キクの開花調節に関する研究

調節物質の作用を中心として(第2報)

長日葉で形成される抑制物質の作用

田 中 豊 秀
(徳島県立徳島農業高等学校専攻科)

Studies on the regulation of Chrysanthemum flowering with special reference to plant regulators. II. Inhibitor in non-induced leaves

T. TANAKA

Advanced Course, Tokushima Agricultural High School, Tokushima

Summary

The previous experiments with Chrysanthemum (var. Ginpa), a short-day plant, showed that LD leaves exert an inhibition on the action of floral stimulus produced in SD leaves. The present experiment suggests that LD leaves would produce some floral inhibitors, acropetally transmissible like floral stimulus.

The plants of Ginpa chrysanthemum with some 22 leaves fully expanded were subjected to localized SD treatments.

1. Seven or three upper leaves were exposed to SD, while the remaining leaves to LD. When seven leaves were given SD, initial stem elongation and the rate of leaf differentiation were slightly less, while the number of days to bud appearance was almost the same, as compared with the results when the entire plant was given SD. When three leaves were given SD, lower LD leaves exerted inhibition on stem elongation and less pronounced inhibition on the rate of leaf differentiation, the plants thus showing growth of rosette-type. No flower bud was observed during the 82 days of experiment, while some of the plants without lower LD leaves produced the flower buds.

These results seem to support the idea that floral inhibition of lower LD leaves results from the effects

of some transmissible inhibitor produced in LD leaves.

2. Three or 7 upper leaves were exposed to LD and all of the others to SD. When three leaves were given LD initial stem elongation and the rate of leaf differentiation were slightly less, but afterwards more, as compared with the results when the entire plant was given SD. Flower bud initiation was delayed. When seven leaves were given LD, stem elongation was much reduced, while the rate of leaf differentiation was slightly lower only in the initial stage of treatments. The upper LD leaves grew larger than those of the former and plants showed a rosette-type growth. No flower bud was observed during the experimental period.

Floral inhibition by upper LD leaves seems to be caused by an inhibitor produced in the LD leaves through its effect on the action of floral stimulus at the apex, since the promotion or inhibition of growth is unlikely to be due to mere dilution effects of LD leaves on floral stimulus.

3. It is suggested that the ratio-floral stimulus/inhibitor at the apex may play a significant role in the process leading to flower bud formation and in plant growth.

I. 緒 言

前報⁽¹⁾では秋ギクに部位的短日処理をおこない、発らいが短日葉で生成される花成刺激によつておこること、および頂部と短日葉との間の長日葉が発らいに抑制することを示した。そしてこの長日葉の発らいに対する抑制作用は、長日葉で生成されるある種の物質が頂部へ転流され、そこで花成刺激の作用を抑制する結果をあらわした

ものであると考察した。

長日葉の発らい抑制について LANG (1952)⁽⁷⁾, ZEE VAART (1962)⁽¹⁶⁾ は長日葉が花成刺激の転流を阻害し、花成刺激の量を減少させることによるとした。VAN DER VEEN ら (1962)⁽¹⁴⁾ は長日葉が花成刺激の転流を阻害する抑制物質を生ずるために、頂部の花芽形成が抑制されると考えた。長日葉が頂部と短日葉の間にある時のみ、

1967 年 10 月 6 日受理

この種の抑制が認められることから、抑制物質は向基的に転流する物質であろうと述べている。

しかし秋ギクでは前報⁽¹¹⁾の実験のように、長日葉の位置が短日葉の下位であつても、長日葉が上位にある場合と似た抑制作用が認められた。すなわち頂部とその直下の2枚の展開葉を短日とし、それらより下位の葉を長日 (SD 2/LD) とすると、その逆の処理 (LD 2/SD) を受けた場合と同様に、茎の伸長と葉の分化数が株全体を短日とした対照区よりおとつた。この結果は上記の LANG や ZEEVAART のいう長日葉の単なる転流阻害説では説明が困難である。下位の長日葉から生成されるある種の抑制物質が頂部に転流されて、生長点の働きに作用をおよぼしたと考えられる。

短日植物の長日葉が花芽形成を抑制する物質を生ずるとする報告は多い^(1,5,9,10,15)。それらのうちの二、三は抑制物質の向頂的な転流性を明らかにした。すなわち、BHARGAVA (1963)⁽¹⁾はサルビアを用い、長日を1回与えてのち摘葉しても発らいを抑制したことから、抑制物質の頂部への転流が生成後ただちにおこなわれるとした。また EVANS (1962)⁽⁵⁾は *Rottboellia* を用い、長日葉で生成される抑制物質が頂部に転流されることを示し、頂部の花芽形成がこの物質と花成刺激との両者によつて調節されるとした。

本報は、短日葉と長日葉との枚数、位置関係について前報と異なる部位的短日処理を与えた実験に基づき、秋ギクにおいても、栄養生長から生殖生長への移行が、頂

部における花成刺激と抑制物質との量的割合によつて、行なわれることを示した。

本実験の遂行と原稿の作成に終始御懇篤な御指導を賜わつた京都大学教授塚本洋太郎先生に慎んで感謝の意を表する。

II. 材料および方法

供試品種には銀波を用いた。挿芽後約3週間の、十分発根した苗を1966年6月23日に15cm鉢に、2本ずつ定植し、補助電照により16時間日長を与え、ビニール屋根の下で栽培した。補助電照の光源には白熱電球を使用し、約200 Lux に保つた。7月28日から部位的短日処理をはじめた。茎長約20cm、展開葉約22枚の林料を選んだ。

短日処理の部位により2つのグループに分けた。1つのグループでは上位の7または3枚の展開葉を短日とし、それより下位全葉を長日とした (SD 7/LD 区, SD 3/LD 区。第1図)。対照区は植物全体を短日とした。比較のために短日葉7または3枚だけで、長日葉のない区を設けた (SD 7/O 区, SD 3/O 区)。これらの各区の短日葉はシルバー・ポリトウで作つた袋によつて、日長が約10時間になるようにした。

他のグループは逆に上位の3または7枚の展開葉を長日とし、それより下位全葉を短日とした (LD 3/SD 区, LD 7/SD 区)。短日葉の部分は四角に切つたシルバー・ポリトウでゆるく、しかし光が入らないように覆つた。

両グループとも頂部の日長条件は上位の展開葉のそれ

Fig. 1. Localized SD treatments in chrysanthemum var. Ginpa, a short-day plant, by covering various parts with light-tight polyethylene film. Plants were grown under LD and experimental treatments were begun on July 28, 1966 when plants reached about 20 cm in height and had some 22 fully expanded leaves. As the plants grew taller and expanded new leaves, leaves exposed to SD were subsequently shifted upward, without defoliation of the lowest except the treatments of SD 7/O, and SD 3/O.

Leaves in black and in outline show those exposed to SD (10-hr day) and LD (16-hr day), respectively. The figures indicate the number of SD or LD leaves. Sixteen plants per treatment were used, except SD control where 8 plants were used.

と同じにした。個体数は対照区が8個体，処理区はいずれも16個体とした。約2日に1枚の割合で半展開葉が展開葉に発育するので，そのつど処理葉位を1段だけ繰り上げることによつて，常に上位3枚または7枚の展開葉が所定の日長条件のもとに保たれるようにした。実験は夏から秋にかけての82日間にわたり行なわれ，実験の進行に伴い温度が低下した。前半の平均気温は35～30℃後半は30～22℃であつた。

処理の影響は実験開始日からの茎の伸長量，葉の分化数，発らいまでの日数で表わした。発らい日は，つぼみが肉眼で認められた日とした。

III. 結 果

1. 下位の長日葉の影響

茎の伸長量を第2図に示した。SD 7/LD 区の15日後（発らい前5～6日）までの伸長量は対照区に比べるとわずかに小さかった。SD 3/LD 区の伸長量はさらに小さく，実験の経過とともに対照区との差は著しくなつた。葉の分化数についても茎の伸長とはほぼ同じ傾向が認められた（第3図）。

発らいまでの日数は第4図に示した。対照区の発らいまでの日数は20.7日，SD 7/LD 区は20.2日で差はなく，その間の葉の分化数も同じであつた。このことは上位の7枚の展開葉が短日処理されるならば，下位の葉が長日条件におかれても，発らいはその抑制作用を受けないことを示している。比較のために設けたSD 7/O 区の発らいまでの日数は21.7日で，対照区とほぼ同時期で前報の結果と同じであつた。これらの結果から，頂部の花芽分化と発達，下位の長日葉の影響を受けることな

Fig. 2. Effects of lower LD leaves (situated at the nodes lower than the 8th from the top) on the stem elongation. The figures show days after start of treatments.

Fig. 3. Effects of lower LD leaves (situated at the nodes lower than the 8th or 4th from the top) on the number of leaves.

Fig. 4. Effects of lower or upper LD leaves on days to appearance of macroscopically visible buds.

* No bud appearance was observed during the 82 days of experiment.

** Buds were formed on 7 of the 16 plants.

く，進行するには，上位の7枚の展開葉が短日処理を受けることが必要であると考えられる。

SD 3/LD 区は第4図に示したように82日後においても発らいしなかつた。一方SD 3/O 区は7個体が62.7日後に発らいした。SD 3/LD 区の発らいが阻止されたのは，下位の長日葉の抑制作用によるものと考えられる。この区の茎の伸長と葉の分化数はともに対照区に比べて小さかつたが，とくに茎の伸長の抑制が著しかつたので，実験開始から約40日後にはすでに程度の軽いロゼットを示し，その後実験の経過とともにその程度が著しくなつた。82日以後もさらに約1カ月間，実験開始後110日まで処理を続けたところ，16個体中ロゼット・タイプが破れて，節間のよく伸長した5個体につぼみを認めた。これは，実験の経過につれて気温が下がり，長日

葉の抑制作用が減少したことによるものと考えられる (LANG, 1965)⁽⁸⁾。

SD 3/LD 区において見られた著しい抑制は、短日葉が未成熟な展開葉 3 枚にすぎず、花成刺激の生成量が少なかつたことと、下位の長日葉に若い葉が含まれていたために抑制作用が著しかつたことの 2 つが原因であろう。このことは長日葉の抑制作用が古い葉よりも若い葉において大きいこと (前報)⁽¹¹⁾ から容易に推察される。また下位の長日葉が頂部の発らいを抑制し、生長にも明らかな抑制作用をおよぼしたことは、EVANS (1962)⁽⁹⁾ も指摘したように、長日葉で生成される抑制物質が向頂的に転流する物質であることを示すものと考えられる。

2. 上位の長日葉の影響

第 5 図に茎の伸長量を示した。LD 3/SD 区の初期の 15 日間は対照区に比べて小さかつたが、34 日後では逆に大きかつた。第 6 図から明らかなように、同様の傾向が葉の分化数においても認められた。LD 7/SD 区の茎の伸長量と葉の分化数は、LD 3/SD 区に比べて明らかに小さく、長日葉の増加が生長抑制を大きくしたと考えられる。一方対照区と比較した場合、茎の伸長が抑制されたのに対し、葉の分化数は 34 日後においてはむしろ多かつた。その結果、SD 3/LD 区の場合と同様に、程度の軽いロゼット状の生育を示した。ただし SD 3/LD 区では上位数枚の葉の大きさが対照区に比べてほぼ同じであつ

Fig. 5. Effects of upper LD leaves on the stem elongation.

Fig. 6. Effects of upper LD leaves on the number of leaves.

たのに対し、LD 7/SD 区では葉身が大きかつた。

発らいまでの日数は第 4 図に示した。LD 3/SD 区は発らいまでに対照区の 2 倍弱の 39.0 日を要した。LD 7/SD 区は実験開始から 82 日後までに発らいしなかつた。SD 3/LD 区と同様にさらに約 1 カ月間処理を続けたところ、16 個体中 10 個体につばみを認めた。

これらの結果から、頂部とその近くの展開葉が長日を受けた場合は、株全体が短日を受けた場合に比べて、1) 頂部の発らいは長日葉の枚数にかかわらず抑制される。2) 茎の伸長は処理開始から約 2 週間は長日葉の枚数にかかわらずやや小さいが、それ以後は枚数によつて異なる。すなわち枚数の少ない時は逆に促進される。3) 葉の分化は処理開始から約 2 週間は長日葉の枚数にかかわらず、やや小さいということがいえるようである。

IV. 考 察

1. 花芽形成過程における生長促進

前報において、短日処理開始から発らいまでの初期の生長について、全葉短日区が長日葉を含む部位的短日処理よりすぐれ、全葉長日区が最も小さかつたことから、花成刺激に生長促進作用があり、長日葉の存在によつてそれが抑制されることを指摘した。本実験の処理開始から 15 日間の生長 (茎の伸長量と葉の分化数) の結果もそのことを示していると考えられる。

短日植物が短日処理によつて、茎の伸長が促進されることについては CARR (1955)⁽²⁾ が *Chenopodium amaranticolor* でおこなつた実験で少し触れている。THOMAS (1962)⁽¹³⁾ によれば *Chenopodium* は短日処理により茎の先端部の伸長が促進され、その促進が逆に花芽分化の指標になるという。秋ギクについては、CATHEY ら

(1958)⁽⁴⁾が、短日で伸長が促進されることを示し、それを内生的なジベレリン様物質によるとした。著者ら(1965)⁽¹²⁾も短日処理開始後2～3週目の伸長が著しいことを秋ギクで認めた。

2. 花芽形成過程における抑制物質の関与

SD 7/LD 区の発らいまでの短日数が対照区（全葉短日区）と同じであったことは、頂部の栄養生長から生殖生長への移行が、上位7枚の短日葉で生成される花成刺激によつて決定され、下位の長日葉の抑制作用に影響されないことを示している。下位の長日葉の抑制作用は、SD 3/LD 区の生長が抑制され、発らいが阻止されたことから判断すれば、長日葉が向頂的に転流する抑制物質を生成することによるものと考えられる。SD 7/LD 区においても同様に下位の長日葉から抑制物質が頂部へ転流されたものと考えられる。結局、SD 7/LD 区の発らいについての結果から、頂部の栄養生長から生殖生長への移行を決定づけるためには一定レベル（臨界レベル）以上の花成刺激を必要とし、それだけの花成刺激が集積されれば、下位の長日葉から抑制物質が同時に転流しても、それによつて生殖生長への切り換えには影響がないものと解釈される。

上位の展開葉を長日とした LD 3/SD 区、LD 7/SD 区では、短日葉の数が実験開始日にすでに約20枚あつた。実験の経過に伴い、新葉が展開するので下位の短日葉は増加した。これらの短日葉で、おそらく前記の臨界レベルをはるかに上回る量の花成刺激が生成され、頂部に転流されたと考えられる。しかし実際には LD 3/SD 区の発らいは著しく遅れ、LD 7/SD 区は阻止された。このことは、花芽分化を起すのに必要な臨界レベル以上の花成刺激が頂部に転流されても、同時に上位の長日葉から頂部に転流された抑制物質の作用が強ければ、花成刺激による生殖生長への移行が抑制または阻止される場合のあることを意味している。したがつて、花芽分化を決定する条件として、花成刺激のほかに抑制物質の存在も考慮しなければならないと考えられる。

長日葉の花芽形成におよぼす抑制作用が必ずしも抑制物質という特別の物質に起因しないとする見解がある。LANG (1963)⁽¹⁷⁾は、長日葉から単なる同化産物が頂部に向つて動くに過ぎないとし、ZEEVAART (1963)⁽¹⁷⁾はその同化産物が転流過程の、または頂部の花成刺激を希釈する結果、花芽形成が抑制されると解釈した。発らいに関する限りでは、本報の結果はこの解釈である程度説明が可能であるように思われる。しかし生長の結果の説明には十分でない。たとえば SD 3/LD 区が SD 7/LD 区に比べて、また LD 7/SD 区が LD 3/SD 区に比べて、生

長が著しく抑制され、程度の軽いロゼット状を示した。これは単に、長日葉により花成刺激が希釈され、減少したことが原因であるとするよりは、抑制物質が長日葉で形成され、頂部へ転流されて、花成刺激にきつ抗したためと見なす方が、妥当であると考えられる。

EVANS ら(1960, 1964)^(4,6)は長日植物の *Lolium temulentum* を用いて、長日葉では花成刺激が、短日葉では抑制物質が形成され、ともに芽に転流されることを示した。一方、短日植物の *Rottboellia exaltata* では⁽⁵⁾短日葉で花成刺激が、長日葉で抑制物質が形成され、いずれもやはり芽に転流される性質があることを明らかにした。芽では両物質が作用して、花芽形成が影響を受けるものと考えられる。

3. 頂部における花成刺激と抑制物質

以上の考察に基づいて、本報の部位的短日処理区の結果を解釈するならば、次のようになるであろう。

SD 7/LD 区：花成刺激が花芽形成にとつて臨界レベルをこえて存在すれば、下位の長日葉で形成される抑制物質の影響は、花芽形成と生長のいずれについても小さい。

SD 3/LD 区：花成刺激が臨界レベル以下で下位の長日葉で形成される抑制物質の影響が大きい時は、花芽形成が阻止され、生長も抑制される。

LD 3/SD 区：花成刺激が臨界レベル以上で十分であっても、抑制物質の影響も大きい時は花芽形成が抑制される。しかし生長は初期を除けば一般に促進される。

LD 7/SD 区：花成刺激が臨界レベル以上で十分であっても、抑制物質の作用が著しく大きければ、花芽形成が阻止される。生長は前区に比べ劣る。

以上の解釈から、秋ギクの花芽形成と生長に花成刺激と抑制物質とが関係しており、それぞれの絶対量とともに両者の量的な割合が重要な役割を果していると考えられる。

V. 摘 要

1. 前報にひき続き、秋ギク（銀波）の長日葉が花芽形成におよぼす抑制を調べる目的で、長日葉の葉位と枚数を異にする部位的短日処理をおこなつた。草たけ約20cm、展開葉数約22枚の苗を使用した。上位の7枚または3枚の展開葉に短日（約10時間日長）または長日（約16時間日長）を与え、それらより下位のすべての葉には逆に長日または短日を与えた。

2. 下位の長日葉の影響。短日葉が7枚の場合は、初期（15日間）の茎の伸長と葉の分化が、全葉短日区に比べて、やや小さかつた。発らいまでの日数については長日葉の影響がなかつた。短日葉が3枚の場合は、長日葉

の抑制作用が著しかった。抑制が葉の分化に対してよりも茎の伸長に対して強かつたために、程度の軽いロゼット状の生長が認められた。処理開始後 82 日に至るまで発らいしなかつた。一方、長日葉を摘除し、短日葉 3 枚だけとしたものは発らいした。

下位の長日葉が生長と花芽形成との両面におよぼす抑制作用は、長日葉で抑制物質が形成され、それが頂部に転流された結果あらわれたと考えられる。

3. 上位の長日葉の影響。長日葉が 3 枚の場合、初期 15 日間の茎の伸長と葉の分化が、全葉短日区に比べて、やや抑制された。しかしそれ以後は逆に促進された。発らいが著しく遅れた。長日葉が 7 枚の場合は、長日葉の抑制作用が茎の伸長に対して強くあらわれた。葉の分化に対しては、初期だけやや抑制した。その結果、程度の軽いロゼット状の生長が認められた。発らいは、処理開始後 82 日に至るまで、認められなかつた。

上位の長日葉の花芽形成におよぼす抑制作用は、長日葉が花成刺激の転流を抑制したためではなく、長日葉で形成される抑制物質が頂部に転流し、そこで花成刺激の作用を抑制した結果、あらわれたと考えられる。

4. 秋ギクの花芽形成と生長が、短日葉で形成される花成刺激と長日葉で形成される抑制物質との、頂部における量的割合によつて強く影響されると結論した。

Literature

1. BHARGAVA, S. C. 1963. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C 66 : 371—376.
2. CARR, D. J. 1955. Physiol. Plant. 8 : 512—526.
3. CATHEY, H. M. and N. W. STUART 1958. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 71 : 547—554.
4. EVANS, L. T. 1960. Australian J. Biol. Sci. 13 : 429—440.
5. ———. 1962. Ibid. 15 : 291—303.
6. ——— and L. F. WARDLAW. 1964. Ibid. 17 : 1—9.
7. LANG, A. 1952. Ann. Rev. Plant Physiol. 3 : 265—306.
8. ———. 1965. Handbuch der Pflanzenphysiologie XV-I : 1380—1536.
9. SCHWABE, W. W. 1956. Ann. Bot. 20 : 1—14.
10. ———. 1959. J. Exptl. Botany 10 : 317—329.
11. TANAKA, T. 1967. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 36 : 77—85.
12. 田中豊秀・塚本洋太郎 1965. Ibid. 34 : 57—62.
13. THOMAS, R. G. 1962. J. Exptl. Botany 13 : 268—283.
14. VAN DER VEEN, R. and G. MEIJER 1962. Light and plant growth, Centrex Publishing Co., Eindhoven, 161 pp.
15. WEISE, A. C. and J. G. SEELEY 1964. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 85 : 574—583.
16. ZEEVAART, J. A. D. 1962. Science 137 : 723—731.
17. ——— and A. LANG 1963 pp. 289—310 in L. T. EVANS (ed.), Environmental control of plant growth, Academic press, New York.