

開花制御の最前線

—電照菊とアンチフロリゲン—

(独)農業・食品産業技術総合研究機構 花き研究所 花き研究領域 樋口洋平

光周性花成とフロリゲン・アンチフロリゲン

植物の開花時期は加齢などの内的要因に加え、温度や栄養、光環境といった外的な要因によって影響を受ける。中でも、植物が季節変化に伴う日照時間（日長）の変化を感知し、適切な時期に花を咲かせる性質は光周性花成と呼ばれる。1920年にアメリカ農務省のガーナーとアラードは、いくつかの植物が光の強弱や温度ではなく、日長を感知して花芽形成（花成）することを明らかにした（Garner and Allard 1920）。その後、植物には大きく分けて、日長が長い条件下で花芽分化する長日植物、日長が短い（夜が長い）条件下で花芽分化する短日植物、さらには花芽分化が日長の影響を受けない中性植物が存在することが明らかとなった。さらに、光周期を受容する器官は葉であり、適切な光周期下におかれた葉で合成された何らかの花成刺激が茎頂部まで移動し、花芽を分化させると考えられるようになった。1936年にロシアの植物学者チャイラヒャンは短日植物のキクを用いた接ぎ木実験から、日長に応答して葉で合成され、茎頂部へと長距離移動する花成誘導物質の存在を予言し、この物質をフロリゲンと名付けた（フロリゲン説の提唱）（Chailakhyan 1936）。その後、さまざまな植物においてフロリゲンの存在を示唆する実験結果が得られ、数多くの研究者が競ってフロリゲンの抽出を試みたものの、約70年間フロリゲンの実体は謎のままであった。わが国においても京都大学の今村や瀧本らを中心として短日植物のアサガオを実験材料とした研究が精力的に行われ、フロリゲンがどのような条件で合成され植物体内を移動するかなどに関して非常に重要な知見を数多くもたらした（Imamura 1967; 瀧本1998）。

1990年代以降、モデル植物のシロイヌナズナやイネを用いた分子遺伝学的な研究が盛んになってくると、フロリゲン研究は劇的な進展を迎える。1999年に京都大学の荒木らの研究グループとドイツの研究グループは長日植物のシロイヌナズナから遅咲き変異体の原因遺伝子として*FLOWERING LOCUS T (FT)*遺伝子を同定した（Kobayashi *et al.*, 1999; Kardailsky *et al.*, 1999）。*FT*遺伝子は長日条件下の葉で発現が誘導されること、さらに、FDと呼ばれるbZIP型の転写制御因子と複合体を形成し、花芽形成遺伝子の発現を誘導することが明らかとなった（Abe *et al.*, 2005; Wigge *et al.*, 2005）。興味深いことに、*FT*の発現は葉の維管束節節で誘導されるのに対し、*FD*の発現は茎頂部に限られていたことから、*FT*遺伝子産物が篩管を通して茎頂部へと長距離移動するのではないかと予測された。その後、2007年にドイツの研究グループと奈良先端大の島本らの研究グループによってシロイヌナズナFTおよびイネのFT相同タンパク質であるHd3aが葉から茎頂部へと長距離移動することが示され、FT/Hd3aタンパク質がフロリゲンの分子実体であることが証明された（Tamaki *et al.*, 2007; Corbesier *et al.*, 2007）。さらに、2011年にはイネにおいてフロリゲン受容体(14-3-3タンパク質)が同定され、Hd3a (FT)が14-3-3を介してOsFD1 (FD)と結合し、フロリゲン活性化複合体として機能することが明らかとなった（Taoka *et al.*, 2011）。現在では、さまざまな植物種における研究から、FT相同タンパク質があらゆる植物種に共通する普遍的な花成ホルモン（＝フロリゲン）の分子実体であることが広く受け入れられている。

フロリゲン説が提唱されて間もなく、いくつか

の植物（ヒヨス、イチゴ、ドクムギ、キク、タバコなど）を用いた接ぎ木実験や局所的な光周期処理実験（植物体の一部の葉のみに短日処理や長日処理をおこなう実験）から、不適切な日長条件の葉で合成される長距離移行性の花成抑制物質の存在を示唆する結果が次々と示された。短日植物のイチゴでは、ランナー（ほふく枝）で繋がった親植物と娘植物に別々の光周期処理をおこなうと、一方を長日下に置いた場合にもう一方の花芽形成が抑制される（Guttridge 1959）。タバコでは、短日条件下でも花芽をつける中性品種に長日性品種を接ぎ木して短日条件で育てると、中性品種の花芽形成が抑制される（Lang *et al.* 1977）。この実験は、短日条件下において長日性品種の葉で合成される花成抑制物質の存在を明確に示すものである。これらの結果を受けて多くの研究者は、植物は花芽形成を促進する物質（フロリゲン）と抑制する物質（アンチフロリゲン）の両方を持っており、それらのバランスによって花芽を作るか否かが決まると考えるようになった。1990年代に入り、シロイヌナズナにおいてFTと同じPEBPタンパク質ファミリーに属するTFL1が花成抑制的に機能することが明らかとなった（Bradley *et al.* 1997）。TFL1は生殖成長期の茎頂部で発現し、FTと同様にFDタンパク質と相互作用することから、FTの機能と拮抗すると考えられた（Abe *et al.* 2005）。茎頂部で発現するTFL1はFT機能と拮抗することにより、花序分裂組織が全て花芽分裂組織に転換してしまうのを抑制し、無限花序を維持する役割があると考えられた。フロリゲンであるFTと拮抗的に働くことから、このTFL1ファミリータンパク質をアンチフロリゲンと呼ぶ機運も高まりつつあったが、当初いくつかの植物で想定されたような日長応答性や葉から茎頂部への長距離移行性といった条件を満たすものではなかった。2013年に筆者らの研究グループは、電照菊で知られ、かつフロリゲン説提唱のきっかけとなったキクを実験材料として、世界初となるアンチフロリゲンの同定に成功した。

キクで見つかったアンチフロリゲン

キクは、バラ、カーネーションと並び世界三大花きの一つに数えられ、日本における生産量は切花全体の約40%を占める重要品目となっている（2012年）。キクの商業生産が飛躍的に発展した背景には、光周性の知見を巧みに利用した開花調節技術の開発があった。キクは、昼が短く夜が長い環境下で花を咲かせる短日植物であり、多くの品種は日の短くなる秋に開花する。また、短日条件の真夜中に人工的に光を照射する（暗期中断）ことによって花芽分化を抑制し、栄養成長を維持することが可能である。この性質を利用したのがいわゆる電照菊栽培であり、シェードによる短日処理と組み合わせることによって周年生産が可能となっている。このことから、キクは光周性の基礎知見が農業生産の現場に最も効果的に応用されている好事例として高校生物の教科書にも採り上げられている。キクはその鋭敏な光周期応答性によって人為的な開花調節が可能となっているが、なぜ短日条件下で開花し、さらには夜間の電照によって効果的に花芽分化を抑制できるのか、その分子メカニズムについては全く明らかとなっていなかった。営利生産に用いられている栽培ギク品種は六倍体（ $2n=6x=54$ ）かつ自家不和合性であり、その複雑なゲノム構造から分子遺伝学的な解析は困難であった。この問題を解決するため、二倍体野生種のキクタニギク（ $2n=2x=18$ ）を栽培ギクのモデル系として用い、分子メカニズム解明にむけた取り組みが始まっている。

キクの花成反応の分子機構を理解する上でまず注目されたのが、フロリゲンをコードするFT相同遺伝子である。これまでにキクタニギクから3種類のFT様遺伝子が単離され、*CsFTL1~3*と名付けられた（Oda *et al.* 2012）。なかでも、*CsFTL3*の発現は短日条件下の葉において強く誘導され、茎や根および茎頂など他の組織では低く抑えられていた。さらに、*CsFTL3*を過剰発現する形質転換キクは通常開花しない長日条件下においても極早期に開花した。また、*CsFTL3*過剰発

現体と野生型植物体の接ぎ木実験から、*CsFTL3* 遺伝子産物が接ぎ木面を横断して茎頂部へと長距離移動し、花芽分化を誘導する作用をもつことも明らかとなった。これらの結果から、*CsFTL3* がキクの花ロリゲンをコードする遺伝子であると考えられた (Oda *et al.* 2012)。

キクと同じく短日要求性植物に分類されるアサガオでは、*FT* 遺伝子の発現は花成非誘導条件 (長日, 暗期中断) 下では非常に低く抑えられており、1回の短日暗期に速やかに応答して発現誘導されることが明らかとなっている (Hayama *et al.* 2007; Higuchi *et al.* 2011)。一方で、キクタニギク *CsFTL3* 遺伝子の発現は1回の短日暗期では速やかに誘導されず、短日条件を繰り返し与えることによって徐々に誘導された (Nakano *et al.* 2013)。また、転写産物の絶対定量の結果、*CsFTL3* は非誘導条件である長日条件下においても比較的少量に発現していることが明らかとなった。さらに、キクタニギク *FT* パラログの一つである *CsFTL1* の発現は、*CsFTL3* とは反対に長日条件や暗期中断条件下の葉において誘導され、その遺伝子産物は弱い花成誘導活性を持つことが明らかとなった (Higuchi *et al.* 2013)。これらの結果は、花ロリゲン遺伝子の発現動態のみではキクの質的な花成反応を十分に説明できないことを示しており、非誘導条件下における栄養成長の維持には積極的な花成抑制機構の存在を想定する必要があると考えられた。この考えは古典的な生理実験からも支持されており、キクを使った局所的な光周期処理実験から、長日葉で合成される花成抑制物質の存在を示唆する報告もなされている (田中1968)。

キクタニギクの花成誘導 (短日) 条件と非誘導 (暗期中断) 条件の葉における遺伝子発現をマイクロアレイによって網羅的に解析した結果、暗期中断条件の葉で特異的に発現が増加する遺伝子が見つかった。この遺伝子は、花ロリゲンである *FT* と類似の構造を持ちながら花成抑制活性を有する *TFL1* や *BFT* と非常に良く似たタンパク質をコードしていたことから、*Anti-florigenic FT/*



図-1 アンチ花ロリゲンによる開花抑制
通常のキク (左) が開花する短日条件においても、アンチ花ロリゲン (AFT) を過剰発現したキク (右) は開花しない。

TFL1 family protein (AFT) と名づけられた。キクタニギク *AFT* 遺伝子 (*CsAFT*) を過剰発現するキクは短日条件下においても開花せず、長期間にわたって栄養成長を維持したことから、*CsAFT* は強い花成抑制活性をもつことが確認された (図-1)。また、反対に *CsAFT* の機能を弱めたキクは暗期中断条件下において早期発蕾した。さらに、*CsAFT* 過剰発現体と野生型植物体の接ぎ木実験から、*CsAFT* タンパク質が接ぎ木面を横断し、茎頂部まで長距離移動して花芽分化を抑制することが明らかとなった (Higuchi *et al.* 2013)。

シロイヌナズナ *FT* は、茎頂部で発現する bZIP 型の転写制御因子 *FD* と複合体を形成し、花芽形成遺伝子である *API* や *FUL* の発現を誘導することが知られている。これまでキクから2種類の *FD* 様遺伝子 (*CsFDL1*, *CsFDL2*) が単離され、このうち *CsFDL1* 機能抑制体 (*CsFDL1-SRDX* 過剰発現体) は短日条件下において不開花となった。さらに、タンパク質間相互作用を解析した結果、*CsFTL3* および *CsAFT* は共に、*CsFDL1* と相互作用することが明らかとなった。プロトプラストにおける一過的遺伝子発現系を用いた解析から、*CsFTL3*-*CsFDL1* 複合体形成によりキク *API/FUL* 様遺伝子の発現が誘導されること、さらに、*CsAFT* は *CsFTL3*-*CsFDL1* 複合体形成を阻害することにより *API/FUL* 遺伝子の発現を抑制することが明らかとなった (Higuchi *et al.* 2013)。こ

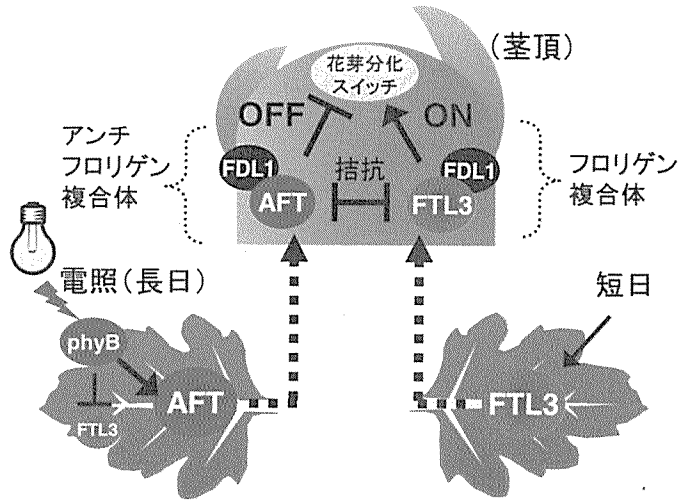


図-2 キクのフロリゲン (FTL3) およびアンチフロリゲン (AFT) 複合体による拮抗的な花成制御機構
電照(長日)下の葉で合成されたAFTは茎頂部へと移動し、アンチフロリゲン複合体として花成を抑制する。フィトクロム B (phyB) が電照を感知する光センサーとして機能する。

これらの結果から、キクで見つかったAFTタンパク質が長距離移行性の花成抑制物質「アンチフロリゲン」の分子実体であり、フロリゲンであるFTL3の機能と拮抗することにより花成抑制的に機能することが明らかとなった(図-2)。

電照を感知する光センサーと体内時計

キクの暗期中断による花成抑制には赤色 (R) 光が最も有効であり、このR光による抑制効果は直後の遠赤色 (FR) 照射によって部分的に打ち消されることから、長らく赤・遠赤色光受容体であるフィトクロムの関与が示唆されてきた (Cathey and Borthwick 1957; Sumitomo *et al.* 2012; Higuchi *et al.* 2012)。このR/FR可逆性は典型的なII型のフィトクロム反応であることからphyBタイプのフィトクロムの関与が示唆され、実際に短日植物のイネにおいてはphyBが暗期中断を感知する主要な光受容体であることが報告されている (Ishikawa *et al.* 2005)。これらの知見を踏まえ、キクタニギクPHYB遺伝子(*CsPHYB*)の機能解析を行った結果、*CsPHYB*の機能を抑制したキクタニギクは赤色光による暗期中断に低感受となり、開花を抑制できなくなった。さらに、この*CsPHYB*機能抑制体では

通常の植物と比較して、フロリゲン (*CsFTL3*) の発現量が上昇し、反対にアンチフロリゲン (*CsAFT*) の発現量が減少していた (Higuchi *et al.* 2013)。このことから、*CsPHYB*がキクの暗期中断を感知する主要な光センサーとして機能すること、さらに、電照下ではフロリゲンの発現を抑制し、反対にアンチフロリゲンの発現を誘導することによって、積極的に花芽分化を抑制していることが明らかとなった(図-2)。

次に、赤色光シグナルによる*CsAFT*の発現誘導に最も効果的な時間帯を解析した結果、明期の長さに関わらず、暗期開始から一定時間(8~10時間)後に現れることが明らかとなった。この時間帯は、キクタニギクにおいて暗期中断による花成抑制効果が最も高い時間帯と一致していた。また、非24時間周期下における花成反応を解析した結果、キクは明期の長さや明期・暗期長の比ではなく、絶対的な暗期の長さを認識していることが明らかになった (Higuchi *et al.* 2013)。これらの結果は、キクは暗期開始(日没)から発動する何らかの体内時計によって夜の長さを計測し、日没から一定時間後に光に対して敏感な時間帯(光感受相)が現れるように調節していることを意味している(図-3)。

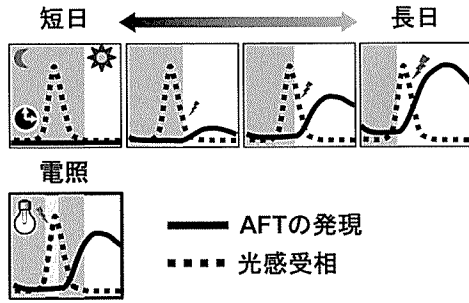


図-3 AFTの発現調節メカニズム

キクは暗期開始一定時間後から数時間だけAFTを誘導するための光情報を感じることができる(点線)。この時間内に光を感じるとAFTの発現が誘導される(実線)。

近年の研究から、シロイヌナズナ(長日植物)およびイネ(短日植物)の日長認識には、概日時計(約24時間周期のリズムを生成する体内時計)と外的な光シグナルの相互作用が必須であることが明らかとなっている。これらの植物では、暗期開始よりもむしろ明期開始のシグナルが重要であり、明期の長さを計測することによりFT遺伝子の発現を調節していることが明らかとなっている(Yanovsky and Kay 2002; Izawa *et al.* 2002)。一方で、絶対的短日植物のアサガオでは暗期開始のシグナルが重要であり、日没からの暗期継続時間に依存してFT遺伝子の発現が誘導されることが報告されている(Hayama *et al.* 2007)。これらの結果は、フロリゲンまたはアンチフロリゲン遺伝子の発現を制御する体内時計(概日時計)の同調メカニズムは植物種によって異なり、従って明期または暗期の認識機構もさまざまであることを示している。キクの暗期長計測メカニズムについてはアサガオと類似の計時機構が関与すると考えられるが、詳細については不明である。今後、キクにおいても概日時計関連遺伝子に着目した研究が進められ、暗期長計測メカニズムが明らかになることを期待している。

キクの開花調節技術への応用

開花時期を決めるアクセル役とブレーキ役の両方が明らかとなったことにより、植物の開花時期

を自由に制御する技術の開発に一步近づいたといえる。ただし、後述するようにフロリゲンもアンチフロリゲンもその実体はタンパク質であることから、直接投与による開花制御は直ちに実現できるものではない。応用展開の一つとしては、フロリゲンやアンチフロリゲンの遺伝子型に着目した作物の分子育種が挙げられる。これら遺伝子を効果的にDNAマーカー化することができれば、あらゆる作物品種の開花早晩性に関して迅速な選抜が可能となり、育種期間を大幅に短縮することが可能となる。また、キクの営利生産について言えば、新たな電照栽培技術の開発に直結する可能性を秘めている。例えば、アンチフロリゲンの光誘導相が、昼の長さに関わらず日没から一定時間後に現れるという発見は、電照時間帯を最適化する上で重要な意味を持っている。これまで短日植物の暗期中断が最も効果的な時間帯は暗期の中央付近とされ、慣行の電照菊栽培でも午前0時を中心として4~5時間程度の電照方法が広く普及している。最近になって、栽培ギクにおいて電照時間帯と花芽分化抑制効果の関係が詳細に調べられ、電照効果が最も高い時間帯は暗期の中心ではなく、後夜半に現れることが報告されている。秋ギク系品種では、電照効果の最も高い時間帯はアンチフロリゲンの光誘導相と同様に、昼の長さに関わらず日没から一定(9~10)時間後に現れること、さらに、限界日長が長い(限界暗期が短い)夏秋ギク品種では、暗期開始から電照効果の高い時間帯までの時間が秋ギクと比較して短い傾向にあることも明らかとなった(白山・郡山2013)。これらの結果は、野生ギクで得られた知見が栽培ギクにも適用可能であること、さらに、電照時間帯を最適化していくにあたっては、季節によって変動する日没からの経過時間を考慮に入れる必要があることを示している(図-4)。また、フィトクロムBが電照を感知する光センサーとして機能するという発見も、電照の光質を最適化する上で重要な意味を持つ。これまで電照用光源には白熱電球が主に用いられてきたが、今後はより消費電力の少ない蛍光灯やLED

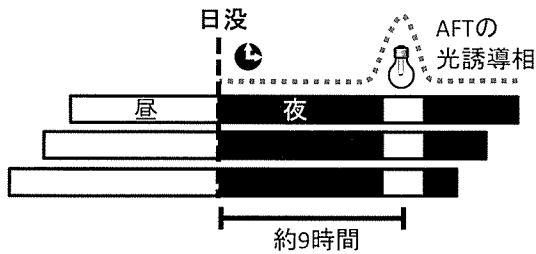


図-4 最適な電照時間帯の概念図

日没から一定時間後に最も電照効果の高い時間帯が現れる。

への切り替えが進むであろう。ここで注意すべきは、これら異なる光源からの光は人間の目には同じに見えても、含まれる波長成分が全く異なるという点である。消費電力を抑えつつ白熱球と同等かそれ以上の電照効果を実現するには、フィトクロム分子の吸光特性（主に赤色光領域）を十分に理解した上での電照用光源の開発・選択が重要となってくるであろう。これについては、キク電照栽培用の光源選定・導入の詳細な手引き書が農研機構・花き研究所HP (http://www.naro.affrc.go.jp/flower/research/light_source_guidance.html) にて公開されているので、興味のある方は参考にさせていただきたい。また、最近の研究から、キクを含めたさまざまな作物の成長・開花制御においては、照射する光の量だけでなく、光質（波長）とタイミング（時間帯）が重要であることが明らかとなっている（久松 2014）。今後は、あらゆる品目や品種ごとの光に対する反応を良く理解し、それぞれに対して最も効果的な電照方法を検討することにより、環境負荷を低減した次世代型の施設園芸栽培が普及していくことを期待している。

フロリゲン・アンチフロリゲン分子機能の普遍性

これまで解析が進んでいる多くの植物において、FTサブファミリーは花成促進的に、TFL1サブファミリーは花成抑制的に機能することが報告されている。最近では、バラおよびイチゴの四季咲き性を決定する遺伝子としてTFL1相同遺伝子が報告されている（Iwata *et al.* 2012）。イチゴ

は短日・低温条件下において花成が誘導される短日多年生植物であるが、花芽分化に短日を必要としない四季成り性品種が存在する。短日性の四季成り品種では、TFL1相同遺伝子であるFvTFL1の発現は長日条件下の茎頂部において高く、短日条件下では低く抑えられている。四季成り性品種ではFvTFL1の機能欠損により、長日条件下での抑制が解除されると考えられている（Koskela *et al.* 2012）。前述したように、イチゴでは古くから長日下の植物で合成されるアンチフロリゲンの存在が示唆されている。茎頂部で発現したFvTFL1自身が長距離移動するのか、それとも、他のFT/TFL1ファミリータンパク質がアンチフロリゲンとして機能するのかについては不明である。また、AFTと非常に良く似た遺伝子はブドウやタバコの遺伝子データベースからも見つかり、これら遺伝子の機能に関して今後の解析が待たれるところである。

また、キクにおけるTFL1相同遺伝子(CsTFL1)はAFTとは別に存在し、その発現は茎頂部において日長に関わらず観察されること、さらに、その過剰発現体は短日条件下においても不開花となることから、CsTFL1は局所的かつ恒常的な花成抑制因子として機能すると考えられる（Higuchi *et al.* 2013）。つまり、キクには不適切な日長下で葉において作られるAFTと、茎頂で局所的・恒常的に作られるTFL1による二重の開花抑制機構が備わっているといえよう。

以上のことから、FT/TFL1タンパク質の設計図とも言える遺伝子そのものは、ほぼ全ての種子植物で保存されていると考えられる。それら遺伝子がいつ・どこで機能するかといった発現制御機構の違い、さらにはアミノ酸の置換・欠失などによるタンパク質の活性変化が組み合わさることにより、さまざまな植物の多様な開花反応が生み出されていると考えられる。

植物化学調節剤による開花制御の可能性

フロリゲン・アンチフロリゲンの分子実体として明らかとなったFT/TFL1ファミリータンパ

ク質は分子量約20,000の水溶性タンパク質である。したがって単純にこれらを植物体に散布しても効率よく吸収されるとは考えにくく、これらを植調剤として使うのは今のところ現実的ではない。フロリゲン・アンチフロリゲン複合体の研究から示された可能性としては、これら複合体の活性を制御する低分子化合物の探索やデザインである。イネのフロリゲンであるHd3aは14-3-3タンパク質を介してOsFD1と結合し、フロリゲン活性化複合体を形成するが、これら因子の結合に重要なアミノ酸や結合面の立体構造も明らかとなっている (Taoka *et al.* 2011)。また、FTとTFL1の機能を逆転させるアミノ酸置換も複数見つかり、リガンド結合ポケット周辺の表面電荷が変化することによりTCP型の転写制御因子との結合性が変化すること、さらに未知の転写活性化因子や抑制化因子と複合体を形成する可能性も示されている (Ho and Weigel 2014)。また、ごく最近では、リン脂質の一種であるフォスファチジルコリンがFTと結合し、フロリゲン複合体の活性を制御することが報告されている (Nakamura *et al.* 2014)。以上のように、フロリゲンやアンチフロリゲン複合体をターゲットとし、これらの結合を阻害または強化するような低分子化合物を網羅的に探索し、さらには人工的にデザインすることができるようになれば、植調剤による開花制御も夢ではない。

謝 辞

本稿の作成にあたり、(独)農研機構花き研究所の久松完博士に貴重なご助言をいただきました。この場を借りてお礼申し上げます。

引用文献

- Abe, M., Y. Kobayashi, S. Yamamoto, Y. Daimon, A. Yamaguchi, Y. Ikeda, H. Ichinoki, M. Notaguchi, K. Goto and T. Araki 2005. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309, 1052-1056.
- Bradley, D., O. Ratcliffe, C. Vincent, R. Carpenter and E. Coen 1997. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*. *Science* 275, 80-83.
- Cathey, H.M. and H.A. Borthwick 1957. Photoreversibility of floral initiation in *Chrysanthemum*. *Bot. Gaz.* 119, 71-76.
- Chailakhyan, M.K. 1936. New facts in support of the hormonal theory of plant development. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* 13, 79-83.
- Corbesier, L., C. Vincent, S. Jang, F. Fornara, Q. Fan, I. Searle, A. Giakountis, S. Farrona, L. Gissot, C. Turnbull and G. Coupland 2007. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science* 316, 1030-1033.
- Garner, W.W. and H.A. Allard 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 18, 553-606.
- Guttridge, C.G. 1959. Further evidence for a growth-promoting and flower-inhibiting hormone in strawberry. *Ann. Bot.* 23, 612-621.
- 白山竜次・郡山啓作 2013. キクの電照栽培における暗期中断電照時間帯が花芽分化抑制に及ぼす影響. *園芸学研究* 12, 427-432.
- Hayama, R., B. Aagashé, E. Luley, R. King and G. Coupland 2007. A circadian rhythm set by dusk determines the expression of FT homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis*. *Plant Cell* 19, 2988-3000.
- Higuchi, Y., K. Sage-Ono, R. Sasaki, N. Ohtsuki, A. Hoshino, S. Iida, H. Kamada and M. Ono 2011. Constitutive expression of the *GIGANTEA* ortholog affects circadian rhythms and suppresses one-shot induction of flowering in *Pharbitis nil*, a typical short-day plant. *Plant Cell Physiol.* 52, 638-650.
- Higuchi, Y., K. Sumitomo, A. Oda, H. Shimizu and T. Hisamatsu 2012. Day light quality affects the night-break response in the short-day plant chrysanthemum, suggesting differential phytochrome-mediated regulation of flowering. *J. Plant Physiol.* 169, 1789-1796.
- Higuchi, Y., T. Narumi, A. Oda, Y. Nakano, K. Sumitomo, S. Fukai and T. Hisamatsu 2013. The gated induction system of a systemic floral inhibitor, antiflorigen, determines obligate short-day flowering in chrysanthemums. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 17137-17142.
- 久松完 (監修) 2014. 電照栽培の基礎と実践: 光の質・量・タイミングで植物をコントロール. 誠文堂新光社.

- 東京, 240pp.
- Ho, WWH. and D. Weigel 2014. Structural features determining flower-promoting activity of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T. *Plant Cell* 26, 552-564.
- Imamura, S. (ed.) 1967. Physiology of flowering in *Pharbitis nil*. Japanese Society of Plant Physiologists, Tokyo.
- Ishikawa, R., S. Tamaki, S. Yokoi, N. Inagaki, T. Shinomura, M. Takano and K. Shimamoto 2005. Suppression of the floral activator *Hd3a* is the principal cause of the night break effect in rice. *Plant Cell* 17, 3326-3336.
- Iwata, H., A. Gaston, A. Remay, T. Thouroude, J. Jeauffre, K., Kawamura, LH. Oyant, T. Araki, B. Denoyes and F. Foucher 2012. The *TFL1* homologue *KSN* is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. *Plant J.* 69, 116-125.
- Izawa, T., T. Oikawa, N. Sugiyama, T. Tanisaka, M. Yano and K. Shimamoto 2002. Phytochrome mediates the external light signal to repress FT orthologs in photoperiodic flowering of rice. *Genes Dev.* 16, 2006-2020.
- Kardailsky, I., VK. Shukla, JH. Ahn, N. Dagenais, SK. Christensen, JT. Nguyen, J. Chory, MJ. Harrison and D. Weigel 1999. Activation tagging of the floral inducer FT. *Science* 286, 1962-1965.
- Kobayashi, Y., H. Kaya, K. K. Goto, M. Iwabuchi and T. Araki 1999. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science* 286, 1960-1962.
- Koskela, EA., K. Mouhu, MC. Albani, T. Kurokura, M. Rantanen, DJ. Sargent, NH. Battey, G. Coupland, P. Elomaa and T. Hytönen 2012. Mutation in *TERMINAL FLOWER 1* reverses the photoperiodic requirement for flowering in the wild strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Physiol.* 159, 1043-1054.
- Lang, A., MK. Chailakhyan and IA. Frolova 1977. Promotion and inhibition of flower formation in a day neutral plant in grafts with a short-day plant and a long-day plant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74, 2412-2416.
- Nakamura, Y., F. Andrés, K. Kanehara, Y. Liu, P. Dörmann and G. Coupland 2014. Arabidopsis florigen FT binds to diurnally oscillating phospholipids that accelerate flowering. *Nat. commun.* 5, 3553.
- Nakano, Y., Y. Higuchi, K. Sumitomo, T. Hisamatsu, 2013. Flowering retardation by high temperature in chrysanthemums: involvement of *FLOWERING LOCUS T-like 3* gene expression. *J. Exp. Bot.* 64:909-920.
- Oda, A., T. Narumi, T. Li, T. Kando, Y. Higuchi, K. Sumitomo, S. Fukai and T. Hisamatsu 2012. *CsFTL3*, a chrysanthemum *FLOWERING LOCUS T-like* gene, is a key regulator of photoperiodic flowering in chrysanthemums. *J. Exp. Bot.* 63, 1461-1477.
- Sumitomo, K. Y. Higuchi, K. Aoki, H. Miyamae, A. Oda, M. Ishiwata, M. Yamada, M. Nakayama and T. Hisamatsu 2012. Spectral sensitivity of flowering and *FT*-like gene expression in response to a night break treatment in the chrysanthemum cultivar 'Reagan'. *J. Hortic. Sci. Biotech.* 87, 461-469.
- 瀧本敦 1998. 花を咲かせるものは何か－花成ホルモンを求めて. 中公新書, 218pp.
- Tamaki, S., S. Matsuo, HL. Wong, S. Yokoi and K. Shimamoto 2007. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science* 316, 1033-1036.
- Taoka, K., I. Ohki, H. Tsuji, K. Furuita, K. Hayashi, T. Yanase, M. Yamaguchi, C. Nakashima, YA. Purwestri, S. Tamaki, Y. Ogaki, C. Shimada, A. Nakagawa, C. Kojima and K. Shimamoto 2011. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen. *Nature* 476, 332-335.
- 田中豊秀 1968. キクの開花調節に関する研究－調節物質の作用を中心として(第2報)長日葉で形成される抑制物質の作用. 園芸学会雑誌 37, 83-88.
- Wigge, PA., MC. Kim, KE. Jaeger, W. Busch, M. Schmid, JU. Lohmann and D. Weigel 2005. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science* 309, 1056-1059.
- Yanovsky, MJ. and SA. Kay 2002. Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis*. *Nature* 419, 308-312.