Leucojum 属の生育開花習性

森 源治郎・川畑久美・今西英雄・坂西義洋

大阪府立大学農学部 591 堺市百舌鳥梅町

Growth and Flowering of *Leucojum aestivum* L. and *L. autumnale* L. Grown Outdoors

Genjiro Mori, Hisami Kawabata, Hideo Imanishi and Yoshihiro Sakanishi

College of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Mozu-umemachi, Sakai, Osaka 591

Summary

The bulb structure, and the growth periodicity of plants grown outdoors were observed using *Leucojum aestivum* which comes into bloom in early spring and *L. autumnale* which blooms in August.

1. A bulb shows a sympodial branching system, each unit of which is composed of 6–8 or 9–10 foliage leaves in *L. aestivum* or *L. autumnale*, respectively, and a lingulate scale, and terminates in an inflorescence. The bases of foliage leaves, which encircle the axis and gradually enlarge, serve as a food storage organ.

2. When the spathe leaf is being initiated at the apex during the latter part of May, a lateral bud is formed in the axil of the uppermost leaf, which develops into the next sympodial unit.

3. In both species, leaf initiation continues from spring to autumn. Leaves and the primary inflorescence of *L. aestivum* emerge simultaneously from early to mid-February just before flowering. The leaves wither acropetally from the lower to upper ones and are completely dry by the end of May. In *L. autumnale*, leaves appear in September and October after flowering and die progressively from the lowest to the apical leaf between December and July. The foliar canopy consists of a few leaves which formed in the upper nodes of the sympodial unit with the flower bud and those which formed in the basal nodes of the next sympodial unit.

4. Initiation of flower bud started in mid-May in *L. aestivum* and at the end of May in *L. autumnale*. Inflorescence growth of *L. autumnale* progressed faster than did that of *L. aestivum*. Carpel primordia in the first floret of *L. autumnale* were observed in early June, and pollen tetrads in the latter part of July. The inflorescence bloomed in early August.

5. Carpel differentiation in the first floret of *L. aestivum* began during the latter part of June but ceased further development until the middle of October. Pollen tetrads were formed in the latter part of February and anthesis occurred in March. In both species, floral parts of the secondary or tertiary inflorescence differentiated after a slight delay following the formation of florets in the primary inflorescence.

緒 言

Leucojum 属にはオーストリア、ハンガリーから欧州南部の原産で、中型の層状りん茎をつくる *L. aestivum* (スノーフレーク)、ポルトガル、スペイン、モロッコからアイオニア島の原産で、小型の層状りん茎をつける *L. autumnale* (アキザキスノーフレーク) などがある。前者は出葉後、3～4月に、1りん茎から長さ20～30 cmの花茎を1～3本伸長させ、茎頂の散形花序に3

～4花を着ける。これに対し、後者は同じ属であるにもかかわらず開花期が著しく異なり、8～9月に1りん茎から長さ10～15 cmの花茎を1～2本伸ばして、茎頂の散形花序に1～3花を着け、葉は開花後に地上に現れる。同じ属でありながら種によって開花期がどのように異なるのは、両種の自然環境下における花芽分化開始時期、あるいはその発達過程が著しく異なるか、花芽の発育適温に違いがみられるためと考えられる。

L. aestivum の花芽の発育経過については Luyten ら

(8)の報告があり、オランダでは、春に開花する花芽は前年の5月上旬に分化を開始し、7月中旬に雌ずい形成期に達することを認めている。またわが国においても、妻鹿(10)が5月中旬に花芽分化を開始することを認めている。しかし、いずれの報告でも花芽分化開始後、器官形成中の観察にとどまり、雌ずい形成後開花に至るまでの観察は行われていない。一方、*L. autumnale*の生育開花習性に関する報告はまったくみあたらない。そこで本研究では、まず生育開花習性に関するより詳細な観察を行った。

材料および方法

L. aestivum : 10月13日に球周9~12 cmのりん茎を圃場に植え付け、葉が黄変した翌年の6月29日に掘り上げ、その後は10月まで慣行に従い室内で乾燥貯蔵した。この間植え付け時の10月13日から翌年の9月まで1, 2または4週間隔で、毎回5株ずつについて解剖観察を行った。

L. autumnale : 10月13日に室内貯蔵していた球周5~7 cmのりん茎を、45×36×10 cm(深さ)の平箱に5 cm間隔で植え付け、戸外で栽培した株について、植え付け時の10月13日から翌年の10月まで2または4週ごとに5株ずつ掘り上げ、解剖観察を行った。

結果

1. りん茎の構造

1) ***L. aestivum*** : りん茎は仮軸分枝を繰り返す、1単位の茎軸には1/2 互生葉序で7~9, 平均 7.4 ± 1.0 の葉がついていた。これらのうち長さ0.5~1.0 cmの舌状りん片となる最上葉を除いて、他の葉はすべて同化葉であった。これら同化葉の葉しょう部は茎軸を全周し、肥厚してりん茎を構成した。仮軸分枝は最上全周葉の葉えきで行われ、各茎軸の第1葉は母軸と反対側についた(第1図)。観察に供試したりん茎では3~4単位の茎軸によって構成されていたが、仮軸分枝が1年に1回しか行われないことから、これは3~4年分の形成器官が一つのりん茎内に存在していることになる。

2) ***L. autumnale*** : りん茎は *L. aestivum* と同様、仮軸分枝を繰り返す。1単位の茎軸につく葉数は *L. aestivum* より多く10~11, 平均 10.6 ± 0.8 葉であった。これらの葉の形状は *L. aestivum* と類似し、最上位葉は長さ0.5 cmの舌状りん片となり、りん茎の外に現れないが、これ以外の葉はすべて茎軸を全周し、肥厚して、りん茎を構成した。仮軸分枝は、最上全周葉の葉えきで行われ、各茎軸の第1葉は母軸と反対側につい

Fig. 1. Diagrams of a bulb of *L. aestivum* showing the sympodial branching system (A) and the transverse section (B). I: Mother bulb unit, the flowering of which ended in March. II: New bulb unit, the flowering of which will occur the following March. III: Lateral bud formed in the axil of uppermost foliage leaf which will develop into a new sympodial unit. F₁: Remnant of scape. F₂: Initial of inflorescence. L₁~L₇: Foliage leaves which completely encircle the apex. L₈: Lingulate scale, after the formation of which no foliage leaf appears.

Fig. 2. Diagrams of a bulb of *L. autumnale* showing the sympodial branching system (A) and the transverse section (B). I: Mother bulb unit, the flowering of which ended in August. II: New bulb unit, the flowering of which will occur the following August. III: Lateral bud formed in the axil of uppermost foliage leaf which will develop into a new sympodial unit. F₁: Remnant of scape. F₂: Initial of inflorescence. L₁~L₉: Foliage leaves which completely encircle the apex. L₁₀: Lingulate scale, after the formation of which no foliage leaf appears.

た(第2図)。りん茎は2~3単位の茎軸によって構成されていたが、これは2~3年分の形成器官である。

2. 葉の分化と展葉

1) ***L. aestivum*** : 観察開始の10月13日には最下位の

茎軸Ⅰの上位節、これに続く茎軸Ⅱ、さらに茎軸Ⅲの下位節につく10~12のりん葉(同化葉の葉しょう部)が存在した。これらの内側に、発育中の花芽をもつ茎軸Ⅲの上位節につく約7葉と、これから仮軸分枝した新茎軸(Ⅳ)の3葉、合わせて約10葉が未展葉の状態が存在していた(第3図)。その後、新茎軸(Ⅳ)で11月までに1葉を分化した後、冬の間分化を停止した。3月下旬に葉の分化を再開し、3~4枚を分化して、5月中旬に茎頂は生殖生長に移った。そして茎頂の花芽が総包形成期に達した頃、さらに次の新茎軸(Ⅴ)になる生長点を生じ、10月までに約3葉を分化した。したがって、年間の分化総葉数は7~9葉で、これらの葉を分化する過程で仮軸分枝による茎軸の交代が5月に1回行われる。

次に展葉についてみると、観察開始時に二つの茎軸(Ⅲ, Ⅳ)にまたがって形成されていた11~12の未展葉のうち、発育中の花芽をもつ茎軸で舌状りん片になる1葉を除く上位5~6葉と、この茎軸から仮軸分枝した新茎軸(Ⅳ)の下位の1~2葉、合わせて6~7葉が2月上・中旬に一斉に展葉した。なお展葉の際、最初に地上に現れる下位の約3葉は、葉身部があまり発達せず、しょう葉の形態をとった。これらの葉は4月以降下位のものから順次枯死し、5月下旬にはすべて枯

死した。また、観察期間中に分化した葉は観察打ち切り時までには展葉しなかった。この結果から、前々年の夏から秋および前年の春に分化した5~6葉と、これらの葉をつけた茎軸から仮軸分枝した新茎軸で初夏に分化した1~2葉、合わせて6~7葉が2月上・中旬に一斉に展葉すると推測される。

2) *L. autumnale*: 観察開始の10月13日には約6枚のりん葉(同化葉の葉しょう部)の内側に、当年の8月に開花の終わった茎軸(Ⅰ)の上位節につく3~4葉と、これから仮軸分枝した新茎軸(Ⅱ)につく8~9葉、合わせて12~13枚の未展葉が存在していた(第4図)。その後翌春まで茎頂での葉の分化はみられず、5月上旬になって分化を再開し、1~2葉を分化して5月下旬、茎頂は生殖生長に移った。そして茎頂の花芽が総包形成期に達した後、新茎軸になる生長点が生じ、10月まで8~9葉を分化した。したがって年間の分化総葉数は10~11葉であった。

次に展葉についてみると、観察開始時に二つの茎軸(Ⅰ, Ⅱ)にまたがって形成されていた12~13葉のうち、すでに8月に開花を終えた茎軸(Ⅰ)の上位3~4節につく葉とこの茎軸から仮軸分枝した新茎軸(Ⅱ)の下位6~7節につく葉、合わせて9~10葉が10月下旬に展葉した。これらの葉は早く展葉したものから12月以降

Fig. 3. Monthly cumulated number of leaves which formed, emerged, and/or subsequently died in *L. aestivum*. Means represent 5 bulbs. □: Formed but not emerged. ▨: Emerged. ▩: Lamina died. ■: Disappeared.

Fig. 4. Monthly cumulated number of leaves which formed, emerged, and/or subsequently died in *L. autumnale*. Means represent 5 bulbs. □: Formed but not emerged. ▨: Emerged. ▩: Lamina died. ■: Disappeared.

順次枯死し、7月中旬にはすべて枯死した。次の展葉開始は前年より1か月早く、9月に始まった。なお、展葉の際最初に地上に現れる下位の約3葉は *L. aestivum* と同様、葉身があまり発達せず、しょう葉の形態をとった。

以上のことから前年の夏から秋および当年の春に分化した3~4葉と、これらの葉をつけた茎軸から仮軸分枝した新茎軸で夏に分化した6~7葉の合わせて9~10葉が、9~10月に一斉に展葉することが分かった。

3. 花芽の分化と発達

1) *L. aestivum* : 観察開始の10月13日には、りん茎の内部ですでに2~3個の花序が存在し、各花序には3~4個の小花が形成されていた。このうち、最も発育の進んだ第1花序の第1小花は雌ずい形成期に達していた(第5図)、これらの花序はその後12月中・下旬に花粉形成期に達し、翌年の3月中・下旬に開花した。本種ではこれらの第1花序の花茎基部に1~2の副花序(第2, 第3花序)の形成がみられた。第2花序は10月13日には雄ずい形成ないし心皮形成の段階にあったが、これらの大部分は11月に雌ずい形成期、2月上・

中旬に花粉形成期に達した後、4月上旬に開花した。しかし、11月以降の観察において、第2花序の一部には器官形成途中で枯死しているものが認められた。また第3花序は、約半数の株で形成が認められたが、これらも第2花序の一部と同様、器官形成の途中で枯死しているのが認められた。これらの花序をもつ茎軸から仮軸分枝した新茎軸において、花芽分化は翌年の5月中旬に始まった。これらの花序(第1花序)は6月中・下旬に雌ずい形成期の段階に達した後、10月上旬まで発育をほとんど停止した。また、第1花序の基部側方に1週間遅れて第2花序の分化が一部の株で認められ、これらは第1花序より遅れて発育した。これらの花序については10月以降観察を行わなかったが、その後の発育は、これらの母軸の花序で前年の10月以降に認められたのと同様な経過をたどるものと思われる。つまり本種では、主花序である第1花序についてみれば、5月中旬に花序分化を開始し、6月中・下旬に雌ずい形成期、12月中・下旬に花粉形成期に達し、翌年の3月中・下旬に開花するものと推測できる。

2) *L. autumnale* : 観察開始の10月13日には茎頂は

Fig. 5. Progress of flower formation in *L. aestivum*. ○: Main inflorescence. ●: Secondary inflorescence. △: Tertiary inflorescence. Stage of flower bud: I, shoot apices still conical and narrow (vegetative); II, shoot apices become flat and broad; III, spathe leaf primordium is initiated; IV, floret initials appear; V and VI, initials of outer and inner tepals appear, respectively; VII, stamen initials become visible; VIII, three carpel initials appear; IX, margins of three carpels infold and fuse to form an ovary (a, <1.0 mm; b, 1.0~2.0 mm; c, >2.0 mm in the length of style); X, pollen attain tetrad stage; XI, pollen mature and become functional; and XII, anthesis.

栄養的であったが、翌年の5月になって茎頂は生殖生長に移った。この花序(第1花序)は6月上旬に雌ずい形成期、7月中・下旬に四分形成期に達して、8月上旬に開花した(第6図)。また本種も *L. aestivum* と同様にこれら主花序の他に副花序(第2花序、第3花序)を形成したが、第2花序の花芽分化開始は第1花序が雄ずい形成～雌ずい形成期に達した6月上旬であった。これらは7月中旬に雌ずい形成期、8月上旬に花粉形成期に達し、8月中旬に開花した。しかし、第2花序の一部は開花に至らず、雄ずい形成期の段階まで達した後、枯死するものがあった。また7月上旬に過半数の株で第3花序の分化も認められたが、これらは第2花序の一部と同様、発育の途中ですべて枯死した。

考 察

本実験に用いた *L. aestivum*、*L. autumnale* はともに、肥大型の層状りん茎を形成し、それらのりん茎は茎軸の頂端で花芽を分化するごとに、花芽直下の葉えきに新たな生長点が現れ、次の茎軸を形成していくいわゆる仮軸分枝によって構成されていた。このようにりん茎の茎軸が仮軸分枝によって形成されることは、同じヒガンバナ科のアマリリス(*Hippeastrum*) (2)、スイセン(*Narcissus*) (7)、スノードロップ(*Galanthus nivalis*) (9)、ハエマンサス(*Haemanthus*) (14)、ネリネ(*Nerine*) (1)でも認められている。しかしスイセンおよ

びスノードロップについては茎軸は単軸伸長し、花茎はえき生するという単軸説を主張する研究者もいる(3, 4)。りん茎を構成する茎軸の単位数は同じヒガンバナ科でも種によって大きく異なるが、*L. autumnale* では2～3単位、*L. aestivum* では3～4単位であった。しかし、このりん茎を構成する茎軸の単位数は両種ともりん茎の大きさが変われば変化し、小球では少なく、大球では多くなるものと思われる。

各茎軸に着生するりん葉のすべてが同化葉の葉しょう部にあたる場合もあるが、ヒガンバナ科の種によっては最下位葉が薄膜状りん片、最上位葉が舌状りん片となり、葉身部をまったく発達させない場合があることが知られている(11, 14)。Leucojum の両種は最下位葉から同化葉となるが、最上葉は舌状りん片の形態を示し、りん茎の外に現れないタイプであり、*Agapanthus africanus* も同じタイプに属する(12)。

冬半期に葉を展開し、夏半期は葉が枯死する冬緑型である *Leucojum* の両種では、出葉の際“はかま”と呼ばれるしょう葉がとりまいていて、これらの種では花芽をもつ茎軸の上半分につく葉とこれから仮軸分枝した新茎軸の下半分の葉が同一時期に地上に現れるが、各茎軸の中間節位の2～3葉がしょう葉になっている。これらのしょう葉は、葉身があまり発達していないが、地上に現れ同化能力を有し、さらに葉しょう部は筒状となり、茎軸を全周している。Rees(15)は葉身部を有せず、同化機能がなく、もっぱら貯蔵器官としての役を果たす真の scale と同化葉の基部が肥大して貯蔵器官となった leaf base とを区別すべきであると主張し、leaf base のみで球根が構成されている *Hippeastrum* タイプ、真の scale のみの Tulip タイプおよび両者をもとに有する *Narcissus* タイプの3通りに大別している。*Leucojum* の両種は scale の先端が伸びてしょう葉となったと考え、*Narcissus* タイプに属することになるが、同化葉となるべき葉の伸長が途中で抑制されたと考えると *Hippeastrum* タイプに属することになる。

展葉は、*L. autumnale* では開花直後の9月上旬に、一方、*L. aestivum* では開花直前の2月上旬にみられ、秋季と早春とに分かれた。*L. autumnale* では開花時に葉が存在せず、開花後に展葉するのは、葉の伸長のための適温が花茎伸長のための適温より低いことが原因しているものと考えられる。両種ともに、5～6月になると葉はすべて枯死した。この葉の枯死時期には、一般に多くの秋植え球根植物で認められているように、気温の上昇が影響していると考えられる。なお、両種

Fig. 6. Progress of flower formation in *L. autumnale*. ○ : main inflorescence. ● : Secondary inflorescence. △ : Tertiary inflorescence. For stage of flower bud, see footnotes in Fig. 5, except for Stage IX (a, <0.2 mm; b, 0.2~0.5 mm; c, >0.5 mm in the length of style).

とも葉が枯死した後もりん茎内では葉の形成と花芽の發育が行われていることから、夏季の間もりん茎は休眠状態にはないと考えられる。

花芽分化の開始は *L. aestivum* では5月中旬、*L. autumnale* ではやや遅れて5月下旬にみられた。*L. aestivum* については Luyten・van Waveven(8)および妻鹿(10)の観察結果と一致した。ヒガンバナ科でこのように春に花芽分化を開始する種には他に *Lycoris* (11)、ラッパズイセン(6, 13)、オランダで3月に花芽分化の開始が観察されているスノードロップ(9)がある。

スノードロップについて Luyten・van Waveven(9)は花芽分化が認められる3月頃の地温が3~7℃であることから花芽分化の適温はかなり低いと考えている。またラッパズイセンについては、Gerristen・van der Kloot(5)による花芽分化に対する温度の影響を調べた報告があり、20℃前後が適温であるとされている。このように外気温が花芽分化の適温に近づいた時に花芽分化を開始すると考えると、5月中・下旬では20℃前後であることから、*Leucojum* の両種ではこの程度の温度で花芽分化が開始されるといえる。しかし、このような温度の季節は秋にも訪れるにもかかわらず、この時期には分化が起こらず、春に限られる。この理由として、*Leucojum* では早春に、さらに一定枚数の葉を形成した後に茎頂が花芽になることから、秋にはまだ新茎軸が成熟に至らず、葉の分化の段階にあるため花芽分化が起こらないと考えられる。

5月中・下旬に花芽分化を開始した両種の花芽の發育は雌ずい形成期に達するまではほとんど差異が認められなかったが、花粉形成期に達する時期は両種の間で著しく異なっていた。このことから花粉形成期は開花期を決定する重要な要因になっているものと思われる。両種とも5~6月には葉がすべて枯死し、夏の間葉が存在しないことから、雌ずい形成期に達した後、開花に至るまでの花芽の發育には光の影響はなく、主として温度が強く影響するものと考えられる。*L. autumnale* では7月中・下旬に花粉形成が認められたが、この時期の外気温の平均は25℃前後であることから、この程度の温度で花粉形成が行われるものと思われる。これに対し、*L. aestivum* の花粉形成期はかなり遅れ、12月中・下旬であった。この頃の外気温の平均は8℃前後でかなり低いことから *L. aestivum* の花粉形成には低温を必要とするのではないかと考えられる。このような花芽の發育と温度との関係については、次報で詳しく述べる。

摘 要

Leucojum 属のうち、早春に開花する *L. aestivum* と8月に開花する *L. autumnale* について、りん茎の構造、自然環境下における葉の分化と出葉および花芽の分化と発達過程を調査した。

1. りん茎は年1回仮軸分枝を繰り返し、各仮軸分枝の単位は、*L. aestivum* では6~8枚、*L. autumnale* では9~10枚の同化葉と、さらにその上の最上位の舌状りん片、茎頂の花芽で構成されており、同化葉の葉しょう部は茎軸を全周し、肥厚して貯蔵器官となっていた。

2. 茎軸の頂端で総包が分化する頃、最上同化葉の葉えきにえき芽の形成が認められ、このえき芽が新しい仮軸分枝の単位となった。

3. 葉の分化は、両種ともに冬期間停止し、春から秋にかけてみられた。展葉は *L. aestivum* では開花直前の2月上・中旬に、*L. autumnale* では開花後の9~10月に一斉にみられ、この時展葉してくる葉は、花芽をもつ茎軸上の上位節の葉と新茎軸上に分化してきた下位節の葉からなっていた。これらの展葉した葉は下位のものから順次枯死し、*L. aestivum* では5月下旬、*L. autumnale* では7月中旬にはすべて枯死した。

4. 花芽分化の開始は *L. aestivum* では5月中旬、*L. autumnale* では5月下旬にみられた。その後 *L. aestivum* では、6月中・下旬に雌ずいを形成した後10月中旬まで發育の停止がみられ、花粉形成期に達するのは12月中・下旬となり、開花は翌年の3月であった。これに対し、*L. autumnale* では、その後の発達は速やかで、6月上旬に雌ずい形成期、7月中・下旬には花粉形成期に達し、8月上旬には開花に至った。なお両種ともに、前述の主花序に比べやや遅れて、副花序が発達するのが認められた。

引用文献

1. Berghoef, J. and G. van Brenk. 1983. Effect of temperature of *Nerine bowdenii* W. Watts. Acta Hort. 134: 41-48.
2. Blaauw, A. H. 1931. Formation and periodicity of the organs in *Hippeastrum hybridum*. Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., Natuurk., Sect. II 29(1): 1-90. (In Dutch).
3. Brunaud, A. and M. F. Turlier. 1971. Structures monopodiale et sympodiale: Etude de quelques exemples d'interpretation controversée. Bull. Soc. Bot. Fr. 118: 543-560.
4. Chan, T. T. 1952. The development of the nar-

- cissus plant. Daffodil and Tulip Year Book 17 : 72-100.
5. Gerristen, J. P. and W. G. van der Kloot. 1936. Difference in the flower forming capacity of *Narcissus pseudonarcissus* and *Hyacinthus orientalis*. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. 39 : 404-413. (In Dutch).
6. 穂坂八郎. 1964. スイセンの切り花栽培の理論と実際, p.147-163, 戸定会編著, 球根養成・切り花・鉢栽培の新技术, 誠文堂新光社, 東京.
7. Huisman, E. and A. M. Hartsema. 1933. The periodical development of *Narcissus pseudonarcissus* L. Med. L. H. S. Wageningen 37(1) : 1-55. (In Dutch).
8. Luyten, I. and J. M. van Waveven. 1938. The organ formation of *Leucojum aestivum* L. Med. L. H. S. Wageningen 42 : 85-101. (In Dutch).
9. Luyten, I. and J. M. van Waveven. 1952. Organ formation of *Galanthus nivalis* L. Med. L. H. S. Wageningen 52 : 105-128. (In Dutch).
10. 妻鹿加年雄. 1952. 2, 3の球根類の花芽分化に就いて. 園学要旨, 昭27春 : 29.
11. 森 源治郎・坂西義洋. 1977. ヒガンバナ科 (*Amaryllidaceae*)の球根植物の生育開花習性に関する研究. (第1報). *Lycoris* 属の生育開花習性. 園学雑. 45 : 389-396.
12. 森 源治郎・坂西義洋. 1989. アガパンサス (*Agapanthus africanus* Hoffmans)の開花に及ぼす温度の影響. 園学雑. 57 : 685-689.
13. 岡田正順・三輪 智. 1958. 鱗茎類の構造及び生育周期に関する調査. (第1報). ラッパスイセンについて. 園学雑. 27 : 135-143.
14. Peters, J. 1971. Über die Periodische Entwicklung von *Haemanthus* × *katharinae* cv. König Albert. Gartenbauwiss. 36 : 461-470.
15. Rees, A. R. 1972. The Growth of bulbs. p. 17-44. Academic Press, London and New York.