

Seed Morphology of Pinus Subgenus Haploxyylon on Mt. Tateyama, Toyama Prefecture, Japan

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-10-04 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00055683

This work is licensed under a Creative Commons
Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0
International License.



佐藤 卓*：立山産ゴヨウマツ類の種子形態の変異

Takashi SATO: Seed Morphology of *Pinus*
Subgenus *Haploxyylon* on Mt. Tateyama,
Toyama Prefecture, Japan

Abstract

Pinus hakkodensis MAKINO in the subalpine to alpine regions in Japan has been considered as a hybrid of *Pinus pumila* (PALLAS) REGEL and *P. parvifolia* SIEB. et ZUCC. var. *pentaphylla* (MAYR) HENRY, or as a variety of *Pinus pentaphylla* MAYR.

For clarifying the taxonomical and phylogenetical relationships among these *Pinus* subgenus *Haploxyylon*, a morphological study was undertaken. Sixteen populations were chosen from between 1480m and 2480m a. s.l. of the western slope of Mt. Tateyama, Toyama Prefecture. Nine to twenty-five cones were collected from each population, and life form, seed size and seed wing size were measured.

As a result, four groups were classified among the populations; 1) creeping shrubs which have non-winged seeds and are distributed between 2080-2480m. 2) creeping shrubs which have seeds with poorly developed wings or without wings and are distributed between 2250-2310m. 3) ascending small trees which have seed with intermediately developed wings and are distributed between 1600-1900m, and 4) erect trees which have seeds with well developed wings and are distributed at lower than 1620m. By comparison of life form and seed morphology with the original descriptions of *Haploxyylon* species, the first group is identified as *Pinus pumila* and the fourth group is identified as *P. parvifolia* var. *pentaphylla*, and the second and third groups are identified as *P. hakkodensis*. As a result of this study, it was clarified that the plants identified as *Pinus hakkodensis* are surely intermediate form between *Pinus pumila* and *P. parvifolia* var. *pentaphylla*, and two types were found in this species in Mt. Tateyama.

Key words: Mt. Tateyama, *Pinus hakkodensis*, *Pinus parvifolia* var. *pentaphylla*, *Pinus pumila*, *Pinus* subgenus *Haploxyylon*, seed morphology.

マツ属は、葉の断面に見られる周縁層内の維管束の数により、1個のものは単維管束亜属 (Subgenus *Haploxyylon*), 2個のものは複維管束亜属 (Subgenus *Pinus*) として分類されている (KOEHNE, 1893)。立山産の単維管束亜属にはゴヨウマツ類のハイマツ (*Pinus pumila* (PALLAS) REGEL), キタゴヨウ (*P. parviflora* SIEB. et ZUCC. var. *pentaphylla* (MAYR) HENRY), ハッコウダゴヨウ (*P. hakkodensis* MAKINO) の3分類群が知られている (林, 1960; 宮脇・藤原, 1976; 大田ら, 1983)。

ハッコウダゴヨウは、牧野・根本 (1931) が訂正増補「日本植物総覧」の中で、「ゴエフマツ ト ハヒマツトノ間種ニシテ樹幹斜上ス」という日本語の短い記載文をつけ、新種として発表したものである。北海道のアポイ山、本州の八甲田山、蔵王山、至仏山などに分布が知られ、立山は分布の南限とされて

いる (林, 1960)。日本産のゴヨウマツ類を詳細に検討した石井 (1941) は、球果の形、種子の形および斑紋の有無、種鱗の形と厚さ、冬芽の形、針葉横断面の内皮の構造を比較検討し、ハッコウダゴヨウは「ハイマツとヒメコマツ (キタゴヨウ) との自然交雑により生じた間種なりとする見方 (牧野, 1931) は、恐らく正鶴を得たものであろう」と述べている。その後、岩田・草下 (1952) は独立種として、大井 (1953) は「本種 (キタゴヨウ) とハイマツの間種はハッコウダゴヨウである」として扱ってきた。しかし、岩田・草下 (1954) は石井の記載 (1941) を基にして、ハッコウダゴヨウをキタゴヨウの変種として扱い、学名の組替え (*P. pentaphylla* MAYR var. *hakkodensis* (MAKINO) KUSAKA) を行った。その後、岩田・草下の考えは支持されず、林 (1960) や北村 (1979)、佐竹 (1989) は従来通り自然雜種と

*〒930 富山市赤江町1-45 富山県立雄峰高等学校 Yuho High School, Akae 1-45, Toyama 930, Japan

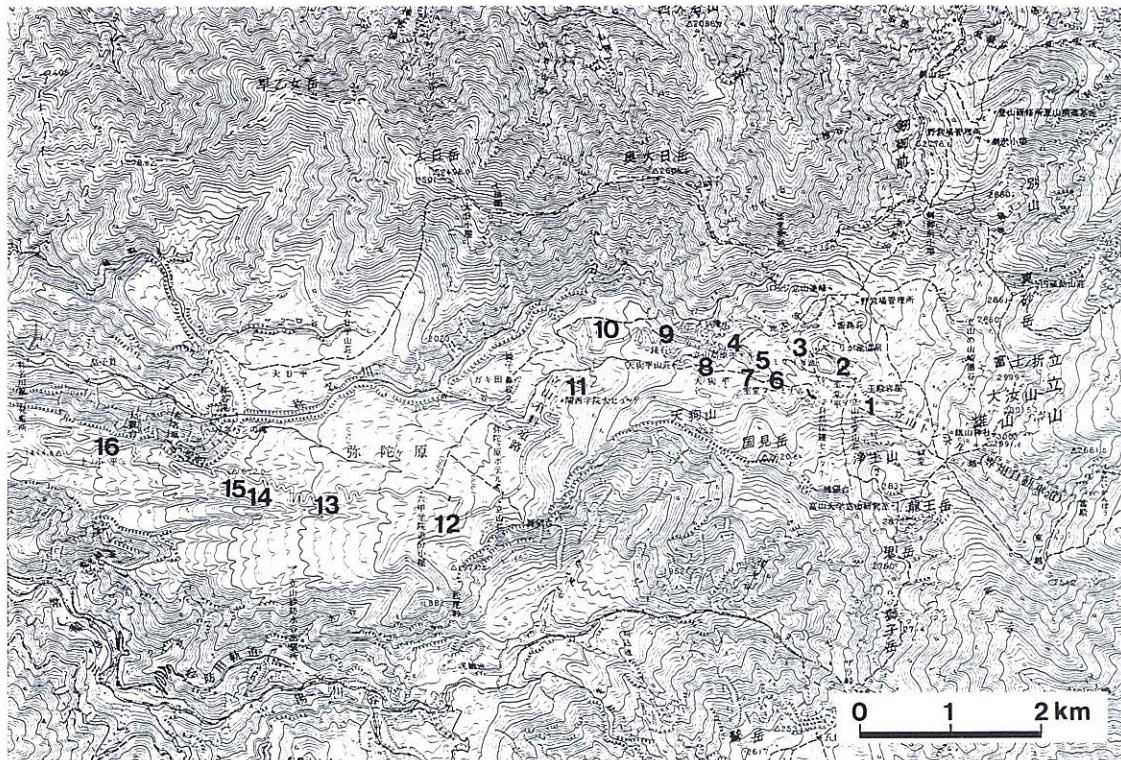


FIG. 1. Locality map showing sampling sites in Mt. Tateyama, Toyama Prefecture.

TABLE 1. Sampling sites, sample size, and habits of *Pinus* subgenus *Haploxyロン* in Mt. Tateyama.

Site No.	Sampling sites	Altitude (m)	Sample* size	Communities			
				Habitat	Habit	Life form	Height(m)
1	Murodo-A	2480	19	gravelly	scrub	creeping	0.5-1.0
2	Murodo-B	2400	6	gravelly	scrub	creeping	0.5-1.0
3	Murodo-C	2400	10	gravelly	scrub	creeping	0.5-1.0
4	Jigokudani-A	2320	16	gravelly	scrub	creeping	0.4-0.8
5	Jigokudani-B	2320	14	gravelly	scrub	creeping	0.4-0.8
6	Jigokudani-C	2340	14	gravelly	scrub	creeping	0.5-1
7	Ootani-A	2350	24	gravelly	scrub	creeping	0.5-1
8	Ootani-B	2320	9	gravelly	scrub	creeping	0.5-1
9	Tengu	2310	19	gravelly	scrub	creeping	0.5-1
10	Kagamiishi	2250	13	gravelly	scrub	creeping	0.5-1.2
11	Mimatsu	2080	15	gravelly	scrub	creeping	0.5-1.2
12	Oiwake	1900	21	marshy meadow	arborous	ascending	1.5-2
13	Nanamagari	1740	20	marshy meadow	arborous	ascending	1.5-4
14	Kaminokodaira-A	1620	7	marshy meadow	arborous	ascending	1.5-3
15	Kaminokodaira-B	1620	15	forest	arborous	erect	3.0-5
16	Shimonokodaira	1460	7	forest	arborous	erect	5.0-15

* : Number of cones sampled.

して扱っている。一方、石井（1941）は果柄の長い高山生のゴヨウマツ類をクビナガハイマツと称し、ハッコウダゴヨウと同様にハイマツとキタゴヨウの自然交雑による間種と推定した。これを石井・草下

（1954）は増訂邦産松柏類図説の中でハイマツの変種として扱い、*P. pumila* var. *kubinaga* ISHII et KUSAKA という裸名を発表した。このクビナガハイマツの学名は佐竹（1989）によって採用され、「日本

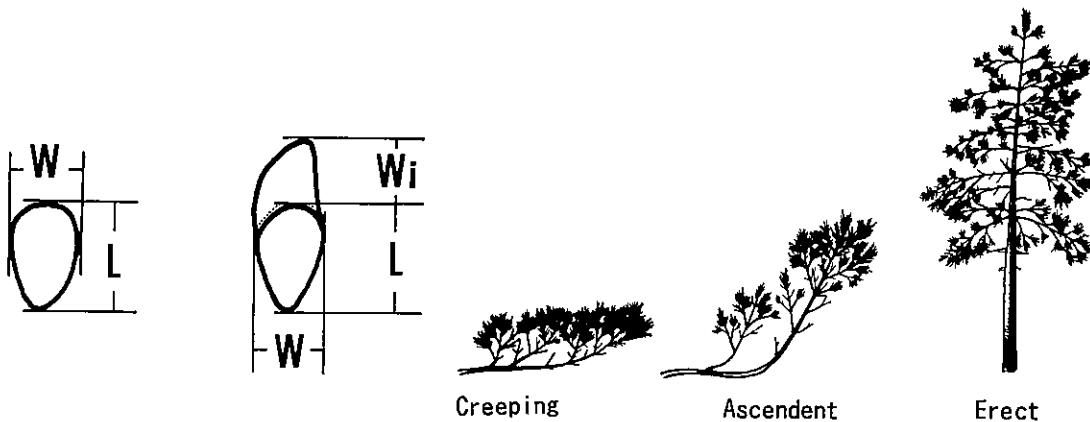


FIG. 2. Measured parts of a seed.

W : width ; L : length ; Wi :
wing length.

の野生植物・木本 I」の中で用いられている。このように、キタゴヨウとハイマツの中間形を示す分類群として、ハッコウダゴヨウとクビナガハイマツがあり、この2分類群を雑種として扱うか、あるいはキタゴヨウまたはハイマツの変種として扱うかという分類学的な位置づけを再検討する余地があると考えられる。

そこで、今回は立山に分布するハッコウダゴヨウとハイマツおよびキタゴヨウに限って、この3分類群がどの様な関係にあるのかを再検討する目的で、3分類群の重要な分類形質とされる種子の形と大きさの変異を富山県立山において解析した。

この研究を遂行するにあたり、富山県自然保護課を通じて環境庁及び富山営林署より国立公園内での材料採取の許可を受けたので、ここに記して謝意を表します。また、原稿を通覧され適切な御助言を下さった金沢大学理学部清水建美教授に厚くお礼申し上げます。なおこの研究は文部省平成3年度科学研究費補助金奨励研究(B)03917009の一部を用いて行われた。

材料及び方法

立山は、中部山岳国立公園の北部に位置する雄山を中心とする山系を指している。立山では、ゴヨウマツ類は標高2300m以上の高山草原から、弥陀ヶ原(標高1600~2000m)、標高1500~1300mに広がる常緑針葉樹林帯に分布している。そこで、標高2450mの室堂平から標高1450mの下ノ小平にかけて、ゴヨウマツ類の集団を16個(Fig. 1)を選び、球果の熟した9月に、集団当たり9~25の球果を採取した(Table 1)。

FIG. 3. Illustrations of three types of life form.

球果のどの部位から取り出した種子を、球果の代表とするかを決めるために、採取した球果の内、それぞれの集団から5~12個の球果を抽出し、種鱗の付着位置(以後、球果の基部から数えた種鱗の数を種鱗番号とする)と種鱗ごとの種子稔性(種子の有無)を記録した。次に、それぞれの集団から2個以上の球果を抽出し、種鱗番号と種子の長さの関係を調べ、球果内の種子の変異を検討した。

球果内の変異性を明らかにした上で、球果ごとの種子サイズの平均値をその球果の代表値とし、その代表値の平均値を集団間の種子サイズの変異の解析に用いた。

計測した部位(Fig. 2)は、種子の長さ(L)、最大幅(W)、翼の長さ(Wi)で、それらをノギスを用いて測定した。測定結果は球果内、集団内及び集団間でそれぞれの変異を解析した。

種子サイズの変異性を解析するにあたり、それぞれの集団の立地及び植物の習性、樹形(主幹の性質)、高さを観察した。

結果

(1) 立山産ゴヨウマツ類の樹形

立山に見られるゴヨウマツ類の樹形は、①太い茎が地表を這い、そこから多数の直立または斜上する枝を着け、マット状の群落を作る匍匐型と、②一本の斜上する主幹があり、単木的に生育しマット状の群落を作らない主幹斜上型、及び③直立する主幹があり、単木的に生育する主幹直立型の3つの型が認められた(Fig. 3)。匍匐型と主幹斜上型では樹高が約1mから球果を着けるが、主幹直立型では樹高が約5m以上なければ球果は観察できなかった。

TABLE 2. Seed sizes of Tengu population (No.9).

Cone	Number of cones (%)	Seed length (mm)	Seed width (mm)	Length of seed wing (mm)
Cone with winged seed	11 (58)	9.6±0.2*	6.6±0.1	0.35±0.08
Cone without winged seed	8 (42)	9.4±0.2	6.4±0.1	-

* : mean ± standard error.

TABLE 3. Frequency of cones with winged seeds (CWS) and seed sizes in each population.

Site No.	CWS N	L(mm) m±SE *	W(mm) m±SE	Wi(mm) m±SE	W/L m±SE	Wi/L m±SE
	(%)	CV	CV	C	CV	CV
1	19	0	8.3±0.1	4	5.7±0.1	4
2	6	0	8.4±0.0	1	6.0±0.0	2
3	10	0	8.3±0.1	5	6.2±0.2	8
4	16	0	8.3±0.2	10	6.3±0.1	9
5	14	0	8.0±0.2	7	5.7±0.1	4
6	14	0	8.8±0.2	6	6.4±0.1	6
7	24	0	8.8±0.1	6	6.6±0.0	3
8	9	0	8.8±0.1	2	6.9±0.1	3
9	19	58	9.5±0.1	7	6.5±0.1	4
10	13	100	8.5±0.1	4	5.7±0.1	5
11	15	0	8.4±0.1	4	6.3±0.1	4
12	21	100	8.6±0.2	8	6.1±0.1	7
13	20	100	9.4±0.1	5	6.2±0.1	8
14	7	100	9.4±0.2	7	6.1±0.1	6
15	15	100	10.0±0.2	8	6.4±0.1	6
16	7	100	9.7±0.2	7	6.8±0.1	3

N : number of cones examined ; L : length of seed ; W : width of seed ; Wi : length of seed wing.

* : mean ± standard error.

この樹形の性質を用いて調査集団を分類すると、室堂 A (No.1) ～美松 (No.11) が匍匐型、追分 (No.12) ～上ノ小平 A (No.15) が主幹斜上型、上ノ小平 B (No.15) ～下ノ小平 (No.16) が主幹直立型に分けられた (Table 1)。

(2) 球果内及び集団内における変異

球果を構成する種鱗の位置とそれぞれの種鱗に種子ができるかどうかの関係を Fig. 4 に示した。球果 1 個あたりの種鱗数は 35 ～ 65 まで変化するが、球果の基部に最も近い種子は、球果の基部から数えて 15 ～ 20 番目の種鱗にでき、その後、球果の基部から先端にかけて連続的あるいは不連続に種子ができる傾向が認められた。また、球果の先端に位置する 2 ～ 5 枚の種鱗には種子ができる傾向が認められた。これらの傾向は、室堂 (標高 2450 m) の集団 (No.1) から下ノ小平 (1460 m) の集団 (No.16) まで大きな違いは見られず、立山産ゴヨウマツ類に共通して見られる性質と考えられた。

種鱗番号ごとの種子の長さの平均値と種鱗番号と

の関係を Fig. 5 に示した。球果の基部に近い種鱗の種子はやや短いものが多いが、球果の中央部の種鱗番号周辺ではほぼ一定の値を取るようになる傾向が樹形の違いに関わらず認められた。そこで、種子を球果から採取するときは、球果の中央部の種鱗を 10 個取り出し、それらの種鱗上のすべての種子 (7 ～ 15 個) を取り出し、種子サイズの計測を行うことにした。

調査した 16 集団の内、9 集団の種子には翼がまったく無く、6 集団の種子にはすべて翼が着いていた (Table 1)。しかし、天狗集団 (No.9) では、19 個の球果内、8 個の球果の種子はすべて無翼であったが、11 個の球果の種子には微翼が認められた (Table 2)。しかし、無翼種子を着ける球果の種子サイズと有翼種子を着ける球果の種子サイズを比較すると、種子の長さと幅においてやや有翼種子の方が大きな値を示したが、有意差は認められなかった (Table 2)。また、樹形にも差異が認められなかったので、ここでは 1 つの集団として扱うこととした。

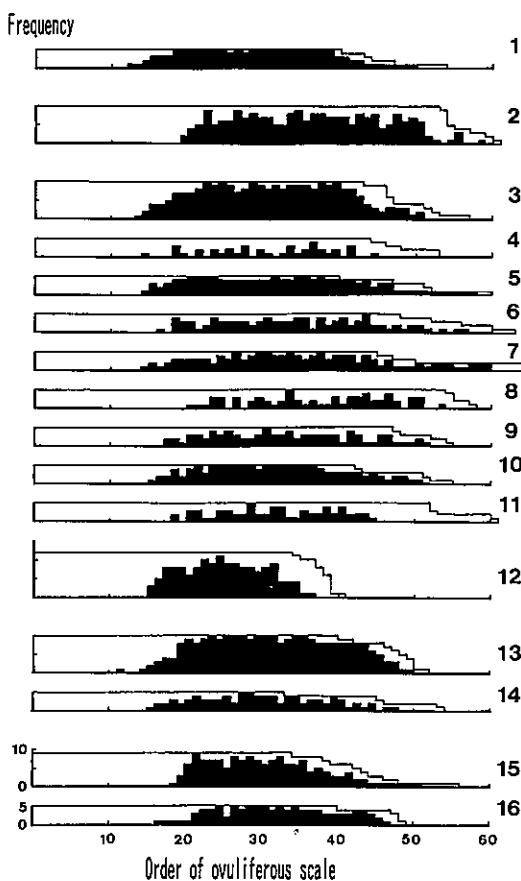


FIG. 4. Frequencies of fertile and sterile ovuliferous scales in cones from the sixteen sites. The ovuliferous scales are acropetally numbered from the cone base; ■: fertile scales; □: sterile scales.

(3) 集団間の変異及び樹形型群間の比較

球果ごとの種子サイズの平均値を集団で平均した値（集団平均値）とその標準誤差及び変動係数をTable 3に示した。種子の長さ（L）の集団平均値を比較すると、地獄谷B（No.5）の値が最も小さく8.0 mmで、上ノ小平B（No.15）の値が最も大きく10.0 mmであった。変動係数は1～10%と小さく、集団ごとに種子サイズがまとまっていた。匍匐型群では8.0～9.5 mm、主幹斜上型群では8.6～9.4 mm、主幹直立型群では9.7～10.0 mmとなり、主幹斜上型群は匍匐型群と主幹直立型群の中間の値を示した。

種子の長さと生育地の標高と関係をFig. 6に示した。主幹直立型群は低標高地に分布し、長い種子を持ち、匍匐型群は高標高地に分布し、短い種子を持っていた。そして、主幹斜上型群は匍匐型群と主幹直立型群の中間に位置し、これら3つの樹形型群の集団は、標高と種子の長さの関係を示す1本の回帰

直線上に配列していた。

種子の幅（W）の集団平均値を比較すると、室堂A（No.1）、地獄谷B（No.5）と鏡石（No.10）の値が最も小さく5.7 mmで、大谷B（No.8）の値が最も大きく6.9 mmであった。変動係数は2～9%で、種子の長さ同様に小さな値を示した。匍匐型群は5.7～6.9 mm、主幹斜上型群は6.1～6.2 mm、主幹直立型群は6.4～6.8 mmで、樹形型群間で有意な違いは認められなかった。

無翼種子が観察された集団は、匍匐型群である室堂の3集団（No.1～3）と地獄谷の3集団（No.4～6）、大谷の2集団（No.7, 8）、美松（No.11）の計9集団で、すべて無翼種子であった。匍匐型の天狗（No.9）と鏡石（No.10）、主幹斜上型の追分～上ノ小平（No.12～14）、及び主幹直立型の上ノ小平（No.15）と下ノ小平（No.16）は有翼種子を持っていた。

種翼の長さ（Wi）の集団平均値を比較してみると、天狗（No.9）の値が最も小さく0.4 mmで、下ノ小平（No.16）が最も大きく6.9 mmであった（Table 3）。変動係数は天狗（No.9）で最も大きく95%であった。最も小さな変動係数を示した集団は追分（No.12）で11%であった。樹形型群間で比較すると、匍匐型群の種翼の長さは0.4～2.2 mmで最も短く、主幹直立型群は6.3～6.9 mmで最も大きな値であった。主幹斜上型群は3.7～5.8 mmで、匍匐型群と主幹直立型群の中間の値であった。それぞれの樹形型群は、標高と種翼の長さの関係を示す1本の回帰直線上に配列していた（Fig. 6）。

種子の長さと幅の比（W/L）の集団平均値は、上ノ子平B（No.15）の値が最も小さく0.64で、大谷B（No.8）の値が最も大きく0.79であった（Table 3）。変動係数は2～9%で、それぞれの集団が均一であることを示していた。樹形型群間で比較すると、匍匐型群は0.67～0.79、主幹斜上型群は0.65～0.71、主幹直立型群は0.64～0.70で、匍匐型群がやや大きな値を取る傾向はあるが、有意差は認められなかった。

種子の長さと翼の長さの比（Wi/L）の集団平均値を比較すると、天狗（No.9）が最も小さく0.04で、下ノ子平（No.16）が最も大きく0.74であった（Table 3）。変動係数は種子の翼の長さと同様に、天狗（No.9）で大きく（97%）、上ノ子平B（No.15）で最も小さな値（12%）であった。樹形型群間で種子の長さと翼の長さの比を比較すると、主幹斜上型群は0.43～0.63で、匍匐型群の0.04～0.27と主幹直立型群の0.64～0.74の中間の値を示した。それぞれの樹形型群は、標高と種子の長さと翼の長さの比の関係を示す1本の回帰直線上に配列していた（Fig. 6）。

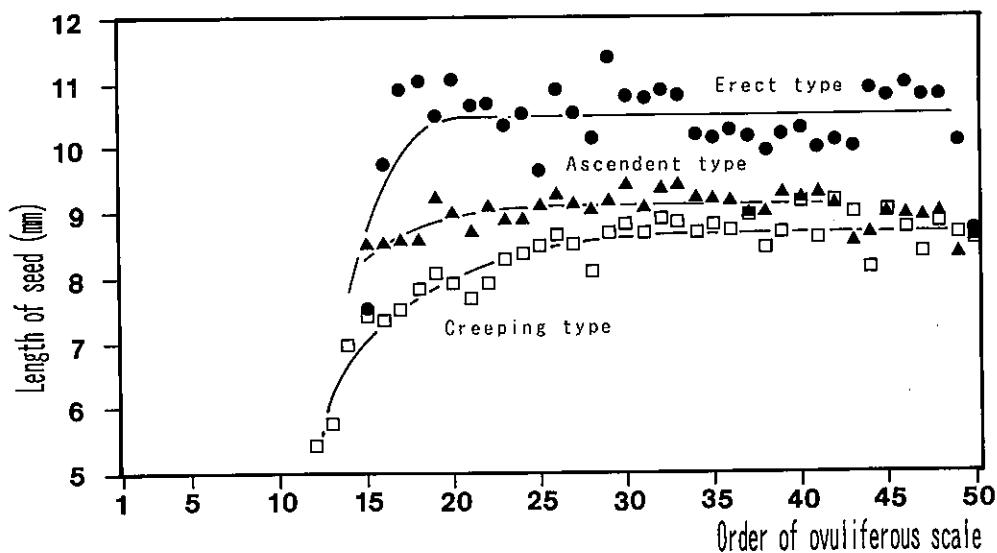


FIG. 5. Seed length variation among different life forms in the order of ovuliferous scales.

●: erect type; ▲: ascendent type; □: creeping type.

考 察

鏡石(No.11)を除く、天狗(No.9)から下ノ小平(No.16)までの7集団の種翼の長さは、標高の変化に伴って0.4~6.9 mmまで変異することが明らかになった。また、主幹斜上型群の中で最も長い種翼を持つ七曲(No.13)の平均値と、主幹直立型群の上ノ小平B(No.15)の平均値の信頼限界の幅は重なっていた。これらの結果は、樹形とは無関係に、種翼の長さが標高の変化に対応した1つのクライインを形成していることを示唆している(Fig. 6)。

樹形が直立型群と主幹斜上型群の両群は、すべて種翼を持つ集団であったが、匍匐型群には有翼種だけ、または有翼種子と無翼種子が混在する集団と、無翼種子のみを着ける集団の2タイプが認められた。種翼の有無と樹形の2つの形質を組み合わせることにより、立山産ゴヨウマツ類の集団は4つのグループに分けられた(Table 4)。すなわち、①樹形が匍匐型で無翼種子のみを着ける室堂周辺に分布する9集団と、②樹形が匍匐型で、微翼種子だけまたは無翼種子と有翼種子が混在する天狗と鏡石の2集団、③樹形が主幹斜上型で、種翼を持つ追分から上ノ小平に分布する3集団、④樹形が直立型で、種翼を持つ上ノ小平と下ノ小平の2集団である。以後、①のグループを室堂グループ、②を天狗グループ、③を追分グループ、④を下ノ小平グループと呼ぶこととする。

種子サイズについて、上記の4つのグループ間の分散分析を行った結果、4グループの種子の長さの平均値は8.5~9.9 mmで、4グループ間に有意差が認められた($F=37.3$, $P<0.01$)。また、それぞれのグループ間の比較では、天狗グループ(9.1 mm)

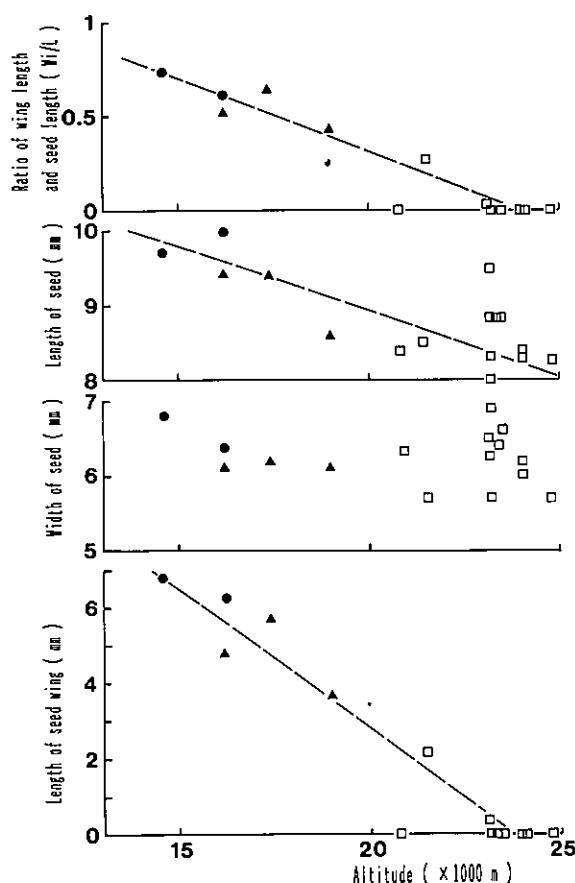


FIG. 6. Altitudinal variations in seed sizes. ●: erect type; ▲: ascendent type; □: creeping type.

TABLE 4. Correlations between seed morphology and life forms in the four groups.
 A: Murodo group; B: Tengu group; C: Oiwake group; D: Shimono-kodaira group; 0-16 mean population site number.

Seed wing size	Life form type		
	Erect type	Ascendent type	Creeping type
wingless	—	—	A [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11]
short or wingless 0-3mm	—	—	B [9, 10]
intermediate 3-6mm	-	C [12, 13, 14]	
long 6-8mm	D [15, 16]	—	—

と追分グループ(9.0 mm)の間には有意差($F=0.5$, ns)は認められなかったが、他のグループ間の組み合わせではそれぞれ有意差($F>20$, $P<0.01$)が認められた。4グループの種子の幅の平均値は6.1~6.5 mmで、有意差は認められなかった($F=3.4$, ns)。しかし、下ノ小平グループ(6.5 mm)と他のグループ間には有意差が認められた($F>10$, $P<0.05$)。3グループの種翼の長さの平均値は1.6~6.5 mmで、有意差は認められた($F=19.4$, $P<0.01$)。また、それぞれのグループ間でも有意差が認められた。以上の結果は、樹形と種翼の有無による区分が種子の長さと種翼のサイズの面から支持されることを示している。

種子サイズと主幹の性質に限って、これまで発表してきた日本産ゴヨウマツ類の記載と比較すると、室堂グループはPALLAS(1784)やHULTÉN(1927)がシベリアやカムチャツカで記載しているハイマツに相当し、下ノ小平グループはキタゴヨウに相当することが示唆された。また、天狗グループと追分グループは室堂グループと下ノ小平グループの中間的な性質を示しているので、牧野・根本(1931)や石井(1941)のいうハッコウダゴヨウに相当すると考えられる。これらことから、これまでハッコウダゴヨウと見なされてきた集団は、天狗グループと追分グループの2つのグループを含んでいると考えられた。

引用文献

林 弥栄. 1960. 日本産針葉樹の分類と分布.

- 152-159. 農林出版、東京。
 HULTÉN, E. 1927. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. 1: 65-67.
 石井盛次. 1941. ハヒマツ並びに北日本産五葉松類の諸型と其の分布(IV). 日林誌 23: 47-55.
 岩田利治・草下正夫. 1952. 邦産松柏類図説 145
165. 産業図書、東京.
 —————. 1954. 増補改訂邦産松柏類図説 150-156. 産業図書、東京.
 北村四郎・村田源. 1979. 原色日本植物図鑑木本編 II. 428. 保育社、大阪.
 KOEHNE, E. 1893. Deutsche Dendrologie. 28-33. Stuttgart.
 牧野富太郎・根本亮爾. 1931. 訂正増補日本植物総覧. 148. 春陽堂、東京.
 宮脇昭・藤原一絵. 1976. 立山周辺の植生。「中部山岳国立公園立山黒部地区学術調査報告」日本自然保護協会編. 107-187. 富山県、富山.
 大井次三郎. 1953. 日本植物誌 44-46. 至文堂、東京.
 大田弘・小路登一・長井真隆. 1983. 富山県植物誌. 151-152. 廣文堂、富山.
 PALLAS, P. S. 1784. Flora Rossica, I. 3-5.
 佐竹義輔. 1989. マツ科。「日本の野生植物・木本I」(佐竹義輔ら編) 6-8. 平凡社、東京.

(received December 9, 1992; accepted April 26, 1993)