

タイ国のしだ植物相と植物地理

岩 槻 邦 男*

Phytogeographical Notes on the Pteridophyte Flora of Thailand

by

Kunio IWATSUKI

The pteridophyte flora of Thailand is reviewed from the standpoint of phytogeography. It is evident that the so-called Himalayan elements are predominant in the northern mountainous area and Malesian species are many in the Peninsular, although a distinct fall of flora cannot be determined except for the broad area of the Central plain where few species of pteridophytes grow. Using the distinct distributional pattern of our materials, the phytogeography of the pteridophytes is briefly summarized with special reference to tropical flora. Some examples are given concerning the taxa whose vicariants are found in contrasting areas. Several species are treated, considering the speciation of taxa and their distribution. Detailed interpretation must await further study.

植物相の研究は対象とする地域内にどのような植物が生育しているかという調査, いいかえれば植物目録の作成が最初の課題となる。この段階では, 植物相の構成要素である個々の種の正確な同定が要求されるが, それは既知の種との比較鑑定の域に止まるべきものではなく, その種の分類学上の位置づけを確定することによってはじめて可能になる性質のものである。そのためには, 当該地域に生育している種についての正確・詳細な調査を必要とするものであるが, また, 特定地域の植物相の調査は対象とする地域だけが詳細に調査されて事足りりとするものではなく, その近隣地域の植物相についての調査研究が, 同じ精度を要求されるものではないとしても, 相対的に重要な意味をもっている。特に最近では, 国や府県のように人為的に設定された区画を対象として, 植物相の研究が行なわれることが多いが, それは個々の種の分布域とは関係のない地域である場合が多く, 植物相を構成している種の同定を正確にするためには, その種の分布域の延長線上に調査の輪を拡げることが必要になってくるのである。たとえば筆

* 京都大学理学部植物学教室

者らがタイ国のしだ植物相の研究をする場合、その近隣域であるマレイ半島・スマトラ島・ネパールと東北インドでそれぞれ現地調査をする機会があったし、インドシナについては標本資料が相当量蓄積されておりその多くを検討することができたために、タイ国における調査研究の意味がよく生かされるものとなった。この場合でも、中国やビルマにおける調査が可能であれば植物相の精度は飛躍的に高められたことだろうが、現在のところ調査資料の乏しいこの地域で研究の遅れていることは残念なことである。蛇足かもしれないが一言つけ加えておきたいことは、近隣地域の調査は、この場合タイ国の植物相からみれば構成種の分布域の延長線上にあるものという理解が成り立つが、それぞれの地域については、その地域の植物相の研究の主題であり、それらの地域からみれば逆にタイ国が関連地域となっているのだということである。

3度にわたる200余日に及ぶ自分自身の現地調査と、他の研究者によって収集されている資料のほとんどのものの研究に基づいて、タイ国植物誌のしだ植物の部分の原稿をいちおう完成した。しかしこれはタイ国のしだ植物相をわからせたというものではなく、それをわからせるための資料というべき段階のものである。タイ国内の調査についてもまだ完全というにはほど遠く、周辺地域にしても上述のように調査の輪の拡がり是不完全なものである。それにもかかわらず植物誌をまとめるというのは、一つにはその地域内での調査をさらに進めるためにこの段階での知識を整理するためであり、他方ではこの地域の知見をまとめることによって周辺地域の植物相の研究に資するところがあるのを期するためである。タイ国周辺地域のしだ植物についていえば、マラヤのしだの知識にやっと追いついた段階で、これによってインドシナやビルマの植物相の解明に寄与することができるはずである。

そのようにして現状における植物誌が編まれると、その資料を素材として系統分類学的研究も進められるが、植物地理学的考察も行なわれる。それは植物相の研究の進行に応じて、むしろ相補的に進展するもので、植物相の記載が整えば植物地理は明らかにされていくし、植物地理の知識が進めば植物相についての資料も豊富になるという性質のものである。現にタイ国のしだ植物の分布については、この植物相研究のごく初期の頃にも簡単な紹介を試みている（岩槻 1969）。その時の一般的な理解の仕方はその後の調査研究で少しずつ確かめられてはきているが、一つ一つの事実については当時の認識が不完全であったことが分かってきていることもいくつかある。その時記録されていたしだ植物の種数は520種ほどであったが、今ではそれにさらに100種程度のものが加えられており、それぞれの種についてももっとよく知られるようになってきた。

植物地理の研究も、最初は個々の種の分布域の確認から始められる。そうして、種・属・科などの分類群によって、それぞれの分布域の重なり具合がどのように一致しているかに基づいて、植物区系が設定される。そのようにして、日本の植物相は日華区系に属するとか、タイ国の植物相は東南アジア区系に属するが、北部の山岳地帯には日華区系の要素が流れ込み、半島

の南部はマレーシア区系に属する部分がある、とかといえるようになる。しかし、植物地理学の目的はそのような区系区分を確立することだけではなく、地球上の植物相がどのような史変遷を遂げて今日のようになってきたかを明らかにすることであり、そのために現生の生物の分布の様式がどうであるのかを知ることが区系地理学の段階であるといえる。このことについても、東南アジアのようにまだ植物相が充分調査されているとはいえない地域では、まず個々の種の正確な分布域が確定されることが肝要であり、さらに植物相の構成要素である個々の種の類縁関係が明確にされなければならない。

植物の区系の標徴としては、種子植物が材料とされるのが普通である。植物の分布域は、それぞれの種が分布域を拡大しようとする力と、様々な条件がそれを妨げているのとの拮抗作用の結果歴史的に定まったものである。比較的分布の拡散の速度が遅く、また生活条件が限定されているものを指標としたほうが区系の設定が容易であるということから、種子植物が材料にされることが多かったのである。しかし、最近になって、熱帯地方の植物地理を問題にするに際して、区系地理上の考察に限定されず一般的な種の進化に関連してしだ植物を材料にするものの意味が改めて見直されてきている。これには次のような理由があげられるだろう。

1) A. R. Smith (1972) の試算によると、汎熱帯に分布する属の割合は、種子植物では2%にすぎないが、しだ植物では17%を越えている。また1属に含まれる種数平均も、100以上の種を含む属数もしだ植物のほうがはるかに多いことから、熱帯はしだ植物の分化の中心となったところであり、その植物群の分布は系統的な類縁の解析にとっても重要な意味をもっている。

2) 種子植物では小孢子（花粉）が拡散しても大孢子をもっている孢子体（親植物）のあるところでないと発芽ができず、種が新しい生育場所に達するためには種子（若い孢子体）か無性芽、あるいは孢子体そのものが運ばれる必要がある。それに対して、しだ植物の場合は孢子が両性的な配偶体を作り、自家受精して孢子体を作ることが多い (Klekowski & Baker, 1966) ので、孢子の拡散がそのまま分布域の拡大につながることであり、拡散そのものを抑止されることが少ない。そのため、地史的な要素が分布の制限要因になる割合が低く、地形・地質や気候など現在の生育環境の関与する割合が高くなっている。

3) 種子は拡散するのに他の動物種に依存することが多いし、また受粉の機構のように動物が種子植物の生育に関与する割合が高い。さらに、人為的な移動も、意識的・無意識的に行なわれており、いわゆる史前帰化植物のように半自然的な条件で分布域に人為が加わっていることがある。しだ植物の場合、他の動物、ことに人間によって分布域が影響を受けるのは、人間による自然改造に伴うものを除けばほとんどないといってよく、より自然そのものの分布がより単純に追跡できる。

4) しだ植物では染色体数が大きく、平均で50を越えると試算されている。異質4倍体のものでは、その両親より分布域が狭いか、両親の一方とほぼ同じで他方より狭い分布域をもつこ

とが知られている (Wagner 1965, A. R. Smith 1971, ほか)。しだ植物ではアポガミーの生起率が高く、現生種の約1割のもので無性的に増殖が行なわれているらしい。そのような細胞レベルでの変異がしだ植物の分布や種の分化とどのような関わりをもっているかはまだ研究が始まったばかりのことであるが、植物地理学上も興味ある資料を提供することである。

I タイ国におけるしだ植物の分布

しだ植物の分布論に関して、少なくとも上に述べた点については常識としてわきまえておかねばならないが、特に2)の理由などによって、種子植物を材料として設定された植物区系がそのまま適用されるものでないことはよく知られた事実である (Winkler 1938, ほか)。それでも、たとえばタイ国のしだ植物相をしてみると、北にヒマラヤ要素といわれるもの、南にマレーシア要素といわれるものが侵入してきていることははっきりしている (Iwatsuki 1972, 73)。そこで、全体としてどのような分布の様式を示すかを大雑把に通覧してみたい。

半島タイにおけるしだ植物の分布——全体の傾向からいえば上述のように南からマレーシア要素の侵入が見られるのは事実であるが、さらに詳細に個々の種の分布域からいわゆるフロアの滝を求めようとしても、半島タイのように地形や気候が漸次移り変わっていくようなところでははっきりした区系地理学上の境界線を設定することはできない。たとえば、半島タイ最南端の Yala, Narathiwat, Pattani の3県は少し古い記録ではひっくるめて Pattani と呼ばれており、マラヤと同じような植物相がみられるといわれてきた。この3県に180余種のしだ植物が記録されているが、そのうち、

Selaginella strigosa, *Microlepia ridleyi*, *Nephrolepis radicans*, *Asplenium nitidulum*, *Blechnum finlaysonianum*, *Elaphoglossum peninsulare*, *Lomariopsis cochinchinensis*, *Tectaria melanocaulis*, *T. rumicifolia*, *Thelypteris ferox*, *T. larutensis*, *T. glandulosa*, *T. exsculpta*, *Pyrrosia angustata*, *Lemmaphyllum accedens*, *Colysis macrophylla*, *Crypsinus stenophyllus*, *Prosaptia leysii*

の18種はこの地域より北には見つかっていない。そのうち、*Asplenium nitidulum* は Narathiwat まで、*Pyrrosia angustata* と *Colysis macrophylla* は Narathiwat と Yala との両県に産するが、それより北には生育しない。他の15種はマラヤにはあるが、タイ国では Yala にしか産しない。同じように、Songkhla, Satun 両県にまで北上するのは、

Lindsaea cultrata, *L. parallelogramma*, *L. integra*, *L. divergens*, *Humata angustata*, *Ctenitis vilis*, *Tectaria tenuifolia*, *Diplazium subserratum*, *Loxogramme scolopendrina*

の9種で、さらに Trang, Phatthalung まで達しているものは、

Gleichenia speciosa, *Crepidomanes kurzii*, *Lindsaea napaea*, *Davallodes viscidulum*, *Asplenium squamulatum*, *Microgonium heterocarpum*, *Crypsinus enervis*, *Loxogramme subecostata*

の8種である。

上にあげたものには低地の植物が多く、着生のものでも密林中に生育するようなものではないし、地上生えの雑草的なものも含まれている。これに対して、Nakhon Si Thammarat 県の Khao Luang を北限とするものには、

Lycopodium piscium, *L. nummularifolia*, *Marattia sambucina*, *Mecodium productum*, *Meringium acanthoides*, *Microtrichomanes digitatum*, *Gonocormus siamensis*, *Macroglens gemmata*, *M. meifolia*, *Tapeinidium luzonicum*, *Davallia corniculata*, *Vaginularia paradoxa*, *V. trichosidea*, *Asplenium batuense*, *A. longissimum*, *A. perakense*, *Elaphoglossum angulatum*, *Bolbitis sinuata*, *Polystichum prolificans*, *Heterogonium alderwereltii*, *Belvisia mucronata*, *Crypsinus trilobus*, *C. laciniatus*, *Grammitis jagoriana*, *Xiphopteris hieronymusii*, *Ctenopteris mollicoma*, *C. tenuisecta*, *Prosaptia celebica*, *Calymmodon asiatica*

の29種があり、そのうち16種はタイ国では Khao Luang だけに知られているものである。ここにはコケシノブ類6種とヒメウラボシ類6種が含まれており、それらの多くは蘚苔林に限定された生活形をもっている。地形的に Khao Luang は標高 1786 m と半島タイでは最も山らしい山であり、特に典型的な蘚苔林が発達しているという点ではこの山以外に半島タイでは生育場所の見当たらない種もあり、ここを北限とするものの多いことの意味がはっきりしてくる。さらにタイ国では Khao Luang だけに知られるもので、*Meringium bontocense* はフィリピンに生育するものであり、*Colysis zwui* は中国の広東・広西両省のものである。また *Christensenia aesculifolia* はアッサムからジャワにかけて点々と記録されている系統的にも特異な種であるが、これもタイ国では Khao Luang だけに知られている。一般にこのような深山には多様な生育環境が含まれており、そのために豊富な植物相がみられるので、この山にも特殊な分布をするものがあるのは頷けることではあるが、さらに Khao Luang は半島タイではいろいろな植物学者によって度々調査されているところであり、筆者自身も再度現地調査をしているというのも見逃がすことのできないことであろう。

半島タイでは南半分へのマレーシア要素の侵入がよく話題にされることであるが、個々の種の分布北限を並べてみると、Khao Luang 以南で上記の64種が北上の頭打ちになっているのに対して、Chumphon から Krabi, Phuket, Nakhon Si Thammarat (Khao Luang を除く) までの7県まで北上してきて、タイ国ではそれより北には知られていないというものは次の58種であり、ほぼ同じ数であることが分かる。

Psilotum complanatum, *Selaginella wallichii*, *Gleichenia microphylla*, *Dicranopteris splendida*, *Lygodium circinatum*, *Mecodium javanicum*, *Meringium meyenianum*, *M. holochilum*, *M. denticulatum*, *Trichomanes maximum*, *Callistopteris apiifolia*, *Reedia humile*, *Crepidomanes brevipes*, *Microgonium bimarginatum*, *Lindsaea bouillodii*, *L. doryphora*, *L. oblanceolata*, *L. parasitica*, *Humata pectinata*, *H. heterophylla*, *Nephrolepis davallioides*, *Syngramma alismifolia*, *Adiantum stenochlamys*, *Vittaria scolopendrina*, *Pteris longipinnula*, *P. mertensioides*, *Asplenium thunbergii*, *Ctenitis mannii*, *Tectaria barberi*, *T. amplifolia*, *T. singaporeana*, *T. vasta*, *T. maingayi*, *Pleocnemia hemiteliifolia*, *Thelypteris viscosa*, *T. crassifolia*, *T. unita*, *T. polycarpa*, *T. menisciocarpa*, *Diplazium accedens*, *D. cordifolium*, *D. riparium*, *D. bantamense*, *D. sorzogonense*, *D. malaccense*, *D. crenatoserratum*, *Dipteris conjugata*, *Pyrrosia*

penangiana, *Myrmecophila crustacea*, *Selliguea heterocarpa*, *Grammitis hirtella*, *G. adspersa*, *Ctenopteris moultonii*, *Prosaptia obliquata*, *P. contigua*, *P. alata*, *Calymmodon cucullatus*, *Acrosorus triangularis*.

さらに南からの要素は、タイ国に限っていえば、東南部や西南部、さらに中央の Khao Yai などから東北部の山に出てくるものもわずかながら知られている。もちろん、県単位で種の分布北限を並べても、個々の種の生育条件の満たされている場所がそれぞれの県についてどのように分布しているかを示さなければ、その分布が限定されている要因が何であるかを指摘したことにはならないし、漸次的な変化であるといい切ることもできない。ここでは種名を列挙するに止めるが、植物誌では生育場所についてもう少し詳しく記録されている。かつて Pattani だけがマラヤとの関連性の深さを指摘されていた理由の一つに、しだ植物についていえば特に、E. Smith 夫人がこの地域を詳細に調査していたことがあげられよう。

以上の事実から、タイ半島部のように比較的变化の乏しい地形で、気象その他の環境条件も漸次移り変わっていくようなところでは、しだ植物のように拡散する速度が比較的早いものでは、植物相の移り変わりも漸進的であって、顕著なフロラの滝は認められないということが確かめられる。気候などにしても、等温線や雨量を表わす線などで区切られているところは漸進的な変化を数字が移行するところで区切ったもので、そこに特別な条件の飛躍が認められるのではないのであるが、植物の分布にしても特別の障害要因がなければそれと同じように徐々に変化していくものである。

北タイにおけるしだ植物の分布——半島タイでみられたのと同じような漸次的なフロラの変化は北タイにおけるいわゆるヒマラヤ要素の種の南下についても認められる。北タイには Doi Inthanon や Doi Pa Hom Pok のようになだらかな斜面が山頂まで続き、現在では焼畑による損壊がはなはだしいにしても、かつては美しい常緑林が発達していたような、標高 2000 m を越える山々とか、Doi Chiang Dao のように、2000 m を越える石灰岩塊ともいべき岩山とか、いろいろな環境が準備されていて、山頂付近にはいわゆる温帯性の種が生育していることは、しだ植物だけでなく、種子植物についてもよく知られていることである (Smitinand *et al.* 1970)。しだ植物でも、ヒマラヤ地域にはごく普通にあって、タイ国では Doi Inthanon の山頂付近だけに見られるものとして、

Plagiogyria communis, *Dennstaedtia scabra*, *Pteris nepalensis*, *Dryopteris hendersoni*, *Athyrium setiferum*, *Pleopeltis contorta*, *Crypsinus ebenipes*

などがある。一方、Doi Chiang Dao の高いところの石灰岩上に限定されている温帯性の種としては、

Selaginella vaginata, *S. tamariscina*, *Araiostegia pseudocystopteris*, *Gymnopteris vestita*, *Cheilanthes rufa*, *Asplenium antrophyoides*, *A. varians*, *A. exiguum*

などが挙げられる。その他のもので、北部の千数百メートルを越える高さのところだけにあるものとして代表的なものを列挙すれば次のようなものである。

Selaginella bisulcata, *Cyathea chinensis*, *C. spinulosa*, *Microlepia firma*, *Araiostegia faberiana*, *Oleandra wallichii*, *Coniogramme petelotii*, *C. procera*, *Cheilanthes subrufa*, *Antrophyum stenophyllum*, *A. obovatum*, *Vittaria forrestiana*, *Pteris subquinata*, *P. aspericaulis*, *Bolbitis costata*, *Acrophorus stipellatus*, *Polystichum lindsaeifolium*, *P. semifertile*, *P. tenggerense*, *Arachniodes assamica*, *Dryopteris neochrysocoma*, *D. porosa*, *Tectaria phaeocaulis*, *Pteridrys cnemidaria*, *Lunathyrium japonicum*, *Diplazium muricatum*, *Pyrrosia flocculosa*, *P. heteractis*, *Pleopeltis sublinearis*, *P. chinensis*, *Crypsinus griffithianus*, *Polypodium microrrhizoma*.

北タイでは季節風の影響を受けて、乾季と雨季の差が歴然としており、特に11月から翌年4月にかけての乾季の半年間における Chiang Mai (標高 313 m) の雨量はわずか 132 mm に達するのみで、これは年間降雨量の約 1 割に相当する数字である (世界気候誌第 1 巻『アジアの気候』による)。そのため、低地では落葉林が乾季になると日本でいう冬枯れの状態となり、それでいて酷しい日照があるために、林床植物は雨季にしか緑とならない。ということは、乾季になると落葉するような特殊な種しか生育していないということで、事実北部の低地にみられるのはほとんどが生活力の非常に強い、いいかえれば分布域も非常に広いようなものということになる。代表的なものとして、

Lycopodium cernuum, *Selaginella ostensfeldii*, *S. pubescens*, *Equisetum debile*, *Lygodium japonicum*, *L. flexuosum*, *L. giganteum*, *Dicranopteris linearis*, *Cibotium barometz*, *Ceratopteris thalictroides*, *Cheilanthes tenuifolia*, *C. belangeri*, *Adiantum caudatum*, *A. zollingeri*, *A. erylliae*, *Stenochlaena palustris*, *Blechnum orientale*, *Ctenitis manilensis*, *Tectaria variolosa*, *T. polymorpha*, *Thelypteris torresiana*, *T. parasitica*, *T. dentata*, *T. terminans*, *Anisocampium cumingianum*, *Diplazium esculentum*, *Pyrrosia adnascens*, *Drynaria bonii*, *D. quercifolia*, *D. rigidula*, *Marsilea crenata*

が挙げられる。

北タイで常緑林が発達するのはだいたい 1000 m 以上の高さのところである。高度が高くなれば、山に霧が巻くことになり、たとえ乾季でも降雨量が大きくなる上、雨量の測定では数字には表われてこないことではあるが、空中湿度が高くなって着生植物が多くなる。だいたい 1000 m 前後の高度から上では、乾季でもほとんど毎日のように霧がかかり、その地域に常緑林が発達することになる。常緑林では林床植物も豊かになり、さらに標高 2000 m 前後のところには蘚苔林も出現して着生植物も多くなる。そういうところでは、森林はネパールやインドのダーズリン近辺などの 2000 m 付近で蘚苔林の発達するところとよく似ており、ネパールなどの 2000 m 付近に普通の種のうちのいくつかが北タイにまで達していることも容易に理解できることである。要するに、生育条件が少しずつ変化しているところでは、植物の種もわずかずつ置き代わっていくということである。

それに対して、低地は上述のようににはなほだしい乾燥がみられ、そこではたとえば同じよう

に乾雨季の差の顕著なネパールの低地にもみられるような広分布種が生えているだけで、いわゆるヒマラヤ要素の種の生活場所は与えられてはいない。そのために、北タイの山岳地帯にまで分布域を広げているヒマラヤ要素の種で、それ以南まで分布域をもつものは、西南部の山岳地帯に沿って南下するもの、東北部・中央部・東南部の千数百メートルの山頂付近を点々と連ねて南下するものなどがあってマレーシアの二千数百メートルから上ではわずかにヒマラヤ要素の種をみることがあるけれども、その数は非常に少ない。すなわち、生育条件が比較的急激に変化するために、生育している種も多く、そのものが比較的突然に置き代わっている。山地性の植物にとって、低地は海と同じような分布の障害となっており、多くのしだ植物にとってはタイ国の中央平原の乾季は分布の拡散の中間地帯にはなれないものである。

以上のことから、一般論として、しだ植物の分布境界は種によって多かれ少なかれずれがあり、全体としての区系の境界としてはゆるやかな変化がみられるだけで、急激なフロラの滝は存在しないということが分かる。Tryon (1970) は主として島嶼における分布資料から、しだ植物の分布域の拡散は相当遠距離まで可能であるとしており、そのことから、しだ植物の分布を決定しているものはむしろ生育地の条件の差であるらしいことを示唆している。しかしまた、個々の種についてさらに詳しい比較をしてみると、そういう一般論で律することのできない例も挙げることができる。ここでそのいくつかを比較してみたい。

地理的分化のみられるしだ植物——タイ国において、中央平原を狭んで大雑把にいった北へはヒマラヤ要素が入ってき、南へはマレーシア要素が北上してきている。その関係をもっと顕著に示しているのが、地理的な拡がりに平行に種分化のみられる例である。

Hennipman (1970) はヘッカシダ属の研究の過程で、*Bolbitis virens* に北方型の var. *virens* と南方型の var. *compacta* を識別した。これは孢子葉の特殊化の程度を類型化し、形態的な中間型のないことも考慮して、その差を種分化のさきぶれと解釈し、変種として区別したものである。var. *virens* はヒマラヤ東部からビルマ北部、それと北タイの山岳地帯から東南部の Khao Soi Dao, 西南部の Sai Yok (この場所には山地性のものが比較的多く知られている) にまで分布しているもので、葉の2型が確立しており、孢子葉の羽片の長さは幅に比して15倍以上、完全に acrostichoid の状態となる。これに対して、var. *compacta* はマラヤとカンボジアに知られており、タイ国では半島部の Phuket 県と Khao Chong にあることが分かっている。この変種では孢子葉の羽片の幅が広がって、長さが幅の3～7倍で、acrostichoid の状態を示すが、孢子のうが脈と辺縁に極限されるようなものもでてくる。

オオタニワタリの類は指標形質が単純であることから種分化の過程や類縁の追跡の難かしい群であるが、Holttum (1974) はこの群の再検討を行なって種差を指標する形質などを整理した。そのうち、*Asplenium phyllitidis* はこれまでヒマラヤ地域からマレーシアをニューギニアまで分布するものとされていたが、この種のうちで北方型と南方型の孢子は表面模様を指標

として明瞭に識別されるので、亜種の階級で区別すべきであると提唱している。筆者も数年前からこの問題に興味をもち、胞子の表面模様のほかに、外部形態でもソーラスと葉脈の関係などに差がみられることを確かめている。そうして2型を識別すると, subsp. *phyllitidis* は南インド・東北インド・雲南・海南島, それに北タイの Tak と Lampang に分布しており, subsp. *malesicum* はマレーシア地域に広く分布していて, 南ビルマ, インドシナと, タイ国では半島タイから東南部, それに Khao Yai まで分布している。

ヒトツバ属の *Pyrrosia varia* と *P. nuda* は非常によく似ていて, 別種であるかどうか疑わしいようなものである。両者の差は, 葉の基部に葉柄がはっきりするかどうか, そこにつく毛の密度, 中肋に暗褐色の色がつくかどうか, といったようなはっきりしないものである。それでも, ヒマラヤ地域から北ビルマ・雲南・インドシナにある型と, スマトラ・マラヤからマレーシア地域をニューギニアまで含めた上, ポリネシアにまで知られている型と, 典型的なものについていえば弁別は不可能ではない。タイ国では種差はやや不鮮明であるが, 北方型のものが Tak に, 南方型のものが半島タイから西南部の Wangka と東部の Pak Thong Chai にまで分布している。

同じ着生植物でも蘚苔林に生育するもので *Ctenopteris subfalcata* がやはり広い分布域を占めていることになっている。この種についても, ヒマラヤ地域から南支那を経て北タイの山岳地帯にあるものと, セイロン・マレーシア西部などにあつて, マラヤから Khao Luang にまで分布しているものとは葉質・葉の切れ込みや裂片の形状などからみて, おそらく種の階級で違ったものと思われる。

その他, *Selaginella helferi* と *S. willdenowii*, *Loxogramme chinensis* と *L. subecostata*, *Thelypteris subelata* と *T. sumatrana*, *Microlepia platyphylla* と *M. kurzii*, *M. puberula* と *M. ridleyi*, *Polystichum biaristatum* と *P. prolificans* などは, 上の場合のように典型的なものとはいえないが, 対立種がタイ中央平原を狭んで南北に隔離されているものである。ただし, これらの南北の隔離については形質の差に共通性は認められず, 個々の場合それぞれ独立に分化したものと考えざるを得ない。

タイ国におけるしだ植物の固有種——固有種はその地域に限定されたものであるから, その地域内で分化したものか, より広い分布域をもっていた種が, 他のところでは絶滅して, その地域内だけで保存されてきたかというものである。タイ国に固有のしだ植物には,

Selaginella lindhardtii, *Crepidomanes megistostomum*, *Cheilanthes delicatula*, *Adiantum siamense*, *Antrophyum winitii*, *Pteris phuluangensis*, *Asplenium siamense*, *Elaphoglossum dumrongii*, *Lomagramma grossoserrata*, *Polystichum attenuatum*, *Ctenitis dumrongii*, *Heterogonium hennipmanii*, *Tectaria gymnosora*, *Thelypteris simanensis*, *Diplazium siamense*, *Pleopeltis oosphaera*, *Crypsinus hirsutus*, *Arthromeris phuluangensis*, *Polypodium garrettii*, *Xiphopteris khaoluangensis*

があるが、このうちには極端な特異型というべきものも含まれているし、近似種との比較研究を必要とするものもある。さらに、固有種と同じに考えるべきものとして、ビルマやインドシナ・マラヤなどの近接した場所とだけ分布域を共有する稀産種があり、そのような例として、

Selaginella strigosa, *Microgonium parvifolium*, *Lindsaea malayensis*, *Notholaena velutina*, *Cheilanthes fragilis*, *Adiantum erylliae*, *Asplenium perakense*, *A. rockii*, *Bolbitis tonkinensis*, *B. copelandii*, *Tectaria laotica*, *T. tenerifrons*, *T. ternifolia*, *Diplazium petelotii*, *Polypodium beddomei*, *Loxogramme lankokiensis* などがあげられる。

タイ国のしだ植物の固有率を3%と算出すると、ハワイの71%、マダガスカルやフィリピンの47%、ニュージーランドの37%などという数字に比べて遙かに小さい数字であるが、陸続きでは、カリフォルニア州の9.5%からテキサス州の1.1%というような例まであり、それほど目立つ数字とは思われない。むしろ、個々の固有種についての特殊化の後づけの進め方が問題で、タイ国のしだ植物の場合も、*Polypodium garrettii*, *P. beddomei*, *Crypsinus hirsutus* に共通に出現している腺毛の形質などについての解析が、この地域の植物地理の特性について何らかの示唆を与えてくれるものかもしれない。

II しだ植物の分布域と種分化

種分化の活発な分類群——同じ地理的分化のみられるものでも *Thelypteris viscosa* の場合は特殊である。この種はマレーシア地域で蘚苔林より上に頂を突き出している山の頂上近くの腐殖土の多い林床に生育していてタイ国では Surat Thani の Khao Nawng と Nakhon Si Thammarat の Khao Luang で知られている。他に、マラヤ・スマトラ・ボルネオ・フィリピンでも同じような場所で採られているが、これが変異の大きな種で、Holttum はそれぞれの場所で種分化を達成したものと見なして別種の取り扱いをしようとしている（未発表、私信による）。この種の場合、生育場所が特異であるために、ヒマラヤ要素の南下の場合よりももっと典型的に、低地が分布地域拡散の障害となっている。その意味では、山頂部は島嶼と同じような意味をもっており、隔離された状態で種分化が進んでいるものといえる。ヒメシダ属は熱帯で様々な型への変異を現在も活発に示しており、*T. viscosa* のように生育場所が特殊化した場合、それぞれの場所における分化はある程度進んでいるという判断を下すほうがよいと考えられる。なお、Tryon の取り上げた島嶼のしだ植物にはいわゆる広分布種が多いが、拡散に関しては山頂も島嶼もよく似た条件であるとはいえ、生育場所の特殊さの程度が全く違っているので、変異の大きさまで同一視することはできない。

種分化が活発に進められており、分布域の拡大が隔離機構を乱すようにはなっておらず、地域的な種を多く含む群としてヘゴの例があげられよう。この属にはマレーシアから191種が列挙されており、その多くのものが限定された区域内にしか分布していないことが明らかにされ

ている (Holttum 1963)。その地域の広さは *T. viscosa* の場合のように 極限されたものではなく、スマトラ中部やセレベス西南部というようにある程度の拡がりをもったものであるが、一般のしだ植物の分布域の大きさからみれば、ヘゴ属全体として個々の種の分布域は狭いといえる。これは、多くの場合ヘゴは密林中に生育しているので胞子の拡散が妨げられており、*Cyathea contaminans* のように森林の外で生育している種では分布域も広いという説明が与えられることもあるが、邦産種についていうと、森林中に極限されるヘゴが相当広く分布しているのに対して、森林外でも樹冠を展開するヒョケヘゴは割合狭い分布域しかもたない (岩槻 1963) ことから、この属の分布を上述のように割り切って考えることはできないようである。ホングウシダ属はタイ国では18種知られているが、このうちタイ国内では1カ所でしか見つかっていないものが5種、2カ所だけ知られているのが2種を数える。いずれの場合も種全体としての分布域がそう極限されているとはいえないが、生育地の条件に特殊なものがあるようである。この属のものは一般に栽培が難かしいが、それも生育条件と関係のあることであろう。拡散が容易であることと、ある場所で生育好適地に行きつくことは同一のことではなく、気候帯のような一般的な条件への適否とは別に、もっと厳密な生態的条件への適否が個々の種の属性にあり、その表われ方に種特異性のあることを、この事実は示しているようである。

種分化と地理的分布——近縁な種群が形質の分化と並行してどのような地理的分化を行なうか、もし形質分化と地理的分化の間に何らかの因果性があるとすればその解析は生物地理学にとって最も重要なテーマの一つになるはずである。

チャセンシダ属のハウビシダ群は、多型な広分布種であるハウビシダの近縁種数種を含んだものである (Iwatsuki 1975a)。ハウビシダはアフリカからポリネシアにかけての旧世界の熱帯に広く分布しており、あちこちで沢山の名前がつけられていることから想像されるように、形態的に変異の大きい多型な種である。ハウビシダは密林中の溪側に多い種であるが、その変種のヤクシマハウビシダはもっと水生的な生育場所に生えており、ほとんど常にしぶきを被っている。この型では葉の細胞層は2層にまで単純化し、気孔もほとんどないか非常に少なくなっている。現在までのところ、ヤクシマハウビシダの型はヒマラヤ地域からベトナム、中国の貴州 (報告は他の省からもあるが、資料を確かめてはいない)、台湾、フィリピン、ボルネオ、ジャワ、それに西南日本に知られている。こういう特殊型はおそらく同一の環境条件の下で地域ごとに独立に平行的に分化してきたものと推定されるが、ハウビシダとよく似た種で中南米の *Asplenium obtusifolium* にも同じような半水生型変種 var. *aquaticum* が知られていることもその推定を裏付ける傍証となるだろう。また、ラハオシダもハウビシダに近縁のもので、これは逆に水を離れて林床に生じることが多く、分布範囲も旧世界の熱帯を通じてハウビシダと同じように広く、おそらくは地域ごとに独立に分化してきたものと推定できる。それに対してウスイロハウビシダ *Asplenium subnormale* はフィリピン・ボルネオから台湾の紅頭嶼と琉球

の与那国島にまで産することが最近確かめられた。これは、ハウビンダから特定の地域で分化して、それが分布域を拡大していったものではあるまいか。この場合、限定された分布域だけで知られており、しかもその分布域に同じような拡がりをもつ種が多いということが、上の推定の根拠の一つとされる。事実、フィリピンとボルネオは植物相に似た点があるし、フィリピン北部に知られている種で紅頭嶼から南琉球まで分布域を広げているもののあることはよく知られた事実である。さらに、多型種でいろいろ名前もつけられたことのあるハウビンダの生殖の型を調べてみると、正常な孢子生殖を行なう型とアポガミーを行なって配偶体に有性生殖器官を作らない型とがある。日本のように分布限界のものではアポガミーのものが多いようであるが、鹿児島県以南には正常のものも混っており、熱帯を中心とするこの種の生殖様式の変異は種分化との関連で興味のあることである。

テガタホラゴケは旧世界の熱帯に広く分布するものであるが、これも地理的に分化のはっきりしたものであることが確かめられた。*Trichomanes digitatum* はマウリティウスに知られ、*T. flabellatum* は半島タイ・マラヤ・スマトラ・ジャワ・ボルネオ・フィリピン・ニューギニアに知られ、その一変型ともいふべき *T. dichotomum* がスマトラとジャワに知られている。また、*T. taeniatum* はソロモン・サモア・マーキサス各諸島に、*T. lyallii* var. *neocaledonicum* はニューカレドニアにそれぞれ知られている。この種（群）の場合などは形態的に単純な構造をもっていて分化の程度を指標する形質が不確かなものであるので、分化の過程までを確実に追っていくことは難かしいが、しだ植物の場合でも分布域の拡散がいつでも無際限に行なわれているのではないということを示す材料にはなるかもしれない。

同じコケシノブ類でも、ウチワゴケの場合は、分布域・形態学的性質・生殖の様式が、ある程度の相関を示しているものといえる。ウチワゴケの仲間では種を識別することが難しく、邦産のウチワゴケと旧世界の熱帯にある *T. prolifer* とが同じ種なのかどうかもはっきりしない（岩槻 1975）。特に出芽して栄養分体で増殖するという形質が、ほとんどウチワ型の葉形をもつものにまでみられることから、両者の識別はますます難しくなってきた。そこで、この2型がどのような分化を遂げているかを整理してみると、(1) 形態学的形質では、羽状分岐をする葉と扇状葉との差が出芽の有無と関係している、(2) 分布域でいうと、暖帯や熱帯の山地には扇状葉の型がみられ、熱帯の低地では出芽の頻繁なものが多い、(3) そして生殖の様式については、羽状分岐のものでアポガミーが、扇状葉で正常な生殖の報告がある。ウチワゴケの仲間は多湿な環境にあるもので、植物体全体が小さくて簡単な構造であるだけでなく、内部構造でも維管束などに極端な単純化がみられる。そういう様式の進化を行なった群で種分化がみられる場合には、出芽やアポガミーのような生殖様式の特殊化も、生育場所の拡大と関連して重要な役割を果たしているようである。

参 考 文 献

- Hennipman, E. 1970. "Some novelties in *Bolbitis* from Asia and the Pacific (Filices)," *Blumea*, Vol. XVIII, No. 1, pp. 147-149.
- Holttum, R. E. 1963. "Cyatheaceae" in *Flora Malesiana* ser. II, Vol. 1, part 2, pp. 65-176.
- 1974. "*Asplenium* Linn., sect. *Thamnopteris* Presl," *Gard. Bull.* Vol. XXVII, No. 2, pp. 143-154.
- 岩槻邦男. 1963. 「日本とその近隣のヘゴ科植物」『植物分類地理』19巻4/6号, pp. 127-136.
- 1969. 「タイ国のシダ植物」『東南アジア研究』6巻4号, pp. 927-941.
- Iwatsuki, K. 1972. "Phytogeography of the Pteridophytes in Northern Thailand," *Acta Phytotax. Geobot.*, Vol. XXV, Nos. 2/3, pp. 69-78.
- 1973. "Phytogeography of the Pteridophytes in Peninsular Thailand," *Amer. Fern J.*, Vol. LXIII, no. 3, pp. 129-134.
- 岩槻邦男. 1975. 「コケシノブ科の分類(5)」『植物分類地理』26巻5/6号, pp. 173-179.
- Iwatsuki, K. 1975a. "Taxonomic Studies of Pteridophyta X," *Acta Phytotax. Geobot.*, Vol. XXVII, Nos. 1/2, pp. 41-56.
- Klekowski, E. J. & H. G. Baker. 1966. "Evolutionary Significance of Polyploidy in the Pteridophyta," *Science*, Vol. CLIII, No. 3733, pp. 305-307.
- Smith, Alan R. 1971. "Systematics of the Neotropical Species of *Thelypteris* Section *Cyclosorus*," *Univ. Cal. Publ. Bot.* Vol. LIX.
- 1972. "Comparison of Fern and Flowering Plant Distributions with Some Evolutionary Interpretations for Ferns," *Biotropica* Vol. IV, No. 1, pp. 4-9.
- Smitinand, T., T. Shimizu, H. Koyama & N. Fukuoka. 1970. "Contributions to the Flora of Southeast Asia I. Taxonomy and Phytogeography of Some Temperate Species in Thailand," *Tonan Ajia Kenkyu*, Vol. VIII, No. 2, pp. 171-186.
- Tryon, R. 1970. "Development and Evolution of Fern Floras of Oceanic Islands," *Biotropica*, Vol. II, No. 2, pp. 76-84.
- Wagner, W. H., Jr. 1965. "*Pellaea wrightiana* in North Carolina and the Question of Its Origin," *J. E. M. Sci. Soc.*, Vol. LXXXI, No. 2, pp. 95-103.
- Winkler, H. 1938. "Geographie" in F. Verdoorn (ed.) *Manual of Pteridology*, pp. 451-473.