

マツ属の分布と温度環境

大畠 誠一

Thermal Distribution of the Genus *Pinus*

Sei-ichi OOHATA

要 旨

マツ属は針葉樹のうちでは最も多様な性質を持ち、進化した種グループであるといわれる。この多様な性質がどのように獲得されてきたかを明かにするために、マツ属全種が自生している場所の分布地図、高度の記録および世界の気象観測資料から温度環境を推定した。この推定値に基づいて、分類上の近縁種グループがどのような温度環境傾度のもとに生育しているかを種数分布密度によって分析を行った。温度環境要因としては、温量指数 (WI)、最寒月平均気温 (MTCM)、最寒月と最暖月の平均気温の較差 (TR) を調べた。マツ属全種についての3温度要因の推定値は表1に示されている。温度要因に対する種分布の環境傾度分析によって、下記の点が明かにされた。

- 1) 夏と冬の温度較差が大きく、さらに冬の低温が厳しい温度環境の地域まで進出しているマツは Subsect. *Cembrae*, Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Contortae* などに属する数種であり、これらの種群うちでも寒冷域で種分化が発生したと考えられる Subsect. *Cembrae* を除くとわずか2, 3種類に限られていた。他の大多数のマツ及び種群は温度環境が比較的温和な地域に生育していた。
- 2) 上記のマツ属の生育地と温度環境との関係から、次ぎの点が考えられた。第四紀以降に出現した厳しい温度環境に適応して新しい性質を獲得したマツは少なく、大多数のマツは、第三紀以前に獲得していた性質を保持し、その性質によって対応できる温度環境の場所に移動して現在、残存、生育しているものと解釈された。

は じ め に

約100種からなるマツ属は、マツ科植物のうちでは最も多様な性質、形質を有している植物群である。例えば主軸の伸長様式や冬芽の形態をとりあげても、単純には整理ができないほど複雑である^{1,4)}。これらの形質、性質を整理して理解するために、マツ属が生育している場所の環境条件を明かにしておく必要がある。

北半球の様々な気候帯の山岳地に分布しているマツ属の分類、地理分布などはすでに、多数の研究者によって調べられ、記載がなされている。日本では、林^{5,7)}によってマツ属を含めた針葉樹類の分布高度の記載と分布図作成がなされている。これらのデータは、CRITCHFIELD and LITTLE⁸⁾, MIROV⁹⁾, LITTLE & CRITCHFIELD¹⁰⁾らによってまとめられ、モミ属同様、世界各地でのマツ属の分布状況をかなり詳しく知ることができる。

CRITCHFIELD and LITTLE⁹⁾によって整理された分布図から、近縁種の地理的關係などの情報を得ることができるが、この平面図は、種の生育する環境条件を表すものではない。この図面の資料に気象の情報を組合せ、加工することによって生育場所の温度環境を推定することが可能となる。

MIROV⁹⁾はマツ属の分類とともに、各種類が分布する地域とその分布高度を山岳地域に分けて記載している。そこで、北半球各地の気象資料が得られれば、マツ属各種の分布域の温度条件が種類ごとに推測できる。このような推定手法によって筆者は、すでにかなりのマツの分布域における最寒月平均気温 (MTCM)、温量指数 (WI) などをマツ属の耐凍性^{11,12)}、落葉季^{13,14)}、葉の寿命¹⁵⁾ などに関連して計算し、提出してきた。ただし、これらは限られたマツ属のもつ性質と温度環境との関係を調べたもので、マツ属が生育する場所の温度環境そのものを対象に検討したのではなかった。そこで、この研究では、種の地理分布図、分布高度の記載および世界各地の気象資料から、マツ属全種が分布している温度環境を調べ、マツ属内での種群の特徴を明らかにしようとする。なお、生育場所を規制するもうひとつの条件である降水量の推定値に関しては、マツ属の生育場所が山岳地に多く、一般に低地にある気象観測点からの降水量の推測は危険であるので、今回の検討では、取り上げないことにした。

この研究は、10数年前、前大阪市立大学理学部の吉良竜夫教授から世界各地の気象資料を提供していただいたことが出発点になり、マツ属各種の温度条件を整理した結果と、前北海道大学低温科学研究所の酒井 昭教授との共同研究「マツ属の耐凍性と分布温度条件」において、植物と低温環境に関する様々なお教えを受け、マツ属各種の分布地域の温度条件を整理、検討したことが基礎となっている。報告をまとめるに際して両先生に深謝したい。

資 料 と 方 法

マツ属各種の分類表と分布域は CRITCHFIELD and LITTLE⁹⁾を採用した。この分類表は、MIROV⁹⁾の分類表に比べるとマツ属の種数がやや少なく、表1に示した94種からなる。この表では、キタゴヨウとヒメコマツを別種としていない。分類表は研究者の分類基準によって異なるので、どの分類表を採用するかは、今回の温度環境の整理に関連しても重要な問題である。マツ属の分類に関する研究は、いまだに続けられ、近年、PERRY¹⁶⁾によって再分類と生育地の記載が報告されている。但し、この分類表は、メキシコ、中央アメリカに分布するマツに限られているので、今回は採用せず、マツ属の全種類を総合的に整理している前出の分類表を採用したものである。

マツ属各種の分布高度は、MIROV⁹⁾の記載によった。ただし、全種類のうちで *P. wangii* に関しては高度の記載がなされていないので、今回の検討から除かれている。日本のマツ属に関しては、林 弥栄^{5,7)}の分布高度を参考にした。気象資料に関しては、吉良による資料(未発表資料)を採用したが、後にMÜLLER¹⁷⁾による世界の気象データが公表されたので、この資料によって補正している。日本国内の気象資料は理科年表¹⁸⁾によった。

各種のマツの分布地域内の気象観測点(地域内に観測点がない場合はその周囲の観測点)をえらび、生育地の分布高度の上限、下限と観測点との高度差を求め、気温の定減率 $0.55^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ の仮定のもとに各種気温、ここでは温量指数、最寒月平均気温、最暖月と最寒月の月平均気温差などを計算した。それらの結果は表1に示した。この換算によって、マツの分布高度がそれぞれの温度要因の幅として表現できる。この温度幅の内にマツ属各種が分布するものとして、それぞ

Table 1 Thermal indices with reference to native distribution of pines

	Difference of mean daily temp. in summer and winter	Warmth Index (WI)	Mean (MWI)	Mean temperature in the coldest month
Subgenus <i>Ducamposinus</i>				
Subject. <i>Krempfiani</i>				
<i>Pinus krempfii</i>	3.9 - 5.8	200.4 - 213.6	207.0	+15.1 - +16.2
Subgen. <i>Strobus</i>				
Subject. <i>Cembrae</i>				
<i>P. koraiensis</i>	24.1 - 45.5	18.9 - 67.9	42.8	-29.6 - -3.7
<i>P. pumila</i>	18.9 - 65.0	0.0 - 43.1	20.0	-46.5 - -9.8
<i>P. sibirica</i>	30.2 - 57.9	3.2 - 45.7	20.6	-40.3 - -2.4
<i>P. cembra</i>	18.9 - 23.0	9.3 - 41.0	23.7	-13.6 - -3.3
<i>P. albicaulis</i>	19.2 - 28.5	8.2 - 37.2	24.3	-15.2 - -2.2
Subject. <i>Strobi</i>				
<i>P. strobus</i>	19.6 - 33.1	36.9 - 84.4	62.2	-14.2 - -0.2
<i>P. monticola</i>	10.2 - 23.9	25.9 - 66.8	46.4	-6.3 - +2.5
<i>P. lambertiana</i>	14.2 - 22.0	38.6 - 98.2	64.7	-3.0 - +3.8
<i>P. flexilis</i>	22.4 - 30.4	31.7 - 56.5	43.6	-11.8 - -4.5
<i>P. strobiformis</i>	11.4 - 22.4	61.0 - 125.3	91.6	-2.3 - +10.9
<i>P. ayacahuite</i>	4.1 - 8.5	47.9 - 125.5	94.7	+6.4 - +12.6
<i>P. peuce</i>	21.1 - 24.6	31.2 - 69.9	50.6	-9.3 - -2.4
<i>P. armandii</i>	19.0 - 28.9	38.7 - 132.8	96.3	-0.3 - +9.2
<i>P. griffithii</i>	14.1 - 25.9	42.2 - 99.6	71.0	-7.3 - +1.8
<i>P. dalatensis</i>	5.0 - 5.6	101.9 - 161.3	129.4	+12.0 - +17.3
<i>P. parviflora</i>	23.8 - 29.5	33.2 - 109.8	64.4	-8.8 - +5.8
<i>P. morrisonicola</i>	13.2 - 15.0	71.0 - 203.0	137.1	+6.6 - +15.7
<i>P. fenzeliana</i>	13.0 - 22.2	131.7 - 171.3	151.5	+9.2 - +12.9
<i>P. wangii</i>	-	-	-	-
Subject. <i>Cembroides</i>				
<i>P. cembroides</i>	8.7 - 18.9	81.6 - 152.9	113.4	+1.8 - +13.3
<i>P. edulis</i>	20.2 - 30.4	20.3 - 92.7	51.6	-8.5 - +3.8
<i>P. quadrifolia</i>	13.9 - 14.0	54.8 - 94.4	74.6	+2.2 - +6.3
<i>P. monophylla</i>	14.0 - 26.1	49.1 - 116.5	78.2	-4.8 - +7.8
<i>P. culminicola</i>	13.8	21.1 - 34.7	27.4	-5.8 - -1.5
<i>P. maximartinezii</i>	7.8	138.6 - 171.9	155.3	+12.4 - +14.7
<i>P. pinceana</i>	5.3 - 11.4	104.7 - 136.2	120.6	+6.6 - +7.7
<i>P. nelsonii</i>	8.7 - 11.4	98.1 - 130.7	114.4	+5.7 - +10.9
Subject. <i>Gerardianae</i>				
<i>P. gerardiana</i>	21.7 - 23.7	57.0 - 121.1	85.1	-7.1 - +2.9
<i>P. bungeana</i>	24.7 - 31.8	60.1 - 102.8	81.0	-9.2 - -1.0
Subject. <i>Balfourianae</i>				
<i>P. balfouriana</i>	19.8 - 22.0	18.6 - 37.0	29.0	-9.8 - -3.6
<i>P. aristata</i>	21.4 - 26.5	27.1 - 42.8	37.6	-9.3 - -6.0
Subgen. <i>Pinus</i>				
Subject. <i>Leiophyllae</i>				
<i>P. leiophylla</i>	5.6 - 21.5	75.5 - 135.6	105.5	+8.6 - +13.2
<i>P. lumholtzii</i>	7.8 - 14.9	96.7 - 161.9	135.5	+6.3 - +14.1
Subject. <i>Canarienses</i>				
<i>P. canariensis</i>	6.1 - 9.7	29.2 - 98.5	57.4	+3.7 - +10.1
<i>P. roxburghii</i>	4.2 - 9.4	75.4 - 191.5	132.1	-3.2 - +8.6

	Difference of mean daily temp. in summer and winter	Warmth Index (WI)	Mean (MWI)	Mean temperature in the coldest month
Subsect. <i>Pineae</i>				
<i>P. pinea</i>	20.4 - 23.8	88.1 - 157.7	125.0	-5.7 - +11.3
Subsect. <i>Sylvestres</i>				
<i>P. resinosa</i>	23.6 - 37.0	30.6 - 68.2	55.1	-13.8 - -5.2
<i>P. tropicalis</i>	4.7 - 6.1	239.2 - 245.8	242.6	+21.9 - +22.9
<i>P. nigra</i>	17.2 - 26.7	48.0 - 136.4	81.2	-4.0 - +6.5
<i>P. heldreichii</i>	19.9 - 23.2	34.9 - 70.4	50.9	-9.4 - +0.4
<i>P. mugo</i>	14.4 - 25.2	14.3 - 74.6	44.2	-7.3 - +0.8
<i>P. pinaster</i>	11.2 - 19.9	76.5 - 130.0	111.9	+2.5 - +10.3
<i>P. halepensis</i>	13.2 - 22.2	101.2 - 167.8	135.2	+3.6 - +11.7
<i>P. brutia</i>	16.4 - 22.4	84.2 - 154.0	126.2	+0.3 - +9.8
<i>P. sylvestris</i>	11.2 - 62.6	8.4 - 70.6	33.8	-40.3 - -0.2
<i>P. densiflora</i>	18.3 - 46.1	42.3 - 142.0	86.4	-6.4 - +5.8
<i>P. thunbergiana</i>	13.8 - 25.3	75.7 - 142.0	100.9	-1.6 - +5.9
<i>P. massoniana</i>	10.0 - 15.0	66.8 - 178.5	113.9	-2.7 - +15.8
<i>P. taiwanensis</i>	10.3 - 15.0	43.5 - 170.0	104.7	+2.5 - +13.6
<i>P. luchuensis</i>	12.1 - 14.1	161.7 - 205.5	188.1	+11.2 - +16.1
<i>P. hwangshanensis</i>	21.0 - 26.5	43.9 - 65.9	55.7	-7.3 - -0.3
<i>P. tabulaeformis</i>	19.0 - 32.6	32.7 - 108.2	66.8	-13.9 - -2.4
<i>P. yunnanensis</i>	10.7 - 13.6	43.7 - 168.0	101.8	-1.6 - +10.7
<i>P. insularis</i>	3.5 - 5.7	89.3 - 200.5	142.0	+10.7 - +19.2
<i>P. merkusii</i>	2.0 - 8.3	154.3 - 257.1	211.0	+14.1 - +23.8
Subsect. <i>Australes</i>				
<i>P. palustris</i>	11.6 - 18.7	125.0 - 202.1	156.4	+5.2 - +15.4
<i>P. taeda</i>	14.4 - 22.4	114.9 - 184.4	146.9	+1.1 - +12.7
<i>P. echinata</i>	15.6 - 24.2	85.7 - 186.6	127.7	+0.3 - +8.6
<i>P. glabra</i>	16.0 - 18.7	149.1 - 179.8	160.3	+7.1 - +11.2
<i>P. rigida</i>	18.9 - 25.6	62.1 - 112.9	89.7	-5.4 - +4.7
<i>P. serotina</i>	14.4 - 18.7	118.9 - 184.4	153.2	+4.3 - +12.6
<i>P. pungens</i>	18.9 - 22.2	86.6 - 115.7	99.0	-1.7 - +4.5
<i>P. elliotii</i>	14.4 - 18.7	149.1 - 184.4	165.3	+8.0 - +12.9
<i>P. caribaea</i>	2.6 - 7.3	182.5 - 256.7	221.3	+16.3 - +22.3
<i>P. occidentalis</i>	2.7 - 4.2	149.8 - 234.1	179.0	+14.8 - +22.4
<i>P. cubensis</i>	4.0	201.1 - 251.6	227.7	+19.8 - +24.6
Subsect. <i>Ponderosae</i>				
<i>P. ponderosa</i>	13.8 - 31.4	41.9 - 84.3	60.6	-9.8 - +0.5
<i>P. washoensis</i>	21.1	26.8 - 42.9	35.8	-7.5 - -4.2
<i>P. jeffreyi</i>	19.2 - 22.0	36.6 - 87.5	61.1	-4.8 - +1.7
<i>P. engelmannii</i>	8.0 - 17.9	85.0 - 148.7	120.7	+2.5 - +12.3
<i>P. durangensis</i>	5.9 - 14.9	84.1 - 135.5	104.6	+2.3 - +12.0
<i>P. cooperi</i>	9.8 - 14.9	79.2 - 155.3	118.9	+4.6 - +12.2
<i>P. montezumae</i>	4.1 - 13.8	77.9 - 170.4	112.4	+6.3 - +16.2
<i>P. hartwegii</i>	4.1 - 8.7	21.0 - 99.1	64.1	+2.3 - +10.7
<i>P. michoacana</i>	4.5 - 9.4	95.1 - 166.1	133.7	+5.3 - +15.8
<i>P. pseudostrobus</i>	4.1 - 11.4	68.4 - 170.4	123.7	+8.2 - +16.2
<i>P. douglasiana</i>	5.9 - 13.3	98.3 - 164.9	131.7	+8.3 - +15.3
<i>P. teocote</i>	4.5 - 12.0	52.9 - 155.1	100.8	+0.4 - +16.0
<i>P. lawsonii</i>	5.6 - 7.8	99.1 - 220.0	155.2	+8.8 - +19.3

	Difference of mean daily temp. in summer and winter	Warmth Index (WI)	Mean (MWI)	Mean temperature in the coldest month
Subject. <i>Sabinianae</i>				
<i>P. sabiniana</i>	14.9 - 19.7	38.8 - 133.0	84.6	+1.8 - +8.6
<i>P. coulteri</i>	15.0 - 15.3	34.9 - 108.9	70.3	+0.4 - +10.2
<i>P. torreyana</i>	5.6 - 7.9	122.9 - 146.5	134.6	+11.2 - +12.8
Subject. <i>Contortae</i>				
<i>P. banksiana</i>	23.6 - 44.8	26.6 - 54.5	37.9	-26.8 - -9.7
<i>P. contorta</i>	8.6 - 31.5	10.2 - 49.7	29.9	-30.2 - +5.2
<i>P. virginiana</i>	18.4 - 25.3	85.7 - 139.6	111.3	-1.6 - +7.1
<i>P. clausa</i>	9.5 - 16.2	173.5 - 220.4	195.1	+11.2 - +18.2
Subject. <i>Oocarpae</i>				
<i>P. radiata</i>	7.2	78.2 - 108.5	92.3	+8.2 - +11.0
<i>P. attenuata</i>	10.4 - 22.0	54.9 - 118.6	79.9	-0.3 - +6.5
<i>P. muricata</i>	5.6 - 10.4	64.0 - 114.5	83.1	+7.8 - +12.3
<i>P. patula</i>	5.3 - 7.5	48.9 - 136.2	100.7	+5.3 - +13.6
<i>P. greggii</i>	5.3 - 11.4	71.8 - 157.1	113.7	+3.2 - +12.7
<i>P. oocarpa</i>	4.1 - 13.3	68.4 - 170.5	121.1	+8.3 - +15.6
<i>P. pringlei</i>	5.6 - 8.5	101.9 - 203.5	150.1	+10.3 - +18.4

Subject. *Australes*

P. rigida
P. pungens
P. echinata
P. taeda
P. serotina
P. palustris
P. glabra
P. elliotii
P. caribaea
P. occidentalis
P. cubensis

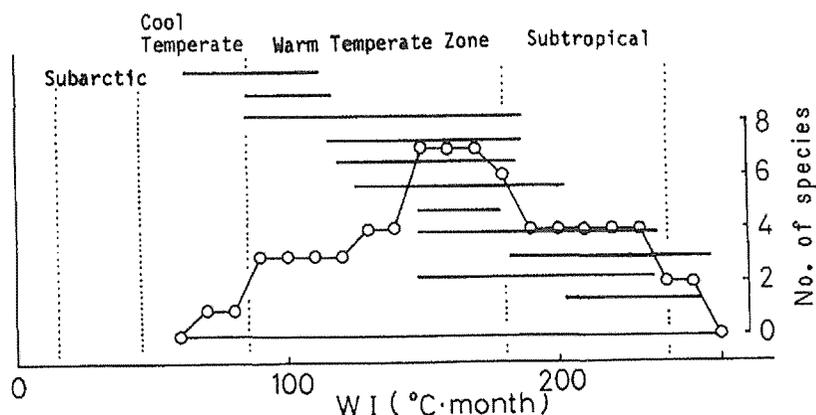


Fig 1 Temperature ranges of native regions of pines and method of constructing species number density against the temperature gradient of Warmth Index (WI) of the pine regions, using subsection *Australes*. This method was employed for the other temperature factors and latitudes of the species ranges in pines.

れの温度域に何種が分布するかを重ね合わせると温度要因に対する種数分布図ができあがる。

図1にはテーダマツの仲間 (Subject. *Australes*) を例にとり、今回採用した種数の温度分布図を作成する方法を示した。温度要因としては温量指数 (WI) によって組み立てたものである。温量指数のかわりに他の温度要因を傾度にするによって、様々な温度要因に対する種数分布図 (温度分布図) ができる。また、マツ属内の種の組合せによって様々な分布図が作成できる。

植物分布に関連する温度要因としては、積算温度の一種である温量指数 (WI) を計算した。この値によって、生育期の温度とその期間の長さが明かとなり、さらに吉良^{19,20)} による気候区分に従えば気候帯に区分することが可能となる。植物分布は温量指数 (WI) だけでなく寒さ指数

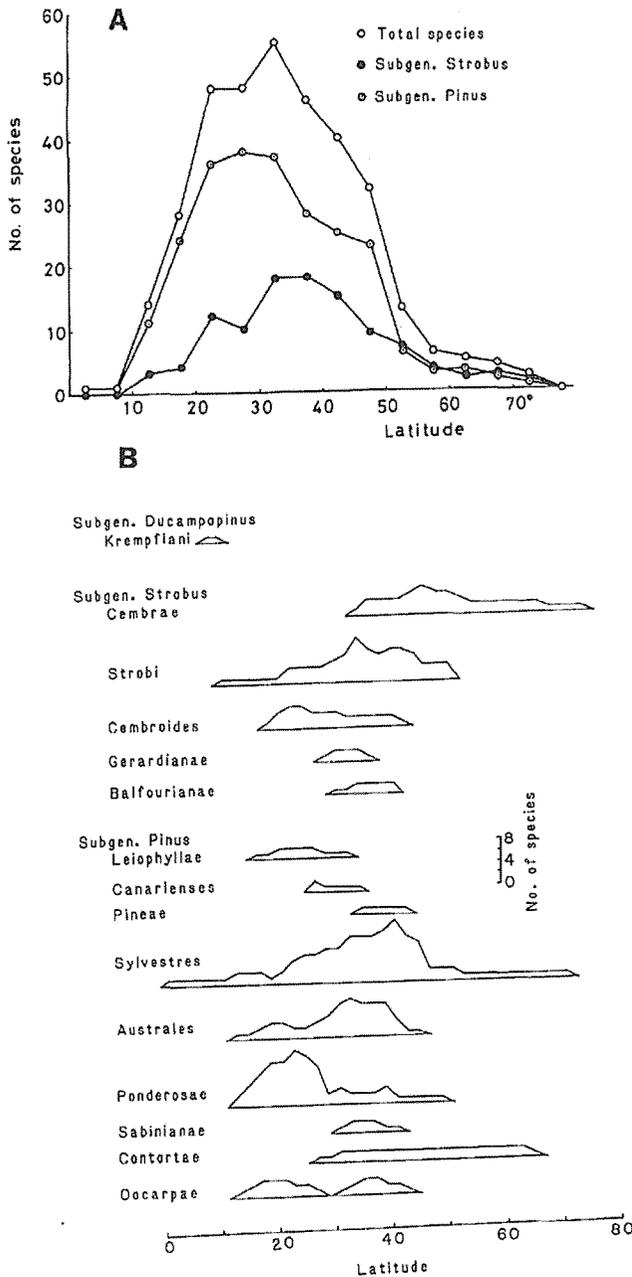


Fig 2 Species number densities in subgenus *Strobos* and subgenus *Pinus* (A) and in respective subsections (B) against the latitude of the native region.

いことである。この例からも明かなように、原産地の最低気温に対してマツ属各種は十分に耐える性質をもつので、マツ属に対しては、最寒月の平均気温はかならずしも厳しい気候条件を反映しないかもしれない。他方、第三紀から第四紀の時代になると、高緯度地方の低温化と共に夏冬

(CI) を考慮することが必要との提案がされている²¹⁾。他方、酒井^{21,22)}は植物分布と植物の耐凍性に関する検討から、植物の分布は低温を積算した値(寒さ指数)でなく、寒さ(低温)そのものに関係するとしている。植物種固有の耐凍度より低い低温にさらされた植物は短時間で凍結死してしまうためである。日本国内のような比較的狭い地域内での各地域間の冬の低温と低温の積算値(CI)の関係はほぼ平行に変化するので、問題は生じないが、より広く気候帯の異なる地域まで含めた場合には、両者のくい違いが明かとなる。そこで、低温そのものの値と分布との関係を調べる必要がある。寒さの温度要因としては、年間の低温の極値平均を採用するのが望まれるが、この気象資料には欠測値が多い。この理由で、低温の値としては最寒月の平均気温(MTCM)を採用した。

冬の低温は環境条件の厳しさを示すひとつの要因である。しかし、マツ属は一般に低温に対する適応力が強く、同じ場所に生育する他の樹木に比べると高い耐凍性を示す(酒井²²⁾)。例えば、東南アジアの亜熱帯に分布する *P. insularis* や熱帯圏まで分布を広げる *P. merkusii* は、和歌山県西牟婁郡白浜町の野外で長期にわたる生育が可能である。このような例は、マツ属以外の樹木ではまず、考えられない

の温度較差が増大したと考えられている。そこで、気候条件の厳しさを現わす指数として夏（最暖月の平均気温）と冬（最寒月の平均気温）の温度差を採用し、マツ属各種の分布域の温度較差を計算し、その温度傾度に対するマツ属の対応を検討した。

結 果

1 マツ属の分布と緯度

マツ属が熱帯から亜寒帯までの様々な場所に分布することは、マツ属の分布域から明かである。各種が分布する地域の緯度を読み取り、種数分布図を組み立てると図2, Aとなる。CRITCHFIELD & LITTLE[®]の地理分布によれば、*P. merkusii*はスマトラ島で赤道を南へ越え、南半球まで進出しているが、狭い1地点のみであり、図ではこの地点を省略している。北半球でも、北緯20°までの低緯度地域にはマツの種類は少なく、20-40度の中緯度地域に多く分布する。高緯度地域では再び減少し、北緯50°を越えて分布するマツは極く限られた種類になる。二、三葉松（Subgenus *Pinus*）に属するマツは北緯25-35°に多いことが明かである。五葉松（Subgenus *Strobus*）の種群では、このグループよりやや北の北緯35-45°に多く分布する。

マツ属全体の種数分布は緯度で北緯20-40度に多い結果となっていたが、種数だけによると現在繁栄を極めて大種群の影響が大きい。図2, Aを近縁関係の種群（Subsection）によって分けて示すと図2, Bとなる。この図から、マツ属の種群の位置的關係をおおまかに知ることができる。日本のアカマツ、クロマツの仲間（Subsect. *Sylvestres*）は赤道を越えてその南まで進出している種から、北は北緯70度を越えて緯度的に最も広い範囲に分布する。ハイマツ、チョウセンゴヨウの仲間（Subsect. *Cembrae*）は北緯30度から70度付近までの高緯度地域に分布する。ゴヨウマツの仲間（Subsect. *Strobi*）はメキシコ、中央アメリカまで分布を広げている。種群に分けた結果はSubsect. *Krempfiani*に属する1種は北緯10-12度のベトナム南部に生育するが、他の種グループはほぼ同じ緯度帯に多い傾向が認められ、その緯度帯は、種数が最も多く分布する緯度帯とほぼ同じで北緯20-40度に多い結果となっていた。

2 マツ属の温量指数分布

マツ属各種の温量指数によって、全種類の種数分布をまとめると図3, Aとなる。この図から、気候帯に対するマツ属の温度分布の全容を知ることができる。マツ属全体で最も種が多いのは、冷温帯と暖温帯の境界付近である。これら両温度帯に大部分の種が分布し、亜寒帯や亜熱帯、熱帯まで広がる種類は少ない。五葉松系統（Subgenus *Strobus*）の種では、その分布はやや低温域に偏り、冷温帯に最も多く分布し、亜熱帯まで進出している種は、極くわずかである。二、三葉松の系統（Subgenus *Pinus*）の種は暖温帯の上部付近に種数が多く、亜熱帯から熱帯まで広がるマツもこの系統のものである。

図3, Aを亜節ごとに分けて示すと図3, Bとなる。この図から、どの種群がどのような温度域に分布しているかが明かとなる。平らな葉を持ち、古いマツとされる *P. krempfii* はベトナム南部の山岳地に分布するが、気候帯としては亜熱帯のマツである。チョウセンゴヨウやハイマツのグループである Subsect. *Cembrae* は4種ともに亜寒帯に生育する種群である。日本に2種または3種（今回の分類表では2種）が分布する Subsect. *Strobi* のグループは冷温帯を中心に暖温帯に広がる種群である。メキシコ、アメリカ南西部に分布域を有する Subsect. *Cembroides* のグループの温度分布は、分布域は異なっても温度分布は Subsect. *Strobi* とほぼ同じである。中国、パキスタンに分布する Subsect. *Gerardianae* に属する2種は、暖温帯に分布し、北アメリカ

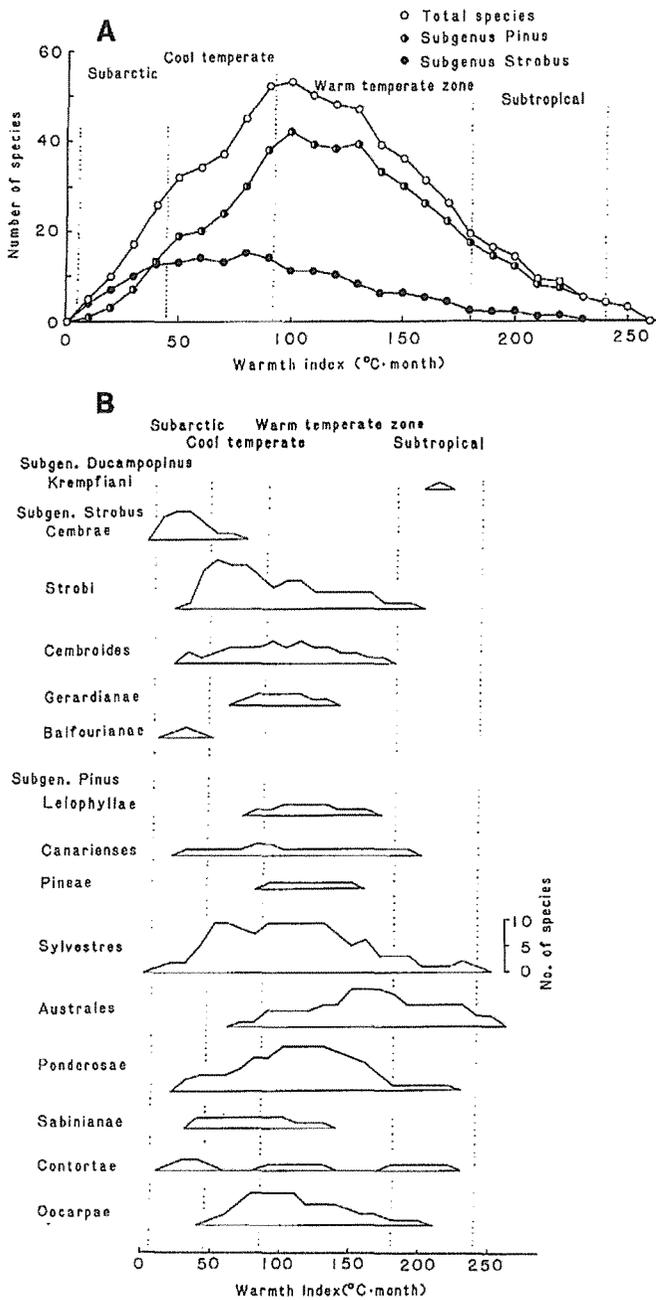


Fig 3 Species number densities in two subgenera (A) and in respective subsections (B) against the Warmth Index gradient.

分布域の温量指数は意外に低く、おもに冷温帯と暖温帯に生育し、亜熱帯まで分布する種は極くわずかであることが理解される。

温量指数を横軸としたマツ属の種群の分布は、Subsect. *Cembrae* の例のように一部の種群で

大陸に隔離分布する Subsect. *Balfourianae* の 2 種は、高山の亜寒帯に分布している。

二、三葉松系統の種群では、メキシコに 2 種が分布する Subsect. *Leiophyllae*、ヒマラヤとカナリー諸島に分布する Subsect. *Canarienses*、地中海沿岸に分布する Subsect. *Pineae* は暖温帯に分布する種群である。最も多い種数を擁し、日本のアカマツ、クロマツ、リュウキュウマツなどが含まれる Subsect. *Sylvestres* は亜寒帯から熱帯まで広い温度域に分布していることが理解される。テグマツ、スラッシュマツが含まれる Subsect. *Australes* は暖温帯の下部を中心に、温暖な地域を分布場所としている。北アメリカ大陸に広く生育する Subsect. *Contortae* のマツは、種類間では温度的に分離した場所に生育していることが明かである。古い形態を有する Subsect. *Sabinianae* のマツ 3 種は、冷温帯から暖温帯に分布する。その他の Subsect. *Ponderosae*, Subsect. *Oocarpae* のマツはアメリカ南西部から中央アメリカに分布する種群である。これらの種群には、一生育期間に頂芽が何回も伸長するマツを含んでいる。このような多節の伸長型から、温暖な気候に分布していると推測されるが、中央アメリカの高山に分布するために、分

亜寒帯に特異的に出現するものもあるが、どちらかといえば、種群間での分布が重なりあい、個々の種群間での特徴がみられない。これは、生育期間だけの温度条件（温量指数）を取り出して調べても、マツ属種群間では特別に大きな差異が認められないことを示している。さらに、高緯度地方や高山に生育する種でも、芽が伸長し、葉を展開、開花、結実をして冬を迎えるまでに、ある程度以上の温度と期間を必要とするマツ属の性質を反映しているものであろう。

3 マツ属の最寒月平均気温分布

マツ属各種が分布する場所の最寒月平均気温（MTCM）の最大、最小値を決め、マツ属がどのような温度域に生育しているかを種数分布によって調べると図4、Aとなる。この図から、大多数の種はMTCMで -10 から $+15^{\circ}\text{C}$ の温度域内に分布していることになる。マツ属を二、三葉系統と五葉松系統に分けると、両グループ間で対応がかなり異なる。二、三葉松系統では、MTCMが 0 から 15°C の温度域に多く、五葉松系統では -10 から 0°C に多い。言い換えると、五葉松系統の種類が冬にかなり冷え込む場所に多く、二、三葉松系統では温かな場所に分布していることになる。冬季に、より寒冷となる地域に生育する種類は、両グループに存在するものの、種類数としては意外に少ない。

各種群の傾向を調べるために、図4、Aを亜節（Subsection）に分けると図4、Bとなる。この図から明らかなように、冬季に -30°C 以下の低温となる場所に分布するのは、Subsect.

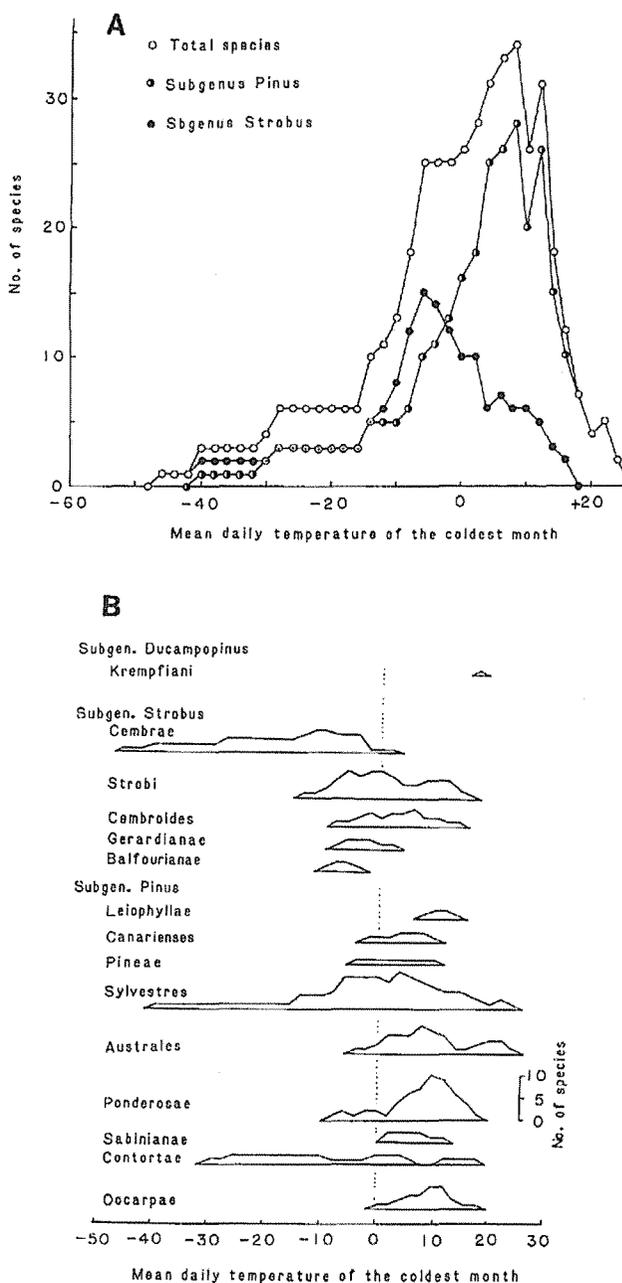


Fig 4 Species number densities in two subgeneruses of pines (A) and in respective subsections (B) against the mean daily temperature of the coldest month (MTCM).

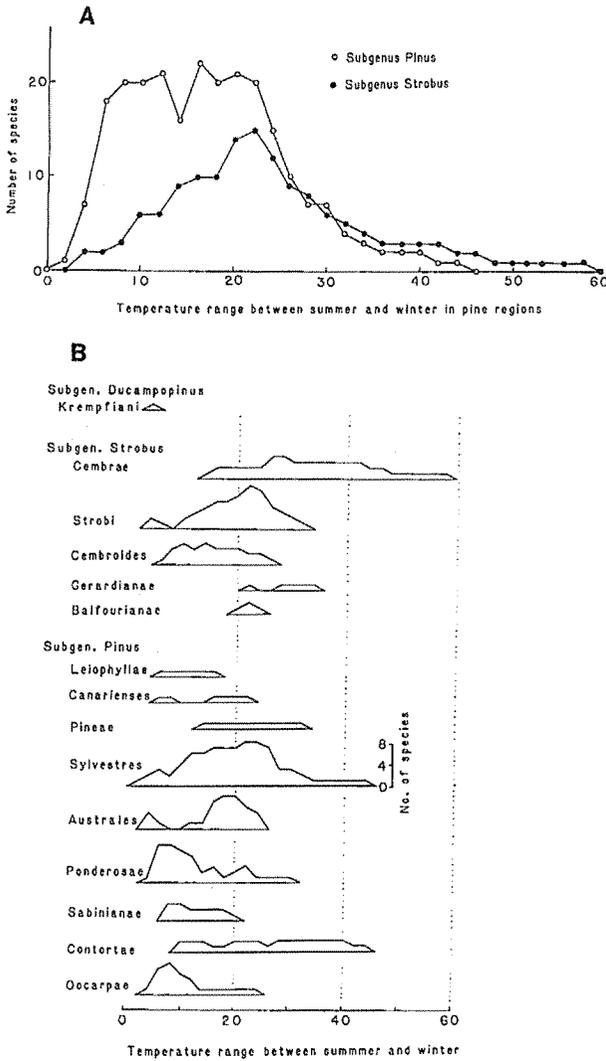


Fig 5 Species number densities in two subgenus (A) and in respective subsections against the temperature range gradient (TR) calculated from the difference of two mean temperatures of the warmest (summer) and coldest (winter) months

*Cembrae*のみである。その他の種群では、ある特定の種、例えば Subsect. *Sylvestres* のうちの *P. sylvestris*, Subsect. *Contortae* 内の *P. Contorta*, *P. banksiana* 等は低温の厳しい場所に分布するが、他の種は必ずしもそうはなっていない。種の多い温度帯はむしろ冬季に温暖な場所である。この特徴は多くの種群に共通し、最寒月平均気温が -10°C 以上の、冬の寒さが比較的温和な場所である。

4 マツ属の温度較差分布

過去の地質時代、第三紀頃までの気候は、高緯度地方まで温暖な気候であったといわれている。ヒマラヤ、アルプス、ロッキー山脈などの形成によって、低緯度と高緯度地方をめぐる気流（すなわち温度の拡散）が変わり、北半球高緯度地方の気候は寒冷化に向かうとともに夏と冬の温度較差が拡大したといわれる (FLORIN²⁰)。

現在の気候は一般に、緯度が高くなるに従い、温度較差が広がり、気候条件は厳しくなる。マツ属の生育地での温度較差を調べるために、世界各地の観測点での最暖月（おもに8月）と最寒月（主に1月）の気温差（温度較差，TR）を計算すると、中緯度の日本での温度較差は $20-25^{\circ}\text{C}$ ほどであるが、緯度の割には寒暖の差が大きく、かなり厳しい地域にあたる。マツ属は年間の温度較差が少ない低緯度地域、西ヨーロッパなどから、極めて較差の大きいシベリア東部の酷寒の地でもマツ類は生育している。

この地域のマツはハイマツ (*Pinus pumila*), *P. sibirica* などであるが、月平均気温でなく、夏の極高気温と冬の極低気温の差では 100°C にも変化する場所でも、これらの種は常緑葉を保って生育していることは驚きに値する。

各種マツ属の分布域の温度較差 (TR) から種数分布図をえがくと図5, Aとなる。五葉松系統では温度差 22°C 付近に分布の中心があり、両側に向かうに従って種数は減少する。他方、二、

三葉松系統では、東南アジアや中央アメリカに種が多いので、温度較差が 22°C 以下の場所に大部分の種が分布し、五葉松系統の分布とは対照的な種数分布をしている。全体的な種数分布では、種群それぞれの傾向を調べるために、図5, Aを種群に分けて示すと図5, Bとなる。この図から明かなように、寒暖の差がきわめて大きい地域に分布する種群は極くわずかであり、五葉松系統では Subsect. *Cembrae* に属する *P. pumila*, *P. koraiensis*, *P. sibirica* の三種、二、三葉松系統では Subsect. *Contortae* に属する *P. contorta*, *P. banksiana*, Subsect. *Sylvestres* に属する *P. sylvestris* の6種であり、他の大部分の種群、特に二、三葉松系統 (Subgen. *Pinus*) のマツは、温度格差が小さく、環境条件の温和な地域に生育していることになる。

検 討

針葉樹の化石の出土地は FLORIN²⁵⁾ によって整理され取りまとめがなされている。この内で、マツ属に関しても他の針葉樹と同様に調べられている。その後、マツ属の化石が出土した場所の記載は MIROV⁹⁾ によってより詳しくなされている。日本国内での化石出土地は MIKI²⁶⁾ によって整理されている。これらの資料によって、記載地を地質年代別にわけて示すと図6となる。

マツ属の歴史は古く、三疊紀から花粉が出土するとされている。ただし、マツカサや種子、枝葉などの大型化石の出土はジュラ紀以降⁹⁾ である。ジュラ紀における化石はユーラシア、北アメリカ両大陸から出土するが、中、高緯度の限られた地域である (図6)。白亜紀になると化石の出土地域は、北極圏から南は朝鮮半島、日本の北海道まで広がる。第三紀になると出土地が多くなり、北はグリーンランドから南は中緯度 (北緯 30°) までになる。ただし、ユーラシア大陸では、地中海の北岸からヒマラヤ山地より北方であり、いわゆる旧テチス海の北側から出土する。この地域でも、中国からマツ属の化石が出土していない点が注目されるが、MIROV⁹⁾ は、当時の中国では化石が生成されにくい条件下にあったためと考えている。北アメリカ大陸ではメキシコより北の地域までである。グリーンランドやスバルバル諸島からのマツの化石の出土は、この時代が現在よりも温暖な気候条件を反映していたとされる (FLORIN²⁵⁾)。この時代には北半球でも温暖な海洋性気候が広がり、極地でも冷温帯の気候が支配していたと推測されている。第三紀につく第四紀には、厳しい氷河期が訪れ、気温の低下と年間気温の較差の増大、乾燥化によって大陸性気候へ移行したと考えられている。

現在のマツ属の分布域はマツ属の化石出土地とは、かなり異なる。現在、多数のマツが生育するメキシコ、中央アメリカ、東南アジアからは、第三紀以前の化石は出土していない。これらの地域まで広がる現在のマツ属は第四紀になって、気温の低下に伴って南下した種に関連したマツであることは明かである。MIROV⁹⁾ はマツ属が日長条件に対しては中性の性質をもつと考えている。この性質から、気温が低下した氷河期に南へ移動し、間氷期には北への移動が保証され、この性質によってマツ科植物のうちでは最も低緯度の赤道付近まで南下できたものと考えられている。

酒井²⁷⁾、酒井・吉田²⁸⁾ は、多数の針葉樹が示す厳寒期の耐凍性を調べた。それらの針葉樹356種中、北方針葉樹林を構成する種は14種で、いずれもマツ科植物であったという。また、マツ科植物うちでも多数種からなる属、すなわちトウヒ属、モミ属、カラマツ属、マツ属などの、ごく限られた少数種のみが亜寒帯に分布し、これらの属のみが -70°C の低温に耐える性質を獲得していることを明かにしている。少数種から構成される属では、低温に耐える種を分化することなく、 -10 から -30°C 程度の耐凍度を示し、温帯や暖温帯に分布しているとされる。現在、高緯度地方に分布する種は、間氷期の気温の回復と、新たに獲得した冬の寒さに対する適応によってもたらされたものであるとされている。

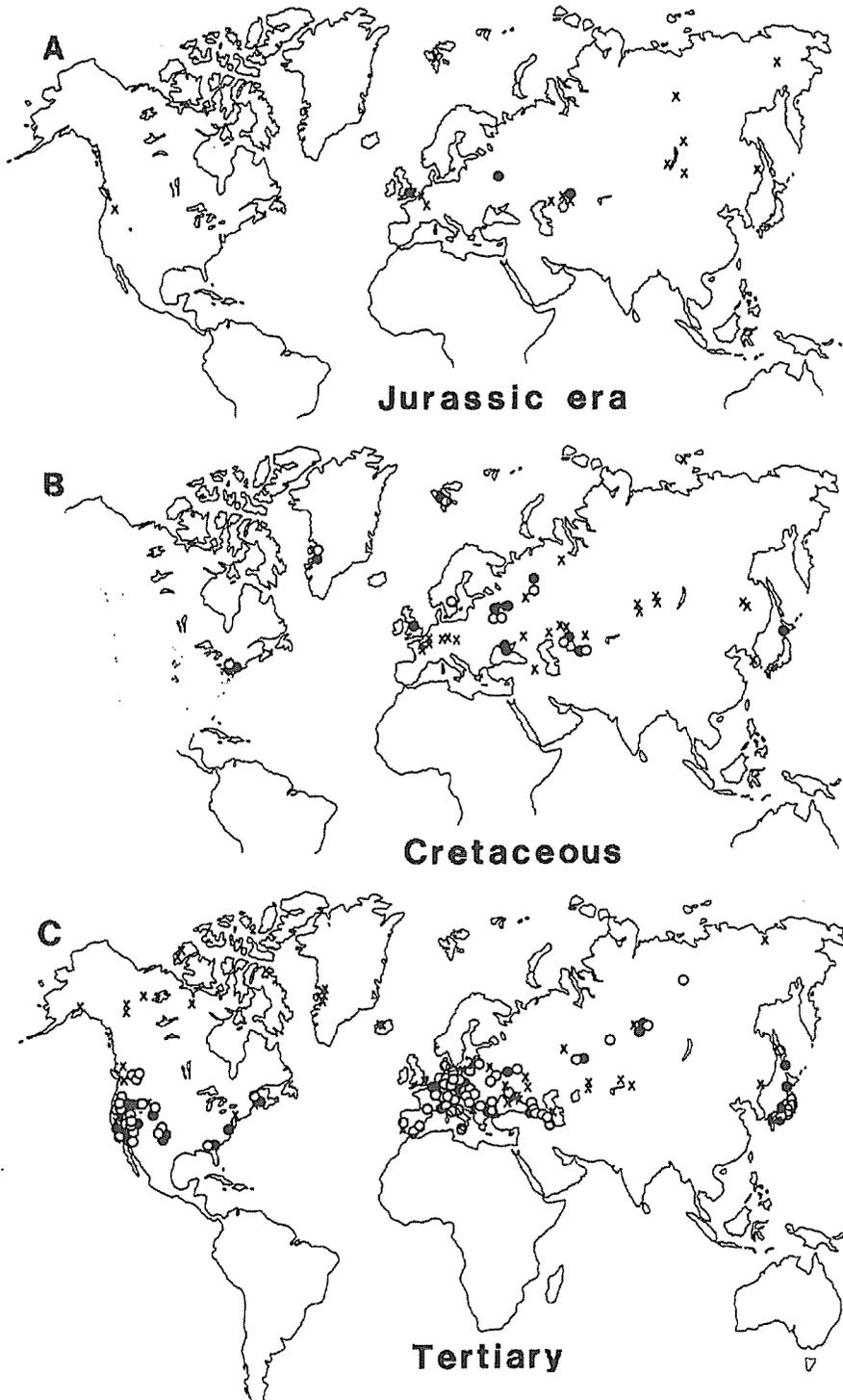


Fig 6 Fossil record maps of three eras for genus *Pinus* plotted from data of MIKI (1957), FLORIN (1963) and MIROV (1967). Open circles: subgenus *PINUS*; solid circles: subgenus *STROBUS*; crosses: undetermined pines.

酒井・吉田²⁹⁾によって見いだされたマツ科植物全体の分布地の寒さに対する対応はマツ属内の多くの種群間にも当てはまる。マツ属各種の現在の分布域を、3温度要因に置きなおして種数分布図を作成、整理した結果、最寒月平均気温(図4)と温度較差(図5)に対する種数分布はお互いによく似た対応をしており、大部分の種は最寒月平均気温が高く、夏と冬の気温較差が低い温和な気候条件下に偏って生育していることが明かである。逆に、温度条件の厳しい地域まで適応した種を分化した種群は *Subsect. Cembrae*, *Subsect. Sylvestres*, *Subsect. Contortae* に属している。

温量指数に対する種数分布は明らかにこれらとは異なり、種数分布は夏だけの温度条件を反映する温量指数傾度に対してベル型に近い分布型を示す。また、図3, Bにおいて、*Subsect. Cembrae*の温度域が狭まり、*Subsect. Balfourianae*の分布域が低温域にずれるなどの点でも、前2条件とは明確に異なっている。温量指数に関しては、様々な種群が広い温度帯に重複した分布を示し、どちらかといえば、種群間の差異が不明確であった。

一般的に、3温度要因に対する重節レベルでの種数分布の挙動から判断する限り、温量指数よりも最寒月平均気温、温度較差が種分布を制限する要因として対応しているようにみえる。それは、図4と図5において、大多数の種が、ある温度域に集中すること、種群間の差異が明確に現れているなどの根拠による。

他方、筆者¹²⁾らによって調べられたマツ属の厳寒期における耐凍性は、一般に現在分布する場所の低温には十分以上に強い性質を持ち、 -80°C に耐えられる種は数多い。北半球で記録された最低気温、東シベリアのベルホヤンスクにおける -67.8°C の低温以下の低温に耐える種は、この地方に原産するハイマツだけではなく多数種が調べられている。マツ属のこのような高い耐凍性からみると、この低温環境よりさらに寒冷な場所に生育可能であると考えられる。にもかかわらず、現実には他の少数種群と同様、それより温暖な場所を分布域としていた。

以上の結果から、マツ属の種分布の制限要因が生育期間の温度条件を表す温量指数であるか、成長休止期の気温条件である最低気温、両者の条件を含む温度較差などであるか、全種の分布の制限要因を単純にひとつの要因で決定することは無理であろう。種類によって適応、獲得した性質によって制限要因は異なると考えられる。

マツ属は高い耐凍性を獲得し、乾燥に強い性質を發揮して北半球の気候条件の厳しい地域(温度較差が大きく冬に酷寒となる地域)まで分布を広げている反面、このような種類はマツ属全体のうちでもごく少数種であった。これらの種は、第四紀以降に出現した厳しい寒さに対して特別の適応をした種類であると考えられる。他のマツ属、特に種類数が少なく、消滅の段階にあると考えられる小種群や、多数からなる大種群の大部分の種は、緯度的には北緯20-40度ほどに位置しており、気候条件の温和な場所に分布していた。

マツ属内の大多数の種および種群が、冬の低温、温度較差などの温度条件がよく似た場所に生育していた温度分布上の特徴は、マツ属の温度分布が現在の気候に適応してこのような特徴を示すようになったとは考えにくい。むしろ、一部の種および種群を除いて大部分の種群が過去の、第三紀までに生育していた温和な気候条件に近い場所に分布していると解釈できる。

引用文献

- 1) 田中弘之・大島誠一・赤井龍男(1976) 外国産マツ属の新梢の伸長と形態. 京大演集報. 11. 38~49
- 2) 大島誠一(1979) マツ属の分布と生理的特性. 北方林業. 31. 11~16
- 3) OOHATA, Sei-ichi (1986) Growth types and growth activities of shoots, needles and

- cambium in the Genus *Pinus*. 京大演報. 58. 78~86
- 4) ——— (1987) 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—, 京大演報. 59. 52~64
 - 5) 林 弥栄 (1951) 日本産重要針葉樹の天然分布 I 報. 林試報. 48. 1~240
 - 6) ——— (1952) 日本産重要針葉樹の天然分布 II 報. 林試報. 55. 1~251
 - 7) ——— (1954) 日本産重要針葉樹の天然分布 III 報. 林試報. 75. 1~173
 - 8) CRITCHFIELD, D. B. & LITTLE, E. L. Jr. (1966) Geographic distribution of pines of the world. U.S. Dept. Agr. For. Serv. 97pp
 - 9) MIROV, N. T. (1967) The Genus *Pinus*. 572pp. Ronald Press Company. New York
 - 10) LITTLE, E. L. Jr. & CRITCHFIELD, D. B. (1967) Subdivisions of the Genus *Pinus* (Pines). U. S. Dept. Agr. For. Serv. pp51
 - 11) 大畠誠一・長谷川洋三・酒井 昭 (1979) マツ属の耐凍性と分布 I. 耐凍性の季節変化. 日生態誌. 31. 79~89
 - 12) ———・Akira, SAKAI (1982) Freezing resistance and thermal Indices with reference to distribution of the Genus *Pinus*. Academic Press. Inc. 437~446
 - 13) ———・渡辺政俊 (1988) マツ属における落葉季節と落葉型の変遷. 京大演報. 60. 53~66
 - 14) ———・——— (1990) 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. 京大演報. 62. 36~43
 - 15) ——— (1992) マツ属の葉の寿命. 京大演報. 64. 15~26
 - 16) PERRY, P. J. Jr. (1991) The pines of Mexico and Central America. 224pp. Timber Press, Portland Oregon
 - 17) MÜLLER, M. J. (1982). Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. 306pp Dr. W. Junk Publishers, London
 - 18) 東京天文台 (1975) 理科年表. 811pp. 丸善. 東京
 - 19) 吉良竜夫 (1945a) 農業地理学の基礎としての東亜の新気候区分. 京帝大農園芸学研報. 京都
 - 20) ——— (1945b) 東亜南方圏の新気候区分. 京帝大農園芸学研報. 京都
 - 21) ——— (1951) 日本の森林帯. 林業解説シリーズ. 17. 42pp. 日林協. 東京
 - 22) 酒井 昭・倉橋昭夫 (1975) 日本に自生している針葉樹の耐凍性とそれらの分布との関係. Jap. J. Ecol. 25. 192~200
 - 23) ——— (1982). 植物の耐凍性と寒冷適応. pp469. 学会出版センター. 東京
 - 24) ———・吉田静夫 (1983) 植物と低温. pp138. 東大出版会. 東京
 - 25) FLORIN, R. (1963). The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Bergiani. 20(4). 121~312
 - 26) MIKI, Sigeru (1957). *Pinaceae* of Japan with refference to its remains. Osaka City Univ. Inst. Polytech. Jour., series D. Biology. 8. 221~272

Résumé

To clarify the specialization in the genus *Pinus*, three temperature factors of the native regions of all pine species were estimated from the temperature data of selected stations and altitude data of pine distribution, with application of an elevational correction based on the lapse rate of $-0.55/100\text{m}$. The factors studied were the Warmth Index (WI), mean temperature of the coldest month (MTCM), and temperature range calculated as the difference of the mean daily temperature of the warmest (summer) and coldest (winter) months (TR). These factors are shown in Table 1. From the temperature range shown in Table 1, the distribution frequency of each pine group was estimated as shown Figure 1 to analyze the thermal gradient for the factors.

Although the genus *Pinus* grows in a wide temperate zone of the northern hemisphere, many pines of the subgenus *Pinus* (*Diploxylon* pines) are distributed in the warm temperate zone, with the majority being near the boundary between the cool and warm temperate forest zones. Pines of the subgenus *Strobus* (*Haploxylon*) grow mainly in the cool temperate zone (Fig. 3). Most pines in low altitude regions grow in subtropical forest zones while those in high altitude regions are found to the subarctic zone. Two species of subsect. *Australes* reach the tropical climate zone (Fig. 3).

Pine distribution seems to be restricted by temperature factors of winter cold (MTCM) and temperature range (RT) in summer and winter than the Warmth Index. Several species out of a hundred pines are distributed in severe climate regions (Fig. 4, Fig. 6), showing adaptation to winter cold after the Tertiary era. The very hardy pines are rare and belong to the large pine groups as examined by the authors former study. Most pines are distributed in mild climate regions as a result of migration due to the temperature fluctuation in the Quaternary period not because of a change in their nature due to the environmental conditions.