溪流沿い植物の熱帯における多様性、形態進化と適応

加藤雅啓 東京大学理学部附属植物園 (112東京都文京区白山3-7-1)

Rheophytes: their diversity in the tropics, evolutionary morphology and adaptation

M. Kato, Botanical Gardens, Faculty of Science, University of Tokyo, 3-7-1 Hakusan, Tokyo 112

Abstract

Rheophytes are plant species confined to streambeds that are regularly subject to fast-running floods after heavy rains. They include obligate and facultative rheophytes, paedorheophytes, and also pseudo-rheophytes, which differ in distribution and life history. Their diversity in the humid tropics, variations in habit and among plant groups, adaptive strategies of life history, habitat segregation, speciation, and evolutionary morphology, are briefly reviewed. Some aspects of rheophytes that may attract botanists interested in evolution and morphology are noted.

Key words: adaptation, diversity, evolutionary morphology, rheophyte.

溪流沿い植物とは

湿潤熱帯では年間ふつう2000mm、ところによっては8000mmをこえる雨が降り、河川はほぼ周期的に、雨期のボルネオでは週に2度ほど増水する。晴れた日の低水位と、増水時の高水位の間の川床や堤は頻繁に濁流の中に没することになる (Fig. 1)。このようなゾーンをここでは溪流帯とよぶ。溪流帯では洪水中は水流の圧力や濁流中の砂粒子などによる機械的破壊力は相当なものであり、そこは通常の陸上植物が生育するには不適な空間になっている。さりとて、静水を好む水生植物にとっても向いた環境ではなく「砂嵐の中の砂漠」のようなものである。

ところが、このような溪流帯に適応した一群の植物が存在し、溪流沿い植物とよばれる (van Steenis 1981)。溪流沿い植物は生育環境の特異性によって定義されるが、環境に適応した形態によっても他の植物と区別することができる。根系が発達し岩などにしっかりと固着する、茎は強靱で少々水流の圧力でも簡単には折れない、また仮軸分枝をくりかえして、シュートは水流の方向に沿う、葉は細長く流線型で全縁、平滑無毛になって抵抗が小さく (今市、岡田、本誌)、またかたまってつく傾向がある。花や実の形態は格別変わってはいないが、花は葉群の中に埋もれて水流抵抗を避けることが多い。胞子や花粉、種子は風や鳥などによって運ばれるので、花などの生殖器官に対する環境の淘汰は強くないのだろう。ここに列挙した特徴は種子植物やシダ植物に当てはまるものである。微小な植物体であるコケ植物の場合、溪流沿い植物はどのように溪流帯に適応しているのだろうか。そもそも溪流沿いコケ植物なるものが存在するのであるだろうか (秋山、本誌)。

種多様性

このような形態はさまざまな分類群に属する溪流沿い植物のほとんどに共通にみられる。形態が共通であることは、周期的に流水中の生活を余儀なくされるという溪流帯の単純で画一的な淘汰圧の下で、溪流沿い植物が進化したことを示唆する。溪流沿い植物は実にさまざまな分類群にみられる。これまで、約250種のほとんどが溪流沿い植物であるカワゴケソウ科 (角野、本誌) を含む約70科240属650種の溪流沿い植物が知られ、ふつうは各科に少数種ずつ属する (van Steenis 1981)。ボルネオにはこれまで12種の溪流沿いシダ植物があることになっていたが、過去3年の現地調査および標本調査で50種近くがあることが分かった。ある川では3時間ほどの調査で13種もの溪流沿いシダを採集したことがある。このように溪流沿い植物は現在知られているよりもはるかに多くの種が存在すると思われる。陸上植物種の0.5-1%を占めるのではないかと私はみている。溪流沿

い植物種は溪流帯がよく発達した湿潤熱帯で最も多く、雨量が少ない地域や高緯度地域になるほど少なくなる。
溪流沿い植物のタイプ

溪流沿い植物が陸上植物から起源したことは、さまざまな分類群に少数ずつ存在することからも、ほぼ間違いのないことであろう。母種には地表性の好陰性、好陽性植物とか着生、岩生植物などいろいろな生活形の植物がある。そのために、各溪流沿い植物種には陸上母種の性質をある程度保持しながら特殊化したことは容易に推定される（秋山、本誌）。しかし一方で、溪流沿い植物は適応の程度、生育環境の違いなどによってさまざまなタイプがみられる。ある種が常に溪流帯にのみ生育する場合、その種を真正溪流沿い植物という。また、ある種の一部が溪流沿い植物で他の一部が陸上に生育する場合もある。このようなものは条件的溪流沿い植物という。（これが種内変異なのか実際は非常に近縁の複数種なのか、判断に迷うことが多い。）これらの溪流沿い植物は種分化の段階の違いをあらわしているのであろう。さらに陸上植物が溪流帯に侵入（おそらく一時的に）していることがある。これを私は偽溪流沿い植物とよんでいる。ひょっとしたら偽溪流沿い植物のあるものが適応に成功し真の溪流沿い植物になるのかも知れない。溪流沿い植物がある属に1種だけ存在する場合もあれば、ある属に属する種全部が溪流沿い植物である場合もある。前者は1次的な種分化の例で、後者は溪流沿い種から溪流沿い種が2次的に分化した場合を含むと考えられる。カワゴケソウ科は極端な後者の例であろう（角野、本誌）。2次的種分化で生じた種は形態的にも溪流帯に一層適応しているのであろうか、あるいは遺伝的または地理的に単に隔離しているだけであろうか。溪流沿い植物種ミツデヘラシダから種分化したと推定される *Microsorium paucijugum* はミツデヘラシダよりも葉裂片が細長く、水中に没する頻度が多い溪流帯の最下部に生育している。

溪流沿い植物には草本と木本の両方がみられる。水没することになる主な地上部は草本では葉であるが、木本ではシュート全体である場合が多い。そのため顕著な適応形態が葉裂片であったり、茎の分枝様式であったり生活形によってさまざまである。溪流沿い植物はすべて多年生であり、一年生植物の例を私は知らない。極端に寿命の短い植物は溪流帯には不向きなのだろうか。

溪流沿い植物の体制にはコケ植物（秋山、本誌）やカワゴケソウ科（角野、本誌）のように微小な葉状体から高木までさまざまなものがある。高木の溪流沿い植物は植物体が小さい若い段階のみ溪流型になる。これを幼期溪流沿い植物といい、普通の溪流沿い植物とは異なった面をもっている（邑田、本誌）。

生活史と適応

植物は孢子または種子によって分布域を拡大する。したがって、溪流沿い植物の場合は種子・孢子の着地から繁殖の段階まで全生活史において溪流帯に適応または少なくとも不利でない状態になっているのであろう。とくに、種子・孢子が着実に発芽し、植物体が定着を始める初期の段階はまだ競争力が弱く、成熟段階とは異なる適応があるのかもしれない（角野、本誌）。主な植物体が配偶体世代であるコケ植物、配偶体と孢子体が独立に離れて生活するシダ植物では発育段階や世代によって特異な適応戦略をとっていることが考えられる（秋山とその付録、本誌）。

溪流沿い植物の散布子（種子・孢子）は一般に風、動物によって空中を飛ぶ。そのために繁殖子（種子・孢子）は水面より上でつくられる必要がある。そのために溪流沿い植物は特別な工夫をしているのだろうか。湿潤熱帯では非常に短く不規則な乾期に的確に開花・結実するのだろうか。雨期・乾期のはっきりした熱帯に多いカワゴケソウ科は乾期に一斉に開花する（今村 1977）。

住み分けと種分化

河川の高水面を境にして溪流沿い植物と陸上植物は生態的にきれいに住み分けしている（Fig. 1）。陸上植物はなぜ溪流帯に進入できず、溪流沿い植物は陸上に里帰りの進出できないのであろうか。溪流型化は反面どんな犠牲を強いたのか（今市、本誌）。現在の住み分けの一方で、過去において溪流沿い植物は高水面の垣根を

乗り越えるように陸上植物から進化した。この種分化は同所的ながら生態的隔離がはたらいた様式である。陸上植物の周辺小集団あるいは個体が量子的種分化 (Grant 1991) または跳躍的種分化 (van Steenis 1981) を遂げることによって、溪流沿い植物が起源したのであろうか。

形態形成と進化

溪流沿い植物に特異的にみられる形態は陸上植物の母形態から進化したにちがいない。形態的变化は、溪流沿い植物が溪流帯に適応できるような機能的な変化をもたらしたはずである。同様に特異な環境に生活する植物は他にもいろいろある。風圧の強い海岸などにはえる風衝林植物、熱帯の河口域に発達するマングローブ、蛇紋岩や石灰岩性植物、樹上に生育する着生植物などはその例である。これらの場合も形態的、機能的変化によって特異な環境に適応しているのである。ちなみに、これらは「風変りな」特殊植物として位置づけられるべきでなく、多様な環境に生育する植物のひとつなのである (5 億年前の地上は当時の植物 (藻類) にとっては「特殊」なあるいは不毛の環境だったにちがいない。)

溪流沿い植物の流線型の狭葉は比較的単純な形態形成上の変化によって生じることがわかった (今市、本誌)。この変化はひとつまたは少数の突然変異によってもたらされるのかもしれない。溪流沿い植物に特徴的な形態はそのほかにもあるが、溪流沿い植物の形態がつくられるのに種分化の過程においてどんな遺伝的変異が起こったのであろうか。

形態と生育環境の際だった対比を示す溪流沿い植物は進化形態学的研究の興味深い対象である。また、生態学的にも面白い問題を提起する。さまざまなアプローチによって形態進化の機構が明らかになり、さらにより一層興味深い課題が産まれることを期待する。

引用文献

- 秋山弘之 1992. 蘚苔類の溪流沿い植物. *Plant Morphology* (this Vol.)
- Grant, V. *The Evolutionary Process*. 2nd ed. Columbia Univ. Press, New York.
- 今市涼子 1992. 溪流沿い植物の狭葉の形態と進化. *Plant Morphology* (this Vol.)
- 今村駿一郎 1977. カワゴケソウ科の植物—その保護の必要—. *植物と自然* 11(2): 9-13.
- 角野康郎 1992. カワゴケソウ科植物の形態と生態. *Plant Morphology* (this Vol.)
- 邑田仁 1992. 木本性溪流沿い植物と幼期溪流沿い植物. *Plant Morphology* (this Vol.)
- 岡田博 1992. 溪流域に生育する *Homalomena* 属 (サトイモ科) 数種と *Viola rheophila* (スミレ科) に見られた葉形の変異. *Plant Morphology* (this Vol.)
- Van Steenis, C.G.G.J. 1981. *Rheophytes of the World*. Sijthoff & Noordhoff, Alphen aan den Rijn.

Fig. 1. Illustration showing habitat segregation of rheophytes and land plants, and speciation from land species to rheophytes.