Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

園学雑. (J. Japan. Soc. Hort. Sci.) 68 (5) : 993-999. 1999.

トマトの小花柄における離層の形成と発達

田淵俊人

玉川大学農学部　194-8610　東京都町田市玉川学園6-1-1

Comparison on the Development of Abscission Zones in the Pedicels between Two Tomato Cultivars

Toshihito Tabuchi

Faculty of Agriculture, Tamagawa University, 6-1-1 Tamagawa Gakuen, Machida 194-8610

Summary

The abscission zone development of tomato pedicels on two cultivars were anatomically compared. In 'Tiny Tim Red', the initial meristematic cells of the abscission zone appeared during the sepal differentiation in the flower bud. The first detectable morphological change was an increase in cell division in the inner cortical parenchymatous region of the pedicel.

These meristematic cells formed about 15-20 layers from the apical surface cells of the flower bud. As the flower bud developed, cell division of the abscission zone gradually spread to the vascular bundle and cortex region, and finally to the epidermal region of the pedicel. At anthesis, the abscission zone is composed of 6 to 8 layers of small cells which traverse the pedicel at the site of an indentation of the epidermis. In contrast to the 'Tiny Tim Red', 'Furikoma'pedicels are jointless (*j2*) and the meristematic cells of the abscission zone do not differentiate until anthesis.

Key Words: abscission zone, anatomy, flower abscission, jointless, *Lycopersicon esculentum*.

緒　言

トマトの花は開花時に小花柄部から脱離することがあり，その程度によっては果実の収量に直接的な影響を及ぼすため，栽培上重要な問題となっている．トマトの開花時における小花柄の脱離現象については，これまで多方面からの研究がなされている．栽培学的研究によれば，脱離の主要因は育苗環境や栽培環境の不適によって生じる，雌性器官あるいは雄性器官の形態的，機能的な異常で，その結果として受粉，受精が正常に行われないことなどがあげられている (斎藤・伊東，1967a，1967b; 斎藤，1986; Atherton・Harris, 1986).

小花柄に脱離が生じる部位は，小花柄中間部付近に認められる離層組織である．小花柄の離層組織とは，小花柄の軸方向に対して垂直方向に並んでいる数層の細胞層のことである．離層組織の細胞は隣接する組織の細胞に比べて小さく，細胞質が密に詰まった細胞群で構成され，多くの場合，核が大きくデンプン粒を含んでいることなどの特徴がある (Addicott, 1982; Sexton・Roberts, 1982). 離層組織の維管束系は圧縮されていることから構造的に弱いといわれている (Esau, 1977).

トマト小花柄における離層細胞の分化は花芽分化開始時より始まる (斎藤，1983)．トマトと同じように花芽分化の段階で小花柄に離層細胞が形成される例としてはジャガイモ (Weinheimer・Woodbury, 1967)，ベゴニア (Hänisch ten Cate ら，1973) などで知られている．しかし，いずれの報告においても離層が花芽分化のどの段階で，どの組織から分化・発達していくかについての解剖学的な観察はなされていない．

そこで，本研究では，小花柄に離層を形成しない加工用品種の'ふりこま'を比較対照品種に供試して，小花柄に離層を形成する生食用品種 'Tiny Tim Red' の離層形成と発達過程を花芽分化時より開花期まで調べた．

材料および方法

材料には，小花柄に離層を形成する品種 'Tiny Tim Red' と，離層を形成しない品種'ふりこま'を供試した (第1図)．'Tiny Tim Red' は'Ace' と'C54' を交配して育成されたわい性の生食用ミニトマトであり (Stevens・Rick, 1986)，これまでに離層組織における維管束系の養水分の転流に関する研究に供された例がある (Lee, 1989)．'ふりこま'は農林水産省・野菜茶業試験場盛岡支場で育成された，小花柄にジョイントレス形質 (*j2*) を有している加工

1998年9月30日　受付．1999年1月5日　受理．
本報告の一部は平成2年度園芸学会春季大会で発表した．

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

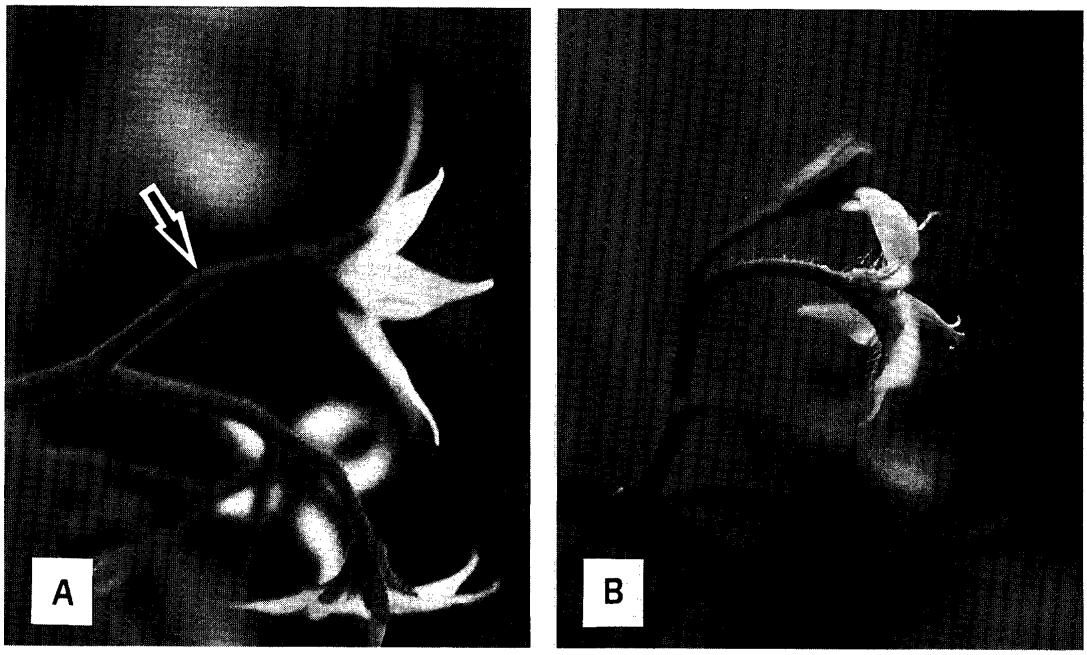

Fig. 1. Abscission zone in the pedicels of a tomato flower.
A. 'Tiny Tim Red'. B. 'Furikoma'. Arrow indicates the abscission zone.

用品種である(上村ら, 1985).

1989年2月に温室内で両品種の種子を播種し, 本葉展葉時に3号のビニルポットに鉢上げした. 鉢上げから1ヵ月後に'Tiny Tim Red'は6号, 'ふりこま'は10号の駄温鉢に定植した. 移植, 定植時とも, 鉢土には培養土(赤土と腐葉土を容積比1:1に混合)を用いた. 元肥として培養土1*l*当たりN, P, Kをそれぞれ0.1, 1.0, 0.1 gになるように硫安, 過リン酸石灰, 塩化カリウムを施肥し, 苦土石灰を5.0 g加えた. 追肥として粒状化成肥料(N:P:K = 8:8:8)を施用した.

離層形成と発達過程を観察するための試料として, がく片形成期から開花当日までの小花柄を採取して, 直ちにFAAで固定した. 次いでこれらの試料をt-butanol系列で脱水後, パラフィン切片法により厚さ約6 μmの縦断切片を作成し, O'Brienら(1964)の方法に準拠して0.1 % toluidine blue-Oで染色した.

小花柄の離層の形成と発達の観察は光学顕微鏡下にて行った. 観察対象部位は第2図の花芽および小花柄組織の各部位(中心部柔組織, 維管束, 皮層, 表皮)とした.

各発育段階ごとの小花柄を10個体以上選び, 離層細胞の発達過程を観察した. また, 観察した発育段階は, 第3図および第4図に示す花芽の発育段階(がく片, 花弁, 雄ずい, 心皮, 胚珠形成期)と開花期の6段階である. なお, 観察に当たっては斎藤(1983)の報告に基づいて, 各々最も標準的な花芽の発育の特徴をもつ縦断切片を選んだ. 縦断切片における離層細胞数は, それぞれの切片の中で最も多く確認できる10個体の切片の平均値で示した.

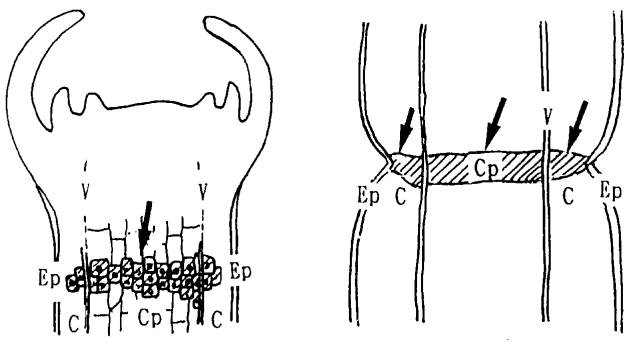

Fig. 2. Diagram of abscission zone in a tomato pedicel.
Ep: epidermis, C: cortex, V: vascular bundles, Cp: central cortical parenchyma. Arrows indicate the abscission zone. Left: stamen formative stage. Right: anthesis stage.

結果および考察

1. 離層の形成時期とその部位

'Tiny Tim Red'では, がく片形成期にその頂端部の表皮細胞層から数えておよそ15から20層めに, 2層から6層に横分裂した細胞群が認められた(第3図A). これらの細胞群には, 小花柄の軸方向に対して垂直方向に, 薄い細胞壁からなる細胞板が形成されていた. それぞれの娘細胞には濃く染色された核が存在していた. この分裂した細胞群は隣接する他の細胞よりも小さく密に並んでおり, 他の細胞とは形態的に異なっていた.

その一方で, 'ふりこま'では(第4図A), 'Tiny Tim Red'と異なって, 小花柄中心部に花芽発育の初期段階で二次的に分裂する細胞群は認められなかった.

以上のように, 小花柄に離層が形成される'Tiny Tim Red'では花芽の発育初期段階において小花柄中心部の柔

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

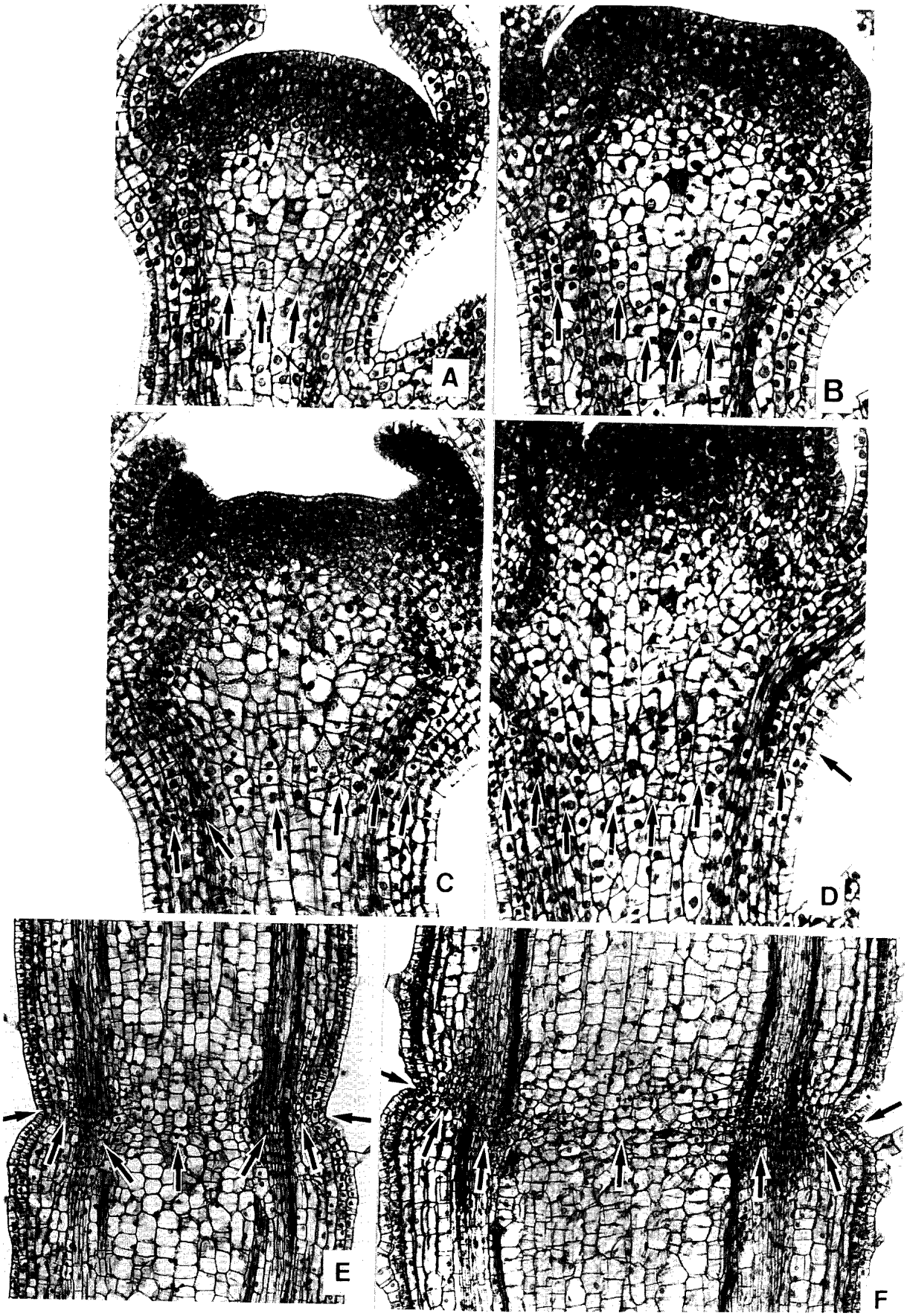

Fig. 3. Photomicrographs (longitudinal sections) of developing abscission zone on tomato pedicels of 'Tiny Tim Red'. A: sepal, B: petal, C: stamen, D: carpel, E: ovule development stage. F: anthesis stage.

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

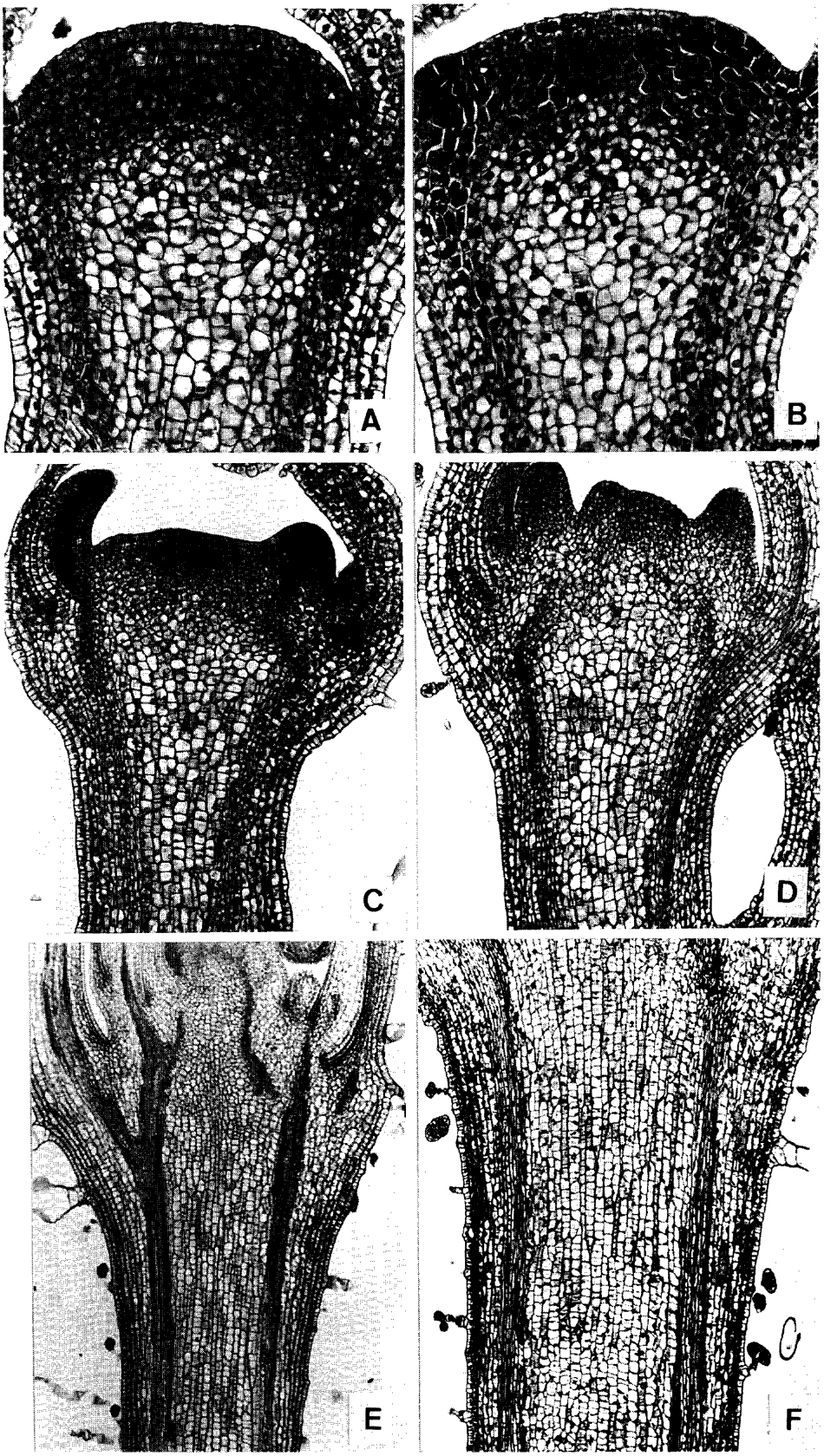

Fig. 4. Photomicrographs (longitudinal sections) of developing abscission zone on tomato pedicels of 'Furikoma'.
A: sepal, B: petal, C: stamen, D: carpel, E: ovule development stage. F: anthesis stage.
Note the cells of the abscission zone were not formed until at anthesis.

組織にのみ最初に分化することが明らかとなった.

小花柄の維管束部や皮層，表皮などには全く存在していなかった.

斎藤 (1983) は，トマトの小花柄における離層の分化時期はがく片分化期で，その部位は花芽の頂端部から数えて約 20 層めと報告している．そして，がく片形成期には

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

2層，花弁形成期には4層に発達すると述べている．本研究で観察した離層形成時期は斎藤 (1983) の報告と一致していた．

トマトの近縁野生種 *L. cheesmanii* において，離層はがく片形成期に小花柄の中心部柔組織に形成される (Tabuchi, 1994; Tabuchi・Arai, 1998) が，*L. pennellii* の場合は，がく片形成期に表皮と皮層部に分化する (田淵・田中, 1995; Tabuchi・Tanaka, 1996)．また，ナスの小花柄では，花房の第1花，第2花においては花弁形成期に，第3花では心皮形成期に表皮と皮層部に離層細胞が分化する (田淵・田中, 1996)．ジャガイモの小花柄ではがく片形成期の段階で離層細胞が表皮および皮層部の組織から分化し始める (田淵・田中, 1992; Tabuchi, 1998)．

以上のように，ナス科植物の小花柄では離層細胞が花芽形成の比較的初期段階から分化し始めるが，その形成開始時期や部位は種類によって異なるといえる．

本研究結果から判断すると，トマト小花柄の離層細胞は頂端分裂組織から直接作られた細胞から構成される一次組織が再度分裂して二次的に作られた組織であるとみることができる．しかし，原 (1977) によれば，頂端分裂組織の細胞から形成層などの新たな組織が分化するのは必ずしも二次的ではなく，一次組織からの連続した形成過程であるとする概念もあるので，この場合は一次組織の一連の分裂過程の中で形成された離層細胞ということになる．いずれにせよ，本研究では離層細胞が一次組織の細胞分裂の延長によって作られることが明らかにされた．しかし，離層細胞の分化がどのような仕組みによって開始するのかについては不明で，今後検討する必要がある．

2. 小花柄に離層を形成する品種における離層組織の発達過程

小花柄に離層を形成する 'Tiny Tim Red' の離層組織の発達過程を第3図 B~F に示した．花弁形成期において (第3図 B)，小花柄の中心部柔組織に分化した離層細胞は軸と平行方向に分裂を重ねて4から6層，垂直方向へは7から8層の細胞層となった．形状は隣接する細胞と比較して小型でやや不規則な多角形であった．そして，離層細胞は小花柄の中心部柔組織のみならず，前形成層の一部にも認められるようになった．

雄ずい形成期における離層細胞は (第3図 C)，花芽原基頂端部の表皮より12層から20層めの小花柄中心部柔組織内に，花弁形成期と同様に約6層から8層にまとまって存在していた．離層細胞は小花柄の中心部柔組織のみならず，前形成層，皮層の一部にも認められた．この時期の離層細胞は隣接する細胞と比較して小型であり，不規則な多角形であった．特に前形成層付近の分裂細胞群は中心部柔組織の分裂細胞群と比較してさらに小型であった．これらの細胞群の分裂方向はまちまちで，横分裂あるいは放射分裂を繰り返し，花芽の発育に伴ってその存在部位を小花柄中心部から表皮に向けて広げていった．

心皮形成期における小花柄中心部の離層の分裂細胞群は (第3図 D)，雄ずい形成期と同様に小花柄中心部の柔組織，維管束部，そして皮層部にまたがって分布していた．特に維管束周辺の柔組織では離層組織で細胞分裂が特に盛んで，中心部柔組織や皮層部に分化した離層細胞と比べて著しく小型で，密集して存在していた．

胚珠形成期における小花柄中心部の離層組織は (第3図 E)，軸に平行方向で6から7層，垂直方向で10層となっていた．特に維管束周辺の離層細胞は心皮形成期までの細胞より小型で，密集していた．この傾向は皮層の一部でも認められた．表皮は離層組織周辺でくびれを生じ，表皮の第1層めの細胞が軸に対して平行方向に分裂しているのが観察された (第3図 E)．

以上のように，トマト 'Tiny Tim Red' では，離層組織は小花柄中心部柔組織から始まり，花芽の発達に伴って表皮に向かって発達していくことが明らかとなった．

一般に，離層組織は脱離する器官の基部組織に，軸と垂直方向に横断するようにして一斉に形成される．これに対して，本研究で供試したトマト 'Tiny Tim Red' の小花柄では，小花柄中心部の柔組織に分化した離層細胞が花芽の発育に伴って発達し，徐々に層状構造を形成していく点がこれまでの報告 (Addicott, 1982; Sexton・Roberts, 1982) と異なっている．この場合，離層細胞が隣接する一次組織の細胞に波及して離層組織が形成されていくのか，あるいは初めから一次組織中の離層細胞自体が分裂を繰り返して離層を形成していくのかが問題となる．通常の植物細胞では，細胞分裂して作られる二つの娘細胞間には細胞板が形成され，その両側にそれぞれの新しい細胞壁を作ることで独立した細胞となる．その際には，隣接する一方の細胞が伸長あるいは分裂を行うと，もう一方の細胞もこれに同調して細胞伸長，分裂をしていく (原, 1977)．仮に小花柄の離層細胞が癌細胞などに見られるように多方向に無制御の状態で分裂し続けると (Berns, 1983)，離層組織は層状構造とはならずに細胞群の塊りとして存在することになる．従って，'Tiny Tim Red' の小花柄の場合は，離層細胞が中心部柔組織では層状に分裂，維管束周辺部では層状の構造にはならずに，多数の分裂細胞群が集塊状に (第3図 E, F) なっていたことから，層状の分裂と放射状の分裂を組み合わせて離層を形成すると考えるのが，現時点では最も妥当である．このように，離層細胞が維管束付近で特に発達する報告はピスタチオの諸器官 (Lin ら, 1984) やモモの果柄 (Rascio ら, 1985) で報告されているが，その理由については言及されていない．

開花期の小花柄についてみると (第3図 F)，離層細胞層は軸に対して平行方向に6から8層で，胚珠形成期と同じであったが，垂直方向には14層まで発達した．

中心部柔組織における離層細胞の形状は偏平で，他の

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

部位とは異なっていた．また，表皮のくびれの程度も胚珠形成期より著しくなった．

離層部の表皮が，離層の形成初期から小花柄中心部柔組織に向かってくびれる現象は，これまでにマンゴー果柄 (Barnell, 1939)，トマトの品種 'Mishigan State Forcing' (Jensen・Valdovinos, 1967) や 'Alisa Craig' (Robertsら，1984)，およびハイビスカスの小花柄 (Krabel・Walter, 1990) でも知られているが，くびれが生ずる理由は述べられていない．本研究では，離層が小花柄中心部から表皮方向に向かって形成・発達していくこと，そしてくびれた部分の細胞は，離層組織以外の隣接細胞と比較して小さいことから，離層細胞が表皮の組織にも分化したことによると考えられた．

3. 小花柄に離層を形成しない品種における小花柄組織の発達過程

小花柄に離層を形成しない 'ふりこま' においては，がく片形成期から胚珠形成期の花芽発育段階で小花柄の中心部柔組織に形状の同じ細胞が均一に観察された．

しかし 'Tiny Tim Red' で観察されたようなサイズが小さく，核が大きくて細胞質が密な分裂細胞群は観察されなかった (第4図 A-E)．中心部柔組織以外の組織でも分裂細胞群は観察されなかった．また，開花期の小花柄においても (第4図 F)，中心部柔組織には偏平な細胞が認められ，離層細胞が分化する兆候は観察されなかった．

トマトの近縁野生種 *L. cheesmanii* の小花柄には，外見上離層様の膨らみが生ずるが脱離しないか，あるいは脱離しにくい系統があることが知られている (Rick, 1967)．この形質は無側枝系統のトマトの小花柄でも見られる (上村ら，1981)．その性質を有する遺伝子として $j2_{in}$ の存在が知られており，これは便宜上ジョイントレス形質とみなされている (Rick, 1967)．

これらの系統の場合，本研究の 'ふりこま' と同じように小花柄にジョイントレス形質を有するが離層様の膨らみを生ずる点で異なる．従って，'ふりこま' では小花柄にジョイントレス形質を有していても離層様の細胞が分化する可能性があるので，この点については今後の検討課題である．

摘　要

トマト小花柄における離層形成の初期段階を解剖学的に調べた．その結果は次のように要約される．

1. 小花柄に離層を形成する品種 'Tiny Tim Red' では，がく片形成期に頂端部から数えておよそ15から20層めの小花柄中心部柔組織に離層細胞が分化していた．その後，横分裂，放射分裂を繰り返し，胚珠形成期には表皮に達して離層を形成した．開花期の離層の細胞層数は軸に対して水平または垂直方向に，それぞれ6~8層または14層であった．

2. 離層細胞の形状は，胚珠形成期までは不定形のものが多く大きさも不揃いであったが，開花時には軸に対して偏平な細胞が多くなった．

3. 小花柄に離層の形成されない品種 'ふりこま' では，花芽の発育段階から開花期に至るまで，小花柄の各組織に離層細胞が観察されなかった．

謝　辞　本実験に用いた加工用トマトの品種 'ふりこま' の種子は農林水産省・野菜茶業試験場の石内傳治氏 (現在：農業研究センター) に分譲して戴いた．また，本論文を作成するに当たり，玉川大学農学部園芸学研究室の田中宏教授，同新井紀子氏には懇切丁寧なる御指導，御助言を戴いた．ここに記して謝意を表する．

引 用 文 献

Addicott, F. T. 1982. Abscission. p. 20-30,177-184. Univ. of Calif. Press, Berkery.

Atherton, J. G. and G. P. Harris. 1986. Flowering. p. 170. In: J. A. Atherton. and J. Rudich (eds.). The tomato crops. A scientific basis for improvement. Chapman & Hall, New York.

Barnell, E. 1939. Studies in tropical fruits. Ⅴ. Some anatomical aspects of fruit-fall in two tropical arboreal plants. Ann. Bot. 13:77-89.

Berns, M. W. 1983. Cells. p. 118-119. CBS College Pub. Japan.

Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. p. 345-346. John Wiley & Sons, New York.

Hänisch ten Cate, C. H., J. J. L. van der Ploeg-Voogd and J. Bruinsma. 1973. Abscission of flower bud pedicels in *Begonia*. Ⅲ. Anatomical pattern of abscission. Acta Bot. Neerl. 22: 681-685.

原　襄. 1977. 植物の形態. p. 33-36, 45. 裳華房. 東京.

Jensen, T. E. and J. G. Valdovinos. 1967. Fine structure of abscission zone. Ⅰ. Abscission zones of the pedicels of tobacco and tomato flowers at anthesis. Planta 77: 298-318.

上村昭二・伊藤喜三男・吉川宏昭. 1981. トマトの無側枝形質の利用育種に関する研究. 第1報. 遺伝子型の異なる無側枝形質の特性. 園学要旨. 昭56春：166-167.

上村昭二・伊藤喜三男・吉川宏昭・門馬信二・菅野紹男. 1985. 加工用トマトの新品種 'ふりこま' の育成経過とその特性. 野菜茶試報 B. 5: 43-48.

Krabel, D. and E. Walter. 1990. Influence of phloem on flower abscission in *Hibiscus rosa-sinensis*. Trees 4: 128-135.

Lee, D. R. 1989. Vasculature of the abscission zone of tomato fruits: Implication for transport. Can. J. Bot. 67: 1898-1902.

Lin, T.-S., C. Crane and V. S. Polito. 1984. Anatomical aspects of abscission in pistachio. J. Amer. Soc. Hort.

NII-Electronic Library Service

Japanese Society for Horticultural Science (JSHS)

Sci. 109: 69-73.

O'Brien, T. P., N. Feder and M. E. McCully. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue-O. Protoplasma 59: 367-373.

Rascio, N., G. Casadoro, A. Ramina and A. Masia. 1985. Structural and biochemical aspects of peach fruit abscission (*Prunus persica* L. Batsch). Planta 164: 1-11.

Rick, C. M. 1967. Fruit and pedicel characters derived from Galapagos tomatoes. Econ. Bot. 21: 171-184.

Roberts, J. A., C. B. Schindler and G. A. Tucker. 1984. Ethylene-promoted tomato flower abscission and the possible involvement of an inhibitor. Planta 160: 159-163.

斎藤　隆. 1983. 野菜全書. トマト. 基礎生理と応用技術. p. 111-112. 農文協. 東京.

斎藤　隆. 1986. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第21報. 上位花房の開花・結実に関する研究. 山形大学紀要 (農学) 10: 121-152.

斎藤　隆・伊東秀夫. 1967a. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第9報. 花の形態, 機能および開花に及ぼす幼苗期の環境条件の影響. 1. 夜温, 光の強さおよび床土の肥沃度の影響. 園学雑. 36: 195-205.

斎藤　隆・伊東秀夫. 1967b. トマトの生育ならびに開花・結実に関する研究. 第10報. 花の形態, 機能および開花に及ぼす幼苗期の環境条件の影響. 2. 灌水量, 摘葉およびgibberellin施与の影響. 園学雑. 36: 281-289.

Sexton, R. and J. A. Roberts. 1982. Cell biology of abscission. Ann. Rev. Plant Physiol. 33: 133-162.

Stevens, M. A. and C. M. Rick. 1986. Genetics and breeding. p. 96. In: J. A. Atherton and J. Rudich (eds.). The tomato crops. A scientific basis for improvement. Chapman & Hall, New York.

Tabuchi, T. 1994. Abscission zone development of flower pedicels on two Galapagos tomato strains. XXIV th Int. Hort. Cong. Poster: 155.

Tabuchi, T. 1998. Development of the abscission zone in the pedicels of potato plants. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 67: 693-695.

Tabuchi, T. and N. Arai. 1998. Anatomical studies on the abscission zone formation and development of flowers in Galapagos wild tomato species, *Lycopersicon cheesmanii* Riley. Bull. Fac. Agric., Tamagawa Univ. 38: 61-70.

田淵俊人・田中　宏. 1992. ジャガイモ花柄の離層形成・発達に関する解剖学的研究. 園学雑. 61 (別1) : 346-347.

田淵俊人・田中　宏. 1995. 野生種トマト *L. pennellii* の花柄の離層・形成に関する解剖学的研究. 園学雑. 64 (別1) : 276-277.

田淵俊人・田中　宏. 1996. ナス品種 '式部' の花柄の離層形成に関する解剖学的研究. 園学雑. 65 (別1) : 18-19.

Tabuchi, T. and H. Tanaka. 1996. Location of abscission zone on pedicels in *L. pennellii*. Proc. 1st. Int. Conf. Processing Tomato. p. 67. ASHS Press, Verginia.

Weinheimer, W. H. and G. W. Woodbury. 1967. The anatomy and morphology of the abscission layer in two cultivars of *Solanum tuberosum* L. Amer. Potato J. 44: 402-408.

NII-Electronic Library Service