

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

大畠 誠一・渡辺 政俊

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

I. Seasonal Patterns of Needle Fall in Pines of Single Flush Growth in Shoot.

Sei-ichi OOHATA and Masatoshi WATANABE

要 旨

マツ類の多様な生活様式を明らかにし、理解するために、年1回の新条伸長型を示すマツ類34種の落葉期と落葉した葉の年令を調べ、次の結果が得られた。

1. 中緯度以北の低温域に分布するマツ類の大多数は、秋に一斉に落葉した。中緯度のマツ類で温暖な地域に分布する種類では、春秋2回の落葉が認められ、低緯度地方のマツでは、年間を通じて落葉する性質が認められた。一部のマツでは生育期間内に落葉する特殊な性質が認められたが、これらの種は分類上、小亜節に属し、形質的に古い種であった。
2. 秋に一斉に落葉するマツ類は、原産地の落葉期でなく生育場所、京都の秋の気温低下に律せられて落葉すると推測された。また、落葉最盛期は生育場所により異なるものの、落葉型そのものは生育場所によって変わることはなく、大まかには、各種で示した落葉型は原産地の温度条件下で獲得した落葉型を示すものと判断された。年間を通じて落葉するマツでは、秋の低温に対する葉の感受性が欠如しているものと推測された。
3. 落葉した葉は、古い葉だけが落葉するものでなく、種のもつ葉の寿命によって落葉の年令構成に多少の差異はあるが、様々な年令の葉からなっていた。また、季節的には、古い葉がやや早く落葉する傾向が認められた。
4. マツ属の歴史、分類形態と様々な落葉型の関係を総合して考慮すると、生育期間内に落葉するタイプが古く、この落葉型から様々な落葉型が形成されたと考えられた。第四紀以後の気候の寒冷化に伴って、中、低緯度地方に分布するマツ類では、上記のタイプから春秋2回の落葉型の性質を獲得し、さらに冬季に低温となる地域のマツでは、秋に一斉に落葉する性質を獲得したものと解釈した。

は じ め に

マツ属は北半球の高緯度地方に起源した植物群である。地質年代的な歴史の経過に伴って、第

三紀にはマツ類はすでに中緯度地方まで南下し、第四紀の氷期に中緯度南部まで移動し、一部の種は低緯度地方まで進出した^{1~3)}。その後の間氷期には、耐凍性を獲得した一部の種は再び高緯度地方まで分布を広げた^{4,5)}。この間、マツ属は新しい種分化と古い種の消滅を伴いつつ、広大な地域に適応、分布し、多様な性質を獲得してきたと考えられている。

筆者らは世界のマツ類のうちでの、日本に自生のマツ類の性質^{6,8~10)}や形質^{3,6,9)}をマツ属全体のなかで位置づけるために、様々な環境条件下に分布するマツ属が、現在の環境条件にどのような対応をしているかを、同一場所で育てられたマツ類を材料として、主に生育上の性質から調べてきた。今回のマツ類の落葉に関する研究もそれらと一連のものである。京都地方で育てられたマツ類の落葉は、それぞれの原産地の生物季節をそのまま示すものではない。しかし、多数の種を調べることによって、環境条件に対する性質に一貫した傾斜が見出される可能性がある。また、それらの性質を見出すことで、マツ類の種分化の過程を探る糸口が見つかるかも知れない。すでに、一部検討^{11,12)}したように、マツ類の落葉の季節的な様式（落葉型）は、新条の伸長様式さらには生活様式と無関係ではないらしい。一生育期間内に次々と新条を伸ばすマツ類は、日本原産のマツ類のように秋に一斉に落葉するとは限らない。新しい針葉の伸長に伴って旧葉を長期間にわたって次々と間引く機構があるらしい。このように、単に落葉期に対するマツ類各種の対応も、その他の生育上の多様性と同様に単純ではない。この報告は、マツ属の落葉のとりまとめに関する第一報であるので、単純化して整理するために、新条の伸長が一生育期間内に一度の、一回伸長型のマツ類に関してとりまとめた。ただし、マツ類の伸長型すら、厳密な意味では型に区分できる性質ではなく、連続した性質であるらしい。今回の一回伸長型とした種類の判断も暫定的である。この問題は、機会を得て、より詳しく検討したい。

なお、今回の資料のとりまとめに際して、材料の育成をしてこられた京都大学農学部上賀茂試験地の職員、*P. strobus* の落葉資料の提供を載いた同試験地主任、古野東洲博士、マツ類分布域の資料整理に協力をいただいた中井 勇技官に謝意を表したい。

材 料 と 方 法

今回使用したマツ類の材料は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34種である。それらのうち、9種はガラス室で育てられ、その他は屋外で育てられている。なお、京都地方の夏は温暖、湿潤であり、特別に乾燥する地域や寒冷地を原産とするマツ類は生育しない。今回使用した種をマツ類の分類群に従って、樹令、原産地の平均緯度 (ML)、平均温量指数 (MWI) および原産地域などを Table 1 に示した。

具体的な調査は、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令の葉数を調べた。多数の枝の落葉に関する平均値が得られるリター・トラップ法は、予備調査の結果から、今回の目的とする資料を得るには問題があると判断されたので、葉の数のセンサスを行なった。トラップ法の問題点のひとつは、マツ類では、葉が枯れてもすぐには落葉しない性質を有する種があることである。また材料のマツが単木状態で育てられている種が多く、この場合、トラップ法は適切でない。これらの問題点のほかに、調べる種類数が多いので、1種について多数の枝の調査が労力上不可能であり、さらに落葉する葉の内容（年令）を調べる必要もあったので、一本の枝を繰り返して調べ再現性を確認する方法によったものである。

マツの葉の寿命は一般的に下層枝¹³⁾でやや大きく、主軸に着く葉および生長の盛んな若いマツ¹⁴⁾は早期に落葉する傾向のあることが知られている。今回材料としたマツは11年生以上である。枝の選定は、下層の枝で損傷がなく、比較的順調な生長をしている枝を選びその枝に着く年令別

Table 1 Pines and native regions examined the leaf fall

Species	Tree age	Latitude of native region	Warmth Index of native region	Distribution
Subsect. <i>Cembrae</i>				
<i>Pinus koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	24	44±9	42.8	Eastern Asia
Subsect. <i>Strobi</i>				
<i>P. strobus</i> L.	15	43.5±8.5	62.2	E. America
<i>P. ayacahuite</i> Ehhr. var. Shaw	21	17.5±2.2	94.5	Mexico
<i>P. peuce</i> Griseb.	24	42.0±1	50.6	Southern Europe
<i>P. armandi</i> Franch.	24	30±5	96.3	E. Asia
<i>P. griffithii</i> McClelland	20	31.4±4	71.0	S. Asia
<i>P. himekomatsu</i> Miyabe & Kudo	15	37.6±6	74.2	E. Asia
<i>P. morrisonicola</i> Hayata	11	23.5±0.5	137.1	E. Asia
Subsect. <i>Cembroides</i>				
* <i>P. cembroides</i> Zucc.	12	26±7	113.4	Mexico
* <i>P. maximartinezii</i> Rzed.	11	22	155.3	Mexico
Subsect. <i>Gerardianae</i>				
<i>P. bungeana</i> Zucc.	19	34±4	81.0	E. Asia
Subsect. <i>Canarienses</i>				
* <i>P. roxburghii</i> Saz.	11	30.5±4.5	132.1	S. Asia
Subsect. <i>Pineae</i>				
<i>P. pinea</i> L.	22	39.0±5	120.1	S. Europe
Subsect. <i>Sylvestres</i>				
<i>P. nigra</i> Arn.	11	41.5±6.5	81.2	Europe
<i>P. montana</i> Mill.	23	46.5±5.5	44.5	Europe
<i>P. sylvestris</i> L.	23	54.8±16.5	33.8	N. Eurasia
<i>P. densiflora</i> Sieb et Zucc.	11	38.0±7	86.4	E. Asia
<i>P. thunbergii</i> Parl.	11	35.0±7	100.9	E. Asia
<i>P. massoniana</i> Lamb.	24	28.0±5	113.9	E. Asia
<i>P. tabulaeformis</i>	20	34.5±6.5	66.8	E. Asia
* <i>P. merkusii</i> DeVriese	15	12.5±10.5	211.0	S. Asia
Sucsect. <i>ponderosae</i>				
<i>P. ponderosa</i> Laws.	24	36.5±14.5	60.6	Western America
<i>P. jeffreyi</i> Grev. Balf.	22	35.0±5	61.1	W. America
<i>P. engelmannii</i> Carr.	13	27.0±5	120.7	Mexico
<i>P. durangensis</i> Martinez	13	24.5±5.5	104.6	Mexico
<i>P. hartwegii</i> Lindl.	13	19.5±5.5	64.1	Mexico
* <i>P. michoacana</i> Mart.	12	19.5±3.5	133.7	Mexico
* <i>P. pseudostrobus</i> Lindl.	12	20.0±6	123.7	Mexico
* <i>P. douglasiana</i> Martinez	12	22.5±4.5	131.7	Mexico
* <i>P. lawsonii</i> Roehl.	13	18.0±2	155.2	Mexico
Subsect. <i>Contortae</i>				
<i>P. banksiana</i> Lamb.	11	54.5±10.5	37.9	E. Canada
<i>P. contorta</i> Dougl.	16	47.0±16	29.9	W. Canada
Subsect. <i>Oocarpae</i>				
* <i>P. oocarpa</i> Schiede	12	20.0±7	121.0	Mexico
<i>P. muricata</i> D. Don	25 ?	37.5±3.5	83.1	W. America

*Pines planted in green house

の葉数を調べた。種類によっては葉が枯死しても落葉しにくい種があるので、葉が枯れた時点で落葉と判断した。また指で触れた際に簡単に脱落する葉も落葉とみなした。このため、トラップ法に比べると多少落葉期が早い結果となる可能性がある。マツ類の原産地の平均緯度は CRITCHFIELD & LITTLE¹⁵⁾ による分布図から計算し、原産地の温量指数は MIROV²⁾ によるマツ類各種の地域と海拔高度の記載および世界各地の気象資料集から分布域内またはその付近の気象観測点を選び、高さによる気温の低減率を 0.55°C/100 m とし計算した。

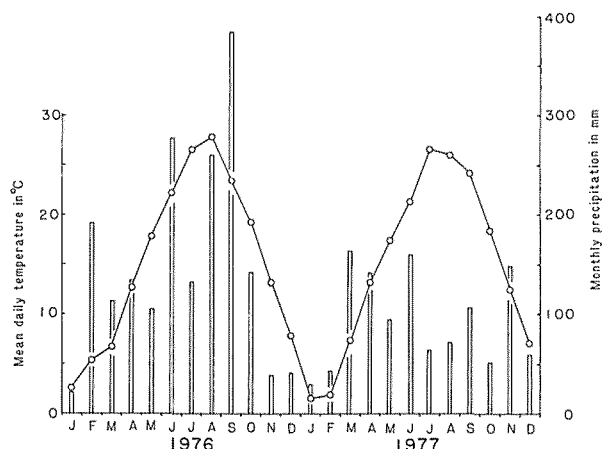


Fig. 1 Daily temperature and monthly precipitation at Kamigamo Experimental Station, Kyoto.

調査期間内での上賀茂試験地の気温は例年並みであったが、1977年夏の雨量はかなり少なく、その年の落葉に影響した可能性もある (Fig. 1)。ただし、2年間の落葉の季節変動に明瞭な差異が認められた種は少なく、寡雨の影響はそれほど大きくないと推測された。試験地での温量指数は、京都測候所の30年間の平均地では $123^{\circ}\text{C}/\text{月}$ であり、試験地の緯度は北緯 $35^{\circ}04'$ 、海拔高180 m であり、年平均気温 15.5°C 、年平均雨量 1720 mm である。ガラス室内では冬季にも加温しないので、最低気温は外気よりやや高い程度に管理され、夏季

には灌水するので土壌が特に乾燥することはない。

とりまとめに際して気になる点は、上賀茂試験地で育成されたマツ類のうちで、乾燥気候または冬雨型気候区を原産地とするマツ類では、一般的に虫害が多い点である。特に、Subsect. *Sylvestres* に属するほとんどの種はマツバノタマバエ^{17,18)} に加害されることが調べられている。この虫に加害された葉の落葉期は、本来の季節性が崩れるらしい。ただし、今回調査した枝では、特別に被害は認められなかった。

調 査 結 果

1. マツ類の落葉期

Fig. 2 にはオウシュウクロマツ (*Pinus nigra*) とその5変種の落葉速度を枝当たり年間の総落葉量に対する相対値 (%) で示した。このマツは中部ヨーロッパからコーカサス地方の山岳地に分布する種で、分布域はそれほど広くはないが、多くの変種が報告されている。1種と5変種の第1年目と第2年目の落葉速度は、おおまかには、それぞれよく似ていて、かなり再現性がある。変種によっては落葉のピークが夏から秋にかけて2回現われたものもある。これらの落葉速度にはふたつの共通した特徴がある。そのひとつはいずれの変種でも、10月頃にかなり明確な落葉期をもつことである。もうひとつの特徴は、6月頃に落葉のきざしが現われ、その後秋まで、量は少ないが落葉が続く性質である。Fig. 2, 1976年の *P. nigra* には明確な落葉期のピークがなく、*P. nigra* var. *calabrica*, var. *corsicana*, var. *taurica* では夏にもかなり多い落葉が認められ一律に一回型の落葉をするとはみなし難い例もあるが、冬から春にかけては落葉せず、この意味では変種内では、比較的良く似た落葉パターンを示すとみてよいであろう。なお、これらの変種類の夏の落葉の細部に関しては、後に検討する。

Fig. 3 には、様々な地域から集められた単維管束 (Subgenus *Strobus*) に属するマツ類の落葉速度を Fig. 2 と同じ方法で整理し、原産地の平均緯度 (Fig. 3, A) および平均温量指数 (Fig. 3, B) によって並べた。この図によると、京都付近にも自生する *P. himekomatsu* は明確な秋一回型の落葉を示し、11月上旬に集中して落葉する。韓半島北部から中国東北部の寒冷域に分布し、日本では長野県に遺存種として分布する *P. koraiensis* は *P. himekomatsu* より半月か

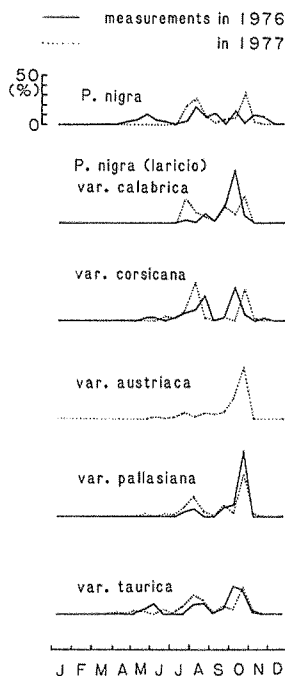


Fig. 2 Monthly needle fall in percent to annual total for Corsican pine and its varieties. —1976,1977

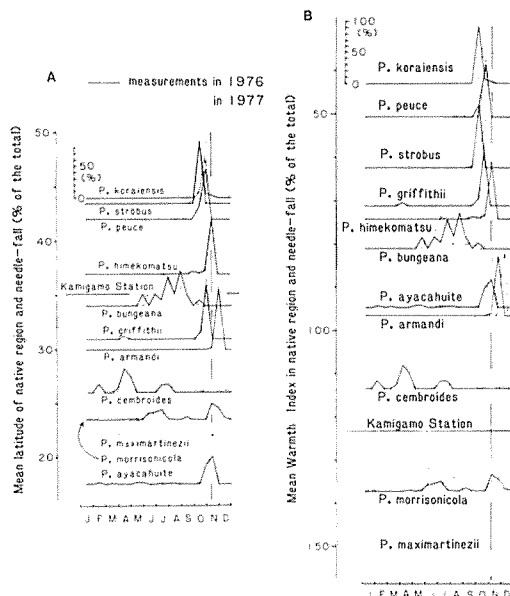


Fig. 3 Monthly needle fall of pine according to the mean latitude of native habitat (A) and mean Warmth Index (MWI, B) in pines of Subgenus *Strobos*.

1カ月ほど早く落葉最盛期を迎えた。高緯度地方に分布するゴヨウマツ系統の種類では、落葉最盛期をやや早く迎え、10月頃である種が多い。その落葉型は秋の一斉型が多い。すでに、*P. nigra* の変種間で調べたように、ゴヨウマツ系統のマツの落葉期は、2回繰り返した調査年で落葉最盛期が半月ほどずれる例がみられ、厳密な意味での季節的規則性には従っていない。これは、落葉が日長条件などの厳密な規則性をもつ条件に対応した性質ではないことを示唆する。ただし年度によって全く異なる落葉パターンを示すこともないようである。例えば、試験地で8年間トラップ法で調べられた *P. strobus*¹⁹⁾ の落葉期は秋で、その最盛期に大きな違いは認められなかった。

原産地の平均緯度によって落葉型を並べた場合、落葉期の日長条件を比較するためには、都合がよい。しかし、中緯度地方に分布する種でも高い山岳地に生育する種では、生育期間は長くはない、秋の低温期は比較的早く訪れる。この理由で、緯度に対して種を並べて比較する方法が適切であるとは思われない。例えば、Fig. 3, A に示した *P. ayacahuite* は低緯度のメキシコを原産地とするゴヨウマツである。この落葉型は、秋の一斉型を示し、この意味では高、中緯度地方の低温域に分布する種群と同じである (Fig. 3)。Fig. 3, A を原産地の温度指数、MWI によって置き換えた Fig. 3, B によれば、*P. ayacahuite* の分布温度帯は一斉型を示す *P. armandi* の上に並び、この種が一斉型を示しても当然のように思われる。各種を原産地の MWI 値によって並べると、一応、原産地の温度傾度によって示すことになるが、問題がない訳ではない。低緯度の高山では、MWI 値は低くても冬の寒さが温和であり、冬季に厳寒となる北方の種とはやはり条件が異なる。落葉期の細部の問題に関しては機会を改めて検討することとして、ここではマ

ツ類の生長が日長条件に対して中性であるとした MIROV²⁾ の指摘に従って、主に温度条件をめぐって検討したい。

すでに調べたように、MWI 値にそって並べたゴヨウマツ類の落葉は、分類群および原産地の温度条件によって落葉期が異なっていた。種群の異なる3種を除き、Subsect. *Strobi* に属する種群だけからみると、低温域の種の落葉はやや早く、10月の前半に最盛期をむかえた。しかし、温帯のマツ類では落葉最盛期が遅れ、11月になった (Fig. 3, B, *P. ayacahuite*, *P. armandi*)。このような落葉期の遅れは原産地の生育期間が長い条件に適応した結果とも考えられる。さらに温暖な地域のマツ類では、秋の一斉型の落葉が崩れ、*P. bungeana* の例のように7, 8月の生育期間内に落葉し、*P. morrisonicola* のように晩秋のふたつのピークを示す種類もある。特異な種群に属する *P. bungeana* を除くと温暖域のゴヨウマツの落葉は春または夏にも落葉する傾向があるらしい。また、Subsect. *Strobi* の系統群は、原産地の低温度域に関連して、秋の一斉落葉型の種が多く、それらの型が安定した性質をもつ特徴がある。

Subsect. *Sylvestres* に属する8種のマツの落葉期を Fig. 4 に示した。この種群でも調査の第1年目と2年目で、落葉速度の季節的傾向が大きく変化する種は少なく、この種群のほとんどが秋の一斉型落葉を示した。ただし、やや傾向の異なる種も認められる。ヨーロッパの高山に分布する *P. montana* では6月から落葉が認められ10月の前期に最盛期を迎えた。また、アジアの亜熱帯を原産地とする *P. merkusii* は4月~9月に落葉するらしい。この種群では、温帯の *P. densiflora* で落葉が最も遅い性質が認められ、この種の最盛期は11月の前半頃らしい。この種の傾向を強調すれば、Subsect. *Sylvestres* 種群の示す全体的傾向は、Subsect. *Strobi* 種群の傾向と似ていたともみなせる。すなわち、高緯度地域の種ではやや早く落葉期を迎え、中緯度の種でやや遅く、熱帯域付近の種 (*P. merkusii*) では生育期間内に落葉するようになる (Fig. 4, A)。

この種群でも、*P. massoniana* のように、暖温帯の種では春に落葉する性質が現われた種もある。

Subsect. *Ponderosae* に属するマツ類は、アメリカのロッキー山脈南部からメキシコにかけて分布する種群で、多くの種は乾燥気候または冬雨型気候の比較的温暖な地域に生育する。この種群でも、*P. ponderosa* など、この種群内でも低温域に分布する4種は、秋の一時期に落葉した (Fig. 4, B)。この4種のうちで *P. hartwegii* の落葉期はやや遅れる。この種はメキシコの高山に生育する種で、原産地の温度条件、MWI 値は低いが秋の低温期は遅くはなく、Subsect. *Strobi*, Subsect. *Sylvestres* の例からみると特殊な例ではない。Subsect. *Ponderosae* に属する種の特徴的な点はメキシコのやや低い場所に生育する4種の落葉期が、春秋の2回に分かれた点である。特に、*P. lawsonii* では、12月から4月の、植物の生育休止期に落葉した。

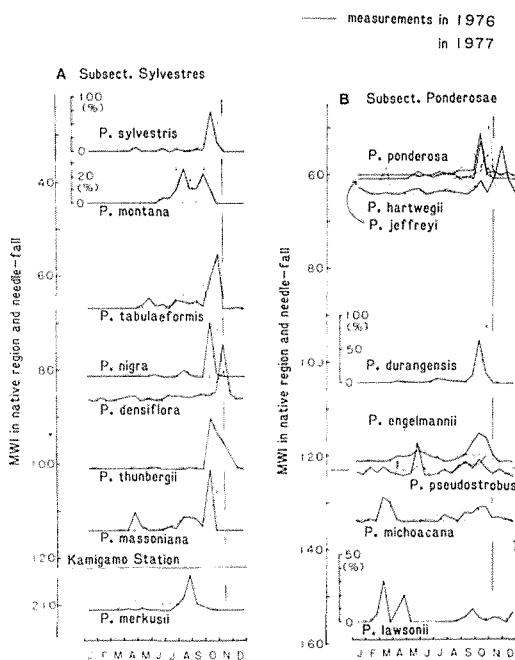


Fig. 4 Amount of needle fall according to MWI at native habitat for two pine groups of Subsect. *Sylvestres* and Subsect. *Ponderosae*.

年一回型の伸長様式を示すマツ類で、その他の4種群6種の落葉の季節的経過をまとめて Fig. 5 に示した。これらの種類でも低温度帯に分布する種は秋に一斉に落葉する傾向を示し、温暖な地域に分布する種では生育期間内に落葉する傾向がある。これらの種のうち *P. contorta*, *P. muricata*, *P. pinea*, *P. oocarpa* は北アメリカ西部、メキシコ、地中海沿岸に生育する種類である。*P. pinea* は1年目と2年目で落葉の季節に差異はないが、落葉の最盛期に違いが認められた。*P. contorta* の落葉最盛期は、*P. montana* 同様秋であるが、夏にも落葉する性質が認められた。*P. oocarpa* の原産地の温度条件 (MWI) は、日本原産の *P. densiflora* と大差はない。にもかかわらず、その落葉型は対照的である。*P. oocarpa* では、冬の一時期を除いて、常に落葉しているらしい (Fig. 5)。この種は、熱帯域に育成される数少ないマツとして知られ、この種の主軸伸長が年一回の伸長型であるかの判定は、上賀茂試験地での調査であるので自信がない。

マツ類のうちでは、より低温域に分布する Subgenus *Strobus* の種群では、大部分の種の主軸伸長は単節型で、その落葉型も秋の一斉型が多い。しかし、Subgenus *Pinus* の種群で、Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Ponderosae* の2グループでは、様々な落葉型の種が認められ、しかも原産地の温度環境に対して通年型から春秋2回型、秋の一斉型へと一連の性質の傾斜が認められる。以上に示した落葉型とは異なる種が Fig. 3, Fig. 5 に認められる。*P. bungeana*, *P. pinea*, *P. roxburghii* の落葉型である。これらの種の落葉は、京都での夏に落葉が認められるもので、その他の種としては Subsect. *Sylvestres* に属する *P. merkusii* だけのようである。

以上、各種の示した落葉期を整理すると、4、5月の春、7、8月の夏、10、11月の秋及び通年の落葉期に分けられるようである。

2. 落葉と葉令

生産器官である葉は、毎年生産されるが、他方で、その量にはほぼ見合った量が間引かれる。森林の生産力の推定に関連して、すでに多数の森林で落葉量の測定はなされているが、その内容 (葉の年令) がほとんど調べられていない。マツ林の葉の現存量とその維持機構に関連して *P. densiflora* の年令構成が蜂屋¹⁴⁾らによって、MAILLETTE¹³⁾ によって *P. nigra* の葉の年令構成が調べられた。これらの結果から旧葉だけが順次、落葉するものでないことが理解されるが、これらは落葉の年令を直接調べたものではない。前節で検討した落葉期は、全落葉量の結果である。葉の年令によって落葉期が異なるとすれば、落葉期そのものに対する解釈が変わる可能性がある。そこで、葉の年令と落葉期に関して調べておく必要がある。

Fig. 6, Fig. 7 には、それぞれの種の落葉速度 (本数/0.5カ月・枝) を各年令に分けて示した。

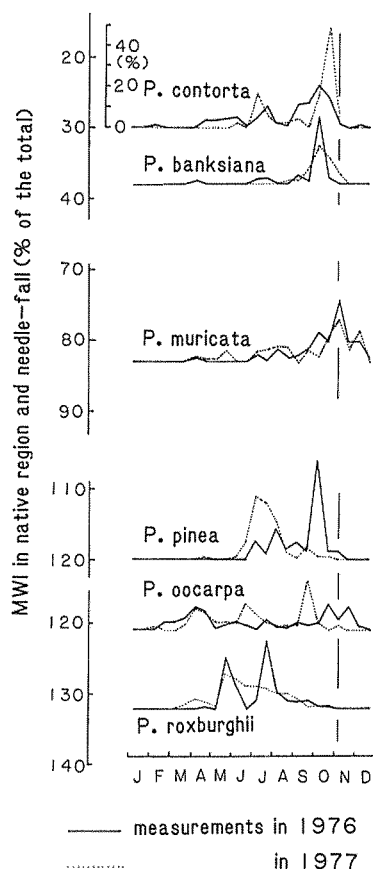


Fig. 5 Amount of needle fall according to MWI series for pines with single flush type of shoot growth.

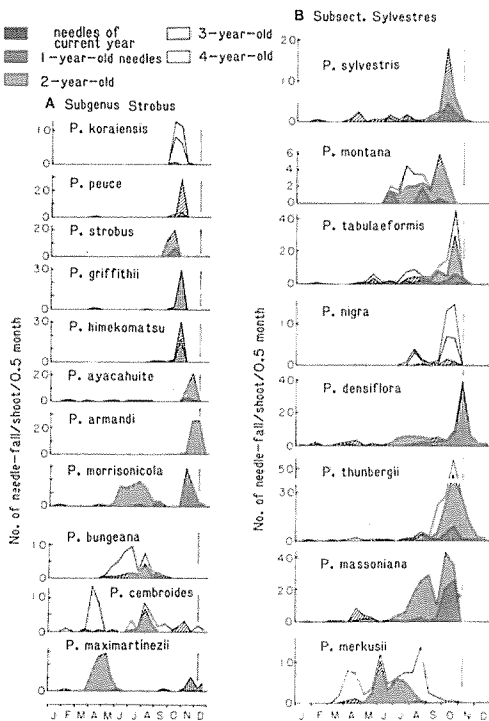


Fig. 6 Age and time of needle fall in pines of two subsections, *Sylvestres* and *Ponderosae*.

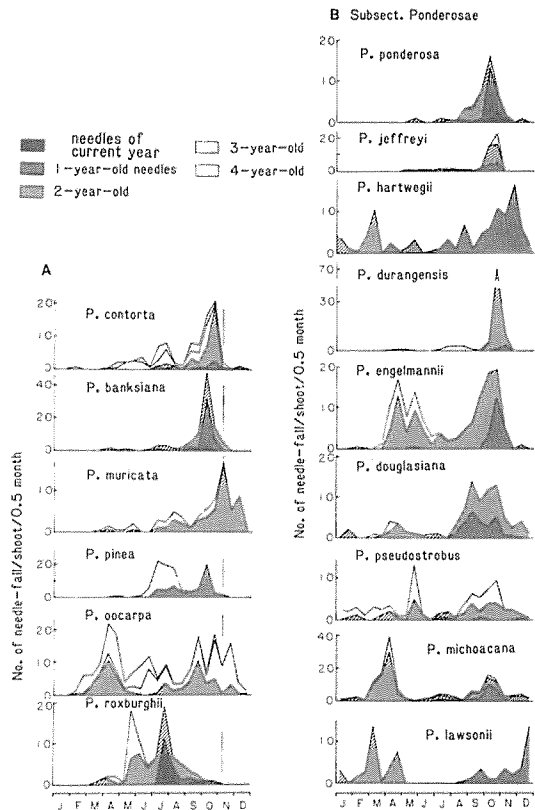


Fig. 7 Age and time of needle fall in 15 pine species.

これらの図からも明かなように、マツ類の落葉は、ある年令に達した古い葉から落葉するとは限らないらしい。落葉は、新しく発生した葉（当年生葉）では少ないが、1年以上経過した葉では量的差異はあるものの、各年令の葉が落葉する。ゴヨウマツ系統の落葉で、秋の一斉型の落葉を示す種群では、年令の異なる葉がほぼ同時に落葉していた（Fig. 6, A）。しかし、春秋2回に落葉した *P. morrisonicola*, *P. maximartinezii* では、春のピークに古い葉が落葉し、秋には新しい葉が落葉する結果を示していた。秋～春の間に時間の経過があるので、秋にある程度の葉が落葉し、その際に残された葉が翌春に落葉するとみることできる。特殊な落葉期を示した *P. bungeana* でも落葉期そのものは夏であるものの、初夏の落葉には3年を経過した古い葉の比率が大きく、その後期には2年生の葉が多く間引かれる。

年令の異なる葉が、季節を分けて落葉する性質は Subsect. *Sylvestres* では *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. densiflora*, *P. massoniana* など、Subsect. *Ponderosae* では *P. hartwegii*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. douglasiana*, *P. michoacana*, *P. lawsonii* などの種でみられた。新しく伸びだした葉の、年内の落葉は *P. roxburghii*, *P. ponderosa* で認められたが、これらの落葉期は、落葉最終期であった。新葉の落葉は、他のマツ類ではほとんど認められず、あったとしてもごくわずかである。*P. cembroides*, *P. pseudostrobus* など、比較的低緯度地方に分布する種では、年間または生育期間を通じてそれぞれの年令の葉が落葉したが、古い葉が早い季節に間引かれる傾向は認められる。

以上、調べられたマツ類全体からみると、旧葉は早期に落葉する傾向が明かであったが、新、旧の葉が別々の季節に落葉する種はあっても、残された葉が次の季節に落葉するとされる性質のもので、葉令によって季節を分けて落葉する種は少なく、異令の葉の落葉が同時に進行する種が多い。落葉する葉の年令は、当然、葉の寿命とも関わる問題であるが、葉の寿命に関しては別の機会に検討したい。

検 討

北半球の各地に分布するマツ類は、それぞれの気候条件に適応し、同じマツ科植物内でも他の種群と比較すると特別に多様な生活様式を獲得しているが、落葉に関しても同様である。新条の伸長様式^{3,6,10)}、幹の肥大生長^{8,10)}、葉伸長期間^{7,10)}などに関して前報告で、また葉の落葉期に関しては前節で調べたように、単純ではない。それらの落葉を、季節と回数などによって類型化すると秋の一斉型、春秋の2回型、通年型の三類型に大きく分けられる。しかも、それらの落葉型には、天然分布域の温度環境に対するある規則性と、種群内での一連の性質上の傾斜が認められる結果を示した。そこで、この2点に関して詳しく検討したい。

前節で調べたように、具体的な落葉期は京都での春、夏、秋に認められたが、それら落葉期の内容はそれぞれ異なるであろう。そこでまず、秋の落葉期から検討したい。気候環境に対する点に関しては、原産地が異なるマツ類で、秋に明確な落葉期が現われる種類間で、京都での温度条件に対する対応に、ひとつの示唆があると思われる。原産地の温度条件が京都のそれより低い地域に自生するマツ類では、2年間に現われた落葉期は、ほぼ秋の一斉型で、早い種で10月後半に遅い種でも11月前半であった。この現象は、上賀茂試験地で育てられた上記のマツ類の落葉期が原産地での落葉期に律せられているより、試験地での温度条件に対応して落葉期を迎えていると推測される。この現象をより明確に示すために、それらのマツ類の原産地での温度条件 (MWI) と、それぞれの種が試験地で示す一斉落葉期の直前までの積算温度 (1976年度の温度量, WI, °C・月) との関係と比較した。試験地での温度量は1月からそれぞれの種の落葉前までの、月平均気温から5°Cを差し引いた温度を加え合わせ、月の後半に最盛期を迎えた種は、その1/2の温度を加えた。出来上がった図は、前節で調べた季節を温度指数に置き換えたにすぎないが、その図によって原産地での温度指数と試験地での落葉期前までの温度量を直接比較できる利点がある。上記のほとんどのマツ類は、試験地での温度量、102~120程度で落葉期を迎え、それは原産地の温度量 (MWI) にほとんど無関係であることが明かである (Fig. 8)。 *P. densiflora* に関しては、日本の数地点で落葉期を調べた報告がある。*P. densiflora* の落葉の最盛期は、岩手県²⁰⁾で10月に、栃木県の益子¹⁴⁾で10月末に、埼玉県²¹⁾で11月に、愛知県の豊橋²²⁾で11月に、今回の調査の京都では11月末に迎えた。調査年度は異なっても、これらの結果は気温の低下が早く訪れる地方で早い最盛期を迎えていたことが明らかであった。ただし、このうちの2例^{21,22)}は、5月にも量は少ないが、明らかな落葉期を確認している。

以上から、低温域を原産地とするマツ類は、原産地での MWI を越えても落葉することなく維持し、試験地での他のマツ類が落葉期を迎える頃にほぼ一斉の最盛期を迎えていることが確認できる。北方原産のマツ類の、この落葉は、落葉広葉樹類と同様、晩秋に紅葉 (黄葉) となって最盛期を迎えるので、マツ類自体の示す葉の間引きである。この落葉は、京都での秋の低温に対応する現象であろう。Subsect. *Sylvestres* のうちでも、北方系の種類で長い落葉期を示した *P. nigra* とその変種類、*P. montana* および *P. contorta* はやや異なる。これらの種の落葉は、春の落葉を別として、夏以後秋まで続くので *P. bungeana* などとは異質のものである。これらの種

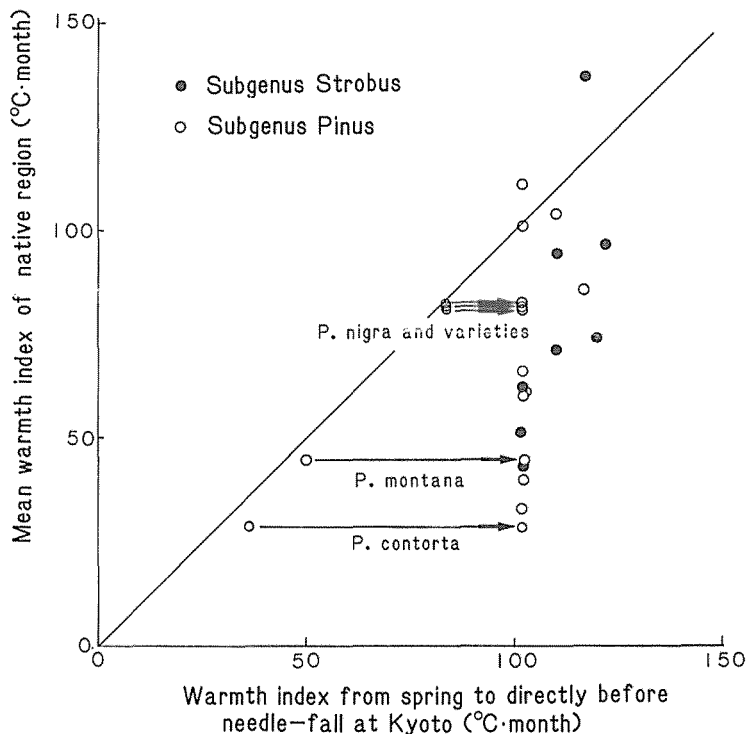


Fig. 8 Relation between two temperature conditions, MWI in native pine habitat and WI of the species directly before needle fall season at Kyoto. ○—→: indicates from start of leaf fall in summer to end in autumn for some pines distributed in high latitude regions. Although the season of needle fall was related to the native thermal environment, it was basically regulated by the thermal conditions at Kyoto, the pattern of needle fall seems to have acquired during the adaptation to the native habitat.

の、初期の落葉時点の温度量は原産地の MWI 値に近く、終期の落葉は、ほぼ他の種と同調した (Fig. 8)。厳密な意味では、落葉開始時期が原産地の MWI にびたりと一致するとは限らないが、Fig. 8 に示した *P. nigra* の変種、*P. montana* 及び *P. contorta* の比較的長い落葉期間は、秋の一斉落葉型を示すマツ類の落葉に関連して、以下の合理的仮説を説明するに十分であると思われる。すなわち、上賀茂試験地で、原産地の温度量にほぼ達すると、葉の伸長、幹の肥大生長などの諸生長を完了する北方系のマツ類では、葉は落葉しやすい状態となる。このために、物理的原因その他によって葉の一部は秋以前にも落葉する。大部分の葉は、秋季の低温によって落葉への準備が整い、しばらく後に一斉落葉が開始される。このように、夏から秋の葉の対応を2段階に分けることによって、*P. nigra* の変種、*P. montana* その他の種にしばしば認められる最盛期以前のかかなり多い落葉量が説明できるのではあるまいか。この場合の秋の低温については、個々の種でどの程度異なるものか、ここでは詳しく検討はしないが、実験的に調べることは可能であろう。また、これらの種類の一斉落葉の主要因が秋の低温によるものとすれば、当然、それらの種を育成する場所によって落葉最盛期は季節的に異なることになる。ただし、秋に一斉に落葉する性質そのものは、種の獲得した性質として保持されるであろう。別の言い方をすれば、マツ類の落葉も主軸伸長、針葉伸長、肥大生長などと同様に、原産地で獲得した性質を、京都の気候条件下でも可能な限り維持していたとみなされる。その他の根拠としては、先の *P. strobus*¹⁹⁾,

P. densiflora^{14,20,22)} の例や、フロリダ半島で調べられた *P. elliottii*²³⁾ の落葉が四季を通じて進行し、今回の京都²⁴⁾ での結果と同じ結果や、日本の4地点で調べられた *P. taeda*^{21,24~26)} の落葉型が、最盛期は異なっても同じ結果となっていたなど、調べたら枚挙にこと欠かないであろう。上賀茂試験地での落葉型に様々なタイプが現われ、しかもそれらが一連の性質として示されたこともその傍証となろう。

北方系針葉樹のほとんどが秋に一斉に落葉するが、この落葉型に加えて、中、低緯度地方に分布するマツでは、春にも落葉が認められていた。この落葉は、マツ属以外でも現われる性質であり、身近な例としてマツ科植物のヒマラヤスギ (*Cedrus deodara*) がある。照葉樹類の落葉も春であることが多い。照葉樹林の葉群の光合成、呼吸速度を季節的に調べて、NISHIOKA²⁷⁾ *et al.* は興味ある結果を報告している。九州のシイ林での物質生産速度は、春と秋に高く、冬季でも生産的にプラスであったが、気温が高く、呼吸消費が多い夏には、葉群の生産としてはマイナスとなる月もあった。生産速度が高い晩秋から春までの季節には落葉することなく、生産的にマイナスとなる直前の晩春から初夏に、この森林では落葉の最盛期²⁸⁾ を示していた。このような説明によれば、このシイ林の落葉期が、晩春から初夏になる十分に合理的な意味があったことになる。中、低緯度地方の温度条件の似た場所に分布するマツ類に現われる春の落葉も、このような合理的理由があり、この温度域のマツ類の春の落葉にも、意味があると思われる。ただし、冬季の生産がプラスにならない低温域では、冬に多量の葉を維持する必要性はない。このような低温域では秋に一斉の落葉型の方向に適応するのは当然なことと思われる。春の落葉期も、原産地の冬の長さによって異なってくるであろうが、同じ温度条件の京都に育てられたマツ類の落葉期は多くの種で4月頃で、ほぼ同調していた。

P. pseudostrobus, *P. oocarpa* などの季節が不確定な落葉に関しては、先の仮説によれば、低緯度地域の、低温が十分でない環境下に適応し、秋の低温に対する感受性が欠落している性質であると判断される。原産地で低温がないにしても、上賀茂試験地では、ガラス室内でも0°C程度の気温にさらされる。にもかかわらず、これらの種では一斉に落葉することなく、季節を問わず落葉する。このような現象は、秋の低温に対する感受性が獲得されていない性質と考えられる。低緯度域のマツ類は、主軸が年に一回伸長する種であっても、針葉の伸長期間は長く、長い針葉を形成する。このような生長は、生育期間の長い気候条件に対応した性質であることはすでに報告したが、葉の落葉も、この生長の特徴と関連した性質であろう。決まった季節の落葉がないために何等かの原因で落葉し、この理由でこれらの種類では、年によって落葉最盛期が異なる現象が現われる。

P. merkusii を含めた4種が、やや異質な落葉型を示したことはすでに指摘した。興味深い点は、*P. merkusii* を除く3種が、いずれもマツ属内で小亜節に属し、しかも遺存種とみなされる種類であることである。SHAW²⁹⁾、石井³⁰⁾ がマツ属の性質、形質から指摘したように、*P. pinea*, *P. roxburghii*, *P. bungeana* の3種は古い形質を保有する種である。仮に、落葉型の性質が極めて保守的な性質であるとすれば、これらの種の特異な落葉型はマツ属種群の古い時代の落葉型を示している可能性がある。特異な落葉型を示した4種のうちの3種までが形質の古いマツであることは、決して偶然ではないであろう。このように考えると、種によって異なる様々な落葉型に歴史的方向性が与えられるであろう。

マツ属の古生物学的研究に関しては、化石種の同定が困難な理由から進んではないが、大まかには調べられている。過去の、地球が暖かい時代には、高緯度地域に分布していたマツ属は、北方域の気温低下に伴って次第に南下し、第四紀の氷期に低緯度地域まで進出した。高緯度地方への再進出は、間氷期の気温の上昇によると考えられている。他方、第四紀以降の低温時代にマ

ツ類自身が、低温に対する耐性を獲得^{5,31,32)}したことも、高緯度地方への再進出に寄与しているものと考えられている。以上のマツ属の分布の歴史的背景を考慮すると、古い形質を有するとされる Subsect. *Krempfii*, Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Balfourianae* など、および Subgenus *Pinus* に属する Subsect. *Canarienses*, Subsect. *Pineae* などの小種群が、中緯度以南の温暖な地域に分布している状況には十分な意味がある。また、このようなマツ属の落葉型に関しても示唆を与えるであろう。

第三紀以前の暖かく、生育期間の長い気候条件下に生育していたマツ属の落葉は、前記4種の例のように生育期間内に進行するタイプであったであろう。これらのマツは冬季の寒さが温和な場所に遺存的に分布し、このような落葉型を保存しているものであろう。通年の落葉型の種は、この落葉型と基本的には異ならない。さらにそれらの種類以上に、低緯度地域の長い生育期間に適応して通年落葉する性質を増長させたものと思われる。四季の気温変化があり、しかも冬季に比較的温暖な地域には、春秋2回の落葉型のマツ類が占め、冬季に低温となる地域では秋の一斉型のマツに替わる。この一連の性質の変化は、第三紀後期以後の、高緯度地方の寒冷化と気温の較差の増大に対応して、マツ類の落葉が秋の低温に律せられる方向に適応してきた過程を示すと考えられる。

今回調べた多種群からなる3群のうちで、比較的低温域を分布地とし、秋に一斉型の性質が強い Subsect. *Strobi* の種群を除いて、Subsect. *Pinus* に属する2群は、それぞれの落葉型を擁し、しかもそれらがほぼ連続的に移り変わる。この様相は、以上の落葉型の獲得に関する仮説を支持するものと思われる。多くのマツ類で春に落葉する、共通の性質が認められ、秋の一斉型の種でも *P. griffithii*, *P. sylvestris*, *P. massoniana* その他の種で春の落葉の傾向があった。*P. densiflora* でも、量は少ないが、明らかな春の落葉が報告^{21,22)}されている。この春の落葉は、春秋2回型であった過去の性質の現れであろう。以上の仮説に従えば、日本列島に分布するマツ類の落葉型は全て秋の一斉型であると思われ、この点に関しては新しい性質を獲得した種類であると判断される。

引用文献

- 1) FLORIN, R.: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Act. Horti. Bergiani 20. 121-311, 1963
- 2) MIROV, N. T.: The Genus *Pinus*. 602pp. Ronald Press. New York, 1967
- 3) 大島誠一: マツ属の分布と生理的特性. 北方林業. 31. 377-382, 1979
- 4) 堀田 満: 植物の分布と分化. 400pp. 三省堂. 東京, 1974
- 5) 酒井 昭: 植物の耐凍性と寒冷適応—冬の生理・生態学—. 469pp. 学会出版センター. 東京, 1982
- 6) 田中弘之・大島誠一・赤井龍男: 外国産マツの新梢の伸長と形態. 京大演集報. 11. 38-49, 1976
- 7) 大島誠一・中井 勇・赤井龍男: マツ属の針葉の伸長について. 京大演集報. 11. 58-68, 1976
- 8) ———・田中弘之・藤本博次・中井 勇: マツ属の肥大生長の季節変化. 京大演報. 49. 20-29, 1977
- 9) ———: 針葉樹の冬芽の形態と伸長様式. 京大演報. 59. 52-64, 1987
- 10) OOHATA, S.: Growth types and growth activities of shoots, needles, and cambium in the Genus *Pinus*. 京大演報. 58. 73-86, 1986
- 11) 大島誠一・渡辺政俊・井栗慶一: マツ属の落葉について(予報). 日林関西支講. 28. 185-188, 1977
- 12) ———・渡辺政俊: マツ属の落葉期と主軸の伸長型. 日林関西支講. 36. 173-176, 1985
- 13) MAILLETTE, L.: Needle demography and growth pattern of Corsican pine. Can. J. Bot. 60. 105-116, 1982
- 14) 蜂屋欣二・藤森隆郎・棚秋一延・安藤 貴: アカマツ幼令林の葉量および落葉量の季節変化. 林試研報. 191. 101-113, 1966
- 15) CRITCHFIELD, W. B. and LITTLE, Jr. E. L.: Geographic distribution of pines of the world. U. S. Dept. Agr. For. Serv. 95pp. 1966

- 16) MANFRED, J. M. : Selected climatic data for a global set of stations for vegetation science. 306pp. Dr W. Junk Publ. New York, 1982
- 17) 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—23, 1978
- 18) ———：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—統一. 京大演報. 59. 16—30, 1987
- 19) 古野東洲：未発表資料
- 20) 佐藤昭敏・加藤亮助：アカマツ幼令林における落葉枝の量季節変化（予報）. 日林東北支講. 20. 54—57, 1968
- 21) 千葉春美・石井幸夫：テダマツとアカマツ林分における落葉量と土壌について. 日林誌. 51. 325—327, 1969
- 22) 大政正隆・森 経一：落葉に関する二、三の研究. 帝室林野局林試報. 3. 39—101, 1937
- 23) 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
- 24) 大島誠一・渡辺政俊：未発表資料
- 25) 古野東洲：テダマツ林の食葉性昆虫による被食量について. 京大演報. 44. 20—36, 1972
- 26) 赤井龍男・古野東洲：テ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
- 27) NISHIOKA, M. and KIRITA, H. : Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan. (KIRA, T., ONO, Y. and HOSOKAWA, T. ed.) JIBP Synthesis. 18. 288pp. University of Tokyo Press. Tokyo, 1978
- 28) ———, HOZUMI, K. KIRITA, H. and NAGANO, M. : ibid.
- 29) SHAW, R. D. : The Genus *Pinus*. Arbo. 5. 96pp. Riverside Press, 1914
- 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
- 31) 酒井 昭・倉橋昭夫：日本に自生している針葉樹の耐凍性とそれらの分布の関係, 日生態誌. 25. 192—200, 1975
- 32) OOHATA, S. and SAKAI, A. : Freezing resistance and thermal indices with reference to distribution of the Genus *Pinus*. (Plant Cold Hardiness and Freezing Stress, LI, P. H. and SAKAI, A. ed.) Academic Press, New York, 1982

Résumé

To determine the speciation in the genus *Pinus*, seasonal falling of needles was measured for 34 pines with single flush type shoot growth. The pines were planted in Kyoto and kept under natural conditions except for some species from subtropical regions. They were cultivated in an unheated greenhouse. The falling of needles from one branch was measured twice a month for two years. Three patterns of needle fall were identified.

The needles of the pines brought to Kyoto from northern region (high latitude), which is cooler than Kyoto, fell in autumn. Those of the pines brought from southern region, which has a warm temperate or subtropical region, fell in spring and autumn, and those of the pines brought from the lower latitude region fell throughout the year. Some pines, such as *P. pinea*, *P. bungeana* and *P. roxburghii*, which seem to be old species, had needles falling mainly in summer.

Needle fall in autumn seems to be due to a response to the cold in Kyoto at that time, and occurs irrespective of the time the needles fall at their native habitat. Although the time maximum needle fall occurs differs with the habitat, the pattern of needle fall was not changed by the new habitat. That is, the pattern of leaf fall seen at the native habitat seems to have been acquired in response to the temperature conditions at that site. The species with leaf fall occurring throughout the year are considered to lack sensitivity to the cold temperature of autumn.

The age of the needles that fell was various, although it also varied with the longevity of the needle. The older needles tended to fall slightly earlier than the younger needles.

Judging from the history of the pines, the type of pines with needles falling during the growing season, in the Mesozoic Era, may be one of the oldest, and the other pines probably originated from this type. The pines in the low to intermediate latitude, with needles falling in spring and autumn were derived from this type in response to the cooling climate in the Quaternary period. The falling of needles in autumn was considered to be a character acquired in response to the cold of winter. These leaf fall characteristics are considered to have been kept by these pines to the present.