ダリアの促成および抑制栽培に関する研究 (第3報)

日長が花芽分化および発達に及ぼす影響

小西国義*・稲葉久仁雄

(茨城県園芸試験場)

K. KONISHI and K. INABA: Studies on flowering control of dahlia. III.

Effects of day-length on initiation and development of flower bud

Summary

The process of flower bud formation, and the effects of photoperiod on flower initiation and development in dahlia were investigated. Especially, the difference between the optimum photoperiod for flower initiation and that for flower development was examined. Also, the difference of the lower critical photoperiod between these two stages was examined.

1. Depending on the results of observations, the seven stages in development of flower bud were set up, including the vegetative stage,

(1) Vegetative stage.

(2) Dome forming stage.

(3) Early stage of involucre and bractlet formation.

Less than nine scales are formed in this stage. The inflorescence of dahlia consists of more than one hundred florets and about eight involucre scales. The involucre scale is leaf-like in form, while there is a bractlet of thin membranous form at the each of floret. It is, however, impossible to distinguish the bractlet from the involucre scale at the early stage of flower bud differentiation. Strictly speaking, as the flower head of dahlia has generally about eight involucre scales, this stage is 'involucre formation stage', and floret formation follows.

(4) Late stage of involucre and bractlet formation.

(5) Early stage of floret formation.

(6) Middle stage of floret formation (petal formation stage).

(7) Late stage of floret formation (petal elongation stage).

2. The flower primordia initiated under any photoperiods ranging from 8 to 16 hours, while they were retarded under longer photoperiods. The lateral shoots grown under 10 hours or shorter day length had already started to initiate flower buds on the fifth day after cutting back. These facts seem to indicate that dahlia is a non-obligate short-day plant in regard to flower initiation.

3. The optimum day-length for flower initiation was 10 hours or less. As the flower bud proceeded to further stages, both the optimum and the critical photoperiod for flower development became longer, and at last they reached 13 and 12 hours respectively.

4. When the plants were grown under the favourable photoperiod for 40 days after the decapitation, and then were transferred to the photoperiods shorter than 12 hours, many of their flower buds did not develop normally and remained blind. The flower bud of dahlia seems to become blind, when the photoperiod is changed, within 15 days after budding, to unfavorable day-length shorter than the lower critical one.

I. 緒言

第1報で、ダリアは相対的短日植物であり、その最適日長は13~14時間であること、および12時間以下の日長では、発蕾してもブラインドになるものが多く、開花率がひじょうに低くなることを報告した。これらのことは、ダリアが短日植物でありながら比較的長い最低限界日長をもっており、しかもそれが花芽の分化と花芽の

発達とは異なることを示している。すなわち、花芽の発達における最低限界日長は、花芽分化におけるそれよりも長くなるものと思われる。

ここに報告する実験では、花芽分化および花芽の発達の、それぞれにおける最適日長および最低限界日長をしらべた。また、花芽がどの程度まで発達しておれば、最低限界以下の日長に移されても正常に開花するかを検討した。さらに、これらの実験にさきだち、その基礎資料を得る目的で、花芽の形成過程を観察した。

なお、第1報では、ある特定時間以下の日長で地上部

茨城県園芸試験場業績

* 現香川大学農学部

1965年7月28日受理

生長が抑制され、開花率が急激に低下した場合に、この日長を「短日限界日長」と呼んだ。しかしこの用語はわかりにくいので、「最低限界日長」と改めたい。

この研究を行なうにあたって終始御助力を受け、本稿の御校閲をしていただいた京都大学教授塚本洋太郎先生に心から感謝の意を表する。また、香川大学教授狩野邦雄先生には、この成績をまとめるに当って貴重な助言をいただいた。あわせて深謝する。

II. 材料および方法

品種はどの実験でも「あかね」を用いたが、花芽形成過程は「二人静」についても観察した。

第1 2報と同じように、材料としては、露地に生育中の株を地上10cmぐらゐまで切りもどし、伸長してきた側枝をさし芽して育てた苗を用いた。実験は温室内で行ない、栽培中の気温は昼間22~25°C、夜間最低8°C以上を目標に管理した。

1. 花芽の形成過程

花芽は解剖顕微鏡下で、剥皮法によって観察した。観察材料としては、露地に生育している株の側枝と、14時間日長で抑制裁培中の株を切りもどして、3~5日ごとに採取した側枝とを用いた。

2. 日長と花芽分化

1964年9月15日にさし芽した苗を、10月7日に35×60×12cmの箱にそれぞれ10株ずつ植えた。その後14時間日長のもとにおき、10月20日に下部1節を残して摘心した。さらに11月15日に、伸びた側枝を最下節まで切りもどし、同時に8, 10, 11, 12, 13, 16時間の日長処理を開始した。午前7時より午後4時30分までは自然光にあて、その後は黒ビニルで被覆し白熱灯で補光してこれらの日長とした。8時間日長区だけは、午前8時30分から午後4時30分まで自然光のみを与えた。

3. 日長と花芽の発達

8月15日にさし芽して得た苗を、9月5日に上記の箱に10株ずつ植え、15日に最下節で摘心した。摘心後13時間日長におき、15日後に花芽が分化し始めていることを確認して11, 12, 13, 14および16時間日長に移した。実験の初期には、午前7時より午後5時まで自然光を与えたが、後期には自然日長が短くなったために、午後4時30分までとし、その後は処理日長にしたがつて白熱灯で補光した。1区株数は20株とし、2茎仕立てで40茎を供試した。

4. 長日処理打ち切り時期

14時間日長で抑制裁培中の株を、1964年12月2日に切りもどし、20, 30, 35, 40日後に自然日長に移して、長日処理打ち切り時期とブラインド発生との関係をしらべ

た。なお、当時期の日長は1年のうちでもつとも短かく、ダリアにおける最低限界以下の日長であった。

これらの実験でも、切り花の調査や実験終了時の生育状態の調査は、従来の実験と同じように、2番花を得ることを想定して、下部1節を残して切りとつて行なつた。

III. 結果

1. 花芽の形成過程

早いものは摘心後5日目、すでに花芽分化を始めていたが、その過程を図示すると第1図のとおりであった。

ここでは、生長点膨大期から、もつとも進んだ小花の花弁が伸長し始めるまでを花芽分化期とし、形態的特徴にしたがい、未分化状態をも含めてつぎの7つの段階に区別した。

第1段階 未分化：生長点は葉の原基の間にあつて低く、扁平である。

第2段階 生長点膨大期：生長点は半球状に膨大し、盛り上ってくる。

第3段階 総包および小包形成前期

第4段階 総包および小包形成後期

半球状に膨大した生長点の基部周縁部に小突起が現われ、総包の原基が形成される。この総包を構成する鱗片

Fig. 1. Stages of flower bud differentiation in dahlia.

が約8枚形成されると、それらの最外部のものが花芽の頂部で互いに接するようになる。この時期までを総包および小包形成前期（第3段階）とし、以後を第4段階、総包および小包形成後期として区別した。

ダリアの花は集合花であつて、ふつう100以上の小花からなっている。それらの小花にはそれぞれ1枚ずつの小包があり、集合花全体の外側に総包が着いている。総包を構成する鱗片の形成期と、小花の小包の形成期とは区別すべきであろうと思われるが、分化初期の段階では両者の判別はまつたできない。ここでは両者を合わせて、総包および小包形成期とし、段階区分を行なつた。

第5段階 小花形成前期：小包形成はずつとのちまで続くのであるが、総包の鱗片も含めて約20枚形成されると、10枚目ぐらいの小包の内側に円い小突起が現われる。この時期を小花形成前期とした。

この時期になると、葉の間に花蕾がみえるようになる。すなわち、ふつう発蕾期としているのはこの第5段階である。

この時期にはまた、総包の鱗片と小包とが識別できるようになる。小花の原基であるまるい小突起をもたないものが総包鱗片ということになるが、形態的にもいづれか異なっている。総包鱗片は1枚1枚が厚くてたがいに離れやすいが、小包は薄くて密着しており、なかなか離れない。

総包を構成する鱗片の数は、日長などの生育条件によつてもいづれか変わるが、ふつう約8枚である。したがつて、第3段階までに形成されたのが総包鱗片ということになる。それ以後に形成されるのは小花の小包である。厳密には第3段階は総包形成期であり、第4段階は小包形成期である。しかも、この段階から小花形成期に入るわけである。しかし、さきに説明したような事情で、ここでは観察時の形態的特徴にしたがつて段階を区分し、それによつて名称をつけた。

第6段階 小花形成中期：総包鱗片と小包が40～50形成された頃に、最外部のまるい小突起は頂部が凹んできて、花卉形成が始まる。すなわち花卉形成期である。この段階では花蕾の頂部はなめらかで、小包はまだ形成されていない。

第7段階 小花形成後期：最外部の小花の花弁が伸長してくる時期、すなわち花卉伸長期である。この段階のごく初期には、花蕾の頂部はまだなめらかであるが、やがて全体に突起が現われて小包形成は終る。

こののちも小花は発達していくわけであるが、集合花としての花芽は、もつとも進んだ小花の花弁伸長期、すなわち花蕾全体に小包の原基が形成されてしまつた時を

もつて、分化完成ということにした。

なお、それぞれの小花が、舌状花になるか管状花になるかが判別できるのは、第7段階以後である。舌状花になるものは頂部の凹みが深くなり、その一部、小包の側が伸びて反対側が縦に裂ける。管状花は頂部の凹みがやがて5つの裂け目となり、突起全体が長く伸びてくる。このときになつてはじめて、両者の判別ができるようになる。

2. 日長と花芽分化

摘心後5, 10, 20 および30日目に、各日長区からそれぞれ12個体ずつ採取し、花芽分化状態を観察した。その結果は第2図に示したとおりであつた。

Fig. 2. Effect of day-length on flower initiation and development of dahlia.

摘心して5日後には、10時間以下の日長ではすべてが生長点膨大期にあつたが、11時間では半数が、12時間以上ではほとんどすべてが未分化状態であつた。10日後には、12時間以下の日長では総包および小包形成前期であつたが、13時間日長ではこれらより1段階おくれで生長点膨大期であり、16時間日長区では花芽の始発を認めなかつた。

20日後には12時間日長区がもつとも進み、それ以上およびそれ以下の日長では、分化がおくれている。30日後には、12時間日長区とそれ以外の日長区との分化程度の差はさらに大きくなつた。とくに8時間日長では、30日後の分化段階は20日後のそれとほとんど変わらなか

つた。このことは、短い日長では分化開始は早い、その後の花芽形成は緩まになり、8時間日長では総包形成の段階で停止してしまうことを示している。

16時間日長では分化開始がおそく、第3段階に達するの、12時間日長区に比べて約20日間の差がみられた。

平均節数は12時間以下の日長では4.2~4.5節程度で、あまり差はみられなかつたが、13時間日長では5.0節、16時間日長区は7.2節であつた。

3. 日長と花芽の発達

摘心後13時間日長で15日間育て、花芽分化し始めた株を種々の日長に移し、その後の花芽の発達、開花の状態をしらべた。

処理開始時の花芽の段階は、もつとも進んだもので第4段階であり、おくれたものは未分化の状態であつた。その平均段階は2.9であつた。

処理を開始して10日後の状態を各段階に属していた花芽数で示すと第1表のとおりであつた。

Table 1. Comparison of flower bud development in the plants grown under the day-length of 13 hours for 15 days after pinching, and then shifted to various day-lengths. Dissections were made on the 10th day after shifting. The figures show the number of plants dissected.

Stage of flower bud Day-length	Stage of flower bud							Av. stage of flower bud
	1	2	3	4	5	6	7	
11 hrs			4	4				3.5
12			1	4	3			4.3
13			1	4	2	1		4.4
14	1	1		4	2			3.6
16	2			3	3			3.6

分化がもつともよく進んでいたのは13時間および12時間日長区であり、11時間日長区がもつともおくられていた。14時間以上の日長では、多くは13時間日長区と同じように分化が進行していたが、一部には未分化の状態や生長点膨大期にあるなど、分化のおくれたものがあつた。

第3図は各処理区の開花状態を示したものである。13時間日長区がもつとも早く、よくそろつて開花した。14時間と16時間日長区とは、摘心後70日まではほとんど同じように開花したが、その後はむしろ16時間日長区の方がよかつた。14時間日長では極端におくらて開花するものがみられた。

12時間以下の日長では、開花率はきわめて低かつた。

Fig. 3. Effect of day-length given after the start of flower bud differentiation on flowering of dahlia.

12時間区では31.3%、11時間区では3.1%が開花しただけで、他はすべてブラインドになつてしまった。

摘心後80日で実験を終了した。11時間または12時間日長区でブラインドになつていたものは、当日に花芽の状態を観察した。その結果は第2表に示したとおりであつた。この表には各段階に属していた花芽数を示してあるが、花弁伸長期以上に発達していたものも第7段階として扱つた。

花芽分化開始後11時間日長におかれたものは、大部分が開花しなかつたが、その半数は小花形成期に至らない段階で分化を停止していた。12時間日長では、11時間区よりは進んでいたが、なお分化を完了していないも

Table 2. Comparison of flower bud developments in the plants grown under the day-length of 13 hours for 15 days after pinching, and then shifted to 11 or 12 hour day-length. The blind flowers were dissected on the 65th day after shifting. The figures show the number of plants dissected.

Stage of flower bud Day-length	Stage of flower bud							Av. stage of flower bud
	1	2	3	4	5	6	7	
11 hrs		1	1	13	7	1	7	4.9
12				2	6	5	9	6.0

Table 3. Effects of day-length after flower bud initiation upon length and weight of the dahlia shoot. Records were taken at the end of experiment.

Day-length	Stem length	Shoot weight
11 hrs	21.9cm	13.3 g
12	38.9	20.6
13	86.5	66.6
14	85.2	64.0
16	81.3	68.4

のが半数以上であつた。いずれの日長区でも、花芽分化を完了し、花卉が相当に伸長してのちに枯死した花蕾がみられた。

実験終了時の茎長、茎葉重は第3表のとおりであつた。13 時間以上の日長に移した場合は、処理区間の差はほとんどみられなかつたが、12 時間以下の日長では茎長、茎葉重ともに著しく小さかつた。

4. 長日処理打ち切り時期

摘心後生長、開花に好適な日長で育て、いろいろな時期に最低限界以下の日長に移して、それが生長、開花に及ぼす影響をしらべた。第4図は長日処理打ち切り時期と茎の伸長との関係を示したものである。

長日から短日に移された場合、5~10 日後には伸長曲線がゆるやかになり、その後はほとんど伸長しなかつた。移動時の茎長と実験終了時のそれとの差は、摘心後30 日目に短日に移した区 (L-30) の 8.1cm が最低で、最高は L-35 区の 9.9cm であつた。すなわち、長日処理打ち切り以後の茎の伸長は、打ち切り時期にはほとんど関係しなかつたといえよう。

第5図には、長日処理打ち切り時期が発蕾および開花に及ぼす影響を示した。

摘心後 20 日目に短日に移された区は発蕾率が低く、40.0% に止まつた。30 日以後に短日とした区では、ほとんど同じように発蕾した。なお、摘心後 20 日目の花芽分化段階は 3.2 であり、大部分が小包形成以前であつた。30 日目には 4.5 段階で、70% までが小花形成期に達していた。

摘心後 35 日以内に短日に移された区では、開花はまったくみられず、いずれもブラインドになつてしまつた。40 日後に短日へ移した区も開花率は低く、わずかに 34.8% の低率に止まつた。

Fig. 4. Effect of the short photoperiod given after the long-day treatments on shoot elongation of dahlia. The plants were grown under the day-length of 14 hours for 20, 30, 35 or 40 days (L-20, L-30, L-35, L-40 respectively) after cutting back, and then shifted to the natural day-length in winter. The control plants were grown under 14 hour day-length throughout the experiment.

Fig. 4. Effects of the short photoperiod given after the long-day treatments on budding and flowering of dahlia. The plants were grown under the day-length of 14 hours for 20, 30, 35 or 40 days (L-20, L-30, L-35, L-40 respectively) after cutting back, and then shifted to the natural day-length in winter. The control plants were grown under 14 hour day-length throughout the experiment.

IV. 考 察

ダリアの花芽形成過程を形態的特徴にしたがつて7段階に区分した。その段階の決定にあたっては、岡田⁽⁶⁾のキクにおける観察結果が参考になった。しかしながら、ダリアではそれぞれの小花がよく発達した小包をもっている点でキクとは異なっており、キクでの観察結果をそのまま応用することはできなかつた。とくに分化初期の段階では、総包を構成する鱗片の原基と小包の原基との判別がむづかしく、したがって総包鱗片の形成期と小包形成期との区別ができなかつた。ここでは、総包鱗片と小花の小包との形成を総合して、総包および小包形成期とし、それを前期、後期の2つに分けた。しかし、さきにも説明したように、総包および小包形成後期以後に形成されるのは、だいたいにおいて小花の小包である。したがって、総包および小包形成前期としたのは、厳密には総包形成期であり、総包および小包形成後期は小包形成期とされるべきであろう。

ダリアの花芽分化は、この実験に使用した日長の範囲内では、短日ほど早く始まった。10時間以下の日長では、摘心後5日目にはすでに生長点膨大期になっていた。16時間日長ではひじょうにおくられて分化し始め、総包および小包形成前期に達するまでに、摘心後およそ30日を要しており、12時間以下の日長区とでは約20日間の差がみられた。また、節数も他の日長区に比べてとくに多かつた。これらの事実は、ダリアが花芽分化に関して相対的短日植物であることを示すものと考えられる。

一方、花芽分化が始まったものを種々の日長に移して開花状態をみた結果では、13時間日長区がもつとも早く、よくそろつて開花した。それ以下の日長では開花率が低く、それ以上ではおくられて開花する傾向がみられた。すなわち、分化開始後の花芽の発達にも、相対的短日植物としての性質を示したわけである。

花芽分化開始後に14時間または16時間日長に移した区は、13時間日長におかれた区に比べて、いずれも約5日おくられて開花した。ところで、花芽分化期についてみると、16時間日長では13時間日長区に比べて約10日おくれていた。したがって、分化開始後のこの日長の影響は、分化開始に対する影響よりむしろ小さかつたといえよう。すなわち、ダリアの開花が長日でおくれるのは、花芽分化がおくれるからであつて、分化後の長日の影響は少ないようである。

これと同じような現象を、われわれは夏ギクについてもみている⁽⁸⁾。夏ギク「金力」は24時間日長でも開花するが、短日下のものに比べると著しくおくれる。すな

わち相対的短日植物と考えられる。ところが、24時間日長で開花が遅延する原因の大部分は、花芽分化の遅延によることがわかつた。

花芽分化開始後に12時間日長へ移した場合には、ブラインドになるものが多く、11時間日長へ移すとほとんど開花しなかつた。ダリアは相対的短日植物でありながら、その最適日長にごく近い12時間前後に最低限界日長をもつことは、すでに明らかにしたところである⁽²⁾。その原因は花芽分化にあるのではなく、最低限界以下の日長で花芽の発達が阻害されるからであることは、これによつて明らかであろう。

以上のように、花芽形成の途中でダリアの日長感受性は変化したが、これと同様の事実は他の多くの作物でみられている^(1,4)。志佐ら⁽⁷⁾は、催花の好条件が必ずしも催花後の発育によい条件とはいえないことを認め、それぞれの生育期に最適条件があると説明している。ところで、ダリアにおけるこの日長感受性の転換は、花芽形成のどの段階でおこつたかを検討してみよう。

ダリアの花芽分化開始は、10時間以下の日長でもつとも早かつたが、それは生長点膨大期までであつた。総包および小包形成前期にもつとも早く達したのは、11時間日長区であつた。小花形成期には、12時間日長区がもつとも早く到達した。その後花芽分化の完成までは12時間日長が最適であつたが、開花についてみると13時間日長が最適であつた。すなわち、最適日長は、花芽の形成過程が進むにしたがつて長日の方へ変わつていき、結局は13時間日長に落ち着くのであつて、ある段階で急激に転換するわけではない。

この実験の範囲内では、8時間日長下でも花芽分化を始めたから、分化の最低限界日長はそれ以下であろうということはわかるが明らかでない。しかし、8時間日長では総包および小包形成後期に達するまでの段階で、花芽形成は停止してしまつた。10時間日長では小花形成以前の段階で停止した。分化開始後に11時間日長へ移した場合には、ごく一部が開花した。開花しなかつたものについて花芽の状態を調査したところ、その大多数は小花形成前期あるいはそれ以前の段階で停止していた。12時間日長へ移した場合の開花率はこれより高く、ブラインドになつた花蕾も11時間日長でより進んだ段階で発達を停止していた。これらの事実は、最適日長の場合と同様に、最低限界日長も、花芽の形成が進むにしたがつて長日の方へ転換し、結局は12時間になることを示している。

ブラインドになつた花蕾には、花卉が相当に伸長して枯死したものがあつた。花蕾がどの程度まで発達すれ

ば、最低限界以下の短日でも正常に開花するかは、正確に知ることができなかつた。長日処理打ち切り時期の実験では、摘心後 40 日たつたものも、短日に移されると大部分がブラインドになつた。この区の開花率は約 35% であつたが、その程度のものが発蕾するためには、摘心後およそ 25 日を要している。したがつて、発蕾して 15 日以上のに短日へ移された株は開花したと推測できよう。つまり、発蕾後 15 日以内に最低限界以下の日長におかれると、ブラインドになるものと思われる。ただし、そのときの花蕾の発達程度は明らかでない。

抑制栽培で、生育途中で電照を中止するとすれば、もつともおくれた株が発蕾して 15 日以上たつてからでなければ危険を伴うことになる。この時期には、早いものはすでに開花し始めている。開花が始まるまでは電照を続けるのがよい。さらに 2 番花を得ようとすれば、短期間の電照の中断も、切り花品質に悪影響を及ぼすから注意しなければならない。このことについては、次報でふれる予定である。

V. 要 約

ダリアの花芽形成過程を観察し、さらに、花芽の分化とその発達とのそれぞれに対する最適日長、最低限界日長をしらべた。

1. 花芽形成過程は、未分化も含めて、つぎの 7 段階に区分することができた。

- (1) 未分化
- (2) 生長点膨大期
- (3) 総包および小包形成前期（総包形成期）
- (4) 総包および小包形成後期（小包形成期）
- (5) 小花形成前期
- (6) 小花形成中期（花弁形成期）
- (7) 小花形成後期（花弁伸長期）

2. 花芽分化は 16 時間日長でもみられたが、短日はと早く分化し、10 時間以下の日長では、摘心後 5 日ですでに分化し始めている。したがつて、ダリアは花芽分化に関して相対的短日植物と考えられる。

3. 花芽分化後も相対的短日植物としての日長反応を示したが、長日の抑制的効果は分化前よりも低かつた。

4. 最適日長は、分化始めまでは 12 時間以下であつたが、花芽形成の段階が進むにしたがつて長日の方へ変わつていき、結局は 13 時間日長になつた。

5. 最低限界日長も、分化が進むにしたがつて長くなり、分化開始での 8 時間以下から、最終的には 12 時間となつた。

6. 好適日長に摘心後 40 日間おかれたものも、最低限界以下の日長に移されると、大部分が開花しなかつた。発蕾後 15 日以内に限界以下の短日に移されると、ブラインドになるのである。

引 用 文 献

1. 江口康雄. 1939. 植物の花芽分化前と分化後における日照時間に対する反応の研究. 千葉高等園芸学校学術報告. 4: 1~112.
2. 小西国義・稲葉久仁雄. 1964. ダリアの促成および抑制栽培に関する研究(第1報). 園学雑. 33(2): 79~88.
3. ———・—————. 日長が夏ギクの開花に及ぼす影響 (未発表).
4. LANGHANS, R. W. and R. O. MOLLER. 1960. Influence of daylength, temperature and number of short days on the flowering of poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 75: 753~760.
5. 岡田正順. 1963. キクの花芽分化および開花に関する研究. 東京教育大学農学部紀要. 9: 65~202.
7. 志佐 誠・加藤幸雄. 1962. 植物生殖生理学. p. 83. 誠文堂新光社.