

ジベレリン処理によつて着生したメタセコイア およびセコイアの花芽の發育経過について

橋 詰 隼 人*

On the Development of Gibberellin-induced Flower Buds in
Metasequoia glyptostroboides and *Sequoia sempervirens*

Hayato HASHIZUME*

林木の開花、結実の促進および調節は育種期間の短縮ならびに採種園の経営上重要であることはいうまでもない。開花、結実の促進には環状剥皮、まき締め、根切り等の機械的処理とジベレリン等のホルモン剤の散布が有効であつて、これらの方法はすでに林木育種の実際にとり入れられている。開花、結実を人為的に調節する場合、対象樹種の花芽分化期およびその後の花芽の發育経過を精密に調査し、把握しておくことは人為処理の効果を一層有効ならしめるために必要である。

筆者は数年前から主要針葉樹の花芽分化期および花芽の發育経過を調査し、アカマツ¹⁾、クロマツ²⁾、スギ³⁾、ヒノキ⁴⁾、コウヨウザン⁵⁾についてはすでにその結果を報告した。これらの一連の研究から、花芽の分化と發育の様相は樹種によつて特異的であつて、植物の系統的分類と密接な関係がある。スギ科の中でも *Metasequoia* および *Sequoia* はすでに報告した *Cryptomeria*, *Cunninghamia* と多少ことなるので今回報告することにした。なお供試木は自然着花期に到達していないので、ジベレリンで着花させ、その花芽の發育経過をしらべた。

材 料 お よ び 方 法

6年生メタセコイア(さし木)および4年生セコイア(実生)を用い、ジベレリン100ppmおよび300ppm水溶液をメタセコイアに対しては6月15日から8月15日(1962年)の期間に3回、セコイアに対しては7月14日から8月21日の間に4回散布した。8月上旬頃芽がふくらみはじめ、花芽分化の徴候がみられたので、以後大体10日間隔で花芽を採取した。採取した花芽はファーナー氏液で24時間固定した後、70%アルコール溶液に貯蔵した。貯蔵花芽はずい時とりだして、Free hand method

で縦断切片をつくり、アセト・カーミンで染色して検鏡調査した。

結 果

1. 着花習性

メタセコイア：雄花芽は長枝に腋生した小枝の葉腋に1個あて形成され、総状花序状を呈する場合と、葉を着生する小枝の先端に1個頂生する場合とがある。雌花芽は長枝の冬芽内に形成される。一般に側枝の上部ないし中部の腋芽が分化して花芽になるが、頂芽が花芽に分化する場合もまれに認められる。すなわち、雌雄いずれの花芽も頂腋生花芽といふことができる。

セコイア：雄花芽は主として主枝の先端あるいは主枝から分枝した小枝の先端に1個あて形成される。すなわち、新条の頂芽が花芽に分化する場合と側枝の先端部の葉腋に直接形成される場合とが認められた。すなわち、メタセコイアと同様頂腋生花芽である。雌花芽はジベレリンにより着生しなかつたので着花習性は不明である。

2. 花芽分化の標徴

前述の如く、メタセコイアやセコイアの花芽はその性によつて形成位置がことなる。また花芽はその分化初期に生長点の大きさおよび形状が変化するので、未分化の芽あるいは葉芽と容易に区別することができる。花芽の形成位置および生長点の形態変化にもとづく識別基準は次の如くである。

メタセコイア：

(1) 未分化の芽 生長点は肥厚肥大しない(図-1.A~B, 図-2.A)。

(2) 葉芽 長枝に形成される。生長点は未分化の芽に比して肥大する。同時に生長点の下部に葉の初生突起を

*鳥取大学農学部造林学研究室 Lab. of Silviculture, Fac. of Agr., Tottori Univ., Tottori

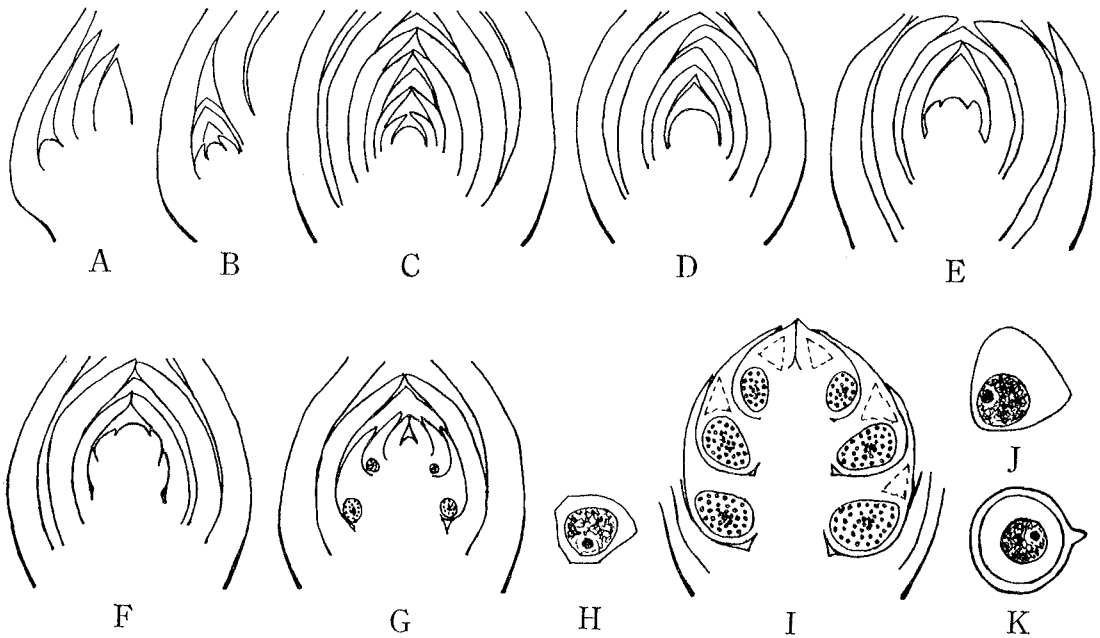


図-1. メタセコイアの雄花芽の発育経過

A~B: 未分化 (8月5日)。C: 花芽分化初期 (8月15日)。D: 花芽分化期, 生長点が肥大する (8月中旬~下旬)。E~F: 雄しべ分化期 (8月下旬~9月上旬)。G: 造胞組織分化期 (9月上旬~中旬)。H: 造胞細胞 (9月15日)。I: 花粉形成期の雄花 (10月下旬)。J: 花粉母細胞 (10月15日)。K: 花粉 (10月24日)。

Fig. 1. Developmental process of male flower buds in *Metasequoia glyptostroboides*.

A~B: Undifferentiation stage; August 5. C: Early stage of floral differentiation; August 15. D: Floral differentiation stage. The growing point becomes thick; mid to late August. E~F: Initiation and development of stamen primordia; late August to early September. G: Initiation of sporogenous tissue in basal part of rudimentary stamens; early to mid September. H: Sporogenous cell; September 15. I: A male strobilus of pollen formation stage; late October. J: Pollen mother cell; October 15. K: Pollen grain; October 24.

生ずる (図-2.B~C)。

(3) 雄花芽 小枝に形成される。生長点は未分化の芽に比して著しく肥厚肥大し、その頂部が丸味をおびてくる (図-1.D)。やや時日の経過したものはその下部に雄しべの初生突起を生ずる (図-1.E)。

(4) 雌花芽 長枝に形成される。生長点は葉芽に比してやや肥厚する。同時にその下部に葉の初生突起よりもやや肥厚した苞鱗の初生突起が分化する (図-2.D)。

セコイア:

(1) 未分化の芽 生長点は肥厚肥大しない (図-3.A)。

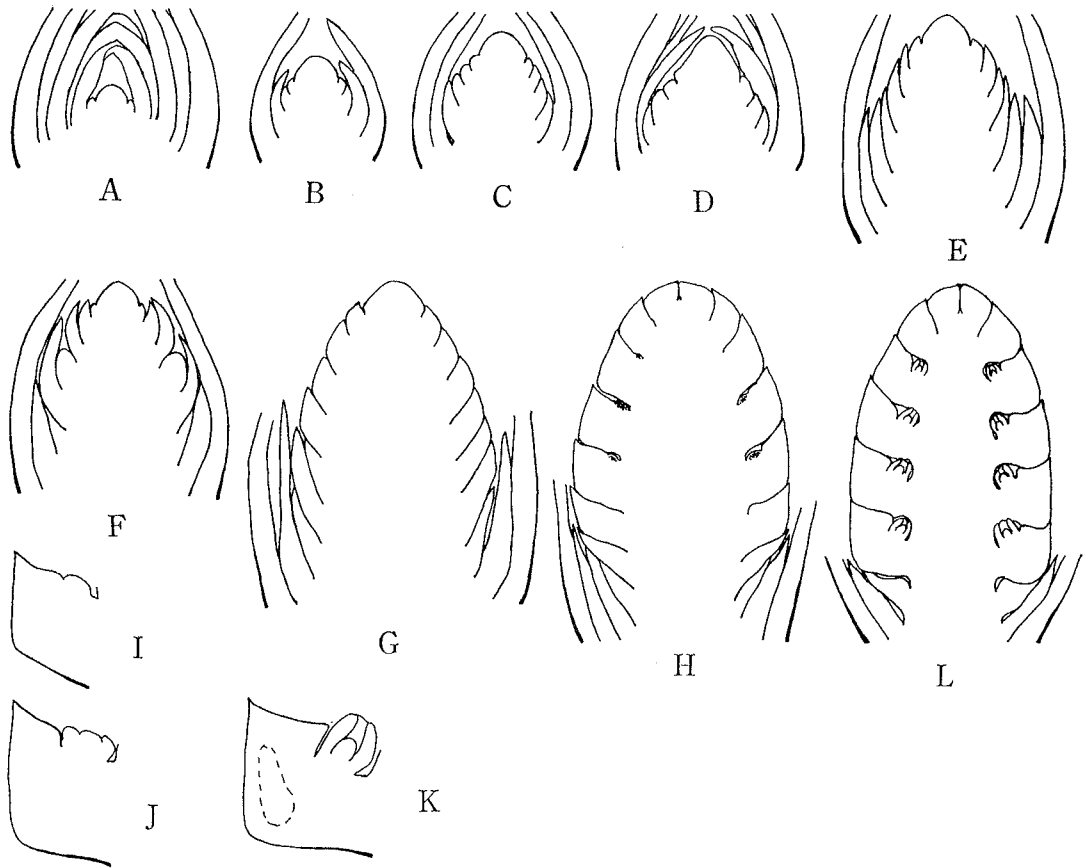
(2) 雄花芽 生長点は未分化の芽に比して著しく肥厚

肥大し、その頂部が丸味をおびてくる (図-3.C)。同時にその下部に雄しべの初生突起を生ずる (図-3.D)。

以上のごとく雄花芽は着生位置と生長点の肥厚肥大の状況により外観的に容易に識別することができる。しかし、メタセコイアの雌花は冬芽に形成されるので、外観的に早期に葉芽と区別することは困難である。しかし、苞鱗形成期 (9月下旬~10月上旬) になれば花軸が伸長して花芽が細長くなるので、熟練すれば肉眼により区別することができる。

3. 花芽分化期

ジベレリンによつて誘起される花芽分化期はジベレリンの散布時期によつて影響されるので、自然の花芽分化



図一2. メタセコイアの雌花芽の發育経過

A : 未分化 (8月15日)。B~C : 葉芽, 葉の初生突起が認められる (8月下旬~9月上旬)。D : 花芽分化期, 苞鱗の初生突起が認められる (9月5日)。E~F : 葉芽, 葉腋に小枝のモトが認められる (9月15日)。G : 苞鱗分化期 (9月15日)。H : 胚珠分化期 (9月下旬~10月上旬)。I~J : 10月上, 中旬の胚珠, 珠皮と珠心の分化が認められる。K~L : 11月中旬の雌花および胚珠。

Fig.2 Developmental process of female flower buds in *Metasequoia glyptostroboides*.

A : Undifferentiation stage ; August 15. B~C : Leaf buds. Leaf primordia were recognized ; late August to early September. D : Floral differentiation stage. Primordia of bract scales were recognized in the basal part of the bud ; September 5. E~F : Leaf buds. Origin of small shoots was formed in the axil of young leaves ; September 15. G : Formation of bract scales ; September 15. H : Initiation of ovular primordia in basal part of bracts ; late September to early October. I~J : State of ovules in early to mid October. Differentiation of the integument and the nucellus was seen. K~L : Developmental state of female strobilus and ovules in mid November.

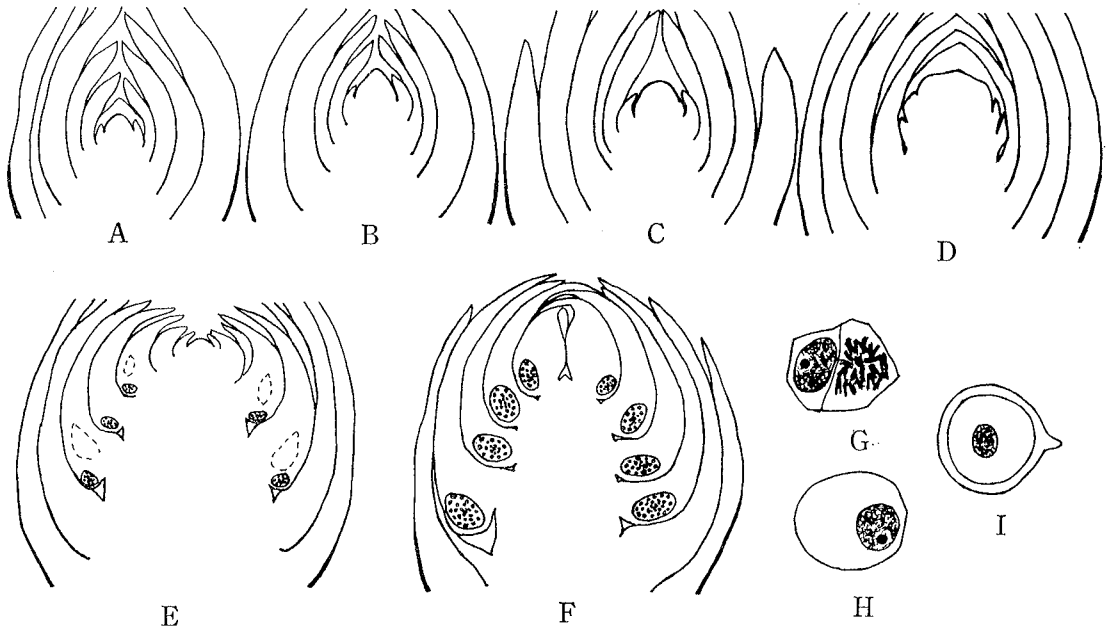


図-3. セコイアの雄花芽の發育経過

A: 未分化 (8月15日)。 B: 葉芽 (8月25日)。 C: 花芽分化期, 生長点が肥大する (8月25日)。 D: 雄しべ分化期 (8月下旬~9月上旬)。 E: 造胞組織分化期 (8月下旬~9月中旬)。 F: 9月中旬の雄花。 G: 造胞細胞 (9月15日)。 H: 花粉母細胞 (10月15日)。 I: 花粉 (11月25日)。

Fig.3. Developmental process of male flower buds in *Sequoia sempervirens*.

A: Undifferentiation stage; August 15. B: Leaf bud; August 25. C: Floral differentiation stage. The growing point becomes thick; August 25. D: Initiation of stamen primordia; late August to early September. E: Initiation of sporogenous tissue; late August to mid September. F: Condition of male strobilus collected on September 15. G: Sporogenous cells and their cell division; September 15. H: Pollen mother cell; October 15. I: Pollen grain; November 25.

期と多少ことなるものと思われる。花芽が形態的に識別できる時期, すなわち雄花芽では花芽の生長点が肥大する時期, 雌花芽では苞鱗の初生突起が分化する時期を花芽分化期とすると, メタセコイアの雄花芽の分化期は8月中旬~9月上旬 (盛期は8月中旬~下旬) であつた。雌花芽の分化期は9月上旬~下旬であつて, 花芽分化開始期は雄花芽よりも15~20日おそいようである。花芽分化期間は雌雄両花芽とも約30日であつた。セコイアの雄花芽の分化期はメタセコイアと大体同様で, 8月中旬~9月中旬であつた。分化期間は約40日である。

ジベレリンの散布時期と花芽分化期との関係について筆者⁹⁾がスギで調べたところによると, 生育前期の処理 (5, 6月処理) は生育後期処理 (7~9月処理) よりも花芽分化開始期までの所要日数が長い。メタセコイアがセコイアよりもジベレリン散布から花芽分化開始期ま

での期間が長いのは, 生育前期にジベレリン処理をはじめたためであると思われる。またセコイアの花芽分化終止期がメタセコイアよりもおそいのはジベレリン散布の終期がおそいためであると思われる。雌花芽の分化開始期が雄花芽よりもおくれることは針葉樹で一般的に認められる現象である^{1~5)}。

4. 花芽の發育経過

メタセコイア:

雄花芽では生長点が肥大して間もなくその下部および側方に雄しべの初生突起が分化してくる (図-1. E~F)。この初生突起の分化は8月下旬~10月上旬の期間に認められる。雄しべの初生突起は急速に生長し, 間もなくその下側基部に造胞組織が識別されるようになる。 (図-1.G)。造胞組織の分化は8月下旬より認められた。雄しべの初生突起および造胞組織は1個の花芽では

表 一 1. メタセコイアの花芽の發育経過

Table 1. Developmental process of flower buds in *Metasequoia glyptostroboides*.

調 査 月 日 Date	雄 花 芽 Male flower bud							雌 花 芽 Female flower bud				
	調 査 数	未 分 化	生 長 点 肥 大	雄 し べ 分 化	造 胞 組 織 分 化	花 粉 母 細 胞 形 成	花 粉 形 成	調 査 数	葉 芽	苞 鱗 分 化	胚 珠 分 化	珠 皮 と 珠 心 の 分 化
	Number investigated	Undifferentiation	Thickening of growing point	Differentiation of rudimentary stamens	Differentiation of sporogenous tissue	Formation of PMCs	Formation of pollen grains	Number investigated	Leaf bud	Differentiation of bract scales	Differentiation of rudimentary ovules	Differentiation of integument and nucellus
8. 6. 1962	20	20										
8. 15. "	20	9	11									
8. 25. "	20	6	5	7	2			20	20			
9. 5. "	20	8	1	6	5			30	28	2		
9. 15. "	20	9		5	6			30	25	5		
9. 25. "	10			4	6			30	24	5	1	
10. 7. "	10			2	3	5		20	16	1	2	1
10. 12. "	10				2	5	3	20	15		2	3
10. 15. "	10			1	2	2	5	20	14		1	5
10. 25. "	10				1	4	5	20	14			6
11. 5. "	10					4	6	20	16			4
11. 15. "	20						20	20	9	2		9

表 一 2-A. メタセコイアの花芽の發育経過

Table 2-A. Developmental process of flower buds in *Metasequoia glyptostroboides*.

花 芽 Flower bud	發 育 経 過 Developmental process	時 期 Time
雄 花 芽 Male	花芽分化期 Floral differentiation	8月中旬 ~ 9月上旬 late August ~ early September
	雄しべ初生突起分化期 Differentiation of rudimentary stamens	8月下旬 ~ 10月上旬 late August ~ early October
	造胞組織分化期 Differentiation of sporogenous tissue	8月下旬 ~ 10月中旬 late August ~ mid October
	花粉母細胞形成期 Formation of pollen mother cells	10月上旬 ~ 11月上旬 early October ~ early November
	花粉形成期 Formation of pollen grains	10月中旬 ~ 11月中旬 mid October ~ mid November

表 一 2-B. Table 2-B.

花 芽 Flower bud	発 育 経 過 Developmental process	時 期 Time
雌 花 芽 Female	花芽分化期 Floral differentiation	9月上旬 ~ 9月下旬 early September ~ late September
	苞鱗分化期 Differentiation of bract scales	9月上旬 ~ 10月上旬 early September ~ early October
	胚珠分化期 Differentiation of rudimentary ovules	9月下旬 ~ 10月中旬 late September ~ mid October
	珠皮と珠心の分化期 Differentiation of integument and nucellus	10月上旬 ~ 10月下旬 early October ~ late October
	開 花 期 Time of flowering	2月下旬 ~ 3月上旬 late February ~ early March

下部から上部へ求頂的に発生することはこれまでに調べた樹種と同様である。造胞組織は9月に盛んに分裂増殖し、10月上旬には大部分の花芽で全鱗片にその形成が認められる。分裂期の造胞細胞は核が大きく、細胞は角ばっている(図-1.H)。造胞細胞は成熟して、早期に着生した花では10月上旬頃花粉母細胞になる。花粉母細胞は造胞細胞よりも大きくて円く、各細胞は分離しやすい(図-1.J)。花粉母細胞は10月中旬から11月中旬の期間(盛期は10月中、下旬)に減数分裂して花粉になった(図-1.K)。開花期は翌年の2月下旬~3月上旬である。

雌花芽は葉芽と同様長枝に形成された芽が分化してできるもので、早期に両者を識別することは困難である。9月上旬になると、芽の生長点の下部に葉の初生突起よりもさらに肥厚した苞鱗の初生突起が分化してくる(図-2.D)。雌花芽はその後急速に生長して花軸が伸長する。苞鱗の分化は1個の花芽では求頂的に進行し、9月下旬には花軸のほとんど全面に形成されている(図-2.G)。一方この時期の葉芽は葉の初生突起が一層明瞭に

なり、将来長枝に発達する葉芽では葉の初生突起の腋部に小枝のモトが認められる。したがって、雌花芽と形態的にはつきり区別される。発育の早い雌花芽は9月の終わり頃から苞鱗の内側基部の細胞が分裂して胚珠の初生突起が分化してくる。(図-2.H~I)。胚珠の初生突起は10月10日頃から珠皮と珠心に分化する(図-2.J)、10月下旬には大部分の花芽で珠皮と珠心の完全に分化した胚珠が観察される(図-2.K~L)。発育初期のメタセコイアの雌花芽の鱗片の大部分は苞鱗であるが、胚珠が分化する頃になれば胚珠に隣接してその上側に種鱗の初生突起と思われるものが認められる(図-2.J~L)。

なおジベレリンで着生した花芽の中には途中で発育が停止して完全な花芽に発達しない、いわゆる blind が往々みられた、例えば雄花芽で10月中、下旬になつても雄しべ初生突起分化期で発育が停止し、葯の分化がみられないもの、また雌花芽で、11月中旬以降になつても苞鱗分化期で発育がとまり、胚珠が形成されないもの等がみられた。

表 一 3. セコイアの雄花芽の発育経過

Table 3. Developmental process of male flower buds in *Sequoia sempervirens*.

発 育 経 過 Developmental process	時 期 Time
花芽分化期 Floral differentiation	8月中旬 ~ 9月中旬 mid August ~ mid September
雄しべ初生突起分化期 Differentiation of rudimentary stamens	8月下旬 ~ 9月下旬 late August ~ late September
造胞組織分化期 Differentiation of sporogenous tissue	8月下旬 ~ 10月中旬 late August ~ mid October
花粉母細胞形成期 Formation of pollen mother cells	10月上旬 ~ 11月上旬 early October ~ early November
花粉形成期 Formation of pollen grains	10月中旬 ~ 11月下旬 mid October ~ late November
開 花 期 Time of flowering	3月上旬 early March

セコイア：

雄花芽では花芽分化後短期間で生長点の下部および側方に雄しべの初生突起が分化してくる(図-3.D)。そして、早期に分化した花芽は8月下旬、大部分の花芽は9月上旬、中旬頃鱗片の下側基部に造胞組織が形成される(図-3.E)。したがつて、8月下旬から9月中旬の試料中には花芽分化期から造胞組織分化期まで色々な發育段階のものがみられる。雄しべの初生突起および造胞組織の分化は1個の花芽ではやはり下部から上部へ求頂的に進行する。發育の早い花芽では9月中旬にすでに全鱗片に造胞組織の分化が認められる(図-3.F)。造胞細胞は9月から10月上旬にかけて盛んに分裂増殖して(図-3.G)、早いものは10月上旬、中旬頃花粉母細胞になる(図-3.H)。花粉母細胞の減数分裂は10月15日から11月25日の期間にみられた。しかし、分裂の盛期は10月下旬~11月上旬のようである。發育の早い花では10月下旬に4分子から分離した花粉がみられる(図-3.I)。開花期は翌年の3月上旬である。

考 察

メタセコイアおよびセコイアの花芽分化期を同じ科のスギ³⁾ およびコウヨウザン⁵⁾ と比較してみると、スギの自然状態における花芽分化期は、雄花芽は6月下旬~9月下旬、雌花芽は7月中旬~9月中旬である。ジベレリン処理の場合は処理後約30日で花芽分化がみられ、分化期間は自然分化よりも2ヵ月長い。コウヨウザンの自然状態における花芽分化期は、雄花芽は8月上旬~10月下旬、雌花芽は8月下旬~9月下旬である。本研究によるとメタセコイアの雄花芽の分化期は8月中旬~9月上旬、雌花芽は9月上旬~下旬、セコイアの雄花芽の分化期は8月中旬~9月中旬であつて、雄花芽の分化開始期はスギに比しておそく、終止期はコウヨウザンよりも早い。また雌花芽の分化開始期はスギよりもおそい。しかし、終止期はあまりちがわなない。ただし、前記の花芽分化期はスギの場合は数個体について調べた結果の最大巾を示したもので、個体によりかなり差異がみられ、8月に分化を開始する個体もある。またジベレリン処理の場合の花芽分化期は自然分化期よりもややおくれるようであるからメタセコイア、セコイアの花芽分化期はおおむねスギに近いものと考えられる。

次に花芽の發育の様相を花粉および胚珠が形成される時期により比較してみると、今迄調査した針葉樹では次の4つの型がみられる。

(1) マツ型 胚珠、花粉ともに花芽分化の翌年に形成される(アカマツ、クロマツ、テウダマツ等)。

(2) スギ型 胚珠、花粉ともに花芽分化年に形成される(スギ、ハイビャクシン等)。

(3) ヒノキ型 胚珠は花芽分化年に、花粉は翌年に形成される(ヒノキ、ローソンヒノキ、ヒムロ、シノブヒバ、コノテガシラ等)。

(4) コウヨウザン型 胚珠は花芽分化年および翌年に、花粉は翌年に形成される(コウヨウザン)。

すなわち、メタセコイア、セコイアはスギ型に属し、同じスギ科でもコウヨウザンとはかなり異なる。自然状態におけるスギの胚珠分化期は8月上旬~10月上旬、花粉形成期は9月下旬~10月下旬である。7、8月にジベレリンを散布して着生した花芽も大体同様である。一方メタセコイアの胚珠分化期は9月下旬~10月中旬、花粉形成期は10月中旬~11月中旬、セコイアの花粉形成期は10月中旬~11月下旬である。すなわち、メタセコイアの胚珠分化期および花粉分化期はスギよりもややおそいようである。セコイアの花粉形成期はメタセコイアと著しく相違しない。LAWSON⁶⁾によるとセコイアの4分子形成期は12月初旬である。したがつて、本研究の結果はLAWSONの報告よりも少し早くなつてはいるが、これは生育場所の異同にもとづく差異であると思われる。

要 約

ジベレリン処理によつて着生したメタセコイアおよびセコイアの花芽の發育経過を調べた。6年生メタセコイア(さし木)および4年生セコイアを用い、ジベレリン100および300ppm水溶液をメタセコイアに対しては6~8月に3回、セコイアに対しては7~8月に4回散布した。ジベレリン散布後、10日間隔で12月まで花芽を採取し、縦断切片をつつて發育状況を検鏡調査した。

ジベレリン処理によつてメタセコイアでは雌雄両花芽が、セコイアでは雄花芽が着生した。花芽分化期に雄花芽は生長点が急激に肥大する。雌花芽は苞鱗の初生突起が分化するので、早期に未分化の芽あるいは葉芽と形態的に識別できる。

メタセコイアの雄花芽の分化期は8月中旬~9月上旬であつた。雌花芽の分化期は9月上旬~下旬であつて、花芽分化開始期は雄花芽よりも15~20日おそいようである。セコイアの雄花芽の分化期は8月中旬~9月中旬であつた。

メタセコイアでは花芽分化後間もなく雄しべの初生突起が分化した。造胞組織は8月下旬頃から分化を開始し、10月上旬には花芽の全鱗片に葯の形成が認められた。花粉は10月中旬~11月中旬の期間に形成された。雌

花芽では9月上旬頃から苞鱗の分化が認められ、9月下旬～10月上旬には胚珠の初生突起が形成された。胚珠の初生突起は10月中、下旬に珠皮と珠心に分化した。セコイアの雄花芽の発育経過はメタセコイアと大体同様であった。なお、ジベレリンで着生した花芽の中には途中で発育が停止した、いわゆる blind の花芽が往々みられた。

- 2) — : 日林誌, 43, 297~305, 1961.
- 3) — : 日林誌, 44, 312~319, 1962.
- 4) — : 日林誌, 45, 135~141, 1963.
- 5) — : 日林誌, 45, 181~185, 1963.
- 6) — : 未発表
- 7) 四手井・市川・木平 : 日林誌, 42, 363~368, 1960.
- 8) 早田 : 植物分類学, 第1巻裸子植物篇, 1933.

引用文献

- 1) 橋詰 : 鳥取農学会報, 13, 141~149, 1961.

Summary

The development of gibberellin-induced flower buds in *Metasequoia glyptostroboides* and *Sequoia sempervirens* was studied. As the materials for gibberellin treatment, 6-year-old trees of *Metasequoia glyptostroboides* (cuttings) and 4-year-old trees of *Sequoia sempervirens* were used. Foliar spray of gibberellin at the concentrations of 100 and 300 ppm was done on *Metasequoia glyptostroboides* 3 times during June 15 to August 15, and on *Sequoia sempervirens* 4 times during July 14 to August 21. After spraying with gibberellin, the induced flower buds were collected at intervals of 10 days to early December. They were longitudinally dissected and investigated under a microscope.

By spraying with gibberellin, both male and female flower buds were formed in *Metasequoia glyptostroboides*, and only male flower buds, in *Sequoia sempervirens*. The flower buds were morphologically discriminated in the early stage of floral differentiation from buds of undifferentiation stage or leaf buds, because in the time of floral differentiation the growing point thickened rapidly in male flower buds, and in female flower buds primordia of bract scales differentiated.

In *Metasequoia glyptostroboides*, the differentiation of male flower buds occurred during mid August to early September, and that of female flower buds, during early to late September. Consequently, the time of starting of differentiation of female flower buds lagged 15 to 20 days behind male ones. On the other hand, male flower buds of *Sequoia sempervirens* were differentiated during mid August to mid September.

The male flower buds of *Metasequoia glyptostroboides* started to form rudimentary stamens in a short period after flower bud differentiation. The sporogenous tissue began to differentiate during late August, and during early October the formation of anthers was observed in all stamens of one flower bud. Pollen grains were formed during mid October to mid November. In female flower buds, bract scales started to differentiate during early September. During late September to early October, the ovular primordia were initiated in inside basal part of the bracts, and they differentiated the integument and the nucellus during mid to late October. The developmental process of male flower buds in *Sequoia sempervirens* was much the same as that of *Metasequoia glyptostroboides*. In flower buds induced by gibberellin treatment, however, so-called blind flower buds whose development stopped at stamen formation stage or at bract scale formation stage were sometimes recognized.