

# 開 花 時 刻 の 調 節

田 中 修\*

O. Tanaka: The factors controlling the time of flower opening.

## はじめに

植物のつぼみが開く時刻(開花時刻)は、季節、場所、天候により多少の違いはあるが、多くの植物で、おおそ決っている。アサガオ、ユウガオなどは、植物名がその開花時刻に由来するものであり、それぞれ、朝、夕方に花開く。夜開草(ヨルガオ)、月下美人、月見草、待宵草などの呼び名もこの類に属する。またオシロイバナは英名を four-o'clock、中国名をスダジョン(四打鐘)と言い、午後4時頃に花開くと言う意味である。この花は、和名でも夕化粧、メシタキバナなどの別名を持ち、いずれもその開花時刻に因んでいる。

古来の花時計は、植物のこの性質を巧みに利用し、時刻の経過と共に、開く花の種類が変化するように植物種を配置したものである。リンネは46種の植物の開花時刻を調べて花時計を示し、わが国でも、十亀により、カボチャ、ツクサ、イネ、カタバミ、ハコベ等身近な植物の開花、閉花の時刻が調べられ、川崎により、ハス、リンドウ、サフラン、ナデシコ、キキョウ等を用いて、東京における花時計としての植物種の組合せが示されている。

開花時刻がほぼ決っている多くの植物は、厳密に区別できるわけではないが、開花直前の環境変化が開花を引き起こすタイプと、開花時刻が内生リズムに強く支配されているタイプに分けられる。前者には、温度が刺激となる傾熱性運動で開花するチューリップやクロッカスなどと、光の強弱に反応して傾向性運動を示すと言われてきたタンポポ、キンセンカなどがある。後者では、一定温度の連続暗黒条件下で、ほぼ1日おきに開花反応を示すオオマツヨイグサ、アサガオやカランコエなどが代表的な植物である。これらの植物がその種に固有の時刻に開花する生理的、代謝的メカニズムは、今日まで、ほとんど解明されてきていないが、比較的最近、このどちらのタイプにおいても、開花時刻の調節に“夜”が重要な役割を演じていることが明らかになりつつある。

そこで、ここでは、斎藤により研究されたオオマ

ツヨイグサと、貝原、滝本により明らかにされたアサガオの開花時刻調節機構における“夜”の役割を説明し、最近著者らが得た、タンポポ頭状花の開花反応における傾光性発現のための“夜”の条件についての知見を述べ、開花時刻調節における“夜”の意義について考察する。

## 1. オオマツヨイグサの開花時刻調節

夏の夕暮れ、日が沈むと、あたりが暗くなるのを待ちわびていたかのように花を開き始めるオオマツヨイグサの開花時刻は、体内の内生リズムに強く支配されており、連続暗黒条件下でも、ほぼ1日おきに開花することが知られている。しかし、自然条件下において、この花が規則正しく、夕刻に開くためには、前日の夕方暗くなってから光感受性の異なる2段階の開花準備過程を経る必要がある。

最初の過程は連続した6時間の暗黒を必要としており、光が挿入された場合には翌日の開花時刻は著しく遅れる。しかし、夏の自然条件下では、この過程は、暗くなり始めた7時頃からスタートし、真夜中の1時頃までの暗黒の間に完了するため、普通には、光で妨げられることはない。実験的に、夜間も電灯照明をして暗黒を与えないようにすると、翌夕開くはずのつぼみはいつまでも開花せず、午後7:00—午前1:00の6時間の暗黒過程を4時間に短縮して午後11:00に打ち切ると、翌夕に開花するはずのつぼみは次の日の朝まで開かない。このように、この植物にとっては夕方から6時間の暗黒、つまり“夜”が規則正しい時刻に開花するためには必要不可欠となっている。

これに続く第2過程は暗黒のままだと19時間を要するが、光があると短縮されるしくみになっている。この過程の早期に光が当たるほどこの期間は短縮でき、午後7:00—午前1:00の6時間の暗黒直後に光のある条件に移すと、夕方開くはずの花が午後2時頃に開き始める。自然条件下では朝の4時頃に明るくなるため約2時間しか短縮されず、夕方6時頃に、この過程は終了する。

これでつぼみは開花準備が終わり、いつでも開ける状態になっているが、最後の開花過程は光が強いと阻害される。そのため、曇りの日には夕方早くに

\* 甲南大学理学部環境生物学研究室

開花し始めるが、暗れた日には日が沈みあたりが暗くなるのを待って開花する。

## 2. アサガオの開花時刻調節

アサガオは、その名が示すように、夏には確かに朝方に開花するが、決して、明るくなるのを感じて開花するわけではない。この植物の開花時刻を長期間にわたって調べると、7月中旬には午前4:30頃、8月中旬には午前3:30頃であり、9月中旬には真暗の午前2:30頃、10月中旬には午前1:30頃となり、朝の明るくなるのが開花の刺激となっていないことがわかる。

この開花時刻を支配しているものを知るためには、自然条件下で夕方から与えられる暗黒の開始時刻を変化させてみるとよい。夕方から電灯照明をして暗黒を与え始める時刻を遅らせていくと開花時刻も遅れ、人為的に暗くすることにより暗黒の開始時刻を早めると開花時刻も早くなる。そして、暗黒の開始から開花時刻まではいつも約10時間となる。すなわち、朝に開くつぼみは、開花前に約10時間の暗黒期、つまり“夜”を必要としており、自然条件下では、夕方暗くなり始めると共に時を刻み始め、約10時間後に開花しているのである。真夏のアサガオの季節には、暗黒になり始めて約10時間後がちょうど朝明るくなり始める時刻と一致するだけである。

しかし、この植物の場合には、朝方の気温が開花時刻に多少影響しており、開花時刻は、気温が低いと早くなり、高いと遅くなる傾向が認められる。前述したように、7月から10月にかけて、開花時刻が顕著に早くなるのは、秋になるにつれて日没時刻が早くなって暗黒の開始が早まるためと同時に、気温が低くなることが原因である。

開花準備に必要な約10時間の“夜”が、ほんとうに暗黒でなければならないのかどうかについて、温度条件との関係で調べられている。その結果、気温が低い場合（20℃以下）、必ずしも暗黒である必要はなく、光が連続的にあっても、翌朝正常な時刻に開花するが、温度が高くなるにつれて必要な暗期の長さは長くなり、23℃では4時間の暗期、25℃では8時間あるいはそれ以上の暗期がなければ、翌朝の正常な時刻に開花が起こらないことが明らかになっている。

## 3. タンポポの傾光性発現の条件

タンポポの花の開閉運動（厳密には頭状花をつくる一つ一つの舌状花の花弁の運動）は、「典型的な傾光反応であり、明るくなると開き、暗くなると閉じる」と言われてきた。しかし、最近、そんなに単純

に、光の強弱に反応して開閉運動を繰り返しているのではないことが、シロバナタンポポ、セイヨウタンポポ、カンサイタンポポを使って明らかになりつつある。

春の自然条件下に咲いているシロバナタンポポの花を観察してみると、朝7:00-9:00頃に開き、午後には閉じる。各々の花はこの開閉運動を3日間連続して行う。そこで、翌朝開くはずのつぼみを夕方花茎を5cm程残して切り取り、水を満たした三角フラスコ内にさしていろいろな温度条件（5, 10, 15, 20 ± 1℃）の暗黒下に17時間置く。翌朝、これらのつぼみを暗黒条件に保ったままで温度を上げると、5℃に保たれていたつぼみは11℃の温度上昇に反応してわずかに開くだけであるが、10, 15℃に保たれていたものは温度の上昇に応じて大きく開き、20℃にあったものはわずかの温度上昇で開き始める。図1は、温度上昇処理後4時間で飽和に達した開度（花茎を延長した線と最外側の舌状花の花弁のなす角度）を示しており、開花の程度は温度上昇が大きいほど大きく、高い夜間温度を感受していたつぼみほど、同じ上昇温度でもよく開くことがわかる。この場合の開花は明らかに温度の上昇に反応しており、傾光性によるものである。

次に、種々の温度で夜（17時間の暗黒）を過ごしてきたつぼみを朝、高い温度条件に移すと共に、暗黒のままにせず光を与えると、やはり、開花反応が起こる。この場合の開花も傾光反応であり、暗黒下での反応と同様に、上昇温度が高いほど、また、夜間温度が高かったものほど大きく花開く（図2）。しかし、この開き具合を暗黒条件のままで温度上昇が与えられた場合と比較してみると（図1と図2）、光が促進的役割を果たしていることがわかる。そして、夜間の温度が20℃以上であった場合には、翌朝、温度の上昇がなくても光が当たただけで、つぼみは開き始める。つまり、これは傾光性による開花である。

以上の結果、翌朝の傾光性発現と開花時刻は“夜”の温度に依存していることになる。夜間温度が高い場合、翌朝の開花は傾光性によるか、あるいは、わずかの温度上昇でおこるため開花時刻は早くなり、夜間温度が低い場合、開花は温度の高い上昇を必要とするため開花時刻は遅くなる。このようにして得られた、夜間温度の差が翌朝の開花時刻を支配するという知見は、自然条件下での日々の開花時刻の違いを十分説明するものであることが、気温との関係で確認されている。

なお、この花は、4月の自然条件下で、およそ午

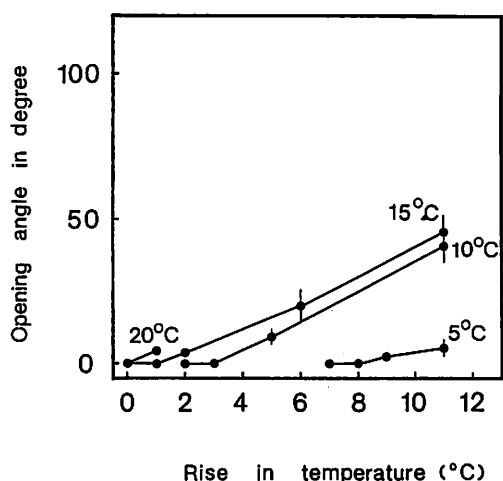


図1. 種々の温度で17時間の暗期を感受したシロバナタンポポの、暗黒条件下での温度上昇に対する開花反応。

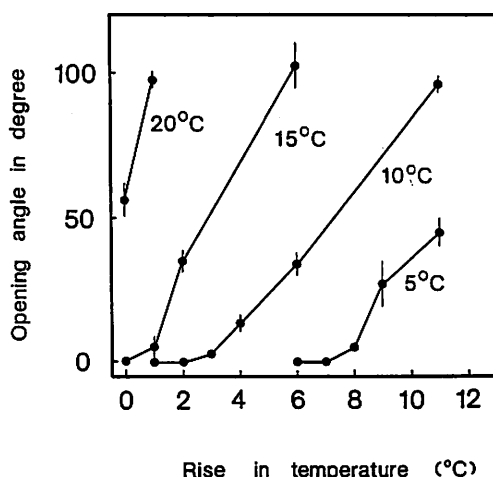


図2. 種々の温度で17時間の暗期を感受したシロバナタンポポの、光条件（6000 lux）下での温度上昇に対する開花反応。

後3:00-5:00に閉じるため、光量の減少や温度の低下に反応しているような印象を受ける。しかし、開花した花は、一定温度の連続照明下でも、開花反応の開始後8-10時間で閉じてしまう。そのため、閉花の過程は、内生的な要因が支配しているものと考えられる。

ここではシロバナタンポポで得られた結果の説明にとどめるが、セイヨウタンポポ、カンサイタンポポで得られている結果においても、傾光性発現に要する夜間温度と温度上昇に対する反応性などに細かな違いが見られる程度で、本質的な相違点は認められていない。したがって、ここにあげたシロバナタンポポの開花機構は少なくともセイヨウタンポポ、カンサイタンポポに共通のものと考えて差し支えない。

#### おわりに

以上のように、オオマツヨイグサ、アサガオ、タンポポの3種の植物において、開花時刻調節のために“夜”が重要な役割を演じていることが明らかになっている。

オオマツヨイグサとアサガオの開花は暗期の開始から、それぞれ、25時間後、10時間後に起こることから、内生リズムに強く支配されていると思われる。また、この両植物は、一定温度の連続暗黒条件下においても、ほぼ1日おきに規則正しく開花することからも内生リズムが強く関与していると見られる。一方、タンポポは、一定温度の暗黒条件下ではいつ

までも開花せず、必要な温度や光条件の変化があると、いつでも（開花直後の数時間は除いて）開花できるしきみを持っている。したがって、この2つのタイプは、一見まったく異質な開花機構を持つように見える。しかし、今まで述べてきたように、この両タイプの植物が共に“夜”に、開花の準備をおこなっていることは、開花準備機構に共通の部分がある可能性を示唆するものとして、きわめて興味深い。

自然条件下での“夜”に、植物は暗黒と低温を感受する。ここに紹介したオオマツヨイグサでは温度の影響についてはほとんど知られていないが、アサガオの場合、正常な時刻に開花するためには、温度が高いと暗黒が必要であり、温度が低いと暗黒は必要でないことは、先に述べた通りである。また、タンポポが正常な時刻に開花するためには、夜間温度が高い場合、曇天で、翌朝の温度上昇がないことが多いため、暗黒である方が好ましく、夜間温度が低い場合、晴天で、朝方の温度上昇が期待できるため、必ずしも暗黒である必要はなくなってしまう。したがって、両タイプの植物において、暗黒と低温は、自然条件下で正常な時刻に花が開くために相互補完的に作用しているように思える。この点でも、両タイプの植物にはかなり共通した開花準備機構が存在する可能性が示唆される。

なお、アサガオについて、暗黒と低温が開花に対して、同じ作用を持つものかどうか検討されている。その結果によると、低温は花が開くために必要であ

るが、開花時刻には影響を与えず、暗黒は開花時刻を支配する内生リズムの発現に関与することが明らかになっており、この2つの作用は異なることが示唆されている。今後、暗黒と低温が開花におよぼす作用について、他の植物でも詳細な検討が必要であろう。

“夜”の開花準備期にどのような生理的变化が起こっているのかについては系統的な知見はほとんど得られていない。しかし、いくつかの生長調節物質が開花反応に関与していることを示唆する報告があり、これらの物質が開花準備期に生体内で増加、減少することが開花を支配している可能性が考えられる。たとえば、アブサイシン酸は、アサガオの開花に必要な約10時間の暗期の要求に代わり得ることが見い出され、内生のアブサイシン酸がこの暗期中に増加することが確認されている。一方、オーキシンはアサガオの開花を完全に抑制し、アブサイシン酸の開花促進効果を打ち消す作用を示すことが知られている。オオマツヨイグサにおいては、開花直前に開花部のオーキシン濃度が上昇すること、および、外生のオーキシンが開花時刻を早めることが明らかになっている。また、エチレンは、カーネーションのつぼみが開くのを抑制し、開いている花を短時間に閉じさせてしまう効果を持っている。

このように現在までに知られている範囲では、植物種ごとに異なる生長調節物質が開花を支配しているように見える。しかし、植物の開花は被子植物すべてに基本的に共通の過程であり、植物ごとに異なる物質が支配しているとは考えにくい。それ故、今後、開花に必要とされる“夜”の意味が理解されるにつれて、植物に普遍的な開花準備機構が明らかになることが期待される。

#### 参 考 文 献

- 貝原純子、滝本敦、山口五十磨、高橋信孝(1986) アサガオの開花における IAA と ABA の役割、日本植物学会第51回大会研究発表記録、p. 175
- Kaihara, S. and A. Takimoto(1979) Environmental factors controlling the time of flower-opening in *Pharbitis nil*. Plant Cell Physiol. 20: 1659 - 1666
- Kaihara, S. and A. Takimoto (1981) Effects of light and temperature on flower-opening of *Pharbitis nil*. Plant Cell Physiol. 22: 215 - 221.
- Kaihara, S. and A. Takimoto (1983) Effect of plant growth regulators on flower-opening of *Pharbitis nil*. Plant Cell Physiol. 24: 309 - 316.
- 柴岡孝雄 (1971) 傾性反応、植物生理学講座 3、生長と運動、古谷雅樹、宮地重遠、玖村敦彦編、pp. 240 - 264 朝倉書店
- 十亀好雄 (1985) 花の開閉と花時計 (アサガオ、モミジアオイほか)、生物観察実験ハンドブック、今堀宏三、山極隆、山田卓三編集、pp. 264 - 266 朝倉書店
- 滝本敦 (1973) 光と植物、大日本図書
- 滝本敦 (1979) 花ごよみ花時計、中央公論社
- 滝本敦 (1981) アサガオの開花時刻、植物と自然 15巻 6号。pp. 31 - 36. ニューサイエンス社
- 滝本敦 (1986) ヒマワリはなぜ東を向くか、植物の不思議な生活、中公新書、中央公論社
- Takimoto, A. and S. Kaihara (1984) Photo-control of flower opening in *Pharbitis nil*. In Light and the flowering process. Edited by D. Vince-Prue, B. Thomas and K. E. Cockshull. pp. 241 - 253. Academic Press. London.
- 田中修 (1981) 月見草 Diamond Box 2巻 9号、pp. 128 - 129. ダイアモンド社
- 田中修、和田弘光、横山卓司、村上浩 (1986) タンポポの開花における傾光性発現の条件について。日本植物学会第51回大会研究発表記録。p. 173
- Tanaka, O., H. Wada, T. Yokoyama and H. Murakami (1987) Environmental factors controlling the capitulum opening and closing of the dandelion, *Taraxacum albidum*. Plant Cell Physiol. in press.
- 田村三郎 (1977) 植物ホルモン、大日本図書
- 八巻敏雄、竹田和夫 (1986) オオマツヨイグサの萼片開裂 (開花) とオーキシン。日本植物学会第51回大会研究発表記録。p. 174