

植物における繁殖干渉とその生態・生物地理に与える影響

高倉耕一^{1*}・西田佐知子²・西田隆義³

¹ 大阪市立環境科学研究所 (〒543-0026 大阪市天王寺区東上町8-34)

² 名古屋大学博物館 (〒464-8601 名古屋市千種区不老町)

³ 京都大学農学研究科 (〒606-8502 京都市左京区北白川追分町)

Koh-Ichi TAKAKURA, Sachiko NISHIDA, Takayoshi NISHIDA: Reproductive interference and its implications for the biogeography and ecology of plants

Abstract

Reproductive interference (RI) refers to negative interspecific interactions in which the reproductive activities of one species directly reduce the reproductive success of another species. RI can be observed in various events in plant reproductive processes, such as stigma clogging and pollen allelopathy. The most conspicuous feature of RI is its positive frequency dependence and its self-reinforcing impact via positive feedback: when two species exert RI on one another, the more abundant species exerts a more intense adverse effect on the reproductive success of the other and then becomes more abundant. Therefore, two species that exert RI on each other essentially cannot co-exist, even if the interfering effect is subtle. Increasing numbers of studies have verified the effects of RI in plants, but the phenomenon is still misunderstood. Here, we present a theoretical outline of RI, discriminating it from hybridization or pollen competition, and address its pivotal importance in the relationships between invasive plants and native relatives, the exclusive distributions of closely related species, and character displacement between these species.

Key words: reproductive interference, exclusive distributions, interspecific pollen transfer, invasive species, conservation biology.

この総説は、繁殖過程における直接的な干渉型の種間相互作用である繁殖干渉が、生物の分布や形質進化を考える上で重要な鍵を握る可能性を喚起するものである。繁殖干渉についてのアイデア自体は新しいものではなく、1970年代にはすでに理論研究がその重要性を指摘していた (Levin and Anderson 1970)。しかし、繁殖干渉の影響が、分布や資源分割など生物学における広範な現象に及ぶことが指摘されたのは1990年代に入ってからであり、その後もその重要性が広く認識されることはなかった。繁殖干渉が改めて取り上げられ、その実証例が急激に増加したのは2005年以降であり (高倉 未発表)、その意味では、繁殖干渉の評価は始まったばかりである。

著者らも2005年ごろから繁殖干渉の重要性に気づき、理論的研究 (T. Nishida, K. Takakura, and K. Iwao unpublished) や実証的研究 (Takakura *et al.* 2009; Takakura and Fujii 2010; Matsumoto *et al.*, in press) を進めてきた。そして研究を進めるにつれ、繁殖干渉がこれまで考えられてきたよりも普遍的な現象であると考え始めた。たとえば、外来種が近縁の在来種

を駆逐する現象や、さらには在来の近縁種同士がまれにしか共存しない現象なども、繁殖干渉で説明できる可能性が高いと考えている。実際に、前者の例については複数の植物でその実証に成功している（後述）。

このように繁殖干渉は生態学・生物地理学・進化学を初めとする生物学の基礎・応用両面において極めて重要な概念であるが、繁殖干渉が実証研究者の間で認識されるようになってまだ間がないため、様々な誤解があるのも事実である。たとえば、送粉者をめぐる競争や雑種形成など、これまでに知られていた現象と混同されることがしばしばある。そこで、この総説ではまず繁殖干渉とは何かを簡単に説明し、これを生態学的に重要たらしめている頻度依存性、およびこれが生物地理や個体群動態にもたらす影響について、理論研究から紹介する。そして、混同されがちな送粉者をめぐる競争や雑種形成との違いについてあらためて議論し、繁殖干渉の特異性を浮き彫りにする。最後に、植物において近年蓄積されつつある実証研究を紹介し、繁殖干渉が様々な生態的現象をもたらす原動力となりうることを示す。以上の議論から、繁殖干渉の研究が秘める将来的な可能性やその研究遂行上の方向性を示したい。

繁殖干渉とは何か：繁殖をめぐる干渉型競争

繁殖干渉 reproductive interference とは「配偶過程において適応度の低下をもたらすあらゆる種類の種間相互作用」を指す (Gröning and Hochkirch 2008)。くだけた表現を使って言い換えるなら、種間で起こった交尾や交配が、子の数を減らしたり、自身や子孫の適応度を下げることにつながる現象を指す。なお、交尾や交配が完結してもしなくても、つまり、雑種までできたとしても求愛など交尾前行動で終わったとしても、それが繁殖成功率を下げるなら、繁殖干渉の範疇に入る。同様の現象はこれまでもさまざまに名付けられ、Rebeiro and Spielman (1986) はニフを誘惑するサテュロスになぞらえサテュロス効果 Satyr effect と呼び、Yoshimura and Clark (1994) は種間競争の1つであることから性的競争 sexual competition と呼んだが、現在では繁殖干渉と呼ばれることが最も多い。この現象が資源消費型という間接的な競争ではなく直接的な干渉型の競争であることを強調する意味でも、本総説では繁殖干渉の語を用いることにする。

繁殖干渉が生じる前提条件として、種間において配偶機会が発生する必要がある。繁殖干渉を引き起こす配偶機会は生物種により様々であるが、植物においては種間送粉が最も直接的な種間配偶の機会であろう。種間送粉が繁殖成功を低下させる具体的なメカニズムにはいくつか考えられている。例えば、多数の他種花粉が柱頭を覆い隠してしまい同種花粉での受粉ができなくなる stigma clogging (Holland and Chamberlain 2007) や、他種花粉の生理的な作用により同種花粉の受精能力が低下する pollen allelopathy (e.g., Kanchan & Jayachandra 1980, Murphy and Aarssen 1995a, b, Murphy 2001) などがある。また、種間送粉の結果として不稔の雑種が出来る場合も繁殖成功率は低下するので、繁殖干渉の一つのメカニズムとして作用することになる。いずれのメカニズムであったとしても、その繁殖成功率の低下が2種の頻度に依存していること、また、その結果が次世代に正のフィードバックをもたらすことがもっとも重要な条件である。

単純な例として、送粉者がランダムに訪花し(あるいは花粉が風散布され)、柱頭に付いた花粉が同種のものであっても他種のものであっても発芽し、同種花粉であれば結実し、他種

花粉であれば胚珠が死亡するという場合を考えてみよう。この場合、繁殖集団に占める他種個体の割合が、柱頭に付く花粉における他種花粉の割合となり、それがそのまま結実率の低下へとつながる。つまり、繁殖集団内に他種個体が多いほど結実率は低くなり、少ないほど高くなる。これが繁殖干渉の重要性を決定的に高める頻度依存性である。もちろん、実際には送粉者が訪花する花を選択したり、柱頭による花粉の選別もありうるので、多種花粉の影響はこれよりも低下するだろうが、繁殖個体数の頻度が結実率に影響するという性質が重要である。また、このようにして結実率が低下したことにより、次世代では同種の数が減り、他種の花粉に晒される頻度がさらに増える（図1）。この正のフィードバックは繁殖干渉のもう一つの重要な要素である。正のフィードバックでさらに繁殖干渉が強くと、その次の世代はさらに強い干渉を受けるようになり、干渉に弱い方の個体群が急速に駆逐されていく。

その影響を初めて一般的な数理モデルで解析したのが Kuno (1992) であった。Kuno は2種の生物が配偶過程で相互作用する状況を考え、Volterra の競争方程式と対比する形で、出生率が種間の頻度に影響を受けるモデルを構築・解析した。このモデルの解析結果から、閉鎖系では繁殖干渉を及ぼし合う2種の安定共存は極めて難しく、繁殖干渉の影響がごく弱い（例えば、柱頭が他種花粉の9割を「見分けて」無視できる）場合でも、繁殖個体の頻度に差がある場合には一方が絶滅してしまうことが示された。このことは、潜在的に互いに繁殖干渉を及ぼし合う2種（A種とB種とする）が分布域を拡大し二次的に出会った場合、その分布域は重なることなく、2種は側所的な分布を保つことになる。これはA種の分布域に進出したB種個体について考えてみるとわかりやすい。そのB種個体にとって配偶の対象になるほとんどの個体は別種である。ほとんどの別種を配偶者の候補から排除することができたとしても、圧倒的に別種が多い状況ではそれでも別種との配偶機会が生まれてしまうことになる。そのため、繁殖干渉を及ぼす種の分布域に進出することは難しいのである。言葉を変えれば、分布域を広げることができるのはどの種からも繁殖干渉を受けない場合である。さらに、繁殖干渉が生じていない2種の組み合わせだけが同所的に安定共存することができると予想される。繁殖干渉はその作用の頻度依存性という特徴から、生物の分布域や侵入可能性についてきわめて重要な示唆を与えている。

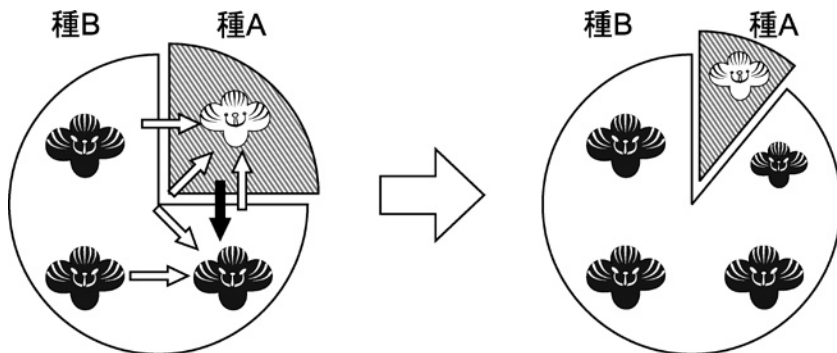


図1. 繁殖干渉における頻度依存性と正のフィードバック。頻度の低いA種（右上）が受け取る他種花粉（白矢印）は多く、頻度の高いB種が受け取る多種花粉（黒矢印）はより少ない。その結果として次世代のA種の頻度は低下し、受け取る他種花粉はさらに大きくなる。このように繁殖干渉は頻度の差を拡大する方向に働く。高倉（2009）を改変。

なお、複数の種が同所的に存在できない理由としていままで重視されてきた要因には、資源競争や環境への選好性などがある。しかし、資源競争だけが作用している場合に競争排除が生じるためには、種間の資源要求性が同種個体間と同等かそれよりも似通っているなどの条件を必要とすることが、古典的な Lotka-Volterra モデルから示されており、たとえその条件が満たされていても、生息地に空間的な異質性があれば競争排除は成立しにくいことも、これまでの理論研究から明らかになっている (Kuno 1988)。一方、繁殖干渉と資源競争・環境の選好性を比較した理論的研究 (T. Nishida, K. Takakura, and K. Iwao unpublished) では、繁殖干渉が関与する場合、資源競争や環境選好性がわずかでも存在するだけで、異所的分布が速やかに成立することがわかった。つまり、繁殖干渉による分布説明の理論は、資源競争や環境選好性を否定するものではなく、これらを強調する分布の実現を可能にするのである。

植物における繁殖干渉

このように生態学的にきわめて重要と考えられる繁殖干渉であるが、その実証研究は近年まで乏しかった。2005年以降、動物に関しては出版される論文数も急速に増え、総説 (Gröning and Hochkirch 2008) も出版されるようになったが、それに比較すると植物における繁殖干渉の研究は多くなかった。繁殖干渉と思われる現象が報告されても、その影響については個体レベルでの議論にとどまり、頻度依存性を通じた個体群レベルでの動態に議論が及ぶことはほとんどなかった。植物研究者のコミュニティーにおいて、種間送粉は送粉者をめぐる競争やそれによって生じる花粉制限と同列に考えられてきたためかもしれない。また、移動性を持たない植物では、個体同士が直接的に相手個体に働きかけ引き起こす干渉型の競争よりも、資源をめぐる消費型の競争のほうがメジャーな種間相互作用であることも、干渉型の種間相互作用である繁殖干渉に関心がむかなかった理由の一つかもしれない。

しかし、既に述べたように、繁殖干渉は生物種間の共存パターンや分布を決定しうる非常に重要な要因である。これまでも植物では、送粉生態系について非常に数多くの研究が蓄積されてきたが、それらの多くの研究は繁殖干渉という視点を持たなかった。例えば、植物と訪花動物の間にしばしばみられる極めて緊密な関係は、効率良く花粉を運んでもらい繁殖成功を高めるという利点から考えられてきた。チャールズ・ダーウィンが示したランとその花粉を媒介するハナバチの精妙な関係 (Darwin 1862) や、イチジクとイチジクコバチの間の絶対送粉共生 (Futuyma 1986) は、その見事な例証となっている。しかし、これとは対照的に、花粉媒介者が有害な他種花粉を持ち込み、それが繁殖干渉を通じて植物の繁殖成功を低下させる可能性については考えられてこなかった。

送粉者をめぐる競争との違い

ここで、繁殖干渉と送粉者競争との違いについて考えてみたい。両者はいずれも配偶過程で生じる種間相互作用であり、ほとんど同義のように混同して考えられることも少なくない。しかし、いくつかの違いが存在している。それらの違いについて考察することは、繁殖干渉をより具体的に考えるための助けになるだろう。

まず、20個体の A 種と60個体の B 種がそれぞれ1個体あたり1つの花をつけている状況を考えてみよう (図2a)。この地域では送粉者が少なく送粉者をめぐって個体間・種間に競争が生

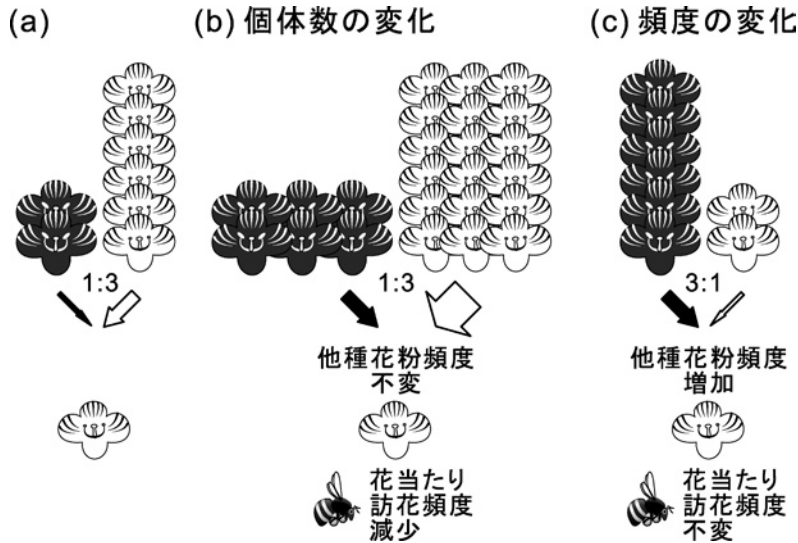


図2. 送粉者をめぐる競争と繁殖干渉との違い. 総個体数が増加した場合 (a → b), 競争相手が増えるため送粉者をめぐる競争は厳しくなるが, 種間の頻度が変わらない限り繁殖干渉の影響には変化がない. 総個体数が変わらず頻度のみが変化した場合 (a → c), 送粉者をめぐる競争は変わらないが, 繁殖干渉の影響は劇的に変化する.

じているが, 他種花粉を通じた繁殖干渉は生じないとする. A種とB種の個体数がそれぞれ3倍の60個体と180個体に増えた場合には, A種でもB種でも1花あたりの送粉者訪問数はさらに減少することになり, 繁殖成功は低下するだろう (図2b). また, 送粉者が増えた場合には, どちらの種でも訪問数は増え, 繁殖成功は増加するだろう. 次に, 送粉者をめぐる競争はないが, 他種花粉由来する繁殖干渉が生じている場合を考える. 植物の個体数がそれぞれ3倍に増えた場合でも, 送粉者が増えた場合でも, 受け取る他種花粉の比率は変わらない (B種にとっては常に1:3) ので, 繁殖成功度に変化はない (図2b). 繁殖干渉に大きな影響を及ぼすのは2種の頻度である. A種とB種の個体数をそれぞれ60個体と20個体にすれば, 総個体数は変わらないが, 頻度は1:3から3:1へと大きく変わるため, B種が他種花粉を受け取る確率は大幅に増加する (図2c). このような送粉競争と繁殖干渉の違いは, 前者では同種個体も競争相手になり密度依存的に作用するのに対し, 後者では相手種の頻度に依存するため生じる.

また, これまでに行われた実証研究を見る限り, 他種花粉による繁殖干渉は近縁種間において生じていることがほとんどであり, 近縁でない種の繁殖成功を低下させる例は少ない. 例えば, pollen allelopathyの研究は近縁ではない他種への影響を中心に進められているが, その研究者自身が pollen allelopathyが頻繁にはみられないことを報告している (Murphy 2000) (他の例については, 後述の「植物における繁殖干渉の実証研究」の項を参照). 一方, 近縁種の花粉による干渉の例は増えつつあり, タンポポを含め, これまでに繁殖干渉が確認された植物種の組み合わせは全てが同属種である (e.g., Brown and Mitchell 2001, Brock 2004, Takakura *et al.* 2008, Takakura and Fujii 2009). その要因として, 検証が試みられる

種のペアに元々バイアスが存在する可能性も捨てきれないが、花粉が柱頭を認識し花粉管を発芽させるためには、ある程度近縁であることが必要なのかもしれない。一方で、送粉者をめぐる競争においては、必ずしも近縁な種だけが送粉者を奪うわけではないようだ。この点において、送粉者をめぐる競争は繁殖干渉に比べるとより広範に影響を及ぼす可能性を持っていると言える。

このように、繁殖干渉と送粉者をめぐる競争は一見似通っているように見えて、その性質は異なっている。まず、送粉者競争は密度依存的に作用するのに対し、繁殖干渉は頻度依存的に作用する。また、送粉者競争は広範に作用する可能性があるが、繁殖干渉が及ぶ範囲はそれよりも狭い場合が多そうだ。そして、その頻度依存性のため、繁殖干渉は限られた近縁種により強力に作用する。一見すると同じように見える送粉者競争と繁殖干渉であるが、それぞれの作用の特性には以上のような違いが存在するのである。

雑種形成との違い

雑種形成も、繁殖干渉と混同されることの多い現象である。確かに両者は、種間における配偶の結果として生じるという点では似ているが、根本的に異なる点がある。それは、雑種形成は種間配偶の結果として生存可能な雑種個体が生まれたときに初めて生じる現象であるが、繁殖干渉は雑種形成を必ずしも必要としない。野外で雑種が確認される種のペアであっても、種間送粉によって雑種個体が生じることはきわめて少ない。筆者らが研究したカンサイタンポポとセイヨウタンポポの間、イガオナモミとオオオナモミの間でも、種間送粉の影響は胚珠の死亡や発芽率の低下という形で現れた。つまり、繁殖干渉は雑種形成以前に生じることも珍しくないのである。また、雑種が出来ても、発育途中で死亡する場合や発育しても不稔である場合にはやはり繁殖成功は低下しているので、これらの場合の種間交雑は繁殖干渉として作用していると考えられる。このように、繁殖干渉のきっかけは配偶時の種間送粉であるが、その効果は複数の段階で現れることもあり得る(図3)。繁殖干渉は雑種形成を

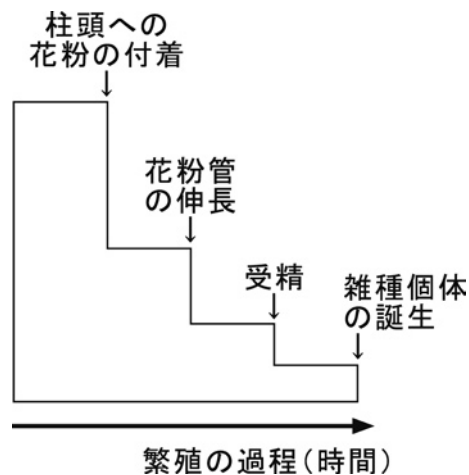


図3. 雑種形成と繁殖干渉の関係についての概念図。種間で配偶が生じた場合、繁殖干渉はその各過程で生じうる。雑種はそれらを経て最終的に残ったものに相当する。

必ずしも伴わないし、雑種形成が検出されないことは繁殖干渉の不在を意味しない。

このような雑種形成と繁殖干渉の違いは、研究アプローチの違いとして現れてくる。雑種形成について研究する場合、基本的に、雑種個体が存在していることが前提となる。雑種個体の起源、雑種個体の野外における頻度、雑種個体の環境への適合性などは、存在している雑種個体について研究することが主になるだろう。一方で、繁殖干渉は雑種個体のような証拠物件を必ずしも残さない。例えば、種間送粉の結果として胚珠の多くが死亡してしまった場合、注意深くしひなを探すなどしない限りは、野外で繁殖干渉の証拠を目にすることはない。多くの場合、繁殖干渉は証拠を残さないのである。繁殖干渉のこのような性質は、理論研究に比較して実証研究が大きく出遅れたことの一因になっているだろう。

ただし、雑種個体の存在は繁殖干渉を研究する上で一定の手がかりを与えてはくれるかもしれない。上述のように、繁殖干渉は基本的には証拠を残さないし、雑種個体は必ずしも繁殖干渉の存在を意味しない。しかし、雑種個体の存在は過去に2種間に配偶をめぐる相互作用が存在したことの証拠にはなる。例えば、現在では異所的に分布する2種の雑種個体が存在するとき、過去のある時点においてその2種間が配偶をめぐる相互作用を経験したと考えられる。その相互作用の中に繁殖干渉が含まれていたかどうかについては他の研究アプローチが必要であるが、過去に相互作用があったこと、その共存状態は現在までは持続しなかったことを物語る証拠として、雑種個体は繁殖干渉研究においても意味を持つ。

植物における繁殖干渉の実証研究

ここで、これまでに報告された繁殖干渉についての研究と、われわれが現在進めている研究についていくつか紹介し、繁殖干渉が生態的・進化的に持つ意味について考えてみたい。前述のように、植物における繁殖干渉の重要性は十分に認識されていないのが現状であるが、送粉過程における種間相互作用を検証した研究の中には、結果的に繁殖干渉の検証を行っているものがある。Brownらによる一連の研究(Brown and Mitchell 2001, Brown *et al.* 2002)は、米国における外来ミソハギ科植物の存在が同属在来種の種子生産を低下させること、その作用が外来種から在来種への種間送粉であることを示している。彼女らは一連の研究の中で、この現象が個体群レベルにおいて頻度依存性を通じて競争排除をもたらす可能性へは言及しておらず、繁殖干渉として考えていなかったようだ。しかし、植物においても繁殖干渉が生じうる可能性を示したという点で重要な研究であった。この他に属間での人工授粉が結実率を有意に低下させないことを示した研究はいくつかあり(Caruso and Alfaro 2000, Moragues and Traveset 2005, Muñoz and Cavieres 2008)、これらの研究は属間での繁殖干渉は一般的でないことを示唆している。

これらの研究は結果としては繁殖干渉の存在あるいは不在を示唆していたが、ほとんどの研究は送粉者競争を念頭に置いたものであり、個体レベルでの繁殖成功度の低下に注目していた。そのため、個体群レベルでの頻度依存性や分布への影響には踏み込んではいない。動物を材料とした繁殖干渉の研究で、早くから分布を規定する要因あるいは生態的特性を分化させる要因としての可能性に言及されていた(Andrews *et al.* 1981, Takafuji *et al.* 1997)こととは対照的である。そこで我々は繁殖干渉によって個体群レベルでの現象を説明することを視野に、これまでにタンポポ属における外来種から在来種への置き換わり、オナモミ属における外来種2種の生育環境分化、ゲンノショウコとミツバフウロの棲み分けなどについて

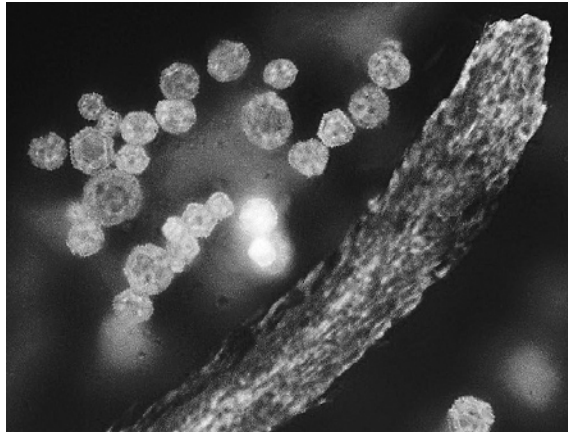


図4. 在来種カンサイタンポポの柱頭（写真の左下から右上に伸びる棒状のもの）に運ばれた外来種セイヨウタンポポの花粉。粒径のばらつきが大きいのが特徴である。

研究を行ってきた。

タンポポについては、在来種カンサイタンポポの結実率が周囲の外来種セイヨウタンポポの頻度が高くなるに従い低下することを、複数の野外調査から示した(Takakura *et al.* 2009)。このとき、在来種と外来種を合わせた総個体数は結実率に対し負の影響を及ぼさず、むしろ影響は正であった。もし、送粉者をめぐる厳しい競争がある場合には、送粉者を共有する個体の密度が高いほど結実率は低下すると予想されるので、これらの調査地において送粉者競争や花粉制限が生じていたとは考えられない。このことは柱頭に付着した花粉粒（図4）のDNA分析を行い、柱頭上の花粉の量・頻度と結実率との関係を解析した結果からも裏付けられた(Matsumoto *et al.* in press)。ここでも外来種の花粉粒の頻度が高くなるに従い結実率は低下し、花粉の総数が結実率に影響することはなかった。以上の研究などから、タンポポにおいて外来種が増加するに従い在来種の結実率が低下する現象は、送粉者をめぐる競争ではなく、外来種花粉それ自体の作用によるものであることが示された。このような外来種による繁殖干渉が在来種衰退の要因となったことを検証するため、複数の調査地において在来種・外来種双方の個体群動態パラメータを収集し、繁殖干渉のパラメータと併せてシミュレーションモデルに組み込み、個体群レベルでの現象に繁殖干渉がどの程度重要であるかについての検証を進めている。これまでのところ延べ4調査地・2年分の個体群動態パラメータを収集し、それに基づく解析を行っているが、外来種よりも在来種において個体の生存率が高いこと、繁殖干渉があればおおむね数十年のオーダーで在来種の局所絶滅が生じると予測されることなどが、明らかになってきている (K. Takakura unpublished)。

オナモミ類については、近畿地方北部に定着した2種の外来種オオオナモミとイガオナモミの分布の違いが、種間に作用する繁殖干渉と塩分ストレス耐性の種間差を組み合わせることで説明できることを示した (Takakura and Fujii 2010)。この2種を同じ場所で栽培すると、イガオナモミの果実の一部は形態に異常を生じ(図5)、その結果正常な果実が少なくなっただけでなく、果実に含まれる種子の発芽率は低下した。オオオナモミはイガオナモミからの影響はほとんど受けなかった。その一方で、イガオナモミは塩分ストレス耐性が高く、

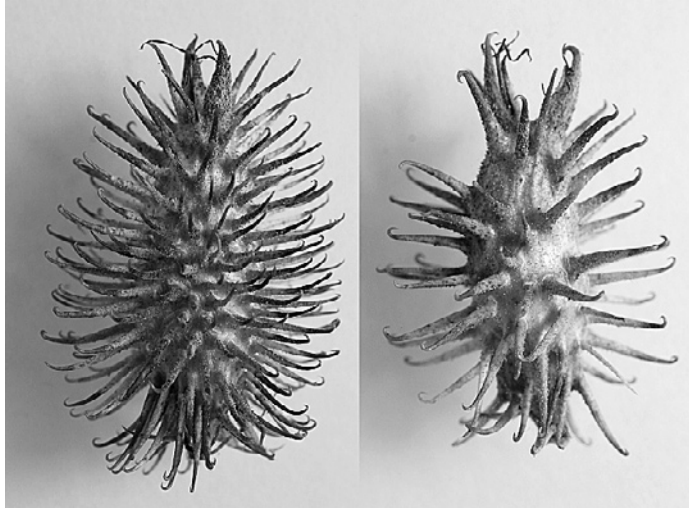


図5. オオオナモミと同じ場所でイガオナモミを栽培すると形態的に異常な果実(右)が増えた。左は正常な果実。

海水の半分程度の濃度の水を灌水しても高い生存率を示したが、オオオナモミは全てが枯死した。これらから、イガオナモミはオオオナモミから一方的に繁殖干渉を受けており、そのため両種は同所的には安定的に共存することはできないが、塩分濃度の高い海岸地などではオオオナモミからの繁殖干渉を逃れることができるのではないかと考えられた。そして、これらの予想は博物館所蔵標本の調査から裏付けられた。すなわち、2種が同所的に採集された例はなかったこと、海岸近くで採集されたのは全てがイガオナモミであったことなどが示された。なお、オナモミ類は風媒植物であり、この2種間に生じている繁殖干渉が送粉者をめぐる競争によるものではないことは明らかである。

ミツバフウロとゲンノショウコについては、同所的に分布する場所を詳細に調査すると、実際には2種が完全にまじりあって生育してはおらず、パッチ状に棲み分けていることが確認された。パッチの間には両種の雑種と思われる稔性の低い個体が存在し、場所によっては雑種と思われる個体のみが存在する場所もあった。この2種については現在、雑種以前の繁殖干渉の有無や資源競争・環境選好性との関係について調査中である。

これからの繁殖干渉研究

ここまで繁殖干渉という概念と生物学的現象における重要性、送粉者をめぐる競争や雑種形成といった配偶をめぐる他の種間相互作用との関係、実証研究の現状について紹介してきた。最後に、植物における繁殖干渉の研究が今後どのように発展しうのか、その展望について私見を交えつつ議論する。

まず、植物においては繁殖干渉の検証例が圧倒的に不足しており、この現状を改善するため実証研究の蓄積が欠かせない。繁殖干渉の最大の特徴はその強力な排他性であるので、特に近縁外来種によって急速に置き換わりが生じている在来種や、在来種同士であっても排他的に分布する種のペアなどを候補に検証を進める必要がある。研究対象を絞り込む上で筆者

らが有用だと感じたのは、オナモミ類における研究で用いたような、博物館所蔵の標本データである。もちろん、標本数が十分でなかったり、古い時代の標本はさらに少なかったりすることもただでなく、採集者によるバイアスも無視できないが、現状や過去の変遷を大まかに把握するうえで標本データは極めて有用であった。膨大な数の標本を採集・整理してきた先人たちの努力に改めて感謝した次第である。

また、個体レベルでの検証に留まらず、分布パターンや種間の急激な置換など、個体群レベルでの現象を説明する要因として、繁殖干渉を考える必要があるだろう。資源をめぐる競争や環境への適合性は、それ自体では排他的な分布や急速な置き換わりを説明しにくい。その点で、強力に競争排除を駆動する繁殖干渉は特異な種間相互作用であり、要因としてより重要視されるべきだろう。しかし、個体群レベルでの現象を直接的に解明することは容易ではないことも確かである。事実、植物よりも繁殖干渉の研究が先行していると思われる動物においても、個体群レベルでの現象に対する影響について言及されることは多いが、検証にまで踏み込んだ研究はほとんどないのが現状である。実現のためには個体レベルでの研究とは異なる研究アプローチが必要になるだろう。例えば、筆者らがタンポポ類について進めつつあるシミュレーションモデルを用いた研究は、個体レベルの研究から収集した知見からより高次の現象を予測するうえで、有用な手法であると考えている。また、近縁な外来種による在来種の置き換わりが進行している場合には、地域個体群ごとに作用している繁殖干渉の強度を測定することも、有効かもしれない。これまでにも、外来種の侵入程度が異なる地域個体群を比較する研究がなされてきたが、多くは侵入程度の比較など現状把握に関するものにとどまっている。そのような地域個体群で現在作用している繁殖干渉などのメカニズムを直接観察することで、要因の検証に近づくことができるだろう。

繁殖干渉は極めて強力に排除をもたらすことから、タンポポ類以外のケースでも、外来種による在来種の駆逐の要因として作用している可能性がある。在来種が衰退し、その代わりに近縁な外来種が普通種となっている例は多数ある。現状ではそれらのほとんどで繁殖干渉の可能性は検証されていない。それらの植物について繁殖干渉が作用しているかどうか、しているとすればその作用の強度や空間スケールがどの程度なのかを明らかにすることは、在来種衰退の要因や過程を理解するだけでなく、その保全を目指す上でも有用である。筆者らは上述したタンポポのシミュレーションモデルを用いて、いくつかの保全措置が在来種の存続可能性にどのような効果があるのかを検討している。また、外来種は侵入の最初期にはかならず少数派である。そのため、もし近縁在来種から繁殖干渉を受ける場合には、定着することは極めて困難になると予測される。このことから、外来種が定着するためには繁殖干渉を受けないか、在来種からの繁殖干渉を凌駕する繁殖干渉を逆に及ぼすことが必要になるはずである。このような繁殖干渉能力と侵入可能性の関係はまだ検証されていないが、潜在的な外来生物の侵入可能性や侵略性を評価するうえで、繁殖干渉は一つの有用な判断基準となるだろう。現在、保全生物学において繁殖干渉はほとんど考慮されていないのが現状であるが、今後は基礎・応用の両面で考慮されることが重要であろう。

さらに、将来的には繁殖干渉それ自体の検証に留まらず、繁殖干渉が選択圧となった進化の検証に期待する。これまでにも花の構造については送粉効率を高め繁殖成功度を高めるといふ文脈から解釈されてきたが（例えば Singer and Sazima 2001）、その中で繁殖干渉が果たした役割についてはこれまで議論されていない。他種花粉よる繁殖干渉が存在する場合、

意図しない送粉者の訪問は、花粉や花蜜の浪費というマイルドなコストだけでなく、胚珠の死亡という極めて高いコストを生じることになる。この場合、植物と送粉者の関係はよりタイトである方がより適応的になるだろう。また、繁殖干渉を及ぼし合う2種が出会った場合には、繁殖干渉を避けるような形質が選択されることになるかもしれない。例えば、イガオナモミの塩分ストレス耐性は日本に単独で侵入できていれば、生育可能域をわずかに増やす程度の重要性しか持たなかったかもしれないが、オオオナモミによる繁殖干渉が存在したために、より適応的な形質となった可能性がある。その結果として、より塩分ストレス耐性を強くするような選択がかかったかもしれない。より一般的には繁殖干渉を及ぼす種と会うことによって生育域が狭まったり異なるタイプの生育地を利用するようになった種で、繁殖干渉が選択圧となって生理的特性や生活史特性に変化が生じていないかについて調べることは、繁殖干渉が持つ進化的・生物学的な影響を総合的に評価するうえで重要なテーマである。

繁殖干渉は、その重要性が理論的に予測されながら長らく実証研究が立ち遅れてきたテーマである。今世紀に入ってから出版される論文も急激に増えてきているが、植物での検証はまだあまり進んでいないのが現状である。本総説で議論したように、繁殖干渉がどの程度普遍的に生じているのか、それがどのような生物学的現象をもたらしているのかは、基礎生物学的な意味でも、保全などの応用生物学的な意味でも、有用で興味深い。議論の中ではほとんど触れなかったが、繁殖干渉をもたらす生理学的な理解も今後は進んでいくに違いない。本総説が繁殖干渉研究への注意を喚起し、それを通じて生物社会への理解がより深まることを期待する。

繁殖干渉と植物分布の関係性を考察するに際して、人間・環境大学の藤井伸二氏から多大なる助言をいただきました。この研究の一部は、文部科学省化学研究費補助金(若手(B) No. 19770023, 挑戦的萌芽 No. 20657005)の助成を受けて行われました。

引用文献

- Andrews, R. H., T. N. Petney and C. M. Bull. 1981. Reproductive interference between three parapatric species of reptile tick. *Oecologia* **52**: 281-286.
- Brock, M. 2004. The potential for genetic assimilation of a native dandelion species, *Taraxacum ceratophorum* (Asteraceae), by the exotic congener *T. officinale*. *Am. J. Bot.* **91**: 656-663.
- Brown B. J. and R. J. Mitchell. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* **129**: 43-49
- Brown B. J., R. J. Mitchell and S. A. Graham. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* **83**: 2328-2336.
- Caruso C. M. and M. Alfaro. 2000. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Can. J. Bot.* **78**: 600-606.
- Darwin, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. London: John Murray.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology* (second ed.), Sinauer, Massachusetts.
- Gröning, J. and A. Hochkirch. 2008. Reproductive interference between animal species. *Quart. Rev. Biol.* **83**: 257-282.
- Holland, J. N. and S. A. Chamberlain. 2007. Ecological and evolutionary mechanisms resulting in low seed:ovule ratios: Need for a more pluralistic approach? *Ecology* **88**: 706-715.
- Kanchan, S. and Jayachandra. 1980. Pollen allelopathy — a new phenomenon. *New Phytol.* **84**: 739-746.
- Kuno, E. 1988. Aggregation pattern of individuals and the outcomes of competition within and between

- species: Differential equation models. *Res. Popul. Ecol.* **30**: 69–82.
- Kuno, E. 1992. Competitive exclusion through reproductive interference. *Res. Popul. Ecol.* **34**: 275–284.
- Levin, D. A. and W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* **104**: 455–467.
- Matsumoto, T., K. I. Takakura and T. Nishida. in press. Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biol. Invasions* doi: 10.1007/s10530-009-9574-5.
- Moragues, E. and A. Traveset. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biol. Conserv.* **122**: 611–619.
- Muñoz, A. A. and L. A. Cavieres. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *J. Ecol.* **96**: 459–467.
- Murphy, S. D. and L. Aarssen. 1995a. In vitro allelopathic effect of pollen from three *Hieracium* species (Asteraceae) and pollen transfer to sympatric Fabaceae. *Am. J. Bot.* **82**: 37–45.
- Murphy, S. D. and L. Aarssen. 1995b. Allelopathic pollen extract from *Phleum pratense* L. (Poaceae) reduces germination, in vitro, of pollen of sympatric species. *Int. J. Plant Sci.* **156**: 425–434.
- Murphy, S. D. 2000. Field testing for pollen allelopathy — a review. *J. Chem. Ecol.* **26**: 2155–2172.
- Murphy, S. D. 2001. The role of pollen allelopathy in weed ecology. *Weed Technol.* **15**: 867–872.
- Ribeiro, J. M. C. and A. Spielman. 1986. The Satyr effect: a model predicting parapatry and species extinction. *Am. Nat.* **128**: 513–528.
- Singer, R. B. and M. Sazima. 2001. Flower Morphology and pollination mechanism in three sympatric Goodyerinae orchids from Southeastern Brazil. *Ann. Bot.* **88**: 989–997.
- Takafuji, A, E. Kuno and H. Fujimoto. 1997. Reproductive interference and its consequences for the competitive interactions between two closely related *Panonychus* spider mites. *Exp. Appl. Acarol.* **21**: 379–391.
- 高倉耕一. 2009. 外来種問題のメカニズムとしての繁殖干渉—タンポポとオナモミの事例. 関西自然保護機構会誌 **31**: 119–135.
- Takakura, K. I, T. Nishida, T. Matsumoto and S. Nishida. 2009. Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biol. Invasions* **11**: 973–981.
- Takakura K. I. and S. Fujii. 2010. Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburbs: *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae). *Pl. Ecol.* **206**: 309–319.
- Yoshimura, J. and C. W. Clark. 1994. Population dynamics of sexual and resource competition. *Theor. Pop. Bio.* **45**: 121–131