

種子休眠・発芽の生理とメカニズム

1. はじめに

皆さんは、「あと10年後に生まれていれば…」と
思ったことはないでしょうか。私達は自分が生まれ
る時代や季節を選ぶことができませんが、植物は発
生の途上で成長を一旦停止し、高温・低温、乾燥や
病害などの環境ストレスに強い耐性を持つ「種子」
を作ります。種子は場合によっては何十年も発芽せ
ず、成長の時を待つことができます。それも、単に
待つのではなく、成長に適した時（主に季節）を選
んで発芽する能力を持っています。たとえば、低温
に弱い植物は秋に結実してもすぐに発芽せず、苦手
な冬を種子の状態で過ごし、春に発芽することがで
きます。このように、種子の休眠は植物が持つ生存
戦略の見事な一例であり、かけがえのない能力で
す。一方、私達人間にとって、種子の休眠は発芽を
ばらつかせたり、収穫前に発芽してしまったり、雑
草として望まない時と場所で芽を出したりと、とて
も厄介な問題を生じさせる原因になります。

ここでは、種子の休眠と発芽を改めて概観すると
共に、近年理解が進みつつある「しくみ」を概説し
ようと思います。種子の休眠と発芽は植物種によっ
て実に多様で、なぜこんな現象が起こるのか、理解
し難いことがあります。目の前で起きている現象を
理解し、そして発芽にまつわる問題を解決するた
めに、この稿がほんの少しでも役に立てくれればあ
りがたいと思っています。

*：なお、この稿で「種」の表記は植物分類上の目科属種
としての種を示し、「種子」は「たね」を示します。

2. 植物によって多様な休眠のタイプ

私たちが一般に「たね」と呼んでいるものには、
種子だけでなく、果実（コムギなど）や、親植物由
来の組織が付随する果実（イネなど）が含まれてい
ます。これらの総称を「散布体」と言いますが、休

眠は散布体で見られる現象です。便宜上、ここでは
果実などを含む散布体を種子と表現します。休眠は
その要因によっていくつかのタイプに分類されます
が、研究者によって分類の基準が異なります。ここ
では種子生態学の分野で活躍されてきたBaskin夫妻
の定義と分類を採用し、「休眠の状態」と「休眠の
クラス」にわけて、まず多様な種子の休眠を整理し
てみます。

表1 種子の休眠状態

種子の休眠状態	
休 眠	発芽に適切な環境条件（光や温度、水分、酸素など）が全て揃っていても、ほとんど発芽しない。
条件的休眠	発芽できる環境条件の範囲が限定的で、環境条件が発芽を許容する範囲外であるために発芽しない。
非 休 眠	広範囲の環境条件で発芽する。

表1をご覧ください。生きている種子を、たとえ
適切な環境条件で吸水させても発芽しない状態を休
眠と言います。これに対し、非休眠は至適条件を中
心に、広範囲の環境条件で発芽する状態です。非休
眠状態の種子が、不適な環境条件のために発芽しな

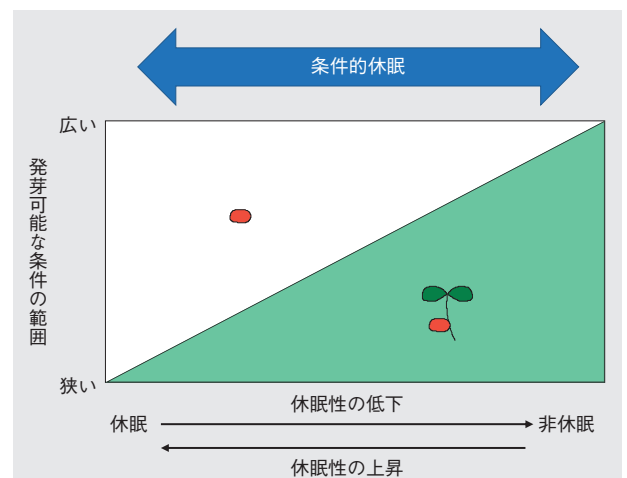


図1 休眠の状態と発芽できる環境条件の関連

発芽できる環境条件の幅は、休眠性の低下に伴って広がり、休眠性の上昇（二次休眠の獲得）に伴って狭まる。休眠と非休眠の間にある種子は、たとえば15℃では発芽するが25℃では発芽しないなど、特定の範囲の条件でのみ発芽することから、条件的休眠の状態にあるという。

い現象を、環境休眠、強制休眠と表現される場合がありますが、生理的な休眠と区別するため、休止（quiescent, resting）状態にあると言われることがあります。多くの場合、種子は休眠と非休眠の中間的な状態にあり、周囲の環境条件が特定の範囲内であれば発芽しますが、その範囲を超えると発芽しません（図1）。この状態を条件的休眠と言います。

表2 休眠のクラス	
休眠のクラス	
形態的休眠	母体から散布された種子の胚が未発達あるいは未分化で、吸水後に胚が発達するまで発芽しない。
生理的休眠	生理的な要因により、胚の成長力が胚を取り囲む種皮や胚乳などの成長抑止力を下回るために発芽しない。5つのクラスの中で、最も多くの種を含む。
形態生理的休眠	胚が未発達あるいは未分化であり、生理的休眠を併せ持つ。生理的休眠は、種によって胚の発達前、発達途中、あるいは発達完了後に打破される。
物理的休眠	種皮が水を通さず、胚が吸水できないために発芽しない。硬実種子。
複合休眠	不透水性の種皮と生理的休眠を併せ持つ。少数の種で報告されている。

適切な環境条件でも発芽しない要因が何かによって、「休眠のクラス」が分類されています。表2をご覧ください（Baskin & Baskin 2009）¹⁾。栽培においては、形態的休眠（ニンジンなど）や物理的休眠（硬実種子）も厄介な問題ですが、これまでに休眠の性質が調べられた種のうち、6割程度は生理的休眠を持ちます（Baskin & Baskin 2014）²⁾。このあとは、最も多くの種が示す生理的休眠について見てゆきます。なお、表2のクラス分けとは別に、胚のみを取り出して吸水させても発芽しない現象を胚休眠（embryo dormancy）、発芽する場合は種被休

眠（coat-imposed dormancy）とすることがあります。生理的休眠を示す種ではこの両者が認められ、成熟直後は胚休眠を示し、休眠性の低下（後熟）に伴って種被休眠に移行する場合があります。

3. 休眠のサイクル

受精に始まる種子の発達過程において、休眠は形態的に完成した種子から水分が低下する成熟過程で獲得されます（図2、3）。これを一次休眠と言います。母体から散布された種子は次第に休眠性を低下させますが、この過程が後熟です。後熟に伴って、温度や水分、光などの環境に対する感受性が変化し、次第により広い環境条件で発芽できるようになります（図1）。たとえば、秋に発芽する冬型一年生草本の種子は、春から秋にかけて次第に発芽可能な温度の上限が上昇します。ただし、夏の間は環境（土壌）の温度が上限を上回るために発芽が抑えられ（条件的休眠状態での発芽の高温阻害）、秋に発芽が誘導されます。休眠から覚めた種子に発芽に適した環境が与えられると発芽しますが、光など、発芽に必要な条件が一つでも不適な場合、種子は発芽できません（強制休眠・環境休眠）。不適な環境により発芽しなかった休止状態の種子は、次第に発芽できる環境条件の範囲を狭め、再び休眠状態に入ります。これを二次休眠と言います。二次休眠を獲得した種子は、時間の経過や季節の変化と共に次第に休眠性を低下させますが、発芽に不適な環境では再び二次休眠に入ります。土壌中で1年以上の寿命を持つ種子は、いわゆる「種子バンク」を構成し、毎年休眠のサイクルを繰り返しながら、発芽のチャ

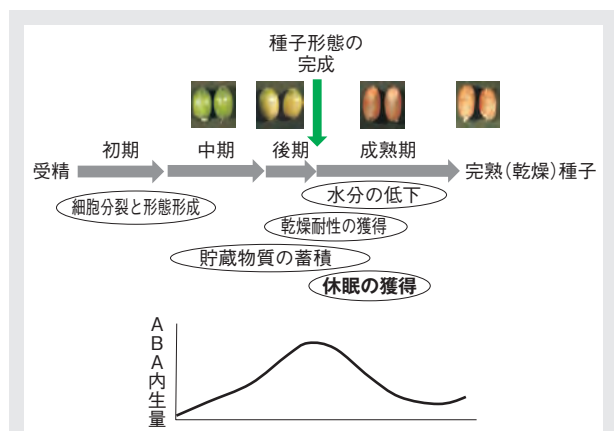


図2 種子の発達と休眠形成

種子の形態は種子発達過程の後期に完成し、アブシシン酸（ABA）内生量がピークを迎える。休眠は水分およびABA内生量の低下と共に、成熟過程で獲得される。遺伝的に休眠が弱い系統では、成熟過程で休眠性の低下が見られる。上部の写真は、コムギの穀粒（左から、開花後20、30、40、50日）。

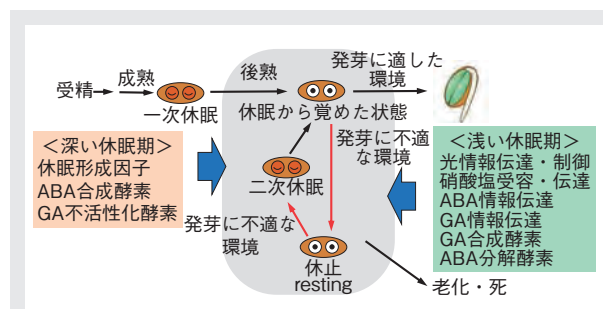


図3 休眠のサイクルと環境による発芽制御

母体から散布された種子が発芽するか、しないかの決定には、内的要因として休眠と老化（齢、age）、外的要因として水分、温度、光、酸素、硝酸塩やアレロパシー物質などの土壌成分が関与する。

「浅い休眠」を示す休止期の種子では、種子内外の情報を感知する因子や、ジベレリン（GA）合成、アブシシン酸（ABA）分解酵素をコードする遺伝子が発現している。

「深い休眠」を示す二次休眠期の種子では、種子発達過程で休眠形成に働く因子や、ABA合成、GA分解酵素をコードする遺伝子が発現する。

ンスをうかがいます。また、次第に種子が老化し、発芽せずに死に至る種子もあります。なお、一次休眠から覚めていない種子が、環境条件によりさらに強い休眠状態になることがあります。これも、二次休眠の一種とされています。

種子の収穫は、多くの場合完熟に至る少し前、まだ水分が落ちきっていない時期に行われますが、降雨やそれに伴う低温や高温により休眠が打破され、収穫前に種子が発芽してしまう穂発芽は大変厄介です。逆に播種期の種子に休眠が残っていると、発芽がばらついてしまいます。植物の栽培化の過程で、種子の休眠性は除去される方向で系統が選ばれてきたと言われていますが、休眠の形成や解除は環境の影響を強く受けるため、栽培地や年によって、休眠性は大きく異なります。次に、休眠の形成に影響する遺伝的要因と環境要因を見てみましょう。

4. 休眠の形成と遺伝・環境要因

同じ種の異なる系統を同一環境で生育させても、採れた種子の休眠性は系統によって異なります。休眠には数多くの遺伝因子が関わりと考えられてきましたが、近年、実際に休眠性を左右する多くの遺伝因子が同定されています。これらの遺伝因子を大まかに分けると、遺伝子の発現制御に関わる転写制御因子、クロマチン構造を変化させることにより遺伝子の発現をコントロールするクロマチン再編因子、植物ホルモン作用の制御因子、その他になります（図4）。種子の休眠と発芽に密接な関わりを持つ主要な植物ホルモンは、アブシシン酸とジベレリンで

す。アブシシン酸は休眠性を高め、発芽を抑制しますが、ジベレリンは発芽誘導に働きます。

休眠の形成に関わる遺伝因子は、互いの発現に影響し合ったり、植物ホルモンの合成・分解や作用を制御したり、逆に植物ホルモンによって発現が制御されたりすることにより、休眠性を巧妙に制御していると考えられます。遺伝子や植物ホルモンのような内的要因に加え、主に種子発達過程で親植物が受けた温度、湿度、土壌の水分や硝酸塩など、様々な環境要因が成熟した種子の休眠性に影響することが知られています（図5）。光発芽種子では、発達過程の種子が受けた赤色光と遠赤色光のバランスも成熟時の休眠に影響します。たとえば、赤色光の割合が比較的高い環境で成熟した種子中には、光受容体の一つ、フィトクロムが活性型の状態で残存するため、光が弱くても、あるいはなくても発芽しやすくなります。

遺伝因子の中には、その作用が成熟過程の温度に左右され、成熟種子の休眠に影響するものがあります。たとえば、種子成熟過程の低温はコムギやシロイヌナズナ種子の休眠性を高めます。多くの植物種で休眠の主要制御因子として働くDOG1は休眠の系統間差をもたらす遺伝子の一つですが、低温環境で発現が上昇し、休眠性の上昇に寄与しています（図5）。最近、DOG1タンパク質はアブシシン酸作用を促すことにより、種子の休眠性を高めることが示されました。DOG1遺伝子の発現制御には多くの遺伝因子、植物ホルモン、そして環境要因が関与し、DOG1はアブシシン酸作用を介して多くの遺伝子の働きを制御します。このように、種子成熟過程の休

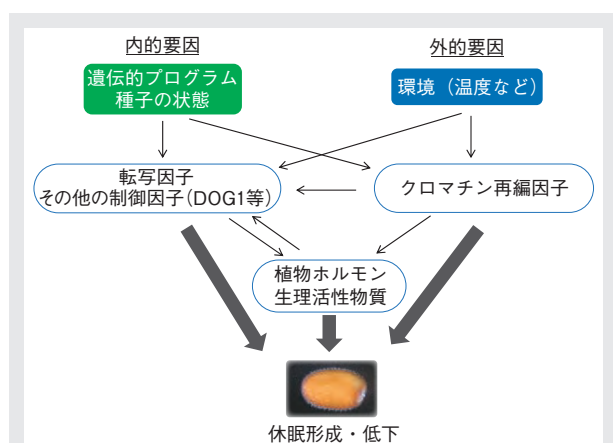


図4 種子休眠制御メカニズムの概観

遺伝的プログラムと環境要因の両者は、クロマチン再編を介したエピジェネティックな遺伝子発現制御、転写因子による転写制御、タンパク質の修飾などを介して休眠の形成と低下を制御する。植物ホルモンの作用はクロマチン再編や転写因子により制御され、また植物ホルモンは転写因子など制御因子の作用を制御する。

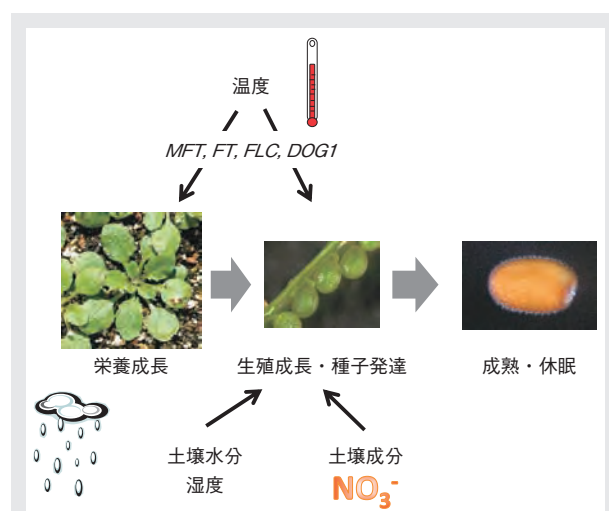


図5 休眠形成を左右する環境要因

親植物が受けた温度は、花芽形成にも重要な役割を持つFTやFLCそして休眠の主要制御因子であるDOG1の作用を介して、完熟種子の休眠性を左右する。

眠形成には多くの遺伝因子、植物ホルモン、環境要因が複雑に働いています。

最近、穀類の穂発芽の遺伝解析から、タンパク質の活性制御に働くタンパク質リン酸化酵素や、アミノ基転移酵素をコードする遺伝子が種子休眠の制御に重要な役割を持つことが示されました。休眠形成メカニズムの全貌や詳細は、まだ薄ぼんやりと見えてきた程度です。これからも面白い仕組みが解明され、さらに栽培植物種子の休眠性の人為的な制御に役立つ情報が得られると期待しています。

5. 発芽誘導・抑制・二次休眠と環境

埋土種子の休眠サイクルの研究から、母体から散布（播種）された後の休眠と発芽制御メカニズムの一端が見えてきました（図3）。一次休眠が後熟により低下し、「浅い休眠期（覚醒期・休止期）」にある種子は、光が届かない土壤中では発芽できません（発芽に光が必要な光発芽種子）。このときに種子中で働いているのは、光や硝酸塩などの環境の感知・情報伝達制御に関わる遺伝子や、アブシジン酸不活性化、ジベレリン合成、アブシジン酸・ジベレリンの感受性（情報伝達）に関わる遺伝子です。つまり、環境条件の善し悪しにより、発芽の可否を速やかに決定できる状態を整え、発芽に備えているように見えます。一方、二次休眠を獲得して深い休眠状態にある種子では、アブシジン酸合成、ジベレリン不活性化、そしてDOG1などの休眠形成に働く遺伝子が主に働いています。このため、環境条件がたとえ発芽に好適であっても、発芽が抑制される休眠状態が維持されると考えられます。筆者の研究室では埋土種子ではなく、収穫直後の深い休眠期と、乾燥保存により後熟した浅い休眠期（休止期）の種子を吸水させたときの遺伝子発現を比較していますが、類似の結果が得られています。

種子の発芽は、種子が急速に吸水するⅠ期、水分含量がほとんど変化しないⅡ期、幼根が種皮から突出し、芽生えの初期成長に伴う水分量の増加が起こるⅢ期に分けられます（Bewleyら、2013）³⁾。Ⅰ期では、まずミトコンドリアが修復され、呼吸活性が上昇します。また、乾燥や吸水により損傷を受けたDNAが修復されます。この修復が行われないと、発芽しても芽生えの確立に至ることができません。種子発達過程で転写され、乾燥種子に保存されていたmRNAから発芽に関わるタンパク質が合成され、新たなmRNAの転写も開始されます。Ⅱ期ではⅠ

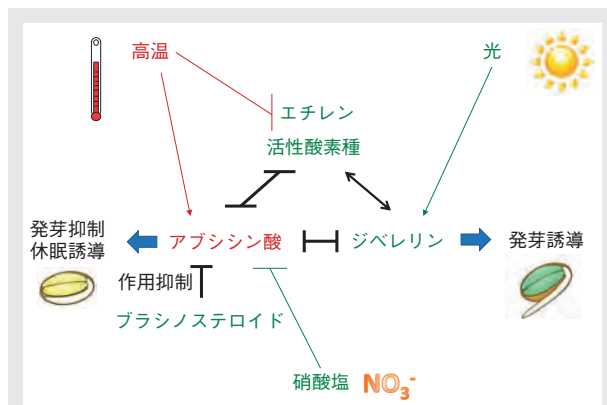


図6 植物ホルモン・活性酸素種の相互作用、環境による植物ホルモン作用制御と休眠・発芽
矢印は促進的な正の制御、両矢印は相互に促進し合う関係、T型の線は抑制的な負の制御、H型の線は相互に抑制し合う関係であることを示す。

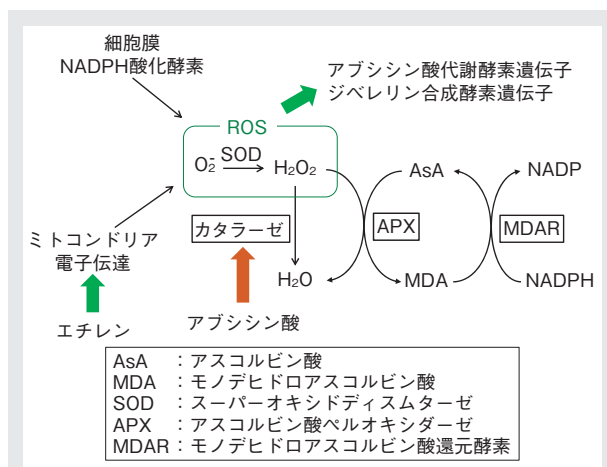


図7 活性酸素種による植物ホルモン制御、植物ホルモンによる活性酸素種の制御
緑の矢印は発芽誘導効果、褐色の矢印は発芽抑制効果を現す。

期の反応が継続するとともに、胚の貯蔵物質の分解が限定的に始まります。Ⅱ期の終わりを告げるのが、DNAの複製と幼根・胚軸の伸長開始です。厳密な意味での発芽はⅡ期で完了し、幼根が種皮を突き破ると同時にⅢ期に入り、芽生えの初期成長が始まります。Ⅲ期では、貯蔵器官に蓄えられた栄養の分解と輸送、そして細胞分裂が開始され、DNA合成、幼根と胚軸の伸長が盛んになります。

種子の発芽制御にはアブシジン酸とジベレリンが拮抗的に働き、両者のバランスが発芽を決定します（図6）。エチレンは、アブシジン酸、ジベレリンの合成や代謝、情報伝達に影響を与え、また逆に二つの植物ホルモンの制御を受け、発芽誘導に働きます。ブラシノステロイドは、アブシジン酸作用を抑制することにより、発芽誘導に働きます。スーパーオキシドアニオンや過酸化水素などの活性酸素種（ROS）は、ミトコンドリアの電子伝達経路や細胞

膜のNADPH酸化酵素により生成され、発芽誘導に働くことが知られています（図6、7）。ROSはアブシシン酸代謝酵素遺伝子やジベレリン合成酵素遺伝子の発現を誘導してアブシシン酸内生量を低下させ、ジベレリン合成を高める作用を持ちます。一方、アブシシン酸は過酸化水素を水と酸素に変換して消去するカタラーゼ遺伝子の発現を誘導し、ROSの内生量を低下させます。エチレンは、ミトコンドリアの電子伝達を介してROS内生量を高める作用を持つことも示されています。このように、アブシシン酸とジベレリンの作用はエチレンやブラシノステロイド、そしてROSとの相互作用により、巧妙に制御されることが示されつつあります。

休眠から覚めた種子の発芽は、光や温度などの環境要因に制御されます。レタスやシロイヌナズナなどの光発芽種子では、光受容体のフィトクロムが発芽抑制因子（PIF1タンパク質）の分解を誘導し、アブシシン酸内生量の低下とジベレリン合成の誘導をもたらします（図6）。低濃度の硝酸塩は、アブシシン酸の分解を誘導することによって発芽を誘導します。種によって、低温や高温で吸水させると休眠が打破されますが、低湿処理（cold stratification）は光と同様、アブシシン酸内生量の低下とジベレリン合成の誘導をもたらします。一日中同じ温度で吸水させると発芽せず、昼夜の温度差（変温条件）があるときにのみ発芽が誘導される種や系統がありますが、この発芽誘導メカニズムは不明です。

「休眠のサイクル」で述べたように、後熟に伴って発芽可能な環境条件の幅が広がりますが、この範囲を超える環境は発芽を抑制します。発芽の高温阻害による発芽のタイミングのばらつきなどは以前からしばしば問題になっていますが、レタスやシロイヌナズナにおいて、高温はアブシシン酸内生量を高め、ジベレリン合成を抑制することにより発芽を抑制します。最近、光受容体のフィトクロムが温度のセンサーとしても働くことが示されましたが、シロイヌナズナを用いた研究から、高温は光による発芽制御の仕組みを介して発芽を抑制することが明らかになりつつあります。

6. 休眠・発芽のばらつきと芽生えの確立

同じ母体から採られた種子でも、休眠と発芽にはばらつきが見られます。一つの果実や穂に生じた複数の種子の間でも休眠性が大きく異なる種があります。また、1個体の中で初期に実った種子と後で生

じた種子の間でも休眠・発芽に大きな差が出ることがあります。野生植物では、発芽のタイミングをばらつかせることによって、一斉に発芽した芽生えが環境の急変により全滅することが回避され、子孫が残る確率を上げることができると考えられています。作物においては、できる限り発芽のばらつきを抑え、一斉に発芽することが望まれますが、その遺伝的な要因は明確にされていません。

基礎研究における発芽は、種子が吸水してから幼根が種皮を破って出てくるまでの現象を指しますが、植物自身および人による栽培においては、発芽した芽生えが地上に出芽し、芽生えとして定着するまでの過程が重要となります。このため、休眠や発芽に加え、幼根や胚軸の伸長、子葉の展開と本葉の出現など、芽生えの初期成長を考慮する必要があります。

種子の老化は芽生えの初期成長に障害をもたらし、幼根や胚軸の伸長不全、子葉の白色化、芽生えの褐色化などにより、健全な芽生えの割合が低下します。種子の老化は、保存条件に大きく左右されますが、通常の種子（オーソドックス種子；種子水分が10%前後であり、乾燥耐性を持つ種子）は高湿度あるいは高温高湿条件で老化が促進されます。このため、乾燥状態で、可能であれば低温での保存が望まれます。簡易的には、密閉性の高い容器にシリカゲルを入れ、冷暗所に置くことで、かなり寿命が延びます。

プライミング処理は発芽のばらつきを抑え、発芽速度を高め、発芽できる環境条件の幅を広げ、生物的・非生物学的ストレス耐性を高め、芽生えの初期成長を高める効果を持ちますが、一般に種子の寿命を低下させる副作用を持ちます。種子の老化とプライミングの関係については、最近大変良い総説が発表されましたので（Fabrissin, Sano, et al. 2021）⁴⁾、ここでは極簡単な記述に留めます。プライミング処理では、制御された吸水によって発芽のⅡ期まで種子の状態を進め、発芽が完了する（幼根が突出する）前に乾燥させます。これにより、再吸水（播種）後の発芽プロセスが短期間で進行し、「発芽勢」が上昇すると考えられます。最近、種子の老化およびプライミング処理後の老化に関わる遺伝学的な解析が行われ、ROSの生成やブラシノステロイドなどの植物ホルモンが老化に関わることが示されています。多くの場合、プライミング処理は種子の寿命を低下させますが、逆に寿命を延ばす例も報告されています。野外の埋土種子は、降雨と乾燥により

吸水と脱水を繰り返し経験しています。種子の老化には、種子の乾燥や吸水に伴う活性酸素種の生成、ミトコンドリアやプラスチドなどの細胞内小器官、生体膜、DNAなどの損傷と修復などが関わりますが、埋土種子やプライミング種子の老化と寿命のメカニズム解明は、栽培植物の種子処理にも重要な情報をもたらすと期待しています。

7. 展望

近年、急速に発展した分子生物学と情報処理技術は、モデル植物を用いた基礎的な理解を飛躍的に高めると共に、むしろ多様な植物種を用いた基礎と応用に大きく貢献しつつあります。これまでは、モデル植物で解明された現象を多様な植物種に適用することが行われてきましたが、現在、そしてこれからは、多様な植物種そのものを材料として、基礎から応用に至る研究開発が可能となってきました。人工知能による深層学習は、「なぜそのような答えが出るか説明できない」ものから、判断基準が導き出せる「説明できるAI」へと変貌しつつあります。もしかしたら、種子の画像を解析しただけで、種子の活力がわかる・説明できるようになるかもしれません。

気候変動の影響が顕在化しつつある中、種子の休

眠と発芽を基礎的に理解し、持続可能な環境の保全、作物生産技術を確立することが、私たちに課せられた、そして挑み甲斐のある課題と思っています。

8. 引用・参考文献

- 1) Baskin, C. C. and Baskin J. M. (和訳：吉岡俊人) (2009)「種子休眠のタイプと区分」
吉岡俊人・清和研二編 発芽生物学－種子発芽の生理・生態・分子機構－ 文一総合出版
- 2) Baskin, C. C. and Baskin J. M. (2014) Seeds; Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination, 2nd Edition. Academic Press.
- 3) Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M. and Nonogaki, H. (2013) Seeds; Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3rd Edition. Springer.
- 4) Fabrissin, I., Sano, N. et al. (2021). "Ageing beautifully: can the benefits of seed priming be separated from a reduced lifespan trade-off?" Journal of Experimental Botany 72(7): 2312-2333.