ニンニク, ネギ, アサツキの花序の分化発達過程と花序型

曲 英華¹・高樹英明¹・小笠原宣好¹・衛藤威臣²

¹山形大学農学部 997 山形県鶴岡市

²鹿児島大学農学部 890 鹿児島市郡元

Development and Types of Inflorescences of Garlic and Some *Allium* Species

Ying-hua Qu¹, Hideaki Takagi¹, Nobuyoshi Ogasawara¹ and Takeomi Etoh²

¹Faculty of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka, Yamagata 997

²Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Kagoshima 890

Summary

Morphological development of inflorescences and types among garlic, Japanese bunching onion and asatsuki (*Allium schoenoprasum* L. var. *foliosum* Regel) was examined with a scanning electron microscope.

1. A spathe primordium from the receptacle emerged as a circular (ring) protuberance surrounding a shoot apex. The ring of tissue increased in height on both sides from which true leaves arose.

2. Reproductive apices of fertile and sterile complete-bolting garlics first divided into equal parts. On each half of the apex, flower primordia formed regularly into a dichasial cyme, and subsequently the whole apex developed into a compound inflorescence composed of two dichasial cymes. When the inflorescence elongated, it acquired the appearance of a determinate umbel.

3. Some of flowers of the fertile garlic lines and almost all of the sterile complete-bolting garlic cultivars aborted. The dichasial cyme lost its shape as the flowers aborted.

4. In Japanese bunching onion and asatsuki, flower initiation occurred first on the center of the reproductive apex and proceeded toward the circumference, but the order of flower initiation and the disposition of flowers exhibited no regularity. The mature inflorescences of these two *Allium* species also had the shape of a determinate umbel.

5. That the initiation time, location, and bracteole number and position of bulbils were different from those of flowers, suggests that the bulbils differentiated independently of flowers.

緒 言

ネギ属の花序型は国内外の植物図鑑類 (佐竹ら, 1982; 小野ら, 1989; Davies, 1992; Huxley ら, 1992) では散形花序として記載されているが, Jones・Mann (1963) は, タマネギやニラの花序型は集散花序が集合したものであり, ニンジンに見られる典型的な散形花序とは構造が異なると述べている。ただし, Jones・Mann (1963) は花序の構造を詳しくは述べていない。Weber (1929) もネギ属植物の花序は集散花序であるとし, さらに花序型が形成途中で変化すると述べ

ている。また, Core (1955) はタマネギの花序型は有限散形花序であると述べている。ネギ属植物の花序型は, 以上のように研究者によって異なり不明な点がある。

著者らは, 稔性ニンニクと, 一般に不稔とされている栽培種ニンニクの花序の分化発達過程を走査型電子顕微鏡を用いて比較研究する過程で, 稔性ニンニクおよび栽培種の完全抽苔型ニンニクの花の形成順序・配置に明瞭な規則性を認めた。そこで, ネギ, アサツキも材料に加えて, 花序の分化発達過程を検討した結果, ニンニクなどの花序型を明確にすることができたので, その概要を報告する。

材料および方法

供試したニンニク (*Allium sativum* L.) の系統・品種を第1表に示した。稔性ニンニクの系統はすべて旧ソ連で収集したもので、系統番号は Etoh ら (1988) に準じた。ニンニクの栽培品種は一般に不稔性であり、花序の発達程度から完全抽苔型品種群、不完全抽苔型品種群および不抽苔型品種群に3大別される。本研究では完全抽苔型品種群のなかでも花序の発達が特に優れている‘ほうき’、‘岩手桃色’、‘河南’の3品種、および同じく完全抽苔型品種群に属するが、前記の3品種より花序の発達が劣る‘荊州’ (暖地での重要品種の1つ)、さらに花序の発達が不良な不完全抽苔型品種‘ホワイト六片’ (寒地で最も広く栽培されている品種) を供試した。これらのニンニクを露地あるいはビニルハウス内で育成し、1992年春に WET-SEM タイプの走査型電子顕微鏡 (トプコン ABT-32 型) を用い、茎頂を剥皮露出して花序の分化発達過程を観察した。

また、他のネギ属植物との比較のため、露地栽培のネギ (*A. fistulosum* L.) の品種‘浅黄系九条’ (葉ネギ系品種)、‘石倉’・‘長寿’ (根深ネギ系品種) と、アサツキ (*A. schoenoprasum* L. var. *foliosum* Regel) の稔性系統‘ナナクボ’ (山形県庄内地方在来種の1つ) を供試して、1992年晩秋～初冬にニンニクと同様に観察した。

なお、本研究では茎頂における各原基の位置関係を示すため、“葉序面の方向”の用語を八鍬 (1963) にならって使用した。ネギ類のような開度 180° の互生葉序では両側の葉の中心軸と茎軸は理論上1つの垂直平面内に含まれるが、この面を八鍬 (1963) は葉序面と称し、茎頂では葉が“葉序面の方向”に互い違いに形成されていくと表現している。

結 果

1. 稔性ニンニク

花序分化前の栄養期の茎頂は開度 180° の互生葉序の葉原基で囲まれていて (第1図 A)、各葉原基の下部は茎頂を環状に取り囲んでいたが、葉原基の上部は葉序面の方向の一方の側のみが幅広く高く隆起していた。葉原基下部の環状部は後に葉鞘部として、また上部の高く隆起した部分は葉身部として発達した。

一方、第1図 B に示した生殖期茎頂を取り囲む環状隆起は、葉序面の方向の両側部分が幅広く高く隆起していた。ただし、一方の側の隆起がより大きかった。この環状隆起は後に総包に発達したことから、環状隆起 (総包原基) の分化時期を花序分化開始期と見なした。

稔性ニンニクの花序分化開始期の茎頂表面の中央部附近には葉序面の方向とほぼ直角に走る浅い溝 (以下、中央溝と称する) が1本認められた (第1図 C)、こ

Table 1. Kinds of garlic, Japanese bunching onion, and asatsuki (*Allium schoenoprasum* var. *foliosum* Regel) used in this study and their sources.

Clonal line No. or cultivar name	Source	Notes
Fertile garlic		
130	Moscow ^z	
184f	Tashkent ^z	
197	Dushanbe ^z	
209	Moscow ^z	
Sterile garlic		
Hoki	Aomori ^y	Complete bolting; a well-developed inflorescence
Ishu	Nagasaki ^y	Complete bolting; a major cultivar
Iwate pink	Iwate ^y	Complete bolting; a well-developed inflorescence
Kanan	China	Complete bolting; a well-developed inflorescence
White-roppen	Aomori ^y	Incomplete bolting; a major cultivar
Japanese bunching onion		
Asagi-kei-kujo		A commercial cultivar in Japan
Ishikura		A commercial cultivar in Japan
Choju		A commercial cultivar in Japan
Asatsuki		
Nanakubo	Yamagata ^y	

^z USSR.

^y Japan.

Fig. 1. Vegetative apex and early reproductive apex of fertile garlic. A: a vegetative apex and two leaf primordia. B: an early stage of the reproductive apex and a spathe primordium. C: the same as Fig. 1-B except with the spathe excised.

の中央溝は、不稔性の日本産完全抽苔型ニンニク‘ほうき’でも認められた。中央溝の形成は栄養期茎頂から生殖期茎頂に転換した茎頂が2つに分れてそれぞれが隆起膨大したことを示している。

その後、中央溝によって2分された茎頂のそれぞれに円柱状の低い隆起（花原基）が1個ずつ形成された

（第2図A）。この花を1番花と称することにする。1番花原基の隆起とはほぼ同時期に小包葉原基の隆起が1花に対して2個ずつ形成された。これらは花から離れた位置である茎頂外周部の中央溝近くに花を中心としてほぼ180°反対側に1個ずつ形成された。ただし、第2図Aでは茎頂を上方から撮影したため、茎頂外周部（茎頂の側面に当たる）に生じた小包葉原基の突起が明白には写っていない。ついで、各1番花隆起のすぐ外側（茎頂全体の中心からみて遠心側）に円柱状の低い隆起（2番花原基）が2個ずつ形成された（第2図B）。2番花原基に対しても茎頂外周部に1花に対して1対の小包葉原基が1番花小包葉原基に続く位置に——葉序面の方向に向かって——花とはほぼ同時期に形成された。なお、第2図Bでは、1番花に対する発達した小包葉原基は認められるが、2番花に対する小包葉原基の突起はまだ小さいため、この上方からの写真では明白でない。

4個の2番花の形成後、2番花のすぐ外側に3番花が2個ずつ計8個形成された（第2図C, D）。ついで8個の3番花のそれぞれから4番花が2個ずつ計16個形成され、以下1花に対して次の新しい花が2個ずつ形成されていき、系統‘130’では7番花まで規則的な形成が確認できた（第3図A～G）。この花序の花の配列模式図を第4図に示したが、花の総数は $(2^0 + 2^1 + 2^2 + 2^3 + \dots + 2^{n-1}) \times 2 = 254$ であった。

系統‘130’と‘197’では観察した計29花序の花の形成は上記のように規則的であったが、系統‘184 f’や‘209’では観察した8花序のすべてが一部の花を発達させず、その附近で規則性が不明瞭になった。その例を第5図（系統‘209’）に示した。この花序では4個の2番花のうち1個が発達しなかったため、その花の近傍に続いて発生予定の3番花以上の花が形成されず、花序全体がねじれてしまった。

3番花以降の花に対する小包葉も茎頂外周部に最初は葉序面の方向に向かって1花に対して1対ずつ形成されたが、数が増加するにしたがって配置の規則性が不明瞭になり、第3図A（花を覆う、長く伸長した小包葉の多くを切除してある）の発達段階の花序では花序の外周部に2～3層をなして存在する小包葉が認められ、また中央溝にも小包葉の形成が認められた。

系統‘130’と‘197’では7番花程度まで形成すると、花序の外周部に珠芽原基の形成が認められた（第6図A, B）。珠芽原基の初生突起の形状はドーム状（頂部が先細りの形状）で、花原基の初生突起の円柱状（頂

Fig. 2. Initiation of flowers and bracteoles in fertile garlic '130'. Spathes were excised. A : initiation of the first flowers (1 FL) on each of two halves of a reproductive apex divided by a central groove. B : initiation of the second flowers (2 FL) on each of the two halves of the reproductive apex; two bracteole-primordia (1 BR) per one of the first flowers. C : initiation of the third flowers (3 FL) and some developed bracteoles (BR). D : diagram of Fig. 2-C; figures show the first, second and third flowers; striped parts show bracteoles.

部が平たい形状)とは異なっていたので、分化初期段階で形態的に容易に識別できた。珠芽の形成は、初めは花序の外周部と中央溝の部位で起こり、ついで花序の中心方向に向かって形成が進んだ。各珠芽には1個の小包葉と1個の保護葉が形成されたが(第6図C)、小包葉は花の場合のように離れた位置ではなく、珠芽に接して形成された。花の小包葉は主として花序の外周部に形成され、形成後速やかに伸長して、小包葉の集団が総包裂開まで花全体を覆って保護する形になったが、総包裂開後開花時頃までには脱落した。一方、珠芽の小包葉は形成後の伸長が遅く、成長が途中で停止したと考えられるものも見うけられたが、珠芽の成熟時まで珠芽に付着していた。

2. 不稔性ニンニク

不稔性の完全抽苔型ニンニクの総包、花と珠芽の形成は、稔性ニンニクと似ていたが、花の形成数と発達に関しては、一般に稔性ニンニクよりかなり劣った。完全抽苔型ニンニクの中では花数が比較的多い「ほう

き」、'岩手桃色'、'河南'では調査した8花序すべてが、花の一部を発達させず、稔性ニンニク'209'でみられたような花序を形成した。'荊州'では形成花数が少なく、3番花までしか形成されなかった(第7図)。不完全抽苔型の'ホワイト六片'では花はまったく形成されず、数個の珠芽のみが形成された(第8図)。

3. ネギとアサツキ

アサツキとネギ3品種の栄養成長期の茎頂と葉原基の形態はニンニクの場合と基本的に同様であった(第9図A, 第10図A)。総包原基もニンニクと同様、環状隆起であったが、アサツキでは葉序面の方向の片側の隆起成長が反対側のそれよりかなり遅れ(第9図B)、この遅れはかなり後まで続いた(第9図C)。ネギでは両側の隆起成長の差はアサツキよりは小さかったが、ニンニクよりは大きかった(第10図B, C)。

ネギの3品種は、ニンニクでみられた茎頂表面の溝はみられなかった(第11図A)。また、花の形成は大体、花序の中心部から周辺部に向かって進んだが(第

Fig. 3. Sequence of flower initiation and a regular arrangement of flowers in fertile garlic '130'. A : a whole floral apex forming from the first to the seventh flowers; the spathe and some of well-developed bracteoles were excised ("BR" shows a bracteole). B : the first and second flowers ("1" and "2" show the first and second flowers respectively). C : the second ("2") and third flowers ("3"). D : the third ("3") and fourth flowers ("4"). E : the fourth ("4") and fifth flowers ("5"). F : the fifth ("5") and sixth flowers ("6"). G : the sixth flower ("6") and the seventh flower primordia ("7").

Fig. 4. Schematic diagram of the flower arrangement of Fig. 3-A; "1", "2", ..., and "7" show the first, the second, ..., and the seventh flowers respectively; the line with arrows shows the central groove in the floral apex.

Fig. 5. Abortion of some flowers in a floral apex of fertile garlic '209'. Because one of the second flowers aborted, the third flower following the aborted one did not form.

Fig. 6. Bulbil formation in an inflorescence of fertile garlic '197'. A : bulbil ("BU") formation at the circumference of a floral apex. B, C : higher magnification of Fig. 5A; "BU", "BRB", "PLB", and "FL" show a bulbil, a bracteole of a bulbil, a protective leaf of a bulbil, and a flower respectively.

Fig. 7. Inflorescence of sterile complete-bolting garlic 'Ishu'. This cultivar did not form more than the third flower. Some of the bracteoles were excised. "FL" : flower. "BU" : bulbil.

Fig. 8. Inflorescence of sterile incomplete-bolting garlic 'White-roppen'. No flower and few bulbils were formed.

11 図 A, B, C), 花の形成順序, 配置に特別な規則性は認められなかった. アサツキもネギと同様のことが認められたが, 茎頂表面にやや不明瞭な中央溝が認められた点は異なった (第 12 図 A, B, C).

考 察

ニンニクの花序分化は茎頂の膨隆と引続いて起こる総包分化で始まるが, 光学解剖顕微鏡的に明確に識別できる最初の形態的变化は総包分化である. 島田・庄崎 (1954) および山田 (1963) は, 分化初期の総包原基は形態的に葉原基と区別できないとしているのに対して, 八鍬 (1963) は, 総包原基は分化初期から茎頂の周囲が一様の高さで隆起する環状体であり, 片側部分の隆起成長が著しい葉原基とは形態的に区別できる

Fig. 9. Vegetative and reproductive apices and a spathe of asatsuki 'Nanakubo'. A : a vegetative apex and two leaf primordia. B : an early stage of the reproductive apex and a spathe primordium. C : a spathe.

としている. 本研究の走査型電子顕微鏡観察では, 総包原基の環状体は周囲が一様の高さに隆起成長するのではなくて, 分化初期から葉序面の両方向で比較的顕著に隆起成長しているのが認められ, 総包原基と葉原基とは分化当初から形態的に明確に識別できた. さらに, 総包原基の隆起成長が葉序面の両方向で顕著であ

Fig. 10. Vegetative and reproductive apices and a spathe of Japanese bunching onion 'Asagi-keikujo'. A : a vegetative apex and two leaf primordia. B : an early stage of the reproductive apex and a spathe primordium. C : a spathe.

ったことから、ニンニクの総包は最終の2葉の節間が短縮して相対する2葉が融合変形したものに相当すると思われることができる。

栄養期茎頂は幅広く膨隆して生殖期茎頂になるが、茎頂表面に最初に現れる形態的变化に関しては山田(1963)以外ほとんど報告していない。彼は茎頂が大

Fig. 11. Initiation of flowers in Japanese bunching onion 'Ishikura'. A : flower initiation began at the center of the apex. B, C : flower initiation proceeded from the center toward the circumference of the apex.

小の2隆起に分れると述べている。本研究でも茎頂の中央部を横断する明白な溝が形成され、茎頂がほぼ等しい大きさの2隆起に分れることを、調査した稔性ニンニク全系統および不稔性の完全抽苔型ニンニク1品種において確認した。この2隆起から花が次々と形成され花序を発達させた。

Fig. 12. Initiation of flowers in asatsuki 'Nanakubo'. Process of flower initiation was the same as Japanese bunching onion (A→B→C)

ニンニク花序の形成位置、配列に関する報告は Weber (1929), 山田 (1963) などわずかで、山田は特に規則性を認めていない。Weber (1929) は, *Allium sativum vulgare* (Helm 《1956》) によれば *Allium sativum* L. var. *sativum* に相当) の花は、最初は二出集散花序で形成され (ただし、頂花 (1 番花) は発達しない)、途中から花序型が変化して単出集散花序 (互散花序) で形成されると述べている。本研究

では、稔性ニンニクの 2 系統において、茎頂の 2 つの隆起それぞれに 1 番花から最後の 7 番花まで二出集散花序で花が規則的に形成されることを認めた。稔性ニンニクの他の 2 系統および不稔性の完全抽苔型ニンニクの 3 品種においては、一部の花の発達座止のため、その花に続いて形成される予定の花が形成されず、花序全体がねじれてしまい、花序全体としての規則性は途中から崩れた。しかし、花の発達座止の箇所を別にすると、花の形成は前記と同様二出集散花序で規則的に進行し、花序型の変化は認められなかった。Weber (1929) の花序型の変化の指摘は、上記に述べた一部の花の発達座止に関連したこともかもしれない。

本研究の結果から、花序に珠芽のみを形成する不完全抽苔型ニンニクは別として、ニンニクの花序型は基本的には以下のようなものであると考えられる。2 つの二出集散花序よりなる複二出集散花序の変形 (注: “変形” としたのは花柄の分枝・伸長状態が典型的な集散花序の形ではないため) とみなせるが、完成した花序は外観的には各花の花柄の長さがほぼ等しく、開花が花序の頂部から始まり、以後少々不規則ではあるが、下部の方へ進むので、単一花序の有限散形花序ともみなせる。なお、有限散形花序 determinate umbel の名称はここでは、開花が基部から中心・上方にむかって進む無限散形花序 indeterminate umbel に対するものとして使用している (Core, 1955; 清水, 1990)。

ネギでは生殖期茎頂はニンニクのように 2 つに分れず、また花の形成は頂部から始まったが形成順序、配置に規則性は特に認められなかった。アサツキも同様であった。これらの完成した花序の形態は有限散形花序でニンニクと同様であった。

なお、ニンニクの珠芽原基と花原基とは分化当初から形態的に識別可能であった。また、珠芽の形成開始時期は、最終の花が形成される頃であった。さらに、珠芽が最初に形成される部位は花序の周辺部と中央溝で、後になって花序の中央部に向かって形成が進み、花とは形成の時期・部位が異なった。また、小包葉の数も花は 1 花につき 2 葉に対して、珠芽は 1 珠芽につき 1 葉で、かつ小包葉の形成部位も花の場合は離れた位置であったが、珠芽の場合は接して形成された。これらのことから、珠芽は花が分化初期に発達方向を変えて形成されるものではなく、最初から栄養芽として形成されるものと考えられる。したがって、珠芽の形成順序、配置は花序型とは直接の関係はないと考えられ、本考察でもニンニクの花序型の判定に際しては、

珠芽の形成状態を考慮しなかった。

摘 要

走査型電子顕微鏡観察による、ニンニク、ネギ、アサツキの花序の分化発達過程の形態的解明と花序型の検討を行なった。

1. 総包原基は茎頂を1周する1個の環状隆起として形成されたが、葉の発生する側（相対する両側）で隆起成長が著しかった。

2. 稔性および不稔性の完全抽苔型ニンニクの生殖期茎頂は最初ほぼ等しい2つの隆起に分れ、それぞれに二出集散花序で花が形成され、ニンニクの花序は花の形成過程からみると2つの二出集散花序の集合した複花序とみなされたが、完成した花序は単一花序の有限散形花序の形態を示した。

3. 稔性ニンニクの一部の系統、不稔性完全抽苔型ニンニクの供試したほとんどの品種では一部の花が発達せず退化し、その結果、その花に続いて形成される予定の花が形成されず、その附近では二出集散花序の形が崩れた。

4. ネギとアサツキの花の形成は生殖期茎頂の中心から周辺部に向かって進む傾向が認められたが、花の形成順序、配置などに特に規則性は認められなかった。完成した花序の形態は両者とも有限散形花序であった。

5. ニンニクの花序内に花と共に形成される珠芽は分化時期、形成部位、伴って形成される小包葉の数・形成部位などの点で、花との関連はみられず、最初から栄養芽として花とは別に形成されるものと考えられた。

引 用 文 献

- Core, E. L. 1955. Plant taxonomy. p. 190-193. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Davies, D. 1992. Alliums. p. 30-31. B. T. Batsford Ltd., London.
- DeMason, D. A. 1990. Morphology and anatomy of *Allium*. p. 27-51. In : H. D. Rabinowitch and J. L. Brewster (eds.). Onions and allied crops. Vol. I. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- Etoh, T., Y. Noma and Y. Nishitarumizu. 1988. Seed productivity and germinability of various garlic clones collected in Soviet Central Asia. Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ. 24 : 129-139.
- Helm, J. 1956. Die zu Würz- und Speisezwecken kultivierten Arten der Gattung *Allium* L. Kulturpflanze 4 : 130-180.
- Huxley, A., M. Griffiths and M. Levy (eds.). 1992. The new royal horticultural society dictionary of gardening. Vol. 1. p. 107-114. The MacMillan Press Ltd., London.
- Jones, H. A. and L. K. Mann. 1963. Onions and their allies. p. 55-57. Leonard Hill Limited, London.
- 小野幹雄・大場秀章・西田 誠 (編). 1989. 改訂増補牧野新日本植物図鑑. p. 853-856. 北隆館. 東京.
- 佐竹養輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫 (編). 1982. 日本の野生植物—草本—I—単子葉類. p. 35-37. 平凡社. 東京.
- 島田恒治・庄崎豊一, 1954. 葫の品種改良に関する研究. I, 花, 珠芽, 地下鱗茎の分化成長に就いて. 佐賀大農学彙報. 2 : 1-33.
- 清水建美. 1990. 花序, 散形花序. p. 43, 111. 塚本洋太郎総監修. 園芸植物大事典. 第6巻. 小学館. 東京.
- Weber, E. 1929. Entwicklungsgeschitliche Untersuchungen über die Gattung *Allium*. Bot. Archiv 25 : 1-44.
- 八鍬利郎. 1963. 葱属植物の分蘖・分球に関する研究. 北大農邦文紀要. 4 : 130-214.
- 山田嘉夫. 1963. 葫の栽培に関する実験的研究. 佐賀大農学彙報. 17 : 1-38.