ラッカセイの莢つき種子による“1本立ち出芽” の発生とその機構*

前 田 和 美

(高知大学農学部)

平成元年7月17日受理

要 旨：休眠が覚醒したラッカセイ品種 Chico の莢つき種子による圃場栽培で2粒莢から1個体しか出芽しない“1本立ち出芽”現象が多く発生した。この現象を種々の播種条件で再現させた結果、莢果内で莢殻が薄くて裂開しやすい位置にあり、基豆よりも休眠が弱い先豆が早く発芽し、浅播（2 cm）や覆土圧が小さい場合、出芽する際に莢殻がその子葉や基豆を閉じ込めたまま地上に出て、遅れて発芽（根）した基豆を乾燥、枯死させるために起こることがわかった。休眠性がやや強い大粒性品種のタチマサリやワセダイリュウの莢果が圃場で成熟後に自然出芽する場合にも同じ現象が起こることを確認したが、その場合には莢殻は地表下に留まっていた。品種 Chico でも自然の結実とほぼ同様に深さ 5 cm で、向軸側を上にして莢果を水平に播種し、覆土後、加圧すると“1本立ち出芽”が起こったが、莢殻は地中で元の播種位置に留まっていた。これらの結果から、ラッカセイには自然条件で、莢殻の組織的構造と1莢果内での種子間の休眠の強さの差異によって先豆を優先的に発芽、そして出芽させる機構があり、莢つき種子の浅播や覆土圧が不足する場合に“1本立ち出芽”が多発すると考えられる。この機構は、母株の周囲の限られた範囲内に地下結実した多数の種子が同時出芽することにより生ずる種内個体間競争の激化を自己調節する機構であるとも考えられる。

キーワード：1本立ち出芽、先豆、莢つき種子、種子休眠性、基豆、ラッカセイ。

Occurrence and Its Mechanism of Single Stand Emergence by Unshelled-Seed Sowing of Peanut (*Arachis hypogaea* L.) : Kazumi MAEDA (*Faculty of Agriculture, Kochi University, Nankoku, Kochi 783, Japan*)

Abstract : In field experiment conducted using dormancy released unshelled-seeds of cv. Chico peanut, ssp. *fastigiata*, the single stand emergence by apical seed occurred in high percentage. When unshelled-seeds were sown horizontally and dosal suture down and 2 cm in depth without compaction of covered soil, the pods, which contain apical seed cotyledons and rooted basal seed, penetrated above ground. Consequently, apical seed's epicotyl grew alone while basal seed died due to drying. Unshelled-seeds sown 5 cm in depth and covered with packed soil induced similar apical seed emergence, but the pods were at the position initially sown in the soil. The same single stand emergence also occurred by naturally dormancy-broken fruits of large-seeded cultivars in the field, but the pods had moved to the below of crusted soil surface. These results suggest the existence of a mechanism which induces a priority of apical seed in emergence over basal seed by the time lag in natural dormancy breaking within a fruit. Thinner pericarp of the beak of pod will serve it by an easiness to dehisce. This may be a mechanism to control the competition among the individual plants emerged from geocarpic fruits developed closely together around a mother plant under natural growing conditions. Shallow sowing of unshelled-seeds with less soil resistance for emergence seemed to enhance the occurrence of single stand emergence.

Key words : Apical seed, Basal seed, Peanut, Seed dormancy, Single stand emergence, Unshelled-seed sowing.

種子の正常な発芽と出芽、続いて起こる幼植物の生長と苗立ち数の確保が作物栽培上重要であることは言うまでもないが、ラッカセイにおいても種子の発芽や出芽過程などについての植物学的、栽培学的研究が極めて多くなされている。しかし、それらはもっぱら莢殻を除去したむき実種子（shelled-seed）についてなされており、莢果（以下、本報では、種子を内蔵する場合の植物学的記述で用い、栽培的記述では莢つき種子，unshelled-seed¹²⁾を用いた）を

用いた栽培試験や発芽および出芽に関する研究は極めて少ない。それらの中には、小粒種子の Spanish type の品種で発芽力の低下した古種子の利用や省力の目的でなされたものがあるが、単に発芽や出芽率が劣ったことや収量について述べられているのみで、出芽に関する詳しい記述は無い¹²⁾。また、マメ科植物の中でも特異な地下結実性をもつラッカセイの自然条件での種の維持や伝播、分布域の拡大に関わる種子の散布機構、あるいは種内の個体間競争などと発芽様式や出芽過程との関係について考える場合には莢果について調べる必要があると思われるが

* 大要は第 187 回講演会（1989 年 4 月）において発表。

そのような研究もあまり見られない。著者は、ラッカセイ栽培における種子調整の労力の節減という見地から行なった莢つき種子による圃場試験⁸⁾で、低出芽率による苗立ち数減少の大きな要因となる2粒莢から1個体しか出芽しない特異な“1本立ち出芽”現象が、条件によりかなり高い頻度で起こることを認めたので、種々の条件で再現してその発生機構を調べた。本報ではラッカセイの莢つき種子および莢果の出芽過程と地下結実性や種子休眠性などとの関係から2, 3考察を行なった。

材料と方法

実験 1. 莢つき種子による播種実験

供試品種には主として亜種 *fastigiata* に属する品種 Chico を用いたが、適宜、タチマサリ、ワセダイリュウなど亜種間交雑起源の品種も用いた。品種 Chico は著者が1981年にインドの国際半乾燥熱帯作物研究所 (ICRISAT) から導入した、現在、世界で最も早生 (インドでは80~90日、高知でも約100日で成熟する) の品種として知られており、また極小粒 (100粒重: 約30g) で、莢殻の厚さが薄く、種子の休眠性はごく弱い特性を持っている。また、品種タチマサリ、ワセダイリュウは100粒重が約90-100gの大粒であるが、種子の休眠性は中程度 (約30日) である。出芽過程の観察には、前年度産の常温・乾燥条件で貯蔵した種子の休眠が完全に破れた莢つき種子、または収穫直後の莢つきの休眠種子を用いて、パーミキュライト、畑土壌の単独または両者の混合土壌の播種床およびペトリ皿・濾紙上などに播種または置床して行なった。また、“1

本立ち出芽”の発生機構と播種深度 (2cm および5cm) や覆土圧の差異などとの関係も調べた。播種の方法は土壌中での結実の状態 (第1図) に近いように、背軸側の縫合線を下にして水平に播種した。なお、品種 Chico の前年度産の乾燥貯蔵種子を用いて普通畑および水田転換畑で行った莢つき種子によるばら播き栽培試験でも出芽について調査を行なった。

実験 2. 莢果の自然出芽過程

圃場の普通栽培条件で生育、結実し、未収穫のまま土壌中に残存した莢果の休眠の自然覚醒による出芽の形態について上記の3品種で観察した。

結果と考察

1. 出芽、とくに1本立ち出芽の発生とその機構

普通畑および水田転換畑条件での莢つき種子の播種による栽培では出芽がむき実にくらべて2~4日遅れ、最終出芽率 (播種後約3週間目) は10~20% 劣った (第1表)。これは2粒莢から1個体しか出芽しなかったためであったが、その発生頻度は場所により20~40% と高い場合も見られた。このことは言うまでもなく、莢つき種子利用の上では重要な問題となるが、今回初めて観察されたこのような2粒莢から1個体しか出芽しない現象を“1本立ち出芽”と呼ぶことにする。圃場での観察では、正常に出芽している個体は先豆であるが、その子葉や第1葉または第2葉が地上に出た莢殻に挟まれて展開出来ないままで生長している個体や、莢殻が地上に持ち上げられ、その中で発根したままで基豆が乾燥、枯死している個体が見られた (第2図)。

Table 1. Emergence by shelled and unshelled peanut seed sowing in the field (cv.Chico).

Treatment		1987, upland	1988, upland	1988, drained paddy field
Sowing date ¹⁾		May 7	May 9	May 6
No. of days for emergence initiation, days	Shelled	7	8	12
	Unshelled	11	10	14
No. of days for 50% emergence, days	Shelled	11	9	14
	Unshelled	15	11	17
No. of plants m ⁻² (% to initial sowing density ^{1) 2)}	Shelled	15.4±0.5 (93.7)	16.4±0.4 (99.7)	15.9±0.6 (97.0)
	Unshelled	11.3±0.4 (68.6)	15.2±0.2 (92.4)	14.3±0.3 (87.0)

1) Sowing : 16.7 and 16.4 shelled seeds m⁻² and 8.4 and 8.2 unshelled seeds m⁻² were sown by broadcast, about 3 cm in depth, and 2 and 4 replications for 1987 and 1988 trials, respectively.

2) Counts on 19, 26 and 25 days after sowing in 3 trials, respectively. Means of 4 replications.

3) All values of 3 parameters in 3 trials are significant at 5% level between treatments.

Fig. 1. Schematic figures showing the manner of natural fruiting and geocarpic 2 seeded-fruit and seed.

このような先豆の優先的出芽により基豆を枯死させることが1本立ち出芽の原因となっていることが明らかになった。この1本立ち出芽を、ガラス室内の畑土壌をつめた播種床で、品種 Chico の莢つき種子を背軸側を下にして深さを2~3 cm とし、覆土した後、加圧せずに播種することにより約50% の

割合で再現させることが出来た (第3図)。また、収穫せずに圃場に残したやや休眠性が高い品種タチマサリやワセダイリュウについて地中の莢果から自然出芽している幼植物 (2~3 葉期) を掘りあげて調べてみると、同様に先豆のみが出芽、生長し、基豆の多くは休眠したまま未発芽 (根)、または僅かに発芽した状態で莢殻内に残っており、莢殻は先端のみが割れて先豆の子葉を挟んだ状態で地表近くに留まっている例が多く観察された (第4図)。

これらのことから出芽時に莢殻が地上に出る現象は、地中での結実の深さや出芽時の土壌抵抗、あるいは莢つき種子播種の場合には播種深度や覆土圧の大きさとの関係が深いことが示唆されたので、このことを品種 Chico を用いて、風乾畑土壌・パーミキュライト混合 (約30%, v/v) 土壌で、播種深度が2 cm で覆土後、加圧無しの場合 (浅播き処理) と、同じく5 cm で覆土後、加圧した場合 (深播き処理) の出芽を比較した。その結果を見ると、前者では前述の品種 Chico の観察例と同様に大部分の莢殻が先豆の出芽と共に地上へ持ちあげられて、莢殻

Fig. 2. Single stand emergence by unshelled-seed sowing in fallowed and drained paddy field. Showing the fruit remaining lower leaf of apical seed's epicotyl (a) and rooted basal seed above the ground (b) (cv. Chico).

Fig. 3. Artificial occurrence of single stand emergence by unshelled-seed sowing, 2 cm in depth and covered with light soil. Showing the fruits, remaining apical seed's cotyledons and/or a part of epicotyl and rooted basal seed, penetrated above the ground (a); seedlings and fruit (b); and details of the fruits and rooted and dead basal seeds (c and d) (17 days after sowing, cv. Chico).

Fig. 4. Single stand emergence by naturally dormancy broken fruits in the field. Showing the fruits have moved to the below of soil surface but did not penetrate above the ground (a) and details of the inside of fruit (cv. Tachimasari, ca. 20 days after maturation) (b).

Fig. 5. Artificial occurrence of single stand emergence by apical seed. Showing the epicotyls have grown but the fruits were in the soil (a) and the fruits remained at the position initially sown and basal seeds delayed the germination (b). Unshelled-seed sowing, 5 cm in depth and covered with compacted soil (cv. Chico).

Fig. 6. Proportional elongation of hypocotyls to the sowing depth, 5 and 8 cm, respectively. Sown with shelled-seed (cv. Chico).

Fig. 7. Naturally dehiscent fruits (shells) by unshelled-seed sowing. Showing the completely dehiscent ventral suture (top) and the partially dehiscent dorsal suture (bottom) (cv. Chico).

Fig. 8. Simultaneous germination of the dormancy released seeds of a fruit, of which beak was split partially by hand and imbibed on the moistened filter paper in petri-dish, 28°C (cv. Chico).

Arrows indicate the soil surface in Figs. 3-6. Abbreviations: b basal seed.

内で発芽した基豆の幼根が露出、枯死しているものも多く見られた。これに対し、後者では、圃場でのタチマサリやワセダイリュウの莢果の自然出芽で見られたような先豆の幼植物 (epicotyl) のみが正常に出芽し、その子葉は地表面のすぐ下部で展開していたが、基豆の多くはやや遅れて発芽したり、下胚軸が屈曲したりしているものが認められた。しかし、基豆を内蔵した莢殻は全て地中のほぼ元の播種位置に留まっていた (第5図)。

むき実種子の播種の際に浅く播種したり、覆土圧が小さいと、発根した種子が地表へ飛び出して乾燥して枯死することがしばしばあるが、これからもうかがわれる様に、莢つき種子の出芽過程で観察された莢殻の地中での移動や地表面への持ち上げはこのような下胚軸の強い伸長力によるものと推察される。

ラッカセイ種子の出芽の過程において下胚軸は、土壌の機械的抵抗により生成されるエチレンの作用で伸長が抑制されてその太さを増大し⁴⁾、“collar”と呼ばれる特異な形態¹⁴⁾となってその膨圧を高めて伸長し、土壌のクラストを破って子葉を押しあげる。むき実種子を用いた出芽の観察によると、下胚軸の長さは、ある範囲内で、その播種の深さとほぼ比例するが (第6図)、莢つき種子の場合にもその傾向が認められた (第3b, 5b図)。収穫後、圃場ですきこまれた莢果の下胚軸が10数cmも伸長して出芽しているのが観察されることがある。

これらの観察結果から、出芽の時に莢殻が地上へ持ち上げられる現象は、莢つき種子の人為的な播種の場合には、先豆の下胚軸の強い出芽時の伸長力に対して適度の覆土圧による土壌抵抗がない場合に起こるものであり、自然条件での結実が地下数cmの深さで起こる (第1図) のはそのような抵抗圧を生じさせるという効果を持つものと推察された。そして、莢殻が地中に留まれば休眠の自然覚醒が遅れる。基豆は下胚軸の屈曲の様な異常も起こるが、出芽、生長出来る場合も観察された。

2. 1 莢果内における休眠性程度の種子間の差異 および莢果の構造と1本立ち出芽の関係

播種された莢つき種子あるいは地下結実した莢果の出芽例の観察で、地上あるいは地表面近くまで莢殻を土壌中で移動させるのは休眠の覚醒が早い先豆の下胚軸であることが知られたが、その際、発芽が遅れる基豆が莢殻内に閉じ込められたまま生長出来ず、その多くが地上で乾燥して枯死したり、地中に

あっても下胚軸や幼根が屈曲した異常な出芽の経過をとることが多いことはすでに述べた。このような観察結果から、1本立ち出芽の発生には1莢果内における種子の休眠性程度の差異が重要な要因と考えられた。ラッカセイでは、種子の休眠性の程度は先豆の方が基豆よりも弱く、その自然覚醒が早いことが知られている^{6,7,10)}。供試品種 Chico が属する垂種 *fastigiata* の品種では一般的にその種子の休眠性は弱く⁵⁾、著者は品種 Chico で収穫後3日間風乾したむき実種子で約80%の発芽率を得ているが (未発表)、自然状態では、地下で結実した莢果内でその休眠の程度の差異によって自然覚醒後、先豆、そして基豆の順に発 (芽) 根し、出芽すると考えられる。このように、発芽や出芽が1莢果内で、ある時間的間隔をおいて行われるような仕組みがあることは種の維持と進化にも関係する重要な意義を持つものと考えられる。

ラッカセイ栽培品種における種子の休眠の発現と覚醒の生理的機構については多くの研究があるが^{5,6,7,10)}、1莢果内での種子間における休眠の程度の差異が生ずる理由については必ずしも明確な説明はなされていない。しかし、恐らく、Ketrang et al.⁶⁾ が示唆しているように、休眠の維持または覚醒の阻害 (アブサイシン酸) および覚醒 (エチレン) に関与していると考えられる、内生生長物質の量的拮抗関係を支配する母体からのなんらかの生理的影響の程度が、先豆と基豆とで異なることによるものと推察される。

次に、播種された莢つき種子または地中で莢果から種子の発芽、そして出芽が起こるためには先ず莢殻を通じて吸水が行なわれて、種子が膨潤、肥大して生ずる圧力で莢殻が割れる必要がある。ラッカセイの莢果の構造は、単室果で、胚室 (ovarial cavity) は連続しており、地下結実性に適応した非裂開性果の形態を示すが、機能的にも非裂開性である^{5,11,13)}。しかし構造的には裂開性を残しているもので、向軸側 (結実時には上側になる) と背軸側の両縫合線に加圧すると容易に裂開する。これはマメ科植物の他の種の裂開性果と同様に莢殻の厚膜組織が両縫合線部で不連続となっているためである¹¹⁾。また、莢殻の背軸側縫合線部の他の部分よりも薄い、くちばし状の先端部 (beak) が他の部分よりも割れ易いが、向軸側の縫合線部はその全長にわたって割れ易い (第7図)。Fahn et al.³⁾ によれば、マメ科植物で最も原始的な莢果の構造を持つ種では莢果の

裂開が向軸側縫合線部にのみ起こるとされているが、従って、第1図および第7図にもみられるように、莢殻の先端部に位置している先豆は、幼根の向地的生長とそれに継続して起こる出芽過程の進行の上でも有利になっていると考えられる。

ラッカセイの栽培品種では、一般に地下結実性によってその後代種子が分布する範囲は母株の周囲の枝が伸びる範囲、すなわち匍匐性の個体でも半径約1 m、立性の個体ではそれよりも狭い円形の範囲内に限定される。実際には、結実出来るのは早期に子房柄が地下侵入したもので、それらの莢果は株元に集中して分布する。従って、自然状態で、もしその全ての種子が正常に出芽すると、それらから数十個体の幼植物が密集して生長することになる。このように考えると、ラッカセイにおける種子の休眠性、とくに1莢果内における種子間の僅かな休眠性の程度の差異は、種の維持のための適応というだけでなく、さらに、先豆を優先的に生長させる（基豆を“犠牲”にするとも考えられる）1本立ち出芽という手段によって、種内個体間競争の激しくなることを抑制するための自己調節機構としても働いているのではないかと考えられる。また莢果先端部で莢殻が割れやすくなっていることもそれを助ける為の適応であろう。

1本立ち出芽の過程で下胚軸が重要な役割を果たしていることが明らかにされたが、例えば、地下子葉型の発芽を示す *Phaseolus* 属のインゲンマメ^{1,9)}の出芽過程では、下胚軸の屈曲、すなわち、“hook”の形成が知られている。そして、一般に、この“hook”の形成あるいは開閉には種子の出芽過程で重力の作用の他に、土壌抵抗によって生成される内生エチレンが関与することが知られており、幼芽と生長点を保護すると共に出芽抵抗力を大きくする役割を持っているとされているが¹¹⁾、ラッカセイではこの“hook”は形成されない。ラッカセイが属する、地上子葉型発芽の種が多い *Hedysareae* の中では、ラッカセイは子葉が地表面で開く、いわば中間型発芽型 (geal)²⁾ともいえる例外的な種である¹⁾。この“hook”の形成がない理由としては、胚がマメ科植物では特異な直立胚を持ち、地表で〔あるいは地表面近くで（注、深播の場合に起こるよう

であるがなお検討を要する。第5b, 6図)〕展開するまで子葉は種皮で包まれて開かず、幼芽生長点が保護されているためとも考えられるが、自然の結実条件では莢殻による保護の働きも考えられないであろうか。

なお、本実験における莢つき種子の播種による出芽の観察で認められた興味深い現象として、先豆の下胚軸の伸長によって持ち上げられて地上へ出るまでに、水平に位置していた莢果の角度が地中で変わることが認められた。これは先豆の幼根の向地的生長と下胚軸の抗向地的生長との力の差異によって起こるものと考えられる。

3. 莢つき種子の栽培的利用

終りに、莢つき種子による播種の実用化に関してであるが、濾紙上で十分に水分を与えられた発芽条件で、品種 Chico の莢つき種子の先端を軽く加圧して裂け目を入れて置床した場合には、莢殻の全長にわたって割れた向軸側縫合線部から先豆と基豆が同時に発根することが認められた（第8図）。このことから、1本立ち出芽を抑制して正常な出芽率を得るためには先ず、休眠が完全に覚醒した種子の使用が前提となるが、吸水の促進とあわせて地中で出来るだけ速やかに莢殻が裂開出来るような前処理が必要と考えられる。また、例えば品種 Chico の莢果をくびれ部で2つに手で割って調製した“1粒莢”を、深さ約3 cm で播種し、十分な覆土圧を与えると、幼植物が莢殻を被って出芽する個体も見られたが、対照のむき実種子と比べて1~2日の出芽速度の遅れでほぼ90%以上の出芽率が得られることをすでに認めている（未発表）。全莢つき種子だけでなく、このような簡便な前処理による“半莢つき種子”の利用も含めて、ラッカセイの省力栽培の技術的課題については今後さらに検討したい。

引用文献

1. Compton, R.H. 1912. An investigation of the seedling structure in the Leguminosae. J. Linnean Soc. (Bot.) 41: 45, 90—93.
2. Duke, J.A. and R.M. Polhill 1980. Seedlings of Leguminosae. In Advances in Legume Systematics, (Eds.) M. Polhill and P.H. Ravan, Royal Bot. Gardens, Kew, 941—949.
3. Fahn, A. and M. Zohary 1955. On the pericarpial structure of the legume, its evolution and relation to dehiscence. Phytomorph. 5: 99—111.
4. Goeschl, J.D. 1975. Germination and Emergence. Groundnut Production in Texas 7: 34—37.

注1) 菅 洋 1988. 双子葉植物のフック形成における重力支配並びに重力屈性と防御反応. 昭和61—62年度科研費補助金（一般研究C）研究成果報告書, 42—57.

5. Gregory, W.C., B.W. Smith and J.A. Yarbrough 1951. Morphology, genetics and breeding. In The Unpredictable Legume, A symposium, (Eds.) F. S. Arant et al., The National Fertilizer Assoc., Washington, D.C., 28—88.
6. Ketring, D.L. and P.W. Morgan 1970. Physiology of Oilseeds. I. Regulation of dormancy in Virginia type peanut seeds. *Plant Physiol.* 45: 268—273.
7. ——— and ——— 1972. ———. VII. Growing season and location effects on seedling vigor and ethylene production by seeds of three peanut cultivars. *Crop Sci.* 17: 409—413.
8. 前田和美・坂田雅正 1988. ラッカセイの茎葉利用作物化の研究—極早生・極小粒品種の莢つき種子散播栽培(予報). *日作四国支紀* 25: 24—25.
9. Meyer, A.M. and Poljakoff-Mayber 1975. *The Germination of Seeds* (2nd ed). Pergamon Press, Oxford, 6—8.
10. Sanders, T.H., A.M. Schubert and H.E. Patee 1982. Maturity Methodology and Postharvest Physiology. In *Peanut Science and Technology*, (Eds.) H.E. Patee and C.T. Young, American Peanut Res. and Educ. Assoc. Inc., Yoakum, 641—647.
11. Smith, B.W. 1950. *Arachis hypogaea*. Aerial flower and subterranean fruit. *Am. J. Bot.* 37: 802—815.
12. Sturkie, D.G. and J.T. Williamson 1951. Cultural practices. In *The Peanut-The unpredictable legume*, A Symposium, (Eds.) A.S. Arant et al. The National Fertilizer Assoc., Washington, D.C., 186—188.
13. Tutin, T.G. 1958. Classification of the legumes. In *Nutrition of the Legumes*, (Eds.) E.G. Hallsworth, Butterworth Scientific Publications, London, 3—14.
14. Yarbrough, A. 1949. *Arachis hypogaea*. The seedlings, its cotyledons, hypocotyl and roots. *Am. J. Bot.* 36: 758—772.