林育研報 Bull. For. Tree. Bree. Inst. No. 1, 1983　　1～14

ブナの花芽及び胚の発育過程とその時期

三　上　　進[1]・北　上　彌　逸[2]

Susumu Mikami and Yaitsu Kitakami : Phenological Studies on Reproductive Development in *Fagus crenata* Bl.

要　旨：岩手山南斜面の標高 1,000 m 地帯に生育するブナを供試木として，1980 年 7 月から 1981 年 9 月にかけて，花芽および胚の発育過程について解剖学的観察を行った。雌花序及び雄花序の原基は 7 月 1 日に既に形成されているが小さな突起状にすぎないので，花芽分化開始期は 6 月下旬と推定される。雌花序では 8 月下旬に花被と雌ずい原基が分化し，9 月中旬に花被と雌ずいが形成されるとともに総苞が著しく発達する。11 月中旬には雌ずいが花柱と子房部に分れる。この時期の子房部はやや膨らんでいるが，内部の組織・器官分化は見られない。翌年の 4 月下旬に半球型の胚珠原基が分化し，5 月下旬の開花期には，子房が隔壁によって 3 室に分れ，それぞれに 2 胚珠，計 6 個の胚珠が形成されている。雄花序では 8 月下旬に小胞子嚢が形成され，9 月中旬に胞原組織，10 月下旬に花粉母細胞がつくられる。11 月中旬には四分子が観察される。翌年の 4 月下旬には四分子，小胞子及び花粉粒に発育したものが同時に観察される。開花は 5 月下旬である。受粉後の胚珠は 6 月中旬から下旬にかけて胚嚢を形成する。受精は胚嚢の発達及び胚の発育過程から考え，受粉から 4～5 週間後の 6 月下旬から 7 月上旬に行われるものと推定される。7 月下旬に接合子は胚球となり，8 月上旬に子葉が分化し胚を形成する。その後，胚は発育を続け，8 月下旬には子葉がほぼ完成し茎頂の分化も見られる。しかし，この時期では幼根は未分化のままである。9 月中旬に幼根は根冠，皮層及び中心柱に分化しており，この段階で胚は形態的に完成する。

I　ま　え　が　き

ブナの結実については，結実豊凶の周期性[7)12)]，結実年齢[10)]，結実する母樹の形質[10)]，樹冠疎密度[2)10)]等が調査されてきたが，着花結実促進としては疎開伐等による生育環境の改善にとどまっている[4)6)]。ブナは結実年齢が高く結実周期も長い樹種であることから，着花結実促進は天然更新施業の面からも育種研究の面からも重要な問題であり，有効な技術の開発が望まれる。そのための基礎資料として，花芽分化期を把握するとともに，花芽の発育から胚の完成に至る有性生殖の過程を明らかにしておく必要がある。

ブナ属樹種の開花及び胚形成については，Büsgen (1916) が *F. sylvatica* の花粉飛散期及び胚の発育過程を観察した結果を報告しており，また Nielsen ら (1954) はブナ属の種間交雑を実行するための準備として *F. sylvatica* の開花期における雌花序及び雄花序の外部形態の観察を行ない，開花ステージを 4 段階に区分した。わが国においては，橋詰 (1975) が岡山県のブナを対象として，花粉採取時期と花粉の生産量及び発芽率との関係，気温と開花時期との関係，雌花の受容期間等を調査した結果を報告している。また，橋詰ら (1978) によって，ブナの胚は 9 月下旬に大きさ及び乾重量が最大となるが，胚長比が 60% 以上で胚重比が 20% 以上になれば発芽能力を示すこと等が報告されている。

著者らは 1976 年から東北地方におけるブナの花芽分化期を把握するための調査を開始した。1980 年に供試木に多量の花芽が着生し，花芽分化期の推定と花芽の発育過程の観察を行うことができた。さらに，翌 1981 年はブナの豊作年となったので，開花前及び開花期の花の構造，開花時期，胚の発育過程につい

1982年 6 月11日受理
(1) (2)　東北林木育種場

ても植物季節的調査と解剖学的観察を行った。本報告は，これらの調査及び観察結果を取りまとめたものである。

なお，本研究は1976年夏から1981年秋までの6年間にわたり試料採取と観察調査を反復したものであるが，大部分の試料及び作業は無意味なものであった。この研究が成果を得るまで継続できたことは，1976年以降の東北林木育種場歴代場長のご配慮によるものである。また，試料採取にあたっては東北林木育種場育種課　佐々木文夫技官に多大の労を煩わした。さらに，本報告をまとめるにあたっては，国立林業試験場造林部種子研究室長　横山敏孝技官に数々の有益なご助言をいただいた。これらの方々に心から感謝の意を表する。

II 材料と方法

1. 花芽分化期及び花芽の発育過程

岩手山南斜面の雫石営林署網張国有林内における標高1,000～1,050 m地帯の保残帯で，枝が良く発達しているブナを10本選び供試木とした。各供試木の記録は Table 1 のとおりである。

1980年7月1日から同年11月16日までに8回にわたり，各供試木から1回あたり300前後の冬芽をつけた枝を採取した。さらに翌1981年4月26日から5月31日まで4回にわたり，供試木 No. 7, 9, 10 の3個体から開花前の花芽及び開花期の花の状態を観察するために，同様の材料を採取した。材料の採取時期は次のとおりである。

1回目：1980年 7月 1日，供試木 No. 1～No. 8
2回目：〃　7月15日，〃　〃
3回目：〃　7月25日，〃　〃
4回目：〃　8月 6日，〃　〃

Table 1. 供試木
Sample trees

個体番号 Tree No.	所在地 Locality	標高 Altitude (m)	樹齢 Age (yrs.)	樹高 Height (m)	胸高直径 D. B. H. (cm)
1	岩手県岩手郡雫石町網張国有林178林班 Amihari National Forest 178, Shizukuishi, Iwate Prefecture	1,050	120	13	52
2	〃	〃	〃	13	48
3	〃	〃	〃	15	70
4	〃	〃	〃	14	80
5	〃	〃	〃	12	30
6	岩手県岩手郡雫石町網張国有林179林班 Amihari National Forest 179, Shizukuishi, Iwate Prefecture	〃	110	12	50
7	岩手県岩手郡雫石町網張国有林182林班 Amihari National Forest 182, Shizukuishi, Iwate Prefecture	1,000	120	22	76
8	〃	〃	〃	20	97
9	〃	〃	〃	19	65
10	〃	〃	〃	19	106

5 回 目 ： 1980 年 8 月 26 日，供試木 No. 1～No. 8
6 回 目 ： 〃 9 月 16 日， 〃 〃
7 回 目 ： 〃 10 月 27 日， 〃 〃
8 回 目 ： 〃 11 月 16 日， 〃 〃
9 回 目 ： 1981 年 4 月 26 日，供試木 No. 7，No. 9，No. 10
10 回 目 ： 〃 5 月 15 日， 〃 〃
11 回 目 ： 〃 5 月 23 日， 〃 〃
12 回 目 ： 〃 5 月 31 日， 〃 〃

解剖用試料としては，各時期とも 2～3 個の冬芽をつけた約 10 cm の小枝を取り，45% 酢酸で固定し，−5℃ のストッカーに貯蔵した。小枝をつけた理由は，どの位置の冬芽に花芽をつけているかを観察するためであった。1980 年の秋になって供試木 No. 1，6，7，8 に花芽が着生していることが判明したので，これら 4 本の供試木を対象として，各時期別に採取した冬芽の中から最も大きな冬芽を 20～30 個ずつ選び，パラフィン切片法によって厚さ約 20μ の連続切片をつくり，アセトカーミンとメチルグリーンで二重染色を行って観察した。さらに，翌春は花芽が大量に着生していた供試木 No. 7，9，10 から材料を採取して，同様の試料をつくり観察した。

2. 胚の発育過程

供試木 No. 7，9 及び No. 10 を対象として，1981 年 6 月 13 日から 9 月 19 日までの間に 7 回にわたり，各供試木から 1 回あたり約 40 個の果実を採取した。採取時期は次のとおりである。

1 回 目 ： 1981 年 6 月 13 日　　2 回 目 ： 1981 年 6 月 26 日
3 回 目 ： 〃 7 月 13 日　　4 回 目 ： 〃 7 月 23 日
5 回 目 ： 〃 8 月 6 日　　6 回 目 ： 〃 8 月 26 日
7 回 目 ： 〃 9 月 19 日

6～7 月採取の材料については，果実から子房部をはずし，花芽の場合と同様に 45% 酢酸で固定し，−5℃ のストッカーに貯蔵した。8～9 月の材料については，果皮が固くなっていたので，3 稜を切り取り，同じ方法で固定し貯蔵した。パラフィン切片の作成にあたっては，7～9 月の材料については果皮を取り除いた。染色は花芽の場合と同じ方法によった。

Ⅲ 観 察 結 果

1. 花芽分化期

7 月 1 日における冬芽の大きさは，大きいもので長さ 2.5 mm，径 1.9 mm 程度であり，花芽かどうかを外観から識別することは困難であった。しかし，供試木 No. 1，6，7，8 の冬芽の連続切片を観察した結果では，芽鱗の間に葉の原基と接して突起状の雌花序の原基が既に存在していた (Plate 1-1)。また，雄花序の原基も同時に確認された (Plate 1-2)。なお，Plate 1-1・2 では観察の都合上，芽鱗の一部が取り除かれている。

本研究の供試材料は 7 月 1 日に初めて採取されたが，その時点ですでに花序の原基が形成されており，供試木では 6 月下旬に花芽分化が起ったものと推定される。

2. 花芽の発育過程

供試木 No. 1, 6, 7, 8 の冬芽を用いて，花芽の解剖学的観察を継続した。

（1） 7月15日採取試料

花芽の大きさは，長さ 3.5mm，径 2.2mm 程度になり，2週間で長さが約 40%，径が約 16% 増大した。雌雄花序原基の大きさは約2倍になったが，形態的には7月1日の試料と変わりはなかった (Plate 1-3)。花芽の頂端には毛のある小さい芽鱗に包まれた翌年の冬芽の原基が観察された。

（2） 7月25日採取試料

花芽の大きさは長さ 4.3mm，径が 2.3mm となった。雌花序原基は多少長くなったが，顕著な形の変化は見られない。雌花序原基の下部に接して褶畳する葉が観察された (Plate 1-4)。雄花序は太い棍棒状となり，周辺部はアセトカーミンでより濃く染色された。

（3） 8月6日採取試料

花芽は長さ 6.3mm，径 2.7mm 前後となった。葉芽は長さ 4.3mm，径 2.2mm であり，外観から花芽と葉芽を識別できるようになる。雌花序及び雄花序原基は肥大し，雌花及び雄花の原基が分化した (Plate 2-5)。

（4） 8月26日採取試料

花芽は長さ 11.5mm，径 3.2mm 前後に肥大し，雌雄花序原基は一層発達して明らかな器官分化が認められる (Plate 2-6)。

ブナの雌花序は通常2個の雌花を有し総苞に包まれている。Plate 2-6 の雌花序では，外側に未発達の総苞があり，その内部に2個の雌花が見られる。雌花には花被と雌ずいの原基が分化している。雌ずいの原基は2～3の突起が認められるが，将来，これらは柱頭と花柱に分化するものと思われる。

雄花には花被に包まれた小胞子嚢が形成されている。

花芽の内部には長軟毛が密生している。

（5） 9月16日採取試料

花芽は長さ 14.2mm，径 4.0mm に肥大した。雌花序は発達し，雌ずいが形成される。ブナは下位子房なので，花被より上部が柱頭と花柱になり，それより下部が子房となるが，この時点では，子房はまだ膨らみが見られず直線的である。総苞は雌花序を包むように発達し，総苞片が付随する (Plate 2-7)。

雄花序は肥大し，小胞子嚢も大きくなる。Plate 2-8 は小胞子嚢の縦断面であり，内部には大型の細胞があり胞原組織を形成している。その外側をおよそ3層の細胞が取りまいており，最外層は表皮，中間の層は内皮，内側の層は絨毯組織に発達するものと思われる。右側の層は花被である。

（6） 10月27日採取試料

花芽は長さ 17.0mm，径 4.4mm 程度に肥大した。

雌花序は9月中旬より若干肥大したが，形態的には顕著な変化が見られない (Plate 3-9)。

雄花序は黒い毛でおおわれ，内部には角張った小胞子嚢が見られる (Plate 3-10)。小胞子嚢の縦断面を拡大したのが Plate 3-11 であり，内部には大型の花粉母細胞が見られる。

（7） 11月16日採取試料

花芽は長さ 17.0mm，径 4.6mm 前後となり，葉芽に対して，長さで約 20% 増，径で約 45% 増の大きさであった。また，10月下旬採取の試料と比較すると，径が若干肥大したが，長さでは変化が見られ

なかった。

雌花序の構造は10月下旬と大差はないが，雌花序全体が密生する長軟毛でおおわれ，子房に発達する雌ずい下部がやや膨らみを増した。しかし，組織分化は起っていない（Plate 3-12）。

雄花序は全体が長軟毛でおおわれ，内部に整然とした小胞子嚢の配列が見られる（Plate 3-13）。Plate 3-14 は小胞子嚢を拡大したものであり，内部には四分子が形成されている。四分子の外側に散らばっている1核の角張った細胞は，絨緞組織が崩壊したものと思われる。小胞子嚢の外側には1～数層の表皮が見られる。

（8） 4月26日採取試料

雌花序では子房内に胚珠の原基である半球形の突起が認められた（Plate 4-18）。雄花序では同じ花芽の小胞子嚢によって四分子のもの，四分子が分離して小胞子になったもの，3個の発芽孔をもつ花粉粒に発達したものが観察された（Plate 4-15・16・17）。

（9） 5月15日採取試料

冬芽が開舒し，雄花序が外部に現われ始めた。雌花序は葉に包まれたままの状態であった。子房内の胚珠の原基は大きさを増し球形となった（Plate 4-19）。しかし，内部の器官分化は認められなかった。

3. 開花時期並びに開花期における雌花の構造

5月23日には雄花序は下垂し，早い雄花は花粉の飛散を始めた。雌花序も完全に外部に現われた（Plate 5-20）。満開日の確定はできなかったが，5月31日の観察では雄花序の大部分は花粉飛散を終っていた。また，5月27日の最高気温が17.5℃まで上昇し平均気温も8.4℃となった。これらのことから，5月27日もしくは28日が満開日になったと思われる。なお，1981年4月1日から5月31日までの気温の日変化は Fig. 1 のとおりであった。但し，これらの気温は現地で観測したものではなく，標高差

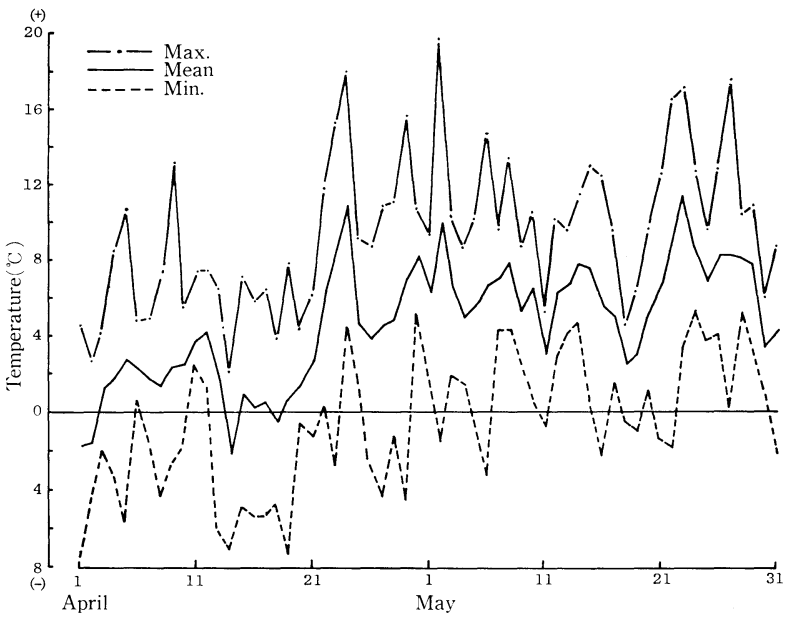


Fig. 1. 供試木の生育地における1981年4月1日～5月31日の気温の日変化
Transition of daily air temperature from April 1 to May 31, 1981, at the habit of sample trees.

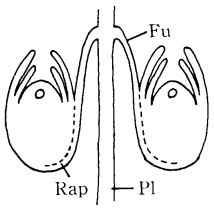


Fig. 2. ブナの胚珠着生の模式図
Illustration of the setting of ovules in *Fagus crenata*.
記号：Fu, 珠柄；Pl, 胎座；Rap, 癒着線
KEY TO LABELLING：Fu, funiculus；Pl, placenta；Rap, raphe

による気温減率を 0.6°C/100 m として，山麓にある気象観測地点の観測値を修正して用いたものである。

開花期における雌花の内部構造は，子房が隔壁によって3室に分れ，それぞれに2胚珠が形成されている（Plate 5-21）。また，胚珠は外珠皮，内珠皮及び珠心に分化していた（Plate 5-22）。なお，胚珠は Plate 5-23 及び Fig. 2 に見られるように，胎座から珠柄が伸びて懸垂状に着生しており，珠孔は上向きである。

4. 胚の発育過程

供試木 No. 7, 9 及び No. 10 から時期別に試料を採取して，胚珠及び胚の解剖学的観察を行った。

（1） 6月13日採取試料

珠心上部に大きな胚嚢細胞が観察された（Plate 6-24）。この時期に，花粉管が花柱の中間点まで伸長していることが確認された。

（2） 6月26日採取試料

果実は発達し Plate 6-25 に見られる形状を示した。珠心には若い胚嚢が形成されていた（Plate 6-26）。また，花粉管が胚珠近くまで伸長していることが確認された。同時期の試料で，遊離核状の胚乳が増大し始めているものが観察された（Plate 6-27）。

（3） 7月13日採取試料

接合子は細胞分裂をせず静止の状態であった（Plate 6-28・29）。

（4） 7月23日採取試料

接合子は細胞分裂をくり返し，胚球となっていた（Plate 7-30）。胚発生の初期段階については観察できなかった。

（5） 8月6日採取試料

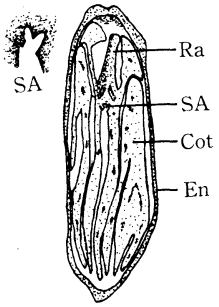


Fig. 3. 8月26日に採取した未成熟種子の縦断面
Longitudinal section of an immature seed on August 26.
記号：Cot, 子葉；En, 内種皮；Ra, 幼根；SA, 茎頂
KEY TO LABELLING：Cot, cotyledon；En, endopleura；Ra, radicle；SA, shoot apex.

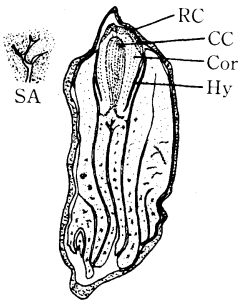


Fig. 4. 9月19日に採取した成熟種子の縦断面
Longitudinal section of a mature seed on September 19.
記号：CC, 中心柱；Cor, 皮層；Hy, 胚軸；RC, 根冠；SA, 茎頂
KEY TO LABELLING：CC, central cylinder；Cor, cortex；Hy, hypocotyl；RC, root cap；SA, shoot apex.

胚球の合点側に突起が生じ子葉が分化した。しかし，試料によって胚の発達程度にかなりの差が認められる（Plate 7-31・32・33）。この時期になると遊離核状の胚乳は，縦断切片では糸状になっており，その後も発達することはなかった。また，1子房内に6個存在していた胚珠のうち1個のみが胚を形成し，残りは未発達のままであった（Plate 7-31・32）。

（6） 8月26日採取試料

Fig. 3 に見られるように，子葉は褶畳し，葉脈が形成された。また，子葉と胚軸になる部分との交点に茎頂の分化が認められた。しかし，幼根は未分化の状態であった。

（7） 9月19日採取試料

幼根は根冠，皮層及び中心柱に分化しており，茎頂付近の形も8月下旬の試料と比較して複雑になっており（Fig. 4），この段階で胚は形態的にほぼ完成したものと見なされた。

Ⅳ 考　　察

本研究は，ブナの着花結実促進技術を検討するための基礎資料として，花芽分化期を把握することを目的として計画されたが，1981年はブナの豊作年であったことから，花芽の分化期及び花芽の発育過程に加えて，胚の発育過程についても解剖学的観察を行った。胚の発育ステージと発芽能力との関係については，発芽試験が失敗したため必要なデータが一部しか得られなかったが，花芽分化から胚が完成するまでの各ステージの時期を大まかに確定することができた。

ブナの花芽分化期については，他に比較検討できる調査例がないが，1980年7月1日に採取した冬芽には突起状の雌雄花序の原基が既に形成されていたので，東北地方の標高1,000 m 地帯に生育するブナでは，6月下旬に花芽分化が起きるものと推定される。花芽と葉芽を外観から見分けることができるのは，8月上旬で，花芽は葉芽に比べて顕著に肥大して大きくなる。

7月上旬における花序の原基の確認及びそれらの雌雄性の判別は比較的容易に可能である。花序の原基は長く伸びた芽鱗の間に突起状に出現する。花芽の頂端には翌年の冬芽の原基も形成されているが，この時期には既に小さい芽鱗に包まれているので，花序の原基とは容易に区別できる。一般にブナの雌花序は新条の上部に位置し葉と接しているが，雄花序はそれよりも下部に位置し葉を伴わない場合が多い。本研究の試料では，葉を伴う雄花序の出現率は20%程度であった。したがって，花序の原基についても冬芽内における着生位置及び葉の原基を伴っているかどうかによって，雌花序に発達するものであるか雄花序に発達するものであるかを大まかに判別することができる。葉の原基は既に形成されている芽鱗とは形態的に明らかに異なる。

花序は8月上旬に器官分化の徴候を示し，8月下旬になると，雌花序では総苞，花被及び雌ずいの原基が分化し，雄花序では小胞子嚢がつくられる。その後，雌花序では総苞が著しく発達する。しかし，子房に発達する部分は11月中旬になってやや膨らみを増す程度であり，内部の器官分化は見られない。一方，雄花序では11月中旬になると四分子を形成しているものも認められる。本研究では11月下旬から4月中旬までの試料を採取することができなかったので，冬期間における花芽の動きを明らかにすることはできなかった。しかし，翌年の4月下旬に採取した試料を観察した結果では，雌花序においてはようやく胚珠の原基が分化し，また雄花序においては発芽孔をもつ花粉粒に発育しているものは少なく四分子や小胞子の状態のものが多かった。さらに，供試木の生育地は標高が約1,000 m であり，平年で5月上旬ま

で積雪がある気象条件の厳しい場所である。1981年に日平均気温がプラス温度になったのは4月3日以降であり，また，＋5℃以上の日が続くようになったのは4月22日以降であった。これらのことから考え，11月中旬の花芽の形態は4月上旬まで変化がなく，4月中旬頃から動き始めたものと思われる。

冬芽の開舒は5月中旬に始まり，5月23日には雄花序が下垂し，早い雄花は花粉の飛散を始めた。同時に，新葉の展開も進み雌花序も外部に現われた。開花の最盛期は5月27～28日と推定された。橋詰(1975)が岡山県下のブナ林で調査した結果では，3月上旬から冬芽が膨らみ始め，3月下旬または4月上旬に開舒し，4月下旬または5月上旬に満開となっている。この例と比較すると，東北の場合はそれぞれのステージが3～5週間遅れている。また，冬芽の膨らみ始めから開花までの期間を見ると，岡山の例ではそれぞれ1か月であるが，東北では開花までの期間が2週間に短縮されている。さらに，1981年における冬芽の開舒及び開花終期までの日平均気温（プラス）の積算温度は約80℃及び約300℃であり，開花期の旬別平均気温は＋7.5℃であった。岡山の例では積算温度は不明であるが，開花期の旬別平均気温は観測値と現地との標高差を考慮しても＋11℃以上であり，ブナの開花と気温との関係は地方によってかなりの違いが見られるようである。

開花期の雌花は，子房が隔壁によって3室に分かれ，それぞれに2個，計6個の胚珠が着生しており，すでに外珠皮，内珠皮及び珠心に分化している。胚珠の着生は胎座から珠柄が伸びて懸垂状となっているが，珠孔は上向きであり，珠柄を胎座に直角に伸ばした時に珠孔が珠柄の上位にくるので，猪野（1964）の分類による上向性胚珠である。

受粉から約2週間後には珠心上部に大型の胚嚢細胞が観察され，1か月後の6月下旬には胚嚢が形成される。また，この時期になると，胚珠によっては遊離核状の胚乳が増大し始めているものも観察される。ヨーロッパブナの例[1]では，5月8日に受粉し，約3週間後に花粉管が胚珠に到達し，6月中旬には胚珠の1個は他の消失する胚珠の倍の大きさになり，7月下旬に胚が形成される。本研究では，受粉後約4週間で花粉管が珠孔近くまで伸長していることが確認され，受粉後6週間を経過すると遊離核状の胚乳は顕著に発達した。これらのことから考え，配偶子の合体は受粉から4～5週間後，つまり6月下旬から7月上旬に行われたものと推定される。

接合子は7月中旬まで全く変化がなく，その後，細胞分裂をくり返し7月下旬には胚球となり，8月上旬には子葉が分化して胚を形成する。胚はその後発達を続け，8月下旬に子葉がほぼ完成し茎頂が分化し，9月中～下旬に幼根が根冠，皮層及び中心柱に分化し茎頂付近の形も，より複雑となり，胚が形態的に完成した。

以上の結果を基にして，東北地方におけるブナの花芽分化から胚が完成するまでの過程を，各ステージごとに時期及び受粉期を中心にその前後の週又は月で示したのが Table 2 である。勿論，年により，場所により，また母樹によって各ステージの開始時期にずれがあるのは当然である。また，解剖学的観察では平均的標本よりも組織・器官分化の進んだ標本を取り上げる傾向にあったので，各ステージの時期は若干早目になっているかも知れない。しかし，そのずれは数日以内であり，年による違いや母樹による違いの範囲に含まれるものと思われるので，Table 2 に示した時期は一つの目安として十分利用できるものと考える。なお，東北地方におけるブナの堅果の自然落下は10月5日頃から始まり，10月15日～10月25日が最盛期である[8]。

ブナの胚の発育段階における発芽能力については，胚長比が60％以上で胚重比が20％以上であればそ

Table 2. ブナの花芽及び胚の発育過程における各ステージの開始時期
Dates of reproductive development-stages in *Fagus crenata*

発育ステージ Development stage	ステージ開始時期 Approximate date when stage began	受粉を中心とした前後の期間 Time before (−) or after (+) pollination
花芽の分化 Flower-bud inititation	6月下旬 Late June	−11 months
冬芽の大きさから花芽と葉芽の識別が可能 Possible to distingush flower buds from leaf buds in size	8月上旬 Early August	−10 months
雌雄花序における器官分化 Organ initiation in male and female inflorescences	8月下旬 Late August	−9 months
造胞組織の分化 Archesporium initiation	9月中旬 Mid-September	−8 months
総苞及び雌ずいの形成 Involucre and pistil formation	9月中旬 Mid-September	−8 months
花粉母細胞の形成 Formation of pollen mother-cell	10月下旬 Late October	−7 months
四分子形成 Formation of pollen tetrads	11月中旬 Mid-November	−6 months
胚珠の分化 Ovule initiation	4月下旬 Late April	−4 weeks
成熟花粉の形成 Formation of mature pollen	5月中旬 Mid-May	−2 weeks
胚珠の形成 Ovule formation	5月下旬 Late May	0
受粉 Pollination	5月下旬 Late May	0
胚嚢細胞の形成 Formation of embryo-sac cells	6月中旬 Mid-June	+3 weeks
胚嚢形成 Embryo-sac formation	6月下旬 Late June	+4 weeks
受精 Fertilization	6月下旬 Late June	+4 weeks
胚球形成 Embryokugel formation	7月下旬 Late July	+2 months
子葉の分化 Cotyledon initiation	8月上旬 Early August	+2 months
茎頂の分化 Shoot-apex initiation	8月下旬 Late August	+3 months
成熟胚の形成 Formation of mature embryos	9月下旬 Late Septemer	+4 months

の能力をもち，また後熟が期待できることが報告されている[5]。本研究ではこのことに関して十分なデータは得られなかったが，胚の解剖学的観察結果から判断すると，8月中旬頃がその状態にあったものと思われる。しかし，8月下旬に小枝付きの果実を採取して＋5℃の冷蔵庫に湿度を保たせて貯蔵し，12月に堅果を取り出し発芽させた結果では，3母樹のうち1母樹が数%の発芽率を示したのみであった。したがって，後熟の方法等の問題はあるが，子葉がほぼ完成に近い状態であっても幼根が未分化の状態であれば発芽能力がないものと考えられる。いずれにせよ，東北地方では，母樹別に果実を採取し乾燥させて堅果を集める場合は，9月下旬にならないと十分に発芽力のある堅果が得られない。

引 用 文 献

1) Büsgen, M.：Blütenentwicklung und Zweigwachstum der Rotbuche. Z. Forst-und Jagdwesen, **48**, 289～306, (1916)
2) 橋詰隼人・山本進一：中国地方におけるブナの結実（I）着花調査，日林誌，**56**, 165～170, (1974)
3) ————：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，鳥大農研報，**27**, 94～107, (1975)
4) ————・福富　章：ブナ林の結実におよぼす疎開伐の影響，日林論，**88**, 201～202, (1977)
5) ————・————：ブナの果実および種子の発達と成熟，日林誌，**60**, 163～168, (1978)
6) ————：ブナ採種林の結実，日林論，**90**, 219～221, (1979)
7) 樫村大助：ブナ種子結実の豊凶について，青森林友，**44**, 39～41, (1952)
8) ————・斎藤久夫・貴田　忍：ブナ林における傘伐作業試験（II）種子の落下，日林誌，**35**, 282～285, (1953)
9) 猪野俊平：植物組織学，内田老鶴圃新社，東京，604 pp., (1964)
10) 菊池捷治郎：ブナ林の結実に関する天然更新論的研究，山形大紀要（農学），**5**, 221～306, (1968)
11) Nielsen, P. C. and M. S. DE Muckadell：Flower observations and controlled pollinations in Fagus. Z. Forstgenetik, **3**, 6～17, (1954)
12) 渡辺福寿：ブナ林の研究，興林会，447 pp., (1938)

図 版 説 明
Explanation of plates

Plate 1.　7月におけるブナ冬芽の縦断面

Longitudinal sections of winter buds of *Fagus crenata* in July.

記号：BS，芽鱗；L，葉；LP，葉原基；WB，翌年の冬芽；♂，雄花序；♀，雌花序。

Key to labelling：BS, bud scale；L, leaf；LP, leaf primordium；WB, winter bud in next year；♂, male inflorescence；♀, female inflorescence.

1, 2：7月1日の冬芽。雌雄花序の原基が分化している。

Winter buds on July 1 showing the initiation of male and female inflorescence primordia.

3：7月15日の冬芽。芽鱗，葉及び雌雄花序が発達する。

Winter bud on July 15 showing the development of bud scale, leaf, and male and female inflorescences.

4：7月25日の冬芽。雌雄花序ともに肥大し，雄花序は棍棒状となる。また，褶畳葉が見られる。

Winter bud on July 25 showing female inflorescence enlargement, club-shaped male inflorescences and plicated leaves.

Plate 2.　8月上旬から9月中旬までの花芽の発育。

Flower-bud development from early August to mid-September.

記号：Ar，胞原組織；B，苞；BS，芽鱗；I，総苞；IS，総苞片；L，葉；Ms，小胞子嚢；Pe，花被；Pi，雌ずいまたは雌ずい原基。

Key to labelling：Ar, archesporium；B, bract；BS, bud scale；I, involucre；IS, involucral scale；L, leaf；Ms, microsporangium；Pe, perianth；Pi, pistil or pistil primordium.

5：8月6日の花序。器官分化の徴候を示す。

Flower inflorescences on August 6 showing the indications of floral organ initiation.

6：8月26日の花序。雄花序には花被に包まれた小胞子嚢が形成され，雌花序は二つに分かれ，

それぞれに花被と雌ずいが分化している。
Flower inflorescences on August 26 showing the microsporangia wrapped in perianths, and pistils and perianths developed on an involucre.

7：9月16日の雌花序。総苞が発達し総苞片を伴う。花被と雌ずいははっきり分化する。
Female inflorescence on September 16 showing the development of an involucre with involucral scales, perianths, and pistils.

8：9月16日の小胞子嚢。大型の細胞が多数できて，胞原組織をつくる。
Microsporangium on September 16 showing an archesporium made by large-sized cells.

Plate 3. 10月下旬から11月中旬までの花芽の発育。
Flower-bud development from late October to mid-November.

記号：C，葯隔；E，表皮；I，総苞；IS，総苞片；Ms，小胞子嚢；O，子房；Pe，花被；PMC，花粉母細胞；S，花柱；Ta，絨緞組織の破片；Te，四分子。
KEY TO LABELLING：C, connective ; E, epidermis ; I, involucre ; IS, involucral scale ; Ms, microsporangium ; O, ovary ; Pe, perianth ; PMC, pollen mother-cell ; S, style ; Ta, pieces of tapetum ; Te, tetrad.

9：10月27日の雌花序。特に目立った変化がない。
Female inflorescence on October 27 showing no remarkable change.

10, 11：10月27日の雄花序。角張った小胞子嚢が見られ，内部に花粉母細胞が形成される。
Male inflorescence on October 27 showing angular microsporangia and pollen mother-cells in a microsporangium.

12：11月16日の雌花序。総苞がさらに発達する。子房部がやや膨らむ。
Female inflorescence on November 16 showing a developed involucre and a slightly-rounded ovary.

13, 14：11月16日の雄花序。小胞子嚢が整然と配列し，内部には四分子及び絨緞組織の崩壊に由来する細胞が見られる。
Male inflorescence on November 16 showing microsporangia arranged in order and tetrads and pieces of collapsed tapetum in a microsporangium.

Plate 4. 4月下旬から5月中旬までの小胞子嚢と子房。
Microsporangium and ovary from late April to mid-May.

記号：Mi，小胞子；Ov，胚珠原基；Po，花粉粒；Te，四分子。
KEY TO LABELLING：Mi, microspore ; Ov, ovule primordium ; Po, pollen grain ; Te, tetrad.

15～17：4月26日の小胞子嚢。四分子のままのもの，小胞子のもの，花粉粒に発育したものが見られる。
Microsporangia on April 26 showing tetrads, microspores, and pollen grains.

18：4月26日の子房。突起状の胚珠原基が分化する。
Ovary on April 26 showing a protuberant ovule primordium.

19：5月15日の子房。胚珠原基は球形となる。
Ovary on May 15 showing a globular ovule primordium.

Plate 5. 開花期における花序，子房及び胚珠の形態。
Morphology of male and female inflorescences, ovary and ovule in flowering period.

記号：O，子房；Ov，胚珠；Se，隔壁。
KEY TO LABELLING：O, ovary ; Ov, ovule ; Se, septum.

20：5月23日の雌雄花序。早い雄花では花粉飛散を始めた。
Male and female inflorescences on May 23. Precocious male flowers began pollen

shedding.

21：5月23日の子房横断面。隔壁によって3室に分かれ，各室に2個，計6個の胚珠が形成されている。

Cross-section of ovary on May 23 showing ovary divided by septum into three parts and two ovules in each part.

22：5月23日の胚珠縦断面。外珠皮，内珠皮及び珠心に分化している。

Longitudinal-section of ovule on May 23 showing the initiation of outer integument, inner integument, and nucellus.

23：5月31日の胚珠縦断面。胚珠は球形から卵形となる。

Longitudinal-section of ovule on May 31 showing the ovules formed themselves into ovals.

Plate 6.　6月中旬から7月下旬までの胚珠の発育。

Ovule development from mid-June to early July.

記号：ES，胚嚢；ESC，胚嚢細胞；FNE，遊離核胚乳；II，内珠皮；N，珠心；OI，外珠皮；Zy，接合子。

KEY TO LABELLING：Es, embryo sac ; ESC, embryo-sac cell ; FNE, free-nuclear endosperm ; II, inner integument ; N, nucellus ; OI, outer integument ; Zy, zygote.

24：6月13日の胚珠。胚嚢細胞が識別できる。

Ovule on June 13. Embroyo-sac cell was recognized.

25：6月26日の果実。

Fruit on June 26.

26, 27：6月26日の胚珠縦断面。胚嚢が形成され，遊離核胚乳が発達を始める。

Longitudinal-section of ovule on June 26 showing embryo sac formation and free-nuclear endosperm proceeding to the interior of nucellus.

28, 29：7月13日の胚珠縦断面。遊離核胚乳は発達するが接合子はまだ細胞分裂を開始しない。

Longitudinal-section of ovule on July 13 showing zygotes before dividing and the development of free-nuclear endosperm.

Plate 7.　7月下旬から8月上旬までの胚の発育。

Embryo development from late July to early August.

記号：AO，発育不全胚珠；Cot，子葉；EK，胚球；FNE，遊離核胚乳；Ra，幼根。

KEY TO LABELLING：AO, aborted ovule ; Cot, cotyledon ; EK, embryokugel ; FNE, free-nuclear endosperm ; Ra, Radicle.

30：7月23日の胚珠縦断面。接合子は細胞分裂をくり返して胚球となる。

Longitudinal-section of ovule on July 23 showing zygote developed into embryokugel.

31～33：8月6日の未熟種子縦断面。胚は子葉と幼根に分化している。未熟種子のそばに発育しなかった胚珠が見られる。

Longitudinal-section of an immature seed on August 6 showing embryo with two cotyledons. Aborted ovules are adjacent to an immature seed.

Phenological Studies on Reproductive Development in *Fagus crenata* BL.

Susumu MIKAMI[1] and Yaitsu KITAKAMI[2]

Summary

Development of flower buds and embryos in *Fagus crenata* was anatomically examined in 1980 and 1981. The sample trees from which the materials were collected at intervals of ten or fifteen days were growing at 1,000 meters above sea level on Mt. Iwate near Morioka, Iwate Prefecture.

The primordia of male and female inflorescences had been initiated in the winter buds of the trees on the first of July. It suggested that flower-bud initiation of *Fagus crenata* in the northern part of Honshu Island would begin in late June.

The primordia of female inflorescences had kept enlarging for about six weeks and showed indications of floral-organ initiation in early August. Then, each formed an involucre, perianths and pistils in late August. In mid-September the remarkably developed involucra with involucral scales and bracts were visible. The pistil developed into style and ovary in mid-November. The ovary did not show any organ initiation until the next spring, although the externals were slightly rounded. In the following late April, the ovary initiated protuberant ovule-primordia. In late May, it was divided by septum into three sections and formed six ovules, two for each section. At that time, each ovule consisted of an outer integment, an inner integment, and a nucellus.

The primordia of male inflorescences initiated microsporangia in late August after enlarging for eight weeks. Then, they formed archesporium in late September and pollen mother-cells in late October. Pollen tetrads were observed in some precocious microsporagia in mid-November. Male flower-buds seemed to become dormant in this developmental stage. According to the developmental stages of microsporangia, pollen tetrads, microspores, and mature pollen-grains with three germination pores were observed in the following late April.

The winter buds began to flush on the 15th of May. The male flowers developed on capitulums on the 23rd of May, and the precocious male-flowers began pollen shedding. The female flowers appeared a few days after the appearance of the male flowers. The optimum pollination day was on the 27th or 28th of May. The habitat of the sample trees was under severe climatic conditions. The days above 0°C in mean air-temperature were recorded from the 3rd of April, as were the days above 5°C from the 21st of April. Therefore, it was only four or five weeks from the breaking of dormancy in flower buds to the end of pollen shedding.

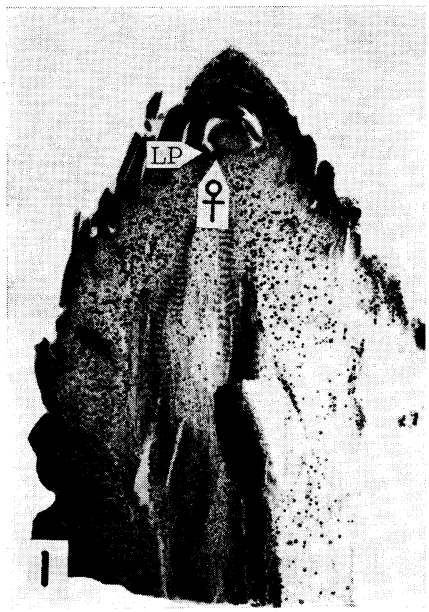
The ovules formed embryo-sacs about four weeks after pollination. At that time, the developing free-nuclear endosperms rarely were observed. The time of fertilization could not be confirmed anatomically. However, judging from the growth of pollen tubes which were close to the micropyles in late June and the development of free-nuclear endosperms, the fertilization seemed to occur in late June or early July.

The early stage of embryogeny was not clear. Each zygote developed into an embryokugel

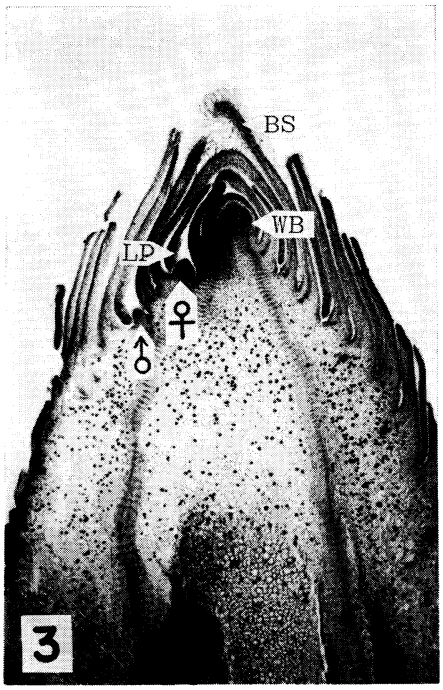
Received June 11, 1982

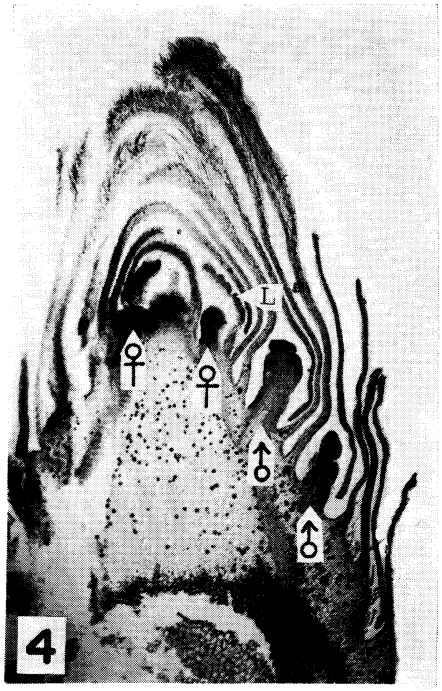
(1) (2) Tohoku Forest Tree Breeding Institute

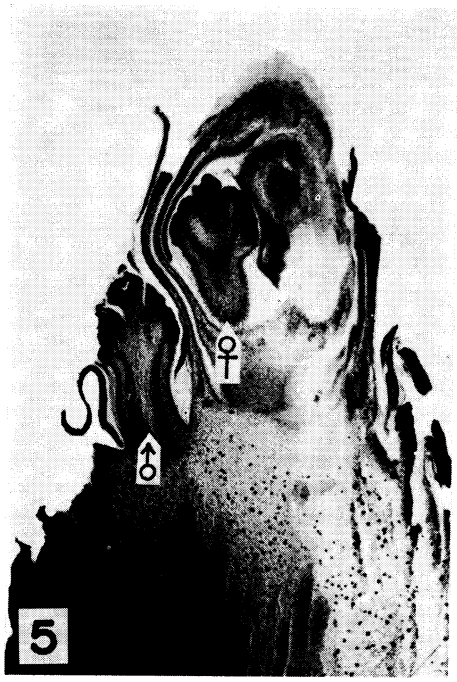
in late June and into an embryo with two cotyledons in early August. The samples in this study showed single-embryo formations within an ovary, and the remainder, five of six ovules, were abortive. The embryo had continued developing, and it formed complete cotyledons and initiated shootapex organization in late August. The radicle did not show any change at that time. Up to the 19th of September the embryo had formed a shoot apex, root cap, cortex, and central cylinder. In this stage the embryo matured.


LP
♀
1

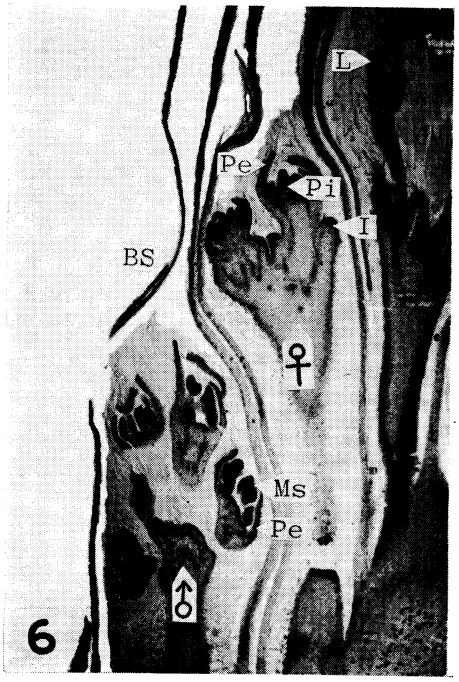
♂
2


BS
WB
LP
♀
♂
3

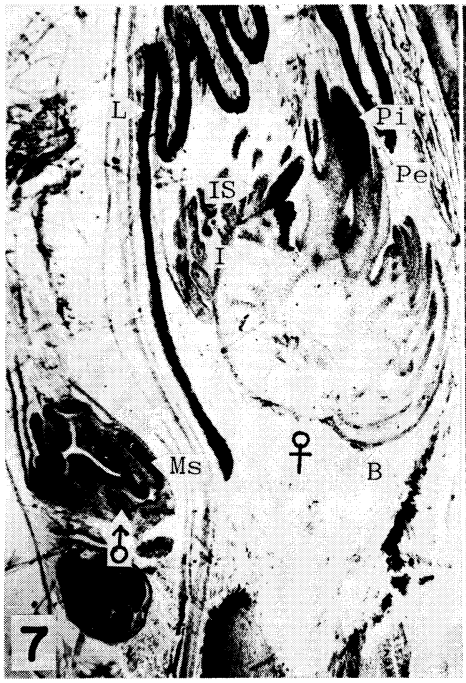

L
♀
♀
♂
♂
4



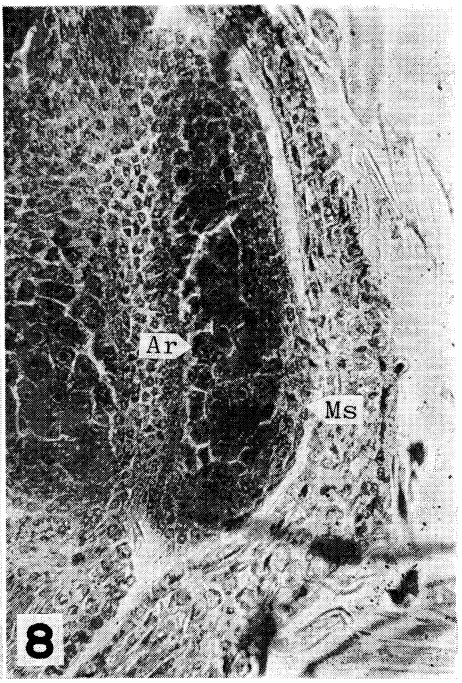
5



6



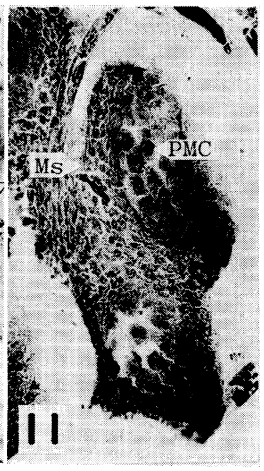
7

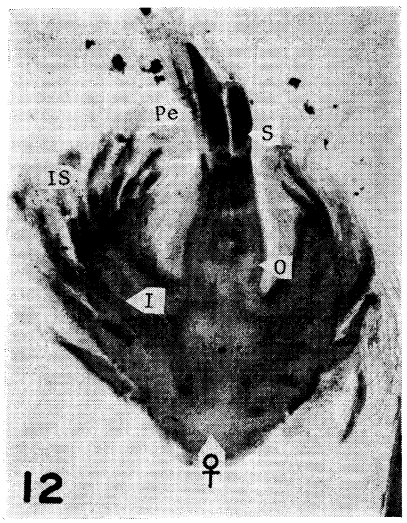


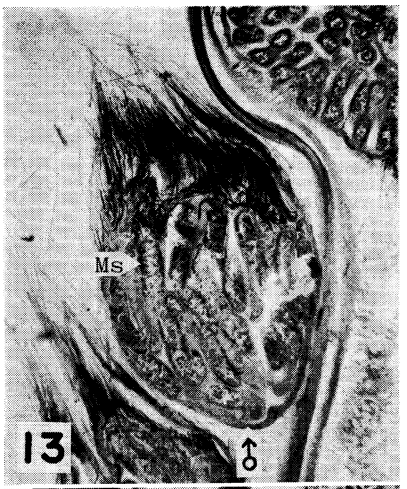
8

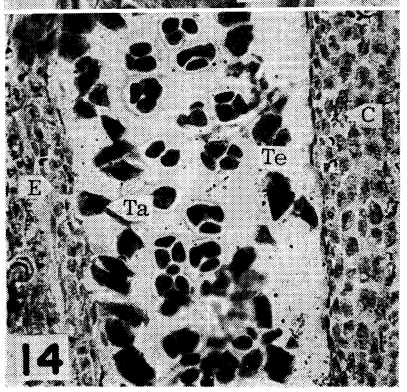
9
♀

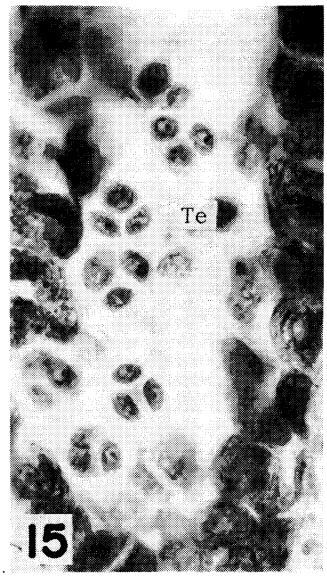
Ms
10
♂


Ms
PMC
11

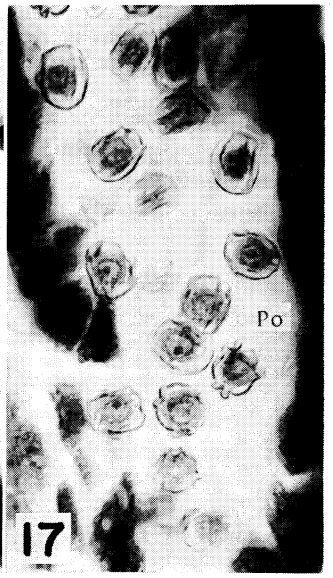

Pe
S
IS
O
I
12
♀

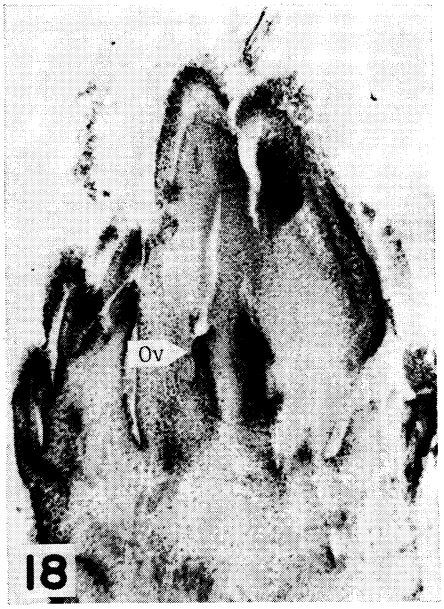

Ms
13
♂


C
Te
E
Ta
14

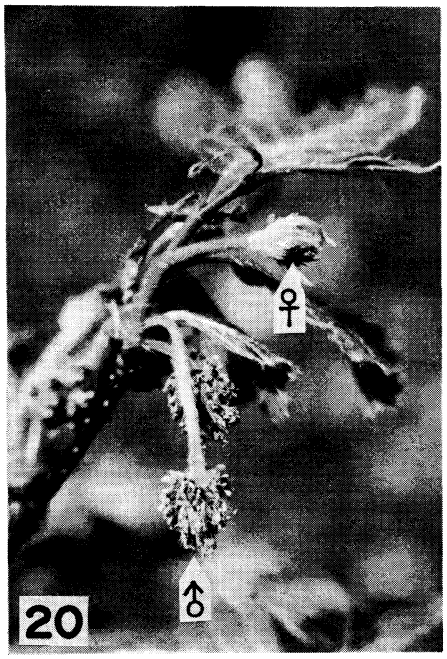

Te
15

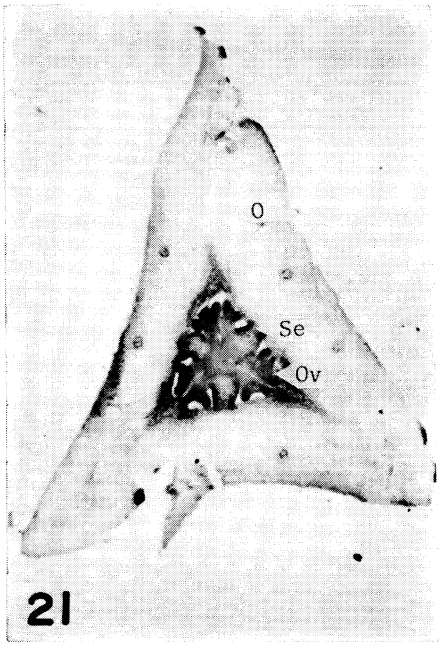
Mi
16

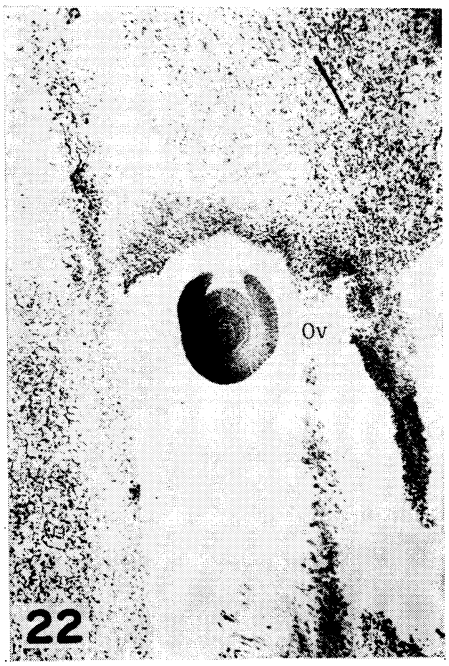

Po
17

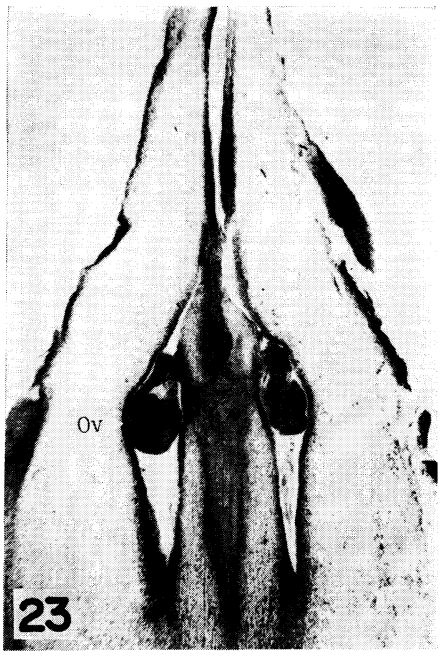

Ov
18

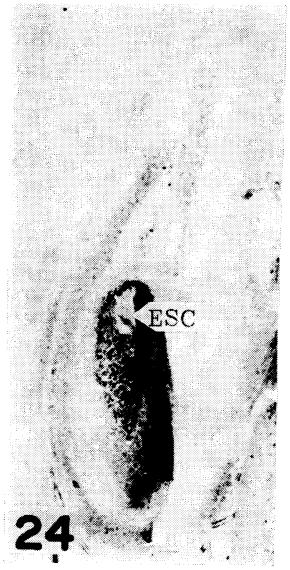
Ov
19


♀
♂
20


O
Se
Ov
21


Ov
22


Ov
23

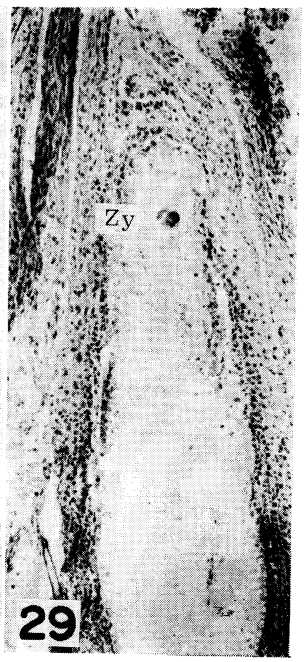

ESC
24

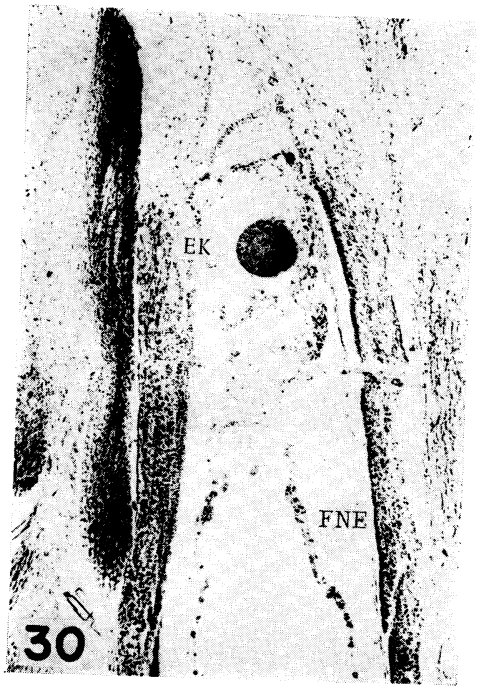
F
25

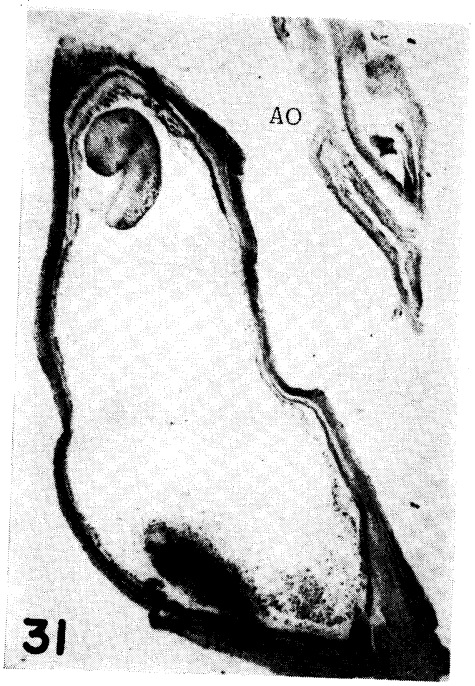
ES
26

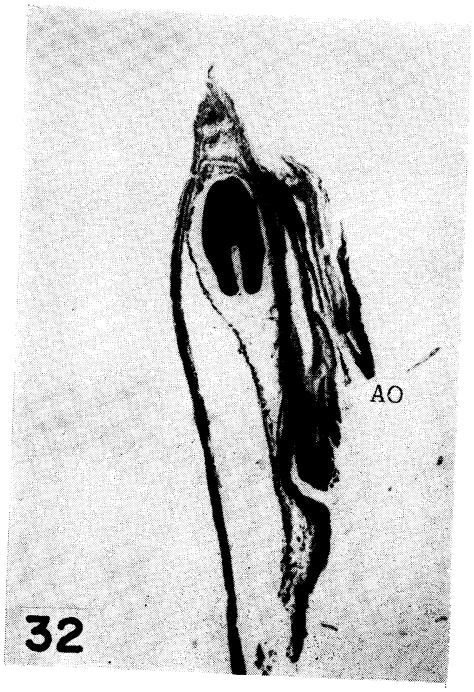
FNE
27

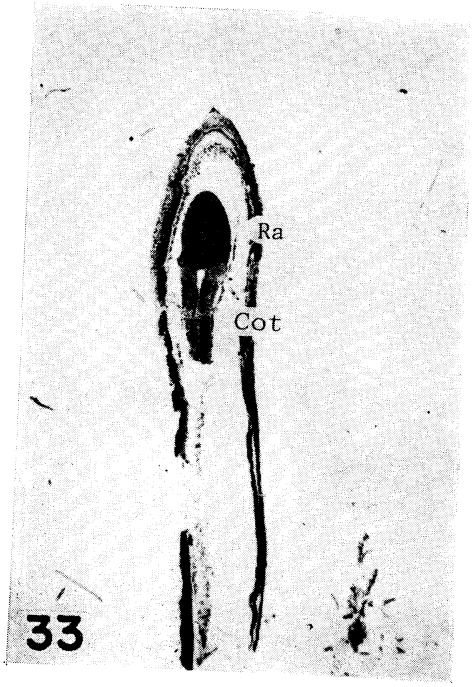
II
OI
Zy
FNE
N
28


Zy
29


EK
FNE
30


AO
31


AO
32


Ra
Cot
33