

シロクローバの開花・結実習性

2. 花芽の分化パターンおよび開花強度について

塚田 善也*・嶋田 徹*・堀川 洋*

(帯広畜産大学草地生産学教室)

1979年5月31日受理

Flowering and Fruiting Behaviour of White Clover (*Trifolium repens* L.)

2. Pattern of Order Differentiating Vegetative Buds and Reproductive Buds and Flowering Intensity

Yoshiya TSUKADA,* Tohru SHIMADA* and Yoh HORIKAWA*

前報¹⁾において、シロクローバの品種間あるいは品種内個体間には、採種性およびその構成形質に関して大きな変異が存在すること、また、採種性の変異は構成形質のうち、主として着生頭花数によって決定されていることを明らかにした。その際、匍枝上の節において花芽および栄養芽が形成される比率と順序、すなわち、開花強度と花芽の分化パターンにも、著しい個体間変異が存在することを認めた。そこで本研究では、この開花強度および分化パターンを種々の観点から観察し、それらがシロクローバの生殖生長に関する変異として、どのような意義を持つか検討した。

1. 茎頂における花芽および栄養芽の分化過程

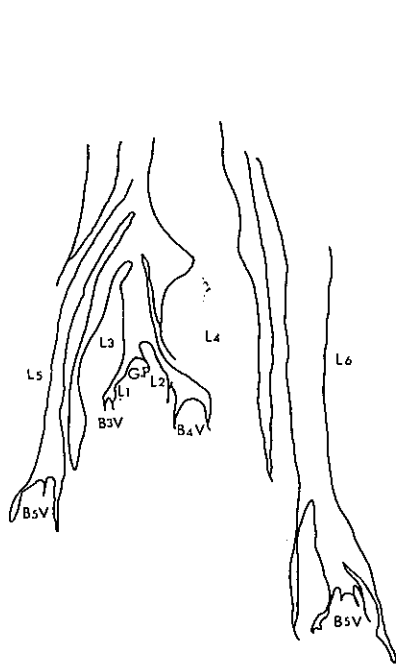
アカクローバの花芽形成を観察した AITKEN²⁾ は、アカクローバでは、最初に花芽に分化した腋芽が急激な肥大生長を行い、それによって隣接する茎頂の分裂組織が巻き込まれるように吸収され、消滅することを認めた。すなわち、アカクローバにおける節間伸長茎の有限伸育性は、腋芽起源の花序の急激な肥大生長に原因している。これに対しシロクローバの匍枝は、花芽と栄養芽を分化しつつ無限伸育的に生長を継続する。そこでシロクローバの匍枝が、どうして無限伸育的であるのか、また茎頂組織において隣接して花芽と栄養芽がどのように分化してくるのか、花芽の分化パターンとの関係において組織解剖学的に観察した。

材料および方法 花芽の分化パターンが特に顕著な5個体を、品種 Milka から選び用いた。8月中旬、これらの個体から匍枝の先端をサンプリングし、FAA液で固定した。ついで

* Laboratory of Grassland Production Science, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro, Hokkaido, Japan.

常法によりパラフィン切片とし、標本を作成、観察した。

実験結果 典型的な例について観察の結果を Fig. 1~3 に示した。まず栄養生長期の頂芽は Fig. 1 のようであった。生長点下位に葉原基が少しでも認められた時、それを第1葉とすると、生長点付近には第4葉までの節位が存在し、第5~6葉の節位は分枝の伸長生長の結果、かなり下位に位置する。一般に腋芽の生長開始は第3葉の腋芽から認められ、以下の葉位には急速に発達する花芽または栄養芽が認められた。Fig. 2 は、花芽—栄養芽—栄養芽の分化パターンを持つ個体の茎頂である。花芽は生長開始と同時に発達するドーム状突起として認められ、小形の栄養芽と区別された。Fig. 1 では第3葉の腋芽が花芽で、第4葉の栄養芽より急激に発達している。このようにシロクロバでは、腋芽の生長開始節位が生長点とかなり離れた位置に存在している。Fig. 3 は、花芽—花芽—栄養芽の分化パターンを持つ個体の茎頂である。花



G. P: Growing point
BV: Vegetative bud
BF: Floral bud
L: Leaf

Fig. 1. Bud differentiation at shoot apex in vegetative phase

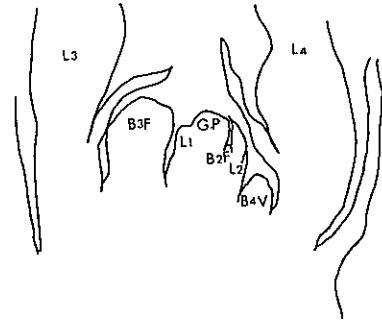


Fig. 2. Bud differentiation at shoot apex of F-F-V Type plant

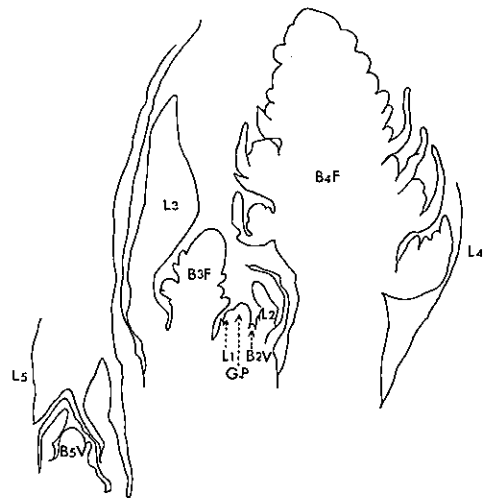


Fig. 3. Bud differentiation at shoot apex of F-F-V-V Type plant

芽の急激な生長とともに花柄も旺盛に伸長生長し、急激に生長する花芽を生長点から遠ざける結果をもたらしている。また、第2葉の腋芽は栄養芽となる腋芽であるが、数ミクロンの距離で隣接した位置に発達する2個の花芽が存在するのに、この腋芽は栄養芽として生長する。このことは花芽からの花芽形成刺激が栄養芽に伝わることを防ぐ何らかの機作が存在することを示唆している。この際、腋芽が花芽となるか、栄養芽となるかは環境条件によっても変化し、個体における分化パターンの乱れを生じさせる。しかし、本観察中、花芽として発達し始めた腋芽が、けっきょく栄養芽にとどまった場合、あるいはこの逆の場合を観察することはなく、分化のきわめて初期にその決定がなされるものと推察された。

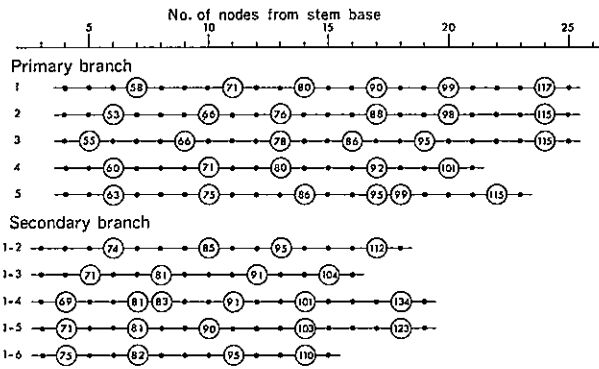
以上の結果よりシロクローバの匍枝が無限伸育的である理由として、腋芽の生長開始節位と生長点の間に幾分かの距離が生じていること、花柄の伸長生長が旺盛で急激に発達する花芽を生長点からひき離すこと、および生理的に花芽と栄養芽が近接して分化しうることの三つの原因が考えられた。また、分化パターンとの関係では、花芽を多く分化するパターンをもつ個体の生長点が幾分平らで小形であったこと以外、特別な関係は認められなかった。

2. 匍枝における花芽および栄養芽の分化パターン

前報¹⁾で報告した実験において、約200個体について開花強度と花芽の分化パターンを調査したが、その際花芽の分化パターンには4種の基本的パターンが認められた。すなわち、花芽(F)+栄養芽(V)+栄養芽(V)の順序で花芽分化が繰り返される個体の分化パターンをFVV型とすると、(1)FVV型、(2)FFVV型、(3)FFV型、(4)FFFの4型のパターンが認められた。しかし、いずれの個体においてもこれらのパターンが明確に認められたわけではなく、基本型からのふれが大きく、規則性が認め難い個体が存在するなど、発現程度にも個体間変異が存在することが推察された。そこで分枝の生育経過との関係において花芽の分化パターンをさらに検討した。

材料および方法 シロクローバ品種 California Ladino (ラジノ型) および Milka (コモン型) からそれぞれ2個体を選び用いた。これらの個体について総ての分枝の花芽の発生を毎日調査した。5月17日、直径60cmのポットに播種を行い、その後は刈取りを行わず10月4日(140日後)まで調査を継続した。

実験結果 Ladino および Milka から開花強度がそれぞれ28.9%および45.1%の各1個体を選び、それぞれの個体の匍枝のうち下位節からの1次分枝および2次分枝の各5本の分枝に限って、花芽分化の様相を示すと Fig. 4 および Fig. 5 のようであった。Ladino 個体では1次分枝の第5節から、2次分枝の第3~4節から花芽分化が始まり、以後FVV型あるいはFVVV型のパターンで花芽分化が繰り返された。両分化パターンの比率はそれぞれ49.9%および46.6%で、いずれの型とも判定できないが、両パターンを合わせると96.5%となり、これらの型からのふれは少なかった。また、開花初期や開花盛期である播種後100日以降に



Open circle and closed circle indicate floral bud and vegetative bud respectively. Figure in open circle indicates number of days from seeding to floral bud emergence.

Fig. 4. Pattern of floral bud emergence on the first and second branches of Ladino white clover

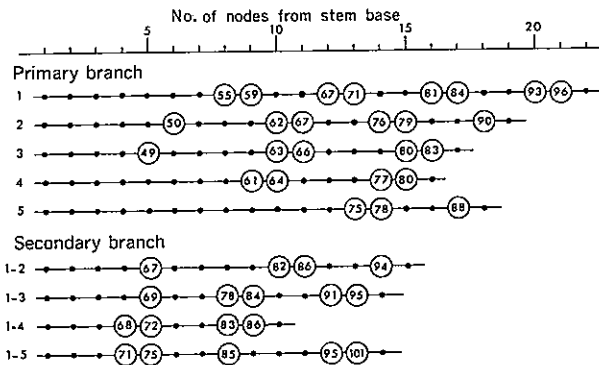


Fig. 5. Pattern of floral bud emergence on the first and second branches of Milka white clover

FVVV 型がやや多くなる傾向がみられたが、季節的変異も小さかった。Milka 個体では、1次分枝の第5節から、2次分枝の第4節から花芽分化が始まり、以降 FFVV 型のパターンで花芽分化が繰り返された。やはり分化初期において FFVVV 型など基本型からのふれが少し認められたが、一般に本個体においては規則性がより明確 (60.0%) であった。

かくしてこれらの結果より、花芽の分化パターンは個体にきわめて特有な形質で、花芽の出現日間や匍枝間で変異がきわめて少ないことが認められた。

3. 開花強度および花芽の分化パターンに及ぼす環境要因の影響

シロクローバは長日植物であるので、長日が花芽形成のための基本的な誘起条件である。しかし、長日条件が与えられる以前に前処理として与えられた低温短日も相加的な促進効果を

Duration of treatment (weeks)	Average of weekly mean air temperature during the period of treatment
8 9/6~10/31	10.7°C
11 9/6~11/21	8.5°C
13 9/6~12/5	7.1°C
17 9/6~1/2	4.5°C

もっている³⁾。また、これらの促進要因に対する個体の感応程度にも大きな変異が存在することが知られている^{4,5)}。そこで種々な程度に低温短日処理を施し、その花芽形成促進効果が、着生頭花数とあわせて開花強度や分化パターンに及ぼす影響を検討した。

材料および方法 シロクローバ品種 Milka から、自然条件下で種々な着生頭花数をもつ 5 個体を選び用いた。9 月 6 日、これらの個体を株分けして得られたラミートを 1/2000 フェル・ワグネルポットに移植した。移植後ポットを戸外におき、ラミートを秋期の低温短日条件下で上記のように種々の期間生育させた。処理後ポットを 16 時間日長の温室に移し、花芽分化を促進させた。調査は各処理ともポットを温室に移した後 90 日目に行った。なお、各処理とも 3 反復とした。

実験結果 結果の一部を示すと Table 1~Table 3 のようであった。全般に低温短日にさらされる期間が長くなると、頭花数が増加し (Table 1)、早い節位で花芽分化が開始され、3 次および 4 次分枝が増加した (Table 2)。しかし、開花強度 (Table 3)、個体重および分枝の節間伸長性には変化が認められなかった。したがって、頭花数の増加は、主として 3 次および 4 次分枝の増加による総節数の増大のためであり、開花強度の増大のためでないことがわかった。また、個体間では、各形質とも反応性はほぼパラレルで、処理と個体間の相互作用は一般に小さかった。とくに開花強度の処理間差はいずれの個体も小さく、したがって、本実験に用いられた低温短日処理に対しても、開花強度は影響されない個体に安定した特性であることがわかった。また、花芽の分化パターンも開花強度とほぼ同様な反応を示し、この形質も季節的環境要因に影響されない個体に特定な安定した特性であることが認められた。

Table 1. Effect of short day-length and low temperature in autumn on flower production of five white clover clones

Duration of treatment (weeks)	Clone					Total
	A	B	C	D	E	
8	32.3	21.3	4.3	7.0	0.0	64.9
11	44.7	45.0	44.7	40.0	16.0	190.4
13	156.0	84.3	69.3	49.0	24.7	383.3
17	90.7	63.0	63.0	10.7	23.3	250.7
Total	323.7	213.6	181.3	106.7	64.0	

Table 2. Effect of short day-length and low temperature in autumn on branch production of five white clover clones

Duration of treatment (weeks)	Clone					Total
	A	B	C	D	E	
	2nd branches					
8	16.7	23.0	23.0	19.3	25.0	107.0
11	10.7	17.3	19.3	18.6	21.0	86.9
13	12.3	19.0	20.0	24.3	21.3	96.9
17	8.7	19.0	16.3	22.3	23.0	89.3
Total	48.4	78.3	78.6	84.5	90.3	
	3rd branches					
8	53.0	38.3	69.7	47.3	90.0	298.3
11	35.3	34.3	44.0	47.0	68.7	229.3
13	39.0	50.0	49.7	85.7	86.7	311.1
17	31.0	69.3	73.0	75.0	60.3	338.6
Total	158.3	191.9	236.4	255.0	335.7	
	4th branches					
8	40.3	4.0	19.7	14.7	8.0	86.7
11	35.0	10.0	40.0	8.3	30.7	124.0
13	55.7	37.7	45.7	12.7	66.0	217.8
17	61.7	49.0	66.7	36.3	80.3	294.0
Total	192.7	100.7	172.1	72.0	185.0	

Table 3. Effect of short day-length and low temperature in autumn on flowering intensity¹⁾ of five white clover clones

Duration of treatment (weeks)	Clone					Total
	A	B	C	D	E	
8	63.0	26.4	32.5	18.0	0.0	139.9
11	54.3	36.2	37.2	24.9	19.5	172.1
13	72.6	31.5	33.3	24.0	19.0	180.4
17	68.7	24.2	28.3	20.5	18.8	160.5
Total	258.6	118.3	131.3	87.4	57.3	

1) Percent of floral nodes, from node of the first flower to node prior to the youngest flower near the tip of stolon.

4. 総合論義

栄養生長と生殖生長の比率は重要な適応形質の一つである。植物集団は、その比率を制御し、変更することによって、ある特定の気候環境に適応している。このことは種子生産が特定の地域に限定されているシロクロバの場合、農業的にも大きな意味をもっている⁶⁾。一般にシロクロバにおける旺盛な生殖生長は、栄養生長を抑制し、個体の生産性と永続性を阻害する。一方、旺盛な栄養生長は、開花結実を抑制し、採種を困難とするだけでなく、そのような環境条件下における採種は、集団の遺伝子構成を大きく変更する^{7,8)}。それゆえ、採種地から

栽培地への環境の変化が、生殖生長を促進するか、あるいは抑制するか、その方向と程度をよく理解し、それが草地の生産性や採種性に持つ意義を明らかにすることは重要なことである。しかし、実際にそれらの研究を行う以前に、栄養生長と生殖生長の比率に関する概念の整理とその測度に関する考察を、より詳細な観察結果に基づいて行っておくことが、現段階ではより重要なことと考えられる。

三浦・福岡⁹⁾は、個体の総節数に対する花芽分化率を開花節率と呼び、生殖生長程度を表わす測度とした。しかし、この開花節率は、生育期間など個体の栄養生長程度に影響する環境要因によって変化し、また総節数を計数できない場合には使用できないなどの欠点があった。そこで著者らは、生殖生長に移った匍枝の部位に限って、総節数と花芽節の比率を求め、これを花芽節率と呼び、開花節率とはほぼ同じ測度として使用してきた。しかし、本実験結果が示すように花芽節率は、個体が生殖生長に入ってから花芽の分化パターンによってほぼ決定されるのに対し、開花節率は、個体が生殖生長に入るまでの期間や生殖生長を維持する期間 (Flowering persistence) の長短などの特性によって決定される測度であって、環境要因によって大きく影響される⁹⁾。それゆえ、両形質は生殖生長と栄養生長の比率に関して、ともに重要な特性であるが、異なったものであり、それぞれ区別して用いられるべき形質と考えられた。このことに関して BOOYSEN and HORTON¹⁰⁾は、最初の花芽の位置から匍枝の先端方向6節への間における花芽分化の比率を、開花強度 (Flowering intensity) と呼び用いており、この測度は、著者らの花芽節率と同じ概念である。そこで著者らは、著者らの花芽節率が、福岡らの開花節率とまぎらわしく、混乱が生ずることを避けるため、花芽節率を開花強度と改めて呼び、本研究では用いた。また同時に本研究においては、匍枝における花芽の分化順位の規則性を、花芽の分化パターンと呼び、生殖生長程度に関する新たな概念を示す特性として提唱した。本結果が示すように分化パターンは、それからのふれとともに、明らかに個体に特有な遺伝的特性である。

かくして、これらの結果から、シロクローバにおける栄養生長と生殖生長の比率に関する研究においては、分枝数などの栄養生長の測度とともに開花節率、開花強度、花芽の分化パターンおよび開花期間などの生殖生長の測度にも注目して、現象を解析することが有効であることが認められた。

5. 摘 要

シロクローバの茎頂を組織解剖学的に観察した結果、腋芽の生長開始節と生長点との間には3節以上の間隔があること、花柄の旺盛な伸長が花芽を生長点から引き離すこと、また花芽と栄養芽が近接して分化しうることが認められた。これらがシロクローバの無限伸育的生長を可能にしていた。また、匍枝上の節において花芽および栄養芽が形成される順序 (分化パター

ン) と比率 (開花強度) には個体に固有な規則性があり, これらが遺伝的特性であることが認められた。さらに, 環境要因の影響として, 低温短日の期間が長くなると早い節位で花芽分化が開始され, 3 次および 4 次分枝の生育が促進され, 頭花数が増加することが認められた。分化パターンおよび開花強度には環境要因による影響が認められなかった。

引用文献

- 1) 菅原源一郎, 嶋田 徹, 堀川 洋: 畜大研報, 11, 447-453(1979).
- 2) AITKEN, Y.: Nature, 187, 622-623 (1960).
- 3) THOMAS, R. G.: Nature, 190, 1100-1101 (1961).
- 4) BRITTEN, E. J.: Agron. J., 53, 11-14 (1961).
- 5) BEATTY, D. W. and F. P. GARDNER: Crop Sci., 1, 323-326 (1960).
- 6) BRIGHAM, R. D. and C. P. WILSIE: Agron. J., 47, 125-127 (1955).
- 7) LUDE, H. M., STANFORD, E. H. and J. A. ENLOE: Agron. J., 50, 223-225 (1958).
- 8) CHAMBLEE, D. S.: Agron. J., 46, 287-288 (1954).
- 9) 三浦康男・福岡寿夫: 日草誌, 22, 別号 1, 143-144 (1976).
- 10) BOOYSEN, P. V. and H. M. LAUDE: Crop Sci., 4, 518-520 (1964).

Summary

The growing point of stolon in white clover produces both vegetative buds and reproductive buds during the reproductive growth of the plant. The manner in which the reproductive buds and vegetative buds were produced was studied histologically and ecologically.

The reproductive bud could be distinguished from the vegetative bud by the rapid increase in size in early growth. The shoot apex was not absorbed by the adjoining and rapid growing reproductive bud, as seen inversely in red clover. The reason for this was considered as follows: The rapid growth of the reproductive bud begins in the axil of the leaf at 3 nodes below the topmost leaf initial. This delay in the start of growth results in an increase in the distance between the shoot apex and reproductive bud. On the other hand, vigorous elongation of the peduncle results in the lifting up of the developing floral parts from the original position and separating it from the shoot apex.

The order and ratio in which the reproductive buds and vegetative buds were differentiated at the growing point appeared to be characteristic of the plant and inherent in nature.

The number of flower heads increased under the condition of a long period of low temperature and short day length, because reproductive buds were induced at lower order nodes and appearance of 3rd and 4th branches were accelerated. However, the pattern of order and the ratio of reproductive buds were not influenced by these environmental factors. Consequently it was recognized that these characters were very stable.