

屋久島のミニチュア植物群の進化は シカの採食圧が原因だった！

80 種にわたる植物の大規模な収れん進化の解明

【発表のポイント】

- 世界自然遺産・屋久島では、植物が極端に小型化する法則が知られていましたが、その進化要因がシカの採食圧であることを解明しました。
- 小形化の法則は草食動物であるシカが好んで食べる種にのみ当てはまっており、ミニチュア植物の進化は、シカの採食圧から逃れるためだったことを示唆しています。
- 80 種にも及ぶ植物群が草食動物の影響で一斉に小型化した可能性を世界で初めて明らかにした研究成果です。

【概要】

屋久島には、茎や葉の長さが 5cm に満たないミニチュア植物が 80 種以上分布しています。島外では普通の大きさの種が、屋久島でのみ極端に小さくなっているという法則は、植物進化学において奇妙な現象として知られてきました。屋久島で植物がミニチュア化した進化要因として、土壌貧栄養説、低温説、日照不足説などが唱えられてきましたが、これまでその主たる要因は明らかになっていませんでした。

東北大学農学研究科の高橋大樹特任助教、陶山佳久教授、京都大学の阪口翔太助教、瀬戸口浩彰教授、福島大学の福島慶太郎准教授の研究チームは、40 種の屋久島産植物とその比較種となる島外の植物のサイズを測定し、植物の体サイズに関係する要因を解析しました。その結果、気象条件や土壌栄養分ではなく、草食動物であるシカが好んで食べる種であるかどうかは植物の小型化と関係していることが明らかになりました。シカは極端に背の低い植物を食べにくいことが知られており、屋久島のミニチュア植物はヤクシカの採食圧から逃れるために進化したと考えられます。本研究成果は、80 種にも及ぶ大規模な植物のミニチュア進化が草食動物の採食圧によってもたらされたことを世界で初めて示唆するものです。

本研究成果は、植物生態学の専門誌 Journal of Ecology で 5 月 9 日に発表されました。

【詳細な説明】

研究の背景

砂漠や北極圏、溪流沿い環境、高山帯などでは、茎や葉の長さが5cmにも満たない小型の植物（ミニチュア植物）が見られます。植物が小型化すると乾燥や水流、低温といった環境ストレスを回避しやすくなるため、厳しいストレスがかかる環境では様々な種類の植物がミニチュア化することがあります。こうしたミニチュア進化は世界中で見られ、植物の収れん進化^{注1}の代表例として進化生物学分野では古くから着目されてきました。

屋久島は九州の南70kmに位置し、島面積の約20%が世界自然遺産に指定されている日本でも有数の生物多様性のホットスポットです。屋久島でも特に標高1600m以上の高標高域では80種近くのミニチュア植物が見られることが知られています（図1）。その多くが屋久島でしか見られない固有植物であり、植物体サイズは栽培環境下でも大きく変わることはありません。

屋久島には、1900年代初頭より牧野富太郎をはじめとした多くの植物学者が調査を行ってきた歴史があります。ミニチュア植物群の進化要因に関しても、これまで土壤貧栄養説、低温説、日照不足説などの様々な仮説が唱えられてきたものの、こうした仮説の科学的な検証は行われてきませんでした。したがってどうして屋久島の高標高地で多くの種類の植物がミニチュア化したのか、その進化法則の原因はこれまで謎のままでした。

本研究では屋久島の植物のミニチュア化をもたらした要因として、屋久島在来の草食動物であるヤクシカとの関係に着目しました。小型化した植物はシカが食べにくいことが知られており、奈良公園や宮城県の金華山など、シカが高密度で分布する場所では植物が小型に進化する事例が報告されています。一方で植物体内に有毒物質を含んでいたりトゲがあるなど、ヤクシカが嫌う防御機構をもつ種（不嗜好種^{注2}）は、屋久島においてもミニチュア化していないことも事前の観察で確認されました。これらを踏まえて『屋久島のミニチュア植物はヤクシカの採食圧を回避するために進化した』という仮説を立て、その検証を行いました。

今回の取り組み

2020年から2022年にかけて、屋久島の高標高域からヤクシカの好む植物（嗜好性植物）30種と好まない植物（不嗜好植物）10種の合計40種類の植物を選定し、植物体のサイズの測定を行いました。また各種と最も近縁であると考えられる（進化上の祖先型に近いと考えられる）島外に分布する植物も比較のために40種類を収集しました。標本資料を含め合計1908個体の茎の高さや葉の長さを計測した結果、ヤクシカの嗜好性植物の場合は屋久島で植物体サイズが島外の比較種のおよそ半分から10分の1程度にまで小さくなっていましたが、不嗜好種では屋久島と他地域でサイズに大きな違いはありませんでした。

(図2)。

さらに、採集地点の気象条件や土壌栄養分なども考慮した解析でも、他の要因と比べてヤクシカの嗜好性が最も植物体サイズの違いに関係していることが示されました。また屋久島集団と比較集団のゲノム情報をシミュレーション解析し、いつごろ屋久島の集団が比較集団から分岐したかを調べたところ、多くの種では屋久島が九州や四国と陸続きとなっていた最終氷期中^{注3}に分岐したことが明らかになりました。この結果は屋久島における植物のミニチュア化は数万年スケールという進化学では比較的短い期間に起こったことを示唆しています。

これらの結果から、屋久島のミニチュア植物は、最終氷期中に九州などに分布する体の大きな植物から分かれたあとに、ヤクシカからの強い採食圧を受けた結果、個体群のなかに生じたミニチュア個体が喰い残され、屋久島で広がったことが示唆されました。つまり、シカに喰われなかったための対抗手段として、植物がミニチュア化したのではないかと考えられます。

こうした大規模なミニチュア進化をもたらした要因としては、まず屋久島におけるヤクシカの個体密度の高さが考えられます。ヤクシカは口永良部島と屋久島にのみ生育するニホンジカの亜種ですが、本州や九州に分布する他の亜種より体のサイズが小さいことが特徴です。屋久島には歴史的にヤクシカの天敵となる動物が分布しておらず、ヤクシカは非常に高い密度で生息してきたことが示唆されています。2008年の推定結果では、島内の高標高域には1km²あたり14から39頭生育しているとされており、これは本州と比べて10倍以上高い密度になります。ヤクシカがいつから屋久島に分布していたかはこれまで明らかになっていませんが、ヤクシカの遊泳能力を考えても、少なくとも屋久島と九州本土や種子島を繋ぐ陸橋が沈んだ最終氷期の終わりごろ(約1万年前)以降は、島内に高い密度で生息していたと考えられます。

植物にとって草食動物の採食圧は個体の生存に関わる非常に強力なストレスなため、こうした高密度のヤクシカ個体群は多くの植物におけるミニチュア進化を駆動するに足る要因になったと考えられます。また一般的に、生物の進化を妨げる要因として集団間の遺伝的交流が挙げられています。これはある集団における適応的な遺伝子変異が他集団からの非適応的な遺伝子変異の流入によってかき消されることがあるからです。奈良公園や金華山と異なり、最終氷期が終わったあとに、屋久島が海によって九州から大きく隔離されたという地形的特徴も、これほど多くの種においてミニチュア進化が起こりやすかった背景として重要であったと考えられます。以上を踏まえて、歴史的にヤクシカの天敵がおらず、他地域からも隔離されていた屋久島の特異な自然環境が、世界でも類を見ないスケールで植物のミニチュア化を引き起こしたのではないかと考えられます。

今後の展開

今後は、ミニチュア植物の収れん進化をもたらした遺伝子の探索を行っていきたいと考えています。特に系統的に異なる植物種間でも類似した遺伝子がミニチュア化に寄与しているのか、もしくはそれぞれ全く異なる遺伝子が関係しているかなどを検証していく予定です。こうした植物体サイズの小型化に関わる遺伝子の知見は園芸分野における小型品種の作出などへの応用も期待されます。

屋久島は樹齢数千年を超えるヤクスギを含む天然林や多くの固有生物によって特徴付けられる特異な生態系と優れた自然景観が評価され、日本で最初に世界自然遺産に指定されました。本研究成果は、屋久島における生物多様性の形成過程の一端と、またその生態系の新たな一面を明らかにしたものになります。

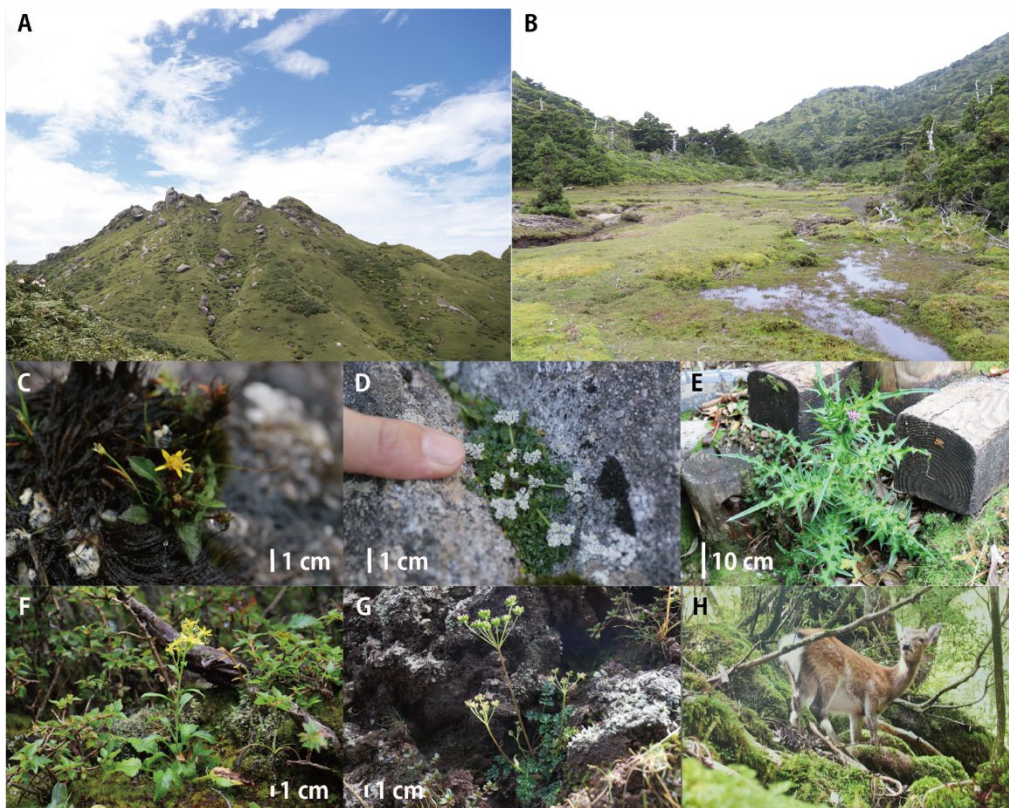


図 1. A; 屋久島永田岳 (標高 1886m)、B; 屋久島花之江河湿原 (標高 1640m)、C & D; 屋久島のミニチュア植物 (C; キク科アキノキリンソウ属イッスンキンカ、D; セリ科シシウド属ヒナボウフウ)、E; 屋久島でミニチュア化していない嗜好性植物 (キク科アザミ属ヤクシマアザミ)、F & G; 霧島山系韓国岳の普通タイプ植物 (F; キク科アキノキリンソウ属アキノキリンソウ、G; セリ科シシウド属ツクシゼリ)、H; ヤクシカ

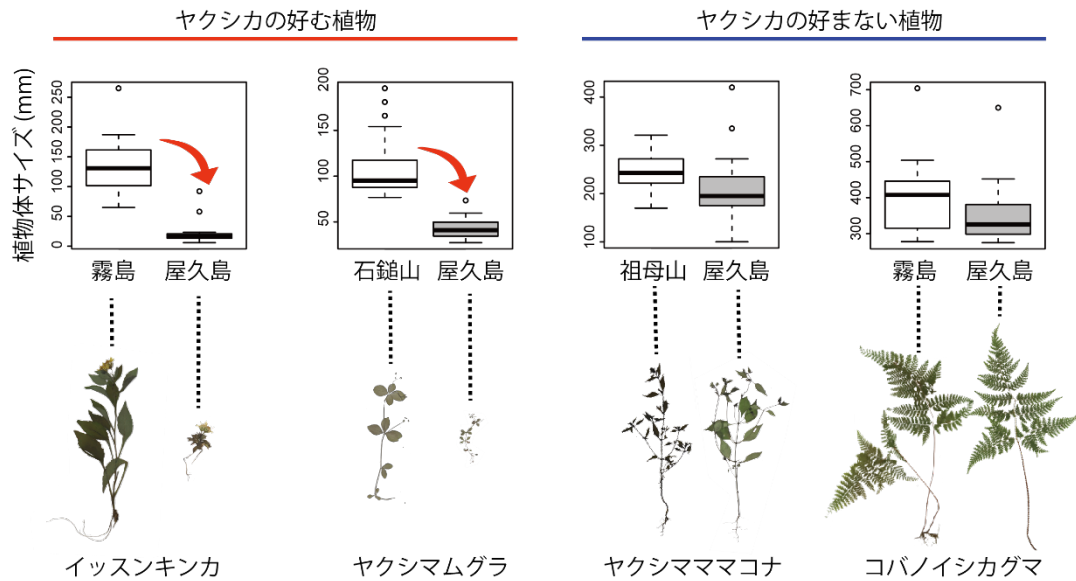


図 2.屋久島の個体（グレーの箱ひげ図）と対照地域の個体（白い箱ひげ図）の植物体サイズの測定結果。研究対象とした 40 種のうち 4 種の結果を示している。ヤクシカの好む植物では屋久島の個体は著しく小型化しているが、ヤクシカの好まない植物では植物体サイズは大きく変わらない。

【謝辞】

本研究は、科研費における研究プロジェクト（22KJ0154）の一環として実施されました。

【用語説明】

注1. 収れん進化（convergent evolution）

異なる系統の生物が類似した形質を進化させること（例：鳥とコウモリの翼など）。その進化が偶然ではなく強い自然選択の結果起こったことを示唆する。

注2. 不嗜好種（non preferable plants）

シカが好んで採食しない植物。植物体内に有毒成分を含む植物や、鋭いトゲなどをもつ植物などが不嗜好種とされる。

注3. 最終氷期（Last Glacial period）

今から約 1 万 1500 年前から 11 万年前の最後の氷河期。最も気温が低かった時期には、南極の氷が増えた影響で現在より海水面が 100-130m ほど低下しており、屋久島は九州や四国と陸続きであったとされる。

【論文情報】

タイトル : Deer grazing drove an assemblage-level evolution of plant dwarfism in an insular system

著者 : Daiki Takahashi*, Yoshihisa Suyama, Keitaro Fukushima, Hiroaki Setoguchi, Shota Sakaguchi

*責任著者 : 東北大学農学研究科 特任助教 高橋大樹

掲載誌 : Journal of Ecology

DOI : 10.1111/1365-2745.14309

URL: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.14309>