

ウワミズザクラ *Prunus grayana* における落枝現象について

八田洋章*

HATTA, Hiroaki*: Abscission of Branch in *Prunus grayana*

ウワミズザクラ *Prunus grayana* Maxim. は北海道～九州の山地にやや普通に見られる落葉高木で、枝に生長枝と脱落枝（いずれも仮称）の2型がある（Fig. 1）。前者は年々伸長を重ねて樹冠の骨格を構成する‘普通の’枝であり、後者は生長枝の1～数年生枝上の各節から春一斉に伸長し、秋に葉とともに茎も脱落する1シーズン限りの枝である。そして翌春また同じ節から別の芽が伸長する（Fig. 2）。従って脱落枝は当年の新梢の大部分を占め、数年間にわたって伸長と脱落を繰り返すという著しい特徴がある。そのため生長枝上の一つの節に落枝痕が2～3個も重なって節部は節くれだっている（Fig. 3）。

また新梢を多数着生し、葉の茂った夏期の樹冠の状態と、それらのほとんどを落とし、生長枝だけからなる冬季の状態とは大いに異なって見える（Fig. 1および3）。5～6年以前に伸長し、肥大した枝から直接に細く柔らかい新梢が伸長してくる様子は見た目に奇異に映る（Fig. 4）。これら同年度に伸長した生長枝となる新梢と脱落枝とは主に腋芽の発育状態で比較的早期に区別でき、茎の長さや直径も異なって見える（Fig. 5および6）。

本報は上記の生長枝となる新梢と脱落枝の形態的、生態的な特質を植物季節学的な観察を通し



Fig. 1. The “growing” branch of *Prunus grayana*. This branch involves eight-seasonal growth. The “dropping” shoots are elongating on the “growing” branch.



Fig. 2. A bud which will sprout in next spring, formed on the basal part of a “dropping” shoot.

* 国立科学博物館 筑波研究資料センター 筑波実験植物園. Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Tsukuba, 305.



Fig. 3. A view of the “growing” branch after ordinary branch abscission in late autumn, showing a different feature in summer time (cf. Fig. 1). The nodes look like gnarled due to yearly branch abscission scars.

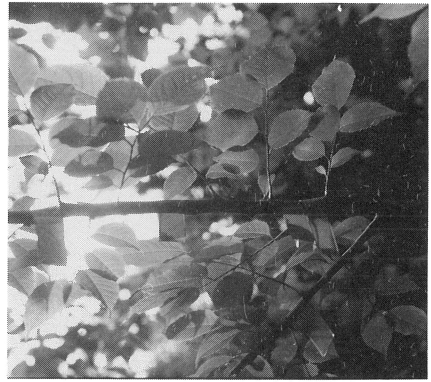


Fig. 4. The new shoots which had sprouted from 5-year-old branch will drop in the fall, and other new shoot will develop from the same node in next spring.



Fig. 5. Two top shoots are longer and bigger in diameter and have more distinct axillary buds than those of the others. These shoots turn into the “growing” branches finally to form a tree crown by the addition of new growth, every year. All other new shoots will drop off after one growing season.

て把握し、両者の相違を明らかにすること、およびそれを通して落枝現象の意味を考察することを目的としている。

材料および方法

観察と本調査は1988年度に行い、1989年および1994年には補足的な調査を行った。対象は国立科学博物館筑波実験植物園に自生する2個体で、いずれも直径30cm、樹高8mにおよぶ大木である。

落枝するシュートの生長経過を把握するための植物季節学的な基礎調査では各個体の樹冠下部

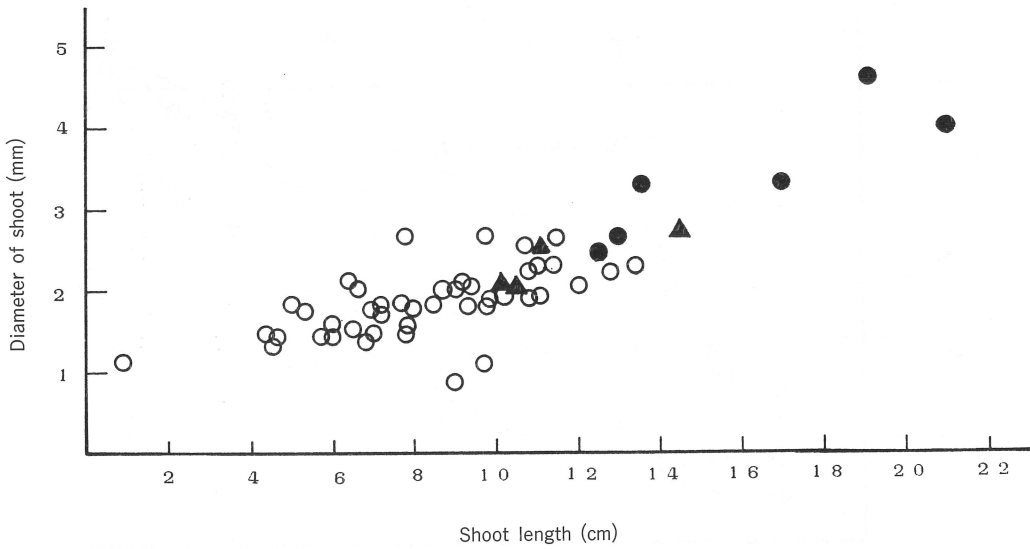


Fig. 6. Difference with respect to the length and diameter of shoots between “growing” new shoot (●) and “dropping” new shoot (○ ▲). ▲: Shoot from first node, but it will drop in the fall.

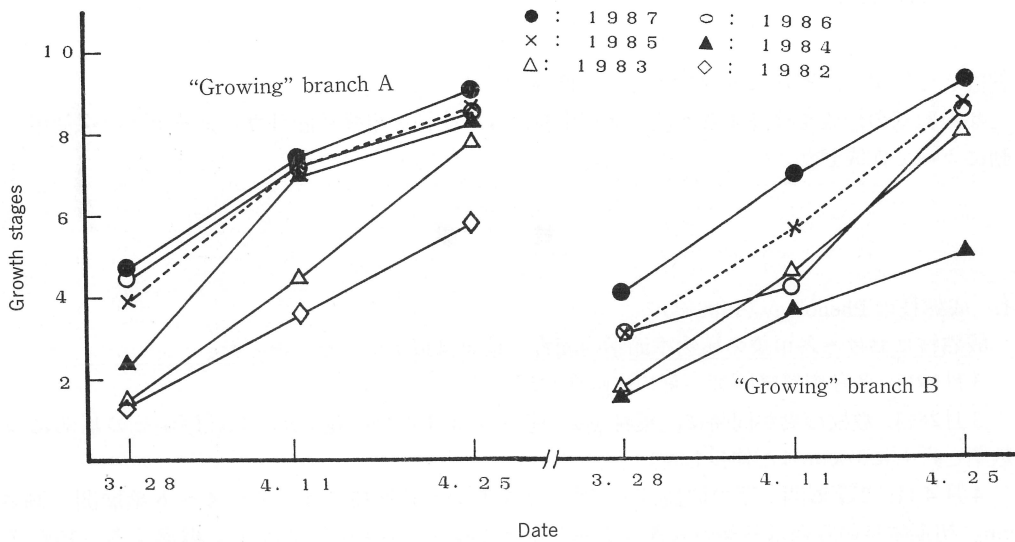


Fig. 7. Comparison at early stages of development among the new shoots which have sprouted from different year-old branches. The stages (1-10) being denoted in Fig. 11.

からおよそ7～8年間の伸長部分を含む長さ2m前後の枝（生長枝）を2本ずつ選定し、7～15日間隔で1年間を通して生長の様子を観察記録した。本種の年度毎の伸長経過は枝に印された芽鱗痕と分枝の状態からほぼ正確に過去にさかのぼって推定できる。異なる年次枝上における新梢間の比較（Fig. 7および8）はこの調査結果の一部である。

Fig. 6, 9および10は1個体より4年間分の伸長量を含む生長枝3本を1988年8月21日に切断し

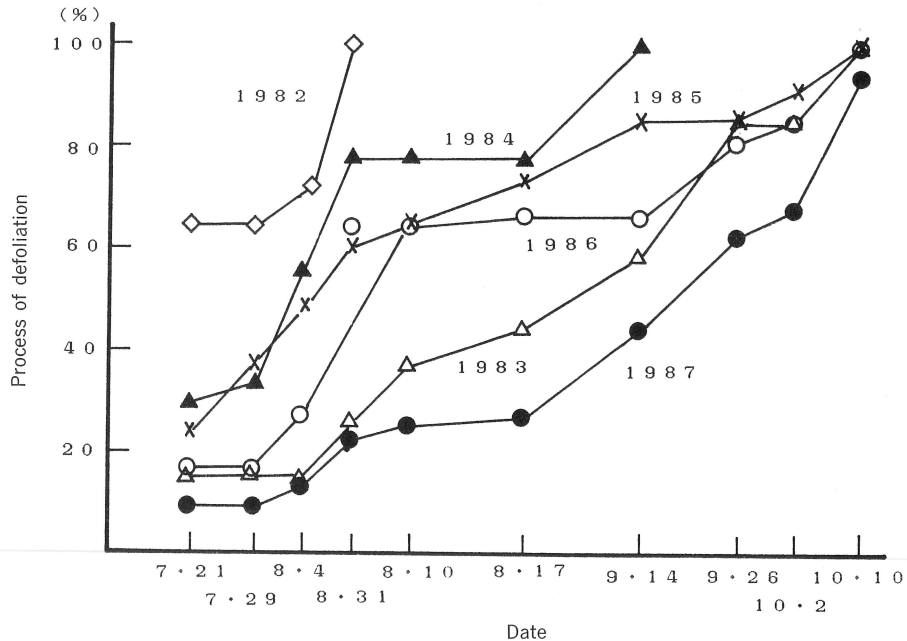


Fig. 8. Comparison of defoliation processes among shoots which have sprouted from different year-old branches.

調査した結果で、資料は乾燥標本として保存されている。

芽の原基の形成を検証するための2年生枝、4年生枝の縦横断面はカッターナイフを使用し手動によって作成した。

結 果

1. 成熟枝の Phenology (1988年)

成熟枝における各事象の植物季節学的調査の結果は以下のようであった。

3月19日: 冬芽の芽鱗開裂, 葉の先端部が現れる。

3月28日: 数枚の葉が同時に、葉身を2つ折りのまま伸長。花芽からは花序がその基部につく数葉とともに3.5cmほど伸長した。

4月4日: 2葉展開。茎の伸長はまだ明らかでない。花序枝ではすでに4~6葉展開。高さ8cm。初期生長の経過は冬芽の大きさや異なる年次枝上の発生位置によって相違する (Fig. 7および Fig. 11)。

4月21日: 1~4年生枝のほとんどすべての節から5~15cmも伸長し、5~10葉展開したが特に先端部の1~2本は太くて勢いがある (Fig. 9)。

基部の低出葉では1葉が既に黄変している。花序枝では総状花序の基部より1/3ほどの小花群が咲き始めている。

4月25日: 満開 (Fig. 12)。

5月1日: 花期終了。外見でも子房の肥大生長が認められる。

5月16日: 新梢の基部や古い落枝痕の周辺には新芽の生長が認められる (Fig. 5)。

6月7日: ほとんどすべての新梢の茎頂5mmほどがすでに褐変して、脱落した。この観察に

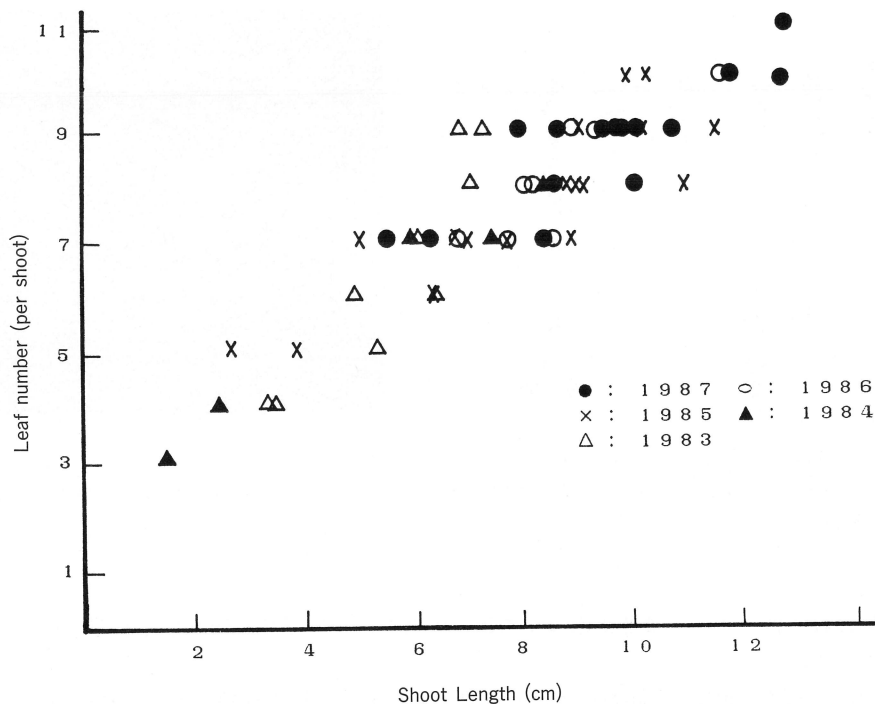


Fig. 9. The comparison of the new shoots, which have sprouted out from the different year-old branches.

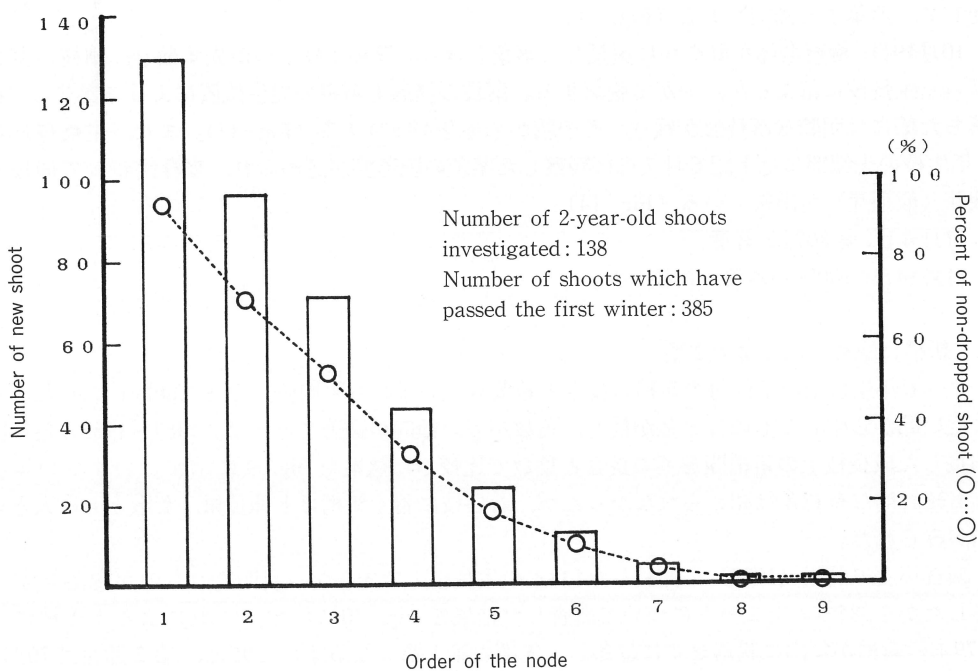


Fig. 10. The frequency of "growing" new shoot in relation to the order of node in 2-year-old branch, showing 95%, 70% and 50% of axillary shoots (from each first, second and third nodes) get into the "growing" shoot.

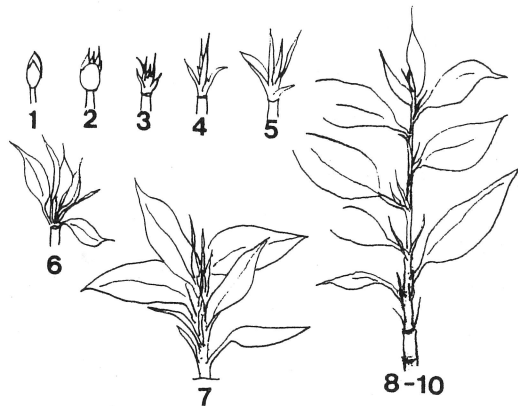


Fig. 11. Developmental processes of a shoot, showing 10 early stages of development, which will be used also in Fig. 7.



Fig. 12. Flower shoots bearing four to five leaves on its base will also drop in autumn.

より本種の脱落枝はすべて腋芽に由来するのはもちろん、生長枝の伸長生長も仮頂芽による仮軸分枝型である。

7月18日: 基部の果実から淡黄に着色しはじめる。果形は楕円状球形で、先端がやや歪んで尖る。

8月6日: 花序軸に小花梗、萼を残して落果がはじまる。

8月29日: 一部落葉も始まる。花序枝の基部につく葉や、古い年次枝上の脱落枝の葉が先に黄変して、落葉する傾向がある (Fig. 7)。

10月19日: 樹冠全体が鮮やかに黄葉し、落葉しきり。葉の1枚ずつが先ず散り、側枝の茎はしばらく生長枝に留まるが、やがて脱落する。落枝の経過も新梢の発生位置によって異なる。枝の落ちた節には明瞭な落枝痕が残る、その脇から冬芽が成長する (Fig. 13)。また、生長枝となる1年生枝の先端部には上記6月7日に観察した茎頂の脱落痕が認められ、来春代わって伸長する腋芽 (仮頂芽) が出来ている (Fig. 14)。

11月4日: 約80%が落葉。

11月14日: 100%が落葉、落枝した。

2. 新梢に認められる茎の2型

1～6年生枝上の節位毎の新梢の長さや着葉数 (いずれも平均値) とを Table 1 に示す。先端に近い節から生じたものほど茎が長く、葉数が多い傾向が顕著であった。1987～1983の各年度に伸長した成長枝上の新梢間を茎の長さや葉数で比較した結果を Fig. 9 に示す。いずれの年度間でも統計的な有意差は認められなかったが、若い枝に着く新梢ほど伸長量、葉数ともに大きい傾向がみられた。

調査年度の前年 (1987) に伸長した138本の生長枝上で先端から幾節めのものが脱落せずに越冬したかを385本のシュートについて調査した結果を Fig. 10 に示す。これによると1枝につき2.79本の新梢が年内に脱落せずに越冬し、先端の第1節 (仮頂芽) で95%、第2節目で70%、3節目でおよそ50%の割合で残留した。生長枝となる新梢は1年生枝上に生じたものに限られ、その他はすべて脱落枝であった。

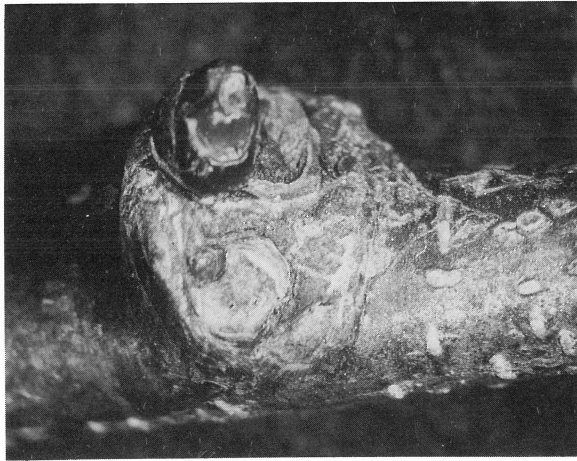


Fig. 13. One node of 3-year-old branch, showing a new scar of branch abscission (lower). A bud for next is growing.



Fig. 14. A tip of one-year-old shoot in winter, showing the scar of shoot tip abscission at left, axillary bud which elongates in the place of shoot apex at the center and the leaf scar at the right.

Table 1. Interrelations among the position of node, length of shoot and the number of leaf that have sprouted from the node of one-yearly branch.

Position of node	Length of shoots cm (%)	Number of leaves
1	15.06 (100)	12.6
2	12.26 (81.4)	11.2
3	10.08 (66.9)	8.6
4	10.12 (67.1)	8.5
5	8.75 (58.1)	7.7
6	9.90 (65.7)	10.0
7	9.26 (61.4)	8.2
8	8.50 (56.4)	9.0
9	8.10 (53.7)	8.4
10	7.82 (51.9)	8.4
11	8.25 (54.7)	8.5
12	8.15 (54.1)	8.0
13	7.52 (49.9)	8.0
14	5.42 (35.9)	5.5

生長枝になると推定される新梢と脱落枝を茎の基部の直径と長さで比較した結果を Fig. 6 に示す。第1節目の仮頂芽が伸長したシュートであっても冬芽の状態その他から脱落枝と推定されるシュートもあった (Fig. 6, ▲印)。

Fig. 7 および 8 は1年生枝 (1987年伸長) ~ 6年生枝 (1982年伸長) 上における新梢の伸長初期の発育経過と落葉の経過を示したものである。

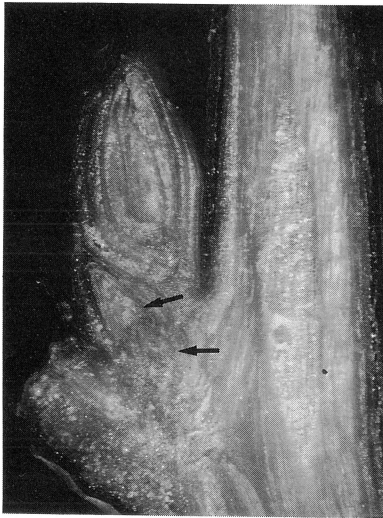


Fig. 15. A longitudinal section of one-year-old shoot. The large bud will elongate in the next spring, and the middle one will sprout in the year after next.

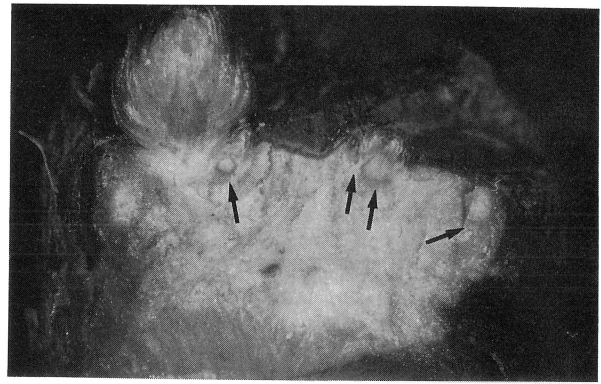


Fig. 16. A longitudinal section of one node on 3-year-old branch with three or four rudimentary buds (arrows).

前者は新梢の発育状態を Fig. 11に示した10段階に分けて比較したもので、これらの結果は若い枝上に伸長した新梢ほど発育段階が早く進行し、逆に落葉・落枝の過程は遅いことを示した。

3. 冬芽の形成

5月中旬になると新芽の形成は肉眼で確認できる。生長枝となる新梢上では大部分のサクラ属樹種と同じく、冬芽は葉腋に形成される。脱落枝では腋芽は無いか有っても微小のままで生長することはない。その代り脱落してしまう茎の基部に通例1個が生長している。2年生枝上では芽は脱落枝の茎に接する位置に形成され、3年生枝上には茎から離れて前年の落枝痕上またはその縁辺に生長するかにみえる。ときに2個出ているものもある。

1年生枝上の縦断面 (Fig. 15) をみると、来春生長する大型の芽の腋に発育段階の異なる2個の芽の原基が確認できる (矢印)。これら3者は別々の維管束から分岐しているように観察された。

3年生枝上の節部の断面では、芽の原基と推定される4個が認められた (Fig. 16)。

考 察

温帯域の高木類は毎年頂芽や腋芽を形成し、伸長して次々と年次生長を追加することによって伸長と肥大生長を行うのが一般的である。本種の場合はそのような普通の生長枝と、寿命が1シーズン限りの脱落枝を合わせ持つ点で他の多くの樹種と異なる。2年生枝では1枝当たり2.79本の新梢がその年脱落せずに残る結果が得られ、枝の先端部に伸長した1~3本の新梢は生長枝となる確率がそれぞれ95, 70, 50%と高いことが示された (Fig. 10)。しかし、その他の側枝 (脱落枝) は春に伸長して秋にはあたかも羽状複葉のように葉とともに茎も脱落する。そして翌年も同じ節

から新梢が伸長することを数年間繰り返す。

Phenology の調査から、生長枝となる新梢と脱落枝とは①翌年伸長する芽が脱落枝の基部に認められることや（5月中旬, Fig. 2）、②生長枝となる新梢上では明らかに腋芽が確認できる（7月中旬）が脱落枝の葉腋には外見上認められないか、またはあってもごく小さいままでその後もほとんど生長しないこと、③そして8月下旬には茎の伸長量とともに、直径でも両者の差が明瞭となること（Fig. 6）等で脱落する時期を待たずに区別できることが明らかになった。これらは漠然と認識されていた本種の落枝現象を具体的な事象に基づいて理解し得た点で有意義と考えられる。また伸長後1～3年ほどの比較的若い生長枝上の新梢は古い生長枝上の新梢よりも明らかに茎が長くて葉数が多く、展葉期間も長いことも推定された（Fig. 7および8）。Fig. 4で示したように本種は伸長後数年たった枝にも冬芽が生長して茎が伸び葉を展開する。このように本種では樹冠の表面だけでなく、樹冠内部にまで新葉を展開することとなり、そのため古い枝につく新梢ほど、受光量が少ないという事実も展葉期間を短くする一因と思われる。

落枝は枝がその基部からはなれて落ちる現象である。花または花序が開花後に落ちたり、果実が熟したときにその根元から落ちることも一種の落枝と考えられ、普通にみられる現象である。また普通の枝は古くなると一部分が落ちることもあるが、それは枯れた枝が折れるので定位置から落ちるのではない。

特殊な種類では枝の基部にコルク組織が形成されて落ち、茎の面にその落ち痕を残す。針葉樹ではメタセコイアやラクウショウが顕著であり、マツ類の、ふつう“落葉”と呼ばれる現象も短枝ごと脱落するので正しくは落枝である。スギやヒノキ類は枝ごと落ちるのであるが定位置で落ちるのではないと観察される。

広葉樹では、筆者の知る限り、エゾノウワミズザクラ、イヌザクラ（サクラ属）、コバンノキ、ヒトツバハギ（トウダイグサ科）、アカメヤナギ（ヤナギ属）、クスノキ（クスノキ属）、ナツメ属、ヤブコウジ属など限られた分類群の一部の種類で認められるにすぎない。

例えばヤブコウジ属、とくにモクタチバナの枝の根元が膨らんで見えるが、この場合は維管束が散在して落ちやすくなっているのだという（小倉1987）。

落枝現象についての詳しい調査研究は少なく（八田ら1989）、従ってその意味あるいは意義についての議論はほとんどなされていない。

『落葉は一種の生理現象で、落葉期になると葉の養分が茎の方に流れ去り、葉柄の基部などに離層が形成される。離層が形成されると通道組織は機能しなくなり、葉が落ちてしまう』（山田ら1968）と解説されているが、ウワミズザクラの落枝は一見羽状複葉に類似するように観察される。そして明瞭な葉痕と落枝痕を残すから離層形成に伴う落葉や落枝であるに相違ない。

ウワミズザクラの脱落枝では葉からの養分の移動がおそらく茎を素通りして直接生長枝に移動してしまい、脱落枝の茎に蓄えられることはないと推考される。

羽状複葉との根本的な相違は、脱落するはずの枝にもごく小さいながら腋芽が形成される場合のあることで、羽状複葉では小葉の腋に芽が形成されることはまずない。落葉の経過を観察していると、まず葉が脱落し、その後に茎が脱落する場合が普通であることから葉柄基部の離層形成が茎のそれよりも早く進行する可能性が高い。また、本種では茎の頂部が6月上旬に脱落し、冬季にはFig. 14に示すように落枝痕として認められる。この茎頂脱落現象も当然ながら複葉と異なる点である。本種の場合、脱落するはずのシュートでも茎頂が脱落し、その意味は不明である。

年々同じ節から数年間にわたってシュートが伸長することがPhenologyの観察から明らかであるが、これらの芽の原基がいつ形成されるかは極めて興味深い問題である。Fig. 15に示した1年生枝の縦断面に見られる大、中、小の3個の芽の原基は別々の維管束から分岐しているように観察され、当年伸長が予測される大きな芽に付属する腋芽とは考えにくい。来春、この大型の芽

が伸長して、5月中旬を過ぎると新梢の基部に次年度に伸長するべき芽が生長してくることが Phenology の調査で確認されているが、それはこの中位の芽が伸長するのであろうと考えられる。

Fig. 16において、3年生枝上の節部の断面に4~5個の芽の原基（推定）が認められることや一般に新しい器官の形成能が若い組織にあることなどを考慮するとこれら脱落枝の原基は新梢時ないしは1年生枝の時期に数個の原基が形成され、それらが順次に生長して毎年表面に現れる可能性が大きい。以上はあくまで外部形態と簡単な縦横断切片からの推定にすぎず、これらの芽が定芽であるとすればどれを蓋葉として形成されるかなどを含めて今後さらに顕微解剖学的研究によって解明されるべき興味深い問題である。

謝 辞

本調査に際しつくば市在住の田中陽子、則武敬子両氏に多大の協力を得た。また本文脱稿にあたり(財)進化生物学研究所主任研究員林孝三博士の校閲を賜った。ここに記して厚く御礼申し上げます。

Summary

In *Prunus grayana* Maxim., a tall deciduous tree, two types of branch, namely “growing” and “dropping” ones are observed. The former type of branch grows by adding new shoots every year in the same way as other normal branch in the same genus, and the latter “dropping” branch which has sprouted out from every nodes of “growing” branch in spring, drops off in autumn together with the leaves.

It is conspicuous feature of this species that the new shoot sprouts from the same node in every spring for consecutive several seasons.

As a rule, new buds are formed in the middle of May close to the base of previous “dropped” shoot. Axillary buds can be recognized on the “growing” new shoots in mid-July, but not on the “dropping” new shoots.

The differences between the two kinds of shoots, “growing” and “dropping”, becomes distinctive in length and diameter of the shoots in late of August, phenologically (Fig. 6). New shoots which have sprouted from younger part of “growing” branch stay longer on the tree than those from an older part (Figs. 7 and 8).

When and why do the rudiments of those buds come out, is a very interesting subject of research. As stated above, the new buds come out usually on the same node during succeeding several years. Preliminary studies has suggested that the rudiments may be formed on a young shoot, and only one bud grows on the surface every year.

引用文献

- 八田洋章・田中陽子・則武敬子, 1989. ツリーウォッチング⑫ ウワミズザクラ 採集と飼育 51: 138-139.
小倉 謙, 1987. 植物解剖および形態学. 養賢堂・東京.
山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一 (編), 1968. 岩波生物学辞典. 岩波書店・東京.