

24 以下で生じるセーシェル在来トウガラシ(Capsicum chinense)の生育異常

誌名	京大農場報告 = Bulletin of the Experimental Farm, Kyoto University
ISSN	09150838
著者名	小枝, 壮太 竹崎, あかね 磯村, 由紀 矢澤, 進
発行元	京都大学農学部附属農場
巻/号	19号
掲載ページ	p. 15-20
発行年月	2010年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





24°C 以下で生じるセーシェル在来トウガラシ (*Capsicum chinense*) の生育異常

小枝壮太¹⁾・竹崎あかね²⁾・磯村由紀³⁾・矢澤 進¹⁾ *

¹⁾ 京都大学大学院農学研究科 (〒 606-8502 京都市左京区北白川追分町)

²⁾ 農業・食品産業技術総合研究機構 中央農業総合研究センター (〒 305-8666 つくば市観音台 3-1-1)

³⁾ 愛知県立農業大学校 (〒 444-0802 愛知県岡崎市美合町並松 1-2)

Developmental abnormality of a local pepper cultivar (*Capsicum chinense*) from the Seychelles below 24°C

Sota Koeda¹, Akane Takezaki², Yuki Isomura³ and Susumu Yazawa¹ *

¹⁾ Graduate School of Agriculture, Kyoto University (Oiwake-cho, Kitashirakawa Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan)

²⁾ National Agriculture and Food Research Organization, National Agricultural Research Center (3-1-1, Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan)

³⁾ Aichi Prefectural College of Agriculture (1-2 Namimatsu, Miai-cho, Okazaki, Aichi 444-0802, Japan)

Summary

When a local pepper cultivar 'Sy-2' (*Capsicum chinense*) from the Seychelles was grown in Japan, all seedlings showed seasonal developmental abnormalities such as development of abnormally shaped leaves. The effects of various changes in temperature and photoperiod on the 'Sy-2' phenotype were examined. Our study showed that day-length did not affect the abnormal leaf development of 'Sy-2', whereas temperatures lower than 24°C led to the formation of abnormal leaves. Also, abnormal leaves developed when 'Sy-2' was exposed to 24°C for 8 hours per day. Moreover, 'Sy-2' grafted on other *C. chinense* cultivar, *C. baccatum* cultivar which is low-temperature-tolerant, or 'Sy-2' itself developed normal leaves at 28°C, whereas abnormal leaves at 20°C. These results suggest that developmental abnormality of 'Sy-2' occurs when the shoot is exposed to temperatures below 24°C.

Key Words: *Capsicum chinense*, pepper, Seychelles, temperature sensitivity, ambient temperatures

緒 言

インド洋上に位置するセーシェル共和国は、アフリカ大陸東海岸から 400-1600 km (南緯 4-10°, 東経 55-56°) に点在する、約 100 の島々により形成される。セーシェル諸島は先カンブリア時代の花崗岩類によって構成される特異な海洋島である (Miller and Mudie 1961, Baker and Miller 1963)。セーシェル諸島の植生は、大陸

から長期間隔離されているため非常に豊かで、多くの固有種が報告されている (Swabey 1970, Fleischmann 2005)。1985 年に本研究室がセーシェル諸島より導入したトウガラシ品種の中に、日本で育成すると季節依存的に生育が著しく不良となるものを見出した。本トウガラシは無加温ハウスで 9 月上旬には正常葉を展開するが、翌年 3 月下旬には最低気温が 10°C の加温ハウスで全ての実生の本葉が揃ってウイルス罹病葉のよう

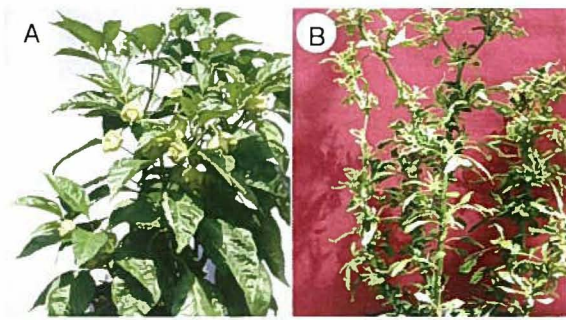


図1. 季節依存的に発現する'Sy-2'の縮葉。
A: 1988年9月2日撮影, 無加温ハウス内で育成
B: 1989年3月29日撮影, 加温ハウス内で育成
両写真は同一個体, 最低気温は10℃

な縮葉になり, 生育が著しく不良になる(図1)。また, 縮葉が発現する時期には着花は起こらない。我々は, セーシェル諸島在来の本品種(*Capsicum chinense*)を'Sy-2'と命名した。'Sy-2'の縮葉はセーシェル諸島では認められず, 日本で育成することにより発現した。また, 日本で'Sy-2'の縮葉発現が認められる時期には, 他のトウガラシ品種では縮葉発現が認められない。よって, 'Sy-2'の縮葉発現は一般的なトウガラシの生育障害とは異なると考えられる。さらに, 縮葉発現は季節依存的であると考えられることから, 温度や日長などの環境要因が関与している可能性がある。そこで, 本実験では'Sy-2'の縮葉発現を引き起こす要因について検討した。

材料および方法

1. 共通の植物材料および栽培条件

植物材料としてセーシェル諸島より導入した'Sy-2'(*Capsicum chinense*), ボリビアより導入した'No.3341'(*C. chinense*), コートジボワールより導入した'スーパー'(*C. baccatum*)および市販のトウガラシである'カリフォルニア・ワンダー'(*C. annuum*)を供試した。'Sy-2', 'No.3341'および'スーパー'は自殖を繰り返すことにより得た, 遺伝的に均一な種子を用いた。なお, 'スーパー'は非常に強い低温耐性を示す品種であり, 8時間の-6℃の低温下でも生存する(脇田ら2009)。全ての種子は播種前に有効塩素1%の次亜塩素酸ナトリウムで消毒した。種子は園芸培土(クレハ, 大阪)を詰めた育苗箱(25×17×7 cm)に播種し, 500-1000倍希釈した液肥(住友化学園芸, 東京)(N:P:K = 5:10:5)を適宜与えた。

2. 播種期の違いと縮葉発現

'Sy-2'の種子を2000年3月31日, 5月23日, 6月15日, 7月1日, および7月20日に播種し, ハウス内

で育成した。発芽後, 本葉が2~3枚展開した後に, 縮葉発現の有無を調査した。また, ハウス内の気温変化(2000年4月1日~8月31日)を1時間毎に記録した。

3. 生育温度と'Sy-2'の縮葉発現

'Sy-2', 'No.3341'および'カリフォルニア・ワンダー'の種子を40粒ずつ播種した。28℃に設定した恒温器(光源:昼白色蛍光灯, 6,000 lux, 12時間日長)で7日間催芽した後, 12時間明期で20, 22, 24, 26あるいは28℃に設定した恒温器に育苗箱を移動した。恒温器の温度は設定温度の±0.5~±1.0℃の範囲を示した。20℃区と22℃区では温度処理後24日目に, 24℃区と26℃区では処理後25日目に, 28℃区では処理後24日目に, 縮葉発現個体率を調査した。

4. 日長条件と'Sy-2'の縮葉発現

'Sy-2'の種子を25~30粒播種し, 28℃に設定した恒温器(光源:昼白色蛍光灯, 6,000 lux, 12時間日長)で5日間催芽した。生育温度を24℃あるいは28℃とし, 日長条件を明期16時間/暗期8時間, 明期12時間/暗期12時間あるいは明期8時間/暗期16時間に設定した恒温器に移動した。明期16時間/暗期8時間の処理区は処理後27日目に, その他の区は播種後36日目に縮葉発現個体率を調査した。

5. 24℃および26℃の1日あたり遭遇時間と'Sy-2'の縮葉発現

'Sy-2'の種子を25~30粒播種し, 26℃に設定した恒温器(光源:昼白色蛍光灯, 6,000 lux, 12時間日長)で7日間催芽した。その後, 12時間明期で24℃・4時間/26℃・20時間, 24℃・8時間/26℃・16時間あるいは24℃・12時間/26℃・12時間に設定した恒温器に移動した。各処理後に縮葉発現個体率を調査した。

6. 明期および暗期の温度条件と'Sy-2'の縮葉発現

'Sy-2'の種子を25~30粒播種し, 28℃に設定した恒温器(光源:昼白色蛍光灯, 6,000 lux, 12時間日長)で5日間催芽した。その後, 12時間明期で明期・24℃/暗期・26℃あるいは明期・26℃/暗期・24℃に設定した恒温器に移動した。温度処理後36日目に, 各処理区の縮葉発現個体率を調査した。

7. 接ぎ木が'Sy-2'の縮葉発現に与える影響

'Sy-2', 'No.3341'および'スーパー'の種子を播種し, 28℃に設定した恒温器(光源:昼白色蛍光灯, 6,000 lux, 12時間日長)で, 催芽および初期生育を行った。本葉が5枚程度展開したステージに, 'Sy-2'と'No.3341',

'Sy-2' と 'スーパー', あるいは 'Sy-2' と 'Sy-2' の接木を割り接ぎにより行った. 台木に用いる植物体の子葉は残し, その直上に穂木を接木した. なお, 'No.3341' は 'Sy-2' と同じ *C. chinense* に属することから調査に用いた. また, 非常に強い低温耐性を示す 'スーパー' を台木に用いることにより, 20°C で根部が 'Sy-2' の縮葉発現に与える影響を検討した. 接木部が活着するまで多湿条件にて植物体を静置した. 活着後に 28°C あるいは 20°C に設定した恒温器で育成し, 温度処理から 21 日後に穂木の縮葉発現個体率を調査した.

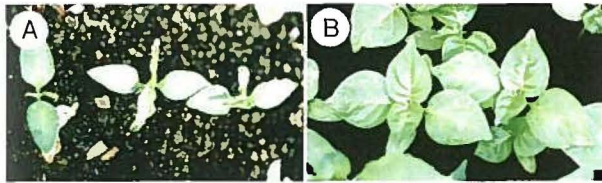


図2. 播種期が異なる 'Sy-2' の生育状態.
A: 2000年3月31日播種, 5月10日撮影
加温ハウス内で育成
B: 2000年7月1日播種, 7月26日撮影
無加温ハウス内で育成

結果および考察

我々は 'Sy-2' の同一個体を長期間観察することにより, 縮葉発現が季節依存的であると推察した (図1). そこで, 異なる時期に播種した 'Sy-2' の縮葉発現を調査することにより, 縮葉発現の季節依存性について検討した. 'Sy-2' を 3月31日, 5月23日および6月15日に播種すると, 全て縮葉が展開した (図2A). 一方, 7月1日および7月20日に播種すると, 全て正常葉が展開した (図2B). なお, 露地で育成した 'Sy-2' の縮葉発現は, 7月上旬頃から認められなくなった (データ略). ハウス内の最低気温は, 4月は 10°C 前後, 5月は 15°C 前後, 6月は 20°C 前後, 7月と8月は 25°C 前後であった (図3). 以上より, 'Sy-2' の縮葉発現は季節依存的であり, 最低気温が 25°C 前後より低い時期に播種すると, 発現すると考えられた.

ハウス内での生育調査より, 温度が縮葉発現を引き起こす要因であると推察された. 次に, 恒温器を使用して, 生育温度が 'Sy-2' の縮葉発現に与える影響について検討した. 'Sy-2' を 20, 22 および 24°C で育成すると, 全個体で縮葉発現が認められた (表1, 図4A-

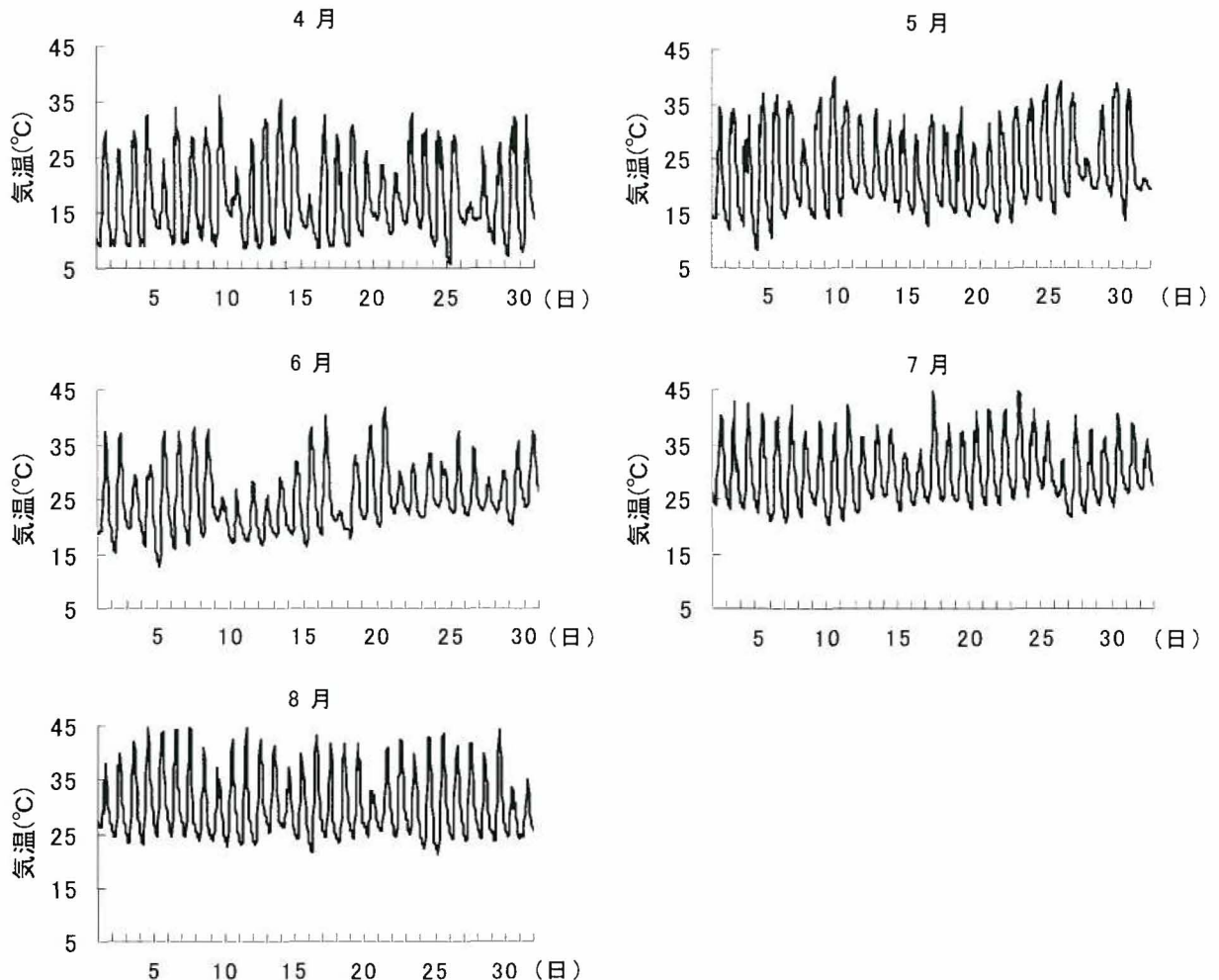


図3. ハウス内の気温変化 (2000年4月~8月).

表 1. 生育温度と 'Sy-2', 'No.3341', 'カリフォルニア・ワンダー' の縮葉発現

品種	生育温度 (°C)	処理日数 (日)	縮葉発現 個体率 (%) ¹⁾
Sy-2 (<i>C. chinense</i>)	28	24	0
	26	25	0
	24	25	100
	22	24	100
	20	24	100
No.3341 (<i>C. chinense</i>)	28	24	0
	26	25	0
	24	25	0
	22	24	0
	20	24	0
カリフォルニア・ワンダー (<i>C. annuum</i>)	28	24	0
	26	25	0
	24	25	0
	22	24	0
	20	24	0

¹⁾ (縮葉発現が認められる個体数 / 全個体数) × 100
全ての処理区に 20 個体以上を供試した

C, F-H). 20°C での展開葉は葉身が細く、一部縮葉症状が強く現れている個体では針状葉であった (図 4F). 24°C で展開した葉の葉身幅は正常葉と同程度であった

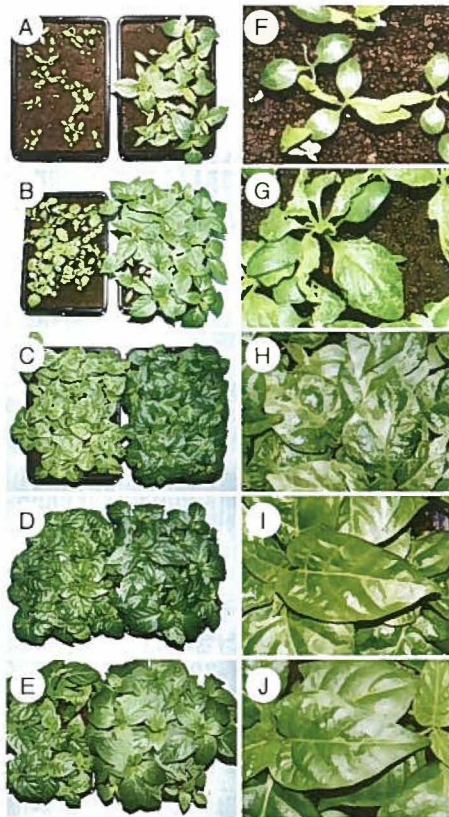


図 4. 異なる生育温度で育成した 'Sy-2' と 'カリフォルニア・ワンダー'.
A: 20°C, B: 22°C, C: 24°C, D: 26°C, E: 28°C
A-E は全て左が 'Sy-2', 右が 'カリフォルニア・ワンダー'
F: 20°C, G: 22°C, H: 24°C, I: 26°C, J: 28°C
'Sy-2' の葉の拡大図

が、葉が波打ったような縮葉となり、局所的に色素が薄かった (図 4H). 22°C での展開葉は、20°C と 24°C の中間的な形態であった (図 4G). 一方、'Sy-2' を 26 および 28°C で育成すると、正常葉が展開した (表 1, 図 4D, E, I, J). 対照区に用いた 'No.3341' および 'カリフォルニア・ワンダー' は、全ての処理区で正常葉を展開した (表 1, 図 4A-E). 以上より、'Sy-2' の縮葉発現は温度依存的であり、かつ 'Sy-2' 特異的であると考えられた. 次に、縮葉が発現する 24°C と、発現しない 28°C 条件下で、日長が縮葉発現に与える影響を検討した. 生育温度が 28°C の場合には、全ての日長処理区で正常葉が展開した (表 2). 一方、24°C の場合には、全ての日長処理区で縮葉が展開した (表 2). 以上より、'Sy-2' の縮葉は日長条件に関わらず、生育温度が 24°C 以下の場合に発現すると考えられた.

7, 8 月の無加温ハウス内の気温は、一時的に 24°C を下回っているにも関わらず、縮葉発現が認められなかった (図 3). そこで、24°C および 26°C の 1 日あたりの遭遇時間が、縮葉発現に与える影響を検討した. 24°C・4 時間 / 26°C・20 時間では縮葉発現が認められなかったが、24°C・8 時間 / 26°C・16 時間では 20%, 24°C・12 時間 / 26°C・12 時間では全個体で縮葉発現が認められた (表 3). 以上より、1 日に 8 時間以上 24°C に遭遇すると、'Sy-2' の縮葉は発現すると考えられた.

上記の調査において、24°C 一定で、かつ明期が 12 時間の場合には、縮葉発現が認められた (表 1, 図 4C, H). しかし、明期あるいは暗期、いずれかの温度のみが影響している可能性については検討していない. そこで、12 時間日長で昼夜温を逆転させた処理区を設けること

表 2. 日長 (24 周期) と 'Sy-2' の縮葉発現

生育温度 (°C)	明期の時間 (時間)	処理日数 (日)	縮葉発現個体率 (%) ¹⁾
28	8	36	0
	12	36	0
	16	27	0
24	8	36	100
	12	36	100
	16	27	100

¹⁾ (縮葉発現が認められる個体数 / 全個体数) × 100
全ての処理区に 20 個体以上を供試した

表 3. 1 日あたりの 24°C および 26°C の遭遇時間と 'Sy-2' の縮葉発現

処理区 ¹⁾	処理日数 (日)	縮葉発現個体率 (%) ²⁾
24°C・4 時間 / 26°C・20 時間	24	0
24°C・8 時間 / 26°C・16 時間	24	20
24°C・12 時間 / 26°C・12 時間	34	100

¹⁾ 26°C, 12 時間日長で 7 日間催芽した後各処理区に移動した

²⁾ (縮葉発現が認められる個体数 / 全個体数) × 100
全ての処理区に 20 個体以上を供試した

表4. 明期（12時間）および暗期（12時間）の生育温度と‘Sy-2’の縮葉発現

処理区 ¹⁾	処理日数 (日)	縮葉発現個体率 (%) ²⁾
明期・24°C/暗期・26°C	36	100
明期・26°C/暗期・24°C	36	96

¹⁾ 26°C, 12時間日長で7日間催芽した後各処理区に移動した

²⁾ (縮葉発現が認められる個体数/全個体数)×100
全ての処理区に20個体以上を供試した

により, その可能性を検討した. 明期・24°C/暗期・26°Cおよび明期・26°C/暗期・24°Cの両処理区において, 95%以上の縮葉発現が認められた(表4). 以上より, 明期や暗期に関わらず, ‘Sy-2’の縮葉は生育温度が24°C以下の場合に発現すると考えられた.

次に, 接木により, 温度依存的な‘Sy-2’の縮葉発現の原因が, 茎葉部における異常なのか, 根部の異常なのかを検討した. 28°Cでは, 接木した全組み合わせで, 穂木の縮葉発現は認められなかった(表5). 一方, 20°Cでは, 穂木が‘Sy-2’の場合には縮葉発現が認められた(表5). ‘No.3341’だけでなく, 非常に強い低温耐性を示す‘スーパー’を台木にした場合にも, 縮葉が発現した. よって, 根部の異常が原因ではなく, 茎葉部の異常が縮葉発現の原因であると考えられた. また, 台木が‘Sy-2’の場合には, 穂木である‘No.3341’および‘スーパー’, いずれにおいても縮葉発現は認められなかった(表5). このことから, ‘Sy-2’の根部は20°Cで正常であると考えられた. 以上より, ‘Sy-2’の葉の展開時に温度が低下すると, 縮葉になると考えられた.

以上の実験より, セーシェル諸島より導入した‘Sy-2’の縮葉発現を引き起こす要因を検討した. 植物の生育に日長あるいは昼夜温が影響することは多数報告されている(Went 1944, Dorland and Went 1947, Erwin et al. 1989, Myster and Moe 1995, Thingnaes et al. 2003). しかし, 日長および昼夜温はいずれも‘Sy-2’の縮葉

表5. 接木が‘Sy-2’の縮葉発現個体率に与える影響

生育温度 (°C)	品種		処理日数 (日)	縮葉発現 個体率(%) ¹⁾
	穂木	台木		
28	スーパー	Sy-2	21	0
	No.3341	Sy-2	21	0
	Sy-2	スーパー	21	0
	Sy-2	No.3341	21	0
	Sy-2	Sy-2	21	0
20	スーパー	Sy-2	21	0
	No.3341	Sy-2	21	0
	Sy-2	スーパー	21	100
	Sy-2	No.3341	21	100
	Sy-2	Sy-2	21	100

¹⁾ (縮葉発現が認められる個体/全個体数)×100
全ての処理区に5個体以上を供試した

発現に影響を与えなかった(表2, 4). 一方, 生育温度は縮葉発現に顕著に影響し, 縮葉発現は25°C周辺の温度域を境として起こる温度反応であることが明らかになった(表1, 図4)(矢澤ら1989). なお, 交雑後代(F₁, F₂)の調査より, この温度依存的な生育障害は単一の劣性遺伝子に支配されることを確認している(Koeda et al. 2009). 一般的に栽培されているトウガラシ(*C. annuum*)の生育適温は21-29°C(Nonnecke 1989)であり, ‘Sy-2’の縮葉は高温でも低温でもない常温であるトウガラシの生育適温域で発現した. また, 接木による調査より, ‘Sy-2’の縮葉は温度低下による茎葉部の異常により発現すると考えられた(表5). なお, 組織・形態学的観察から, 20°Cで展開する葉の内部で起こる細胞分裂活性および細胞分裂方向の異常が, ‘Sy-2’の縮葉発現に関与していると示唆されている(Koeda et al. 2009). 以上より, ‘Sy-2’の縮葉発現は温度依存的であり, 生育温度が24°Cを下回る場合に起こると考えられた.

‘Sy-2’を採取したセーシェル諸島の気候は温暖で, 年間を通じて気温変動が非常に小さく, 最低気温が24°Cを下回することは稀である(Swabey 1970, Republic of Seychelles 2007). ‘Sy-2’の温度依存的な縮葉発現を引き起こす遺伝的変異がいつ, どこで生じたのかは明らかではない. しかし, 温暖なセーシェル諸島では発現しない本形質は, 人為的淘汰の対象にならないと考えられるため, ‘Sy-2’が栽培品種として利用され続けていた可能性がある. また, セーシェル諸島のような気温変動の非常に小さい温暖な地域在来の植物を, 日本のような温帯地域で栽培した場合に, ‘Sy-2’と類似した生育不全を示すことが考えられる. 実際, セーシェル諸島原産のフトゴヤシ(*Lodoicea maldivica*)の生育には21°C以上の気温が必要であり(Everett 1981), 日本の冬季に温室で栽培することは極めて困難である. このような温度依存的な生育の劇的な遅延は, 在来地あるいは原産地と気温が異なる地域において種の分布拡大を抑制すると考えられる. 以上より, ‘Sy-2’に見られるような遺伝的変異は, 植物の分布に対する制限要因となっている可能性がある.

摘 要

本研究室がセーシェル諸島より導入したトウガラシ品種の中に, 日本で育成すると全ての実生が揃って季節依存的な縮葉を発現し, 生育が著しく不良となるものを見出した. 本実験では, セーシェル在来トウガラシ‘Sy-2’(*Capsicum chinense*)の縮葉発現を引き起こす要因を検討した. ハウスおよび恒温器での生育調査より, 日長は‘Sy-2’の縮葉発現に関与せず, 生育温

度が24°Cを下回る場合に縮葉は発現した。また、1日に8時間以上24°Cに遭遇すると、'Sy-2'の縮葉は発現した。接木を行うと、28°Cではいずれの接木組み合わせでも縮葉発現が認められず、20°Cでは穂木が'Sy-2'の場合には台木が他の*C. chinense*、強い低温耐性を持つ*C. baccatum*、'Sy-2'のいずれでも縮葉が発現した。このことから、'Sy-2'の茎葉部が24°C以下の生育温度にさらされると、縮葉が発現すると考えられた。

キーワード：トウガラシ、セーシェル諸島、温度反応、常温

引用文献

- Baker, B. H. and J. A. Miller (1963) Geology and geochronology of the seychelles islands and structure of the floor of the Arabian sea. *Nature* 199: 346-348.
- Dorland, R. E. and F. W. Went (1947) Plant growth under controlled conditions. VIII. Growth and fruiting of the chili pepper (*Capsicum annum*). *Am. J. Bot.* 34: 393-401.
- Erwin, J. E., R. D. Heins and M. G. Karlsson (1989) Thermomorphogenesis in *Lilium longiflorum*. *Am. J. Bot.* 76: 47-52.
- Everett, T. H. (1981) Lodoicea. The New York botanical garden illustrated encyclopedia of horticulture, vol. 6, pp. 2053-2054, Garland Publishing Inc, New York.
- Fleischmann, K., P. J. Edwards, D. Ramseier and J. Kollmann (2005) Stand structure, species diversity and regeneration of an endemic palm forest on the Seychelles. *Afri. J. Ecol.* 43: 291-301.
- Koeda, S., M. Hosokawa, B.C. Kang and S. Yazawa (2009) Dramatic leaf developmental change of the native *Capsicum chinense* from the Seychelles in relatively warm temperature 24°C. *J. Plant Res.* 122: 623-631.
- Miller, J. A. and J. D. Mudie (1961) Potassium-argon age determinations on granite from the island of Mahé in the seychelles archipelago. *Nature* 192: 1174-1175.
- Myster, J. and R. Moe (1995) Effect of diurnal temperature alternations on plant morphology in some greenhouse crops – A mini review. *Sci. Horti.* 62: 205-215.
- Nonnecke, L. L. (1989) The Science and Technology of Vegetable Crops. *Vegetable Production*, pp. 235, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Republic of Seychelles (2007) Seychelles in Figures 2007 Edition, http://www.virtalseychelles.sc/downloads/pdf/Seychelles_in_Figures_2007_Edition.pdf (17 Dec 2008)
- Swabey, C. (1970) . The endemic flora of the Seychelle islands and its conservation. *Biol. Conserv.* 2: 171-177.
- Thingnaes, E., S. Torre, A. Ernstsén and R. Moe (2003) Day and night temperature responses in Arabidopsis: Effects on gibberellin and auxin content, cell size, morphology and flowering time. *Ann. Bot.* 92: 601-612.
- 脇田牧子・田中義行・片岡圭子・矢澤進 (2009) 新規に育成した低温耐性トウガラシ品種 'スーパー' と他品種の低温耐性の評価. 京大農場報告 18: 11-17.
- Went, F. W. (1944) . Plant growth under controlled conditions. II . Thermoperiodicity in growth and fruiting of the tomato. *Am. J. Bot.* 31: 135-150.
- 矢澤進・竹崎あかね・並木隆和 (1989) トウガラシの縮葉の発現と生育温度. 園学雑. 58 (別2): 340-341.