

論 説

イネ科における受粉と柱頭の枯死との関係

渡辺光太郎*

Relation of stigma withering to pollination in the Gramineae

Kotaro WATANABE**

イネ科の柱頭は受粉後1～2分内に、その花粉附着部にいちじるしい生理的変化を起こし(柱頭反応)、花粉のついた柱頭細胞とその隣接細胞は色素で良く染まるようになる(1、2、5)。その後に見られる顕著な外観上の変化は花粉の附着部に始まる柱頭のしおれである(1～3)。この科の柱頭はいわゆる羽毛様柱頭で、2岐(一般のイネ科植物)または3岐(タケ・ササの類)した柱頭は多数の多細胞から成る細長い毛(stigma hair, 以下に頭糸とよぶ)をつける。花粉はこの頭糸について発芽する。

圃場でコムギやオオムギの除雄した穂に袋をかけておくと、除雄花の柱頭は開花7日後も外観正常で、10日後ようやく柱頭の一部にしおれが見られる。これに対し受粉柱頭では、開花後2～3日すると肉眼で柱頭全体の枯凋が認められる(3)。柱頭のしおれは前述のように頭糸の花粉附着部に始まる。この附着部のしおれはイネ科植物に一般で、種内・種間・属間いずれの場合の受粉でも起こることから、同時期に開花する類縁上離れた2種以上のイネ科植物が隣り合う場合、異種の花粉が多数ついた柱頭が枯死することによって、その種の結実率が低下する可能性が指摘された(2)。しかし開花1～2日後には受粉頭糸の全長またはそのほとんどにわたって強いしおれが見られる一方、同じ柱頭の花粉のつ

かない頭糸は全くしおれていない(3)。またイネ科は1雌ずいがただ1個の種子を作るだけであるから、同時に両種が開花して異種の花粉がかかったとしても、なお未受粉の頭糸がかなりあれば、同種の花粉がそれらについて結実する可能性が充分にある。交配の不都合が実際に起こりうるのは人為交配の場合で、ときに発芽不良の花粉を授けたり、受精能力の懸念される若い雌ずに授粉することがある。これらの場合、2度目の授粉が有効であるかどうかを吟味するとともに、受粉後短時日に見られる柱頭全体の枯死の原因が柱頭反応の結果か否かについて検討した。

材 料 と 方 法

1. 2度授粉

コムギ(*Triticum aestivum*)を用い、初回授粉が発芽不能花粉によってなされた場合、または未熟柱頭に行なわれた場合、その後の新鮮花粉による授粉が結実に及ぼす影響を見た。小花の生理的齢をなるべく等しくするため、穂の中央数個の小穂の第1および第2小花のみを用いた。受精・不受精の判定は第2回授粉後8日までに行なったが、授粉後3～4日すれば、受精した雌ずいの子房は縦方向の伸長が目立つ肥大生長をするのに反し、不受精の子房は横

* 京都家政短期大学(宇治市槇島町)(〒611)

** Kyoto Kasei College, Uji, Kyoto, Japan.

に顕著に肥大するので、これだけで充分判定できる。不受精子房の横への肥大は開花後10~12日ごろ最大に達し、鱗被は内外穎と子房に挟まれて押しひしげられ、開穎状態を持続する。

i) 初回授粉を発芽不能花粉で行なった場合

供試品種は農林4号である。前日または前々日に除雄した小花の柱頭に、前日採取後室内に保存することにより発芽不能となった花粉を肉眼で認められるまで十分に授ける。穂に袋をかけ、その後1、2、3、4および5日を経て、同じ柱頭に裂開中の葯から充分授粉し、それより4~7日後に結果を観察した。

ii) 初回授粉を未熟柱頭に行なった場合

供試品種は西村である。未熟穂での実験は開花期の穂を抜かうより操作がむづかしいので、若い穂を茎ごと適当な長さに切り、2%ショ糖液で培養した。この際穂茎に止葉の節(ふし)一つを残すことが好結果をもたらす、この節より上で穂茎を切った場合とでは種実の発育に大きな差が現われる。培養液は2~3日ごとに更新し、そのたびごとに茎下端を若干切除した。なお止葉を切除しても効果は等しい。

実験は次のように行なった：

第1区 除雄せず、培養2日目に他花の裂開葯から授粉

第2区 水挿当日除雄、ただちに他花の裂開葯から授粉

第3区 水挿当日除雄、ただちに採取後1~2日の発芽不能花粉を授粉

各区はそれぞれ3穂を用い、その穂は次のように生育期の違うものを選んだ。

生育期1 穂の半分以上が止葉の葉鞘中にあるもの

生育期2 穂はすべて止葉より出、穂茎が止葉から約1 cm 出たもの

生育期3 同じく穂茎が止葉から約2 cm 出たもの

穂数の少ないのは実験時の材料不足のためであるが、小花を単位とするのであるから、これだけでも

一応傾向はうかがえよう。除雄にあたっては穎の先端を切除した。

第2回の授粉が行なわれたのは第1区だけで、自花の花粉が自然に授けられることによる。第2区と第3区はこれらの場合の受粉が柱頭に及ぼす影響を見るために行なった。生育期2および3の穂では培養第4日から開花が始まったが、生育期1のものでは第5日から始まり、第7日に終わった。結果は培養12日目に観察したから、開花後5~8日で結果を見たことになる。各穂茎の伸長は培養3~4日まで続き、結局止葉から7~8 cm 伸出して止まった。

2. 交雑不能の異種花粉による授粉

Aegilops triuncialis とライムギ(*Secale cereale*)の2種はほぼ開花時刻が等しく、受精はしないが互いの花粉は互いの柱頭の上で良く発芽し、花粉管を侵入伸長させる。ここでは *Ae. triuncialis* を母植物として次の実験を行なった。

1) *Aegilops* × *Secale*, ライムギ花粉は葯から出た直後のもの

2) *Aegilops* × *Secale*, 花粉は2日前採取の発芽不能のもの

3) *Aegilops* × *Aegilops*, 花粉は葯から出た直後のもの

4) *Aegilops* × *Aegilops*, ただし自然受粉(対照)

5) *Aegilops*, 除雄のまま、授粉せず(対照)

除雄は授粉前2日から授粉当日に行ない、授粉6日後に結果を見た。

結果と論議

1. 2度授粉の効果

i) 初回授粉を発芽不能花粉で行ない、後日新鮮花粉を授けた場合

第1表から明らかなように、発芽不能花粉を授けてのち5日を経て新鮮花粉を授粉しても、少なくともコムギではなお高率で受精が行なわれる。発芽不能花粉のみを授けた柱頭では、受粉後7日たっても、

しおれは花粉附着頭糸に限られ、他の頭糸は外観健全で張りきった状態を維持している。これは自然受粉2～3日後の柱頭が全体枯凋するという事実と対照的である。自然受粉の柱頭でも受精の起こらない時には柱頭全体が容易にしおれず、ただ花粉附着頭糸のみがしおれることが多い。このようなことから、柱頭全体の枯死は受粉が直接の原因ではなく、むしろ受精の結果であると考えられるが即断はできない。

第1表 発芽不能花粉を授粉した柱頭に後日新鮮花粉を授けた場合の結実率

コムギ（品種：農林4号）

第2回授粉日	穂数	小花数	結実数	結実率
1 日後	5	98	90	91.8%
2	5	96	85	88.5
3	5	93	86	92.5
4	5	102	76	74.5
5	6	102	93	91.2
(対照)				
発芽不能花粉の授粉のみ	5	99	0	0.0
新鮮花粉の授粉のみ	5	98	91	92.9

い。たとえばコムギの開花後4日を経た約60小花のうち、5小花は受精して、そのうち2個の雌ずいでは柱頭が全体にわたりしおれていた。また人為的に新鮮花粉を授粉した30小花中、授粉後7日の観察で27花の柱頭は全体枯死し、他の3花はともに受精して子房が発育しているにもかかわらず、花粉のついていない頭糸はしおれていなかった。

ii) 初回授粉を未熟柱頭に行ない、後日新鮮花粉を授けた場合

第2表に見られるように、未熟柱頭に一たん授粉ののち、開花期にふたたび授粉することも有効である。第2区の結果は若い柱頭の受粉は結実率悪く、熟度の若い雌ずいほど結実しにくいことを示している。イネ科では一般に未熟柱頭上で花粉の発芽は悪く、柱頭が成熟するにつれて花粉の発芽率が高くなり、花粉管の伸長も良くなる(4)。コムギで受精が可能になるのは各頭糸細胞の頂端が突出した状態になった頃からである。しかし第1区の結果から、未熟雌ずいに授粉しても、これに開花時新鮮花粉を授けることで結実率を高めうることがわかる。ただし第1区の結実率は自然授粉のみの場合より若干低

第2表 未熟柱頭に授粉、開花再授粉の場合の結実

コムギ（品種：西村）

区	供試穂生育期*	小花数	結実数	結実率 %	柱頭のしおれ			
					受精		不受精	
					全体枯凋	受粉部のみ枯凋	全体枯凋	受粉部のみ枯凋
〔1〕 新鮮花粉授粉のち自然授粉	1	28	21	75.0	2	19	7	0
	2	26	23	88.5	4	19	3	0
	3	26	19	73.1	12	7	7	0
〔2〕 新鮮花粉の授粉のみ、第2回授粉なし	1	20	0	0.0	—	—	9	11
	2	21	7	33.3	0	7	0	14
	3	29	11	37.9	0	11	5	13
〔3〕 発芽不能花粉の授粉のみ、第2回授粉なし	1	14	0	0.0	—	—	0	14
	2	22	0	0.0	—	—	1	21
	3	19	0	0.0	—	—	12	7

* 1 < 2 < 3の順に熟度大 説明本文

いように見える。これについては第1区で受精しなかった雌ずいの柱頭も、すべて全体にわたって枯凋していた事実に注目したい。各区の柱頭のしおれ具合を比較する時、不受精雌ずいの柱頭全体が枯死する理由の一つは、水挿培養という悪条件によるとも考えられるが、なお明らかでない。

未熟柱頭の受粉によるしおれを授粉当初から観察すると、そのしおれは少なくとも受粉後5日、すなわちその小花の開花期までは花粉附着部のみに限られ、花粉のついた頭糸が全長にわたってしおれるという状況は見られない。しかも柱頭の若いものほどしおれの進行はおそい。このことから推察すると、不受精雌ずいの柱頭が全体枯死するのは、初回の受粉によるのではなく、他の生理的変調に基づくものと考えられる。未熟雌ずいの柱頭は受粉によってとくに大きな被害をこうむることなく生長を続ける。成

熟柱頭の場合は、前述のように受粉後2～3日で柱頭全体が枯凋するが、これは多分受精後母体からの水養分の供給がすべて、またはほとんど子房に向けられるためであろう。これに対して未熟柱頭では受精後もかなり長期にわたって受粉していない柱頭部分はしおれない。母体からの水養分は、受精後も柱頭成熟に向けてなお柱頭に送られるものと解される。このことが関係しているのか、圃場でも未熟雌ずいに授粉した場合、受精した子房の初期発育は一般に成熟雌ずいのそれにくらべて悪い。

2. 交雑不能の異種花粉の授粉と柱頭のしおれ

Aegilops triuncialis を母植物とし、花粉親としてライムギまたは *Ae. triuncialis* を用いて行なった授粉結果は第3表のようである。

第3表 異種および同種花粉の授粉と柱頭のしおれ

母植物：*Aegilops triuncialis*

花粉親：ライムギおよび *Ae. triuncialis*

区	穂数	小花数	結実数	結実率 %	柱頭のしおれ*							
					受精		不受精					
					+	±	-	=				
1 ライムギ 新鮮花粉授粉	15	119	0	0.0			19	0	100	0		
2 ライムギ2日貯 蔵花粉の授粉	8	70	0	0.0			2	0	68	0		
3 <i>Aegilops</i> 新鮮花粉授粉	6	44	31	70.5	13	4	14	0	0	13	0	
4 <i>Aegilops</i> 自然授粉	28	109	93	85.3	93	0	0	0	15	0	1	0
5 除雄のみ	2	22	0	0.0			0	0	0	22		

* 記号：+ 柱頭全体枯凋， ± 一部しおれを見ず，

- 花粉附着頭糸のみ枯凋， = 全柱頭しおれを見ず

この結果で注目されるのは、*Aegilops* どうしの組合せで自然授粉の場合、受精雌ずいはすべて柱頭が全体に枯凋するのに対し、人為授粉の場合受精雌ずいの柱頭で全体がしおれているのは約42%であ

ることである。柱頭のしおれかたと附着花粉数・柱頭組織に侵入した花粉管の多少などとの間に相関的なものは見いだされず、自然と人為の授粉法の差によるとしか考えられない。人為授粉では得られた発

育中の種実はほとんどすべて自然授粉の場合より貧弱で、また柱頭全体の枯死するものには種実の発育が比較的良好的なものが多い。人為授粉の場合、穂における小花の位置で開花時期が異なるために、未熟柱頭に授粉することが往々あり、本実験でもかなりそのような授粉が行なわれている。これが1のii)に見られるように、結実率を低下させるか、させないまでも子房（種実）の発育をおくらせる原因になっているように思われる。

Aegilops × ライムギの場合は花粉を充分授けたにもかかわらず、発芽不能の花粉の場合も、新鮮花粉の場合も、いずれも受粉柱頭全体がしおれるものはわずかであった。前述のように、ライムギの花粉は *Aegilops* の柱頭上で良く発芽し、花粉管を柱頭に侵入伸長させる。従って花粉の附着や花粉管侵入の如何が柱頭全体のしおれに直接関係するのでないといえる。

以上の諸事実から、受粉後短時日に起こる柱頭全体の枯死の原因を次のように考えることができよう。

1) 花粉が多量柱頭にむらなくつくか、何らかの理由で雌ずい自体が発育を停止する時は、受精・不受精を問わず、柱頭全体が枯死する。

2) しかし普通にはまず受精が起こり、以後子房の発育が急激に進められ、柱頭への水養分供給が減少または停止されることによって、柱頭全体のしおれが惹起される。従って柱頭全体の枯死は、花粉の附着部に始まる頭糸のしおれとは直接関係がない。

3) 多少とも若い雌ずいに授粉された場合、また何らかの理由で受精後の子房の発育が遅延する場合は、柱頭全体の枯死も徐々にしか進行しない。

このように柱頭全体が受粉後枯死するのは、受精後子房がさかんな発育をする場合が普通であるから、未熟柱頭に授粉した時、発芽不良の花粉を授けた時、他種の交雑不能の花粉がさきにかかった時などに、再度授粉することは、しおれていない頭糸に花粉がかかるならば有効である。ただ最初の授粉で、あまりに万遍なく多量の花粉が柱頭につく場合に

は、結局柱頭全体の枯死を招くから、その際は2度目の授粉は無効となろう。

要 約

イネ科の受粉と柱頭全体の枯死との間の関係を検討するべく行なった実験の結果は次のようである。

1. コムギで発芽不能の花粉を充分に柱頭に授け、それより1～5日後に同じ柱頭に新鮮花粉を授けた場合の結実率は、新鮮花粉を授けたのみの場合とくらべて、ほとんど変わらないか、下がってもいちじるしく低下しなかった。

2. コムギの未熟柱頭は、柱頭がある熟度以上に達しないと受精しない。かつ受精する場合も率が低い。しかしこれに開花時再授粉することによって受精率が高まる。

3. 未熟柱頭に授粉した場合、少なくとも開花時までには、しおれは花粉の附着部にのみ起こり、他の部分は健全で生長を進める。

4. 交雑不能の異種花粉を授けた場合 (*Aegilops triuncialis* × ライムギ)、この花粉を受けた柱頭は、自然に同種 (*Ae. triuncialis*) の花粉を受けた柱頭が全体に枯凋する時点で、多くは花粉のついた毛(頭糸)のみが枯死しているにすぎない。これはコムギで発芽不能花粉を授粉した場合にも見られる現象である。

人為授粉においては若い雌ずいの柱頭に授粉することがよくあり、これらは受精しても、少なくとも子房の初期発育が緩慢で、柱頭全体の枯死も遅延する。柱頭全体の枯死は受粉の直接的な影響ではなく、受精後の活発な子房の肥大によるものと考えられる。ただし、何らかの生理的条件下に、受精することなく柱頭全体が枯死する場合もある。

本研究は京都大学農学部応用植物学研究室において行なったものである。交配実験に用いた *Aegilops triuncialis* とライムギの選択と使用について御助言・御厚意を預いた現京都大学農学部附属植物生殖質研究施設田中正武教授に深く謝意を表する。

文 献

- 1) Kato, K. (1953): A phenomenon in the early stage of pollination in *Secale cereale*; the stigma reaction. Mem. Coll. Sci., Univ. Kyoto, Ser. B **20**: 203-206.
- 2) Kato, K. and Watanabe, K. (1957): The stigma reaction II. The presence of the stigma reaction in intra-specific and inter-generic pollinations in the Gramineae. Bot. Mag. Tokyo **70**: 96-101.
- 3) Watanabe, K. (1958): The stigma reaction III. Withering of the stigma by pollination in gramineous plants. Bot. Mag. Tokyo **71**: 138-143.
- 4) ——— (1961): Studies on the germination of grass pollen II Germination capacity of pollen in relation to the maturity of pollen and stigma. Bot. Mag. Tokyo **74**: 131-137.
- 5) 渡辺光太郎(1974): イネ科花粉の発芽における柱頭反応の役割。
京都市政短期大学研究紀要 第13集:26-41.

Summary

In grass plants such as wheat and barley, the stigma bearing numerous hairs wholly withers 2 to 3 days after pollination. Withering, however, begins at the stigma hair cells to which a pollen grain is attached in a few hours after pollination and spreads to the neighbouring cells along the hair. Relation between withering of pollinated stigma hair and the eventual withering of entire stigma was investigated here.

The second pollination being done relatively short days after pollination with ungerminable pollen or after pollination onto immature stigmas is effective. In wheat, the stigma with ungerminable pollen withers only at pollinated stigma hairs and non-pollinated hairs remain turgescient even a week after pollination. The second pollination performed 1 to 5 days after the first pollination with ungerminable pollen gave rise to good fruit-setting and the fructification ratio was almost the same as the case of natural pollination. The immature stigma of wheat becomes capable of fertilization, when the maturity of pistil goes to a certain degree. Such immature stigma, however, continues to grow, and withering of stigma is restricted to pollen-attached portions, at least, until the florets open.

In the case of pollination with *Secale cereale* pollen onto *Aegilops triuncialis* stigma, almost of the stigmas showed withering only at pollen-attached hairs 6 days after pollination, in pollinations both with fresh and ungerminable pollen. All naturally pollinated stigmas of *Ae. triuncialis* withered entirely in the same time, but in artificial pollination only 42% of the fertilized pistils withered in the whole stigma. This fact may be partly elucidated with pollination onto still immature stigmas.

Withering of the whole stigma has no direct relationship with attachment or germination of pollen. In general it is to be said that the entire withering of gramineous stigma is caused by vigorous development in the ovary of fertilized mature pistil.