

マツ属における落葉季節と落葉型の変遷

Ⅱ. 多節伸長型の落葉期と落葉型

大島 誠一・渡辺 政俊

Studies on the Seasonal Patterns of Needle Fall
and Their Adaptation in the Genus *Pinus*

Ⅱ. Seasonal Patterns in Pines of Multi-Flush Growth in Shoot

Sei-ichi OOHATA and Masatoshi WATANABE

要 旨

マツ属の多様な生活様式を理解するために、多節伸長型（テーダマツ型伸長）を示すマツ類12種の落葉の年間変動を調べ、次の結果が得られた。

1. 四季の明らかな地域に分布し、しばしば多節の伸長をするマツ類では、秋に一回落葉する種類と春秋二回に落葉する種類が認められた。冬季でも温暖な低緯度地域に分布し、典型的な多節伸長型の種類では、特定の季節に集中して落葉するよりも年間を通じて落葉する性質が認められた。特殊な型として夏に落葉する種類が見出された。
2. 多節伸長型のマツ類が示した様々な落葉のパターンは、芽の伸長型が一回型のマツ類で見出された結果とほとんど同じであり、落葉型は芽の伸長型と直接的な対応関係がない。
3. ひとつの芽の伸長型に対して様々な落葉型が出現していたことは、落葉期および落葉型が、比較的新しい時代、芽の伸長型が形成された時代以後に獲得された性質であると推測した。

は じ め に

マツ類を北半球の各地から収集し、京都で育成した場合、マツ類の落葉は原産地の気候に適応して獲得した種独自の性質を示す側面と、京都の温度条件に応じて変化する側面¹⁾とがあった。言いかえると、多くのマツ類の落葉最盛期は、京都の気温に合わせて調節しているが、落葉の年間変動の型そのものは、種が獲得した独自の型を保持していた。それらの落葉型は種によって様々であり、必ずしも芽の伸長に対応した性質ではなかった¹⁾。

芽の伸長様式が多節伸長型（ここではテーダマツ型を意味する）のマツ類は一般に温暖な地域に分布し、生育期間内に次々と新しい芽を伸ばすマツ類^{2, 3)}である。このようなマツでは、引き続き新しい芽の伸長と、それにともなう新葉の伸長により、夏には生産器官が著しく増加¹⁾することになる。他方、夏の葉の増加は物質生産²⁾にとって必ずしも有利に作用するとは思われない。このために、葉の生産に対応して葉の除去も進行すると予想されるが、このような観点から、多節伸長型のマツ類の落葉現象を調べた報告例は極めて少ない。そこで、芽の伸長型と関連して、特に多節伸長型のマツ類の落葉期と年間変動について整理しておきたい。

材 料 と 方 法

この報告は、前回は報告した研究¹⁾の一貫であり、多節伸長型のマツ類の落葉調査を整理した結果である。今回使用したマツ類の材料もすべて京都大学農学部演習林上賀茂試験地に育てられたマツであり、12種全てが屋外で育てられている。それらのマツ類を分類群^{4, 5)}に従って、樹齢、原産地の平均緯度 (ML), 平均温量指数 (MWI) などを整理してTable 1に示した。

Table 1. Pines and native regions examined the leaf fall

Species	Tree age	Native region	
		Latitude	Mean Warmth Index
Subsect. <i>Australes</i>			
<i>P. rigida</i> MILL.	11	35-45	89.7
<i>P. pungens</i> LAMB.	24	34-41	99.0
<i>P. echinata</i> MILL.	18	30-41	127.7
<i>P. taeda</i> L.	11	28-39	146.9
<i>P. palustris</i> MILL.	23	27-37	156.4
<i>P. elliotii</i> ENGELM.	11	28-33	165.3
Subsect. <i>Sylvestres</i>			
<i>P. pinaster</i> AIT. *	?	32-46	111.9
<i>P. halepensis</i> MILL.	25	30-45	135.2
Subsect. <i>Contortae</i>			
<i>P. virginiana</i> MILL.	24	32-41	111.3
Subsect. <i>Oocarpae</i>			
<i>P. radiata</i> D. DON.	8	35-37	92.3
<i>P. patula</i> SCH. & CHAM.	24	17-21	100.7
<i>P. greggii</i> ENGELM.	13	20-25	113.7

* sometime multinodal

多節伸長型のマツは Subgenus *Strobus* の種群で少なく、明らかな多節伸長は *P. strobus* var. *chiapensis* に認められるが、今回は調べていない。*P. morrisonicola* はしばしば多節伸長を示すが、この種は単節型の種として扱った。多節伸長型の種は Subgenus *Pinus* に多く現れる。今回落葉を調べた12種はすべてこの種群に属する。

調査方法その他は、前報告¹⁾と全く同じで、1976年1月から1977年12月までの2年間、毎月2回、一本の枝に着いている各年齢の葉数を調べた。その間の気象条件、調査方法、原産地の温度条件の推定方法も前報告¹⁾と同じであるので、これらの詳細は省略したい。

調 査 結 果

1. 多節伸長型のマツ類の落葉期

Fig. 1 には Subsect. *Contortae* に属する1種, Subsect. *Oocarpae* 3種, Subsect. *Sylvestres*

2種, Subject. *Australes* 6種の年間の落葉速度を測定年ごとに分けて比率(%)で示した。亜節の種類内では, 下方へ向かって分布域の温度条件がより温暖な順に並んでいる。これらの種のうちで *P. virginiana*, *P. rigida*, *P. pungens*, *P. pinaster* の4種の芽の伸長は, 基本的には, 年一回型であるが, しばしば2回の伸長が認められるので, 多節伸長型として扱っている。

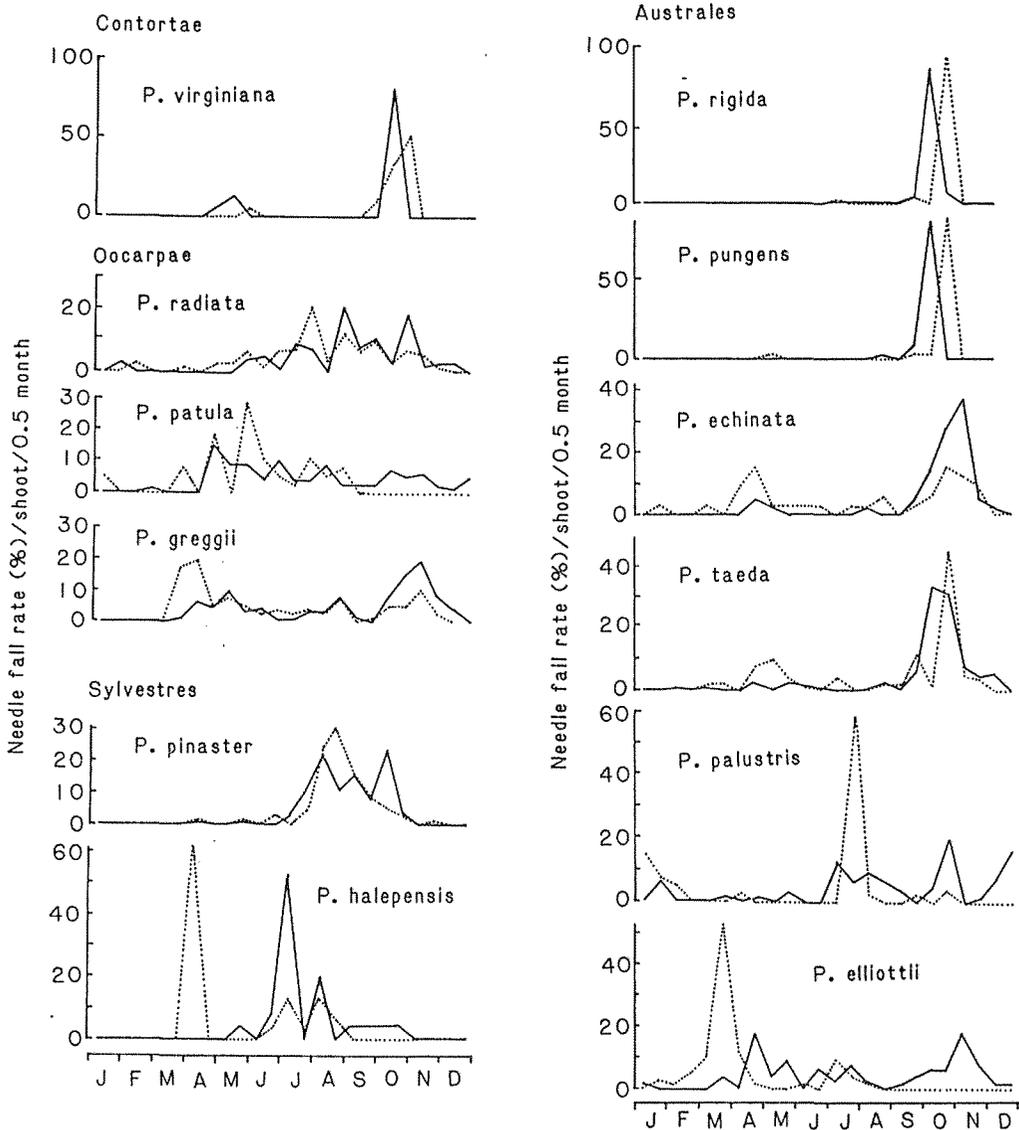


Fig.1 Monthly needle fall of 12 pines in multi-flash type or Taeda-type of shoot in 1976 (broken lines) and 1977 (dotted lines).

Fig. 1に見られるように、12種のマツの落葉期は種によって実に様々である。調査年による種内での差異は、*P. halepensis*, *P. palustris*, *P. elliotii*に明らかに現れている。これらの種はいづれも典型的な多節伸長型の種であり、落葉期間が長く、ある季節に特定できない種類である。このような種類では、年間の変動がしばしば現れるように思われる。特に*P. elliotii*の3月の落葉は特異である。一般的には4、5月に落葉することが多い。一時的な強度の落葉は、翌年の落葉が少ない方向へ影響するらしい。他の種類での2年間の変動型はよく似ていた。*P. rigida*, *P. pungens*では両年度で落葉期のピークが明らかに異なっていたが、秋の気温低下がやや遅かった1977年で約半月遅れたのみで、それらの型はよく似ていた。前報¹⁾で調べたように、マツの落葉は、樹木自体が必要に応じて葉を除去する現象であったが、引き続く2年間のそれぞれの年の落葉には、関連性がない訳ではない。しかし、その関係の検討は、別の機会とし、ここでは季節変動のみを検討したい。

P. rigida, *P. pungens*, *P. virginiana*は中緯度の年間の気温変化が比較的明確な場所を原産地とする種類である。これらのマツは多節を形成するが、原則としては芽の伸長が一回のマツ類である。これらの種の落葉期は、高緯度地方に分布する多くの単節型の種類とほぼ同じであり、秋に一回の典型的な落葉パターンを示した。ただし、*P. virginiana*, *P. pungens*では、5月にも僅かではあるが、落葉が認められる。この春のわずかな落葉も、単節型のマツ類にしばしば認められた性質であった。

P. echinata, *P. taeda*はアメリカ東部のフロリダ半島より北に分布する種類⁵⁾で、明らかな多節伸長型を示す種類である。これらの落葉期は、春秋2回にわかれるが、春の落葉はごくわずかで大部分は秋に落葉する。赤井・古野⁶⁾は*P. taeda*幼令林の落葉季節をリター・トラップ法により調べ、ほぼ秋の一斉型の結果を得ており、この種に関しては今回の結果と一致していた。上記の2種を含め、前出の3種では、京都での秋に紅葉(黄葉)が認められ、落葉期の訪れは、落葉数そのものを調べなくてもそれを知ることができ、落葉現象に、四季の変化に適応して獲得した種の性質が伺われる。

P. pinaster, *P. halepensis*は地中海沿岸に分布するマツである。*P. pinaster*は単節型伸長を基本とするが、*P. halepensis*は典型的な多節伸長を示す種類である。*P. pinaster*の落葉は、夏から秋(7月-9月)に多い。*P. halepensis*は4月から10月までの長い生育期間にわたり落葉が認められた。

P. radiata, *P. patula*, *P. greggii*は北アメリカ大陸の西部に種分化した近縁種であり、典型的な多節伸長を伴う種類である。これらの落葉は、冬季には少ないものの、ほぼ年間を通じて認められた。*P. palustris*, *P. elliotii*は、同じ大陸の東部に種分化した近縁種であり、典型的な多節伸長のマツである。この2種の落葉は特定の季節をもたず、本調査では必要に応じた葉の除去を行っていた。*P. elliotii*⁷⁾に関しては、原産地での落葉速度がリター生産に関連してリター・トラップ法により調べられている。この測定例も今回の枝のセンサス法とほとんど同じ結果を示し、年間を通じて落葉していた。

2. 落 葉 と 葉 齢

前報告で検討したように、マツの落葉は、古い葉を順次、除去するものでなく、様々な年齢の葉を間引く方法であった。多節伸長型のマツ類でもその傾向は変わらず、様々な葉齢からなっていた(Fig. 2, Fig. 3)。秋に一斉に落葉した*P. virginiana*, *P. rigida*, *P. pungens*では1、2年を経過した葉が落葉のほとんどを占める。興味あることに、*P. virginiana*, *P. echinata*の

春のわずかな落葉でも、2年を経過したものが特に多いわけではなく、1, 2年生の落葉からなっていた。

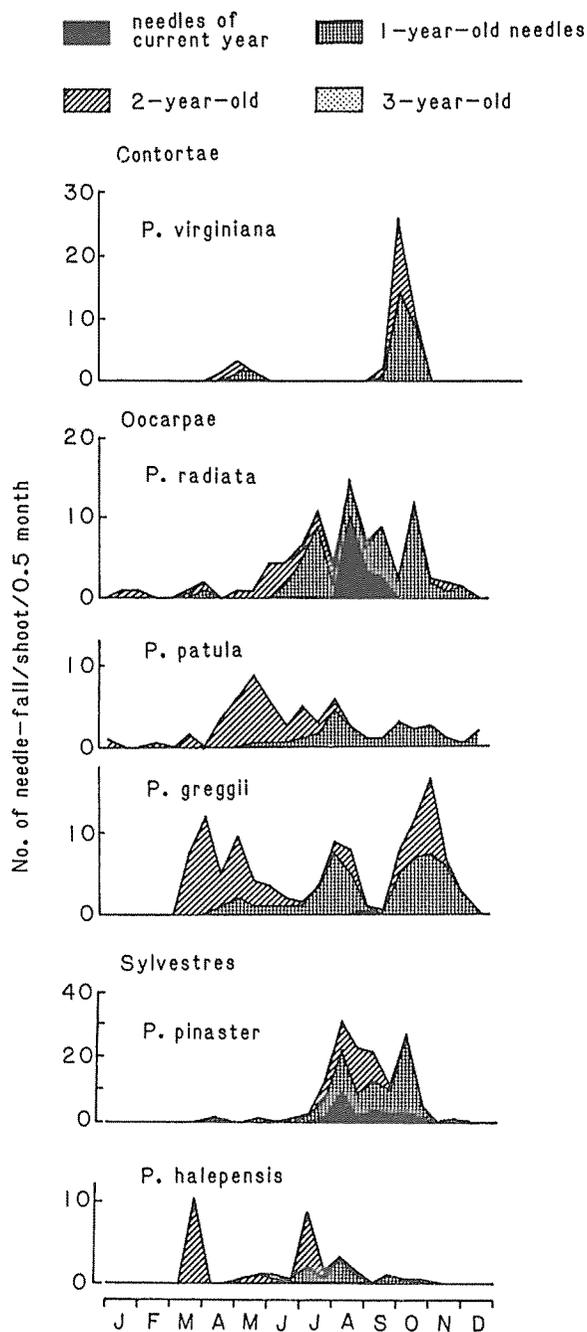


Fig.2 Age and time of needle fall (%) of multi-flash type species in 3 Subsections.

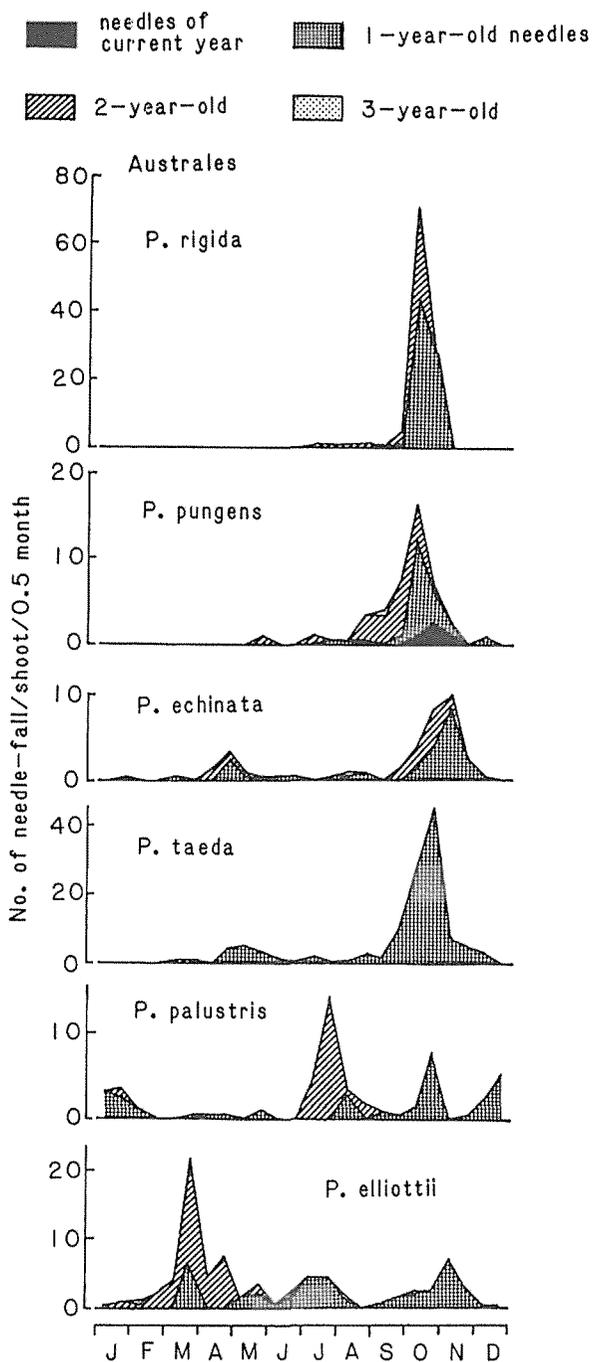


Fig.3 Age and time of needle fall (%) of 6 pine species in Subsect. *Australes*.

年間を通じて落葉を示す種類では、1年を経過した葉が秋に多く落葉し、翌年の春以降に残りの葉を除去する傾向は認められるが、それほど明確な性質ではない。これらのマツ類でも、様々な年齢構成の葉が様々な季節に落葉していた。

当年に発生した葉の落葉は、*P. pungens*, *P. radiata*, *P. pinaster*に認められた。*P. pungens*では秋に落葉したが、*P. radiata*, *P. pinaster*では、春に伸長した新葉が、夏から秋にかけて10%程度落葉した。*P. pinaster*, *P. radiata*はマツバナタマバエ^{8, 9)}が寄生する種類であるがその加害はまれである。調査した2年間に上賀茂試験地での加害は認められなかった。これら3種のマツの新葉の落葉は、旧葉の落葉期とほぼ同じ季節であったこと、この虫の害を受けない種^{8, 9)}(*P. pungens*)でも当年生の落葉が認められたので、虫害などによるものでなくマツによる自己間引きであろう。

検 討

前報告で調べたように、芽の成長が年一回伸長型のマツ類の落葉型は、大まかにいくつかの型¹⁾に分けられた。それらは秋の一斉型、春秋二回型、通年型などに分けられ、特殊な型として夏季の落葉型も認められていた。さらに、マツ類の落葉型の形成は、原産地の気候条件に関連した性質¹⁾として理解されていた。年に一回成長するこれらのマツは中、高緯度地方を原産地にすることが多いので、落葉型としては、秋の一斉型¹⁾が多い。この意味では、多節伸長型のマツ類は成長期間が長く、冬季でも温暖な地域を原産地とする種が多いので、12種の落葉タイプとしては、春秋二回型、通年型のマツが多い結果となっていた。

前報¹⁾での*P. pinea*, *P. roxburghii*, *P. merkusii*, *P. bungeana*は夏に落葉し、今回の*P. pinaster*, *P. halepensis*もこの季節に落葉の最盛期が確認された。前報において、この特殊な落葉型は、古い形質マツ類に現れる性質であり、落葉型として古いと判断した。しかし、今回調べた*P. halepensis*, *P. pinaster*は必ずしも古い形質をもつ種類ではない。前報の4種は、すでに生殖的隔離が確立した種類であるが、*P. halepensis*は他種との交雑が可能で、種分化は新しいと判断される。この理由で、夏の落葉型が古いとした前説¹⁾は否定される。そこで、この落葉型について再び検討しておきたい。

夏季の落葉型を示した6種は全てユーラシア大陸を原産とする。多数の種が分布する北アメリカ大陸のマツで、今回調べた種類では、この落葉型は認められなかった。6種のうちの3種は地中海沿岸に分布する種類であり、他の3種は、ヒマラヤ西部、東南アジア、中国南部に分布し、種は異なっても地縁的な関係にある。これら全てはテーチス海およびその周辺に分布する種である。現在の地中海沿岸のマツに限れば、夏には厳しい乾季が訪れる。原産地のマツの落葉は、この季節に対応していることになる。*P. roxburghii*, *P. merkusii*は乾季の明確な気候条件下に分布する種類⁹⁾である。これらの種では、乾季に葉を除去する性質を獲得し、京都での7、8月の乾燥期に対応して落葉したのかもしれない。

大まかな結果だけからみると、芽の伸長型とは、無関係ではないように見える。しかし、年一回伸長型のマツでも通年型の落葉があり、多節型伸長のマツでも秋の一斉型も認められたことから、芽の伸長型と落葉型とは必ずしも対応した性質ではない。落葉型は、芽の伸長型との関係よりもむしろ、現在の気候条件に敏感に対応して落葉型が形成されていると理解される。さらに、それぞれの芽の伸長型に対して様々な落葉型が形成されていた結果は、両者の歴史的経過をも示唆する。マツ類の落葉型の獲得は、それほど古い時代のものでなく、芽の伸長型の分化がなされた後に形成された性質であると推測される。

特殊な落葉型である夏季の落葉型を除くと、マツ類の落葉型は低緯度から高緯度地方に向かって通年型、春秋二回型、秋の一斉型へと一連の傾斜が認められていた。これらの性質の傾斜は、前報では温度の季節性に対応するものと理解された。北半球の各地に分布するマツ類は、第四紀

の激しい気温変動に対して当然海拔高や南北の異動があったと思われる、その間に個々の種で認められた落葉期の特殊化が進み、落葉型が形成されたものと思われる。

引用文献

- 1) 大畠誠一・渡辺政俊：マツ属における落葉季節と落葉型の変遷 I. 年一回伸長型のマツ類における季節的落葉型式とそれらの獲得. 京大演報. 60. 53-66, 1988
- 2) ————: Growth types and growth activities of shoots, needles and cambium in the Genus *Pinus*. 京大演報. 58. 73-86, 1986
- 3) 田中弘之・大畠誠一・赤井龍男：外国産マツの新梢の伸長と形態. 京大演集. 11. 38-49, 1976
- 4) MIROV, N. T.: The Genus *Pinus*. 602pp Ronald Press. New York, 1967
- 5) CRITCHFIELD, W. B. & LITTLE, Jr. E.L.: Geographic distribution of pines of the world. U. S. Dept. Agr. For. Serv. 95pp, 1966
- 6) 赤井龍男・古野東洲：テーダマツ幼令林の落葉量と被食量について. 京大演報. 42. 83-95, 1971
- 7) GHOLZ H. L.: Canopy development and dynamics in relation to primary production. Preceedings of international meeting; Crown and Canopy Structure in Relation to Productivity (FUJIMORI, T. and WHITEHEAD, D. ed.) 224-242, 1986
- 8) 古野東洲・曾根晃一：外国産マツ属の虫害に関する研究 第5報. マツバノタマバエの加害について. 京大演報. 50. 12-31, 1978
- 9) ————: 外国産マツ属の虫害に関する研究. 第8報. マツバノタマバエの加害について — 続 — . 京大演報. 50. 16-30, 1987

Résumé

To determine the speciation in the Genus *Pinus*, seasonal falling of needles was measured for 12 pines with multi-flash type shoot growth. The all pines were planted in Kyoto and kept under natural conditions. The falling of needles from one branch was measured twice a month for two years. Fundamental three patterns of needle fall were identified as the result of pines with single flash type.

Although the pines to show often multi-flash type brought from middle latitude region such as *P. rigida*, the needles fell in autumn. Those of the pines brought from the warm temperate region, fell in spring and autumn. The typical pines of multi-flash growth such as *P. elliotii* brought from the lower latitude region fell throughout the year. Some pines had needles falling mainly in summer as shown in *P. pinaster*.

The detection of four patterns in the needle fall was fundamentally same as the single flash type. This result shows that the formation of the seasonal patterns of needle fall in pines formed after the speciation of shoot growth patterns.