

総合論文

## 花き球根の形成と肥大に関する組織学的研究

安井 公一

(農地生産力開発学講座)

### Histological Studies on the Formation and Thickening Growth of Bulb and Tuber in Ornamental Plants

Koichi Yasui

(Department of Agricultural Technology of Integrated Land Use)

The process of formation and thickening growth of the bulb and tuber in ornamental plants was studied by histological procedure. The results may be summarized as follows.

1. Easter lily has various types of leaves, such as foliage leaf, scaly leaf and foliage leaf with thickened base. Young leaf primordium of easterlily has a differentiation potency to develop into either a foliage leaf or a scaly leaf. The first leaf primordium of a daughter bulb differentiated in the uppermost scaly leaf axil of its mother bulb on Nov. 18 in Okayama.
2. During the rest period, mother cormlets of freesia, the average weight of which was about 1.0g, had five primordia of leaves in their main bud. After growth for eight to nine weeks, remarkable swelling of internodes, between second and fourth foliage leaves, was observed. And this was the start of the formation of new corm. The development in diameter of new corm mainly depends on the thickening growth of the cortex.
3. Tuber formation of tuberous begonia was brought about by swelling of the hypocotyl, under short day condition. Rapid thickening growth of tuber under short day conditions was mainly caused by cell enlargement.
4. Tuber formation of cyclamen was brought about by swelling of hypocotyl. Eighty days after sowing, a ring of secondary bundles which originated in the pericycle was observed around the primary hypocotyl bundle. In the same manner, 130 days after sowing, a tertiary ring of bundles appeared outside of the secondary bundles. The secondary thickening growth of tuber was mainly caused by an increase of xylem parenchyma in the stele.
5. At the initial stage of corm development in gladiolus, an increase in the number of cell depend on the activity of apical meristem. But successive thickening growth was caused by the active division of cells which diffuse in storage tissue of cortex.

Key words : bulb, corm, tuber, easter lily, tuberous begonia

---

Received October 4, 1994

## 緒 言

地下部の器官に貯蔵養分を貯え、これが次世代の生長の基盤となっている一群の草本植物のうちで、主に花を観賞の対象とするものを園芸的に球根類と呼んでいる。下胚軸が肥大して形成された球根のように一部繁殖機能を欠くものもあるが、大部分は貯蔵器官としてだけでなく繁殖器官としても機能している。

一般に観賞価値のある花をつける種が多く、切花の生産のほか球根自体も世界的に重要な農業生産物となってきた。

球根は肥大した器官の種類や、その形態の違いによって園芸的にりん茎、球茎、塊茎、地下茎、塊根の5グループに分けて取り扱われている<sup>1)</sup>。しかし、この分類方法はあくまで園芸的、実用的見地に基づくもので植物分類学的に見れば同じように球茎と呼ばれているものの中にも茎の肥大様式が異なる双子葉類と単子葉類が含まれている。また形態学的に細かく見れば塊茎の中にも上胚軸部分が肥大したもの、下胚軸部分が肥大したもの、あるいは主軸をなす茎の基部が肥大したもの、あるいはグロリオサのように側枝が肥大したものなど様々な形のものが含まれている。このことは球根生産を行うに当たっても重要な意味を持っている。球根の発育に関する初期の研究は、その肥大型の違いから植物系統間の関係を明かにしようとする比較形態学的な立場から始まった。

その後、球根が重要な農業生産物の一つとなるにつれてオランダを中心に園芸学的な立場から基礎研究が始まり、わが国においても1930年代から報告が見られるようになった<sup>2,3)</sup>。これら初期の研究は農業上の必要性から球根増殖にとって重要な分球様式などに重点がおかれ、肥大の基礎となる細胞分裂活動や内部組織の発達などは解明されてこなかった。また、植物形態学的な立場からも葉や茎あるいは根などに貯蔵物質を貯える形の生育は異常肥大生長として付随的に取り扱われ、正常な発達をするものに比べて研究が少ないまま現在に至っている<sup>4,5)</sup>。

その後の植物学の研究は生理学的、生態学的分野に重点が移り、また形態に関する研究も形態形成を解明する方向に発展して、基礎的な面ではいまだに

初期の研究で発表された図が引用されるような状態が続いている。

球根類は一般的に乾期のある地帯を起源とするものが多く地下の球根は乾燥に耐えるために一定の自発休眠期を持つのが普通で、一度休眠に入った球根は特定の温度周期を経過した後でなければ正常な生育を開始しない。このことは球根花き促成栽培や球根養成をする場合の障壁となっており、休眠から覚醒して生長を開始する際の形態変化を知ることは重要な意味を持つ。

筆者らは切花や種苗生産で重要な位置を占めるようになってきた球根類について、球根の形成から肥大の過程および生育周期について研究を続けてきた。本報告では代表的な種について得られた知見を概説する。

## 球根の形成

次世代の球根の原基は母植物が生育を始めたかなり早い時期に作られ始める。そして球根類のように特定の器官に貯蔵物質を貯える植物にあつては、まず貯蔵器官となる部分の細胞数が増加し、次いでその細胞内にでんぷん等の物質が貯えられて肥大して行くという過程をたどるのが一般的である。このことは、球根生産を行う場合の肥培管理に当たって留意しておかなければならない事柄であろう。

### 1. りん茎類・テッポウユリ

テッポウユリの葉はその形態と機能から普通葉、りん片葉、基部肥厚葉の3種類に分けられる。このうち普通葉は地上茎につく葉身を持った緑葉である。



Fig. 1 Shoot apices of daughter bulb of *Lilium longiflorum* Thunb in median longitudinal section, on 28 Nov. (X50).

りん片葉は単にりん片とも呼ばれ葉肉細胞内にでんぷん粒を主とする貯蔵物質を貯えて肥厚した葉で、葉緑素を持たず、短縮茎に着いてりん茎を形成する。また基部肥厚葉は普通葉の基部が肥厚した形の葉で、実生個体が最初にりん茎を形成する場合などに見られる。

テッポウユリの完成したりん茎は70枚前後のりん片葉から成るが、もっとも内側に位置する10—12枚の葉原基は細胞内に殆どでんぷん粒を持たず周囲の環境によってりん片葉、普通葉のいずれにも発達し得る可能性を持っている<sup>6,7)</sup>。すなわち、りん茎が着いている母植物が光合成を継続している間はこれらの葉原基に次第にでんぷん粒が貯えられてりん片化して行く。しかし母植物が枯死し、その後りん茎が一定の温度周期を経過して発芽する状態に置かれると、これらの葉原基は次世代の植物体につく普通葉として発達し、最初に出芽して光合成を行う。

りん茎が発芽して普通葉がある枚数に達すると子球が形成され始める。岡山市付近で無加温のハウスにりん茎を定植した場合の平均発芽日は10月25日頃であり、子球の形成については11月18日に最初の葉原基の分化が認められ、10日後には次の原基が分化

した (Fig. 1)。

子球が形成される位置は母球の最上位のりん片葉の葉えきの場合がもっとも多いが、2, 3枚目の葉えきにも形成されることがある。

子球のりん片数の増加速度は初期においては非常に速く、球重が約15 gの母球を材料とした場合平均2日に1枚の割合で増えて年内に平均21枚に達した。この子球の5月下旬における最終的なりん片数は約50枚であった。

一方、子球新鮮重の増加傾向を見ると初期には非常にゆるやかで、さきの母球の場合子球重量は3月中旬まで1 g以下で推移した。しかしこの増加速度は5月上旬から急速に上昇し、6月上旬までの30日間に4 gから27 gにまで増加した。

## 2. 球茎・フリージア

フリージアの完成した球茎は7, 8節からなり、各節についた薄膜化した葉によって球全体が包まれている。各節の葉えきには側芽があり、最上位節には頂芽があって、これらの芽は褐変した葉によって保護されている。球重が約1 gの種子球の場合、側芽は1, 2枚の葉原基を、頂芽は5, 6枚の葉原基をその内部に持っていた<sup>8)</sup>。

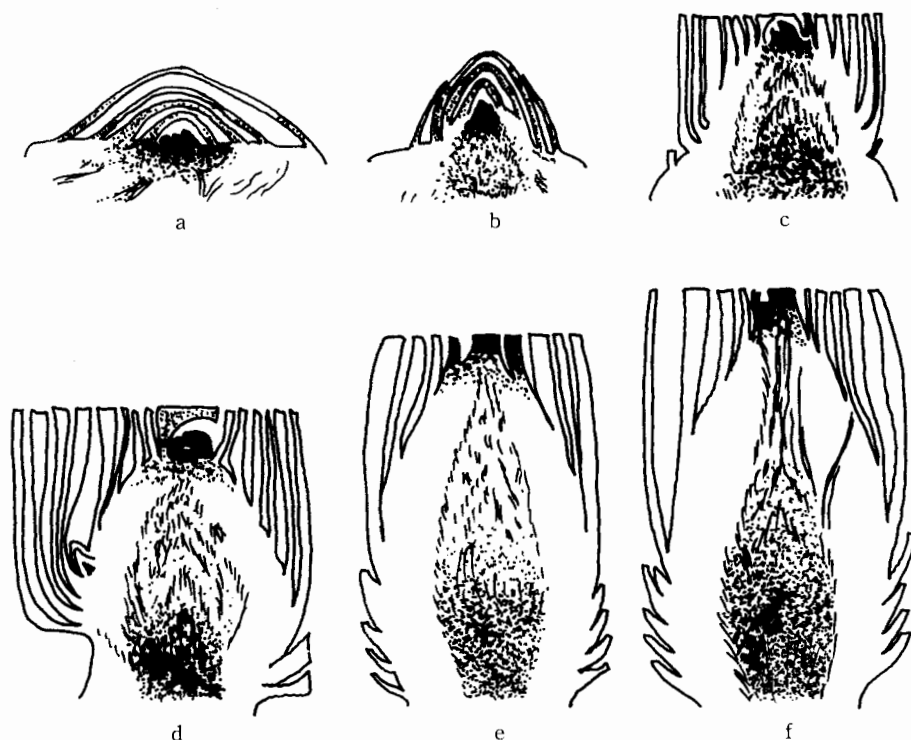


Fig. 2 Corm development of freesia in median longitudinal section (×10).  
a : Main bud of mother cormlet in rest period, b : Two weeks after sprouting, c : 4 weeks, d : 6 weeks, e : 8 weeks, f : 10 weeks

これらの芽のうち、発芽するのは通常頂芽だけで側芽は母球とともに萎縮する。この頂芽の葉原基のうち下位の4, 5枚は発芽したのち葉身を持たないしょう葉となり、最上位の1枚は普通葉となった。

球茎の催芽を始めて1週間を経過するとまずしょう葉が地上部に出芽し、茎頂部においてはすでに分化していた葉原基に加えて新しい葉原基が分化し始めた。そして球茎形成の温度条件が満たされた場合<sup>9)</sup>, 2週間後には頂芽の基部が低く円錐状に盛り上がって新球茎となる組織が認められるようになり、その後この新球茎組織は低い円錐状から紡錘形へと次第に形を変えて、8, 9週間後には球茎としての形が整った (Fig. 2)。

約1gの‘ラインベルト・ゴールデンイエロー’の母球を材料としてこの形成初期の新球茎組織について皮層部横断面の細胞層数を測定してみると約20層であった。この細胞層数は新球茎の形が整った後の催芽開始10週間後から18週間頃まで急速な増加を続けて約90層となったが、その後の増加速度は緩やかとなり、最終的には30週間後に約120層となった。このようにフリージアの球茎肥大は主として皮層部の厚さが増す事によって進み、中心柱部分の細胞数増加は催芽開始から約15週間後に停止し、その後は肥大にほとんど関与しなかった。

新球茎の細胞中には催芽開始12週間ころからPAS反応に強い陽性を示す貯蔵でんぷんの粒子が認められるようになり、同時に細胞の直径も急速に増加し

始めて最初の20 $\mu$ mから球茎の掘りあげ時には平均80 $\mu$ mに達した。

### 3. 塊茎・キュウコンベゴニア

塊茎には上胚軸部分が肥大して形成されたものもあるが、シクラメンやキュウコンベゴニアのように下胚軸、あるいは下胚軸と主根の基部が合体して貯蔵物質を貯えたものも多い。これらの球根は数年間にわたって生存するが塊茎部分に定芽を欠き、また不定芽も発生し難いため繁殖器官とはなっていない。従ってこれら球根類の繁殖は種子によるのが一般的である。

キュウコンベゴニアは日長時間が12~13時間以下になると地上部の茎頂分裂組織の活動が次第に衰えて生長点が枯死し、それと前後して地下部において塊茎の肥大が始まる。この反応はかなり急速で塊茎の肥大は4, 5週間内にほとんど完了する。またこの日長反応は植物体の齢にもあまり関係が無く、普通葉を展開して間もない幼植物であっても短日に感応して塊茎を形成する。

塊茎として肥大するのは子葉から下の胚軸部分と主根の基部である (Fig. 3)。

播種から7週間後の普通葉が2, 3枚展開した植物体の胚軸部分の横断面について維管束の構成を見ると、中心部に胚軸の原生木部・師部から発達した維管束があって、これを真正中心柱型の維管束が環状に取り囲んだ二重構造となっていた。双子葉類の維管束の発達について現在では、まず子葉一下胚軸

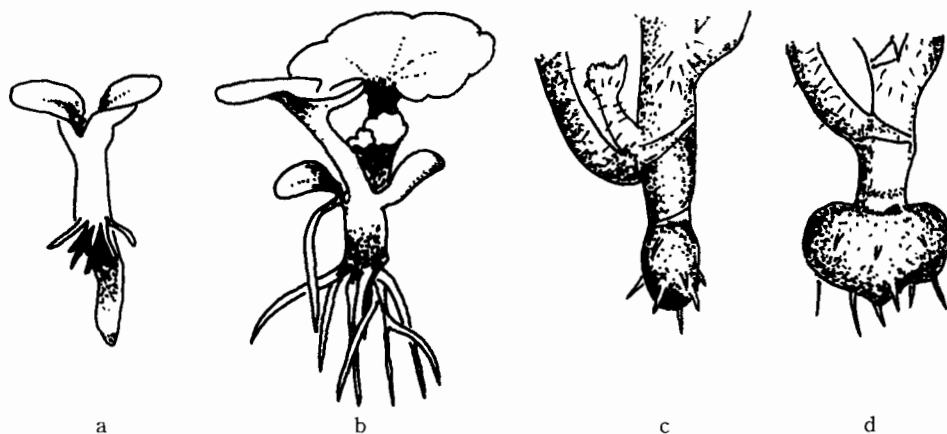


Fig. 3 Morphological changes of hypocotyl portion in *Begonia tuberhybrida* Voss. a : Two weeks after sowing, b : 7 weeks, c : 16 weeks after sowing, grown under long day condition (16th), d : 16 weeks after sowing, grown for 12 weeks under long day condition followed by 4 weeks short day condition (10th)

一幼根を一つの単位とした系が作られ、上胚軸に係する維管束はのちにこれと連絡する形で分化すると解釈されており、キュウコンペゴニアの下胚軸部分に環状に配列した真正中心柱型の維管束も上胚軸の発育につれて分化してきたものと考えられた。

播種から16時間の長日条件下で12週間生育させた植物体について下胚軸部分の横断面を見ると、維管束内に多層の細胞からなる形成層が発達していた。しかし細胞は小さく、またその内部に貯蔵物質も認められなかった。

ところがこの植物体を10時間の短日条件下に移すと下胚軸部分が急速に肥大を始めて塊茎を形成し、3週間後の肥大率（塊茎直径/茎直径）は約2.0となった。

一方、16時間の長日条件下に継続して置いたものは塊茎を形成しなかった。この両区の下胚軸部分の横断面を見ると短日下に置いたものは細胞内に多数のでんぷん粒が蓄積して肥大しており、維管束は痕跡をとどめるにすぎなかった。これに対して長日条件下のものは導管部の木化が進んでいるだけで細胞の大きさは日長処理前と変わらなかった。

以上のように、短日下においたものと長日下においたものとでは細胞の大きさが異なったが、胚軸の横断面に見られる細胞数を比較すると両区の間にはほとんど差が認められなかった。

これらのことから、キュウコンペゴニアの植物体を短日条件に移した場合に見られる塊茎の急速な肥大は専ら細胞の体積増加によるもので、細胞分裂による数の増加はほとんど関与していないことが推測

された。

### 貯蔵器官の肥大

草本性植物の茎は普通1年で枯れるために形成層の活動は見られずに終わる場合が多い。ところが、同様に草本であっても貯蔵器官が発達するものや地下部が多年にわたって生存するものでは内部組織に二次的な変化を見ることが多い。

球根類のように貯蔵器官が肥大する場合の柔組織の増量は通常に存在する分裂組織の活動によるもののほか、付加的に分化する分裂組織の活動が加わるもの、通常の形成層の外側に環状の分裂組織が新たに生じるもの、あるいはすでに貯蔵物質を貯えた細胞が個々に分裂するものなど様々な形のものがある。

#### 1. 双子葉類塊茎・シクラメン

シクラメンの塊茎は下胚軸が肥大して形成されたもので、条件に恵まれた場合は数年間にわたって生存し肥大を続ける。

適温下で播種すると1週間後には幼根と下胚軸が種皮を破って外に現れる。普通の双子葉類では胚軸は引き続いて伸長して地上部に子葉を展開すが、シクラメンの場合胚軸は種皮を破って外に現れた時点で一時伸長を止め、地中に留まったままの状態胚乳からの養分によって肥大し始め、塊茎を形成する。

この塊茎形成は播種から約30日後には終わり、40日後には地上部に子葉が展開する。

形成後間もない直径約1 mm、長さ約5 mmの塊茎の中位の横断面を見ると、皮層は8～10層の細胞で構成されており内皮の内側には真正中心柱型の並立維

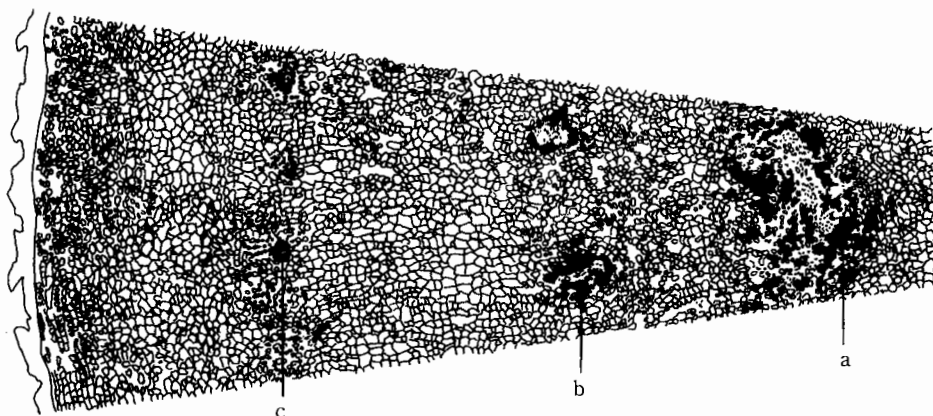


Fig. 4 Development of vascular bundle and cambium in tuber of *Cyclamen persicum* Mill 480 days after sowing, in transection.

a : Hypocotyl bundle, b : Secondary vascular bundle, c : Tertiary vascular bundle

管束が4, 5個環状に配列していた。この維管束配列の形は塊茎の下位部分においても変わらず、最下端部において根の放射中心柱につながる茎根遷移部がわずかに見られただけであった。シクラメンの塊茎を構成しているのは大部分が下胚軸で、ダイコンのように根を含んだ肥大型とは異なっていた<sup>10,11)</sup>。

播種から80日を経過して塊茎の直径が3, 4 mmになると維管束は要素量を増し、木部と師部の間に3, 4層からなる形成層が見られるようになった。

そしてほぼ同じ時期に、中心柱内に環状に並んだ維管束の列を取り巻く形で二次維管束の環状列が生じた。この二次維管束は分化した位置からみて内鞘に起因するものと思われた。

さらに、播種から130日を経て塊茎の直径が7, 8 mmに達した頃、二次維管束の外側にさらに三次維管束の環状列が生じた。この維管束も二次のものと同様に内皮の内側にある内鞘部分から分化してきており、内鞘はかなり長期間にわたって分裂機能を維持していた。開花時までに形成されたのは三次維管束までであったが、それ以降さらに維管束の環状列が生じるか否かは調査していないので、現在のところ不明である。

播種480日後になるとほとんどの個体が開花し塊茎の直径は約5 cmとなった。この時期の塊茎横断面を見ると、もっとも内側に位置する維管束は要素の量を著しく増し、個々の並立維管束の形は外側に向かって開いたU字型となり、内側に向かって盛んに木部柔細胞を送り出している状態が観察された。また二次維管束環を作っている並立維管束も外に向かって湾曲した形となって木部側から柔細胞を送り出していた (Fig. 4)。

以上のように個々の並立維管束の中には維管束内形成層ができ盛んに活動する状態が観察されたが、環状に並んだこれらの並立維管束をつなぐ維管束間形成層は発達せず、従って形成層環は終わりまで形成されなかった。また、皮層の細胞層数は塊茎直径が5 cmに達した時期においてもやく30層に過ぎず、シクラメンの塊茎肥大は主に中心柱内における木部柔細胞の増加による。

双子葉類の茎の二次肥大生長型の中で形成層が異常なところに生じたり、あるいはその位置や形あるいは活動が正常な形からそれたものは異常肥大生長と呼ばれ、8型に分けられている<sup>5)</sup>。この分類に従え

ばシクラメン塊茎の肥大型はサトウダイコンの肥大型である多環型にもっとも近い。しかしサトウダイコンでは維管束間形成層が生じて年輪に似た形成層環が多数できるのに対し、シクラメンではそれぞれの並立維管束は最後まで独立したままで環を形成しなかった。従ってこの肥大型は多環型の一変形と見るのが適当であろう。

## 2. 単子葉類球茎・グラジオラス

双子葉植物や裸子植物の茎の二次肥大が形成層の活動によることは古くからよく知られているが、単子葉植物の茎の二次肥大機構は前者ほど明らかでない。

グラジオラスは単子葉植物であり、その球茎は主軸をなす茎の基部が肥大したものである。

重さ約0.3 gの母球を材料として頂芽の内部を見ると茎頂には鞘葉3, 4枚と普通葉の葉原基1枚が分化していた。適温下で定植するとまず鞘葉が急速に伸長し、約1週間後には普通葉が引き続いて展開した。そして、同時に最下位の鞘葉が着いている節と普通葉の節との間の茎部分が肥大を始め、2週間後には新球茎の形成が確認された。

この球茎の中位の横断面について維管束構成を見ると中心柱内に多数の維管束が散在した不整中心柱であり、各維管束は初め並立型を示した。しかし、その後この維管束は木部が外に向かって開いたV字型となり、球茎の掘り上げ期近くになると木部が師部を囲み込んだ外木包围型となった。

形成直後の球茎組織の大部分は中心柱によって占

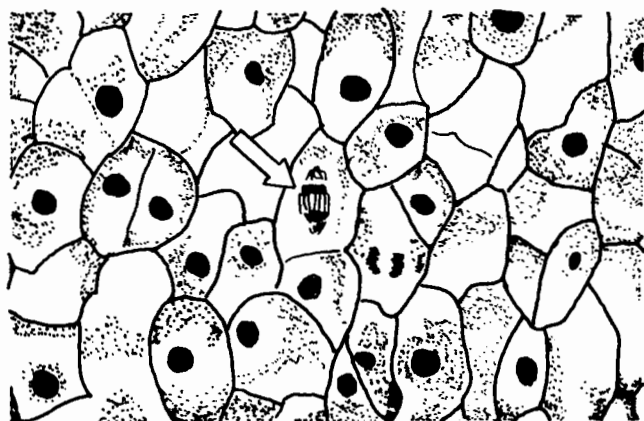


Fig. 5 Mitotic cells diffuse in permanent cortex tissue of freesia corm with stored starch grain.

められていた。しかし、この中心柱部分の直径増加は定植から12週間後にはほとんど停止した。

さきの材料の場合形成直後の新球茎の中位部の直径は約1.5mmであったが皮層部分の厚さは0.3mmに過ぎず、この厚さは定植から5週間後までほとんど増加しなかった。しかし、この皮層部は定植8週間後頃から急速に肥厚し始め18週間後までの間にその厚さは1.5mmから9.0mmにまで増加した。このことからグラジオラス球茎の肥大は主として皮層部分の肥厚によることが分かった。

新球茎の肥大過程を、この皮層部の細胞数の増加と細胞体積の増大の面からみると大きく三つの時期に分けることができた。すなわち、細胞分裂が主体となって細胞体積の増大がほとんど見られない初期と、両方が平行して進行する中期、そして細胞体積の増大が主となる後期とである。

さきの0.3 gの母球を材料とした実験の場合、新球茎が形成された定植後2週間から9週間までが初期に相当し、この間に皮層部の細胞層数は14から81へと6倍弱に増えたが、細胞直径は約1.5倍になったに過ぎなかった。

定植後10週間から14週間目までが中期に相当し、この間に細胞層数は1.5倍、細胞直径は1.8倍となり分裂と肥大が同時に進行している状態が窺われた。15週間以降から球茎が成熟する20週間後までが肥大の後期に相当し、この間に細胞直径は50  $\mu$ mから75  $\mu$ mへと1.5倍になった。しかし細胞数の増加はほとんど見られなかった。

母球上に形成された直後の新球茎組織を構成する細胞は核細胞質比が高く、また細胞質部分の染色性も高く細胞壁も薄かった。母球の定植から2週間後ころまでの新球茎の細胞数増加は主として茎頂分裂組織の活動によるものと推測された。ところが2週間目以降になると新球茎は組織の分化が明かとなって皮層部細胞の内部にでんぷん粒が蓄積され始めた。そして、この時期以降の皮層部の組織標本を詳細に検鏡するとそれらの中に染色体を持つ分裂中の細胞が見られるようになった。このことから、この時期以降の皮層部の細胞数の増加は主としてこれらのでんぷん粒を蓄積した細胞の分裂によって行われるものと推測された<sup>12)</sup>。これらの分裂細胞は皮層部組織の中に独立して散在しており、特別の組織は作らなかった (Fig. 5)。

単子葉類の中で茎の二次肥大生長を行うものは分裂組織の位置から、シュロ科のように維管束内に形成層を持つもの、リュウゼツラン属のように維管束外に形成層を持つもの、トックリヤシ属のように特別の分裂組織が無く、永久組織となった細胞が散在的に分裂活動を行うものに分けられている<sup>13)</sup>。

この分類に従えばグラジオラス球茎の肥大型はトックリヤシ属などと同じ散在肥大生長型とするのが適当と考えられた。

## 摘 要

花き球根の形成と肥大過程を明らかにするため、植物組織学的手法を用い研究を行った。結果を要約すると次の通りである。

1. テッポウユリには普通葉、りん片葉、基部肥厚葉の三つの異なったタイプの葉があり、若い葉原基は普通葉、りん片葉の何れにも発達し得る可能性を持っていた。子球の葉原基は母球の最上位のりん片葉の葉えきに形成されることが多く、その時期は岡山においては11月18日であった。

2. 重さ約1.0 gの休眠中のフリージアの球茎の頂芽中には5枚の葉原基があった。催芽開始から8、9週間後に第2と第4普通葉節の間の茎が顕著に肥大を始め球茎の形成が認められた。球茎の肥大は主として皮層部の肥厚による。

3. キュウコンベゴニアの塊茎は短日条件下で下胚軸が肥大して形成された。短日条件下における塊茎の急速な肥大は主として細胞体積の増大による。

4. シクラメンの塊茎は下胚軸が肥大して形成された。播種から80日を経ると胚軸維管束を環状に取り巻いて二次維管束が内鞘から分化し、130日後には同様の形で三次維管束が分化した。塊茎の肥大は主として中心柱内の木部柔組織の増量による。

5. グラジオラスの球茎が形成されるまでの細胞数増加は主として茎頂分裂組織の活動による。しかし、それ以降の細胞数増加はすでに貯蔵養分を貯えた細胞の分裂活動による。これらの分裂細胞は皮層部組織中に散在していた。

## 謝 辞

この研究を行う端緒を與えられた塚本洋太郎京都大学名誉教授、ならびにご協力ご助力を頂いた小西国義岡山大学教授をはじめ多くの方々に深甚な謝意を表します。

## 文 献

- 1) 塚本洋太郎：花き総論. pp 54-56, 養賢堂, 東京(1971)
- 2) 穂坂八郎：球根類の温度処理と開花との関係. 園芸学会雑誌, **8**, 120-133 (1937)
- 3) 穂坂八郎：球根類の早期冷蔵促成法. 実地園芸, **22**, 41-45 (1937)
- 4) 小倉 謙：植物形態学上の諸問題. 植物および動物, **6**, 833-843 (1938)
- 5) Esau, K.: Plant Anatomy. pp. 397-400, John Wiley and Sons, New York (1965)
- 6) Lin, P. C.: Scale Function in Growth and Flowering of *Lilium longiflorum* Thunb. 'Nellie white'. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **95**, 559-561 (1970)
- 7) 安井公一：テッポウユリにおける普通葉とりん片葉の形成. 岡山大学農学部学術報告, **45**, 21-26 (1975)
- 8) 安井公一・宮田啓一・国定純子・小西国義：フリージアの球根発育に関する組織学的研究. 園芸学会雑誌, **43**, 150-160 (1974)
- 9) Hartsema, A. M.: Bloemaanlegen bloei van freesia hybrida 'Buttercup'navershillende temperature-behandelingen. Landbouwhogeshool Wageningen, **62**(13), 1-26 (1965)
- 10) 渡辺光太郎：大根肥大生長の解剖学的考察. 日本の大根. pp. 79-97, 日本学術振興会, 東京 (1958)
- 11) 安井公一・宮田啓一：シクラメン塊茎の発育に関する組織学的研究. 岡山大学農学部学術報告, **47**, 35-39 (1976)
- 12) 安井公一・宮田啓一・小西国義：グラジオラス球茎の形成・肥大に関する組織学的研究. 園芸学会雑誌, **42**, 371-379 (1974)
- 13) 猪野俊平：植物組織学. pp. 343-345, 内田老鶴圃新社, 東京 (1964)