

立山産ゴヨウマツ類の球果と種鱗の形態変異

佐藤 卓

富山県立雄峰高等学校 930 富山市赤江町

Morphological Variation of Cones and Ovuliferous Scales in *Pinus* subgenus Haploxyylon on Mt. Tateyama, Toyama Pref., Japan.

Takashi SATO

Yuho High School,
1-45 Akae, Toyama, 930 JAPAN

(Received on March 12, 1993)

Variations of cone size and shape of ovuliferous scales in the subgenus Haploxyylon of *Pinus*, *P. pumila*, *P. parviflora* var. *pentaphylla* and *P. hakkodensis* were analyzed in Mt. Tateyama, Toyama area, and the results were used to verify the working hypothesis that *P. hakkodensis* consists of two types, "creeping type" with creeping stem and "ascendent type" with ascendent main stem. Variation of cone size among populations was noticed and the mean value of cone size was variable according to the elevation. Differences of cone size and length of ovuliferous scales between two types of *P. hakkodensis* were statistically distinct. By using the allometry analysis in the morphology of ovuliferous scales, two allomorphosis forms, "lengthwise enlargement form" found in *P. parviflora* var. *pentaphylla* and the ascendent type of *P. hakkodensis*, and "widthwise enlargement form" found in *P. pumila* and creeping type of *P. hakkodensis*, were recognized. It was suggested that limited longitudinal growth of ovuliferous scales caused reducing the length of seed wing, or result in the lack of the seed wing in *P. pumila* in an extreme case. The working hypothesis was consequently verified by the analysis of the morphological variation of cone and ovuliferous scales.

立山は、富山県の東部に位置する雄山（標高 3003 m）を中心とする山系で、中部山岳国立公園に含まれている。林（1960）や大田ら（1983）によると、立山のゴヨウマツ類は室堂周辺にハイマツ（*Pinus pumila* Regel）が、弥陀ヶ原を中心にハッコウダゴヨウ（*P. hakkodensis* Makino）が、上ノ小平の針葉樹林帯にキタゴヨウ（*P. parviflora* Sieb. et Zucc. var. *pentaphylla* Henry）が分布するとされている。

ハッコウダゴヨウは牧野・根本（1931）がハイマツとキタゴヨウの間種と考え、八甲田山のゴヨウマツに名付けたものである。筆者はハッコウダゴヨウとハイマツとキタゴヨウの関係を明らかに

する目的で、立山のゴヨウマツ類を、マット状群落を作る匍匐型と、斜上する主幹がある主幹斜上型、直立する主幹を持つ主幹直立型に分け、種子のサイズの変異について解析した。その結果、匍匐型の内、種翼がまったく見られないものをハイマツとし、匍匐型の中の短い種翼を持つものを匍匐タイプのハッコウダゴヨウと考え、長い種翼を持つ主幹直立型をキタゴヨウとみなした（佐藤 1993）。また、主幹直立型より短い種翼（3-6 mm）を持つ主幹斜上型をハッコウダゴヨウと考え、ハッコウダゴヨウには2つの型があるという仮説を発表した。しかし、ハッコウダゴヨウの種子の翼の長さは、標高が高くなるにしたがって連

統的に小さくなる傾向が明らかになり、立山のハッコウダゴヨウとキタゴヨウとは、種子の翼の長さだけでは区別できないことを報告した(佐藤 1993)。

石井(1941)はゴヨウマツ類の分類形質として球果の大きさと種鱗の形は重要であることを指摘し、岩田・草下(1954)は球果柄が 1 cm 以上で球果が 7 cm に達するものをクビナガハイマツ(*P. pumila* var. *kubinaga* Ishii et Kusaka, nom. nud.)とした。また、岩田・草下(1952)や林(1960)、上原(1961)、矢頭(1964)らはゴヨウマツ類の記載文の中で球果の大きさの違いについて述べている。そこで、ゴヨウマツ類の分類を再検討する資料を得ること、及びハッコウダゴヨウが 2 つのタイプに分けられるという仮説(佐藤 1993)を確かめることを目的に、立山産のゴヨウマツ類の球果と種鱗の形態変異について解析した。

材料及び方法

立山のハイマツ帯に位置する室堂平(標高 2450 m)から亜高山針葉樹林帯の下ノ小平・(1460 m)にかけて、1990 年 9 月に 16 地点のゴヨウマツ類群落から球果を採集した(Fig. 1)。ハイマツは伏条更新する(Hultén 1927; 沖津・伊藤 1983)ことが知られているので、マット状の群落の場合は 5 m 以上離れて、単木的に生育するときは別々の木からそれぞれ 1 個ずつ、1 地点

から 9–24 個の球果を採集した。球果はできるだけ大きいもので、虫食いの無いものを選んだ。

球果の形を比較するために、種子散布時における球果の長軸の長さ(LS)、最大直径(DS)、球果柄の長さ(P)を計測した。また、種鱗が完全に残っている球果を各集団から 2 個以上取り出し、種鱗の形を比較するために種鱗の長さ(LSc)、種鱗の幅(WSc)を計測し、4 分類群ごとに種鱗先端の形と種鱗の基部からの位置を観察した。計測結果は集団ごと、及び佐藤(1993)にしたがって、ハイマツ・匍匐型ハッコウダゴヨウ・主幹斜上型ハッコウダゴヨウ・キタゴヨウの 4 分類群ごとに統計処理を行い、アロメトリー式を用いて解析を行った。

結果

(1) 球果の長さと直径

球果のサイズを計測した結果を Table 1 に示した。最も長い球果を作る集団はキタゴヨウの下ノ小平(No. 16)集団で平均 68.0 mm、最も短い球果を作るのはハイマツの美松(No. 11)集団で平均 38.5 mm であった。それぞれの集団ごとの変動係数(CV)は 9–19%で、集団ごとに 1–2 割の変異を持つことを示している。ハイマツの集団(Nos. 1–8, 11)は、37–48 mm で、平均値は 39.8 mm であった。匍匐型ハッコウダゴヨウの集団(Nos. 9, 10)は 41 mm と 47 mm で、平均

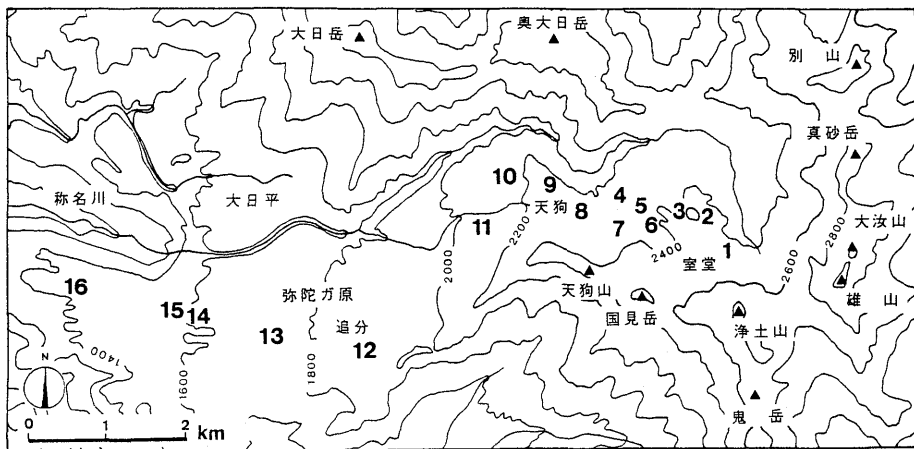


Fig. 1. Sampling sites in Mt. Tateyama, Toyama. 1–8, 11: *P. pumila*; 9, 10: creeping type of *P. hakkodensis*; 12–14: ascending type of *P. hakkodensis*; 15, 16: *P. parviflora* var. *pentaphylla*.

Table 1. Variations of cone size and number of ovuliferous scales in each population.

Site No.	Sampling sites	Altitude (m)	Number of cone	Characters*							
				LS		DS		P		NS	
				m±SE	CV**	m±SE	CV	m±SE	CV	m±SE	CV
1	Murodo-A	2480	19	38.7±1.1	11	29.5±0.6	8	4.4±0.2	17	44.4±0.6	6
2	Murodo-B	2400	10	47.7±1.2	10	32.6±0.5	6	4.9±0.2	19	55.1±0.8	6
3	Murodo-C	2400	14	42.5±1.0	9	31.2±0.6	7	4.4±0.3	28	44.9±1.9	16
4	Jigokudani-A	2320	16	37.1±1.2	12	27.8±0.5	7	2.8±0.3	37	44.2±1.3	11
5	Jigokudani-B	2320	14	41.1±1.5	13	27.3±0.7	9	3.2±0.2	24	48.4±1.4	11
6	Jigokudani-C	2340	14	39.1±1.4	13	29.4±0.7	8	4.1±0.4	35	51.7±2.1	15
7	Ootani-A	2350	25	37.0±1.9	19	29.8±0.5	7	4.0±0.3	27	46.8±2.2	18
8	Ootani-B	2320	12	42.3±1.5	13	30.2±0.3	4	4.3±0.4	32	53.4±0.8	5
9	Tengu	2310	22	41.2±1.5	17	32.3±0.8	12	4.2±0.4	47	48.5±0.9	9
10	Kagamiishi	2250	11	47.1±1.2	9	31.9±0.4	5	2.5±0.2	31	48.7±2.0	15
11	Mimatsu	2080	15	38.5±1.2	11	29.0±0.5	7	3.7±0.3	29	51.6±1.5	11
12	Oiwake	1900	21	51.1±1.5	11	37.1±1.0	10	2.7±0.2	31	37.4±0.6	6
13	Nanamagari	1740	20	62.8±1.7	12	41.4±1.2	13	5.4±0.4	34	46.1±1.5	13
14	Kaminokodaira-A	1620	10	54.7±3.0	17	40.7±2.3	18	6.2±0.7	34	42.5±2.5	17
15	Kaminokodaira-B	1620	18	63.1±2.4	16	46.2±1.5	14	4.4±0.4	41	43.8±1.8	16
16	Shimonokodaira	1460	9	68.0±2.5	11	50.1±1.0	6	4.0±0.3	22	45.5±1.8	11

*: LS=length of cone (mm); DS=diameter of cone (mm); P=length of cone stalk (mm);
NS=number of ovuliferous scales.

** : mean ± standard error, coefficient of variation (%).

43.2 mmであった。また、追分を中心に分布する主幹斜上型ハッコウダゴヨウの集団 (Nos. 12-14) は 51-63 mm で、平均値は 56.4 mm であった。キタゴヨウの2集団 (Nos. 15, 16) は 63-68 mm で、平均値は 64.7 mm であった。球果の長さと同様に種鱗や種子数との間に有意な相関を示す集団は少なく、明確な傾向は得られなかった。球果の長さの集団平均値と生育地の標高との関係 (Fig. 2) を見ると、ハイマツの集団は右下に、キタゴヨウの集団は左上に分布し、その間を埋めるように匍匐型ハッコウダゴヨウの集団がハイマツよりも、主幹斜上型ハッコウダゴヨウの集団がキタゴヨウよりも分布していた。これらの全ての集団は傾きが負の値をとる直線上に分布している ($r = -0.893$) ことが認められた。

最も直径が大きい球果を作る集団はキタゴヨウの下ノ小平 (No. 16) 集団で平均 50.1 mm、最も細い球果を作るのはハイマツの地獄谷 B (No. 5) 集団で平均 27.3 mm であった (Table 1)。それぞれの集団ごとの変動係数は 4-18%で、長さより

幅の変動の方がやや小さいことを示している。ハイマツ集団の変動係数は 4-9%と小さな値を示したが、主幹斜上型ハッコウダゴヨウは 10%以上の変動係数を示した。その他、変異の大きい (変動係数が 10%を越す) 集団は、匍匐型ハッコウダゴヨウの天狗 (No. 9) 集団と、キタゴヨウの上ノ小平-B (No. 15) 集団であった。ハイマツの集団 (Nos. 1-8, 11) は 27-33 mm で、平均値は 39.8 mm であった。匍匐型ハッコウダゴヨウの集団 (Nos. 9, 10) は 41 と 47 mm で、平均 43.2 mm であった。また、追分を中心に分布する主幹斜上型ハッコウダゴヨウの集団 (Nos. 12-14) は 51-63 mm で、平均値は 56.4 mm であった。キタゴヨウの2集団 (Nos. 15, 16) は 63-68 mm で、平均値は 64.7 mm であった。球果の直径と同様に種鱗や種子数との間に有意な相関を示す集団は少なく、球果の長さと同様に明確な傾向は得られなかった。球果の直径の集団平均値と生育地の標高との関係 (Fig. 2) を見ると、傾きが負の直線上の近くにそれぞれの集団の点が分布し

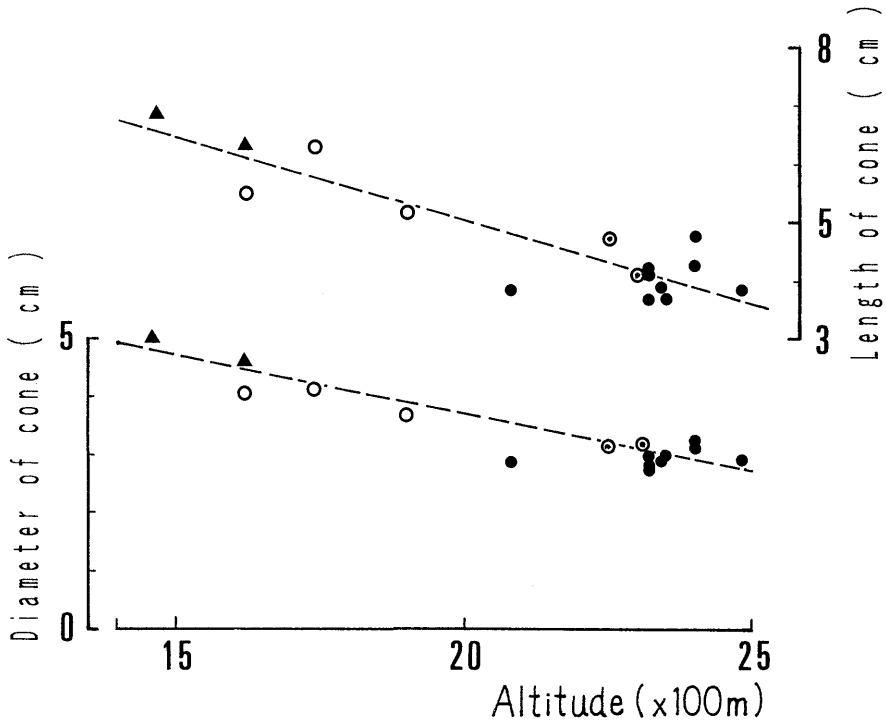


Fig. 2. Relation between the altitude and cone size. ▲: *P. parviflora* var. *pentaphylla*; ○: ascendent type of *P. hakkodensis*; ◎: creeping type of *P. hakkodensis*; ●: *P. pumila*.

ている ($r = -0.921$) ことが認められた。

球果の長さ (LS) と直径 (DS) の集団平均値の分布を Fig. 3 に示した。ハイマツは左下に集まっており、キタゴヨウはその反対側の右上の方に位置していた。両者の間を埋めるように匍匐型ハッコウダゴヨウと主幹斜上型ハッコウダゴヨウが分布していた。また、球果の長さ と直径の各集団の平均値の分布は正の傾きを持つ直線の近くに分布している ($r = 0.965$) ことが認められた。

(2) 球果柄の長さ

球果柄の長さの変動係数は 17-47% で、集団によって変異の幅が異なっているが、30% 台の集団が最も多かった (Table 1)。変動係数の小さい集団は室堂-A (No. 1) と室堂-B (No. 2) で、20% 以下であった。変動係数の大きな集団は天狗 (No. 9) と上ノ小平-B (No. 15) で、それぞれ 41% と 47% であった。最も長い球果柄を持つ集団は、主幹斜上型ハッコウダゴヨウの上ノ小平-A (No. 14) 集団 (平均 6.2 mm) であった。最

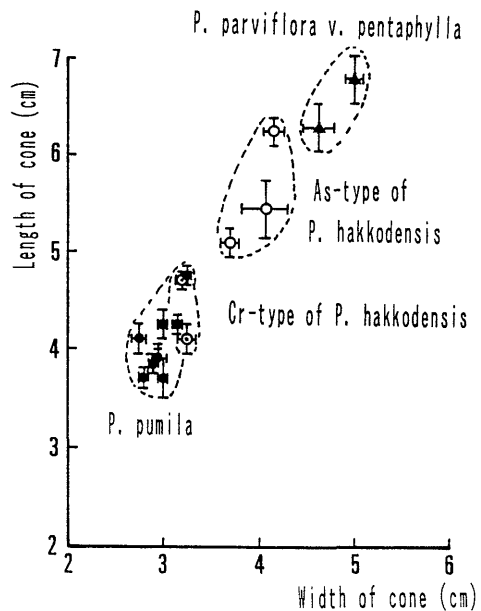


Fig. 3. Scatter diagram showing mean value and confidence limit of cone size. Symbols are same as in Fig. 2.

も短い球果柄を作る集団は匍匐型ハッコウダゴヨウの鏡石 (No. 10) 集団 (平均 2.5 mm) であった。主幹斜上型ハッコウダゴヨウの集団の平均値は 2.7–6.2 と 2 倍以上の変異を示した。特に主幹斜上型ハッコウダゴヨウの七曲 (No. 13) 集団で観察された球果は、球果柄が 10.7 mm で、球果の長さは 7 cm あった。これは石井 (1941) が記載しているクビナガハイマツの球果の性質と一致する。標高と球果柄の長さの集団平均値の分布は一定の傾向を示さなかった。

(3) 種鱗の数と外形

球果を構成する種鱗の数を比較すると (Table 1), その変動係数は 5–18% で球果の長さや幅と同様に小さな変異幅であった。最も多くの種鱗をつける集団はハイマツの室堂-B (No. 2) 集団で、平均 55.1 個。最も少ない集団は主幹斜上型ハッコウダゴヨウの追分 (No. 12) 集団の平均 37.4 個であった。4 つの分類群ごとにまとめて比較する (Table 5) と、ハイマツ (平均 48.1 個) と匍匐型ハッコウダゴヨウ (平均 48.4 個) はほぼ同数で、主幹斜上型ハッコウダゴヨウ (平均 42.3 個) とキタゴヨウ (平均 44.4 個) はそれらより小さな値を示した。しかし、平均値の信頼限界が 4 分類群で重なることから、母平均値の有意な差は認められなかった。

次に種鱗の形について比較する。種子が形成され始めるのは基部から 20 番目前後の種鱗からで、この傾向は集団によってほとんど変わらない (佐藤 1993) ことや、種子が形成される種鱗と不稔の種鱗では形が異なることを考慮して、球果の基部の種鱗 (基部種鱗) と、種子が形成される 20–25 番目 (中央種鱗) 及び先端から 5–6 番目の種鱗 (先端種鱗) に分けた (Fig. 4)。ハイマツの集団である室堂周辺 (Nos. 1–9) と美松 (No. 11) の中位種鱗は縦の長さよりも横が長い形をしていた。それに対して追分より標高が低い位置の集団 (Nos. 12–16) では、縦と横の長さが等しいか縦の方が長い傾向が見られた。また、種鱗の長さ (LSc) 及び幅 (WSc) と、種鱗の付く位置との関係を調べると、基部から種子が形成される 20–30 番目までは、長さと同様に増大した後、ほぼ一定の値をとる。球果の先端近くになると長

さに比べて幅が極端に小さくなる傾向が見られた。

4 分類群ごとに、種鱗のつく位置とその種鱗の長さの平均値の関係を Fig. 5 に示した。ハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウでは、種鱗番号が大きくなるにしたがって連続的に長くなる傾向が見られ、40 番目前後の種鱗が最大となり、その値は共に約 15 mm であった。しかし、主幹斜上型ハッコウダゴヨウとキタゴヨウでは 20–25 番目前後の種鱗が最大値を示し、主幹斜上型ハッコウダゴヨウは約 20 mm、キタゴヨウは約 24 mm であった。また、この両分類群の種鱗番号と種鱗の長さの関係は、種鱗番号 20 番目まではほぼ同じであった。次に種鱗のつく位置とその種鱗の幅の平均値の関係を Fig. 6 に示した。4 分類群共に種鱗番号が大きくなるにしたがって連続的に種鱗は横幅が大きくなり、20–30 番目前後で最大値に達する傾向がみられた。最大値は 4 分類群それぞれ異なる値をとり、キタゴヨウが最も大きく約 23 mm、ハイマツが最も小さく約 16 mm であった。匍匐型と主幹斜上型のハッコウダゴヨウはキタゴヨウとハイマツの中間の値 (18 mm, 20 mm) であった。種鱗の長さと同様に、キタゴヨウと主幹斜上型ハッコウダゴヨウの種鱗番号と種鱗の幅の関係は、種鱗番号が 1 番目から 20 番目まではほぼ同じであった。

種子が形成される中央種鱗 (種鱗番号 21–30 番) の長さと同様に幅の平均値を比較する (Table 5) と、両サイズ共にキタゴヨウが最大値 (22.5 cm, 20.6 cm) を、そしてハイマツが最小値 (12.3 cm, 15.1 cm) を示した。ハッコウダゴヨウの匍匐型の中央種鱗の長さ (14.4 cm) は主幹斜上型 (19.3 cm) より短い、幅はよく似た値 (17.5 cm, 17.6 cm) であった。

そこで、種鱗が完全に残っている球果を選びそれぞれのタイプごとにアロメトリー式を用いて種鱗の形を解析した。アロメトリー式は樹木の量的形質の解析 (穂積 1963) や昆虫のアロモルフォーシスの解析 (鈴木 1973) で用いられ、成果を上げている。種鱗の形の場合には、アロメトリー式の相対成長係数 (h) を比較することにより、種鱗の形の変異性を比較できることになる。

球果の基部の種鱗から種子が形成される種鱗

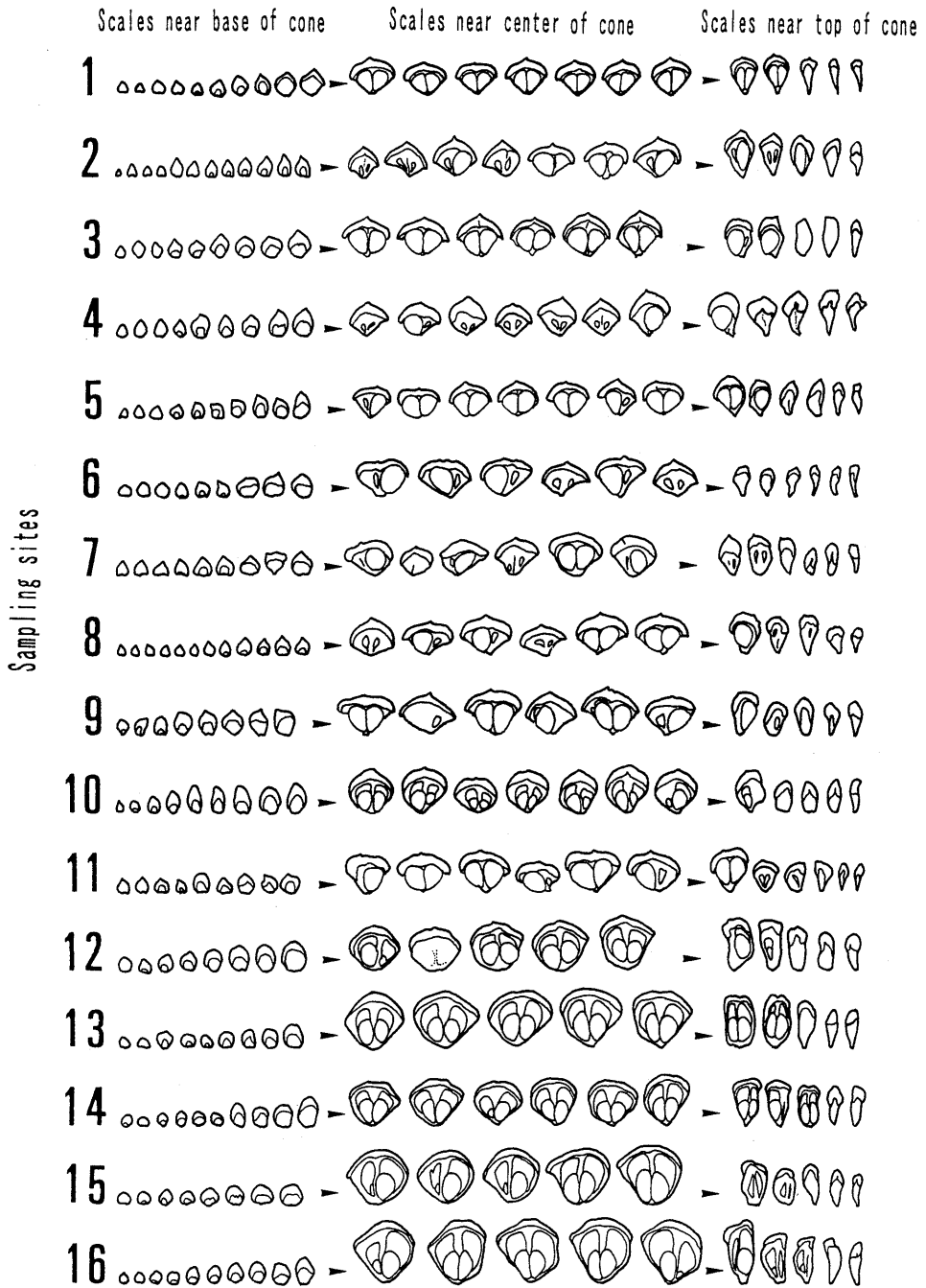


Fig. 4. Shapes of ovuliferous scales.

(30番目)までの種鱗の形(長さ及び幅)の変異を、それぞれの分類群から種鱗が完全に残っている球果を10-19個取り出し、アロメトリー関係を調べた。その結果をTable 2に示した。調査し

た49個の球果の決定係数(r^2)は0.82-0.98で、全ての球果で相関関係が認められた。相対成長係数(h)はハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウでは、1個の球果を除いてすべて相対成長係数は1

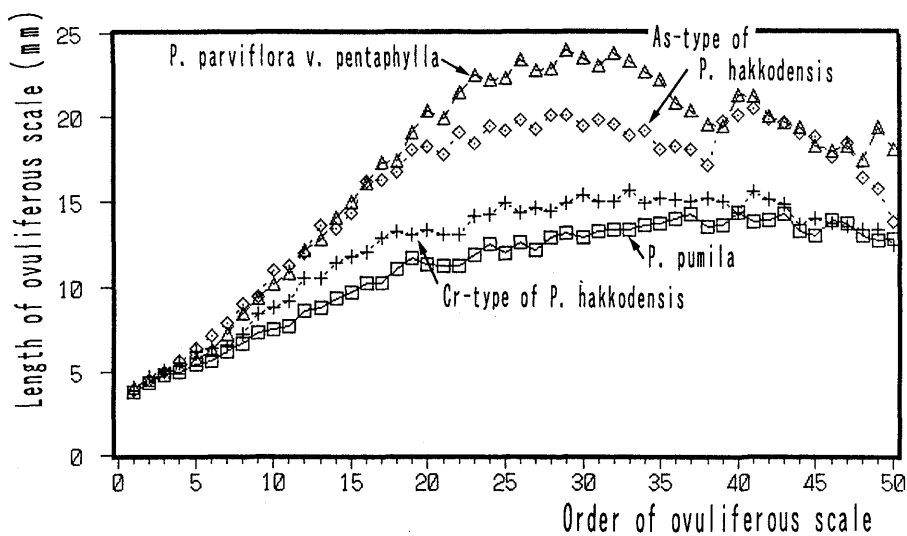


Fig. 5. Relations between the mean value of length of ovuliferous scales and the order of ovuliferous scales.

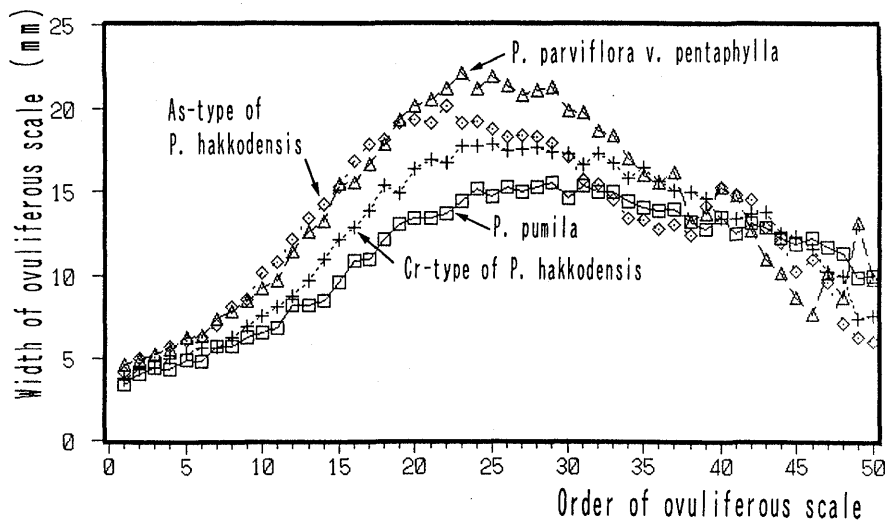


Fig. 6. Relations between the mean value of width of ovuliferous scales and the order of ovuliferous scales.

以上であった。そして、ハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウの相対成長係数の平均値はよく似た値を示し、有意差は認められなかった。また、係数 B の平均値の間に有意差は認められなかった。主幹斜上型ハッコウダゴヨウの相対成長係数 (h) の平均値 (0.97) とキタゴヨウの相対成長係数の平均値 (0.94) の間に有意差は認められなかった。

同様に、係数 B の平均値の間にも有意差は認められなかった。しかし、相対成長係数の変動はやや大きい値を示した。以上の結果より、種鱗の変動性は横軸増大型と縦軸増大型の2つのグループに分けられた (Fig. 7)。ハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウは横軸方向より縦軸方向の増加が小さい型で、横軸増大型に分類され、主幹斜上型

Table 2. Allomorphosis of ovuliferous scales. Coefficients of determination (r^2), A and B in allometry on the relations between length (LSc) and width (WSc) of ovuliferous scales. Formula: $WSc = B * LSc^A$.

Taxa	Number of cones	r^2	A	B
		range	$m \pm SE$	$m \pm SE$
<i>P. pumila</i>	19	0.83-0.98	1.24 ± 0.03	-0.501 ± 0.073
<i>P. hakkodensis</i> Cr-type*	10	0.82-0.97	1.23 ± 0.04	-0.518 ± 0.113
<i>P. hakkodensis</i> As-type**	10	0.84-0.95	0.97 ± 0.05	0.031 ± 0.129
<i>P. parviflora</i> var. <i>pentaphylla</i>	10	0.90-0.97	0.94 ± 0.04	0.132 ± 0.110

*: Creeping type.

** : Ascendent type .

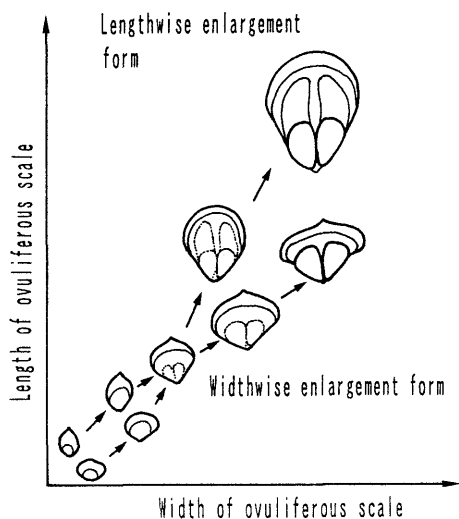


Fig. 7. Two allomorphosis forms of ovuliferous scales.

ハッコウダゴヨウは横軸方向より縦軸方向の増加が大きい型で、縦軸増大型に分類された。

次にアロメトリー式の拡張式である Ogawa et al. (1965) の拡張相対成長式を用いて、再度種鱗の形を解析した。アロメトリー式の球果ごとの相

対成長係数を用いて、回帰式を推定した場合の決定係数は相対成長係数 (h) = 1 の場合より小さかったので、この式を用いる時の相対成長係数は一律に 1 を用いた。その結果、Table 3 に示したような逆数式となり、回帰式の決定係数は全ての球果で 0.81 を越え、平均も 0.9 以上であった。これは種鱗の形態変異を説明するのに、アロメトリー式よりこの回帰式 (逆数式) がやや有効であることを示す。ハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウの係数 A 及び B の平均値の間には統計的な有意差は認められなかった。このグループの変異性を模式的にグラフで示すと Fig. 6 の横軸増大型になる。同様に、主幹斜上型ハッコウダゴヨウとキタゴヨウの係数 A 及び B の平均値の間には統計的な有意差は認められなかった。そして、このグループの変異性は Fig. 6 に示した縦軸増大型として認識された。つまり、種鱗の変異性に関して 2 つのグループ (横軸増大型と縦軸増大型) に分けられることが明らかになった。また、係数 B の性質を比較すると、横軸増大型は縦軸の長さに飽和値を持ち、縦軸増大型は横軸の長さに飽和値

Table 3. Coefficients of determination (r^2), A and B in formula of expanded relative growth (Ogawa et al. 1965) on the relations between LSc and WSc of ovuliferous scales. Formula: $1/WSc = A/LSc^h + B$, $h = 1$

Taxa	Number of cones	r^2	A	B
		range	$m \pm SE$	$m \pm SE$
<i>P. pumila</i>	19	0.81-0.98	0.90 ± 0.01	1.23 ± 0.06
<i>P. hakkodensis</i> Cr-type	10	0.81-0.96	0.90 ± 0.01	1.23 ± 0.08
<i>P. hakkodensis</i> As-type	10	0.86-0.95	0.91 ± 0.01	0.94 ± 0.07
<i>P. parviflora</i> var. <i>pentaphylla</i>	10	0.89-0.98	0.94 ± 0.01	0.90 ± 0.04

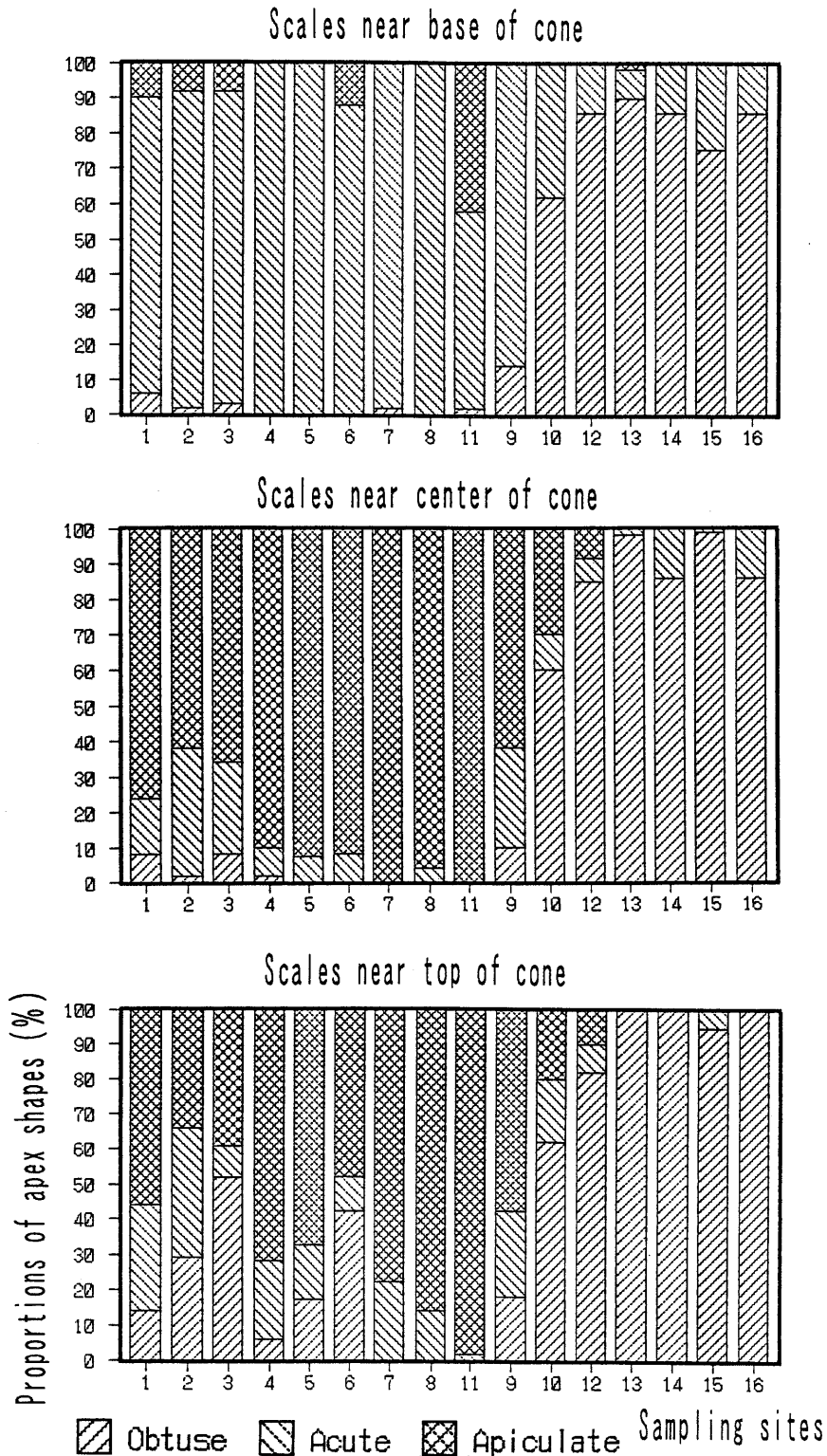


Fig. 8. Proportions of apex shapes in ovuliferous scales.

を持つことがわかる。

(4) 種鱗の先端の形

石井(1941)は種鱗の先端の形について、キタゴヨウは鈍形であるのに対して、ハイマツとハッコウダゴヨウは共に少々突出すると記載している。今回観察したゴヨウマツ類の種鱗の形には鈍形のものから、鋭形そして短突起のあるものまで見つかった。しかも球果の基部種鱗と中位種鱗ではその形が異なることが観察された。そこで、それぞれの球果で、種鱗の位置ごとに先端の形を観察し、3種類の先端の形の出現頻度を集団ごとにまとめた。その結果をFig. 8に示した。基部種鱗ではハイマツ(Nos. 1-8, 11)はそのほとんどが鋭形であったが、天狗(No. 9)と鏡石(No. 10)の匍匐型ハッコウダゴヨウは鋭形が少なくなり、鈍形が増加し、短突起形は見られなかった。追分より下部の主幹斜上型ハッコウダゴヨウ(Nos. 12-14)とキタゴヨウ(Nos. 15, 16)ではほとんどが鈍形であった。中位種鱗ではハイマツ(Nos. 1-8, 11)はそのほとんどが短突起であったが、室堂-B(No. 2)や室堂-C(No. 3)の形質の割合は匍匐型ハッコウダゴヨウの天狗(No. 9)と良く似ていた。ハッコウダゴヨウでは、天狗(No. 9)から鏡石(No. 10)、追分(No. 12)へと集団の標高が下がるにつれて、短突起形の割合が減少し、七曲(No. 13)から下の集団及びキタゴヨウの集団では0%であった。先端種鱗ではハイマツ全集団と匍匐型ハッコウダゴヨウ集団に短突起形が見られたが、主幹斜上型ハッコウダゴヨウとキタゴヨウには見られなかった。種鱗の先端の形についてまとめると、キタゴヨウと主幹斜上型ハッコウダゴヨウ(追分-上ノ小平)はほぼ同じ性質を示し、ハイマツもほぼ均一な性質を示した。しかし、匍匐型ハッコウダゴヨウ集団(天狗と鏡石)はハイマツと主幹斜上型のハッコウダゴヨウの移行的な性質を示した。

考 察

マツ属の球果は、開花当年にほとんど成長せず、翌年の5-6月に急激に成長して受精し、その年の秋に成熟する。アカマツやクロマツの受精は6月下旬-7月下旬とされ(郷・平松 1955)、雌花

が受粉すると翌年に大きな球果を形成するが、受粉が行われないと小さな球果しかつくりられない(勝田 1971)。ゴヨウマツ類については受粉と球果の大きさの関係については不明である。単維管束亜属のピニオン(*P. edulis* Engelm.)の果実の大きさは、開花前年の花芽形成時期である8月下旬-9月下旬の気温によって影響を受けていることを、Forcella(1981)は報告している。今回の調査で、球果の長さとは幅は共に生育地の標高と相関関係があり、種子の長さと同様に環境によって変異する形質であると推定された。特にハイマツから2つの型のハッコウダゴヨウ・キタゴヨウまで含めて1つの直線の近くにそれぞれの集団の平均値が分布し、しかも、連続的に変異の幅が重なるということから、ゴヨウマツ類の球果のサイズの変異は環境変異として認識することが適切であると考えられた。

今回調査した球果の長さとは直径、中央種鱗の長さとは幅、球果柄の長さ、種鱗の数について、集団間及び分類群間で分散分析を行った(Table 4)。ハイマツでは、中央種鱗の幅以外の5形質で集団間に有意差が認められた。匍匐型ハッコウダゴヨウでは球果の長さとは球果柄の長さで、集団間に有意差が認められ、他の4形質では有意差は認められなかった。主幹斜上型ハッコウダゴヨウでは6形質すべてで、集団間に有意差が認められた。キタゴヨウでは中央種鱗の幅のみで集団間の有意差が認められ、他の5形質では有意差が認められなかった。このことから立山産ゴヨウマツ類の球果の外部形態に関しては、ハイマツと主幹斜上型ハッコウダゴヨウは他の2分類群に比べて集団間の変異が大きいことが示唆された。次に、ハッコウダゴヨウの匍匐型と主幹斜上型を比べてみると、中央種鱗の幅では有意差が認められないが、他の5形質では有意差が認められた。また、匍匐型ハッコウダゴヨウとハイマツ、及び主幹斜上型ハッコウダゴヨウとキタゴヨウでは、共に球果柄の長さとは種鱗の数以外で有意差が認められた。さらに、4分類群間では6形質すべてで有意差が認められた。これらのことは立山産ハッコウダゴヨウは生態的な性質と同様に、球果の外部形態の性質からも2型に分けられることを示している。

Table 4. F-Values for differences among populations and combinations.

	Characters ^a					
	LS	DS	LSc	WSc	P	NS
Populations						
<i>P. pumila</i>	5.6***	7.5***	5.1*	1.4	5.4***	6.6***
<i>P. hakkodensis</i> Cr-type	6.5*	0.1	1.0	0.1	7.5	0.0
<i>P. hakkodensis</i> As-type	13.2***	3.7*	4.7*	100.1***	24.4***	9.4***
<i>P. parviflora</i> var. <i>pentaphylla</i>	1.7	3.0	3.0	11.4**	0.4	0.4
Combinations						
<i>P. pumila</i> vs Cr-type	7.5*	51.6***	4.8*	6.4*	2.8	0.1
<i>P. parv.</i> ^b vs As-type	30.3***	88.2***	8.9	7.9*	0.3	1.6
Cr-type vs As-type	86.2***	84.5***	20.6***	0.0	10.3***	19.6***
<i>P. pumila</i> + Cr-type vs <i>P. parv.</i> + As-type	468.5***	627.2***	124.3***	21.1***	9.1***	30.0***
Taxa	130.3***	46.3***	208.0***	11.8***	2.9*	8.5***

^a: LS=length of cone; DS=diameter of cone; LSc=length of ovuliferous scale; WSc=width of ovuliferous scale; P=length of cone stalk; NS=number of ovuliferous scales.

^b: *P. parv.*=*P. parviflora* var. *pentaphylla*.

*: Significant at the 5% level.

**: Significant at the 1% level.

***: Significant at the 0.1% level.

種鱗のサイズの変異性はアロメトリー式及び拡張相対成長式で解析した結果 (Table 5), 2つの変異傾向が認められた。この変異性が時間と関係する成長として考えると, ハイマツの場合は相対

成長係数は負の値をとり, 種鱗の縦軸方向の成長率が横軸方向より小さく, 種鱗の縦軸方向の成長が最大 14–18mm で飽和するように設計されているために, 翼を形成するスペースが最初から考

Table 5. Comparison of cone and ovuliferous scale characters among four taxa.

Characters	<i>P. parviflora</i> v. <i>pentaphylla</i>	<i>P. hakkodensis</i> As-type*	<i>P. hakkodensis</i> Cr-type**	<i>P. pumila</i>
	15, 16***	12, 13, 14	9, 10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11
Habit	erect	ascendent	creeping	creeping
Cone				
length (mm)	63–68	51–63	41–47	37–48
diameter (mm)	46–50	37–41	32–33	27–33
Ovuliferous scale in center of cone				
length (mm)	19–32	16–24	11–19	9–16
width (mm)	17–24	11–23	16–20	13–18
Allomorphy form of ovuliferous scale	lengthwise enlargement	lengthwise enlargement	widthwise enlargement	widthwise enlargement
Apex shape of ovuliferous scale	obtusate	obtusate	obtusate/apiculate	apiculate

*: Ascendent type.

**: Creeping type.

***: Site number.

慮されていないことが示唆された。それに対して、匍匐型ハッコウダゴヨウの種鱗はハイマツと同様の相対成長係数を示しているが、これは縦軸方向の飽和値を大きくし、翼の形成するスペースを確保する変異性を持っていると考えられる。追分 (No. 12) から低い所に生育する主幹斜上型ハッコウダゴヨウとキタゴヨウの種鱗では、横軸方向が早 (種鱗番号で 17-29) く飽和し、縦軸方向は後 (同 26-46) から飽和する傾向があり、翼が形成されるスペースが確保されていることが推定された。また、ハッコウダゴヨウの種鱗の長さが標高によって変異する現象 (佐藤 1993) は、種鱗の形態変異の解析結果から、種鱗の成長期間の長さに関係していることが考えられた。

上記の変異性に基づいて種鱗が作られると考えられると、種鱗の先端の形も説明できる。つまり、ハイマツでは横軸増大型 (Fig. 6) の変異性を示すので、縦軸方向の成長率が横軸方向より小さいため、初期の鋭形の種鱗が横に引き延ばされた形になり、初期の鋭形の先端が鈍形の中央に残ることによって短突起形が生じたと考えられる。また、ハイマツでも不稔の種鱗の形が鋭形になるのは種子形成に伴う横軸方向の成長が小さいためと考えられた。種鱗の長さと種鱗の形は相対成長式である程度説明でき、横軸増大型にはハイマツと匍匐型ハッコウダゴヨウ (天狗と鏡石) が含まれ、縦軸増大型には、主幹斜上型ハッコウダゴヨウ (追分と七曲, 上ノ小平-A) とキタゴヨウが含まれた。さらに、種鱗の先端の形によっても、ハッコウダゴヨウは、鈍形型と短突起混合型の2つに分けられた。これらの分類は主幹の性質による分類と一致する (Table 5) ことから、立山産ハッコウダゴヨウは匍匐型ハッコウダゴヨウと主幹斜上型ハッコウダゴヨウの2つのグループに分けられるという仮説 (佐藤 1993) が支持された。

この研究を実施するにあたり、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たい。また、原稿を通覧され、適切な御助言をいただいた金沢大学理学部清水建美教授

に厚くお礼申し上げたい。なお、この研究は平成3年度文部省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。

引用文献

- Forcella F. 1981. Ovulate cone production in pinyon : Negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology* **62** (2) : 488-491.
- 郷 正士, 平松 遙 1955. タネのうれかたと発芽. 東大農演報 **48** : 103-114.
- 林 弥栄 1960. 日本産針葉樹の分類と分布. pp. 152-159. 農林出版, 東京.
- Hultén E. 1927. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. I. Kungl. Sv. Vetenska Akad. Handl., ser. 3, Bd 5. No. 1. 346 pp. Stockholm.
- 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** (2) : 1-9.
- 岩田利治, 草下正夫 1952. 邦産松柏類図説. pp. 145-165. 産業図書, 東京.
- , —— 1954. 増補改訂邦産松柏類図説. pp. 150-156. 産業図書, 東京.
- 勝田 証 1971. クロマツ, アカマツにおける落果と受粉. 東大農演報 **65** : 87-107.
- 大田 弘, 小路登一, 長井真隆 1983. 富山県植物誌. pp. 151-152. 廣文堂, 富山.
- 牧野富太郎, 根本莞爾 1931. 訂正増補日本植物総覧. pp. 148. 春陽堂, 東京.
- 沖津 進, 伊藤浩司 1983. ハイマツ群落の動生態学的研究. 環境科学 **6** : 151-184.
- Ogawa H., Yoda K., Ogino K. and Kira T. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation, in Thailand. II. Plant Biomass. *Nature and Life SE Asia* **4** : 49-80.
- 佐竹義輔 1989. マツ科. 日本の野性植物. 木本 I. pp. 6-8. 平凡社, 東京.
- 佐藤 卓 1993. 立山産ゴヨウマツ類の種子サイズの変異. 植物地理・分類研究 **41** (1) : 7-13.
- 穂積和夫 1963. 高等植物の相対生長. 成長 **2** (3) : 1-18.
- 鈴木邦雄 1973. 昆虫の翅のアロモルフォーシス. 翅膜と翅脈の関係を中心として. (2). 生物科学 **25** (1) : 39-52.
- 上原敬二 1961. 樹木大図説. 1巻. pp. 139-156. 有明書房, 東京.
- 矢頭献一 1964. 図説樹木学—針葉樹編—. pp. 115-129. 朝倉書店, 東京.