

林木の交配に関する基礎的研究(VIII)

ヒノキの球果の発達に対する受粉の役割および
単為結果の人為的誘起

橋 詰 隼 人*

Fundamental Studies on Mating in Forest Trees (VIII)
Effect of Pollination on Cone Development and
Artificial Induction of Parthenocarpy in *Chamaecyparis obtusa*

Hayato HASHIZUME*

Summary

The female strobili of *Chamaecyparis obtusa* did not develop into cones without pollination. They developed into cones by the pollination with pollen of *Cupressaceae* and *Taxodiaceae*, but not by the pollination of *Pinaceae* and *Taxaceae*. Parthenocarpy was also induced by spraying with water solutions of 500 ppm GA₃ and 1% fruitone. It seems that *Ch. obtusa* is a plant of stimulative (aitonomic) parthenocarpy.

It was found that cone development in *Ch. obtusa* is closely connected with ovular development. In the case of non-pollination and pollination with distantly related pollens, the ovules degenerated at the early stage of embryosac development, and the female strobili did not develop into cones. It seems that cone development is controlled by such growth regulators as auxins and gibberellins, being produced in ovules.

Although pollination was necessary for the development of ovules in *Ch. obtusa*, the extremely distant pollens did not germinate in the pollen chamber or showed negative tropism, and the ovules degenerated at the early stage of the development. Since the ovules of *Ch. obtusa* are developed normally by the pollination of dead pollen of the same species, it is thought that the ovular development is induced by the special stimulative substances existing in pollen grains. It seems that these substances are insoluble in water and alcohols, and resistant to heat, but inactivated by 0.1 N HCl and 0.1 N NaOH.

* 鳥取大学農学部造林学研究室; Laboratory of Silviculture, Fac. of Agr.,
Tottori Univ., Tottori 680

I まえがき

林木の育種においては種間交雑による雑種の育成、無受粉、活力のない花粉の交配あるいは遠縁花粉の交配などによる半数体の育成などが試験されているが、落果、不結果、交雑不稔などの現象があって必ずしも良い結果がえられていない。針葉樹には受粉しなければ結果しないものと、無受粉でも結果するものがある。^{1)~3)}カラマツ属、モミ属、トウヒ属、ツガ属、トガサワラ属、スギ属、ヒノキ属、ネズコ属、ビャクシン属などの多くの樹種では容易に単為結果することが知られているが、マツ属は単為結果のむずかしいものも多く、勝田ら⁴⁾⁵⁾の報告によると、クロマツ、アカマツでは個体によっては無受粉のとき落果が著しく多いものがある。落果せず、球果が正常に発達しなければ種子をとることができないから、球果の発達の仕組み、つまり結果、結実の生理を研究することは林木育種上大変重要である。本研究においては、ヒノキについて無受粉および色々な花粉を受粉したときの球果の発達の状況、ホルモン剤の散布による単為結果の誘起などについて研究したので報告する。

II 材料と方法

鳥取大学農学部樹木園内の約15年生ヒノキを母樹として、無受粉、各種花粉および花粉抽出物の人工受粉、無受粉雌花に対するホルモン剤処理などの試験を行った。人工受粉に用いた花粉は樹木園内の植栽木から開花期の直前に枝をきりとり、室内で水挿して採取した。アカマツは前年採取の貯蔵花粉を、その他の樹種は当年採取の新鮮花粉を用いた。生存花粉の発芽率は、イトスギ46%、アスナロ、コノテガシワ61%、キャラボク69%、その他の樹種は90%以上であった。死滅花粉は、90°Cで24時間乾燥処理して用いた。花粉成分の抽出方法は、ヒノキの新鮮花粉1gを水、メタノール、0.1N HClおよび0.1N NaOHで抽出して、抽出物と残渣に分けた。それぞれを乾固させた後、抽出物は500mgのタルクと混合して受粉し、残渣は粉碎して直接受粉した。袋掛は、東洋理光器KK製交配袋(ヒノキ用)を用い、開花の直前に行った。人工受粉は雌花の満開初期に行った。混合花粉の受粉は、ヒノキの死滅花粉と他種の生存花粉とを1:1の比率(重量比)で混合して用いた。

単為結果誘起のためのホルモン剤の処理は、粉剤処理法と水溶液散布法の二つの方法によって行った。粉剤処理法は、GA₃、IBA、NAAをそれぞれ1%と5%の割合で、またフルートン(α -2,4,5-TP)を5%と20%の割合でタルクに混合して受粉した。水溶液散布法は、表2の如く、GA₃とIBAは100ppmと500ppmの濃度で、NAAは100ppmで、カイネチンは200ppmで、フルートンは0.1%と1%で用い、4月1日から4月28日の間に4回、交配袋をかけた無受粉の雌花着生枝に葉面散布した。

III 結果と考察

1. 結果・結実におよぼす受粉の影響

ヒノキの生存花粉と死滅花粉の受粉および無受粉のときの球果の生長経過は図1の如くである。ヒ

ノキの雌花は受粉によって正常な球果に発達するが、無受粉では球果に発達しない。球果の発育は生存花粉の受粉で最もよく、死滅花粉の受粉ではやや劣る。雌花は受粉後4月と5月に急速に生長して球果に発達し、6月下旬には生長がほぼ停止する。受精期は6月上旬であるから、受精期までに球果の生長はほぼ終わる。以上の如く、ヒノキの雌花は花粉の生死と無関係に受粉によって球果に発達する。すなわち、ヒノキは刺激的(他動的)単為結果をする植物であるといえる。

ヒノキの雌花に同種および異種の色々な

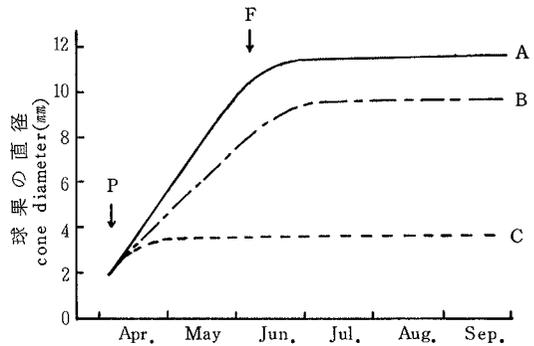


図1. 球果の発達におよぼす受粉の影響

Fig. 1. Effect of pollination on cone development in *Ch. obtusa*

- A: Pollination of live pollen.
 - B: Pollination of dead pollen.
 - C: Non-pollination.
 - P: Time of pollination.
 - F: Time of fertilization.
- Pollen grains of *Ch. obtusa* were used.

表1. ヒノキの結果・結実におよぼす各種花粉の影響

Table 1. Effects of various pollens on cone bearing and seed bearing in *Chamaecyparis obtusa*

交配花粉 Pollen used for pollination	交配雌花数 No. of female flowers pollinated	結果率 Cone set		球果の直径 Cone diameter (mm)	種子の形成 Seed formation	単為結果に対する効果 Effect on parthenocarp
		平均 Average (%)	範囲 Range (%)			
ヒノキ(生存) <i>Chamaecyparis obtusa</i> (live)	280	96.4	89~100	11.3	+	
アスナロ(生存) <i>Thujopsis dolabrata</i> (live)	250	69.8	0~100	8.5	--~+	+(-)
コノテガンワ(生存) <i>Thuja orientalis</i> (live)	168	38.5	3~100	8.8	--~+	+(-)
イトスギ(生存) <i>Cupressus</i> sp. (live)	66	46.0	0~92	7.1	--~+	+(-)
スギ(生存) <i>Cryptomeria japonica</i> (live)	459	34.4	1~86	7.5	--~+	+(-)
アカマツ(生存) <i>Pinus densiflora</i> (live)	176	1.2	0~6	4.6	-(+)	-
キャラボク(生存) <i>Taxus cuspidata</i> var. <i>nana</i> (live)	133	0.6	0~3	4.9	-(+)	-
ヒノキ(死滅) <i>Ch. obtusa</i> (dead)	413	89.4	58~100	10.7	+	+
スギ(生存)+ヒノキ(死滅) <i>Cr. japonica</i> (live) + <i>Ch. obtusa</i> (dead)	325	75.0	32~100	10.0	+	+
アカマツ(生存)+ヒノキ(死滅) <i>P. densiflora</i> (live) + <i>Ch. obtusa</i> (dead)	377	84.6	48~100	10.1	+	+
キャラボク(生存)+ヒノキ(死滅) <i>T. cuspidata</i> var. <i>nana</i> (live) + <i>Ch. obtusa</i> (dead)	352	61.8	12~100	9.6	+	+

花粉を受粉した結果は表1, 写真1の如くである。ヒノキの雌花はヒノキ科とスギ科の花粉の受粉で結果したが, マツ科とイチイ科の花粉では殆ど結果しなかった。しかし, マツ科とイチイ科の花粉にヒノキの死滅花粉を混合して受粉すると結果した。ヒノキの球果の発達に対するこれらの花粉の刺激効果は, ヒノキ(生存) > ヒノキ(死滅) ≒ 混合受粉 > アスナロ > コノテガシワ > イトスギ > スギ > アカマツ ≒ キャラボクの順で, 植物分類学上の類縁関係と大体一致し, 近縁のものほど効果が大きく, 遠縁のものは効果がみられなかった。またヒノキの母樹によって異種花粉に対する反応に著しいちがいがみられた。例えばスギの花粉の交配で結果する母樹と結果しない母樹とがあった。これらの交配で結果したものは種子が形成されたが, ヒノキ生存花粉の受粉を除き種子は不稔であった。

各種花粉の交配における花粉の行動と胚珠組織の発達の状況を顕微鏡で調べた結果は次の通りである。

ヒノキ生存花粉の受粉: 花粉粒は4月下旬に花粉室で発芽して珠心に侵入した。胚珠は正常に発達して造卵器を形成し, 6月上旬に受精して胚が発生した。

ヒノキ死滅花粉の受粉: 花粉粒は発芽しなかったが, 珠心頂部に付着した。胚珠は正常に発達して造卵器を形成したが, 受精せず7月以降に退化した。

アスナロ, コノテガシワ, スギの受粉: 花粉粒は4月下旬に花粉室で発芽したが, 珠心への侵入はヒノキ生存花粉の場合よりも少しおくれた。花粉管の伸長は緩慢で, 受精期までに造卵器に達しなかった。ヒノキ×アスナロの交配では, 6月25日に花粉管は珠心内部に約170μm侵入し, 珠心頂部から造卵器までの距離の約1/3の所で停滞していた。胚珠の発達状況は, 胚のう発生の初期に退化する場合, 遊離核形成期から胚乳体形成期で発育が停止し, 造卵器が形成されない場合, 正常に発育して造卵器が形成される場合の三つがみられた。いずれの場合も受精しない。

アカマツ花粉の受粉: 花粉粒は花粉室内で発芽しなかった。胚珠は胚のう発生の初期に退化し, 収縮褐変した。

キャラボク花粉の受粉: 花粉粒は花粉室内で発芽したが, 珠心に侵入せず, 珠心と逆の方向に伸長し負の屈向性を示した。胚珠は胚のう発生の初期に退化し, 収縮褐変した。

無受粉: 胚珠は胚のう発生の初期(5月上旬)に退化し, 収縮褐変した。

遠縁花粉の受粉における花粉の行動と胚珠組織の発達の状況を要約すると次の如くである。

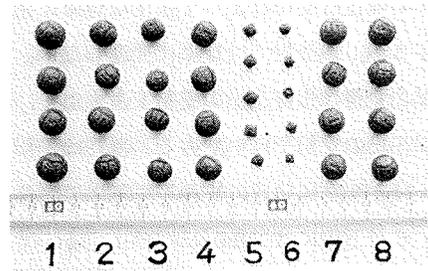


写真1. ヒノキの球果の発達におよぼす各種花粉の影響

Photo 1. Effect of pollination of various pollens on cone development in *Ch. obtusa*

- 1: × *Ch. obtusa* (live)
- 2: × *Ch. obtusa* (dead)
- 3: × *Th. dolabrata* (live)
- 4: × *Cr. japonica* (live)
- 5: × *Ta. cuspidata* (live)
- 6: × *P. densiflora* (live)
- 7: × *Ta. cuspidata* (live) + *Ch. obtusa* (dead).
- 8: × *P. densiflora* (live) + *Ch. obtusa* (dead).

- (a) 花粉は発芽しないか、発芽するが珠心に侵入せず、胚珠は退化枯死する。
- (b) 花粉は発芽して珠心に侵入するが、花粉管の伸長が緩慢である。また胚珠組織の発達が不十分で造卵器が形成されず、受精できない。
- (c) 胚珠は正常に発達して造卵器が形成されるが、花粉管の伸長が緩慢で受精できない。

2. 結果・結実におよぼす花粉抽出物およびホルモン剤の影響

ヒノキの新鮮花粉1gを冷水(室温で24時間, 50ml×3回), 温水(70°Cで5時間, 50ml×3回), 80%冷メタノール(0°Cで24時間, 50ml×3回)および80%温メタノール(70°Cで5時間, 50ml×3回)で抽出し, 抽出物と残渣に分けて受粉した。さらに新鮮花粉1gを0.1N HCl および0.1N NaOH(100°Cで5時間, 50ml×2回)で加水分解して, 抽出物と残渣に分け同様に人工受粉した。

実験の結果, 水およびメタノール抽出物の受粉では雌花は球果に発達せず, 残渣の受粉で結果した。0.1N HCl および0.1N NaOHの抽出物および残渣の受粉では結果しなかった。ヒノキの花粉の中に含まれている球果の発達を誘起する物質は水やアルコールに不溶で, 熱にかなり安定な物質のように思われる。しかし, 酸やアルカリでは分解されるようである。

表2. ホルモン剤によるヒノキの単為結果の誘起

Table 2. Artificial induction of parthenocarpy in *Ch. obtusa* by spraying with growth regulators

処 理 区 Treatment	供試雌花数 No. of female flowers used	結 果 率 Cone set (%)	球果の直径 Cone diameter (mm)	種子の形成 Seed formation	単為結果に 対する効果 Effect of parthenocarpy	
自然受粉 Open-pollination	75	85	10.3	+		
無受粉 Non-pollination	139	0	3.6	-	-	
G A 3	100 ppm	17	0	6.3	-	±
	500 "	34	28	7.1	+	+
I B A	100 "	45	0	3.7	-	-
	500 "	28	0	4.4	-	±
N A A	100 "	27	0	2.6	-	-
フルートン Fruitone	0.1 %	11	36	7.0	+	+
	1 "	57	0	3.0	-	-
カイネチン Kinetin	200 ppm	15	0	4.0	-	-

備考: 4月1日~28日の間に4回葉面散布する。

無受粉の雌花にホルモン剤を散布した結果は表2, 写真2の通りである。ヒノキの球果の発達に対するホルモン剤の効果は処理の方法によって異なり, 粉剤処理法はあまり効果がなく, 水溶液散布法

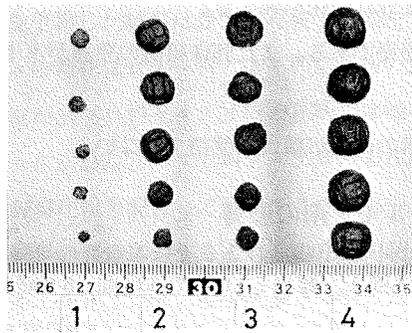


写真 2. ホルモン剤による単為結果の誘起

Photo 2. Artificial induction of parthenocarpy in *Ch. obtusa* by spraying with GA₃ and fruitone

- 1: Non-pollination.
- 2: 0.1% fruitone.
- 3: 500 ppm GA₃.
- 4: Open-pollination.

3. 受粉と胚珠の発生との関係

前述の実験の通り、ヒノキでは受粉しなければ胚珠は胚のう発生の初期に退化し、配偶体が形成されない。また雌花は球果に発達しない。雌花が球果に発達するためには、受粉によって胚珠が発育することが必要である。花粉と雌ざい(胚珠)との間には相互作用があり、極端な遠縁花粉の交配では花粉が発芽しないか、発芽しても珠心に侵入することができない場合が多い。アカマツの花粉はヒノキの胚珠内で発芽しないし、キャラボクの花粉は発芽するが負の屈向性を示し花粉管が珠心に侵入しない。いずれの場合も胚珠は早期に退化する。ヒノキにアスナロ、コノテガシワ、スギなどの花粉を交配すると、造卵器の形成まで胚珠を発達させることができるが、それ以前の段階、すなわち胚のう発生の初期、遊離核形成期、胚乳体形成期などで胚珠の発達がとまり退化が起こる場合が多い。針葉樹ではかなり遠縁の花粉でも受粉した花粉が花粉室内で発芽し、花粉の発芽に関してはあまり種特異性がみられないが、花粉管の珠心への侵入と珠心組織内の伸長については植物の類縁関係が強く作用するようで、近縁のものほどスムーズにゆく。しかし、ヒノキの胚珠の正常な発達は、同じ種の死滅花粉の交配で起こるから、花粉の生死および胚珠内における花粉の発芽の有無とは直接関係がない。おそらく花粉の中に含まれている特殊な刺激物質によるものと思われる。受粉による胚珠の発達には植物の類縁関係が強く作用するので、この刺激物質は花粉の中に含まれている一般的な植物ホルモンではないように思われる。

4. 胚珠の発達と球果の発達との関係

胚珠の発達と球果の発達とは密接な関係がある。発達程度の異なる球果を解剖して調査したところ

が有効のようであった。単為結果はジベレリンとフルートンの散布区で認められた。IBA, NAA, カイネチンの散布区では球果は殆ど発育しなかったが、これはこれらのホルモン剤が単為結果の誘起に無効であるのか、あるいは処理方法が適当でないために効果が現れなかったのか明らかでない。GA₃ 500 ppm 区とフルートン 0.1 ppm 区の単為結果した球果は自然受粉球果の 3 分の 2 程度まで大きくなり、中に小さな種子が認められたが、結果率はあまり高くなく、中には葉害により枯死するものもあった。また個体によってホルモン剤の効果に差があり、ジベレリンやフルートンの効果が顕著に現れないものもあるようであった。

(表3), 無受粉や極めて遠縁花粉の受粉では, 胚珠が胚の発生初期に退化し, 雌花は球果に発達しない。球果に発達したものは少なくとも胚のう細胞が大きく生長して遊離核

表3. 胚珠の発達と球果の発達との関係

Table 3. Relation between ovule development and cone development

交配花粉	胚珠の発達	球果の発達
無受粉, アカマツ(生存) { キャフボク(生存) {	胚珠は胚のう発生の初期に退化枯死し, 種子が形成されない。	球果に発達しない。果径 4 mm前後
アスナロ(生存), コノテガシワ(生存), スギ(生存) {	胚珠の発達は遊離核形成後期~胚乳体形成期でとまり, 造卵器が形成されない。不稔種子となる。	球果に発達する。果径 7~9 mm
ヒノキ(死滅) {	胚珠は正常に発達するが, 受精しない。不稔種子となる。	球果に発達する。果径 9~10 mm
ヒノキ(生存) {	胚珠は正常に発達し, 受精する。充実種子がえられる。	球果に発達する。果径 11~12 mm

形成期以降の状態まで発育が進んでおり, また受精期(6月上旬)をすぎても胚珠は枯死せず7月以降に退化するようであった。一般に胚のうが大きく生長して遊離核形成後期ないし胚乳体形成期まで分化が進めば, 雌花は球果に発達し, 受精と無関係に種子が形成される。もちろん未受精の胚珠は不稔種子となる。

ヒノキの球果の生長期は4月上旬から6月下旬までで, 受精の前に球果が急激に生長する。雌花が球果に発達するためには, 球果の生長期に胚珠が生存して生育を続けていることが必要のようである。多くの植物で果実の発育は胚珠あるいは種子で生産されるオーキシンやジベレリンなど生長調節物質によってコントロールされていることが知られている。針葉樹の場合も, 胚珠の発達と球果の発達とは密接に関連しており, またフルートンやジベレリンの散布によって無受粉の雌花がある程度まで球果に発達するので, 球果の生長には胚珠で生産されるオーキシンやジベレリンなど生長調節物質が重要な役割を演じていることが推察される。しかし, 遠縁花粉の交配で結果しない現象はオーキシンやジベレリンなど一般的な植物ホルモンのみでは説明できない複雑なものがある。

5. 考 察

針葉樹の中には受粉しなければ結果しないものと, 無受粉でも結果するものがある。ヒノキの雌花は花粉の生死に関係なく受粉しなければ球果に発達しない。ヒノキは刺激的(他動的)単為結果をする植物である。スギでは,¹⁾ 受粉しなければ球果が発達しないものと, 無受粉でも球果が大きくなるものがある。大部分は後者の栄養的(自動的)単為結果をするが, 無受粉の球果は一般に小さく, また種子の発育も悪い。アカマツ, クロマツでは,²⁾ 他家受粉よりも無受粉で落果が多く, 無受粉の球果は自然受粉の球果に比べて小さい。また無受粉でタネができるものと, できないものがあるが, タネができてその量は極めてわずかであるという。すなわち, 針葉樹は一般に受粉しなければ結果・結実が不良の場合が多い。

ヒノキでは受粉しなければ胚珠が早期に退化して結果しない。またクロマツなどでは無受粉のときに胚珠が開花後早い時点で崩壊して落果することが多いという。これらのことから, 針葉樹では受粉が胚珠の発達を刺激して球果の発育を促すと考えられる。すなわち, 花粉の中には特殊な刺激物質が

含まれていて、これが胚珠の発達を刺激し、胚珠で生産されるホルモン物質が球果の発育を促すものと推察される。花粉の中に含まれているこのような刺激物質を一般に花粉ホルモンと呼んでいるが、その本体は明らかでない。針葉樹の花粉の中には糖類、蛋白質、アミノ酸、核酸、脂質、酵素、生長調節物質、無機物質など多種類の物質が含まれているが、ヒノキの花粉の中に存在する単為結果を誘起する物質は水、アルコールに不溶で、熱に安定な物質のように思われる。しかし、酸やアルカリでは容易に分解される。勝田⁵⁾がマツの落果に対する花粉抽出物と死滅花粉の効果を試験したところによると、落果率はアルコール抽出残渣で最も低く、またかなり長時間(50時間)花粉を熱処理しても落果防止に効果があるという。ヒノキの花粉に存在する単為結果を誘起する物質はマツの花粉の中の落果抑制物質と性質が良く似ているように思われる。

単為結果はオーキシシンやジベレリンなどによって人為的に誘起できることが多くの植物で知られている。ヒノキの場合も、ジベレリンやフルートンで無受粉の雌花が十分ではないが球果に発達する。しかし、遠縁花粉の受粉では結果しないので、花粉の中に含まれているジベレリンやオーキシシンが直接胚珠の発育を刺激して球果の発達を促すとは考えられない。球果の発育にはオーキシシンやジベレリンが必要であるけれども、球果形成を誘起する物質(厳密には胚珠の発達を引き起こす引金となる物質)はもっと種特異性の強い物質のように思われる。その本体は不明で今後の研究に待たなければならない。

IV 摘 要

1. ヒノキの雌花は受粉しなければ球果に発達しない。雌花は同種の生存および死滅花粉およびアスナロ、コノテガシワ、イトスギ、スギなどのヒノキ科、スギ科の異種花粉の受粉で結果するが、マツ科とイチイ科の花粉では結果しない。また500ppmのGA₃と0.1%のフルートンの散布によって無受粉の雌花が結果するようである。ヒノキは刺激的(他動的)単為結果をする植物のようである。

2. 球果の発達は胚珠の発達と密接な関係があり、無受粉および遠縁花粉の受粉では胚珠が胚の発生初期に退化して、雌花は球果に発育しない。球果の発育は胚珠で生産されるオーキシシン、ジベレリンなどの生長調節物質によって調節されるものと思われる。

3. 胚珠の発達には受粉が必要であるが、極端な遠縁花粉の交配では花粉が発芽しないか、発芽しても負の屈向性を示して珠心に侵入せず、胚珠は早期に退化する。しかし、同種の死滅花粉の受粉で胚珠は正常に発育するので、花粉の生死、発芽の有無とは無関係に花粉の中に含まれている特殊な刺激物質によって胚珠の発達が誘導されるものと思われる。この物質は水、アルコールに不溶で、熱に安定であるが、酸、アルカリで不活性化されるようである。

文 献

- 1) 橋詰隼人：林木の交配に関する基礎的研究 (VI) スギの人工受粉の適期の決定ならびに他家、自然および無受粉における結果，結実。鳥大農研報，25：97～103，1973
- 2) 橋詰隼人：ヒノキの球果の発達に対する受粉の役割。日林関西支講，24：102～105，1973
- 3) 橋詰隼人：針葉樹の交配について。北陸・山陰地区林木育種協議会資料，pp. 1～10，1974
- 4) 勝田 榎・佐藤大七郎：クロマツの落果。日林誌，47：101～104，1965
- 5) 勝田 榎：クロマツ，アカマツにおける落果と受粉。東大演報，65：87～106，1971

