

論 文

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*

中島敦司**・永田 洋**

中島敦司・永田 洋：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, 1995 サザンカの開花に及ぼす温度の影響を調べる目的で、4年生のサザンカをフラッシュ開始直後の5月10日から、25°C恒温(18時間日長)のグロースチャンパーに搬入し0, 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120ならびに135日間置き、その後18°C恒温(18時間日長)のチャンパーへ移動させたところ、いずれの処理区でも花芽は同じように形成されたが、25°Cが90日間以上の処理区で開花率が高くなった。一方、供試植物を5月10日に18°Cのチャンパーに搬入し、5月24日、6月9日、6月24日、7月9日から、25°Cのチャンパーに、それぞれ15, 30, 45ならびに60日間ずつ置き、その後、再び18°Cのチャンパーに戻す実験を行ったところ、7月初旬から8月初旬までの期間、25°Cに置かれていないと開花率が低下した。そして、雄ずい、雌ずいの発達と開花率の間には正の相関関係が認められ、7月上旬から8月下旬の時期のなかで、15日間は25°Cを経過しないと、これら生殖器官は発達しなかった。また、18°Cと25°Cにおかれた供試植物については、花芽の形成時期などに違いが示されなかったが、5月10日から10°C恒温のチャンパーで育成したところ、花芽がまったく形成されなかった。さらに、10°Cでは、8月中旬に87.1%の頂芽が二次成長(土用芽)を示した。なお、土用芽は、他のいくつかの温度条件下でもみられたが、発生割合は低く(5%未満)、いずれも花芽の形成されなかった頂芽においてのみ認められた。

NAKASHIMA, A. and NAGATA, H.: Effects of constant temperatures after the spring flush, on the flowering and lammas shoot formations of *Camellia hiemalis* NAKAI. J. Jpn. For. Soc. 77: 254~259, 1995 The plants were grown at a constant 25°C (18h photoperiod) for 0, 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120, and 135 days from May 10 when the plants started the spring flush. Then they were transferred to a constant 18°C (18h photoperiod). There were no differences in the flower-bud formations among the treatments. The flowering percentages were larger with the over 90 days 25°C treatments. In the other experiments, the plants were grown at a constant 18°C (18h photoperiod) from May 10 and then they were transferred to a constant 25°C (18h photoperiod) on May 24, June 9, June 24, and July 9. Then the plants were returned to a constant 18°C (18h photoperiod) after the 25°C treatments for 15, 30, 45, and 60 days. It was necessary for them to be placed a constant at 25°C (18h photoperiod) from early July to early August in order to open many of the flower buds without abscissions. The flowering percentages had large positive relationships with the developments of stamens and pistils, and they were most developed when the plants were placed at a constant 25°C from July 9 to August 23. The plants grown at a constant 10°C from May 10 were formed no flower buds, and 87.1% of terminal (leaf) buds sprouted (lammas shoots). Under the constant temperature conditions at 10, 18, and 25°C, lammas shoots were observed at the leaf buds which formed no flower buds.

I. はじめに

筆者らは、サザンカ(*Camellia hiemalis* NAKAI)の開花に関連する温度特性を検討してきた。

この結果、①フラッシュ後に形成された花芽が発達するためには、7月から8月中旬頃に、少なくとも25~28°C以上の高温の経過が必要であること、②この時期が低温条件であった場合、生殖器官である雄ずいや雌

* 本研究の一部は、第43回日本林学会中部支部大会で口頭発表した。

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

ずいの発達抑制され、このような花芽は、秋期に18°C条件において開花せずに落下(枯損)すること、③25~28°Cのような高温条件が8月下旬~10月頃まで継続すると、ほとんどの花芽が落下するため、秋期には温度の低下が必要であること、なお、④この時期、高温条件下におかれた場合、一部では落下せずに開花する花芽もみられるが、花は完全に展開しない(半開きの状態)こと、しかし、⑤花芽の内部形態が完成した11月下旬以後は、逆に高温条件下で開花が早くなること、そして、⑥花芽の発達ステージの違いによって開花可能温度(12)幅が異なっていることを明らかにした(8~10, 12)。

すなわち、自然の野外において、10月頃までの開花可能温度は18°C付近であり、この頃の平均気温は18°Cよりも高温であるために、開花プロセス(8~10)が促進されずに開花できない。その後、花芽の発達が進むにしたがって、開花可能温度幅は高温域にまで拡大され、開花を促進する温度も上昇する。しかし、同時に野外の気温は低下することになるため、気温と開花を促進する温度との較差は拡大され、開花プロセスは、よりゆっくりと進むことになる。このためにサザンカの開花は秋以降にまで遅れると考えた(12)。

一方、花芽の形成については、①高温-長日で促進されること、②少なくとも、18°C以上の温度では、短日条件下でも花芽が形成されること、③多肥条件下では、シュート1本当りに形成される花芽数が多くなることを実験的に確認した(13)。

また、実験中に、土用芽となる頂芽もみられたが、①施肥によって土用芽の発生が促進されること、②土用芽は、発達中の花芽を着生していない頂芽においてのみ認められた。この結果、サザンカの花芽の発達から開花のプロセスと開芽プロセスは、互いに拮抗する関係にあるのではないかと考えたが(13)、詳細は明らかにならなかった。

そして、これまでの実験では、フラッシュの終了後からしばらくは、野外で管理された植物を対象に実験を行ってきたが、フラッシュ時にまでさかのぼった議論は残されていた。そこで、本研究では、実験の開始をフラッシュの時点とし、その後、サザンカが18, 25および10°Cの恒温条件下でどのような季節変化を示すのか検討した。

II. 材料および方法

実験には、三重県鈴鹿市で同一母樹から野外の苗木

に挿し木増殖し、マサ土にバーク堆肥を容積比で40%混合した用土を満した直径15 cmのビニールポットに鉢上げした後、同市内の圃場(野外)で育成したサザンカ(獅子頭)の4年生苗を用いた。

供試個体は1993年4月18日に同県津市の三重大学構内の圃場(野外)へ移動させ、フラッシュ開始直後の5月10日に、18時間日長-25°C恒温に調節された自然採光型のグロースチャンバー内(25°Cとする)に搬入し、それぞれ0, 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120および135日間おいた。この前処理の後には、18時間日長-18°Cのグロースチャンバー(18°Cとする)に移動させた(実験1)。

一方、同様の供試植物を、5月10日に18°Cに搬入した(前処理)。そして、5月25日、6月9日、6月24日、7月9日に、18°Cから25°Cに移動させ、それぞれ15, 30, 45および60日間育成させた後、再び18°Cに戻した。なお、7月9日からの処理区については、供試植物の個体数の関係から、15日間の処理を中止した(実験2)。

また、フラッシュ後から、高温条件を経過させないため、同様の供試植物を、5月10日から24時間日長-10°C恒温のグロースチャンバー(10°Cとする)内で育成した(実験3)。

なお、実験開始時における供試個体の大きさは、平均樹高37.5 cm, 平均樹幅28.9 cm, 枝(1992年以前に形成されたもの)の平均本数は15.3本であった。

フラッシュの終了した5月下旬には、すべての新鞘の先端に、新たな頂芽(葉芽)が形成されたが、頂芽の側部、および、最上位葉の葉腋に、肉眼によって花芽が観察された(花芽の形成とする)場合、逐次、各新鞘別に花芽の形成日を記録した。また、新鞘には、各個体における花芽の形成順にしたがって番号札を取り付けた。調査は、前年に形成(伸長)された枝の先端(頂芽)から伸長した新鞘(側芽からの新鞘は含まない)のすべてについて行った。

その後は、この札を参照しながら、各新鞘ごとに、開花、または、花芽の枯損した日付を記録した。また、開花がみられた場合、この札を参照にして各花別の形態(花弁数、花弁に雄ずいの癒合した花弁数、雄ずい数、雌ずい長)を測定した。その他、二次成長(土用芽)の観察された場合、その日付を記録し、開芽した順番にしたがって、すべての土用芽に番号札をとりつけた。

供試個体の管理は水管理を手灌水で毎朝夕に行い、施肥は処理の開始後の1993年5月18日に90日タイ

プのIB化成肥料(10-10-10)を施した。また、実験中、とくに病害は発現しなかったが、害虫のみられた場合は、薬剤などを使用せず手によって除去した。

III. 結果および考察

1. 18°C, 25°C 恒温条件下における開花状況

サザンカの頂端に位置する花芽は、頂芽の側部に形成されるタイプ(TFB)と、最上位葉の葉腋に形成された芽そのものが花芽になるタイプ(LFB)に分けられる(13)。TFBは、同じ頂芽に対して複数個形成されることが多く、形成された順番にしたがって TFB-n のように記した。

観察の段階では、このタイプ別に分けて記録したが、同一個体における花芽の総数と、TFB-1の数の間には、強い相関関係($r=0.90, p \leq 0.01$)が認められた。この結果、花芽はTFB-1を中心に形成されていたと判断し、以下では、TFB-1の結果についてのみ示した。

TFB-1は6月中旬から8月中旬にかけて形成された(図-1)。また、自然の野外におけるTFB-1の平均形成日は7月3日(±6.2日)であったが、野外よりも平均形成日の有意に早くなる処理区はみられなかった(図-1には形成日のメジアンを示した)。

実験1, 2の処理区のなかでは、5月10日から5月25日の期間、18°Cにおかれていた処理区の形成日は、

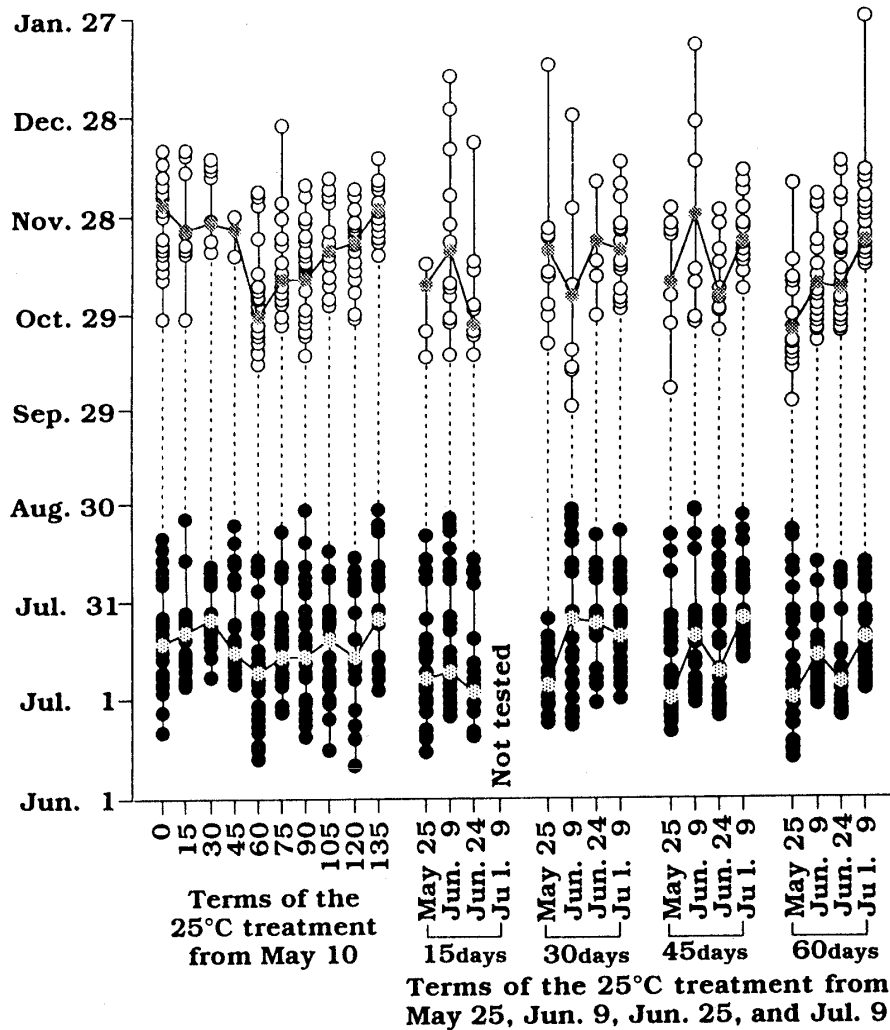
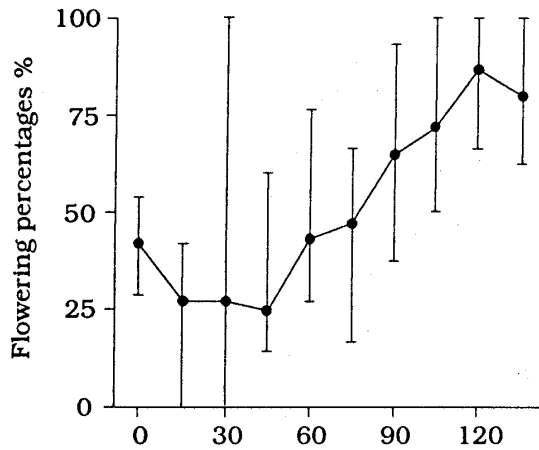


図-1. 25°C恒温処理の期間と時期の違いが、18°C恒温条件下におかれたサザンカの花芽(TFB-1)の形成期、開花期に及ぼす影響

Effects of the 25°C treatment on the periods of flower bud (TFB-1) formation and flowering of *Camellia hiemalis* NAKAI growing at 18°C constantly

●, Flower bud formation (—●—, 50% flower bud formation); ○, Flowering (—○—, 50% flowering-Median).



Terms of the 25°C treatment from May 10

図-2. 5月10日からの25°C恒温の期間の違いが18°C恒温条件下で育成されたサザンカの開花率に及ぼす影響

Effect of terms at 25°C constantly on 18h photoperiod from May 10 on the flower bud formations (per all of the shoots) and flowering (per all of TFB-1) percentages of *Camellia hiemalis* NAKAI growing at 18°C constantly on 18h photoperiod

The vertical bars were lined from the minimum to the maximum point for each treatment.

7°Cも高温の25°Cにおかれていた処理区よりも有意に ($p \leq 0.05$) 早くなった(図-1)。しかし、花芽形成期の全体をみると、18°Cと25°Cの違いが花芽の形成に及ぼす一定の傾向は示されなかった(図-1)。また、10°Cでは花芽がまったく形成されなかった。サザンカの花芽の形成は、高温-長日で促進されることが報告されているが(1, 2, 4, 5)、本実験においても、10°Cと18°Cでは花芽の形成は明らかに高温で促進されることが認められた。なお、温度調節の開始をフラッシュの終了後にすると、自然日長や18°Cよりも25°Cで花芽の形成が早くなるので(13)、今後は開芽プロセスの温度、日長特性と花芽の形成の関係について明らかにしたい。

図-1には、TFB-1の開花日も示した。しかし、処理区のほとんどが、サザンカの花芽の発達プロセスが高温抑制される9月~10月まで(7~9, 12)には18°Cに移動されたため、開芽から夏期の温度と開花期の関係を示す一定の傾向は認められなかった。

一方、TFB-1形成の早かった処理区の開花は早くなる傾向が示された(図-1)。そこで、TFB-1の形成日と開花日の相関関係を検討したところ、いずれの処理区でも、相関係数は0.65以上 ($p \leq 0.05$) になった。

実験1におけるTFB-1の開花率は、図-2に示した。なお、開花率は、各個体のTFB-1の、形成数に対する

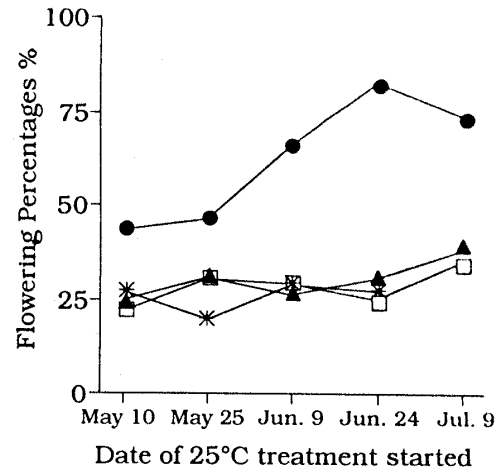


図-3. 図中の各日程から15, 30, 45および60日間を25°C恒温で育成されたサザンカの18°C恒温条件下における開花率

Effects of terms and date of 25°C treatment started on 18h photoperiods on the flowering percentages (per all of TFB-1) of *Camellia hiemalis* NAKAI growing at 18°C constantly on 18h photoperiod

Terms of 25°C treatment (*, 15 days; □, 30 days; ▲, 45 days; ●, 60 days).

開花数を示している。5月10日、すなわち、フラッシュの時点から25°Cで育成した場合、25°Cを90日間以上経過しないと、開花率は50%以上にはならなかった(図-2)。また、25°C30日間の処理区の開花率は、0~100%の範囲でばらついたが(図-2)、開花率が0%、100%になった個体は、供試した5個体中のそれぞれ1個体ずつであった。開花率が0%になった個体は、15日間の処理区でも認められたが(図-2)、5個体中の1個体であった。

実験2におけるTFB-1の開花率は、図-3に示した。5月24日、6月9日、6月24日、7月9日の各日に、18°Cから25°Cに移動させると、45日間以下の処理期間では、いずれの時期においても開花率が30%程度と低くなった(図-3)。また、25°C-60日間の処理でも、移動時期を6月9日以降としないと開花率が高くなり(図-3)、単に、60日間の25°Cの効果によって開花率が大きくなったとはいえなかった。

したがって、サザンカの開花率は、25°Cの経過期間の長短だけではなく、経過する時期、あるいは、経過する期間と時期の組み合わせによって変化すると考えられた。

2. 花の形態と経過温度

筆者らは、これまででも、サザンカの花の形態、特に、雄ずい、雌ずいの発達程度と、開花率の関係について

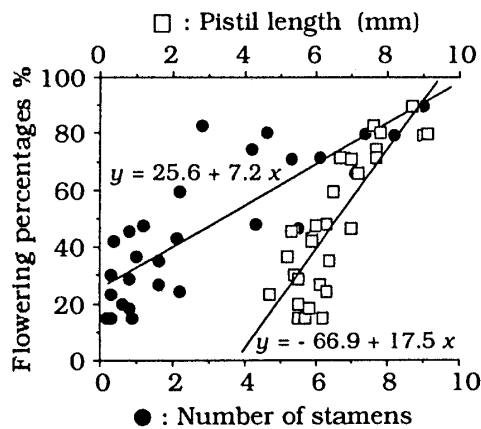


図-4. 雄ずい数ならびに雌ずい長と開花率の関係

The linear regressions between the flowering percentages (per all of TFB-1) and the number of stamens or the pistil lengths in *Camellia hiemalis* NAKAI

Number of stamens: $r=0.83, p\leq 0.01$; Pistil lengths: $r=0.84, p\leq 0.01$.

示してきた(12)。そこで、雄ずい数、雌ずい長を x に、 y を TFB-1 の開花率に設定し、回帰分析を行ったところ、双方ともに、 $p\leq 0.01$ の回帰直線式が得られた(図-4)。さらに、それぞれ、 $r=0.83(p\leq 0.01)$ 、 $r=0.84(p\leq 0.01)$ の相関係数が得られた(図-4)。しかし、花弁数や、雄ずいの癒合した奇形な花弁(14)数と開花率の間には、有意であると判断できる相関関係は認められなかった(それぞれ、 $r=0.34$ 、 $r=0.03$)。

この結果、サザンカの開花率は、雄ずいや雌ずいの発達によって影響を受けることが示された。では、次に、どのような条件下で、これら生殖器官が発達するのかを検討する。

筆者らは、これまでに、野外で育成されたサザンカを6月上旬に25°C恒温に搬入し、15、30および45日後に18°C恒温に移す実験を行ったところ、25°Cの期間が長くなるにしたがって、開花率が高くなり、雄ずい、雌ずいともに、より発達することを明らかにした(12)。そして、この要因としては、この期間の温度積算による影響と考えた(12)。

そこで今回は、温度を積算する起算日をフラッシュの時点(実験開始)である5月10日から、9月7日までの、各15日おきに設定した。積算する期間は、各起算日から15日間とし、積算温度と花の形態(雄ずい数、雌ずい長)の相関係数を求めた。

雄ずい数、雌ずい長ともに、7月9日以前を起算日とすると、双方ともに相関係数は低くなった(図-5)。また、双方とも、7月9日~7月24日の起算日でピーク

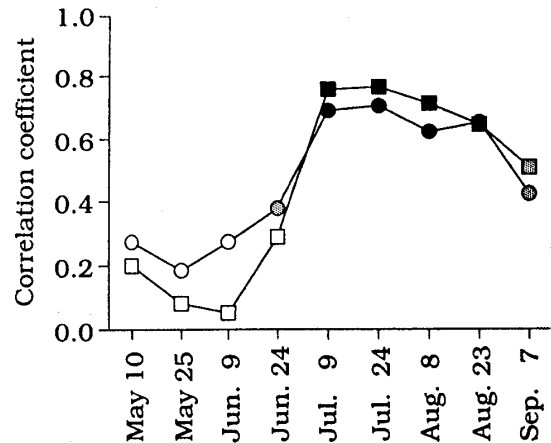


図-5. 図中の各日程から15日間の積算温度と雄ずい数、雌ずい長の相関係数の変化

Changes of the correlation coefficients between 15 days temperature summation from each date and number of stamens or the pistil length of *Camellia hiemalis* NAKAI

●, Stamens; ■, Pistil lengths (Open, ns; Dotted, $p\leq 0.05$; Closed, $p\leq 0.01$).

を示したが、その後、相関係数は徐々に低下した(図-5)。したがって、7月上旬から8月下旬までの積算温度は、生殖器官の発達に影響を与えることが示された。

本実験では、TFB-1の形成期は6月中旬以降であったが(図-1)、形成期以前の温度が花芽の発達に影響を及ぼさないことは当然であろう。また、本実験は、フラッシュ以降、恒温条件下のみで育成されたため、ステージの推移については、自然の状態で育成された個体とは単純には比較できない。

しかし、おおまかには、花芽形成初期である初夏頃の高温が、生殖器官を発達させ、開花率も上昇(花の絶対数の増加)させるという関係が成り立つと考えられた。

3. 土用芽の発生

サザンカは、フラッシュ後に冬芽を形成し、その後はポプラのように連続成長しないので、成長型としてはマツ(コナラ)型(6, 11)に含まれると考えられる。このタイプの樹木は、生理的な状態と外部環境の関連によっては、二次成長(土用芽)を示すことがある(10, 11, 13)。

本実験においても、土用芽となって開芽、伸長する頂芽がみられたが、土用芽の発生割合は、18°Cと25°Cを組み合わせた、実験1, 2のいずれの処理区でも5%未満であった。しかし、5月10日から10°C恒温のグロースチャンバーに移した処理区における土用芽の発

生割合は、 $87.1 \pm 9.7\%$ と、他のすべての処理区よりも有意に大きくなった($p \leq 0.01$)。また、この 10°C 恒温区において、花芽はまったく形成されなかった。

これまでに、筆者らは、18時間日長の、 18°C 恒温、 25°C 恒温、野外における土用芽の発生状況を調査したが、施肥などによって土用芽の発生しやすい(11)処理を行った場合でも、最大で、約40%の頂芽が土用芽となった程度であった(13)。この結果と比較しても、本実験の 10°C 恒温区における土用芽の発生割合の高かったことがわかる。

また、本実験において、土用芽は、発生した温度条件の違いに関わらず、TFB、LFBともに形成されなかった頂芽においてのみ観察された。筆者らのこれまでの実験では、TFBが形成されても、その後、早い時期にTFBが成長を停止するか、落下した頂芽の一部でも土用芽がみられた(13)。なお、本実験において、TFBの形成されなかった頂芽のすべてが土用芽となったとはいえなかったが、花芽が形成されなかったという植物の生理的な状態は、土用芽の発生に影響を及ぼしたと考えられる。

サツキツツジ(*Rhododendron indicum* SWEET)など、一部の花木では、休眠解除後の葉芽と花芽の発達、展開が拮抗的な反応を示すことがある(13)。このような拮抗現象は、双方の反応が相互に抑制しあうためにみられると考えられる(11)。 10°C 恒温区における土用芽の発生状況をみる限り、頂芽の発達と花芽形成、発達の各プロセス(7~9, 11~13)は拮抗する関係にあると考えられる。 10°C 恒温区では花芽がまったく形成されなかったが、この温度条件下では、頂芽の発達は、花芽の発達に抑制されることがなく、この結果、多く

の頂芽が土用芽となったのであろう。

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) 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.
- (3) 桐野秋豊 (1985) 野生サザンカとその園芸種. 採集と飼育 47: 468~473.
- (4) 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.
- (5) 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.
- (6) 永田 洋 (1969) 林木の芽の休眠. 植物の化学調節 4: 33~39.
- (7) 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.
- (8) 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.
- (9) 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.
- (10) 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.
- (11) 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.
- (12) 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.
- (13) 中島敦司 (1995) 緑化樹木の生物季節に関する研究. 三重大学生物資源学部博士論文. 122 pp.
- (14) TSUYAMA, T. (1968) Camellia of Japan. 65 p, Takeda Science Foundation, Tokyo.

(1994年10月19日受理)