

【総説】

コナラ属樹種における種子の長期保存に関する問題点

木村 恵^{*1}・山田 浩雄¹・生方 正俊¹

Concerning the problems associated with the long-term storage of *Quercus* acorns

Megumi K. Kimura^{*1}, Hiroo Yamada¹ and Masatoshi Ubukata¹

要旨：植物遺伝資源の長期的な維持・管理方法として、生殖質の生息域外保存は有効な方法のひとつである。遺伝資源を効率的に確保する上で、種子の保存は利点の多い手段であるが、乾燥耐性がほとんどない難貯蔵種子も数多く存在する。本総説ではコナラ属を例に、難貯蔵種子の取り扱いに関する問題点を生理的要因と生物的要因の面からまとめた。コナラ属においては種子が生理的な活性を保てる温度と湿度において、いかに生物学的な害(虫害、菌害)を取り除くかが重要であると考えられた。また、生理的な休眠機構を活用するには、種子の採取時期やコーティングなどの技術を検討する必要性が示唆された。今後は低温耐性や保存条件を調べることで、海外樹種で成功している-2℃程度の低温保存の検討が望まれるであろう。

キーワード：堅果、上胚軸休眠、貯蔵、リカルシトラント種子、ドングリ、保存

Abstract: The long-term preservation of germplasm (seeds or pollen) is one of the most important methods for conserving forest genetic resources. In particular, the long-term storage of seeds has several advantages over pollen for the efficient conservation of genetic resources as most tree seeds have ‘orthodox’ characteristics and can usually be readily dried down for long-term storage. However, oak seeds (acorns) are ‘recalcitrant’, which means that they do not tolerate moisture loss without adversely affecting viability, making it difficult to store them for a useful period. From previous studies, it has been determined that to maintain viability of oak seeds storage at low temperatures and humidity and protection from biotic damage (ex. insect, fungus) is vital. Additionally, new storage techniques involving freezing-should be trialled for Japanese oak species.

Keywords: nut, epicotyl dormancy, seed preservation, recalcitrant seed, acorn

はじめに

森林資源の持続的な利用と長期的な保存を行っていくためには、多様な植物遺伝資源の確保と適正な管理が求められる。植物遺伝資源の長期的な維持・管理方法として、生殖質(種子・花粉)や実生苗、さし木、つぎ木などによる植物体を生息域外で保存する方法があげられる(古越 1991)。なかでも種子の保存は、対象となる個体を生育地で保存する生息域内保存や

多数の保存が難しいさし木やつぎ木に比べて、限られたスペースで多様な遺伝資源を多量に保存できる利点があり、大型で長命な樹木では特に有効な方法である。また、花粉のような配偶体とは異なり、播種することで比較的早い時間で植物体を得られるという特徴をもつ(宮下ら 2013)。特に多くの樹木は複数の他個体との受精が卓越する他殖性の繁殖様式を示すことから(Barrett and Eckert 1990)、種子を保存することで様々な花粉親との交配により生産された多様な遺

* E-mail: kimegu@affrc.go.jp

¹ 森林総合研究所林木育種センター Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Product Research Institute, 3809-1 Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301, Japan
2014年11月20日受付、2014年12月22日受理

伝資源の保存が可能となる利点がある。

遺伝資源を効率的に確保する上で様々な利点を持つ種子保存であるが、保存に関する種子の乾燥耐性と保存性は植物種によって異なることが報告されている (Baskin and Baskin 2009)。大きくは乾燥耐性がほとんど無く保存が困難な難貯蔵種子 (recalcitrant、リカルシトランド種子) と乾燥耐性が強く低い含水率でも保存可能な普通種子 (orthodox、オーソドックス種子) に分けられる (Farrant et al. 1988)。低含水率は酵素活性を低く抑えるだけでなく、凍結による細胞の損傷のリスクも軽減するため、氷点下での保存を可能にすることにつながる。さらに氷点下での保存は菌類の発生を抑えるため、長期保存にとって好ましい。このことから乾燥耐性を持つ普通種子は、低温条件下での保存が可能と考えられている (Baskin and Baskin 2009)。樹木では針葉樹類やカバノキ属、ハンノキ属などの比較的小さな種子が普通種子に、トチノキ属のような比較的大きな種子や熱帯に生育するほとんどの樹種が難貯蔵種子に属する (小山・清和 2009)。もちろん、全ての植物種が明確にこのふたつのタイプは当てはまるわけではなく、中間的な形質を持つ種も数多く存在する (Ellis et al. 1990 ; Ellis et al. 1991)。種子の保存を行う際には、これらの生理的な特性を十分に把握し、適切な方法によって保存・更新する必要がある。また、長年、難貯蔵種子に分類されていたが、詳細な発芽活性の調査によって、実は普通種子であったことが確認された樹種もある。例えば、以前は乾燥に耐えないとされていたヒマラヤ原産のレモン (*Citrus limon*) は1.2 %という極強度の乾燥にも耐え、液体窒素による超低温保存も可能であることが明らかになっている (Mumford and Grout 1979)。日本国内の樹種では、小山ら (2002) がこれまで難貯蔵種子とされてきたブナを含水率10 %以下、 -20°C で保存することで3年後にも50 %以上の発芽率を維持できることを示した。このように種子の発芽特性は保存にとって重要な検討項目であるものの、その評価にはまだ再調査されるべき余地が残っている状況にある。

ブナ科コナラ属は北半球の亜熱帯から亜寒帯にかけて200 ~ 300種存在するといわれる広葉樹で、有用樹種として世界中で広く利用されている分類群のひとつである (森 1998)。日本国内のコナラ属はコナラ亜属とアカガシ亜属に分類され、このうちコナラ亜属にはウバメガシ、クヌギ、アベマキ、コナラ、ミズナラ、カシワ、ナラガシワが存在する。これらの樹種は薪炭材やシイタケ栽培の原木として広く国内で植栽され、

利用されている (林 1985 ; 柳沢 1985a ; 柳沢 1985b)。材は硬く耐久性に富むことから、ミズナラ、コナラなどをはじめ、家具材や建築材、樽材としても利用されてきた。また、海岸砂丘でも生育が良好なカシワについては防風林としても活用され植林されている (柳沢 1985a)。平成24年度のクヌギ・コナラの人工造林面積は1,015 ha、その他広葉樹は1,427 haであり、クヌギ・コナラは広葉樹の人工造林面積全体の41.6 %を占める主要な樹種であることがわかる。このうち、新規造林面積に着目すると、クヌギ・コナラで51 haと広葉樹全体の11.3 %の面積を占めており (森林総合研究所林木育種センター 2013)、現在もなお重要な広葉樹として造林されている。しかし、これらコナラ属の樹種の資源量はナラ枯れ (ブナ科樹種萎縮病) によって全国的に減少傾向にある (日本森林技術協会 2012)。例えば平成25年度には全国28府県で被害が発生し、被害材積は合計52,000立方メートルにおよんでいる (林野庁 2014)。被害量の全国合計は、近年最も被害の多かった平成22年度以来、年々減少しているものの、都道府県単位では28府県中11府県で被害量の増加がみられており、コナラ属の遺伝資源の確保のためにも種子の長期保存技術の確立が求められている。また近年では、植栽個体から天然個体群への遺伝子攪乱が懸念されるようになり、広葉樹においてもその地域の気候に即した地域産種苗の使用が推奨されている (森林総合研究所 2011)。このように遺伝的系統に配慮した種苗配布体制を促進するにも、地域個体群ごとに種子の長期保存を行うことが急務である。

コナラ亜属の樹種の種子生産には豊凶がみられており、例えば北海道のミズナラやカシワでは2 ~ 3年おきに並作年以上が観察され (森 1998)、しばしば凶作年が2年続くことも知られている (橋詰 1987 ; 水井 1991 ; 滝谷ら 1998)。これらの樹種は凶作年にはほとんど種子が生産されないこともあるため、安定的な種子の供給には種子の長期保存一少なくとも凶作年を乗り越えられる期間の保存一は大きな課題である。また遺伝資源の長期的な確保の観点から、ナラ枯れなどによる急激な森林の減少に備え、地域集団ごとに10年を超えるような長期の種子保存が望まれるだろう。さらに、液体窒素などを用いることによって半永久的な種子保存が可能になれば、地球温暖化などにより集団の消失が危惧される地域の生息域外保存に大きく貢献することが期待される。しかし、ドングリと総称されるコナラ亜属の種子 (堅果) は乾燥すると発芽能力を失う難貯蔵種子に属するとされ (荒井 1982 ; 橋

詰 1980 ; Schroeder and Walker 1987 ; 玉利1980 ; 横山 1989)、長期保存に向けてこれまで様々な研究が試みられてきたものの根本的な解決方法は見出されていない。一般的にはコナラ亜属種子の活性を保つためには含水率40%以上を保ち、0～4℃程度の温度で保存することが推奨されている(森 1998)。しかし、種子の生理的な活性を維持する上記の保存条件下では、種子食昆虫による虫害やカビなどの菌類の発生を抑えることができない。このため、種子保存期間中にこれら生物的な加害要因の発生をいかに抑えるかも重要な課題のひとつである。このように、種子保存が困難な要因には乾燥耐性に関する生理的な要因と、保存期間中の加害という生物学的な影響が混在しており、問題を複雑にしている。そこで本総説ではこれらの問題要素のそれぞれに着目して、これまでの報告を整理することで問題を概観し、コナラ亜属の種子長期保存に関する課題を明確にしたい。

コナラ亜属種子の休眠と発芽

ドングリ (acorn) は胚乳を持たず、硬い果皮と種皮(渋皮)に包まれた胚によって形成される。このうち胚は2枚の子葉と幼根、胚軸、幼芽からなる。子葉に対して幼根、胚軸、幼芽をまとめて便宜的に胚と呼んでいる報告もみられるが、本総説では混乱を避けるため以降は胚軸と呼ぶことにしたい。また、ドングリは正確には果実のひとつである堅果であるが、本総説では便宜上、種子と呼ぶことにする。

これまでの報告をもとにコナラ亜属の結実から発芽までの過程を以下にまとめる。まず、コナラ亜属の樹種は雌雄異花同株の風媒花で4～5月に開花する。開花直後の5月から6月には大量の未成熟果実が落下する現象がみられる(新谷 1978 ; 橋詰 1987)。これらの未成熟種子には目立った損傷は見られず、果柄に離層が形成されていることから生理的落下によるものと考えられている。

果実の成熟時期は樹種によって異なり、コナラ節は開花年の秋に成熟するが、クヌギ節とウバメガシ節は受粉翌年の5月に受精し、種子の成熟までに2年を要する(橋詰 1987)。成熟した種子は秋に散布される。鳥取大学蒜山演習林で調べられた例では、コナラ、クヌギ共に健全種子の落下は9月、10月に多く見られている。ただし、コナラにおいては胚軸や種子の成熟が形態的にも化学成分的にも未発達である8月の種子で

あっても低温処理を行うことで発芽能を示すことが報告されており、成熟種子と比較したとき胚長比90%、胚重比60～70%程度の発育で発芽能力を有するようである(橋詰 1987)。ミズナラやコナラなどでは、ブナやクリに見られるような果皮だけは成長し、子葉や胚軸は発達しない空の種子(シイナ)の報告はほとんどない。ただし、林床から採取した種子には成熟種子と同様のサイズの種子であっても中身の充実していないシイナと思われる種子も存在する(図-1)。

成熟した種子はいくつかの休眠過程を経て、発芽(発根、上胚軸の伸長)して実生として成長する(図-2)。樹種によって休眠の過程は異なっており、コナラ亜属には散布直後から発根が開始するものと存在する。前者はウバメガシ、クヌギ、カシワ、ナラガシワが属し、後者にはコナラ、ミズナラ、アベマキが属する(橋詰 1980)。なお、アカガシ亜属の種子ではいずれも成熟後に休眠に入る点でコナラ亜属と異なっている。

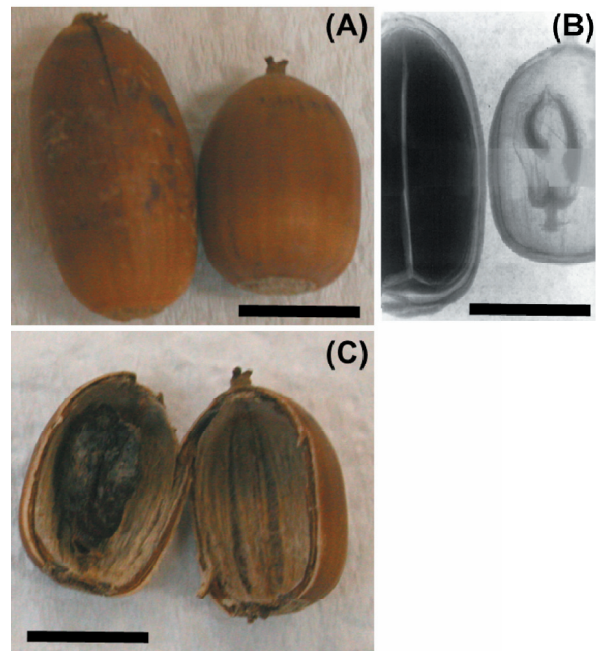


図-1 (A) コナラの充実種子(左)とシイナ(右)、(B) 軟X線透過画像および(C) シイナの解体画像。スケールはいずれも5 mm。

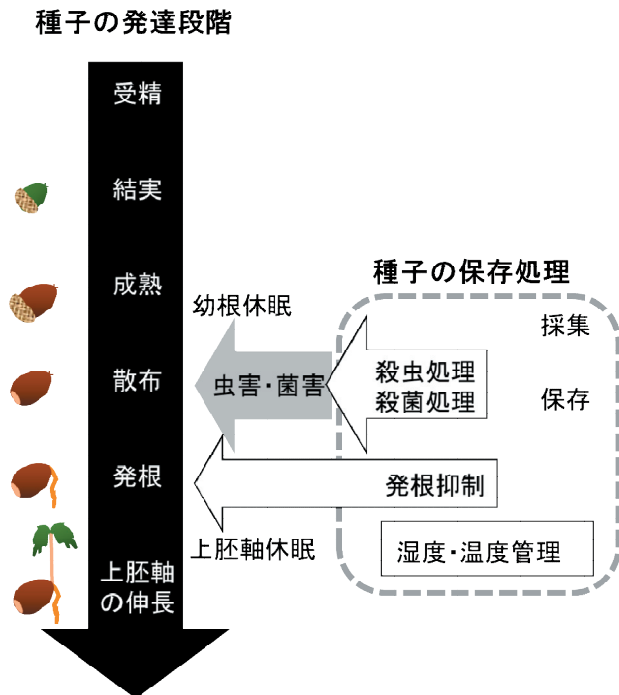


図-2 コナラ亜属種子の発達段階と保存処理の模式図

クヌギなどで見られる散布直後に生じる休眠は幼根休眠 (radicle dormancy) であると考えられる。幼根休眠のみられないコナラなどでは散布後すぐに発根し、そのままの状態越冬したのちに翌春上胚軸を伸長し発芽する。

散布後発根した種子は、上胚軸休眠 (epicotyl dormancy) に入ると考えられる。この上胚軸休眠は低温湿層処理 (cold stratification) で打破される。また、果皮と種皮を除くだけでも上胚軸の伸長が促進されることから、上胚軸の休眠機構には果皮や種皮が係わっていると考えられる。休眠は種子の長期保存にとって重要な要因であるため今後更なる研究が望まれる。

種子の活性に関する生理的要因

種子の保存には、種子の生理的な特性を理解したうえで適切な保存条件を検討する必要がある。これまでのコナラ亜属での報告をもとに、含水率、温度、発根抑制に着目して、種子の生理活性をまとめた。

含水率

コナラ属の種子は乾燥すると発芽能力を失う難貯蔵種子であるとされている。国内のコナラ属5種で発芽力保持に必要な最低限界含水率を調べた例では、ア

カガシ亜属のアカガシで34%、シラカシで35%、コナラ亜属のミズナラで40%、コナラで42%、クヌギで48%と報告されており、種子の成熟後に休眠に入らず発芽が始まる樹種の多い北方系のコナラ亜属は、成熟後に休眠に入る南方系のアカガシ亜属に比べて最低限界含水率が高い傾向を示している (玉利1980)。また、アカガシ亜属では限界含水率を境に急激に発芽能力を失うが、コナラ亜属ではこの傾向はみられず (玉利1980; 斎藤・橋本2008)、徐々に発芽率は低下していく。限界含水率は採取時の種子の状態や乾燥の方法などによって影響を受ける可能性があるが、コナラ亜属の種子保存では40%程度の含水率を保つことが重要であるといえる。

温度・光条件

コナラ亜属の種子の保存に使用されている温度は一般的に0~5℃であり、氷点下の温度での保存は発芽率が減少する。クヌギとコナラにおいて-20℃での凍結保存を試した例では、保存基質 (砂) の有無に関わらず、発芽率は0%であった (佐々木・安養寺1983)。ミズナラを保存した例では、-30℃では保存1ヶ月で発芽率が0%に、-5℃では翌春に発芽率11%を示し、いずれも低い値を示している (門松1988)。発芽可能なコナラ亜属の種子は40%以上と高い含水率を示すため、氷点下まで下がった種子の細胞は凍結し、損傷が生じたものと考えられる。

含水率、温度と同じく種子の発芽に影響する要因のひとつに光環境があるが、コナラ亜属種子において検討された報告は無いようである。これは野外においては光条件に関らず、散布された種子が発根しているためであろう。コナラ亜属の種子の発芽において光の影響は大きくないと思われる。一方で発芽後の実生の成長には光環境は大きく影響することが報告されている (Seiwa and Kikuzawa 1996)。

発根抑制

コナラ亜属の中でもコナラ、ミズナラ、アベマキなどの種子は野外において散布直後に発根し越冬する。これらの種子を保存する場合、0℃程度の保存温度では発根を抑制することは難しい。一般的に、種子の発芽促進にはジベレリンが、発芽抑制にはアブシジン酸が関わることが指摘されており (吉岡ら2009)、コナラにおいてジベレリン処理を行った例では、発根、上胚軸の伸長いずれも促進されることが報告されている (橋詰1980)。一方、アブシジン酸水溶液 (50 ppm、200 ppm) にミズナラを浸して保存した例では、効果的な発根抑制はみられていない (宮下智弘 未発表)。

水井 (1993) はコーティング剤を利用することでミズナラ種子の発根抑制を試みている。アルギン酸ナトリウムとプルランの2種類のコーティング剤を用いた例では、いずれのコーティング剤を用いた場合でも、発芽率を保ちながら発根を抑制できることが報告されている。

保存中の発根の有無がその後のミズナラの実生の成長に与える影響を調べた例では、6ヶ月程度の保存では、発根してもその後の実生の成長に大きな影響は見られないが、1年間保存した例ではその後の成長への影響が大きくなっている (水井1993)。これは、保存期間中に種子の保存養分が消費されたことや幼根の枯死、損傷部分が長期の保存によって増えたためだと考えられる。これまでの報告においては種子の活性維持のみ着目されてきたため、発芽抑制を検討した例は限られているようであるが、コナラ亜属種子の長期保存にとって、発根抑制は重要な課題のひとつである。

種子保存時の生物的要因の問題

コナラ亜属の種子を長期保存するうえで、シギゾウムシ類など昆虫による食害や、カビの発生および発酵による菌害がしばしば問題となる (池本2012 ; 前藤1993 ; 斎藤・橋本2008)。すなわち、生理的には種子の活性を保てる保存条件であったとしても、これらの生物的な加害によって種子が死亡する恐れがある。そこで、これまでの報告からこれらの生物学的要因が保存種子の活性にどれくらい大きなインパクトをもつのかについてまとめてみたい。

虫害

コナラ亜属の種子は大型で養分が豊富なため、散布前および散布後に昆虫によって被食される。コナラ亜属ではシイナがほとんどみられないことから、これらの加害は健全種子の割合に強く影響すると考えられる。種子食昆虫として、散布前にはシギゾウムシ類などが、散布後にはキクイムシ類やケシキスイ類、ガ類などが知られている (前藤1993 ; Fukumoto and Kajimura 2000 ; Matsuda 1982 ; 上田ら1993 ; Ueda 2000)。野外において散布後の虫害による種子の死亡は0.3% (1 m²当たり0.3個 / 97.3個) と比較的低いこと (前藤1993)、また、昆虫の種子への食入時期を考慮して種子の回収を速やかに行うことにより、散布後の虫害は低減可能なことから、ここでは特に散布前の虫害の回避に着目したい。

散布前に種子を摂食するシギゾウムシ類は樹上で発達途中の種子に産卵し、種子内で孵化した幼虫は内部を摂食して成長する。コナラ亜属の種子は大型で貯蔵養分が豊富なため、子葉の一部を摂食されても発芽可能であるが、摂食が著しく重度である場合や胚軸に損傷を受けた場合は発芽不能となる (前藤1993 ; Maeto 1995 ; Fukumoto and Kijimura 2000)。北海道のミズナラで調べられた例では、散布前の虫害によって散布された種子の74% (1 m²当たり72.2個 / 97.3個) が死亡しており、虫害の影響は非常に大きい (前藤1993)。また、虫害率は母樹によって異なり、被害の大きい母樹では93.9%の種子が被害を受けているとの報告もある (池本2012)。茨城県日立市で採取したクヌギ29種子について産卵の有無を確認したところ、93%の種子で1つ以上の産卵がみられた (木村恵 未発表)。1種子あたりの産卵数は1~2個が多く、最も多いもので17個の産卵がみられた (図-3)。



図-3 シギゾウムシ類の産卵がみられるクヌギ種子 (上) と無害のクヌギ種子 (下)。スケールは1 cm。

散布時の種子の外観には産卵穴などがみられず、採取時にはシギゾウムシ類が産卵されている種子を識別することは困難なため、種子保存を行うためには、種子の発芽活性を保ちながら殺虫することが望まれる。そのため、これまでコナラ亜属では流水への浸水や薬剤処理、温水処理など様々な殺虫方法が試されてきた。一般的に広く行われている浸水処理だが、1週間程度浸水してもシギゾウムシ類の殺虫には効果が無いという報告もある (大場ら1988)。以前は主要な

殺虫剤であった二硫化炭素や臭化メチルは現在では法律で使用が規制されている(池本 2012)。また、スミチオン乳剤によって殺虫を試みた例では、虫害は減少したものの菌害による種子の死亡が増加し、保存後の発芽率は増加しなかったとの報告もある(竹村ら 2007)。

これらの状況から、池本(2012)は食用クリで実用化されている、温水処理による殺虫方法をコナラに応用している。具体的には虫害率は42℃以上の温水処理によって減少するが、48℃以上では種子の発芽活性も減少することが明らかにされている。この結果から、コナラにおいて発芽活性を保ちつつ、十分な殺虫効果を発揮させるためには、45℃の温水に30分程度処理する方法が適当であると報告している。ただし、殺虫効果は種子内部が処理温度に到達する時間の影響を受けるため、対象樹種の種子サイズによって、処理時間は考慮されるべきである。

また、コナラでは室温条件下におけるシギゾウムシの脱出は採取後すぐに開始し、1～3週間後に脱出のピークがみられている(池本 2012)。ミズナラにおいても林床から種子を採取し、10日～2週間ほどでゾウムシの脱出により見かけ上の虫害種子の割合は増加する(宮下智弘 未発表)。これらの結果から、健全な種子の確保には、落下後の速やかな採取と殺虫処理を行うことが望ましいだろう。

菌害

種子の含水率が20%以上では発酵や腐敗が生じ、15%以上では細菌の生育が可能であるとされている(Harrington 1972)。秋に林床から採取し6ヶ月間冷蔵保存したコナラ種子では、半数以上の種子が腐敗によって死亡している(斎藤・橋本2008)。ミズナラの種子を保存した例では、採集後、室内において2昼夜乾燥した種子であっても、0℃の保存条件では40%の種子で菌害が発生することが報告されている(門松 1988)。また、パウチによる真空保存のように冷蔵庫内の外気と遮断された保存方法であっても、種子の腐敗は見られている(木村恵 未発表)。種子の殺菌については、ナラ類ではベンレート水溶液(遠藤1998)が利用されているほか、硫化カリウムの使用が提案されている(門松1988)。コナラ亜属の種子において、殺菌剤の使用による菌害低減の効果を明確にした報告はみられないが、種子の活性を保つ保存条件(含水率40%、保存温度0～4℃)を考慮すると、殺菌処理は不可欠であると考えられる。コナラ亜属と同じブナ科のブナでは1.5%のオキシドール水溶液に浸して殺菌処

理を行っている(小山ら1997)。コナラ属種子においても応用が期待される方法である。

コナラ亜属種子の保存方法

クヌギ、コナラ、ミズナラについて保存形態や保存温度、殺虫・殺菌処理など様々な処理を施した保存方法がこれまで検討されている(表-1)。これらの研究報告からコナラ亜属種子の保存条件についてまとめてみたい。

まず、コナラ亜属の種子にとって保存期間中のシギゾウムシ類の摂食は重大なダメージを与えるため、この虫害を抑えるために、散布後の速やかな種子の回収と殺虫処理が望まれる。殺虫剤の効果についての検討は限られており、殺虫剤のみの使用では菌害の発生を抑えきれないため(竹村ら 2007)、現時点では池本(2012)に倣い、45℃の温水による殺虫が確実であると考えられる。この際、加熱が不十分な場合には殺虫効果が低く、過剰な場合には胚軸への損傷を招く恐れがある。そのため種子のサイズを十分に考慮して処理時間を調整する必要がある。続いて菌害を抑えるために殺菌処理を行う。殺菌剤も複数検討されているが、ブナで用いられているオキシドール水溶液は、比較的に入手しやすい殺菌剤のひとつであろう。殺虫・殺菌処理を行った種子は菌害を抑えるために発芽可能な最低含水率(40%前後に)乾燥し、0～2℃程度の低温で保存する。このときアルギン酸ナトリウムなどのコーティング剤を使用することで発根抑制が期待される。試薬にかかるコストと処理に時間がかかるという課題はあるが、小ロットの種子を保存するためであればコーティング処理は有効な手段のひとつであろう。

アカガシ亜属の種子ではビニール袋を用いた真空保存も行われていることから(山田2002)、コナラ亜属においても応用できる可能性がある。ただし、真空状態での冷蔵保存であっても殺菌処理を行わなかった種子では発酵がみられることから(宮下智弘 未発表)、種子の最低限の乾燥と殺菌処理は必須であろう。ビニール袋を用いた保存方法は下処理の整った種子を用いて、再検討する余地が残っている。その他の保存の方法としては過度の乾燥を避けるため、穴を開けたポリ製広口瓶に保存する方法が一般的なようである(水井 1993)。ポリ製広口瓶に保存した場合であっても、長期間保存する場合は極度な乾燥や結露による

表-1 国内におけるコナラ亜属種子の保存

樹種	採取方法	保存方法		生存の 確認	保存 期間	生存 率 (%)	保存処理			備考	出典						
		保存形態	温度 (°C)				含水率 (%)	殺 虫	殺 菌			その他					
クヌギ	落下種子	野外貯蔵	-	-	生存率	5ヶ月	33	-	-	-	竹村ら 2007						
		ビニール袋	5	-			82	-	-	-							
コナラ	落下種子	ビニール袋	4-5	-	発芽率	5ヶ月	56	-	○ ^{*3}	果皮が茶色	虫害は減、菌害は増	遠藤 1998					
							72	○ ^{*2}	○ ^{*3}	果皮が茶色							
							59	-	○ ^{*3}	果皮が緑色							
							34	○ ^{*2}	○ ^{*3}	果皮が緑色							
コナラ	落下種子	野外貯蔵	-	-	生存率	5ヶ月	65-72	-	-	-	竹村ら 2007						
		ビニール袋	5				65-72	-	-	-							
コナラ	不明	ビニール袋	2-4	-	発芽	195日	68	-	-	-	虫害は減、菌害は増 菌害	斎藤・橋本 2008					
						216日	26	-	-	-							
						298日	30	-	-	-							
ミズナラ	樹上から	ポリ製広口瓶	2	湿度40%	発芽	12ヶ月	50<	-	-	-	水井 1993						
ミズナラ	落下種子	ビニール袋	0		発芽率	13ヶ月	72.7	-	-	-	貯蔵中に4割発根	門松 1988					
							0	-	-	-							
							0	-	-	-							
		ビニール袋	0	2~3日風乾	72.7	-	-	-	-	-	-	貯蔵中に4割発根					
													-5	-	-	-	
													-30	-	-	-	
ビニール袋	0	2昼夜風乾	77.8	-	-	-	-	-	-	貯蔵中に7割発根							
											0	5昼夜風乾	66.7	-	-	-	貯蔵中に4割発根
											0	30~55%	40<	-	-	-	虫害・菌害
ミズナラ	落下種子	ポリ製広口瓶	4	30~55%	染色 ^{*4}	3週間	40<	-	-	-	宮下私信						
		真空パック	4	40~55%			40<	-	-	-	虫害						

*1 スミチオン乳液、*2 ベニカ乳液、*3 ベンレート、*4 テトラゾリウム。

カビの発生に注意する必要がある。これまでの報告をみると、条件を整えば採取から丸1年の保存は可能なようである(水井1993)。ただし、前述のようにコナラ亜属の凶作年は2年連続することもあるため、これを超える長期間の保存を検討する必要がある。

また近年、海外のコナラ亜属樹種では、種子を-2℃程度の低温で保存する試みがなされている(表-2)。国内のコナラ亜属の樹種と同様に難貯蔵種子とされているコナラ節6種、アカガシワ節4種でテストされた例では、120日以上保存で10%以上の発芽率が観察されている。アカガシワ節に属する常緑樹の*Q. potagota*では-2℃で2年保存しても80%の発芽率を保持している。表-2に示すように低温保存後の発芽率は樹種によって様々な値を示すことから、低温耐性は樹種によって異なることが予想される。ミズナラやコナラと同じくコナラ節に属する落葉樹である*Q. alba*を用いて120日保存した報告によれば、+4℃での保存中の発根率は53%であるのに対し、-2℃では0%と低温での保存によって発根が抑えられてい

る(Connor 2004)。また、発芽率は保存前の93%から30%に低下することから低温保存による胚軸の損傷が懸念される。しかし4℃で保存した種子の発芽率17%に比べて高い値を示しており(Connor 2004)、低温での長期保存の可能性が示唆される。国内のコナラ亜属種子では-5℃での保存が門松(1998)によって検討されているほか、-2℃程度での低温保存の報告はほとんどみられない(表-1)。-5℃での保存が上手くいかない理由は、1) 樹種によって生存可能な温度が異なる、あるいはそのレンジが狭い、2) 本保存前の低温順化処理が必要であるなどの可能性が考えられる。今後はそれぞれの樹種についての低温耐性の調査が求められる。

また、低温保存が検討されている海外の樹種でも保存期間が長くなるほど発芽率は低下する傾向がみられている(Connor and Sowa 2002; Connor 2004)。例えば*Q. robur*では国内の樹種と同様に含水率の低下に伴って発芽率が低下することが示されており(Özbingöl and O'reilly 2005)、保存期間中の含水率低下

表-2 海外産コナラ亜属種子の低温保存の成功例

節	樹種	和名	落葉・常緑	文献	保存期間	保存温度 (°C)	発芽率 (%) 保存前 / 保存後
コナラ節	<i>Quercus alba</i>	ホワイトオーク	落葉	*2	120 日	-2	93 / 30
						4	93 / 17
	<i>Q. durandii</i>	デュランオーク	常緑	*1	360 日	-2	100 / 約 10
						4	100 / 0
	<i>Q. michauxii</i>	スワンプチェスナットオーク	落葉	*2	120 日	-2	100 / 約 30
						4	100 / 0
	<i>Q. muhlenbergii</i>	チンカピンオーク	落葉	*2	1 年	-1.5	- / 56-60
						3	- / 32-46
	<i>Q. robur</i>	ヨーロッパナラ	落葉	*3	6 ヶ月	-3	- / 約 75
	<i>Q. virginiana</i>	ライブオーク	常緑	*1	180 日	-2	100 / <10
						4	100 / <5
アカガシワ節	<i>Q. nigra</i>	ウォーターオーク	常緑	*1	2 年	-2	100 / 約 60
						4	100 / 約 50
	<i>Q. patagota</i>		常緑	*1	2 年	-2	100 / 約 80
	<i>Q. rubra</i>	アカガシワ	落葉	*2	2 年	-1.5	- / 28-33
					3	- / 22-34	
	<i>Q. shumardii</i>	シュマードオーク	落葉	*2	2 年	-1.5	- / 16-52
						3	- / 30-34

*1 Connor and Sowa (2002)、*2 Connor (2004)、*3 Özbingöl and O'reilly (2005)。

が種子の発芽能力に影響を及ぼしている可能性が考えられる。低温耐性だけでなく、含水率の低下を防ぐ保存条件を検討することで、国産コナラ亜属種子の低温保存に近い将来可能になるかもしれない。

更なる長期保存を目指す方向性のひとつとして、種子の発達段階の違いに着目した保存条件の再検討があげられるだろう。これまでの報告の多くは、散布後の種子を回収して保存に用いているが、樹上からの直接採取した種子について生理特性と保存条件を検討する余地が残されている。離層の形成されていない散布前の種子には発芽能力を持ちながらも低温処理を行わなければ発根しないステージが存在する(橋詰 1987)。これは幼根休眠が見られる成長段階と考えられ、非常に興味深い。水井 (1993) がコーティング処理によって発根抑制に成功している種子も樹上から直接採取したものを用いている。発育段階にある種子は散布後の種子に比べてより深い休眠のステージにあると考えられることから、これらの種子の発芽可能な限界含水率を改めて検討することで、コナラ亜属種子の長期保存につながる生理特性を明らかにする

ことができるかもしれない。例えば同じブナ科の種子であるブナは堅果の含水率を8%にすることで長期保存が可能であることが明らかとなっている(小山ら 1997)。-2°Cでの低温保存や種子の発達段階の工夫は、成功すれば従来の方法と比較して保存にかかる新規コストがほとんど無いため、苗木生産や遺伝資源の長期保存など様々な場面で活用が期待される。今後はさらに発達段階に伴う生理活性の違いに着目しながら、保存条件を検討していくことが必要となるだろう。

引用文献

- 荒井國幸 (1982) ミズナラ種子の貯蔵と発芽. 日本林学会誌 64: 32-34
- Barrett SCH, Eckert CG (1990) Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: Kawano S (ed), Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants, 229-254. Academic Press, Tokyo

- Baskin CC, Baskin JM (2009) 種子休眠のタイプと区別. 種生物学会編, 発芽生物学 - 種子発芽の生理・生態・分子機構 -, 11-45. 文一総合出版. 東京
- Connor KF (2004) Storing acorns. *Nativeplants* 5: 160-166
- Connor KF, Sowa S (2002) Recalcitrant behavior of temperate forest tree seeds: storage, biochemistry, and physiology. In: Outcalt KW (ed), Proceedings of the Eleventh Biennial Southern Silvicultural Research Conference. USDA Forest Service, General Technical Report SRS-48, Denver, CO.
- Ellis RH, Hong TD, Roberts (1990) An intermediate category of seed storage behavior. I. Coffee. *Journal of Experimental Botany* 41: 1167-1170
- Ellis RH, Hong TD, Roberts (1991) An intermediate category of seed storage behavior. II. Effect of provenance, immaturity, and imbibition on desiccation tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany* 42: 653-657
- 遠藤良太 (1998) コナラ種子の発芽試験. 林木の育種 189: 25-26
- Farrant JM, Pammenter NW, Berjak P (1988) Recalcitrance - a current assessment. *Seed Science and Technology* 16: 155-165
- Fukumoto H, Kajimura H (2000) Effects of insect predation on hypocotyl survival and germination success of mature. *Quercus variabilis* acorns. *Journal of Forest Research* 5: 31-34
- 古越隆信 (1991) 林木の遺伝資源保全 (ジーンバンク) 事業. 大庭喜八郎・勝田柁編, 林木育種学, 224-242. 文永堂出版, 東京
- Harrington JF (1972) Seed storage and longevity, In: *Seed Biology*, Vol. 3 Academic Press, New York
- 橋詰隼人 (1980) 落葉性コナラ属種子の休眠と発芽に関する研究. *広葉樹研究* 1: 49-58
- 橋詰隼人 (1987) 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. *広葉樹研究* 4: 271-290
- 林 啓太 (1985) ミズナラ. 有用広葉樹の知識 育てかたと使いかた, 122-128. 林業科学技術振興所, 東京
- 池本省吾 (2012) 温水処理がドングリの発芽及び虫害に及ぼす影響. 鳥取農林総合研究所林業試験場報告 44: 15-20
- 門松昌彦 (1988) ミズナラの貯蔵堅果について. 林木の育種 88: 35-36
- 小山浩正・寺澤和彦・八坂通泰 (1997) 低温乾燥によるブナ堅果の長期貯蔵方法. *日本林学会誌* 79: 150-154
- 小山浩正・長坂有・今博計・八坂通泰・寺澤和彦 (2002) 冷凍貯蔵により可能になったブナ堅果の3年貯蔵. *日本林学会誌* 84: 267-270
- 小山浩正・清和研二 (2009) 生態学的発芽実験 II. 発芽生態実験. 種生物学会編, 発芽生物学 - 種子発芽の生理・生態・分子機構 -, 327-344. 文一総合出版. 東京
- 前藤 薫 (1993) 羊が丘天然林のミズナラ種子食昆虫—主要種の生活史と発芽能力への影響—. *日本林学会北海道支部論文集* 41: 88-90
- Maeto K (1995) Relationships between size and mortality of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* acorns due to pre-dispersal infestation by frugivorous insects. *Japanese Journal of Ecology* 77: 213-219
- Matsuda K (1982) Studies on the early phase of the regeneration of a konara oak (*Quercus serrate* Thunb.) secondary forest I. Development and premature abscissions of konara oak acorns. *Japanese Journal of Ecology* 32: 293-302
- 宮下智弘・栗田祐子・生方正俊 (2013) -20°Cで8年間保存したスギ種子の発芽に対するジベレリンの影響. *東北森林科学会誌* 18: 13-17
- 水井憲雄 (1991) 種子重—種子数関数を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. *日本林学会誌* 73: 258-263
- 水井憲雄 (1993) コーティングによるミズナラ堅果の貯蔵中の発根抑制. *日本林学会誌* 75: 250-251
- Mumford PM, Grout BWW (1979) Desiccation and low temperature (-196°C) tolerance of the recalcitrant seed *Citrus limon* L. *Seed Science and Technology* 7: 407-410
- 森 徳典 (1998) コナラ属, コナラ亜属. 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝, 日本の樹木種子広葉樹編, 64-73. 林木育種協会, 長野
- 日本森林技術協会 (2012) ナラ枯れ被害対策マニュアル—被害対策の体制づくりから実行まで. 日本森林技術協会, 東京
- 大場貞男・石塚森吉・菅原セツ子・金沢洋一・津田知明 (1988) ミズナラ堅果の虫害駆除の2、3の試み. *日本林学会論文集* 99: 281-282
- Özbingöl N, O'reilly C (2005) Increasing acorn moisture content followed by freezing-storage enhances germination in pedunculate oak. *Forestry* 78: 73-81
- 林野庁 (2014) 「平成25年度 森林病虫害被害量」について. 2014年7月30日発表 林野庁ホームページ (<http://www.rinya.maff.go.jp/j/press/hogo/140730.html>) (2014年12月現在)

- 斎藤香菜・橋本良二 (2008) 雑木林の再生法と実生生理—コナラ種子の貯蔵可能期間—. 岩手大学演習林報告 39: 47–55
- 佐々木義則・安養寺幸夫 (1983) 特用広葉樹林の種子特性調査と育苗技術—クヌギ・コナラ種子の長期貯蔵試験—. 大分県林業試験場年報 25: 17
- Schroeder WR, Walker DS (1987) Effect of moisture content and storage temperatures on germination of *Quercus macrocarpa* acorns. *Journal of Environmental Horticulture* 5: 22–24
- Seiwa K, Kikuzawa K (1996) Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123: 51–64
- 森林総合研究所 (2011) 広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. 森林総合研究所, つくば
- 森林総合研究所林木育種センター (2013) 林木育種の実施状況及び統計.
- 新谷安則 (1978) クヌギ採種園の結実率について. 日本林学会九州支部研究論文集 31: 87–88
- 竹村美紗子・藤井 悠・石坂晃美・田ノ上真司・岸 洋一 (2007) ブナ科種子の貯蔵方法と発芽率. 関東森林研究 58: 141–142
- 玉利長三郎 (1980) ナラ属種子の発芽能力保持に必要な最低限界含水量. 永年性の有用生殖質の長期保存と利用に関する研究 125: 87–89
- 滝谷美香・水井憲雄・寺澤和彦・梅木 清 (1998) 落葉広葉樹35種の結実豊凶に関する資料. 北海道林業試験場報告 35: 31–41
- 上田明良・五十嵐正俊・伊藤賢介 (1993) アラカシ・シラカシ・マテバシイの堅果に対する虫害 (II) —落下堅果への昆虫の加害時期と程度—. 日本林学会誌 104: 681–684
- Ueda A (2000) Pre- and post-dispersal damage to the acorns of two oak species (*Quercus serrate* Thunb. and *Q. mongolica* Fischer) in a species-rich deciduous forest. *Journal of Forest Research* 5: 169–174
- 山田浩雄 (2002) 林木遺伝資源のタネの保存—真空パックを用いた試み—. 林木育種技術ニュース 13: 10–11
- 柳沢聡雄 (1985a) コナラ. 有用広葉樹の知識 育てかたと使いかた, 128–131. 林業科学技術振興所, 東京
- 柳沢聡雄 (1985b) クヌギ. 有用広葉樹の知識 育てかたと使いかた, 136–142. 林業科学技術振興所, 東京
- 横山敏孝 (1989) 短命種子の貯蔵. 林木の育種 151: 19–20
- 吉岡俊人・藤 茂雄・川上直人 (2009) 発芽と温度: 巡りくる季節を感じ取る. 種生物学会編, 発芽生物学—種子発芽の生理・生態・分子機構—, 49–64. 文一総合出版, 東京