

冠水ストレスが発芽時のダイズに及ぼす影響 と種子含水率調節による冠水障害の軽減効果

中山則和^{*,1)}・橋本俊司²⁾・島田信二¹⁾・高橋幹¹⁾・金榮厚¹⁾・大矢徹治³⁾・有原文二¹⁾

(¹⁾ 農業・生物系特定産業技術研究機構・²⁾ 鳥取県農業試験場・³⁾ 東京大学大学院)

要旨：ダイズ9品種の種子を冠水処理し、冠水ストレスがダイズに及ぼす影響とその品種間差について、冠水前の種子含水率との関連で検討するため、室内および圃場試験を行った。Pekingでは冠水による障害はほとんど認められなかったが、他の品種はいずれも、冠水処理により出芽および出芽後の植物体の生育が阻害された。冠水ストレスに対する感受性は種子含水率により大きく変化し、含水率6.5%の種子を冠水処理した時の地上部総乾物重（出芽数×出芽1個体当たり地上部重）は、冠水処理をしなかった対照区の0.5～54%まで減少したが、種子の含水率を高めることで冠水害は軽減され、含水率を14.5%まで高めた種子では冠水区の地上部総乾物重は対照区の65～97%を示した。含水率10%種子では冠水感受性に有意な品種間差が見られたが、含水率14.5%種子ではその品種間差が縮小されて明瞭でなくなり、高含水率種子を用いて冠水害を回避する手法が、品種に関係なく適用できる普遍性の高い手法となる可能性が示唆された。冠水害軽減効果は過湿状態の圃場でも確認され、その効果は室内実験よりも限定的ではあったが、含水率調節による冠水害回避の有効性が示された。

キーワード：冠水、吸水、種子含水率、種皮、ダイズ、発芽。

日本のダイズ栽培の大部分は水田転換畑で行われており、2002年には転換畑へのダイズ作付けは全体の約85%に達し、これが日本のダイズ栽培の大きな特色と言える。転換畑は、その土壌の特性と立地条件から排水不良地が多く、また多くの地域でダイズの播種期が梅雨に重なることから、播種直後の降雨により圃場が湛水状態に陥る危険性が高い。一般的にマメ科作物の種子は冠水ストレスに対して感受性であると言われていることから（Woodstock and Taylorson 1981）、発芽時に種子が湿害を受けることが、しばしば転換畑ダイズ栽培の生産性を制限する大きな要因になっていると考えられる。転換畑におけるダイズの安定・多収栽培を成功させるためには、発芽時の湿害を回避して斉一で旺盛な苗立ちを確保することが重要な課題である。

発芽時の湿害回避策の一つとして、冠水抵抗性種子を選抜し育種の面から対応しようとする試みが進められており、黒色の種皮を持つダイズ種子が冠水抵抗性に優れることなどが報告されている（Hou and Thseng 1991, Thsengら1996）。一方、それとは異なる知見として、播種前の種子の含水率を予め高めておくことで、発芽時のストレスによる障害が軽減され、ストレス抵抗性が向上することが以前より知られている（Obendorf and Hobbs 1970, Hobbs and Obendorf 1972, Bramlageら1978, Ishidaら1988）。育種によって種子の冠水抵抗性に改良を加えていくには多くの労力と長い時間を必要とするが、もし、種子含水率の調節により冠水ストレス抵抗性を向上させられるならば、より簡便かつ速やかに発芽時の湿害に対応できると考えられる。また、含水率調節による冠水抵抗性向上の効果が、品種の冠水感受性に関係なく、全ての品種において発揮されるのであれば、普遍性の高い栽培技術として期待される。

しかし、種子の冠水抵抗性の品種間差と種子含水率調節の効果の両者を関連付けて論じている報告は、これまでになかった。そこで本研究では、発芽時の冠水ストレスがダイズの発芽と生育に与える影響、冠水感受性の品種間差をもたらす要因、そして種子含水率調節による冠水害の軽減効果について解析し、冠水ストレスが障害を発生させるメカニズムについて考察を行った。

材料と方法

1. 種子材料

冠水抵抗性が高いとされる Peking（黒ダイズ）および一般的な栽培品種であるエンレイ、タチナガハ、ホウレイ、ハタユタカ、ナカセンナリ、タマホマレ、ミスズダイズ、ヒュウガ（全て黄ダイズ）の9品種を試験に供した。Pekingのみ2000年に、それ以外は2001年に作物研究所観音台圃場において採取された種子を用いた。種子は、収穫・調製後、使用直前まで5℃で保存した。供試前に種子の粒選を行い、裂皮等の種皮に傷があるものを除外し、精粒のみを試験に用いた。

2. 種子含水率調節

高水分・中水分・低水分種子の3水準の種子含水率を設定した。シリカゲルを入れたデシケーターまたは相対湿度90%に設定した恒温機の中に種子を置き、20℃で含水率の調節を行った。適時種子を取り出して含水率を確認しながら、全ての供試品種において高水分、中水分、低水分区それぞれの含水率が $14.4 \pm 0.4\%$ 、 $10.3 \pm 0.3\%$ 、 $6.6 \pm 0.2\%$ となるように種子含水率を調節した。圃場試験を除く全ての試験には、これらの含水率の種子を用いた。種子含水

第1表 種子に冠水処理した時の電解質の漏出, 処理後の出芽率, 生育量, 子葉が受ける障害と種子含水率が与える影響.

種子含水率	品種	電解質漏出	出芽率	出芽1個体の地上部乾物重	地上部総乾物重	子葉 [‡] 傷害
		(mS・m ⁻¹ ・g ⁻¹ seed)	(%) [†]			
14.4±0.4% 高水分区	Peking	6.3a	100a	97.0a	96.6a	0.2c
	エンレイ	4.6b	85.5a	87.8a	75.1ab	1.7ab
	タチナガハ	5.8a	85.0a	86.4a	73.0ab	1.6ab
	ホウレイ	3.7cde	95.7a	81.1a	76.3ab	1.9a
	ハタユタカ	3.4de	92.0a	87.7a	80.4ab	0.9bc
	ナカセンナリ	4.5bc	86.9a	80.9a	70.2b	1.2ab
	タマホマレ	4.0bcd	86.1a	74.4a	64.5b	1.9a
	ミスズダイズ	2.9e	96.2a	92.6a	89.4ab	1.5ab
	ヒュウガ	3.3de	97.0a	84.2a	81.5ab	1.1ab
	平均	4.3	91.6	85.8	78.5	1.3
10.3±0.3% 中水分区	Peking	6.4abc	98.7a	93.5a	91.5a	0.3c
	エンレイ	7.9ab	67.3bcd	85.4ab	55.9bc	2.5ab
	タチナガハ	8.4a	49.1cde	59.5abcd	29.0cd	2.9ab
	ホウレイ	5.4cd	52.6cde	42.6cd	22.3d	3.3ab
	ハタユタカ	4.6cd	73.1abc	72.1abc	53.1bc	2.3ab
	ナカセンナリ	6.1bcd	41.3de	28.3d	11.8d	3.5a
	タマホマレ	4.8cd	32.0e	50.8bcd	15.6d	3.1ab
	ミスズダイズ	4.0d	87.8ab	64.8abcd	56.5bc	2.9ab
	ヒュウガ	4.0d	87.8ab	68.4abc	60.1b	2.1b
	平均	5.7	65.5	62.8	44.0	2.5
6.6±0.2% 低水分区	Peking	7.0b	72.6a	76.1a	54.3a	1.2b
	エンレイ	12.4ab	35.8bcd	47.2ab	17.0bc	3.6a
	タチナガハ	10.3ab	10.9def	40.9ab	4.6c	3.6a
	ホウレイ	8.5b	32.7cde	34.6ab	11.4bc	3.8a
	ハタユタカ	9.6ab	38.2bc	42.4ab	15.9bc	3.8a
	ナカセンナリ	13.2a	2.9f	10.0b	0.5c	3.6a
	タマホマレ	7.0b	7.3ef	22.2b	1.4c	4.7a
	ミスズダイズ	8.5ab	48.1abc	38.9ab	18.7bc	3.6a
	ヒュウガ	7.3ab	62.9ab	49.4ab	31.1ab	2.9ab
	平均	9.3	34.6	40.2	17.2	3.4
種子含水率調節効果の分散分析 [¶]		***	***	***	***	***

† 冠水処理を与えない対照区に対する相対値.

‡ 目視による. 5=子葉2枚欠~0=無傷. 30個体の平均値.

¶ ***は, 異なる含水率水準間で, 平均値に0.1%水準で有意差が有ることを示す.

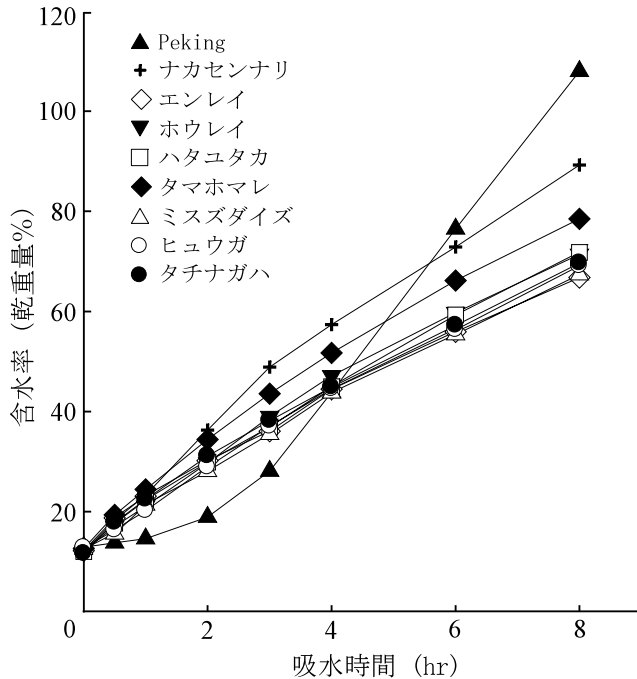
値は3回の繰り返し実験の平均値. 同一含水率水準内で, 同一英文字のついた値間には1%水準で有意差なし (Tukey法による).

率は, 種子10粒を105℃で24時間乾燥させて乾重量を測定し, 元の湿重量から乾重量を差し引いて求めた水分量を湿重量当たりのパーセンテージ (湿重量%) で表した.

3. 冠水処理および冠水害の評価

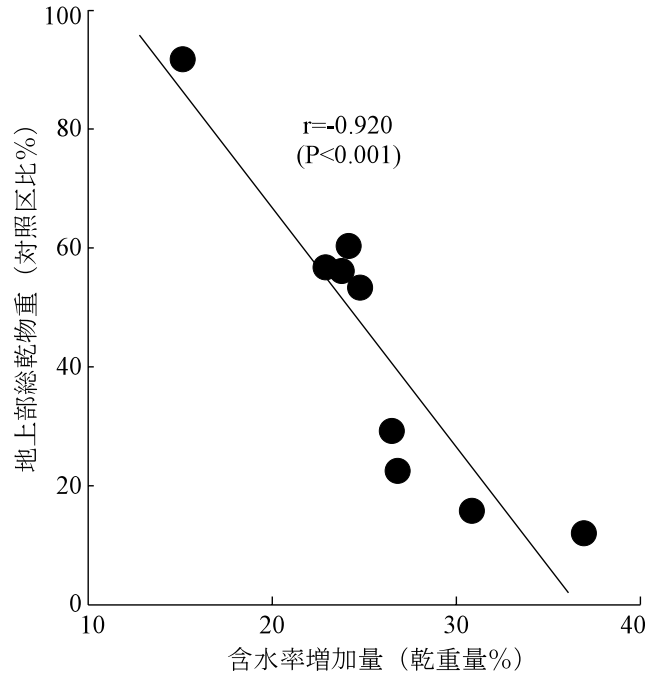
脱気した蒸留水120 ml中に種子30粒を浸漬し, 25℃で48時間冠水処理を行った. 浸漬中は落とし蓋をして, 種子が水面に浮き上がってくるのを防いだ. 処理終了後, 種子を破壊しないように取り出し, バンレートT水和剤 (デ

ュポン社)の50倍希釈液に1分間浸漬して殺菌処理を行った後, 十分に湿らせたバーミキュライトを充填した育苗箱 (36×51×10.5 cm) に播種深度2.5 cmで播種した. 冠水処理後, 種子を取り出した後の浸漬液の導電率を測定し, それを種子内容物 (電解質) の漏出量の指標とした. 播種後, 育苗箱を温室 (自然光, 空調をして平均気温28℃に設定) に置き, 適時灌水しながら種子を出芽させた. 播種10日後, 培地表面から完全に抽出した植物体を出芽個体と見なし, 出芽率を調査するとともに出芽個体の子葉に



第1図 吸水による種子含水率の経時変化。

各品種の種子（含水率 $10.3 \pm 0.3\%$ ）10粒を、湿らせたペーパータオル上、25℃で吸水させ、含水率の変化を測定した。含水率は種子乾物重あたりのパーセンテージ。n = 2。



第2図 種子の吸水特性と冠水感受性。

X軸：ペーパータオル上で3時間吸水させた種子の含水率増加量（第1図参照）。Y軸：各品種の冠水処理後の地上部総乾物重の対照区比（第1表－中水分区参照）。

認められた傷害を目視で評価した。調査時点の出芽個体は、初生葉が展開し終わった段階であった。子葉傷害の評価基準は、5；子葉を2枚とも欠く、4；子葉1枚のみを欠く、3；子葉2枚の内1枚の半分が欠けるかそれに相当する程度の亀裂、2；子葉は2枚とも存在するが大きな亀裂や部分的な欠損がある、1；軽微な傷がある、0；完全な子葉とした。出芽率を調査した後、出芽した幼植物体を地際で切断し、さらにその子葉を切除したものを出芽個体の地上部試料とし、出芽1個体あたりの地上部乾物重を求めた。また、各処理区における全出芽個体の地上部乾物重を地上部総乾物重（出芽個体数×出芽個体の地上部乾物重）とした。

対照区では冠水処理を行わず、ベンレートT水和剤を粉依した乾燥種子を前出のバーミキュライト培地に直接播種した。冠水処理区の種子は播種時に十分に吸水して膨潤した状態なのに対し、対照区の種子は播種時には乾燥状態であったことから、対照区では種子の吸水に要する時間を考慮し、播種10日後ではなく、11日後に調査を行った。調査項目・方法は冠水処理区と同じである。

結果は3回の繰り返し実験の平均値で示した。統計処理にはSPSS（SPSS株式会社）を使用した。

4. 種子の吸水特性

蒸留水で湿らせたペーパータオル（11×11 cm）を4層に重ね、その間に各品種の中水分種子10粒をはさみ、適時種子を取り出して吸水による重量増加を測定しながら、

25℃の恒温機中に置いて8時間吸水させた。種子の吸水特性は、吸水による種子含水率の経時変化から評価した。「2. 含水率調節」の項では種子含水率を湿重量%で表したが、吸水による種子含水率の変化は、種子乾物1gあたりの吸水能力という観点から、種子の乾物重量あたりのパーセンテージ（乾重量%）で表し、2反復で行った。

タチナガハとPekingについては、種子の吸水に及ぼす種皮の影響についても調査した。それぞれの品種の中水分種子から、胚と子葉を傷付けないようにカミソリ刃を用いて種皮を完全に取り除いた。種皮を除去した種子と種皮を除去しない完全粒を用い、3反復で吸水特性を調査した。

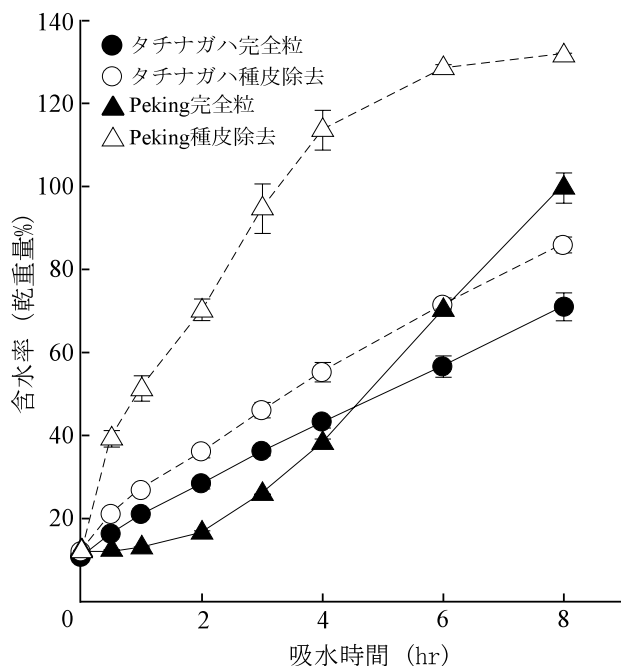
5. 圃場試験

種子含水率調節の圃場条件下での効果を確認するため、圃場試験を行った。品種にはタチナガハを用いた。タチナガハの種子含水率を16.8%、10.3%、6.3%の3水準に調節し、2003年5月21日、45ミリの降雨直後の圃場（作物研究所観音台畑圃場、淡色黒ボク土）に播種した。1畦5mで、播種間隔10cm、播種深度2.5cm、1穴1粒で手播きした。含水率1水準あたり1畦とし、3反復で行った。

結 果

1. 冠水ストレスの影響および種子含水率と冠水感受性

栽培現場で播種されるダイズ種子の含水率は、一般的に10%前後である。この含水率の種子を48時間蒸留水に浸

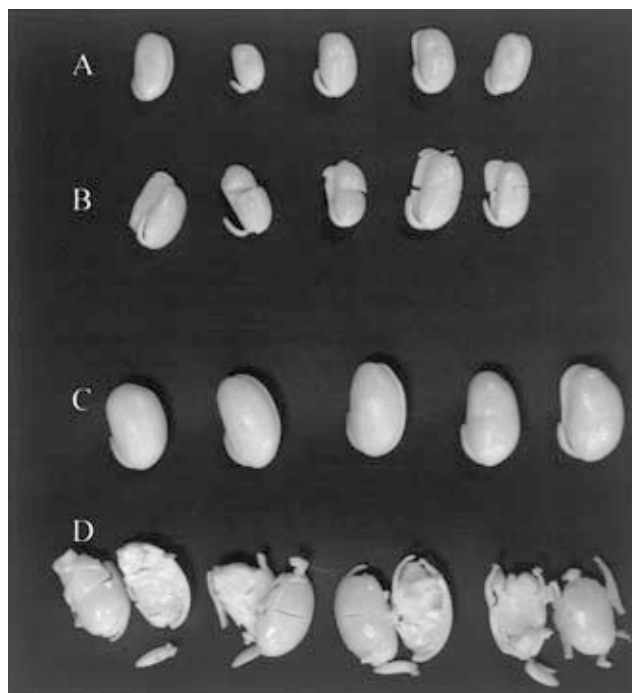


第3図 種皮の有無が種子の吸水に与える影響.

タチナガハ及びPekingの種子(含水率 $10.3 \pm 0.3\%$)の吸水を、完全粒と種皮除去粒で比較した. 吸水時の条件は第1図と同じ. 図中の縦棒は標準誤差 ($n=3$).

漬すると、冠水ストレスの影響は出芽率の低下に見られるだけでなく、出芽した個体においても生育量の低下として現れた(第1表-中水分区). 冠水処理により出芽および生育ともに阻害されることから、冠水感受性を評価する指標に地上部総乾物重(出芽個体数×出芽個体の地上部乾物重)を用いた. 冠水抵抗性が高いとされるPekingは、冠水による影響は認められるものの、地上部総乾物重は対照区の約92%を示し、冠水抵抗性が極めて高いことが示された. Peking以外の品種ではストレスによる影響がより大きく、地上部総乾物重は対照区よりも40~90%も減少した. 冠水感受性には有意な品種間差が認められ、ヒュウガ、エンレイ、ハタユタカ、ミスズダイズは比較的感受性が低く、ナカセンナリ、タマホマレは特に感受性が高かった. Peking以外の品種では、冠水処理後の出芽個体の子葉は著しく損壊しており、大きな亀裂のある子葉、正常に緑化せずに種子と同じ状態のままの黄色い子葉などが多数見られた. 子葉を2枚とも欠いた個体も多かった. 一方、対照区の子葉には傷害はほとんど見られず、全ての品種で傷害程度はおおよそ0.5であった(データ省略).

種子の冠水感受性は、冠水処理前の種子含水率によって大きく変化した(第1表). 冠水による障害は低水分区において最も顕著で、Pekingも含め全ての品種で深刻な障害が観察され、地上部総乾物重は対照区の0.5~54%に減少した. 一方、高水分区においては、全ての品種で出芽率、生育量ともに大幅に向上し、冠水感受性の品種間の差異も縮小されて明瞭でなくなった. 各含水率水準の出芽率、生



第4図 冠水処理による種子の破壊と種子含水率が破壊に及ぼす影響.

種皮を除去したタチナガハ及びPekingの種子を蒸留水中に2時間浸漬した. Peking 高水分種子 (A), Peking 低水分種子 (B), タチナガハ高水分種子 (C), タチナガハ低水分種子 (D).

育量、地上部総乾物重の平均値は0.1%水準で有意差があり、含水率を上げることによる冠水害軽減(冠水抵抗性向上)の効果が確認された. しかし、高水分種子を冠水処理した場合でも、地上部総乾物重は対照区の65~97%(平均78.5%)にとどまり、完全に対照区並みの水準にまでは達しなかった. 出芽個体の子葉に見られた傷害も、中・低水分区に比べて高水分区では軽減された. 冠水処理は種子内の電解質の漏出を引き起こし、浸漬液の導電率を上昇させた. この漏出も、高水分区でも完全には抑えられなかったが、中・低水分区に比べると軽減された.

2. 種子吸水性の品種間差

冠水試験に用いた品種の中水分種子を湿らせたペーパータオル上で吸水させ、種子の吸水特性を比較したところ、吸水開始から3時間までのPekingの吸水は他の8品種よりも緩やかであった(第1図). また、感受性8品種の種子は、吸水を開始させたすぐ直後から種皮がふやけて皺状になったが、Pekingではそのように種皮がふやけるのは観察されなかった. 第1表の中水分区に示した各品種の冠水感受性(冠水処理後の地上部総乾物重の対照区比)と第1図に示した各品種の種子の吸水特性との関係を第2図に示した. 吸水開始から3時間後までの吸水量と冠水処理後の地上部総乾物重との間の相関係数は -0.92 ($P<0.001$)と極めて高く、種子の吸水が速い品種ほど冠水感受性の高

第2表 種子含水率の違いが過湿状態の圃場における出芽、苗立ちに与える影響.

種子含水率	出芽率	不良個体率†
	(%)	(%)
16.8%	53.3	21.4
10.3%	36.7	38.3
6.3%	7.3	46.7
有意差	***	***

† 子葉を欠いたり、目視で他よりも明らかに生育が劣ると認められた固体を不良固体とし、それが全出芽固体に占める割合.

*** は 0.1% 水準で有意差あり. 品種タチナガハを使用. n = 3.

いことが示された.

冠水抵抗性の Peking と感受性品種タチナガハについて、種皮の有無が種子の吸水に及ぼす影響について調査した (第3図). タチナガハでは種皮が吸水に与える影響は小さく、種皮の有無で種子の吸水速度に大きな変化は見られなかった. 一方、Peking では種皮の有無で種子の吸水速度が大きく異なり、種皮を除去した種子の吸水速度は大幅に増加した. 種皮を除去していない完全粒でも、吸水開始から3時間以降は、種皮を除去した種子とほぼ同様な吸水を示した. Peking の種皮は、種子の初期の吸水を調節する機能が強く、Peking 種子の緩やかな吸水が種皮の性質に由来している可能性が示唆された.

種皮を取り除いた Peking とタチナガハそれぞれの高水分および低水分種子を蒸留水に浸漬すると、両品種ともに低水分種子では、浸漬開始から2時間足らずの内に種子が崩壊してしまうのが観察された (第4図). しかし、高水分種子は、種皮を取り除いた状態であっても、浸漬処理で崩壊することなく吸水、膨潤した.

3. 圃場試験

高水分種子による冠水害軽減効果を圃場条件でも検証した (第2表). 播種前夜に45ミリの降雨があり、圃場は過湿状態であったが、このような土壌に播種した場合も、播種前の含水率が高い種子ほど出芽率は有意 (0.1%水準) に向上した. また、子葉を欠いたり生育に異常が見られた不良個体の出現頻度も、含水率が高くなるほど低下した. 含水率調節の効果は圃場条件でも確認できたが、室内実験の場合ほどの効果は得られず、高水分種子でも出芽率は60%程度にとどまった.

考 察

ダイズは、発芽開始時のわずか48時間の冠水ストレスにより、種子の発芽が阻害されるだけでなく、たとえ種子が発芽に成功しても、発芽個体のその後の生育までが著しく阻害されることが示された. 冠水処理後のミスズダイズおよびヒュウガの出芽率は対照区の約90%を示し (第1表

—中水分区), 出芽率のみで判断すると冠水抵抗性が高いように思われるが、発芽後の生育が受ける影響まで考慮して地上部総乾物重で評価すると抵抗性が高いとは判断し難い. 冠水抵抗性を冠水処理後の出芽率のみで評価するのは不十分であり、発芽後の植物体の生育まで考慮する必要がある. 今回試験に用いた品種は、Peking 以外は全て冠水感受性品種と判断された. しかし、感受性と判断された品種内にも、有意な品種間差が見られた.

Ishida ら (1988) によって示されていたように、冠水感受性は種子含水率によって大きく変化し、含水率を予め高めておくことによって冠水害が軽減される (冠水抵抗性が向上する) ことが、今回の試験でも確認された (第1表). 一方、含水率が低下すると冠水害はより深刻になるため、栽培現場では播種時の種子水分に十分注意する必要がある. 発芽時の冠水感受性について品種間差を調査した報告 (Hou and Thseng 1992) はこれまでもあったが、冠水感受性と種子含水率を関連付けて調査した例はなかった. しかし、冠水感受性は種子含水率により大きな影響を受け、さらに高含水率種子では品種間差も不明瞭になることが示されたことから、冠水抵抗性の品種間差の評価にあたっては、試験に用いる全ての品種の種子含水率を統一しておくことが必要である. 種子含水率の調整により冠水処理中に種子から漏出する電解質の量も変化し、Peking を除く全ての品種で、含水率を高めることによる電解質漏出量の減少と冠水感受性 (冠水処理後の地上部総乾物重の対照区比) の低下には有意な相関が見られた (データ省略). しかし、同一含水率水準で異なる品種間を比較した場合、冠水感受性の高い品種の電解質漏出は必ずしも多くなく、それぞれの品種の冠水感受性と電解質漏出量の間には有意な相関は見られなかった. したがって、冠水処理後の電解質の漏出量から品種の冠水感受性を推定するのは十分でないと考えられる. Bramlage ら (1979) も、品種間比較では種子内容物の漏出と冠水ストレス感受性には有意な相関がないことを指摘している.

Obendorf and Hobbs (1970) は、ダイズの発芽時の低温障害についての報告の中で、低温ストレスにより発芽だけでなく発芽後の生育まで阻害されること、高水分種子では低温障害が軽減されること、さらに高水分種子では低温感受性の品種間差が縮小されることを示しているが、これらは今回の我々の結果とよく似ている. 低温障害は、低温そのものが障害を引き起こす実体ではなく、乾燥種子への水の浸入がストレスとなって引き起こされる障害 (Water uptake injury) が、低温によって助長されて生じることが明らかにされてきており (Bramlage ら 1978, Powell and Matthews 1978, Leopold 1980), 吸水による障害という点で、発芽時の冠水障害と本質的に共通したメカニズムを持つと考えられる. 種子の吸水は、乾燥状態から湿潤状態への劇的な状態変化を伴うため、種子にとっては大きなストレスとなる (Sorrells and Pappelis 1976, Parrish and

Leopold 1977, Powell and Matthews 1978). Simon (1974) の仮説によれば、種子の細胞膜を構成するリン脂質は、乾燥時には Hexagonal 構造をとっているが、吸水により種子が湿潤状態になるとそれらが再配置されて Lamellar 構造に変化する。低温障害では、この構造の遷移が低温によって阻害されるため、水の浸入との間に不均衡が生じて種子の細胞、ひいては組織が破壊されると考えられている (Bramlage ら 1978, Leopold 1980). 冠水条件下では種子へ急激に水が浸入するため、細胞の構造変化が水の浸入に対応できず、種子の細胞、組織が破壊されることによる物理的な傷害が、冠水障害を発生させる大きな要因と考えられる。冠水処理中に種子内の電解質が漏出してきたことや冠水処理後に出芽してきた植物体の子葉が著しく傷付けられていた (第1表) ことは、種子の物理的な破壊が起こっていることを示している。また、種子の吸水速度と品種の冠水感受性との間に高い負の相関が見られた (第2図) ことは、種子の吸水性が高く、冠水時に種子への急激な水の浸入が起こり易い品種ほど冠水感受性が高いことを示している。一方、冠水処理によって何らかの生理的な障害が起こり、それが冠水障害を発生させている可能性も考えられる。しかし、冠水処理した種子は短時間の内に破壊を受ける (第4図) ことから、吸水を終えて活発に代謝活動を始めるより前に種子は破壊されると考えられる。したがって、生理的な障害よりも種子の物理的な傷害の方が、発芽時の冠水障害の主たる要因であろう。

種子の冠水感受性とその吸水特性に密接な関係があることを示した (第2図) が、種子吸水においては種皮が吸水に対する抵抗として機能する (Duke and Kakefuda 1981, McDonald ら 1988) ことから、種皮の性質は種子の吸水特性に大きな影響を与えると考えられる。種皮によって吸水速度が調節されれば、急激な吸水による種子の破壊は起こりにくくなる。Peking は、その種皮の特性 (第3図) から、冠水条件であっても種皮が急激な水の浸入を効果的に抑制していると考えられ、それが Peking の冠水抵抗性につながっている可能性が高い。一方、タチナガハの種皮は吸水に対する抵抗としての機能が低い (第3図) ことから、冠水時に水が急速に侵入するのを阻止できず、種皮を除去した種子を冠水処理した時 (第4図) と同様に種子の破壊が起こるのであろう。Peking は黒色の種皮を持つ品種であるが、冠水抵抗性品種は黒色種皮を持つダイズに多く見出されることが報告されている (Tully ら 1981, Hou and Thseng 1991). また、ダイズ以外のエンドウ (Werker ら 1979, Powell ら 1986), インゲン (Powell 1989) などでも、有色種皮を持つ種子の方が吸水は緩やかで、冠水抵抗性が高いことが報告されており、種皮の性質と種子吸水に密接な関係があることが示唆されている。

種子水分の調節により、発芽時の低温や冠水などの様々なストレスに対する抵抗性が向上することは、以前から知られていた (Obendorf and Hobbs 1970, Hobbs and

Obendorf 1972, Bramlage ら 1978, Ishida ら 1988). 高水分種子では、細胞膜が予め湿潤時に近い構造 (lamellar 構造) をとっていると推測されており、水の浸入に対して細胞は速やかに湿潤時の状態に移行できるため、吸水による破壊から保護されると考えられている (Bramlage ら 1978, Parrish and Leopold 1977). 今回試験に用いた種子も、低い含水率では硬くて可塑性に欠けたが、高含水率ではより柔軟になっており、含水率の上昇により組織の状態に変化が起こっていることが示唆された。また、含水率を高めた種子は、冠水感受性のタチナガハであっても、冠水処理により破壊されることなく正常に膨潤しており (第4図)、高含水率種子が吸水による破壊から保護されるという仮説を支持している。細胞膜の hexagonal 構造から lamellar 構造への完全な変化は、含水率 20% 以上で起こると報告されている (Simon 1974). 今回用いた高水分種子の含水率は約 15% であったことから、lamellar 構造への変化が完全ではなく、高水分種子を用いても冠水害を完全には回避できなかったのは、このためであろう。

高水分種子による冠水害軽減効果は、過湿状態の圃場に播種しても効果が確認された (第2表) が、室内実験ほどの効果は得られなかった。種子含水率を高めても種子内容物の漏出を完全には防げなかった (第1表) ことから、圃場条件では種子内容物の漏出が微生物の繁殖を助長した可能性がある。また、水が退いた後の過湿土壌の表面にクラストが形成されたことも、出芽が阻害された原因の一つと考えられる。

以上のように、1) ダイズ種子は吸水による影響を受けやすく、発芽及び初期生育が阻害されること、2) 冠水感受性と種子の吸水特性の間には高い相関関係が認められ、種皮の吸水調節能力が高く、吸水速度が緩やかな品種ほど冠水抵抗性が高いこと、3) 冠水障害の発生は種子含水率を高めることで軽減可能であり、その効果は品種の冠水感受性に関係なく発揮されることが示された。今回は、高水分種子を用いても冠水害を完全には回避できなかったが、含水率の調節と抵抗性品種の併用により、冠水障害を完全に回避できる可能性がある (第1表-高水分区分, Peking). 育種的に強固な種皮を持った品種の選抜も提案されている (Tully ら 1981) が、種子の吸水は発芽にとって重要なだけでなく、食品としての加工を考える上でも重要な形質となる (Mullin and Xu 2001) ため、育種により種皮に改良を加えていくよりは栽培的に対応する方が現実的ではないかと我々は考えている。含水率調節による冠水害回避は、圃場試験での効果が限定的であったことから、実際の栽培現場に応用するにはさらなる検討が必要であるが、品種に関係なく効果が得られる普遍性の高い手法として有望と考えられる。現在、さらに高い含水率の種子の使用や、種子コーティング等による種子の吸水速度の調節などについても検討を始めている。

引用文献

- Bramlage, W.J., A.C. Leopold and D.J. Parrish 1978. Chilling stress to soybeans during imbibition. *Plant Physiol.* 61 : 525—529.
- Bramlage, W.J., A.C. Leopold and J.E. Specht 1979. Imbibitional chilling sensitivity among soybean cultivars. *Crop Sci.* 19 : 811—814.
- Duke, S.H. and G. Kakefuda 1981. Role of the testa in preventing cellular rupture during imbibition of legume seeds. *Plant Physiol.* 64 : 449—456.
- Hobbs, P.R. and R.L. Obendorf 1972. Interaction of initial seed moisture and imbibitional temperature on germination and productivity of soybean. *Crop Sci.* 12 : 664—667.
- Hou, F.F. and F.S. Thseng 1991. Studies on the flooding tolerance of soybean seed : varietal differences. *Euphytica* 57 : 169—173.
- Hou, F.F. and F.S. Thseng 1992. Studies on the screening technique for pre-germination flooding tolerance in soybean. *Jpn. J. Crop Sci.* 61 : 447—453.
- Ishida, N., H. Kano, T. Kobayashi, H. Hamaguchi and T. Yoshida 1988. The relationship between imbibitional damage and initial water content of soybean. *Agric. Biol. Chem.* 52 : 2771—2775.
- Leopold, A.C. 1980. Temperature effects on soybean imbibition and leakage. *Plant Physiol.* 65 : 1096—1098.
- McDonald, M.B., Jr., C.W. Vertucci and E.E. Roos 1988. Soybean seed imbibition : water absorption by seed parts. *Crop Sci.* 28 : 987—992.
- Mullin, W.J. and W. Xu 2001. Study of soybean seed coat components and their relationship to water absorption. *J. Agric. Food Chem.* 49 : 5331—5335.
- Obendorf, R.L. and P.R. Hobbs 1970. Effect of seed moisture on temperature sensitivity during imbibition of soybean. *Crop Sci.* 10 : 563—566.
- Parrish, D.J. and A.C. Leopold 1977. Transient changes during soybean imbibition. *Plant Physiol.* 59 : 1111—1115.
- Powell, A.A. and S. Matthews 1978. The damaging effect of water on dry pea embryos during imbibition. *J. Exp. Bot.* 29 : 1215—1229.
- Powell, A.A., M.D.E. A. Oliveira and S. Matthews 1986. The role of imbibition damage in determining the vigour of white and coloured seed lots of dwarf French beans (*Phaseolus vulgaris*). *J. Exp. Bot.* 37 : 716—722.
- Powell, A.A. 1989. The importance of genetically determined seed coat characteristics to seed quality in grain legumes. *Ann. Bot.* 63 : 169—175.
- Simon, E.W. 1974. Phospholipids and plant membrane permeability. *New Phytol.* 73 : 377—420.
- Sorrells, M.E. and A.J. Pappelis 1976. Effect of temperature and osmotic concentration on cotyledon cracking during imbibition of soybean. *Crop Sci.* 16 : 413—415.
- Thseng, F.S., F.F. Hou and K. Takeda 1996. Studies on the flooding tolerance and water uptake of seed and elongation force of seedling in soybeans. *Jpn. J. Crop Sci.* 65 : 103—107.
- Tully, R.E., M.E. Musgrave and A.C. Leopold 1981. The seed coat as a control of imbibitional chilling injury. *Crop Sci.* 21 : 312—317.
- Werker, E., I. Marbach and A.M. Mayer 1979. Relation between the anatomy of the testa, water permeability and the presence of phenolics in the genus *Pisum*. *Ann. Bot.* 43 : 765—771.
- Woodstock, L.W. and R.B. Taylorson 1981. Soaking injury and its reversal with polyethylene glycol in relation to respiratory metabolism in high and low vigor soybean seeds. *Physiol. Plant.* 53 : 263—268.

The Effect of Flooding Stress at the Germination Stage on the Growth of Soybean in Relation to Initial Seed Moisture Content : Norikazu NAKAYAMA^{*,1)}, Shunji HASHIMOTO²⁾, Shinji SHIMADA¹⁾, Motoki TAKAHASHI¹⁾, Yeong-Hoo KIM¹⁾, Tetsuji OYA³⁾ and Joji ARIHARA¹⁾ (¹⁾Natl. Agric. Res. Organ., Tsukuba 305-8518, Japan; ²⁾Tottori Pref. Agric. Exp. Res. Stn; ³⁾Grad. Sch. of Agr. and Life Sci., The Univ. Tokyo)

Abstract : Dry seeds of nine soybean cultivars were soaked in water for 48 hours and the effects of the soaking (flooding stress) on plant growth were studied in relation to initial seed moisture content. Both seedling emergence and subsequent growth were suppressed by the soaking. Among the cultivars tested, only Peking was hardly damaged by the soaking showing flooding-tolerance, and the others were injured severely. Sensitivity to flooding stress was greatly influenced by the initial seed moisture content. Soaking 6.5%-moisture seeds in water resulted in a marked reduction in dry matter accumulation in emerged seedlings to 0.5 to 54% of that in the non-soaked control. However, seeds with a high moisture content were less sensitive to flooding. In the seeds containing 14.5% moisture were soaked in water the dry matter accumulation in the emerged seedlings was 65 to 97% of that in the non-soaked control. The protective effect of increasing initial seed moisture on flooding stress was observed in all cultivars although the effect varied with the cultivar. In a field experiment under excessive soil-moisture conditions also, suppression of seedling emergence by flooding stress was alleviated by using seeds with a high moisture content although the effect of using seeds with a high moisture content in reducing flooding injury was less compared with that in the laboratory experiments. Planting of seeds with a high moisture content may be a practical method of reducing the loss in soybean production caused by flooding during the seed-germination period.

Key words : Flooding stress, Germination, Imbibition, Seed coat, Seed moisture content, Soybean.