

氏名	谷口真吾
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	甲第314号
学位授与年月日	平成16年 3月12日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
学位論文題目	トチノキ (<i>Aesculus turbinata</i>) の花芽形成と結実機構に関する形態学的、生理学的研究
学位論文審査委員	(主査) 山本 福 壽 (副査) 片桐 成 夫 奥村 武 信 佐野 淳 之 山中 典 和

学位論文の内容の要旨

本論は、トチノキの種子生産機構の解明に資するため、初期の繁殖過程に焦点をあて、花芽形成、開花から結実機構、種子成熟に至る過程を形態学的、生理学的な見地から研究したものである。それらから得られた研究結果をもとに、開花から種子の成熟までの過程に及ぼす諸因子の影響によって、種子生産の年変動現象（豊凶現象）はどのように生じるのかについての至近的要因あるいはその機構を考察した。研究対象は、日本の特用樹的要素の高い有用広葉樹として特に材（用材や工芸材）、樹皮、花（花蜜）、種子など林産物の生産が期待され、地域資源を生かした林業の複合経営を考える上で価値の高いトチノキ科トチノキ属トチノキ (*Aesculus turbinata* Blume) である。トチノキを種子（樹実）および花蜜生産の特用樹として位置づけるための基礎的研究として、トチノキの生殖生理機構を明らかにするため次の4つの研究項目を研究した。以下にその結果を要約する。

1. 花芽の分化と発育に関する形態学的研究

トチノキの花芽は毛状鱗片の内側の成長点が円形に肥厚して花芽原基になった。この状態の花芽は7月13日～28日の期間にみられたため、トチノキの花芽分化期は7月中旬～下旬であった。芽の外観からトチノキの花芽分化の徴候が認められたのは、芽の芽鱗が4枚形成される時点であった。トチノキの花芽分化は7月上旬以降の当年枝の伸長と密接な関係があり、当年枝の伸長成長の停止をきっかけとして花芽分化が誘発された。花芽原基は急速に成長して花軸の周りに次々に小花を形成し、その中に葯と子房が分化した。8月中旬～下旬には葯内に孢子形成細胞が、子房内に胚珠の原基がそれぞれ形成された。9月中旬には花粉母細胞と卵状の胚珠が観察された。花序に着生する小花はこの時点では全部が両性花に分化した。花粉は翌年の5月上旬に形成された。5月中旬には子房の先端部に花柱が分化し、花糸と花柱が伸長して両性花が完成した。胚珠の退化した花では花柱が伸長せずに花糸のみ伸長し、雄ずいが完成して雄花になった。翌年の開花直前に花柱が分化したものだけが両性花として機能し、他の花では胚珠が退化して雄花となることが明らかになった。

2. 着花、開花特性に関する形態学的研究

トチノキは雌雄同株で大型の円錐花序をつけ、ひとつの花序の中に雄花と両性花が混生する。雄花は花序全体に着生したが、両性花は花序の下部～中部の側枝に集中的に着生した。側枝では基部から先端へ向かって雄花→両性花→雄花の順序で花性が発現した。1花序当りの平均着花数は338.1個であった。このうち、両性花数は平均17.3個、全着花数に占める両性花の平均比率は7.9%であった。樹冠上部に着花する花序は下部のものに比べて花序の主軸の長さが長く、花序の花数、両性花の比率が大きい傾向であった。両性花数は主軸長が16cm以下のもので少なく、10cm以下のものはまったく着生しなかった。主軸長17cm以上では主軸長が大きいほど両性花数が増加した。すなわち両性花は、樹冠上部の大きい花序に多く着生することがわかった。開花は、開花した枝の頂芽から伸びた当年枝のすべてが次年にはまったく開花せず、当年枝レベルでは2年連続で開花することはなかった。当年枝の集合体である大枝は、盛んに開花を行う大枝とほとんど開花しない大枝とがあることが認められた。これらの結果から、トチノキでは当年枝または大枝単位で開花の有無が調節されている可能性があることがわかった。

3. 受粉、果実の発育過程と未熟落果に関する形態学的研究

トチノキの花粉形成、花粉粒の発達と形態、花粉の発芽機構を研究した。トチノキでは4月の終わりから5月上旬に花芽の芽鱗が開き、花序が外側に現れると間もなく葯中の花粉母細胞の減数分裂が始まり、四分子が形成された。減数分裂の期間は短く、1週間程度であった。花粉母細胞の減数分裂は前減数型で第一分裂で染色体数が半減した。四分子から分離した未熟花粉は急速に成長し、成熟花粉の約80～85%の大きさになったときに細胞分裂を行い、各1個の栄養核と生殖核が形成された。飛散期の花粉は二核性花粉である。成熟花粉は長球状、三溝孔型で長い発芽溝が三つあり、その中央に先の尖った短刺状突起を持った円形の発芽孔が存在した。また花粉粒の内壁に花粉管の原基が認められた。花粉を人工発芽床にまき付けると数分で花粉管が発芽孔を破って伸長した。

人工（強制）受粉実験を行った。その結果、受粉実験の平均結果率は大照1号の他家受粉区が17.2%、大照2号の他家受粉区が11.3%であった。他家受粉による結果率は、無受粉区の0%、自家受粉の4.8%、自然受粉の8.2%よりも有意に高かった。トチノキの幼果実から成熟果実に至るまでの果実の成長経過は、果実の幅、高さともほぼ直線的に急速に増加する時期（5月下旬から6月下旬にかけて未成熟果実の大量落下期に一致）、成長がやや緩慢な時期（着果数が安定する6月下旬以降から8月上、中旬頃までに一致）、成熟期に入り再び直線的に徐々に増加する時期（8月下旬以降からほぼ成熟種子の収穫期に一致）までの3期に分けることができた。

受粉時期は柱頭の長さが3.6mm以下のつぼみ受粉、開花初期の受粉、柱頭の湾曲した開花後期の受粉でその結果率が低かった。柱頭の長さが8.6mm前後で柱頭が直立した時期の人工受粉の結果率は最も高かった。開花後の未成熟果実はいずれの受粉様式においても6月上旬から7月中旬の約40日間に大量落下した。摘芯処理区の落下率は71～97%、また無摘芯区のそれは91～100%であった。花序軸の1/2摘芯処理によって幼果実の成長が促進され、結果率が増加することが認められた。

果実の成熟過程における落果時期と内部形態の解剖学的な観察をもとに、発育途中における未熟果実の落下原因を調べた。未熟果実は6月中旬から7月下旬までの間に全体の80～90%が落下した。未熟落果の形態として、「虫害」タイプ、「胚珠の発育不全」タイプ、「種子内組織の崩壊」タイプ、「胚の発育不全」タイプの四つが挙げられた。虫害による未熟落果は6月と7月下旬以降に多く発生した。6月の虫害は果肉摂食型幼虫によるもの、7月下旬以降の虫害は子葉摂食型幼虫によるものであった。「胚珠の発育不全」タイプの落果は主に6月にみられ、受粉・受精の失敗

によって胚珠が種子に成長しなかったことが原因と考えられた。「種子内組織崩壊」タイプの落果は7月上旬以降にみられ、種子内の組織が死滅して内部が空洞化していた。「胚の発育不全」タイプの落果は7月下旬以降にみられ、胚の発育が途中で止まったものであった。トチノキの未熟落果の大部分を占める「胚珠の発育不全」と「種子内組織の崩壊」は、落下果実の内部形態から判断して、「胚珠の発育不全」タイプは受粉・受精の失敗が主要因であり、「種子内組織の崩壊」タイプは資源制限による発育中断が主要因である可能性が高いと考えられた。

4. 結実特性および果実と種子の形成、果実、種子生産に関する研究

並作年であった1994年における50個体の母樹1本当りの着生果序数は3~365果序、平均85.7果序であった。また、母樹1本当りの結果量は4~813個、平均240.9個であり母樹間の差が大きかった。50個体の種子生重量は4~27g、平均13.1gであった。9月中旬における、健全種子、発育不全種子、虫害種子はそれぞれ平均77%、10%、13%であった。母樹全体の範囲は、健全種子40~100%、発育不全種子1~40%、虫害種子1~33%であった。植物成長調節剤のユニコナゾール剤、IBA剤、ダミノジット剤、GA3剤、ジクロロプロップ剤を散布すると果実、種子重量の双方が大きくなった。これらの植物成長調節剤には重量成長の促進効果があったものと考えられる。また、重量成長を抑制する植物成長調節剤はエテホン、MCPBエチルであった。植物成長調節剤を幼果実に直接散布することにより、植物成長調節剤の種類によっては幼果実の旺盛な肥大成長とともに果実を支えている側枝径が顕著に太くなり、果実の未成熟落下を著しく防止する効果も同時に確認できた。固定観測木における5年間の成熟果実の落下は8月下旬に始まり、3週間後の9月中旬にほぼ落下した。落下種子数は年次によって10倍以上の差が認められた。さらに豊作、並作、豊作、凶作、並作の周期で結果がみられ、5年間で豊作が2回、並作が2回、凶作が1回であり、明瞭な隔年結果の特性を示した。樹冠下における1㎡当りの落下種子数は豊作年87~135個、並昨年43~69個、凶作年4~32個であった。健全種子率は72~83%、発育不全種子率は8~25%と年次による変異幅が大きかった。虫害種子率は10%以下であった。

このように、特用樹的な要素が高く地域資源を活用する林業の複合経営に有用と考えられるトチノキを研究対象に、種子生産に起因する生殖機構の基礎研究を形態学的、生理学的に実施した結果、花芽分化期の特定、花芽の発育経過の解明、花性の分化機構の解明、開花特性、性比、花粉の発芽機構、受粉、受精、果実の発育経過、未熟落果の発生機構、結実特性、種子生産の年変動の発生機構などが明らかになった。

トチノキの種子生産における豊凶の年変動の至近要因として、「受粉効率仮説」がよく合致しているものと考えられ、開花から受粉、受精、結実などの生殖の初期段階における種子生産要因の影響が大きいことが解明された。特に虫媒花であるトチノキの種子生産は、花粉媒介者の行動に密接に関連して受粉の成否が決定づけられた。トチノキの種子生産は「受粉の成否(受粉効率)」と繁殖に「投資可能な資源量」に支配されることが示唆された。すなわち、受精後に結実した幼果実が途中で脱落しない樹種では、花生産の多少が豊凶を支配しているが、トチノキのように種子成熟の過程で、受粉不足や資源不足で結実した幼果実が未熟落果する樹種では、花生産のみで種子生産の豊凶が生じているのではないことが明らかとなった。開花初期における種子生産量の調節に対しては、トチノキのような虫媒花の樹種は気象条件が結実の不作を誘導する方向で作用していることが考えられる。このような気象要因の一方向的作用は、開花、送粉期の多雨などの天候不順が虫媒花である訪花昆虫による花粉飛散を妨げ、受粉成功率を低下させることで、結実の不作をもたらすものと解釈できる。しかしながら一方では、逆に人工(強制)受粉の実験の結果、人為的に受粉を成功させても、結実の豊作を生み出せる訳ではなく、それに対応して種子の生産は増加するものではなかった。人為的に受粉処理を行って

も、最終的には大部分の幼果実が未熟で落下したことからも、受粉が十分に行われても、受精段階以後の過程で結実の調整がなされている可能性が高いと考えられる。これは、繁殖のための投資資源の投資限界が考えられ、資源量が十分でなければ、受粉が成功しても生育途中で大部分の幼果実を脱落してしまうようなメカニズムがはたらいっているのであろう。これらのことから、トチノキの豊作は①受粉成功が気象条件によって著しく制限されないこと、②種子生産への投資資源が十分にあるときに、開花の初期過程における幼果実の生残率を高められることの2点によって種子生産が急増し、豊作になるものと考えられる。今後、開花結実の調節と繁殖に投資可能な貯蔵資源の関係の解明を目的に、より詳細な研究が必要である。

論文審査の結果の要旨

本論文は日本の代表的な有用広葉樹として期待されるトチノキ (*Aesculus turbinata* Blume) が研究対象である。特にトチノキを種子および花蜜生産の特用樹として位置づけるため、生殖生理機構や種子生産に関する基礎的研究を行い、計画栽培的に種子を生産することを目的としている。この観点からトチノキの花芽形成、開花から結実機構、種子成熟に至る過程を形態学的、生理学的に解析した。

本論文は4章からなる。まず第1章では、「花芽の分化と発育に関する形態学的研究」と題して①「新梢の成長と花芽分化の徴候」、および②「花芽分化期の特定および花芽の分化と発育経過」をまとめた。ここではトチノキの花芽分化の時期を明らかにするとともに花芽の形成過程について詳細な解剖学的解析を行っている。

続いて第2章では、「着花、開花特性に関する形態学的研究」と題して、①「繁殖開始齢と着花、開花特性」、②「花序の着生位置と花序内の花数および性比との関係」、および③「樹冠内の花生産の分布と果実生産の年変動」が研究された。ここではトチノキの繁殖開始齢は40~60年以上で、1花序中に雄花と両性花が混生し、1花比率は1.4~18.4%であること、樹冠上部の太い枝の大きい花序に両性花が多く着生することなどを明らかにした。またトチノキでは、当年枝または大枝単位で開花の有無が調節されている可能性を論じた。

第3章では、「受粉、果実の発育過程と未熟落果に関する形態学的研究」と題して、①「花粉粒の発達と形態および花粉の発芽機構」、②「受粉様式と受粉時期および人工(強制)受粉による結実と果実の発育」、③「花序軸切除が幼果実の落下に及ぼす影響」、および④「果実の発育経過と未熟落果の原因」などの結果をまとめている。ここでは、トチノキの生殖機構の解明を目的として、花粉の形成、花粉粒の発達と形態、花粉の発芽機構などについての詳細な解剖学的観察研究を行った。また人工受粉実験により、受粉のプロセスや果実の成長経過を明らかにするとともに、花序軸の摘芯処理が幼果実の成長や結果率を増加させることを認めた。さらに果実の未熟落下の原因として「虫害」、「胚珠の発育不全」、「種子内組織の崩壊」、「胚珠の発育不全」の4タイプを見出し、特に「胚珠の発育不全」タイプは受粉・受精の不全が、「種子内組織の崩壊」タイプは資源制限による発育中断が主要因であることを認めた。

さらに第4章では、「結実特性および果実と種子の形成、果実、種子生産に関する研究」と題し、①「結実特性および果実・種子の形質、品質の母樹間差異」、②「結実特性と種子の品質」、③「果実の発達におよぼす植物成長調節物質処理の影響」、および④「結実周期および結果量および種子品質の年変動」についてまとめた。ここでは、結実の母樹間差異や良品種子の生産母樹選抜の可能性を検討

するとともに、果実の発達促進や未熟落果防止のための植物成長調節物質の処理効果が明らかにされている。さらに結実の豊凶についての長期観測結果から、豊凶の年変動要因は「受粉効率仮説」が合致していることを述べ、①好適な気象条件、②種子生産のための十分な投資資源、の2点が豊作に關与することを結論している。

以上のように本研究は、トチノキの種子生産機構のうち特に初期のプロセスに焦点を当て、花芽形成から花器の形成、受粉、受精、および結実までの過程を詳細に明らかにしたものである。本研究では、植物としてのトチノキの生殖成長機構が初めて解明されたばかりでなく、トチノキを良質の果実（樹実）や花蜜の生産が可能な果樹に類する特用樹ととらえたとき、その栽培管理に直接応用することが可能な、多くの技術的成果が得られている。したがってこの研究の意義は大きく、社会への貢献度もきわめて高い。

このことから、申請者の論文は博士（農学）の学位論文として十分な価値を有するものであると審査員一同判定した。