

木本植物の開芽過程

渡 辺 隆 一

R. Watanabe: Bud opening process of woody plants

は じ め に

木本植物の開芽は生物季節学上の顕著な現象として、これまで数多くの研究がおこなわれてきた（それらは Phenology and Seasonality Modeling 1974 Lieth 編に集約されている）。また、木本植物の開芽の過程はそれ自体が動的でおもしろいばかりでなく、その時期や様式等はそれぞれの種の系統や立地における生態的特性を強く反映したものとなっている（菊沢 1986 に詳しい）。しかし、開芽の過程そのものを詳細に観察し記述したものは形態学の研究を除くとそれほど多くはない（Owens 他 1973, 1979）。日本におけるこうした研究の代表的なものは、小野（1949）、丸山（1978）、菊沢（1983）の3氏のものであろう。

小野は東京日黒の林学試験場内に植栽されていた105種類の木本植物の開芽の様子を観察し、新芽や新枝の展開の形態変化（自発性生長運動と呼んでいる）に注目して開芽の様式を10型に区分した。転曲形、下垂形、上向形、水平型、上下形、分開形、交互開形、旋回形、直立形、無運動形であり、それぞれに種名をあげている。

丸山は山形県小国町スクミ平にある日本海側のブナ天然林内の主要木本植物51種の植物季節を定量的に調査して、開芽の時期と開芽の期間とに注目して、3型を区分した。Fagus 型、Lindera 型、Populus 型であり、それぞれの種の生育特性をあげている。

菊沢は北海道において50種ほどの木本植物の開葉を主に葉の生命表という視点から定量的に調査研究し、多数の研究をも検討して落葉広葉樹の開葉様式を7つほどに区分した。それらが分枝の型や遷移上の位置、開芽期の早遅や開葉期間といった様々な種特性と関連している事を示した。

本報では、こうした研究をふまえて、開芽の過程そのものをより詳細に観察、記述し、そこにおけるいくつかの問題点についての考察をおこなった。

方 法

長野県北部の志賀高原にある信州大学教育学部の自然教育研究施設内において、約20種の木本植物の開芽についてその時期や形態の変化を観察し記録をおこなった。調査地（標高1600 m）にはないシラ

カシとコナラはブナ科樹種としての比較の為に、山里の沓野（標高700 m）で観察調査をおこなった。

各種の調査木を選び、その枝のうちから観察しやすく、本年の生長のよさそうな枝にマークをして調査枝とした。観察は1986年4月より11月まで継続的に目視記録、写真記録をおこなった。特に開芽の時期にはできるだけ毎日の観察をおこなった。

本報では開芽過程の詳細な検討のために、ブナ科のミズナラ、シラカシ、ブナの3種についてのみ記述と考察をおこなった。

調査木のミズナラとブナは施設内で得た。ミズナラは高さ3 mの若木で、イチイの樹下になるが、東面が車道で開けており生長はよい。調査枝は高さ1.3 mで観察しやすい位置のものとした。ブナは高さ5 mの若木で、半開の光条件下にある。調査枝は高さ1.5 mの高さで樹冠内ではあるが側方に向けており十分な生長が期待できた。シラカシは人家に植えられたもので高さ8 m、胸高直径15 cmほどで全体によく茂っている。この地域の多雪、低温にもよく耐えて生長はよさそうである。調査枝は高さ3 mの位置で側方にとびだした生長のよいものとした。直接に手でさわることとはできないが十分に観察可能であった。

結 果

観察と写真の記録から、ミズナラ（*Quercus mongolica* var. *grosserrata* (B1) Rehd. et Wils.）、シラカシ（*Quercus myrsinaefolia* Blume）、ブナ（*Fagus crenata* Blume）の3種の開芽過程を記載した。また、その代表的な発達過程をスケッチした（図1～3）。

ミズナラ（図1）

5/1, 6: 冬芽は休止中（図）。5/9: 冬芽が動き始めリン片がずれる。5/10, 12, 14, 16: 冬芽がわずかに大きくなる。5/19: 冬芽が伸びだしてくる（図）。5/21, 23, 24, 25: 左に同じ。5/27: 伸びたリン片の下方白色部がめだつ。5/31: さらに長くなる。6/2: 伸びた先端が開いて新葉の一部がみえ始める。6/3: 新葉が開き始める（図）。6/5: 新葉が茎から離れて左右に広がる（図）。6/6: 新葉がそり返ってたれ始める（図）。6/7, 9, 11:

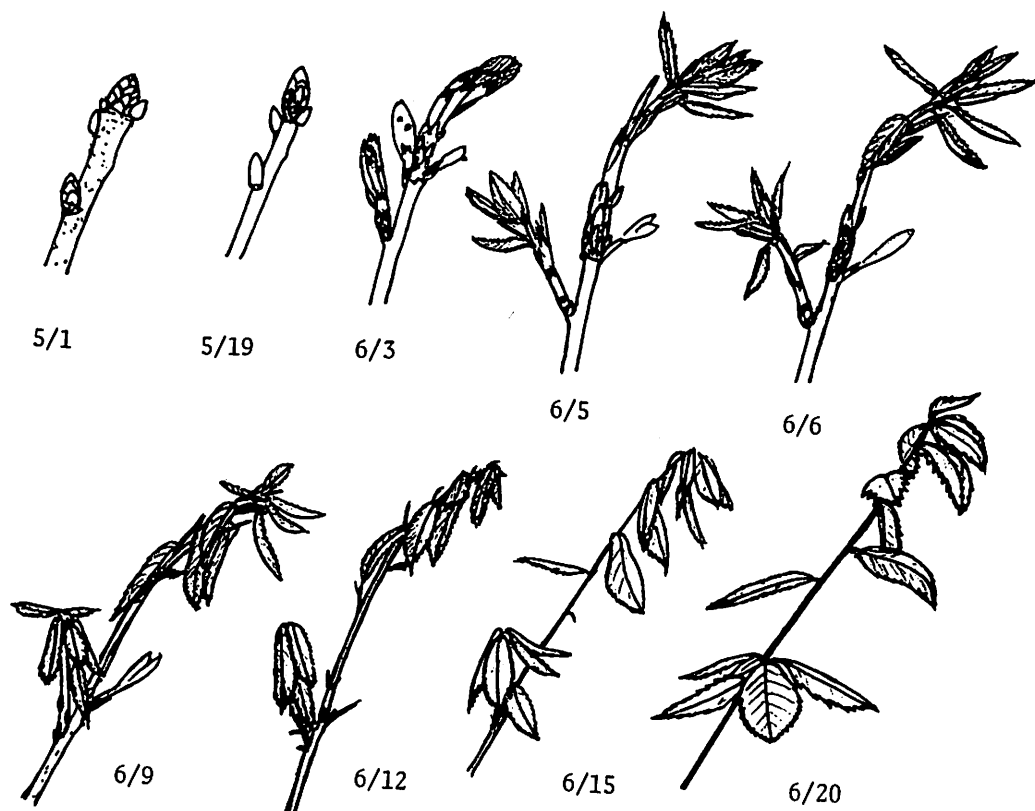


図1. ミズナラの開芽過程 (山ノ内町志賀高原 1896)

同左(図)。6/12: 伸びた葉が最も下までたれ下がる(図)。6/14, 15, 17: 葉が広がりながら立ち上がってくる(図)。6/18: 下部の葉はほぼ完成。6/20: 長さ24cmでほぼ展開終了(図)。しかし、以降もしだいに葉が堅くなるようで、外形上の変化がみられなくなるのは実際には7月上旬であった。

ミズナラの開芽の大きな特徴は、伸びだした冬芽から新芽が開出した後、新葉が一度完全に下までたれ下がり、再度伸び広がりながら通常の水平位置に戻る事である。これが小野(1949)のいう、転曲形(Turning type)の典型的なものであろう。同属で同じ落葉性のコナラ(*Quercus serrata* Murray)においてもほぼ同様の過程をたどる事が観察できた。コナラではその際新葉の白毛がより顕著で、開葉中は全体が白っぽく見える。

シラカシ(図2)

5/16: 冬芽はすでに動きだしているようであった(図)。5/20, 22, 23: 冬芽が伸びだす。5/26: 冬芽は伸びながらややふくらむ(図)。5/31: リン片が先端からややばらけてくる(図)。6/2: 白

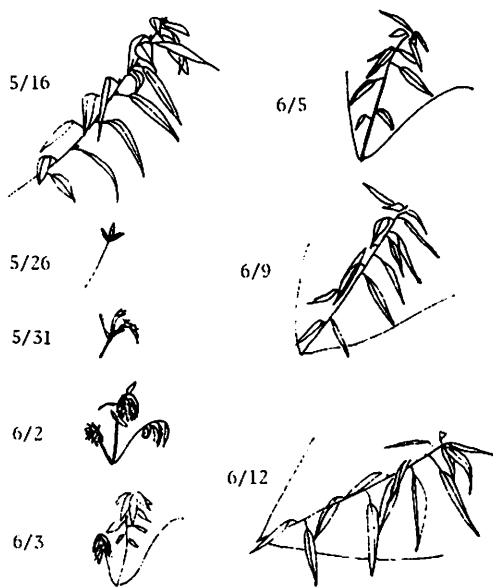


図2. シラカシの開芽過程 (山ノ内町沓野 1986)

ばい新葉がリン片をかきわけて開出してくる(図)。6/3: 茎が伸びつつ新葉も広がる(図)。6/5, 6: 新葉は左右に立ってきながら広がる(図)。6/9: 新葉はほぼ広がる(図)。6/12: ほぼ生長は終り、葉の重みで枝がかたむく(図)。6/17: 新葉はややたれ始め、枝端に新たな若葉があらわれる。6/20, 25, 30: 新葉は堅くなりつつ立ちあがってくる。枝端の若葉も広がる。7/8: 長さ30cmではほぼ生長終了。

シラカシは常緑ではあるが、ミズナラ、コナラと同じ *Quercus* 属であり、開芽の過程はよく似ている。ただ、新葉のたれ下がりの時期はシラカシの方が開葉の後期にかなりずれてこんでいる。この点で小野(1949)はシラカシを下垂形(Weeping type)と呼んだ。また、この調査枝では新芽がほぼ成葉にな

なった時期に、枝端に新たな若葉がめだち始めるという、いわゆる二次伸長が認められた。これは枝には芽リン跡等がみられず、明らかに冬芽形成後の二度伸びとは異なるものであった。

ブナ(図3)

5/1 ~ 23: 冬芽休止(図)。5/25, 27: 冬芽が動きだす(図)。5/31, 6/3: 冬芽が顕著に伸びだす(図)。6/5: さらに伸びてリン片の新しい部分が目だってくる(図)。6/6, 7: 伸びた芽の側面に新葉の緑がのぞいている。6/9: 新葉が葉から離れて全形を現わす(図)。6/11: 新葉はほぼ水平に広がり始める(図)。6/12, 13: 枝の先端は伸びつつ新葉を順次開出してくる(図)。6/14, 15, 17: 枝端がたちあがりつつ新葉を順次広げてゆく(図)。

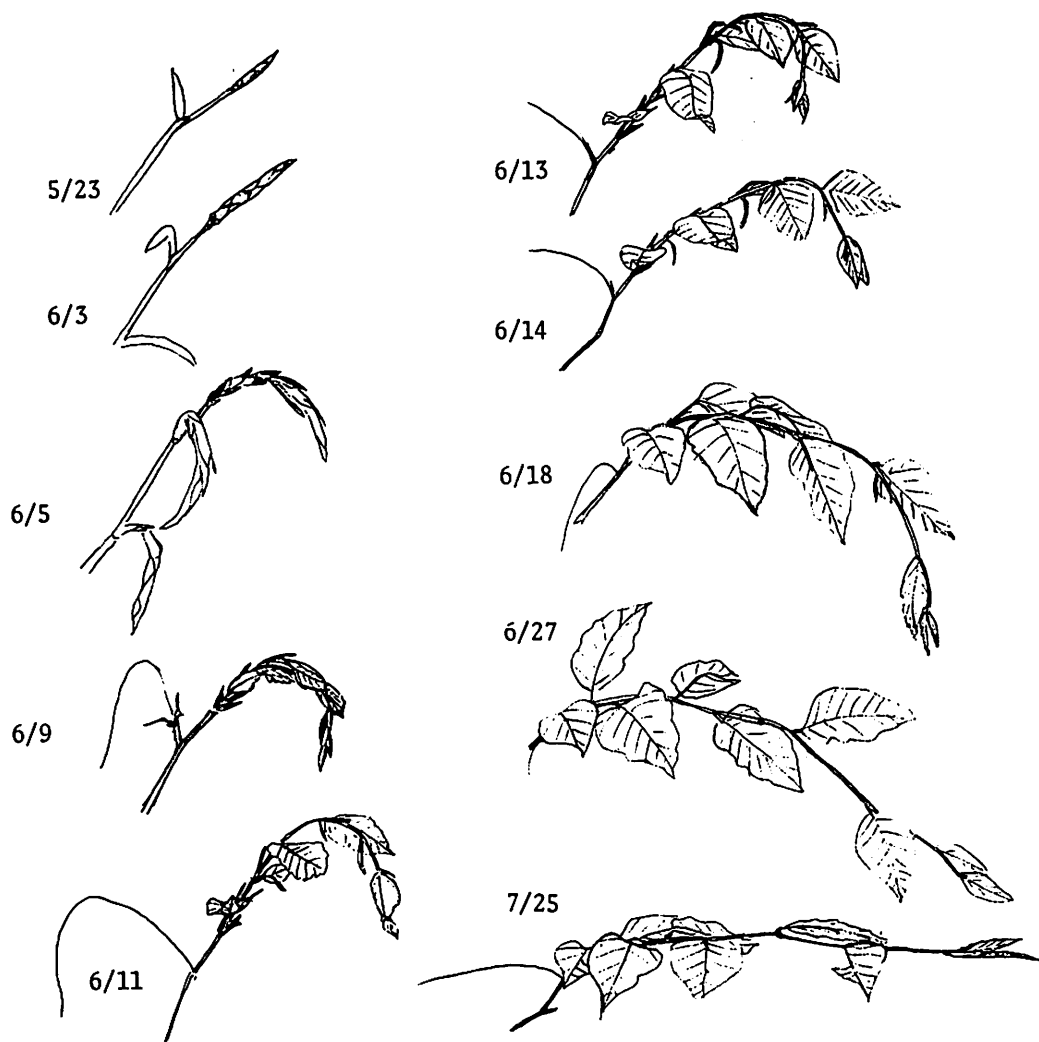


図3. ブナの開芽過程(山ノ内町志賀高原 1986)

6/18, 19, 22, 25: 新葉の生産は終了し、枝端はより立ってくる(図)。6/27, 30, 7/4, 14: 枝は伸びつつ水平になってゆく(図)。7/25: 長さ32cmで枝は伸びきってかたくなる(図)。

同じブナ科でも属が異なるせい、ミズナラ、シラカシとは開芽過程はだいぶ異なっている。冬芽の伸長が顕著なブナ科の中でも、ブナはそれが特に著しく長く伸びだす。そして、枝の伸長に上下動がみられるので小野(1949)はこれを上下形(Up and down type)と呼んだ。

考 察

同じブナ科の3種ではあるが、開芽過程はそれぞれに異なる事がわかる。それは種毎に葉の形態や開芽の時期が異なるのと同様ある面では当然の事である。しかし、それぞれの種がそれぞれの開芽過程を獲得するにあたってはその背後になんかの生物学的意味がみられるのではないだろうか。

開芽過程と晩霜害

ここでは春先の開芽期に時として大きな被害をもたらす晩霜に対する反応という視点から各種の開芽過程を考察してみる。

標高1600mの調査地である自然教育研究施設内では5~6月に晩霜害がみられる事は稀ではない。園内の草木がかなりの面積にわたって枯死、褐変するほどの大きな霜害だけでも1977~86年の10年間に6回ほど観察されている。調査年の1986年の5~6月は寒い春であり、5月22~23日、5月25~28日、6月11~12日と3度にわたって調査地に晩霜がみられた。そのため、ミズナラの調査枝の枝端の新葉の葉縁部は黒変し、以降そのまま残存した。ブナの調査枝は林内的な環境のためかいずれの時も被害はうけなかった。

このような晩霜は時として広大な面積の地域全体にわたって芽ぶきかけた特定の種類に選択的に被害を与える事になる。1982年6月のカヤノ平地域のブナにみられた晩霜害ではその被害木のみられた地域は数千ヘクタールに及んだ。春先に芽ぶく木本植物ではこの晩霜害をなるべくさけようとするだろう。その為には2つの方法がある。その1つはなるべく開芽期を遅らせて晩霜害に会う確率を減らす事である。その2は新葉新枝それ自体に耐凍性を獲得する事である。例えば、本調査地内のタカネザクラは毎年5月中旬に開花、開芽をおこなうが、その時期にはしばしば霧氷さえみられる。するとタカネザクラは開花したままで水づけになってしまうが、それでも後には十分に結実していた。このような耐凍性は

系統的なものであり、ブナ科植物には十分にはそなわっていないようである。

同一地においては一般に、ミズナラは他種よりも開芽はかなり遅れる。調査地における28種の落葉性木本植物の中では一番遅かった(Watanabe 1979)。ミズナラは開芽期を遅くする事によってかなり晩霜害を逃れているだろう。一方、雪の多い年には残雪の中でさえ青々と芽ぶくブナの開芽期はずっと早い。したがってブナの晩霜害の確率はかなり高いものとなろう。しかし、同じ林分にあってもブナの開芽期は個体毎に極めて大きくずれている。カヤノ平(標高1400m)のブナ林において観察した例では隣合う個体でさえ10日以上之差があった。こうした個体差は晩霜害にあう危険を個体群内で分散させる効果をもっているだろう。開芽期の遅いミズナラでは逆に個体差は少なく一勢に芽ぶき始める傾向がある。

開芽期における晩霜害といっても詳細にみればその感受性は一連の開芽過程の時期によって大きく異なるものと思われる。害をうけやすいのは開出したばかりの新葉であり、それ以前でのリン片に包まれて伸長している段階やその後の新葉が堅くなる時期にはかなり抵抗性が高いであろう。この晩霜に対する感受性の高い時期はブナにおいては新葉が開出してから葉が完成するまでであろう。ブナの第一葉を例にとってみれば、調査枝においては6月9日から11日までのわずか2日間である。それに比べてミズナラの調査枝では6月5日から18日までの約2週間ではるかに長い。開芽期間全体はそう短縮できないであろう。そのため、感受性の高い時期を短くして、前半の冬芽の伸長期にリン片をより長くして新葉の保護期間を長くするというブナの開芽過程は十分に意味のあるものであろう。

低標高地のシラカシではそれが開芽する5月中、下旬にはもはや晩霜のおそれはほとんどない。植栽では成木しうる本種が天然分布しないのは他に原因があるのであろう。

こうした植物の晩霜害についての研究は、酒井(1982)に詳しいが、各種毎の開芽過程との関連については研究すべき点もまだ多い。

開芽過程の様式化

こうした3種の開芽過程はそれぞれに異なっているが、一面では共通の事象も多い。それらを総合的に検討し、共通の開芽過程として客観的に様式化できれば他種との比較研究や植物季節調査方法上有効であろう。

木本植物の開芽の過程は休止した冬芽の状態から

新条（シュート）の生長が止まるまでの一連の連続した形態変化の事である。それは連続的ではあるが、その中にはいくつかの特徴的な状態がみられるのでそれらを指標とすれば全体をいくつかの段階に区分しうるであろう。

ミズナラ、シラカシ、ブナ、3種の冬芽は芽リンでおおわれている。開芽が始まると内部での新条の生長に伴ってこの芽リンも動き、芽リンのすき間に内側のあわい色が線状となってみえる。この状態は極めて明瞭であり、連日観察した場合だけではなく、すでに動いたかどうかの判断は多くの種類においても困難な事ではない。この時点をも“開芽開始”とするのが妥当であろう。

その後冬芽は伸長を続け、やがてその先端から裂開して内部が開出してくる。この時ミズナラ、コナラではかなり白っぽくみえるのは新葉の毛と淡色のリン片とである。まとまった芽リン群が裂開してくる時点の事であり少なくともブナ科においてはこの“冬芽裂開”の時点は明瞭である。

その後冬芽は大きく裂けて、新葉が茎から離れて左右に大きく開出してくる。*Quercus* 属では先端で新葉もリン片もまとまってとび出してくるのでこの間の変化は実に劇的である。ブナでは先端からではなく、長く伸びた新条の側方全体から緑色の新葉が多数開出してくるので1日で枝全体が新緑に変化してしまう。植物季節の調査研究では多数の種を同時に扱う事が多く、必ずしもどの時期を開芽又は開葉期としているのか明瞭ではないが、多くの研究者に野外で聞いてみると、この時点を開葉期として識別、判断している例が多そうである。

開出した新葉は固有の運動をしながら葉面を広げ成葉となってゆく。新枝は伸長し、ブナ科のものでは冬芽時と冬芽伸長期に新葉を保護していたリン片がバラバラと落ち、いわゆる新緑の時期となる。その完成が新葉新枝の生長の止まる時であるが、この時期は必ずしも明瞭ではない。ブナでは新枝はやわらかくて、完全に堅く水平に伸びるのは7月も末になる。また木本植物の中には夏期まで順次新葉を生産し続け伸長するものも多い。それに変わる規準としては、開葉期の終了を第一葉の完成時期と便宜的に定義する事もできよう（大野 1986）。第一葉がリン片化したり早落性であったりする場合もあるが、この定義はある程度客観的かつ明瞭な規準となりうると思われる。

こうして一連の開芽の過程を検討し整理してみると、表のようになる。冬芽が動いてから新条が完全

表. 開芽過程の区分とその時期（山ノ内町 1986）

	ミズナラ	シラカシ	ブナ
標高 (m)	1600	700	1600
休止期			
冬芽動く	5 / 9	5 / 15頃	5 / 25
冬芽伸長期			
冬芽裂開	6 / 2	5 / 30	6 / 6
開葉期			
開葉開始	6 / 5	6 / 2	6 / 9
第一葉完成	6 / 18	6 / 6	6 / 11
新枝伸長期			
開葉終了	7 / 上旬	7 / 上旬	7 / 下旬

に生長しきって開芽が終了するまでは、冬芽伸長期、開葉期、新枝伸長期のほぼ3期に区分しうる。また、そのような期間を区分する明瞭な規準の時期も4つほど示し得たものと思う。

このような開芽過程の区分を他の多くの種類にも適応し、その意味について検討するのは今後の重要な課題である。

文 献

- 菊沢喜八郎. 1983. 北海道の広葉樹林. 152pp. 北海道造林振興協会.
- 菊沢喜八郎. 1986. 北の国の雑木林. 220 pp. 蒼樹書房.
- 丸山幸平. 1978. ブナ天然林—とくに低木層および林床—を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について. 新大農学部演習林報告11: 1-30.
- 大野啓一. 1986. フェノロジー記録方法の一例と草本植物の開葉のしかた. フェノロジー研究8: 2-6.
- 小野陽太郎. 1949. 林木冬芽の開舒に関する研究. 日林誌31: 205 - 211.
- Owens, J. N. & Molder, M. 1973. Bud development in western hemlock I. Annual growth cycle of vegetative buds. Can. J. Bot. 51: 2223 - 2231.
- Owens, J. N. & Molder, M. 1979. Bud development in *Larix occidentalis* I. Growth and development of vegetative long shoot and vegetative short shoot buds. Can. J. Bot. 57: 687 - 700.
- 西井昭. 1982. 植物の耐凍性と寒冷適応. 469 pp. 学会出版センター.
- Watanabe, R. 1979. Seasonal division based on the phenological records in two different climatical regions of Japan. Bull. Inst. Nature Educ., Shiga Heights, Shinshu Univ. 17: 19-32.