

ミヤマオダマキの茎伸長と花芽形成は低温により促進される

中川 繭¹・八巻 皓仁²

Low temperature effects on stem elongation and flowering of *Aquilegia flabellata*

Mayu NAKAGAWA¹ and Hiroto YAMAKI²

^{1, 2}*Department of Biological Sciences, Faculty of Science and Engineering,
Ishinomaki Senshu University, Miyagi 986-8580, Japan*

Abstract

Plant development such as transition from vegetative to reproductive phase depends on environmental growing conditions. *Aquilegia* blooms in spring and the flowering is generally considered to require vernalization. We performed experiments to determine the influence of low temperature on flowering response and stem elongation for two cultivars, one distributed in market and the other originated from a natural population, of *Aquilegia flabellata*. These cultivars exhibited clear differences in plant height at the time of acquisition. However, plant height of the next generation of each cultivar were not significantly different under the same growth conditions, cold exposure for 8 or 12 weeks at 4°C, 5 months after growing under room temperature. However, the stem of plants without cold exposure showed little or no elongation. Both two cultivars without cold treatment flowered about one year after sowing, whereas the flowering was accelerated by cold treatment. As the length of the cold exposure increased, the time between cold treatment and anthesis decreased and plants flowered uniformly. These results indicate that low temperature is the primary environmental factor that promotes flowering and stem elongation in *Aquilegia flabellata*.

1. はじめに

植物は周囲の環境条件を認識しそのシグナルに応答することで、自らの発生の調節を行う。環境条件のうち、栄養生長期から生殖生長期への転換、花芽形成、開花などに主に用いられるのは温度と日長である。花卉の育種において、開花時期の調節は重要な課題であり、様々な園芸種で花芽形成と開花を誘導する環境条件についての研究が行われている。

春から初夏にかけて開花する多年草として知られるオダマキ属は、北半球の温帯域に広く分布するキンポウゲ科の宿根草である。日本にはミヤマオダマキ (*Aquilegia flabellata* var. *pumila*) とヤマオダマキ (*Aquilegia buergeriana*) の2種が自生種として存在する。ミヤマオダマキは、日本の中部以北、サハリン、朝鮮半島北部の高山に分布する多年生の高山植物である^(1,2)。*pumila*の名のとおり、オダマキ属の他の種や系統に比べ草丈が低く、15~30 (– 45) cm または 10~20 cm と

されている。日本で園芸種として栽培されているオダマキ (*Aquilegia flabellata* var. *flabellata*) は草丈が20~50 cm とされているが⁽²⁾、矮性品種として作出された園芸種のオダマキがミヤマオダマキとして流通していることや、高山で自生するミヤマオダマキに草丈が30 cm を超えるものも存在するため、花形や草丈からはオダマキとミヤマオダマキの区別は非常につけにくいのが現状である。山野草として販売されているミヤマオダマキは草丈が低く、園芸種として販売されている場合は(ミヤマオダマキと表示されていても)草丈が高いものが多いが、その違いが遺伝的なものなのか栽培条件によるものなのかは不明である。

セイヨウオダマキと総称される欧米原産の *Aquilegia vulgaris* とその交配種は草丈が40~120 cm とされ、日本産のオダマキとは花形が大きく異なる。しかし、オダマキ属は種間交雑が容易であるため、セイヨウオダマキとミヤマオダマキの交配により多数の園芸種が作出されている。ま

¹石巻専修大学理工学部生物科学科

²石巻専修大学理工学部生物科学科 2018 年度卒業生

た、アメリカ原産の数種による交配種 (*Aquilegia x hybrida*) は、大輪で距が長く花色が豊富で種子播きの品種として人気がある⁽²⁾。

オダマキ属の園芸品種は鉢花または種子として販売されることから、環境条件による花芽形成の誘導研究は様々な園芸品種を用いて行われており、品種によって花芽形成誘導への環境応答能が異なることが報告されている⁽³⁻⁶⁾。

日本でオダマキ属を野外で栽培する場合、暖地では春に播種し夏に高温を避けて育てることで、次の年の春に開花させることができるとされている。寒地や高冷地では秋に播種し、一年半後の春に開花させることが多いようである⁽²⁾。

興味深いことに、オダマキ属は基本的に春咲きであるにもかかわらず、日本産のオダマキもセイヨウオダマキも花芽形成誘導に日長条件はほとんど影響せず、低温処理（春化）により強い誘導を受ける⁽⁵⁻⁷⁾。また、*Aquilegia x hybrida* を用いた研究では、株が小さいと低温処理による花芽形成の誘導は起きにくく、株がある程度育ち花芽形成能を有した状態（花熟）でないと低温処理が有効でないことが報告されている⁽⁶⁾。

園芸種として流通している *Aquilegia flabellata* と野生系統のミヤマオダマキの最も大きな違いは草丈と開花までの期間である。そこで、本研究は、この二つの特徴が育種の過程で選抜された遺伝的要因によるものなのか、生育環境によるものなのかを調べることを目的として、異なる遺伝的背景を持つ *Aquilegia flabellata* を材料に、低温処理による花芽形成能と草丈への影響について調べた。

2. 材料と方法

2.1 材料

園芸センターにてオダマキとして販売されていた株と、山梨の栽培家がミヤマオダマキとして分譲していた株を入手した（以下、育種株と山梨株とする）。育種株は5月に開花している株を購入した。育種株の栽培業者を購入店で問い合わせたが、関東の市場を介しているため不明とのことだった。山梨株は南アルプス市の T 氏が約 35 年前に北アルプスで自生株を採取し、自宅で栽培、採種を繰り返して繁殖させた系統である。T 氏からその年の春に開花しなかった播種後 2 年目の

株を8月に購入し、12月まで室内でその後は野外で栽培した。育種株と山梨株から得られた種子を播種し、栽培した株を以降の実験に用いた。

2.2 栽培

植物の栽培にはパーミキュライトと鹿沼土を 2:1 の割合で混ぜた培養土を使用し、移植時には遅効性肥料のマグアンプ K（ハイポネックスジャパン）を鉢の底に入れた。種子は育苗ポットにばら播きし覆土はせず、葉が 5 枚から 8 枚程度に育った時点で 8 cm 角の鉢に 1 株ずつ移植した。鉢またはポットは栽培用トレイに置き、水の代わりにハイポニカ（協和）の 2000 倍希釈液をトレイに入れることでポットまたは鉢の底から吸わせた。室内での栽培は空調を 22℃ 設定にした実験室南側の窓辺で行った。低温処理は、4℃ に設定した低温インキュベーター（LP-130P, 日本医科器械製作所）内に植物を置き、白色 LED のデスクライトで連続光照射した（ $\approx 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ）。低温処理後は処理前と同じ室内で、植物栽培用の LED 照明（プラントフレックス電球色、日本医科器械製作所）を用いて連続光照射した（ $\approx 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ）。野外での栽培は実験室のある建物の南側の窓の脇で行い、日照時間が実験室となるべく変わらないようにした。

2.3 開花時期の測定

萼と花弁が開き、雄しべが見えた時点で開花とし、最初の花が開花した日を開花日とした。

2.4 草丈の測定

草丈は、最初の花の開花時に花茎の根本から花の付け根までの長さを測定し、さらに花茎の伸長が完全に停止したと考えられる採種時に、最も高いところにある実の付け根から根本までの長さを測定した。3 個体以上の実験区では、各実験区で得られた草丈の平均と標準偏差を求めた。

3. 結果

3.1 低温による花芽形成の誘導

株で購入した山梨株は播種してから約 2 年後にはじめて開花した。栽培者より播種後 1 年での開花は難しいとの説明を受けたが、オダマキ属は暖

地で春蒔きすればほぼ1年で開花するとされていることと、育種株は価格的に1年目の株ではないかと購入店が推測していたことから、この花芽形成までに必要な栽培期間が野生系統と園芸品種の違いなのか、栽培条件によるものなのかを調べるため、山梨株の1年目での開花誘導を試みた。オダマキ属の花芽形成誘導には低温処理が有効とされていることから^(5~7)、8月に播種し室内で育てた山梨株を9ヶ月目の5月から16℃で1ヶ月間の馴化処理を行った後、4℃で4週間または10週間の低温処理を行った。対照として、馴化および低温処理を行わない室内での栽培（無処理）と馴化と同時期（播種後9ヶ月目）から野外で栽培（野外）を行った。

低温処理をした株は4週間、10週間ともに、室内に戻した約3週間後にすべての株で最初の花が開花した。したがって、ミヤマオダマキにおいても低温は花芽形成誘導、開花誘導に有効であり、開花を誘導するには1ヶ月間の馴化（16℃）と4週間の低温（4℃）で十分であることがわかった。

しかし意外にも、最初に開花が確認されたのは室内で育てた無処理の株で、播種後11ヶ月で最初の花が開花した。但し、これらの株は開花時にはほとんど花茎が伸長せず、ロゼット葉の中心に埋まるように開花した（図1）。一方、野外で栽培した株も室内とほぼ同時期、約1週間の遅れで最初の花が開花した。したがって、ミヤマオダマキは春化がなくとも、株が十分に大きくなれば花熟し、花芽が形成されることがわかった。

花芽形成能を有する花熟に必要な栄養生長期の期間を調べるため、育種株を播種後5ヶ月目または7ヶ月目に4℃で8週間の低温処理を行い、開花時期を調べた。低温処理を行わず室内で栽培した株を無処理区とした。先に行った山梨株の実験では、低温下では植物は新しい葉を作ることなく古い葉から順に枯れていったが、馴化中は栄養成長をしているのか生育を停止しているのか分りにくいことと、セイヨウオダマキでの先行研究で馴化が行われていなかったことから^(3~6)、馴化処理はせず低温処理のみを行うことにした。播種後5ヶ月目に低温処理を行った株は、室温に移してから28~30日で最初の花が開花した（ $n=4$ ）。播種後7ヶ月目に低温処理を行った株は室温に移



図1 低温無処理株の開花の様子

してから21~23日で最初の花が開花した（ $n=3$ ）。無処理の株は播種後12.5ヶ月で開花した（ $n=1$ ）。同様に、山梨株を播種後5ヶ月目または7ヶ月目に4℃で8週間の低温処理を行い、開花時期を調べたところ、播種後5ヶ月目の株は室温に戻してから25日から29日で最初の花が開花し（ $n=4$ ）、7ヶ月目の株は室温に移した19日から21日後に開花した（ $n=4$ ）。無処理の株は播種後9ヶ月と12.5ヶ月に最初の花が開花した（ $n=2$ ）。

さらに、低温処理期間の長さが花芽形成の促進に働くかを調べるため、播種後5ヶ月の育種株に4℃で8週間または12週間の低温処理を行い、低温処理後に室温に戻してから最初の花が咲くまでの日数を調べた。その結果、低温処理8週間の株は28日から30日で開花し（ $n=4$ ）、12週間の株は24日から25日で開花した（ $n=4$ ）。

3.2 園芸系統と自生系統の草丈の比較

園芸種として流通している *Aquilegia flabellata* とミヤマオダマキの草丈の違いが、遺伝的なものなのか栽培環境によるものなのかを調べるため、育種株と山梨株の草丈の比較を行った。育種株は5月に園芸センターで開花している株を購入し、採種時に最も高い所にある実の付け根から根本までの長さを草丈として測定した。山梨株は8月に購入した未開花株を12月まで室内で、その後は野外で栽培し、翌年の春に開花した株の採種時に草丈を測定した。育種株の草丈は平均 31.6 ± 2.19 cm（ $n=10$ ）、山梨株の草丈は 11.3 ± 2.70 cm（ $n=7$ ）と有為な差を示した（図2）。

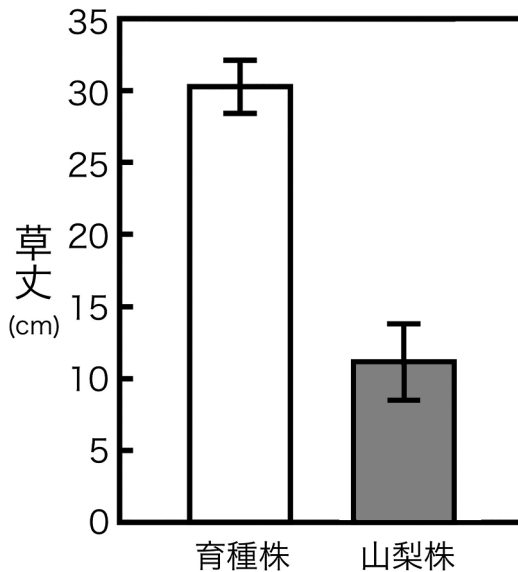


図2 購入した *Aquilegia flabellata* の草丈の比較

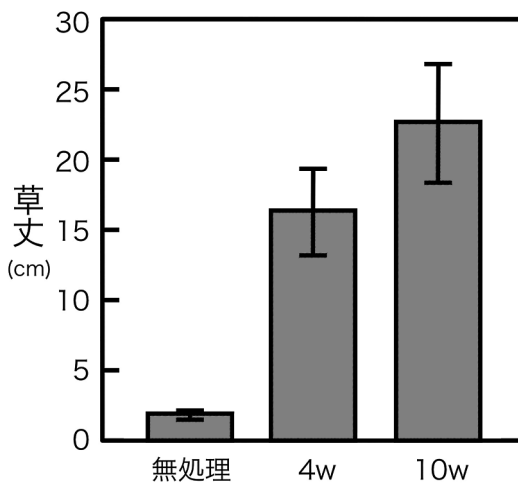


図3 山梨株の低温処理期間と草丈の比較

3.3 低温処理の草丈への影響

低温による開花誘導実験を行った山梨株の採種時の草丈が無処理では 1.9 ± 0.32 cm ($n=3$) と花茎がほとんど伸長しなかったのに対して、低温4週間の株は 19.7 ± 3.06 cm ($n=4$)、低温10週間の株は 22.7 ± 4.24 cm ($n=4$) と野外で栽培した親株集団より草丈が2倍近くになったことから、春化は花芽形成の誘導だけでなく花茎の伸長にも影響を与える可能性が示唆された (図3)。

そこで、低温処理期間の違いが草丈に影響を与

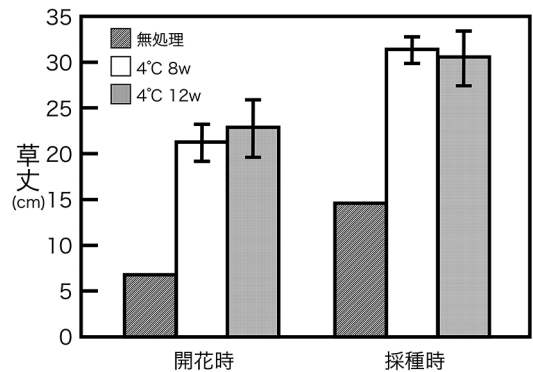


図4 育種株の低温処理期間と草丈の比較

えるかを調べるため、育種株の播種後5ヶ月目に4°Cで8週間または12週間の低温処理を行い、最初の花が咲いた時と採種時の草丈を測定した (図4)。低温処理を行わず室内で栽培した株を無処理とした。最初の花の開花時の草丈が、無処理の株は6.8 cm ($n=1$) だったのに対して、8週間の低温処理を行った株は 21.3 ± 2.01 cm ($n=4$)、12週間の低温処理を行った株は 22.9 ± 3.12 cm ($n=4$) と育種株においても低温処理が花茎の伸長を促進させることがわかった。しかし、8週間と12週間の低温処理による差は1 cm以下であり、採種時の草丈も8週間が 28.8 ± 1.60 cm、12週間が 27.4 ± 5.417 と差が見られなかった。

3.4 草丈への遺伝的背景の影響

山梨株と育種株の草丈の違いが、栽培環境によるものなのか、遺伝的な違いによるものなのかを調べるため、播種後5ヶ月の育種株と山梨株に8週間の低温処理を行い、草丈を比較した (図5)。育種株の最初の花の開花時の草丈が 21.3 ± 2.01 cm ($n=4$) だったのに対し、山梨株は 18.2 ± 1.09 cm ($n=4$) だった。採種時の草丈は、育種株が 31.4 ± 1.44 cm、山梨株が 29.1 ± 2.13 cm だった。育種株と山梨株の草丈の有意差はウェルチの t 検定で、開花時は $p=0.046$ 、採種時は $p=0.124$ となった。

4. 考察

育種株、山梨株ともに低温未処理でも播種後約1年で開花したことから、*Aquilegia flabellata* は株が十分に成長して入れば、低温による刺激を受

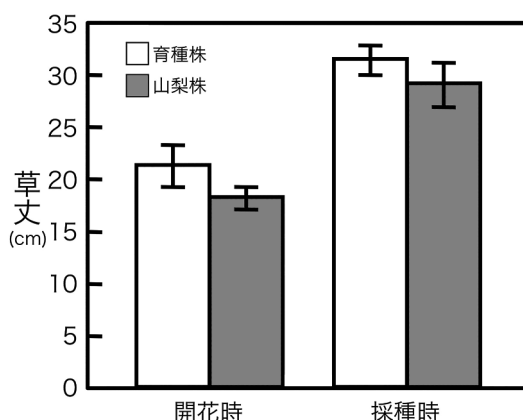


図5 播種後5ヶ月目に8週間の低温処理をした育種株と山梨株の草丈の比較

けなくとも花芽が形成されることがわかった。また、ミヤマオダマキは20℃以下になると花芽形成が開始されるという説もあることから⁽⁸⁾、室内温度の22℃では花芽形成の抑制が起きなかったと考えられる。播種後5ヶ月の株に8週間の低温処理をすると処理後約1ヶ月で開花したことから、適切な栽培条件下で栄養生長期を過ごした株は少なくとも5ヶ月で花熟し、低温処理による花芽形成の誘導と開花の促進が起きることが示された。十分に花熟した株であっても低温処理中は花芽が形成されなかったことから、この低温処理による花芽形成の誘導は春化によるものであり、低温域で花芽分化をするわけではないと言える。低温処理前の栄養生長期の期間が長くなるにつれて低温処理後の開花までの日数が短くなったのは、播種後5ヶ月目の株は低温処理後に花芽が形成されたのに対して、7ヶ月目の株では既に花芽が形成されており、低温処理により花芽の休眠が打破されたため開花までの期間が早くなった可能性もあるが、ほとんどの無処理株の開花が播種後1年を超えたことから、播種後7ヶ月の時点ですべての株で花芽が形成されていたとは考えにくい。そのため、5ヶ月の株と7ヶ月の株は花熟度(=低温による花芽形成誘導の応答能)に差があり、それが低温処理後の開花までの時間の差になったと考える。これはセイヨウオダマキ (*Aquilegia x hybrida*) の株の成長が低温処理による花芽形成の有効性に影響するという報告とも一致する⁽⁶⁾。したがって、山野草として流通しているミヤマオ

ダマキの開花までの期間が一般に長いのは、山野草らしさを求めて小さく育てられることで株が花熟しにくいためと推測する。また、育種株では栄養成長期間が同じでも低温処理の期間が長くなると処理後の開花が早くなったことから、株の花熟度による低温処理への応答能とは別に、低温の期間に比例して花芽形成の促進を引き起こす経路があることが示唆された。

低温未処理の山梨株と育種株が共に、ほとんど花茎を伸長させずに開花したことから、*Aquilegia flabellata* では、花芽形成前の低温処理が花茎の伸長促進を引き起こすことが明らかになった。山梨株が低温処理4週間に比べて10週間の方が草丈が高くなったことから、低温処理の時間が長くなるにつれ花茎の伸長が促進されると考えられた。しかし、育種株の低温処理8週間と12週間の株の草丈に有意差が見られなかったことから、低温による草丈伸長の促進効果は少なくとも8週間の時点で閾値に達していたと考える。セイヨウオダマキ (*Aquilegia x hybrida*) の交配品種では、“Dove”は低温未処理での開花時の草丈は12 cmだが、6週間の低温処理により22 cmまで伸長する⁽⁴⁾。しかし、“Remembrance”やソライロオダマキ (*Aquilegia coerulea*) との交配品種である“Origami Blue and White”は、低温処理の期間と草丈に相関は見られない^(5, 6)。また、セイヨウオダマキの園芸品種を用いて様々な開花誘導実験が行われているが、花茎がほとんど伸長しないで開花するという報告は見つからなかったことから、低温による花茎伸長への影響はオダマキ属の中でも種によって差があると推測される。

一連の実験において、育種株の草丈の最大は36.9 cm、山梨株の最大が31.6 cmだった。しかし、同じ環境条件で栽培した(播種後5ヶ月目に8週間の低温処理)育種株と山梨株の草丈は、開花時には有意差があるということもできるが、採種時には差が見られなかったことから、育種株と山梨株が草丈に対して異なる遺伝的要因を持っているとは言い難い。園芸種のオダマキは草丈が20~50 cmとされていることから、育種株がオダマキではなくミヤマオダマキだった可能性もある。しかし、少なくとも園芸種として流通する *Aquilegia flabellata* とミヤマオダマキの草丈の違

いは主に環境条件により決まり、一般に考えられているように、育種の過程で草丈が高い系統が選抜されてきたわけではないのかもしれない。鉢花として販売されている *Aquilegia flabellata* は恐らく開花の時期を揃えるため低温処理を受けており、その結果として草丈の伸長促進が起きるのに対して、山野草として流通しているミヤマオダマキは寒冷地の野外で栽培され、強い低温処理を受けないため草丈があまり高くないのではないかと。また、本研究では低温処理後3~4週間で開花しているのに対して、高山に自生するミヤマオダマキは一般に花期が6~8月とされていることから、春になり栄養生長が可能な気温になってから1ヶ月以内に開花していないと推測される。したがって、高山のミヤマオダマキは、夏が短く低温なため秋になる前に株が花熟せず、冬期に地上部が枯れ、春になってから栄養生長を最初から行うことにより、花芽形成が可能な程度まで株が大きくなってからは強い低温に曝されないため草丈が低くなるものと推測する。ただし、オオヤマオダマキとミヤマオダマキ間のQTL解析では、草丈に関係がある3つのQTL座が報告されている⁽⁹⁾。したがって、園芸種の *Aquilegia flabellata* と野生系統のミヤマオダマキ間でも草丈に影響を持つ遺伝的要因が存在する可能性はある。

以上の結果から、*Aquilegia flabellata* の園芸種は草丈が高く1年で開花するのに対し、野生系統は、草丈が低く開花までに時間を要すると考えられてきたが、これらの違いは主に生育環境によるものであり、遺伝的な要因はほとんどないものと考ええる。

5. 謝辞

山梨株を分譲いただきました丹澤幸雄様、低温

インキュベーターをお貸し下さいました佐々木洋先生に深く感謝いたします。植物の栽培と草丈測定にご協力いただいた勝見浩人さんにお礼申し上げます。

6. 文献

- (1) 大橋広好, 門田裕一, 木原浩, 邑田仁, 米倉浩司 編著, 改訂新版 日本の野生植物 2 (2016) 137-138. オダマキ属. 平凡社
- (2) 田辺真紀子, 農業技術大系 花卉編 第9巻 (2001) 564の10-14. オダマキ. 農山漁村文化協会
- (3) White, J.W., Chen, H., Beattie, D.J., *HortScience* 25 (1990) 1422-1424. Gibberellin, light, and low-temperature effects on flowering of *Aquilegia*.
- (4) Zhang, X., White, J.W., Beattie, D.J., *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116 (1991). 792-797. Regulation of flowering in *Aquilegia*.
- (5) Niu, G., Heins, R., Cameron A., Carlson, W., *HortScience* 37 (2002) 1028-1031. Prevernalization daily light integral and vernalization temperature influences flowering of herbaceous perennials.
- (6) Whitman, C.M., Runkle, E.S., *HortScience* 47 (2012) 1261-1264. Determining the Flowering Requirements of Two *Aquilegia* Cultivars.
- (7) 小西国義, 農業技術大系 花卉編 第1巻 (1993) 37-44. 原産地環境と発育相. 農山漁村文化協会
- (8) 藤田政良, 農業技術大系 花卉編 第1巻 (1993) 123-126. 花芽分化・発達の温度範囲. 農山漁村文化協会
- (9) Zhu, R., Gao, Y., Zhang, X., *Plant Breeding* 133 (2014) 153-161. Quantitative trait locus mapping of floral and related traits using an F2 population of *Aquilegia*.