

(総説)

異常花粉 — 懐古録と最新の研究成果 (Ⅲ) —

藤下 典之*

〒589-0022 大阪府大阪狭山市西山台 2-18-7
(2001年10月24日 受理)Abnormal Pollen
Reminiscences and the Latest Results (Ⅲ)

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 (続)

2. 遺伝的要因 (続)

(4) 雑種性

雑種には同一種内で遺伝的形質が違い、交雑後代に形質分離のみられる個体間、系統間、品種間、変種間組合せから、普通の交配授粉方法では雑種の得にくい種間、さらにはハイテク技法を駆使しての属間、科間組合せなどがある。ここでは普通の人工授粉で雑種ができた、自然界で頻度は低いが誕生している種間雑種の異常花粉について述べる。これらの種間雑種は一般に稔実性が低く自殖不能な場合が多い。

種間雑種の育成は既存の形質の幅をより拡大多様化させようとするのが最大の目標である。それには耐病性、耐塩性、耐環境ストレス性(高・低温、乾湿)や観賞花卉の弁の色、大きさ、香り、重弁の育種があり、その素材として野生の近縁種が選ばれることが多い。育種目的以外に、雑種自体の稔性(正常花粉率)がDNA、アイソザイム分析などととも、分類上の遠近関係の追跡にも役立てられている。外観形質が著しく違うにもかかわらず雑種の稔性に全く異常のない場合もあればその反対例もあり、時には既往の分類体系に一石を投じることもある。

懐古録的なものから、2001年8月15日に手元の野帳から抜き出したばかりの成果までであるが、1963年から30年近く付き合ってきたアフリカ大陸の野生のウリで、メロンやキュウリと同じ *Cucumis* 属の野生植物から始める。

筆者の扱った12種はどれも基本染色体数がメロン *Cucumis melo* と同じ12で、その内の2種が4倍

体、他は2倍体である(図43)。 *C. anguria* のみ苦味がなく食べられるが、他は成熟しても強烈に苦く、煮ても焼いても食用にはならない。果実は小さくウズラからアヒルの卵大で、いずれも果皮にトゲがある(図42)。「食べられせんもん、いつまでやっとなねん」との陰口を幾度も伝え聞いたが、定年の前年(1991年)まで交配実験を続けてきた。何か役に立つとの筆者の思い(勘)が的中し、退職間際に *C. figarei* (図42, 11) に virus 感染抑止物質 'figaren' を生合生する能力のある事が確認された。時来、この10年間にその物質の同定や特性の導入の研究で4人も学位をとったという代物である。このような貴重な遺伝子資源を内蔵していた *Cucumis* 属野生植物の種間交配の結果が図43であり、その一部の雑種1代目の正常花粉率を抜粋したのが表4である。交配親の正常花粉率は12種の内、 *C. heptadactylus* 4x の69.9%以外すべて90%以上であったが、種間雑種では両親同等の95%前後から、10%を下まわるものまであり、両親の類縁の遠近関係を指標するものであった。表中の最上位の組合せの、 *C. anguria* はその後 *C. longipes* から突然変異でできたものとされ、その近縁関係がアイソザイムからも裏付けられて、現在 *C. longipes* は *C. anguria* var. *longipes* 扱いになっている。表4から、雑種の正常花粉率は種間で正逆交雑しても差のないこと、30%をわると自殖 (F_2) 種子がとれずその植物は一代限りになってしまう事がよくわかる。種間雑種でも前述の3・4倍体植物同様に空虚や不均質染色花粉、それに4個以上の発芽孔を持つ(正常は3個)花粉が著しく多くなっていた(図44)。正常花粉率低下の機構はIVで述べるが、花粉母細胞で

* 元大阪府立大学教授

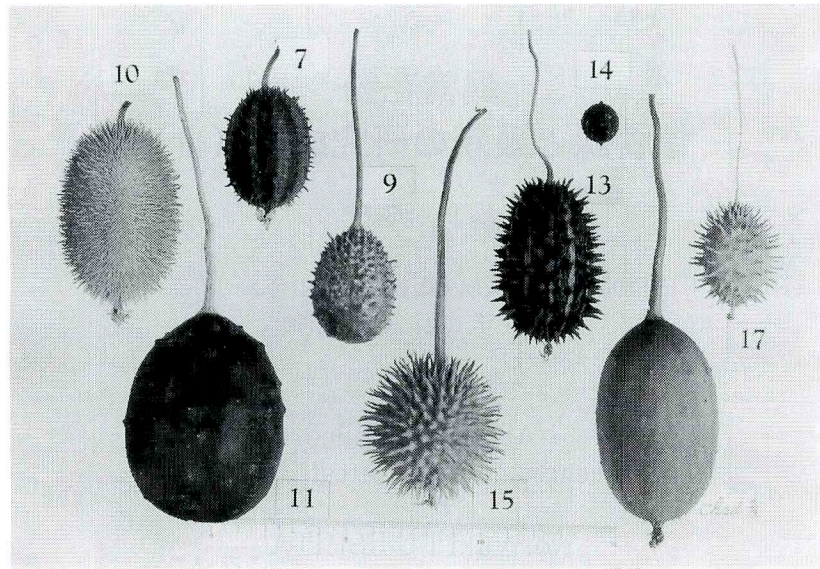


図 42. 種間交雑に供試したアフリカ産 *Cucumis* 属野生植物の果実 1967
 9 : *C. anguria*, 10 : *C. dipsaceus*, 11 : *C. figarei*, 13 : *C. zeyheri*, 14 : *C. leptodermis*,
 15 : *C. longipes*, 17 : *C. prophetarum* 7 と右下 : 種名不明, 下部の物差しは全長 15cm

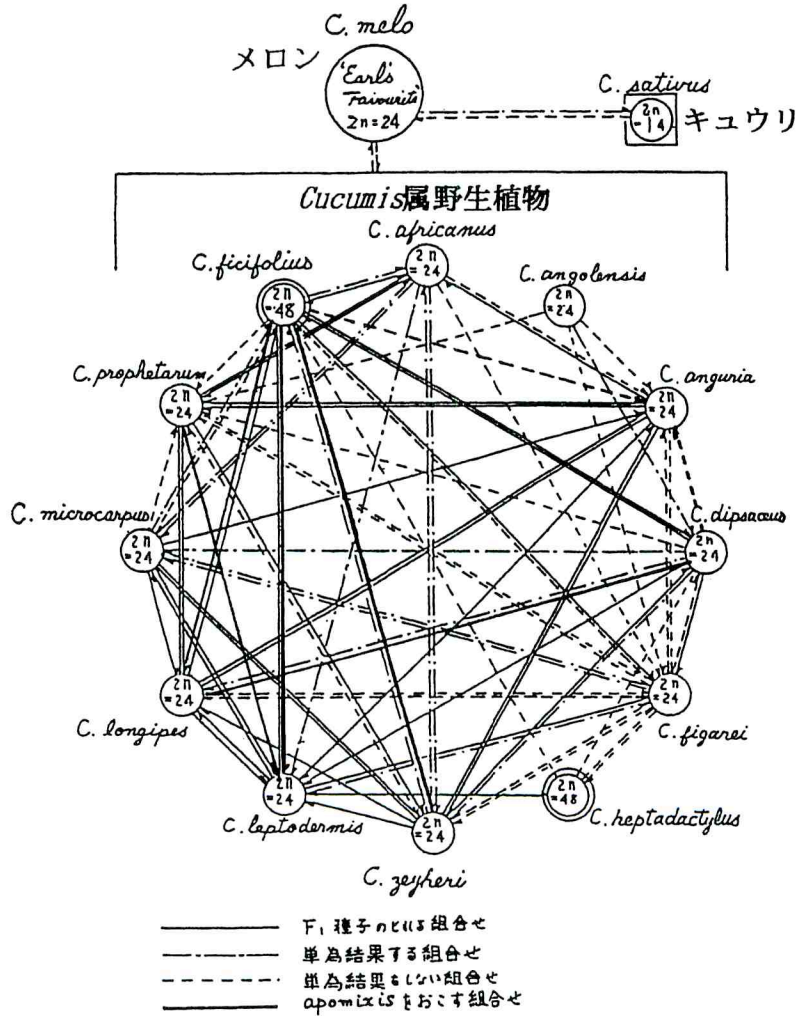


図 43. *Cucumis* 属野生植物の種間交配組合せと和合性 2000 (1967, 1985 に加筆)

表 4. *Cucumis* 属野生植物の種間雑種の稔性 (抜粋) 1967

交配組合せ	正常花粉 率 (%)	授粉花 ^{a)} 数	結果 ^{a)} 数	種子数 / 果	
				雑種 ^{a)}	母親種
<i>ang</i> × <i>long</i>	95,1	3	3	203,0	177,3
reciprocal	98,2	5	5	205,6	164,0
<i>long</i> × <i>prop</i>	36,4	4	4	59,0	164,0
reciprocal	38,2	7	6	83,7	172,8
<i>afr</i> × <i>prop</i>	26,9	14	0	0	124,0
reciprocal	26,5	14	0	0	172,8
<i>dip</i> × <i>zeh</i>	18,2	6	0	0	162,3
<i>fig</i> × <i>lep</i>	9,7	28	0	0	680,0
<i>zeh</i> × <i>fic</i> (4x) ^{b)}	94,9	4	4	124,0	196,5

^{a)} 雑種植物の自家授粉 ^{b)} apomixis

ang : *C. anguria*, *long* : *C. longipes*, *prop* : *C. prophetarum*, *afr* : *C. africanus*, *dip* : *C. dipsaceus*,
zeh : *C. zeheri*, *fig* : *C. figarei*, *lep* : *C. leptodermis*, *fic* : *C. ficifolius*

の染色体対合の異常にあった。

上述のアフリカ産 *Cucumis* 属植物の種間雑種と対象的な、同属の *C. melo* の変種間雑種の事例を併記しておこう。図 45 の元女子学生の右手に持つ長大なウリ (3 kg) は、中近東からアフリカ北部で栽培され、弱い酸味をもちカレーに煮込んで食べているヘビメロン *C. melo* var. *flexuosus* で、性表現は雌雄異花同株型、乾燥地に適応している。もう一方の小球のウリ (5 g) は、瀬戸内・五島の島々、韓国の南東側の島、それに黄河流域の畑の中に自生し、未熟果は強烈に苦くて生食不能な雑草メロン *C. melo* var. *agrestis* の一系統で、性表現はウリ科植物では極々珍しい両性花型で雨にも強い。両者は形態も生態的特性も一見同種とは思えないほど違ってはいるが、互いに自由に交雑し、染色体対合は 12II で正常 (図 45)、後代の稔性低下もみられない。両変種とも一果 1 万円をこえる温室栽培のネットメロン *C. melo* var. *reticulatus* とも自由に交雑する。ヒマラヤ山麓の標高 1300 ~ 1700m のトゥモロコシ畑でみつげられた野生のキュウリ *Cucumis sativus* var. *hardwickii* にも同様なことが言える。果実は形も大きさもアヒルの卵くらいで、成熟しても強烈に苦く、花も種子も葉も小さくて、栽培キュウリと同種とは考えられないほど違っている。しかし、市販のキュウリとは自由に交雑し、花粉に異常がなく後代の稔性も低下しない。両親の特性がいかに違っていても、同種内の変種間雑種植物では異常花粉は探すのに苦労する。

野生植物のヒラナス *Solanum integrifolium* は、ナス *S. melongena* の耐病性接木台として広く利用されている。両種間の雑種種子はヒラナスを母親にした時のみとれるが、その正常花粉率は両親の 90% 以上に対して 15% 程度 (図 46) と低く、自殖能力はない。

ヒラナス、ナスを戻交雑すると僅かではあるが次代の種子が得られる。この雑種植物は草勢すこぶる強く、草丈は 2m 近くになり (図 46)、多量の花粉 (空虚が多い) を飛散 (風媒) する。異常 (空虚) 花粉が花粉症の抗原になるかどうかを試す植物に使えないだろうか。

先の要因別異常花粉の出現様相Ⅲ, 1 (1) と (5) で紹介したイヌホオズキ仲間の植物は、日本に 4 種が自生し、その内、イヌホオズキ *S. nigrum* のみが日本原生種で 6 倍体 (花粉の大きさで他種との区別容易)、残りの 3 種は帰化植物で 2 倍体である。4 種とも環境ストレスに対して茎葉は強いが、花粉形成は影響をうけ易く、環境劣化の指標植物としての利用を考えたほどの植物である。4 種間で種間交雑ができるのは、アメリカイヌホオズキ *S. americanum* とテリミノイヌホオズキ *S. photeinocarpum* の組合せだけである。しかし、この組合せも雑種の正常花粉率は 3.5% と低く、空虚と不均質花粉が大部分をしめ、自殖能力を欠く一代限りの植物となる。

Viola 属植物の花粉は種によってデンブン花粉系と非デンブン花粉系に分けられ、それと一年草か多年草か、閉鎖花形成の多少などとも連鎖していることがわかり、両者の分化や交雑和合性に強い関心をよせながらスミレをみている。日本の野生スミレは基本染色体数は 6, 10, 12 で、倍数性も 2, 4, 6, 8, 12, 16 と多様であるが、自然条件下でも種間雑種ができて (図 47)。雑種 8 種類と両親種の花粉特性を表 5 に示した。正常花粉率は親となった種 (species) ではヤクシマスミレ *V. iwagawai* の 58.4% 以外、ほとんどが 95% をこえていたのに対し、種間雑種はミスズスミレを除けば極めて低くなっていた。ヤクシマスミレの低い正常花粉率の成因は現段階ではまだ説明

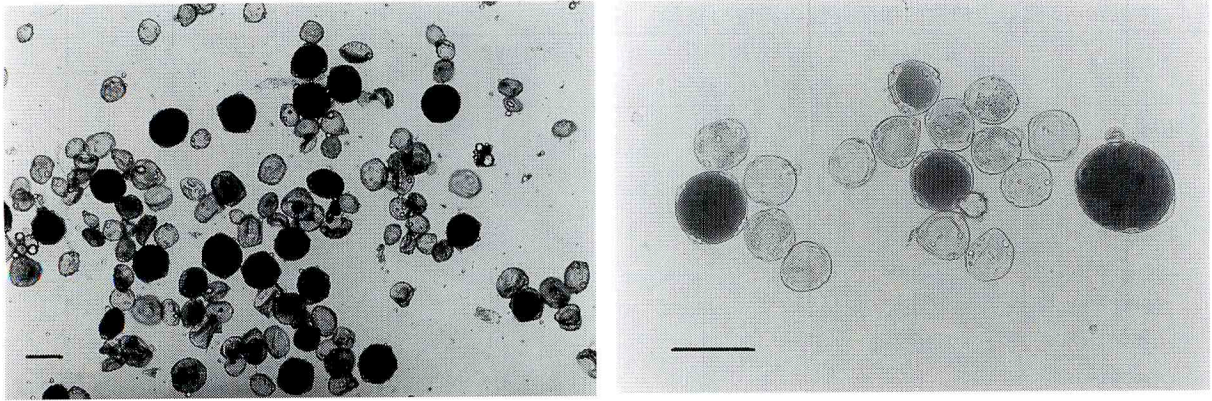
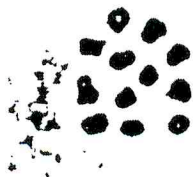


図 44. *Cucumis* 属の種間雑種の多様な異常花粉 1991
 左: *C. ficifolius* (4 X) × *C. dipsaceus* (2 X), 3 粒のみ正常
 右: *C. figarei* (4 X・人為倍化) × *C. ficifolius* (4 X), この写真の中に正常花粉はない。
 右端の巨大花粉は発芽孔が 9 (正常 3) 以上ある
 Bar = 50 μm



F₁ の花粉母細胞の染色体は 12 II で対合正常

図 45. *Cucumis melo* (メロン仲間) の種内変種間雑種 1988

正常花粉と 12 II の染色体と果実, 右手の小果は女木島に自生の雑草メロン, 長大果はアフガニスタン栽培のヘビメロン, 左手の稿模様のあるキュウリに似た果実が F₁ 果実

できない。スマレでも種間雑種では空虚と不均質染色花粉の増加が目だったが、両親となった種との際立った違いは、本来非デンプン花粉系の中の雑種であるにもかかわらず、雑種では花粉粒内でのデンプンの糖化が不完全で、デンプン粒を残したままの異常花粉が多数認められた事実である。

Camellia 属植物の花粉については、先の III-1 (4) の罹病と III-2 (2) の倍数性の項でもとりあげたが、退職後の筆者にとっては最も重要な観察材料となっただけに、擬似花粉粒 (pseudopollen grain) を始めとする新知見が続々と得られている。昨今の *Camellia* 属の育種は、アメリカ、カナダ、オーストラリアが盛んで、原産国の日本や中国、東南アジアは素材の提供域になっている。日本人がとりわけ好んだ (筆者もその一人) ワビスケ椿や一重でうつむき加減に咲き、和室の床の間の掛軸の前で楚々とした姿で活けられたヤブツバキは、もう欧米では、ひょっとしたら家屋構造が変わってきた日本でも、うけなくなっている。豪華絢爛な、ダリア、バラ、カーネーションのような八重咲、千重咲、大弁、派手な色調、これらがそろわないと、コンクールでの上位入賞は望めない。このような実情に合わせるために、大花で中国南部原生のトウツバキ *C. reticulata* 6 X やグランサムツバキ *C. granthamiana* 4 X と、ヤブツバキ *C. japonica* 2 X との種間雑種が多数育成され、洋種ツバキとして位置づけられている。その一方で逆行するかのように、ワビスケよりさらに小花のツバキがミニツバキとして台頭流行してきている。香りを持たせる目的もあっての、奄美大島から沖縄に自生するヒメサザンカ *C. lutchuensis* 2 X や、シラハツバキ *C. fraterna* 6 X、

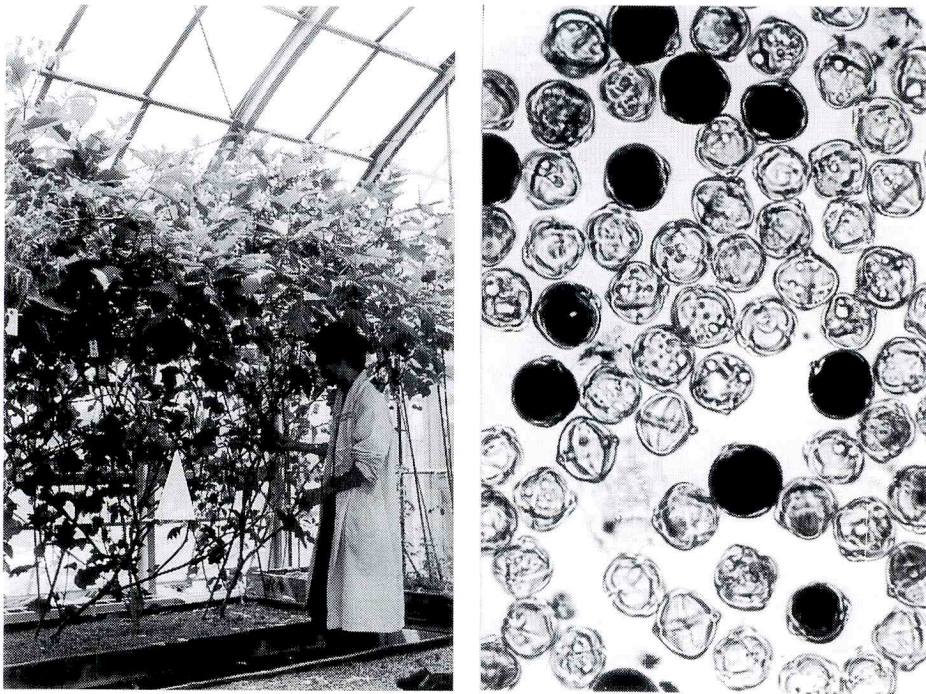


図 46. 野生ヒラナス (♀) と栽培ナス (♂) の種間雑種 1980
著しい雑種強勢が出る.

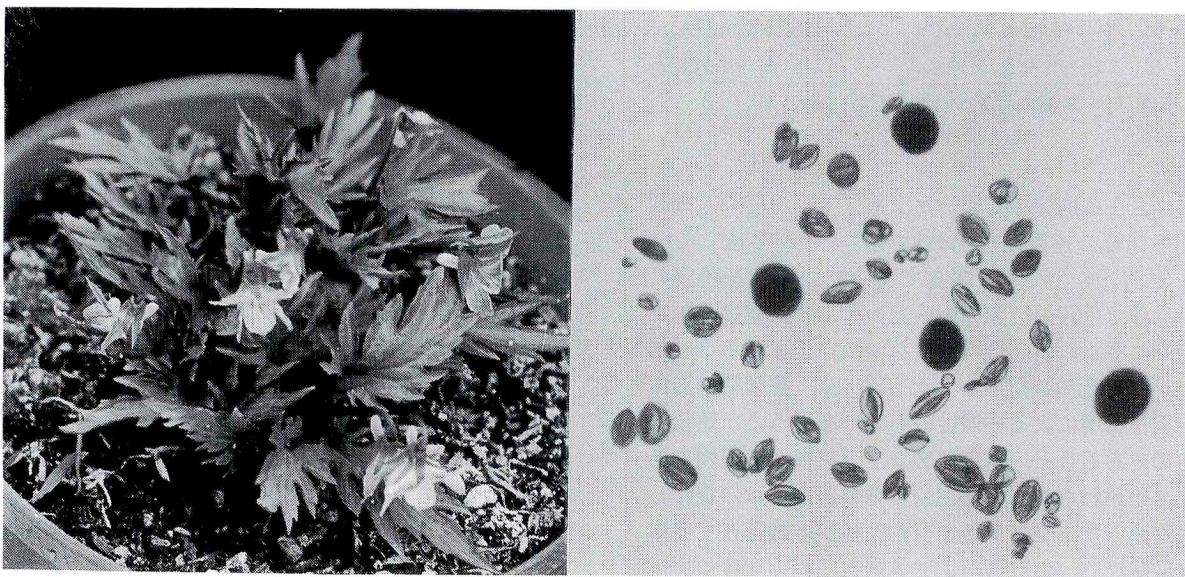


図 47. 種間雑種カツラギスミレ *V. × ogawai* の花粉 1998
シハイスミレ *Viola violacea* とヒゴスミレ *V. chaerophylloides* の自然交雑種. 姫路市
に近い日名倉山で採集

チャ *C. sinensis* 2 X など花径が 2 ~ 4 cm の小花の野生種が種間交雑の親として使われている. 黄色いツバキの育成を目標に, 金花茶 *C. chrysantha* を交配親にした品種も出まわってきた. これらの中から, 交雑

組合せの明らかなミニツバキ群の花粉特性を表 6 に示した. 正常花粉率は日本原生のヤブツバキでは通常 90% 以上, 時には異常花粉の確認が困難な 98% を示すものさえある. ところがミニツバキのそれは, 種間

表 5. *Viola* 属野生スミレの種間雑種の花粉特性 1998

種類名	交雑組合せ ^{b)}	種間雑種 (抜粋)	
		花粉%	
		正常	デンプン含有 ^{c)}
アルガスマレ	4 × サクラ	13,1	(24,7)
カツラギスマレ	2 × 7	2,7	(71,6)
菊葉イシガキスマレ	イシガキ × 7	0,4	—
キリガミネスミレ	4 × 3	5,9	(85,7)
キレバノヂスマレ	ノジ × エイザン	3,7	(75,0)
スズキスマレ	7 × 4	22,5	24,3
トミオカスマレ	ニシキ × フィリゲンジ	1,8	—
ミスズスマレ	4 × 8	85,4	12,9

^{b)} 数字は下表左端の No. に相当, 種類名からスミレを省略

^{c)} 形態的正常花粉数が 100 粒未満の花での%

日本の野生スミレ (抜粋)					
No.	種類別	種名	2n ^{a)}	花粉%	
				正常	デンプン含有
1	アリアケスマレ	<i>V. betonicifolia</i>	72	92,2	0,7
2	シハイスミレ	<i>V. violacea</i>	24	95,7	0,4
3	シロスマレ	<i>V. patrinii</i>	24	99,1	2,5
4	スマレ	<i>V. mandshurica</i>	48	99,1	6,1
5	ダイセンキスマレ	<i>V. brevistipulata</i>	12	96,5	31,6
6	タチツボスマレ	<i>V. grypoceras</i>	20	99,6	0
7	ヒゴスマレ	<i>V. chaerophylloides</i>	24	97,1	10,9
8	ヤクシマスマレ	<i>V. iwagawai</i>	22	58,4	2,0

^{a)} 日本産スミレ属の染色体の基本数は 6, 10, 12

雑種にさらに別種を交雑した三系(元)雑種や、両親種間の類縁の遠近差、倍数性の差などが手伝って、10.8~97.4%まで実に多様であった。正常花粉率の低い品種では葯の裂開の弱いものもあり、空虚花粉が圧倒的に多く、各品種の正常花粉数を上まわるほどデンプン含有花粉数が多かった(図48)。異常花粉形成の要因が環境による一過性のものであろうと、遺伝的なものであろうと、本来非デンプン花粉系の植物であるにもかかわらず、異常花粉多発の葯内には、糖化しきれなかったデンプン粒を含む花粉が多数存在する事実は興味深い。これらデンプン含有花粉の発芽や授精機能も確かめてみたいものである。前述の洋種ツバキの中で、交雑組合せの多いヤブツバキとトウツバキの雑種の正常花粉率は25.8~93.9%(図49)、グランサムツバキとのそれは0~36.0%、黄色いツバキを目標にした金花茶とのそれは10.8~56.0%と予想通りに低かった。

ヤブツバキであるにもかかわらず、花卉がサザンカのようにばらばらに散り、1本の樹上で白、ピンクの絞り、紅色の花を咲きわせる‘五色八重散椿’*C.*

japonica 2 X と、大花の‘Lion Head’*C. reticulata* 6 X との雑種として、‘白虎’、‘平安’、‘蒼竜’、‘斉王’が市販されている。ところがこれらの種間雑種とされる品種の花粉を観察するととも雑種とは思えない。正常花粉率は4品種とも90%以上で、余りにも3 Xらしくない。デンプン含有花粉は極僅かで、F₁雑種で優性に出るはずの*C. reticulata*側の擬似花粉粒が全くみつからない。*Cucumis*属の野生植物や、祭祀儀礼・玩具に使うコヒメウリ*Cucumis melo* var. *hime*で、高い倍数体を花粉親にして交配した時に、幾度となく体験した無性的種子形成 apomixis を思い出した。早速ツバキの専門家に問い合わせると、「母親の散椿にはない桜葉になっているから雑種に間違いない」とする説と、「そう云えば思い当たる。散椿そのものの実生からでも桜葉が出ている」と云う説も得た。いずれアイソザイムやDNA分析の手法を借りて決着をつけたいと考えているが、花粉の特性から雑種の真偽がとけそうで楽しみにしている。

次は逆に花粉の観察から固定種ではなく雑種の疑いをもった例である。野生種のテマリツバキ*C.*

表 6. 種間交雑により育成されたミニツバキの花粉特性 (抜粋) 2000

品種名	種間組合せ ^{a)}	花粉% ^{b)}				
		正常	不均質	空虚	巨大	デンプン含有
‘朝露’	<i>rus</i> × (<i>jap</i> × <i>frat</i>)	97,4	1,3	0,5	0	0,4
‘Alpen Glo’	<i>pit</i> × <i>frat</i>	83,9	2,4	10,4	0,9	2,4
‘Baby Bear’	<i>rus</i> × <i>tsaii</i>	63,4	2,3	30,1	2,1	2,1
‘Tiny Princes’	<i>jap</i> × <i>frat</i>	56,3	3,7	26,7	0,2	14,1
‘港の春’	<i>wab</i> × <i>lut</i>	45,4	2,5	24,0	0,5	27,5
‘Scemted Gem’	<i>sal</i> × <i>lut</i>	20,6	1,6	44,9	1,4	31,5
‘軟風’	<i>rus</i> × <i>lut</i>	18,6	1,1	19,8	1,3	59,2
‘Salut’	<i>sal</i> × <i>lut</i>	14,1	8,0	25,4	0,2	52,4
‘菊袋’	<i>jap</i> × (<i>jap</i> × <i>frat</i>)	13,6	0,7	46,1	0,3	39,3
‘炉開き’	<i>rus</i> × <i>sin</i>	13,4	9,0	25,0	0,2	52,5
‘春風’	<i>jap</i> × <i>lut</i>	12,8	8,2	33,2	0	45,8
‘黄調’	<i>jap</i> × <i>chry</i>	10,8	9,7	58,1	0	21,3

^{a)} *rus*: *Camellia japonica* subsp. *rusticana* ユキツバキ, *jap*: *C. japonica* ヤブツバキ, *frat*: *C. fraterna*, *pit*: *C. pitardii*, *tsaii*: *C. tsaii*, *wab*: *C. japonica* subsp. *wabisuke* ワビスケ, *lut*: *C. lutchuensis*, *sal*: *C. saluenensis*, *sin*: *C. sinensis* チャ, *chry*: *C. chrysantha* 金花茶

^{b)} 観察総花粉数に対する%

染色体数 2n は *C. fraterna* のみ 90 (6 倍体), *C. tsaii* は未確認, 他種はすべて 30 (2 倍体)

maliflora 2X は正常花粉率が 17.5% と非常に低いうえに、巨大花粉は無いがデンプン含有花粉を 63.8% も持ち、まるで種間雑種そのものの様相 (図 50) を示した。さらに、筆者が擬似花粉粒形成種群の粹組の中に入れた 23 種の内、このテマリツバキのみが非形成種という特異例であった。この結果もツバキの専門家に尋ねてみた。その答えは「花径が 4 cm、淡桃色地に濃桃色の絞りが入り、八重で牡丹または獅子咲きで、野生種らしくなく、以前から雑種起源ではと疑われている」であった。

異形花柱性はソバ、レンギョウ、サクラソウなどでよく知られ、筆者もレンギョウで花柱の長短によって花粉や花卉の形態に差があることを明らかにしてきた。サクラソウ科の ‘julian’ の名で出まわっている園芸種は、*Primula juliae* と *P. × polyantha* または *P. vulgaris* との種間雑種とされているが、品種の育成過程は企業秘密で公開されていない。園芸店で購入した ‘julian’ の花柱長の違う各 4 個体 (株) の正常花粉率は、長短に関わりなく 57% 余りと低く長短の間に差はなかった。しかし、花粉の粒径の平均値には差があり、長花柱花では 22.0 μ m、短花柱花では 28.4 μ m で、既知の情報と合っていた。長短の両者とも最小粒の粒径は最大粒の 1/2 以下で、ほぼ 20 μ m の開きがあった。粒径の幅広い変異は種間雑種の成熟分裂の乱れによるものとみられ、粒径分布内の最小と最大付近の花粉は、内容が充実し、みかけの上では正常であるが、多分、その多くは授精機能に欠けるものと考えられる。

(5) 形成要因不明

既刊の I、II 編で幾度となく野生植物と栽培植物を問わず、身近なところで異常花粉が高い率で形成されていることを紹介した。野生植物 (一部栽培を含む) については I 編の表 1 に例示し、II 編と本編では環境と遺伝的要因に大別しながら、異常花粉の形成様相を述べている。ここでは形成要因不明の植物を取り上げるが、大学を離れて 10 年、情報の入手不足ですでに要因のわかっているものも含まれているかもしれない。要因や機構の究明も興味深いが、環境劣化の指標植物がみつかるかもしれない。Pl. V には主として野生植物または野生状態にあった栽培植物の異常花粉を示した。正常花粉率 (Pl. V 説明文) は開花最盛期の花粉を 1 花 (個体) 当たり 500 ~ 600 粒の 2 回反復以上観察し、その平均値を示した。

Pl. V に示した各植物のうちで、染色体数の関与が予想される植物には、その基本数 X と体細胞 2n の数を付記した。①ヤマホロシ: 調査個体は開花の全期間を通して結実しなかった。通常は球形の赤い液果をつける。②アカマツ: 近縁別種のクロマツにも類似の異常花粉 (図 52) があり、両種間の雑種とされるアイグロマツやアイアカマツも是非観察したいものである。③ヒガンザクラ、別名コヒガンザクラ: エドヒガンとマメザクラの自然の種間交雑種であるから、低い正常花粉率は雑種性に起因するものと思われる。ただ、しばしばとりあげた異常大型花粉が散見されることと、同様な種間雑種でありながら ‘ソメイヨシノ’ の正常

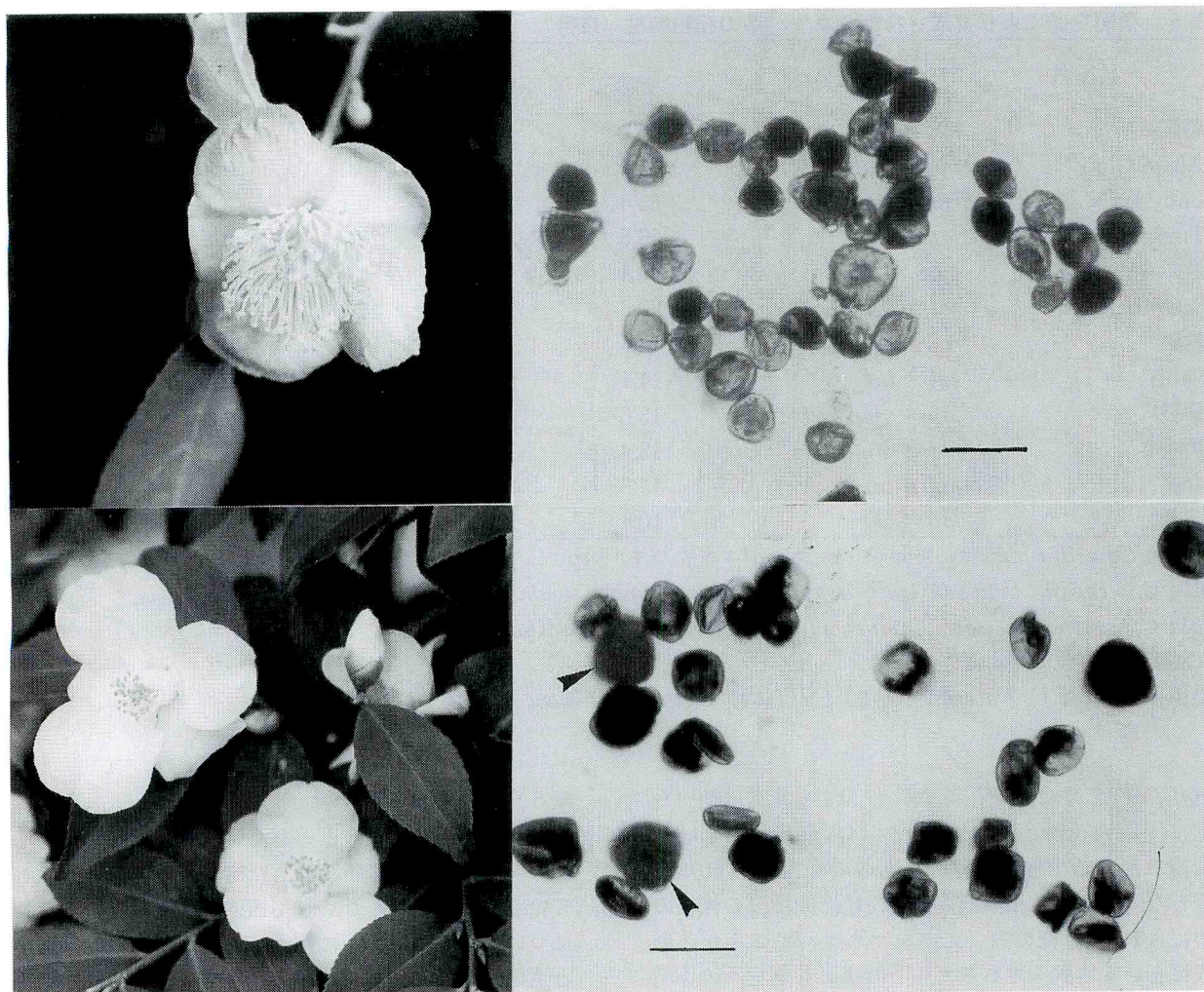


図 48. *Camellia* 属の種間雑種の花粉① 2000

上段: '炉開き', ユキツバキ *C. japonica* subsp. *rusticana* (2X) とチャ
C. sinensis (2X) の自然交雑種,

下段: '春風', ヤブツバキ *C. japonica* とヒメサザンカ *C. lutchuensis* (2X) の交雑種
両品種とも花径 3 cm, 矢印: 正常花粉, Bar = 50 μ m

花粉率は 82.5% で, ヒガンザクラのそれは 7.6% と低く, その対比例としてとりあげた. ⑤ドクダミ: $2n =$ 約 96, 正常花粉率の 0% は, 染色体が非常に多い高次の倍数性によるとする説と, 3 倍体説とがあるが, はっきりしていない. 種子は無性的に形成 (apomixis) される. ⑥ダンドク: カンナの仲間以南西諸島に自生する. $X = 9$, $2n = 18, 27$, 供試材料は 3 倍性の個体かもしれない. ⑦ヒオウギ: $X = 8$, $2n = 32$ ⑧スイセン: 稔実しないとされている. $X = 10, 11$, $2n = 20 \sim 22, 30 \sim 32$ と多様で, II 編のフキに似た 2, 3 倍性の異数体の可能性がある. ⑩ノハカタカラクサ, 別名トキワツユクサ: 西日本に自生する. 南米原産, $X = 6, 7, 8, 12$, $2n = 60, 72$, 染色体数に低正常花粉率の原因が秘められていそ

うである. ①ヤマホロシ, ④シュウメイギク, ⑥ダンドク, ⑦ヒオウギ, ⑨ホトトギスについては, 既往の記載では稔実性有りとなっており, 観察個体独自の性質であったとも考えられ, 同一個体や供試個体を変えての再調査を予定している.

要因不明で葯内に正常, 異常にかかわらず花粉が全く認められない植物に, ムラサキカタバミ, 宿根性スイート・ピー (図 51), ユキノシタ, *Camellia* 属のうちのワビスケ椿や八重咲き椿の多くの品種がある. 八重咲きの場合, 弁化しきれなかった雄蕊と言ってしまうまでもであるが.

後述するようにスギ科とヒノキ科の植物は, 他科の植物に比べて形態的異常花粉の形成が極めて少ないが, 同じ裸子植物・球果植物・針葉樹のマツ科, マキ科で

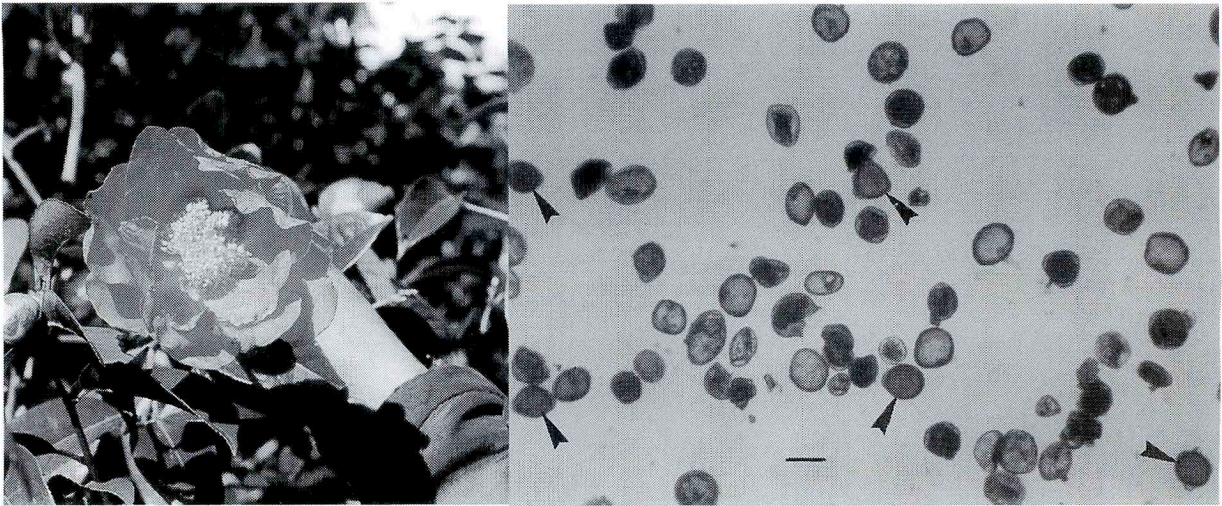


図 49. *Camellia* 属の種間雑種の花粉② 2000
 'Pop Gee', 花径10～15cm, トウツバキ *C. reticulata* (6X) と *C. granthamiana* (4X) の交雑種
 矢印: 正常花粉, Bar = 50 μ m

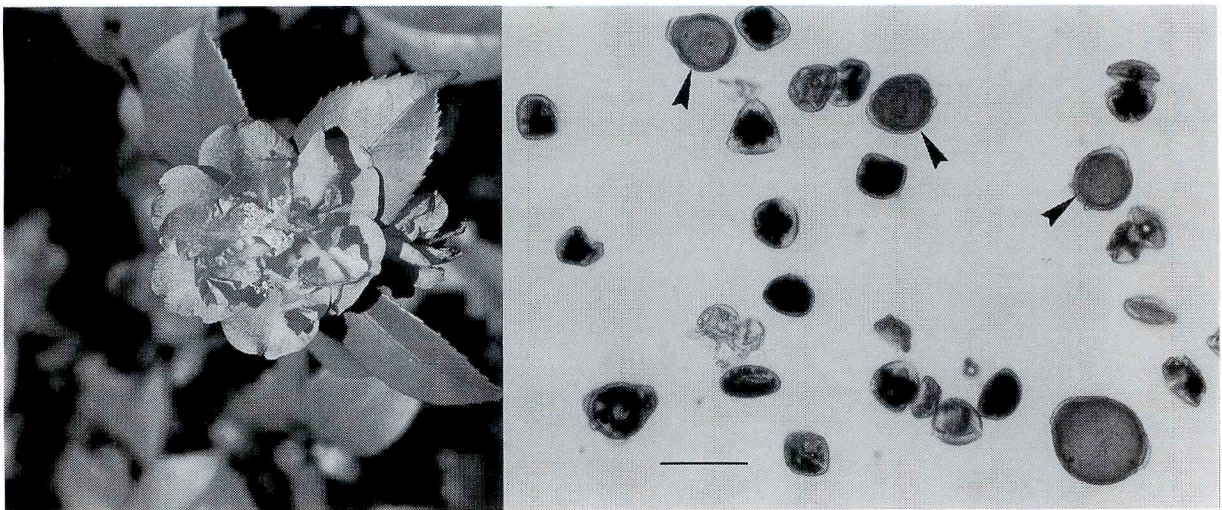


図 50. 中国原産のテマリツバキ *C. maliflora* (2X) の花粉 1998
 花粉の特性からも雑種起源の疑いが強い, 花径4cm, 淡いピンクで八重咲き
 矢印: 正常花粉, Bar = 50 μ m

はこれが同じ木の花粉かと疑いたくなるほどの形態異常や巨大・微小粒花粉が認められた。形成要因不明のクロマツの異常花粉を図52に示した。それらの異常花粉は他科の植物では類例を見ないもので、気のう(空気袋)は通常2個であるのに対し、1, 3, 4個の花粉、気のうが花粉本体をドーナツ状・浮き輪状にとり囲むもの(原始的なステファノスペルマム型, 乾燥, 低温に適応, 上野1982), 透いてみえるもの(多分, 空気が入っていない), さらに異様にみえたのが発芽孔の反対側にあたる背中(面)で2粒の花粉が合

体しているものなどである。

IV. 異常花粉の形成機構

本総説の趣意は異常花粉の実像を披露することであり、また、紙面の都合もあるので、染色体の異常分裂、多分子形成、タペート細胞の異常消長の写真をあげ、形成機構の解説は簡略にした。タペート関連は筆者の原著論文を参考にさせていただきたい(藤下1970)。

異常花粉の形成(花粉退化)の要因が一過性の罹病

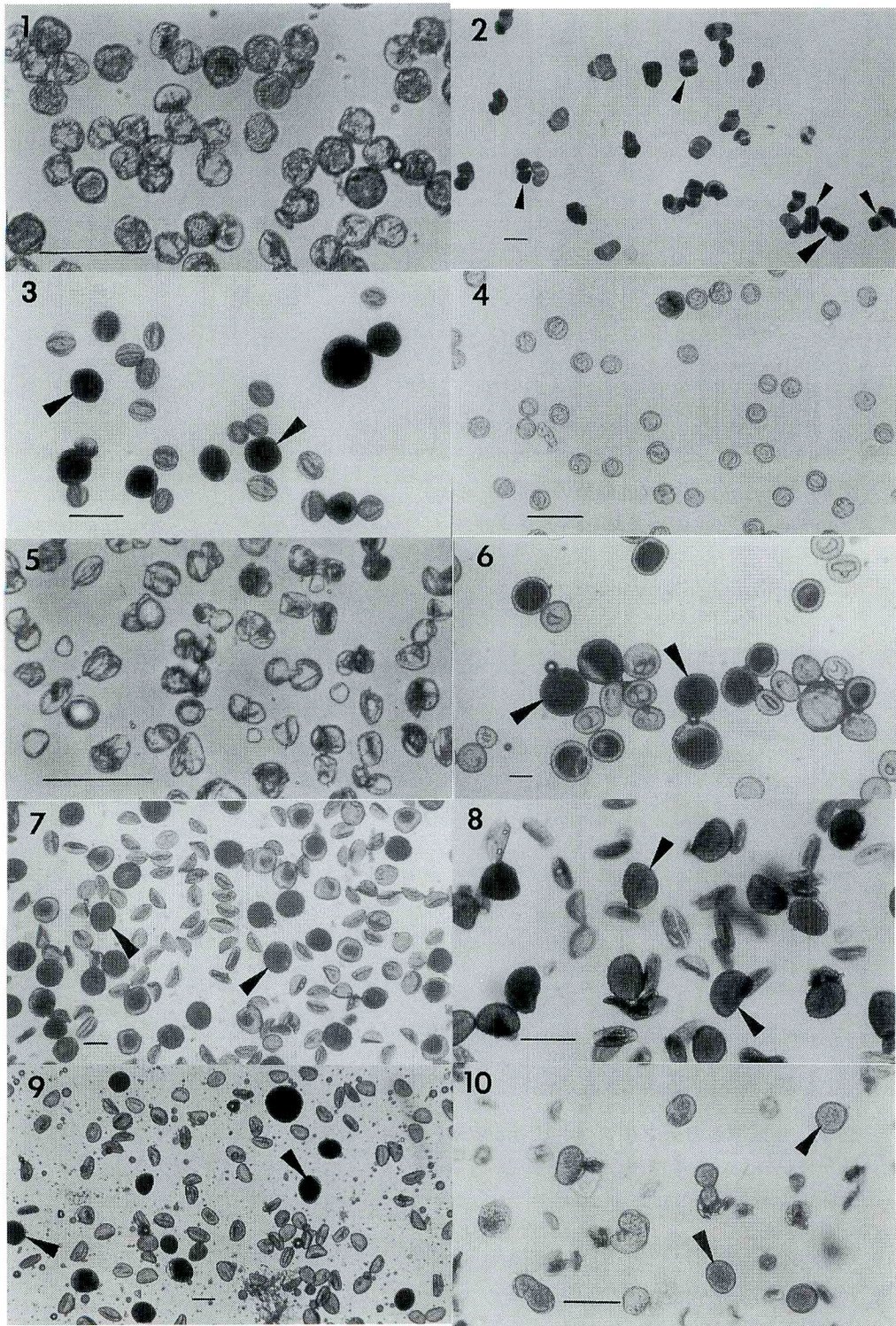


Plate V. 形成要因不明の異常花粉 2001

矢印は正常花粉，以下の植物名に続く数値の内，前者は夫々の写真中の正常花粉数を，後者は平均正常花粉率を示した。

①：ヤマホロシ 0, 14.2%, ②：アカマツ 4, 33.8% (大きい矢印はデンプン含有で異常), ③：ヒガンザクラ 6, 7.6%, ④：シュウメイギク 0, 1.0%, ⑤：ドクダミ 0, 0%, ⑥：ダンドク 3, 18.6%, ⑦：ヒオウギ 18, 37.0%, ⑧：スイセン 13, 32.9%, ⑨：ホトトギス 8, 20.3%, ⑩：ノハカタカラクサ 3, 30.3%, Bar = 50 μ m

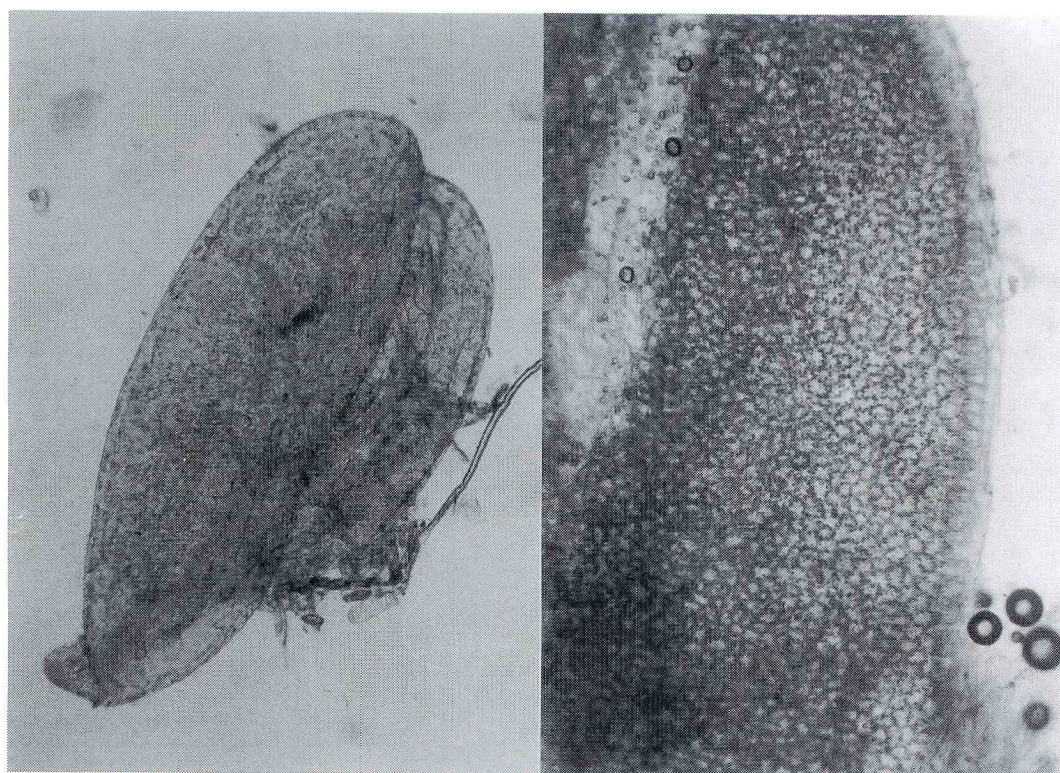


図 51. 花粉を内蔵していないムラサキカタバミと宿根性スイートピーの空虚な葯 2001

をも含む環境ストレスによる場合も、後代に伝わっていく雄性不稔性、倍数性、雑種性のような遺伝的な場合も、異常花粉の形成機構はあまり変わりなさそうである。異常の生じる時期は光学顕微鏡で見える限りでは二期に大別される。一つは胞原細胞期から四分子期に至る間での花粉母細胞の成熟分裂の異常である。もう一つは小孢子から花粉形成期に至る間でのタペート細胞の異常消長である。前者では胞原細胞の壊死、成熟分裂期の染色体の対合・分配などの不規則な行動によるもので、顕微鏡下では染色体の分裂遅滞・迷走（彷徨）、染色体橋、多分子、多核小孢子などが認められ、空虚・不均質や巨大・小粒などの異常花粉形成につながっていく。後者では正常な成熟分裂を終えた小孢子（異常もある）を取り囲み、花粉への栄養補給に重要な役割を演じる葯胞内のタペート細胞に、細胞質の空胞増大・空虚化、核の凝固、異常肥（膨）大（発育）、核の増殖と肥大、原形質の流出融合、timing unbalance（小孢子形成との時間的ずれ）などの異常が生じる。その結果として小孢子的形成阻害、壊死、4分子の解離不全などをおこす。全く推理の域を出ないが、*Camellia* 属にみられる擬似花粉粒（PPG）形成は、4分子期より若い蕾では確認できない事実、硫酸やメタンサルホン酸で花粉（異常も含む）の外壁は溶解しないが、PPGは数秒から数分以内に溶解消失

することから、小孢子形成の過程（時期）に外壁（スポロポレニン？）形成が阻害されて生じたと今はみている。細胞質関与で劣性遺伝をする雄性不稔性植物の花粉退化は、ほとんど例外なく小孢子形成期のタペート細胞の異常消長に起因しているが、筆者による環境ストレスによる極度の異常花粉形成も同じ経過をたどっていた。4分子が解離した小孢子形成の初期、多くは一核期、が花粉形成にとって最も重要な時期、換言すれば最も敏感な時期と言えよう。筆者が見た葯（花粉）のアミノ酸組成の変化（後述）の内、prolineが急に検出される時期、葯培養による半数性植物の誘導の成否が決まる時期、これらがいずれも言い合わせたように小孢子形成の初期というのは実に興味深い。最近では自家不和合や花粉症に関係する物質もこのあたりの時期が問題と聞く。

花粉内のデンプンの異常消長は、おそらく花粉が形態的に完成した開花間近い蕾の時期に起きると考えられる。

（1）成熟分裂の異常及び多分子形成

①低温に遭遇したナスでは第1分裂と第2分裂の後期の花粉母細胞に高い頻度で染色体橋や分裂遅滞が認められた。1952年頃は顕微鏡はまだ単眼で撮影装置もなく、手書きしたものである（図53）。②2倍体と4倍体間の交配で得た3倍体キュウリでは、花粉母細

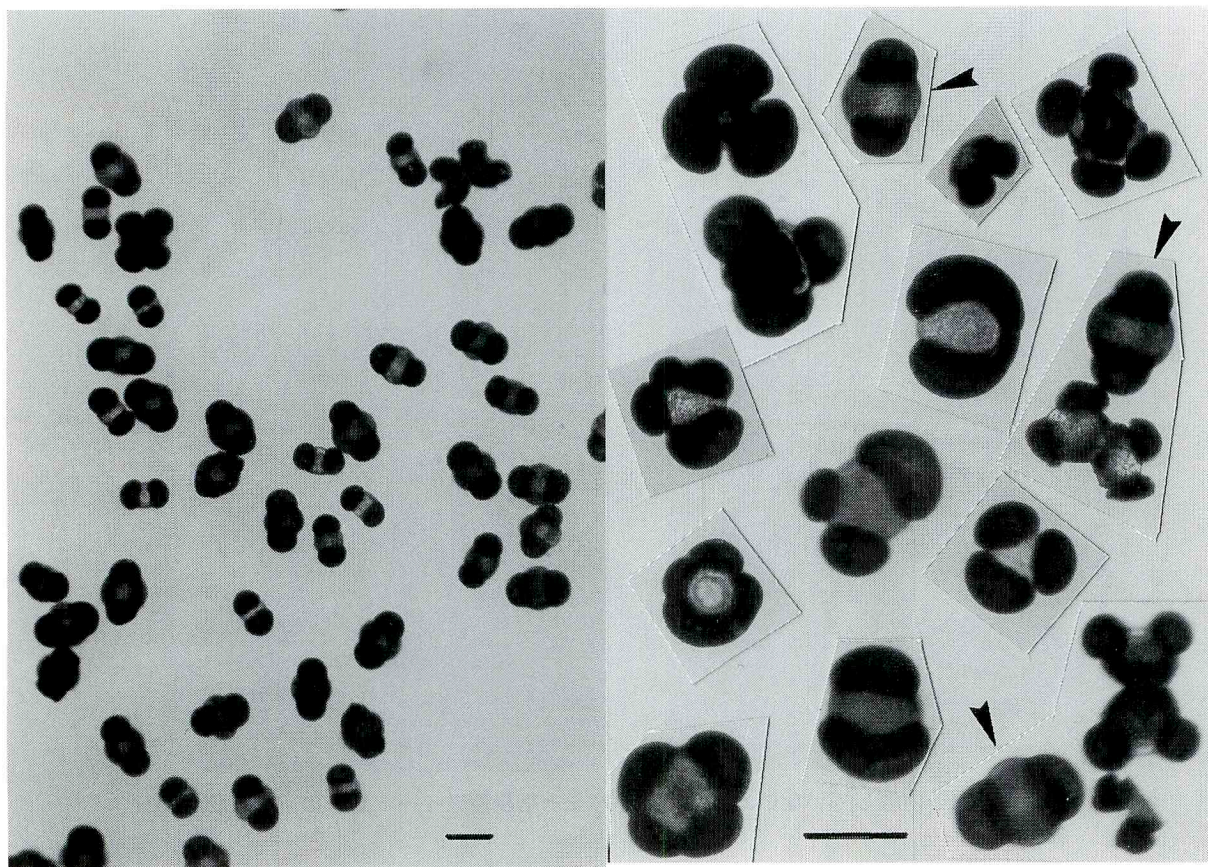


図 52. 大きさ, 形 (奇形) の多様なクロマツの花粉 2001
 右は奇形花粉を集めた写真 矢印: 正常
 Bar = 50 μ m

胞の第1分裂の後・終りに, 染色体の不均等配分の種々の異常分裂像 (Pl. IV. 10, 11) が認められた. それの原因となって, 続く4分子期には正常な4分子は, 2倍体の1/2近くの45%のみで, 後は1から16分子, 特に形成率の高かったのは5と6分子であった (Pl. VI. 6-9, 表7). また4分子でもそのうちの1~3分子までが小さかったり, 逆に大きすぎるものや細胞質が希薄なものがあった. Pl. VI. 3は稔性正常な2倍体の4分子期像であるが, 2倍体でも小粒花粉に發育していくと推測される異常多分子が極めて僅かではあるが見られる. 4倍体のメロンでは正常4分子は48.9%で他は1~10分子で, 5, 6分子が多かった. *C. ficifolius* (4X) \times *C. dipsaceus* (2X) の種間雑種 (3X) でも, 上記キュウリと同様な異常が認められた. ③アフリカ大陸に自生する *Cucumis* キュウリ属 (図42) 野生種間 (メロンと同じ基本染色体数12を持つ) の雑種 (表4, 図43, 44) の中から一部を紹介する. 表8の種間雑種の内, *C. anguria* \times *C. longipes* では正逆交雑とも12II (12本の2価染色体) の花粉母細胞がほとんどで, 1価は極く僅かであった.

これは両親からの染色体の対合が良いことを示し, 結果として正常花粉率は97%近くで, 両種が相同染色体を持つ極く近縁種であることを証明している. 後年のアイソザイム分析でも両種のバンドに差がなかった. 一方, 表8の種間雑種 *C. africanus* \times *C. prophetarum* では, 1価が多く, 両親の染色体間にかかなりの差があることを示す. 種間雑種 *C. dipsaceus* \times *C. zeyheri* では, 1価がより多いうえに, 転座が推測される3・4価染色体までみられ, 両親の類縁関係がかなり遠いことを意味する. *Cucumis* 属の正逆交雑では正常花粉率, 染色体接合とも差のないこと, F_1 の正常花粉率が30%以下になると自殖能力がなくなることなど興味深い. ④世界各地の雑草メロン (Ⅲ異常花粉の出現様相, 2, (4), 雑種性に説明) の相互や温室メロンとの類縁関係をみるための交配実験をした. いずれの組合せでも F_1 雑種種子は容易にとれたが, F_1 植物の正常花粉率は淀川河川敷自生の W-5 を親にした正逆 (相反) 組合せのみ, 他の組合せより低かった (表9 未完). この事実は W-5 の染色体上に転座や欠失部分が (多分1ヶ所) あって, F_1 でヘテロ型の染

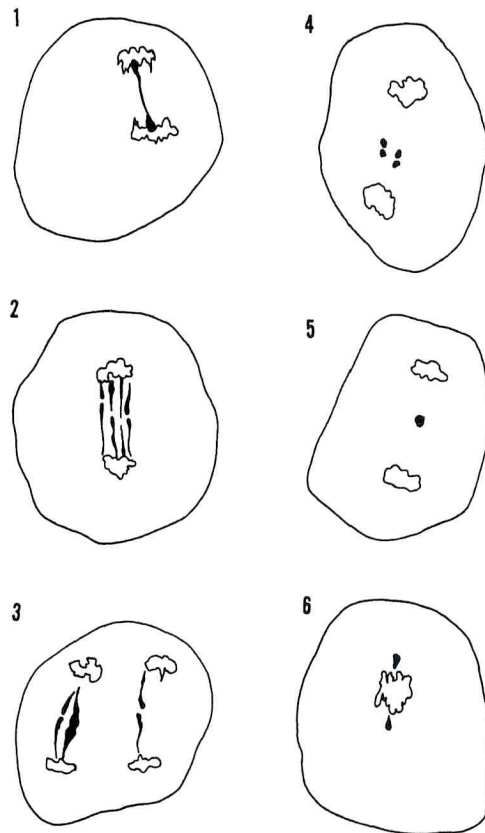


図 53. 初冬の低温遭遇で乱れたナスの成熟分裂 1952

色体構造になったためと考えられる。目下、精力的にとりこんでいるスギ科やヒノキ科でも、二次狭窄を持つ染色体が1本だけの染色体ヘテロ構造で、稔性が低下しているものがある(笹木 1996)。

(2) タペート細胞の異常消長

筆者がいままでにみてきた遺伝性の雄性不稔は、栽培植物のトマト、トウガラシ、ネギ、タマネギ、キャベツ、ダイコンや、雑草トマトのいずれでも、タペート細胞の異常消長が花粉退化の原因になっていた。一方、温度、光、薬剤などの環境ストレスによる花粉退化も、それが軽度の場合は成熟分裂の異常が主な原因になっていたが、それが重症になり正常花粉率が極度に低い場合には、タペート細胞に顕著な異常消長が認められた。

ここでは筆者の学位論文中の、環境ストレスによる果菜類の花粉退化とタペート細胞の関係の一部を紹介する。

Pl. VII にタペート細胞(絨氈細胞, tapetum cell 以下タペートとする)の多様な消長様相を並べたが、いずれも4分子期から小孢子が解離して間もない発育ステージにある蕾(3のみ開花期)の、葯胞(葯腔、花粉嚢、花粉室)の横断切片を示す。1個の葯の横断全

体像がわかるように低倍率で撮影した Pl. VII. 1. 4 以外は、同一倍率である。

タペートの正常な消長経過を順を追って述べる。各葯胞の中央部の花粉母細胞を取り囲むようにして、葯壁に密着していたレンガ状の整形のタペートは、成熟分裂初期の頃、その多くで核分裂がみられ多核化する。葯胞が少しずつ広がり、花粉母細胞相互の間に隙間ができる。4分子期を過ぎて各小孢子が解離する頃から、タペートの細胞膜は不鮮明になり、相互の結合がゆるむ。タペートの消化(退化、崩壊を当てる研究者もある)の始まりである。

小孢子が最初の収縮期を迎える頃、タペートは消長全過程の間で最も濃く染まり、内周縁側から葯胞内に散在する小孢子に向けて、溶け出すように消化(消失)していく(Pl. VII. 1. 2)。小孢子的発育が進むにつれて、タペートの核は萎縮し、細胞質とともに小孢子に吸収されるかのように縮小していく。花粉完成期の葯胞内ではタペートは完全に消失し、花粉は逆に豊満となり濃染する(Pl. VII. 3)。以上が一般的なタペート細胞の正常な消長過程である。

タペート細胞の様々な異常消長過程を以下に例示しよう。Pl. VII. ④は暗黒処理、⑥、⑦、⑧は無加温ガラ

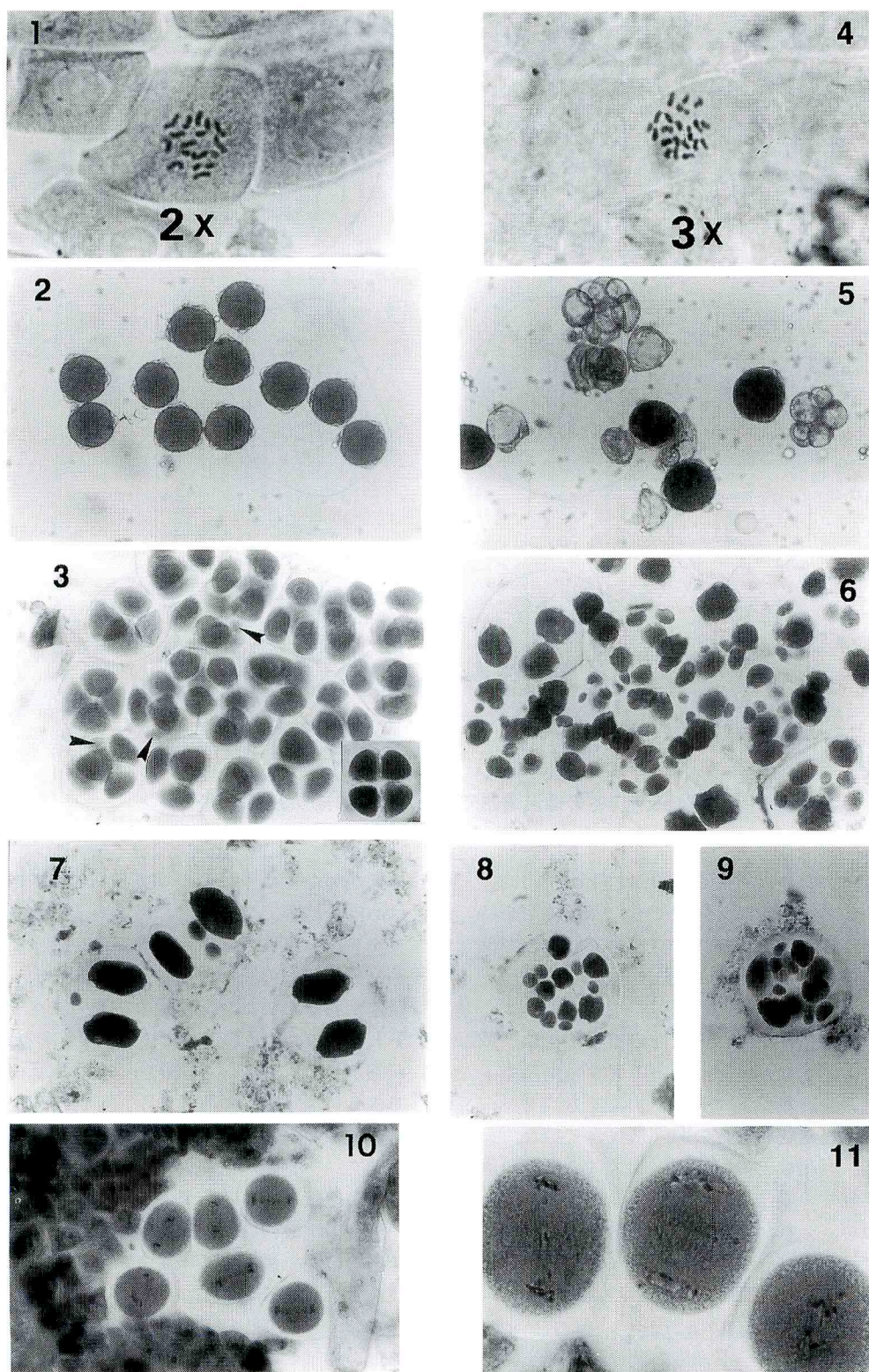


Plate VI. 3倍体キュウリの成熟分裂の乱れと多分子形成 1992

①～③：2倍体，④～⑪：3倍体，①，④：根端の染色体，③，⑥～⑪：小孢子母細胞，
 ③，⑥：4分子期，2倍体にも異常（矢印）がある．3倍体では正常分子は極くわずか．
 ⑦：巨大花粉に発育する大きな分子，⑧：13分子，⑨：16分子，⑩，⑪：第1分裂後
 期から終期の染色体橋，遅滞染色体，②と⑤：2と3倍体の花粉

表7. 3倍体キュウリの多分子形成と正常花粉率 1992

倍数性	調査 花数	観察 ^{a)} 細胞数	正常 4分子	細胞率 (%) ^{a)}												調査 花数	観察 花粉数	正常 花粉(%)	多発芽孔 ^{b)} 花粉(%)		
				異常分子																	
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12					-	16
diploid 2X	4	2663	90.2	0.1	0.3	6.8	1.4	0.9	0.2	0.1								22	15451	92.4	0.4
triploid 3X-A株	5	2012	47.7		0.2		1.7	22.3	20.9	4.1	1.7	0.3	0.4	0.3	0.2		0.1	26	20437	10.7	12.3
triploid 3X-B株	5	2191	40.5	0.5	5.7	2.2	5.9	19.0	17.5	5.3	2.5	0.8	0.2	0.1				19	13483	11.4	16.7
tetraploid 4X	-	-	-	雌花の節成性強く、上位節に雄花着かず												9	6617	31.1	21.1		

^{a)} 4分子期の小孢子母細胞 ^{b)} 4以上(正常は3)

表8. *Cucumis* 属野生植物の種間雑種の染色体接合と正常花粉率(抜粋) 下間・藤下・前川 1966

染色体 接合	組 合 せ							
	$an \times l$ (正逆交雑)	$l \times an$	$l \times p$	$p \times l$ (正逆交雑)	$af \times p$	$p \times af$ (正逆交雑)	$d \times z$	$z \times d$ ^{b)}
$12_n + 0_1$	43	46	38	41	6	8	13	
$11_n + 2_1$	6	4	12	9	13	14	8	
$10_n + 4_1$	1				11	7	5	
$9_n + 6_1$					7	8	以上のほか	
$8_n + 8_1$					5	4	$1_m + 10_n + 1_1 : 9$	
$7_n + 10_1$					5	5	$1_v + 10_n : 7$	
$6_n + 12_1$					3	4	$1_m + 9_n + 3_1 : 8$	
正常花粉率 (%)	95.1	98.2	36.4	38.2	26.9 ^{a)}	26.5 ^{a)}	18.2 ^{a)}	- ^{b)}

各組合せとも50の核板を観察 an : *Cucumis anguria*, l : *C. longipes*, p : *C. prophetarum*, af : *C. africanus*, z : *C. zeyheri*, d : *C. dipsaceus*. いずれも $2n=24$ の2倍体

^{a)} F₂種子はとれない(自殖不能) ^{b)} 単為結果するがF₁種子はとれない

表9. *Cucumis* 属雑草メロン系統間F₁雑種の正常花粉率 (%) 1970 (未完)

♀	♂						cv.
	W-1	W-3	W-4	W-5	W-7		'E. F.'
W-1	94.2 self	90.1	93.4	66.1	92.1		95.3
W-3		95.4 self					96.4
W-4			95.1 self				95.9
W-5				86.9 self			84.1
W-7					98.2 self		97.2
cv. 'E. F.'	93.3	96.2	96.3	78.2	94.9		96.5 self

雑草メロン: *Cucumis melo* var. *agrestis*

W-1: 祭祀用. コヒメウリ. 新津市 W-3: 厩肥(輸入飼料)の中から発育. 堺市

W-4: 自生. 南アフリカ共和国 W-5: 自生. 淀川河畔

W-7: 自生. シッキムのランギット川河畔 cv. 'E. F.': 温室メロン *C. melo* var. *reticulatus*

cv. 'Earl's Favourite'

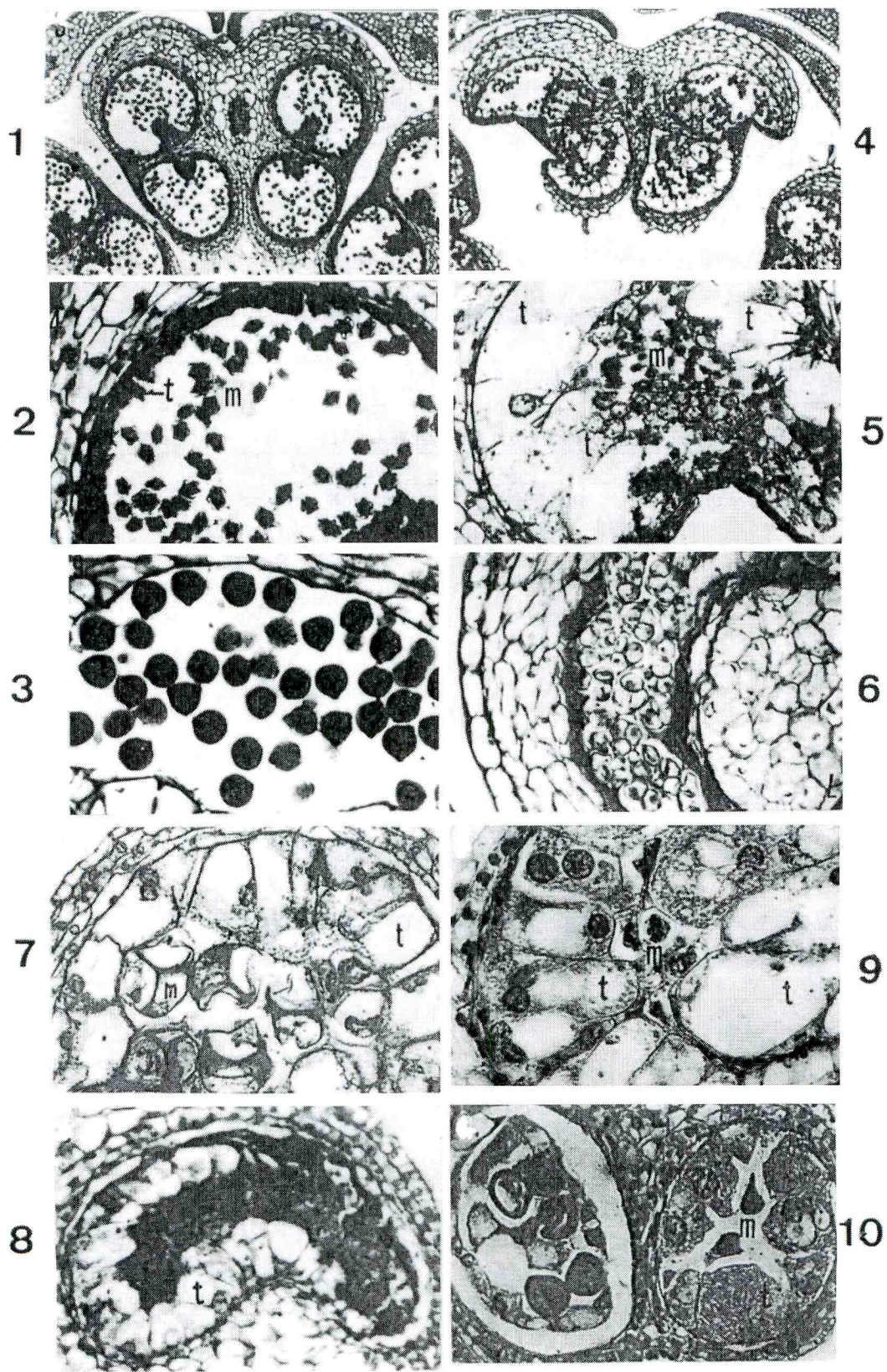


Plate VII. 環境ストレスによるタベト細胞の異常消長 1970

①～③：正常，トマト，④～⑩：異常（④暗黒トマト，⑤高温トマト，⑥低温ナス，
⑦低温メロン，⑧低温トウガラシ，⑨高温トウガラシ，⑩高温インゲン）

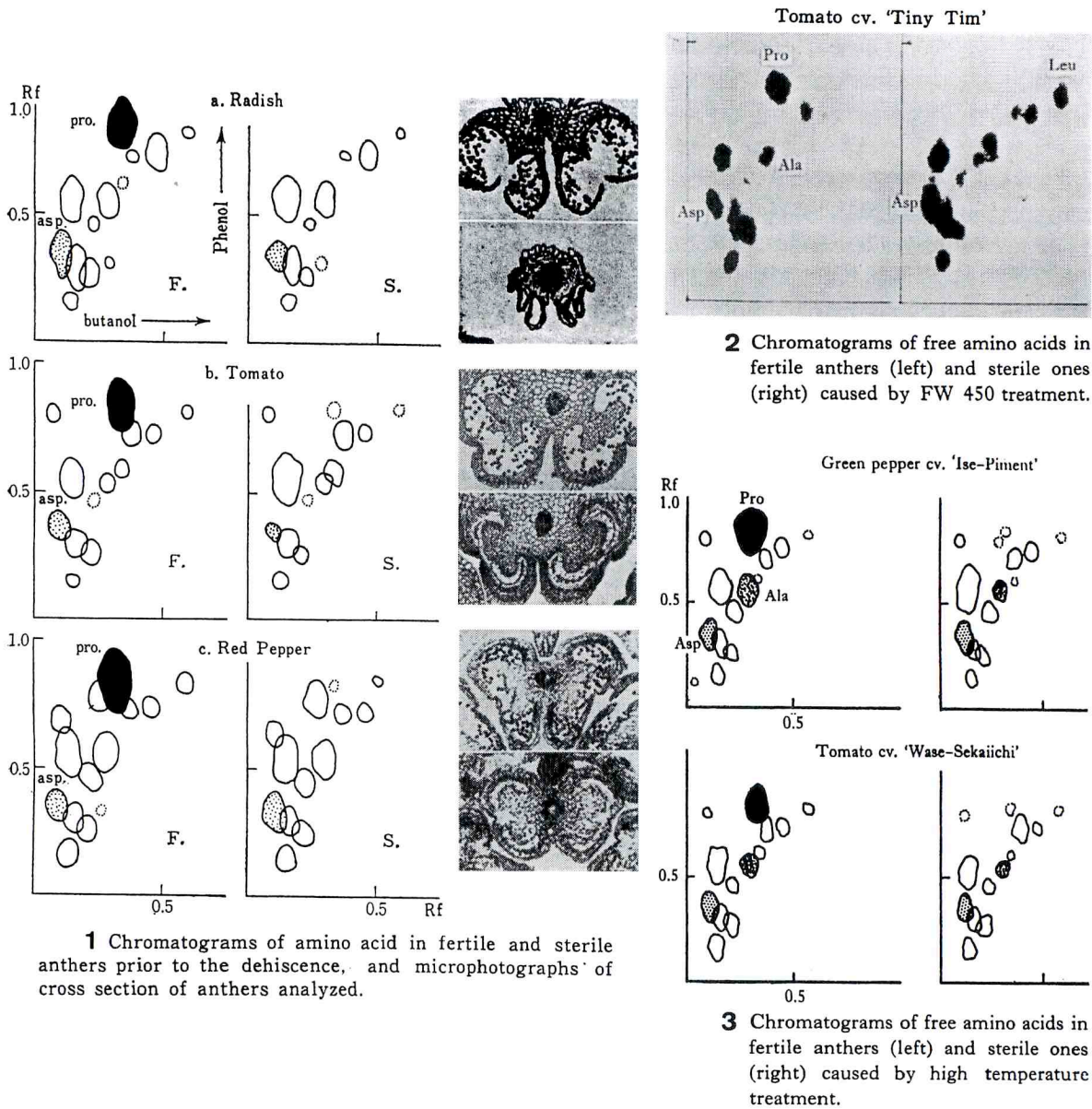


図 54. 花粉が退化した葯組織に含まれるアミノ酸 1970

1 : 雄性不稔, 2 : 除雄剤処理, 3 : 高温処理

ス室で冬季の低温に遭遇した蕾, ⑤, ⑨, ⑩は 38℃ の高温処理を受けた蕾の葯胞である。①~⑤はトマト, ⑥はナス, ⑦はメロン, ⑧, ⑨はトウガラシ, ⑩はインゲンである。低温障害で目立ったのは, 細胞質の希薄(空虚)化したタペートが肥(膨)大し, 小孢子を周りから圧縮してその発育を妨げていた。メロン(Pl. VII. 7)では4分子のまま空虚化の状態に解離できず, トウガラシ(Pl. VII. 8)では, 小孢子の壊死化(濃染して塊りとなる)がタペートより先行, ナス(Pl. VII. 6)では逆にタペートの壊死が先行していた。高温障

害で目立ったのは, やはりタペートの肥大ではあるが, 低温と違うのは細胞質が密なうえに, 核が分裂増殖し, それに伴う細胞質の増大による小孢子の圧縮であった。トマト(Pl. VII. 5), トウガラシ(Pl. VII. 9), インゲン(Pl. VII. 10)ではタペート細胞の核の肥大と増殖が特に顕著にみえた。

タペートの異常消長の様相はストレスの種類や強さ, 供試材料の種類, あるいは処理後の経過日数などによって違ってはいたが, タペート細胞の肥(膨)大が共通して見られた。壊死化は遺伝性の場合も環境ストレス

による場合も、タペート細胞の消長に異常が生じた葯胞内での終末期の症状と言える。開花期に発育の悪い葯の葯胞内には、小孢子とタペートとの区別がつかなくなった繊維様の壊死組織のつまっているのが認められた。

(3) 花粉退化葯のアミノ酸組成

異常花粉形成の細胞組織学的観察の次に考えつくのは、花粉及びその周辺組織、器官に含まれる成分の比較であろう。1954～1966年頃、雄性不稔葯のアミノ酸や糖組成関連の論文が目立ち、早速試してみた。裂開直前の稔性正常葯と花粉退化葯をペーパークロマトグラフ法により比較分析した。

稔性の良否や植物の種類や退化機構に関係なく、葯組織には fructose, glucose, sucrose が含まれていた。各スポットの大きさや濃さからみると、花粉退化葯の方が3糖とも含量が若干少なくなり、sucrose でその傾向が強かった。

アミノ酸組成の比較は、雄性不稔性のタマネギ、ネギ、キャベツ、ダイコン、トマト、トウガラシで、環境ストレス（温度、暗黒、除雄剤）によって退化したナス、トマト、トウガラシ、メロン、イチゴで分析した。供試材料の裂開直前の正常葯からは13～17種類のスポットが認められ、proline はクロマトグラムの中で最大もしくはそれに近い大きなスポットが検出でき、多量に含まれていることが明らかとなった（図54）。一方、花粉退化葯では異常花粉形成の要因や植物の種類の違いに関わらず、proline のスポットが痕跡程度、あるいは全く検出できず、その含量は正常葯に比べて極端に少ないことが明らかとなった（図54）。成熟分裂期の若い葯や、開葯直前の雌蕊、開花期の成葉のアミノ酸組成には稔性の良否による差が認められなかった。

proline と花粉の稔性や花粉の発育段階あるいは葯以外の器官の含有量などの関係から、花粉の退化とアミノ酸代謝との間に密接な関係があるものと推定された。proline を中心とした葯組織の顕微分析、proline のデンブン花粉植物での検出、さらには proline と花粉活性、proline 以外で不特定な量的増減のみられた asparagine, leucine, alanine と花粉退化との関係、proline 形成を抑止する除雄剤開発、などへの研究の発展を夢みながら遺伝子資源探索の研究に没頭していった。

II編同様に本論文で紹介した写真・図表は8以外いずれも、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文献の項で明らかにし、ここでは発表年次のみをそれぞれに付けた。

中村紀雄・前編集委員長の依頼で書き始めた総説‘異常花粉’、III編で脱稿の予定が、既往の研究成果をみなおしているうちに、次々と欲張りになってしまった。そこへ、2000年から奈良医大の井手氏と共同で始めたスギとヒノキ科花粉の観察で新知見が続出、それがマツやマキ科にも飛び火して、もう制動がきかなくなった。被子植物では見たことのないタイプの異常花粉との出会いである。さらに偶然にも2001年の夏に見つけた、野生木本のクマツヅラ科クサギの個体（株）による正常花粉率の変動。この2件は‘異常花粉’のまさしく21世紀の最新の研究成果である。これらに、化石花粉分析の技法につながるであろうところの、異常花粉の酸・アルカリ溶液に対する反応を添えてIV編で筆をおく。