

論 文

サザンカにおける土用芽の発生と花芽の形成
および開花の関係

中島敦司*・養父志乃夫*・櫛田達矢**・永田 洋**

中島敦司・養父志乃夫・櫛田達矢・永田 洋：サザンカにおける土用芽の発生と花芽の形成および開花の関係 日林誌 79: 69~75, 1997 サザンカを3月18日にビニールハウスへ搬入し4月18日に再び自然の野外に移した。フラッシュの終了した5月8日に、半数の個体に対して緩効性肥料(10-10-10)を1個体当たり20g施し、5月12日、6月11日、7月11日、8月10日、9月9日の各日に、18時間日長に調節した18°C恒温または25°C恒温のグロースチャンパー内か蛍光灯下の圃場に移したところ、花芽の形成は5月12日に25°Cおよび野外-長日に移した区で早くなった。また、花芽の形成割合と土用芽の発生割合は負の関係にあった($r=-0.78$)。さらに、発育を続けている花芽を着生したままの葉芽は頂芽、側芽ともに二次成長することはなかった。土用芽は同一節位上に形成された花芽が発育しなかったか、形成された花芽のすべてが落下したか、花芽を形成しなかった頂芽においてのみ認められた。そして、開花率と土用芽の発生割合の間には有意な負の相関が示された($r=-0.53$)。この結果、サザンカの花芽と葉芽の発育および展開は相互に抑制する関係にあると考えられた。

キーワード：花芽，サザンカ，相互抑制，土用芽

Nakashima, A., Yabu, S., Kushida, T., and Nagata, H.: Relations between lammas shoot elongation and flower bud formation and flowering in *Camellia hiemalis* Nakai. J. Jpn. For. Soc. 79: 69~75, 1997 On May 12, June 11, July 11, August 10, and September 9, 1993, fertilized and unfertilized, 3-year-old rooted cuttings of *Camellia hiemalis* Nakai were set under four different environmental conditions as: 1) 18°C and 18 h day length, 2) 25°C and 18 h day length, 3) outdoor temperature and 18 h day length, and 4) outdoor condition. At 30 day after setting plants under each condition, the growth rate of terminal buds and flower buds were determined. There was a negative relationship between percentages of flower bud formation and lammas shoot formation ($r=-0.78$). Lammas shoots developed from terminal buds accompanied with underdeveloped or fallen flower buds, or without flower buds. However, terminal buds with developing flower buds did not sprout. The flowering percentages negatively correlated with the percentages of lammas shoots formation ($r=-0.53$). These results indicate the phenomenon of correlative inhibition between leaf development and flower bud formation and flowering in *C. hiemalis* Nakai.

Key words: *Camellia hiemalis* Nakai, correlative inhibition, flower bud, lammas shoot

I. はじめに

森林を構成する樹木のライフサイクルは、その個体の成長や群落の変遷、分布などに影響する(15)。樹木では、発芽、栄養成長、生殖成長、世代交代のサイクルが繰り返され、温度、日長などの季節変化に同調しながら様々な生物季節現象(フェノロジー)を示す。なかには天然分布に影響するような重要なフェノロジーが存在し、これらの発現メカニズムを検討する意義は大きい。

ヤマザクラ *Prunus jamasakura* Sieb. では開芽と開花がほぼ同時にみられ、サザンカ *Camellia hiemalis* Nakai では種子の発育~充実期が開花の翌年になることが知られており(3)、これらの樹種では、栄養成長と生殖成長が同時に進行するといえる。しかし、樹木の生殖成長に関する報告は少なく、樹木生理学的にも生殖成長と栄養成長との関連についてはほとんど検討されていない。

多くの温帯樹木では葉芽や花芽が冬休眠するが、いずれも冬休眠の影響を受ける時期は長く(3, 6, 9, 10, 18)、冬休眠は様々なフェノロジーの発現に強く影響すると考えられる。花芽が冬休眠しない暖帯性の樹種でも、キンモクセ

イ *Osmanthus fragrans* Lour. var. *aurantiacus* Makino, キョウチクトウ *Nerium indicum* Mill., サルスベリ *Lagerstroemia indica* L. のように、葉芽は冬休眠するものがある(3)。そしてこれらの多くは、葉芽の冬休眠導入がほとんど進んでいない夏季から初秋にかけて開花するため、栄養成長と生殖成長のフェノロジーは同調的であると考えられてきた(3, 8, 9)。

ところが、花芽の休眠しないサザンカの開花は葉芽の冬休眠導入後、すなわち温度の低下する晩秋以降であり(3, 11~13, 16, 17)、栄養成長と生殖成長は同調していないようにみられる。筆者らは、サザンカの開花が晩秋以降になる要因について検討し、残暑による高温条件の継続によって花芽の発育が抑制され、このために開花が秋季以降にまで遅れることを明らかにした(11~13, 16, 17)。

また、春に開芽、伸長を終えたばかりのサザンカを10°C恒温条件下で育成したところ、花芽が形成されることはなく、頂芽の87.1%が二次成長を示した(16)。この結果、サザンカにおける栄養成長と生殖成長は、草本植物と同じように Correlative inhibition(2, 8, 9) すなわち相互抑制の関係にあると考えられた(16)。しかし、花芽の形

* 和歌山大学システム工学部 Fac. of Syst. Eng., Wakayama Univ., Wakayama 640

** 三重大学生物資源学部 Fac. of Bioresources, Mie Univ., Tsu 514

成される 18°C や 25°C といった温度条件下(1, 3, 5)における栄養成長と生殖成長の関係については明らかにすることはできなかった。

本研究では、樹木における相互抑制現象のメカニズム解明の一助となる知見を獲得するため、いくつかの樹種で二次成長の発生割合の大きくなることが報告されている早春の加温および多施肥管理(4, 14)をサザンカに施し、二次成長(土用芽)を人為的に誘導することによって、サザンカの土用芽の発生と花芽の形成および開花との関係を比較したので報告する。

II. 材料および方法

実験には、三重県鈴鹿市の圃場で、同一母樹から採取した穂木を挿し木し、直径 12 cm のビニールポットに鉢上げしたサザンカ(獅子頭)の3年生苗を用いた。供試植物は、1993年3月18日に野外から無加温ビニールハウスへ搬入し、開芽直前の4月18日に三重県津市の三重大学構内の圃場へ移した。供試用土はマサ土にバーク堆肥を容積比で40%混合したものとし、5月8日には、全体の半数の個体に対し肥効90日タイプのIB化成肥料(N:P:K=10:10:10, 三菱化成)を1ポット当り20g施した(施肥区)。そして、残り半数の個体については施肥を行わなかった(無施肥区)。なお、供試植物の平均開芽日は4月24日であった。

施肥区、無施肥区とも、フラッシュ終了後の5月12日から9月9日までの期間、30日おきに供試植物5個体を圃場から日長を18時間に調節した以下の三つの条件に移した。①18°C恒温の自然採光型グローブスチャンパー(以下、18°C区とする)。②同様の25°Cのチャンパー(以下、25°C区とする)。③野外長日(以下、野外LDとする)。日長は、午前4~8時と午後4~10時の間、蛍光灯によって植物体上部の照度が500 luxになるように補光することで調節した。さらに、温度、日長ともに自然条件の野外対照区も設けた。このように、実験処理区は合計で32処理区とした。なお、実験中の野外の温度は図-1に示した通りであった。

フラッシュ前の実験開始時における供試植物の大きさは、平均の樹高25.8 cm, 枝張り19.2 cm, 前年に形成された側枝の本数は12.1本であった。

4月下旬には、すべての新鞘の先端に頂芽(葉芽)が形成された。その後、花芽が肉眼で確認された場合、その日を花芽の形成日とし、主軸および前年に形成された側枝の先端から伸長した新鞘に着生した花芽すべての形成日を記録した。また、同一個体における形成順位を記した番号札を花芽を着生した頂芽下部の茎部に取り付けた。

花芽には頂芽下部の芽鱗の間に形成されたものと、最上部の側芽が花芽となったものがみられた。双方の基部の形成時期には少なくとも数カ月の違いがあるとみられ、それぞれをTFB (terminal flower bud の略), LFB (lateral flower bud の略)と区別した。なお、TFBは1頂芽当り

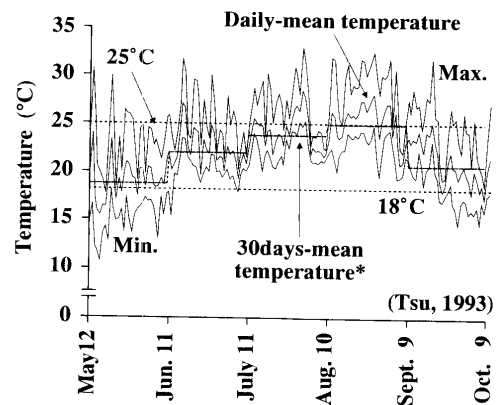


図-1. 実験中の温度の状況

Temperature conditions during the experiments.

*移動日から次の移動日までの30日間の平均気温(野外)。

**Mean temperature from the transferred date to the next treatment (30 days).

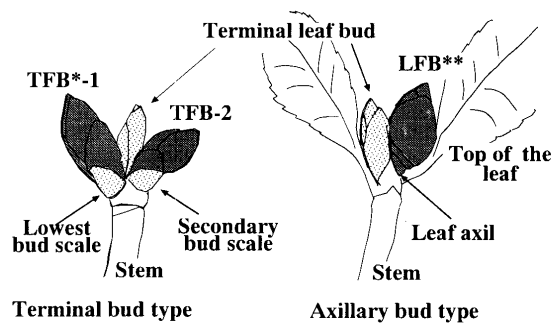


図-2. サザンカの頂芽付近の花芽の着生位置

The loci of the flower buds of *Camellia hiemalis* Nakai.

*Terminal flower bud, **Lateral flower bud.

1芽とは限らず、同一頂芽において確認された順番にしたがってTFB-*n*とした(図-2)。

そして、各花芽ごとに、開花、または枯損した日付を記録した。二次成長である土用芽が観察された場合には、その日付を記録し、同一個体内における形成順にしたがった番号札を土用芽に取り付けた。開花がみられたときは、開花日を記録し、各花の雄ずい数および雌ずい長を測定した。

III. 結果および考察

1. 花芽の形成と土用芽の発生

5月12日に野外から25°Cおよび野外LDに移した処理区におけるTFB-1(図-2)の形成日は、野外対照区や同じ日に18°Cへ移した処理区および他の移動処理区よりも早くなった(図-3)($p \leq 0.05$)。この結果は、サザンカの花芽形成が高温、長日によって促進されることを示しており、Bonnerや五井の報告(1, 3, 5, 7)および前報(16, 17)の結果と一致する。なお、LFBとTFBは着生する節位が異なるが(図-2)、LFBを含んだ全花芽の形成数と

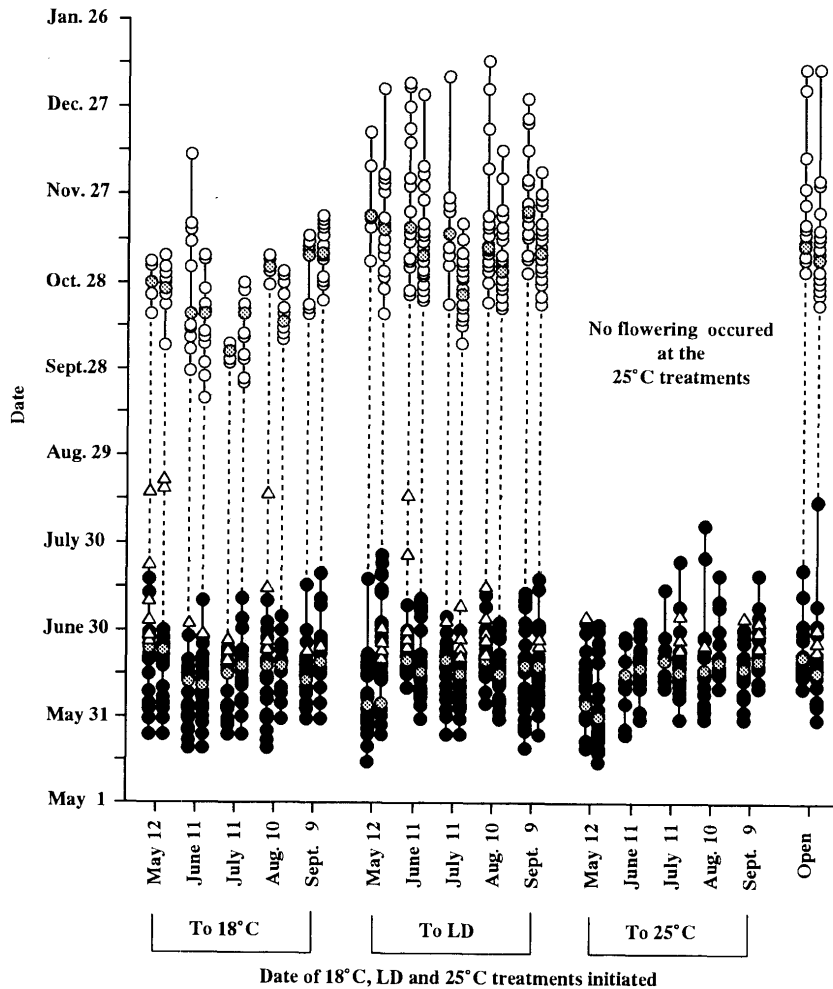


図-3. 自然日長の野外から18°C恒温, 25°C恒温および野外LD(いずれも18時間日長)に移す時期の違いがサザンカの花芽形成, 土用芽の発生, 開花の各時期に及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to four different environmental conditions on the period of flower bud formation, lammas shoot elongation, and flowering in *C. hiemalis* rooted cuttings. The environmental conditions were prepared as: 1) 18°C and 18 h day length in a growth chamber, 2) 25°C and 18 h day length in a growth chamber, 3) outdoor temperature and 18 h day length, and 4) outdoor condition.

●, TFB-1の形成日; ○, TFB-1の開花日; △, 土用芽の発生日; ●, TFB-1の形成および開花の中央日各移動日について, 左側の線は施肥区を, 右側の線は無施肥区を示す。

●, Date of TFB-1 (see Fig. 2) formation; ○, Date of TFB-1 flowering; △, Date of lammas shoots elongation; ●, Dates of median of TFB-1 formation and flowering. Left lines of each date show fertilized and right lines show not fertilized treatments.

TFB-1の形成数の間には $r=0.68$ ($p \leq 0.05$)の関係がみられ, 花芽はTFB-1が中心であったと判断された。したがって, 以下ではTFB-1のフェノロジーについて検討する。

TFB-1の形成割合についてみると(図-4~6), 18°C区では5月12日に, 野外LD区では7月11日と8月10日に, 25°C区では7月11日に処理を行った施肥区において, 無施肥区のいずれの個体よりもTFB-1の形成割合の

低い個体が認められた。同じように, 野外対照-施肥区においてもTFB-1の形成割合の低い個体がみられた。なお, TFB-1の形成時期は5月下旬~7月中旬であり(図-3), 7月11日以降の処理がTFB-1の形成に影響を及ぼしたとはいえなかった。

一方, 土用芽となって二次成長を示す頂芽が観察されたが, 18°C区, 野外LD区および野外対照区の施肥区では無施肥区のいずれの個体よりも土用芽の発生割合の高くな

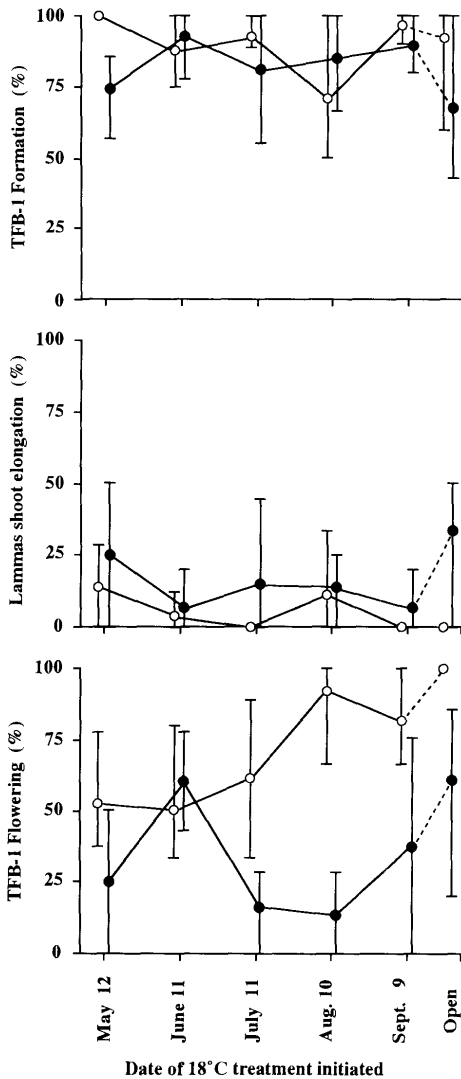


図-4. 自然日長の野外から18°C恒温-18時間日長条件下に移す時期の違いがサザンカの花芽形成、土用芽の発生、開花の各割合に及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to the growth chamber at 18°C and 18 h day length on the period of flower bud formation, lammas shoot elongation, and flowering in *C. hiemalis* rooted cuttings.

●, 施肥区; ○, 無施肥区; 垂直線は各区の最低と最高の割合をつないだもの; TFB-1, 図2参照。
●, Fertilized; ○, Not fertilized; Vertical lines, Lined from minimum to maximum percentages; TFB-1, See Fig. 2.

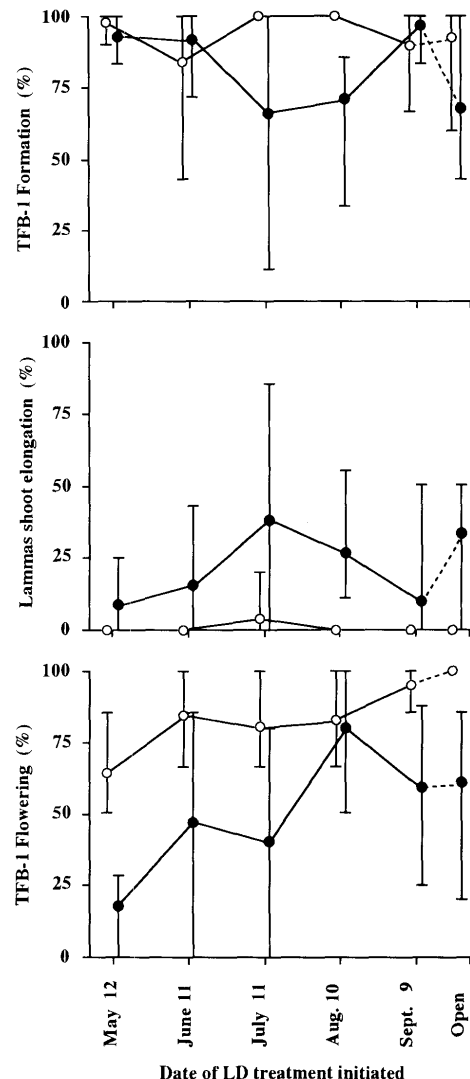


図-5. 自然日長の野外から野外-18時間日長条件下に移す時期の違いがサザンカの花芽形成、土用芽の発生、開花の各割合に及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to the condition of outdoor temperature and 18 h day length on the period of flower bud formation, lammas shoot elongation, and flowering in *C. hiemalis* rooted cuttings.

●, 施肥区; ○, 無施肥区; 垂直線は各区の最低と最高の割合をつないだもの; TFB-1, 図2参照。
●, Fertilized; ○, Not fertilized; Vertical lines, Lined from minimum to maximum percentages; TFB-1, See Fig. 2.

る個体がみられた(図-4, 5)。25°C区では7月11日に25°Cに移した施肥区において土用芽の発生割合の高い個体が認められた(図-6)。なお、土用芽の発生は一部の処理をのぞいて6月下旬~7月上旬に集中しており(図-3)、TFB-1の形成日と同じように7月11日以降の処理が土用芽の発生に影響を及ぼしたとはいえなかった。

以上の結果、相対的にみると、施肥区では花芽の形成割合が低くなり、土用芽の発生割合は高くなる傾向にあった。しかし、各区のばらつきの範囲をみると施肥区と無施

肥区で重なり合う部分がみられた(図-4~6)。したがって、施肥区すべての個体における花芽および土用芽の発生割合が同じように施肥の影響を受けたとはいえなかった。

そこで、土用芽の発生割合とTFB-1の形成割合の関係を検討したところ、双方には $r = -0.78$ ($p \leq 0.01$)の有意な負の相関が認められた(図-7)。このように、葉芽と花芽の発育は相互に関連していると考えられるが、生理的な状態によって個体ごとに栄養成長的または生殖成長的グループに分かれたと判断された。そして、施肥区では栄養

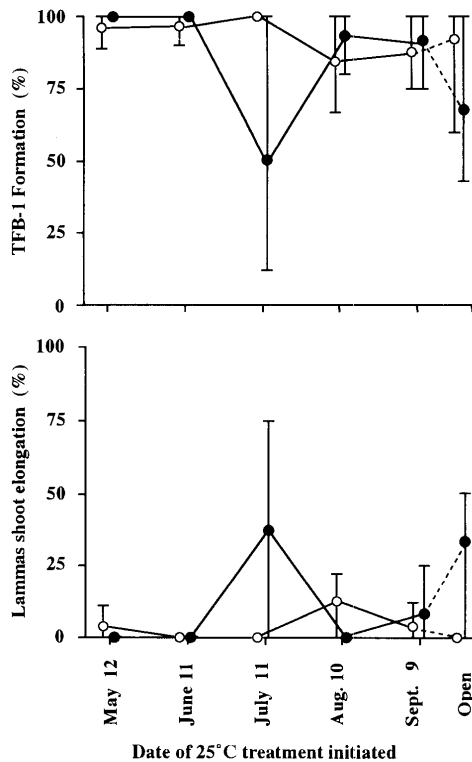


図-6. 自然日長の野外から 25°C 恒温-18 時間日長条件下に移す時期の違いがサザンカの花芽形成、土用芽の発生の各割合に及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to the growth chamber at 25°C and 18 h day length on the period of flower bud formation and lammas shoot elongation in *C. hiemalis* rooted cuttings.

- , 施肥区; ○, 無施肥区; 垂直線は各区の最低と最高の割合をつないだもの; TFB-1, 図2参照。
- , Fertilized; ○, Not fertilized; Vertical lines, Lined from minimum to maximum percentages; TFB-1, See Fig. 2.

成長活性の高い個体の割合が大きくなり、このような個体では花芽の形成は抑制されるため、相対的に花芽の形成割合が低下すると考えられた。

前報では、花芽のまったく形成されなかった 10°C 恒温条件下の他、多くの花芽が形成された 18°C および 25°C 条件下においても二次成長する葉芽（頂芽、側芽）が観察された(16)。そして、二次成長を示した葉芽は、同一の苗条に TFB および LFB を含んだいかなる花芽も形成しなかった葉芽に限られた(16)。本研究では、このような土用芽に加え、TFB がほとんど発育しないか落下した葉芽の一部も二次成長を示したが、TFB が活発に発育を続けている状態で土用芽となる頂芽は認められなかった(図-8)。この結果、サザンカでは発育中の花芽を着生する葉芽は土用芽になりにくいと考えられた。

TFB-1 の形成時期をみると、土用芽の発生よりも前であったため(図-3)、側芽である TFB-1 の発育が頂芽の二次成長に影響したことになる。一方、処理区はいずれも 18 時間日長の長日条件であり、頂芽と側芽の関係においては頂芽優勢(6, 9, 18)の影響が考えられる。しかし、

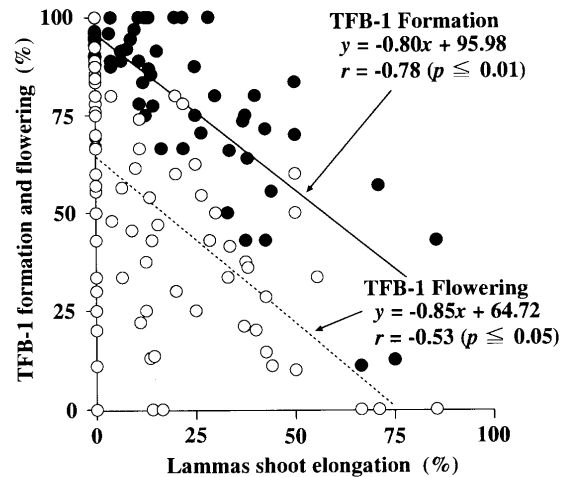


図-7. 自然日長の野外から 18°C 恒温, 25°C 恒温および野外 LD (いずれも 18 時間日長) に移されたサザンカの土用芽の発生割合と花芽の形成割合および開花率の関係

Relationships between percentages of lammas shoot formation and flower bud formation and flowering in *C. hiemalis* rooted cuttings transferred from field to four different environmental conditions. The environmental conditions were prepared as: 1) 18°C and 18 h day length in a growth chamber, 2) 25°C and 18 h day length in a growth chamber, 3) outdoor temperature and 18 h day length, and 4) outdoor condition.

- , TFB-1 の形成割合; ○, TFB-1 の開花率。
- , Percentages of TFB-1 (see Fig. 2) formation; ○, Percentages of TFB-1 flowering.

TFB-1 の形成割合と土用芽の発生割合の関係が負であったことを考慮すると(図-7)、頂芽優勢とは異なる生理現象が関係しているとみられ、花芽の形成、発育と土用芽の発生は節位および個体のいずれにおいても、相互抑制の関係にあったと理解された。

2. 開花と土用芽の発生

全開花数と TFB-1 の開花数の関係を検討したところ、 $r=0.91$ ($p \leq 0.01$) の強い相関が認められ、花芽の形成と同様、開花も TFB-1 が中心であったと判断された。TFB-1 の開花は、野外 LD 区よりも 18°C 区で早くなり、25°C 区では開花がみられなかった(図-3)。この傾向は、前報(11~13, 16, 17)の結果と一致するものである。18°C 区では 6 月 11 日にチャンバーへ移した区を除き、施肥区において TFB-1 の開花率が低くなった(図-4)。さらに、野外 LD 区でも、施肥によって開花率の低下が認められた(図-5)。

前報では、花芽の落下は雄ずいや雌ずいの発達が多くなった(16, 17)。本研究では、施肥によって開花率は相対的に低下する傾向にあったが、施肥区において雄ずい数の減少、雌ずい長の矮小化はみられず、いずれも無施肥区と同じ程度となった(図-9)。また、18°C 区においては、移動日が遅くなるほど雌ずい長が大きくなった

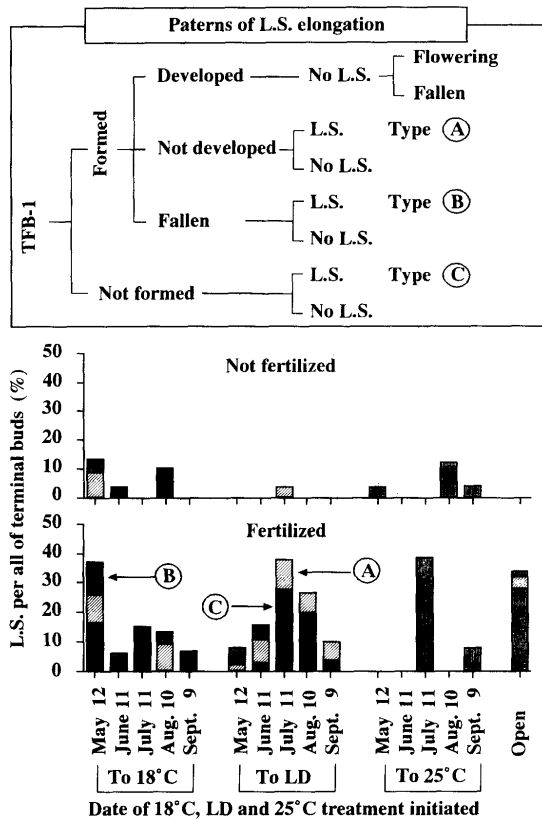


図-8. 自然日長の野外から18°C恒温、25°C恒温および野外LD(いずれも18時間日長)に移す時期の違いがサザンカの土用芽の発生パターンに及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to four different environmental conditions on the patterns of lammas shoot elongation in *C. hiemalis* rooted cuttings. The environmental conditions were prepared as: 1) 18°C and 18 h day length in a growth chamber, 2) 25°C and 18 h day length in a growth chamber, 3) outdoor temperature 18 h day length, and 4) outdoor condition.

L.S., 土用芽; TFB-1, 図2参照。
L.S., Lammas shoot; TFB-1, See Fig. 2.

が(図-9), これは, 雄ざいおよび雌ざいが高温条件下で発達するという温度特性(16, 17)に適合するものであった。したがって, 18°Cおよび野外LD-施肥区における開花率の低下は生殖機能の発達程度以外の要因によるものと考えられた。

そこで, 土用芽の発生割合とTFB-1の開花率との関係を検討したところ, $r = -0.53$ ($p \leq 0.05$)の有意な負の相関が示された(図-7)。したがって, 施肥によって開花率が低下した現象は, 花芽の発育が施肥によって抑制されたのではなく, 施肥によって土用芽の発生が促進され, このために花芽の発育が抑制されたものと考えられた。

最終の処理を行った9月9日頃, 頂芽は休眠に導入されはじめ, 成長点の活性は低下しているとみられる(1, 3)。この頃に長日条件に移すと, 休眠導入は妨げられ, 成長点

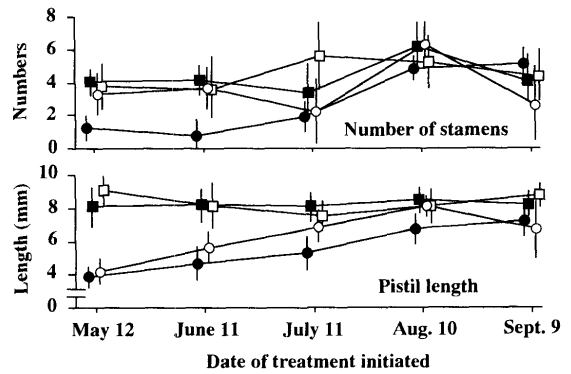


図-9. 自然日長の野外から18°C恒温および野外LD(いずれも18時間日長)に移す時期の違いがサザンカの雄ざい数および雌ざい長に及ぼす影響

Effects of transferred dates of plants from field to two different environmental conditions on the number of stamens and the pistil lengths in *C. hiemalis* rooted cuttings. The environmental conditions were prepared as: 1) 18°C and 18 h day length in a growth chamber, 2) outdoor temperature 18 h day length (LD).

●, 18°C施肥区; ○, 18°C無施肥区; ■, LD施肥区; □, LD無施肥区; 垂直線, 標準偏差。
●, 18°C and fertilized; ○, 18°C and not fertilized; ■, LD and fertilized; □, LD and not fertilized; Vertical lines, Standard deviations.

の活性は回復し, 花芽の発育を抑制すると考えられる。これは9月9日に野外LDに移した施肥区において雌ざい数が減少した結果(図-9)からも理解できる。同じことは花芽形成後に日長処理を行うと, 短日, 自然日長, 長日の順に開花した前報(17)の結果からもうかがえる。

前報(11~13, 16, 17)で, サザンカの開花は秋以降は25°Cおよび28°C条件下で抑制され, 18°C条件下では促進されることを示してきた。この結果を, 開花適温が18°C付近であるとみるよりは, 18°C条件下では, 25°C, 28°C条件下よりも成長点の活性が小さく, 葉芽の発育が花芽の発育を強く抑制しないために開花プロセスが進むと考える方が妥当である。そして, サザンカの開花は頂芽(葉芽)の休眠が深まった, すなわち成長点の活性が低下する秋以降に活発になると考えられた。

引用文献

- (1) Bonner, J. (1947) Flower bud initiation and flower opening in Camellia. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 50: 401-408.
- (2) Esashi, Y. (1992) Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* Andr. (VII) Photosprouting of tuberizing buds. Plant Cell Physiol. 3: 67-82.
- (3) 五井正憲 (1982) 温帯花木の花芽形成ならびに開花調節に関する研究. 香川大学農学部紀要 38: 2-6.
- (4) 畑野健一・佐々木恵彦 (1987) 樹木の生長と環境. 383 pp, 養賢堂, 東京. 169-171.
- (5) 小杉 清 (1953) 花木類の花芽分化に関する研究 (第1報) つばき, さざんかの花芽分化期並びに花芽の発育経過について. 園学雑 22: 50-54.

- (6) Kramar, P. L. and Kozlowski, T. T. (1974) Physiology of woody plants. 811pp, Academic Press, New York, 71-83.
- (7) 栗屋 強 (1969) 肥後ツバキの花芽分化期および花芽の発育経過について. 熊本大学教育学部紀要 17: 51-69.
- (8) 増田芳雄 (1977) 植物生理学. 386pp, 培風館, 東京. 26-107.
- (9) Mohr, H. and Schopfer, P. (1994) Plant physiology. 629 pp, Springer-Verlag, New York, 301-319.
- (10) 永田 洋 (1969) 林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4: 33-39.
- (11) 永田 洋 (1985) サザンカはなぜ冬に咲くのか. 採集と飼育 47: 474-478.
- (12) 永田 洋・万木 豊 (1983) 生物季節に関する研究(II)なぜサザンカは冬に咲くのか. 森林文化研究 4: 69-76.
- (13) 永田 洋・万木 豊 (1985) 生物季節に関する研究(IV)サク
ラ, ウメ, サザンカの開花・開葉(続). 森林文化研究 6: 65-69.
- (14) 永田 洋・櫛田達矢・万木 豊 (1994) アカマツにおける土用芽の誘導. 日林誌 76: 361-363.
- (15) 永田 洋・中島敦司・万木 豊 (1994) 樹木の芽の休眠. 三重大学演習林報告 18: 17-42.
- (16) 中島敦司・万木 豊・永田 洋 (1994) 夏期の温度および日長がサザンカの開花に及ぼす影響. 日林誌 76: 584-589.
- (17) 中島敦司・永田 洋 (1995) 開芽からの恒温条件がサザンカの開花, 土用芽の発生に及ぼす影響. 日林誌 77: 254-259.
- (18) 佐藤大七郎・堤 利夫 (1978) 樹木—形態と機能—. 309 pp, 文永堂, 東京. 192-214.

(1996年7月3日受付, 1997年2月19日受理)