

ポポーの結果に関する研究(第1報)

授粉、受精に関する観察

渡部俊三*・青葉高**・阿部貞夫

Syunzo WATANABE, Takashi AOBA and Sadao ABE : Studies on the
Fruit-setting in Papaw (*Asimina triloba* DUNAL). (I)
An Observation of Pollination and Fertilization.

ポポー (*Asimina triloba* DUNAL) は雌蕊先熟性であり、且つ分離雌蕊 (3~8) である事及び其の他の原因も重なつて結果は不安定なものとして知られている。而してこれら結果不安定の原因については未だ詳細なる報告が出て居ない。筆者等はポポーが結果不安定なる原因究明の基礎として1953年以来主として授粉、受精に関する観察並びに実験を行つて来た。其の結果 2, 3 の事項については更に検討の要を認め、現在実施中であるがこれ迄に得られた結果を此処に報告する。

尙本報の一部は1954年園芸学会春季大会に於て講演発表した。

第1表 供試材料及び調査項目

	1953	1954	1955
調査地	東田川郡三川村大字押切	鶴岡市高畑町	鶴岡市高畑町 東田川郡三川村大字押切 西田川郡温海町大字福栄
供試樹	I. 12年生 (早生系) II. 15年生 (晩生系)	A樹 13年生 B樹 17年生	A, B樹前年度に同じ O樹 (53年IIに同じ) F樹
樹勢	I. 普通, 着花多 II. 稍強, 着花少	A樹 旺盛, 着花多 B樹 稍弱, 着花中位	A, B樹前年度に同じ O樹 弱, 着花少 F樹 普通, 着花多
調査項目	1. 花芽の分化, 発育 2. 雌, 雄器官の受精能力 3. 受精機構の観察	1. 花芽の分化, 発育 2. 雌, 雄器官の受精能力 3. 受精機構の観察	1. 雌, 雄器官の受精能力 2. 受精機構の観察
調査期間	1953. 4~8	1954. 4~8	1955. 4~8
備考		B樹に雌蕊発育不完全花発生	前年同様B樹に雌蕊不完全花発生

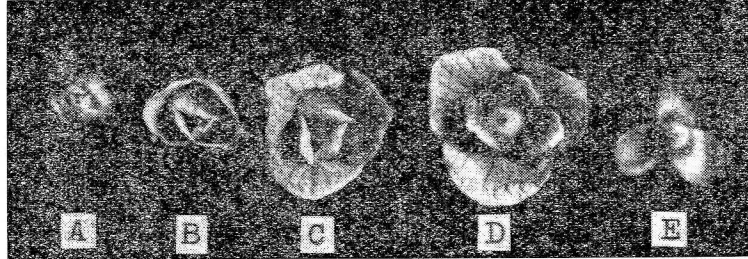
1. 材料及び方法

供試材料及び主要調査項目については第1表に示す如くであるが、花芽の分化発育過程は、3日隔きに樹上任意の部位より各々5, 6箇宛の芽を採取し、hand section に依り Cotton blue, Light green を用いて染色検鏡した。花粉の発芽試験には寒天培養基を用い、寒天濃度 1.0~3.0%, 蔗糖濃度 5~20% とし、更にこれを温度及び PH 値を変えて試験した。発芽床は前記寒天培養基の薄いフィルムをスライド上に張らせたものを用い、大型の

*; ** 農学部園芸学研究室 (Laboratory of Horticulture, Faculty of Agriculture)

シャーレを温室として用いた。尙花粉は供試樹より採集直後のものを用いる様努めたが、F, O樹の場合は開葯直前に枝を採り室内にて開葯させ花粉を採集した。

Fig. 1. Showing an order from flowering to dehiscence of anther



A, B : Early stage (Flowering)

C : Middle stage (Maturing of pistil)

D, E : Final stage (Dehiscence of anther and petal-fall)

柱頭に於ける花粉の発芽及び花柱内に於ける花粉管伸長の観察は、これを柱頭の熟度に従い初期 (開花 1~2 日後), 中期 (開花 3~4 日後), 盛期 (開葯 2~3 日前) に分け夫々自家及び他家授粉を行い、授粉12時間後に採取し、押しつぶし法に依り柱頭に於ける花粉発芽に就いてしらべ、又花粉管の行動の観察には授粉24時間後に材料を採取固定し、パラフィン埋没法に従い切片を作り検鏡した。固定には Carnoy's fluid 及び Formalin aceticalcohol を、染色には Delafield's haematoxylin を用いた。

2. 観察の結果

1. 花芽の分化とその發育過程

ポポーの花芽分化とその發育については平井氏³⁾の報告があるが、当地方 (山形県庄内地方) に於ては6月19~22日頃既に萼片が完成され、花芽の分化期は6月9日前後と推定された。又7月に入ると花器は殆んど完成を見、平井氏の場合同様花芽の發育は極めて速やかなことが認められた。その過程を示すと第2表の如くである。

次に開花より開葯迄の過程を示すと第1図 (A~E) の如くであり、これに要する日数は5~13日で平均8.7日であった。

開花期は個体及びその年の気象条件に依つて少しく差が見られたが、開花始めは5月3~5日頃と思われた。開花より開葯迄の過程を初期 (第1図A, B), 中期 (C), 後期 (D,

Table 2. Differentiation and development of flower-bud in papaw

	Condition of flower-bud	Date of observation		
		1953	1954	OSAKA (Hirai)
I	Crown-bud is invisible			May. Early
II	Flower-bud differentiation	June.	June. 9.	// 15.
III	Development of calyx primordia	// 19.	// 14.	// 25.
IV	Completion of calyx and formation of outer petals	// 22.	// 19.	// 25.
V	Formation of inner petals and megasporophyll	// 30.	// 24.	June. 4.
VI	Formation of macrosporophyll	July. 7.	// 29.	// 14.
VII	Morphological completion of floral organs	// 21.	July. 4.	// 24.

E) に分けて観察すると開花後 3~5 日で中期に達しこの時期には柱頭表面は粘質物で被われ更に 2~3 日経過すれば葯の裂開が行われるが、この時期になると雌蕊の受精能力は減退して来る (第9表)。即ちポポーは余り極端ではないにしても明らかに雌蕊先熟の傾向を示した。尙1954年 A, B 各樹の垂主枝各 2 枝に寒冷紗袋を掛け花粉を遮断し開葯時に自家授粉を行つたが、殆んど結果を見ずして何れも早期に落果した。これは雌蕊の成熟適期に授粉が行われなかつた為と思われたが、ポポーが雌蕊先熟であることを裏書きするものと考えられる。

II. 雌雄器官の受精能力

1) 花粉の発芽試験

ポポーの花粉は所謂 tetrad で相互に粘着し pollinium を形成しているが、形態的不稔花粉は殆んど認められない。次に花粉の発芽能力を調べる為、寒天培養基を用いて発芽試験を行つた。その結果は第3, 4, 5表に示す如くである。即ち発芽は寒天濃度に左右されるところが比較的大きく、1~2%の場合発芽率も高く3%以上では発芽率は低下した。一方蔗糖濃度が及ぼす影響はさほど大でなく、10%で最高を、5%及び15, 25%では漸次低下し0%では全く発芽が認められなかつた (第3表)。又温度との関係では20~25°Cに於いて最高で、これより高い場合は破裂 (内容物吐出) 花粉を生じた (第4表)。培養基の水素イオン濃度と発芽との関係を調べる為に HCl (1/5N), NaOH (1/5N) を加え PH 値を変え試験した。その結果第5表に示す如く、ポポーの花粉は PH 5~5.6 附近で良好な発芽伸長を見た。次に培養基を発芽に最適と思われる状態 (蔗糖 10%, 寒天 1.5%, PH 5.2~5.8) に保ち花粉発芽率及び花粉管伸長度をしらべた結果は第6表に示す如くで、平均 74.0% の発芽率を得、又花粉管は置床 4 時間後で 600~1000 μ の良好な伸長をみた。更に供試樹毎に花粉の発芽試験を行つた結果、A 及び O 樹では 80% 以上の発芽率を示し、B, F 樹は 20~40% に止つた。これは花粉を採集してから置床迄に多少時間を費した為と考えられる (第7表)。

以上寒天培養基に於ける花粉の発芽について、寒天濃度及び蔗糖濃度との関係、温度並びに培養基 PH 値との関係を調べたのであるが、好条件下では 70~80% の発芽を見、又花粉管先端の膨大等の異状現象は認められず、花粉の発芽能力には何等異状が認められな

Table 3
Pollen germination on the artificial media*

Aga. % \ Sac. %	0	5	10	15	20
1.0	0	50.0	58.7	50.8	48.3
1.5	0	65.8	73.5	70.1	53.6
2.0	0	37.0	61.3	43.6	30.0
2.5	0	11.8	13.8	2.5	0.5
3.0	0	0	0.8	0.8	0

* PH 5.5-6.0, after 12 hs.

Table 4
Pollen germination with different temperature*

	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C
Germination (%)	0.8	57	69	12	bursting
Tube length (μ)	10.	980	1237	92	0

* Suc. 1.5%, Aga. 10%, PH 5.2 after 4 hs.

Table 5
Influences of PH value on pollen germinations

Germ \ PH	2.8	4.4	5.0	5.6	6.2	6.6
Max	0	0	57	68	bursting	bursting
Min	0	0	62	72	1.5	bursting
Ave	0	0	60	71	—	—

Table 6. Pollen germination and pollen-tube elongation on the artificial media*

	Pollen grain	Germinate grain	Germinate ratio	Pollen-tube length (μ)			PH value
				Max	Min	Ave	
I	496	373	75.4	1,197	662	903	5.8
II	326	242	74.1	988	57	608	5.8
III	206	145	74.6	1,468	97	988	5.8
IV	588	414	70.5	1,530	19	1,004	5.2

* Sac. 10%, Aga. 1.5%, after 4 hs.

Table 7. Pollen germination test with different stocks*

stock \	Artificial media		Pollen grain	Germinate grain	Germinate ratio (%)
	Age. (%)	Sac. (%)			
A.	1.0	10	92	61	66.3
	1.5	10	72	62	86.1
	2.0	10	93	54	56.9
	3.0	10	138	64	46.2
B.	1.0	10	128	34	26.5
	2.0	10	82	23	28.0
F.	1.0	10	134	49	36.5
	1.5	10	74	31	41.9
	2.0	10	98	27	27.5
	3.0	10	164	58	35.3
O.	1.5	10	74	64	86.4
	2.0	10	88	76	86.3
	3.0	10	188	129	68.0

* PH 5.6, 25°C.

かつた (Plate I-5). 但し蔗糖濃度, PH値, 温度等が不適当な場合は何れも破裂が見られた。

2) 雌蕊の形態

次に結果不安定の一因として花器の形態的不完全が考えられるが, ポポーの花器はこれ迄の観察では大部分正常であつた。然し極めて稀に雌蕊の發育不完全なものが見られた。即ちこれらの花では葯上に柱頭が見られぬばかりでなく, 雌蕊は僅かに痕跡が認められるに過ぎなかつた (Plate I-2, 3)。斯る劣悪花發生の原因については不明であるが, この花は花卉脱落后間もなく落ち結実することは無い¹⁾。

III. 雌蕊組織内に於ける花粉管の行動

不受精の原因として諸種の生理障礙が知られているが, ポポーの受精障礙の有無を検する目的から柱頭に於ける花粉発芽並びに花柱内に於ける花粉管の行動をしらべた。

ポポーの花粉は第7表に示した如く人工発芽床上でも70%以上の発芽率を見たのであるが, 自家柱頭に於いては第8表に示す如く平均54%の発芽率を示し, この場合花粉管の異状生長は認められなかつた (Plate II-1)。

柱頭成熟初期 (開花 1~2 日後) に授粉したものは授粉後3時間では未だ花粉管長も短く「押しつぶし」の際も柱頭より容易に離れたが, 中期 (開花 3~4 日後) では授粉後3

時間で花粉管は乳頭状細胞間に深く侵入し (Plate II-1) 押しつぶした場合でも組織から離れ難かつた。以上のことから成熟花柱に於ては柱頭上の分泌物が花粉附着を容易ならしめると共に花粉発芽及び花粉管の伸長にも好条件を与えるものと考えられた。

花柱内に於ける花粉管の行動を見るに自家及び他家授粉 6~12 時間後には殆んど誘導組織内を下降し (Plate II-2) 一部は既に子房腔上部に到達していた。更に授粉 1 日及び 2 日後に於ける観察では子房内に花粉管の先端部が突入して受精が行われつつあることが認め

Table 8. Pollen germination and pollen-tube elongation on the stigmatic surface.

	Pollen grain	Germinate grain	Germ. ratio (%)	Pollen-tube length (μ)		
				Max	Min	Ave
Early stage	132	69	52.2	76	19	38
Middle stage	98	68	55.3	323	38	152
Vigorous stage	131	71	50.9	495	47	261

られた。子房内に達した後の花粉管の行動は花柱内に於ける場合の如く詳細に追究出来なかつたが、観察結果を総合すると次の如くである。即ち花柱内誘導組織を下降した花粉管は導毛部を伝つて子房腔に入る (Plate II-3)。其の後は胚珠の配列の状態から見て左右に分れるものと思われる (Plate II-4)。これを模式図で示せば第 2 図の如くで、花粉管は授粉 12~24 時間後にして子房部に到達するのであるが、この時期に珠孔に入った花粉管を認めた例はわずかで受精完了迄には 1~2 日を要するものと思われた。

IV. 不親和現象について

自家不親和性植物に於いては花粉がたとえ柱頭上に於いて良好な発芽を見ても花粉管が花柱内を伸長下降する際にその伸長速度が遅くなるとか、或は伸長が停止するなどの異状現象の為に受精が阻害される事実が知られている。本観察では花柱内に於ける花粉管伸長の速度即ち受精完了迄に要する時間が、自家授粉の場合は他家授粉に比して幾分遅れる傾向が見られた。

1953年の予備試験に於いて他家授粉を行つた場合、落果も少なく果実が大形となる事を認めたので、1955年第 9 表に示す試験を行つた。この場合 A, B 樹の花粉は採集直後授粉した。又結果率は授粉花数に対する結果雌蕊を有する果梗数で示した為、授粉雌蕊数に対する結果雌蕊数の比より若干高い数値が得られた。

第 9 表によれば成熟雌蕊に授粉した場合も自家授粉では 10~20% でこれは他家授粉の何れよりも低く A×O (II) 区の約 1/3 に過ぎない。同様な傾向は未熟雌蕊に授粉した場合も

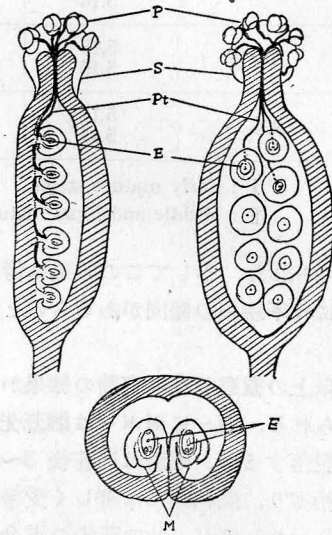


Fig. 2
The diagrams showing morphological structure of the pistil and behavior of pollen tubes in it
E : Embryo
M : Micropyle
P : Pollen grain
Pt : Pollen-tube
S : Stigmatic surface

Table 9. Fruit setting by self and cross-pollination

Crossing \	Crossing date	Flower * maturity	Pollinate flowers	Fruiting numbers	Fruit setting (%)
A × A	5. 9	I	40	6	15
	5.14	II	40	8	20
	5.16	II	40	4	10
A × B	5.14	I	50	22	44
	5.14	II	50	14	28
A × F	5.15	I	30	14	47
	5.15	II	30	11	33
A × O	5.11	I	30	16	53
	5.11	II	30	8	27

* I : Early mature stage

II : Middle and Final mature stage

認められた。そしてこの結果は傍島氏が得た10~22%対35%の結果とも略々一致し、ポポーには不親和の傾向があるものと認められた。

3. 考 察

以上の観察並びに実験の結果からポポーの結果を不安定にする要因としては次の事が考えられる。第一にポポーは雌蕊先熟性で開葯は開花後8日以降に行われ3~4日にして葯は脱落するが、雌蕊は開花後3~4日頃最も受精率高く、開葯1~2日前頃には受精能力は稍劣り、開葯期には著しく受精能力が劣る。従つて放任状態では受精は主として他花により行われるが、此の花粉の媒介は主に環縫亜目(クロバエ科, ハナバエ科等)の昆虫によると考えられる⁶⁾。これらの訪虫条件の不適な場合は当然結果も不良化すると考えられる。但し開花は一結果枝についても頂部より逐次に行われ、一樹内の開花期間は約1カ月に及び同株内他花授粉には特別に支障があるとは認められない。

次にポポーは一花に約300内外の葯を有しこれらの葯には夫々多量の花粉が認められ、この花粉粒には形態的に不稔なものは見られず、更に人工発芽床上に於ても70%以上の発芽率を示し雌性器官には何等の異状も認められなかつたが、雌蕊については一部の花に不完全なものが観察された。

即ち筆者等は1954, 55の両年B樹に於て約0.5%の不完全花を認めたがこれらは調査の結果雌蕊は完全に退化して居り全く受精能力を欠き、開花後間もなく落下することを認めた。平井氏はこの様な不完全花は極めて稀な例としているが、津田・井上氏等によつても同様な例の報告があり²⁾、実生繁殖によつた多数の株中にはこの様な原因から結果不良を招いているものもあり得ると考えられる。而して花芽の發育調査の結果よりすれば、上記の不完全花は既に前年7月頃決定しているものと推定され、又この不完全花は特定の樹に限つて認められる事から柿の雄花の如く遺伝的原因に依るものとも考えられるが、或は茄の短花柱花⁷⁾の如く主に栄養条件によることも考えられ、不完全花の成因については更に詳細な検討を必要とする。

第三に自家不親和性の関係であるが、傍島氏等は交配試験の結果他家授粉で約35%、自家授粉の場合10~12%の結果率を得、筆者等も他家授粉の場合の結果率は40~50%と自家授粉の場合の3倍程度の結果を得、更に他家授粉によつた場合果実も大形となる事を観察

た。以上の事実はポポーには不完全な不親和性 (Partial incompatibility) の存在する事を示している。然し乍ら柱頭に於ける花粉の発芽、花柱内に於ける花粉管の伸長及び其の後の行動に於いては不親和⁸⁾の場合に見られる如き花粉管の屈曲、先端の膨大等の現象は傍島氏の場合同様認められなかつた。而して本観察に於いては自家授粉の場合も人工発芽床に於ける場合よりは低いが、柱頭に於いて50%の花粉発芽率を得、傍島氏の12~24時間よりは長時間を要したが、1~2日後には受精が行われる事が認められた。花柱内に於ける花粉管の行動並びに其の後の行動については未だ詳細な観察を欠いて居り、直ちに断定は出来ないが、自家及び他家授粉を比較して受精完了迄の所要日数に幾分差が認められ、これらが不完全不親和の一因となつてゐるのではなからうかとも考えられるが、その詳細については今後の観察調査を予定している。

4. 摘 要

1) 本報告はポポーの結果に関する基礎研究として、主に授粉、受精について1953~55年に行つた観察の結果である。

2) 当地方 (山形県庄内地方) に於ける花芽分化期は6月上旬で、花器の外部形態の完成は7月下旬であつた。

3) ポポーの花は雌蕊先熟で自花授粉に依つて受精することは殆んど考えられない。

4) ポポーの花粉は寒天培養基上に於いて約70%の発芽を示し、発芽は蔗糖より寒天濃度に影響される所が大であつた。又発芽率は培養基が寒天1.5%、蔗糖10%の場合及び温度が20~25°C、PH値が5.0~5.6の場合夫々最高値を示した。

5) 雌蕊の発育が不完全な花が認められたがその発生機構等については不明で今後検討の要がある。

6) 本調査に於いては自家柱頭上で50%以上の花粉発芽率を得、1~2日で受精が行われる事を見たが、一方成熟期に於ける自家及び他家交配の結果、夫々10~20及び30~50%の結果率を示し、不完全不親和性の存在する事が認められた。

参 考 文 献

- 1) 青葉 高・加藤拓男・松本隆一 (1956) 山大紀要 (農学) 2 (2) 103-113
- 2) 平井重三 (1950) 新果樹ポポー
- 3) —— (1953) 浪速大紀要 (農学及自然科学) 3. 141-147
- 4) 小林 章 (1954) 果樹園芸総論
- 5) 門田寅太郎 (1943) 農及園 18-10
- 6) 傍島善次・国村 昇 (1953) 西京大学術報告 (農学) 5, 33-46
- 7) —— (1954) ——6, 29-37
- 8) 須佐寅三郎 (1936) 札幌農林学会報 132, 167-194

Summary

1) This paper is intended to present the results of an observation with the pollination and the fertilization of papaw (*Asimina triloba* DUNAL), which is one of the fundamental studies upon the fruit-setting carried on from 1953 to 1955.

2) The flower-bud of papaw is differentiated in this area (Shônai dist., Yamagata pref.) presumably in June, and the various floral organs within the bud are morphologically completed by the early-to middle-part of July.

3) In papaw, the flower is protogynous and it is hardly conceivable that it is fertilized by the self-pollination.

4) From the germination test under the suitable conditions, the percentage was shown as 70% and the germination is more influenced by the concentration of sucrose than by aga-aga.

The highest percentage was shown in the following media, i. e. of 1.5% aga-aga and 10% sucrose, and in this connection, PH value in relation to temperature is considered to be an essential factor.

5) Incomplete flowers were observed, but we have not yet any particulars about their mechanical origination, which are left to future observation.

6) In self-pollination, the percentage of pollen germination on the stigmatic surface was obtained more than 50%, but the fertilization began 24 hours after the germination and 1-2 days after it was completed.

The results of self- and cross-pollination registered 10-20% and 30-50% respectively. So the authors have reached to the conclusion that the papaw has the partial incompatibility.

Explanation of photographs

PLATE I. 1-5

- 1) Longitudinal section of pistil in normal flower. $\times 120$.
- 2) Longitudinal section of pistil in abnormal flower ; showing the degenerate pistil. $\times 450$.
- 3) Flowers of the papaw ; showing the normal and the abnormal (degenerate pistil) flower.
- 4) Arrangement of pistil and femal in young flower bud. $\times 100$.
- 5) Pollen germination of papaw on the artificial media. (aga. 1.5%, suc. 10%, PH 5.8). 24 hours after treatment. $\times 200$.

PLATE II. 1-6.

- 1) Portion of stigmatic surface ; showing emptied pollen grains and pollen tubes penetrating into the stigmatic surface. 12 hours after self-pollination. $\times 150$.
- 2) Portion of upper part of the style ; showing pollen tubes elongating in the conducting tissue which is not so deeply stained. 12 hours after self-pollination. $\times 450$.
- 3) A pollen tube elongating downward along the carpel wall to the locule. $\times 150$.
- 4) Arrangement of ovule ; longitudinal section of young fruit. $\times 50$.
- 5) Longitudinal section of ovule ; 24 hours after dehiscence of anther. $\times 100$.
- 6) An embryo sac on the point of fertilization. 3 days after self-pollination. $\times 400$
(arrow showing the pollen tube)

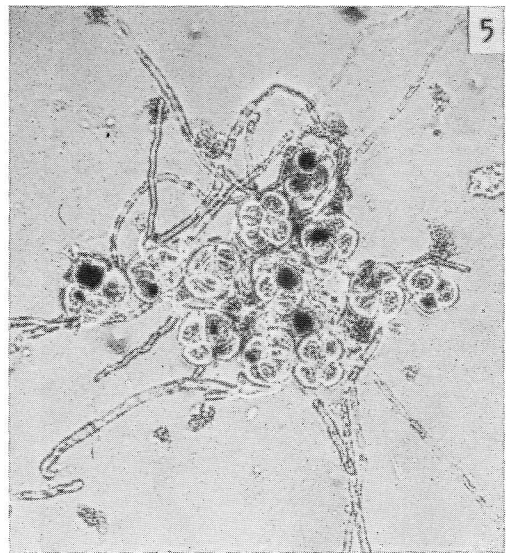
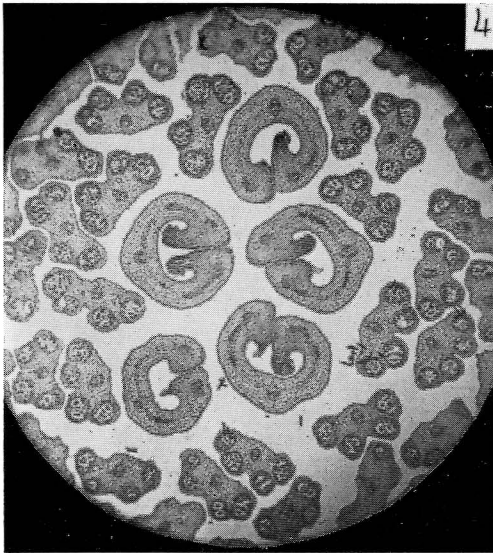
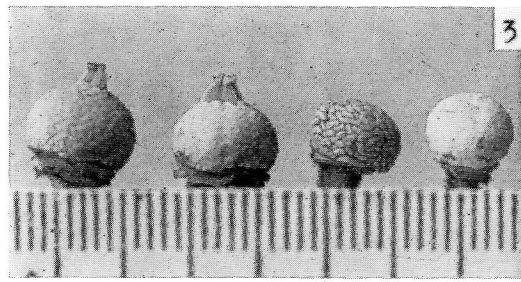
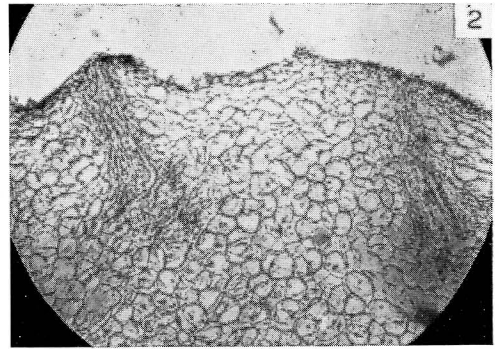
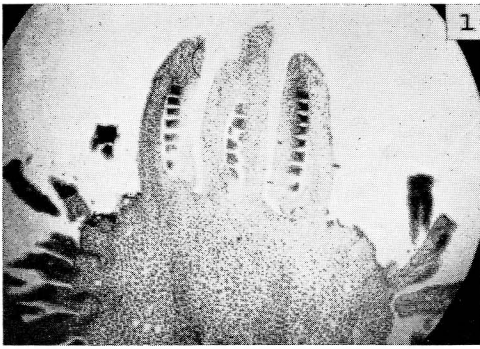


Plate I. 1~5

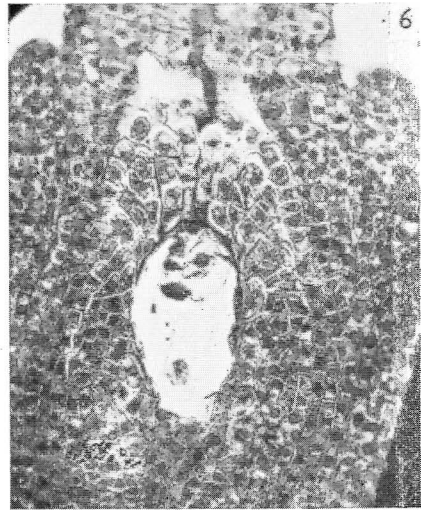
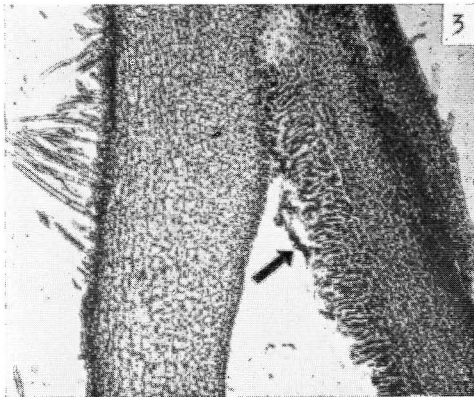
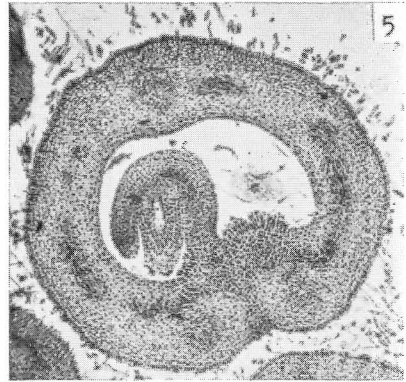
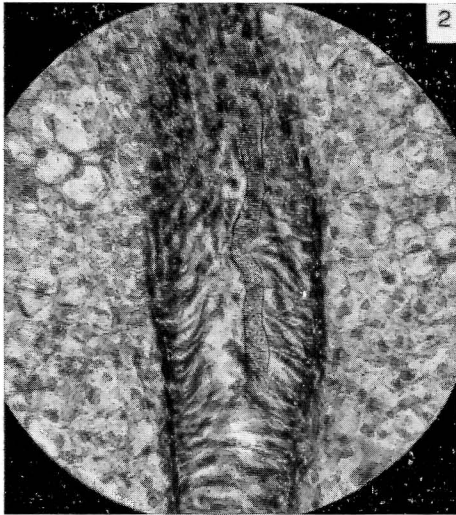
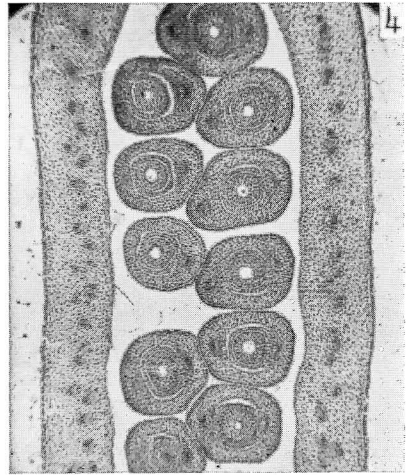
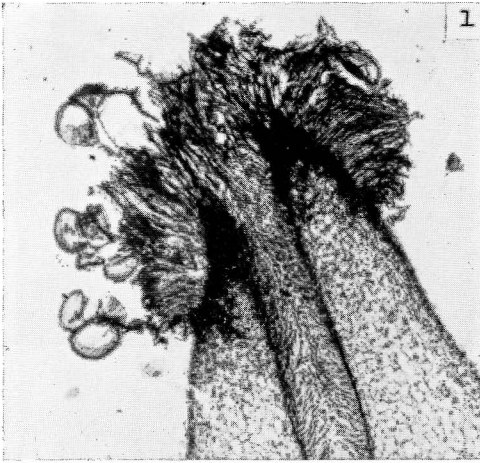


Plate I. 1~6