

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

大畠 誠一

A Study of Speciation and Geographic Distribution in the Genus *Pinus* —The Position of Subsections after the Speciation

Sei-ichi OOHATA

要 旨

マツ属各種の系統進化上の位置づけを行う第一段階として、種群単位での位置づけを試みた。方法としては、各種の地理分布圏を重ね合わせ、系統分類群ごとに等種数分布図を作成し、種群の最小単位であるマツ亜節の地理分布圏の特徴と分布の様相を調べた。全北区の広分布要素のひとつとされるマツ属の分布を詳しく調べると、亜節分布の様相は分類群によって異なる様々な結果を示した。

他方、種群の歴史的変化過程が、発生、変異して繁栄の段階をむかえ、ついには滅亡へと進む自己運動として考え、それらの地理的分布の様相が発展的固有、広分布、不連続分布、遺存的固有の様相を示すものとすれば、個々の種群の分布の様相を調べることによって、それぞれの種群の分化後の位置づけが可能となる。この仮定のもとに現生のマツ属各種群を位置づけると表2となった。この表により、マツ属各グループの系統進化の概要が位置づけられる。

近縁の多数種が限定された場所に分布する特徴と種群内の天然雑種の形成率の大きさから、マツ属のうちでは Subsect. *Oocarpae*, Subsect. *Ponderosae*, Subsect. *Australes*, 地中海沿岸の Subsect. *Sylvestres* 等が、種分化後の時間が短く、新しいグループであると推測された。これらの種群の分布域の北側には山岳域がある。一方、第三紀以後マツ属全体の分布域が南下したことが化石マツから明かにされている。そこで、これら種群の分化は第三紀以後に現在の分布圏の北部にある山岳地において、それらの形成に伴って種分化が発生したと推測した。さらに、これらの種群の示す同所的、集中的分布は、第四紀の気温変動によって形成されたと推測した。

は じ め に

種群の発祥地や系統進化の解明は、本来は化石種の形質変化に基づいて明らかにされるべきものである。ただし、祖先種が化石として出土し、それによって系統進化を解明できるほどに十分な材料が得られることはまれである。また、化石種からの解明の、さらにもうひとつの厄介な問題として、マツ属化石種の同定が非常に困難な点がある。出土した化石マツを現生の種と対応させ、化石種によって系統進化を解明することは事実上不可能¹⁾であるとされる。よって、この問題の解明には現生種を精査して過去を探り、化石資料を補助的に利用する方法が必要であろう。

近年、系統進化に関する解析を近縁種群の地理的分布パターンから検討する方法が提案^{2,3)}されている。この方法は、種および種群の地理的分布圏を地縁として重視し、材料に選んだ生物群の

個々の種について分布圏を明らかにすることを第一段階とする。これは分類学で生物の形態的特徴をしらべて記載する段階に相当し、漠然と感覚的にとらえている生物の分布を、科学的な研究の対象となりうる「事実」へと高める操作⁶⁾であるとする。このようにして得られた種分布圏を、分布の様相からタイプに分け、それらのタイプから分布圏成立の古さや時代を検証しようとする方法である。

生物の種族は次のような質的に異なる段階を経て進化すると考えられている。発祥直後は変異性が高く、急激に分化する。ついで、ながく続く連続的な進化の段階がくる。やがて過度に分化した種族は、変異性の低下とあいまって衰退し、絶滅⁷⁾する。すなわち、種族は発生の段階、変異の段階、繁栄の段階、衰退の段階⁸⁾へと推移するとされる。西村⁹⁾はこのような経過をたどりながら種族が分布空間を展開してゆくとし、これらの段階と地理分布上の特徴として、

発生、変異の段階 —— 初期固有期

繁栄の段階 —— 広分布期

衰退の段階 —— { 不連続分布期
遺存固有期

に対応すると考えている。

種族の分布がこの経過をたどるものとすれば、系統群の各種の分布図が得られた場合、それぞれの種群の分化後の経過を調べる地理的解析の手がかりが得られることになる。さらに、この分布圏から得られたパターンと系統群のもつ形態進化とを結び付けることによって、系統群の再構築を行い、その歴史的経過を明らかにする方法も提案^{2,5,9)}されている。以上から、この報告では、針葉樹⁴⁾、蝶類^{5,9)}の研究事例に習い、現生マツ属の近縁種群の分布パターンの類型化を試み、種分化の歴史的経過を探る。なお、この検討は、後にマツ属の形態分析と関連した解析へと進む基礎資料を作成することでもある。この報告をまとめるにあたり、生前に有益な御意見と文献紹介等で協力を戴いた前大阪自然史博物館の日浦 勇氏に感謝したい。

資 料 と 方 法

種の分布圏を明らかにする場合、まず材料に選んだ生物群の分類が、ほぼ種レベルで完成していて、さらに対象となる地域全体の種の分布域調査が行き届いている必要がある。マツ属の資料は、一応、この条件を備えているとみなしてよい。世界に約100種ほどが分布するマツ属の分類は、SHAW¹⁰⁾、LITTLE & CRITCHFIELD¹¹⁾、CRITCHFIELD & LITTLE¹²⁾、MIROV¹⁾ その他、主にアメリカ学派によってなされてきた。日本では石井^{13,14)}によって分類が試みられている。今回の資料としてCRITCHFIELD & LITTLE¹²⁾によるマツ属の形態からの分類表(表1)と大成された種分布図を採用した。この資料の有用性は、MIROV¹⁾によって、マツ属各種の分布高度、分布域の植生、種間の天然交雑の有無等が種類ごとに記載され、補強されている点にある。これらの情報が、種の分布状況把握や種群の位置づけに役立つためである。

具体的な解析方法としては、各種類の分布図を系統分類群ごとにひとつの地図上に重ね合わせて等種数分布図を作成した。その結果、種類群によって様々な分布の様相が現れ、これらを整理して近縁種間の地縁の特徴と歴史的経過を検討したものである。

Table 1 Classification of subsection in the Genus *Pinus* and natural cross rates* of interspecific relation in the subsection.

Classification	Species		Natural cross rate	
	no.	no.	rate	cross no./species
Sungenus <i>Ducampopinus</i>				
Section <i>Ducampopinus</i>	1			
Subsect. <i>Krempfiani</i>		1	0.0	0/1
Subgenus <i>Strobus</i>				
Sect. <i>Strobus</i>	19			
Subsect. <i>Cembrae</i>		5	0.0	0/5
Subsect. <i>Strobi</i>		14	0.21	3/14
Sect. <i>Parrya</i>	12			
Subsect. <i>Cembroides</i>		8	0.13	1/8
Subsect. <i>Gerardianae</i>		2	0.0	0/2
Subsect. <i>Balfourianae</i>		2	0.0	0/2
Subgenus <i>Pinus</i>				
Sect. <i>Ternatae</i>	5			
Subsect. <i>Leiophyllae</i>		2	0.0	0/2
Subsect. <i>Canarienses</i>		2	0.0	0/2
Subsect. <i>Pineae</i>		1	0.0	0/1
Sect. <i>Pinus</i>	57			
Subsect. <i>Sylvestres</i>		19		
Mediterranean region		7	0.86	6/7
Eastern Asia		10	0.40	4/10
East. North Amer. Continent		2	0.0	0/2
Total region		19	0.53	10/19
Subsect. <i>Australes</i>		11	0.36	4/11
Subsect. <i>Ponderosae</i>		13	0.54	7/13
Subsect. <i>Sabinianae</i>		3	0.33	1/3
Subsect. <i>Contortae</i>		4	0.50	2/4
Subsect. <i>Oocarpae</i>		7	0.71	5/7

*The data source is founded by Mirov (1967)

結 果 と 検 討

1 マツ属の亜属と節レベルの分布

この分類レベルでの分布図は、すでに LITTLE & CRITCHFIELD¹³⁾ によって作成されているが、その位置づけは検討されていない。このレベルでの問題は、後に亜節 (Subsectin) の分布と関連するので簡単にふれておきたい。

マツ属は葉身内を貫く維管束の数によって *Haploxiron* (単維管束) と *Diploxiron* (複維管束) に二分される。単維管束のマツは葉身が扁平の亜属, Subgenus *Ducampopinus* とその他のマツ, Subgenus *Strobus* に分けられる。マツ属分類表を亜節レベルにまとめ、そのグループに属する

種数を示すと表 1 となる。*Ducampopinus* に属するマツは 1 節 (Section), 1 亜節 (Subsection), 1 種 (Species) のみであり、ベトナム南部の山岳地に限られて分布する (図 1, A)。このマツと同様の扁平の葉をもつマツは白亜紀の地層から出土しており、葉の明確な特徴から種の同定が可能であり、このマツは遺存種 (生き残り種) であると考えられている。Subgenus *Strobus*, Subgenus *Pinus* に属するマツは広く、ユーラシア、北アメリカ大陸に分布する (図 1, A)。

Subgenus *Strobus* には 2 節, 5 亜節, 31 種が含まれる (表 1)。この亜属は 2 節, Sect. *Strobus* と Sect. *Parrya* とに分けられる。Sect. *Strobus* はさらに Subsect. *Cembrae* と Subsect. *Strobi* に分けられる。後に検討するように、これらは種分化後の歴史が比較的新しい種群である。Sect. *Parrya* は 3 亜節, Subsect. *Cembroides*, Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Balfourianae* に分かれる。図 1, B には Subgenus *Strobus* に属するマツの節の分布域を示した。Sect. *Strobus* の 2 種群は広域に分布するのが特徴であり、ユーラシア、北アメリカ両大陸に分布し、両大陸が分離する前にこの節が分化していたことを物語る。

一方、Sect. *Parrya* は古い時代に種分化したものが多く、少数種が狭い地域に隔離して分布する。これらのうちでは、Subsect. *Cembroides* が比較的新しい。遺存種群のひとつでユーラシアに分布する Subsect. *Gerardianae* を除く他の 2 種群は北アメリカ大陸のみに分布する (図 1, B)。Sect. *Parrya* が両大陸に分布することから、両大陸が分離する以前に節の分化が進行していたと推測される。このうちの Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Balfourianae* はいずれも小種群からなり、遺存固有期の分布型を示す。8 種からなる Subsect. *Cembroides* は、後の詳しく検討するようにアメリカ西部からメキシコ、中央アメリカの地域で新しく種分化した種群である。

複雑管束を有する Subgenus *Pinus* は 2 節, 9 亜節, 61 種にからなり、2 節, Sect. *Ternatae* と Sect. *Pinus* に分けられる。これらの分布域は図 1, C に示した。Sect. *Ternatae* は 3 亜節, Subsect. *Canarienses*, Subsect. *Pineae*, Subsect. *Leiophyllae* に分けられ、前 2 者はユーラシアと北アフリカに、後者は北アメリカ大陸に限られて分布する。これらはいずれも少数種からなり、隔離分布する理由で現在では、遺存種群の様相を示す。これらの種群がユーラシア、北アメリカ大陸に分かれて分布することは、3 種群が別々の大陸で種分化したか、または別の大陸での姉妹種が絶滅したかのどちらかであるが、この判定は化石種による確認以外に方法がない。

Sect. *Pinus* のマツ類は 6 亜節に分けられ、多数種を擁する。これらの亜節のうち、ユーラシア大陸には Subsect. *Sylvestres* のみが生育するが、北アメリカ大陸にはこの亜節を含めて 6 亜節すべてが分布し (図 1, C), Sect. *Pinus* に属する亜節レベルの分化が、北アメリカ大陸で進んだことを物語る。特にこの大陸の南西部では、種分化が比較的新しいと考えられる 2 亜節, Subsect. *Ponderosae*, Subsect. *Oocarpae* が複雑に入り交じって生育し、東部では Sect. *Sylvestres* に加えて、この地域に特有の Subsect. *Australes* と Subsect. *Contortae* が分布する地域となっている。Subsect. *Sylvestres* の広い分布は、この種群の分化がユーラシア、北アメリカ両大陸分離以前であったことを示す。Subsect. *Contortae* は北アメリカ大陸の東西両地域に分布するが、他の亜節はこの大陸の東西で異なる点が注目される。大陸の東西両域で特有の亜属が分化したことは、白亜紀に北アメリカ大陸が海によって東西に二分され、隔てられていたことに対応¹⁾ すると考えられている。

マツ属全種をまとめてみた場合、その分布圏は広域であり、全北区の広分布要素のひとつ²⁾ と見なされるマツ属は、節レベルに分けてみると分布の様相がグループによって様々である。節レベルからみたマツ属の分布は、北アメリカ西部からメキシコにかけての地域に最も多く分布し、この地域で節レベルでの分化が進んだと共に、残存したマツが多いことを示している。ただし、

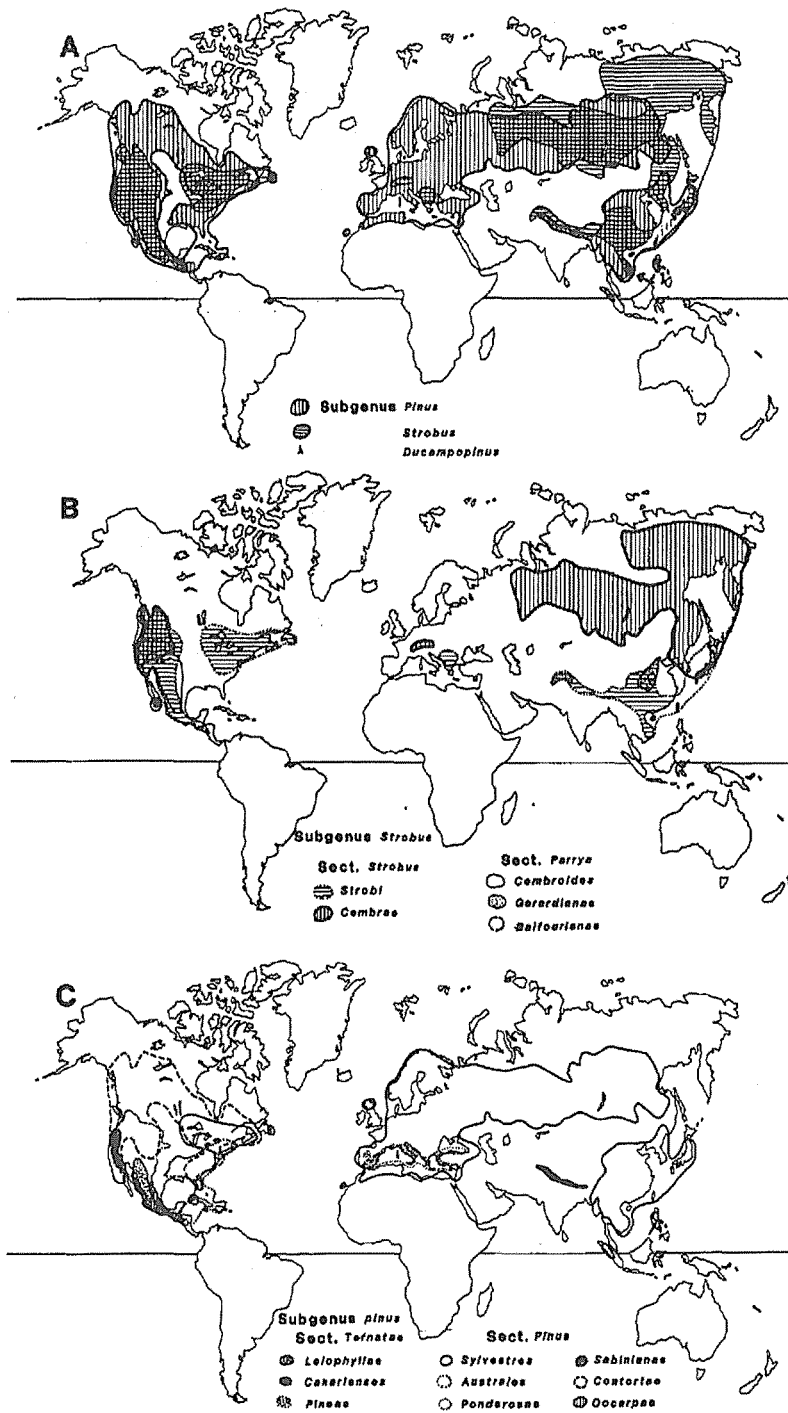


Fig 1 Geographic distribution maps of pine groups of three subgenuses (A), five subsections of subgenus *Strobos* (B), and nine subsections of subgenus *Pinus* (C).

節レベルのマツは、ユーラシア、北アメリカ両大陸に分散して分布しており、このレベルでの分化の時代や場所の特定は無理である。

Sect. *Strobilus*に属するSubsect. *Cembrae*とSubsect. *Strobus*は東アジアと北アメリカ大陸にまたがって分布し（図1, B）、両大陸が連続していた時代に種分化したことを示す。特にSubsect. *Cembrae*は東アジアとの関連が深い。両地域で共通した近縁種群の分布は、植物地理学上注目され、これまでに多数の被子植物で確認されている。この特殊な分布型は、GRAY¹⁵⁾によって地史的な説明がなされたといわれる。第三紀の温暖な気候条件下で、北半球の中、高緯度地域に広分布していた種群は、これらの地域の第四紀における気温低下に伴って両大陸を南下し、生き残ったという説である。他方、前川¹⁶⁾は、このような東亜北米型分布は古赤道からの北上によって形成されたとする。ジュラ紀、白亜紀、第三紀の時代にはマツ属の化石は北半球の中緯度以北から出土し、低緯度地方からは皆無であり、上記マツ属の特殊な分布型はGRAY¹⁵⁾説が受け入れられる。

前報¹⁶⁾で調べたように、遺存種群と考えられるマツは中緯度から低緯度地方の温暖な場所に分布することが特徴である。これらは、第三紀以前に種分化し、その当時の性質が固定、維持されたとともに、気候変動に対して地理的な移動によって生き延びてきた種群である。

2 亜節 (Subsection) レベルの分布

マツ属の分類上、節 (Section) に次ぐ亜節 (Subsection) は、種群をまとめる最も血縁の濃い種グループである。種レベルからみると、この種間関係は、結び付きがお互いに強く影響する存在としても重要である。ここでは、遺存種群とみなされる小種群を除き、大きな種群のみを検討する。

Sect. *Strobilus*に属する2亜節Subsect. *Cembrae*, Subsect. *Strobus*は共に種数も多く、広域に分布する種群である。この種群から、3亜節の等種数分布図を作成すると図2, A-Cとなる。Subsect. *Cembrae*5種はいずれも寒冷な地域に異所的に分布する（図2, A）。高緯度地方でも現在のような冬季の寒冷な気候が支配したのは第四紀以降であり、この種群は寒冷な気候のもとに適応して種分化し^{17,18)}、その後には分布を広げたグループであると考えられる。

Subsect. *Strobus*4種は比較的温暖的な地域に分布する種群であり、東南アジア、中央アメリカの亜熱帯地域まで広域にそれぞれの種が分散、生育する（図2, B）。アメリカ西部から中央アメリカにかけては異所的に、五大湖南部には*P. strobus*が広分布する。この種群全体は広分布を示すが、ユーラシア大陸ではそれぞれの種が隔離して生育しており、特にベトナム、海南島、台湾、種子島など常緑広葉樹と共存する種は隔離分布する。また、種群全体が比較的温暖的な場所に生育する。これら二つの分布の特徴から、Subsect. *Cembrae*に比べると分布の様相は古く、広分布から衰退期へ移行する段階を示している。

Subsect. *Cembroides*8種はロッキー山脈南部からメキシコにかけての温帯乾燥地に種分化したグループである。この地域では、*P. edulis*はジャクシン類とともに岩石砂漠付近まで侵入し、乾燥地の最前線まで進出している種類である。メキシコの東シエラマドレ山脈に種が重複する地域があるものの、比較的狭い地域に多数種が分布する（図2, C）。この分布の特徴から、このグループの種分化は比較的新しいと推測される。

Subgenus *Pinus*内で多数を擁する亜節の等種数分布図を図3, A-Dに示した。Subsect. *Sylvestres*は、最も広域に分布し、最大種数を擁するグループである。この種群では、*P. sylvestris*, *P. mugo*の2種が寒冷な地域まで分布¹⁸⁾し、他の種は比較的温暖的な場所に分布するので、このグループが分化した後上記2種のみが寒冷気候に適応したことが明らかである。ユー

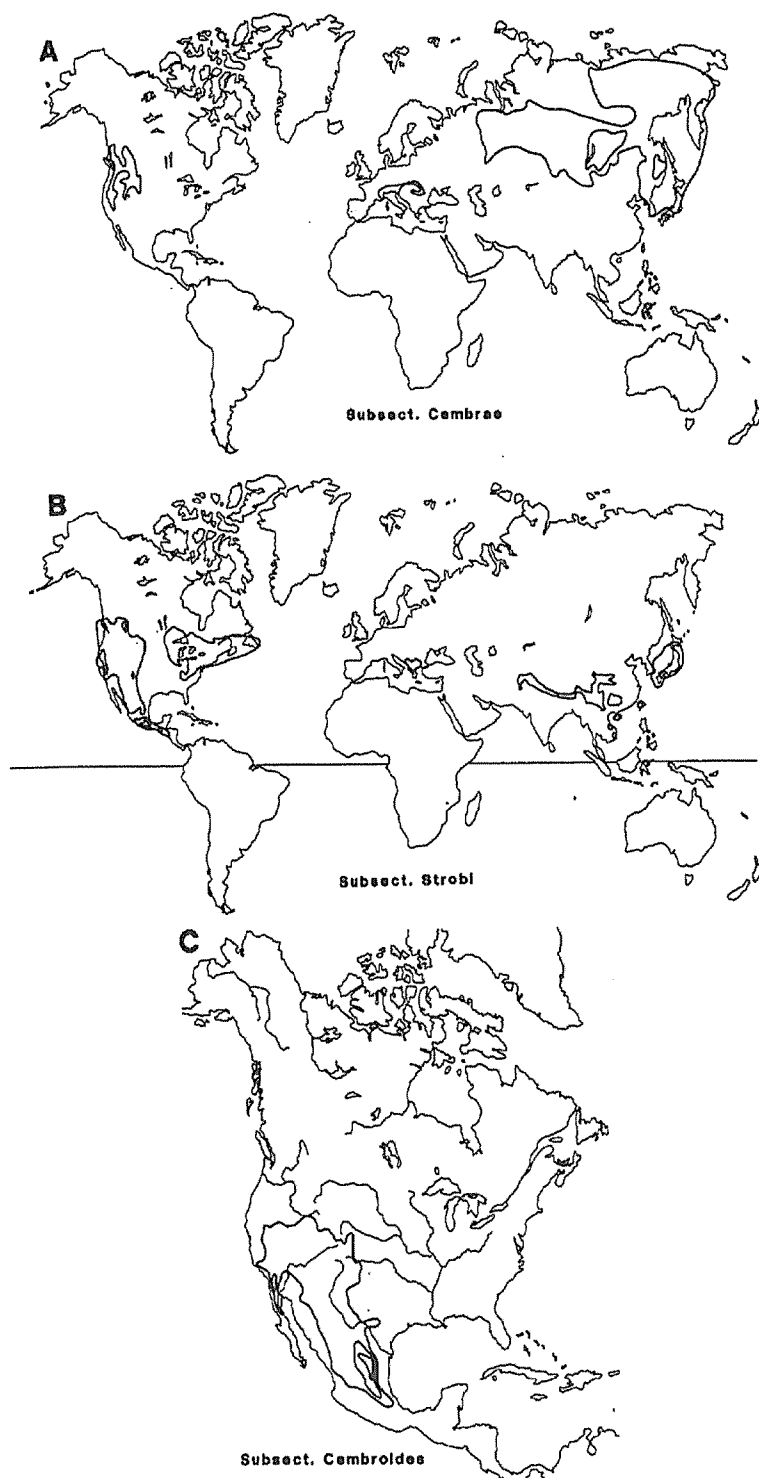


Fig 2 Contour maps of three large pine groups of subgenus *Strobis*. Although there are only a few species, most pines of subsect. *Cembrae* (A) show allopatric distribution over a large area in the winter cold region. For subsect. *Strobi* (B), the pines are distributed separately in warm temperate regions. Seven species of subsect. *Cembroides* (C) show comparatively aggregate distribution in a limited region.

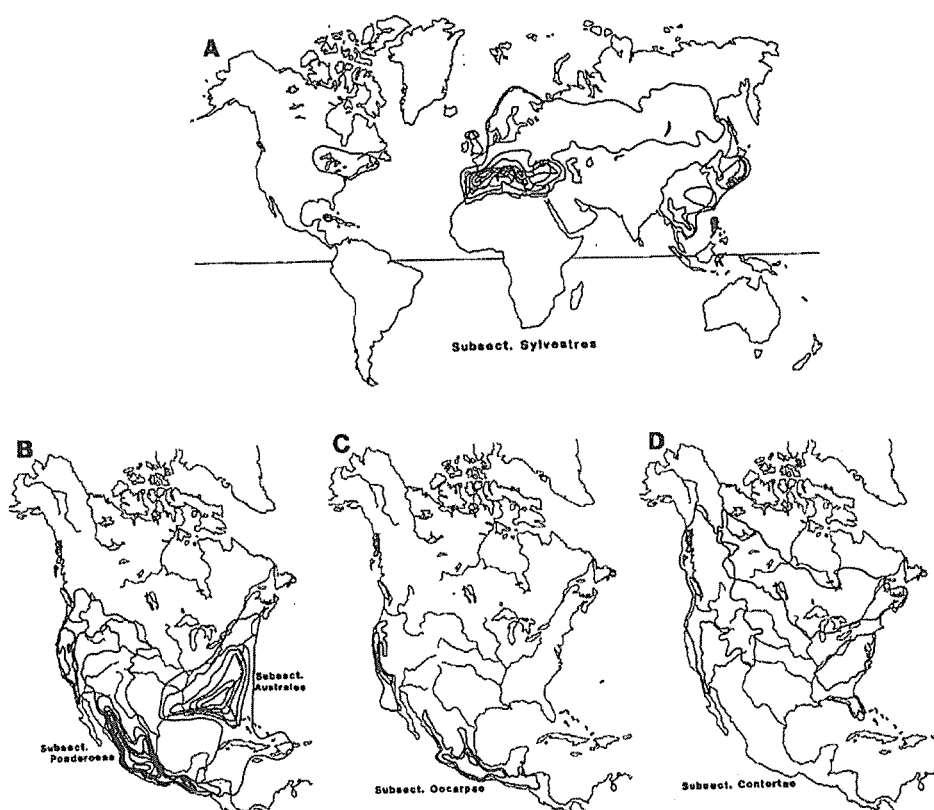


Fig 3 Contour maps of four large groups of subgenus *Pinus*. Pines of subsect. *Sylvestres* (A) show three distribution patterns. Those of the Mediterranean region show aggregate distribution, those of East Asia show allopatric distribution and those of the eastern region of the North American continent show isolated distribution. Pines of subsect. *Australes* (B) and subsect. *Ponderosae* (C) show aggregate distribution in limited regions of the North American continent. Four pines of subsect. *Contortae* (D) show allopatric and separated distributions.

ロシア大陸の亜寒帯に広く分布する *P. sylvestris* を除くと、この種群の分布域は地中海沿岸、東アジア、北アメリカ大陸東部の3域に分かれる。分布の様相は、これら3地域で典型的に異なる(図3, A)。

東アジアの地域では、この種群の種数が最も多いにもかかわらず、分布の重なりが少なく、種が地域を分けて分布する異所的分布が支配的である。各種の分布域も広く、広分布の様相を示す。東アジアの中国から東南アジアに続く低い山岳地は、氷期一週氷期の気温の変動に対しても種間の異所的分布を保存、維持する役割を果たしたと考えられる。他方、地中海沿岸地方では、このグループが重複して分布し、この地域付近で新しい種分化が発生したことを物語る。氷河期にこの付近に移動し、寒冷な気候を避けて生き延びた種は、現在の温度の上昇によって再び分布域を回復したであろう。この地域でのマツの集中分布に関しては後に検討したい。北アメリカ東部の *P. resinosa* と *P. tropicalis* 2種は、お互いにすでに隔離した存在となり、衰退、遺存期の様相を示している(図3, A)。これら2種の分布域の間に、すっぽりと納まるように Subsect. *Australes* の生育地(図3, B)がある。アメリカ東部の Subsect. *Sylvestres* の2種は、この種

群の出現によって衰退の段階を進むことになったと推測される。

図3, Bには, Subsect. *Australes*とSubsect. *Ponderosae*の分布図を示した。両種群は北アメリカ大陸の東西に分かれ, 比較的狭い範囲内に多数種が同所的に分布する。Subsect. *Australes*の系統はフロリダ半島の付け根, ジョージア州に分布の中心がある。分布の中心がこの北部のアパラチア山脈でなく, 地形が平坦なこの地域に多数の近縁種が濃密に分布し, これらのマツの分布の重複と種間の関係が注目される。Subsect. *Ponderosae* 13種はロッキー山脈から中央アメリカにかけて分布し, 分布の中心はメキシコのほぼ中央部の山岳地帯とカスケード山脈の二箇所にある(図3, B)。ロッキー山脈の広大な地域は *P. ponderosa* の分布域でおおわれ分布が連続しているが, 大多数はメキシコから中央アメリカにかけての地域に同所的に重複して分布する。

Subsect. *Oocarpae* 7種はSubsect. *Ponderosae*の分布域と同様に, アメリカ西部の太平洋沿岸とメキシコ中央部にの二箇所に分布の中心がある(図3, C)。この種群の *P. radiata*, *P. muricata*の分布はカリフォルニア州の海岸の, ごく一部に限られ, *P. greggii*, *P. patula*もメキシコの山岳地の一部に限定される。この意味ではSubsect. *Ponderosae*に比べて種分化後の段階が進み, やや古い種群であるとみなされる。

Subsect. *Contortae* 4種はアメリカ東部からカナダに広分布し, 異所的種分化とその結果による異所的分布を示す典型的ともみられる種群である。ただし, *P. banksiana*, *P. virginiana*, *P. clausa*の分布は不連続(図3, D)になっており, 広分布から隔離分布へ移行する様相を示している。北アメリカの寒冷な地域に2種が, 温帯には *P. virginiana*が, 亜熱帯には *P. clausa*が分布する。この種群も種分化が成立した後に寒冷な気候を迎え, そのうちの2種が寒冷な気候に適応したことを示す。

種群内の種レベルでの関係をみるために, 同所的分布をする地中海沿岸のSubsect. *Sylvestres*種群の各種の分布域を図4, A, Bに示した。この図にみられるように, 7種は入り組んで重複分布する。*P. sylvestris*の高山型である *P. mugo*(図4, A)は *P. sylvestris*(図4, B)の分布域に包含され, 図5に示されているように, 海拔高でも分布域の明確な違いはない。他方, *P. halepensis*とその姉妹種である *P. brutia*は地中海を東西に二分して分布する(図4, B)。これらの例のように,

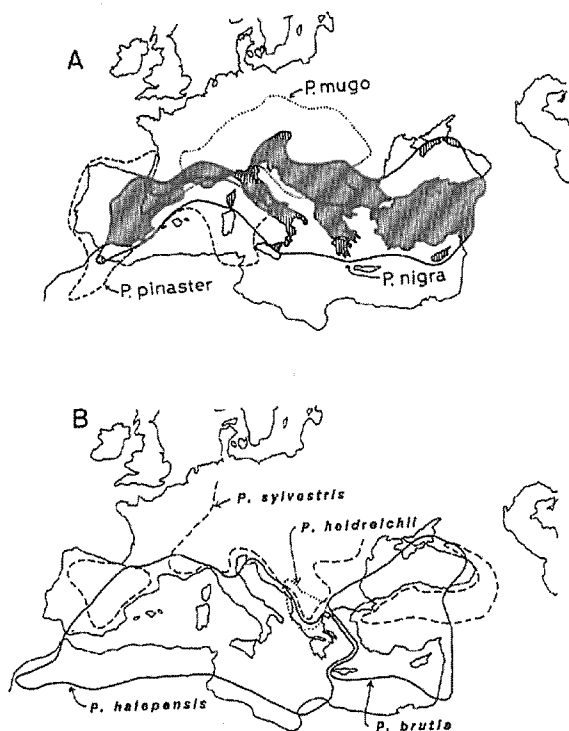


Fig 4 Maps of the interspecific relationship among pines of subsect. *Sylvestres* in the Mediterranean region, where overlapping distribution is observed, especially on the northern coast. The relationships are complicated among species. Two sister species, *Pinus halepensis* and *P. brutia*, show an allopatric relationship.

同所的分布をする地域内での種間関係の内容は、それぞれ種の組合せによって実に様々である。これら種群内、さらに近縁な種間での関係は、種分化の時期とその後の経過の違いを物語ると思われるが、このレベルでの種間問題の詳細は、マツ属の形態的特徴と関連して、別の機会に検討したい。

3 同所的分布と種間関係

多くの近縁種が集中する分布域内では、単に平面的な分布図を重ねた検討だけでは具体的な種間関係が明かではない。MIROY¹⁾が各種の生育状況を記載しているので、その記載から種間関係などに関する情報を取り出して整理して検討した。

多数種からなるグループで、種が特別に集中分布する4グループの分布高度を図5に示した。ここでの種は、分布域が高緯度から低緯度の順位に並べてある。アメリカ南東部に分布の中心をもつ Subsect. *Australes* の分布高度は、ほとんどの種が海拔0-1000mで、平地から丘陵にかけて生育していることが理解される。*P. occidentalis* のみがカリブの島々の高い場所まで分布を広げている種である。フロリダ半島を含み、その半島から北部のアパラチア山脈までの一帯は暖温帯¹⁹⁾に区分されるが、この森林の植生型はLongleaf-slash pine²⁰⁾ (*P. palustris*-*P. elliotii*), Loblolly-shortleaf pine²¹⁾ (*P. taeda*-*P. echinata*) などに代表されるようにマツ類による針葉樹林帯の様相を示している。この種群の各種がお互いに共存、混在していることは明かである。

Subsect. *Ponderosae* に属する13種は、低地から4000mまでに分布している (図5)。最も広い分布域をもつ *P. ponderosa* は、北部では海岸まで分布するが、南部では他の種と同様、3000mを越えて生育しており、この種群のほとんどの種は1500-2700mの高度に集中している。この地域は中緯度に当たるため、標高の低い場所は乾燥地帯が広がり、乾燥に強いマツ類でも、高度が高く、ある程度湿性の場所に分布する。Subsect. *Oocarpae*

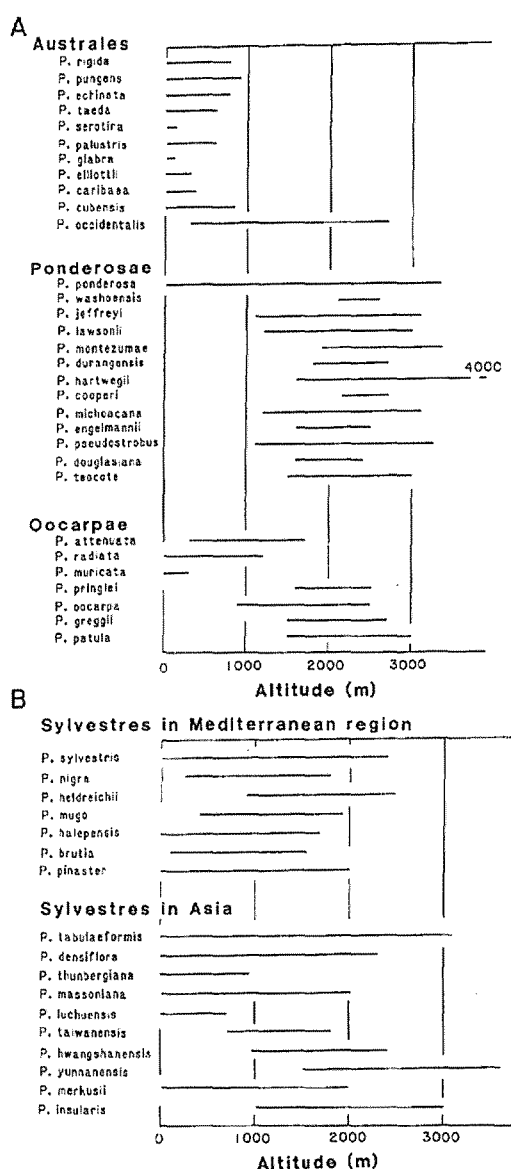


Fig 5 Altitudinal distribution of pines in four subsections showing extremely aggregate distribution. The pines showed a marked tendency to grow in the same range by overlap, especially in subsect. *Australes* and subsect. *Ponderosae*.

の分布高度に関しても Subsect. *Ponderosae* と同様である。アメリカ西部の沿岸に分布する3種は低海拔域に生育するが、この種群で、メキシコに分布する仲間は海拔1500—2500 mの、Subsect. *Ponderosae* とほぼ同様の高さに分布する。これらの種群のマツ類の水平、高度両分布の中心となる場所では、常緑広葉樹と共存しているものの、マツの密度が高い森林を形成し、近縁種がお互いに共存している可能性が高い。

地中海北岸域の Subsect. *Sylvestres* では *P. heldreichii* がやや高く、900—2500 mに生育するものの、他の種は低地から1500 mまでに分布するものが多い(図5)。この地域の森林は、しばしば発生する山火によって破壊され、回復した森林では、異種のマツ(例えば *P. halepensis* と *P. nigra*) が共存している状態は筆者によって確認されている。

日本産のマツは、系統的な近遠を問わず、お互いの種が異所的分布をしていることが林⁽²²⁻²⁴⁾ によるマツの分布図から明らかである。しかし、このような分布を示す日本産のマツでも、林の資料⁽²²⁻²⁴⁾ によって他のマツとの共存地を捜すとその場所はかなりの数になる。ハイマツはチョウセンゴヨウと4箇所て共存していた。チョウセンゴヨウはゴヨウマツと20箇所て、アカマツとは4箇所て共存していた。ゴヨウマツはアカマツと49箇所て、クロマツとも1箇所て共存した。アカマツはクロマツと369箇所を示し、全調査地数に対する共存地数の割合は48.1%であった。クロマツはアカマツと481箇所て共存し、その割合は83.2%であった。

同じ岩場に生育するアカマツとゴヨウマツとが共存しても生殖的隔離が確立しており、交雑することはない。しかし、近縁関係にあるアカマツとクロマツとは、分布の接点付近で両種が共存して天然交雑した結果、種の同定がしばしば困難な場合がある。マツ属は一般に形態によって分類されるが、形態的には異種でも近縁種間では生殖的隔離が確立していない場合が多い。このため、天然交雑種の存在は、ひとつには種分化後の時間が十分に経過していないこと、さらにもう一つは交雑可能なほどに近距離に種が生育している点を意味している。

MIROV⁽¹⁾ による天然交雑種の記載をすべて拾い出し、多数種からなる亜節に関して整理したのが表1である。記載された自然交雑種数と亜節内の種数との比率は、Subsect. *Oocarpae* で最も高く、近縁種の共存関係が大きく、さらに生殖的隔離が進んでいないことを予測させる。ついで、自然交雑率が高い種群は地中海域での Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Ponderosae*, 全域での Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Contortae*, Subsect. *Australes* の順になる。この結果から、水平的にも垂直的分布でも種が集中し同所的分布を示していた亜節は、高い自然交雑率を示す傾向が明かである。ただし、異所的分布をするアジア地域での Subsect. *Sylvestres* 種群でも、極端な集中分布を示す Subsect. *Australes* の種群よりも高い自然交雑率をもち、種と種の分布境界線付近で交雑していることを物語る。種群内の生殖的隔離の確立が、どの種群でも時間に対してパラレルに進行する保証はないが、多数の天然交雑種が存在する種群は分化後の時間の短さを示すと判断してよいであろう。

4 まとめ一同所的分布の形成と亜節の位置づけ

生物の種分化は同所的な例が考えられるとしても、一般に異所的に発生するが多い⁽⁵⁾ とされる。異所的種分化とは、種が時間の経過とともに分布域を広げた後に、分布域内部に何らかのバリエーションが生じることによって種が分化すると考える。バリエーションによって遮られた種は、それぞれの地域に適応して形態、性質ともに変化し、異種に分化する。この異所的種分化の仮定によれば、特に近縁な種の地理的關係は、もともと異所的に分布していることが前提となる。では、多数の近縁種が同所的分布する2, 3の種群の分布はどのように形成されたであろうか。

地質年代としての第四紀は、第三紀まで続いた温和な気候が一変して、気温の変動と、高緯度

地方での冬季のきびしい低温気候が発生した時代である。数回訪れた氷河期は、中緯度から高緯度地方に生育していた生物には決定的な影響を与え、マツ属にとっても激動の時代であったことが知られている。Miki²⁵⁾によれば、日本産マツ属の種は、第三紀以後に約半数が絶滅したとされる。寒冷な気候の発生とその後の気温変動に対応して、マツ属は一方で寒さに対応した種類を分化²⁶⁾させ、他方、気温変動に対応して生育地の高度の上下、南北移動²⁸⁾によって生きのびてきた。

第三紀までのマツ属の分布は、中緯度以北であり、当時、この地域は温暖な気候であったとされる。第四紀になり、この地域の寒冷化に伴ってマツ属の一部は寒冷気候に適応し、大部分の種は南下、または高度の低い場所に移動することで対応した。現在は温暖な間氷期であっても、第三紀のマツ属化石の出土域に比べると、その分布圏は南下している。いいかえると、同所的分布をしているマツ属種群の、第三紀以前の分布域は、現在より北方であったことは化石マツ^{25),27)}からも明らかにされている。この条件に従って同所的種群が分布する現在の場所に注目すると、Subsect. *Australes*の分布域の北にはアパラチア山脈が、Subsect. *Ponderosae*ではロッキー山脈が、地中海北岸のSubsect. *Sylvestres*では旧テチス海北岸のアルプス山脈ほかのヨーロッパの山岳地が位置している。近縁の多数種が分化するために同じ数のバリエーションを考慮すると、これらの種群の分化には、多数のバリエーションの存在が推測される。Subsect. *Australes*の起伏の少ない現在の分布地からは、このような多数のバリエーションの存在は考えられない。そこで、気候の変動を考慮して、これらのマツ属の種分化はアパラチア山岳地を舞台にしていたであろうと思われるのである。この山岳地の形成は第三紀の以後のことであり、これらの山岳地形成に伴って新しいマツ属の種分化が発祥したと推測する。同所的分布をする他の種群でも同様であったろうと思われる。種分化が発生するための具体的バリエーションは、隔離した山岳地と高度差の気候条件にあったであろう。種分化後の気温低下に伴う低地または南への移動によって、一度、異所的に分化した種群は、山岳地というバリエーションが消滅し、近縁種が共存する方向をたどり、現在の同所的分布が形成されたものと考えられる。氷河期-間氷期の繰り返しは、同所的分布傾向を強める方向に働いた。このように考えることによって、気候条件に大差なく、特別なバリエーションの見いだせない現在のフロリダ半島北部や地中海沿岸、メキシコ山岳地に多数の種が同所的に生育する状況を説明することができる。マツ属に限らず、フロリダ半島北部に生育する広葉樹の *Quercus*, *Prunus*, *Magnoliaceae*などの系統群の等種数分布図を画いても、Subsect. *Australes*と同様の同所的分布図²⁹⁾が得られる。もともと祖先種と同じくする近縁種の生育条件は似ており、同じ気候条件下に生育できる性質をもちあわせている場合が多い。マツ属近縁種間では、種間競争は排他的に強く働くようなものでなく、近縁種は共存が可能であることを多数のマツの共存例が示している。このように考えると、多数の近縁種が狭い地域に同所的に集中する種群は、広分布種群以上に種分化後の時間的経過が短い種群であると判断される。

マツ属各グループの分布の様相に関する以上の検討から、マツ属分類表の各亜節が示す段階を位置づけると表2となる。分布の様相から、発祥の段階（初期的固有）のマツ種群を特定するのは困難であるが、ここでは、マツ属にはその段階を示す種群はないとする。それに次ぐ変異の段階にある種群としてはSubsect. *Australes*, Subsect. *Ponderosae*, 地中海沿岸のSubsect. *Sylvestres*などが位置しよう。Subsect. *Oocarpae*は比較的狭い地域にかなりの種数が分布することから、分布の様相としては重複の大きい分布ではないので変異の段階に次ぐ位置におく。初期の種分化は古いものと推測され、後に同じ種群内で新しい分化が発祥し、地域によって分布の様相が異なる結果を示したSubsect. *Sylvestres*をどの位置におくかは問題が残るが、ここでは新しい種分化を重視し、Subsect. *Oocarpae*と同じ位置に置きたい。Subsect. *Cembrae*, Subsect. *Cembroides*, Subsect. *Contortae*およびアジアでのSubsect. *Sylvestres*は広分布を示し、繁栄

Table 2 Stages of pine group after speciation derived from geogaphic distribution pattern.

Pine group	ocurrence and diversifying stage (puculiar narrow)	thriving stage		extinct stage	
		(wide distribution)	(disperse)	(isolated)	
Subgen. <i>Ducampopinis</i>				<i>Krempfiani</i>	
Subgen. <i>Strobus</i>		<i>Cembrae</i>		<i>Strobi</i>	
		<i>Cembroides</i>			
				<i>Gerardianae</i> <i>Balfourianae</i>	
Subgen. <i>Pinus</i>				<i>Leiophyllae</i> <i>Canarienses</i> <i>Pineae</i>	
	<i>Sylvestres</i>				
	<i>Australes</i>				
	<i>Ponderosae</i>				
		<i>Contortae</i>		<i>Sabinianae</i>	
		<i>Oocarpae</i>			

の段階にあると見なされる。Subsect. *Strobi*, Subsect. *Sabinianae* は繁栄の段階を過ぎ、不連続な様相に近い。Subsect. *Krempfiani*, Subsect. *Gerardianae*, Subsect. *Canarienses* は衰退、遺存の段階にあると考えられる。Subsect. *Balfourianae*, Subsect. *Leiophyllae* などの種群は、分布の様相としては小種数からなりかつ狭い地域に分布するので、現段階では遺存固有期に置く。小種数からなるけれどもこれら2種群は有用な種子翼を形成し、形質的には新しい側面を有する。このグループの位置に関する判断、さらには全亜節の位置づけは、形態上の分析によって再確認する必要があるが、別な機会に検討したい。

引用文献

- 1) MIROV, N. T. (1967) The Genus *Pinus*. 572pp. Ronald Press Company New York.
- 2) 日浦 勇 (1971) 日本産蝶の分布系統. 日本鱗翅学会特別報告. 5. 73~88
- 3) ——— (1984) 日本生物相形成史の解明 その方法について. 一日浦 勇選集一. 日高敏隆編. 蒼樹書房. 292~320
- 4) ——— (1984) 分布要素と編年. 「蝶 分布と系統」 同上. 132~150
- 5) ——— (1984) 昆虫の生物地理と進化. 同上. 209~222
- 6) ——— (1984) 日本産蝶類分布研究の方法について. II 分布研究の歴史的方法. 同上. 70~79
- 7) 西村三郎 (1981) 淡水魚の起源. 淡水魚. 7. 53~68. 淡水魚保護協会
- 8) 井尻正二 (1953) 系統発生による変異の問題, 生物の変異性, 岩波書店
- 9) 三枝豊平・中西明德・島 洪・矢田 脩 (1977) *Graphium* 亜属の系統と生物地理. 蝶. 1. 2~32
- 10) SHAW, G. R. (1914) The Genus *Pinus*. (Arnold Arboretum Pub. No.5) Houghton Mifflin Co. Boston
- 11) LITTLE, E. L. & CRITCHFIELD, D. B. (1967) Subdivisions of the Genus *Pinus* (pines). U. S. Dept. Agr. For. Serv. 51pp
- 12) CRITCHFIELD, D. B. & LITTLE, E. L. Jr. (1966) Geographic distribution of pines of the world. U. S. Agr. For. Serv. 97pp

- 13) 石井盛次 (1952) マツ属の分類学的研究. 高知大研究報告. 自然科学. 2. 1~27
- 14) ——— () マツ属分類の再検討. アカマツ研究会No.13. 111~144
- 15) GRAY, A. (日浦 勇. 1972による). 分布要素と編年. 生物科学. 24. 11~20
- 16) 前川文夫 (1969) 植物の進化を探る. 岩波書店. 178~200
- 17) 酒井 昭・吉田静夫 (1983) 植物と低温. 138pp. 東大出版会. 東京
- 18) 大畠誠一 (1993) マツ属の分布と温度環境. 京大演報. 65 (投稿中)
- 19) STRAHLER, A. N. (1975) Physical geography. (4th ed.). John Wiley & Sons. Inc. New York
- 20) GRELEN, H. E. (1980) Longleaf-slash pine, [Forest cover types of the United States and Canada]. EYRE, F. H. ed. Society of American Foresters. 5400 Grosvenor Lane, Washington, D. C.
- 21) MANN, W. F. Jr. (1980) Loblolly-shortleaf pine, [Forest cover types of the United States and Canada]. EYRE, F. H. ed. Society of American Foresters, 5400 Grosvenor Lane. Washington, D. C.
- 22) 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
- 23) ——— (1952) 同上 II 報. 林試報. 55. 1~251
- 24) ——— (1954) 同上 III 報. 林試報. 75. 1~173
- 25) MIKI, S. (1957) *Pineae* of Japan with reference to its remains. Osaka City Univ. Inst. Polytech. Jour. Series D. Biology. 8. 221~272
- 26) FLORIN, R. (1966) The distribution of conifer and taxad genera in time and space. pp326. Acta Horti Bergiani. Band 20(4). 121~311
- 27) 大畠誠一 (1979) マツ属の分布と生理的特性. 北方林業. 31. 11~16
- 28) ——— 未発表資料

Résumé

To clarify the genealogical position relationship among pine groups after their specialization, the geographical relationships were analyzed using contour maps based on species map data of CRITCHFIELD and LITTLE (1966).

When species groups occur, diversify, thrive and become extinct, the phases of their geographic distribution show patterns which are peculiarly narrow or wide and disperse or isolated after specialization. Many pine groups such as subsect. *Krempfiani*, subsect. *Gerardianae* and subsect. *Balfourianae* in subgenus *Strobus* and subsect. *Leiophyllae* and subsect. *Canariences* in subgenus *Pinus* showed isolated distribution and were considered to be in the extinct phase. On the other hand, subsect. *Sylvestres*, subsect. *Austerales*, subsect. *Ponderosae* and subsect. *Oocarpae* seemed to have newly specialized features of distribution of pines aggregated in a region. Sexual isolation among these pines was not well established, and therefore the values of natural cross rate were large.

Pine fossil data reveal that the pine ranges in the Tertiary Period had been slightly farther north than present ones. The mountains are located at the present places of species aggregation. As many barriers are needed for specialization for many species, the differentiation of species in some subsections seemed to advance in the mountains, accompanying their formation after the Tertiary Era. The overlap of distributions especially seen in some groups is considered to have resulted from the shifting to the present regions with the decrease in air temperature after the Quaternary Era.