

タイ国のシダ植物

岩槻邦男

Pteridophytes in Thailand

by

Kunio IWATSUKI

はじめに

熱帯では植物の種数は他の地域に比してはるかに膨大なものになるが、シダ植物ではその傾向は種子植物よりももっとはなはだしいものとなる。ざっと1万種と推定されている現生のシダ植物のうちで、その分布の密度が最も高いところの一つに東南アジアが挙げられるということも既によく知られていることである。しかしまた調査の困難さに災されて植物相の研究が一番遅れているのも、そのように種数の多い熱帯地域である。

第二次大戦までの東南アジアのシダ植物の調査研究は、種子植物の場合と平行して、英領東インドをイギリスが、インドシナをフランスが、インドネシアをオランダが、それにフィリピンをアメリカが、というようにそれぞれの植民地をその宗主国が中心になって進めてきたものだった。だからそれらの地域では、旧宗主国の集めた資料が豊富であるために、植物相の調査研究には今でもそれらの資料が非常に重要な役割を占めることになる。

英領東インドでは前世紀末までに W. J. Hooker を頂点にしたキュー学派の人達, J. G. Baker, R. H. Beddome, C. B. Clarke らの努力で、種子植物の場合に劣らぬくらいシダ植物相も調べられていた。しかし今世紀に入ってからインド植物相の調査には、ごく最近のインド人による研究を除いて、ほとんど進展が見られなかった。ただマラヤだけは、シンガポール植物園に長い間勤めていた R. E. Holttum が多くの採集家達の協力を得て、熱帯としてはシダ植物相が最もよく調べられている地域といわれるほど研究の成果を挙げている。改訂マラヤ植物誌第2巻の“マラヤのシダ”(1954) はシダ植物誌のお手本のようによく出来たものである。特にタイ国半島部のシダを知るためには不可欠の手引書ともなっている。ビルマについては F. G.

Dickason¹⁾ が第二次大戦直前の約10年間に300種余のシダを採集し、それまでに報告されたものを集成して104属460種を列挙している。これは記載を伴わない簡単な目録であり、かつビルマのシダを知るにはまだ不十分なものではあるが、今日までのところ最新で一番よくまとまったものである。

インドシナの植物相は古くからパリが研究の中心であるが、その資料を基礎にして H. Lecomte 編のインドシナ植物誌が1907年から51年にかけて刊行された。シダ植物の部分は、ヒカゲノカズラ科とイワヒバ科をこれらの専門家だった A. H. G. Alston が書いたほかは、C. Christensen の協力を得て M. L. Tardieu-Blot が執筆し、第二次大戦をはさんだ1939~51年に出版された。これは fern allies も含めた植物誌で東南アジアとしては最も詳細なものではあるが、Tardieu-Blot は種概念を小さく取っている上に事実の誤認もところどころにあって完璧というにはほど遠いものである。この植物誌では686種のシダ植物が列挙されており、随所にタイ国の資料に言及しているところがある。

インドネシアでは C. R. W. K. van Alderwerelt van Rosenburgh が今世紀の前四半期に精力的に研究の成果を報告したが、対象が大きすぎるものだから、ほとんど断片的な報告の意味しか持たせることができないでいた。戦後になってオランダを中心に企画の進められているマレーシア植物誌の編纂事業のシダ植物の部分を Holttum が編集し、これまでにミズニラ科、ウラジロ科、ツルシノブ科、ヘゴ科が出版されている²⁾ が、これは手堅くて詳細なもので、この地域の植物誌に一期を画するに足るものである。

フィリピンではやはり長年マニラに住みフィリピン大学農学部の創設の中心となった E. B. Copeland が研究の中心となってシダ植物相を解明していった。1958~60年、彼の死の少し前に出版されたフィリピンシダ植物誌³⁾ はフィリピンの植物相に対する大きな寄与であるだけでなく、東南アジアのシダ植物相の研究全般にとっても大切な指針となるものである。Fern allies には触れられていないが、943種のシダをこの書物に列挙している。

I タイ国シダ植物相調査の経過と現状

種子植物一般の場合と同じように、あるいはそれ以上に、タイ国のシダ植物相の調査は遅れていた。⁴⁾ 断片的なものできえ、19世紀にはタイのシダについての報告は見られない。文献に出てくる最初のもは J. Schmidt の Koh Chang 植物誌で、このシダの部分は H.

1) F. G. Dickason, "The Ferns of Burma," *Ohio J. Sci.*, 46: 73~141 (1946).

2) R. E. Holttum (ed.), *Flora Malesiana, ser. II Pteridophyta*, Part 1 (1959), 2 (1963).

3) E. B. Copeland, *Fern Flora of the Philippines*, 1 (1958), 2 & 3 (1960).

4) タイ国植物相の調査史については、岩槻邦男・福岡誠行「タイ国植物調査小史」『東南アジア研究』4(5): 974~981 (1967) に簡単な紹介がある。タイ国のシダ植物相に関する文献については項末に年代順の文献表を付した。

Christ が執筆している。この報告で73種のシダ植物が記録されているが、そのうち *Trichomanes siamensis*, *Chrysodium aureum* var. *schmidtii*, *Gleichenia subpectinata*, *Selaginella siamensis* が新しく記載されたものである。また、C. H. Ostenfeld が E. Lindhard の北タイでの採集品についてまとめた目録にはシダが4種と、G. Hieronymus が研究した *Selaginella* が3種（そのうち *S. ostensfeldii* と *S. lindhardii* が新種である）掲載されている。C. C. Hosséus の記録では最後の目録にだけシダの記録が含まれているが、同定については G. Brause の協力を得たという。ここでも北タイから33種の記録がなされているが、新種の報告はない。

Eryl Smith は自身で東南アジアの各地を調査した後、キューで自分の収集したシダの研究をしたが、数年後に事故で亡くなったために、まとまった研究報告はなされずに終わってしまった。タイのシダについては1929年に発表された Kao Tao の目録があるだけである。この目録には40種が記録されているが、小島嶼のシダには一般にそれほどの特徴もなく、この報告にも取り立てていふほどの知見は盛られてはいない。それに対して、J. F. Rock の採集品を研究した C. Christensen の報告はこの頃の文献のうちでは非常に重要なものである。この報告には61種のシダが記録されており、*Tectaria rockii*, *Polypodium oosphaerum*, *Diplazium siamense*, *Asplenium rockii* の4種が新しく記載されているほか、近隣のものとの詳細な比較が加えられている種も多く、タイ国のシダについての知識はこの論文によって大幅な進歩を遂げたといえる。

1930年頃から中国の秦仁昌 (R. C. Ching) が中国からヒマラヤにかけてのシダ植物相の研究を精力的に行なっている。彼は欧米の腊葉庫に収蔵されている標本についても、実際にそこを訪ねたり、または借覧したりして、可能な限りの再検討を行なった。だから Kerr や Garrett の標本のように、キューなどに収められているもので秦の研究に使われたものも多く、*Polypodium garrettii* などはその研究の途次に発見されたものである。同じように、シンガポールの Holttum も E. Smith, Kerr, Winit などの採集品をしばしば検討し、種類誌的な論文で言及していることが多い。*Pleocnemia winitii* などそんな資料のうちから記載された新種である。

先述のように1939年から Lecomte のインドシナ植物誌のシダの部分の出版が始まる。Tardieu-Blot は Kerr などの採集した標本のうちパリで見られるものを比較資料として重視し、論文中に引用した。*Adiantum erylliae* はその途次にタイの植物に名付けられたものである。同じ植物誌のうちでも、イギリス人の Alston は関係した部分の出版に当たってタイ国の資料も十分に検討して引用し、インドシナ半島という範疇にタイ国も含めて取り扱った。

マラヤのシダ植物誌がよくできたものであることは先にも述べたが、これにはシンガポール植物園腊葉庫に保存されているものを基礎にして、タイ国半島部の記録が正確になされている。この植物誌では扱った標本を列記することはしていないが、腊葉庫の資料を再検討すればいつ

でも内容を確認できるようになっている。タイ国半島部の植物はこれまでにイギリス系の人達によって相当量の標本が採集されており、この地域の植物相はある程度まで明らかにされてきた。しかし Holttum はシンガポール以外の資料を広範に検討することはしなかったため、たとえば Kerr の採集品などからの知見は加えられなかった。

戦前からタイに駐在したことがあるデンマーク外交官の G. Seidenfaden は自分の採集品を C. Christensen に同定依頼したことがあったが、その記録を1958年に報告した。戦後のタイ国植物相の研究には、Seidenfaden らの胆入りでデンマークの研究者達の果たした役割が大きい。何回かの植物調査団がタイ国森林局と共同で行なった採集品はそれぞれの植物群の専門家に研究を委ねられたが、シダについては Holttum が研究して3回にわたって報告を書いている。1961年には158種、1965年には104種を列記したが、重複したものや、種まで確実に同定されなかったものがあるので、正確には二つの報告で192種が確認されたことになる。そのうち、*Tectaria herpetocaulos* が新種である。また1966年には *Tectaria gymnosora* と *Diplazium latilobum* の2種を記載し、チャセンシダ属に種まで同定できない1種を追加した。Holttum によるこれらの報告で、それまではっきりしなかったタイ国のシダの分布の正確な資料が与えられたことになり、合わせて250種を上回るシダがこの国に生えていることが分かった訳である。

デンマーク隊の調査に少し遅れて、日本人による植物調査がタイ国で進められるようになった。既に故早田文蔵教授によるインドシナ調査の際の採集標本が相当量あったが、ほとんど研究もされていなかった。戦後になって大阪市大の吉良教授を中心とする植物生態調査の人達が採集された植物とお茶の水女子大の津山教授が単身で採集された標本が東大に収蔵されたが、そのシダの部分のうち、ヒメシダ科を筆者が、ウラボシ科を田川博士がそれぞれ検討し、1963年に発表した。その後田川博士を中心とするグループが京大東南アジア研究センターから派遣されてタイ国のシダ植物を研究することになった。1965年3月から4月にかけて、田川博士が現地を実見するために単独で1カ月の旅行をし、Doi Suthep と Khao Chong で採集された。その際採集された98種のシダ植物は筆者と共著で年末に発表された。続いてその年の11月から翌年2月にかけて田川博士を中心とし筆者も含めた4人がタイ国だけに限って詳細な調査を行ない、442種に上るシダ植物を採集して翌年にその成果を公表した。さらに1967年の8月から10月にかけては芦田教授を隊長とする総勢10人の生物調査団がもう一度タイ国を訪れ、シダを専攻する田川博士と筆者もそれに参加して、もう一度現地における観察と資料の収集の機会を与えられた。最後の調査の結果はまだ十分に整理されていないが、これまでに分かっただけでも *Lygodium giganteum*, *Microgonium minutifolium*, *Gonocormus siamensis*, *Arthromeris phuluangensis*, *Thelypteris siamensis* が記載され、さらに幾つか発表の準備をしている。

筆者らの第1回の調査と時を同じくして、オランダから若いシダとコケの研究者達がタイ国を訪れ、詳しい調査を行なった。この隊の E. Hennipman による採集品は目下筆者らの手許で検討しているが、新しい知見については近くまとめて報告する予定である。調査の時期や場所が筆者らのものとほとんど同じであったので、採集品の内容は非常によく似たものであるが、それでもこれまで未記録のものが幾つか含まれている。

その他戦前に A. F. G. Kerr らが採集した標本のうち、シダ植物はほとんど研究されていないし、バンコクに集積されている Tem Smitinand らの採集品についても、特にシダ植物の部分などは、研究もされずに放置されている。筆者らは各地の腊葉庫に所蔵されているタイ国産のシダ植物の標本も検討して、自分達の現地調査の不足を補い、タイ国シダ植物相を明確にしようとしている。

Chronological list of the papers on the fern flora of Thailand

(Except those in the revisions and the monographs)

1901. H. Christ. Pteridophyta, in J. Schmidt: Flora of Koh Chang. *Bot. Tidsskr.*, 24 : 102-114.
1905. C. H. Ostenfeld. Filices & Selaginellaceae, in Plants collected in the Rahang District, upper Siam. *Bull. Herb. Boiss.*, II, 5 : 721-724.
1911. C. C. Hosséus. Filices, Schizaeaceae, Selaginellaceae & Psilotaceae, in die botanischen Ergebnisse meiner Expedition nach Siam. *Bot. Centr. Beih.*, 28(2) : 363-367.
1916. C. Christensen. Filices, in Johs. Schmidt: Flora of Kohchang, part X. *Bot. Tidsskr.*, 32 : 340-350.
1929. E. Smith. On a collection of ferns from Kaw Tao, Surat. *J. Siam Soc. Nat. Hist. Suppl.*, 8(1) : 1-9.
1931. C. Christensen. Pteridophyta from Northern Siam, in Asiatic Pteridophyta collected by Joseph F. Rock 1920-1924. *Contr. U. S. Nat. Herb.*, 26(6) : 329-335.
- 1939-51. M. L. Tardieu-Blot, C. Christensen & A. H. G. Alston. Cryptogams Vasculaires, in H. Lecomte, *Flore générale de l'Indo-Chine*, tom. VII-2.
1954. R. E. Holttum. Ferns of Malaya. *A Revised Flora of Malaya*, vol. II.
1958. G. Seidenfaden. On a small collection of ferns from Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, 19 : 84-87.
1961. R. E. Holttum. Filicinae, excl. of the Ophioglossaceae. *Dansk Bot. Ark.*, 20 : 11-35.
1963. K. Iwatsuki. Thelypteroid ferns of Thailand and Laos collected by T. Tuyama in 1957-58. *J. Jap. Bot.*, 38 : 313-315.
1963. M. Tagawa. Polypodioid ferns collected by Prof. Tuyama in northern Thailand and adjoining Laos. *J. Jap. Bot.*, 38 : 325-331.
1965. R. E. Holttum. Filicinae, excl. of the Ophioglossaceae (second list). *Dansk Bot. Ark.*, 23 : 225-244.

1965. M. Tagawa & K. Iwatsuki. On a small collection of Thailand ferns. *Southeast As. St.*, 3(3) : 70-89.
1966. R. E. Holttum. Filicinae, in some plants new or rare to Thailand with descriptions of new species. *Dansk Bot. Ark.*, 23 : 308-309.
1967. M. Tagawa & K. Iwatsuki. New or interesting ferns from Thailand 1. *Acta Phytotax. Geobot.*, 22 : 97-103.
1967. M. Tagawa & K. Iwatsuki. Enumeration of Thai pteridophytes collected during 1965-66. *Southeast As. St.*, 5 : 23-120.
1968. M. Tagawa & K. Iwatsuki. New or interesting ferns from Thailand 2. *Acta Phytotax. Geobot.*, 23 : 48-56.

II タイ国におけるシダ植物の分布

現在分かっているところでは、タイ国には520種ほどのシダ植物が生育している。記録されているもののうちには1葉の標本があるだけで、その生育状態が分からないだけでなく、実際に今も自生しているのかよく分からないもの（たとえば、*Marattia sambucina*, *Pteris multifida* など）もあるが、大部分のものについては筆者自身も現地ですべての観察をする機会に恵まれているので、分布と生態を関連させて考察できるものが多い。

植物地理学上の区系区分に従えば、タイ国は東南アジア区系に属する。東南アジア区系は、東パキスタンから北部を除くビルマ・インドシナ半島・中国南部から海南島・台湾・琉球に及ぶ地域で、北はヒマラヤ回廊によってアフガニスタン東北部にまで続く日華区系と接し、西はインド区系に、南はマラヤ以遠のマレーシア区系に移行している。当然のことながら、タイ国のように南北に長く、北部に山地があることになると、北部山地には日華区系のヒマラヤ要素の植物が南下してきているし、半島部はもうほとんど完全にマレーシア要素のものに置き換わってくる。

上の区分は現在広く行なわれている R. Good⁵⁾ の説によるものであるが、これは種子植物の分布に基づいているもので、シダ植物の分布の様式はこの場合と完全に一致はしない。それは一つには気流によって散布される範囲の広い孢子による分布域拡散がシダ植物の分布には重要な因子となっており、そのためにシダ植物の分布は地史によって限定されるだけでなく、現在の気候に依存する割合も高くなっていることがよく知られ、それは裸地生の種について特に顕著な現象である。シダ植物の分布については、たとえば H. Winkler⁶⁾ が地球上を12の地域に区分する案を提唱しているが、そのうちインド・マレーシア地域が極端に広い地域を占めていて、暖帯である日華地域より南のモンスーン地域一帯から東はポリネシアまで包括するこ

5) R. Good, *The Geography of Flowering Plants*, 2nd ed. (1954).

6) H. Winkler, "Geographie," in Fr. Ferdoorn (ed.), *Manual of Pteridology*, 451~473 (1938).

とになって、世界で一番シダ植物の多いこの地域がどこで区分されるということなしに一続きに把握されたことになっている。タイ国のシダ植物を考える場合には、マレーシアにかけての南への連続的な移行は当然のことながら、北部や東北部の山地にヒマラヤ・雲南地方に分布する種が相当数南下してきており、むしろ中央平原が分布の上の境界領域を作っている事実に注目しなければならないようである。

そこでまず個々の種の分布の様式を主なものについてまとめてみると次のようになる。もっとも分布の様式は種によって固有のものであり、現在の状態に適応した位置を獲得するのにそれぞれの歴史的背景のあることでもあるので、それを幾つかに類型化することは無理なことなのではあるが、現在のタイ国のシダ植物相の成立を跡づける手掛りにするために、分布の型を大きくまとめてみる訳である。種の分化の過程を知るためには個々の系統群のうちの各要素がどんな分布域を持っているか比較してみることが大切なことであるが、ここでは個々の事実を知るための一般的な傾向を探ることにしてみたい。

固有種：タイ国にしか知られていない種は、*Lygodium gigantea*, *Gonocormus siamensis*, *Pleopeltis oosphaera*, *Arthromeris garrettii*, *A. phuluangensis*, *Thelypteris siamensis*, *Asplenium rockii*, *Diplazium siamense* くらいで、ほかに未発表のものが幾つかある。これらのうち Khao Luang 産の *G. siamensis* を除けばほかはすべて北部の山地に生育しているもので、北ビルマや雲南地方などにはないと断言することは難しく、近隣地域の調査が進めば固有種の数にはさらに減少しそうである。それはタイ国の自然地理上の位置から容易に想像されるように、この国内で特別に分化し、そこだけに適応的に生育しているような種があり得なかったものなのだろう。たとえば南北両端の位置を緯度からいえばタイ国とほとんど変わらないフィリピンでは固有属を八つも数え48パーセントに及ぶ固有種のあることが確かめられていることを比較してみれば、タイ国の自然地理上の位置が納得されるはずである。

インドシナ半島を中心に分布するもの：政治上の国家の区分に左右されずに植物の分布域を類型化しようとするれば、タイ国はインドシナ半島の一部として理解されるものである。ビルマから一部は中国南部にまで拡散している種を拾えば、全体の約1割がこの類に相当することになる。さらにこの型の分布を少し厳密にタイ国とインドシナだけに知られているものと限定すれば、*Selaginella siamensis*, *Belvisia annamensis*, *Arthromeris amplexifolia*, *Calymmodon asiaticum*, *Thelypteris valida*, *Microlepia herbacea*, *Davallia peterotii*, *Asplenium confusum*, *Bolbitis copelandii*, *Notholaena velutina*, *Adiantum erylliae* が挙げられる。ここには当然ビルマの Tenassarim 辺にまで分布するもの (*Selaginella ostenfeldii* ら) も含められるべきである。また、タイ国とマラヤだけに知られているものもこの群の一型であるが、*Asplenium perakense*, *Polystichum lindsaefolium*, *Elaphoglossum penangianum*, *Diplazium subintegrum*, *D. prescottianum*, *D. simplicivenium* などがある。

ヒマラヤ要素：インド北部・北ビルマ・南西シナなどに分布の中心をおくシダの種数は相当

数に達し、暖帯性のシダの分布の一つの中心はここにある。日本のシダ植物相を検討する際にも大切な意味を持つ地域であるが、タイ国でも特に北部山地のシダ植物にはこの地域から広がってきたものが多い。*Neocheiropteris*, *Lemmaphyllum*, *Arthromeris*, *Araiostegia* などは属全体として上記の地域に生えているものである。その他種の階級でいうと、タイ国産のもの3分の1近くがヒマラヤ要素のものである。ほとんどは北部の山地で、それも1000mを越える常緑林に生えている。

マレーシア要素：上のものと対照的にマレーシアを中心に分布する熱帯性のシダ群がある。少し広義に、西はセイロンから東はポリネシアに及ぶものまでを含めて考えると、ヒマラヤ要素に匹敵する数の種がこの群に属することになる。*Cephalomanes*, *Crepidopteris*, *Macroglena*, *Microtrichomanes*, *Pleuromanes* などのコケシノブ類, *Acrosorus*, *Calymmodon*, *Prosaptia*, *Scleroglossum* などのヒメウラボシ類, それに *Dipteris*, *Cheiropleuria*, *Photinopteris*, *Syngamma*, *Teratophyllum*, *Heterogonium*, *Hemigramma*, *Vaginularia* など、属の階級でこの地域にほとんど極限されているものも多い。タイ国では半島部や東南部に大部分のものが見出されるが、Khao Yai から Phu Luang にかけて北上しているものもかなりの数に達する。

日華区系から東南アジア区系に及ぶ広分布種：亜熱帯・熱帯を中心に、暖帯にまで生育していて、ポリネシアからオーストラリアにまで分布域を広げているものである。全体の2割近くの種がこの分布型に属するもので、この型の分布をするものには北部にも南部にも生えているものが多い。属でいえば、*Crepidomanes*, *Microgonium*, *Taenitis*, *Davallodes*, *Leucostegia*, *Diacalpe*, *Acrophorus*, *Loxogramme*, *Pteridrys*, *Brainea*, *Christiopteris*, *Leptochilus* などである。日本にまで広がっている種にはこの型のものがいくつもある。Winkler のいうインド・マレーシア地域のうちで暖帯にまで足を伸ばした種がここに属する。

旧世界の熱帯に広く分布するもの：アフリカからポリネシアに至る地域の熱帯に普通のもので、こういう広分布種になればところどころで分布域を暖帯にまで広げているものが多いが、半数近くのもの日本と共通のものである。

汎熱帯種：マツバラシダ・ミズスギ・ホソバコケシノブ・イヌケホシダ・テツホシダ・ナタギリシダ・タマシダ・ユノミネシダ・*Pteris biaurita*・オオバノイノモトソウ・*Didymochlaena truncatula*・*Cheilantes farinosa*・*Pityrogramma calomelanos*・ホウライシダ。和名が並ぶことから明らかなように、日本南部にはこういう熱帯性のものがしばしば北上してくる。上の種のうちで、ナタギリシダと *D. truncatula* 以外は向陽の地に生じるもので、そういうものでは密林中のシダより胞子の生存期間が長く、また物理的にも拡散が容易であることが知られている。もっとも、上記の種のうちのあるものは地域的な幾つかの種を包括したものかもしれない、さらに研究を必要とするものである。

汎世界種：熱帯のタイ国のことであるから、温帯にまで達するような種はほとんどなく、ヒカゲノカズラやワラビのような多型種が挙げられるだけである。ヒカゲノカズラは Khao

Luang の山頂付近だけに知られ、ワラビは日本のものなどとは別の変種である。

その他：非常に珍しい種で予想外のところに分布域を持つものがある。たとえば *Crepidomanes nanophyllum*, *Tectaria fauriei*, *Diplazium incomptum* はこれまで琉球・台湾だけに、*Microlepia taiwaniana*, *Pteris bella*, *Elaphoglossum subellipticum* は台湾だけに、また *Mecodium riukiense* は琉球から南西日本だけに知られていて最近タイ国で確認されたものである。琉球・台湾のものとの比較が充分できた筆者らはこれを容易に同定することができたが、中国南西部やインドシナなどでも将来発見される可能性は大きい。その他 *Mecodium bontocense* のようにフィリピンからとんでタイ国に発見されたものもある。これらについては南シナのような広大な地域の調査が不十分な今の知識で分布様式を理解しようとするのが無理なことであり、将来の研究の待たれるものである。

III タイ国におけるシダ植物の生活型

熱帯では植物の存在様式は非常に複雑で、それをいくつかに類型化することは難しい。もともと植物の生態は種に固有のものであり、個々のものについて検討することによってその種のあり方が理解されるものである。しかしここでは一つ一つのことを理解する際の基準のようなものをつくるつもりで、タイ国におけるシダ植物の生活型を総括してみたい。これまでに熱帯のシダ植物の生態を系統的な立場から扱った文献は少なく⁷⁾、多くの場合は種類誌などで種の分化を論じる際に補足的に書き加えられるくらいだった。

シダ植物の生え方には、地上生・岩上生・樹上着生・水生・それに元来は地上生で樹幹にはい上がるよじのぼり植物、の五つの型が区分される。また生えているところの植生を大きく区分すれば、中北部のように乾期と雨期のはっきりしたところでは、高度によって、乾燥落葉林（500m以下）、混交林（400～1000m）、常緑林（900m以上）が截然と区別されるし、半島部や東南部では熱帯降雨林が発達する。その他、低地は乾燥した草原となるし、河口付近にはマングローブが形成される。シダ植物の生



写真1 *Gleichenia linearis*, Phu Kradung, terrestrial on open ground at edge of evergreen forest

- 7) E. B. Copeland, "Comparative Ecology of San Ramon Polypodiaceae," *Phil. J. Sci.*, 2C : 1~76 (1907).
R. E. Holttum, "The Ecology of Tropical Pteridophyta," in Fr. Verdoorn (ed.), *Manual of Pteridology*, 420~450 (1938).
-, "The Ecology of Malayan Ferns," in *Rev. Fl. Malaya*, II, 19~29 (1954).

活型はそれぞれの植生によって修飾され、結果として個々の種の存否が決められることになっている。

地上生のシダ植物：割合からいえば最も多いものである。ミミガタシダはマングローブ中に極限されているし、ミズスギ・イヌケホシダ・ワラビなどは裸地の強烈な陽光下に育っているが、多くのものは山地の斜面に生じている。乾燥落葉林には *Thelypteris*, *Anisocampium*, *Tectaria* などが多く、種の顔触れを一部代えながら、混交林でもそれらが多い。常緑林に入ると、*Microlepia*, *Pteris*, *Arachniodes*, *Polystichum*, *Dryopteris*, *Athyrium*, *Coniogramme* など暖帯に分布の中心を置く顔触れがここに多く、林床の景観は西南日本のものと非常に似通ってくる。さらに熱帯降雨林内の斜面は熱帯で一番典型的なシダ植物の生育地で、*Angiopteris*, *Cyathea*, *Didymochlaena*, *Dryopteris*, *Tectaria*, *Diplazium* などが多く。ここで特徴的なことは、生育している種数は非常に多くなってくるが、個々の種の個体数はそれほど多くないことである。だから植物相が豊富だからと

いって林床に植物が密生しているということにはならない。むしろ樹冠が混んできた密林の林床にはシダ植物の個体数は案外少なくなってくる。

林床のような暖帯の場合と一見同じような位置でも、落葉の分解が早く腐植土の層が意外に薄かったり、土質の関係から湿度の保存状態が悪かったり、樹冠が厚くて光度が低くなったりで、タイ国の森林では林床植物の発達は充分ではない。むしろ小さな溪流沿いなどに特殊な種が見つかることが多かったが、そういう狭い範囲をつないで分布域を広げている種のあり方を検討することも将来の重要な課題の一つである。

岩上生のシダ植物：岩上と一口に総称される場所も実に多様な内容をもっている。乾燥落葉



写真2 *Brainea insignis*, Phu Kradung, terrestrial in mixed forest



写真3 *Thelypteris polycarpa*, at foot of Khao Luang, terrestrial in half shaded place



写真4 *Dryopteris cochleata*, Doi Chiang Dao, terrestrial in evergreen forest



写真5 *Botrychium lanuginosum*, Doi Chiang Dao, in crevices of limestone cliff

林や草原の露出した岩上には *Adiantum* や *Pyrrosia* があり、そういう場所の岩隙の土のたまっているところには *Drynaria* などが生えている。また常緑林や熱帯降雨林内の陰湿な岩上には着生したシダが多い。露出した岩上には *Davallia* や *Crypsinus*, *Nephrolepis* など、泥のたまった岩上には *Gonocormus*, *Microgonium*, *Crepidomanes*, *Mecodium*, *Asplenium* など、また垂直の湿った岩上にはコケシノブ類やヒメウラボシ類、それに *Vittaria* や *Asplenium* が多い。岩隙にもウラボシ科のものなどが着く。また溪流沿いの泥のついた岩上には *Osmunda*, *Vandenboschia*, *Microsorium*, *Lindsaya*, *Bolbitis* などが目立っている。

泥のたまった岩上は腐植土の浅い地上とよく似た条件が与えられているらしく、*Pteris*, *Dryopteris*, *Asplenium*, *Adiantum* のように、同じ種で生育条件を広く持っているものもいくつかある。

樹上着生のシダ植物：乾燥したところでは一般に樹上着生の植物は種数も個体数も少ない。しかし巨木の樹幹のように大きな樹冠に包みこまれて特殊な微細気候で保護されたところに着生植物の群落が形成されることがある。*Platyserium* はそうして陽樹の幹につくことが多い。*Pyrrosia longifolia*, *P. varia*, *Myrmecophila sinuosa*, *Nephrolepis cordi-*



写真6 *Oleandra undulata*, Phu Kradung, in crevices of cliff in open place

folia なども陽光の降り注ぐ樹幹に着生する。しかしなんといっても着生植物の宝庫としては常緑林と熱帯降雨林に止めをさす。

樹上といっても着生植物によってその位置にはいろいろある。*Microgonium*, *Crepidomanes*, *Araiostegia*, *Davallodes*, *Nephrolepis* などはせいぜい背の高さから下の基部樹幹に着生する。それに対してコケシノブ類のあるもの、ヒメウラボシ類、ウラボシ科のもの、特にノキシノブ類、シシランの仲間などは手も届かないような高い樹上に着生する。基部樹幹では岩上着生のものはい上がることも珍しくはなく、*Bolbitis* や *Leptochilus* などもしばしばそういう位置にまで登っている。しかしこれらは前葉体が樹幹で発芽したものではなく、根茎はい上がって地上1 mを越える位置にまで達したものであるから、厳密な意味では着生植物というよりはよじのぼり植物の範疇に入れて考えたほうがよいものだろう。

高木の樹幹着生で特殊な景観を形作るものにオオタニワタリがある。地上数mの位置でオオタニワタリが巨大な株に成長すると、根茎付近に次第に腐植物を堆積することになり、そこに *Drynaria* のような大型着生植物をはじめ *Crypsinus*, *Nephrolepis*, *Asplenium*, *Vittaria* のようなものからさらに小型のコケシノブ類、ヒメウラボシ類まで生えてきて一つの群落が出来上がり、相当な重量の塊となることがある。これは暖帯以北では見られないことで熱帯特有の生態であるといえる。



写真8 *Elaphoglossum dumrongii*, Phu Kradung, on muddy rock by stream in evergreen forest



写真7 *Drynaria bonii*, Tung Sa-aeng Luang, on muddy rock in mixed forest

その他熱帯における着生という生態条件に適応すべく特殊化した形質として *Drynaria* の nest-leaves のように腐植質を貯える機能をもったもの、*Myrmecophila* などのように根茎に共生動物を養うもの、葉面が単葉になり厚くなっているものなどが挙げられる。また次に述べる蘚苔林内のヒメウラボシ類では胞子は孢子嚢内で発芽の準備を完了し、不安定な蘚苔類上の位置で迅速に発芽定着が可能になっている。

熱帯における樹幹着生で一番興味があるのは



写真9 *Platycterium wallichii* & others, Chiang Saen, on trunk of tall arbor in open river-side

蘚苔林内の着生植物である。蘚苔林は熱帯降雨林や常緑林で非常によく発達しているが、空中湿度が高く照度が低く比較的気温の高いところで樹幹に厚く蘚苔類が付着したものである。太い樹幹だけでなく、細い枝にまでびっしりとコケが着いているところからみると、蘚苔類の成長は極めて速いものと推定される。熱帯降雨林の蘚苔林でコケに混って生えるシダ植物としては小型のコケシノブ類とヒメウラボシ類が圧倒的に重要な位置を占め、*Lycopodium* や *Elaphoglossum* も比較的多い。それに対して北部の常緑林のものではヒメウラボシ類が激減して、代わりに *Polypodium*, *Pleopeltis*, *Crypsinus*, *Araiostegia*, *Davallodes*, *Asplenium* など一回り大型のものが増えてくる。コケの茂っている中は環境としては非常に似ているようであるが、温度などの物理的条件がはっきりした差を与えているものなのかもしれない。

水生のシダ植物：この仲間に限って熱帯で特徴的な生態を示すということはない。水生シダの顔触れは一通りタイ国でも出そろっているが、生活様式は温帯や暖帯のものと大差はない。ただし、厳密な意味の水生植物ではないが、*Lindsaea*, *Thelypteris ciliata*, *Microsorium pteropus*, *Calymmodon asiaticus*, *Gonocormus prolifer* など、溪流沿いの岩上に着生して始終飛沫を浴びているものは水生植物的な生態を持っているものともいえる。これらの種では飛沫の届かないところでは、たとえ陰湿なところでも、乾燥状態にあるように葉が巻き上がりたりする。

よじのぼり植物：特殊な生態のものであるが、これを大きく二つに区分することができる。一つは *Lygodium* や *Gleichenia norrisii* などに見られるもので、根茎は土中であって葉面が無限に伸長して木本に巻き上がっていくものである。いま一つは前葉体は地上で育つが孢子体になってから根茎がどんどん伸長し、やがて地上とは縁が切れて樹幹を上の方まではい上がる生活をするものである。後者は結果としては樹幹着生と非常によく似た生活をしていることになる。後者のうちでも、*Teratophyllum* や *Stenochlaena* のように *Lygodium* 的な見せかけをとるものと、*Microsorium*, *Neocheiropteris*



写真10 *Pleopeltis longifolia*, Khao Luang, on fallen tree trunk in dense tropical rain forest

のように樹幹着生との中間的な姿勢を示すものがある。

IV お わ り に

上に述べてきたようにタイ国シダ植物相は一通りの記相を終える段階に達しようとしている。これまでの知見を踏まえて種差をより明確に認識し、分布資料をより確実なものにしていくことは、今の段階でタイ国シダ植物誌がまとめられればその継続として割合容易に積み上げていけることと推定される。そこで現段階でタイ国シダ植物相の研究にとって何が問題であるかを整理して結語に代えたい。

個々の種の表面に現われた形態や生態についてはこれまでの調査でその記載の段階は大詰めに近づいている。しかし生活史を通じてのより詳細な比較研究は今後の課題である。故百瀬教授が栽培して観察された前葉体の研究⁸⁾はその意味で重要な基礎的業績である。同じように解剖学的な内部形態の比較や細胞分類学的研究も推し進められなければならないが、これらについては栽培中の生材料を利用して今後に期待される課題である。

個々の種の変異や生態はいろいろの地点でさらに詳しく解析されねばならない。本稿でも植物地理や生態の概観を試みようとしたけれども、そういう解析を個々の種についてさらに進めていき、種の分化の過程と、個々の種がそれぞれの生態的位置を獲得してきた過程を跡づけ、その集成としてタイ国シダ植物相成立史を明らかにしていく必要がある。特にタイ国では南北両域にマレーシア要素とヒマラヤ要素の分布の端を含んでいることは注目に値することである。それぞれの地域に別々の起源の種が入りこんでいるほか、*Pyrrhosia* で *P. lingua* と *P. eberhardtii*, *P. stigmosa* と *P. costata*, それに *P. varia* と *P. nuda* がそれぞれ北と南に地域的に確立され、しかも種差が不鮮明であるなど、近縁のもので両地域に分布域を分けているものがある点も考慮して種の階級の系統にも解析していくべき問題点は多い。そのためにはさらに広範で継続的な現地調査が求められる。

シダ植物相を理解するためには、植生を中心になっている種子植物相全般についての生態学的・植物地理学的な知識が要求される。そのために、タイ国植物相の全体像がつかめる程度に調査が進歩することを期待したい。また、植物地理の項で触れたように、タイ国のシダは東南アジアのシダ植物相の一部であるので、隣接地域を手始めに、東南アジア一般、中国南西部、さらにインド北部までのシダ植物相がより詳細に調査されることが望ましい。その意味では大陸の一部であるタイ国の植物相の研究は日本の場合よりはるかに大きい比重で近隣地域の調査の進展に依存しているといえる。そういう調査が地域の上でも研究方法の上でも広範にかつ詳細に進められることによってタイ国の植物相もその姿を明らかにしていくことだろう。特に

8) S. Momose, "Prothallia of the ferns from Thailand," 『東南アジア研究』6: 73~167 (1968).

近時山林の荒廃が進んでいるこの国のことだけに、基礎的な調査だけでも早急に行なっておかないと、植生だけは一度破壊されてしまうと後からではどうにも取り返しのつかないことになってしまう。

謝辞 この研究を進めるに当たって、ずい分多くの方々からいろいろの面で御指導・御援助を賜りました。筆者が参加した2回の現地調査の費用はそれぞれ東南アジア研究センター自然科学部門第一次計画と文部省科学研究費補助金機関研究海外学術調査によるものです。2度の現地調査の際にはリーダーの田川基二助教授と芦田譲治教授をはじめ参加された皆さんにたいへんお世話になりました。またバンコクでは東南アジア研究センター連絡事務所の人達、とりわけ本岡武教授をはじめ飯島茂、福井捷朗夫妻、桂満希郎の皆さんに一方ならぬ御面倒をお掛け致しました。現地調査ではタイ国森林局の Dusit Paniapatana 長官をはじめ、森林腊葉館の Tem Smitinand 館長以下の人達の好意あふれる御協力を得ることができました。また、北村四郎教授をはじめ京大植物分類学研究室の人達にはいろいろ御指導を賜りましたし、内外の腊葉館からは資料の検討に関して種々御援助を受けることができました。東南アジア研究センターの皆さんには調査研究の各方面にわたっていろいろお世話に預りましたが、就中、岩村忍前所長の御好意と御配慮がなければこの調査研究は不可能なものでした。ここに記して心からのお礼を申し上げる次第です。