小西彰一*・鈴木三男*:アカエゾマツの球果形態の変異

Shoichi Konishi* and Mitsuo Suzuki*: Variation of Cone Morphology of *Picea glehnii* (Pinaceae)

要 旨 最終氷期のトウヒ属の球果化石は、その形態がよく似ているにもかかわらず、アカエゾマツ、ヤツガタケトウヒ、ヒメマツハダ、ヒメマツハダ近似種、トミザワトウヒなど、異なった分類群として記載されている。このような異なった同定がなされる原因を明らかにし、最終氷期に生育していたトウヒ属植物の実体を明らかにするための第一歩として、日本産のトウヒ属でもっとも分布域が広く、また形態の変異が大きいことが予想されるアカエゾマツについて、その球果形態の変異を調べた。試料はサハリン南部、北海道内各地、それに本州岩手県の早池峰山で17地点の51個体を1995~1996年に採集した。球果の長さ、幅、種鱗の長さ、幅、最大幅の位置、先端の波打ちの程度を調べた結果、1)アカエゾマツの球果は長さが37.7~77.3 (平均57.5) mm、幅が14.5~22.1 (平均18.3) mm、2)種鱗は長さが11.0~16.2 (平均13.6) mm、幅が8.8~12.8 (平均10.8) mm、3)種鱗の最大幅の位置は先端に近く扇形になるものから中央部付近で菱形になるものまで変異すること、4)種鱗先端の波打ちの程度はほとんど波打たないものから激しく波打つものまであることが分かった。この球果形態は個体内では均一で変異が少なく、同じ地域の個体間で大きく異なっているが、地域間の球果が形態上から区別できるようなことはないことが明らかになった。キーワード:アカエゾマツ、球果、形態変異、種鱗

Abstract During the later half of the Last Glacial Age (about 30,000-10,000 years ago), boreal conifer forests mainly consisting of *Picea* dominated in Japan, and much amounts of fossil cones of *Picea* have been discovered from peaty sediments at many sites. Many of these cones have been identified to extant species, i. e., *Picea glehnii* (Fr. Schm.) Masters, *P. koyamae* Shirasawa or *P. shirasawae* Hayashi, or to extinct taxa, i.e., *P.* cf. *shirasawae* Hayashi or *P. tomizawaensis* Suzuki by various authors. To clarify direct derivatives of fossil taxa and changes in their morphology and distribution after the Last Glacial Age, we studied and analyzed the variation in cone morphology of an extant taxon, *P. glehnii*, because this species has much morphological variation over a wider distribution range of Sakhalin, Hokkaido and Northern Honshu. Cone morphology of *P. glehnii* varies widely in size of cones, and in size and shape of cone scales: 1) cone size is 37.7-77.3 (mean 57.5) mm long and 14.5-22.1 (mean 18.3) mm wide, 2) scale size is 11.0-16.2 (mean 13.6) mm long and 8.8-12.8 (mean 10.8) mm wide, 3) shape of scales varies from fan-shape to rhomboidal, and 4) undulation of the top margin of cone scales varies from smooth (grade I) to heavily undulate (grade V). These variations in cone morphology are consistent within individuals but quite variable among different individuals within each population. No variational gradients were found along the distribution range.

Key Words: Cone, Morphology, Picea glehnii, Scale, Variation

1. はじめに

7~1万年前の最終氷期にはトウヒ属が北海道、東北地方はもとより西日本及び九州までの日本列島に広く分布していたことが知られている(南木、1987b;鈴木・竹内、1989)。この時期の堆積層からは大量のトウヒ属の球果化石が出土し、それらは現生種のイラモミ Picea bicolor (Max.) Mayr、エゾマツ P. jezoensis (Sieb. et Zucc.) Carr.、アカエゾマツ P. glehnii (Fr. Schm.) Masters、ヤツガタケトウヒ P. koyamae Shirasawa、ヒメバラモミ P. maximowiczii Regel、ハリモミ P. polita

(Sieb. et Zucc.) Carr., あるいはヒメマツハダP. shirasawae Hayashiに同定されるか, あるいは化石種のコウシントウヒP. pleistocenica Suzuki, ヒメマツハダ近似種P. cf. shirasawae Hayashi, ソウマトウヒP. sohmae Suzuki, またはトミザワトウヒP. tomizawaensis Suzuki 等として記載されている (Miki, 1957; 南木, 1987a; Suzuki,1991)。なかでも最終氷期後半(およそ3~1万年前)の地層からは現生のヤツガタケトウヒ, ヒメマツハダあるいはアカエゾマツに近似した多量のトウヒ属の球果化石が産出しており, それらは関東地方以西で

^{*〒980} 仙台市青葉区川内 東北大学理学部付属植物園

はしばしばヒメマツハダ近似種 P. cf. shirasawae Havashi (南木, 1987a,b) として, 一方東北日本ではトミザワ トウヒ P. tomizawaensis Suzuki として記載されている (Suzuki, 1991) 。このようにトウヒ属球果化石は化石 が産出した地域や記載した研究者によって異なった名前 が付けられている。その理由には最終氷期の寒冷期のト ウヒ属球果化石の原植物が現生種よりも変異の幅が大き かったと考えられる (南木、1987b) が、現生種の球果形 態の変異が詳しく押さえられているわけではない。特に ヤツガタケトウヒ (ヒメマツハダを含む) とアカエゾマ ツは分布域が完全に離れており、また、球果やその他の 形態において一通りの識別点があることもあって、両者 の区別に困難を来すようなことはなく、その結果として、 この両者の球果形態の変異を詳細には検討されてこな かった。しかし、上述したように最終氷期の寒冷期に広 く本州に生育していたトウヒ属植物の球果形態はヤツガ タケトウヒとアカエゾマツの両者に類似しており、その 類縁関係については不明のままである。

そこで、本研究では、アカエゾマツとヤツガタケトウヒの球果形態の変異を明らかにする第一歩として、アカエゾマツの球果形態の変異を解析した。それは、ヤツガタケトウヒが本州中部の極めて限られた分布地にあって個体数も少ないのに対し、アカエゾマツは北海道内に広く分布していて個体数も多く、その形態がかなり異なることが経験的に知られている。更に岩手県早池峰山、南千島や南サハリンにも隔離分布し、これらが北海道のものと形態が異なる可能性が考えられる。特に、本研究はアカエゾマツの球果形態の変異の地域差及び個体差を明らかにして、ヤツガタケトウヒと比較することを目的としておこなった。

2. 試料と方法

本研究に用いたアカエゾマツの球果試料の採集地は北海道 15 箇所、それに岩手県早池峰山及び南サハリン Enoura (江ノ浦) の計 17 箇所である (図 1、表 1)。集計に当たっては北海道を便宜的に道央北部、道央中部、道央南部、道東、道南の 5 地域に分け、それにサハリン、早池峰山を加え、計 7 地域間で比較を行った (表 1)。また、地域毎の集計値の統計的比較に当たっては試料数の少ない早池峰、サハリンは除外して行い、それらの値は参考値にとどめた。17 産地から各地点 3~4 個体を目処に球果をつけている合計 51 個体を選び出し、木に登って球果を採集した。しかし、日勝峠 NST-1、浜中町 AKS、サハリン KRF では球果をつけている木を 3 個体見つけられず 1 あるいは 2 個体しか得られていない。そのうち、日勝峠とサハリンでは木に登ることが出来なかったの

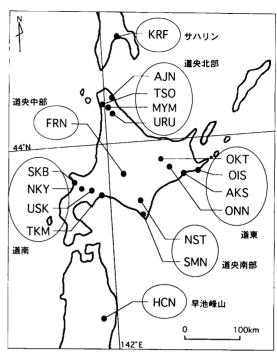


図1 アカエゾマツ球果の採集地と産地記号

で、母樹直下に落ちている球果を収集して計測に用いた。なお、これらの個体では周囲に球果をつけているアカエゾマツが全くない(サハリンではアカエゾマツの生育個体自体がその近傍には全くない)ので他個体の球果が混じって採集された可能性は全くない。しかし各個体から50~100個の球果を採集したが、球果を十分につけていない個体もしばしば見受けられ、これらでは50個の球果を得ることが困難であるので、出来るだけ多数になるように務めたが、HCN-1(16個),2(7個),3(16個),AKS-1(6個),KRF-2(3個)と、20個に達しなかったものもある。結局、総計2403個の球果について計測した。

球果の採集は1995年と1996年に行った。1995年はアカエゾマツの大豊作であったが、1996年には一転して大凶作年であった。従って1995年に採集した球果は全て生球果であったが、1996年に採集した球果は生球果が得られたAJN-1~3の3個体を除いて全てが前年の球果が枯れて枝先に残存していたものである。

ヤツガタケトウヒとヒメマツハダは八ヶ岳から南アルプスのごく一部の地域に分布している。この2種は同所的に生育していて形態的に連続的であること(清水、1992)、勝木ら(1995)がグリセリン酸脱水素酵素に有意な差違を認めなかったことなどから同種内の変異とみなされるので、本論文では両者を併せて、学名に先取権のあるヤツガタケトウヒで代表する。本論文でアカエゾマッとの比較に用いたヤツガタケトウヒの球果は、1995年に長野県八ヶ岳南西の西岳山麓の学術保護林から採集し

表1 アカエゾマツの標本番号,産地と生態データ

標本番号	地域	採集地		標高 胸高直径		採集日	
	•	-	(m)	(cm)	(m)		
KRF 1	サハリン	Enoura, Korsakovsky Distr., Sakhalin Region, Russia	1	20	8	1996/8/9	
KRF 2	サハリン	Enoura, Korsakovsky Distr., Sakhalin Region, Russia	1	19	8	1996/8/9	
AJN-1		北海道宗谷郡猿払村浅茅野 猿仏原野	ō	40	15	1996/9/9	
AJN-2	道央北部	北海道宗谷郡猿払村浅茅野 猿仏原野	5	45	18	1996/9/9	
AJN 3	道央北部	北海道宗谷郡猿払村浅茅野 猿仏原野	5	38	13	1996/9/9	
MYM 1	道央北部	北海道中川郡美深町松山湿原登山口 天竜沼周辺	660	65	24	1996/9/10	
MYM 2	道央北部	北海道中川郡美深町松山湿原登山口 天竜沼周辺	660	58	23	1996/9/10	
мүм з	道央北部	北海道中川郡美深町松山湿原登山口 天竜沼周辺	660	48	21	1996/9/10	
TSO-1		北海道天塩郡幌延町字問寒別 北海道大学天塩地方演習林	140	40	18	1995/9/14	
TSO-2	道央北部	北海道天塩郡幌延町字間寒別 北海道大学天塩地方演習林	150	25	6.5	1995/9/14	
TSO 3		北海道天塩郡幌延町字問寒別 北海道大学天塩地方演習林	95	30	14	1995/9/14	
URU 1		北海道雨竜郡幌加内町母子里 北海道大学雨竜地方演習林	330	35	18	1995/9/13	
URU-2		北海道雨竜郡幌加内町母子里 北海道大学雨竜地方演習林	340	60	18	1995/9/13	
URU-3		北海道雨竜郡幌加内町母子里 北海道大学雨竜地方演習林	290	30	12	1995/9/13	
FRN-2		北海道富良野市字山部 東京大学北海道演習林	380	45	26	1996/5/27	
FRN-4		北海道富良野市字山部 東京大学北海道演習林	410	28	20	1996/5/27	
FRN 5	,	北海道富良野市字山部 東京大学北海道演習林	400	41	30	1996/5/27	
FRN-6		北海道富良野市字山部 東京大学北海道演習林	400	24	25	1996/5/27	
FRN 7		北海道富良野市字山部 東京大学北海道演習林	400	40	28	1996/5/27	
NST-1		北海道日高町 日勝峠トンネル人口付近	1070	37	17	1996/5/29	
SMN-1		北海道様似郡様似町ボロサノシペツ沢 北海道有林	340	22	7.5	1996/9/6	
SMN-2		北海道様似郡様似町ホロサノシペツ沢 北海道有林	340	14	10	1996/9/6	
SMN-3		北海道様似郡様似町ホロサノシペッ沢 北海道有林	340	26	9.5	1996/9/6	
SMN 4		北海道様似郡様似町アホイ新富林道	260	32	9.3	1996/9/6	
AKS-1	道東 道東	北海道厚岸郡浜中町 北海道有林	90	65	25	1996/9/7	
AKS-2	追来 道東	北海道厚岸郡浜中町 北海道有林	90	80	25	1996/9/7	
OIS 1	道東	北海道根室市落石岬 アカエゾマツ保護林	55 	26	7.5	1996/9/8	
OIS 3		北海道根室市落石岬アカエゾマツ保護林	55 5-	29	7.5	1996/9/8	
OIS 4	道東	北海道根室市落石岬 アカエゾマツ保護林	55	21	8	1996/9/8	
OKT-1	道東	北海道常呂郡置戸町 アカエゾマツ植物群落保護林	440	55	24	1996/9/9	
OKT-2	道東	北海道常呂郡置戸町 アカエゾマツ植物群落保護林	440	21	19	1996/9/9	
OKT-3	道東	北海道常呂都置戸町 アカエゾマツ植物群落保護林	440	38	1.4	1996/9/9	
ONN-1	道東	北海道足寄郡足寄町オンネトー湖岸 国有林	660	3 +	16	1996/9/8	
ONN-2	道東	北海道足寄郡足寄町オンネトー湖岸 国有林	660	64	25	1996/9/8	
ONN-3	道東	北海道足寄郡足寄町オンネトー湖岸 国有林	660	52	22	1996/9/8	
NKY-1	道南	北海道虻田郡喜茂別町中山峠 中山峠植物群落保護林	910	38	13	1996/9/11	
NKY 2	道南	北海道虻田郡喜茂別町中山峠 中山峠植物群落保護林	910	31	8.5	1996/9/11	
NKY-3	道南	北海道虻田郡喜茂別町中山峠 中山峠植物群落保護林	910	47	17	1996/9/11	
NKY-4	道南	北海道虻田郡喜茂別町中山峠 中山峠植物群落保護林	910	38	15	1996/9/11	
SKB 1	道南	北海道古字郡泊村白樺山 林木遺伝資源保存林	460	18	18	1996/9/12	
SKB-2	道南	北海道古字郡泊村白樺山 林木遺伝資源保存林	460	36	18	1996/9/12	
SKB-3	道南	北海道古字郡泊村白樺山 林木遺伝資源保存林	460	45	17	1996/9/12	
TKM-1	道南	北海道苫小牧市 国有林	195	27	18	1996/9/13	
TKM-2	道南	北海道苫小牧市 国有林	195	36	20	1996/9/13	
TKM-3	道南	北海道苫小牧市 国有林	195	37	22	1996/9/13	
USK 1	道南	北海道千歳市鳥柵舞 生物遺伝資源第一種保存林	70	43	20	1996/9/13	
USK 2	道南	北海道千歲市島柵舞 生物遺伝資源第一種保存林	70	40	23	1996/9/13	
USK-3	道南	北海道千歲市鳥柵舞 生物遺伝資源第一種保存林	70	48	25	1996/9/13	
HCN-1	早池峰	岩手県下閉伊郡川井村 早池峰山アイオン沢	1200	33	14	1995/9/20	
HCN-2	早池峰	岩手県下閉伊郡川井村 早池峰山アイオン沢	1200	35	10	1995/9/20	
HCN 3	早池峰	岩手県下閉伊郡川井村 早池峰山アイオン沢	1200	25	15	1995/9/20	

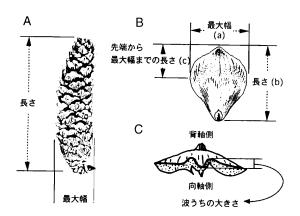


図2 球果の計測場所 A:球果の長さと最大幅, B:種鱗の長さ, 最大幅 と最大幅の位置, C:種鱗先端の波打ちの大きさ.

て東北大学理学研究科植物構造学研究室に保管されている試料の中から 5 個体をランダムに選び, No. 6(20 個), No. 48 (8 個), D475 (14 個), D476 (10 個), D477 (19 個), 合計 71 個の球果について計測した。

球果は乾燥して保管し、計測前に水に約1時間漬けて種鱗が閉じた状態にして球果の最大幅(以下幅とする)と長さを計測した(図2A)。アカエブマツでは1個体につきランダムに選んだ3個の球果から、ヤツガタケトウヒでは1個体につき1個の球果から、球果の中央部分からそれぞれ5枚の種鱗を取り出し、アカエブマツでは総数765枚、ヤツガタケトウヒでは25枚の種鱗について、種鱗の最大幅(a)、長さ(b)、先端から最大幅までの長さ(c)を計測した(図2B)。この値を用いて、Index I=(a/b)と Index II=(c/b)の2つのパラメーターで種鱗の形を示した。

またアカエゾマツの種鱗には図2Cのように先端部分が波打つものがあるので、上記の765枚の種鱗について、種鱗面に対して先端部分が向軸側および背軸側にど

れだけ波打っているか、その波高を電子ノギスを用いて 測定し、その値を glade $I \sim V$ の 5 段階に分けて波打ちの 程度とした。 glade I:0 mm 以上 0.3 mm 未満、 glade II:0.3 mm 以上 0.6 mm 未満、 glade II:0.3 mm 以上 1.2 mm 1.2 mm 以上 1.2 mm 以上 1.2 mm 1.2 mm 以上 1.2 mm 以上 1.2 mm 1.2 mm

3. 結 果

1) 球果の幅と長さ

球果は長さが 33.5~93.1 mm (平均 57.5±標準偏差 9.9 mm) で、幅が 12.2~25.5 mm (平均 18.3±標準偏差 1.9 mm) の範囲にあった(表 2、図 3)。平均値から標準偏差の 2 倍の区間には全体の約 95%が含まれることからその範囲で大きさを示すと、アカエゾマツの球果は長さが 37.7~77.3 mm、幅が 14.5~22.1 mm である。

球果の長さと幅についてその変異の幅を地域別に示し たのが表3と図4である。図4を見て分かるように、① いずれの地域もその変異の大部分が他の多くの地域と重 なっている、②測定した個体数が多い道南、道東、道央 北部は変異の幅が広く、少ないサハリン、早池峰、道央 南部などは変異の幅が小さく,前者にほとんど含まれる。 個体数、球果数とも少ない早池峰、サハリンを除いて考 えると、長さについては個体内の変異の幅が最小なのは 道央中部で 21.8 mm, 最大は道南の 33.2 mm である。こ れらの全体の変動幅である 59.6 mm との比率を見ると 0.29~0.56 であり、全体の変異の大きさに比べると個体 内の変異は約1/3~1/2であり、かなり小さいと言える。 これに対して地域内での変異の幅を見ると最小は道央南 部で34.6 mm (0.58), 最大は道南で59.6 mm (1.00) で あり、個体内での変異幅に比べて随分と大きい。この傾 向は変異の幅がそもそも小さい球果の幅について見ると

表 2 アカエゾマツとヤツガタケトウヒの球果形態の比較 NS は有意な差がないことを示す.

		球果長(mm)	球果幅(mm)	種鱗長(mm)	種鱗幅(mm)	Index	IndexII
アカエゾマツ	測定数	2403	2403	765	765	765	765
	最大値	93.13	25.5	17.55	14.28	0.995	0.532
	最小値	33.45	12.15	10.5	8.82	0.59	0.245
	平均±S.D.	57.5 ±9.9	18.25 ±1.9	13.56 ±1.3	10.79 ±1.0	0.80 ±0.1	0.357 ±0.1
ヤツガタケトウヒ	測定数	80	80	25	25	25	25
	最大値	96.21	25.64	18.42	15.06	0.906	0.443
	最小値	37.72	17.12	13.13	11.09	0.763	0.245
	平均±S.D.	59.0 ±12.1	20.86 ±1.9	16.0 ±1.7	13.14 ±1.2	0.825 ±0.0	0.314 ±0.1
t- 検 定		NS	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.05	P<0.001

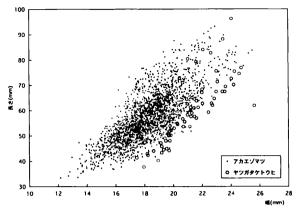


図3 アカエゾマツとヤツガタケトウヒの球果サイズ の変異

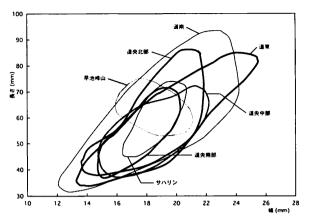


図4 アカエゾマツ球果サイズの地域別変異の範囲

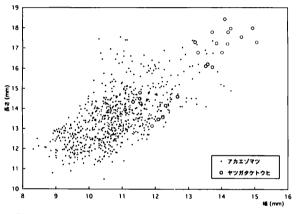


図5 アカエゾマツとヤツガタケトウヒの種鱗サイズ の変異

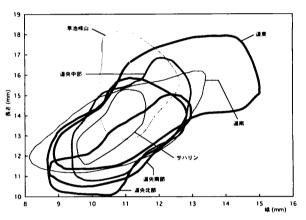


図 6 アカエゾマツの種鱗サイズの地域別変異の範囲

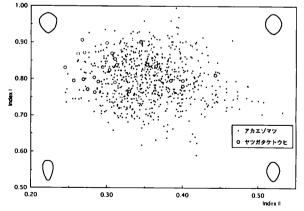


図7 アカエゾマツとヤツガタケトウヒの種鱗の形の変異 Index I=最大幅(a)/長さ(b). Index II=先端から最大幅までの位置(c)/長さ(b).

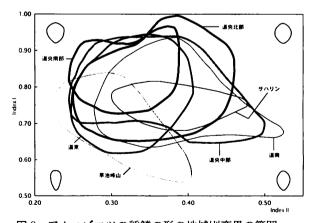


図 8 アカエゾマツの種鱗の形の地域別変異の範囲 Index I=最大幅(a)/長さ(b). Index II=先端から最大幅までの位置(c)/長さ(b).

もっと顕著である。全変動幅は 13.3 mm あるが、個体内の変動幅は道央中部の 3.7 mm (0.28)~道南の 5.1 mm

(0.38) と極めて小さいが地域としてみると道央南部の 5.3 mm (0.40) ~道南の 12.1 mm (0.91) と変異幅がずっ と大きい。以上のことからアカエゾマツの球果の長さと幅、すなわち大きさは個体内では変異が少ないのに対し地域内で変異は大きく、時には全体の変異にも匹敵することから、個体毎には球果の大きさがほぼ決まっているのに対し、同じ森林でも個体毎にその大きさが大きく違うと言える。

表 2, 図 3 にはヤツガタケトウヒの球果の幅と長さの計測結果も示してある。ヤツガタケトウヒの球果の長さ(37.7~96.2, 平均 59.0 mm)はアカエブマツのそれとほぼ同じ範囲にあるものの、太さは17.1~25.6, 平均 20.9 mmと平均で 2.6 mm 大きく明らかに有意な差がある。これは図 3 でヤツガタケトウヒはアカエブマツの右下辺にくることからも分かる。しかし、ヤツガタケトウヒの中にはアカエブマツの太くて長い球果とほとんど同じ位置に来るものもあり、両者の重なりは大きく、球果の大きさでこの両者を画然と区別することは出来ないことが明らかである。

2) 種鱗の幅と長さ

アカエゾマツの 765 枚の種鱗を計測した結果、長さが 10.5~17.6 mm(平均 13.6±標準偏差 1.3 mm)で幅は 8.8~14.3 mm(平均 10.8±標準偏差 1.0 mm)の範囲に あった(表 2、図 5)。その変異は球果の大きさと同様に 正規分布を示し、平均値から標準偏差の 2 倍の区間をアカエゾマツの種鱗のおよその大きさとすると長さが 11.0~16.2 mm、幅が 8.8~12.8 mm で、全体としてやや 細長い形をしているといえる。

アカエゾマツの種鱗の幅と長さの変異の範囲を地域ごとに示したものが表3と図6である。各地域の個体内の種鱗の大きさを見ると、種鱗の長さでは道南の1.5 mm~道央中部の2.2 mm、幅では道南の1.3 mm~道東の1.5 mmの変異幅がある。全体の変異幅と比べると、長さでは0.28~0.41と小さく、幅では0.18~0.21と大変小さい。これは球果全体の長さと幅同様、種鱗の大きさも個体内での変異は極めて小さいことを示している。一方、地域内での変異の幅を見ると、長さでは道央南部の3.9 mm~道東の5.5 mm、幅では道央中部の3.1 mm~道東

表 3 アカエゾマツ各計測値の個体内変異幅,地域内変異幅と全体の変動幅の比較かっこ内は,アカエゾマツ全データの変異幅に対する割合を示す.

		球果長(mm)	球果幅(mm)	種鱗長(mm)	種鱗幅(mm)	Indexl	IndexII	波打ち(mm)
全体	全変動幅	59.6	13.3	5.5	7.1	0.41	0.28	1.60
道央北部	個体内±S.D.	24.3 ±5.1	4.4 ±1.0	1.8 ±0.8	1.4 ±0.6	0.12 ± 0.04	0.11 ±	0.03 0.49 ±0.14
		(0.41)	(0.33)	(0.34)	(0.20)	(0.28)	(0.38)	(0.30)
	地域闪	46.4	8.2	5.0	3.5	0.30	0.20	1.57
		(0.78)	(0.61)	(0.90)	(0.50)	(0.74)	(0.72)	(0.98)
道央中部	個体内±S.D.	21.8 ±3.1	3.7 ±0.6	2.2 ±0.6	1.5 ±0.5	0.10 ± 0.06	0.11 ±	=0.03 0.70 ±0.23
		(0.37)	(0.28)	(0.41)	(0.21)	(0.25)	(0.39)	(0.44)
	地域内	34.7	7.3	5.1	3.1	0.26	0.25	1.35
		(0.58)	(0.55)	(0.93)	(0.43)	(0.63)	(0.89)	(0.84)
道央南部	個体内±S.D.	23.3 ±4.4	3.5 ±0.9	1.6 ±0.4	1.4 ±0.8	0.13 ± 0.05	0.09 ±	0.04 0.58 ±0.05
		(0.39)	(0.26)	(0.29)	(0.20)	(0.31)	(0.32)	(0.36)
	地域内	34.6	5.3	3.9	3.7	0.21	0.14	1.17
		(0.58)	(0.40)	(0.71)	(0.52)	(0.51)	(0.51)	(0.73)
道東	個体内±S.D.	23.8 ±8.6	4.1 ±1.9	1.6 ±0.2	1.5 ±0.3	0.09 ± 0.02	0.09 ±	±0.02 0.46 ±0.09
		(0.40)	(0.31)	(0.30)	(0.21)	(0.22)	(0.34)	(0.29)
	地域内	50.0	11.9	5.5	5.3	0.28	0.16	1.38
		(0.84)	(0.90)	(1.00)	(0.74)	(0.69)	(0.56)	(0.86)
道南	個体内±S.D.	33.2 ±9.7	5.1 ±1.0	1.5 ±0.6	1.3 ±0.4	0.09 ± 0.02	0.09 ±	±0.02 0.53 ±0.16
		(0.56)	(0.38)	(0.28)	(0.18)	(0.23)	(0.33)	(0.33)
	地域闪	59.6	12.1	4.3	4.5	0.27	0.25	1.55
		(1.00)	(0.91)	(0.78)	(0.64)	(0.65)	(0.88)	(0.97)
早池峰	個体内±S.D.	15.5 ± 2.6	2.6 ±1.5	2.1 ±0.4	1.3 ±0.6	0.12 ± 0.01	0.09 ±	±0.02 0.55 ±0.05
		(0.26)	(0.20)	(0.38)	(0.19)	(0.29)	(0.33)	(0.34)
	地域内	20.8	4.9	4.6	2.1	0.26	0.17	1.60
		(0.35)	(0.37)	(0.83)	(0.29)	(0.64)	(0.62)	(1.00)
サハリン	個体内±S.D.	17.2 t 16.6	2.3 ±2.3	2 1.6 ±0.3				
		(0.29)	(0.17)	(0.28)	(0.15)	(0.22)	(0.39)	(0.33)
	地域内	28.9	3.8	3.2	1.7	0.12	0.18	0.72
		(0.49)	(0.29)	(0.58)	(0.24)	(0.29)	(0.64)	(0.45)

の5.3 mm と個体内変異に比べ随分大きい。全体の変異幅の長さの5.5 mm と比べると 0.71~1.00,幅の7.1 mmと比べると 0.43~0.74 と、球果の大きさ同様、各地域が広い変異幅を持っていることが分かる。これらの変異の範囲を見ると、やはり球果の大きさ同様、道東など試料数の多い地域では変異幅が大きく、サハリンなど少ない地域では狭く、後者の変異の範囲は前者のそれに含まれる。このことから球果の大きさ同様、種鱗の大きさは個体内の変異は小さいが個体間で大きく異なること、その変異の範囲は地域間でほぼ重なることが確かめられた。

ヤツガタケトウヒの種鱗の長さは 13.1~18.4 mm(平均 16.0±標準偏差 1.7 mm),幅は 11.1~15.1 mm(平均 13.1±標準偏差 1.2 mm)であり,長さ,幅ともアカエゾマツとは有意な差があり、平均で長さが 2.4 mm,幅が 2.3 mm 大きい(表 2)。しかしその変異を見るとサイズは確かに大きいものの,かなりの部分はアカエゾマツの変異と重なり,しかも形状比(長さと幅の比)はほぼ同じであることが兄て取れる(図 5)。これは球果の大きさ同様,統計的には大きさは異なるものの,一つ一つの種鱗を大きさで区別するのは困難であることを示している。

3) 種鱗の形

アカエゾマツの種鱗の幅を長さで割った Index I を縦軸に、最大幅の位置を示す Index II を横軸にして計測し

表 4 アカエゾマツ種鱗先端の波打ちの程度

		波打ち	の程度	Į.			ât
地域	産地	I	II	III	IV	٧	
サハリン	KRF	0	0	2	0	0	2
道央北部	URU	1	1	0	1	0	3
道央北部	TSO	0	0	1	2	0	3
道央北部	AJN	1	0	1	0	1	3
道央北部	MYM	2	0	1	0	0	3
道央中部	FRN	0	2	1	2	0	5-
道央南部	NST	0	0	1	0	0	1
道央南部	SMN	0	1	3	0	0	4
道東	AKS	0	1	1	0	0	
道東	OIS	1	0	1	1	0	3
道東	ONN	0	0	1	2	0	3
道東	OKT	1_	0_	2	0	0	3
道南	NKY	0	1	2	1	0	4
道南	SKB	0	0	3	0	0	3
道南	USK	0	0	3	0	0	3
道南	TKM	1	0	1	0	1	3
早池峰	HCN	0	1	1	0	1	3
合 計		7	7	25	9	3	51

波打ちの程度

- I 0.3mm未満
- II 0.3~0.6 m m
- III 0.6~0.9 m m
- IV 0.9~1.2 m m
- V 1.2mm以上

た全てのアカエゾマツの種鱗の形を表すと図7となる。 この図では略図に示してあるように下では細身で上に行 くほど幅広くなり、また左では先太り、右端でほぼ中央 が一番広くなる。表2に見るようにアカエゾマツの Index I は 0.59~1.00(平均 0.80±標準偏差 0.1),Index II は 0.25~0.53 (平均 0.36±標準偏差 0.1) の範囲にあり、 等寸よりやや縦長で先太りであるといえる。これらの値 の個体内の変異の幅を全変動幅の比で見てみると、表 3 に示されているように Index I が 0.22(道東, 道南~0.31 (道央南部), Index II が 0.34 (道東, 道南, 道央南部) ~0.38 (道央北部, 道央中部) と大変小さい。それに対し て地域内での変異の幅の全変動幅の比は Index Iが 0.51 (道央南部) ~0.74 (道央北部), Index II が 0.51 (道央 南部) ~0.89 (道央中部) と、遙かに大きい。これは球果 の大きさ、種鱗の大きさ同様、個体内では変異は小さい が、同じ地域でも個体間では大きく異なることを示して いる。また、地域毎の変異の範囲を図示すると (図 8)、 各地域の変異幅がお互いに大きく重なり合っていること が分かる。

ヤツガタケトウヒの種鱗の形は、Index I が 0.76~0.91 (平均 0.83±標準偏差 0.0)、Index II が 0.25~0.44(平均 0.31±標準偏差 0.1) でアカエゾマツのそれとは有意に異なっている (表 2)。しかし、図 7 で分かるようにヤツガタケトウヒはアカエゾマツの変異の範囲にほぼ含まれている。

4) 種鱗の波打ち

種鱗の波打ちの程度の変動幅を個体内及び地域毎に比 べてみると、個体内の変動幅の全変動幅に対する比が 0.29 (道東) ~0.44 (道央中部) であるのに対し、地域毎 に見ると 0.73 (道央南部) ~0.98 (道央北部) と大変大き く、ほぼ全変動幅と同じくらいであるといえる。これは 他の球果形質と同様、個体内では安定した形質である が、個体間では大きく変動することを示している。計測 された全51個体の波打ちの程度の平均値を5段階の階 級別に分け、地域別にその頻度を見たものが表 4 である。 測定された個体を見ると、極めて強く波打つ glade V は 3個体と少ないが、かなり強い波打ちを示す glade IV が 9個体あり、かなり波打つ glade III が 25 個体ともっと も多く、かなり平滑な glade II が 7 個体、全く平滑な glade I が 7 個体であった。全く波打たないものと強く波 打つものはこれが同じ種の球果であるとは思えないほど 異なった印象を与えるものであるが、この値を地域別に 見ると,例えば道央北部では glade V が 1 個体, glade IV が3個体、glade III が3個体、glade II が1個体、glade Iが4個体と、ここでは波打たないものの比率が多いも のの、同一地域でも実に様々である一方、調査個体数が

少ないサハリンなどを除いては、これらの波打ちの程度 の異なったものが、どの産地でも混在していることがわ かった。

4. 考察

1) アカエゾマツの球果及び種鱗の幅と長さ

アカエゾマツの球果の大きさを平均値から標準偏差の 2倍の区間であらわすと長さが37.7~77.3 mm,幅が 14.5~22.1 mm という結果が得られた。一方, 佐竹 (1989) は長さ5~8 cm, 幅約2.5 cm, Yamazaki (1995) は長さ 3.0~5.0 cm, 幅 2.0~2.5 cm, Farjon (1990) は球 果が開いた状態で長さ 3.5~8.5 cm, 幅 2.5~3.8 cm とい う値を示している。佐竹と Yamazaki の値は今回我々 が得た値と大きく違う。長さに関しては、佐竹の値は今 回の値に比べ下限値が大きすぎ、一方、Yamazaki の上 限値は小さすぎる。幅に関しても両者とも大きすぎる。 Farjon の示した長さは佐竹 (1989) と Yamazaki (1995) を含めた値になっていて、我々の測定結果に一番近い値 となっている。球果の幅を Farjon の値とを比較するた めには、試験的に湿って閉じた状態の球果の幅を乾いて 開いた状態のそれと比較したところ、長さはほとんど変 わらないが、開いた状態の幅は閉じた状態の約1.6倍で あることが分かった。我々の得た値を 1.6 倍すると2.32~ 3.54 cm となり, Farjon の 2.5~3.8 cm とほぼ一致する。

アカエゾマツの種鱗の幅と長さは、平均値から標準偏差の2倍の区間で長さが11.0~16.2 mm、幅が8.8~12.8 mm であった。一方、佐竹 (1989) は長さ約15 mm、幅約14 mm、Yamazaki (1995) は長さ、幅とも8~10 mm、清水 (1992) は長さ1.5 cm という値を示している。我々が得た値と比較すると、長さは佐竹、清水と一致するがYamazaki のそれは極端に小さい。幅は佐竹の値は大きすぎ、また Yamazaki のそれは小さすぎる。このように一般の図鑑等に示されている値が必ずしもそれらの種の変異を的確に表していないので、球果を同定する際は注意しなければならないことが明らかとなった。

2) アカエゾマツの球果形態の地域差及び個体差

本研究ではアカエゾマツの球果の長さと幅、種鱗の長さと幅、種鱗の形及び種鱗の波打ちの程度のいずれの形質も個体内においては極めて変異が小さいことが分かった(表3)。しかし、同じ地域内では球果の大きさ、種鱗の大きさと形、波打ちの程度が個体毎に異なっているのに対して地域間で変異が明らかに異なるということはないことも分かった。このように、個体レベルでは球果の形態は揃っているが、地域集団としてはまとまった形態をとらないことは、球果形態が遺伝的に制御されているが、その遺伝子頻度が地域間で差がないことを示唆する。

3) アカエゾマッとヤツガタケトウヒとの比較

今回の測定結果ではヤツガタケトウヒはアカエゾマツより球果の幅は大きいが、長さはほとんど差がないことが分かった(図 3)。すなわち長さと幅の関係を見るとヤツガタケトウヒは同じ長さでも幅が広い位置にあり、両者は球果の長さと幅の比で区別することがある程度可能であることが分かった。しかしその変異はアカエゾマツの変異に大きく重なるので、個々の球果を大きさで両者に区分することは困難である。また、ヤツガタケトウヒとアカエゾマツの区別点としてアカエゾマツは種鱗の先端が波打ち、ヤツガタケトウヒでは平滑であることもあげられるが、アカエゾマツの波打ちの程度の測定結果にあるようにアカエゾマツでも全く平滑なものも少なからずあり、この点でも区別が困難であることが明らかになった。

4) 化石球果との比較

南木(1987a,b) は東京都中野区の北江古田遺跡の約2 万年前の堆積層から得た大量のトウヒ属球果化石にヒメ マツハダ近似種と名付け、これらに類似する現生のヒメ マツハダ (=ヤツガタケトウヒ) やイラモミと比較した。 ヒメマツハダ近似種の球果は長さが4~7.5 cm (南木, 1987b)で、現生のヒメマツハダやイラモミの小型のもの と同じか、やや小さい。種鱗の形ではヒメマツハダがや や先ぶとり(南木のBタイプ)で、イラモミが菱形で先 端が全縁のもの (D タイプ) から菱形で先端に鋸歯があ るもの(F タイプ)であるのに対し、化石では B~D タイ プで、ヒメマツハダに変異が重なるものからイラモミに 近いものまで変異しているとしたが、アカエゾマツとの 比較は行っていない。この化石球果を本研究のアカエゾ マツの結果と比較すると、球果の長さはアカエゾマツの 37.7~77.3 mm とよく一致し、種鱗の形は全縁で先太り のものから菱形に近いものまで変異するので (図 7)、南 木の A~D タイプに相当する。すなわち南木のヒメマツ ハダ近似種はこの二つの形質においてもアカエゾマツの 球果形態の変異の中に含まれることが分かる。

Suzuki (1991) が記載した北海道南部から福島県にかけての地域の最終氷期のトウヒ属化石の中に、アカエゾマツに類似した球果化石として、アカエゾマツ、ヤツガタケトウヒ、ヒメマツハダに加え、絶滅種のトミザワトウヒ Picea tomizawaensis がある。これらの球果化石はほとんどが30,000~15,000年前の地層に由来し、分布地を見ると、アカエゾマツとしたものが一番広く、道南から福島県にかけての地域の9地点から、トミザワトウヒとしたものは秋田、岩手県から宮城、福島県の14地点から、ヤツガタケトウヒとヒメマツハダとしたものは福島県内のそれぞれ2カ所から見つかっている。Suzuki

(1991) はトミザワトウヒは球果は長さ 3.0~8.0 cm、幅 1.1~1.8 cm,種鱗の長さ 0.9~1.9 cm、幅 0.7~1.4 cm で、ヤツガタケトウヒ、ヒメマツハダとは球果が小さくて円柱形であることで区別され、もっともよく似ているアカエゾマツとは、球果のサイズと形、種鱗のサイズと形ともほぼ同じであるものの、種鱗の先端が全縁で、それがしわ状あるいは波状になるアカエゾマツから区別されるとした。本研究の測定結果でもアカエゾマツの球果と種鱗のサイズはトミザワトウヒのそれによく一致している。しかし、現生アカエブマツの種鱗の先端は完全に平滑なものから激しく波打つものまでの変異があり、Suzuki (1991) がトミザワトウヒとした球果はアカエゾマツの変異に含まれる。従って先端の波打ちが無いことでトミザワトウヒをアカエゾマツから区別して別種とすることは出来ないと言える。

5. 結論

本研究により、以下の4点が明らかになった。

- (1) アカエゾマツの球果は、長さが37.7~77.3 (平均57.5±標準偏差9.9) mm,幅が14.5~22.1 (平均18.3±標準偏差1.9) mmで、種鱗は長さが11.0~16.2 (平均13.6±標準偏差1.3) mm、幅が8.8~12.8 (平均10.8±標準偏差1.0) mmであった。種鱗の形は先太りの扇形から菱形に近い形までの変異があり、また種鱗先端の波打ちの程度が全く平滑なものから激しく波打つものまであることが明らかになった。
- (2) アカエゾマツの球果の大きさ、種鱗の大きさと形、及び種鱗先端の波打ちの程度の、いずれの形質も個体内においては変異が小さいことが分かった。しかし、同一地域でも、サイズや形、波打ちの程度が異なるものが混在し、地域毎に形質が異なることはない。
- (3) ヤツガタケトウヒとは球果の大きさ、種鱗の大きさ 及び形は変異が大きく重なるものの、変異の範囲に有為 な違いが認められた。
- (4) 最終氷期後半のトウヒ属球果化石のうち、ヒメマツハダ近似種、あるいはトミザワトウヒと呼ばれているものの球果のサイズ、種鱗のサイズと形などはアカエゾマツのそれらの変異とよく一致した。

以上の4点は、アカエゾマツの球果及び種鱗の形態に大きな変異があることを示し、化石球果の同定においては現生種の球果形態の詳細な解析が必須であることを示している。特に最終氷期のトウヒ属の球果化石を同定するには、アカエゾマツと近似した球果をもつヤツガタケトウヒの変異の詳細な検討が必要であることも示している。また、その一方で球果化石のサイズに依存した同定をもう一度見直す必要があることも示しているといえ

る。

铭 館

本研究を行うに当たり、特に試料の採集について、下 記の方々及び機関に大変お世話になった。ここに記して 深く感謝する。

森林総合研究所多摩森林科学園の勝木俊雄技官にはヤ ツガタケトウヒの試料採集でご協力いただいた。また、 勝木氏の測定した球果データを参考にさせていただい た。北海道域内の球果採集に関して情報の提供、案内、 便宜供与、採集協力で北海道大学農学部付属雨竜地方演 習林の野田正人博士、東京大学農学部付属北海道演習林 の小笠原繁男技官、北海道厚岸道有林管理センターの川 勝久章技官、それに青森営林局森林管理部の福嶋雅喜氏 に大変お世話になった。早池峰山の国指定天然記念物で あるアカエゾマツの採集においては岩手県環境部自然保 護課,下閉伊郡川井村教育委員会,そして川井営林署の 署長を始め職員の方々にお世話になった。北海道内の採 集においては根室営林署、足寄営林署、俱知安営林署、 八雲営林署、苫小牧営林署、恵庭営林署、北海道浦河道 有林管理センター、厚岸道有林管理センター、美深道有 林管理センター、北海道大学雨竜地方演習林、同天塩地 方演習林、東京大学北海道演習林にお世話になった。こ のうちの多くは現地を案内していただき、さらに木に 登って採取自体を手伝っていただいた。サハリンの試料 は文部省科学研究費補助金(国際学術研究)「サハリンに おける縄文海進期以降の人間をとりまく環境史」(課題番 号 08041033, 代表者辻 誠一郎国立歴史民俗博物館助教 授)による現地調査で得たものである。球果形態の計測 方法等については吉川純子氏に指導を頂いた。データの 統計処理には東北大学大学院理学研究科の永松大氏に協 力いただいた。また、同大学植物構造学研究室の諸氏に は採集協力を始め様々な面で世話になった。

なお、本研究は平成8年度文部省科学研究費補助金(基盤研究(B2))「化石 DNAによる最終氷期以降の亜寒帯性針葉樹の時空分布の変遷と種分化過程の解析」(課題番号08454273、代表者鈴木三男)、及び平成9年度補助金(基盤研究(C2))「化石の DNA 解析による最終氷期以降の亜寒帯性針葉樹の時空分布変遷と種分化の解析」(課題番号09839004、代表鈴木三男)による研究成果の一部である。

引用文献

Farjon, A. 1990. Pinaceae. 330pp. Költz, Königstein, Germany.

勝木俊雄・井手雄二・鈴木和夫, 1995, 日本産トウヒ属樹 木のグリセリン酸脱水素酵素の変異, 東大農・演習 林報, No. 93:41-48.

Miki, S. 1957. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., Ser. D, 8: 221-272.

南木睦彦. 1987a. 北江古田遺跡の大型植物遺体.「北江 古田遺跡発掘調査報告書」,2:466-604.中野区・北 江古田遺跡調査会.

南木睦彦. 1987b. 最終氷期の植物化石とその進化上の 意義, 遺伝(裳華房), 41(12): 30-35.

佐竹義輔. 1989. マツ科. 「日本の野生植物, 木本 I」 (佐竹義輔ほか編), 5-14. 平凡社, 東京.

清水建美. 1992. 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 2. トウヒ属. 植生史研究, No. 9:3-11.

Suzuki, K. 1991. *Picea* cone-fossils from Pleistocene strata of northeast Japan. Saito Ho-on-Kai Mus. Res. Bull., No. 59: 1-41.

鈴木敬治・竹内貞子. 1989. 中~後期更新世における古植物相. 第四紀研究, 28:303-316.

Yamazaki, T. 1995. Pinaceae. "Flora of Japan, Vol. I. Pteridophyta and Gymnospermae" (eds. Iwatsuki *et al.*), 266-277. Kodansha, Tokyo.

(1997年10月13日受理)

書評 (新刊紹介): ポーラ・ルダル著, 鈴木三男・田川裕美訳。1997. 植物解剖学入門-植物体の構造とその形成。 200pp. 八坂書房, 東京. 本体 2,600 円.

本書は植物解剖学の入門書の訳書である。著者は王立キュー植物園のジョドレル植物学研究所に勤務する若手の解剖学者で、とくに単子葉植物の解剖を専門としている。1994年に「植物形態学」を著した原 襄(はら のぼる)によれば、植物形態学の中でも、組織のレベルの研究分野はとくに植物解剖学 (plant anatomy)、もしくは植物組織学 (plant histology)とよばれるという。本書を読めば分かることなのだが、本書は植物の組織について書かれたものである。原著名は "Anatomy of Flowering Plants. An introduction to structure and development"で、被子植物の解剖学-構造とその形成の入門と題されている。

本書の特徴は、訳者によれば三つある。第一は、非常に限られたスペースの中で植物解剖学のすべてにわたる概要をコンパクトにまとめあげたこと。第二は、判型(A5)の小さい本にしては写真、図が大きいこと。第三は、単子葉類の解剖学を大きく取り上げていること。そして、この訳書の特徴は、植物解剖学の用語集としては、これがおそらくもっとも充実しているものだろうと訳者がみずからアピールするように、用語解説を原著の263から約500に項目数を増やし、用語集を充実させたことであろう。本文中では、英語の教科書や英語論文等を読むに当たって理解の助けとなるようにと、和用語に加え英語表記を収録したことも特徴である。

本書の構成は、1章 植物体の一般的構造、2章 茎、3

章 根, 4章 葉,5章 花,6章 種子と果実からなり,構成上は分かりやすく,ほんとうにコンパクトにまとめられている。

植物形態学あるいは植物解剖学を目指す者にとって、 この書は基礎を教える入門書であり、覚えなければなら ないたくさんのことが確かにコンパクトにまとめられて あるので、何度も繰り返し読み、この書をベースに知識 を押し広げていくには良書であるものと確信する。評者 にとって植物形態学あるいは植物解剖学は、随分以前の ことではあるが、世界の良書といわれる Esau、K. の "Anatomy of Seed Plants"を初めて入門書として読ん だ印象がとにかく強く、その後もずっと難しいと思いつ づけてきた。この書を手にして克服してみたいという戦 闘意欲を持ちつつあるところである。訳者も「百聞は一 見にしかず」と述べているように、形態学や解剖学とい うのは、ずばり良質の図・写真がものをいう。ということ は、組織標本プレパラートを覗き込みながら本書ととっ 組み合いをすれば、戦闘意欲はやがて愛情に変わるに違 いない。コンパクトかつ用語が多く、その側面を多分に 補う用語集が充実しているのが本書の特徴であるから、 読者はこの点をフルに生かせば、本書はまさに大きな飛 翔を約束するものとなるに違いない。植物体の基本を知 る入門書として本書をお勧めする。

(辻 誠一郎)