Ryo OHSAWA and Hyoji NAMAI : The effect of insect pollinators on pollination and seed setting in *Brassica campestris* cv. Nozawana and *Brassica juncea* cv. Kikarashina (English Summary on p. 461)

ノザワナ (*Brassica campestris*) とキカラシナ (*B. juncea*) の受粉・結実に果たす花粉媒介昆虫の役割

大 沢 良・生井 兵治

(筑波大学農林学系, 新治郡桜村, 〒305)

自家不和合性であるノザワナ (*Brassica campestris* cv. Nozawana) と自家和合性とされているキカラシナ (*B. juncea* cv. Kikarashina) を用いて, 結実に対する花粉媒介昆虫の役割を調べた. 1 網室 12 個体からなる網室採種において花粉媒介昆虫 (シマハナアブ, *Eristalis cerealis*) の放飛頭数を植物 1 個体あたり 0 から 4 頭まで 5 水準とし, 放飛頭数と 1 花あたり受粉花粉粒数の関係ならびに, 受粉花粉粒数と結実率との関係を調査した. その結果, ノザワナでは花粉媒介昆虫がいない場合の自家 (自花) 受粉花粉粒数が平均胎座数の約 5 倍にあたる 138 粒であっても結実率は 0% であったのに対し, キカラシナでは胎座数の約 5.5 倍にあたる 118 粒の自家 (自花) 受粉花粉粒数が認められ, 結実率は 56% であった. しかし, 両品種とも放飛頭数が増えると受粉花粉粒数が増え, 4 頭区では胎座数の約 20 倍にあたる 400~500 粒が受粉され, 結実率はノザワナでは 75%, キカラシナでは 90% と向上することがわかった. また, 放飛頭数を植物 1 個体あたり 6 頭にすれば, 両品種ともに 100% 近い結実率が得られるものと推測された. 自家不和合性のノザワナで花粉媒介昆虫の訪花によって結実率が向上したのは, 自家花粉とともに混合受粉される他家花粉の量的効果の他に自家花粉と他家花粉が混合受粉されることによる質的効果も関与しているためであると推定された. 自家和合性のキカラシナで花粉媒介昆虫の放飛によって結実率が向上したのは, 自家花粉が増加したことによる量的効果のみならず, 他家花粉が混合受粉したことによる質的効果も関与していると推定される. 以上のことから, アブラナ科作物では自家不和合性の種はもちろん, 自家和合性の種でも結実に際して花粉媒介昆虫が重要な役割を果たしている場合が多いといえる.

KEY WORDS : *Brassica campestris*, *Brassica juncea*, autogamous plant, allogamous plant, insect pollinator, pollination, seed set percentage.

緒 言

花粉媒介者と植物との共進化的な関係を含む植物の生殖様式に関する生物学的研究は DARWIN (1876, 1877) によって始まり, 以後, 多くの研究がなされているが, それらの対象のほとんどは野生植物または栽培植物の近縁野生種であり, 栽培植物に関する研究は少ない.

アブラナ科作物では, 二倍体種は一部の変種, 系統を除いて自家不和合性であり, 生殖様式は花粉媒介昆虫を必要とする他殖性であることが *Brassica campestris* (MOHAMMAD 1935) や *B. oleracea* (JENKINSON and GLYNNE-JONES 1953, WIERING 1964) で知られている. また, 品種, 系統の維持・増殖のための採種にはシマハナアブなどの花粉媒介昆虫を利用した網室採種法が多くとられている (生井 1983b).

一方, 複二倍体種の生殖様式は自家和合性で自殖性が高く, 例えば, ナタネ (*B. napus*) では小規模採種の場合は開花前に袋かけをすればよく, 少し大量に採種したい場合には網枠または網室採

種をすればよいとされている(柴田 1950)。ところが、*B. napus* については、品種間、品種内で自殖性程度にかなり変異があり(OLSSON 1960, 生井 1983 a), 花粉媒介昆虫の働きによって種子収量が向上する(JENKINSON and GLYNNE-JONES 1953, KOUTENSKÝ 1959)という報告がある一方で、花粉媒介昆虫がいなくともよく結実する(FREE and NUTTALL 1968)とする報告もあり、花粉媒介昆虫の訪花行動と結実との関係は明確になっていない。日本では *B. napus* の一種であるナタネの維持・増殖のための採種は花粉媒介昆虫を利用しない網室採種や袋かけ採種法で行われている(生井 1983 a)。*B. juncea* の生殖様式についても、花粉媒介昆虫が訪花しなくとも自家受粉する花器構造を持ち(HOWARD *et al.* 1916), 花粉媒介昆虫は種子収量に全く貢献していない(FREE and SPENCER-BOOTH 1963)とされている。しかし、日本では、*B. juncea* の一種であるカラシナ類の維持・増殖のための網室採種には花粉媒介昆虫が利用されている(生井 1983 b)。

以上のようにアブラナ科作物のなかで特に複二倍体種では受粉・結実に対する花粉媒介者の役割については全く異なる意見があり、結実に必要な受粉条件の詳細はほとんど判っていない。そのため品種、系統の維持・増殖が必ずしも適切に行われているとは言えない。

ところで、二倍体種か複二倍体種かにかかわらず、圃場においては花粉媒介昆虫の訪花によって多量の花粉が受粉されていると考えられる。しかも、この場合、受粉花粉は必ずしも自家花粉だけあるいは他家花粉だけとは限らず、自家・他家花粉が様々な割合で混合されて受粉されていると考えられる。受粉花粉の多少すなわち受粉花粉の量的要因が受精・結実に及ぼす影響については、これまでに、培地上(BREWBAKER and MAJUMDER 1961, 岩波 1970, ROBERTS *et al.* 1983)と植物体上(BROWN and KREZDORN 1969, MULCAHY *et al.* 1975)の両方で報告されている。また、受粉花粉の種類の差異すなわち受粉の質的要因が結実に及ぼす影響に関しては、DARWIN (1876, 1877), 村上 (1964 a, b, 1966), ババジャニョン (1968), HERRERO and DICKINSON (1980)によって報告されている。しかし、花粉媒介昆虫の働きとの関わりで受粉花粉の量的要因ならびに質的要因と結実との関係を考慮した受粉・結実様式に関する報告は著者らの知る限りない。

そこで、著者らは、アブラナ科作物の生殖様式を明らかにするために、開花・開葯・花粉媒介昆虫の行動・受粉・受精・種子形成という受粉から受精・結実に至る全生殖過程を受粉生物学的見地から総合的に追究することにした。本実験では、自家不和合性の *B. campestris* と自家和合性の *B. juncea* について、花粉媒介昆虫シマハナアブ (*Eristalis cerealis*) の放飞密度を異にした網室採種を行い、花粉媒介昆虫放飞頭数と1花あたり受粉花粒粉数および結実率の関係さらに受粉花粒数と結実率との関係を調べ、受粉花粉の量的要因および質的要因が結実にどのように関わっているかを明らかにしようとした。

材料および方法

供試品種には自家不和合性品種としてノザワナ (*B. campestris* ssp. *rapifera* cv. Nozawana) を、自家和合性品種としてキカラシナ (*B. juncea* (L)Coss. cv. Kikarashina) を用いた。

1983年に筑波大学農林技術センターにおいて、幅1.4m、長さ3.4m、高さ1.6mの網枠30個を建てた。各網枠に1品種12個体を畦間70cm、個体間40cmとして定植し、両品種とも15組ずつ用意した。開花時まで網をかけずに徒長を防ぎ、開花直前に寒冷紗(#300)をかけた。開花が揃った時(ノザワナでは4月9日、キカラシナでは4月21日)、花粉媒介昆虫として人工飼育のシマハナアブを網室に放飞した。網室ごとの花粉媒介昆虫の放飞頭数は植物1個体あたり0, 1, 2, 3, 4頭の5水準で3反復とした。なお、網室内の栽植面積から算出した1m²あたり放飞頭数はそれぞれ約0, 4, 8, 12ならびに16頭であった。開花期間中には網室内の放飞頭数が一定になるよう

に適宜追加した。なお、1網室での1日の総開花数はノザワナは約700花、キカラシナで約1,200花であった。

調査は1花あたり受粉花粉粒数、結莢率ならびに結実程度について行った。

1花あたり受粉粒数の調査は先に述べた放飞頭数の5水準のうちキカラシナでは0, 1, 2, 4頭の4水準, 2反復について, ノザワナでは0, 1, 4頭の3水準, 3反復について行った。開花盛期の午前11時に各水準とも3個体から1個体につき各3花房, 1花房あたり3花ずつ, 1日合計27花を3日間採取し, 酢酸アルコールで固定した。この間の花粉稔性はキカラシナが99.0%, ノザワナが95.8%であった。柱頭をはぎとり, スライドガラス上に酢酸カーミンで染色したのちカバーガラスをかけて, 花粉が潰れない程度に押し潰してから検鏡し, 柱頭上の全花粉粒数を数えた。

5月下旬から6月中旬にかけて成熟した個体ごとに収穫し, 結莢率と結実程度を以下の手順で調べた。ノザワナでは放飞したシマハナアブの活力が不安定であったため, 所定の頭数が活動した時期の1次分枝の部位から各24花を調査に使った。キカラシナでは各網室4個体から任意の各3本の1次分枝, 各1次分枝あたり24花を用いた。両品種とも開花初期2~3日と開花終期4~5日の花は調査対象から除外した。結莢率は全調査花あたりの結莢数から算出した。この時の結莢数は種子が形成されていなくとも莢の発育が見られた花の数である。結実程度は1花あたり種子数ならびに, 各花あたり種子数と胎座数から算出した総胎座あたりの結実率として表した。

結 果

1. 花粉媒介昆虫放飞頭数と受粉花粉粒数との関係

Table 1 に放飞頭数と受粉花粉粒数の関係を, また Fig.1 と Fig.2 にノザワナとキカラシナの受粉花粉粒数の頻度分布をそれぞれ示した。なお, 1花あたり平均胎座数はノザワナで25.9, キカラシナで21.1であった。

他殖性のノザワナにおける放飞頭数ごとの

Table 1. Effect of insect pollinators on the number of pollen grains deposited on the stigma in isolation cages

Number of pollinators per plant	Number of pollen grains deposited on the stigma	
	<i>B. campestris</i> cv. Nozawana	<i>B. juncea</i> cv. Kikarashina
0	138.4 b ¹⁾	117.6 c
1	187.4 b	228.2 b
2	—	260.4 b
4	463.9 a	379.8 a
F value	10.7* ²⁾	23.9**

¹⁾ Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of probability according to Duncan's multiple range test.

²⁾ *, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

Fig. 1. Frequency distribution of the number of flowers with pollen grains deposited on the stigma in *B. campestris* cv. Nozawana.

Table 2. Effect of insect pollinators on seed setting in isolation cages

Number of pollinators per plant	<i>B. campestris</i> cv. Nozawana			<i>B. juncea</i> cv. Kikarashina		
	pod set percentage	Number of seeds per flower	seed set percentage	pod set percentage	Number of seeds per flower	seed set percentage
0	18.5 c ¹⁾	0.1 c	0.0 c	90.8	11.9 c	56.4 c
1	69.6 b	10.9 b	42.1 b	97.6	15.9 b	75.4 b
2	74.7 b	12.3 b	47.5 b	98.0	16.7 ab	79.1 ab
3	91.2 a	17.4 a	67.2 a	99.4	17.8 ab	84.4 ab
4	95.2 a	19.4 a	74.9 a	95.1	18.8 a	89.1 a
F value	31.6** ²⁾	55.8***	56.2***	n. s.	11.4***	11.3***

¹⁾ Refer to Table 1.

²⁾ **, *** : Significant at 1 and 0.1% level, respectively.

1花あたり平均受粉花粉粒数は、0頭区で1花あたり平均胎座数の約5倍にあたる138.4粒であり、1頭区では187.4粒となったがその差は有意ではなかった。しかし、4頭区で463.9粒と増加し、0頭区ならびに1頭区との差は顕著であった。次いで、このノザワナの1花あたりの受粉花粉粒数の頻度分布をみると、受粉花粉粒数100粒以上の花は0頭区では約40%であり、1頭区でも0頭区と類似していた。それに対して、4頭区では1花あたり100粒以上の花が80%以上を占めており、0粒から1,000粒以上まで幅広い分布を示した。さらに、ノザワナの0頭区と1頭区につ

Fig. 2. Frequency distribution of the number of flowers with pollen grains deposited on the stigma in *B. juncea* cv. Kikarashina.

いて受粉花粉粒数100粒以下の花の受粉花粉粒数の頻度分布をみると、1花あたり胎座数25.9に匹敵する20粒以上の花が0頭区では約70%であるのに対して1頭区では約90%と多く、ほとんどの花で胎座数以上の花粉が受粉されることがわかった。

自殖性のキカラシナについては、1花あたり平均受粉花粉粒数は0頭区で1花あたり平均胎座数の約5.5倍にあたる117.6粒であったが、花粉媒介昆虫を放飛すると受粉花粉粒数は有意に増え、4頭区では379.8粒になった。次に、1花あたり受粉花粉粒数の頻度分布をみると、受粉花粉粒数100粒以上の花は0頭区では40%以下であった。しかし、1頭区では60%弱となり、2頭区、4頭区ではそれぞれ85%、96%と著しく増加した。キカラシナでは、0頭区でも90%以上の花で受粉花粉粒数が20粒以上であり、ほとんどの花に胎座数以上の花粉が受粉されていることが明らかになった。

2. 花粉媒介昆虫放飛頭数と結実程度との関係

各区での結実程度は結莢率、1花あたり種

Fig. 3. Correlation between seed set percentage and number of insect pollinators (1~4) per plant in *B. campestris* cv. Nozawana.

Fig. 4. Correlation between seed set percentage and number of insect pollinators (1~4) per plant in *B. juncea* cv. Kikarashina.

子数ならびに結実率を Table 2 に示し、放飛頭数と結実率の相関関係をノザワナについては Fig. 3 に、キカラシナについては Fig. 4 に示した。

放飛頭数ごとの結実率については、ノザワナの 0 頭区と放飛区との間には有意差が認められた。放飛頭数が増加するのに伴って結実率は著しく向上し、4 頭区では 100% 近い値を示した。なお、1 頭区から 4 頭区の範囲で放飛頭数と結実率との間には、1% 水準で有意な正の相関 ($r=0.975$) が認められた。一方、キカラシナでは 0 頭区でも 90.8% と高い結実率を示し、花粉媒介昆虫の有無ならびに放飛頭数の多少による差異は認められなかった。

ノザワナの 1 花あたり種子数は、0 頭区では 1 花あたり 0.1 粒であり、ほとんど結実しなかったが、放飛区では結実し、1 頭区では 10.9 粒 (結実率 42.1%)、4 頭区では 19.4 粒 (74.9%) と放飛頭数の増加につれて向上した。1 頭区から 4 頭区までの放飛頭数 (X) と結実率 (Y) との関係は $Y=28.4+11.8X$ の直線回帰式で表すことができ、回帰係数は 1% 水準で有意であった。また、この時の決定係数は 0.951 と高い値を示した。

キカラシナの 1 花あたり種子数をみると、0 頭区でも平均 11.9 粒 (結実率 56.4%) とノザワナに比較してかなり高い値であった。しかし、放飛効果は認められ、0 頭区と 1 頭区の間には有意差があった。放飛頭数の増加に伴って 1 花あたり種子数は著しく向上し、4 頭区では 18.8 粒 (89.1%) となり、1 頭区と 4 頭区の間にも有意差が認められた。放飛頭数 (X) と結実率 (Y) との関係は $Y=70.4+4.6X$ の直線回帰式で表され、回帰係数は 1% 水準で有意であった。この時の決定係数は 0.995 と高い値を示した。

次に、放飛頭数の変動による結実率の変化をさらに詳しく解析するため、胎座あたり結実率の頻度分布をノザワナについては Fig. 5 に、キカラシナについては Fig. 6 に示した。

ノザワナでは 1 頭区での結実率には 0% から 100% まで幅広い変異があったが、4 頭区ではほとんどの花が 60% 以上の結実率であり、1 頭区に比べ変異幅は狭かった。一方、キカラシナの 0 頭区では結実率 50% 以上の花が 6 割以上を占めたが、0% から 100% までの広い変異を示した。しかし、4 頭区ではほとんどの花が 60% 以上の結実率であり、変異幅は小さくなった。

Fig. 5. Frequency distribution of seed set percentage of flowers observed in *B. campestris* cv. Nozawana.

3. 受粉花粉粒数と結実率との関係

柱頭上の受粉花粉粒数と結実率との関係を Fig. 7 に示した。自家不和合性のノザワナでは無放飛区で胎座数の約 5 倍にあたる 138 粒の自家花粉が受粉されているが結実率は 0% であった。放飛によって受粉花粉粒数が胎座数の約 7 倍にあたる 187 粒になると結実率は 42%, また約 19 倍の 464 粒になると 75% と高い値が得られた。一方, 自家和合性のキカラシナでは無放飛区でも胎座数の約 5.5 倍にあたる 118 粒の自家花粉が受粉され, 60% 近くの結実が得られている。キカラシナでも花粉媒介昆虫によって受粉花粉粒数が増加すると結実率は明らかに増加し, 胎座数の 10 倍以上の 228 から 260 粒になると約 80%, 胎座数の 20 倍近い 380 粒の受粉花粉粒数では約 90% と高い結実率になった。

考 察

自家和合性のアブラナ科作物における花粉媒介昆虫と受粉との関係はもとより, 受粉花粉粒数と結実の関係についても, ほとんどわかって

いない。そこで, 自殖性が高いキカラシナについて自家不和合性で典型的な他殖性のノザワナと対比しながらこれらの関係の解明を試みた。その結果, 自家不和合性のノザワナではもちろんのこと, 花粉媒介昆虫のいない条件下で 56% の結実率を示した自家和合性のキカラシナでも, 花粉媒介昆虫シマハナアブを放飛することにより結実率が有意に向上した。したがって, 十分な結実を得

Fig. 6. Frequency distribution of seed set percentage of flowers observed in *B. juncea* cv. Kikarashina.

Fig. 7. Correlation between the number of pollen grains deposited on the stigma and seed set percentage in *B. juncea* cv. Kikarashina and *B. campestris* cv. Nozawana.

●: auto-pollination (self pollination) without insect pollinators in *B. juncea*, ○: insect pollination, viz., self and/or cross pollination in *B. juncea*.
▲: auto-pollination (self pollination) without insect pollinators in *B. campestris*, △: insect pollination, viz., self and/or cross pollination in *B. campestris*.

るには花粉媒介昆虫の助けが必要であり、さらに、放飛頭数と結実率との直線回帰式 (Fig. 3, 4) から推定すると、両品種ともシマハナアブ放飛頭数を植物 1 個体あたり 6 頭にすれば、100% 近い結実率が得られるものと期待される。

ところで、本研究の結果、自家不和合性のノザワナにおいて花粉媒介昆虫 0 頭区でも 1 花あたり胎座数の約 5 倍にあたる 138 粒もの花粉が受粉されているが、結実率は 0% であったことから、0 頭区の受粉花粉は風などによる他家花粉ではなく、機械的に受粉された自家花粉である。また、シマハナアブを放飛すれば受粉花粉粒数が増加し、結実率が高まったことから、花粉媒介媒介昆虫がいれば柱頭上の受粉花粉には自家花粉の他に多数の他家花粉が受粉されていることが明らかである。さらに、ノザワナの 0 頭区の結果からみて、自家受粉で結実が可能な自家和合性のキカラシナにおいても、0 頭区の受粉花粉は自家花粉であり、シマハナアブ放飛区における受粉花粉粒数の増加や結実率の向上は、シマハナアブの訪花によって自家花粉の他に他家花粉が頻繁に受粉された結果であるといえる。このように、アブラナ科作物ではその花器構造上、花粉媒介昆虫が柱頭上へ花粉を受粉する場合に自家和合性、自家不和合性を問わず自家、他家両花粉さらには同一個体内の異花花粉 (隣花花粉) を含む混合花粉が受粉されており、さらに、通常の人工受粉と異なり、個々の花に花粉媒介昆虫が何回も訪花することによる追加受粉がなされている。

そこで、自家花粉と他家花粉が混合受粉される場合の影響について考察する。アブラナ科作物のうち、自家和合性のハクサイにおいて交雑和合性の他家花粉と自家花粉を混合受粉した場合に他家花粉の方がよく受精することが報告されている (村上 1966)。また、自家不和合性の *Petunia hybrida* でも、他家花粉だけを受粉するよりも自家花粉と混合受粉する方が他家花粉の花粉管がよく伸長することが知られており (HERRERO and DICKINSON 1980)、種々の植物についても自家花粉と他家花粉が混合受粉された場合に、自家花粉または他家花粉の発芽や花粉管伸長が促進されて、高い結実率を示すことが知られている (ババジャニョン 1968)。また、隣花受粉による結実は自花 (同花) 受粉されたときよりも良好であることが自家不和合性の *B. campestris* (江本 1918)、*Petunia violacea* (安田 1927) で報告されている。したがって、植物の受精・結実において、自家花粉・他家花粉が様々な割合で混合受粉される場合には受粉花粉の質的要因が関与し、自家花粉が受精しやすくなったり、他家花粉が受精しやすくなったりする。自家不和合性のノザワナでは、混合受粉の質的效果によって一層、他家受精が起りやすくなって、結実率が向上するものと考えられる。また、自家和合性のキカラシナにおいても同様に、自家受精が向上するのみならず他家受精が生ずることによって結実率が一層高まるものと推察される。

追加受粉の効果については、ナンでは蜂が数回訪花して追加受粉したほうが 1 回の訪花に較べて結果率と結実率がよくなるという報告がある (PANOV and PETKOV 1975)。また、VISSER and VERHAEGH (1979) と VISSER (1983) はリンゴとナンにおいて 2 回受粉した方が 1 回の受粉に較べて 1 花あたり種子数が増えること、ならびに 1 回他家受粉した後、2 回目の追加受粉の際に自家花粉と他家花粉を混合受粉すると結実が向上することを報告している。したがって、この場合にも混合受粉と同様に受粉花粉の質的要因が結実に関与していることが明らかである。さらに、追加受粉されれば受粉量が増大することになるので、追加受粉の量的効果も生じるものと推察される。

この量的効果に関しては、培地上における実験で多量の花粉を置床した場合に花粉の密度効果が起り、花粉発芽や花粉管伸長が促進されることが *Petunia inflata*, *Lilium longiflorum* など知られている (BREWBAKER and MAJUMDER 1961, 岩波 1970)。アブラナ科作物 (*B. oleracea*) についても近年、同様の現象が報告されている (ROBERTS *et al.* 1983)。また、植物体上での受粉花粉の多少の影響については BROWN and KREZDORN (1969) が柑橘類で受粉花粉粒数を様々に変えた

受粉を行い、受粉花粉粒数の増加に伴って結実種子数が増えることを示し、MULCAHY *et al.* (1975) が *Petunia hybrida* で、多量の花粉を受粉した場合に花粉間競争が起こり、結実率が良くなったり、種子重が増すことを報告している。

STEPHENSON and BERTIN (1983) は受粉後の花粉間競争が生じるのは (1) 様々な種類の花粉が受粉された場合、(2) 1 花あたり胎座数以上の花粉が受粉された場合としている。NAMAI and OHSAWA (1986) は *B. juncea* ならびに *Fagopyrum esculentum* を用いて、受粉花粉粒数を様々なに制御した人工受粉を行い、多量の花粉が受粉された時に 80% 以上の高い結実率が得られるが、受粉された花粉が受精に至る割合は著しく低いこと、ならびに受粉花粉粒数が胎座数と同数程度の場合には受精に至る胚珠の割合は低いが、受粉された花粉が受精に至る割合は最も高くなることを明らかにしている。これらのことから、花粉媒介昆虫を放飛したことによるノザワナとキカラシナの結実率の向上には受粉花粉の質的効果のみならず、量的効果も関与していると推察できる。

以上のことから、自家不和合性で他殖性を示す *B. campestris* のノザワナでは結実に花粉媒介昆虫の助けが必要であり、HOWARD *et al.* (1916) が自家和合性で結実に花粉媒介昆虫の助けを必要としないとした *B. juncea* の 1 品種であるキカラシナについては、自家和合性ではあるが高い結実率を保証するために花粉媒介昆虫の助けが不可欠であることが明らかになった。*B. juncea* について本研究および FREE and SPENCER-BOOTH (1963) の結果ならびに *B. napus* についての OLSSON (1960) と生井 (1983 a) の結果から、複二倍体種では個々の品種、系統で結実するために必要な受粉条件、すなわち本報告の場合では花粉媒介昆虫を必要とする程度に差があると結論できる。このことから、種ごとの生殖様式を分類する際に、種内のごく一部の集団について自家和合性程度を調査しただけで、自家和合性は自殖性であり、自家不和合性は他殖性であると断定することには問題があるといえる。また、開花、開葯から受粉に至る過程と受粉から結実までの過程を合わせた全生殖過程を総合的に解析することは、アブラナ科作物の生殖様式を一層明らかにするだけでなく、アブラナ科作物の維持、増殖を行う場合に個々の種、品種に最も適切な採種法を確立するうえでも大きな意義がある。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、筑波大学農林学系菊池文雄教授には有意義な示唆と校閲をいただいた。ここに心から感謝致します。

引用文献

- ババジャニャン, G. A. 1968. 植物の異種類授粉. 亀井健三訳, たたら書房, 米子. pp. 153.
- BREWBAKER, J. L. and S. K. MAJUMDER 1961. Cultural studies of the pollen population effect and the self incompatibility inhibition. *Amer. J. Bot.* **48**: 457~464.
- BROWN, H. D. and A. H. KREZDORN 1969. Hand pollination tests and field evaluation of pollinators for citrus. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* **82**: 43~48.
- DARWIN, C. 1876. The effects of cross and self fertilisation in vegetable kingdom. Murray, London.
- . 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Murray, London.
- 江本義数 1918. 他花受精及自花受精比較効果ニ就テ. 植雑 **32**: 153~170.
- FREE, J. B. and Y. SPENCER-BOOTH 1963. The pollination of mustard by honeybees. *J. apic. Res.* **2**: 69~70.
- . and P. M. NUTTALL 1968. The pollination of oilseed rape (*Brassica napus*) and the behaviour of bees on the crop. *J. agric. Sci., Camb.* **71**: 91~94.
- HERRERO, M. and H. G. DICKINSON 1980. Pollen tube growth following compatible and incompatible intraspecific pollinations in *Petunia hybrida*. *Planta* **148**: 217~221.
- HOWARD, A., G. L. C. HOWARD and K. ABSUR RAHMAN 1916. Studies in indian oil-seeds. I. Safflower

- and mustard. Mem. Dep. Agric. India. bot. ser. 7: 237~272. From "Insect pollination of crops" FREE, J. B. (1970), Academic Press, London and New York. pp. 544.
- 岩波洋造 1970. 花粉の生理学的研究 XX. 花粉の人工培養における密度効果と混合効果について. 植雑 83: 364~372.
- JENKINSON, J. G. and G. D. GLYNNE-JONES 1953. Observations on the pollination of oil rape and Broccoli (*Brassica napus* and *B. oleracea*). Bee World 34: 173~177.
- KOUTENSKÝ, J. 1959. The results of the pollinating work of bees. Včelařství 11: 72~73. From "Insect pollination of crops" FREE, J. B. (1970), Academic Press, London and New York. pp. 544.
- MOHAMMAD, A. 1935. Pollination studies in toria (*Brassica napus* L. var. Dichotoma, Prain) and sarson (*Brassica campestris* L. var. Sarson, Prain). Indian J. agric. Sci. 5: 125~154.
- MULCAHY, D. L., G. B. MULCAHY and E. OTTAVIANO 1975. Sporophytic expression of gametophytic competition in *Petunia hybrida*. In "Gamete competition in plants and animals" MULCAHY, D. L. (ed.), North Holland Publ. Amsterdam. 227~232.
- 村上寛一 1964 a. 選択受精に関する育種学的研究 I. 白菜 1. 品種間選択受精の有無. 育雑 14: 157~162.
- 1964 b. 選択受精に関する育種学的研究 I. 白菜 2. 各種の受粉法によって確めた選択受精の機構. 育雑 14: 238~246.
- 1966. 選択受精に関する育種学的研究 I. 白菜 4. 離反因子を異にする和合花粉の和合能力の差異. 育雑 16: 15~20.
- 生井兵治 1983 a. 作物遺伝資源保存のための採種法の現況 II. 食用作物 (2) 雑穀・豆類ならびに工芸作物. 育雑 33: 212~218.
- 1983 b. 作物遺伝資源保存のための採種法の現況 III. 飼料作物ならびに野菜 (1) アブラナ科. 育雑 33: 331~336.
- NAMAI, H. and R. OHSAWA 1986. Variation of reproductive success rates of ovule and pollen deposited upon stigmas according to the different number of pollen on a stigma in angiosperm. In "Biotechnology and ecology of pollen" MULCAHY, D. L., G. B. MULCAHY and E. OTTAVIANO (eds.), Springer-verlag, New York, Heidelberg, Tokyo. 423~428.
- OLSSON, G. 1960. Self-incompatibility and outcrossing in rape and white mustard. Hereditas 46: 241~252.
- PANOV, V. and V. PETKOV 1975. The effectiveness of pear pollination by bees. Gradinarska i Lozarska Nauka 12: 33~40. In Hort. Abstr. 45(1975) 8188.
- ROBERTS, I. N., T. C. GAUDE, G. HARROD and H. G. DICKINSON 1983. Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea*; a new pollen germination medium and its use in elucidating the mechanism of self incompatibility. Theor. Appl. Genet. 65: 231~238.
- 柴田昌英 1950. 菜種の採種. "菜種栽培の理論と実際" 柴田昌英著, 農業技術協会, 東京. 155~163.
- STEPHENSON, A. G. and R. I. BERTIN 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In "Pollination biology" REAL, L. (ed.), Academic Press, New York. 109~149.
- VISSER, T. and J. J. VERHAEGH 1979. Pollen and pollination experiments. II. The influence of the first pollination on the effectiveness of the second one in apple. Euphytica 29: 385~390.
- 1983. A comparison of the mentor and pioneer pollen techniques in compatible and incompatible pollination of apple and pear. In "Pollen: Biology and implications for plant breeding" MULCAHY, D. L. and E. OTTAVIANO (eds.), Elsevier Science Publishing. 229~236.
- WIERING, D. 1964. The use of insects for pollinating *Brassica* crops in small isolation cages. Euphytica 13: 24~28.
- 安田貞雄 1972. *Petunia violacea* ノ受精ニ関スル生理学的研究 I. 同一花内ノ授粉ト同一個体上ノ異ル花相互間ノ授粉ノ効果ニ就テ. 植雑 41: 17~27.

Summary

There has been some inconsistencies in pollination requirement of *Brassica juncea* which is considered to be self-compatible and to set seeds well without insect pollinators (FREE and SPENCER-BOOTH 1963) and also with insect pollinators in isolation cages (NAMAI 1983 b). In this paper, we reported the relationships among the number of insect pollinators, the number of pollen grains deposited on the stigma and seed set percentage in caged *B. juncea* (L.) Coss., digenomic (AABB), self-compatible and self-

fertilizing species, in comparison with *B. campestris*, monogenomic (AA), self-incompatible and outcrossing species.

Twelve plants of *B. juncea* cv. Kikarashina and *B. campestris* cv. Nozawana were grown in isolation cages (L 3.4 m × W 1.4 m × H 1.6 m) and covered with clean saran screen (# 300). Artificially reared Shimahanaabu (*Eristalis cerealis*) was used as insect pollinators and released into each cage at a ratio of 0, 1, 2, 3 and 4 insect pollinators per plant viz. about 0, 4, 8, 12 and 16 insect pollinators/m². Degree of seed setting was determined by following two different formulae: (1) number of seeds per flower = total number of seeds obtained/total number of flowers observed, and (2) seed set percentage = (total number of seeds obtained) × 100 / (mean number of ovules per flower × total number of flowers observed). In the present study, mean number of ovules was 21.1 in Kikarashina and 25.9 in Nozawana.

In the cage without insect pollinators, the stigma of *B. campestris* cv. Nozawana was coated with about 138 pollen grains which was 5 times the number of ovules per flower, but pod set percentage was only 19% and the number of seeds per flower was very few. On the other hand, *B. juncea* cv. Kikarashina was coated with about 118 pollen grains which was 5.5 times the number of ovules per flower, but pod set percentage was 91% and the number of seeds per flower was 11.9. As the number of insect pollinators was increased, the number of pollen grains deposited on the stigma and number of seeds per flower were increased in both Nozawana and Kikarashina. In the cage with four insect pollinators per plant, the stigma was coated with about 464 pollen grains and number of seeds per flower was 19.4 in Nozawana whereas in Kikarashina the number of pollen grains deposited on the stigma was about 380 and the number of seeds was 18.8 (Table 1, Table 2, Fig.1 and Fig.2). Both pod set percentage and seed set percentage were positively and significantly correlated with number of insect pollinators in Nozawana (Table 2, Fig.3 and Fig.5). In Kikarashina, pod set percentage was not significantly correlated with number of insect pollinators, but seed set percentage was significantly correlated with number of insect pollinators (Table 2, Fig.4 and Fig.6). From these regression equations, about six insect pollinators per plant may promise nearly 100% of seed set in both cultivars.

The number of pollen grains deposited on the stigma determines seed set percentage (Fig.7). In addition, the kind of pollen grains deposited on the stigma is also important to increase seed set. In the cage without insect pollinators, only selfed pollen grains were deposited on the stigma, and in the cage with insect pollinators, mixture of selfed and crossed pollen grains were deposited on the stigma. Nozawana did not set seeds in the cage without insect pollinators and seed set was improved in the cage with insect pollinators due to an increase in the number of crossed pollen grains deposited on the stigma. In the case of Kikarashina which is considered self-compatible, there was seed setting to some extent due to the presence of selfed pollen grains in the cage without insect pollinators. However, in the cage with insect pollinators, a mixture of selfed and crossed pollen grains deposited on stigma increased seed set percentage more than selfed pollen grains only. Although the number of pollen grains deposited on the stigma far exceeded the number of ovules per flower in the cage

without insect pollinators, a mixture of more pollen grains on the stigma as observed in the cage with insect pollinators improved seed set percentage. Some studies reported that more pollen grains than ovules per flower or a mixture of pollen grains deposited on the stigma improved seed setting due to gametophytic competition (MULCAHY *et al.* 1975, NAMAI and OHSAWA 1986). Therefore, it is presumed that quantitative factor as well as qualitative factor of pollen grains deposited on the stigma effect on seed setting in *Brassica* crops.

FREE and SPENCER-BOOTH (1963) reported no relations between the presence of insect pollinators and seed yield, whereas our results showed that insect pollinators played an important role in seed setting of *B. juncea*. In addition, OLSSON (1960) and NAMAI (1983 a) reported that *B. napus* has wide variations of self-compatibility. Thus, we can conclude that *B. juncea* probably has diversity of pollination requirement to set seeds in the same manner as *B. napus* and that insect pollination promises high seed set percentage not only in monogenomic *Brassica* species but also in digenomic *Brassica* species.

R. OHSAWA

H. NAMAI

Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba, Sakura, Niihari 〒305