DIFの経日変化によるトマト実生の胚軸および各節間長の制御

古谷野恭代¹・全 昶厚²・古在豊樹¹

¹ 千葉大学園芸学部 271-8510 千葉県松戸市松戸 648

² ソウル大学校農業生命科学 ソウル市新林洞 56-1

Controlling the Lengths of Hypocotyl and Individual Internodes of Tomato Seedlings by Changing DIF with Time

Yasuyo KOYANO¹, Changhoo CHUN² and Toyoki KOZAI¹

¹ Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Chiba 271-8510, Japan

² Department of Plant Science, College of Agriculture & Life Science, Seoul National University, San 56-1, Shillim-dong, Kwanak-gu, Seoul 151-921, Korea

Abstract

Elongation of individual internodes and hypocotyl of *Lycopersicon esculentum* were investigated under eight treatments, obtained by combining one of two DIFs (photoperiod temperature-dark period temperature: +10 and -10°C) and one of three periods of growth (0-7, 8-15, and 16-22 days after the start of experiment). The temperatures used to create the DIFs were 20 and 30°C in all treatments. The lengths of hypocotyl and all the internodes of tomato seedlings were measured at the start and end of each photoperiod and their daily elongation rates were calculated. The change in the elongation rates of hypocotyl and individual internodes with time closely matched a Gaussian curve. The peak height and the number of days to reach the peak varied from one internode to another. The stem length of the seedlings and the proportions of hypocotyl and individual internodes varied among the treatments. Results indicate that the length of hypocotyl and individual internodes of tomato can be controlled by changing DIF with time. This method could be applicable in the production of scions and rootstocks with controlled length of hypocotyl and individual internodes for efficient grafting operations of tomato and other fruit vegetable crops.

Keywords : air temperature, elongation rate, grafting, *Lycopersicon esculentum*, stem length

緒 言

植物の茎長に影響を及ぼす因子として、接触 (Biddington, 1986), 光源の red/far-red flux 比 (Moe and Heins, 1990) および blue/red flux 比 (Oyaert *et al.*, 1998), 光強度 (Einert and Box, 1967), 相対湿度 (Piter and Bob, 1992), および DIF (Erwin *et al.*,

1989) が報告されている。DIF は明期気温 (DT) と暗期気温 (NT) の差 (DT-NT) と定義され、テッポウユリ (Erwin *et al.*, 1989), キク (Karlsson *et al.*, 1989), ポインセチア (Moe and Mortensen, 1992) などに関して、DIF が大となるほど植物の茎長は大となることが報告されている。DIF による茎長の制御がテッポウユリ (Erwin and Heins, 1990), キク (Cuijpers and Vogelesang, 1992) などの切花生産および鉢物生産、さらにストック、キンギョソウおよびパンジー (Ito *et al.*, 1997) などのセル成型苗生産において利用されている。しかし、植物の胚軸長および各節間長を制御した報告は見当たらない。

2004 年 10 月 18 日受付

2005 年 1 月 18 日受理

Corresponding author : Toyoki Kozai

(kozai@faculty.chiba-u.jp)

他方、果菜類生産において土壤伝染病害からの回避、低温伸長性および高温耐性などの強健性の付与、果実の商品性向上などを目的とし接ぎ木苗の利用が普及している (Itaki, 2004)。接ぎ木苗生産において、胚軸長および各節間長の制御は形態が均一な穂木および台木の生産を可能とし、作業能率を向上させると考えられる。DIF はトマト (De Koning, 1992)、キュウリ (Grimstad and Frimanslund, 1993)、スイカ (Erwin *et al.*, 1993) などの茎長に影響を及ぼすと報告されているので、果菜類の穂木および台木の胚軸長および各節間長は DIF で制御でき得る。

しかし、温室内の気温は天候の影響を受けやすいため、任意の DIF を正確に処理することが困難である。とくに負の DIF を処理するには明期中の冷房あるいは暗期中の暖房が必要であり、エネルギーの浪費となりかねない。他方、光に不透明な断熱壁で囲われている閉鎖型苗生産システム内の気温は天候の影響を受けにくく、任意の DIF を正確に比較的少ないエネルギー消費で作り出せる (Kozai, 1999)。

そこで、本試験では果菜類の胚軸および各節間長の制御を最終的な目的とした基礎的研究として、閉鎖型苗生産システムにおいて +10 または -10°C の DIF を 6-8 日毎に与えた条件におけるトマト実生の胚軸長および各節間長を経日的に測定した。またそれらの測定値から日伸長速度などに及ぼす DIF の影響を検討した。

材料および方法

1. 供試植物材料およびその育成条件

供試植物はトマト (*Lycopersicon esculentum* Mill.)、品種は主流品種である桃太郎シリーズの一つである桃太郎を用いた。直径 6 cm のポットに培養土 (ナプラ養土、ヤンマー農機㈱) を充填し一粒播種した。気温 25°C、相対湿度 65% に設定したグロースチャンバ (FR-9108 A 特殊型、小糸工業㈱) で 6 日間育成した個体を植物材料 (胚軸長 31.4 ± 1.9 mm) とした。育成期間中は発芽直後の徒長を防ぎ、胚軸長のばらつきを小さくするために連続明期とした。光合成有効光量子束 (以下、PPF) は $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とし、光源は 3 波長形白色蛍光灯 (FHT42EX-W、三菱電機オスラム㈱) とした。

2. 試験条件および方法

試験期間を試験開始後 0-7、8-15 および 16-22 日目の三つの期間に分け、それぞれを S1、S2 および S3 とした。試験区はこれら三つの期間と二つの DIF (+10 および -10°C) を組み合わせた 8 区とした (Table

Table 1 The DIF subjected in each experimental period of S1 (0-7 days after the start of experiment (DAE)), S2 (8-15 DAE) and S3 (16-22 DAE).

Treatment code	DIF (°C)		
	S1 : 0-7	S2 : 8-15	S3 : 16-22
PPP	+10	+10	+10
PPN	+10	+10	-10
PNP	+10	-10	+10
PNN	+10	-10	-10
NPP	-10	+10	+10
NPN	-10	+10	-10
NNP	-10	-10	+10
NNN	-10	-10	-10

1)。+10 および -10°C の DIF 処理を P および N と表し、各期間の処理記号を並べて試験区名とした。たとえば全期間の DIF が +10°C の試験区名は PPP となる。反復数は 2 とし、各試験区に 8 個体を供試した。供試個体は DIF を +10 (30/20°C (明期/暗期気温)) および -10°C (20/30°C) に設定した上記グロースチャンバ間を Table 1 に従って移動させた。気温は、栄養生長における適温である 25°C より $\pm 5^\circ\text{C}$ として設定した。

グロースチャンバ内の水蒸気飽差、CO₂ 濃度、明期および培地表面上の PPF はそれぞれ 1.0 kPa、 $1000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 、 12 h d^{-1} および $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に設定した。S1、S2、S3 において、各個体にそれぞれ 25、35、50 ml の養液 (大塚 A 処方、大塚ハウス 1 号 : 濃度 1.5 g l^{-1} 、大塚ハウス 2 号 : 濃度 1.0 g l^{-1} 、大塚化学㈱) を毎明期開始時と終了時に与えた。

3. 測定および算定

試験期間中、毎明期開始時および終了時に全個体の胚軸長および各節間長をデジタルノギス (CD-15 CP、㈱ミットヨ、精度 0.01 mm) を用いて測定した。胚軸長は培地表面から子葉までの長さ、また第 1 節間長は子葉から第 1 本葉の葉腋までの長さ、第 k 節間長 ($k \geq 2$) は第 k-1 本葉および第 k 本葉の葉腋間の長さとして定義した。試験開始後 22 日目に乾物重、葉面積、本葉数を測定した。

日伸長速度は (n+1) 日目の胚軸長および各節間長から n 日目のそれぞれを減じた値として定義した。

試験区の平均値間の差は、Tukey-Kramer 法を用いて 5% レベルで検定した。

結 果

試験開始後 22 日目の茎長および節間長

茎長は PPP 区で最大、NNN 区で最小となり、ま

た +10°C DIF を処理した日数が多いほど大となる傾向がみられた (Fig. 1, Fig. 2). 胚軸長は S1 に +10°C DIF を処理した試験区で -10°C DIF を処理した試験区よりも大となった. 第1節間長は +10°C DIF を処理した期間が S1 と S2 の試験区で最大となり, 次いで S1 の

Fig. 1 Tomato seedlings 22 days after the start of experiment. For treatment codes, see Table 1.

Fig. 2 Length of hypocotyl and individual internodes 22 days after the start of experiment. In each bar in the graph, stem length is divided into 10 internodes length. Hypocotyl length is at the bottom and 9th internodes length is at the top.

*The same letters are not significantly different in stem length at $P < 0.05$ level by Tukey-Kramer's test.

*The same letters are not significantly different in length of individual internodes at $P < 0.05$ level by Tukey-Kramer's test.

み, S2 のみの試験区の順に小となる傾向がみられた. S1 と S2 に -10°C DIF を処理した試験区の胚軸長は最小となった. 第2節間長は S1 と S2 あるいはそれらのいずれかに, 第3節間長は S2 に +10°C DIF を処理した試験区で大となる傾向がみられた.

日伸長速度

PPP および NNN 区における胚軸および各節間の日伸長速度の経日変化は, それぞれ指数曲線およびガウス曲線で近似できた (Fig. 3). PPP 区では NNN 区に比べ日伸長速度の最大値は大で, 最大値に達するまでの日数は小であった. また, 日伸長速度の最大値および最大値に達するまでの日数は節間毎に異なった.

第1節間の日伸長速度は, S1 では全試験区で経日的に増加し, S2 では S1 に +10°C DIF を処理した試験区で経日的に減少した (Fig. 4). S1 に -10°C DIF を処理した試験区のそれは S2 で最大値をとった (Fig. 4). 各期間における日伸長速度は, その期間に +10°C DIF を処理した試験区で -10°C DIF を処理した試験区より

Fig. 3 Changes with time in the daily elongation rate of individual internodes in treatments PPP and NNN. S1, S2 and S3 represent the experiment periods of day 0-7, day 8-15 and day 16-22 respectively.

Fig. 4 Changes with time in the daily elongation rate of the 1st internode. S1, S2 and S3 represent the experiment periods of day 0-7, day 8-15 and day 16-22 respectively.

Fig. 5 Elongation of the 1st internode during light and dark periods at S1 and S2, and that of the 3rd internode at S2 and S3. Elongation during dark period is significantly greater than during light period except the 1st internode at S1 in treatment PPP. S1, S2 and S3 represent the experiment periods of day 0-7, day 8-15 and day 16-22 respectively. Vertical bars represent standard deviations of means.

^aThe same letters are not significantly different in elongation during light period (a, b, c and d) and dark period (l, m, n and o) at $P < 0.05$ level by Tukey-Kramer's test.

も大となった。S3 における日伸長速度は、全試験区で 1 mm d^{-1} 以下であった。

明期および暗期ごとの伸長量

S1 および S2 における第 1 節間、および S2 における第 3 節間の伸長量は明期、暗期ともに、 $+10^\circ\text{C}$ DIF を処理した試験区で -10°C DIF を処理した試験区よりも

大となり、S3 における第 3 節間においても PPP 区を除いて同様の傾向がみられた (Fig. 5)。第 1 節間の S3 および第 3 節間の S1 における伸長量は明期、暗期ともに全試験区で約 1 mm であった。また、暗期の伸長量は S1 における第 1 節間の PPP 区を除いて、全試験区で明期のそれよりも有意に大となった。

Table 2 Growth of tomato seedlings as affected by DIF treatments.

Treatment code	Dry mass (mg)		Leaf area (cm ²)	Number of true leaves
	Total	Root		
PPP	1250±120 a ^z	110±21 a	280±17 a	8.6±0.7 a
PPN	1070±150 b	100±16 ab	270±30 ab	8.8±0.8 a
PNP	990±150 bc	100±16 ab	230±26 bc	8.6±0.7 a
PNN	840±140 cd	80±14 bc	190±21 cd	8.4±1.0 a
NPP	930±150 bc	100±13 b	240±27 b	8.2±1.1 a
NPN	840±200 cd	80±16 bc	250±18 ab	8.1±1.1 ab
NNP	710±120 de	70±15 cd	180±26 de	7.8±0.4 ab
NNN	570±110 e	50±14 d	150±16 e	7.1±0.8 b

For treatment codes, see Table 1.

Means±standard error of 2 replications are shown.

^zMeans in each column followed by the same letters are not significantly different at $P<0.05$ level by Tukey-Kramer's test.

試験開始後 22 日目の乾物重、葉面積および本葉数

全乾物重、地下部乾物重および葉面積は+10°C DIF を処理した日数が多いほど大となる傾向がみられた (Table 2). NNN 区の本葉数は他の試験区に比べ小であったが、他の試験区間に有意な差はみられなかった。

考 察

日伸長速度および各節間長

摘心後の側枝の生長には、初期の遅延段階（生長がゆっくり進む段階）、急速生長段階、およびプラトー段階（急速生長段階後、生長が遅くなる段階）があることがキク (Heins *et al.*, 1988) およびポインセチア (Berghage and Heins, 1991) で報告されている。本試験において、各節間の日伸長速度の経日変化はガウス曲線で近似できた (Fig. 3) ことから、トマト幼苗時の各節間においても摘心後の側枝と同様の生長段階があると考えられる。また、DIF が莖長に及ぼす影響は急速生長段階時に最大となる (Moe and Mortensen, 1992) という報告がある。試験開始後 22 日目の各節間長の試験区による違い (Fig. 2) は、側枝や莖長に関する上述の考え方が各節間に関してもあてはまり、各節間の急速生長段階における DIF の値が節間長に大きく影響を及ぼしたと考えることにより、ほぼ説明できる。

さらに、日伸長速度が最大値に達するまでの日数が節間ごとに異なっていた (Fig. 3) ことから、急速生長段階の時期は節間ごとに異なるといえる。したがって、各節間の急速生長段階時に処理する DIF を変えることで各節間長の制御が可能になると推察される。他方、PPP 区では NNN 区に比べて日伸長速度が最大値に達するまでの日数が小であったことから、急速生長段階の時期が DIF の値により異なっていたといえる。各節間長を

制御するためには DIF が急速生長段階の時期に及ぼす影響について、今後より深く調査する必要がある。

他方、胚軸の日伸長速度の経日変化は指数曲線となった (Fig. 3)。これは、本試験において、発芽日など発芽時に生じるばらつきを取り除くために播種後 6 日目の個体を供試したことが原因であり、発芽直後から胚軸長の測定を行えば他の節間と同様にガウス曲線になると推察される。すなわち、播種後 6 日目は胚軸の急速生長段階の後半であり、本試験において試験終了時の胚軸長が S1 に +10°C DIF を処理した試験区で約 60 mm、-10°C DIF を処理した試験区で約 45 mm であった (Fig. 2) が、6 日目より早く DIF 処理を開始すれば胚軸長は、より長くあるいは短くできると予想される。

DIF に対する反応時間

第 1 節間の日伸長速度は、試験開始後 8 日目に +10°C から -10°C DIF に変化した試験区ではその日を境として小となり、逆に -10°C から +10°C DIF に変化した試験区ではその日を境に大となった (Fig. 4)。また、S2 における第 1 節間の伸長量が +10°C DIF を処理した試験区で -10°C DIF を処理した試験区よりも大となった (Fig. 5)。S3 における第 3 節間においても PPP 区を除き同様の傾向がみられた。以上のことから、トマトは DIF に対して即時的に反応しており、前日およびそれ以前の処理の影響はほとんど受けていないと推察できる。この推察は植物が DIF に対して日単位で反応する (Heins and Erwin, 1990) という報告と一致する。

明期および暗期ごとの伸長量

トマトの莖は明期と比較して暗期でより伸長する (Bertram and Karlsen, 1994) という従来の報告と同様に、本試験においても暗期の伸長量が明期のそれよりも大となった (Fig. 5)。他方、DIF は主に明期の伸長に

影響を及ぼすという報告がある (Shimizu and Heins, 2000). 一方, トマトにおける暗期の茎の伸長にゼロおよび負の DIF の影響が明確にみられたという報告がある (Bertram and Karlsen, 1994). 本試験において, S1 および S2 における第1節間, および S2 における第3節間の伸長量が明期, 暗期ともに, $+10^{\circ}\text{C}$ DIF を処理した試験区で -10°C DIF を処理した試験区よりも大となった. S3 における第3節間においても PPP 区を除いて同様の傾向がみられた (Fig. 5). ここで, PPP 区の伸長量が他の試験区より小であった原因は, 急速生長段階が試験区により異なり, S3 において PPP 区はプラト一段階後期であったためだと考えられる. 以上より, 明期および暗期における茎の伸長には, 明期および暗期における相対湿度および気流速度, 並びに明期における PPF, 光源の R/FR 比および B/R 比なども影響を及ぼしており, 今後より詳細に考察する必要がある.

試験開始後 22 日目の乾物重, 葉面積および本葉数

全乾物重および地下部乾物重には $+10^{\circ}\text{C}$ DIF を処理した日数が多いほど大となる傾向がみられた (Table 2). また, 茎長および葉面積に関しても乾物重と同様の傾向がみられた (Fig. 2, Table 2). 本試験で得られた葉面積に関する結果は, DIF が大となるほど葉面積が大となる (Erwin *et al.*, 1991; Erwin *et al.*, 1994) という報告と一致していた. 地下部乾物重が全乾物重に占める割合は 10% 前後であり, 全乾物重の違いは主に茎部および葉部の乾物重の違いによるといえる.

葉の展開速度などの発育速度は DIF の影響を受けず, 平均温度の影響を受ける (Karlsson *et al.*, 1989; Erwin and Heins, 1990; Moe, 1990) とされている. 本試験において本葉数に試験区による差がみられなかった (Table 2) のは, 全試験区の平均温度が 25°C であったことに起因すると考えられる. つまり, DIF により各節間長の制御を行う場合, 平均気温に注意すれば発育速度を変えずに各節間長を制御することが可能であると推察される.

本試験では穂木品種である桃太郎を用いて試験を行い, 各節間長が制御できる可能性が示された. 台木品種についての試験は行っていないが, 本試験と同様の結果が得られると考えられる. 今後, トマトの台木品種に加え, 接ぎ木需要の多いキュウリ, スイカなどのウリ科果菜類に関しても本試験と同様の検討が必要である.

摘 要

本試験では, 閉鎖型苗生産システムにおいて $+10$ または -10°C の DIF を 6-8 日毎に与えた条件下でのトマト実生の胚軸長, 各節間長, さらには胚軸および各節間の日伸長速度の経日変化を調査した. その結果, 各節間長の日伸長速度の経日変化はガウス曲線で近似でき, 各節間の伸長は初期の遅延段階, 急速生長段階, およびプラト一段階に分けられた. 日伸長速度が最大値に達するまでの日数, 言い換えれば, 急速生長段階の時期は節間ごとに異なった. 試験開始後 22 日目の各節間長の試験区による違いは, 各節間の急速生長段階における DIF の値により, ほぼ説明できたことから, 胚軸および各節間の急速生長段階時に処理する DIF を変えることで各節間長が制御できる可能性が示された. たとえば, 接ぎ木苗生産において胚軸長および各節間長の制御が可能になれば, 作業能率と苗質の向上がはかれる.

文 献

- Berghage, R. D., Heins, R. D. 1991. Quantification of temperature effects on stem elongation in poinsettia. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116(1) : 14-18.
- Bertram, L., Karlsen, P. 1994. Patterns in stem elongation rate in chrysanthemum and tomato plants in relation to irradiance and day/night temperature. Sci. Hortic. 58 : 139-150.
- Biddington, N. L. 1986. The effects of mechanically-induced stress in plants-A review. Plant Growth Regulat. 4 : 103-123.
- Cuijpers, L. H. M., Vogelesang, J. V. M. 1992. DIF and temperature drop for short-day pot plants. Acta Hortic. 327 : 25-32.
- De Koning, A. N. M. 1992. Effects of temperature on development rate and length increase of tomato, cucumber and sweet pepper. Acta Hortic. 305 : 51-55.
- Einert, A. E., Box, C. O. 1967. Effects of light intensity on flower bud abortion and plant growth of *Lilium longiflorum*. Amer. Soc. Hort. Sci. 90 : 427-432.
- Erwin, J. E., Heins, R. D., Karlsson, M. D. 1989. Thermomorphogenesis in *Lilium longiflorum*. Amer. J. Bot. 76(1) : 47-52.
- Erwin, J. E., Heins, R. D. 1990. Temperature effects on lily development rate and morphology from the visible bud stage until anthesis. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115 : 644-646.
- Erwin, J. E., Heins, R. D., Moe, R. 1991. Temperature and photoperiod effects on *Fuchsia* $\times$ *hybrida* mor-

- phology. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116(6) : 955-960.
- Erwin, J. E., Pierson, G., Strefeler, M., Heins, R. D. 1993. Research report : Temperature manipulation of vegetable stem elongation and flowering. Minn. Comm. Flow. Grow. Bull. 42(2) : 6-10.
- Erwin, J., Velguth, P., Heins, R. 1994. Day/night temperature environment affects cell elongation but division in *Lilium longiflorum* thunb. J. Expt. Bot. 45 : 1019-1025.
- Grimstad, S. O., Frimanslund, E. 1993. Effects of different day and night temperature regimes on greenhouse cucumber young plant production, flower bud formation and early yield. Sci. Hortic. 53 : 191-204.
- Heins, R. D., Erwin, J. E., Karlsson, M., Berghage, R., Carlson, W., Beinbaum, J. 1988. Tracking easter lily height with graphs. Greenhouse Grower, 6(9) : 32-37.
- Heins, R. D., Erwin, J. E. 1990. Understanding & applying DIF. Greenhouse Grower. 8(2) : 73-78.
- Itaki, T. Progress and directional movement in the latest technique of raising seedling. SHITA report 20 : 46-62
- Ito, A., Hisamatsu, T., Soichi, N., Nonaka, M., Amano, M., Koshioka, M. 1997. Effect of diurnal temperatures alternations on the growth of annual flowers at the nursery stage. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 65(4) : 809-816.
- Karlsson, M. G., Heins, R. D., Erwin, J. E., Berghage, W. H., Carlson, W. H., Beinbaum, J. A. 1989. Temperature and photosynthetic photon flux influence chrysanthemum shoot development and flower initiation under short-day conditions. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114(1) : 158-163.
- Kozai, T. 1999. Development of a closed transplant production system and its application (in Japanese). Yokendo, Tokyo, 69-75.
- Moe, R. 1990. Effect of day and night temperature alternations and of plant growth regulators on stem elongation and flowering of long-day plant *Campanula isophylla* Moretti. Sci. Hort. 43 : 291-305.
- Moe, R., Heins, R. D. 1990. Control of plant morphogenesis and flowering by light quality and temperature. Acta Hort. 272 : 81-89.
- Moe, R., Mortensen, L. M. 1992. Thermomorphogenesis in pot plants. Acta Hort. 305 : 19-25.
- Oyaert, E., Volckaert, E., Debergh, P. C. 1999. Growth of chrysanthemum under coloured plastic films with different light qualities and quantities. Scientia Hort. 79 : 195-205.
- Pieter, A. C. M. van de Sanden, Bob, W. V. 1992. Effects of air humidity and nutrient solution concentration on growth, water potential and stomatal conductance of cucumber seedlings. Scientia Hort. 50 : 173-186.
- Shimizu, H., Heins, R. D. 2000. Photoperiod and the difference between day and night temperature influence stem elongation kinetics in *Verbena bonariensis*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125(5) : 576-580.