大麥の不稔性に關する研究

第1報 不稔粒の生ずる機作について*

山 本 正

(北海道農業試験場)

Studies on the sterility in barley. I. On the mechanism
in occurrence of sterile grains. T. YAMAMOTO

I 緒 論

大麦時に二条大麦(ビール麦)に見られる不稔現象は俗に提灯穂と云う名称で、古くから人々の注目を引いて、各方面から此の原因に就いて研究されているが、未だ総合的な研究がなく、充分に説明されない点があるので、不稔性の研究の第一段階として、不稔粒の生ずる機構に就いて調査したので茲に其の概要を報告する。

此の仕事を遂行するに際して絶えず理解ある御激励を戴いた北海道農業試験場作物部長吉野至徳氏並びに調査上絶大なる援助を得た松田正行の両氏に対して厚く謝意を表する。

II 材料及方法

材料として春播大麦「モラビヤ」(2条種)より純系分離して育成維持している系統を使用した。頭文字Mをつけたものはすべて此等の系統を示す。異常花粉の測定には花粉固定に最も良好なる結果を得たルゴー液を用いて固定し、後アセトカーミンで染色検定した。

花粉の発芽試験は柱頭を使用した。授粉後 3~5 分後コットンブリューで固定染色して、花粉発芽率、花粉管異常伸長率等を測定した。

III 結果及び考察

A. 授粉に就いて

i) 開花当日に於ける柱頭上花粉数 正常に授精が行われるためには、何よりも先ず開花と同時に葯が裂開して花粉が柱頭に飛散する事が必要であるので自然状態の花の開花当日に於ける柱頭上の花粉数を測定した。其の結果は第1表に示す如くである。

第1表 開花日に於ける柱頭上花粉数

系 統 名	花粉数 得長順位	柱頭上花粉数別小花百分率						不稔率(%)
		0	1~5	6~10	>11	>20	>30	
M-32	I	0.0	0.0	3.9	8.5	7.8	79.9	1.4
	II	3.4	3.4	6.7	11.8	11.8	63.0	4.1
	III	1.8	0.0	3.6	25.2	9.1	60.3	11.1
	IV	3.9	2.2	3.2	9.7	17.8	64.0	16.0
	V	7.3	3.7	10.0	3.7	12.7	62.7	22.3
M-23	I	17.8	9.4	11.1	15.3	25.5	20.9	36.4
	II	35.5	17.6	6.6	19.5	5.9	10.0	51.5
	III	28.9	20.5	2.0	16.7	13.7	17.8	55.0
	IV	47.2	8.2	4.0	12.2	18.5	10.0	66.0

註 (I) 1個体内に於ける得長の順位を I, II...Vとする。従つてIは最長稈を示すことになる。

(II) 観察した小花数は何れの稈についても 50~60 小花

* 昭和 25 年 4 月 8 日 第 87 回講演会に於て発表 同日受理
日本作物学会紀事 第 20 卷 第 1~2 号

M-32 は不稔の少い系統であり、M-23 は不稔の多い系統であるが、両者間の著しい差は M-32 に於ては柱頭上花粉の認められない小花数が各稈平均して 3.3% であるのに対して、M-23 に於ては 32.4% の高率を示している事である。柱頭上花粉の認められない小花は単爲結果の場合を除けば不稔になる事は当然であつて、此の種不稔が実際の不稔率に占める割合は M-32 に於ては 30%、M-23 に於ては 62% にも達し不稔

第2表 不裂開葯を含む小花数

系統名	不裂開葯数 区分	1小花内に於ける不裂開葯数別 小花百分率			
		0(本)	1(本)	2(本)	3(本)
M-32	各稈平均	93.9	4.3	0.0	1.8
M-23	"	57.9	21.5	7.6	10.0

粒発生の約半数は此の種不受粉の結果生ずる事が明らかになつた。更に本表に於て注目すべき事は1個体内に於て稈長順位の低いもの程、柱頭上花粉数の認められない場合の増加する事で、不稔率の稈長順位に依る増加と平行的な関係を示している事である。

ii) 1小花内に含まれる不裂開葯数

上述の如く、大麦に於ける不稔現象の大半の原因は不受粉の結果生ずるものである事が明らかになつた。従つて更に不受粉の原因を知るために1小花内の不裂開葯数を調査したのが第2表である。

3葯とも不裂開を示す小花は M-32 に於て 1.8%、M-23 に於て 10.0% に過ぎなく、柱頭上花粉の認められない小花数より遙かに少い。此の事は葯は裂開するが花粉の飛散しないために受粉されない小花の存在する事を示すものであつて、柱頭上花粉の認められない原因の 30% は葯の不裂開に、残り 70% は葯は裂開するが花粉の飛散しないために生ずる事を示している。

iii) 葯の裂開度 前項に於て柱頭上花粉の認められない原因の 70% は葯は裂開するが花粉の飛散しないために生ずる事を述べたが、此の花粉の

第1図 葯の異常裂開

飛散しない現象は葯の裂開不完全によつて生ずるものと考えられるので葯の裂開状態を調査した。其の結果は第1図に示すような異常裂開が認められた。即ち M-32 に於ては正常裂開を示すものが 81.4%、異常裂開が 15.1% なるに対して、M-23 に於ては正常裂開を示すものが 22.7%、異常裂開を呈するものが 53.2% にも達しており、不稔率の高い系統程異常裂開の多い事を示している。又1個体内に於ても稈長の短くなるに従つて増加の傾向を示し、不稔率の増加と平行的な関係が認められる。

iv) 裂開時に於ける葯胞内の花粉状態 前項に於て、花粉の飛散し難い原因の一部は葯の異常裂開にもある事を述べたが更に裂開時に於ける葯胞内の花粉状態について観察するに次の4型が認められる。

I. 正常乾燥型……葯の裂開と同時に花粉の飛散するもの。花粉は正常である。II. 正常濕潤型……花粉そのものは正常な発芽歩合を示して健全であるが、葯の裂開に際しても1個1個離れる事なく団塊状を呈している。此の状態の著しい時は葯胞内より花粉を棒状として取出す事が可能なことがある。III. 崩壊濕潤型……花粉は内容物に乏しく、形も不整であり、花粉粒の破裂吐出した花粉内容物様の液にて凝集している。勿論花粉は発芽能力がない。IV. 異常乾燥型……花粉は前2者と異り、それ程著しく濕状を呈しないが、花粉は殆どすべて内容物を持たない退化花粉である場合。此のような葯は裂開しない。

以上4型の内、第I型は花粉が正常に飛散する故、不受粉なる現象は認められないが、第II、第IIIの場合は葯は裂開するが花粉の認められないと云う現象が認められ、前述の異常裂開と共に両者は相伴つて通常生ずるもので不受粉の原因をなすものである。第I型を除いた3型の内では第II型に属するもの最も多く第III、第IVは僅少である。

第3表 異常花粉率

稈長順位	I	III	IV	V	平均
系統名					
M-32	10.1	10.9	—	11.2	10.7
M-23	30.5	42.6	44.6	—	39.2

B. 花粉について

i) 異常花粉率 花粉内容物の全然ないか又は極度に少く明かに発芽能力のないと思われるものを異常花粉として、開花前日に於ける異常花粉率を示せば第3表の如くであつて、M-32 は平均 11%、M-23 は平均 39% を示している。尚 M-23 の花粉は一般に花粉内容物

に乏しく稍透明である。此のような花粉異常は今迄に判明した所に依れば、減数分裂時に於ける分裂異常と更に減数分裂時より肥大を始めるタベート層の異常肥大に依つて生ずるのであるが、タベート肥大については後日報告する。

第4表 柱頭上花粉発芽率

系統名	観察総花粉数	発芽花粉数	発芽率(%)
M-32	1696	429	25.3
M-23	1571	291	18.5

ii) 柱頭上花粉発芽率 人為的に授粉して、柱頭上の花粉の発芽歩合を測定した(室温 20°C, 湿度 95% 前後, 地下室)。尙測定に際しては異常花粉を除いた。其の結果は第4表の如くであつて M-23 の系統は M-32 に比較して発芽歩合が低い。勿論此の発芽歩合が自然状態に於ける柱頭上の花粉の発芽率を示しているとは考えられないが

之に近い事は推察されよう。

iii) 花粉管の異常伸長 柱頭に発芽した花粉管は正常の状態では羽毛状部を下降して胚珠に向うものであるが、中には反対に羽毛状部を上部に向つて伸長する(逆上)花粉管が認められた。更に又下降するがある程度伸長した時、花粉管先端が膨瘤して伸長を滯止するものも認められた。此のような花粉管の逆上、膨瘤が自家授粉の結果に依る一種の自家不和合的な現象ではないかと想像されたので、他家授粉をも試みたが、同じように認められるので他の何らかの原因に依る花粉管の異常伸長である。此のような花粉管の異常伸長率を表示すれば第5表の如くである。

第5表 花粉管の異常伸長

	系統名	観察小花数	発芽花粉数	逆上	膨瘤	異常率(%)
自家授粉	M-32	12	447	25 (5.6%)	3 (0.7%)	6.3
	M-23	37	781	29 (3.7%)	8 (1.0%)	4.7
他家授粉	♂M-32 ♀M-23	16	93	3 (3.2%)	5 (5.4%)	8.6
	♂M-23 ♀M-32	18	124	7 (5.6%)	1 (0.8%)	6.4

上述の如く、実際に柱頭に授粉されても其の数が少なれば花粉の異常、不発芽、花粉管の異常伸長等種々の障害があるので、必ずしも授精が行われるとは限らないのである。従つて柱頭に何個花粉が飛散したら少くとも1個の花粉管が胚嚢に到し得るかを知るためには次の如く計算したら良い。

$$(x - x \times p_a) \times p_g - \{ (x - x \times p_a) \times p_g \} \times p_{t.a} = 1$$

但し x = 求める花粉数, p_a = 異常花粉率, p_g = 柱頭上花粉発芽率, $p_{t.a}$ = 花粉管異常伸長率。

実際に計算すると M-32 に於ては 4.7 個, M-23 に於ては 9.3 個柱頭に授粉されると少くとも1個は胚珠に達し得る花粉管のある事になるのである。従つて M-32 に於ては 1~5 個の柱頭上花粉数を示す小花の 4.5/5 を, M-23 に於ては 1~5 の間の花粉数を示す小花数全部と 6~10 の間の花粉数を示す小花数の 4.2/5 を不稔とみなして、不受粉に依る不稔率との合計を実測不稔率と比較すると第6表の如くである。

第6表 雌性不稔に関する理論不稔率と実測不稔率(%)

系統名	稔長順位 区分	I	II	III	IV	V
M-32	実測不稔率	1.4	4.1	11.1	16.0	22.3
	理論不稔率	0.0	6.6	1.8	6.0	10.8
M-23	実測不稔率	36.4	51.5	55.0	66.0	—
	理論不稔率	36.7	58.8	51.1	58.8	—

不稔率の高い系統(M-23)に於ては理論不稔率と実測不稔率とは略一致するのであつて、広義の雌性不稔が支配的である事を示している。不稔率の低い系統(M-32)に於ては雌性不稔に於ける理論不稔と率実測不稔率とは可成り離れているが、之は次の如き原因に依るものと思われる。M-32 の異常裂開薬の花粉は「蒴胞内の花粉状態」の項(A-iv)に於て述べた第II型に属するものが多く、花粉の団塊も不稔率

の高い M-23 の系統ほど著しくないため、薬の裂開後物理的な刺激(乾燥、振動等)に依つて花粉が柱頭上に落下する事が多いために柱頭上花粉の正常に認められる小花が増加し、逆に 0 及 1~5 の階級に属するような受粉の殆ど認められない小花が減少するために、理論不稔率が減少し、其の結果雌性理論不稔率と実測不稔率とが一致を見なくなるのであつて、他の原因に依る不稔が多い爲ではないと思われる。此の事は更に雌性

Table 9. Classification in the percentage of sterility (不稔率分類表)

Pure line number	Observed percent. of sterility	Male sterility							Female sterility		Total of theoretical percent. of sterility	
		Observed no pollen on the stigma			Observed the pollens on the stigma				Embryo abnormality	* Others		
		Non—dehiscence of anther	Non—shedding of pollen	sub-total	Pollen abnormality	Non—germination of pollen	Abnormal elongation of pollen tube	Sub-total				
												* Total
M—32	11.0 (100.0)	1.8 (16.4)	1.5 (13.6)	3.3 (30.0)	0.2 (1.8)	1.4 (12.7)	0.1 (0.9)	1.8 (16.4)	±	5.0 (45.5)	±	5.0
M—23	52.2 (100.0)	10.0 (19.2)	22.4 (42.9)	32.4 (62.1)	5.9 (11.3)	12.3 (21.6)	0.7 (1.3)	19.0 (36.4)	±	51.4 (98.5)	5.0 (9.6)	53.8

* The others involve the various morphological abnormality of floret.

不稔, 其の他の原因に依る不稔が後述の如く殆ど認められない事からも証明されるであろう。

C 胚珠について

i) 胚嚢の細胞学的調査 開花前の成熟せる子房を普通のパラフィン法に依り切片を作り, 胚嚢の形態的異常の有無を調査した。其の結果は第7表の如くである。

第7表 胚嚢の異常

系統名	正 常	異 常	異常率	反足細胞数
M-32	49	0	0.0	40.3±4.213
M-23	19	1	5.0	35.1±6.021

即ち M-32 に於ては形態的に異常のものは認められなかったが M-23 に於ては反足細胞が3個のみで8核時代に止つていたものが1個観察された。反足細胞数は M-23 は M-32 に比較して一般に少いようであるが統計学的には差は認められない。

以上の如く胚嚢には形態的な異常は殆ど認められないのであるが, 然しながら形態的に正常なものの機能的にも正常であるとは必ずしも云えないので次の実験を行つた。

ii) 花後作用の認められない小花に授粉した場合 開花後3~4日経過すれば授精しなかつた子房の柱頭部が異常肥大し, 内, 外穎を押し開いて所謂 open floret を形成して明かに不稔粒になるものが識別できるようになる。此のような小花に授粉した結果は第8表の如くであつて可成り良好な結果歩合を示す。

第8表 花後作用の認められない小花に授粉した場合の結果歩合

品 種 名	授粉花数	結実数	結実歩合(%)	備 考
M-23	55	26	47.3	開花後5~6日 1949年
ハルピン二条	76	47	61.8	除雄後5日 "
モラビヤ	38	16	42.1	開花後5~6日 1948年
ハルピン二条	7	5	71.4	" "

此の事は前項の細胞学的調査と共に, 雌性不稔の少い事を示しているものである。

D 不稔率分類表

前項迄に於て, 授粉機構, 花粉及び胚珠の機能等について不稔粒の生ずる機作の分類を試みた。最後に実際不稔率を不稔の原因別に其の占める割合を一括表示すれば第9表の如くであつて M-23 に於ては, 雄性不稔と雌性不稔との和は $\left(\frac{51.4}{100} + \frac{5.0}{100}\right) - \frac{51.4}{100} \times \frac{5.0}{100} = \frac{53.8}{100}$ 即ち 53.8% であつて, 実測不稔率と理論不稔率とは略一致するが, M-32 に於ては両者間にやゝ著しい隔たりが認められる。此の原因についてはB-

iii の項目で既に述べた如く、裂開後の物理的な刺戟に依る機械的授粉現象の結果であつて、M-32 も M-23 も全く同様の傾向の不稔現象である事は明らかであり理論不稔率と実測不稔率の差は「雌性不稔」の項目に歸せらるべき部分である。今仮に理論不稔率と実測不稔率との差を機械的に2等分して「柱頭上花粉の認められない場合」と「柱頭上花粉の認められる場合」とに加えれば前者は 57%, 後者は 44% になる。「柱頭上花粉の認められる場合」の不稔現象は花粉の飛散が充分で、柱頭上花粉数を増せば生じない所のものである。それ故に大麦の不稔現象の大部分の原因は葯の裂開異常と花粉飛散困難とに依る不受粉の結果生ずる雌性不稔であると断言できよう。

V 摘 要

1. 北海道に於て毎年発生 of 認められる大麦の不稔現象の研究の第1段階として、春播二条大麦「モラビヤ」を供試して不稔粒の生ずる原因を分析して、各原因別に実測不稔率に於て占める割合を求めた。
2. 原因別に依る不稔率の分析結果は、系統に依りやゝ異つた傾向はあるが M-23 (系統名) に於ては、不稔の最も大なる原因は葯の異常裂開と裂開時にける葯胞内の花粉の異常状態に基づく飛散困難とに依るもので全不稔率の 60% を占める。
3. 更に花粉異常に依るもの 10%, 花粉の不発芽に依るもの 20%, 花粉管の異常伸長に依るもの 1% であつた。
4. 雌性不稔は極めて少く約 10% 内外を占めるに過ぎない。従つて大麦の不稔現象は広義の雌性不稔である。(文献省略)

Résumé

1. Using the two-rowed spring variety "Moravia", the mechanism of sterility occurring every year with relatively high percentage in spring sown barley in Hokkaido was studied with special reference to the abnormalities of pollen, anther dehiscence, pollen shedding, elongation of pollen tube, and ovule. Then the percentage of sterility was classified according to the above mentioned causes.
2. The greatest cause in the sterility was non-pollination due to the abnormalities of anther dehiscence and pollen shedding by its wet condition at the dehiscing time, and this cause took place about 60% in the total percentage of sterility.
3. The sterility due to the abnormalities of pollen and pollen tube (the latter involves the following phenomena: 1. upward, not downward, elongation in stigma, 2. abnormal swelling in the tip of pollen tube in stigma.) took place respectively 10% and 1% and the non-germination of pollen on the stigma did about 20% in the total percentage of sterility.
4. Female sterility due to the abnormality of embryo was only 10%. Accordingly the sterility in barley belongs to the male sterile (cf. Table 9).