

ヤマボウシのシュート形成に関する解剖学的研究

八田 洋章*

HATTA, Hiroaki*: An Anatomical Study on Shoot Formation of
Cornus kousa Buerg. ex Hance

ヤマボウシの1個の冬芽からは頂生のシュートを含めて通常1—5本のシュートが伸長する。既報(八田, 1980)においてこれら分枝の状態を外見上あらわれたシュートの数や、各シュート相互の位置関係に基づいて、A-F₂の8型に分類した。

本報は節部における各シュートの分枝について、とくに維管束走行を中心として観察し、上記の8型に分けた分枝の外部形態に対応する内部構造を明らかにしようとするものである。

材料および方法

材料は国立科学博物館筑波実験植物園に植栽されている8年生個体を主に使用し、一部筑波大学植栽のものを供試した。1980年4月26日に採集した新梢および同年7月13日に採集した若い花芽をFAA液を用いて吸引固定し、常法によりパラフィンで埋蔵して、厚さ10 μ mの連続横断切片を作成し、ヘマトキシリンで染色した。

結 果

1. 茎から普通葉および鱗片葉への維管束走行

茎からは側枝への維管束の分枝とともに葉への維管束の分枝がみられる。本報の主題である新梢の分枝様式に対応する維管束走行の様子を以下各項で述べるが、新梢の伸長した時点では前年の普

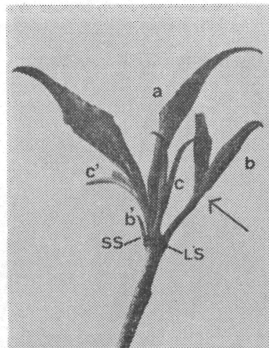


Fig. 1. Five shoots elongated from a winter terminal bud. There are a terminal shoot (a) and four axillary ones (bb' cc') which are subtended by the foliage and scale leaves. LS: Foliage leaf scars; SS: Scale leaf scars. The part shown by a thick arrow was sectioned and shown in Fig. 2.

* 国立科学博物館筑波実験植物園 Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Ibaraki Prefecture.

通葉や鱗片葉は脱落しているため (Fig. 1), それらへの維管束の走行状態が明瞭でない。

そこで本節では普通葉が展開した若いシュートの節部 (Fig. 1, 矢印) および鱗片葉が形成されて間もない花芽を例にとり, ヤマボウシにおける茎から葉への維管束走行に関する観察結果を述べる。Fig. 2 は1980年春に伸長したシュートの横断切片を示す。

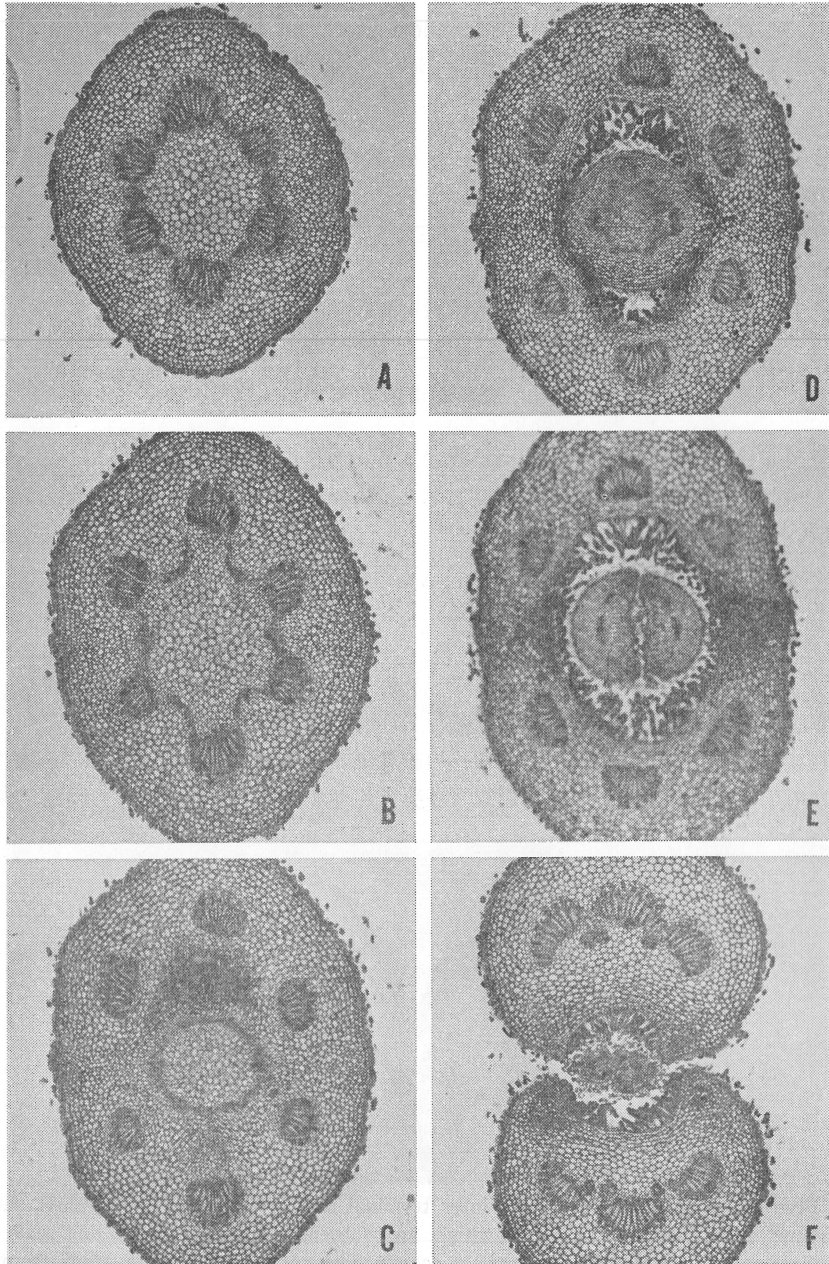


Fig. 2. Transsections of a shoot shown in Fig. 1. A: the lowermost, F: the uppermost. Vascular system between stem and petiole is shown. A pair of foliage leaves are supplied with six traces from the central cylinder.

(イ) まず節近くではだ円形を示す茎の横断面で6個の葉跡が明瞭であり (Fig. 2-A), 葉跡が中心柱の外側に出て6個の葉隙を生じる (Fig. 2-B)。

(ロ) 茎の少し上部では茎の形は横断面でいっそう細長いだ円形であり, 写真の上下方向に普通葉の腋芽と推定される芽の原基が認められる (Fig. 2-C)。

(ハ) 葉跡は3個ずつがそれぞれ葉柄へと走行する (Fig. 2-D, E, F)。

(ニ) 一方, 茎の中央の維管束は円形の中心柱となり (Fig. 2-C), 一段上部の節で再び6個ずつの葉跡と葉隙を生じ, 冬芽の鱗片葉になると推定される2対目の葉の原基を形成する (Fig. 2-D, E, F)。通常本種の成木の各シュートは1年に1対の普通葉を形成するのみであり, その原基はさらにこのあとに発生することになる。

次に Fig. 3 に花芽の鱗片葉の場合を示す。

(イ) まず6個ずつの葉跡と葉隙が認められ (Fig. 3-A), 3個ずつの葉跡が外鱗片へ走行する (Fig. 3-B)。

(ロ) 茎の少し上方の部分では円形の中心柱にさらに6個の葉跡と葉隙が認められる (Fig. 3-B, C)。

(ハ) このようにして3個ずつの葉跡が内鱗片へ走行する (Fig. 3-D)。Fig. 3-C では写真の上下方向 (内鱗片方向) に枝跡が認められ, Fig. 3-D では腋芽が形成されている。

2. 分枝に伴う維管束走行

Fig. 1 は冬芽が展開して5本のシュートが現われた4月下旬の状態を示す。冬芽で外側をおおっていた鱗片葉が展開脱落し, その葉痕 (SS) と, 前年の普通葉の葉痕 (LS) とが接近する2節をなしている。

下位の節である普通葉の葉痕 (LS) の上部からは腋生のシュート bb' が出て, 上の節の鱗片葉

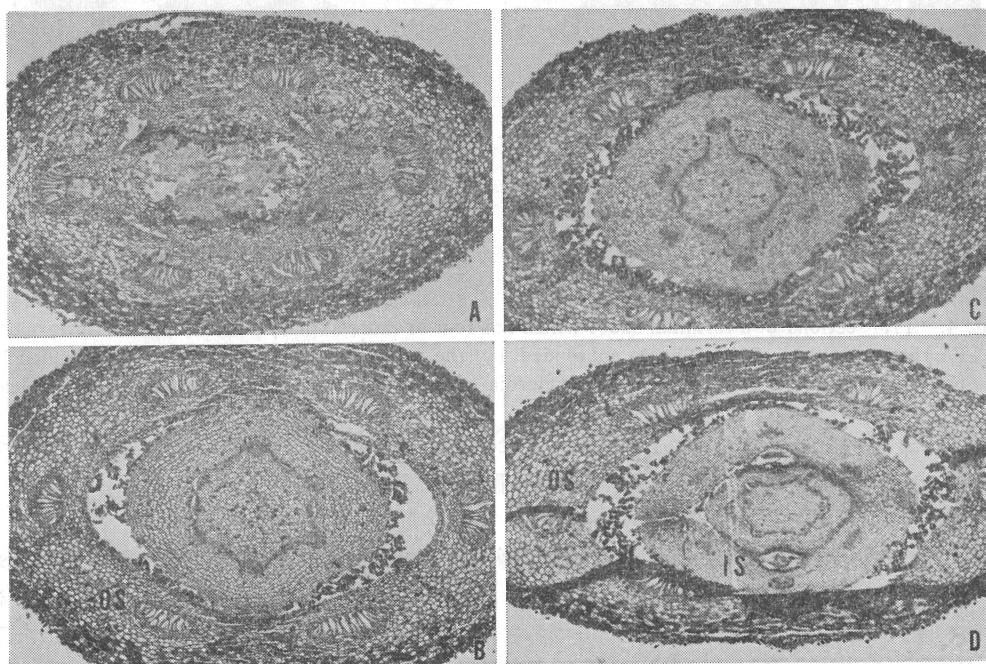


Fig. 3. Transections of a floral bud. A: the lowermost, D: the uppermost. The vascular course is the same as the case of the foliar bud. OS: Outer scale leaf, IS: Inner scale leaf.

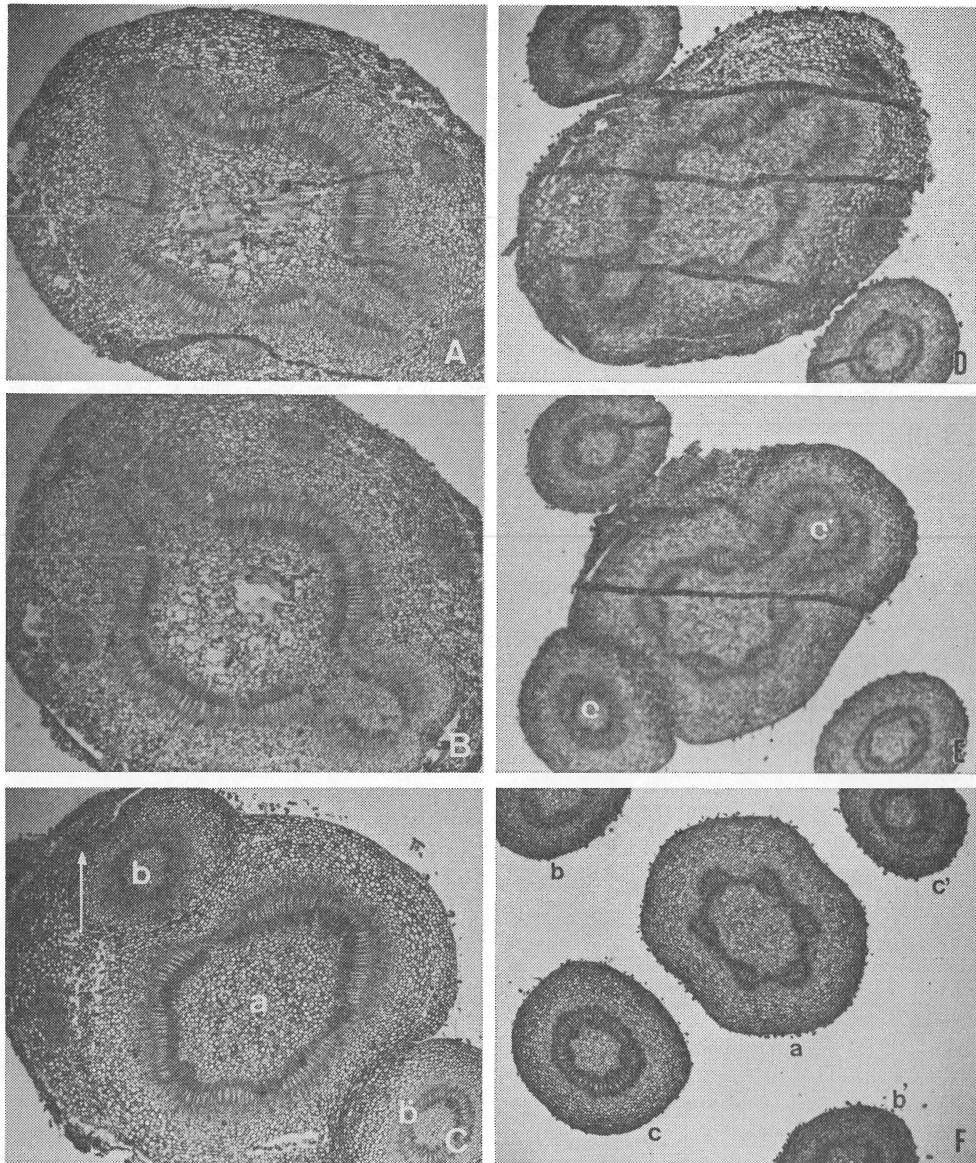


Fig. 4. Transsections of a terminal shoot which has four or more axillary shoots. A: the lowermost, F: the uppermost. b, b': Shoots subtended by the foliage leaves; c, c': Shoots subtended by the scale leaves. Arrow shows the primordia of an accessory bud subtended by a foliage leaf.

の葉痕 (SS) の上部からは同様にしてシュート cc' が生じている。中央のシュートは頂芽 a である。cc' は a を中心として bb' と 90° ずれた位置にある。

a) 5本および4本のシュート形成の場合 (Fig. 4)。

Fig. 1 で示した5本のシュートの例は頂芽が葉芽の例で、1対の普通葉の腋芽と推定されるシュート (bb'), 頂芽をとりまく1対の鱗片葉の腋芽と推定されるシュート (cc') および頂芽そのもの (a) のいずれもが外見的にも現われた場合である。これは既報で分類した A 型、B 型および C 型のいずれかに相当する (八田, 1980)。

以下 (イ) - (ロ) の順でシュートの下から上に向かっての維管束走向とそれに伴う外部形態上の

変化を説明する。

(イ) まず6個ずつの葉跡と葉隙が認められる。6個の葉跡は1対の普通葉へそれぞれ3本ずつ入る (Fig. 4-A, B)。それぞれの葉腋では1個の枝隙から2本の太い枝跡が出てそれぞれ1本ずつの枝が生じ、3本のシュート abb' となる (Fig. 4-B, C)。その腋芽のさらに外側に副芽と考えられる小さな芽の原基が認められることがある (Fig. 4-C, 矢印)。

(ロ) つぎに主軸の中心柱から再び6本の葉跡が出てそれぞれ3本ずつが1対の鱗片葉に入り (Fig. 4-D), その腋芽としてシュート cc' が bb' と直角方向に形成される (Fig. 4-E, F)。

樹冠上ではこのほかに1個の葉芽からは4本のシュート (B, C 型), 3本のシュート (D_1D_2 型), 2本のシュート (D_2 型), 1本のシュート (E 型) が現われる場合があり (八田, 1980), 4本のシュート形成の場合は上記の bb' , cc' のうちのいずれか1本が成長しなかった場合である。

すでに述べたようにシュートが伸長する時点では前年の普通葉も鱗片葉も脱落していて両者への維管束走行は Fig. 4 および以下に述べる各項においても不鮮明であったり、省略されたりしているが、いずれも Fig. 2 および Fig. 3 で示したような経過をたどると考えられる。

b) 3本のシュートの場合 (Fig. 5)。

1対の普通葉のそれぞれへ3本ずつの葉跡が入る。それぞれ腋芽の原基は形成されるが生長しない (Fig. 5-A, 矢印)。6本の葉跡が3本ずつ1対の鱗片葉に入り (Fig. 5-B, C), その腋芽 cc' が発生、生長して3本のシュート acc' になる場合 (Fig. 5-D) である。Fig. 5-A の写真では1対の普通葉の腋芽のうち的一方しか認められないが、茎の形状から推定すると形成はされていたが切片作成の際に脱落したと考えられる。また副芽は最初から形成されなかったようである。

c) 2本および1本のシュート形成の場合 (Fig. 6)。

2本の場合は普通葉の腋芽は形成されるが生長せず (Fig. 6-A, 矢印), 鱗片葉の腋芽の一方も

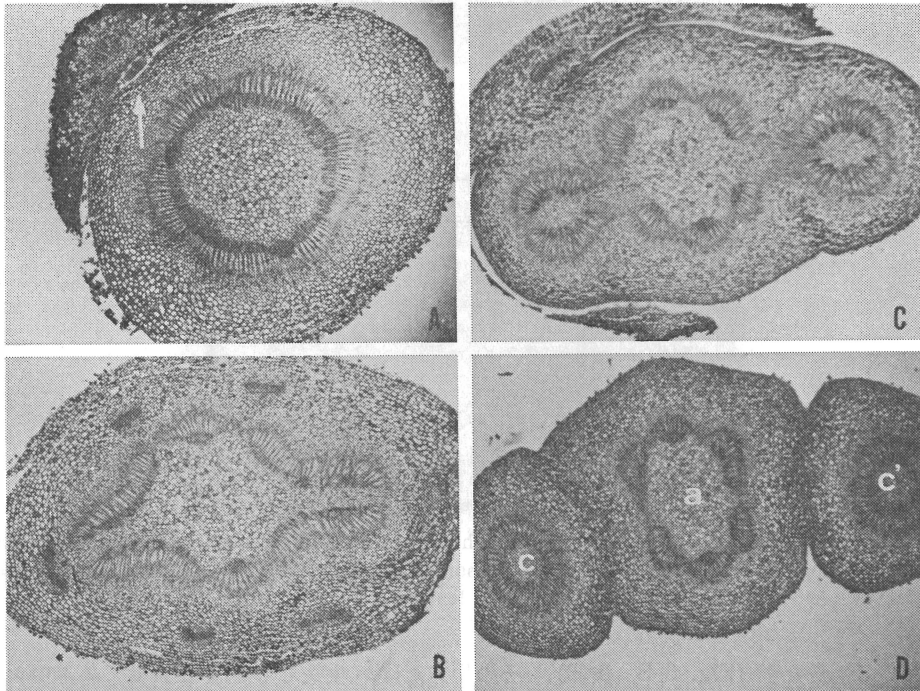


Fig. 5. Transections of a terminal shoot which has a couple of axillary shoots. A: the lowermost, D: the uppermost. Arrow shows the primordium of a shoot subtended by the foliage leaf.

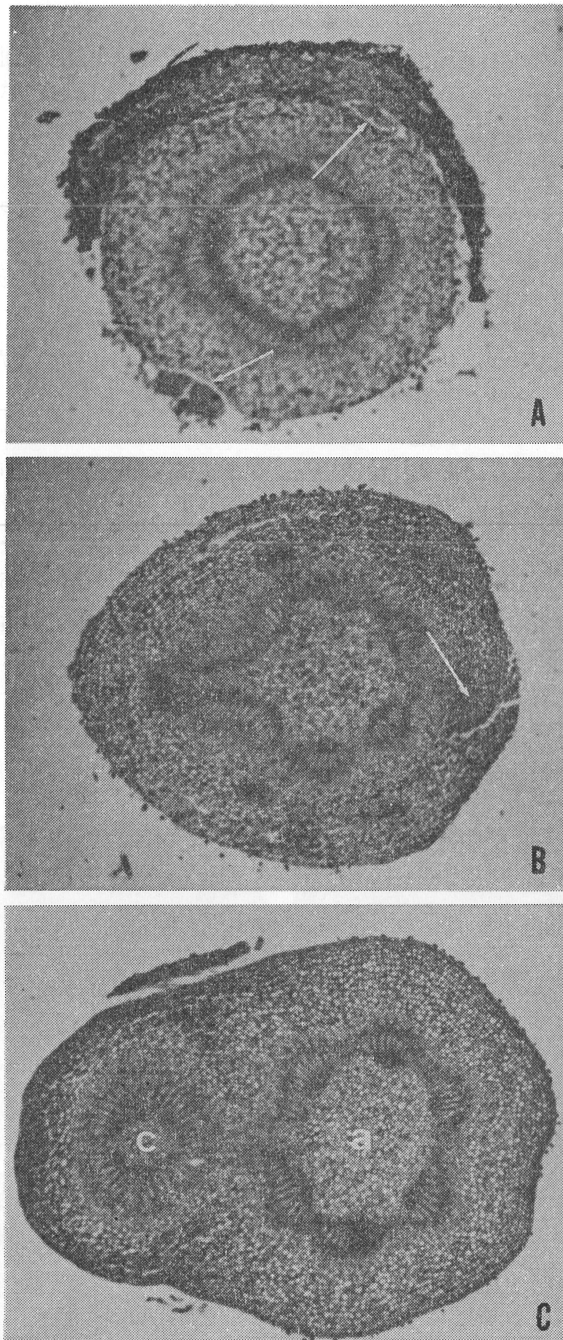


Fig. 6. Transsections of a terminal shoot which has an axillary shoot. A: the lowermost, C: the uppermost. Arrows show the primordia of shoots bb' subtended by the foliage leaves (A), and c' subtended by the scale leaf (B).

ごく小さくて生長せず (Fig. 6-B, 矢印), その片方だけが生長して頂芽と合せて2本のシュート ac を形成する (Fig. 6-C) 場合である。またこのシュート c の生長も停止すると頂芽1本だけのシュート形成となる。

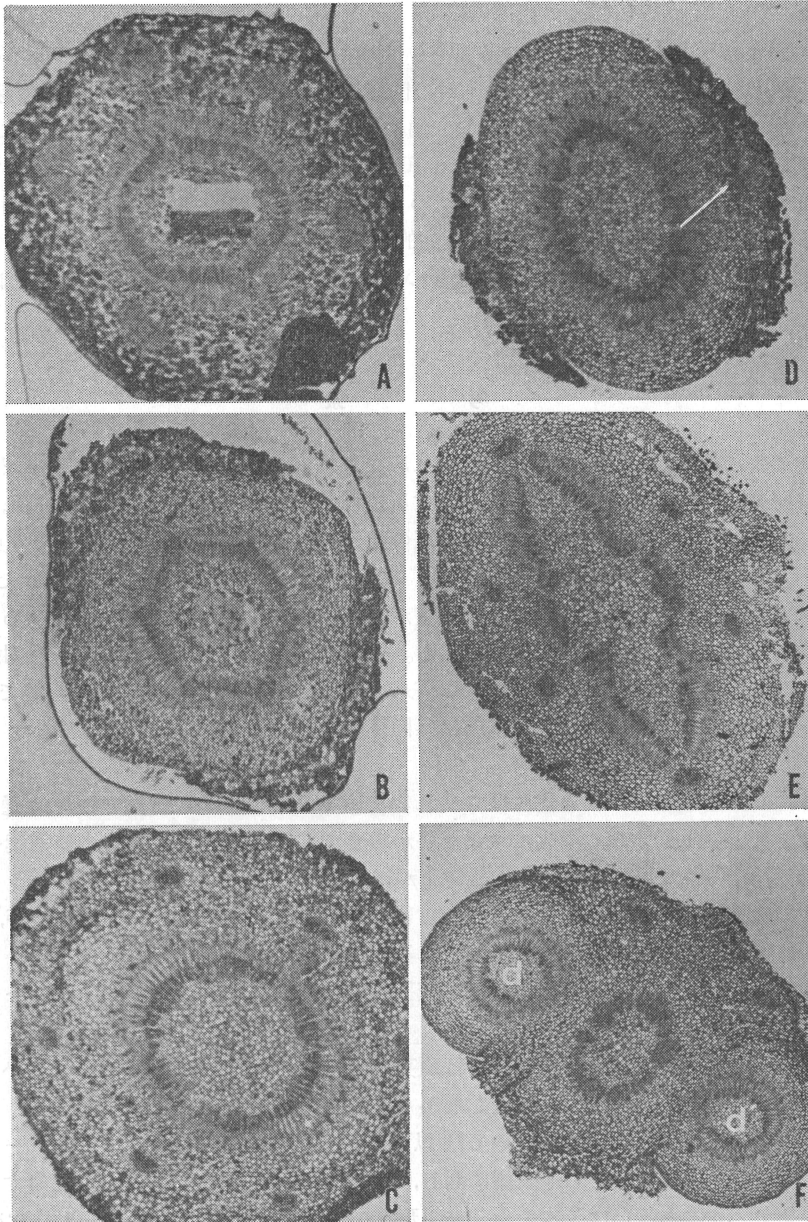


Fig. 7. Transections of a terminal shoot which shows a pseudo-dichotomous branching. The pairs of foliage leaves (A-B), outer scale leaves (C-D) and inner scale leaves (E-F) are supplied with six leaf traces from the central cylinder respectively. Axillary shoots (dd') subtended by inner scale leaves are developed. Arrow shows a primordium of shoot subtended by the outer scale leaf.

d) 偽二又分枝形成の場合 (Fig. 7)。

上記各項の例はいずれも葉芽の展開によるシュート形成であるが、一方花芽の場合は鱗片葉を2対4枚もっているので定芽の数は葉芽より2個多い。しかし通常は内鱗片の腋芽と推定される2本のシュート dd' が伸長して偽二又分枝を形成する (F₁型)。時には外鱗片の腋芽と推定されるシュート ee' の一方、または両方が伸長して3本または4本のシュート dd'e または dd'ee' となるこ

ともある (F_2 型)。Fig. 7 に従って述べる。

3本の葉跡がそれぞれ1対の普通葉へ出てゆき (Fig. 7-A, B), つぎに6個の葉跡が外鱗片へ走り (Fig. 7-C, D), さらに6個の葉跡が1対の内鱗片へ入り (Fig. 7-E, F), その腋芽としてシュート dd' が形成される (Fig. 7-F)。中央の主軸上に花序が形成され, 例年7月上旬には脱落するためシュート dd' が偽二又分枝を構成する (八田, 1979)。

この標本においても普通葉の腋芽の形成は認められない。外鱗片の腋芽については中心柱からごく細い2個の枝跡が認められ (Fig. 7-C), 痕跡的な腋芽の原基が認められるにすぎない (Fig. 7-D, 矢印)。若い充実した花芽では外鱗片の腋芽の一方または双方が生長して3本または4本の栄養枝を生ずることが時に観察される。

考 察

一般に葉やそれに伴う腋芽は茎頂から周期的に形成されるので成熟した段階にもほぼ規則的に主軸のまわりに配列して葉序あるいはそれに対応する枝の配列をなすといわれている (原, 1981)。そして茎の中にも葉序や枝の配列に対応した維管束の配列があると考えられる。そこで外見上から $A-F_2$ 型に分類したシュート形成様式 (八田, 1980) に対する内部形態的な観察を行なった。

ヤマボウシでは茎から普通葉や鱗片葉へ維管束が出る場合に6個の葉跡と葉隙が認められ, 規則的に3個ずつが対生をなすそれぞれの葉柄へ入る。この場合, 1個の葉跡はそれぞれ独立の葉隙をもっている (Fig. 2)。枝の場合は1つの枝隙から2本の枝跡が出ていることが明らかであった。また普通葉と鱗片葉への維管束の走行は基本的には同様の経過をたどることが確認できた (Fig. 2 および3)。

ところで本種の葉芽は1対の普通葉にはさまれる状態で頂芽が位置し, 成熟枝では通常1年に普通葉と鱗片葉それぞれ1節ずつの形成にすぎないからまず維管束は前年の1対の普通葉へ走り, その腋芽 bb' が生じ, 次に1対の鱗片葉に維管束が出てその腋芽 cc' が発生するという順序が推定される。花芽では鱗片葉が葉芽より1対多いから普通葉とその腋芽, 外鱗片とその腋芽, 次に内鱗片とその腋芽の順に維管束が走行すると考えられる。

外見上5本のシュート形成の場合はいずれの腋芽への維管束も太く, それがシュートに生長する様子が明らかであった。

一方, 4本から1本のシュート形成の場合は頂芽を除く腋芽の一つから三つ, あるいはそれらのすべてが外見上枝と認められるまでに成長しなかった場合である。この場合, bb' , cc' のいずれの位置のシュートが生長を停止するかについては以下のように考えられる。4本のシュート形成ではB型なら b' , C型なら c' すなわち地表側に面し, 年間最も伸長するシュートに相対する一方のシュートが生長せず, 3本あるいは2本のシュート形成では bb' がまず生長を停止し, 次に cc' のいずれかが生長を停止することが外部形態の観察からも推定できる (八田, 1980)。

なお, 腋芽の原基は外見上認められない場合でも内部では大部分が形成されていることが明らかとなった。しかしいずれの場合も走行する維管束は極めて細い。

また5本のシュートの形成される経過に関しては普通葉の腋芽 bb' がまず形成された後に鱗片葉の腋芽 cc' が形成されることが Fig. 4 より明らかであった。

謝 辞

本研究を通して東京大学の原 襄教授 および 国立科学博物館筑波実験植物園黒川道園長からは終

始御鞭達いただき、本論文校閲の労をも賜わった。また包埋切片作成に際して農林水産省果樹試験場の大村三男技官の助力を受けた。上記の方々に感謝の意を表します。

Summary

Anatomical observations were made on shoot development with special reference to the vascular system for each branching type.

a) The pairs of foliage leaves and scale leaves are supplied with six leaf traces from the central cylinder respectively.

b) In the case of the foliar bud, five shoots (abb' cc') elongate normally from a fully-developed winter terminal bud. Even if only one to four shoots elongate in appearance, it is confirmed that there are the other abortive shoots.

c) The primordium of an accessory bud is occasionally formed at the outer side of a main axillary bud, but the accessory bud is usually abortive.

引用文献

- 原 襄, 1981. 植物のかたち. 1-134. 培風館. 東京.
- 八田洋章, 1979. ヤマボウシ (*Cornus kousa* Bueg.) の変異と生態 I. 成熟枝における季節的生長の観察. 生研時報, 27-28: 81-91.
- , 1980. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 I. 分枝様式と新梢の伸長. 国立科学博物館研究報告 (B) 植物 6: 65-76.