

花粉退化の研究 (1951~2006)

藤下典之 (元・大阪府立大学)

50年有余をかけている生涯研究は、今回の受賞対象となった「環境ストレスと遺伝的要因による花粉退化…」及び、1988年に日本園芸学会賞功績賞を受けた「*Cucumis melo*の遺伝子資源の収集・評価とその種内分化の研究」である。研究の原点は戦後間もない1950年前後に発行された安田貞雄の「高等植物生殖生理学」と「種子生産学」、それに田中義麿の「遺伝学」と「基礎遺伝学」である。田中の後者の70頁、遺伝子の作用閾(ヨク・しきみ)の項に引用された「最近藤下の報告によれば…」は、筆者が雑誌遺伝(北隆館)の読者研究論文に応募入選した「インゲンマメの種子色斑の変化(若英期の温度による)」(1950)の紹介であるが、花粉もメロンも含め、私の仕事は遺伝子の作用域(閾)と環境との相互関係の研究であったと言えよう。

学位論文:戦後10年、暖房の入らないただのガラス室の中で、トマトがナスがトウガラシが越冬した。しかし花は咲いても果実がならないので花粉をみた。空虚花粉がほとんどで水稻の冷害そっくりであった。ただのガラス室を活用して高温好みの果菜類を育て、冬季の気温の変化と花粉の退化様相とを調べた。見事な相関図ができた。続いて高温障害、光量制限、除雄剤散布、罹病などの環境ストレスが花粉に及ぼす影響を雄性不稔性、倍数性、種間雑種などの遺伝的要因による退化と対比しながら調べた。これらを総括したのが学位論文(1968)である。私は悪筆家、育児・家事を担いながらの書家の家内には代筆を懇願、励まし時には脅し、手書き400字詰原稿用紙311枚の本文、それに図表、厚手表紙などを含む1,1kgの論文となる。主査は遺伝子中心説提唱のDr. Vavilovと親交のあった九大教授の福島栄二先生、原子力空母の佐世保入港反対運動で博多の街は騒然とし、迷彩色のアメリカの艦載機が九大キャンパスに突っ込んでいた時節であった。当の論文の骨子は、環境に最も敏感な花粉の発育ステージは、葯中のアミノ酸組成変性期・葯培養の最適期でもある4分子解離直後であること、強度の環境ストレスはイネの冷害や劣性・細胞質遺伝の雄性不稔性同様に、タペート細胞の異常消長が花粉退化の主要因になること、環境ストレス耐性に品種間差のあることなどであった。

雌雄異株の3倍性(フキ):文部省科研費の補助を受け、新婚早々の家内と二人で富士山をみながら箱根の山でフキとりをした。北海道から種子島に至る211ヶ所からの野生フキとフキの2大産地の大阪・愛知の栽培フキ‘愛知早生’とを比較した。雌雄異株で、野生の1:1に対して栽培フキは両産地の3467本の花穂すべてが雌、その栽培フキに野生の花粉を授粉しても結実しない。野生フキの花粉を調べると、小孢子が早期に退化して花粉の出にくい株が全国各地にある。そこで染色体を調べると $2n=30$ 前後と90前後の二型があり、後者の雄株は花粉稔性低く、雌株は結実しなかったことから、それらを3倍性とみた。栽培フキは全株3倍性の雌株(クローン)、野生フキには2倍性と3倍性の雌雄の存在することがわかった。更に、宮崎・鹿児島野生フキはほとんどが3倍性で、雄株ではその成因と思われる巨大花粉(染色体非減数)が葯内に混在していた。野生フキは無数に自生しているが、正常花粉の形成が期待できない南九州や雌株ばかりの産地では、低層からも地表からもフキの花粉は見つからないとなると、古代どころか現生植生の復元も怪しくなる。ヒガンバナ、スイセン、セイヨウタンポポ、ドクダミ、ムラサキカタバミの自生地やジャガイモ‘男爵’の産地にもあてはまるのだが…。

変種間・種間交雑(*Cucumis*属植物):49ヶ国から集めた2000余種類の*Cucumis*属植物の相互の間で、苦味の補足遺伝子型の解析もあって、何千という組み合わせの交配をした。ネパール産のアヒルの卵大で強烈に苦くて生食不可の野生キュウリが、栽培キュウリ*C. sativus*と同種である事を、雑種の花粉と染色体対合から証明した(最初

の英文論文 1956)。栽培植物の中では最も多様な形質（果実特性、花の性表現）を持つメロン *C. melo* には 40 をこえる分類学的変種がある。高松港沖の女木島に自生していた花性が両性型、果実はビー玉大 5g で強烈に苦い極く原始的な雑草メロン *var. agrestis* MG-16 は、アフガニスタンのカブールで入手した長さ 1,6m、果重 3kg の長大で甘みのないヘビメロン *var. flexuosus* とも、また 1 果 2 万円にもなる静岡の温室メロン *var. reticulatus* とも、正逆とも自由に交雑し、 F_1 や以降世代の花粉・染色体対合も正常であった。外観では同種とは思えない植物間の類縁関係の判定はまさに花粉から始まる。一方、メロンの原産地の一つであるアフリカに自生する、同属異種の野生ウリの種間交配は、染色体数が同じでも交雑和合度は千差万別で、 F_1 の正常花粉率も 0 に近いものから 90% をこえるものまであり、花粉から類縁の遠近関係が読みとれた。3 倍体・4 倍体を育成すると発芽孔数が 3 から 4 に増える例が多く、孔数から倍数化の成否が予知できた。

不稔性の転地療養（イヌホオズキ）：中国雲南省の virus 病蔓延のトマト畑の畦畔でみつけた病気発生源のイヌホオズキが、帰路の東京駅玄関の八重洲口に生えていた。日本全国の港湾施設、それも波しぶきをまともにうける突堤に生えていて耐塩性の遺伝子資源と注目される。宮城県庁や大阪駅玄関の美しい花時計の中にももぐりこみ、金沢城内では根雪の下で越冬もし、さらには、あの神戸の大震災のしかも火災で焼きつくされた神戸市内の長田、兵庫区のビルの跡地に、あの年の夏、何千、何万株ものイヌホオズキが、種子給源がわからぬままに、青々と群落を作った。広島原爆跡地にも似た現象があったという。このように生え場所を選ばぬ強者のイヌホオズキ、一年生との記載をあざ笑うかのように、関東以西の平地では平気で越冬する。そこで随所に支定株をしたてて最初にナスで試みた手法で通年の正常花粉率を追跡した。葉・茎・根は暑さ寒さに負けなかったが、花粉は盛夏に稔性を落とし、1~3 月の間は寒さに耐えるためのアントシアンで紫色に変わった葉の先で、花は咲いたが正常花粉率 0% が続き、4 月以降また 90% 以上の稔性を取り戻した。大阪府庁舎増改築に伴う工事で周囲を囲まれた急造の風とおしの悪い小さな駐車場、来庁者のカラふかしの車の出入りが激しく、いかにも排ガスの溜まり場のような場所に、結実していない 1 本のイヌホオズキを見つけた。切り取った枝先の花の花粉は空虚花粉ばかりであった。転地療養を思いたち、水入りのビンに枝を挿すと 10 日余りで発根したので鉢にあげ、近くに田畑や小さな森も残る、まだまだ空気のきれいな大阪狭山市の我が家のベランダで育てた。50 日めに咲いた花の正常花粉率は 78%、さらに 10 日後には 92%、以降は先住の地元産のイヌホオズキ同様の高稔性を示した。イヌホオズキの花粉稔性の良し悪しは、排ガス被害の指標にも結びつくかとも思っている。

カビの寄生と花粉の飛散（スギ）：花粉の飛散対策に遺伝的要因や環境ストレスによる花粉退化の誘導を考えた。最初に 3 倍性を当たったが、3 倍体スギ花粉は他の植物の常識とは全く異なって、その外観、形態は 2 倍体と殆ど変わらず、高いデンプン含有花粉率と低い発芽力で漸く差がみられ、その飛散量にも大差がなさそうなので研究を中断した。ところが自宅から 10,30 分の近場の公園のスギで、幹をゆすっても花粉の落ちない木が 2 本見つかった。花粉の周囲をカビの分生胞子がびっしりとり囲み、菌糸が花粉のパピラ近くから中に侵入していた。数種のカビの胞子が認められたが、その多くは府立大植病研で炭疽病と同定された。アメリカのテロ事件直後で、白い粉で世間を騒がせた炭疽病とは同名と同漢字、人畜に有害な細菌と無害なカビとの違いを明示するようにと、植病研で指示された。人畜無害なら培養増殖して公園や住宅地のスギに散布しての生物的飛散防除に使えないであろうか。

スギ・ヒノキ・マツ科では、なかでもメジロスギやクロマツで、2 個が合体した花粉がよくみられる。形成機構や機能が気になる。

デンプン花粉と非デンプン花粉の 2 型（スミレ）：日本在来の野生スミレの花粉は発芽孔が 3・4、非デンプン花粉が大部分で粒径は 30~60 μm に対し、ヨーロッパ系の栽培パンジーやヴィオラとその近縁野生種の花粉は、発芽

孔が3・4・5で、デンブン粒を内蔵し、粒径は50~80 μm で大粒である。日本在来スミレとヨーロッパ系との交雑不和合の原因は、柱頭での発芽から授精に至るまでのエネルギー源となる糖組成の雌雄間の違いに起因するのかもしれない。別途に、「花粉からする古代ハスの家系図作り」を進めているが、あの高名な‘大賀ハス’を含むハスにも花粉にデンブン系と非デンブン系がある。

花粉百態と擬似花粉粒 pseudopollen grain (*Camellia* 属) : 定年後の研究材料に花粉観察の結果に基づいて108科の植物の中から選びぬいたのが *Camellia* 属植物である。1997年から現在までに全国各地の植物園や大学から、中国南部を含む東南アジアの原生種50種とヤブツバキ、サザンカ、チャ、トウツバキやそれらの種間雑種を含む栽培種675品種の花粉の提供を受け観察してきた。サザンカの自生地8ヶ所の多数の木からも花粉を採集した。種の特異性ともなる粒大(ヨード・ヨード加里染色では球形)はシマサザンカ *C. brevistyla* の28からホンコンツバキ *C. hongkongensis* の70 μm まで、2倍体ヤブツバキ *C. japonica* は43~76 μm 、6倍体サザンカは逆に小さく36~51 μm と幅があった。四国、九州、萩(北限)の野生サザンカ17株の粒径は33~39 μm で、栽培の23品種の36~51 μm より小さめ、後者では大輪系が小輪系品種より大きい傾向もあった。正常花粉の粒径の1.5~2倍もある染色体非減数と思われる巨大花粉、逆に $1/2$ ~ $1/3$ の微小粒花粉が、種間雑種個体や倍数体で頻りに認められる。発芽孔数が4で通常より一つ多い花粉や、4分子が解離しないままの4集粒花粉などを高頻度に形成するものもある。サザンカと一応別種扱いされているオキナワサザンカ *C. miyagii* の、奄美大島の13地点から採取した35株の花粉では、空虚花粉の形態の違いから、個体(株)の識別ができた(未発表)。ヤブツバキの3倍体(2n=45)や異数体(2n=44)では、成熟分裂時の染色体配分の異常に由来する微小粒花粉が、高頻度で確認できる。サザンカとヤブツバキの間の自然の種間雑種であるハルサザンカ *C. vernalis* には、雑種に更に戻し交雑が起きて、3, 4, 5, 6倍体があるが、それらの正常花粉率は偶数性の4, 6倍体では72~98%、奇数性の3, 5倍体では0~62%と低かった。*Camellia* 属の最近の育種手法は種間交雑が主流で、大輪化にはトウツバキ *C. reticulata*、ミニチュア化にはヒメサザンカ *C. lutchuensis* が使われるが、種間雑種の花粉稔性は極めて低く、通常、結実できない。

筆者の *Camellia* 属の花粉研究の中で、擬似花粉粒 pseudopollen grain P.P.G. の発見は卓越したものと自負している。1997年自宅の生垣のタチカンツバキ *C. hiemalis* で、*Camellia* の花粉とは違う風変わりな花粉をみつけた。最初は他の植物の花粉の混入を疑ったが、若い蕾を部屋に持ち込み、混入絶無の条件下で開花させても存在したので固有のもののみとみた。P.P.G. の光顕像は球状で種によって大小があり、粒径は20~65 μm 、外膜に二枚貝のカラに似た条肋が一定方向に走り、発芽孔は無い。条肋はカバーガラスの上から軽く押さえると、糸玉がほどけるように繋がってほぐれる。電顕像(乾燥状態)では、正常花粉は3本の発芽溝をもつラグビーボール型に対し、P.P.G. は握り拳を掌側からみた形をしている。P.P.G. の染色液や各種の酸・アルカリ液及び有機溶媒に対する反応は多様であった。固有の花粉との最も顕著な違いは、強酸のメタンスルホン酸をヨード・ヨード加里染色の直後に滴下すると、P.P.G. のみが直ちに青変し、数分から十数分以内に溶解消失する現象である。acetolysis 処理ではその過程で溶解消失した。硫酸には溶解するが、酢酸、塩酸、硝酸、カセイソーダ、アルコール類、キシレン、トルエン、アセトン、クロロホルムには不溶であった。P.P.G. の中身は空虚に見える場合が多いが、細胞質や核らしいものを内蔵しているものもあり、P.P.G. の比重は正常花粉より重く、カバーガラス下では底層にひろがる。2006年7月現在、P.P.G. 形成種32と非形成種20を確認した。P.P.G. 形成は非形成に対し、正逆交雑ともF₁で優性に現れた。P.P.G. 非形成種(例、ヤブツバキ)は水道水培養で容易に発芽し長い花粉管を伸ばすが、形成種(例、サザンカ)は発芽しにくい。P.P.G. の形成機構はまだ不明であるが、4分子解離以前の葯胞内には認められず、sporopollenin 形成の頃、小孢子に異変が生じて形成されるようである。P.P.G. は発芽孔が認められず発芽力も勿論、授精力もなく、その機

能・役割は不明であるが、固有の花粉が全く形成されず P.P.G. のみの種 *C. obtusifolia* や、P.P.G. が極度に多いトウツバキもある。P.P.G. を花粉代わりに受粉すると apomixis を誘導するらしい事例が確認でき、母親側の劣性の優良形質発現の可能性につながるため、育種家には新手法として P.P.G. の授粉をすすめている。

花粉分析で重宝される花粉外膜模様は、その SEM 像の差の有無が門外漢の者には判別しにくく理解できない事例がある。一方、ヤブツバキ *C. japonica* 中の‘緋牡丹’ (ヒゴツバキ) の外膜模様は凹凸が粗く、400 倍程度の光頭でも他の品種とは著しい違いがあるが、種や属の識別にはならない。

ツバキの蕾の中で、花粉や葯壁を嚥下したハエ (新種?、同定中) の幼虫 (ウジ) の糞塊中には、外壁は無傷のまま、未熟期から開花期に至る間の花粉には、通常含有されていないデンプン粒を含んだ花粉が高頻度に混ざっている。花粉がウジの腸管を通過する間に、単糖類が多糖類に変化したものと考えている。この排出花粉は、高濃度の酸やアルカリ液に 3 日間浸漬しても変化せず、先述の P.P.G. を十数分内に溶解するメタンスルホン酸に 2 ヶ月間浸漬しても変質も溶解もしなかった。

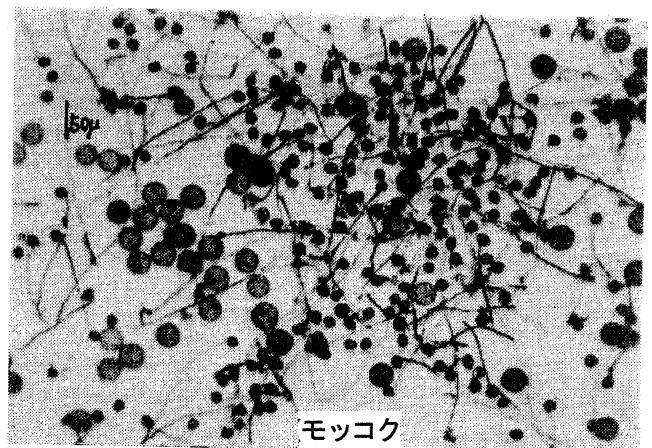
株の性表現型と花粉 (モッコク) : ツバキ科の庭園木のモッコクには雄花株と両性花株がある。雄花株の花粉は粒径が $18 \mu\text{m}$ 前後で水道水培養でよく発芽するが、両性花株の花粉は $30 \mu\text{m}$ と大きく中身も充実して一見正常花粉にみえるが、発芽孔がなく全く発芽できない。カラマツソウやムラサキシキブにも類似の報告がある。両性花株も雄花株も花粉の生産量は多く風媒花粉なみに飛散する。花粉アレルギーの質や量に両者間で差はないだろうか。図体ばかり大きい両性花株の花粉の役割は何か。性表現型が株や花によって違う植物、異型芯現象を持つ植物では、その型によって花粉の大きさ・形態・機能の違う例が多数ある。花粉分析では観察前に基礎知識として修得しておきたい。

本要旨内容の具体事例は総説「異常花粉—懐古録と最新の研究成果」として、2000~2002 年の本学会誌 46 (2) 163~178、47 (1) 75~93、47 (2) 137~154、48 (1) 41~54、48 (2) 129~152 にある。

生きている花粉の多様な生き様を知って頂けたら幸せである。いくつかの成果、新しい知見は私自身の研究と学生指導の基本姿勢から生まれたものと思っている。それは現地 (自生地・生産地) に立つ、生身の現物を手でさわる、観察数 (株、花、花粉) を一つでもふやす、実験を継続する、既往の知識・情報にとらわれず、自身のデータに自信を持つことである。「顕微鏡は心眼で覗く」これらは今も変わらない。



ツバキ *Camellia* 属の花粉と擬似花粉粒



雄花株と両性花株の花粉 (混播) の発芽能力
雄花株の小粒花粉のみ発芽, 両性花株の大粒花粉は発芽不能,