

# 低温処理によるアサガオの花芽形成

木 村 和 義

花芽形成に対して日長の影響が主要因の一つであることが知られて以来、多くの植物の光週性に関する報告が出されている(4, 16, 18, 19, 20)。光週性の観点より大別して植物は3つのグループに分けられる。即ち長日植物、短日植物、中間植物である。しかし外界条件によってこれらの植物の光週性は変化することも知られている(9, 27)。

アサガオは敏感な短日植物で、本実験に使用したアサガオの系統“紫”は長い暗期を一度与えるだけで花芽を形成する。しかし連続光下では栄養生長だけを行ない花芽を分化しない植物である(10, 11, 12)。

著者はさきにアサガオを無菌的に試験管内培養し、低温処理したところ連続光下でも花芽を形成することを観察したので、その実験結果の概要と考察を述べることにする(14, 15, 16)。なお培養基として white の培養基、光源として昼光色蛍光灯を使用し、植物面における照度は約 2000 lux であった。

## 実 験 結 果

### 1. 温度の影響

まず発芽直後、連続光下でいろいろの定温および温度周期処理を行ない花芽の分化におよぼす影響を調べた(第1表, 第2表)。温度一定の場合、蔗糖(5%)を含む培地上で

第 1 表 連続光条件下でのアサガオの花芽形成(一定温度)

温 度	蔗糖濃度 (%)	処理日数	個体数	開花率 (%)	一個体当り花芽数	温 度	蔗糖濃度 (%)	処理日数	個体数	開花率 (%)	一個体当り花芽数
12°	0	10	22	0	0	18°	0	10	22	0	0
		20	19	0	0			20	23	0	0
		30	15	0	0			30	22	0	0
	5	10	23	0	0		5	10	24	0	0
		20	20	0	0			20	23	0	0
		30	16	12.5	0.1			30	20	0	0
15°	0	10	19	0	0	25°	0	30	23	0	0
		20	13	0	0		5	30	23	0	0
		30	15	0	0	15°		10	24	0	0
	5	20	23	78.3	3.8		20	23	78.3	3.8	
		30	20	100	4.0		30	20	100	4.0	

第 2 表 連続光条件下で変温処理を行なった場合の花芽形成  
(処理個体に対する花芽をつけた植物の百分率)

蔗糖を含んだ培地

低温処理温度	一日当りの低温処理時間(残りの時間は 25°C)					
	4	8	12	16	20	24
1°	0	0	36.4	47.1	0	0 %
5°	0	0	42.8	69.6	0	0
10°	0	0	23.8	90.5	100	7.7
15°	0	0	0	0	95.4	100
20°	0	0	0	0	0	0

蔗糖を含まない培地

1°	0	0	0	0	0	0
5°	0	0	0	33.3	0	0
10°	0	0	0	0	11.1	0
15°	0	0	0	0	0	0
20°	0	0	0	0	0	0

は 15°C がもっとも花芽形成を促し 30 日間の処理で 100 % の花芽を形成する。10°C 又は 12°C ではわずかに花芽をつけ、5°C 以下および 18°C 以上では花芽を形成しない。また一日のある時間低温と 25°C とを与える 変温処理を 30 日間行なった場合にも花芽を分化する。この場合 1°~10°C を 1 日に 12 時間以上与えると花芽を形成するが、1~5°C を 20 時間以上与えると花芽をつけない。15°C と 25°C の変温処理では 20 時間以上 15°C を与えることが必要である。20°C と 25°C との変温処理では花芽をつけない。一方蔗糖を含まない培地上では低温でも連続光下ではほとんど花芽形成がおこらず、5°C (16 時間) と 25°C (8 時間) ならびに 10°C (20 時間) と 25°C (4 時間) の温度周期を与えたときわずかに花芽形成がみられるのみである。

この実験において低温処理直後すでに肉眼でも花芽を観察出来ることから花芽は低温処理期間中に形成されたものと考えられる。

2. 培養基中の二三の要因の花芽形成に対する影響

低温処理によるアサガオの花芽形成に好適な培地条件は蔗糖濃度 4~10 %、pH 4.32~5.50、寒天濃度 0.75~1 % であり、蔗糖さえ添加すれば無機塩は必要でない。糖は低温処理期間の前半に与えたときの方が後半に与えたときよりも効果的である。またグルコース、フラクトース、マンノース、マルトース、ラクトース、ラフィノースは蔗糖と同じく花芽形成に効果があり、キシロース、マニトール、ガラクトースは効果がない。

2, 3 の研究者は開花を制御するのに C-N 比が重要な役割を演ずると報告している(2, 18, 32)。同様なことは本実験においても見られる。アサガオの花芽形成は蔗糖の濃度が高くなるにつれて増大し、植物の 50 % が花芽をつけるのに 1 % の蔗糖培地で十分であるが、これに 0.05~0.1 % の KNO<sub>3</sub> を加えると花芽形成は非常に抑制され、2~5 % の

蔗糖を加えなければ50%の植物に花芽がつかない。生長は  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  を加えることによって促進されるが、一方花芽形成は抑制されるのである。更に高濃度(0.1%以上)の  $\text{KNO}_3$  または  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  を加えると生長は非常に悪くなるが花芽形成は抑制されなかった。このことから栄養生長と開花反応とは antagonistic な行動をなす様に思われる。

### 3. 光の強さ、質の影響

前実験で昼光色蛍光灯による2000 luxの光を使用したが、いろいろの強さ、波長の光のもとでも花芽が形成されるかどうかを調べた。そこで暗黒から6000 luxにいたる各種照度のもとで15°C、30日間の処理を行なったが、各照度でほとんど100%の花芽を形成し、全暗黒条件でも同じく花芽を形成する。また各波長の光、日長条件のもとでも同じく花芽をつけることがわかった。すなわち光の条件に関係なく花芽を形成すると云うことになる。

常温ではアサガオが短日処理を受けるとき処理の刺戟が弱いと側芽のみに花芽をつけ、強い刺戟を受けてはじめて頂芽にも花芽をつけるものである。しかし低温処理による花芽分化においては短期間の処理(弱い刺戟)でも必ず頂芽は花芽になる。

これらの実験からアサガオの低温による花芽形成反応は日長処理による反応と異なっており、低温それ自身が、光条件に関係なく花芽形成に関与していると考えられるのである。

### 4. 低温効果に対する高温の影響

バーナリゼーションにおいて低温の効果は処理後の高温によって減退されることが知られているが(6, 26, 31), アサガオの場合25~30日間の十分な低温処理をした後には高温(30°C~35°C)の阻害はあらわれない。しかし不十分な低温処理(10~20日間処理)のときはその後の高温によっていちじるしくその効果は減退される(第3表)。また30日間の低温処理の丁度中頃の時期(11~15日目)の5日間を常温又は高温で中断するとほとんど花芽を形成しない(第4表)。これらのことは低温処理の11~15日目が花成

第3表 低温処理後の高温の影響

低温処理日数	低温(15°C)処理後の温度	個体数	開花率(%)	一個体当たり花芽数
10	20°	24	8.3	0.4
	25°	23	4.3	0.04
	30°	19	0	0
	35°	18	0	0
15	20°	20	40.0	0.7
	25°	23	34.8	0.7
	30°	22	4.5	0.05
	35°	18	0	0
20	20°	21	81.0	2.9
	25°	21	71.4	2.3
	30°	22	54.6	2.5
	35°	18	0	0
25	20°	23	91.3	3.8
	25°	23	91.3	4.1
	30°	24	91.7	3.8
	35°	23	95.6	3.7
30	20°	21	100	5.1
	25°	22	100	4.5
	30°	22	100	4.6
	35°	23	91.3	4.3

第 4 表 低温 (15°C) 処理のいろいろの時期を高温 (20°C, 25°C, 30°C) で 5 日間中断したときの結果

高温による中断の時期	開花率 (%)		
	20°C	25°C	30°C
	87.5	81.0	52.2
	81.0	74.0	34.8
	8.7	4.5	8.3
	54.2	22.7	23.8
	91.0	59.2	62.2
	100	77.8	78.3
	100	94.7	95.3

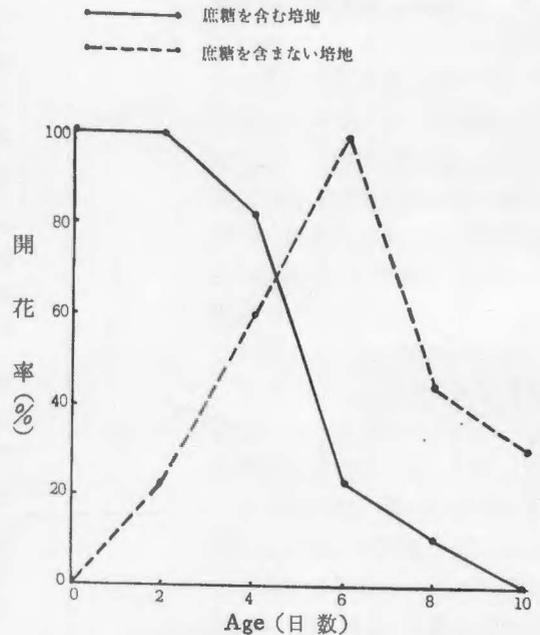
0 5 10 15 20 25 30 35日

15°C 処理 高温による中断

反応の不安定な時期であり、低温処理は中断されずに連続して与えなければ効果的でないことを示している。パーナリゼーションでは十分な処理後でも高温におくとその効果は減退され、また中断された低温処理も有効である。すなわちその効果は積算的である。これらはこの実験の場合と異なる点である。

### 5. 低温処理時の植物の Age の影響

アサガオの低温処理効果に対する Age の影響は培地中の蔗糖の有無により非常に異なった行動を示す (第 1 図)。糖を含む培地では発芽後すぐに低温処理したときは感受性高く、Age が進むにつれて感受性が低くなる。しかし蔗糖を含まぬ培地では発芽直後においては低温に感受性なく花芽を形成しないが 6~8 日目の植物は感受性が高い。この時期にはクロロフィルの増大もみられる。これは低温処理前の光合成産物の影響の如く考えられるが、その期間を暗黒にしても同じ様な行動を示すことから低温に対する感受性はクロロフィルの増大と直接関係がないように思われる。しかし炭水化物、Age、低温は密接な関係があると考えられ



第 1 図 低温処理開始時における植物の Age の影響

るが、今のところ判然としない。これは今後の問題である。

## 6. 胚軸培養

アサガオの種子の子葉を切り取った胚軸だけの培養で花芽が分化するかどうかを調べたが、子葉切除後直ちに低温処理すると期間中ほとんど生育しない。そこで2～5日間25°Cで培養しその後15°Cで50日間の処理を行なうと胚軸のみでも50%前後の植物に花芽を分化する。この場合低温処理前又は直後はほとんど本葉の展開をみない状態である。しかし花芽が観察出来ることから胚軸それ自体低温の効果を感受出来るものと考えられる。

## 7. 生長との関係

前述の実験ではアサガオは15°Cでは連続光でも花芽を分化するが18°C以上では花芽をつけない。その栄養生長(莖長, 生体重, 葉数)をみると15°Cに培養された植物と20°C以上との間にいちじるしい差異がみとめられる。即ち15°Cにおいてはいちじるしく生長が抑制されている。しかし乾物重は15°Cと20°C以上との間にそれほど差異がみとめられない。したがって15°Cでは生体重に対する乾物重の割合が非常に高いことになる。これからみるとアサガオの低温条件下での花芽形成は栄養生長の抑制と関係があるのかもしれない。

## 考 察

アサガオ“紫”は常温では典型的短日植物であり、1回の短日処理により花芽を形成するが、連続光や長日条件では花芽は形成されない。

しかし本研究において蔗糖を含む培地で低温処理すると光条件に関係なく花芽を形成することがわかった。

開花に対する温度の影響に関してパーナリゼーションが良く知られている(1, 9, 19, 21, 23)。パーナリゼーションは主として低温によって引き起される生理的効果を意味し、開花能力を誘起し、または開花を早める作用をもち、その作用は低温処理中には発現せず、“after-effect”としてあらわれる(1)。広義な解釈では低温による開花のいかなる促進も含まれている。したがって低温によるアサガオの花芽形成も一応広義のパーナリゼーションとみることが出来る。しかし温度の効果に関し、最近その反応がdirect (non-inductive) か indirect (inductive) かにより2つの異なったカテゴリーに分ける傾向がある(27, 34)。もし植物が低温処理期間中に花芽が分化するならば低温は“direct”な効果であり、反対に低温処理期間中に花芽分化せず after-effect として花芽分化するならば“indirect”な効果であるわけである。後者が狭義のパーナリゼーションである。

アサガオは30日間15°C処理直後、すべての植物に花芽が観察出来る。即ちアサガオの低温の効果は“direct”なもので、したがって狭義のパーナリゼーションと違うと考えられる。

アサガオの低温の影響はパーナリゼーションと次の点で類似する(1, 5, 6, 17, 24, 25, 30, 33)。

- 1) 低温刺激の感受部位は葉でなく、芽であると考えられる。
- 2) 不十分な低温処理の効果はその後の高温によって減退する。
- 3) 糖の供給が促進的に働く。

4) 糖は低温処理期間の前半に与えた方が後半に与えたときより効果的である。反対に次の様な点でバーナリゼーションと異っている。

1) バーナリゼーションでは低温は“indirect”な効果であるがアサガオでは“direct”である。

2) 15°Cの温度は一般のバーナリゼーションの温度としては高すぎる(1, 19, 21, 23)。

3) 十分な低温処理後、高温によって低温効果は減退しない。

4) バーナリゼーションでは低温処理期間の中途を常温で中断しても、また低温にもどすとその前効果は積算的に働くが(25)、アサガオでは積算的效果なく連続して30日間の処理が必要である。

15°Cと20°C以上の温度においたもの間に植物の栄養生長に著じるしい差異がみられる。20°C以上で生育した植物は15°Cのもの5倍以上の莖長を示すが、20°C、25°C、30°Cに生育した植物間にはほとんど差異がみとめられない。しかし15°Cでは花芽分化し、20°C以上の温度では花芽を分化しない。これらの結果は栄養生長と生殖生長がantagonisticな関係にあることを示している様に思われる。

日長に敏感な多くの植物が全暗黒条件で花芽をつける事実(3, 8, 13, 20, 28, 29, 31)から植物は生来開花しようとする傾向をもっており、この傾向が自然界では外界条件(温度、日長、その他)により、或いは促進され、或いは抑制されるものであると考えて良いであろう。低温では日長効果は非常に抑制され、花成の生来の傾向が優勢になり、アサガオの花芽が形成されるのではないかと思われる。

光週刺激は葉で感受し、葉で作られた開花ホルモン(florigen)が生長点に伝達されて花芽の形成がおこるものとされている(7, 19, 21)。florigenが日長により葉で作られるホルモンであるならば、アサガオの低温による花成は刺激感受部位が芽であるからflorigenが関与していないとみなければならない。本研究のdataからも低温によってひきおこされる花芽形成は開花反応および花芽のつき方等から光週反応とは異なっている。

そこで花芽形成を導くのは代謝系の変化であるとするならば、これを導く反応系がいくつかあると考えられるのである。すなわち一つは日長の影響を受け葉で作られたflorigenによるものであり、他はflorigenの関与しないある種の外界条件によるものである。共に生長点における代謝反応系が生殖反応系に変わると考えられるのである。

## 文 献

1. Chourd, P. 1960. Vernalization and dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11: 191—238.
2. El Hinnary, E. I. 1956. Some aspects of mineral nutrition and flowering. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 56: 1—56.
3. Fife, I. M. and Price, C. 1953. Bolting and flowering of sugar beets in continuous darkness. *Plant Physiol.* 28: 475.
4. Garner, W. W. and Allard, H. A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agr. Res.* 18: 553—606.

5. Gregory, F. G. and DeRopp, R. S. 1938. Vernalization of excised embryos. *Nature* 142 : 481—482.
6. Gregory, F. G. and Purvis, O. N. 1948. Reversal of vernalization by high temperature. *Nature* 161 : 859—860.
7. Hamner, K. C. and Bonner, J. 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* 100 : 388—431.
8. Haupt, W. 1952. Untersuchungen über den Determinationsvorgangs der Blütenbildung bei *Pisum sativum*. *Zeit. Bot.* 40 : 1—32.
9. Hillman, W. S. 1962. *The physiology of flowering*. New York: Hort, Rinnehart and Winston Inc.
10. Imamura, S. 1953. Photoperiodic initiation of flower primordia in Japanese morning glory, *Pharbitis nil* Chois. *Proc. Japan Acad.* 29 : 368—373.
11. Imamura, S. and Takimoto, A. 1955. Photoperiodic response in Japanese morning glory, *Pharbitis nil*, a sensitive short day plant. *Bot. Mag. Tokyo*, 68 : 233—241.
12. Kujirai, C. and Imamura, S. 1958. Über die photoperiodische Empfindlichkeit der Kotyledonen von *Pharbitis nil* Chois. *Bot. Mag. Tokyo*, 71 : 408—416.
13. Kimura, K. 1961. Effect of temperature and nutrients on flower initiation of *Raphanus sativus* L. in total darkness. *Bot. Mag. Tokyo*, 74 : 361—368.
14. Kimura, K. and Takimoto, A. 1963. Floral initiation in *Pharbitis nil* subjected to continuous illumination at relatively low temperatures I. Effect of various temperatures. *Bot. mag Tokyo*. 76 : 67—73.
15. Kimura, K. 1963. Floral initiation in *Pharbitis nil* subjected to continuous illumination at relatively low temperatures II. Effect of some factors in culture medium on floral initiation. *Bot. Mag. Tokyo*. 76 : 351—358.
16. Kimura, K. 1964. Floral initiation in *Pharbitis nil* subjected to continuous illumination at relatively low temperatures III. Effect of intensity and quality of light. *Bot. Mag. Tokyo*. 77 : 115—121.
17. Kojima, H., Yahiro, M. and Inoue, S. 1954. The vernalization and the cotyledon of the seedling. *Bot. Mag.* 67 : 112—121.
18. Kraus, E. J. 1925. Soil nutrients in relation to vegetation and reproduction. *Amer. J. Bot.* 12 : 510—516.
19. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3 : 265—306.
20. Leopold, A. C. 1953. Flower initiation in total darkness. *Plant Physiol.* 24 : 530—533.
21. Livermann, J. L. The physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6 : 177—210.
22. Melchers, G. and Lang, A. 1948. Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zentralbl.* 67 : 105—164.
23. Murneek, A. E. and Whyte, R. O. 1948. Vernalization and Photoperiodism. *Waltham, Mass. U. S. A.*
24. Purvis, O. N. 1940. Vernalization of fragments of embryo tissue. *Nature* 145 : 462.
25. Purvis, O. N. 1947. Studies in vernalization of cereals. XI. The effect of date of sowing and of excising the embryo on the response of Petkus winter rye to different

- periods of vernalisation treatment. Ann. Bot. n.s. 12 : 183—206.
26. Purvis, O. N. and Gregory, F. G. 1952. Studies in vernalisation of cereals XM. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye. Ann. Bot. n.s. 16 : 1—21.
  27. Salisbury, F. B. 1963. The flowering process. Pergamon Press.
  28. Sugino, M. 1957. Flower initiation of the spring wheat in total darkness. Bot. Mag. Tokyo, 70 : 369—375.
  29. Takimoto, A., Tashima, Y. and Imamura, S. Effect of temperature on flower initiation of *Pharbitis nil* cultured in vitro. Bot. Mag. Tokyo, 73 : 377.
  30. Tashima, Y. 1957. Ein Beitrag zu Physiologie der Blütenbildung von *Raphanus sativus* mit besonderer Rücksicht auf die vernalisation. Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ. 3 : 25—68.
  31. Tashima, Y. and Kimura, K. 1958. Über die Blütenbildung von *Raphanus sativus* im dauernden vollkommenen Dunkeln einer niedrigen Temperatur. Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ. 3 : 59—62.
  32. Wittwer, S. H. and Teubner, F. G. 1957. The effect of temperature and nitrogen nutrition on flower formation in the tomato. Amer. J. Bot. 44 : 125—129.
  33. 山崎義人, 1946. 小麦の胚移植による Vernalization (催花) の研究, 農業及園芸 21 : 354—358.
  34. Zeevaart, J. A. D. 1963. Climatic control of reproductive development. in L. T. Evans (ed.) Environmental control of plant growth. Academic Press 289—310.