

# クロマツ、アカマツ種子における胚発達と発芽力の発生

Embryo Development and Germinability in *Pinus thunbergii* PARL.

and *P. densiflora* SIEB. et ZUCC. Seeds

勝 田 柁\*

Masaki KATSUTA\*

## 目 次

まえがき.....	105	Ⅲ 低温湿層処理と胚発達, 発芽力の発生.....	120
実験材料と方法.....	106	1. 低温湿層処理と胚発達 2. 低温湿層処理と発芽 3. 低温湿層処理した種子での胚発達と発芽 4. 考察	
実験結果と考察.....	110	まとめ.....	127
Ⅰ 胚発達と種子の成熟.....	110	引用文献.....	128
1. 胚珠の発達と受精 2. 種子内の各組織の発達 3. 胚発達 4. 考察		Summary .....	130
Ⅱ 種子の成熟と発芽力の発生.....	116		
1. 未熟な種子の発芽 2. 胚発達と発芽 3. 考察			

## ま え が き

クロマツ、アカマツでは、受粉してから約14カ月後の翌年初夏に受精する。受精してから種子が成熟するまでの胚発生の過程は約4カ月間で、サスペンサーの伸長が終了する時点を境にして、前期と後期の2つの段階に大別される。

胚発生の前期については、針葉樹の種子ですでに多くの形態学的な研究があり、サスペンサー系、前胚の発達や多胚などがかなり詳しく調べられている。また、この段階でおこる発生上の障害とその阻害要因についての研究も進んでいる。しかし、胚発生の後期については形態学的な研究が少なく、針葉樹では *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* など、おもにマツ科の種子で調べられているに過ぎない。<sup>27)</sup> マツ科での知見によると、胚発生の後期は子葉の生長が終了する時点で、胚の組織形成と胚の成熟の2つの段階に分けることができる。さらに、胚の組織形成の段階は子葉原基形成の時点で、胚の分化の過程と子葉生長の過程とに細分することができる。ここでは、クロマツ、アカマツの種子で軟X線写真により胚乳、胚、子葉などの発達を観察し、胚発生の各段階を区分して、その時間的な経過をまず確定した。

\* 現勤務先：農林省林業試験場造林部

Present address: Silviculture Division, Government Forest Experiment Station, Meguro, Tokyo.

旧勤務先：東京大学農学部林学科 (Department of Forestry, Faculty of Agriculture, University of Tokyo.)

つぎに、胚発生の後期では胚の成熟にともなって種子に発芽力が発生する。針葉樹の未熟な種子で発芽力を調べた報告はかなり多いが、大部分の実験は種子の採取時期を決めるための実用上の指標を探索することに主たる目的があり、発芽力の発生に関与する内的・外的な要因を解析した例はきわめて少ない。ここでは、クロマツ、アカマツの未熟な種子で種皮を取り除いたときと種皮がついているときの発芽を調べ、胚の形態的な発達と発芽力の発生との関係を検討した。さらに、球果の低温湿層処理が未熟な種子の発芽を促進する効果をもつことを確かめ、胚の形態的な発達の面からみた発芽力発生の機構について考察した。

## 実験材料と方法

### 1. 軟X線写真による観察

この実験で球果・種子を採取した木はクロマツ21号（千葉県産，現在19年生），アカマツ320-3号（岩手県産，現在14年生）で，東京大学演習林田無試験地内の母樹集植地（第3苗畑）に定植されている。受粉は自然受粉で，受粉のさいに人為的な操作を加えていない。実験はおもに1971年の5月から10月に行ない，1972年の6月から8月に一部の結果を補足した。球果を採取した時点は5月7日，6月16日（A），6月24日（B），6月29日（C），7月8日（D），7月13日（E），7月22日（F），8月5日（G），8月19日（H），8月31日（I），9月26日，10月21日（J）であった。

球果は各時点で任意に約10コ採取し，長径を測定してから，ただちに鱗片をはがしてすべての種子を取り出した。そのうち約200粒の種子をフレーム（113×158mm）上に固定し，Softex（EMB，EMBW）により18KV，2mA，30sec，（撮影距離35cm）の条件でFuji softex film FGを使ってX線写真を撮影した。胚乳，胚，子葉などの長さは（図-1），撮影した写真を実体顕微鏡（Olympus X-Tr，倍率：16倍）下におき，objectmicrometer（1/100cm）により測定した。

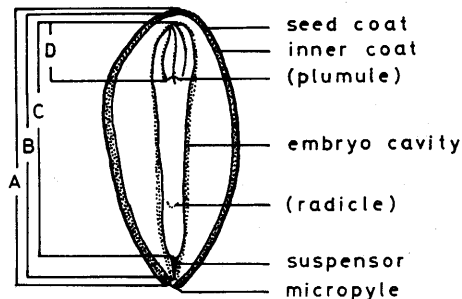


図-1. 成熟したクロマツ，アカマツ種子の縦断面の略図

Fig. 1. A sketch of longitudinal section in ripe *P. thunbergii* and *P. densiflora* seeds  
A: seed length, B: endosperm length, C: embryo length (cylindrical tissue), D: cotyledon length

胚乳, 胚, 子葉などの測定は写真上で無作為に選んだ50粒の実粒について行ない, 他の約150粒は胚長比を計算するために種子と胚の長さだけを測定した。

10月下旬の完熟した種子で, 個々の種子の長さに対する胚乳, 胚, 子葉の長さを図-2, 3に示した。また, 同一集植地内の他の3母樹の種子と比較した結果を図-4, 5に示した。クロマツ21号の種子は他の木の種子に比べて胚乳, 胚が少し小さいが, 受精の時点や胚発達の過程がとくに遅れているわけではない。また, アカマツ320-3号は大きな種子で胚乳, 胚が小さい。この種子は珠孔が突出する特徴をもち, 大きな種子ではとくにこの突出した部分が大きいためと考えられる。

成熟した種子では胚の長さが種子の長さに比例して増すために (図-2, 3), 胚の長さで個々の種子の胚発達を比較するのは不適当である。そこでこの報告では, 胚発達の度合を示す尺度として胚長比を使うことにし, 種子の長さに対する胚の長さの比率として表示した。胚の終

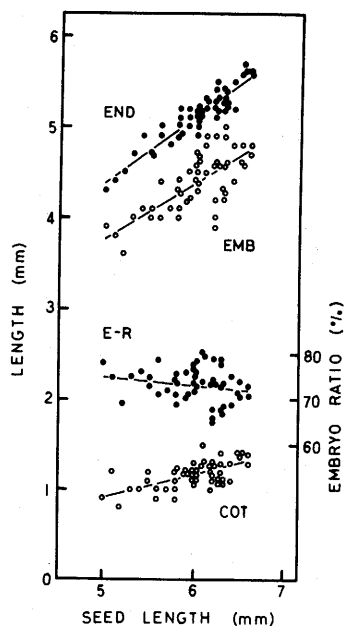


図-2. 成熟したクロマツ種子での胚乳, 胚, 子葉の長さ と胚長比

Fig. 2. Endosperm, embryo and cotyledon lengths and embryo ratio in ripe *P. thunbergii* seeds (Oct. 21)

END: endosperm, EMB: embryo, COT: cotyledon, E-R: embryo ratio.

Embryo ratio is calculated as embryo length per seed length in this report.

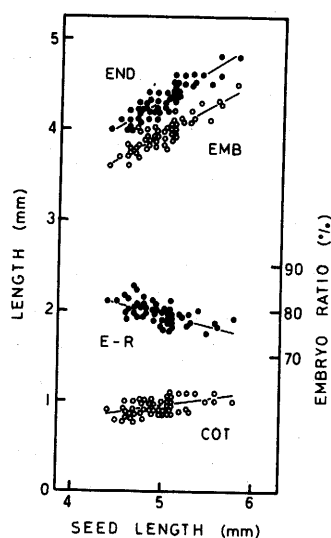
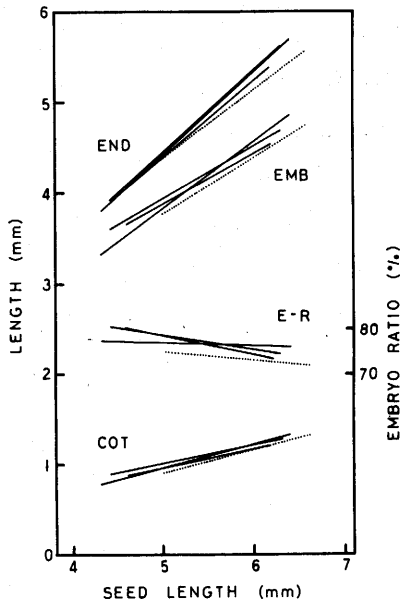


図-3. 成熟したアカマツ種子での胚乳, 胚, 子葉の長さ と胚長比

Fig. 3. Endosperm, embryo and cotyledon lengths and embryo ratio in ripe *P. densiflora* seeds (Oct. 21)

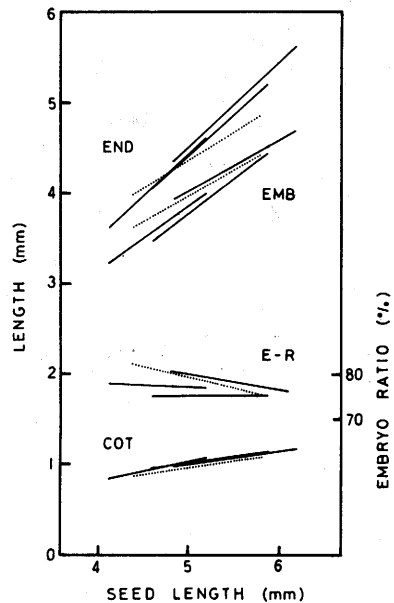
END: endosperm, EMB: embryo, COT: cotyledon, E-R: embryo ratio.



図一4. 他の母樹の種子との比較(クロマツ)

Fig. 4. Comparison with other ripe seeds collected from different trees (*P. thunbergii*)

solid lines: *P. thunbergii* Nos. 3, 4 and 11, dotted lines: materials of this report (No. 21) as shown in Fig. 2



図一5. 他の母樹の種子との比較(アカマツ)

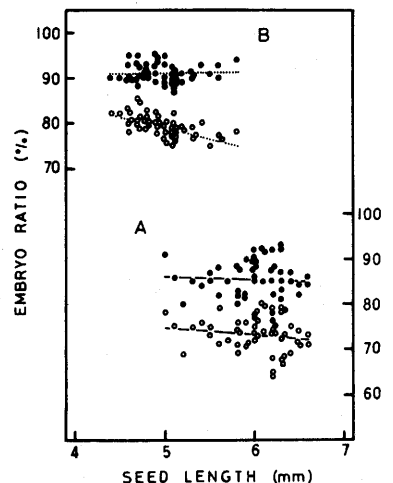
Fig. 5. Comparison with other ripe seeds collected from different trees (*P. densiflora*)

solid lines: *P. densiflora* Nos. 9, 20 and 22, dotted lines: materials of this report (No. 320-3) as shown in Fig. 3

局の大きさは胚乳内の胚腔の大きさに規制され、胚腔は種子の大きさによって限定されるので、種子、胚乳、胚腔に対する胚の大きさは胚発達の完了した種子で一定の値を示す可能性が大きい。クロマツ、アカマツの成熟した種子でも、種子が大きいかほど胚長比が少し小さくなる傾向はあるが、比較的変動が少なくほぼ一定の値を示す(図-2~5)。しかし、アカマツ320-3号のように形態的な特徴をもつ種子では、種子が大きくなると胚長比がかなり低減するので、このような種子では胚長比を胚乳あるいは胚腔の長さに対する比率として表示するほうが適切かも知れない(図-6)。

## 2. 未熟な種子での発芽試験

この実験で種子を採取した木はすべて田無試験地内の母樹で、クロマツが1964年に19号(千葉県産、現在19年生)、1965, 1966, 1971年に21号, 1968年に5号(千葉県産、現在



図一6. 胚長比の検討

Fig. 6. Embryo ratio obtained by different calculation

A: *P. thunbergii*, B: *P. densiflora*.

open circles: embryo length per seed length  
solid circles: embryo length per endosperm length.

26年生),アカマツが1965年に13号,1966,1968年に25号(ともに岩手県産,現在19年生),1971年に320-3号であった。一連の実験に同一母樹を使っていないのは,一母樹で連年多量の球果を採取することができなかったためである。

1964~1966年は前報<sup>24)</sup>の結果を最終の発芽率でまとめ直したもので,球果の採取時点は前報の表-1のB~Gである。1968年はおもに明・暗の条件下での発芽を調べたが,球果の採取時点は前報とほぼ同じ7月15日,8月12日,8月22日,9月11日,9月30日,10月24日であった。1971年は軟X線写真を撮影した同一の材料で発芽を調べたので,球果の採取時点は前項1と同じである。

各時点で採取した球果数は1964~1966年が任意に10~15コ,1971年が同じく約10コだったが,1968年には30~50コを採取し,長径で平均値の $\pm 4\%$ ,生重量で平均値の $\pm 15\%$ 以内に入る球果15~30コを取り出した。種子は通常球果内のすべての実粒を使ったが,1968年には球果の中央の部分(球果全体の約1/3)の鱗片に着生している種子だけを集めた。1968年のような方法で採種すると種子の大きさはかなりよくそろえるが,種子の成熟度をそろえたことにはならない。

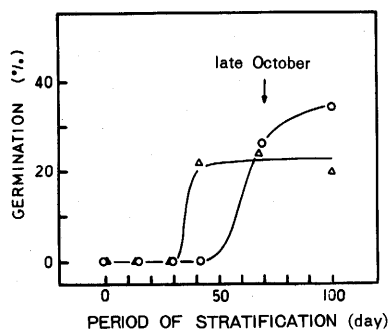
種子の発芽には,ガーゼとロシをしいたペトリ皿(径9cm)を発芽床とし,適宜純水を与えた。また,25°C(1968年以降は23°C) $\pm 2^\circ\text{C}$ の発芽試験器を使い,とくに光をあてなかった。しかし,1968年には明(20Wの昼光色蛍光灯,約1,500 lux,連続光),暗(黒ビニール袋2重)の条件で発芽を調べた。1971年には軟X線写真を撮影した個々の種子を中型のシャーレ(径15cm)中で番号を付したボール紙上に順に並べて発芽を調べた。

発芽率は1964~1968年には通常50粒,2組,合計100粒で調べたが,1971年はすべて150粒である。発芽試験の期間は種皮を取り除いた種子で20日間,種皮がついている種子で30日間である。また,発芽勢は平均発芽日数で表示した。

### 3. 未熟な球果の低温湿層処理

前項2と同一時点で採取した球果(10~15コ)を低温湿層処理した。採取した球果は脱脂綿に包んで,1964~1966年には大型の秤量ビン中に1968,1971年には大型のシャーレ(径30cm)中に入れ,純水を加えてよく湿らせ,4 $\pm 2^\circ\text{C}$ の冷蔵庫(暗)内においた。処理期間はすべて球果の採取時点から10月下旬までで,7月中旬に採取した球果は約100日間,10月初めの球果は約20日間である。低温湿層処理の効果は種子の成熟度と処理期間の影響を受けると考えられるが,ここでは詳しく検討していない。しかし,8月11日に採取した種子の例では10月下旬までの処理期間で十分な処理効果を示すようである(図-7)。また,断片的な資料で図示できないが,この時点以降に採取した種子ではもっと短い期間でよいようだ。したがって,10月下旬までの低温湿層処理は各時点の未熟種子にとって十分な処理効果をもつと考えられる。

低温湿層処理が終了したときには,前項2と同様の操作で発芽を調べた。1971年には軟X線写真を撮影してから個々の種子の発芽を調べた。



図一七. 低温湿層処理の期間と発芽 (8月11日の種子の例)

Fig. 7. Period of stratification in unripe cones and germination of unripe seeds (an example of seeds collected in Aug. 11)  
circles : *P. thunbergii*, triangles : *P. densiflora*.  
Stratification in unripe cones was made under moist condition in refrigerator ( $4 \pm 2^\circ\text{C}$ ).

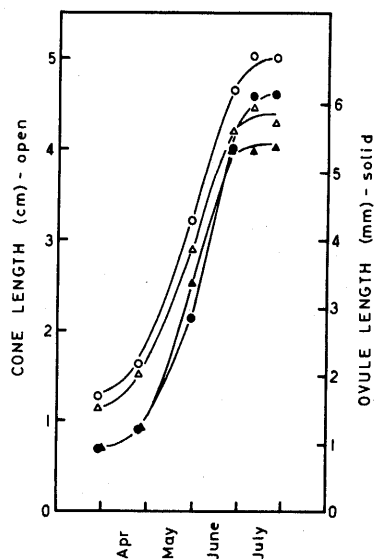
## 実験結果と考察

### I. 胚発達と種子の成熟

#### 1. 胚珠の発達と受精

図一八は受粉の翌年3月末より7月末までの球果と胚珠の長径の長さを示した。胚珠はクロマツ、アカマツともに3月末から発達し、クロマツでは7月上旬に、アカマツでは6月末に外形的な発達が完了した。胚珠は球果とともに発達し、球果が完熟時の大きさに達すると、胚珠も種子としての外形がととのう。

軟X線写真で胚珠の内部を観察すると(写真一1), 胚珠の発達が完了する約15日前に珠孔側から種皮が分化した(I-B)。胚珠の発達が完了した時点では、かなり大きな胚腔ができていて伸長したサスペンサーがみられる(I-d, II-c)。初期の侵食腔(侵食腔は受精とは無関係に形成される)を基底にもつくさび形の胚腔形成の時点から推定すると、受精はクロマツで6月末、アカマツで6月中旬と考えられる。胚腔形成の時点では個体差が少なくよくそろっていて発生上の不規則性はない。



図一八. クロマツ、アカマツの球果と胚珠の発達

Fig. 8 Cone and ovule development of next spring in *P. thunbergii* and *P. densiflora*  
circles : *P. thunbergii*, triangles : *P. densiflora*  
open : cone, solid : ovule

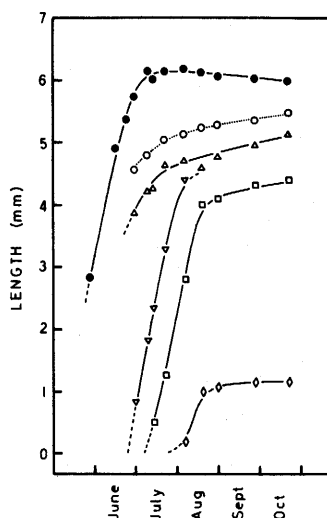
## 2. 種子内の各組織の発達

図一9, 10は胚珠が発達している5月下旬から種子が成熟する10月中旬までの種子, 胚乳, 胚腔, 胚, 子葉などの平均の長さを示した。また, 6月中旬以降いくつかの時点をとらえて, 軟X線写真で観察した各組織の分化・発達の状態を写真一1に示した。

胚珠が発達して完熟時の種子の大きさに達すると, 外種皮も球果の鱗片から離れて, 外観では白色だが種皮としての形態がととのう(I-D, II-C)。しかし, 内種皮が薄膜状の内膜として分離するのはクロマツで8月初め, アカマツで7月上旬である(I-G, II-D)。内種皮が分離する直前のクロマツで7月下旬, アカマツで6月末に胚乳も完熟時に近い大きさに達した。しかし, この時点では胚乳と外種皮の間にまだ空隙があり, 胚乳が種子内に充満して貯蔵組織として充実した形態を示すのはクロマツで8月末, アカマツで8月中旬である(I-I, II-H)。

胚珠内にできたくさび形の胚腔がしだいに拡大して最大の大きさに達するのはクロマツで8月上旬, アカマツで7月中旬である(I-g, II-e)。胚腔の形成とともにサスペンサーが伸長するが, その頂端に円筒状の組織として胚が認められるのはクロマツで7月上旬, アカマツで6月下旬である。胚の一部として子葉が分化するのはクロマツで7月下旬, アカマツで7月上旬である。また, 子葉を含めて胚の発達が完了する時点はクロマツで8月下旬, アカマツで8月中旬であるが(I-i, II-h), 組織として充実した形態を示すのは9月中旬以降である。

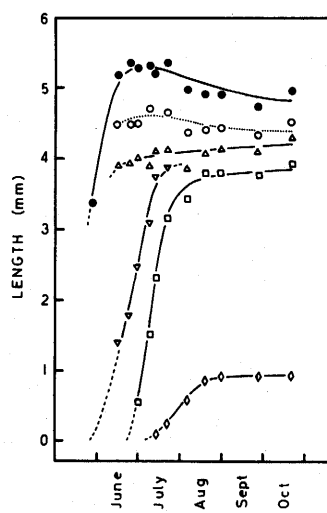
胚珠の発達, 受精の時期, 内種皮の分離, 胚乳の発達, 胚腔の形成, 胚の分化などはアカマツがクロマツより10~15日早かったが, 胚が形態的に完成する時点では7日ほどの差になった。



図一9. クロマツ種子での胚乳, 胚腔, 胚, 子葉の発達

Fig. 9. Development of endosperm, embryo cavity, embryo and cotyledon in *P. thunbergii* seeds

solid circles : seed (ovule), open circles : inner coat, triangles : endosperm, inverse triangles : embryo cavity, squares : embryo (cylindrical tissue), diamonds : cotyledon.



図一10. アカマツ種子での胚乳, 胚腔, 胚, 子葉の発達

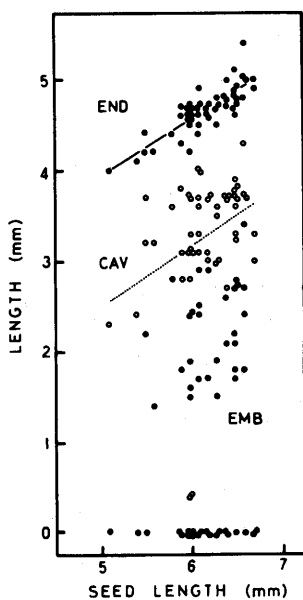
Fig. 10. Development of endosperm, embryo cavity, embryo and cotyledon in *P. densiflora* seeds

solid circles : seed (ovule), open circles : inner coat, triangles : endosperm, inverse triangles : embryo cavity, squares : embryo (cylindrical tissue), diamonds : cotyledon.

### 3. 胚 発 達

図一11, 12は胚発達の初期の段階での種子の長さに対する胚乳, 胚腔, 胚の長さを示した。この初期の段階では, 胚の大きさに個体差が大きく種子の大きさとも無関係であるが, 胚が発達するとしだいに種子の大きさに比例した値を示すようになる。種子の長さとの高い相関が認められる時点は, 胚がクロマツで8月下旬, アカマツで8月中旬, 子葉がクロマツで8月下旬, アカマツで8月中旬になり, 胚・子葉がほぼ形態的に完成する時期である。

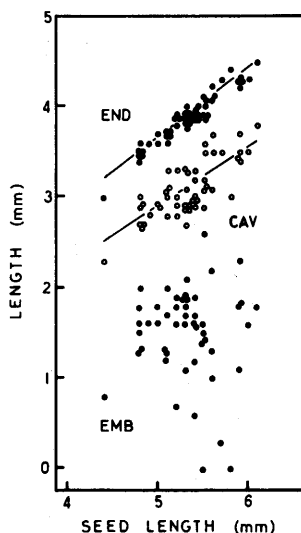
図一13は胚発達の過程での平均の胚長比を, 図一14, 15はいくつかの時点での胚長比の分布域を示した。胚長比が完熟時の値を示す時点はクロマツで8月末, アカマツで8月下旬である。これは図一9, 10の胚の長さから胚の発達が完了すると判断した時点よりすこし遅い。胚長比の分布域はクロマツ, アカマツともに, 胚発達の初期の過程では低い値でしかも広い範囲に及ぶが, クロマツで8月中旬, アカマツで8月上旬になると分布域は狭くなりほぼ一定の値を示す。



図一11. 胚発達の初期の段階でのクロマツの胚乳, 胚腔, 胚の長さ (7月22日)

Fig. 11. Endosperm, embryo cavity and embryo lengths in the early stage of embryo development in *P. thunbergii* seeds (July 22)

END : endosperm, CAV : embryo cavity, EMB : embryo (cylindrical tissue).



図一12. 胚発達の初期の段階でのアカマツの胚乳, 胚腔, 胚の長さ (7月8日)

Fig. 12. Endosperm, embryo cavity and embryo lengths in the early stage of embryo development in *P. densiflora* seeds (July 8)

END : endosperm, CAV : embryo cavity, EMB : embryo (cylindrical tissue)



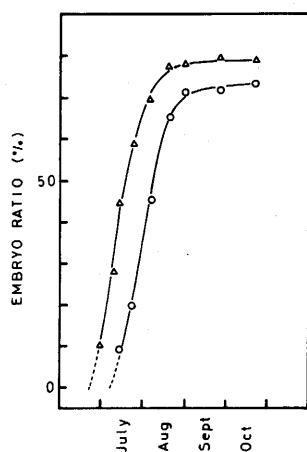


図-13. 胚発達の過程での胚長比の変化

Fig. 13. Change of embryo ratio in the process of embryo development  
circles: *P. thunbergii*, triangles: *P. densiflora*

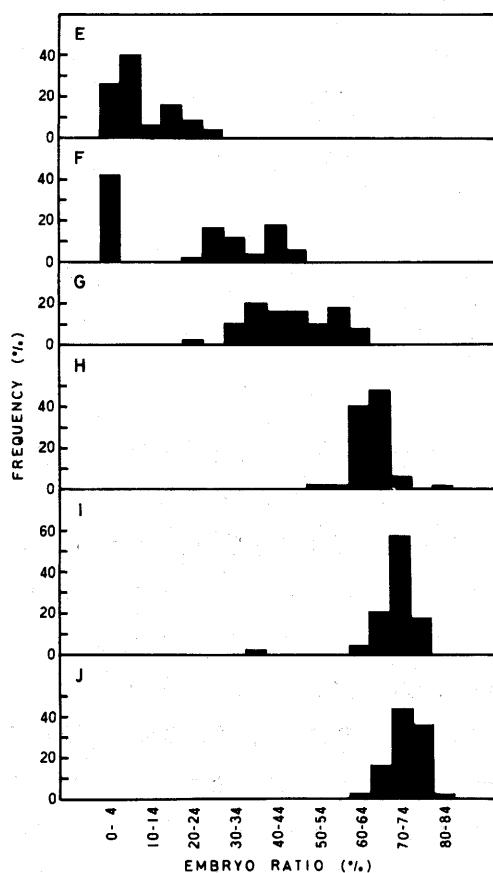


図-14. 胚発達の過程でのクロマツの胚長比の分布

Fig. 14. Distribution of embryo ratio in the process of embryo development in *P. thunbergii* seeds

E: July 13, F: July 22, G: Aug. 5, H: Aug. 19, I: Aug. 31, J: Oct. 21

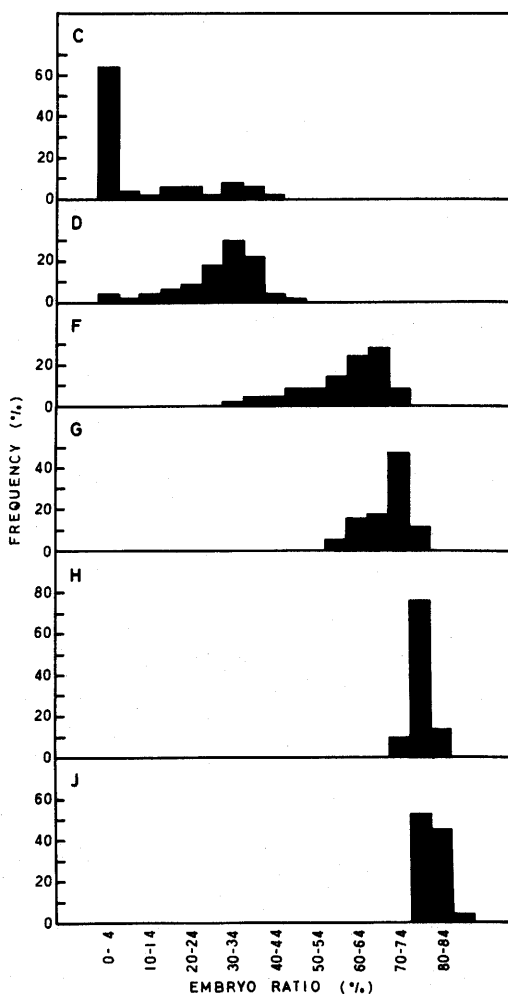


図-15. 胚発達の過程でのアカマツの胚長比の分布

Fig. 15. Distribution of embryo ratio in the process of embryo development in *P. densiflora* seeds

C: June 29, D: July 8, F: July 22, G: Aug. 5, H: Aug. 19, J: Oct. 21

#### 4. 考 察

クロマツ、アカマツで、胚珠が発達してから種子が成熟するまでの種子内の各組織の発達を軟X線写真によって調べた。その結果をもとにして、胚発生の過程をいくつかの段階に区分した(図-16)。

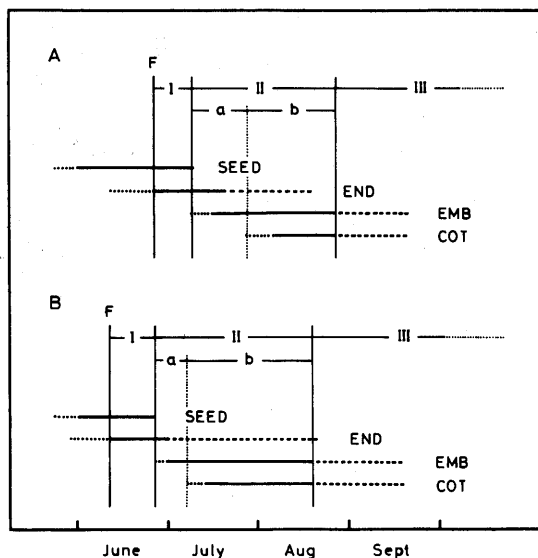


図-16. クロマツ、アカマツ種子での胚発生の段階  
Fig. 16. Stage of embryogeny in *P. thunbergii* and *P. densiflora* seeds

A: *P. thunbergii*, B: *P. densiflora*.

I: early embryogeny, II: embryonic differentiation, III: embryonic maturation (II, III: late embryogeny), a: process of embryo differentiation, b: process of cotyledon growth, F: time of fertilization, SEED: seed (ovule), END: endosperm, EMB: embryo, COT: cotyledon

Solid lines with dotted ones show a period of growth to attain full size.

胚発生の過程の基点となる受精の時期は軟X線写真で判別できるくさび形の胚腔形成の時点から推定した。この侵食腔ができたときにはすでに前胚が形成されているといわれ<sup>30)</sup>、軟X線写真で受精期を判定する一つの指標として用いることができる。受精の時期については、すでにクロマツ(6月下旬~7月上旬<sup>15)</sup>、6月下旬<sup>19)</sup>), アカマツ(6月下旬~7月上旬<sup>15)</sup>、6月末<sup>41)</sup>)で調べられているが、胚腔形成から推定した受精の時期はクロマツが6月末、アカマツが6月中旬で両種間に約15日の差があった。アカマツの受精の時期が他の例に比べてとくに早い<sup>9)</sup>が、その理由は明らかではない。また、*P. ponderosa*<sup>9)</sup>、*P. silvestris*<sup>42)</sup>の例では、受精の時期が母樹内の種子はもとより同一の生育条件下にある母樹の種子でもよくそろってほとんど差がない。クロマツ、アカマツでも同一の母樹の種子は受精の時点が斉一で発生上の不規則性はなかった。

受精後の胚発生の過程は前期と後期の2つの段階に分けられる。前期は雌・雄配偶体の融合からサスペンサーの伸長が終了するまでの過程をさし、前胚の段階<sup>12)</sup>あるいは胚選択の過程<sup>9)</sup>

ともいわれる。この段階はクロマツ、アカマツで10~15日と推定され *P. silvestris*<sup>20)</sup> の結果 (約15日) と一致したが、*P. ponderosa*<sup>9)</sup> の例 (約35日) よりはるかに短い。この期間については記載した報告が少ないので、発生上の意味をもつ種固有の差異によるのか環境条件などの影響を受けるのか現在の段階では明らかでない。しかし、マツ科は多胚でありとくにマツ類は分裂多胚で胚が競合するために、前胚の段階で発生上の不規則性があるといわれている。<sup>12)</sup> したがって、マツ類ではサスペンサー系や前胚の発達などが種固有の遺伝的な性質によって制御されている可能性が大きい。

この報告で調べた種子では、完熟時にクロマツで約26%、アカマツで約18%のシイナができる。軟X線写真で観察したシイナ形成の時期は胚発生の後期の段階でしかも単一の時点ではないが、種子内の残物から推測すると生長阻害は大部分前胚の段階でおこると思われる。シイナ形成はクロマツ、アカマツでの自然受粉 (他家受粉) のときの胚発生の過程でみられる唯一の発生上の障害である。その生長阻害の反応についてはさらに詳細な解剖学的観察が必要なので、受精以前の過程も含めて改めて論議することにした。

胚発生の後期の段階は胚が発達し成熟する過程で、胚の組織形成と胚の成熟の2つの段階に分けられる。胚の組織形成の段階はサスペンサーの伸長が終了した後、頂端の未分化の組織から胚内の各組織が分化・発達し子葉が形成されるまでの過程をさし、胚分化の過程ともいわれる。<sup>9)</sup> この段階はクロマツ、アカマツでは約50日で、クロマツ、アカマツ (受精後50~60日)、<sup>15)</sup> *P. silvestris* (約40日)<sup>20)</sup> の結果とほぼ一致したが、*P. ponderosa* での例 (10~12日)<sup>9)</sup> に比べるとかなり長い。このような種間の差は、前期のときと同じく、種固有の差異によるのか環境条件の影響によるのか明らかではない。しかし、クロマツ、アカマツの種子での胚の生長の不規則性からみて (図-11, 12), 優勢な胚の形成・発達も種固有の遺伝的な性質に制御されている可能性が大きい。

胚の組織形成の段階は *P. ponderosa* で茎端分化、子葉発生、子葉長などの胚の外観的な特徴によって8相に区分されている。<sup>8,9)</sup> さらに胚内の各組織の分化・発達がクロマツ、<sup>50)</sup> *P. strobus*<sup>49)</sup> で調べられており、幼根原基ができる前の初期の胚の小塊、幼根原基の形成による基部と先端部の分化、胚の基部での根端・根冠の分化・発達、胚の先端部での下胚軸 (皮層, 前形成層, ずい), 子葉, 茎端の分化・発達などが外形的な発達とともに順次進行する。胚内の各組織の形成についてはマツ類以外でも *Larix*,<sup>43)</sup> *Pseudotsuga*<sup>4)</sup> などで観察されており、とくに *Larix* では機能的な性質の異なる13の組織が区分され、その発生的な序列が調べられている。これらの報告によると、成熟した胚にみられる多くの組織は外観的に茎端・子葉原基が判別できる時点ではほぼ分化が完了するので、胚の組織形成の段階は胚内の各組織が分化する過程 (図-16のa, 10~15日) と外観的には子葉が伸長し各組織内では部間生長がおこる過程 (図-16のb, 35~40日) に分けて考えることができる。

クロマツ、アカマツでは、*P. ponderosa*,<sup>9)</sup> *P. silvestris*<sup>20)</sup> などと同じく、茎端・子葉原基

が形成される前の胚分化の過程で胚の生長に個体差が大きい。この過程での不規則性は前期でのサスペンサー系や前胚などの不齊一な発達に引き続いておこるが、*P. ponderosa*でも推測されているように<sup>9)</sup>、遺伝子によって制御された優勢な胚の形成、胚の活力などの差によって生ずると考えられる。クロマツ、アカマツでは生長の遅れた胚はすべて崩壊せずに発達したので、この過程での胚の生長の遅れは発生上の障害にはならない。また、クロマツ、アカマツでは*P. ponderosa*で指摘されているような<sup>9)</sup>種子の大きさと胚の生長速度との関係は認められず、種子の大きさを決める要因が胚発達を支配する因子として働く可能性はない。さらに、茎端・子葉原基が形成される時点で、*P. ponderosa*は胚の容積と胚乳・種子の容積が高い相関を示すといわれているが<sup>9)</sup>、クロマツ、アカマツで胚と種子の大きさが高い相関を示す時点はもっと遅く、子葉が伸長して胚の組織形成の段階が完了したときである。*P. ponderosa*は胚の生長が旺盛で組織形成の段階が短いので、マツ類の種子では特異な例と考えてよいだろう。

胚の組織形成の段階が終了した時点で種子は完熟時と同じ内部構造を示し、*Cedrus*<sup>7)</sup>、*Larix*<sup>43)</sup>、*Pinus*<sup>49, 50)</sup>、*Pseudotsuga*<sup>4)</sup>などでの観察によると、マツ科あるいはさらに広く裸子植物で<sup>43)</sup>よく類似した体制を示す。この時点で種子は形態的に完成し胚長比でもほぼ一定の値になる。クロマツ、アカマツ、スギ<sup>15)</sup>、*P. ponderosa*<sup>8)</sup>などの種子では発芽力が発生する。この時点以降の胚の成熟の段階は胚・胚乳に貯蔵物質が集積する過程と考えられており<sup>20)</sup>、貯蔵物質の集積は種子の発芽勢の増大に関連をもつ。胚発達と発芽力の関係については次項で検討する。

なお、成熟した*Pinus*、*Picea*の種子で胚の発育の状態によって種子を区分し<sup>18)</sup>、各区分の比率と発芽率を調べた例があり<sup>32)</sup>、その後この区分が胚腔にたいする胚の長さ(0~Ⅳの5型)と胚乳の収縮度合(A, Bの2型)をもとにした種子区分として定着した。<sup>35, 36, 46)</sup>この種子区分による研究では、高緯度・高海拔高の地域で、生育期間中とくに夏期の低温によって胚・胚乳の発達が不完全に終り発芽力の低い種子ができることが明らかになった。<sup>13, 28, 29, 32, 46)</sup>クロマツ、アカマツの完熟した種子はこの種子区分によると0(シイナ)とⅣA(実粒)のみで、胚発達の不完全あるいは胚乳の収縮した他の区分の種子はなかった。

## Ⅱ 種子の成熟と発芽力の発生

### 1. 未熟な種子の発芽

クロマツ、アカマツの未熟な種子の発芽経過についてはすでに報告した<sup>24)</sup>。その中で1964~1966年の結果(前報の図-2)を最終の発芽率でまとめ直し、1968, 1971年の結果を補足して図-17, 18に示した。また、種皮(外・内種皮ともに)を取り除いた種子での発芽勢(平均発芽日数)を図-19に示した。

種皮を取り除いた種子では、クロマツで8月下旬、アカマツで8月中旬に発芽する種子があり、9月上旬にはクロマツ、アカマツともに大部分の種子が発芽した。アカマツでは実験した年によって発芽率の差が大きく、とくに1965年の発芽率が低かった。この年の種子(母樹13号)

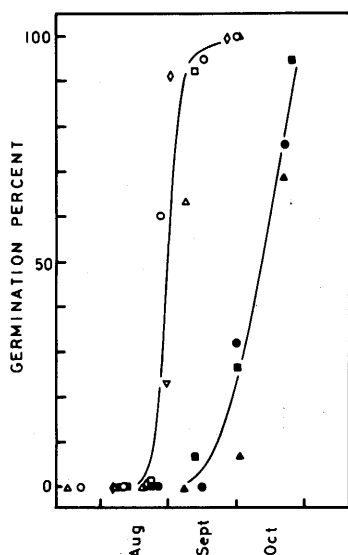


図-17. クロマツの未熟な種子の発芽

Fig. 17. Germination of unripe seeds in *P. thunbergii*

open: decoated seed, solid: intact seed  
circles: 1964, triangles: 1965, inverse triangles: 1966, squares: 1968 (in the completely continuous dark), diamonds: 1971

Results of 1964 to 1966 in Figs. 17 and 18 were already reported as cumulative germination curves in Fig. 2 of the previous paper.<sup>24)</sup>

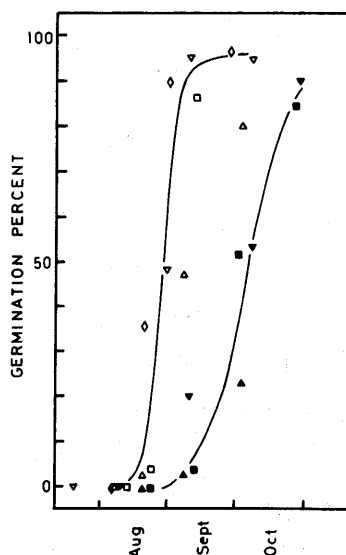


図-18. アカマツの未熟な種子の発芽

Fig. 18. Germination of unripe seeds in *P. densiflora*

open: decoated seed, solid: intact seed  
triangles: 1965, inverse triangles: 1966, squares: 1968 (in the completely continuous dark), diamonds: 1971.

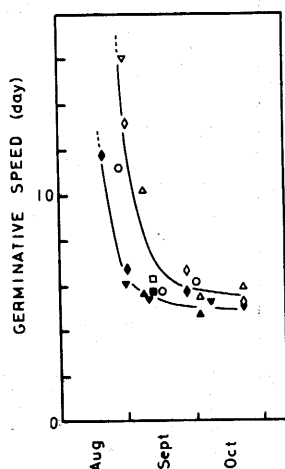


図-19. 種皮を取り除いた未熟種子の発芽勢

Fig. 19. Germinative speed of unripe seeds (decoated seeds)

open: *P. thunbergii*, solid: *P. densiflora*  
circles: 1964, triangles: 1965, inverse triangles: 1966, squares: 1968, diamonds: 1971

Germinative speed refers to mean number of days which germination takes place.

は完熟時の発芽率も低くその原因は明らかでない。また、種皮を取り除いた種子の発芽勢はクロマツで9月中旬、アカマツで9月上旬に完熟時に近い値を示した。なお、種皮を取り除いた未熟種子は連続した明・暗の条件下で発芽率、発芽勢に差がなかった。

種皮のついた種子では、クロマツで9月中旬、アカマツで9月上旬に発芽する種子があり、10月下旬になって大部分の種子が発芽した。種皮のついた種子が発芽する時点は種皮を取り除いた種子が高い発芽勢を示す時点と一致した。また、種皮のついたクロマツの未熟種子は連続した明・暗の条件下で発芽率に差がなかったが、アカマツの未熟種子は連続光の条件下で発芽率が常に高く(12~24%)、発芽勢もわずかに高い。

## 2. 胚発達と発芽

軟X線写真で胚長比を測定した未熟種子で同時に種皮を取り除いたときの発芽を調べ、平均の胚長比と発芽率の変

化を図-20に示した。また、図-21は8月中旬と8月末に発芽した種子の胚長比の分布を、図-22は8月中旬から9月下旬に発芽した種子の胚長比と発芽勢を示した。

クロマツ、アカマツでは平均の胚長比がほぼ完熟時の値を示す9月初めになると、種皮を取り除いた種子が急に高い発芽率を示す。しかし、平均の胚長比にあまり差のない8月中旬と8月末の両時点で個々の種子の胚長比を比べてみると、同じ胚長比をもつ種子でも8月中旬にはほとんど発芽しない。野外で成熟する個々の種子の発芽力は胚長比の値だけで判別することはできない。また、胚長比と発芽勢の関係をみると、クロマツで8月末、アカマツで8月中旬の種子では胚長比が大きいほど発芽勢も高いが、クロマツで9月下旬、アカマツで8月末以降の種子では発芽勢に差はない。

### 3. 考 察

クロマツ、アカマツの未熟な種子で、種皮を取り除いたときと種皮がついているときの発芽力の発生する時点調べた。針葉樹の未熟な種子で発芽力を調べた報告は

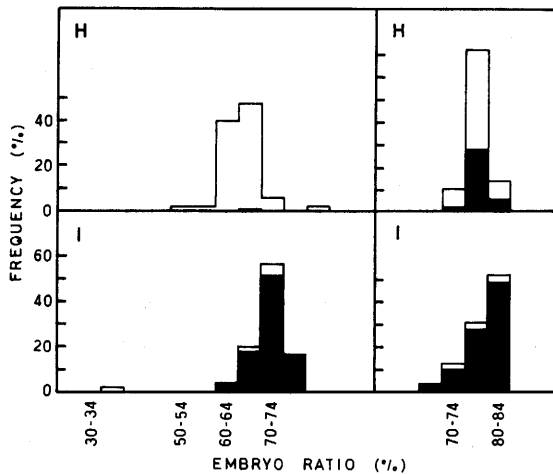


図-21. 発芽した未熟種子の胚長比の分布

Fig. 21. Distribution of embryo ratio in germinated unripe seeds (decoated seeds)

left in figure: *P. thunbergii*, right in figure: *P. densiflora*.

H: Aug. 19, I: Aug. 31.

Germinated seeds in each embryo ratio are shown as solid columns.

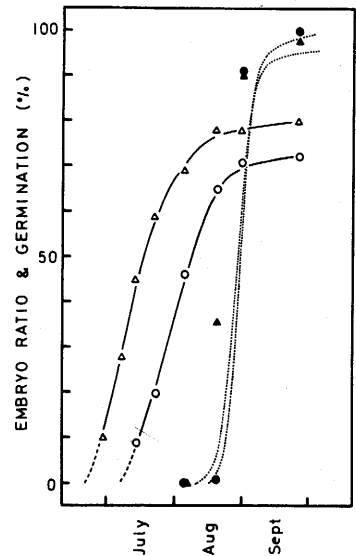


図-20. 未熟な種子の胚長比と発芽率

Fig. 20. Embryo ratio and germination percent of unripe seeds (decoated seeds)

circles: *P. thunbergii*, triangles: *P. densiflora*

open with solid lines: embryo ratio, solid with dotted lines: germination percent

Dotted lines of germination percent are the same ones as shown in Fig. 17 and 18.

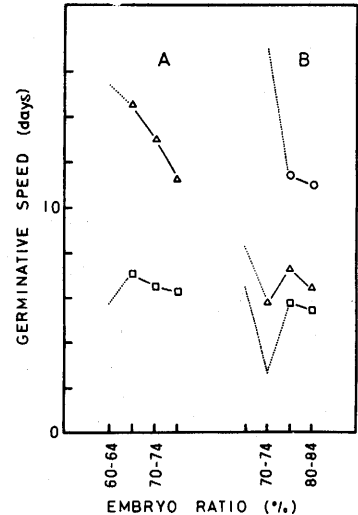


図-22. 発芽した未熟種子の胚長比と発芽勢

Fig. 22. Embryo ratio and germinative speed in germinated unripe seeds (decoated seeds)

A: *P. thunbergii*, B: *P. densiflora*

circles: Aug. 19, triangles: Aug. 31,

squares: Sept. 26

Germinative speed is shown by dotted lines when seeds in certain embryo ratio are found less than 10% in frequency.

多いが、すべて種皮のついた種子でしかも発芽力が発生する時点を必ずしも明示していない。しかし、既往の結果から発芽力の発生する時点を推定すると、アカマツ（9月上旬）<sup>15)</sup>、*P. silvestris*（8月上旬<sup>34)</sup>、9月上旬<sup>48)</sup>）、*P. virginiana*（8月末<sup>14)</sup>）、スギ（8月上・中旬<sup>15, 52)</sup>、9月上旬<sup>17)</sup>）、ヒノキ（8月上・中旬<sup>15, 52)</sup>、9月中旬<sup>17)</sup>）、トドマツ・エゾマツ（8月上旬）<sup>51)</sup> *Picea abies*（8月中・下旬）<sup>34)</sup> *Larix decidua*（8月上旬）<sup>34)</sup>である〔室内または直射日光下で球果を乾燥してから未熟種子を取り出した例としては、*P. ponderosa*（8月上旬）<sup>33)</sup>、*Tsuga heterophylla*, *Pseudotsuga menziesii*（8月中旬）<sup>5, 6)</sup>がある〕。未熟な種子ではおもに発芽条件を整えにくいために結果の信頼性が低くなり、発芽力が発生する時点を正確に記載することがむずかしい<sup>15, 52)</sup>。とくに未熟な種子では置床後腐敗しやすく異常発芽する種子も多い。また未熟な種子の発芽は生育条件<sup>17)</sup>（海拔高<sup>34, 51)</sup>など）、母樹<sup>5, 6)</sup>、球果や種子の取り扱い方などによっても大きな影響を受ける。したがって、母樹の生育条件や実験方法の異なる結果を互いに比較するのは適切でない。しかし、クロマツでは9月中旬、アカマツでは9月上旬に種皮のついた種子が発芽力をもち、*P. virginiana*, (*P. silvestris*) など一部のマツ類の種子とともに、発芽力の発生する時点が他の針葉樹の種子に比べて約30日も遅く、かなりはっきりしたちがいがみられる。

クロマツ、アカマツで種皮のついた種子が発芽力をもち時点は、胚発生の過程からみると、胚の組織形成の段階がすでに終了し胚が成熟の段階に入ったときである。クロマツ、アカマツ、スギ<sup>15)</sup>、*P. ponderosa*<sup>8)</sup>などの例でも、発芽力の発生は胚が形態的に完成する時点とほぼ一致する。スギや*P. ponderosa*のように早く発芽する種子はクロマツ、アカマツに比べて胚の生長が早く、スギでは胚の形態的に完成する時点が約20日早く<sup>15)</sup>、*P. ponderosa*では胚の組織形成の過程が約40日も短い<sup>8)</sup>。実験例が少ないので他の針葉樹の種子にも適合するかどうかはわからないが、発芽力の発生する時点は胚発生の前期の段階をも含めた胚発達の速度によって少なくとも部分的には決まるものと考えられる。また、クロマツ、アカマツの種子は他の針葉樹の種子に比べて胚の分化と生長に比較的に長い日時（約50日）を必要とするために発芽が遅れるのではないかと考えられる。

さらに発芽力の発生する時点を種皮を取り除いた種子で調べてみると、クロマツが8月下旬、アカマツが8月中旬で、胚の組織形成の段階が終了した時点にあたる。つまり、クロマツ、アカマツでは胚が形態的に完成する時点で種子の内部が発芽力をもちと考えられる。しかし、種子の内部が発芽力をもってから種皮のついた種子が発芽するまでには一定の期間（約20日）が必要である。クロマツ、アカマツの外・内種皮は胚発生の比較的早い時点で形態的に完成し、同時に通気性、通水性の低下や物理的な強度など保護組織としての機能をもち、未熟な種子の発芽を抑制するのではないかと考えられる。種皮のついた種子が発芽するときは種皮を取り除いた種子の発芽勢が完熟時に近い値を示すので、種子の内部が十分に高い活力をもつまで種皮を破って発芽することができないと考えられる。他の針葉樹の種子でも同じように種皮が発芽を抑制すると思われるが、抑制の強さは種皮の構造によってかなり異なると思われる。クロマ

ツ、アカマツの種子では胚発達の遅いことが発芽遅延の主たる要因であると考えられるが、種皮が発芽を抑制することも発芽の遅れを一層大きくする原因になっていると考えられる。

クロマツ、アカマツでは胚が形態的に完成した時点ではじめて種子の内部が発芽力をもつ。しかし、寒冷な北方地域に生育する *P. silvestris*, *Picea abies* では未発達胚をもつ種子(Ⅱ, Ⅲ区分)や収縮した胚乳をもつ種子(B型)がわずかではあるが発芽する。<sup>13, 35, 36, 46, 48)</sup> 発生的にみると、これらの区分の種子は胚の組織形成の過程で胚の発育が停止した種子と考えられている。<sup>12)</sup> クロマツ、アカマツでは、このような胚発達の段階で胚の生長が止まる種子はなく、またこの段階の種子(胚長比が約60%以下)は発芽しない。

クロマツ、アカマツでは平均の胚長比がほぼ完熟時の値を示す時点で種皮を取り除いた種子が高い発芽率、発芽勢を示す。しかし、発芽した個々の種子の胚長比を調べてみると、同じ胚長比をもつ種子でも採取した時期によって発芽率に大きな差がある。クロマツ、アカマツの種子は胚が形態的に完成することが発芽力をもつ一つの条件になるが、それだけでは十分でなく胚・胚乳が組織として充実し高い生理的な活性をもつことが必要であると思われる。*P. silvestris*, *Picea abies* の未発達な種子での例も発芽力が胚の形態的な発達だけでは説明できないことを示している。

胚・胚乳が一定の大きさに達してから外観的にも充実した形態になるまでにはかなり長い期間が必要で、胚乳は胚の生長がほぼ終了する8月中・下旬、胚は9月中旬以降である。この過程では胚・胚乳へ貯蔵物質が移動し集積することが知られている。クロマツ,<sup>21, 22, 50)</sup> *P. roxburghii*,<sup>25, 26)</sup> *P. silvestris*,<sup>20)</sup> *Pseudotsuga menziesii*<sup>39)</sup> などの未熟な種子では、受精時に多量に存在した遊離アミノ酸、単糖類などが胚発生の過程で減少し、<sup>21, 25, 26, 39)</sup> サスペンサーが伸長するところから胚乳に蛋白質(とくに glutelin)、デンプン、脂肪などの貯蔵物質が集積する。<sup>20, 21, 22, 25, 26, 50)</sup> 胚では基部と先端部が分化するところからデンプン、多糖類がみられ、子葉が分化、発達する過程で子葉を中心にデンプン、蛋白質、脂肪などが集積する。<sup>20, 21, 25, 26, 50)</sup> また、種子内の貯蔵物質は球果の鱗片をへて移動した物質によって形成されることも知られている。<sup>11, 23)</sup> 種子が発芽するためには貯蔵物質などの集積が一定の水準に達し胚・胚乳の生理的条件が整うことが必要であると考えられるが、種子が高い生理的な活性をもつ条件などについては実験例が乏しく現在の段階では明らかでない。

### Ⅲ 低温湿層処理と胚発達、発芽力の発生

#### Ⅰ 低温湿層処理と胚発達

7月下旬から8月中旬に採取した未熟な球果を10月下旬まで低温湿層処理したときのクロマツ、アカマツの種子、胚乳、胚、子葉などの平均の長さを図-23に示した。子葉が生長する過程にある種子では低温湿層処理をすると種子全体が少し収縮し、胚乳、胚、子葉が発達した。しかし、胚・子葉などの生長量はわずかなので、低温湿層処理が胚・子葉などの形態的な発達を促進する効果は低いと考えられる。さらに胚がまだ小さい7月下旬のクロマツの種子では低



低温湿層処理をすると胚が収縮し胚発達を阻害する。

図-24は低温湿層処理した種子の平均の胚長比を、図-25, 26は胚長比の分布域を示した。子葉が生長する過程にある種子では低温湿層処理をすると平均の胚長比がかなり大きくなり、分布の峰も胚長比の大きいほうへ移動した。しかし、この胚長比の増加は胚の発達と同時に種子全体が収縮したための相加された結果である。また、7月下旬のクロマツの種子では低温湿層処理によって退化した点状の小さい胚をもつ種子が増加した。

## 2 低温湿層処理と発芽

クロマツ、アカマツの未熟な球果を低温湿層処理したときの種子の発芽についてはすでに報告した<sup>24)</sup>。その中で1964~1966年の結果（前報の図-4, 5）を最終の発芽率でまとめ直し、1968, 1971年の結果を補足して図-27, 28に示した。また、低温湿層処理後に種皮を取り除いた種子の発芽勢を図-29に示した。

低温湿層処理後に種皮を取り除いた種子では、クロマツで8月初め、アカマツで7月下旬に発芽する種子があり、8月中旬にはクロマツ、アカマツともに多くの種子が発芽した。野外で成熟する種子に比べると低温湿層処理した種子の発芽は約20日早い。しかし、各年度での発芽

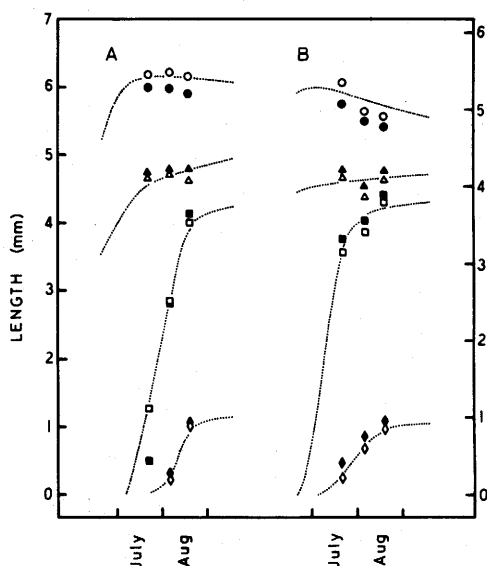


図-23. 低温湿層処理をしたクロマツ、アカマツ種子の胚乳、胚、子葉の長さ

Fig. 23. Endosperm, embryo and cotyledon lengths in *P. thunbergii* and *P. densiflora* seeds after cold stratification in unripe cones

A: *P. thunbergii*, B: *P. densiflora*  
solid: seeds after cold stratification in unripe cones from each times of collection to late October, open: corresponding seeds in ripening process  
circles: seed, triangles: endosperm, squares: embryo, diamonds: cotyledon

Dotted lines represent the development of corresponding tissues in ripening process as shown in Figs. 9 and 10.

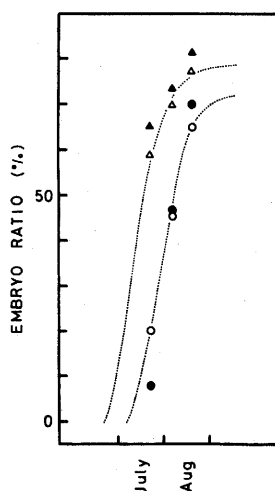


図-24. 低温湿層処理をした種子の胚長比

Fig. 24. Embryo ratio of seeds after cold stratification in unripe cones.

circles: *P. thunbergii*, triangles: *P. densiflora*  
solid: seeds after cold stratification in unripe cones, open: corresponding seeds in ripening process  
Dotted lines show the change of embryo ratio in ripening process as given in Fig. 13.

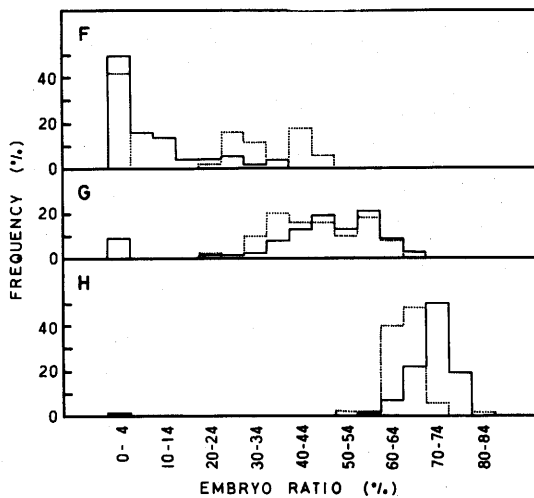


図-25. 低温湿層処理したクロマツ種子の胚長比の分布  
Fig. 25. Distribution of embryo ratio in *P. thunbergii* seeds after cold stratification in unripe cones  
solid lines : seeds after cold stratification in unripe cones, dotted lines : corresponding seeds in ripening process  
F : July 22, G : Aug. 5, H : Aug. 19

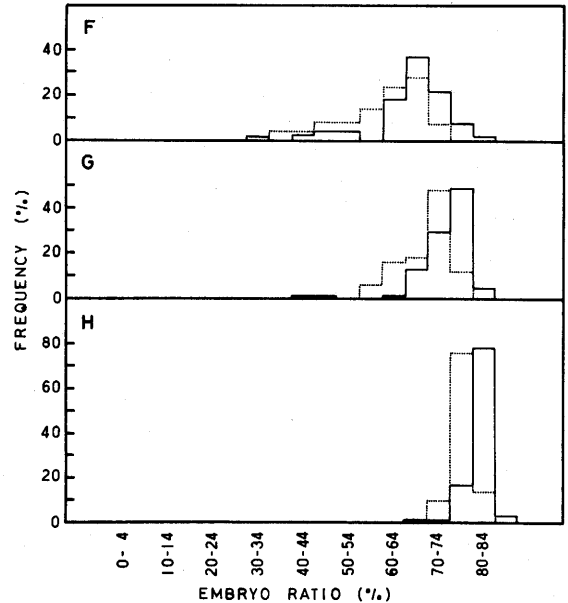


図-26. 低温湿層処理したアカマツ種子の胚長比の分布  
Fig. 26. Distribution of embryo ratio in *P. densiflora* seeds after cold stratification in unripe cones  
solid lines : seeds after cold stratification in unripe cones, dotted lines : corresponding seeds in ripening process  
F : July 22, G : Aug. 5, H : Aug. 19

率の差は野外で成熟する種子に比べてはるかに大きく、現在の低温湿層処理の方法では安定した効果を期待できない。また発芽勢を調べてみると、クロマツでは8月下旬に完熟時に近い値になり、野外で成熟する種子より約20日早い。しかし、アカマツでは発芽勢が低く、8月下旬に野外で成熟する種子と同じ値になり完熟時の値には達しない。なお、低温湿層処理後に種皮を取り除いた種子は連続した明・暗の条件下で発芽率に差はないが、発芽勢は連続光でわずかに高い。

低温湿層処理後の種皮のついた種子では、クロマツ、アカマツともに8月下旬に発芽する種子があり、野外で成熟する種子に比べて約20日早い。また、クロマツは大部分の種子が10月初めに発芽したが、アカマツは発芽率が低く10月初めで約50%だった。クロマツでは低温湿層処理した種子でも、種皮のついた種子が発芽する時点は種皮を取り除いた種子が高い発芽勢を示す時点と一致した。なお、低温湿層処理後の種皮のついた種子は連続した明・暗の条件下で発芽率に差がなく、発芽勢は連続光でわずかに高い。

### 3 低温湿層処理した種子での胚発達と発芽

低温湿層処理後に胚長比を測定した種子で同時に種皮を取り除いたときの発芽を調べ、発芽した種子の胚長比の分布を図-30, 31に、胚長比別の発芽率、発芽勢を図-32, 33に示した。低温湿層処理後に種皮を取り除いた種子はクロマツで胚長比55~59で発芽し、クロマツ、アカ

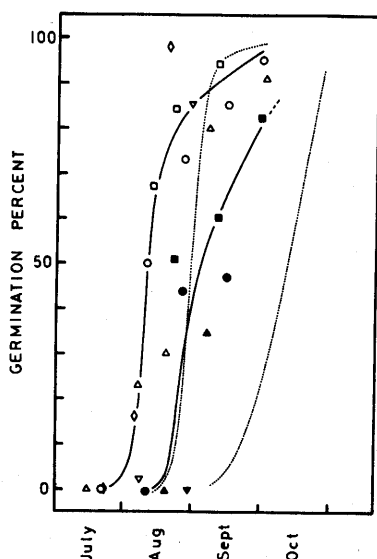


図-27. 低温湿層処理をしたクロマツ種子の発芽

Fig. 27. Germination of *P. thunbergii* seeds after cold stratification in unripe cones

open : decoated seed, solid : intact seed  
circles : 1964, triangles : 1965, inverse triangles : 1966, squares : 1968 (in the completely continuous dark), diamonds : 1971

Results of 1964 to 1966 in Figs. 27 and 28 were already reported as cumulative germination curves in Figs. 4 and 5 of the previous paper.<sup>24)</sup> Dotted lines show germination percent in ripening process as given in Fig. 17.

マツともに胚長比60以上でどの採取時点の種子も高い発芽率を示した。また、発芽勢は胚長比が大きいほど高い。野外で成熟する個々の種子の発芽力は胚長比の値で判断することができなかったが、低温湿層処理した種子では胚長比の値で発芽力を推定することができる。

#### 4 考 察

クロマツ、アカマツの未熟な球果を10月下旬まで低温湿層処理したときの種子の胚発達と発芽力を調べた。針葉樹で未熟な球果を貯蔵した実験では、採取した球果を自然乾燥すると *P. silvestris*, *Picea abies*, *Larix decidua* など,<sup>34)</sup> *Pseudotsuga menziesii*<sup>38), 39)</sup> などの未熟な種子は発芽率が高くなる。また、低温の自然乾燥、袋内密封や湿層処

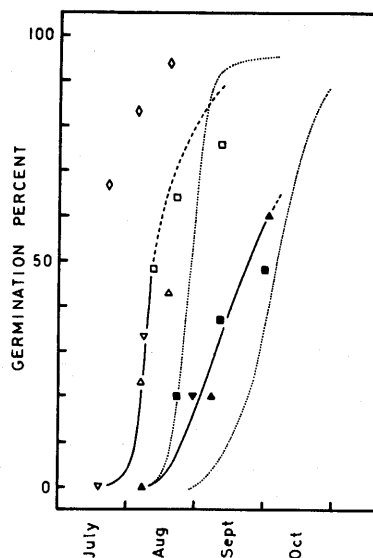


図-28. 低温湿層処理をしたアカマツ種子の発芽

Fig. 28. Germination of *P. densiflora* seeds after cold stratification in unripe cones

open : decoated seed, solid : intact seed  
triangles : 1965, inverse triangles : 1966, squares : 1968 (in the completely continuous dark), diamonds : 1971

Dotted lines show germination percent in ripening process as given in Fig. 18.

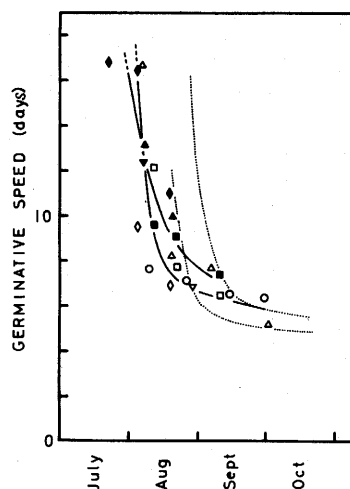


図-29. 低温湿層処理後に種皮を取り除いた種子の発芽勢

Fig. 29. Germinative speed of decoated seeds after cold stratification in unripe cones

open : *P. thunbergii*, solid : *P. densiflora*  
circles : 1964, triangles : 1965, inverse triangles : 1966, squares : 1968, diamonds : 1971  
Dotted lines show germinative speed in ripening process as given in Fig. 19.

理は *P. lambertiana* (10℃, 10月初めまで),<sup>31)</sup> *P. silvestris* (4℃, 翌春まで),<sup>48)</sup> *Pseudotsuga menziesii* (17℃の地下室, 9月末まで)<sup>45)</sup>などの種子では一層有効で未熟な種子の発芽率が増す。しかし, *P. lambertiana*の例のように異常発芽する種子も多い。<sup>31)</sup> *Pseudotsuga menziesii*では, 球果の含水率, 貯蔵温度がともに高いほど胚・胚乳が収縮・崩壊し, 種子は早く活力を失うといわれている。<sup>40)</sup> 含水率の高い未熟な球果を貯蔵するときには含水率の低下か低温が種子の活力を保つために必要な条件になると考えられる。

クロマツ, アカマツで未熟な球果を低温湿層処理すると, 種皮を取り除いた種子が発芽する

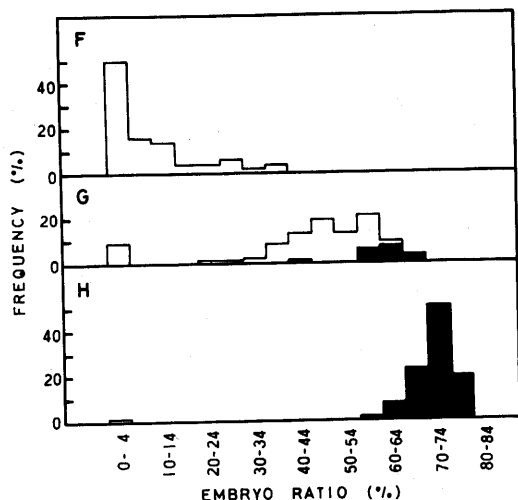


図-30. 低温湿層処理後に発芽したクロマツ種子の胚長比の分布

Fig. 30. Distribution of embryo ratio in germinated *P. thunbergii* seeds after cold stratification in unripe cones (decoated seeds)

F: July 22, G: Aug. 5, H: Aug. 19

Germinated seeds in each embryo ratio are shown as solid columns.

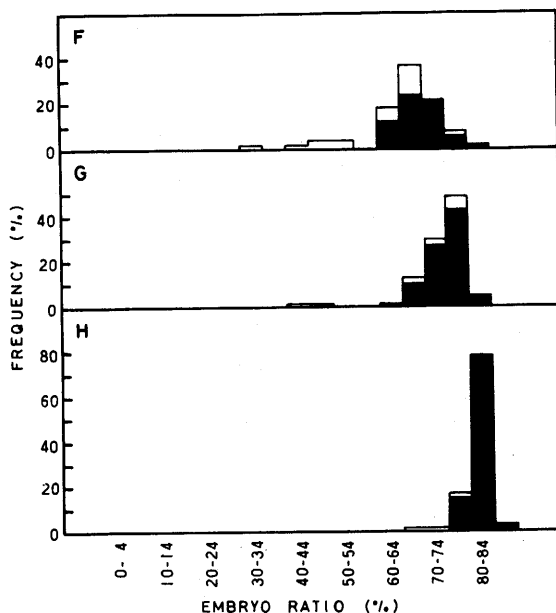


図-31. 低温湿層処理後に発芽したアカマツ種子の胚長比の分布

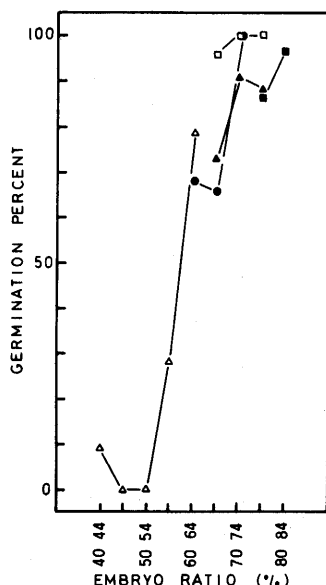
Fig. 31. Distribution of embryo ratio in germinated *P. densiflora* seeds after cold stratification in unripe cones (decoated seeds)

F: July 22, G: Aug. 5, H: Aug. 19

Germinated seeds in each embryo ratio are shown as solid columns.

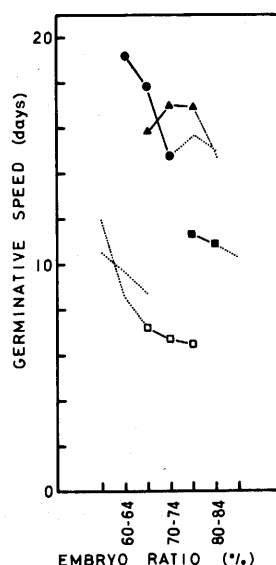
時点と高い発芽率を示す時点がいずれも野外で成熟する種子より約20日早い。また, 種皮のついた種子が発芽する時点も早い。未熟な球果を低温湿層処理した例は少ないが, 低温での乾燥, 密封や湿層処理をしたときの上述の結果からみても, 球果の低温湿層処理は未熟な種子の活力を保持するだけでなく, 未熟な種子の発芽を促進すると考えられる。しかし, 低温湿層処理をしたアカマツの種子では種皮を取り除いたときの発芽勢が低く, 種皮がついている種子での発芽率も低い。成熟したアカマツの種子で組合せ湿層処理をした例では水分の過剰な供給が発芽を阻害するといわれているので,<sup>2)</sup>このような結果は球果の低温湿層処理の方法に問題があったのかも知れない。

針葉樹で未熟な球果からすぐに種子を取り出して貯蔵した実験では, 室温か低温で乾燥する



図一32. 低温湿層処理後の胚長比と発芽率

Fig. 32. Embryo ratio and germination percent of decoated seeds after cold stratification in unripe cones  
open: *P. thunbergii*, solid: *P. densiflora*  
circles: July 22, triangles: Aug. 5, squares: Aug. 19  
Germination percent is shown by symbols only when seeds in certain embryo ratio are found over 10% in frequency.



図一33. 低温湿層処理後の胚長比と発芽勢

Fig. 33. Embryo ratio and germinative speed of decoated seeds after cold stratification in unripe cones  
open: *P. thunbergii*, solid: *P. densiflora*  
circles: July 22, triangles: Aug. 5, squares: Aug. 19  
Germinative speed is shown by dotted lines when seeds in certain embryo ratio are found less than 10% in frequency.

と（密閉した容器内も含める），発芽を促進する *P. virginiana* (25~28℃, 2月中旬まで)<sup>14)</sup> の一例を除いて, *P. lambertiana*, *P. jeffreyi*, *P. ponderosa* (0℃, 2年間)<sup>44)</sup>, *P. silvestris* (4℃, 翌春まで)<sup>48)</sup>, アカマツ, スギ, ヒノキ (室内, 冬まで)<sup>15)</sup>, アカマツ, ヒノキ, モミなど (室内と冷蔵庫内, 1~4年間)<sup>52)</sup>, *Tsuga heterophylla* (室内, 2~3年間)<sup>5)</sup> などの多くの未熟種子は発芽率が変わらないかむしろ低下する。しかし, 低温湿層処理をすると *P. lambertiana* (10℃, 10月初めまで)<sup>31)</sup> では発芽率が増し, *P. virginiana* (5℃, 2~14日)<sup>14)</sup>, *Pseudotsuga menziesii* (0℃, 42日間)<sup>6)</sup>, 球果を10月まで室内貯蔵してから 3~5℃, 21日間<sup>10)</sup>, *Tsuga heterophylla* (0℃, 42日間)<sup>5)</sup> などの種子では, 発芽率は変わらないが発芽勢が高くなる。低温湿層処理の期間が比較的短かい例が多いのでその効果はまだはっきりしていないが, 球果から取り出した種子での処理は未熟な球果での処理に比べて発芽を促進する効果がかなり低いと考えられる。また, 低温湿層処理は未熟な段階で発育が停止した種子にも有効で, ハイマツ (2℃, 4カ月間)<sup>3)</sup>, *P. cembra* (5℃, 5~7カ月間)<sup>16)</sup>, *P. silvestris* (4℃, 1~3カ月間)<sup>47)</sup> などの種子は発芽率が高くなる。このような種子では高温あるいは高温・低温の組合せによる湿層処理も有効で, チョウセンマツ, ゴヨウマツ (25℃, 2カ月間と 2℃, 3カ月間の組合せ)<sup>3)</sup>, *P. cembra* (12~18℃

とくに20℃, 63日間)<sup>37)</sup>, *P. peuce* (20~22℃, 60日間と5℃, 90~140日間)<sup>29)</sup>などの種子が高い発芽率を示す。このように未熟な段階で発育を停止した種子では、低温、高温あるいは高温・低温の組合せなどの湿層処理が発芽を促進する効果をもつが、未熟な球果から取り出した種子では長期間の低温湿層処理をした例が少なく、また高温を含む湿層処理をした例もないので、現在の段階ではこれらの湿層処理の効果はまったく不明である。

クロマツ、アカマツの未熟な球果を低温湿層処理すると、子葉が生長する過程にある種子では胚乳、胚、子葉が発達し胚長比も増す。しかし、胚・子葉などの生長量はごくわずかである。球果の低温湿層処理はクロマツ、アカマツの未熟な種子の発芽を促進する効果をもつが、胚・胚乳の形態的な発達をうながす効果は低いと考えられる。球果を低温で貯蔵した*P. silvestris*の例でも(4℃, 翌春まで,<sup>48)</sup> 4℃, 30日間<sup>47)</sup>), 未熟な種子の発芽率は高くなるが、胚長をもとにした種子区分での変化はほとんどない。しかし、*P. lambertiana*の種子では<sup>31)</sup>球果の低温貯蔵で平均の胚長が増し、球果から取り出した未熟種子の低温湿層処理よりも胚はよく発達した。クロマツ、アカマツ、あるいは*P. silvestris*などの2葉松の種子は生育条件が好適ならば成熟の過程で胚発達が完了し基本的には発芽に前処理を必要としない種子であるのに対して、5葉松類の種子は胚発達が遅延することが多く発芽するためには前処理を必要とする。<sup>3)</sup>胚の生長に対する低温湿層処理の効果もこの2つのグループで明らかに異なるのではないかと考えられる。

未熟な段階で発育を停止した*P. cembra*の種子では<sup>37)</sup>低温湿層処理(4℃, 63日間)で発芽率が低く胚の生長もわずかだが、高温湿層処理では高い発芽率と良好な胚の生長を示す。チョウセンマツの種子での高温・低温の組合せ湿層処理でも胚が生長し<sup>1)</sup>, *P. peuce*の種子でも同じことが推測されている。<sup>29)</sup>しかし、*P. cembra*の種子での長い低温湿層処理<sup>16)</sup>, *P. silvestris*の種子での回転する円筒内での低温湿層処理<sup>47)</sup>などでもやはり胚が生長して、発達した種子区分(Ⅲ, Ⅳ)の頻度が高くなる。これらの結果をみると、胚が生長するためには高温湿層処理か長期間の低温湿層処理が必要であると考えられる。クロマツ、アカマツの未熟な種子でも高温湿層処理での胚の生長と発芽力を調べてみる必要がありそうだ。しかし、クロマツ、アカマツの成熟した種子での組合せ湿層処理(25℃と2℃, いずれも数日間)の例をみると<sup>2)</sup>発芽は促進するが前処理の期間がきわめて短かいので、未熟な種子で胚発達を促進する安定した処理方法が考えられるかどうか疑問である。*P. silvestris*では球果を高温で貯蔵した例もあるが(24℃, 1ヵ月間)<sup>47)</sup>十分に発達した種子区分(Ⅳ)が少し増すとともに退化した種子区分(0, I)が増加する。未熟な球果を高温で湿層処理すれば胚発達は一層阻害されると考えられる。

胚分化の過程にあるクロマツの種子では、球果の低温湿層処理によって点状の小さい胚をもつ種子(I)が増加し、部分的に胚の退化がみられる。つまり、この過程にある胚発達初期の種子は低温湿層処理によって胚発達が阻害される。したがって、球果の低温湿層処理が胚発達や発芽力を促進する効果をもつのは子葉が生長する過程にある胚発達後期の種子に限定される。

また、低温湿層処理をした種子で胚長比と種皮を取り除いた種子の発芽率を調べてみると、クロマツ、アカマツともに胚長比60以上で採取した時点にかかわらず高い発芽率を示した。低温湿層処理後の種子で胚長と発芽の関係を調べた報告はほとんどないが、*P. cembra* の低温湿層処理をした種子では胚腔の40%以上の胚長をもつ種子が発芽する。<sup>16)</sup> 低温湿層処理をした未熟な種子では胚長比の値によって発芽力をもつ種子を形態的に判別することができると考えられる。また、胚長比60で示される胚発達の段階は野外で成熟するクロマツ、アカマツの種子が潜在的に発芽力をもつ時点であり、球果の低温湿層処理はこの可能性を引き出す効果をもつのではないかと考えられる。しかしこのことは、一面では胚が生長して一定の段階に達しなければ低温湿層処理の効果がないことを示しており、クロマツ、アカマツでの球果の低温湿層処理がかなり限定された効果しかもたないことを示している。

### ま と め

1) クロマツ、アカマツ種子の発達をおもに軟X線写真によって調べ、胚発生の過程をいくつかの段階に区分して、組織形成の時間的な経過を検討した。

クロマツ、アカマツでは胚発生の前期の段階が10～15日で、胚の組織形成の段階が約50日であった。胚の組織形成の段階で、胚内の各組織の分化する過程が10～15日、子葉の生長する過程が35～40日であった。クロマツ、アカマツの同一母樹の種子では受精の時点が斉一であったが、胚分化の過程での胚の生長には個体差が大きかった。胚の組織形成の段階が終了したクロマツで8月下旬、アカマツで8月中旬に、胚と種子の大きさが高い相関を示し、胚長比もほぼ一定の値になった。

2) クロマツ、アカマツで未熟な種子の発芽力を調べ、胚発達との関係を検討した。

種皮を取り除いた種子が発芽するのはクロマツが8月下旬、アカマツが8月中旬で、胚の組織形成の段階が終了した時点にあたる。クロマツ、アカマツでは胚が形態的に完成する時期に種子の内部が発芽力をもつと考えられる。また、種皮のついた種子が発芽する時点はクロマツが9月中旬、アカマツが9月上旬で、発芽力の発生する時期は他の多くの針葉樹の種子に比べて約30日も遅い。クロマツ、アカマツの種子での発芽の遅延は他の針葉樹の種子に比べて胚発達の遅いことが主たる要因であると考えられるが、種皮が未熟種子の発芽を抑制することも発芽の遅れを一層大きくする原因になっていると考えられる。

クロマツ、アカマツでは平均の胚長比がほぼ完熟時の値を示す9月初めに種皮を取り除いた種子が高い発芽率、発芽勢を示す。しかし、同じ胚長比をもつ種子でも採取した時期によって発芽率に大きな差があり、個々の種子の胚長比の値で発芽力を判別することができない。野外で成熟するクロマツ、アカマツの種子は胚の形態的な完成が発芽力をもつ一つの条件になるが、種子が発芽するためには胚・胚乳が組織として充実し高い生理的な活性をもつことが必要であると考えられる。

3) クロマツ, アカマツの未熟な球果を10月下旬まで低温湿層処理したときの種子の胚発達と発芽力を調べた。

未熟な球果を低温湿層処理すると、種皮を取り除いた種子が発芽する時点と高い発芽率を示す時点がいずれも野外で成熟する種子より約20日早い。種皮のついた種子が発芽する時点も早い。球果の低温湿層処理は未熟な種子の活力を保持するだけでなく、発芽を促進する効果をもつと考えられる。

子葉が生長する過程にある種子では低温湿層処理によって胚乳、胚、子葉が少し発達し胚長比もわずかに増す。球果の低温湿層処理は未熟な種子の発芽を促進するが、胚・胚乳の形態的な発達をうながす効果は低いと考えられる。また、胚分化の過程にあるクロマツの種子では球果の低温湿層処理によって部分的に胚の退化がみられるので、低温湿層処理が効果をもつのは子葉が生長する過程にある胚発達後期の種子に限定される。

低温湿層処理をしたクロマツ, アカマツの種子は胚長比60以上で、採取した時点にかかわらず高い発芽率を示し、胚長比の値によって発芽力をもつ種子を形態的に判別することができる。胚長比60で示される胚発達の段階は野外で成熟するクロマツ, アカマツの種子が潜在的に発芽力をもつ時点であり、球果の低温湿層処理はこの可能性を引き出す効果をもつと考えられる。

この一連の研究についてご指導いただいた佐藤大七郎先生に厚くお礼を申しあげる。また、多くの助言と励ましをいただき、実験機器を使わせてくださった郷正士博士と、実験材料の管理をしていただいた東大演習林田無試験地の方々にお礼を申し上げる。なお、この研究の一部の測定値(1968年の発芽率)は井沢文夫君が実験し卒業論文としてとりまとめたもので、ここに付記して謝意を表する。

#### 引用文献

- 1) ASKAWA, S. Further investigation on hastening the germination of *Pinus koraiensis* seeds., J. Jap. For. Soc., **38**, 1-4, 1956.
- 2) 浅川澄彦 アカマツ, クロマツのタネの発芽と温度, 林試研報, **92**, 1-18, 1956.
- 3) 浅川澄彦 五葉松類のタネの発芽促進, 林試研報, **100**, 41-54, 1957.
- 4) ALLEN, G. S. Embryogeny and the development of the apical meristems of *Pseudotsuga*. II Late embryogeny. Amer. J. Bot., **34**, 73-80, 1947.
- 5) ALLEN, G. S. Factors affecting the viability and germination behavior of coniferous seed. Part I Cone and seed maturity, *Tsuga heterophylla* (RAFN.) SARG., For. Chron., **34**, 266-274, 1958.
- 6) ALLEN, G. S. Factors affecting the viability and germination behavior of coniferous seed. Part II Cone and seed maturity, *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO., **34**, 275-282, 1958.
- 7) BUCHHOLZ, J. T. and OLD, E. M. The anatomy of the embryo of *Cedrus* in the dormant stage., Amer. J. Bot., **20**, 35-44, 1933.



- 8) BUCHHOLZ, J. T. Embryological aspects of hybrid vigor in pines., Science, 102, 135-142, 1945.
- 9) BUCHHOLZ, J. T. Volumetric studies of seeds, endosperms, and embryos in *Pinus ponderosa* during embryonic differentiation., Bot. Gaz., 108, 232-244, 1946.
- 10) CHING, T. M. and CHING, K. K., Physical and physiological changes in maturing Douglas-fir cones and seed., For. Sci., 8, 21-31, 1962.
- 11) DICKMANN, D. I. and KOZLOWSKI, T. T. Seasonal changes in the macro- and micro-nutrient composition of ovulate strobili and seeds of *Pinus resinosa*., Can. J. Bot., 47, 1547-1554, 1969.
- 12) DOGRA, P. D. Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in *Pinaceae*., Stud. For. Suec., 45, 1-97, 1967.
- 13) EHRENBERG, C., GUSTAFSSON, Å., PLYM FORSHELL, C. and SIMAK, M. Seed quality and the principles of forest genetics., Hereditas, 41, 291-366, 1955.
- 14) FENTON, R. H. and SUCOFF, E. I. Effects of storage treatments on the ripening and viability of Virginia pine seed., U. S. For. Serv. Res. Note, NE-31, 6 pp., 1965.
- 15) 郷正士, 平松遙 タネのうれかたと発芽, 東大演報, 48, 103-114, 1955.
- 16) HAGNER, S. and SIMAK, M. Stratifieringsförsök med frö av *Pinus cembra*., Norrl. Skogsv. Förb. Tidskr., 2, 227-275, 1958.
- 17) 長谷川孝三 林木種子の活力に関する実験的研究, 帝林東京林試報, 4 (3), 1-355 (v.2-8), 1943.
- 18) HEIKINHEIMO, O. Suomen metsärajametsät ja niiden vastainen Käyttö., Comm. Inst. For. Finl., 4, 1-71 (Ref. 1-20), 1921.
- 19) 平瀬作五郎 くろまつノ授精ニ就テ, 植雑, 32, 343-356, 1918.
- 20) HÅKANSSON, A. Seed development of *Picea abies* and *Pinus silvestris*., Medd. Stat. Skogsforskn. Inst., 46 (2), 5-23, 1956.
- 21) 勝田 柁 マツ類種子の成熟ならびに発芽過程に関する生理学的研究 (第1報) 種子蛋白質の変遷, 東大演報, 55, 125-159, 1959.
- 22) KATSUTA, M. The synthesis of reserve protein in ripening pine seeds., J. Jap. For. Soc., 43, 157-161, 1961.
- 23) 勝田 柁, 佐藤大七郎 クロマツの球果の発達, 日林誌, 46, 166-170, 1964.
- 24) 勝田 柁, 佐藤大七郎 クロマツ, アカマツのタネの成熟と発芽, 演習林, 17, 105-112, 1968.
- 25) KONAR, R. N. A qualitative survey of the free amino acids and sugars in the developing female gametophyte and embryo of *Pinus roxburghii* SAR., Phytomorphology, 8, 168-173, 1958.
- 26) KONAR, R. N. A quantitative survey of some nitrogenous substances and fats in the developing embryos and gametophytes of *Pinus roxburghii* SAR., Phytomorphology, 8, 174-176, 1958.
- 27) KONAR, R. N. and OBEROL, Y. P. Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads - a review., Bot. Rev., 35, 89-116, 1969.
- 28) KRIEBEL, H. B. Technique and interpretation in tree seed radiography., U. S. For. Serv. Res. Paper, NC-6, 70-75, 1966.
- 29) KRIEBEL, H. B. Embryo maturation in *Pinus peuce* under controlled environment., Proc. IUFRO, Wkg. Group Mtg. on Reprod. of Forest Trees, Florida, 1971.
- 30) KRIEBEL, H. B. Embryo development and hybridity barriers in the white pines (Section *Strobus*)., Silvae Genet., 21, 39-44, 1972.
- 31) KRUGMAN, S. L. Artificial ripening of sugar pine seeds., U. S. For. Serv. Res. Paper, PSW-32, 7 pp., 1966.
- 32) KUJALA, V. Untersuchungen über den Bau und die Keimfähigkeit von Kiefern- und Fichten-

- samen in Finnland., Comm. Inst. For. Finl., 12, 1-68, 1927.
- 33) MAKI, T. E. Significance and applicability of seed maturity indices for ponderosa pine., J. For., 38, 55-60, 1940.
- 34) MESSER, H. Das Fruchten der Waldbäume als Grundlage der Forstsamengewinnung. I Koniferen., 108pp. (v. 14-48), J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 1958.
- 35) MÜLLER-OLSEN, C. and SIMAK, M. X-ray photography employed in germination analysis of Scots pine (*Pinus silvestris* L.), Medd. Stat. Skogsforskn. Inst., 44 (6), 1-19, 1954.
- 36) MÜLLER-OLSEN, C., SIMAK, M. and GUSTAFSSON, Å. Germination analysis by the X-ray method: *Picea abies* (L.) KARST., Medd. Stat. Skogsforskn. Inst., 46 (1), 1-12, 1956.
- 37) NATHER, H. Zur Keimung der Zirbensamen., Cbl. ges. Forstwesen, 75, 61-70, 1958.
- 38) POGODA, G. Der Einfluss der Erntezeit auf die Keimfähigkeit von Douglassiensaatgut., Allg. Forstzeitschr., 17, 283, 1962.
- 39) REDISKE, J. H. Maturation of Douglas-fir seed - a biochemical study., For. Sci., 7, 204-213, 1961.
- 40) REDISKE, J. H. and SHEA, K. R. Loss of Douglas-fir seed viability during cone storage., For. Sci., 11, 463-472, 1965.
- 41) 齊藤雄一 赤松の花粉発芽に就て, 日林誌, 32, 217-219, 1950.
- 42) SARVAS, R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*., Comm. Inst. For. Fenn., 53 (4), 1-198, 1962.
- 43) SCHOPF, J. M. The embryology of *Larix*., Illinois Biol. Monogr., 19, 1-97, 1943.
- 44) SCHUBERT, G. H. Effect of ripeness on the viability of sugar, Jeffrey, and ponderosa pine seed., Proc. 55th Ann. Meeting, Soc. Amer. For. 1955, 67-69, 1956.
- 45) SILEN, R. R. Artificial ripening of Douglas-fir cones., J. For., 56, 410-413, 1958.
- 46) SIMAK, M. and GUSTAFSSON, Å. Fröbeskaffenheten hos moderträd och ympar av tall., Medd. Stat. Skogsforskn. Inst., 44 (2), 1-73, 1954.
- 47) SIMAK, M. and GUSTAFSSON, Å. Röntgenanalys och det norrländska tallfröets kvalitetsförbättring., Svenska Skogsvårdsfören. Tidskr., 57, 475-486, 1959.
- 48) SIMAK, M. Mognadsprocessen hos tallfrö (*Pinus silvestris* L.) ., Sveriges Skogsvårdsförb. Tidskr., 4, 411-426, 1966.
- 49) SPURR, A. R. Histogenesis and organization of the embryo in *Pinus strobus* L., Amer. J. Bot., 36, 629-641, 1949.
- 50) TAKAO, A. Histochemical studies on embryogenesis of *Pinus thunbergii* PARL., Bot. Mag., 73, 379-388, 1960.
- 51) 柳沢聡雄 北海道無意根岳における林木の季節現象に関する二・三の観測, 林試研報, 70, 71-92, 1954.
- 52) 柳沢聡雄 針葉樹のタネの発芽と寿命に及ぼす球果の成熟度の影響, 林試研報, 172, 45-94, 1965.

### Summary

1) Internal structure of *P. thunbergii* and *P. densiflora* seeds during the developmental period after ovule growth was observed by making use of X-ray photographs. On the basis of these observations a process of embryogeny was divided into several stages and the duration of each stages was fixed.

The time of fertilization was at late June in *P. thunbergii* and mid-June in *P.*

*densiflora*. The duration of early embryogeny in both pines extended for 10 to 15 days and the followion duration of embryonic differentiation for about 50 days. In the latter stage the differentiation of embryonic tissues progressed for 10 to 15 days and then the growth of cotyledon continued for 35 to 40 days.

2) Germination of unripe seeds in *P. thunbergii* and *P. densiflora* was examined both in decoated and intact seeds, and relation between germinability and embryo development was ascertained.

Decoated seeds started to germinate at late August in *P. thunbergii* and mid-August in *P. densiflora*, simultaneously with the end of embryonic differentiation. The inner parts of seeds in both pines could be possessed of germinability in the time of morphological perfection of embryo. Intact seeds germinated after mid-September in *P. thunbergii* and early September in *P. densiflora*. The occurrence of germinability in intact seeds seemed to be late for about 30 days as compared with many other coniferous seeds. This delay of germination in both pine seeds was thought to be largely caused by the delay of embryo development and partly due to the inhibition of germination by seed coats in unripe pine seeds.

Decoated seeds in both pines attained to high germination percent and germinative speed at the beginning of September when mean embryo ratio rose to full ripeness level. Germination percent, however, differed greatly even in seeds of the same embryo ratio class by the time of seed collection. Germinability of unripe seeds in the open, therefore, could be hardly estimated by embryo ratio of individual seeds. Although the morphological perfection of embryo was thought to be necessary for germination of unripe seeds in both pines, the physiological activity in embryo and endosperm with the accumulation of reserves seemed to be required.

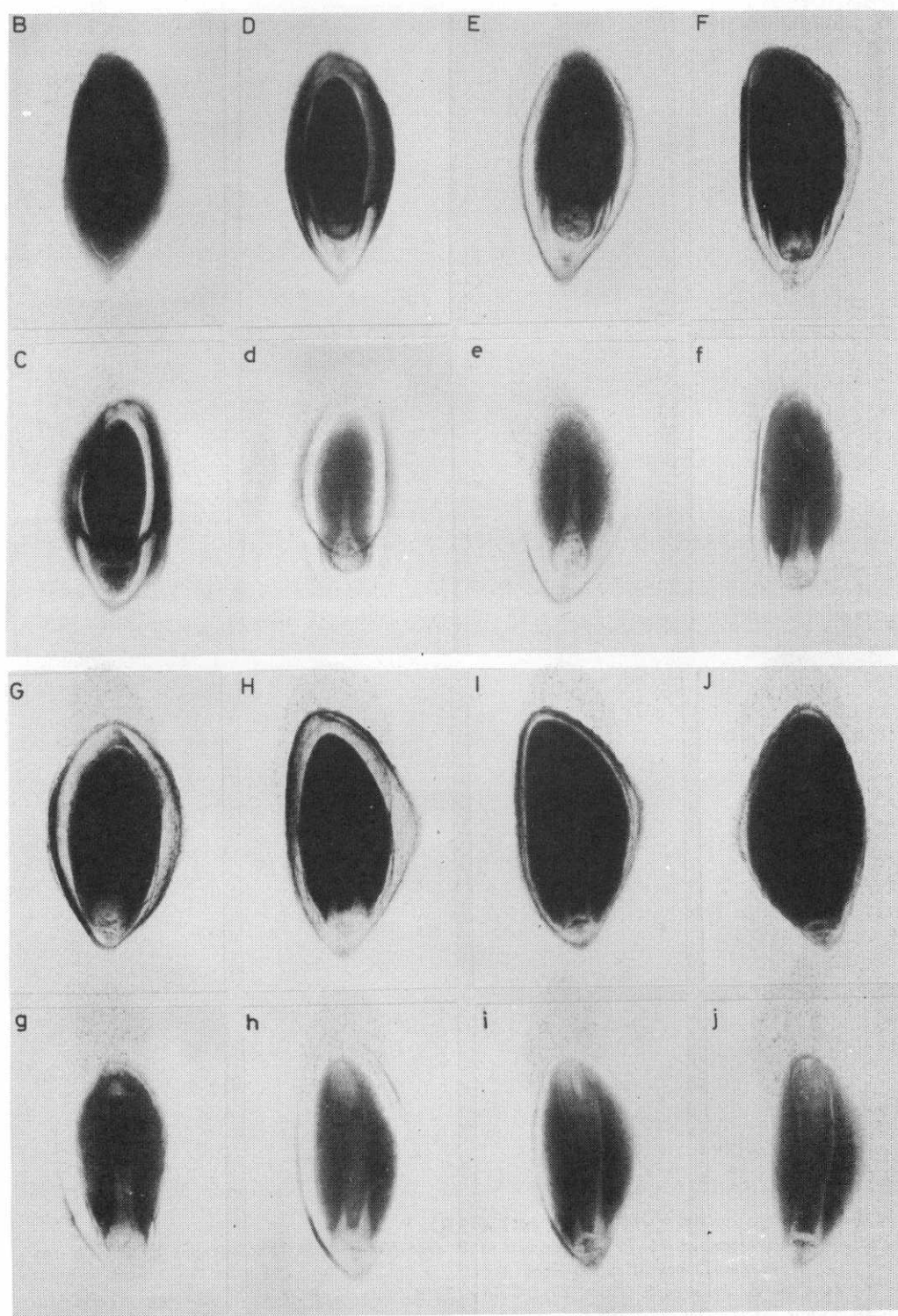
3) Germination and embryo development of unripe seeds after cold stratification in unripe cones during the period from each collection time to late October were examined.

When unripe cones were cold stratified, germination of decoated seeds was about 20 days fast both in the time of occurrence of germination and attainment to high germination percent than unripe seeds in the open. And also in intact seeds, germination occurred at still unripe stages. Cold stratification in unripe cones not only maintained viability, but promoted germination of unripe seeds.

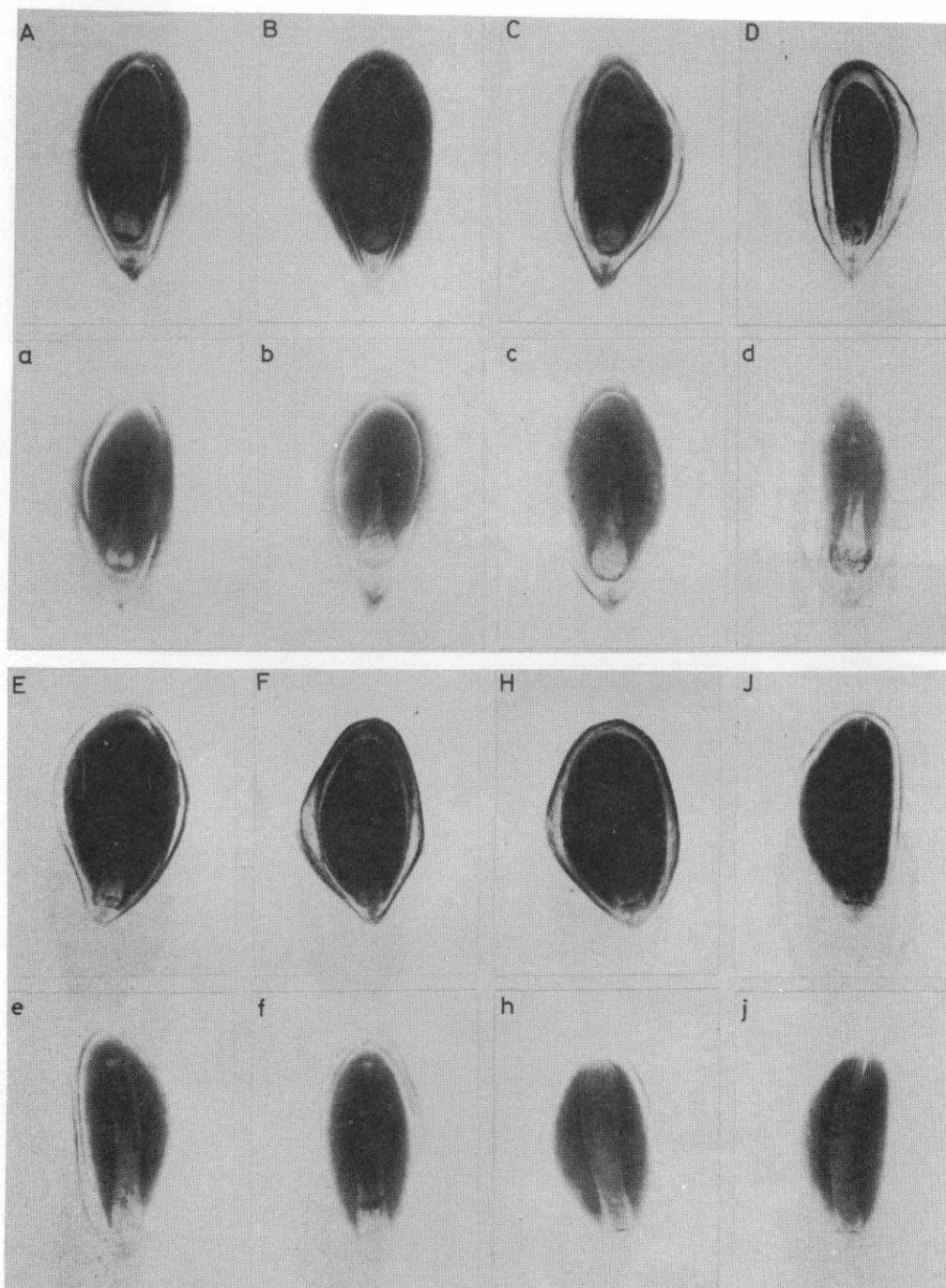
Endosperm, embryo and cotyledon lengths increased just a little and embryo ratio rose slightly by cold stratification in unripe seeds during a period of cotyle-

don growth, but young embryos of *P. thunbergii* during a period of the differentiation of embryonic tissues degenerated in a high degree by cold stratification. Cold stratification in unripe cones hastened germination of unripe seeds, but could hardly promote the morphological development of embryo and endosperm.

Stratified seeds of both pines germinated always at high rate independently of the collection time of seeds, when embryo ratio attained to over 60 percent. The germinability of stratified seeds could be estimated by embryo ratio of individual seeds. In the stage of embryo development of 60 percent in embryo ratio, unripe seeds of both pines seemed to be latently possessed of germinability, and cold stratification was thought to have the effects which convert its latent possibilities into actual germination.

I *P. thunbergii*

## II *P. densiflora*



写真—1. クロマツ, アカマツ種子の発達 (軟X線写真)

Photo. 1. Development of *P. thunbergii* and *P. densiflora* seeds (Photographs by soft X-ray apparatus, magnification about 6.5)

A: June 16, B: June 24, C: June 29, D: July 8, E: July 13, F: July 22, G: Aug. 5, H: Aug. 19, I: Aug. 31, J: Oct. 21

To realize the development of embryo cavity and embryo photographs with small letter are presented.