

カキ '西村早生' の異常胚のうの発生の年次変動

福井博一・若山善秋・中村三夫

岐阜大学農学部 501-11 岐阜市柳戸 1-1

Yearly Fluctuation of Abnormal Embryo Sacs Observed
in Japanese Persimmon *Diospyros kaki* cv. Nishimurawase

Hirokazu Fukui, Yoshiaki Wakayama and Mitsuo Nakamura

Faculty of Agriculture, Gifu University, Gifu 501-11

Summary

The relationship between seed abortion and abnormal embryo sacs in Japanese persimmon cv. Nishimurawase, during embryo sac formation was histologically investigated for three years. Abnormal embryo sacs were mainly distinguished into three types; 1) degeneration of embryo sac mother cell (EMC) ; 2) degeneration of embryo sac cell; and 3) multiple embryo sacs in an ovule. Occurrence of degeneration of EMC varied from season to season. It was 9% in 1987, 4% in 1988, and 1~2% in 1989. The percentages of degenerated embryo sac cell for the three years ranged from 10 to 13. Occurrence of multiple embryo sacs in an ovule was 16% in 1987, 8% in 1988, and 18% in 1989. These multiple embryo sacs per ovule are not a factor in seed abortion because at least one egg is fertilized and forms a viable seed. Therefore, the embryo sac abnormalities, which lead to seedlessness, are attributed to the degeneration of the EMC and the embryo sac. The occurrence of 11.6% abnormal embryo sac in 1989 was statistically lower than the 21.8 and 17.5% encountered in 1987 and 1988, respectively. These yearly fluctuations were caused primarily by the degeneration of the EMC. One or two embryo sacs within eight ovules in a flower at anthesis lose their ability to set seed in Japanese persimmon 'Nishimurawase'.

緒 言

不完全甘ガキ '西村早生' の含種子数は年によって大きく変動し、それに伴う渋果の発生が生産上大きな問題となっている。種子形成にかかわる阻害要因としては、胚のうの発育過程における胚のうの発育異常、不受精、種子形成過程における発育異常などが挙げられている(福井ら, 1989, 1990, 1991)。しかし、これらの種子形成にかかわる阻害要因と年次変動との関係は明らかになっていないため、栽培上の対応が困難となっている。

'西村早生' における胚のうの発育異常には、胚のうの退化と1胚珠内における複数胚のうの形成の2種類が明らかとなっており、さらに前者はその発生形態から胚のう母細胞の退化と胚のう細胞の退化に区別され

ている(福井ら, 1990)。それらのうち、胚のう母細胞の退化は夜間温度によって大きく影響を受けることが明らかになっており(福井ら, 1990)、『西村早生』の含種子数の年次変動にはこの発育異常な胚のうの発生の多少が大きく関与しているものと推察される。そこで本研究では、3年間にわたり発育異常な胚のうの発生を詳細に観察し、『西村早生』の含種子数の減少とそれとの関係を明らかにしようとして行った。

材料および方法

供試樹は、岐阜市洞の松井諄氏果樹園に栽植されている『西村早生』の成木を用い、1987年には17年生樹、1988年には19年生樹、1989年には20年生樹をそれぞれ供試した。

雌花の採取は、1987年には4月27日(開花22日前)から開花日の5月19日まで毎日、1988年には4月30日(開花24日前)から開花日の5月24日まで

毎日、1989年には4月22日（開花26日前）から開花日の5月18日まで隔日で行い、雌花を2花以上着生する結果枝の第2花（基部からの順位）を25から30花ずつ無作為に採取した。

雌花は採取後、ホルマリン-酢酸-70%エタノール混液（5:5:90）で固定し、常法に従いパラフィン包埋した後、15 μ mの連続切片を作成し、マイヤーの酸性ヘマラウンで染色した。胚のうの形態観察には1子房から4胚珠を無作為に抽出して供試し、その切片を光学顕微鏡下で観察した。

結 果

子房と胚のうの発育経過

1987年から1989年の開花日での子房径は、1987年が11.6 mm、1988年が11.1 mm、1989年が10.7 mmであった。また、胚のう縦・横径についてみると、1987年は230 μ m・80 μ m（縦径・横径）、1988年は240 μ m・73 μ m、1989年は270 μ m・80 μ mで、子房の発育と胚のうの発育は必ずしも一致していないことが明らかとなった。

胚のう母細胞の減数分裂開始期は、1987年が開花18日前、1988年が開花18日前、1989年が開花20日前で、4大胞子期は1987年が開花12日前、1988年が開花10日前、1989年が開花14日前であった。減数分裂に要した日数は1987年が6日間、1988年が8日間、1989年が6日間であった。

異常胚のうの発育経過

胚のう形成過程における胚のうの発育異常は、胚のう母細胞が退化消失するもの、4大胞子期から胚のう細胞形成期に胚のう細胞が退化消失するもの、ならびに複数の胚のう母細胞あるいは胚のう細胞由来によって1胚珠内に複数の胚のうが形成されるものに大別でき、これら以外の異常胚のうはその発生が極めて稀であった。

退化消失する胚のう母細胞の各年次での発生率をみたものが第1図である。1987年は開花16日前より胚のう母細胞の退化消失が観察されはじめ、その後9%前後で推移した。これに対し1988年のそれは、開花19日前に観察され始め、多少の増減が認められたものの4%前後で一定し、1989年ではそれがほとんど認められず1~2%前後で推移した。このように退化消失する胚のう母細胞の発生は年次によって大きく変動することが明らかとなった（第1表）。

これに対し、4大胞子期から胚のう細胞形成期に退化消失する胚のう細胞の発生は、第2図に示すようにいずれの年次でも開花前10日前後から増加し始め、開花前6日前後には一定の値に達した。その発生率は年次間で大きな差が認められず10~13%で、年次による変動に有意な差は認められなかった（第1表）。

複数の胚のう母細胞あるいは胚のう細胞に由来して1胚珠内に形成される複数の胚のうの発生頻度を各年

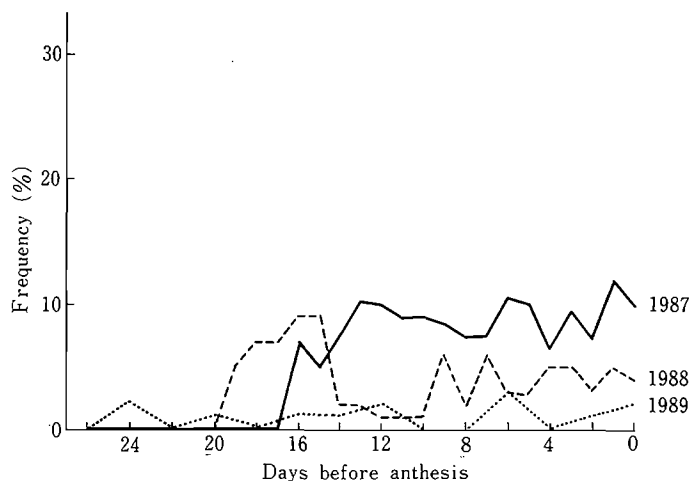


Fig. 1. Increases in degenerated embryo sac mother cell prior to anthesis (1987, 1988, 1989 data).

Table 1. Percentages² of different types of abnormal embryo sacs observed in 1987 to 1989 in Japanese persimmon 'Nishimurawase'.

Year	Degenerated embryo sac mother cell	Degenerated tetrasporangia or embryo sac cell	Total of embryo sacs degenerated	Multiple embryo sacs in an ovule	Total of abnormal embryo sacs
1987	9.0±1.8 c	12.8±4.9 NS	21.8±5.3 b	15.5±4.6 b	37.5±5.0 b
1988	4.0±1.3 b	13.5±3.9	17.5±4.3 b	8.2±2.6 a	25.8±5.4 a
1989	1.2±1.3 a	10.4±3.0	11.6±3.8 a	17.8±0.8 b	29.5±4.1 a

² Means and standard deviations were calculated from percentages observed during 10 days before anthesis. Means followed by the same letter are not significantly different from year to year, according to Duncan's multiple range test ($p < 0.05$). NS is no significant.

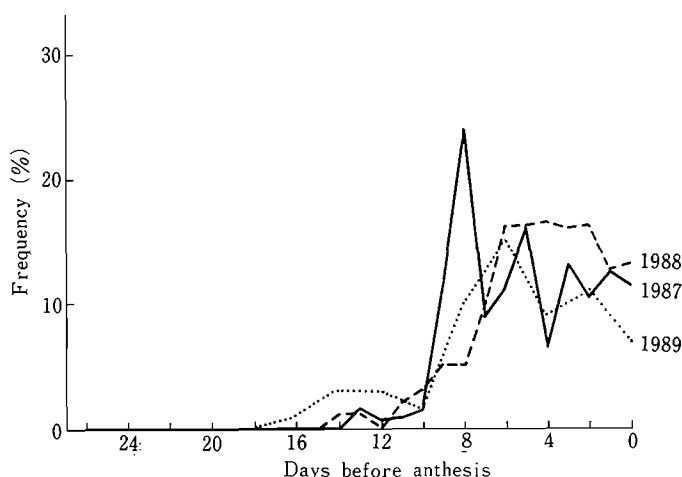


Fig. 2. Increases in degenerated embryo sac cell prior to anthesis (1987, 1988, 1989 data).

次ごとにみると (第3図), いずれの年次においても開花前24日前後から増加し始め, 1987年では数値のバラツキがみられたものの3カ年共に開花前16日前後にはほぼ一定値に達することが明らかとなった。しかしその発生率 (第1表) は年次で大きく異なり, 1989年が最も多く約18%, 次いで1987年が約16%, 最も発生率が少なかった1988年は約8%前後であった。開花前10日間のこの發育異常な胚のうの発生率をみると (第1表), 1988年の発生率が有意に低いことが認められた。

發育異常によって退化消失する胚のう母細胞あるいは胚のう細胞を胚のう退化としてまとめ, 年次毎のその発生率の推移を第4図に示した。胚のう母細胞の退化消失が認められた1987年および1988年の両年にお

いて, その発生率は開花20日前から16日前にかけていったん増加した後, 開花10日前以降には退化消失した胚のう細胞の発生率の上昇が認められた。最終的な胚のう退化の発生率は, 1987年が21.8%, 1988年が17.5%となった (第1表)。3年間の胚のう退化の発生率を比較すると (第1表), 胚のう母細胞の退化消失がほとんど認められなかった1989年での発生率が11.6%となり, 1987年および1988年に比べて有意に低かった。

胚のう退化と複数胚のうを加えた最終的な發育異常な胚のうの発生率は, 第1表に示すように1987年が37.5%, 1988年が25.8%, 1989年が29.5%であり, 1987年における發育異常な胚のうの発生率が有意に高かった。

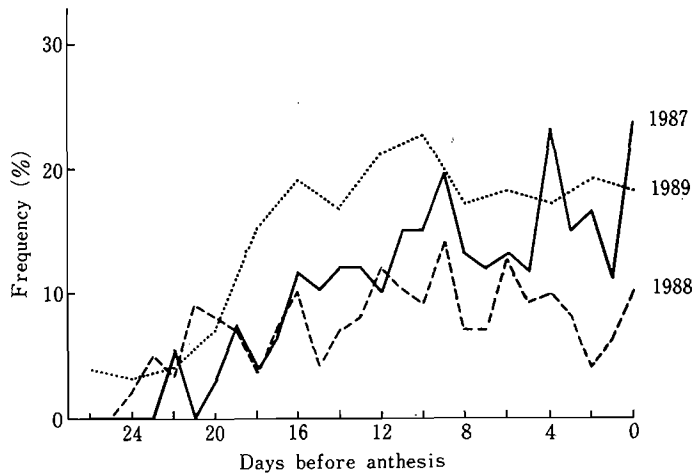


Fig. 3. Increases in multiple embryo sacs in an ovule prior to anthesis (1987, 1988, 1989 data) .

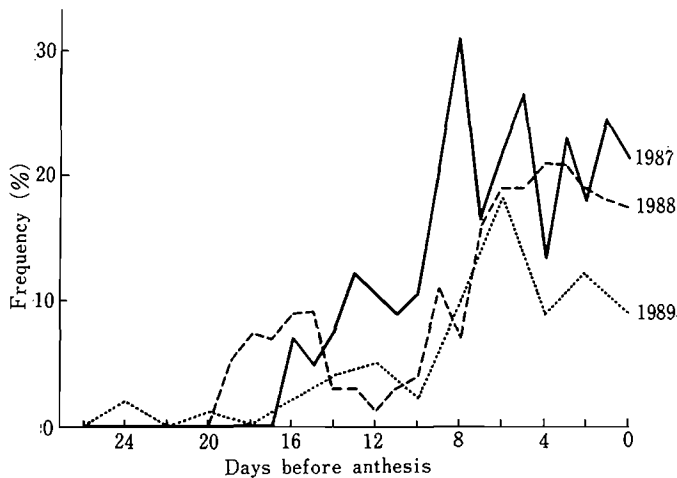


Fig. 4. Cumulation increases in degenerated embryo sac mother cells and embryo sac cells prior to anthesis (1987, 1988, 1989 data) .

考 察

カキ‘西村早生’において、開花20日前にはすでにすべての胚珠で胚のう母細胞が形成されており、その胚のう母細胞の減数分裂は開花前18日前後に開始された。本研究で、胚のう母細胞が退化消失する発育異常は開花16~18日前より観察されたことから、この発育異常は胚のう母細胞から4大胞子が形成される過程の減数分裂と関係のあることが推察される。胚のう

母細胞の減数分裂期における細胞分裂異常は、頻度は低いもののカンキツで観察されており (Osawa, 1912), 花粉母細胞でも減数分裂期をむかえることなく退化する現象が知らされている (Osawa, 1912). また3倍体のリングでも減数分裂期の異常が観察されており (Steinegger, 1933), 佐藤ら (1988) の観察している胚のうが認められなかった胚珠の形態が本研究における胚のう母細胞の退化と類似していた。

本研究で用いた‘西村早生’の染色体数は $2n=90$ であり(庄ら, 1990), $2n=135$ の‘平核無’でみられる種子の発育不全(庄ら, 1992)とは明らかに原因が異なると考えられるが, 胚の母細胞の退化消失がその減数分裂期と一致したことから, その原因の一つとして減数分裂期の染色体の行動異常が推察された. 庄ら(1992)は, ‘西村早生’と同様に染色体数が $2n=90$ である‘清洲無核’において, 正常な種子が形成されないことを観察しており, Osawa (1912) が報告しているカンキツも2倍体であることから, ‘西村早生’で観察された減数分裂期の染色体の異常に起因すると考えられる胚の母細胞の退化消失は, カンキツと同様にカキ特有の現象であるのかも知れない.

この減数分裂期の染色体の行動異常に起因すると考えられる胚の母細胞の退化消失は, 年次による発生率の変動が著しく大きく, 1989年のそれが1.2%であったのに対し, 1987年は9.0%であった. 福井ら(1990)は 20°C の夜間加温処理を行ったところ, この胚の母細胞の退化消失がほとんど観察されなくなり, この発育異常の発生は夜間温度と関連の深いことを明らかにしている. しかし, 本研究で各年次での夜間温度, 特に最低気温とこの発育異常の発生率との関係を検討したところ, 一定の傾向は認められず, 必ずしもこの減数分裂期における夜間の低温が胚の母細胞の退化消失を誘起しているとはいえなかった. したがって, 福井ら(1990)が行った高夜温処理は, 胚の母細胞の減数分裂に直接作用してその退化消失を抑制していない可能性も考えられる.

4大胞子期から胚の母細胞形成期に胚の母細胞が退化消失する発育異常な胚の母細胞の発生には年次変動がほとんど認められず, これは環境要因あるいは樹体の生理的な要因に影響されにくい発育異常であることが明らかとなり, 福井ら(1990)の夜間加温処理によってもこの発育異常の発生率が影響されないという結果を裏づけた. しかし‘富有’ではこの発育異常はほとんど観察されない(福井ら, 1993)ことから, この異常は‘西村早生’特有のものであると考えられる.

1胚珠内に複数の胚の母細胞が形成されるその発生率には有意な年次間差が認められた. この複数胚の母細胞の発生は, 夜間加温処理によって影響を受けないことが知られていることから(福井ら, 1990), この年次間差が開花前の温度によって生じたとは考えられず, 樹体の生理状態によって生じたと考えられる. また, 本結果から‘西村早生’におけるこの発生率が8~18%であ

ったのに対し, ‘富有’では5%以下(福井ら, 1993)であったことから, 品種間でも差異があるものと推察される. しかし, この1胚珠内に形成された複数の胚の母細胞は, 開花後の受精能力からみた場合, 正常な胚の母細胞のように分類できることが知られており(福井ら, 1991, 1993), 本研究で開花前の形態から発育異常と判定した1胚珠内に形成された複数の胚の母細胞も, 開花後には正常な受精能力を有すると考えられるので, 種子形成の観点からは正常な胚の母細胞のように分類することが望ましいものと考えられる.

したがって, ‘西村早生’の胚の母細胞形成期の発育異常によって生ずる受精能力を持たない胚の母細胞は, 胚の母細胞あるいは胚の母細胞の退化消失によって生じ, その発生率は最も低い場合には12%前後, 高い場合には22%前後と約10%の差が認められ, その発生率の年次変動には胚の母細胞の退化消失が大きく関与しているものと考えられた.

前述のように, ‘西村早生’は不完全甘ガキであることから5個以上の種子を形成させることが甘果を生産する上で重要であるが, 本研究結果から, 開花時にはすでに最低で1個の胚の母細胞が種子形成能力を失っており, 年によっては2個の胚の母細胞が種子形成能力を持たないことが明らかとなった. ‘西村早生’ではこれらの開花前の種子形成阻害要因に加えて, 受精後に胚乳遊離核の分裂異常や胚乳組織の発育不全などの異常現象が種子の発育過程で生ずることが知られており(福井ら, 1991), 正常な胚の母細胞が受精した場合でも正常な種子が形成されないことがあるため, 1果実当たり6~7個の正常な胚の母細胞から5個以上の種子を形成させるためには, 花粉を充分に供給する人工受粉の実施が不可欠であると考えられる.

摘 要

‘西村早生’の含種子数の減少と胚の母細胞の発育異常の発生との関係を明らかにすることを目的として, 3年間にわたり胚の母細胞の発育異常を組織学的に検討した. 胚の母細胞の発育異常には, 胚の母細胞と胚の母細胞の退化消失および複数胚の母細胞の形成の3種類が認められた. 退化消失する胚の母細胞の発生率には年次間差異がみられ, 1987年が9%, 1988年が4%, 1989年が1~2%の発生であった. 退化消失する胚の母細胞の発生率はいずれの年でもほぼ一定で, 10~13%であった. 1胚珠内に形成された複数胚の母細胞の発生は8~18%の間であり, 年次間差異がみられた. 開花後の受精能力からみた場合, この複数胚の母細胞は正常な受精能力を持

つ胚のうに分類できることから、種子形成の観点からは正常な胚のうといえる。したがって、'西村早生'の胚のう形成期に生ずる受精能力を持たない胚のうは、胚のう母細胞あるいは胚のう細胞の退化消失によって生じ、その発生率は最も低い場合に12%前後、高い場合に22%前後であり、両者間に約10%の差が認められた。その発生率の年次変動には退化消失する胚のう母細胞の発生が大きく寄与していると考えられた。したがって、開花時にはすでに最低で1個の胚のうが種子形成能力を失っており、年によっては2個の胚のうが種子形成能力を消失していることが明らかとなった。

引用文献

- 福井博一・西元和男・中村三夫. 1989. カキ'西村早生'の胚嚢の発育に関する研究. 園学雑. 57: 615-619.
- 福井博一・若山善秋・中村三夫. 1990. カキ'西村早生'の異常胚嚢発生に及ぼす夜間温度の影響. 園学雑. 59: 59-63.
- 福井博一・若山善秋・中村三夫. 1991. カキ'西村早生'の種子の発育不全について. 園学雑. 60: 301-307.
- 福井博一・水野泰孝・若山善秋・中村三夫. 1993. '富有'における胚のうおよび種子の発育異常について. 園学雑. 61: 773-778.
- Osawa, I. 1912. Cytological and experimental studies in Citrus. J. Coll. Agr. Tokyo Univ. 4: 83-115.
- 佐藤正志・神戸和猛登・中川昌一・湯田英二・福長信吾. 1988. リンゴ3倍性品種'陸奥'の胚のうの発達とその異常に関する研究. 園学雑. 57: 366-372.
- 庄 東紅・北島 宣・石田雅士・傍島善次. 1990. 栽培カキの染色体数について. 園学雑. 59: 289-297.
- 庄 東紅・北島 宣・石田雅士. 1992. カキ無核品種の種子形成および染色体数. 園学雑. 60: 747-754.
- Steinegger, P. 1933. Zytologisch bedingte Ei-und Zygotensterilitat bei triploiden Apfelsorten. Ber. Schwiz. Bot. Ges. 42: 285-339.