

マツ属の葉の寿命

大 島 誠 一

Leaf Life Spans in Genus *Pinus*

Sei-ichi OHATA

要 旨

マツ属各種が獲得した性質を理解するための一連の研究として、マツ属のもつ葉の寿命を冬季の着葉年数によって調べた。その結果、下記の点が明らかにされた。

- 1) 枝間の平均着葉年数は種類によって様々で、1.19—3.53年程度であった。カラマツ属を除くマツ科植物内では、マツ属の葉の平均寿命は短い値をもっていた。
- 2) マツ属各種のもつ様々な平均着葉年数と原産地の温度、日長など、特定の要因との関係は明かな対応関係になく、葉の寿命がそれらに直接対応した性質ではないことを示した。
- 3) 古い形質のマツでは、着葉年数が長い種類が多い傾向が認められ、時代の経過とともに葉の寿命の短い種類が分化したものと考えられた。
- 4) マツ属での葉の寿命の長さは、系統的な分類群間で異なる傾向と、分類群内の近縁種間でも差異のある性質が明かになった。各系統、各種間での差異は、マツ属が種によって独自の方向へと種分化した結果と考えられた。

はじめに

北半球の各地に分布するマツ属の各種および種グループが獲得した形質、性質を歴史的に理解するために、筆者および筆者らはすでに冬芽の形態とそれらの伸長様式¹⁻³⁾、開花期⁴⁾、落葉季節^{5,6)}、耐凍性^{7,8)}などを調べてきた。今回の報告もこれらと一連のもので、マツ属の葉の寿命に関する検討である。

マツ属は全種が常緑の種類であり、カラマツ属やスギ属などのように落葉性の種を分化していない。それらの葉の寿命はモミ属、トウヒ属などの常緑の針葉樹に比べると短く、2、3年の種類が多いように思われるが、それらを検討した報告は極めて少ない。CHABOT & HICKS⁹⁾は生活型の異なる様々な樹種の葉のライフ・スパンに関する研究を整理して総説を書き、葉におけるCO₂収支と関連づけてライフ・スパンを整理しようとしたが、明快な結論は得られていない。古野¹⁰⁾によれば、夏に調べたマツ属各種の着葉年（最大着葉年数）は種によって大きな差異があり、2生育期から5生育期にわたっている。*Pinus nigra* については、MAILLETTE¹¹⁾ が調べた着生年齢は大きく、古野による *P. nigra* の結果とほぼ同じであった。ただし、古野による報告¹⁰⁾では、マツ属各種間での葉の最大着葉年数の差異は指摘されたものの、その差異がどのような意味をもつものか検討されていない。

日本に自生するマツ類の葉の観察によれば、リュウキュウマツ (*Pinus luchuensis*)、アカマツ (*P. densiflora*) などの葉の着葉年数は小さく、チョウセンゴヨウ (*P. koraiensis*)、ハイマ

ツ (*P. pumila*) などの着葉年数は大きい。これらを分布域と対応すると、より寒冷域に分布する種ほど葉の寿命が大きい傾向が伺える。これだけの資料から判断すれば、葉の代謝速度が低いマツほど寿命が長く、葉の寿命は生理的活性と何らかの関連があるように考えられ、CHABOT & HICKS の整理に根拠があるように見える。しかし、この性質がマツ類の一般的な性質であるかどうかは調べられていない。そこで、各種マツ属の針葉の落葉期を葉の年齢ごとに調べた前報の資料^{5, 6)}から、針葉の平均寿命(平均余命)を推定し、検討を試みたが、この資料にはサンプル数に問題のあることが明らかになった。今回、冬季における着葉年数を測定してマツ属内で葉の寿命がどのようなになっているかを調べ、葉の寿命と原産地の温度条件、分類群との関係などを検討した。

報告をまとめるにあたり、調査に協力、便宜を戴いた京都大学農学部演習林の古野東洲助教授、中井 勇、上中幸治両技官に感謝したい。

材 料 と 方 法

京都大学農学部演習林上賀茂試験地に植栽されているマツ属および一部は和歌山県西牟婁郡白浜町にある同白浜試験地に生育するマツを材料とし、1976, 1977年の2年間、落葉調査をした資料、および1992年1月に上賀茂試験地で行った着葉年数の調査結果によった。それらのマツの種類、原産地の平均緯度、温度条件(分布域の平均温量指数)などは表1に示した。

落葉調査の方法、調査期間内の気象条件、マツ属各種の原産地の温度条件の推定方法などは前報で報告しているもので、それらに譲り、ここでは、落葉調査資料から月数を単位とした場合の平均寿命の計算方法とその場合の問題点を示すに止めたい。

着生年数の調査は、秋の落葉期が完了した1992年1月に、樹冠の下層の枝によって実行した。材料のマツが多数の場合には1個体につき数本、数個体につき着葉年数を読み取り、それらの平均値をその種類の着葉年数とした。着葉年数は個体間、枝間でもやや差異が認められるが、サンプル間の差が2倍になることはなかった。下層枝をサンプルとしたのは、上層の枝または幹(主軸)では、葉の着葉年数が低い傾向が確認されているためである¹³⁾。種類によってはガラス室で育てられている。それらは表1に示されている。ガラス室内で生育しているマツは野外の個体に比べて着葉年数がやや高くなるように思われた。そこで、表1には、これらのマツを区別している。亜熱帯原産の*P. merkusii* は白浜試験地の屋外の個体であり、*P. gerardiana* は両試験地のサンプルを平均して求めた。

落葉調査からの葉の平均寿命の計算は次ぎの手順で行われた。上賀茂試験地でのマツ類の葉の展開は、例年4月に伸び始めた新梢が伸長をほぼ停止する5月頃から、種類に関係なくほぼ一斉に始まる。同じ生育期間内に次々と新梢を伸ばすテータマツ型の種類でも、今回落葉を調べた下層枝では多節の伸長を示すことはない。そこで、葉の発生を5月と決め、月齢を0とした。落葉調査では一本の枝につく葉の数を月初めと月末の2回、2年間調べたが、葉の寿命を月単位としたために、落葉速度(針葉数)を月ごとにまとめて寿命の計算のための資料を作成し、この資料から平均寿命(平均余命)を算出した。落葉調査は葉の年齢ごとに分け、月ごとに調べてあるので、葉が展開してから落葉するまでの期間がそれぞれの葉の生存した月齢となる。それぞれの葉の月齢の和を全葉数で割ると平均寿命が計算¹⁴⁾される。

落葉調査による資料での問題点はサンプル数にある。この調査では、もともと多数種の落葉期の調査が目的であったので、マツ属1種につき1本の枝に着く葉数のサンプルで2年間くりかえし調査されたものである。この場合、個々の針葉が独立したサンプルとなる。しかし、これらを

まとめて平均寿命をもとめると、枝1本がサンプルとなり、枝間の誤差が計測されない。1本の枝サンプルから得た針葉の平均寿命を評価するために、平均着葉年数との相関係数（サンプル数：42種）を調べると $r=0.5210$ と計算された（図1）。この低い相関係数は、枝間の誤差が大きいためと思われる。そこで、葉の寿命の種類間比較は多数の枝サンプルから得られた平均着葉年数のデータによって検討することにしたものである。

推定値の精度の問題とは別の、重要な問題がある。それは、上賀茂試験地で得られたマツ属の葉の寿命が原産地のものと同じ寿命を示すかどうかの点である。一例としてタイで生育している *P. merkusii* 林の葉量¹³⁾と落葉量から調べられた葉の平均寿命は長く14カ月であるといわれる。今回の平均着葉年数は2.4年と計算され、タイでの平均寿命の2倍の値であった。ただし、平均着葉年数は、各枝に着く葉の最大年数の平均であり、過大に評価されて当然である。落葉は新葉でも発生する性質

を考慮すれば、日本での着葉年数が特別に長いとは思われない。筆者がタイ、海南島などに自生するこのマツ類を観察した限り、特別に大きな差異はなさそうに思われた。

P. sylvestris, *P. pinea* などの着葉年数の結果は予想外に短い。ヨーロッパ、北アメリカ西部原産のマツ類は、上賀茂試験地では一般に生育状態が悪く、すでに *P. halepensis* は枯死、消滅し、これら2種も生育状態が極めて悪い状態にあった。原産地のひとつ、フランス地中海岸に生育する *P. pinea* の着葉年数はもっと長いものと思われた。また、オーストリア、イギリスでの *P. sylvestris* の着葉年数は、上賀茂試験地でのそれより長いものと観察されている。京都での生育状態が良好でないマツの着葉年数が短い値として現れているものと思われ、再調査の必要がある。今回は、生育状態が極めて悪い種類の着葉年数値を要注意の値として扱うことにし、得られた葉の寿命は、原産地の寿命とほぼ同じであるとの仮定の上で論議を進めたい。

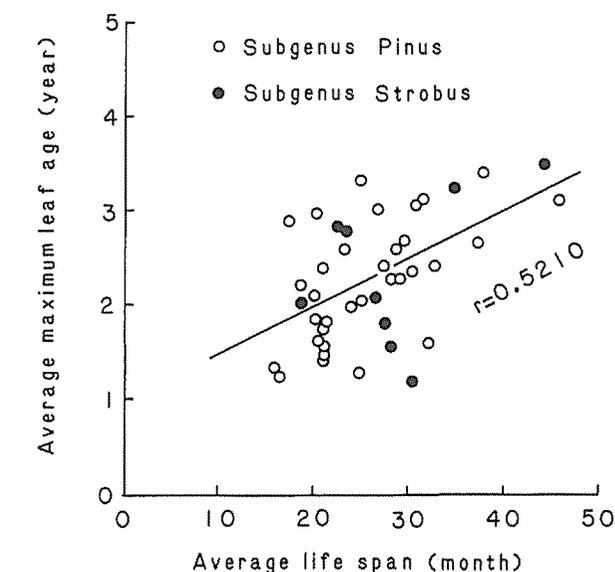


Fig. 1. Relationship between average maximum leaf age and average leaf life span.

調査結果

落葉調査から得られたマツ属46種の葉の寿命、原産地の平均緯度、暖かさ指数などを整理して平均着葉年数とともに示すと表1となる。この表に見られるように、マツ属各種の葉の平均寿命は15.5–45.5カ月で、種類によって3倍の違いが認められた。各種の最大着葉年数調査から古野¹⁰⁾が指摘したように、マツの葉の寿命は種類によって様々である。平均寿命の短い種類としては、*P. radiata*, *P. elliotii*, *P. taeda*, *P. hartwegii* などが挙げられ、16–19カ月程度である。平均寿命の長い種類としては *P. oocarpa*, *P. contorta*, *P. nigra*, *P. koraiensis* などであった。

Table 1. Pine species, latitude of native regions, thermal condition of native region and mean leaf ages calculated from leaf life table on a branch (A) and measured from living leaf on lower branch in winter (B)

Species	Mean Latitude of native region	Mean Warmth Index of native region	Leaf age	
			A	B
Subgenus <i>Strobus</i>			Months	Years
Subsection <i>Cembrae</i>				
<i>Pinus koraiensis</i>	44.0	42.8	44.2	3.46
Subsect. <i>Strobi</i>				
<i>P. strobus</i>	43.5	62.2	27.7	1.56
<i>P. monticola</i>	43.5	46.6	-	1.71
<i>P. strobiformis</i>	29.5	91.6	-	1.52
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>brachiptera</i>	17.5	94.5	26.4	2.08
<i>P. peuce</i>	42.0	50.6	27.2	1.81
<i>P. armandi</i>	30.0	96.3	18.5	2.00
<i>P. griffithii</i>	31.0	71.0	29.9	1.19
<i>P. parveflora</i>	38.5	54.5	-	2.56
<i>P. parveflora</i> var. <i>himekomatu</i>	37.0	74.2	-	2.39
<i>P. morrisonicola</i>	23.5	137.1	22.9	2.80
<i>P. fenzliana</i>	22.0	151.5	-	2.22
Subsect. <i>Cembroides</i>				
* <i>P. maximartinezii</i>	22.0	155.3	22.0	2.84
<i>P. cembroides</i>	26.0	113.4	33.9	-
Subsect. <i>Gerardianae</i>				
* <i>P. gerardiana</i>	32.5	85.1	-	3.53
<i>P. bungeana</i>	34.0	81.0	34.3	-
Subgenus <i>Pinus</i>				
Subsect. <i>Canarienses</i>				
* <i>P. canariensis</i>	28.5	57.4	-	2.22
* <i>P. roxburghii</i>	30.5	132.1	24.6	3.33
Subsect. <i>Pinus</i>				
<i>P. pinea</i>	39.0	120.1	21.2	1.83
Subsect. <i>Stylvestres</i>				
* <i>P. resinosa</i>	46.0	55.1	-	2.87
<i>P. nigra</i>	41.5	81.2	45.5	3.08
<i>P. mugo</i>	46.5	44.2	28.6	2.28
<i>P. pinaster</i>	39.0	111.9	17.2	2.90
<i>P. sylvestris</i>	54.8	33.8	24.3	1.29
<i>P. densiflora</i>	38.0	86.4	20.2	1.61
<i>P. thunbergiana</i>	35.0	100.9	29.1	2.63
<i>P. massoniana</i>	28.0	113.9	24.0	2.00
<i>P. taiwanensis</i>	24.0	114.7	-	1.93
<i>P. inchuensis</i>	26.5	-	-	2.19
<i>P. hwangshanensis</i>	28.0	-	-	2.14
<i>P. tabulaeformis</i>	34.5	66.8	30.3	3.05
<i>P. yunnanensis</i>	26.0	101.8	-	1.87
* <i>P. insularis</i>	21.0	178.9	-	2.25
<i>P. merkusii</i>	12.5	211.0	32.4	2.40
<i>P. halepensis</i>	32.5	135.2	23.8	-
Subsect. <i>Australes</i>				
<i>P. palustris</i>	32.0	156.4	19.9	2.10
<i>P. taeda</i> 25	33.5	146.9	16.2	1.25
<i>P. echinata</i>	35.5	127.7	20.0	1.82
<i>P. rigida</i>	40.0	89.7	21.0	1.48
<i>P. serotina</i>	34.0	153.2	-	2.17
<i>P. pungens</i>	37.5	99.0	28.0	2.27
<i>P. elliotii</i> var. <i>elliottii</i>	30.5	165.3	18.5	2.21
* <i>P. caribaea</i> var. <i>hondurensis</i>	19.0	221.3	-	2.67
Subsect. <i>Ponderosae</i>				
<i>P. ponderosa</i>	36.5	60.6	20.6	2.40
<i>P. jeffreyi</i>	35.0	61.1	26.8	2.40
<i>P. engelmannii</i>	27.0	120.7	26.4	3.04
<i>P. durangensis</i>	24.5	104.6	29.7	-
* <i>P. cooperi</i>	25.0	118.9	-	3.00
<i>P. hartwegii</i>	19.5	64.0	17.6	-
* <i>P. michoacana</i>	19.5	133.7	28.4	2.60
* <i>P. pseudostrobus</i>	20.0	123.7	31.8	1.60
* <i>P. douglasiana</i>	22.5	131.7	25.0	2.06
* <i>P. tecote</i>	21.5	100.8	-	2.62
* <i>P. lawsonii</i>	18.0	155.2	20.1	2.90
(<i>P. rudis</i>)	19.5	106.1	23.7	2.00
Subsect. <i>Contortae</i>				
<i>P. banksiana</i>	54.5	37.9	22.9	2.61
<i>P. contorta</i>	47.0	29.9	36.8	2.64
<i>P. virginiana</i>	36.5	111.3	20.9	1.40
<i>P. clausa</i>	28.5	195.1	-	1.60
Subsect. <i>Oocarpae</i>				
<i>P. radiata</i>	36.0	92.3	15.5	1.35
<i>P. muricata</i>	37.5	83.1	31.7	3.13
<i>P. patula</i>	19.0	100.7	20.8	1.57
<i>P. greggii</i>	22.5	113.7	21.0	1.75
* <i>P. oocarpa</i>	20.0	121.0	37.4	3.38

*Pines planted in green house

P. nigra, *P. koraiensis* の葉の寿命は特に長く、40カ月を越えている。

葉の寿命が最も短い種は *P. radiata* で15.5カ月と計算された。このマツでは、春に展開した葉は翌年の夏頃には落葉してしまう計算となる。短い寿命は、この種類の生育の悪さも影響しているように思われた。寿命の最も長い種は *P. nigra* で、45.5カ月（約5年）と計算された。東南アジアに分布する *P. merkusii* も30カ月をこえ、調査したマツ類のうちではかなり長い種類であった。

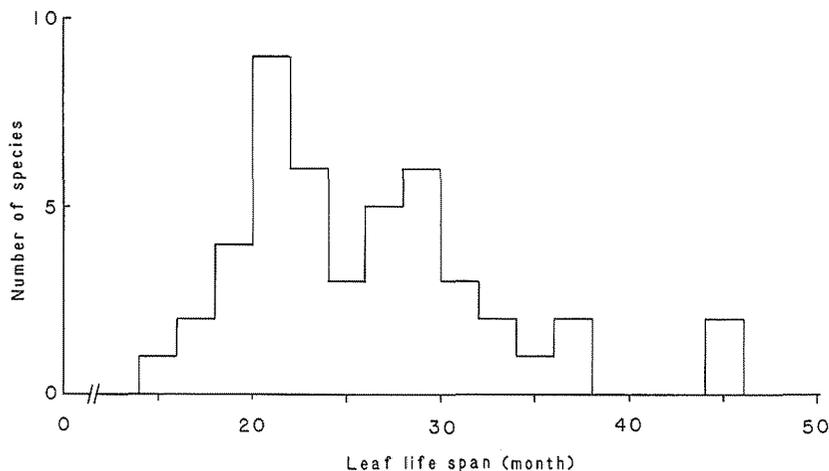


Fig. 2. Distribution of leaf life spans in pine species.

得られた葉の平均寿命を全体的にみるために、種類によって度数分布図を画くと図2となる。マツ類の平均寿命は20-24月程度の種が多いが、ある寿命の長さに種が集中する傾向が認められる。すなわち、20-22, 28-30, 36-38, 44-46カ月にピークが現れる。それらのピークはそれぞれ、葉が展開してから翌秋、翌春、翌々秋、翌々春に相当し、マツ属の落葉期が種類によって春と秋に訪れる現象と対応している。また、半数近い種が、葉が展開した翌年の秋に落葉し、残りの多くの種は翌々春に落葉していることになる。

葉の着葉年数は葉の寿命を表現する値であるが、落葉が古い葉から順次、発生するとは限らないので、一般的に平均寿命より大きい値となる。また、年数であるのでその精度が粗い欠点がある。しかし、葉の平均寿命の測定に比べると着葉年数の調査は短時間で個体または種の平均値を得る方法として便利である。マツ属60種から得られた着葉年数を表1に示した。これら全体の平均値は2.27年であった。同じ場所に植えられたモミ (*Abies firma*) は5.5年で、ハリモミ (*Picea polita*) は14.0年が得られている。今回の調査ではマツ属の着葉年数は最大を示した種でも3.5年であった。落葉種群のカラマツ属を除くマツ科植物のうちでは、マツ属はかなり短い葉の寿命をもつ種群であるといえる。

着葉年数が長い値を示した種類は、五葉松系統では *P. koraiensis*, *P. geardiana*, *P. bungeana* などで、二、三葉松系統の種類で *P. nigra*, *P. taburaeformis*, *P. muricata*, *P. cooperi*, *P. roxburghii*, *P. oocarpa* などが挙げられる。着葉年数が短い種類としては、*P. taeda*, *P. echinata*, *P. virginiana*, *P. radiata*, *P. sylvestris*, *P. griffithii* などある。ここ

で、すでに指摘したように、*P. radiata*, *P. sylvestris* の値は生育上の影響を受け、やや低い値を示したものと思われる。

わが国に自生し、今回調べた4種のマツの着葉年数は、チョウセンゴヨウ (*P. koraiensis*) で3.5, クロマツ (*P. thunbergii*) 2.6, ゴヨウマツ (*P. palviflora*) 2.6, ヒメコマツ (*P. himekomatu*) 2.4年であり、これらの種は平均値以上を示していた。その他のアカマツ (*P. densiflora*) 1.6, アマミゴヨウ (*P. armandii*) 2.0, リュウキュウマツ (*P. luchuensis*) 2.2年などは平均値を下まわっていた。高山に生育するハイマツ (*P. pumila*) の測定はできなかったが、筆者が日本各地の山で観察した限り、着葉年数はチョウセンゴヨウのそれに劣らぬ値であろうと思われる。

検 討

マツ類の原産地の環境条件と葉の寿命の関係を調べるために、まず、それぞれの種が分布する地域の平均緯度と着葉年数との関係を図3に示した。この関係に明かなようにマツ属全体の着葉年数は、原産地の緯度に対して特別な傾向を示していない。緯度の条件は温度条件よりも日長に関係するので、日長条件はマツ属各種の葉の寿命に対して特別な影響を示していないといえる。

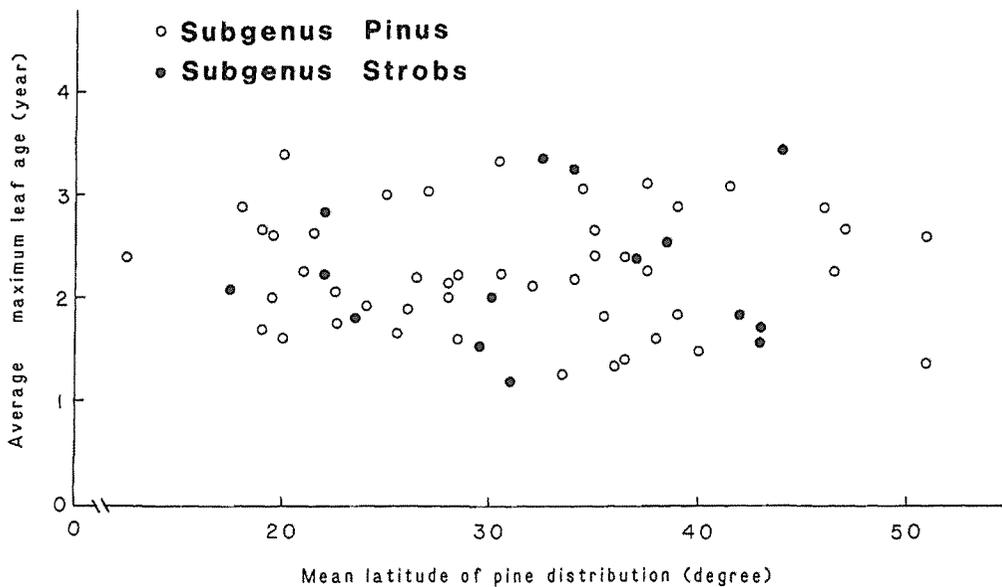


Fig. 3. Relationship between average maximum leaf age and mean latitude of pine distribution.

原産地の平均緯度は必ずしも原産地の温度条件と対応していない。そこで、緯度と分布高度を考慮して、原産地の温量指数 (WI) を計算し、その平均値と着葉年数との関係を表すと図4となる。ただし、この指数に対しても、マツ属の葉の着葉年数または葉の寿命は特別な傾向を示していない。

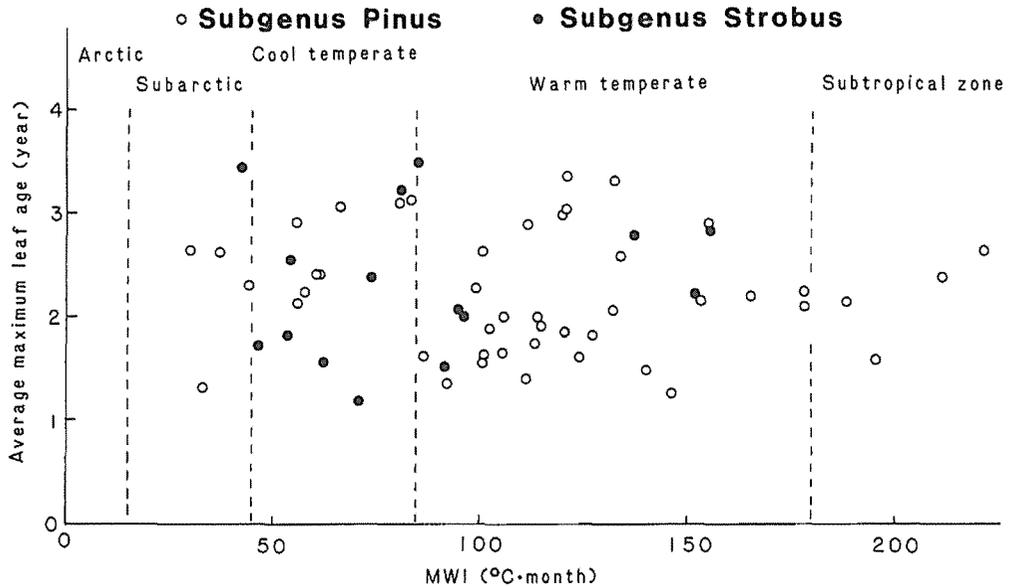


Fig. 4. Relationship between average maximum leaf age and Mean Warmth Index (MWI) or temperature gradient of pine distribution.

温量指数は積算温度であるが、原産地の年平均気温に対して同様に調べてみても、温量指数の関係と同様の結果となるであろう。原産地の、その他の環境条件を数値化し調べることは困難であるが、それらの条件を取り出しても、マツ類各種のもつ葉の寿命は現在の環境条件では説明できない部分が残るものと思われる。

着葉年数または葉の寿命が種類によって実に様々であり、現在の環境勾配にそって傾向的な変化を示さない結果は、マツ属各種の葉の寿命が現在の環境条件に対して適応したものでないことを示している。また、マツ属の葉の寿命は、ある環境条件に対応して変化をするような性質ではないことを示唆する。それぞれの種の差異は、それぞれの種が分化に際して独自の方向へ適応した結果であり、性質の現れであると思われる。その性質は長い歴史的経過にともなう種分化によって形成されたものであるので、現在の環境条件との対応から調べるよりもむしろ分類上の系統群に分けて調べてみる必要がある。

五葉松系統 (Subgenus *Strobus*) に属するマツ類に関しては、Subsect. *Cembrae*, Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Cembroides* に属するマツで、今回、調査した種類は着葉年数がいずれも大きい種群であるらしい (図5)。この亜節内では、着葉年数が低い種類は Subsect. *Strobus* に属する種類であった。Subsect. *Cembrae* に属する5種はユーラシア大陸北部に4種と北アメリカ大陸の寒冷地に1種が分布する。日本にはこの亜節は2種が分布する。これら種類群にとって京都の上賀茂試験地での夏は温度が高く生育が困難であり、*P. koraiensis* の1種のみが育てられている。この種群のいくつかは葉の寿命が長いことはすでに調べた。原産地での着葉年数に関する筆者の観察によると、シベリアに分布する *P. sibirica*, ヨーロッパのアルプスに分布する *P. cembra* の2種も葉の寿命の長い種類である。カナダのロッキー山脈に分布する *P. albicaulis* については原産地から枝サンプルを得ることができたが、すでに葉が枝から離れたものであった。このため着葉年数を読み取ることはできなかったが、枝に着く葉数から推測した場

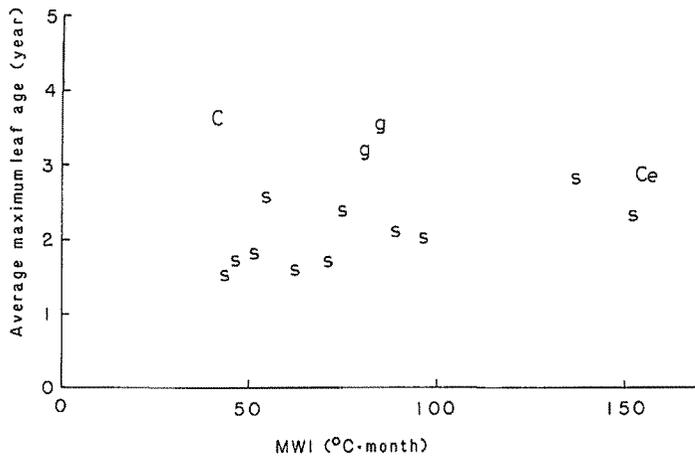


Fig. 5. Relationship between average maximum leaf age and MWI of pine region in Subgenus *Strobus*. C : Subsect. *Cembrae*, g : Subsect. *Gerardianae*, Ce : Subsect. *Cembroides*, S : Subsect. *Strobi*.

合、着葉年数の長い種類のようにであった。日本の高山帯、東部シベリアに分布するハイマツも葉の寿命が長い種類である。以上から、このグループに属する種類はいずれも葉の寿命が長いと思われた。これらは近縁種群であるので、似た性質をもつことは当然である。

Subsect. *Gerardianae* に属する2種は今回両種ともに着葉年数が調査できた。この2種も着葉年数が大きい。Subsect. *Cembroides* には2種が属し、*P. maximartinezii* の着葉年数はかなり大き

く、2.8を示し、*P. Cembroides* は落葉調査による平均寿命からみれば33.9月で大きな値を示していた。

以上、着葉年数または葉の平均寿命の大きい3亜節に属するマツは大きな種子を形成し、種子翼の発達しない種類群であり、形態的に古いマツ類の特徴をもつ。これらのうち、Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Cembroides* の2グループの地理的分布は2種が隔離分布し、分布の特徴からみても遺存種群であると判断される。同じ小グループのSubsect. *Balfourianae* に属する2種はアメリカ南西部の高山に分布するが、そのうちの1種 *P. aristata* はアリゾナ州のハンフリーピークでは標高3,200mほどに分布する。このマツの著者が撮影した写真によれば、このマツの着葉年数は長く、4年を越している。この種群のマツは発達した種子翼をもち、形態的には古いとは考えられないが、地理的分布は遺存種群の特徴をもつ。

他方、有効な種子翼を持ち、大きい種類を擁する亜節を形成し、新しい形質を有するSubsect. *Strobi* のマツは一般に着葉年数は短い。この種類群内に関する限り、着葉年数は温暖な地域に分布するマツほど、緩やかではあるが明かに長くなる傾向が認められた(図5)。

すでに報告されているように、マツ属は中性代には北半球の中緯度以北に分布していたといわれる。第四紀の氷河期を迎えた時代に、低緯度地方に移動したと考えられている。低緯度地方のマツ類はこの時代の名残である。その後の間氷期の気温上昇によって、一部は低緯度地方の標高の高い山岳地に残り、他は中、高緯度地域に再進出して現在の分布域が形成されたと考えられている。地球の寒冷化に伴って高緯度地方のマツ類は移動を繰り返しつつ寒さに適応し、寒冷域に分布を広げたとみられている。このような歴史的経過からみると、古いマツ類は、中、低緯度地方に残っている可能性が高い。このような具体的な例はSubsect. *Cembroides*, Subsect. *Gerardianae* などの種群である。そこで、これらの種群のもつ葉の長い着葉年数には重要な示唆があるように思われる。

植物化石によって葉の寿命は調べる方法は一般に困難である。しかし、現在の葉の寿命からみ

る限り、カラマツ属を除くマツ科植物の葉の寿命は一般にマツ属より長い寿命をもつ。このことは、マツ属が種分化した当時、マツ属の祖先は、現在のマツより長い寿命の葉をもっていたのではあるまいか。このように考えると、前記3亜節のマツが長い寿命の葉をもつことと符合する。また、新しい形質をもつ Subsect. *Strobi* の種群内で、葉の着葉年数が短かい性質を有し、暖かい地方のマツほど葉の寿命が長い結果も矛盾なく説明ができる。

以上の仮説に従って、二、三葉松系統 (Subgenus *Pinus*) に属する種類群をみると下記の通りであった。このグループの中で古い形質をもつとされる *P. roxburghii* は着葉年数が最長であっ

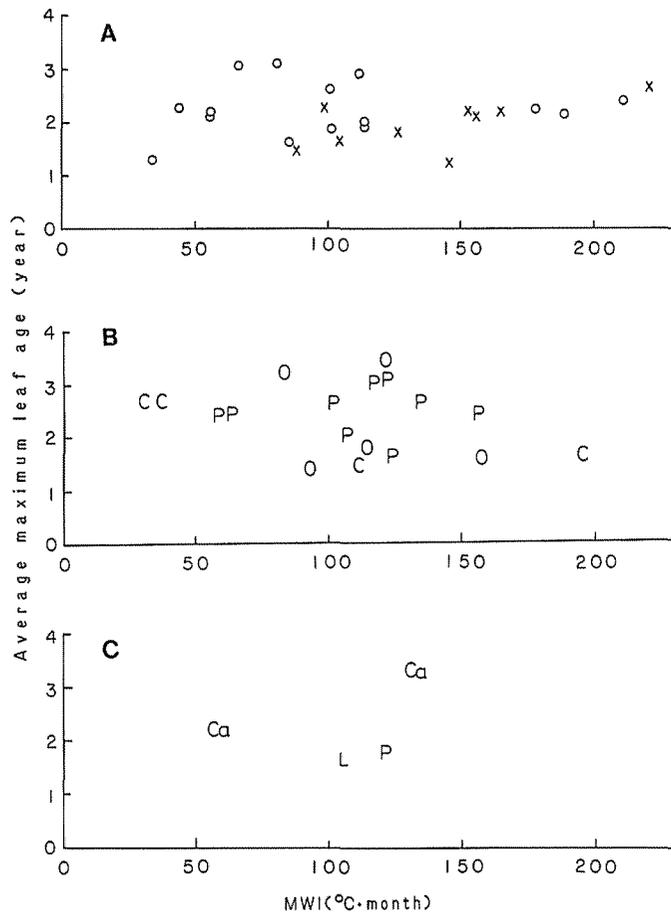


Fig. 6. Relationships between average maximum leaf age and MWI of pine region in Subgenus *Pinus*. (A), C circles : Subsect. *Sylvestres*, Cross : Subsect. *Australes*, (B), C : Subsect. *Contortae*, P : Subsect. *Ponderasae*, O : Subsect. *Oocarpae*, (C), Ca : Subsect. *Canarienses*, L : Subsect. *Leiophyllae*, P : Subsect. *Pineae*.

たが、同じ種群の *P. canariensis* の着葉年数は大きな値ではない (図 6, C)。また、古い形質をもつとされる *P. pinea* でも葉の寿命、着葉年数ともに、その値が大きいとはいえない。ただし、これら 2 種の生育状態は良好とはいえないものであった。そこで上記の仮説を否定するまでもないが、すくなくとも、古いマツは長い葉の寿命をもつものが多いといえる。

Subsect. *Sylvestres* に属するマツでは、和名でクロマツと名のつく種群とアカマツと名のつく種群がある。今回の調査結果では、クロマツ群の *P. thunbergiana*, *P. nigra*, *P. taburaeformis* では着葉年数が一般に長く、低温域に分布する。アカマツと名のつく *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. sylvestris*, *P. taiwanensis* などは短い着葉年数を示し、広い温度域に分布している。ふたつのグループによる着葉年数の差異は明かであるが、原産地の温度傾斜に対しては明確な傾向は認められない。*P. sylvestris* は葉の寿命がかなり短い値をもっていたが、サンプルの生育状態が良好ではないので、生育状態の良い個体で調べなおす必要があるかもしれない。

Subsect. *Australes* に属する種類では、着葉年数が短い種類が多い。亜熱帯に分布する *P. caribaea* がやや長い着葉年数を示し、温帯に分布する種類でやや短くなる傾向は Subsect. *Strobi* と同様であった (図 6, A)。Subsect. *Ponderosae*, Subsect. *Oocarpae* の種群内では温度条件に対して傾向的な変化を示していない。しかし、着葉年数は種類によって 2 倍程度の差異が認められた (図 6, B)。Subsect. *Contortae* に属する 4 種では、亜熱帯、温帯に分布する 2 種で着葉年数が短く、亜寒帯に分布する *P. contorta*, *P. banksiana* でやや長く、Subsect. *Strobi*, Subsect. *Australes* の種群とは逆の傾向を示した (図 6, B)。

温度環境傾度に対する着葉年数の対応はマツ属内のグループによって様々であったが、整理のために温度分布と葉の着葉年数の特徴からパターンによって大まか分けると次の 7 種群になる。

- 1 : 温暖域の種類で着葉年数が長く、低温域の種で短くなっていた種群
----Subsect. *Strobi*, Subsect. *Australes*
- 2 : 温暖域の種で着葉年数が短く、低温域の種で長くなっていた種群
----Subsect. *Contortae*
- 3 : 高緯度の寒冷な地域に分布し、いずれの種も着葉年数が長い種群
----Subsect. *Cembrae*
- 4 : 比較的低緯度の寒冷な地域に分布し、着葉年数が長い種群
----Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Balfourianae*
- 5 : 比較的低緯度の温暖な地域に分布し、着葉年数が長い種群
----Subsect. *Cembroides*, Subsect. *Canariences*
- 6 : 比較的低緯度の温暖な地域に分布し、着葉年数が短い種群
----Subsect. *Pineae*, Subsect. *Leiophyllae*
- 7 : 温暖域と寒冷域で特定の傾向を示さない種群。
----Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Ponderosae*, Subsect. *Oocarpae*

以上のグループの内、5 葉松系統 (Subgenus *Strobus*) のマツ類の葉の着葉年数からの仮説に対して、明らかに対立する種群は 2 と 6 のグループである。そこで、これらの種類をさらに詳しく検討したい。

2 のグループの Subsect. *Contortae* に属する 4 種は、北アメリカ大陸の西部に分布する *P. contorta* を除くと上賀茂試験地では比較的順調に生育している。このグループのマツ 4 種はいずれも有用な種子翼をもち、形態的には新しいマツである。広い地域に異所的に分布する分布の特徴も古いマツではないと思われる。マツ属の長い歴史からみれば、すべての種群が上記の仮説

にあてはまる必要はない。種分化が高緯度地方にあり、低緯度地域に分布を広げた種群があるかもしれない。その際に着葉年数の短い *P. virginiana*, *P. clausa* などの種が分化したと考えることも可能であろう。6のグループの *P. pinea* は地中海沿岸を原産とするマツで、上賀茂試験地では生育状態が極めて悪い。現在、かろうじて生きている状態にあり、そのために着葉年数が短い値を示したようである。このマツの原産地のひとつ、フランスのニースではかなり生育状態がよく、緑濃い葉をもち、着葉年数も上賀茂試験地のそれに比べると長いと思われた。この種類については、再検討を要するであろう。なお、分類群内のほとんどの種が長い葉の寿命をもつ Subsect. *Cembrae* や Subsect. *Balfourianae* などは、着葉年数が長い性質を保持しつつ、低緯度地域に移動したと考えれば、仮説に矛盾しない。

マツ科植物を含め針葉樹のほとんどが常緑種である。これは、中世代の暖かい時代にこれらの祖先種が種分化した性質を引き継いだものである。マツ科植物でも、カラマツ属を除いた種群はすべて常緑種からなる。スギ科、ヒノキ科植物など他の針葉樹より遅れて種分化したとされているマツ属の祖先種は、現在の古い形質をもつマツ属のように葉の寿命が長いものであったろうと考えられる。ただし、マツ属の多くの種が陽樹の性質をもつ理由により、他の針葉樹よりも着葉年数が短い性質をすでに獲得していたであろう。マツ属の葉の寿命は、全体としては、より短い方向へ種分化しているが、種によって引き継がれた個々の性質として異なる寿命をもつものと解釈された。

文 献

- 1) 田中弘之・大島誠一・赤井龍男 (1976) 外国産マツの新梢の伸長と形態, 京大演集報11. 38-49.
- 2) 大島誠一 (1986) マツ属における伸長型と主軸伸長, 針葉伸長, 肥大成長の季節変化, 京大演報58. 73-86.
- 3) ——— (1987) 針葉樹の冬芽の形態と伸長様式, 京大演報59. 52-64.
- 4) 中井 勇・大島誠一・藤本博次・加藤景生 (1987) マツ属の開花に関する研究 (II) 外国産マツ属の開花, 京大演集報17. 82-91.
- 5) 大島誠一・渡辺政俊 (1988) 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形式とそれらの獲得, 京大演報 60. 53-66.
- 6) ———・——— (1990) 同上 II. 多節伸長型の落葉期と落葉型, 京大演報62. 36-43.
- 7) OOHATA, S. & SAKAI, A. (1982) Freezing resistance and thermal indices with reference to distribution of the Genus *Pinus*. (Plant Cold Hardiness and Freezing Stress, Li, P. H. & Sakai, A. ed.) Academic Press, New York.
- 8) 大島誠一・長谷川洋三・酒井 昭 (1981) マツ属の耐凍性と分布 (I) 耐凍性の季節変化, 日生態会誌 31. 79-89.
- 9) CHABOT, B. F. & HICKS, D. J. (1982) The Ecology of the leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13. 229-259.
- 10) 古野東洲 (1972) マツ属針葉の着葉年について, 日林関西支講23. 60-61.
- 11) MAILLETTE, L. (1982) Needle demography and growth pattern of Corsican pine. Can. J. Bot. 60. 105-116.
- 12) 箱 稔 (1971) 人口分析の方法. 古今書院, 形成選書. pp281. 東京
- 13) 加茂 皓一 (1989) 熱帯マツ林の成長解析. 森林総研関西支所研究情報No. 14. 2.

Résumé

In relation to speciation in the genus *Pinus*, leaf life span of 46 pine species and mean maximum leaf age in 60 species was examined, which had been planted under natural condition at Kyoto. The leaf life spans were calculated from the monthly data of leaf fall rate as reported in the former study. The maximum leaf ages at the lower branch were measured in winter and shown in Table 1.

The leaf ages or leaf life spans of pines are low to compare those of evergreen coniferous species. Although leaf ages are largely different among pine species from 1.2 to 3.5 years, the values had fundamentally no relation to the gradient of environmental conditions such as Mean Warmth Index or mean latitude at their native habitat as shown in Figs. 3 and 4. The difference in age of the species seemed to relate to the pine groups of taxonomy as the sample of Subsect. *Gerardianae*. On the other hand, the large difference of them appeared among pine groups of Subsect. *Sylvestres* or Subsect. *Oocarpae*. Many species of long life span are pines to have old features in the form of cones. Pines in old era are considered to be long life span. Present pines of short life span seemed to be formed by differentiation from the pines of long life span.