



Title	カラマツの枝条形成に関する研究
Author(s)	藤本, 征司
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 35(1), 1-28
Issue Date	1978-02
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/20985
Type	bulletin (article)
File Information	35(1)_P1-28.pdf



[Instructions for use](#)

カラマツの枝条形成に関する研究*

藤本 征司**

Studies on the shoot formation in *Larix leptolepis* GORDON

By

Seishi FUJIMOTO**

目 次

緒 言	1
I. 栄養性枝条の形成過程	2
1. 材料と方法	3
2. 観察及び考察	3
3. ま と め	12
II. せん定処理下における枝条形成	13
1. 材料と方法	14
2. 試 験 結 果	14
3. 考 察	15
4. ま と め	19
III. 比較研究	20
1. 観察及び考察	20
2. ま と め	22
文 献	23
Summary	24
Explanation of Figures	26

緒 言

ENGLER の「植物分科提要 (第12版)」¹⁸⁾によれば、マツ科植物は、その「長枝」と「短枝」の存在様式から、3つの亜科に分類される。すなわち、その栄養性枝条に長枝と短枝の関係を持たないモミ亜科 (*Abietoideae*; *Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* 等を含む)、長枝と短枝の関係があり、その双方に普通葉を持つカラマツ亜科 (*Laricoideae*; *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix* を含む)、及び、長枝と短枝を持つが、普通葉を持つのは短枝のみであり、長枝には一般にリン片葉しか持たないマツ亜科 (*Pinoideae*; *Pinus* を含む) の3つである。

* 1977年6月11日受理

** 北海道大学農学部造林学教室

** Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

本研究にあつては、この3つの分類群の中間的位置を占め、又、他の2つの分類群にくらべてその研究が遅れていると考えられたカラマツ亜科に属する「カラマツ」(*Larix leptolepis* GORD.)を主要研究対象として選定し、その栄養性枝条形成に関する基礎的検討を行なつた。

本研究の具体的課題は以下の3つである。

その第1は、カラマツの生活史の内の最も通常的な過程であり、個体維持過程である、栄養性枝条の形成過程の組織・器官レベルにおける観察である。

第2に、せん定処理試験を試み、栄養性枝条形成の様式及びその形成機構の検討を行なうことにした。

第3の具体的課題は「比較研究」であり、カラマツの枝条形成様式をマツ科全体の枝条形成の諸様式の中に位置付けることを目的とし、カラマツ亜科に属する4種の冬芽構造の観察を行つた。

本研究を進めるにあつて懇切なご指導・ご助言を賜つた北海道大学農学部造林学教室の武藤憲由教授、及び、柴草良悦助教授、船越三朗助手に深くお礼申し上げます。

I. 栄養性枝条の形成過程

カラマツは、落葉樹であること、陽樹であること、生育期間が長く、それ故に冬芽形成開始が遅いこと等、同じマツ科の他属に属する樹種とは著しくその生理・生態的特性を異にする樹種であり、このような特異なカラマツの生育様式については、他樹種との比較研究をも含む多面的な検討が必要であるものと考えられる。しかし、カラマツの生育様式の展開過程であるその生活史自体についての詳細な検討も、これまでほとんどなされてきておらず、そこで、その生活史の内の最も通常的な過程である栄養性枝条の形成過程の組織・器官レベルにおける観察を行なうことにした。

なお、これまでになされたカラマツ属に属する樹種の栄養性枝条の形成過程の観察としては、その一過程のみの形態観察をも含めると、KOCH¹⁴⁾、LEWIS and DOWDING¹⁶⁾、BÜSGEN and MÜNCH²⁾、FLAMPTON⁶⁾、及び CLAUSEN and KOZLOWSKI^{3,4)}等がある。しかし、その一種のみを研究対象としたものは、FLAMPTONのヨーロッパカラマツ(*Larix decidua* MILL.)、及び、CLAUSEN and KOZLOWSKIのラリシナカラマツ(*Larix laricina* K. KOCH)によるもののみであり、その内、後者は、研究目的の違いもあつて開芽・伸長生長過程は追っているが、冬芽形成過程は追っておらず、又、観察も器官レベルによるものである。

FLAMPTONによる報告には、ヨーロッパカラマツの長枝の形成過程が年間を通した生長周期として記載され、組織レベルに至る詳細な観察がなされている。しかし、その主要な観察対象は長枝の頂芽のみであり、カラマツの枝条形成を考える場合重要な側芽を含めた長枝全体や短枝の形成過程についてはほとんど触れていない。

1. 材料と方法

材料は、北海道大学農学部付属演習林苗圃(札幌)に植栽されたカラマツ2年生及び4年生苗木である。主な観察対象は、これらの苗木の先端近くに付き、おう盛な生長を示す当年生の一次枝(強勢側枝と呼ぶことにする)、及び、一年生側枝に付く標準的な短枝であり、主軸については、その頂芽のみを対象とした。材料採取は月2回を標準としたが、冬芽形成期等、重要と考えられた時期には、5日から10日毎に採取し、又、完全に休眠期と考えられた1月及び2月には、月1回の採取を行なったのみである。

まず、生のままの材料の実体顕微鏡による観察、写真撮影を行なった。実体顕微鏡による観察は、肉眼による可視的レベルと不可視的レベルを結ぶ上で極めて重要な意味を持っており、できるだけこの実体顕微鏡の有効な活用に心掛けた。

同時に、採取した材料をFAA、及び99.5%エタノールによって固定・保存した。

FAAにより固定・保存した材料は、洗浄・脱水・透徹の後、パラフィンに融導、回転式マイクロームで厚さ10~12 μ の連続切片とした。染色は、デラフィールドのヘマトキシリン、サフラニン、及び、ファーストグリーンによる三重染色とし、合成樹脂により封入、永久プレパラートとし、光学顕微鏡による観察、写真撮影を行なった。

99.5%エタノールで固定・保存した材料は、主に冬芽内や当年生枝の葉器官数の実体顕微鏡による計測に利用した。

2. 観察及び考察

(1) 外部及び内部形態

カラマツは2つのタイプの枝条、すなわち長枝と短枝を形成する。

長枝は一般に一年生長枝の頂芽及びその比較的上部に付く側芽から生じ、一生長期間に充分な伸長生長を行ない、150から500枚の普通葉をラセン配列させる単一の母軸と頂芽及び10から30個の側芽からなる枝条系へと発達する。いっぽう、短枝は一般に短枝上の冬芽(短枝の頂芽)及び一年生長枝の比較的下部に付く側芽から生じ、開芽後、ほとんど伸長することなく、30から60枚の普通葉を束生させ、又、側芽の形成はなされず、単一の頂芽を形成するのみに終わる。

なお、長枝と短枝の形成位置は母軸における上下関係によってのみ決まるものではなく、長枝の上に短枝が付く場合も多く、側枝にあっては、上下関係のほか、背腹関係が重要で背面(背軸面)及び側面に付く側芽は長枝になり易く、腹面(向軸面)に付く側芽は短枝になり易い。又、樹冠の下枝等、弱勢な側枝では、その頂芽までもが、短枝を形成するようになる。

カラマツは2つのタイプの冬芽、すなわち、開芽後長枝となる冬芽(長枝芽と呼ぶことにする)と開芽後短枝となる冬芽(同様に短枝芽と呼ぶ)を持っている。長枝芽と短枝芽の器官レベルにおける内部構造上の相違は、FLAMPTONがヨーロッパカラマツで観察した通りで、長枝芽(Fig. 1)のちは冬芽内に開芽後発達する2つの部分、すなわち胚的枝条の束生域と軸生域

を持つが、短枝芽 (Fig. 2) の方は束生域しか持たない。

しかし、より詳細に観察すると、短枝芽の方は、軸生域は持たないが、そのかわりに、開芽後ガリンへと発達するものと考えられる少量の原基的な葉器官を持っている。このような葉器官が実際に開芽後ガリンへと発達する葉器官であることについては後に検討する。

FLAMPTON は主に長枝の頂芽の観察に重点をおいているため、側芽については付加的に長枝芽と短枝芽の区別がみられることに触れているに過ぎないが、カラマツにあっては、側芽にあっても、長枝芽と短枝芽の区別は明瞭である。すなわち、Fig. 1 と Fig. 2 は11月20日の同一当年生枝上にあって隣接する2つの側芽、具体的には、Fig. 1 は当年生枝の先端から8番目の側芽、Fig. 2 は同じく9番目の側芽を示したものであり、先端から8番目までの側芽はすべて Fig. 1 と同様の長枝芽の構造を持ち、開芽後すべて長枝となり、9番目以下の側芽はすべて Fig. 2 と同様の構造を持ち、開芽後すべて短枝となることを示している。

以上のように、カラマツにおける冬芽の長枝芽と短枝芽への分化は完全であり、自然状態で中間的構造を示す冬芽はほとんど観察されない。

(2) 長枝と短枝の開芽・伸長生長過程

(開 芽) 開芽に先だって、すでに3月中に冬芽内の普通葉原基は水々しく変化しはじめる。4月上～中旬になると短枝の頂芽から一年生枝の基部に付く側芽、側枝の頂芽、主軸の頂芽の順に、冬芽内の束生域の葉原基の伸長生長が始まり、冬芽がふくらみはじめる (Fig. 3～4)。なお、この伸長生長は、普通葉原基を構成する細胞の伸長のみによるものではなく、細胞分裂を伴うものである (Fig. 4)。

4月下旬になるとその伸長生長はさらに活発化し、この生長によりガリンがやぶられ開芽が始まる。開芽は求頂的に進行するため、比較的先端部に位置する長枝芽の開芽は全体的にみて短枝芽のそれより遅いといえるが、両者の間に非連続的な時間的ずれは認められない。

(長枝芽と短枝芽の生長型) 側芽にあっては5月上旬、主軸でも5月中旬までには開芽を完了し、普通葉を展開させるようになるが、しばらくの間は、束生した普通葉の生長が目立つため、外見上は長枝芽と短枝芽の区別は付けがたい。しかし、冬芽内での活動はすでにかなり活発化しており、又、長枝芽と短枝芽ではその活発化の方向が異なっている。すなわち、長枝芽ではガリン形成は認められず、その胚的枝条の髓状組織の活発な生長がみられるようになり、その細胞数も著しく増加してくるが (Fig. 5)、短枝芽では、ガリンの発達が顕著となり、逆に、髓状組織の発達はほとんど認められない (Fig. 6)。

Table 1 に示したものは、2年生苗木の主軸及びおう盛な生長を示す1次枝 (強勢側枝) の冬芽内にすでに用意されていた普通葉原基数と、伸長生長中、及び冬芽形成開始後の当年生枝に付く普通葉数を比較したものであるが、冬芽内に用意されていた普通葉原基数は、伸長生長中や冬芽形成開始後の当年生枝に付く普通葉数に比してかなり少ないことがわかる。すなわち、この事実は、長枝芽では、その開芽・伸長生長に伴って、その茎頂から多量の葉器官の原基

第1表 当年生長枝の葉器官数の量的推移 (2年生苗木)

Table 1. Quantitative Progress of Leaf Organs on an Annual Long Shoot (2-year-old trees)

Growth Phase	Date	Main Axis			Lateral Long Shoot				
		Number of Samples	Ave.	Max.	Min.	Number of Samples	Ave.	Max.	Min.
Before Bud Break	May 4	13	121.1	168	95	10	108.4	133	93
Continual Growth Phase	Jul. 4	8	268.8	292	244	8	237.8	257	199
Winter Bud Formation	Aug. 5 ~ Sep. 5	16	353.3	411	331	16	285.5	329	216

が形成されるが、それがガリンへと発達することなく、直接連続的に普通葉へと発達し、そのため、その茎頂は、開芽後、直ちに冬芽形成を開始することなく、しばらくの間は、連続的な生長活動を継続することを示している。長枝の茎頂によるこのような枝条形成を「連続生長」と呼び、又、このような過程を示す生長期を「連続生長期」と呼ぶことにする。

カラマツの長枝の茎頂が連続生長期を持つ事実は、CLAUSEN and KOZLOWSKI³⁾ のラリシナカラマツにおける観察結果と一致している。

逆に FLAMPTON⁶⁾ は、ヨーロッパカラマツでは、長枝は開芽後、直ちに冬芽形成に至ることに触れているが、それは、ヨーロッパカラマツが比較的冬芽形成の早い樹種である上に、観察した材料が下枝からのものであったためではないかと考えられる。すなわち、*Larix* の長枝は、生長の良くない枝等にあつては、その茎頂が連続生長することなく、開芽とほとんど同時に冬芽形成に至る場合もあるが、主軸やおう盛な生長を示す側枝の場合は、一般に、開芽後しばらくの間は連続生長するものと考えられる。

以上のように、長枝の茎頂は、一定期間の連続生長過程を経たのち始めて冬芽形成過程に至るが、短枝の茎頂は、全く連続生長することなく、常に冬芽形成を繰り返している。すなわち、短枝の茎頂にあつては、すでに、前年度の冬芽形成期において、開芽後、ガリンへと発達する葉器官原基の形成を始めているものと考えられ (Fig. 2; Fig. 20)、長枝の茎頂と短枝の茎頂の生長周期は本質的に異なっているものと考えられる。

(長枝の伸長生長・発達過程) 5月中~下旬になると、長枝と短枝の区別は肉眼的にも明瞭となり、長枝芽の胚的枝条は急速に伸長・発達するようになる (Fig. 7)。

又、胚的枝条の伸長に伴ない、束生域の内層に位置する葉原基の再配列が行なわれ、その結果、これらの葉器官は母軸に軸生するようになり、冬芽内の束生域の葉原基で、開芽後もほとんど節間生長をしないものは、冬芽内でその外層に位置していた10枚程度に過ぎない。

節間生長は、長枝の基部から頂部へと求頂的に進行する。そのため長枝の伸長・発達はその基部から順次停止していく。6月上旬は未観察であるが、6月中旬になると、すでに基部か

らの二次木部の発達が顕著となっていた (Fig. 8)。この事実は、この時期までには、長枝の基部から節間生長が不活発化しはじめることを示すものである。又、6月下旬になると、その基部では、すでに完全に伸長生長を停止している (Fig. 10)。しかし、長枝の茎頂が連続生長し、茎端部に新たな胚的枝条が積みかさねられるため、長枝の求頂的発達が先端にまでおよぶのは、かなり時間的に遅くなってからであり、当分の間、その茎端部は未発達な胚的状态を維持する (Fig. 9)。

なお、長枝の連続生長に従って、その茎端部がサフラニンによって赤く染色されるようになるが、これはタンニン様物質の蓄積によるものと考えられる (Fig. 5; 7; 9の茎端部が色濃く染色されていることに注目)。

(短枝の伸長生長・発達過程) 短枝では、開芽とともに普通葉原基の着生する開芽以前からかなり発達し束生域を構成していた皮層組織の細胞伸長が著しくなるが、髓状組織は開芽以前から発達が悪い上に、細胞増加がほとんど起らないため、その生長・発達は皮層組織に比して極く微かであり、その結果、皮層組織が髓状組織を取りかこむように発達し、6月中～下旬になって普通葉に離層が形成されるようになると、皮層組織が葉枕の形をとって著しく突出するようになる (Fig. 11)。

以上のように短枝では、長枝とは異なり、その伸長・発達過程において、その髓状組織の発達は著しく抑制されているが、いっぽう、その皮層組織の発達はそれほど抑制されず、又、同様に、そのガリン形成もかなり活発であり、急速にその頂芽を発達させる。

短枝の伸長生長は極く微かであり、その一生長期間の伸長量を髓の伸長量で考えると、それは、短枝となる側芽の原基が形成されてから休眠に至るまでに形成される伸長量にはほぼ相当している。すなわち、短枝となる側芽の発生年度の髓状組織は、発達完了後、Crown下の空洞として残されるが (Fig. 12)、このような空洞が毎年ほぼ等量ずつ形成されて行くことから理解される (Fig. 13)。

以上の事実は、短枝の髓状組織の形成活動が常に冬芽形成活動を維持するにとどまっていることを示し、又、このように冬芽形成活動以外に使われる髓状組織の形成活動が伴わないことと、短枝にほとんど節間生長が認められないこととの間には密接な関連があるのではないかと考えられる。

なお、上述のように、毎年ほぼ等量の空洞を残しながら、短枝は独特の円筒状の構造体へと発達していくが (Fig. 14)、やがてその一部の茎頂は、栄養生長期から生殖生長期へと移りかわり、花芽を分化させる。Fig. 15は雄花芽を分化した短枝を示すが、葉の器官であると考えられる雄ズイの原基が、栄養芽の束生域の葉原基とは異なり、ドーム状構造に積上げられるように配列され、注目に値する。

(3) 冬芽の形成過程

Table 2及びTable 3は、部位別の冬芽を構成する葉器官数の時間的推移をまとめたもの

である。これを参照しながら検討していく。

(長枝の連続生長期における冬芽の発達) 母軸長枝の茎頂の連続生長期, すなわち, その頂芽形成開始以前にあって, 最も発達の早い冬芽は短枝の頂芽であり, 続いて母軸の連続生長及びそれに伴うその緩慢な求頂的発達に対応して, 側芽が母軸に対して求頂的に分化・発達していく。

Fig. 17 は, 6月28日の4年生苗木の当年生側枝の基部に付く側芽を示すが, もうすでに

第2表 冬芽を構成する葉器官数の推移 (4年生苗木)
Table 2. Progress of Number of Leaf Organs Composing a Winter Bud (4-year-old tree)

	Short Shoot			Basal Lateral Bud			Apical Bud			Growth Phase
	Ave.	Max.	Min.	Ave.	Max.	Min.	Ave.	Max.	Min.	
Jun. 6	31.7	37	28	Continual Growth Phase
Jun. 13	34.2	45	27	
Jun. 21	35.6	45	32	
Jun. 28	39.5	46	28	
Jul. 5	46.1	51	36	23.0	27	19	.	.	.	
Jul. 12	50.6	63	42	32.3	41	29	.	.	.	
Jul. 20	52.7	59	46	39.8	44	32	.	.	.	
Jul. 28	70.2	79	54	44.8	51	39	.	.	.	
Aug. 5	68.4	88	49	54.0	62	42	0.0	0	0	Growth Phase of Winter Bud Formation
Aug. 15	97.7 (50.4 +47.3)	102 (60 +50)	86 (44 +42)	64.5	79	56	21.8	35	0	
Aug. 21	94.3 (49.0 +45.3)	107 (56 +51)	81 (43 +38)	81.3 (38.3 +43.0)	91 (44 +54)	70 (36 +34)	.	.	.	
Sep. 12	.	.	.	89.4 (37.7 +51.7)	104 (45 +65)	71 (30 +41)	60.8	92	43	
Oct. 12	104.5 (47.9 +56.6)	123 (54 +69)	88 (35 +40)	94.7 (37.0 +57.7)	108 (42 +58)	80 (32 +48)	149.6 (37.0 +112.6)	173 (45 +137)	117 (35 +80)	

- 1) Number of samples is 7-12 per region and period.
- 2) (+) means (Number of bud scales+Number of foliage leaf primordia with bud scale primordia for next year). When foliage leaf primordia do not initiate yet, or when it is difficult to distinguish them from bud scales, only the total number is indicated.
- 3) Besides these data, additional ones were obtained.
 - (A) 37.0 was got as the average of bud scale's number per lateral bud after counting on 30 pieces of lateral buds.
 - (B) 43.0 was got as the average of foliage leaf primordium's number per short shoot bud after counting of needle's number on 122 pieces of short shoots.

第3表 冬芽を構成する葉器官数の推移 (2年生苗木)

Table 3. Progress of Number of Leaf Organs Composing a Winter Bud (2-year-old tree)

	Basal Lateral Bud			Apical Bud			Growth Phase
	Ave.	Max.	Min.	Ave.	Max.	Min.	
Aug. 5-7	.	.	.	6.4	15	0	Continual Growth Phase
Aug. 15-16	53.2	63	48	19.8	28	8	Growth Phase of Winter Bud Formation
Aug. 28	69.9	78	64	.	.	.	
Sep. 5	78.2 (36.6+41.6)	85 (42+45)	65 (30+35)	49.5 .	72 .	32 .	
Sep. 20	85.1 (35.8+49.3)	98 (38+61)	76 (34+41)	
Oct. 12	90.0 (33.1+56.9)	102 (38+67)	80 (29+47)	

かなりの量のガリンの形成を終えているが、茎頂の幅等から考えて、いまだガリン形成期にあると考えられる。

数量的にみると、Table 2 から、4年生苗木の短枝や基部に付く側芽では、7月中旬頃までには普通葉原基形成期へと移りかわって行くことが推定されるが、母軸長枝の連続生長期にあつては、その末期に相当する8月上旬になつても、普通葉原基とガリンとの区別は明瞭ではない。すなわち、4年生苗木の8月5日の側枝基部に付く側芽を Fig. 18 に示したが、内層に位置する葉器官は、その核がヘマトキシリンで色濃く染色される等、それ自体は普通葉原基としての特徴を示すものの、普通葉原基が *Abies*²⁴⁾ や *Pseudotsuga*²³⁾ 等 Abietoideae に属する樹種とは異なり、*Pseudolarix*¹⁵⁾ と同様にガリンと同じカップ状構造上を茎頂へと落ちこむように配列するため、未発達な状態のガリンとは区別困難である。

以上の事実は、普通葉原基とガリンへと発達する葉器官の原基とは異質の原基体として発生するものではなく、もともと同質の原基体として発生したものの内、冬芽のその後の発達過程の中で、その外層のものがガリンへと、内層のものが普通葉原基へと分化して行くものである可能性を示している。その真疑については横断切片を含めた、より詳細な検討が必要である。特に、このような葉器官の原基の発生・分化様式が、マツ科の3つの分類群に共通のものであるか、それとも質的又は段階的にかなり異なつたものであるかは、3つの分類群の枝条形成様式の相互関係を考えていく上で極めて興味ある問題といえる。

いずれにせよ、カラマツにあつては、数量的にみる限り、母軸長枝の茎頂がいまだ連続生長を行なっている時期にあつても、すでに、その基部に付く側芽からの母軸に対する求頂的な発達が顕著に進行し、その基部に付く側芽では早くから普通葉原基と考えられる葉器官の原基

の形成を進行させるようになる。すなわち、この事實は、側芽や短枝の頂芽は、明らかにその髓状組織形成にあっては、著しく抑制された状態に置かれているものの、その皮層組織形成や普通葉原基を含む葉器官原基の形成にあっては、それほど顕著に抑制されることなく、ある程度までそれら自体の時間齡に従って形成が進行していくものであることを示している。又、この事實を、茎頂組織の問題として把握するならば、これらの冬芽の茎頂活動が、その髓状分裂組織の活動にあっては著しく抑制された状態におかれているが、その周縁組織帯の活動はそれほど抑制されていないことを意味しているものと考えられる (Fig. 17 参照)。

(長枝の頂芽形成開始) 長枝の頂芽形成開始期は、個体別、又、長枝の着生する部位別によりかなり異なるが、本研究において観察した4年生苗木では、その強勢側枝で8月中旬から9月上旬でその最盛期は8月中旬、2年生苗木では、'75年度観察のもので8月中旬から9月中旬で、最盛期は8月下旬、'76年度観察のものでは、かなり早く、8月上旬から中旬であった。又、主軸の頂芽ではこれより約1~2週間遅れる。

カラマツは、その外観から、その頂芽形成は伸長生長停止以後に始まるものと考えられがちだが、*Abies*²⁴⁾ や *Picea*²³⁾ と同様に、伸長生長しながら頂芽形成を同時的に進行させる時期を一定期間持っている。

すなわち、Fig. 16 は頂芽形成開始直後の長枝の先端部を示すが、明らかに、その先端近くに付く普通葉の伸長も活発化し、ある程度まで先端部にまで発達がおよんでいるが、その節間は完全に伸長しきっていないことは明瞭である。すなわち、この事實は、その下方に付く側芽の未発達な状態、母軸の髓細胞が充分伸びきっていないこと、又、二次木部の分化がみられないこと等から明らかである。

以上のように、長枝の頂芽は、その母軸先端部の比較的未発達な時期からその形成活動が開始される。すなわち、このことは、又、その後の頂芽の発達と、母軸先端部の活発な伸長生長・発達過程が同時に進行することを意味している。

なお、頂芽形成にとって特徴的なのは、その茎頂構造の問題であると考えられ、頂芽では、その形成開始以後も、その茎頂構造をほとんど変化させることなく、連続生長期のそれと同様に茎頂幅に対して茎頂高が大きい突出した構造が維持される。

(長枝の冬芽形成期における頂・側芽の発達) 以上のように、頂芽形成がその母軸の伸長停止に先立ち、母軸先端部が未発達な状態で、あらたな生長期を迎えるため、頂芽形成開始以後もしばらくの間は、その側芽形成においてより基部に付く側芽ほど葉器官形成の進行した状態が維持される。

これを数量的にみると、75年度観察分の2年生苗木における頂芽形成開始期に相当する8月下旬~9月上旬までの10本の側枝の頂芽、先端から1/4、中ほど、3/4の位置、及び基部に付く側芽の葉器官数の平均値は、それぞれ、4.5, 24.4, 36.9, 51.3, 61.5枚であった。ガリンの平均枚数は30枚程度であるから、最も基部に付く側芽から中央部ぐらゐまでの側芽はすでにガ

リン形成を終了し、基部に付く側芽では、もうすでにかなりの数の普通葉原基の形成を終えていたものと考えられる。

まず、確実に短枝芽となる側枝基部に付く側芽や短枝の頂芽について検討する。

これらの冬芽では、すでに述べたように、頂芽形成開始以前から普通葉原基と考えられる葉器官原基がかなりの量形成されており、その後も、しばらくの間は新たな普通葉原基が活発に形成される。しかし、このような普通葉原基の活発な形成活動は長くは続かず、急速な40数枚の普通葉原基形成の後；8月中旬から9月上旬というかなり早い時期にすでに、このような葉器官形成活動は急激に不活発化してしまう。

4年生苗木側枝基部に付く側芽にその例をみると (Table 2 参照)、頂芽形成開始時点を8月15日頃と考えると、その時点ですでに基部の側芽は平均64.5枚の葉器官数を持っており、又、この64.5からガリンの平均37.0を引くと、数量的には27.5枚とかなり多くの普通葉原基がすでに形成されていることになるが、その後の普通葉原基の形成も活発で、8月15日から21日の6日間に平均16.8枚、その1日あたりの形成速度は2.8枚と計算されるが、このようにして普通葉原基が40数枚程度に達すると、その後の21日間で平均18.1枚、1日あたりの形成速度は0.86枚と急速に低下してくる。Table 2の4年生苗木の短枝にも、Table 3の2年生苗木の側枝基部に付く側芽にも同様の傾向がみられ、それぞれ40数枚に達する時期は、ある程度時間的にずれているが、いずれの場合でも、40数枚程度に達するまでの形成速度は急速であるが、その後は急激にその形成速度が低下する。

又、以上のような推移をとる間に、その詳細な過程は明らかではないが、すでに形成されていた普通葉原基の外層のものからの冬芽内における伸長・発達が顕著となり、それが内層の新たに形成された普通葉原基にまで及ぶようになる。しかし、その間、髄状分裂組織による胚的枝条の髄状組織の発達はほとんど認められない。そして、結果的に、40数枚の葉原基よりなる束生域が形成されるが、長枝芽のもつ軸生域の形成はなされず、これらの冬芽は、すでに8月下旬～9月中旬ころまでに、急速に短枝芽の構造をとるようになる (Fig. 19)。

以上のように、短枝芽となるこれらの冬芽の茎頂活動は8月中旬から9月上旬という早い時期から不活発化するに至るが、その後も、微かながらも葉器官原基形成を持続させるものと考えられる (Table 2 及び 3 参照)。

すなわち、開芽後の短枝に束生する普通葉数を数えてみると、122個の平均で43.0枚であったが、4年生苗木の側枝基部に付く側芽に例をみると、Table 2 から、すでに8月21日にこれと同数に達しており、すでに8月中旬に普通葉原基の全数を備えるに至っていることがわかるが、その後、形成活動は急速に低下するものの、9月12日には平均51.7枚、10月12日には57.7枚と、43.0枚をそれぞれ8.7枚、14.7枚も上回っている。

以上のように、数量的に考えても、次年度展開予定の普通葉数を越えた葉器官原基の形成、すなわち、次年度のガリンの原基の形成の事実が推察されるが、このようにして形成された葉

器官原基は、急速に冬芽内で伸長・発達する束生域の葉原基とは異なり、その後も、これらとはかなり不連続的な未発達な状態にとどまり、これらが構造上からも、次年度ガリンへと発達する葉器官原基であることが理解される (Fig. 20)。なお、このようなガリン原基と考えられる葉器官原基の形成が、冬芽の長枝芽と短枝芽への分化機構にどのような意味をもっているものであるのかは、極めて興味ある問題であるといえる。

次に確実に長枝芽へと発達する側枝頂芽及び先端近くに付く側芽の発達過程についてふれる。頂芽形成の初期の段階については、すでに述べたが、先端近くに付く側芽にあっても、同様すでに述べたように、頂芽形成開始以後も、しばらくの間、側枝基部に付く側芽と比較してかなりその葉器官形成の遅れた状態が続く。すなわち、Fig. 22 は頂芽形成後わずかの期間を経た先端近くに付く側芽を示すが、まだガリン形成の初期の段階にある。なお、Fig. 22 に示したものでは、その茎頂は、いくぶん突出した構造を示すようになっているが、材料によっては、茎頂の盛り上りが認められない場合もあり、頂芽形成と同時に先端近くに付く側芽の茎頂が盛り上ってくるものであるかどうかについては、より詳しい検討が必要である。

いずれにせよ、頂芽や先端近くに付く側芽の発達は時間的にかなり遅れ、その普通葉原基形成の開始は、かなり時間的幅があるが、早いものでも8月中旬、遅いものでは、9月下旬以降になる場合もあり、側枝基部に付く側芽よりも1カ月以上も遅れる。Fig. 21 及び 23 は8月28日の4年生苗木の側枝頂芽を示すが、いまだガリン形成期であると考えられる。なお、その茎頂は、連続生長期以来の盛り上りを維持し、髄状分裂組織の発達は顕著である。なお、側枝の先端近くに付く側芽でも、時間の経過と共に確実にその髄状分裂組織の発達が顕著となり、その後は、頂芽と同様の発達過程を取るようになる。

その後、これらの冬芽でも、普通葉原基が明確にガリンと区別されるようになる。又、同時に、その胚的枝条が古い髄状組織と明確に区別されるようになってくる。

長枝芽となるこれらの冬芽では、短枝芽に終わるものとは異なり、胚的枝条の髄状組織の活発な形成が行なわれ、又、普通葉原基形成の不活発化が起らない。そのため、短枝芽の場合と同様に起こる外層の普通葉原基からの冬芽内における活発な伸長・発達の内、束生域と軸生域を連続的に形成し、徐々に、長枝芽の構造を示すようになる。

Fig. 24 は、10月上旬の側枝の先端近くに付く側芽を示すが、すでに束生域と軸生域の双方に普通葉原基を形成し、長枝芽としての構造を示している。しかし、Fig. 27 にみられる完全に茎頂活動を停止した冬芽にくらべ、いまだ軸生域における普通葉原基の形成は不充分であり、これ以降も活発な形成活動を持続させるものと考えられる。

以上、短枝芽となる側枝基部の側芽と短枝の頂芽、及び、長枝芽となる側枝頂芽と先端近くに付く側芽に、それぞれ短枝芽と長枝芽の発達過程をみてきた。

当年生側枝全体の頂・側芽の長枝芽と短枝芽への完全な分化過程の詳細な検討については、一応本報告の対象外としたが、上述の観察結果から推察すると、胚的枝条の髄状組織形成

の抑制された条件下で早くから冬芽形成を進行させ、急速に束生域を発達させるようになる基部に付く側芽から順次求頂的に短枝芽へと分化していき、その後、発達の遅れていた、頂芽や上部に付く側芽が、新たな生育条件に対応して、胚的枝条の髓状組織形成を活発化させるようになり、束生域と軸生域を連続的に形成して長枝芽へと発達するようになるものと考えられる。

(4) 冬芽の休眠

(短枝芽の休眠) すでに述べたように、短枝芽では、8月中～下旬までには、次年度展開する普通葉原基の形成を終え、その後、茎頂活動が不活発化し、次年度のガリンの原基の形成を行なうようになるが、それに対応して、その茎頂がドーム状構造から円錐状構造に変化し、Crown が形成されるようになり、又、充分伸長・発達した普通葉原基に、樹脂道が求基的に発達するようになる (Fig. 22)。

11月上旬になると、落葉現象が求頂的に進行するようになり、これと同時に、Crown 下の古い髓状組織の脱落現象が認められるようになり、完全に休眠状態を示すようになる。Fig. 2 は休眠期における短枝芽を示す。

(長枝芽の休眠) すでに述べたように、長枝芽は、短枝芽の普通葉原基形成の終了後も、活発にその形成活動を継続させ、主軸の頂芽に至っては、11月上旬になっても、いまだその形成を継続している場合もみられる。すなわち、Figs. 25～26 に示したものがそれで、いまだ軸生域の普通葉原基の発達は不十分であり、又、普通葉原基形成の予定部位に細胞分裂像が認められる (Fig. 26)。

長枝芽でも、通常は11月上旬から古い髓状組織の脱落が始まり、主軸の頂芽でも11月中旬には、この現象が認められるようになり、完全な休眠状態に至る。

Fig. 27 は、休眠期における長枝芽を示すが、その茎頂構造は、短枝芽の場合と同様に、ドーム状構造から円錐状構造に変化していることが認められる。

3. ま と め

カラマツの栄養性枝条の形成過程の観察を行なった。観察結果は以下のように要約される。

(1) カラマツは2つのタイプの冬芽、すなわち開芽後長枝となる長枝芽と、開芽後短枝となる短枝芽を形成する。長枝芽と短枝芽の器官レベルにおける相違は明瞭で、中間的構造を示す冬芽は、自然状態ではほとんど観察されない。

(2) 長枝と短枝の茎頂の生長周期は本質的に異なっている。すなわち、長枝の茎頂は連続生長期をもつが、短枝のそれは本質的にそれを持たず、常に冬芽形成を繰り返している。すなわち、短枝の茎頂では、すでに当年の冬芽形成期にあって次年度のガリンの原基の形成を開始している。

(3) 長枝の求頂的生長・発達に応じて、側芽も、それほどの抑制作用を受けることなく求頂的に発達する。それ故、基部に付く側芽では、その頂芽形成開始に先だって、ガリンのみならず、普通葉原基の形成をも進行させ始める。

(4) 頂芽形成開始以後も、基部に付く側芽は、しばらくの間、活発に普通葉原基形成を持続させるが、その活動は、早期に、かつ、急速に低下するようになる。結局、東生域の葉原基の活発な伸長・発達の後、胚的枝条の東生域を形成し、又、次年度のガリンの原基の形成を行なう。しかし、その冬芽形成過程全体を通して、その茎頂の髄状分裂組織の活動は常に抑制されており、これらの冬芽は、その軸生域を形成することなく、急速に短枝芽となる。

(5) 一方、上部に付く側芽も同様に急速に発達する。しかし、その母軸が求頂的かつ連続的に生長・発達するため、その普通葉原基の形成開始は遅れる。結局、これらの冬芽は髄状分裂組織を活発に活動させながら東生域と同様、軸生域をも形成し、又、遅くまで、普通葉原基形成を持続させ、長枝芽となる。

(6) 結論的に、カラマツの栄養性枝条形成過程には、本来的な軸性生長がある程度まで認められるものと考えられる。すなわち、その長枝は、その連続生長に対応して求頂的に生長・発達し、その側芽も同様に、母軸に対して求頂的に生長・発達し、又、普通葉原基も、ある程度までその時間軸に対応して、それほど抑制されることなく、冬芽内で、生長・発達する。

II. せん定処理下における枝条形成

枝条形成の様式や機構を検討するひとつの方法は、人為的に枝条形成過程を制御して、自然条件下で起こる過程と比較検討してみることであるが、本研究においては、その内、最も簡単で、かつ長枝と短枝の問題を考える上で極めて重要であると考えられる「せん定処理」による人為的制御を試みることにした。

せん定処理試験は、これまでに様々な観点から試みられてきており、長枝と短枝を持つ樹種についても、*Ginkgo* について GUNCKEL *et al.*⁹⁾ が、*Pinus* について石川・草下¹²⁾ 等が、又、*Larix* については森^{19,20)} が試みている。

GUNCKEL *et al.* は、せん定処理試験を行なう前にその冬芽構造を検討し、*Ginkgo* にあっては、開芽後長枝になると考えられる冬芽と短枝になると考えられる冬芽の構造に差がないと結論し、冬芽が長枝になるか短枝になるかは、その開芽以後において決定されるものと考え、この時期にせん定処理試験を行なっている。しかし、*Larix* にあっては、FLAMPTON⁶⁾ や本研究の I の観察から明らかのように、長枝になるか短枝になるかは、冬芽が冬芽形成期において「長枝芽」となるか、「短枝芽」となるかによってほぼ決定されるものと考えられ、その決定時期は、直接的には冬芽形成期であり、又、長・短枝形成の問題は、冬芽の開芽・伸長生長に関する問題ではなく、直接的には、冬芽形成の問題であるといえる。

従って、本研究においては、冬芽形成期を中心にせん定処理期日を設定し、その処理が、冬芽形成にどのような影響を与えるかについて検討することにした。

なお、森^{19,20)} の目的は、直接的にはカラマツの採種木の樹形調節にあり、その意味から、開芽・伸長生長過程においてせん定処理を試みたものであり、本研究とは共通点はあるものの、

その本質においては、異なったものであると考えられる。

1. 材料と方法

材料は、本研究のIの観察で用いたものと同じカラマツ2年生及び4年生苗木である。

せん定処理の方法は、自然の状態では確実に短枝芽となると考えられる3~4個の側芽が着生する当年生側枝の基部を数cm残してこれを除去、又、主軸については、その当年部のすべてを除去した。せん定期日は主に8月から10月の冬芽形成期であり、2年間継続して行ない、'75年度は月2回、'76年度はほぼ週1回を標準とした。供試苗木本数は、'75年度が、各処理期日毎に、およそ7本、計38本、'76年度が、各処理期日、及び2年生及び4年生苗木毎に、7本、計133本、総計171本である。

具体的な検討方法については、落葉後、切り残された当年生側枝の基部に付く側芽の内、おう盛な生長を示していた側枝のもので、かつ、3~4個の内、上部に付き栄養的条件が良好と考えられた側芽を、各苗木あたり2本の側枝から各々1個、計2個づつ採取、実体顕微鏡によって検討した。

2. 試験結果

結果はTable 4に示した通りである。同じ個体から採取した側芽2個は同じ結果を示して

第4表 せん定処理試験の結果

Table 4. Results of Pruning Treatment

		Number of Samples		Secondary Opening		Structure of the Winter Bud Formed		
		'75	'76	Observed	Non-Observed	Long Shoot Bud	Intermediate	Short Shoot Bud
4-year-old trees	Jun. 5	.	7	7	.	7	.	.
	Aug. 7	.	7	3	4	7	.	.
	Aug. 21	.	7	.	7	7	.	.
	Aug. 28	.	7	.	7	5	1	1
	Sep. 6	.	7	.	7	3	1	3
	Sep. 12	.	7	.	7	.	.	7
	Sep. 21	.	7	.	7	.	.	7
	Sep. 27	.	7	.	7	.	.	7
2-year-old trees	Jun. 15	5	.	5	.	5	.	.
	Jul. 19	5	.	5	.	5	.	.
	Aug. 15-16	.	7	7	.	7	.	.
	Aug. 19-21	7	7	5	9	14	.	.
	Aug. 28	.	7	.	7	7	.	.
	Sep. 4-5	7	7	.	14	14	.	.
	Sep. 12	.	7	.	7	5	2	.
	Sep. 21	7	7	.	14	.	1	13
	Sep. 27	.	7	.	7	.	1	6
	Oct. 5	7	7	.	14	.	.	14
Oct. 20	.	7	.	7	.	.	7	

いたため、結果は個体別に示し、又、2年生苗木の'75年度と'76年度の結果は、ほぼ一致していたため、まとめて表に記入した。なお、生じた冬芽の構造の項の内「intermediate」とあるのは、長枝芽と短枝芽の中間的構造を示していた冬芽を意味する。

2年生及び4年生苗木に共通する結果は、ある時期までは、せん定処理することによって、切り残された当年生枝の側芽は開芽するが、その時期を過ぎると開芽しなくなる。しかし、その後のある時期までのものは、長枝芽へと発達し、それ以後は、開芽も、長枝芽への発達もみられず、短枝芽のまま終わったことである。又、結果は、以上のように時間的に変化するとともに、その変化は断続的で、開芽するか否かが二者択一的に決定され、開芽と非開芽の中間の様相を示すことがなかったのと同様に、長枝芽と短枝芽との中間的構造を示す冬芽を形成した場合も少なく、やはり、そのほとんどが、典型的な長枝芽か、短枝芽かのどちらかになった。すなわち、長枝芽へと発達したものは、数多くの軸生域の葉原基を形成し、短枝芽で終わったものとは明瞭に区別された。

次に2年生苗木と4年生苗木では、その結果が時間的に異なっていた。すなわち、これらの結果に、約2週間の時間的ずれが認められた。

3. 考 察

本研究のIの観察結果と比較しながら、試験結果の考察を行なう。

(1) 側芽の二次開芽抑制 (休眠導入)

まず、ある時期までにせん定したものは確実に開芽したが、この事実は、ある時期までは、その上部の存在が側芽の二次開芽抑制機能を果していること、すなわち、現象的には何らかの意味での頂部優勢体制下でこの現象が起こっていることを示すが、これを休眠の問題として把握すると、側芽がいわゆる前休眠(夏休眠⁷⁾)の状態に置かれていることを意味している。

しかし、一定期間を経過すると、処理しても開芽しなくなり、これは、この時期以後の側芽の二次開芽抑制の主因は、確実にその上部の存在ではなく、外的環境要因やその上部以外の内的環境要因、又は、冬芽自体の内的要因にあることを示している。

この場合、外的環境要因としては日長条件が考えられる。すなわち、カラマツの冬芽形成の外的環境要因としては、短日条件^{1,11)}及び低温¹⁾があげられているが、8月ということから低温は無理であるが短日条件は考えられる。今後は、日長制御による検討が必要である。

樹体内要因としては何が考えられるだろうか。

いずれにせよ、基部の側芽は8月上～中旬という早い時期から自発的な休眠へと導かれ始めていることになる。ただし、ここで用いる自発的休眠とは、永田²¹⁾の定義したような限定された意味の現象をさしているのではなく、通常的な外的条件下での冬芽自体に原因する非開芽現象一般を意味し、いわゆる夏休眠に対する冬休眠に相当するものである⁷⁾。

ところで、この8月上～中旬は、本研究のIの観察で明らかなように、早いものでは頂芽形成開始へと向う時期に相当するが、主軸のそれは8月下旬以降が普通であり、その意味から、

この時期に至ると、頂芽を含む個体全体の冬芽が、何らかの樹体内要因によって一斉に自発的休眠に導かれ始めるものと断定することはできない。すなわち、冬芽の自発的な休眠への導入は、個体全体の頂・側芽で同時的にもたらされるものではなく、むしろ、それぞれの冬芽自体の内的要因によって個別にもたらされるものと考えられる。

実験結果から、以上のような冬芽自体の内的要因は、その冬芽自体の発達段階と密接に関連しているものと考えられる。すなわち、4年生苗木の場合も2年生苗木の場合も、せん定処理しても全く開芽しなくなった時期は、Table 4 から、それぞれ8月15日、8月28日と、時間的にはほぼ2週間のずれがあったにもかかわらず、その時点での基部の側芽の葉器官数は、Table 2 及び3から、64.5、69.9とほぼ等しく、又、開芽しなくなり始めた時期についてもほぼ同様のことが言える。

以上のように、側芽はその上部の存在に原因する一定の生長抑制的条件下で一定の発達段階に到達すると、その後はその上部の存在とは無関係に、その内的要因によって開芽が抑制されるようになるものと考えられる。又、これを休眠の問題として把握すると、一定期間前休眠の状態に置かれた側芽は、その後の発達過程で自動的に自発的休眠に導かれるようになることを意味しているものといえよう。

又、以上の観点に立って、母軸全体の頂・側芽の二次開芽抑制・休眠導入の問題を考えると、側芽は本研究のIの観察から明らかなように、この程度の発達段階へは、それほど抑制されることなく、より基部に付く側芽から順次、その時間齢に従って求頂的に到達するため、より早くから発達するより基部に付く側芽から順に求頂的に前休眠の状態から自発的休眠の状態へと自動的に導びかれていくものと考えられる。実際、9月に入ってからでも、何らかの原因で頂芽が除かれた場合、残された側芽が先端近くに付く未発達な側芽であった場合は、容易に開芽してくる現象はしばしば観察されるが、今後は実際にせん定位置をかえて検討する必要がある。

次に、側芽が自発的な休眠に至る冬芽のより具体的な発達段階について考察する。

まず、2年生苗木については、8月15～16日までにせん定したものはすべて開芽してきたが (Table 4 参照)、この時点での残された側芽の葉器官数を Table 3 にみると、平均53.2枚であり、ガリンの平均数37.0枚を16.2枚も上回っていた。この事実は、数量的には普通葉原基と考えられる葉器官原基がある程度形成された後でも充分開芽してくることを示している。(なお、4年生苗木の結果からもほぼ同様の推察が可能である。)

すなわち、側芽が自発的な休眠に至るようになる具体的な発達段階は、単に冬芽内に数量的には普通葉原基と考えられる葉器官原基が形成されるようになる段階ではなく、以上のようにして形成された葉器官原基が、その後冬芽内で、何らかの構造的又は機能的変化を遂げることにより、明確にガリンとは区別される葉器官へと発達するようになる段階ではないかと考えられる。実際、せん定処理しても開芽しなくなり始める時期では、Fig. 18 に示されたように、

数量的には普通葉原基と考えられる葉器官原基も、まだ構造的には、ガリンと明確に区別することが困難であるが、その後の冬芽の発達過程の中で、これらの葉器官は明確にガリンと区別されるようになる (Fig. 19 参照)。

なお、以上のように数量的には普通葉原基と考えられる葉器官原基がある程度形成された後でも容易に開芽してきた事実は、本研究の I ですでに触れたように、カラマツにおける葉器官原基の発生・分化様式の特徴を考える上で、極めて重要である。すなわち、この事実から、カラマツにあっては、普通葉原基になるか、ガリンになるかは、かなり葉器官原基の後期の発達過程において決定されるようになるのではないかと考えられ、又、そのために、カラマツにあっては、その普通葉原基が冬芽内で比較的その時間齢に従ってその外層のものから順に著しく伸長・発達するようになり、その発達終了後も、ガリンと移行的な状態をある程度まで維持するのではないかと推察されるが、すでに述べたように、この時期における冬芽構造の変化を立体構造の変化としてより詳細に把握する必要がある。

(2) 長・短枝芽の形成

まず、ある時期までにせん定処理した場合、切り残された側芽は、開芽しなくなっても、長枝芽へと発達してきた。この事実は、ある時期まではその上部の存在が側芽の長枝芽への発達を抑制していること、すなわち、何らかの意味での頂部優勢体制下でこの現象が起っていることを示している。

しかし、Table 4 から明らかなように、4年生苗木でも、2年生苗木でも、その頂芽や先端近くに付く側芽がまだ活発な普通葉原基の形成を行なっている時期であるにもかかわらず、すでに9月中～下旬には、せん定しても、切り残された側芽は、長枝芽へと発達しなくなった。この事実は、この時期までには、冬芽自体の内的要因が長枝芽への発達をさまたげるようになることを示しているものと考えられる。

又、このような内的要因は、その側芽自体の一定の発達段階に密接に関連しているものと考えられる。すなわち、4年生苗木及び2年生苗木にあって、処理しても残された側芽が充分長枝芽へと発達した時期は、処理時点で、それぞれ8月21日、9月4～5日までであったが、時間的には2週間のずれがあったにもかかわらず、せん定時点での残された側芽のガリンを除く葉器官数は、それぞれ平均43.0、及び41.6枚とほぼ等しい。又、長枝芽へと発達しなくなった時期は、それぞれ、9月12日、9月20～21日であり、やはり、時間的ずれがあったにもかかわらず、その時点での残された側芽のガリンを除く葉器官数は、それぞれ平均51.7、49.3枚とやはりほぼ一致していた。

又、充分長枝芽へと発達しうる時点での平均43.0、及び41.6が、本研究の I で触れた通り短枝芽の束生域の葉原基数の平均43.0にほぼ一致することを考えれば、普通葉原基の予定数の形成が終了するころまでは充分に長枝芽へと変わりうることを示すものと考えられる。しかし、逆に、又、その以上の葉器官原基、すなわち、数量的には、確実に次年度のガリンの原基と考

えられる葉器官の原基が形成されるようになると、側芽は、もはやそれ自体の内的要因によってその上部の存在とは無関係に長枝芽へとは発達しなくなり、自動的に短枝芽へと決定されていくようになるものと考えられる。

ところで、側芽は、本研究のIで触れたように (Table 2 及び 3 参照)、以上のような短枝芽へと自動的に決定されていくようになり始める発達段階へは、その母軸の求頂的・連続的生長・発達に対応して、その母軸の基部に付くものから順次求頂的に到達していく。(すなわち、これは、髄状分裂組織活動が強く抑制されていても、その葉器官形成活動、茎頂活動として考えると、その周縁組織帯の活動はそれほど抑制されないためであると考えられる)。そのため、母軸全体の側芽の長枝芽と短枝芽への分化の問題を考えると、自発的休眠への導入の場合と全く同様に、側芽は、その髄状分裂組織の活動の抑制された条件下で、母軸の基部に付くものから順次、自動的かつ求頂的に短枝芽へと決定されていくようになるものと考えられる。

すなわち、以上のように、側芽が短枝芽へと決定されていくためには、側芽がその上部の存在によってその葉器官形成まで強く抑制されることなく、逆に、ある程度まで、その形成を活発に進行させるような条件が必要であると考えられる。それ故に、比較的下部に付く側芽が短枝芽となり易いのは、これらの冬芽が比較的上部に付く側芽よりも強い抑制作用をその上部から受けるためと考えるよりはむしろ、その髄状分裂組織の活動が強く抑制されていても、その葉器官形成活動まではそれ程抑制されず、そのため、比較的下部に付く側芽は比較的上部に付く側芽よりも時間的に早く発達し、結局、髄状分裂組織の活動抑制から解除される前に、短枝芽へと決定される発達段階に到達してしまうためではないかと考えられる。又、逆に、比較的上部に付く側芽が長枝芽に発達するのは、これらの冬芽が比較的下部に付く側芽ほど、その上部から強い抑制作用を受けないためであると考えよりはむしろ、これらの冬芽は比較的下部に付く側芽よりも遅れて発達するため、短枝芽に決定される発達段階に到達する前に、その髄状分裂組織の活動抑制から解放されるようになるためではないかと考えられる。

それ故に、結論的に述べれば、ある程度までみられる本来的な軸性生長、すなわち軸性体制⁸⁾ (前川が言うところのつみ重ね体制¹⁷⁾) に従い、その葉器官原基がある程度までその茎頂の時間齢に従って、それほど抑制されることなく発生し、又、それらのその後の発達も、その上部等からの調節作用によって支配されるよりはむしろ、それ自体の時間齢に従って進行していく傾向が顕著な生長・発達様式が、カラマツに見られるような長・短枝芽形成、ひいては長・短枝形成の重要な前提条件になっているものと考えられる。

なお、髄状分裂組織の活動が抑制された状態で起こる側芽の短枝芽への自動的な決定過程を支配する側芽自体の内的要因については、すでに触れたように、それが、これらの冬芽内に次年度ガリンへと発達する葉器官原基が形成されることと密接に関連していることは明らかである。すなわち、構造的にも、せん定しても全く長枝芽へとは発達しなくなる時期になると、Fig. 20 に示されたように、ガリンの原基が明瞭に認められるようになることから明らかである。

しかし、ある程度まで長枝芽へと変化する時期では Fig. 19 に示されたように、数量的にはガリン原基の形成が推察されるものの、構造的には、その外層に位置する束生域の葉原基と区別することは出来ない。そのため、自発的な休眠への導入過程でおこる葉器官原基の発生・分化の問題と同様、束生域の葉原基と次年度のガリンの原基とも、もともとは同じ原基体として形成されたものが、その後の発達過程で2種の葉器官原基に二極分化するものではないかと考えられる。このような2種の葉器官原基の分化過程のより詳細な検討が必要である。

4. ま と め

カラマツの栄養性枝条形成、特にその長・短枝芽形成の様式及び機構の把握を目的として、せん定処理試験を行ない、その結果を、本研究のIの観察結果と比較検討した。その結果は以下のように要約される。

(1) ある時期までにせん定すると、切り残された当年生枝の基部に付いていた側芽が二次開芽し、結果的に長枝芽を形成した。又、後のある時期までにせん定した場合は、二次開芽しなかったが、それらの冬芽は長枝芽に発達した。しかし、その後のせん定では、二次開芽も、長枝芽への発達もみられなくなった。

(2) 2年生苗木と4年生苗木では、その結果に約2週間の時間的ずれが認められ、その結果は、ある特定の時間に対応するよりはむしろ、せん定された時点の側芽自体の一定の発達段階に対応していた。

具体的には、数量的にみて普通葉原基と考えられる葉器官の原基が一定量形成されると、2次開芽が認められなくなり始め、一方、少量の次年度のガリンの原基と考えられる葉器官の原基が形成されると、長枝芽への発達が徐々に見られなくなった。

これらの結果から、以下のことが推察される。

(1) ある一定の時期までは、当年生枝の上部の存在が、髄状分裂組織の活動抑制を通して、その下部に付く側芽の二次開芽や長枝芽への発達を抑制している。

(2) しかし、側芽がこのような抑制的条件下である一定の発達段階に到達すると、具体的には、普通葉原基と考えられる葉器官原基が一定量形成されるとすぐ、これらの冬芽は、徐々にその上部の存在とは無関係にその内的要因によって直接支配されるようになり、自動的に自発的な休眠に導かれるようになる。

一方、次年度のガリンの原基と考えられる葉器官の原基がその髄状分裂組織の活動が抑制された条件下で少量形成されると、これらの冬芽は同様にその上部の存在とは無関係にその内的要因により支配されるようになり、自動的に短枝芽に決定される。

(3) 側芽はこれらの発達段階に、それほど抑制されることなく、その母軸にそって求頂的に到達するため、側芽は、その髄状分裂組織の活動が抑制された条件下で、より早くこれらの発達段階に到達するより基部に付く側芽から順に、求頂的に自発的な休眠へと導かれ、又、短枝芽へと決定されて行く。

(4) それ故、比較的下部に付く側芽が短枝芽となるのは、それらの冬芽が比較的上部に付く側芽よりも強い抑制作用をその上部から受けるためではなく、その髄状分裂組織の活動は強く抑制されるにもかかわらず、その葉器官形成活動、すなわち、その周縁組織の活動はそれほど顕著に抑制されず、ある程度までその時間齢に従って、時間的に、上部に付く側芽よりもより早く発達し、髄状分裂組織の活動抑制から解放される前に、短枝芽に自動的に決定される発達段階に到達してしまうためではないかと考えられる。

(5) これとは逆に、比較的上部に付く側芽が長枝芽に発達するのは、これらの冬芽が、比較的基部に付く側芽ほど強い抑制作用をその上部から受けないからと考えるよりはむしろ、これらの冬芽が、比較的基部に付く側芽よりも遅くなってから発達し、短枝芽に決定される発達段階に到達する前に、その髄状分裂組織の活動が抑制状態から解放されるようになるためであると考えられる。

(6) それ故、結論として、連続生長に従う長枝と、ある程度までその時間齢に従う長枝につく側芽の求頂的な発達、換言するならば、ある程度までみられる本来的な軸性生長が、長・短枝芽形成の重要な前提条件となっているものと考えられる。

III. 比較研究

本研究の I・II を通して、カラマツの栄養性枝条の形成過程には、本来的な軸性生長がある程度までみられること、及び、このような軸性生長が、カラマツにみられる長・短枝芽形成、ひいては長・短枝形成の重要な前提条件になっていることを推察した。

本研究の III では、カラマツにみられる以上のような枝条形成様式をカラマツ亜科全体にみられる冬芽構造の共通性と多様性の中で比較検討する。ただし、カラマツ亜科に属する以下の 3 属 4 種の冬芽構造の観察を行なったのみで、いまだ予報的段階のものである。

1. *Larix Gmelini* GORD. (グイマツ) (北海道大学農学部附属植物園植栽木)
2. *Larix decidua* MILL. (ヨーロッパカラマツ) (同上)⁶⁾
3. *Pseudolarix Kaempferi* GORD. (イヌカラマツ) (京都大学農学部附属演習林上加茂試験地植栽木及び苗木)¹⁵⁾
4. *Cedrus deodara* LOUD. (ヒマラヤスギ) (大阪府内庭園樹)⁵⁾

なお、観察は、実体顕微鏡及び光学顕微鏡によって行ない、又、切片の作成等は、本研究の I と全く同様の方法によって行なった。

1. 観察及び考察

4 樹種の冬芽構造を Figs. 28~35 までに示した。

Fig. 28 *Larix Gmelini* の側枝頂芽; 8月25日

Fig. 29 *L. decidua* の短枝; 10月9日

L. Gmelini も *L. decidua* もその冬芽構造の基本は *L. leptolepis* と全く同じであり、長枝芽と短枝芽を持ち、長枝芽の胚的枝条は東生域と軸生域よりなるが、短枝芽のそれは東生域しか持たない。又、東生域の葉原基はガリンと同じカップ状構造上を茎頂に向って落ちむように配列し、又、その冬芽内における伸長・発達は著しく、*Abies*²⁴⁾ や *Pseudotsuga*²³⁾ では見られない樹脂道の分化も進行している。又、一方、軸生域の葉原基自体の伸長・発達は悪く、突起状の状態にとどまっている。

Fig. 30 *Pseudolarix Kaempferi* の側枝頂芽； 1月7日

Fig. 31 *P. Kaempferi* の短枝； 1月7日

KUPILA and GIFFORD¹⁵⁾ による観察では、軸生域を持つ長枝芽は見い出されなかったが、筆者らが述べているように供試材料が少なかったからであろう。*Pseudolarix* は *Larix* と比較して、下枝等の頂芽では、かなり早くから短枝芽へ移行してしまう樹種であるといえるが、苗木の生長おう盛な主軸や側枝の頂芽等では、Fig. 30 に示されたような東生域と軸生域を持った長枝芽が観察される。

Pseudolarix の冬芽は、長枝芽と短枝芽を持つこと、東生域の葉原基が冬芽内でカップ状構造に配列し、その伸長・発達が著しいこと等、その基本構造は *Larix* と同じである。しかし、その東生域と軸生域の分化は *Larix* ほど明瞭ではなく、茎頂近くの軸生域の葉原基まで、冬芽内で比較的良好に伸長・発達し、樹脂道の分化までみられること等で *Larix* とは異なっている。又、短枝では、その基本構造は *Larix* と類似しているが、短枝の節間生長は、*Larix* よりも幾分顕著である。又、Crown の形成は見られるが、休眠期に至っても *Larix* ほど顕著な古い髓状組織の空洞が形成されないことにも注目される。

Fig. 32 *Cedrus deodara* の側枝頂芽； 1月2日

Fig. 33 *C. deodara* の短枝； 1月2日

Cedrus にも、長枝芽と短枝芽の区別が見られ、その冬芽の基本構造は、*Larix* や *Pseudolarix* と同じである。しかし、*Pseudolarix* よりも、さらに東生域と軸生域の関係は不明瞭であり、長枝の胚的枝条の髓状組織の構造は、*Larix* のようなその上部ほど狭くなった構造ではなく、むしろ *Abies*²⁴⁾ や *Picea*²³⁾ 等に近い円筒状構造を示している。短枝の節間生長についても、*Cedrus* は *Pseudolarix* よりもさらに伸長が著しく、又、休眠期に至っても、古い髓の空洞は形成されない。*Pinus*¹⁰⁾ でも髓の空洞が全く形成されないから、この点では、*Cedrus* はむしろ Pinoideae に類似しているといえる。3属の栄養芽の構造を比較すると、*Pseudolarix* が *Larix* と *Cedrus* の中間的様相を示していることがわかる。

Fig. 34 *L. decidua* の雄花芽； 8月13日

Fig. 35 *L. decidua* の雌花芽； 3月10日

雄花芽・雌花芽ともに、葉的器官と考えられる雄ズイや包リンの原基の配列に東生域と軸生域の関係が見られない。特に、雌花芽の開芽後球果の基部に発達する非生殖性の葉器官の原

基も、冬芽内で著しく伸長し、樹脂導の発達が見られること等、葉器官自体は、*Larix*の束生域の葉原基の構造と全く同じであるが、その配列が異なり、軸生域に配列している。すなわち、これは *Abietoideae* の普通葉原基の配列様式と全く同じであり注目に値する事実であるといえる。

以上、カラマツ亜科に属する3属4種の冬芽構造の概観を行なったが、その栄養芽の構造は、いずれも長枝芽と短枝芽があること、束生域の葉原基が冬芽内でカップ状構造に落ちこむように配列し、その伸長・発達が著しいこと等、基本的には、カラマツの栄養芽の構造と一致していた。すなわち、検討したのがカラマツを含めても5種類であるため断言はできないが、*Laricoideae* に属する樹種はすべて基本的には同じような冬芽構造を持ち、又、以上のように *Laricoideae* では、冬芽内で普通葉原基が著しく伸長・発達するため、冬芽内の普通葉原基数は *Abietoideae* にくらべてかなり少ないものであると考えられ、その長枝の生長型は、カラマツと同様にすべて連続生長期を持つ、いわゆる「ポプラ型」^{10,19)} に属するものであると考えられる。

以上のように、*Laricoideae* には冬芽形成のみならず、枝条形成全般に、本来的な軸性生長がある程度までみられるものと考えられ、又、このような軸性生長を前提条件として、一様な様式に従って、長・短枝芽形成、ひいては長・短枝形成を行なっているものと考えられる。

しかし、以上のような基本構造の一致とは別に、束生域と軸生域の分化程度、軸生域の葉原基の冬芽内における発達程度、短枝の伸長生長量、古い髓状組織の空洞の形成等において *Laricoideae* の3属の栄養芽の構造には若干の相違が認められ、*Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus* の順に構造上の移行がみられる。そして、*Cedrus* にあっては、その胚的枝条の髓状組織の構造は *Abietoideae* のそれに、又、髓状組織の空洞が形成されないことでは、これとは逆に、*Pinoideae* と近い状態を示していた。又、栄養芽と花芽の構造の間には著しい相違がみられ、生殖性枝条では、その葉的器官は一様に軸生域に配列し、*Abietoideae* の栄養芽の普通葉原基の配列と全く同じであった。

カラマツに特徴的な長枝と短枝を持つ枝条形成様式をマツ科全体の枝条形成の諸様式の中に位置付けて把握するためには、生殖性枝条の問題をも含めたマツ科全体の枝条形成に関するより広範な比較研究が必要である。

2. ま と め

カラマツ亜科に属する4種(グイマツ, ヨーロッパカラマツ, イヌカラマツ, ヒマラヤスギ)の冬芽構造の観察を行なった。

その結果は、これらの栄養芽の構造が基本的にはカラマツと全く同じものであることを示していた。すなわち、この4種はすべて、カラマツと同様に、長枝芽と短枝芽を持ち、さらに、その束生域の葉原基は冬芽内のカップ状構造に配列し、冬芽形成期において著しく伸長・発達する。

それ故に、カラマツ亜科に属する樹種はすべて、ある程度まで本来的な軸性生長を行なうことを特徴とする様な冬芽形成様式を持ち、又、このような様式にしたがって、長枝芽と短枝芽を形成しているものと推察される。

文 献

- 1) 赤井龍男・他 「カラマツの休眠現象に影響する光と温度の条件」. 日本林学会大会講演集, 75, 235 (1964).
- 2) BÜSGEN, M. and MÜNCH, E. The structure and life of forest trees, transl. THOMSON. Chapman & Hall (1929).
- 3) CLAUSEN, J. J. and KOZLOWSKI, T. T. Seasonal growth characteristics of long and short shoots of Tamarack. Can. J. Bot. 45, 1643 (1967).
- 4) CLAUSEN, J. J. and KOZLOWSKI, T. T. Observation of growth of long shoots in *Larix laricina*. Can. J. Bot. 48, 1045 (1969).
- 5) CRAFTS, A. S. Vascular differentiation in the shoot apices of ten coniferous species. Amer. J. Bot. 30, 332 (1943).
- 6) FLAMPTON, C. V. Some aspects of the developmental anatomy of the long shoots in *Larix decidua* MILL., with particular reference to seasonal periodicity. New Phytol. 59, 175 (1960).
- 7) 藤伊 正 「植物の休眠と発芽」. 2-5, 東京大学出版会 (1975).
- 8) 古谷雅樹・他編 「植物生理学講座・3・生長と運動」. 1-2, 朝倉書店 (1972).
- 9) GUNCKEL, J. E., THIMANN, K. V. and WETMORE, R. H. Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. IV. 36, 309 (1949).
- 10) HANAWA, J. Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* (I). Bot. Mag. Tokyo. 79, 736 (1966).
- 11) 花房 尚 「林木の生長に与える日長の影響」. 光珠内季報, 12, 20 (1972).
- 12) 石川広隆・草下正夫 「マツ類のさし木に関する研究 (第1報)」. 林業試験場研究報告, 116, 59 (1959).
- 13) 小早川進 「日長が林木の栄養成長に及ぼす影響に就いて (I)」. 東京大学演習林研究報告, 34, 83 (1944).
- 14) KOCH, L. Ueber den Bau und das Wachstum der Sprossspitze der Phanerogamen. i. Die Gymnospermen. Jahrb. Wiss. Bot. 22, 491 (1891).
- 15) KUPILA, S. and GIFFORD, E. M. Shoot apex of *Pseudolarix amabilis*. Bot. Gaz. 124, 241 (1963).
- 16) LEWIS, F. S. and DOWDING, E. S. The anatomy of the buds of the Coniferae. Ann. Bot. 38, 217 (1924).
- 17) 前川文夫 「植物の進化を探る」. 30-31, 岩波書店 (1969).
- 18) MERCHIOR, H. and WERDERMANN, E. A ENGLER's Syllabus der Pflanzenfamilien. I. 329-332, Gebrüder Borntraeger (1954).
- 19) 森 仙吾 「ニホンカラマツの剪定処理による分岐 (I)」. 日本林学会北海道支部講演集, 20, 143 (1971).
- 20) 森 仙吾 「ニホンカラマツの剪定処理による分岐 (II)」. 北海道の林木育種, 15, 20 (1973).
- 21) 永田 洋 「林木の芽の休眠」. 植物の化学調節, 4, 1 (1969).
- 22) OWENS, J. N. Initiation and development in leaves in Douglas fir. Can. J. Bot. 46, 271 (1968).
- 23) OWENS, J. N. Bud development in Sitka spruce I. Can. J. Bot. 54, 313 (1975).
- 24) PARKE, R. V. Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. Amer. J. Bot. 46, 2 (1959).

Summary

I. Growth and development of the vegetative shoots in *Larix leptolepis* GORD.

Some aspects of the vegetative shoot formation in *L. leptolepis* G. were observed. The results are summarized as follows.

(1) *L. leptolepis* G. forms two types of vegetative winter buds, namely, long shoot buds (Fig. 1) grown up to be long shoots, and short shoot buds (Fig. 2) to be short shoots after bud break. At the level of organs, the difference between long shoot buds and short shoot buds is clear throughout all the buds of the vegetative shoot system (compare Fig. 1 and Fig. 2 to each other). Therefore, intermediate forms between them are hardly observed on the natural condition.

(2) The growth periodicities of the apices of long shoots and short shoots essentially differ to each other. In other words, the apices of long shoots have the continual growth phase (refer to Table 1), but the ones of short shoots have not it intrinsically and make the annual repetition of forming winter buds. They begin to form the bud scale primordia for next year (Fig. 2, 20) in the growth phase of the winter bud formation of the current year.

(3) According to the acropetal growth and development of annual long shoots, lateral buds also develop acropetally without notable inhibition. Therefore, the basal lateral buds begin to form foliage leaf primordia in addition to bud scales previously to the beginning of the apical bud formation (refer to Table 2).

(4) After the beginning of the apical bud formation, lower lateral buds actively continue to form foliage leaf primordia for a little while, but the activity of the formation of them decreases early and rapidly. Finally, after the active growth and development of foliage leaf primordia in them, they form the fascicular portion immediately and some bud scale primordia for next year are formed. But the activity of the pith rib meristem is always inhibited and they do not form the axial portion.

In this manner, they differentiate into short shoot buds immediately.

(5) On the other hand, apical and upper lateral buds develop also rapidly. But, because of the acropetal and continual growth and development of their mother axis, the beginning of the initiation of foliage leaf primordia in them are delayed. But, finally, they develop the axial portion as well as the fascicular portion gradually in the high level of activity of the pith rib meristem and continue to form leaf primordia until late, developing into long shoot buds.

(6) In conclusion, it is suggested that the original axial growth is recognized to a certain degree in the process of the vegetative shoot formation of *L. leptolepis* G. That is, the long shoots grow and develop acropetally according to their continual growth, and their lateral buds also develop acropetally along to them. Finally, foliage leaf primordia grow and develop in the winter buds according to their time ages to a certain degree without notable inhibition.

II. Investigation of pruning treatment of the vegetative shoots

The investigation of pruning treatment was attempted in order to understand the mode and mechanism of the vegetative shoot formation, especially, of the long and short

shoot buds formation. The investigational results were compared with the observational results on the natural growth habit in the report I of this paper.

These results are summarized as follows.

(1) In the treatment until a certain period, the lateral buds on the remained basal parts of the vegetative long shoots opened again and finally formed long shoot buds. After that, they ceased to open again but developed into long shoot buds. Finally, the development into long shoot buds as well as the secondary opening ceased to occur. (refer to Table 4).

(2) There was a time lag of about 2 weeks between the results of 2-year-old trees and of 4-year-old trees. And these results were corresponded to certain developmental stages of the lateral buds of 2 or 4-year-old trees at the time of pruning treatment.

That is, after a certain amount of primordia of leaf organs regarded quantitatively as foliage leaf primordia was formed, the secondary opening of lateral buds did not become observed gradually. On the other hand, after a little amount of primordia regarded as bud scale primordia for next year was formed, the lateral buds ceased to develop into long shoot buds gradually. (compare Table 4 with Table 2, 3).

From these results, some suggestions were obtained as follows.

(1) Until each certain period, by the existence of their upper portion, lower lateral buds are inhibited to develop into long shoot buds as well as to open secondarily through the inhibition of the activity of the pith rib meristem.

(2) But as soon as lateral buds reach a certain developmental stage under this inhibition, that is, as soon as a certain amount of primordia of leaf organs regarded as foliage leaf primordia are formed, they gradually become regulated directly by their inner factors and automatically induced into the innate dormancy independently of the existence of their upper portion.

On the other hand, after a little amount of primordia of leaf organs regarded as bud scale primordia for next year are formed under the inhibition of the activity of pith rib meristems, they also become regulated directly by their inner factors and automatically decided to be short shoot buds independently of the existence of their upper portion.

(3) Because they reach these developmental stages acropetally along their mother axis without notable inhibition, they are acropetally induced into the innate dormancy and then decided to be short shoot buds under the inhibition of the activity of pith rib meristem in order from lower lateral buds which reach these stages earlier.

(4) Therefore, it is suggested what lower lateral buds are decided to be short shoot buds is not caused from that they are inhibited more strongly by their upper portion than upper lateral buds, but from that they develop earlier than upper lateral buds according to their time ages to a certain degree without notable inhibition of the activity of leaf organ's formation or of peripheral zone of the shoot apex in spite of the strong inhibition of the activity of the pith rib meristem and then reach the developmental stage at which they are decided to be short shoot buds before they are removed from the inhibition of the activity of the pith rib meristem.

(5) On the contrary, it is also suggested what upper lateral buds develop into long

shoot buds is not caused from that they are not so strongly inhibited as lower ones by their upper portion, but from that they develop later than lower ones and get removed from the inhibition as mentioned above before they reach this developmental stage.

(6) Therefore, in conclusion, it is suggested that the acropetal development of long shoots according to their continual growth and that of their lateral buds according to their time ages to a certain degree, in other words, the original axial growth in a certain degree, is a fundamental precondition of the long and short shoot buds formation.

III. Observations of the winter buds of 4 species belong to Laricoideae

The structure of the winter buds of 4 species (*Larix Gmelini* GORD., *L. decidua* MILL., *Pseudolarix kaempferi* GORD. and *Cedrus deodara* LOUD.) belong to Laricoideae were observed.

The results indicated that the structure of the vegetative winter buds of them were fundamentally similar to that of *L. leptolepis* G. They have long and short shoot buds. Moreover, the leaf primordia of fascicular portion are arranged on the cup-like structure in the winter bud and grow and develop remarkably in the growth phase of the winter bud formation.

Therefore, it is suggested that all species of Laricoideae have a uniformed mode of winter bud formation characterized by their original axial growth in a certain degree and form long and short shoot buds through this mode.

Explanation of Figures

- Figs. 1-27.** *Larix leptolepis* GORD. (Figs. 1-2, 27: 2-year old trees; Figs. 3-13, 16-26: 4-year-old trees; Figs. 14-15: 16-year-old trees).
- Fig. 1.** Long shoot bud with the fascicular portion (fp) and the axial portion (ap) of the embryonic shoot. $\times 32$. Nov. 20.
- Fig. 2.** Short shoot bud with the fascicular portion (fp) and a little amount of bud scale primordia for next year (bsp). $\times 32$. Nov. 20. Fig. 1 and Fig. 2 are the nearest lateral buds on a same annual long shoot to each other.
- Fig. 3.** Short shoot bud beginning to swell. $\times 25$. April 17.
- Fig. 4.** The same one with Fig. 3. Figures of cell divisions (arrows) are observed. bsp: bud scale primordium. $\times 150$.
- Fig. 5.** Embryonic long shoot soon after bud break. $\times 25$. May 2.
- Fig. 6.** Short shoot soon after bud break. A large amount of bud scales (bs) is formed already. $\times 25$. May 2.
- Fig. 7.** Long shoot beginning to grow and develop actively. The nodes between young leaves (yl) which developed from leaf primordia of the fascicular portion, begin to elongate actively and then the young leaves become rearranged spirally on the mother axis. $\times 25$. May 23.
- Fig. 8.** Basal part of a long shoot. c: cambium; sz: secondary xylem; pz: primary xylem; p: pith. $\times 270$. Jun. 20.

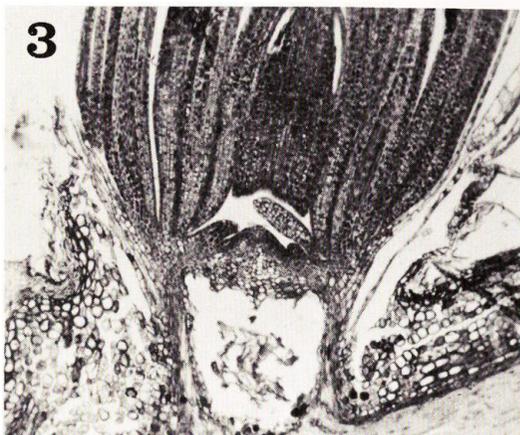
- Fig. 9.** Terminal part of a long shoot during the continual growth phase. The nodal elongation is hardly observed. $\times 25$. Jun. 28.
- Fig. 10.** Basal part of a long shoot. The secondary xylem (sz) are lignificated and the nodal elongation is completed already. $\times 25$. Jun. 28.
- Fig. 11.** Short shoot developing the winter bud rapidly. The cortex (c) formation is active and the notable projecting leaf cushions (lc) are formed. But the pith (p) formation is hardly recognized. $\times 32$. May 23.
- Fig. 12.** 1-year-old short shoot with a pith cavity (pc). $\times 20$, Jun. 5.
- Fig. 13.** 2-year-old short shoot with similar 2 pith cavities (pc). $\times 20$. Nov. 5.
- Fig. 14.** Old short shoot with an old pith (op) which change to a new pith cavity after a little while. $\times 20$. Oct. 13.
- Fig. 15.** Short shoot forming a male flower bud. $\times 20$. March 10.
- Fig. 16.** Terminal part of long shoot which begins to form bud scales but does not yet stop the nodal elongation. An upper lateral bud (ulb) at the lower developmental stage is observed. $\times 20$. Aug. 20.
- Fig. 17.** Basal lateral bud which forms bud scales (bs) actively in a high level of activity of the peripheral zone (pz) of the shoot apex. But the pith rib meristem (prm) is not active, therefore, the pith formation is hardly observed. bsp: bud scale primordia; ap: apical zone. $\times 82$. Jun 28.
- Fig. 18.** Basal lateral bud which begins to form primordia quantitatively regarded as foliage leaf primordia (flp) (refer to Table 2). But it is difficult to distinguish them from bud scales (bs). They are stained darkly but arranged on the similar cup-like structure (cls) with bud scales. $\times 82$. Aug. 5.
- Fig. 19.** Basal lateral bud which finished to form full amount of foliage leaf primordia (flp). At this time, basal lateral buds seem to begin to form a little amount of bud scale primordia for next year (refer to Table 2). But the difference between bud scale primordia and foliage leaf primordia is not clear. $\times 82$. Aug. 28.
- Fig. 20.** Basal lateral bud with some bud scale primordia for next year (bsp) obviously distinguished from foliage leaf primordia. The shoot apex has been transformed from a dome-like structure to a cone-like structure. The crown (c) is already formed and resin channels (rc) have been developed in the foliage leaf primordia. $\times 82$. Sep. 20.
- Fig. 21.** Terminal part of a long shoot with an apical bud forming bud scales actively. $\times 25$. Aug. 28.
- Fig. 22.** Upper lateral bud at the lower developmental stage soon after the beginning of the apical bud formation. $\times 82$. Aug. 20.
- Fig. 23.** Apical bud with a projecting shoot apex forming bud scale primordia. $\times 82$. Aug. 28.
- Fig. 24.** Upper lateral bud developing into a long shoot bud with fascicular portion and axial portion of the embryonic shoot in a high level of activity of the pith rib meristem (prm). $\times 82$. Oct. 5.
- Fig. 25.** Apical bud of main axis which developed into a long shoot bud. It is forming foliage leaf primordia in spite of the beginning of leaf-fall. $\times 25$. Nov. 5.
- Fig. 26.** The same one with the surrounded part of Fig. 25. Figures of the cell division are observed (arrows). $\times 330$ Nov. 5.

- Fig. 27.** Apical long shoot bud in the dormancy. The pith cavity (pc) is formed already and the structure of the shoot apex has changed into a cone-like one. $\times 42$. Nov. 20.
- Fig. 28.** *Larix Gmelini* G. Apical long shoot bud. $\times 32$. Aug. 25.
- Fig. 29.** *Larix decidua* MILL. Short shoot. $\times 32$. Oct. 9.
- Fig. 30.** *Pseudolarix Kaempferi* G. Apical long shoot bud. The fascicular portion (fp) and the axial portion (ap) are recognized. But the difference between the two are obscure and the leaf primordia of the axial portion (lpap) grow and develop more remarkably than those of Genus *Larix* and resin channels are formed in them. And the crown (c) is formed, but the pith cavity (pc) does not develop so far as Genus *Larix*. $\times 37$. Jan. 7.
- Fig. 31.** *P. kaempferi* G. Short shoot. The nodal elongation is more active than those of Genus *Larix*. $\times 37$. Jan. 7.
- Fig. 32.** *Cedrus deodara* LOUD. Apical long shoot bud. The fascicular and axial portion are recognized. But the difference between the two are more obscure than that of *Pseudolarix*. And the pith cavity is not formed at all. $\times 37$. Jan. 2.
- Fig. 33.** *C. deodara* LOUD. Short shoot. The nodal elongation is more active than that of *Pseudolarix*. $\times 37$. Jan. 2.
- Fig. 34.** *L. decidua* MILL. Short shoot forming a male flower. The primordia of male sporophylls (pms) are arranged on the axial portion. $\times 32$. Aug. 13.
- Fig. 35.** *L. decidua* MILL. Short shoot which formed a female flower. The primordia of sterile leaf organs (slo) as well as bract scale primordia (bsp) are arranged on the axial portion. osp: ovuliferous scale primordia. $\times 32$. March 4.

1



3



2



4



