

短 報

ガマズミとミヤマガマズミの展葉過程の比較

大 森 威 宏

群馬県立自然史博物館学芸課

要 旨

群馬県利根郡利根村平川においてミヤマガマズミ (*Viburnum wrightii* Miq.) の開芽日はガマズミ (*Viburnum dilatatum* Thunb.) のそれに比べて最大2日早かった。ミヤマガマズミでは、栄養枝の成葉の方が花序枝に比べて相対的に幅広い形態を示した。それに対してガマズミの栄養枝の成葉は花序枝の成葉に対して細長くなった。ミヤマガマズミはガマズミに比べて展葉初期における葉身の伸長速度が高く、伸長が拡幅に先行する傾向がみられた。

キーワード：ガマズミ, ミヤマガマズミ, 展葉過程, 二形性

Key Words: *Viburnum dilatatum*, *V. wrightii*, leaf expansion, dimorphism

はじめに

ガマズミ (*Viburnum dilatatum* Thunb.) とミヤマガマズミ (*Viburnum wrightii* Miq.) はいずれも日本各地のコナラ林, ミズナラ林などに普通にみられる低木である。ミヤマガマズミの方がガマズミよりしばしば標高の高いところに分布する(大場, 1989)が, 同所的に存在し, 混生することも少なくない(池上監修, 1982, 1983; 大森, 1993; Yoda and Suzuki, 1993a; 藤原, 1997; 広島大学理学部附属宮島自然植物研究所・比婆科学教育振興会編, 1997)。両種は形態的に類似するが, ガマズミの方が樹形を形成する軸がより高次の分枝により生じたものであることが多いこと(Yoda and Suzuki, 1993a), ミヤマガマズミでは樹冠拡大期が長く続き, 軸から出た枝はより頻繁に分枝すること(Yoda and Suzuki, 1993b), ガマズミの方が花序あたりの花数が3倍以上多いこと(大森, 1993)などの相違点が指摘されている。さらに, ミヤマガマズミはガマズミに比べて同一地点では花期が1カ月早いことも顕著な種差である(Nakagoshi, 1985; 大森, 1993; 三宅, 1994)。花期にずれを生じる原因の一つとして, 大森(1994)は, ミヤマガマズミはガマズミに比べて開芽後早い時期に花序が伸長を始め, その後もより速く伸長することを指摘した。さらに, 花期に差をもたらす要因としては, 同化産物を花序に供給すると考えられる葉の展開時期, 展開速度, さらに

光合成速度や花序への同化産物の転流速度を考慮する必要があると思われる。本研究ではガマズミとミヤマガマズミの開芽時期と, 展葉期における葉身の成長過程を比較するとともに, 同一種内の花序を生じるシュートの葉と花序を生じないシュートの葉の間での展葉過程を比較し, これらの要因が花期の差に影響を与える可能性を考察した。

材料及び方法

1993年及び1994年に群馬県立尾瀬高校(利根郡利根村平川: 36°43'N, 139°15'E, 標高720m)脇のクリーコナラ林に自生するガマズミとミヤマガマズミ各3株のうち, それぞれの種について最初の株が開芽した日を記録した。なお, 開芽日は丸山(1979)のステージ2(冬芽から最初の緑葉が出現した時点)とした。次に, 1994年4月21日, 開芽を観察したガマズミ, ミヤマガマズミ各3株の, 混芽と葉芽を1株あたりそれぞれ10個ずつナンバーテープで印をつけた。なお, 混芽からは先端に花序をつけるシュートが展開し, シュートの中間に通常2枚の普通葉をつける。これを本報では「花序枝の葉」とする。また, 葉芽からは花序を伴わない短枝または長枝が展開し, 短枝の場合展開する葉は2枚である。長枝の場合も開芽時2枚の普通葉が展開し, 長枝の伸長にしたがって順次葉が展開していく。展開した葉芽が長枝の芽であった場合, 最初に展開した2枚の葉に

ついて計測した。これら短枝につく2枚の普通葉と長枝に最初に展開した2枚の葉を合わせて以下「栄養枝の葉」と呼ぶ。ガマズミの葉身の長さや幅が計測可能になった4月22日から6月10日まで、3～8日おきにナンバーテープをつけた芽から展開した葉の葉身の長さや幅をアクリル樹脂製定規で計測した。また、成葉に達した7月11日にも同様な方法で計測した。以下本文中では成葉とは7月11日の状態を指すものとする。この中から、途中枯死したり食害を受けたものを除いた葉(ガマズミ・花序枝45枚, ガマズミ・栄養枝45枚, ミヤマガマズミ・花序枝58枚, ミヤマガマズミ・栄養枝50枚)について調査を継続した。

結 果

1993年のミヤマガマズミとガマズミの最初の開芽日はそれぞれ4月14日と4月16日で、1994年の最初の開芽日は両種とも4月17日であった。また、1993年4月19日、1994年4月21日にはすでに観察したすべての株が開葉していた。

図1に1994年の両種の葉身長の時変化を示す。4月22日にはミヤマガマズミの葉身はガマズミよりも有意に長く(花序枝: $t_s=7.11$, $P<0.001$; 栄養枝: $t_s=6.69$, $P<0.001$, Mann-Whitney's U-test), 両種とも6月10日にはすでに成葉の大きさに達していた。さらに、花序枝、栄養枝の葉ともに展葉初期の4月22日～28日, 4月28日～5月3日, 5月3日～9日の間における葉身の伸長速度(mm/day)は、ミヤマガマズミの方がガマズミよりも有意に大きかった($P<0.01$: one way ANOVA, Scedge's multiple comparison). しかし、5月9日以降では両種の間には有意差はみられなかった。また、いずれの種においても種内では花序枝の葉と栄養枝の葉の間に伸長速度の差はみられなかった($P>0.05$: one way ANOVA, Scedge's multiple comparison).

表1に両種の成葉の、葉身長に対する葉身幅(以下葉幅/葉長と表す)の比を示す。この比は花序枝の葉、栄養枝の葉ともにガマズミの方がミヤマガマズミよりも有意に高く(花序枝: $t_s=8.36$, $P<0.001$; 栄養枝: $t_s=6.14$, $P<0.001$, Mann-Whitney's U-test), 相対的に広い葉身をもつことを意味している。また、ガマズミでは花序枝の葉の方が栄養枝の葉よりこの比が有意に高く($t_s=5.14$, $P<0.001$, Mann-Whitney's U-test), ミヤマガマズミでは有意に低かった($t_s=6.94$, $P<0.001$, Mann-Whitney's U-test)。花序枝と栄養枝につく葉に認められるこのような二形性はミヤマガマズミにおいてより顕著であった。

次に展葉の各段階における葉幅/葉長比の相対的な変化を明らかにするため、各成葉の葉幅/葉長比を1とおいたとき、成葉に対するこの比を表2に示した。さらに各調査日について、同種内の場合葉がつくシュートの属性間で、同じ属性のシュートの場合種間で成葉に対する相対葉幅/

葉長比に有意差があるかを調べるため、Mann-WhitneyのU検定検定を行った(表3)。表2・表3より、ミヤマガマズミの成葉に対する相対葉幅/葉長比はガマズミに比べて展葉初期において有意に低い。

考 察

ミヤマガマズミでは、展葉初期には葉身の主脈方向へ伸長が、主脈に直交する方向への拡幅に卓越するため、葉幅/葉長比は展葉期を通じて低い値を示す。さらにミヤマガマズミは展葉期初期に葉の伸長速度が大きいいため、細長い葉を展開してもガマズミに比較して常に大きい葉面積を示す(表4)。この開芽期の細長い葉形は、太陽高度が低く、直射光の照度が低い早春季においてより効率よく散光を利用できる形態である。さらに、ミヤマガマズミでは展葉初期から成葉まで花序枝の葉の方が栄養枝よりも細長く、ガマ

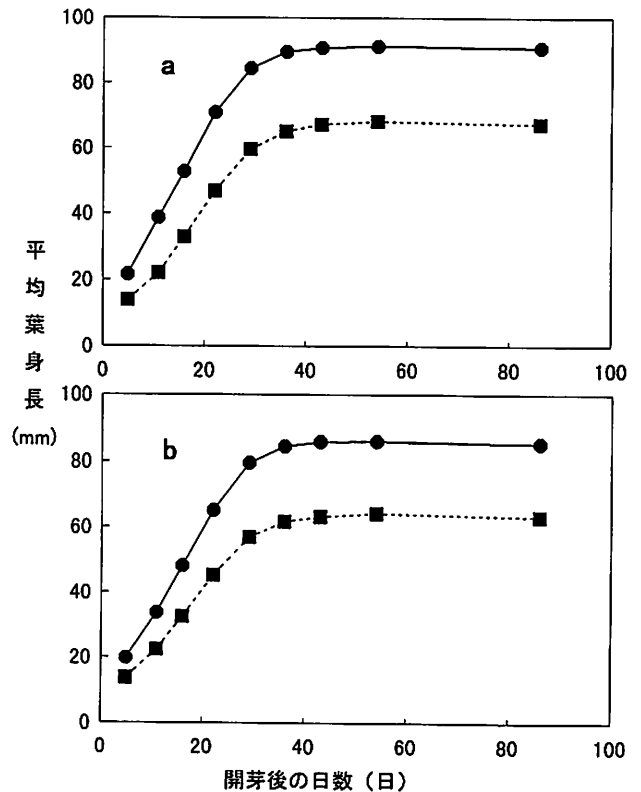


図1 ガマズミとミヤマガマズミの平均葉身長の時変化。
a: 花序枝, b: 栄養枝の葉。
●—●: ミヤマガマズミ, ■-----■: ガマズミ。

表1 ガマズミとミヤマガマズミの成葉の葉幅/葉長比
(数値は平均±標準偏差)。

ガマズミ	
花序枝の葉	栄養枝の葉
0.990 ± 0.111	0.855 ± 0.113
ミヤマガマズミ	
花序枝の葉	栄養枝の葉
0.613 ± 0.063	0.710 ± 0.047

ズミでは逆に花序枝の葉の方が相対的に葉が広がった。ガマズミの開芽直後の花序は花序枝の葉に包み込まれて保護された形態をとるのに対して、ミヤマガマズミでは開芽すると花序は急速に成長し、花序枝の葉に包まれることはない(大森, 1994)。ガマズミ休眠芽における花序の保護、ミ

ヤマガマズミにおける花序の急速な成長に対応する同化産物の確保が両種の間での葉の二形性や展葉過程の違いと関係している可能性がある。ただし、その違いは両種の葉の芽中姿勢や脈理により直接的にもたらされているものと考えられる。

表2 異なる性質のシュートにつくガマズミ, ミヤマガマズミ成葉の葉幅/葉長比を1.0としたときの展葉期の相対葉幅/葉長比。数値は平均±標準偏差, ミヤマはミヤマガマズミを示す。

Date	22.Apr	28.Apr	3.May	9.May	16.May	23.May	30.May	10.Jun
展葉後日数	5	11	16	22	29	36	43	54
ガマズミ花序枝	0.532±0.105	0.874±0.186	0.980±0.100	0.999±0.043	0.983±0.050	0.997±0.028	0.995±0.026	1.000±0.030
ガマズミ栄養枝	0.545±0.130	0.953±0.093	0.988±0.075	1.004±0.067	0.998±0.041	0.994±0.042	1.000±0.042	0.997±0.031
ミヤマ花序枝	0.509±0.129	0.681±0.135	0.798±0.174	0.946±0.071	0.997±0.035	0.998±0.030	1.007±0.024	1.005±0.020
ミヤマ栄養枝	0.438±0.133	0.671±0.149	0.811±0.188	0.946±0.092	0.997±0.034	0.995±0.026	0.998±0.023	0.997±0.019

表3 ガマズミとミヤマガマズミの成葉の葉幅/葉長比(表2参照)に対する各調査日の相対葉幅/葉長比について同種内の葉がつくシュートの属性間, 同じ属性のシュート内の種間で行った Mann-Whitney's U-test の t_s値。*: P<0.05, **: P<0.01, ***: P<0.001.

Date	22. Apr	28. Apr	3. May	9. May	16. May	23. May	30. May	10. Jun
種内 (ガマズミ)	0.020	2.013 *	0.379	0.202	1.311	0.349	0.028	0.586
種内 (ミヤマガマズミ)	2.781 **	0.616	0.474	0.400	0.222	0.502	1.705	2.399 *
種間 (花序枝の葉)	1.211	5.419 ***	5.083 ***	4.010 ***	0.991	0.247	2.412	0.542
種間 (栄養枝の葉)	4.043 ***	7.374 ***	5.256 ***	2.719 **	0.322	0.040	0.728	0.078

表4 ガマズミとミヤマガマズミの展葉期における葉面積パラメータ値と種間比較したときの Mann-Whitney's U-test の t_s値。パラメータ値は平均±標準偏差, NS: P>0.05, *: P<0.05, **: P<0.01, ***: P<0.001.

葉長×葉幅 (mm²): 矩形近似の場合

	Apr.22	Apr.28	May.3	May.9	May.16
ガマズミ花序枝	104.89 ± 46.49	458.27 ± 263.89	1126.51 ± 591.68	2250.47 ± 957.53	3506.47 ± 1186.76
ミヤマガマズミ花序枝	139.70 ± 73.36	634.54 ± 366.97	1398.63 ± 706.97	2879.78 ± 839.91	4209.98 ± 757.95
t _s	2.69 **	2.78 **	2.51 *	3.62 ***	4.29 ***
ガマズミ栄養枝	88.11 ± 34.07	412.71 ± 140.93	913.69 ± 332.57	1788.93 ± 597.91	2839.67 ± 1124.37
ミヤマガマズミ栄養枝	138.53 ± 93.37	628.00 ± 407.00	1504.28 ± 810.05	2972.48 ± 1065.59	4556.17 ± 1198.93
t _s	2.51 *	2.37 *	3.78 ***	5.43 ***	6.13 ***

$\frac{(\text{葉長} + \text{葉幅})^2}{2}$ (mm²): 楕円近似の場合

	Apr.22	Apr.28	May.3	May.9	May.16
ガマズミ花序枝	116.56 ± 45.32	464.38 ± 261.28	1132.55 ± 591.33	2257.75 ± 958.21	3521.61 ± 1188.04
ミヤマガマズミ花序枝	215.22 ± 99.84	830.54 ± 430.41	1678.44 ± 747.23	3216.79 ± 902.75	4682.06 ± 1026.08
t _s	5.43 ***	4.08 ***	3.59 ***	4.52 ***	4.70 ***
ガマズミ栄養枝	102.47 ± 35.96	418.91 ± 141.13	924.14 ± 330.91	1806.84 ± 594.86	2865.71 ± 1122.08
ミヤマガマズミ栄養枝	180.19 ± 99.89	683.63 ± 415.68	1554.47 ± 817.20	3000.10 ± 1150.19	4576.33 ± 1376.73
t _s	4.24 ***	3.11 **	3.88 ***	5.14 ***	5.68 ***

ミヤマガマズミは、ガマズミに比べて花期が1ヶ月早く、両者の花期は重なることはない(大森, 1993; 三宅, 1993)。それに対して両種の開芽日の差はわずか2日と、花期の差に比べ非常に小さいものであった。このことから、開芽日の差が両種の花期のずれの主原因になっているとは考えにくい。ミヤマガマズミはガマズミに比較して、花序が伸長を始める時期が約10日早く、その後の花序の節間の伸長速度が大きいことが知られている(大森, 1994)。加えてミヤマガマズミは葉身の伸長速度が高いことが今回明らかになった。ミヤマガマズミはガマズミに比べて展葉期のより早い時期から同化産物を生産し、花序に供給している可能性がある。このこともミヤマガマズミとガマズミがほぼ同時に開芽するにもかかわらず花期には1ヶ月ものずれを生じる原因の1つと考えられる。一方、ミヤマガマズミの展葉期初期における葉や花序の盛んな成長は、この植物の花序や普通葉がガマズミに比較して冬芽の中でより成熟した状態で休眠していることに起因している可能性が高い。今後、冬芽内の各部分の乾燥重量を比較することにより、検証する予定である。

文 献

藤原陸夫

1997 秋田県植物分布図, 1167pp, 秋田県環境と文化のむら協会, 秋田.

広島大学理学部附属宮島自然植物研究所・比婆科学教育振興会編

1997 広島県植物誌, 832pp, 中国新聞社, 広島.

池上義信監修

1982 新潟県植物分布図集 第3集, 438pp, 植物同好じねんじょ会, 小千谷.

1983 新潟県植物分布図集 第4集, 457pp, 植物同好じねんじょ会, 小千谷.

丸山幸平

1979 高木間の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較. 新大演報, 12: 19-41.

三宅慎也

1994 ガマズミ. in 週間朝日百科 植物の世界10: 298-306.

Nakagoshi, Nobukazu

1985 Phenology of Temperate Forests, Southwestern Japan, Jpn. J. Biometeor. 22(2): 55-65.

大場秀章

1989 スイカズラ科. in 日本の野生植物 木本編II. (原寛編) 305pp. 平凡社: 224-247.

大森威宏

1993 ガマズミとミヤマガマズミの比較生態I. 花生態の比較. 群馬生物, 42: 18-21.

1994 ガマズミとミヤマガマズミの比較生態II. 花序生長過程の比較. 群馬生物, 43: 26-29.

Yoda, Kiyotsugu and Suzuki, M.

1993a Quantitative Analysis of Major Axis Development in *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae), J. Plant Res. 106: 187-194.

1993b Quantitative Description of the Process of Architecture Formation in *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae), J. Plant Res. 106: 289-296.

Abstract

Comparison of leaf expansion process between *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae).

Takehiro OHMORI

Department of biology, Gunma Museum of Natural History

Leaf flush date and expansion of *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* were investigated in a secondary deciduous forest at Oze Highschool, Tone Village, Gunma Prefecture, central Japan (alt. 720m). There was no significant difference in flushing date between these species. Elongation rate (mm/day) of blade was larger in *V. wrightii* than in *V. dilatatum* at an early leaf expansion

stage. In *V. wrightii*, blade width/length ratio of the leaves attached to vegetative shoot was significantly larger than those of shoot with inflorescence. In contrast, in *V. dilatatum*, this ratio was higher in leaves attached to the shoots with inflorescences. This ratio of *V. dilatatum* were higher than that of *V. wrightii* at every expansion stages.

大森威宏

群馬県立自然史博物館学芸課: 〒370-2345 群馬県富岡市上黒岩1674-1

Takehiro OHMORI

Department of biology, Gunma Museum of Natural History: 1674-1, Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma, 370-2345, Japan.