

針葉樹の冬芽の形態と伸長様式

—マツ属の新条形成をめぐって—

大 島 誠 一

Shoot Elongation and Bud Anatomy in Coniferous Trees
—With Reference to Diverse Formation of New Shoots in Pines—

Sei-ichi OOHATA

要 旨

マツ属に特異的に認められる多様な新条伸長を整理して理解するために、多数の針葉樹類の主軸伸長様式と冬芽の構造を調べ、次の結果が得られた。

1. 針葉樹類は、分類上の種群に特有の伸長様式を示した。その様式は、冬芽の形態または生活形に関連する。
2. ヒノキ科植物では、冬芽の構造が著しく単純であり、主軸伸長は生育期間を通じて徐々に伸長した。
3. スギ科植物では、冬芽の形態が単純な種や、明確な冬芽を形成する種など、やや複雑な構造をもつ。針葉樹の一般的傾向として、冬芽形成が明らかな種類ほど一頂型の伸長様式を示す傾向が認められた。
4. マツ属を除くマツ科植物は、春から夏に急速に伸長し、秋までに厚い芽鱗に包まれた冬芽を形成して休眠する、一頂型の伸長様式を示した。
5. マツ属の冬芽は、他のマツ科植物に比べると異質な形態を有し、短枝が集合してひとつの大きな冬芽を形成する。短枝と長枝の原基が相同であり、短枝が集合した冬芽の構造から、バンクスマツ型の冬芽など、複雑な冬芽の形成が可能になると解釈された。
6. マツ属には、若い時代に free growth の時代がある。テーダマツ型の伸長様式は、この性質が成木になっても維持されるものであると解釈された。

は じ め に

マツ属各種の主軸伸長様式は、種間または種内によっても異なり、著しく多様な性質を有することが知られ、この様式を整理して理解しようとした試みも多い。SHAW¹⁾ は、マツ属の分類上の観点から、新条の伸長様式を単節型 (Uninodal) と多節型 (Multinodal) に分け、多節型がより進化した形質とみなした。その後、伸長様式を類型化する努力はなされてきたが、整理されたとは認め難い。例えば、LANNER²⁾ は、稚苗が示すスギ葉状 (初生葉) 期の伸長型を含め、マツ属各種の主軸伸長型を7タイプに分けた。近年、田中³⁾ ら、大島⁴⁾ は、基本的3タイプをあげ、

伸長型と幹の肥大生長の季節的類型から、伸長型に伴って異なる生長様式を提唱した。ただし、マツ属の主軸伸長を調べた報告は数多く、同一種でも生育条件によって伸長様式が異なる例⁵⁾も報告されている。この場合、伸長様式を各タイプに分ける前提条件が崩れてしまう。また、伸長様式を類型化すると、その中間型が次々と見い出され、区分に無理が生じる例が多い。

伸長様式の複雑さに対応して、その用語上にも混乱が生じた。SWEET and BOLLMANN⁶⁾は、マツ属の伸長様式に関しては、free growth と Predetermined Growth を使うべきだと提案している。主軸伸長に関するこのような状況から、単に各タイプに分けることに重要な意味はないと判断される。この問題に関しては、SHAW¹⁾が検討した時点まで戻り、マツ属が進化または種分化の過程でどのような様式を獲得してきたかを、再検討する必要があると思われる。

この報告では、その第一段階として、針葉樹全般の伸長様式と冬芽の形態とを調べ、前報^{3,4)}のマツ属の伸長様式と比較検討した。針葉樹の新条伸長の様式は、花芽、枝条原基の分化および冬芽の形態と無関係ではない。植物学的興味から、また育種学的必要から、すでに多数種の冬芽の形態とその形成過程が検討されているが、新条の伸長様式との関係から整理した報告は畑野・佐々木⁷⁾の記載を除いてはないようである。そこで、マツ属の特殊性を明らかにするために、多種の針葉樹の冬芽とその伸長様式を相互に比較し、マツ科植物に関しては、マツ属と比較検討した。

この研究は、京都大学農学部演習林上賀茂試験地で育成された針葉樹を材料⁸⁾に、筆者が在任中に進めたものであり、同試験地の田中弘之技官には、種の同定、測定の一部分担、整理など、研究の一部を協力していただいた。さらに、同試験地の古野東洲博士、中井 勇技官には、同じ興味をもつ仲間として、論議に参加していただき、有益なお教えを受けた。とりまとめに際して謝意を表したい。

材料と方法

材料はすべて京都大学農学部演習林上賀茂試験地で育成されたものである。多種の針葉樹類から測定値を得るため、同所に育成されている樹木⁹⁾で、樹高が高く、測定不能の種類と苗木を除き、58種の主軸伸長を各1個体、各月に2回ほど測定した。一部の種類では主軸でなく枝や萌芽枝の測定値もあるが、これらは主軸とは別に明示した。樹冠下部の枝の伸長は、主軸と著しく異なる例が認められたので、これらの結果は使用していない。

材料として使用した針葉樹の樹高、定植後の年数、原産地などを表1に整理して示した。ただし、表1には重要と思われる42種のみを示した。

測定には、ステンレス製虫ピンを幹に刺し、その点を定点にして主軸の頂点との距離を測定し、伸長速度を推定した。測定は1974年3月22日から同年11月20日まで行った。なお、同時に幹の肥大生長も測定したが、今回は伸長生長の結果だけをとりまとめた。

冬芽の形態に関する資料は、冬季に、同演習林本部試験地から採集し、スケッチと観察を行った。

測定結果

(1) ヒノキ科植物の主軸伸長

ヒノキ科植物は世界に19属約180種が知られ、主に北半球¹⁰⁾に分布する。このうちで、*Junipers* 属のある種は、北緯70°付近まで分布するが、その他の属は60°付近までで、大部分の属は中緯度の、比較的温暖な地域に分布している。この植物群は、針状の葉が同化器官として枝から分離

Table 1. Coniferous species examined the shoot growth pattern

Family and Species	Years after Transplant	Tree Height (m)	Distribution
Family <i>Pinaceae</i>			
<i>Abies firma</i> SIEB. et ZUCC.	20	15	Japan
<i>Cedurus Deodra</i> LOUD.	20	13	Himalaya
<i>Keleleria davidiana</i> BEISS.	16	6	S. China
<i>Larix leptolepis</i> GORDON.	15	10	Japan
<i>Picea excelsa</i> LINK.	23	2.5	Europe
<i>Picea asperata</i> MAST.	21	3	E. China
<i>Picea grauca</i> VOSS.	21	2	N. America
<i>Picea orientalis</i> LINK.	21	1.7	W. Asia
<i>Picea pungens</i> ENGELM.	21	2.5	W. America
<i>Picea meyeri</i> REHD .et WILS.	21	2	N. China
<i>Picea omorica</i> PURK.	21	2	SE. Europe
<i>Picea mariana</i> B. S. P.	18	2	W. America
<i>Picea polita</i> CARR.	10	1.5	Japan
<i>Picea glehnii</i> MASTERS.	8	0.5	Japan
<i>Pseudotsuga taxifolia</i> BRITT.	10	3	NW. America
<i>Tsuga Sieboldii</i> CARR.	20	8	Japan
Family <i>Sciadopitydaceae</i>			
<i>Sciadopitys verticillata</i> SIEB. et ZUCC.	10	8	Japan
Family <i>Taxodiaceae</i>			
<i>Cryptomeria japonica</i> D. DON.	10	4	Japan
<i>Sequoia sempervirens</i> ENDL.	24	3	W. America
<i>Taiwania cryptomerioides</i> HAYATA	10	3	Formosa, S. China
<i>Taxodium mucronata</i> TEN.	18	8	S. America
Family <i>Cupressaceae</i>			
<i>Callitris drummodii</i> BENTH. et HOOK.	7	1.8	Australia
<i>Chamaecyparis obtusa</i> SIEB. et ZUCC.	7	1.5	Japan
<i>Chamaecyparis lowsoniana</i> PARL.	11	5	W. America
<i>Chamaecyparis pisifera</i> var. <i>equarrosa</i> MAST.	15	8	Japan
<i>Chamaecyparis thyoidea</i> (L.) B. S. P.	18	5	E. America
<i>Thuja plicata</i> LAMB.	5	2.8	W. America
<i>Thuja Standishii</i> CARR.	10	3	Japan
<i>Thuja occidentalis</i> L.	12	2.5	N. E. America
<i>Thujopsis dorabrata</i> SIEB. et ZUCC.	10	2.5	Japan
<i>Cupressus macrocarpa</i> HART.	11	6	SW. America
<i>Cupressus arizonica</i> GREENE.	7	6	W. America
<i>Cupressus torulosa</i> DON.	9	5	S. China
<i>Cupressus lusitanica</i> MILL.	7	5	Mexico
<i>Cupressus fnebris</i> ENDL.	8	6	S. China
<i>Juniperus taxifolia</i> var. <i>luchuensis</i> SATAKE	10	0.5	Japan
<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>sargentii</i> HENRY	10	0.5	Korea
<i>Juniperus chinensis</i> LINN.	10	3	Japan, China
Family <i>Araucariaceae</i>			
<i>Araucaria Cunninghamii</i> SWEET.	10	2	SE. Asia
Family <i>Podocarpaceae</i>			
<i>Podocarpus macrophyllus</i> var. <i>MAXIM.</i>	15	8	China
<i>Podocarpus Nagi</i> ZOLL. et MORITZ.	5	2	Japan
Family <i>Taxaceae</i>			
<i>Taxus baccata</i> LINN.	6	2	Europe

するネズミサシ (*Juniperus utilis* Koidz.)でも、芽鱗の発達しない単純な形態の冬芽を形成する点が特徴的である。

ヒノキ科6属17種の新条伸長は、生育期間を通じて徐々に伸長し、秋まで伸長活動を続ける種が多い(図1)。この伸長様式は、南半球を原産地とする *Callitoris drummondii* BENTH. et HOOK (図1, H)でも同様である。ただし、山岳地を原産地とする *Thuja Standishii* CARR.

(図1, G)や *Cupressus arizonica* GREENE (図1, K)などでは、伸長停止がやや早く、暖かい地域に分布する *Cupressus macrocarpa* HART. (図1, J)や *Juniperus chinensis* var. *sargentii* HENRY (図1, P)などでは、やや遅い傾向が認められる。*Chamaecyparis thyoides* BRITT. (図1, D, スマヒノキ)のみは6月末には伸長を停止した。加茂¹⁰⁾によるヒノキ苗木

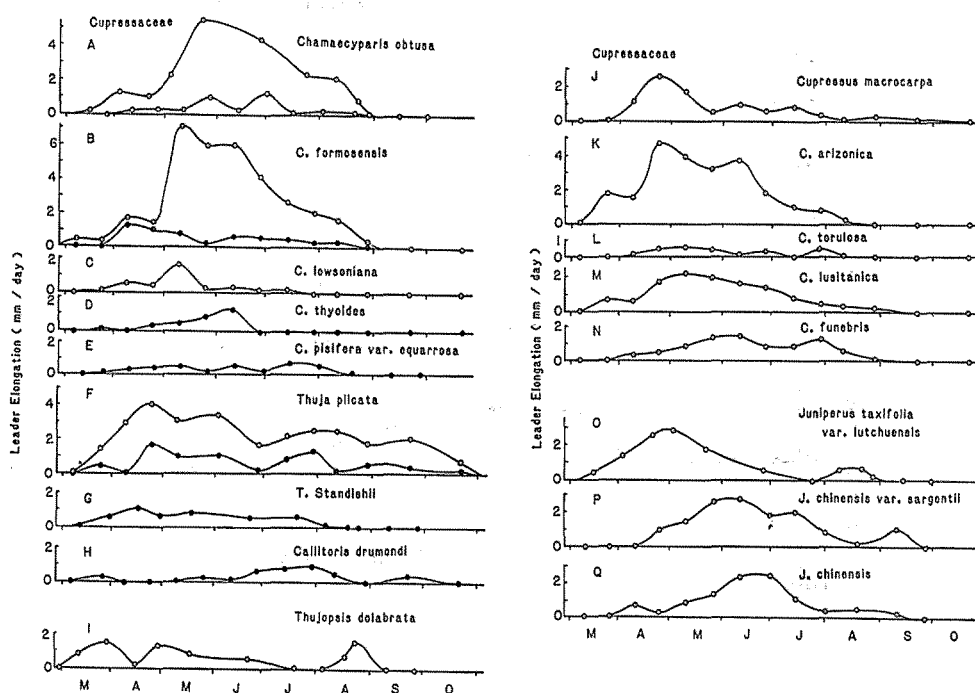


Fig. 1. Seasonal course of leader elongation in several species of *Cupressaceae*.
Open circle; leader elongation, closed circle; branch shoot elongation.

の測定結果では、光環境の不良な林内の個体は、早い季節に伸長を停止する。これは、悪環境下では伸長が早く停止する例であり、*C. thyoides* の例は、試験地の夏の高温と乾燥条件によるものと思われる。

ヒノキ科植物は、アジア極東部からグリーンランドまで分布する種もあるが、これらの種類でも、特別な冬芽を形成することはない。それらの伸長様式も、他のヒノキ科植物と同様であろう。マツ類の伸長様式からみれば、この伸長様式は低緯度地域に適応した様式⁴⁾であった。別な表現によれば、春に急速な生長をするための養分貯蔵を必要とせず、生産された物質を利用して徐々に伸長する生長様式である。ヒノキ科植物のこの伸長様式は、特別な冬芽を形成しないために、特別な期間と物質貯蔵を必要としない利点がある。生育期間の短い夏に生長し、厳しい冬に向けて、耐凍性を獲得するなど、内的変化だけで越冬が可能になるという利点である。この様式も、

競争種が極めてすくなく、高緯度の厳しい気候条件に対応し得た適応の一方向なのであろう。

(2) スギ科植物の主軸伸長

スギ科植物は9属15種を擁し、このうちの一は南半球に分布⁹⁾するが、その他はすべて北半球に分布する。これらの種の分布域はいずれも局所的に点在し、そのほとんどが遺存種とみなされている。この植物群は、常緑と落葉性または半落葉性の種がある。

スギ科植物の主軸伸長は、ヒノキ科植物に比べると季節的対応がやや明確となる。春から夏にかけて、かなり急速な伸長生長が認められ、9月頃にはほぼ停止する(図2)。セコイア (*Sequoia*

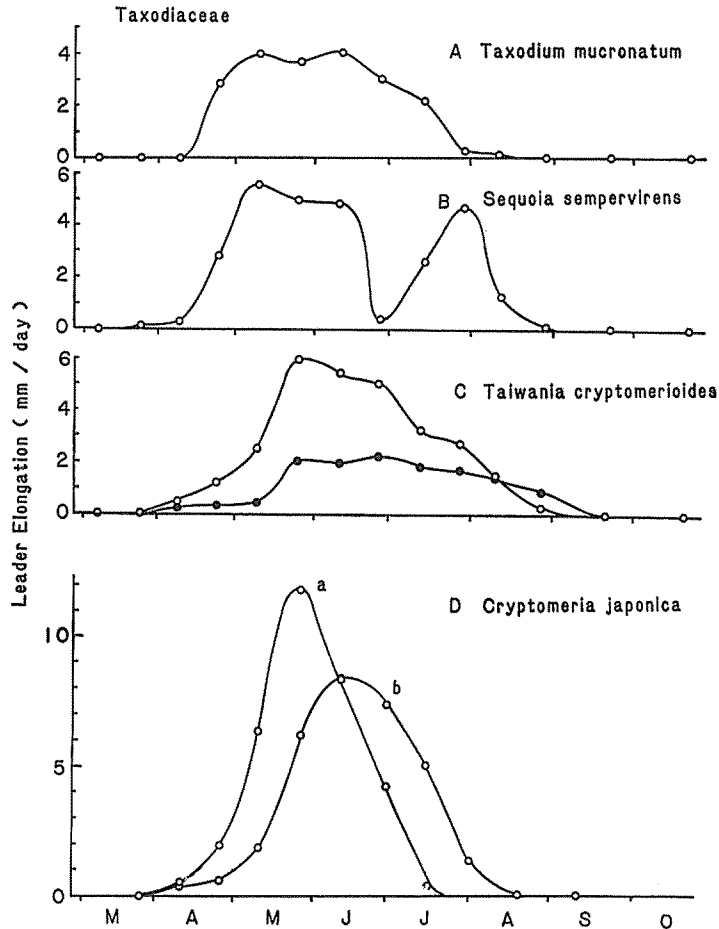


Fig. 2. Seasonal course of leader elongation in several species of *Taxodiaceae*. Open circle; leader elongation, closed circle; branch shoot elongation.

sempervirens ENDL.) の例のように、明確な2回の伸長期が認められた個体もあるが、8月には伸長が停止した(図2, B)。この種群の常緑性の種は明確な冬芽を形成せず、落葉性の種類では冬芽がやや発達する(図3)。ただし、主軸伸長の様式には、両者間に明確な差異は認められなかった。

(3) マツ属を除くマツ科植物

図4に、マツ属を除くマツ科植物6属から各1種を選びそれらの主軸伸長経過を示した。それらのほとんどが、5~6月に一頂型の、マツ属の単節型に相当する伸長を示した。

ユサン (*Keteleeria davidiana* BEISS., 図4, E)の主軸伸長開始は、他の属に比べると著しく遅く、その最盛期も6月下旬であったが、伸長型としては他の属と変らない。ヒマラヤスギ (*Cedrus Deodra* LOUD., 図4, D)の伸長は、初期と終了前とで比較的緩やかな伸長を示した。別の大径木の観察によれば、この種類の伸長は秋まで持続しているようにも見える。材料が枝であったので、この種類に関しては主軸による再確認が必要であろう。

今回、適当な材料が得られなかった *Pseudolarix* 属、*Cathaya* 属は、観察や文献¹¹⁾による新条形態からみると、一頂型の伸長を示すと判断される。

各属を代表して一種の例を示した図4の結果が、種群内でも同様の性質であるかを調べるために、ひとつの属で最も多い材料が得られた *Picea* 属10種の伸長経過を調べ、図5に示した。これらの種はいずれも一頂型の伸長とみなしてよい。同様の結果は *Abies* 属5種でも得られた。

Abies 属に関しては、全種

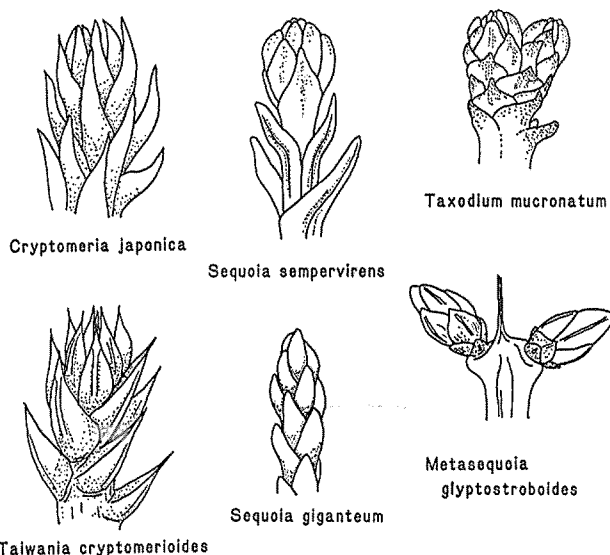


Fig. 3. Winter bud on a shoot in several species of *Taxodiaceae*

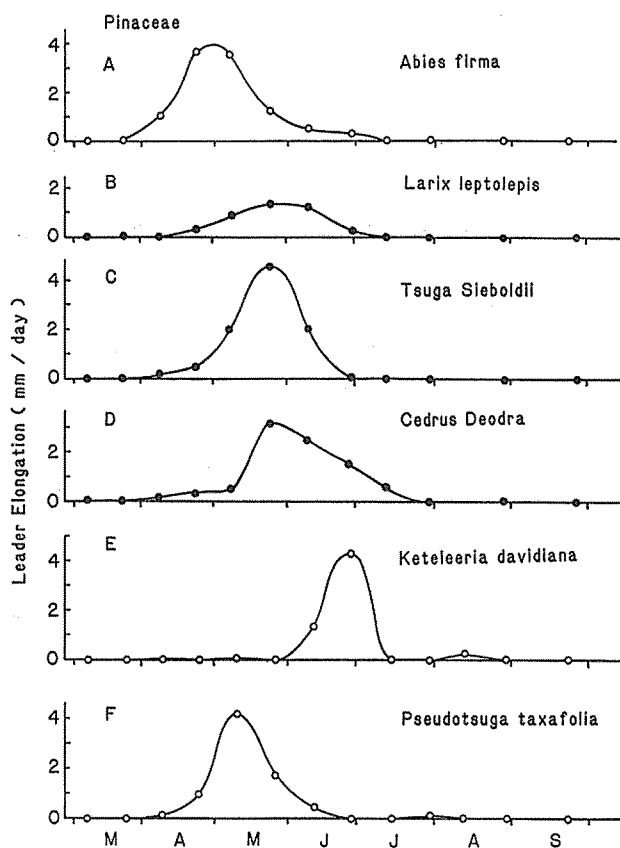


Fig. 4. Seasonal course of leader elongation in several species of *Pinaceae*. Open circle; leader elongation, closed circle; branch shoot elongation.

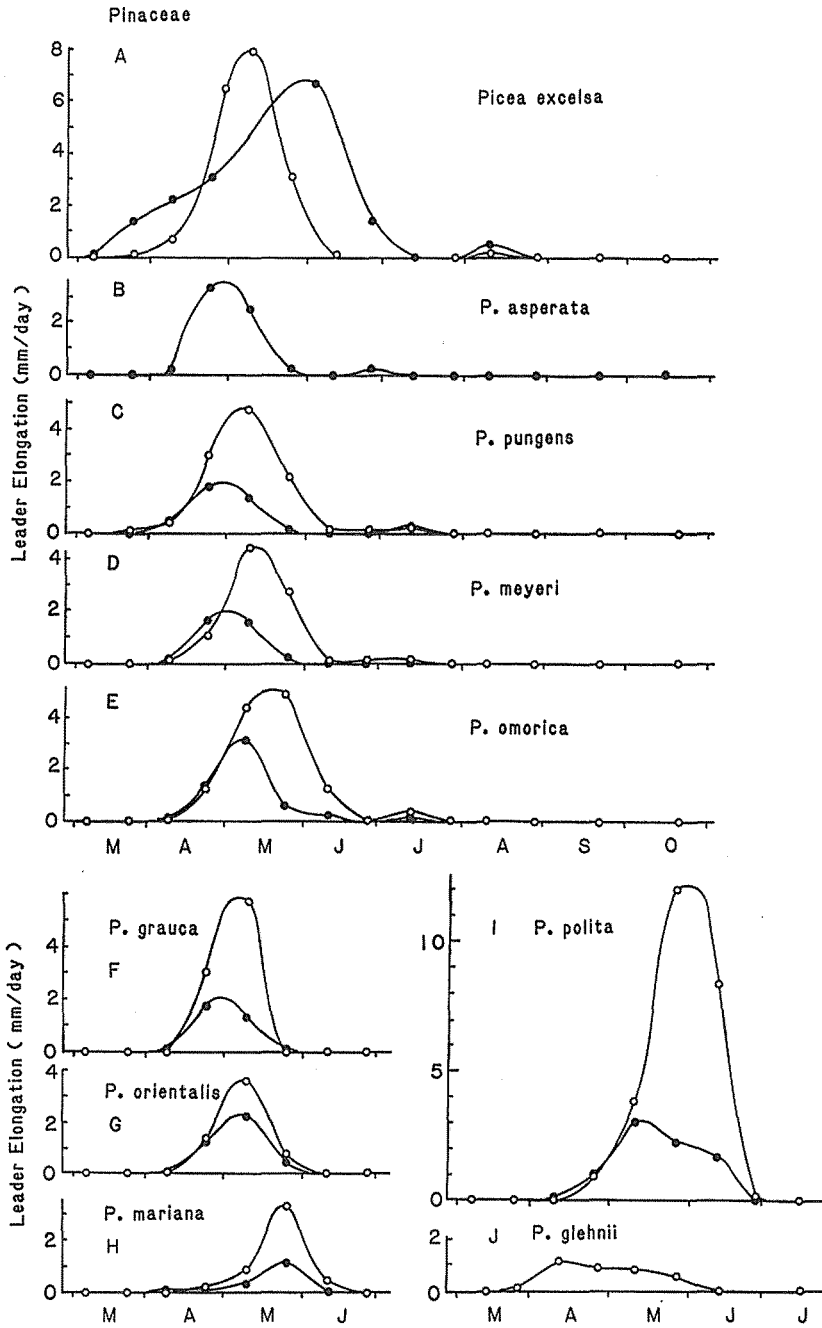


Fig. 5. Seasonal course of leader elongation in several species of genus *Picea*. Open circle; leader elongation, closed circle; branch shoot elongation.

の新条形態が LIU¹²⁾ により調べられている。その図から推測する限り、約 60 種全種が一頂型の伸長を示すものと思われる。

以上から、数多いマツ科植物の伸長型は、マツ属に認められるような多様なタイプは認められなかった。なお、後に検討するように、ほとんどのマツ科植物は、芽鱗に厚く包まれた、よく発達した冬芽を形成する。この科のうちで、冬芽が小さく発達が十分でないヒマラヤスギで、枝ではあるが伸長期間が長い傾向を示したことも、冬芽の形態と伸長様式に密接な関連性を示唆した。

(4) その他の針葉樹の主軸伸長

図 6 には、今回主軸伸長を測定し、上記に示した種以外の 4 科 5 種の結果をまとめた。これらのうちで、*Araucaria cunninghamii* SWEET. (図 6, E) のみで伸長様式が異なり、他の 4 種は

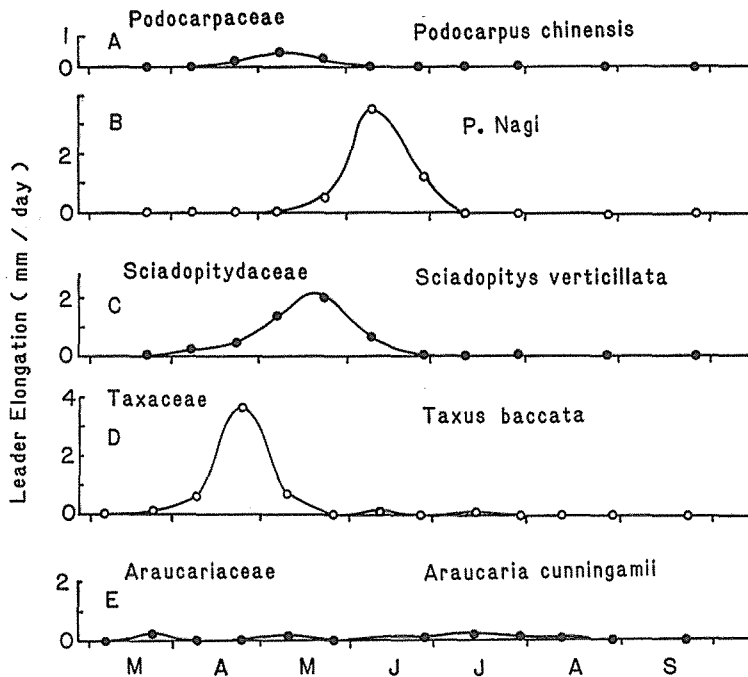


Fig. 6. Seasonal course of leader elongation in some species of coniferous tree. Open circle; leader elongation, closed circle; branch shoot elongation.

一頂型の伸長を示した (図 6, A~D)。アラウカリアの冬芽は、常緑のスギ科植物同様、芽鱗の発達した冬芽を形成しない。一方、他の 4 種は、マツ科植物に比べると構造が単純ではあるが、冬芽を形成する。この例も、冬芽が形成される種類では一頂型を、形成されない種ではヒノキ科植物に似た伸長型を示したことは、冬芽の形成と伸長様式に明らかな対応が認められ、興味ふかい。

検 討

(1) マツ科植物の冬芽の形態

主軸の伸長様式が冬芽の形態と密接な関係にあったので、この節ではマツ科植物の冬芽の形態

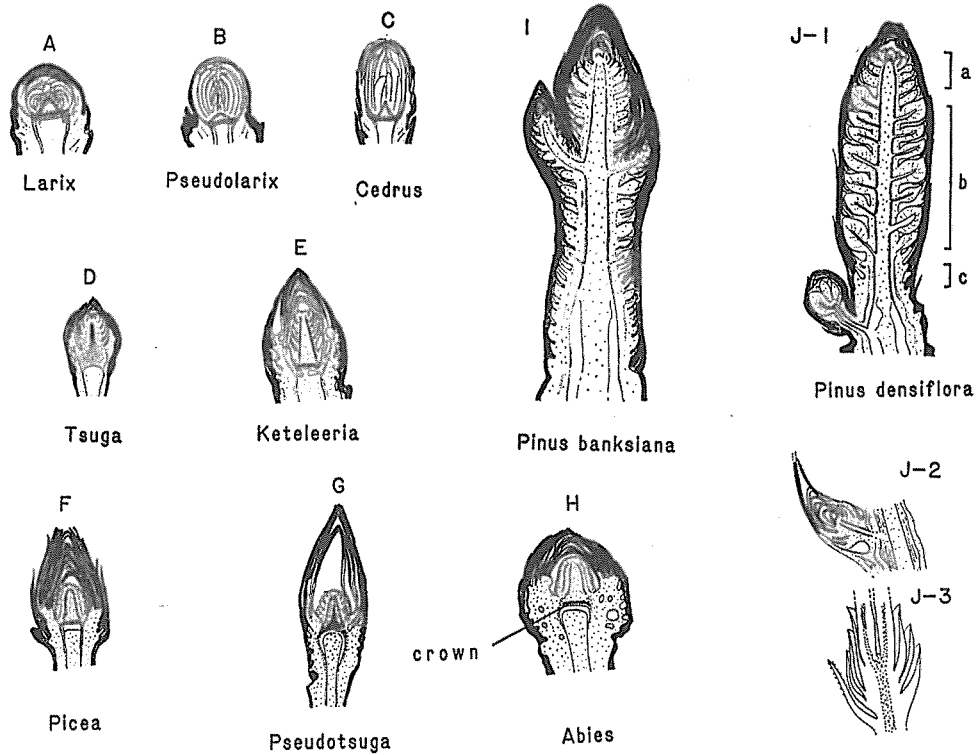


Fig. 7. Lateral bud in several *Pinaceae* species and short shoot (J-2, J-3) in *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.

とその形成に関して比較検討する。

図7, A~Hに示したように、マツ属を除くマツ科植物8属の冬芽は、枝条原基が主軸または枝の先端に乗る構造を呈し、枝条原基を包んで、幾重かの芽鱗が重なる。比較的暖かい地域に分布する *Pseudolarix*, *Cedrus*, *Keteleeria* の各属 (図7, B, C, E) では芽鱗層は薄く、北方域まで広がる *Larix*, *Picea*, *Abies* の各属 (図7, A, F, H) では厚い芽鱗に包まれる。厚い芽鱗は生理的乾燥を含む冬季の乾燥に対応した形態で、この芽鱗に加えて、ワックスが冬芽を包む適応も、一部の種類で認められる。

マツ属を除くマツ科植物では、枝条原基の下部にクラウン (Crown, 図7, H) を有するのが特徴である。LEWIS and DOWING¹³⁾ によれば、この部分が前年度に伸長した部分と、新しい枝条原基を区分する境界面である。マツ属の冬芽 (図7, I, J-1) にはクラウンはなく、前年度に形成された木質部が、木化しない状態で冬芽の上部に連続する。マツ属は、この特徴において、他のマツ科植物とは著しく異なる。

Larix, *Pseudolarix*, *Cedrus* の3属は短枝を形成する種群であり、これらの枝条原基は葉原基が比較的発達した構造となる (図7, A~C)。この種群のほとんどの芽は、輪生葉を形成するが、先端付近の短枝は伸長し、新枝条を形成する。*Tsuga* 属の冬芽は、葉原基がやや大きく、前出の3属に似る。*Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga* 3属の冬芽は、葉原基が小さく、冬芽がふくらむ時点でだいに発達する。以上に示した植物群では、冬芽は一頂型の伸長をした後、先端および節間に冬芽を形成し、翌春まで休眠する。

マツ属の冬芽は、長枝を分枝する芽が種によって特有の部位 (ほとんどの種で先端部) にあり、

側面には多数の短枝の原基が並ぶ。いいかえると、マツ属の冬芽は多数の短枝と、長枝に発達する芽との複合体¹⁴⁾からなり、他のマツ科植物には認められない大きな冬芽を形成する。このような冬芽の構造をもつ種は、針葉樹全体からみてもコウヤマキ¹⁵⁾ (*Sciadopitys verticillata* SIEB. et ZUCC.) に認められるだけのようである。*Pinus banksiana* その他、数種のマツの冬芽は、芽の段階ですでに多節に分かれ(図7, I), 各節の上端部に長枝となるべき原基が形成される。それぞれの芽の側部にも多数の短枝原基が形成される。冬芽の内部に、当年内に枝となるべき芽が輪生して形成される構造も、マツ属だけに見られる特徴である。

Abies, *Pseudotsuga*, *Keteleeria* の各属では、当年枝の節間に生じた芽が、秋までに花芽または枝芽として形成され、翌年の春に開花または枝として伸長する。*Picea* 属では、花芽の分化期は遅いようで、*Picea sitchensis* CARR.¹⁶⁾ の花芽は、冬の段階では認められず、春に冬芽がふくらむ過程で分化するといわれる。*Picea*, *Tsuga* 両属では、枝の先端付近の芽が雌花になる例が多く、球果は枝先に着生する。*Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus* の各属では、短枝に花芽が生じ、*Abies* 属と同様、節間に球果が着生する。これらの属の花芽分化期は、開花前年の秋^{17,18)} のようである。

マツ属の芽および花芽の形成に関しては、この属が特異な冬芽を形成し、雌花の着生部位も種によって様々であるために、報告例が多い。単節型のアカマツ (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) 冬芽の下部の短枝原基は図7, J-1, c で示したように、鱗片だけを形成し、葉が伸長しない。その上側部に並ぶ短枝原基は雄花に変わる(図7, J-1, b)。先端部分には長枝となるべき原基が形成され、その一部が雌花¹⁷⁾ に分化する。針葉を伸ばすひとつの短枝は、小さな生長点とそれを包む芽鱗からなる(J-1, a, J-2)。春になり、冬芽がふくらむ頃に、生長点の周囲に葉原基が形成され、種によってほぼ決まった数の針葉が伸び出し、生長点は中央部に残される(図7, J-3)。この葉原基の発達過程は BOLLMANN and SWEET¹⁹⁾ に詳しい。

複維管束のマツ類の雌花は、冬芽の形成期、すなわち前年の秋頃^{17,19,20)} に分化するので、多節の冬芽を形成するマツでは、雌花は各節の芽の先端に多段に形成される。花芽の分化期は、Free growth を示す *Pinus elliotii* TINGELM. でも、他のマツと同時期²⁰⁾ である。この理由で、当年の春以後に形成される芽の枝条に雌花はつかない。単維管束の *Pinus edulis* ENGLELM.²¹⁾ では、花芽の分化が遅く、冬季とされているが、夏芽から伸びた新条には雌花はつかない。この特徴をポイントに、多節のマツの新条伸長を調べると、複雑に見える各種の新条伸長経過を比較的簡単に理解できる。例えば、*Pinus radiata* D.DON は、多段の冬芽を形成するが、夏芽も明らかに伸長¹⁹⁾ する。雌花も多段につけるので、雌花のついた新条までが、冬芽に準備されていた部分²¹⁾ とほぼ推測がつく。

BOLLMANN and SWEET¹⁹⁾ は、ニュージーランドで育成した *Pinus radiata* の枝条、葉、花芽の発達過程を季節的に検討しているが、それらの原基の形成機構に関しては、推測に止めている。すなわち、腋生の原基から、長枝と短枝の原基が分化し、長枝の原基から枝と雌花が、短枝の原基から雄花と短枝が分化すると考えている。ここで、長枝の原基がどのように分化してくるのかが重要である。多段の冬芽の形成は、短枝の原基から分化すると考えられるためである。

アカマツ、クロマツ (*Pinus thunbergiana* FRANCO) に関して、橋詰¹⁷⁾ が相同説をとるように、雌花と雄花が短枝と同じ原基から分化するとすれば、長枝も短枝も相同の原基から発生する。マツ属の新条が損傷を受けた際、葉束の間から、生長休止していた短枝が発達し、枝を形成することは、よく知られたマツ類の性質である。また、短枝から分化した雄花が、発達途上で雌花に転換する例も、マツ属ではしばしば認められる。これらの例は、雌花や長枝も、短枝と相同の原

基から分化する例証であろう。

マツ属の冬芽が短枝、長枝、花芽などの複合体であり、それらの原基はすべて相同であるらしい。このような構造と分化機構によってこそ、様々な冬芽の形態形成が可能となる。複雑な構造からなるバンクスマツ型の冬芽の形成は、マツ類特有の短枝の集合体構造と各器官が相同の原基から発生する分化機構に起源を求めるべきであろう。

(2) マツ属における Free Growth の発生

マツ属の多様な伸長様式の、もうひとつの重要な性質は、free growth の発現である。単節型のマツ類では、新条伸長は夏頃までに停止し、秋までに冬芽を形成して休眠する。夏に形成された芽が休眠することなく伸長し、葉の伸長まで認められた場合、テーダマツ型の伸長様式 (free growth) とみなされるが、この問題は従来、論議の多い点である。

OWSTON は、単節型とみなされる *Pinus strobus* L. の新条伸長に、通常の伸長と、さらに一部追加される伸長部分のある 個体を見出し、その発生過程²²⁾ および冬芽の形成過程²³⁾ を調べ、追加された部分の原基は冬芽の内に準備されていたものと判断した。LANNER²¹⁾ は、*Pinus edulis* ENGELM. の伸長型を調べ、その伸び方は単節型にみえても明らかに夏芽をつくり、多節の新条を形成する例を報告している。また、このような伸長形態は、単維管束のマツ類²¹⁾ にしばしば認められるとしている。わが国に分布するチョウセンゴヨウ (*P. koraiensis* SIEB. et ZUCC.) や中国の白松 (*P. bungeana* ZUCC.) にも認められる。OWSTON と LANNER の矛盾は、単維管束のマツ類の長枝の分化が遅い²¹⁾ ことに原因していると思われる。また、これらの例は、free growth に関するものでなく、バンクスマツ型の冬芽形成とつながるもので、マツ属に内在する一般的性質であろう。

種子から発生する子葉の展開に引き続き、マツ属では、一針葉の幼葉 (初生葉) が伸び出す。この段階での主軸伸長は、成木の伸長型とは明らかに異なる。苗木の日長効果に関連して、この段階での伸長測定例は多い。アカマツ²⁴⁻²⁶⁾、クロマツ²⁷⁾、リュウキュウマツ²⁷⁾ (*P. luchuenensis* MAYR.) などの例をあげると、この段階の主軸伸長は、生育期間内にわたって徐々に伸長するようである。成木の、季節に対応した伸長よりもスギ科またはヒノキ科植物に似た伸長型を示す。芽の形態もマツよりもスギ科植物に似ている点も、マツ属の起源に関連して興味ふかい現象である。

アカマツ苗を例にとると、夏頃より、初生葉の上側から成葉 (尋常葉) が発現し、冬芽が形成される個体が多い。この段階では個体差が大きく、初生葉の状態でも越冬する個体も多くみられる。ほとんどの苗は、2, 3年後には芽鱗に包まれた冬芽を形成するようになり、マツ属本来の伸長様式へと移行する。ただし、苗木の段階では、伸長様式は不安定で、成葉が発現した単節型のマツでもしばしば秋伸びする例が認められる。アカマツでは、2, 3年後には安定した伸長を示すようになるが、この期間は種類によって異なる。リュウキュウマツ²⁷⁾ では、安定するまでに7, 8年を要し、2年生の苗では4回、3年生の苗でも3回の flush が認められる例もある。

若い苗木に認められる不規則な伸び方は、単にマツ属だけに認められる性質ではない。トドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.), カラマツ (*Larix leptolepis* GORDON) などの例はよく知られている。Picea 属でも、*P. sitchensis* MILL²⁸⁾., *P. mariana* B.S.P.²⁹⁾ などの例が育苗に関連して報告されている。マツ科植物の苗木を注意して観察した場合には、他の多くの種で見い出される性質であると思われる。

ここで検討しておきたい点は、テーダマツ型の伸長様式の獲得に関する問題である。すでに調べたように、苗木の free growth は、マツ属に限らず多くのマツ科植物に認められた性質であ

った。この性質が成木の段階でも維持された場合、テーダマツ型の伸長様式が形成されることは明らかである。SHAW¹⁾、石井³⁰⁾は、伸長様式の起源に論及せずに、単節型の様式が古い形質と判断した。しかし、テーダマツ型の伸長様式の起源を、若い段階に現われる free growth とした場合、あるいは個体発生が系統発生を繰り返すとみた場合この伸長様式が単節型様式より新しい性質であるとは断定し難い。

現在の分布からみると、テーダマツ型のマツ類は、生育期間の長い地域に分布し、それらの生長様式は、暖かい気候に適応した様式と考え⁴⁾られた。第三紀以前の気候条件⁹⁾は、現在より温和であったことが知られており、中緯度以北の地域では、その時代以後、温度較差の激しい気候条件に支配されている。気候の変化に対応して、中緯度以北のマツ類は、四季の変化に、より適応した生長様式を獲得したものと考えられる。この様式こそが、単節型およびバンクスマツ型の様式であるとする考えも可能であろう。

マツ属の伸長様式の新旧に関する判断は、古生物学的な解明によらなければならないが、前報⁴⁾に示した理由で、この分野からの解明は困難であろう。この問題に関しては、別の手法、すなわち、マツ属内の種群に発現する形質上の比較から、解明が可能であるかもしれない。この点に関しては機会を改めて検討したい。

引用文献

- 1) SHOW, R. D. : The Genus *Pinus*. Publ. Arnold Arbo. 5. 96pp, 1914 Riverside Press. Cambridge
- 2) LANNER, R. M. : Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential: In "Tree physiology and yield improvement" (CANNELL, M. G. R. and F. T. LAST, ed.). pp. 233~243, 1976. Academic Press. New York
- 3) 田中弘之・大畠誠一・赤井龍男：外国産マツ属の新梢の伸長と形態。京大演集報。11. 38~49, 1976
- 4) 大畠誠一：マツ属の分布と生理的特性。北方林業 31. 377~382, 1979
- 5) BANNISTER, M. H. : Some variations in the growth pattern of *Pinus radiata* in New Zealand. N. Z. Jour. Sci. 5. 342~370, 1962
- 6) SWEET, G. B. and BOLLMANN M. P. : The terminology of pine shoot growth. N. Z. Jour. Sci. 6. 393~396, 1976
- 7) 知野健一・佐々木恵彦：樹木の生長と環境。383pp., 1987. 養賢堂。東京
- 8) 伊佐義朗編：京都大学上賀茂試験地に導入された外国産樹木とその生育状況。京大演集報。9. 1~84, 1970
- 9) FLORIN R. : The distribution of conifer and *Taxad* genera in time and space. Act. Horti Bergiani. 20. 121~311, 1963
- 10) 加茂皓一：ヒノキ林におけるヒノキ天然生稚樹の成立過程に関する生態学的研究。博士論文。108pp., 1982
- 11) 中国科学院植物研究所主編：中国高等植物図鑑第1冊。1157pp., 1980. 科学出版社。北京
- 12) LIU T.: A monograph of the genus *Abies*, 608pp., 1971. Publ. Taiwan Univ. Taipei. China
- 13) LEWIS, F. J. and E. S. DOWING: The anatomy of the buds of *coniferae*. Ann. Bot. 38. 217~228, 1924
- 14) 早田文藏：植物分類学第I巻、裸子植物篇。400pp. (1933). 内田老鶴圃、東京
- 15) 原 襄：植物のかたち、茎・葉・根・花。134pp., 1981. 培風館。東京
- 16) MOIR, R. B. and FOX E. P.: Bud differentiation in sitka spruce, *Picea sitchensis* (BONG.) CARR., Silv. Genet. 24. 5~6, 1975
- 17) 橋詰隼人：針葉樹の花芽分化、花性分化とその調節に関する研究。鳥取大演報。7. 1~139, 1973
- 18) MERGEN, E. : Microsporogenesis and macrosporogenesis in *Pseudolarix amabilis*. Silv. Genet. 25. 5~6, 1976
- 19) BOLLMANN, M. P. and SWEET G. B. : Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. I. The initiation and extension of the leading shoot of one clone at two sites. N. Z. Jour. Sci. 6. 376~392, 1976

- 20) MERGEN, F. and KOERTING, L. E. : Initiation of development of flower primordia in slash pine. For. Sci. 3. 145~155, 1957
- 21) LANNER, R. M. : Origin of the summer shoot of pinyon pines. Can. Jour. Bot. 48. 1759~1765, 1970
- 22) OWSTON, W. P. : Multiple flashing in eastern white pine. For. Sci. 14. 66~67, 1968
- 23) OWSTON, W. P. : The shoot apex in eastern pine ; its structure, seasonal development and variation within the crown. Can. Jour. Bot. 47. 1181~1188, 1969
- 24) 永森通雄：アカマツ光週性に関する研究（I）。アカマツ稚苗の栄養生長におよぼす日長の影響。高知大演報。2. 47~59, 1968
- 25) ————：アカマツ光週性に関する研究（II）短日ならびに光中断処理におけるアカマツ稚苗の栄養生長について。高知大演報。3. 76~105, 1971
- 26) ————：アカマツ稚苗の栄養生長におよぼす日長効果。高知大農紀要。30. 1~87, 1976
- 27) 新里孝和：マツ属の生長におよぼす日長と気温の影響。琉大農学報。31. 233~278, 1984
- 28) CANNELL, M. G. R. and JOHNSTONE, R. C. B. : Free or Lammas growth and progeny performance in *Picea sitchensis*. Silv. Genet. 27. 248~254, 1978
- 29) POLLARD, D. F. W. and LOGAN K. T. : The role of free growth in the differentiation of provenances of black spruce, *Picea mariana* (MILL) B. S. P. Can. Jour. For. Res. 4. 308~311, 1974
- 30) 石井盛次：マツ属の分類学的研究。高知大学研報。自然科学。2. 1~21, 1952

Résumé

In relation to diverse formation of new shoot in the genus *Pinus*, seasonal growth of shoot and anatomy of winter bud in many coniferae were examined, which had been planted under natural conditions at Kyoto. Shoot growth pattern in coniferous trees were related with morphological structure of bud, resulting species group of taxonomy. *Cupressaceae* species which have a very simple bud showed a simple slow growth pattern continuing during the growing season (Fig.1). Growth courses of *Taxodiaceae* are rather affected by seasonality especially in deciduous species (Fig.2). Except for pines, growth pattern of *Pinaceae* species shows one single flush or the more seasonal growth, which have a very completed winter bud (Fig.4,5, Fig.6-J, A-G).

The diverse formation of new shoots in pines comes from the nature of free growth and formation of multinodal bud as seen typically in *Pinus radiata* D. DON. Buds in pines are made from the mass of short shoot primordia (Fig. 7,I,J). The long shoot in the multinodal bud seemed to be formed by differentiation from the initial primordia of a short shoot. Another feature of free growth seemed to originate from the nature often seen in the young stage of pine seedlings. If the diverse formation arises from the nature stated above, the evolutionary perspective on shoot growth type may differ from that proposed by SHOW (1914).