

島嶼における顕花植物の性表現

— 雌雄異株をめぐる —

川 窪 伸 光

(鹿児島大学教育学部)

はじめに

島は四方を海で囲まれ、極めて明快な地理的隔離状況下にある場である。とくに、かつて一度も大陸と陸続きになったことのない海洋島は、その場自体の誕生以来、隔離されつづけている独特の土地である。また、多くの島は大陸に比べ地史的に著しく若く、大陸でかつて起こったであろう進化的現象も垣間見れる可能性があり、生物進化の実験場とまでいわれてきた (Carlquist, 1965, 1974; MacArthur & Wilson, 1967; Bramwell, 1979)。島は、大陸での生物進化の理解へ刺激を与えるような研究成果が得られる場であると同時に、大陸の生物で観察されてきた現象や、考えられてきた仮説や推論を再検討する重要な場であると理解できるであろう。

そのような島々の一つである小笠原諸島で、私はムラサキシキブ属植物を対象に形態変異と性表現に関する研究をつづけてきた。そしてその過程で、小笠原産同属の固有種3種に、他の地域の同属種ではみられない雌雄異株が存在することがわかり (Kawakubo, 1990)、私は島嶼環境と顕花植物の性表現の関係について強く興味をもつようになった。本稿では、島嶼環境における顕花植物の性表現全般について、現在までにどのような現象が記載され議論されてきたのかの概要をまとめ、とくに島における雌雄異株の顕花植物の成立過程について考えてみたい。まず島の植物相ではどんな性表現の構成がみられるのかを検討し、つぎに島の雌雄異株の植物種はどのように成立したのか、つまり、雌雄異株が島嶼内で進化したのか、もしくは雌雄異株の祖先種が移住してきたのかについて検討する。

島の植物相には雌雄異株の種群が多い？

海洋島で私達が現在見ることのできる植物たちは、かつて海を乗り越え移住してきた祖先個体の子孫達である。このような極めて明快な隔離地へ長距離散布され成功してきた個体は、どのような繁殖様式をそなえた個体であったのだろうか？

この疑問に対して Baker (1955) は、1個体でも繁殖が可能である繁殖様式、つまり自家和合性でかつ雌雄同株である個体（もしくはアポミクシスや栄養繁殖ができる個体）が有利であったであろうと考えた。2粒以上

の種子が、時間的にも空間的にも近くで一緒に生長する機会を必要とする自家不和合性の個体に比べ、自家和合性の個体では、1粒の種子が長距離を経て散布され、同種個体がない地に到達した場合でも、繁殖集団をつくり始めることが可能であると考えられるからである。くわえて、島のような新たな地では、大陸で親株が花粉を媒介してもらっていた訪花昆虫の生息は期待できないが、自家和合性のある個体であれば訪花昆虫が欠如していても、雄しべと雌しべは隣接しているので偶発的な受粉によっていくらかの種子をつくれる可能性がある。この自家和合性をそなえた分類群の、長距離散布の後の個体群成立における有利さは、Stebbins (1957) によって “Baker's law” と呼ばれ、直感的に理解できることもあって、その後広く支持されてきた。

ところが Carlquist (1965, 1966a, 1966b) は、この “Baker's law” の島嶼環境での適用に異議を唱えた。彼の観察によれば、ハワイ諸島に雌雄異株の植物が多く生育し、“Baker's law” のいう植物の雌雄異株の島における不利さは現実的なものというより、たぶん想像上のものであるだろうとまで述べている。また彼は、島嶼環境では侵入後の雌雄異株による外交配の価値が高いため、少なくとも2個体の子孫が同時に侵入する必要性が、そんなに強い不利益とはならないのではないかと、“Baker's law” に対立する考えを明らかにした。そして、もし雌雄異株の一団がハワイに移住してきたとしたら、“Baker's law” は部分的にしる棄却されるべきであろうと述べた。

Carlquist (1974) は “Island Biology” のなかで、島の植物の繁殖様式の総合的検討を試み、ハワイ諸島に自生する顕花植物の性表現を詳細に検討した。彼は約1500の自生種の花器形態や交配様式を観察し、約43%の種に単性花の存在を認め、単性花や雌雄異熟を含めた外交配様式を備えている種が自生種全体の約74%にもなることを明らかにした。また海岸植生などのいわゆる先駆的植物種がかなり厳密な自殖を行なっている可能性を認めながらも、外交配のみを行なう雌雄異株の種がハワイの顕花植物相全体の約28%にもなることを指摘した (表1)。この雌雄異株の種の頻度は Yampolsky & Yampolsky (1922) の世界の顕花植物の性表現を総合的に検討した唯一のデータに比較すると著しく高く、島嶼環境において雌雄異株が “Baker's law” が言うほど不利

な状態におかれていない可能性を示唆している。また Carlquist は同書のなかで、ニュージーランドの植物相の約14.5%が雌雄異株であることを指摘し、島嶼植物相の特徴として高頻度の雌雄異株の存在は注目に価すると考えた。また小笠原諸島の植物相の性表現について、文献上で集計したところ、少なくとも9.7%の分類群が雌雄異株であることが判明した（表1）。

では実際、島の植物相には雌雄異株の種が大陸に比べ高頻度で存在しているのであろうか？ 先に示した Yampolsky & Yampolsky (1922) のデータは、現在、性表現を議論するうえでは十分に古く、また具体的検討に耐えられるものではないと思われる。そこで表2に Baker & Cox (1984) がまとめたデータを中心に、島の植物相から報告されている雌雄異株の構成比率と、その島と比較可能な大陸の地域植物相を示した。注目すべき点を列挙してみると、1. 現在データのある島々の中で、雌雄異株の比率はハワイ諸島において最高であるが、それは50%を越えるほどの高頻度ではない。つまり表中のいずれの島でも雌雄両方の繁殖器官が1個体内に存在する株をもつような性表現のほうが、雌雄異株の種群より著しく多い。2. ばらつきはあるものの温帯域の島においてよりは、熱帯域の島において雌雄異株は高頻度に存在する傾向にある。3. 熱帯域でも最高標高が低い島より、高い島で高頻度の雌雄異株が存在する。4. 比較しうる大陸のデータが著しく限られ、雌雄異株が高頻度に存在する島との対応データがほとんどないために、表中からは島に雌雄異株が大陸に比べ高頻度に存在する傾向はよみとれない。

Baker & Cox (1984) はさらに島嶼域の植物相の雌雄異株の種の頻度と島の最高標高や赤道からの距離との間で相関関係を解析した（図1）。その結果、雌雄異株の種の頻度は、島の最高標高と赤道への近さ（低緯度さ）の両方に強く相関を示した。また Bawa & Opler (19

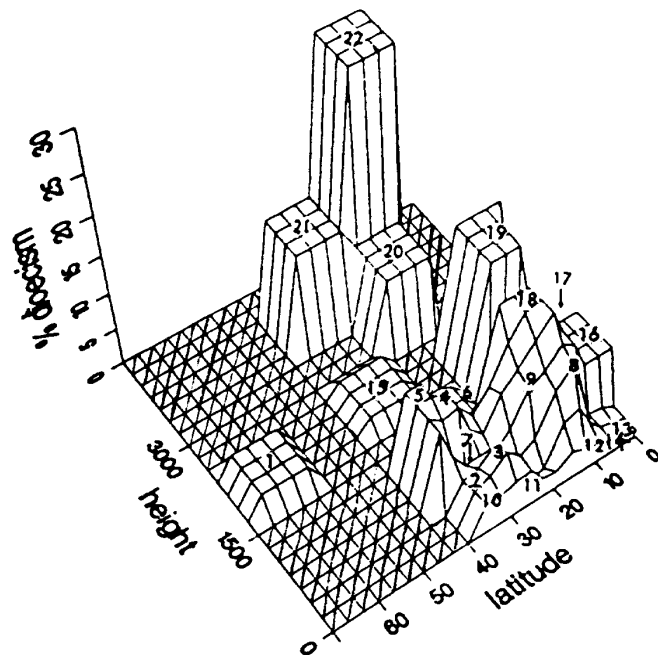


図1. 22の島々の緯度および最高標高と雌雄異株の被子植物の比率 (Baker & Cox, 1984)

(1)Iceland, (2)San Nicolas, (3)San Clemente, (4)Norfolk, (5)Juan Fernandez, (6)Guadalupe (Pacific Ocean), (7)Easter Island, (8)Guam, (9)Mauritius, (10)Bermuda, (11)Leeward Islands (Hawaii), (12)Bikini, (13)Aldabra, (14)Chagos archipelago, (15)Azores, (16)Seychelles, (17)Galapagos, (18)Tonga, (19)Samoa, (20)Reunion, (21)New Zealand, (22)Hawaii.

75) は、熱帯林の構成種と個々の個体の性表現を温帯林のそれらと比較し、一般的に熱帯林に雌雄異株が多く見られることを明らかにしている。その中で彼らは、ハワイの植物相における高頻度の雌雄異株についても言及し、高頻度の原因のひとつとしてハワイが熱帯域にあり、その熱帯の植物相の特性が現われている可能性を指摘している。

これらの研究の成果をふまえて考えると、島嶼域で観察される雌雄異株の種の頻度は島嶼環境それ自体の影響

表1. 顕花植物の性表現の地域間比較

性表現 Sexual form	世界各地集計 *	ハワイ諸島 **	小笠原諸島	
	%	%	種数	%
雌雄同株 Hermaphrodite	72	56.9	326	70.3
雌雄異花同株 Monoecious	7	5.5	34	7.3
雌花両性花同株 Gynomonoeious		4.4	13	2.8
雄花両性花同株 Andromonoecious	7	2.5	7	1.5
雑居性同株 Polygamomonoeious		0.5	9	1.9
雌雄異株 Dioecious	4	27.7	45	9.7
雌花両性花異株 Gynodioecious		2.6	—	—
雄花両性花異株 Androdioecious	10	—	—	—
雑居性異株 Polygamodioecious		—	—	—
不 明	—	—	30	6.5
計	100	100	464	100

*: Yampolsky & Yampolsky (1922); **: Carlquist (1974)

というよりは、多くの島が熱帯域に位置することや、島の植物相の供給源となった大陸の植物相の影響を受けている可能性が高いように思える。しかし表2で検討したように、熱帯域の島の植物相と比較できる大陸のデータは著しく限られており、この点は今後の熱帯域での研究成果を待たないかぎり、はっきりとした結論は出せない。また根本的問題のひとつとして、ハワイのような高頻度の雌雄異株が報告されている島の植物相と比較しうる大陸を限定できるか否かがある。ハワイは太平洋の中央に位置しすべての大陸から著しく隔離されており、現在のハワイの植物相の起源は一つの地域とは考えられない。したがって植物相の比較ではなく、ハワイの個々の分類群の起源となる分類群を個別に検討しないかぎり、大陸の影響は厳密には議論できないであろう。

結局のところ、島の雌雄異株の種の構成比が大陸に比べ有意に高いのか否か、現在のデータでは明らかではない。しかし隔離された地である島には、無視できないほどの頻度で雌雄異株の種群が生育していることは事実である。それではどのようにして雌雄異株の種群は島に成立したのであろうか？その成立過程を、“Baker's law”が有利として自殖系の雌雄同株の個体の島への侵

入からの場合と、不利な繁殖様式と考えられる雌雄異株の侵入からの場合のそれぞれで検討を進めてみよう。

雌雄異株の分類群の島における成立

1. 自殖系雌雄同株の侵入と雌雄異株への進化

“Baker's law”が有利としている自殖系の雌雄同株の個体の島への侵入から、雌雄異株の種群の成立を考える場合、侵入後の性表現の進化を考えなければならない。顕花植物における雌雄異株への選択圧については、ここで簡単に扱えないほど数多くの議論がなされてきたが（その概要はBawa (1980) や Willson (1983) 等に詳しい）、本稿では島嶼環境下での雌雄異株への進化について焦点を絞って議論する。

Carlquist はハワイ諸島の顕花植物相に雌雄異株の種群が多く存在することに気づいてから、その理由を島嶼環境の特殊性がもたらすものと考えてきた。つまり厳密な外交配を行なう雌雄異株は島では価値が高くなるのではないかと考えた。島において非常に限られた少数個体で構成される侵入初期の集団では、新たな環境への適応

表2. 島嶼と大陸の顕花植物相における雌雄異株の種の頻度
(Bawa, 1980; Baker & Cox 1984; Kawakubo, 未発表)

島 嶼 の 気候的環境	島 嶼	種 数	雌雄異株の 構成比(%)	比較可能な 大 陸	種 数	雌雄異株の 構成比(%)
冷 温 帯 域	Iceland	472	3	British Isles	1489	3
暖 温 帯 域	Azores	391	2	Portugal	2183	2
	Bermuda	136	4	Carolinas	3274	4
	San Clemente	221	2	California	3727	3
	San Nicolas	92	6	"	"	"
亜 熱 帯 域	Guadalupe	116	3	Baja California	2564	3
	Juan Fernandez	141	11			
	Norfolk Island	153	12			
	Bonin	464	9.7			
	New Zealand	1800	13	South Australia	?	3.9
亜熱帯乾燥地域	Easter	30	0			
熱帯乾燥地域	Galapagos	439	3	Ecuador	635	3 (?)
熱帯域 低島	Bikini Atoll	44	2			
	Leeward Islands	40	0			
	Barro Colorado Is	?	9			
	Aldabra	171	4			
	Chagos Arch.	71	1			
熱帯域 高島						
インド洋域	Reunion	838	4			
	Mauritius	682	11			
	Seychelles	237	8	India	?	6.7
太平洋域	Tonga	404	16			
	Guam	279	13			
	Samoa	539	17			

を有利にする遺伝的変異を最大に発現可能にする外交配が、大陸においてよりも必要になると考えたのだ。この考えには、ハワイ諸島におけるいくつかの植物群の驚くべき適応放散をまのあたりにして、島における遺伝的変異の重要性を認識した Carlquist の信念が感じられるが、1970年代前半までは雌雄異株の進化を担う根本的な力は、外交配への選択圧であるとほとんど普遍的に考えられていたのも事実である。

また Baker (1967) は島で外交配の価値が高いのであれば、自殖系雌雄同株から生じる有効な外交配できる性表現が、花序における変化によって達成されるはずとした。遺伝学的に自家不和合性の構築は非常に複雑でなかなか起こりそうもないとされているが、雌雄異株の確立は花序におけるオーキシンバランスの変化以上のものではなく、自家不和合性の場合に比べ達成されやすいといわれている (Heslop-Harrison, 1957; Baker, 1959)。そして Baker は、雌雄異株は自家不和合性の貧弱な代用品として、外交配への選択圧の下で確立されてきた可能性があると考えた。

一方1970年代後半以降には、雌雄異株への進化を外交配の増加への選択圧だけからではなく、雌器官や雄器官への資源配分の観点から論じられるようになってきた。つまり限られた資源で繁殖成功度を最大化できる性表現として雌雄異株が進化してきた場合が検討されるようになった (Charnov, 1982)。島の顕花植物を取り巻く環境のうち、雌雄異株への進化に関係する選択圧となりうるものとして、花粉媒介者、種子散布者、捕食者との関係があげられる (Bawa, 1980)。

島に生息する花粉媒介者や種子散布者は、昆虫類であれ鳥類であれ、植物種と同様に、隔離された土地への侵入と集団の成立の成功者に限られるので、おのずと大陸とは異なった構成の生物群となる (Carlquist, 1974)。つまり島に侵入した顕花植物は大陸で花粉媒介してもらっていた種群とは異なった生物群と関係を持たねばならなくなるし、種子散布においても同様である。したがって新たな環境でより多くの子孫を残せる繁殖様式のひとつとして雌雄異株が進化してきた可能性がある。

花粉や蜜、果実や種子をより多く生産するか、より質を高くするなどして、新たな花粉媒介者や種子散布者にとってより魅力ある花器や果実を備えるには何らかの投資が必要であり、結果として島に侵入した植物は繁殖への資源配分を大陸の祖先種とは異なった様式を採用していくはずである (Janzen, 1977; Bawa, 1980)。もし花粉媒介者を引きつける競争、雄における同性間の競争に著しく大きな投資が必要となり、また一方、散布者により多くの種子を運んでもらうための雌への投資が雌の適応度を著しく高めるのであれば、雄器官のみを備える雄株と、雌器官のみを備える雌株への専門化は起こる可能性がある。他の生物種群に花粉媒介や種子散布を依存する種が島に侵入した場合、雌雄異株への進化は起こり

やすいかもしれない (Bawa, 1980; Givnish, 1982)。

種子捕食者が雌雄異株の進化の選択圧として働く可能性については、Janzen (1971) が検討している。種子捕食者にとって、雌雄異株の種は、雌雄同株の種に比べ、捕食の対象個体(結実する株)の密度が $1/2$ であり、効率の悪い手間がかかる対象である可能性がある。この選択圧が、島嶼環境で限られた食物資源を必死で探し求める種子捕食者によって、島における顕花植物の成立のある段階、たとえば成立初期の集団が分布を拡大していく過程などで強く作用したとしたら、雌雄異株への進化は起こるのかもしれない。一方、種子ではなく花器の全体もしくは一部を対象とする捕食者が雌雄異株の進化を導く場合については、Bawa & Opler (1975) や Bawa (1980) が検討している。この場合、雌雄異株の雌株が、雄株に比べれば数少ない花をつけかつ花粉を生産しないために、捕食者にとって効率のよい対象とならない可能性に着目している。これら2つの考え方は、島に生息する捕食者自体の大陸とは異なった環境下での行動において、植物種の雌雄異株という特性が、雌雄同株の場合に比べ多くの種子を残せる可能性を示してはいる。しかし雌雄異株への進化が捕食者によって推し進められる環境条件はさらに著しく限定されたものであろうし、この可能性を詳細に検討するにはあまりにもデータが少ないのが現状である。

ここまで島に侵入した自殖の雌雄同株の植物から雌雄異株への進化について検討してきたが、その進化に影響する因子は多様であり、各因子の重要性は分類群や生息環境などの違いによって異なることが明らかである。島においては、移住してきた自家不和合性のある分類群の祖先集団で、近交弱勢をさける外交配の有利性はたぶん重要な役割を演じたであろうし、また大陸とは異なる島の独特の昆虫相や鳥相は移住種の資源配分に影響を与えたであろう。その結果、一部の分類群に雌雄異株への進化が生じたのかもしれない。

ところで島に生育する雌雄異株の植物のうち、実際に島で雌雄異株への進化を経験した分類群はどのくらい推定されているのであろうか? Carlquist (1974) は、ハワイ諸島に生育する約220属の顕花植物のうち、34属は雌雄異株の分類群を含むとし、その34属中、ハワイ諸島に移住後に雌雄異株へ進化した可能性が高い属として19属をあげている(表3)。これらの19属はハワイ以外の他の地域では雌雄異株ではないことをその理由としてしめている。しかしその後、これらの属のうち、少なくとも10属はハワイ以外の地域でも雌雄異株を含むことが明らかになり (Bawa, 1982)、また日本における性表現を文献(佐竹ほか編 1989; 小野・小林 1983) から検討したところ、7属は日本においても雌雄異株を含むことが判明した。したがって、ハワイ諸島で雌雄異株へ進化した分類群の数は、いくつかの分類群に他の地域での平行進化を仮定したとしても、Carlquist (1974)

表3. ハワイ諸島で雌雄異株が進化したと考えられる属 (Carlquist, 1975) の他の地域での性表現

科 名	属 名	ハワイ諸島 での性表現	小笠原諸島での 性表現と該当種	日本全体	その他の 地域* *
ヒユ科	Charpentiera	D	— (H-M)	— (H,C,D)	D
モチノキ科	Ilex	D	D シマモチ	D,C	D
トウダイグサ科	Claoxylon	D	D	D (C,M)	D
アリノトウグサ科	Gunnera	D	—	— (H,D)	D
マチン科	Labordia	D	— (H)	— (H)	•
ヤブコウジ科	Myrsine	D	D シマタイミンタチバナ	D	D
トベラ科	Pittosporum	D	D シロトベラ	H-D	D
アカネ科	Bobea	D	— (H)	— (H)	•
アカネ科	Canthium	D	— (H)	— (H)	•
アカネ科	Hedyotis	D	H シマザクラ	H	•
アカネ科	Straussia	D	— (H)	— (H)	•
ミカン科	Zanthoxylum	D	— (D-C)	D	D
ビャクダン科	Santalum	D	H ムニンビャクダン	H	•
ムクロジ科	Dodonaea	D	M? ハウチワノキ	D	D
ユキノシタ科	Broussaisia	D	— (H)	— (H)	•
ジンチョウゲ科	Wikstroemia	D	H ムニンアオガンピ	H	•
イラクサ科	Touchardia	D	— (M)	— (M-D)	•
イラクサ科	Urea	D	— (M)	— (M-D)	D
オシロイバナ科	Pisonia	D*	—	— (M-D)	D

D: 雌雄異株; H: 雌雄同株; M: 雌雄異花同株; C: 雑居性

—は同属が分布していないことを意味する。()内は同属の科の状態を示す。

Pisonia D*については1種についてのみハワイでの進化を推定している。

その他の地域* *はハワイ以外の地に雌雄異株が認められると Bawa (1982) が示した属。

表4. ハワイ諸島とニュージーランド諸島の被子植物の固有属と非固有属における性的二形の発生率 (Bawa, 1982)

	固有属を除いた属における性的二形を 示す分類群を含む属の比率		固有属のなかで性的二形を示す 分類群を含む属の比率	
		%		%
ハ ワ イ 諸 島	20 (38)		20 (6)	
ニュージーランド諸島	22 (66)		13 (6)	

()内は該当する属数

が考えていたよりは大幅に少なく見積られるべきものかもしれない。

また Bawa (1982) は、島において雌雄異株への進化が起りやすいのであれば、その島で進化した分類群を含むであろう島嶼固有の属には性的二形を示す分類群が多くみられるはずであると考え、ハワイ諸島とニュージーランドの顕花植物相において雌雄異株の検討をおこなった (表4)。その結果、いずれの諸島でも、固有属のうちに性的二形を示す分類群を含む属の割合は、固有属を除いた残りすべての属においての割合を越えることはなく、島で雌雄異株への進化が起りやすい可能性に疑問がなげかけられた。さらに彼は、両諸島の雌雄異株をともなった固有属が、ほとんどの場合、雌雄異株が極めてふつうである科に属していることも指摘している。

上記のことを考え合わせると、島に生育する雌雄異株の分類群のいくらかは、島に到着後、前述の選択圧下で雌雄異株への進化を経験したかもしれないが、多くの分

類群は島に侵入以前から雌雄異株という特性を備えていた可能性が高いように思われる。

2. 雌雄異株個体群の侵入と成立

“Baker's law” が広く支持されてきたように、雌雄異株の分類群が地理的に著しく隔離された島で成立するにはいくつかの困難が想定されている。まず、どんな繁殖様式の生物にも該当する「海を越えての侵入」が第一の困難としてあげられるが、雌雄異株の植物が特に侵入および初期繁殖において解決せねばならないものに「繁殖できる特定2個体 (雌雄) の時間的にも距離的にも隣接した侵入の必要性」がある。また「特定2個体を結び付ける花粉媒介者の存在 (先住)」は島で個体群が分布を拡大していくうえで必要となろう。島に生育する雌雄異株の分類群のほとんどが、もし島嶼環境下で雌雄異株へ進化していないとしたら、上記の困難はなんらかの方

法で克服されてきたはずである。雌雄異株の分類群の島での成立は、かれらの生態的特性に着目することによって、その可能性を探ることができる。

第一に注目すべき雌雄異株植物の生態的特性に散布様式がある。Bawa (1980) は雌雄異株と種子散布様式の関連を検討している。その中で彼は、熱帯低地の乾燥した落葉樹林や湿った常緑樹林内で、風散布植物種に比べて動物散布植物種が雌雄異株である場合が多いことや、また世界中のセンダン科の49属において、動物散布される属の多くが雌雄異株の種のみで構成されていることを明らかにした(表5)。Bawa はさらに裸子植物についても検討を行ない、動物に散布される可能性が高い種のみで構成される属のほとんどが雌雄異株であり、一方風散布される種のみで構成される属のほとんどが雌雄異花同株である事実も示している(表6)。これら雌雄異株と動物散布の間の明らかな関連は、動物によって散布される種子が雌雄異株の個体の子孫である可能性が比較的高いことを意味している。

一般に良く知られているように植物種が島に侵入する際の散布様式として鳥散布は重要視されている。Carlquist (1974) は、種子が長距離にわたって存在する海を

乗り越え島に到着できる散布様式を総合的に解析し、風散布、鳥散布、海流散布の重要性を検討した。その結果、ハワイ諸島をはじめとして多く島の植物相の成立には、鳥散布植物の到着がもっとも大きな役割を果たしたであろうことを明らかにした。鳥散布は、ねばねばしたり逆歯のある刺を備えている果実や種子の羽毛への付着、泥にまじって足への付着、そして食べられ消化管内にとどまるなどの様式で実現されるが、著しい地理的隔離下にあるハワイ諸島や小笠原諸島などでは、食べられることによって運ばれてきた鳥散布植物が著しく多い傾向にあることも判明している(Carlquist, 1974; 小野・菅原 1981)。

ここで散布者である鳥自体の効率の良い採餌行動を考えてみると、雌雄異株の種が容易に島に移住できる可能性が明らかになる。餌をもとめて木々をめぐる植物食もしくは雑食性の鳥が、果実や種子の1粒のみを1箇所では採餌することは考えにくく、むしろ1箇所の採餌場所ではできるだけ多くの果実や種子を取るはずである。とすれば、採餌個体は雌雄異株の種では果実のなる雌個体上で、必然的に雌雄を含む複数の種子を消化管内に送り込むはずである。そして、もしその鳥個体が消化管内

表5. 繁殖様式と散布様式の相関 (Bawa, 1980)

森林もしくは分類群	繁殖様式	種数 (センダン科では属数)	
		動物散布	風散布
熱帯低地の乾燥した落葉樹林 (Palo Verde, Costa Rica)	雌雄異株	30	3
	雌雄同株もしくは雌雄異花同株	60	26
熱帯低地の湿った常緑樹林 (La Selva, Costa Rica)	雌雄異株	66	0
	雌雄同株もしくは雌雄異花同株	222	29
センダン科	雌雄異株	16	0
	雌雄同株もしくは雌雄異花同株	9	12

センダン科では、雌雄異株の分類群と雌雄同株もしくは雌雄異花同株の分類群の両方を含む属は解析から除外してある。しかし、そのような属は12属のみであった。

表6. 裸子植物*における雌雄異株と種子形態の相関

繁殖様式	属の数**	
	肉質の仮種皮, 花托, 種皮などをそなえた種子	翼のある種子
雌雄異株	28	2
雌雄異花同株	2	38

*: Givnish (1980) による。

** : 雌雄異株の分類群と雌雄異花同株の分類群の両方を含んでいた6属などの8属は解析から除外した(詳しくは Bawa, 1980)。

に種子をためこんだまま島へ移住したならば、糞に含まれた種子群は初期繁殖集団をつくるうえで十分な移住者たちであると考えられる。

そのうえ、もし Bawa (1980) の指摘したように、動物(鳥)散布植物が、他の散布様式の植物に比べ、雌雄異株である比率が高いのであれば、島に侵入する植物群は性表現において片寄った構成をもつことになる。つまり雌雄異株植物が、雌雄同株植物に比べ、隔離された島に散布されやすい傾向が見られるであろう。これら島嶼植物相の成立と鳥散布様式の関連と、動物(鳥)散布様式と雌雄異株の関連との相乗作用とでもいうべき結果として、島嶼環境下の雌雄異株の種の頻度は説明されるかもしれない (Bawa, 1982)。また、もし島の隔離の程度が高くなるにつれて、植物が島へ侵入する際の重要な散布様式として鳥散布の頻度が高くなるのであれば、移住してくる雌雄異株の種の比率と島の隔離の程度との間には正の相関関係がみられるかもしれない。

表7は、表2で紹介したデータのうち、島の植物相の構成種数が200種以上である島での雌雄異株の種の比率と、その島ともっとも近い大陸の距離の概算とをならべて示したものである。雌雄異株の比率は、島の地理的隔離の程度にあきらかに正相関しており、“Baker's law”のいう長距離散布後の個体群成立における自家和合性をそなえた分類群の有利さが、雌雄異株の散布様式との関連性のまゝでは無力のように思える程である。鳥散布との関連によって、繁殖に2個体以上を必要とする雌雄異株の困難が解決されているだけではなく、雌雄異株植物が著しく隔離された島へ選択的に運び込まれていく可能性さうかびあがってくる。

さて次に検討すべき雌雄異株の分類群の特性は生活型である。Bawa (1980) は雌雄異株の分類群の特徴のひとつとして多年生をあげている。彼によれば、草本の植物に比較して、木本、灌木、つる植物には雌雄異株の種の頻度が高く(表8)、そのうえ草本の雌雄異株の種のほとんどは多年生であるという。この雌雄異株と多年生の関連で、島での初期繁殖集団の成立を考えると、雌雄異株の種は多年生で寿命が長いので、最初に侵入した1個体が別の性の同種個体の到着を待つことができ、2個体以上を必要とする繁殖の困難をのりきれる可能性がある (Baker & Cox, 1984)。前段落で検討した状況に相当するような、島の地理的隔離があまりに著しく大きいために初期繁殖集団の成立をたった1度の偶発的侵入に頼らなければならない場合は別としても、種子の島への侵入頻度がある程度想定される場合は、最初に侵入した1個体が一年生であるより多年生の植物のほうが、雌雄異株の初期繁殖集団の成立には有利である。Cox (1985) は、雌雄異株の島への移住の可能性を、侵入頻度と個体の寿命に着目してコンピュータシミュレーションを行なって検討している。その結果、雌雄異株の種の島での初期繁殖集団の成立は、一年生では著しく困難で

表7. 島の顕花植物相の雌雄異株の比率と大陸からの距離との関係

島 嶼 名	種 数	雌雄異株の比率 (%)	大陸からの距離 (km)
San Clemente	221	2	90
Iceland	472	3	300
Reunion	838	4	800
Seychelles	237	8	1000
Bonin	464	9.7	1000
Mauritius	682	11	1000
Galapagos	439	3	1100
Azores	391	2	1500
New Zealand	1800	13	1600
Guam	279	13	1900
Tonga	404	16	3200
Samoa	539	17	3800
Hawaii	1467	28	3800

表8. 異なった生活型にみられる雌雄異株の種の頻度 (Bawa, 1980)

生活型	雌雄異株の種の頻度 (%)		
	North Carolina	Barro Colorado Island	California
高 木 性	12	21	20-33
灌 木 性	14	11	0-23
つ る 性	16	11	---
草 本 性	1	2	4-9

表9. コスタリカの乾燥した林における雌雄異株と花粉媒介様式の相関 (Bawa, 1980)

花粉媒介様式	該当木本種の比率 (%)	
	雌雄両全同株／雌雄異花同株 (N=94)	雌雄異株 (N=28)
中型-大型ハナバチ類	25	1
小型ハナバチ類もしくは opportunistic	26	80
甲 虫 類	14	3
ハエ・アブ類	1	2
カリバチ類	3	2
ガ 類	19	9
チョウ類	1	0
ハチドリ類 (鳥)	3	0
コウモリ類	8	0
風	0	3

あるのに対し、1個体に50年以上の寿命（繁殖期間）があるような多年生では、比較的低頻度の一度の1粒の種子による侵入でも容易になされることが予想された。雌雄異株植物の多年生は、ある程度の頻度での島への侵入がおこる状況下では、かれらの困難をのりこえる特性となろう。

最後に「特定2個体を結び付ける花粉媒介者の存在（島での先住）」の必要性という雌雄異株植物の困難について検討する。雌雄異株の種の多くは、特定の訪花指向性をもたない小型の昆虫類、とくに小型のハチ類（コハナバチ科、ハキリバチ科、ハリナシ族など）やハエ類の複数種によって花粉媒介されていることが熱帯において明らかになっており（表9）（Bawa & Opler, 1975; Bawa, 1980, 1982），また温帯域の日本においても同様の傾向があきらかに認められる（Kato et al., 1990; Inoue et al., 1990）。この雌雄異株の特性は、繁殖に特定の花粉媒介者の存在を不可欠とする場合に比べ、著しい地理的隔離によって大陸とは異なった貧弱な昆虫相をもつ海洋島（Carlquist, 1974）での繁殖において都合が良いと考えることができる。つまり大陸で花粉媒介してもらっていた動物種群とは異なった相手とも柔軟に関係を結ぶことが、雌雄異株の植物にとって容易になされる可能性があり、雌雄の両方が含まれる複数個体が島に侵入した場合、花粉媒介者に関する困難はほとんどないのかもしれない。

以上、雌雄異株の分類群の島への侵入と成立について議論してきたが、ここで、雌雄異株（異体）という性表現が植物に限られた性表現ではなく、推定される困難は島に現在生息する動物種の多くにとっても克服されてきたものであることにふれる必要があろう。確かに“Baker's law”のいう島嶼侵入初期における自殖の有利性には説得力があり、もし動物種でも1個体で繁殖が可能な種が島に侵入すれば、雌雄異株（異体）である動物種に比べ、何なく成功をおさめるに違いない。しかし現実には雌雄同株（同体）の動物種の多くにおいても、繁殖のためには2個体以上が必要である。もし島の動物のすべてが、常にたった1個体の妊娠した雌の到着からはじまったと仮定しないなら、どんな生物であれ複数個体の島への侵入の可能性は否定されるものではないはずである（Carlquist, 1974）。また“Baker's law”のいう島嶼侵入初期における自殖の有利性を再検討する上で、「いかなる性表現を備えた個体も同頻度で、それも1個体のみで、島へ侵入する」という暗黙の了解をうけている仮定の存在に気づかねばなるまい。植物の場合、多くの動物種とは異なり、確かに1個体のみで繁殖が可能な繁殖様式が数多く存在している。しかし、動物には認められていない散布様式と繁殖様式間の無視できない関係が植物にあるかぎり、長距離散布を想定している“Baker's law”は絶対的な有効性をもたないように思える。

おわりに

本稿で私は、島嶼環境に関係する顕花植物の性表現、とくに雌雄異株について、K. S. Bawaをはじめとする先人達の研究成果の概要を紹介し、わずかではあるが検討を試みた。現在までの報告にしたがえば、島には雌雄異株の植物種群が無視できないほどの比率で生育し、それらの多くは雌雄異株のまま移住してきた可能性が高いように思われた。しかし本稿を書く過程で、次のような問題点にも気づかされた。確かに島には独特の生物相が存在し、今回取り上げた性表現の問題も含めた、いわゆる“Island Syndrome”といわれる非常に興味深い現象がみられる（Carlquist, 1974）が、現在までの議論の推移をながめると、島だけのデータのみからの議論では明らかな行き詰まりがあるように思えた。かつて島に成立した祖先集団はどこからかやってきたのであり、その由来の地の状況を明らかにしないかぎり、彼らの進化を推論することはできないはずだ。島で注目されてきた生物の特性に、他の地域、大陸での特性にも注目して比較議論してこそ、島の生物相の成立や進化のみならず、生物全体の進化を考えることができる。とくに性表現については旧熱帯域での解析結果が待たれるであろうし、それも漠然とした植物相の比較よりは特定分類群を対象としての検討が詳細に行なわれることが望まれる。また性表現自体の解析の難しさは根本的問題かもしれない。現在の研究水準では、花器内の雌雄器官の形態のみならず、それぞれの性のふるまいを自然集団において時間的・空間的に詳細に検討してはじめて性表現が決定できると考えられている（Lloyd, 1976; Godley, 1979）。しかし、そのような検討の結果で得られている有効なデータは顕花植物全体をみわたしても数少ない。まして島嶼に生育する植物の性表現についてのデータはほんのわずかである。したがって、花器形態がまさに遺伝子交換様式を決定しているような雌雄異株といった性表現以外は、本来は検討に価しないデータである可能性がある。雌雄同花同株でも雌雄器官の発現様式によっては、機能的に雌雄異株 functional dioecy であることも十分に考えられる（Lloyd, 1979, 1980）ことからすれば、研究解析対象となる分類群を著しく限ったとしても、詳細な検討のうえで議論を発展させていくべきであろう。

最後に私の考えを整理する機会を与えてくださった種生物学会と、本稿の内容を発表したシンポジウムを組織された東京都立大学の小野幹雄教授に感謝いたします。また日常的に討論していただいた鹿児島大学理学部の堀田満、山根正気の両氏に深く感謝いたします。

引用文献

- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* **9** : 347-349.
- Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **24** : 177-191.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's Law-as a rule. *Evolution* **21** : 853-856.
- Baker, H. G. & P. A. Cox 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **71** : 244-253.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11** : 15-39.
- Bawa, K. S. 1982. Outcrossing and incidence of dioecism in island floras. *Am. Nat.* **119** : 866-871.
- Bawa, K. S. & P. A. Opler 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* **29** : 167-179.
- Bramwell, D. 1979. Introduction. *In*: D. Bramwell (ed.), *Plants and Islands*, p. 1-10. Academic Press, London.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life*. Natural History Press, New York.
- Carlquist, S. 1966a. The biota of long distance dispersal. II. Loss of dispersability in Pacific Compositae. *Evolution* **20** : 30-48.
- Carlquist, S. 1966b. The biota of long distance dispersal. IV. Genetic systems in the flora of oceanic islands. *Evolution* **20** : 433-455.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Cox, P. A. 1985. Islands and dioecism: insights from the reproductive ecology of *Pandanus tectorius* in Polynesia. *In*: J. White (ed.), *Studies on Plant Demography*, p. 359-372. Academic Press, London.
- Givnish, T. J. 1982. Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. *Am. Nat.* **119** : 848-865.
- Godley, E. J. 1979. Flower biology in New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* **17** : 441-466.
- Heslop-Harrison, J. 1957. The experimental modification of sex expression in flowering plants. *Biol. Rev.* **32** : 38-90.
- Inoue, T., M. Kato, T. Kakutani, T. Suka & T. Itino 1990. Insect-flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: An overview of flowering phenology and seasonal pattern of insect visits. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* **27** : 377-463.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2** : 465-492.
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *Am. Nat.* **111** : 365-371.
- Kato, M., T. Kakutani, T. Inoue & T. Itino 1990. Insect-flower relationship in the primary beech forest of Ashu, Kyoto: An overview of flowering phenology and seasonal pattern of insect visits. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* **27** : 309-375.
- Kawakubo, N. 1990. Dioecism of the genus *Callicarpa* (Verbenaceae) in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Bot. Mag. Tokyo* **103** : 57-66.
- Lloyd, D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. *Theor. Pop. Biol.* **9** : 299-316.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zeal. J. Bot.* **17** : 595-606.
- Lloyd, D.G. 1980. Parental strategies of plants III. A quantitative method for describing the gender of plants. *New Zeal. J. Bot.* **18** : 103-108.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson 1967. *Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- 小野幹雄・小林純子 1983. 小笠原の固有種子植物. 東京都(編), 小笠原諸島自然環境現況調査報告書 p. 3-96, 東京都環境保全局
- 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. 小笠原研究(東京都立大学) **4 & 5** : 25-40.
- 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 1, 11 平凡社
- Stebbins, G. L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Natur.* **91** : 337-354.
- Willson, M. F. 1983. *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Yampolsky, C. and H. Yampolsky. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibl. Genet.* **3** : 1-62.