

(総説)

## 異常花粉 — 懐古録と最新の研究成果 (II) —

藤下 典之\*

〒589-0022 大阪府大阪狭山市西山台 2-18-7

(2001年4月30日 受理)

Abnormal Pollen  
Reminiscences and the Latest Results (II)

Noriyuki FUJISHITA

2-18-7 Nishiyamadai, Osakasayama, Osaka, 589-0022 JAPAN

### III. 要因別にみた異常花粉の出現様相

#### 1. 環境的要因

##### (1) 温度

植物にはそれぞれの種類によって生育適温があるように、成熟分裂期から4分子期、小孢子期を経て成熟花粉に至る過程にも適温がある。その範囲は生育適温より幅が狭く、そこからはみ出した温度に遭遇した花粉形成は、一度つまづくとも適温条件下に戻っても回復できない。植物の他の器官や組織と大きく違うところである。低温障害の典型例が戦前の日本を幾度となくおそった稲作の冷害である。出穂を間近にひかえた穂はらみ期に大陸高気圧の冷気が北にしりぞかず、東北から北海道に居座り、その結果、花粉形成が正常に進行せず不授精を招き白穂になり、収量が激減、食糧不足が政治問題へとつながっていたものである。異常花粉形成の機構(後述)が小孢子を囲むタペト細胞の異常消長にあることが明らかにされ、それが顕微鏡下における耐冷性育種の手法につながり、日本列島から稲の冷害問題は忘れられていった。高温によって花粉退化が起きている代表例はジャガイモである。果実や種子を収穫の対象としない作物であるため、身近なものであるがほとんど関心を持たれていない。暖地ではごく一部の品種がミニトマト大の紫がかった緑色の果実を結ぶが、大部分の品種は花盛りになるが全部落花してしまう。25℃以上の気温が成熟分裂を乱し、発芽力のある花粉形成を妨げるからである。

ビニール、ポリエチレンなどの被覆材料の進歩普及で、スイカ、メロン、トマトなどの果菜類やブドウ、ミカンの果樹では、時期はずれの早出し晩出しをねらっ

た栽培がひろがった。そのために適温条件下の旬の栽培では遭遇しなかったような、高温や低温障害に合っている。それは品質や収量に対する育種が優先され、低温や高温耐性の育種(特に花粉形成に対する)が、なおざりにされてきたことも手伝っている。小型ハウスやトンネルでは、早朝の温度は露地の外気と変わらずたびたび10℃以下になる。熱の放射を防ぐコモかけの除去が遅れると、今度は温度上昇が妨げられる。一方、通風を怠るとトンネルやハウス内は酷暑に近づく。このような条件下では正常な花粉形成はとてもおぼつかない。鳥取や島根のスイカ産地では他所より一日でも早い出荷をねらって早まきすると、雌花が咲いても雄花の葯が裂開せず、受粉不能になる。低温下でも開葯可能な、授粉専用スイカが最近漸く育成されたのが実情である。

果実や種子を収穫目的にしない木本植物や野生の草本植物での、この種の研究はいままでほとんどない。筆者が花粉形成に加齢(age)の影響などないと思っていた木本のチャヤブツバキの、秋口から初冬に咲き出す開花初期の花に、残暑の影響をうけて形成されたと考えられる高率の異常花粉をみつけた(図1, 16)。観察用の指定株を決めておいて10日おきに調べたものである。ナス科草本の本邦に自生するイヌホオズキ仲間の4種は寒さに強く、中部以西の平地では平気で越冬し、冬にも花が咲き、中には3・4年生で地際部分が木化して直径3~4cmのものもある。勿論、暑さにも強いが、波しぶきのかかる港湾でも平気なほど塩類にも強い。しかし、花粉形成は気温の影響を敏感に受け、大阪では1~3月と8月の二時期に、正常花粉率が0~20%にも低下した。しかし気温が人肌に

\* 元大阪府立大学教授

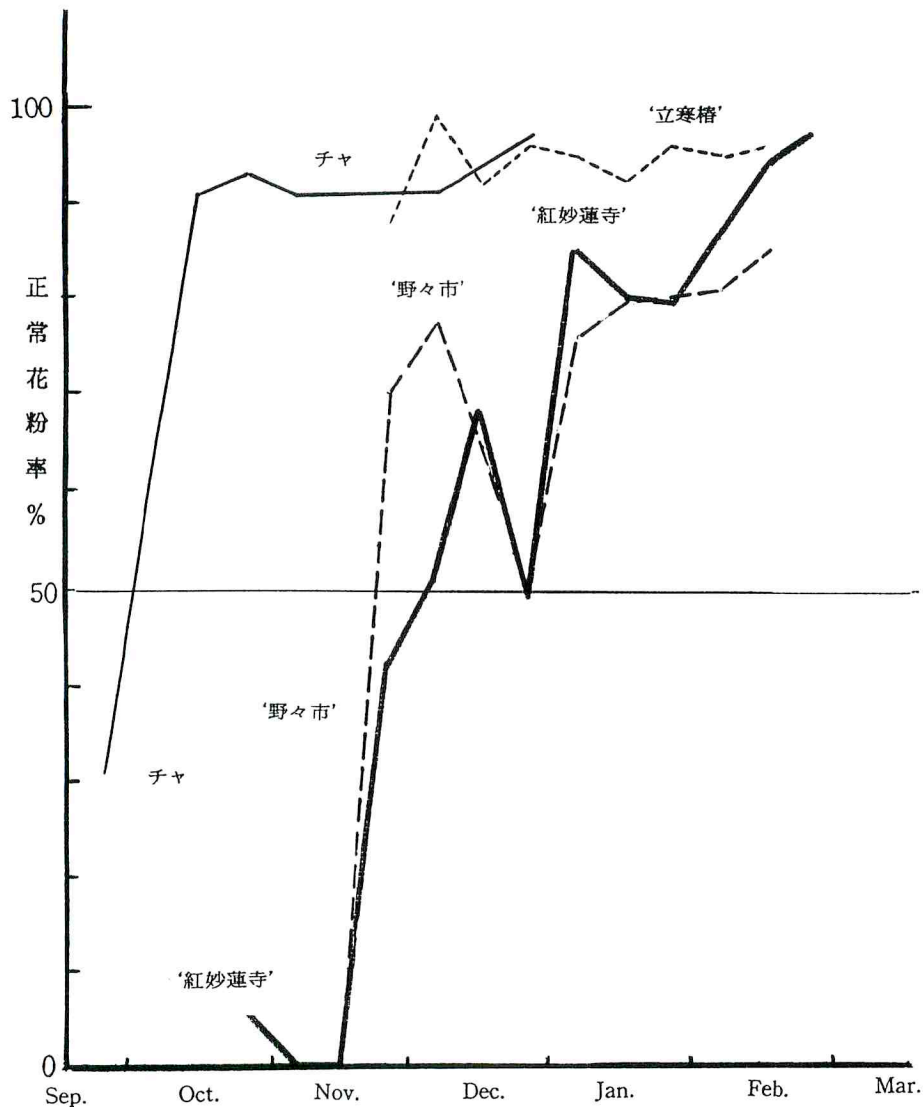


図 16. ツバキ属植物の早咲き品種の開花初期にみられる低い正常花粉率 (1997 ~ 1998)  
2000

心地良い春秋には稔性は90%以上になった(図17, 18)。正常花粉率の低下する夏と冬に、イヌホオズキは本来3発芽孔花粉であるにもかかわらず、4発芽孔花粉が急増した(図18)。この二時期、異常では不均質(部分染色)花粉の増加が目だった(図19)。

ここからはメロン、トマト、ナス、トウガラシ、インゲン、イチゴなどの果菜類の低・高温による花粉退化についての筆者の研究(学位論文)の中から一部を紹介する。詳しくは原典(1970)をお読みいただきたい。

大部分の果菜類は大阪の堺市では、無暖房のガラス室内で厳冬期にも生育・開花を続け、一方、喚気をすれば最夏でも正常に開花する。この生態を利用して、

低温と高温の花形成に及ぼす影響を調べた。果菜の種類や品種によって影響の受ける期間や稔性低下の強弱に差はあったが、トマトでは10月下旬になるといずれも低温の影響を受けて異常花粉が急増し(PL. IV)、12~3月にかけては正常花粉率0%という、遺伝的な雄性不稔性なみの稔性に低下した(図20)。トウガラシでは気温が上昇して4月に入ると異常花粉は急速に減った。その後、夏を迎え、7月下旬から9月半ばにかけて、再び高温による異常花粉が増え正常花粉率は50%を前後した(図21)。正常花粉率の季節変動は野外でのイヌホオズキ仲間のそれと相似していた。トマトを初冬に無加温のガラス室から温度調節可能な20°Cの生育箱に移すと、冬季で日射量が弱いにもか

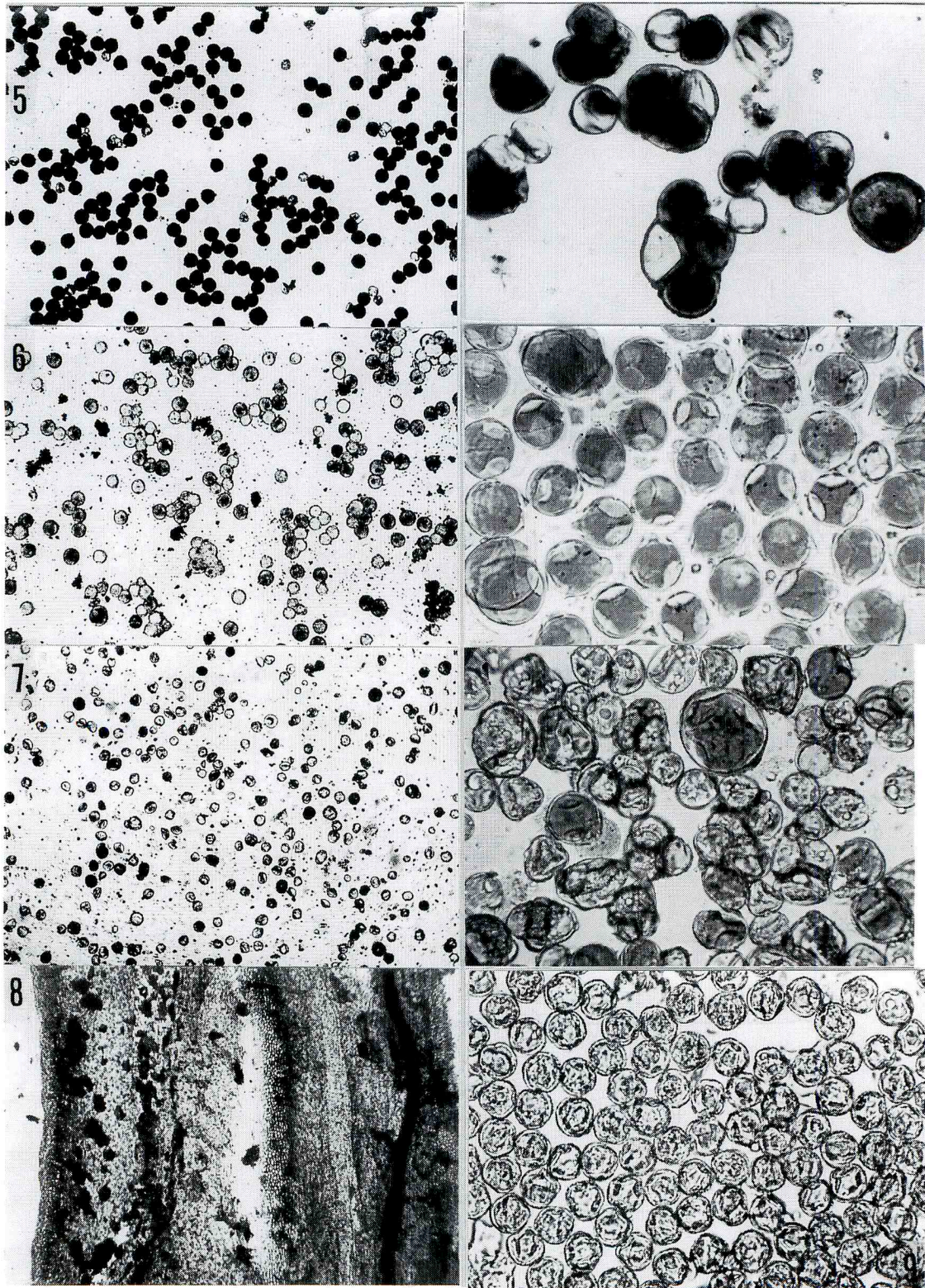


Plate IV. 高温低温遭遇による果菜類の異常花粉

左列：高温の影響の程度と花粉の様相，正常（上）から壊死（下）

右列：低温によるナス（4集粒），トウガラシ（不均質，巨大，空虚，4集粒），

イチゴ（空虚） 1970

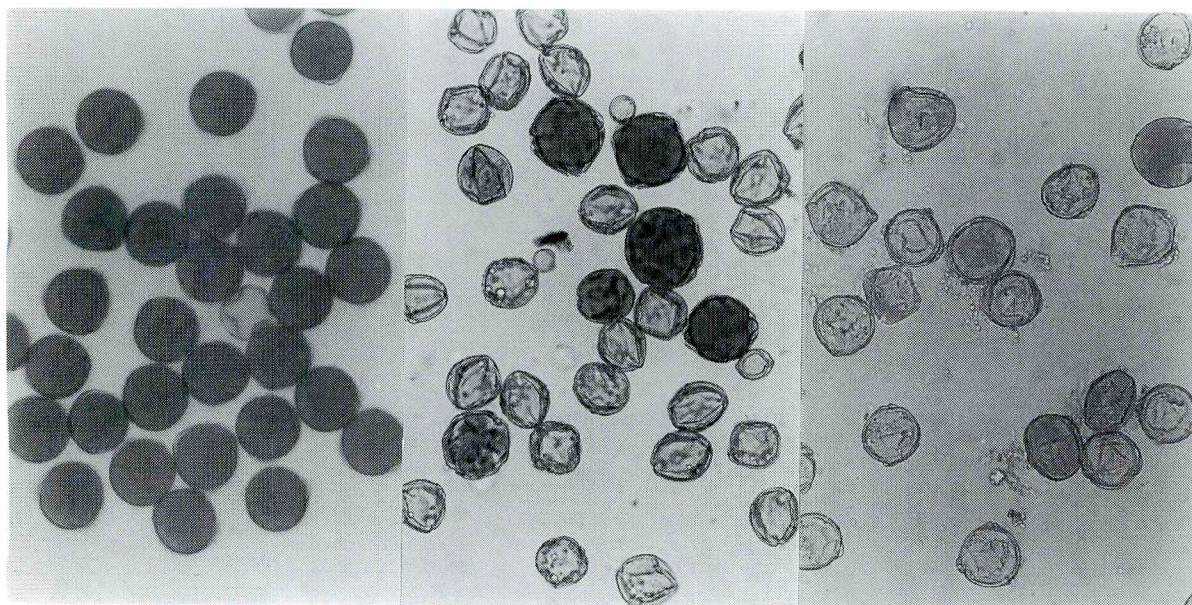


図 17. イヌホオズキの季節（低温）による異常花粉

左より 10月中旬, 12月下旬, 2月初旬開花（大阪狭山市） 1996

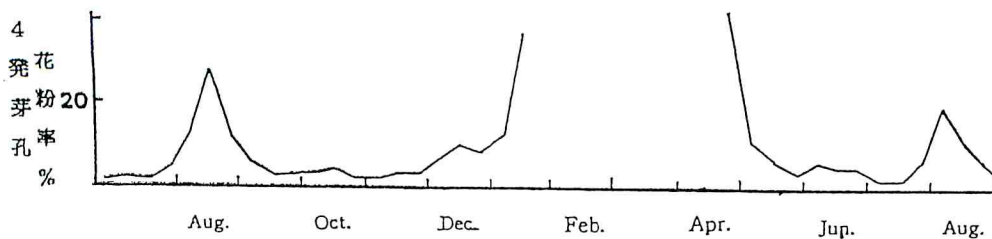
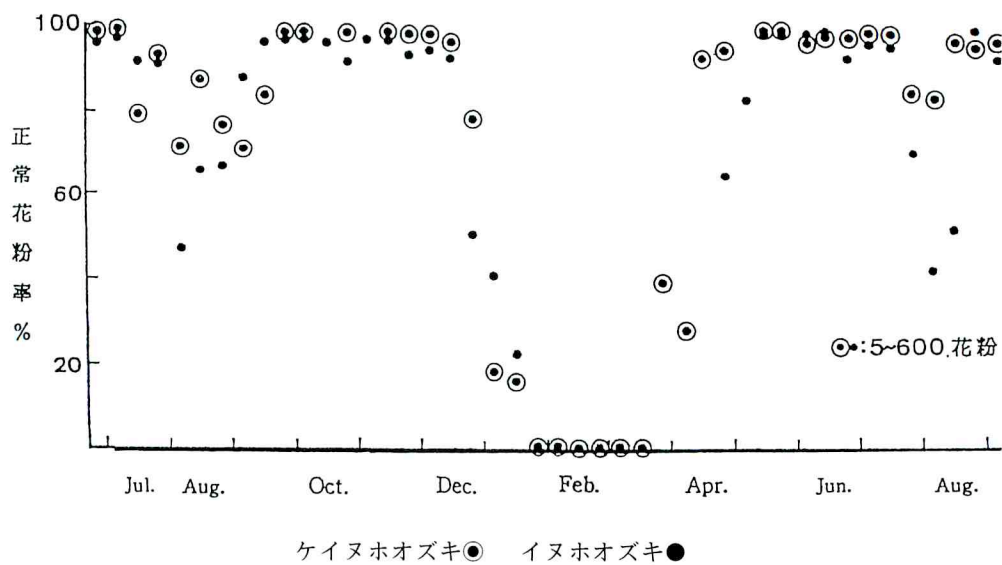


図 18. イヌホオズキの正常花粉率と4発芽花粉出現率の季節的変動（1995～1996）

1996

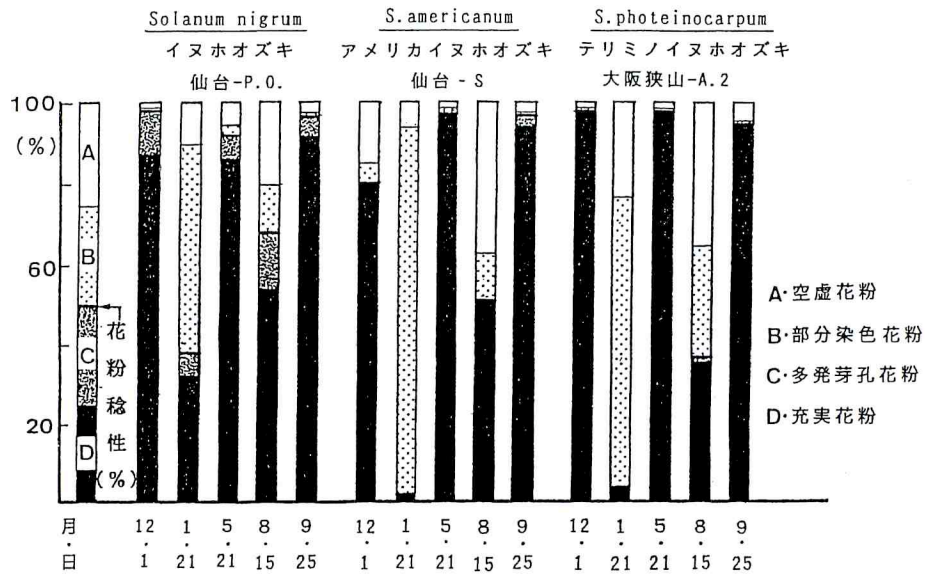


図 19. イヌホオズキ節植物の種別にみた開花期と異常花粉の出現様相 (1993 ~ 1994)

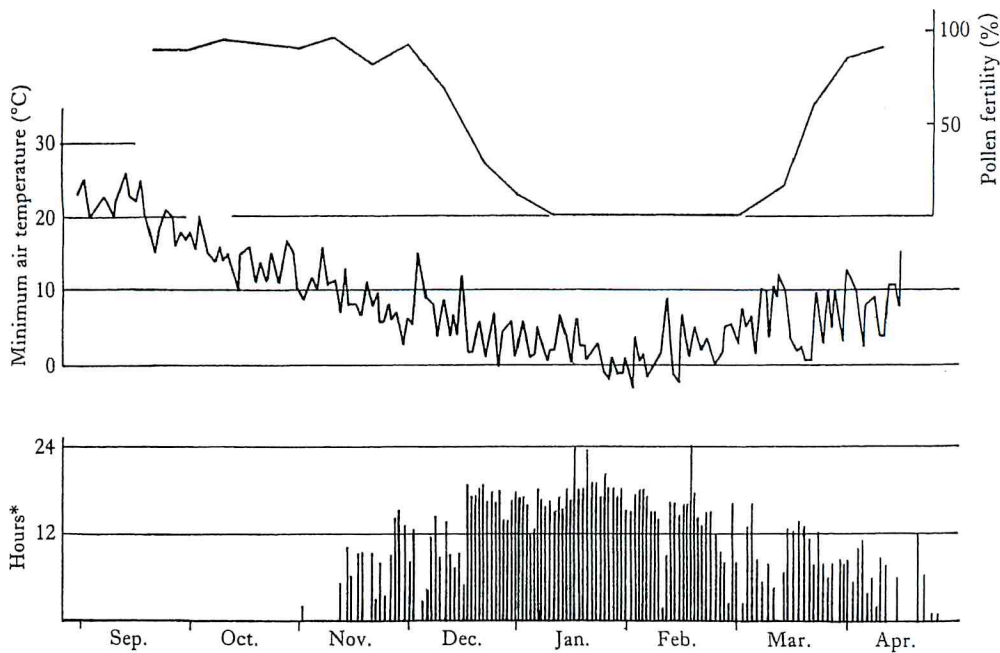


図 20. Relation between the pollen fertility and temperature in tomato grown in unheated glasshouse during winter season. (1959 - 1960)

\* Daily change in the length of below 10°C. 1970

かわらず、正常花粉率は10%台から、半月後には60%に、40日以降には適温下の稔性に完全に復帰した。一方、正常に生育開花中の鉢植えを38°Cの生育箱に一昼夜移した後、外に出すと、処理後5~15日の期間中、異常花粉が激増し、その後は急速に稔性は

回復した。異常花粉率の高い花は落下するか、種子なし(単為結果)に近い小型の奇形果になった。温度ストレスの影響の受け方が、同一種類の果菜でも、品種によって違っており、育種への期待がもたれた。

低温や高温による異常花粉には、影響の弱かった花

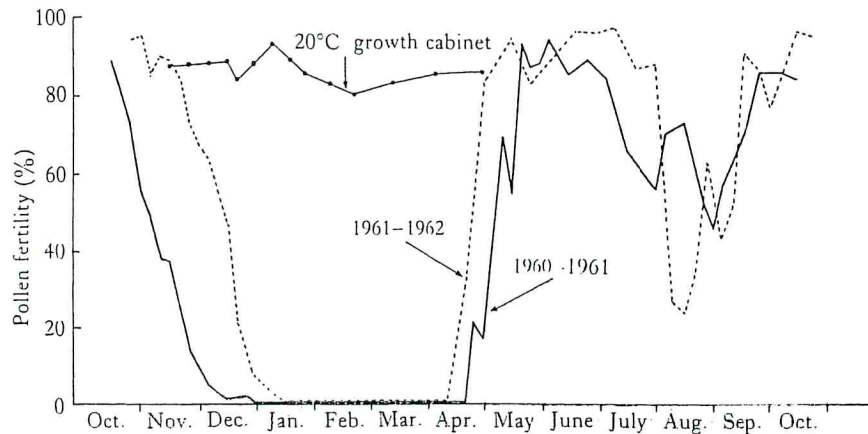


図 21. Seasonal variation of the pollen fertility in green pepper grown in unheated glasshouse. (1960 ~ 1962) 1970

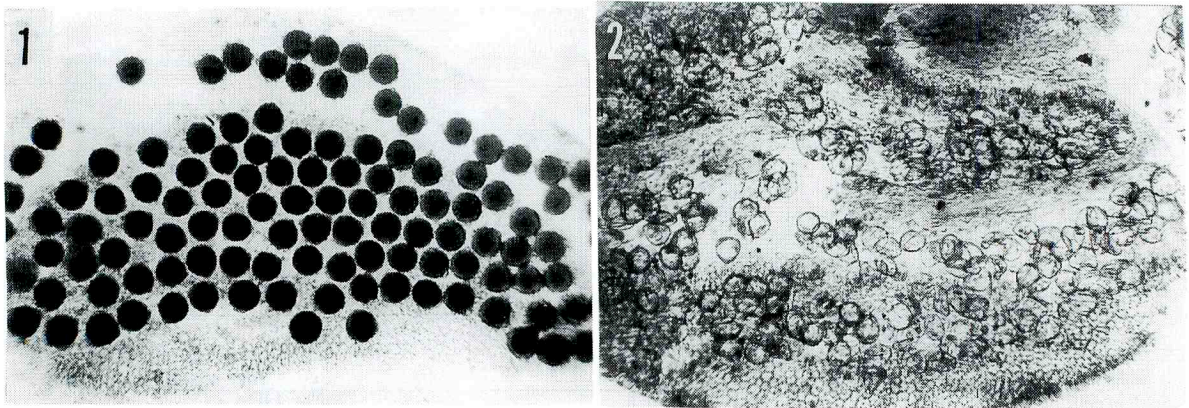


図 22. 高温処理によるインゲンの空虚花粉 (右) 左は正常 1970

(時期)では不均質花粉が目立ち、影響を強く受けた花(時期)ではほとんどが空虚花粉となり(図 22, 23), さらに障害の著しい花では薬胞内に小胞子の壊死様組織片しか認められなくなっていた(PL. IV, 図 23). 同程度の温度ストレスに対しても, 植物の種類により異常花粉の種類が違い, 同じナス科でもトマトでは空虚が, トウガラシでは不均質が出易く, ナスでは低温で4集粒花粉や成熟分裂の乱れに起因する大きさ不揃いの花粉が目についた. 稔性低下の進むに従って不均質染色花粉→空虚花粉→壊死様小胞子への推移がみられ, 稔性回復は逆の方向に移っていった(PL. IV).

処理による異常花粉の増減の推移から, 温度ストレスの影響を受け易いのは, 開花前15日を中心とした10~18日前の蕾, 成熟分裂に続く小胞子形成の初期の蕾と推察できた. その時期より若い蕾や花粉完成期の蕾への影響は案外少なかった(花粉の発芽能力への

影響については不明である).

#### (2) 光

日長条件が花芽の形成やその後の発育に合わないため催花に至らぬ例は極めて多いが, それが花粉形成に支障を来たしたという研究はほとんどない. しかし, 光量不足による花粉の稔性低下は, 光合成機能の低下→炭水化物不足の過程で起こる. この現象は果菜類の光線の弱い春先の育苗温床や冬期の温室栽培でみかける. 今日のように光線の質(波長)や量を変えられる多種多様な被覆資材が出まわっていなかった1960年代に, 再現性のある研究結果を求めての条件設定は至難であった. そこで, 処理方法としては, 開花中のトマト, トウガラシの鉢植えの株を, 適温に保たれた暗室に3, 6, 9日間入れる連日遮光処理で, 搬入前後の異常花粉の出現様相を調べた.

トマトでは処理日数の長短にかかわらず, 6日目から一斉に不均質染色と空虚花粉が増え, 11日目には

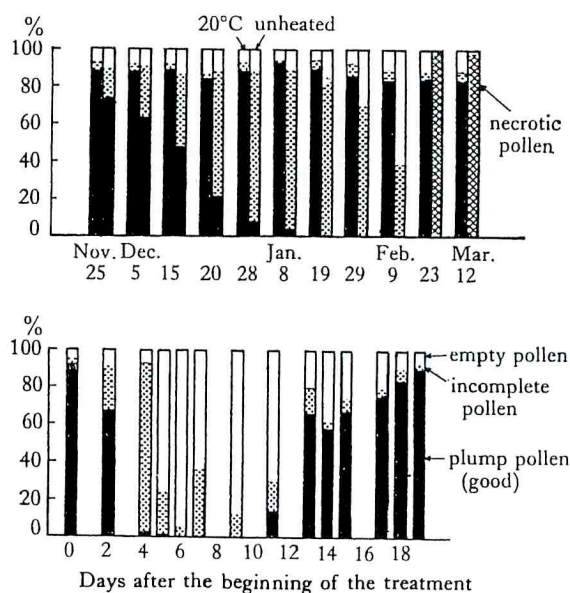


図 23. Frequency of degenerated pollen grains caused by low temperature in green pepper grown in unheated glasshouse during winter season. (upper)  
Frequency of degenerated pollen grains caused by high temperature treatment (38°C, 24 hrs) in tomato. (lower) (1961 ~ 1962) 1970

空虚花粉のみ (図 24) となった。その出現期間の長短は処理日数の長さに対応し、夫々 6, 9, 15 日間続き、処理 3, 6 日間のものは 20 日目以降、正常花粉が急速に増え、25 日目以降は完全に処理前の正常な稔性に復帰した。9 日間処理のものは稔性の低い期間が長く続き、その回復も緩慢で、処理後 40 日目に漸く正常に戻った。

温度の影響は一定の発育段階にある花粉母細胞や小胞子に直接的に作用するのに対し、光の影響は栄養器官を通して間接的に作用する。成熟分裂の乱れに由来する巨大や小粒花粉が温度処理では常に認められたのに対し、暗黒処理では全く出現しなかった。処理による生理的变化は暫時体内に残ることもあって、回復もゆっくりであった。敏感に影響を受けるトマトでも根を切捨てて水挿し状態で処理するとほとんど影響が出なかった。3 倍体のヒガンバナは授粉しても子房は肥大しないが、授粉後に開花中の花柄を地際から切りとり、水挿ししておくとし子房がふくらむ。その子房から未熟胚珠をとり出して培養すると、次世代が得られる。地下部の切捨てによる結実助長効果も見逃せない。

### (3) 薬 品

① 除雄剤：異常花粉は不利益なものばかりでなく、逆に人為的にその形成を誘導しようという試みもある。収穫時の労働力のより効率良い配分 (節約) をねらったの、開花初期や末期の花の間引落花 (ワタ)、 $F_1$  の採種効率化をねらったの遺伝しない一代限りの速成の

雄性不稔の誘導などである。これに使われる薬品に聞こえは良くないが除雄剤 (殺精剤) FW 450 がある。ネギ、ダイコン、ナス、トウガラシ、トマトに FW 450 の 0.2, 0.4, 0.8% 水溶液を葉面散布し、処理日から 45 日後までの間、異常花粉の出場様相を調べた。ナス科の 3 種の果菜は 0.8% 1 回処理で茎葉には全く薬害が出ずに稔性がよく低下し、トマトで処理効果が顕著に現われ、処理の 7 日後から 32 日目までの 25 日間、遺伝的雄性不稔個体同様に正常花粉率 0% の日が続く、その後回復していった (図 25, 26)。濃度が高いほど、処理回数 (1・2・3・5 回) が多いほど、効果の持続期間が長かった。処理効果の大きかったトマトでは空虚花粉が大部分を占め、他の植物では不均質染色花粉が出易かったが、巨大や小粒花粉は除雄剤処理では暗黒処理同様に全く認められず、成熟分裂そのものの進行は妨げていないらしい。

② 殺菌剤 (農薬)：本総説でとりあげる異常花粉は、いずれもが成熟分裂の前後から花粉完成期までの段階で生じた異常によって形成されたものである。しかし、殺菌剤によるものは完成された正常花粉が、柱頭上や花柱に続く花粉管誘導組織の中での、発芽や花粉管の伸長が阻害される例である。農薬を浴びた花粉の機能を明らかにしようとして、温室のネットメロンで、開花当朝の 9 ~ 10 時の間に授粉し、その直後と 3 時間後に殺菌剤ポリオキシンを花に向けて散布 (噴霧) した。授粉後 8 時間目に花をパラフィン切片にし

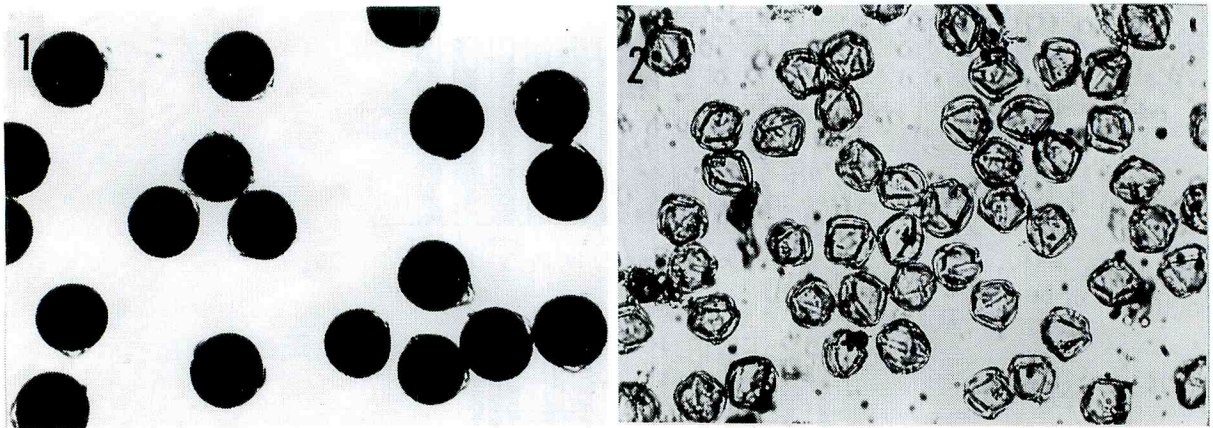


図 24. 連続 3 日間の遮光処理によるトマトの空虚花粉 (右) 左は正常 1970

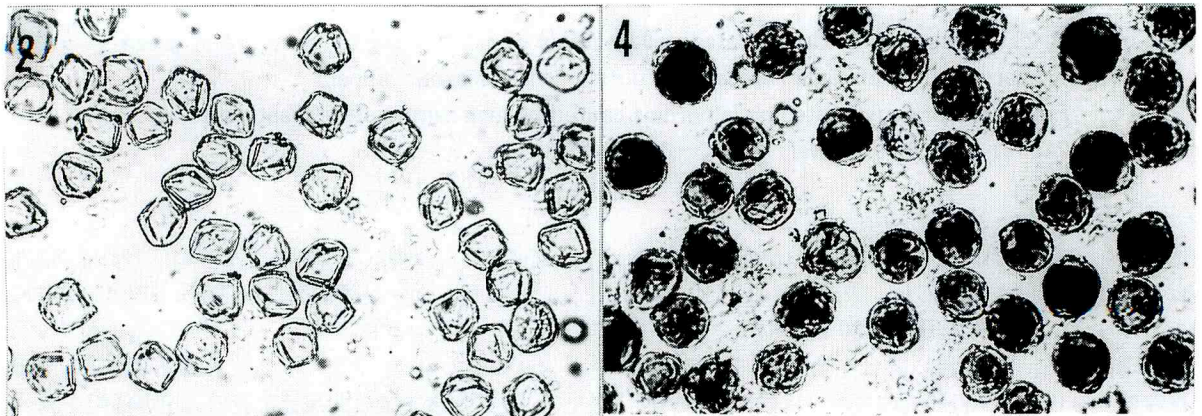


図 25. 除雄剤処理による空虚花粉 (左, トマト) と不均質染色花粉 (右, トウガラシ) 1970

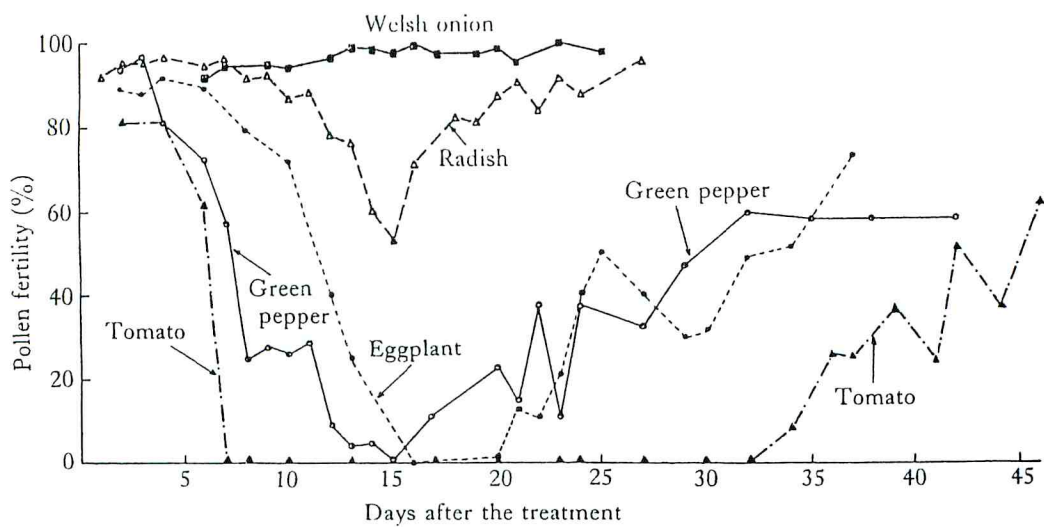


図 26. Effect of gametocide (FW 450, 0.8%) treatment on the pollen fertility in vegetable crops. (1964) 1970



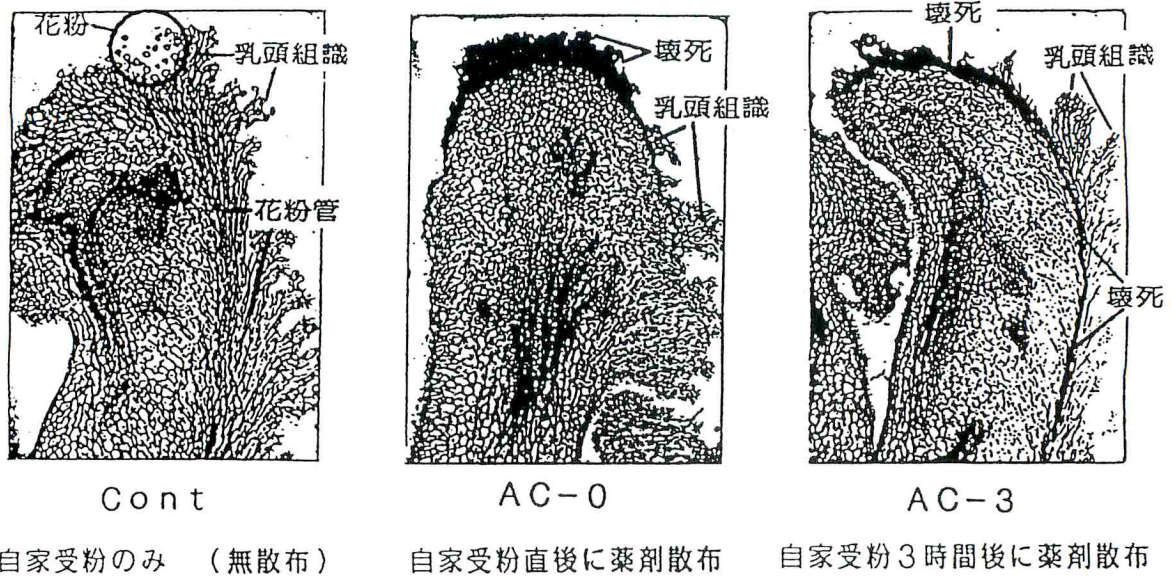


図 27. 授粉後の殺菌剤散布によるメロンの柱頭及び花柱内での花粉の壊死 1986

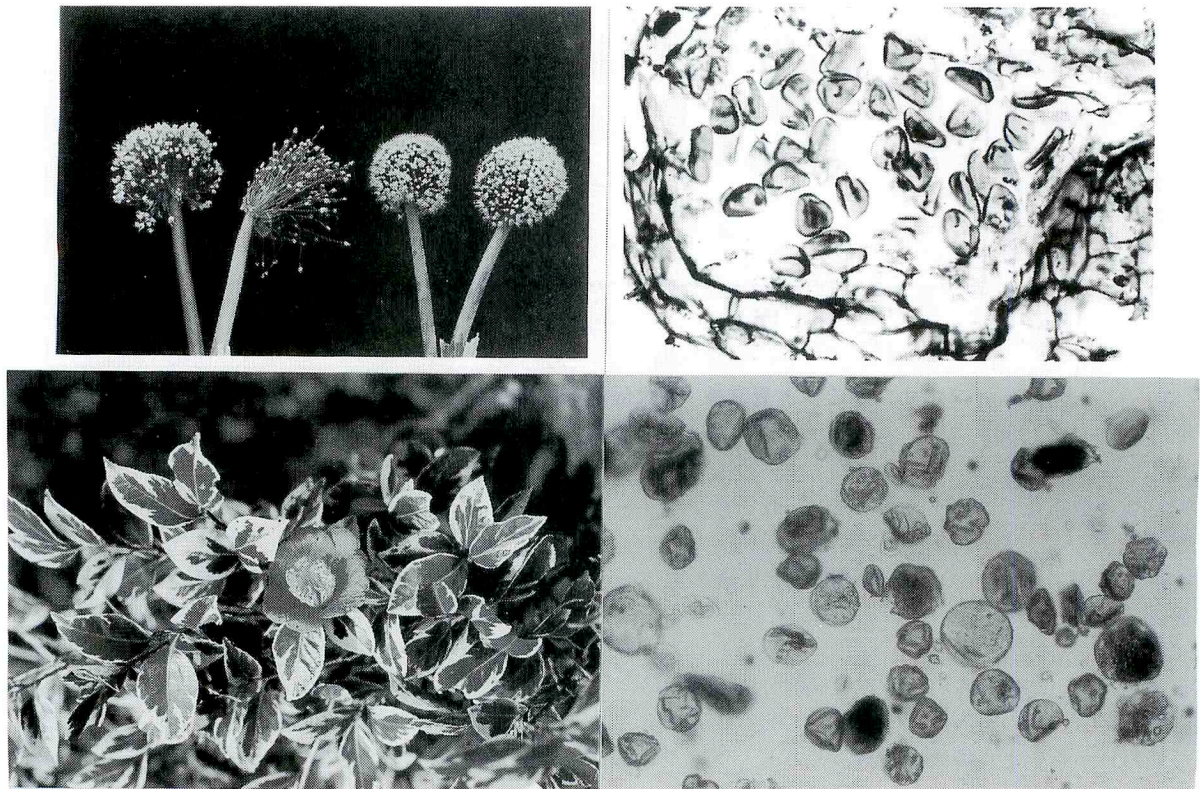


図 28. 罹病・保毒によるタマネギ '泉州中高' と斑入り葉ツバキ '唐弁天' の異常花粉 2000

て、花粉の状態を観察するとともに、残した花を成熟するまで待って、結果率、果実当たりの種子数、品質を調べた。無散布花では授粉の8時間後には、花粉管

が柱頭内に伸入し、早いものではその先端が子房内の胎座腔にまで達していた。一方、授粉直後の散布花では、花粉と柱頭表層の乳頭組織が壊死していた。授粉

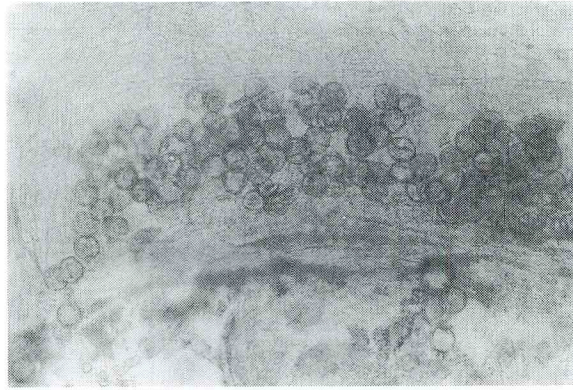


図 29. 駐車場（排気ガス？）で見つけた不稔イヌホオズキの葯の中の空虚花粉 1997

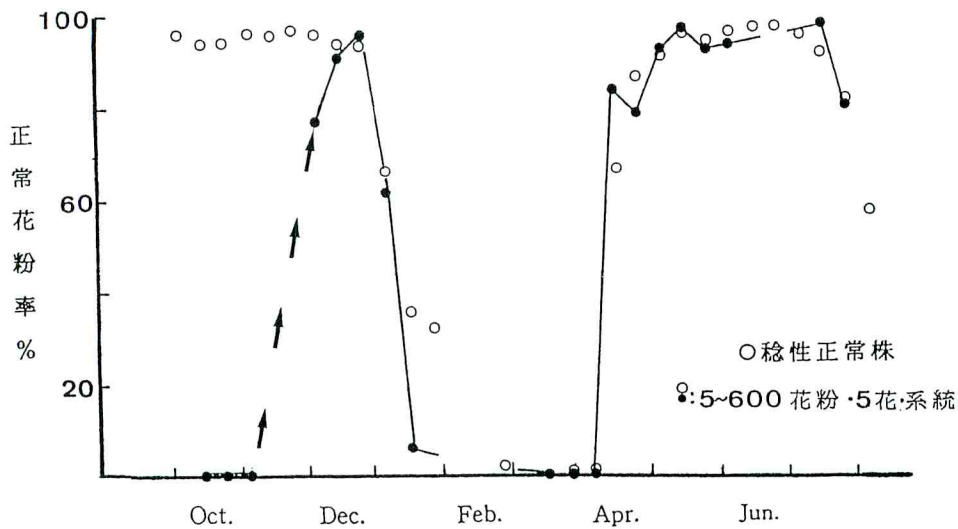


図 30. イヌホオズキの稔性異常株・（大阪府庁内駐車場）の転地による稔性回復（1994～1995） 1997

3 時間後の散布花では、柱頭と花柱内の花粉管が通った誘導組織の部分に薬剤浸透による壊死が認められ（図 27）、葉散が授粉後の花粉に及ぼす悪影響の実体が確認できた。

#### （4）罹 病

日本では古い時代からいろいろな植物で斑入りが珍重されている。この斑入りには大別して突然変異による枝変わりから生まれ後代に伝わるものと、ウィルスの罹病や微量要素欠乏などにより発現しているものがある。勿論、ウィルス罹病個体でも斑入りの出ないものも多い。一度ウィルスにかかると稔性が極端におちる植物も多いので、愛好家の多いツバキの斑入り品種について調べた。斑入り葉のツバキ 30 とサザンカ 2 の各品種の開花最盛期の花粉を観察した。雄蕊が弁化していた 6 品種を除いて、異常花粉率 51% 以上の

ものがツバキで 8 品種、その内の 3 品種とサザンカは空虚花粉がほとんどで雄性不稔に近かった（図 28）。サザンカの‘七福神’では葯胞内に空虚の小胞子のみが塊まった状態で存在していた。ツバキではウィルスそのものの同定が厄介で研究が進展していないため、異常花粉率と罹病・保毒との関係は断言できない。しかし、調査した斑入り葉品種はいずれも倍数性、異数性、雑種性には関係のないものばかりであったので、ツバキ中間の斑入り葉品種にみられた高異常花粉率の原因はウィルスの罹病とみてよいだろう。植痛みや微量元素欠乏で葉に斑入りに似た黄化現象を示した株や枝の花には、花粉の稔性異常は認められなかった。

タマネギに花球（ネギボウズ）内の各小花の花柄が異常に長く伸びだす‘Aster Yellows’と呼ばれる病気（virus）がある。この小花内の葯は発育が悪く裂

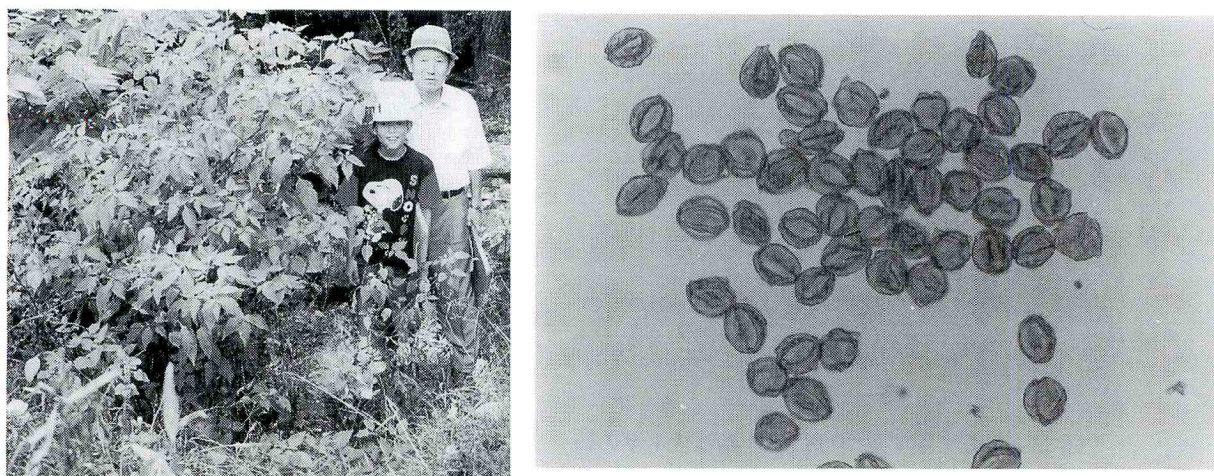


図 31. レジャーランドでみつけた3年生の雄性不稔性テリミノイヌホオズキの空虚花粉  
1996

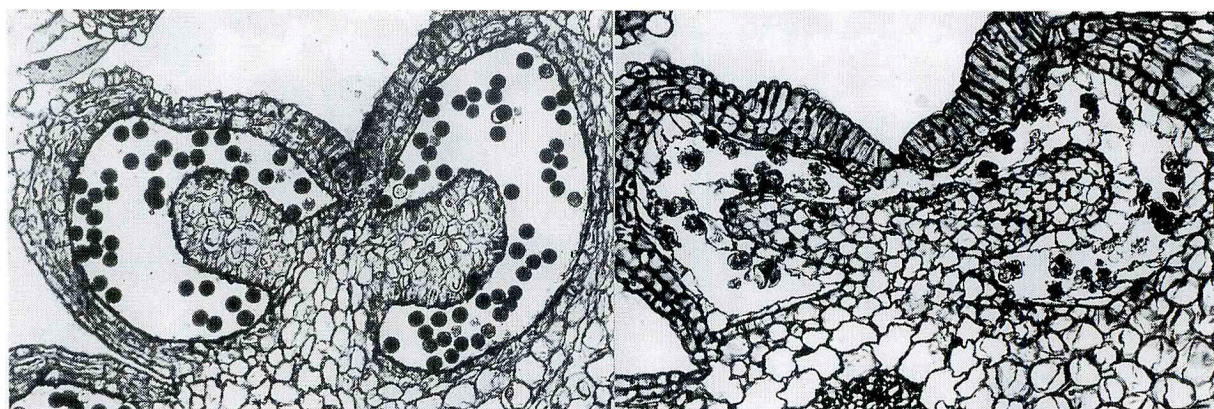


図 32. 大矢野島(熊本県)で見つけた雄性不稔性雑草トマトの葯  
空虚花粉とタペート細胞壁の跡形(右)左は正常株 1978

開しない。切片を作って葯胞内を観察すると萎縮した空虚花粉のみ(図 28)が認められる。

#### (5) 排気ガス(駐車場)

ナス科の野生植物イヌホオズキが、環境ストレスに対し茎葉は極めて強いが、花粉は影響を敏感に受けることを前述した(Ⅲ-1-(1))。北海道から九州に至る各地から、イヌホオズキを採集して個体ごとに花粉を観察したところ、遺伝的な雄性不稔性とみられるものから、高温や低温以外の環境ストレスによる一過性の低稔性個体が各所で確認された。大阪市中央区の行政区域の建物間にあつた、風とおしがよくないうえに自動車の出入りや空フカシの多い駐車場で、花が咲いているにもかかわらず果実が全くついていない個体を見つけた。挿木繁殖用に花つきの枝を持ち帰り、花

粉を観察すると予想通り空虚花粉ばかりで正常花粉率は0%であつた(図 29)。挿木後1・2週間で容易に発根したので、鉢植えにして府下ではまだ田畑や丘陵の残っている狭山ニュータウンの自宅のベランダで育てた。次々に咲き続ける花の花粉を観察を続けたところ、50日目に正常花粉率は78%に、さらにその10日後に92%、以降98%の状態に完全に回復した(図 30)。自動車の排気ガスの漂う(多分)街のどまん中から、まだ自然の残る郊外の住宅地への転地療養で、イヌホオズキの環境ストレスによる一過性の異常花粉形成病は完治したもののみた。

#### 2. 遺伝的要因

##### (1) 雄性不稔性

雌蕊(卵)側の受精機能は正常であるが、雄蕊(花

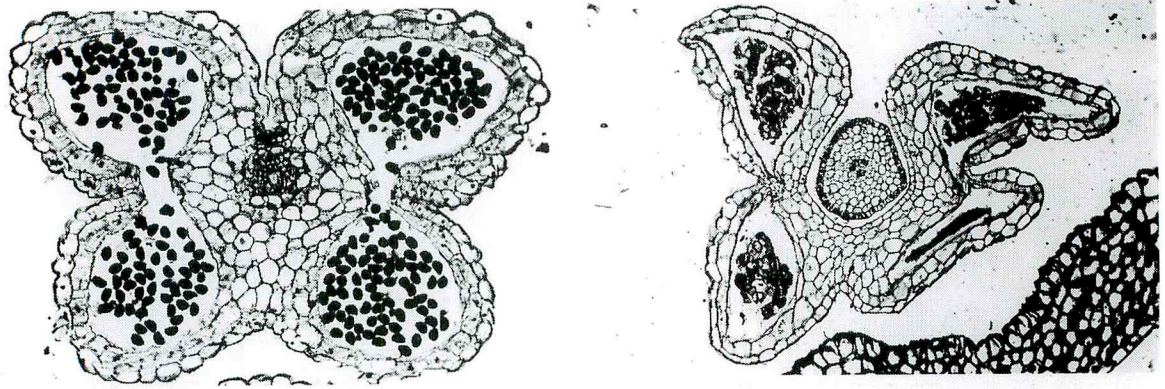


図 33. 自家菜園で見つけた雄性不稔性ネギの葯  
花粉とタペート細胞の壊死様組織(右) 左は正常株 1964

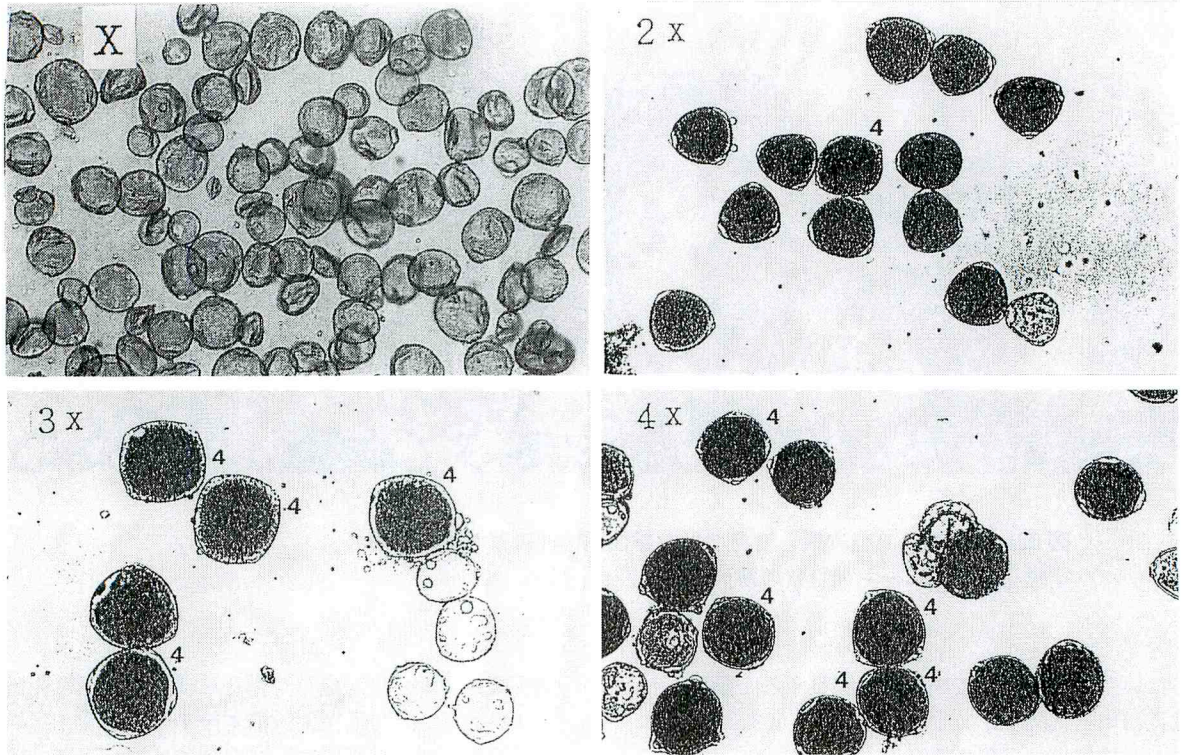


図 34. メロンの倍数性と花粉の特徴

半数体  $x$ : 大小の空虚花粉のみ, 2倍体 ( $2x$ ): 3発芽孔, 内容充実, 大きさ整一,  
3倍体 ( $3x$ ): 4発芽孔, 巨大, 空虚, 4倍体 ( $4x$ ): 4発芽孔, 大型  
〔半数体は株式会社萩原農場バイテク研, その他は府立大で育成〕 2000

粉)側の機能が無く自家授精できない性質を言う。この性質は栽培植物の育種 ( $F_1$ 採種)では神経と労力の必要な除雄操作が全く不要で、特に花器の小さい植物や果実当たりの採種数の少ない作物では、自家不和合性の利用と共に重宝にされている。近年、スギ花粉

症の抜本的対処法として、無花粉スギの研究が進められているが、これも雄性不稔性の新たな利用面と言えよう(Ⅲ編で後述)。自然発生や放射線照射などによる突然変異、あるいは連続戻し交雑による核置換などで得られ後代に伝わる。雄性不稔性の中には、葯自体

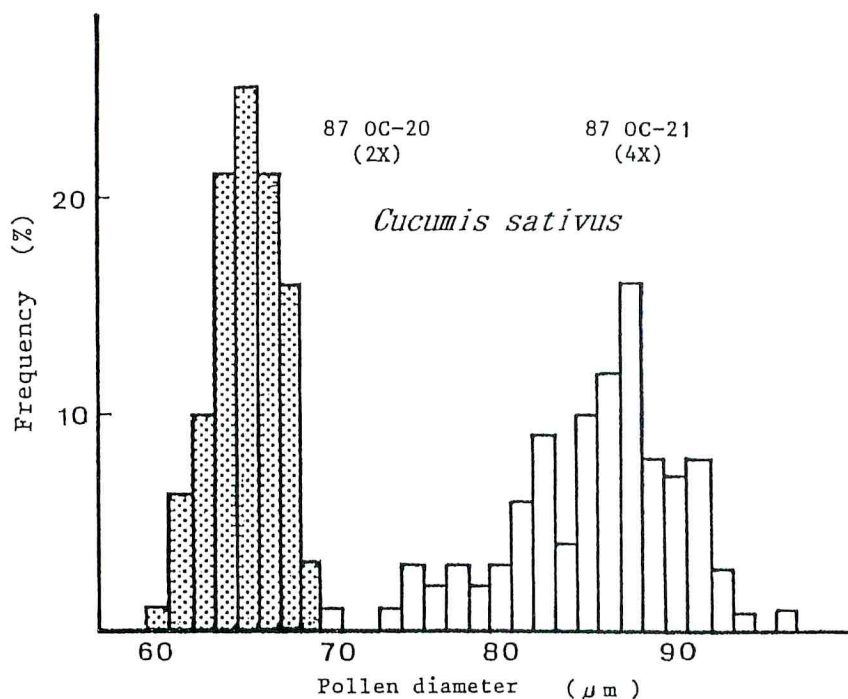


図 35. Frequency distribution of diameter of three pores pollens of diploid (87 OC-20) and tetraploid (87 OC-21) plant. Averages of pollen diameter were 66 and 85 $\mu$ m respectively. 1990

が形成されないもの、花粉に異常がないにもかかわらず開葯しないものなども含まれるが、ここでは言及しないで、正常花粉の形成不能な性質を持つ植物に限って述べる。

筆者が扱った植物にはダイコン、キャベツ、トマト、トウガラシ、タマネギ、ネギなどの栽培植物と、イヌホオズキ、テリミノイヌホオズキ、雑草トマトがある。これらの内、ネギは公営鉄筋住宅の窓下の菜園に植えた数本の薬味用の中から、イヌホオズキ仲間は加西市(兵庫)のレジャーランドの屋外遊戯施設の側(図31)と貝塚市(大阪)の住宅街の側溝から、雑草トマト(*Lycopersicon ceraciforme*, ビー玉大10g前後、子室1の小果)は大矢野島(熊本)の段々畑からみつけたものである。この種の突然変異(劣性、細胞質関与)が自然界では予想を上まわる頻度で起き、花粉のおかしい(異常花粉)植物が身近なところに生えているようだ。筆者の扱った材料を始めとして多くの雄性不稔植物では、花粉母細胞や未熟花粉をとりかこむタペート細胞の異常消長が正常な花粉形成を阻害している〔タペート細胞:各種染色液で他の組織より染まり易く、多核の場合が多く、花粉の形成に伴走するかのような消長経過をみせる。タペートの異常消長:欠失、肥大、増殖、消化遅れなど〕。その結果、開花しても葯自体の発育が悪く小型で裂開が弱く、花粉はほとん

どの場合、外に出ない。パラフィン切片(厚さ15 $\mu$ m)にして葯の葯胞内をみるか、ピンセットで葯の内容をスライドガラス上に押し出してみると、四分孢子解離後の小孢子や、発芽孔ができたばかりの内容空虚な未熟花粉が確認できる(図32)。葯の発育段階が進むと、崩壊したタペート細胞と退化花粉とが一緒になって壊死様組織として、葯胞内に残っている例が多い(図33)。

#### (2) 倍数性、半数性

倍数性(体)は体細胞の染色体数とその種固有の基本染色体数の倍数になっていることを、半数性(体)は体細胞が基本染色体数と同数になっていることを言う。メロンで例示すると基本染色体数が12であるから、体細胞で半数体は12、2倍体は24、3・4倍体はそれぞれ36、48となる。栽培種、野生植物にかかわらず同属内の種によって、あるいは種内の変種、系統、品種によって倍数性の違う場合がいくらかもある。この倍数性は同質と異質倍数性に大別され、前者は各個体の染色体組(ゲノム)がコルヒチンなどの染色体倍加剤や人為または自然(環境ストレス)の種々の処理・刺激によって、そのままそっくり倍加したものである。後者の異質倍数性は基本となるゲノムそのものが違う種間・属間交雑によって生じたものである。以下には前者の同質倍数性について述べ、後者は(4)の雑種性の項で触れる。2・4・6の偶数倍数体でも

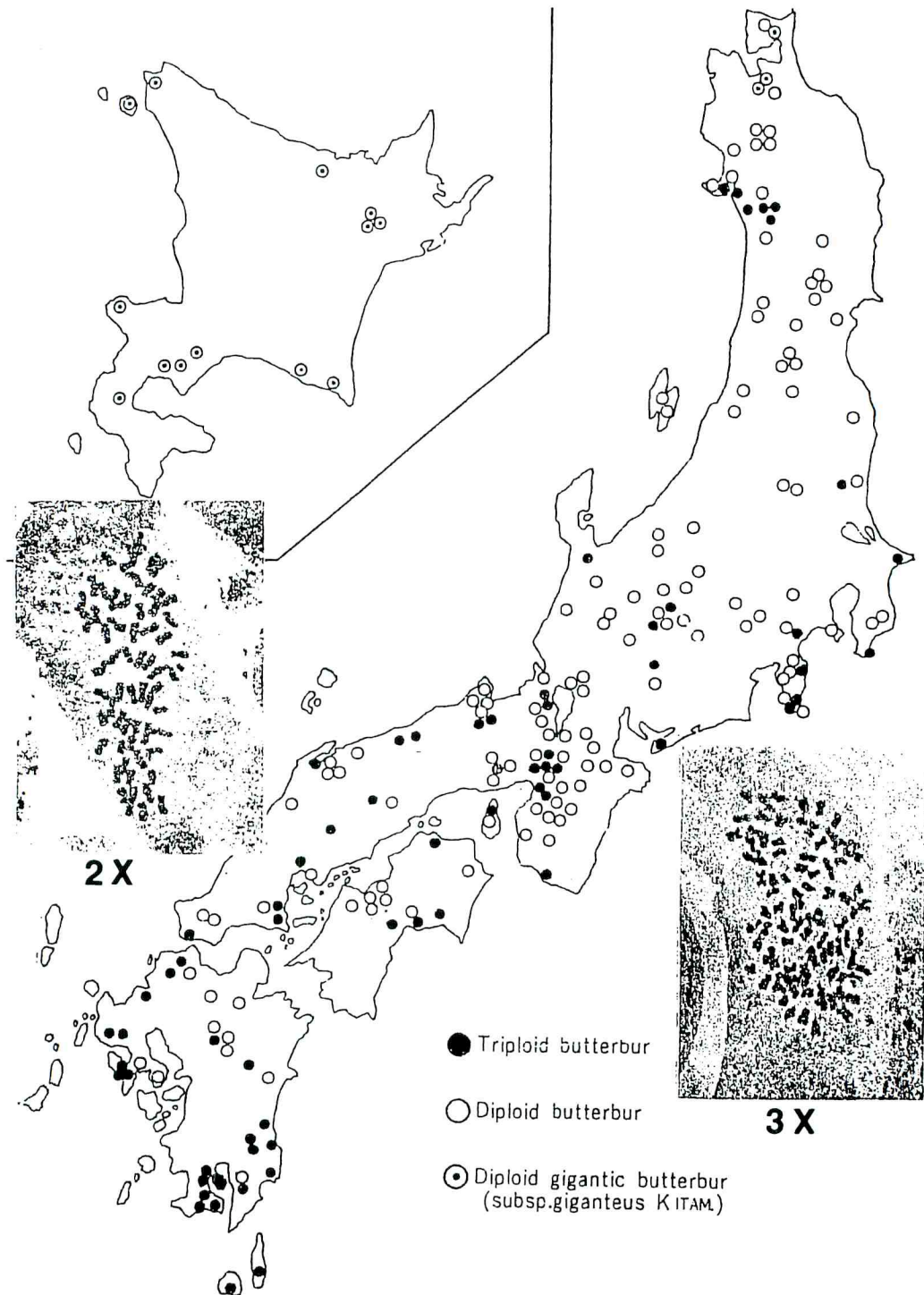


図 36. Map of the distribution of diploid and triploid wild butterburs in Japan. 1962

誕生（育成）まもない初期世代では、異常花粉が低率で形成されるがやがて稔性は安定する。3・5・7の奇数倍数体では異常花粉が常時、高頻度に形成され、雌蕊（卵）側の稔性も低いので自殖種子は極めて得にくい。たねなしスイカの3倍体が良い例である。

染色体の倍加に伴って植物各器官の大きさ（収量）、早晚性（生育・収穫）、品質（含有成分の質量）、病虫害抵抗性、種子粒数（種なし）などに有意な変化が期待できる。また、本来交雑不和合を示していた組合せの種間交雑を可能にしたり、高倍数性個体を花粉親に

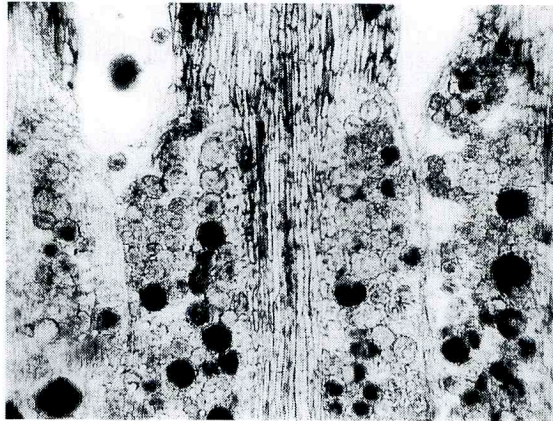


図 37. 3 倍性野生フキの葯の内容, 大きさ, 充実程度が多様な異常花粉 1962

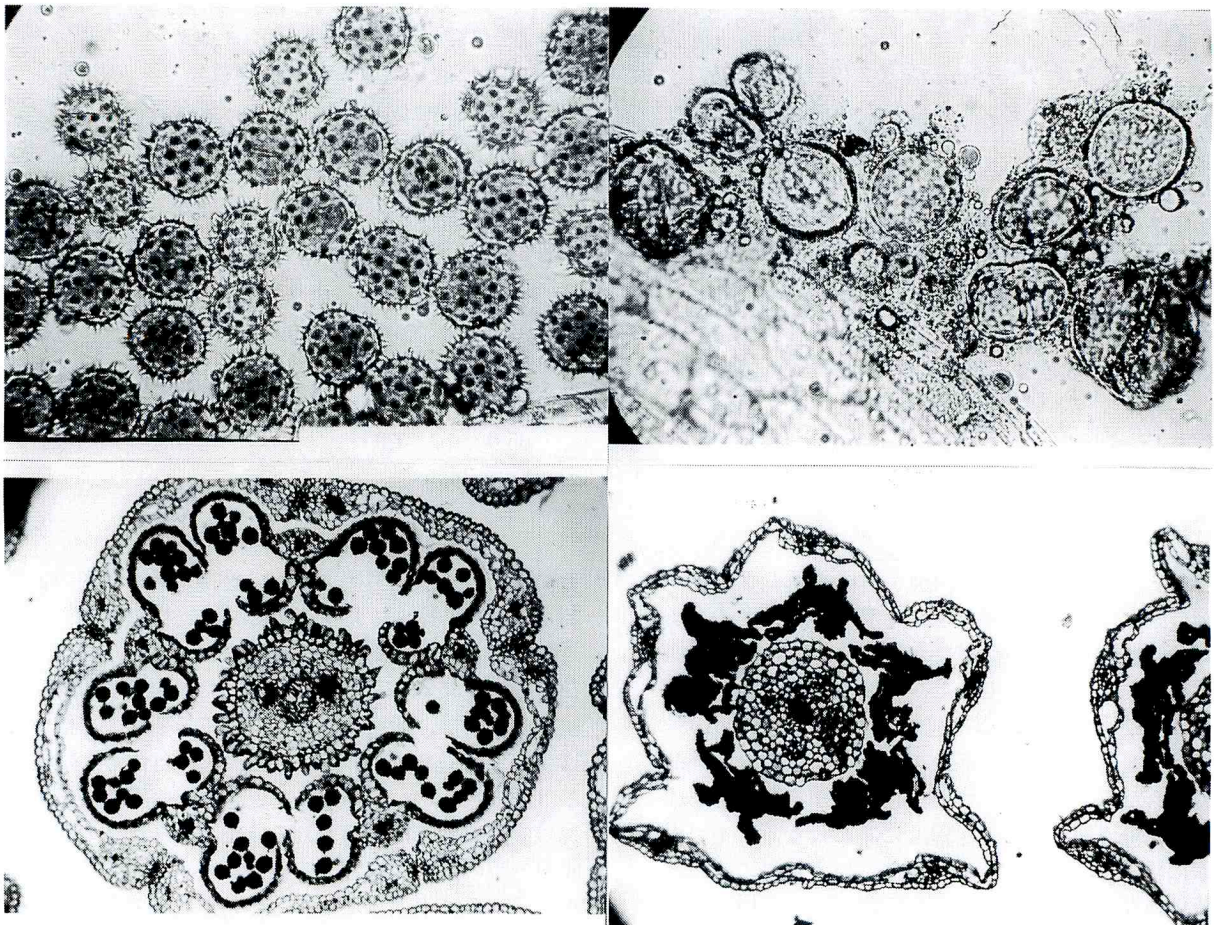


図 38. 2 倍性 (左側) と 3 倍性野生フキ (右側) の花粉と葯  
3 倍体の中には開花時に葯全体が壊死様組織化したものがある 1962

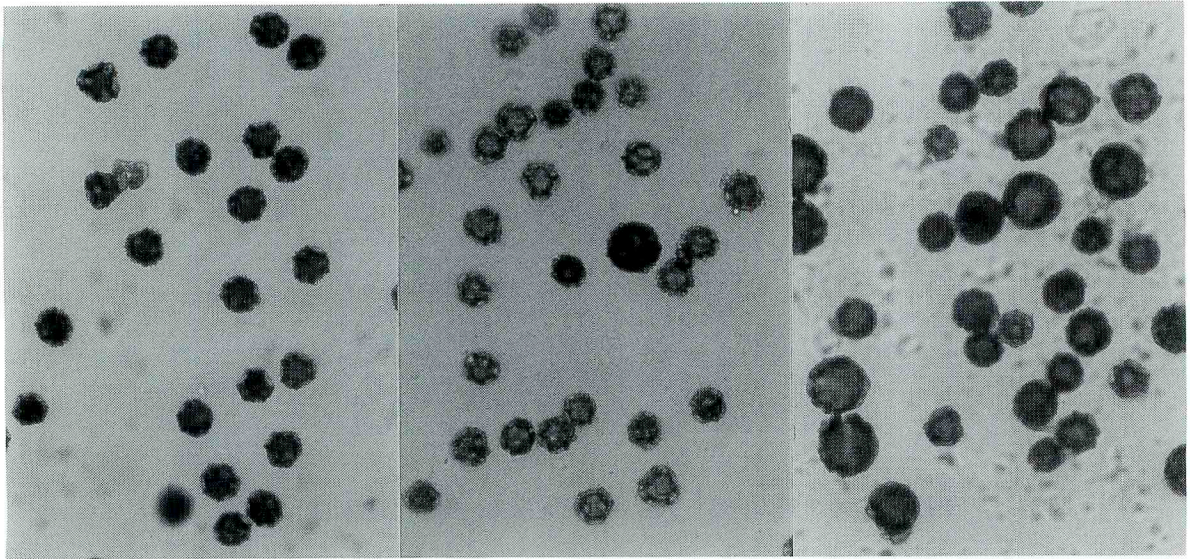


図 39. タンポポの種類（倍数性）と花粉

左からカンサイタンポポ *Taraxacum platycarpum*（2 倍性，花粉整一）セイヨウタンポポ *T. officinale*（3 倍性，内容充実は大型の 1 粒のみ，他は空虚または不均質），シロバナタンポポ *T. albidum*（5 倍性，巨大と大きさ不揃いの空虚） 未発表

表 2. 2 倍体と 4 倍体間の F<sub>1</sub> 植物の花粉稔性 1990

両親の 組合せ	調査 植物数	調査 花粉数	充実花粉 (%)				充実不全花粉 (%)		空虚花粉 (%)	
			3 発芽孔	4 発芽孔	その他 <sup>a</sup>	合計	3 発芽孔	4 発芽孔	3 発芽孔	4 発芽孔
2X × 2X	3	4051	92.6	5.0	0.0	97.6	0.3	0.0	2.1	0.0
4X × 2X	3	6490	4.7	2.2	2.2	9.1	11.8	3.8	62.0	13.4
2X × 4X	7 <sup>b</sup>	27809	8.4	3.4	1.5	13.3	20.0	5.9	49.6	11.1
4X × 4X	4	4625	27.4	36.0	1.6	65.0	7.9	7.7	10.1	9.1

<sup>a</sup> 5 発芽孔以上または異常大型花粉 <sup>b</sup> 胚培養により誘導 *Cucumis melo*

することで apomixis 無性的種子形成を誘発させて、雑種の固定化を促進する技法にも利用できる。このように栽培植物では染色体倍加が育種の一手法として広く重宝にされている。しかし、その一方で稔性の低下がある（逆利用したのが 3 倍性のたねなしスイカ）。半数性，3・5 倍数性，高次の倍数性個体では成熟分裂の乱れから，空虚や不均質染色花粉が高い率で形成され，花粉の細胞質の充足程度に関わりなく，その大きさに幅広いばらつきがみられる。巨大花粉の中には染色体非減数のものも含まれ，育種に役立つ場合もある。

筆者の扱った材料の中から一部を紹介しよう。メロンの正常花粉率は表 2 に示すように 2 倍体が 90% 以上，コルヒチン誘導の 4 倍体が多価染色体の形成で 60% 前後と低く，両者の間で交配育成（4 倍体を花粉親にした時は幼胚を培養）した 3 倍体は 10% 前後

となる。純系（同型接合体）の獲得に最も効率のよい葯（花粉）培養法によって育成された半数体の花粉は，透明にみえるほど内容のない空虚花粉ばかりで，正常花粉率は 0% になる（図 34）。メロンをはじめウリ科植物の花粉は，通常，発芽孔は 3 であるが，4 倍体では 4 発芽孔花粉が 50% をこえ，花粉自体も大型化する（図 35 キュウリ）ので，2 倍体との識別，処理誘導の成否の判定に応用される。また，3 倍体の花粉は成熟分裂の乱れに起因する粒径（大小）の幅広い変異が見られる。上述したメロンの各倍数体の花粉の特徴は，キュウリや *Cucumis* 属の野生植物にもそのまま充当できる。

キク科の栽培フキと野生フキはどこが違うのか，栽培フキのルーツを探る研究をした。フキは北海道から南西諸島まで日本各地に自生する多年生の雌雄異株植物で，2 倍体（ $2n = 60$  前後）と 3 倍体（ $2n = 90$



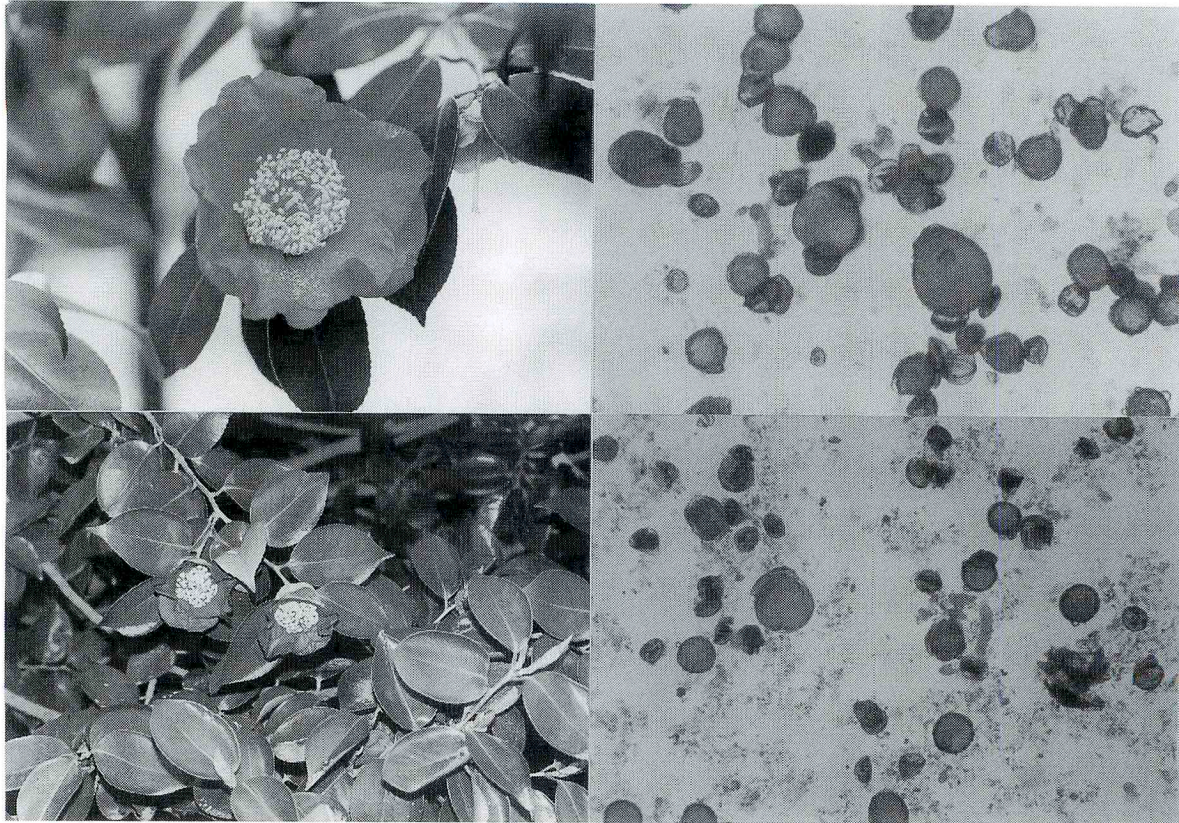


図 40. ヤブツバキの染色体数と多様な花粉

上段：3 倍体， $2n = 45$ ，‘熊谷’，下段：2 倍性異数体， $2n = 31$ ，‘盃葉椿’ 1997

前後) からなっていた (図 36)。4 倍体は未確認で、フキの垂種とされる巨大なアキタブキ *Petasites japonicus* subsp. *giganteus* は、予想に反し 2 倍体、春先市場に出まわる栽培フキの‘愛知早生フキ’は株分け繁殖するので、産地に関係なく全株 3 倍性雌珠のクローンである。フキの 3 倍体は 2 倍体より萌芽が早く、利用対象となる葉柄が長く、草勢も強いという実用上すぐれた特性をもつ。4 倍体が実在せず 2・3 倍体のみという植物は他にもあるが、2 倍体にできた非減数の配偶子 (フキの場合雌雄のいずれの側かは不明) と、正常に減数したものとの間の交雑で誕生したものと考えている。2 倍体の花粉は、アセトカーミン染色で、キク科植物特有の小さな針状突起が多数ついた球状で、粒径は  $35\mu\text{m}$  前後、整一で内容がよく充実している。一方、3 倍体の方は集やく雄蕊が裂開せず、葯胞内には針状突起の発育不十分な大小様々の空虚や不均質花粉が認められ (図 37)、その不整一さが個体 (株) ごとに違い多様性を示した。さらに葯胞内に花粉の壊死様組織しか残っていない個体もあった (図 38)。花粉形態の多様性と染色体数のばらつき具合から、3 倍性のフキはキク科植物に事例の多い、異数性を伴っ

た 3 倍性植物とみている。日本列島の 201 地点から集めた 628 株の野生フキの中で、2 倍体は 437 株、3 倍体は 191 株確認できた (図 36)。フキの研究を始めた当初、クワやチャの 3 倍体が晩霜常襲地域に多いという論文で開眼させられたものである。野生フキの 3 倍体が北方から南西方面に向かうほど増えているのは、フキのトウの中での花粉形成 (成熟分裂) が、北の国では根雪の下の比較的恒温条件のもとで進んだのに対し、大陸高気圧の出入りが激しく、日々の寒暖の移り変わりの激しい西日本では、まるで意図的に変温によって成熟分裂を乱す実験室の条件に相当したのではなかろうか。自然界の身近な場所に人為によらない染色体倍加が、異常花粉の形成が、かくも広範囲に高頻度で起きていようとは予想もしていなかった。3 倍体のセイヨウタンポポはほとんどが異常花粉で (図 39)、無性的種子形成で増えていく点でフキと違うが、1993 年来の地元での分布の広がりや株数の増加の早さに驚いている。高異常花粉率の野生植物が驚くほどの早さで分布を広げている事実を、花粉研究者は忘れてはなるまい。

1997 年から *Camellia* (ツバキ) 属植物の研究を始

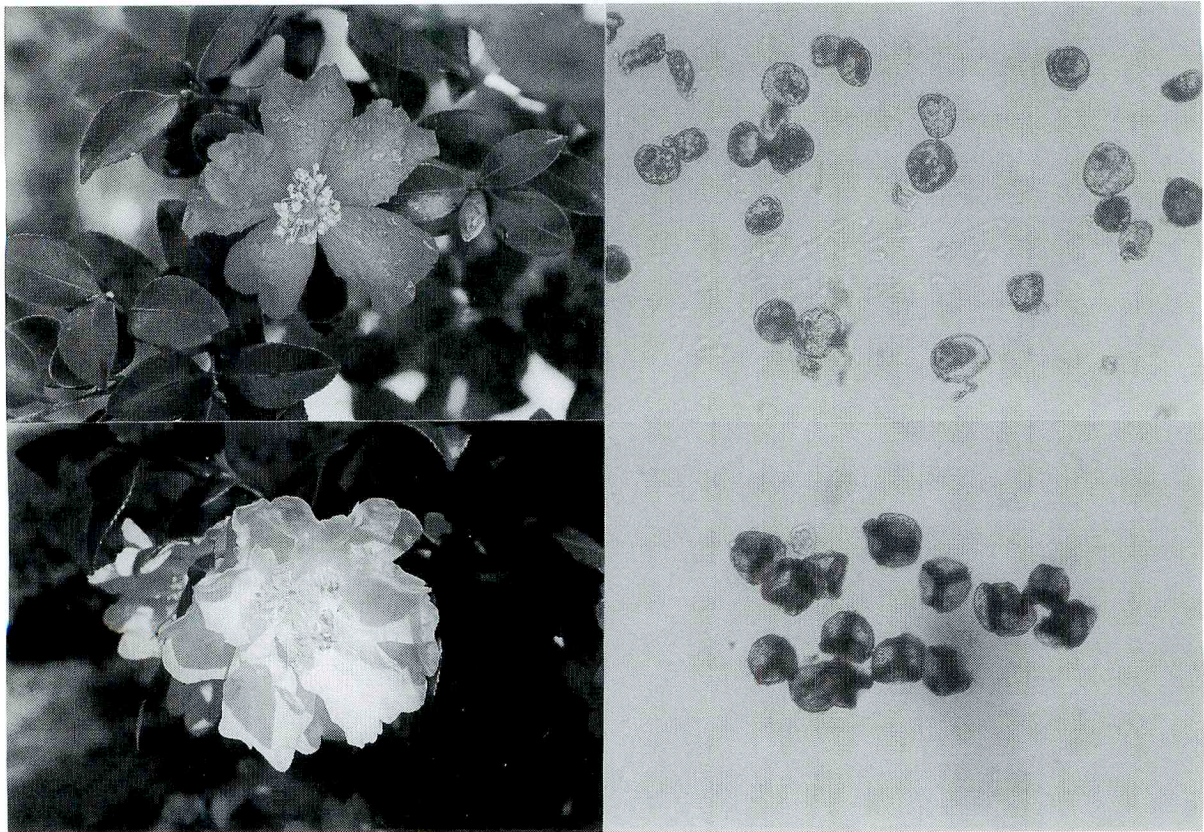


図 41. 3 倍性 ( $2n = 45$ ) ハルサザンカにみられた特異な花粉

上段: '吉良飛竜' 擬似花粉粒 *pseudopollen grain* のみ, 正常花粉率 0%

下段: '梅の風' 多数の 4 集粒花粉と擬似花粉粒, 正常花粉率 0.2%

未発表

め, すでに野生の 51 種 (species) と栽培の約 570 品種の花粉をみてきた. この属には 15 を基本数とした  $2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 6 \cdot 8$  倍体があるが, 各倍数性の成因, 機構はまだよくわかっていない. この内, 3 倍体には野生の *C. roseflora* やヤブツバキ *C. Japonica* の曙, 熊谷など数品種がある. 3 倍性のヤブツバキ 7 品種の正常花粉率は最高が 69.7%, 最低は 6.7% で単純計算した平均値は 47.2% であった. 異常花粉は空虚, 不均質染色花粉が大部分を占めたが, 巨大や微小, 4 集粒, デンプン含有花粉も認められた (I 編 Pl. II 図 40). 内容 (細胞質) の充足している花粉でも粒の大きさに変異が認められた. ヤブツバキ *C. Japonica* (2 倍体) とサザンカ *C. sasanqua* (6 倍体) との種間雑種の後代と考えられているハルサザンカ *C. vernalis* には, 同一種内に  $3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 6$  倍体の品種が多数ある. この内両親の種間雑種 (4 倍体) にヤブツバキ (2 倍体) が戻し交雑したものが 3 倍体に, サザンカ (6 倍体) が戻し交雑したものが 5 倍体になったと推定されている. 倍数性別に正常花粉率や異常花粉の種類をまとめた (表 3). 正常花粉率は奇数倍数

性なかでも 3 倍性品種群では, 葯内に小孢子や異常花粉を一粒も含まないもの (図 41) が 6 品種もあり, 平均値は 3.2% と極端に低く, 4 倍性品種群のそれは 76.1% 高かったが, 品種間のばらつきが 30% 台から両親種と変わりのない 90% 台までであった. 異常花粉の中で大きな部分を占めたのが空虚花粉で, 他にデンプン含有花粉 (両親種では花粉粒内での糖化がすすんで殆ど形成されない) と, 巨大花粉 (成熟分裂の乱れから生じた非減数の染色体を持つと考えられる) が高い率で認められた. ハルサザンカの 3~6 倍性品種群の花粉の粒径が, 両親種より大きい事実も見逃せない. 3 倍性品種の '梅の風', '竜光' は正常花粉率が 1% 前後と低く, 空虚の 4 集粒花粉 (図 41 下段) を多数もっていた.

ヤブツバキとサザンカの種間雑種の育成は, 人為的に交配しても強い交雑不和合性のために殆ど成功しない. それが両親の自生が重なり合っている地域では雑種が自然につくり出されていると言う. 人間が試みる交配には時間や個体の数に限りがあるのに対し, 鳥や昆虫による自然の営みの機会は遥かに多い. 人間の知

表 3. ハルサザンカ *Camellia vernalis* の倍数性と花粉特性 未発表

倍数性	品種数	花 粉 (%)								平均	不均等	空虚	巨大	テトラ/箱	粒径 (平均 $\mu$ )		
		正 常															
		0~	1~	11~	21~	31~	41~	51~	61~							71~	81~
野生ヤブツバキ 2 倍体	1									1	97.2	1.4	6.0	0	0.4	39.7	
ハルサザンカ	a)																
<i>Triploid</i> 3 倍体	16	9	5	2							3.2	8.3	69.8	1.1	17.6	59.9	
<i>Tetraploid</i> 4 倍体	10				1		1	1	2	3	2	76.1	6.1	14.0	0.6	3.2	42.8
<i>Pentaploid</i> 5 倍体	2				1			1				47.9	6.7	29.7	6.7	9.0	48.0
<i>Hexaploid</i> 6 倍体	1									1	98.3	0.4	1.2	0	0.1	47.0	
野生サザンカ 6 倍体	3								1	3	95.2	2.8	1.9	0.1	0	38.2	

a) 9 品種の内, 6 品種では葯内に小孢子・花粉とも認められない

らないしかも身近な所で, 思いもしなかったような多数の, 多量の異常花粉が空中を舞い土に埋もれているような気がしてならない. 知らない内に多様な雑種, 花粉がおかしくなっている (異常花粉を形成する) 植物が誕生している事実に花粉研究者はもっと目を向けなくてはなるまい.

### (3) 異数性

植物の体細胞は普通偶数個の染色体からなる正倍数体であるが, 環境ストレスや種間交雑によって生殖過程で一部の染色体が欠落したり添加されて, 体細胞の染色体数が本来のものと違った植物ができあがってくる. これを異数性 (体) と言う (生井・花粉学事典より). *Camellia* 属植物では晩咲きのヤブツバキの '盃葉椿' が  $2n = 30 + 1$  で, 葉が肉厚で表側 (上面) が凹み酒盃に似ている. 正常花粉率は 2 ~ 20% と低

く, 巨大花粉率の 1% 弱, デンプン含有花粉率の 9.5% が目だった (図 40).

本論文で紹介した写真・図表はいずれも, 藤下が単独または共同研究の筆頭者として発表したものである. 個々についての発表者名は省略して引用論文の項で明らかにし, ここでは発表年次のみをそれぞれの説明文の末尾に付けた.

次の発表予定の (III) では, 異常花粉出現様相の中の (4) 雑種性と (5) 要因不明の事例を紹介し, 異常花粉の形成機構を述べ, 当初, 企画していなかったスギ, ヒノキ科花粉の特集項を挿入, 最後に応用編 (まとめ) と引用文献で筆をおく.

