

トウビシの生育と収量成立に関する研究

第5報 日長処理が花芽の着節様式と葉の発育に及ぼす影響*

有馬 進・原田二郎・田中典幸・岡 清司**

(佐賀大学農学部・**佐賀県庁)

1992年7月22日受理

要 旨: トウビシの花芽の着節様式と葉の発育に及ぼす日長の影響を明らかにするために、浮葉期後期に達したトウビシに24時間周期で人為的に7段階の明期(9, 11, 13, 13.5, 14, 15, 17時間)の日長処理を6月26日から8月26日までの2カ月間実施した。トウビシは明期が14時間以下の短日条件下で花芽を形成した。また、形成された花芽の着節様式は日長によって変化した。すなわち、14時間以下の日長では、茎軸上における有花節部と無花節部が交互に現れる周期はほとんど変化しなかったが、日長が短くなるほど有花節部の節数は増加し、無花節部の節数は減少した。したがって、1葉冠の単位節数当りの有花節数は短日となるほど増加することが明らかとなった。一方、明期の短縮に伴って葉の生長は劣り、個葉は小さく、1葉冠当りの葉数は増すものの、葉冠の大きさは小さくなる傾向を示した。さらに、開花節位前後に達した花芽は、葉と同様に短日処理下で小さくなる傾向を示した。このことから著しい短日条件では果実の発育が制限される可能性が示唆された。

キーワード: 花芽形成, 花芽の着節様式, トウビシ, 日長処理, ヒシ。

Growth and Yield Performance of the Water Chestnut (*Trapa bispinosa* Roxb.) V. Effects of photoperiodic treatment on the distributing pattern of flower buds and the growth of leaves : Susumu ARIMA, Jiro HARADA, Noriyuki TANAKA and Seiji OKA** (*Faculty of Agriculture, Saga University, Honjou, Saga 840, Japan ; **Saga Pref. Office, Jounai, Saga, Japan*)

Abstract: The effect of photoperiod on the distributing pattern of flower buds along a stem and the growth of leaves in *Trapa bispinosa* Roxb. was examined by the photoperiodic treatments of seven artificially changed day-lengths, 9, 11, 13, 13.5, 14, 15, 17 hours in 24 hours cycle. The treatments were conducted for two months, from 26th June to 26th August, using the plants in the late floating leaf stage. Flower buds initiated under the short-day conditions of 14 hours or less. The distributing pattern of flower buds formed along a stem under the short-day condition was affected by photoperiod; that is the number of flower nodes (FN) in a flower node group (FNG) increased and the number of non-flower nodes (NFN) in a non-flower node group (NFNG) decreased by the shortening of day-length, though no significant change was observed in the length of cyclic appearance of FNG and NFNG along a stem. In consequence, the number of FN per unit number of nodes on a rosette increased with the shortening of day-length. Moreover, the growth of leaves was suppressed and the size of a leaf become smaller. In a rosette, although the number of leaves increased, the size of rosette tended to become smaller. Similarly, the size of flower buds or flowers immediately before or after flowering, respectively, was decreased by short-day treatment. The results obtained in the present study suggest that development of fruit may be suppressed by excessive short-day conditions.

Key words: Distributing pattern of flower buds, Flower bud formation, Photoperiodic treatment, *Trapa bispinosa* Roxb., Water chestnut.

著者らは、既報³⁾において、精果実数を増加させて高収量を得るためには、1葉冠当りの開花数を増加させる必要のあることを明らかにした。そのためには開花開始期を早めることによって開花期間を長くすること、および単位節数当りの有花節数を増加させることの2つの方法が考えられる。前者に関しては、すでに、開花開始期が初期生育の旺盛さに伴って変化すること³⁾、また、窒素施肥量や生育期間中の温度によってある程度制御しうること^{1,3)}を指摘し

た。一方、後者に関しては個々の葉冠における花芽の着節は茎軸上において周期的な節数間隔で行われるが、上位節になるほど無花節部の節数が減少して単位節数当りの有花節数が増加する傾向⁵⁾にあることを明らかにしたにすぎない。このことは花芽の着節様式が何らかの生育環境条件に伴って変化することを示唆しているものと推察されるが、まだ、詳細な検討はなされていない。

一般に植物の花芽の誘導と発育は、日長の顕著な影響を受けるとされており¹¹⁾、トウビシの場合にも日長が花芽形成に関係すると考えられる。そこで、

* 一部は第191回講演会(1991年4月)において発表。
本研究の経費の一部は文部省科学研究費による。

本報では浮葉期後期に達したトウビシに24時間周期の日長処理を2カ月間にわたって実施し、花芽の形成、主として花芽の着節様式および葉の発育に及ぼす日長の影響について解析を行った。

材料と方法

材料は1990年に佐賀大学農学部圃場に設置した水槽（60×60×50 cm）に移植栽培したトウビシ（*Trapa bispinosa* Roxb.）を用いた。水槽の底には水田土壌を約10 cmの厚さに充填し、元肥としてm²当り、N, P, Kそれぞれ、4, 4.6, 4 gを施用した。水槽には地下水を湛水して水深を40 cmに保った。移植は5月20日に、既報²⁾と同様にガラス室内において生育させたトウビシから茎長を約90 cmに揃えて採苗し、茎の切断端の約10 cmを1水槽1個体宛、底土に挿入した。

日長処理は6月26日から8月26日までの2カ月実施した。日長の異なる処理区を設け、24時間周期で明期長を7段階（9, 11, 13, 13.5, 14, 15, 17時間：以後、各処理を明期の長さにLを付した呼称で呼ぶ）に変化させた。水槽は周囲に可動式の暗幕を掛けた枠組み内に各処理3個を設置し、すべて8時から17時までは自然光下におき、その後17時から翌朝8時まで暗幕で被覆した。明期長は被覆後と除幕前に蛍光灯（葉面照度；1,300 lx）を点灯して所定時間の補光を行うことによって調節した。被覆と補光による枠内の気温の上昇を防ぐために小型ファンで強制換気を行った。なお、処理開始時の個体は葉冠数が、 8.9 ± 0.9 (s. d.) 個、各水槽における被度が 70.8 ± 5.2 (s. d.) %に達していたが、花芽は着生していないことが確認された。

花芽の着生に関する調査は2時期に行った。第1回目の材料は処理開始36日後の8月1日に各区1水槽から採取し、1個体9ないし12個の全葉冠について、全葉腋における花芽の着生の有無を肉眼で観

察した。詳細な観察は、処理終了後の8月27日に各区2水槽から採取した第2回目の材料について行った。この場合、各葉腋の花芽の着節状況は、全葉冠を対象として花芽を肉眼で観察した他、前報⁵⁾と同様に果実の着生の有無によって推定した結果もあわせて記録した。その際、ほぼ生長を完了した開花直前の蕾または直後の花についてその長さ⁴⁾を測定した。なお、節位の表示は材料採取時の最新の展葉節位を0として未展葉節位には負の、展葉後の節位には正の符号を付して示した。

茎葉部の生育については、展葉速度（1日当りの展葉数）を8月1日に花芽の形成が確認された区において、1水槽の全葉冠を対象として8月5日から8月26日までの20日間にわたって調査した。葉冠部の大きさは、8月27日に水槽に生育中の状態で、各葉冠の最大径（葉冠直径）と高さ（葉冠高；葉冠の最頂部から水面までの垂線の長さ）を測定した。その後、同日に採取して第2回目の花芽の着生状況の観察を終了した全葉冠を対象として、各葉冠の葉数および第10節位から第20節位までの葉の葉身長、葉幅、葉柄長および葉面積を測定した。

なお、本研究の調査では、主茎および分枝茎の各葉冠を区別せずに取り扱った。

結 果

1. 花芽の形成と着節様式の変化

葉冠における花芽の着生は、2回の材料採取時とも明期の長さが14時間以下の処理区で認められ、15時間以上の処理区では認められなかった。

そこで、以下では第2日目の調査でみた明期長14時間以下の処理区の葉冠について日長時間による花芽の着節様式の変化について検討した。まず、連続する有花節部と無花節部の平均節数を茎軸上の花芽および果実の着節状況から推定して比較した。その結果、1つの有花節部当りの節数は明期の延長に伴

Table 1. Effect of day length on the number of flower buds per unit number of nodes.

Day length (hr)	9 ^a	11 ^b	13 ^c	13.5 ^d	14 ^e
Number of flower buds per 10 nodes*	5.9 ± 1.8	4.1 ± 1.9	2.7 ± 1.9	2.2 ± 1.7	1.7 ± 1.2

*: Values show means \pm standard deviations calculated from the number of flower buds and fruits formed on the nodes, a: from 4th to 19th, b: from -1st to 19th, c: from -13th to 17th, d: from -15th to 15th, e: from -15th to 11th, of the rosettes collected on 27th August.

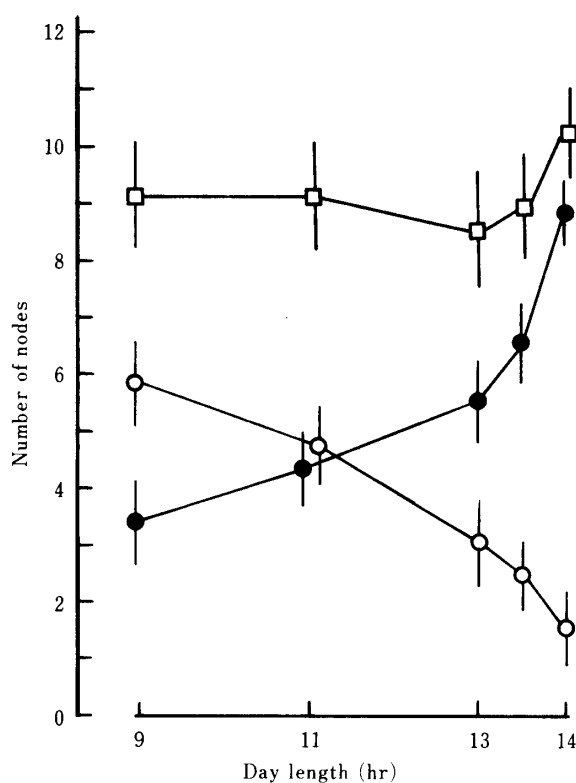


Fig. 1. The number of nodes in a flower- and a non-flower node group and the total number of nodes in both the groups in response to day length.

○: Number of nodes in a flower node group.
●: Number of nodes in a non-flower node group.
□: Total number of nodes of both groups.
Vertical bars indicate standard deviations.

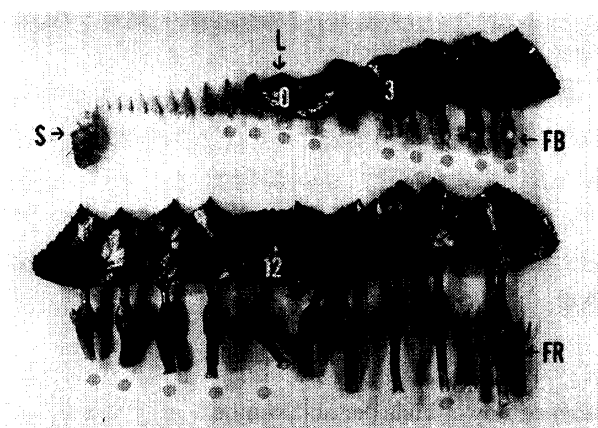


Fig. 2. Leaves at successive nodes with and without flower bud; an example of ten consecutive flower nodes set in a flower node group under nine hours day length.

S: Stem, L: Lamina unfolding node designated 0 in node number, FB: Flower bud, FR: Yonug fruit, ●: Leaf at flower node; from -2nd to 1st, from 3rd to 12th, from 16th to 17th.

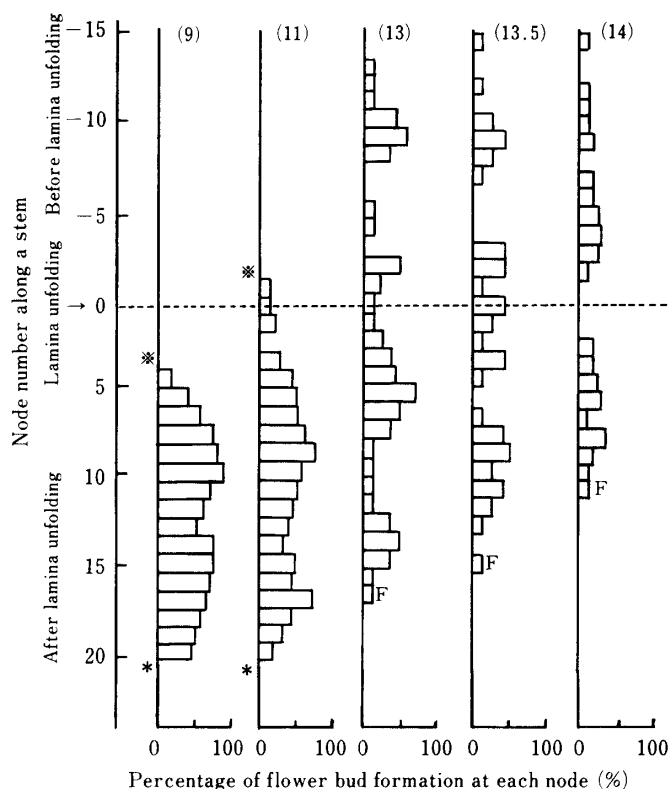


Fig. 3. The percentage of flower bud formation at each node in response to day length. Numerals in the parentheses show the day length.

F: First flower bud.

*: At the nodes upper than the mark, discrimination of flower bud by eye-inspection was difficult.

*: Discrimination between a flower and non-flower node was difficult because of the drop of fruits at the nodes marked and lower.

Percentage of flower bud formation was calculated for each node from the observations on 18 to 24 rosettes in a plot.

って減少する傾向を示した。すなわち、有花節数は9 L区では6節前後であったものが、14 L区では1ないし2節まで減少した(第1図, —○—)。9 L区では最高で10節連続する場合も観察された(第2図)。一方、1無花節部当りの節数は明期の延長に伴って増加する傾向を示し、9 L区では2節前後であったものが14 L区では8節から9節連続した(第1図, —●—)。しかし、茎軸上において有花節部の交互に認められる周期を示す1有花節部と1無花節部の合計節数は、14 L区でやや増加したものの他の処理区ではほとんど変化が見られなかった(第1図, —□—)。このため、単位節数当りの花芽数(第1表)は明期の延長に伴って顕著な減少を示した。

Table 2. Effect of day length on the flower bud length(\pm s. d.).

Day length(hr)	9	11	13	13.5	14
Flower bud length*(mm)	1.2 \pm 0.1	1.6 \pm 0.2	2.1 \pm 0.2	2.3 \pm 0.1	2.4 \pm 0.1

*: The length of flower buds set at the flowering and nearby nodes on the stems of rosettes collected on 27th August.

Table 3. Effect of day length on the leaf emergence rate.

Day length(hr)	9	11	13	13.5	14
Leaf emergence rate* (day ⁻¹)	2.2 \pm 0.4	1.9 \pm 0.4	1.4 \pm 0.5	1.2 \pm 0.4	0.9 \pm 0.2

*: Values show means \pm standard deviations calculated from the number of leaves emerged during the period of 21 days, from 5th Aug. to 26th Aug.

上記の現象は節位別の花芽の着節率に関する検討からも裏付けられた。すなわち、第2回目の採取個体について、採取時の最新展葉節位を基準とした未展葉部の一第15節位から展葉後の第20節位までの各節ごとに、当該の節が有花節となった葉冠数の1個体の全葉冠数に占める割合を花芽着節率として示した(第3図)。各処理区の花芽着節率は、節位による変動を示したが、総じて明期が長くなるほど減少する傾向が認められた。また、同図において最新展葉節位を基準として有花節の節位分布をみると、第1花芽節は9Lおよび11L区では確認できなかったが、第20節よりも下位であったことは確実であり、明期が短い区ほど下位の節位となる傾向が認められた。一方、対応する節位で比較すると、9Lおよび11L区の約第5節より上位(茎頂方向の)節の花芽の発育は肉眼的な花芽の判別が困難なほど不良であった。したがって、第2回目の採取時点ではほぼ開花前後の段階に到達していた花芽の長さを比較した結果(第2表)は、明期の短い区ほど花芽長が小さくなった。

2. 葉の発育

茎葉は処理期間中においても旺盛な生育を示し、新たな葉冠を形成した。いずれの区においても被度は7月15日前後に100%に達し、その後、立葉が発生し、立葉の葉冠が形成された。しかし、日長処理期間中(8月5日から21日間)の平均展葉速度は、明期の延長を伴って遅くなり、9L区で2.2枚/日前後であったものが、14L区で0.9枚/日となった(第3表)。個葉の大きさは明期に伴って、葉身長、葉幅、葉柄長ともに増加し、葉面積も拡大した(第4表)。また、葉冠の諸形質にも著しい区間差異が認められ、明期の延長に伴って葉冠直径および葉冠高は増加

し、葉冠は大型化した。しかし、1葉冠の構成葉数は減少した(第5表)。

考 察

14時間以下の短日条件下では花芽が形成されたが、15時間以上の条件下では形成されなかった。質的日長反応性からみた限界日長は同種の植物でも地域によって異なるとされているが^{8,10)}、以上の結果からみると本研究を用いたトウビシの限界日長は14時間から15時間の間に在ると考えられる。また、分化から開花までの花芽の発育には20日前後を要するとされている⁴⁾点を考慮して、既報³⁾の場合について自然日長下における花芽の分化開始時期を開花開始期から逆算してみると、花芽分化開始時期は7月上旬以降と考えられる。この時期の佐賀市の自然日長は14.8時間¹¹⁾に達しており、以後次第に短縮に向かう。したがって、トウビシはいずれの場合も約15時間未満の日長条件下で花芽が誘導され、短日植物に属するものと考えられた。このことは、インド、中国等においてもトウビシの開花期間が短日条件下の9月から11月であること^{6,7,9,12)}からも裏付けられる。一方、日長は花芽が形成された場合にもその着節様式を変化させることが明らかになった。すなわち、茎軸上における有花節部と無花節部が交互に現れる周期は日長によってほとんど変化しなかったが、1葉冠の単位節数当りの花芽数は明期の短縮に伴って増加することが明らかとなった。すでに、自然日長下で収穫期まで生育させたトウビシにおいては⁹⁾無花節部の節数が上位節になるほど減少して単位節数当りの有花節が増加することが観察されているが、このことは上記の現象と関係するものと考えられる。花芽形成に影響を及ぼす基本的な環境要

Table 4. Effects of day length on the size(\pm s. d.) of leaves.

Day length(hr)	9	11	13	13.5	14
Leaf area*(cm ²)	12.0 \pm 0.5	13.7 \pm 1.5	21.0 \pm 1.0	25.4 \pm 1.1	36.4 \pm 1.2
Lamina length*(cm)	39.9 \pm 0.4	41.2 \pm 0.8	50.7 \pm 2.0	56.1 \pm 1.1	64.5 \pm 1.4
Lamina width*(cm)	47.4 \pm 0.9	48.0 \pm 0.8	64.5 \pm 1.2	70.1 \pm 1.9	85.1 \pm 2.9
Petiole length**(cm)	9.1 \pm 0.6	9.8 \pm 0.4	14.7 \pm 0.4	13.1 \pm 0.8	16.5 \pm 0.6

*: Values calculated from the leaves set at the 10th to 20th nodes along the stems of rosettes collected on 27th August.

**: The lengths were measured on the ten longest petioles in each rosette.

Table 5. Effects of day length on the characteristics(\pm s. d.) of rosettes*.

Day length(hr)	9	11	13	13.5	14
Diameter of rosette(cm)	11.8 \pm 1.2	14.0 \pm 0.9	18.8 \pm 2.2	22.5 \pm 1.9	21.6 \pm 2.0
Height of rosette**(cm)	0.9 \pm 0.2	1.5 \pm 0.7	2.8 \pm 1.2	4.4 \pm 1.0	6.7 \pm 1.4
Number of leaves per rosette	66.3 \pm 3.6	52.0 \pm 3.1	44.5 \pm 2.3	38.2 \pm 1.8	35.4 \pm 3.2
Fresh weight of a rosette(g)	84 \pm 18	86 \pm 17	89 \pm 24	106 \pm 20	122 \pm 32

*: Rosettes collected on 27th August.

**: Values indicate the lengths from the water level to the highest position of the rosettes.

因は、日長と温度であるとされているが¹¹⁾、上記の場合には花芽が形成されると考えられる7月中旬から9月中旬における水温³⁾には大きな変化は認められなかった。したがって、生育時期に伴う花芽の着節様式の変化は自然日長の短縮によってもたらされたと推察される。以上の事実は日長がトウビシの量的な花芽の形成反応と密接に関係していることを示すものであると考えられる。

次に、収量成立の側面から日長がトウビシの生育に及ぼす影響について考察する。第1に、収量を高めるために花芽数を増加させる方策の一つとして重要性を指摘^{3,5)}した第1花芽の開花時期を早める点についてみる。本研究で明期の長ささと第1花芽の着節節位との関係をみた結果、明期の長さが短くなるほど第1花芽節は下位の節位となる傾向が認められた。一方、日長は葉の発育にも顕著な影響を及ぼし、明期の長さが短くなるほど処理期間中の展葉速度は速くなった。そこで、第1花芽の形成節位の確認できた13L、13.5Lおよび14Lの3区について処理期間中の展葉速度および調査時点の最新展葉節位から第1花芽節までの節数を用い、最新展葉節位より7節下位の花芽が開花する⁴⁾と仮定して、第1花芽の開花から調査時点までの日数を推定してみると、13L区で7.1日、13.5L区で6.7日、14L区で4.4日となり、第1花芽の開花時期には必ずしも大きな差異は認め難かった。したがって、限界日長以下の日

長では明期の長さが変化しても、花芽分化開始時期には収量に影響を及ぼすほど大きな差異は生じなかったものと考えられる。

第2に、花芽数を増加させる他の方策としての単位節数当りの有花節を増加させる点について考える。本研究では、限界日長以下の日長で花芽が形成される場合には、明期の長さが短くなるほど単位節数当りの有花節数が増加することを観察した。しかし、果実の成熟、とくに精果実の生産性の観点からみると、すべての有花節部の節数を多くすることが必ずしも有利とはいえない。すなわち、本研究では明期の長さが短くなるにしたがって花芽の大きさは小さくなった。しかも、その場合、茎葉の生長も次第に劣り、個葉は小さく、1葉冠当りの葉数は増すものの、葉冠の大きさは小さくなることが観察された。これらのことは、展葉速度に伴って葉部の生長量が小さくなり、ソウスが減少し、一方、花芽数が増加したために花芽の発育が抑制されたことを示すものと考えられる。以上の一連の現象は、前報⁵⁾で明らかにした花芽の着節様式と果実の生長におけるシンクソウスの関係から考えてみると、日長の短縮によっていたずらに有花節数を増すことはシンクのみを増加させ、平均果実重の低下を招くおそれがあることを示唆するものである。

以上を取りまとめてみると、トウビシは早期に短日処理を行えば、開花開始期を早めて花芽数を増や

することが可能になると考えられる。一方、日長に対する花芽の着節様式ならびに葉の発育の変化からみると、その場合の明期の長さは比較的限界日長に近い約13時間程度が望ましいと考えられる。いずれにせよ、本研究の結果は花芽の誘導および着節様式が環境条件に伴って変化することを示し、その制御の可能性を示唆している。今後、さらに詳細に検討すれば、多収栽培技術の確立に役立つものとする。

引用文献

1. 有馬 進・田中典幸・松本和大 1989. ヒシの発育形態と生産に関する研究. 第7報 窒素施肥がトウビシの生育収量に及ぼす影響. 日作九支報 56: 92—96.
2. ———・———・原田二郎・松本和大・窪田文武 1992. トウビシの生育と収量成立に関する研究. 第1報 収量および収量構成要素と葉冠数の関係. 日作紀 61: 223—228.
3. ———・原田二郎・田中典幸 1992. ———. 第2報 立葉群落の形成. 開花および精果実数の関係. 日作紀 61: 229—234.
4. ———・———・——— 1992. ———. 第3報 果実の発育過程. 日作紀 61: 583—589.
5. ———・———・——— 1992. ———. 第4報 花芽の着節様式および分枝茎の果実生産力. 日作紀 61: 590—596.
6. Bharadwaj, K. and V. Chandra 1980. Biol. Mem. 5: 5—12.
7. Chakor, I.S. 1974. Improved practices of nursery raising for water chestnut. Indian Farmer's Digest. 7: 37—38.
8. 河野昭一 1974. 種の分化と適応. 三省堂, 東京. 117—120.
9. Mazumdar, B.C. 1985. Water chestnut. Wld. Crps. 37.2: 42—44.
10. Ray, P.M. and W.E. Alexander 1966. Photoperiodic adaptation to latitude in *Xanthium strumarium*. Am. J. Bot. 53: 806—816.
11. Rünger, W. 1971. 園芸植物の開花生理と栽培. 浅平端・中村英司共訳, 1978. 誠文堂新光社, 東京. 31—73.
12. Srivastava, G.D. and R.K. Tandon 1951. A study of the autecology of *Trapa bispinosa* Roxb. Proc. Natl. Acad. Sci. India B 21: 57—66.