

ワケギのりん茎形成制御およびりん茎形成・ 休眠の生理機構に関する研究[†]

山 崎 博 子

(平成 14 年 12 月 5 日受理)

Studies on the Control and Physiology of Bulb Formation and Dormancy of *Allium* × *wakegi* Araki

Hiroko YAMAZAKI

Synopsis

Bulb formation and dormancy of *Allium* × *wakegi* Araki are major factors which disrupt its year-round production. The present study has developed a new technique for preventing bulb formation on the basis of bulbing response to red/far-red light ratio. Covering with far-red-intercepting film clearly inhibited bulb formation of the plants grown in summer. But, the effect of far-red interception was less pronounced in spring than in summer, which was due to the exposure to low temperature during winter. Low temperature enhanced the sensitivity of the plants to long days, a bulb-inducible stimulus. Physiological mechanisms of the action of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy were investigated. A close positive correlation was found between the depth of dormancy and the ABA concentration in bulbs. Application of ABA to bulbs delayed sprouting. The plants treated with fluridone, an ABA-biosynthesis inhibitor, failed to develop bulb dormancy. These results suggest that ABA plays an important role in bulb dormancy of *A. × wakegi*. No antagonistic effect of gibberellins against ABA in bulb dormancy was found.

Key Words: abscisic acid, *Allium* × *wakegi*, bulb formation, bulb dormancy, far-red light.

目 次		
緒 言	140	1 日長および前歴の温度条件がりん茎形成に及ぼす影響 145
I りん茎の構造と形成過程	141	a 低温遭遇によるりん茎形成の促進効果 145
1 材料となるりん茎の準備方法	141	b 冬期の低温遭遇がりん茎形成に及ぼす影響 149
2 りん茎の構造およびりん茎形成・休眠の指標	142	c 高温による低温効果の打ち消し作用 152
II りん茎形成に及ぼす日長・温度・光質の影響	145	2 光質がりん茎形成に及ぼす影響 (制御環境条件) 153
		3 総合考察 155
		4 摘 要 156

〒514-2392 三重県安芸郡安濃町草生 360
機能解析部

[†] 本論文は京大学学位審査論文 (平成 14 年 1 月) を基に編集・加筆したものである。本報告の一部は、野菜茶研報 A10, 1-11 (1995); J. Japan. Soc. Hort. Sci. 64, 589-598 (1995); J. Japan. Soc. Hort. Sci. 67, 337-340 (1998); Plant Growth Regul. 29, 189-194 (1999); Plant Growth Regul. 29, 195-200 (1999); Acta Horticulturae 514, 133-138 (2000); J. Japan. Soc. Hort. Sci. 69, 250-254 (2000); 園学雑 70, 353-359 (2001); Plant Growth Regul. 36, 223-229 (2002); 園学雑 71, 829-831 (2002); 園学雑 72, 69-74 (2003) において発表した。

III 選光性被覆資材を用いたりん茎形成の制御と周

年栽培への適用 157

1 圃場条件における光質の変化がりん茎形成に
及ぼす影響 157

2 夏どり栽培におけるりん茎形成の制御 160

3 春どり栽培におけるりん茎形成の制御 165

a 光質処理によるりん茎形成の制御および
りん茎形成誘導刺激への感応時期 166b 光質処理によるりん茎形成の抑制効果と
低温遭遇の関係 167

4 初夏どり栽培におけるりん茎形成の制御 170

5 総合考察 172

6 摘 要 174

IV りん茎の形成・休眠における炭水化物の役割
..... 1741 りん茎発達前後の葉鞘基部における炭水化物
組成の比較 1742 炭水化物の蓄積とりん茎発達・休眠との関係
..... 1763 光質および低温遭遇が炭水化物の蓄積に及ぼ
す影響 178

4 総合考察 180

5 摘 要 182

V りん茎の形成・休眠における植物ホルモン、特
に ABA の役割 183

1 休眠と ABA 濃度の関係 183

a 葉鞘基部の ABA 濃度および水分状態の周
年変化 184b 異なる日長条件における休眠状態および
ABA 濃度の変化 1882 ABA および ABA 生合成阻害剤の処理が休
眠に及ぼす影響 190

3 休眠性の品種間差と ABA の関係 193

4 りん茎形成における ABA の役割 196

5 休眠における ABA と GAs の拮抗作用 198

6 総合考察 200

7 摘 要 202

総 括 203

引用文献 204

Summary 209

緒 言

ワケギ (*Allium* × *wakegi* Araki) は、東アジアおよび東南アジア諸国で古くから栽培されてきた野菜であり、日本ではネギと同様に葉菜として利用され、西日本を中心に栽培されている。その肉質は軟らかく、新鮮な色と特有の香りを持つことから、酢味噌和え（ぬた）の材料あるいは葉菜として珍重されている。ワケギは不稔であり、りん茎によって繁殖する。主に長日条件で形成が誘導されるりん茎は休眠性を有し、りん茎形成後に通常の栄養生長を再開するまでには一定の期間を必要とする。りん茎形成は次期の栽培における種球を獲得するための重要な現象であるが、一方で、葉菜としての商品価値を低下させる現象でもある。一般に、日本においてワケギは夏期をりん茎の状態で過ごし、秋に萌芽し、翌春に生長した地上部の葉鞘基部に新たなりん茎を形成するという生活周期を示す。9月中旬から4月上旬までの生産は、品種やりん茎の植え付け時期の選定並びに被覆資材を用いた冬期の保温によって比較的容易に行えるが、自然条件においてりん茎が形成される晩春から夏期における生産は、種球となる収穫後間もないりん茎が休眠状態にあることおよび高温長日条件での栽培のため短期間にりん茎形成が起こるなどの理由から困難である。このように、ワケギ栽培において、りん茎形成および休眠は周年生産の障害となってきた。このうち、休眠の問題はりん茎への高温処理や減圧吸水処理による休眠打破技術が開発されたことにより（長谷川ら，1981，1991）、ある程度解決され、初夏から夏期に生産する新しい作型が開発されている（沖森・長谷川，1983）。しかし、りん茎形成の問題については、水・肥培管理によって生育促進を図り、りん茎が形成される前に収穫することでこれを回避しているのが現状で、根本的に解決する技術は確立されていない。

休眠は多くの植物種の生活環に共通して認められる現象であり、休眠器官には種子、樹木の芽、栄養繁殖器官などがある。植物の休眠が少数の物質によって制御されているという考え方は1950年代に最初に提唱されて以来（HEMBERG，1961）、休眠の生理機構についての主要な考え方となり、この仮説を検証するために数多くの実験が行われてきた。初期の実験手法は、主に、植物ホルモンなどの休眠に関与すると推定される物質の処理が休眠に及ぼす影響やこれらの物質の内生レベルと休眠状態の関係を調査することに限定され、これらの実験から特

定の物質が休眠を制御していることを示す決定的な証拠は得られなかった。しかし、その後、植物ホルモンの生合成阻害剤や突然変異体を利用した実験が行われ、現在までに、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* L.) やヒマワリ (*Helianthus annuus* L.) などの草本植物の種子休眠には植物ホルモンのひとつであるアブシジン酸が重要な役割を果たしていることが明らかになっている (KARSSSEN・LAĆKA, 1986; LE PAGE-DEGIVRY ら, 1990)。一方、栄養繁殖器官の休眠生理に関する研究の蓄積は、種子休眠の研究蓄積に比べて少なく、りん茎や球茎などの休眠が特定の物質によって制御されていることを明確に示す証拠はほとんど得られていない。ワケギのりん茎休眠に関する生理的な研究はこれまでほとんどなく、また、りん茎形成の生理機構については、タマネギ (*Allium cepa* L.) でりん茎形成の誘導物質および／または抑制物質が存在する可能性が指摘されているが (HEATH・HOLDSWORTH, 1948; MITA・SHIBAOKA, 1984b)、その実体は明らかになっていない。

本研究において、著者はワケギのりん茎形成の制御技術の開発およびりん茎形成・休眠の生理機構の解明を目的として、以下の実験を行った。Ⅰでは、実験の遂行に不可欠な、りん茎の形成程度と休眠状態を評価するための指標を定めた。Ⅱでは、日長、前歴の遭遇温度および光質がりん茎形成に及ぼす影響を検討し、この結果をもとに、Ⅲにおいて、圃場栽培条件でのりん茎形成の抑制方法について検討した。Ⅳでは、ワケギの主要な体内成分である非構造性炭水化物のりん茎形成・休眠における役割について検討した。Ⅴでは、りん茎形成・休眠の制御における植物ホルモンの関与について、主に、アブシジン酸の働きを中心に解明した。

ワケギは植物分類上、混乱した取扱いを受けてきた歴史をもっており、その学名として日本では、*Allium fistulosum* L. var. *caespitosum* Makino, *A. ascalonicum* L., *A. × proliferum* (Moench) Schrad. および *A. wakegi* Araki が用いられた。しかし、近年の研究において、ワケギはネギ (*A. fistulosum* L.) を母親に、シャロット (*A. cepa* L. Aggregatum group) を花粉親に持つ1代雑種であることが証明された (田代, 1984; TASHIRO ら, 1995)。ワケギの起源を明らかにした田代 (1984) は、ワケギの学名としては従来用いられてきた学名の中では *A. wakegi* Araki が最も妥当であると主張している。本論文では、田代の主張を尊重し、雑種であることを明確にして、ワケギの学名として *A. × wakegi* Araki を使用することとした。

本論文をとりまとめるにあたり、終始懇切なご指導とご校閲を賜った京都大学大学院農学研究科教授 矢澤進博士に心より厚くお礼申し上げます。また、本研究に取り組む端緒を与えていただいた元野菜・茶業試験場生殖生理研究室長 桂 直樹博士、研究の遂行からとりまとめに至るまで終始ご指導とご助言を賜った元同研究室長 腰岡政二博士 (現花き研究所)、元野菜茶業研究所生育生理研究室長 三浦周行博士 (現東京農業大学) に心より厚くお礼申し上げます。三浦周行博士には懇切丁寧なご校閲も賜りました。深く感謝致します。

さらに、研究の遂行にあたり、貴重なご助言を賜った元鳥取大学乾燥地研究センター教授 稲田勝美博士、佐賀大学農学部教授 田代洋丞博士、広島県立農業技術センター 長谷川繁樹博士、分析手法について懇切なご指導と有益なご助言を賜った野菜茶業研究所 今田成雄氏、山口優一氏、花き研究所 西島隆明博士、中山正義博士に心より厚くお礼申し上げます。長谷川繁樹博士には実験材料のりん茎の入手にも度々ご助力いただきました。研究の遂行にあたり、種々の励ましとご協力をいただいた野菜茶業研究所 濱野 恵氏、真川せつ子氏、荒木照代氏、九州沖縄農業研究センター 大和陽一博士にも心より厚くお礼申し上げます。特に、真川せつ子氏には実験の遂行に不可欠な多大なご助力をいただきました。また、アブシジン酸生合成阻害剤および選光性被覆資材をそれぞれ快く提供していただきましたダウ・エランコ日本株式会社および三井化学株式会社に厚くお礼申し上げます。

I りん茎の構造と形成過程

Ⅰ-1 では供試材料であるワケギりん茎の準備方法について、Ⅰ-2 ではりん茎を形成したワケギの形態特性およびりん茎の形成程度を評価するための指標について説明する。

1 材料となるりん茎の準備方法

本研究ではワケギ‘木原晩生1号’、‘木原早生’、‘宜野座’および‘紫ワケギ’を供試した。これらの品種の特性を表1-1に示す。‘紫ワケギ’はアサヒ農園(株)から購入したりん茎を、それ以外の品種については広島県立農業技術センターから提供を受け、野菜・茶業試験場の圃場で増殖したりん茎を用いた。

りん茎の増殖・貯蔵は基本的に以下の方法に準じた。9月中下旬に基肥としてN, P₂O₅, K₂Oをそれぞれa当

たり 1.5～3 kg 施用した圃場に、りん茎を条間 20～30 cm、株間 20～35cm の 2 条植で植え付け、翌春まで栽培した。りん茎が形成され、地上部が倒伏する 5 月上旬に株を掘り上げ、雨よけハウスで乾燥させた。約 2 週間後、根および葉鞘上部を除去し、りん茎をプラスチック製の網袋に入れて、直射日光の当たらない風通しの良好な場所で貯蔵した。これらの作業を毎年行い、貯蔵したりん茎を試験に供した。

2 りん茎の構造およびりん茎形成・休眠の指標

りん茎を形成したワケギの形態特性を明らかにするため、りん茎の形成前および形成後のワケギの形態を調査した。また、本論文で使用したりん茎に関する用語およびりん茎の形成程度を評価するための指標について述べる。

a 材料および方法

I-1 に示した方法で、1999 年 9 月 30 日から野菜・茶業試験場内の圃場においてワケギ‘木原晩生 1 号’を栽培した。りん茎形成後の 2000 年 5 月 11 日に 6 株を採取し、株当たりの分げつ数を調査した。また、採取した各株から分げつ（外観上 1 本に見えるシュート）1 本を選び、計 6 分げつについて、葉鞘基部の最大径および最小径、葉鞘基部の生体重（葉鞘の下端から 5 cm までの部分）および分げつ内部の腋芽数を調査した。分げつを構成する各葉について、葉身長および葉鞘長を測定した。葉鞘の下端から 2cm の部位の厚さを各葉につき 4 か所

測定し、その平均値を葉鞘の厚さとした。

I-1 に示した方法で、2000 年 9 月 21 日から野菜・茶業試験場内の圃場においてワケギ‘木原晩生 1 号’を栽培した。りん茎形成前の 2001 年 3 月 16 日に 6 株を採取し、上記と同様の調査を行った。

b 結果および考察

1) 異なるりん茎発達段階におけるワケギの形態

前年の秋に植え付けた 1 個のりん茎は、翌春には 25 本以上の分げつから成る株に生長した（表 1-2、図 1-1）。外観上 1 本に見える分げつでも、分げつ内部にはさらに腋芽の生長がみられ、特に、りん茎形成後の分げつ内には多数の腋芽が存在した（図 1-2）。これらの結果は、ワケギが強い分げつ性を有することを示している。分げつの葉鞘基部の最大径を最小径で割った値は、3 月 16 日より 5 月 11 日の方が大きく、5 月 11 日の葉鞘基部生体重は 3 月 16 日に比べて約 4 倍重かった（表 1-2）。

りん茎の形成前後の分げつおよび分げつを構成する個々の葉の形態を図 1-3、図 1-4 に示す。りん茎形成前の葉では、葉長に占める葉鞘長の割合はすべて 40% 以下であり、葉鞘よりも葉身の方が長かった（図 1-5）。また、葉鞘の厚さは最外葉である第 1 葉でやや薄かったが、葉位による顕著な違いはみられなかった（図 1-6）。これに対して、りん茎形成後の葉では第 5 葉以降、葉長が急激に低下し、葉長に占める葉鞘長の割合は第 1～4 葉（展開葉）では 40% 前後であったが、第 5～7 葉（未展

Table 1-1. Comparison of morphological and ecological characteristics among four cultivars of *A. × wakegi* used in this study.

Characteristic	Difference among cultivars
No. of tillers	Kiharawase > Ginoza > Kiharabansei No.1 ≒ Murasaki wakegi
Leaf thickness	Kiharabansei No.1 ≒ Murasaki wakegi ≒ Ginoza > Kiharawase
Bulb size	Kiharabansei No.1 ≒ Murasaki wakegi > Ginoza > Kiharawase
Color of inner scales	Purple: Kiharabansei No.1, Murasaki wakegi Pale yellow: Ginoza, Kiharawase
Bulb dormancy	Dormant: Kiharabansei No.1, Murasaki wakegi, Kiharawase Nondormant: Ginoza

Table 1-2. Growth of *A. × wakegi* plants at different stages of bulb development.

Sampling date	Stage of bulb development	No. of tillers	Max. diameter of basal leaf sheath (cm)	Min. neck diameter (cm)	Bulb ratio ^a	FW of basal leaf sheath (g)	No. of buds in a tiller
March 16	Before formation	31.5	1.4	1.3	1.15	4.9	2.8
May 11	After formation	25.8	3.5	1.3	2.83	19.5	7.5

^aBulb ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.



Fig. 1-1 *A. × wakegi* plants grown in the field in April. The bulbs were planted in last September.

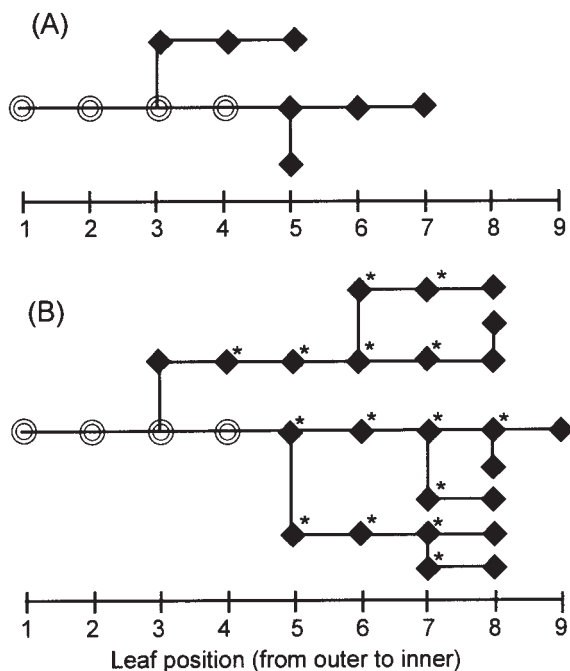


Fig. 1-2 Leaf composition of an *A. × wakegi* tiller before bulb formation (A) and after bulb formation (B). Symbols of $\odot$ represent expanded leaves, and those of $\blacklozenge$ represent unexpanded leaves. Leaves with an asterisk are bulb scales and those without an asterisk are foliage leaves.

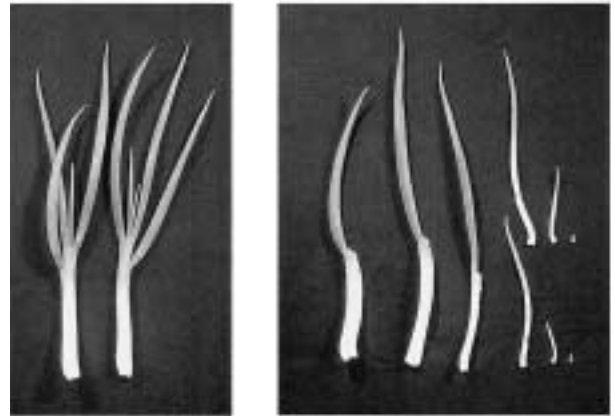


Fig. 1-3 Tillers and separate leaves of an *A. × wakegi* tiller before bulb formation (March 16, 2001).

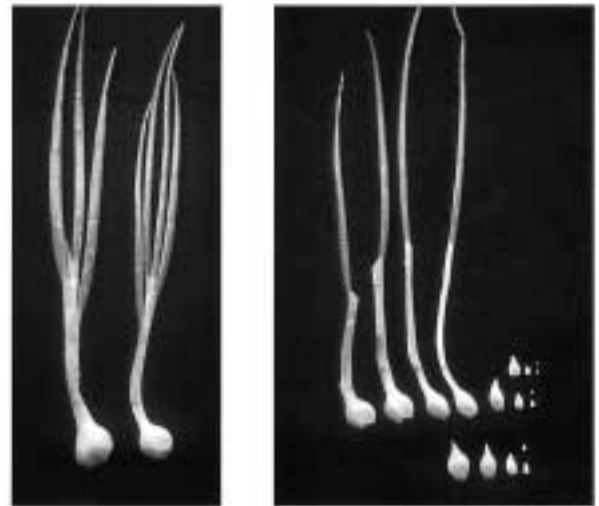


Fig. 1-4 Tillers and separate leaves of an *A. × wakegi* tiller after bulb formation (May 11, 2000).

開葉)では77~91%に増加した(図1-5). 葉鞘の厚さは内部の葉ほど厚く, 第4葉の厚さはりん茎形成前に比べて2倍以上厚かった(図1-6).

ワケギのりん茎形成時に特徴的な現象として, 葉鞘基部の肥大および葉鞘が肥厚し葉身がほとんど伸長しない特異な形態をもつ葉の分化が認められた. タマネギではこのような形態を示す葉は, “貯蔵葉”(青葉, 1964), “鱗葉”(加藤, 1964a), “鞘葉”(小西, 1985)などの名称と呼ばれ, その呼称は研究者間で統一されておらず, 定義も微妙に異なっている. また, 鱗葉という用語は, りん茎を構成している多肉質の葉すべてを指す場合もある(寺分, 1965b). 加藤(1973a)は, 葉身長/葉鞘長比が1以下の葉を鱗葉と定義しており, 本論文では加藤の呼称に従い, 葉鞘が葉身よりも長く, かつ, 葉身長が

1kg以下の葉を“りん葉” (bulb scale, 図1-7A), 葉身が葉鞘よりも長い葉を“普通葉” (foliage leaf, 図1-7B) と定義する. 青葉 (1964) は, 葉身長/葉鞘長比が1以上の葉のうち, 通常の栄養生長時にみられる葉鞘基部が肥厚していない葉を“普通葉”, りん茎形成時にみられる葉鞘基部が肥厚した葉を“肥厚葉”, りん葉より内側に分化する葉を“萌芽葉”として区別しているが, 本論文ではこれらの区別はせず, すべて“普通葉”とする. また, 葉の形態に関係なくりん茎を構成する個々の葉を指す場合には“りん片”という用語を用いる.

2) りん茎形成の指標

本研究で使ったりん茎形成の指標について説明する.

葉鞘基部生体重

りん茎の発達・未発達に関係なく, りん茎に発達する部分を葉鞘基部 (basal leaf sheath) と呼ぶ. 葉鞘基部の生体重はりん茎の発達に伴って増加するが, 栽培条件や葉齢などの影響を強く受けるため, りん茎の発達程度を示す絶対的な指標とはならない.

肥大指数

葉鞘基部の最大径を葉鞘基部の最小径 (=首部径) で

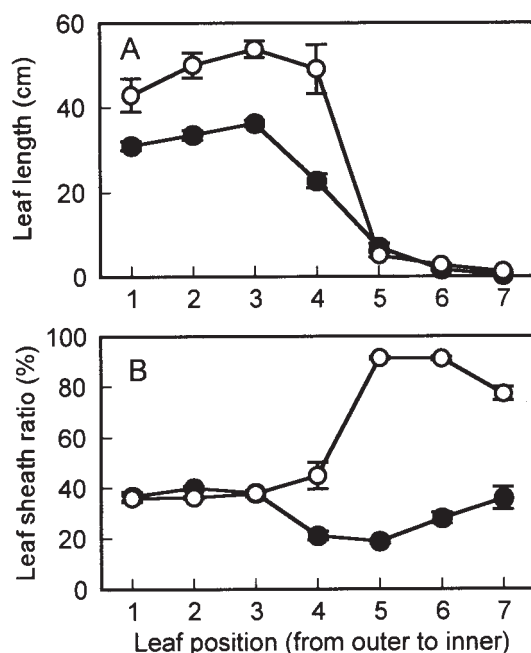


Fig. 1-5 Total leaf length (A) and leaf sheath ratio (B) of leaves of an *A. x wakegi* tiller before bulb formation (●) and after bulb formation (○). Leaf sheath ratio is the ratio of leaf sheath length to total leaf length. Vertical bars represent SE (n=6).

割った値を肥大指数 (bulbing ratio) と呼ぶ (図1-8). りん茎の発達程度を評価する最も一般的で簡易な指標であり, 複数の研究者がこの指標を採用している (CLARK・HEATH, 1962; BREWSTER, 1994). タマネギなどのりん茎形成に関する複数の報告では, 肥大指数が2.0以上の場合をりん茎形成としている (青葉 1970, 寺分, 1965a).

りん葉の形成

りん葉を形成した分けつ数/調査した全分けつ数×100をりん葉形成率として, りん葉の形成状況进行评估する. 1本の分けつにおける見かけ上の主軸の葉を調査の対象とし, 分けつ内の腋芽は調査対象から除外する. まれに, 葉身長と葉鞘長がほぼ等しく, りん葉と普通葉の中間的な形態を示す葉の分化がみられるが, その場合にはりん葉を形成した分けつ数0.5本としてりん葉形成率を算出する.

りん葉生体重

りん葉生体重はりん葉の内部に分化したすべての葉を含めた生体重とする. 前述したりん葉と普通葉の中間的な形態を示す葉は測定対象から除外する.

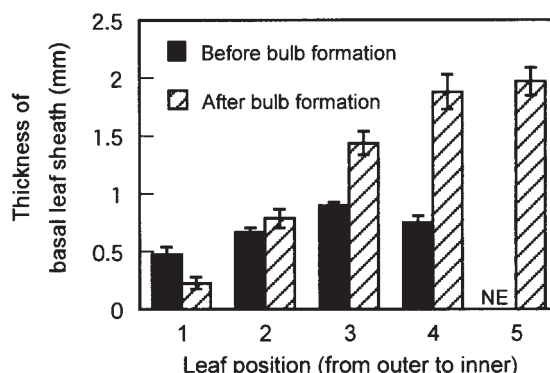


Fig. 1-6 Leaf sheath thickness of an *A. x wakegi* tiller before and after bulb formation. NE means not examined. Vertical bars represent SE (n=6).

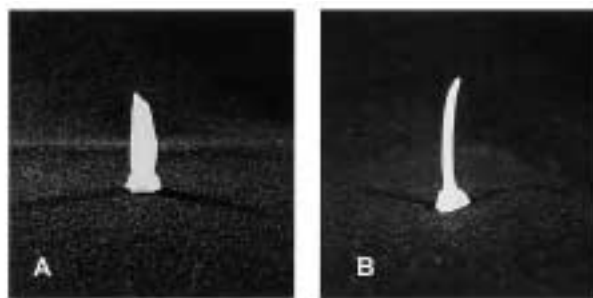


Fig. 1-7 Two types of young unexpanded leaves of *A. x wakegi* plants, a bulb scale (A) and a foliage leaf (B).

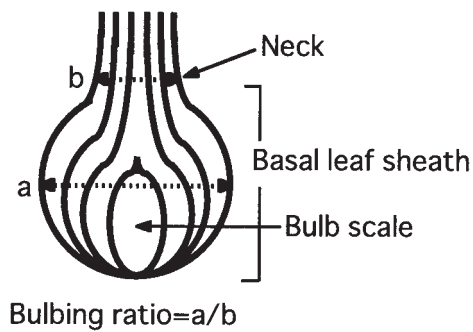


Fig. 1-8 Sketch of a developing *A. × wakegi* bulb illustrating the basal leaf sheath, bulb scale and bulbing ratio.

3) 休眠の指標

休眠の程度は葉鞘基部の植え付けから萌芽までの日数により評価する。根および葉鞘上部を切除した葉鞘基部をパーミキュライトを入れた育苗用バットに植え、遮光ネットでトンネル被覆したガラス室内のベンチ上に置く。植え付け後、葉鞘の切除部分からの新葉が萌芽するまでの所要日数を萌芽日数とする。

Ⅱ りん茎形成に及ぼす日長・温度・光質の影響

ワケギはりん茎が形成され、葉鞘基部が肥大すると商品価値が低下するため、安定生産のためにはりん茎形成を制御する技術が求められている。制御技術を開発するためには、まず、りん茎形成の要因を明らかにすることが必要である。りん茎を形成するネギ属植物であるタマネギについてはこれまで多くの研究が行われ、日長、温度、光強度、光質、土壤水分、施肥条件、断根処理および葉齢などがりん茎形成に影響することが知られている（寺分，1965a，1971b；加藤，1973b；MITA・SHIBAOKA，1984a；LERCARI・DEITZER，1987；BREWSTER，1994）。ワケギについては、日長、温度、光質および土壤水分等がりん茎形成に影響することが報告されているが（寺分，1978；長谷川ら，1979；大久保ら，1981），詳細な検討はほとんど行われていない。ここでは、日長、前歴の遭遇温度および光質がワケギのりん茎形成に及ぼす影響を検討する。

1 日長および前歴の温度条件がりん茎形成に及ぼす影響

ワケギのりん茎を6～7月に植え付けると、植え付け

後約1か月で新たなりん茎が形成されるが、8月下旬以降に植え付けた場合には、新たなりん茎は翌春まで形成されない。これらの現象は、ワケギのりん茎形成に日長が影響することを示唆しており、長谷川ら（1979）は、ワケギのりん茎が長日処理によって形成されることを報告している。ニンニク（*Allium sativum* L.）のりん茎形成は長日条件で誘導されるが、十分な低温に遭遇すれば、りん茎形成は短日条件でも誘導される（青葉・高樹，1971）。ワケギについては、前歴の低温遭遇がりん茎形成の長日要求性に影響することを示唆する報告はあるが（小川・岩坪，1980；寺分，1987），低温遭遇が長日条件を完全に代替できるのか、あるいは長日効果を助長するのみなのかは明らかではない。また、これまでの報告では（小川・岩坪，1980；寺分，1987），低温処理は冬の自然低温に遭遇させる方法で行われており、りん茎形成を促進する温度域などは明らかにされていない。

ワケギの近縁種であるタマネギでは、長日条件における低温はりん茎形成を遅延させるが（加藤，1964；STEER，1980），りん茎形成前の低温遭遇はその後の長日条件におけるりん茎形成を促進する（BREWSTER，1994）。このように、りん茎形成に対する温度の影響が処理時期により異なることは、温度がりん茎形成の誘導と進行に対してそれぞれ異なる影響を及ぼすことを示している。Ⅱ-1-aではワケギのりん茎形成の誘導に及ぼす低温の影響を明らかにすることを目的として、りん茎形成の開始以前に遭遇する温度がりん茎形成に及ぼす影響を調査した。

a 低温遭遇によるりん茎形成の促進効果

1) 材料および方法

(1) りん茎形成の長日要求性に及ぼす低温遭遇の影響（試験1）

1999年10月7日に‘木原晩生1号’のりん茎を園芸用培養土〔クレハ園芸培土：プリティーソイルN-140=1：1（v/v）〕を詰めた直径10.5cmのプラスチックポットに1球ずつ植え付け、最低気温15℃以上の自然日長のガラス室で育てた。12月2日から半数の植物を5℃、10時間日長条件（昼光色蛍光灯、PPFD約20 μmol m⁻² s⁻¹）に35日間置き（低温区）、残りの植物は継続してガラス室で育てた（対照区）。2000年1月6日に両処理区の植物各10ポットを20℃一定、11，12，13および14時間日長（主明期11時間＋補光期0～3時間）の人工気象装置に移動した。主明期の光源は、メタルハライドランプ（陽光ランプD-400，東芝ライテック，PPFD約185

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 補光期の光源は白熱灯 (PPFD 約 $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) とした.

日長処理開始 46 日後にポット当たり 1 分げつを選び, 処理区当たり 10 分げつについて肥大指数および葉鞘基部生体重を調査した. また, ポット当たり 2 分げつを選び, 処理区当たり 20 分げつについてりん葉の形成状況を調査した.

(2) 植え付け後のりん茎形成に及ぼす貯蔵温度の影響 (試験 2)

2000 年 5 月中旬に収穫・調整後, 25°C , 暗条件で貯蔵した '木原晩生 1 号' のりん茎を供試した. 7 月 17 日からりん茎をダンボール箱に入れ, 1, 5, 10, 15, 20 および 25°C の恒温器に 50 日間貯蔵した. 貯蔵処理終了後に, 各区 10 球のりん茎を試験 1 と同様にポットに植え, 20°C 一定, 13 時間日長の自然光型人工気象装置で育てた. 日長は遮光カーテンの開閉と白熱灯補光により, 主明期 11 時間 (6:30~17:30) および補光期 2 時間 (17:30~19:30, PPFD 約 $8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) に制御した. 本試験の日長は試験 1 の結果に基づき, りん茎形成に対して低温処理の影響が顕著に現れる条件を選定した.

植え付け 56 日後に, ポット当たり 1 分げつを選び, 処理区当たり 10 分げつについて肥大指数を, また, ポット当たり 3 分げつを選び, 処理区当たり 30 分げつについてりん葉の形成状況を調査した. りん葉が形成された場合には, りん葉生体重を測定した.

(3) 植え付け後のりん茎形成に及ぼす低温貯蔵期間の影響 (試験 3)

2000 年 5 月中旬に収穫・調整後, 25°C , 暗条件で貯

蔵した '木原晩生 1 号' のりん茎を供試した. 6 月 20 日からりん茎をダンボール箱に入れ, 順次 5°C の恒温器に搬入し, 5°C 貯蔵期間を 0, 14, 21, 42, 63 および 84 日間とする区を設けた. 5°C 貯蔵の終了日は全処理区で同一日 (2000 年 9 月 12 日) とした. 貯蔵終了後, 各区 10 球のりん茎を試験 1 と同様にポットに植え, 試験 2 と同様の温度・日長条件の自然光型人工気象装置で育てた. 植え付け 56 日後にりん茎の形成状況を試験 2 と同様に調査した.

1) 結果および考察

(1) りん茎形成の長日要求性に及ぼす低温遭遇の影響 (試験 1)

肥大指数は低温区および対照区とも日長が長いほど大きかった (表 2-1). 12 時間以下の日長では低温区と対照区の肥大指数に有意差はなかったが, 13 時間以上の日長では低温区の肥大指数は対照区に比べて顕著に大きかった. 葉鞘基部生体重は両処理区とも日長が長いほど重い傾向がみられ, 13 時間日長以外では対照区の方が重かった (表 2-1). りん葉は 11 時間日長では両処理区とも形成されなかったが, 12 時間日長では低温区でのみりん葉形成率が 25% となり, 13 時間日長では低温区のりん葉形成率は対照区に比べて著しく高かった (表 2-1, 図 2-1). しかし, 14 時間日長では低温区および対照区ともにほぼすべての分げつにりん葉が形成された.

肥大指数が 2.0 以上で, りん葉形成率が 50% 以上の場合をりん茎形成とすると, 低温区では 13 時間以上, 対照区では 14 時間の日長でりん茎が形成された.

12 時間以下の日長では低温遭遇に関係なくりん茎は

Table 2-1. Bulb development of *A. × wakegi* plants grown under different photoperiods for 46 days. Before the photoperiodic treatment, the plants were exposed to 5°C for 35 days (LT), or grown above 15°C (Control).

Photoperiod (hrs)	Temperature treatment	Bulbing ratio ^z	Fresh weight of basal leaf sheath (g)	% of tillers with bulb scales
11	LT	1.27 d	0.67 c	0
	Control	1.41 d	1.06 c	0
12	LT	1.75 c	1.97 b	25
	Control	1.71 c	2.59 b	0
13	LT	2.69 b	3.66 a	100
	Control	1.96 c	2.58 b	7.5
14	LT	3.16 a	3.88 a	100
	Control	2.49 b	4.41 a	95

^z The ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Mean separation in a column by Tukey-Kramer test, $P=0.05$.

形成されなかったことから、ワケギのりん茎形成の誘導には長日条件が不可欠であると考えられる。タマネギやニンニクのりん茎形成を誘導する長日刺激は日長が長くなるほど強まることが報告されているが（加藤，1964b，青葉・高樹，1971；STEER，1980），本試験でもりん茎の形成程度は長日条件ほど高く，ワケギのりん茎形成においても日長は長いほど強力な誘導刺激として働くと考えられる。

ワケギ‘木原晩生1号’のりん茎形成は低温では誘導できなかったが，13時間以上の日長では低温区の肥大指数およびりん葉形成率は対照区より高く，りん茎形成の誘導に必要な日長は低温遭遇により短縮された。このことはりん茎形成の誘導以前に遭遇する低温には日長に対するワケギの感受性を高め，その後の長日条件におけるりん茎形成を促進する効果があることを示している。低温がワケギのりん茎形成を促進することを示唆する現象としては，越冬前より越冬後により短い日長でりん茎が形成されること（小川・岩坪，1980）や冬期における野外での栽培がその後の長日条件における肥大指数の増加を促進すること（大久保ら，1981）が報告されているが，これらの報告では冬期の自然低温に遭遇させる方法で低温処理が行われており，りん茎形成を促進する温度域などは明らかにされていない。この点については試験2，3において検討する。

低温処理終了時における地上部生体重は対照区の44%まで減少し，低温処理による生育の停滞がみられた。本試験では低温処理は葉鞘基部の生体重に対しては顕著な促進効果を示さなかったが（表2-1），これは栄養生長に強く依存する指標である葉鞘基部生体重に低温処理による生育停滞の影響が強く現れたためと考えられる。この結果は，低温処理はりん茎形成を促進する一方で，同処理による生育停滞にはりん茎形成を抑制する作用があることを示している。そこで，試験2および3ではりん茎形成に及ぼす温度の影響を正確に評価するため，温度処理が栄養生長に及ぼす影響を無視できるように貯蔵中のりん茎に対して温度処理を行うこととした。

（2）植え付け後のりん茎形成に及ぼす貯蔵温度の影響（試験2）

1～15℃貯蔵区の肥大指数および葉鞘基部生体重は20℃および25℃貯蔵区に比べて有意に大きく，肥大指数および葉鞘基部生体重はりん茎の貯蔵温度が低いほど大きい傾向が認められた（表2-2，図2-2）。15℃以下の貯蔵区では，すべての分けつにりん葉が形成されたが，20℃および25℃貯蔵区のりん葉形成率は，それぞれ75

%，70%であった。15℃以下の貯蔵区で形成されたりん葉の生体重は，20℃貯蔵区に比べて4倍以上大きかった（図2-3）。すべての調査項目について10℃以下の貯蔵区間に有意な差はみられなかった。

15℃以下の貯蔵区では20℃および25℃貯蔵区に比べてりん茎形成が促進されたことから，15℃以下の温度への遭遇はその後の長日条件におけるりん茎形成を促進する効果をもつと考えられる。また，10℃以下の貯蔵区では15℃貯蔵区より肥大指数が高いことおよび1～10℃の

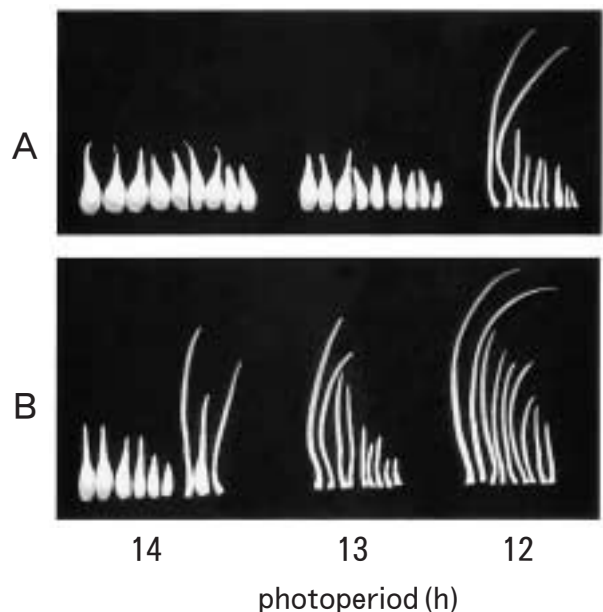


Fig. 2-1 Unexpanded leaves of *A. x wakegi* plants grown under different photoperiods for 46 days. Before the photoperiodic treatment, the plants were exposed to 5°C for 35 days (A), or grown in a glasshouse above 15°C (B).

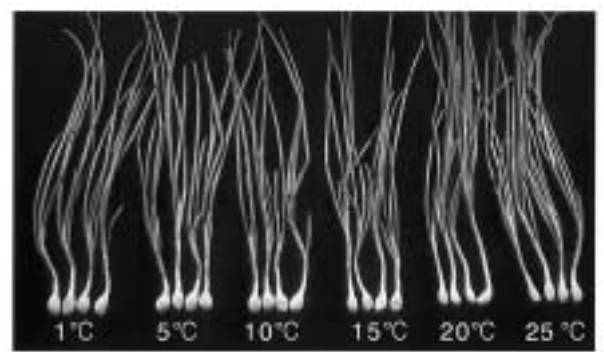


Fig. 2-2 Shoot of *A. x wakegi* plants obtained from mother bulbs stored between 1 and 25°C for 50 days.

貯蔵区間にはりん茎の形成程度に差がみられないことから、りん茎形成の促進効果は15℃よりも10℃以下の温度で高く、1～10℃の範囲では同程度と考えられる。

3) 植え付け後のりん茎形成に及ぼす低温貯蔵期間の影響 (試験3)

42日以上の貯蔵区の肥大指数は0日貯蔵区に比べて有意に大きく、5℃での貯蔵期間が長いほど肥大指数は

大きい傾向が認められた (表2-3)。63日以上の貯蔵区の葉鞘基部生体重は21日以下の貯蔵区に比べて有意に重かった (表2-3)。りん葉形成率は0日貯蔵区では72%であったが、14日以上の貯蔵区ではすべて100%であった。42日以上の貯蔵区のりん葉の生体重は、21日以下の貯蔵区に比べて重かった (図2-4)。63日貯蔵区と84日貯蔵区にはすべての調査項目について有意な差は

Table 2-2. Bulb development of *A. × wakegi* plants obtained from mother bulbs stored between 1 and 25℃ for 50 days.

Storage temperature (°C)	Bulbing ratio ^z	Fresh weight of basal leaf sheath (g)	% of tillers with bulb scales	Fresh weight of bulb scales (mg•tiller ⁻¹)
1	3.23 a	1.86 a	100	347 ab
5	3.19 a	1.67 ab	100	351 ab
10	3.07 a	1.72 ab	100	452 a
15	2.36 b	1.52 b	100	323 b
20	2.21 c	1.07 c	75	76 c
25	2.14 c	1.16 c	70	76 c

^z The ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Mean separation in columns by Tukey-Kramer test, $P=0.05$.

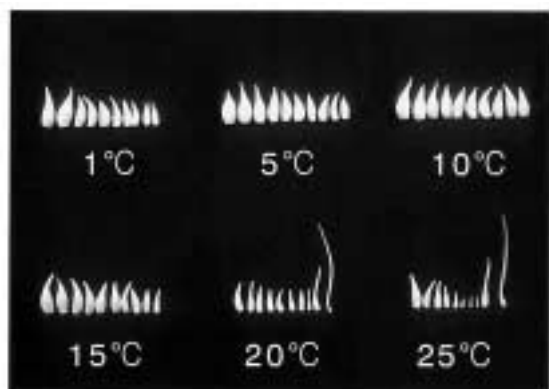


Fig. 2-3 Unexpanded leaves of *A. × wakegi* plants obtained from mother bulbs stored between 1 and 25℃ for 50 days.

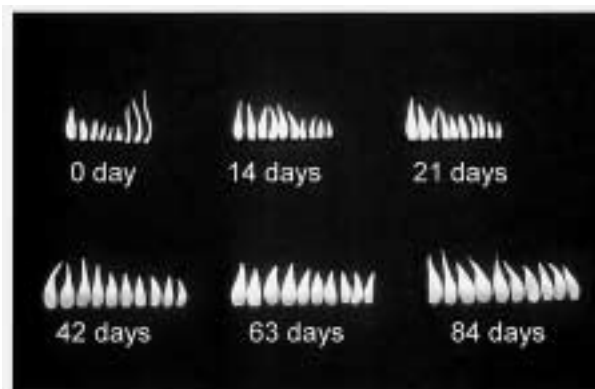


Fig. 2-4 Unexpanded leaves of *A. × wakegi* plants obtained from mother bulbs stored at 5℃ from 0 to 84 days.

Table 2-3. Bulb development of *A. × wakegi* plants obtained from mother bulbs stored at 5℃ from 0 to 84 days.

Duration of 5℃ storage (days)	Bulbing ratio ^z	Fresh weight of basal leaf sheath (g)	% of tillers with bulb scales	Fresh weight of bulb scales (mg•tiller ⁻¹)
0	2.34 c	1.27 c	72	37 b
14	2.42 c	1.30 c	100	129 b
21	2.37 c	1.31 c	100	123 b
42	2.81 b	1.51 b	100	321 a
63	3.23 ab	1.79 a	100	419 a
84	3.33 a	1.89 a	100	420 a

^z The ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Mean separation in columns by Tukey-Kramer test, $P=0.05$.

みられなかった。

肥大指数、葉鞘基部生体重およびりん葉生体重はいずれも貯蔵日数の増加に伴って増加する傾向がみられた。このことから、ワケギのりん茎形成に対する低温の効果は低温への遭遇期間が長くなるほど高まると考えられる。チューリップ、球根アイリス、フリージアなどにおいても球根形成の誘導における低温の効果は低温処理期間が長いほど高まることが報告されている（青葉，1974a，1974b，1976；高樹，1979）。

b 冬期の低温遭遇がりん茎形成に及ぼす影響

通常、ワケギは夏期をりん茎の状態で過ごし、秋に萌芽し、翌春に生長した地上部の葉鞘基部に新たなりん茎を形成するという生活周期を示す。そこで、II-1-bでは生活周期の中で遭遇する冬期の低温がりん茎形成に及ぼす影響を調査した。

1) 材料および方法

(1) 1999～2000 年の試験

1999 年 10 月 5 日に‘木原晩生 1 号’のりん茎を園芸用培養土〔クレハ園芸培土：プリティーソイル N-140＝1：1（v/v）〕を詰めた直径 12cm のプラスチックポットに 1 球ずつ植え付け、最低気温 15℃以上の自然日長のガラス室で育てた。11 月 1 日から半数の植物を野外で（低温区）、残りの植物は継続してガラス室で育てた（対照区）。12 月 3 日から 2000 年 4 月 7 日まで約 1 か月間隔で低温区および対照区の各 10 ポットをりん茎非誘導条件である 23℃/18℃（昼/夜）、10 時間日長の自然光型人工気象装置に移動した。移動 39 日後にポット当たり 1 分けつを選び、処理区当たり 10 分けつについて肥大指数を、また、ポット当たり 3 分けつを選び、処理区当たり 30 分けつについてりん葉の形成状況を調査した。

(2) 2000～2001 年の試験

2000 年 10 月 5 日に上記の試験と同様にりん茎をポットに植え付け、最低気温 15℃以上の自然日長のガラス室で育てた。11 月 6 日から半数の植物を野外で（低温区）、残りの植物は継続してガラス室で育てた（対照区）。両処理区ともに 3 月上旬に直径 13.5cm ポットに、また、4 月上旬に直径 15cm ポットに植え替え、5 月 8 日以降は対照区の植物も野外で育てた。2001 年 2 月 2 日から 6 月 1 日まで 2 週または 3 週間間隔で、両処理区の各 8 ポットを 23℃/18℃（昼/夜）、10 時間日長の自然光型人工気象装置に移動した。

人工気象装置への移動日および移動 35 日後にポット当たり 1 分けつを選び、処理区当たり 8 分けつについて肥

大指数を、また、ポット当たり 3 分けつを選び、処理区当たり 24 分けつについてりん葉の形成状況を調査した。

両試験において、処理区の栄養条件に大きな差が生じないように適宜追肥を行った。また、温度処理期間中の各処理区の気温を 1 時間間隔で測定した。

2) 結 果

(1) 1999～2000 年の試験

低温区の肥大指数は、人工気象装置への移動が 2 月 4 日以前の場合には 2.0 以下であったが、3 月 3 日および 4 月 7 日に移動の場合には、それぞれ 2.6、3.5 に増加した（図 2-5）。対照区の肥大指数は常に 2.1 以下であり、移動時期による大きな変化はなかった。低温区では、2 月 4 日の移動においてりん葉の形成がみられ、3 月 3 日以降の移動ではりん葉形成率はほぼ 100% となった（表 2-4）。対照区では移動の時期に関係なくりん葉は形成されなかった。

(2) 2000～2001 年の試験

処理区の温度条件を図 2-6 に、低温区の積算低温遭遇時間を図 2-7 に示す。

人工気象装置への移動時における肥大指数は、低温区および対照区ともに 4 月 20 日から増加したが、増加の程度は対照区に比べて低温区の方が高かった（図 2-8 A）。りん葉の形成は両処理区とも 4 月 6 日から認められた。低温区のりん葉形成率は急速に上昇し、4 月 20

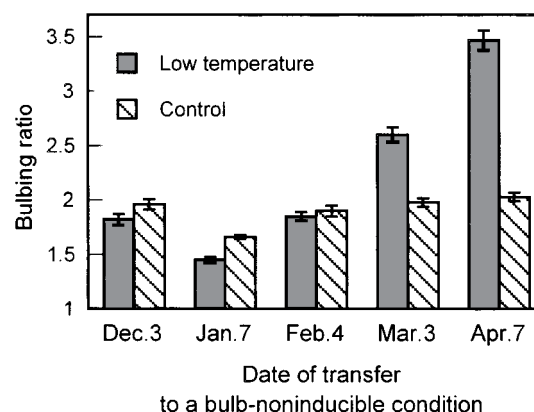


Fig. 2-5 Bulbing ratio of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature) or in a glasshouse above 15℃ (control) and then transferred to a bulb-noninducible condition at different times from Dec. 3, 1999 to Apr. 7, 2000. After transferring they were grown for 39 days. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10).

Table 2-4. Percentage of tillers with bulb scales of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature) or in a glasshouse above 15°C (control) and then transferred to a bulb-noninducible condition at different times from Dec. 3, 1999 to Apr. 7, 2000.

Treatment	Transfer to a bulb-noninducible condition				
	Dec. 3	Jan. 7	Feb. 4	Mar. 3	Apr. 7
Low temperature	0	0	5	98	100
Control	0	0	0	0	0

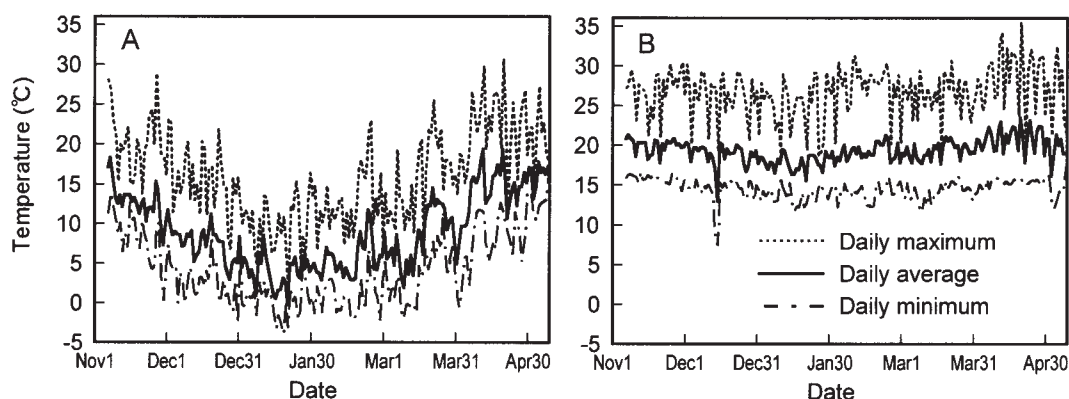


Fig. 2-6 Daily maximum, average and minimum temperatures in the open air (A) and in a glasshouse (B) during the experiment in 2000-2001.

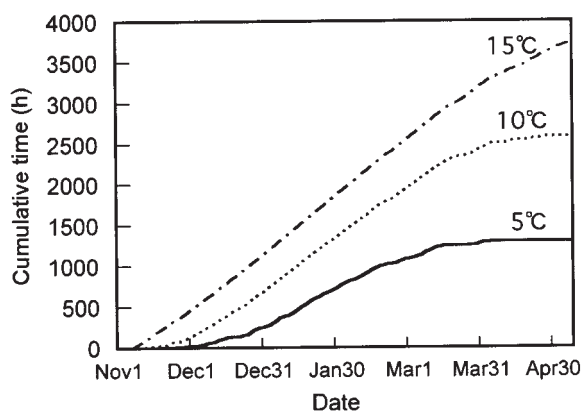


Fig. 2-7 Cumulative time below 5, 10 and 15°C in the open air during the experiment in 2000-2001.

日には100%となったが、対照区では緩やかに上昇し、6月1日にほぼ100%に達した(図2-8B)。

人工気象装置への移動35日後における肥大指数は、低温区および対照区ともに移動時期が遅くなるほど増加した。3月16日以降の移動では、低温区の肥大指数は対照区より大きく、対照区では細長い形のりん茎が形成された(図2-9A, 図2-10)。りん葉の形成は低温区では2月2日の移動で約30%の分げつに認められ、4月6日以降の移動ではりん葉形成率は100%となった(図

2-9B, 図2-11)。一方、対照区では、4月20日の移動で初めてりん葉が形成され、りん葉形成率は6月1日の移動で100%に達した。

3) 考 察

冬期に低温に遭遇した場合としなかった場合のワケギのりん茎形成を比較すると、低温に未遭遇のワケギは葉鞘基部の肥大が不十分で、細長い形状のりん茎を形成した。低温未遭遇株のりん葉の生体重は低温遭遇株の半分以下であり(データ略)、この違いがりん茎の形状の違いを生じさせた原因のひとつと考えられる。りん葉の形成開始からりん葉形成率が100%に達するまでの期間は、低温区の14日(4月6日~20日)に対して、対照区では56日(4月6日~6月1日)と4倍長かった(図2-8B)。肥大指数が2.0以上で、りん葉形成率が50%以上の場合をりん茎形成とすると、対照区のりん茎形成時期は5月4日であり、低温区の4月20日に比べて約半月遅かった(図2-8)。これらの結果は、冬期の低温遭遇が春期における急速かつ充実したりん茎の形成を促進する効果をもつことを示している。

りん茎形成非誘導条件に移して一定期間生育させたワケギのりん葉形成率は、低温区では2月上旬以降上昇したことから(表2-4, 図2-9B)、野外で越冬したワケギは2月上旬頃からりん茎形成の誘導刺激(長日刺激)

に感応し始めると考えられる。りん茎形成非誘導条件に移動し、一定期間生育させた後の肥大指数が2.0以上で、りん葉形成率が50%以上となる移動時期をりん茎形成の誘導時期とすると、低温区および対照区のりん茎形成の誘導時期は、それぞれ2月23日、5月4日であり(図2-9)、冬期の低温遭遇にはりん茎形成の誘導時期を2か月以上早める効果があると考えられる。

冬期の低温に遭遇した株と遭遇しなかった株のりん茎形成の誘導時期およびりん茎の形成時期は表2-5のようにまとめられる。低温に遭遇しなかった場合には、りん茎形成の誘導時期とりん茎の形成時期はともに5月4日であり、長日刺激への感応とりん茎の形成はほぼ並行して進行すると考えられるが、低温に遭遇した場合には、誘導時期が2月23日に対して、形成時期は4月20日であり、りん茎が形成される2か月前にすでにりん茎形成

が誘導されている。2月下旬に長日刺激に感応した株が4月中旬までりん茎を形成しないのは、りん茎形成が誘導された時点ではりん茎形成の進行に必要な温度条件が確保されていないためと推定される。2000~2001年の試験において、野外の平均気温は2月下旬には7.3℃であったが、4月中旬には16.0℃に上昇した(図2-6)。ワケギの近縁植物であるタマネギでは、りん茎形成の適温は15~25℃で、15℃以下では形成速度が低下すること(加藤, 1973b)および長日刺激に感応した苗の葉鞘基部の肥大は6~9℃の生育条件では起こらないこと(寺分, 1981)が報告されている。冬期の低温は日長に対するワケギの感受性を高め、野外で越冬したワケギは2月下旬には長日刺激に感応するが、その時点では低温のためりん茎形成は進行せず、温度条件が満たされる4月中旬に急速にりん茎が形成されると考えられる。

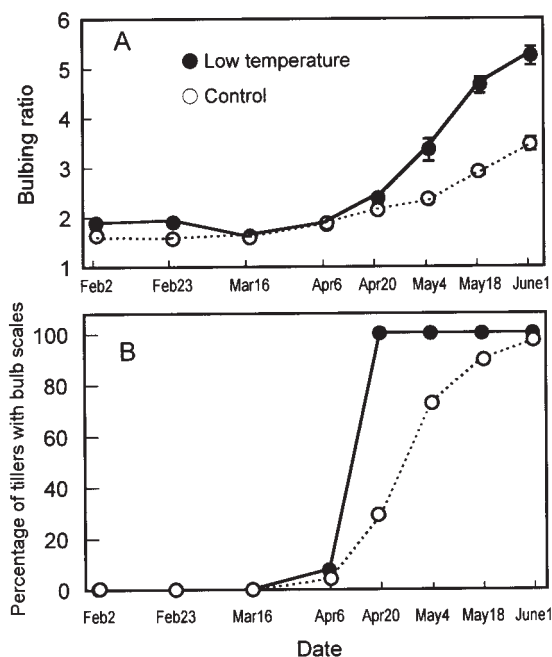


Fig. 2-8 Changes in bulbing ratio (A) and percentage of tillers with bulb scales (B) of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature, ●) or in a glasshouse above 15°C (control, ○) in the experiment in 2000-2001. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars of bulbing ratio represent SE (n=8).

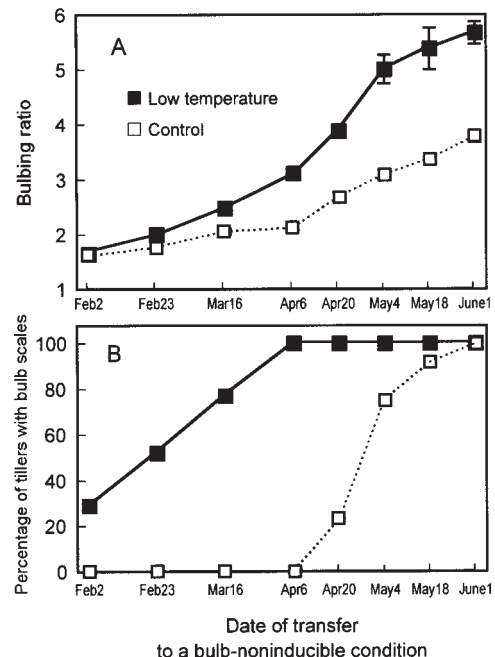


Fig. 2-9 Bulbing ratio (A) and percentage of tillers with bulb scales (B) of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature, ■) or in a glasshouse above 15°C (control, □) and then transferred to a bulb-noninducible condition at different times from Feb. 2 to June 1, 2001. After transferring they were grown for 35 days. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars of bulbing ratio represent SE (n=8).

c 高温による低温効果の打ち消し作用

低温によって誘導された耐凍性や花芽分化がその後の高温によって打ち消される脱順化および脱春化と呼ばれる現象が一般に知られている (RÜNGER, 1978; SASAKI ら, 1996). また, ニンニクでは低温によるりん茎形成の誘導効果がその後の高温処理により打ち消されることが報告されている (高樹, 1979). ここではワケギのりん茎形成に及ぼす低温遭遇後の高温処理の影響について調査した.

1) 材料および方法

2000 年 5 月中旬に収穫したワケギ '木原晩生 1 号' のりん茎を供試した. 6 月 1 日からりん茎をダンボール箱

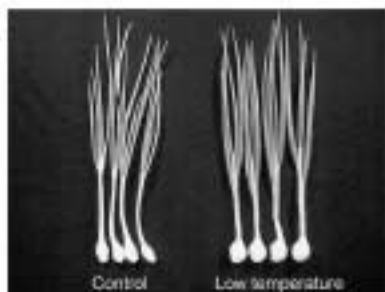
に入れ, 5℃の恒温器内に 50 日間貯蔵した後, 25, 30 および 35℃の恒温器内に 0, 14, 28 および 42 日間貯蔵した. これらの処理に加えて, 6 月 1 日からりん茎を 25℃で 50 日間貯蔵する区 (低温無処理区) を設けた. 温度処理終了後, りん茎を園芸用培養土 [クレハ園芸培土: プリティーソイル N-140=1:1 (v/v)] を詰めた直径 10.5cm のプラスチックポットに 1 球ずつ植え, 20℃一定, 13 時間日長 (主明期 11 時間 + 補光期 2 時間) の人工気象装置で育てた. 主明期の光源は, メタルハライドランプ (陽光ランプ D-400, 東芝ライテック, PPFD 約 $185 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 補光期の光源は白熱灯 (PPFD

Table 2-5. Time of the induction to bulb-inducible stimulus and time of bulb formation of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature) or in a glasshouse above 15℃ (control) in the experiment in 2000-2001.

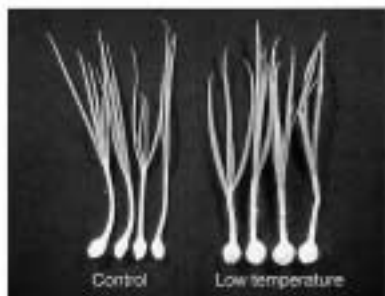
Treatment	Time of induction	Time of Bulb formation
Low temperature	February 23	April 20
Control	May 4	May 4

Date of transfer to a bulb-noninducible condition

April 6



April 20



May 4

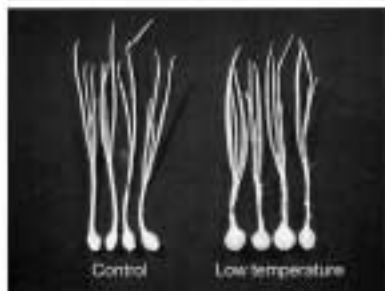
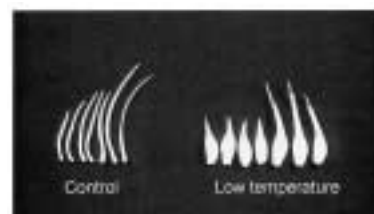


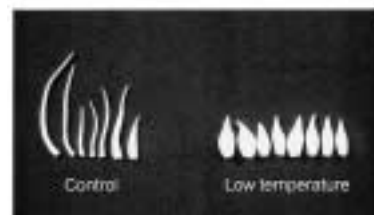
Fig. 2-10 Shoot of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature) or in a glasshouse above 15℃ (control) and then transferred to a bulb-noninducible condition at different times from April 6 to May 4, 2001. After transferring they were grown for 35 days.

Date of transfer to a bulb-noninducible condition

April 6



April 20



May 4

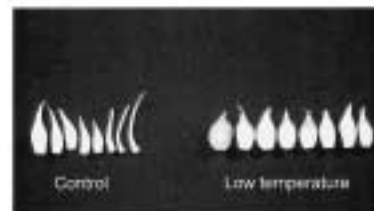


Fig. 2-11 Unexpanded leaves of *A. × wakegi* plants grown in the open air (low temperature) or in a glasshouse above 15℃ (control) and then transferred to a bulb-noninducible condition at different times from April 6 to May 4, 2001. After transferring they were grown for 35 days.

約 $8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) とした。処理区あたり 10 ポットを供試した。

植え付け 56 日後に、ポット当たり 1 分けつを選び、処理区当たり 10 分けつについて肥大指数を、また、ポット当たり 3 分けつを選び、処理区当たり 30 分けつについてりん葉の形成状況を調査した。りん葉が形成された場合にはりん葉生体重を測定した。

2) 結果および考察

肥大指数、りん葉形成率およびりん葉の生体重はいずれも低温貯蔵後の高温貯蔵により低下し (図 2-12)、低温によるりん茎形成の促進効果はその後の高温により低下することが示された。肥大指数およびりん葉の生体重の低下の程度は、高温での貯蔵期間 (14~42 日) が長いほど大きかったが、貯蔵温度 (25~35°C) による違いはみられなかった。低温貯蔵の後に 42 日間の高温貯蔵を行った区では、すべての調査項目において低温未処理区と同程度のりん茎形成を示し (図 2-12)、50 日間の 5°C 貯蔵によるりん茎形成の促進効果は、42 日間の 25~35°C 貯蔵によりほぼ完全に打ち消された。

以上の結果から、低温によるワケギのりん茎形成の促進効果は低温遭遇後に 25°C~35°C の高温に遭遇することにより弱まることが示された。低温による球根形成の促進効果がその後の高温により打ち消される現象は、チューリップ、フリージアなど複数の球根植物でも報告されている (青葉, 1974a, 1974b, 1976)。さらに、フリージアでは、球根を低温と高温に交互に繰り返し遭遇させると最後に遭遇した温度が子球形成に対して有効に作用するという結果が得られており (青葉, 1974a)、ワケギのりん茎形成に対しても低温と高温は可逆的に作用することが推定される。

ワケギでは高温による低温効果の打ち消し作用は、高温への遭遇期間が長いほど高まった。チューリップ、フリージアなどでも同様の傾向が認められている (青葉, 1974a, 1974b, 1976; 高樹, 1979)。一般に高温処理は 25~35°C で行われ、ニンニクでは温度が高いほど (高樹, 1979)、フリージアでは 25°C に比べて 30, 35°C で効果が高いこと (青葉, 1974a) が報告されている。しかし、ワケギでは 25~35°C の範囲では効果に明確な差はなく、この範囲の高温に同等に反応するものと思われる。

2 光質がりん茎形成に及ぼす影響 (制御環境条件)

これまでに、複数の研究者によってタマネギのりん茎形成に光質が影響することが示されている。11 時間の主明期に続く補光前期 (2 時間) および後期 (2 時間)

の光質条件を、それぞれ青色光 (B)、赤色光 (R)、遠赤色光 (FR) および暗黒としてタマネギを育てると、りん茎の発達程度は FR-FR 条件 (前期-後期) で最も高く、FR-R 条件では FR-暗黒条件よりも低くなる (寺分, 1965a)。複数の人工光源を用いて R/FR 比を変化

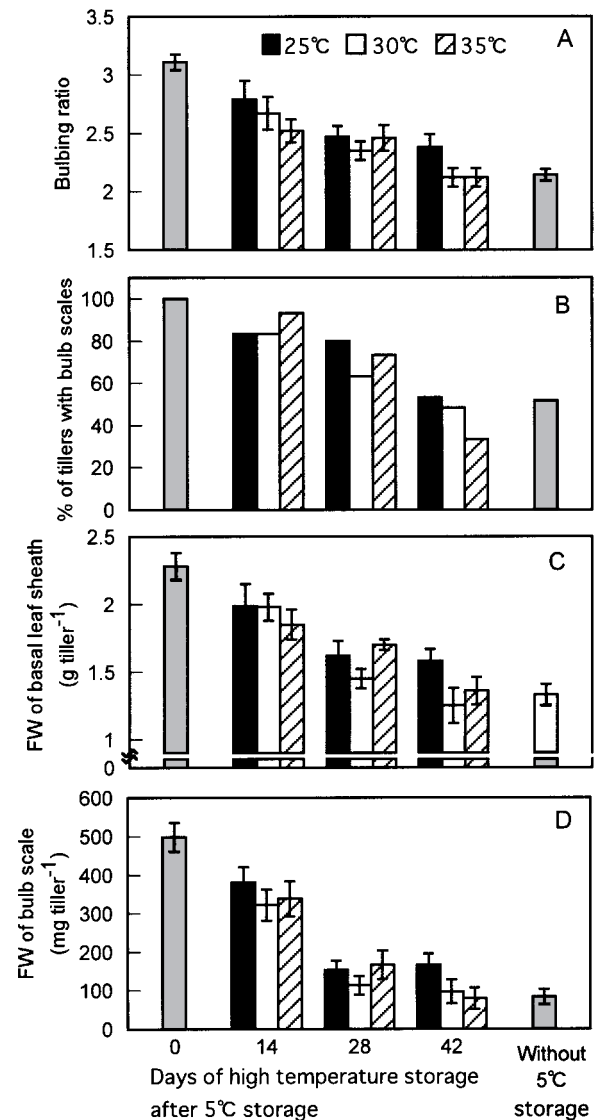


Fig. 2-12 Bulbing ratio (A), percentage of tillers with bulb scales (B), fresh weight of basal leaf sheath (C) and fresh weight of bulb scale (D) of *A. x wakegi* plants obtained from mother bulbs stored at 5°C for 50 days, and then stored between 25 and 35°C from 0 to 42 days. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10 for bulbing ratio and fresh weight of basal leaf sheath, n=8-30 for fresh weight of bulb scales).

させた条件でタマネギを育てると、りん茎形成はR/FR比が低いほど促進される (MONDALら, 1986; LERCARI, 1982). これらの結果は、タマネギのりん茎形成に対してFRは促進的に、Rは抑制的に作用することを示している. LERCARI (1983a, 1984) は、りん茎形成に対するFRの作用を詳細に研究し、りん茎形成の作用スペクトルは714nmにピークをもつこと、りん茎形成はend-of-day反応を示さないことおよびりん茎形成には明期中の連続したFRが必要であることなどを明らかにしている. ワケギ、ニンニク、アサツキ (*A. schoenoprasum* L.), ラッキョウ (*A. chinense* G. Don) などのネギ属植物のりん茎形成にもタマネギと類似の光質反応が認められている (寺分, 1978, 1987).

近年、RあるいはFRの透過を選択的に抑制する被覆資材が開発され (村上ら, 1995), 園芸作物の草丈調節を目的とした研究が行われている (崔ら, 1995). これまで、ネギ属植物のりん茎形成と光質に関する研究は、ほとんどが人工光源を用いて行われてきたが、上記のような選光性被覆資材を用いることにより、りん茎形成の光質反応を生産場面に応用できる可能性が高まった. そこで、II-2ではワケギのりん茎形成抑制技術を開発するための基礎試験として、人工気象装置内の光質をRあるいはFRの透過を選択的に抑制する資材を用いて調節し、ワケギのりん茎形成に及ぼす影響を調査した.

a 材料および方法

1997年9月27日にワケギ‘木原晩生1号’のりん茎を園芸用培養土 (クレハ園芸培土) を詰めた直径9cmのプラスチックポットに1球ずつ植え、最低気温15°C以上の自然日長のガラス室で育てた. 12月8日にポットを、天井部にFR透過抑制 (HR181, 三井化学), R透過抑制 (EX21, 三井化学) および無色透明アクリル板をそれぞれフィルターとして取り付けた20°C一定, 14時間日長の人工気象装置に移動し, 49日間育てた. 光源はメタルハライドランプ (陽光ランプD-400, 東芝ライテック, PPFD約 $156 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) とした. PPFDを調整するため、無色透明アクリル板を取り付けた人工気象装置 (対照区) にはフィルターとして白寒冷紗1枚を追加した.

光質処理開始7日後から49日後まで7日間隔で処理区当たり5株を採取し、草丈を調査した. また、採取した株から8分げつを選び、肥大指数、葉鞘基部生体重およびりん葉の形成状況を調査した. りん葉が形成された場合には、りん葉生体重を測定した.

処理区内の透過スペクトルを波長別エネルギー分析装置 (LI-1800C, LI-COR) で測定し、R/FR比を以下に示した2種類の方法で求めた.

$$\begin{aligned} \text{R/FR 比(1)} &= 655 \sim 665 \text{nm における光量子束密度} / \\ &\quad 725 \sim 735 \text{nm における光量子束密度} \\ \text{R/FR 比(2)} &= 600 \sim 700 \text{nm における光量子束密度} / \\ &\quad 700 \sim 800 \text{nm における光量子束密度} \end{aligned}$$

b 結 果

対照区に比べてFR透過抑制区では650~800nmの波長域、特に700~800nmの光量子束密度が低く、R透過抑制区では600~700nmの光量子束密度が低かった (図2-13). R/FR比は対照区に比べてFR透過抑制区で高く、R抑制区で低かった (表2-6).

肥大指数は光質処理開始28日後から増加したが、FR透過抑制区における増加の程度は、R透過抑制および対照区に比べて低かった (図2-14A). 葉鞘基部生体重も光質処理開始28日後から増加し、35日および49日後におけるFR透過抑制区の葉鞘基部生体重は、R透過抑制および対照区に比べて小さかった (図2-14B). りん葉はいずれの処理区でも処理開始21日後から形成されたが、21, 28日後におけるりん葉形成率は、R透過抑制および対照区に比べてFR透過抑制区で低かった (図2-15). FR透過抑制区のりん葉生体重は他の処理区に比べて軽かった (図2-14C). 草丈は光質処理前半に増加し、後半に低下する傾向がみられ、処理期間を通してR透過抑制および対照区に比べてFR透過抑制区で低かった (図2-16).

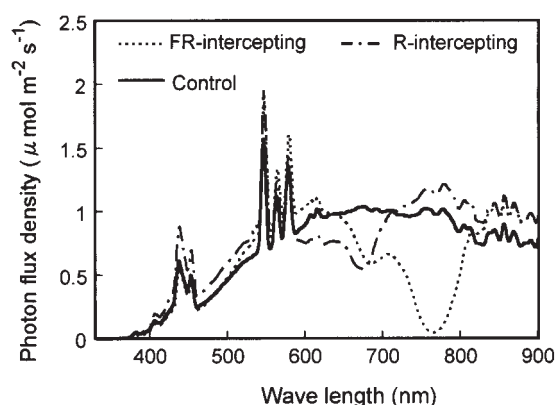


Fig. 2-13 Spectral photon flux density distribution of metalhalide lamps under FR-intercepting, R-intercepting and control acrylic resin filters. Control filter consists of a sheet of clear acrylic resin and a layer of white cheesecloth.

Table 2-6. R/FR ratio of metalhalide lamps under FR-intercepting, R-intercepting and control^z acrylic resin filters.

Treatment	R/FR ratio ^y	
	660±5/730±5nm	600-700/700-800nm
FR interception	1.73	2.60
R interception	0.60	0.66
Control	1.04	1.02

^z Control filter consists of a sheet of clear acrylic resin and a layer of white cheesecloth.

^y R/FR ratio was calculated from data in Fig. 2-13.

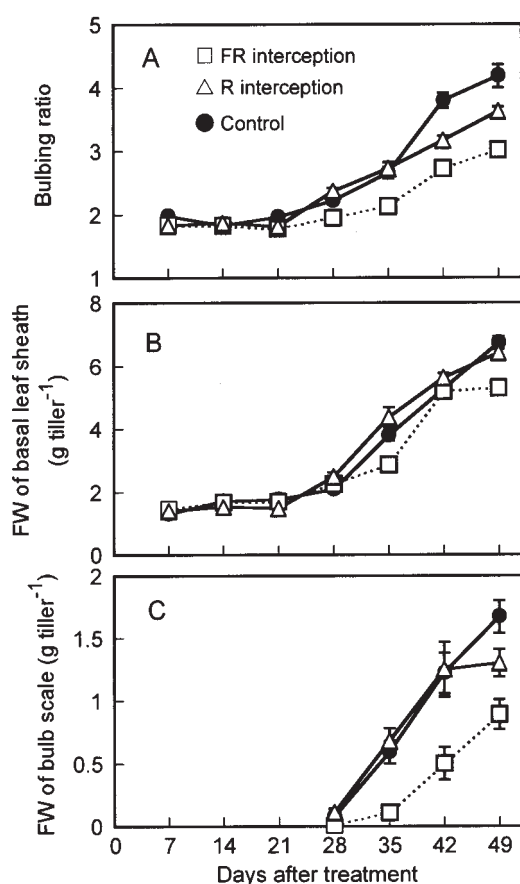


Fig. 2-14 Bulbing ratio (A), fresh weight of basal leaf sheath (B) and fresh weight of bulb scale (C) of *A. wakegi* plants grown under different light qualities. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=8 for bulbing ratio and fresh weight of basal leaf sheath, n=3-8 for fresh weight of bulb scale).

c 考 察

りん茎の形成程度はR透過抑制区および対照区に比べてFR透過抑制区で低く、ワケギのりん茎形成はFRの少ない条件で抑制されることが示された。この結果は、人工光源を用いてR/FR比を変化させた条件での試験結果（寺分，1978）と一致する。本試験で用いた光源のスペクトルは自然光のスペクトルに類似することから、FR透過抑制資材の利用により圃場条件でもワケギのりん茎形成を抑制できる可能性が考えられる。これについてはⅢにおいてさらに検討する。

一般に、高R/FR比条件は植物の伸長生長を抑制し、腋芽の発生を促進する（HOLMES・SMITH, 1975; KASPERBAUER・KARLEN, 1986）。ワケギについても高R/FR比条件であるFR透過抑制区の草丈は他の2処理区に比べて低く、これまでの報告と一致する結果が得られた。一方、低R/FR比条件は多くの植物の伸長生長を促進し（MORGAN・SMITH, 1976）、タマネギおよびワケギのりん茎形成を促進することが報告されているが（寺分，1978; MOOREら，1986）、本試験では草丈およびりん茎の形成のいずれについてもR/FR比の低下による促進効果は認められなかった。その原因は、R/FR比低下の効果が検出できないほどわずかであったためと推定される（Ⅲ-1 考察参考）。

3 総合考察

Ⅱ-1-aにおいて、ワケギ‘木原晩生1号’は日長が14時間の場合には低温遭遇の有無に関係なくりん茎を形成したが、低温に遭遇しても日長が12時間以下の場合にはりん茎を形成しなかった。これらの結果は、長日条件がワケギのりん茎形成の主要因であり、低温ではりん茎形成を誘導できないことを示している。しかし、前歴の低温にはりん茎形成の誘導に必要な日長を短縮し、その後の長日条件におけるりん茎形成を促進する効果が認められた。ワケギのりん茎形成と日長の関係については、8時間日長下で肥大指数が3以上になるという報告もあるが（OKUBOら，1999）、りん茎形成は短日では誘導されないとする報告が多い（長谷川ら1979; 小川・岩坪，1980）。ワケギのりん茎形成にはある閾値以上の日長が必要であるが、その閾値は一定ではなく、品種や低温前歴などの環境条件によって変化すると考えられる。寺分（1987）は、冬期に野外で生育し、10℃以下の積算遭遇時間が2050時間に達したワケギのりん茎形成反応をもとに、ワケギのりん茎形成は低温で誘導されると報告している。しかし、Ⅱ-1-bの結果から、10℃以下

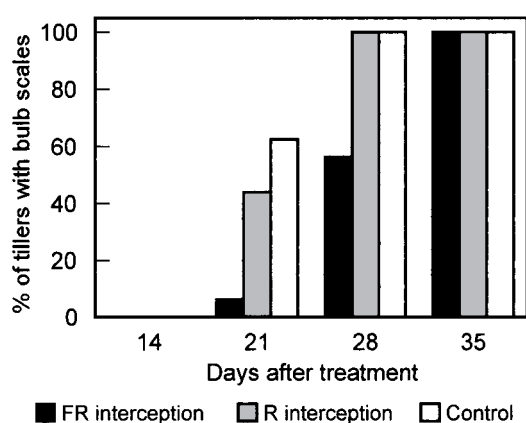


Fig. 2-15 Formation of bulb scales of *A. × wakegi* plants grown under different light qualities.

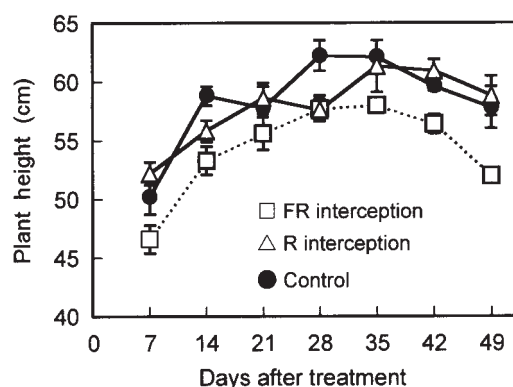


Fig. 2-16 Plant height of *A. × wakegi* plants grown under different light qualities. Vertical bars represent SE (n=8).

の積算温度が 2050 時間に達した時点ではワケギはすでに長日刺激に感応し、りん茎形成が誘導されている可能性が高く（図 2-7、図 2-9）、低温だけでりん茎形成が誘導できるという解釈は正しくないと考えられる。

日本で栽培されているワケギは、生態的特性から沖縄地方で栽培されている南方系品種とそれ以外の地方で栽培されている本土系品種に分類され（藤枝ら、1980）、さらに、本土系品種は葉が太く分げつ数の少ない大球種と葉が細く分げつ数の多い小球種に分類される。本試験では本土系大球種である‘木原晩生 1 号’を供試したが、小川・岩坪（1980）は、本土系 5 品種および外国産 4 品種の計 9 品種について、越冬前後の株を 8~12 時間日長下で育て、いずれの品種も越冬後の方が短い日長でりん茎を形成する傾向を認めている。小川・岩坪（1980）の結果は、「低温は単独ではりん茎形成を誘導できないが、日長に対する感受性を高め、その後の長日条件にお

けるりん茎形成を促進する効果がある」という本試験の結論が、多くのワケギ品種にあてはまることを示すものと考えられる。

球根形成に対する温度の効果はチューリップ、フリージア、球根アイリス、ニンニクなど複数の植物種で検討されており（青葉、1974a, 1974b, 1976；高樹、1979）、これらの植物種とワケギには、低温が球根形成に対して促進的に働くこと、低温の効果が高温により打ち消されること、温度の効果はその温度への遭遇期間に比例して高まることなど、多くの共通点がみられる。しかし、球根形成の誘導要因については、チューリップやフリージアは低温、ワケギは長日といった相違点もある。さらに、低温、長日のいずれでもりん茎形成が誘導されるニンニク（青葉・高樹、1971）や低温、長日の両方が必要と考えられる植物種（青葉、1970）もあり、球根形成の誘導に対する長日と低温の関係は植物種によって異なっている。また、球根形成の促進に最も高い効果を示す温度域はワケギでは 1~10℃（表 2-2）、チューリップでは 0~5℃、ニンニクでは 2~5℃、フリージアでは 9~13℃であり（青葉、1972, 1976；青葉・高樹、1971；高樹、1979）、植物種による違いがみられる。10℃という比較的高い温度でもりん茎形成の促進効果が高く、温度変化に比較的鈍感なことがワケギの特徴と思われる。青葉（1976）は、球根植物の温度に対する反応性と自生地の気候との関連を指摘しており、上記のようなワケギの温度反応性は主な生育地域である東南アジアから東アジアの温暖な気候への適応の結果といえるのかもしれない。

りん茎形成に対する低温および高温の効果は、ワケギの生態に以下のような影響を及ぼしていると考えられる。冬期の低温遭遇については、II-1-b で示したように、春期における急速かつ充実したりん茎の形成に不可欠である。一方、通常的生活周期ではワケギはりん茎形成後の夏期に高温に遭遇し、その後萌芽するが、もし、萌芽直後の苗が夏期の長日条件に感応し、短期間のうちに再びりん茎が形成されれば、ワケギは通常的生活周期を全うできなくなる。夏期の高温遭遇にはこのような事態を回避させる効果、すなわち、萌芽直後の苗の長日刺激への感応を抑制し、生活周期を全うさせる効果があると推測される。

4 摘 要

日長、前歴の遭遇温度および光質がワケギのりん茎形成に及ぼす影響を検討した。

植え付け約 2 か月後のポット苗に 5℃、35 日間の低温

処理を行った後、11～14時間の異なる日長条件で育てた。低温遭遇の有無に関係なく、14時間日長ではりん茎が形成され、12時間以下の日長ではりん茎は形成されなかった。しかし、低温遭遇はりん茎形成の誘導に必要な日長を14時間から13時間に短縮した。したがって、低温はりん茎形成を誘導できないが、日長に対する感受性を高め、長日条件におけるりん茎形成を促進する作用を有すると考えられた。

1℃～25℃で50日間貯蔵したりん茎を20℃、13時間日長で生育させた。植え付け後のりん茎形成は15℃以下貯蔵により促進された。促進効果は15℃より10℃以下の温度で高く、1℃～10℃の範囲では同程度であった。

5℃で0～84日間貯蔵したりん茎を20℃、13時間日長で生育させた。植え付け後のりん茎形成は0日から63日まで貯蔵日数が長いほど促進される傾向が認められた。

冬期に低温に遭遇しなかったワケギでは、5月上旬にりん茎形成が誘導され、これと並行してりん茎が形成された。一方、冬期に低温に遭遇したワケギでは、2月下旬にりん茎形成が誘導され、りん茎形成の進行に必要な温度条件が満たされる4月中旬に急速にりん茎を形成した。したがって、冬期の低温にはりん茎形成の誘導時期を2か月以上早め、春期における急速なりん茎発達を促進する効果があると考えられた。

低温貯蔵したりん茎を引き続き25℃～35℃で0～42日間貯蔵した結果、低温によるりん茎形成の促進効果はその後の高温によって弱められた。高温の効果は高温処理日数が長いほど高く、処理温度(25℃～35℃)による大きな違いはなかった。

赤色光(R)あるいは遠赤色光(FR)の透過を選択的に抑制する資材を用いて光質条件を変化させた人工気象装置でワケギを育てた。りん茎形成および伸長生長はFR透過抑制条件で抑制された。りん茎形成および伸長生長に対するR透過抑制の影響は認められなかった。

Ⅲ 選光性被覆資材を用いたりん茎形成の制御と周年栽培への適用

日本ではワケギはネギと同様に葉菜として利用されるため、りん茎を形成し葉鞘基部が肥大したワケギの商品価値は低く、りん茎形成はワケギの周年生産を妨げる主要な要因となっている。ワケギの作型は夏どり、秋どり、冬どりおよび春どり栽培の大きく4つに分かれ、夏どりおよび春どり栽培ではりん茎形成が問題となる。夏どり栽培は6月下旬～8月上旬にりん茎を植え付け、7月下

旬～9月に収穫する作型であり、この時期の高温・長日条件下ではワケギは植え付け後30～40日で葉鞘基部の肥大を開始する。したがって、生育量が不十分でも葉鞘基部が肥大する前に収穫する必要がある。夏どり栽培の栽培期間はりん茎形成によって限定されている。一方、春どり栽培は9～10月上旬にりん茎を植え付け、翌年3～4月に収穫するワケギ本来の旬の作型である。この作型におけるワケギの品質および収量性は優れているが、4月になると急速にりん茎が発達するため、最も遅い場合でも5月初めまでしか収穫できず、収穫時期の拡大が求められている。

タマネギやワケギのりん茎形成にFRが不可欠であることは、人工光源を用いた制御環境条件での試験において示されているが(寺分, 1965a; MOOREら, 1986; LERCARI・DEITZER, 1987), これまで自然光においてFR域の光量を選択的に調節する簡易な技術がなかったため、りん茎形成の光質反応を生産場面に応用する試みは行われていなかった。Ⅱ-2では、近年開発されたRあるいはFRの透過を選択的に抑制する資材を利用して人工気象装置内の光質を調節し、FRの少ない条件においてワケギのりん茎形成が遅れることを明らかにした。この結果に基づき、本章では、類似の資材により圃場における光質条件を調節し、りん茎形成が問題となる複数の作型においてりん茎形成の制御を検討する。

1 圃場条件における光質の変化がりん茎形成に及ぼす影響

RあるいはFRの透過を選択的に抑えたアクリル製資材を利用して自然光のスペクトルを調節し、りん茎が形成されやすい春期および夏期のワケギのりん茎形成に及ぼす影響を検討した。

a 材料および方法

1) 被覆装置

幅90cm、長さ180cm、高さ60cmの直方体の枠の上面および側面をFR透過抑制(HR181, 三井化学), R透過抑制(EX21, 三井化学)および無色透明アクリル板で覆い、3種類の被覆装置を作成した(図3-1)。被覆装置の短側面の下端から30cmは換気のために開放した。各被覆装置内のPPFDを調整するため、無色透明アクリル板で作成した被覆装置(対照区)の全面を白寒冷紗で覆った。野外における被覆装置内の透過スペクトルを1995年3月20日正午(晴天)に波長別エネルギー分析装置(LI-1800C, LI-COR)で測定し、R/FR比をⅡ-2に示した方法で求めた。

2) 春期試験

1994年9月17日に基肥としてN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれa当たり3kg施用した野菜・茶業試験場内の圃場に‘木原晩生1号’のりん茎を条間30cm, 株間20cmの2条植えて植え付けた。1995年3月27日に上記の3種類の被覆装置を同一畝上に約1mの間隔をあけて設置した。3月27日から5月8日まで2週間間隔で処理区当たり5株を採取し、各株から2分げつを選び、処理区当たり10分げつについて肥大指数、りん葉の形成状況、葉鞘基部生体重および葉鞘基部乾物率を調査した。

3) 夏期試験

1995年8月1日に基肥としてN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれa当たり3kg施用した野菜・茶業試験場内の圃場に上記の3種類の被覆装置を同一畝上に約1mの間隔をあけて設置し、‘木原晩生1号’のりん茎を条間15cm, 株間18cmの3条植えて被覆装置当たり30球植え付けた。高温・乾燥対策として、地上1.5mの高さに黒寒冷紗を張り畝全体を遮光し、畝は稲わらでマルチした。植え付け43日後に生育の停滞した株を除いて処理区当たり23株を採取し、株当たりの葉数および分げつ数を調査した。採取した23株から無作為に選んだ6株について株当たり3分げつを選び、処理区当たり18分げつについて肥大指数、りん葉の形成状況、葉鞘基部生体重および葉鞘基部乾物率を調査した。

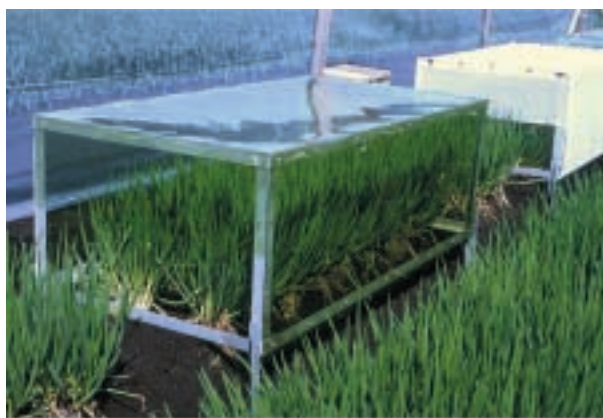


Fig. 3-1 A photograph of field-grown *A. × wakegi* plants covered with FR-intercepting (front) and control (rear) covering devices in the spring experiment of 1995. A control covering device was made of clear acrylic resin and covered with a layer of white cheesecloth.

b 結 果

1) 光条件

野外における3種類の被覆装置内の透過スペクトルを図3-2に示す。光量子束密度はFR透過抑制区では660~800nmにおいて、R透過抑制区では600~700nmにおいて対照区より低かった。R/FR比はFR透過抑制区で最も高く、次いで、対照、R透過抑制区の順であった(表3-1)。PPFDはFR透過抑制区で最も高く、次いで、R透過抑制、対照区の順であったが(表3-1)、処理区間の違いはりん茎形成に大きな影響を与える程大きくはないと考えられる。

2) 春期試験

調査期間中、全処理区において肥大指数および葉鞘基部生体重は増加し(図3-3A, B), りん茎の発達が認められた。葉鞘基部の乾物率はりん茎の発達に伴って上昇した(図3-3C)。FR透過抑制区の肥大指数、葉鞘基部生体重および葉鞘基部乾物率はR透過抑制および対照区に比べて低く推移する傾向がみられた。いずれの調査項目についてもR透過抑制と対照区の間には大きな差はなかった。りん葉の形成には処理による差はみられなかった(データ略)。

3) 夏期試験

FR透過抑制区の肥大指数はR透過抑制区および対照区に比べて小さく、葉鞘基部生体重および葉鞘基部乾物率もFR透過抑制区において低かった(表3-2)。R透過抑制および対照区ではすべての分げつにりん葉が形成されたが、FR透過抑制区ではりん葉は形成されなかつ

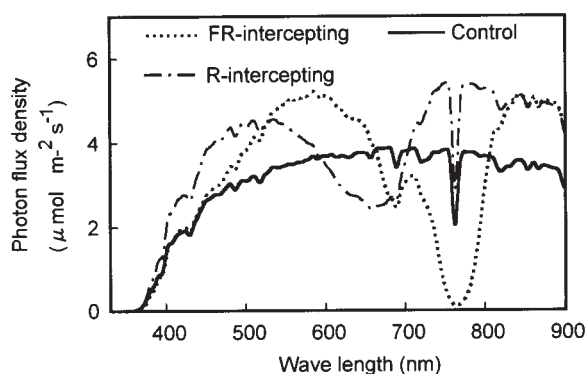


Fig. 3-2 Spectral photon flux density distribution in FR-intercepting, R-intercepting and control covering devices. The measurement was conducted under natural daylight around noon on a fine day (March 20, 1995).

た。FR 透過抑制区の分けつ当たりの葉数は他の 2 処理区に比べて約 1 枚多かった (表 3-2)。この結果は、R 透過抑制区および対照区ではりん葉の形成によって葉の展開が停止したのに対して、FR 透過抑制区ではりん葉が形成されず、葉の展開が継続したことを示している。

R 透過抑制区と対照区の比較では、葉鞘基部生体重は対照区の方が重かったが、葉鞘基部乾物率は R 透過抑制区の方が高く、肥大指数、りん葉形成率および分けつ当たりの葉数には差はみられなかった (表 3-2)。

c 考 察

これまでに複数の研究者によってタマネギおよびワケギのりん茎形成には FR が促進的に作用することが報告されている (寺分, 1965a; MONDALら, 1986; LERCARI・DEITZER, 1987)。本試験でもワケギのりん茎の形成程度は R 透過抑制区および対照区に比べて FR 透過抑制区で劣り、FR の少ない条件下でりん茎形成が抑制されることが示された。この結果は、光質の調節によるりん茎形成の制御を実際のワケギ栽培に適用できる可能性を示唆しており、実用化のためには生育全般について圃場

Table 3-1. PPFD and R/FR ratio in FR-intercepting, R-intercepting and control covering devices.

Treatment	PPFD ^a ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	R/FR ratio ^a	
		660±5/730±5nm	600-700/700-800nm
FR interception	1141	1.73	2.54
R interception	1057	0.53	0.58
Control	959	1.00	1.04

^a PPFD and R/FR ratio were calculated from data in Fig.3-2.

Table 3-2. Bulb development of *A. × wakegi* plants grown in FR-intercepting, R-intercepting and control covering devices in the summer experiment.

Treatment	Bulbing ratio ^a	Basal leaf sheath		% of tillers With bulb scales	No. of leaves per tiller
		FW (g tiller ⁻¹)	Dry matter (% to FW)		
FR interception	1.82 b	0.75 c	14.5 c	0	3.9 a
R interception	2.43 a	1.02 b	20.7 a	100	2.9 b
Control	2.41 a	1.18 a	19.8 b	100	3.0 b

^a Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Mean separation in columns by Tukey-Kramer test, $P=0.05$.

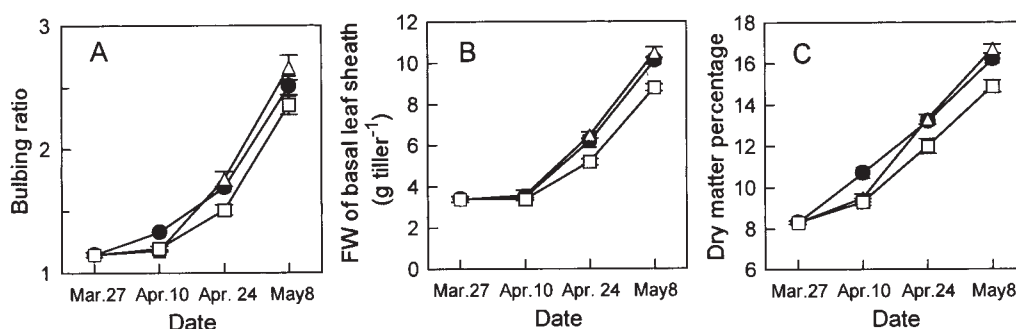


Fig. 3-3 Bulbing ratio (A), fresh weight of basal leaf sheath (B) and dry matter percentage of basal leaf sheath (C) of *A. × wakegi* plants grown in FR-intercepting (□), R-intercepting (△) and control (●) covering devices in the spring experiment. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10).

における光質変化の影響をさらに検討する必要があると考えられる。

FR透過抑制区のりん茎形成は夏期試験では完全に抑制されたが、春期試験ではR透過抑制区および対照区に比べてわずかに抑制された程度であった。両試験の相違点は夏期試験では全生育期間を通して被覆処理が行われたが、春期試験では生育途中から行われたことである。春期試験の被覆開始時（3月27日）には、葉鞘基部はまだ肥大していなかったが、りん茎形成が誘導されてから外観の変化が起こるまでの時間差を考えると、被覆開始時にすでにりん茎形成が誘導されていた可能性がある。両試験のもうひとつの相違点は、りん茎形成前の低温遭遇の有無である。春期試験では前年の秋にりん茎を植え付けたため、冬期の低温に遭遇しており、低温遭遇がりん茎形成に促進的に作用し、FR透過抑制の効果を低下させた可能性が考えられる。春どり栽培においてFR透過抑制の効果を低下させる要因および効果を向上させる方法については、これらの考察に基づいてⅢ-3においてさらに検討する。

本試験では、R透過抑制区と対照区のりん茎形成に大きな違いはなく、R透過抑制によるりん茎形成の促進効果は認められなかった。この結果は人工気象装置での試験結果（Ⅱ-2）と一致した。しかし、タマネギではR/FR比0.86~2.88の条件において、りん茎形成はR/FR比が低い条件ほど促進されることが報告されている（MONDALら、1986）。寺分（1978）は、10時間の主明期に続く14時間の補光期をR/FR比の異なる混合光（R+FRに対するFRの割合25~75%）とした条件で育てたタマネギ、ワケギおよびニンニクについて、肥大指数はいずれもRの割合が低いほどが増加するが、ワケギではR/FR比の低下に伴う肥大指数の増加が他の植物に比べて小さいことを報告している。本試験においてR透過抑制の効果が認められなかったのは、その効果が検出できないほどわずかであったためと考えられる。

2 夏どり栽培におけるりん茎形成の制御

RあるいはFRの透過を選択的に抑制する資材は、当初アクリル製板として開発された。その後、類似の選光性を示すポリエチレン製の軟質フィルムが開発され、より実用的な試験が可能となった。本節では、FRの透過を選択的に抑制するフィルムをトンネル被覆した圃場条件で夏期にワケギを栽培し、りん茎形成および品質や収量に関係するその他の形質に及ぼす影響を調査した。

a 材料および方法

1) 1997年の試験

1997年8月6日、13日、20日、27日および9月3日に野菜・茶業試験場内の圃場に‘木原晩生1号’のりん茎を畝幅150cm、条間25cm、株間18cmの3条植えて植え付けた。植え付け時からFR透過抑制フィルム（YCE-1、三井化学）で被覆する区、無色透明フィルム（BCE-L、三井化学）と白寒冷紗で被覆する区および無被覆の区の3処理区を設けた。被覆方法は地際から約20cmを開放したトンネル被覆とした。遮光・遮熱のため、8月6日~9月28日の期間、無被覆の区を含む全処理区に遮光ネットを被覆した。試験は2反復とし、各処理区において反復当たりりん茎18球を植え付けた。植え付け43日後に処理区当たり12株（反復当たり6株）を採取し、草丈および地上部生体重を調査した。また、採取した各株から1分けつを選び、処理区当たり12分けつについて肥大指数およびりん葉の形成状況を調査した。

2) 1998年の試験

1998年7月6日および同28日に野菜・茶業試験場内の圃場に‘木原晩生1号’のりん茎を畝幅175cm、条間15cm、株間15cmの4条植えて植え付けた。植え付け時からFR透過抑制フィルム（YXE-10、三井化学）で被覆する区、無色透明フィルム（UVCソーラー、みかど化工）と白寒冷紗で被覆する区および無被覆の区の3処理区を設けた。被覆方法は地際から約20cmを開放したトンネル被覆とした。遮光・遮熱のため試験期間中、無被覆の区を含む全処理区に遮光ネットを被覆した。試験は2反復とし、各処理区に反復当たりりん茎48球を植え付けた。植え付け25日後から10日間隔で処理区当たり10株（反復当たり5株）を採取し、草丈および地上部生体重を調査した。また、採取した各株から1分けつを選び、処理区当たり10分けつについて肥大指数、葉鞘基部生体重、葉色およびりん葉の形成状況を調査した。葉色については、最長葉の葉身中央部分の緑色程度を葉緑素計（SPAD-502、ミノルタ）を用いて測定した。

両試験とも基肥としてN、P₂O₅、K₂Oをそれぞれa当たり1.5kg施用し、試験期間中に一回、NおよびK成分を適当量追肥した。被覆資材の自然光の透過スペクトルを波長別エネルギー分析装置（LI-1800C、LI-COR）で、また、各光質処理区におけるPPFDを光量子計（LI-250、LI-COR）で測定した。1998年の試験では試験期間中の各光質処理区の気温を1時間間隔で測定した。両試験において、FR透過抑制フィルムで被覆する区、無色透明フィルムと白寒冷紗で被覆する区および

無被覆の区をそれぞれ FR 透過抑制, 透明およびフィルムなし区とした。

b 結 果

1) 1997 年の試験

FR 透過抑制区では透明区に比べて 400~580nm および 620~800nm における光量子束密度が低かった (図 3-4)。FR 透過抑制区の R/FR 比は透明区およびフィルムなし区に比べて高かった (表 3-3)。PPFD は FR 透過抑制区と透明区ではほぼ等しく, フィルムなし区ではこれら 2 処理区より約 1.6 倍高かった (表 3-3)。

8 月 6 日植え付けの場合には, 肥大指数はフィルムなし区で最も高く, 次いで, 透明, FR 透過抑制区の順であり, 2.0 以上の値を示したのはフィルムなし区のみであった (図 3-5)。透明区およびフィルムなし区のりん葉形成率は, それぞれ 75%, 92% であり, 大部分の分けつにりん葉が形成されたが, FR 透過抑制区ではりん葉は形成されなかった (図 3-5)。地上部生体重には処理による大きな違いはなく, 草丈はフィルムなし区で最も低かった (データ略)。8 月 13 日植え付けの場合には, りん茎の発達程度は 8 月 6 日植え付けに比べて劣ったが, 8 月 6 日植え付けと同様に, りん茎形成は FR 透過抑制区において抑制され (図 3-5), 葉の伸長はフィルムなし区において抑制された (データ略)。

りん茎の植え付けが 8 月 20 日以降の場合には, 全処理区において肥大指数は 1.75 以下, りん葉形成率は 0 % であり, りん茎は形成されなかったが, FR 透過抑制区の肥大指数は他の 2 処理区に比べて低かった (図 3-5)。草丈には処理による大きな違いはみられなかった (データ略)。

2) 1998 年の試験

FR 透過抑制区では透明区に比べて 600~800nm の波

長域, 特に 700~770nm における光量子束密度が低く (図 3-4), FR 透過抑制区の R/FR 比は透明区およびフィルムなし区に比べて高かった (表 3-3)。PPFD は FR 透過抑制区と透明区ではほぼ等しく, フィルムなし区ではこれら 2 処理区より約 1.5 倍高かった (表 3-3)。試験期間中の温度条件を表 3-4 および図 3-6 に示す。透明区の日最高気温は他の 2 処理区よりやや高かったが, 日平均気温および日最低気温に処理による違いはほとんど

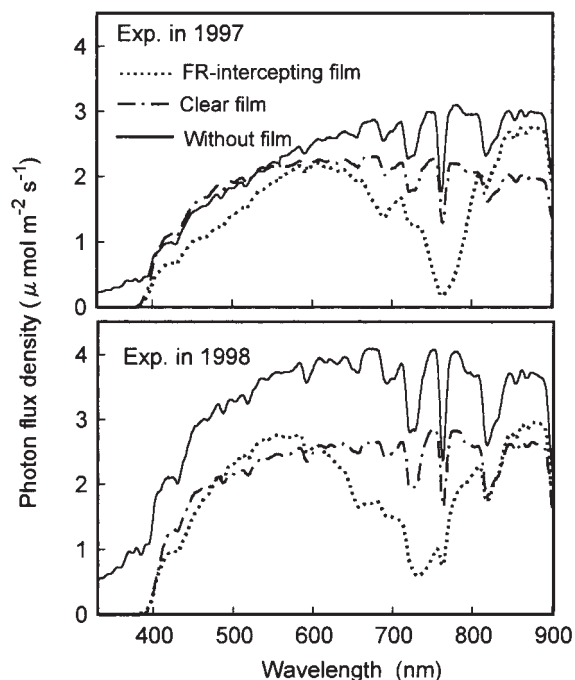


Fig. 3-4 Spectral photon flux density distribution under FR-intercepting film, clear film and without film in the summer experiment of 1997 and 1998. The measurement was conducted under natural daylight around noon on a fine day (Aug. 24, 1997 and Aug. 12, 1998, respectively).

Table 3-3. PPFD and R/FR ratio under FR-intercepting film, clear film and without film in the summer experiment of 1997 and 1998.

Year of experiment	Covering material	PPFD ^a ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R/FR ratio ^b	
			660±5/730±5nm	600-700/700-800nm
1997	FR-intercepting film	604	1.55	1.96
	Clear film	594	1.18	1.09
	Without film	940	1.10	0.98
1998	FR-intercepting film	725	2.73	1.59
	Clear film	703	1.22	1.03
	Without film	1085	1.28	1.09

^a PPFD in the experiment of 1997 (mean of 5 points) and 1998 (mean of 12 points) was measured at noon on a fine day (Aug. 24, 1997 and Aug. 4, 1998, respectively).

^b R/FR ratio was calculated from data in Fig.3-5.

みられなかった。

透明区およびフィルムなし区では、植え付け後日数の増加に伴って肥大指数および葉鞘基部生体重の増加が認められた（図3-7、図3-8）。FR透過抑制区における増加の程度は透明区およびフィルムなし区に比べて劣り、特に、7月28日植え付けでは肥大指数は全く上昇せず、常に1.5以下の値で推移した（図3-7、図3-9）。透明区およびフィルムなし区では植え付け25～35日に急速にりん葉が形成され、植え付け45日後にはりん葉形成率は100%に達した。一方、FR透過抑制区のりん葉形成率は7月6日植え付けでは最高で75%、同28日植え付けでは調査期間を通じて0%であった（図3-10、図3-11）。透明区の肥大指数、葉鞘基部生体重およびりん葉形成率は、フィルムなし区に比べて低い傾向が認められた。

地上部生体重には7月6日および28日植え付けでそれぞれ植え付け55および45日後まで大きな違いはみられなかったが、その後の生体重はFR透過抑制区で重かった（図3-12）。この結果は、透明区およびフィルムな

し区ではりん葉の形成に伴って生育後期に葉の展開が停止したのに対して、FR透過抑制区ではりん葉形成率が低く、通常の栄養生長が継続したことを反映している。草丈はフィルムなし区で最も低く、FR透過抑制区と透明区の間には7月6日植え付けでは大きな違いはなく、同28日植え付けでは生育後半にFR透過抑制区で高かった（図3-13）。FR透過抑制区の葉色は他の2処理区に比べて濃かった（図3-14）。

c 考 察

2年間の被覆試験において、夏どり栽培におけるワケギのりん茎形成はFR透過抑制区で最も抑制され、一般の栽培条件に近い圃場条件においてもFRの透過を抑えることによりワケギのりん茎形成を抑制できることが実証された。試験期間中の温度条件には処理による大きな違いはなく（表3-4）、温度条件は各処理区のりん茎形成に違いを生じさせる要因ではないと考えられる。りん茎の形成程度はフィルムなし区に比べて透明区で劣ったが、これは両試験区のPPFDの違いに起因すると思われる。

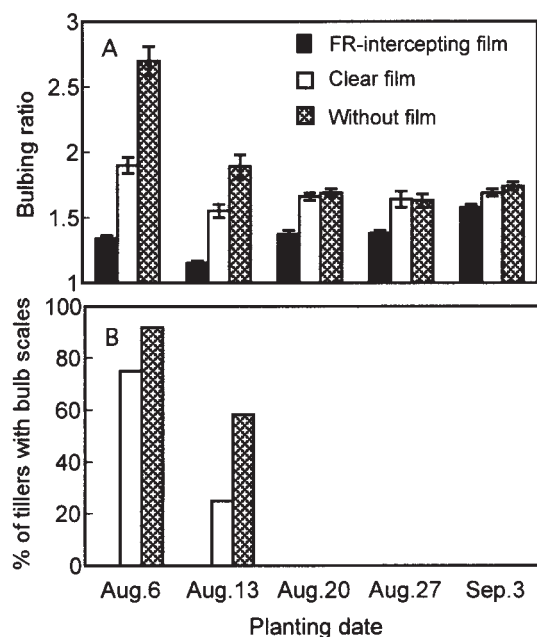


Fig. 3-5 Bulbing ratio (A) and percent of tillers with bulb scales (B) of *A. x wakegi* plants grown under FR-intercepting film, clear film and without film in the summer experiment of 1997. Bulbs were planted on Aug. 6, 13, 20, 27 and Sept. 3, and grown for 43 days. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars of bulbing ratio represent SE (n=12).

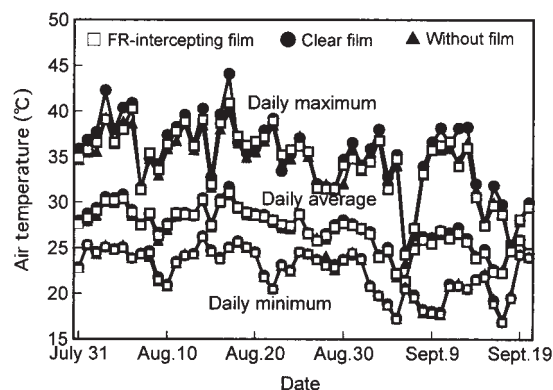


Fig. 3-6 Daily maximum, average and minimum temperatures during the summer experiment of 1998 (from July 31 to Sept. 20) under FR-intercepting film, clear film and without film.

Table 3-4. Average values of daily maximum, average and minimum temperatures during the summer experiment of 1998 (from July 31 to Sept. 20) under FR-intercepting film, clear film and without film.

Covering material	Daily air temperature (°C)		
	Maximum	Average	Minimum
FR-intercepting film	34.4	27.0	22.5
Clear film	35.1	27.1	22.5
Without film	34.1	27.0	22.5

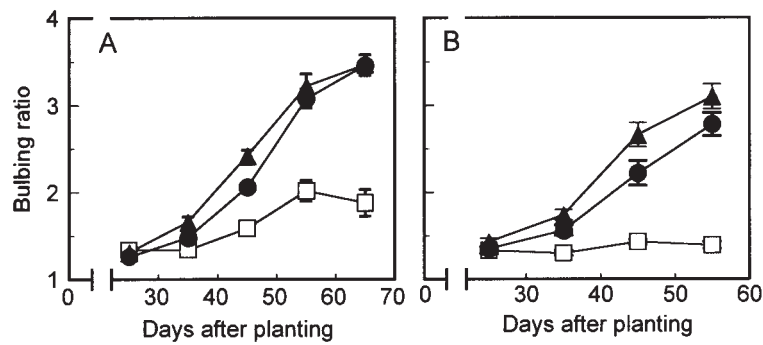


Fig. 3-7 Changes in bulbing ratio of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B). Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10).

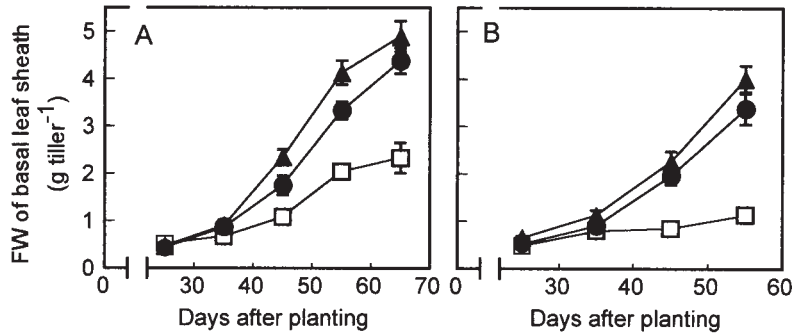


Fig. 3-8 Changes in fresh weight of basal leaf sheath of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B). Vertical bars represent SE (n=10).



Fig. 3-9 Shoots of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (left), clear film (center) and without film (right) for 55 days after planting on July 28, 1998.

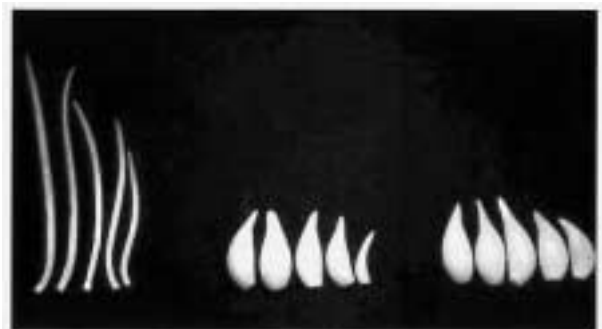


Fig. 3-10 Unexpanded leaves of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (left), clear film (center) and without film (right) for 55 days after planting on July 28, 1998.

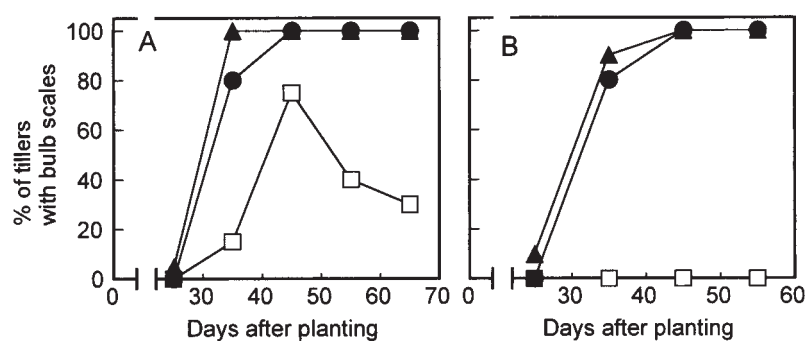


Fig. 3-11 Changes in percentage of *A. × wakegi* tillers with bulb scales grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B).

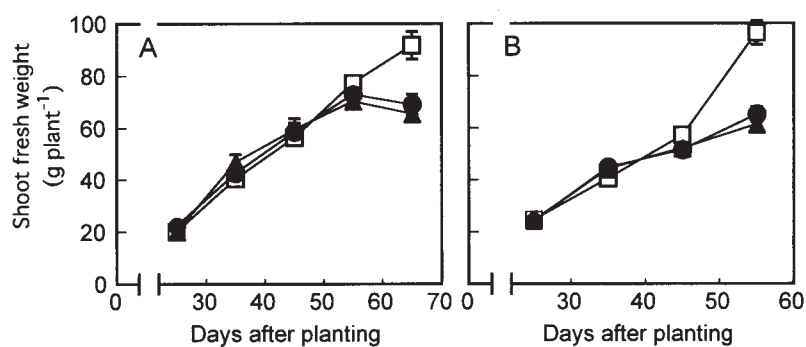


Fig. 3-12 Changes in shoot fresh weight of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B). Vertical bars represent SE (n=10).

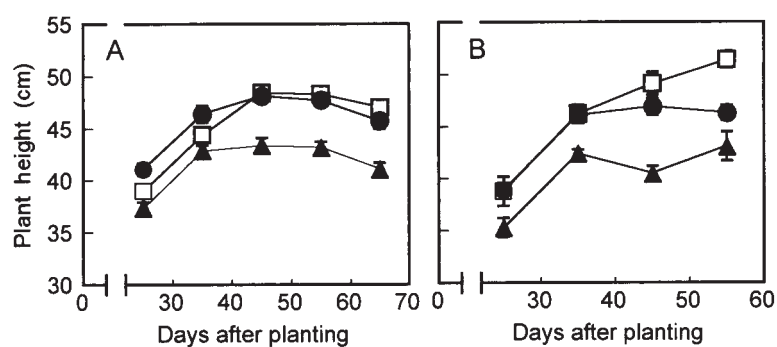


Fig. 3-13 Changes in plant height of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B). Vertical bars represent SE (n=10).

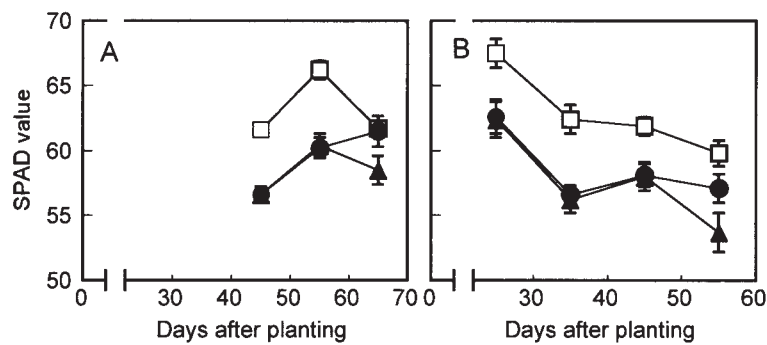


Fig. 3-14 Changes in leaf chlorophyll content of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the summer experiment of 1998. Bulbs were planted on July 6 (A) and July 28 (B). Chlorophyll content in the middle of the longest leaf blades was measured with a chlorophyllmeter (SPAD-502, Minolta), and expressed as SPAD value. Vertical bars represent SE (n=10).

異なる遮光条件で栽培されたタマネギのりん茎形成は、遮光の程度が高くなるほど抑制されることが報告されているが（寺分 1971b），本試験のフィルムなし区の PPFD は透明区の 1.5～1.6 倍高かった。PPFD がほぼ等しい FR 透過抑制区と透明区におけるりん茎形成の様相の違いには両処理区の光質条件の違いが大きく影響したと考えられる。

R/FR 比条件は植物の伸長生長に大きな影響を及ぼし、一般に、高 R/FR 比条件では植物は草丈が低く、分枝が多い（HOLMES・SMITH, 1975; MORGAN・SMITH, 1976; KASPERBAUER・KARLEN, 1986）。本試験で用いた資材と類似の FR 透過抑制資材の被覆は、ヒマワリ（*Helianthus annuus* L.），キャベツ（*Brassica oleracea* L. capitata group），キュウリ（*Cucumis sativus* L.），チンゲンサイ（*Brassica campestris* L. chinensis group）等の茎葉の伸長を抑制することが報告されている（崔ら, 1995；林田ら, 1997）。R/FR 比の異なる人工気象装置でワケギを育てた II-2 の試験でも、草丈は FR 透過抑制区で最も低く、高 R/FR 比条件による伸長抑制が認められた。しかし、本節の圃場試験では草丈は 3 処理区でほぼ等しいか、フィルムなし区で短い傾向がみられた。一般に、強光条件は植物の伸長を抑制することが知られているが、フィルムなし区の PPFD はいずれの試験でも FR 透過抑制区および透明区に比べて約 1.6 倍高かった。フィルムなし区で伸長が抑制された試験はすべて 8 月 13 日以前に植え付けが行われており、フィルムなし区での伸長抑制には高温および強光という 2 つの条件が関わっていると推定される。本試験において FR 透

過抑制区で伸長が抑制されなかった理由は不明であるが、ワケギは出荷時に一定の草丈を必要とすることから、FR 透過抑制区に伸長抑制作用がみられなかったことは実用的な意味において好ましい現象と考えられる。

R/FR 比は植物の葉色にも影響することが知られている。高 R/FR 比条件で育てられた植物の多くは、低 R/FR 比条件で育てられたものに比べて葉色が濃い（MORTENSEN・STROMME, 1987; RAJAPAKSE・KELLY, 1992; MURAKAMIら, 1998）。本試験ではワケギの葉色は FR 透過抑制区で最も濃く、これらの報告と一致する結果が得られた。ワケギの濃い葉色は市場において望まれる形質であり、FR 透過抑制資材の被覆による葉の濃緑化は本資材の実用性を高める効果であると考えられる。

ワケギの夏どり栽培では栽培期間が長くなるとりん茎が形成され、商品価値が低下するため、植え付けから約 1 か月で収穫が行われている。III-2 で得られた結果を総合すると、地上部生体重（≒収量）の減少や草丈の低下を引き起こすことなくりん茎形成を抑制し、葉色を濃くする作用を示す FR 透過抑制フィルムの被覆は、ワケギの夏どり栽培に有効であると考えられる。

3 春どり栽培におけるりん茎形成の制御

III-2 ではワケギの夏どり栽培において FR 透過抑制フィルムの被覆が有効であることが示された。ここでは、りん茎形成が問題となるもうひとつの作型である春どり栽培における FR 透過抑制フィルム被覆の有効性について検討した。

a 光質処理によるりん茎形成の制御およびりん形成誘導刺激への感応時期

Ⅲ-1では、FR透過抑制によるりん茎形成の抑制効果は夏期試験に比べて春期試験において低い傾向がみられ、その原因として春期試験では被覆開始時期が遅く、被覆時にすでにりん茎形成が誘導されていた可能性が考えられた。そこで、ここではFR透過抑制フィルムの被覆開始時期を早めることにより、春どり栽培におけるりん茎形成の抑制効果を向上させることを試みた。また、春どり栽培におけるりん茎形成の誘導時期についても調査した。

1) 材料および方法

(1) 春どり栽培におけるFR透過抑制フィルムの被覆によるりん茎形成の抑制 (試験1)

1997年10月6日に基肥としてN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれa当たり1.5kg施用した野菜・茶業試験場内の圃場に‘紫ワケギ’のりん茎を条間30cm, 株間25cmの3条植えて植え付けた。1998年2月23日, 3月9日および3月23日から被覆処理を開始し, FR透過抑制フィルム(YXE-1, 三井化学)で被覆する区および無色透明フィルム(イク育, 三井化学)と白寒冷紗で被覆する区を設けた。被覆方法は地際から約20cmを開放したトンネル被覆とした。試験は1反復とし, 処理区当たり60株を被覆した。4月7日, 4月20日および5月1日に処理区当たり4株を採取し, 各株から2分げつを選び, 処理区当たり8分げつについて肥大指数, 葉鞘基部生体重, りん葉の形成状況, 最大葉長および葉色を調査した。葉色については, 最長葉の葉身中央部分の緑色程度を葉緑素計(SPAD-502, ミノルタ)を用いて測定した。

用いた被覆資材の自然光の透過スペクトルおよび各光質処理区のPPFDをⅢ-2と同様の方法で測定した。FR透過抑制フィルムで被覆する区および無色透明フィルムと白寒冷紗で被覆する区をそれぞれFR透過抑制区および透明区とした。

(2) 春どり栽培におけるりん茎形成の誘導時期

(試験2)

りん茎形成の誘導刺激に感応したタマネギは, その後非誘導条件におかれてもりん茎形成が進行することが報告されており(寺分, 1971a), ワケギでも同様の反応がみられると予想される。本試験では, この反応を利用して, 春どり栽培におけるりん茎形成の誘導時期を明らかにすることを試みた。すなわち, 野外で生育させたワケギをりん茎形成前の2月下旬から順次りん茎形成の非誘導条件に移し, 一定期間栽培した後りん茎の形成状

況を調査した。

1997年9月26日に‘紫ワケギ’のりん茎を市販の培養土(クレハ園芸培土, 呉羽化学)を詰めた直径12cmのプラスチックポットに1球ずつ植え付け, 野外で栽培した。1998年2月27日から4月8日まで10日間隔で4ポットをりん茎非誘導条件である20℃/15℃(昼/夜), 10時間日長の自然光型人工気象装置に移動した。4月30日に各移動日につきポット当たり2分げつを選び, 肥大指数およびりん葉形成状況を調査した。

2) 結果

(1) 春どり栽培におけるFR透過抑制フィルムの被覆によるりん茎形成の抑制 (試験1)

各光質処理区の透過スペクトルを図3-15に示す。FR透過抑制区では透明区に比べて650~850nmにおける光量子束密度が低く, FR透過抑制区のR/FR比は透明区に比べて高かった(表3-5)。PPFDはFR透過抑制区と透明区ではほぼ等しかった(表3-5)。

調査期間中, 両処理区の肥大指数および葉鞘基部生体重は増加した。FR透過抑制区の肥大指数および葉鞘基部生体重は透明区に比べて低く推移し, FR透過抑制によるりん茎形成の抑制効果が認められた(図3-16)。しかし, FR透過抑制区と透明区の肥大指数の違いは, 最大でも0.3であり(3月9日被覆開始区の4月20日における肥大指数: FR透過抑制区=2.0, 透明区=2.3), FR透過抑制の効果は被覆開始時期にかかわらずであった。りん葉は被覆資材の種類に関係なく, 被覆開始時期が早いほど早く形成された(表3-6)。FR透過抑制区と透明区の葉長には大きな違いはなく, 葉色は被

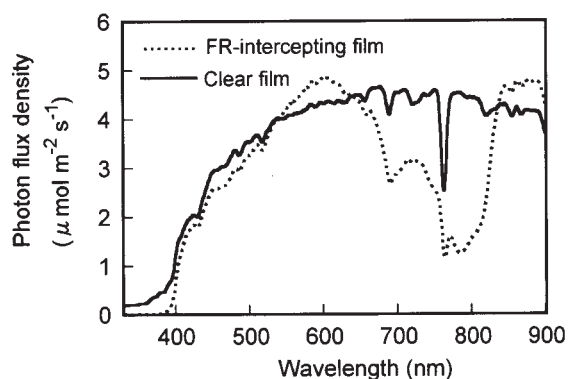


Fig. 3-15 Spectral photon flux density distribution under FR-intercepting film and clear film in the spring experiment. The measurement was conducted under natural daylight around noon on a fine day (March 18, 1998).

覆開始時期にかかわらず FR 透過抑制区の方が透明区に比べて濃かった (表 3-6)。

(2) 春どり栽培におけるりん茎形成の誘導時期

(試験 2)

りん茎非誘導条件に移動したワケギの 4 月 30 日における肥大指数は、2 月 27 日移動区で 2.68, それ以降の移動区では 3.0 以上となり、すべての移動区で葉鞘基部の肥大が認められた (表 3-7)。2 月 27 日に非誘導条件に移動した場合でも 13% の分けつにりん葉が形成され、りん葉形成率は非誘導条件への移動が遅れるほど上昇した (表 3-7)。

3) 考 察

Ⅲ-1 の春期試験と同様に、本試験でも春どり栽培において FR 透過抑制によりりん茎形成が抑制された。しかし、抑制の程度は被覆開始時期に関係なくわずかであり、被覆開始時期を早めることにより FR 透過抑制の効果を顕著に高めることはできなかった。

‘紫ワケギ’は‘木原晩生 1 号’と同様に自然条件では 4 月上旬からりん茎形成を開始するが、試験 2 の結果から、‘紫ワケギ’は 2 月下旬にはりん茎形成の誘導刺激に感応を始め、感応の程度は 3 月中旬頃まで徐々に高まること

が示された。したがって、試験 1 において最も早く被覆を開始した 2 月 23 日時点でも‘紫ワケギ’はすでにある程度りん茎形成の誘導刺激に感応していたと考えられる。最低気温 15℃以上の条件で育てた‘紫ワケギ’のりん茎形成の誘導には約 14 時間の日長が必要であるが (著者未発表データ)、春どり栽培では 2 月下旬の約 12 時間の日長 (日出から日入りの時間は約 11 時間) によりりん茎形成が誘導された。これらのことから、冬期の低温は日長に対するワケギの感受性を高めるため、春どり栽培のワケギは夏どり栽培に比べてりん茎を形成しやすい状態にあり、このことが春どり栽培での FR 透過抑制処理の効果の低さの主要因と考えられる。

りん茎形成以外の特性については、葉長は FR 透過抑制区と透明区ではほぼ等しく、葉色は透明区より FR 透過抑制区で濃く (表 3-6)、夏どり栽培での FR 透過抑制による影響と一致する結果が得られた。

b 光質処理によるりん茎形成の抑制効果と低温遭遇の関係

Ⅲ-3-a では、FR 透過抑制によるりん茎形成の抑制効果は春どり栽培では低いことが示され、その原因とし

Table 3-5. PPFD and R/FR ratio under FR-intercepting film and clear film in the spring experiment.

Covering material	PPFD ^a ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	R/FR ratio ^b	
		660±5/730±5nm	600-700/700-800nm
FR-intercepting film	987	1.34	1.81
Clear film	1023	1.02	1.03

^a PPFD (mean of 6 points) was measured at noon on a fine day (March 9, 1998).

^b R/FR ratio was calculated from data in Fig.3-15.

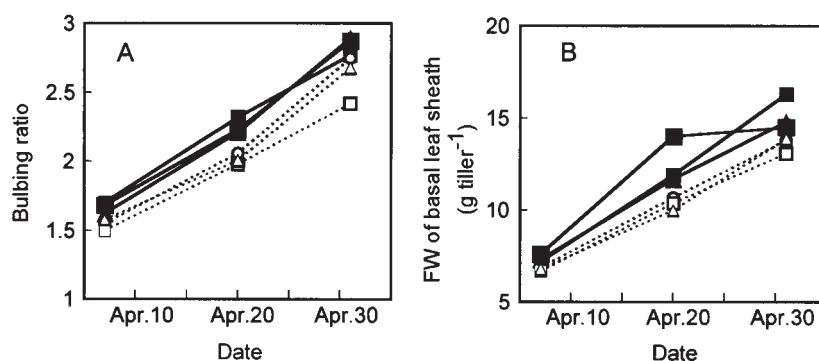


Fig. 3-16 Bulbing ratio (A) and fresh weight of basal leaf sheath (B) of A. *wakegi* plants grown under FR-intercepting (open symbols) or clear (closed symbols) film in the spring experiment. The covering treatment was begun on Feb. 23 (○, ●), Mar. 9 (□, ■) and Mar. 23 (△, ▲). Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.

Table 3-6. Formation of bulb scales, leaf elongation, and leaf color of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film and clear film in the spring experiment. The covering treatment was began on Feb. 23, Mar. 9 and Mar. 23.

Start of treatment	Date	% of tillers with bulb scales		Max. leaf length (cm)		SPAD value ^z	
		FR-I ^y	Clear ^x	FR-I	Clear	FR-I	Clear
Feb. 23	Mar. 23	12.5	25	— ^w	—	—	—
	Apr. 7	100	100	50.2	49.3	60.2	54.6
	Apr. 20	100	100	57.5	56.6	64.7	63.0
	May 1	100	100	55.1	56.2	61.3	58.8
Mar. 9	Mar. 23	6.3	0	—	—	—	—
	Apr. 7	93.8	93.8	45.0	44.8	59.0	53.2
	Apr. 20	100	100	51.0	52.6	63.0	59.0
	May 1	100	100	55.2	52.9	64.2	60.1
Mar. 23	Mar. 23	0	0	—	—	—	—
	Apr. 7	93.8	93.8	47.1	46.9	54.9	51.6
	Apr. 20	100	100	51.6	51.3	60.1	52.9
	May 1	100	100	55.1	53.3	64.0	54.9

^z Chlorophyll content in the middle of the longest leaf blades was measured with a chlorophyllmeter (SPAD-502, Minolta), and was expressed as SPAD value.

^y FR-intercepting film.

^x Clear film.

^w Not examined.

Table 3-7. Bulb development of *A. × wakegi* plants transferred to a bulb-noninducible condition at different time (Feb. 27-Apr. 8) and grown until Apr. 30.

Date of transfer to a bulb-noninducible condition	Bulbing ratio ^z	% of tillers with bulb scales
Feb. 27	2.68	12.5
Mar. 9	3.69	81.3
Mar. 19	3.44	100
Ma. 29	3.10	100
Apr. 8	3.02	100

^z The ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.

で、低温に遭遇したワケギはりん茎形成誘導刺激に対する感受性が高まり、りん茎を形成しやすくなることが推定された。ここではこの仮説を検証するため、りん茎への低温処理がFR透過抑制によるりん茎形成の抑制効果に及ぼす影響を調査した。

1) 材料および方法

2000年7月4日から‘木原晩生1号’のりん茎を5℃および25℃、暗黒条件で70日間貯蔵し、貯蔵処理終了後に(9月12日)、基肥としてN、P₂O₅、K₂Oをそれぞれa当たり1.5cm施用した雨よけハウス内に畝幅160cm、条間15cm、株間15cm、4条植えて植え付けた。

植え付け直後からFR透過抑制フィルム(YXE-10, 三井化学)で被覆する区および無色透明フィルム(UVCソーラー, みかど化工)と白寒冷紗で被覆する区を設けた。被覆方法は地際から約15cmを開放したトンネル被覆とした。植え付け直後から白熱灯補光(PPFD約1μmol・m⁻²・s⁻¹)による14時間の長日処理(午前4時45分～午後6時45分)を行った。植え付け58日後にNおよびK成分を適当量追肥した。試験は2反復とし、各処理区につき反復当たりりん茎80球を供試した。植え付け28, 49, 70および91日後に処理区当たり10株(反復当たり5株)を採取し、各株から1分げつを選び、処理区当たり10分げつについて肥大指数を調査した。また、各株から3分げつを選び、処理区当たり30分げつについてりん葉の形成状況を調査した。

各光質処理区の透過スペクトルおよびPPFDをⅢ-2と同様の方法で測定した。また、各光質処理区内の気温を植え付け70日後まで1時間間隔で測定した。FR透過抑制フィルムおよび無色透明フィルムと白寒冷紗で被覆した区をそれぞれFR透過抑制区および透明区とした。

2) 結 果

FR透過抑制および透明区の透過スペクトルは、Ⅲ-2の1998年度における試験のスペクトル(図3-4)と類似した(データ略)。FR透過抑制区のR/FR比は透明区より高く、両処理区のPPFDはほぼ等しかった。

(表3-8). 試験期間中の日平均, 日最高および日最低気温に光質処理による大きな違いは認められなかった(図3-17).

りん茎を25℃で貯蔵した場合には, 透明区の肥大指数は植え付け後日数の増加に伴って増加したが, FR透過抑制区の肥大指数は一定の低いレベルで推移し, 両処理区の葉鞘基部の肥大の程度には顕著な差が認められた(図3-18A, 図3-19A). 透明区のりん葉形成率は植え付け49日以降はほぼ100%となったが, FR透過抑制区では調査期間を通してりん葉の形成はみられず, りん葉の形成にも光質条件の違いによる顕著な差がみられた(図3-20A, 図3-21A).

りん茎を5℃で貯蔵した場合の肥大指数は, FR透過抑制区および透明区ともに25℃貯蔵に比べて大きかった(図3-18). 低温遭遇による肥大指数の増加は透明区よりFR透過抑制区で顕著に現れ, その結果, 両処理区の葉鞘基部の肥大程度には25℃貯蔵の場合ほど顕著な差はみられなかった(図3-18B, 図3-19B). 5℃貯蔵の場合にはFR透過抑制区でもりん葉が形成され, りん葉形成率は調査期間中60%前後で推移した. 透明区のりん葉形成率は植え付け28日後に68%, 49日以降は100%となった(図3-20B, 図3-21B).

3) 考 察

りん茎の発達程度は5℃・透明区で最も高く, 次いで, 25℃・透明区, 5℃・FR透過抑制区, 25℃・FR透過抑制区の順であり, 栽培時のFR透過抑制条件はりん茎形成を抑制する方向に, また, 植え付け前のりん茎への低温処理はこれを促進する方向に作用した. 肥大指数, りん葉形成率のいずれについてもFR透過抑制区と透明区の差は, 植え付け前にりん茎を25℃で貯蔵した場合(模擬夏どり栽培)に比べて5℃で貯蔵した場合(模擬

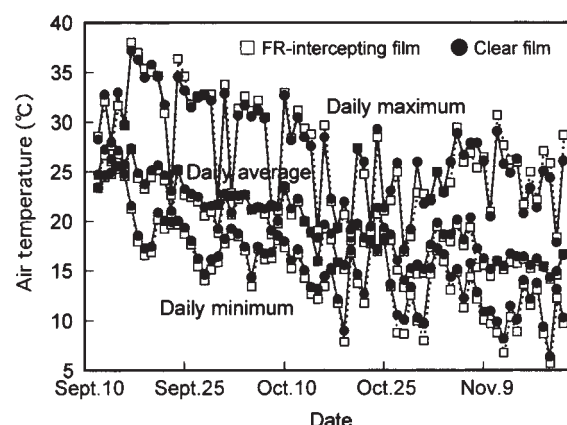


Fig. 3-17 Daily maximum, average and minimum temperatures under FR-intercepting film and clear film during the experiment.

Table 3-8. PPFD and R/FR ratio under FR-intercepting film and clear film.

Covering material	PPFD ^z ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R/FR ratio ^y	
		660±5/730±5nm	600-700/700-800nm
FR-intercepting film	540	1.98	1.55
Clear film	571	1.15	1.06

^z PPFD (mean of 16 points) was measured at noon on a fine day (Sept. 28, 2000).

^y R/FR ratio was calculated from spectral data measured with a portable spectroradiometer.

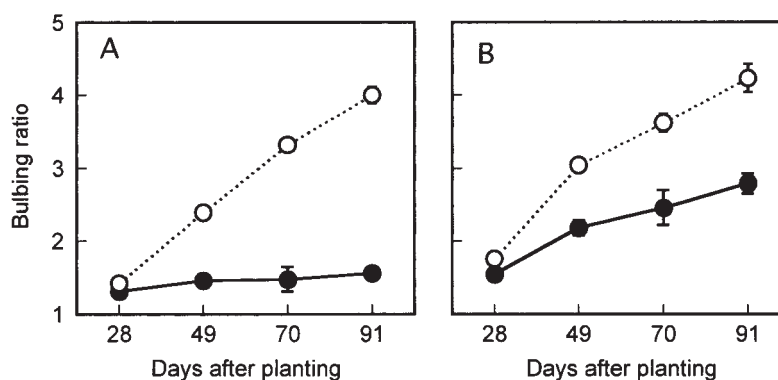


Fig. 3-18 Bulbing ratio of A. *x* wakegi plants grown under FR-intercepting light (●) or natural daylight (○). Before planting, bulbs were exposed to 25℃ (A) or 5℃ (B) for 70 days. Vertical bars represent SE (n=10).

春どり栽培)の方が小さく(図3-18, 図3-20), FR透過抑制処理の効果は前歴の低温遭遇によって低下することが示された。この結果は, 春どり栽培でのFR透過抑制処理の効果の低さが冬期の低温遭遇に起因することを示すものである。

しかし, 5°C・透明区と5°C・FR透過抑制区の肥大指数およびりん葉形成率には明確な違いがあり(図3-18, 図3-20), 本試験の模擬春どり栽培におけるFR透過抑制の効果はⅢ-3-aで示された実際の春どり栽培より高かった。その原因として, 1) 遭遇した低温量の違い, 2) 高温による低温効果の打ち消し, 3) 被覆期間の違いなどが考えられる。本試験では植え付け前のりん茎貯蔵中に, 一方, 実際の春どり栽培では生育中に低温に遭遇する。春化現象では低温に対する感受性は生長に伴って変化することが知られ(RÜNGER, 1978), また, ニンニクのりん茎形成の誘導に対する貯蔵中の低温の効果は, 低温処理の時期が遅いほど高いことが報告されている(高樹, 1979)。ワケギに対する低温の効果と低温への遭遇時期の関係については未検討であるが, りん茎貯蔵時より生育の進んだ段階で遭遇する低温の方がりん茎形成に対してより強い促進効果をもつ可能性は高いと考えられる。また, 本試験ではりん茎の植え付け後約1か月の期間は最高気温が30°Cを上回る日が多かった(図3-17)。低温遭遇後の高温には低温の効果を打ち消す作用があることから(Ⅱ-1-c), 植え付け後の生育初期における高温条件は, 貯蔵時の低温処理の効果を打ち消す方向に作用した可能性も考えられる。

4 初夏どり栽培におけるりん茎形成の制御

秋にりん茎を植え付け翌年の春に収穫を行う春どり栽

培では, FR透過抑制によるりん茎形成の抑制は不十分であり, 収穫期の延長はできなかった。春どり栽培以降の作型として, 長日処理によって人為的に形成させたりりん茎を4月に植え付けて栽培する作型(初夏どり栽培)がある。ここでは, 春どり栽培以降のワケギ生産におけるりん茎形成の抑制を目的として, 初夏どり栽培におけ



Fig. 3-19 Shoot of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (left) or clear film (right) for 70 days after planting. Before planting, bulbs were stored at 25°C (A) or 5°C (B) for 70 days.

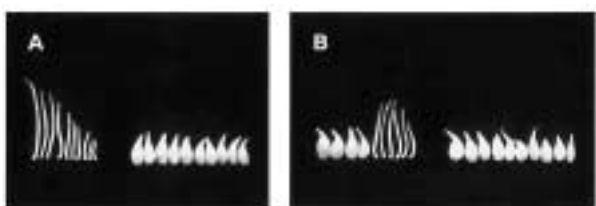


Fig. 3-21 Unexpanded leaves of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (left) or clear film (right) for 70 days after planting. Before planting, bulbs were stored at 25°C (A) or 5°C (B) for 70 days.

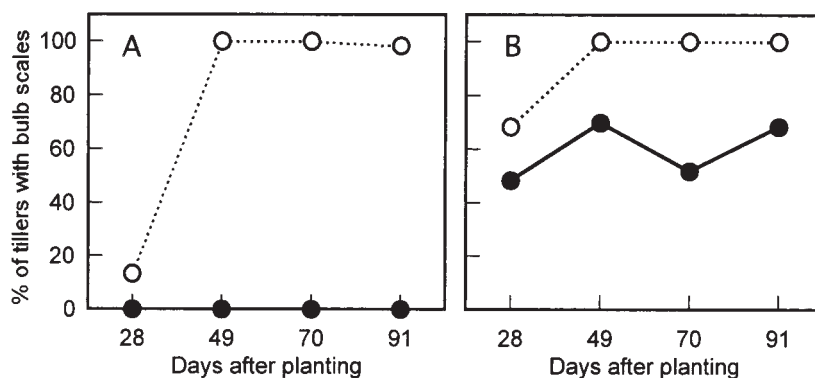


Fig. 3-20 Percentage of tillers with bulb scales of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting light (●) or natural daylight (○). Before planting, bulbs were exposed to 25°C (A) or 5°C (B) for 70 days. Thirty tillers for each treatment were examined on each sampling day.

る FR 透過抑制フィルム被覆の有効性について検討した。

a 材料および方法

1) 種球の準備

1998 年 10 月から野菜・茶業試験場内の雨よけハウスで栽培したワケギ‘木原晩生 1 号’に 1999 年 2 月上旬から白熱灯補光による 18 時間の長日処理を行い、自然条件よりも約 1.5 か月早い 3 月 29 日にりん茎を収穫し、以下の試験に供試した。

2) 初夏どり栽培における FR 透過抑制フィルムの被覆によるりん茎形成の抑制

1999 年 4 月 14 日に基肥として N, P_2O_5 , K_2O をそれぞれ a 当たり 1.5kg 施用した野菜・茶業試験場内の圃場にりん茎を畝幅 175cm, 条間 15cm, 株間 15cm の 4 条植えて植え付けた。植え付け時から FR 透過抑制フィルム (YXE-10, 三井化学) で被覆する区, 無色透明フィルム (UVC ソーラー, みかど化工) と白寒冷紗で被覆する区および無被覆の区の 3 処理区を設けた (図 3-22)。被覆方法は地際から約 20cm を開放したトンネル被覆とした。植え付け 37 日後に追肥として N および K 成分を適当量施用した。試験は 3 反復とし、各処理区につき反復当たりりん茎 60 球を植え付けた。植え付け 36 日後から 88 日後まで約 10 日間隔で処理区当たり 15 株 (反復当たり 5 株) を採取し、草丈および地上部生体重を調査した。また、採取した各株から 1 分げつを選び、処理区当たり 15 分げつについて肥大指数、葉色、りん茎の形成状況およびりん茎生体重を調査した。葉色については、最長葉の葉身中央部分の緑色程度を葉緑素計 (SPAD-502,

ミノルタ) を用いて測定した。

用いた被覆資材の自然光の透過スペクトルおよび各光質処理区における PPFD を III-2 と同様の方法で測定した。FR 透過抑制フィルムで被覆する区, 無色透明フィルムと白寒冷紗で被覆する区および無被覆の区をそれぞれ FR 透過抑制, 透明およびフィルムなし区とした。

b 結 果

各処理区の透過スペクトルは III-2 の 1998 年度における試験のスペクトル (図 3-4) と類似し (データ略), FR 透過抑制区の R/FR 比は透明区およびフィルムなし区に比べて高かった (表 3-9)。PPFD はフィルムなし区で最も高く、次いで、透明, FR 透過抑制区の順であったが、透明区と FR 透過抑制区の違いはわずかであった (表 3-9)。

植え付け後日数の増加に伴って、肥大指数はすべての処理区で増加したが、FR 透過抑制区における増加の程度は他の 2 処理区に比べて低かった (図 3-23A)。フィルムなし区では他の 2 処理区より 10 日早い、植え付け 47 日後にりん茎が形成されたが、その後のりん茎形成率には処理区による違いはなく、りん茎形成率は植え付け 78 日後に全処理区で 100% に達した (図 3-23B)。りん茎の生体重は FR 透過抑制区において他の 2 処理区より軽い傾向がみられた (図 3-23C)。

3 処理区の地上部生体重は植え付け 68 日以降フィルムなし区で最も重く、次いで、FR 透過抑制, 透明区の順であった (図 3-24A)。草丈には処理による違いはほとんどなかった (図 3-24B)。FR 透過抑制区の葉色



Fig. 3-22 A photograph of field-grown *A. × wakegi* plants under tunnels covered with FR-intercepting film (front) and clear film combined with a layer of white cheesecloth (rear) in the early summer experiment.

Table 3-9. PPFD and R/FR ratio under FR-intercepting film, clear film and without film in the early summer experiment.

Covering material	PPFD ^a ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R/FR ratio ^y	
		660 $\pm$ 5/730 $\pm$ 5nm	600-700/700-800nm
FR-intercepting film	1166	2.30	1.60
Clear film	1255	1.00	1.01
Without film	1919	1.03	1.05

^a PPFD (mean of 6 points) was measured at noon on a fine day (April 30, 1999).^y R/FR ratio was calculated from spectral data measured with a portable spectroradiometer.

は透明区およびフィルムなし区に比べて濃い傾向がみられた（データ略）。

c 考 察

初夏どり栽培ではFR透過抑制によって完全にりん茎形成を抑えることはできず、試験終了時にはFR透過抑制区の全株がりん茎を形成した。しかし、FR透過抑制区の肥大指数およびりん葉の生体重の増加は、透明区およびフィルムなし区より明らかに劣り、初夏どり栽培でのFR透過抑制によるりん茎形成の抑制効果は、春どり栽培に比べて高いと考えられる。FR透過抑制に葉の伸長抑制作用がないこと、葉色を濃くする効果があることなど、りん茎形成以外の点では他の作型と一致する結果が得られ、FR透過抑制によるこれらの作用は栽培時期に関係なくみられるものと考えられる。

5 総合考察

Ⅲ-2, Ⅲ-4で行ったFR透過抑制フィルム“YXE-10”を用いた被覆試験の結果および試験時の日長を図3-25にまとめて示す。これらの試験では、異なる3時期（4月14日、7月6日、7月28日）にりん茎の植え付けが行われた。各試験のFR透過抑制区の肥大指数の変化を比較すると、7月28日植え付けでは肥大指数は全く増加しなかったが、7月6日植え付けではわずかに増加し（最高2.0）、4月14日植え付けでは顕著に増加した。また、4月14日、7月6日および7月28日植え付けにおけるFR透過抑制区のりん葉形成率の最高値は、それぞれ100, 75, 0%であった（図3-11, 図3-23）。これらの結果から、FR透過抑制の効果は植え付け日より異なり、4月14日<7月6日<7月28日植え付けの順に高かった。4月14日植え付けでは、植え付け直後の日長は最も短かったが、植え付け70日頃まで日長は徐々に長くなり、試験期間全体の日長は、7月28日<7月6日<4月14日植え付けの順に長かった（日出から日入りまでの平均時間はそれぞれ13時間7分、13時間

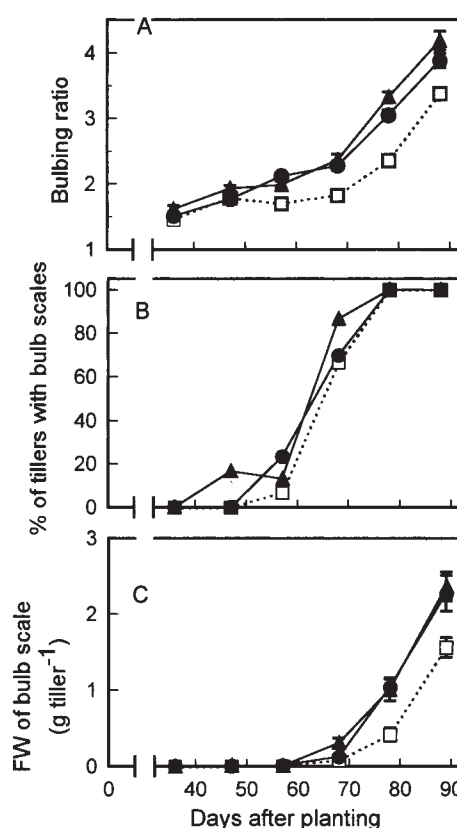


Fig. 3-23 Bulbing ratio (A), percentage of tillers with bulb scales (B) and fresh weight of bulb scale (C) of *A. wakegi* plants grown under FR-intercepting film ($\square$), clear film ($\bullet$) and without film ($\blacktriangle$) in the early summer experiment. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars of bulbing ratio and fresh weight of bulb scale represent SE (n=15).

37分、14時間5分）。これらの結果から、FR透過抑制によるワケギのりん茎形成の抑制程度は生育時の日長に依存し、日長が変化する場合には生育初期の日長より生育が進んだ時点の日長の影響が大きいと考えられる。タマネギのりん茎形成には生育前半よりも生育後半の長日

処理がより有効であることが報告されている (STEER, 1980). また, 4月14日植え付けの試験では, 種球となるりん茎の収穫時や試験前半の気温が7月植え付けの試験に比べて低いことから, 同試験における光質処理効果の低さには, 日長だけでなく, 低温によるりん茎形成の促進作用が関係している可能性も考えられる.

本章で利用したFR透過抑制資材はFRの透過を完全に抑えるものではなく, 透過光にはかなりの量のFRが含まれている. タマネギやワケギを異なるR/FR比条件下で育てた場合, これらの植物はR/FR比に依存した

りん茎形成程度を示し (寺分, 1978; MONDALら, 1986), FRをほとんど含まない蛍光灯を光源とした場合には, 長日条件 (16~19時間日長) でもりん茎を形成しない (寺分, 1970; AUSTIN, 1972; KAHANEら, 1992). これらの結果は, 被覆資材を利用したワケギのりん茎形成制御の効果は資材のFR透過率に依存することを示している. 本章の試験において, 光質処理によりワケギのりん茎形成を完全に抑制できたのは7月28日植え付けの試験のみであったが, FRの透過をさらに抑制できる資材があれば, より強力にりん茎形成を抑制できると推定される.

春どり栽培の試験ではFR透過抑制によりりん茎形成を十分に抑制することはできなかった. 光質処理開始時にすでにワケギがりん茎形成の誘導刺激に感応していたことがその原因と考えられるが (Ⅲ-3), 被覆時期をりん茎形成の誘導以前に早めれば, りん茎形成の抑制効果を高めることは可能だろうか. ワケギのりん茎形成は低温単独では誘導できず (Ⅱ-1), FRを含む長日刺激が必要であることから, FRの透過を完全に抑制できる資材があれば, りん茎形成が誘導される前に被覆することにより, 春どり栽培でもりん茎形成を顕著に抑制できると考えられる. しかし, 現時点で利用可能な資材はかなりの量のFRを透過するので, 被覆時期をこれ以上早めてりん茎形成の抑制効果を顕著に向上させることは難しいと推定される. 低温によるりん茎形成の促進効果がその後の高温により打ち消される現象 (Ⅱ-1-c) は, 春どり栽培におけるワケギのりん茎形成が栽培時の低温遭遇の回避あるいは高温遭遇によって制御できる可能性を示唆している. この仮説を実証する試験は行っていないが, 春どり栽培においてりん茎形成を効果的に制御す

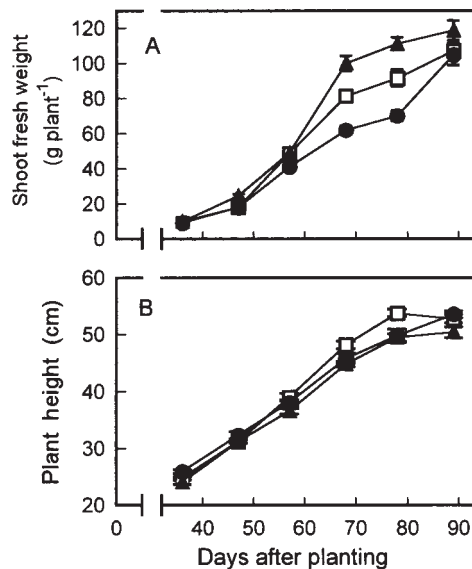


Fig. 3-24 Changes in shoot fresh weight (A) and plant height (B) of *A. x wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲) in the early summer experiment. Vertical bars represent SE (n=15).

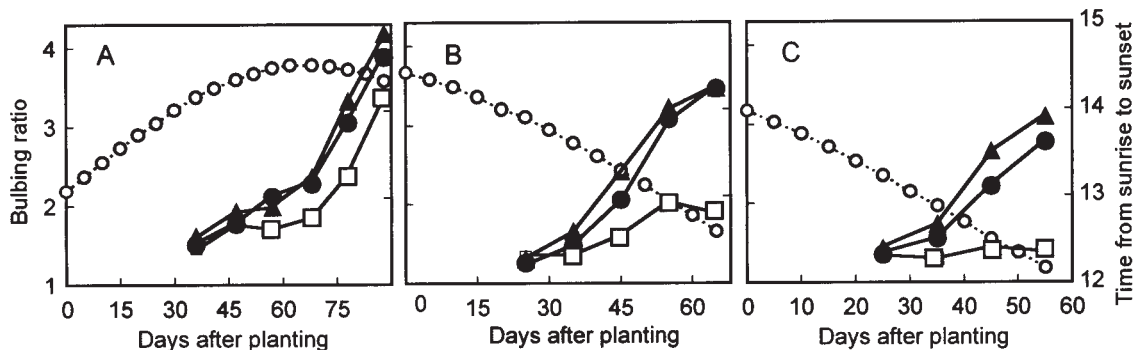


Fig. 3-25 Changes in daylength (○) and bulbing ratio of *A. x wakegi* plants grown under FR-intercepting film (□), clear film (●) and without film (▲). Bulbs were planted on Apr. 14, 1999 (A), July 6, 1998 (B) and July 28, 1998 (C). Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Daylength is time from sunrise to sunset.

るためには、光質の制御だけでなく温度環境の制御も含めて検討する必要があると考えられる。

6 摘 要

FR の透過を選択的に抑制する資材を利用して圃場における光質条件を調節し、りん茎形成が問題となるワケギの夏どりおよび春どり栽培においてりん茎形成を抑制することを試みた。

夏どり栽培において、FR 透過抑制資材の被覆はりん茎形成を遅延または完全に抑制した。FR 透過抑制資材の被覆に葉の伸長抑制作用および地上部生体重の減少作用は認められなかった。したがって、FR 透過抑制処理はワケギの夏どり栽培において収量および品質を低下させることなくりん茎形成を抑制することができると考えられた。

春どり栽培において、FR 透過抑制資材の被覆はりん茎形成を抑制したが、抑制の程度は低く、被覆開始時期を早めても抑制効果を高めることはできなかった。

自然条件においてりん茎形成が開始される約 1.5 か月前の 2 月下旬にはワケギはりん茎形成の誘導刺激に感応しており、この時点で短日条件におかれてもりん茎を形成できる状態にあった。また、りん茎貯蔵時の低温処理は、植え付け後の FR 透過抑制によるりん茎形成の抑制効果を低下させた。以上の結果から、春どり栽培における FR 透過抑制処理の効果の低さは、冬期の低温により日長に対するワケギの感受性が高まることが原因と考えられた。

初夏どり栽培において、FR 透過抑制資材の被覆はりん茎形成を抑制し、抑制の程度は春どり栽培より高いと考えられた。

初夏どりおよび夏どり栽培での FR 透過抑制によるりん茎形成の抑制程度は、りん茎の植え付け時期により異なり、抑制の程度は主に生育時の日長に依存すると考えられた。

試験したすべての作型（春どり、初夏どり、夏どり栽培）において、FR 透過抑制処理に葉の伸長を抑制する効果はなく、葉色を濃くする効果が認められた。

IV りん茎の形成・休眠における炭水化物の役割

不稔性植物であるワケギの栽培はりん茎を用いて行われる。しかし、掘り上げ直後のりん茎は休眠状態にあり、通常の栄養生長を再開するには一定の期間を経過する必

要があるため、栽培には適さない。したがって、りん茎のもつ休眠はりん茎形成とともにワケギの周年生産を妨げる大きな要因となってきた。IV および V では、りん茎の形成・休眠における体内成分の役割を解明し、これらの現象の生理機構を明らかにすることを目的とした。

非構造化炭水化物（以後、炭水化物と略す）は、ワケギと同じネギ属植物であるタマネギのりん茎では全乾物の 80%（w/w）以上を占める主要な体内成分であり（DARBYSHIRE・HENRY, 1979）、りん茎の貯蔵性や萌芽性との関連が指摘されている（花岡・伊藤, 1957；SUZUKI・CUTCLIFFE, 1989）。IV では、ワケギ葉鞘基部の主要な体内成分と考えられる炭水化物について、りん茎の発達および休眠状態の変化に伴う動態を調査し、これらの現象における炭水化物の役割について検討する。

1 りん茎発達前後の葉鞘基部における炭水化物組成の比較

ワケギの葉鞘基部に存在する炭水化物成分を明らかにし、りん茎の発達段階の異なる葉鞘基部における炭水化物組成を比較した。

a 材料および方法

1989 年 10 月 3 日に基肥として N, P_2O_5 , K_2O をそれぞれ a 当たり 3kg 施用した野菜・茶業試験場内の圃場にワケギ「木原晩生 1 号」のりん茎を条間 20cm, 株間 20cm の 2 条植えて植え付け、栽培した。1990 年 3 月 2 日および 5 月 11 日に各 10 株を採取し、りん茎の形成程度および葉鞘基部の炭水化物濃度を調査した。りん茎の形成程度は肥大指数、葉鞘基部生体重および葉鞘基部乾物率によって評価し、これらの調査にはそれぞれ 10 本の分けつを供した。葉鞘基部の炭水化物濃度については、3 月 2 日には最外葉から 4 枚目まで、5 月 11 日には最外葉から 5 枚目までの葉鞘基部の各りん片について分析した。1~3 個の葉鞘基部から生体重 2~3g の分析用試料を調製し、反復数は 3 とした。最も内側のりん片にはそれよりも内部に分化したすべてのりん片を含めた。

試料に約 10 倍量の 80% エタノール溶液を加えて、80℃ で 1 時間温浴した後、破碎した。その後、80℃ で 1 時間再温浴した後、抽出液を減圧ろ過し、ろ液を減圧濃縮した。濃縮液をジクロロメタンで分配した後、水層を回収し、この操作を計 3 回繰り返した。検出器を示差屈折計とした高速液体クロマトグラフ（HPLC）を用いて水層中の炭水化物を定量した。カラムは Cosmosil 5NH₂（内径 4.6 mm, 長さ 15cm, ナカライテスク）、カラム温度は 40

℃, 移動相はアセトニトリル:水=3:1 溶液, 流速は $1 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ とした. グルコース, フルクトースおよびスクロースはそれぞれの標品の検量線をもとに, また, 重合度 3 以上の炭水化物は標品を入手できなかったため, ラフィノースの検量線をもとに定量した. 重合度 9 以上の炭水化物については, HPLC でのピークの検出が困難であったため, 分析対象から除外した. したがって, 本試験ではグルコース, フルクトース, スクロースおよび重合度 3~8 の炭水化物濃度の和を全炭水化物濃度とした.

b 結果および考察

3 月 2 日の肥大指数は 1.5 であり, この時点ではりん茎は形成されていなかったが, 5 月 11 日の肥大指数は 3.7 であり, りん茎の形成が認められた. 葉鞘基部生体重は 3 月 2 日に比べて 5 月 11 日の方が重く, 葉鞘基部乾物率も 5 月 11 日の方が高かった (表 4-1).

葉鞘基部抽出液の HPLC 分析において, フルクトース, グルコースおよびスクロースのピーク並びにスクロースより保持時間の長い複数のピークが検出された (図 4-1). 抽出液にシュウ酸を加えて加水分解処理をすると, 加水分解液の炭水化物成分としてフルクトースとグルコースのみが検出されること, および加水分解液のフルクトース量はグルコース量に比べて多いことから, スクロースより保持時間の長い複数のピークはフルクタンであると考えられる. また, ワケギの葉鞘基部の切断面ではヨウ素-デンプン反応はみられなかった. したがって, ワケギの葉鞘基部には炭水化物成分として, フルクトース, グルコース, スクロースおよびフルクタンが含まれると考えられ, これはタマネギりん茎に含まれる炭水化物成分 (DARBYSHIRE・HENRY, 1978) と類似する. HPLC のクロマトグラムから (図 4-1), ワケギの葉鞘基部に含まれるフルクタンの重合度は 3~8 程度と考えられ, 各重合度のフルクタンは 2 種類以上の異なる構造をもつと推定される. タマネギでは, りん茎中に存在する重合度 3~5 のフルクタンが計 9 種類同定されている (SHIOMI, 1989).

りん茎発達前の葉鞘基部における炭水化物組成を図 4-2A に示す. この時期には炭水化物の多くが単糖 (フルクトースおよびグルコース) の形で存在した. 全炭水化物に占める単糖の割合 (w/w) にはりん片の位置による大きな差はなかったが, グルコースの割合は内側のりん片ほど高かった. スクロースの割合は 12~17% で, りん片による差はほとんどなかった. 各りん片において全炭水化物の 6~19% がフルクタンの形で存在した. 一

方, りん茎発達後の葉鞘基部では, 炭水化物の多くがフルクタンの形で存在し, 全炭水化物に占めるフルクタンの割合は内側のりん片ほど高かった (図 4-2B). 全炭水化物に占める単糖の割合は 8~33% で, 内側のりん片ほど低く, スクロースの割合は 12~17% で, りん片による差はほとんどなかった. フルクタンの最高重合度は, りん茎発達前に比べてりん茎発達後の方が高く, 全炭水化物濃度もりん茎発達後の方が高かった (表 4-2).

Table 4-1. Bulb development of *A. × wakegi* plants grown in the field on March 2 and May 11, 1990. Values are means of 10 replications.

Sampling date	FW of basal leaf sheath (g tiller ⁻¹)	Bulbing ratio ^a	Dry matter percentage
March 2	1.4	1.51	11.5
May 11	11.7	3.65	19.1

^a Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.

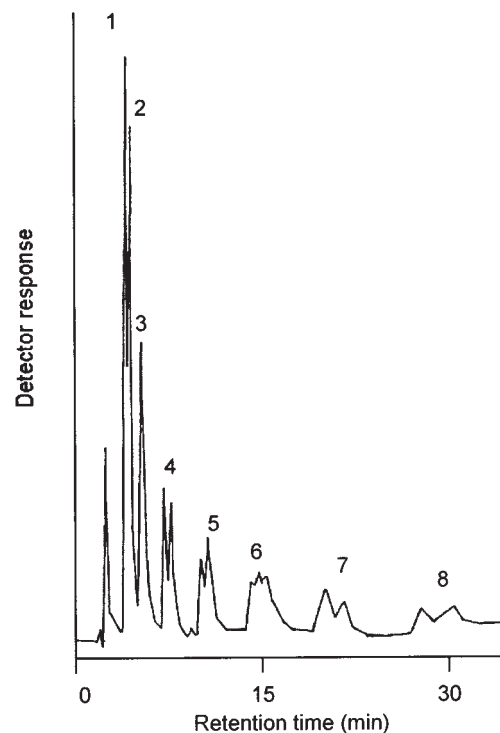


Fig. 4-1 A HPLC chromatogram of carbohydrates extracted from basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. Peak 1, 2 and 3 correspond to fructose, glucose and sucrose, respectively. Peaks 4, 5, 6, 7 and 8 are assumed to be fructans with DP=3, 4, 5, 6 and 7, respectively.

本試験の結果から、りん茎発達後の葉鞘基部には単糖が少なく、多量のフルクタンが蓄積することが示された。ワケギはりん茎の発達に伴って休眠状態に入るが、同時期の炭水化物組成の変化は休眠状態の変化に関連している可能性が考えられる。そこで、IV-2では炭水化物組成の変化と休眠との関係について検討する。

2 炭水化物の蓄積とりん茎発達・休眠との関係

タマネギではりん茎の休眠における炭水化物の関与を示唆する結果として、可溶性固形物含量の高いりん茎ほど貯蔵中の萌芽が遅く、可溶性固形物成分の中では特に、非還元糖と萌芽との関連が高いことが報告されている(花岡・伊藤, 1957)。また、りん茎中のフルクタン蓄積が少ないタマネギ品種では、りん茎の貯蔵性が低く(SUZUKI・CUTCLIFFE, 1989)、りん茎発達時に葉鞘基部が獲得する高貯蔵性などの特性に炭水化物が関係している可能性が考えられる。IV-1では、りん茎発達前後のワケギ葉鞘基部において炭水化物組成に大きな変化が生じることが示されたが、これらの変化がりん茎発達に伴って生じるどのような現象と関係しているのかは明らかではない。一般的なワケギ品種では、りん茎発達に伴って休眠が誘導されるため、これら2つの現象を分離して解析することは困難であるが、ここでは、休眠性の異なる2品種の炭水化物の動態を比較することにより、休眠と炭水化物の関係を明らかにすることを試みた。これに加えて、ワケギの葉における炭水化物の部位別蓄積特性および萌芽時の炭水化物の動態を調べた。

a 材料および方法

1) 休眠性の異なる2品種のりん茎発達および休眠状態の変化に伴う炭水化物の動態(試験1)

1990年10月3日に基肥としてN, P_2O_5 , K_2O をそれぞれa当たり3kg施用した野菜・茶業試験場内の圃場に‘木原晩生1号’(休眠性品種)および‘宜野座’(非休眠性品種)のりん茎を条間20cm, 株間20cmの2条植えで植え付け、栽培した。両品種とも1991年5月22日に株を掘り上げ、雨よけハウスで約2週間乾燥させた後、根および葉鞘上部を除去し、りん茎をプラスチック製の網袋に入れて、直射日光の当たらない風通しの良好な場所で貯蔵した。

1991年2月20日から8月20日まで約20日間隔で両品種のりん茎の形成程度、休眠程度および葉鞘基部の炭水化物濃度を調査した。りん茎収穫前の調査には、各調査日に採取した10株から無作為に選んだ分けつを、ま

た、りん茎収穫後の調査には、貯蔵中のりん茎から無作為に選んだりん茎を供した。りん茎の形成程度は葉鞘基部生体重および肥大指数により評価し、各調査日に品種

Table 4-2. Degree of polymerization (DP) of fructans and the concentration of total carbohydrates in basal leaf sheaths of *A. × wakegi* plants before (March 2) and after (May 11) bulb development.

Stage of bulb development	Scale position ^z	Max. DP of fructans	Total carbohydrate ^y (mg g FW ⁻¹)
Before bulb development	1	3	23.0±0.8
	2	8	29.2±1.2
	3	6	34.7±1.2
	4	7	29.5±1.8
After bulb development	1	8	36.9±1.2
	2	8	46.4±4.6
	3	8	42.5±4.9
	4	8	35.6±3.8
	5	8	51.0±6.5

^z The number represents scale position from outer to inner.

^y Means±SE (n=3).

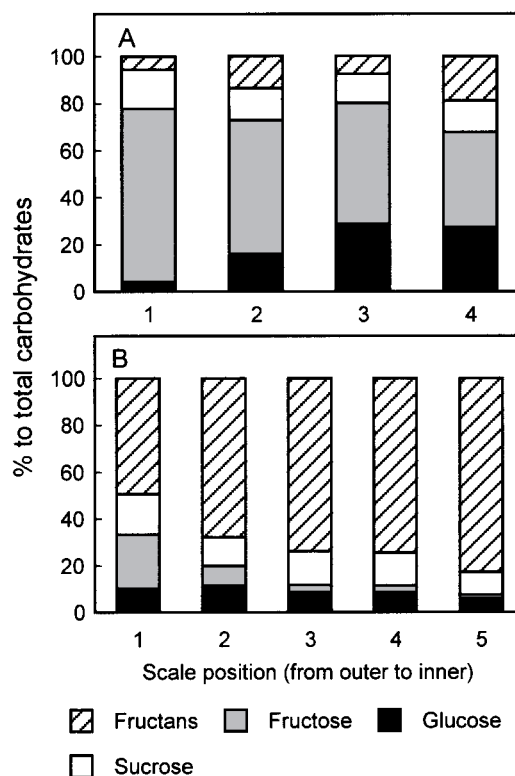


Fig. 4-2 Glucose, fructose, sucrose and fructans as a proportion of total carbohydrates in all scales of an *A. × wakegi* basal leaf sheath before (A, March 2) and after (B, May 11) bulb development. Scale 1 is the outermost one.

当たり 10 本の分けつについて調査した。休眠程度は I で説明した萌芽日数によって評価し、各調査日に品種当たり 16 本の分けつを供した。休眠状態は葉鞘基部内部の葉（芽）の伸長の状態により決定されるため、休眠と炭水化物の関係を検討するには、葉鞘基部全体よりも内部のりん片を分析の方が適切であると考えられることから、外葉 3 枚を除去した葉鞘基部を炭水化物濃度の分析対象とした。外葉 3 枚を除去した葉鞘基部 2~4 個から生体重 2~3g の試料を調製し、反復数は 3 とした。

2) 炭水化物の部位別分布（試験 2）

1993 年 9 月 29 日に‘木原晩生 1 号’のりん茎を試験 1 と同様の方法で圃場に植え付け、栽培した。1994 年 4 月 20 日に 2 株を採取し、完全展開葉（最外葉から 3 枚目の葉）について葉鞘および葉身をそれぞれ上部と下部に 2 等分し、各部位の炭水化物濃度を調査した。2 枚の完全展開葉から新鮮重 2~4g の試料を作成し、反復数は 3 とした。

3) 萌芽時の炭水化物の動態（試験 3）

1991 年 9 月 10 日に‘木原晩生 1 号’のりん茎をバーミキュライトを入れた育苗用バットに植え、25℃/20℃（昼/夜）、12 時間日長、PPFD 135 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ （陽光ランプ D-400、東芝ライテック）の人工気象装置で育てた。植え付け 0~14 日後にりん茎内部の葉の炭水化物濃度を調査した。試料の調製方法および反復数は試験 1 と同様とした。16 個のりん茎について萌芽日数を調査した。

4) 炭水化物の分析

試料に約 10 倍量の 80%エタノール溶液を加えて、80℃で 30 分間温浴した後、破碎した。その後、80℃で 30 分間再温浴した後、抽出液を減圧ろ過し、ろ液を減圧濃縮した。濃縮液を陽イオン交換カラム（アンバーライト CG-120、オルガノ）、続いて、陰イオン交換カラム（アンバーライト IRA-93ZU、オルガノ）に通した後、蒸留水を流し、溶出液中のグルコース、フルクトースおよびスクロースを定量した。また、溶出液 1ml に 1 N のシュウ酸 0.1ml を加え、80℃で 1 時間温浴して溶出液中の炭水化物を単糖に加水分解した後、加水分解液中のグルコースおよびフルクトースを定量した。加水分解液中のグルコースおよびフルクトース濃度の和を全炭水化物濃度とし、全炭水化物濃度から加水分解前のグルコース、フルクトースおよびスクロース濃度を引いた値をフルクタン濃度とした。グルコース、フルクトースおよびスクロースの定量には、検出器を示差屈折計とした HPLC を用いた。カラムは Ionpak KS-801（内径 8mm、長さ 30

cm、昭和電工）、カラム温度は 80℃、移動相は水、流速は 1ml $\cdot \text{min}^{-1}$ とした。

b 結 果

1) 休眠性の異なる 2 品種のりん茎発達および休眠状態の変化に伴う炭水化物の動態（試験 1）

葉鞘基部の生体重は‘木原晩生 1 号’、‘宜野座’ともに 4 月 1 日から増加した（図 4-3A）。肥大指数は‘木原晩生 1 号’では 4 月 20 日から、‘宜野座’では 4 月 1 日から増加し（図 4-3B）、両品種のりん茎は 4 月上旬から 5 月中旬にかけて発達した。‘木原晩生 1 号’の萌芽日数は 4 月 20 日に急激に増加し、5 月 10 日に 74 日と最も長くなり、その後、漸減した。一方、‘宜野座’の萌芽日数は 4~5 月にわずかに増加したのみで、調査期間を通して 26 日以下であった（図 4-3C）。

葉鞘基部における炭水化物の動態を図 4-4 に示す。両品種ともにフルクトースおよびグルコース濃度は調査開始以降上昇し、フルクトース濃度は 4 月 1 日、グルコース濃度は 4 月 20 日に最高となり、その後、低下した。フルクトースおよびグルコース濃度には 5 月 31 日以降大きな変化はみられなかった。スクロース濃度については‘木原晩生 1 号’では調査期間を通して大きな変化はなく、‘宜野座’ではりん茎発達時にはほとんど変化しなかったが、りん茎の掘り上げ後にやや上昇する傾向がみられた。フルクタン濃度は‘木原晩生 1 号’では 4 月 20 日から、‘宜野座’では 4 月 1 日から、両品種ともに 5 月 31 日まで上昇し、その後、一定のレベルで推移した。全炭水化物濃度は調査期間を通してフルクタン濃度と類似の変化を示した。すべての炭水化物成分について、りん茎発達時および掘り上げ後のりん茎貯蔵期における濃度に‘木原晩生 1 号’と‘宜野座’の間に大きな差はなかった。

2) 炭水化物の部位別分布（試験 2）

全炭水化物に占めるフルクタンの割合（w/w）は、葉身上部、葉身下部および葉鞘上部においてそれぞれ 11.5、6.5、9.6%であった。一方、葉鞘下部ではフルクタンの割合（w/w）は 49.3%と他の部位よりも高く、フルクタンの蓄積が特異的に多かった（図 4-5）。葉鞘下部の全炭水化物濃度は他の部位に比べて約 2 倍高かった。

3) 萌芽時の炭水化物の動態（試験 3）

りん茎の萌芽日数は 4.4 ± 0.5 日（平均値 $\pm$ SE）であった。フルクトース濃度は植え付け 14 日後に、グルコース濃度は植え付け 7 日後に上昇した（図 4-6A）。一方、スクロース濃度は植え付け直後から低下した。フルクタン濃度は植え付け 7 日後から低下し、植え付け 14 日後

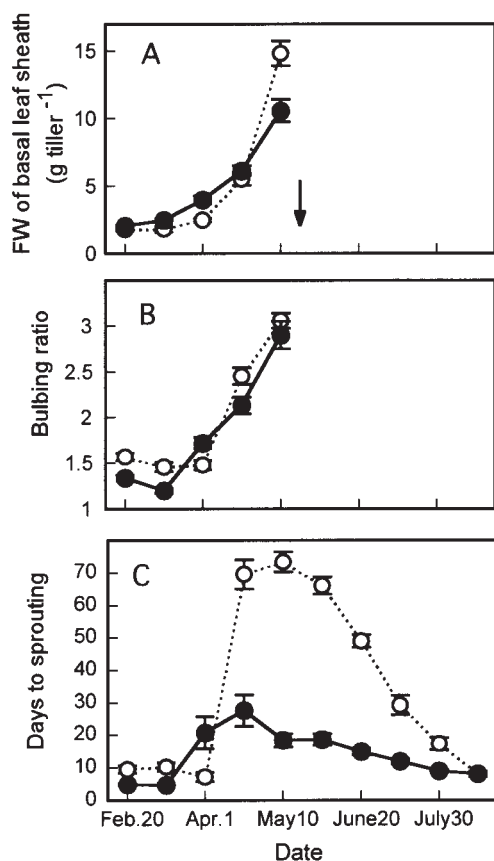


Fig. 4-3 Seasonal changes in fresh weight of basal leaf sheath (A), bulbing ratio (B) and days to sprouting of basal leaf sheaths (C) of *A. x wakegi* cv. Kiharabansei No. 1 (○, dormant) and Ginoza (●, nondormant). The bulbs were harvested on May 22 (arrows). Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10 for fresh weight of basal leaf sheath and bulbing ratio, n=16 for days to sprouting).

には植え付け直後の47%に低下した(図4-6B)。

c 考察

タマネギりん茎中の炭水化物については、かなり以前から分析されているが、初期の試験では分析手法が未発達なため成分別の定量は行われていない。また、多くの試験ではりん茎発達後の葉鞘基部のみを分析の対象としており、経時的、且つ、成分別に炭水化物濃度を調査した例は少ない。本試験ではワケギのりん茎発達からりん茎貯蔵期間を経て萌芽に至るまでの葉鞘基部における炭水化物濃度の変化を連続的、成分別に明らかにした。木原晩生1号の休眠獲得期に相当する4月上旬から5月

中旬の時期には、単糖濃度の低下およびフルクタン濃度の上昇が認められ、休眠中のりん茎には多量のフルクタンが存在した。しかし、同様の変化は‘宜野座’でも認められ、非休眠状態の‘宜野座’のりん茎にも多量のフルクタンが存在した。また、‘木原晩生1号’は5月下旬以降、次第に休眠から覚醒したが、休眠覚醒期のフルクタン濃度に大きな変化はみられなかった。これらの結果から、りん茎内におけるフルクタンの蓄積が休眠に関与している可能性は低いと考えられる。りん茎の植え付け後におけるフルクタン濃度の低下は萌芽の後に認められた。この結果は、フルクタン濃度の低下が萌芽の結果として生じた現象であり、萌芽の原因ではないことを示すものと考えられる。

休眠性および非休眠性のいずれの品種においても、りん茎の発達に伴って葉鞘基部の単糖濃度の低下およびフルクタン濃度の上昇が認められた。その結果、発達したりん茎では全炭水化物に占めるフルクタンの割合(w/w)は90%以上と極めて高く、フルクトースおよびグルコースの割合はいずれも2%以下と極めて低かった(図4-7)。一方、りん茎の萌芽後には、単糖濃度の上昇およびフルクタン濃度の低下というりん茎発達時とは逆の変化がみられた。一般に、秋に圃場に植えたワケギは3月上旬以降、気温の上昇に伴って急激な草丈の伸長および分けつ数の増加を示す(長谷川ら, 1979)。試験1においても、‘木原晩生1号’および‘宜野座’は3月上旬から4月上旬に活発な栄養生長を示し、この時期の葉鞘基部に存在する炭水化物は単糖の割合が高く、フルクタンの割合が低かった(図4-7)。以上の結果は、ワケギの葉鞘基部における炭水化物の代謝は、貯蔵・休眠器官であるりん茎の発達時には重合化の方向に、萌芽時や活発な栄養生長時には単糖化の方向に進むことを示している。

3 光質および低温遭遇が炭水化物の蓄積に及ぼす影響

自然条件でのワケギのりん茎形成時には、葉鞘基部中の炭水化物濃度および組成に大きな変化が生じることが明らかとなった。IIでは、光質および前歴の遭遇温度はワケギのりん茎形成に大きな影響を及ぼすことが示されたことから、IV-3では、これらの環境要因がワケギの葉身および葉鞘部における炭水化物代謝に及ぼす影響について検討した。

a 材料および方法

5℃および25℃、暗黒条件で70日間貯蔵したワケギ‘木原晩生1号’のりん茎を2000年9月12日に雨よけハ

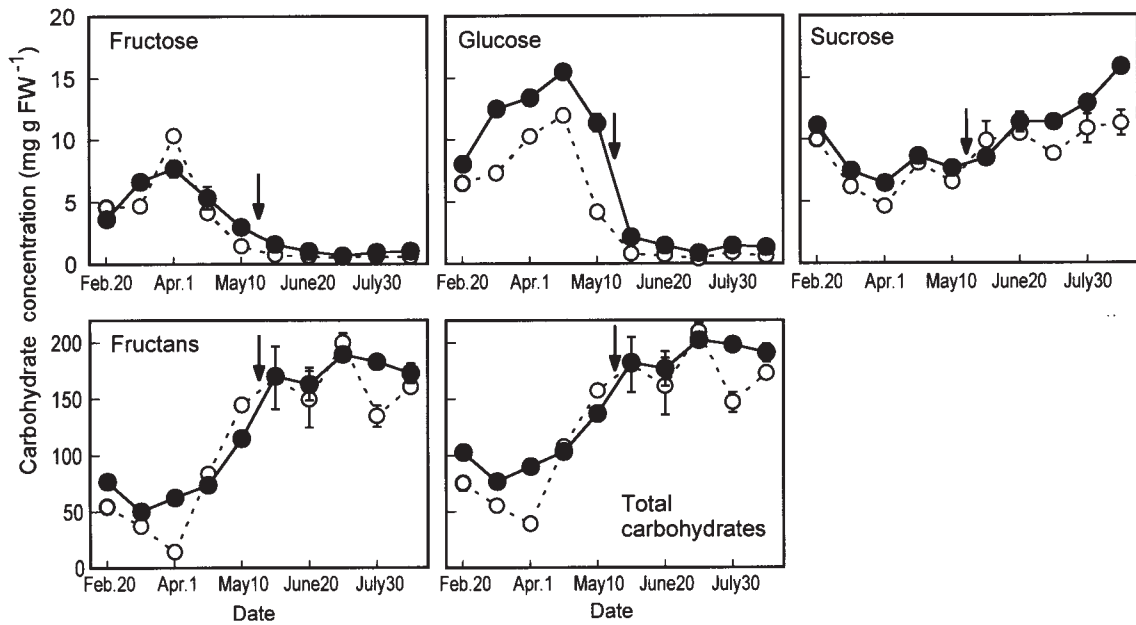


Fig. 4-4 Seasonal changes in fructose, glucose, sucrose, fructans and total carbohydrates concentrations in basal leaf sheaths of *A. × wakegi* cv. Kiharabansei No. 1 (○) and Ginoza (●) during bulb development and postharvest storage. The bulbs were harvested on May 22 (arrows). Vertical bars represent SE (n=3).

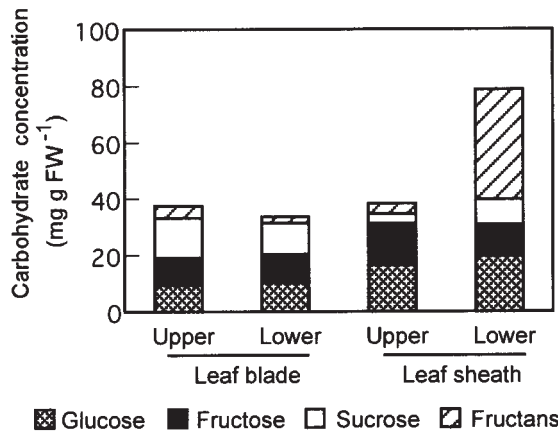


Fig. 4-5 Glucose, fructose, sucrose and fructans concentrations in upper and lower halves of leaf blades and of leaf sheaths of *A. × wakegi*. Values are means of 3 replications.

ウスに植え付けた。植え付け直後からFR透過抑制フィルム (YXE-10, 三井化学) で被覆する区および無色透明フィルム (UVCソーラー, みかど化工) と白寒冷紗で被覆する区を設け, 日長は白熱灯補光により14時間 (午前4時45分~午後6時45分) に制御した。試験は2反復とし, 各処理区について反復当たりりん茎80球を植え付けた。試験方法の詳細は, III-3-bの試験と同様とした。

植え付け28, 49および70日後に処理区当たり4株

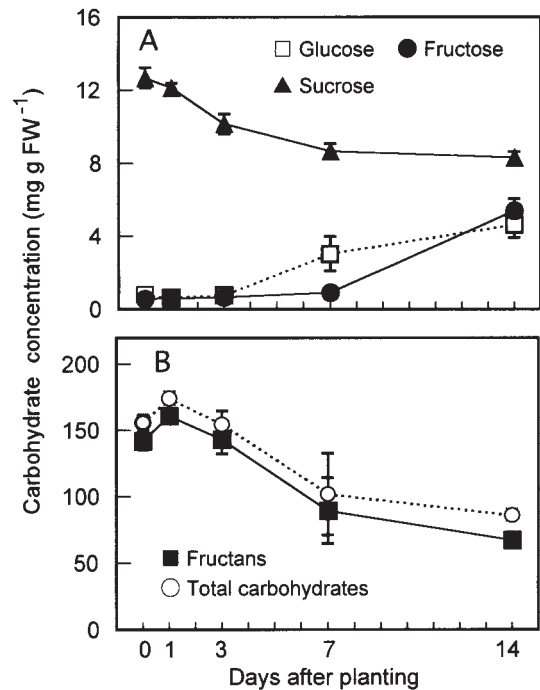


Fig. 4-6 Changes in fructose, glucose, sucrose, fructans and total carbohydrates concentrations in bulbs of *A. × wakegi* after planting. Vertical bars represent SE (n=3).

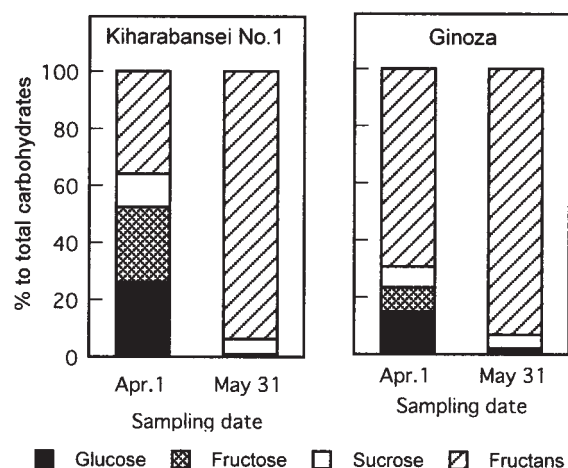


Fig. 4-7 Glucose, fructose, sucrose and fructans as a proportion of total carbohydrates (w/w) in basal leaf sheaths of *A. x wakegi* cv. Kiharabansei No. 1 and Ginoza. Values were calculated based on data in Fig. 4-4.

(反復当たり 2 株) を採取し、各株の葉身および葉鞘部の炭水化物濃度を調査した。炭水化物は IV-2 に示した方法によって分析し、反復数は 4 とした。

b 結果および考察

光質処理中の光および温度条件並びに各処理区のりん茎発達の様子については、Ⅲ-3-b に示した。りん茎の発達程度は、5℃・透明区で最も高く、次いで 25℃・透明区、5℃・FR 透過抑制区、25℃・FR 透過抑制区の順であった (図 3-18, 図 3-20)。25℃・FR 透過抑制区では、調査期間を通じて肥大指数は 2.0 以下であり、りん葉の分化も認められなかった。

葉鞘部における炭水化物の動態を図 4-8 に示す。フルクトース濃度は 25℃・FR 透過抑制区ではほとんど変化しなかったが、それ以外の区では植え付け後日数の増加に伴って低下し、低下の程度は 5℃・透明区で最も高く、次いで 25℃・透明区、5℃・FR 透過抑制区の順であった。グルコース濃度は 5℃および 25℃・FR 透過抑制区ではほとんど変化しなかったが、5℃・透明区では 49 日後に、25℃・透明区では 70 日後に低下した。49 日後以降のグルコース濃度は 5℃・透明区で最も低かった。スクロース濃度の変化には処理による差はほとんどみられなかった。フルクタンおよび全炭水化物濃度は 25℃・FR 透過抑制区ではほとんど変化しなかったが、それ以外の区では植え付け後日数の増加に伴って上昇した。植え付け 49 日後以降のフルクタンおよび全炭水化物濃度は、

5℃・透明区で最も高く、次いで 25℃・透明区、5℃・FR 透過抑制区、25℃・FR 透過抑制区の順であった。

長日処理後のりん茎発達に伴い葉鞘部の単糖濃度は低下し、フルクタン濃度は上昇することが示された。このような炭水化物の動態は、自然条件でのりん茎発達に伴う炭水化物の動態 (IV-2) と一致した。葉鞘部のフルクタン濃度はりん茎の発達程度の高い処理区ほど高い傾向がみられ、フルクタンの蓄積とりん茎の発達には密接な関係があると考えられる。りん茎の発達に伴うフルクタンの蓄積の意味については総合考察において考察する。

葉身部における炭水化物の動態を図 4-9 に示す。フルクトースおよびグルコース濃度は植え付け後日数の増加に伴って 25℃・FR 透過抑制区では上昇し、5℃・透明区では低下した。すべての処理区においてスクロース濃度は調査期間を通じてほとんど変化しなかった。フルクタン濃度は、5℃および 25℃・透明区で 49 日後に一時的に低下したことを除いて、大きな変化を示さなかった。葉身部の炭水化物濃度には葉鞘部のようにりん茎発達に伴う大きな変化はみられなかった。りん茎発達時の単糖の消失およびフルクタンの蓄積は、葉鞘部 (おそらく葉鞘基部) に特異的な現象と考えられる。

4 総合考察

フルクタンの蓄積は、ユリ科、イネ科、キク科を含む 10 科以上の植物で認められ、被子植物の 12%、約 36000 種がフルクタンを蓄積すると推定されている (HENDRY, 1987)。フルクタンを蓄積する植物の多くは、同時にデンプンを蓄積するが (NELSON・SPOLLEN, 1987)、ワケギのりん茎中にはデンプンは検出されず、炭水化物成分としてフルクトース、グルコース、スクロースおよびフルクタンの蓄積が認められた。タマネギの根端および茎の一部の細胞ではデンプンが検出されているが (ERNST・BUFLER, 1994)、タマネギ、ニンニクおよびリーキ (*Allium ampeloprasum* L.) の葉鞘基部にはデンプンは含まれず、炭水化物成分としてワケギと同じ、フルクトース、グルコース、スクロースおよびフルクタンを含むことが報告されている (DARBYSHIRE・HENRY, 1981)。

一般に、植物に蓄積されたフルクタンは、貯蔵物質として機能していると考えられている。ワケギのりん茎では炭水化物のほとんどがフルクタンの形で存在し (図 4-7)、フルクタンがりん茎の主要な貯蔵物質であった。また、萌芽後にはりん茎の単糖濃度は上昇し、全炭水化物およびフルクタン濃度は低下することから (図 4-6)、りん茎に蓄積されたフルクタンは加水分解され、萌芽後

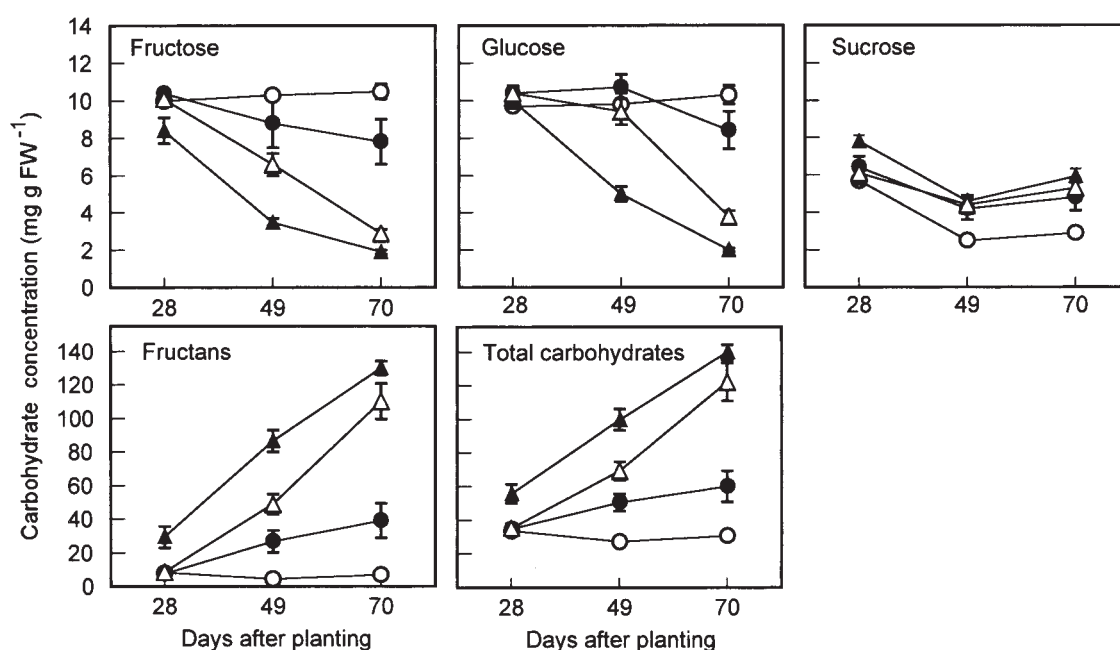


Fig. 4-8 Changes in fructose, glucose, sucrose, fructans and total carbohydrates concentrations of leaf sheaths of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (○, ●) and clear film (△, ▲). Before planting, bulbs were stored at 5°C (closed symbols) and 25°C (open symbols) for 70 days. Vertical bars represent SE (n=4).

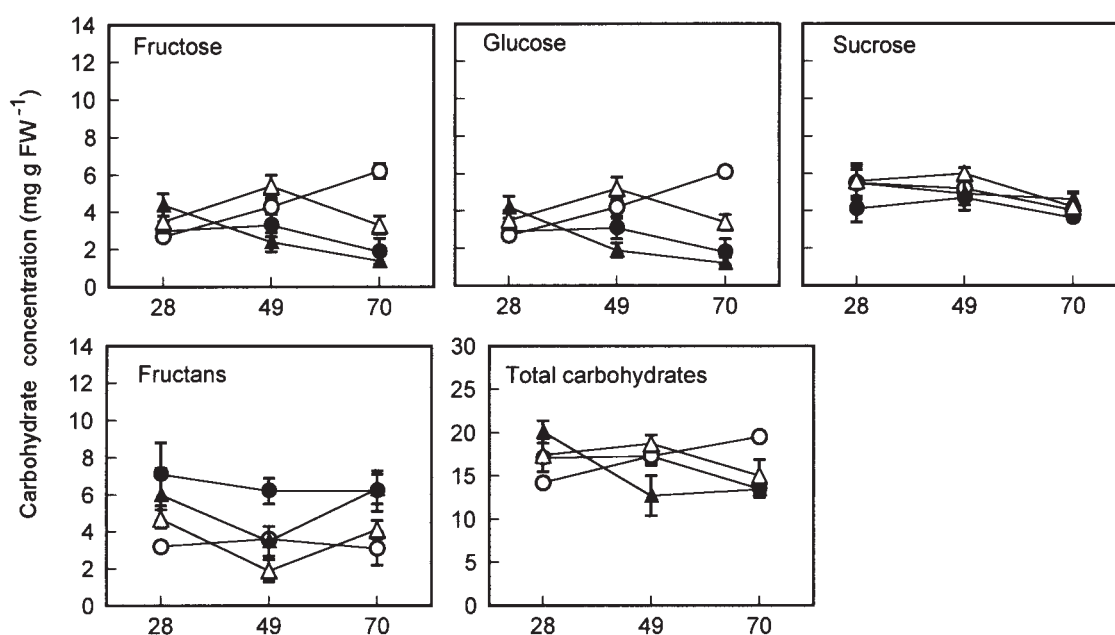


Fig. 4-9 Changes in fructose, glucose, sucrose, fructans and total carbohydrates concentrations of leaf blades of *A. × wakegi* plants grown under FR-intercepting film (○, ●) and clear film (△, ▲). Before planting, bulbs were stored at 5°C (closed symbols) and 25°C (open symbols) for 70 days. Vertical bars represent SE (n=4).

の生長に利用されると考えられる。植物に蓄積されたフルクタンがその後の生長に利用される例として、コムギなどのイネ科植物の茎に蓄積されたフルクタンが、穎果の生長や葉が刈り取られた後の再生長に利用されること

が報告されている (NELSON・SPOLLEN, 1987; SCHNYDER, 1993)。

フルクタンは貯蔵物質として機能する以外に、耐凍性や乾燥耐性の向上、低温における光合成能の維持並びに

細胞の浸透ポテンシャルの調節などさまざまな機能をもつ可能性が示されている (BIELESKI, 1993; PILON-SMITSら, 1995; YOSHIDAら, 1998; VIJN・SMEEKENS, 1999). NELSON・SPOLLEN (1987) は、植物におけるフルクタンの機能として、シンク器官におけるスクロース濃度の調節によるシンク器官と師部のスクロース濃度差の維持およびこれによる転流の促進を挙げている。一般に、植物の光合成器官で作られた同化物質は主としてスクロースの形で転流すると考えられており、ワケギの葉身で合成された同化物質はスクロースの形で葉鞘基部に転流すると推定される。また、植物におけるフルクタン合成の第1段階は、2分子のスクロースから1分子の1-kestose (重合度3のフルクタン) とグルコースが合成されることである (VIJN・SMEEKENS, 1999)。りん茎発達に伴う葉鞘基部生体重の増加 (図4-3) および全炭水化物濃度の上昇 (図4-4) は、りん茎発達時に多量のスクロースが葉鞘基部に転流することを示している。しかし、りん茎発達時に葉鞘基部のスクロース濃度はほとんど変化せず、フルクタン濃度が上昇する (図4-4)。この結果は、転流したスクロースの多くは葉鞘基部でフルクタンの合成に消費されることを示しており、りん茎発達時のフルクタンの蓄積には、スクロース濃度を調節することにより、葉鞘基部のシンク活性の維持する働きがあると推定される。

フルクタンは可溶性であり、植物細胞では液胞中に蓄積される (FREHNERら, 1984)。タマネギやワケギの葉鞘基部では可溶性固形物の大部分はフルクタンなどの炭水化物であり、炭水化物の濃度および組成の変化は葉鞘基部の浸透ポテンシャルに大きな影響を及ぼすと推定される。全炭水化物濃度の上昇は浸透ポテンシャルを低下させる方向に、一方、炭水化物の重合化は浸透ポテンシャルを上昇させる方向に作用することから、ワケギのりん茎発達時の炭水化物の重合化には、全炭水化物濃度の上昇に伴う浸透ポテンシャルの低下を緩和する働きがあると考えられる。

タマネギのりん茎乾物率は品種によって大きく異なり、非貯蔵用品種では5~9%、貯蔵用品種では8~12%、乾燥用品種では18%以上の値を示す (DARBYSHIRE・STEER, 1990)。DARBYSHIRE・HENRY (1979) の報告では、りん茎乾物率8, 12, 18%のタマネギ品種において、りん茎中の全炭水化物に占めるフルクタンの割合はそれぞれ約30, 50, 90%であり、乾物率の高いりん茎ほどフルクタンの蓄積量が多く、単糖の蓄積量が少ない傾向がある (SINCLAIRら, 1995a; WALLら, 1999; KAHANEら,

2001)。IV-2の試験1において、‘木原晩生1号’および‘宜野座’の5月31日時点のりん茎乾物率は、それぞれ22.4, 23.8%であり、りん茎中の全炭水化物に占めるフルクタンの割合は両品種とも90%以上であった (図4-7)。したがって、ワケギのりん茎乾物率および炭水化物組成は乾燥用タマネギ品種に最も類似している。乾燥用タマネギ品種やワケギのような高乾物率のりん茎では、炭水化物の多くがフルクタンの形で蓄積されることにより乾物率の上昇に伴う浸透ポテンシャルの低下が緩和されていると考えられる。これらの植物は、りん茎に蓄積される炭水化物の重合化により浸透ポテンシャルを調節し、より多くの炭水化物の蓄積を可能にするという共通の機構をもつと推定される。35品種のタマネギりん茎について可溶性固形物濃度および浸透ポテンシャルを調査したSINCLAIRら (1995b) の報告では、可溶性固形物濃度の上昇に伴う浸透ポテンシャルの低下はフルクトースやスクロース溶液の濃度上昇に伴う浸透ポテンシャルの低下に比べて緩やかであり、上記の仮説を支持する結果が得られている。

5 摘 要

ワケギ葉鞘基部の主要な体内成分と考えられる非構造的炭水化物 (炭水化物と略す) について、りん茎発達および休眠状態の変化に伴う動態を調査し、りん茎形成・休眠における炭水化物の役割について検討した。

葉鞘基部には炭水化物成分としてフルクトース、グルコース、スクロースおよび重合度3~8程度のフルクタンが存在した。

りん茎発達前に比べてりん茎発達後の葉鞘基部では、単糖 (フルクトースおよびグルコース) の割合が低く、フルクタンの割合が高く、重合度の高いフルクタンが存在した。りん茎発達後の葉鞘基部では、単糖の割合は内部のりん片ほど低く、フルクタンの割合は内部のりん片ほど高かった。

休眠性の異なる2品種の炭水化物の動態を比較した。りん茎発達期およびりん茎貯蔵期における葉鞘基部の炭水化物濃度には‘木原晩生1号’ (休眠性) と‘宜野座’ (非休眠性) の間に大きな差はみられなかった。‘木原晩生1号’の休眠獲得期にあたるりん茎発達期には、両品種とも単糖濃度は低下し、フルクタンおよび全炭水化物濃度は上昇した。‘木原晩生1号’の休眠覚醒期にあたるりん茎貯蔵期には、両品種のフルクトース、グルコースおよびフルクタン濃度はほとんど変化しなかった。スクロース濃度には両品種とも調査期間を通じて顕著な変化は認

められなかった。葉鞘基部へのフルクタン蓄積には休眠性の異なる品種間で差がないことおよび休眠覚醒期のフルクタン濃度には休眠状態と関連した変化がみられないことから、フルクタンの蓄積がりん茎の休眠に関与している可能性は低いと考えられた。

多量のフルクタンの蓄積は、葉鞘の下部にのみ特異的に認められ、葉身部および葉鞘上部では炭水化物の大部分はフルクトース、グルコースおよびスクロースの形で存在した。

萌芽後の生長にともなって、りん茎の単糖濃度は上昇し、フルクタンおよび全炭水化物濃度は低下した。

光質および前歴の遭遇温度が葉身および葉鞘部の炭水化物濃度に及ぼす影響を調査した。葉鞘部のフルクタン濃度はりん茎の形成程度と深い関係があり、りん茎形成を促進する前歴の低温はフルクタンの蓄積を促進し、りん茎形成を抑制するFR透過抑制条件はこれを抑制した。

発達したりん茎において、全炭水化物の90% (w/w)以上を占めるフルクタンは主要な貯蔵物質であり、萌芽後の生長に利用されると考えられた。りん茎発達時の葉鞘基部における炭水化物の重合化は、スクロース濃度の調節による葉鞘基部のシンク活性の維持や炭水化物の蓄積に伴う浸透ポテンシャルの低下の緩和に機能している可能性が考えられた。

V りん茎の形成・休眠における植物ホルモン、特にABAの役割

生長や種々の生理作用を微量で制御する働きをもつ植物ホルモンとして、オーキシン、ジベレリン (GAs)、サイトカイニン、アブシジン酸 (ABA)、エチレンおよびブラシノステロイドが広く認められている。ABAはもともとカバノキ属樹木の休眠芽を誘導する物質として発見され、その後、多くの植物の休眠現象との関連が検討されてきた。植物の休眠は休眠器官の種類により種子休眠、木本植物などの芽の休眠およびりん茎や塊茎などの栄養繁殖器官の休眠に分けられる。休眠生理の研究が最も進んでいる草本植物の種子休眠の分野では、休眠へのABAの関与を示す以下のような証拠が多数得られている。一般に、種子の発芽はABA処理によって阻害される。コムギ (*Triticum aestivum* L.)、ダイズ [*Glycine max* (L.) Merr.] およびインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.) の種子発達過程において、穎果または胚の発芽力と内生ABA含量あるいは濃度との間に負の相関関係が認められる (KING, 1976; QUEBEDEAUX ら, 1976;

VAN ONCKELEEN ら, 1980)。シロイヌナズナおよびトウモロコシのABA欠損変異体は種子休眠性を消失する (KARSSSEN ら, 1983; NEIL ら, 1986)。ABA生合成阻害剤であるフルリドンの処理はヒマワリ休眠胚の発芽やトウモロコシの穂発芽を誘導する (FONG ら, 1983; LE PAGE-DEGIVRY・GARELLO, 1992)。一方、栄養繁殖器官の休眠に関しては種子休眠に比べて研究例が少なく、休眠へのABAの関与は十分に証明されていない。

Vでは、ワケギの休眠およびりん茎形成における植物ホルモン、特に、ABAの役割を明らかにすることを目的とし、V-1では休眠状態とABA濃度の関係を、V-2ではABAおよびその生合成阻害剤の処理が休眠に及ぼす影響を調査する。V-3ではABAの休眠への関与を休眠性の異なる品種を用いて検討し、V-4ではりん茎形成におけるABAの役割について検討する。GAsはABAに次いで休眠との関連を指摘されてきた植物ホルモンである。植物の休眠はABAなどの生長阻害物質とGAs、サイトカイニンなどの生長促進物質の拮抗作用によって制御されるという“ホルモンバランス説”が1960年代から提唱されているが、これを支持する確かな実験証拠は得られていない。そこで、V-5ではワケギの休眠へのGAsの関与について検討する。

1 休眠とABA濃度の関係

栄養繁殖器官の休眠状態とABA濃度の関係については、グラジオラス (*Gladiolus* spp.)、球根アイリス、タマネギ、ジャガイモ (*Solanum tuberosum* L.)、チューベローズ (*Polianthes tuberosa* L.)、*Curcuma alismatifolia* Gagnep. および *Dioscorea floribunda* Mart. & Gal. において休眠が深い時期にABA濃度が高い傾向が示されている (TSUKAMOTO ら, 1969; GINZBURG, 1973; 塚本, 1973; ISENBERG ら, 1974; FAROOQI ら, 1989; MATSUBARA・KIMURA, 1991; NAGAR, 1995; SUTTLE, 1995; RUAMRUNGSRI ら, 2001)。しかし、これらの報告のなかには機器分析の発達以前に分析され、ABAの定量の信頼性が十分に高いとはいえないものもある。また、休眠状態のデータを提示していない報告あるいは貯蔵中の栄養繁殖器官の萌芽期を休眠覚醒期ととらえている報告が多い。タマネギでは貯蔵したりん茎と培地に植えたりん茎の萌芽期は異なること (MIEDEMA, 1994) や貯蔵したりん茎の芽の生長開始期は萌芽期より1~2か月先行すること (青葉, 1954) が報告されており、貯蔵した栄養繁殖器官の萌芽期と休眠覚醒期とは必ずしも一致しないと思われる。V-1では、ABA濃度と並行して

りん茎の発達程度および休眠状態の調査を行い、ワケギの葉鞘基部におけるABA濃度とりん茎の発達および休眠状態の関係を明らかにすることを試みた。

a 葉鞘基部のABA濃度および水分状態の周年変化

ここでは、日本での一般的なワケギの生活周期における葉鞘基部のABA濃度および休眠状態の変化を調査した。一般に、水ストレス条件下では植物の内生ABA濃度は上昇し、体内の水分状態はABA濃度に大きな影響を及ぼすことが知られている(近藤, 1994)。¹H-NMRによる分析では、ワケギ葉鞘基部に存在する水の状態はりん茎形成時に変化すること(YAMAZAKIら, 1995)、また、葉鞘基部の乾物率はりん茎発達に伴って上昇すること(Ⅲ-1およびⅣ-1)から、ワケギのりん茎形成時には、休眠性の獲得とともに水分状態の変化が起きていると考えられる。上述のように、植物体内の水分状態はABA濃度に大きな影響を及ぼすことから、ワケギ葉鞘基部の水分状態が休眠状態とは無関係にABA濃度を変化させる要因となる可能性が考えられるので、本試験では休眠状態およびABA濃度の変化とともに葉鞘基部の水分状態の変化も調査した。

1) 材料および方法

(1) 葉鞘基部のABA濃度および水分状態の周年変化

1990年10月3日にワケギ‘木原晩生1号’のりん茎を野菜・茶業試験場内の圃場に条間20cm、株間20cmの2条植えて植え付け、栽培した。基肥としてN、P₂O₅、K₂Oをそれぞれa当たり3kg施用した。1991年5月22日に新たなりん茎を形成した株を掘り上げ、雨よけハウスで約2週間乾燥させた後、根および葉鞘上部を除去し、りん茎をプラスチック製の網袋に入れて、直射日光の当たらない風通しの良好な場所で貯蔵した。1991年9月17日に貯蔵したりん茎を再び圃場に植え付け、前年と同様に栽培した。

1991年2月1日から1年間、りん茎の発達程度、休眠程度、葉鞘基部のABA濃度および葉鞘基部の水分状態を半月間隔で調査した。りん茎の発達程度の調査は圃場栽培期間中のみ行った。栽培期間中の調査には各調査日に10株を採取し、採取した株から無作為に選んだ分けつを、また、貯蔵期間中の調査には貯蔵中のりん茎から無作為に選んだりん茎を供した。りん茎の発達程度は肥大指数により評価し、各調査日に10本の分けつについて調査した。休眠程度はⅠ-3で説明した萌芽日数によって評価し、各調査日に16本の分けつの葉鞘基部を供した。ABA濃度については、各調査日に複数の葉鞘

基部をあわせて生体重約30gの試料を3試料ずつ作成し、分析した。水分状態は最外葉から数えて4枚目のりん片の水ポテンシャル、浸透ポテンシャルおよび圧ポテンシャルにより評価し、各調査日に4試料について測定した。

(2) 葉鞘基部内の部位別ABA濃度および水分状態

ワケギ‘木原晩生1号’のりん茎を1990年10月3日に圃場に植え付け、上記の試験と同様に栽培した。1991年3月4日、4月18日、5月13日および6月25日に葉鞘基部の最外葉から4枚目までの各りん片のABA濃度および水分状態(水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、圧ポテンシャル)を調査した。ABA濃度の反復数は3、水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルの反復数は4とした。4枚目のりん片のABA濃度はそれよりも内部に分化したすべてのりん片を含めて分析した。

(3) ABAの分析

試料は調製後、直ちに液体窒素で凍結し、分析開始まで-30℃で保存した。凍結試料に約5倍量の80%アセトン溶液およびABAの回収率確認のため19.4Bqの¹⁴C-ABA(5.5mCi・mmol⁻¹)を加えて破碎し、4℃、暗黒条件で一晩静置した後、減圧ろ過した。ろ液を減圧濃縮し、濃縮液のpHを8.5に調整した後、これをジクロロメタン、次いで、酢酸エチルで分配し、水層を回収した。精製過程における溶媒分配操作はすべて繰り返し3回を基本とした。次に、水層にポリビニルピロリドンを加えて混和し、減圧ろ過し、ろ液のpHを2.8に調整した後、酢酸エチルで分配し、酢酸エチル層を回収した。減圧乾固した酢酸エチル層を0.001N塩酸に溶解し、Sep-Pak C₁₈カートリッジカラム(ウオーターズ)に通してABAを吸着させ、カラムを0.001Nの塩酸で洗浄した後、50%メタノール溶液で溶出させた。減圧乾固した溶出液をメタノールで溶解し、Bondesil DEAカラム(バリアン)に通してABAを吸着させ、カラムをメタノールで洗浄した後、0.5%の酢酸を含むメタノールで溶出させ、これを減圧乾固した。以上の抽出・精製に使用した溶媒にはすべて抗酸化剤として濃度20mg・liter⁻¹のブチルヒドロキシルエンを加えた。

粗精製した試料をさらにHPLCによって精製した。カラムはμ-Bondapak C₁₈(内径3.9mm、長さ30cm、ウオーターズ)、カラム温度は35℃、移動相は0.1%の酢酸を含む40%メタノール溶液で、流速は1.5ml・min⁻¹とした。ABAの溶出画分を分取し、減圧乾固した。HPLCで精製した試料を少量のメタノールで溶解し、ジアゾメタンエーテル溶液を加えて、メチル化を行

い、その後、減圧乾固した。標品 ABA を QUARRIE (1978) の方法でエチル化し (ABA-Et), メタノールで溶かした後、紫外線照射下に置き、ABA-Et の約 50% をトランス体 (*trans*-ABA-Et) に異性化した。作成した ABA-Et と *trans*-ABA-Et を 1:1 で含むメタノール溶液を精製・メチル化した試料に加え、その一部 (約 100 分の 1) を電子捕獲型検出器付きのガスクロマトグラフィー (GC-ECD) に注入し、*trans*-ABA-Et を内部標準として試料中のメチル化 ABA (ABA-Me) を定量した (図 5-1)。カラムはメガボアカラム DB-1 (内径 0.53mm, 長さ 15m, 膜厚 1.5 μ m, J & W Scientific), カラム温度は 190 $^{\circ}$ C, 検出器温度は 270 $^{\circ}$ C とした。キャリアガスおよびメイクアップガスには、それぞれ流速 10, 20 ml $\cdot$ min $^{-1}$ の高純度窒素ガスを用いた。GC-ECD 分析後、残りの試料の放射能を液体シンチレーションカウンターで測定し、ABA の回収率を求めた。本試験における ABA の平均回収率は 72% であった。

(4) 水分状態の測定

約 5mm 角のりん片の切片をサンプルチャンバー (C52-SF, Wescor) に入れ、26 $^{\circ}$ C で 2 時間平衡させた後、露点マイクロボルトメーター (HR-33T, Wescor) で水ポテンシャルを測定した。浸透ポテンシャル測定のため、同じりん片から調整した切片を遠心管に入れて -30 $^{\circ}$ C で一晚凍結し、26 $^{\circ}$ C に 1 時間おいて融解した後、1200rpm で 5 分間遠心した。切片からの汁液を吸収させたろ紙をサンプルチャンバーに入れ、26 $^{\circ}$ C で 5 分間の平衡させた後、浸透ポテンシャルを露点マイクロボルトメーターで測定した。水ポテンシャルと浸透ポテンシャルの平均値の差を圧ポテンシャルとした。水分状態測定用の試料の採取は、調査期間中、常に午後 2 時に行った。

2) 結 果

(1) 葉鞘基部の ABA 濃度および水分状態の周年変化

肥大指数は 4 月上旬から 5 月中旬に急速に増加した (図 5-2A)。これ以外の時期の肥大指数は 2.0 以下の値で推移した。肥大指数の変化からワケギの生活周期は、通常の栄養生長期 (りん茎の植え付け～4 月 1 日)、りん茎発達期 [4 月 1 日～りん茎収穫 (5 月 22 日)] およびりん茎形成後の生長休止期 [りん茎収穫 (5 月 22 日)～りん茎植え付け (9 月 17 日)] に分類された。萌芽日数は 3 月 15 日までは 12 日以下であったが、4 月 1 日から増加し、5 月 1 日に最も長くなり、りん茎貯蔵中に漸減した (図 5-2B)。貯蔵りん茎を植え付け後の 10 月 1 日から 1 月 15 日までの期間中、萌芽日数は 19 日以下の低い値で推移した。

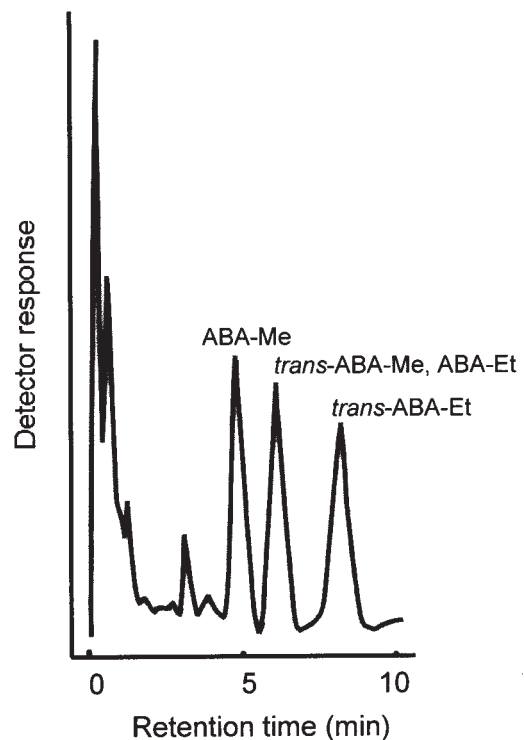


Fig. 5-1 A GC-ECD chromatogram of an extract from basal leaf sheaths of *A. $\times$ wakegi*. Before GC-ECD analysis, an equilibrium mixture of ABA-Et and *trans*-ABA-Et was added to the methylated extract as internal standard for ABA quantification.

葉鞘基部の ABA 濃度の年変化を図 5-3 に示す。ABA 濃度は 4 月 15 日から上昇し、6 月 1 日に最高となり、その後、8 月 15 日まで低下した。8 月 15 日から 9 月 15 日にかけて ABA 濃度は再び上昇した。通常の栄養生長期 (りん茎の植え付け～4 月 1 日) における ABA 濃度はりん茎収穫前後の濃度に比べて低かった。

葉鞘基部の水分状態の年変化を図 5-4 に示す。水ポテンシャルは 4 月 1 日から 6 月 15 日にかけて低下し、その後のりん茎貯蔵期には低レベルで推移し、10 月 1 日に上昇した。浸透ポテンシャルは水ポテンシャルに類似した年変化を示した。圧ポテンシャルは調査開始時から圃場栽培期間中に徐々に低下し、7 月 15 日の一時的な上昇を除いて、りん茎貯蔵期には低い値で推移し、10 月 1 日に一時的に上昇した。りん茎形成後の生長休止期 (りん茎収穫～りん茎植え付け) の水ポテンシャル、浸透ポテンシャルおよび圧ポテンシャルは、通常の栄養生長期 (りん茎の植え付け～4 月 1 日) に比べて低い傾向が認められた。

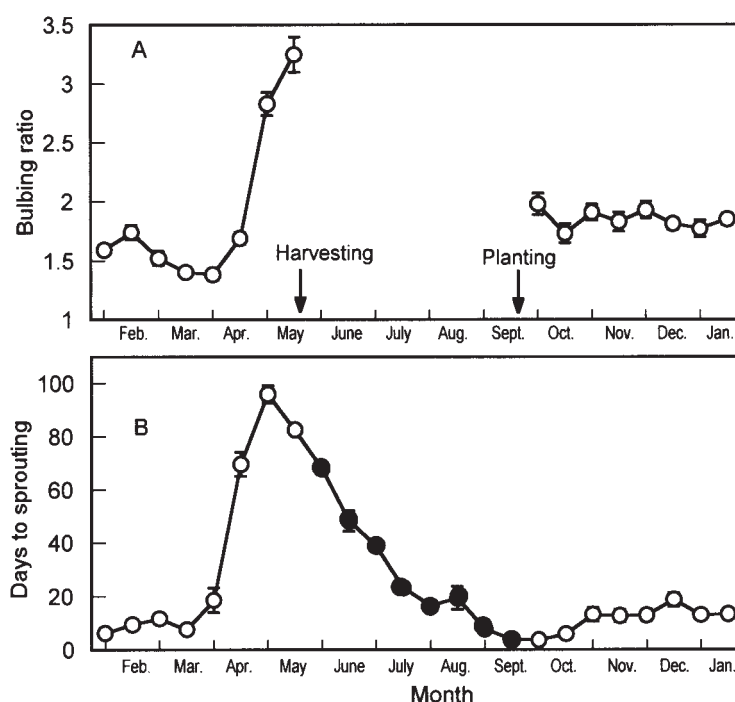


Fig. 5-2 Seasonal changes in bulbing ratio (A) and days to sprouting of basal leaf sheaths (B) of *A. × wakegi*. The bulbs were harvested on May 22, stored during summer, and planted on Sept. 17. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Open symbols represent the field-grown period, and closed symbols represent the storage period. Vertical bars represent SE (n=10 for bulbing ratio, n=16 for days to sprouting).

(2) 葉鞘基部内の部位別 ABA 濃度および水分状態

葉鞘基部内の ABA 濃度の分布を図 5-5 に示す。いずれの時期においても、ABA 濃度は最も内側のりん片で最も高く、4 月 18 日および 5 月 13 日の葉鞘基部では、ABA 濃度は内側のりん片ほど高かった。りん茎発達前の 3 月 3 日の葉鞘基部では、他の時期の葉鞘基部に比べて、りん片の位置による ABA 濃度の差が小さい傾向が認められた。

葉鞘基部内の水分状態の分布を図 5-6 に示す。水ポテンシャルはいずれの時期においても外から 3 枚目までは内側のりん片ほど低い傾向がみられた。しかし、4 枚目のりん片の水ポテンシャルは 3 枚目のりん片より高いか、同程度であった。浸透ポテンシャルはいずれの時期においても最も外側のりん片で最も高く、5 月 13 日および 6 月 25 日には、内側のりん片ほど低い傾向が認められた。りん茎発達前 (3 月 3 日) の葉鞘基部では、他の時期の葉鞘基部に比べて、水ポテンシャルおよび浸透ポテンシャルのりん片の位置による差が小さい傾向が認

められた。圧ポテンシャルは 3 月 3 日、4 月 18 日および 5 月 13 日の葉鞘基部では、外から 3 枚目のりん片までは内側にいくほど低かったが、4 枚目のりん片の圧ポテンシャルは 3 枚目のりん片に比べて高かった。6 月 25 日の葉鞘基部では、各りん片に圧ポテンシャルの差はほとんどなかった。

3) 考 察

萌芽日数および肥大指数の変化から (図 5-2A, B), ‘木原晩生 1 号’ は 4 月上旬に休眠状態に入り、5 月上旬に最も深い休眠状態となった後、8 月上旬頃までに徐々に休眠から覚醒することが示された。また、休眠の獲得はりん茎発達の開始と同時期か、やや先行して起こり、休眠は葉鞘基部の肥大が進行中のりん茎発達期に最も深くなると考えられる。

葉鞘基部の ABA 濃度はりん茎発達とほぼ並行して上昇し、収穫直後に最高となった後、りん茎貯蔵期に低下した。この変化はタマネギの葉鞘基部中の ABA 濃度の変化と類似している (MASTUBARA・KIMURA, 1991)。

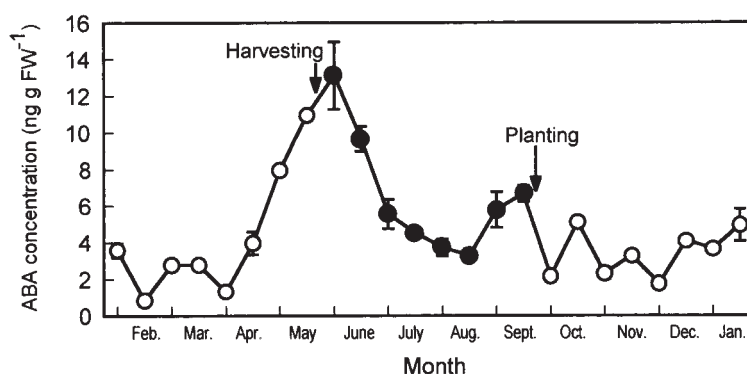


Fig. 5-3 Seasonal changes in ABA concentration in basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. The bulbs were harvested on May 22, stored during summer, and planted on Sept. 17. Open symbols represent the field-grown period, and closed symbols represent the storage period. Vertical bars represent SE (n=3).

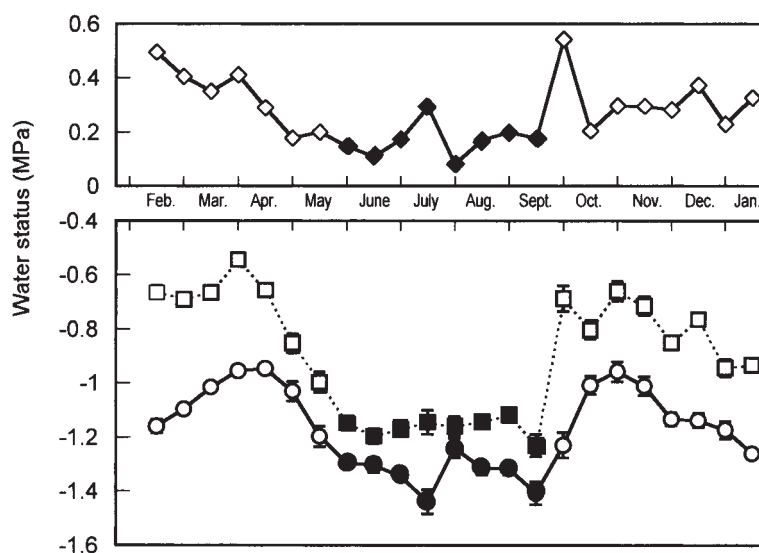


Fig. 5-4 Seasonal changes in pressure potential (◇, ◆), water potential (□, ■) and solute potential (○, ●) in basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. The bulbs were harvested on May 22, stored during summer, and planted on Sept. 17. Open symbols represent the field-grown period, and closed symbols represent the storage period. Vertical bars of water potential and solute potential represent SE (n=4).

葉鞘基部の ABA 濃度の上昇期および低下期の大部分は、それぞれ萌芽日数の増加期および減少期に相当し (図 5-2B, 図 5-3), 休眠状態と葉鞘基部の ABA 濃度には密接な関係が認められた。しかし、萌芽日数の増加開始 (4 月 1 日) と ABA 濃度の上昇開始 (4 月 15 日) には半月の時間差が、また、萌芽日数のピーク (5 月 1 日) と ABA 濃度のピーク (6 月 1 日) には 1 か月の時間差があり、休眠状態と ABA 濃度の変化には完全に一致しない点も認められた。

PIERCE・RASCHKE (1980) は、水ストレス条件におかれたワタ (*Gossypium hirsutum* L.), インゲンマメなど 4 種の植物の ABA 濃度を調査し、葉の水ポテンシャルおよび圧ポテンシャルの低下に伴って葉の ABA 濃度が上昇することを明らかにした。本試験において、4 月 1 日から 6 月 1 日における葉鞘基部の ABA 濃度の上昇期は葉鞘基部の水ポテンシャルおよび圧ポテンシャルの低下期と一致し (図 5-3, 図 5-4), この時期の葉鞘基部における水分状態と ABA 濃度には相関関係が認めら

れた。また、4月18日および5月13日の葉鞘基部では、外から3枚目までのりん片では、水ポテンシャルおよび圧ポテンシャルは内側ほど低く（図5-6）、ABA濃度は内側ほど高く（図5-5）、葉鞘基部内のりん片の水分状態とABA濃度にも相関関係が認められた。しかし、りん茎貯蔵期には、水ポテンシャルおよび圧ポテンシャルは低いレベルで推移したのに対して、ABA濃度は低下し、この時期のABA濃度は水分状態と関連した変化を示さなかった。また、いずれの時期においても、ABA濃度は4枚目のりん片で最も高かったが、4枚目のりん片の水ポテンシャルおよび圧ポテンシャルは3枚目のりん片より高い場合が多かった。したがって、本試験では葉鞘基部のABA濃度が水分状態に依存すること

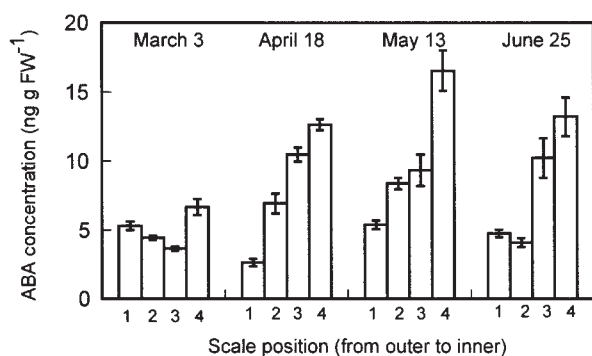


Fig. 5-5 ABA concentration in each scale of an *A. × wakegi* basal leaf sheath at different stages of bulb development. Vertical bars represent SE (n=3).

と依存しないことを示す両方の結果が得られた。以上のことから、水分状態が葉鞘基部のABA濃度に影響することは否定できず、りん茎の発達開始から収穫直後までの水分状態はABA濃度に影響している可能性が高いと考えられるが、水分状態だけが葉鞘基部のABA濃度を決定する主要な要素ではないと考えられる。

b 異なる日長条件における休眠状態およびABA濃度の変化

V-1-aでは、自然条件でのりん茎形成における休眠状態とABA濃度の関係を明らかにした。ここでは、りん茎形成誘導条件（長日）および非誘導条件（短日）に置かれたワケギの休眠状態と葉鞘基部のABA濃度の変化を調査した。また、V-1-aでは葉鞘基部全体のABA濃度を分析したが、休眠状態は葉鞘基部内部に形成される葉（芽）の伸長の状態により決定されると推定されるため、ここでは、葉鞘基部全体に加えて葉鞘基部内部の芽のABA濃度を測定した。

1) 材料および方法

(1) 栽培および処理条件

1993年9月28日にワケギ‘木原晩生1号’のりん茎を園芸用培養土（クレハ園芸培土，呉羽化学）を詰めた直径9cmのプラスチックポットに1球ずつ植え付け、最低気温15℃以上の自然日長のガラス室で育てた。12月2日から半数の植物に対して白熱灯補光（PPFD約6 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）による14時間の長日処理（午前5

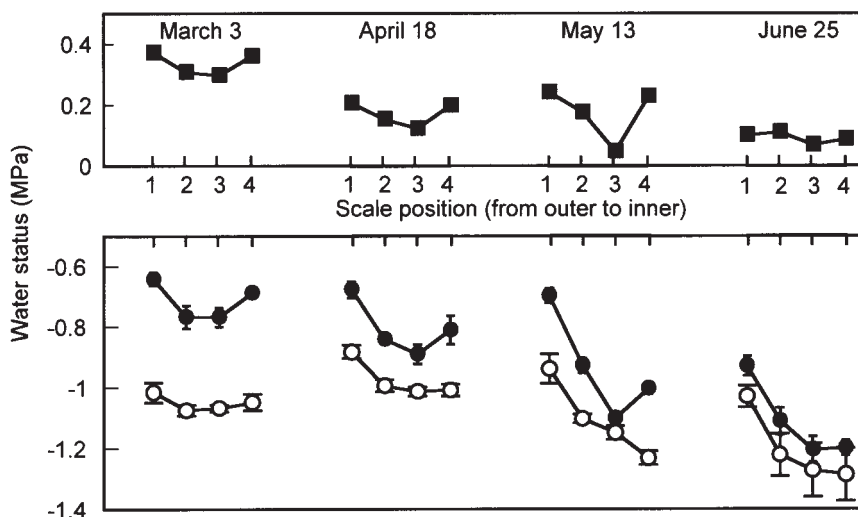


Fig. 5-6 Pressure potential (■), water potential (●) and solute potential (○) in each scale of an *A. × wakegi* basal leaf sheath at different stages of bulb development. Vertical bars of water potential and solute potential represent SE (n=4).

時～午後7時)を行い(長日区), 残りの植物は自然日長下で生育させた(短日区). 日長処理0～90日後の短日区における日出から日入りまでの時間は9時間50分～11時間30分の範囲内にあった. 日長処理開始から90日後まで, 長日区では15日間隔, 短日区では30日間隔で肥大指数, 萌芽日数, 葉鞘基部および葉鞘基部内部の芽のABA濃度を調査した. 長日区では日長処理125日および155日後にも同様の調査を行った. 各調査日に各処理区10株を採取し, 採取した株から無作為に選んだ8および14本の分けつをそれぞれ肥大指数および萌芽日数の調査に供した. 葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度を各調査日に3試料について分析した. 葉鞘基部内部の芽は, 生体重500mg以下の未展開葉で, 葉全体が葉鞘基部内に含まれるものとし, 以降の試験でも同様の基準を用いた.

(2) ABA の分析

試料は調製後, 直ちに液体窒素で凍結し, 分析開始まで -35°C で保存した. 凍結試料に80%メタノール溶液を加えて破碎し, 4°C , 暗黒条件で一晩静置した後, 減圧ろ過した. ろ液を減圧乾固し, これを0.5Mのリン酸緩衝液(pH8.3)に溶解し, ヘキサン, 次いで, 酢酸エチルで分配して水層を回収した. 水層のpHを2.5に調整した後, 酢酸エチルで分配し, 酢酸エチル層を回収した. 乾固した酢酸エチル層をメタノールで溶かし, ポリビニルポリピロリドンカラムに通し, ABAをメタノールで溶出させ, 溶出液を乾固した. これをメタノールに溶解し, Bondesil DEAカラム(バリアン)に通してABAを吸着させた. カラムをメタノールで洗浄した後, ABAを0.5%の酢酸を含むメタノールで溶出させ, 溶出液を乾固した. 以上の抽出・精製に使用した溶媒にはすべて抗酸化剤として濃度 $20\text{mg} \cdot \text{liter}^{-1}$ のブチルヒドロキシルエンを加えた. 以上の精製を行った試料中のABAをABAエンザイムイムノアッセイ検出キット(シグマ)を用いて定量した.

2) 結果および考察

日長処理後の肥大指数および萌芽日数の変化を図5-7に示す. 長日区の肥大指数は日長処理45日後から増加した. 長日区では日長処理35日頃から地上部の倒伏が始まり, 50日後にはほとんどの分けつが倒伏した. 125日後には倒伏した地上部は完全に枯れた状態となった. 短日区では肥大指数は増加せず, ワケギは試験終了まで通常の栄養生長を続けた. これらの結果から, 長日区のワケギは日長処理30日後には休眠状態に入り, 45日後から90日後まで深い休眠状態にあり, その後, 徐々

に休眠から覚醒すると考えられる. 短日区では萌芽日数のは増加せず, ワケギは常に非休眠状態にあった.

日長処理後の葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度の変化を図5-8に示す. 長日区では葉鞘基部全体のABA濃度は日長処理15日後から上昇し, 60日後に最高となり, その後, 155日後まで低下した. 短日区の葉鞘基部全体のABA濃度は日長処理開始から30日後に上昇したが, その後はほとんど変化せず, 長日区の濃度に比べて常に低かった. 葉鞘基部内部の芽のABA濃度は, 長日区および短日区ともに葉鞘基部全体のABA濃度の変化と類似の様相を示した. 調査期間を通して葉鞘基部全体のABA濃度は内部の芽の濃度よりも高い傾向がみられた.

長日区では葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度は休眠が深くなる時期に上昇し, 休眠の最も深い時期に最高となり, 休眠覚醒期に低下した(図5-7B, 図5-8). また, 常に非休眠状態にあった短日区では, 葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度に大きな変化はみられなかった. これらの結果は, 葉鞘基部および内部の芽

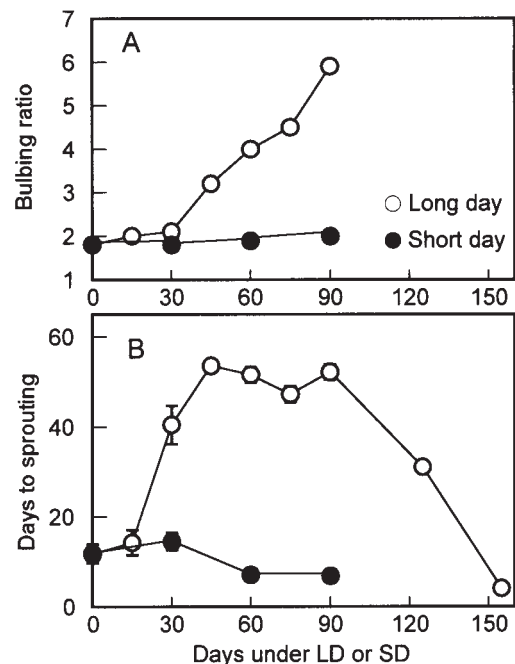


Fig. 5-7 Changes in bulbing ratio (A) and days to sprouting of basal leaf sheaths (B) of *A. x wakegi* grown under long days (open symbols) and short days (closed symbols). Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE ($n=8$ for bulbing ratio, $n=14$ for days to sprouting).

の ABA 濃度と休眠状態の間に密接な関係があることを示している。自然条件下でりん茎を形成したワケギでは、休眠の最深期は ABA 濃度のピークより 1 か月先行したが（図 5-2B, 図 5-3）、本試験では休眠の最深期と ABA 濃度のピークはほぼ一致した。

2 ABA および ABA 生合成阻害剤の処理が休眠に及ぼす影響

生理現象への植物ホルモンの関与を検証する最も一般的な手法は、植物ホルモンや類似的作用をもつと考えられる合成化合物の処理がその生理現象に与える影響を調べることである。また、ABA および GAs については、その生合成過程を阻害し、内生濃度を低下させる化合物（生合成阻害剤）が開発されており、植物ホルモンの生理作用を解明する実験に広く利用されている。フルリドンは白化を引き起こす除草剤の 1 種で、カロテノイド生合成経路におけるフィトエンからリコペンに至る不飽和化反応を阻害する（BARTELS・WATSON, 1978; SANDMANN ら, 1992）。ABA は植物体中で主にカロテノイドを経由して合成され

ると考えられており（平井, 1994）、フルリドン処理によって植物の内生 ABA 濃度が低下することが報告されている（MOORE・SMITH, 1984）。フルリドンを用いた実験により、トウモロコシおよびヒマワリの種子、ジャガイモの塊茎、ユリ（*Lilium speciosum* Thub.）のりん茎などの休眠に ABA が関係していることが示されている（FONG ら, 1983; LE PAGE-DEGIVRY ら, 1990; LE PAGE-DEGIVRY・GARELLO, 1992; KIM ら, 1994; SUTTLE・HULTSTRAND, 1994）。

V-1 では、ワケギの休眠状態と葉鞘基部の ABA 濃度に密接な関係が認められ、ABA がワケギの休眠制御に関与する可能性が示された。V-2 では、休眠制御における ABA の役割を明らかにするため、ABA 処理および ABA 生合成阻害剤であるフルリドンの処理がワケギの休眠に及ぼす影響を調査した。

a 材料および方法

1) 葉鞘基部への ABA 処理が萌芽に及ぼす影響（試験 1）

1996 年 9 月 24 日にワケギ ‘木原晩生 1 号’ のりん茎を園芸用培養土（クレハ園芸培土，呉羽化学）を詰めた直径 9kg のプラスチックポットに 1 球ずつ植え付け、最低気温 15℃以上の自然日長のガラス室で栽培し、11 月 25 日から白熱灯補光（PPFD 約 $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）による 14 時間の長日処理（午前 5 時～午後 7 時）を行った。長日処理開始から 120 日後まで 30 日間隔で植物体を採取し、根および葉鞘上部を切除した葉鞘基部を濃度 5, 50 および 500 μM の ABA 水溶液に 24 時間浸漬した。処理後、葉鞘基部を軽く水洗し、パーミキュライトを入れた育苗パットに植えて萌芽日数を調査した。蒸留水に浸漬する区を対照区とし、各調査日につき処理区当たり葉鞘基部 28 個を供した。本試験には天然型である（+）-ABA の純品（協和発酵工業）を用い、これを少量のエタノールに溶解した後、蒸留水で所定の濃度に希釈した。

ABA 処理が葉鞘基部の ABA 濃度に及ぼす影響を調査するため、長日処理 90 日後に ABA 処理を行った葉鞘基部について、内部の芽の ABA 濃度を測定した。試料調製時に芽の表面を流水で水洗し、各処理区 3 試料について分析した。分析方法は V-1-b に示した方法に準じた。

2) フルリドン処理が休眠に及ぼす影響（試験 2）

1996 年 9 月 12 日にワケギ ‘木原晩生 1 号’ のりん茎を園芸用培養土（クレハ園芸培土，呉羽化学）を詰めた

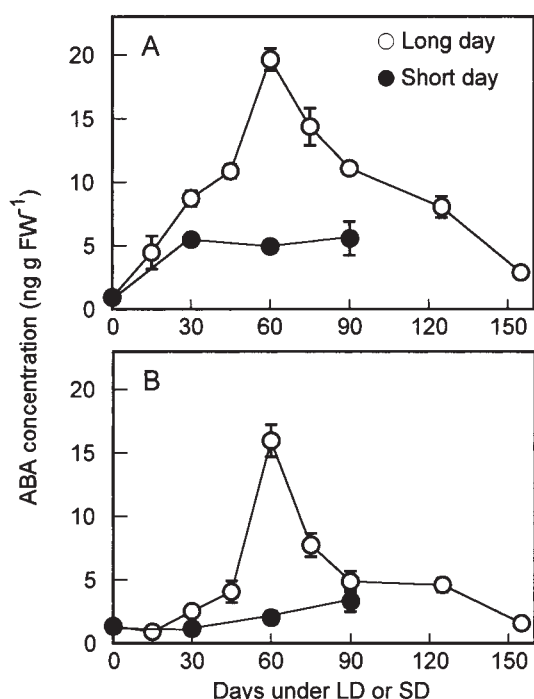


Fig. 5-8 Changes in ABA concentration in whole basal leaf sheaths (A) and buds of basal leaf sheaths (B) of *A. × wakegi* grown under long days (open symbols) and short days (closed symbols). Vertical bars represent SE (n=3).

育苗用バットに植え付け、最低気温 15℃以上の自然日長のガラス室で栽培した。10月24日に園芸用培養土を詰めた直径 6kg のプラスチックポットに 1 分けずつ株分けした。11月19日に濃度 5, 25 および 125 μM のフルリドン水溶液をポット当たり 5ml 土壌処理し、対照区は無処理とした。処理の翌日にポットを 25/20℃ (昼/夜)、14 時間日長 [PPFD 約 170 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, メタルハライドランプ (陽光ランプ D-400, 東芝ライテック)] の人工気象装置に移動した。フルリドン (ダウ・エランコ日本) は少量のアセトンに溶解した後、蒸留水で所定の濃度に希釈した。

人工気象装置への移動 24 日後に葉身、根、葉鞘基部および葉鞘基部内部の芽の ABA 濃度を調査した。各部位につき 3 試料を分析し、分析方法は V-1-b に示した方法に準じた。また、移動 38 日後に植物体を採取し、肥大指数、葉鞘基部生体重、りん葉の形成状況および萌芽日数を調査した。萌芽日数の調査には処理区当たり 14 分けつを、それ以外の調査には処理区あたり 8 分けつを供した。

b 結 果

1) 葉鞘基部への ABA 処理が萌芽に及ぼす影響

(試験 1)

長日処理後のいずれの時期においても 500 μM の ABA 処理は対照区に比べて萌芽日数を有意に増加させた (図 5-9, 図 5-10)。50 μM の ABA 処理は長日処理 60 日および 120 日後においてのみ有意に萌芽を遅延させた。5 μM の ABA 処理はいずれの時期においても萌芽遅延効果を示さなかった。ABA5, 50 および 500 μM 区における葉鞘基部内部の芽の ABA 濃度は対照区に比べてそれぞれ約 2, 16, 131 倍高かった (表 5-1)。

2) フルリドン処理が休眠に及ぼす影響 (試験 2)

25 および 125 μM のフルリドン処理はワケギの新葉の白化を引き起こし (図 5-11), 肥大指数および葉鞘基部生体重を低下させた (表 5-2)。フルリドン 125 μM 区の葉鞘基部生体重は対照区の 40% 以下であった。しかし、りん葉形成率はすべての処理区で 100% であり、フルリドン処理はりん葉の分化には影響しなかった (表 5-2)。

25 および 125 μM のフルリドン処理により萌芽が促進され、その効果は処理濃度が高いほど高かった (図 5-12, 図 5-13)。葉鞘基部、葉身および根における ABA 濃度は、対照区およびフルリドン 5 μM 区に比べてフルリドン 25 および 125 μM 区で低かった (図 5-14)。葉鞘

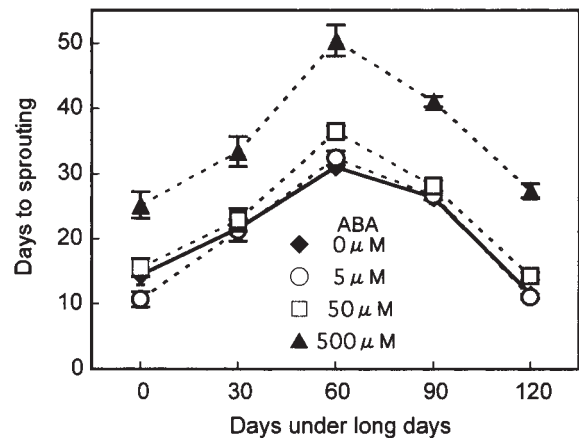


Fig. 5-9 Effect of ABA application and age at harvest of basal leaf sheaths from *A. x wakegi* plants grown under long days for 0~120 days on the sprouting of basal leaf sheaths. The basal leaf sheaths were soaked in 0~500 μM ABA solution for 24 h. Vertical bars represent SE (n=28).

基部内部の芽の ABA 濃度は対照区で最も高く、フルリドン 5 μM 区で最も低かった。

c 考 察

試験 1 では葉鞘基部への ABA 処理により萌芽が遅延することが示された。この結果はワケギの休眠制御への ABA の関与を支持するものと考えられる。ABA 処理にりん茎の萌芽が抑制されることはタマネギでも報告されている (ABDEL-RAHMAN・ISENBERG, 1974; MAHOTIERE ら, 1976)。多くの植物種において種子から摘出して培養された未熟胚の発芽は培地への ABA 添加によって抑制され、この現象は胚形成過程での早熟発芽の抑制に ABA が関与することを示す証拠のひとつと考えられている (ZEEVAART・CREELMAN, 1988)。

しかし、明らかな萌芽遅延効果が認められた ABA 500 μM 区における葉鞘基部内部の芽の ABA 濃度は、対照区の 100 倍以上高く、5 あるいは 50 μM の ABA 処理では芽の ABA 濃度は上昇したにもかかわらず、顕著な萌芽遅延効果はみられなかった (表 5-1, 図 5-9)。ABA 処理後の植物体内の ABA 濃度を処理の効果とともに報告した例は多くないが、ABA 添加培地で培養されたリンゴの腋芽では、ABA 濃度が内生濃度よりかなり高い場合にのみ (内生濃度が $\text{ng} \cdot \text{g FW}^{-1}$ 単位で 10^2 オーダー対して 10^3 オーダー)、萌芽が抑制される (POWELL, 1982)。本試験において 5 あるいは 50 μM の ABA 処理が萌芽遅延に作用しなかった理由としては、

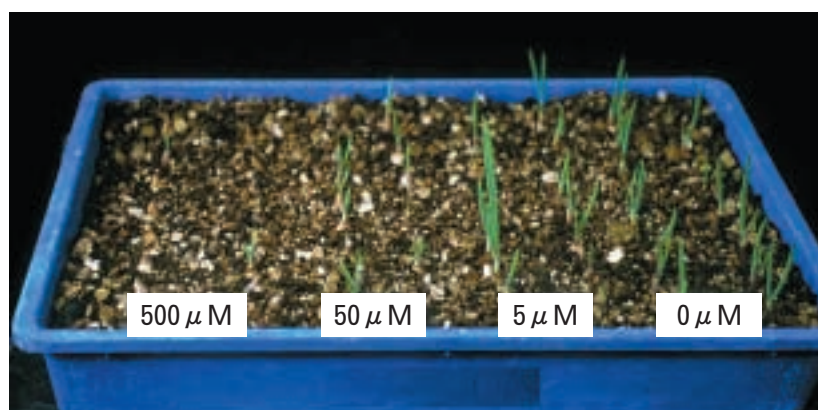


Fig. 5-10 Sprouting of basal leaf sheaths of *A. × wakegi* about 30 days after planting. Before planting, the basal leaf sheaths were separated from the plants grown under long days for 60 days, and soaked in ABA solution at different concentrations for 24 h.

Table 5-1 Concentration of ABA in the buds of the *A. × wakegi* basal leaf sheaths soaked in ABA solution for 24 h.

ABA treatment (μM)	ABA ^z (ng g FW ⁻¹)
0	10 $\pm$ 1.0
5	22 $\pm$ 4.3
50	157 $\pm$ 34
500	1308 $\pm$ 264

^z Means $\pm$ SE (n=3).

Table 5-2 Bulb development of *A. × wakegi* plants treated by fluridone and grown under long days for 38 days. Fluridone was applied to the soil one day before the beginning of long-day treatment.

Fluridone (μM)	Bulbing ratio ^z	FW of basal leaf sheath (g tiller ⁻¹)	% of tillers with bulb scales
0	3.52	6.0	100
5	3.56	6.4	100
25	2.94	3.7	100
125	2.92	2.4	100

^z Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.

以下の2つが推定される。ひとつは、吸収されずに芽の表面に付着した ABA が水洗では完全に除去されずに残った可能性、もうひとつは、吸収された ABA が組織あるいは細胞内において作用部位以外の場所に遍在した可能性である。CUMMINS (1973) は、ABA 溶液への浸漬処理により気孔が閉鎖したオオムギ葉身片 (*Hordeum*

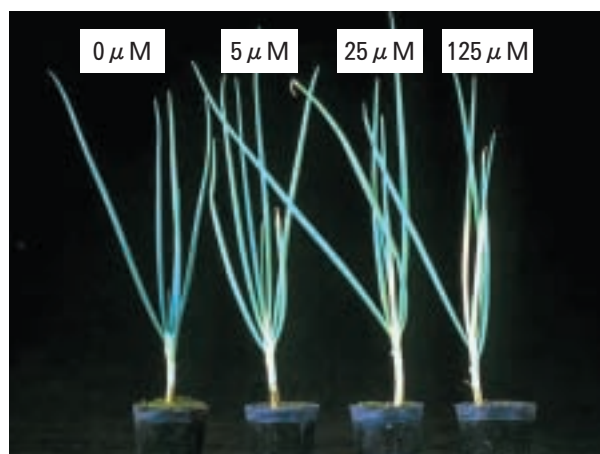


Fig. 5-11 Pot-grown *A. × wakegi* plants 14 days after fluridone treatment. Five ml of 0, 5, 25 or 125 μM fluridone solution was applied to the soil in each pot.

vulgare L.) を蒸留水に浸けると、吸収された ABA の大部分が代謝されずに葉身片に残存するにもかかわらず気孔は直ちに開くことを明らかにし、吸収された ABA が吸収後短時間のうちに作用点以外の場所に隔離される可能性を指摘している。

試験2では、25 μM 以上のフルリドン処理はワケギの内生 ABA 濃度を低下させるとともに萌芽を促進した。この結果は、ワケギの休眠獲得に ABA が必要であることを示している。ワケギ以外の植物でもフルリドン処理により発芽や萌芽が促進されることが報告されている (FONG ら, 1983; LE PAGE-DEGIVRY・GARELLO, 1992; KIM ら, 1994; SUTTLE・HULTSTRAND, 1994)。

フルリドンは除草剤として開発された化合物であり、

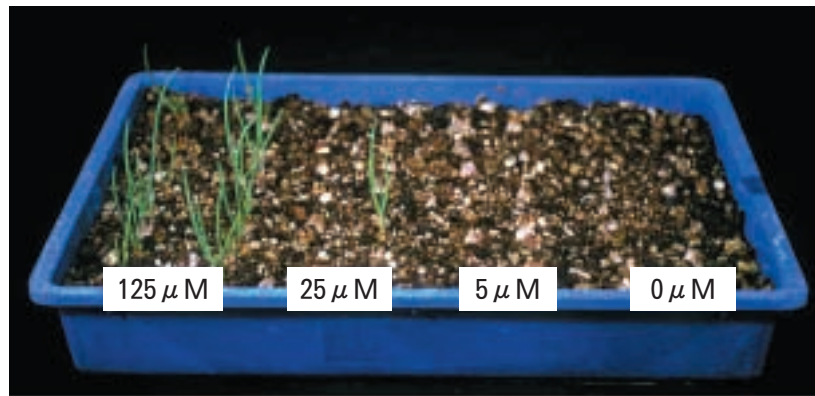


Fig. 5-12 Sprouting of basal leaf sheaths of *A. × wakegi* 25 days after planting. The basal leaf sheaths were separated from the plants treated with fluridone at different concentrations and grown under long days for 38 days.

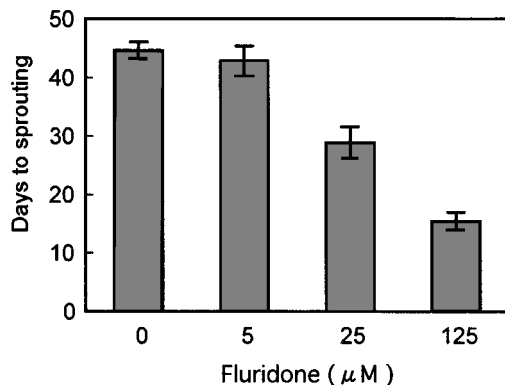


Fig. 5-13 Effect of fluridone treatment on days to sprouting of basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. The basal leaf sheaths were separated from the plants treated by fluridone and then grown under long days for 38 days. Vertical bars represent SE (n=14).

高濃度の処理は植物を白化させる (KVIENら, 1988; RAGOLSKY・THORPE, 1989). 試験2において, 25 μM以上のフルリドン処理区では白化が起こり, 生育が抑制された結果, 対照区に比べて小さいりん茎が形成された. 本試験で認められたフルリドンの萌芽促進効果に同剤の除草剤としての生育阻害作用が影響した可能性は否定できないが, フルリドン処理はりん葉の形成には影響しなかったこと, また, タマネギやニンニクではりん茎の大きさは休眠の程度に関係しないこと (緒方, 1952; 高樹, 1979) から, フルリドンの生育阻害作用が同剤による萌芽促進の直接の原因である可能性は低いと考えられる.

3 休眠性の品種間差と ABA の関係

休眠性の異なる品種間の ABA 濃度および感受性の比較はワケギの休眠制御における ABA の役割の解明するための有効な手段と考えられる. そこで, V-3 では休眠性および非休眠性ワケギ品種の ABA 濃度および ABA 処理に対する反応性を調査した.

a 材料および方法

1) 葉鞘基部 ABA 濃度の季節変化 (試験 1)

1991 年 10 月 3 日に野菜・茶業試験場内の圃場にワケギ‘木原晩生 1 号’ (休眠性品種) および‘宜野座’ (非休眠性品種) のりん茎を条間 20cm, 株間 20cm の 2 条植えて植え付け, 栽培した. 基肥として N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ a 当たり 3cm 施用した. 両品種とも 1992 年 5 月 19 日に新たなりん茎を形成した株を掘り上げた. 雨よけハウスで約 2 週間乾燥させた後, 根および葉鞘上部を除去し, りん茎をプラスチック製の網袋に入れて, 直射日光の当たらない風通しの良好な場所で貯蔵した.

1992 年 2 月 1 日から 9 月 1 日まで約 15 日間隔で両品種の肥大指数, 萌芽日数および葉鞘基部の ABA 濃度を調査した. 肥大指数の調査は圃場栽培期間中のみ行った. りん茎収穫前の調査には, 各調査日に品種当たり 10 株を採取し, 採取した株から無作為に選んだ分げつを, また, りん茎収穫後の調査には, 貯蔵中のりん茎から無作為に選んだりん茎を供した. 肥大指数および萌芽日数の調査には各調査日にそれぞれ 10, 16 本の分げつを供した. ABA 分析の反復数は 3 とし, 分析方法は V-1-a に示した方法に準じた.

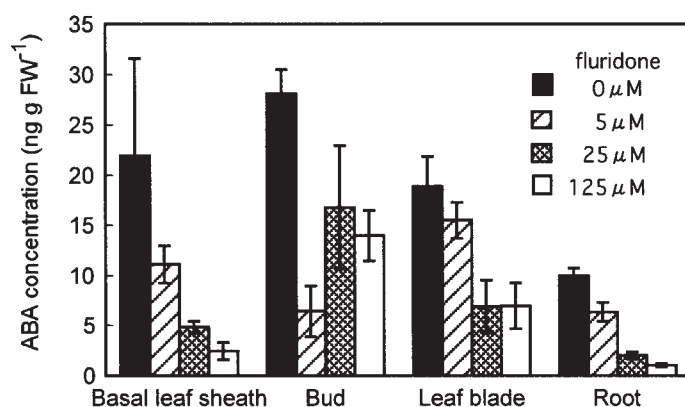


Fig. 5-14 ABA concentration in whole basal leaf sheaths, buds of the basal leaf sheaths, leaf blades and roots of *A. × wakegi* treated by fluridone one day before the beginning of long-day treatment. The plants were sampled on the 24th day of long-day treatment. Vertical bars represent SE (n=3).

2) りん茎植え付け後の ABA 濃度の変化 (試験 2)

1997 年 6 月 4 日に‘木原晩生 1 号’および‘宜野座’のりん茎各 16 球をガラス室内のパーミキュライトを詰めた育苗用バットに植え付け、萌芽日数を調査した、また、植え付け 0~9 日後の根の生体重、りん茎内部の芽の乾物率および ABA 濃度を調査した。根の生体重およびりん茎内部の芽の乾物率の調査には各品種それぞれ 5 および 8 個のりん茎を供した。芽の乾物重は 80℃で 3 日間乾燥させた後に測定した。ABA 分析の反復数は 3 とし、分析方法は V-1-b に示した方法に準じた。

3) ABA 処理が萌芽に及ぼす影響 (試験 3)

1995 年 5 月 31 日に‘木原晩生 1 号’および‘宜野座’のりん茎を最も外側のりん片 1 枚を除いた後、濃度 10, 100 および 1000 μM の ABA 水溶液に 24 時間浸漬した。処理後、りん茎を流水で軽く水洗し、パーミキュライトを入れた育苗バットに植え、萌芽日数を調査した。蒸留水に浸漬する区を対照区とし、処理区当たり各品種 28 個のりん茎を供した。本試験には天然型である (+)-ABA の純品 (協和発酵工業) を用い、これを少量のエタノールに溶解後、蒸留水で所定の濃度に希釈した。同様の試験を同年 7 月 21 日にも行った。

b 結 果

1) 葉鞘基部 ABA 濃度の季節変化 (試験 1)

肥大指数は‘木原晩生 1 号’では 4 月 1 日から、‘宜野座’では 3 月 15 日から、両品種とも 5 月 15 日まで増加した (図 5-15A)。「木原晩生 1 号」の萌芽日数は 4 月 1 日以降増加し、5 月 1 日に最も長くなり、その後漸減した (図 5-15B)。「宜野座」の萌芽日数は 3 月 15 日~4

月 15 日にやや長くなったが、それ以外の時期では 20 日以下であった。

‘木原晩生 1 号’および‘宜野座’の葉鞘基部中の ABA 濃度の変化を図 5-16 に示す。「木原晩生 1 号」の ABA 濃度、4 月 15 日から上昇し、収穫直後の 6 月 1 日に最高となり、その後、9 月 1 日まで低下した。りん茎貯蔵期における ABA 濃度は‘木原晩生 1 号’より‘宜野座’の方がやや高い傾向がみられたが、調査期間を通して‘宜野座’の ABA 濃度およびその変化の様相は‘木原晩生 1 号’と類似した。

2) りん茎植え付け後の ABA 濃度の変化 (試験 2)

‘木原晩生 1 号’の萌芽日数 (42 日) は‘宜野座’ (7 日) に比べて長く、‘木原晩生 1 号’のりん茎は休眠状態にあった。「宜野座」は‘木原晩生 1 号’に比べて植え付け後の発根が旺盛であり、植え付け 9 日後の根生体重は‘木原晩生 1 号’より約 4 倍重かった (図 5-17A)。りん茎内部の芽の乾物率は‘宜野座’では植え付け後に低下したが、‘木原晩生 1 号’では植え付け 9 日後までほとんど変化しなかった (図 5-17B)。両品種のりん茎内部の芽の ABA 濃度は、植え付け時にはほぼ等しかったが、‘宜野座’では植え付け 3 日後には急速に低下し、それ以後、低いレベルで推移した (図 5-18)。一方、‘木原晩生 1 号’の ABA 濃度は植え付け 9 日後までほとんど変化しなかった。

3) ABA 処理が萌芽に及ぼす影響 (試験 3)

‘木原晩生 1 号’の萌芽は 5 月 31 日の処理では 100 μM 以上の ABA 処理により遅延し、遅延の程度は処理濃度が高いほど高かった (図 5-19)。一方、7 月 21 日の処理では萌芽は 1000 μM の ABA 処理により遅延し

たが、それ以下の濃度では遅延しなかった。‘宜野座’の萌芽遅延には、いずれの処理時期においても $1000 \mu\text{M}$ の ABA 処理のみが有効であった (図 5-20)。

c 考 察

試験 1 において、‘木原晩生 1 号’の葉鞘基部の ABA 濃度はりん茎発達とほぼ並行して上昇し、収穫直後に最高となった後、りん茎貯蔵期に低下した。萌芽日数のピーク (5 月 1 日) と ABA 濃度のピーク (6 月 1 日) には 1 か月の時間差があったが、休眠状態と葉鞘基部の ABA 濃度には密接な関係があることが示された。これらの結果は V-1-a で得られた結果と一致したことから、再現性の高い現象であると考えられる。

‘宜野座’は‘木原晩生 1 号’と異なり一時的な浅い休眠しかもたなかったが、両品種の ABA 濃度の変化には大きな違いはみられなかった。‘宜野座’の葉鞘基部の ABA 濃度は、萌芽日数の比較的長い 3 月 15 日～4 月 15 日の期間に低く、萌芽日数の短かいりん茎貯蔵期に高かった (図 5-15, 図 5-16)。これらの結果から、‘宜野座’では葉鞘基部の ABA 濃度と休眠状態は関連した変化を示さないといえる。

コムギでは穎果発達期における胚の ABA 濃度に発芽特性の異なる品種間で大きな差はないが、難発芽性品種は易発芽性品種より低濃度の ABA 処理により胚の発芽が抑制されることが報告されている (WALKER-SIMMONS, 1987)。この結果は、種子発達過程における休眠の制御には内生 ABA の量的な変化だけでなく、ABA に対する感受性の変化が影響することを示唆している。ABA に対する感受性が品種間だけでなく、休眠状態により異なることは多くの植物で報告されている。オオムギ、ダイズ、ソルガム [*Sorghum bicolor* (L.) Moench.], エンバク (*Avena sativa* L.) の種子または胚の ABA に対する感受性は休眠が浅い場合に比べて深い場合に高く (ACKERSON, 1984; ARNOLD ら, 1991; CORBINEAU ら, 1991; WANG ら, 1995)、ニホンナシ (*Pyrus serotina* Rehd.) の萌芽は休眠期には ABA 処理により抑制されるが、低温遭遇によって休眠が打破された後には抑制されない (田村ら, 1993)。試験 3 において、‘木原晩生 1 号’の休眠期に相当する 5 月 31 日の ABA 処理では、‘木原晩生 1 号’の萌芽は $100 \mu\text{M}$ の処理濃度で遅延したが、‘休眠覚醒期に相当する 7 月 21 日の処理では、萌芽遅延には $1000 \mu\text{M}$ の濃度が必要であった (図 5-19)。また、‘宜野座’では処理時期にかかわらず萌芽遅延には $1000 \mu\text{M}$ の濃度が必要であった (図

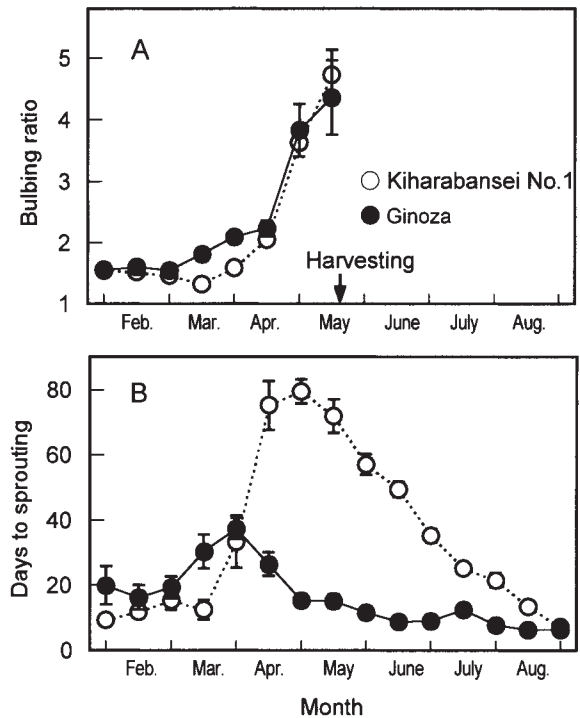


Fig. 5-15 Seasonal changes in bulbing ratio (A) and days to sprouting of basal leaf sheaths (B) of *A. × wakegi* cv. Kiharabansei No. 1 (dormant) and Ginoza (nondormant). The bulbs were harvested on May 19. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE ($n=10$ for bulbing ratio, $n=16$ for days to sprouting).

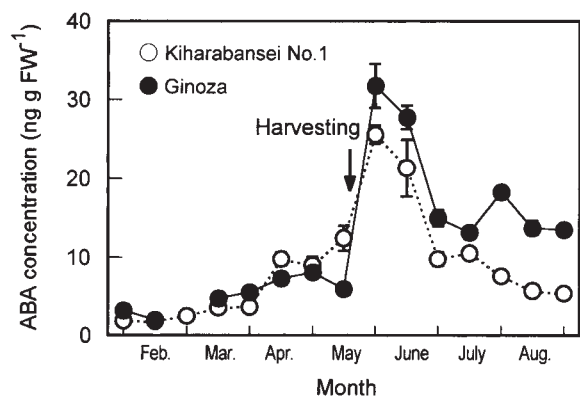


Fig. 5-16 Seasonal changes in ABA concentration in basal leaf sheaths of *A. × wakegi* cv. Kiharabansei No.1 and Ginoza. The bulbs were harvested on May 19. Vertical bars represent SE ($n=3$).

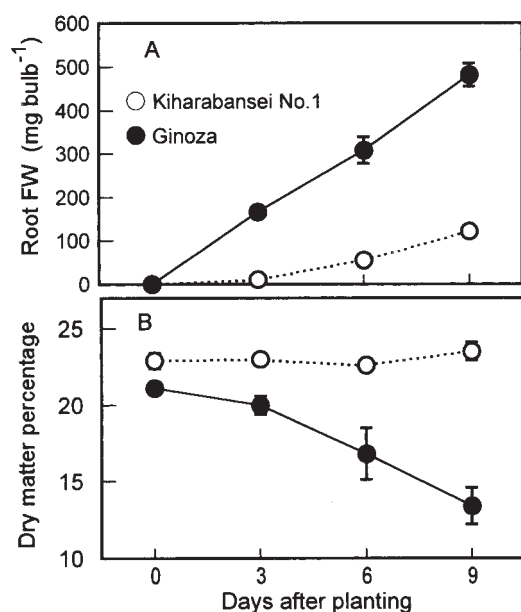


Fig. 5-17 Changes in root fresh weight (A) and dry matter percentage of buds (B) of *A. × wakegi* bulbs cv. Kiharabansei No.1 and Ginoza after bulb planting. Vertical bars represent SE (n=5 for root fresh weight, n=8 for dry matter percentage).

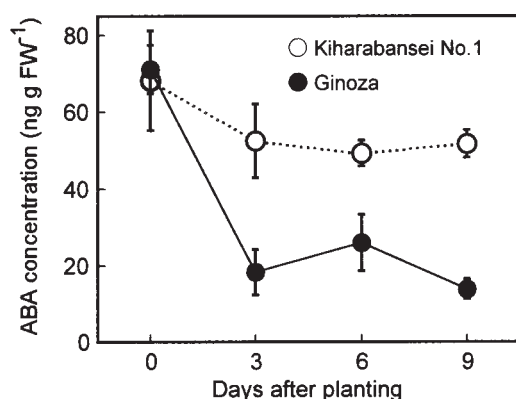


Fig. 5-18 Changes in ABA concentration in buds of *A. × wakegi* bulbs cv. Kiharabansei No.1 and Ginoza after bulb planting. Vertical bars represent SE (n=3).

5-20). したがって、りん茎の萌芽遅延に有効な ABA の処理濃度は、休眠の浅い‘宜野座’より深い‘木原晩生 1 号’で、また、休眠の浅い時期より深い時期で低いと考えられ、このことは ABA に対するワケギの感受性が品種や休眠状態によって変化することを示している。

りん茎植え付け後の ABA 濃度には品種による違いが認められた。試験 2 において、‘宜野座’のりん茎は植え付け後すぐに活発な吸水が起こり、ほぼ同時期にりん茎内部の芽の ABA 濃度が低下したが (図 5-17, 図 5-18), ‘木原晩生 1 号’のりん茎ではそのような現象は認

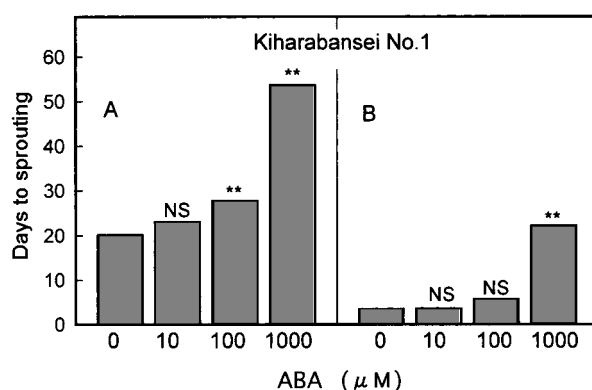


Fig. 5-19 Days to sprouting of *A. × wakegi* bulbs cv. Kiharabansei No.1. After removing the outermost scales, the bulbs were soaked in 0~1000 μM ABA solution for 24 h on May 31 (A) and July 21 (B). NS, ** represents nonsignificant or significant by Dunnett's test at $P=0.01$, respectively.

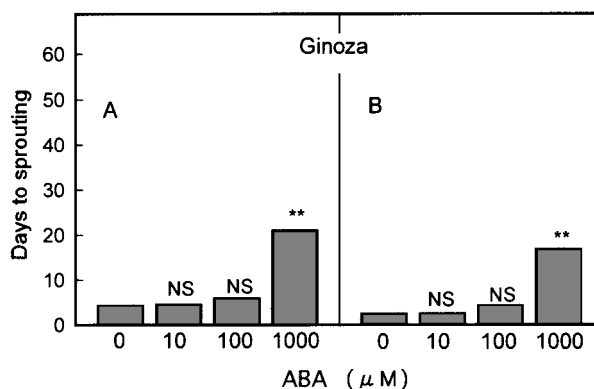


Fig. 5-20 Days to sprouting of *A. × wakegi* bulbs cv. Ginoza. After removing the outermost scales, the bulbs were soaked in 0~1000 μM ABA solution for 24 h on May 31 (A) and July 21 (B). NS, ** represents nonsignificant or significant by Dunnett's test at $P=0.01$, respectively.

められなかった。同試験の‘宜野座’および‘木原晩生 1 号’の萌芽日数はそれぞれ 7 日および 42 日であり、植え付け後の ABA 濃度の変化は両品種の萌芽の早晩に関連している可能性が考えられる。‘宜野座’のりん茎は、貯蔵中には比較的高濃度の ABA を含むが、適当な水分条件が与えられれば常に ABA 濃度を低下させることができると考えられ、これが‘宜野座’の萌芽の早さの原因のひとつと推定される。休眠状態にあるワケギりん茎に減圧下で強制的に吸水させると、りん茎中の ABA 濃度が低下し、萌芽が促進されることが報告されている

(KURAISHIら, 1989).

4 りん茎形成における ABA の役割

複数の植物において ABA が休眠器官の形成誘導に関与することが報告されている。ユリの組織培養において、培地へのフルリドンの添加は通常の葉の形成を、また、ABA の添加はりん葉の形成の促進する (KIMら, 1994)。ウキクサ (*Spirodela polyrhiza* L.) などの水草への ABA 処理は休眠性葉状体の形成を誘導する (STEWART, 1969; SMARTら, 1995)。V-1~V-3 では、ワケギのりん茎形成に付随して起こる休眠現象の制御には ABA が重要な役割を果たしていることが示されたが、りん茎形成の誘導に対する ABA の関与については明らかではない。そこで、V-4 でワケギのりん茎形成に対する ABA の役割を明らかにするため、りん茎形成の非誘導条件下 (短日) で生育させたワケギに ABA 処理を行い、葉鞘基部の肥大およびりん葉の形成に及ぼす影響を調査した。

a 材料および方法

1996 年 9 月 12 日にワケギ '木原晩生 1 号' のりん茎を園芸用培養土 (クレハ園芸培土, 呉羽化学) を詰めた育苗用バットに植え付け、最低気温 15°C 以上の自然日長のガラス室で育てた。10 月 24 日に園芸用培養土を詰めた直径 6cm のプラスチックポットに 1 分けつずつ株分けし、11 月 12 日以降、25/20°C (昼/夜)、11 時間日長 [PPFD 約 170 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, メタルハライドランプ (陽光ランプ D-400, 東芝ライテック)] の人工気象装置で生育させた。11 月 29 日から以下に示した ABA 処理を開始した。処理方法は切除した葉身への注入および土壌処理の 2 種類とした。葉身への注入処理では、分けつの最外葉から 2 枚目の葉身を基部から上約 1cm の部分で切除し、その後 3 日間毎日葉身の中空部分に濃度 0, 20 および 200 μM の ABA 水溶液を 20 μl 注入した。これらの操作を 9 日間隔で計 5 回繰り返した (ABA 処理回数は計 15 回)。土壌処理では、濃度 0 および 200 μM の ABA 水溶液 3ml を 4 日間隔で計 11 回ポットにかん注した。本試験には天然型である (+) -ABA の純品 (協和発酵工業) を用い、これを少量のエタノールで溶解後、蒸留水で所定の濃度に希釈した。

ABA 処理開始 27 日後に葉鞘基部全体および内部の芽の ABA 濃度を調査した。各処理区につき 3 試料について分析し、分析方法は V-1-b に示した方法に準じた。ABA 処理開始 21 および 42 日後に肥大指数、りん葉の形成状況および萌芽日数を調査した。萌芽日数の調

査には処理区当たり 24 本の分けつを、それ以外の調査には処理区当たり 10 本の分けつを供した。

b 結果および考察

処理開始 21 日後の調査では、すべての処理区で肥大指数は 2.0 以下、りん葉形成率は 0%, 萌芽日数は 10 日以下であり、これらの調査項目について処理区間に差はみられなかった (表 5-3)。処理開始 42 日後の調査でも同様の結果が得られた (データ略)。葉身への注入処理では、200 μM 区の ABA 濃度は 0 μM 区に比べて葉鞘基部全体では約 6 倍、内部の芽では約 21 倍高かった (表 5-4)。土壌処理では内部の芽の ABA 濃度には 0 μM 区と 200 μM 区で差はなかったが、葉鞘基部全体の濃度は 0 μM 区より 200 μM 区の方が高かった (表 5-4)。したがって、りん茎形成の非誘導条件下での ABA 処理により葉鞘基部の ABA 濃度は上昇したにもかかわらず、葉鞘基部の肥大やりん葉の形成は誘導されなかった。これらの結果から、ワケギのりん茎形成の誘導にお

Table 5-3. Bulb development and dormancy of *A. × wakegi* plants treated with ABA and grown under short days.

Method of treatment	ABA (μM)	Bulbing ratio ^a	% of tillers with bulb scales	Days to sprouting
Injection into a leaf blade	0	1.74	0	8.6
	20	1.79	0	6.2
	200	1.88	0	7.6
Soil application	0	1.75	0	8.5
	200	1.79	0	8.9

^a Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter.

Table 5-4. Concentration of ABA in the *A. × wakegi* plants treated with ABA. The plants were sampled 27 days after the beginning of ABA treatment.

Method of treatment	ABA Treatment (μM)	ABA (ng g FW ⁻¹) ^a	
		Whole basal leaf sheath	Bud of basal leaf sheath
Injection into a leaf blade	0	2.5±1.0	0.7±0.3
	20	— ^b	—
	200	14.8±4.6	14.7±7.7
Soil application	0	1.5±0.4	6.2±3.5
	200	10.5±4.2	5.6±0.5

^a Means±SE (n=3).

^b Not examined.

ける ABA の関与が小さいと考えられる。

5 休眠における ABA と GAs の拮抗作用

植物の休眠が ABA などの生長阻害物質と Gas やサイトカイニンなどの生長促進物質の拮抗作用によって制御されるという“ホルモンバランス説”は 1960 年代から提唱されてきた (WAREING・SAUNDERS, 1971)。すでに述べたように、ABA が休眠制御に重要な役割を果たしていることを支持する試験結果は、草本植物の種子休眠の分野を中心に多数報告されている。一方、休眠制御における GAs の役割については、賛否両論がある。ニンニクでは、貯蔵中りん茎の GA 活性は内部の芽の伸長開始の直前に上昇し (ARGUELLOら, 1983)、圃場栽培期間中、葉鞘基部の GA 活性はりん茎が形成される頃に低下する (ARGUELLOら, 1986) ことが報告され、GA 活性がりん茎の休眠状態に関連することが示されている。GRAPPINら (2000) は、*Nicotiana plumbaginifolia* Viv. の休眠種子に対する催芽時の GA 処理が内生 ABA 濃度を低下させるとともに、発芽を早めることを明らかにし、同植物の種子休眠に対して ABA と GAs が拮抗的に作用する可能性を示唆している。しかし、休眠制御における GAs の関与を否定する結果も複数報告されており、休眠覚醒に湿潤条件での低温処理が必要な数種の樹木の種子では、GA 含量あるいは濃度と休眠状態との相関関係はみられない (ROSS, 1984)。シロイヌナズナの ABA あるいは GA 欠損変異体を用いた試験では、GAs は休眠の誘導および覚醒のいずれにも関与していないことが示されている (KARSSSEN・LACKA, 1986)。

V-5 では、ワケギの休眠制御における GAs の役割を明らかにするため、葉鞘基部に含まれる内生 GAs を同定し、休眠状態の変化に伴う GAs 濃度の変化を調査した。また、GAs 濃度と同時に ABA 濃度の変化についても調査した。

a 材料および方法

1) 葉鞘基部の ABA および GAs 濃度の季節変化

1991 年 10 月 3 日に野菜・茶業試験場内の圃場にワケギ‘木原早生’のりん茎を条間 20cm、株間 20cm の 2 条植えて植え付け、栽培した。基肥として N、P₂O₅、K₂O をそれぞれ a 当たり 3kg 施用した。1992 年 5 月 19 日に新たなりん茎を形成した株を掘り上げ、雨よけハウスで約 2 週間乾燥させた後、根および葉鞘上部を除去し、りん茎をプラスチック製の網袋に入れて、直射日光の当たらない風通しの良好な場所で貯蔵した。9 月 7 日にガ

ラス室内のパーミキュライトを詰めた育苗用バットにりん茎を植え付けた。

1992 年 2 月 1 日から 9 月 17 日まで経時的に肥大指数、萌芽日数、葉鞘基部の ABA および GAs 濃度を調査した。肥大指数は圃場栽培期間中のみ調査した。りん茎収穫前の調査には、各調査日に 10 株を採取し、採取した株から無作為に選んだ分けつを、また、りん茎収穫後の調査には、貯蔵中のりん茎から無作為に選んだりん茎を供した。肥大指数および萌芽日数の調査には各調査日にそれぞれ 10 本および 16 本の分けつを供した。葉鞘基部全体の ABA および GAs 濃度を分析し、各調査日にそれぞれ 3 および 2 試料について分析した。

2) GAs の同定

1996 年 9 月 12 日に‘木原早生’のりん茎を上記と同様の方法で野菜・茶業試験場内の圃場に植え付け、栽培した。1997 年 3 月 27 日に数株を採取し、複数の葉鞘基部を合わせて生体重約 300g の試料を調製し、直ちに液体窒素で凍らせ、分析開始まで -35℃ で保存した。凍結試料に約 5 倍量のメタノールを加えて破碎し、4℃、暗黒条件で一晩静置した後、減圧ろ過し、ろ液を減圧濃縮した。濃縮液をヘキサンの水層を回収した。溶媒分配による精製操作はすべて繰り返し 3 回を基本とした。水層の pH を 2.8 に調整した後、酢酸エチルで分配し、酢酸エチル層を回収した。次に、酢酸エチル層を 0.5M のリン酸緩衝液 (pH8.5) で分配し、水層を回収した。水層にポリビニルポリピロリドンを加えて混和し、減圧ろ過した。ろ液の pH を 2.8 に調整した後、酢酸エチルで分配し、酢酸エチル層を回収した。減圧乾固した酢酸エチル層を 80% メタノール溶液で溶解し、Sep-Pak C₁₈ カートリッジカラム (ウオーターズ) に通して GAs を吸着させた後、80% メタノール溶液で GAs を溶出させた。減圧乾固した溶出液をメタノールで溶かし、Bondesil DEA カラム (バリアン) に通した。カラムをメタノールで洗浄した後、GAs を 0.75% の酢酸を含むメタノールで溶出させ、これを減圧乾固した。

粗精製した試料をさらに HPLC によって精製した。カラムは Develosil ODS-5 (内径 10mm、長さ 15cm、野村化学)、カラム温度は 35℃ とした。移動相は 0.1% の酢酸を含む 45~100% メタノール溶液、流速は 2ml・min⁻¹ とし、KOSHIOKAら (1996) の溶出プログラムを用いて GAs を溶出させた。注入の 4 分後から 2 分毎に 1 画分を、計 32 画分集め、各画分の GA 様活性を矮性イネ‘短銀坊主’を用いた修正イネ点滴法 (NISHIJIMA, 1989) によって検定した。活性の認められた画分を減圧

乾固後、少量のメタノールで溶かし、ジアゾメタンエーテル溶液を加えてメチル化を行った。メチル化した試料を減圧乾固し、これに*N*-メチル-*N*-トリメチルシリルトリフルオロアセトアミドを加えて、80℃で20分間トリメチルシリル化（TMS化）を行った。誘導体化した試料をガスクロマトグラフ質量分析計（GC-MS）にて分析した。カラムにはリテンションギャップカラム（内径0.25mm、長さ5m、ヒューレトパックカード）にDB-1キャピラリーカラム（内径0.25mm、長さ30m、膜厚0.25μm、J & W Scientific）を連結させたものを、キャリアガスには流速1 ml・min⁻¹の高純度ヘリウムガスを用いた。カラム温度の制御には以下の昇温プログラムを用いた。注入後の2分間は60℃に保ち、その後、30℃・min⁻¹で210℃まで、続いて2℃・min⁻¹で280℃まで昇温させ、最後に280℃に5分間保った。注入部、インターフェイス部、イオン源および検出部の温度はそれぞれ180、280、250および100℃とした。標品GAsの保持時間（Kovats retention indexes）およびマススペクトルとの比較により内生GAsを同定した。

3) ABA および GAs の定量

ABAの定量はV-1-aに示した方法に準じて行った。

GAsは以下に示した方法で定量した。生体重約30gの試料を調製後、直ちに液体窒素で凍らせ、分析開始まで-35℃で保存した。試料中のGAsを約5倍量の80%メタノール溶液で抽出し、GAsの同定と同じ方法で精製した。ただし、Sep-Pak C₁₈カートリッジカラムによる精製は省略した。HPLCで35に分画後、各画分における生体重0.5g相当のGA様活性を修正イネ点滴法によって検定した。GA₁、GA₃、GA₄、GA₁₂、GA₁₅、GA₁₉およびGA₂₀の溶出画分のGA様活性からそれぞれのGAs濃度を求めた。GA₁およびGA₃は同一画分に溶出されたので、これらは複合量として、また、GA₁₅については標品が入手できなかったため、GA₃相当量として定量した。

b 結 果

肥大指数は4月15日から5月15日まで増加し（図5-21A）、ほとんどの分けつは収穫日の5月19日までに倒伏した。萌芽日数は3月15日から増加し、5月1日に最も長くなり、その後、漸減した（図5-21B）。

矮性イネ‘短銀坊主’を用いた生物検定の結果、ワケギの葉鞘基部にはGA様活性を示す複数の成分が含まれていた（図5-22）。標品GAsとのKRIおよびマススペクトルの比較により、HPLC画分の6か所からG

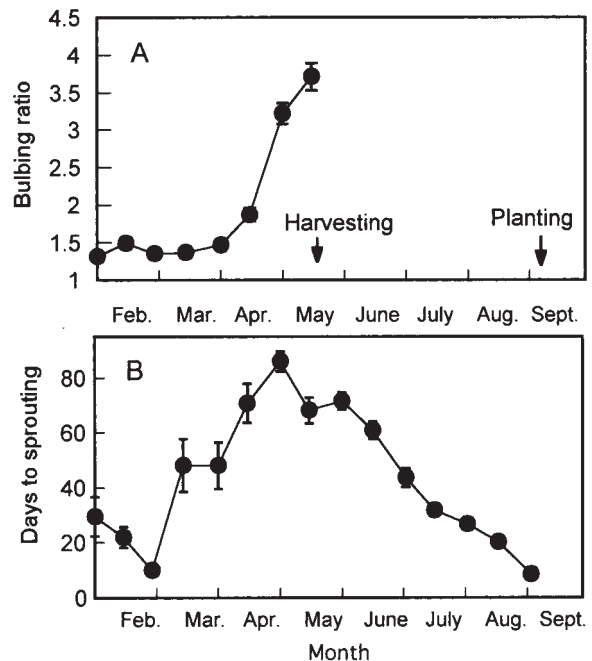


Fig. 5-21 Seasonal changes in bulbing ratio (A) and days to sprouting of basal leaf sheaths (B) of *A. x wakegi*. The bulbs were harvested on May 19, stored during summer, and planted on Sept. 7. Bulbing ratio represents the ratio of the maximum diameter of the basal leaf sheath to the minimum neck diameter. Vertical bars represent SE (n=10 for bulbing ratio, n=16 for days to sprouting).

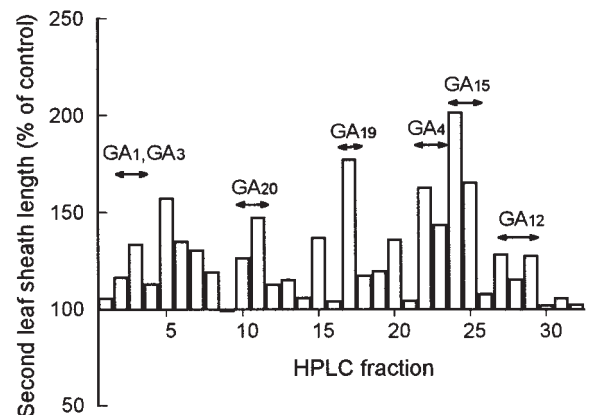


Fig. 5-22 Distribution of GA-like activity in an extract from the basal leaf sheaths of *A. x wakegi* which was fractionated by reversed phase HPLC. Each fraction was assayed for GA-like activity by the dwarf rice micro-drop assay. Response of a dwarf rice cv. Tan-ginbozu to GA₃; 34.6 pg plant⁻¹=176% of control; 346 pg plant⁻¹=309% of control.

GA₁, GA₃, GA₄, GA₁₂, GA₁₅, GA₁₉およびGA₂₀が同定された(表5-5). 第5~7画分にもGA様活性が認められたが, この画分からGAsを同定することはできなかった.

葉鞘基部におけるGAs濃度の季節変化を図5-23に示す. いずれのGAs濃度も葉鞘基部肥大前の4月1日に最高となり, その後, 急速に低下し, りん茎貯蔵期には低いレベルで推移した. GA₁₊₃およびGA₁₅濃度は, 同定された他のGAs濃度に比べて低かった. 9月17日にはGA₁₊₃, GA₄, GA₁₅およびGA₂₀濃度の上昇が認められた. 9月7日に植え付けた葉鞘基部は9月17日までに16球中15球が萌芽し, 平均萌芽日数は6.6日であった.

葉鞘基部におけるABA濃度の季節変化を図5-24に示す. 葉鞘基部のABA濃度は3月1日から上昇し, 収穫直後の6月1日に最高となり, その後, 低下した.

c 考察

萌芽日数および肥大指数の変化から, ‘木原早生’はりん茎の形成にやや先行して3月中旬に休眠状態に入り, 葉鞘基部の肥大が進行中の5月上旬に最も深い休眠状態となった後, 徐々に休眠から覚醒すると考えられる. ‘木原早生’の萌芽日数のピーク(5月1日)と葉鞘基部のABA濃度のピーク(6月1日)には1か月の時間差があるが, ABA濃度は萌芽日数と関連した変化を示すことから, ‘木原早生’の休眠制御にも‘木原晩生1号’と同様にABAが重要な役割を果たしていると推定される.

ワケギの葉鞘基部において, 13位が水酸化されたGAs(GA₁, GA₃, GA₁₉, GA₂₀)および水酸化されていないGAs(GA₄, GA₁₂, GA₁₅)が同定された. このことから, ワケギにはいわゆる「早期13位水酸化経路」および「早期非水酸化経路」のふたつのGA生合成経路(神谷, 1994)が存在するが, 活性型と推定される3位水酸化GAs(GA₁, GA₃, GA₄)について, 葉鞘基部の肥大前のGA₄濃度はGA₁₊₃濃度に比べて高いことから, 早期非水酸化経路がワケギの主要なGA合成経路ではないかと推定される. いずれのGAsについても調査期間を通して類似の濃度変化を示したことから, 生育に伴うGAs濃度の変化は主としてGA₁₂よりも上流のGAs生合成過程において制御されていると考えられる.

いずれのGAsについても葉鞘基部中の濃度は, ‘木原早生’がすでに休眠状態に入った4月1日にピークに達した. また, りん茎貯蔵期に‘木原早生’は休眠から徐々に覚醒したが, この時期の葉鞘基部のGAs濃度は低く, ほとんど変化しなかった. したがって, 休眠の誘導期お

よび覚醒期のいずれにおいても葉鞘基部のGAs濃度と休眠状態との関連は低く, ワケギの休眠制御にGAsの量的な変化が関与している可能性は低いと考えられる. ワケギのりん茎構造や休眠の様相はタマネギに類似し, これらの植物の休眠における植物ホルモンの働きには共通する部分が多いと予想されるが, タマネギではりん茎やりん茎内部の芽へのGAs処理は萌芽を促進しないことが報告されている(加藤, 1966; THOMAS, 1969; MAHOTIEREら, 1976). これらの結果は, ワケギの休眠制御へのGAsの関与は小さいとする上記の推定を支持するものである.

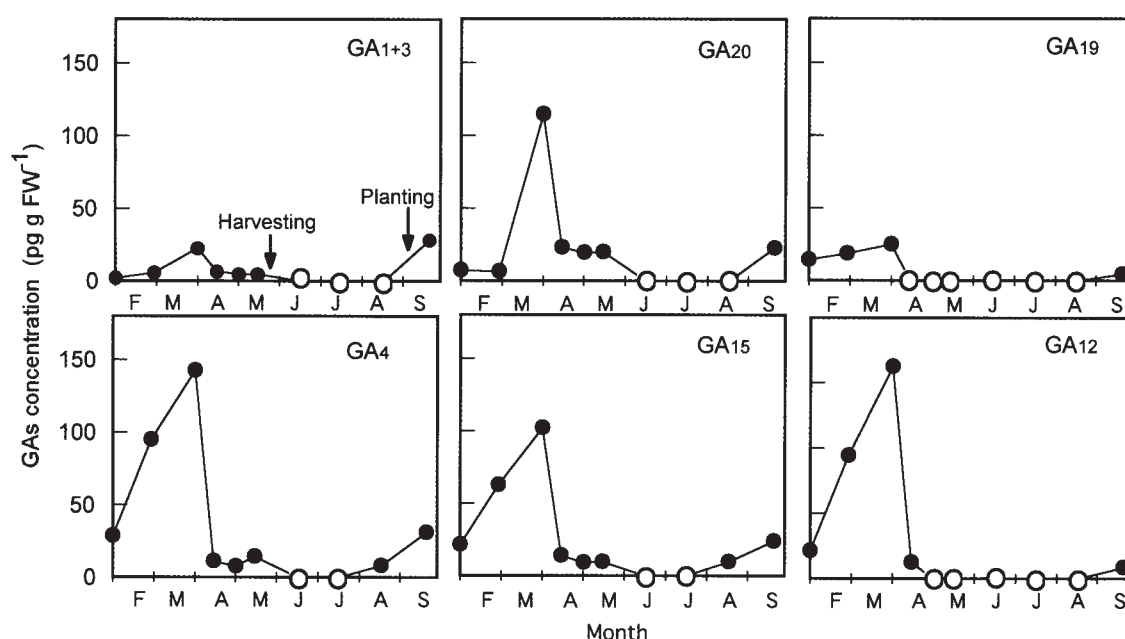
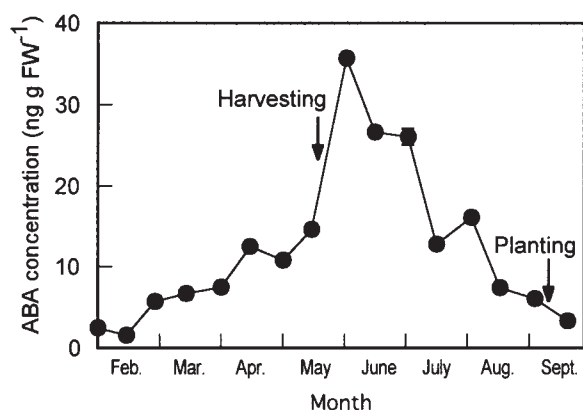
9月7日にバーミキュライトに植え付けた葉鞘基部のほとんどは10日以内に萌芽し, 植え付け10日後の葉鞘基部には植え付け前に比べて高濃度のGA₁₊₃, GA₄, GA₁₅およびGA₂₀が含まれた(図5-23). この結果から, GAsは休眠よりも萌芽時の伸長生長に深く関係していると考えられる. これと類似の現象はタマネギのりん茎やセイヨウハシバミ(*Corylus avellana* L.)の種子でも報告されている. タマネギではりん茎のGA活性は萌芽後に上昇し(THOMAS, 1969), 層積法によって休眠打破されたセイヨウハシバミの種子では, GA活性は層積処理中には低く, 発芽に好適な温度条件に移された後に上昇している(ROSS・BRADBEER, 1971). シロイヌナズナのGA欠損変異体を用いた研究においても, GAsは休眠には関係せず, 発芽に関係するという結論が得られている(KARSSSEN・LACKA, 1986).

6 総合考察

Vでは, 休眠状態と内生ABA濃度の関係, ABA処理が休眠に及ぼす影響および内生ABA濃度の人為的な低下が休眠に及ぼす影響の3点から, ワケギの休眠制御におけるABAの関与について検討した. 圃場栽培条件下でりん茎を形成したワケギでは, 葉鞘基部のABA濃度は調査年次や品種にかかわらず, りん茎発達期に上昇し, 収穫直後に最も高くなり, その後, 低下するという共通の変化を示した(図5-3, 図5-16, 図5-24). そして, ‘木原晩生1号’および‘木原早生’では, 萌芽日数のピークはABA濃度のピークより1か月先行したが, ABA濃度の上昇期および低下期の大部分は, それぞれ萌芽日数の増加期および減少期と一致した. 日長処理によってりん茎形成を人為的に制御した試験では, 葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度のピークは休眠の最も深い時期とほぼ一致した(図5-7, 図5-8). 以上の結果が示すように, 複数回行ったいずれの試験でも

Table 5-5 GC-MS identification of GAs in an extract from basal leaf sheaths of *A. × wakegi*.

GAs	HPLC fraction	KRI	Characteristic ions and abundance (% of base peak)
GA ₁	2, 3	2673	506 (M ⁺ , 100), 491 (10), 448 (20), 376 (21)
GA ₃	2, 3	2695	504 (M ⁺ , 100), 370 (14), 238 (17), 208 (34)
GA ₂₀	10, 11	2497	418 (M ⁺ , 100), 403 (16), 375 (68), 359 (18)
GA ₁₉	17	2605	462 (M ⁺ , 10), 434 (84), 402 (53), 374 (100)
GA ₄	22, 23	2518	418 (M ⁺ , 9), 386 (14), 328 (20), 284 (100)
GA ₁₅	24, 25	2626	344 (M ⁺ , 13), 312 (16), 284 (45), 239 (100)
GA ₁₂	27, 28, 29	2359	360 (M ⁺ , 2), 328 (20), 300 (100), 285 (19)

Fig. 5-23 Seasonal changes in GAs concentration in basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. The bulbs were harvested on May 19, stored during summer, and planted on Sept. 7. Open symbols indicate that GAs activity was trace. Data are means of 2 determinations.Fig. 5-24 Seasonal changes in ABA concentration in basal leaf sheaths of *A. × wakegi*. The bulbs were harvested on May 19, stored during summer, and planted on Sept. 7. Vertical bars represent SE (n=3).

ABA 濃度と休眠状態には密接な関係があることが示された。りん茎への ABA 処理には萌芽を遅延させる作用があり (図 5-9, 図 5-19, 図 5-20), ABA 生合成阻害剤の処理により内生 ABA 濃度が低下したワケギでは, 休眠の獲得が阻害された (図 5-13)。以上の結果を総合すると, ワケギの休眠制御において ABA は重要な役割を果たしていると考えられる。また, V-3 では, ABA に対するワケギの感受性は品種や休眠状態により変化する結果が得られ, ワケギの休眠制御には ABA の量的な変化に加えて, ABA に対する感受性の変化が関係している可能性が考えられる。

ジャガイモでは塊茎形成の誘導物質として, ジャスモン酸と類似した構造をもつツベロン酸が同定されている (吉原・幸田, 1989)。タマネギにも実体は不明であるがりん茎形成を誘導する物質 “bulbing hormone” および/また

は抑制する物質“anti-bulbing hormone”が存在し、これらがりん茎形成を制御するという仮説が示されている(HEATH・HOLDSWORTH, 1948; MITA・SHIBAOKA, 1984b)。ワケギのりん茎形成とABAの関係については、フルリドン処理により内生ABA濃度が低下した場合、休眠の獲得は阻害されるが、りん茎の形成は阻害されないこと(表5-2)、また、りん茎形成の非誘導条件下におけるABA処理に葉鞘基部の肥大やりん葉の形成を誘導する効果はないこと(表5-3)から、ABAはりん茎の休眠現象には関与するが、りん茎形成の誘導に関与している可能性は低く、ABAはワケギのbulbing hormoneではないと考えられる。タマネギでは、ABA、インドール酢酸、エチレン、ジャスモン酸などの物質についてbulbing hormoneの可能性が検討されてきたが、いずれの物質についてもその可能性は否定されている(加藤, 1965; 寺分, 1967; LEVY・KEDAR, 1970; LERCARI, 1983b; MATSUBARA・KIMURA, 1991; NOJIRIら, 1992)。ワケギやタマネギのbulbing hormoneが存在するとすれば、その物質は既存の植物ホルモンではなく、未知の物質である可能性が高いと考えられる。一方、MITA・SHIBAOKA(1984b)は、GA生合成阻害剤であるユニコナゾールが長日条件下で育てたタマネギ幼植物の葉鞘基部の肥大を促進することおよびGA₃処理にはユニコナゾール処理の効果を打ち消す作用があることを明らかにし、GAsがタマネギのanti-bulbing hormoneである可能性を指摘している。異なる日長条件下で育てたタマネギ幼植物のGAsを調査した試験では、この仮説を支持する結果は得られていないが(NOJIRIら, 1993)、ワケギ葉鞘基部のGAs濃度がりん茎の発達期に急速に低下するという本試験の結果(図5-23)は、GAsがanti-bulbing hormoneであるという仮説を支持するものと考えらる。

7 摘 要

ワケギの休眠およびりん茎形成におけるアブシジン酸(ABA)およびジベレリン(GAs)の役割について検討した。

一般的なワケギの生活周期において、葉鞘基部のABA濃度および水分状態の周年変化を調査した。葉鞘基部のABA濃度はりん茎発達期に上昇し、りん茎の収穫直後に最も高くなり、りん茎貯蔵期に低下した。葉鞘基部の水ポテンシャル、浸透ポテンシャルおよび圧ポテンシャルはりん茎発達期に低下した。りん茎発達期のABA濃度は水分状態と関連した変化を示したが、りん

茎貯蔵期のABA濃度には水分状態との関連は認められなかった。ABA濃度の上昇期および低下期の大部分は、それぞれ萌芽日数の増加期および減少期と一致した。

りん茎形成誘導条件(長日条件)で生育させたワケギ苗の葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度は、休眠が深くなる時期に上昇し、休眠の最も深い時期に最高となり、休眠覚醒期に低下した。一方、短日条件下で生育させた場合には、葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度に大きな変化はなく、その濃度は長日区に比べて低かった。

長日条件下に0~120日間遭遇させたワケギ苗の葉鞘基部に対してABA水溶液への24時間の浸漬処理を行った。処理の時期にかかわらず、500 μ MのABA処理により萌芽は遅延した。50 μ Mの処理では長日60日および120日の葉鞘基部に遅延効果がみられた。

ABA生合成阻害剤であるフルリドン水溶液をワケギ苗に土壌処理し、その後、長日条件下で生育させた。25および125 μ Mのフルリドン処理は内生ABA濃度を低下させ、形成されたりん茎の休眠の獲得を阻害した。また、これらの処理は新葉の白化を誘導し、葉鞘基部の生体重を減少させたが、りん葉の分化には影響しなかった。

休眠性の異なる2品種について葉鞘基部のABA濃度を比較した。りん茎発達期およびりん茎貯蔵期において‘木原晩生1号’(休眠性)と‘宜野座’(非休眠性)のABA濃度に大きな違いはみられなかった。‘木原晩生1号’の休眠期に相当する6月4日に両品種のりん茎をパーミキュライトに植えたところ、萌芽までに42日を要した‘木原晩生1号’では、りん茎内部の芽のABA濃度は植え付け後ほとんど変化しなかったが、植え付け後7日で萌芽した‘宜野座’では、ABA濃度は植え付け3日後には低下し、その後、低いレベルで推移した。

休眠性の異なる2品種についてABA処理に対する反応性を比較した。ABA水溶液へのりん茎の浸漬処理は‘木原晩生1号’および‘宜野座’の萌芽を遅延させたが、‘宜野座’の萌芽遅延には‘木原晩生1号’より高濃度のABA処理が必要であった。また、‘木原晩生1号’では萌芽遅延に有効なABA濃度は休眠の浅い時期に比べて深い時期の方が低く、ABAに対する感受性は品種や休眠状態により変化すると考えられた。

りん茎形成の非誘導条件下で生育させたワケギ苗に対するABA処理にはりん茎形成を誘導する作用はみられなかった。

ワケギの葉鞘基部の内生GAsとして、GA₁、GA₃、GA₄、GA₁₂、GA₁₅、GA₁₉およびGA₂₀を同定した。いずれのGAsについても葉鞘基部中の濃度はワケギがすで

に休眠に入った4月1日に最高となり、その後、りん茎発達に伴って急速に低下し、休眠覚醒期に相当するりん茎貯蔵期には低いレベルで推移した。休眠から覚醒したりん茎をパーミキュライトに植えたところ、萌芽時には GA_{1+3} 、 GA_4 、 GA_{15} および GA_{20} 濃度の上昇がみられた。

以上の結果を総合すると、休眠状態と内生ABA濃度の関係、ABA処理が休眠に及ぼす影響および内生ABA濃度の人為的な低下が休眠に及ぼす影響の結果から、ABAはワケギのりん茎の休眠制御において重要な役割を果たしていると考えられた。一方、フルリドン処理による内生ABA濃度の低下はりん葉の分化には影響しなかったことおよびりん茎形成の非誘導条件下ではABA処理によりりん茎形成を誘導できなかったことから、りん茎形成の誘導におけるABAの関与は小さいと考えられた。内生GAs濃度の変化から、休眠制御におけるGAsの関与は小さく、GAsは萌芽時の伸長生長に関係していると考えられた。また、りん茎発達期の濃度変化から、GAsはanti-bulbing hormoneとして葉鞘基部の肥大抑制に働いている可能性が示された。

総 括

日本において古くから栽培されてきた野菜であるワケギは不稔であり、りん茎によって繁殖する。りん茎形成は葉菜として利用されるワケギにとって商品価値を低下させる現象であり、りん茎形成とそれに付随しておこる休眠はワケギの周年生産を妨げる要因となってきた。このうち、休眠の問題については、いくつかの休眠打破技術が開発されているが、りん茎形成の問題については、これを根本的に解決する技術は確立されていない。また、りん茎形成・休眠の生理機構に関する知見はほとんど得られていない。著者はワケギのりん茎形成の制御技術の開発およびりん茎形成・休眠の生理機構の解明を目的として本研究を行い、以下に要約する結果を得た。

まず、Iではりん茎形成および休眠の程度を評価する指標を決定し、IIにおいて、日長、前歴の遭遇温度および光質の3つの環境条件がりん茎形成に及ぼす影響を明らかにした。低温遭遇の有無に関係なく、ワケギは長日条件でりん茎を形成し、低温遭遇単独ではりん茎形成は誘導されなかった。しかし、低温遭遇によりりん茎形成の誘導に必要な日長は短縮された。したがって、低温は日長に対するワケギの感受性を高め、長日条件におけるりん茎形成を促進する効果をもつと考えられた。りん茎形成の促進には15℃以下の温度への遭遇が有効であり、

促進効果は15℃より10℃以下の温度で高く、1℃～10℃の範囲では同程度であった。低温によるりん茎形成の促進効果は、その後の25～35℃の高温により打ち消された。りん茎形成に対する低温および高温の効果はともにそれぞれの温度への遭遇期間が長いほど高い傾向がみられた。

日本における一般的なワケギの生活周期では、越冬後の春にりん茎を形成することから、冬期の低温がりん茎形成に及ぼす影響を検討した。冬期の低温に遭遇しなかったワケギでは、5月上旬の日長でりん茎形成が誘導され、誘導と並行してりん茎が形成された。一方、冬期に低温に遭遇したワケギでは、2月下旬の日長でりん茎形成が誘導され、その後、りん茎形成の進行に必要な温度条件が満たされる4月中旬に急速にりん茎が形成された。したがって、冬期の低温はりん茎形成の誘導時期を2か月以上早め、春期における急速なりん茎発達を促進する効果もつと考えられた。

R/FR（赤色光／遠赤色光）比の異なる長日条件の人工気象装置でワケギを栽培した結果、りん茎形成は高R/FR比条件において抑制され、FRはりん茎形成に促進的に働くことが示された。

IIIでは、FRの透過を選択的に抑制する資材を利用して圃場における光質条件を調節し、りん茎形成に対するワケギの光質反応を生産場面に応用することを試みた。初夏どりおよび夏どり栽培において、FR透過抑制資材の被覆はりん茎形成を遅延、または完全に抑制した。同処理による葉の伸長抑制作用および地上部生体重の減少作用はほとんどなく、葉色を濃くする作用が認められた。したがって、FR透過抑制資材の被覆は、初夏どりおよび夏どり栽培におけるりん茎形成の抑制に有効であると考えられた。一方、春どり栽培におけるFR透過抑制によるりん茎形成の抑制効果は夏どり栽培に比べて低く、光質処理による春どり栽培での収穫期の延長は困難であった。春どり栽培における効果の低さは、冬期の低温遭遇により日長に対するワケギの感受性が高まり、りん茎形成に対する光質の影響が低下することが原因と考えられた。今後、春どり栽培でのりん茎形成の制御を可能にするためには、光質だけでなく温度条件の制御も含めて検討する必要があると考えられた。

IVでは、ワケギの主要な体内成分である非構造化炭水化物（炭水化物と略す）のりん茎形成・休眠における役割について検討した。ワケギの葉には炭水化物成分としてフルクトース、グルコース、スクロースおよび重合度3～8程度のフルクタンが存在した。りん茎の発達時に

は葉鞘基部の単糖濃度は低下し、フルクタン濃度およびフルクタンの重合度は増加した。その結果、発達したりん茎では全炭水化物の90% (w/w) 以上がフルクタンとして存在した。りん茎発達に伴うスクロース濃度の変化は少なかった。葉身部および葉鞘上部のフルクタン濃度は低く、多量のフルクタンの蓄積はりん茎発達時の葉鞘基部に特異的に認められた。萌芽後にはりん茎の単糖濃度の上昇およびフルクタン濃度の低下というりん茎発達時とは逆の変化がみられた。

りん茎発達時に蓄積されるフルクタンと同時期に誘導される休眠現象との関係を明らかにするため、休眠性の異なる2品種について、葉鞘基部の炭水化物の動態を調査した。りん茎発達期およびりん茎貯蔵期における炭水化物濃度には‘木原晩生1号’（休眠性）と‘宜野座’（非休眠性）の間に大きな差はみられなかった。また、‘木原晩生1号’の休眠覚醒期に相当するりん茎貯蔵期にフルクタン濃度は休眠状態と関連した変化を示さなかった。これらの結果から、フルクタンの蓄積が休眠に関与している可能性は低いと考えられた。りん茎の主要な貯蔵物質であるフルクタンは、萌芽後の生長に利用される以外に、スクロース濃度の調節によりりん茎発達時の葉鞘基部のシンク活性を維持する働きや炭水化物の蓄積に伴う葉鞘基部の浸透ポテンシャルの低下を緩和する働きをもつと推定された。

Vでは、ワケギの休眠およびりん茎形成におけるアブシジン酸 (ABA) およびジベレリン (GAs) の役割について検討した。まず、休眠制御におけるABAの関与を、休眠状態と内生ABA濃度の関係、ABA処理が休眠に及ぼす影響および内生ABA濃度の人為的な低下が休眠に及ぼす影響の3点から検討した。一般的な生活周期における葉鞘基部のABA濃度は、りん茎発達期に上昇し、りん茎の収穫直後に最高となり、その後、りん茎貯蔵期に低下した。この場合、休眠の最も深い時期はABA濃度のピークより1か月先行したが、ABA濃度の上昇期および低下期の大部分は、それぞれ休眠の獲得期および覚醒期と一致した。日長処理によってりん茎形成を人為的に制御したワケギでは、葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度のピークは休眠の最も深い時期とほぼ一致した。以上のように、複数回行ったいずれの試験でも休眠状態とABA濃度には密接な関係が認められた。また、りん茎へのABA処理は萌芽を遅延させ、ABA生合成阻害剤であるフルリドンの処理により内生ABA濃度が低下したワケギでは、休眠の獲得が阻害された。以上の結果を総合すると、ワケギの休眠制御にお

いてABAは重要な役割を果たしていると考えられた。

休眠性の異なる品種間の比較により、ABAと休眠の関係を検討することを試みた。りん茎発達期およびりん茎貯蔵期における葉鞘基部のABA濃度には‘木原晩生1号’（休眠性）と‘宜野座’（非休眠性）に大きな差はみられなかった。しかし、りん茎植え付け後のABA濃度には品種間差がみられ、植え付け後7日で萌芽した‘宜野座’ではりん茎内部の芽のABA濃度は植え付け3日後には低下したが、萌芽に42日を要した‘木原晩生1号’ではABA濃度はほとんど変化しなかった。したがって、萌芽に適切な水分条件が満たされた場合におけるABAの動態の違いが両品種の萌芽の早晚に関連している可能性が考えられた。また、りん茎の萌芽遅延に有効なABAの処理濃度は品種や休眠状態によって異なり、ワケギの休眠制御にはABAの量的な変化に加えて、ABAに対する感受性の変化も関係している可能性が考えられた。りん茎形成の非誘導条件下におけるABA処理にりん茎形成を誘導する作用はなく、りん茎形成の誘導におけるABAの関与は小さいと考えられた。

葉鞘基部の内生GAsとして、GA₁、GA₃、GA₄、GA₁₂、GA₁₅、GA₁₉およびGA₂₀が同定された。休眠制御におけるGAsのABAに対する拮抗作用を明らかにするため、休眠状態の変化に伴うGAs濃度を調査した。いずれのGAsについても、葉鞘基部中の濃度はワケギがすでに休眠に入った4月1日に最高となり、その後、りん茎発達に伴って急速に低下し、休眠覚醒期にあたるりん茎貯蔵期には低いレベルで推移した。したがって、内生GAs濃度は休眠状態と関連した変化を示さず、休眠制御におけるGAsの関与は小さいと考えられた。休眠から覚醒したりん茎をバーミキュライトに植えると、萌芽時にはGA₁₊₃、GA₄、GA₁₅およびGA₂₀濃度の上昇がみられ、GAsは休眠ではなく萌芽時の伸長生長に関与することが示唆された。りん茎発達時の急速なGAs濃度の低下は、GAsがanti-bulbing hormoneである可能性を支持する結果と考えられた。

引用文献

- 1) ABDEL-RAHMAN, M. & F. M. R. ISENBERG (1974): The role of exogenous plant regulators in the dormancy of onion bulbs. *J. Agr. Sci.*, **82**, 113–116.
- 2) ACKERSON, R. C. (1984): Regulation of soybean embryogenesis by abscisic acid. *J. Exp. Bot.*, **35**, 403–413.
- 3) 青葉 高 (1954): 葱の肥大及び休眠に関する研究. 第3報. 貯蔵中における萌芽過程について. 園学雑, **142**,

- 199–203.
- 4) 青葉 高 (1964): タマネギの球形形成および休眠に関する研究. 山形大紀要 (農学), **4**, 265–363.
 - 5) 青葉 高 (1970): 数種の球根花きの球形形成に及ぼす低温処理の影響. 園学雑, **39**, 369–374.
 - 6) 青葉 高 (1972): 球根作物の球形形成に及ぼす温度の影響. 第1報. 温度条件がフリージアの二階球形形成に及ぼす影響. 園学雑, **41**, 290–296.
 - 7) 青葉 高 (1974a): 球根作物の球形形成に及ぼす温度の影響. 第3報. フリージアの二階球形形成に及ぼす高温処理の影響. 園学雑, **42**, 341–346.
 - 8) 青葉 高 (1974b): 球根作物の球形形成に及ぼす温度の影響. 第6報. 球根アイリスのりん茎形成について. 園学雑, **43**, 273–280.
 - 9) 青葉 高 (1976): 球根作物の球形形成に及ぼす温度の影響. 第9報. チューリップの鱗茎形成について. 山形大紀要 (農学), **7**, 387–399.
 - 10) 青葉 高・高樹英明 (1971): ニンニクの球形形成に関する研究. 第3報. タネ球の低温処理ならびに植付け後の日長条件の影響. 園学雑, **40**, 240–245.
 - 11) ARGUELLO, J.A., R. BOTTINI, R. LUNA, G.A. de BOTTINI & R.W. RACCA (1983): Dormancy in garlic (*Allium sativum* L.) cv. Rosado Paraguay. I. Levels of growth substances in seed cloves under storage. *Plant Cell Physiol.*, **24**, 1559–1563.
 - 12) ARGUELLO, J.A., G.A. de BOTTINI, R. LUNA & R. BOTTINI (1986): Dormancy in garlic (*Allium sativum* L.) cv. Rosado Paraguay II. The onset of the process during plant ontogeny. *Plant Cell Physiol.*, **27**, 553–557.
 - 13) ARNOLD, R.L., M. FENNER & P.J. EDWARDS (1991): Changes in germinability, ABA content and ABA embryonic sensitivity in developing seed of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. induced by water stress during grain filling. *New Phytol.*, **118**, 339–347.
 - 14) AUSTIN, R.B. (1972): Bulb formation in onions as affected by photoperiod and spectral quality of light. *J. of Hort. Science*, **47**, 493–504.
 - 15) BARTELS, P.G. & C.W. WATSON (1978): Inhibition of carotenoid synthesis by fluridone & norflurazon. *Weed Science*, **26**, 198–203.
 - 16) BIELESKI, R.L. (1993): Fructan hydrolysis drives petal expansion in the ephemeral daylily flower. *Plant Physiol.*, **103**, 213–219.
 - 17) BREWSTER, B.L. (1994): Onion and other vegetable Alliums. pp19–92, CAB International, Wellingford.
 - 18) CLARK, J.E. & O.V.S. HEATH (1962): Studies in the physiology of the onion plant. V. An investigation into the growth substances content of bulbing onions. *J. Exp. Bot.*, **13**, 227–249.
 - 19) CORBINEAU, A., A. POLJAKOFF-MAYBER & D. COME (1991): Responsiveness to abscisic acid of embryos of dormant oat (*Avena sativa*) seeds. Involvement of ABA-inducible proteins. *Physiol. Plant.*, **83**, 1–6.
 - 20) 崔 海信・村上克介・清田 信・相賀一郎 (1995): 自然光の赤色光/遠赤色光量子束比を変化させる植物成長制御被覆資材の開発 (2) ヒマワリおよびキャベツ実生の伸長および成長におよぼす効果. 生物環境調節, **33**, 37–42.
 - 21) CUMMINS, W.R. (1973): The metabolism of abscisic acid in relation to its reversible action on stomata in leaves of *Hordeum vulgare* L. *Planta*, **114**, 159–167.
 - 22) DARBYSHIRE, B. & R.J. HENRY (1978): The distribution of fructans in onions. *New Phytol.*, **81**, 29–34.
 - 23) DARBYSHIRE, B. & R.J. HENRY (1979): The association of fructans with high percentage dry weight in onion cultivars suitable for dehydrating. *J. Sci. Food Agric.*, **30**, 1035–1038.
 - 24) DARBYSHIRE, B. & R.J. HENRY (1981): Differences in fructan content and synthesis in some *Allium* species. *New Phytol.*, **87**, 249–256.
 - 25) DARBYSHIRE, B. & B.T. STEER (1990): Carbohydrate biochemistry. In Brewster, J. L. & H. D. Rabinowitch, eds., Onions and allied crops. vol.3, pp1–16, CRC Press, Boca Raton, Florida.
 - 26) ERNST, M. and G. BUFLER (1994): Stems of *Allium cepa* L. contain starch. *New Phytol.*, **128**, 403–406.
 - 27) FAROOQI, A. H. A., Y. N. SHUKLA, S. SHARMA & F. BANGERTH (1989): Endogenous inhibitors and seasonal changes in abscisic acid in *Dioscorea floribunda* Mart. & Gal. *Plant Growth Regul.*, **8**, 225–232.
 - 28) FONG F., J. D. SMITH & D. E. KOEHLER (1983): Early events in maize seed development. 1-Methy-3-phenyl-5-[3-(trifluoromethyl) phenyl]-4-(1H)-pyridinone induction of vivipary. *Plant Physiol.*, **73**, 899–901.
 - 29) FREHNER, M., F. KELLER & A. WIEMKEN (1984): Localization of fructan metabolism in the vacuoles isolated from protoplasts of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.). *J. Plant Physiol.*, **116**, 197–208.
 - 30) 藤枝國光・安谷屋信一・大久保 敬・高橋基一・松尾英輔 (1980): ワケギ (*Allium wakegi* Araki) の種内分化に関する研究. 園学雑, **49**, 180–188.
 - 31) GINZBURG, C. (1973): Hormonal regulation of cormel dormancy in *Gladiolus grandiflorus*. *J. Exp. Bot.*, **24**, 558–566.
 - 32) GRAPPIN, P., D. BOUINOT, B. SOTTA, E. MIGINIAC & M. JULLIEN (2000): Control of seed dormancy in *Nicotiana plumbaginifolia*: post-imbibition abscisic acid synthesis imposes dormancy maintenance. *Planta*, **210**, 279–285.
 - 33) 花岡 保・伊藤和夫 (1957): 玉葱の貯蔵性に関する研究. 第1報. 球の特性と貯蔵中の萌芽との関係. 園学雑, **26**, 129–136.
 - 34) 長谷川繁樹・吉田隆徳・沖森 當 (1979): ワケギの栽培学的研究. 第1報. 生育特性と鱗茎の形成肥大について. 広島農試報, **41**, 35–50.
 - 35) 長谷川繁樹・吉田隆徳・沖森 當 (1981): ワケギの栽培学的研究. 第2報. 休眠覚醒におよぼす高温処理の影響について. 広島農試報, **44**, 53–62.
 - 36) 長谷川繁樹・船越建明・桂 直樹・吉岡 宏 (1991): 吸水処理によるワケギの休眠打破. 園学雑, **60**, 567–574.
 - 37) 林田達也・大和陽一・山崎博子・西島隆明・三浦周行 (1997): 赤色光および遠赤色光を減少させるフィルム下における野菜のセル成型苗の生育. 園学雑, **66** (別2), 444–445.
 - 38) HEATH, O.V. & M. HOLDSWORTH (1948): Morphogenic factors as exemplified by the onion plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **2**, 326–350.
 - 39) HEMBERG, T. (1961): Biogenous inhibitors. In Ruhland, W., ed., Encyclopedia of plant physiology vol.

- 14, pp1162-1184, Springer-Verlag, Berlin.
- 40) HENDRY, G. (1987): The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytol.*, **106**, 201-216.
- 41) 平井伸博 (1994): アブシジン酸, 生合成と代謝. 高橋信孝・増田芳雄共編. 植物ホルモンハンドブック下, pp51-77, 培風館, 東京.
- 42) HOLMES, M.G. & H. SMITH (1975): The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature*, **254**, 512-514.
- 43) ISENBERG, F.M.R., T.H. THOMAS, M. PENDERGRASS & M. ABDEL-RAHMAN (1974): Hormone and histological differences between normal and maleic hydrazide treated onions stored over winter. *Acta Hort.*, **38**, 95-125.
- 44) KAHANE, R., B.T. DE la SERVE & M. RANCILLAC (1992): Bulbing in long-day onion (*Allium cepa* L.) cultured in vitro: Comparison between sugar feeding and light induction. *Annals of Botany*, **69**, 551-555.
- 45) KAHANE, R., E. Vialle-Guerin, I. Boukema, D. Tzanoudakis, C. Bellamy, C. Chamaux & C. Kik (2001): Changes in non-structural carbohydrate composition during bulbing in sweet and high-solid onions in field experiments. *Environ. Exp. Bot.*, **45**, 73-83.
- 46) 神谷勇治 (1994): ジベレリン, 生合成と代謝. 高橋信孝・増田芳雄共編. 植物ホルモンハンドブック上, pp63-81, 培風館, 東京.
- 47) KARSEN, C.M., D.L.C. BRINKHORST-VAN der SWAN, A.E. BREEKLAND & M. KOORNEEF (1983): Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, **157**, 158-165.
- 48) KARSEN, C.M. & E. LAÇKA (1986): A revision of the hormone balance theory of seed dormancy: Studies on gibberellin and/or abscisic acid-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana*. In Bopp, M. ed., *Plant Growth Substances 1985*, pp315-323, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- 49) KASPERBAUER, M.J. & D.L. KARLEN (1986): Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. *Physiol. Plant.*, **66**, 159-163.
- 50) 加藤 徹 (1964a): タマネギの球の形成肥大および休眠に関する生理学的研究. 第1報. 球の形成肥大の様相. 園学雑, **32**, 229-237.
- 51) 加藤 徹 (1964b): タマネギの球の形成肥大および休眠に関する生理学的研究. 第3報. 球の形成肥大に及ぼす環境要因の影響. 園学雑, **33**, 53-61.
- 52) 加藤 徹 (1965): タマネギの球の形成肥大および休眠に関する生理学的研究. 第5報. 球の形成肥大と炭水化物, チッ素および Auxin 代謝との関係. 園学雑, **34**, 187-195.
- 53) 加藤 徹 (1966): タマネギの球の形成肥大および休眠に関する生理学的研究. 第7報. 休眠過程に及ぼす環境要因および化学薬品の影響. 園学雑, **35**, 49-56.
- 54) 加藤 徹 (1973a): タマネギ=植物としての特性. 農業技術大系 野菜編 8-2 タマネギ, アスパラガス, pp3-12, 農山漁村文化協会, 東京.
- 55) 加藤 徹 (1973b): 生育のステージと生理, 生態. 農業技術大系 野菜編 8-2 タマネギ, アスパラガス, pp15-83, 農山漁村文化協会, 東京.
- 56) KIM, K.-S., E. DAVELAAR & G.-J. DE KLERK (1994): Absciscic acid controls dormancy development and bulb formation in lily plantlets regenerated *in vitro*. *Physiol. Plant.*, **90**, 59-64.
- 57) KING, R.W. (1976): Absciscic acid in developing wheat grains and its relationship to grain growth and maturation. *Planta*, **132**: 43-51.
- 58) 近藤矩朗 (1994): アブシジン酸, 生理作用. 高橋信孝・増田芳雄共編. 植物ホルモンハンドブック下, pp78-117, 培風館, 東京.
- 59) 小西国義 (1985): 植物の生長と発育, pp170-202, 養賢堂, 東京.
- 60) KOSHIOKA, M., T. NISHIJIMA & H. YAMAZAKI (1996): Endogenous gibberellins in the immature seeds of okra (*Abelmoschus esculentus*). *J. Plant Physiol.*, **149**, 129-132.
- 61) KURAISHI, S., D. YAMASHITA, N. SAKURAI & S. HASEGAWA (1989): Changes of abscisic acid and auxin as related to dormancy breaking of *Allium wakegi* bulblets by vacuum infiltration and BA treatment. *J. Plant Growth Regul.*, **8**, 3-9.
- 62) KVIEN, C.S., J. SCHROEDER & P.A. BANKS (1988): A field technique to study root growth in peanut. *Agronomy Journal*, **80**, 852-854.
- 63) LE PAGE-DEGIVRY, M.-T., P. BARTHE & G. GARELLO (1990): Involvement of endogenous abscisic acid in onset and release of *Helianthus annuus* embryo dormancy. *Plant Physiol.*, **92**, 1164-1168.
- 64) LE PAGE-DEGIVRY, M.-T. & G. GARELLO (1992): *In situ* abscisic acid synthesis. A requirement for induction of embryo dormancy in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.*, **98**, 1386-1390.
- 65) LERCARI, B. (1982): The promoting effect of far-red light on bulb formation in the long day plant *Allium cepa* L. *Plant Science Lett.*, **27**, 243-254.
- 66) LERCARI, B. (1983a): Action spectrum for the photoperiodic induction of bulb formation in *Allium cepa* L. *Photochem. & Photobiol.*, **38**, 219-222.
- 67) LERCARI, B. (1983b): The role of ethylene in photoperiodic control of bulbing in *Allium cepa*. *Physiol. Plant.*, **59**, 647-650.
- 68) LERCARI, B. (1984): Role of phytochrome in photoperiodic regulation of bulbing and growth in the long day plant *Allium cepa*. *Physiol. Plant.*, **60**, 433-436.
- 69) LERCARI, B. & G.F. DEITZER (1987): Time-dependent effectiveness of far-red light on the photoperiodic induction of bulb formation in *Allium cepa* L. *Photochem. & Photobiol.*, **45**, 831-835.
- 70) LEVY, D. & N. KEDAR (1970): Effect of ethrel on growth and bulb initiation in onion. *HortScience*, **5**, 80-82.
- 71) MAHOTIERE, S., R.C. HERNER & F.G. DENNIS (1976): Effects of applied growth substances on growth of shoot apices excised from onions in rest. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **101**, 211-213.
- 72) MATSUBARA, S. & I. KIMURA (1991): Changes of ABA content during bulbing and dormancy and *in vitro* bulbing in onion plant. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **59**, 757-762.
- 73) MIEDEMA, P. (1994): Bulb dormancy in onion. I. The

- effects of temperature and cultivar on sprouting and rooting. *J. of Hort. Science*, **69**, 29–39.
- 74) MITA, T. & H. SHIBAOKA (1984a): Effects of root excision on swelling of leaf sheath cells and on the arrangement of cortical Microtubules in onion seedlings. *Plant Cell Physiol.*, **25**, 1521–1529.
- 75) MITA, T. & H. SHIBAOKA (1984b): Effects of S-3307, an inhibitor of gibberellin biosynthesis, on swelling of leaf sheath cells and on the arrangement of cortical microtubules in onion seedlings. *Plant Cell Physiol.*, **28**, 1531–1539.
- 76) MONDAL, M. F., J. L. BREWSTER, G. E. L. MORRIS & H. A. BULTER (1986): Bulb development in onion (*Allium cepa* L.). II. The influence of red:far-red spectral ratio and photon flux density. *Annals of Botany*, **58**, 197–206.
- 77) MOORE, R. & J. D. SMITH (1984): Growth, graviresponsiveness and abscisic-acid content of *Zea mays* seedlings treated with fluridone. *Planta*, **162**, 342–344.
- 78) MORGAN, D. C. & H. SMITH (1976): Linear relationship between phytochrome photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. *Nature*, **262**, 210–212.
- 79) MORTENSEN, L. M. & E. STROMME (1987): Effects of light quality on some greenhouse crops. *Scientia Horticulturae*, **33**, 27–36.
- 80) 村上克介・中村 立・児玉邦雄・崔 海信・清田 信・相賀一郎 (1995): 自然光の赤色光/遠赤色光量子束比を変化させる植物成長制御用被覆材の開発. 第1報. 被覆材の設計. 生物環境調節, **33**, 31–36.
- 81) MURAKAMI, K., I.-K. SANG & Y. TAKEMURA (1998): Effects of nutrient concentration under varying red/far-red lighting conditions on the chlorophyll content and growth of tomato. *Acta Hort.* **458**, 179–183.
- 82) NAGAR, P. K. (1995): Changes in abscisic acid, phenols and indoleacetic acid in bulbs of tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) during dormancy and sprouting. *Scientia Horticulturae*, **63**, 77–82.
- 83) NEIL, S. J., R. HORGAN & A. D. PARRY (1986): The carotenoid and abscisic acid content of viviparous kernels and seedlings of *Zea mays* L. *Planta*, **169**, 87–96.
- 84) NELSON, C. J. & W. G. SPOLLEN (1987): Fructans. *Physiol. Plant.*, **71**, 512–516.
- 85) NISHIJIMA, T. & N. KATSURA (1989): A modified micro-drop bioassay using dwarf rice for detection of femtomol quantities of gibberellins. *Plant Physiol.*, **30**, 623–627.
- 86) NOJIRI, H., T. TOYOMASU, H. YAMANE, H. SHIBAOKA & N. MUROFUSHI (1993): Qualitative and quantitative analysis of endogenous gibberellins in onion plants and their effects on bulb development. *Biosci. Biotech. Biochem.*, **57**, 2031–2035.
- 87) NOJIRI, H., H. YAMANE, H. SETO, I. YAMAGUCHI, N. MUROFUSHI, T. YOSHIHARA & H. SHIBAOKA (1992): Qualitative and quantitative analysis of endogenous jasmonic acid in bulbing and non-bulbing onion plants. *Plant Cell Physiol.*, **33**, 1225–1231.
- 88) 緒方邦安 (1952): 生鮮農産食品の貯蔵に関する研究. 第4報. 葱頭の貯蔵に関する研究. II. 葱頭鱗茎の大小と貯蔵性並びに貯蔵期間中に於ける代謝作用. 園学雑, **21**, 29–36.
- 89) 小川 勉・岩坪友三郎 (1980): ワケギの結球に関する研究. 第1報. 低温経過の有無と日長・温度感应性の相違. 園学要旨, 昭55秋, 140–141.
- 90) 沖森 富・長谷川繁樹 (1983): ワケギの品種生態と新類型ならびに栽培上の問題点. 農及園, **58**, 799–805.
- 91) 大久保 敬・安谷屋信一・高橋基一・藤枝國光 (1981): ワケギ (*Allium wakegi* Araki) の球形成に関する研究. 園学雑, **50**, 37–43.
- 92) OKUBO, H., A. N. SUGHARTO & N. MIHO (1999): Bulbing response of shallot (*Allium cepa* L. var. ascalonicum Backer) and *Allium* × *wakegi* Araki to daylength and temperature. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **68**, 283–285.
- 93) PIERCE, M. & K. RASCHKE (1980): Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves. *Planta*, **148**, 174–182.
- 94) PILON-SMITS, E. A. H., M. J. M. EBSKAMP, M. J. PAUL, M. J. W. JEUKEN, P. J. WEISBEEK & S. C. M. SMEEKENS (1995): Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.*, **107**, 125–130.
- 95) POWELL, L. E. (1982): Shoot growth in woody plants and possible participation of abscisic acid. In WAREING, P. F., ed., *Plant Growth Substances 1982*, pp 363–372, Academic Press.
- 96) QUARRIE, S. A. (1978): A rapid and sensitive assay for abscisic acid using ethyl abscisate as an internal standard. *Analytical Biochem.*, **78**, 148–156.
- 97) QUEBEDEAUX, B., P. B. SWEETSER & J. C. ROWELL (1976): Abscicic acid levels in soybean reproductive structures during development. *Plant Physiol.*, **58**, 363–366.
- 98) RAGOLSKY, E. & T. A. THORPE (1989): Physiological effects of fluridone on shoot cultures of *Brassica napus* L. and *Beta vulgaris* L. *J. Plant Physiol.*, **134**, 613–618.
- 99) RAJAPAKSE, N. C. & J. W. KELLY (1992): Regulation of chrysanthemum growth by spectral filters. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **117**, 481–485.
- 100) ROSS, J. D. (1984): Metabolic aspects of dormancy. In Murray, D. R., ed., *Seed physiology* vol. 2. Germination and reserve mobilization, pp45–75, Academic Press, Sydney.
- 101) ROSS, J. D. & J. W. BRADBEER (1971): Studies in seed dormancy. V. The content of endogenous gibberellins in seeds of *Corylus avellana* L. *Planta*, **100**, 288–302.
- 102) RUAMRUNGSRI, S., N. OHTAKE, S. KUNI, C. SUWANTHADA, P. APAVATJUT & T. OYAMA (2001): Changes in nitrogenous compounds, carbohydrates and abscisic acid in *Curcuma alismatifolia* Gagnep. during dormancy. *J. Hort. Science & Biotech.*, **76**, 48–51.
- 103) RÜNGER, W. (1978): 園芸植物の開花生理と栽培 (浅平端・中村英司訳), pp79–101, 誠文堂新光社, 東京.
- 104) SANDMANN, G., S. KOWALCZYK-SCHRÖDER, H. M. TATLOR & P. BOÖGER (1992): Quantitative structure-activity relationship of fluridone derivatives with phytoene desaturase. *Pesticide Biochem. Physiol.*, **42**, 1–6.
- 105) SASAKI, H., K. ICHIMURA & M. ODA (1996): Changes in sugar content during cold acclimation and deacclimation of cabbage seedlings. *Annals of Botany*, **78**, 365–369.

- 106) SCHNYDER, H. (1993) : The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling -a review. *New Phytol.*, **123**, 233-245.
- 107) SHIOMI, N. (1989) : Properties of fructosyltransferases involved in the synthesis of fructan in Liliaceous plants. *J. Plant Physiol.*, **134**, 151-155.
- 108) SINCLAIR, P. J., A. B. BLAKENEY & E. W. R. BARLOW (1995a) : Relationships between bulb dry matter content, soluble solids concentration and non-structural carbohydrate composition in the onion (*Allium cepa*). *J. Sci. Food Agric.*, **69**, 203-209.
- 109) SINCLAIR, P. J., R. J. NEESON & E. W. R. BARLOW (1995b) : Osmotic potential and soluble solids concentration in onion (*Allium cepa*) bulbs. *J. Sci. Food Agric.*, **69**, 211-214.
- 110) SMART, C. C., A. I. FLEMING, K. CHALOUPOKOVA & D. E. HANKE (1995) : The physiological role of abscisic acid in eliciting turion morphogenesis. *Plant Physiol.*, **108**, 623-632.
- 111) STEER, B. L. (1980) : The bulbing response to day length and temperature of some Australasian cultivars of onion (*Allium cepa* L.). *Aust. J. Res.* **31**, 511-518.
- 112) STEWART, G. R. (1969) : Absciscic acid and morphogenesis in *Lemna polyrhiza* L. *Nature*, **221**, 61-62.
- 113) SUTTLE J. C. (1995) : Postharvest changes in endogenous ABA levels and ABA metabolism in relation to dormancy in potato tubers. *Physiol. Plant.*, **95**, 233-240.
- 114) SUTTLE J. C. & J. F. HULTSTRAND (1994) : Role of endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. *Plant Physiol.*, **105**, 891-896.
- 115) SUZUKI, M., & J. A. CUTCLIFFE (1989) : Fructans in onion bulbs in relation to storage life. *Can. J. Plant Sci.*, **69**, 1327-1333.
- 116) 高樹英明 (1979) : ニンニクの球形成と休眠に関する研究. 山形学紀要 (農学), **8**, 507-599.
- 117) 田村文男・田辺賢二・池田隆政 (1993) : ニホンナシ '二十世紀' の芽の休眠の深さと ABA との関係. 園学雑, **62**, 75-81.
- 118) 田代洋丞 (1984) : ワケギの起源に関する細胞遺伝学的研究. 佐賀大農彙, **56**, 1-63.
- 119) TASHIRO, Y., T. OYAMA, Y. IWAMOTO, R. NODA & S. MIYAZAKI (1995) : Identification of maternal and paternal plants of *A. wakegi* Araki by RFLP analysis of chloroplast DNA. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **63**, 819-824.
- 120) 寺分元一 (1965a) : タマネギの鱗茎形成に関する研究. 第1報. 鱗茎形成と生育とに及ぼす光質の影響. 園学雑, **34**, 52-60.
- 121) 寺分元一 (1965b) : タマネギの鱗茎形成に関する研究. 第2報. 鱗茎形成過程の細胞組織学的観察. 兵庫農科大研報, **7**, 71-76.
- 122) 寺分元一 (1967) : タマネギの鱗茎形成に関する研究. 第3報. 葉鞘基部の肥大に及ぼす植物生長調節物質の影響. 園学雑, **36**, 306-314.
- 123) 寺分元一 (1970) : タマネギのりん茎形成に関する研究. 第5報. 青色光, 赤色光および近赤外光の混合光がりん茎形成に及ぼす影響. 園学雑, **39**, 35-40.
- 124) 寺分元一 (1971a) : タマネギのりん茎形成に関する研究. 第6報. 長日感受苗の短日条件下における肥大. 園学雑, **40**, 10-16.
- 125) 寺分元一 (1971b) : タマネギのりん茎形成に関する研究. 第7報. りん茎形成に関する光要因. 園学雑, **40**, 17-22.
- 126) 寺分元一 (1978) : 赤色光と遠赤色光混合によるタマネギ, ワケギ及びニンニクの肥大. 神大農研報, **13**, 1-6.
- 127) 寺分元一 (1981) : タマネギのりん茎形成に及ぼす低温の影響. りん茎形成に及ぼす温度の影響. 園学雑, **50**, 53-59.
- 128) 寺分元一 (1987) : ネギ属植物の鱗茎形成における低温誘導が光周性と遠赤色光依存性に及ぼす影響. 園学雑, **56** (別1), 286-287.
- 129) THOMAS, T. H. (1969) : The role of growth substances in the regulation of onion bulb dormancy. *J. Exp. Bot.*, **20**, 124-137.
- 130) 塚本洋太郎 (1973) : 球根作物の休眠問題. 植物の化学調節, **8**, 21-30.
- 131) TSUKAMOTO, Y., M. FUJITA, T. INABA & T. ASAHIRA (1969) : Changes of growth promoting substances and abscisic acid during the dormancy in onion. *Memoirs Res. Inst. Food Science, Kyoto Univ.*, **30**, 24-37.
- 132) VAN ONCKELEN, H., R. CAUBERGS, S. HOREMANS & J. A. DE GREEF (1980) : Metabolism of abscisic acid in developing seeds of *Phaseolus vulgaris* L. and its correlation to germination and α -amylase activity. *J. Exp. Bot.*, **31**, 913-920.
- 133) VIJN, I. & S. SMEEKENS (1999) : Fructan: more than a reserve carbohydrate? *Plant Physiol.*, **120**, 351-359.
- 134) WALKER-SIMMONS, M. (1987) : ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol.*, **84**, 61-66.
- 135) WALL, A. D., M. M. WALL & J. N. CORGAN (1999) : Dehydrator onion bulb weight and water-soluble carbohydrates before and after maturity. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **124**, 581-586.
- 136) WANG, M., S. HEIMOVAARA-DIJKSTRA & B. VAN DUJN (1995) : Modulation of germination of embryos isolated from dormant and nondormant barley grains by manipulation of endogenous abscisic acid. *Planta*, **195**, 586-592.
- 137) WAREING, P. F. & P. F. SAUNDERS (1971) : Hormones and dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **22**, 261-288.
- 138) YAMAZAKI, H., N. ISHIDA, N. KATSURA, H. KANO, T. NISHIJIMA & M. KOSHIOKA (1995) : Changes in carbohydrate composition and water status during bulb development of *Allium wakegi* Araki. *Bull. Natl. Res. Inst. Veg., Orn. Plants & Tea*, **A10**, 1-11.
- 139) YOSHIDA, M., J. ABE, M. MORIYAMA & T. KUWABARA (1998) : Carbohydrate levels among winter wheat cultivars varying in freezing tolerance and snow mold resistance during autumn and winter. *Physiol. Plant.*, **103**, 8-16.
- 140) 吉原照彦・幸田泰則 (1989) : バレイショ塊茎形成物質の生理と化学. 化学と生物, **27**, 53-58.
- 141) ZEEVAART, J. A. D. & R. A. CREELMAN (1988) : Metabolism and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **39**, 439-473.

Studies on the Control and Physiology of Bulb Formation and Dormancy of *Allium* × *wakegi* Araki

Hiroko YAMAZAKI

Summary

Allium × *wakegi* Araki, a vegetable crop widely cultivated in east and southeast Asian countries, is vegetatively propagated by bulbs. Since it is eaten as a leaf vegetable in Japan, the marketability of the plants with swollen bulbs is very low. Bulb formation and dormancy are major factors which disrupt the year-round production of *A.* × *wakegi*. In the present study, effects of environmental factors on bulb formation of *A.* × *wakegi* were investigated. On the basis of these results, a new bulb inhibition technique was developed. Furthermore, physiological mechanisms of bulb formation and dormancy were investigated.

1) Effects of environmental factors on bulb formation

The plants required long-day stimulus for the induction of bulb formation. Although low temperature could not induce bulb formation, it shortened the critical photoperiod for the bulb formation. The storage of bulbs at 15°C or lower for 50 days before planting promoted the formation of new bulbs when bulbs were planted and grown under a 13-hr photoperiod. The storage at 1-10°C was more effective than that at 15°C. The promotive effect of low temperature on bulb formation was elevated as the period of low-temperature storage was extended, and it was weakened by subsequent exposure to high temperature (25-35°C).

In a natural growth cycle, *A.* × *wakegi* plants are exposed to low temperature before bulb formation in spring. So, the effects of low temperature during winter on bulb formation were examined. In the plants exposed to low temperature during winter, bulb formation was induced in late February, while in those grown above 15°C during winter, bulb formation was not induced until early May. Exposure to low temperature during winter promoted rapid bulb formation in spring.

A high red/far-red (R/FR) light ratio inhibited bulb formation of the plants grown in a phytotron at 20°C under a 14-hr photoperiod.

2) Control of bulb formation in a field using FR-intercepting film

The covering with FR-intercepting film delayed or completely inhibited bulb formation of the plants grown in a field in early and mid summer. The interception of FR light did not reduce leaf length or shoot fresh weight, but it increased leaf chlorophyll content. These results suggest that covering with FR-intercepting film is useful for early and mid summer cultivation of *A.* × *wakegi*. The effect of FR interception on the inhibition of bulb formation in spring was lower than that in

summer, which is probably due to the promotion of bulb formation by low temperature experienced during winter. It seems to be necessary for the effective inhibition of bulb formation in spring to control temperature as well as light quality.

3) Role of carbohydrates in bulb formation and dormancy

Basal leaf sheaths of *A. × wakegi* contained fructose, glucose, sucrose and fructans with a degree of polymerization (DP) of 3-8 as nonstructural carbohydrates. During bulb development the concentrations of fructose and glucose in basal leaf sheaths decreased, while the concentration and DP of fructans increased; there were no significant changes in the sucrose concentration. The percentage of fructans to total nonstructural carbohydrates in developed bulbs exceeded 90% (w/w). The accumulation of a large quantity of fructans was specific to basal leaf sheaths after bulb development. During the sprouting of bulbs, the concentrations of fructose and glucose increased, while that of fructans decreased.

To elucidate the role of fructans in bulb dormancy, changes in the carbohydrate concentrations in basal leaf sheaths of two cultivars with different types of dormancy were investigated. There was little difference in the concentrations of all the components during bulb development and postharvest storage between 'Kiharabansei No.1' (dormant type) and 'Ginoza' (nondormant type). During the postharvest storage, 'Kiharabansei No.1' bulbs were gradually released from dormancy, but the concentration of fructans in them remained constant. These results suggest that the accumulation of fructans in basal leaf sheaths is not involved in bulb dormancy. The accumulation of fructans may act to maintain the sink activity of basal leaf sheath by regulating the sucrose concentration.

4) Role of plant hormones in bulb formation and dormancy

The role of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy was investigated. In a natural growth cycle of *A. × wakegi*, there was a positive correlation between the depth of dormancy and the ABA concentration in basal leaf sheaths although the time of deepest dormancy (May 1) preceded the peak of the ABA concentration (June 1). In the plants grown under a 14-hr photoperiod, the ABA concentration in both whole basal leaf sheaths and buds of the basal leaf sheaths increased and reached a maximum at the 60th day of the long-day treatment and decreased thereafter, while in the plants grown under natural short days, the ABA concentration did not increase. These results indicate a close positive correlation between the depth of dormancy and the ABA concentration. Application of 500 μ M ABA for 24 hrs to bulbs significantly delayed sprouting. Application of fluridone at 25 μ M or higher concentration to the soil reduced the levels of endogenous ABA of the plants grown under long day. The bulbs formed under such conditions sprouted earlier than those of control plants. These results suggest that ABA plays an important role in bulb dormancy of *A. × wakegi*.

There was little difference in the ABA concentration during bulb development and postharvest storage between 'Kiharabansei No. 1' (dormant type) and 'Ginoza' (nondormant type). However, a marked difference between the two cultivars was found in the ABA concentration after planting the bulbs. The ABA concentration in the nondormant bulbs of 'Ginoza' rapidly decreased after planting of bulbs, but that of dormant bulbs of 'Kiharabansei No.1' did not change after planting. Application of ABA to bulbs delayed the sprouting of both cultivars, but the dormant bulbs of 'Kiharabansei No.1' had higher sensitivity to ABA than the bulbs of 'Ginoza'. These results suggest

that the decrease in the ABA concentration after planting (watering) and low sensitivity to ABA are correlated with the nondormancy of 'Ginoza'.

Application of ABA to the plants grown under short days had no effect on the induction of bulb formation. In addition, a decrease in the level of endogenous ABA by fluridone treatment did not affect bulb formation. These results suggest that ABA is not associated with the induction of bulb formation.

Endogenous gibberellins (GAs) of *A. × wakegi* were analyzed by gas chromatography - mass spectrometry. As a result, GA₁, GA₃, GA₄, GA₁₂, GA₁₅, GA₁₉, and GA₂₀ were identified. To elucidate the antagonistic role of GAs against ABA in the bulb dormancy, changes in the GAs concentrations in basal leaf sheaths during bulb development and postharvest storage were investigated. The concentrations of all classes of GAs increased transitorily shortly before the beginning of bulb development, and decreased rapidly during bulb development. Bulb dormancy had already been induced when the GAs concentrations became maximum. All the GAs remained at a low level during postharvest storage, when bulbs were gradually released from dormancy. Hence, the depth of dormancy is considered to be independent of the GAs concentrations in basal leaf sheaths. The concentrations of GA₁₊₃, GA₄, GA₁₅, and GA₂₀ in bulbs increased after the sprouting of bulbs planted in moist vermiculite, suggesting that GAs would be related to elongation during the sprouting rather than dormancy. A marked decrease in the GAs concentrations during bulb development seems to support the hypothesis that GAs act as an anti-bulbing hormone.

