



Newsletter

NO.41

Oct. 2017

第17回特別展 アジア熱帯植物の不思議世界 Mysterious Plant World in the Tropical Asia



contents

アジア熱帯植物の多様性	鈴木 英治 (2)
熱帯山地林：熱帯低地林・温帯林との比較	相場慎一郎 (16)
鹿児島でがんばる熱帯植物	相場慎一郎・川西 基博 (19)
鹿児島大学郡元キャンパスの熱帯植物	(19)
喜入の北限メヒルギ群落	(20)

アジア熱帯植物の多様性

鈴木英治（鹿児島大学大学院理工学研究科）

はじめに

最近ほとんどの人が一度は海外旅行に出かけ、その目的地が熱帯である事も多いだろう。その時に街角に生えている植物や可能ならば植物園を訪れると、日本では見かけない形をした植物に出会うことができる。またテレビのニュース等でも熱帯は生物の多様性が高いという話題を聞くことも多い。私自身は1979年に鹿児島大学に職を得てから、1982年にインドネシアのクラカタウ諸島の調査に参加したのが初めての海外旅行であった。それ以来インドネシアを中心として東南アジアの国を88回訪れ、延6年余り滞在して、**図1**に示す地点で調査をしてきた。海外調査には許可をもらうための煩雑な手続き、劣悪な環境などきついことも多いが、今まで出会ったことのない熱帯の植物と巡り合うとそこにたどり着くまでの苦労を忘れさせてくれた。そのような植物の多様性について、次の章に分けて紹介しよう。

1. 形の多様性：熱帯が身近になりつつあるとはいえ、日本と共通する種数はわずかであり、熱帯植物になじみがない人が多いだろうから、まずは熱帯の植物に特徴的な形について説明する。

2. 種の多さ：多様性は種の豊富さによってまずは表されるが、熱帯林の植物の種数を紹介し、その意味を考える。

3. 科内の多様性：熱帯を代表する樹木であるフタバガキ科は風散布の果実をつけるがその果実の多様性について、その進化した意義を考える。同様に風散布種子を作りながら動物散布にも進化したアオギリ科について次に説明し、最後に熱帯に多いヤシ科のロタン(ラタン、籐)の生活方法の多様性を考える。



図1. インドネシア・マレーシアの地図。赤い点は調査地

4. 材の比重の多様性：形と種数だけでなく機能の多様性を考えるために、最後の章では材の比重について考察する。

なお文献を詳細には紹介しないが、熱帯の生態学全般についてはRichards、(植松眞一・吉良竜夫 訳) (1978) や、Turner (2001)、植物分類はLaFrankie (2010) などが参考になる。

1. 形の多様性

熱帯には植物の種数が多いうえに、日本にまで分布している種類はごくわずかであり、科レベルでも日本にない植物は、日本の植物についてある程度の知識を持っておられる方でも、名前を聞いただけでは植物か想像もできない場合が多い。しかし熱帯には熱帯らしい形をした植物が存在している。たとえばヤシ類は独特な形をしていて、ヤシを見ると日本国内でも南国のイメージが出てくるが、熱帯には日本国内よりはるかに多いヤシ科植物が分布している。そのほかにも以下に述べるような形の植物は、熱帯に分布する様々な科の植物に見られ、熱帯の景観を作り出す要素になっている。

1-1. 板根

日本でも奄美大島など亜熱帯地域では少し見られるが、熱帯の樹木によくみられる根の形として、根の一部が板状に盛り上がり、地上に出てきた板根というものがある(**図2**)。大きな板根では高さ10mほどにも達する。なお板根も地中では普通の根のように断面が丸く細かく分かれている(**図3**)。私の熱帯にでかける主目的は植物生態の調査であり、樹木の種類と大きさを調べる。樹木の大きさは、一般的に胸の高さ(1.3m)での幹の周囲長を測り、断面が円形と仮定して換算された直径で表される。ただ板根が発達した樹木では板根を含めて幹の周囲を測ると、直径が過大に推定されるので板根の上で測るという約束になっている。そのために巨大な板根を持つ樹木の場合には、梯子を作ったりして測ることになり労力がかかる。熱帯でもアジア、アフリカ、南米ではそこに生育する樹木には系統が大きく異なるものが多いが、それらにも板根は見られるので、特定の系統の植物群だけが板根を持つのではない。また同じ科同じ属の中に、板根を作る種と作らない種があることも珍しくない。



図2. 板根の例。東カリマンタン・ペラウの
Koompassia excelsa (マメ科)

板根についての疑問は、主に二つに分けられるだろう。板根は何の役に立っているのか？なぜ熱帯にはあっても温帯や寒帯にはないのか？板根の役割については、その形からして幹が倒れないようにする支持組織であるという事がよく言われている。英語で板根はbuttress rootと呼ぶが、buttressは建築物の控え壁（大きい壁が倒れないようにそれと直行する方向に出ている壁）を指し、この文字を板根に当てた人は、幹を支えることに注目したのだろう。板根は一般的に巨大な木に多く小さな木に少ないことも、板根が支持組織として役立っていることを想像させる。ただし、卓越風や樹冠の方向と板根の発達する方向には、若干の相関があるとする研究もあれば、相関がはっきりしないという研究もある。また

板根を持たずに巨大になる樹種も珍しくはないので、板根は幹が倒れないように支える一つの方法だが、すべてではない。板根の存在する理由として支持の役割が重要ならば、より強い風が吹き熱帯以上に高くなる木もある高緯度地帯に板根を持つ木が見られないことも説明しにくい。

板根をもつ種類は湿った土壤に比較的多いこともあり、過湿地のマングローブの気根と同じように、空中に出ている部分の表面から酸素を取り入れる役割を果たしているという説もあるが実証的な研究はない。板根が熱帯亜熱帯に限られ寒い地域には存在しないことは明瞭な事実であり、熱帯では頻繁にみられるので何かしら適応的な価値がありそうであり、目立つ特徴なので多くの人が調べているが、明確な答えが出ていない問題である。

1-2. 気根

茎は空中、根は地中にあるものという温帯での常識に反するものが、熱帯に多い気根である。板根も気根の一種ともいえる。マングローブなど湿地に多い気根は内部に隙間が多く、水で満たされ酸素不足になっている地中の根に酸素の供給する役割を果たしている。熱帯には着生植物も多い。着生植物の根元は空中にあるので気根を発生させることとなり、熱帯に気根が多い別の要因になる。気根にもいくつかのタイプがあり、図4に示したマングローブ林の中には、アーチ形に伸びる *Rhizophora* (ヤエヤマヒルギ属) の気根、槍の穂先のように地面から突き出ている *Sonneratia* (マヤブシギ属) などの気根の他、写真には示さないが膝を曲げた様な形になる *Bruguiera* (オヒルギ属) の気根などがある。またツル植物では、図5のように、気根をすだれのように下げる種類もある。



図3. 地中の板根。クラカタウ島の砂浜に生育していた
Terminalia catappa (モモタマナ) の板根が、嵐で砂が流されて地下部が露出した状態



図4. *Rhizophora* と *Sonneratia* の気根。ウジュンク
ロン国立公園・パナイタン島



図5. すだれのように垂れ下がる気根。ボゴール植物園

1-3. 絞め殺し植物

着生植物には草本の小さな植物も多いが、樹木でもほかの植物に着生することから生活を始める種類があり、それが成長につれて宿主の枯死を引き起こすほど大きくなり、宿主が枯死した後は気根で自立して生き続ける（図6）種類もあり、気根が宿主に絡みつき絞め殺しているようにも見えるので絞め殺し植物（Strangler）と呼ばれる。クワ科のイチジク属に多い。日本でも亜熱帯域に主に分布するアコ



図6. 絞め殺し植物。イチジク(*Ficus*)属の樹木。ジャバ島パンガンダラン

ウヤガジュマルもイチジク属であり、絞め殺しの仲間に入る。ほかに屋久島などに分布するヤマグルマも絞め殺し植物になるが、ほかには暖温帯から冷温帯に分布する絞め殺し植物は存在しない。

1-4. 幹生花

桜が咲く状態を思い浮かべればわかることだが、温帯の樹木の花は、昨年か今年伸びた細い枝にしか花はつかない。ところが熱帯の樹木には幹や太い枝に直接花序ができて花が咲く種類がある。このようなタイプの花を幹生花とよび、熱帯樹木の様々な系統に見られ、同じ属に枝先に開花する種と幹生花をつける種が存在することは珍しくない。図7はセンダン科の *Dysoxylum parasiticum* (Osbeck) Kostermans という植物であるが、18世紀に幹生花をよく知らなかった研究者が、この花の標本を見て寄生植物と誤解して *parasiticum* (寄生の) という種小名は付けてしまった。

なぜ幹生花をつけるのかについても、明確な説明はなされていない。クワ科のパンノキの仲間 *Artocarpus heterophyllus* (ジャックフルーツ) のように重さ数kgになる巨大な果実をつける樹木の場合には、細い枝先に実をつけると枝が折れてしまうという問題が考えられる。しかし巨大な果実をつける樹種は幹生花にも少なく、それが主な理由とは考えられない。幹生花をつける樹木は、板根をつける樹木と異なり、比較的小型の樹木が多い。花は昆虫などの花粉媒介動物の働きで受粉し結実できるが、林の最上層に枝を伸ばす樹木では、花を枝の先端につければよく目立ち媒介動物がやってきてくれる。一方、下層に位置する小型の樹木では、枝の先端部は上層木の葉群の下に接していることが多く目立ち



図7. 幹生花 (cauliflory) の例。 *Dysoxylum parasiticum*。ボゴール植物園



図8. アリ植物のアリノスダマ。着生植物で茎の基部長さ約20cmが膨れてアリの巣になっている。西カリマンタンスリンブ

にくい位置にある。かえって地面に近い幹の方が、葉が少なく媒介動物に発見されやすい。そのため幹生花をつけるのではないかという説がある。

1-5. アリ植物

実は上に述べたタイプの樹木は日本国内でもわずかではあるが奄美大島などで見ることができる。しかし、これから述べる巣を提供してアリと共生する植物は日本に存在しない。もちろんアリと何らかの共生関係にある植物は、種子散布を助けてもらうアリ散布植物、葉の上に蜜腺を配置しそれをなめに来るアリに葉の食害昆虫を排除してもらうアカメガシワの様な植物が存在する。熱帯には、日本でみられるタイプのアリと共生関係にある植物も存在するが、さらに進んだ共生関係にある植物が生育している。図8はその一例で、アリノスダマと呼ばれるアカネ科の着生植物である。茎の基部が肥大して中がアリの巣になっている。アリノスダマが外敵によって傷つけられようするとアリは外敵を攻撃する。そのような防御だけでなく、アリは餌として様々なものを巣の中に運び込み、排せつ物を出す。樹上という貧栄養環境で着生生活をしているアリノスダマにとっては、アリの排泄物や食べ残しが貴重な肥料源になっている。他に先駆種として多数の種を持つトウダイグサ科のオオバギ (*Macaranga*) 属が存在しているが、その一部の種類は茎の髓の部分中空となりアリの巣に利用されている。後で述べるロタンの *Korthalsia* 属では、葉の基部に相当する葉鞘と茎の隙間がアリの巣になっているグループがあり、アリが共生している。ロタン類はトゲで自分自身を防御しているがさらにアリも攻撃されると噛みついてくるので、アリが共生するロタンの採集には苦勞をさせられる。

2. 種の多さ

生物の種数は、まだ研究が不十分で未発見種が存在することに加えて、種の定義が研究者によって異なるために正確にはわからないが、記載されている種数は Christenhusz & Byng (2016) によれば、被

子植物295,383種、裸子植物1,079種、シダ植物11,850種になる。そして維管束植物の多くが熱帯に生育しており、地球の生物多様性を考える時にもっとも重要な地域となる。マレーシア地域には約3万種が存在していると言われているが、ここではインドネシアを中心に被子植物の種数の多さを考える。なおここでマレーシア地域と呼ぶ地域は英語ではMalesiaと書かれ、マレー半島からブルネイ、インドネシア、フィリピン、ニューギニアを含む生物地理学的地域を指しており、Malaysiaと書かれるマレー半島とボルネオ島の一部からなる国のマレーシアのことではない。

2-1. 1ha plot の樹木種数

生物の種数あるいは多様性を考える時、どれくらい面積で調べるかということが問題になる。人口密度が100人/km²であれば、2km²の土地には200人、3km²の土地には300人存在する。しかし、種数密度が100種/km²とした場合、1km²の土地二つを合わせた2km²の土地には2ヶ所に共通して出現する種があるのが普通だから、200種以下の種しか存在しない。つまり生物の種数は面積に比例して直線的には増加をしないので、異なる面積間で種数を比較することは難しい。そこで図9には、私自身と共同研究者が1ha (100m×100m) の調査区を設定し、そこに存在する胸高直径4.8cm以上の樹木の種数を調査した結果を示す。このような比較的狭い範囲で比較的均一な範囲における種の多様性を α 多様性と呼ぶ。

ボルネオの低地林で種数が多く200種以上あることが普通であり、最高記録は1406個体の調査区に316種が存在した西カリマンタン・スリンブであった。ただし熱帯でも山地に登れば種数は減少し、また低地でも土壌が過湿な湿地林になると、そこに生

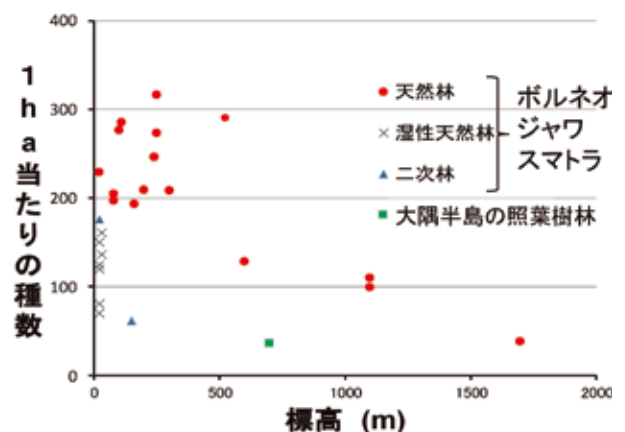


図9. 1ha 調査区の樹木種数 (DBH4.8cm以上の樹木)

育できる種は限られるので種数が減る。また人間の攪乱を受けた後の二次林も種数は少ない。一方鹿児島県の照葉樹林では50種程度、奄美大島の亜熱帯林でも70種ほどしか存在しない。熱帯林の種数は、日本国内で最も多様性が高い森林よりも、湿地林や二次林でも多く、環境条件がよく攪乱を受けていない森林では数倍に達することがわかる。

2-2. 優占種と希少種

一口に316種といってもその中はどうになっているのであろうか。図10には、個体数別の種類数を示す。横軸が個体数であり、1 haの調査区に1個体しか出現しなかった種類数が左端に107種と示され、2個体出現した種類数は64種であるという事がわかる。すなわち316種のうち約1/3は、1 haに1本しか存在しない。逆に一番個体数が多い種は48個体存在した。本数ではなく、優占度を示しやすい胸高断面積合計で同じ様な図を作っても、大部分の種は僅かな断面積しか持たず少数の種が大きな断面積を持っていた。熱帯林でも、ある程度は優占する種が存在する。ここではこのように少数の種が優占し、多くの種は稀にしか出現しない現象は、ほかの森林でも一般的である。自然界は共産主義社会というよりも資本主義的な社会とも見ることができよう。1 haに1本ほどしかなく、それも幼木を含むので開花する個体はさらに低密度でしか存在しない種がどのように繁殖し生存し続けるのか、いまだに解けない疑問である。

もう一つの疑問としては、このように種数が多いと同属の近縁種が1 haの中に多数存在することになる。たとえばボルネオで優占するフタバガキ科のサ

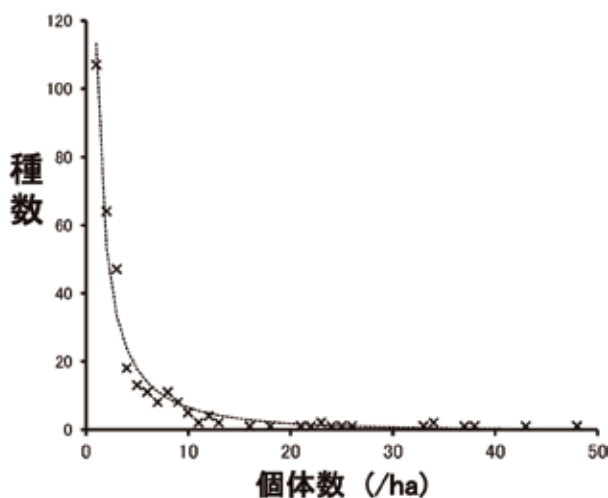


図10. 熱帯林の1 ha調査区内の樹木の個体数と種数の関係。西カリマンタンスリンブの例
破線は個体数—種数関係が対数級数則に当てはまると仮定した時の近似曲線。

ラノキ (*Shorea*) 属は、1 haに10種以上存在することは時にはあり、316種が存在した上の調査地では約12種が *Shorea* であった。従来の温帯で発達した生態学の考え方では近縁で生態的地位が似通った種類は、地域や微環境によって住み分けて共存すると説明してきたが、10種以上も存在すると、1 haの環境にそれだけの異なる微環境があるのか疑問になる。

2-3. 地域の植物種数

1 ha程度の面積の樹木種数を熱帯雨林と日本国内の森林と比較すると、熱帯雨林の方が数倍の種数を持つことが分かった。つまり小面積で比較的均一な環境内の多様性を示す α 多様性は、熱帯林が明らかに高い。さらに広い面積、また草本を含んだ種数で比較するとどのようになるだろうか。 α 多様性に対してより広い面積の多様性を β 多様性や γ 多様性と呼ぶが、 α 多様性が低くても広い面積を対象とした場合には、その中に異質な環境を含むと β 多様性や γ 多様性が大きくなる。

熱帯地域では地域の植物相研究はまだ遅れているが、その中でも進んでいる地域としてブルネイがある。ブルネイは産油国なので経済的に豊かであり、森林がよく残っており、植物相の研究も進んでいる。表1にCoode et al. (eds.) (1996) と初島住彦 (1986) のデータをもとに、ブルネイと鹿児島県の植物の種数を示す。ブルネイの最高峰は1850mあり鹿児島県の最高峰である屋久島の宮ノ浦岳の1935mに近い。ブルネイの面積は鹿児島県の0.63倍だが、種数は1.37倍である。植物の本数は面積が増えれば基本的に面積に比例して増えるが、種数は共通出現種があるために面積に比例した種数以下にしかならない。したがってブルネイの面積を鹿児島県と等しくしても、そこにある種数は鹿児島県の種数の2.2倍 (3,567種/0.63/2,598種) 以下にしかならならず、実際には2倍以下であろう。

表1. 鹿児島県とブルネイの種数の比較

	鹿児島県	Brunei	比
面積 (km ²)	9,188	5,765	0.63
裸子植物	19	31	1.63
被子植物	2,579	3,536	1.37
合計	2,598	3,567	1.37

ブルネイと鹿児島県の植物種数の比較結果は、1 haの樹木種数に数倍の違いがあったことと矛盾しているように思われる。そこでさらに広い面積の比較として、ジャワ島の自生植物種数と日本全体の自生植物種数を比較したものが表2である。ジャワ島

表2. 日本全体とジャワ島の自生植物種数

	日本	ジャワ島	比
面積 (km ²)	377,800	132,186	0.35
シダ植物	761	497	0.66
裸子植物	42	9	0.21
被子植物	4,762	4,092	0.86
合計	5,565	4,598	0.83

の植物相も比較的研究が進んでいるので、ジャワ島ではFlora of Java (Backer & Bakhuizen 1965) が出版されインドネシアでは最も植物相の研究が進んでいる。ただし1965年発行と古いデータなので、日本の植物種数の最近の推定値は7000～8000種程度だが、ここではジャワのデータの年代に近い1987年の環境省の目録の数値を使った。ジャワ島の種数は日本全体の種数の0.83倍で、ジャワ島の面積は日本の面積の0.35倍になる。ブルネイの場合と同じように、ジャワ島の種数が面積に比例して増えると仮定して、ジャワ島の面積を日本の面積にした場合の種数は日本の種数の2.36倍になる。これもブルネイの推定と同じく過大推定なので、実際のところは2倍前後であろう。

2-4. 小域多様性と広域多様性の不一致の理由

上の二つの例でみると、熱帯と日本を比較すると、小面積の樹木種数では3～4倍熱帯が多いのに対して、地域の植物種数では2倍程度の差しかないように見える。その理由を考察してみる。

1) 研究の歴史

日本国内で高等植物の新種を見つけることは非常に困難になっているがそれだけ日本では植物相の研究が進んでおり、ほぼすべての植物が網羅されている。一方熱帯ではまだ新種の発見もありまだ研究が十分ではない。小面積の樹木種数の場合には未同定種も種数に数えられているので、研究の遅れが種数

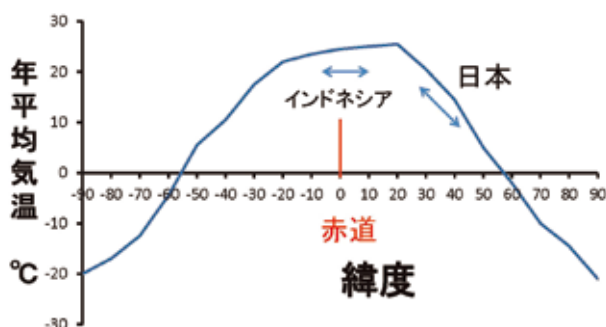


図11. 緯度別の平均気温。吉良 (1976) 25頁より作図

に影響していないが、地域の種数の場合には、ブルネイとジャワ島という比較的研究が進んでいる地域でも、今後の種数の増加が予想される。このことが結果にある程度は影響しているだろう。

2) 緯度-気温

熱帯域で以外と地域の種数が多くない要因として考えられることは、緯度と年平均気温の関係が熱帯と日本のような温帯では異なることも挙げられよう。日本では九州は暖かく北海道は寒い。結果として九州と北海道では植物相が大きく異なる。一方熱帯では九州と北海道ほど緯度が異なる地域間でも温度環境はほぼ同じである (図11)。結果として同じ種類が熱帯の南部と北部に生存できることになり、小面積で種数が多い地域であっても、大面積に拡大したときに共通種が多くなり、種数はあまり増えないことになる。すなわち熱帯は、植物にとって好都合な環境なので、多くの種が存在できる場ではあるが、類似の環境が温帯よりも広く広がっていることは広い地域の種数の増加には負の影響があるだろう。

物理的な環境として地形の複雑さの問題もある。標高ではジャワ島にも3000mを越す山があるが日本ほど多数の島はないので、日本の方が複雑な地形を持ち異なる環境が存在し、日本の種数を増やす一因になっていると想像されるが、定量的に示すことは難しい。

3) 木本-草本

先に紹介した1haの調査区内の植物種数は森林の調査でもあり、木本に限っていた。一方地域の植物種数は草本を含む。木本と草本の比率が熱帯と温帯で異なれば、それが影響していることも考えられる。図12～14は鹿児島県とブルネイで、種数が多い代表的な科について科内の草本と木本の種数を、

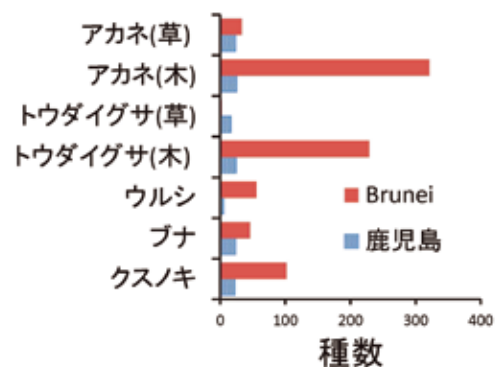


図12. 鹿児島県とブルネイに分布する木本のみか木本と草本を含む科の種数。木本には木質のツル植物を含む。

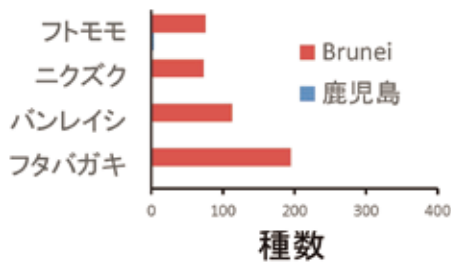


図13. 鹿児島には分布しないかごく少ないがブルネイに多い木本だけの科の種数。

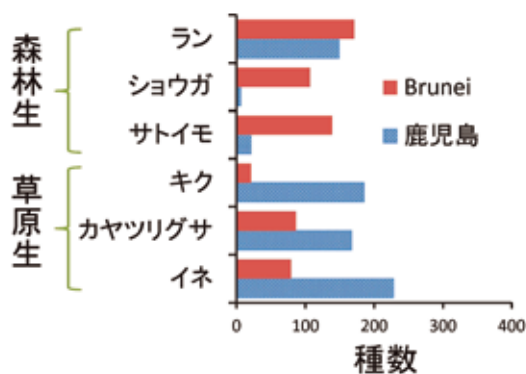


図14. 鹿児島県とブルネイに分布する草本の科の種数。

Coode et al. (1996) と初島住彦 (1986) のデータをもとに比較した。図12は両地域に分布し、木本のみか木本と草本を含む科について示す。木本しかないウルシ科、ブナ科、クスノキ科ではすべてブルネイの方で種数が多い。ブナ科は北半球の暖温帯冷温帯の森林で最も優占し鹿児島島の照葉樹林で重要であるのに対して熱帯林ではあまり重要な科とは言えないが、それでもブルネイの方が多い。ブナ科は世界に約600種存在し、日本には22種分布するが、マレーシア地域に170種が存在する。草本と木本の両方があるアカネ科とトウダイグサ科でも木本の種数ではブルネイが数倍多い。草本では、トウダイグサ科で鹿児島が多く、アカネ科はブルネイの方が多いがその差はわずかである。図13には木本しかなく種数が多い4つの科を示す。フトモモ科は3種だけ鹿児島県に分布するが、ブルネイには76種もある。熱帯を代表するフタバガキ科は日本には分布せず、ブルネイには195種存在する。他のパンレイシ科とニクズク科も熱帯林に多い科で、日本には分布しない。図14は草本しかない科を示す。草本の科でも森林内によく生育する種が多い科と、草原によく生育する種が多い科では傾向が違ふ。森林生の種が多いラン科、ショウガ科およびサトイモ科ではブルネイに多くの種類が分布し、草原に多いキク科、カヤツリグサ科およびイネ科では逆になった。低温や乾燥した

環境に草原はできやすいので、草原を好む種を含む科が日本で多くの種を持つということは、当然と言えば当然な帰結である。

熱帯では小面積の調査区における樹木種数が多いほどには地域の植物種数が多い理由を考えてきたが、結論としては、熱帯の植物相の研究がまだ十分には進んでいない、緯度による温度変化が小さい熱帯では地域間の植物相の分化が起きにくい、熱帯は樹木の種類が多く温帯では草本の種類が多いため、森林の樹木種数調査では熱帯が多くなりやすいことが総合して、一見矛盾して見える現象を引き起こしているのだろう。

3. 科内の多様性

次にいくつかの科について、その中の多様性について考えてみよう。アジア熱帯林を代表する科のフタバガキ科 (Dipterocarpaceae) から始めよう。

3-1. フタバガキ科

1) フタバガキ科の進化史

この科は高木になる種類が多く、東南アジアの熱帯雨林で最も優占する科であり、材質もよく林業上最も重要なグループである。日本でラワン材の名称で売買されている材がフタバガキ科の木材で、第二次世界大戦後熱帯から木材を輸入するようになった当初に大量に輸入した国がフィリピンであり、同国でフタバガキ科をラワンと呼んでいることに由来する名前である。フタバガキ科がもっとも多いマレーシアやインドネシアではメランティと呼ばれることが多い。フタバガキ科で最も種数も量も多い属は *Shorea* 属であるが、日本語ではサラノキ属と呼ばれる。これは *Shorea* 属の1種である *Shorea robusta* が北インドやネパールに分布し現地でサルまたはサラと呼ばれることに由来する。漢字で書くと沙羅になり、仏陀が沙羅の木が2本並んだところで入滅したことから沙羅双樹とも呼ばれる。日本で植えられている沙羅双樹はツバキ科のナツツバキであるが、本来はフタバガキ科の樹木である。なおネパールのフタバガキ科分布範囲は沖縄よりも高緯度になり、かなりの山地まで分布しているの、日本にフタバガキ科が分布していない理由は温度の制約ではなく、島まで果実が到達できなかったという地史的な理由であろう。フタバガキ科は人々の生活にも関係が深く経済的にも重要な科であるから、熱帯の樹木の中でも最も研究も進んでいる科の一つである。Ashton (1982) はマレーシア地域のフタバガキ科を10属386種類にまとめた。

世界的にみるとフタバガキ科は南米にパカライマエ亜科（1種）、アフリカにモノテス亜科（36種）、そしてアジアにフタバガキ亜科（13属470種）が分布する。フタバガキ亜科以外は低木であり、その地域の優占種になることもない。最近の分子系統解析ではフタバガキ科は単系統であり、マダガスカル固有のサルコラエナ科（Sarcolaenaceae）の姉妹群とされている（上谷 2007）。アオイ目に属し日本に分布する科ではシナノキ科に近い。フタバガキ科の中ではモノテス亜科が分子系統の基部に位置し、フタバガキ亜科はアフリカからインドを経て東南アジアにやってきたと推定されている。つまりもっとも繁栄している東南アジアが科の起源地ではない。アフリカ沖のセイシェル諸島には1属1種が存在し、スリランカに7属43種が分布する。その内2属は東南アジアに分布せず、系統的にも原始的なものと考えられている。フタバガキ亜科内部における属レベル以下の区分については、従来の形態に基づく区分と分子系統による区分は、異なる部分もあるが、ほぼ一致しているとされている。

先祖であるアフリカや南米のフタバガキ科は種数が少なく、地域の優占種になることもないが、東南アジアではもっとも優占したグループとなった理由として考えられていることには2つある。第一には、アフリカと南米の亜科では材に樹脂道がないがアジアのフタバガキ亜科の材には存在することがあげられる。樹脂道とは松脂を出す組織だが、材がキクイムシなどに侵されようとするときに樹脂を出して幹を保護する役割を持つ。樹脂をたくさん出す *Shorea javanica* などの種類では、樹脂を採るために栽培されているものもあり、生成された樹脂はワニスなどの原料になる。松脂と呼ばれるように針葉樹は基本的に樹脂を出す性質があるが、広葉樹には少



図15. 西カリマンタンスリンブで採集したフタバガキ科とウルシ科の果実。■ *Vatica*、● *Dipterocarpus*、▲ *Hopea*、◆ *Dryobalanops*、× *Parishia* (ウルシ科)、無記号 *Shorea*。

ない。針葉樹にはスギなど長寿で巨大になる種類が多いが、その一因に樹脂を持っていることがあげられる。広葉樹でも蒲生の大楠など巨大になるクスノキには樹脂がある。フタバガキ科が巨大な樹木となるようになったことには樹脂道の獲得が一つの要因として考えられている。第二にはフタバガキ亜科が外生菌根菌と共生するようになったことである。広葉樹には菌根を持つ種類が少ないがフタバガキ亜科は共生関係にあり、貧栄養な土地などで生存に有利である。

2) 果実の多様性

「二つの羽根がある柿」という名前からしてフタバガキ科には羽根の生えた風によって散布される果実を持つ種類が多い。この羽根は花のガクが果実になった時に発達してできたものである。ガク片はすべてのフタバガキ科で5枚あるが、果実になった時に羽として機能するほど大きくなる枚数は属や種によって異なっており、良い区別点にもなる。また果実の大きさもさまざまである（図15）。フタバガキ (*Dipterocarpus*) 属は基本的に名前のように5枚のガクの2枚が大きく伸び、ガクの基部は癒合して筒状になり果実を包む。*Hopea*属もガクの2枚が伸びるが、基部は筒を作らない。最も種数が多い *Shorea* 属は5枚のガクすべてが羽になるが、3枚が長く伸び、2枚は短い。*Dryobalanops*では5枚の羽がほぼ均等に長くなる。

しかし、フタバガキ科の植物には、羽根が発達しない果実をつける種類も多い。図16に *Shorea* 属とそれとよく似た形の実をつける *Parashorea* 属の果実と長い羽根の長さの関係を示す (Suzuki & Ashton

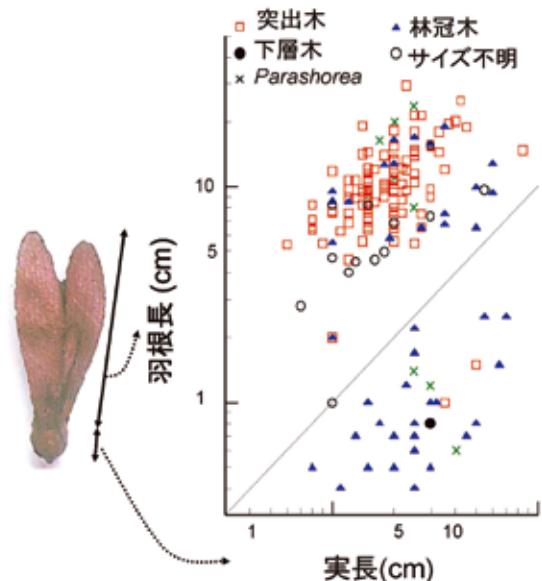


図16. *Shorea* と *Parashorea* の羽根と実の長さ

1996)。なお使用したデータは、Ashton (1982) などで発表されている実のサイズである。二つの関係は大きく散らばっているが、2つのグループに分かれているように見える。1つのグループは羽根の長さが果実長の数倍になり、このグループ内では果実長に比例して羽根が長くなっているように見える。もう一つは羽根の長さが果実長より短いグループで、このグループ内でも羽根としては役に立たないガクの長さが果実長に比例しているようだ。*Shorea* 属には高さ50m程度にまでなり林冠の第一層を構成する林冠性樹種、それよりさらに上まで伸びる突出木、林冠まで到達しない低木性の種類もある。突出木はほとんどが長い羽根を持ち、低木性樹種は短い羽根を持っていた。

図17は羽根長：果実長の比の頻度分布をフタバガキ科について示したものである。比が6倍前後と0.5倍前後の2ヶ所にピークがある頻度分布になった。この結果は、伸びたガクが羽根になり風による散布の機能を果たすのであれば果実長の6倍くらいないとあまり意味がなく、機能を果たさないのであれば、花から果実になる過程でガクが伸びる必要がないので、比が0.5倍程度のグループとなると考えられる。

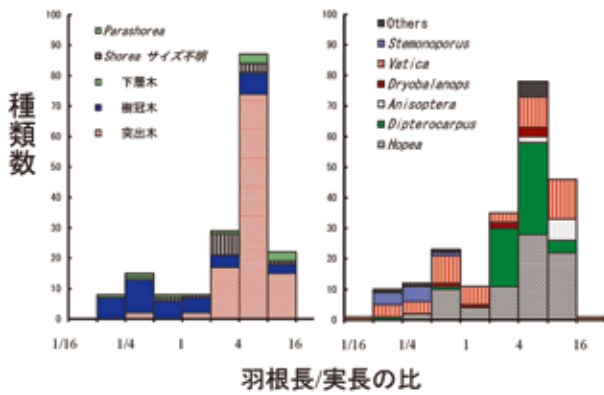


図17. フタバガキ科における実長と羽根長さの比の頻度分布

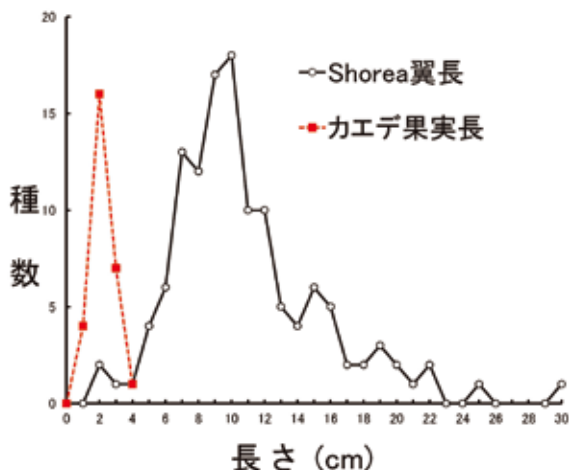


図18. *Shorea*属と日本のカエデ属の果実サイズの比較

つまり、フタバガキ科は風散布を行うグループと重力散布を行うグループがあると考えられる。

日本で風散布果実を作る代表的な樹木にカエデ類がある。フタバガキの様な多様性はないがカエデ (*Acer*) 属だけで28種が知られており、日本の樹木の中では種数が最も多い部類である。そのカエデ属の佐竹他編 (1989) に記述されている実の長さ、*Shorea* 属の羽根の長さの頻度分布を図18に示す。カエデ属28種の実の長さは平均2.3cm、標準偏差0.67cm、最小1.5cm、最大4.5cmであったのに対して、*Shorea* 属128種では平均10.5cm標準偏差4.59cm、最小2.0cm、最大29.5cmであった。同じ風散布といってもカエデ属では3倍しかないが、*Shorea*属では14.8倍もある。熱帯樹木の多様性の一端が表れている。

そのように風散布と重力散布の樹種にはどのような特徴があるのだろうか。長さから推定した羽根面積と果実の体積の比率から風散布型と重力散布型に分けると、解析したフタバガキ科の種類の74%が風散布型となり、フタバガキ科は基本的に風散布型であることが分かった。属ごとに風散布型の比率を計算してみると、突出木が多い属に風散布が多い傾向があった (表3)。熱帯には台風がやってくることはなく、強風は稀である。さらに林内では風速が弱まるし、落下距離も短いので、下層で生育している樹木にとっては風による種子散布はあまり意味がないだろう。結果的に高木層の樹木ほど風散布が多くなるのであろう。またフタバガキ科の中には川岸に生育する樹種もある。このような種類では落下した後川の流れて運ばれることも期待できる。*Vatica* 属に川岸に生育する種類が多いが、この属に

表3. フタバガキ科の散布方法と森林の階層構造での位置との関係

属	調査種数	風散布率 (%)	階層での位置 (%)			立地 (%)
			下層	林冠	突出	
<i>Shorea</i>	167	77	1	28	71	3
<i>Hopea</i>	77	75	16	79	6	7
<i>Dipterocarpus</i>	55	95		11	89	4
<i>Vatica</i>	51	53	18	82		13
<i>Parashorea</i>	10	60		13	88	13
<i>Stemonoporus</i>	10		50	50		
<i>Anisoptera</i>	9	100		13	88	
<i>Dryobalanops</i>	7	86		29	71	
<i>Cotylelobium</i>	5	80		100		
<i>Upuna</i>	1	100			100	
<i>Vateria</i>	1			100		
<i>Neobalanocarpus</i>	1				100	
Total	394	74	7	43	50	4.8

風散布が比較的少ないことの一因になっているかもしれない。

また図16で果実と羽根の長さの関係は両対数グラフの上で傾きが1になっていた。これは大きな実と小さな実が、基本的に相似形をしていることを示している。羽根の面積は長さの2乗で増え、実の体積(重量)は長さの3乗で増えるので、相似形では大きな実ほど羽根の単位面積当たりにかかる重さが大きくなり、遠くまで飛ばすことが難しくなってしまう。サラノキ属の中でテンカワンと呼ばれる数種は大きな果実をつけ、その中に含まれる油脂は食用としても利用されている。図15の写真で中央に写っている実の部分が一番大きな種類が *Shorea macrophylla* と呼ばれるテンカワンの一種である。フタバガキ科は数年に1度しか結実しないがその時には図19のように村人が果実を集めて、町からやってくる仲買人に売る。テンカワンの油脂は食用になり、30度前後では固体状態、体温前後で解け始めるので、口紅やチョコレートの材料の一つとして使う事ができ日本などにも輸出されている。テンカワンの仲間は高木になるが、これほど大きな果実を十分な距離風で飛ばす羽根を作ることは難しく、羽根は写真のように短くなっている。つまり何らかの適応的理由で果実が大きくなった場合には、高木であっても風散布型の果実をやめて、重力散布になることがあるのだろう。



図19. テンカワン (*Shorea macrophylla*) の実を集める西カリマンタンの子供たち

3-2. アオギリ科

フタバガキ科の果実の分化と同じようなことが、アオギリ科でも見られる。この科は主に木本性の種類からなり、世界に68属1100種存在すると言われている。主に熱帯・亜熱帯に産し、日本には木本が4属4種、草本が1属1種しかない。なお最近のAPG系統分類ではアオギリ科はすべて、アオイ科に含ま

れるようになった。東南アジアの熱帯には17属約70種が存在すると言われている。

1) 風散布から海流散布へ

アオギリ科の中の一つであるサキシマスオウノキは、大きな実が海流によって散布され熱帯から奄美大島まで分布している。マングローブの背後の海岸林を主な生息地にしており、日本国内では大きな板根を作る数少ない種類の一つである。果皮が厚く長期間海水中にあっても生存が可能な果実になっている。ただしサキシマスオウノキが属する *Heritiera* 属はアフリカからアジアの熱帯に約30種が存在しているが、海岸に生育して海流散布の果実を作る種はサキシマスオウノキだけで、他は内陸の森林に生育し高木になる種が多い。図20は *Heritiera* 属の4種の果実であるが、サキシマスオウノキの果実が最も大きい。種子の部分の大きさに連続的な変化がみられる。*Heritiera* 属ではメシベの子房が果実になる時に種子を包み、一方の端が羽根のようになりカエデの実と似た形になって風によって散布される。しかし種子の部分が大きくなると、フタバガキ科で生じ



図20. アオギリ科サキシマスオウノキ (*Heritiera*) 属の果実。右端がサキシマスオウノキ

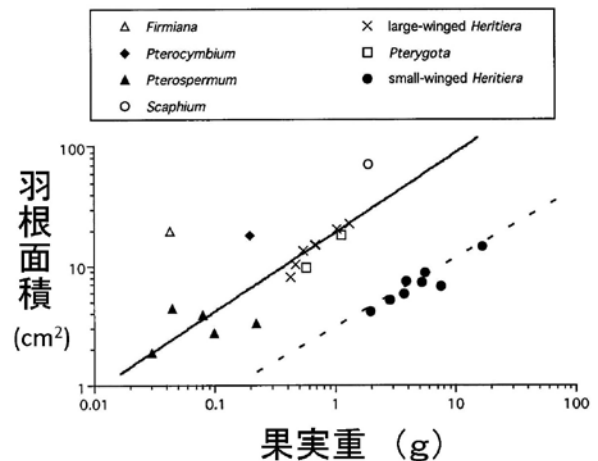


図21. アオギリ科各種の果実重量と羽根面積の関係

たように羽根が風散布のために役立たなくなってくると考えられる。サキシマスオウの木の場合には種子が大きくなり海流散布を行うようになったと考えられる。それでも風散布であった先祖の名残として果実の上部に突起があるのであろう。図21は *Heritiera* 属の15種とアオギリ科3属10種の羽根の面積と果実の重さを調べたものである。フタバガキ科で見られたように、風散布型と重力あるいは水散布の果実の2グループに分かれ、それぞれが羽根面積と果実重に相関を持っていることがわかる。

2) 風散布から動物散布へ

アオギリ科の風散布果実は *Heritiera* のように果皮(子房壁は果実になった状態では果皮と呼ばれる)が種子を完全に包み込んで羽根になるタイプもあるが、アオギリ属、*Scaphium* 属 *Pterocymbium* 属などでは果皮が、開き縁に種子をぶら下げる状態になる(図22)。散布されるときには、袋状に開いた果皮が羽根の役割を果たす。風を受けて種を遠くに飛ばすという目的のためには、開いた状態の方が効果的に思われる。このように果皮の縁に種子がぶら下がるように進化したグループの中でさらに動物散布へと進化したグループが出現した。それは、*Sterculia* 属で図22の右上の写真のように、赤い果皮に黒い種子がぶら下がっている。このような赤と黒のコントラストは鳥に好まれるようで、様々な系統の植物に見られる。*Sterculia* の木は低木が多く、熱帯林の中でも1-2mにしか伸びない状態で果実をつけていることが多い。この程度の高さでは風散布の果実を作っても散布距離は限られ、動物散布へと進化していったのであろう。



図22. アオギリ科で果皮が開くタイプ。左上：アオギリ、右上：*Sterculia*、左下*Scaphium*、右下*Pterocymbium*

3-3. ロタン

1) ロタンとは

単子葉植物の中でも大型の樹木のようになる植物にヤシ科がある。この科は約3000種が世界に存在するが、日本に自生する植物はシュロ、ピロウなど約7種しかなく、多くが熱帯に分布し、熱帯のイメージにはココヤシなどヤシ科が欠かせないものになっている。ヤシ科は5つの亜科に分けられ、その中の一つにココヤシの実のように表面がすべすべではなく果実が鱗片で覆われるグループがあり、トウ (*Calamoidae*) 亜科と呼ばれる。その中には食べるとおいしいサラカ (*Salacca*) 属も含まれるが、表面がうるこでおおわれて蛇の表皮のように見えるので、英語ではSnake fruit (蛇の実) と呼ばれる。このトウ亜科の中で茎がツル状に伸びる13属約600種が、ロタン、ラタンあるいは、籐(トウ)と呼ばれる植物になる。籐という漢字の竹冠が草冠になった文字が藤(フジ)であるが、藤はマメ科の木質ツル植物である。代表的な属がトウ属 (*Calamus*) でこの仲間だけで300~400種になる。途中で根を出さずに伸びている1本の茎としては世界で最も長く伸びる植物と考えられ、最長172mの記録がある。籐を材料として作られた椅子、ステッキ、かごなどは日本の生活にも取り入れられているが、トウ亜科の分布の北限は台湾であり日本には自生していないし栽培もされない。なおトウツルモドキ科トウツルモドキという少し籐に似た草本ツル植物が、熱帯からトカラ列島の宝島まで分布しかつては南西諸島でも民具の素材だったが、現在ではあまり利用されていない。ここではロタンの成長の多様性を、主に Watanabe & Suzuki (2007) によって紹介しよう。

2) ヤシ科の成長特性

ロタンに限らないがヤシ科植物は、草本としての生活を基本としている単子葉植物の仲間でありながら、大型化し寿命が長くなり木化した茎を持つ植物である。単子葉植物独特の不斉中心柱という維管束が散在し形成層ができない茎の構造は、茎を肥大させて大型化するのに不向きであり、単子葉植物がまずは短命で小さな草本として進化してきたことを物語る。その中で大型の植物へと進化した植物がヤシ科だけからなるヤシ目である。大きな植物になるために樹木では茎の先端部で伸長成長をするとともに下部では幹を取り囲む形成層で肥大成長をしてそれが年輪として残っていくが、形成層を持たないヤシ科ではそれができない。しかしココヤシのように大きな実をつけるヤシでも、果実が発芽していきなり

直径20～30cmの幹を作り出すことはできない。そこで発芽したヤシは幹の伸長量は最小限に収めて葉が地面から直接出ているようなロゼット状態で成長を続ける(図23a)。成長につれて大きな葉をつけられるようになり、それを支える茎も太くなる。そしてその種にとって最適な茎の直径になった時に茎の伸長量を増して上に伸び始める。したがって成長したヤシの茎基部は、下に向かって尖った円錐形をしているが、その部分は土と気根に隠れて見えなくなっている。

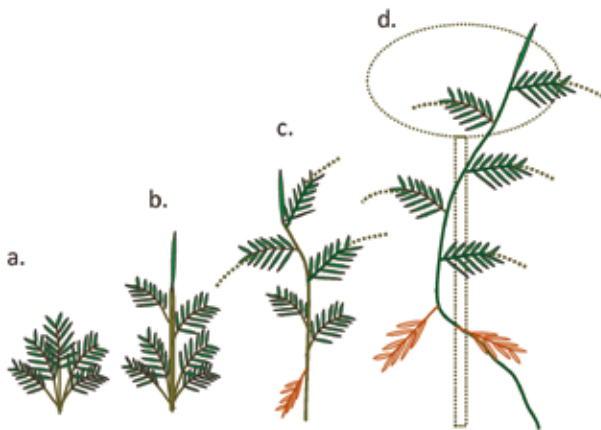


図23. ロタンの成長模式図

3) ツル植物としてのロタン

ロタンも、ほかのヤシ科と同じように最初はロゼット状態で生活を始め、徐々に大きな葉を出し、地際にある茎を太くし、ある程度太くなると直立した枝を出す(図23b)。ここまでは普通のヤシ科と同じであるが、次の段階でツル植物としての性質を発揮し、ほかの樹木などを支えにして上に登っていく。ツル植物が上に伸びる方法にはいくつかある。一つはアサガオが代表的だが、茎がらせん状に成長しほかの植物に巻きついて登って行く方法である。2番目は、茎は巻きつかないで枝・葉柄・茎のように伸びた葉の先端などが、ほかの植物に巻きついて



図24. ロタンの登攀装置。左: 葉の先端が長く伸びた *Daemonorops* 属のシルス。右: 葉とは別に不稔になった花序がヒモのように長く伸びた *Calamus* 属のフラジェルム。いずれも、表面に細かなとげがあり、引っかかりやすい

登って行く方法である。3番目の方法は2番目と同じく茎は巻きつかずに、葉の先端部が長細いムチのように伸びたものや、花をつけず軸だけが長く伸びた花序についている下向きのトゲを、ほかの植物に引っかけることより登って行く方法である。ロタンはこの方法によって成長する。図24にこの登攀装置を示すが、葉の先端部のものをシルス、不稔の花序をフラジェルムと呼ぶ。成長初期のロゼット状態の時には、不稔花序であるフラジェルムは出てこないし、葉は多数出すが葉柄と葉身だけで先端にシルスはない。直立した茎が伸び始めると登攀装置を作るようになるが、茎の先端から出てきた登攀装置は初めにはほぼ天頂方向を向いており、伸長につれて自重で下がっていくので、そこに木の枝などあれば下向きのトゲを引っかけることができる。図23cはシルスが出た状態である。熱帯林を歩いていて厄介なものの一つにロタンの登攀装置があり、ロタンに近づくと必ずと言ってよいほどトゲに引っかかり、強引に抜けようとするほど深く食い込み、釣り針に引っかかった魚の気分を味わうことになる。

ロタンのトゲは登攀装置だけでなく、図25のように茎も覆っている。トゲの出方は種によってさまざまである。茎が斜めになる場合もあるので茎のトゲも登るために役立つが、主な役割は踏みつけられたり食べられたりすることを避ける防御であろう。ロタンの茎の先端部の内部は柔らかくて美味しく、タケノコのように食べられる種類もある。単子葉植物であるロタンの茎は葉の基部に相当する葉鞘によって覆われていて、トゲも葉鞘から生えている。葉鞘は硬い組織であり、若いロタンが成長し始めた時に、最初数mに伸びるまでは登攀装置がほかの植物



図25. さまざまなロタンのトゲ。(写真 渡辺名月)

に引っかからなくても、ロタンを直立させることができる。そのうちに登攀装置が機能するようになってくるが、葉鞘は葉の一部なので数年もすると剥がれおちてしまう。したがって伸びてきたロタンでは茎の基部は葉鞘がなくなり、内部の茎が露出している。ロタンの先端部は登攀装置をひっかけながら登っていくが、いつも都合よく真上にひっかけることができるとは限らずに、斜め方向に伸びていくこともある。そのような時でも葉鞘がなくなった茎には柔軟性があるので、方向を変えることができる(図23d)。このようにロタンの茎はらせん状には伸びずに真っ直ぐであり、容易には切れないが柔軟性があるので、カゴなどを作る材料として適している。

以上がロタンの基本的成長様式である。種によって茎が上に伸び出す直径が異なることにより、細いロタンや太いロタンが生じる。また成熟して開花結実するタイミングも種によって異なる。熱帯林の高さ50mを越す林冠まで到達する種類の場合には、林冠の中に隠れている間は開花せずに伸長し続け、十分に大きくなると結実にすべてのエネルギーを使って茎が枯れてしまう1回開花型のロタンもある。一方、林内で茎が伸長する過程で次々と開花していく種もある。ロタンの仲間でありながら、茎が伸びてもツルになる前の高さ数mの直立状態(図23b)で終わる種も存在し、中には茎を地上に出す前の地面付近に葉だけ出しているロゼット型の状態で開花結実し一生を終える種もある。そのようにして多様なロタンの世界が作り出されている。

4. 材の比重の多様性

今まで熱帯林に種数と形の多様性について考えてきた。種数が多くても似た形・似た機能を持った種ばかりが集まっているとしたら、形の多様性、機能の多様性はあまりないことになる。形の多様性については前節まででフタバガキ科、アオギリ科、ロタンについて考えてきた。多様な形を観察でき、それは機能と結びついている場合が多いことが考えられた。次に機能の多様性を考えたい。植物なので光合成能力や根の能力について測定できることが望ましいのだが、それらを測定するためには一千万円単位の高価な機器が必要であり、あっても容易には測定できない。そこで植物の機能と関連が深く、秤・乾燥機・物差があれば測れる要因として材の比重を測定した結果をここでは紹介する(Suzuki 1999)。ここで述べる比重とは、湿った状態で測った体積当たりの乾燥重量のことであり、比重が小さければ同じ光合成産物によってより大きな体を作り出すことができるので、

成長速度とも関係する。また比重が小さい材は折れやすくなるので枯死しやすくなり、寿命とも関連する。

場所は西カリマントンで、種数の多様性の図9の中で1ha当りの種数が300種を越え最も多かったスリンブという村の近くの熱帯雨林である。ただ材の比重といっても、樹木の大きさや採取する場所によって同じ種類でも変化する。そこで根元直径5cm前後の個体から根元付近の材を採取することにした。厚さ約3cmに切り取った円盤状の材の湿重を測り、体積はアルキメデスの原理で測った。つまり、秤の上に水を入れた容器を置いて重さを測り、次にサンプルの材を、容器の底に触れずに水没した状態に針を使って保ちながら重さを測れば、二つの測定値の差が体積になる。以上は現地で行い、帰国後乾燥重量を測った。原則1種につき1サンプルだが、重要な種は2サンプル取ったので353サンプル286種を調べた。

4-1. 温帯林との比較

初めに温帯の森林と熱帯林でどのように異なるかを比較してみる。温帯林の例としてアメリカのインディアナ州にある森林の64種の比重を測った例では、平均0.52で標準偏差は0.10であった。本調査の結果は平均0.53で標準偏差0.13であった。温帯林より標準偏差が0.02だけ大きかった。わずかな差と言えばわずかしき差であるが、もともと材の比重が取れる値は限られ、世界で最も軽いバルサ材でも0.12、最も重いと言われえるリグナムバイタ材でも1.3と、差が1.2しかないのでわずかな違いでも意味があるだろう。材の主成分はどの種でもセルロースとリグニンでそれらの比重が1.5であり、水の通路の役割も果たす材の中には空隙があるから、材の比重は1.5を超えることができず1.3が実際上の最大となっている。

4-2. 水分量

樹木が生きている時には、材中の空隙は空気または水で満たされている。材は水の通路であり、生きた細胞もあるので、当然ながら隙間にある程度の水が入っている。しかし隙間のすべてが水で満たされていれば固体部分が比重1.5なので、生の木の比重は1より大きくなり、水に沈むことになるが、沈む種類は少ない。ということは空気を含んでいることになる。実際樹木は幹の周辺部は通水に使うが、かつて通水に使っていた中央部分は水の出入りの穴がふさがれて通水に使われなくなる種類が多い。そこでどの程度水分を含んでいるかを調べるために、図

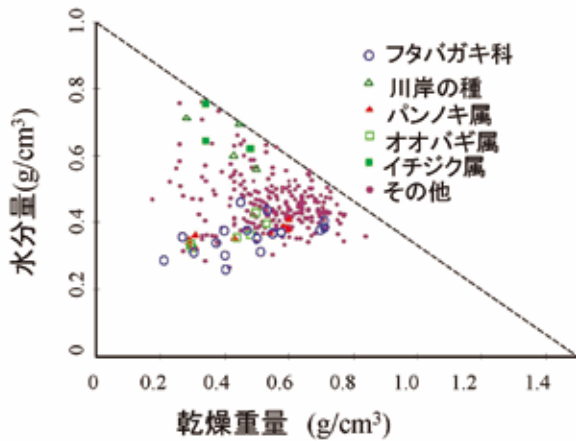


図26. 材の乾燥重量（比重）と水分量の関係

26に乾燥状態の比重つまり固体成分の重さと切り取った直後に測った水分量の関係を示す。図には比重が1.5で水分量0の点と、比重0で水分量1の点を破線で結んであるが、前者は材に全く隙間がなく水分も含めない状態、後者は水だけの状態であり、これら2点を結んだ線は、隙間が水で満たされた状態になり、線から下に行くほど材の中に空気が入っていることになる。この直線より上に点が行くことは原理上ありえない。比重は0.21から0.84の値を取りそれがすでに述べた温帯林より大きな標準偏差をもたらす。水分量も0.26～0.76の範囲にあり比重ほどではないが、約3倍の変異幅を持っている。もちろん比重はその時の天候などの影響を比重よりも受けやすいので信頼性に欠ける点はあるが、種によって水分量がかなり異なることには誤りはないだろう。ただし、比重が大きい樹木では材の中の空隙が少ないので、そのほとんどが水で満たされた状態になっているようだ。比重が軽い樹木において水が空隙を占める割合の変異が大きい。これは日本の樹木

でも言えることだが生木を燃やす時に、燃えやすい木と水分が多くて燃えにくい木がある。ショウベンノキやミズギという名前の樹木が鹿児島にもあるがいずれも折ると水が滴るほど材に水分が多いことに由来した名前である。同じクワ科に属するイチジク (*Ficus*) 属とパンノキ (*Artocarpus*) 属は軽い材でも、前者は水分が多く、後者は少なかった (図25)。イチジク属の方が比較的湿った立地に多い傾向があると思われるがそのような立地も関係しているのかもしれない。また一つの科には属さないが川沿いによく出てくる種類を図では緑の三角で示してあるが、これらも水分量が多かった。いずれにしても、樹木は種によって比重が異なるだけでなく、それと同じくらい水分量も異なっていた。

4-3. 材比重の種間差

図27は主な科について科別（一部は属別）に比重の頻度分布を示したものである。ここでは古い分類体系を使っているがトウダイグサ科の種類が最も多かった。同科の中でオオバギ属 (*Macaranga*) は典型的な先駆種として有名だが、軽い材を持つ種が多い。しかしオオバギ属でもかなり重い材の種類もあるが、それらは極相林の低木として生育し、オオバギ属という名前から想像される大きな葉を持つ植物ではなく、厚くて小さめの極相林の低木に普通に見られる葉の形をしている。一般的に重たい材を持つ属は極相林に多く軽い材を持つ属は二次林に多い種であった。クスノキ科も硬い木として有名なボルネオテツボク (*Eusideroxylon zwageri*) が測定した中で最大の0.84という比重になり重い材を持っているが、ハマビワ (*Litsea*) 属は比較的軽い材を持つ。ハマビワ属は日本には数種しかないが熱帯に種数が多く、その多くが二次林に育つ。樹種数300種をも

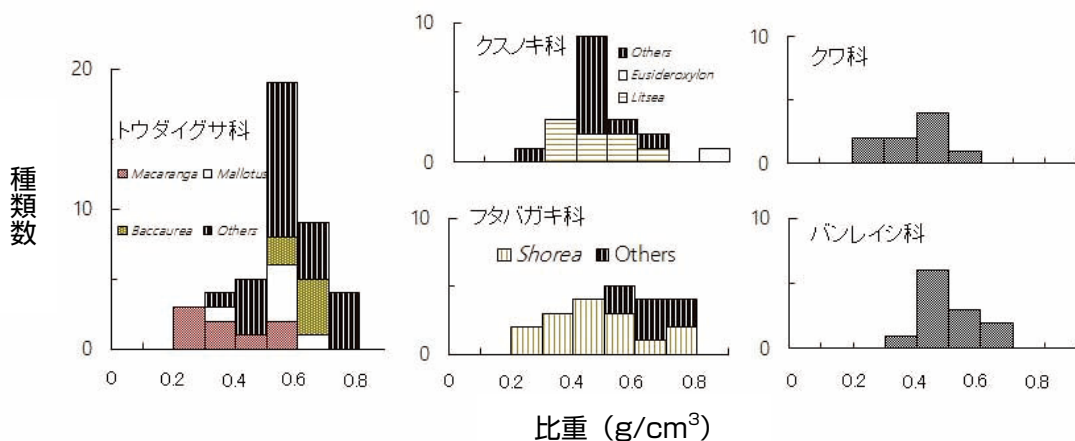


図27. 材比重の科別頻度分布

ち極相と考えられる森林を構成している種類の平均比重は約0.58であり、近くで焼畑に使われた後の二次林の構成樹種の平均比重は約0.31であった。極相林の種類は一般的に大きな比重を持つ種類が多い。

フタバガキ科についてみると、種数が多い*Shorea*属では軽い材から重い材までさまざまであるが、他の*Dipterocarpus*などは比較的重たい材を持つ種だけであった。この属がアジア熱帯雨林を構成する最も重要な種類であり、極相林内で巨木になるのであるが、最も軽い材は*Shorea parvifolia*で、比重は0.21しかなく先駆種のオオバギ属と同じような値である。ただし重い材もあり*Shorea*属は比重の標準偏差が大きい。*Shorea*属がアジア熱帯林でしている一因として軽い材の種から重い材の種まで多くの種があり、多くの状況に適応できることがあげられるだろう。比重0.21しかない*Shorea parvifolia*や0.31の*S. leprosula*は成長が苗を植えた後の成長が速いので、造林樹種としてよく使われる。一方で比重0.71になる*Shorea*もある。

しかしここで疑問が生じる。同じく比重0.21でありながら、オオバギ属は直径1mに達することはまずなくせいぜい50cmほどで枯死してしまうのに、*Shorea*属は直径2mほどまで育ち極相林の構成種になれるのであろうか。今回のサンプルが直径5cmほどの小径サイズの樹木だけを測定した結果であることがこの問題に関係している。樹木は種によっては若齢時と老齢時で作る材の比重が変わる種とあまり変わらない種がある。*Shorea parvifolia*の場合には若齢時には比重が小さく老齢になると大きくなる材を作る。つまり小さな木の間はほかの樹木との競争に勝つために比重の小さな材で速く大きくなり、ある程度のサイズになってくると比重を大きくして丈夫な材を作る性質をこのような*Shorea*は持ち、遷移初期の段階から侵入でき極相状態まで存在し続けることができるようになったのであろう。

5. 謝辞

1982年に初めてインドネシアに行って以来35年間に見てきた植物を材料として熱帯の植物の多様性について紹介してきた。このような調査は一人でできるものではなく常に共同研究として進めてきた。その共同研究者は百名を越すと思われるので、個々の名前はあげないが一緒に研究を進めてくださった方々、多くのサポートして頂いた方々のおかげで研究ができ、その一端をここに述べる事ができた。また費用面でも科研費、JSPSのいくつかのプロジェクト、JICA、JST、環境省予算、トヨタ財団など

のお世話になったことを記してお礼申し上げます。

6. 参考文献

- Ashton PS (1982) Dipterocarpaceae. Flora Malesiana Ser. I, 9: 237-552.
- Backer CA, Bakhuizen van den Brink Jr. RC (1965) Flora of Java II. 641pp. V. P. Noordhoff, Groningen, The Netherlands, 641pp.
- Coode MJE, Dransfield J, Forman LL, Kirkup DW, Said IM. (eds.) (1996) A checklist of the flowering plants and Gymnosperms of Brunei Darussalam. Ministry of Industry and Primary Resources Brunei Darussalam, 477pp.
- Christenhusz MJM, Byng JW. (2016) The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261: 201-217.
- 初島住彦 (1986) 改訂 鹿児島県植物目録. 鹿児島県植物同好会, 290pp.
- 上谷浩一 (2007) フタバガキ科の遺伝的変異と種多様化. 日本熱帯生態学会ニューズレター, 68:1-4.
- 吉良達夫 (1976) 陸上生態系一概论一. 共立出版社, 166pp.
- La Frankie, J. V. (2010) Trees of Tropical Asia: An illustrated guide to diversity. Black Tree Publications, Philippines 748pp.
- Richards, P. W. (植松眞一・吉良竜夫 訳) (1978) 熱帯多雨林-生態学的研究-. 共立出版, 506pp.
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 (編) (1989) 日本の野生植物 木本Ⅱ 平凡社, 321pp.
- Suzuki E. (1999) Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rain forest trees. *Eco. Res.*, 14:211-224.
- Suzuki E, Ashton PS (1996) Sepal and nut size ratio of fruits of Asian Dipterocarpaceae and its implications for dispersal. *J. Trop. Ecol.* 12:853-870
- Turner, I. M. (2001) The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest. Cambridge Univ. Press, 298pp
- Watanabe NM, Suzuki E (2007) Ontogenetic development in architecture and biomass allocation of 13 rattan species in Indonesia. *J. Plant Res.*, 120:551-561
- Yamada T, Suzuki E. (1999) Comparative morphology and allometry of winged diaspores among the Asian Sterculiaceae. *J. Tropical Ecol.*, 15:619-635.

熱帯山地林：熱帯低地林・温帯林との比較

相場慎一郎（鹿児島大学大学院理工学研究科）

熱帯山岳キナバル山

世界で三番目に大きい島、マレーシア領ボルネオ島（インドネシア領側はカリマンタンと呼ぶ）にあるキナバル山は、山頂の標高が4095mで、ヒマラヤ山脈とニューギニアの間の東南アジアで一番高い山である。標高により気温が変化するため、キナバル山には様々な気温条件が存在する。

キナバル山の山頂部（3000m以上）には氷河地形が広がるが、氷河は現存しない（図1）。約1万年前に溶けてしまったと推定される（小野 1996）。後述のとおり、キナバル山は山頂でも平均気温が0℃以上あり、氷河を維持するには暖かすぎるようだ。標高5000m以上に達し、山頂部の平均気温が0℃以下となるニューギニア、東アフリカ（キリマンジャロなど）、南アメリカ（アンデス山脈）の熱帯高山には今も氷河がある。

キナバル山は様々な地質が存在する点でもユニークである。氷河地形が見られる山頂部は花崗岩からなる。それより下の大部分は堆積岩からなるが、蛇紋岩も分布する。蛇紋岩上では、特殊な化学組成のため樹木の成長が抑制され、小さい樹木が密生した特異な森林が成立する。

以上のような気温と地質の多様性に対応して、多様な森林が成立し、多様性の高い植物相が育まれてきた。キナバル山周辺の1200km²には、約5000種の維管束植物が生育する。日本全体とほぼ同じ種数が、300分の1の面積に詰め込まれていることになる（相場 2008）。

キナバル山は宿泊施設や登山道が整備され、熱帯の自然を観察する場所として、また、手軽に登れる4000m峰として、日本人観光客にも人気が高い（安間 2004；藤田 2006）。2000年には世界自然遺産に登録されている。

熱帯山地林とは

キナバル山では、年平均気温は標高が100m上がるごとに約0.6℃低下する。海岸近くの低地は典型的な熱帯雨林気候で、平均気温は27℃もあるが、山腹（1600m）にある公園本部では18℃になり、山頂では4℃になる。平均気温では、公園本部は九州南部、山頂部は北海道に相当する。では、キナバル山の山地林は平均気温が同等の日本の森林と似ているのだろうか？



図1. 公園本部（標高1600m）から見たキナバル山。手前に下部山地林、奥に山頂部の氷河地形が見える。山頂部中央の白っぽい部分は、2015年6月サバ地震（マグニチュード6.0）により斜面崩壊した部分。

日本では、南西諸島から北海道にかけての森林は、南から北へ常緑広葉樹林（照葉樹林）→落葉広葉樹林（ブナ林など）→常緑針葉樹林（トドマツ・エゾマツ林など）というように変化する。このうち、落葉広葉樹林は冬の寒さに対応して落葉することで成立する森林である。これに対し、熱帯には季節がないので、標高があがって平均気温が低下しても、寒い冬は出現しない。したがって、熱帯山地には落葉樹林は存在せず、常緑樹林が気温の低下とともに徐々に貧弱化していきただけである。これが熱帯山地林であり、標高があがる（気温が低下する）順に、熱帯下部山地林、熱帯上部山地林、熱帯亜高山林の3つに区別するのが一般的である。



図2. キナバル山の熱帯山地林の樹木。左：キナバル山の上部山地林（標高2700m）に分布するブナ科マテバシ属の果実。殻斗（ドングリの「帽子」）が果実全体を覆う。右：キナバル山の下部山地林（標高1600m）に分布するフトモモ科フトモモ属の枝葉と若い果実。フトモモ属はボルネオ島の樹木で種数が最も多い属（200種以上）で、種同定が難しい。

熱帯山地林の構造と組成

熱帯低地林（およそ標高1200m以下）では林冠が不揃いになり、周囲の林冠から突き出た樹冠と巨大な板根を持つ巨大高木（超出木）が存在し、直径2m、高さ50m以上にも達する。これに対し、熱帯山地林の見かけは、日本の照葉樹林に一見よく似ている。樹高は高くても30mほど、幹の直径は最大でも1m程度で、林冠の凹凸が少なく、板根のある木は少ない。霧がかかることが多いため、幹にはコケがびっしり生えている。このため、熱帯山地林は雲霧林や蘚苔林とも呼ばれる。

種組成を見ると、東南アジアの熱帯低地林で巨大高木となるフタバガキ科やマメ科の樹種は標高2000m以下にしか分布せず、熱帯山地林にはほとんどない。あっても林冠層どまりで、巨大高木となることはない。そのかわりに熱帯山地林に多いのは、日本の照葉樹林にも多いブナ科（シイ・カシ・マテバシイ類）やクスノキ科の樹種である(図2)。イジュ(広義、ツバキ科)やミヤマシロバイ(ハイノキ科)など日本の南西諸島の照葉樹林と同種も分布する。ただし、ブナ科・クスノキ科以上に優占し、種数も多いのは、日本の自生種では九州南部・南西諸島に2種、小笠原諸島に2種のみが分布するフトモモ科の樹種である(相場 2011)。100m四方の調査区を作って直径5cm以上の樹種を調べると、日本の照葉樹林では30種(九州)～70種(南西諸島)程度しか出現しないが、熱帯山地林では100種以上(筆者が調べた最大値で136種)が出現し、多様性がずっと高い。ただし、300種以上が出現することもある熱帯低地には及ばない。

熱帯山地林は、平均気温では日本全土をカバーする温度域に広がる。北海道の常緑針葉樹林に相当する亜高山林では、同じように針葉樹が多い。ただし、日本に多いマツ科(トドマツ・エゾマツ・モミ・ツガなど)・ヒノキ科(スギなど)などの樹種は全くなく、マキ科・ナンヨウスギ科に属する樹種である(澤田 2015)。スギによく似た針葉をつける種(*Dacrydium* spp.)もあるが、広い葉(*Agathis* spp.)や葉を持たず扁平になった枝が葉として機能する種(*Phyllocladus hypophyllus*)などもある。日本にはマキ樹種は2種(イヌマキ・ナギ)が自生するが、ナンヨウスギ科樹種は自生しない。

フトモモ科・マキ科・ナンヨウスギ科(熱帯低地で優占するフタバガキ科も)は Gondwana 大陸で進化した分類群で、比較的最近になってから東南アジアに(日本にも)移住してきたと考えられている。東南アジアの熱帯林を理解するためには、過去の大陸移動についての知見などが必要とされる。

熱帯山地林と熱帯低地林・温帯林の関係

日本の照葉樹林・落葉広葉樹林・常緑針葉樹林などの分布境界は、平均気温よりも吉良の暖かさの指数(WI)と寒さの指数(CI)によってうまく説明できる(日本生態学会 2011など)。同じ方法で東南アジア熱帯や南半球温帯の植生も説明できるのだろうか? 前述のとおり熱帯には冬がないため、平均気温の変化に対し温帯とは異なる変化が見られ、落葉広葉樹林は存在しない。しかし、温帯であっても暖温帯や亜熱帯(温帯と熱帯の境界部)では冬が厳しくなく、常緑樹林が成立する点は熱帯と共通する。特に海洋性気候の南半球温帯ではそれが顕著で、一部の例外(南米とタスマニア)を除いて南半球には落葉広葉樹林は存在しない。このように、温帯と熱帯の常緑樹林は連続的に変化する。

WIとCIによると、東南アジア・ニューギニアの熱帯山地林は日本の照葉樹林(亜熱帯林・暖温帯林)と温帯針葉樹林(霧島のモミ・ツガ林や屋久島のスギ林などを含む)、さらには南半球の亜熱帯林や温帯林など同様の温度環境に位置することがわかる(図3)。これらの森林の気候は、熱帯低地ほど暖かくはなく(最寒月の平均気温 $<18^{\circ}\text{C}$)、落葉広葉樹林や常緑針葉樹林(北方林)ほど冬の寒さが厳しくない(もしくは冬がない、 $\text{CI}>-15^{\circ}\text{C}$)という共通点を持つ。WIは緯度・標高によって様々で、暖かい場所から寒い場所の順に、(1)北半球の亜熱帯照葉樹林・熱帯の下部山地林・南半球の亜熱帯多雨林、(2)北半球の暖温帯照葉樹林・熱帯の上部山地林・南半球の暖温帯多雨林、(3)北半球の温帯針葉樹林・熱帯の亜高山林・南半球の冷温帯多雨林という3つの森林帯に分けられ、この順に針葉樹の優占度が高まる傾向がある。

なお、図3では、亜熱帯林と暖温帯林の境界は、吉良による日本における境界ではなく、台湾におけ

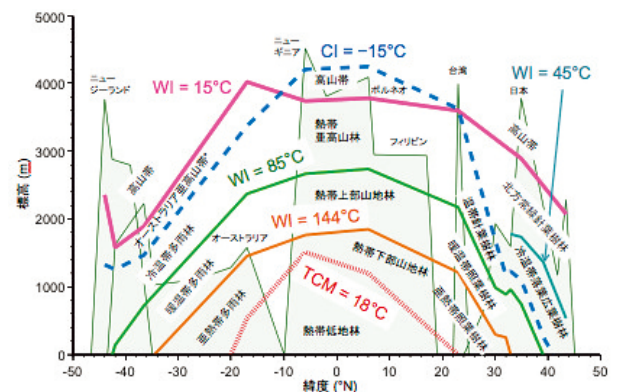


図3. 東南アジア・ニューギニアの熱帯山地林・低地林と温帯林(日本・台湾・タスマニアを含むオーストラリア東部・ニュージーランド)の関係を示す模式図(相場 印刷中)。プラスの緯度は北緯、マイナスの緯度は南緯を表し、WIは暖かさの指数、CIは寒さの指数、TCMは最寒月の平均気温を表す。

る境界を採用している。日本の照葉樹林は奄美大島と屋久島の間（渡瀬線）で大きく変化し、吉良はこれを亜熱帯と暖温帯の境界とした。しかし、地史的要因により生物相が渡瀬線を境界に大きく変化するため、日本国内では温度の影響だけを評価することはできない。これに対し、台湾では亜熱帯と暖温帯の境界は温度の影響だけで決まっているので、これを採用して日本国内にもそれをあてはめた。

文 献

相場慎一郎 (2008) 熱帯林樹木の多様性が続くしくみ。『続く：生命誌年刊号vol.57-60』（中村桂子編），pp. 36-43. 新曜社。（<http://www.brh.co.jp/seimeishi/journal/057/>）
相場慎一郎 (2011) キナバル山の熱帯山地林の樹木組成：

マレシア区系における位置付け。生態環境研究 18：157-168.

相場慎一郎（印刷中）西太平洋湿潤地域の植生帯と針葉樹優占の生物地理学。日本生態学会誌。

藤田健次郎 (2006) 『初めての四〇〇〇メートル』 山と溪谷社。

日本生態学会（編）(2014) 『森林生態学』 共立出版。

小野有五 (1996) ボルネオ島、キナバル山の氷河地形。『地形学のプロンティア』（藤原健蔵編），pp. 266-284. 大明堂。

澤田佳美 (2015) 熱帯雨林に混生する球果類の群落構造：標高・地質による変異。鹿児島大学総合研究博物館 News Letter 37：12-13.

安間繁樹 (2004) 『キナバル山』 東海大学出版会。

鹿児島でがんばる熱帯植物

相場慎一郎（鹿児島大学大学院理工学研究科）
川西基博（鹿児島大学教育学部）

鹿児島大学郡元キャンパスの熱帯植物

2016年1月24日から25日にかけて西日本を寒波が襲い、気象庁の観測では鹿児島市で最低気温 -5.3°C が記録された。鹿児島市の気温が -5°C を下回ったのは1977年（ -5.8°C ）以来のことである。熱帯植物は冬の寒さのために温帯での分布が制限されていると考えられている。鹿児島大学に植えられている熱帯植物たちの寒波被害とその後の回復過程（相場

ほか 2017）について紹介する。

フトモモ（フトモモ科） 熱帯アジア原産の常緑果樹。和名は中国名の蒲桃（ほとう）に由来する。屋久島以南の南西諸島で広く野生化し、屋久島南部の川沿いには特に多く、「ホトー川」という地名もある。共通教育棟4号館近くに1本だけある。寒波の後、葉が赤く変色し、初夏にかけて徐々に落葉が進んだ（**図1**）。枯死したと思われたが、6月に幹



図1. フトモモの寒波被害と回復のようす。左：2016年2月3日、中：2016年6月8日（右下に幹基部から生じた萌芽を示す）、右：2016年10月12日。

の基部から萌芽を出しているのが確認された。秋には元の幹は完全に枯れてしまったが、萌芽が盛んに成長し、個体としては寒波から回復した。

グアバ（フトモモ科） バンジロウ（中国名の蕃石榴が転訛）ともいう。熱帯アメリカ原産の常緑果樹で、南西諸島では野生化もしている。共通教育棟3号館近くに2本ある。フトモモと同様な被害と回復過程を示したが、本種は幹基部だけでなく、根からも萌芽を出す点（根萌芽）が異なる（図2）。元の幹から離れた地面から出ているので根萌芽であることがわかる。樹木の多くは根萌芽を出す能力がなく、幹のすぐ脇の地面から萌芽が出ている場合は、地中の幹からの場合がほとんどである。



図2. グアバの幹基部と根からの萌芽のようす（2016年10月25日）。

コダチムラサキシキブ（シソ科） 鹿児島大学総合研究博物館の開設に尽力された堀田満名誉教授がスマトラから導入したもの（堀田 2001）。理学部に3株、教育学部に1株がある。寒波の後、葉が縮れて白っぽく変色して枯れた（図3）。4月にはほぼ完全に落葉したが、幹の基部から萌芽を出しているのが確認された。理学部の3株のうち1株は枯死したと思っていたが、1年以上たった今年になって萌芽を出したのが確認された。



図3. コダチムラサキシキブ。
左：2016年1月30日、右：2016年6月15日

喜入の北限メヒルギ群落

鹿児島県喜入生見地区のメヒルギ群落はマングローブの北限にあたり、特別天然記念物に指定されている。低温によって分布が制限されている植物・植生の最前線の個体群として、2016年1月の寒波がどのように影響を及ぼしたのか、たいへん興味深い。

喜入生見地区のメヒルギ群落は、川の南側の林分と北側の林分に分かれている。これらの林分は、河川からの土砂の流入や離岸堤による海岸砂の堆積などの影響で、衰弱個体が目立ってきており、特に北側の林分で枝先や主幹が枯れた個体が目立つような状況であった。このため、メヒルギ群落保護のための活動が行われてきていたが、今回の寒波によってさらに大きなダメージを受けることとなった。

寒波の影響でメヒルギ群落のほとんどの個体の葉や芽、果実が黒変し枯死したことが見て取れた（図4、5）。寒波後の2016年4月に被害状況を把握するための調査を行ったところ、半分以上の葉が枯れ落ちた個体は92%に達していた。しかし、その後根元などから萌芽してきて、多くの個体が枯死していないことがわかった。2016年11月時点で追跡調査を行ったところ、約75%の個体は枝葉を再生していた。このことから、メヒルギは今回の寒波程度の低温においては、主幹が枯死するものの根元から萌芽を出すことによって再生することがわかった（図6）。ほとんどの個体の主幹が枯死してしまったため、メヒルギ林の群落の高さは以前よりも随分低くなってしまったが、メヒルギ群落としては全体的に維持されていくだろう。

ただ、寒波前の健全度によってその後の回復の程度が異なっていたことが気付きである。上述したように、喜入生見地区のメヒルギ群落は、特に北側の林分で衰弱した個体が目立っていた（図7）。寒波後の回復を健全度別にみると、寒波後2016年11月の時点でも萌芽がなく枯死したと考えられた個体の割合は、2015年の時点で主幹枯れだった個体では約35%、枝先が枯れていた個体では約30%であったのに対し、2015年に枯れのなかった個体では約11%で、大きく異なっていた（図8）。主幹枯れと先枯れ個体のほとんどは北側の林分に位置していることから、北側林分の立地環境の悪化に伴って健全性が低下していた個体のなかには、根元からの萌芽再生能力も弱まったものがあり、寒波によって枯死に至ったと考えられる。直接的には寒波の影響によって枯死した個体でも、枯死に至った過程からみると、人間による立地環境の改変が個体数の減少に影響したといえるかもしれない。



図4. 寒波後のメヒルギ群落（北側の林分）（2016年4月）



図5. 枯死した芽（左）と若い果実（右）（2016年4月）



図6. メヒルギの萌芽（2016年11月）



図7. 2015年の寒波前（2015年7月：上）と寒波後（2016年11月：下）の北側の林分の様子。寒波前の時点で枝先や主幹の枯れている個体が見られた。寒波後、萌芽が見られたが、枯死したと思われる個体が少なくなかった。

以上のように鹿児島島の熱帯植物は、寒波被害から回復してしぶとく生き残った。熱帯植物が寒波に耐えたというのは、一見すごいことに思えるが、実はそうでもない。気温が氷点下になったとしても、地温はそこまで下がらなかったのだろう。地中の幹や根までは凍らず、組織が死ななかったので、萌芽を

出して再生できたというわけである。熱帯でなぜ萌芽能力が進化したかということ、早魃への適応が考えられる。東南アジア熱帯では10～20年に1回程度、エルニーニョ現象による早魃が起こることが知られている。寒波でも早魃でも、地上部枯死の生理的メカニズムは同じで、根から枝葉に水を運ぶ道管中に凍結や乾燥により泡が生じ、水の輸送が途切れることが原因である。早魃からの回復のための進化が、結果的に凍結からの回復にも役立ったのだと考えられる。

文献

相場慎一郎・富山清升・川西基博・福元しげ子・上村文・遠城道雄・築地新光子・宮本匂子・落合晋作・永榮大樹・前田芳之（2017）鹿児島県における2016年1月寒波の植物への影響. Nature of Kagoshima 43：461-464.
堀田満（2001）鹿児島大学構内に生きている植物たち. 西南日本植物情報研究所.

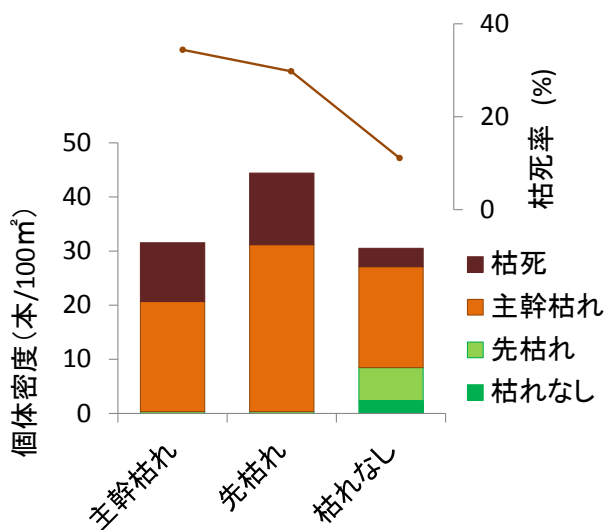


図8. 寒波前(2015年)の健全度と寒波後(2016年11月)の健全度、および枯死率との関係。

特別展案内 鹿児島大学総合研究博物館第17回特別展

「アジア熱帯植物の不思議世界」

Mysterious Plant World in the Tropical Asia

アジア熱帯林で見られる多種多様な植物について、
鹿児島県の亜熱帯の植物とも比較しながら、
標本や写真で紹介します。

日時 平成29年10月2日(月)～10月29日(日) 10:00～17:00
休館日:10月7日(土)・8日(日)・9日(月)
オープニング展示解説:10月2日(月)13:00～

場所 鹿児島大学郡元キャンパス
中央図書館ギャラリー“アトリウム”
入場無料



特別展関連企画
第34回市民講座

「アジアの熱帯に見られる 植物達の多様な世界」

講師 鈴木英治(鹿児島大学理学部)

日時 平成29年10月21日(土)
13:00～15:00

場所 鹿児島大学郡元キャンパス
理学部1号館 1F 101号室
聴講無料

鹿児島大学
総合研究博物館
第17回特別展

**アジア熱帯植物
の不思議世界**
Mysterious Plant World in the Tropical Asia

アジア熱帯林で見られる
多種多様な植物について、
鹿児島県の亜熱帯の植物とも比較しながら、
標本や写真で紹介します。

日時 平成29年10月2日(月)～10月29日(日) 10:00～17:00
休館日:10月7日(土)・8日(日)・9日(月)
オープニング展示解説:10月2日(月)13:00～

場所 鹿児島大学郡元キャンパス
中央図書館ギャラリー“アトリウム”
入場無料

特別展関連企画
第34回市民講座
**「アジアの熱帯に見られる
植物達の多様な世界」**

講師 鈴木英治(鹿児島大学理学部)
日時 平成29年10月21日(土)
13:00～15:00
場所 鹿児島大学郡元キャンパス
理学部1号館1F 101号室
聴講無料

鹿児島大学総合研究博物館 [890-0065鹿児島市郡元1-21-30, 099-285-8141]

鹿児島大学総合研究博物館 News Letter No.41

■発行/2017年10月2日 ■編集・発行/鹿児島大学総合研究博物館

TEL: 099-285-8141 FAX: 099-285-7267

<http://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/>