

## 小笠原諸島母島におけるワダンノキの現状と更新様式

清水善和

### 摘 要

小笠原諸島母島の主稜線部の雲霧帯にのみ産する小笠原固有属のキク科木本植物ワダンノキ (*Dendrocacalia crepidifolia* Nakai) の現状と、更新様式の調査を行った。母島の堺ヶ岳-石門と船木山-乳房山の稜線2か所でルートセンサスを行い、出現した全ワダンノキ個体(96個体と97個体)について、樹高、地際直径、幹本数、ツルダコの有無、活力度の測定・記録を行った。また、台風被害で明るくなった林床に芽生えた当年実生の追跡調査を行った。さらに堺ヶ岳と乳房山山頂付近の生育地の植生調査も行い、過去のデータと比較した。その結果、樹高や生育形にはばらつきがあるものの、地際直径は一山型の度数分布を示すこと、1980年代後半より枯死が急速に進み群落が失われつつあること、全域で稚樹がほとんど見られないこと、陽樹なので発芽・初期成長に十分な光が必要なこと、台風後の明るい林縁に芽生えた当年実生は1年後にほぼ全滅したことなどが明らかになった。

以上の結果から、ワダンノキはガラパゴス諸島のスカレンシア林で知られている一斉更新型(一斉枯死・一斉発芽)の更新様式を持つことが推定された。ワダンノキの更新に関わる事項として、ツルダコとの競合関係、帰化種アカギの生育地への侵入、返還後30年間の乾燥化傾向と旱魃の被害、台風による攪乱と樹冠の損傷、近年増加した蛾(モンシロモドキ)の食害、固有ハナバチ類から帰化種セイヨウミツバチへの訪花昆虫の交替、群落状態から点在状態への生育状況の変化などを挙げ、現在、正常な更新を妨げる要因が複数あることを議論した。現時点の総個体数は500を切っている可能性が高い。今後も個体数の減少が続くことが予想される一方、後継の稚樹がほとんど育っていないので絶滅の恐れも出てきた。ツルダコの刈り払いなど、積極的な保護策をとる必要がある。

### I. はじめに

小笠原諸島の母島に産するキク科のワダンノキ (*Dendrocacalia crepidifolia* Nakai) は1属1種の小笠原固有属(種)である。母島の中でも標高350m以上の脊梁尾根部の雲霧林的な環境にのみ出現する(図1)。個体数も少なく、1997年8月に発表された環境庁の改訂植物版レッドリストで絶滅危惧Ⅱ類(VU)に指定されている(環境庁自然保護局野生生物課,2000)。

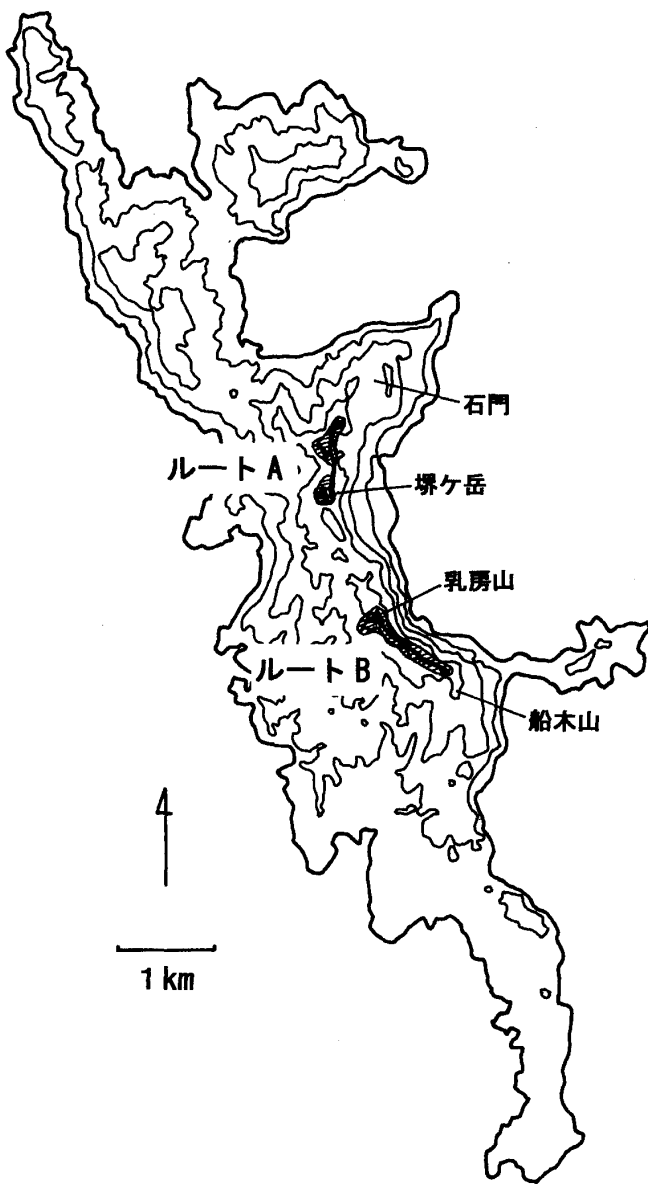


図1 母島の地形と調査地

図中の細線は100mごとの等高線，太線は調査ルート，網掛け部分はワダンノキの分布を示す。

に存在しており，かつては聳島にも個体群が存在していた。戦前の文献である豊島（1938）にも「本種は母島及び聳島森林中に自生する灌木なり」と記述されている。戦前から父島には記録がないので，父島を飛び越して母島と聳島だけに分布していたことになる。

ワダンノキの更新様式については，従来まとまった研究はなされていない。大洋島における island woodiness の顕著な例として知られるガラパゴス諸島のキク科固有属のスカレシア (*Scalesia* 属) では，エルニーニョ年の異常気象（攪乱現象）と結びついた一斉更新型（一斉枯死・一斉発芽）の更新様式が知られている（Hamann, 1979 ; Itow & Mueller-

ワダンノキは属名の「木になるコウモリソウ」の通り，日本本土に生育するキク科草本のコウモリソウ (*Cacalia* 属) に似た花をつけるが，いまだ正確な類縁関係は明らかになっていない（豊田,1981 ; 小野・小林, 1983）。また，草本的な祖先種が大洋島に定着した後に木本化した island woodiness (Carlquist, 1974) の小笠原の例としても知られている（伊藤, 1992）。最大樹高は 4 m，幹の直径は10cmに達し，材を形成するれっきとした樹木となる（写真1）。常緑で11月頃に花を咲かせ，12月から1月にかけて種子ができる。また，Kato & Nagamasu (1995) はワダンノキが雌雄異株であることをつきとめ，母島ではほとんど絶滅した小型の固有ハナバチ類が受粉を行っていたらと推定した。

ワダンノキの分布については奇妙な事実がある。すなわち，戦前（1935年12月5日）に津山尚博士が聳島で採集したワダンノキの植物標本が東京大学大学院理学系研究科附属植物園（小石川植物園）の標本庫

Dombois 1988)。よく似た進化的背景と生育環境を持つワダンノキが、どのように世代を更新しているのか興味深いところである。

ところで、近年母島の堺ヶ岳から石門にかけてのワダンノキに枯死個体が目立つようになった。枯死個体の周囲に次世代の稚樹がほとんど見られず、個体群が衰退しているように見受けられる。そこで、本研究では母島脊梁部の2地域のワダンノキの現状を調査するとともに、その更新様式の解明を試みた。

なお、本調査の一部は1998年度環境庁未来環境創造型基礎研究推進費（亜熱帯域島嶼の生態系保全手法の開発に関する基礎研究）を得て行われた。また、1999年度は東京都立大学の客員研究員として調査を行った。調査の便宜をはかってくださった都立大学理学研究科生物学専攻の可知直毅氏と都立大学小笠原研究委員会にお礼申し上げる。



写真1 ワダンノキの樹冠と花序

## II. 調査方法

母島の堺ヶ岳から石門に至る山道（ルートAと呼ぶ）と、船木山から乳房山にいたる尾根道（ルートBと呼ぶ）に沿った2か所で、ワダンノキの生育状況の調査を行った（図1）。各ルートの道を挟んだ左右それぞれ約2m幅で目に触れたワダンノキのすべての個体（ルートAは96個体、ルートBは97個体）について、樹高、地際直径（地際から20cmの高さの直径）、幹本数（下部で枝分かれした太い幹の数）、ツルダコの有無（樹冠に接したツルダコの有無）、活力度（3：樹冠の先枯れが10%未満，2：同10-50%，1：同50%以上，0：完全枯死）を計測・記録した。なお、ルートAの調査は1998年12月、ルートBの調査は1999年12月に実施した。

1997年の度重なる台風被害でルート沿いの林冠が開け、ルートAの道沿いに多数のワダンノキの芽生えが出現した。そこで1997年12月にルートA沿いで見られたワダンノキの当年実生77個体に番号テープを付けて識別し、樹高を測定した。1年後の1998年12月にこれらの個体の生存の有無を確認し、生存個体については再度樹高を測定した。

ワダンノキ生育地の植生の組成を調べるために、堺ヶ岳と乳房山の2か所で100本法による植生調査を行った。100本法とは地形や方形区の大きさにとらわれず、林冠構成種の平均的な組

成（個体数%）を調べる簡便法である。均一な組成・構造を持つと考えられる林分内を自由に歩き回り、出会う林冠構成木を重複しないように合計100本（実際は多少の増減あり）になるまで記録する。両箇所については1986年に同様の調査を行っているので、そのデータも解析に用いた（ただし、方形区を置いてはいないので、まったくの同一範囲というわけではない）。

### III. 結 果

#### 1. ワダンノキの生育状況

##### (1) ルートA（塚ヶ岳-石門）

図2 ルートA（塚ヶ岳-石門）におけるワダンノキの生育状況

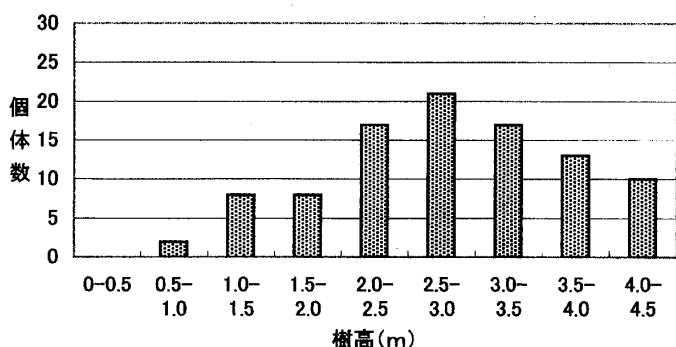


図2-a 樹高の度数分布

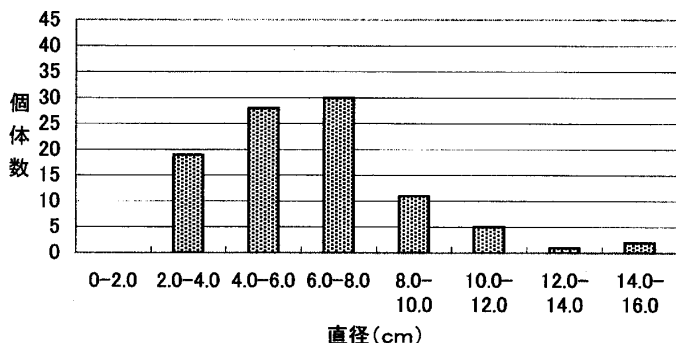


図2-b 地際直径の度数分布

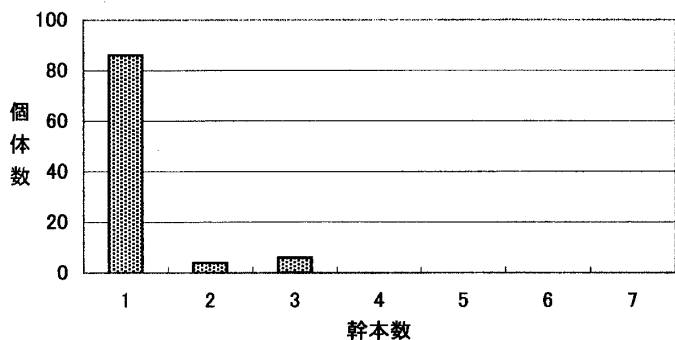


図2-c 幹本数の度数分布

ルートA沿いに出現したワダンノキ96個体の樹高、地際直径、幹本数、活力度、ツルダコの有無の度数分布を図2-a~eに示す。まず、樹高は2.5mから3mにモードを持つ一山型の度数分布を示した（図2-a）。樹高0.5m以下の芽生えは皆無とってよく、2m以下の稚樹もわずかである。従来の観察から樹高2m以上の個体は、すべて生熟段階に達した親個体であると判断される。最高樹高は約4mであり、後述のように林内で単幹状に成長したものが高樹高となる。

地際直径は、ほとんどが10cm以内に収まる（図2-b）。直径が10cmを越える個体は、地際で枝分かれするような場合にのみ見られた。以上のデータから、ワダンノキは最大でも樹高4m、地際直径10cmが限度であると推定される。

個体当たりの幹本数は1本（単幹）のものが圧倒的に多い（図2-c）。これはルートAが比較的密な樹林の中を通過しているので、周りを他の樹

木で囲まれた環境の中で、ワダンノキ稚樹が成長の過程で枝を横に広げるよりは上に伸ばすことを優先したためであると考えられる。ルートAに多い単幹状の生育形（林内直立型）を図3-aに示す。

活力度を見ると完全に枯死した個体（活力度0）が47%もある（図2-d）。低木林内やツルダコ群落内で、ワダンノキの灰白色の太い幹が白骨のように立ち枯れているのが目につく。枯死幹の古さにはさまざまな程度があるので、これらは一時期に一斉に枯れたというよりは最近10年くらいの間に次々と枯れていったと思われる。先枯れ個体（活力度1,2）も31%あり、枯死の傾向はまだ続くと考えられる。健全な個体は残りの22%であった。

ワダンノキ個体に接してツルダコがあるかどうかを見ると、ルートAでは81%がツルダコを

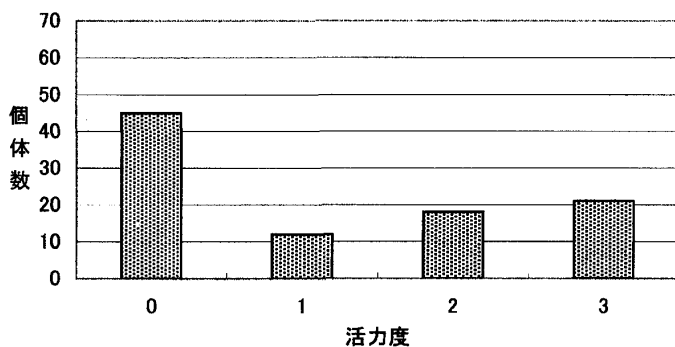


図2-d 活力度の度数分布

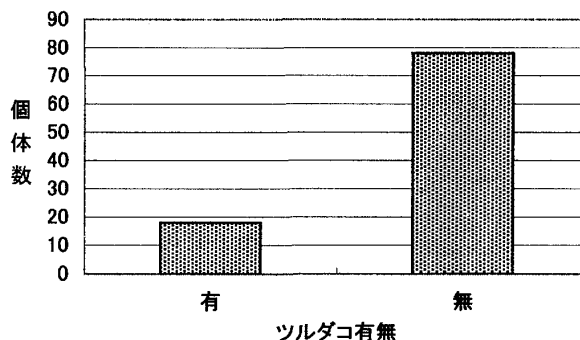


図2-e ツルダコ有無の度数分布

図3 ワダンノキの樹形

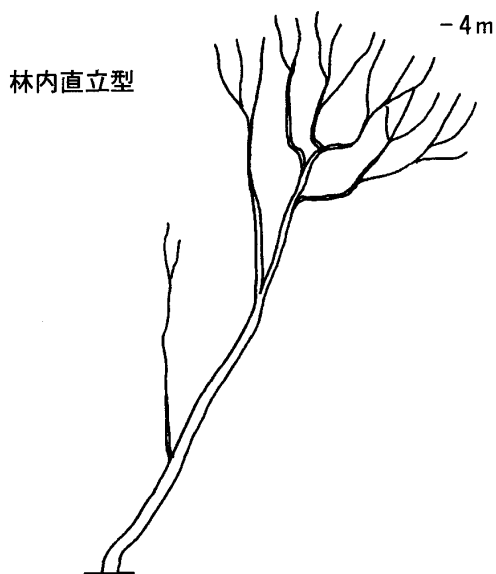


図3-a 林内直立型

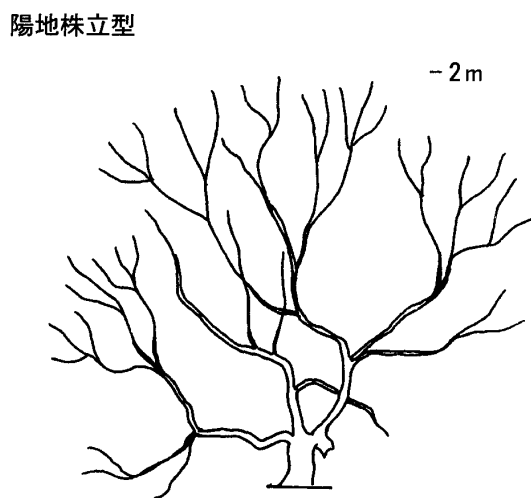


図3-b 陽地株立型

伴わない分布となっている(図2-e)。これは、前述のようにルートAではワダンノキが樹林内に単幹状に生育するケースが多いことを反映している。ツルダコはふつう閉鎖した林冠下では密な群落を作らない。ルートAでワダンノキがツルダコ群落内に見られたのは堺ヶ岳付近の風衝地のみである。

## (2) ルートB (船木山-乳房山)

ルートBではワダンノキの存在の仕方がルートAとはだいぶ異なっていた(図4-a~e)。まず、樹高の度数分布は1mから3mの間に分散した形となった(図4-a)。最大樹高は3.4mであり、全般にルートAより背が低い傾向がある。樹高のバラツキは、ルートBの個体が比較的オープンな場所で多幹状の生育形(陽地株立型)をとるものが多いことと対応している(図3-b)。このようにルートAとは様子がやや異なるが、樹高50cm未満の芽生えが皆無であり、稚樹と見られる個体もほとんどない点は両ルートで共通している。

樹高とは反対に、地際直径は6cmから8cmに明瞭なピークを持つ一山型分布を示した(図4-b)。直径が揃っていることは寿命が揃っていること、言い換えれば、これらの更新が比較的一斉に行われたことを示唆する。

図4 ルートB(船木山-乳房山)におけるワダンノキの生育状況

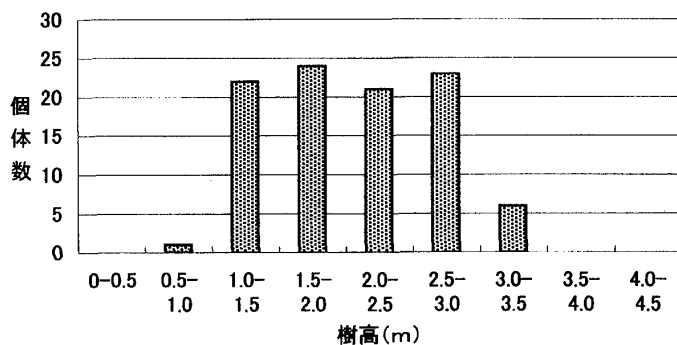


図4-a 樹高の度数分布

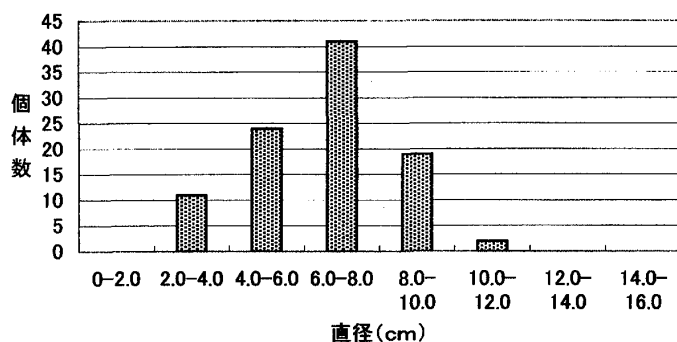


図4-b 地際直径の度数分布

個体当たりの幹本数の度数分布もルートAとは異なり、1本から7本までとバラツキが大きい(図4-c)。これはルートBでは多くの個体が開けた場所で多幹状の生育形をとることと対応している。

活力度もルートAとは反対の傾向を示した(図4-d)。すなわち、健全な個体が61%を占め、枯死個体は18%であった。中間の先枯れ個体(活力度1,2)は20%であり、今後すぐにも枯死個体が増加するようにはみえなかった。

開けた場所にはツルダコが群落を作っていることが多いので、ツルダコの有無の度数分布をみると66%がツルダコと接して生育していた(図4-e)。中には完全にツルダコ群落の中にあって樹冠のみを突出させて

いるものも見られた。

## 2. 台風後の新生個体の動態

1997年は例年になく台風が立て続けに小笠原を襲った。小笠原の100 km以内に近づいた台風の番号と最接近日は、1号(4月22日)、6号(6月13日)、20号(9月18日)、24号(10月22日)、25号(11月7日)である(「おがさわら図書館」号外1997より)。母島のルートA沿いの森林でも樹冠が飛ばされたり、潮風による塩害で落葉したりして一時的に林床が明るくなった。そのため、1997年12月時点でルートAの山道(林縁)に沿って多数のワダンノキの幼個体が見られた(写真2)。これらの新生個体はまだ茎の木化が起こっておらず、展葉の間隔にも大きな差が見られなかったので、おそらくいずれかの台風後に明るくなった林床に一斉に芽生えたものであろう。長くても発芽から半年程度の当年実生であると思われる。

ルートA沿いに見られた新生個体77個体の幹高の度数分布を図5に示す。幹高10~20cmの間に38%の個体が含まれるピークを持ち、全体としては右に尾を引く一山型の分布を示した。最大の個体は幹高が106.5 cmあり、路肩の急斜面で草丈の高い草本に囲まれてひょろっと伸びていた。この事例より、当年実生は条件によってはかなり速い伸長成長を

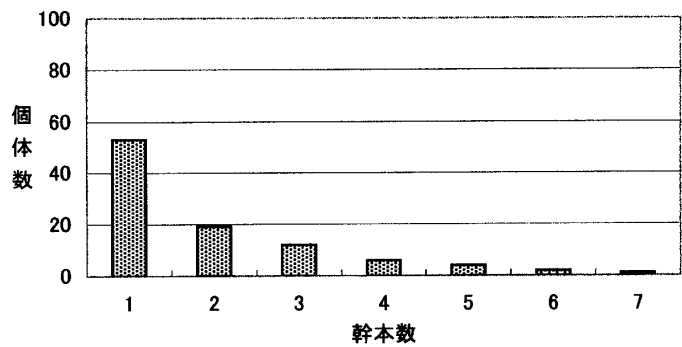


図4-c 幹本数の度数分布

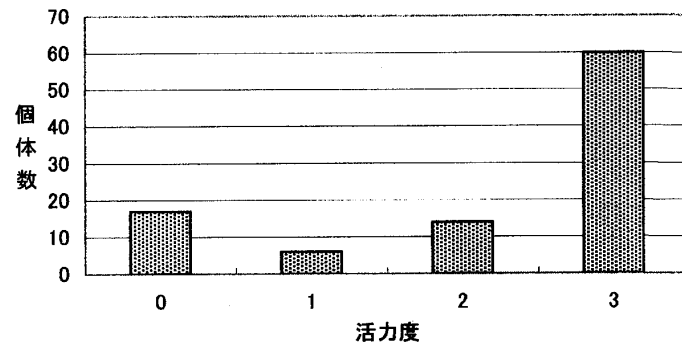


図4-d 活力度の度数分布

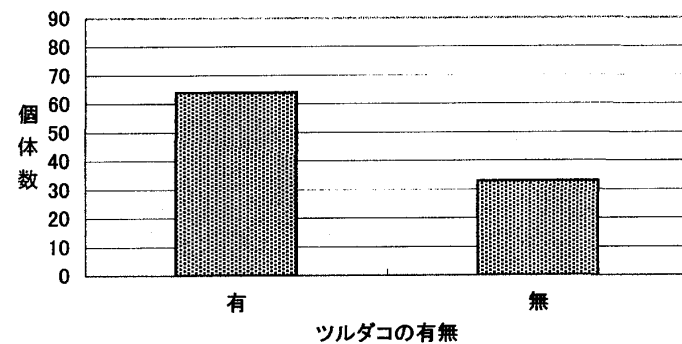


図4-e ツルダコ有無の度数分布

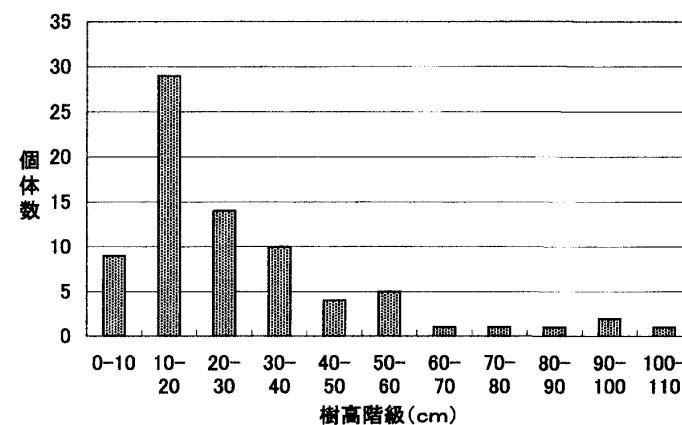


図5 新生個体の幹高の度数分布



写真2 ワダンノキの新生個体

することができるかと推定される。新生個体は単幹状のものがほとんどで、いずれも真っすぐ上向きの成長をしていた。中には、ヘゴの幹に着生した状態で発芽しているものも見られた。

一年後の1998年12月に前年のマーキング個体を探したところ、全77個体中39個体が再確認できた。このうち生存個体はわずか1個体であり、他はすべて枯死していた。生存個体は前年の83.5cmから152cmに伸長していた。再調査の際には山道沿いの草本類（とくにケホシダ、コウザキシダ、オオイワヒトデ、タマシダなどのシダ類）の繁茂が著しく、確認された枯死個体は草本類に埋もれているものが多かったため、おそらく確認できなかった個体も同様の状態ではほぼ全滅したと考えられる。

### 3. ワダンノキを含む植生の変化

ワダンノキが比較的まとまって見られる塚ヶ岳と乳房山の山頂付近で行った植生調査の結果を表1に示す。両地域とも、山頂付近の東向きの急斜面で樹高1～1.5mの風衝性の矮低木群落を形成していた。比較のために1986年にほぼ同じ場所で同様の調査を行った結果も示す。

まず、両地域ともワダンノキの大幅な減少が認められる。1986年時点では両地域ともワダンノキが最優占種であり、ワダンノキ群落といってよい状態であった。しかし、1990年代には塚ヶ岳ではモクダチバナ、乳房山ではパイオニア種のオガサワラモクマオの割合が増加し、ワダンノキは調査地内にまばらに見られるのみとなってしまった。このことはワダンノキの衰退が1986年以降に急速に進んだことを示唆する。

ワダンノキとともに大きな衰退がみられた種にムニンヤツデがある。ムニンヤツデの生育地も母島では主稜線部の雲霧帯にほぼ限られている。1990年から1991年にかけての母島の早魃の際に、甲虫のオガサワラビロウドカミキリがムニンヤツデを食害してムニンヤツデが一斉に枯死し一時は親木がほとんど見られない状態となった（清水,1998）。現在は回復してきているが、植生調査に見られるムニンヤツデの減少はこの時の影響が尾を引いていると考えられる。また、調査精度の制約からはっきりとはいえないが、両地域とも木本全体の種多様性も減少する傾向が認められる。

1986年以降に起こったもう一つの大きな変化は、両地域への帰化種アカギの侵入である。ア



表1 ワダンノキの生育する植生の比較

	堺ヶ岳 (1986年) (1992年)		乳房山 (1986年) (1999年)	
<b>●木本植物</b>				
調査個体数	221	106	143	118
アカギ		4.7		
アカテツ			0.7	
アデク	2.7	0.9		
オオバシマムラサキ	7.7	1.9	0.7	2.5
オオバシロテツ		0.9	0.7	
オガサワラクチナシ	0.9			1.7
オガサワラボチョウジ			0.7	0.8
オガサワラモクマオ	2.3		2.8	23.3
シマギョクシンカ	0.5			
シマグワ		0.9	0.7	3.3
シマザクラ	1.8		0.7	
シマシャリンバイ	5.0	4.7	10.5	4.2
タコノキ			0.7	
トキワイヌビワ	3.6	0.9	0.7	1.7
ハハジマノボタン	1.8		1.4	1.7
ヒメマサキ	3.6	5.7	4.9	1.7
マルハチ	1.8			
ムニンイヌグス	9.0	13.2	13.3	9.2
ムニンネズミモチ	4.1	9.4	1.4	4.2
ムニンモチ	1.8		2.1	7.5
ムニンヤツデ	14.9		19.6	6.7
モクタチバナ	5.4	37.7	11.2	19.2
モンテンボク	0.5		2.1	3.3
ワダンノキ	32.6	18.9	25.2	7.5
種数小計	18種	11種	19種	16種
<b>●草本・ツル植物</b>				
アワユキセンドングサ				1
オガサワラススキ		1		
オガサワラスズメノヒエ		1		1
オニヤブソテツ	1			
キンモウイノデ	1	1	1	1
ケホシダ			1	1
シマオオタニワタリ		1		1
タマシダ	1	1	1	1
ツルダコ	1	1	1	1
ヒゲスゲ	1	1	1	
ホソバクリハラシ		1		
ムニンテイカカズラ	1	1		
ムニンナキリスゲ	1	1		
種数小計	7種	10種	5種	7種

注：木本植物欄の数字は個体数の割合(%), 草本・ツル植物欄の1は出現を示す。

カギは1983年の台風17号の被害後に母島で急速に分布を広げたが(清水,1988; 林野庁業務部,1994),それが塚ヶ岳や乳房山の山頂付近にも及んできた(写真3)。表1の乳房山の調査区内にはまだ現われていないが,隣接地にはすでに多数のアカギが侵入している。



写真3 ワダンノキ(奥)に接して生育する帰化種アカギ(手前)

草本については定量的な調査は行っていないが,両地域ともツルダコが高い被

度で生育している。台風による樹冠の損傷や林冠構成木の枯死などで林冠が開けて隙間ができると,ツルダコがいっそう繁茂する現象も見られる。

#### IV. 考 察

##### 1. ワダンノキの散布様式と分布

ワダンノキは長さ約1.2mmの稜のある瘦果をつける。瘦果は花筒とほぼ等しい約4mmの白色羽状の冠毛を有する(小野・小林,1983)。果実の形態からみて明らかに風散布型であるが,野外の観察では多数の果実をつけた花序が房状に固まって垂れ下がっていることが多く,冠毛を全開して積極的に果実を飛ばしているようには見えない。おそらく小さな島の稜線部の尾根に生育地が限定されている状態では,遠距離まで種子を飛ばすよりも種子の大半を群落の周辺に散布する方が有利であると推測される。大洋島で種子散布能力が減退する現象を, Carlquist (1974) は loss of dispersibility と呼んでおり,ワダンノキの場合もこれに該当すると考えられる。

1997年の台風により塚ヶ岳から石門にかけての何か所かで地滑りが起き,裸地が形成された。比較的近くにワダンノキが生育しているにもかかわらず,1年後の調査時点ではこうした裸地にワダンノキの芽生えは見られなかった(もっとも,種子が到達しなかった可能性のほかに,こうした不安定かつ乾燥しやすい裸地はワダンノキの芽生えの生存に不適であることも考えられる)。また,1983年の台風被害で塚ヶ岳から石門にかけての林内が明るくなったときには,アコウザンショウ,ウラジロエノキ,タイワンソクズなどのパイオニア種が一斉に発芽したが,ワダンノキの芽生えは林内ではほとんど見られなかったので,埋土種子になる能力は低いと考

えられる。

現在、ワダンノキが生育しているのは雲霧のかかりやすい母島の海拔350m以上の主稜線部のみである。大野・井関（1991）は植生調査の結果、従来の奥富ら（1983）の植生図でワダンノキ群落の分布が母島の主稜線東側の海食崖において低海拔（約100m付近）まで設定されていたのを300～350mまで引き上げた。

ただし、母島南部の平地や二、三の付属島に若い個体が見られることがある（小野・小林, 1981；豊田, 1981）。筆者も母島の中ノ平と向島の乾性低木林の中でワダンノキの高さ1.5mほどの稚樹を見ている。このことから、いくらかの種子は風に乗って遠隔地まで運ばれているのは間違いない。豊田（1981）が姪島で見た個体は花をつけていたというが、平地の乾性低木林で見つかるのは若い個体のみであるので、短期間で消滅すると考えられる。小野・小林（1981）もこれらは母島稜線からの二次的分布であろうとしている。

ワダンノキの分布については、戦前に見られた聳島の分布の問題がある。豊島（1938）の記述や津山尚氏が1935年に採集した植物標本の存在から、かつて聳島にワダンノキが存在していたことは間違いない（返還後の調査では確認されていない）。しかし、野生化ヤギの影響で聳島の大半が草原化してしまった現在では、かつてワダンノキが島のどこにどのような状態で生育していたのか知ることはできない。

母島の主稜線部の雲霧帯にのみ分布する現状からすると、最高海拔が88.4mしかない平坦な聳島にワダンノキが存在したことは理解に苦しむ。海拔100m以下の聳島では恒常的な雲霧帯は存在せず、全体に乾燥がきつはずだからである。ただし、聳島の残存植生の調査から、聳島の低木林は父島列島や母島の南部平坦地や属島に分布するシマイスノキやシマシャリンバイを主とする乾性低木林ではなく、母島の湿性高木林の優占種であるモクタチバナを主体としたものであることがわかっている（清水, 1993）。しかも、母島の湿性高木林では大木となるウドノキやシマホルトノキもここでは寸胴型の低木状になって生育しているので、あたかも湿性高木林が組成はそのままに樹高だけが寸詰まりになったような印象を受ける（清水, 1993）。植生の垂直分布にも寸詰まり的な現象があったとすると、標高は低くても聳島の一部にはワダンノキの生育可能な環境がわずかに残っていたのかも知れない。

ところで、父島列島からは過去にも現在もワダンノキの分布の報告がまったくないことも奇妙である。父島列島は母島列島と聳島列島との中間に位置しており、標高や地形から見て聳島列島よりはるかに生育条件が整っているように見えるからである。筆者は聳島・父島・母島の各列島がかつて地続きであって一つの巨大な島を形成していたとする巨大小笠原島仮説を提唱し、小笠原の植生の成立過程を論じた（清水, 1999）。これによれば、かつては今より標高の高かった3列島の雲霧帯にワダンノキ群落があったが、その後の侵食による島の低平化と分裂に伴い雲霧帯も縮小・消失していき、とくに乾性立地（現在の乾性低木林の分布地）が広がった父島列島では群落が消滅したと考えることができる。現在、父島の最高海拔は326mであり、

恒常的な雲霧帯は存在していない。

一方、聳島の個体群は比較的新しい時代に母島から偶然に飛来した種子に由来するとも考えられる。もし、聳島の標本を用いて母島産のものと遺伝的な比較研究ができれば、この問題に対する手がかりが得られるだろう（ちなみに、鳥類の小笠原固有種メグロには聳島列島固有のムコジマメグロと母島列島固有のハハジマメグロの2亜種があったが、ムコジマメグロは既に絶滅して現在はハハジマメグロのみが母島列島に生息している。また、父島列島からは戦前にも確かな分布の記録はなく、おそらく生息していなかったと考えられる。これらの状況はワダンノキとそっくりである）。

いずれにしても、最高海拔が462.6mの母島もすでに恒常的な雲霧帯を生じるには不十分な高さとなっているので、長い目でみてワダンノキの生育に好適な環境が失われつつあること、したがってワダンノキ自身も衰退の傾向にあることは確かであろう。

## 2. ワダンノキの更新様式

ワダンノキと同様にキク科の樹木で island woodiness の例として知られるガラパゴス諸島のスカレシア (*Scalesia* 属) は、山地の雲霧帯に森林を形成し、一斉更新型（一斉枯死・一斉発芽）の更新を行うことで知られている (Hamann, 1979; Itow & Mueller-Dombois, 1988)。すなわち、典型的な陽樹であるスカレシアは林冠の疎開した明るい場所で一斉に発芽し、ほぼ同年齢の個体群を形成する。スカレシアの寿命は短く15~20年ほどと推定されるので、寿命に近づいた老齢林はエルニーニョの多雨（過湿）などが引き金になって一斉に枯死する。林冠の閉鎖したスカレシア林の林床にはスカレシアの芽生えや稚樹はまったく見られないが、親木の一斉枯死により林冠が疎開して明るくなると新たな芽生えが一斉に発芽して次世代の個体群が形成される (図6)。ただし、乾性な立地で林冠の閉鎖しない疎林状となるスカレシア林ではギャップ更新による異齢個体からなる林分が成立し、一斉枯死・一斉発芽は顕著でなくなると考えられる (Shimizu, 1997)。

本研究では、1997年の台風後に上層が開けて明るくなった山道沿いにワダンノキの芽生えが一斉に出現したが、これらの新生個体は1年後にはほとんど消失した。その理由として1年後にはシダ植物を中心とした林床草本類の繁茂により、ワダンノキの芽生えが覆われてしまったことが上げられる。また、林内の林冠ギャップに発芽した若干の新生個体も、1年後には林冠が再び閉じてきて被陰されたのが原因で枯死した。豊田(1981)も「樹林地内にも多くの稚苗が発生するが、大きく成長しない。稜線上の草地や疎林地林縁のもののみが、樹高3~5m、直径10cm以上になる。」と述べている。また、林冠が完全に閉鎖した暗い林床にはワダンノキの芽生えや稚樹は皆無であることから、ワダンノキもスカレシアと同様の陽樹で発芽と初期成長には十分な光条件を必要とすることがわかる。反対に本研究の唯一の生き残り個体が1年後には152cmにまで成長したのをみると、好条件下の初期成長はかなり速いことが推定される。条

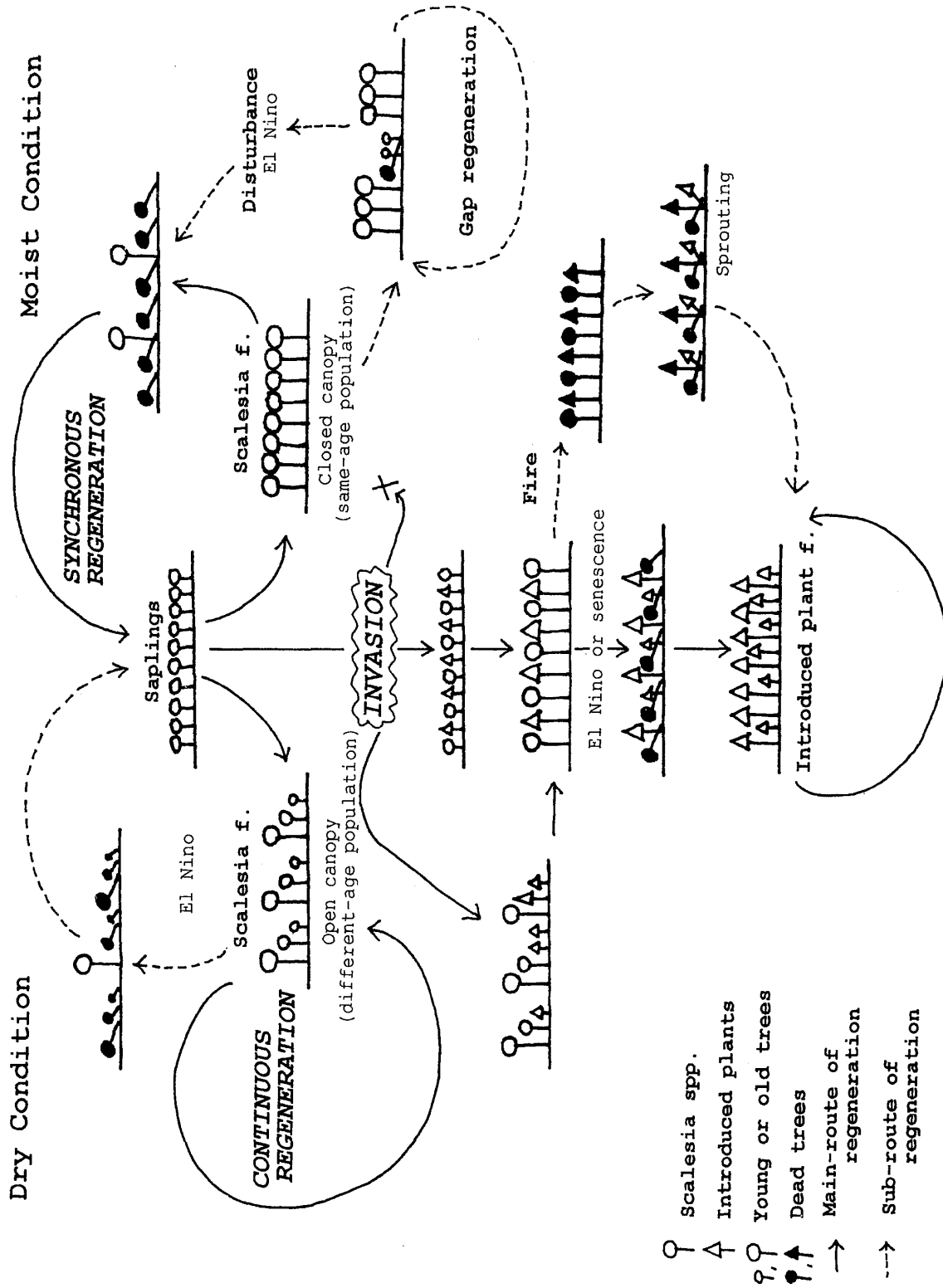


図6 ガラパゴス諸島におけるスカレシア林の更新様式と帰化植物との関係  
Shimizu (1997) より引用。

件が整えば、1年間で草本類の高さを越えるまでに成長して次世代の個体群を確立することが可能であろう。

ワダンノキの寿命については正確な情報はないが、筆者が小笠原の植生調査を始めた1976年頃には今見られる個体がすでに親木として存在していたので、少なくとも20~30年の寿命はありそうである。寿命の上限はわからないが、材に草本的な性格を残す陽樹であることからしてそれほど長寿命であるとは思われない。そこで、親木の幹の太さが比較的揃っていること、次世代の稚樹がほとんど育っていないことなどを考え合わせると、現在の個体群はかつての一斉更新に由来する同齢個体群であり、そろそろ寿命の時期を迎えていると見ることも可能である。

ワダンノキの種子発芽と初期成長に十分な光条件が必要なことから、更新にはなんらかの攪乱による林冠の疎開が必要である。もし、ワダンノキが群落としてまとまって存在しており、一斉に枯死するのであれば、こうした条件が満たされる。小笠原において寿命に達した老齢林分を一斉枯死させる引き金になりそうな攪乱は早魃と台風であろう（清水,1982;1984）。ただし、1997年の台風後に見られたように、疎開地が狭くて十分な光が永続的に得られない場合は、発芽してもその後の草本類との競争に負けて定着は難しい。

以上の調査結果と推論により、ワダンノキもスカレシアと同様の一斉更新型（一斉枯死・一斉発芽）の更新様式を持ち、その引き金は早魃または台風であるとの仮説を立てることができる。以下にワダンノキの更新に関係のある事項を列挙して、この仮説との関連について考察する。

一つ目は、ツルダコとの関係である。現状では、ワダンノキの親個体の枯死により開いた隙間には周囲のツルダコが進出して埋めてしまう可能性が高い。ツルダコが密生しているところではワダンノキの稚樹は生育できないので、一旦ツルダコ群落ができてしまうとワダンノキは更新できなくなってしまう。現在、母島の乳房山から塚ヶ岳に至る主稜線部には通行不能なツルダコの密生地帯が広がっており、これによりワダンノキの生育地が狭められていることは間違いない。このツルダコの繁茂が自然現象なのか、あるいは戦前の開墾の影響を受けた人為的なものなのかははっきりしない。いずれにしても、今後ワダンノキが分布を拡大するためにはツルダコの大規模な枯死を引き起こすような攪乱が必要となるが、台風の潮風で一時的にツルダコの葉が枯れることはあっても株自体がまとまって枯れる現象はこれまでのところ知られていない。

二つ目は、帰化種の侵入である。1983年に小笠原を直撃した台風17号による森林の大規模な攪乱に乗じて帰化種のアカギが急速に分布を拡大し、主稜線部の雲霧帯にも進出・定着しはじめた（林野庁業務部,1994）。アカギが定着すると大きな常緑の樹冠で被陰するので、ワダンノキは更新できない。乳房山ではアカギの樹冠によって直接被圧されつつあるワダンノキの親木も認められた。仮に寿命による一斉枯死が10年くらいかけて徐々に全体が枯れていく現象であるとした場合でも、ツルダコやアカギなどの競合種がいなければ親木の枯れた空間はそのまま

残って徐々に広がっていき、ある段階で一斉発芽・成長を促すことができるかも知れない。しかし、強力な競合種がいる場合には空いた空間を先に占められてしまい、更新が進まない可能性が大きい。Shimizu (1997) はガラパゴス諸島のスカレシア林においても競合する帰化植物の存在下では一斉枯死後に更新が進まず、帰化種が取って代わるメカニズムを推定した (図6)。

帰化種ということでは、アユキセンダングサなどの帰化草本類の影響もある。乳房山遊歩道沿い (ルートB) は比較的明るい林縁環境が保たれているので、ワダンノキの発芽・成長も可能であると思われるが、現在は道沿いにアユキセンダングサが繁茂してしまっている。また、歩道整備のために定期的に除草が行われるが、この際にワダンノキの稚樹が刈られてしまっている可能性もある。

三つ目は、返還後30年間の気候の乾燥化傾向である。父島の戦前の平均年間降水量が1609mmであるのに対して、返還後の30年間の平均値は1268mmであり、年間約240mmほどの小雨となっている (清水, 1999)。また、夏の早魃の頻度も高くなっており、1980年と1990年の夏 (母島では1991年も) には戦前には見られないような早魃が襲った。筆者は、このような中期的にみた乾燥化傾向が父島の乾性低木林の希産種にみられる近年の衰退を招いていると考えた (清水, 1999)。ワダンノキが乾燥に弱いことは雲霧帯に限られた生育条件から明らかである (戦前の母島での生育条件は不明であるが)。返還後の乾燥化傾向と2度の早魃が寿命に近づいたワダンノキの集中的な枯死の引き金になった可能性がある。

四つ目に、もう一つの自然の攪乱現象として、台風による樹冠の損傷が挙げられる。1983年の台風17号とその後の何度かの台風により、樹冠の損傷したワダンノキの個体が見られた。台風により樹冠の一部を失って物質収支のバランスを失った個体が、その後徐々に枯れていったことも考えられる。群落が健全な状態であれば台風による攪乱は更新の契機となりうるが、少数個体となった状態では絶滅への引き金になる恐れもある。1983年の台風17号について大きな被害をもたらしたのが1997年の一連の台風であったが、1983年と1997年は世界的なエルニーニョ年であった。小笠原の大規模な台風被害と植生の更新が世界的なエルニーニョ現象とも連動しているとすれば興味深いことである。

五つ目に、最近目につきだしたモンシロモドキという蛾の幼虫の食害がある。1998年の夏から秋にかけて乳房山付近のワダンノキにモンシロモドキという蛾の幼虫が大発生して話題になったという (母島観光協会の坂入祐子氏談)。1993年の「ボニン博物通信」Vol.18に母島での目撃例の報告があり、亜熱帯農業センターの職員の話として「昔は少なかったが、最近多くなった」との記述がされている。同通信では食草は不明であるとしているが、ワダンノキが食草の一つであることは間違いない。筆者も1999年12月にルートBの山道沿いのワダンノキの葉でその幼虫 (写真4) を見たがこの時点では食害はわずかであり、食害で丸坊主になったと思われるようなワダンノキの個体はなかった。そこで、モンシロモドキの食害は一時的には盛んになるとしても、ワダンノキを枯らすような影響はないと思われる。しかし、今後の動態には注意

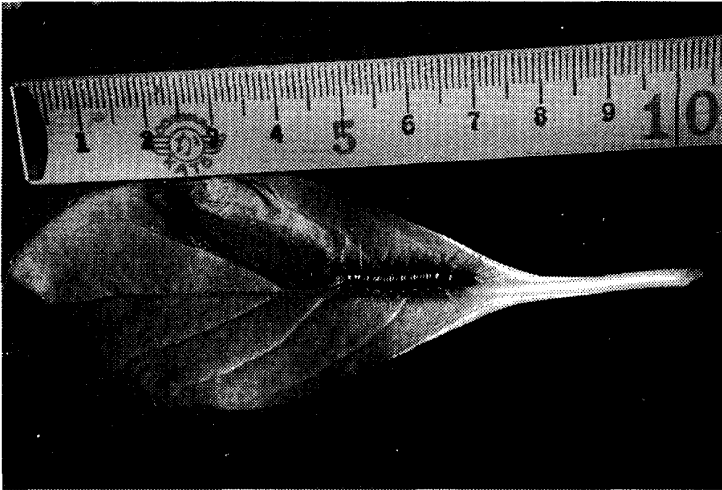


写真4 ワダンノキの葉を食害するモンシロモドキの幼虫

受粉の効率や種子の稔性にどういった影響を及ぼしているのか興味深いところだが、詳しいことはわかっていない。ただし、外見上は正常な果実（種子）が認められるし、1997年の台風後に多数の個体が芽生えたことから、少なくとも稔性のある種子が現在も生産されていることは確かである。

最後に、ワダンノキがこの20年間のうちに徐々に枯れて群落状態から点在状態になってきていることが挙げられる。十分な光条件を必要とする一斉発芽と初期成長を保証するためには、群落の一斉枯死あるいはまとまった疎開地の出現が必要である。また、スカレシア林の更新では成長の速い稚樹が群生することで、競合種の成長を抑える効果もあることが指摘されている（Shimizu, 1997）。点在状態になった親木がぼつぼつと枯れたのでは、稚樹が育つ前にツルダコや草本類などにとって替わられてしまうだろう。

以上のように、ワダンノキの更新様式が一斉更新型であると仮定した場合に、現在は正常な更新を妨げるようなさまざまな障害があることが推定される。とりわけ、一斉更新を可能にするようなまとまった疎開地ができにくくなっていることが深刻である。最近同じキク科固有種でより小型の木本植物であるヘラナレンが急激に減少しており、母島で最大の群落が消滅しかかっているとの報告がなされている（小笠原村職員の延島冬生氏談）。ワダンノキとは分布の標高や生育条件が異なるものの、同じキク科木本の陽性植物として更新様式に共通する面もあると考えられ、両者の衰退の原因にも共通するところがあるのではないかと思われる。

ところで、条件によっては一斉更新型とは別の更新様式を持つ可能性も残されている。本研究のルートAで多く見られた樹林中に散在し直立単幹状の生育形をとる個体の存在は、ギャップ依存型の更新様式を示唆する。その意味でルートAとルートBとのワダンノキの現状の差が何に由来するのか、さらに検討する必要があるであろう。また、比較的最近にワダンノキ生育地に近い場所で起こったいくつかの地滑り跡地にワダンノキが進出できるのかどうか注目し

が必要である。

六つ目は、花粉を媒介する訪花昆虫の交替である。最近ワダンノキが雌雄異株であることが明らかにされたが、現在ワダンノキの送粉（受粉の媒介）を行っているのは戦前に人間が導入したセイヨウミツバチであり、本来の送粉昆虫であったはずの小型の固有ハナバチ類は母島ではほとんど絶滅してしまったという（Kato & Nagamasu, 1995）。送粉昆虫の交替が



たい。

本研究を行った2つの地域がワダンノキの分布の核心域であることを考えると、ワダンノキは母島全体でもすでに500個体を切るくらいまでに減少している可能性が高い。現状を見ると、今後も親木の枯死が続くことは間違いない。一方、新たな稚樹はほとんど見られず、ツルダコやアカギなどワダンノキの更新を妨げる植物がますます繁茂する状況では、このまま次世代を見ずに絶滅してしまう恐れもある。親木のまわりのツルダコを切り払って種子の発芽・定着を促すなどの積極的な保護策をとる必要があると思われる。

## V. 総 括

- (1) 小笠原諸島母島の主稜線部にのみ産する小笠原固有属のキク科植物ワダンノキ (*Dendrocacalia crepidifolia* Nakai) の現状と更新様式の調査を行った。ワダンノキは草本的祖先が島に到着した後に樹木化した island woodiness の例とされ、母島では樹高2～3mの矮低木林を形成する。
- (2) 母島の堺ヶ岳から石門にかけての稜線(ルートA)と船木山から乳房山に至る稜線(ルートB)の登山道沿いに出現したワダンノキ(ルートA:96個体, ルートB:97個体)について、樹高、地際直径、幹本数、ツルダコの有無、活力度の測定・記録を行った。調査はルートAは1998年12月、ルートBは1999年12月に実施した。また、1997年12月にルートAの歩道沿いに発芽した当年実生77個体にマーキングをして樹高を測定した。1998年12月にマーキング個体の生存の有無を確認し、生存個体の樹高を再測定した。さらに、100本法により堺ヶ岳(1986年, 1992年)と乳房山(1986年, 1999年)の山頂付近のワダンノキ生育地の植生調査を行った。
- (3) ルートAのワダンノキは、2.5～3mにモードをもつ一山型の樹高分布を持ち、地際直径は10cm以内で、単幹状の生育形(林内直立型)を持つ個体が多く、枯死個体が約半数を占め、ツルダコとの出現相関は低かった。これに対して、ルートBのワダンノキは、1～3mに分散した樹高分布を持ち、地際直径は6～8cmにモードを持つ一山型分布を示し、多幹状の生育形(陽地株立型)を持つ個体も多く、健全個体が大半を占め、ツルダコとの出現相関は高かった。両ルートとも最大個体は樹高4m前後、地際直径約10cmであった。
- (4) 1997年夏の台風被害により明るくなったルートAの山道沿いに出現した77個体のうち、1年後に39個体が再確認され、このうち生存は1個体のみであった。枯死個体のほとんどはシダ植物に覆われていたので、未確認の個体も枯死したと推定される。生存個体の樹高は当初が83.5cmで1年後は152cmであった。
- (5) 堺ヶ岳と乳房山の植生調査の結果は、1986年以降にワダンノキの個体数が大幅に減少したこと、ムニンヤツデも消滅(堺ヶ岳)または減少(乳房山)したこと、代わってモクダチバ

ナ(堺ヶ岳)やオガサワラモクマオ(乳房山)が増加したこと、帰化種のアカギの侵入が見られることなどを示した。

- (6) ワダンノキの分布は雲霧帯的な環境の残る母島の主稜線部に限られていること、母島南部の低地や属島で希に見られる稚樹は風散布による二次的な分布であること、戦前に聳島から採集された標本が現存しているがかつての生育状況は不明であること、父島に生育していないのは島の標高が高かった時代にはあったが島の低平・乾燥化で消滅した可能性が高いこと、長期的にはワダンノキは雲霧帯の消失とともに衰退する傾向にあることなどを論じた。
- (7) ワダンノキは陽樹であり発芽・初期成長に十分な光が必要なこと、現在の個体群は地際直径が一山型の度数分布を示すこと、次世代の稚樹がほとんど育っていないこと、島で樹木化した背景から寿命が短いことが推測されることなどから、ガラパゴス諸島のスカレシア林で指摘されている一斉更新型(一斉枯死・一斉発芽)の更新様式を持つことが推定された。
- (8) ワダンノキの更新に関わる事項として、ツルダコとの競合関係、帰化種アカギの生育地への侵入、返還後30年間の乾燥化傾向と早魃の被害、台風による攪乱と樹冠の損傷、近年増加した蛾(モンシロモドキ)の食害、固有ハナバチ類から帰化種セイヨウミツバチへの訪花昆虫の交替、群落状態から点在状態への生育状況の変化などを挙げ、現在、ワダンノキの正常な更新を妨げるような要因が複数あることを議論した。
- (9) 現在、ワダンノキは全体でも500個体を切っている可能性が高い。今後も減少が続くことが予想されるので、絶滅の恐れも出てきた。ツルダコの切り払いなど積極的な保護策をとる必要がある。

## 文 献

- Carlquist, S. (1974): *Island Biology* 660pp. Columbia University Press, New York.
- Hamann, O. (1979): Dynamics of a stand of *Scalesia pedunculata* Hooker fil., Santa Cruz Island, Galapagos Islands. *Biotropica*, 11 : 101-122.
- 伊藤元己 (1992): 植物相。「小笠原の自然-東洋のガラパゴス」 pp. 52-57. 古今書院, 東京.
- Itow, S. & Mueller-Dombois, D. (1988): Population structure, stand level dieback and recovery of *Scalesia pedunculata* forest in the Galapagos Islands. *Ecological Research*, 3:333-339.
- Kato, M. & Nagamasu, H. (1995): Dioecy on the endemic genus *Dendrocacalia* (Compositae) on the Bonin (Ogasawara) Islands. *J. Plant Res.*, 108 : 443-450.
- 環境庁自然保護局野生生物課(2000): 「改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 植物I」 660pp. (財)自然環境研究センター, 東京.
- 奥富清・井関智裕・日置佳之・北山兼弘・角広寛 (1983): 小笠原の植生。「小笠原自然環境現況調査

- 報告書－小笠原の固有種と植生」 pp.97-262. 東京都.
- 小野幹雄・小林純子 (1983) : 小笠原の固有種子植物. 「小笠原自然環境現況調査報告書－小笠原の固有種と植生」 pp.1-96. 東京都.
- 大野啓一・井関智裕 (1991) : 父島・母島・兄島・弟島の植物群落と植生図－近年の植生変化にふれて. 「第2次小笠原諸島自然環境現況調査報告書(1990-1991)」 pp.76-126. 東京都立大学.
- 林野庁業務部 (1994) : 「小笠原における外来樹木 (アカギ) の繁殖抑制対策に関する調査報告書」 153pp. 林野庁業務部.
- 清水善和 (1982) : 1980年夏の干ばつが父島の植生に与えた影響について. 「小笠原諸島自然環境現況調査報告書 (3)」 pp.31-37. 東京都.
- 清水善和 (1984) : 台風17号 (1983. 11. 6-7) が小笠原の森林に与えた影響. 小笠原研究年報, 8 : 21-28.
- 清水善和 (1988) : 小笠原諸島母島桑ノ木山の植生とアカギの侵入. 地域学研究, 1 : 31-46.
- 清水善和 (1993) : 小笠原諸島聳島列島の植生-モクタチバナ型低木林の生態と野生化ヤギの食害による森林の後退現象. 駒沢地理, 29: 9-58.
- Shimizu, Y. (1997): Competitive relationships between tree species of *Scalesia* (*S. pedunculata*, *S. cordata*, *S. microcephala*) and introduced plants (*Cinchona succirubra*, *Psidium guajava*, *Lantana camara*) with reference to regeneration mechanism of *Scalesia* forests in the Galapagos Islands. *Regional Views*, 11 : 23-172.
- 清水善和 (1998) : 「小笠原自然年代記」 158 + 4 pp. 岩波書店, 東京.
- 清水善和 (1999) : 小笠原諸島父島における乾性低木林の21年間の個体群動態. 保全生態学研究, 4 : 175-197.
- 豊島恕清 (1938) : 小笠原諸島の植生並熱帯有用植物に就て. 林業試験報告, 36 : 1-251.
- 豊田武司 (1981) : 「小笠原植物図譜」 299pp. アボック社, 鎌倉.