

カラマツの花芽形成と光周条件

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者	横山, 敏孝 浅川, 澄彦
巻/号	55巻12号
掲載ページ	p. 388-393
発行年月	1973年12月

カラマツの花芽形成と光周条件**

横山敏孝*・浅川澄彦*

Effect of Photoperiod on Female Strobili Formation in
Larix leptolepis (SIEB. et ZUCC.) GORDON

Toshitaka YOKOYAMA* and Sumihiko ASAKAWA*

Summary: Effect of photoperiodic treatments on female strobili formation was studied with clonal grafts of Japanese larch (*Larix leptolepis*). In *Larix*, generally speaking, male strobili are formed on dwarf shoots of 2- to 5-year-old and female strobili are formed on dwarf shoots of 4- to 6-year-old long shoots. In this study, however, a special clone was used which shows a peculiar flowering habit, with many of current long shoots bearing female strobili at some of needle axils on their distal part. The clonal grafts used here did not bear any male strobili.

All the potted grafts were exposed to natural day light in the greenhouse for 8 hours from 9.00 a.m. to 5.00 p.m., and then moved into air-conditioned dark rooms, where they were subjected to respective photoperiodic treatments (Table 1).

From the experimental results, it was shown that female strobili formation was affected by photoperiodic conditions (Table 2). Female strobili were formed under daily photoperiods of 12, 14, 15, and 16 hours, but not formed under daily photoperiods of 10, 18, and 20 hours. Female strobili were not formed under 10-hour photoperiod interrupted with 2-hour light period near the middle of the dark period. When the grafts were transferred from the 20-hour to the 14-hour photoperiod, female strobili were formed, but not formed when transferred from the 20-hour to the 10-hour photoperiod. The authors conclude, from the facts described above, that female strobili of this clone of Japanese larch were formed only under light period within a limited range, but beyond that range no flowers were formed. Therefore, it may be classified into a day intermediate plant.

In Japan it has been said that Japanese larch flowers at younger age and much oftener in Hokkaido than in Nagano to which Japanese larch is native, although there is no definite reference. The direct motive of the study was to draw an answer for this opinion, and the result suggests that the difference in flowering habit between two regions cannot be attributed to daylength.

要 旨: カラマツの花芽形成と光周条件との関係を調べるために、長枝の当年伸長部分の葉腋に花芽を形成する習性をもつクローンを用いて実験を行った。その結果、花芽は12~16時間明期(12~8時間暗期)のときに形成されることがわかった。このことから、カラマツは、いわゆる中間植物であると考えられる。

なお、伸長生長は長日で促進され、短日で抑制された。このことは、頂芽(冬芽)の形成が長日で遅れ、短日で早まることと関係している。

カラマツでは、よく知られているように、他の樹種に比べて雌花の着生が少ない。このことは、林木育種の分野において、交配試験を実行する際にも、また優良な系統の種子生産を計るうえでも障害となってくる。そのため、花芽形成の促進や雌花芽率を高めるための試みとして、施肥、機械的処理(環状剥皮など)、植物ホルモン処理などが検討されている。一方、長日条件が花芽形成

を促進するのではないかということがいわれている。たとえば、カラマツを北海道に植栽すると郷土の長野の場合よりも早く開花・結実し、豊凶の周期も短いといわれているが、これには、緯度を異にすることによる日長条件の違いが有力な因子として働いているのではなからうかというのである^{1,2)}。仮りに、長日条件が花芽形成を促進するのならば、実用的な観点からは非常に望ましい

* 農林省林業試験場 Gov. For. Exp. Sta., Meguro, Tokyo

** この報告の一部は第84回日本林学会大会で発表された

ことであるが、まだ実証されてはいない。カラマツの花芽形成と光周条件との関係を明らかにした報告も見当たらない。

このような事情から、カラマツの花芽形成がはたして長日条件によって促進されるものかどうかを検討することにした。そのために、まず、実験に適した開花習性を持つクローンを用いて、光周条件によって花芽形成がどのような影響を受けるものかを調べてみた。

材料と方法

材料：一般に、カラマツ (*Larix leptolepis*) の雌花芽は、4~6年生の長枝に着生する短枝の頂端に形成される。雄花芽は2~5年生の長枝に多い。このように、花芽をつける長枝の年齢が比較的高いのが特徴である³⁾。

このような開花習性を持つ材料では、日長処理装置内に入れられるようなものに花芽を形成させることは困難だと考えられたので、この実験には、花芽の着生する位置が一般的な習性とは異なっているクローンを用いた。このクローンでは、毎年、勢いよく伸長する長枝の当年生部分の葉腋に雌花芽が形成され、短枝には形成されない。つまり、開花は1年生枝上で見られることになる。筆者らの扱っている限りでは、雌花だけが見られ、雄花は観察されていない。このクローンは、百瀬⁴⁾が浅間国有林内で発見したもので ASFL-1 と呼ばれている。

この実験に用いたつぎ木後2年目の苗木では主軸がはっきりせず、つぎ穂からほぼ同じ大きさの2~3本の長枝が伸び出しているものが多い。また、このクローンでは主軸(幹)の当年生の部分でも長枝と同様に雌花芽が形成される。そのため、この報告では、主軸の明瞭な場合にも主軸と長枝とを区別せずにすべて長枝とした。(図-1)。

1965~68年のつぎ木苗木は 関東林木育種場・長野支場(浅間山麓、標高約1,000m)において養成され、1969年の材料だけは関東林木育種場本場(水戸市)で養成されたものである。

方法：ASFL-1 クローンのつぎ木後2年目の苗木を、2万分の1ワグナーポットに植栽して、3月初めにガラス室内に置いた。実験場所は東京都目黒区の林業試験場構内である。実験した光周条件は表-1に示した。

各処理区とも、午前9時から午後5時までの8時間を主明期としてガラス室内で自然光を与え、処理室に運び入れたのち、処理室ごとに所定の光周条件になるように白熱灯あるいは蛍光灯による補光を与えた。

処理室はコンクリート製の小室であり、125cm×180cm×115cm(幅×高さ×奥行)の大きさである。天井

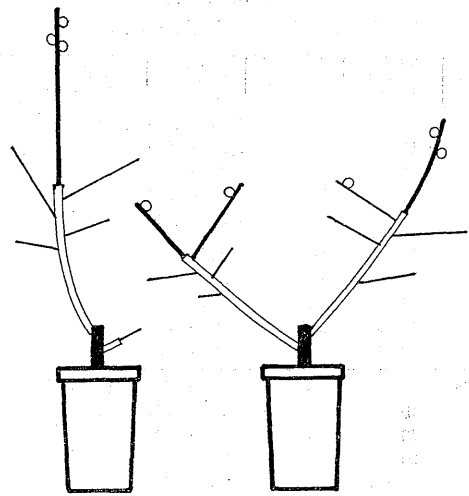


図-1. 雌花芽は当年に伸長した長枝の先端近くに形成される
Fig. 1. Female strobili are formed on the distal part of new shoots. O: female strobili

面には補光のための光源が取り付けられている。入口と向い合う壁面の上部に30cm×20cmの送風口を備え、ここから15~20℃に調整された空気が送りこまれて、処理室内の温度が18~20℃に保たれるようになっている。しかし、温度制御装置の構造上、処理室間には2~3℃の温度差のできる場合があった。実験年によっても温度条件には多少の違いがあった(図-2)。

温度の制御は特に夏の間の処理室内の温度をさげることを目的として行われた。図-2には、温度条件の1例として、ガラス室内での主明期と処理室内での補光期および暗期について、1967年の各月の代表的な日変化を示してある。8月についてだけは、参考のために、補光期および暗期に相当する時刻におけるガラス室内(自然光区)の温度変化も同時に示した。温度制御装置を動作させずに空気を循環させた場合にはガラス室内と処理室内とはほぼ等しい温度となる。

処理室内で補光を与える処理区のほかにガラス室内に放置して自然光だけを与える自然光区を設けて花芽形成を観察した。

実験結果

(1) 自然光下での生長と花芽形成

3月中旬頃から短枝の冬芽がほころびはじめ、4月中旬には、すべての短枝の冬芽と長枝の側芽(冬芽)が開いて葉が見えてくる。4月上旬から下旬にかけて長枝の

表-1. 光周条件

Table 1. Photoperiodic treatments

Year	Light period (hrs.) ¹⁾	Kind of suppl. light	Light intensity (lux) ²⁾	Duration of photoperiodic treatment
1966	10	FT	1,400~1,500	Apr. 18~Sept. 2
	10	FT+IL	1,700~1,900	
	14	IL	220~ 680	
	18	FT	1,400~1,500	
1967	10	IL	220~ 680	Apr. 18~Nov. 14
	14	IL	220~ 680	
	20	IL	220~ 680	
	10+2	IL	220~ 680	
	20→10	IL	220~ 680	
1968	12	IL	220~ 680	May 15~Oct. 10
	15	IL	220~ 680	
	18	IL	220~ 680	
	20	IL	220~ 680	
	20→14	IL	220~ 680	
1969	15	FT	840~1,140	Apr. 16~Nov. 6
	15	IL	220~ 680	
	16	IL	220~ 680	

The air temperature in the photoperiod sheds was controlled around 20°C in 1967, 1968, and 1969. (cf. Fig. 2)

1) All grafts received 8 hrs. of natural light each day.

2) At plant level.

10+2 : Light period of 10-hrs. plus a light break of 2-hrs. near the middle of the dark period.

20→14: Grafts were transferred from the 20-hrs. to the 14-hrs. light on June 20.

20→10: Grafts were transferred from the 20-hrs. to the 10-hrs. light on June 20.

IL: Supplemented with incandescent-filament lamps.

FT: Supplemented with fluorescent tubes.

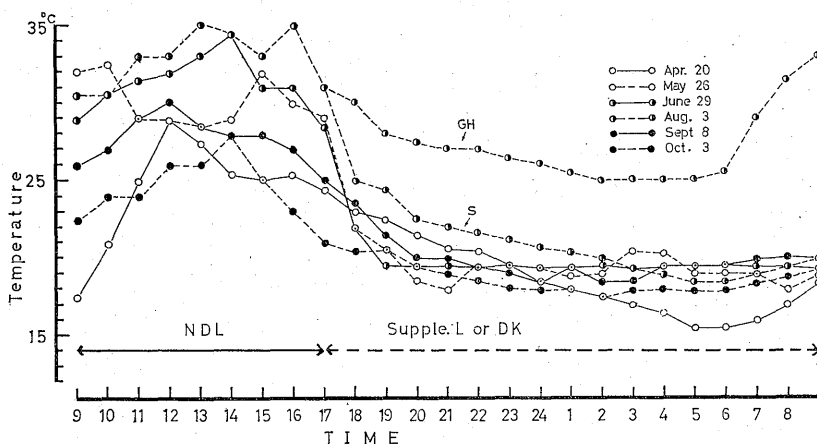


図-2. 温度条件の1例。各月の快晴日における日変化を処理区の平均値で示す (1967年)

Fig. 2. Temperature condition in the greenhouse and photoperiod sheds in 1967. Mean temperature in five sheds

NDL: Natural day light in the greenhouse. Supple. L or DK: Supplementary light or dark period in photoperiod sheds. For Aug. 3, night temperature in the greenhouse is indicated as GH. That in sheds on the same date is indicated as S

頂芽の芽鱗が破れ、伸長生長がはっきりしてくるのは、5月になってからである。その後、長枝は急速に伸長し、6月中旬~7月上旬になると、再び頂芽の形成が観察され、7月中旬には伸長はほとんど停止する。早いものでは、7月中旬になると、側芽はその大きさから花芽であるかどうかを判断できるようになる。1965年に実験した8個体の雌花芽を形成した長枝15本について、伸長生長と頂芽形成の経過を図-3に示した。

花芽をつける長枝は、1個体中の長枝のなかで、勢いよく生長し、伸長量が大きい上向きの枝である。花芽の形成される位置は、長枝の当年生部分の先端近くである。伸長量の大きい長枝のほうが、花芽着生部分の割合が多く、花芽数も多い。すべての個体で花芽が形成され、1個体平均花芽数は、4~14個であった(表-2)。

(2) 光周条件と花芽形成

花芽の形成は、翌春に冬芽の開くのを待って確認した。花芽は明期を12, 14, 15および16時間とする光周期のときに形成された。これよりも短い明期(10時間)、あるいは、長い明期(18, 20時間)では形成されなかった。また、光中断区(10時間明期)でも花芽は観察されなかった。6月20日に20時間明期から、14時間明期に移した場合には花芽が見られたが、同様に10時間明期に移した場合には、花芽が形成されなかった。このように、花芽が一定時間以上の明期または暗期で形成されず、特定の日長条件下でのみ形成されたことから、いわゆる中間植物だと考えられる(表-2)。

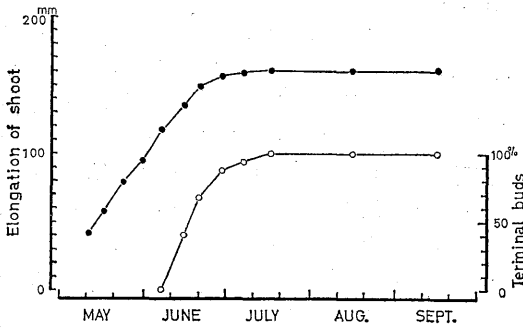


図-3. 自然光区 (1965年) で花芽を形成した長枝の伸長と頂芽の形成

Fig. 3. The elongation and terminal bud formation of new shoots bearing female strobili under natural day length in 1965. Mean length of 15 shoots on 8 grafts

表-2. 光周条件が花芽形成に及ぼす影響

Table 2. Effect of photoperiod on female strobili formation in *Larix leptolepis* grafts

Photoperiod (hrs.)	Graft treated	Graft bearing female strobili	Total number of female strobili	Year
10	4	0	0	1966
10	4	0	0	1966
10	4	0	0	1967
12	6	1	3	1968
14	4	2	2	1967
14	4	1	2	1966
15	6	3	10	1968
15	4	0	0	1969
15	4	1	1	1969
16	4	1	3	1969
18	4	(1)*	(2)*	1966
18	4	(1)*	(3)*	1966
18	6	0	0	1968
20	4	0	0	1967
20	6	0	0	1968
10+2	4	0	0	1967
20→14	6	2	4	1968
20→10	4	0	0	1967
NDL	8	8	77	1965
NDL	2	2	7	1966
NDL	10	10	138	1967
NDL	10	10	59	1968

NDL: Natural day length.

* Photoperiodic treatments were concluded on Sept. 2, when shoots of grafts were still elongating. After leaf fall, female strobili were observed on the elongated part of shoots under NDL. Therefore, it is assumed that female strobili were formed under NDL in the greenhouse after photoperiodic treatments.

なお、1966年には、18時間明期区に花芽がみられた。しかしながら、次のことなどから、これらの花芽は18時間明期下で形成されたのではないと考えられる。すなわち、この年には、9月2日以降は処理をやめて、

自然光下に放置したが、この時には伸長を続けていた。9月初めから終りまでの間の自然日長(日の出～日の入)はおよそ12~13時間である。落葉したのち、18時間明期で伸長したと考えられる部分と、自然光下に移したのちに、伸長したと考えられる部分とが区別でき、花芽は、後者の部分に形成されていた。また、10月10日まで18時間明期においた場合(1968年)には、花芽が形成されていない。

1969年に用いたつぎ木苗は、全般的に生長が悪く、とくに頂芽の形成がおそかったにもかかわらず、7月上旬までの伸長量が、小さい(図-4, 5)。この年の15時間明期(白熱灯補光区)で花芽の形成がないのは生長の悪いことが関係しているように思われる。

自然光区では、すべての個体が花芽を形成し、処理区に比較すると1個体あたりの花芽数も多い。

(3) 伸長生長と頂芽(冬芽)形成

長枝の伸長と頂芽形成の経過を1967年の実験で代表させて図-4, 5に示した。

ひとつの個体のすべての長枝の当年伸長量を合計した総伸長量は、明期の長さが増すほど増加した。光中断区では20時間明期区とほぼ等しい伸長量を示している(図-4)。

長枝の先端に冬芽の鱗片となる鱗形の葉が観察されたときを頂芽の形成とみなして頂芽形成率を調べると明期が短くなるほど頂芽の形成は早まった。20時間明期区と光中断区では、7月上旬に頂芽形成率に一度ピークが見られたが、その後、再び伸長し、頂芽形成率が低下した。10, 14時間明期区では頂芽が形成されたのち、それぞれ、14, 9週間たつと開葉するものがあつたが、伸長はしなかつた。自然光区だけは、わずかの長枝が再び伸長を始めた。1969年の15, 16時間明期区では頂芽の形成開始がおくれている(図-5)。

従来の報告によると、カラマツの伸長は長日で促進され短日で抑制される。伸長の促進は主として生長期間が長くなる、いいかえると、頂芽の形成が遅れることによる。反対に、伸長の抑制は頂芽の形成が早くなることによつておこる^{5,6)}。この実験においても同様の反応が観察された。

考 察

先に述べたように、カラマツ(ASFL-1)の雌花芽は12~16時間明期のときに形成され、これよりも短い明期でも長い明期でも形成されなかつた。このことから、カラマツは、いわゆる中間植物であると考えられる。

針葉樹において光周期が花成にどのように働いている

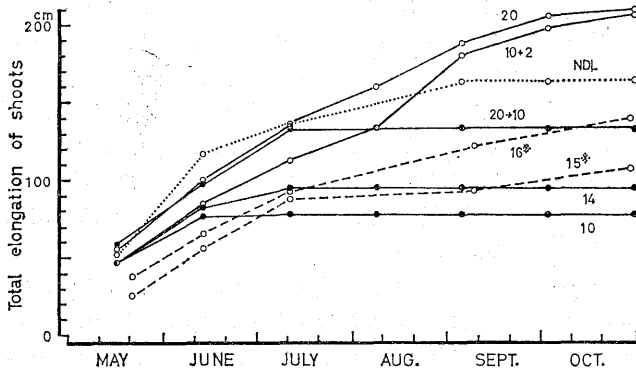


図-4. 光周処理をしたときの長枝の総伸長量

Fig. 4. Total elongation of new shoots on grafts under photoperiodic treatments in 1967. *: Treated in 1969.

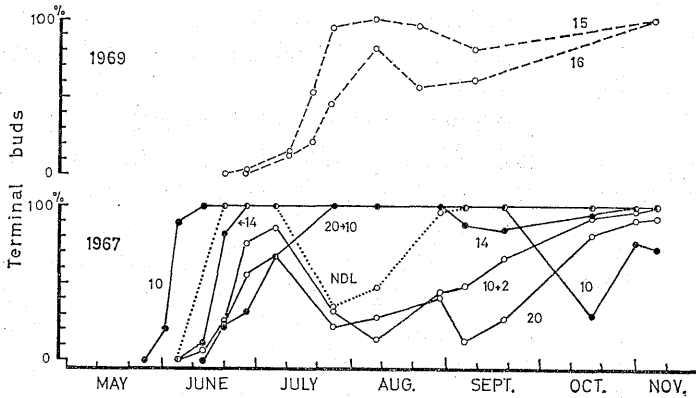


図-5. 光周処理をしたときの頂芽形成率

Fig. 5. Terminal bud formation of new shoots on grafts under photoperiodic treatments in 1967 and 1969

かを調べた報告は少ない。カラマツ属については、実験を試みた例はあるがはっきりした結果は報告されていない⁷⁾。マツ属の多くは日長に支配されない中性植物(day-neutral plant)であろうと言われる⁸⁾。しかし、アカマツについては、16時間日長と8時間日長とでは着花しないが自然光下では着花したことから中間植物(定日植物, intermediate plant)であろうとの推論がある⁹⁾。このほか、スギの花芽形成は日長によって直接の影響を受けないと考えられている¹⁰⁾。Thuja plicata と Cupressus arizonica では、長日条件のもとでジベレリンによって分化した花芽が十分に発育するには、その後、短日一長日の条件が必要であり、この短日、長日の要求の度合いは両樹種で異なることが観察されている¹¹⁾。

カラマツの光周性はアカマツと類似しているようである。もっとも、光周反応は温度によってかなりの影響を

受け、限界日長は温度によって変化する¹²⁾。さらに、温度条件は生育期はじめの開葉と伸長に影響を与え、このことが間接的に開花習性を変動させる可能性を持つことも指摘されている¹³⁾。カラマツ(ASFL-1)の光周反応も温度条件との関連で現れ方が変化すると思われる。また、12~16時間明期のいずれにおいても同程度に花芽が形成されるのではなく、花芽形成の最も盛んな光周期があることも想像される。これらの点については、さらに実験を進める必要がある。また、先に述べた一般的な開花習性を持つカラマツの場合にも、花芽形成において、この実験に用いたASFL-1と同様な光周性を示すか否かは確かめられていない。この点についての検討も残された課題である。

この実験の自然光区では、側芽の大きさから判断すると、7月中旬には花芽が分化していると推察された。長枝が伸長を始める5月から花芽の分化が終わっていると推測される7月までの期間は、日の出から日の入までの時間がおよそ13.5~14.5時間であり、日長が最も長くなる時期である。しかしながら、この実験から、長日条件が花芽形成を促進しているとは言えず、自然光区の花芽の分化は日長が長くなっていくことに反応して引き起こされるとは言えないようだ。

自然状態でのカラマツの花芽分化期は、長野県では、6月下旬~7月上旬の間であると推定され、7月下旬~8月上旬には形態的に花芽を識別できる^{14,15)}。花芽の分化期は自然光区の観察結果と大きな違いはない。一般的な開花習性をもつカラマツがASFL-1と同じ光周性を持つと仮定すると、自然条件下において長日条件によって花成が誘導されているとはいえないようであり、北海道と長野県での花芽形成の違いを光周作用としての日長条件だけから説明することもできないようだ。

なお、幼齡期の短縮については、光周処理に関連した興味ある実験が報告されている。つまり、カラマツは普通の生育状態では5~10年たたないと成熟期に達しないが、長日条件下で連続的に生育させ、これに花芽分化を促進する処理(樹体を水平にする)を加えると播種後3年たたないうちに花芽が形成される。幼齡期から成熟期

への転換は、頂端分裂組織の細胞がある回数以上分裂した後起こる。そのため、成熟期に達することとある大きさになることとの間に相関関係がみられることになる¹⁰⁾、と言うのである。

カラマツを緯度の異なる地域に植栽した場合に日長の違いによって花成がどのように影響されるかを解明するには、日の長いことが光合成量を増加させ、栄養生長を旺盛にし、これらのことが幼齡期の短縮や結実周期の短縮に有利に作用するという可能性についても検討してみることがあろう。

この実験にあたり5年間にわたってつぎ木苗を提供いただいた当時の関東林木育種場原種課長・百瀬行男氏に対し厚くお礼申し上げる。実験をお手伝い下さった長尾精文技官に感謝の意を表する。

引用文献

- 1) 坂口勝美: 林学講座・育苗. 9pp, 朝倉書店, 1953
- 2) 浅川澄彦: 林木のタネの生産と発芽. 15~16, 林業科学技術振興所, 東京, 1966
- 3) 百瀬行男: カラマツの結実習性. 北海道の林木育種 7: 5~9, 1964
- 4) 百瀬行男: カラマツを見てやろう (8) 結実習性の変った個体. 長野林友 1962年7月号: 末尾2~8
- 5) 小早川 進: 日長が林木の栄養生長に及ぼす影響に就いて (第1報). 東大演報 34: 83~119, 1944
- 6) 今田敬一・武藤憲由・滝川貞夫: 日長操作がカラマツ稚苗の生育におよぼす影響. 北大演研報 21: 285~300, 1962
- 7) WAREING, P.F. and K.A. LONGMAN: Physiology of flowering in forest trees. Rep. For. Res. 1958: 107~109, 1959
- 8) MIROV, N.T.: Photoperiod and flowering of Pines. For. Sci. 2: 328~332, 1956
- 9) GOO, M.: Photoperiod and flowering of *Pinus densiflora* seedlings. 演習林 17: 101~104, 1968
- 10) 右田一雄: スギの結実性. 林業技術 252: 16~20, 1963
- 11) PHARIS, R.P., W. MORF, and J.N. OWENS: Development of the gibberellin-induced ovulate strobilus of western red cedar: quantitative requirement for long-day→short-day→long-day. Canad. J. Bot. 47: 415~420, 1969
- 12) 江刺洋司: 太陽時計と生物(2). 自然(12), 68~75, 1965
- 13) LARSON, P.R.: Influence of date of flushing on flowering in *Pinus banksiana*. Nature 192 (4792): 82~83, 1961
- 14) 柳原利夫: カラマツの花芽分化期と結実の豊凶について. 北海道の林木育種 3: 7~14, 1960
- 15) 橋結準人・今井元政: カラマツ花芽の発育経過について. 日林誌 48: 425~435, 1966
- 16) ROBINSON, L.W. and P.F. WAREING: Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species. New Phytol. 68: 67~78, 1969

(1973年8月27日受理)