

論 説

花粉の発芽に関する一二の知見*

渡辺光太郎**・市河三次**

Some remarks on the germination of pollen
— proposal of a word "pregermination" —

Kotaro WATANABE** and Sanji ICHIKAWA**

花粉あるいは受粉の生理を研究するうちに自然と生じる疑問は、花粉とは何か、花粉の発芽とは何かということである。われわれは日常何気なく花粉とか発芽とかの言葉を使っているが、これらの用語のもつ内容を正確に表現しようとする時少なからぬ困惑を感じないわけにはいかない。

いずれにせよ、花粉が高等植物の雄性配偶体であることは、その個々の要素——花粉管細胞や生殖細胞など——が何にあたるかという論議はさておき、シダ類などとの対比から現在では否定されるべくもない。ただしイチイ属¹⁾のように葯から出た場合にただ1核であるものは小孢子であって配偶体ではない。孢子が細胞分裂を起していくつかの細胞に分かれたものが配偶体である。比較的最近まで生殖核とか雄核(精核)と表現していたものは、現在では生殖細胞^{2,5)}、雄細胞(精細胞)^{4,5)}と考えた方が正しい。これは電子顕微鏡により明らかにされたところが多いが、これを認めるなら、たとえ花粉管細胞(栄養細胞)にただ1個の小さな生殖細胞が“いれこ”になったものであるにせよ、花粉を単細胞と見ることはもはや不可能である。花粉はこの場合配偶体が極限にまで簡略化された多細胞体であると考えねばならない。

花粉の第1の発芽は一般に葯内で花粉孢子が核分裂を起こした時に始まる^{6,7)}。すなわち、孢子から配偶体への生長開始が本来の発芽である。第2の発芽は花粉が花粉管を出す現象を指す。通常後者を花粉の発芽といっているが、この一般通念はそれなりに通すべき

であろう。本来花粉とは葯から出る粉を指すのであるから、個々の粒については花粉粒と呼ぶべきであるのに、現在は花粉粒という言葉は殆んど用いられず、花粉がそのまま花粉粒を指すものとして受け入れられている。このように通念またはほぼ通念となったものは特別の支障がないかぎりいじる必要はない。ただし花粉の発芽の通念が上述のようであるなら、とくに裸子植物の場合にかなりの矛盾・混乱が起きる。

ここでは著者らが花粉の発芽や花粉管の生長を観察して得た若干の知見にふれつつ、裸子植物の花粉の場合に被子植物の花粉と同様に発芽をとらえるならば、なぜ矛盾が起きるかを述べ、その克服にはどのようにすればよいかを論じたいと思う。

1. 花粉管形成と内膜の関係

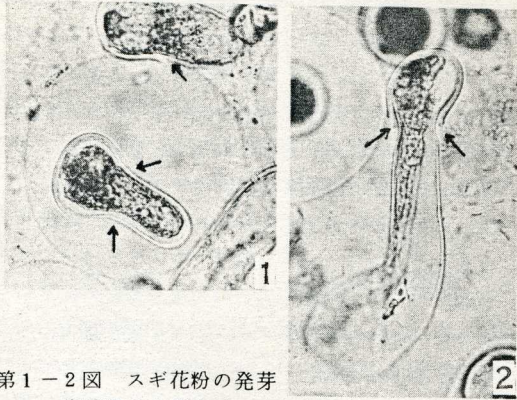
花粉管が内膜の延長でないことは現在ではまず間違いのないところである。花粉管細胞中の多くのゴルジ小胞は吸水によって始まるさかんな原形質流に乗って、途中互いに融合しつつ原形質膜に到達し、その内容を原形質膜と花粉内膜との間に移して花粉管膜をつくる¹⁾。発芽に際して内膜もある程度伸長するが、やがて花粉管によって破られると見られる。

この様子は電子顕微鏡による観察にまつまでもなく、光学顕微鏡下でもスギなどでよく見える。第1、2図はスギ花粉の発芽を示すが、ここでは内外2層の内膜のうち吸水膨潤した外側の内膜に包まれて生じた花粉管が、明らかに内側の内膜を途中で破って伸びている。

* 日本花粉学会第11回集会(1970.10.3東京)で一部講演

** 京都大学農学部

Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto.



第1-2図 スギ花粉の発芽
花粉管が内膜を破る(矢印)

Fig. 1-2. Germination of *Cryptomeria* pollen. Breaking of the intine by growing pollen tube (arrows).

しかし顕微鏡の焦点を上下にずらすと、内膜の端はなお管の前方にうすくつらなっているように見え、その境界がはっきりしない場合が多いが、これらもいずれは完全に破られるものと思われる。

真空凍結乾燥機による乾燥や乾燥器中での過度の乾燥はしばしば花粉の正常な発芽を不能にし、培地上で外膜を破って内容が露出し、殆んど元の形を保って肥大成長する現象を起こさせる。凍結乾燥後のキンギョソウ花粉には人工培地上でこのような異常生長を起こすものが往々見られ、中には肥大のち花粉管を形成するものが見られた(第3図)。この場合内容が露出



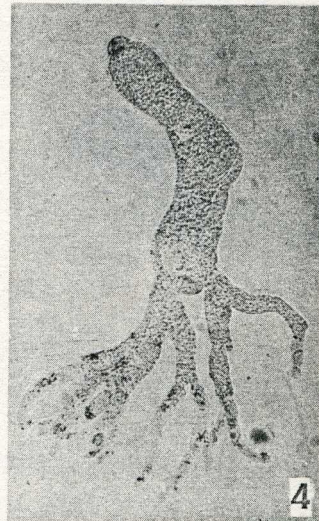
第3図 キンギョソウ花粉の発芽
矢印のところでは内膜が破れている

Fig. 3. Germination of *Antirrhinum* pollen. Arrows show the breaking points of the intine.

し、かつ粒も花粉管も正常粒よりはるかに大きいので花粉管も観察しやすい。ここでも明らかに花粉管が内膜を破って伸長している。

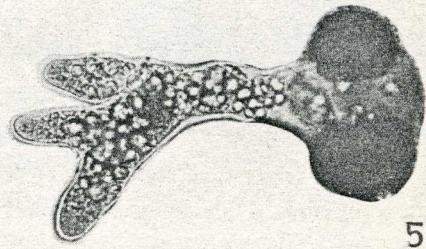
2. 花粉管分枝

被子植物の花粉管が分枝を起こすことはまれにしか見られないが、裸子植物ではイチョウ、ソテツ、ナンヨウスギなど分枝するのがふつうであるものがあり、マツも人工培地上往々分枝が見られる。マツの分枝は液体培地より固形培地(寒天培地)においてよく見受けられる。もともと花粉管は菌類の吸器に相当するものとして発達した⁶⁾ものであるから、系統上古い種類で分枝が起こるのは奇妙ではない。この分枝はイチョウで見ると必ず二分分枝の連続で行なわれる(第4図)。マツも分枝の見られる時は必ず二分分枝である(第5



第4図 イチョウ花粉管の分枝
Fig. 4. Branching of pollen tube in *Ginkgo biloba*.

図)。上野⁸⁾のコウヤマキ花粉の写真も花粉管は二分に分かれる習性を示している。以上の例からただちに言及することは危険であるが、類縁上遠い花粉の間で管分枝の形式が同じであることは、花粉管の分枝形式は、たとえばマツ・バラなどの根茎の分枝におけると同様に、二分分枝が一般であろうことを予想させる。

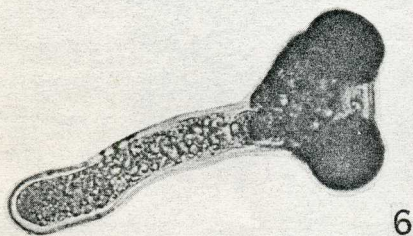


第5図 アカマツ花粉管の分枝
Fig. 5. Branching of pollen tube in *Pinus densiflora*.

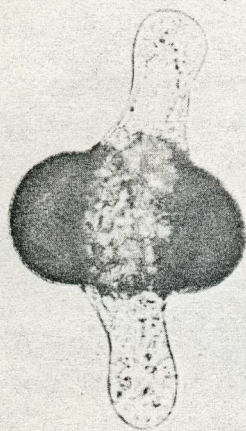
3. マツ花粉から2花粉管の出る現象

マツ類の花粉は前葉体細胞のある背部(求心極側)と異なり、その反対側の腹部(遠心極側)で膜うすく、通常腹部からまっすぐ下方、すなわち極軸方向に向けて1本の花粉管を伸ばす。しかし培地上では時に1粒から2花粉管が互いに真反対の方向に伸びることがある。くわしく観察すると、花粉管は必ずしも腹部末端から極軸に沿って出るのでなく、往々腹部側面の両気の間からも出ることが認められた(第6図)。花粉管が2本出る場合も、きまって腹部両側からで、両極から出るのはではない(第7図)。なお、気の間からの閉は腹部の吸・失水(膨潤・収縮)に基づく。

4. 横向きに花粉管が出る型



第6図 アカマツの花粉管が横(遠心極側面)から出た状態
Fig.6. Pollen tube of *Pinus densiflora*, Produced from the side face of pollen grain.



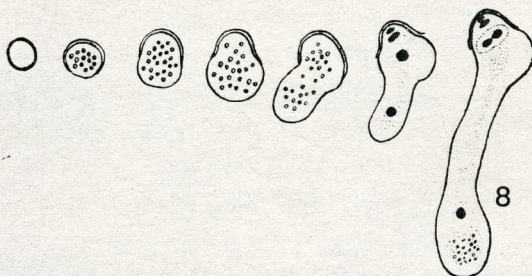
第7図 クロマツ。2花粉管が赤道軸に平行に出た状態
Fig 7. *Pinus thunbergii* pollen. Two pollen tubes grow both sides of a pollen grain (polar view)

ここで横向きとは極軸方向に直角またはそれに近い方向をいう。

被子植物の花粉の大部分では、花粉管の出る位置は発芽孔ないし発芽溝によって規定されているが、裸子植物の花粉はとく

に発芽孔をもたない。かつその発芽様式は発芽に長時間を要することとともになりに被子植物の場合と異なる。

さきにマツの花粉管が往々横向きに出ることを述べたが、管が横向きに出るのはマツにかぎったことではない。スギの花粉管はほぼ直伸するのが一般であるが、同じスギ科のセコイアでは多少とも横向きに伸びる。イチョウ、ソテツでは花粉管が横向きに出るのが規則になっている。ただしこの場合被子植物の花粉に見られるように、吸水膨潤に続いて管形成が始まるのではなく、吸水、膨潤、でんぷん形成、花粉粒の生長にともなう外膜の裂開、花粉管細胞の生長・肥大、花粉管形成と順を追って進行する(第8図)。花粉管がつく



第8図 ソテツ花粉の発芽過程
左より2~5番目の花粉中の丸はでんぷん粒の存在をあらわす。右2者は酢酸カーミン染色。加熱によりでんぷんを溶かしたものを。黒丸は核を示す

Fig. 8. Germination process of *Cycas* pollen. The 2nd to 4th figures from the left show "preregermination" stages.

られる前には、とくに管細胞の生長・肥大のため花粉全体としてダルマ状を呈する。人工培地上ではイチョウの花粉管はかなり太い管としてある程度伸長後分枝に移る傾向がある。一方ソテツの花粉管はかなり細い状態を保って長く伸び、その間分枝を見ることはまれである。

カヤヤコノテガシワの花粉も花粉管が横に出る型に属する。カラマツでは人工培地に置床後24~48時間で外膜が破れ、内容は外膜から脱出する。脱皮後花粉は極軸方向の生長を続け、のち赤道軸側すなわち短径の方向の生長が起こる⁹⁾。現在までのところ、花粉管形成はごくまれにしか見られていないが⁹⁾、めしべの上での発芽状態ともあわせ¹⁰⁾、カラマツの花粉管も横向きに出ることは明らかである。ただしカラマツは、

他の多くの種類の花粉管が一たん伸長肥大した花粉管細胞の端部で横向きに形成されるのに対し、赤道軸またはそれに近い花粉粒の側面から出る特徴をもつ。いずれにせよ、Christiansen¹¹⁾がカラマツの人工発芽がうまく行かないのは花粉管を形成しない種類だからであろうとしたのは完全な謬見である。もっとも花粉が極軸方向に伸びることは彼も認めている。

5. 前発芽 pregermination の概念

花粉の発芽を一般論として考えた場合、被子植物と裸子植物との間にはつぎのような違いがある。被子植物では花粉内容の発芽孔からの膨出、すなわち乳首状突起 (nipple-like protrusion) の出現があって、ただちに花粉管の形成が始まる。この場合乳首状突起は発芽の前提ではあっても発芽そのものではない。発芽は花粉管の形成をもってはじめて行なわれたと考えるのが常識的である。被子植物の花粉が置床後数分～数10分で発芽するのが普通であるのに対し、裸子植物の花粉では10数時間～数10時間かかってようやく発芽したことが認められる。しかしこの間に花粉は何の行動も起こしていないのではない。前述のように花粉自体の膨潤やでんぶん粒の形成^{*}、あるいは外膜を脱ぐとか、部分的に異なる生長・肥大を起こすといった種々の変化が生じている。それで、もし発芽を一たん休止しているものが当代の継続または次代の発展の方向に生長を再開することであるとすると、このような変化自体すでに発芽といえなくもない。しかし発芽の概念をこのように規定してしまえば、ひどい混乱が起きるであろうことは想像に難くない。何となれば、われわれが花粉の発芽という時には、きまって花粉管が作られている状態を頭に描くからである。従って被子植物・裸子植物ともに統一した花粉発芽の概念としては、両者の発芽様式にかなりの違いがあるにしても、花粉管の形成ということをおいてはほかにないと思われる。

このように花粉の発芽を規定することが是認されるとして、ここに一つ問題が残る。被子植物はともかく、種々の裸子植物の花粉に見られる発芽前の諸変化をどのように取り扱うかということである。もし置床後の

時間を限定して、花粉管を形成したものを発芽花粉とし、形成しないものを不発芽花粉とするのであれば、明らかに発芽能力を失った花粉と、発芽の可能性を十分にもった花粉がそこに区別できる状態にあるにもかかわらず、ともにこれらを不発芽のものとするにになり、実情にそぐわない結果を生む。この極端な例はマツ(アカマツ、クロマツなど)の花粉を人工培地に播いた場合の温度と発芽との関係に見られる。すなわち発芽床の温度が30℃程度であれば、花粉管は置床24時間後に顕著に伸びているのが認められるが、25℃以下では48時間以上かかって形成される。また培地容器内の微気候の条件が発芽を左右する場合もある。マツでは花粉管形成前に膨潤とでんぶん形成以外とくに著しい形態的变化はないが、イチョウやソテツなど管細胞の生長にともなう形の変化を示すものでは発芽までに種々の段階の発芽過程をふむ。上記のように温度や湿度、あるいは培地自体の状態・組成が不適当な場合、また置床後の時間が不十分である場合には個々の花粉粒の行動が斉一でなく、結果的には“個体差”をあらわすのがふつうである。この際花粉管の生じていないものをすべて不発芽としてしまうなら、花粉管を形成する手前の、明らかに発芽前の諸過程のいずれかを示していることが、目に見える形態的变化にあらわれている花粉をも不発芽とする不都合を生じるわけである。

以上の理由から、花粉管は形成していないが発芽の可能性を明らかに示している花粉を何の動きもない完全不発芽の花粉と区別するため、それぞれの状態によりさらに細分することはできるが、ひとまとめにして前発芽 pregermination という言葉を用い、これらの花粉について記載することにしたい。前発芽という邦語は十分意をあらわすものでないが、さしづめこう呼んでおく。この概念は、(1)生きてることによって起こる発芽前の諸過程のいずれかであり、(2)目に見える形態的变化をともなったものであること、この2点を必要条件として適用したい。

たとえばスギ花粉などで起こる外膜を破って内容が出る現象は、たしかに発芽過程にはいるが、これは死花粉にも起こる、ペクチン質を主とする内膜の吸水膨

* スギ、コノテガシワ、フロリダイチイ、ヒマラヤスギの花粉は散粉時でんぶんが存在せず、人工培地(10%ショ糖含有1%寒天培地)上数時間～24時間後(フロリダイチイは72時間後)にでんぶんが形成される。セコイアやアカマツなどでは散粉時僅少のでんぶんが存在する。

潤による純粋な物理的現象であるから前発芽に含めない。乳首状突起の出現も前発芽の状態と考えられるが、実際の発芽率算定にあたってこれを識別することが困難な場合が多いであろう。従ってこの状態の花粉が不発芽の中に組み入れられてもやむを得ず、またこの状態を不発芽としても、それらがきわめて多くて黙過することができない場合は別として、大きな支障にはならないであろう。なお乳首状突起は死花粉でも飽和湿度のもとでは時に生じることがある¹²⁾。

前発芽の用語を使用したいのはとくに裸子植物の花粉の場合である。これは通常の発芽を見ず、ただ花粉粒が伸び、可動性の精子があとで生じた短かい管（花粉管？）の膜を破って出るとされる *Pseudotsuga*¹³⁾、人工培地上で今なお殆んど花粉管形成を見ないが、不発芽の静止状態の花粉とは明らかに異なり、外膜を脱ぎ、楕円球形に生長し、内部ではでんぷん形成や中心細胞の分裂を起こすカラマツ^{9,14)}の場合など、とくに考慮されなければならない。

以上の前発芽の概念は裸子花粉の研究者がもっと以前に提議してしかるべきものであった。おそまきながらここに提出して大方の批判を仰ぎたいと思う。

要 約

花粉の発芽について従来報告されていないと思われる若干の事実を述べるとともに、裸子・被子両植物の花粉に統一的な発芽の概念としては花粉管の形成をあげる以外にないこと、その概念規定によって、とくに

裸子植物の花粉の場合に起こる不都合を補うため、前発芽 *pregermination* という語を用いることを提案した。

1) スギ花粉や真空凍結乾燥により培地上で異常肥大したキンギョソウ花粉の発芽において、花粉管が内膜を破ることが認められた。

2) 裸子植物の花粉管の分枝は二叉分枝がふつうと考えられる。

3) マツ花粉は極軸方向に花粉管を出すとは限らず、極軸に直角の方向、すなわち横向きに出る場合が往々ある。

4) 花粉管が横向きに出るのはマツにかぎらず、セコイア・コノテガシワ・カヤ・カラマツ・ソテツ・イチョウなどに見られ、これらではこの出方が規則的になっている。

5) 裸子・被子両植物花粉に共通する発芽の概念は花粉管の形成においては無い。これは一般通念によった考えである。しかし、とくに裸子植物の花粉では花粉管の形成までに目に見える種々の形態的变化が起るのが一般で、これらは完全不発芽の状態と明らかに区別されるべきである。ここに管形成までの発芽過程に対し、前発芽 *pregermination* なる概念を導入することを提案したい。

6) 前発芽とは花粉が生きていることによって起こる発芽前の諸過程（花粉管形成に向けての諸変化）を統括した概念であるが、目に見える形態的变化が起っている場合にのみ用いることにしたい。

引用文献

1. 猪野俊平 (1970) 植物組織学 訂正第1版. 内田老鶴園新社 東京. cf. p. 503.
2. Maruyama, K., Gay, H. and Kaufmann, B. P. (1965) The nature of the wall between generative and vegetative nuclei in the pollen grain of *Tradescantia paludosa*. *Amer. J. Bot.* 52 : 605-610.
3. Sassen, M. M. A. (1964) Fine structure of germinated *Petunia* pollen. In "Pollen Physiology and Fertilization", ed. by Linskens, H. F. North-Holland Publ. Co., Amsterdam. p. 167-168.
4. Larson, D. A. (1965) Fine structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. *Amer. J. Bot.* 52 : 139-154.
5. 湯浅 明 (1969) 植物の精子. 東京大学出版会. 東京. cf. p. 97, 123.
6. Goebel, K. (1933) *Organographie der Pflanzen*. III. Gustav Fischer Jena. cf. p. 2001.
7. Wodehouse, R. P. (1935) *Pollen Grains*. Mc Graw-Hill Co., Inc. New York and London.

- cf. p. 1.
8. Ueno, J. (1960) Studies on pollen grains of Gymnospermae: Concluding remarks to the relationships between Coniferae. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D, 11: 109-136.
 9. 梶 勝次・久保田泰則・市河三次 (1970) カラマツ花粉の人工発芽に関する研究 (II). 北海道林試報告 第8号: 1-10.
 10. 梶 勝次・市河三次・久保田泰則 (1970) カラマツの受精機構—受粉と発芽について. 日本林学会大会講演. 京都.
 11. Christiansen, H. (1969) On the germination of pollen of *Larix* and *Pseudotsuga* on artificial substrate, and on viability tests of pollen of coniferous forest trees. *Silvae Genetica* 18: 104-107.
 12. Watanabe, K. (1955) Studies on the germination of grass pollen I. Liquid exudation of the pollen on the stigma before germination. *Bot. Mag. Tokyo* 68: 40-44.
 13. Christiansen, H. (1969) On the pollen grain and the fertilization mechanism of *Pseudotsuga mensiesii* (Mirbel) Franco var. *viridis* Schwer. *Silvae Genetica* 18: 97-104.
 14. 市河三次・久保田泰則・安達芳克 (1969) カラマツ花粉の人工発芽に関する研究 (I). 北海道林試報告第7号: 32-36.

R é s u m é

With report of some observations on pollen germination, a word "pregermination" is proposed in the present paper. Many gymnospermous pollen show various morphological (and physiological) changes before they produce their pollen tube. If we regard pollen-tube production as germination, it gives a result that pollen grains only shown such changes without pollen-tube formation are excluded from germinated grains, notwithstanding the presence of their germinative possibility: They will be treated as "ungerminated".

For settlement of this conflict a term "pregermination" is to be applied, when a pollen grain makes some visible morphological change being a process to germination. The morphological change in this case is to be one of the change occurring under living state, e.g., enlargement or growth of a whole pollen grain, growth of pollen-tube cell, starch formation and so forth.

Main findings reported here are as follows:

- 1) The intine of pollen grain is broken by growing pollen tube. (observation with *Cryptomeria* and *Antirrhinum*)
- 2) The branching of the gymnospermous pollen tubes seems to be always dichotomous.
- 3) *Pinus* pollen often produces the pollen tube from the side of the distal part.
- 4) Tube formation parallel to the equatorial axis is regularly seen in the pollen of *Sequoia*, *Larix*, *Thuja*, *Torreya*, *Cycas*, *Ginkgo*, etc.