

邑田 仁：カナムグラ（アサ科）の葉序と分枝

東京大学大学院理学系研究科附属植物園

Jin MURATA: Phyllotaxis and Branching Patterns in *Humulus scandens* (Cannabaceae)

Botanical Gardens, Koishikwa, Graduate School of Science, The University of Tokyo, 3-7-1 Hakusan, Bunkyo-ku, Tokyo, 112-0001 JAPAN

Email: murata@ns.bg.s.u-tokyo.ac.jp

(Accepted on October 4, 2021)

Summary: Traditionally the leaf arrangement of the genus *Humulus* (Cannabaceae) has been described to be opposite. But alternate leaf arrangement is also found in *H. scandens*. The phyllotaxis and branching patterns of *H. scandens* are observed and described. The leaves are arranged oppositely in vegetative growth and generally changed into alternate in the reproductive stage. Three types are recognized in the arrangement and growth of the axillary buds.

アサ科 *Cannabaceae* Martinov は 10 属で構成され、そのうちアサ属 *Cannabis* L. (1 種) とカラハナソウ属 *Humulus* L. (2 種) だけが草本性で、雌雄異株である (寺林 2016)。アサ *Cannabis sativa* L. について、『牧野日本植物図鑑』の記載を見ると、初版 (牧野 1940) 以後ずっと「葉は対生」とのみ記述されているが、その図を見ると互生葉序に描かれていることに気付いた。Flora of China (Wu et al. 2003) では「葉は互生」と記載されている。インターネットの写真をみると、対生よりは互生の掲載頻度が高いようである。アサの葉序の転換については、その性転換の研究から発展して、Schaffner (1926) で実験的に調べられている。(この人はテンナンショウ属の性転換についても実験的に研究している (Schaffner 1922 など))。研究結果の概要は次のようにまとめられている：アサの葉序は成長の初期段階では対生であり、生殖期に近づくとも互生になる。早春に播種した株は短日条件下で急速に生殖期に移行して互生葉序となるが、人工照明で連続明期の条件下に置くと栄養成長に変わり、葉序は対生にもどる (この際、葉形もいったん幼形にもどる。このことを、若返り

rejuvenescence と呼んでいる)。若返りは雌・雄株ともに可能で、株が 1 年前後で枯れるまでに可逆的に 3 回起こすことができた。

一方、カラハナソウ属の葉序について、『牧野日本植物図鑑』(牧野 1940)、『日本植物誌』(大井 1953)、『Flora of Japan』(Okamoto 2006)、『Flora of China』(Wu et al. 2003) では「対生」となっている。また、『日本の野生植物』(寺林 2016) ではカラハナソウ属の記載において「対生」となっているが、アサ科の記載においては「草本性の 2 属 (カラハナソウ属、アサ属) は、葉は互生または対生」となっていて、2 属のそれぞれが互生と対生なのか、どちらにも互生と対生があるのか判然としない。これについてカラハナソウ属のカナムグラ *Humulus scandens* (Lour.) Merr. の実物を観察してみると、対生と互生が混在していることがわかった。また、腋芽の付く位置や伸び方に多様性があることがわかったので、以下に報告する。観察材料は主に小石川植物園内に自生する株を使用した。

1) 葉と托葉：カナムグラは 1 年草で、芽生えの葉は楕円形で切れ込みが少ないが、やがて掌状に切れ込んだ葉身と長い葉柄がある成葉をつけるようになる。葉柄の基部はかなり可塑性があるようで、巻きひげほどではなくても大きく曲がって茎がからみつくのを助け、また光を受けやすいように葉身の角度を調整するのに役立っているようである (Fig. 1A, C)。葉柄の基部の左右には、葉柄とは独立して 1 対の長三角形の托葉がある。花序をつけるシュートでは葉が次第に小型となり、花序の中では葉身も葉柄も縮小して、ほとんど認めら

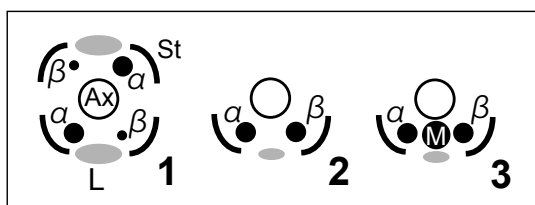


Fig. 3. Schematic diagrams for three types of the arrangement of axillary buds in *Humulus scandens*. Ax = shoot axis, L = leaf, st = stipule, ● = axillary bud (shoots). Type 1 with a pair of bigger (α) and smaller (β) axillary buds side by side, corresponding to Fig. 1D, is most frequently seen in the vegetative shoots. Type 2 with a pair of equally developed buds (α , β) is seen in both male and female reproductive shoots, corresponding to Fig. 2. Type 3, where a larger bud (M) occurs in the middle of two smaller shoot (α , β), has been found only in male reproductive shoot.

図3. カナムグラの腋芽(側枝)の配列の模式図。タイプ1は栄養枝に広く見られ、葉腋の左右に大小1個ずつの腋芽(α , β)を付ける(図1D参照)。タイプ2はタイプ1と同じ配置だが、2個の腋芽が同等に発達する(図2参照)。雄・雌両方の生殖枝に見られる。タイプ3は雄の生殖枝だけに見られ、タイプ2の2個の腋芽の間に、もっとも発達する腋芽(M)を生ずる(図1E参照)。

る葉の場合、対角線上の腋芽が発達する(Figs. 1D, 3-1)。対角線上の腋芽が十分発達して側枝として伸びると、その節で2つの茎が直交しているような外観となる(Fig. 1A)。

第2は花序に見られるタイプで、多くの場合、葉が著しく縮小あるいは退化した節で見られる。腋芽の位置は第1のタイプと同じであるが、2個の腋芽が対等に発達することが異なる(Figs. 2, 3-2)。雄株の場合2個の腋芽から中軸の伸びた雄花序が伸長し、対になってV字状に広がり、さらにそれらの中軸の各節に部分花序が2個ずつつく(Fig. 2D)。雌花序については図鑑などでよく記述されており、著しく縮小した葉につく1対の托葉のそれぞれの内側に1個の小苞を伴う雌花が発生する(Fig. 2C)。この位置は雄花序の付く位置に対応しており、雄花序のかわりに小苞と雌花が1個ずつつくこと解釈できよう。

第3は雄花序の一部に見られるタイプで、第2のタイプの1対の腋芽の間、すなわち葉腋の中央

にも腋芽ができ、3個横並びの腋芽となる。中央の腋芽が最も発達し、その左右の腋芽から出来る花序よりもずっと大きな花序を形成する(Figs. 1E, 3-3)。

摘要

カラハナソウ(アサ科)の葉序は一般に対生と記述されてきたが、実際には互生のものも見られる。生植物について詳しく観察したところ、アサで知られているように、栄養成長期には対生するが、生殖成長期になると互生に転換する場合が多いことがわかった。腋芽は葉腋の左右(托葉の内側)に1対つき、栄養枝では片方が発達するが、花序では2個とも対等に発達する。また、雄花序においては2個の腋芽の中央に最も大きな腋芽が形成され、1節に3個の花序を生じるものが観察された。

References 参考文献

- Makino T. 1940. Makino's Illustrated Flora of Japan. Hokuryukan, Tokyo (in Japanese). 牧野富太郎 1940. 牧野日本植物図鑑. 北隆館, 東京.
- Ohwi J. 1953. Flora of Japan. Shibundo, Tokyo (in Japanese). 大井次三郎 1953. 日本植物誌. 至文堂, 東京.
- Okamoto M. 2006. *Humulus*. In: Iwatsuki K., Boufford D.E. and Ohba H. (eds.), Flora of Japan 2a: 67-68. Kodansha, Tokyo.
- Schaffner J.H. 1922. Control of the sexual state in *Arisaema triphyllum* and *A. dracontium*. Amer. J. Bot. 9: 72-78.
- Schaffner J.H. 1926. The change of opposite to alternate phyllotaxy and repeated rejuvenations in hemp by means of changed photoperiodicity. Ecology 7: 315-325.
- Terabayashi S. 2016. *Cannabaceae*. In: Ohashi H., Kadota Y., Murata J., Yonekura K. and Kihara H. (eds.), Wild Flowers of Japan. Revised and Enlarged Edition. 2: 328-331. Heibonsha, Tokyo (in Japanese). 寺林 進 2016. アサ科. 大橋広好, 門田裕一, 邑田 仁, 米倉浩司, 木原 浩(編)改訂新版 日本の野生植物 2: 328-331. 平凡社, 東京.
- Wu Z.-Y., Zhou Z.-K. and Bartholomew B. 2003. *Cannabaceae*. In: Wu Z.-Y. and Raven P.H. (eds.), Flora of China 5: 74-75. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.