ブドウ‘ヒムロッド・シードレス’果粒の無核性発現 に関する解剖組織学的研究

王 近衛・堀内昭作

大阪府立大学農学部 591 堺市百舌鳥梅町

A Histological Study on the Seedlessness in ‘Himrod Seedless’ Grape

Jinwei WANG and Shousaku HORIUCHI

College of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Sakai, Osaka 591

Summary

To clarify the mechanism of seedlessness in ‘Himrod Seedless’ grape, histological comparisons were made between unseeded ‘Himrod Seedless’ and seeded ‘Campbell Early’ berries. The development of berry and seed, pollen fertility, pollen tube elongation in the ovary, internal morphology of the ovule, and the nuclear division in the endosperm and fertilized egg (zygote) were studied.

1. Berry and seed (ovule) development: The berries of ‘Campbell Early’ clearly exhibited a double-sigmoidal growth curve, whereas those of ‘Himrod Seedless’ lacked the second stage of berry growth and, therefore, did not reveal the same growth pattern. Seeds of ‘Campbell Early’ increased rapidly in size from about 1 week through 4 weeks after flowering which coincided with the first stage of fruit growth. The size remained constant thereafter until harvest. Seeds of ‘Himrod Seedless’ grew slightly for 2 weeks after anthesis and then stopped growing.

2. Parthenocarpic ability: The percent sets of parthenocarpic berries resulting from emasculated flowers were 23.3 for ‘Himrod Seedless’ and 15.9 for ‘Campbell Early’, which demonstrate that both cultivars can set berries parthenocarpically. The weights of seedless berries of ‘Himrod Seedless’ and ‘Campbell Early’ were 60% and 15% lighter, respectively, compared to those naturally pollinated berries.

3. Pollen fertility: The percentages of pollen which germinated on agar medium (20% sucrose, 1% agar) were 14.0 and 22.2 for ‘Himrod Seedless’ and ‘Campbell Early’, respectively. The percentages of pollen stained by acetocarmine were 90.4 and 45.6 for ‘Himrod Seedless’ and ‘Campbell Early’, respectively.

4. Pollen tube elongation in the ovary: The rate of pollen tube elongation in ‘Himrod Seedless’ was slightly slower than that of ‘Campbell Early’. However, in both cultivars, 80% of the pollen tubes reached the ovules within 48 hr after flowering.

5. Internal morphology of ovule and embryo sac: At anthesis, ‘Himrod Seedless’ ovules had an abnormally long inner integument and a larger micropyle compared to those of ‘Campbell Early’. The embryo sac of many ‘Himrod Seedless’ ovules lacked the egg cell or the synergids, or exhibited degeneration of the egg apparatus. The percentage of ovules with these abnormalities was 88.4%.

6. Nuclear division in the endosperm and embryo formation: In ‘Campbell Early’, free-nuclear division of the endosperm began 3 days after anthesis, whereas nuclear division of the zygote began about 18 days later. In ‘Himrod Seedless’, 93.3% of the endosperm did not exhibit free-nuclear division but degenerated. In the remaining 6.7% of the ovules, the endosperm nuclei divided only 2 or 3 times beginning 6 days after flowering. Cell division of

the zygote was not observed.

We speculate that seedlessness in 'Himrod Seedless' berries is the result of abnormal double fertilization based on the high percentage of abnormal development of the embryo sac and egg apparatus and the limited nuclear division occurring in the endosperm. Polar nuclei may become fertilized but subsequent nuclear divisions are abnormally low. This may hamper or limit the nutrient supply and lead to the degeneration of the zygote.

緒 言

ブドウの無核果形成について Pearson(11)は 'トムソン・シードレス' および 'モヌッカ' などの無核ブドウはいずれも健全な花粉を有しているが、それらの胚珠には異常な珠皮や胚のうを有するものが多く、受精が行われても胚乳組織が正常に発達しないため、種子の形成が行われなとしている。また、筆者ら(14)は '高尾' の無核果形成に関する研究から、その無核性の原因は開花前に生じた胚珠部付近の胎座ならびに胚珠の内、外皮の異常分裂から形態的異常をきたし、このことが胚珠への花粉管侵入を妨げ、受精に影響を及ぼすものと推察した。

しかし、ブドウ 'ヒムロッド・シードレス' (以下ヒムロッドと略)の無核果形成の原因についてはまだほとんど明らかにされていない。そこで本研究では、'ヒムロッド' の果粒と種子(胚珠)の発育、単為結果性、花粉稔性、子房内における花粉管伸長、開花前後の胚珠と胚のうの内部形態および胚乳核と受精卵の分裂などについて組織学的に有核品種 'キャンベル・アーリー' (以下キャンベルと略)のそれらと比較し、無核果形成機構の解明を試みた。

材料及び方法

大阪府立大学農学部で圃場で栽培されている 20 年生無核品種 'ヒムロッド' と有核品種 'キャンベル' を供試材料とした。

1. 果粒と種子(胚珠)の発育調査

開花期から成熟期まで 1 週間ごとに、マークをつけておいた樹上果 30 粒の横径と縦径をキャリパーで測定した。また、種子(胚珠)の大きさは、開花後 1 週間ごとに 'キャンベル' はキャリパーで、'ヒムロッド' はパラフィン切片をマイクロメーターを用いて顕微鏡下で測定した。

2. 単為結果性の調査

開花 3 日前に各品種当たり 10 花穂を選び、花らいの除雄を行ったのち紙袋をかけて、落果終了後(満開 20 日後)に除袋を行って着果数を調査し、単為結果性を検討した。また、成熟時には果粒の大きさを調査した。

3. 花粉稔性の調査

開花期に花粉を集め、アセトカーミン染色法による花粉染色率および寒天培地(ショ糖 20%, 寒天 1%)での発芽率を調査した(3)。発芽調査は、花粉をスライドグラス上の培地に置床、25℃で 6 時間培養後、コトンプルーで染色、検鏡した。花粉管が花粉径の 2 倍以上に伸長したものを発芽花粉とみなした。調査はいずれも 600~800 個の花粉について行った。なお、アセトカーミンで染色された花粉粒は稔性花粉と判定した。

4. 子房内の花粉管伸長の観察

受粉後 0, 8, 24, 48, 96 時間に各区 50 個の果粒(子房)を採集し、FAA(70%エタノール:酢酸:ホルマリン=90:5:5)液で固定したのち、西山(8)の方法により厚さ 15 μ のパラフィン横断および縦断切片を作製した。これらの切片を Martin(6)および Majumder ら(5)の方法を参考にし、0.1%アニリンブルー(0.1 N の K_3PO_4 水溶液)を用い、室温で 4 時間染色した。花粉管の行動は横断切片を用いて、落射蛍光顕微鏡(オリンパス BHC-RF-A, 励起フィルター:UG-1, ダイクロイックミラ:U, 吸収フィルター:L₄₂₀)下で花柱中央部、子房上部、同中央部、下部ならびに珠孔部の各位置における花粉管数を数え、縦断切片を用いて花粉管の伸長状態を観察した。

5. 胚珠内部形態の観察

開花 2 日前、満開日および満開 1 か月後まで 3 日ごとに果粒を採取し、FAA 液で固定後、厚さ 15 μ のパラフィン連続縦断切片を作製した。切片は常法によりキシロールでパラフィンを溶除後、4%鉄みょうばん水溶液で 12 時間処理し、その後 0.5%ヘマトキシリン水溶液で 4 時間染色した。胚珠および胚のうの内部形態および受精卵と胚乳核の分裂状態などについてはこの切片を光学顕微鏡下で観察した。

結 果

1. 果粒と種子(胚珠)の発育

'キャンベル' の果粒は二重 S 字型曲線を描いて生長し、満開 5 週間後から 6 週間後にかけて生長第 2 期に当たる生長の一時休止が認められた(第 1 図)。これに対し 'ヒムロッド' では、生長第 2 期は明らかに認められなかつ

た。一方、種子(胚珠)の生長は、‘キャンベル’では満開約5週間後まで横径、縦径ともに大きくなり、その後、一定の値となった。‘ヒムロッド’では満開2週間後までごくわずかに大きくなったが、その後は生長を停止した。

2. 単為結果性

除雄した‘ヒムロッド’は23.3%の着果率(単為結果率)を示したが(第1表)、自然受粉の着果率35.2%に比較して低かった。収穫時における前者の平均果粒重は1.53 gで、後者の果粒重の約60%であった。対照として用いた有核品種の除雄した‘キャンベル’でも15.9%の着果率がみられたが、自然受粉の着果率51.8%に比べて、はるかに低く、その果粒重は0.65 gで自然受粉のものの約15%と著しく小さかった。両品種とも除雄したものの果径指数(横径/縦径)は自然受粉のものに比較して大きかった。

3. 花粉稔性

アセトカーミン染色による花粉稔性率は‘ヒムロッド’で90.4%、‘キャンベル’で45.6%であり、前者は後者に比べて高かった。寒天培地上で発芽率は、‘ヒムロッド’で14.0%、‘キャンベル’で22.5%であり、前者は後者よりやや低かった。

4. 子房内の花粉管伸長

子房内の各部位における花粉管数は両品種とも受粉24~48時間後まで、時間の経過につれて増加する傾向を示した(第2表)。すなわち、花柱中央部位での‘ヒムロッド’は‘キャンベル’に比べて調査時のすべてにおいて花粉管数が多かった。しかし、珠孔部位でのそれは、‘ヒムロッド’が‘キャンベル’よりやや少なかった。また、両品種とも受粉8時間後には花粉管がすでに珠孔部に到達し始め、48時間後にはほぼ最高値を示したが、同時期に花粉管が到達した胚珠の割合は両品種に大差がなかった。しかし、‘ヒムロッド’は‘キャンベル’に比べ、花粉管の胚珠内への侵入はやや遅れる傾向であった。

5. 胚珠の内部形態

開花時における両品種の胚珠はほとんどが完全に倒生となっており、珠心組織も完全に分化し、発達していた(第2図a)。内珠皮と外珠皮についてみると、‘キャンベル’ではともに正常なのに対して、‘ヒムロッド’ではほとんどの外珠皮が正常であったが、内珠皮は異常に長く(第2図b)、珠孔部が正常なものに比べ大きく広がっているものの割合が86.7%と多かった(第3表、第2図c)。また、開花時の‘キャンベル’において大部分の胚のうに二つの助細胞とその間にはさまれた卵細胞からなる卵装置と胚のうの中央部あるいは卵装置に接したところに極核(中央核)が認められた(第2図d)。
‘ヒムロッド’では、ほとんどの胚のうに極核(中央核)が存在していたが、卵細胞や助細胞を欠失しているもの、助細胞が異常に肥大したものや変形したものおよび完全に退化したものが多く観察された(第2図e, f)。そのような卵装置の異常割合は全胚珠の86.5%にも達した(第4表)。さらに胚乳核の分裂についてみると(第5表) ‘キャンベル’では開花3日後頃から分裂が始まり、その

第1図. ‘ヒムロッド・シードレス’と‘キャンベル・アーリー’の果粒および種子(胚珠)の生長曲線。

第1表. 除雄が‘ヒムロッド・シードレス’の着果に及ぼす影響。

品 種	1花房当たり			着果率 (%)	収穫時の平均果粒径			収穫時の平均 果粒重 (g)
	全花数	落果数	結果数		横径(mm)	縦径 (mm)	果径指数 ²	
ヒムロッド	182.5	140.0	42.5	23.3	13.2	12.9	1.02	1.53
	(410.8) ³	(266.0)	(144.8)	(35.2)	(15.9)	(16.3)	(0.98)	(2.58)
キャンベル	121.2	101.9	19.3	15.9	9.7	9.2	1.05	0.65
	(202.0)	(97.4)	(104.6)	(51.8)	(19.1)	(19.6)	(0.97)	(4.47)

² 横径/縦径の値である。

³ ()内の数字は自然受粉した場合の値である。

第2表. 受粉後における‘ヒムロッド・シードレス’子房内での花粉管伸長².

品 種	受粉後の時間 (時間)	子房内の各位置における花粉管数 (本数)				花粉管が到達した 胚珠の割合(%)
		花柱中央部	子房上部	子房中部	珠孔部	
ヒムロッド	0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
	8	35.0	10.3	2.8	0.8	30.8
	24	40.1	13.6	3.4	1.0	53.2
	48	38.0	14.2	6.3	2.1	80.4
	96	38.5	13.8	6.6	2.0	78.3
キャンベル	0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0
	8	6.5	10.4	3.8	2.1	40.3
	24	21.6	13.6	8.4	2.7	82.1
	48	29.0	14.5	7.8	3.2	86.2
	96	23.4	8.8	7.3	2.9	87.7

² 各処理に 50 個の子房を用いて調査した。

第2図. 満開時におけるブドウの胚珠の内部形態。

a: ‘キャンベル・アーリー’の胚珠, b: ‘ヒムロッド・シ’の内珠皮異常, c: ‘ヒムロッド・シードレス’の巨大珠孔, d: ‘キャンベル・アーリー’の卵装置, e, f: ‘ヒムロッド・シードレス’の異常卵装置, A: 外珠皮, B: 内珠皮, B: 内珠皮, C: 珠心組織, D: 珠孔, E: 胎座, F: 中央核, G: 卵細胞, H: 助細胞, I: 退化した卵装置, J: 卵装置細胞の異常。

後も分裂を続けて、4週間後頃になると胚のう内に胚乳が充満した。一方、‘ヒムロッド’では、開花後、ごく少数の胚珠で2～3回の胚乳核分裂が観察されたが(第3図b)、大部分の胚珠の胚乳核では分裂が認められず、そのまま退化した。また、‘ヒムロッド’の胚珠では萎縮するものがみられ、それが開花1週間後頃から急速に増加し、3週間後頃には90%以上にも達した(第5表、第3図c, d)。さらに受精卵についてみると‘キャンベル’では開花約3週間後頃まで分裂が認められなかったが、その後、分裂を開始して、胚にまで分化・発達した(第4図a～e)。しかし、‘ヒムロッド’ではそのよう

な分裂が認められず、そのまま退化した(第4図f～h)。

考 察

無核果を着生するブドウの品種中には‘ブラック・コリンズ’、‘ホワイト・コリンズ’などのように受精しなくても結果するもの(7)と‘トムソン・シードレス’や‘モヌッカ’のように受粉・受精しないと結果しないもの(7, 11)がある。後者を単為結果といい、前者の単為結果と区別している(5)。本研究の結果、無核品種の‘ヒムロッド’は受精(受粉)なしで結果したことから単為結果性を持つことが明らかになった。しかし、無受粉で得られた収穫時の平均果粒重は自然受粉による正常果粒

第3表. 開花時における‘ヒムロッド・シードレス’の胚珠の内部形態².
(調査した胚珠に対する割合, %).

品 種	胚珠の倒生状況		珠心組織の発達状況		外珠皮の分裂状態		内珠皮の分裂状態	
	倒生	未倒生	発達	未発達	正常	異常	正常	異常
ヒムロッド	95.2	4.8	100.0	0.0	89.5	10.5	13.3	86.7
キャンベル	100.0	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0

² 各品種につき200個の胚珠を調査した。

第4表. 開花時における‘ヒムロッド・シードレス’の胚のうの内部形態².
(調査した胚のうに対する割合, %).

品 種	胚のうの有無		極核(中央核)の有無		卵装置の状況		不完全卵装置の状態		
	有	無	有	無	完全	不完全	卵装置細胞の欠如	卵装置崩壊	完全退化
ヒムロッド	87.5	12.5	94.1	5.9	13.5	86.5	15.4	33.5	37.8
キャンベル	83.3	16.7	97.2	2.8	88.4	11.6	2.4	3.4	5.8

² 各品種につき200個の胚のうを用いて調査した。

第5表. 開花後における‘ヒムロッド・シードレス’の胚乳核分裂の状態².

品 種	開花後日数	遊離胚乳核数						胚珠の萎縮 (%)
		1	2～4	5～8	9～16	16以上(%)		
ヒムロッド	0	97.1	2.9	0.0	0.0	0.0		8.2
	3	97.4	2.6	0.0	0.0	0.0		11.1
	6	95.5	4.5	0.0	0.0	0.0		30.3
	9	92.8	7.1	0.0	0.0	0.0		60.7
	12	87.7	5.6	6.7	0.0	0.0		86.5
	15	90.4	6.5	3.1	0.0	0.0		81.8
	21	94.1	5.9	0.0	0.0	0.0		93.3
キャンベル	0	95.2	4.8	0.0	0.0	0.0		6.8
	3	89.7	10.2	0.0	0.0	0.0		3.9
	6	71.1	26.3	2.6	0.0	0.0		21.7
	9	11.6	81.4	4.7	2.3	0.0		17.1
	12	10.0	70.0	10.0	5.0	5.2		11.2
	15	4.1	28.6	44.9	12.2	10.2		14.4
	21	0.0	0.0	4.1	6.1	89.7		

² 各処理につき40個の子房を用いて調査した。

第3図. 'ヒムロッド・シードレス' 胚珠の内部形態.

a: 満開時の胚珠. b: 胚乳核(満開 10 日後). c, d: 萎縮した胚珠(満開 20 日後).

第4図. 'キャンベル・アーリー' および 'ヒムロッド・シードレス' の胚発生状態.

a: 'キャンベル・アーリー' の受精卵(満開 10 日後). b: 'キャンベル・アーリー' の受精卵の第 1 回分裂(満開 20 日後). c~e: 'キャンベル・アーリー' の胚. f~h: 'ヒムロッド・シードレス' の退化した卵装置.

重に比べ軽かったことは、受精に関連して起こる何らかの物理・化学的要因がその後の果粒の生長に影響を及ぼすことを示唆している。Coombe(1960)は単為結果しやすいブドウのやくおよび花粉中にジベレリンが存在すると報告している(1)。おそらく 'ヒムロッド' の花粉中にもジベレリンなどの植物ホルモンが含まれているものと推定され、それらのホルモンが花粉管の伸長とともに子房内に移動し、その後の果粒の生長に影響

を及ぼすものと考えられる。一方、花粉管の伸長による物理的刺激が花柱あるいは子房内で果粒の生長を促す物質の合成、代謝を活発にし、その生長に影響を与えるとも考えられる。

花粉稔性に関してブドウでは花粉の発芽率が 6% 以上であれば受精が行われ、稔性種子を含む果粒が得られるとされている(4)。本実験において、'ヒムロッド' のアセトカーミン染色法による花粉稔性率は、有核品

種の‘キャンベル’よりむしろ高く、また、花粉発芽率も14%であったことから、その種子を形成しない原因は花粉の不稔によるものとは考えにくい。さらに、花粉管の子房内部への侵入についてみると、‘ヒムロッド’は花粉管の伸長が‘キャンベル’よりやや遅れる傾向であったが、受粉48時間後に花粉管がすでに80%以上も胚珠内に到達していた。この結果は、受粉は行われていることを示している。花粉管が胚珠内へ到達する日数については、リングでは3～5日(13)、モモでは12～24日(2)とされており、それらに比べるとブドウ‘ヒムロッド’や‘キャンベル’では受粉から受精に至る所要時間が2日とはるかに短い結果となった。

一般に被子植物では、花粉管が胚のうに到達すると2個の精核がそれぞれ卵細胞と極核(中央核)に合体し、重複受精が行われる。また、胚乳核の分裂開始は、受精が完了したことを示す一つの指標とされている(9, 4)。多くのブドウの有核品種では、胚乳核の分裂は受粉2～4日後に開始すると報告されている(4, 7, 9)。本実験においても、‘キャンベル’では受粉3日後に胚乳核の分裂が観察され、従来の研究と一致した。一方、‘ヒムロッド’の胚珠で胚乳核の分裂が認められたものの、大部分の胚珠では、胚乳核の分裂が認められなかった。また、分裂の認められた胚乳核でも2～3回の分裂だけで、それ以上の分裂が観察されなかった。これらのことから‘ヒムロッド’の大部分の胚珠では受精が行われないものと考えられる。

ブドウにおいて2～7細胞の胚に発育する所要時間は品種により異なり、‘フレドニア’は23日、‘エリエ’は10～12日、‘ゴールデン・マスカット’は19～20日、‘コンコード’は14～16日であると報告されている(12)。
‘キャンベル’の胚発育は‘エリエ’、‘コンコード’より遅く、‘フレドニア’と‘ゴールデン・マスカット’とはほぼ一致している。しかし、‘ヒムロッド’では受精卵の分裂が認められず、そのまま退化した。不受精の胚珠では胚分化が行われないが、受精したと考えられたごく少数の胚珠においても、胚の分化は認められなかった。これは胚乳核の早期分裂停止とも関連していると思われる。この胚乳核の早期分裂停止の原因は明らかにしえなかったが、一つの原因としては開花直後における内生植物ホルモンなどの不均衡が生理的な影響を及ぼすものと推察される。

有核ブドウ品種では、開花時の正常な胚のう内に二つの助細胞と卵細胞からなる卵装置と極核(中央核)が存在している(9)。本実験でも有核品種の‘キャンベル’

では、既報(9)と同様であったが、無核品種の‘ヒムロッド’では極核(中央核)の存在がほとんどの胚珠で認められたものの、多くの異常な卵細胞や助細胞が認められた。したがって、‘ヒムロッド’の無核性は卵細胞や助細胞の異常に基づく不受精が主原因と考えられた。

摘 要

ブドウ‘ヒムロッド・シードレス(ヒムロッドと略)’の無核果形成機構を組織学的に明らかにするため、果粒および種子の発育、花粉稔性、子房内での花粉管の伸長、開花後の胚珠の内部形態ならびに開花後の胚乳核、受精卵の分裂などを有核品種の‘キャンベル・アーリー(キャンベルと略)’のそれと比較しながら検討した。

1. 果粒と種子(胚珠)の発育: ‘キャンベル’の果粒は二重S字型生長曲線を示したが、‘ヒムロッド’では、生長の第2周期が認められず、明確な二重S字型生長曲線を示さなかった。‘キャンベル’の種子(胚珠)は開花1週間後より果粒生長第1期完了時(開花4週間後)まで急激に生長したが、その後は成熟時まで一定の値を示した。‘ヒムロッド’の種子(胚珠)は、開花2週間後までわずかに生長したが、その後は生長を停止した。

2. 単為結果性: 無受粉による果実の着果率(単為結果率)は‘ヒムロッド’で23.3%、‘キャンベル’で15.9%であった。両品種とも単為結果性を持つことが認められたが、果粒の大きさは自然受粉果に比べ、小さかった。

3. 花粉稔性: 寒天培地上での‘ヒムロッド’の花粉発芽率は14.0%、‘キャンベル’のそれは22.2%であった。アセトカーミン染色法による稔性花粉は、前者が90.4%、後者が45.6%を示した。

4. 子房内の花粉管伸長: ‘ヒムロッド’の花粉管の伸長速度は‘キャンベル’に比較してやや遅かった。しかし、両品種とも受粉48時間後には花粉管が約8割の胚珠に到達し、両品種間に明らかな差異は認められなかった。

5. 胚珠の内部形態: 開花時において、‘ヒムロッド’の内珠皮は異常に長く、珠孔も大きいことが観察された。また、卵細胞や助細胞の欠失したものや、卵装置が完全に退化したものが多く認められ、全調査胚珠の88.4%がそのような異常を示す胚珠であった。

6. 胚乳核の分裂および胚発生: ‘キャンベル’では、受粉3日後から胚乳核が分裂し、受精卵の分裂は受粉約3週間後からであった。一方、‘ヒムロッド’では、93.3%の胚珠で胚乳核の分裂が認められず、そのまま退化した。6.7%の胚珠は開花6日後頃から分裂を始め

たが、2～3回の分裂を行った後、分裂を停止した。受精卵の分裂は観察できなかった。

以上の結果から、‘ヒムロッド’果粒における無核性は、受粉後の伸長花粉管が胚珠にまで到達するものの、大部分の胚珠で胚のうおよび卵装置に異常が生じているため、受精にまで至らないことが原因と考えられた。しかし、ごく少数の胚珠では胚乳核の分裂が認められたので、受精が行われたものと解されるが、その後における胚乳核の異常分裂により受精卵は分裂が妨げられ、そのまま退化したものと考えられた。

引用文献

1. COOMBE, B. G. 1960. Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins and gibberellins of *Vitis vinifera*. Plant Physiol. 35: 241-250.
2. 石田雅士・稲葉昭次・工藤正義・傍島善次. 1979. モモの受精に関する基礎的研究. 園芸学研究集録 9: 19-27.
3. 小林 章・岡本五郎. 1967. Muscat of Alexandriaにおける摘心およびホウ素の葉面散布が体内栄養ならびに結実に及ぼす影響. (第1報). 園学雑. 36: 31-35.
4. 小松春喜. 1987. ブドウ‘巨峰’の花振いに関する研究. 大阪府立大学学位論文.
5. MAJUMDER, S. K., K. R. KERNS, J. L. BREWBAKER and G. A. JOHANNESSEN. 1964. Assessing self-incompatibility in pineapple by a pollen fluorescence technique. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 84: 217-223.
6. MARTIN, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Tech. 34: 125-127.
7. 中川昌一. 1978. 果樹園芸原論. p. 107, 175, 235. 養賢堂. 東京.
8. 西山市三. 1961. 細胞遺伝学研究法. p. 132-145. 養賢堂. 東京.
9. 岡本五郎・今井俊治. 1982. ブドウ‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’の結実に関する組織形態学的研究. 園学雑. 50: 436-444.
10. OLMO, H. P. 1936. Pollination and the setting of fruit in the Black Corinth grape. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34: 402-404.
11. PEARSON, H. M. 1932. Parthenocarpy and seed abortion in *Vitis vinifera*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29: 169-175.
12. PRATT, C. 1971. Reproductive anatomy in cultivated grapes — A review. Amer. J. Enol. Viticul. 22: 92-109.
13. 島 善隣. 1937. リンゴ花器の内部形態と花粉管の行動における2, 3の観察. 農及園. 12: 21-29.
14. 王 近衛・堀内昭作・湯田英二. 1988. ブドウ‘高尾’の不受精の機構に関する形態学的観察. 園学要旨. 昭和63秋: 200-201.