
島嶼における生態系のかく乱が固有種の個体群構造に及ぼす影響
——屋久島をフィールドとして——

Effect of artificial disturbances of island ecosystem upon population structure of endemic species—A case study on Yaku Is.

代表研究者	東京大学理学部教授 Prof., Faculty of Sci., Univ. of Tokyo Kunio IWATSUKI	岩 槻 邦 男
協同研究者	東京大学理学部講師 Lecturer., Faculty of Sci., Univ. of Tokyo Tetsukazu YAHARA	矢 原 徹 一
	大阪府立大学農学部助手 Res. Assoc., College of Agriculture, Univ. of Osaka Pref. Hirohumi YAMAGUCHI	山 口 裕 文
	茨城大学理学部助手 Res. Assoc., Faculty of Sci., Ibaraki Univ. Yoshimichi HORI	堀 良 通
	金沢大学理学部教務技官 Res. Assis., Faculty of Sci., Kanazawa Univ. Yasuyuki WATANO	綿 野 泰 行

Hybridizations between an endemic species, *Farfugium hiberniflorum*, and a widely distributed species, *F. japonicum*, are frequently found in artificially disturbed places on Yaku Is. This process was quantitatively examined as a case study for elucidating effects of artificial disturbances of island ecosystem upon population structure of endemic species. The results suggest the following scenario. In undisturbed areas, *F. japonicum* grows in open places along forest margins near seacoasts, whereas *F. hiberniflorum* grows in closed places along stream margins in evergreen forests. Constructions of roads and railways for forestry induced colonization of *F. japonicum* into the habitat of *F. hiberniflorum*. Two species flower during the same season and are frequently pollinated by the same bee species, *Colletes perforator*. Thus interspecific hybridizations occurred frequently in induced sympatric populations. Hybrids are sterile. They were derived mainly from seeds of *F. japonicum* (Table 1). As *F. japonicum* increased, interspecific hybrids increased with a result of decrease in fertility of *F. japonicum*. At high densities of *F. japonicum*, it formed clumped distribution which caused decrease in hybridization rate, because *C. perforator* tends to fly between near-neighbouring plants. As a result, density of hybrids was saturated (Fig. 2).

As another subject, hybridizations between an endemic species, *Ainsliaea fauriana*, and a widely distributed species, *A. apiculata* on Yaku Is. were also studied. In *Ainsliaea*, hybrids are highly fertile. *A. apiculata* and also the hybrid bear cleistogamous flowers at high frequencies, and subsequent generations are successfully produced through segregation by cleistogamy. However, inbreeding prevents hybrids and hybrid derivatives from backcrossing with the parent species. Thus, hybrid populations do not colonize in the natural habitat of parental species.

Based on these results, emphasized was an importance of considering population size, breeding system and pollination system on planning a conservation program of endemic species.

研究目的

島の生物相にはしばしば固有種が含まれているが、島の固有種は一般に個体数が少なく、人為的な生育環境の改変の影響を受けて絶滅の危険にさらされることが多い。島はまた、面積当たりの種数が少なく生物相の構成が単純なために、人為的改変による影響を受けやすい不安定な系でもある。

生育環境の改変のために島の固有種の個体数が減少した場合、種の保全上次の2点が問題となるものと思われる。(1) 近親交配が引き起こされる結果有害遺伝子が発現し個体群の増殖率が低下する。(2) 姉妹種が同じ島に生育している場合、種間雑種が生じやすくなり、固有種個体群の縮小、または遺伝的変成が進行する。しかしながらこれらの予測される影響が野外において定量的に調査された例はほとんどない。本研究は屋久島をフィールドとして上記の問題を検討することを目的として行なわれた。

研究経過

1. 調査対象植物と調査地

予備的な野外調査の結果、固有種のカンツワブキ *Farfugium hiberniflorum* (Makino) Kitamura が広分布種のツワブキ *F. japonicum* (L. f.) Kitamura と、固有種の本ソバハグマ *Ainsliaea faurieana* Beauverd が広分布種のキッコウハグマ *A. apiculata* Schultz-Bip. と、人為的かく乱を受けた場所で頻繁に交雑していることが観察されたので、これらを調査対象植物とした。いずれもキク科の多年生草本である。

ツワブキ、カンツワブキはともに染色体数が $2n=60$ であることが確認された。また、袋かけ実験の結果から、両種ともに自家不和合性であると考えられた。カンツワブキは照葉樹林帯の溪流沿いの岩場に生え、一方、ツワブキは海岸近くの林縁部に生える。両者は人為的かく乱がなければ同所的に生育することは希である。しかし、林道やトロッコ道などの建設によって人為的かく乱を受けた場所では両者は頻繁に混生し、交雑している。種間雑種は不稔性であり、戻し交雑による隔離機構の崩壊は生じていない。このツワブキ・カ

ンツワブキ交雑集団は、交雑が生じることによって固有種の種子稔性や他殖率がどのような影響を受けるかを検討するうえで優れた調査対象であると考えられた。そこで、ツワブキ・カンツワブキ交雑集団においては、交雑率に關与する諸要因(両親種の密度と空間分布、開花期間、送粉昆虫の行動)を定量的に調査し、交雑率・他殖率・稔率との関連を明らかにすることを試みた。また、有害遺伝子発現の有無についても調査した。調査は主として安房川トロッコ道沿い(標高 110 m)で行ない、必要に応じて女川(標高 30 m)で比較対照のための調査を行なった。

キッコウハグマと本ソバハグマはともに $2n=26$ である(渡辺・矢原 未発表)。本ソバハグマは自家不和合性であるが、キッコウハグマは閉鎖花を高頻度でつけ、自殖を行なうことが確かめられた。本ソバハグマは照葉樹林帯からスギ帯下部(1300 m 以下)にかけての溪流沿いの岩上や岩の隙間に生え、増水時には水没するような特殊な立地を好む植物である。キッコウハグマは標高 200 m 以上の照葉樹林、針葉樹林の林内に生え、倒木や岩の上を好む。両種の交雑は原生状態では稀であるが、小杉谷ではトロッコ道の法面に高頻度で雑種が見いだされる。種間雑種は稔性が高く、閉鎖花による自殖を行ない、さまざまな分離型を生じていることが示唆された。そこでキッコウハグマ・本ソバハグマ交雑集団においては、雑種の自殖による分離過程を検討することに主眼をおいて調査を行なった。調査は主として荒川ダム～小杉谷間のトロッコ道沿い(標高 600 m)で行なわれ、補足的な調査をヤクスギランド(標高 1000 m)で行なった。

2. ツワブキとカンツワブキの交雑過程

安房川調査地のトロッコに沿って、小抗道の入口を起点として 200 m のトランセクトを設置し、5 m 間隔でツワブキ・カンツワブキ・種間雑種の個体数を調査した。個体数調査はトロッコ道の法面側 3 m、谷側 1 m の範囲を対象とした。200 m のトランセクト調査後、安房川上流方向にトランセクトを 40 m 延長して補足調査を行なった。図 1 は 240 m のトランセクトに沿ったツワブキ・

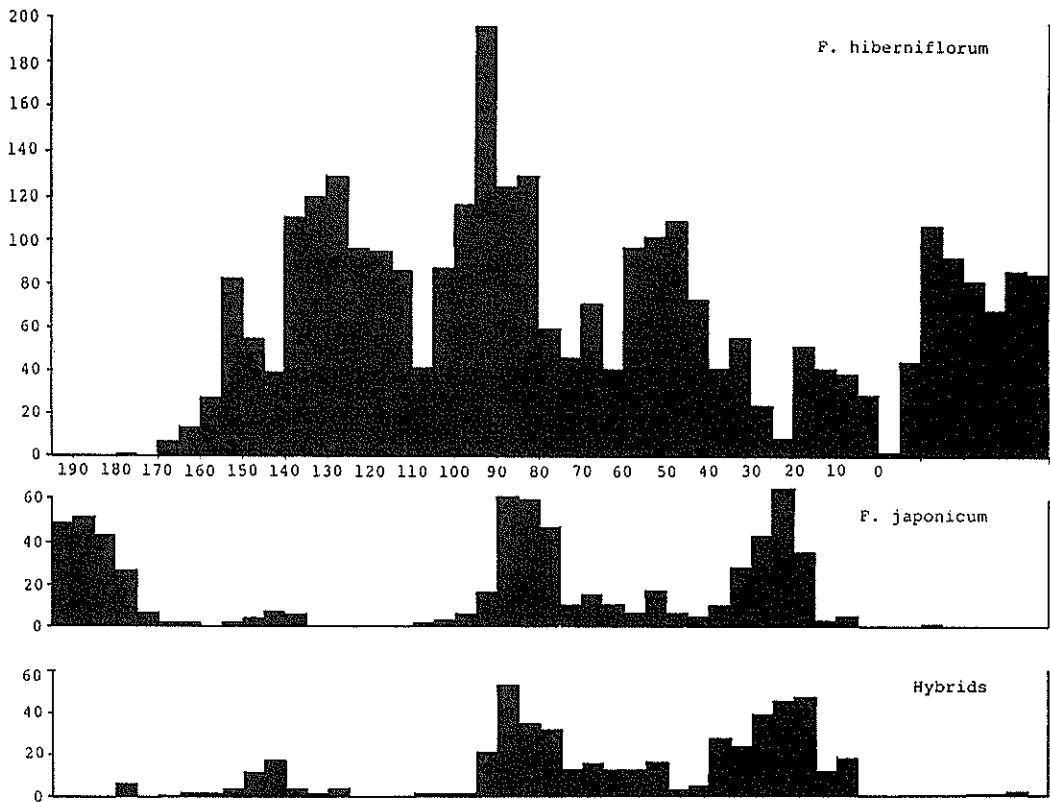


図 1. 安房川調査におけるツワブキ・カンツワブキ・雑種の分布

カンツワブキ・種間雑種の分布を示している。カンツワブキは0~170 m 区間におよび、上流側に個体数の大小はあるものの連続的に分布している。一方、ツワブキは15~35 m, 75~90 m, 175~200 m 区間に明りょうな分布の集中が認められ、135~155 m 区間にも小さなピークがある。種間雑種の分布は、ツワブキの分布のピークに集中分布する傾向を示す。ただし、片親であるカンツワブキが生育していない180~200 m 区間では、ツワブキの分布のピークに当たるともかわからず、種間雑種は見いだされなかった。以上の結果から、種間雑種は主としてツワブキが母親となって生じており、カンツワブキが一定個体数生育している場所ではツワブキの個体数が雑種の出現頻度を規定していることが示唆された。種間雑種が主としてツワブキを母親として生じるという仮説は予備的な後代検定の結果からも支持され

た。表1は女川調査地において採集された種子を播種・育成し、次世代における雑種の出現数を調査した結果を示す。ツワブキ、カンツワブキいずれかのみからなる集団で採集された種子からは、雑種は出現しなかった。混生集団で採集されたツワブキの種子から22個体の植物が育成されたが、このうち520個体は雑種であった。混生集団で採集されたカンツワブキの種子からは233個体の植物が育成されたが、このうち雑種は1個体のみであった。この違いが、どのような要因によってもたらされたかは、今のところ不明である。

図2はツワブキの密度(5 m 区間当たりの個体数)に対して雑種の密度をプロットしたものである。ツワブキの密度が低い区では、ツワブキの密度にほぼ比例して雑種の密度が増加している。しかし、ツワブキの密度が高い区では、雑種の密度

表 1. 純群落および混生集団から採集した種子由来の後代における雑種の出現頻度

	No. families	No. plants	<i>F. japonicum</i>	Hybrid	<i>F. hiberniflorum</i>
Pure					
<i>F. japonicum</i>	3	46	46	0	0
<i>F. hiberniflorum</i>	18	72	0	0	72
Mixed					
<i>F. japonicum</i>	1	22	2	20	0
<i>F. hiberniflorum</i>	42	233	0	1	232

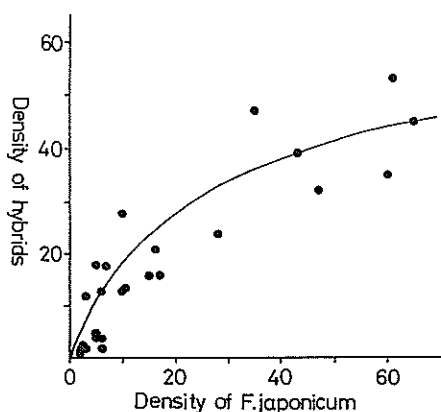


図 2. ツワブキの密度と雑種の密度の関係

はよりゆるやかに増加し、全体として飽和型の曲線に当てはまる関係が示唆された。したがって、ツワブキの密度に依存して種内交配を促進し種間交雑を抑制する要因が作用しているものと推定される。この要因としては、2種の空間分布の変化、開花期間のずれ、送粉昆虫の行動様式などが考えられる。このうち開花期間については、2種の着花数の変化に関する定量的な調査を行なったが、2種間に顕著な差は見いだせなかった。

送粉昆虫の行動様式は2種の空間分布と密接に関わりを持つ要因である。図3は1985年12月1日、2日における10~30m区（ツワブキ高密度区）における送粉昆虫 *Colletes perforator*（ミツバチモドキ属の一種）の訪花パターンを示す。安房川調査地では、*C. perforator*のほか双翅目の昆虫がツワブキ・カンツワブキを訪花したが、訪花頻度は低く、*C. perforator*がこの場所におけるツワブキ・カンツワブキの主要な送粉昆虫と判断された。*C. perforator*は後脚に花粉バス

ケットを持ち、1回の訪花で頭花上の花粉粒の大部分を集め、次の頭花に移動する。個体間の移動に際しては、近い距離にある他個体に移る傾向が強く、飛行距離の分布はL字型を示した（図4）。したがってもし両親種が集中分布をしていれば、種内交配の頻度が機会分布を仮定した期待値よりも高くなるはずである。図5は分布の集中度の指標として ρ 指数を用い、10~30m区における区画サイズの変化に伴う ρ 指数の変化をプロットしたものである。 ρ 指数は機会分布の場合に1、集中分布の場合により大きな値を示す指数で、区画サイズに対してプロットした際に折れ線が水平から下向に変化する点が集中斑（クラump）のおよその面積を示す。図5からツワブキは約8m²、カンツワブキは約2m²の集中斑をもつ集中分布をしていることが理解される。表2は図3のデータに基づいて、種内交配と種間交雑の観察頻度を送粉昆虫が図3中の個体をランダムに訪花すると仮定した場合、および最も近接した個体を選択的に訪花すると仮定した場合の期待値と比較したものである。観察された*C. perforator*の訪花行動は図4に示されたような近接個体を高頻度で訪花するものであるため、ランダム訪花に比べ種内交配を、最近接個体間訪花に比べて種間交雑を促進する要因となっている。

以上の結果から、図2にみられるツワブキ高密度区での雑種の出現数の飽和傾向は、ツワブキの増加に伴いツワブキの集中分布が顕著となり、近接個体を選択する送粉昆虫の行動が種内交配を促進したためではないかと推定される。

図3、表2に示されているように、10~30区では*C. perforator*は雑種にも頻繁に訪花している。

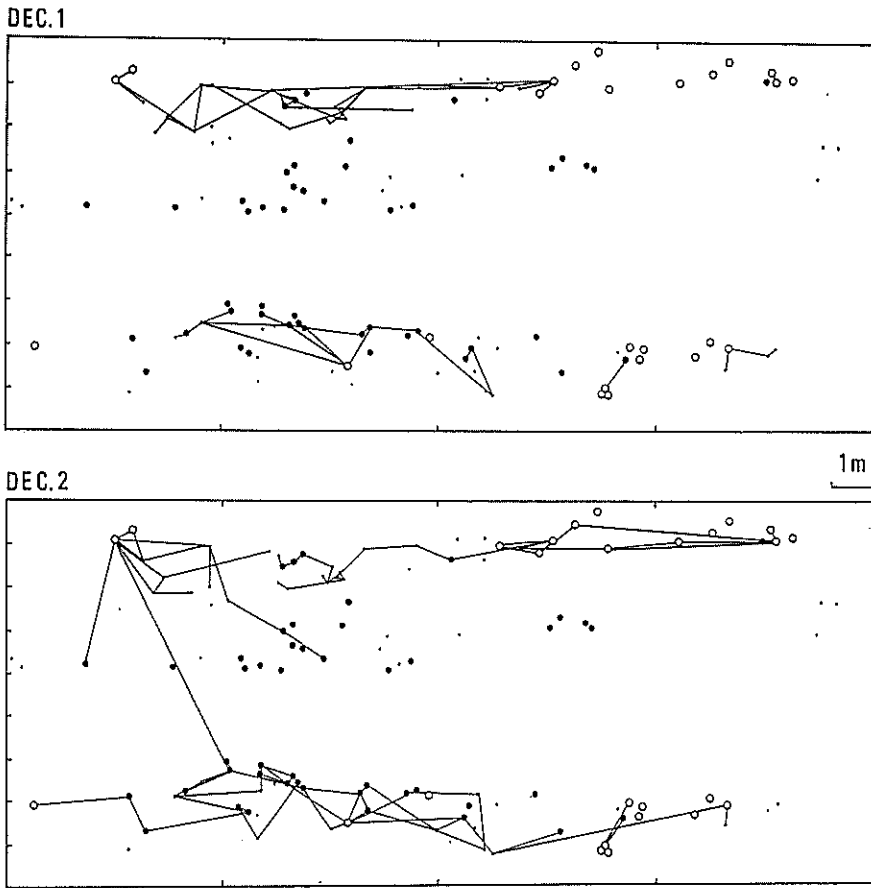


図 3. 安房川調査地 10~30 m 区間における送粉昆虫 *Colletes perforator* の行動
 黒丸: ツワブキ, 白丸: カンツワブキ, 点: 雑種.

表 2. 送粉昆虫の飛行パターンの観察値と期待値の比較

JAP: ツワブキ, HYB: 雑種, HIB: カンツワブキ, 期待値は図 3 に基づき, 送粉昆虫が個体をランダムに選択する (random foraging) または最も近接した個体を次々に選択する (nearest neighbour foraging) と仮定して求めた。

Successive flight	Observed No.	Random foraging		Nearest neighbour foraging	
		Expectation	E-O	Expectation	E-O
JAP-JAP	32	21.7	+10.3	44.9	-12.9
JAP-HYB	18	26.9	- 8.9	14.9	+ 3.1
JAP-HIB	11	20.3	- 9.3	1.2	+ 9.8
HYB-HYB	49	27.5	+21.5	54.3	- 5.3
HYB-JAP	16	33.1	-17.1	15.7	+ 0.3
HYB-HIB	11	15.4	- 4.4	6.0	+ 5.0
HIB-HIB	28	17.7	+10.3	37.9	- 9.9
HIB-JAP	8	9.7	- 1.7	4.8	+ 3.2
HIB-HYB	13	21.6	- 8.6	6.3	+ 6.7

* Statistically significant ($\chi^2 > p=0.005$).

雑種は見掛け上正常な花粉を生産し、*C. perforator* はこれを集めている。したがって、雑種個体が高密度で生育していれば、それは種内交配の機会を減らし、稔実率の低下を招く要因となり得る。表 2 によれば、同種個体間の送粉昆虫の移動は 60 例であり全観察数の 32% にすぎない。

図 6 は 10~30 m 区の混生集団およびトランセクトに隣接する純群落におけるツワブキ、カンツワブキの最大種子稔性の頻度分布を示す。ツワブキ、カンツワブキともに鱗翅目幼虫により若い

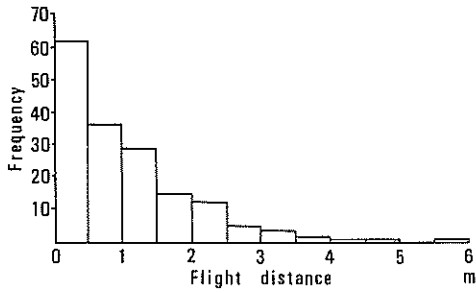


図 4. 送粉昆虫 *Colletes perforator* の飛行距離の頻度分布

種子が食害を受けており、個体当たりの種子稔性については正確な算定が困難であったため、1 個体のうちで最も稔実歩合の高い頭花の稔実率を個体の代表値として用いた。とくにツワブキにおいては、純群落よりも混生集団の稔実率が顕著に低かった。この結果は、雑種および他種個体の密度が高いために種内交配の機会が減少したことによ

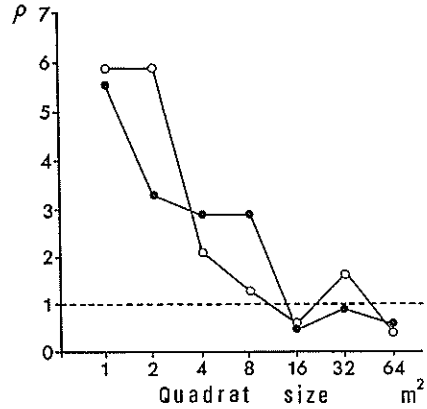


図 5. ρ 指数の区画サイズに伴う変化
黒丸: ツワブキ, 白丸: カンツワブキ. 計算は図 3 の空間分布図にもとづく。

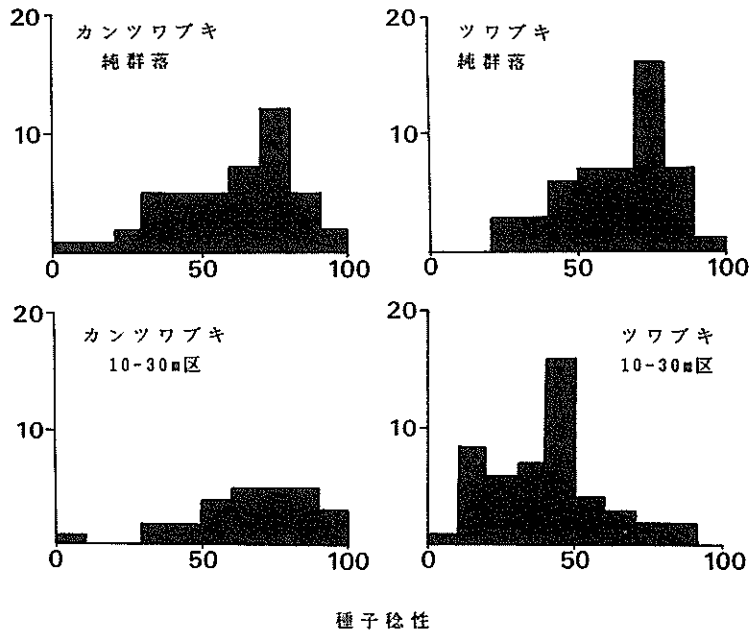


図 6. 純群落および混生集団における最大種子稔性の頻度分布
横軸: 頭花あたり種子稔性の 1 個体中の最大値 (%), 縦軸: 個体数。

表 3. 安房川調査地におけるパーオキシダーゼ・アロザイムの遺伝子型頻度

	F	F/S	S	Total	
85-90 m (3 m×3 m)					
<i>F. japonicum</i>	1	13	31	45	$f(F)=0.17, f(S)=0.83$
	1.30	12.70	31.00		$f=-0.02$
<i>F. hiberniflorum</i>	42	5	0	47	$f(F)=0.95, f(S)=0.05$
	42.41	4.47	0.12		$f=-0.12$
15-20 m (3 m×5 m)					
<i>F. japonicum</i>	3	17	3	23	$f(F)=f(S)=0.50$
	5.75	11.50	5.75		$f=-0.48$
<i>F. hiberniflorum</i>	10	0	0		
	100.00	0.00	0.00		

表 4. 葉緑体欠損遺伝子の発現頻度

	No. families	No. plants	No. alubino	No. families segregated alubino
Ambogawa				
<i>F. japonicum</i>	49	1090	2	2
Hybrid	24	8	0	0
<i>F. hiberniflorum</i>	27	1379	0	0
Onnagawa				
<i>F. japonicum</i>	30	1218	0	0
Hybrid	20	24	0	0
<i>F. hiberniflorum</i>	73	3333	16	7
Ditto*	88	3244	13	6

* Data in 1984. Without asterisk: data in 1985.

るものと思われる。

高頻度の雑種形成に伴う他殖率の変化の有無については、パーオキシダーゼ・アロザイムをマーカーとして検討を試みた。ツワブキとカンツワブキがともに高密度で生育している85~90 m区についての分析結果(表3)は、ランダムな外交配から期待されるハーディワインベルグ平衡からの顕著なずれを示さなかった。他殖率の変化についてより正確な証拠を得るためには、種子集団から育成した幼植物の分離様式を検定する必要があるが、この点は今後の課題として残されている。

有害遺伝子の発現頻度に関しては、安房川10~30 m区および女川調査地から採集した種子を播種・育成した結果、安房川のツワブキおよび女川のカンツワブキから葉緑体欠損変異(alubino)

が分離した。発現頻度は安房川のツワブキで0.18%、女川のカンツワブキで0.40~0.48%であった(表4)。発現頻度と個体数減との関連は今後の検討課題である。

以上の結果を総合すると、ツワブキとカンツワブキの交雑は次のような過程を経て進行しているものと思われる。

①カンツワブキの生育環境である照葉樹林内に林道などを建設した結果、ツワブキの生育が可能となり混生状態が生じた。

②ツワブキとカンツワブキは開花期間が一致し、かつ主たる送粉昆虫を共有しているために両者の交雑を妨げる要因はなく、種間雑種が形成された。

③ツワブキの侵入が進み個体数が増加するの

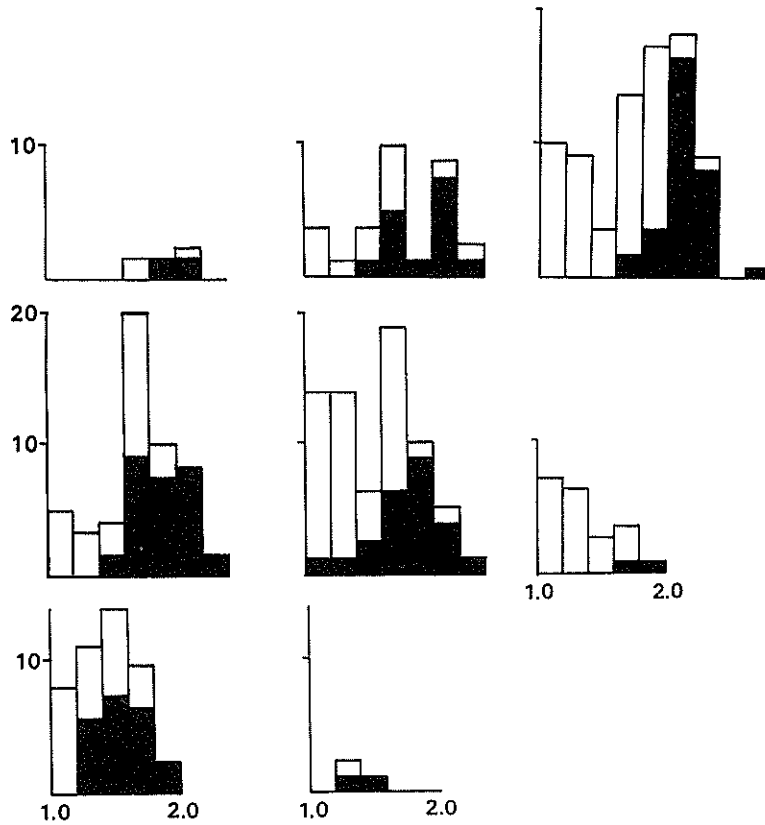


図 7. ヤクスギランド溪流沿い砂質斜面におけるキッコウハグマ・ホソバハグマ・種間雑種の分布とサイズ構成
 左列：斜面上部，中列：斜面中部，右列：斜面下部，上段：ホソバハグマ，中段：種間の雑種，下段：キッコウハグマ，横軸：個体の乾燥重量 (mg, log scale), 縦軸：出現頻度 (斜面上・中・下部それぞれにおける百分率)。黒ぬり部分は花茎をもつ個体。

伴い種間雑種も増え，その結果，カンツワブキの種内交配が抑制され，稔実率が低下した。

④一方，ツワブキが増加し集中分布が著しくなるに伴い，送粉昆虫が近接個体を高頻度で選ぶ結果としてツワブキの種内交配が促進され，雑種形成率は次第に低下した。

3. キッコウハグマとホソバハグマの交雑過程

キッコウハグマが自殖性であること，および種間雑種の稔性が高いことがツワブキ，カンツワブキの場合との相違点である。以下この相違がもたらす結果に限って簡潔に述べることにする。

キッコウハグマは閉鎖花と通常花をつけるが，閉鎖花では葯が2室に退化し，また，1室あたり

の花粉数が著しく少ない。この2形性は種間雑種にもみられ，閉鎖花をつける性質が受け継がれていることがわかる。種間雑種が閉鎖花により自殖を行えば，さまざまな変異型が分離することが予測される。ホソバハグマに特徴的な一對の次端部動原体型染色体をマーカーとして種間雑種を分析した結果，種間雑種にはこのマーカー染色体を持たないもの，1本持つもの，2本持つものが含まれることが明らかとなり，上記の予測は支持された。

種間雑種は高頻度で閉鎖花をつけるため，ホソバハグマとの戻し交雑はごく限られた率でしか生じないものと思われる。そのため雑種の個体数を

決める主たる要因は、雑種の生存にかかわる環境圧と考えられる。図7はヤスクギランドにおける交雑集団の個体群構造についての調査結果を示す。調査地は溪流沿いに土砂の堆積によって生じた高さ約60cmの斜面で、斜面上部はアセビなどの低木が生育し、コケ層が発達しており、キッコウハグマの生育に適した環境であり、斜面下部は増水時には水没する、ホソバハグマの生育に適した環境である。種間雑種は斜面上部および中部に多いが、斜面上部ではサイズの小さな個体が少なく、幼植物の定着しにくい条件があることがわかる。斜面下部では、種間雑種のサイズクラス構成は幼植物に片寄っており、雑種が定着できても生長過程でほとんど枯死してしまうものと思われる。したがって、この場所では両親種の生育適地の間の移行帯である斜面の存在によって、雑種個体群の成立が可能となっていると考えられる。一方、人為的かく乱の程度の大きい小杉谷のトロッコ道沿いには、ほとんど種間雑種のみからなる集団が各所にみられる。トロッコ道建設に伴う移行帯の拡大が種間雑種個体群の拡大をもたらしていると考えられる。

4. ま と め

本研究は固有種と広分布種の交雑過程について定量的に調査された最初の例であり、固有種の保全を考える上での基礎資料として活用し得るものと考えられる。最後に、調査結果をふまえて、種の保全上重要と考えられる二・三の点について指摘を行ないたい。

(1) 個体数の重要性: 個体数の減少は種内交配率の低下、すなわち、稔実率の低下につながり、最終的に増殖率の低下をもたらすことが明らかとなった。これは種の絶滅のメカニズムの一つといえる。個体数が減少過程にある種については、個体数の減少の原因となった環境要因の改善とともに、人為的育成によって個体数の回復をはかることが重要である。

(2) 交配システムの重要性: 他殖性か自殖性

かによって、稔実率や交雑率を制御する仕組みは全く異なったものとなる。また、集団内に含まれる遺伝的変異の保有量も全く異なる。交配システムの把握は種の保全計画立案上極めて重要である。

(3) 送粉システムの重要性: 送粉昆虫の行動様式が稔実率や交雑率に大きな影響を及ぼすことが明らかとなった。植物種の保全に当たっては、主要な送粉昆虫を保護し、その行動様式に十分な注意を払うことが必要である。

本研究に当たり、貴重な助言と暖い励ましをいただいた環境庁霧島屋久国立公園屋久島管理員の三浦金徳(前任)・出江俊夫両氏、および入林に際して便宜を計っていただいた屋久町営林署の関係者の方々に深く感謝する。また、渡辺邦秋(神戸大学)、湯本貴和(京都大学)、池田博(広島大学)各氏には調査にご協力いただき、有意義な助言をいただいた。記して感謝する。

口 頭 発 表

- 1) 矢原徹一, 山口裕文: ツワブキとカンツワブキの交雑過程, 日本植物学会第50回大会(新潟), 昭和60年10月.
- 2) Yahara, T., and H. YAMAGUCHI: Population biology of the hybridization between *Farfugium japonicum* and *F. hiberniflorum*. First International Symposium in Conjunction with Award of the International Prize for Biology, Botany Meeting, Tokyo. Nov. 1985.
- 3) 渡辺邦秋, 池田博, 矢原徹一: 屋久島におけるキッコウハグマとホソバハグマの交雑現象, 日本植物分類学会大会(栃木), 昭和61年3月.
- 4) 堀良通・横井朝子: 屋久島におけるキッコウハグマの個体群構造, 日本生態学会第33回大会(京都), 昭和61年4月.

論 文 発 表

- 1) Yahara, T., H. Yamaguchi & T. Yumoto. 1986. Biology of hybridization between *Farfugium japonicum* and *F. hiberniflorum* (Compositae). In: Modern Aspects of Species, K. Iwatsuki *et al.* (eds.), 183-193.