

ブナおよびコナラ属樹種の開花、受粉、花粉の採集および 花粉の発芽について

橋 詰 隼 人

(鳥取大学農学部造林学研究室)

昭和49年9月10日受理

Flowering, Pollination, Pollen Collection and Pollen Germination in *Fagus* and *Quercus* Species

Hayato HASHIZUME

(Department of Silviculture, Faculty of Agriculture, Tottori University)

1. The flowering of *Fagus crenata* was investigated in 1974. The flower buds started to flower during the period from late March to early April, and during the first half of late April the flowering proceeded to the stage of full bloom. The receptive period of female flowers and the period of pollen dispersal seemed to be 7–10 days. The process of flowering in *F. crenata* was divided into five stages. The flowering began when the mean air temperature of 10 days rose to 2°C.
2. The stigma of *F. crenata* had three branches and recurved at the receptive time. It was known that pollen grains adhere to the surface of stigmas.
3. In *F. crenata*, the pollen grains having normal germinative power could be collected about 7 days before natural pollen dispersal by means of planting the branches with flower buds into water. It was known that *F. crenata* produces about 240 thousand pollen grains per inflorescence and about 900 thousand pollen grains per flower bud.
4. Regarding the shape of *Fagus* and *Quercus* pollen, the dry pollen was generally oval but the swollen pollen was, for the most part, round. The type of *Fagus* and *Quercus* pollen was the tricolporate pollen. The order of the size of pollen grains was as follows: *F. crenata* (46 μ) \succ *Q. dentata* (37 μ) \doteq *Q. mongolica* var. *grosseserrata* (37 μ) \succ *Q. serrata* (33 μ) \doteq *Q. acutissima* (32 μ).
5. The germination percentage of mature pollen of *Fagus* and *Quercus* was more than 93 percent. The pollen grains began to germinate rapidly after sowing and almost all the pollen germinated after 24 hours. Optimal conditions for the artificial germination of pollen were pH 6.5, 20% sucrose, 1% agar and 25°C on *F. crenata* and *Q. acutissima* and pH 5.5, 20% sucrose, 1% agar and 35°C on *Q. serrata*, *Q. mongolica* var. *grosseserrata* and *Q. dentata*.

まえがき

我が国の林業および林学の研究は主として針葉樹を中心に進められてきたが、近年森林資源の減少、森林に対する価値観の変化、森林の公益的機能の重視など情勢の変化によって広葉樹が見直されるようになり、新しい考え方にたつて広葉樹の活用や施業の方法が研究されるようになってきた。

筆者はこのような情勢から、まずブナをとりあげ、1973年にブナ林造成の基礎資料をえるために中国地方のブナ林の結実状況を調査した²⁾ その結果、種子の稔性は地区標高、林分の状態などによって異なり、とくに優占度の低い林分の種子はシイナや虫害粒が多いことがわかった。

種子の稔性の問題はブナ林のみならず広葉樹林造成上重要な問題であり、その基礎となる生殖生理上の二、三の問題について研究したので報告する。本研究に際し、試料の採集についてご協力いただいた鳥取大学蒜山演習林福富章技官に厚くお礼を申し上げる。本研究は昭和49年度文部省科学研究費によって行なわれたものである。付記して感謝の意を表す

材料と方法

ブナ：1974年1月下旬から5月上旬の期間に数回岡山県真庭郡川上村鳥取大学蒜山演習林のブナ林(標高700m)から花芽の着生した枝(直径2.5~3cm、長さ1.5~2m)を切りとり、室内で水挿しして開花状況を観察すると共に花粉を採集した。また時々現地にてかけて開花状況を観察した。さらに採集した花粉について形態調査と発芽試験を行なった。

ナラ類：クヌギ、コナラ、ミズナラ、カシワを供試材料として、花粉の形態調査と発芽試験を行なった。クヌギの花粉は5月1日に鳥取市面影演習林で、コナラの花粉は鳥取大学構内の樹木園(4月30日採集)と蒜山演習林(5月30日採集)で、ミズナラの花粉は蒜山演習林(5月17日採集)と大山(6月1日採集)で、カシワの花粉は蒜山演習林(5月23日と5月30日に採集)でそれぞれ採集した。開花中の雄花序をもぎり、紙の上に広げて乾燥させ、花粉を採集した。

花粉の発芽試験：花粉の人工発芽の最適条件を決定するために、蔗糖濃度、寒天濃度、pHおよび温度の影響を調べた。培養基として寒天発芽床を用いた。リン酸2カリウムとクエン酸でpH3~8の緩衝液を調整し(リン酸2カリウム1.794g/l(約 10^{-2} M)とクエン酸1.019g/l(約 5×10^{-3} M)の各水溶液を混合する)、これに

寒天と蔗糖を別えて加熱溶解後、直径2cm、高さ4cmの管びんに1.5mlずつ流し込み(厚さ2~3mm)、固まってから花粉をうすく一様にまき付けた。管びんはコルク栓でふたをして恒温器に入れ、明所で所定の温度で培養した。発芽試験は1サンプルについて5回くり返し、その平均をとった。

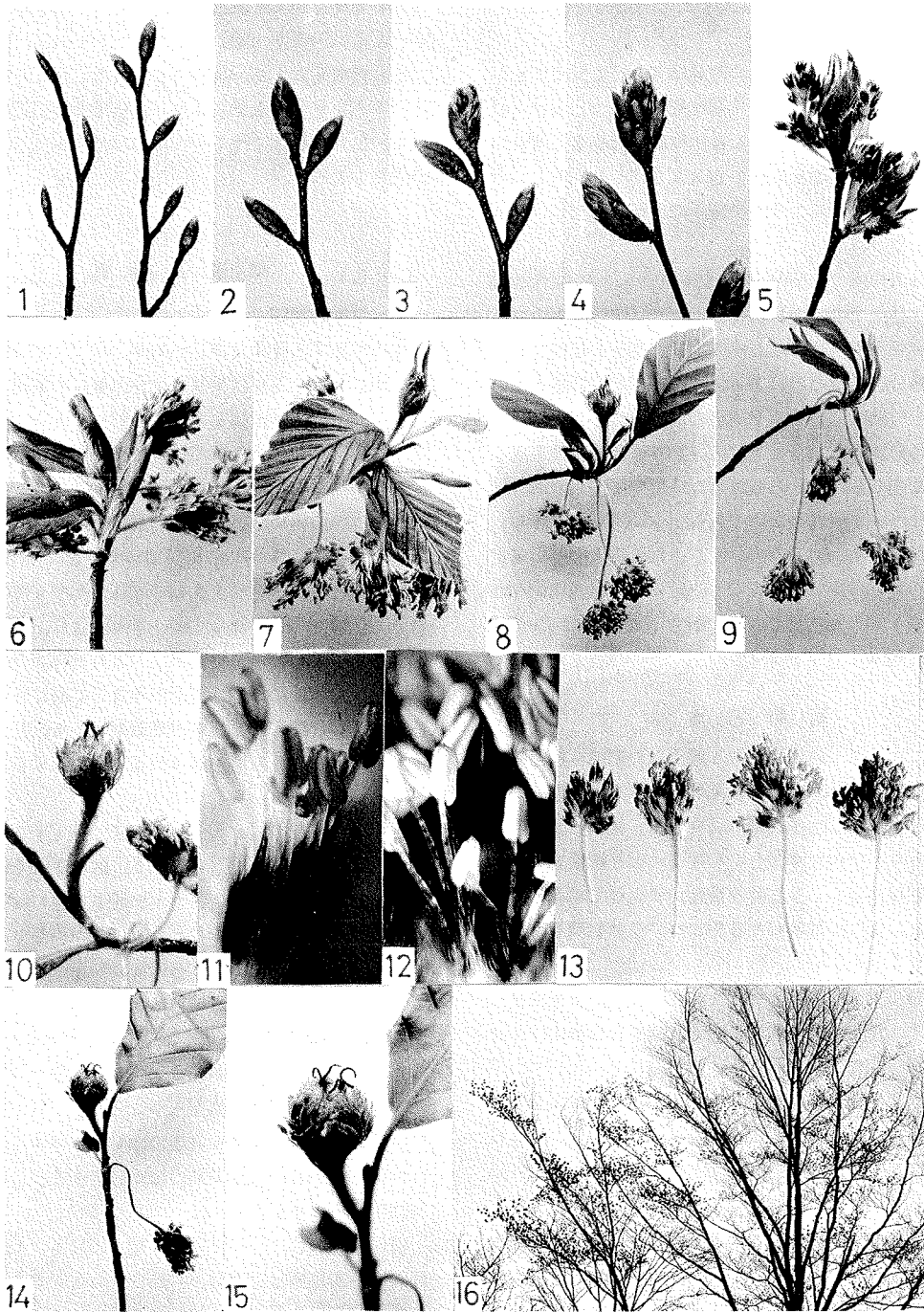
結果と考察

1. ブナの開花

ブナの葉芽と花芽は開花の前年の秋にすでに肉眼により区別できる。花芽は葉芽に比べて著しく肥厚して大きい。ブナの開花状況は写真-1の如くである。花芽は3月上旬頃からふくらみ始め、3月下旬から4月上旬には芽鱗の間から雄花の花被が見えるようになる。花被の表面には灰色~灰褐色の長い毛が密生しており、最初この毛が外部に現われる。4月中旬になると、芽鱗が一層開き、雄花序の花梗が伸長して頭状花序が外部に現われる。花梗は一層伸長して2~4cmになり、間もなく下垂する。雄ずいは、最初花被で包まれて保護されているが、花梗の伸長に伴って花糸が伸長して葯が外部に現われる。そして間もなく花粉の飛散が始まる。花芽には雄花序のみ着生するものと雌雄両花序を着生するものがあった。

雌花序は雄花序よりも上部の葉腋に着生するので、外部に現われる時期が少しおくれる。雌花序は4月中旬頃芽の開舒がかなり進んで新葉が展開する頃にはじめて認められる。最初は芽鱗で被われているが、間もなく芽鱗を破って花序が露出する。その後間もなく総苞が開き柱頭が外部に現われる。雌花序は通常2個の雌花よりなり(しかし、3雌花を有する1個体を筆者は発見している)総苞で包まれている。雌花は4裂した花被と1子房を有し、花柱は中ほどから先が三つに分かれて外方に突出している。3裂した花柱の先端部は開花の初期には淡黄緑色で閉じているが、満開期には淡紅色を帯び、外方に開き柱頭を形成する。

満開の時期は1973年4月中旬、1974年4月下旬で雌花の受容期間は1週間から10日位のものである。個々の木の花粉飛散期間は比較的短く、数日のものであるが、林分の花粉飛散期間は1週間から10日位のものである。5月の初めには花粉の飛散が終わり、柱頭は黒褐色になり、しおれて不規則に曲る。ブナの開花期にブナ林を遠望すると、写真-1の16の如く花芽が葉芽よりも早く開舒を始めるので、花の着生している木と着生していない



写真一. ブナの開花状況 (1974年)

1：葉芽(左)と花芽(右)(3月下旬)。2：花芽がふくらみ始める(3月下旬)。3～4：開花開始期。雄花の花被が外部に現われる(4月上旬～中旬)。5：花梗が伸長し、雄花序が外部に現われる(4月中旬)。6：雌花序が外部に現われる(4月20日)。7：柱頭が見えるようになる。雄花序は下垂する(4月20日)。8：満開期、雌雄両花序を着生した枝(4月23日)。9：満開期、雄花序のみ着生した枝(4月23日)。10：満開期の雌花序。柱頭が突出し、外反する(4月23日)。11～12：花粉飛散直前の雄花序(4月23日)。13：雄花序の発達の順序。14～15：開花完了期。花柱はしおれて曲る(5月4日)。16：ブナの開花状況。花芽が葉芽よりも早く開花する(4月20日)。

Photo. 1: Flowering in *Fagus crenata*.

1: Leaf buds (left) and flower buds (right)(late March). 2: Flower buds have began to grow (late March). 3-4: Stage of starting of flower opening. The perianth of male flowers comes out (early April). 5: Peduncles elongate and male inflorescences appear (mid April). 6: Female inflorescences appear (April 20). 7: The style of female flowers appears and male inflorescences are pendent (April 20). 8: New shoot bearing both female and male inflorescences. 9: New shoot bearing only male inflorescences. 10: Female inflorescence at the stage of full bloom. The stigmas jut out and recurve (April 23). 11-12: Male inflorescences shortly before shedding pollen (April 23). 13: Sequence of development of male inflorescences. 14-15: Female and male inflorescences at the stage of end of flowering. The stigmas wither and bend (May 4). 16: The state of flowering in *Fagus crenata* (April 20).

木とを容易に見分けることができる。

ブナの開花過程は次の如く分けることができる。

雄花の開花過程

1. 開花開始期—芽鱗が開き、雄花の花被が外部から見えるようになる。
2. 花序露出期—花梗が伸長して、雄花序が外部に現われる。
3. 葯露出期—花梗が一層伸長して雄花序が垂下する。同時に花糸が伸長して葯が外部から見えるようになる。
4. 花粉飛散期—花粉が飛散する。
5. 開花完了期—花粉の飛散が終わり、花序はしおれる。

雌花の開花過程

1. 開花開始期—芽鱗が開き始める。
2. 花序露出期—雌花序が外部から見えるようになる。
3. 柱頭露出期—総苞が開き、柱頭が外部に現われる。
4. 満開期—柱頭が外反する。
5. 開花完了期—柱頭がしおれて不規則に曲る。

開花と気候との関係

蒜山のブナ林に比較的近い鳥取大学蒜山演習林事務所(標高580m)の観測資料に基づいてブナの開花期の気候を掲げると第1表の通りである。ブナの芽がふくらみ始めるのは3月上旬、開花開始期は3月下旬、満開期は4

第1表 ブナの開花期の気候*

Table 1. Climatic data during the time of flowering of beech.

月 日 Date (1974年)	気温 Air temperature (°C)			湿 度 Humidity (%)	降水量** Rainfall (mm)	積 雪 深 Depth of s nows (cm)
	平 均 Mean	平 高 Max.	最 低 Min.			
2月下旬 Latter part of Feb.	- 1.1	2.6	- 4.7	85	78.7	98.3
3月上旬 First part of Mar.	2.1	7.2	- 3.1	76	67.4	75.2
3月中旬 Middle part of Mar.	1.5	5.0	- 4.7	76	52.0	49.0
3月下旬 Latter part of Mar.	2.1	7.0	- 2.9	74	37.3	23.2
3月の平均 Mean of March	1.5	6.4	- 3.5	75	156.7	48.3
4月上旬 First part of Apr.	7.1	13.0	1.3	74	116.0	5.0
4月中旬 Middle part of Apr.	10.9	18.8	- 2.2	56	28.7	0
4月下旬 Latter part of Apr.	12.0	18.3	5.6	63	50.2	-
4月の平均 Mean of April	10.0	16.7	3.3	64	194.9	-
5月上旬 First part of May	12.2	19.0	5.3	58	17.9	-

* 鳥取大学蒜山演習林事務所(標高580m)で観測する。

** 降水量は合計を示す。

月20日から1週間位であった。気温との関係を見ると、2月下旬は平均気温が-1.1°C、3月上旬と下旬は2.1°C、4月中旬は10.9°C、4月下旬は12°Cである。すなわち、ブナは零度以下では芽が活動を始めないようである。平均気温が2°Cになると芽がふくらみ開花を始める。そして10°C位で満開になり花粉が飛散するようである。

ブナの開花についてはNielsen⁶⁾らの研究がある。彼

らはEnglandのKew植物園で12本のヨーロッパブナ(*Fagus silvatica*)について開花状況を調査している。ヨーロッパブナは5月の初めに開芽を始め、5月20日頃開芽と開花を完了する。雌花と雄花の開花過程をそれぞれ0~3の4期に分けているが、雌花では柱頭が外反し始める時期(Stage 1)から柱頭が完全に外反した時期(Stage 2)までを受粉の適期(受容期間)としている。雄花では、花粉飛散開始期をStage 1、花粉飛散最盛

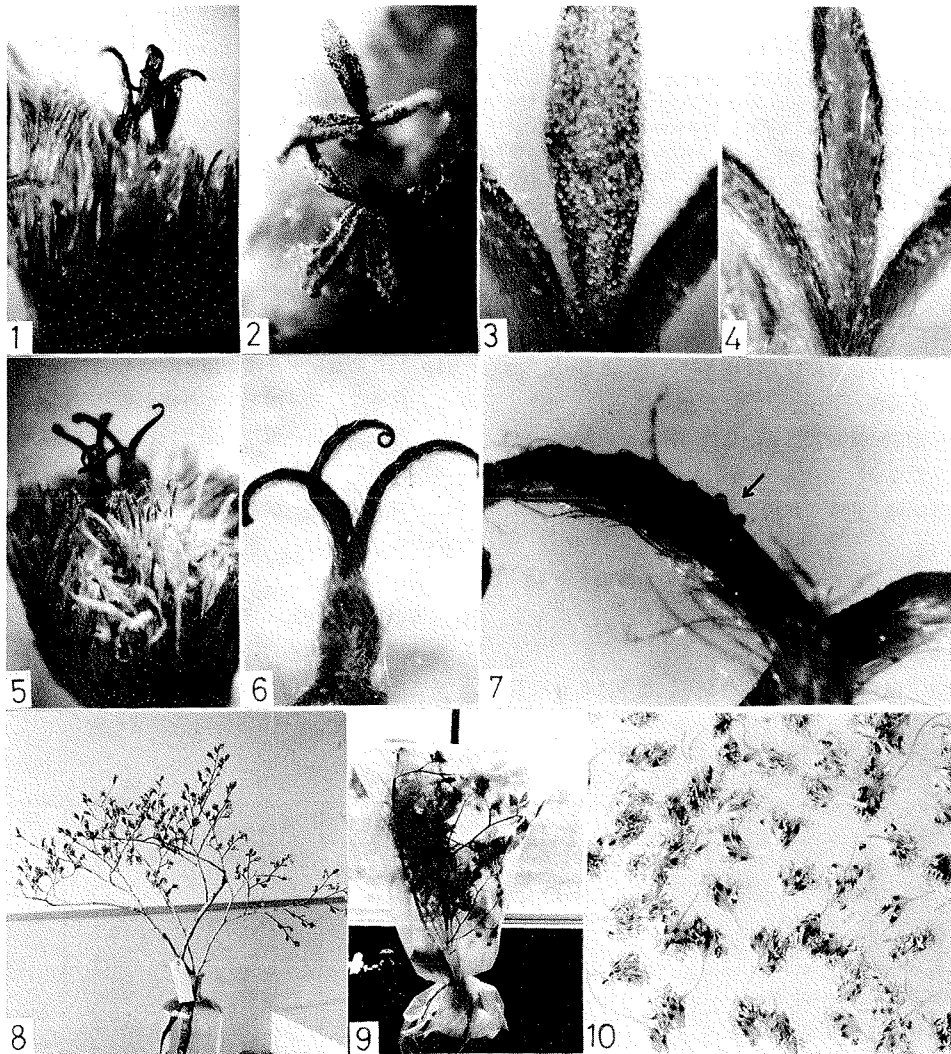


写真-2. ブナの受粉と花粉の採集

1：満開期の雌花の柱頭(4月23日)。2～3：人工受粉後。花粉粒は柱頭の表面に付着する。4：柱頭の裏側。5～6：開花完了期の柱頭(5月4日)。7：自然受粉、花粉粒が2個認められる(5月4日)。8～9：切り枝の水挿法による花粉の採集。No.9はビニール袋で被った場合。10：もぎとった雄花序。

Photo. 2. Pollination and pollen collection in *Fagus crenata*.

1: Stigmas of female flowers at full-bloom stage (April 23). 2-3: After controlled pollination. Pollen grains adhere to the surface of stigmas. 4: The back side of stigmas. 5-6: Stigmas of female flowers at the stage of end of flowering (May 4). 7: Two pollen grains observed in open pollination (May 4). 8-9: Pollen collection by planting branches with flower buds into water. 9: Excised branches covered with a vinyl bag. 10: Male inflorescences plucked off from shoots.

期を Stage 2 としている。受粉適期の柱頭がみられる時期は5月3日から17日までで、その期間は15日間であるが、個体の平均では8日間である。彼らはヨーロッパブナの雌花の受容期間は10～14日間であるとしている。花粉の飛散は5月5日から21日の期間(17日間)にみられ

るが、個体の平均飛散期間は4日間である。ブナは雌ずい先熟で花粉が飛び始める時期よりも柱頭が外部に現われる時期が数日早いという。本研究においては、交通不便な場所にブナが生育しており開花期間をはっきりさせることができなかったが、開花期間はヨーロッパブナの

場合よりも短く、7~10日位のように思われる。雌花と雄花の開花時期については、雄花序が雌花序よりも早く外部に現われるけれども、柱頭が露出する時期は花粉が飛ぶ時期よりも数日早いようである。ヨーロッパブナと同様に雌ざい先熟 (metandry) のように思われる。

2. ブナの受粉

受粉の状況は写真-2の如くである。満開期の雌花に花粉をかけると、花粉は三つに分岐した柱頭の表面(上面)によく附着する。裏側には白色の長い毛が密生しており、花粉がつきにくい。柱頭の表面には粘着性物質が出ているようである。開花完了期の柱頭を顕微鏡で調べたところ、柱頭の表面に花粉粒が附着しているのが観察された。樹木図鑑の記載ではブナの花柱は3個となっ

ている^{3,4)}ブナの花柱は中ほどから先が三つに分かれており、花柱と柱頭とをどこで区別してよいか疑問に思っていたが、花粉は3裂した裂片の表面によく附着するので、ここが柱頭であると考えられる。植物形態学では雌ざいの先端で、受粉の際花粉が附着する部分を柱頭という定義されている。Nielsen⁶⁾らはブナの花柱は短く、柱頭は三つに枝分かれしていると記載している。やはり雌ざいの先端の3裂片を柱頭と考えてよいと思う。

3. 花粉の採集と生産量

1月下旬、3月上旬、3月下旬、4月上旬および4月下旬に直径2.5~3 cm、長さ1.5~2 mの花芽の着生したブナの枝を切りとり室内で水挿しした。その結果は第2表の通りである。1月下旬に切りとった枝は水挿し後花

第2表 切り枝の水挿しによるブナの花粉の採集

Table 2. Collection of *Fagus crenata* pollen by planting branches with flower buds into water.

枝の採取* 時期	母 樹	枝採取時の花芽の状態	花粉の* 飛散時期	水挿しから 花粉飛散 までの日数	花粉の 採集量	花粉の** 大きさ	正 常** 花 粉	無能花粉	発 芽 率	花粉管長
Collecting date of branches	Mother trees	State of flower buds when branches were collected	Date of pollen dispersion	Days from planting to pollen dispersion	Quantity of pollen collected	Diameter of pollen (μ)	Normal pollen (%)	Abortive pollen (%)	Pollen germination (%)	Pollen tube length (μ)
1月21日 (-89日)	No. 3	冬芽の状態	花粉はできるが、飛散せず 2月5日 (-74日)	—	なし (—)	33.3	99.0	1.0	0	0
3月5日 (-46日)	No. 3	芽が少しふくらむ	3月20日 (-31日)	15日	少ない (+)	38.7 (47.9)	95.2 (27.7)	4.8	2	88
3月27日 (-24日)	No. 3	芽がふくらみ、一部の花芽で雄花の花被が外部に現われる	4月6日 (-14日)	10日	やや多い (#)	39.7	95.9	4.1	83	219
4月8日 (-16日)	No. 1	同 上	4月17日 (-7日)	9日	多い (#)	45.7 (63.8)	91.2 (0.3)	8.8	96	401
4月8日 (-12日)	No. 3	大部分の花芽で雄花の花被が外部に現われる	4月16日 (-4日)	8日	多い (#)	44.2	96.6	3.4	87	301
4月20日 (-4日)	No. 1	雌雄両花序とも芽鱗を破って外部に現われる	4月24日 (0日)	4日	多い (#)	45.2	92.9	7.1	98	1,284
4月20日 (0日)	No. 3	雄花では花粉が飛び始める。雌花では柱頭が外部に現われる(満開期)	4月21日 (+1日)	1日	多い (#)	45.5	97.8	2.2	95	631

備考 *()内は満開日を基準にして前(-)、後(+)の日数を示す。

***()内は巨大花粉の大きさおよび出現率を示す。

粉が形成されたが(自然のものはこの時期には花粉未形成)開花しなかった。3月上旬以降に切りとった枝はいずれも開花し、花粉が採集できた。しかし、枝を切りとる時期がおそいほど花粉が早くとれ、花粉の採集量が多く、花粉の発達および発芽がよかった。3月5日(自然

飛散の46日前)に枝を切りとり、3月20日(自然飛散の31日前)に採集した花粉の発芽率は2%であったが、3月27日(自然飛散の24日前)に枝を切りとり、4月6日(自然飛散の14日前)に採集した花粉の発芽率は83%に増加した。自然状態における花粉母細胞の減数分裂の時

期は3月上旬であった。花粉母細胞減数分裂後に枝を切りとり水挿しすると発芽力のある花粉をとることができる。しかし、花粉の発育や発芽はあまり早く枝を切りとるとよくない。花粉は自然飛散の約25日前にとることができるが、自然飛散の15日前(4月上旬)に枝を切りとり水挿しすると、自然の花粉と同程度の発芽率(90%以上)を持った花粉を自然飛散よりも1週間早くとることができる。

ブナの切り枝は水の吸い上げが悪く、また乾燥に対して非常に敏感である。切り枝の水挿しによって花粉を採集する場合、枝をそのまま挿しすると(写真-2,8)、花芽の発育が悪く、また花芽が途中で枯死して花粉がとれない場合がある。ビニールの袋で包んで湿度を高めると(写真-2,9)、花梗がよく伸長して花粉が多くとれる。しかし、湿度が高すぎてカビが生えることがある。花粉の採集法は、雄花序の花梗が伸びて花序が下垂し、さらに花糸が伸長して葯が見えるようになれば花梗のところで花序をつみとり、写真-2の10の如く紙上に拡げて乾燥させると、1日で花粉が採集できる。

ナラ類の花粉の採集法についてはとくに実験をしなかったが、雄花序が露出して下垂するようになれば枝を切りとり室内で水挿しする。花粉飛散の徴候が認められるようになれば花序をもぎとり、紙上に拡げて乾燥させると数時間で花粉をとることができ。また山で花粉飛散直前の雄花序を直接採集して持ち帰り、紙上に拡げて乾燥させれば容易に花粉をとることができる。

ブナの花粉の生産量を調査した結果は第3表の如くである。ブナの一つの花芽には普通3~4個、平均3.7個

第3表 ブナの花粉の生産量
Table 3. Pollen production by *Fagus crenata*.

項 目 Items	平均 Average	範囲 Range
1花芽当り雄花序数 Number of male inflorescences per flower bud	3.7	1~6
1花芽当り雌花序数 Number of female inflorescences per flower bud	1.1	1~2
1花序当り雄花数 Number of male flowers per inflorescence	15.1	9~21
1雄花当り雄ずい数 Number of stamens per male flower	10.1	7~12
1雄ずい当り花粉粒数 Number of pollen grains per stamen	1,555	1,326~1,740
1雄花当り花粉粒数 Number of pollen grains per male flower	15,708	—
1花序当り花粉粒数 Number of pollen grains per male inflorescence	237,191	—
1花芽当り花粉粒数 Number of pollen grains per flower bud	877,607	—

の雄花序が着生している。雌花序は普通一つの芽に1個着生しているが、2個着生している芽も時々見られる。

1花序当り雄花数は平均15.1個、1雄花当り雄ずいの数は平均10.1個である。1雄ずい当り花粉粒の数を顕微鏡で調べたところ、1,326~1,740粒、平均1,555粒の花粉粒が数えられた。これをもとにして計算すると、1雄花当り花粉粒の数は約16,000粒、1花序当り花粉粒の数は約24万粒、1花芽当り花粉粒の数は約90万粒となる。1本の木にどれだけ花芽が着生するか調査していないが、豊作の年には長さ1.5mの枝に100個以上の花芽が認められる。ブナは風媒花であるといわれているが、この計算からすればおびただしい数の花粉が生産されることになる。

4. 花粉の形態

ブナおよびナラ類の花粉の形態は写真-3の如くである。膨潤型花粉は酢酸カーミンあるいはサフランとファスト緑で染色して観察した。乾燥型花粉はバルサム・キシロールで封入して観察した。花粉粒の外形は、乾燥型では各樹種ともほぼだ円形で、長軸方向に細長い溝状の発芽溝があり、乾燥収縮して表面は多少しわになっている。膨潤型では、円形、三角状円形、広だ円形、卵形などがみられるが、クヌギは三角状円形や広だ円形のものが多い。ブナ、ミズナラ、カシワなどでは円形のものが多い。長径と短径の差は小さい。

ブナおよびナラ類の花粉には発芽口が普通三つある。発芽口は岩波⁵⁾によると溝中孔型で、細長い発芽溝の中に発芽孔があり、花粉粒は3溝孔粒(tricolporate pollen)と呼ばれている。発芽孔の形態は光学顕微鏡による観察でははっきりしないが、乾燥花粉では細長い発芽溝の中央部にさらに深い溝状のくぼみがみえる。膨潤花粉では、発芽孔の部分は外膜が局部的に薄くなり、大きく口を開いたようにみえる。孔膜は薄くなめらかで、開裂あるいは膨脹しやすいといわれている。山崎⁷⁾らが電子顕微鏡で調べたところによると、*Quercus*の発芽孔の膜面は不規則でかすかに網目状の起伏を有し、全体に微小なイボ状物が散在しているという。なお発芽孔に面した細胞質の部分は局部的に突起状にふくれて花粉管のモトを形成している。花粉粒内には、生殖核と花粉管核の二つがある。花粉粒の大きさは第1図および第4~5

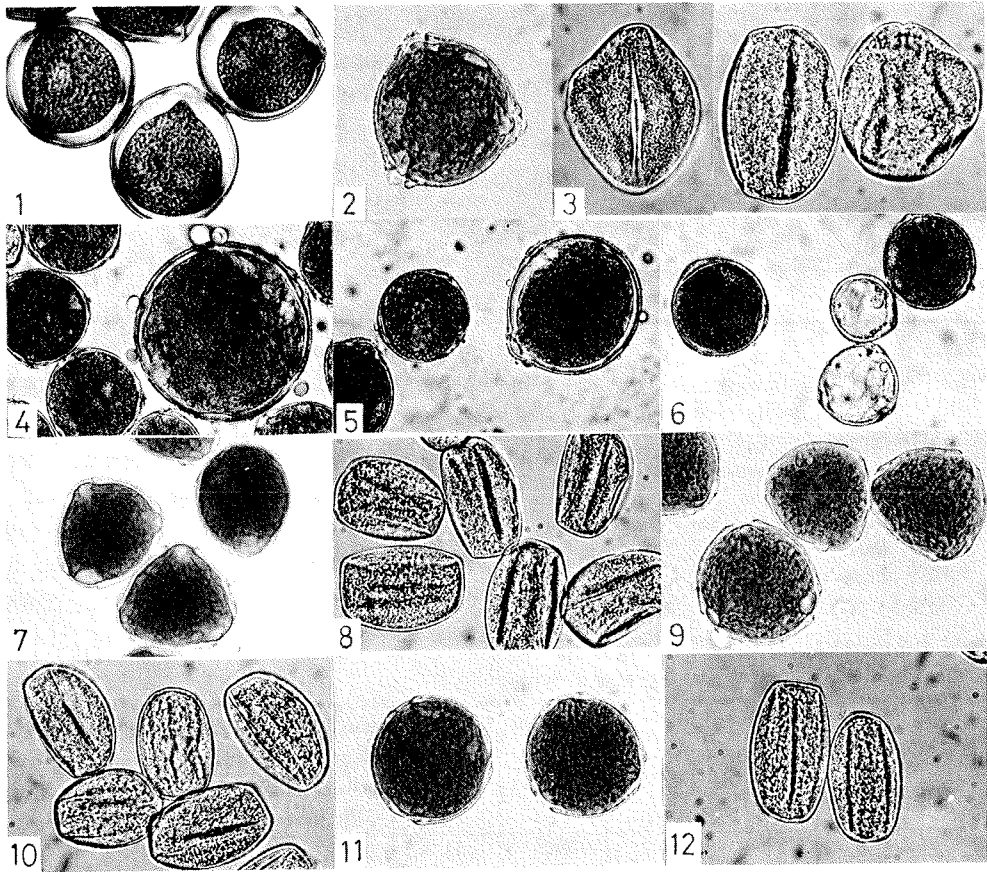


写真-3. ブナおよびナラ類の花粉の形態

1~3: ブナ、正常花粉。4~5: ブナ、巨大花粉(右側)。6: ブナ、無能花粉(中央の二つ)。7~8: クヌギ正常花粉。9~10: ミズナラ、正常花粉。11~12: カシワ、正常花粉。

膨潤型花粒はNo.1を除き酢酸カーミンで染色する(No.1はサフランニン・ファスト緑の二重染色)。乾燥型花粒はバルサム・キシロールで封入する。No.4~6は40(対物)×10(接眼)で、その他は40(対物)×15(接眼)で撮影する。

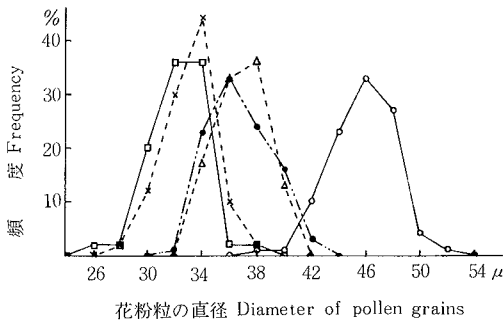
Photo. 3. Pollen grains of *Fagus* and *Quercus* species.

1-3: Normal pollen grains of *Fagus crenata*. 4-5: Giant pollen grains of *Fagus crenata* (right). 6: Abortive pollen grains of *Fagus crenata* (central two). 7-8: Normal pollen grains of *Quercus acutissima*. 9-10: Normal pollen grains of *Q. mongolica* var. *grosseserrata*. 11-12: Normal pollen grains of *Q. dentata*.

Swollen pollen grains, except Photo. No. 1, were stained with aceto-carmin. Dry pollen grains were mounted with balsam-xylol.

表の如くである。花粉粒の大きさは酢酸カーミンで染色して測定した。ブナの花粉粒はナラ類のそれよりも大きく、37~54 μ 、平均46 μ である。また長径と短径の差は平均1.5 μ で円形に近い形をしている。調査樹種中花粉粒の最も小さいものはクヌギで、26~38 μ 、平均32 μ である。花粉粒の大きさはブナ>カシワ<ミズナラ>コナラ<クヌギの順であった。山崎⁷⁾が *Quercus* の花粉の大きさを測定した結果によると、カシワの花粉が最も大

きく、カシワ>クヌギ>ミズナラ>コナラの順になっており、筆者の調査とは多少違っている。なおブナの花粉の中に倍数性花粉と思われる巨大花粉がまれに認められた。巨大花粉の大きさは58~75 μ 、平均64 μ で、二倍性と思われるものと著しく巨大で四倍性と思われるものがあった(写真-3,4~5)。酢酸カーミンで染まらない無能花粉(写真-3,6)はブナで平均4%、ミズナラ、カシワでは5%、コナラでは10%程度認められた。飛散期の花



第1図 花粉粒の大きさの分布
Fig. 1. Distribution of pollen diameter in *Fagus* and *Quercus*.

□—□ クヌギ *Quercus acutissima*
 ×……× コナラ *Quercus serrata*
 ●---● ミズナラ *Quercus mongolica var. grosseserrata*
 △……△ カシワ *Quercus dentata*
 ○—○ ブナ *Fagus crenata*
 酢酸カーミンで染色して測定する。

第4表 ブナの花粉の特性
Table 4. Characteristics of *Fagus crenata* pollen.

母 樹 Mother trees	花粉粒の大きさ Size of pollen grains *					正常花粉 Normal pollen (%)	無能花粉 Abortive pollen (%)	発 芽 率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
	最 小 Min. (μ)	最 大 Max. (μ)	平 均 Av. (μ)	短 径 Minor diam. (μ)	長 径 Major diam. (μ)				
No. 1	41	49	45.2	44.6	45.7	93	7	98	1,284
No. 2	43	54	47.1	46.2	47.9	96	4	96	1,024
No. 3	37	50	45.5	44.9	46.0	98	2	95	631
No. 4	40	50	45.4	44.4	46.4	96	4	93	798
平均 Average	(37)	(54)	45.8	45.0	46.5	96	4	96	934
巨大花粉 Giant pollen	58	75	63.8	61.2	66.3	—	—	—	—

* 酢酸カーミンで染色して測定する。

第5表 ナラ類の花粉の特性
Table 5. Characteristics of *Quercus* pollen.

樹 種 Species	花粉粒の大きさ Size of pollen grains *					正常花粉 Normal pollen (%)	無能花粉 Abortive pollen (%)	発 芽 率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
	最 小 Min. (μ)	最 大 Max. (μ)	平 均 Av. (μ)	短 径 Minor diam. (μ)	長 径 Major diam. (μ)				
クヌギ <i>Q. acutissima</i>	26	38	32	30	35	99	1	98	790
コナラ <i>Q. serrata</i>	28	38	33	32	34	90	10	93	555
ミズナラ <i>Q. mongolica var. grosseserrata</i>	32	42	37	36	37	95	5	95	642
カシワ <i>Q. dentata</i>	34	40	37	36	39	95	5	97	673

* 酢酸カーミンで染色して測定する。

粉は大部分が形態的に正常であった。

5. 花粉の発芽試験

成熟花粉の発芽率、花粉の発芽経過、花粉の人工発芽の条件などを調べた。

成熟花粉の発芽率は(第4~5表)、ブナでは平均96%コナラでは93%、その他の樹種では95%以上であった。また花粉管の伸長も良好であった。

花粉の発芽状況および発芽の経過は写真-4および第2~3図の如くである。ブナおよびナラ類の花粉はまき付け後1~2時間で発芽を始めた。まず発芽孔の近くの花粉管の原基が急速に発達して発芽孔を破って外部に現われ、花粉管を形成して伸長する。花粉管は必ず発芽孔から発生する。普通1個の花粉粒から花粉管が1個発生するが、まれに2個発生することがある。

まき付け後の発芽経過についてみると、まき付け後発芽率は急激に増加し、ブナでは12時間後に79%、24時間後に91%に達した。その後は徐々に増加し、72時間後の

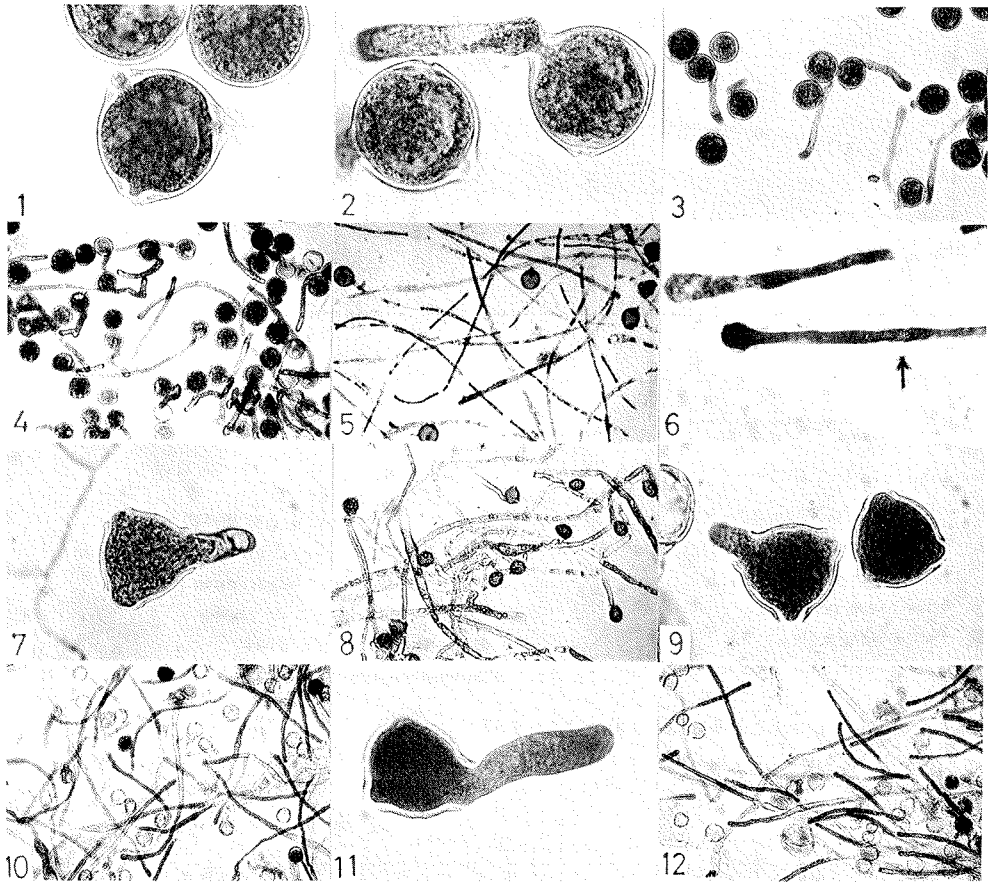


写真-4. ブナおよびナラ類の花粉発芽

1: ブナ、まき付けから2時間後。2~3: ブナ、4時間後。4: ブナ、12時間後。5~6: ブナ、24時間後。核の移動がみられる(矢印)。7~8: クヌギ、発芽初期(No.7)と24時間後(No.8)。9~10: ミズナラ、発芽初期(No.9)と24時間後(No.10)。11~12: カシワ、発芽初期(No.11)と24時間後(No.12)。

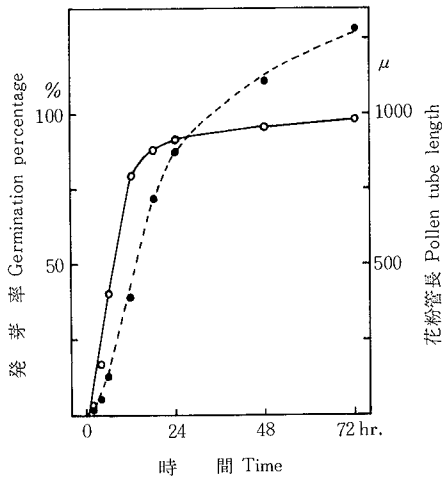
Photo. 4. Pollen germination in *Fagus* and *Quercus* species.

1: *Fagus crenata*. 2 hours after sowing. 2-3: *F. crenata*. After 4 hours. 4: *F. crenata*. After 12 hours. 5-6: *F. crenata*. After 24 hours. The transfer of nucleus is observed. 7-8: *Quercus acutissima*. Early stage of pollen germination (No. 7) and after 24 hours (No. 8). 9-10: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*. Early stage of pollen germination (No. 9) and after 24 hours (No. 10). 11-12: *Q. dentata*. Early stage of pollen germination (No. 11) and after 24 hours (No. 12).

発芽率は98%であった。花粉管の伸長はまき付け後24時間までは急激に、その後は緩慢に増加した。花粉管は24時間後に約900 μ 、72時間後に1,300 μ に達した。クヌギでは、ブナと同様にまき付け後急激に発芽率が増加し、6時間後に91%、12時間後に95%、24時間後に96%に達した。発芽率は最高98%であった。花粉管の伸長はまき付け後24時間までは急激に、その後はやや緩慢に増加した。24時間後の管長は570 μ 、72時間後のそれは1,040 μ であった。以上のように、ブナやナラ類の花粉の発芽は

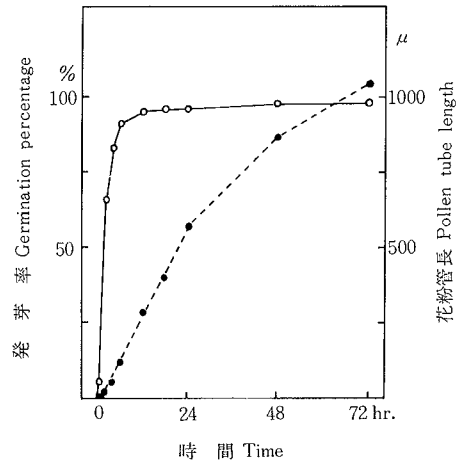
針葉樹に比べて非常に急速である。花粉管は最初真っ直ぐに伸長しているが、やがて他の花粉管と交叉したり、絡まってくる。花粉の発芽率は最適条件では24時間でほぼ最高値に達する。したがって花粉の稔性調査のための発芽試験であれば、24時間培養すれば十分であると思われる。

花粉の人工発芽の条件、すなわち蔗糖濃度、寒天濃度、水素イオン濃度および温度について試験した結果は第6~10表および第4図の通りである。



第2図 ブナの花粉の発芽経過
Fig. 2. Time course for the germination of *Fagus crenata* pollen.

○—○ Germination percentage
●-----● Pollen tube length
Germination conditions: 20% sucrose, 1% agar, 25° C



第3図 クスギの花粉の発芽経過
Fig. 3. Time course for the germination of *Quercus acutissima* pollen.

○—○ Germination percentage
●-----● Pollen tube length
Germination conditions: 20% sucrose, 1% agar, 25° C

第6表 ブナとナラ類の花粉の発芽におよぼす蔗糖濃度の影響
Table 6. Effects of concentration of sucrose on the germination of *Fagus* and *Quercus* pollen.

蔗糖濃度 Sucrose concentration (%)	ブナ <i>F. crenata</i>		クスギ <i>Q. acutissima</i>		コナラ <i>Q. serrata</i>		ミズナラ <i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>		カシワ <i>Q. dentata</i>	
	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
0	39	158	77	124	10	51	25	52	83	211
10	64	269	93	575	61	363	90	290	95	630
20	77	719	95	593	86	484	90	379	96	678
30	68	264	91	360	65	201	61	199	92	339
40	22	66	70	62	39	79	16	24	81	67
培養条件	25° C 24時間		25° C 24時間		35° C 24時間		25° C 24時間		35° C 24時間	

第7表 ブナとナラ類の花粉の発芽におよぼす寒天濃度の影響
Table 7. Effects of concentration of agar on the germination of *Fagus* and *Quercus* pollen.

寒天濃度 Agar concentration (%)	ブナ <i>F. crenata</i>		クスギ <i>Q. acutissima</i>		コナラ <i>Q. serrata</i>		ミズナラ <i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>		カシワ <i>Q. dentata</i>	
	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
1	77	719	98	790	90	433	90	379	96	678
2	71	359	98	803	87	301	86	285	96	559
3	64	268	97	487	82	268	79	184	93	498
培養条件	25° C 24時間		25° C 48時間		25° C 48時間		25° C 24時間		35° C 24時間	

第8表 ナラ類の花粉の発芽におよぼす水素イオン濃度の影響

Table 8. Effects of hydrogen ion concentration of media on the germination of *Quercus* pollen.

pH	クヌギ <i>Q. acutissima</i>		コナラ <i>Q. serrata</i>		ミズナラ <i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>		カシワ <i>Q. dentata</i>	
	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
3.5	24	19	18	16	18	22	11	31
4.5	83	112	65	298	60	135	84	276
5.5	89	494	81	467	88	374	91	479
6.5	93	628	68	315	84	267	88	328
7.5	88	273	29	125	26	73	75	119

Germination media: 20% sucrose, 1% agar. Incubated at 35°C for 24 hours.

第9表 ブナとナラ類の花粉の発芽におよぼす温度の影響

Table 9. Effects of temperature on the germination of *Fagus* and *Quercus*.

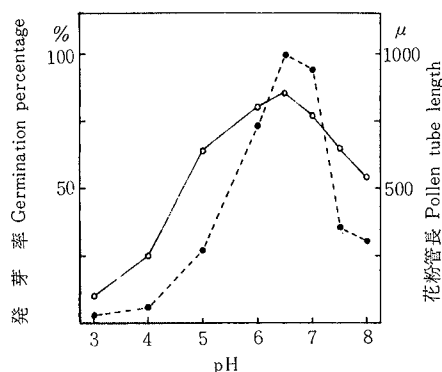
温度 Temperature (°C)	ブナ <i>F. crenata</i>		クヌギ <i>Q. acutissima</i>		コナラ <i>Q. serrata</i>		ミズナラ <i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>		カシワ <i>Q. dentata</i>	
	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)	発芽率 Germination (%)	花粉管長 Tube length (μ)
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	6	20	4	12	0.1	5	0.1	9	0	0
10	14	109	44	105	4	11	2	9	1	9
15	66	358	91	483	13	40	18	67	12	28
20	74	521	94	650	54	180	35	165	37	177
25	77	719	98	790	96	299	93	427	88	372
30	73	316	96	773	96	462	94	584	97	617
35	64	102	93	709	96	516	94	631	97	667
40	47	41	81	381	93	276	93	458	95	282
45	6	27	4	17	1	12	1	14	17	24
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
備考	24時間培養		48時間培養		24時間培養		24時間培養		24時間培養	

Germination media: 20% sucrose, 1% agar

第10表 ブナとナラ類の花粉の人工発芽の最適条件

Table 10. The optimum conditions for the artificial germination of *Fagus* and *Quercus* pollen.

樹種 Species	水素イオン濃度 Concentration of H-ion (pH)	蔗糖濃度 Concentration of sucrose (%)	寒天濃度 Concentration of agar (%)	温度 Temperature (°C)
ブナ <i>F. crenata</i>	6.5	20	1	25
クヌギ <i>Q. acutissima</i>	6.5	20	1~2	25
コナラ <i>Q. serrata</i>	5.5	20	1	35
ミズナラ <i>Q. mongolica</i> v. <i>grosseserrata</i>	5.5	20	1	35
カシワ <i>Q. dentata</i>	5.5	20	1	35



第4図 ブナの花粉の発芽におよぼす水素イオン濃度の影響

Table 4. Effects of hydrogen ion concentration of media on the germination of *Fagus crenata* pollen.

○—○ Germination percentage

●-----● Pollen tube length

Germination media: 20% sucrose, 1% agar.

Incubated at 25° C for 24 hours.

蔗糖濃度は0%から40%まで10%おきに試験した。ブナおよびナラ類の花粉は0~40%のいずれの濃度でも発芽したが、各樹種とも20%区で発芽率が最も高く、かつ花粉管の伸長が最も良好であった。寒天濃度は1~3%の範囲で試験した。クヌギを除き1%区で発芽率および花粉管の伸長が最もよかった。水素イオン濃度はpH 3からpH 8の範囲で試験した。いずれのpHでも発芽したが、ブナとクヌギはpH6.5で、コナラ、ミズナラ、カシワはpH5.5で最も良好な発芽を示した。温度は0°Cから50°Cまで5°Cおきに試験した。ブナ、クヌギ、コナラおよびミズナラの花粉は5°Cから45°Cまでのいずれの温度でも発芽したが、カシワの花粉は10°Cから45°Cの範囲の温度で発芽した。発芽率から判断すると、花粉発芽の最低温度は、ブナとクヌギでは0°Cと5°Cの間にあり、コナラとミズナラでは5°C、カシワでは10°Cである。最高温度は、コナラとミズナラでは45°C、ブナ、クヌギ、カシワでは45°Cと50°Cの間にある。最適温度は、ブナとクヌギでは25°C、コナラ、ミズナラ、カシワでは35°Cである。花粉の人工発芽の最適条件は第10表の通りで、ブナとクヌギではpH6.5、蔗糖濃度20%、寒天濃度1%、温度25°C、コナラ、ミズナラ、カシワではpH5.5、蔗糖濃度20%、寒天濃度1%、温度35°Cである。

*Fagus*および*Quercus*の花粉の発芽についてはDengler

およびScamoni¹⁾の研究がある。それによると*Fagus silvatica*の花粉は蔗糖濃度10~40%で発芽したが、最適濃度は20%であった。また*Quercus robur*と*Q. sessilis*の最適蔗糖濃度は20%であるという。寒天濃度は*Quercus*, *Corylus*, *Alnus*, *Carpinus*では1%が最適とされている。温度については、*Fagus silvatica*の花粉発芽の最適温度は18~30°C、*Quercus suber*, *Q. sessilis*のそれは30°Cで、いずれの樹種も戸外9.6~22°Cでは発芽しなかったという。蔗糖濃度と寒天濃度についてDenglerらの結果と本研究の結果はよく一致する。しかし、発芽温度についてはかなり大きな違いがみられる。筆者の研究によると、ブナおよびクヌギの花粉は冷蔵庫中に放置しておいても発芽する。花粉発芽の最低温度を正確に確かめていないが、2°C前後のようである。*Fagus silvatica*の花粉が9.6~22°Cで発芽しないということはどういうことか理解できない。本研究においてとくに注目されたことは、ブナおよびクヌギとコナラ、ミズナラ、カシワの花粉発芽の適温が異なり、前者が後者よりも低いことであった。一般に冬咲く花の花粉は比較的低温を好み、夏咲く花の花粉は高温を好む傾向があるといわれているが、ブナ科植物の場合も開花時期と花粉発芽の適温とはある程度関連があるようである。開花時期はブナが最も早く雪どけと同時に花が咲く、次いでクヌギコナラが早く、ミズナラ、カシワが最もおそい。

摘 要

1. 1974年にブナの開花状況を調査した。花芽は3月下旬~4月上旬に開花を開始し、4月下旬に満開となり、5月の初めに開花を完了した。雌花の受容期間および花粉飛散期間は7~10日のようであった。ブナの開花経過は5期に分けることができた。ブナは旬間平均気温が2°Cで開花を始め、10°Cで満開となった。

2. ブナの雌ずいの柱頭は三つの裂片からなり、受容期に外反した。花粉は柱頭の表面に付着することがわかった。

3. ブナでは、切り枝の水挿し法により正常な発芽力を持った花粉を自然飛散よりも1週間早くとることができた。ブナの花粉の生産量は1花序当り約24万粒、1花芽当り約90万粒と推定された。

4. ブナおよびナラ類の花粉の外形は乾燥型ではほぼ楕円形であったが、膨潤型では円形のものが多かった。花粉粒は3溝孔粒であった。花粉粒の大きさはブナ(46 μ)>カシワ(37 μ)≒ミズナラ(37 μ)>コナラ(33 μ)

キクヌギ(32 μ)の順であった。

5. ブナおよびナラ類の成熟花粉の発芽率は93%以上で、花粉の稔性は高かった。花粉はまき付け後急速に発芽し、24時間で殆どが発芽した。ブナとクヌギの花粉発芽の最適条件はpH6.5、蔗糖濃度20%、寒天濃度1%、温度25°Cであった。コナラ、ミズナラ、カシワの花粉発芽の最適条件はpH5.5、蔗糖濃度20%、寒天濃度1%、温度35°Cであった。

文 献

- 1) Dengler and Scamoni: *Ztschr. Forst- u. Jagdwes.*, **71**, 1~40 (1939)
(岩川盈夫: 育林学新説, 1~31, 朝倉書店(1955)による)
- 2) 橋詰隼人・山本進一: 日林誌, **56**, 393~398 (1974)
- 3) 林弥栄: 有用樹木図説 林木編, 196, 誠文堂新光社(1969)
- 4) 石谷憲男: 原色日本林業樹木図鑑, 86, 地球出版(1964)
- 5) 岩波洋造: 花粉学大要, 1~272, 風間書房(1970)
- 6) Nielsen, P. C. and Schaffalitzky de Muckadeli, M.: *Silvae Gen.*, **3**, 6~17 (1954)
- 7) 山崎次男・竹岡政治: 日林誌, **41**, 125~129(1959)