

マツ科3属の地理分布構造と種の生殖的隔離

大島 誠一

Speciations, Geographic Distributions and Species Relationships in Three Genera of *Pinaceae*

Sei-ichi OOHATA

要 旨

現在繁栄しているマツ科植物の3群, マツ, トウヒ, モミ属の地史と種分化の違いを, 現生種の地理的分布構造と種群の性質の違いから検討した。そのためにまず, トウヒ属の地理分布構造を調べ, 他の2属の結果^{2,3)}と比較し, 天然雑種形成の資料から, 属内種間の生殖的隔離と種の独立性を3属間で比較した。

出現が最も新しいモミ属では, 北アメリカとユーラシア大陸によって, 節レベルで分布域が分かれ, 節内近縁種間では異所的に分布するものの地理的には近い場所に生育する構造をもつ。マツ属より新しく, モミ属より古いトウヒ属では, モミ属に比べてやや複雑な分布構造をもち, 亜節レベルで分布が両大陸にまたがるが, 近縁種間では異所的分布の傾向がある。最も古いマツ属の地理分布は, 亜節によって異なる複雑な分布構造を示し, 出現の古い属ほど分布構造が複雑になる傾向を示していた。

地史的に新しいモミ属やトウヒ属では, 異なる亜節の種間でも天然雑種が形成され, 歴史の古いマツ属においては, 異なる亜節種間で天然雑種はほとんど形成されない。この結果は, 新しく分化した属では, 各種類が遺伝的に近い性質を残し, 地史的に古い属では種間の生殖的隔離が進行し, 少なくとも亜節間の種では明確な独立性を示していた。このことから, 3属に関しては, 属の出現の古さ, 現生種間の地理的分布構造, 種の独立性の各関係はお互いに密接に関連していることが示唆され, マツ科植物における種の生殖的独立性は地質的時間に対応した, ゆっくりしたものであると解釈された。

はじめに

針葉樹は広葉樹に比べ出現が古く, それだけに様々な地史的環境変化に適応してきた植物群である。歴史があまりにも古いので, 基本的にはそれらの種分化の経緯を明らかにするためには化石研究による方法が最も確実であるかも知れない。しかし, 針葉樹のうちでも新しいマツ科植物は, 残存する種類数が多く, それだけに解析の手がかりが残され, 系統進化の経緯を明らかにできる可能性がある。日浦¹⁾による血縁の地縁的展開法則もその解明方法のひとつである。

生物種族は発生の後, 繁栄の時期を迎え, やがて衰滅する過程を辿る。この過程は地理的な分布と連動し, 初期的狭域分布から広域分布となり, やがては局地的に残存して遺存種となり絶滅に至る様相を示すと考えられている。日浦¹⁾は日本に生育する針葉樹の分布様相を以下のように整理した。少数種族からなる針葉樹, 例えばコウヤマキ属など(単型属)は, 過去にすでに繁栄

した種族であるが現在は絶滅段階にあり、少数種のみが残る。ツガ属など（寡型属）は、繁栄後の衰退傾向にあり、種数がやや減少した段階のグループである。多数種からなる種族（多型属、マツ、モミ、トウヒ属など）は北半球に広く分布し、地史的には新しく、現在繁栄している種族である。このように、現生の属内の種数、分布の様相は地史的経緯と密接した関連があり、現生種の地理分布パターン解析から、針葉樹種群の地史的運動様式が推測できると考えられた¹⁾。

しかし、すでにマツ属²⁾、モミ属³⁾の地理分布に基づいて検討したように、この法則を詳しく検討すると、二、三の問題点が残る。少数種群（節または亜節）でも、必ずしも古いとは見えない種群の存在や、現在繁栄しているマツ、モミ、トウヒ属は、地史的経緯がそれぞれ著しく異なるにもかかわらず、同じ多型属に分けられている。この結果、日浦説は針葉樹の科レベルでは有効であろうが、マツ科植物内では不十分な点が残る。

この報告では、地史的に異なるマツ属、トウヒ属、モミ属の地理分布パターンを日浦説によって比較し、それぞれの属内の種の性質にも踏み込んで、属のもつ性質の違いを検討したい。なお、トウヒ属の地理分布に関しては整理が済んでいないので、先にこれを整理し、合わせて3属内の天然雑種の資料を整理し、雑種形成の観点から属内の性質を比較検討したい。なお、報告をまとめるに際して、文献の紹介、針葉樹の種分化に関して数々のお教えをいただいた前北海道大学低温科学研究所酒井 昭先生に感謝したい。

I. トウヒ属の地理分布と分布圏（資料と方法）

地理分布パターンの解析のためには、系統群内各種の分布地図が整理され、ある程度の種数を擁していることが必要であるが、トウヒ属は、北半球に広い分布域をもち、それらの分布図もほぼ整理され、この条件を満たしている⁴⁾。この属（約34種）はモミ属（約40種）とともにモミ亜科植物を代表する種群⁵⁾である。FARJONの分類⁶⁾では、トウヒ属全種のうちの4種は、亜種または変種に分けられ、*Picea ovobata*は*Picea abies*の亜種とされているが、分布図が示されているので、ここでは別種と扱った。他の種では亜種、変種を分けていないので、ここでもこの基準による。

トウヒ属はSect. *Picea*, Sect. *Casicta*の2節に分けられる（表1）。前者は全体の約8割を占め、繁栄している種群である。Sect. *Picea*はSubsect. *Picea* (28種)とSubsect. *Omoricae* (5種)の2亜節に分けられ、*Picea*亜節が圧倒的に多い。*Picea*亜節はさらにSeries *Picea* (19種)とSeries *Rubentes* (4種)の2系統に分かれる。この分類表に見られるように、トウヒ属はSect. *Picea*-Subsect. *Picea*-Series *Picea*がメジャーな系統であり、他はマイナーな系統群である。

地理的解析方法としては、各種の分布図を分類群ごとに重ね合わせ、マツ属、モミ属同様、近縁種間の地縁的關係を調べる方法によった。トウヒ属は中緯度以北に分布し、高緯度地方に広大な分布圏をもち、マツ属、モミ属とともに亜寒帯林を構成する重要な植物群である。アラスカ、カナダではマツ属、モミ属よりも北のツンドラとの境界線まで進出し、トウヒの単純林を構成する。ただし、冬季に寒冷となる東部シベリアでは分布が制限される。これら全種の分布図をひとつにまとめて等種数分布図を描くと図1となる。この属は、マツ属に比べて北方の冷涼な地域に限定される傾向があり、北アメリカ大陸北部の東西にやや多く種の集まった場所がある。特に、カナダ西部の太平洋岸には、4種が、東部には3種が集まる。この分布傾向はモミ属に似る。

北アメリカ大陸では、同じ地域に重なって分布しているが、種類数が特別に多いわけではない。メキシコのトウヒを含めて北アメリカ大陸の種は8種であり、ヨーロッパでは少なく3種である。アジア大陸には多く25種が生育する。トウヒ属の種が最も集まる地域は中国の黄土高原からヒマ

Table 1. Classification by FARJON (1990) and distribution of the genus *Picea*.

Section, Subsection, Series, Species	Altitude (m)	Distribution
Sect. <i>Picea</i>		
Subsect. <i>Picea</i>		
Series <i>Picea</i>		
<i>P. abies</i> (L.) Karst.	0-3000	Europe
<i>P. obovata</i> Ledeb.		West Siberia
<i>P. koraiensis</i> Nakai	1000-1500	East Asia
<i>P. koyamai</i> Shirasawa	1500-2000	ヤツガタクトウヒ, Japan
<i>P. asperata</i> Masters	1500-3800	East Himalaya
<i>P. aurantiaca</i> Masters	2600-3800	East Himalaya
<i>P. retroflexa</i> Masters	3000-4000	East Himalaya
<i>P. chihuahuana</i> Martinez	2150-3200	Mexico
<i>P. crassifolia</i> Komarov	1600-3800	North China
<i>P. meyeri</i> Rehder et Wilson	1600-2700	North China
<i>P. schrenkiana</i> Fisher et Meyer	1300-3000	West China
<i>P. neoveitchii</i> Masters	1300-2000	North China
<i>P. torano</i> (K. Koch.) Koehne	400-1850	ハリモミ, Japan
<i>P. alcoquiana</i> (Veitch ex Lindel) Car.	1000-2500	マツハダ, Japan
<i>P. maximowiczii</i> Regal ex Masters	1100-2000	ヒメバラモミ, Japan
<i>P. morrisonicola</i> Hayata	2300-3000	Formosa
<i>P. wilsonii</i> Masters	1400-3000	Middle China
<i>P. smithiana</i> (Wallich) Boiss.	2500-3600	West Himalaya
<i>P. glauca</i> (Moench) Voss	5-1900	North Canada
Series <i>Rubentes</i> Bobrov		
<i>P. mariana</i> (Mill.) B. S. P.	1500-1800	Canada
<i>P. rubens</i> Sargent	1100-1500	East Canada
<i>P. glehnii</i> (Fr. Schmidt) Masters	1000-1100	アカエゾマツ, Japan
<i>P. orientalis</i> (L.) Link	700-2100	North Turkey
Subsect. <i>Omorikae</i> E. Murray		
<i>P. omorika</i> (Pancic) Purkyne	800-1600	Greece
<i>P. brachytyla</i> (Franch.) Pritzel	1300-3800	East Himaraya
<i>P. farreri</i> Page et Rushforth	2400-2700	East Himaraya
<i>P. spinulosa</i> (Griff.) Henry	2400-3700	Middle Himalaya
<i>P. breweriana</i> S. Watson	1200-2300	West America
Sect. <i>Casicta</i> Mayr		
Subsect. <i>Sitchenses</i> E. Murray		
<i>P. sitchensis</i> (Bong.) Carriere	900	West Canada
<i>P. jezoensis</i> (Sieb. et Zucc.) Carriere	1100-2700	クロエゾマツ, Japan
<i>P. likiangensis</i> (Franch.) Pritzel	2900-4100	South China
<i>P. purpurea</i> Masters	2600-3600	Tibet
Subsect. <i>Pungentes</i> E. Murray		
<i>P. pungens</i> Engelm.	1800-3300	Middle America
<i>P. engelmannii</i> Parry ex Engelm.	600-3700	West Canada

ラヤにかけての地域であり14種が生育する。この地域のトウヒ属各種の分布域は小さく、山岳域に分かれて生育する特徴がある。



Fig. 1. Contour map of all species in the genus *Picea*. This map shows a tendency of allopatric distribution in them.

II. 結 果

1. 節と系統レベルの分布

Sect. *Picea* に属する 3 種群, Subsect. *Picea* の 2 系統と Subsect. *Omorikae* に属する分布域を分けて示すと図2となる。3 種群のうち, Subsect. *Picea* が北アメリカ, ユーラシア大陸の北部に広大な面積が広がり, 中緯度地域には多数の種が, 山岳域に分かれて分布する。

Subsect. *Rubentes* は日本北部, コーカサスとアメリカ大陸北部に分かれて生育する。この亜節も北アメリカの種を除くとカフカス山脈の 1 種と北海道, カラフト南部のアカエゾマツの 2 種であり, 繁栄した種群とは見なせない (図2)。

これらをさらに分けると, 最も多数種を擁する Series *Picea* はカナダ, ヨーロッパ, アジア北部に広大な面積で広がり, 他の種多数は中国の黄土高原, 日本, ヒマラヤ地域, 台湾, メキシコなどに, 分布面積は小さいものの多数種が分布する (図3, 1)。この系統群の分布の様相は, カラマツ属と酷似しており, 中緯度に出現する種は, 北方域の種と地理的に近く, 氷期に南へ移動した種が, それぞれの山岳域で異種に分化したもの⁶⁾ と思われ, この特徴から, 比較的近い時代に種分化が発生したことを示している。Series *Rubentes* は, ユーラシアでは局所的に 2 種が生育するが, 北アメリカでは *Picea mariana* が広く分布する (図3, 2)。3 種群ともにアジア, ヨーロッパ, 北アメリカ大陸に分かれて分布し, 大陸が分かれた当時, すでに亜節として分かれ, 分離後にそれぞれの分化が発生したことを示す。このうち, Series *Rubentes*, Subsect. *Omorikae* の分布域は地理的に隔離している (図3, 3)。

図4には Sect. *Casicta* に属する 2 亜節の分布域を示した。Subsect. *Sitchensis* はカナダ西部, アラスカの太平洋沿岸域とカムチャツカ, 沿海州, 日本, 中国四川省に分かれて分布し, ベーリング陸橋を介した関係が推測される。なお, Subsect. *Pungentes* は北アメリカ西部にのみ分布して, この大陸の固有なグループらしい。

分布パターンから見たトウヒ属亜節または系統群の様相は以下のようなになる。繁栄の段階にあ

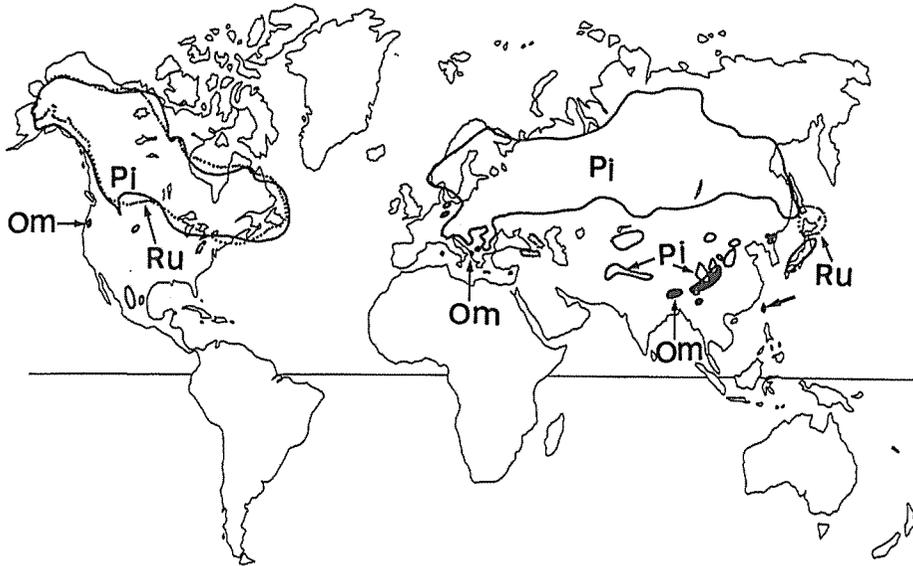


Fig. 2. Distribution maps of Series *Picea* (Pi), Series *Rubentes* (Ru) belong to Subject. *Picea* and Subject. *Omorikae* (Om). Patterns of respective species in them show the allopatric distributions.

る種群は Series *Picea* のみであり，Series *Rubentes* は衰滅の段階にあったが，*Picea mariana* のみが氷河期を通じて，広分布種として回復したらしい。Subject. *Omorikae* の各種は分布面積も小さいうえ，離散して生育しており，明らかに遺存種群である。Subject. *Sitchensis* は繁栄期を過ぎ，衰滅の段階にある。Subject. *Pungentes* はわずか2種であり，その判断は困難である。

2. 日本産のトウヒ属

日本産のトウヒ属はメジャーな系統の Series *Picea* に属するヤツガタケトウヒ，ハリモミ，マツハダ，ヒメバラモミ，とマイナーな Series *Rubentes* に属するのアカエゾマツ，Subject. *Sitchensis* に属するトウヒの3系統6種からなり，FARJON の分類⁴⁾ ではクロエゾマツとトウヒは同一種として扱われている。

日本産トウヒ属の分布域は，林^{7,8)} によって詳しい資料が作られているので，種間関係を，もう少し精度良く検討することができる。この資料から6種の分布図を重ねてみると，日本産マツ属，モミ属に比べると種類数はほぼ匹敵するものの，トウヒ属は，より寒冷的な地域に生育する性質から，分布が北海道，中部地方（図5），紀伊半島と東北の高地に局所的に出現する。

林^{7,8)} の資料を整理して，2種が共存する地域数を整理すると表2となる。トウヒ属で異種が共存するのは北海道に生育するアカエゾマツとクロエゾマツ（34.1%）である。共存地の割合が大きな両種の類縁関係は Series レベルで異なり，厳密な意味では近縁種間関係ではなく，これらの種間雑種の存在は確認されていない。ヒメバラモミとヤツガタケトウヒの共存地は23.5%となったが，これらの種は，もともとの統計量（産地数）が小さい。他の種間関係では共存地は数パーセント以下である（表2）。

水平分布域からみると種類間で重なっているように見えても，トウヒ属の大部分の種は種類によって異所的に分布し，特に近縁な種が基本的には分かれて分布する傾向はマツ属，モミ属と同様である。このような近縁種間の状況は中国の東部その他，種の分布が重なっている地域におい

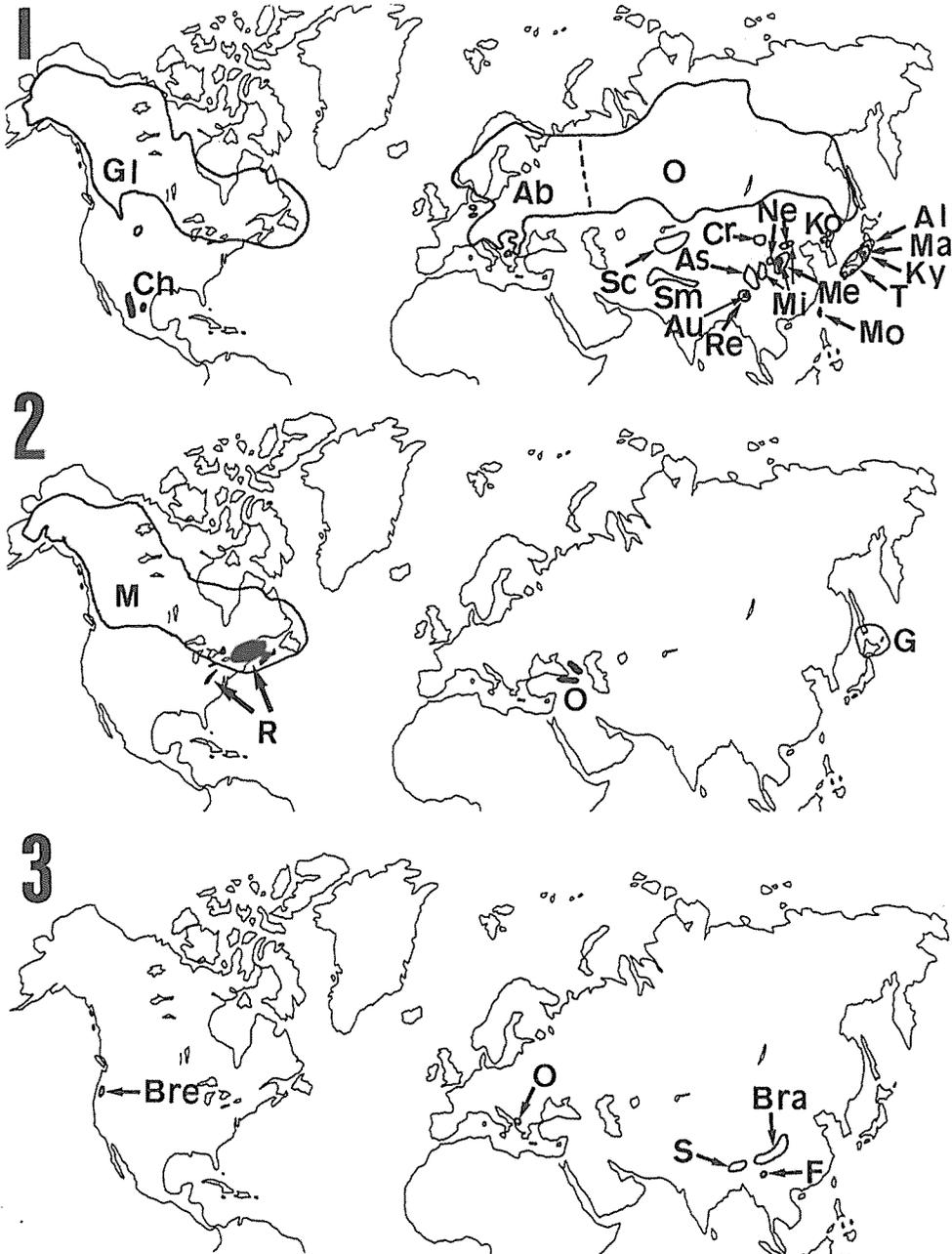


Fig. 3 . Species distribution maps of three spruce groups of Subsect. *Picea*. 1: Series *Picea*; 2: Series *Omoricae*; 3: Subsect. *Rubentes*. Those of respective group show allopatric distribution among the species.



Fig. 4. Distribution map of species of Subject. *Sitchenses* in Sect. *Casicta*.

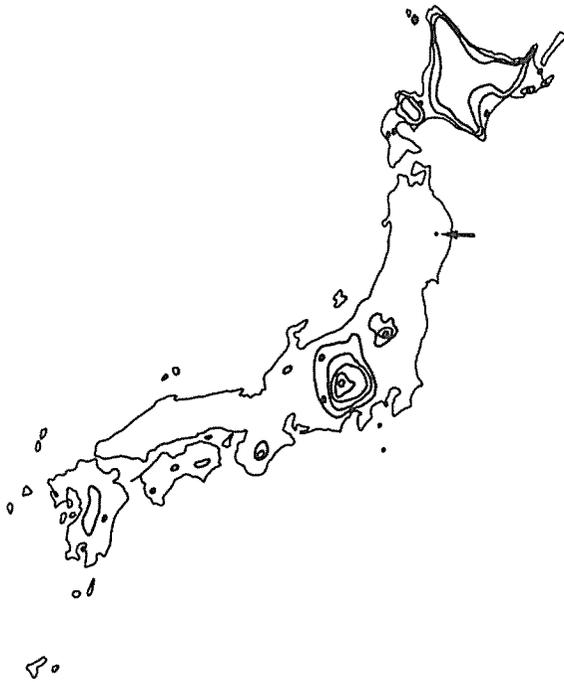


Fig. 5. Although this contour map of Japanese spruce show aggregate distribution, almost species are separately distributed as analysed in table 2.

ても同様と推測される。ただし、現在の地理的隔離が過去と同じであった保証はなく、現在の異所的分布が種間の生殖的隔離にどの程度寄与しているかは出土化石から確認する以外に方法はない。

Table 2. Coexistence of two species in Japanese spruce calculated from the data by HAYASHI (1952, 1957).

Species	Number of region	Coexistence Ratio (%)					
		<i>P. gleh.</i>	<i>P. jezoen.</i>	<i>P. torano</i>	<i>P. maximo.</i>	<i>P. alcoq.</i>	<i>P. koyam.</i>
アカエゾマツ (<i>P. glehmi</i>)	237	—	34.1	0	0	0	0
クロエゾマツ (<i>P. jezoensis</i>)	522		—	2.2	0.7	5.6	0
ハリモミ (<i>P. torano</i>)	167			—	2.8	2.7	0
ヒメバラモミ (<i>P. maximowiczii</i>)	13				—	5.9	23.5
マツハダ (<i>P. alcoquiata</i>)	88					—	3.3
ヤツガタケトウヒ (<i>P. koyamai</i>)	4						—

III. 検 討

1. 地理分布からみたマツ科3属の挙動

マツ科3属の分布パターン形成の基になる地史的経過をまず調べたい。針葉樹各属の地史的整理は FLORIN⁹⁾ によってなされ、大まかに時代ごとの分布図が作成されている。その資料から、3属の出現化石数を時代ごとに整理すると表3となる。モミ属の歴史は新しく、その出現は第三紀の中新世以降とされていたが、近年、カナダ最北の島のひとつ、アクセルハイベルグ島（北緯80°N）からは第三紀暁新世から中新世間の地層で、マツ、カラマツ、トウヒ、イヌカラマツその他の樹種とともにモミ属が確認された⁶⁾。現在のところ、モミ属の出現は第三紀の初期頃である。

トウヒ属化石の出土は、これまでの報告では白亜紀後期⁹⁾ からであり、モミ属に比べて明らかに古い時代から出現している。第三紀にはカナダ北部の前出の島からも、形態の異なるトウヒ属2種のマツカサ(cone)が見いだされ、上記の種と共に森林を形成していた。当時の共存種から推測すると、現在の温帯気候の条件下に生育していたものらしい。北極圏地域に化石が多く、時代の経過とともに中緯度地方（ヨーロッパ、日本、アメリカ西部）から化石が多いのは、マツ属のそれと同様である。

マツ属の化石は FLORIN⁹⁾ の記録では白亜紀からであるが、MIROV¹⁰⁾ によれば、最も古い化石はジュラ紀からとされている。次の時代以降その数も増加し、第三紀には主に中緯度以北から多数が出土している。3属の出現期は異なるものの、第三紀までには出揃い、次の氷河期を迎え、現在の地理分布が形成されることになる。

3属間での地理的分布パターンの違いを比較するために、種より上の単位である亜節または系統(Series)のレベルで、3属の系統樹がどのように違うかを調べた。ユーラシア、北アメリカ両大陸の分離時点を基準として、それぞれの系統群がどのように対応をしているかを整理したものである(図6、この図を系統地理分布図と名付ける)。

Table 3. Time and number of fossil regions in three *Pinaceae*, data founded by FLORIN (1966) and CHRISTIE & McMILLAN (1991).

Time	Genus	Genus			
		<i>Pinus</i> <i>Haplo.</i>	<i>Pinus</i> <i>Diplo.</i>	<i>Picea</i>	<i>Abies</i>
Cretaceous					
early Cretaceous			1		
late Cretaceous		1	7	2	
Tertiary					
Paleocene	暁	2	2 (1*)	3 (1*)	1*?
Eocene	始		11		
Oligocene	漸	18	19	2	
Miocene	中	15	20	9	11
Pliocene	鮮	11	20	16	11

* : Data from CHRISTIE and McMILLAN (1991)

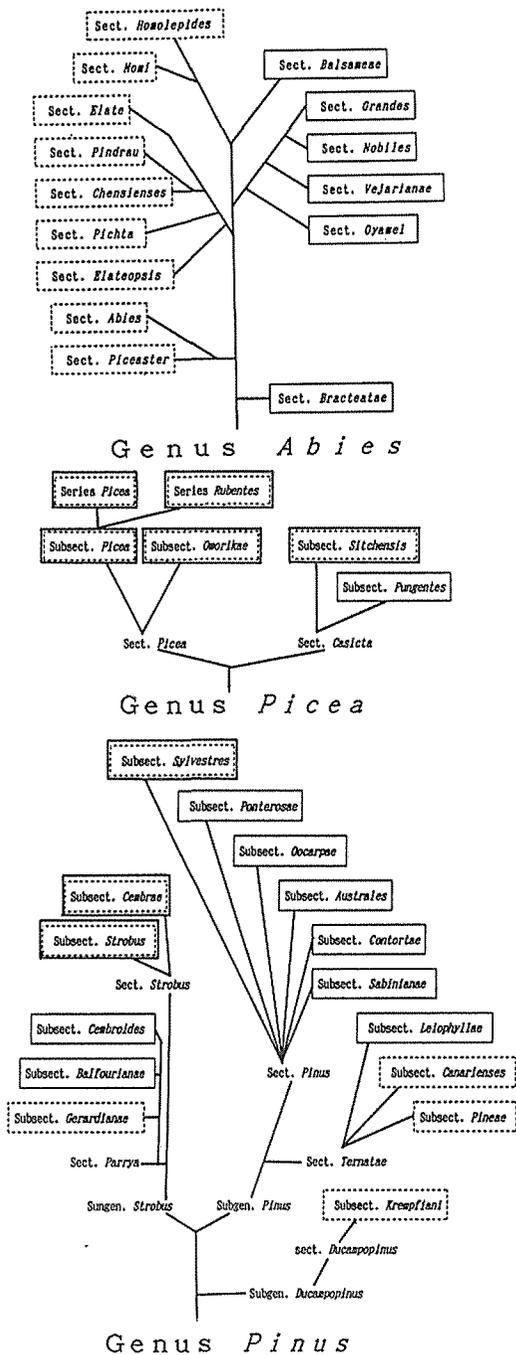


Fig. 6 . Phylogenetic geography maps in typical three genera of *Pinaceae*. The subsections or sections of solid line mean the groups of North America; those of dotted line groups in Eurasia. All species of sections in the genus *Abies* emerging from Tertiary Age are separately distributed by the continents, and show a simple construction in them. Most of them in the genus *Picea* emerging from Cretaceous Age are laid across on two continents. Construction of the genus *Pinus* from Jurassic Age shows a complicated one. The differences of the constructions among the genera seem to relate of their histories.

モミ属 (図 6, *Abies*) では、右側の 6 節 14 種に含まれる種は北アメリカ大陸に、左側の 9 節 25 種はユーラシア大陸に分布し、節レベルで全てが大陸を分けて生育する。このように、節とそれに含まれる種とが例外なく大陸によって分離しているモミ属では、大陸が分離する前に、それぞれの節の祖先種がすでに両大陸に生育しており、大陸の分離後に節の分化が発生したことを意味する。種レベルの分化が進んだのはその後のことであり、新しい種分化に対応した構造を示して

いる。ここで、各節に含まれる種数は、分化した時代が新しいにも関わらず（または新しいので）、必ずしも多くない点に注目する必要がある。絶滅の機会が小さい新しい種群でも種数は少なく、もともと分化した種が少ないグループの存在を示唆している。

トウヒ属では、ほとんどの亜節または系統群が両大陸にまたがって生育しており、大陸の分離時点には、すでに異なる亜節が形成されていたことを物語る（図6, *Picea*）。ただし、ひとつの種が大陸を分けて分布していないので、亜節内での種分化は、大陸の分離以降であると推測される。

マツ属の系統地理分布図は複雑である。この複雑さは、マツ属発生後の時代の長さに対応していると思われる。節レベルでは、ほとんどのグループが両大陸にまたがっているため、節レベルでの分化は、大陸の分離よりかなり以前であったことは確からしい。亜節レベルでは、両大陸での分布と、どちらか一方の種群が現れる（図6, *Pinus*）。種レベルの分布では、大陸を分けて分布する種群は見あたらないので、大多数の種の分化は、大陸の分離以降であろうが、同じ種が、*Pinus sylvestris* のように大陸から分かれた島（イギリス）まで、*P. koraiensis*, *P. pumila* では日本まで、*P. massoniana* では台湾まで、*P. merkusii* ではフィリピンまで等々、島に分かれて分布¹¹⁾するので、種の分化時点はモミ属やトウヒ属より古いものと推測される。

マツ属亜節において、Subsect. *Canarienses*, Subsect. *Leiophyllae*, Subsect. *Pineae*, Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Balfourianae* のように、3種以下の少ない種群（マイナーな種群）は片方の大陸に別れて生育する。5種以上のメジャーな亜節種群でも、両大陸に分布するのはSubsect. *Cembrae*, Subsect. *Strobi*, Subsect. *Sylvestres* だけであり、他は片方の大陸のみに生育する（図6, *Pinus*）。言い換えると、マツ属のメジャーな亜節の分布がトウヒ属の亜節のそれに対応し、片方に生育するものは、大陸の分離後、一方で絶滅したかまたは新しく分化したものであろう。マツ属の系統地理分布図はモミ属、トウヒ属に比べて一段と古く、複雑な構造となっていることが理解される。

以上から、3属の系統地理分布による解析結果と出土化石による結果とはほぼ符号することになる。さらに、マツ属は、発生時代が古いにも関わらずその後には衰退する気配も見られず、時代とともに繁栄してきた植群であることを示唆している。

2. 3属内の天然雑種形成

種の分化は、一般に形態の変化と生殖的隔離を伴うが、生物群のすべてがこのように対応しているわけではない。植物は形態から分類され、異種であっても生殖的隔離が確立していない場合は数多い。特に寿命の長い樹木では、このような事例は多数ある。地史的に異なり、その結果としての系統地理分布の構造が異なっている3属で、種間の遺伝的性質の違いを調べるために、ここでは天然雑種の形成の観点から、その比較を行う。

近縁種の分化は異所的に発生¹²⁾すると考えられているので、3属は花粉伝搬の広い風媒花ではあっても、天然雑種の形成には地理的隔離機構など種分布上の制限を受ける。この意味では、具体的隔離機構が明かとなっていない段階で、天然雑種の結果を論ずることは、論理の飛躍であるが、第四紀以前に分化したマツ科3属では、過去の気候変動とそれに伴う分布地の移動があったので、現状の隔離機構だけを検討することも問題である。ここでは、地理的隔離機構の問題の細部に触れることなく、属内の天然雑種形成の全体的傾向から調べる。

Liu¹³⁾によれば、「モミ属は自然雑種と人工雑種の頻りとあらわれてくる事により、モミ属の各種の間に、その遺伝的關係が非常に近似している」と指摘されている。モミ属では、全種39種間で9天然雑種が記載され、この属では亜種、変種の記載が多いことに特徴がある。9雑種のう

ち4雑種が節内(近縁種)の種間からの雑種で、5雑種が節外(または節間)種間の雑種である。このように、雑種形成が必ずしも近縁種間に限定されていないことが特徴であり、別な視点からみると対節間種を含めて、種間の遺伝的關係が近似しているとみなされる。雑種が少ないのは、種が地理的に隔離されている理由による。

トウヒ属34種間では、天然雑種は7種⁹⁾である。この属では、種数の多い極東や中国では雑種の記載がほとんどなく、雑種のほとんどが北アメリカ大陸でのものである。このうちの1雑種のみが近縁種な、同じ系統内の種間で記載されたものであり、他の6雑種は亜節、または系統の異なる遠い種類間で形成された雑種である。モミ属同様、トウヒ属種間でも地理的に分かれていても節を越えた雑種形成がなされ、属内での遺伝的性質が近く、種の生殖的隔離が確立していないことを示唆する。

マツ属では、MIROV¹⁰⁾による記載から、二、三葉マツ類(硬松類, Subgen. *Pinus*, 62種)の天然雑種を整理した。この種類群では天然雑種21種がある。このうち、亜節外種間から形成される雑種は、*Pinus coulteri* × *P. jeffreyi*のみであり(*Pinus oocarpa* × *Pinus caribaea*の天然雑種を、MIROVは疑問としている)、他の20雑種は亜節内で近縁種間からのものである。近縁種間で雑種をしばしば形成する意味では、それぞれの種の独立性が確立していないものの、モミ属、トウヒ属に比べると、亜節外種間では、遺伝的性質が遠い関係にあり、亜節、種の分化が進んでいることは明らかである。

日浦¹⁾によって同じ多型属とみなされているトウヒ、モミ、マツの3属の地理分布、地史、種間の独立性(生殖的隔離)などの内容からみると3属間の相違が明らかになった。地史的に新しいモミ属では、近縁種は異所的に分布すると同時に、地理的には近い場所に集まり、遺伝的には種としての独立性が低い。地史的にやや古いトウヒ属の地理分布は、モミ属の分布様式からさらに進み、近縁種が広い地域に分散し隔離している場合が多い。しかし、種の独立性からみると、いまだにモミ属と同様、種の遺伝的差異は低いままである。地史的に古いマツ属の地理分布は、モミ属、トウヒ属とは異なり、種群の系統進化に従って亜節によって様々なステージの分布構造をもち、遺伝的には亜節レベルでの隔離が明らかとなった。時間の経過に対して生殖的隔離の形成が3属内でほぼ同じに進行するものとすれば、これら3属の地理的分布構造、生殖的隔離には、ひとつの方向性が明確になり、古く発生した属ほど種の独立性が高くなる。

マツ属の近縁種間の問題は、人工交配によって多数の雑種が報告され、二、三葉マツ(Subgenus *Pinus*)類だけでも亜節を越えた雑種7組が報告^{14,15)}されている。これらの全体的傾向は天然雑種の結果とほぼ符号している。マツ属の亜節レベルの分化が古い時代であり、組数は少ないものの、亜節を越えた雑種がいまだに形成されることは驚異でもあり、これらの関係は亜節レベルの分化の手がかりをも示している。この問題の詳細は、機会を改めて検討したい。

引用文献

- 1) 日浦 勇(1972) 分布要素と編年. 生物科学24. 11-20.
- 2) 大畠誠一(1993) マツ属における種分化と地理分布の研究 — 亜節の位置づけ. 京大演報65. 36-49.
- 3) ——— (1994) モミ属の地理分布に関する研究 — マツ属の種分化に関連して. 京大演報66. 24-36.
- 4) FARJON, A. (1990) *Pinaceae*, Drawings and Descriptions of the Genera. Koeltz Scientific Books. pp330, Königstein, Germany.
- 5) 北村四郎・岡本省吾(1966) 原色日本植物図鑑. 保育社. (16刷). pp306. 東京
- 6) CHRISTIE, R. L. & N. J. McMILLAN (1991) Tertiary Fossil Forests of the Geodetic Hills Axel Heiberg Island, Arctic Archipelago. Geological Survey of Canada Bull. 403. 39-81.

- 7) 林 弥栄 (1952) 日本産重要針葉樹の天然分布 II報. 林試報55. 1-251.
- 8) ——— (1957) 同上 III報. 林試報75. 1-173.
- 9) FLORIN, R. (1966) The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Bergiani. Band 20 (4). 121-311.
- 10) MIROV, N. T. (1967) The genus Pinus. 572pp. Ronald Press Comp. New York
- 11) CRITCHFIELD, D. B. & E. L. JR. LITTLE (1966) Geographic distribution of pines of the world. U. S. Agr. For. Serv. 97pp.
- 12) 日浦 勇 (1984) 蝶 分布と系統 — 日浦 勇選集 — . 日高敏隆編. 蒼樹書房. 292-320
- 13) LIU, T. S. (1971) A monograph of the genus *Abies*. Dept. For. Col. Agr. National Taiwan Univ. Taipei, pp608.
- 14) 中井 勇 (1988) 硬松類の種間交雑に関する研究. 博士論文, pp 154
- 15) ——— (1986) 硬松類の種間交雑の可能性. 日林誌. 68, 406-416.

Résumé

To clarify the relation between distribution patterns and speciation in three important genera of *Pinaceae* from the meaning of phylogeny, the geographical relationships among species of genus *Picea* were firstly analyzed and compared with those of genus *Pinus* and genus *Abies* which were already examined in the former studies (OHATA, 1993, 1994). From the data of natural hybrids of these genera, reproductive natures or species isolations were compared among the genera.

Distributional relations of species in a subsection of genus *Picea* have a trend of allopatric distribution as these of genus *Abies*. All sections in the genus *Abies* emerged from Tertiary were separately distributed by the two continents of North America and Eurasia. Phylogenetic geography map of the genus is very simple as shown in Fig. 6. It shows that the most of subsections of the genus *Picea* emerged from Cretaceous Age are laid across on the two and show the more complicated one. Those of genus *Pinus* emerged from Jurassic Age were the most complicated construction. Geographic distributions of the genus corresponded to the length of geological time.

The genus *Abies* have natural crossability with species among intersections as the same result of genus *Picea*. On the other hand, the genus *Pinus* cross naturally only with species of intrasubsections. This seemed to mean that reproductive isolation among species settled slowly by passage of geological time differently from the formal changes of species.