



Title	トドマツのシュート伸長と冬芽形成
Author(s)	船越, 三朗; FUNAKOSHI, Saburo
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 42(4), 785-808
Issue Date	1985-10
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21153
Type	departmental bulletin paper
File Information	42(4)_P785-808.pdf



トドマツのシュート伸長と冬芽形成*

船越三朗**

Shoot Growth and Winter Bud Formation in *Abies sachalinensis* MAST.*

By

Saburo FUNAKOSHI**

目次

はじめに	785
I. 研究小史	786
II. 材料と方法	789
III. 観察と結果	789
1. シュートの伸長型	789
2. 冬芽の形成過程	793
3. 茎頂の年成長周期の区分	802
IV. 考察と討議	803
おわりに	805
摘要	806
引用文献	806
Summary	807

はじめに

植物個体が種子から発生し、死に至るまでの道程が生活史である。この小論ではトドマツ (*Abies sachalinensis* MAST. 以下 *Abies* を *A.* と略す。) の生活史を明らかにすべく、個体形成の一環であるシュートの形成過程について述べ、その分裂組織の活動面からシュート伸長の全体像を浮き彫りにした。

シュートは茎と葉からなるひとつの単位であり、芽は未発達な状態にあるシュートである。それゆえ、シュートの伸長は芽の形成とそれが発達、成熟するという2つの過程に区分できる。木本植物にはそれらが同時に進行する樹種も、また、別々に進行するものもある。

そこで、特定樹種のシュートの伸長特性を知るには、芽の分裂組織において、葉的、茎的

* 1984年9月20日受理 Received September 20, 1984.

** 北海道大学農学部附属演習林

Tomakomai Experiment, College Experiment Forests, Hokkaido University.

器官原基がどのように発生し、発達するかという観点、すなわち、茎頂の年生長周期の展開という観点からシュート伸長と芽の形成との関連を検討する必要がある。

この小論の目的は、北海道の森林の主要構成樹種であるトドマツについて、シュートの伸長型と冬芽の形成様式との関連を前記観点から解明することである。その際、腋芽原基の分化時期の究明に力点を置いて考察した。また、モミ属数種で観察されている茎頂活動の3相区分がトドマツに適用できるかどうかについても検討した。

この研究の進展を永年にわたって暖かく見守って下さった故武藤憲由教授に深甚の謝意を表します。また、仕事を進め、とりまとめるにあたっては林学科造林学講座、林産学科木材理学講座、演習林研究部、演習林実験苗畑、雨龍地方演習林、名寄林木育種試験場のスタッフの方々から、御指導、御助言、御協力を戴きました。ここに改めて感謝を申し上げます。

I. 研究小史

永田¹⁷⁾ (1969) は自然条件下での林木のシュートの生長の経過を3つの型にまとめている。

I型: アカマツ、クロマツなどで、春先から伸長を開始し、盛夏までには完了する。

II型: ヨナラ属などで、春から秋にかけて2~3回の生長期と停止期を周期的に繰り返す。

III型: ポプラ、シラカンバなどで、春から生長を始め、多少生長速度に変化はあるが、秋まで伸長し続けるものである。

ところで、Kozłowski¹⁴⁾ (1971) もシュートをその伸長様式に注目して、分類している。彼の分類と永田のシュートの伸長型とを重ね合せると次のように言える。I型は前年形成型シュート (Preformed Shoot) であり、春先から初夏にかけて展開する葉の原基はそのすべてが前年に形成されている。II型は、繰り返し開葉型シュート (Recurrently Flushing Shoot) で、春先に冬芽内の前年に形成された葉原基を展開させてしまうと茎の伸長を一旦停止する。そして茎端には数枚の葉原基を持つ芽ができ、それが再び開葉する。このサイクルを一生育期間内に数度繰り返すタイプである。III型は異形葉型シュート (Heterophyllous Shoot) であり、春葉 (early leaf) の原基は前年に形成されているが、初夏から秋にかけて展開する夏葉 (late leaf) の原基の多くは生育期間中に形成される。すなわち、葉原基から葉への発達が連続している時期を持つ。同時に葉と葉の間 (節間) も伸長する。その結果、シュートは秋まで連続して伸長する。

トドマツのシュートの伸長については、田添²³⁾ (1950) が稚苗を用いて芽の開序と冬芽の形成の観点から、武藤¹⁶⁾ (1961) は生長期という視点から、斉藤・菊沢²⁴⁾ (1976) は頂芽のタイプ分けという見地で、船越・前田・今¹⁰⁾ (1979) は広葉樹樹冠下に植栽された造林木について陽光との関連という観点から述べた。いずれの報告においても永田の言うI型を示している。

木本植物の冬芽形成を茎頂の年生長周期の展開という観点から解明する研究はわが国では充分にはなされていない^{6), 7), 9), 11), 15), 25), 29)}。一方、この分野の国外における研究の歴史は長く、

被子, 裸子植物の木本に関して多くの成果が蓄積されている。モミ属に限ってとりあげると, BÜSSE³⁾ (1893) は 19 世紀末に *A. alba* の生長期と休止期について報告している。KORODY¹³⁾ (1937) は *A. concolor* で栄養芽の発生について観察しその年生長周期を 3 相に区分した。FOSTER⁵⁾ (1941) は *A. venusta* の茎頂の細胞組織帯構造を確認した。PARKE¹³⁾ (1959) は *A. concolor* で栄養芽の茎頂においてもそれを認めると共に KORODY の 3 相説を支持した。POWELL^{21), 22)} (1974, 1977) は *A. balsamea* を用いて側芽 (lateral bud) の発生と発達について述べ, OWENS & MOLDER¹⁸⁾ (1977) は *A. amabilis* の栄養芽と毬果の発達について論じた。雄花芽, 雌花芽の発生と発達については POWELL²⁰⁾ (1970) が *A. balsamea* を材料とし, また Eis⁴⁾ (1970) が *A. lasiocarpa* と *A. grandis* を材料として観察した。さらに POWELL²³⁾ (1977) は *A. balsamea* の観察結果に基づいて雌雄両毬果の形態形成についての総説を書いた。

これらの研究によるとモミ属の栄養芽茎頂の年生長周期は 3 相に区分される。その原型を提起した KORODY の区分は以下のようである。

- 1) 休止期 (Ruhe Phase): 冬芽は厚く芽鱗におおわれていて, 半ば分裂組織の状態にある針葉を持っている。10 月上旬から 3 月下旬までである。
- 2) 第 1 生長期 (Die erste Wachstumsphase): 新シュートが芽鱗をつきやぶり伸長する。すべての葉を展開する。同時にその先端では芽鱗が作られ, それによって翌年の冬芽がおおわれる。3 月下旬から 7 月中旬までである。
- 3) 第 2 生長期 (Die zweite Wachstumsphase): 新シュートは十分に伸長しきる。生長点は活発に分裂し, 翌年の針葉を分化する。7 月中旬から 9 月下旬まで続く。

トドマツについては茎頂の季節的活動を田添²⁹⁾ が報告しているが, 芽鱗や葉原基の発生の観察に不正確さが認められる。深沢・重沢⁷⁾ (1974) の苗条構造の観察は通年にわたってなされていないため, 全体像を把握できない。船越⁹⁾ (1979) の観察も腋芽原基の分化時期の割り出しに不十分さがあり, 時期区分にも不明確さがある。

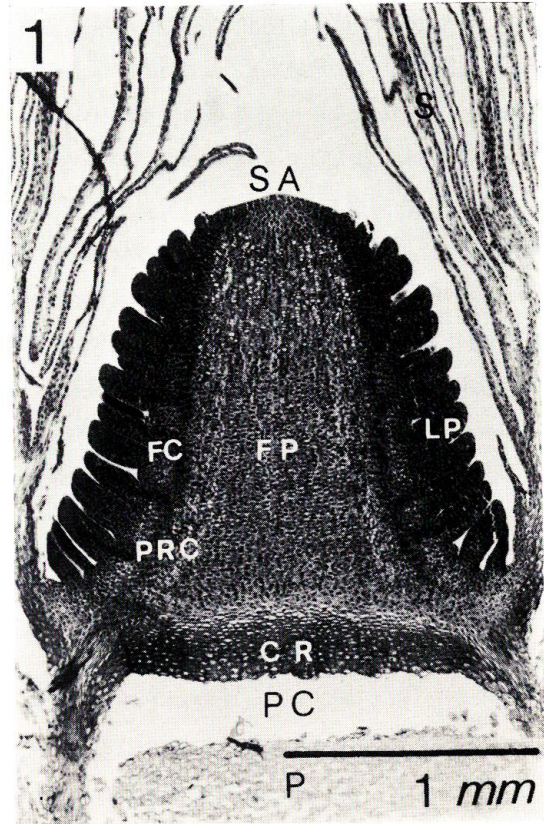
次にこの研究における用語の定義について述べる。多年生草本や木本植物では越冬している休眠芽をとくに冬芽という (写真-1)。ところで, 冬芽から芽鱗を取り去った残りの部分, すなわち, 茎頂, 葉原基, 将来の皮層, 髓の複合体に対して様々な用語が与えられている。BALL¹⁾ (1955) は shoot tip という語を用いている。シュートの茎部分のさらに外側にある部分という意味である。STERLING²⁷⁾ (1946) は embryonic shoot という語を使っている。胚的シュートという意味であるが, 胚は多細胞生物の発生における初期の時代を指す用語³⁰⁾ であり, 芽をそう呼ぶのは適当ではない。むしろ, 酒井等²⁵⁾ (1983) の言う枝条原基 (primordial shoot) の方がわかりやすい。KOZLOWSKI¹⁴⁾ は telescoped shoot という語を用いている。入れ子式にたたみ込まれたシュートと訳せ, それがいかにもするすると伸びだす器官であることを良く表現している。しかし, 適切な訳語を見出しえない。「芽」が, 最も使い慣れた用語であり, primordial shoot と telescoped shoot の両方の意味を含んでいるので, この小論においては

原則としてこの語を用いた。

次に茎頂は芽の最も若い葉原基より先端にある分裂組織である。FOSTER⁵⁾はその細胞組織帯構造を観察して、頂端始原細胞群 (apical initials), 次頂端母細胞群 (subterminal "mother cells"), 周辺分裂組織 (the zone of peripheral tissue) 髓状分裂組織 (the central-tissue zone or rib meristem) に区分している。原¹²⁾ (1972) は前2者をまとめて中央帯 (central zone) として、全体を3つに区分している。ここでは原の区分に従う。

また、PARKE¹⁹⁾ は伸長したシュートの髓に相当する芽内の髓部分に対して、Pith rib meristem (髓状分裂組織) を用いている。FOSTER⁵⁾ は茎頂の1区分に対して用いているのに対し、PARKE は髓冠から茎頂までの部分を髓状分裂組織として、意味を広げた。なるほど、春先のシュート伸長時にはこの領域に分裂細胞が多く存在するのは事実だが、そこには、内容のない空胞の細胞も多数あり、分裂組織と呼ぶには相応しくない。この領域が将来の髓 (future pith) になることを踏まえて、髓 (fp) という表現にした。同様に皮層 (cortex) 領域にたいしては皮層 (fc) とした。ここでいう髓冠²⁹⁾ (crown) は髓 (fp) の最基部に位置する板状に重なっている厚壁細胞の一群である。なお、髓隙 (pith cavity) は髓冠と前年の髓との間に生じている空隙を指す。

さらに、腋芽という用語についても触れておく。植物体の茎の側方に分枝して作られる芽は側芽であるが、種子植物では葉腋に発生するので腋芽と呼ばれる³⁰⁾。木本植物の頂芽型のシュートを持つトドマツやミズナラに対しては頂芽を囲む芽を輪芽、輪生側芽と称することが多かった。しかし、形態的には腋芽がシュートの先端部に集中して着生したにすぎない。輪生とは、葉序を例にとればひとつの節に3つ以上の葉ができることを意味する。トドマツの葉腋に



写真—1 1. 冬芽の縦断面 (1976年3月26日)

CR: 髓冠, FC: 髓 (fc), FP: 髓 (fp), LP: 葉原基, P: 髓, PC: 髓隙, PRC: 前形成層, S: 芽鱗, SA: 茎頂

Photo. 1. A longitudinal section of a telescoped winter bud collected on March 26, 1976.

CR: crown, FC: future cortex, FP: future pith, LP: leaf primordia, P: pith, PC: pith cavity, PRC: procambium, S: scale leaf, SA: shoot apex.

は1個しか腋芽がつかない。従って、輪芽、輪生側芽という用語はトドマツに相応しくない。頂芽と腋芽というふたつの用語でシュートにつく芽を表現できるが、この小論では記載上の便宜を考えて、シュートの先端に時には輪生状に着いている腋芽を先端腋芽 (distal axillary bud)、それ以外の基部までのものを中間腋芽 (intermediate axillary bud) とした。

II. 材料と方法

北海道大学演習林実験苗畑 (札幌市、北緯43度、東経141度、海拔高15m) に定植してある7, 8, 9年生の苗木を用いた。種子は道北産である。

1回目の試料採取は1975年10月6日から1976年10月23日まで10日おきに主軸の先端腋芽と第一枝階一次枝⁸⁾の頂芽を採取し、FAA液 (ホルマリン5ml, 氷酢酸5ml, 50%エチルアルコール90ml混合液) にて固定し、ブチルアルコール系列によりパラフィンで封入した。次に、回転式マイクロームにより8~12 μ の厚さの縦断面と横断面の連続切片を作成し、スライドガラスに貼着したのち、サフラニン (2時間)、ヘマトキシリン (20分)、ファストグリーン (3分) で三重染色し、合成樹脂でカバーガラスを接着し、永久プレパラートとした。そののち光学顕微鏡によって観測した。また各採取時には解剖顕微鏡によって芽の構造と茎頂の表面を観察した。一方、同一母集団内の苗木10本を選び、主軸の頂芽と先端腋芽の当年伸長量を測定し、シュートの伸長型の観察を行なった。

2回目の試料採取は、前記母集団から1977年3月29日から12月3日まで5日おきに行なった。芽を解剖顕微鏡下で分解し、芽鱗、葉原基の枚数を測定した。また、前回と同一の方法で必要な時期のプレパラートを作成し、観測した。

茎頂の細胞分裂率の算出は次の方法によった。1回目の採取試料について、芽の正中縦断切片とその両側に連続して2切片ずつを選んだ。その5切片を鏡し、左右最上部の葉原基を直線で結び、それより上部の全細胞数とそのうちの分裂細胞数を求めた。後者の前者に対する百分率を算出し、それを茎頂の細胞分裂率とした。なお、分裂細胞として数えられたのは体細胞分裂の前期 (protophase)、中期 (metaphase)、後期 (anaphase)、終期 (telophase) の段階のものである⁹⁾。

III. 観察と結果

1. シュートの伸長型

冬芽、すなわち伸長前のシュート (telescoped shoot) は写真-1の構造をしている。外側を40~60枚の芽鱗が包み、それらに保護されて、茎頂、髓 (fp)、前形成層、皮層 (fc)、葉原基が芽を構成している。髓冠と前年のシュートの髓との間には髓隙があって、二つの髓は連続していない。しかし、前形成層は髓冠の端を通過して、形成層とつながっており、前年のシュートと連絡している (写真-2)。

春になって、芽鱗に覆われたままの芽の内部では葉原基の細胞が最も早く分裂を開始する。3月下旬には葉軸に垂直な分裂面ができている(写真-3)。すなわち、葉軸方向に細胞数が増加し、葉身が伸長する。分裂細胞は葉原基の基部とか頂部に集中するのではなく、その全体で観察される。また、分裂像は芽の基部から先端部までのすべての葉原基において観察される。つまり、冬芽の葉原基はそのすべてが葉へと発達する。

主軸の頂芽と先端腋芽の伸長経過を図-1に示す。先端腋芽の長さは4月上旬にはまだ約3mmである。4月中旬には前形成層が分裂、伸長し、らせん紋仮道管を持った一次木部が形成されている(写真-4)。同時期には髄(fp)と皮層(fc)の基部域に分裂像が観察された(写真-5)。いずれも横分裂であり、軸方向に細胞数が増え、芽はゆるやかに伸長を開始している(写真-6, 7)。

シュートは5月上旬から6月中旬にかけて急激に伸長する。それは、節間の前形成層、髄(fp)、皮層(fc)の細胞分裂と細胞生長とによって拡大するためであり、その速度は3mm/dayである。

その間、5月中旬には芽鱗が薄くなり、発達している葉原基の先端によって押し上げられ、ちぎれて、冬芽が開く。

節間伸長が活発な部域はシュートの基部から頂部へと移行し、6月上旬には先端域に及ぶ。また、髄中には厚壁細胞が5月下旬の縦断面に初めて認められ(写真-8)、6月下旬には半径方向の列(2~

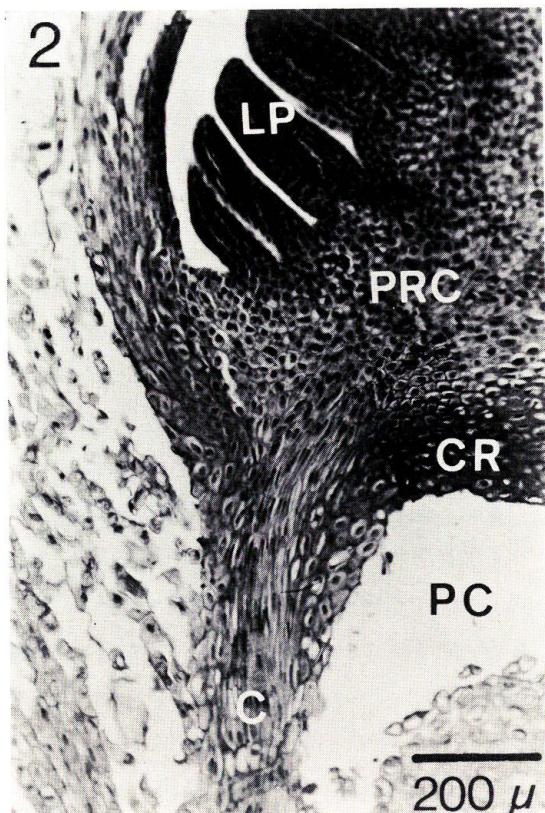


写真-2 前形成層と形成層との連絡(1976年3月26日)

C: 形成層

Photo. 2. An unextended shoot is connected with the cambium (C) of the previous year's shoot by procambium (PRC). Collected on March 26, 1976.

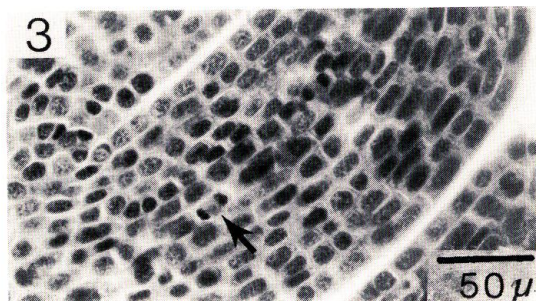


写真-3 葉原基中の細胞分裂像(矢印)
(1977年3月29日)

Photo. 3. Cells in LP divide in early spring. An arrow shows cell division. Collected on March 29, 1977.

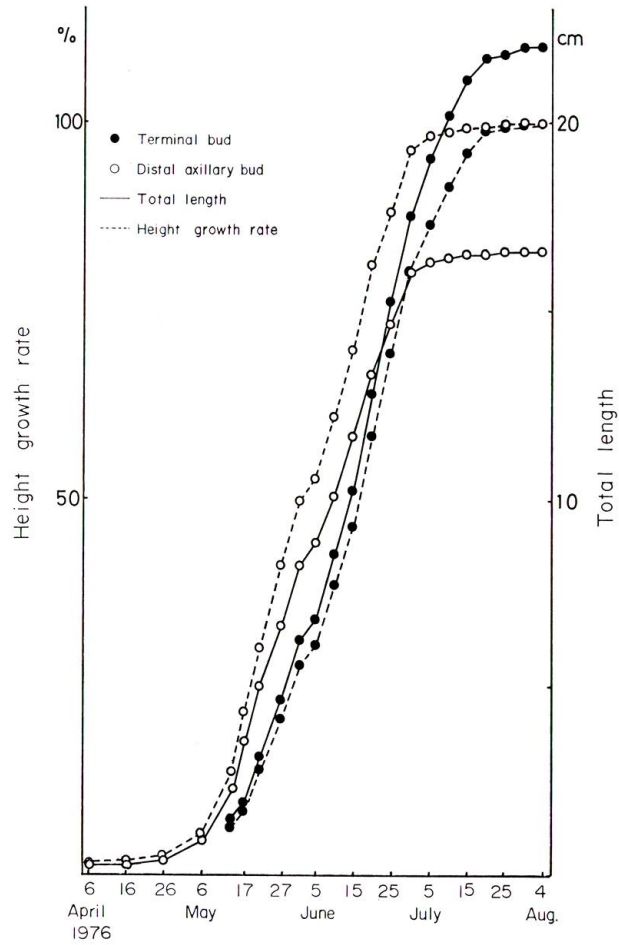


図-1 シュートの伸長量と伸長率

Fig. 1. Total height growth and growth rate of the shoot.

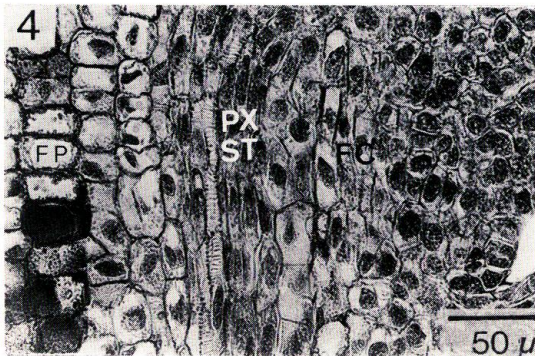


写真-4 らせん紋仮道管を持った一次木部 (1976年4月16日)

PX: 一次木部, ST: らせん紋仮道管

Photo. 4. Primary xylem (PX) with spiral tracheid (ST). Collected on April 16, 1976.

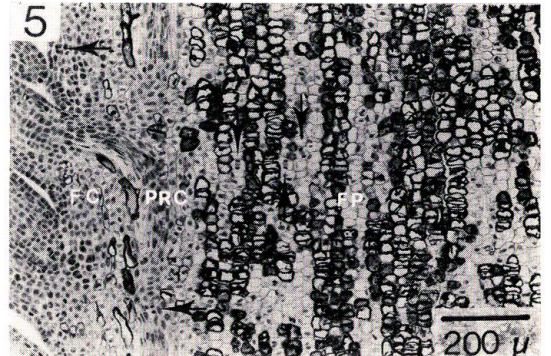


写真-5 髓 (fp) と皮層 (fc) 内の細胞分裂像 (矢印) (1977年4月18日)

Photo. 5. Cell divisions in future pith (FP) and future cortex (FC). Arrows show cell divisions. Collected on April 18, 1977.

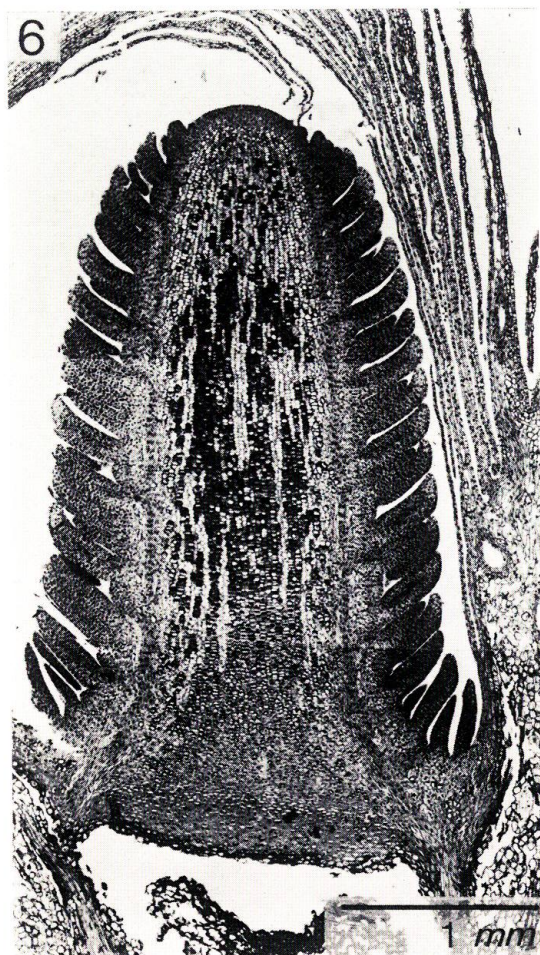


写真-6 芽のゆっくりした伸長 (1976年4月16日)
 Photo. 6. A bud extends slightly. Collected on April 16, 1976.

4細胞高)にまで発達している(写真-9)。

形成層はシュートの基部から分化するがその推移を観察していない。ただ、その先端域においては、6月下旬に有縁壁孔を持った二次木部を観察した(写真-10)。このころまでには形成層の分化が先端域にまで及んでいる。

ところで、この間の茎頂における分裂活動は周辺分裂組織では活発であるが、中央帯、髓状分裂組織においては、むしろ不活発であ

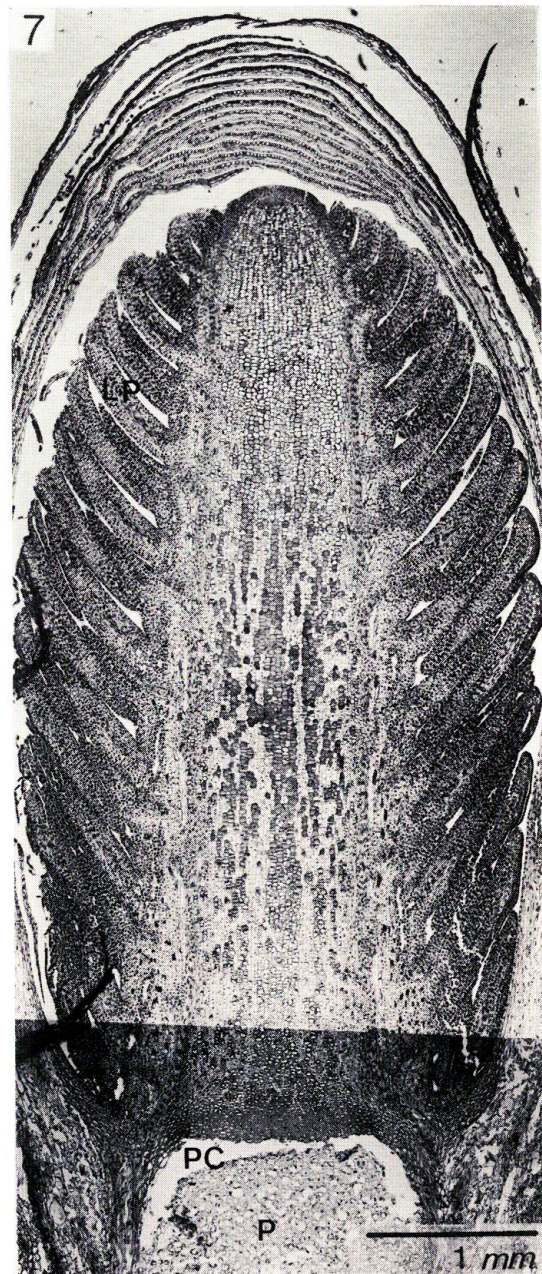


写真-7 伸長している芽 (1976年4月26日)
 葉原基が発達し髓隙がまだ残っている。
 Photo. 7. A extending bud and the enlargement of leaf primordia (LP). Pith cavity (PC) still exists. Collected on April 26, 1976.

る(写真-11)。従って、5月中旬から6月中旬にかけてのシュートの急激な伸長は茎頂、とくに髄状分裂組織がその分裂活動によって下方に細胞を積み重ねることによるのではない。それは芽を構成していた髄(fp)、前形成層、皮層(fc)の細胞が分裂し、伸長することによって達成される。

また、図-1によれば、主軸頂芽は先端腋芽よりも遅れて開芽する。しかし、6月中旬にはその伸長量が腋芽のそれと同じになり、以後も同じ速度で伸長し続けるので、6月下旬には腋芽を上回る。このように芽は4月中旬に伸長し始め、7月下旬には最終伸長量に達する。

かくして、トドマツのシュートの伸長型は永田の言うI型である。

2. 冬芽の形成過程

〔腋芽原基の発生〕

越冬した芽鱗に覆われたままの4月下旬に、芽の最上部や中間部の葉原基の上腋の皮層(fc)中に、比較的大きな核(15 μ)を持った細胞集団が生ずる。それは活発に多方向の分

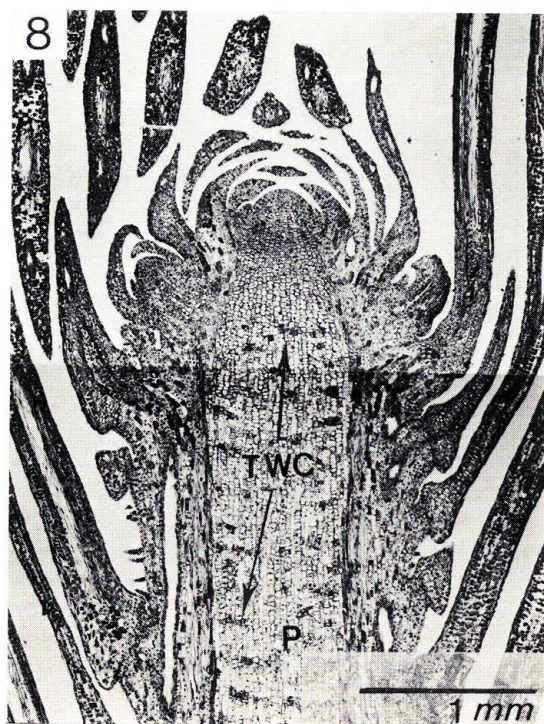


写真-8 髄中に厚壁細胞が出現する。
(1975年5月26日)

TWC: 厚壁細胞

Photo. 8. Thick-walled cells (TWC) appear in the pith (P). Collected on May 26, 1976.

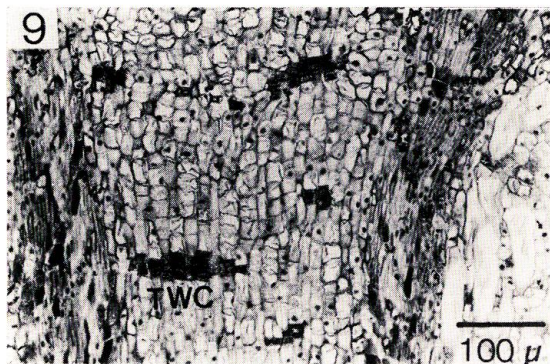


写真-9 厚壁細胞の発達 (1976年6月25日)

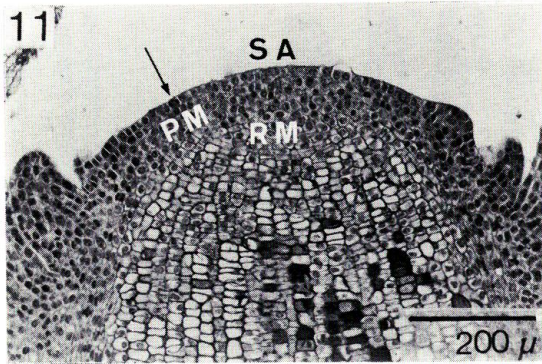
Photo. 9. Development of TWC in the pith. Collected on June 25, 1976.



写真-10 有縁壁孔を持った二次木部 (1976年6月25日)

BP: 有縁壁孔, SX: 二次木部

Photo. 10. Secondary xylem (SX) with bordered pits (BP). Collected on June 25, 1976.

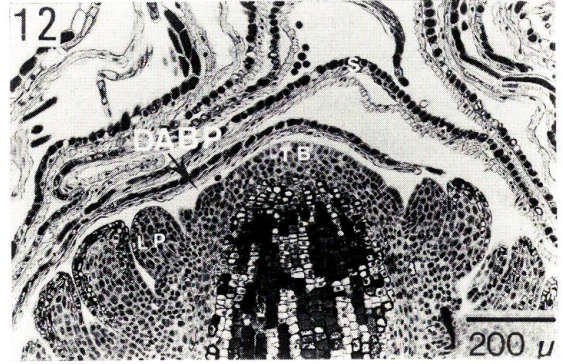


写真—11 茎頂における細胞分裂 (1976年4月16日)

矢印が周辺分裂組織における分裂像を示す。
髓状分裂組織では観察できない。

PM: 周辺分裂組織, RM: 髓状分裂組織,
SA: 茎頂

Photo. 11. Cell divisions in Shoot Apex (SA). An arrow shows a cell division in Peripheral Meristem (PM). And no cell division is observed in Rib Meristem (RM). Collected on April 16, 1976.



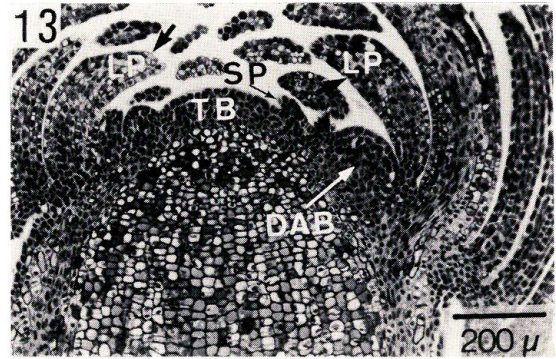
写真—12 先端腋芽原基 (1977年4月23日)

最上部の葉原基の葉腋に発生している。

DABP: 腋芽原基, S: 芽鱗, TB: 頂芽

Photo. 12. A primordium of a distal axillary bud (DABP) initiates at the axill of the uppermost LP. Collected on April 23, 1977.

TB: terminal bud.



写真—13 先端腋芽と最上部葉の発達 (1977年5月8日)

頂芽と先端腋芽の間に2, 3枚の芽鱗原基を観察できる。太い矢印は葉の縦断面の鎌型像を示す。

SP: 芽鱗原基

Photo. 13. Development of DAB and uppermost leaf. A few of Scale primordia (SP) is observed between TB and DAB. And the longitudinal figure of the leaf is recognized as the sickle-shaped. A thick arrow shows it. Collected on May 8, 1977.



← 写真—14 中間腋芽原基 (1977年5月8日)

写真—13と同一材料。IABP: 中間腋芽原基。

Photo. 14. Primordia of intermediate axillary buds (IABP). Same material used in Photo. 13. Collected on May 8, 1977.

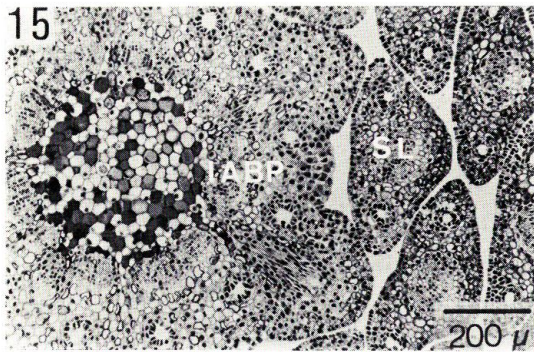


写真-15 中間腋芽原基の横断面 (1976年5月6日)
SL: 腋芽原基を抱えている葉。

Photo. 15. A cross section of IABP. SL means a subtending leaf. Collected on May 6, 1976.

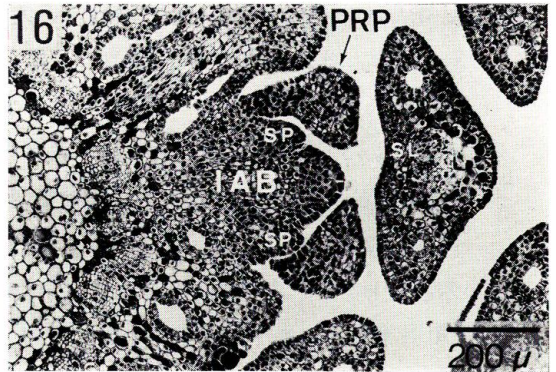


写真-16 中間腋芽の縦断面 (1976年5月17日)
1対の前葉が観察される。PRP: 前葉。

Photo. 16. A cross section of IAB. Two prophyllus (PRP) are observed. Collected on May 17, 1976.

裂を繰り返して、皮層 (fc) から大きく盛り上がり、5月上旬には腋芽原基に発達する (写真-12, 13, 14, 15)。最上部葉原基上腋には先端腋芽原基が、中間部葉原基上腋には中間腋芽原基が分化する。5月中旬には2枚の前葉 (prophyll) と数枚の芽鱗原基 (scale primordia) に覆われる (写真-16)。それらはシュートの伸長に合わせて分裂活動を続けて翌年の冬芽を形成する。

〔茎頂における細胞分裂率の変化〕

頂芽と腋芽は構造的に異なるところがないので、ここでは頂芽について述べる。細胞分裂率の変化を図-2に示す。また、12月上旬、6月下旬、8月下旬の茎頂の構造を写真17, 18, 19に示す。3月下旬までは茎頂の細胞は静止期の状態にあり、分裂像は認められない。しかし、4月上旬には周辺分裂組織下部に核膜が消失し、太い染色体を持った細胞が観察された。これを分裂前期にある細胞と判断した。

その後、分裂活動はゆっくりと高まり、5月中旬に分裂率が2%を越え、6月上旬に極値4.1%を示した。そして、7月下旬に1.4%にまで下がるが8月にはいって再び高まり、9月中

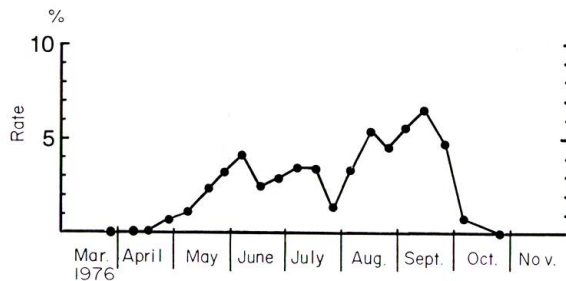


図-2 栄養芽茎頂における細胞分裂率の変化

Fig. 2. Changes in cell division rate of the shoot apex of the vegetative bud.

旬には最大値6.6%を示す。それ以後、分裂活動は急激に衰えて、10月上旬には0.8%、下旬には0%となり、分裂像はまったく観察されなくなる。

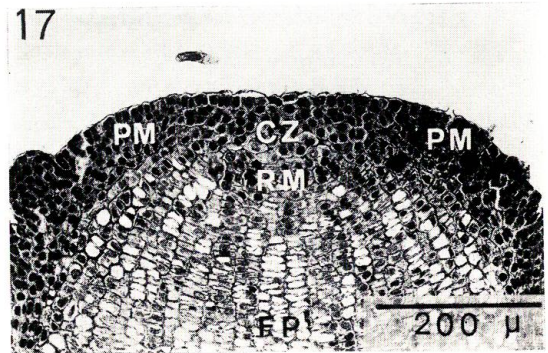
また、茎頂の細胞組織帯の区分毎の分裂率は算出していないが、観察によれば中央帯では分裂像はほとんど認められず、周辺分裂組織が最も多く、髄状分裂組織がそれに次ぐ。

[茎頂の高さと底の直径と、その比の年変化]

図-3は茎頂の高さ(H)と底の直径(D)と、 H/D の一年間の変化を示す。なお、芽の縦断像の左右最上部葉原基間を結ぶ線分から茎頂先端までの距離を H とし、線分の長さを D とした。10月下旬から3月下旬までの H の平均値は 82μ であり、 D のそれは 544μ である。最大値は H が 124μ 、 D が 617μ 、最小値は H が 62μ 、 D が 446μ であり、採取時期ごとに大きく変動している。これは個体差による。

H は4月下旬から徐々に大きくなり、8月上旬に最大値 260μ を示す。その後、9月上旬にかけて急激に小さくなり、10月上旬には 100μ 程度となる。一方、 D は4月下旬から6月上旬にかけて小さくなり、6月上旬には最小値 316μ を示す。7月上旬から中旬にかけて著しく大きくなり、8月下旬には最大値 656μ を示す。

個体差を消去するために H/D をとったところ、6月と8月上旬に2つのピークが得られた。6月の極値は D が小さくなることに



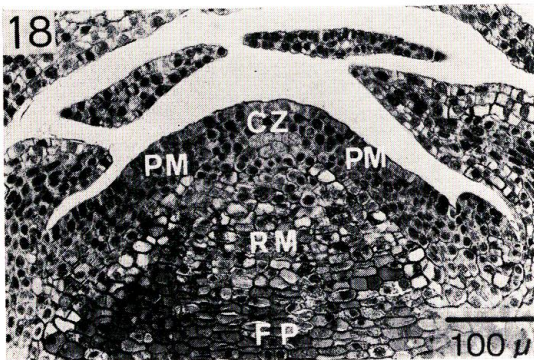
写真—17 休止期の茎頂 (1975年12月7日)

茎頂は中央帯、周辺分裂組織、髄状分裂組織の3つに区分できる。

CZ: 中央帯, PM: 周辺分裂組織,
RM: 髄状分裂組織

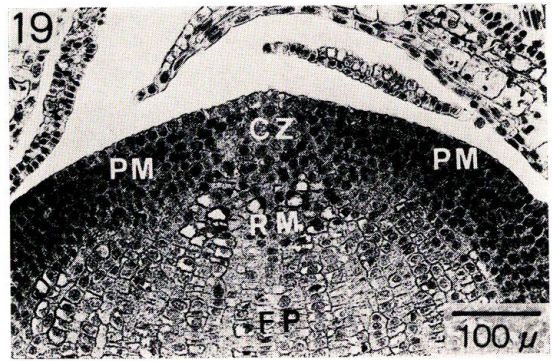
Photo. 17. SA during rest phase.

The tissue of SA is segregated into three zones. Central zone (CZ), peripheral meristem (PM), rib meristem (RM). Collected on December 7, 1975.



写真—18 第1生長期の茎頂 (1976年6月25日)

Photo. 18. SA during the first growth phase. Collected on June 25, 1976.



写真—19 第2生長期の茎頂 (1976年8月24日)

Photo. 19. SA during the second growth phase. Collected on August 24, 1976.

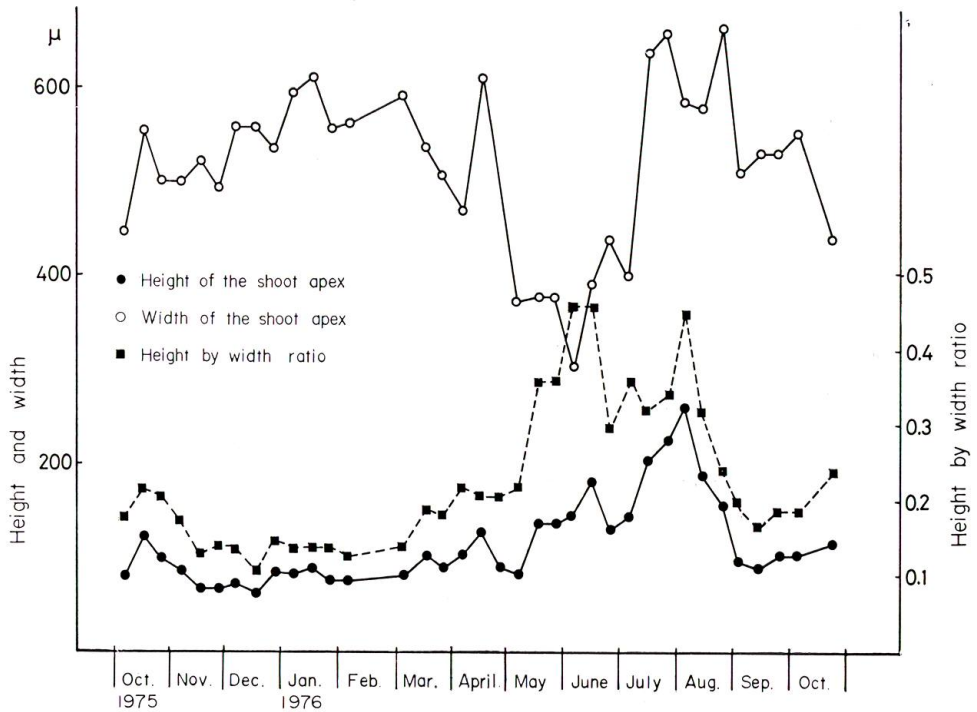


図-3 栄養芽茎頂における高さ、幅とその比の変化

Fig. 3. Changes of height, width and the height by width ratio in the shoot apex of the vegetative bud.

より、8月のそれは H 自体が高まることによる。

[芽鱗原基の発生]

茎頂の細胞分裂活動は5月上旬から6月上旬にかけてたかまる。特に、周辺分裂組織が活発に分裂し、5月中旬には新たな器官原基を発生する(写真-20)。それは発生後、活発な細胞分裂を継続し向軸側に湾曲し、芽鱗へと発達し、茎頂を覆う。その発生は左右二方向の斜列線で表現できる葉序に従う。一次枝頂芽では $13+8$ 、 $8+5$ で表示されるものが多い。

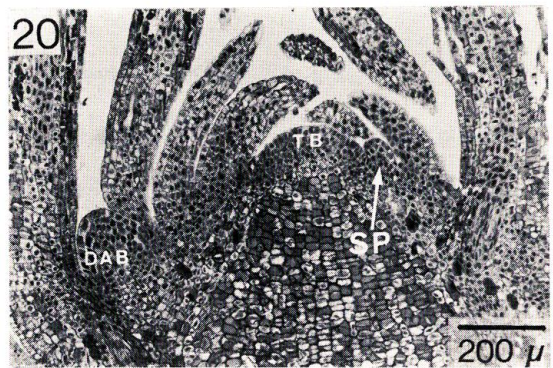


写真-20 芽鱗原基の発生 (1976年5月17日)

SP: 芽鱗原基

Photo. 20. Initiation of scale primordia (SP). Collected on May 17, 1976.

い。その発生経過を図-4に示した。また、その発生状況を写真21, 22, 23, 24に示す。芽鱗は引き続いて発生する新たな原基によって外側へと押し出される。同時にその基部の皮層の細胞も並層分裂し、軸方向に伸長する。しかし、芽鱗原基の節間は伸長しないので6月下旬にはその底に茎頂が位置するカップ状構造ができあがる(写真-24)。

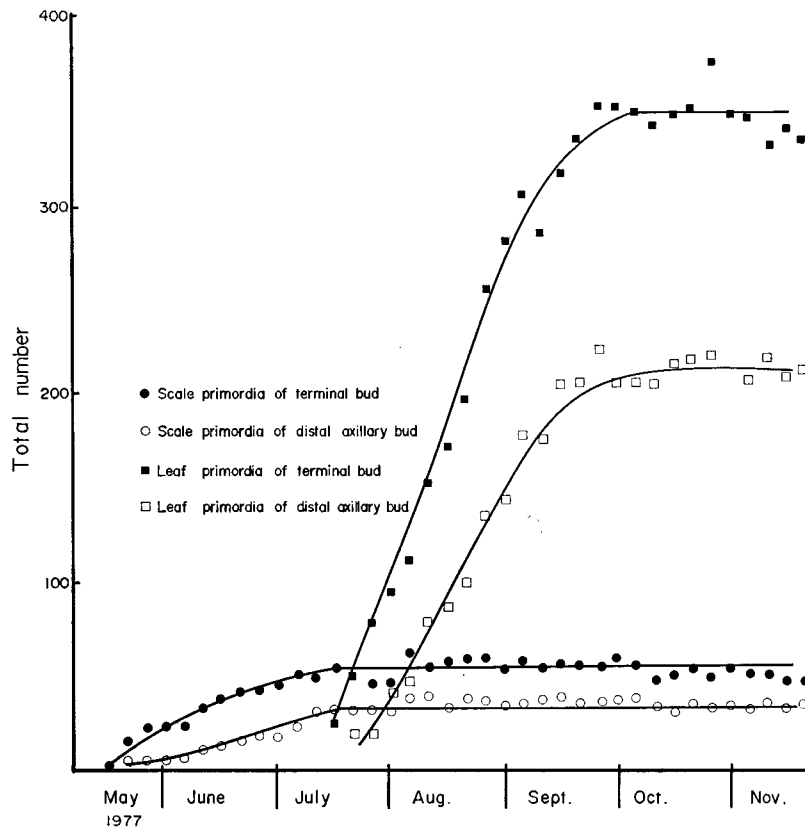


図-4 芽鱗と葉原基数の増加

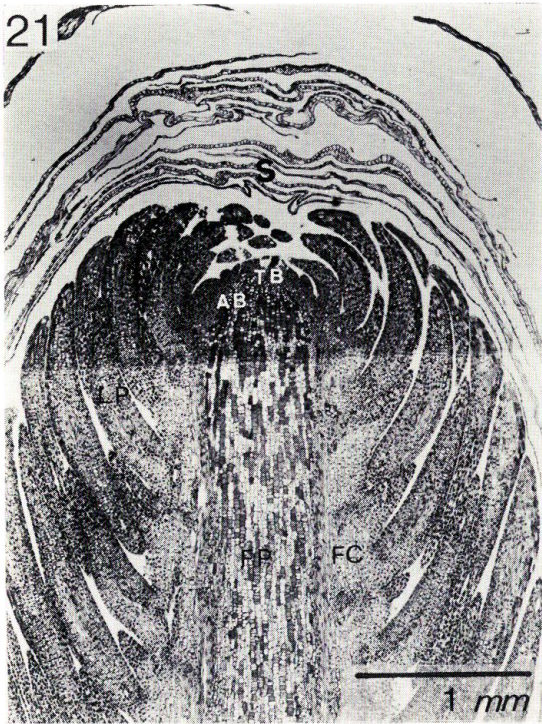
Fig. 4. Increase in number of scale and leaf primordia.

芽鱗原基が発生していない7月下旬から11月上旬までの芽鱗数の平均値は55枚であるから、50枚以上測定できた7月上旬にはほとんどすべての芽鱗の発生を完了している。なお、同時期の一次枝の先端腋芽は約30枚の芽鱗に覆われている。

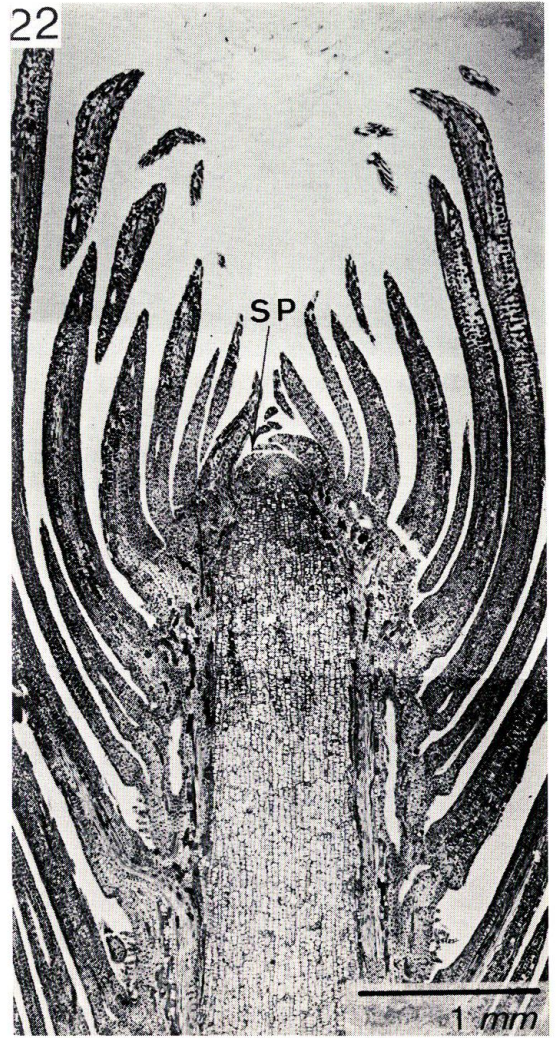
〔葉原基発生〕

7月中旬の茎頂では周辺分裂組織がその層数を増し、5~6層になっている。分裂活動によって生じた突起状の細胞集団は、外側へと押し出されずに側壁についたままである。すなわち、芽鱗原基から葉原基への発生の転換である(写真-25)。同時に髄状分裂組織も分裂して、下方に髄(fp)の細胞を積み重ねる。そのため茎頂自体が上へと押し上げられ、次々と発生する葉原基は求頂的に増加する。図-4にその発生経過を示した。また、写真26, 27, 28, 29, 30は7月中旬から10月上旬までの発生状況を示す。

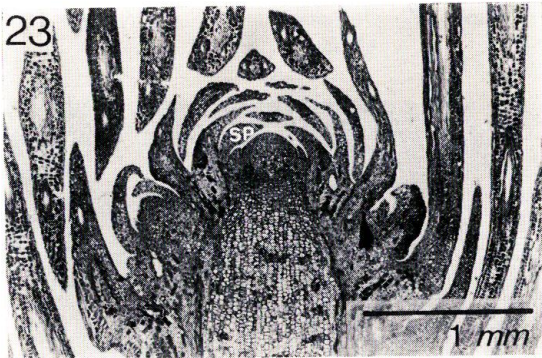
図-4によると、頂芽の葉原基数は7月中旬から直線的に増加し、9月上旬には300箇を越える。茎頂の細胞分裂率が0になる10月下旬以後に採取した試料の葉原基数の平均値347を最終値とすると、9月上旬にはその86%が形成されている。



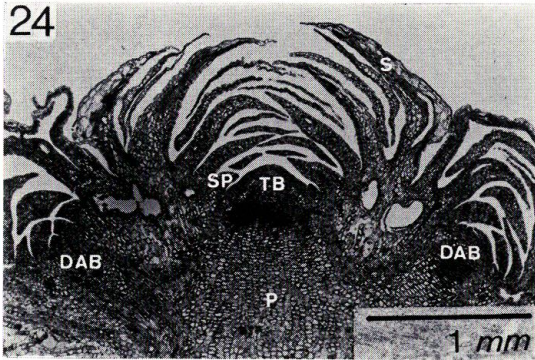
写真—21 伸長している芽の先端域 (1976年5月6日)
Photo. 21. The tip of the elongating shoot. The bud is still covered with overwintered scale leaves (S). Collected on May 6, 1976.



写真—22 開芽 (1976年5月17日)
 越冬した芽鱗は破れ去り、開芽する。しかし、茎頂は新しい芽鱗原基によってもう覆われている。
Photo. 22. Scales are torn off and the bud flushes. SA is already protected by scale primordia (SP). Collected on May 17, May 1976.



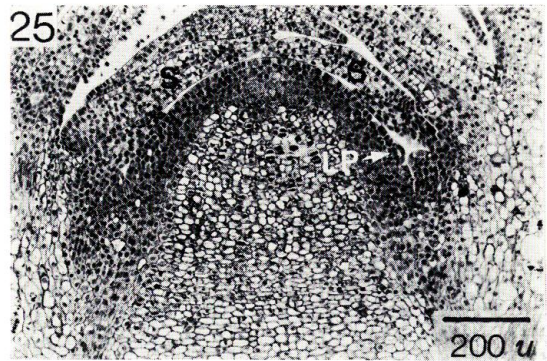
写真—23 芽鱗の発生 (1976年5月26日)
Photo. 23. Buds initiate SP rapidly. Collected on May 26, 1976.



写真—24 芽鱗発生終期 (1976年6月25日)

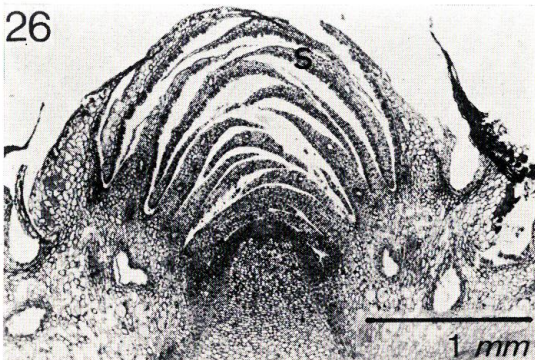
冬芽のカップ状構造ができてあがっている。

Photo. 24. SA nears the end of the initiation of SP. Cup shaped structure of the winter bud is completed. Collected on June 25, 1976.



写真—25 葉原基の発生開始 (1976年7月15日)

Photo. 25. Onset of initiation of leaf primordia (LP). Collected on July 15, 1976.

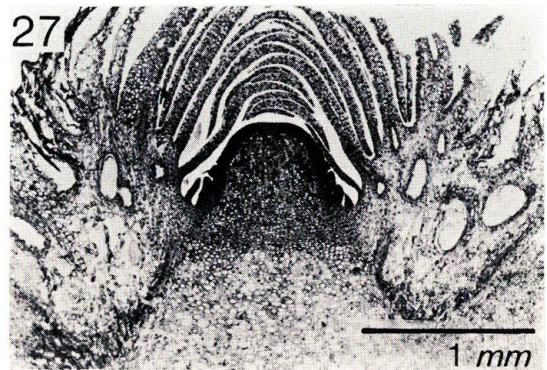


写真—26 葉原基の発生 (1976年7月15日)

Photo. 26. Initiation of LP. Collected on July 15, 1976.

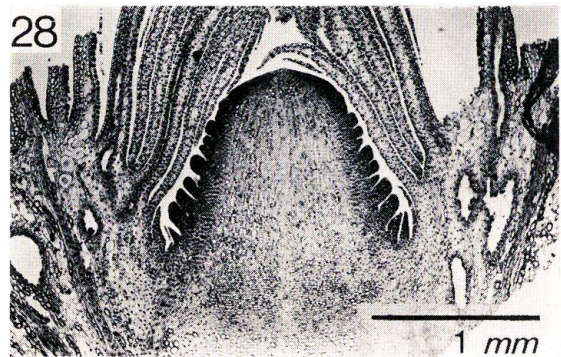
葉原基も左右2方向の斜列線の葉序に従って発生している。芽が樹体のどの部位に位置するかによって斜列線の本数は異なり、葉原基数も異なる。一例を示せば、6年生苗木では主軸の頂芽と先端腋芽のそれは21+13、中間腋芽は13+8、第一枝階一次枝頂芽は21+13、または13+8、先端腋芽は13+8、中間腋芽は13+8、または8+5である。

また、葉原基は発生後すぐに葉軸方向とそれに直交する方向に細胞分裂し、発達し始



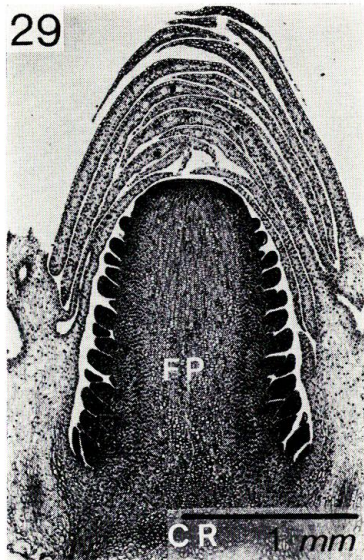
写真—27 葉原基の発生 (1976年8月4日)

Photo. 27. Initiation of LP. Collected on August 4, 1976.



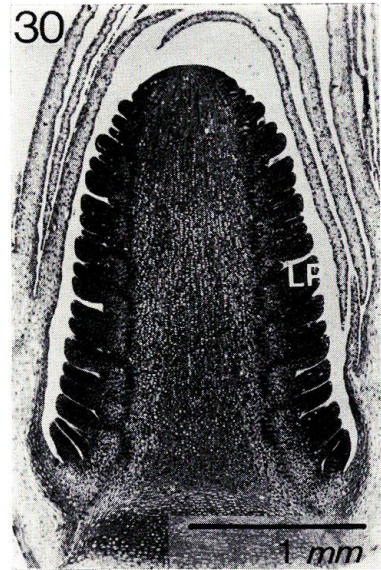
写真—28 葉原基の発生盛期 (1976年8月24日)

Photo. 28. Increment of LP numbers. Collected on August 24, 1976.



写真—29 葉原基発生後期 (1976年9月13日)
髓 (fp) の基部に髓冠を識別できる。

Photo. 29. SA still initiates LP and the crown (CR), which is the basal part of the future pith (FP), is distinctly observed. Collected on September 13, 1976.



写真—30 葉原基発生終期 (1976年10月4日)
冬芽が完成する。

Photo. 30. SA nears the end of the initiation of LP. And winter bud is completely formed. Collected on October 4, 1976.

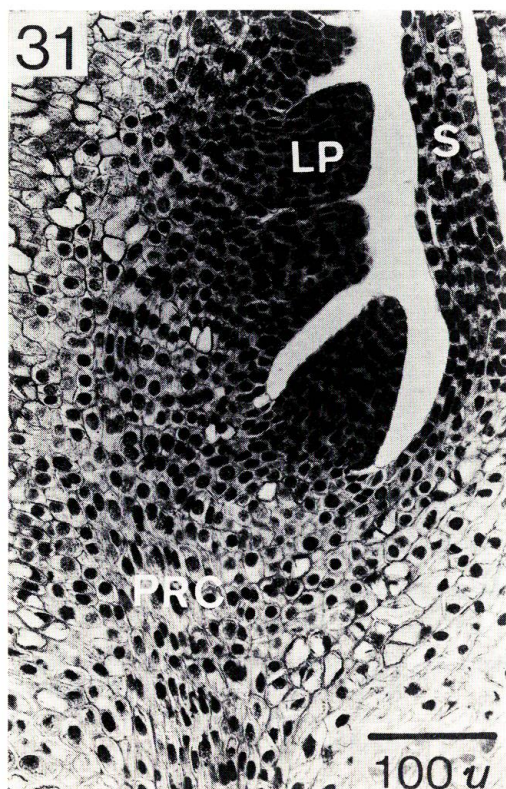
める。つまり、長さが増大する。髓 (fp) 中に分化している前形成層は葉原基内へと入り込み、8月中旬には基部の葉原基で明確になる (写真-31)。芽内の葉原基の発達度合は発生時期の早い基部のものほど大きく、求頂的に小さくなる (写真-30)。

一方、当年生シュートの髓と芽の髓 (fp) との境界は7月上旬までは不明確であるが、中旬には髓の細胞が大きく、しかも内容物がなくなるのに比して、髓 (fp) の細胞は小さく、内容物を持っているためにそれが明確になる。9月中旬には写真29に見られるように、髓と芽の髓 (fp) との間は濃く染色される厚壁細胞の集まりである髓冠によって隔てられている。10月下旬には新たに葉原基は発生せず、冬芽が完成する。

〔休 止 期〕

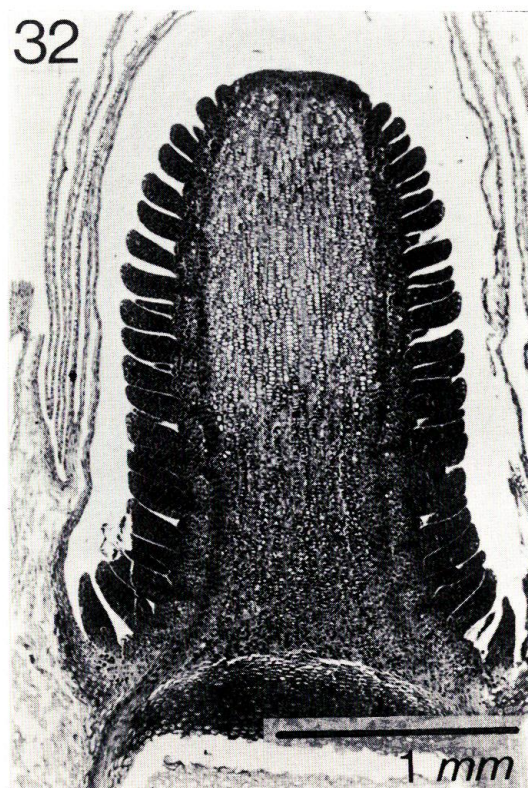
茎頂での分裂活動が停止する10月下旬をもって休止期に入る。11月下旬には髓冠と当年生シュートの髓との間に髓隙が生ずる。しかし、1で述べたように、シュートと冬芽とは前形成層によって連絡している。前形成層は葉原基内にも入り込んでおり、そこでは11月上旬まで分裂像が認められた。その後、芽内では脱水が進み、その状態で越冬する (写真-32)。

このように、越冬した芽鱗に覆われた春先のシュートでは、翌年の生育シーズンに開く頂芽、腋芽が新たな芽鱗を発生している。そして10月中旬には葉原基の発生を終えて冬芽の形成が完了する。



写真—31 葉原基内への前形成層の分化
(1976年8月14日)

Photo. 31. PRC differentiated into LP. Collected August 14, 1976.



写真—32 休眠している冬芽
(1976年12月7日)

Photo. 32. A dormant winter bud collected on December 7, 1975.

従ってトドマツの冬芽の形成タイプは前年形成型である。

3. 茎頂の年生長周期の区分

茎頂の分裂活動の結果冬芽が形成される。時期区分を明確にしなが整理する。

[休止期]

10月下旬から3月下旬まで、2に述べた通りである。

[第1生長期]

茎頂が分裂活動を開始する4月上旬から7月上旬までである。周辺分裂組織の活発な分裂活動が新しい芽鱗原基を形成する。

[第2生長期]

7月中旬から10月中旬までである。茎頂は8月から9月にかけて再びその分裂活動が活発となり、周辺分裂組織が葉原基を発生し、髄状分裂組織が髄(fp)と皮層(fc)を分化する。

IV. 考察と討議

1. シュートの伸長型と冬芽の形成様式

図-1に示したとおり、シュートの伸長型はI型であり、当年生シュートに着く葉のすべての原基が前年のうちに形成されている。すなわち、前年の第2生長期の最初に形成された葉原基は伸長後のシュートの最基部に着生し、最後に形成された葉原基はシュートの最上部の葉になるという対応関係が冬芽の葉原基と伸長しきったシュートに着生する葉との間に成立する。その根拠は第1生長期の初期に腋芽原基を観察し得たことである。1976年には5月6日(写真-15, 21), 1977年には4月23日(写真-12)の切片で細胞群としてそれを観察した。この細胞群を腋芽原基と判断したのは次の理由による。

もし、それが前年に形成された葉原基であれば、その縦断切片のうちのいずれかには、写真13で示した葉原基の鎌型像を観察できる。しかし、その連続切片にはそれが認められず、弦月型像ばかりであった。そのことはそれらが芽の側壁から半球状に盛り上がっていることを示している。このことからこの細胞群は葉原基ではないと判断できる。

次にそれが頂芽茎頂によって形成された芽鱗原基である可能性について考察する。芽鱗原基はその葉序に従って、茎頂の周囲に発生する。また、その細胞は上表皮と下表皮がはっきりするように配列し、先端は尖る。ところがこの細胞群は茎頂の周囲に2~3個存在し、それより基部の葉腋にも5~6個あるにすぎない。しかも、着生位置は不定である。また、その表層の細胞は2列に並んでおり、それを上表皮とすると下表皮に相当するものがない。それに先端は尖らない。それゆえ、この細胞群は芽鱗原基でもない。

前年に形成された葉原基でもなく、当年に発生する芽鱗原基でもないこの細胞群は一体何なのか。その頂部細胞は比較的大きな核(15 μ)を持ち、分裂中の細胞も多く観察される。細胞は表層に2列をなして、その下方の配列は不規則である。

ところで、成熟シュートの構成器官は茎と葉と頂芽と腋芽とである。すでに、この細胞群は葉原基、芽鱗原基であることが否定された。また、常にその存在を確認できる頂芽原基でもない。従って、この細胞群は腋芽原基である。そして、写真12のそれは先端腋芽原基である。

腋芽原基の起原については種々議論されている。STERLING²⁰⁾は *Pseudotsuga taxifolia* の休眠芽中には腋芽は認められないと報告している。また、HANAWA¹¹⁾は *Pinus densiflora* の冬芽では休眠前に側芽が針葉原基を持った短枝芽となると述べている。このように、腋芽原基がいつ生ずるかはマツ科の中でも属によって異なる。

モミ属の腋芽原基の発生について EIS⁴⁾は *A. grandis* を用いて、5月中旬に新シュートが1cmぐらいに伸長したときに新芽が出現することを観察し、それは2, 3枚の緑色で半透明の芽鱗原基に包まれた分裂組織の盛り上がりであると述べている。また、POWELL²²⁾は *A. balsamea* で、側芽原基 (lateral-bud primordia) は栄養芽の開芽の一週間前である5月14日ごろに

発生し、解剖学的にも明確になるとしている。OWENS & MOLDER¹⁸⁾ は *A. amabilis* では、5月中旬に、伸長している葉原基の葉腋において活発に細胞分裂がなされ、いくつかの細胞によって盛り上がりが生じ、腋芽原基へ発達すると述べている。

トドマツでも、4月下旬に腋芽原基の発生を認めた。しかし、それ以前の切片では観察できず、その始原細胞が第2生長期の茎頂によって葉原基の発生と同時に分化しているのか、それとも第1生長期の葉腋の皮層 (fc) 細胞が脱分化してその始原細胞となるのかについては明らかにできなかった。

ところで、頂芽茎頂と先端腋芽茎頂の間に葉的器官原基がまったくない縦断面、すなわち、2つの茎頂が隣接している切片は得られなかった。いずれもその間に数個の葉的器官原基を持っている (写真-12, 13)。一方、5月下旬の横断面では中間腋芽の茎頂が2枚の前葉と芽鱗に囲まれており (写真-16)、前述の葉的器官原基は頂芽、または、腋芽の茎頂が発生した新しい芽鱗原基であることがわかる。従って、冬芽の最上部の葉原基の葉腋に先端腋芽が生じたのであり、最上部の葉原基は葉へと発達する。よって、冬芽の葉原基とシュートの葉の間にはこの項のはじめに述べた対応関係がある。

2. モミ属数種の栄養芽茎頂の年生長周期

トドマツの栄養芽茎頂の年生長周期は休止期、第1生長期、第2生長期に区分され、KORODY の提起した3相を持っている。一方、PARKE¹⁹⁾ は3相区分を認めつつ、「栄養芽の一年間の周期的な発達を生育相または生育段階に区分するのは記載上の便宜のためであり、人為的なことである。シュートの生育は全体として連続的な活動であることを常に考慮しなければならない。」としている。同一種内においても個体、冬芽の着生位置、樹齢、生育環境 (緯度、経度、高度、斜面方位、土壤等の土地的要因と気象的要因)、観察年等によってその時期区分は微妙に変化すると思われる。

相区分は確かに人為的なものであるが種間の比較をするには便利である。そこで、材料の生育環境、観察年等の相違を無視してモミ属に関する従来の研究結果を表-1に整理し、トドマツと他種とを対比させた。第2生長期から休止期へと、休止期から第1生長期への移行の判断は、細胞分裂がなされているかどうかによっている。ただし、観察部位を茎頂に限るか、葉原基まで含めるかによって違ってくる。OWENS 等¹⁸⁾ は葉原基を含めているが筆者は含めていない。そのため移行時期には樹種ごとにずれがでている。とくに休止期のずれが大きく *A. concolor* (PARKE) が9月下旬であるのに *A. amabilis* (OWENS 等) は11月中旬である。第1生長期への移行時期は3月下旬ないし4月上旬であり、比較的一致している。第2生長期への移行時期は *A. concolor* (KORODY, PARKE) が6月中旬と他種よりも1カ月程早い。

このように区分時期のずれはあるが、どの種も3相を経過する。そして、伸長しているシュート上で第1生長期が展開し、形成層の活動が盛んな時に第2生長期が進行する。すなわち、シュートの伸長、成熟と冬芽の形成は同時に進行している。

表—1 モミ属4種の栄養芽茎頂の年生長周期

Table 1. The annual growth cycle of the shoot apex of vegetative buds in 4 species of *Abies*

Items		Species				
		<i>Abies concolor</i>	<i>Abies concolor</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Abies amabilis</i>	<i>Abies sachalinensis</i>
Growth cycle	Rest	early October late March	late Sept. early April	October late March	mid Nov. early April	late October late March
	First growth phase	late March mid June	early April mid June	early April mid July	mid April mid July	early April early July
	Second growth phase	mid June late Sept.	mid June September	late July October	late July early Nov.	mid July mid October
Age of plants		—	6~10-year-old	(11~15 meter tall)	30-year-old	7~9-year-old
Place where plants grew		Breslauer Botanischen Garten, Germany	Sierra Nevada, California, U.S.A	New Brunswick, Canada	Vancouver, Canada	Sapporo, Japan
Altitude		—	1,200 meters above sea level	—	1,000 meters above sea level	15 meters above sea level
Investigator		KORODY ¹³⁾	PARKE ¹⁹⁾	POWELL ²¹⁾	OWENS & MOLDER ¹⁸⁾	FUNAKOSHI
Year of publishing		1937	1959	1973	1977	1985

おわりに

この小論において、トドマツの樹種特性をシュートの伸長という面から考察した。まず、先端腋芽の形成時期を確定することによって、冬芽が前年形成型であることをつきとめ、それゆえ、シュートは春先から初夏にかけて急激に伸長するタイプであることを明確にした。次に、シュートの伸長は春先に芽中の前形成層、将来の髓や皮層の細胞が分裂するとともに伸長することによって実現するのであって、けっして、先端部にある茎頂が下方に髓の細胞を積み重ねることによるのではないことを明らかにした。これらによって、モミ属の伸長生長に関する考え方を深め得た。

また、トドマツ栄養芽茎頂の年生長周期は外国産のモミ属3種と同様に3相に区分された。日本のモミ属はトドマツのほかに4種あるが、それらの栄養芽茎頂の年生長周期もこの3相に区分されると思う。

しかし、秋伸びシュートについては観察していない。また、伸長しているシュート内での形成層の発達、成熟過程と茎頂年生長周期との関連についての検討も不十分であり、今後の課題である。

摘 要

北海道大学農学部附属演習林札幌実験苗畑(北緯43度, 東経141度, 海拔高15m)に生育している7, 8, 9年生のトドマツ(*Abies sachalinensis* MAST.)を用いて, シュートの伸長型と冬芽の形成様式との関連を栄養芽茎頂の年生長周期の展開という観点から研究した。材料採取は1975年10月から1977年12月にかけて行なった。

次のことが明らかになった。

1. 芽は4月中旬に伸長し始める。芽内の将来の髓と皮層の基部域における細胞分裂がシュート伸長の兆しである。シュートは5月中旬から6月下旬にかけて著しく伸長し, 7月下旬にはその最終伸長量に達する。それゆえ, シュートの伸長型は永田の言う「I型」である。

2. 冬芽内のすべての葉原基は伸長したシュートに着生する葉になる。4月下旬には腋芽が, 発達している葉原基の葉腋に発生する。最上部の葉の葉腋には先端腋芽が, 中間部には中間腋芽が分化する。

頂芽と腋芽の茎頂は5月中旬から7月上旬にかけて芽鱗原基を発生し, 7月中旬から10月中旬にかけては葉原基を発生する。7月中旬からは, 茎頂の髓状分裂組織と周辺分裂組織とによって, 将来の髓と皮層とが分化される。10月下旬には茎頂における分裂活動を観察できない。そして, 完全な冬芽が形成される。従って, トドマツの冬芽はKOZŁOWSKIの言う「前年形成型シュート」である。前年形成型シュートは1年に一つの伸長時期を持っている。それゆえ, シュートはI型の生長をする。

3. 栄養芽茎頂の年生長周期はKORODYの言う3相に区分される。休止期, 第1生長期, 第2生長期である。休止期は10月下旬から3月下旬まで続き, 茎頂における細胞分裂は認められない。第1生長期は4月上旬から7月上旬まで続き, 芽鱗原基が形成される。第2生長期は7月中旬から10月中旬まで続き, 葉原基が形成される。

引用文献

- 1) BALL, E. (1955): On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus*. Amer. Jour. Bot. 42: 509-521.
- 2) BRIAN, B. & PATRICK, H. M. (1971): An Atlas of Plant Structure. Volume 1. Heineman Education Books, London.
- 3) BÜSSE, W. (1893): Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Jahresperiode der Weisstanne (*Abies alba* MILL.). Flora 77: 113-175.
- 4) EIS, S. (1970): Reproduction and reproductive irregularities of *Abies lasiocarpa* and *A. grandis*. Can. Jour. Bot. 48: 141-143.
- 5) FOSTER, A. S. (1941): COMPARATIVE STUDIES ON THE STRUCTURE OF THE SHOOT APEX IN SEED PLANTS. Bull. Torrey Bot. Club. 68: 339-351.
- 6) 藤本征司 (1978): カラマツの枝条形成に関する研究. 北大農演報, 35: 1-28.
- 7) 深沢和三・重沢立郎 (1974): 螢光メタクロマジ法による苗条構造の観察(予報). 日林北支講, 23: 71-73.

- 8) 船越三朗 (1973): トドマツさし穂の発根現象. 北大農演報, **30**: 43-54.
- 9) 船越三朗 (1979): トドマツの生長周期—栄養芽茎頂の構造とその発達—. 北方林業, **31**: 290-295.
- 10) 船越三朗・前田 豊・今 和紀 (1979): 上木の庇陰度とトドマツ造林木の凍害および生長との関係 (II) —樹下植栽試験地の14年間の経過と上木伐採後の変化—. 日林北支講, **28**: 111-114.
- 11) HANAWA, J. (1967): Growth and Development in the Shoot Apex of *Pinus densiflora* II. Ontogeny of the Dwarf Shoot and the Lateral Branch. Bot. Mag. Tokyo, **80**: 248-256.
- 12) 原 襄 (1972): 植物の形態. 裳華房.
- 13) KORODY, E. (1937): Studien am Spross Vegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa* und *Pinus montana*. Beitr. Z. Biol. der Pflanz. **25**: 23-59.
- 14) KOZŁOWSKI, T. T. (1971): GROWTH AND DEVELOPMENT OF TREES I. ACADEMIC PRESS, New York and London.
- 15) 熊田ヒロ子・藤本征司 (1982): シラカンバの長枝と短枝の生長と発達 (III) 一年生長周期について—. 日林北支講, **31**: 74-76.
- 16) 武藤憲由 (1961): とどまつ 育苗編. 北方林業叢書, **20**, 北方林業会.
- 17) 永田 洋 (1969): 林木の芽の休眠. 植物の化学調節, **4**: 33-39.
- 18) OWENS, J. N. and MOLDER, M. (1977): Vegetative bud development and cone differentiation in *Abies amabilis*. Can. Jour. Bot. **55**: 992-1008.
- 19) PARKE, R. V. (1959): GROWTH PERIODICITY AND THE SHOOT TIP OF *ABIES CONCOLOR*. Amer. Jour. Bot. **110**-118.
- 20) POWELL, G. R. (1970): Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*. Can. Jour. Bot. **48**: 419-428.
- 21) POWELL, G. R. (1974): Initiation and Development of Lateral Buds in *Abies balsamea*. CAN. J. FOR. RES. **4**: 458-469.
- 22) POWELL, G. R. (1977 a): Initiation and Development of subterminal buds in *Abies balsamea*. CAN. J. FOR. RES. **7**: 258-262.
- 23) POWELL, G. R. (1977 b): Biennial strobilus production in balsam fir: A review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis. CAN. J. FOR. RES. **7**: 547-555.
- 24) 斉藤新一郎・菊沢喜八郎 (1976): 頂芽タイプと新条の伸長. 北方林業, **28**: 242-244.
- 25) 酒井 昭・栄花 茂 (1983): トドマツ冬芽の耐凍性. 日林誌, **65**: 443-447.
- 26) SHIBAKUSA, R. & KIMATA, M. (1976): Studies on the dormancy of *Abies sachalinensis* MASTERS (II). Culture of the Embryonic Shoots in the Dormant Period. Jap. Jour. For. Soc. **58**: 393-397.
- 27) STERLING, C. (1946): ORGANIZATION OF THE SHOOT OF *PSEUDOTSUGA TAXIFOLIA* (LAMB.) BRITT. I. STRUCTURE OF THE SHOOT APEX. Amer. Jour. Bot. **33**: 742-750.
- 28) STERLING, C. (1947): ORGANIZATION OF THE SHOOT OF *PSEUDOTSUGA TAXIFOLIA* (LAMB.) BRITT. II. VASCULARIZATION. Amer. Jour. Bot. **34**: 272-280.
- 29) 田添 元 (1950): トドマツ, エゾマツ, アカエゾマツ稚苗の冬芽の発生, 開序及伸長開始に就いて. 日林誌, **32**: 169-173.
- 30) 山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一編集 (1970): 生物学辞典. 岩波書店.

Summary

In the present paper the author intends to clarify the relation between the shoot growth pattern and the formation type of vegetative winter buds, on a viewpoint of the development of the annual growth cycle of the shoot apex in *Abies sachalinensis* MAST.

Plant materials used in this investigation were collected from 7, 8, 9-year-old seedlings which were planted in the nursery of College Experiment Forests of Hokkaido University, Sapporo, Japan. It is situated in lat. 43°N. and long. 141°E. and on 15 meters above sea level. Collections were made from October 1975 to December 1977.

The results are as follows.

1. Vegetative winter buds begin to elongate in mid April. Cell divisions at the basal region of the future pith and cortex in the bud appear as the sign of shoot elongation (Photo. 5). Shoots elongate markedly from mid May to late June and reach the maximum size in late July (Fig. 1). Accordingly, the shoot growth pattern belongs to "the type I" proposed by NAGATA¹⁷⁾.

2. Each leaf primordium in the bud develops into a mature leaf on extended shoots. In late April, primordia of axillary buds are initiated at axils of developing leaf primordia (Photo. 12). Primordia of distal axillary buds differentiate at the axil of the uppermost leaf (Photo. 13. and intermediate axillary buds differentiate at the axil of leaves on intermediate zones of a shoot (Photo. 14).

Shoot apices of terminal buds and distal axillary buds initiate scale primordia from mid May to early July (Photo. 20, 21, 22, 23, 24, Fig. 4). And they initiate leaf primordia from mid July to mid October (Photo. 25, 26, 27, 28, 29, 30, Fig. 4). And during latter period, the future pith and cortex are differentiated by cell divisions in the pith rib meristem and peripheral meristem of the shoot apex. No cell division in the shoot apex is visible in late October (Fig. 2). And winter buds are completely formed. So the type of the shoot of *A. sachalinensis* is identified as "preformed shoots" classified by KOZLOWSKI¹⁸⁾.

Preformed shoots have a single period of annual shoot elongation. Therefore, the shoot growth of *A. sachalinensis* reveals "the type I".

3. The annual growth cycle of the vegetative bud has 3 growth phases proposed by KORODY¹⁹⁾. The rest phase lasts from late October to late March, and during this period no cell division is visible in the shoot apex. The first growth phase lasts from early April to early July, and during this period scale primordia are initiated. The second growth phase lasts from mid July to mid October, and during this period leaf primordia are initiated.