カランコエの花序の構成と発達

林 孝洋・小西国義

岡山大学農学部 700 岡山市津島中

Inflorescence Development and Composition in Kalanchoe (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln.)

Takahiro Hayashi and Kuniyoshi Konishi

Faculty of Agriculture, Okayama University, Tsushima-naka, Okayama 700

Summary

The process of inflorescence development from flower initiation to anthesis was observed in a dichasium, kalanchoe (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln.) 'Red Glow'. Our major interests were why, when, and how florets aborted. To describe and analyze inflorescence development, an inflorescence was classified into 4 structural hierarchies: An inflorescence, an inflorescence unit, a module, and a phytomer. Remarkable regularities in inflorescence development of kalanchoe were observed as follows.

1. Floret primordia regularly differentiated by dichasial branching in the inflorescence unit. Some of florets which differentiated at higher orders failed to develop and aborted as they became macroscopic. Competition for assimilates among florets might be responsible for their abortion.

2. The branching order at which florets abortion began and the number of florets per inflorescence unit were significantly correlated with the diameter of the inflorescence unit axis.

3. In inflorescence units and modules, there were an exponential relationship between the fresh weight (W) and the axis diameter (D), represented by the equation $W = 0.0967D^{3.13}$.

4. There was a close relation between the position of florets and their abortion. After several dichasial branching, the branches of the inflorescence unit partly tended to form a uniparous scorpioid cyme, generating the zigzag branching by a regular abortion of florets.

5. Module development was also influenced by its position in the inflorescence. When modules developed outwardly and had sufficient space to expand, they were vigorous and eventually produced many florets. However, if the modules developed inwardly and competed with adjacent ones for space, their growth stopped at lower branching orders. When growing conditions were favorable for both modules, they developed symmetrically. Consequently, the inflorescence became almost flat because the florets were horizontally oriented.

緒 言

カランコエ・ブロスフェルディアナ (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln. : 以下カランコエとする) はマダガスカル島産の原種が改良された園芸種である。育種により、花色や草姿が豊富となり、矮性種は鉢物として、高性種は切花として利用されている (1)。

カランコエは、質的な短日植物であり、限界日長以下の短日になると、茎頂部に岐散花序を形成する。その花序は、岐散型分岐 (第 1 図) を数回続けた後、分化した小花原基のアポーションにより発達を停止する。

切花用品種においては、花序のボリュームが品質上問題となるが、花序のボリュームは小花数によって決まり、その小花数は小花のアポーションが起り始める分岐次数によって決まる。花序の品質は切花単価に大きく反映することから、どのような要因によって、どのような条件下で小花のアポーションが起るのかを明らかにしておくことは、実際栽培のために重要である。なお、ここで分岐次数というのは、ある小花の着生する分岐点か、花序軸の何回目の分岐によるかを意味する。以下、単に次数とも表現する。

筆者ら (5) は、品質のよい花 (花序) を生産するための

1990 年 8 月 30 日 受理。

基礎資料を得る目的で各種花卉の花序の発達を調べている。積極的な人為処理により花序の発達を制御するためには、その花序のもつ発達の規則性と可変性を明らかにしておく必要がある。規則性を明らかにすることは、同じタイプの花序の発達を帰納的に一般論として論じる場合に役立つ。また、可変性は、どの程度まで人為的な制御が可能かを知るうえで重要である。花序発達が環境に対して可変性をもてば、その人為的な制御も可能であると思われる。本報では、以上のような観点から、カランコエ花序の発達の規則性と可変性について調査し、花序の品質にかかわる小花のアポーションについて考察した。

材料および方法

実験には、栄養繁殖した切花用高性種の‘レッド・グロウ’を用いた。実験は2回繰り返した。1回目は、1986年の7月21日に挿し木し、8月11日に3.5号の素焼き鉢に鉢上げした。2回目は、1987年の6月17日に挿し木し、3.5号鉢に鉢上げ後しばらく育苗し、7月25日に5号の素焼き鉢に鉢替えした。いずれも、12℃以上に加温したハウス内で栽培した。肥料は、500倍の液肥(15 N-8 P-17 K-2 Mg-0.1 Mn-0.1 B-6 Ca-0.18 Fe)を毎週与えた。株は放任栽培し、自然日長の短日下で、1鉢当たり数個(任意)の花序を形成させた。

花序は小花が10花程度開花した時期にサンプリングした。調査に当たっては、花序の構成の特徴ならびに発達の規則性がよくわかるように、花序をいくつかの構成要素に分けた(第2図)。1本の切花としてみた場合、カランコエの典型的な花序は第3図のような形をしている。すなわち、小花の三つの大きな集合体から

Fig. 1. Diagram showing the dichasial branching pattern. Circles represent florets. n and $n+1$ show branching orders. Branching takes place regularly from axils of both bracts.

成っているので、その一つを単位花序(unit)とした。単位花序もまた再帰的パターンの繰り返しになっているので、単位花序を構成する小花のより小さな集合体としてモジュール(module)を考えた。モジュールは10個までの小花の集合体とし、それ以上厳密な定義は与えない。そして花序の最も小さな構成単位として、一つの花とその二つの包葉えき芽を取り上げ、これをフィトマー(phytomer)とした(第3図)。このように、植物体をいくつかの階層に分け、その生長と発達を解釈するという方法論は、植物生態学でよく行われている(12)。本報では上述のような階層に花序を分け、花序の新鮮重、花序軸の直径(包葉の着生方向)、小花のアポーションが起り始める次数、小花数、小花の体積を測定した。小花の体積は、水に界面活性剤の Tween 20 を加えて 1,000 ml, 1,000 g に調整した溶液に、小花を針で突き刺して沈めた時の浮力として測定した。浮力は、溶液を入れたビーカーを電子天秤に乗せ、小花を沈めた時に増えた重さとした。

結 果

1. 花序軸の直径と小花のアポーションが起り始める次数との関係

92の単位花序について、1次の花序軸の直径と小花のアポーションが起こった次数(最低次数)との相関係数を求めたところ、 $r=0.88$ という値を得た。個体の頻度として高く現れた5次あるいは6次の個体については、回帰直線によく適合していたが、4次以下の低次で小花のアポーションが起こった個体は、花序軸の直径にバラツキが大きく回帰直線への適合度は低かった(第4図)。小花のアポーションが起こる次数は、本実験のサンプルでは7次を上限とし、8次以上の個体は観察されなかった。直径4 mm以上の太い花序軸を持つ個体では、1次小花の着くべき位置に、小花の代わ

Fig. 2. An inflorescence of *Kalanchoe* 'Red Glow'. The inflorescence consists of units with structurally similar but successively smaller subunits.

Fig. 3. Diagrams showing 4 structural hierarchies, defined in this paper to describe and analyze inflorescence development. The inflorescence consists of 3 inflorescence units. An inflorescence unit also consists of some smaller structural subunits, modules (8 modules here). A module consists of less than 10 phytomers (not critically defined here). A phytomer, the smallest unit, consists of one floret, one pair of bracts, their axillary buds, and the associated inflorescence axis.

Fig. 4. Relationship between the diameter of the inflorescence unit axis and the branching order at which florets abortion began.

りに単位花序が形成されていた。

2. 花序軸の直径と着花数との関係

30の単位花序について、花序軸の直径とその軸に着生している小花数との関係を、1次から4次までの次数についてそれぞれ調査した(第5図)。いずれの次数についても花序軸の直径と着花数との間には密接な関係があり、相関係数は1次から順に、0.92, 0.95, 0.93, 0.85となった。次数が高くなると、小花のアボーションのため、回帰直線の傾きは小さくなった。

3. 花序軸の直径と花序の新鮮重との関係

単位花序の1～3次についてそれぞれ31個、合計93個のサンプルについて、花序軸の直径と花序の新鮮重との関係を調べた。両対数のグラフ上にデータをプロットすると、いずれの次数においても両者には一定の直線関係が認められた(第6図)。花序軸の直径をD(mm)、花序の新鮮重をW(g)とすると、両者の関係は $W = 0.0967 D^{3.13}$ という式で表すことができた。

4. 小花の可変性

花序軸の直径の異なる20の単位花序について、第1次目の小花の体積を測定したところ、 $135 \pm 4 \text{ mm}^3$ (95%の信頼度)となった。第1次目の小花を基準に比較すると、花序軸の直径は小花の大きさに影響せず、花序間で小花の大きさはほとんど変わらなかった。また、10の単位花序について、1次から4次までの各次数の小花の体積を測定したところ、同じく95%の信頼度で、それぞれ $143 \pm 6 \text{ mm}^3$, $146 \pm 5 \text{ mm}^3$, $134 \pm 5 \text{ mm}^3$, $116 \pm 5 \text{ mm}^3$ となった。4次目の小花は調査の時点で未発達であった。カランコエの小花の大きさは、同じ花序内で次数によってもあまり変化しなかった。

5. モジュールの着生位置と発達の強弱

20の花序について、モジュールの着生位置とその小花数との関係を調査した。この場合のモジュールは、単位花序の8分の1とし、4次の花序軸を基準に調査した。第7図において、それぞれの円の半径はモジュール内の小花数に比例するように作図した。

モジュールは着生位置によりその発達程度が異なった。空間的に広い側のモジュールは、相対的に発達が良く、花序軸が太くて小花数の多いものとなった。空間的に狭い側、すなわち互いに反発する側のモジュールは発達が悪かった。反発する側のモジュールは花序軸が細く、小花が発達途中でアボートした結果、着生小花の少ないものとなった。真ん中の単位花序に見られるように、条件が同じになる場合には、モジュールはシンメトリに発達した。

6. 小花の着生位置とアボーションとの関係

フィトマーを基準に、小花の分化から開花までの発達過程を顕微鏡観察した。小花の分化時と発達後の様相

Fig. 5. Relationship between the axis diameter and the number of florets at 1st~4th orders of the inflorescence unit.

Fig. 6. Relationship between the axis diameter and the fresh weight at 1st (●), 2nd (○), and 3rd (⊙) orders of inflorescence unit.

Fig. 7. Relation between the position of modules and their development. Modules are indicated by circles, of which their radii correspond to the number of florets. Numerals represent the number of florets per module.

を模式図で示すと第8図のようであった。分化時において小花は岐散型分岐により規則的に配列していた。やがて花序の発達とともに、花序軸が伸長し、小花が低次より発達すると、ドットを付けた位置の小花が規則的にアボートした。図は6次より小花のアボーショ

Fig. 8 Diagrams illustrating the developmental process of the kalanchoe inflorescence. At initiation (left), circles show primordia of florets (aborted primordia are dotted). After development (right), the circles indicate florets. Numerals represent the branching order.

ンが起こった例を示している。小花のアポーシオンは一度起こると引き続いて起こるため、花序のその後の発達には図に示したような互散型分岐となった。

考 察

任意にサンプリングした小花数の異なる花序について、花序軸の直径と小花のアポーシオンが起こり始める次数、総小花数、花序の新鮮重の間にはそれぞれ高い相関関係が認められた。カランコエの花序は、短日条件下で頂芽あるいは側芽が発達伸長して形成される。本実験の結果は、花序の生長点が仮軸型分岐を繰り返しながら岐散花序を構成していく過程で、花序軸の太さが花序発達の制限要因となっていることを示唆している。花序軸の太さが発達の制限要因となる原因については、花序軸のもつ機能から以下のように考察できる。

1. 花序軸の支持組織としての制限

花序はその着生方向からみると大きく二つに分けられる。ペゴニアのいくつかの種やフジ (*Wisteria floribunda* DC.), アセビ (*Pieris japonica* D. Don.) などのように着生位置から下に向かって垂れ下がって咲くものと、ここで取り上げたカランコエのように上に向かって咲くものである。後者の場合、花序軸は重力に抗して花序を支持しなければならない。カランコエの花序は、細い花序軸の上に多数の小花が着くという力学的には非常に不安定な形をしている。花序軸は葉えきを支点とするあらゆる向きの力のモーメントに耐えなければならない。今回得られた $W=0.0967 D^{3.13}$ という関係式

は、花序軸の支持力が直径により変化することを示している。花序軸が太くなればなるほど、小花数の多い大きな(重い)花序を支持できることになる(11)が、花序軸の発達にも限界がある。花序軸の支持能力を越えた重さまで小花を分化すると花序は倒伏してしまう。花序の生長点の分裂活性はかなり遅くまで残っているにもかかわらず(後述)、小花の分化は花序軸の直径に応じた次数で止まる。花序軸の支持組織としての限界から、上記の関係式を満たす新鮮重(W)を上限とし、小花の分化、発達が停止するのではないかと考えられる。

2. 花序軸の通導組織としての制限

ポインセチアやアイリスのように非常に大きな包葉を持つ花序もあるが、一般に花序の包葉は非常に小さい。カランコエにおいても包葉は普通葉に比べて極端に小さい。したがって、包葉による光合成産物が花序の発達に寄与する割合は小さいと考えられ、カランコエの場合、花序の構築に必要な同化産物は花序軸の師部を通して普通葉より供給されていると推察される。

カランコエの花序は三つの単位花序からなる。それらはそれぞれ n 次において 2^{n-1} 個の小花を分化するため、花序の総小花数は発達の次数とともに幾何級数的に増える。小花はやがて低次より開花し、受精して結実する。したがって、花序の構築に必要な同化産物量も花序の発達にともなって急激に増大していく。しかし、一定時間内に師部を通して輸送される同化産物量には限界がある。分岐次数が高くなると、必要十分量

Fig. 9. An example of an inflorescence from which lower parts and florets were removed. The inflorescence resumed the dichasial branching at higher orders.

の輸送が間に合わなくなり、競合により同化産物の不足した小花がアボートすると考えられる(2, 4, 7, 14)。カランコエの小花は大きさの変異性が小さく、不足した同化産物に応じて相対的に小さな小花が形成されることはない。小花は、着生するかアボートするかの、二者択一的な発達をすると考えられる。

小花のアボーションは一時的な同化産物の不足(必要ときに必要なだけの同化産物が供給されない)が原因で起こることについては、多くの小花が開花し、外観上発達が停止したように見える花序において、花序の一部を切除すると再び盛んに小花の分化を始めることから強く示唆される(第9図)。花序の一部あるいは発達したすべての小花を切除した花序は20次以上まで発達を続けることから、同化産物が十分供給される条件下では生長点の分裂活性はかなり遅くまで残るものと思われる。花序軸は分岐により次数とともに細くなっていくが、十分な同化産物が何次まで供給されるかにより、小花のアボーション、ひいては総小花数が決まるものと思われる。花序軸が太ければ師部の断面積が大きく、同化産物の輸送力も高いと考えられる。

小花のアボーションが起こり始める次数と1次の花序軸の直径との間に高い相関が現れるのは、花序軸の直径により同化産物の単位時間当たりの輸送量が変わるためであると思われる(6, 10)。

以上の考察において、著者らは花序軸の太さが原因で、着花数とその結果であると考えた。先に花序当たりの着花数が決まり、それに応じて花序軸が十分な太さにまで発達する、すなわち花序軸の太さは花序発達の結果であると考えられなくもない。しかし、1次の小花が未開花である短日開始後80日経った花序において、すでに8~9次まで岐散型分岐が進んでいること、小花は肉眼で見える大きさにまで発達した後白変してアボートすることから、小花は分化しても花序軸の直径に応じた数までしか発達できないと考えられる。花序の発達程度に応じて花序軸の直径が調節されるフィードバック的な制御も少しは働いているかもしれないが、花序軸の直径は分化の段階である程度まで決まっているものと推察される。

小花のアボーションは花序軸の太さに応じた次数から起こり始めるが、岐散型分岐により分化した二つの小花原基のうちどちらがアボートするかは、それら原基の着生位置により規則性が認められた。小花の次数を n とすると、二つ分化した n 次原基のうち、先に分化し発達する $n-3$ 次の原基と空間的に反発する側の原基が規則的にアボートした(第8図のドットを付けた原基)。花序軸の伸長方向でみると左右の原基が交互にアボートすることになり、結果的に外見上は互散型分岐となって発達することとなる。このような発達パターンは、ポインセチア(5)、ゴマノハグサ属の *Scrophularia umbrosa*(13)、ペゴニア・センパフローレンスでも認められる。高次において互散型分岐となるのは、種を超えた、岐散花序特有の発達パターンではないかと考えられる。

着生位置と発達程度との関係は、モジュールについても認められた。反発により空間的に狭い側に発達伸長するモジュールは、花序軸が細く、小花のアボーションが低次から起こった。それらは発達の停止する(分化した二つの小花原基の両方がアボートする)時期も早く、結果的に占有空間の小さい、小花数の少ないモジュールとなった。実験に供した‘レッド・グロウ’の典型的な花序は、小花が平面上に配列するようなキャノピーになる。小花原基が限られた空間内で分化する過程において、花序軸の分岐方向と太さを調節することにより(3, 9)、空間を有効に利用するための自然の間引き

機構が働くのでないかと考えられる(8)。

市場では小花数の多いボリューム感のある切花が要求される。カランコエの花序は以上に述べたように、花序軸の太さでその発達が規定される。実際栽培においては、茎の太い充実した株を育てれば、花序軸の太いボリューム感のある切花が得られることになる。小花の変異性は小さく、一年を通して小花の大きさは変化しない。切花の観賞価値を高めるために、小さな花をたくさん着けさせる、あるいは大きな花を少なく着けさせる、といった人為的な制御は非常に難しいと結論される。

摘 要

岐散花序であるカランコエについて、小花の分化、発達から開花に至るまでの過程を、小花のアボーションに着目しながら調査した。花序は、その発達過程を単純に分かりやすくするため、花序、単位花序、モジュール、フィトマーの四つの階層に分けて調査した。カランコエ花序について、以下のような発達の規則性が認められた。

1. 小花は岐散型分岐により規則的に分化した。しかし分岐次数が高くなると、小花間に同化産物の競合が起こるためか、いくらかの小花は発達途中でアボートした。

2. 小花のアボーションが起こり始める次数および総小花数は花序軸の直径と高い相関関係があった。

3. 花序の新鮮重を $W(g)$ 、花序軸の直径を $D(mm)$ とすると、両者の関係は $W=0.0967 D^{3.13}$ という式で表すことができた。

4. 小花のアボーションと小花の着生位置には密接な関係があった。小花のアボーションが起こると花序は互散型分岐で発達した。

5. モジュールの発達もまた着生位置と密接な関係があった。発達できる空間が広いと強く、狭いと弱い傾向にあった。その結果、花序は小花が平面上に配列するようなキャノピーを構成した。

引 用 文 献

1. 阿部恒充, 1986. カランコエ, p. 638-641. 阿部定夫他編著, 花卉園芸の事典, 朝倉書店, 東京.

2. Crane, J. C., I. Al-Shalan and R. M. Carlson. 1973. Abscission of pistachio inflorescence buds as affected by leaf area and number of nuts. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 98 : 591-592.
3. Fisher, J. B. and H. Honda. 1979. Branch geometry and effective leaf area : A study of Terminalia-branching pattern. 2. Amer. J. Bot. 66 : 645-655.
4. Force, A. R., K. A. Lawton and W. R. Woodson. 1988. Dark-induced abscission of hibiscus flower buds. HortScience 23 : 592-593.
5. 林 孝洋・若原良基・小西国義, 1986. 花卉の花序及び複合花序の構成と発達並びにその制御. 第1報, ポインセチアの複合花序発達の様相と制御. 園学要旨, 昭和 61 春 : 362-363.
6. Honda, H., P. B. Tomlinson and J. B. Fisher. 1981. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. Amer. J. Bot. 68 : 569-585.
7. Miller, S. H. and R. D. Heins. 1986. Factors influencing premature cyathia abscission in poinsettia 'Annette Hegg Dark Red'. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111 : 114-121.
8. Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion : Proximate causes and ultimate function. Ann. Rep. Ecol. Syst. 12 : 253-279.
9. スティーヴンズ, 1987. 自然のパターン—形の生成原理. (金子務訳). p. 129-157. 白揚社, 東京.
10. Thornley, J. H. M. 1976. Mathematical models in plant physiology. p. 50-61. Academic Press, London.
11. ウェインライト, 1989. 生物の形とバイオメカニクス. (本川達雄訳). p. 78-108. 東海大学出版会, 東京.
12. Waller, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. p. 291-320. In : M. J. Crawley (ed.), Plant ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
13. Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. p. 201-224. Cambridge University Press, Cambridge.
14. Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture : How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. Amer. J. Bot. 69 : 585-594.