

## ヘテロスタイリー（異花柱性）とその周辺

中山 包

K. Nakayama: Heterostyly and its attendant circumstances

顕花植物の不和合性を考える時には、(1)花の形態 (2)遺伝コントロール (3)不和合株作の生理の3点が主な対象となるのが普通である。まず花の形態では異形花と同形花があり、前者にも2形花と3形花の別がある。後者では不和合性に伴う花の形態差がなく、不和合の多くの場合はこれに属する。異花柱性は異形花に入る。

(2)では(a)対立遺伝子の数 (b)花粉の制御 (c)花柱の制御の3規準に従う。

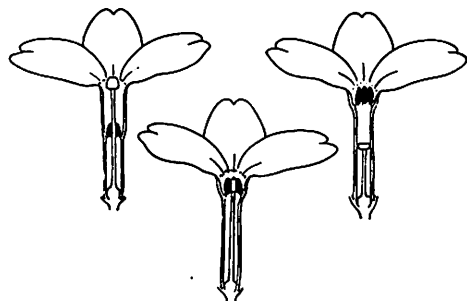


図1. サクラソウの花器  
上左: pin (長花柱型) 上右: thrum (短花柱型)  
下中: (long) homostyle (長等花柱型)  
(Ford: Ecological Genetics, 1971)

さらに(3)の生理学的には補足的の場合と対抗的の場合とを区別できる。

補足の株作は一口に言えば、花粉と花柱における異なる遺伝子生成物の結合による。このものは花粉管の生長に必要な刺激を作るか、または常に花粉内にある抑制物質に対抗する物質を生ずる。もう一方の対抗的の場合とは、花粉と花柱とから同様な遺伝子生成物を生じ、それが結合して花粉管生長の抑制物質を生ずる。

さて話の主題であるところの異形花による不和合株作の輪郭を記すことにしよう。

### (1) 異形花による不和合株作

1. 花柱2形 (Distyly) この古典例はPrimulaで Darwin (1877) が記載し、周知の如く次の2型の花が個体を異にして見られる。

thrum (短花柱, 高い葯), pin (長花柱, 低い葯)

それで、同じ高さにある葯と柱頭間でのみ受精が成功する。すなわち、pin × thrumか、この逆の交配だけが種子を作る。

pin と thrum 間の差異は、次の対照形質の複合である。

花柱の長さ、葯の高さ、花粉粒の大きさ、柱頭細胞の大きさ、そして最も特徴的には、花粉——花柱間の不和合反応である。

これらの形質の結びつきを次表に一括して示す。

表1. Pin と Thrum の形質一覧

| 形 質      | Pin | Thrum |
|----------|-----|-------|
| 花粉の不和合反応 | Pin | Thrum |
| 花柱の不和合反応 | Pin | Thrum |
| 花柱の長さ    | 長   | 短     |
| 柱頭細胞の大きさ | 大   | 小     |
| 葯の高さ     | 低   | 高     |
| 花粉の大きさ   | 小   | 大     |

この多面発現とも複合形質とも見られる遺伝のコントロールは、一応は2つの対立遺伝子をもつ1個の遺伝子Sによって行われ、thrum はヘテロでSs, pin はホモでssとして説明される。

この2型間の不和合は、たとえ根本的にはハプロイドの花粉管とディプロイドの花柱との反応であるとしても、thrumの花粉は実際にはSとsとに分離しているにもかかわらず、機能上(受精の成否では)全てSの構造をもつものとして行動する。

換言すれば、花粉反応が孢子体としての決定に従うことになる。

元来この異花柱性は1個の超遺伝子 (supergene) によって支配されるとされている。超遺伝子とはいくつかの形質群の組合わせで、1単位としてともに行動する遺伝子群をいう。これはDarlington (1949) の提唱によるものである。

その染色体は遺伝的に1つの単位として行動するから、その上にある全ての遺伝子は1超遺伝子として見ることができる。

尤もこの複合形質は完全なものではなく、例えばベニバナアマ Linum grandiflorumは花柱は長短2型があるが、葯の長さは大体等しい。

花柱2形はかなり多くの植物種に見られるが、全て自家不和合である。

ここで言い得ることは、「形態上の差異は自家不和合の原因ではなくて、むしろ一次的作用——花粉管生長の制御による自家受精の阻止——を囲んで積まれた精緻な二次的の仕組」とも言い得るものであろう。

2. 3花柱性 2花柱性よりもっと精緻なシステムは3花柱性である。Lythrum salicaria エゾミソハギと Oxalisカタバミ属とがこれである (Darwin, 1877)。

これでは短・中・長の3通りの花柱をもち、葯は柱頭の位置に匹敵した3つの高さにある。

どの個体も1つの花柱長と2つの高さの葯をもつ。

そして2花柱性の種と同様に、「同じ高さの柱頭と葯の間で行われた受粉だけが、和合性で種子をつくる」。従ってそれぞれのタイプの植物は、他の2タイプの植物を受精させることができる。

これは独立の2座があって、各自が Ss と Mm の2対立遺伝子をもつ。優性の S をもつ個体は、構成が Mm であっても短花柱であり、劣性の s と優性の M をもつ個体は中花柱である。ssmm は長花柱となる。

エゾミソハギもカタバミも2花柱性の植物の場合と同様に、短花柱から長花柱へと優性が進む。

エゾミソハギで中位の個体の自殖から生じた1株の異常個体は、中位個体の短い葯と長い葯をもつが、花柱は長かった。このものは半等花柱性で、自家稔性が充分にあった。

3. 不和合の生理機作 高等植物の性的不和合とは、従来の探求の結果によれば、受粉と受精の間のできごとであって、結果的には花粉伸長の抑制である。

そしてこの抑制も花粉管の伸びるごく初期 (花粉発芽時) のこともあれば、かなり伸長後のこともあ

り、それは植物によって様相が異なる。

Sears (1937) によると、キャベツ・ダイコン・ライムギでは、普通は発芽せず、従ってこの場合では不和合反応は柱頭だけにある。

またタバコ属、ペチュニヤ・マツヨイグサ属では発芽して花柱内をある程度進行する。

日本のソバでも、短花柱株と長花柱株はそれぞれの自家受粉で花粉の発芽は立派に行われる。子房内まで伸びた花粉管が胚乳は受精させるが肝腎の核は受精しないという極端な植物もある。

(Gasteria—Sears, 1937)

さて不和合現象を理論的に考えると、

(a) 抑制物質 (inhibitor) が不和合の原因となる場合

(b) 促進物質 (stimulant) が和合を招来し、これが欠除する時には不和合となる場合

の両者とも可能のわけである。

アマの1種 *Linum grandiflorum* は2花柱型の1植物であって、促進機作を示す1例である (Levis, 1943)。この植物では、2つのタイプの花柱が浸透圧を異にし、thrum は11%、pin は20%のシュクロースに等価である。さらに花粉粒の浸透圧にも差異が見られ、thrum 花粉粒は80%、pin 花粉粒は50%等価であった。

2つの和合性受粉では、花粉：花柱の浸透圧の比は4：1で、花粉管の生長は正常であったが、不和合性の thrum × thrum では、この比は7：1で花粉管は花柱内に入る時に破裂する。また同じく pin × pin では、その比は5：2であって、花粉粒は水を吸わず発芽しない。

レンギョウの1種 *Forsythia intermedia* は、表1の機作Ⅱ(b)の実例として今のところ唯一のものであろう。つまりこれでは異なる遺伝子が互いに補足的に

表1

| I 対抗抑制物質→不和合                                 |                                                                                                                         |
|----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 反 応                                          | 機 作                                                                                                                     |
| 同様のものの間で<br>$S_1 \times S_1 \longrightarrow$ | 花粉管伸長の抑制物質                                                                                                              |
|                                              | <ul style="list-style-type: none"> <li>a 生長に必要な酵素、アウキシン類を抑制する</li> <li>b 花粉管膜を塞ぐ</li> <li>c 花柱の透入に必要な酵素を抑制する</li> </ul> |
| II 補足促進物質→和合                                 |                                                                                                                         |
| 反 応                                          | 機 作                                                                                                                     |
| 異なるものの間で<br>$S \times s \longrightarrow$     | <ul style="list-style-type: none"> <li>a 花粉管への促進</li> <li>b 花粉にある抑制物質への解毒成分</li> </ul>                                  |

働いて、花粉内の抑制物質に対する解毒成分を生ずる機作が現われるからである。

Molwus (1950) は、長花柱型の花粉はフラボノール、クエルチトリンを含み、短花柱型の花粉はクエルチトリンを含まずに、ルチンをもつことを確めた。彼は  $1:10^6$  の稀釋度のクエルチトリンとルチンは、砂糖液中の花粉発芽の抑制物質であることと、この抑制は 0.01% の硼酸で中和されることを示した。硼酸はある期間フラボノールと結びつくことが分っている。

成熟花粉で不和合交配を行うと、種子はできない。しかし 0.01% の硼酸液を用いて授粉すると、充分な結実があった。

砂糖液中の花柱の抽出物を用いる実験では、thrum の抽出物は pin 花粉だけを発芽させ、pin の抽出物は thrum 花粉だけを発芽させた。

この実験はみごとなものであって、Molwus 氏はこれを次のように説明している。すなわち、

「thrum の花粉は花粉抑制物質のルチンを含むが、この物質は pin 花粉だけにあるところの別の特別の酵素によって破壊される」と。

この 1 つの実例ははなはだ興味ふかいものがあるが、これがこの属以外のまたは同属の他の種に一般に適用できるかどうかは、確かめてみる必要がある。

Dayton 氏はまた、*Forsythia intermedia* など、異なる個体の花粉について化学試験を行い、その結果として pin と thrum の両花粉は、ルチンを含むがクエルチトリンは含まないことを認めている。そこでルチン——クエルチトリンの機作は、この属で共通ではないと思われる。

エゾミソハギはこのような生理的規制を簡単にテストするのにきわめて好都合な植物の 1 つである。

これでは 3 つのタイプの花粉がすべて、2 つのタイプの花柱上で不和合をあらわす。

もしもコントロールが和合をもたらす補足的促進になるものならば、そこで不和合となる両花柱上での各タイプの花粉は、(促進物質がないことの理由だけで) 両花柱で等しい生長をするにちがいない。

逆にもしもコントロールが不和合を与える対抗的物質によるものであるならば、そこで各タイプの花粉は 2 つの不和合性花柱で、いろいろ異なる程度に抑制されることが考えられる。

この植物の花粉管の生長を Esser (1953) が測定したところでは、同じタイプの花粉の生長が、2 つのタイプの不和合性花柱で全く異なる事実が確かめられた。これで補足促進説は支持されないことは明白である。

そして対抗的に働く抑制物質が原因をなすことが明らかとなった。

Esser はまた、全数体と 4 倍体についての花粉管の研究の結果から、「ソバ *Fagopyrum esculentum* (2 花柱性植物) では、1 種の抑制物質が不和合現象に関係している」と結論した。しかしこの場合では、この説によらずとも説明ができそうである。

結論的にいうならば、「ヘテロスタイリーの生化学的調節機作には 2 つの型がある。同様な遺伝子生成物間の抗原——抗体反応で生じた 1 種の対抗的抑制物質は不和合をもたらし、補足的に働く促進物質は和合をもたらす」と考えられる。

複対立遺伝子が関係をもつシステムでは、上述の対抗的抑制物質による不和合だけが考えられ、2 対立遺伝子によるシステムでは、この両方が可能と思われる。

### (III) ソバのヘテロスタイリー

サクラソウ属とともにソバ *Fagopyrum esculentum* は、ヘテロスタイリーの生理的および遺伝的研究の材料として前から広く知られていた。

ソバ属 *Fagopyrum* には普通のソバのほか、*cy-mosum* (宿根性)、*emarginatum*、*tataricum*、*rotundatum* などがあり、その全てがヘテロスタイリーであるわけではない。

細胞学的には全て  $2n=16$  とされている。

長花柱型

短花柱型

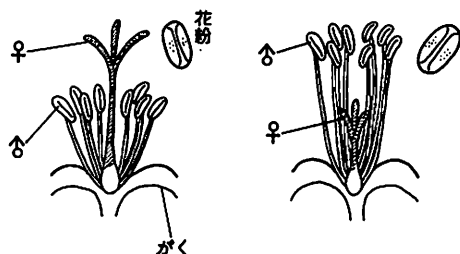


図 2. ソバの長花柱型と短花柱型

ソバの花柱 2 型は 1 対の相対遺伝子で決まり、長花柱型はホモ劣性 (kk)、短花柱型はヘテロ (Kk) と見なされたが、さらに花柱と花糸の正常位置に関係をもつ P、p という遺伝子もみとめられている (Eghis, 1929)。

Eghis がソバのヘテロスタイリーで仮定した遺伝子関係はかなり複雑で、h は長花柱花を等花柱に変化させる。かつ P は半致死性でこれをもつ雄性胚遺子は生きる力がない。K—k と P—p の 2 遺伝子の両方にヘテロの個体 (KkPp) をセルフすると、6 短

：1長：1中間（実際は73：10：14）に分離した。

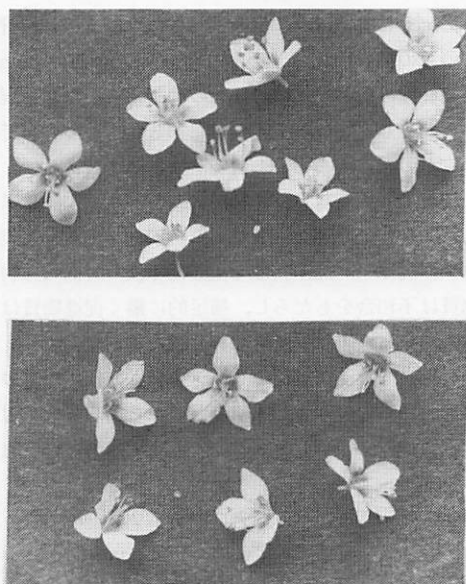


図3. ソバの花：長花柱花と短花柱花が混在、形態的に差異ないことを示す。

この関係は、

1 KKPP, 1 KKpp, 2 KkPP, 2 KkPp(以上短花柱), 1 K PP(長花柱), 1 kkPp(等花柱=中花柱)と考えられた。

Eghis(1929)は異花柱性と自家不稔性との関係について述べ、半自家稔性株(短花柱)をセルフすると、自家稔性株と自家不稔株とが1：3の比に生ずることを見出した。

しかしこの半自家稔性株を普通種と交雑すると、この株は自家稔性に関して1：1の比を与えた。

今F遺伝子を自家稔性について仮定し、F株は長花柱株を授精する花粉をもち、fをもつ株は短花柱株を授精する花粉をもち、その上FとKが連関すると考えた。

この考えによれば、正常の長花柱株はkf<sub>1</sub>k<sub>2</sub>f、正常の短花柱株はKFk<sub>1</sub>f、また前述の株は、KFK<sub>1</sub>fの構造をもつものと仮定することができる。

そこで自殖と交雑から得られる結果は、次の関係式になるはずである。

$$\begin{aligned} 1) \quad KFKf &\rightarrow 1 KfKf \text{ (十分に自家稔性)} \\ &\quad : 2 KFKf : 1 KFKF \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 2) \quad KFKf \times kf_{1}f_{2} &\rightarrow 1 KFKf : 1 Kf_{1}f_{2} \\ &\quad \text{(十分に自家稔性)} \end{aligned}$$

以上の説明は最終的なものでなく、もっと簡単に考えることもできる。

ソバ以外の異花柱性の植物で従来考えられてきたことは、Ubisch(1923)が仮定したように、長花柱株はkk、短花柱株はKkとし、kkの自殖または非合法交配は稀には成功することがあっても、その子孫は長花柱に固定して短花柱株は生じない。

これに対し、Kkの自殖または非合法交配では、短花柱と長花柱を3：1に生ずる。ここで注意しなくてはならないことは、短花柱株3の中の1はホモ接合体(KK)の筈だということである。

自然では実際に合法結合は非合法結合(自殖の場合はこれに相当する)の数百倍、数千倍の頻度で行われるから、KKはKkにくらべて無視できる程度の低頻度の数となり、現実にはこれは消去され、なくなってしまうことになる。

ソバのヘテロスタイリーの遺伝は、ソバそのものがかなりきびしい自家不和合であるために、従来はっきりした報告が出されていないので、結論することはここではむづかしい。また、環境のはたらきの大きいこともこれに拍車をかけている。しかし従来のかんりの数の人々が様に、ごく稀な頻度ではあるが自家和合性のソバの実在を暗示していることから見て、これは必ずしも全面的に否定すべきものではないように思われる。

この場合、この自家稔性が非合法交配からくるとは考えられず、やはり合法的な交配によるものならば、それはヘテロスタイリーのごく特別の変異物として、等長(同長)花柱型ホモスタイリーを考えなければならないであろう。すなわち、1つの花の中でおしべとめしべが同じレベルにあるという花では、このことが可能かも知れない。そしてこの畸形的特性は普通の交配ではほとんど期待できないが、非常に稀な頻度ではあり得るかも知れないことが推測できる。

この事実は実は従来も考えられたことであり、実際にはある研究者によって報告もされている。

そしてこのことは、例えばUbisch(1923)は、「異花柱性が妨げられた場合に稔性が生ずる」という注意すべき記載をしている。

Morris(1949)は「同じ自殖でも短花柱株の方が長花柱株よりも多くの種子をつける」というGarber(1927)の結論を支持しているのは注目値する。

ソバの不和合の生理については従来もいくつかの説明がされている。ソバに関する不和合の生理学的な原因としては、今日までのところ(a)抑制物質説、(b)酵素説、(c)特殊物質の含量の差によるとの説、(d)浸透圧説などが出されている。何れも花粉管の伸長の

阻害についての推定原因に説が分れていると見てよい。これは実験方法の精密さとも関係があり、将来はもっと精密な方法で比較検討してその理由を説明する必要がある。

#### (四) 結 び

ヘテロスタイリーについての現在までの実験と推論は、まだその根底に解決されないものを沢山残している現状である。

花柱の長さが異なるものの間にだけ受精が行われるという事実ははっきりしているが、この事実の解明

はなかなか困難である。花柱の長さは花器の一部の伸長に原因するが、それが受粉～受精とどんな生理学的関連があるかは、容易に推測もできない。

辛うじて現在まで明かにされたことは、花粉管の伸長の阻害がどのような場合に起きるかという点であって、阻害のメカニズムの解明を一步も出していない。

この阻害のメカニズムが、形態的な花柱の発育の差異とどういう結びつきがあるかが判明しない間はヘテロスタイリーの根本的説明はまだまだ遠い今後の問題として残されるといわねばならない。

## 木 曾 谷 産 植 物 目 録 補 遺

奥 原 弘 人

H. Okuhara: Supplemental notes to the flora of Kiso District

ミカエリソウ *Comanthosphace stellipila* S. L. Moore 先年林弥栄博士から木曾谷にもミカエリソウを産することを指摘されていたが確認することができなかった。ところが一昨年(1977)秋ある地区の調査にあたっていて偶然にも花の終りかけたもの数株を見つけることができた。本種の主産地は紀伊半島で北は福井県、西は岡山県にも産するようであるが、分布の東縁については濃尾地方のフロラに精通しておられる北波一雄氏が愛知県の本宮山と岐阜県の八百津付近に産することを述べている。木曾の産地は僅かながらそれらより東である。暖帯に分布してソハヤキ要素の一つとみられている本種にとって木曾の産は貴重である。

アザミの間種 *Cirsium microspicatum* Nakai × *C. nipponicum* Makino ヤナギの間種は多く発表されているが、アザミは種類が多いにもかかわらず間種はあまり発表されていない。しかし実際は少ないと思われる。私は先に2種の間種を発表したが、近年アズマヤマアザミとナンブアザミとの間種とみ

られるものに気づいていて昨年も木曾の味噌川国有林と松本市の扉鉾泉付近で計3株を見ることができた。花序の状態・総苞の大きさ・総苞片の形など両種の中間で、この地方のアズマヤマアザミは総苞片の粘着するのが普通であるが、これも微かではあるが粘着を感じた。両種の混生地であることと形態から間種と考えられる。

キンセイラン *Calanthe nipponica* Makino

キンセイランは飯沼慾斎の「草木図譜」にも出ているように木曾で発見されたもののようであるが、私は木曾では見たことがなかった。それが昨年木曾の北部の調査にあたっていて、ついにそれを確認することができ、南部にも土地の人の栽培から産することを知った。キンセイランは北は北海道から西は九州にわたって広く分布するようであるが、どこにでもあるものではない。最近エビネ類の栽培が盛んであるから産地がわかれば乱採のおそれがある。よってミカエリソウとともに詳細な産地をここに記すことを差控える。

【植物ニュース】 29. オオシダザサ *Sasa oshidensis* Makino et Uchida

本種は本州の表日本にまれに分布する。岩手・宮城・福島・静岡・滋賀・三重・奈良・京都の各県の一部に産することになっている(鈴木貞雄:日本タケ科植物総目録)。

1978年6月、釜無山系の白川溪谷、標高1,600 mの夏緑広葉樹林内で採集した。

鈴木貞雄博士に同定をいただき、長野県では初採であるとの御教示をいただいた。厚くお礼申し上げます。(今井建樹)