

長距離散布 —— 分布論からみた散布 ——

小 野 幹 雄

(東京都立大学理学部牧野標本館)

胞子や種子その他の散布体による高等植物の散布 dispersal には2つの異った性格がある。第一はその植物の生活史の中で日常的に起る生殖行為の結果として、親個体を離れて散布体が親の周辺にまき散らされ、その分布域を拡げたり移動させたりすることである。この現象は通常、個体数の増加を伴う。生態学の領域では、この意味での dispersal に「分散」という語を使うことが多い。分散という言葉自体が、分布の拡がりや個体数の増加、そしてその継続的なくり返しを暗黙のうちに前提としたニュアンスをもっている。

これに対し第二の性格はもっとアクシデンタルな側面がある。確率的にはきわめて低い事象でも、何らかの偶然が重なってごく少数の散布体が長距離に移動し、好運にもそこに定着して新しい分布域を作るような場合である。日常的にくり返される可能性はまずない偶発的な現象なので、生態学の対象となることは少ない。昔から植物地理学、とくに分布論の上で論じられることであった。この意味では「散布」という語の方が語感からいっても妥当である。この語には個体数の増加とか、継続的なくり返しといった「分散」の語のもつニュアンスがないからである。分布論ではこの意味を強調して、とくに「跳躍散布 jump-dispersal」ということがある。*1

ところで、通常の散布方式としては散布体を運ぶ媒体 (media) によって、重力散布 geochory, 風散布 anemochory, 水流散布 hydrochory, 動物散布 zoochory などに分類され、植物の側にもそれぞれの media に対応する散布のメカニズムが発達している点は、種子植物の送・受粉 pollination の様式と同様である。

ここではこのうち、分布論で問題にする長距離散布にしばって話を進めよう。長距離散布の場合、散布体自身にマーキングしてその散布状況を追跡・調査することは技術的にきわめて難しい。このため長距離散布の認識は、隔離された地域に域外から侵入した植物を材料に、その起原地 (origin) を推定し、かつ散布のメディアを想定するという、いわば疫学的な方法に頼ったデータが蓄積されてきた。中でも、かつていかなる大陸や陸塊にも地続きになつた歴史をもたない、いわゆる海洋島 oceanic island*2 のフロラの研究がそのようなデータを提供してきた (Carlquist 1965, 1974, Tryon 1979)。また海底火山の爆発や隆起、爆裂による裸地の新生などを契機に、処女地における植物の侵入、定着を継続的に追跡、記載する方法でも貴重なデータが提供されてきた。古くは、Doctors van Leeuwen (1936) によるクラカトウ島での1883年から50年に渡る調査は有名だし、最近ではアイ

表1 主な大陸、大陸島、および海洋島の管束植物フロラ構成の比較

		シダ植物	裸子植物	単子葉植物	双子葉植物	ブナ科
大陸	北アメリカ東部	2.71%	0.58%	28.24%	68.45%	(0.68%)
	フランス	2.09	0.48	21.13	76.29	(0.32)
大陸島	イギリス	3.99	0.77	25.45	69.78	(0.18)
	日本(北海道~九州)	9.59	0.96	27.03	62.42	(0.48)
	琉球列島	13.58	0.27	27.28	58.91	(0.33)
海洋島	ハワイ諸島	12.28	0	14.61	73.09	0
	ガラパゴス諸島	19.71	0	15.65	64.64	0
	小笠原群島	18.08	0.26	28.42	53.23	0

(内数)

データ: Greason (1952), Coste (1937), Clapham, Tutin & Warburg (1957), 大井 (1961), Walker (1976), St. John (1973), Porter (1980), Kobayashi & Ono (1981)

スランド沖の火山島での調査もある(Fridriksson 1984).

海洋島における長距離散布は上記のメディアのうち、とくに風、海流および動物(鳥)によるものが大部分を占める。これは個々の島のフロラを構成する高等植物の散布様式(具体的にはどのようなメディアに適応した散布体をもつか——という面からの解析)から推定される結論である。

このうち風散布は、微小で大量の散布体をもつ植物、たとえばラン科の種子やシダ植物の孢子などが空中に舞い上り、ときには信じられないほどの長距離を飛ばされる。たとえば南極大陸での観測では大量の花粉などに混じって、種子や孢子、さらにクモやカタツムリさえ飛んでいたという(Akers et al. 1979)。ただこれらの散布体が高空を寒冷や紫外線に耐えて無事に飛行し、かつ安全に着地して発芽、定着をできるかどうかは別の問題である。常識的にいってきわめてロスが多い散布方式であるが、長距離散布をこの方式にたよることの多いシダ植物のフロラ中に占める比率(いわゆるシダ率 fern ratio)が、海洋島においては大陸や大陸島のそれにくらべてかなり高いことも知られている(表1)。

一方、海流による散布は、ごく日常的にくり返されるケースと、非常に稀に偶然に起る場合がある。前者のケースはむしろ前述の分散(あるいは拡散)というべき現象で、ハマゴウやグンバイヒルガオ、ハマナタマメ、クサトベラなどとくに熱帯・亜熱帯の海浜植物にごくふつうに見られる。マングローブを形成するヒルギ科その他の植物や、ココヤシなども同様である。日本では黒潮に乗って運ばれる漂着散布体の例としてシナアブラギリ *Aleurites fordii* やククイノキ *A. moluccana* などの熱帯性トウダイグサ科、サガリバナ科のゴバンノアシ *Barringtonia asiatica*、その他の例が報告されている(中西 1983)。これらの多くは比較的頻繁に特定の地域に漂着することと、定着する場所が海浜に限られることから、定着した集団間に隔離による種分化が起るような例は知られていない。いわゆる汎熱帯・汎海浜植物である。これに対しきわめて稀に、たとえば流木などに付着して漂着するようなケースでは、後述の鳥散布の場合と同様な隔離が期待される。Carlquist (1974) が rare-case drift と呼んで frequent drift と区別した例である。

ここではしかし鳥散布の様式を中心に議論を進めよう。鳥によって運ばれる散布体は種子またはそれを内包する果実である。孢子が対象となることはまずない。したがって鳥散布は種子植物に限られ、しかもほとんどの場合被子植物である*3。このことは進化的にも、ジュラ紀末から白亜紀初頭とされる鳥類の出現が、被子植物の登場・発展の時期とほぼ一致することからもうなづけることである。

もともと植物進化における「種子」の出現は陸上維管束植物の生活史の中で、乾燥に対する適応を、その点でのウィークポイントともいえる配偶体(前葉体)とそこに生じる雌性配偶子を胚珠の中に閉じ込めることで完成させたものといえよう。しかしこのことは、一方で孢子のもつ大量かつ長距離の散布能力を犠牲にしたことでもある。さらに被子植物に至って胚珠は子房中に埋没し、栄養的にも乾燥に対してもより万全の保護を受けることとなったが、重量化と大形化はますます進んで散布力を失わざるを得なくなった。鳥に代表される動物散布はこの点で、比較的少数で大形の散布体をかなり確実な方法で一定の habitat に届ける利点をもっている。Carlquist (1974) は鳥による散布を、種子や瘦果に鈎などの付属体をもっていて羽毛に付着して運ばれる鳥体散布(BB)、いちど鳥に食べられてから消化管を通して排出、散布される被食散布(BI)、水鳥の水カキに泥とともに付着して運ばれる付泥散布(BM)および、種子の外表に粘着物質をもっていて鳥のくちばしなどにはりついて運ばれる粘着散布(BV)の四つに分けた*4。この分け方でハワイを始め太平洋諸島のフロラを分析すると、圧倒的に鳥散布型の植物の中でもとくに被食型 BI タイプが主体であることが明らかとなった(Fig. 1)。われわれが小笠原と硫黄列島で行った解析でも、明らかな帰化植物を除く自生植物中で鳥散布によると見られる植物は70%に達し、その中ではやはり BI 型が大半を占めている(Fig. 2)。鳥による長距離散布については古くから、鳥の消化管が短かく種子などの腸内滞留時間が短いこと、渡り鳥の移動ルートが南北方向に限られること、一般に渡りの前には鳥が採餌しないとされることなどから、あまり大きな役割は果さないとの批判がある(Cain 1971など)。しかし実際の海洋島フロラの構成では、上述のように鳥散布型、なかんずく BI 型の散布様式をもつ植物のもつ比率の高さが誰の目にも明らかである。また鳥の飛翔、運搬能力についても次のような報告例がある。Taylor (1954) によればニュージーランド南東約 1,000 km の海洋島マッカーリー Macquarie Isl. からマーキングして放鳥したアホウドリの 1 種 Giant petrel が 4 ヶ月後に 8,000 km 東方の南ジョージア島(南大西洋)で確認されたという。これは東西方向での長距離な移動である。ちなみにこのマッカーリー島の自生種子植物フロラは 35 種でそのすべてが鳥散布型植物であり、そのうちの 33 種までがニュージーランドやオーストラリアに同一種をもち、1,000 km 余りの跳躍散布(jump-dispersal)をしたことは明らかだという(Taylor 1954)。また近藤らの最近のユニークな実験では、ツバキやサザンカの種子がヒヨドリ *Microscelis amaurotis amaurotis* の消化管中に滞留する時間は 71 分から 1,340 分、平均で 155(サザンカ)~156 分(ツバキ)であった(Kondo et al. 1982)。しかも

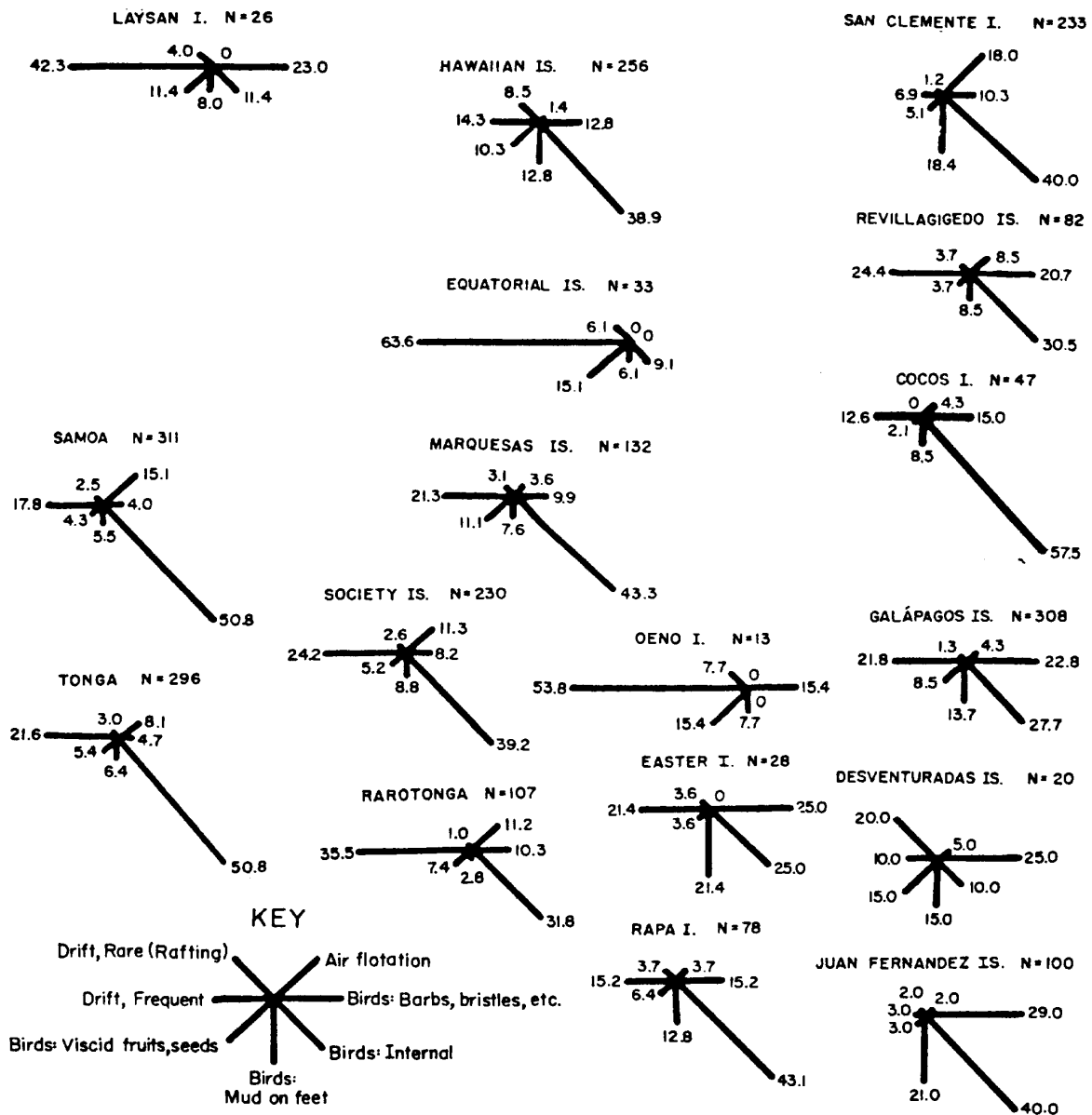


図1 太平洋上の海洋島フロラの散布様式にもとづく比較 (Carlquist 1974).

種皮をつけたまま食べさせた場合は排出後も例外なく発芽能力を保持していた。この例では種子の腸内滞留時間は最長22時間(サザンカ)に達する。きわめて稀な偶然としてなら数日間、1,000 km 余の跳躍散布は十分に期待できる数値として注目に値しよう。

ところで、このような解析の過程でもう一つ顕著な現象が注目された。隔離された海洋島ではそこに外部から散布、侵入する生物種に対してきびしいフィルターがかかる反面、ひとたび侵入して定着した種にとっては他の類縁種との競合関係から解放されるいわゆる生態的解放 ecological release を背景として、新たな種分化の進行が促進される。その結果、その島(または群島)内のさまざまな habitat において、顕著に適應した一群の固有種群が生じ、その島固有の属、ときには科のレベルとして扱われる例が多い。ガラパゴス諸島のキク科 *Scalesia*

属を始め、ハワイ諸島のサワギキョウ科(Lobeliaceae)の諸属やフトモモ属 *Meterosideros* カナリア諸島のキク科 *Argyranthemum* 属などは有名な例であり (Carlquist 1974, Ono 1960, 1970, 1971, Humphrie 1976, 1979), 規模は小さいが小笠原諸島のミカン科の固有属シロテツ *Boninia* 属の例もある。また属を分けないまでも、ガラパゴスの *Peperomia* (コンショウ科), カナリア諸島の *Sonchus* (キク科) など多数の固有種群に分化した例は多く、小笠原でもトベラ属やムラサキシキブ属などで群島内分化の固有種群が知られている (Ono 1984, Kawakubo 1986)。これらの適應放散的な種分化それ自体は別の機会に論じるとして、ここで注目しておきたいのは、それらの植物の散布様式である。

このような島内または群島内種分化の非常に顕著な植物群の散布様式をハワイ、ガラパゴス、小笠原、硫黄列

表2 海洋島群島における種分化の顕著な代表例とその散布形態
(硫黄列島については固有種を生じている属全部)

群 島	属	科	当初侵入(移住) 種 数(推定)	現存固 有種数	散布様式
HAWAII*	<i>Cyrtandra</i>	Gesneriaceae	1	130	BI
	<i>Hedyotis</i>	Rubiaceae	1	50	BI/(BM)
	<i>Peperomia</i>	Piperaceae	1	48	BV
	<i>Cyanea</i>	Campanulaceae	1	48	BI/BV
	<i>Labordia</i>	Loganiaceae	1	40	BI
	<i>Phyllostegia</i>	Labiatae	1	40	BI
	<i>Stenogyne</i>	Labiatae	1	40	BI
	<i>Pelea</i>	Rutaceae	1	40	BI
	<i>Schidea</i>	Caryophyllaceae	1	32	BM
	<i>Pittosporum</i>	Pittosporaceae	1	30	BV
GALAPAGOS**	<i>Opuntia</i>	Cactaceae	1	17	BI
	<i>Alternanthera</i>	Amaranthaceae	1	15	BI/BB
	<i>Scalesia</i>	Compositae	1	12	BI/(BB)
	<i>Acalypha</i>	Euphorbiaceae	1	9	BI/BB
	<i>Mollugo</i>	Aizoaceae	1	9	BI/BM
	<i>Peperomia</i>	Piperaceae	1	5	BV
BONIN***	<i>Pittosporum</i>	Pittosporaceae	1	4	BV
	<i>Symplocos</i>	Symplocaceae	1	3	BI
	<i>Callicarpa</i>	Verbenaceae	1	3	BI
	<i>Ilex</i>	Aquifoliaceae	1	3	BI
	<i>Ficus</i>	Moraceae	1	3	BI
	<i>Machilus</i>	Lauraceae	1	3	BI
VOLCANO****	<i>Rubus</i>	Rosaceae	1	1	BI
	<i>Elaeocarpus</i>	Elaeocarpaceae	1	1	BI
	<i>Melastoma</i>	Melastomataceae	1	1	?
	<i>Ochrosia</i>	Apocynaceae	1	1	D
	<i>Hedyotis</i>	Rubiaceae	1/2	1	BI
	<i>Alpinia</i>	Zingiberaceae	1	1	BI
	<i>Carex</i>	Cyperaceae	2	1	BM
	<i>Goodyera</i>	Orchidaceae	2	1	A

データの出典：* Carlquist (1974), ** Wiggins (1971), *** Ono and Sugawara (1981).
(**** 小野 (未発表))

島などのフロラについて調べてみると表2のようになる。一見して明らかなようにこれらの植物群はほとんどすべてが鳥散布型植物であり、中でも被食型 BI タイプのものが圧倒的に多い。この事実は何を示唆するのだろうか。前述のように島における適応放散的な種分化は、島に侵入してきた植物種が島内あるいは近隣の群島内の異った

habitat に二次的、三次的に拡散し、競合関係からの解放 ecological release の条件下で多様な分化をとげた結果と解釈されている。その場合、受け皿としての環境の多様性は島の大きさや山の高さ、その他の地形の複雑さなどであるが、植物側でいえばいかに能率よく安全に、近隣の諸環境に散布体がくり返し拡散できるかという点

にかかっている。ここでいう拡散は、最初の段階での島への散布、侵入の場合のような偶然的、跳躍的な散布 (jump-dispersal) ではなく、日常時、反復的に頻繁かつ安全に行われる種子や果実の分散である。この拡散には被食型の鳥散布はきわめて有利であろう。その理由は、上例のように一般的には鳥の消化管内での種子滞留時間は数時間と短かく、鳥の島内 (あるいは群島内) での自由な飛翔の間に、さまざまな habitat に無差別にバ

ラまかれることになるからである。この点、同じ鳥散布でも水かきにこびりつくタイプ (BM) は、水鳥が湿地から湿地に飛び渡って水かきの泥を落すだけで、種子は湿地や水辺という特定の habitat の間でしか運ばれない。また BB 型も鳥が飛翔中に落すよりは特定の habitat に離着陸する際に鳥体を離れることが多いようである。海流散布に至っては沿岸海浜以外に散布体が運ばれる手ではない。その点で島内あるいは群島内のさまざまな生

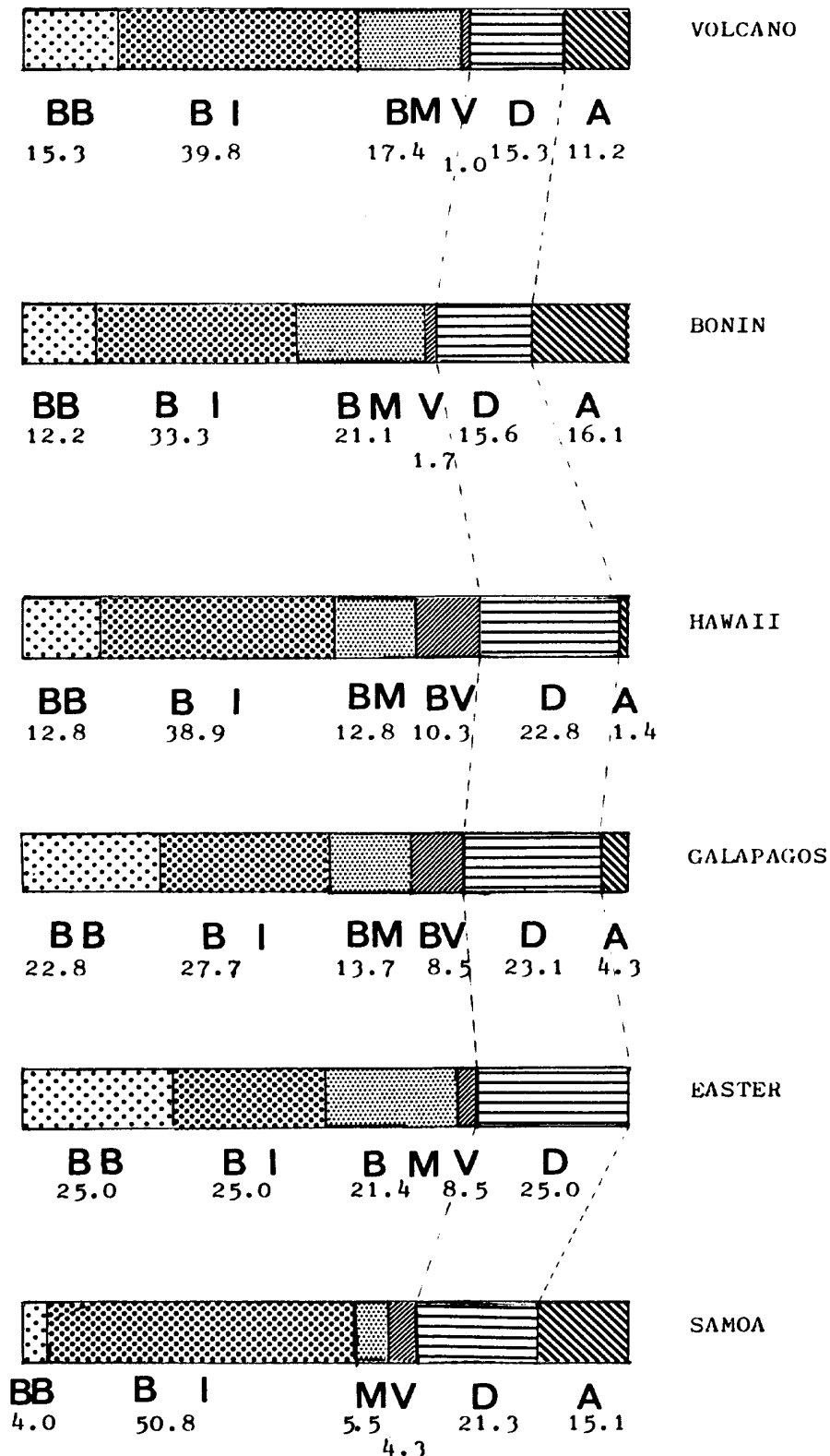


図2 推定される当初侵入種 (original immigrant) の散布様式

育環境に無差別的に、かつ頻繁な分散が期待できるのは風散布型 (A) から BI, BV の鳥散布であろう。このうち、最初の侵入段階での長距離散布の可能性との相乗効果を考えると鳥被食 (BI) 型植物の優位性が明らかになってくる。表にみられる顕著な傾向はこの論理で説明できるのではなからうか。小笠原の南西約 250 km にある、小笠原よりもはるかに新しい*5 とされる硫黄列島のフロラは、小笠原諸島のそのいわば satellite と位置づけられるが、筆者が行った解析ではさらに上述の傾向が強く、鳥被食型 BI の比率はほぼ 40% に達している (図 2)。また北硫黄島の固有とされる 7 種は 2 種を除いてすべてこの BI 型であった。このことも上述の推論と矛盾しない事実である。

このように隔離された海洋島における種分化の過程として、きわめて偶然的、かつ長距離の跳躍散布による最初の侵入者 original immigrant の定着を第 1 段階として、その個体からの二次的、三次的な分散が近隣のさまざまな habitat へ行われることによって起る分化を第 2 段階と想定することができよう。第 1 段階では original immigrant のもつ遺伝子構成の特性、いわゆる遺伝子浮動 genetic drift が背景として働いて創始者効果 founder effect を示すことが多からうし、第 2 段階の背景は前述の生態的解放 ecological release である。そして何れの段階でも散布体を選び込むキャリアーとして鳥、なかんずく被食型鳥散布の果す大きな役割をくり返し指摘しておきたい。

注 記

- *1 Pielou (1979) によるとこれらの用語は次のように定義される。広義の散布・分散 dispersal のうち本稿で論じるような、比較的長距離のアクシデンタルな散布を跳躍散布 jump-dispersal という。この場合、散布体はかなりの長距離を、短時間に、突発的に運ばれ、しかもその途中は仮に着地したとしても到底無事に発芽定着できないような異質 (不適) な環境を飛び越して行われる。海や砂漠や氷原を飛び越すような場合を想定してよい。拡散 diffusion は反対に、日常的な分散の連続として、その生物にとって好適 (hospitable) な環境の中を徐々に分布を拡げ、あるいは移動することである。この場合、長距離の移動は何代も世代を重ねる中で実現する。
- *2 海洋島 oceanic island. 海洋 (大洋) 起原の島嶼で地史的に大陸と地続きになったことのない島を海洋島または大洋島とよび、大陸の一部が切れて生じた大陸島 continental island と区別する。より厳密な術語としては前者を Thalassogenous, 後者を Chersogenous とよぶ提唱もある。
- *3 裸子植物でも鳥散布と考えられる例はビャクシン属

Juniperus と若干のマツ属に知られる (Salomonson 1978, Van der Wall et al. 1977)。とくに *Juniperus* はその肉質の種皮を鳥が食べる被食型散布で、小笠原のシマムロ *J. boninensis* を始めパーミュエダ、カナリアなどの島嶼に隔離された固有種が知られている。マツ属では日本のハイマツがホシガラスによって散布されるといわれている。

- *4 Carlquist (1974) の分類は鳥散布の中で、貯食性および吐き戻しによる種子の放出、散布を区別していない。広い意味での被食型 BI に含めているとも考えられるが。
- *5 硫黄列島 (火山列島, 英名 Volcano Islands) は富士火山帯の延長上に並ぶ海底火山起原の列島で、北、中、南の 3 島とも明瞭な火口をもち、海上に現れたのは第 4 紀の後半以降といわれ (菊地 1982)、中硫黄島に到っては 2~3000 年前ともいわれる (貝塚 1982)。第 3 紀中新世以後の出現とされる小笠原群島に比してはるかに新しい。

補 足

本稿の編集段階で編集委員の矢原氏からいくつかの貴重な指摘を頂いた。その中で、群島内の二次的種分化に関しては鳥ばかりではなく風散布も同様に重要であり、それについても論じるべきだという指摘があったので筆者の意見を述べたい。

本稿の最後の部分で述べた群島内での種分化では、長距離の偶発的な跳躍散布をとげたあとの第二の段階として、近隣の多様な habitat に対して、二次的、三次的な散布を繰り返されることが、群島内種分化を進める上で効果があり、被食型の鳥散布はその点でとくに有効であろうと推論した。しかし、たしかにこの第二段階に関する限りは風散布も同様の効果をもつと考えられる。この第二段階では島内あるいは群島中の島間で、比較的近い距離にあるさまざまな habitat に対して、頻繁かつ無選択的に散布がくり返され、それぞれの habitat で、生態的解放を背景として適応放散的に種分化が進行することを想定するわけだから、冠毛で飛ばされる風散布型のキク科植物などは有利であろう。事実、太平洋諸島におけるセンダングサ属 *Bidens* (Carlquist 1966, 1974) や *Emilia* 属 (Nicolson 1980)、カナリア諸島のハチジョウナ属 *Sonchus* (Aldridge 1975, 1979) などは顕著な適応放散的種分化を示す風散布植物だし、小笠原諸島においてもワダン属 *Crepidiastrum* が 3 種もの固有種に分化している (Ono & Kobayashi 1986)。しかし隔離が十分に効いている海洋島のフロラでみると、風散布型植物の比率は決して高くはない (図 1, 2)。また適応放散的な種分化を起している例も鳥散布型に比してはるかに少ない (表 2)。これは上述の第一段階、つまり偶発的

な長距離の跳躍散布という点で風散布型の不利(成功率の低さ)を示唆しているのではなかろうか。胞子や花粉の場合は別として、冠毛をもつ瘦果や翼果の場合の風散布は、日常的な“分散”にとっては有効であっても、ここで論じる長距離の、それも海を越えるような跳躍散布にとっては効果は疑がわしいと筆者は考えている。

引用文献

- Akers, T. G., R. L. Edmonds, C. L. Kramer, B. Lighthart, M. L. McManus, H. E. Schlichting Jr. A. M. Salomon and J. C. Spendlove. 1979. Source and characteristics of airborne materials. In: R. Edmond ed. *Aerobiology* p. 11-84. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg PE.
- Albridge, A. E. 1979. Evolution within a single genus: *Sonchus* in Macaronesia. In: D. Bromwell (ed.) *Plants and Islands*, 279-291. Academic Press, London.
- Balgooy, M. M. J. van. 1960. Preliminary plant geographical analysis of the Pacific. *Blumea* 10: 387-433.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution and dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 11: 15-39.
- Cain S. A. 1971. *Foundation of Plant Geography*. Hafner, New York.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life*. Nat. Hist. Press, New York.
- . 1966. The diota of long distance dispersal, I. Principle of dispersal and evolution. *Quart. Rev. Biol.* 41: 247-270.
- . 1974. *Island Biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- Clapham, A. R., T. G. Tutin and E. F. Warburgh. 1957. *Flora of the British Isles*. Cambridge Univ. Press.
- Coste, A. H. 1937. *Flore de la France*. Tome I & II. Libr. des Sciences et de Arts, Paris.
- Fridriksson, S. 1984. Surtsey, two decade later. *Iceland Rev.* 22: 20-25.
- Greason, H. A. 1952. *New Britton and Brown Illustrated Flora*. New York Bot. Gard. New York
- Humphries, C. J. 1976. Evolution and endemism in *Argyranthemum* (Compositae). *Botanica Macaronesia* 1: 25-50.
- . 1979. Endemism and evolution in Macaronesia. In: D. Bromwell (ed.) *Plants and Islands*, 172-199, Academic Press, London.
- 貝塚爽平・長岡信治・宮内崇裕. 1981. 硫黄島の地形と地質. 小笠原諸島自然環境現況調査報告 113-134, 東京都.
- Kawakubo, N. 1986. Morphological variation of three endemic species of *Callicarpa* (Verbenaceae) in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Pl. Sp. Biol.* 1: 59-68.
- 菊地隆男・今泉俊文・和田光生. 1981. 北硫黄島の地形と地質. 小笠原諸島自然環境現況調査報告 95-112, 東京都.
- Kobayashi, S. and M. Ono. 1987. A revised list of vascular plants indigenous to the Bonin (Ogasawara) and the Volcano Islands. *Ogasawara Research* 13: 1-55.
- Kondo, K., O. Socmen, M. Sagawa and T. Nakanano. 1982. Ecology of dispersal system in polymorphic seeds of *Camellia* in Japan. *Oyton* 42: 133-141.
- Leeuwen, W. M. D. van. 1936. Krakatau 1883-1933. *Ann. Jardin Bot. Buitenzorg* 46-47: 1-506.
- 中西弘樹. 1983. 熱帯植物の散布体の漂着—I. 海洋と生物 5: 57-61.
- Nicolson D. H. 1980. Summary of cytological information on *Emilia* and the taxonomy of four Pacific taxa of *Emilia* (Compositae). *Syst. Bot.* 5: 39-407.
- 大井次三郎. 1961. 日本植物誌. 至文堂. 東京
- Ono, M. 1967. Chromosome number of *Scalesia*, an endemic genus of the Galapagos Islands. *J. Jpn. Bot.* 42: 353-360.
- . 1971. Chromosome number of *Scalesia*, an endemic genus of the Galapagos Islands. (2). *Jpn. Bot.* 46: 327-334.
- . 1985. Speciation and distribution of *Pitopsisporum* in the Bonin Islands. In: H. Hara (ed.) *Origin and Evolution of Diversity in Plants and Plant Communities*. Academia Sci. Book, Tokyo.
- 小野幹雄. 1970. ガラパゴス群島における適応と種分化——キク科 *Scalesia* 属を中心に——. *生物科学* 22: 1-9.
- 小野幹雄・菅原俊子. 1981. 散布様式にもとづく小笠原種子植物フロアの解析. *Ogasawara Research* 5: 25-40.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography*. John Wiley &

- Sons, New York.
- Porter, D. 1979. Endemism and evolution in Galapagos Island vascular plants. *In* D. Bromwell(ed.) Plants and Islands Academic Press, London.
- Salomonsen, M. G. 1978. Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper seeds *Oecologia* **32** : 333-339.
- St. John, H. 1973. List of Flowering Plants in Hawaii. Pacific Botanic Garden, Kauai, Hawaii.
- Taylor, B. W. 1954. An example of long dispersal. *Ecology* **35** : 569-572.
- Tryon, R. 1979. Biogeography of the Antillian flora. *In* : D. Bromwell(ed.) Plants and Islands, 55-68, Academic Press. London.
- Waker, E. H. 1976. Flora of Okinawa and the Southern Ryukyu Islands. Smithsonian Inst. Press, Washington D. C.
- Wiggins I. and D. Porter. 1971. Flora of the Galapagos Islands. Stanford University Press, Stanford.