

## 清水建美\*：針葉樹の分類・地理、とくに2, 3の 亜高山生の属について その1

Tatemi SHIMIZU \* : Taxonomy and Phytogeography of the Conifers,  
with Special Reference to Some Subalpine Genera (1)

**Abstract** Some representative conifers are discussed in this and the following article from the viewpoint of taxonomy and phytogeography. In this paper, short phytogeographical notes on all eight coniferous families are given, five of which have subalpine species. Then, the distribution patterns of the genus *Larix* and *Tsuga* were examined with reference of distribution maps. In both genera, the distribution of the primitive groups, *Larix* sect. *Multiseriales* and *Tsuga* sect. *Heopeuce* or sect. *Hesperopeuce*, is restricted in East Asia and the Pacific side of North America; while whereas, the distribution of the advanced species, e.g. *Larix sibirica* and *Tsuga laricina*, is more extensive.

**Key Words** : Conifers, *Larix*, Phytogeography, Subalpine conifers, *Tsuga*

### 1. 針葉樹の範囲

針葉樹の範囲については人によって見解の相異があるが、マツ科 Pinaceae・ヒノキ科 Cupressaceae・マキ科 Podocarpaceae・イヌガヤ科 Cephalotaxaceae・ナンヨウスギ科 Araucariaceae の5科を入れることには異論はない。見解の相異は、イチョウ科 Ginkgoaceae やイチイ科 Taxaceae の処置やヒノキ科とスギ科 Taxodiaceae の合一の可否やスギ科とコウヤマキ科 Sciadopityaceae の分離・独立の可否などにある。たとえば、ヒノキ科もスギ科も染色体数  $2n=22$  (ただし、フクケンヒバ *Fokienia* は、 $2n=24$ ) であり、ヒノキフラボンをもつことから両者を合一し、コウヤマキ科は  $2n=20$  でヒノキフラボンをもたないことからスギ科から分離・独立させる考え方がある。こゝでは、前記の5科のほかイチイ科を入れ、スギ科・コウヤマキ科をそれぞれ独立させ、8科を針葉樹類 Coniferopsida とする。この考え方は、SCHMIDT-VOGT (1977) や前川(1983) に最も近い。そうすると、世界の針葉樹は、ほゞ57属 570種になる。日本産の針葉樹は、7科 16属 37種、うち固有科は1 (コウヤマキ科)、固有属は2 (コウヤマキ属・アスナロ属)、固有種は20である。種の固有率は52.6%ほどであり、被子植物の36.8%に比べて相当高い (清水, 1988)。

### 2. 針葉樹の分布

針葉樹の分布域は、ほとんど全世界に及ぶ。針葉樹を欠く主な地域は、南アメリカ中部、オーストラリア中・西部、インド中・南部、アフリカ西部などである。

マツ科 Pinaceae 10属 222種。分布は北半球・連続型で、ユーラシア・北アメリカほゞ全域に分布する。東南アジア島嶼部で最も南下し、マレー半島を経て、スマトラ・ジャワ・ボルネオに及ぶ。セレベスやニューギニアには欠く。染色体数  $2n=24$ 、トガサワラ属 *Pseudotsuga*、ギンサン属 *Cathaya* は26、イヌカラマツ属 *Pseudolarix* は22。

コウヤマキ科 Sciadopityaceae 1属 1種。日本固有。本州 (福島県) から九州まで不連続に分布する。染色体数  $2n=20$ 。

スギ科 Taxodiaceae 9属 16種。分布は両半球・不連続型で、スギ亜科の3属が東アジア、ヌマスギ亜科の5属が北アメリカおよび中国に分布するほか、タスマニアにスギ亜科のタスマニアスギ *Athrotaxis* 1属がある。染色体数  $2n=22$ 、セコイア *Sequoia* は  $2n=66$ 。

\*〒920 金沢市丸の内1-1 金沢大学理学部生物学教室

Department of Biology, Faculty of Science, Kanazawa University, Kanazawa 920.

ヒノキ科 Cupressaceae 20 属 129 種。分布は両半球型で、ヒノキ亜科・クロベ亜科・ネズ亜科は北半球に、カリトリス亜科は南半球に両極分布し、アフリカ東部で最も南下し、ニューギニアで最も北上する。染色体数  $2n=22$ 、フクケンヒバ属 *Fokienia* は 24、カリトリス亜科の多くは未知。

ナンヨウスギ科 Araucariaceae 2 属 30 種。分布は南半球・不連続型で、ニュージーランド北島・オーストラリア北東部・ブラジル・チリーに隔離分布し、東南アジア島嶼部で最も北上し、ニューギニア・セレベス・スマトラからミンダナオ島・マレー半島に及ぶ。染色体数  $2n=26$ 。

マキ科 Podocarpaceae 7 属 140 種。分布は両半球・不連続型で、マキ亜科は両半球に、フェロスフェラ亜科はオーストラリア (ニューサウスウェールズ・タスマニア)、エダハマキ亜科はフィリピン・ボルネオ・モルッカ諸島・タスマニア・ニュージーランドにそれぞれ不連続に分布し、日本列島で最も北上する。染色体数はイヌマキ属 *Podocarpus* は  $2n=38$  (24, 29, 40)、他は未知。

イヌガヤ科 Cephalotaxaceae 1 属 5 種。日本列島から東ヒマラヤに連続分布。染色体数  $2n=24$ 。

イチイ科 Taxaceae 5 属 24 種。分布は、北半球・連続型で、ユーラシア中部および北アメリカ中部に連続的に分布するが、東南アジア島嶼部には台湾・フィリピン・セレベスにタイワンイチイ (セレベスイチイ) があり、ニューカレドニアに飛んで、ナンヨウイチイ *Austrotaxus* を産する。染色体数はイチイ亜科は  $2n=24$ 、カヤ亜科は  $2n=22$ 、ウラジロイチイ亜科は未知。

以上の 8 科のうち、亜高山生の種をもつ科・亜科・属および分布域は表 1 の通りである。日本産の属は和名で、他は学名で示す。これによると、亜高山生の種をもつ属は、57 属のうち 18 属ほどになるが、単型属を除けば、全種が亜高山生であるのはカラマツ属ぐらいであり、トガサワラ属は 1 種だけ、*Cupressus* は中国の数種と中米の 1 種のみ、ヒノキ属はサワラおよび北米西部産の 1 種のみ、*Libocedrus* はニュージーランド産の 1 種だけが亜高山生であり、大部分は丘陵帯の種である。ここでは、カラマツ属をはじめ比較的多くの亜高山生の種を含むツガ・トウヒ・モミ・マツ各属について植物地理学的概説を試みたい。掲載する分布図は、FLORIN (1963)、LITTLE (1971)、堀田(1974)、中国植物志第 7 卷(1978)、中華人民共和国植被図(1982)、杉本(1987)などを参照して作成した。

表 1 亜高山生の種をもつ針葉樹の属

科	亜科	属数	属	種数	分布
マツ	モミ	6	モミ	47	北半球
			トウヒ	34	北半球
			ツガ	11	東亜, 北米両側
			トガサワラ	8	東亜, 北米西側
	カラマツ	3	カラマツ	15	北半球
スギ	マツ	1	マツ	90	北半球
			9	<i>Athrotaxis</i>	3
ヒノキ	ヒノキ	2	<i>Cupressus</i>	18	南亜, 西亜, 北阿, 南欧, 北米, 中米
マキ	クロベ	7	ヒノキ	6	日本, 台湾, 北米両側
			クロベ	5	東亜, 北米両側
	カリトリス	9	<i>Microbiota</i>	1	東シベリア
			<i>Diselma</i>	1	タスマニア
			<i>Libocedrus</i>	5	ニューカレドニア・ ニュージーランド
ビャクシン	マキ	2	ビャクシン	60	北半球
			5	マキ	100
フェロスファエラ	2	2	<i>Microcachrys</i>	1	タスマニア
			<i>Pherosphaera</i>	2	瀛 (ニューサウスウェー ルズ・タスマニア)
エダハマキ	1	1	<i>Phyllocladus</i>	5	東南亜・モルッカ・タス マニア・ニュージーランド
			5	イチイ	10

### 3. カラマツ属 *Larix* MILL.

前述のように、カラマツ属には15種ほどがあるが、すべてが北半球の亜高山帯を本拠とする。本属の分類は、主として球果の大きさ、苞鱗あるいは果鱗の数、苞鱗と果鱗の相対長、両鱗片の先端あるいは縁辺の反曲の度合など、球果の形質によって行われ、*Multiseriales* 節および *Larix* 節に大別される。いま、球果が大きくて鱗片数が多く、苞鱗が果鱗より長くその先が反曲し、果鱗のふちがそり返える形質を祖先形質、それらに相対する形質を派生形質とみなすと、*Multiseriales* 節は原始的、*Larix* 節は進化した群とみることができる。なかでも、ヒマラヤ産の *L. griffithiana* は最も原始的な種、北米北部に広分布する *L. laricina* は最も進化した種とみることができる。これら2節あるいは小群の特徴と所属する種および分布域は次の通りである。

Sect. *Multiseriales* PATSCHKE—球果は長さ2.5~11cm、鱗片は35~100個、苞鱗は種鱗より長い

#### A. 苞鱗は先が反曲する

*L. griffithiana*—ネパール・シッキム・ブータン・チベット南部および東部

*L. speciosa*—チベット東南部、雲南西北部、ミャンマー北部

*L. mastersiana*—四川北西部

*L. occidentalis*—ロッキー北部・カスケード北部

*L. lyallii*—ロッキー北部・カスケード北部

#### B. 苞鱗は直立し、反曲しない

*L. himalaica*—チベット南部

*L. potaninii*—チベット東南部・雲南西北部・四川西南部および西北部、甘肅東南部

*L. chinensis*—秦嶺

Sect. *Larix* (=Sect. *Pauciseriales* PATSCHKE)—球果は長さ1~4cm、鱗片は10~50個、苞鱗は種鱗より短い

#### A. 種鱗のふちはそり返える

*L. kaempferi*—日本

#### B. 種鱗のふちはそり返えない

*L. decidua*—ヨーロッパアルプス・カルパチア西部

*L. principis-rupprechtii*—山西・河北西部

*L. olgensis*—朝鮮北部、中国東北部、沿海州

*L. gmelinii*—中国東北部・沿海州・サハリン・南千島・カムチャッカ

*L. sibirica*—天山東部・アルタイ山・モンゴル・シベリア

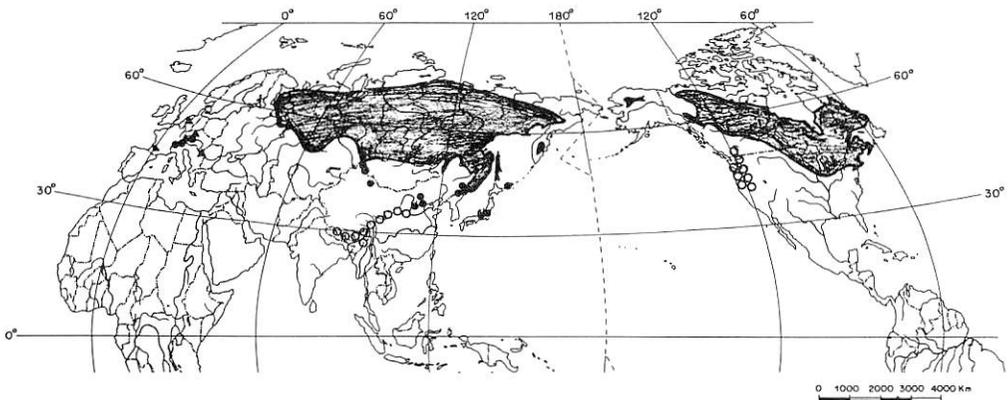


図1 カラマツ属 *Multiseriales* 節 (○) および *Larix* 節 (黒塗り部分と●) の分布  
▲は第三紀化石

*L. laricina*—アラスカ・北米北部

次に、上記の情報に基づいて、*Multiseriales* 節および *Larix* 節の分布図を作成した(図1)。カラマツ属の最古の化石はヨーロッパの中新世からのものであり、しかも、第三紀には他地域からは化石はみつからない(FLORIN 1963)。この最古の化石がどちらの節に属するのかははっきりしないが、ひとまず、分布図に書き加えた。そうすると、この化石の記録はともかく両節の分布図は全く重なることなく、古型とみられる *Multiseriales* 節はアジアではヒマラヤから中国の秦嶺山脈に至る高地に飛石状に分布し、北アメリカではカスケードおよびロッキーに限定され、それぞれ不連続分布をするのに対し、*Larix* 節はその北部にアジアでは *L. principis-rupprechtii* や *L. olgensis* を通して *L. sibirica* の広大な分布域が広がり、北アメリカではカナダからアラスカに及ぶこれまた広大な *L. laricina* の分布域が展開する。*L. sibirica* といひ *L. laricina* といひ、最も進化した型とみられる両者が、両大陸の北部をほとんど独占していることは興味深い。

従来、カラマツ属の第三紀化石がヨーロッパに局限されており、第四紀洪積世には日本をはじめ北半球各地に化石を産することから、第三紀にはユーラシア西部に限定されていた本属植物は第四紀に北半球に拡がり、東アジア北部と北アメリカ北西部で分化し、その後、氷期に日本をはじめ中国・ヒマラヤなどの南の山地に遺存分化したとする見方がある(堀田, 1974)。しかし、アジアでも北アメリカでもより古型の種ほど南方に産するという事実は、この見方を支持しない。*Multiseriales* 節の仲間が果して北方からの分散によるものか、それとも遺存分断の結果現在の分布域をつくり上げたのか、昨今の歴史生物地理学と分断生物地理学の論争に照らしても誠に興味あるところである。

#### 4. ツガ属 *Tsuga* CARR.

本属には11種ほどがあるが、ユーラシアや北アメリカ北部に広布する現生の種がなく、また、ヨーロッパにも分布しないことが、カラマツ属とは著しく異った点である。生育地からみると丘陵帯から低山帯に生える暖帯生の種と亜高山帯の針葉樹林のメンバーとなる種の両者がある。ツガ属の分類には、短枝の有無、葉の配列のしかた、苞鱗と種鱗の相対長、種鱗の形に加え、花粉の気嚢の有無などの形質が用いられ、*Heopeuce* 節、*Hesperopeuce* 節および *Tsuga* 節にまず大別される。苞鱗が長く、花粉に気嚢があり、葉が立体的に配列するものを祖先型、それらに相対する形質をもつものを子孫型とみなすと、*Heopeuce* 節や *Hesperopeuce* 節は原始的、*Tsuga* 節が進化した群とみることが出来る。つまり、中国南部の暖帯林に生える *T. longibracteata* が最も原始的な種ということになる。本種は、カラマツのように短枝と長枝を生じ、苞鱗が露出し、種鱗の両側が袖状にはり出すといった他にはみられない特徴があるので、別属 *Nothotsuga* として扱われることもある。これら3節あるいは小群の特徴と所属する種および分布域は次の通りである。Sect. *Heopeuce* KENG—長枝と短枝がある。葉は枝に立体的につき、両面に気孔線がある。球果は長さ2~6cm、苞鱗の先は露出し、花粉に気嚢がある。

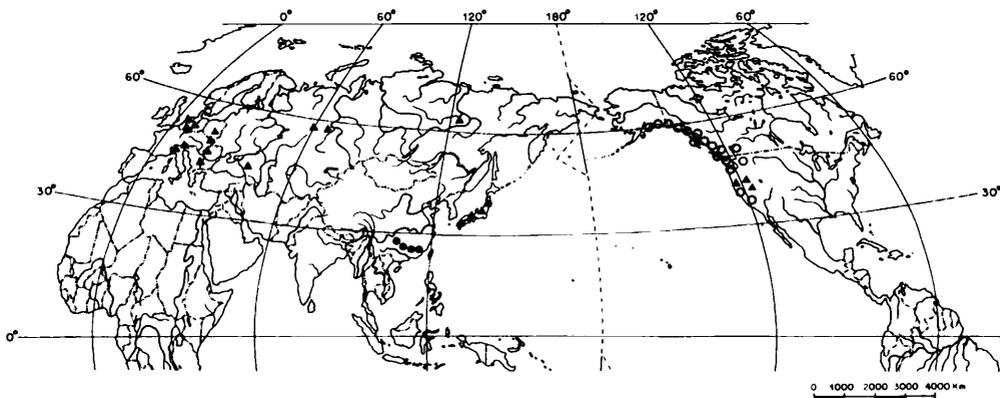
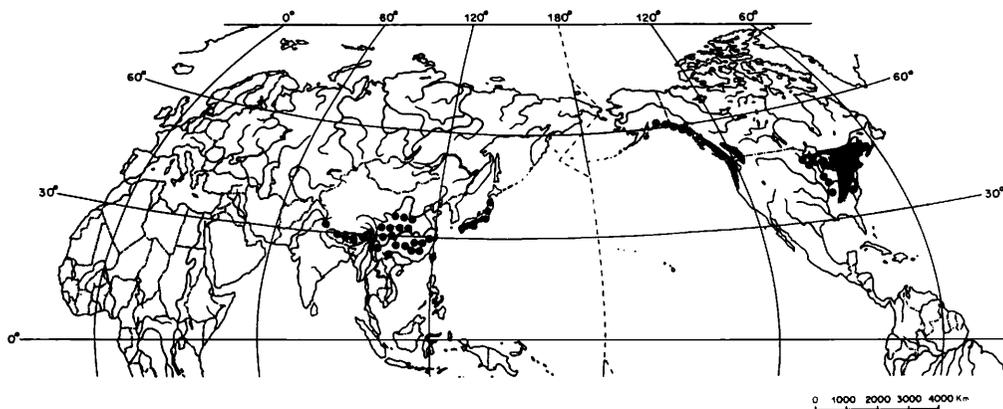


図2 ツガ属 *Heopeuce* 節 (●) と *Hesperopeuce* (○) の分布 ▲は第三紀化石

図3 ツガ属 *Tsuga* 節の分布

*T. longibracteata*—貴州東北部、湖南南部、広東北部、広西東北部、福建南部。暖帯針葉、常緑広葉樹混交林。

Sect. *Hesperopeuce* ENGELM. —長枝だけある。葉は枝に立体的につき、断面はや>4稜形ないし円形、表裏両面に気孔線がある。球果は長さ3~6cm、苞鱗の先は露出せず、花粉に気嚢がある。

*T. mertensiana*—アラスカ東南部~南カリフォルニア、プリティッシュ・コロンビアおよびアイダホ。亜高山帯針葉樹林。

Sect. *Tsuga* (= *Micropeuce* (SPACH) SCHNEID.) —長枝だけある。葉は扁平で裏面にのみ気孔線がある。球果は長さ4cm未滿、苞鱗の先は露出せず、花粉に気嚢がない。

A. 葉は枝に立体的につく。

*T. caroliniana*—アパラチア。低山帯針葉・広葉混交林。

B. 葉は枝に平面的につき、種鱗のふちはそり返える。

*T. dumosa*—ヒマラヤ、チベット南部、ネパール、シッキム、ブータン、雲南西部・西北部、四川西南部。亜高山帯針葉樹林。

C. 葉は枝に平面的につき、種鱗のふちはそり返えない。

*T. forrestii*—雲南西北部、四川西南部。低山帯~高山帯針葉樹林。

*T. chinensis* var. *chinensis*—貴州西北部、四川西部・東北部、甘肅南部、湖北西部、陝西南部。低山帯~亜高山帯針葉樹林。

*T. chinensis* var. *oblongisquamata*—四川西部・北部・東北部、甘肅南部、湖北西部。亜高山帯針葉樹林。

*T. chinensis* var. *robusta*—湖北西部。低山帯。

*T. tschekiangensis* (= *T. chinensis* var. *tschekiangensis*) —雲南東南部、広西北部、広東北部、湖南南部、江西西部、福建西部、浙江西部、安徽南部。丘陵帯~低山帯針広混交林。

*T. formosana*—台湾。亜高山帯針葉樹林。

*T. sieboldi*—日本(関東以西)。丘陵帯~低山帯針葉樹林。

*T. diversifolia*—日本(本州・四国・九州)。低山帯~亜高山帯針葉樹林。

*T. heterophylla*—アラスカ、カナダ太平洋岸、ロッキー北部。亜高山帯針葉樹林。

*T. canadensis*—北米東北部。低山帯針広混交林。

上記の分布情報に基づき、3節の分布を図示したのが、図2, 3である。ツガ属の化石は中部ヨーロッパおよびアメリカ合衆国オレゴン州の暁新世のものが最も古い、それ以降、第三紀には日本やシベリアを含め広く化石が産出している (FLORIN 1963)。このことは本属が少なくともユーラシアでは、第三紀に広く分布していたが、現在までに分布図が縮小したことを示している。ただし、多くの種を産する中国からの化石の記録はない。これらの化石がどの節に属するものかは明らかでないが、ひとまず、それらの産出記

録を図に書き加えた。

ところで、現生の種の分布をみる限り、原始的とみられる *Heopeuce* 節および *Hesperopeuce* 節は、カラマツ属同様、中国山地および北アメリカ太平洋岸に残存する。*Tsuga* 節の中ではより原始的な形質を備えた *T. caroliniensis* は北米東部に分布しているし、*T. dumosa* はカラマツ属の *L. longibracteata* と似かよった分布型を示す。一方、カラマツ属と異って、北方に分布図を上げた種はないが、球果が長さ 2cm 未満の最も小さい球果をもち、したがって、最も進化したとみられる *T. canadense* が北アメリカ東北部にかなり広がっているのは、*L. laricina* の分布を思い起させる。

ツガ属の分布型は、化石の産地を含めて考えるとブナ属のそれに酷似し、ヨーロッパ中南部・東アジア・北米両岸である。ブナ属が北半球の暖温帯で分化したとする考え（堀田，1974）に従えば、ツガ属もまた北半球温帯に起源し、北上したとみることができる。少なくとも、日本の亜高山帯に入った *Tsuga*—コメツグーは、ツガとともに中国中・南部産の *T. chinensis* 群に最も近く、北方起源ではない。

#### 引用文献

- 中国科学院中国植物志編輯委員会. 1978. 中国植物志第7巻. p. 24~468. 科学出版社, 北京.
- 中国科学院植物研究所. 1982. 中華人民共和国植被図第2版. 地図出版社, 北京.
- FLORIN, R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Berg.*, 20 : 121-312.
- 堀田 満. 1974. 植物の分布と分化. 400pp. 三省堂, 東京.
- LITTLE, E. L. 1971. Atlas of United States Trees Vol. 1. Conifers and Important Hardwoods. Map 1-200. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
- 前川文夫. 1983. 岩波生物学辞典第3版. 岩波書店. 東京.
- SCHMIDT-VOGT, H. 1977. Die Fichte. Band I. 629pp. Verlag Paul Parey, Humburg.
- SHIMIZU, T. 1988. An outline of flora of Japan. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 98 : 129-140.
- 杉本順一. 1987. 世界の針葉樹. 302pp. 井上書店, 東京.

(1990年4月23日受付)

#### 書評：先史モンゴロイド集団の拡散地域の古環境データベース—文献情報資料集(1), (2), (3)

平成2年度文部省科学研究費補助金（重点領域研究：先史モンゴロイド）先史モンゴロイド集団の拡散地域の自然環境（第四紀学）班の研究成果報告書として次の3冊が本年9月に刊行された。いずれも非売品であるが、編者に相談されれば入手が可能なものもあるかも知れない。文献情報資料集(2)は植生史研究に直接関係するもので、原則として報告書を除く137件の文献が盛り込まれている。この文献集には要旨・主要な図表が集成されており、著者名のABC順に配列されている。日本の最終間氷期以降のかなりの文献を盛り込んだ植生史文献集としては初めてのものである。

- (1)小嶋 尚・杉原重夫・叶内敦子編. 東日本における最終氷期以降の古環境に関する文献. 81pp.
- (2)辻 誠一郎編. 最終間氷期以降の植生史文献：日本列島. 327pp.
- (3)河村善也編. 日本列島の最終間氷期以降の哺乳類に関するデータ集. 178pp.