トマトとトウガラシの果実における花葉と維管束の配列

金浜耕基・斎藤 隆*・曲 英華

山形大学農学部 997 鶴岡市若葉町

Floral Leaf Arrangement and Vascular System in the Fruits of Tomato and Pepper

Koki KANAHAMA, Takashi SAITO and Ying-hua QU

Faculty of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka 997

Summary

First sepal, numbered 1 in Fig. 1, developed to the opposite side from the terminal leaf on the main shoot of tomato plants with left-handed phyllotactic spirals. Second, 3rd, 4th and 5th sepals, numbered 2, 3, 4 and 5 in Fig. 1, respectively, developed in anticlockwise direction. The reverse was true on plants with right-handed phyllotactic spirals.

Although the developing order in 5 petals, 5 stamens and 2 carpels could not be determined, the same orderlines as in 5 sepals was presumed.

The main vascular connections observed in the fruits of tomato and pepper fruit were as follows: (1) peduncle to receptacle to sepal, (2) peduncle to receptacle to petal, (3) peduncle to receptacle to stamen, (4) peduncle to receptacle to pericarp to fruit distal end, (5) peduncle to receptacle to fruit axis to placenta to seed.

The direction of vascular bundles in each part was as follows: centrifugal in the sepal, petal and stamen, and acropetal in the pericarp and fruit axis. Vascular bundles in the pericarp were situated on the center of each carpel, and those in the fruit axis were on the border of each carpel.

The basic number of vascular bundles in each part was 1 each in the sepal, petal and stamen. In pericarp and fruit axis, the number of vascular bundles was as many as the number of carpels.

緒 言

トマト、トウガラシを含むナス科野菜には葉序の回転方向や花序の発達過程に左右性を含む規則性がみられる(8)。花や果実を構成している花葉(がく片、花弁、雄ずい、心皮など)は普通葉の変態したものであるとみられている(4,5)ことから、これらの発生順序と配列に普通葉と同様の規則性が存在すると考えられる。

ナス科野菜の果実を構成している心皮の数をみると、ナスでは5枚、トマトでは2枚または5枚程度を基本数とする品種が多く栽培されている。また、トウガラシのなかのシシトウガラシとして栽培されている種類では2～3枚、ピーマンとして栽培されている種類では3～5

枚程度を基本数とする品種が多いようである。品種固有の形質として現れる心皮の枚数は通常の栽培条件のもとでは比較的安定しているようであるが、温度、光、肥料などの環境条件や、ジベレリンなどの植物ホルモン処理などによって大きく変動することも知られている(9,10,11,12,13)。

果実の維管束配列は心皮を単位としてみれば葉の維管束配列と類似した走向がみられるとともに、近縁な植物間においても類似性がみられる野菜もある(6)。したがって、トマト、トウガラシなどのナス科野菜においても果実の維管束配列に心皮を単位とする走向システムが考えられ、同一品種の心皮数の異なる果実間においても、また、異なる品種、種、属の果実間においても、ナス科植物としての類似性がみられる可能性がある。

果実の発育には、主として根から吸収される養水分と葉から供給される光合成産物が必要であるから、これら

1989年1月23日 受理

本研究の一部は園芸学会昭和62年度春季大会で発表した。

* 現在：東北大学農学部

の移動や果実の発育について理解する場合、維管束の走向についても理解することが必要となる。しかし、ナス科野菜の果実の維管束走向について、花葉の数と配列との関係から調べた例は少ない(17)。本研究では、ナス科野菜のなかでも心皮数が比較的変動しやすく、維管束の走向が観察しやすいとみられるトマトとトウガラシの果実について、花葉の発生順序、配列と維管束走向との関係を調べようとした。

材料及び方法

実験1. トマトにおける花葉の配列

1987年8～9月に播種し、ガラス室内で育成したトマトの栽培種 *Lycopersicon esculentum* Mill. ‘ピコ’で、主茎の葉序が左回りの株と右回りの株とに分けて供試した。主茎頂端部に着生した第1花房第1番花のがく片、花弁、雄ずい、雌ずい形成期(第1-A～E図、第2-A～E図)と第1花房第3番花のがく片形成期(第1-F図、第2-F図)に最上位葉を含む主茎頂端部を採取した。花葉の配列は既報(8)と同様に、最上位葉を向こう側(図では上側)、第1花房の第2, 3番花を手前側(図では下側)にして、主茎の頂端部側から求基的に観察した。必要に応じて走査型電子顕微鏡(日立S-430, 第1図, 第2図)及び実体顕微鏡(第3図)で観察した。

実験2. トマトの果実における維管束走向

1987年4月に播種し、ビニルハウス内で栽培したトマトの近縁野生種 *L. pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.

(PI 133542) (2, 3, 4心皮)(第5図, 第6-A, a, B, b, C, c図)と、栽培種 *L. esculentum* Mill. ‘ファーストトップ’ (5心皮)(第6-D, d図)を供試した。青果としての収穫期に達した果実を採取した後、外果皮部をはく皮し、80%アルコールに浸漬して、随時、縦断ないし横断切片を作成した。必要に応じてアルコールで脱水し、0.2% メチレンブルーで染色した後、キシロロールで透明化した。

実験3. トウガラシの果実における維管束走向

実験2と同様に栽培したトウガラシ *Capsicum annuum* L. ‘ししとう’ (2心皮)(第8-A, a図), ‘京みどり’ (3, 4心皮)(第7図, 第8-B, b, C, c図)及び‘ワンダーペル’ (5心皮)(第8-D, d図)を供試した。青果としての収穫期に達した果実を採取し、実験2と同様に透明化した。

結果及び考察

実験1. トマトにおける花葉の配列

葉序が左回りの株の主茎頂端部に着生した第1花房第1番花及び第1花房第1～3番花についてそれぞれ第1-A～E図及び第1-F図に示す。花芽分化開始時に主茎の頂端部が肥厚してから、その周辺にがく片が形成されていた(第1-A図)。5枚のがく片は、最初に最上位葉と反対の位置に形成され(第1-A図)、以後1枚間隔の順序で左回りの位置に形成されていた(第1-B図)。第1花房第2番花のがく片は右回りに形成されていた

Fig. 1. Development of floral leaves on plants of left-handedness in tomatoes. A, B, C, D, E and F; Development of 3 sepals, 5 sepals, 5 petals, 5 stamens, 2 carpels and 3 flowers, respectively. SE, PE, ST, PI; Sepal, petal, stamen and pistil, respectively. (1), (2) and (3); First, 2nd and 3rd flower in the first inflorescence. 1, 2, 3, 4, 5 and 1', 2', 3', 4', 5'; Developmental order of sepals and petals in the 1st and 2nd flower, respectively.

Fig. 2. Development of floral leaves on plants of right-handedness in tomatoes. A, B, C, D, E, SE, PE, ST, PI, (1), (2), (3), 1, 2, 3, 4, 5 and 1', 2', 3', 4', 5'; Refer to Fig. 1.

Fig. 3. Floral diagram of the first flower on the terminal end of the main shoot in tomatoes. TL; Terminal leaf on the main shoot. Numerals in the figure show the order of sepal development.

(第1-F図)。5枚の花弁, 5本の雄ずい, 2枚の心皮ではがく片の場合のように明確な順序性は確認できなかった(第1-C, D, E図)が, これらの花葉も本来は普通葉の変態したものにと相当するとみられていることから, それらの中で, 葉序の回転方向に従って1枚間隔の順序で形成されているものとみられる。

葉序が右回りの主茎頂端部に形成された花序の中の第1, 2番花においても, がく片の形成順序について右回りに観察すると, 上記同様の規則性が認められた(第2-A~F図)。

葉序の左右性を考慮した花葉の配列を花式図として第3図に示す。5枚のがく片は5枚の花弁と交互に配列し, 5枚の花弁と5本の雄ずいも交互に配列していた。2枚

Fig. 4. Diagram of flowering plant in the image of "Urpflanze" supposed by Goethe (4, 5). Figures were drawn as a pentamerous plant with left-handedness.

の心皮は, 左右いずれの場合も, がく片の No.3 と No.2~4 の中間を結ぶ直線を隔壁として配列していた。

トマト属の花葉の数はいずれも変異に富んでいるが, 一般にはがく片5枚, 花弁5枚, 雄ずい5本, 心皮2枚が基本であるとされている。花や果実を構成している花

Fig. 5. Vascular system in the tomato fruit with 2 carpels in longitudinal sections. Sections were cut along the septum (A), or at 45 (B) and 90 (C) degree turned positions from septum. VPD, VSE, VPE, VST, VPR and VFA; Vascular bundles of peduncle, sepal, petal, stamen, pericarp and fruit axis, respectively.

Fig. 6. Vascular system in the tomato fruit with 2 carpels (A and a), 3 carpels (B and b), 4 carpels (C and c) and 5 carpels (D and d). A, B, C and D; Transverse sections. a, b, c and d; blossom end views. VPR and VFA; Refer to Fig. 5.

葉は葉と相同な器官である(4, 5)と考えられていることから、これらの花葉は、心皮も含めて、その位置と順序が本来的には普通葉と同じように発生していると考えられる(第4図)(3, 4, 5, 16)。このようにみれば、がく片、花卉、雄ずい、心皮の発生順序と配列が規則的に行われるとともに、その数は何枚にでも変動する可能性がある。更に、花葉は普通葉の変態したものであるとみると、花葉の維管束配列は花葉1枚を単位としてみることによって普通葉と類似した走向を示すことも考えられる。この点について実験2で確かめようとした。

実験2. トマトの果実における維管束走向

果柄からがく片、花卉及び雄ずいへの維管束の走向は果托部を経由した後、果実基部からそれぞれ遠心的方向に走向していた(第5-A図)。主たる維管束の本数は5枚のがく片に対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)、5枚の花卉に対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)、5本の雄ずいに対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)であった。

果柄から果実内部への維管束走向は果実基部で果皮部と果心部に分かれ、それぞれ求頂的方向に走向していた(第5-B, C図)。果皮部の維管束は心皮中央を縦走し、果実頂部で一点に集中していた(第6-a~d図)。果心部の維管束は、果実基部から果実中心部までは半円状に隔壁に添って縦走した後、果実中心部で接近していた(第5-A, B図)。その後、隔壁と隔壁の間方向に分歧した後、胎座部を経由して種子へ連絡していた(第5-B, C図)。

果実内部の主たる維管束の本数は、心皮数が2枚の果実の場合、果皮部に2本と果心部に2本であった(第6-A, a図)。心皮数が3枚(第6-B, b図)、4枚(第6-C, c図)及び5枚(第6-D, d図)の果実では、それぞれ3本と3本、4本と4本、5本と5本であった。即ち、心皮1枚を単位としてみると、心皮数の違いに関

Fig. 7. Vascular system in the pepper fruit with 3 carpels in longitudinal sections (LS). A; Whole fruit. B; Detail in basal view of LS. VPD, VSE, VPE, VST, VPR and VFA; Refer to Fig. 5.

ならず、果皮部に1本と果心部に1本であった。

以上の結果、トマトの果柄から果実内への維管束連絡は、花葉の数の違いに関わらず、常に、(1) 果柄→果托部→がく片、(2) 果柄→果托部→花卉、(3) 果柄→果托部→雄ずい、(4) 果柄→果托部→果皮部→果実頂部、(5) 果柄→果托部→果心部→胎座部→種子の順であった。それぞれの部分での維管束の数は、がく片、花卉、雄ずい、心皮1枚ないし1本に対してそれぞれ1本ずつであった。

実験3. トウガラシの果実における維管束走向

果柄からがく片、花卉及び雄ずいへの維管束の走向は果托部を経由した後、果実基部からそれぞれ遠心的方向に走向していた(第7-B図)。主たる維管束の本数は5枚のがく片に対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)、5枚の花弁に対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)、5本の雄ずいに対してそれぞれ1本ずつ(合計5本)であった。

果柄から果実内部への維管束走向は果実基部で果皮部と果心部に分かれ、それぞれ求頂的方向に走向していた(第7-A, B図)。果皮部の維管束は心皮中央を縦走し、果実頂部で一点に集中していた(第8-a~d図)。果心部の維管束は果実基部から果実中心部までは半円状に隔壁に添って縦走した後、果実中心部で接近していた(第7図)。その後、隔壁と隔壁の間隔の方向に分岐した後、胎座部を経由して種子へ連絡していた(第8-A~D図)。

果実内部の主たる維管束の本数は、心皮数が3枚の果実の場合、果皮部に3本と果心部に3本であった(第7図, 第8-B, b図)。心皮数が2枚(第8-A, a図)、4枚(第8-C, c図)及び5枚(第8-D, d図)の果実では、それぞれ2本と2本、4本と4本、5本と5本であった。即ち、心皮1枚を単位としてみると、心皮数の違いに関わらず、果皮部に1本と果心部に1本であった。

以上の結果、トウガラシの果柄から果実内への維管束

Fig. 8. Vascular system in the pepper fruit with 2 carpels (A), 3 carpels (B), 4 carpels (C) and 5 carpels (D) in transverse sections. VPR and VFA; Refer to Fig. 5.

連絡は、トマトの果実と同様、花葉の数の違いに関わらず、常に、(1) 果柄→果托部→がく片、(2) 果柄→果托部→花卉、(3) 果柄→果托部→雄ずい、(4) 果柄→果托

部→果皮部→果実頂部, (5) 果柄→果托部→果心部→胎座部→種子の順であった。それぞれの部分での維管束の数は、がく片, 花卉, 雄ずい, 心皮 1 枚ないし 1 本に対してそれぞれ 1 本ずつであった。

ナス科野菜の中で、ジャガイモやトウガラシの花ないし果実の維管束走向についてみると、花卉, がく片, 雄ずい, 心皮を縦走する主たる維管束の本数は、それぞれの枚数ないし本数と一致すると報告されている(1, 2)。本実験においても、トマト, トウガラシの果実の維管束走向は、心皮を単位としてみることによって、種類の違い, 心皮数の違いに関わらず、同じであるように観察された。

ウリ科野菜のキュウリの場合、葉から果実への¹⁴C-光合成産物の転流・分配は葉, 茎, 果実の維管束走向システムに従って行われている(7)。トウガラシ(15)やトマト(14, 17)においても、葉から果実への光合成産物の転流は葉序に従った維管束の走向と関係しているようにみられるので、本研究においてもこのような観点から更に検討する必要がある。

摘 要

1. トマトにおいて、5 枚のがく片の発生位置と順序に葉序の左右性に従った規則性が認められた。
2. トマト, トウガラシの果実とも、果柄から果実内への維管束連絡は、(1) 果柄→果托部→がく片, (2) 果柄→果托部→花卉, (3) 果柄→果托部→雄ずい, (4) 果柄→果托部→果皮部→果実頂部, (5) 果柄→果托部→果心部→胎座部→種子の順であった。
3. 維管束の走向は、がく片, 花卉, 雄ずいでは果心部に対して遠心的方向, 果皮部, 果心部では求頂的方向であった。
4. 果皮部の維管束は心皮中央を縦走していた。果心部では果実基部から果実中心部までは半円状に隔壁に添って縦走し、果実中心部で接近していた。その後、隔壁と隔壁の中間の方向に分岐した後、胎座部を経由して種子へ連絡していた。
5. 主たる維管束の本数は 1 枚ないし 1 本のがく片, 花卉, 雄ずいに対してそれぞれ 1 本ずつであった。
6. 果実内部の維管束について心皮を単位としてみると、果皮部に 1 本, 果心部に 1 本であった。

謝 辞 本研究を行うに当たり、数多くの御助言を賜りました千葉大学教養部福田泰二教授に対し心より御礼申し上げます。また、走査型電子顕微鏡の取り扱いについてご指導を頂きました山形大学農学部渡部俊三教授並びに貴重な材料の提供を頂きました山形大学農学部今西茂教授に厚く感謝申し上げます。

引用文献

1. ARTSCHWAGER, E. F. 1918. Anatomy of the potato plant, with special reference to the ontogeny of the vascular system. J. Agr. Res. 14: 221-252.
2. COCHRAN, H.L. 1938. A morphological study of flower and seed development in pepper. J. Agr. Res. 56: 395-419.
3. 福田泰二. 1984. 高等植物 A₂. 山崎 敬編. 現代生物学大系 7a₂. p. 69-82. 中山書店. 東京.
4. GOETHE, J.W. von. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. 1-86. Gotha.
5. ゲーテ. 1979. イタリア紀行 (高木久雄訳). 登張正實ら編. ゲーテ全集. 11. p. 5-284. 潮出版社. 東京.
6. 金浜耕基・斎藤 隆. 1987. メロン, キュウリ, トカドヘチマの果実における維管束と心皮の配列. 園学雑. 55: 476-483.
7. 金浜耕基・斎藤 隆. 1988. キュウリの主茎と果実における¹⁴C-光合成産物の転流経路. 園学雑. 57: 215-221.
8. 金浜耕基・斎藤 隆・曲 英華. 1989. ナス科野菜・花卉における器官配列の左右性と花序の発達に関する研究. 園学雑. 57: 642-647.
9. 斎藤 隆・伊東秀夫. 1971. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第 12 報. 花の發育ならびに形態に及ぼす苗の栄養と低温の相互作用の影響. 園学雑. 40: 354-358.
10. 斎藤 隆・伊東秀夫. 1972. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第 13 報. 花の發育ならびに形態に及ぼす光の強さと床土の肥沃度の影響. 園学雑. 41: 179-184.
11. 斎藤 隆・伊東秀夫. 1974. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第 14 報. 花の發育ならびに形態に及ぼす窒素・リン酸・カリ施用量の影響. 山大紀要 (農学). 7: 239-252.
12. 斎藤 隆・伊東秀夫. 1974. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第 15 報. 花の發育ならびに形態に対する葉の役割. 園学雑. 42: 310-316.
13. 斎藤 隆. 1975. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第 17 報. 花の發育ならびに形態に対する生長物質の役割. 園学要旨. 昭 50 秋: 176-177.
14. 安戸良洋・堀 裕. 1984. トマトの果実肥大に及ぼす葉の役割. 園学要旨. 昭 59 春: 214-215.
15. STEER, B. T. and C. J. PEARSON. 1976. Photosynthate translocation in *Capsicum annum*. Planta 128: 155-162.
16. 田村道夫. 1974. 植物の進化生物学. I. 被子植物の系統. p. 91-180. 三省堂. 東京.
17. 吉岡 宏・高橋和彦. 1981. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. 第 14 報. オートラジオグラフィによるトマト果実内への光合成産物の転流・蓄積の検討. 園学要旨. 昭 56 秋: 180-181.