



オーストラリア被子植物相の起源と進化

渡邊, 邦秋

(Citation)

プラント : 植物の自然誌, 13:18-30

(Issue Date)

1991

(Resource Type)

journal article

(Version)

Version of Record

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/90003387>



特集：南半球の植物

オーストラリア被子植物相の起原と進化

渡邊 邦秋

1. オーストラリアの自然環境

オーストラリアは、周囲を南太平洋、インド洋、南氷洋に囲まれ、東経105度から155度、南緯10度から44度に位置し、日本の約22倍、ソ連邦を除くヨーロッパ大陸の約1.5倍の面積をもつ海洋島である。大陸は3つの地形区に区分される。西部には、国土の $\frac{2}{3}$ を占める高度300~600mの平坦な西部高原が、東部には、南半部に高度600mを越える高地が集中する東部高地が、中央部には、高度150m以下の中央低地が広がっている。オーストラリアは、古生代三畳紀以降、単一の陸塊として存在してきた。東部高地は、第三紀前~中期のコジーオスカー隆起により生じたと考えられ（Ollier, 1978）、新第三紀以降、海侵があったのは、沿岸域と中央低地南端のマレー河流域に限られる。

大陸上の熱帯気団は沈降性で成層が非常に安定しており、この気団に覆われる地域は雨の原因になる前線帯や収束帯が通過しないため、雨が少なく乾燥地域に

なっている。日射量(図1)はこの地域でもっとも高く、沿岸部に向けて減少する。大陸の半分は気温が21度以上(図2)で、等温域は緯度によって北に高く南に低い帯状分布をしている。気候帯は、北半部沿岸の熱帯、南半部沿岸の温帯、中央部の乾燥帯(エレミアン帯)の3つに分けられ、植物地理区もそれに対応している(図3)。季節は、春が9~11月、夏が12~2月、秋が3~5月、冬が6~8月となる。

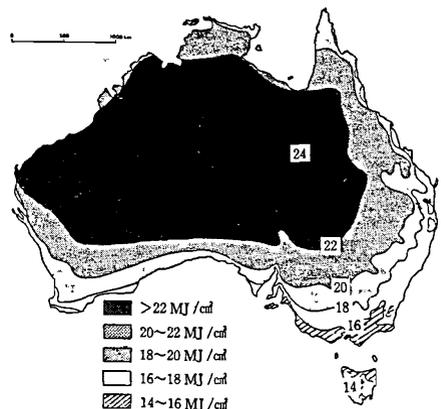


図1 平均日射量。
単位 MJ/cm²/日 (Nix, 1981)

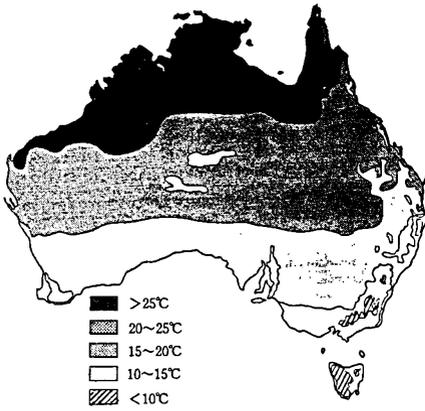


図 2 平均気温。単位°C (Nix, 1981)

冬は比較的穏やかで、気温が0度以下になる地域はほとんどなく、積雪も東南部の高山地帯に限られる。図4は、年降水量の平均値、図5は、平均年可能蒸発量の分布を示している。大陸の北東部、東南部、南西部およびタスマニア島を除けば、蒸発量の方が多く、雨期を除けば植物の生育には不適である。大陸北部では夏に、南部では冬に雨が降る。ソーンズウエイトの湿潤指数が-40以下が乾燥地帯と呼ばれるが、図4の斜線部がそれに

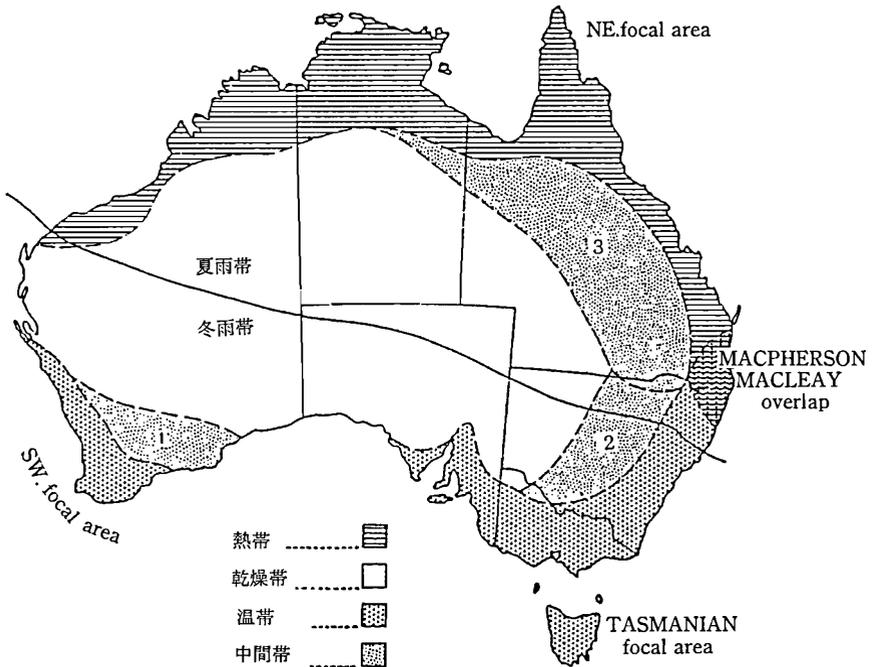


図 3 植物地理的区分 (Burbidge, 1960)

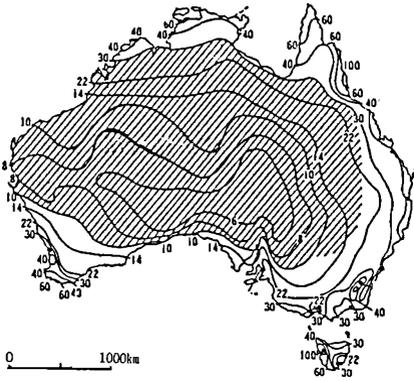


図 4 年降水量の平均値の分布。単位インチ。斜線部は乾燥地帯 (大森, 1983)

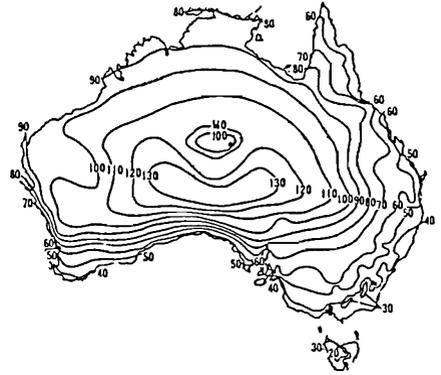


図 5 平均年可能蒸発量分布。単位インチ (大森, 1983)

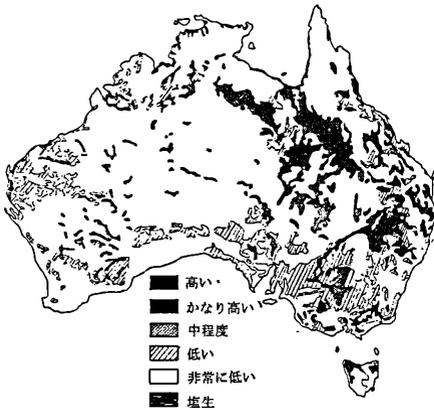


図 6 土壌栄養分の状態 (Nix, 1981)



図 7 生育地の攪乱の程度 (Nix, 1981)

相当し、大陸の約70%を占める (Meigs, 1953)。東部高地とタスマニアには肥沃な土壌が散在するが (図6)、中央低地から西部高原は、極端に貧栄養な土壌に広く覆われている。図7は、人間活動による生育地の攪乱の程度が示されている。降水量が多く肥沃な土壌が存在する沿岸部は、

強い攪乱にさらされている。

現在の植生分布 (図8) は、大陸の周辺部から中央部に向かって高木林、亜高木林、低木林、乾生草原へと降水量の分布に対応して変化している。高密度高木林は多雨区に、中密度高木林は中間区に、低密度亜高木林やユーカリ低木林は小雨

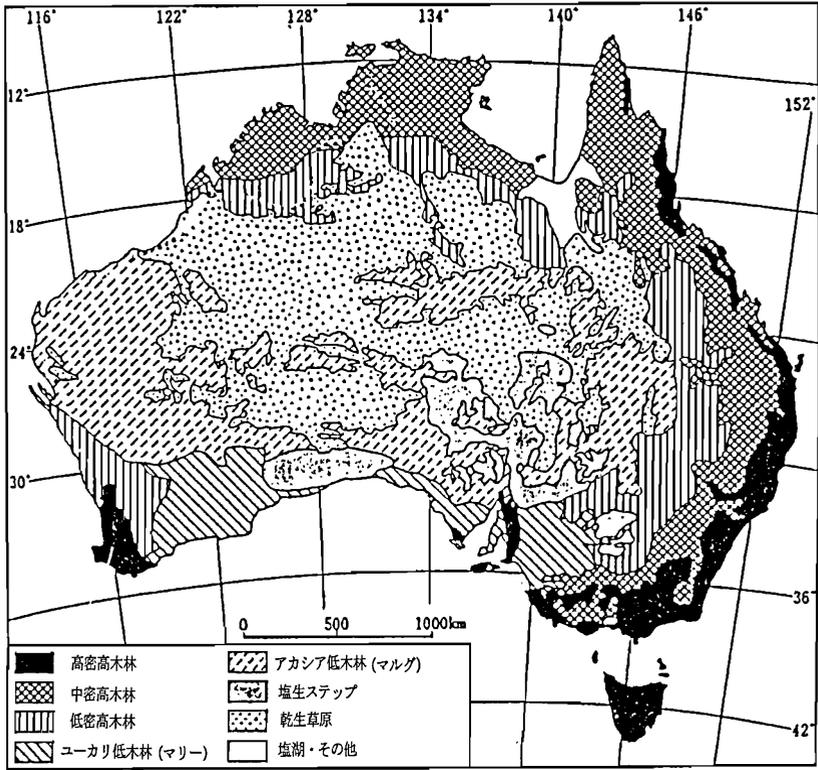


図 8 植生分布 (武内, 1984)

区に、アカシア低木林、塩生ステップ、乾生草原は乾燥区に生じている。ユーカリ林は小雨区に向かうほど樹高が低下し疎林となり、地中海性気候に対比される小雨区では低木林になる。この林は干魃や野火の後にも萌芽再生できるマリーと総称されるユーカリの種類で構成されており、植生景観もマリーと呼ばれている。さらに大陸内部の乾燥区では、河川に沿う場所以外はユーカリがほとんど見られ

なくなり、マルガと呼ばれるアカシア (*Acacia aneura*) が最優占するアカシア低木疎林になる。この植生景観もマルガと呼ばれる。さらに乾燥が著しい大陸内部は乾生草原になっている。また、塩類の集積した石灰岩台地や塩湖周辺の低地には、*Atriplex*, *Bassia*, *Maireana* (= *Kochia*), *Arthrocnemum* 属等で構成される塩生灌木ステップが生じている(武内, 1984)。

2. オーストラリアの地史的変遷

オーストラリアは、中生代ジュラ紀に南半球の高緯度地域でゴドワナ大陸を構成していた。白亜紀中期にアフリカ、マダガスカル、インドが、後期にニューギランドがゴンドワナ大陸から分離した。オーストラリアは、新生代第三紀初期までは南極を通じて南米とも陸続きで、当時は、南緯60度以南でも水温が18~20度もあったと推定されている。第三紀の初期~中期に形成された貧栄養土壌のラテライトも、当時の温暖で湿潤な気候の存在を裏付けている。オーストラリアは、漸新世後期に南極と分裂し、中新世には年7.4cmの速度で緯度にして約30度も北へ移動した。南極から各大陸が分離したため、熱帯地方の温暖な海流が南極まで届かなくなったことと、南極を取りまく海流の循環が起きたため南極地域の水温が下がり始め、中新世の終わりまでに南極の氷床は現在に近い状態にまで拡大した。大陸と海洋の配置の大変化に伴って大

気と海流の循環が強くなり、気温や海水温の低下とともにそれらの緯度勾配も急になった。オーストラリアが北上し、高気圧帯に侵入してくる過程で極端な乾燥気候も生じ、季節性も明確になってきた第三紀の中頃、季節的乾燥化が始まり、温暖湿潤条件下で発達していた降雨林が減少し草原が発達した。約250万年前から気候の大変動時代が始まり、それが70万年前に一段と強まり、乾燥気候が大陸の大部分に広がった (Bowler, 1981)。オーストラリアプレートは、約1500万年前にスンダ列島の孤状系に衝突し、現在のニューギニア陸塊が形成された。東南アジアと比較的連続した陸橋がつくられ、両植物相間で大幅な相互侵入が可能な位置に近づいた。

3. オーストラリアの被子植物相

オーストラリアには、222科1686属12764種の被子植物が生育している (表1)。Cartonemataceae や Petermanniaceae

表1 オーストラリア産被子植物の数 (固有科, 属, 種数)

	科	属	種
オーストラリア産双子葉植物 ¹	173	1250	10222
オーストラリア産単子葉植物 ¹	49	436	2542
オーストラリア産 被子植物 ¹	222 (12)	1686 (540)	12764 (ca. 10200)
日 本 産 被子植物 ²	163 (2)	1005 (17)	3949 (1582)
全 世 界 産 被子植物 ¹	411	13000	300000

¹ Burbidge (1963) ² 大井 (1953)

特集：南半球の植物

等12の固有科は、1属1種の科が半数を占めるすべて小さな科である。全体としては南半球に広く分布する植物相の一部であるオーストラリア植物相が、世界の

植物相の中で独得であるという印象を与えるのは、12の固有科の存在によるためではなく、1) 属(約30%)や種(約80%)の固有率が高いこと。2) 小型の硬葉をもつ

表 2 オーストラリアに150種以上自生する植物の科 (第一群) と
オーストラリアに大半の属や種が自生する植物の科 (第二群) (Beadle,1981)

科	オーストラリア産		全世界産	
	属数	種数	属数	種数
第一群				
フトモモ科	47	1300	100	3000
マメ (Papilionaceae) 科	86	846	482	12000
ヤマモガシ科 (第二群にも相当する)	38	840	62	1050
イネ科	135	760	620	10000
キク科	104	705	900	13000
ネムノキ科	10	688	55	2800
カヤツリグサ科	42	530	95	4000
ラン科	75	500	735	20000
エバクリス科 (第二群にも相当する)	28	332	30	400
ミカン科	36	324	150	900
クサトベラ科 (第二群に相当する)	13	300	14	310
アカザ科	22	226	102	1400
アカネ科	38	195	500	6000
シソ科	21	183	180	3500
クロウメモドキ科	16	157	58	900
セリ科	23	156	275	2850
アオギリ科	21	152	60	700
第二群				
ハマジンチョウ科	2	120	4	130
スチリディウム科	4	120	5	150
ザントルロエア科	8	58	8	66
トベラ科	9	49	9	200
セントロレピス科	7	35	7	40
モクマオウ科	1	30	2	65
クノニア科	14	23	26	250
スタクハウシア科	2	23	2	25
タヌキアヤメ科	4	4	4	5

種類 (フトモモ科, ヤマモガシ科, ミカン科, エパクリス科, ネムノキ科等)が多いこと。3) ユーカリノキ属とアカシア属の多数の種がほとんどすべての植生で優占していることによる。

表2の第一群には、オーストラリアに150種以上産する科がリストされている。世界的に大きなラン科, キク科, マメ科, イネ科は、オーストラリアでも大きな科であるが、フトモモ科, ネムノキ科, ヤマモガシ科, エパクリス科等が、多数の種を含んでいるのが特徴的である。表2の第二群には、大部分の種がオーストラリア産の科がリストされている。表4には、65種以上を含む属がリストされているが、多くの属がオーストラリアに固有か準固有である。このように特定の科や属に偏りがちな固有種が、さまざまな環境にうまく適応分化しているのが特徴的であるが、就中、ユーカリノキ属とアカシア属は多数の種を湿潤地帯から(半)乾燥地帯にかけて分化し自然林の優占樹種になっている。オーストラリア大陸が他の植物相から長期間隔離され新しい被子植物の供給が断られたため、特定の属をやりくりして多数の固有種を分化させさまざまなニッチを埋めていった状態を見事に具現した植物群といえる。

固有植物の中には、 Gondwana 植物相の生き残りとして原始的被子植物と考えられ

ている Tasmania (シキミモドキ科), Eupomatia (エウポマチア科), Idiospermum (Idiospermeaceae)なども含まれる。

各植物地理区における属の固有化の割合は、熱帯で14.0%, 温帯で46.6%, 乾燥帯で47.1%である。大多数の固有属は温帯の植物群に類縁をもち、温帯の固有属は、とくに大陸の南西部に集中している。

固有でない種の多くは、ニューギニアや東南アジアの降雨林で見られる種や塩水で容易に分散できる海岸性の種、水生植物その他のコスモポリタンである。

固有属の多くを特徴づけている小型の硬葉は、貧栄養土壤に優占する群で見つかる。この乾生形態は、乾燥に対する適応として直接生じたのではなく、土壤中のリンやチッ素の不足が細胞数の減少や節間の長さの減少をひきおこした結果生じたもので、貧栄養土壤に対する生理的反応と考えられている (Beadle, 1981)。また、ヤマモガシ科やフトモモ科の植物に代表される野火(年に15000回を越える)への適応も、火事の後にできる草木灰を養分としてこれらの植物が発育することから、貧栄養土壤上で発達した適応的習性と考えられている。

4. オーストラリア被子植物相の起原と進化

表 3 オーストラリアに65種以上自生する植物の属

属	(科)	オーストラリア産 種数 (概数)	全世界産 種数 (概数)
アカシア属	(ネムノキ科)	>600	750-800
ユーカリノキ属	(フトモモ科)	450	503
Grevillea	(ヤマモガシ科)	250	260
* Hakea	(ヤマモガシ科)	140	140
Leucopogon	(エバクリス科)	140	150
Melaleuca	(フトモモ科)	140	141
Goodenia	(クサトベラ科)	120	121
Stylidium	(スチリディウム科)	110	114
* Eremophila	(ハマジンチョウ科)	100	100
Hibbertia	(ビワモドキ科)	100	105
ムギワラギク属	(キク科)	100	500
Prasophyllum	(ラン科)	100	105
Ptilotus	(ヒユ科)	100	101
* Pultenaea	(マメ (Papilionaceae) 科)	100	100
カヤツリグサ属	(カヤツリグサ科)	82	550
Fimbristylis	(カヤツリグサ科)	80	300
Olearia	(キク科)	80	100
Pimelea	(ジンチョウゲ科)	80	85
Schoenus	(カヤツリグサ科)	80	100
ナス属	(ナス科)	80	1700
Baeckea	(フトモモ科)	70	72
Boronia	(ミカン科)	70	70
* Daviesia	(マメ (Papilionaceae) 科)	70	70
モウセンゴケ属	(モウセンゴケ科)	70	100
アリノトウグサ属	(アリノトウグサ科)	70	76
クサトベラ属	(クサトベラ科)	70	80-100
Brachycome ¹	(キク科)	70	79
Prostanthera	(シソ科)	65	65

*印は、固有属 (Beadle,1981)

¹ Watanabe & Short(1991)

Hooker (1859)は、オーストラリア被子植物相に、1) オーストラリア固有要素、2) インドーマラヤ要素、3) 南極要素の3要素を認めた。固有要素は、オース

トラリアに固有か準固有で小型の硬葉をもち、温帯の疎林やヒースを構成する種である。インドーマラヤ要素は、熱帯降雨林の構成種で、インドーマラヤ地域に

類縁をもつ。南極要素は、温帯降雨林や高山に生じ、ナンキョクブナにより特徴づけられる植物群で、南米やニュージーランド温帯の植物群に類縁をもつ。これら3要素に加えコスモポリタン種を認めた。このように多様で対照的な要素が混在する上に、古い被子植物の化石が欠けており、裸子植物から急に多数の被子植物に化石植物相がかわることから、Hookerは、「北方からオーストラリア固有要素やインドマラヤ要素の祖先群が、東南部から南極要素の祖先群が、時々、生じた陸橋伝いに侵入し、広大な^{カラ}空のニッチェを利用して適応放散した」というオーストラリア植物相の侵入起原説を提唱した。3要素の分化の程度が異なる原因として、各要素がオーストラリアへ侵入した時期が異なり、オーストラリア固有要素が最初に侵入し、十分適応放散した後に、遅れて侵入してきた2要素は、厳しい競争条件下でわずかな変更しか許されず、祖先群と強い類縁を残したままになっていると解釈された。

プレートテクトニクス理論が提唱された後、種子が鳥や風により運ばれず分布型の形成に陸地の連続を考えねばならないナンキョクブナ属やマツグミ科をはじめオーストラリア植物相の大部分の起原は、ゴンドワナ植物相に求められることになった。オーストラリア植物相が科の

レベルで固有率が低いことは、南半球の各大陸が祖先のゴンドワナ植物相を共有しているため、属や種レベルの固有率が高いことは、ゴンドワナ大陸が分裂後、他の植物相との隔離が長期間に渡ったことと大陸移動の過程で生じた土壌と気候の変化に対応して、古い型の植物群の絶滅と貧栄養土壌と乾燥気候への2度の適応放散の過程で祖先型からの進化的分岐を余儀なくさせられたためと考えられる。現在、熱帯降雨林を構成しているクスノキ科、ホルトノキ科、センダン科、クワ科、フトモモ科、ヤシ科、ムクロジ科、アオギリ科等の種が第三紀始新世の *Cinnamomum flora* と呼ばれる化石植物相から産することや、表4にリストされているナンキョクブナ属(ブナ科)、クノニア科、エスカロニア科、エウクリフィア科、モニミア科、シキミモドキ科等の温帯性木本植物がゴンドワナ大陸起原の各大陸や島に隔離分布していることは、ゴンドワナ植物相が、熱帯性から温帯性までの多様な植物群を含み、当時の気候が温暖・湿润であったことを強く示唆している。ゴンドワナ植物相を共有する大陸の内、オーストラリア植物相は、南米植物相ともっとも強い類縁を残している。

Nelson (1981)は、オーストラリアの被子植物相をつぎのように再分類した。

表 4 主に南半球に局在する科で、ゴンドワナ大陸起原の各地に分布する植物
属の数 (Beadle, 1981)

科	全世界	アフリカ	属数 インド	数 豪	ニューギ	ニユーギ	ニラジド	南米	両大陸に共通な属
セントロレピス科	7	0	0	7	2	3	1		Gaimardia (豪-南米)
クノニア科	27	3	0	14	12	2	4		Weinmannia (豪-南米)
ドナティア科	1	0	0	1	0	1	1		Donatia (豪-南米)
エパクリス科	30	0	1	28	5	5	1		
エスカロニア科	23	4	2	7	5	3	4		
エウクリフィア科	1	0	0	1	0	0	1		Eucryphia (豪-南米)
クサトベラ科	14	0	1	13	5	2	1		Selliera (豪-南米) Scaevola (豪-インド)
モニミア科	34	6	0	10	11	2	9		
ヒレシア科	7	1	0	3	2	1	4		Luzuriaga (豪-南米)
トベラ科	9	1	1	9	3	1	0		トベラ属
ヤマモガシ科	62	14	1	38	8	2	8		Gevuina, Lomatia, Oreocallts, Orites (豪-南米) ヤマモガシ (アジア-豪)
レスチオ科	29	15	0	17	2	3	1		Restio (豪-南アフリカ) Leptocarpus (豪-南米)
スチリディウム科	5	0	1	4	1	3	2		Stylidium (豪-インド) Forstera & Phyllachne (豪-南米)
シキミモドキ科	8	0	0	2	4	1	1		

- 1) ゴンドワナ要素 { 遺存亜要素
固有亜要素

- 2) 侵入要素 { 熱帯亜要素
コスモポリタン亜要素
新南亜要素
インド・ゴンドワナ亜要素

遺存亜要素は、Hooker のインドーマ
ラヤ要素や南極要素の一部を含み、ゴ
ンドワナ植物相の遺存種で、通常、閉鎖し
た森林の湿潤な場所に自生している。ゴ
ンドワナ大陸分裂以後、進化的分岐をほ
とんどしておらず、南半球の他の大陸の
植物とも類縁を残している。固有亜要素
は、温帯や乾燥帯に生じ、祖先型から大

きな進化的分岐をおこした群である。貧栄養土壤が広く発達する過程で、降雨林の端から貧栄養土壤に対する適応が開始され、栄養塩類の含有量減少勾配にそってヒースに到るまでの間に小型の硬葉をもつ多数の固有属が分化した。貧栄養土壤の拡大に合わせて分布域を拡大した硬葉植物群も、やがて、大陸中央に大きくひろがった乾燥帯のため、大部分は、大陸西南部と東部に分布域を縮退させた。現在、乾燥帯には102科503属約2600種が自生しており、フトモモ科(362種)、キク科(253)、イネ科(190)、マメ科(183)、ネムノキ科(165)、アカザ科(136)等が多い。その内、アカシア属(163種)、ユーカリノキ属(86)、*Eremophila*(86)、クサトベラ属(57)、*Melaleuca*(51)が大きな属である。乾燥帯への適応の過程でも多数の属や種の分化がおき107属(13科)が固有になっているが、固有属の数はキク科(23属)でもっとも多く、アブラナ科(14)、アカザ科(13)、イネ科(12)と草本性植物が続く。それ以外の科では、わずかに1~2属が固有であるにすぎない。乾燥帯の植物の多くは、湿潤な温帯に類縁をもち、乾燥に適応して分化してきたものであるが、*Atriplex*, *Maireana*, *Arthrocnemus* 属等は、沿岸部から塩生土壤の乾燥地へ侵入した群である。乾燥帯の草本は、季節的乾燥に適応した一年生のものが多い。

Hopper (1979)は、中湿性森林地域から砂漠域へ降水量が移行する地域で種の密度が高く、多くの種が固有になっていることを示した。この移行帯では気候の攪乱が繰り返され、貧栄養のさまざまな土壤型がモザイク状に発達しているため、植物集団のサイズの変動や分裂が繰り返され、急速な種分化がひきおこされる理想的な状態が作り出されている。種数が多いことは個々の種の分布域が小さいことで、独自性を保持するために生殖的隔離が強く発達している。オーストラリア植物相の細胞学的特徴である基本染色体数の著しい多様性(表5. Smith-White, 1959)は、固有重要素がさかんに分化していた時代の適応的バイオタイプの保存の役割(生殖的隔離)を演じてきたと考えられる。これらの適応放散後は、すでにテストされた環境に適応している親の遺伝子型から最小の間隔をおき生殖的隔離を完成させる保守的な方策(=倍数性, James, 1981)に、染色体レベルの進化も制限されてきていると考えられる。

侵入要素は、主に長距離散布により東南アジア、南米、亜南極諸島から侵入し、長時間かけて蓄積されてきたものである。東南アジア植物相との交換では、アジアからオーストラリアに侵入した植物の数が圧倒的に多い。このことは、オーストラリアが、群落構造が単純で生態系にす

きがあり、外部からの侵入に弱い海洋島植物相の一般的特徴をもっていることを示している。

(神戸大学教養部生物学教室)

参考文献

- Barlow, B. A. : 1981, The Australian flora: Its origin and evolution. *Flora of Australia* 1, 25-75. Aust. Gov. Pub. Serv. Canberra.
- Beadle, N. C. W. : 1981, Origin of the Australian angiosperm flora. In Keast, A. (ed.), *Ecological Biogeography of Australia*. W. Junk, The Hague p. 407-426.
- Bowler, J. M. : 1981, Age, origin and landform expression of aridity in Australia. In Barker, W. R. et al. (eds.) *Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia*. Peacock Publ. South Australia. p. 35-45.
- Burbidge, N. T. : 1960, The phytogeography of the Australian region. *Aust. J. Bot.* 8, 75-209.
- Burbidge, N. T. : 1963, *Dictionary of Australian plant genera*. Angus and Robertson, Sydney.
- Hooker, J. D. : 1859, On the flora of Australia, its origins, affinities and distribution. Lovell Reeve, London.
- Hopper, S. D. : 1979, Biogeographical aspects of speciation in the southwest Australian flora. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 399-422.
- James, S. H. : 1981, Cytoevolutionary patterns, genetic systems and the phytogeography of Australia. In Keast, A. (ed.), *Ecological Biogeography of Australia*. W. Junk. The Hague, p. 763-782.
- Meigs, P. : 1953, World distribution of arid and semi-arid homoclimates. *Reviews of research on arid zone hydrology*. UNESCO, Paris, 203-210.
- Nelson, E. C. : 1981, Phytogeography of southern Australia. In Keast, A. (ed.) *Ecological Biogeography of Australia*. W. Junk, The Hague, p. 733-759.
- Nix, H. A. : 1981, The environment of Terra Australia. In Keast, A. (ed.) *Ecological Biogeography of Australia*. W. Junk, The Hague, p. 103-134.
- Ollier, C. D. : 1977, Early landform evolution in Australia. In Jeans, D. N. (ed.) *A Geography Sydney University Press*, Sydney.
- 大井次三郎 : 1953, 日本植物誌, 至文堂, 東京.
- 大森博雄 : 1983, オーストラリアの「砂漠」地理 28(10) 104-112.
- Smith-White, S. : 1959, Cytological evolution in the Australian flora. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24, 273-289.
- Specht, R. L., Rayson, P. and Jackman, M. F. : 1958, Dark Island Heath VI. Pyric succession. *Aust. J. Bot.* 6, 59-88.
- 武内和彦 : 1984, オーストラリアの植生—植生配列と環境条件— 地理 29(1), 99-106.