

有限伸育型ダイズ品種における莢と子実の発育過程

—花房の着生位置に着目して—

齊藤邦行*・磯部祥子・黒田俊郎

(岡山大学)

要旨:有限伸育型ダイズ品種タチスズナリの莢と子実の発育過程を花房次位, 着生節位に着目して追跡した。個体全体で見ると, 莢の伸長は開花始後 16 日間, 子実肥大はそれ以降 14 日間停滞し, これは開花始に比べ 30 日遅れた。花房次位別に比較すると, 最終莢長, 1 粒重は開花の早い低次位花房ほど大きくなった。開花始は 0・1 次花房に比べ 4・5 次花房では 21 日遅れとなったが, 莢伸長始は 10 日遅れと短くなった。莢伸長速度は高次位花房ほど高く, 3 次極枝・3 次花房で最大となった。1 粒重の増加始は 0・1 次花房に比べ, 4・5 次花房で 6 日遅れとなり, 花房次位による開花日の違いはさらに小さくなった。子実の乾物蓄積速度は開花の早い 0・1 次花房に比べ 2 次極枝・2 次花房で高くなり, 開花の早い低次位花房で必ずしも子実肥大が優勢に行われるとは限らなかった。低次位花房の莢伸長速度や乾物蓄積速度が低いことには, 栄養生長や高次位花房の開花などとの同化産物の競合が関係すると推察された。莢の伸長には停滞期がみられ, この期間に花器脱落が多く生じた。本研究の結果, 開花時期が花房次位により大きく異なるダイズでは, 莢伸長, 子実肥大を開始するまでには停滞がみられ, 発育が進むにしたいがい, 花器の生長は次位間で同調的に行われることが明らかとなった。このような特性を通じて, 子実の同時成熟性が保たれていると推察した。

キーワード:開花習性, 花器脱落, 花房次位, 莢伸長, 子実生長, ダイズ。

イネ科作物の果実は開花後約 7 日以内に急速に生長を開始するのに対して, ダイズでは開花後 15 日以上を経ないと莢実の生長は始まらない (玖村 1984)。ダイズの開花期間は 15~50 日にもおよび, 開花日を異にする花器がどのような経過で生長し, 収穫期には一斉に成熟するのかが興味のもたれるところである。

ダイズ花器の発育過程と開花日との関係を検討した研究は, これまでいくつか報告されている (永田 1967, Egli ら 1978, Gbikpi and Crookston 1981, 由田ら 1983)。また, 発育形態学的観点から花房次位に着目して莢実の生長を比較した研究も認められる (Isobe ら 1995, Kuroda ら 1998)。子実生長に着目すると, 無限伸育型品種では後期に開花した花器ほど乾物蓄積率が高くなり, 有効登熟期間は短くなる傾向にあるが, 有限伸育型品種では必ずしも一様な傾向は認められていない。

Kuroda ら (1998) は有限伸育型品種の子実生長を花房次位別に比較を行った結果, 早期に開花する 0・1 次花房花器に比べ後期に開花する 2 次・2 次極枝花房花器の乾物増加速度の方が大きく, さらに遅く開花する 3 次花房花器の増加速度は最も小さくなった。この結果は, 早期に開花した花器ほど子実生長が優勢に行われるとは限らないことを示している。また, 前述したように開花期間が長期に渡るにも拘わらず成熟が一斉に行われるには, 莢の伸長や子実生長の過程においてステージの進行や生長速度などにより様々な調節が行われていると推察される。

さらに, 開花期以降のステージの進行と並行して, 落蕾, 落花, 落莢と連続的に花器脱落がおこり, シンク調節が行われる。Heitholt ら (1986) は莢の発育期と発育停止期との関係を調査し, 莢の発育停止は未熟莢が伸長を開

始する前に最も起こりやすいとしている。また, 加藤 (1955) は, 不稔粒を解剖学的に観察し, 花器の発育停止は開花後直ちに起こると述べている。したがって, 開花から莢伸長, 子実肥大, 成熟までのステージの進行は花器脱落とも密接に関わっている。

そこで本研究では, 有限伸育型品種タチスズナリを用いて, 個体全体の開花から莢伸長, 子実生長を花房次位の観点から時系列的に調査した。さらに, 花器脱落の推移を花器の発育過程と対応させ, 花器脱落の生じる要因を花房間の競合関係から検討を行った。

材料と方法

栽培方法:岡山大学農学部附属農場 (花崗岩質砂壤土) の畑作圃場において, 有限伸育型品種タチスズナリ (生態型 IIb) を供試し, 1994 年に栽植密度を 6.3 本 m^{-2} (80×20 cm) として疎植栽培を行った。施肥は基肥のみとし, 10 a 当り硫安 10 kg (N 2.1 kg), 熔燐 50 kg (P 4.4 kg), 塩加 20 kg (K 10.0 kg) を施用した。6 月 22 日に施肥後, 耕起・整地を行った圃場に 1 株 2 粒を点播し, 初生葉の展開が完了した 7 月 2 日に間引いて 1 株 1 本立ちとした。7 月 12 日に初生葉節まで培土を行った後, 条間に噴霧型エバフローを設置して適宜灌水を行った。病虫害防除は適宜行ったが, 8 月中旬以降ハスモンヨトウの大発生が認められ, 4 回にわたり殺虫剤を散布した。

花房の着生位置:本研究では花房の着生位置を, 開花の序列を示す花房次位と, 個体内の空間的な位置を示す着生節位の 2 つの視点から捉えた。

花房次位による分類は, 黒田ら (1992) に従い, 枝条の

頂端部が花房に変態したものを0次、各枝条単位の腋芽に着生する花房を1次、1次の腋芽につく花房を2次、2次の腋芽につくものを3次とし、1次分枝の着生する主茎の腋芽に最初に発生する花房は2次花房に分類した。さらに、2次以上の花房のうち複葉をもつ枝条様花房を「椴枝」と定義した。

主茎については分枝の発生率の低い11節以上を主茎上位、発生率の高い10節以下を主茎下位とした。また、主茎の節位に着目して、7節以上の主茎節から発生している分枝を上位分枝、6節以下の主茎節から発生している分枝を下位分枝とした。

花器の開花と脱落過程: 初生葉の展開完了後、10個体を調査用個体として選び、さらに10個体の中から開花始までに草姿が中庸な3個体について、花蕾数を調査した。各個体全ての花蕾について、花房の着生節位と次位、及び花房内の位置を記録して、それぞれの花蕾の開花・脱落日を追跡調査した。

莢と子実の発育過程: 最初に開花が認められた花器において、莢の形態が認められた播種後日数 (DAP) 46日から莢伸長がほぼ終了した DAP 74日までは2日毎に、DAP 74日から収穫期までは4日毎に2個体を圃場より採取した。2個体に着生しているすべての莢を花房次位及び着生節位別に分類し、莢の長さを測定した。その後、80°Cで2日間通風乾燥し、莢殻と子実に分けてそれぞれの乾物重を測定した。調査に用いた莢数は調査日より異なったが、おおよそ400~500の範囲にあった。

結 果

個体平均の莢長、莢殻重および1粒重の推移: 第1表に花房次位別の開花始、莢伸長始、莢殻重増加始、1粒重増加始が認められた播種後日数 (DAP) を示した。開花始以外の各生育ステージは増加速度が前日までに比べ2倍以上となった測定日で示した。開花始の DAP 36日から DAP 52日までの16日間に渡り、莢の伸長は停滞し、これ以降徐々に莢の伸長が進み、DAP 74日にはほぼ最大に

達した (第1図)。莢殻重は莢長に比べて2日遅れて増加を開始し、莢長が最大に達して以降も若干増加する傾向にあった。1粒重は莢伸長始の14日後、DAP 66日に増加を始め、これは開花始に比べ30日遅れた。その後1粒重はS字曲線を描いて急速に増加し、収穫期の DAP 101日に最大となった。

莢長の頻度分布の推移: ほとんどの莢は DAP 48日まで3 mm 前後であったが、DAP 52日には30 mmの莢もみられるようになった (第2図)。DAP 56日には急速に伸長が始まり、一部の莢は50 mm以上に達したが、全体の莢の2/3以上は10 mm以下であった。DAP 60日になると、45 mm付近に頻度のピークが認められるようになり、いわゆる二頂分布を示した。この時期には伸長を開始する莢と終了した莢とが個体内で混在していることを示している。これ以降45 mm付近のピークは急速に高くなり、10 mm以下の莢は少なくなった。DAP 70日には10~30 mmの伸長中の莢は少なくなるのに対して、伸長を停止した10 mm以下の莢が残されていた。これらの莢も、DAP 86日、101日には脱落して、すべての莢が40~50 mmに分布するようになった。

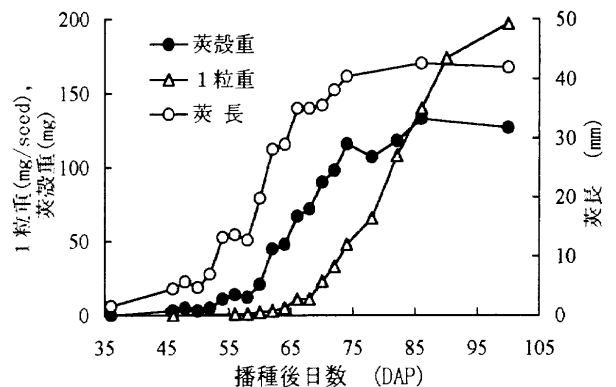
着生位置別の平均莢長の推移: 花房次位別に比較してみると、最終莢長は0次花房で44.8 mmとなり、以下高次位になるほど短くなり、4・5次花房では35.4 mmとなった (第3図、第2表)。莢が伸長を開始した DAP は0・1次花房と2次椴枝花房で等しく、これらに比べ2次花房では4日遅れ、3次椴枝・3次花房は6日、4・5次花房では10日遅れとなった。しかし、花房次位による莢伸長の遅れは開花始の遅れに比べると約半分になっており、高次位花房ほど開花から莢伸長までの期間が短くなることがわかった (第1表)。莢伸長速度 (RPE) を比較してみると (第2表)、RPEは0次花房で低く、これに比べ1次<2次椴枝<2次<3次<3次椴枝・3次花房と、高次位花房になるほどRPEは高くなった。しかし、開花が著しく遅い4・5次花房のRPEは再び小さくなった。

つぎに、着生節位別に莢長の推移を比較してみると (第

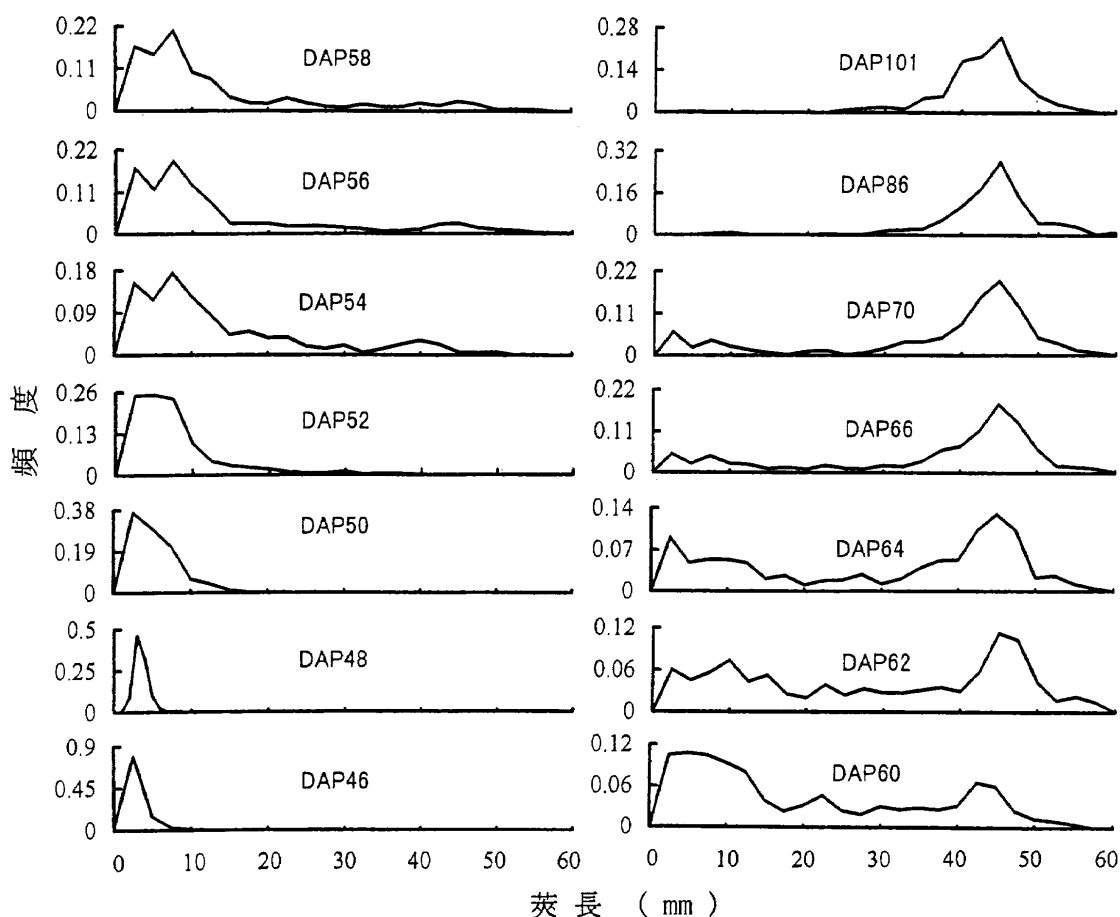
第1表 花器の生育ステージ進行の花房次位による相違。

花房次位	開花始	莢伸長始	莢殻重増加始	1粒重増加始
0次	36 (0)	52 (0)	54 (0)	66 (0)
1次	36 (0)	52 (0)	54 (0)	66 (0)
2次椴枝	39 (3)	52 (0)	58 (4)	68 (2)
2次	46 (10)	56 (4)	60 (6)	70 (4)
3次椴枝・3次	48 (12)	58 (6)	62 (8)	70 (4)
4・5次	57 (21)	62 (10)	64 (10)	72 (6)
全体	36	52	54	66

数値は播種後日数 (DAP) を、() 内は個体全体に対する生育ステージの遅れを示す。開花始以外の各生育ステージは増加速度が前日までに比べ2倍以上となった測定日で表した。



第1図 個体平均の莢長、莢殻重および1粒重の推移。



第2図 莢長の頻度分布の推移。

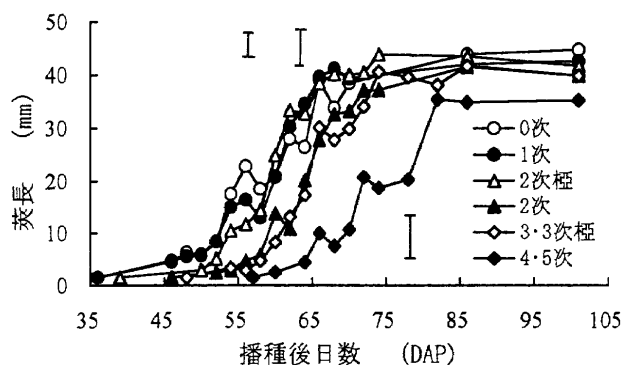
第2表 莢伸長速度 (RPE) 乾物蓄積速度 (RDA) の花房次位による相違。

花房次位	RPE (mm/day)	最終莢長 (mm)	RDA (mg/day)	1粒重 (mg/seed)
0次	1.66	44.8 c	7.41	216
1次	2.19	42.6 b	7.18	205
2次極枝	2.51	41.7 b	8.27	194
2次	2.74	39.9 b	8.14	185
3次極枝・3次	2.81	39.9 b	6.49	185
4・5次	1.74	35.4 a	6.04	172
全体	2.68	41.9	7.44	197

同一アルファベットを伴う数値間には5%水準で有意差がないことを示す。

4図), いずれの節位ともに, DAP 52~54日に莢は伸長を開始し始め, その後上位と下位分枝の莢長はほぼ等しく推移したのに対して, これらに比べ主茎上位ではやや高く, 主茎下位では低く推移した。最終莢長は主茎上位と上・下位分枝ではほぼ等しく, これらに比べ主茎下位で短くなった。

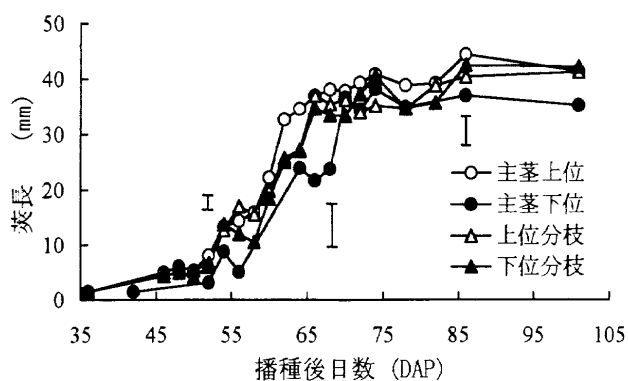
着生位置別の1粒重の推移: 最終乾物重を花房次位により比較してみると, 0次花房で216 mgと最も大きく, 以下1次>2次極枝=3次極枝・3次>4・5次と, 高次位花房ほど小さくなった(第2表)。1粒重が増加を始めるDAPは0・1次花房で等しく, これらに比べて2次極枝花房で2



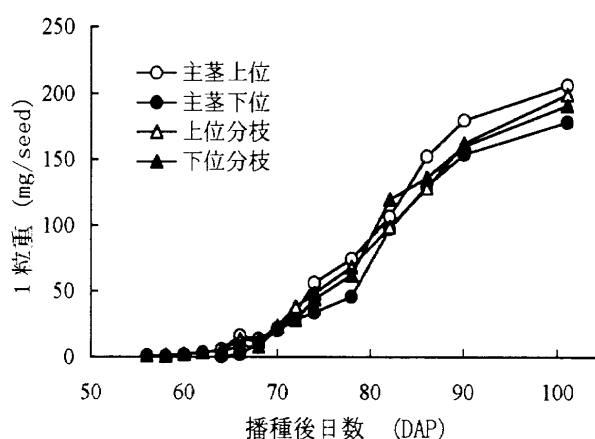
第3図 花房次位別の平均莢長の推移。図中の縦棒はLSD_{0.05}を示す。

日, 2・3次, 3次極枝花房で4日, 4・5次花房で6日遅れとなった。すなわち, 0次に比べ4・5次花房の開花始は21日, 莢伸長始は10日, そして1粒重増加始は6日遅れとなり, 生育段階が進むにしたがい, 花房次位によるステージの開始時期の相違が小さくなっていった(第1表)。

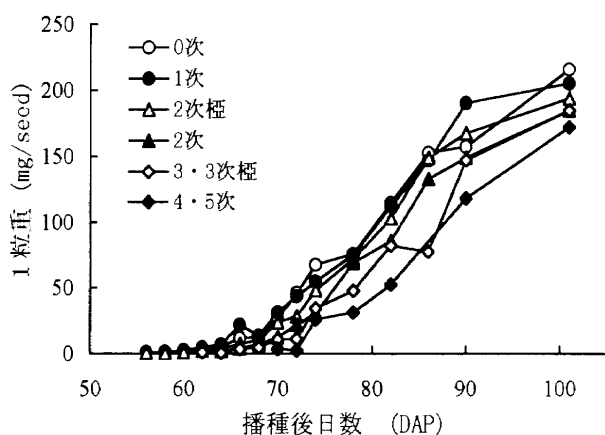
子実の乾物蓄積速度を花房次位別に比較してみると(第5図, 第2表), 0次花房の7.41 mg/日に比べ1次花房でやや小さく, これらに比べ2次極枝, 2次花房で8 mg/日と高く, さらに高次位になると再び小さくなり, 4・5次花房では6.04 mg/日と最も小さくなった。着生節位別に比較してみると(第6図), 上位分枝と下位ではほぼ等しく推移したのに対し, これらに比べ主茎上位ではやや高く,



第4図 着生節位別の平均莢長の推移。図中の縦棒は $LSD_{0.05}$ を示す。



第6図 着生節位別の平均1粒重の推移。



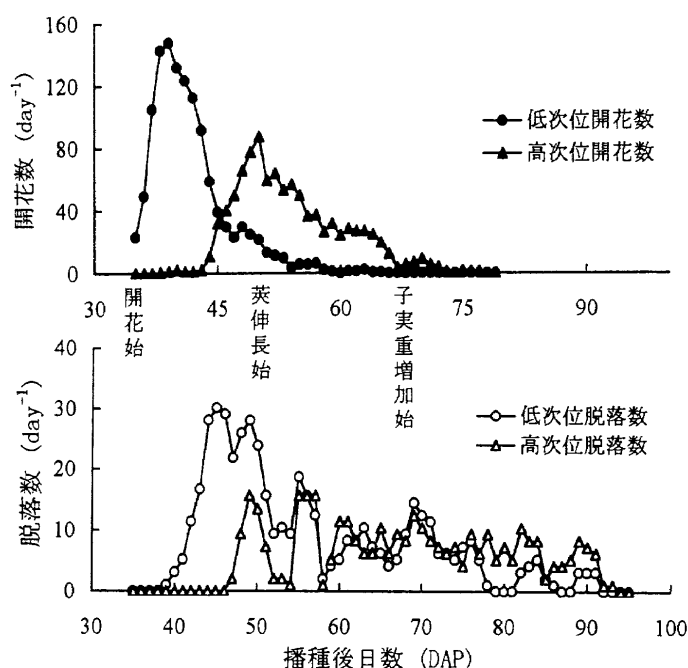
第5図 花房次位別の平均1粒重の推移。

主茎下位ではやや低く推移する傾向にあった。

花器の開花と脱落の推移: 0・1次 (低次位) 花房の開花は DAP 35日に始まり、開花数は DAP 39日にピークを示した後、急速に低下した。2次以上 (高次位) 花房では低次位花房に比べて9日遅れて開花が始まり、DAP 50日にピークを示し、その後徐々に低下して DAP 72日に開花終期を迎えた (第7図)。低次位花房の脱落は開花始後4日目に始まり、脱落数は DAP 45~49日にピークを迎え、莢伸長始の DAP 52日には急速に低下した。DAP 55日に再びピークがみられたが、それ以降登熟後期まで引き続いて脱落が認められた。高次位花房の脱落は、開花とほぼ並行して始まり、DAP 49日、56日、69日とピークを示した。花器脱落は低次位花房と高次位花房で開花時期が大きく異なるにもかかわらず、ほぼ同調して推移する傾向を示した。

考 察

これまで、ダイズ子実の生長過程を比較する場合、Daynardら (1971)、Daynard and Kannenberg (1976) の概念を適用し、乾物蓄積速度 (RDA) と有効登熟期間 (EFP) のいずれによって1粒重が影響されているかを解析することが多い。永田 (1967) によると、無限伸育型品



第7図 花器の開花と脱落の推移。低次位は0・1次花房、高次位は2次以上の花房に着生する花器を示す。

種では早期に開花する花器に比べ、後期に開花する花器の乾物増加速度はやや大きいものの、成熟期間が短く粒大は小さい。Egliら (1978) は、開花日による RDA の相違は小さく、後期に登熟する子実の EFP が短いことにより1粒重は小さくなるとしている。また Gbikpi and Crookston (1981) と由田ら (1983) は、無限伸育型品種では後生の子実の EFP は短くなるが、RDA が高いことを認めている。しかし、開花終期の花器では RDA も小さくなり、粒の肥大も劣る。また、由田ら (1983) は早期開花の花器では RDA が小さく、EFP も長くなるとしている。Kurodaら (1998) も、無限伸育型品種では同様な傾向を認めている。これらの研究を通してみると、無限伸育型品種の RDA は早期に開花した花器では小さく、これ以降開花した花器では大きくなり、さらに遅く開花した花器では RDA、EFP とともに小さくなる場合が多い。早期に開花した花器の RDA が小さい要因として、無限伸育型品種では

葉面積の展開や節間伸長などの栄養生長と開花が同時並行的に起こるため、生殖生長と栄養生長との競合が早期開花の花器で大きいことが指摘されている(由田ら 1983)。

有限伸育型品種についてみると(Egliら 1978, 由田ら 1983, Isobeら 1995), 後期開花の花器の1粒重が早期開花の子実比べて小さいのは, EFPが等しい場合はRDAが小さいこと, RDAが等しい場合はEFPが短いこと, もしくは両者が小さいことのいずれかに起因している。しかし, Kurodaら(1998)は有限伸育型品種タチスズナリの子実生長を花房次位別に比較を行った結果, 早期に開花する0・1次花房に比べ, これに遅れて開花する2次極枝, 2次花房の乾物増加速度の方が大きいことを認めた。本研究では同じ品種を用いて比較を行った結果, RPEは3次極枝, 3次花房で最も高く, RDAも0・1次花房に比べ2次極枝, 2次花房で高くなり, ほぼ同様な結果を確認することができた。このように, 従来の研究と異なる結果が得られた要因として, 用いた品種における0・1次花房の花房当り花蕾数が多く, 同化産物の競合が大きかったことが関係すると考えられる(Isobeら 1995)。本研究における花房当り花蕾数は2次極枝, 2次花房では1.9~3.1に対して, 0・1次花房では3.4~5.6と2倍近かった。また, 無限伸育型品種と同様に, 早期開花の花器では葉面積の展開や節間伸長, 高次位花芽の形成などとの同化産物の競合が著しいことが関係するかもしれない。

同化産物の競合という観点からすると, 0・1次花房花器の生長が停滞したことが注目される。本研究では, 開花から莢伸長, 子実生長に至るステージの遅速を花房次位間で比較した。その結果, 早期に開花する0・1次花房では開花から莢伸長を開始するまでの期間が2・3次花房に比べて長く, さらに子実生長を開始するまでの期間も同様に長くなった(第1表)。すなわち, 早期開花の花器では開花後の莢伸長, 子実肥大が停滞するのに対して, 後期開花の花器では開花後莢伸長までの停滞が少なく, 生長も旺盛となることが推察された。停滞を生じる要因は明らかではないが, 前述したように栄養生長や花芽形成との同化産物の競合が関与すると考えられる。著者ら(1998)は有限伸育型品種を用いて, 開花始前に第12節で芯止めして, 第11節以下の複葉と花器をすべて切除することにより, 第12節を孤立させる処理を行った結果, 1次花房の莢は停滞することなく伸長した。この結果は, 停滞の主たる要因が同化産物の競合である可能性を示唆している。

このように生長が停滞する場合, 生長下にある花器は同化産物の不足するような条件下に長期間さらされることになる。したがって, 花器脱落が莢伸長始に著しいピークを示すことには(第7図), 同化産物の競合に起因する生長の停滞が関係すると推察された。また, 莢伸長始, 1粒重増加始とステージの進行にしたがって脱落はピークを示し, その傾向は開花時期の異なる低次位と高次位の花器で明確な相違は認められなかった(第7図)。Heitholtら

(1986)は, 莢の発育停止は未熟莢が伸長を開始する前に起こりやすいとしており, 脱落は開花して以降の日数に影響されるのではなく, ステージの進行に主として影響されると考えられた。

花器脱落に影響する要因として, 同化産物の競合やホルモンなどのシグナル物質による制御等が指摘されている(Brun and Bett 1984, Heitholtら 1986, Huff and Dybing 1980)。著者ら(1998)によると, 前述した孤立処理によって1次花房の結実率は無処理区の48%に比べ27%高くなったが, 24%の花器の脱落を回避することはできなかったことから, 同化産物の競合のみで脱落を説明することはできない。今後, 内生ホルモン含量の変化や離層の形成時期の特定などを通じて, 回避できない脱落に影響する要因を解明する必要がある。

本研究の結果, 開花時期が花房次位により大きく異なる有限伸育型ダイズ品種では, 低次位の花房ほど開花後に生長の停滞がみられ, 莢伸長, 子実肥大と発育が進むにしたがって, 生長は次位間で同調的に行われることが明らかになった。このような特性を通じて, 開花期間が15~50日にも及ぶダイズにおいても子実の同時成熟性が保たれているものと推察された。

引用文献

- Brun W.A. and K.J. Betts 1984. Source/sink relations of abscising and nonabscising soybean flowers. *Plant Physiol.* 75: 187-191.
- Daynard T.B., J.W. Tanner and W.G. Duncan 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L.. *Crop Sci.* 11: 45-48.
- Daynard T.B. and L.W. Kannenberg 1976. Relationship between length of the actual and effective grain filling periods and the grain yield of corn. *Can. J. Plant Sci.* 56: 237-242.
- Egli D.B., J.E. Leggett and L.M. Wood 1978. Influence of soybean seed size and position on the rate and duration of filling. *Agron. J.* 70: 127-130.
- Gbikpi P.J. and P.K. Crookston 1981. Effects of flowering date on accumulation of dry matter and protein in soybean seeds. *Crop Sci.* 21: 652-655.
- Heitholt J.J., D.B. Egli and J.E. Leggett 1986. Characteristics of reproductive abortion in soybean. *Crop Sci.* 26: 589-594.
- Huff, A. and D. Dybing 1980. Factors affecting shedding of flowers in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *J. Exp. Bot.* 31: 751-762.
- Isobe K., M. Kokubun and Y. Tsuboki 1995. Effects of soybean raceme order on pod set and seed growth in three cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 281-287.
- 加藤一郎 1964. 大豆における脱落花器及び不稔実粒の組織学的並びに発生学的研究. 東海近畿農業試験場研究報告 11: 1-52.
- 玖村敦彦 1984. 果実・種子の形成. 作物の生態生理. 文永堂, 東京. 269-312.
- 黒田俊郎・植高智樹・郡健次・熊野誠一 1992. ダイズにおける花房次位別の花器脱落習性. 日作紀 61: 74-79.
- Kuroda T, K. Saitoh, T. Mahmood and K. Yanagawa 1998. Differences in flowering habit between determinate and indeter-

- minate types of soybean. *Plant Prod. Sci.* 1: 18-24.
- 永田忠男 1967. 大豆の無限伸育性の育種学的意義 第3報 有限無限伸育性品種の結実過程の差異-a. 莢および種子の生長と成熟. 育種 17: 25-32.
- 齊藤邦行・木村麻奈・黒田俊郎 1998. 特定節位の孤立処理がダイズの開花・結実に及ぼす影響. 日作紀 67: 337-341.
- 由田宏一・野村文雄・後藤寛治 1983. ダイズにおける個体内の開花時期と子実生産 第1報 開花日別にみた莢実の生長経過. 日作紀 52: 555-561.

Pod Elongation and Seed Growth as Influenced by Nodal Position on Stem and Raceme Order in a Determinate Type of Soybean Cultivar: Kuniyuki SAITOH*, Sachiko ISOBE and Toshiro KURODA (*Fac. of Agr., Okayama Univ., Okayama 700-8530, Japan*)

Abstract: Pod elongation and seed growth in a determinate type of soybean were investigated in relation to nodal positions and raceme orders. Pods began to elongate on day 16 after the beginning of flowering, and seed growth was started on day 14 after the beginning of pod elongation (i.e., it took 30 days). The lower the raceme orders, the higher the final pod length and seed dry weight. The floral organs on the 4th and 5th orders of racemes began to flower on day 21 after the flowering of basal buds, but started to elongate on day 10 after the beginning of elongation of basal pods. Furthermore, the increase in seed weight began on day 6 after the beginning of the growth of basal pod seeds. The rate of pod elongation was highest on order 3 raceme and the rate of dry matter accumulation in seeds on order 2 raceme was higher than on the basal order raceme. Flower or pod abortion was observed most frequently just before the period of pod elongation. Although soybean had a long flowering period according to raceme orders, both the pod elongation and the seed growth were synchronous among raceme orders; thus seeds were matured at the same time.

Key words: Flowering habit, Pod elongation, Raceme order, Seed growth, Sink abortion, Soybean.