

クンシランの花芽形成と開花に関する研究 (第1報) 花芽の形成過程について

石井滋規・牧浦 勇

(奈良教育大学農学教室)

(昭和42年9月30日受理)

Studies on Flower Formation and Flowering in *Clivia miniata*

1. Differentiation and Development of Flower-bud

Shigeki ISHII and Isamu MAKIURA

(Department of Agriculture, Nara University of Education, Nara, Japan)

(Received Sept. 30, 1967)

As the preliminary step towards an establishment of the method effective for an artificial regulation of flowering time in *Clivia miniata* REGEL, successive observations about the processes of flower-bud formation were carried out, and the relation between the actual flowering and the initiation of flower-bud primordia was briefly discussed on the basis of the following results obtained:

1) The first inflorescence was formed at a locus between the twenty-second and twenty-fifth normal leaf in a large number of stocks, though in some it was observed to be formed at a locus between the seventeenth and nineteenth normal leaf.

2) It seemed that six to seven normal leaves, in most cases, were formed between the first and second inflorescence in a year.

3) Late in June, all the stocks were observed to have formed a fairly developed inflorescence, that is, the one which already passed or attained the stage of carpels formation, and in addition, one fourth of them formed the second inflorescence which attained the stage of flower-bud differentiation.

4) In August, the stocks which formed the second inflorescences were more numerous than those which didn't yet, and almost all the stocks attained the formation of the second inflorescences in November.

5) It was noticed in particular that the second inflorescence was so remarkably retarded or dormant in its developmental growth in winter, compared with a state of the first inflorescence, that it seemed like the second inflorescence could hardly flower in the following spring.

Accordingly, it may be reasonably conjectured that the inflorescence of *Clivia* is so

slow in its early or middle development that it requires the passage of long time (probably over one year) till it reaches the flowering stage after the initiation of primordia.

クンシラン (*Clivia miniata* REGEL)^(註1)は明治初年わが国に渡来して以来、その容姿の美麗さと価格の比較的大衆性、および栽培面においては温室棚下の利用性が大きいことや越冬にさ程の高温を必要とせず、病害も少ないことなどの利点から、現在では各地の温室園芸に不可欠の鉢物花卉となっている。

にもかかわらず、クンシランについては、ほとんど纏った成書が見当らず実際家はそれぞれの経験に頼って、多少雑誌などに断片的に記載される手引を参考にしつつ栽培している現状であり、ましてこれに関する学問的な研究成果には内外ともにほとんど接することが出来ない。ただ戦前から、ドイツ・オランダ地方ではクンシランの育種が比較的盛んに行なわれて来たので、それに関する多少の実際的な紹介は“*Gartenwelt*” (1967)などに散見できるが、これとて系統的な実験報告というには甚だ遠いものである。恐らくその原因の一つには、クンシランの到初花年数が大(3~5年)で、鉢も比較的大形を要して、個体当りの面積占有率が大であり、しかも品種の分化が進んでいないために斉一な実験材料が容易には揃わないこと、および温室棚下で半ば放任状態で栽培しても比較的確実に花を見うることなどが挙げられようと思う。

しかし、前述の如くクンシランの市場価値はかなり高く、現在主な出荷期に相当している1月~3月までの開花期間をさらに拡めて、またこれを確実に人為的にコントロールすることができるならば、より経済性の高い鉢物となるであろうし、また一般的な栽培技術の確立のためにも、クンシランの生育習性を基礎的に究明する必要がある。かかる見地から、筆者らは1965年以来クンシランの開花習性について実験観察を続けているが、先ずその一部として、花芽の形成過程について若干とり纏めたところを報告する。

本稿の起草に際して、京都大学農学部塚本洋太郎教授に種々御教示を仰いだ。また1967年における実験材料の管理と調査に当っては、本学の森源治郎君の協力に負うところが大きであった。ここに深謝申上げる。

観 察 方 法

1967年4月1日に、播種後まる4年経った、葉幅中程度で花色緋紅の品種から生育の比較的良好な株を選び、15cm鉢から18cm鉢(素焼)に移植した後、再びグリーンハウスの棚上に戻し、3~5日ごとに灌水して育てた。供試個体の大部分は1968年に初開花する予定のものであったが、ごく一部には'67年2~3月に初開花したものがあつた。なお、6月1日からは寒冷沙で日覆いをし、施肥の代りに時々ハイポネックス1,000倍液を灌注した。

(註1) クンシランとは本来は(*Clivia nobilis* LINDL.)を指すものであるが、現在一般的には *C. miniata* REGEL (ウケザキクンシラン、アカバナクンシラン)をクンシランと呼んでいるので、筆者もそれに従った。

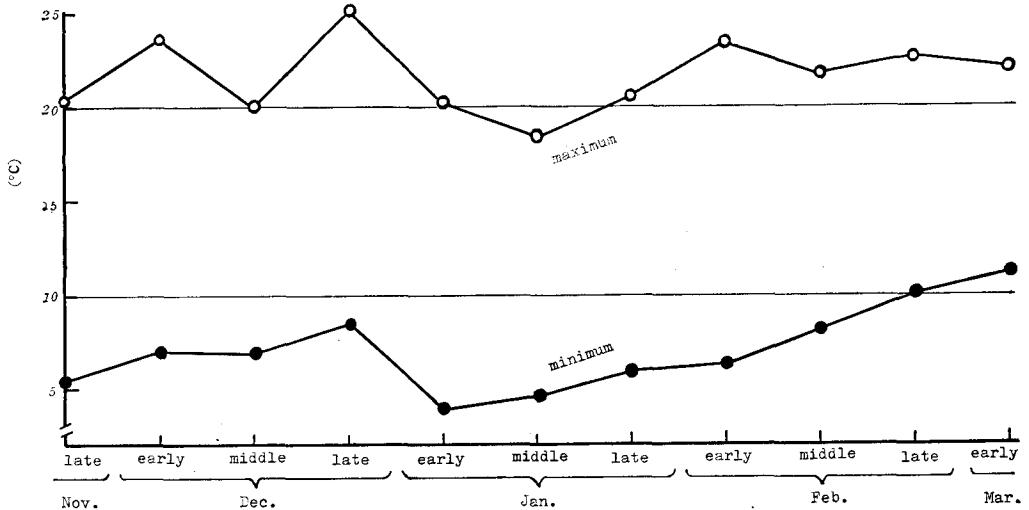


Fig.1. Mean of minimum or maximum air temperatures for every ten days from late in November to early in March (1965-'66).

6月20日から1カ月ごとに3回、各8個体ずつ採取して formalin-aceto-alcohol (FAA) で固定貯蔵し、実体顕微鏡下で解剖しながら花芽形成段階を観察、またスケッチを行なった。葯中の花粉母細胞および花粉の発育状態は、なすりつけ標本を iron-aceto-carmin で染色検鏡して観察した。

上述の材料以外に、別の観点から冬期に採取した実験材料も、同様な方法で観察して参考資料とした。すなわち、1961年3月に播種してその一部は、65年1~3月に初開花した4年生株(品種同上)を同年11月21日から1カ月ごとに4回、4個体ずつ固定して観察材料とした。また、この実験材料の残存個体4株を1966年8月1日に固定して調べた。

上記いずれの観察材料とも越冬期間中の室温はやや低く、年度により多少の変化はあるが、ほぼ Fig.1 の如き温度環境下にあった。

結果と考案

1. 発育の一般型

1967年に観察した材料は6月20日には外観葉数(未展開葉数も含む) 15.8 ± 2.2 を備えていたが、下位数葉は枯死凋落しており、この時の真の葉位は解剖調査によれば 21.1 ± 3.9 葉であった。また1965~1966年に固定した材料は '65年11月21日には外観葉数 15.3 ± 1.7 で、その真の葉位は 23.5 ± 0.5 葉であった。この2群の材料を通じて先ず花序の出現する位置を見ると、Fig.2 に示したように最初の花序は早きは第17~第19本葉の間に認められたが、多くの個体では第22~第25本葉の間に出現した。第2花序は第28~第32本葉の間に最も多く出現し、第3花序は1966年8月1日に採取した個体にのみ見られたが、第34~第37本葉間に現われた。すなわちこれらの隣接する2花序の間に分化する正常葉(normal leaf)の数は、1967年の個体と1965~'66年に観察した材料とでは若干のずれがあるが、6~7葉の場合が最も多く(Fig.3)、この数は次に述べる

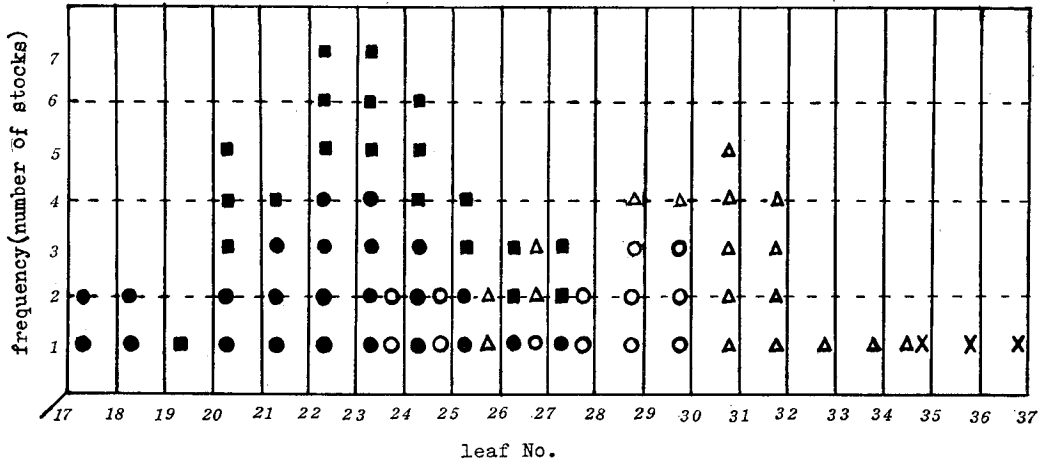


Fig. 2. Leaf locus of inflorescence formed on pseudo-bulb in *Clivia miniata* LEGEL. ●, ○: first and second inflorescence respectively, observed in the experiment of 1967. ■, △, ×: first, second and third inflorescence respectively, observed in the experiment from 1965 to '66.

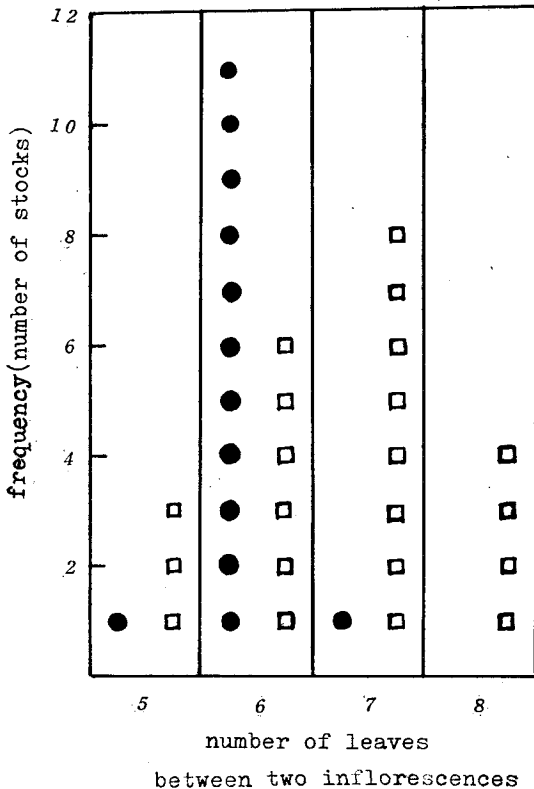


Fig. 3. Number of normal leaves between two inflorescences on a pseudo-bulb in *Clivia miniata*. ●: stocks observed in the experiment of 1967. □: stocks observed in the experiment from 1965 to '66.

ような理由により、恐らく、クンシランにおける年間の平均分化葉数に相当するものと思われる。すなわち、1967年3月に播種した苗は8月下旬には第3葉が抽出しているが、生長点には第5葉が分化している (Fig. 4)。一方、1963年3月播種した株は、'67年8月下旬までに29.5葉分化している (Fig. 5)、平均年間に $(29.5 - 5) \div 4 = 6$ の正常葉を分化したことになる。ただこの年間の分化葉数は栽培環境、とくにわが国では冬期の室温と夏期の気温に影響されるところが大きいと考えられ、そのいかんによって、年間の出葉数も5~8葉位に変化するものと思われる。Fig. 6は新花序の上位に分化している幼葉の数を示すもので、少なきは0葉、すなわちこの場合は花序原基分化直後未だ新葉芽の分化が始まっていないことを表わすものであり、多きは新花序形成後8枚の正常葉を分化するも、未だ第2花序の形成が明らかには認められない場合もある。

つぎに、クンシランの正常葉は普通葉

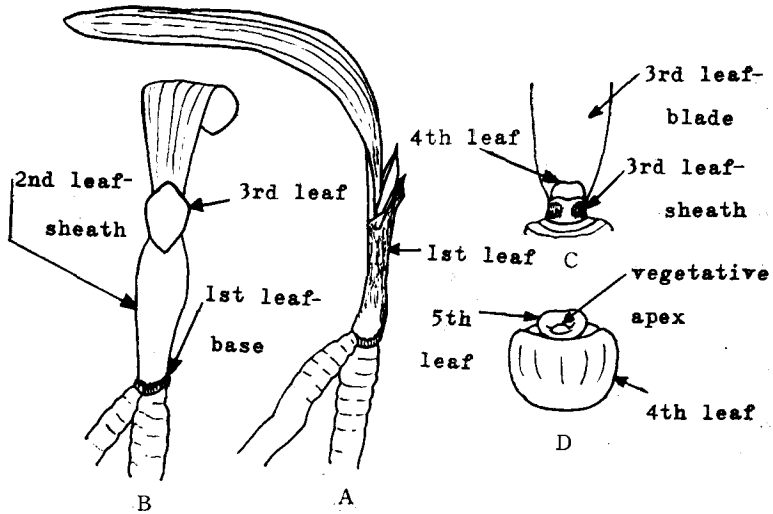


Fig.4. Apparent and anatomical number of normal leaves five months after sowing in *Clivia miniata*. A: intact seedling. B: stripped the first normal leaf. C: stripped the second normal leaf. D: the forth-fifth leaves and the vegetative apex, which appears after stripping the third normal leaf. The forth leaf brought down to the front.

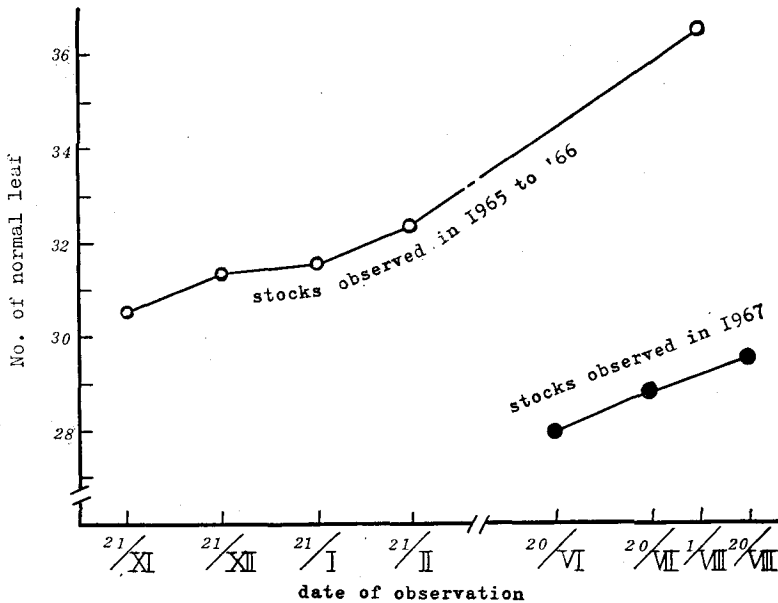


Fig.5. No. of the youngest normal leaf formed on the vegetative apex at the time of killing. The No. is counted in order acropetally from the first normal leaf that emerged after germination.

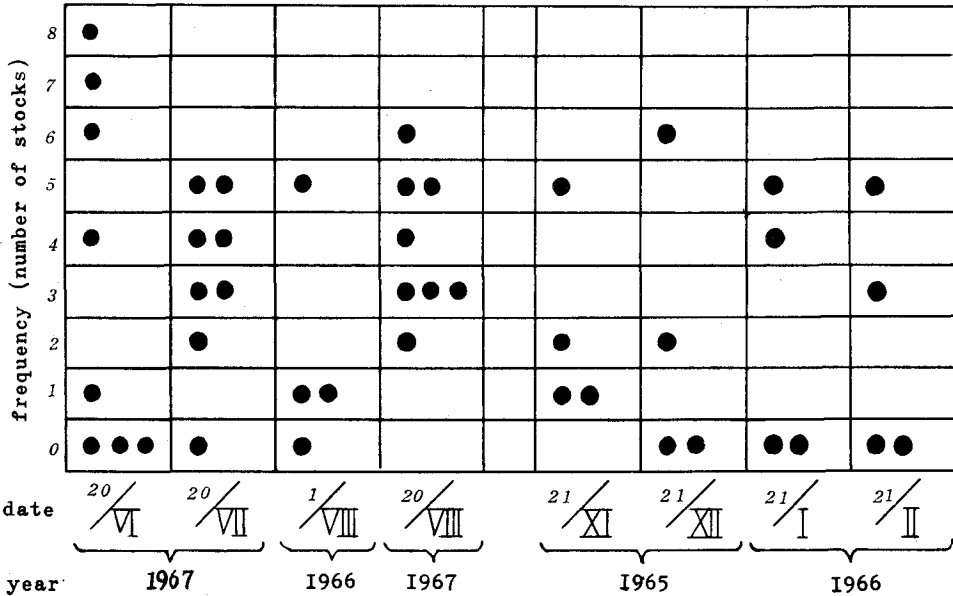


Fig.6. Number of normal leaves formed on the vegetative apex till the date of killing after the last inflorescence was differentiated.

柄がなく、代りに葉鞘がその内部の若葉や生長点部を保護しているが、花序の直下位に分化する葉は、生長点部の全周をとり巻く葉鞘部を有せず、正常葉から花序への移行形態を示している。しかし、この葉も葉身部は正常葉と変らぬ形態を有しているので imperfect normal leaf (または normal leaf without sheath) と一応区別はするが、ここでは正常葉と同様の扱いをした。分化した花序原基が 1.0mm 前後の高さに生長し、1 対の花鞘 (spathe) 原基が解剖的に明らかに認められる時期になると、その花序原基の基部で、花序直下の正常葉の中肋側とは反対方向に当たるところに、苞葉状の前葉 (scale-like leaf)^(註2) (Fig.7 および Fig.8-B) が現われ始める。さらに花序とは反対側に新たな生長点が分化し、その生長点から次いで分化する葉は完全な葉鞘部をもった正常葉となる。Fig.8-A は花序と葉芽の位置的関係を模式的に表わしたものである。

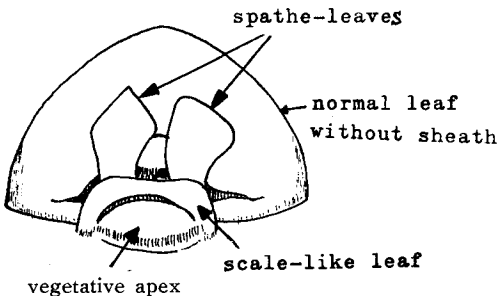


Fig.7. Primordium of inflorescence and vegetative apex formed after that.

(註2) 「前葉」は筆者の仮称であるが、これは稲などの分けつ芽を保護する不完全葉に対して用いられているのと同義的に使ったものである。HARTSEMA (1961) はアイリス (*Iris xiphium praecox*) において、spathe-leaf (花鞘) の腋部にでき、後から形成される花芽の保護に当たるものを prophyll と称して、稲などの前葉に対するのと同語を使用している。クンシランの仮称前葉に対してこの“prophyll”を適用してよいかどうか、今後検討して決定したい。

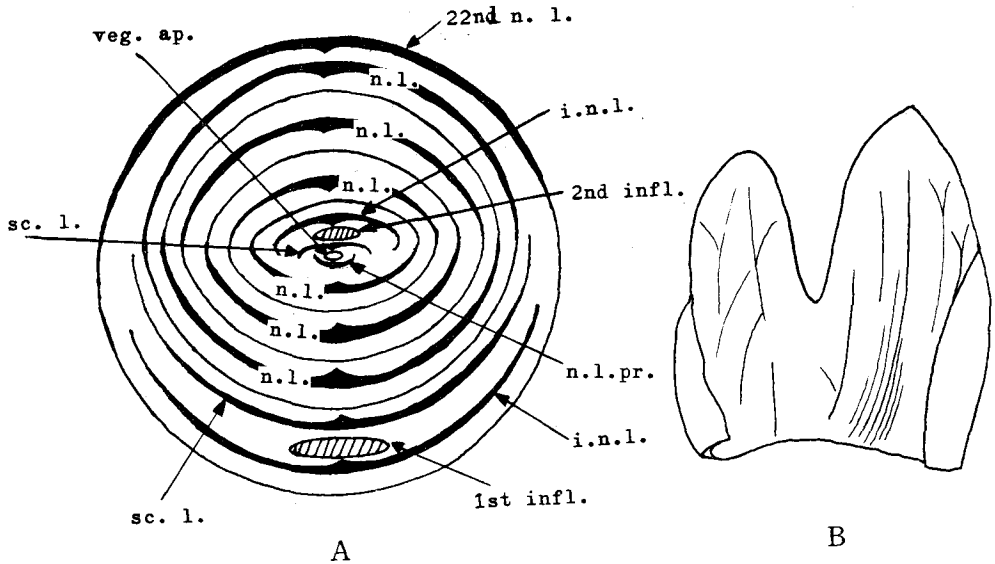


Fig.8. A typical diagram showing leaf locus of inflorescence in *Clivia miniata* (A), and scale-like imperfect leaf which is formed between the inflorescence and new vegetative apex, protecting juvenile normal leaves developed from the latter (B). 1st infl.: the first inflorescence; 2nd infl.: the second inflorescence; 22nd n. l.: the twenty-second normal leaf; i. n. l.: imperfect normal leaf without sheath, but with perfect blade; n. l.: normal leaf; n. l. pr.: primordium of the youngest normal leaf; sc. l.: scale-like imperfect leaf; veg. ap.: vegetative apex which is newly differentiated after the primordium of an inflorescence is formed.

2. 花芽の發育段階

クンシランにおける花芽の發育段階を GAVINO ROTOR および MAC DANIELS (1951), HARTSEMA (1961), 小杉 (1952, a; '52, b; '53) らのカトレア・アイリス・アマリリス・テッポウユリ・フリージアなどに対する分類法を参考にしつつ, Table 1 および Fig.9 の如く分別した. Stage XI~XIII は水稻の幼穂發育段階の分別法を参考に設けた. また各 stage の幼花序の長さを Table 2 に示した.

第I期の未分化期と第II期の前分化期との区別はやや難しく, 正確にはパラフィン切片法などにより判定すべきものと思われるが, 第III期の花萼分化期に至れば未分化期との認別は容易で, この時期には葉序面と直交する方向に第1および第2花萼が形成されて, 花序原基はすでに 0.5~2.0mmの高さに達している.

第IV期(花芽分化期)の初めには生長点が2分して, それぞれ花萼の内側に包葉(bract)を形成しつつ, 数個の花芽原基を分化するに至り, 最も早いものではすでに外花被片(outer tepals)を分化し始めている場合もある. チューリップなどでは円錐状の生長点が肥厚した時期をもって花芽分化期とするが(塚本, 1951), クンシランのように花序を形成するものでは, 実際に花芽原基が形成されるこの第IV期を花芽分化期と呼ぶのが適当であると思う.

第V期には外花被片が, 第VI期には内花被片がそれぞれ分化形成される. 第VII期には外生およ

Table 1. Developmental stage of flower-bud in *Clivia miniata*.

stage	developmental phase of flower-bud
I	Undifferentiated stage. (Only leaf initials being formed.)
II	Predifferentiation stage. (Vegetative apex broadened and thickened.)
III	Differentiation stage of spathe-leaves. (Two spathe-leaves initiated.)
IV	Differentiation stage of flower-buds. (Bracts being formed simultaneously.)
V	Initiation stage of outer tepals.
VI	Initiation stage of inner tepals.
V II	Initiation stage of outer and inner stamens.
V III	Initiation stage of 3 carpels.
IX	Formation stage of ovary. (Margins of 3 carpels enfold to form an ovary.)
X	Style developing stage.
XI	Reduction division stage of pollen mother cells.
X II	Ectine formation stage. (Anthers becoming yellow.)
X III	Ripe stage of pollens. (Perianths begin to blush.)

び内生雄蕊が相前後して、それぞれ3本ずつ形成され、幼花序は花鞘の先端までで5~9mm(第I花芽の先端までで3~5mm)の高さに達する。第V III期(心皮形成期)には發育の進んだ、花序の両端の花芽は輪生する雄蕊の中心部に3枚の心皮を形成する。

第IX期には心皮が發育してそれぞれその辺縁部で癒合して子房を形成するに至るが(子房形成期)、それとともに葯に弱い縦溝ができ始める。この頃幼花序は花鞘の先端まで9~15mm(花芽の先端まで6~10mm)の高さに生長している。

第X期の花柱伸長期および第XI期の花粉母細胞減数分裂期の花序は上記の如く表示すると、それぞれ20~25mm(12~18mm)および30~40mm(20~30mm)に達し、後者では葯がかなり外形的に發育してくる。

第X II期になって花粉の外殻が發育し、ほぼ完成時の大きさに達する頃には葯が黄化し始め(花粉外殻形成期)、第X III期の花粉完成期には花粉の内容が充実して、花被は着色を始めることになる。第X II期以降には花序の高さは50mm前後以上に達し、蕾の形態をほぼ備える。

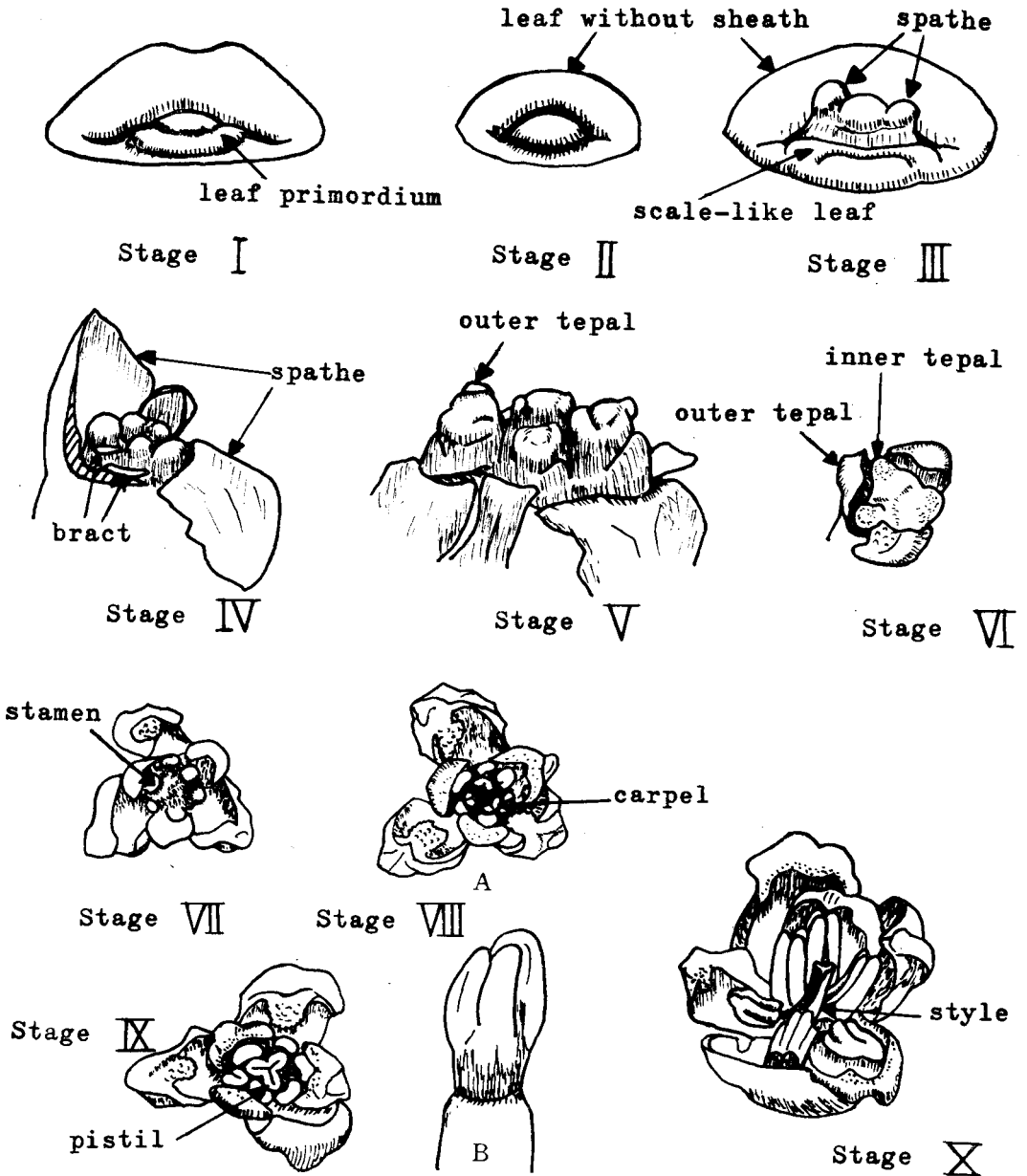


Fig.9. Developmental stage of flower-bud in *Clivia miniata*. Stage VIII, A: upper view, but opened tepals; B: side view. (Refer to Table 1)

Table 2. Length of juvenile inflorescence in each stage of flower-bud development in *Clivia miniata*.

stage	length of inflorescence (mm)	
	to spathe tip	to flower bud tip
I	---	---
II	---	---
III	1.3	1.0
IV	3.0	1.4
V	3.8	1.9
VI	5.9	3.5
V II	7.2	4.0
V III	8.6	5.2
IX	12.6	8.3
X	23.5	15.3
XI	36.3	24.2
X II	52.8	44.4
X III	64.7	60.5

如く、第1花序と第2花序の間には1967年の観察材料ではほぼ6枚、1965~'66年の材料では約6~7枚の正常葉が介在しており、この葉数は年間の平均分化葉数に匹敵するものと推定される。従って第1花序と第2花序は同一年内に形成されたものではなく、年度や栽培環境、あるいは株の新旧により多少の増減はあっても、大体1年前後の期間を隔てて形成されたものと考えることが出来る。実際にクンシランが晩冬から初春にかけて開花する時は、普通は1株当たり（1鉢当たりではなく）1本であり、しかもこの研究において、冬期に採取解剖した材料はほとんどすべての個体が発育ステージの進んだ第1花序のほかに、未発育の第2の花序を有しているところから見れば、クンシランでは前年分化した花序は原則として今年開花せず、翌年になってから開花するのではなからうか？ただ花芽の分化期はいわれているように必ずしも7~9月とは限らず、Fig. 10からも明らかのように、一部の個体では6月下旬よりかなり早く分化するものらしく、あるいは1965年晩秋以降に採取した材料から多少推定される如く、一部には9月以降にも花芽分化するものがあるかも知れない。かくして著しく早くなった場合には前年度分化した花序と一緒に、晩れた場合には次年度の花序と一緒に、すなわち1季節に2個の花序が開花することもあり得るものと考えられる。実際同一年に1株から2本開花する株は時に経験するところである。

なお、この花序の分化発育には、その原産地からしても当然、ある時期における低温の積極的影響が考えられ、筆者はすでに1965~'66年に予備的な実験を試みたが、引き続きこの面からの研究も行なって、実際的な開花時期の制御法を工夫したい。

以上の区分法に基づいて、材料を採取した各時期における花芽の形成段階を図示したものが、Fig. 10である。一般にクンシランは、わが国では7~9月に花芽分化し、翌年1・2月から春にかけて開花するものと云われているが、観察の結果、この点に対して大きな疑問が持たれた。この図は播種年次の異なる材料を、異なる年次のしかも限られた期間に採取して観察したものの結果であるので、正確な断定は今後の研究にまたねばならないが、次のような推論は成り立つ。まず注目すべきこととして、冬期にはほとんどの個体が2つの花序を有し、第1の花序（実際には、すでに1965年に開花した花序の跡を別に有しているものが一部にあるが、ここではこれを省いた）はすべて第X期（花柱伸長期）以上に達しているのに、第2の花序は皆第IX期（子房形成期）以下にある。そして夏にもその過半数（66.7%）の個体が第2花序を有し、第1花序は6月下旬ですでに第V III期（心皮形成期）~第X期（花柱伸長期）に到達している。6月~7月にはまだ第2花序の分化は比較的少ないが、8月に入れば明らかに第2花序を分化している個体の方が多くなる。そして前述の

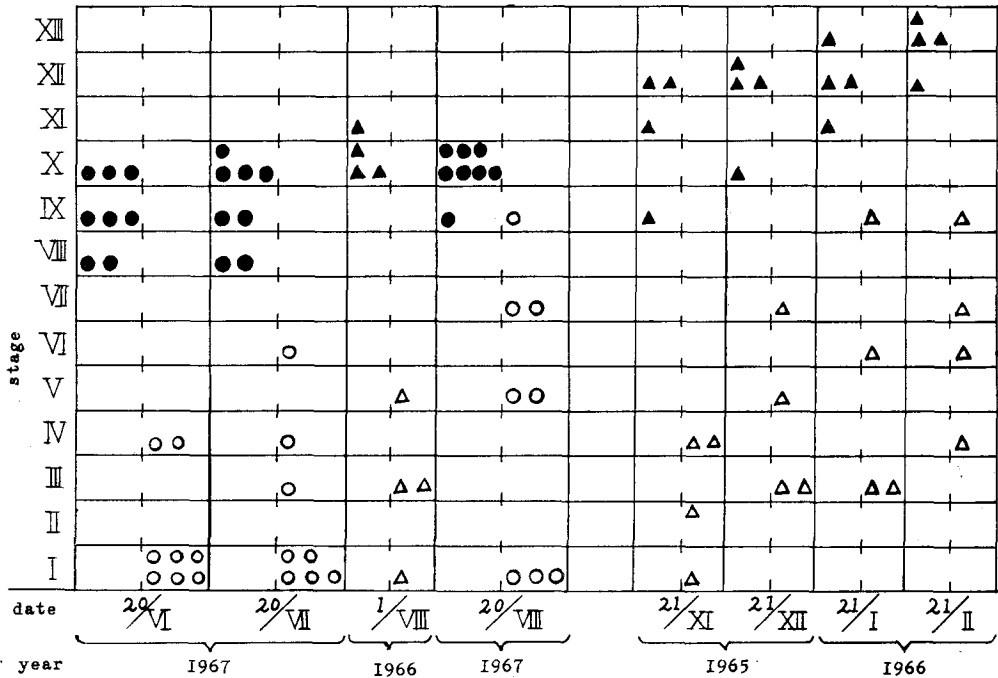


Fig.10. Developmental stage of flower-buds in *Clivia miniata* at different time. ●,○: the first and second inflorescence respectively, on the pseudo-bulb killed in 1967. ▲,△: the first and second inflorescence respectively, on that from 1965 to '66.

摘 要

クンシラン (*Clivia miniata* LEGEL) の開花期を人為的に調節することを終極の目的として、その第1段階として花芽の形成過程を観察し、若干の考察を加えた。

(1) 一部の個体では最初の花序は第17～第19正常葉の間にできていたが、多くの個体は第22～第25正常葉の間にできていた。

(2) 第1の花序と第2の花序との間に形成される正常葉の数は普通6～7枚であった。

(3) 6月下旬には、観察したすべての個体は発育のかなり進んだ花序、すなわち心皮形成期以上に達した花序を形成し、観察個体の1/4が花芽分化期に到達している第2の花序を分化していた。

(4) 8月には第2花序を形成しているものの方が多く、11月以降ではほとんどの個体が第2花序を作っているが、第1花序に比べて著しく生育不良で、到底次の春には開花できそうになかった。

(5) 以上のことから、クンシランの幼花序は初期、ないし中期の生長速度が極めて緩かで、そのため分化後非常に長い期間（多分1年以上）を要していわゆる蕾の時期に到達するのではないかと推測された。

引 用 文 献

- GAVINO ROTOR, JR. and L.H. MAC DANIELS. 1951. Flower bud differentiation, and development in *Cattleya laviata* LINDL. *Amer. J. Bot.*, **38**: 147—152.
- HARTSEMA, A.M. 1961. Influence of temperature on flower formation and flowering of bulbous plants. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie*, **XVI**: 123—163.
- KOCH, O. 1967. Cleiviananzuchten auch bei uns. *Gartenwelt*, '67 Jahrgang: 247.
- 小杉 清, 1952, a. テッポウユリの花芽分化について, 園芸学会誌, **21**: 59—62.
- 小杉 清, 1952, b. 土壤温度及び低温がデンドロビューム・ノビルの花芽分化に及ぼす影響, 園芸学会誌, **21**: 179—182.
- 小杉 清, 1953. フリージアの花芽分化に関する研究 (第1報) 花芽の分化期並びに花芽の発育経過について, 園芸学会誌, **22**: 61—64.
- 塚本洋太郎, 1951. チューリップの花芽の分化, 農耕と園芸, **6**: 52—54.