

植物の繁殖に関わる生物間相互作用

ヤブツバキとメジロが三宅島の森林生態系回復に果たす役割

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	阿部,晴恵 長谷川,雅美
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	61巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 185-195
発行年月	2011年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集 三宅島 2000 年噴火後の生態系の回復過程—巨大噴火に対する陸上生態系の応答—

植物の繁殖に関わる生物間相互作用：
ヤブツバキとメジロが三宅島の森林生態系回復に果たす役割

阿部 晴恵¹・長谷川 雅美²

¹ 東北大学大学院農学研究科・² 東邦大学理学部生物学科

Plant-animal interactions controlling plant reproductive success in forest recovery process on Miyake-jima Island:
The role of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*

Harue Abe¹ and Masami Hasegawa²

¹Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, ²Laboratory of Geographical Ecology, Toho University

要旨：生物間相互作用を通じた森林生態系の動態解明には、安定した生態系に関する研究だけではなく、環境改変に伴う反応が生物群集にどう現れ、どのように変化していくのかを観測していく必要がある。このような研究を、通常自然生態系において行うことは困難であるが、2000 年に始まった伊豆諸島三宅島における噴火活動は、大きな攪乱作用による生態系の耐性試験になっている。このため、三宅島における噴火がその生態系に与える影響を評価し、森林再生過程のモニタリングをすることは、島嶼生態系成立のメカニズムを理解するための重要な知見を提供することになるだろう。そこで、筆者らは森林の維持機構を生物間相互作用の観点から解明するモデルとして、火山ガスに対する耐性の強いツバキ科の繁殖をめぐる生物間相互作用に注目し、噴火が繁殖成功にどのような影響を与えるのかを研究してきた。本稿では、ヤブツバキとメジロの花粉媒介系を中心に紹介する。研究結果をまとめると、噴火という攪乱作用は、1) ヤブツバキ個体そのもの（開花密度、果実の生存率ほか）には負の影響を与えるものの、2) 開花密度の低下は鳥類による花粉媒介の効率を上昇させ、受粉率、鳥類に付着した花粉プールの遺伝的多様性に正の影響を与える、という 2 点にまとめられた。さらに、ラジオテレメトリー法を用いて推定したメジロの行動圏サイズは、開花密度の低いところで広くなり、上記の結果を裏付けるものであった。つまり、ヤブツバキ・メジロの花粉媒介系は噴火のような大きな攪乱に対して耐性を持っているということが出来る。また、花粉媒介者である鳥類は高影響地域に様々な植物の種子を糞として運んでいくという別の相互作用を生む可能性もあるため、今後に残存する生物（相互作用系）の存在が島嶼生態系の回復にどのように繋がっていくのかを注目する必要がある。

キーワード：ツバキ科、鳥類、花粉媒介、遺伝的多様性、火山島

は じ め に

生物間相互作用を通じたシステムの動態解明には、安定した系だけではなく、構成種の除去などにより、系の構成要素同士の関係の強さや方向性、影響の及ぶ範囲や規模を明らかにすることで、系の果たす機能の耐性を知ることが重要である。通常、自然生態系においてそのような実験をすることは困難であるが、噴火を生態系の耐

性試験として捉えることもできる。2000 年の三宅島の噴火は、過去 500 年ほどの間に起こった約 20 年周期の小規模な噴火と異なり、大量の火山灰と長期的な火山ガスによる数千年規模の大きな自然攪乱である（樋口 2006, 2011、企画趣旨（上條・樋口 2011）を参照）。このような大規模攪乱も自然の変動性の一部であり（Landres et al. 1999）、地域の特徴的な自然攪乱は、地域に存在する生態系の構造や機能動態を作り出す主要因であるといえる（森 2010）。また、今回の大噴火において、三宅島の生態系は壊滅的に破壊されたわけではなく、あまり影響を受けな

2010 年 11 月 10 日受付、2011 年 2 月 10 日受理
¹e-mail: apodemusnyagis@gmail.com

かった地域もあれば、影響の程度によって生物が選択的に生き残っている場所など様々である。影響を受けなかった地域は植生回復のソースとなり、影響を受けた地域では、残存している生物がその回復の鍵となるだろう。これまでの火山島での研究は、主に一次遷移での動植物の定着過程に関わる研究が多かったが (Kitayama et al. 1995 ; Tsuyuzaki and del Moral 1995 ; Thornton et al. 1996 ; Shanahan et al. 2001 ; Kamijo et al. 2002 ; Kamijo and Hashiba 2003 ほか)、実際の遷移過程には、残存植物の分布状態や生物間相互作用の働き方が、その後の生物群集形成への大きな鍵を握っている。このため、噴火という大規模攪乱下において耐性のあるシステムを特定することは、島嶼生態系成立のメカニズムを知る一助になるだけでなく、自然再生などの応用分野に対する知見にも繋がるのが期待される。

火山ガスに対する耐性の高い植物の相互作用系

噴火後の予備的な調査において、ツバキ科の2種 (ヤブツバキとヒサカキ) は火山ガスに対する耐性が高く、2003年の段階では、他の樹種が枯死している立地においても生存し、展葉や開花活動を行っていることが明らかになっていた。一般的にパイオニア植物に分類されていない植物で、高被害地域でも生存していた主な種はこの2種であり、これらの種子散布や花粉媒介は動物を通じて行われることがわかっている (真鍋ほか 1993 ; Kunitake et al. 2004 ; Abe et al. 2006)。そこで、森林の維持機構を植物と動物の相互作用の観点から解明するモデルとして、この2種に注目した研究を行ってきた。すでに本学会誌の英文誌等において、噴火がヤブツバキの花粉媒介系を通じて雌性繁殖成功に与える影響については報告しており、高被害地 (低開花密度下) では効果的な花粉媒介が行われ、受粉率や結実率が高くなっていることを明らかにしている (長谷川・阿部 2006 ; Abe and Hasegawa 2008)。しかしながら、たとえ高被害地域で結実率が良くても、それが次世代の遺伝的多様性に結びつくとは限らない。そこで本稿では、噴火がヤブツバキの花粉流動と遺伝的多様性に与える影響 (Abe et al. 2011) を中心に研究紹介を行い、大規模攪乱における系の耐性や残存する生物 (相互作用系) の存在が、どのように島嶼生態系の回復に繋がっていくのかについて考察していく。

材 料

ヤブツバキ (*Camellia japonica*) は日本における照葉樹林の代表的な構成種であり (Wendel and Parks 1985 ; Nagamasu 2006)、ヒサカキと同様、火山ガスに対する耐性が強く、噴火の高被害地域においても繁殖活動を行っている (Kamijo and Hashiba, 2003 ほか)。本種は冬期に赤い大きな花弁をもつ両性花を咲かせ、花蜜はメジロやヒヨドリといった鳥類の重要な餌資源となっている。伊豆諸島では花期は11月から3月であり、1月から2月に開花のピークを迎える。自家不和合性が高く、ポリネーターの訪花を除去すると結実をしない (Kunitake et al. 2004)。メジロとヒヨドリが主な花粉媒介者であることが観察されている (Kunitake et al. 2004)。三宅島ではそれ以外にもウグイス、シジュウカラの吸蜜が観察されているが、訪花の78-96%はメジロが占める (Abe and Hasegawa 2008)。また、伊豆諸島には留鳥のシチトウメジロがいるものの、Kikkawa and Kakizawa (1981) によると、冬期に三宅島で捕獲されるメジロの9%は、本州から渡ってくる冬鳥である。種子はアカネズミに散布されることが明らかになっている (Abe et al. 2006)。

調査地

2006年1月、火山ガスの影響で開花状況の異なる3地点、坪田、伊ヶ谷、南戸林道2に調査地を設定した (図1 ; 表1)。高橋ほか (2008) による、各調査地の噴火後の植生変遷パターンは、調査地の坪田でA、伊ヶ谷でC、南戸林道2でDであった。Aは噴火による被害が認められずに樹林地に覆われた地域、Cは噴火直後に樹木が衰退したが、樹林地が草地に置き換わって植生が回復する過程にある地域、Dは噴火直後の植生被害が大きく、その後草地として植生が回復する過程にある地域に分類される (高橋ほか 2008)。なお、2004年1月において、各調査地における植被率とヤブツバキの着葉率、開花個体密度、個体あたりの開花数には有意な相関があった (Abe and Hasegawa 2008)。また、各調査地において鳥類の訪問回数を合計14時間観察した結果では、いずれの地域もメジロによる送粉貢献度の高く、シジュウカラやヒヨドリは副次的にヤブツバキに訪花していることが示唆されている (Abe and Hasegawa 2008 ; 表2)。

表 1. 各調査地におけるヤブツバキの生育状況。

調査地	調査面積 (ha)	着葉率 ^a	個体密度 (個体数/ha)	開花密度 (開花数/ha)	開花個体密度 (開花木数/ha)	開花木あたりの平均開花数 $\bar{x} \pm SD$	分類クラス ^b
坪田	0.3	1.00	75	10106.7	193.3	207.6 $\pm$ 156.1	A
伊ヶ谷	0.5	0.54	60	206.0	36.0	16.2 $\pm$ 18.7	C
南戸林道 2	1.0	0.32	142	53.0	12.0	16.6 $\pm$ 8.1	D

^a 健全木の着葉を 1 とした時に、各個体の着葉率を目視で測定した結果の平均値。調査は 2004 年 1 月に行った (Abe and Hasegawa 2008)

^b 分類クラスは高橋ほか (2008) の NDVI を用いた分類クラスに対応する

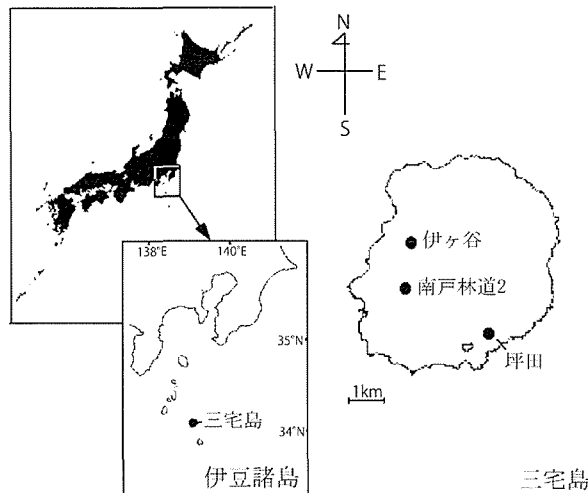


図 1. 調査地。

方 法

開花状況と花粉媒介者の行動圏

2006 年冬、開花密度の異なる 3 調査区において、ヤブツバキの開花状況と主なポリネーターであるメジロの行動圏を調査した。調査地における開花状況は表 1 に示す。メジロの行動圏の推定はラジオテレメトリー法を用いて行い、さらに鳥類の捕獲時には、次節で示す遺伝解析のために嘴から花粉の採取も行った。捕獲は、調査サイトの中心部で行い (環境省捕獲許可番号 051118001)、捕獲地点から

約 100 ha の範囲で電波の受信を行った。捕獲されたメジロには重さ 0.5 g 以下の Holohil Systems 社製の発信器 model LB-2 を背部に接着剤を用いて装着した。大きさの異なる 2 羽が同時に捕獲された場合はペアと見なし、どちらか 1 羽に発信機を装着した。発信機の電池の寿命は 1 – 3 週間である。電波の受信には、八木アンテナを接続した受信機を使用した (FT-817; Vertex Standard Inc.)。位置の特定は 1 月 5 日から 2 月 5 日の 1 カ月、日中は 7:00、12:00 及び 16:00 の 3 回と夜間 1 回の計 4 回以上行った。1 週間以上追跡できた個体について行動圏を推定した。

鳥類に付着した花粉プールの遺伝解析

鳥類によって媒介される花粉の遺伝的多様性を比較するために、上記の方法で捕獲した鳥類すべてについて、嘴に花粉が付着している場合は綿棒を用いて目に見える花粉すべてを採取した (図 2)。鳥個体ごとに採取した花粉粒をスライドガラスに置き、顕微鏡下で針を使って約 20 粒づつをランダムに取り出した。花粉粒は 1 粒ごとに Matsuki et al. (2007) に基づき DNA の抽出及びマイクロサテライトマーカーによる遺伝解析を行った。解析には 8 種のマイクロサテライトマーカー、*TMSE-27B03T*、*TMSE-9E07S*、*TMSE-25E07T*、*TMSE-11D02T*、*TMSE-10C05T* (Toju et al. 2011)、*TMSE-4B07S* (Accession NO. AB461367)、*MSCjaH38* (Ueno et al. 1999) 及び *MSCjaR2* (Abe et al. 2006) を用いた。マイクロサテライト部位の増

表 2. ヤブツバキ開花木への鳥類の訪問数 (Abe and Hasegawa 2008) と、捕獲された鳥類数及び嘴に付着した花粉のハプロタイプが解析された鳥類の数。

調査地	メジロ			ウグイス			シジュウカラ			ヒヨドリ		
	訪問数 /14h	捕獲数 (再捕獲数)	解析数	訪問数 /14h	捕獲数	解析数	訪問数 /14h	捕獲数	解析数	訪問数 /14h	捕獲数	解析数
坪田	129.5	13 (3)	16	35.5	6	0	0.5	1	0	1	0	0
伊ヶ谷	14.5	3 (1)	4	0	7	3	1.5	9	1	0	1	1
南戸林道 2	5.8	2 (0)	2	0	2	1	0.3	3	3	0	0	0
全体	149.8	18 (4)	22	35.5	15	4	2.3	13	4	1	1	1

* カッコ内は再捕獲された鳥の数



図2. ウグイスから花粉を採取している様子。

幅には Multiplex PCR Mix (Takara Bio Inc.) を使用し、プロトコルに従って PCR を行い、ハプロタイプは ABI Prism 3100 (Applied Biosystems) を用いて行った。

さらに、花粉親候補木の遺伝的多様性を比較するために、各調査地内に設置した 50×60 m (0.3 ha) の範囲内におけるすべての開花木 (全 89 個体) から葉を採取した。0.3 ha 調査区内の開花木の本数は、坪田、伊ヶ谷、南戸林道の順に 48、24、17 本である。DNA の抽出は改変 CTAB 法を用いて行い (Murray and Thompson 1980)、花粉の解析と同様に遺伝解析を行った。

遺伝的多様性の指標として、対立遺伝子数 (N_a)、遺伝的多様性 (H)、各調査地から n 個体抽出した時に含まれる対立遺伝子数の期待値 (アレリックリッチネス: A_r) 及び鳥類ごとの花粉プール間のアレリックリッチネスを用いた遺伝的分化の指標 A_{st} (El Mousadik and Petit 1996; Petit et al. 1997; Comps et al. 2001) を算出した。この A_{st} 値が小さければ、鳥類に付着した花粉プール間での遺伝的多様性の違いは小さく (遺伝的分化が小さく)、多くの花粉親から花粉を受け取っていたと考えられる。

各指標について鳥類間及び調査地間での比較を等分散の検定後、マン・ホイットニーの U 検定及びクラスカル・ウォリス検定を用いて行った。

結 果

開花状況と花粉媒介者の行動圏

全部で 18 個体のメジロが捕獲され、そのうち 10 個体について 1 週間から 20 日の位置データが記録された (坪田、 $N=7$, 16.6 日; 伊ヶ谷、 $N=3$, 7.5 日)。3 調査地のうち、開花密度のもっとも低かった南戸林道 2 では、捕獲された個体すべてが数日中に電波がとれない範囲に移動した

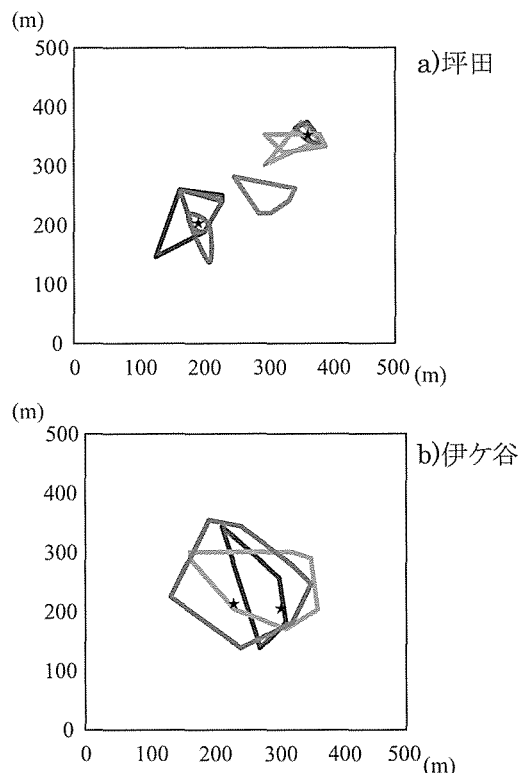


図3. ラジオテレメトリー法を用いて推定したメジロの行動圏 (最外殻法)。a) 高開花密度の坪田、b) 低開花密度の伊ヶ谷。星印は捕獲地点。

ため、行動圏の推定は出来なかった。残り 2 調査地での平均行動圏サイズは、坪田地区で 0.26 ha、伊ヶ谷地区で 1.97 ha であり、開花数の少ない伊ヶ谷で有意に広がった (ウェルチ T -検定; $P=0.13$; 表 3; 図 3)。平均行動圏サイズ内の推定花数は坪田地区のほうが多いものの、推定花粉親数 (開花木の個体数) は、坪田地区で $49.7 \pm 47.2SD$ 、伊ヶ谷地区で $74.7 \pm 45.7SD$ であり、有意ではないが開花数の少ない伊ヶ谷で多い傾向にあった (マンホイットニー U 検定; $Z=1.03$, $P=0.31$; 表 3)。

また、低開花密度下の伊ヶ谷では行動圏が有意に広がっただけではなく、捕獲された全個体は 9 日以内に調査地内からいなくなった。一方、高開花密度の坪田では調査期間内 (1 か月) で 70% の追跡個体が調査サイトからいなくなった。

鳥類に付着した花粉プールの遺伝解析

再捕獲を含むすべてのメジロ ($N=22$)、ウグイス 27% ($N=15$) 及びシジュウカラ 31% ($N=13$) から花粉が採取できた。ヒヨドリは 1 羽のみの捕獲であったが、少量の

表 3. メジロの行動圏と行動圏内の推定花数と開花木数。

調査地	解析された鳥の数	平均行動圏	行動圏内の推定数	
		ha ($\bar{x} \pm SD$)	花数 ($\bar{x} \pm SD$)	開花木数 ($\bar{x} \pm SD$)
坪田	7	0.26 $\pm$ 0.24	2599 $\pm$ 2466	49.7 $\pm$ 47.2
伊ヶ谷	3	1.97 $\pm$ 1.20	405 $\pm$ 247	74.7 $\pm$ 45.7

表 4. 8 座のマイクロサテライトマーカーを用いた調査地間の比較。調査地間の比較は高開花密度の坪田と低開花密度の伊ヶ谷、南戸林道 2 に分けて行った。伊ヶ谷、南戸林道 2 の値はカッコ内に示す。

(a) 成熟木 (開花木)

遺伝的多様性	調査地		有意性 ^a
	坪田	伊ヶ谷と南戸林道 2 の平均値 (伊ヶ谷のみ 南戸林道 2 のみ)	
N_a	7.3	7.2 (8.0 6.3)	NS
H_e	0.68	0.70 (0.72 0.67)	NS
A_r	5.71	5.26 (5.42 5.10)	NS

(b) メジロの嘴に付着した花粉プール

遺伝的多様性	調査地		有意性 ^a
	坪田	伊ヶ谷と南戸林道の平均値 (伊ヶ谷のみ 南戸林道のみ)	
N_a	3.6	4.7 (4.2 5.2)	**
H	0.48	0.54 (0.53 0.56)	*
A_s	3.28	3.95 (3.75 4.15)	***
A_t	4.48	4.37 (4.40 4.33)	NS
A_{st}	0.35	0.15 (0.19 0.06)	***

* 各遺伝的多様性の指標: N_a ; 対立遺伝子数, H_e ; ヘテロ接合度の期待値, H ; 遺伝子多様度, A_s ; アレリックリッチネス, A_t ; メジロに付着した各花粉プールのアレリックリッチネス (平均), A_{st} ; 各調査地内におけるメジロに付着した全花粉プールのアレリックリッチネス, A_{st} ; 各花粉プール間のアレリックリッチネスを用いた遺伝的分化程度

* アレリックリッチネスの遺伝子コピー数は 20 に標準化した

* 有意性: NS 有意差なし, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.005$ (マン・ホイットニー U 検定)

花粉が嘴から採取された。花粉一粒のハプロタイプの解析は、5 つ以上の遺伝子座で行った (メジロ、 $N=599$, 平均 27.2, 範囲 16-48; 他の鳥類、 $N=279$, 平均 31.0, 範囲 22-92)。花粉のハプロタイプ解析が出来た鳥類の数は表 2 に、各遺伝的多様性の指標は表 4 及び表 5 に示す。その結果、開花木の遺伝的多様性に差は見られなかったものの (表 4 (a))、花粉プールの遺伝的多様性は開花密度の低い調査地で高くなった (表 4 (b))。また、遺伝的分化程度 (A_{st}) は低開花密度下で低い値であった (表 4 (b))。

鳥類間を比較すると、他の鳥類 3 種すべてを合わせた付着花粉の遺伝的多様性の値よりも、メジロ 1 種のほうが高い傾向があったが、遺伝的分化程度 (A_{st}) に有意な差は見られなかった (表 5)。鳥類全体の A_{st} 値は、全鳥種のハプロタイプの解析が出来た伊ヶ谷で 0.125、南戸林道 2 で 0.095 であった。

表 5. 8 座のマイクロサテライトマーカーを用いた鳥類間の嘴に付着した花粉プールの遺伝的多様性の比較。

遺伝的多様性	鳥類		有意性
	メジロ	その他鳥類	
N_a	4.5	3.5	*
H	0.54	0.43	**
A_s	3.95	2.84	**
A_t	4.37	3.71	-
A_{st}	0.15	0.23	NS

* 各遺伝的多様性の指標: N_a ; 対立遺伝子数, H ; ヘテロ接合度の期待値, H ; 遺伝子多様度, A_s ; アレリックリッチネス, A_s ; 鳥類に付着した各花粉プールのアレリックリッチネス (平均), A_t ; 各調査地内における鳥類に付着した全花粉プールのアレリックリッチネス, A_{st} ; 各花粉プール間のアレリックリッチネスを用いた遺伝的分化程度

* アレリックリッチネスの遺伝子コピー数は 20 に標準化した

* 有意性: NS 有意差なし, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.005$ (マン・ホイットニー U 検定)

考 察

噴火に対する花粉媒介系の耐性のメカニズム

一撓乱が効果的な散布を促進する

これまでは、大規模な自然撓乱は多くの植物の送粉効果を下げると認識されてきた。その理由として、開花密度の低下や生息地の分断化による負の要因が挙げられる。開花密度の低下は、受粉や結果率、結実率などの低下を引き起こす (Ågren 1996; Mustajärvi et al. 2001; Leimu and Syrjänen 2002 ほか)。開花密度の低下や生息地の分断化は、基本的には、花粉媒介者の訪花頻度が低く、そのために花粉数が不足する、または和合性のある同種花粉数が制限となる等の「花粉制限」に繋がる (Compton et al. 1994)。一方、結果率の低下は、「花粉制限」や、受精した胚を種子に発達させるだけの資源が不足する「資源制限」によることが多い (Stephenson 1981; Bawa and Webb 1984; Zimmerman and Pyke 1988; Sperens 1996)。例えば、鳥媒植物の *Puvonia bahamensis* (アオイ科) では、ハリケーンの影響が資源制限及び花粉制限 (鳥類の訪問率の低下) を引き起こし、結果率が低下した (Rathcke 2000)。

しかしながら、動物媒植物の送粉という側面では、大規模撓乱に対する耐性の高いシステムが存在することも指摘できる。例えば、Ward et al. (2005) の総説によると、熱帯林で低密度に生息する植物では、分散移動能力の少ない動物によって花粉媒介される場合は、自家受粉や近交弱勢につながりやすい場合もあるが、基本的に動物媒介される植物は、他殖と長距離散布が普通であると述べている。

本研究を振り返ると、低開花密度下では、主なポリネ

ーターであるメジロの行動圏が広がることで花粉流動が促進され、自家不和合性の高いヤブツバキでは、花粉の遺伝的多様性が高くなることに繋がることになった (図 4)。これは、低開花密度下で雌性繁殖成功 (受粉率および結実率) が高くなった結果を支持するものである (Abe and Hasegawa 2008; 図 4)。つまり火山噴火のように大きな環境撓乱に対して、ヤブツバキ・メジロの花粉媒介系は高い耐性を持っているといえる。また、未発表データであるが、隣接の新島においてハスオビエダシヤクによる食害によって低開花密度になった立地でも、噴火による高被害地域 (低開花密度地域) と同様の結果が得られている。このため、ヤブツバキにとって撓乱作用は、恒常的に次世代の遺伝的多様性を高め、生息地拡大に繋がるメカニズムとして働いている可能性も高い。

大規模撓乱に耐える送粉系の仕組みとして本研究の事例をみると、①全体的な餌量の枯渇、②両種の依存関係の強さ、③オープンサイトを使用できる媒介者の存在、④媒介者の分散移動能力の高さ、の 4 つの要因の関与が整理できる。まずは、①全体的な餌量の枯渇。本研究では、ヤブツバキ・メジロ送粉系は、噴火によってヤブツバキの開花活動が低下した状況でも継続した。むしろ、鳥全体の餌資源が低下した状況で花蜜は重要な餌資源であったため、それが低密度下での効果的な受粉に繋がったと考えられる。また、メジロが開花木のすべての花を訪問しても、自家不和合性が高いヤブツバキでは隣家受粉には繋がらなかったことが、低開花密度下で遺伝的多様性が高くなった要因の一つである。他の鳥類については、ヤブツバキへの訪問頻度が低く (Abe and Hasegawa 2008; 表 2)、嘴に付着した花粉プール間での遺伝的分化が大き

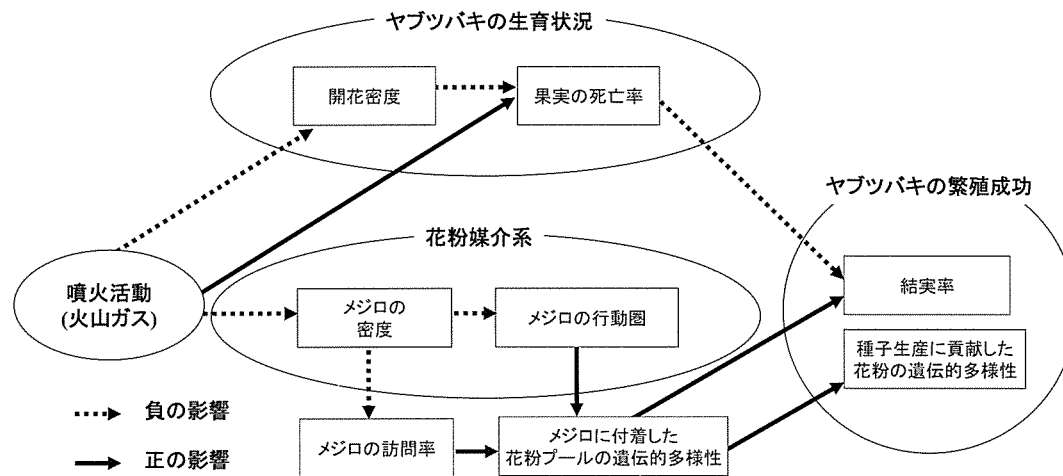


図4. 噴火がヤブツバキ-メジロ花粉媒介系を通じてヤブツバキの繁殖成功に与えた影響。

かったことから、少数の花粉親から花粉を受け取っていたと考えられる。つまり、多くは枯死木から発生した昆虫を捕食するために高被害地に生息しており（本特集、加藤・樋口（2011）を参照）、花蜜の利用は副次的である。しかしながら、ウグイスやシジュウカラが三宅島以外でヤブツバキの花蜜を利用していたという報告例はなく、これらの鳥類も島全体の餌資源の低下に伴い、普段は利用していない花蜜へと餌利用の一部をシフトさせたと思われる。次に、②両種の依存関係の強さ。Kunitake et al. (2004) によると、メジロは冬期の餌資源としてヤブツバキの花蜜に強く依存している季節的なスペシャリストである。冬期は利用できる果実や昆虫類が少ない中で、ヤブツバキの花蜜は重要な餌資源であり、また、ヤブツバキにとってもメジロは効果的な送粉サービスを提供してくれる数少ない鳥類である。さらに、③オープンサイトを使用できる媒介者の存在も重要である。例えば、Breitbach et al. (2010) は、森林から農地まで、人間による使用状況の異なる様々な立地に生育するセイヨウミザクラ *Prunus avium*（バラ科）を用いて種子散布系の解析をしたところ、人間によって過度に使用された立地では、鳥類の多様性や個体数が下がるものの、訪問率や種子の持ち去り率は下がらなかったと報告している。魅力的な餌資源は行動範囲を広げるかもしれない（Herrera 2002）、その際、本研究で示したメジロのような鳥類の存在は、パッチ間を連結させるモバイルリンク（景観内を活発に移動することにより、空間的・時間的に生育地を連結させる生物を指す；Sekercioglu 2006）としての役割を果たすと考えられる。最後に、④媒介者の分散移動能力の高

さが挙げられる。Bronstein and Hossaert-McKey (1995) によると、ハリケーンの影響で地域内のイチジクの木やイチジクコバチは消失したものの、イチジクの花の非同期的成熟とポリネーターのイチジクコバチの長距離散布能力が、花粉媒介系の早い回復を促したとしている。Stacy et al. (1996) らによると、熱帯における虫媒3種の樹木では、成熟木の密度が低いところで花粉散布距離は長くなり、密なところでは近隣個体間の交配が多くなった。また、風に乗るイチジクコバチが160 km離れた木に花粉を媒介していた例や（Ahmeda et al. 2009）、ミツバチによる長距離花粉散布の例も多い（Dick et al. 2003；Steffan-Dewenter and Kuhn 2003 ほか）。鳥媒の例をみると、自然集団から50-400 m離れた場所に鉢植えを設置し、マルハナバチとハチドリ媒介の *Delphinium nuttallianum*（キンポウゲ科）の受粉効率とポリネーターの動きを観察したところ、鉢植えを置いた隔離地では、ポリネーター数は少ないものの訪問数は多くなり、結果的に花粉の受け取りと結実率は自然集団地と大きく変わらなかったという（Schulke and Waser 2001）。鳥類によっては、連続した森林よりも分断化した森林で行動圏が狭くなるという例もあるものの（Levey et al. 2005；Hinam and St.Clair 2008）、主に森林に依存しているツグミ科の *Turdus assimilis* は、森林から離れた小さな遺存林も利用するため、広い行動圏を持っていたことが明らかになっている（Sekercioglu 2007）。Nathan et al. (2008) が長距離種子散布を生み出すメカニズムについてまとめた総説によると、空間の空いた立地（open terrestrial landscapes）と移住性のある動物（migratory animals）をそれら要因のひとつとして挙げて

いる。これらの例のように、媒介者の分散移動能力の高さが、攪乱によって分断された生息地においても、花粉媒介などの生態系機能を補償するということが指摘できる。

今後の課題

これまでの主張を検証するために、さらに取り組むべき課題がある。著者らの未発表データであるが、ヤブツバキ種子内の推定花粉親の遺伝的多様性も、鳥類に付着していた花粉プールと同様に低開花密度下で高いという結果が出ている。このため、次世代の遺伝的多様性を問うならば、さらに更新した個体についても検証しなければならないが、現在のところススキなどによる植被が急速に進んでおり、更新個体の存在は確認しづらい状況である。

もうひとつの問題として、個体間の開花期間や開花数などの開花フェノロジーが空間的な繁殖成功の違いにどのように反映されているのか、という点を検証しなくてはならない。開花フェノロジーの違いは、開花密度の空間的、時間的なバリエーションに影響を与え、花粉流動の空間的な割合にも影響を与えることは知られている (Levin and Kerster 1969 ほか)。本研究結果をみても、高開花密度地域の坪田では、開花個体あたりの開花量にはばらつきが大きい (表 1)、それが、各個体が受け取った花粉プール間の遺伝的多様性に変異をもたらしているかもしれない。もしメジロが開花量の大きい個体ばかりに訪花するならば、その個体が受け取った花粉親数は低下し、結果として受け取った花粉プール間の遺伝的分化に繋がるだろう。異なる開花密度下での花粉プール間の遺伝的多様性の違いは、各集団内の開花フェノロジーの違いに起因するかもしれない。このため、ヤブツバキ・メジロ花粉媒介系の理解には、集団内での個体ごとの解析が必要である。

さらに、生息地の消失や分断化は、オープンサイトが広がることにより長距離散布を増やす可能性もあるが、長距離散布能力を持つ大型動物の行動を制限する恐れもある (Nathan et al. 2008)。このため、どちらの効果が表れるかについては、攪乱の規模や構成種の違いを検証していく必要があるだろう。

相互作用系を通じた植生回復

攪乱には、それに伴う種の脱落などの直接的な効果だけでなく、相互作用の連鎖 (chain reaction) によって生じる間接効果がある (中村・野沢 2005)。本稿では噴火

がヤブツバキの花粉媒介系を通じた間接効果が繁殖成功にどのような影響を与えたのかを検証したが、視点を広げると、残存したヤブツバキやヒサカキなどの植物に関わる生物間相互作用系が新たな相互作用の連鎖を生み出す機会になり、それが三宅島の植生回復に繋がっていくと考えられる。例えば、ヤブツバキと同様に火山ガスに対する耐性が高いヒサカキの存在は、鳥散布植物の種子散布を促進する可能性がある (阿部ほか 未発表データ)。結果を簡単に紹介すると、高被害地域では着葉率の低下による資源制限もしくはガスによる直接的な影響で果実の死亡率が高かったために、ヒサカキ自身の雌性繁殖成功 (結果率) は低かったものの、ハエ目による花粉媒介や鳥類による種子散布は効率よく維持されていた。ヒサカキも、本稿で示したヤブツバキの送粉系の維持 (Abe and Hasegawa 2008 ; Abe et al. 2011) と同様の傾向があったことになる。さらに、高被害地域で採取された鳥類の糞は主に昆虫とヒサカキの種子で構成されていたものの、採取地域で生存が確認されていないオオムラサキシキブの種子も含まれ、これは噴火の影響が少ない地点から運ばれたものと推察された。このため、噴火の影響が大きいところでも多くの種子をつけるヒサカキの存在は、ヤブツバキと同様に鳥類の餌資源として噴火の影響の大きい地域へ鳥類を誘引し、その結果、鳥類散布型種子植物の遷移促進に貢献している可能性がある。また、糞中には昆虫類が多く存在したことから、枯死木を餌資源とする昆虫自体が、高被害地への種子散布を促していると考えられる。今後は、植生遷移を促進するメカニズムを解明していくために、高被害地にどのような動物がどのような種子を散布しているのかを、糞分析を通じて網羅的に行っていく予定である。

噴火のような大規模な自然攪乱後に生き残った生物の動向をモニタリングすることは、島嶼生態系成立のメカニズムを知る一助になるだけでなく、森林管理の方向性を示すことにもなる (Landres et al. 1999)。大規模な自然攪乱も自然の変動性の一部であり、攪乱自身が生態系に内包される遺伝子・種・個体群・群集、さらには地域景観に至る、各レベルでの多様性の維持に大きく貢献していると考えられるからである (森 2007)。2000 年の三宅島の噴火の影響は大きく、森林面積の約 60% が被害を受けたといわれている (三宅島災害対策技術会議緑化関係調整部会 2004)。このため、土石流の原因となる地表流の発生を防ぐ有効な手段として山腹緑化も試みられている。一方でガスの噴出量の縮小に伴い、影響が軽減した地域ではガスに対して耐性のある植物の再生や移入に

よる植生遷移が始まっている（本特集、上條ほか（2011）参照）。

大規模攪乱後、どのような生物物理的依存物が残されたかによって同じ気候条件下でも攪乱前と異なるシステムが発達し得るため、今後三宅島の生態系が長い遷移過程のなかでどのように収斂していくのかは不明である。しかしスギ・ヒノキ植林の多くが枯死した一方で、残存している植物が伊豆諸島において代表的な森林の構成種であることを考慮すると、山頂部などで完全に消失した種もあるものの、長期的にみた時に全く別の生態系が出来上がると思えない。いずれにせよ、大規模な噴火などの様々な攪乱の履歴を含めて成立しているのが島嶼生態系だといえる。このため、万一ガスの影響が軽減しても植生回復が見られない地域では、災害防止のための植栽等の措置を考えるべきだが、現在自然の遷移が進んでいる地域は、存在する相互作用系を生かし人為的干渉を控えることも島嶼生態系の保全にとって重要だと考えられる。さらに、土壤生態系の作用や立ち枯れ木の分解に伴う昆虫の大発生の推移と鳥類との関係など、島の森林生態系回復の鍵となる相互作用系の研究が進むことが望まれる。本稿では、残存植物の分布状態やそれらに関わる生物間相互作用が、その後の生物群集形成に関して重要な鍵となる一例を紹介した。多くの攪乱地には、このような残存生物が多く存在しているため、周辺部の環境だけではなく、残存生物の働き次第で、その後の群集成立に様々なパターンが生まれると予測される。このため、生き残った生物の動向をモニタリングすることは、単に島嶼生態系成立のメカニズムの解明や保全に結びつくだけでなく、自然再生などの応用分野に対する知見にも繋がっていくだろう。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、多くのご助言、ご指導をいただきました上野真義氏、陶山佳久氏、津村義彦氏、山本裕氏及び、本特集の企画者、執筆者にこの場を借りて厚くお礼を申し上げます。なお、本稿で紹介したヤブツバキの繁殖成功に関わる相互作用系の研究は、平成16年度笹川科学研究助成（16-256）及び日本学術振興会科学研究費（17-02750）の補助を受けて行いました。

引用文献

- Ågren J (1996) Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77:1779-1790
- Abe H, Hasegawa M (2008) Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecological Research*, 23:141-150
- Abe H, Matsuki R, Ueno S, Nashimoto M, Hasegawa M (2006) Dispersal of *Camellia japonica* seeds by *Apodemus speciosus* revealed by maternity analysis of plants and behavioral observation of animal vectors. *Ecological Research*, 21:732-740
- Abe H, Ueno S, Tsumura Y, Hasegawa M (2011) Expanded home range of pollinator birds facilitates greater pollen flow of *Camellia japonica* in a forest heavily damaged by volcanic activity. In: Isagi Y, Suyama Y (ed), *Single Pollen Genotyping*, 47-62. Springer, Japan
- Ahmeda S, Compton SG, Butlin RK, Gilmartin PM (2009) Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:20342-20347
- Bawa KS, Webb CJ (1984) Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71:736-751
- Breitbach N, Laube I, Steffan-Dewenter I, Böhning-Gaese K (2010) Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland. *Oecologia*, 162:965-976
- Bronstein JL, Hossaert-McKey M (1995) Hurricane Andrew and a Florida fig pollination mutualism: resilience of an obligate interaction. *Biotropica*, 27:373-381
- Comps B, Gömöry D, Letouzey J, Thiébaud B, Petit RJ (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics*, 157:389-397
- Compton SG, Ross SJ, Thornton IWB (1994) Pollinator limitation of fig tree reproduction on the island of Anak Krakatau (Indonesia). *Biotropica*, 26:180-186
- Dick CW, Etchelecu G, Austerlitz F (2003) Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*, 12:753-764
- El Mousadik A, Petit RJ (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, 92:832-839
- 長谷川 雅美, 阿部 晴恵 (2006) 三宅島の噴火が島嶼生態系に及ぼした影響と回復過程. *森林科学*, 46:24-27
- Herrera CM (2002) Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera CM, Pellmyr O (ed), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*, 185-208. Blackwell Science, Oxford

- (United Kingdom)
- 樋口 広芳 (2006) よみがえれ三宅島の自然. 森林科学, 46:4-6
- Hinam HL, St. Clair CC (2008) High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, 141:524-535
- Kamijo T, Hashiba K (2003) Island ecosystem and vegetation dynamics before and after the 2000-Year eruption on Miyake-jima Island, Japan, with implications for conservation of the island's ecosystem. *Global Environmental Research*, 7:69-78
- 上條 隆志, 樋口 広芳 (2011) <企画趣旨> 三宅島2000年噴火が陸上生態系に与えた影響. 日本生態学会誌, 61:155-156
- 上條 隆志, 川越 みなみ, 宮本 雅人 (2011) 三宅島2000年噴火後の植生変化. 日本生態学会誌, 61:157-165
- Kamijo T, Kitayama K, Sugawara A, Urushimichi S, Sakai K (2002) Primary succession of the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima Island, Japan. *Folia Geobotanica*, 37:71-91
- 加藤 和弘, 樋口 広芳 (2011) 三宅島2000年噴火後の植生の退行・回復にともなう鳥類群集の変化. 日本生態学会誌, 61:177-183
- Kikkawa J, Kakizawa R (1981) Agonistic behaviour of Japanese White-eyes *Zosterops japonica* on Miyake Island. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 13:60-70
- Kitayama K, Mueller-Dombois D, Vitousek PM (1995) Primary succession of Hawaiian montane rain forest on a chronosequence of eight lava flows. *Journal of Vegetation Science*, 6:211-222
- Kunitake Y, Hasegawa M, Miyashita T, Higuchi H (2004) Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Species Biology*, 19:197-201
- Landres PB, Morgan P, Swanson FJ (1999) Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications*, 9:1179-1188
- Leimu R, Syrjänen K (2002) Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos*, 98:229-238
- Levey DJ, Bolker BM, Tewksbury JJ, Sargent S, Haddad NM (2005) Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science*, 309:146-148
- Levin D, Kerster H (1969) The dependence of bee mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution*, 23:560-571
- 真鍋 徹, 山本 進一, 千葉 喬三 (1993) コナラ二次林におけるヒサカキ (*Eurya japonica*) の種子散布特性. 日本緑化工学会誌, 18:154-161
- Matsuki Y, Isagi Y, Suyama Y (2007) The determination of multiple microsatellite genotypes and DNA sequences from a single pollen grain. *Molecular Ecology Notes*, 7:194-198
- 森 章 (2007) 生態系を重視した森林管理—カナダ・ブリテンイッシュコロンビア州における自然攪乱研究の果たす役割—. 保全生態学研究, 12:45-59
- 森 章 (2010) 攪乱生態学が繙く森林生態系の非平衡性. 日本生態学会誌, 60:19-39
- 三宅島災害対策技術会議緑化関係調整部会 (2004) 三宅島緑化ガイドライン. 三宅島災害対策技術会議緑化関係調整部会, 東京
- Murray MG, Thompson WF (1980) Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Research*, 8:4321-4325
- Mustajärvi K, Siikamäki P, Rytkönen S, Lammi A (2001) Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology*, 89:80-87
- Nagamasu H (2006) Theaceae. In: Iwatsuki K, Boufford DE, Ohba H (ed), *Flora of Japan volume II a*, 394-411. Kodansya, Tokyo
- 中村 誠宏, 野沢 亮吉 (2005) 攪乱が植物上の昆虫群集に与える間接効果 (<特集1> 生物間相互作用と群集構造: 生態化学量論, 間接効果, そして進化). 日本生態学会誌, 55:425-430
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:638-647
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1997) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12:844-855
- Rathcke B (2000) Hurricane causes resource and pollination limitation of fruit set in a bird-pollinated shrub. *Ecology*, 81:1951-1958
- Schulke B, Waser NM (2001) Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia*, 127:239-245
- Sekercioglu CH, Loarie SR, Oviedo Brenes F, Ehrlich PR, Daily GC (2007) Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology*, 21:482-94
- Sekercioglu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:464-471
- Shanahan M, Harrison RD, Yamuna R, Boen W, Thornton IWB (2001) Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. V. Colonization by figs (*Ficus* spp.), their dispersers and pollinators. *Journal of Biogeography*, 28:365-1377
- Sperens U (1996) Is fruit and seed production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) pollen-limited? *Ecoscience*, 3:325-329
- Stacy EA, Hamrick JL, Nason JD, Hubbell SP, Foster RB, Condit R (1996) Pollen dispersal in low-density populations of three Neotropical tree species. *American Naturalist*, 148:275-298
- Steffan-Dewenter I, Kuhn A (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal*

- Society of London, Series B, 270:569-575
- Stephenson AG (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:253-279
- 高橋 俊守, 加藤 和弘, 上條 隆志 (2008) 衛星リモートセンシングによる三宅島2000年噴火後の植生回復過程の評価. *ランドスケープ研究*, 71:539-542
- Thornton IWB, Compton SG, Wilson CN (1996) The role of animals in the colonization of the Krakatau Islands by fig trees (*Ficus* species). *Journal of Biogeography*, 23:577-592
- Toju H, Ueno S, Taniguchi F, Sota T (2011) Metapopulation structure of a seed-predator weevil and its host plant in arms race coevolution. *Evolution*, doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01243.x
- Tsuyuzaki S, del Moral R (1995) Species attributes in early primary succession on volcanoes. *Journal of Vegetation Science*, 6:517-522
- Ueno S, Yoshimaru H, Tomaru N, Yamamoto S (1999) Development and characterization of microsatellite markers in *Camellia japonica* L. *Molecular Ecology*, 8:335-346
- Ward M, Dick CW, Gribel R, Lowe AJ (2005) To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity*, 19:1-9
- Wendel JF, Parks CR (1985) Genetic diversity and population structure in *Camellia japonica* L. (Theaceae). *American Journal of Botany*, 72:52-65
- Zimmerman M, Pyke GH (1988) Experimental manipulations of *Polemonium foliosissimum*: effects on subsequent nectar production, seed production and growth. *Journal of Ecology*, 76:777-789