イチゴ雌ずいの形態と受精能力の開花後の変化

吉田裕一¹・後藤丹十郎²・中條利明¹・藤目幸擴¹

¹香川大学農学部 761-07 香川県木田郡三木町

²京都大学農学部 569 大阪府高槻市

Changes in the Anatomy and Receptivity of Pistils after Anthesis in Strawberry

Yuichi Yoshida¹, Tanjuro Goto², Toshiaki Chujo¹ and Yukihiro Fujime¹

¹ Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki-cho, Kita-gun, Kagawa 761-07

² Faculty of Agriculture, Kyoto University, Takatsuki-shi, Osaka 569

Summary

Changes in anatomy and receptivity of pistils of strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) cv. Ai-Berry and Nyoho after anthesis were investigated.

1. In the cymose truss of the 'Ai-Berry', the distal pistils of the primary (first) flower to open are small and immature, whereas proximal pistils near the base of the receptacle are fully mature and receptive to pollen. In some cases, the stigma of distal pistils are not receptive even 10 days after anthesis. Contrarily, on the tertiary (5th) flowers of 'Ai-Berry' and primary flower of 'Nyoho', the differences in size and the stage of development between the distal and proximal pistils are small and the pistils are equally receptive to pollen at anthesis.

2. The number of undeveloped distal achenes on the fruit decreased if pollination was delayed in 'Ai-Berry', but the stigma on the basal pistils lost their receptivity 4 days after anthesis. Thus, on flowers pollinated 4 or more days after anthesis, the basal pistils failed to set seeds and developed poorly, giving rise to malformed fruits.

3. Malformed fruits in 'Ai-Berry' may be reduced by controlling the timing and the duration of the pollination period, but this is difficult because of the wide range in pistil maturity from the apex to the base of the receptacle. To overcome this problem of malformation in 'Ai-Berry', cultural conditions which might narrow this range during flower development need investigation.

緒 言

イチゴ (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) '愛ベリー' は大果性であり、収量性も高いが、特に頂花房の上位果に奇形果が多発しやすい特性を持ち、当品種の生産上大きな問題となっている (11, 14)。奇形果の多発する頂花房の1次あるいは2次の花では、花床頂部の雌ずいが小さいうえに色調も異なり、未発育であることが肉眼で観察される。既報 (14) において、奇形果発生の原因は花床頂部の雌ずいの発育が基部の雌ずいと比較して遅れていることにあり、開花後6~8日間人工受粉を続けることによって、発生が軽減されることを明

らかにしている。森・庄下 (7) は花床頂部の雌ずいの受精能力が開花7日後頃に最も高くなるとしている。このことから、発育の進んだ基部の雌ずいの受粉時期を遅らせ、頂部の雌ずいの発育が進んでから一斉に受精させることによって奇形果の発生を防止し得る可能性が考えられる。

そこで今回は、イチゴ雌ずいの開花後の受精能力の変動と奇形果発生に対する受粉時期の影響について調査し、あわせて、雌ずいの発育様相について走査型電子顕微鏡による観察を行った結果について報告する。

材料および方法

供試品種として先端不稔による奇形果の多発する'愛ベリー'と先端不稔による奇形果発生がほとんど認められない'女峰'を用いた。育苗は京都大学農学部附属農場で行い、前報 (15) の無室素育苗区と同様に、親株に

1990年4月19日 受理。大果系イチゴの奇形果発生に関する研究。(第3報)。本報告の概要は昭和63年度園芸学会秋季

のみ窒素施肥を行って無仮植育苗した苗を、1987年11月20日に香川大学農学部が無加温ガラス室内に畦幅120 cm、株間20 cmで定植した。

元肥施肥量は $N-P_2O_5-K_2O=15-10-10$ kg/10 a として、硫酸、過磷酸石灰、硫酸加里で施与した。3月下旬以降は、追肥として液肥 ($N-P_2O_5-K_2O=10-4-8\%$) を適宜施与した。発らいし始めた翌年1月20日より保温を開始した。しかし、定植時期が遅かったために、両品種とも2月上旬から3月上旬にかけて開花した頂花房と第1次えき花房は株の発育が不十分であり、花器も貧弱だったので開花時に除去し、3月下旬から4月上旬に開花した第2次えき花房を実験に供試した。

開花後の雌ずいの受精能力の変動について、第2次えき花房の1, 3, 5番花を対象として処理を行った。それぞれの花のうち、開花当日から人工受粉を行い、開花2日後に除雄した後、袋掛けを行う処理区を0日区とした。さらに、開花予想日の前日に除雄・袋掛けを行い、開花2, 4, 6, 8, 10日後の朝(午前9時から10時)に袋を除去し、毛筆による人工受粉を行う処理区をそれぞれ2, 4, 6, 8, 10日区とした。上

記の処理区は袋を除去した2日後の午前中に再度袋掛けを行った。

人工受粉は、毎日午前午後の2回行い、再度袋を掛ける前にも行ったため1花について計5回行ったことになる。対照区は開花後約1週間毎日人工受粉し、袋掛けは行わなかった。供試した花の数は‘愛ベリー’については各処理区10~15, ‘女峰’が5~7であった。

果実は、完全に着色した段階で収穫し、種子不稔の程度を先端不稔によるものは既報(14)の基準に基づいて判定し、奇形程度5の果実と花床の肥大がほとんど認められない果実については無肥大果とした。また、基部の不稔による奇形は第1表と第1図に示したような基準で0~3の4段階に分けて判定した。

雌ずい形態の観察は、同様に、第2次えき花房の1, 3, 5番果について行った。開花当日から採取するまで1日2回毛筆による人工受粉を行う人工受粉区と開花前日に除雄袋掛けを行って受粉を妨げた無受粉区を設けた。開花当日から開花10日後まで2日毎に花を採取し、2%グルタルアルデヒドで固定した。なお、開花当日の花は人工受粉を行う前に採取した。固定したサンプルについてエタノール系列で脱水し、臨界点乾燥を行い、白金:パラジウム(80:20)を蒸着した後、走査型電子顕微鏡(日立S-800)によって雌ずいの形態と柱頭上の花粉の着粒状態について観察を行った。

結 果

1. 種子不稔による奇形果発生

果実基部の種子不稔による奇形果の形態を第1図に、

第1表. 果実基部の種子不稔程度の判定基準^{*}.

- 0: 花床基部の種子がほとんど正常に発育しているもの
- 1: 花床基部の種子が1~3割程度不稔となり、花床基部の肥大が若干劣るもの
- 2: 花床基部の種子が3分の1程度不稔となっているもの
- 3: 花床基部の種子が2分の1程度不稔となっているもの

^{*} 第1図も参照のこと。

第1図. 花床基部不稔果実の発生様相(左から基部不稔程度0~3)。

第2表. 受粉時期と果実形質との間の相関係数.

花 序	果実形質			
	先端不稔	基部不稔	果実重	登熟日数
1番果	-0.608***	0.928***	-0.748***	0.721***
3番果	0.710***	0.755***	-0.697***	0.327*
5番果	0.836***	0.786***	-0.721***	0.051
全 体	0.389***	0.844***	-0.335***	0.379***

***, *それぞれ0.1, 5%レベルで有意であることを示す。

果実先端部と基部の種子不稔による奇形果の発生に及ぼす受粉時期の影響について第2図に示した。‘愛ベリー’については各花序毎に示したが、‘女峰’については、花序間に大きな差が認められなかったので1, 3, 5番果を合わせて示した。

‘愛ベリー’の1番果では開花後受粉を行うまでの日数が多くなるにしたがって先端不稔による奇形果の発生とその程度は軽減される傾向にあった。3, 5番果の0～4日区では、1番果と比較すると発生はわずかであった。‘女峰’では1, 3, 5番果ともに先端不稔は‘愛ベリー’と比較して少なかった。一方、基部不稔の発生は‘愛ベリー’、‘女峰’ともに1番果で4日区から、3, 5番果で2日区から増加し始め、開花後受粉までの日数が長くなるほど激しくなる傾向が認められた。

‘愛ベリー’の1番果において発生した基部不稔は、4, 6日区では多くの場合軽度であり、基部の数列の雌ずいが不受精となり、花床頂部と基部の両方に不稔種子を持つ果実が多かった。1番果の8, 10日区や3, 5番果の4, 6日区では、花床基部が肥大発育不良となる果実が多発した。また、‘愛ベリー’の3番果では10日区で、5番果では4日区から、‘女峰’の3, 5番果では6日区から無肥大果の発生が認められた。

第3図に示したように、対照区と比較すると受粉期間を制限することによって果実重は小さくなった。また、開花後受粉までの日数が経過するほど、果実重は小さくなり、果実の肥大は劣った。1番果では開花8日後から、3, 5番果ではそれぞれ6, 4日後から顕著な果実重の低下が認められた。成熟日数（第4図）については、1番果では対照区と0, 2日区の間には差が認められなかったが、4日区以後長くなる傾向が

認められた。また、3, 5番果ではすべての処理区で成熟日数は対照区より有意に長かった。

2. 雌ずい形態の走査型電子顕微鏡観察

先端不稔発生の多い‘愛ベリー’の1番花では開花当日に頂部と基部の雌ずいの発育に大きな差が認められ、頂部の雌ずいは明らかに未発育で柱頭粘液の発生も認められなかった（第5, 6図A, B）。しかし、先端不稔発生の少ない‘愛ベリー’の5番果および‘女峰’では頂部と基部の雌ずいの間に発育差はほとんど無く、開花当日に先端部においても柱頭粘液の発生が認められた（第5, 6図C）。また、開花2日後には頂部の雌ずいにも花粉が付着し、発芽が認められた。柱頭の形態に品種間差が認められ、‘愛ベリー’では成熟した柱頭は杯状に広がるのに対して、‘女峰’の柱頭は先端が丸かった（第6図A, C）。

開花4日後において、‘愛ベリー’1番花の基部の柱頭には多くの花粉粒が付着し、多数の花粉の発芽が認められた（第7図）。しかし、頂部の柱頭は未熟な状態であり、花粉の着粒は認められなかった。開花8日後においても頂部の雌ずいは、開花当日の基部の雌ずいと比べて未発達な状態であった。無受粉区の基部の柱頭は粘液がやや乾燥し、荒れた状態であり、受粉区では付着した花粉の周囲の柱頭粘液は完全に乾燥し、海綿状になっていた（第8図）。受粉区の基部の子房は8日後には明らかに肥大を始めており、開花当日の約2倍の大きさであった。ただし、無受粉区においても、子房は幾分肥大していた。しかし、受粉区では花柱が収縮していたのに対して、無受粉区の花柱には開花当日との間に形態的な差異は認められなかった（第9図）。

第2図. 花床頂部および基部の種子不稔による奇形果発生に対する受粉時期の影響。C：対照区，0：開花当日～開花2日後まで受粉，2：同2～4日後，4：同4～6日後，6：同6～8日後，8：8～10日後，10：同10～12日後。

第3図. '愛べりー'の果実重に対する受粉時期の影響. 左から対照区, 0, 2, 4, 6, 8, 10日区.

* 異なる文字間に5%水準で有意差があることを示す (Duncan's multiple range test).

考 察

'愛べりー'の1番果では受粉時期を遅らせることによって果実先端部の不稔種子が減少することから,'愛べりー'において多発する奇形果の発生原因は花床頂部の雌ずいの発育の遅れであることが確認され,前報(14)の結果と一致した.しかし,開花4日後から基部不稔が増加し始め,6日後以降の受粉では花床基部が肥大不良の奇形果となった.また,'女峰'においても同様の傾向が認められたことから,3月下旬から4月上旬の比較的気温の高い時期には,イチゴの花床基部の雌ずいは開花4日後位から受精能力が低下し始めると考えられる.

また,1番果では発生が認められなかったが,3番果では開花10日後から,5番果では4日後から無肥大果の発生が認められたことから,雌ずいの受精能力は下位の花(花房の高次分枝上に着生した花)ほど早く失われると考えられる.このことは,下位の花ほど早くから基部不稔が発生したことからも裏付けられる.しかし,その原因が,下位の花では開花時の雌ずいの発育段階が進んでいることによるのか,花房内の競合等によって雌ずいの生理的活性が早くから低下することによっているのかは明らかにできなかった.除雄袋掛けを行い,受粉時期を遅らせることは,栽培上実行できる方法ではないが,この方法によっても,奇形果の発生が防止できないことが明らかになった.

イチゴ花床の肥大には受粉受精した雌ずいからの刺激が必要であり,その作用はオーキシンによってある

第4図. '愛べりー'の登熟日数(開花日または推定開花日から収穫までの日数)に対する受粉時期の影響. 左から対照区, 0, 2, 4, 6, 8, 10日区.

* 異なる文字間に5%水準で有意差があることを示す (Duncan's multiple range test).

程度代替されることが知られている(2,3,9,10,12).

また,イチゴの果実重は花床上の瘦果数と強い相関があり,瘦果数の多い花,同一花房内では,通常は上位の花ほど大きな果実となる(4).ただし,果実重を瘦果数で割った値には品種間にかんがりの変異が認められる(13).

'愛べりー'の1番果は花床上に500~700の雌ずいを持ち(8),他の品種と比較してかなり多い.また,果実表面積当たりの瘦果数は,'女峰'と変わらないことから(5),'愛べりー'果実サイズの大きさは,その雌ずい数の多さに強く支配されていると考えられる.イチゴの花器はがく片が最初に形成され,雌ずいは外側,すなわち,花床の基部から順次形成され,頂部と基部の間には当然時間差が存在する.'愛べりー'については雌ずい数が他の品種と比較して多いことが,この時間差が大きくなる一つの要因であろう.

第2表に示したように,受粉時期と果実形質の間には強い相関が認められ,受粉時期が遅くなり,花の齢が進むに従って,頂部の雌ずいの受精能力が増加し,基部の雌ずいの受精能力が減少する.また,Moore(6)の結果と同様に果実の肥大能は低下し,果実の成熟にも多くの時間を要するようになる.ただし,先端不稔については,1番果と3,5番果では異なった傾向が認められた.

第2図に示したように,'愛べりー'の1番果以外では基部不稔の増加に伴って,6,8,10日区で先端不稔程度も高くなった.これは除雄が不完全であり,除雄

第5図. '愛べりー'と'女峰'1番花の開花当日の雌ずいの形態. A: '愛べりー'花床基部, B: '愛べりー'花床頂部, C: '女峰'花床頂部.

第6図. '愛べりー'と'女峰'1番花の開花当日の柱頭の形態. A: '愛べりー'花床基部, B: '愛べりー'花床頂部, C: '女峰'花床頂部

の際にやくから飛散した花粉または、他の花の花粉によって基部の雌ずいの一部が受粉、受精したか、あるいは、袋を除去した後も花床基部の一部の雌ずいが弱いながらも受精能力を保持していたため、受粉、受精し、結果として先端不稔の形態を示したと考えられる。また、無肥大果については先端不稔程度5として相関の計算に用いた。このため、全体の相関としては1番果と逆の傾向を示したのであろう。

走査型電子顕微鏡による観察によって、開花当日の'愛べりー'1番花の花床頂部の雌ずいは小さく、形態的にも明らかに未成熟であることが確認され、不稔種子の発生結果とよく一致した。また、基部の子房が旺盛な肥大を開始する開花8~10日後であっても、頂部の雌ずいは柱頭先端部が杯状に広がらず、花粉粒も付着していない場合が認められた。森・庄下(7)は花床基部の雌ずいは開花10日後には受精能力が完全に失われ

るが、頂部の雌ずいは開花7日後に受精能力が最も高く、19日後でも受精能力を保持していることを認めている。

これらのことから、花によっては花床頂部と基部で雌ずいの発育段階に10日以上のあるものと考えられる。実際に、開花6~10日後から受粉した果実では、果実先端部と基部の双方に不稔種子を持ち、中央部付近だけが肥大着色する果実が多く発生した。

前報(14)で述べたように、開花8日後までは人工受粉の期間が長いほど奇形果の発生は軽減されることから、開花後10日以上人工受粉し、先端部の雌ずいまで受粉受精させることによって奇形果の発生を防止し得る可能性はあると考えられる。しかし、開花後2~10日間連続して人工受粉を行った実験において、先端不稔による奇形果発生には6~10日間の受粉処理区間に大きな差は認められなかった(データ省略)。

トマトにおいては、同一果房内で、上位果と下位果の間に光合成産物の競合があり、上位果ほど肥大がすぐれることが知られている。実際に、‘ファースト’等では着果数が多いと下位の果実は肥大不良となる。イチゴでも花房内の上位の果実を摘果すると、無摘果の場合より、下位の果実は大きくなり(4)、果実間には明らかな競合が認められる。イチゴでは花房内の下位の花は開花はするが、肥大せず未発育に終わることがよく

見受けられる。このような果実では、花床だけでなくすべての瘦果が明らかに発育不良である場合と、ごく一部の瘦果のみが順調に発育している場合とがあるが、多数の瘦果が正常に発育していることはほとんどない。

本実験において基部不稔の発生が認められた1番果の4~10日区の果実について、先端不稔と基部不稔程度の間の相関を求めたところ、 $r = -0.4213$ ($p < 0.01$)と高い負の相関係数が得られた。従来、イチゴ花床上の雌ずい間の発育差は考慮されず、斉一に受粉受精が起こると考えられていたため、雌ずい間の競合は問題とされなかった。しかし、果実間の競合と同様に、イチゴ花床上の雌ずい間にも競合があると考えられ、基部の雌ずいが受精し、子房が旺盛な発育肥大を開始する時期以降では頂部の雌ずいで正常な受粉受精がおこっても光合成産物の不足のために順調な発育が阻害されるのではないと思われる。

Darnell・Martin (1)の結果によると、イチゴ果実は受粉2日後から乾物重が増加し始め、6日後には強いシンク能を示しており、イチゴの雌ずいは受精後、急速に発育し始めるものと考えられる。実際に、開花8日後には基部の雌ずいの子房は旺盛な生育を示していたのに対して、頂部の雌ずいには花粉の付着も認められず、子房の大きさという点ではその発育段階の差は開花時よりも大きくなっていった。これらのことから、発育の遅れた頂部の雌ずいは強いシンク能を持つ基部の受精した雌ずいとの競合の結果、さらに発育が抑制され、その発育差が大きくなることが予想される。また、たとえ受精能力を持つ段階まで発育が進み受粉受精が起こったとしても、競合のために受精後の発育は阻害されるのであろう。

以上のように、受粉時期を遅らせることによって、

第7図. ‘愛ベリー’ 1番花(受粉区)の開花4日後の柱頭(A)と柱頭上の発芽した花粉(B).

第8図. ‘愛ベリー’ 1番花の開花8日後の柱頭と花粉. A: 無受粉区花床基部, B: 受粉区花床頂部, C: 受粉区花床基部.

第9図. '愛ベリー' 1番花床基部の開花8日後の雌ずい。
A: 無受粉区, B: 受粉区。

先端不稔による奇形果発生はある程度抑制される。しかし、開花後4日以上経過すると基部の雌ずいの受精能力が低下し、不稔となって花床基部が肥大不良となるため、奇形果発生防止対策とはなりえない。'愛ベリー'の果実サイズは花床上の雌ずい数の多さに起因するものではあるが、雌ずい数の過多が奇形果発生の主な要因であると考えられることから、奇形果発生を抑制するためには、花床上の雌ずい数がある程度少なくし、花床頂部と基部の発育差を小さくする栽培管理技術に関する検討が必要であろう。

摘 要

イチゴ (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) '愛ベリー' と '女峰' を用いて雌ずいの受精能力と形態の開花後の変化について検討した。'愛ベリー' の1番花では開花時において花床頂部の雌ずいは小さく未成熟であり、受精能力を持たなかった。また、開花10日後においても受精能力を持たない場合があった。一方、'愛ベリー' の5番花や '女峰' では花床基部と頂部の雌ずいの発育差は小さく、頂部の雌ずいは開花直後から受精可能であった。

受粉時期を遅らせると、'愛ベリー' 1番果の花床頂部の不稔種子は減少した。しかし、花床基部の雌ずいの受精能力は開花4日後には低下し始め、開花4日後以降に受粉した場合、花床基部の種子が不稔となり、花床基部が肥大不良となった。

以上のように、受粉時期と期間を調節することによって '愛ベリー' の奇形果発生は軽減される。しかし、開花時において花床頂部と基部の雌ずいの発育差の大きい花については、奇形果発生を完全に防止することは難しく、花器発育段階においてその発育差を小さくする

栽培技術に関する検討が必要であると考えられる。

謝 辞 本論文の作成に当たり、御指導、御助言を賜った元京都大学農学部教授藤本幸平博士に深く感謝の意を表します。

引用文献

1. Darnell, R. L. and G. C. Martin. 1988. Role of assimilate translocation and carbohydrate accumulation in fruit set of strawberry. *J. Amer. Sci. Hort. Sci.* 113: 114-118.
2. 藤本幸平・木村雅行・中村重蔵. 1969. イチゴの果実発育に関する研究. 園学要旨, 昭44秋: 158-159.
3. 倉田久男. 1969. イチゴ早だし栽培におけるホルモン処理の実用的場面. 農および園, 44: 1241-1244.
4. Janick, J. and D. A. Eggert. 1968. Factors affecting fruit size in strawberry. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93: 311-316.
5. 三浦周行・施山紀男・清水明美・今田成雄. 1988. イチゴ果実の発育・成熟に伴う糖濃度の推移. 園学要旨, 昭63春: 414-415.
6. Moore, J. N. 1960. Duration of receptivity to pollination of flowers of the highbush blueberry and the cultivated strawberry. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 85: 295-301.
7. 森 利樹・庄下正昭. 1988. 大果系イチゴ品種アイベリーの先つまり果発生原因とその対策. (第1報). 開花後の受精能力の変化について. 園学要旨, 昭63秋: 720.
8. 森 利樹・庄下正昭・西口郁夫. 1989. 大果系イチゴ品種アイベリーの先つまり果発生原因とその対策. (第2報). 関連要因の解析と種子数について. 園学雑, 58 (別1): 420-421.
9. Nitsch, J. P. 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Amer. Jour. Bot.* 37: 211-215.
10. Nitsch, J. P. 1955. Free auxins and tryptophane in the strawberry. *Plant Physiol.* 30: 33-39.
11. 桜井勝美. 1988. イチゴ '愛ベリー'. p.73. 日本園芸生産研究所編. 蔬菜の品種10. 誠文堂新光社. 東京.
12. Thompson, P. A. 1964. The effect of applied growth substances on development of the strawberry fruits. *Jour. Exp. Bot.* 15: 347-358.
13. Webb, R. A., J. V. Purves and B. A. White. 1974. The components of fruits size in strawberry. *Scientia Hort.* 2: 175-184.
14. 吉田裕一・大井美知男・藤本幸平. 1987. 大果系イチゴの奇形果発生に関する研究. (第1報). 奇形果の発生様相と雌ずいの発育について. 農および園, 62: 1095-1097.
15. 吉田裕一・大井美知男・藤本幸平. 1991. 大果系イチゴ '愛ベリー' の果実形質、収量と窒素施肥量、苗質との関係. 園学雑, 59: 727-735.