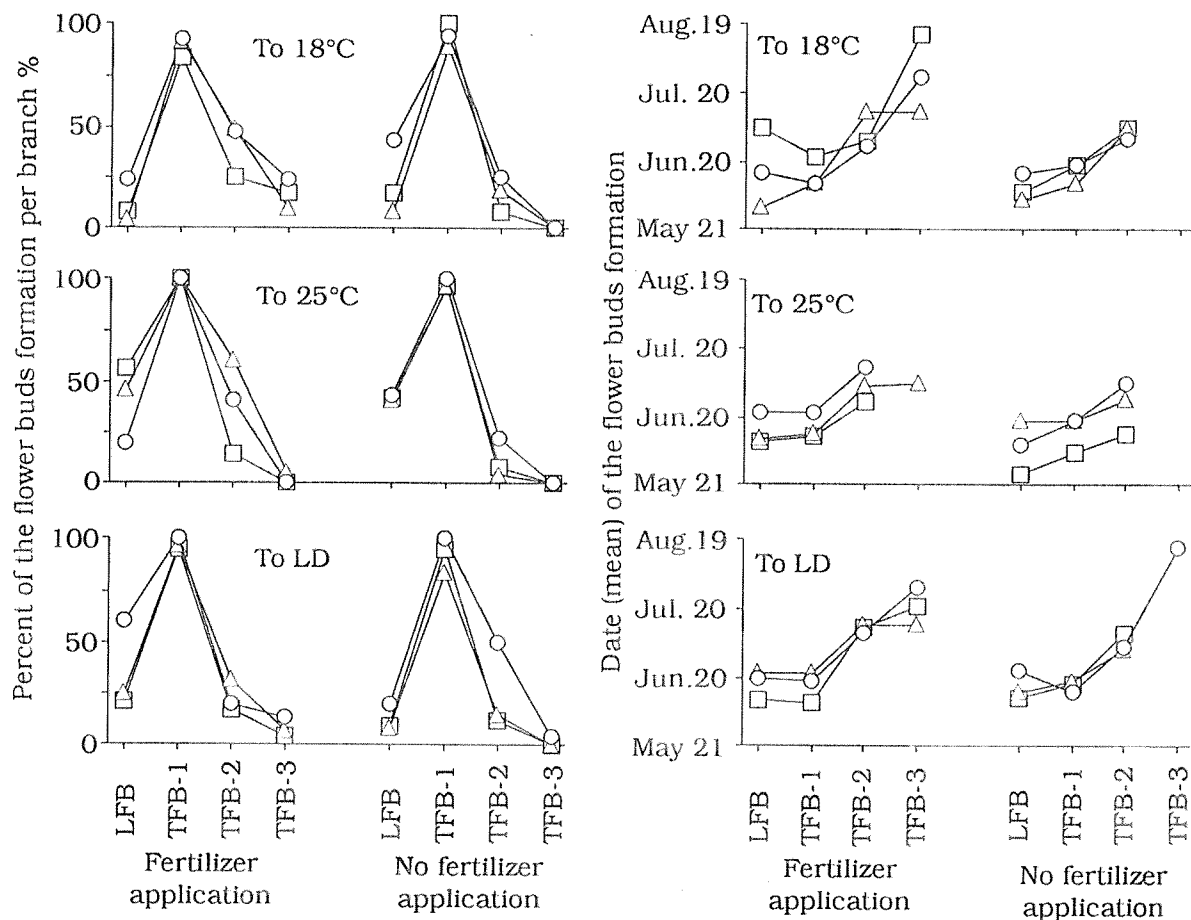


Fig. 4.2 自然の野外から18℃, 25℃, および野外-LD (いずれも18時間日長) へ移した時期と施肥の有無が, サザンカの花芽形成割合と花芽形成期に及ぼす影響

Effect of the periods which transferred from natural open to the 18℃, 25℃ or LD-open on 18h photoperiod and the fertilizer application on the percent and the date of the flower buds formation of *Camellia hiemalis* NAKAI.

□, May 12; △, Jun. 11; ○, Jul. 11

TFB-2の形成日は、同じ条件下ではTFB-1の形成日より遅れ ($p \leq 0.05$) (Fig.4.2), TFB-3形成以降に分化する花芽数は少なく、形成日についてTFB-2との間に有意な差が認められなかったが、平均形成日は2週間程度は遅くなった (Fig.4.2)。肉眼で確認できるLFBの形成期は、TFB-1よりも若干早められる傾向がみられた (Fig.4.2) ($p \leq 0.05$)。

また、本実験では、3月18日から4月18日までの30日間をビニールハウスで育成し、その後は、18時間日長の処理を中心として検討したものであるが、TFBとLFBについては、明らかに頂芽と側芽の関係にあるので (Fig.1.3), 解剖学的な分化時期の問題を含め、今後は頂芽優勢の観点からも検討する必要がある。

2) 花芽の形成割合

TFB-1は、処理区の違いに関わらず80%以上の新梢で形成されたが (Fig.4.2), 処理区間での温度条件や施肥による影響に一定の傾向は認められなかった。TFB-2の形成割合についても、温度条件による特定の傾向は認められなかったが、温度および日長条件が同じ場合、施肥区のTFB-2の形成割合の方が無施肥区よりも有意に大きくなった (Fig.4.2) ($p \leq 0.05$)。TFB-3は、無施肥区においてほとんど形成されなかった (Fig.4.2)。また、施肥区では、18℃に移動すると、TFB-3を上回る多数の花芽が形成される個体が出現したものの、施肥との関係は明らかではなかった (Fig.4.2)。

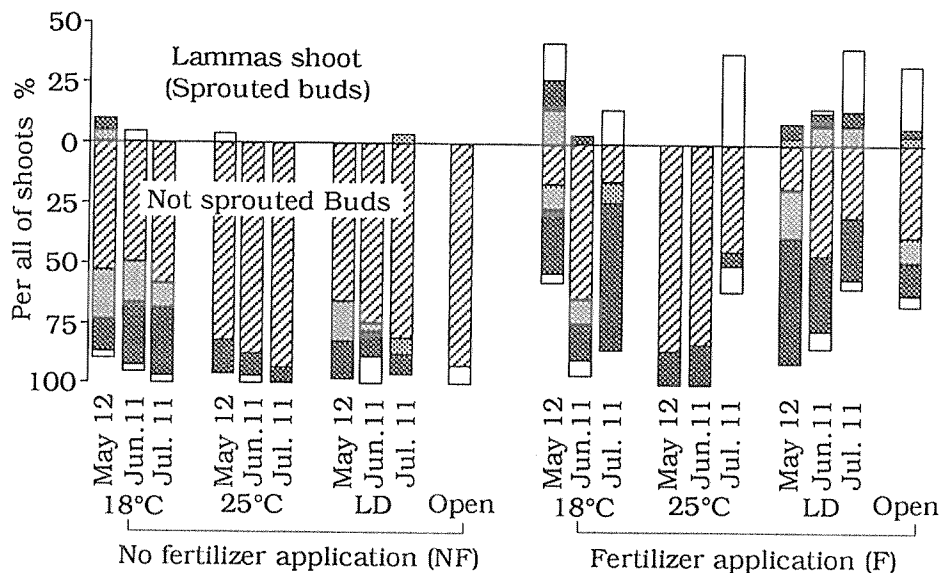


Fig. 4.3 温度、日長、および肥培状況の違いがサザンカの土用芽の発生に及ぼす影響

Effect of temperature, photoperiod and fertilizer application on the elongation of the lammas shoots of *Camellia hiemalis* NAKAI.

The plants were transferred from natural open to the growth chambers (18°C, 25°C-constant) or to the open on 18h photoperiod on May12, Jun. 11 and Jul.11 (Results on late-September are shown).

Lammas shoots elongated from the terminal buds without flower bud (□), with flower buds which did not develop after the formation (▨), and with flower buds which abscised before the lammas shoot elongation (▧). But the terminal buds bearing flower buds on the same shoot (▩) did not sprout.

一方、処理条件との関係を見無視した場合、TFB-2とLFBの形成割合との間には、弱い負の相関関係 ($r = -0.25$, $p \leq 0.05$, $n = 160$) が認められた。さらに、TFB-3とLFBとの形成割合の間にも、弱い負の相関関係 ($r = -0.22$, $p \leq 0.05$, $n = 160$) が認められた。また、新軸1本あたりに形成されたTFB-2とTFB-3の数の和は、無施肥区よりも有意に ($p \leq 0.01$) 大となった。この関係は、さらにLFBを加えた値についても同じ傾向となったが、有意性は低下した ($p \leq 0.05$)。

したがって、施肥によって、個体あたりの花芽形成数は増加したが、増加分は、TFB-1よりも遅く形成されるTFB-2形成以降に形成されたTFBが中心であった。このように、肥料を施すと、花芽形成期間が長くなったが、施肥によって増加した花芽の大半は開花するまでに落下した。なお、開花状況については、後述する。

3) 土用芽の発生

前章に引き続き、本実験でも土用芽となって二次成長する頂芽が観察された (Fig. 4.3)。特に、施肥区では土用芽の発生割合が大きかったが標準偏差も大きく、このことは無施肥区でも同様であった。したがって、サザンカの土用芽の発生は個体間差の大きい現象と思われる。なお、8月10日以降には土用芽が観察されなかったので、Fig. 4.3には7月11日までに移動した処理区の結果を示した。

温度ならびに日長条件の違いを見無視しプールした場合、施肥区の土用芽の発生割合は、無施肥区よりも有意に ($p \leq 0.05$) 大となった。また、本実験の施肥区では、前章での実験で得られた、野外、18℃、25℃条件下における土用芽の発生割合の5%未満より

は明らかに大となった (Fig. 4.3)。畑野らは、ヨーロッパトウヒ *Picea abies* (L.) KARST. では、窒素肥料の多施によって土用芽の発生が増加すると報告している⁷⁾。サザンカとヨーロッパトウヒを単純には比較できないが、サザンカの場合も、施肥によって土用芽の発生が促進されたものと思われる。

一方、3月18日からの加温の影響も検討する必要がある。永田、櫛田ら⁴⁰⁾は、アカマツの土用芽の発生メカニズムを検討し、早春の加温処理によって一次成長（フラッシュ）を早期に終了させると、土用芽が発生しやすくなることを明らかにした。しかし、本実験の施肥区、無施肥区では、個体間差が大きく、3月18日からの加温処理によってサザンカの土用芽の発生割合がアカマツと同じように大きくなったかどうか断定することはできなかった。

また、これまでの実験で、TFBもLFBも形成されず頂芽が二次成長する現象が観察された。本実験では、さらに、形成されたTFBが、①その後ほとんど成長しなかった場合や、②形成後に落下した場合に、一部の頂芽は土用芽となった (Fig. 4.3)。しかし、TFBが成長を続けている状態で土用芽とな

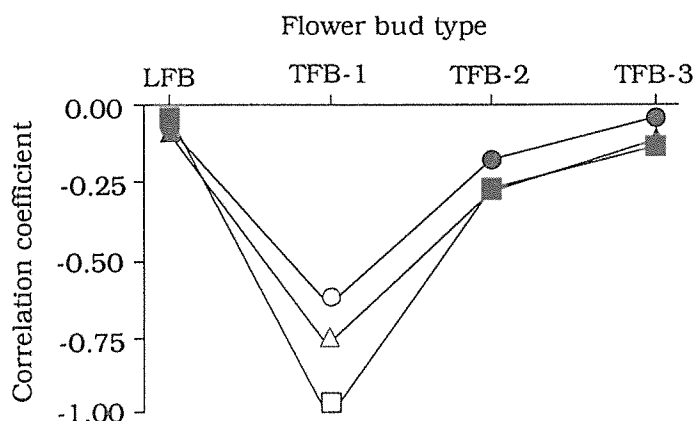


Fig. 4.4 温度の違いがサザンカの土用芽の発生割合と花芽の形成割合の相関関係に及ぼす影響
Effects of the temperature on the relationships between percentages of lammas shoots and flower buds formation in *Camellia hiemalis* NAKAI.
○, 18℃ ; □, 25℃ ; △, LD open (open, $p \leq 0.05$; closed, Not significant)

る頂芽は観察されなかった (Fig.4.3)。なお, TFBもLFBも形成されなかった頂芽, TFBが成長しなかった頂芽, およびTFBが落下した頂芽のそれらすべてが土用芽になった訳ではなかったが (Fig.4.3), 発達中の花芽と土用芽は, 同じ新軸上に同時的には存在しないと考えられた。

また, 施肥区についてみると, 早期に25℃, 野外-LDへ移した区における土用芽の発生割合は18℃区よりも小さくなった (Fig.4.3)。この結果は, Fig.4.2でみた花芽の形成における温度特性と逆の特性といえる。そこで, 土用芽の発生割合と花芽の形成割合の相関関係を温度条件別に検討したところ, いずれの条件下においても, 土用芽の発生はTFB-1の形成を抑制する傾向が認められた (Fig.4.4)。さらに, 他のタイプの花芽についても相関係数は小さいもののその符合は負であった。

このように, 土用芽の発生した枝, 頂芽の形態的な特徴だけでなく, 花芽の形成をみても, 土用芽の発生と花芽の発達は拮抗的な関係にあることが認められた。

4) 開花状況

全開花数とTFB-1の開花数の間には $r=0.91$ ($p\leq 0.01$) の高い相関関係が認められ, 開花はTFB-1が中心であったと判断された。そして, TFB-1の開花は, 野外-LD区よりも18℃区で早く, 25℃区では開花がみられなかった (Fig.4.1)。この傾向は, これまでの章で示した結果と一致しており, サザンカの開花プロセスが高温条件下で抑制されるということは本章でも確認された。また, 7月11日以降に18℃に移した3処理区では, 施肥によって開花率が低下した (Fig.4.5)。野外-LD区でも施肥によって開花率の低下傾向がみられた (Fig.4.5)。したがって, 施肥によって, 分化する花芽数は増加するが, 開花数は減少するといえる。

前章で, 花芽の落下は, 生殖器官の未熟な場合に多いことを示したが, 施肥によって雄ずい数の減少, 雌ずい長の縮小はみられず, むしろ, 僅かではあるが, 施肥によって生殖器官は発達したと判断でき, 開花率の低くなった7月11日以降に18℃に移した3処理区の雄ずい長は, 5月, 6月の2処理区よりも大となった (Fig.4.6)。この結果から, 施肥区におけるTFB-1の落下は, 生殖器官の発達以外の要因によるものと考えられる。

前項でも示したように, 施肥区では, 土用芽の発生割合が大きくなったが (Fig.4.3), 開花率は無施肥区よりも低くなった (Fig.4.5)。そこで, TFB-1の開花率と土用芽の発生割合の関係について検討したところ, $r=-0.53$ ($p\leq 0.05$) の有意な負の相関関係が認められた (Fig.4.7)。このことは, 土用芽の発生割合が大きくなるにしたがってTFB-1の落下割合も大きくなることを示唆しており, 施肥区では, 葉芽の発達プロセスが進みやすく, このために花芽の発育プロセスは緩慢となり, 花芽は落下したと思われる。

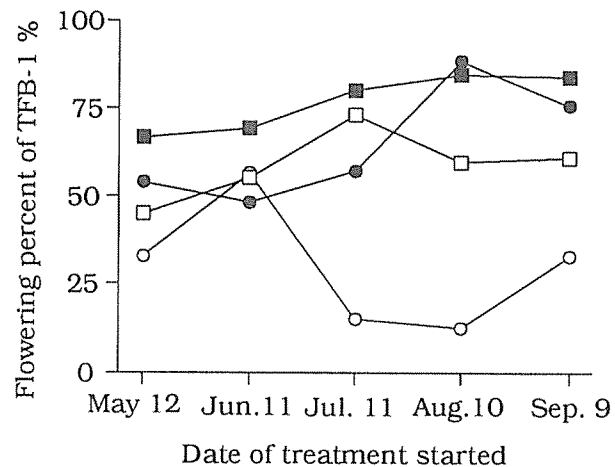


Fig. 4.5 温度, 日長, および肥培状況の違いがサザンカの開花割合 (TFB-1) に及ぼす影響
Effects of temperature, photoperiod and the fertilizer application on the flowering percent of TFB-1 in *Camellia hiemalis* NAKAI.
○, 18°C-Fertilizer application ; ●, 18°C-No fertilizer application ; □, LD-Fertilizer application ; ■, LD-No fertilizer application

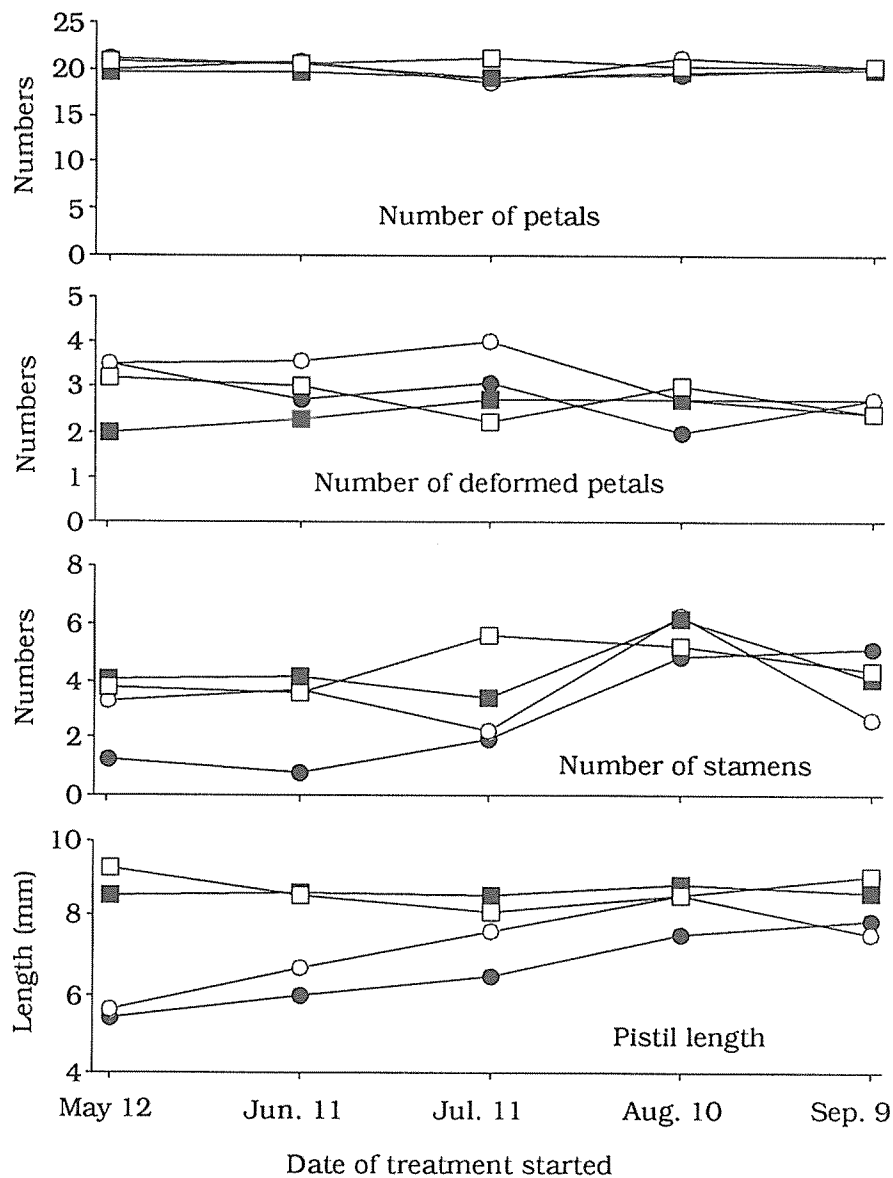


Fig. 4.6 温度, 日長, および肥培状況の違いがサザンカの花の形態に及ぼす影響

Effects of temperature, photoperiod and the fertilizer application on the flower organs in *Camellia hiemalis* NAKAI.

○, 18°C - Fertilizer application ; ●, 18°C - No fertilizer application ;
□, LD - Fertilizer application ; ■, LD - No fertilizer application

以上の結果, サザンカを多施肥条件下で育成すると土用芽の発生割合が大きくなるが, TFB-1 の形成と開花のそれぞれの割合は低下することが明らかになった。また, 土用芽の発生割合は花芽の形成割合および開花率と有意な負の相関を示し, 二次成長を示した頂芽には発育中の花芽は着生しなかった。したがって, サザンカの花芽と葉芽の発育と展開は相互抑制の関係にあると考えられた。

なお, 最終の処理をおこなった9月9日頃, サザンカの葉芽は休眠に導入され始め, 成長点の活性は低下していると考えられる。この頃に長日条件に移すと, 休眠導入は妨げられ, 成長点の活性は回復するため, 花芽の発育は抑制されることが考えられる。このことは, 9月9日に野外-LDに移した施肥区に

において雌ずい数が減少したことでも示されたが、花芽形成後に日長処理をおこなうと、短日、自然日長、長日の順に開花した2章の結果 (Fig.2.2) から明らかである。

したがって、これまでにサザンカの開花は秋以降は高温で抑制され、18℃では促進されることを示してきたが、この結果を、単純に開花適温が18℃付近であるとみるよりは、18℃では成長点の活性が大きいものではなく花芽の発育は抑制されないため、開花プロセスがより進みやすくなるという議論を加える方が妥当である。さらに、①9月からの28℃処理では花芽の大半が落下するが18℃では開花が早められる、②10月からの28℃処理では開花はみられるが花は完全に展開しない、③11月からの28℃処理では18℃処理よりも開花が早められる^{39, 43-44)}、という永田が示したサザンカの開花温度特性も休眠にともなう成長点の活性低下と開花が同調していることを示している。

したがって、サザンカの開花は温度が低下し、葉芽の休眠が深まった、すなわち成長点の活性がほとんど失われた秋以降に活発になると考えられた。

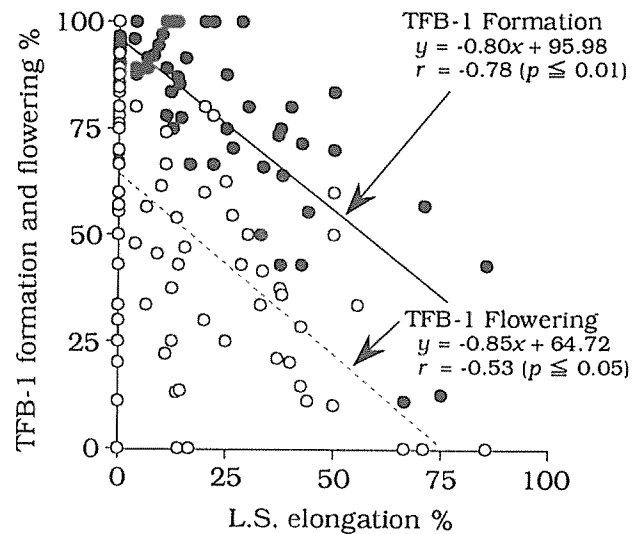


Fig.4.7 春の開芽を早められた後、野外から18時間日長へ調節された18℃、25℃恒温および野外LDに移されたサザンカの土用芽の発生割合と花芽の形成割合および開花率の関係

The relationships between lammas shoots (L.S.) elongation and flower buds (TFB-1) formation and flowering in *Camellia hiemalis* NAKAI forced to sprout in spring

Closed, Formation ; Open, Flowering

第5章 緯度ならびに標高差がサザンカの開花に及ぼす影響

ABSTRACT

Four years old plants of *Camellia sasanqua* THUNB. were transferred from Suzuka-city (elevation of about 50m) to the top of Mt. Gozaisyo (Komono-cho, elevation of 1210m) at Jul.23, Aug.22, Sep.21 and Oct.21. After growing for 30 days at the top of Gozaisyo, the plants were returned to Suzuka. The flowering times of the plants transferred on Jul.23 to Sep.21 were earlier than those kept in Suzuka as well as those transferred on Oct.21. But about 90% of TFB-1 of the plants transferred on Jul.23 to Aug.22 had abscised with minimum temperature of 13℃ encountered twice at mid.-August.

And the plants transferred from Suzuka to Tomakomai (Hokkaido, elevation of about 20m) on Jul.24 flowered earlier than those of Suzuka. But a lot of flower buds abscised owing to the early frost.

5・1. はじめに

これまでの章で、グロースチャンパーによる実験結果をもとに、サザンカの開花の温度特性について検討をおこなった。そして、サザンカの開花には、夏期の高温と、秋以降の温度低下が重要であることが明らかになった。また、第1章で、サザンカの植栽分布は、天然分布域よりも北方へ広がっていることを示したが (Fig.1.1), このサザンカの植栽分布に開花の温度特性がどのように関わっているのかについては議論していない。

本章では、サザンカを地理的に緯度および標高の異なる地点へ移し、開花状況の変化について検討した。

5・2. 材料および方法

実験には、三重県鈴鹿市の苗圃 (標高は約10m) で同一母樹から野外の苗床で挿し木増殖し、マサ土にパーク堆肥を容積比で40%混合した用土を満たした直径15cmのビニールポットに鉢上げした後、同市内の圃場で育成した4年生サザンカ (昭和の榮) の苗を用いた。この昭和の榮は、通常、カンツバキグループではなく、サザンカの園芸品種として扱われている^{19, 63, 64)}。

1991年5月上旬にフラッシュを開始し、6月までには成長を停止した供試苗を、7月15日に同市内の標高約50mの地点 (以下、鈴鹿とする) へ移した。なお、この時点におけるTFB-1 (Fig. 1.3) の形成割合はほぼ100%であった。

水平的な移動は、10個体を7月24日に鈴鹿から北海道苫小牧市内の北海道大学苫小牧地方演習林内の標高約20mの圃場 (以下、苫小牧とする) へおこなった。また、標高差の影響を調べる目的で、鈴鹿から北西へ約15km離れた、標高1210mの御在所岳山頂 (以下、御在所とする) へ垂直的な移動をおこなった。御在所への移動は、10個体を7月23日から10月21日まで30日おきに4回 (各月に1回) おこない、御在所に30日を単位とする一定期間置いた後、再び鈴鹿へ戻した。なお、御在所からの最終の移動は11月20日であった。また、経過期間については、7月に御在所へ移した7月区では1~4ヶ月間、8月区では1~3ヶ月間、9月区では1~2ヶ月間、10月区では1ヶ月間の計10区とした。

また、垂直的な移動と水平的な移動とを組み合わせ、7月30日に、鈴鹿から福井県勝山市の法恩寺山中腹の標高約700mに位置する

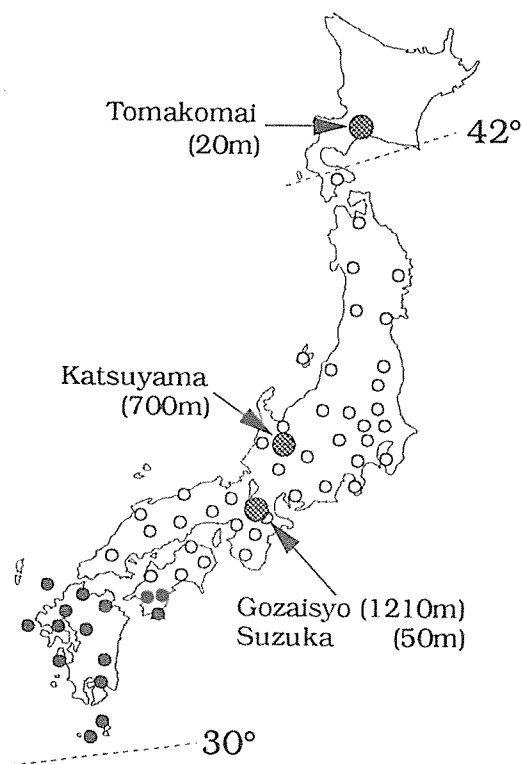


Fig.5.1 実験地の場所と標高およびサザンカ天然分布と植栽分布

The places and the elevation of the experiments, and the natural distribution (●) and the planting area (○) of *Camellia sasanqua* THUNB. (after IIZIMA R. & ANDOU T. 1974)

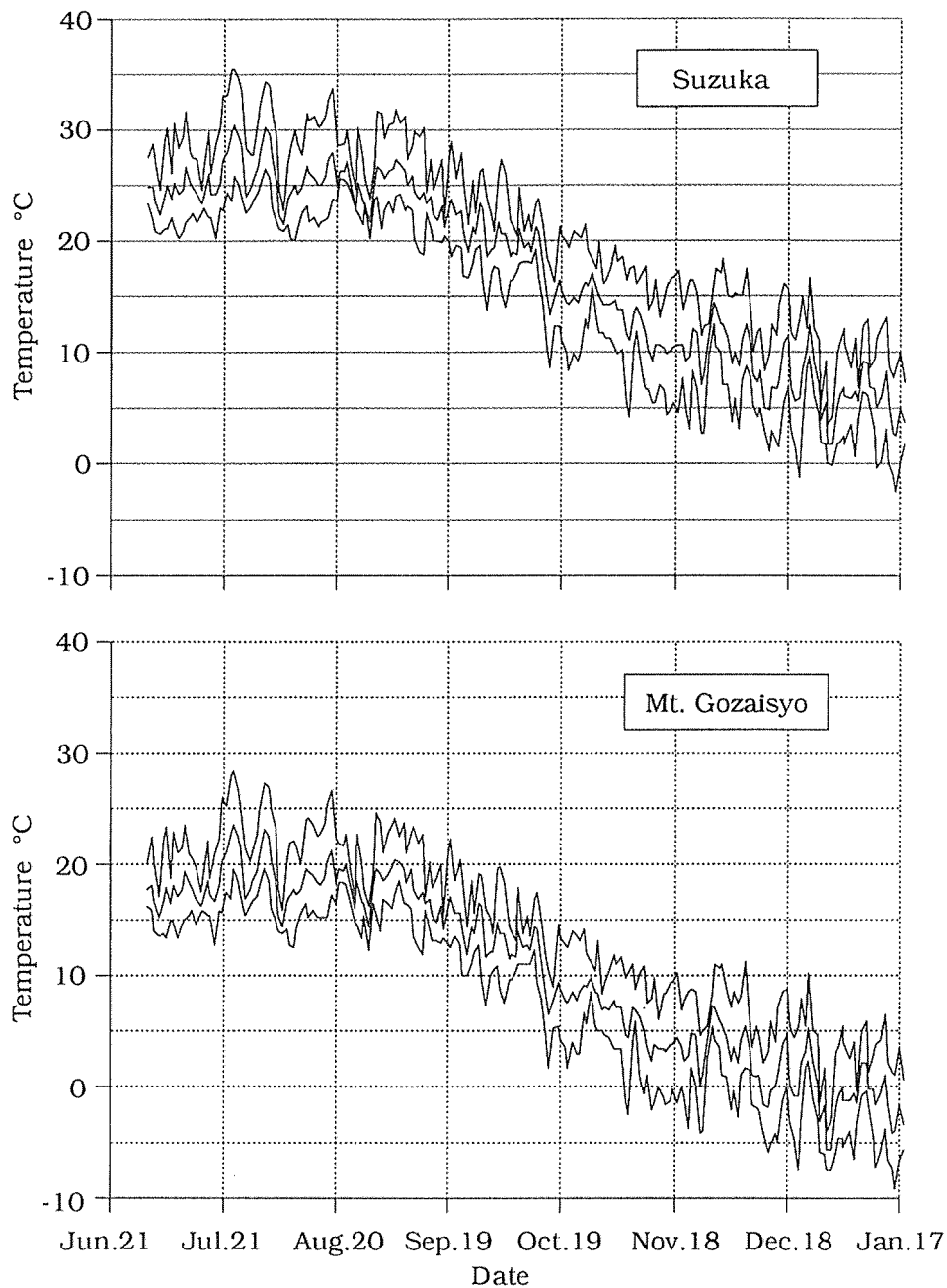


Fig. 5.2 鈴鹿と御在所岳山頂の気温の変化
 Temperature conditions at Suzuka and the top of Mt. Gozaisyo.
 Low, middle and upper lines indicate daily min., mean and max. air temperature.

放棄畑（以下、勝山とする）へ15個体を移した。

移動先では、供試植物はビニールポットに植えたまま土中に埋め込み、乾燥防止の目的で、土壌の表面にバーク堆肥を3cmの厚さでマルチングした。

本章でもTFB-1に注目し、その落下数、開花数を観察した。

なお、実験地の位置はFig.5.1に、実験中の気温条件については、Fig.5.2および5.3に示した。

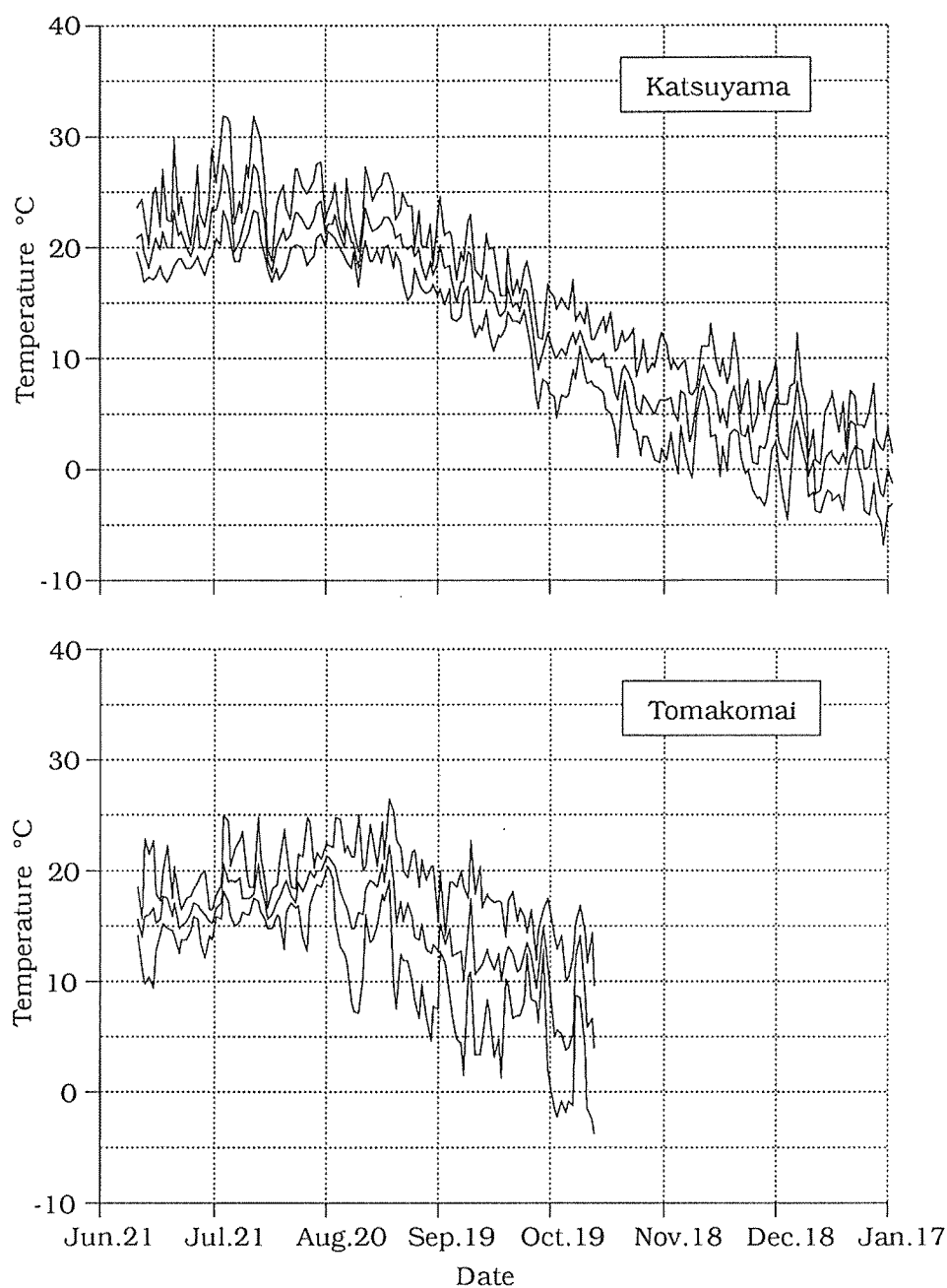


Fig. 5.3 勝山（法恩寺山中腹）と苦小牧の気温の変化
 Temperature conditions at Katsuyama and Tomakomai.
 Low, middle and upper lines indicate daily min., mean and max. air temperature.

5・3．結果および考察

各処理区の開花経過をFig.5.4に示した。

本実験における移動処理は、北方、または高地への移動としたが、平均気温は鈴鹿よりも、御在所で7℃～8℃、苦小牧で10℃前後、勝山で5℃程度低かった（Fig.5.2, Fig.5.3）。

7月～9月からの御在所への移動処理によって、開花期は鈴鹿よりも明らかに早くなった。特に、7月から2ヶ月間以上の期間、御在所におかれたことによって、開花は80日間以上早められたが、いずれも山頂での開花であった。しかし、御在所での経過期間が1ヶ月の場合は、開花前の8月に鈴鹿へ戻されたが、開花の促成日数は50日程度となった。また、8月、9月からの移動処理区でも開花は早められたが、7月から2ヶ月以上の処理区には及ばなかった (Fig.5.4)。しかし、10月からの1ヶ月間の処理は開花を早める効果はなかった (Fig.5.4)。一方、7月からの苦小牧や勝山への移動は、鈴鹿より開花を早めた (Fig.5.4)。

以上の結果、7月～10月の間に、1ヶ月間以上の移動処理、すなわち低温を経過することによって開花が早くなった。

ところが、7、8月の御在所への移動区ではTFB-1が9月上旬から急激に落下した (Fig.5.4)。特に、7月に御在所に移した処理区では、8月中旬にも落下がみられたため、9月上旬までには90%のTFB-1が落下した (Fig.5.4)。なお、TFB-1は乾燥でも落下するが、この時点では、少なくとも乾燥による葉の枯損はみられず、また、台風などの強風によるものでもなかった。

五井は、サザンカにおいては、9月～10月の花芽は10℃で落下することから発達中の花芽は耐寒性が低いと報告し、10月以降に花芽の耐寒性が高くなるのは低温順化⁵⁸⁾によるものと考えた⁵⁾。本実験において、7月から御在所におかれた個体のTFB-1の90%は9月までに落下したが、これは、8月中～下旬の平均気温15℃、最低気温13℃ (Fig.5.2) による影響と思われる。このように、発達中の花芽は低温によって容易に落下することが示唆された。

その後、御在所の気温は10℃以下になるが、徐々に低温になることや花芽の発育も進むために、落下

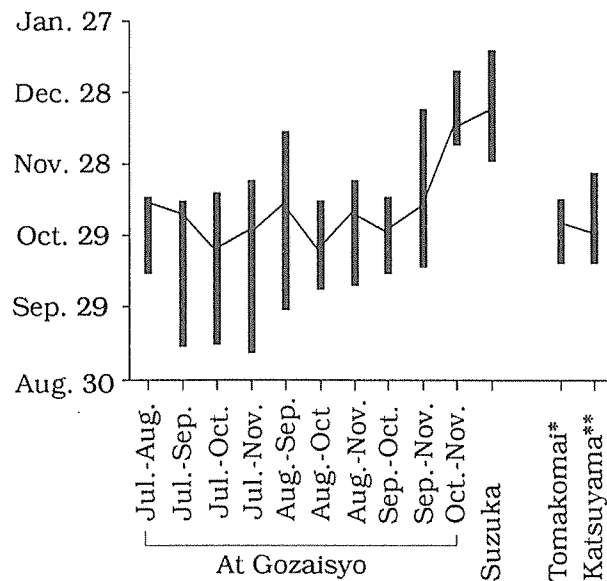


Fig.5.4. 御在所岳山頂、苦小牧、勝山への移動処理がサザンカのTFB-1の開花期に及ぼす影響
Effect of the treatments at Gozaisyo, Tomakomai and Katsuyama on the flowering period of TFB-1 on *Camellia sasanqua* THUNB.
—, Date of 10% flowering; *, Transferred at Jul. 24; **, Transferred at Jul. 30

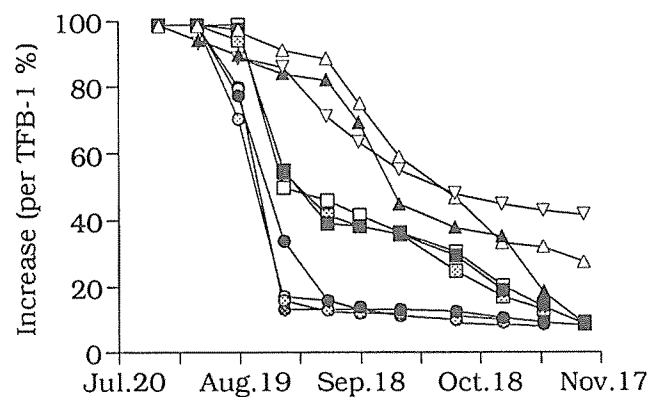


Fig.5.5 御在所岳山頂への移動処理の違いがサザンカの花芽(TFB-1)の落下に及ぼす影響
Effect of the treatment at Mt. Gozaisyo on the abscission of flower buds (TFB-1) of *Camellia sasanqua* THUNB.

●, From Jul. to Aug.; ●, From Jul. to Sep.;
○, From Jul. to Oct.; ○, From Jul. to Nov.;
■, From Aug. to Sep.; ■, From Aug. to Oct.;
□, From Aug. to Nov.; ▲, From Sep. to Oct.;
△, From Sep. to Nov.; ▽, From Oct. to Nov.

するTFB-1は減少した(Fig.5.5)。さらに、9月まで鈴鹿に置いた後、御在所に移した個体の花芽は急激に落下することはなかった(Fig.5.2)。したがって、花芽の耐寒性は、低温順化だけではなく、生殖器官の発達によっても高まると考えた。

なお、低温順化の程度には限度があり、苫小牧では、10月21日に初霜が観測されたが、この頃から、急激に霜焼けによって赤変し始めた。そして、11月になると、連日氷点下にさらされ開花前のTFB-1は落下せず個体に着生したまま枯死した。なお、葉の霜焼けは、クロロフィルの低温分解によるものと思われるが、12月になると鈴鹿でも観察されたが、鈴鹿では花芽の枯死はみられなかった。

したがって、サザンカでは、花芽形成後からの気温低下は開花を早めるが、温度低下の時期が早すぎると多くの花芽が落下する。すでにこれまでの章でも示したように、開花率を高めるためには夏期に高温の経過が不可欠であろう。

また、本実験は7月23日までは鈴鹿で育成したが、この時点におけるTFB-1の形成割合はすでにほぼ100%であった。前章でも示したように、サザンカの花芽の形成と発達は高温一長日で促進されるために、苫小牧や御在所で越冬できても、花芽の分化期は遅れる。さらに、花芽形成後の気温上昇はわずかであるため(Fig.5.2, 5.3)、生殖器官の発達前に、花芽の多くは落下すると考えられる。

サザンカの天然分布域より北方である鈴鹿においては、その花芽が、天然分布域で育成しているものと同じ程度の発達をしたかどうかは不明である。しかし、少なくとも、北方、あるいは高地への移動は、サザンカの結実に至るまでのライフサイクルの完結にとっては不利であるといえる。やはり、サザンカの天然分布は、第1章でも述べたように、開花過程そのものが大いに関わっているとみるべきであろう。

第6章 初秋からの低温がサザンカの開花と開芽に及ぼす影響

ABSTRACT

Four years old plants of *Camellia hiemalis* NAKAI were grown at 25°C after subjecting to 10°C and 18°C for 15 and 30 days from Aug.21, Sep.5 and Sep.20. No leaf buds had sprouted, and about 90% of flower buds had abscised at 25°C without the treatment of 18°C for 30 days from Sep.20.

And the same of *C. hiemalis* and two years old plants of *C. miyagii* MAKINO et NEMOTO were transferred from the open to 25°C on Nov.22, Dec.22, Jan.21, Feb.20 and Mar.22. The 100% of leaf buds of *C. miyagii* sprouted rapidly at 25°C. But the leaf buds of *C. hiemalis* which transferred from Nov.22 to Feb.20 did not sprout. Fifty-one percent of leaf buds of *C. hiemalis* which transferred on Mar.22 from the open sprouted gradually, and the rest of which did not sprouted in 25°C could sprout rapidly with reversed conditions.

6・1. はじめに

これまでの章は、18°Cと25°Cにおけるサザンカの開花と土用芽の発生について検討した。しかし、秋以降の低温経過と開花や開芽との関係について、休眠現象の観点からの検討はおこなわなかった。

そこで、本章では、サザンカの葉芽の休眠導入が開始すると考えられている^{5,41)} 8月中旬からの低温が、サザンカの開花、開芽に及ぼす影響を調べ、サザンカの休眠について考察をおこなった。

6・2. 材料および方法

1) 実験6-1

実験には、第2章の材料と同じ方法で増殖、育成した4年生サザンカ（獅子頭）の幼木を用いた。

供試材料は1993年5月上旬に冬芽を展開し、6月までには成長を停止した。その後、すでに休眠導入期に入ったと考えられる材料を用いて、8月21日からFig. 6. 1に示した実験設定で、10℃、18℃恒温で18時間日長の自然採光型グロースチャンパーに、15または30日間置いた。この前処理の後は、25℃で18時間日長のグロースチャンパーに移した（Fig.6.1）。また、9月5日と9月20日に、圃場から25℃に移す処理区も設けた（Fig.6.1）。

観察は、TFB-1（Fig.1.3）の開花日と、葉芽の開芽日についておこなった。なお、供試個体数は各処理区とも5個体とし、水およびその他の管理などはこれまでの実験と同様とした。

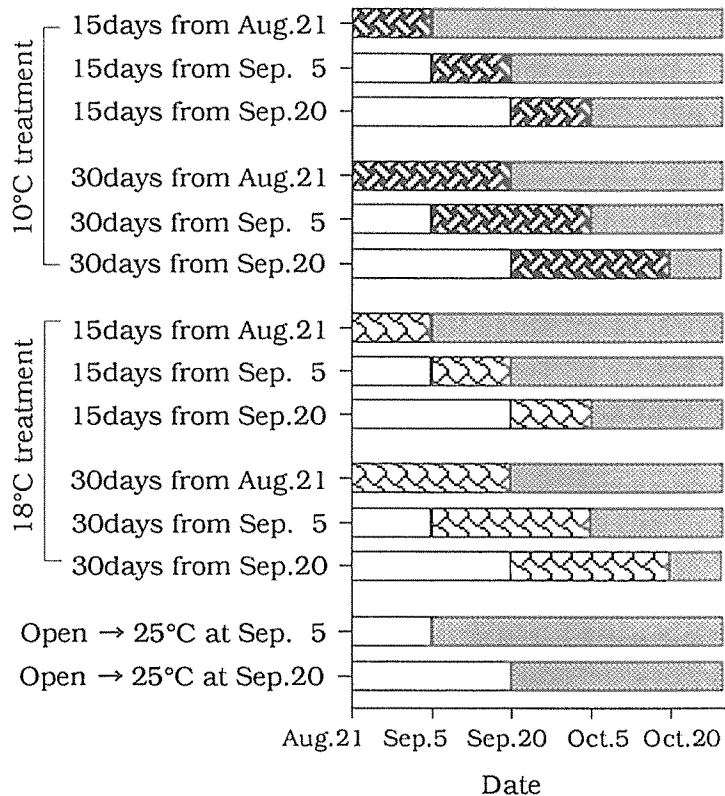


Fig. 6.1 実験6-1のスケジュール

The time and duration of the 10° and 18°C treatment of Experiment 6-1

□, In the open ; ▨ 10°C ; ▩ 18°C ; ■ 25°C

2) 実験6-2

実験6-1と同じサザンカ（獅子頭）の4年生苗と、同一母樹から挿し木増殖したリュウキュウサザンカ（自生種）の2年生苗を実験に用いた。なお、リュウキュウサザンカは、1992年9月に、バーミキュライトと腐葉土を同量配合した用土を満たしたプラグトレーに挿し木をおこない、最低温度を18℃に設定したガラス温室内で越冬させ、1993年4月には野外へ搬出し、バーミキュライト、腐葉土、マサ土を同量ずつ配合した用土を満たした5号の素焼き鉢に植え付けた。

5月のフラッシュの後、野外の圃場で育成したサザンカとリュウキュウサザンカについて、1993年11月22日、12月22日、1994年1月21日、2月20日および3月22日に、野外から25℃で18時間日長のグロースチャンパーに移し、葉芽の開芽日を記録した。なお、供試個体数は各処理区とも3個体とし、水管理などはこれまでの実験と同様とした。

6・3. 結果および考察

1) 実験6-1

本実験のいずれの処理区においても、開芽は25℃条件下ではみられなかった (Fig. 6.2)。

9月20日から30日間、18℃置いた処理区以外は、10%程度の開花率にとどまった (Fig. 6.2)。このことは、同じ期間の10℃では、18℃ほどは開花プロセスは進まないことを示している。なお、8月21日から10℃においた処理区では、9月中旬までに80%以上のTFB-1が落下し、第5章で述べた結果と一致した。

これまでに示した結果と、本実験の結果を考慮すると、花芽は9月から10月中旬までは、18℃では発達するが、10℃や25℃では発達しない。しかし、8月中旬までは25℃で発達する。したがって、サザンカの花芽の発達は、時期によって“適温域”が変化することは明白である。

当然ながら、この“適温域”には幅があると考えられるが、その幅は比較的狭く、この“適温域”の外では、花芽を形成しないか、形成しても落下することになる。また、“適温域”よりも低温の場合と、高温の場合では、落下を誘発するメカニズムは異なると考えられるがこの機構は不明である。前述のようにサザンカの天然分布が狭く限られているのは、この花芽の形成、発達過程の温度に対する適応能力の低いことも関係していると思われる。

いずれにせよ、本実験の結果から、サザンカの花芽の発達は、9月～10月には25℃で抑制され、一方、10℃にまで低下すると発達は著しく遅れた。そして、18℃は“適温域”に含まれる温度であることが明らかになった。

2) 実験6-2

リュウキュウサザンカは、25℃への移行時期に関わらず移行20日前後から開芽し始め、その後、開芽率は急激に増加し、40日目には100%に達した (Fig. 6.3)。この結果は、すでに報告されている永田らの結果⁴⁴⁾と一致するものであり、リュウキュウサザンカの葉芽は休眠しないことを再確認した。

一方、サザンカは、25℃への移行時期が遅くなるにしたがって、開芽率が増大した (Fig. 6.3)。明らかに、低温の長期間遭遇によって休眠が解除されたと考えられる。しかし、25℃への移行時期が3月

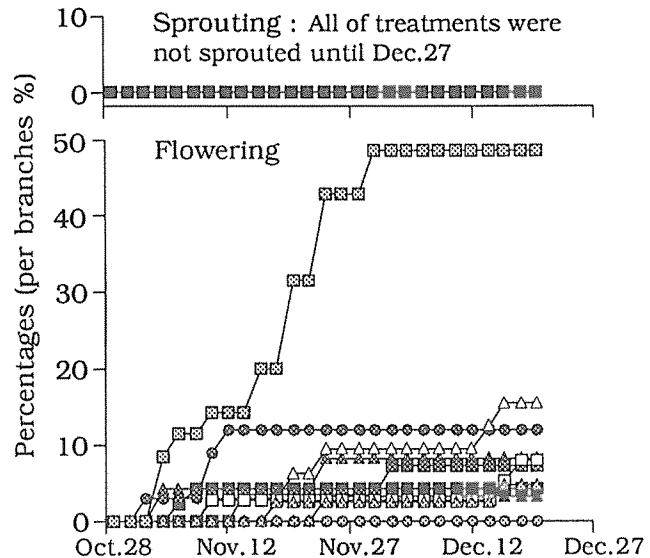


Fig. 6.2 8月中旬～9月中旬からの、15日間、30日間の10℃および18℃の処理が、25℃恒温におかれたサザンカの開花、開芽に及ぼす影響

Effect of 15 or 30 days low temperature treatment at 10° or 18°C from Aug. 21 to Sep. 20 on the flowering and sprouting of *Camellia sasanqua* THUNB. grown at 25°C-constant.

●, 10°C from Aug. 21 to Sep. 5; ●, 10°C from Sep. 5 to Sep. 20; ○, 10°C from Sep. 20 to Oct. 5; ○, 10°C from Aug. 21 to Sep. 20; ■, 10°C from Sep. 5 to Oct. 5; ■, 10°C from Sep. 20 to Oct. 20; ■, 18°C from Aug. 21 to Sep. 5; □, 18°C from Sep. 5 to Sep. 20; ▲, 18°C from Sep. 20 to Oct. 5; ▲, 18°C from Aug. 21 to Sep. 20; ▲, 18°C from Sep. 5 to Oct. 5; △, 18°C from Sep. 20 to Oct. 20

22日の場合も開芽に要する期間は長く、開芽率も25℃への移行後50日目で51%に到達したが、それ以上は増大しなかった (Fig.6.1)。ちょうどこの時期 (5月15日) には野外で越冬した個体のフラッシュが開始していたので、25℃から野外に搬出したところ、未開芽の葉芽は急速に開芽し、2週間後には100%に達した (Fig.6.1)。

永田ら⁴⁰⁾は、休眠が完全に解除される直前の葉芽は、28℃におかれると休眠へ再導入されると報告しているが、本実験では25℃以上の高温を与えていないので確認はできなかったが、サザンカの開芽に対して、少なくとも25℃は“適温域”に入らないことは明らかである。そして、サザンカの開芽が高温でスムーズに進まないとした永田らの結果⁴⁰⁾と一致した。

したがって、サザンカでは、休眠解除後に高温条件にさらされると開芽が抑制されるので、開芽期に既に気温の高い南方では分布できない。また、葉芽が休眠しないリュウキュウサザンカの開芽は、高温で抑制されることがないために、南方にまで分布すると思われる。

第7章 休眠解除後の温度、日長条件がサツキツツジの開花ならびに開芽に及ぼす影響

ABSTRACT

Three years old plants of *Rhododendron indicum* SWEET were exposed to 5℃ on 24h photoperiod and natural open for 0, 40 and 60 days from Dec.4 1991. After chilling treatments, the plants were transferred to the growth chambers where adjusted on 20h photoperiod at 25℃ constant or at 25-18℃ of day and night temperature. In early-Dec., only about 20% of flower buds were gradually induced to open in the growth chambers, and it means that the dormancy of flower buds were still in deep state at that time. But after 40 days chilling treatment of 5℃, 59.8 to 78.1% of flower buds were induced to open in the growth chambers. So the dormancy of flower buds were released with 40 days chilling of 5℃.

And four years old plants of *R.indicum* were grown in two green houses under which

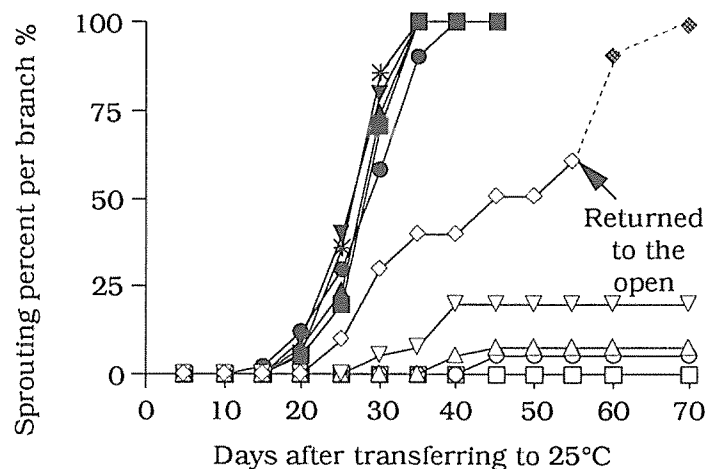


Fig. 6.3 25℃への搬入時期の違いがサザンカとリュウキュウサザンカの開芽に及ぼす影響

Effect of the date of transferring to the growth chamber at 25℃-constant from the open on the sprouting of *Camellia miyagii* MAKINO (closed symbols) and *C. hiemalis* NAKAI (open symbols).

■□, Transferred on Nov. 22; ●○, Transferred on Dec. 22; ▲△, Transferred on Jan. 21; ▼▽, Transferred on Feb. 20; *◇, Transferred on Mar. 22

min. and max. temperatures were held at 15 or 20 and 30°C after 40 days chilling treatment of 5°C in the darkness from Nov.27 1991. Both green houses were separated by silver-curtains, the one side being held 16h photoperiod and the other the natural day length. The flowering times on 16h photoperiod were not earlier than the natural day length treatment in the same green house. In the long day condition, the higher the temperature of 15 to 25°C, the earlier the flowering times ($p \leq 0.05$). It is considered that the flowering of *R.indicum* after dormancy are independent on the photoperiod.

7・1. はじめに

第1章でも示したように、サツキツツジの休眠期から休眠解除後の生理的な状態の変化について明確な記述は少ない¹³⁻¹⁷⁾。また、開花と開芽の時期、およびその順位など、休眠解除から成長、休眠導入までの一連の変化が、サツキツツジと他の常緑ツツジで異なる理由も、遺伝的な種の特性として理解されている²⁷⁾。

本章では、休眠期付近からの低温処理と、それに続く加温処理によって、サツキツツジの開花を早め、休眠解除後のフェノロジーの変化を観察し、これまでの理解と比較、検討した。

7・2. 材料および方法

1) 実験7-1

三重県鈴鹿市で、マサ土にバーク堆肥を容積比で40%配合した培土を満たした12cmビニールポットに直接挿し木し、自然条件の圃場で平均樹高26.3cm, 1個体あたりの枝数118.0本（着蕾枝数は62.3本）にまで育成した3年生サツキツツジ（大盃系統）の苗を供試材料とした。

1991年12月4日、津市の三重大学構内に搬入し、5℃-24時間日長と自然条件の野外の期間を20日単位で組み合わせて、40, 60日間の低温期間を与えた。その後、20時間日長の2基の自然採光タイプのグロースチャンパー（25℃恒温区と明期25℃暗期18℃の変温区）へ移動し、開花と開芽のそれぞれの経過を観察した。さらに、実験開始時における供試植物の休眠の深さを判断するため、一部の個体について12月4日から加温を開始した。

一方、実験に先立ち、1個体あたり頂芽が葉芽である枝と花芽である枝のそれぞれ3本に番号ラベルを取り付けた。そして、12月4日から、これら頂芽の伸長量をカーボン製のノギスによって測定した。なお、測定対象の枝と頂芽は、任意に選んだが、いずれも植物の頂端付近のものとした。実験開始時には頂芽下の葉腋部に、ルーペでは確認できなかった側芽が、肉眼でも観察されるまで成長した場合、ラベルを付けた枝の側芽のすべてについて、展開、伸長の停止するまで、ノギスによって伸長量を計測した。

なお、供試個体数は各処理区とも5個体とし、実験処理中の供試植物の管理についてはこれまでの実験と同じとした。

2) 実験7-2

三重県鈴鹿市のクロボク土壌の自然条件の苗圃で平均樹高40.0cmにまで育成された4年生サツキツツジ（大盃系統）の苗を、1991年11月24日、直径15cm, 深さ12cmの円筒状に掘り上げた。そして、同市、三重県農業技術センター花植木センターに搬入し11月27日より、5℃暗条件の低温室で40日間の低温処

理をおこなった。なお、1個体当たりの枝数は270.0本（着蕾枝は221.2本）であった。

その後、供試植物は、ピートモスを満たした18cmビニールポットに鉢上げし、最高温度30℃、最低温度15℃または20℃に調節された2基のガラス温室へ搬入した。また、休眠解除後の日長条件が開花、開芽におよぼす影響を調べる目的で、同一の温室を暗幕によって2分し、一方を16時間日長の長日（LD）区とし、他方を自然日長区とした。

一方、サツキツツジの開花は、枝の伸長後に開始するとされており²⁷⁾、系統による差はあるが、ジベレリン（GA₃）の散布によって枝の伸長を促進し、開花時期を調節できることが明らかにされている²³⁾。さらに、GA₃には休眠解除の補助的効果があるとされている^{23,25)}。そこで、加温開始日の1992年1月6日に500ppmのGA₃水溶液を葉面散布し、開花、ならびに、フェノロジーにおよぼす影響を検討した。GA₃の散布濃度は、国重らの結果との比較を可能とする目的で、彼らの実験と同じ濃度、500ppm²³⁾に設定し、1個体あたりの散布量は35mlであった。

なお、供試個体数は各処理区とも10個体とし、実験処理中の供試植物の管理についてはこれまでの実験と同じとした。

7・3．結果および考察

1) 低温処理が成育ステージに及ぼす影響

12月4日から25℃の加温処理をおこなうと加温58日後（1月31日）に、明期25℃暗期18℃の加温条件では42日後（1月15日）にそれぞれ開花が始まった。しかし、その後の花数の増加は緩慢で（Fig.7.1）、最終的な開花率は24.0%および21.2%であった（Fig.7.2）。

一方、5℃40日の低温処理をおこなうと、無低温処理区より2週間以上早い、加温開始27～31日目から開花が始まり（Fig.7.1）、恒温、変温の両処理区をあわせた標準偏差は±3.1日で、開花数の増加速度は大であった（Fig.7.1）。明らかに、供試植物の冬芽は、低温処理により、25℃恒温、あるいは明期25℃暗期18℃の長日条件下で開花しやすい生理的状态に変化したことを示している。

25℃は、津市における7月中旬の平均気温（平年値）に相当する。そして、25℃の長日条件で開花率が低く、緩慢な開花であったという結果は、12月初旬のサツキツツジの冬芽の生理的な状態では、自然の開花期である5～6月の温度条件では十分に開花できないことを意味している。

したがって、12月初旬のサツキツツジの開花可能最低温度^{41,58)}は、25℃付近より高

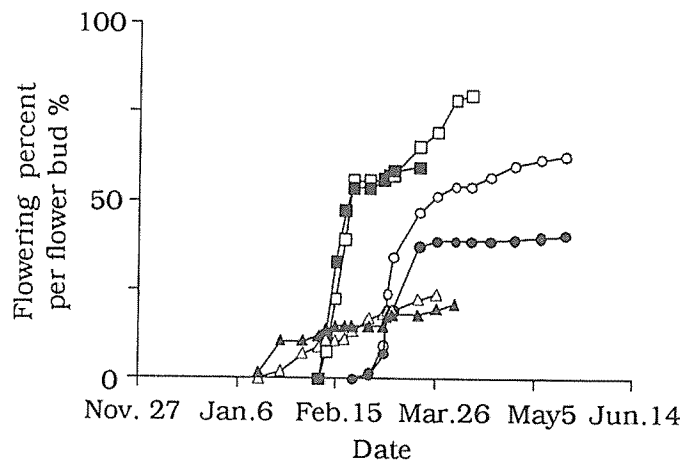


Fig. 7. 1 12月4日から5℃-0, 40, 60日間の低温処理の後、25℃恒温、明期25℃暗期18℃日長を20時間に調節したグロースチャンバー（自然採光型）で育成させたサツキツツジの開花経過（1991-1992年）

Flowering patterns of *Rhododendron indicum* SWEET grown in the growth chambers kept on 20 h photoperiod at 25°C-constant or day and night temperature at 25°-18°C after 0, 40 or 60 days chilling at 5°C from Dec. 4th 1991.

□, 5°C40days+25°C; ■, 5°C40days+25°-18°C; ○, 5°C60days+25°C; ●, 5°C60days+25°-18°C; △, No-chill+25°C; ▲, No-chill+25°-18°C

比較すると、25℃恒温区＝明期25℃暗期18℃区＜最低温度20℃区＜最低温度15℃区の順になった。したがって、最低温度15℃区の開花は、最低温度20℃区よりは遅れたと判断した。このことから、サツキツツジの休眠解除後の開花プロセスは、少なくとも25℃までは高温になるにしたがって、より活性化されると考えられた。

一方、開花率20%に達する期間で判断すると、最低温度20℃では長日と自然日長との間に差は認められなかった (Fig.7.3)。しかし、最低温度15℃では、長日処理によって開花は遅れた ($p \leq 0.05$, Fig.7.3)。したがって、サツキツツジの休眠解除後の開花プロセスは、長日によって促進される特性はないと判断した。国重らは、サツキツツジのなかには、休眠解除後、高温－長日によって、開花所要日数が短くなる品種群があるが、大盃系統はこのなかに含まれないと報告した²³⁾。本実験の結果も、これを支持するものであった。

次に、GA₃の影響は5℃40日の低温処理ですでに休眠が解除されていたため、500ppmのGA₃の散布が開花プロセスを促進するか否かを比較した。

同じ温度を経過した場合、GA₃の有無は開花曲線には影響しなかった (Fig.7.3)。国重らは、休眠解除後のサツキツツジの開花に及ぼすGA₃の影響を検討したが、開花促進の効果はほとんどみられなかったと報告している²³⁾。さらに、この現象はGA₃の散布回数を3回に増やしても変わらないとしている²³⁾。したがって、本実験の結果も、国重らの報告とはほぼ同じであった。またGA₃散布によって頂芽や側芽の伸長が促進され、開花しても花が新鞘に覆われる状態となった。

アカマツやポプラでは、休眠解除後の春のフラッシュ成長は、日長の影響を受けない温度依存の反応であることが明らかにされている^{30-37,41,46)}。また、前年に分化、形成された花芽が休眠する植物の開花は、休眠～休眠解除～内的成長の一連の過程を経過した後、温度の影響によって発現する現象である⁴¹⁾。したがって、成長を促進すると考えられる²³⁻²⁶⁾長日条件やGA₃の処理によって、サツキツツジの開花が促進されなかった結果は、サツキツツジの開花プロセスもアカマツやポプラの開芽と同様に、温度依存型の反応であることを示唆している。

3) 休眠解除後の開花プロセスと開芽プロセスの関係

第1章で示したように、サツキツツジは3月～4月初旬に開芽がはじまり、開花は5月中旬以降から

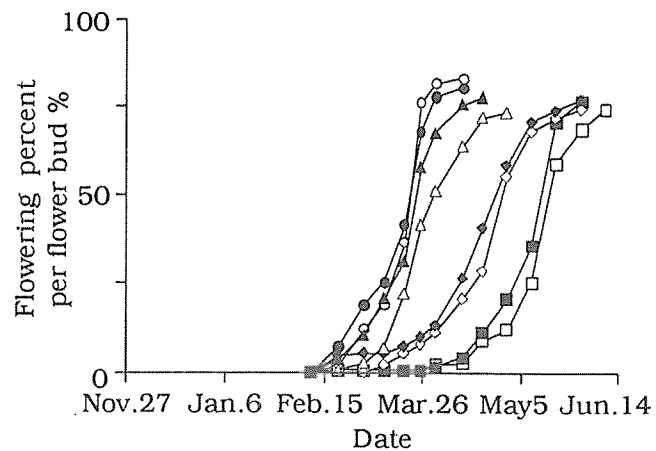


Fig. 7.3 11月27日からの5℃－40日間の低温処理の後、最低温度を15、20℃以上に、日長を16時間、および、自然日長に調節した温室（最高温度は30℃以下に調節）で育成させたサツキツツジの開花経過と、低温処理後（1月6日）のGA₃ 500ppmの葉面散布が開花に及ぼす影響（1991-1992年）

Flowering patterns of *Rhododendron indicum* SWEET grown in the green houses kept min. temperature at 15°C or 20°C and max. temperature at 30°C on 16h (LD) or natural day length (ND) after 40 days chilling at 5°C from Nov. 27 1991. And the effect of 500ppm GA₃ application on the flowering of *R. indicum* in the the green houses.
□, 15°C LD; ■, 15°C LD+GA; ◇, 15°C ND; ◆, 15°C ND+GA; ○, 20°C LD; ●, 20°C LD+GA; △, 20°C ND; ▲, 20°C ND+GA

である²⁷⁾。ところが、クルメツツジなど、他の *Rhododendron* では、まず3月中旬～4月初旬に開花がはじまり、花期のほぼ終了した5月初旬頃になって開芽がみられる²⁷⁾。すなわち、*Rhododendron*の開花と開芽の各ステージは分離、独立的であり、なおかつ順位も種によって決まっていると考えられてきた²⁷⁾。

ところが、本実験では、同じ処理区内でも、頂芽の開芽、開花が側芽の開芽に先行する枝と、全く逆のフェノロジーを示す枝の双方が観察された (Fig.7.4)。すなわち、開花と側芽の開芽の順位は、枝 (頂芽) によって異なり、同一の処理区内や、個体内でも、順位には一定の傾向がみられなかった。

本研究において、低温処理を始めた12月初旬に側芽は確認できなかったが、実験7-1では、加温開始20日後には頂端付近の葉腋で側芽が肥大しはじめる枝が観察された。肥大を開始した側芽はすべて葉芽であった。

ポプラでは、側芽の活動が頂芽に支配されるのは休眠導入後期までであり^{37,38,41,46,48,49)}、春には頂芽も側芽も短期間に集中して展開する。これは、休眠導入によって頂芽が光感应性を失い、その成長は温度依存に変化するためである⁴¹⁾。前述のように、サツキツツジでも休眠解除後は温度に依存した成長をするので、ポプラと同様に、頂芽と側芽は同時的に成長し、いずれかの優位性はみられないはずである。

しかし、加温開始後の頂芽 (花芽、葉芽) と側芽の成長における関係は次の3つのタイプに分けることができた。これらには、①まず頂芽が肥大し、その開花 (葉芽では伸長) が終了してから、はじめて側芽が肥大を開始するか、頂芽の成長が終了しても側芽の成長がみられない枝 (Terminalタイプ)、②すべての側芽の伸長が完全に停止してから頂芽が肥大し始める枝 (Lateralタイプ)、③頂芽と側芽の肥大が同時に進行する枝 (Synchronous-growthタイプ) の3タイプがあった (Fig.7.4)。そして、これらのタイプの出現割合は低温を経過する期間の長短や、頂芽が花芽であるか葉芽であるかの違いによって異なった (Fig.7.4)。

まず、頂芽が葉芽の場合、低温の期間が長くなるにしたがって、Terminalタイプの出現割合が減少し、頂芽の成長は側芽よりも遅れるようになった。一方、頂芽が花芽の場合は、低温を経過しないと花芽の大部分が枯損したが、低温処理によって花芽の枯損割合は減少し、展開のタイプはTerminal、お

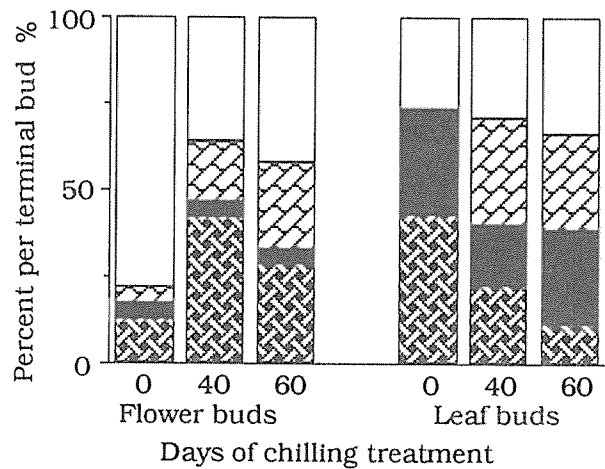


Fig. 7. 4 12月4日からの5°C低温処理期間の違いが、20時間日長に調節されたグロースチャンバー (25°C恒温、明期25°C暗期18°C) 内で育成されたサツキツツジの同じ枝に形成された頂芽 (花芽、葉芽) と側芽の展開順位に及ぼす影響 (1991-1992年)

Effect of the different terms of chilling treatment at 5°C from Dec. 4th 1991 on the order of sprouting or flowering patterns between the terminal or flower bud and lateral buds formed on the same shoot of *Rhododendron indicum* SWEET grown under the growth chambers on 20h photoperiod kept at 25°C constant or day and night temperature at 25°-18°C.

■, "Terminal type": All of the lateral buds started to grow after the terminal bud elongation or flowering on the same shoot. ; ■, "Lateral type": Terminal bud started to grow after finished to all of the lateral buds elongation on the same shoot. ; ▨, "Same-growth type": Both the terminal and all of the lateral buds on the same shoot started to grow almost the same time.; □, Abscised buds.

よび Synchronous-growth タイプが大半を占め、低温処理40日では Terminal タイプの出現割合が高かった (Fig.7.4)。この結果、低温の経過期間の違いによって頂芽と側芽の成長のパターンは異なるが、花芽と葉芽では側芽の影響力の大きさは同じでないと考えられた。

そこで、調査枝について、全開花枝数と Lateral タイプの開花枝の数、および各個体の開花数と開芽数の、それぞれについての相関関係を検討した。この結果、前者では $r = -0.70$ 、後者では $r = -0.49$ の有意な ($p \leq 0.05$) 相関関係が認められた。したがって、サツキツツジでは、側芽に限らず、葉芽の成長 (開芽プロセス) と開花プロセスは拮抗する関係にあると考えた。

また、Terminal、ならびに Lateral タイプは、その枝において、頂芽か側芽のいずれか先に肥大を開始した芽が他の芽の成長を抑制する状態として捉えることができる。したがって、休眠解除後のサツキツツジでは、開花プロセスと側芽の開芽プロセスは、拮抗的な相互抑制の関係にあるといえる。そして、双方の進行のバランスが平衡点付近になると、中間型の Synchronous-growth タイプがみられるのである。

第8章 総 合 討 議

ABSTRACT

The temperature dependency of the flower buds of *Camellia hiemalis* NAKAI changed synchronously with growth stages (discussed in Chapter 2 to 6). Until mid.-October, the temperature range for flowering of *C. hiemalis* was narrow. And that was lower than natural temperature, so *C. hiemalis* could not flower in the open. The flowering process of *C. hiemalis* was inhibited with the high temperature conditions (at 25°C) until mid.-October. Later, the temperature range for flowering became wide toward the high temperature (over 25°C), but the temperature in the open would be dropped, the flowering process of *C. hiemalis* gradually proceeded from mid.-October. The flowering of *C. hiemalis* took place on late autumn, so the range of the favorable temperature for flowering of *C. hiemalis* was narrow. The flowering percentages of *C. hiemalis* highly positive related with the development of stamens and pistils, and they developed well when the plants were placed to the high temperature condition during summer. The distribution of *C. sasanqua* THUNB. is limited around Kyushu where is warm. Temperature-conditions responsive for flowering process until mid.-October are considered to be one of the factors limiting natural distribution of *C. sasanqua*.

And the number of lammas shoots of *C. hiemalis* increased with the fertilizer application after the spring flush. But the terminal buds on which had actively growing flower buds did not sprout in the open, at 18 and 25°C. The leaf and flower buds of *C. hiemalis* at the top of the same shoot were recurrently and synchronistic growing.

Positive relationship was found between the increase in the length of TFB-1 per a week

and that of leaf buds. And growth of the leaf bud inhibited the developments of the flower buds, number of stamens and pistil length, during summer season of late-July to mid.-Augst. So the growth of leaf buds inhibited developments of flower buds (the correlative inhibition phenomenon).

From the winter dormancy state to the (inner) growth stage of *Rhododendron indicum* SWEET, the flowering processes were promoted under the high temperature conditions (at 25°C), but long day (16h) condition did not promote the flowering of *R.inducum*. And after the stage released from the dormancy of *R.inducum*, the growth pattern of terminal and lateral buds showed the correlative inhibition phenomenon.

8・1. サザンカの温度特性と天然分布の関係

サザンカの花芽分化に関する温度特性については, BONNER¹⁾, 五井⁵⁾, 小杉²⁰⁾, 栗屋²⁸⁾らによって報告されているが, いずれも, サザンカの花芽分化は高温—長日条件下で促進されると報告している。第4章の5月12日から25°C—LDと野外—LDに移した処理区におけるTFB-1の形成は自然の野外よりも有意に($p \leq 0.05$)早くなった (Fig.4.1, Table-4.1)。したがって, サザンカの花芽の分化は高温—長日条件下で促進されるとしたこれまでの報告と, 本研究の結果はほぼ一致した。

五井⁵⁾は, 解剖学的な手法によって, 11種の花木における花芽の発達経過を検討した。そして, サザンカの花芽の発達経過は, 花粉形成後から開花までの期間の長さが異なることを除けば, ヤブツバキと同じであると報告している。この報告で示された結果を五井とは違う視点から検討してみると, サザンカでは, 雌ずいの充実期に当たる8月中旬から10月初旬にかけて, 花芽の発達は緩慢であるように判断できる。さらに, 夏期から秋期にかけて花芽の発達がそれまでよりも緩慢となると思われる植物は, サザンカ以外の他の10種のなかではみられなかった。

永田らは, 8月下旬以降は18°Cで開花が早く, 28°Cでは花芽の大半が落下し, この高温抑制の傾向は10月中旬まで続き, 花芽の内部形態が完成する11月中旬以降は, 一転して18°Cより, それまでは花芽の落下を誘発した28°Cで開花は促進されると報告している^{39,43,44)}。そして, 本研究でも, サザンカは6月初旬から8月中旬までは25°Cで雄ずいが発達し, 雌ずい形成以降のステージは18°Cで進むことを示した。

このように, サザンカでは花芽の発育ステージの進行にともない, 花芽の発育と開花の温度特性が以下のように変化する。

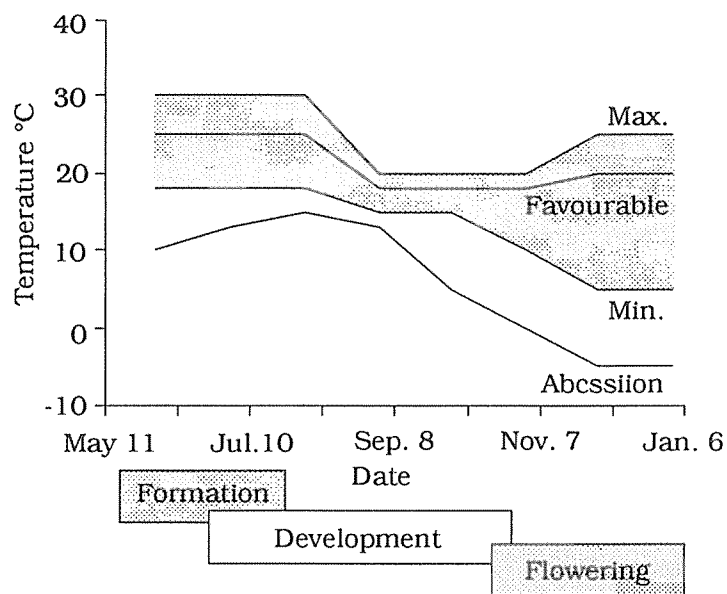


Fig. 8.1 サザンカの花芽の分化, 発達および開花のステージと温度特性の推移

Changes in temperature dependency of the stages of the flower buds development in *Camellia hiemaris* NAKAI.

る (Fig.8.1)

- ① 花芽の形成は6～7月に高温長日で促進される。
- ② 分化した雄ずいや雌ずいなどの生殖器官が発育する温度は高く、かつ幅が狭く、25℃では発達するが18℃では発達しない(7～8月)。
- ③ 生殖器官が発達過程にある花芽は低温障害を受けやすく、7～8月では、最低気温が13℃程度で落下する。
- ④ 花の諸器官の完成は開花の絶対条件ではなく、発育過程にある花は18℃で開花できる。しかし25℃では開花しない(9～10月)。
- ⑤ その後、花芽の発育にともなって開花可能温度幅⁵⁸⁾は高温部へ拡大する(10～11月)。
- ⑥ 花芽が内部形態上で完成すると、開花可能温度幅がさらに大きくなって、25℃でも開花できるようになる(11月以降)。

なお、開花可能温度幅とは、形成された花芽の開きやすさを示す指標として、日本林学会では認められた用語であるが⁵⁹⁾、Vegisの「The sprouting possible temperature⁶⁰⁾」と、永田の開芽可能温度幅⁴¹⁾を参考にした。そして、開花可能温度幅の範囲内に、もっとも開花を促成する開花適温が含まれる⁴¹⁾。

野外の気温は、10月までは花芽の発達、開花可能温度幅の範囲に含まれる18℃ (Fig.9.1) よりかなり高く (Fig.2.1, 5.2) , 開花は気温が低下するまでは起こらない (第2, 4章)。その後は花芽の内部形態は次第に充実していくために開花可能温度幅は高温域へ拡大し、開花適温も高温へシフトする⁴¹⁾ (Fig.8.1)。しかし、野外の気温は漸次下降していく (Fig.2.1, 5.2)。このため、気温と開花適温との温度較差が大きくなって、開花プロセスはさらにゆっくりと進むことになる (第2章)。このためにサザンカの開花は晩秋以降になる。

このように、サザンカの開花は、雌ずい形成期以降から高温遭遇、例えば厳しい残暑によって遅延する。すなわち、サザンカの開花プロセスは、9月から10月に高温によって抑制される。なお、この高温抑制は休眠を解除させるほどの低温とはいえない18℃⁴¹⁾でも開花が可能なおことから休眠現象ではないと考えられる。そして、9月から10月にサザンカの葉芽は休眠に導入され始め、成長点の活性は低下するが、この頃、まだ高温条件が継続していれば休眠導入が妨げられるため成長点の活性は低下せず、花芽の発育は抑制されることが考えられる。このことは、花芽形成後に日長処理をおこなうと、短日、自然日長、長日の順に開花した2章の結果 (Fig.2.2) から明らかである。すなわち、サザンカの開花は秋以降は高温で抑制され、18℃では促進されるのであるが、この現象を、単純に開花適温が18℃付近であるとみるよりは、18℃では成長点の活性が大きいものではなく、葉芽の発育が花芽の発育を抑制しないため、開花プロセスがより進みやすくなるという議論を加える必要がある。そして、サザンカの開花は温度が低下し、葉芽の休眠が深まった、すなわち成長点の活性がほとんど失われた秋以降に活発になると考えられた。

なお、本研究では、花芽が開花する一連の過程を開花プロセスとし、花芽の発達プロセスと区別したが、これは永田の報告⁴¹⁻⁴⁴⁾にしたがったものである。前述のように、サザンカでは未熟な花も開花することがあり、花芽の発達は開花可能温度幅を拡大させ、野外おかれたサザンカの開花を容易にはするが、開花の絶対条件ではない。したがって、サザンカの花芽形成から開花までの一連の過程を表現できる用語は存在しないと思われる。そして、サザンカの開花そのものは、形成された花芽が展開するだけ

の現象と捉えるべきであり、開花プロセスという用語は、厳密には花芽の展開に向けてのプロセスとすべきではあるが、本研究では開花プロセスとした。

以上のことから、サザンカが高温による抑制を受けず開花するためには、残暑のない冷涼な地域や気候の下で育成することが望ましいことになる。しかし、このような地域では春の開芽も遅く⁴⁰⁾、開芽後の温度も不足しやすいため、花芽分化、さらにその後の花芽の発達も遅れると考えられる。そして、形態的・生理的に未完成な花芽は10℃付近の温度で落下しやすく (Fig.5.5)、気温の低下の早い北方では、花の絶対数が少ないばかりか、生殖器官が未熟なため結実も期待できない。したがって、花芽の発達段階までは、温暖な地域で育成することが開花の必要条件となるが、このような地域では、開芽時の温度も高いので、春、いっせいに開芽できない可能性がある (Fig.6.2)。さらに、花芽が形成され、生殖機能を備え得た場合でも、高温が初秋以降も継続する地域では、花芽の大半が落下し開花には至らないので⁴³⁾、種子の絶対数は減少することになる。

いずれにせよ、サザンカの花芽の発達から開花に至る過程の適温は、常に比較的限られた狭い範囲にある。サザンカの天然分布が九州付近の狭い地域に限られているのは⁴⁹⁾、本研究で明らかにされた開花過程の温度特性によるものと思われる。しかし、本研究で用いた供試材料は、園芸種であり、自生種、およびヤブツバキなど北方まで天然分布している他のツバキについても、その温度、ならびに日長特性を調べ、比較する必要がある。

また、リュウキュウサザンカと自生種のサザンカが別種であるか否かについての議論^{49,51)}もあるが、サザンカの園芸種であるカンツバキと自生種のリュウキュウサザンカは、葉芽の休眠の有無の点で異なっていた (Fig.6.3)。それ故、リュウキュウサザンカとサザンカは生態的に同一視すべきではないと考えられる。しかし、*Camellia*の起源、温帯樹木の休眠性の獲得、適応の過程など、さらに追求する必要がある。

8・2. 相互抑制について

第2章で、サザンカの花芽は、連続的に発達、成長せず、発達と停滞を交互に繰り返しながら段階的に成長することが明らかになった (Table-2.3)。また、葉芽についても、同じように両方を交互に繰り返す (Table-2.3)、9月までは、花芽と葉芽の1週間あたりの成長量の間には、有意な ($p \leq 0.05$) 負の相関関係が認められた (Table-2.2)。しかし、葉芽の休眠導入が進む9月以降は、花芽と葉芽の成長量の間の相関関係は認められなくなり (Table-2.2)、両者は独立的に発達した。このように、サザンカの花芽と葉芽は、葉芽の休眠期を除けば、互いに影響しあいながら発達すると考えられる。

サザンカでは、フラッシュ後の施肥により、TFB-1の形成期が早められることはなかったが (Table-4.1)、TFB-2やTFB-3の形成割合が増し、1枝当たりに形成される花芽数が増加した。さらに、施肥区では花芽の多くが落下し、無施肥区よりも開花率が減少した。したがって、開花に対する施肥の効果は有利なものとは考えられない。また、フラッシュ後の施肥で土用芽の発生割合が増大したが、土用芽は発達中の花芽やよく発達した花芽を持つ枝には発生しないことが明らかになった (Fig.4.3)。そして、土用芽の発生と開花率の間には有意な ($p \leq 0.05$) 負の相関関係が認められた (Fig.4.6)。

7月下旬～8月中旬の期間、サザンカの頂芽の発達は明らかに花芽の発育を抑制した (Fig.2.13)。さらに、フラッシュ後から10℃恒温に置くと、花芽が形成されず、ほとんどの頂芽が土用芽となった (Fig.3.7)。10℃で花芽がまったく形成されなかったのは、頂芽の発達が花芽の発育に抑制されるこ

とがなかったためであろう。したがって、サザンカの頂芽の発達と花芽の発育の両プロセスは拮抗的な関係、すなわち相互抑制の関係にあると考えられた。

相互抑制の現象は、休眠解除後のサツキツツジにおいても観察された(第7章)。サツキツツジの開花、開芽のタイプは3つに分かれたが(Fig.7.4)、開芽と開花が同時的に進む Synchronous-growth タイプは、両者の活性バランスが平衡点付近にある場合にみられるものと思われる。

また、ESASHIは^{3~4)}、短日反応によって形成されるとされているシュウカイドウ *Begonia evansiana* ANDR. のむかごは、短日の刺激そのものではなく、長日反応である栄養成長の生理反応系と、短日反応であり、かつ生殖成長であるむかご形成の反応系のバランスが、短日側に傾いたときに形成されたと考えた。そして、長日反応と短日反応は、植物内部では同時に存在するが、温度、日長などの環境の状態によって、いずれかが活性化され、活性化された方に制御されるフェノロジーが発現するという説を示した。これも、相互抑制の存在を示唆する現象である。このように、相互抑制の関係は、栄養成長と生殖成長の間に認められることが多い。

一方、永田らは^{41,45,50,74,75)}アカマツを用いて *Pinus* 属の Foxtail 現象の発生について検討した際、アカマツの冬芽内でみられる葉原基形成(D)と冬芽の展開およびシュートの伸長(G)は相互抑制の関係にあり、環境条件の変化による双方の活性バランス(GDバランス)の変化がアカマツの成長パターンに大きく影響することを明らかにした。この関係は、サザンカを含めたマツ型の成長パターンを示す樹木の全般に適合できると考えられるが⁴¹⁾、本研究では、さらに生殖成長の活性の増大が栄養成長の全体的な活性を抑制する可能性が示され、GDバランスには生殖成長の影響も考慮しなければならないと考えられた。

また、畑野と佐々木⁷⁾は若齢の個体ほど二次成長しやすいことを示し、KRAMAR & KOZOLOWSKIは²²⁾テーダマツ *Pinus teada* L. の Foxtail 現象は、15年生以下の幼木で多くみられると報告している。幼木では生殖機能が未熟と考えられるが、樹齢の違いによって生殖機能に大小があり、栄養成長を抑制する効果も変化すると考えられる。そして、幼木では土用芽の発生や Foxtail 現象など、栄養成長のGDバランスの変化によって発現するフェノロジーがよりおこりやすくなると考えられる。

このように、樹木においても草本植物と同じように、栄養成長と生殖成長は相互抑制の関係にあると考えられる。したがって、樹木の成長と発育のメカニズムを明らかにする際は栄養成長の視点のみから検討すべきでないと思われる。いずれにせよ、相互抑制の現象は、植物のフェノロジー発生メカニズムの理解において非常に重要な議論といえるが、相互抑制そのものの報告は少なく、さらに検討する必要があるだろう。

結 言

本研究は、成育ステージの把握は、広い範囲での育成、管理を要求される緑化計画および実務の上で、必要かつ有効であることを提議する目的でおこなった。そして、温度や日長を調節するいくつかの育成実験をもとに、サザンカとサツキツツジについてのフェノロジーの変化について観察し、天然分布と植栽分布の違いを比較、検討したところ、次の結果を得た。

- ① サザンの天然分布は、耐寒性によってのみで規定されているのではなく、開花が大きく関わっている可能性を示した。
- ② サザンカは、同じ枝に発達中の花芽と土用芽（二次成長）が同時に存在することはなかった。そして、花芽と葉芽の発達プロセスは、拮抗する関係にあると考えられた。
- ③ 休眠解除後におけるサツキツツジでは、葉芽と花芽の発達プロセスは拮抗する関係にあると考えられた。

そして、季節変化をもたらす生理反応系のいくつかは、他の生理反応系の影響を受ける相互抑制の関係にあると考えられた。なかでも、栄養成長と生殖成長の生理反応系は、相互抑制の関係にあることが多いのではないかと考えられた。植物のライフサイクルが互いに抑制し合うのであれば、近年問題になっている地球温暖化によってあるフェノロジーが影響を受けた場合、連鎖的に他のフェノロジーも影響を受けることになる。

このように、温帯樹木は、様々な生理反応系を複雑に組み合わせながら季節変化に同調しているといえる。そして、温度や日長特性も季節に同調しながら変化する。さらに、今回は検討しなかったような光合成や水分生理などの生理現象を組み入れると、議論は、より複雑になる。したがって、緑化植物の管理指針を示す場合、単純に温度や時間的な季節変化によって議論すべきではない。すなわち、成育ステージを考慮した議論としなければ、地域差や年次差は、あいかわらず育成上の不安定要因として残ることになる。

さらに筆者は、1992年の早天、1993年の冷夏、1994および1995年の早天の連続によって多くの樹木のフェノロジーに異常がみられていると考えている。特に、1994および1995年に森林や市街地において多くの樹木でみられている二次成長量（節間長）の大きさは注目される。本件に関しては、さらに注意深く検討する必要があるが、渡邊^{72,73)}も指摘しているように、温暖化によって生物の様々なフェノロジーは影響を受け、その結果、天然分布域や生存可能範囲は変化していくと考えられる。したがって、今後もしろいろな生物のフェノロジーを理解していくべきであり、温暖化傾向の予察と把握のためにも、全国の演習林でおこなわれている「森林地域における地球環境モニタリング事業」のように、広い範囲でネットワーク的にフェノロジーに関する情報を集めていくことは非常に有効かつ重要と考えられる。そして筆者は、本報告を研究の終わりとせず、今後も生物季節学という分野の重要性を示していきたいと考えている。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、三重大大学生物資源学部の永田洋教授には、相互抑制の理論をはじめ、学際的な幅広い観点から、実験計画、結果のとりまとめまでのご指導を賜った。また、三重大大学生物資源学部の池田勝彦教授には、草本植物と木本植物における温度および日長特性の比較をはじめ、植物生理学的な立場から、本研究で強調した相互抑制などに関する重要なご助言をいただいた。さらに、三重大大学生物資源学部の飛岡次郎教授には、本論文が緑化計画と実務に及ぼす意義など研究の社会的位置づけに関する貴重なご助言をいただいた。そして、三重大大学生物資源学部の渡邊定元教授には、本研究が

温暖化という地球環境の視点からどのように解釈すべきであるかという点に関して数多くのアイデアをいただいた。論文のとりまとめの際には、三重大学生物資源学部の武田明正助教授に供試植物の森林生態学的な位置づけに関する明快な助言のみならず、統計処理の手法についてまで詳細な指導を賜った。実験の遂行にあたっては、三重大学生物資源学部の万木豊助手、北海道大学農学部付属演習林の船越三朗助手、高梨（たかしな）美林研究所の高梨武彦氏、三重県農業技術センター花植木センターの西田悦造氏、環境創造コンサルタント美樹有（ビジュアル）の荻野徹代表、櫛田達也君をはじめとする三重大学生物資源学部森林育成学研究室の諸君、ならびに中島美紀君のご協力を得た。そして、御在所ロープウェー株式会社、河村止氏ならびに有限会社三重緑地には実験地の貸与を受けた。ついては、ここに深謝申し上げる。

引用文献

- 1) BONNER J. : Flower bud initiation and flower opening in Camellia. Proc. Amr. Soc. Hort. Sci., 50 : 401~408, 1947
- 2) CORNFORTH J.W., MILBORROW B.V., RAYBAC G. & WAREING P.F. : Chemistry and physiology of dormins in sycamore Identity of sycamore dormin with abscisin II. Nature, 205 : 1269~1270, 1965
- 3) ESASHI Y. : Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* ANDR. Photosprouting of tuberizing buds. Plant & Cell Physiol., 3 : 67~82, 1962
- 4) ESASHI Y., OGATA K. & NAGAO M. : Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* ANDR. IX. Effect of temperature on tuber initiation. Plant & Cell Physiol., 53 : 1~10, 1964
- 5) 五井正憲 : 温帯花木の花芽形成ならびに開花調節に関する研究. 香川大学農学部紀要, 38 : 1~120, 1982
- 6) 飯島 亮・安藤俊比古 : 庭木と緑化樹—1—針葉樹・常緑高木. 東京, 誠文堂新光社, 186~213, 1975
- 7) 畑野健一・佐々木恵彦 : 樹木の生長と環境. 東京, 養賢堂, 169~171, 1987
- 8) 藤伊 正 (1975) 植物の休眠と発芽. 1~33, 東京大学出版会. 東京
- 9) 飯島健太郎・鈴木貢次郎・高橋新平・近藤三雄 : 平成4年夏季の旱天条件下における都市緑化用樹木の被害実態について. 日本緑化工学会研究発表会研究発表要旨集, 24 : 136~139, 1992
- 10) IKEMOTO A. : Effect of day-length and temperature on the elongation of main axis in first-year seedlings of *Pinus densiflora* and *Pinus luchiensis*. J. Jpn. For. Soc., 42 : 172~175, 1960
- 11) IKEMOTO A. : Effect of day-length upon breaking of dormancy in one year old seedlings of *Pinus densiflora*. J. Jpn. For. Soc., 43 : 162~165, 1961
- 12) 井上民二・加藤 真 : 花に引き寄せられる動物—花と送粉者の共進化. 東京, 平凡社, 79~135, 1993
- 13) IWAYA-INOUE M. & KAKU S. : Cold hardiness in various organs and tissues of *Rhododendron*

- species and the supercooling ability of flower buds as the most susceptible organ. *Cryobiology*, 20 : 310~317, 1983
- 14) KAKU S., INOUE M. & GUSTA L.V. : Relations of nuclear magnetic resonance relaxation time to water content and cold hardiness in flower buds of evergreen Azalea. *Plant & Cell Physiol.*, 25 : 875~882, 1984
- 15) KAKU S., INOUE M. & JEON K.B. : Super-cooling ability, water content and hardiness of *Rhododendron* flower buds during cold acclimation and deacclimation. *Plant & Cell Physiol.*, 22 : 1561~1569, 1981
- 16) KAKU S., INOUE M. & JEON K.B. : Effect of temperature on cold acclimation and deacclimation in flower buds of evergreen Azaleas. *Plant & Cell Physiol.*, 24 : 557~564, 1983
- 17) KAKU S., INOUE M. & KUNISHIGE M. : Super-cooling ability of *Rhododendron* flower buds in relation to cooling rate and cold hardiness. *Plant & Cell Physiol.*, 21 : 1205~1216, 1980
- 18) 亀山 章・三沢 彰・近藤三雄・興水 肇 : 最先端の緑化技術. 東京, ソフトサイエンス社, 13~242, 1989
- 19) 桐野秋豊 : 野生サザンカとその園芸種. 採集と飼育, 47 : 468~473, 1985
- 20) 小杉 清 : 花木類の花芽分化に関する研究 (1) つばき, さざんかの花芽分化期並びに花芽の発育経過について. *園学雑*, 22 : 50~54, 1953
- 21) KOZOŁOWSKI T.T. : Growth and development of trees I. New York, Academic Press, 287~294, 1971
- 22) KRAMER P.L. & KOZOŁOWSKI T.T. : Physiology of wood plants. New York, Academic Press, 436~565, 1974
- 23) 国重正昭・西尾小作・須藤憲一 : サツキの促成開花に関する研究. 農林水産省野菜茶業試験場単年度試験研究成績報告, 17 : 3~4, 1984
- 24) 国重正昭・西尾小作・須藤憲一 : ツツジの促成開花に関する研究. 農林水産省野菜茶業試験場単年度試験研究成績報告, 17 : 1~2, 1985
- 25) 国重正昭・西尾小作・須藤憲一 : 西洋シャクナゲの促成開花に対するGAペーストの効果. 農林水産省野菜茶業試験場単年度試験研究成績報告, 17 : 5~6, 1985
- 26) 国重正昭・西尾小作・須藤憲一 : 西洋シャクナゲの促成開花に関する研究. 農林水産省野菜茶業試験場単年度試験研究成績報告, 17 : 7~8, 1986
- 27) 国重正昭・竹内照雄 : ツツジ科. 小学館園芸植物大辞典, 3 : 218~262, 1990
- 28) 栗屋 強 : 肥後ツバキの花芽分化期および花芽の発育経過について. 熊本大学教育学部紀要, 17 : 51~69, 1969
- 29) 松島省三 : 水稻のV字型多収理論とその展開. 農業及び園芸, 42 : 144~150, 1967
- 30) NAGATA H. : Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (I) Effects of photoperiods on the growth of first and second-year seedlings of *P. densiflora*. *J.Jpn.For.Soc.*, 49 : 279~285, 1967
- 31) NAGATA H. : Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (II) Effects of temperature and photoperiod on the breaking of winter dormancy of

- first year seedling. J.Jpn.For.Soc., 49 : 415~420, 1967
- 32) NAGATA H. : Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (III) Photoperiodism in the terminal buds of the second year seedling. J.Jpn.For.Soc., 50 : 174~180, 1968
- 33) NAGATA H. : Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (IV) Thermo sensitivity of the terminal buds in the stage of pre dormancy. J.Jpn.For.Soc., 50 : 211~216, 1968
- 34) NAGATA H. : Studies on the photoperiodism in the dormant bud of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. (V) The locus of photoperiodic perception in relation to breaking of terminal buds. J.Jpn.For.Soc., 50 : 238~240, 1968
- 35) 永田 洋 : アカマツの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. 北海道林試告, 6 : 41~49, 1968
- 36) NAGATA H. : 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. J.Jpn.For.Soc., 51 : 85~90, 1969
- 37) 永田 洋 : 林木の芽の休眠. 植物の化学調節, 4 : 33~39, 1969
- 38) 永田 洋 : 樹木の休眠に関する研究 (I) ポプラ冬芽の休眠の深さ (1). 日林誌, 63 : 263~272, 1981
- 39) 永田 洋 : サザンカはなぜ冬に咲くのか. 採集と飼育, 47 : 474~478, 1985
- 40) 永田 洋・櫛田達矢・万木 豊 : アカマツにおける土用芽の誘導. 日林誌, 76 : 361~363, 1994
- 41) 永田 洋・中島敦司・万木 豊 : 樹木の芽の休眠. 三重大学演習林報告, 18 : 17~42, 1994
- 42) 永田 洋・万木 豊 : 樹木の生物季節学的研究 (I) サクラの開花. 三重大学農学部学術報告, 64 : 11~20, 1982
- 43) 永田 洋・万木 豊 : 生物季節に関する研究 (II) なぜサザンカは冬に咲くのか. 森林文化研究, 4 : 69~76, 1983
- 44) 永田 洋・万木 豊 : 生物季節に関する研究 (IV) サクラ, ウメ, サザンカの開花・開葉 (続). 森林文化研究, 6 : 65~69, 1985
- 45) 永田 洋・万木 豊 : アカマツの枝無し連続成長の誘導. 日林誌, 68 : 397~405, 1986
- 46) 永田 洋・万木 豊 : 樹木の休眠に関する研究 (III) ポプラ冬芽の休眠の深さ (II) 日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究. 昭和62年度科学研究費 (総合研究A) 研究成果報告書, 155~190, 1988
- 47) 永田 洋・万木 豊 : ポプラの冬芽の内的成長の開始と耐凍性低下. 日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究. 昭和62年度科学研究費 (総合研究A) 研究成果報告書, 206~209, 1988
- 48) 永田 洋・万木 豊 : 樹木の休眠に関する研究 (IV) ポプラの頂芽の休眠導入過程. 日林論, 101 : 365~366, 1990
- 49) 永田 洋・万木 豊・堀内洋二 : 樹木の休眠に関する研究 (V) ポプラの冬芽形成におよぼす温度の影響. 三重大生物資源学部紀要, 4 : 157~164, 1990

- 50) 永田 洋・万木 豊・櫛田達矢：リュウキュウマツにおける枝無し連続成長の誘導．三重大生物資源学部紀要， 5：1～8， 1991
- 51) 長戸かおる：ツバキとサザンカの類縁関係．採集と飼育， 47：479～482， 1985
- 52) 中島敦司・永田 洋・万木 豊：樹木の生物季節に関する研究．第105回日本林学会大会講演要旨集， 381p， 1994
- 53) 中島敦司・永田 洋：開芽からの温度がサザンカの開花に及ぼす影響．第43回日本林学会中部支部大会講演要旨集， 33p， 1994
- 54) 中島敦司・永田 洋：開芽からの恒温条件がサザンカの開花，土用芽の発生に及ぼす影響．日林誌， 77：254～259， 1995
- 55) 中島敦司・永田 洋：サザンカにおける土用芽の発生と開花．第44回日本林学会中部支部大会講演要旨集， 36p， 1995
- 56) 中島敦司・万木 豊・永田 洋：夏期の温度および日長がサザンカの開花に及ぼす影響．日林誌， 76：584～589， 1994
- 57) ROMBERGER A.：Meristems, growth and development in woody plants. U.S. Dept. Agr. For. Serv., 71～165, 1963
- 58) 酒井 昭：植物の耐寒性と寒冷適応．東京，学会出版センター， 467pp， 1982
- 59) 佐藤大七郎・堤 利夫：樹木—形態と機能—．東京，文永堂， 309pp， 1978
- 60) 新里孝和：マツ属の生長におよぼす日長と気温の影響．琉大農学報， 31：233～278， 1984
- 61) 新里孝和・田場和雄・山盛 直：リュウキュウマツのFoxtail現象．日林論， 95：349～350， 1984
- 62) SMITH H. & KEFFORD N.P.：The chemical regulation of the dormancy phase of bud development. Amer. J. Bot., 51：1002～1012, 1964
- 63) 田村輝夫・萩屋 薫・箱田直紀・安藤芳顕：ツバキ科．小学館園芸植物大辞典， 3：266～289， 1990
- 64) TUYAMA T.：Camellia of Japan. Tokyo, TAKEDA Science Foundation, 65p, 1968
- 65) VEGIS A.：Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 15：185～224, 1964
- 66) VILLIERS T.A.：Dormancy and the survival of plants, London, Edward Arnold Ltd. Studies in biology, 57：1～17, 1975
- 67) WAREING P.F.：Growth studies in woody species I. Photoperiodism in first year seedlings of *Pinus sylvestris*. Physiol. Plant, 3：258～276, 1950
- 68) WAREING P.F.：Growth studies in woody species II. Effect of day-length on shoot growth in *Pinus sylvestris* after the first year. Physiol. Plant, 3：300～314, 1950
- 69) WAREING P.F.：Growth studies in woody species III. Further photoperiodic effects in *Pinus sylvestris* after the first year. Physiol. Plant, 4：41～56, 1951
- 70) WAREING P.F.：Growth studies in woody species VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiol. Plant, 7：261～277, 1954
- 71) WAREING P.F.：Growth studies in woody plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 7：191～214, 1956
- 72) 渡邊定元：ブナの種特性と地球温暖化に伴う分布域の変動．地球温暖化に伴う温帯・北方系樹種の生態遺伝育種に関する研究．平成7年度科学研究費（総合研究A）研究成果報告書， 111～132， 1995

- 73) 渡邊定元・長尾精文・佐々木恵彦：ブナの光周性・温周性と伸長成長．地球温暖化に伴う温帯・北方系樹種の生態遺伝育種に関する研究．平成7年度科学研究費（総合研究A）研究成果報告書，97～110，1995
- 74) 万木 豊・永田 洋：12時間日長でのリュウキュウマツの枝無し連続生長の誘導．日林誌，69：236～239，1987
- 75) 万木 豊・永田 洋：マツ属のフォックステイル形成機構の解明とその人為的誘導について．日林論，102：5～8，1991