

ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 II

十字対生と分枝様式について

八 田 洋 章*

HATTA, Hiroaki*: Studies in the Crown Formation of *Cornus kousa* II
Decussate Phyllotaxis as the Basis of Branching Pattern

ヤマボウシの樹冠形成に関与すると思われる諸形質のうち、分枝の様式、新梢の伸長量、花序の形成などについてはすでに報告した (八田 1980, 1983a)。また本種が十字対生葉序を示すことについても既報でしばしば言及し、それが本種の小花群やシュートの配列の基本をなすことを述べた (八田 1979, 1982, 1983a, 1983b)。

本報ではヤマボウシの葉の展開やシュートの伸長方向に対し十字対生がいかに関与し、またそれがシュートの先端に形成される分枝様式の種類といかにかかわっているかを中心に述べる。

材料および方法

材料は箱根芦ノ湖畔に自生する30—50年生 (推定) 個体群ならびに国立科学博物館筑波実験植物園植栽のものを使用した。

十字対生配列を解析するために本報では着葉方向やシュートの伸長方向を次のように模式的に示すこととした。

分枝様式の基本形と考えられるA型では頂芽が最も伸長するが、この場合シュートaは垂直方向に伸長する。この方向にY軸をとることとする。これに対して、前年に形成された最後の普通葉の腋芽の伸長したシュート b, b' の伸長方向にX軸をとると、X軸はY軸に直交する平面上にあるものとみなされる。したがって、前年の最後の普通葉もシュート b, b' と同一方向、すなわちX軸方向に形成されていたものと考えられる。また鱗片葉に腋生するシュート c, c' はシュート a と直角で、X軸をとった平面と平行な面上にあってシュート b, b' とも直角で、このシュート c, c' の伸長方向をZ軸とすることとする。したがって、この鱗片葉もまたZ軸の方向に形成されると考えられる。分枝様式B, C, D, E, F各型のシュートの伸長方向、着葉方向についても同様に考えることができる (Fig. 1)。

ヤマボウシでは冬芽が展開して新たに葉やシュートを形成し、あるいはシュートが伸長して葉をつける場合にも十字対生の原則が維持されているから、すべてのシュートの伸長や着葉の方向はX, Y, Zの何れかの軸に沿って行われているものといえる。そこでこれらのシュートや葉の経時的な変化を図示するために次のような模式化を行なうことにした。すなわち、軸上の各節は丸で示し、同一シュート上のはこれを連続させる。丸の中にはその節におけるシュートまたは葉の伸長方向がX軸にそうものであればxを、Z軸に沿うものであればzを記入する。従って本報ではX, Y, Zはシュートの伸長や着葉の方向を表わし、x, zは分枝の形式を表わす記号として用いている。また節間が通常のように伸長する場合は各節を示す丸を実線で連結した。また一

* 国立科学博物館 筑波実験植物園 Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Ibaraki Prefecture 305.

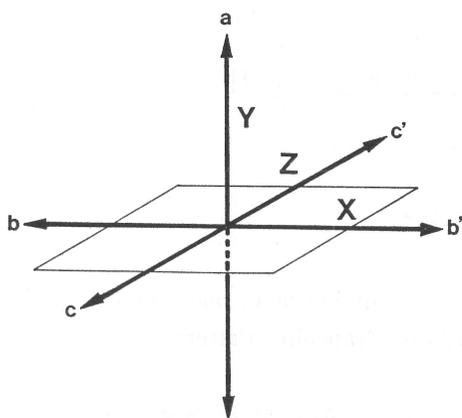


Fig. 1. Three dimensions (X, Y, Z) and directions of shoot elongation (a, b and b', c and c').

つの冬芽の展開によって形成される b, b' および c, c' またはこれらに相当するシュートの形成される2節間は非常に短いのでこの場合は2節のそれぞれを示す丸は隣接して描くこととした。また当該の節に普通葉が形成される場合は節を示す丸の両側に小さい丸をつけ、鱗片葉をつける場合は短線を付して区別した (Fig. 2)。

結 果

1. 分枝様式とシュートの伸長方向

(1) A型分枝 (Fig. 2-A)

A型分枝の場合、シュートは a・b, b'・c, c' の5本が形成される。この場合は、すでに述べ

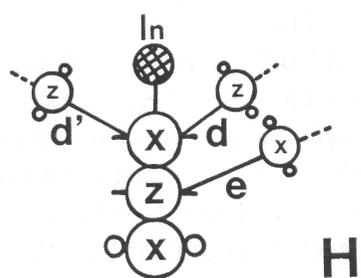
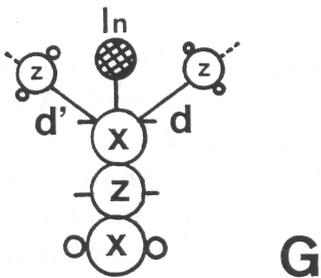
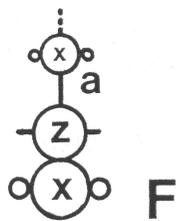
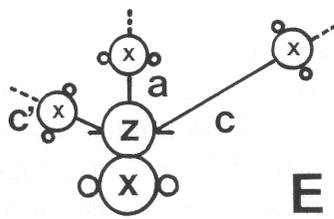
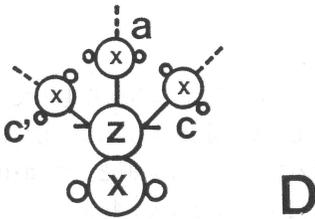
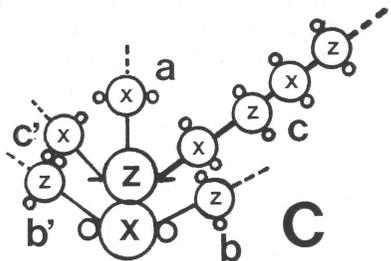
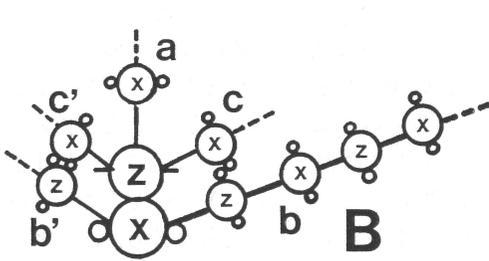
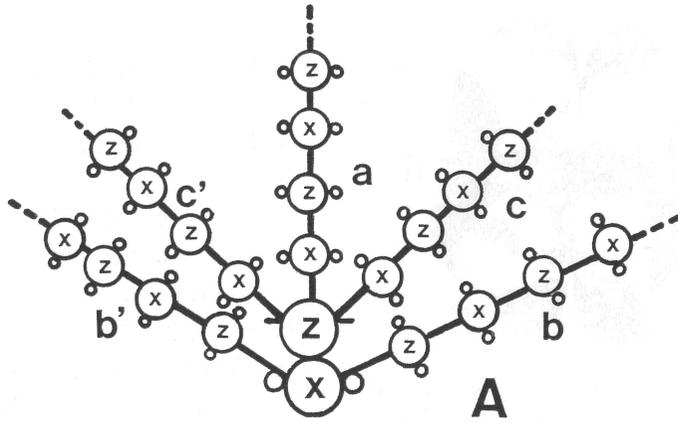
た通り a は Y 軸方向, b, b' は X 軸方向, c, c' は Z 軸方向に形成している。また、すでに報告したように (八田 1980), シュート b, b' は前年に形成された最後の普通葉の腋芽として形成されるものであるから、この普通葉はシュート b, b' と同じ節で、同一方向、すなわち X 軸にそって形成されていたはずである。これに対して、シュート c, c' は冬芽を包む1対の鱗片葉に腋生し、しかも b, b' に対して 90° 回転した方向に形成されているから、c, c' および鱗片葉は Z 軸方向に開出しているものとみなすことができる。ただし鱗片葉は冬芽展開後間もなく脱落し、その痕跡だけが認められる。シュート a・b, b'・c, c' はしばしば一シーズンに数節伸長し、各節は、90° 回転した位置に順次普通葉を着生している。シュート a についてみると基部から第1番目の節 (第1節) の1対の普通葉はシュート b, b' と同一方向に開出し、さらに上の節 (第2節, 第3節……) では順次 90° 回転した位置に普通葉が形成されている。この現象は、前年の普通葉とシュート b, b'—鱗片葉とシュート c, c'—シュート a 上の第1節の普通葉へと順次 90° 回転しながら形成されたものとみなすことができる。すなわち、前年の普通葉と b, b' は X 方向、鱗片葉と c, c' は Z 方向、シュート上の第1節の普通葉は X 方向と考えることができる。また、シュートがさらに数節伸長する場合には 90° ずつ回転しながら普通葉をつけるから、シュート上の第2節では Z 方向、第3節では X 方向……に普通葉が形成されることとなる (Fig. 2)。

シュート b, b' は前述のようにシュート a に対して直交する平面上に形成されるので、その伸長方向は、実際には水平方向となるが、シュート a の場合と同様に考えれば b, b' の伸長方向にそれぞれ Y 軸をとることができる。ところでシュート b, b' 上の第1節の普通葉は、必ず水平方向に形成されていることが観察される (Fig. 3)。ところでシュート b, b' はシュート a の伸長方向に対して X 軸方向に伸長したもので、b, b' の分枝を x とみなすことができる。シュート b, b' 上の第1節は x 分枝を行なった節の次の節であるから、この節は z と考えるのが妥当である。すなわち、シュート b, b' 上の第1節の分枝は z に相当し、したがって、この第1節に形成され

Fig. 2. Diagrams of phyllotaxis in the eight types of shoot formation in *Cornus kousa*.

A: Type A, B: Type B, C: Type C, D: Type D₁, E: Type D₂, F: Type E, G: Type F₁, H: Type F₂.

a: Apical shoot, b-e: Axillary shoot, x, z: Forms of shoot or leaf development. In: Inflorescence, ○○: Foliage leaf, -○: Scaly leaf. (See Hatta 1980 for the typification of shoot formation of *Cornus kousa*)



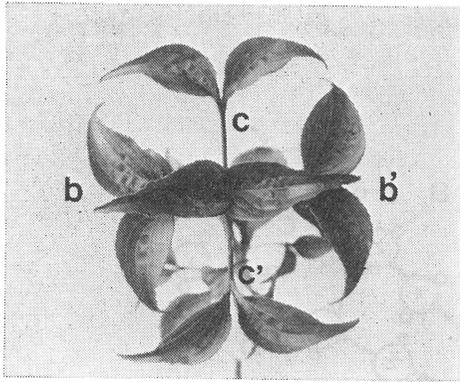


Fig. 3. Top view of seedling showing Type A shoot formation. Two pairs of axillary shoots b, b' and c, c' elongate decussately. The first pair of leaves on shoot $b(c)$ which elongate in the $X(Z)$ direction unfold in the $Z(X)$ direction.

る普通葉が開出する水平方向は Z 軸に一致するとみなすことができる。A型分枝ではシュート b, b' もまた数節伸長することが多く、従ってシュート b, b' 上の第1節の普通葉は Z 方向、第2節の普通葉は X 方向……と 90° ずつ回転しながら普通葉を形成する。

シュート c および c' についても b, b' と同様にシュート a に直交する平面上に形成され、その伸長方向は水平方向となるが、シュート $a \cdot b, b'$ と同様に考えれば c, c' の伸長方向にそれぞれ Y 軸をとることができる。またシュート c, c' 上の第1節の普通葉も b, b' 上の場合と同様必ず水平方向に形成されていることが観察される (Fig. 3)。シュート c, c' はシュート a の伸長方向に対して Z 軸方向に伸長したもので、 c, c' の分枝は z とみなし得る。シュート

c, c' 上の第1節は z 分枝を行った節の次の節であるから、この節の分枝は x と考えるのが妥当である。すなわちシュート c, c' 上の第1節の分枝は x に相当し、したがってこの第1節に形成される普通葉が開出する水平方向は X 軸に一致するとみなされる。A型分枝ではシュート c, c' も数節の伸長を示し、上述のようにシュート c, c' 上の第1節の普通葉は X 方向、第2節の普通葉は Z 方向……と 90° 回転しながら普通葉を形成することはシュート $a \cdot b, b'$ と同様である。

(2) B型分枝

B型分枝はすでに報告した (八田 1980) ように成木では通常は樹冠側方でみられるものであるから、シュート a の伸長方向は鉛直方向ではなく斜上する。しかし、A型分枝の場合に準じて、シュート a の伸長方向を Y 軸として考えることができる。B型分枝においても、原則として $a \cdot b, b' \cdot c, c'$ の5本のシュートが形成されるが、時に b, b' の一方が伸長することなく、4本のシュートしか形成しないこともある。いずれにしても、 $a \cdot b, b' \cdot c, c'$ のシュート上では十字対生の原則にしたがって、普通葉は各節に1対ずつ対生することが観察される。

B型分枝の場合も、シュート $b, b' \cdot c, c'$ 上に形成される普通葉の開出方向は、A型分枝の場合と全く同様に考えることができ、シュート a およびシュート c, c' の第1節の普通葉は X 軸方向、シュート b, b' の第1節の普通葉は Z 軸方向に開出し、以下十字対生を保持しながら普通葉を形成するものと言える (Fig. 2-B)。

(3) C型分枝

C型分枝もB型と同様に主として樹冠の中部、側部にみられるから (八田 1980)、シュート a の伸長方向は鉛直方向でなく、やや斜上する。しかし、シュートの伸長方向についてはA型、B型分枝の場合に準じ、シュート a の伸長方向を Y 軸として考えることができる。

C型分枝においても、原則として $a \cdot b, b' \cdot c, c'$ の5本のシュートが形成されるが、 c, c' の一方が伸長せずに4本のシュート形成の場合もある。それらの伸長方向はA型同様に b, b' は X 軸方向、 c, c' は Z 軸方向に形成されている。 $a \cdot b, b' \cdot c, c'$ のシュート上では普通葉は各節に1対ずつ対生することが観察され、普通葉の開出方向はA型、B型分枝の場合と全く同様に考える

ことができる。すなわち、シュート a およびシュート c, c' の第 1 節の普通葉は X 軸方向、シュート b, b' の第 1 節の普通葉は Z 軸方向に開出し、以下十字対生を保持しながら普通葉を形成すると言える。

(4) D₁ および D₂ 型分枝

D₁ および D₂ 型分枝の場合は、シュート b, b' は形成されず、a・c, c' が伸長する場合である (八田 1980)。

シュート a・c, c' は通常 1 節しか伸長しない場合が多い。シュート a は Z 方向に鱗片葉をつける節の上に形成されたものであり、しかも、鱗片葉の開出方向と 90° 回転した位置に普通葉をつけるので、その開出方向は X と考えることができる (Fig. 2-D, E)。また、シュート c, c' 上に形成される普通葉も、同様にして X 軸方向に開出するものと考えられる (Fig. 2-D)。

これらのうち c と c' がほぼ等しい長さの場合が D₁ 型で、D₂ 型分枝では、c, c' のうちの何れかが、やや長く伸長する場合であるが、普通葉の開出方向は D₁ 型と同様に第 1 節では X 軸方向と考えられる (Fig. 2-E)。

(5) E 型分枝

E 型分枝では、頂端のシュート a だけが伸長し、b, b'・c, c' が形成されない (八田 1980)。またこの型の分枝ではシュート a は多くの場合、短枝となり、その頂端に 1 対の普通葉を対生する。この普通葉の開出方向は、前年の最後の普通葉の開出方向と同じであるから、X 軸方向とみなすことができる (Fig. 2-F)。

(6) F₁ および F₂ 型分枝

F₁ および F₂ 型分枝は何れも花芽が展開した際に見られる分枝型である。A, B, C, D, E 型の分枝が何れも葉芽の展開したときにみられ、シュート a・c, c' の原基は 1 対の鱗片葉に包まれているのに対して、花芽では 2 対の鱗片葉に包まれている (八田 1979)。花芽が展開すると外鱗片、内鱗片の 2 対の鱗片葉が脱落して、頂端に花序をつける。また、内鱗片に腋生するシュート d, d' が伸長し、頂端に 1 対の普通葉をつける (F₁ 型)。したがって、前年の最後の普通葉の開出を x とすれば、外鱗片は z, 内鱗片は x, シュート d, d' に形成される普通葉は z と考えられる (Fig. 2-G)。

上述のように花芽が展開すると、シュートは通常内鱗片に腋生する d, d' のみが形成されるが、まれには外鱗片に腋生するシュート e がみられることもある (F₂ 型)。外鱗片に腋生するシュートは片側だけのことが多い。このシュートは前年の最後の普通葉の着生した節の次の節の外鱗片に腋生しているから、その分枝は z とみなされる。また、このシュートは上述したような位置に形成されることから A, B, C 型分枝で見られる c, c' と相同なシュートと考えられる (Fig. 2-H)。したがって、外鱗片に腋生するシュート e の第 1 節の普通葉の開出方向は、A, B, C 型分枝のシュート c, c' の第 1 節の普通葉と同様に X 軸にそうものと考えられることができる。

2. 分枝型と枝の経年成長

ヤマボウシのシュートは前節で述べたように十字対生の原則を保持しながら、枝の各節で普通葉あるいは鱗片葉をつけ、また時にそれらに腋生するシュートを形成する。さらにシュートは年間に 1~数節伸長し、冬芽はその年に伸長したシュートの最終節に頂生する状態で通常 1 個だけ作られる。冬芽は翌春には A, B, C, D, E, F のいずれかの分枝様式にしたがって展開し、これに伴ってシュートもまた伸長することが予想され、このような経年的な冬芽の展開とシュ

ートの伸長が樹冠形成に大きく関与しているものと思われる。そこで本節では1984年から1985年にかけて、どのようにシュート、普通葉、鱗片葉が形成されたかをたどり、とくに1984年に形成された分枝型と1985年に形成された分枝との関連を調査することとした。

(1) A型分枝

(a) 前年に形成されたシュート a について

すでに述べたように、冬芽の展開した位置は節間が極端に短縮し、シュート b, b', c, c' をつけている。したがって1984年に展開した冬芽の位置は枝の基部で節間の短縮した2つの葉痕によって確認することができる。こうして1984年にA型分枝をした位置を確認し、1985年に冬芽が展開した位置までに伸長したシュートの節数を調査すると、通常3—8節であることが確認された。

1984年に5節伸長した場合についてみると、シュート a の基部にはシュート b, b' が形成されていて、この伸長方向を前述したようにX軸方向とみなせば第2節目はZ軸方向、第3節目はX軸方向と交互にくり返して続くことが確認できる。このことから1984年に伸長したシュート上でも十字対生が貫かれていて、1985年のシュート形成へ続くことみなすことができる。第1節から5節目までは2—10 cm の節間伸長を示しているが、次の節との間は1—2 mm にすぎず、このつまった節間によってそこに冬芽が形成されていたことがわかる。5節目が1984年度最後の普通葉で、それに腋生するのは1985年に伸長したシュート b, b' でありX軸方向に伸長しているとみなされる。

次に1—6節めまでの節間伸長が長く、そのすぐ先に鱗片葉が形成された場合、すなわち1984年度の最後の普通葉が6節目であった場合を、上記の5節の場合と比較すると、6節目の場合も同じくその先にA型分枝が形成されているが、それらの展開する方向が異なる。第5節目の先に形成されたA型分枝の普通葉の葉痕とそれに腋生するシュート b, b' がX軸方向、鱗片葉とそれに腋生するシュート c, c' がZ軸方向とみなされるのに対し、第6節目の先に形成されたA型分枝ではシュート b, b' がZ軸方向、シュート c, c' がX軸方向であった。3節の場合、7節の場合も5節の場合と同方向に展開しており、一方4節の場合、8節の場合は6節伸長の場合と同様であった。これらの事実から各年度のシュート a の伸長が奇数節めで終わった場合と偶数節めで終わった場合とで次年度に形成される分枝型（この場合同じA型分枝）の展開する方向が異なり、互いに90°ずれると考えられる (Table 1)。

(b) 前年に形成されたシュート b, b' について

1984年にA型分枝によって形成されたシュート b, b' は前年に形成されたシュート a の基部で節間の短縮した2節のうち基部に近い方の節に認められる。前節で述べたように、A型分枝のシュート b, b' はX分枝によって形成されたものであり、b, b' 上の第1節の普通葉は水平方向、つまりZの位置に展開したものであると考えられ、これは1984年に伸長したシュート b, b' 上の葉痕の位置によって確認することができる。1984年に形成された b, b' は今回の調査資料でみるかぎり、すべて2—7節伸長していて、b, b' 上に1984年につけた普通葉の位置はその葉痕によって確認することが出来る。またこの葉痕でみる限りでは十字対生の原則は厳密にまもられている。

ところで、1984年に形成されたシュート b, b' の節数と、その先端につくられ、1985年に展開した冬芽の分枝様式には一定の関連が認められた。すなわち、1984年に伸長したシュートの節数が奇数個である場合、1985年に冬芽が展開して形成されたシュートはほとんど例外なくC型分枝を示している。これに対してシュートの節数が偶数個の場合は、1985年の分枝はほとんど例外なくB型分枝である。

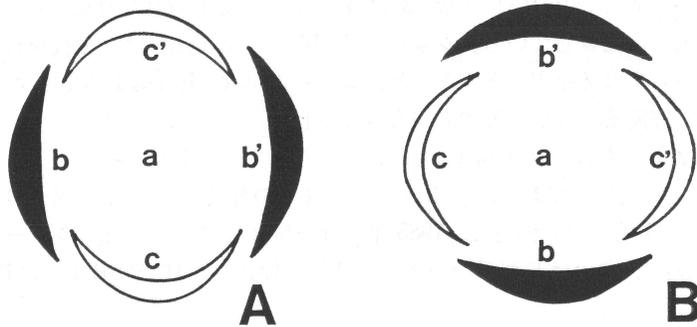


Fig. 4. Diagrams of winter bud formed at the top of axillary shoots of *Cornus kousa*.

A: Winter bud formed at odd-numbered nodes. Shoot c occupies the lowest position. A type C shoot formation will be observed in the next year.

B: Winter bud formed at even-numbered nodes. Shoot b occupies the lowest position. A type B shoot formation will be observed in the next year.

Outer leaves (solid) indicate foliage leaves. Inner leaves (open) indicate scaly leaves.

奇数節の場合に分枝様式C型が、偶数節の場合にB型が形成されることは水平方向に伸長している各シュートの先端に形成された冬芽の横断面の観察によって一層明瞭となった。すなわち奇数節の伸長したシュート上に形成された冬芽では Fig. 4-A に示すように水平方向に普通葉とその腋芽であるシュート b, b' の原基が位置し、鉛直方向に鱗片葉とその腋芽であるシュート c, c' の原基が位置した。ここで既報 (八田 1980) で述べたように水平方向に伸長するシュートの先端に形成された冬芽の向地側のシュート (鉛直方向で最下に位置するシュート) が最も伸長するからこの場合シュート c の原基が最も伸長して分枝様式C型となるとみなされる。

また偶数節では Fig. 4-B に示すように普通葉とシュート b, b' が鉛直方向に位置し、鱗片葉とシュート c, c' が水平方向に位置するからシュート b が最も伸長して分枝様式B型となるとみなされた。

(c) 前年に形成されたシュート c, c' について

1984年に伸長したシュート c, c' はシュート a の基部に認められる。A型分枝のシュート c, c' は Z 分枝によって形成されたものであり、c, c' 上の第 1 節はいずれも水平方向に着葉しており (Fig. 3), これは X の位置に展開したものと考えられる。シュート c, c' も1984年に2-7節の伸長が葉痕から認められ、十字対生が確認された。またシュート c, c' においても1984年に伸長したシュートの節数とその先端に形成され、1985年に展開した冬芽の分枝様式に一定の関連が認められた。すなわち、奇数個の節数の場合は1985年にC型分枝が展開し、偶数個の節数のシュートではB型分枝が展開している。

(2) B型分枝

1984年春に展開してB型分枝を行ない、シュート a・b, b'・c, c' が伸長したものについて調査した。シュート a についてみると通常1節の伸長で、着葉方向はA型分枝のシュート a における第1節目と同様、X軸方向とみなされる。その先に1-2mmの間隔でZ軸方向に鱗片葉の葉痕が認められるが腋芽の伸長はない。シュート a 上の1985年に展開した分枝様式はE型あるいはF型であった。

シュート b, b', c, c' については Fig. 3 にみるように第 1 節の普通葉の着葉方向を示す葉痕はいずれも必ず水平に位置している。シュート b, b' 上の第 1 節では x 分枝を行なった次の節であるから普通葉の着生は Z 軸方向とみなされ、シュート c, c' 上の第 1 節では z 分枝を行なった次の節であるから普通葉の着生は X 軸方向とみなされた。

シュート b では 1—4 節の伸長が認められ、第 1 節または第 3 節の伸長をした節では分枝様式 C 型あるいは D_2 型を展開しており、第 2 節または 4 節の伸長では多くの場合 B 型が展開した。シュート b' は通例 1 節だけの伸長で、1985 年の分枝型は E 型であった。シュート c, c' の 1 節で終わった枝では D_2 型、または E 型が認められ、2 節の伸長した枝では B または D_1 型が認められた。

(3) C 型分枝

1984 年に展開して C 型分枝を行ない 5 本のシュートが伸長したものについて調査した。シュート a は通常 1 節の伸長で、1985 年度は D_2 型または E 型が形成されている。シュート b, b', c, c' についても A 型、B 型同様に各シュートの第 1 節目の着葉位置を示す葉痕は必ず水平面に位置していて、これらはシュート b, b' 上では Z 軸方向、 c, c' 上では X 軸方向に展開しているとみなされる。最も伸長したシュート c では葉痕から 1—6 節の形成が認められた。1984 年に伸長した普通葉が奇数節で終わった場合、1985 年に展開したシュートは C 型または D_2 型で、偶数節であった場合は B 型または D_1 型分枝が形成された。シュート b, b' は通例 1—2 節の伸長で、1 節の例では C 型または D_2 型が、2 節の例では B 型または D_1 型が形成された。シュート c' は 1 節で、E 型形成か、あるいは伸長しない場合が多かった。

(4) D_1 および D_2 型分枝

1984 年度に展開して D_1 および D_2 型分枝を行ない $a \cdot c, c'$ の 3 本のシュートが伸長したものについて調査した。 D_1 型シュート $a \cdot c, c'$ はいずれも 1 節の伸長で、普通葉の葉痕は 3 本とも同方向を示した。シュート c, c' はシュート a の伸長方向に対して Z 軸方向に伸長したもので、 c, c' 上の第 1 節は z 分枝を行なった次の節だから X 軸方向とみなされる。シュート a には 1985 年度は E 型または F 型が形成されており、長さのほぼ等しいシュート c, c' 上では通例 E 型が形成された。

D_2 型分枝でも D_1 型同様に $a \cdot c, c'$ 上に認められる第 1 節の葉痕は X 軸方向とみなされる。シュート a は通例 1 節の伸長で、1985 年度には E 型または F_1 型が認められた。シュート c は 1—3 節の伸長で、1, 3 節の場合は D_2 型または C 型が、2 節目で伸長が終わったシュートでは D_2 型が展開した。シュート c' は 1 節の伸長で、E 型形成に限られ、外見上伸長しない例も多かった。

(5) E 型分枝

1984 年に伸長して E 型分枝となったシュート a について調査した。シュート a には前年の普通葉の葉痕と同方向に 1984 年度の葉痕が認められ、鱗片葉の葉痕がそれと 90° 回転して Z 軸方向に認められる。いずれの腋芽の伸長もない。シュート a は 1 節の伸長で、1985 年度は E 型または F_1 型が展開した。

(6) F_1 型および F_2 型

1984 年に F 型分枝を行ないシュート d, d' が伸長したものについて調査した。3 対の葉痕が 1—2 mm の間隔で 90° ずつ回転して認められる。最下のものが 1983 年度に伸長した最後の普通葉のものであることはその下位の節との節間伸長が 0.5—2 cm と大きいことによって確認でき

Table 1. Relations of shoot formation types observed in 1984 and 1985

1984		1985	
Shoot formation type observed	Shoot	Number of node	Shoot formation type observed
A	a	1, 3, 5	A-i*
	a	2, 4, 6	A-ii*
	b, b', c, c'	1, 3	C
	b, b', c, c'	2, 4	B
B	a	1	E, F ₁
	b	1, 3	C, D ₂
	b	2, 4	B, D ₁
	b'	1	E
	c, c'	1	D ₂ , E
	c, c'	2	B, D ₁
C	a	1	D ₂ , E
	c	1, 3	C, D ₂
	c	2	B, D ₁
	c'	1	E
	b, b'	1	C, D ₂
	b, b'	2	B, D ₁
D ₁	a	1	E, F ₁
	c, c'	1	D ₂ , E
D ₂	a	1	E, F ₁
	c	1	D ₂ , E
E	a	1	E, F ₁ (F ₂)
F ₁ , F ₂	d, d'	1	E, (F ₁)
	e	1	E

* A-i and A-ii have same shoot formation types but different directions of shoot elongation.

る。中央の葉痕は外鱗片，上位のものが内鱗片の葉痕で，シュート d, d' を腋生している。これらの葉痕の着生方向については，前年の最後の普通葉の開出を x とすれば，外鱗片は z, 内鱗片は x, d, d' に形成される第 1 節目の普通葉は z であると考えられる。シュート d, d' は内鱗片と同じ節上で x 分枝によるから，その伸長方向は X 軸方向とみなされる。シュート d, d' は 1 節の伸長で，1985 年は E 型分枝が形成されている。また外鱗片と同じ節から z 分枝によってシュート e が伸長した場合が F₂ 型分枝である。このシュート e は通例 1 節の伸長で，1985 年度は E 型分枝を形成している。

以上，1984 年度に展開したそれぞれの分枝様式とそれを構成する各シュートの先端に，1985 年度に形成された分枝型を Table 1 にまとめて示した。

考 察

十字対生がヤマボウシの諸器官の配列の基本をなしていることは既報でしばしば述べてきた(八田 1979, 1980, 1983)が、普通葉、鱗片葉やこれらに腋生するシュートもまた十字対生の原則に従って配列されていることはすでに述べた通りである。しかしシュートは常に鉛直方向に伸長するばかりでなく、しばしば斜上するから、この場合に十字対生がどのように維持されているかはさらに検討する必要がある。

1. シュートの伸長方向と着葉位置

A型分枝によって形成されたシュート a は垂直方向に伸長し、普通葉はこのシュートに十字対生に形成されることは既に述べた。したがって、前年の最後の普通葉とその腋芽であるシュート b, b' の着生位置を x とすれば、その1つ上位の節に着生する鱗片葉とこれに腋生するシュート c, c' は z, シュート a 上の第1節の普通葉は x, 第2節の普通葉は z の位置に着生することもすでに述べた通りである。つまりシュート a が垂直方向に伸長する場合は、冬芽が展開して伸長するシュート b, b' や鱗片葉とシュート c, c' を介在させながらも、規則的に十字対生を維持している。

一方、シュート b, b' はシュート a の伸長方向 Y 軸に対して直交する平面上、すなわち水平方向に伸長する。いかえれば、シュート b, b' の伸長方向は、Y 軸に対して直角にまがるように、方向を転換していることになる。もちろん、シュート b, b' 上の普通葉は、b, b' の伸長方向を Y 軸と考えれば、シュート a の場合と全く同じように十字対生の原則にしたがって配列していることになる。しかし、実際にはシュート b, b' は水平方向に伸長しているから、b, b' 上の普通葉の着生方向は、水平方向と、これから 90° 回転した垂直方向に形成される。

一方、前節ですでに述べた通り、シュート b, b' の第1節の普通葉は必ず水平方向に形成される (Fig. 3)。またシュート b, b' の第1節は x 分枝によって形成されたシュートの第1節、つまり、x 分枝の次の節にあたるから、この第1節は z に相当する。いかえれば、シュート b, b' 上の第1節に普通葉が形成される水平方向が、シュート b, b' における Z 軸の方向とみなされる。したがって、第2節の普通葉の着生する垂直方向は、シュート b, b' の X 軸方向に一致することとなる。

シュート c, c' についてもシュート a の伸長方向 Y 軸に対して直角にまがるように方向を転換し X 軸とも直交する。またシュート c, c' も水平方向に伸長しているから c, c' 上の普通葉の着生方向は、水平方向とこれと 90° 回転した垂直方向に形成されることになる。

またシュート c, c' の第1節の普通葉も必ず水平方向に着生しており、これは z 分枝によって形成されたシュートの第1節、つまり z 分枝の次の節にあたるからこの第1節は x に相当する。いかえれば、シュート c, c' における X 軸方向と一致すると考えられる。したがって第2節の普通葉の着生する垂直方向はシュート c, c' 上の Z 軸方向となる。

これら A 型のシュート a・b, b'・c, c' における普通葉および鱗片葉の着生方向とそれらに腋生するシュート b, b'・c, c' の伸長方向に関する原則は B および C 型分枝にそのまま適応できると考えられる。

また D₁ 型は B 型分枝の、D₂ 型は C 型分枝のそれぞれシュート b, b' が伸長しなかった場合と考えられる。シュート c, c' はすでに述べてきたように z 分枝によって形成されるからその伸長方向は Z 軸方向であり、シュート c, c' 上の第1節の普通葉は z 分枝の次の節にあたるから X 軸方向に展開するとみなされる。

E型分枝は頂芽 a だけがY軸方向に伸長するものであり、それに着生する普通葉は前年の普通葉と同じでX軸方向に展開する。F₁型およびF₂型はいずれも花芽が展開した分枝型で、内鱗片に腋生するシュート d, d' がX軸方向に伸長する。したがってシュート d, d' 上に着生する普通葉はいずれも前年の普通葉と90°回転したZ軸方向に展開する。F₂型ではシュート d, d' の他に外鱗片に腋生するシュート e または e' がZ軸方向に伸長した場合である。このシュートは普通葉の着生した次の節に形成され普通葉とは90°回転した位置に形成されるから、A型~D₂型におけるシュート c, c' と相同なシュートと考えられる。なお上記のE型では常に前年と同方向に葉が着生し、F型では前年と90°回転した方向に葉が着生する。その結果、E型分枝が続くかぎり毎年X軸方向に葉痕が並び、F₁型またはF₂型分枝の形成によってZ軸方向に転換することになる。この現象は本種の成木の樹冠頂部において普通に観察される興味深い生長様式の一つであって、別報でくわしく述べる予定である。

2. 各分枝型のシュートに形成される次年度の分枝様式について

分枝様式A型はA型のシュート a の先端にのみ形成される。従って15年生位までの若い個体だけに認められる分枝様式であって、樹齢の増加に伴ってシュート a の伸長よりシュート b またはシュート c の伸長が大となり分枝様式A型からB型またはC型への転換が樹冠頂部においても生じると考えられる。またこのA型分枝のシュート a は成長に伴いその個体の主幹を成すようになると考えられる。

A型分枝シュート b, b' では奇数節伸長すると次の年の分枝型はC型、偶数節ならばB型の分枝が期待されることを前節で述べた。このB型分枝とC型分枝の違いは、シュート b, b' の何れか、あるいは c, c' の何れかが最もよく伸長することによる違いである。またシュート b, b'・c, c' の何れかのうち向地側に位置するシュートが最も伸長することもすでに述べた。これらの点を考慮すると、シュート b および b' の奇数節目で冬芽が形成された場合は、最後の普通葉は水平方向に位置しているから、冬芽の横断面でみるとシュート b, b' の原基は水平位置にあって最も長く伸長する機会を得られない。これに対してシュート c, c' の原基は垂直方向にあって、その何れかは向地側にあり、c, c' のどちらかが最もシュートを伸ばすことになる。すなわち分枝型としてはC型を示すことになると考えられる (Fig. 4-A)。

一方、シュート b, b' が偶数節伸長した場合は次年度にB型分枝を示すことも、シュート b, b' 上の普通葉の着生方向を考慮すれば明らかである。すなわち、第1節(奇数節)の普通葉は水平方向に着生し (Fig. 3)、第2節(偶数節)はそれから90°回転した垂直方向に形成されるから偶数節伸長の場合の冬芽は Fig. 4-B に示すようにシュート b, b' の原基の何れかが、向地側に位置することによって理解される。

A型分枝のシュート c, c' についても奇数節伸長すると次年度はC型分枝が、偶数節ならばB型分枝が期待されることはシュート b, b' の場合と同様である。これらの結果から鉛直方向に伸長するA型分枝のシュート a では奇数節と偶数節とでその先に形成される分枝型は同じA型で、ただシュートの伸長方向などが90°回転するだけであったが、シュート b, b'・c, c' ではそれらが異なる分枝様式となってあらわれたと考えられる。つまり、シュート b, b'・c, c' では水平方向に伸長しているからその先端に形成された冬芽も水平方向にあり、このとき、向地側のシュートが最も伸長するからCまたはB型となったと考えられる。

以上、A型分枝のシュート b, b'・c, c' 上で示した前年度に伸長した節数とそれらのシュートの頂端に冬芽が形成され、翌年度に展開して形成される分枝様式との関係は、B型、C型、およびD₂型分枝の場合にも基本的に適用できると考えられる。ただし、前節で述べたように、A型

分枝のシュート b, b' から B 型分枝のシュート b へ, A 型分枝のシュート c, c' から C 型, D₂ 型分枝のシュート c へかわるに従って, 翌年新梢上に展開する分枝様式の中心は偶数節では B 型から D₁ 型へ, 奇数節では C 型から D₂ 型へ, さらに E 型, F 型分枝へと変化するものと考えられ (Table 1), B 型と D₁ 型, C 型と D₂ 型は基本的な性質は変わらない。

これらシュートの伸長量や葉の着生方向と分枝様式との関係はそれを形成するシュートの勢いの強さおよび各分枝様式そのものの勢いの強さとの関係をも示すと考えられる点でも注目される。B 型分枝と C 型分枝についてみると, 明らかに B 型は C 型より勢いの強いシュートに形成される。また, シュート b が 2 節以上の伸長を示すことの多い B 型分枝は, シュート c が 1 節の伸長で終ることの多い C 型分枝より強勢だといえよう。

D₁, D₂ 型についても同じ理由で D₂ 型より D₁ 型が勢いのある枝に形成されよう。ただし, D₁ 型の出現頻度は樹齢の増加と共に著しく減少し (八田 1980), 多くの場合は 2 節または 4 節の伸長によって D₁ 型分枝を形成するよりも, 1 節または 3 節の伸長で C 型分枝となると推定される。D₂ 型は分枝様式の勢いの強さからは C 型と, 次に述べる E 型との中間と考えられ, 樹冠形成にとって D₁ 型より D₂ 型の果たす役割ははるかに重要である。

E 型分枝は伸長量も少なく樹冠形成に果たす役割は少ない。F₁, F₂ 型については F₂ 型が F₁ 型より若くて勢いの強いシュート上に形成される傾向は明らかである。

以上のように本種においては十字対生の配列が基本となつてまず形成の可能性のある分枝様式が一次的に決まり, 次に分枝様式の種類とそれを頂生するシュートのもつ勢いとの均衡関係によって, そのシュートの先端に形成される分枝様式が二次的に選択されると考えられる。

謝 辞

本論文作成に際し, 国立科学博物館筑波実験植物園黒川道園長からは的確な批判と御鞭達をいただき, さらに校閲の労をもたまわつた。同博士に心より感謝の意を表します。また筑波実験植物園の加藤辰己氏からも有意な助言をいただいた。合わせて感謝の意を表します。

Summary

It is known that modes of shoot formations of *Cornus kousa* Buerg. ex Hance can be classified into eight types, A, B, C, D₁, D₂, E, F₁ and F₂ (Hatta 1980). In this study, phyllotaxis of *C. kousa* was observed and discussed with special reference to these shoot formation types.

Consequently, it was revealed that decussate phyllotaxis is kept consistently across all types and, on the contrary, the systematic shoot formation of *C. kousa* is maintained by the consistent decussate phyllotaxis.

Detailed observations are summarized as follows.

(1) Leaves of apical shoots are arranged according to the typical decussate phyllotaxis.

(2) A pair of leaves at the first node of lateral shoot appear at right angles to the leaves at the base of the shoot.

(3) Lateral shoots with odd nodes bear winter buds which show shoot formations of the types C or D₂.

(4) Lateral shoots with even nodes bear winter buds which show shoot formations

of the types B or D₁.

(5) There is no qualitative difference between the types C and D₂, nor between the types B and D₁.

(6) Apical shoot of the type E has only one pair of leaves in the same direction with the last pair of leaves of the previous year.

(7) Types F₁ and F₂ generate two pairs of leaves, which are at right angles to the last pair of leaves of the previous year, below the inflorescences.

引用文献

- 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.
- , 1982. ヤマボウシの変異と生態 III 箱根の個体群における総苞片の変異. 生研時報 30: 27-45.
- , 1983a. ヤマボウシの頭状花序の形成とその小花の配列. 国立科学博物館研究報告 (B) 植物 9: 33-43.
- , 1983b. ヤマボウシのシュート形成に関する維管束走行の研究. 筑波実験植物園研究報告 2: 1-9.