

平成 29 年 6 月 16 日現在

機関番号：35302

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26870461

研究課題名(和文) 機能的絶滅の閾値を予測する：種子散布者の生息密度が植物の群集構造に与える影響

研究課題名(英文) Predicting the threshold of functional extinction: The effect of the population density of seed disperser on the plant community of the islands, the Ryukyu archipelago

研究代表者

中本 敦 (NAKAMOTO, Atsushi)

岡山理科大学・理学部・講師

研究者番号：80548339

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は機能的絶滅の閾値を明らかにすることを目的としている。琉球列島の58島について、種子散布者としてのオオコウモリと餌植物の密度推定を行った。また植物に関しては文献調査も行った。クビワオオコウモリの分布は基本的にはオオコウモリ類の本来の分布域である熱帯から離れるにしたがって、分布が飛び石状になる傾向が見られた。オオコウモリと強い共生関係にあることが予想される大型のFicus属の種やイルカンダとの分布の一致度は低く、明確な関係は見いだせなかった。モモタマナとリュウキュウガキでは、オオコウモリの分布との一致度が高く、種子散布をオオコウモリに強く依存している可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：The goal of this study is to estimate the threshold of functional extinction using changing relationships between mutualists (a seed disperser and their food plants). On 58 islands of the Ryukyu archipelago, the density of the Ryukyu flying foxes and their food plants were estimated. Furthermore, I conducted the literature survey about flora on each island of the archipelago. The absence of bats on a given island was basically occurred in northern islands away from the tropical zone, which is the original distribution area of flying fox species. No obvious relationships between the distribution patterns of fruit bats and Ficus species with large fruits and Mucuna macrocarpa, which is expected to have a strong relationship was found. On the contrary, we found the match between the distribution patterns of bats and two plants (Terminalia catappa and Diospyros maritima), suggesting that these plants may strongly depend on the seed dispersal by bats.

研究分野：動物生態学

キーワード：オオコウモリ 機能的絶滅 種子散布 送粉 植物群集 分布 琉球列島 島嶼生態系

1. 研究開始当初の背景

種の絶滅は、現在、我々が取り組むべき優先課題の1つである。絶滅の多くは、熱帯林の伐採のような人為的な生息地の破壊が主な原因であるが、中には我々の知らない間に進行するタイプのものもある。例えば、植物の中には花粉の媒介や種子の分散・発芽を動物（送粉者や種子散布者）に強く依存する種がある。このような共生系において、一方の絶滅は他方（パートナー）の絶滅へと連鎖する。この現象を絶滅の連鎖（絶滅カスケード）と呼ぶ。特に、生態系で重要な機能を担っている種（キーストーン種）の消失は多くの種に連鎖的に悪影響を与え、生態系全体の崩壊を導くことすらある。しかし実際には、種が絶滅に至らずとも、その前の段階、すなわち個体数がある程度まで減少した段階で、突然悪影響がはじまってしまう現象があることがわかってきた。これを通常の絶滅に対して“Ecological Extinction（機能的絶滅）”と呼ぶ（図1）。この場合、機能的に絶滅していれば、たとえ生物種がまだ生き残っていたとしても絶滅カスケードは進み始める。これまで機能的絶滅は直接的な種の絶滅ほど注目されておらず、またその定義が明確でないことや実際の悪影響が認識されるまでに長い時間を要することから、問題が表面化しづかった。近年では、生態系サービスの1つである送粉や種子散布といった共生系において、多くの種が機能的絶滅の危機にあることがわかってきた。このような中で、個体数がどの程度まで減少した時に生態系における機能を失ってしまうのかといった“閾値”を明らかにすることができれば、現実的にどの種の個体数を優先して回復させるべきかというような保全上の対策に役立つ。また、生物間の相互作用が互いの密度にどのように依存し、既定されているのかといった生物多様性維持のメカニズムの解明にもつながることが期待できる。しかし、機能的絶滅の閾値を推定しようとした研究や生物間相互作用がどのような密度で正常に機能し維持されていくのかといった予測を試みた研究はこれまでにない。

熱帯や島嶼生態系では、しばしばオオコウモリ類がキーストーン種として、植物の送粉や種子散布を担い、多くの植物と共生関係を築いている。例えば、琉球列島に生息するクビワオオコウモリ *Pteropus dasymallus* はイルカンダ *Mucuna macrocarpa* の唯一の送粉者であり、オオバイヌクビワ *Ficus septica* やモモタマナ *Terminalia catappa* などの大型果実を持つ植物の種子を散布することのできる限られた動物となっている。トンガ諸島では唯一の散布者であったトンガオオコウモリ *P. tonganus* の個体数が減少したことで機能的絶滅が生じており、大型の種子を持つ種の衰退など今後の植物群集の変化が危惧されている。オオコウモリ類の種子散布系がこのような密度依存性を示すメカニズムは

まだ完全に明らかにされていないが、生息密度によって個体の行動が変化するためだと考えられている。生息密度が高い時には採食場での争いが頻繁に起こるため、それぞれの個体は互いの干渉を避けるために果実を別の場所へ運んで食べる行動をとる。これに対して、低密度時には採食場での争いが減少するため、親木での滞在時間が長くなり、種子の散布距離が減少する。この密度依存性は非線形の関係にあり、ある時点で突如その種子の散布距離が大きく減少する（図1）。野外において、このような機能的絶滅を証明した実例はまだ少ないが、同様の現象が捕食-被食系のような種子散布系以外の共生系においても起こりうることは直感的にも予測できる。このような共生関係が正常に機能し維持されるには、共生関係にある種の互いの個体密度が一定数（閾値）以上に保たれている必要があるだろう。本研究では、琉球列島のクビワオオコウモリをモデルとして、各島での動物と植物の密度の対応関係から、共生関係が密度に応じてどのように変化するのか？動物の個体数がどのくらい減少した時に実際に機能的絶滅が生じているのか？を最終的に明らかにしたい。

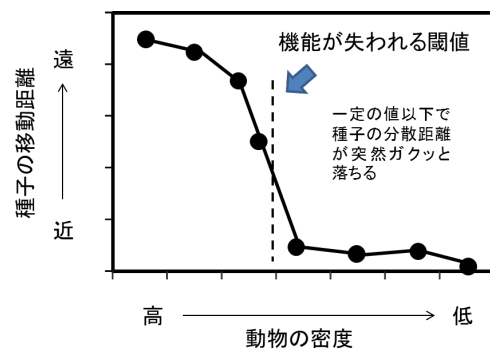


図1 Ecological Extinction の概念図
(動物の密度と種子の移動距離の関係)

2. 研究の目的

本研究では、クビワオオコウモリの生息密度が様々な異なる琉球列島の島々において、共生関係にあるオオコウモリと植物の分布データ（在・不在）の重なりや互いの密度の対応関係の変異を見ることで、生物間の相互作用が正常に機能するには、オオコウモリがどの程度の密度で生息する必要があるのかといった機能的絶滅の閾値を明らかにすることを目的としている。これらは将来的には、ニホンジカ *Cervus nippon* やニホンイノシシ *Sus scrofa* などの現在獣害を引き起こしているような過剰な密度になっている種の個体数管理も含めて、健全な生態系を維持・回復するのに必要な適正な密度の把握につながることを期待できる。

3. 研究の方法

九州南部を含む琉球列島の島々（58島）を対象として、オオコウモリと餌植物（約120

種)の分布の有無と密度推定のための以下の調査を実施した。

(1) オオコウモリの分布と生息密度の推定

オオコウモリの生息密度推定は Nakamoto et al. (2011)に従い、直接カウント法もしくは距離サンプリング法を用いて、夜間のルートセンサス(6km)と昼間の食痕調査によって行った。島面積の大きい島(奄美大島、沖縄島、宮古島、石垣島、西表島など)については、島の数か所で繰り返し調査を行うことでオオコウモリの平均的な密度を算出した。

(2) 植生調査(野外調査)

各島における詳細な植生調査はオオコウモリの餌植物種、約120種のみを対象として行った。琉球列島においてクビワオオコウモリが餌として利用する植物はすでにリスト化されている(中本ほか 2007; Lee et al. 2009)。植物の生育密度推定は島内の様々な環境含むように設置した3kmのルートに沿って歩き、片側3m以内に生育している個体をカウントすることで算出した。オオコウモリと同様に、島面積の大きい島(奄美大島、沖縄島、宮古島、石垣島、西表島など)については、島の数か所で繰り返し調査を行った。

(3) 植生調査(文献調査)

比較的面積の大きい一部の島については、すでに植物の在・不在データが公表されている(Nakamura et al. 2009)。また2016年に琉球の樹木に関する島嶼別分布リストが公表された(大川・林 2016)。文献調査ではオオコウモリの餌種以外(共生関係にない種)の木本植物も含めた解析を行うことで、将来的に解析結果の精度を評価したいが、特に小さな島や無人島については、ローカルな報告書などにデータが散在しており、Web検索にも引っ掛かりにくいことから、現時点ではまだ詳細な解析に耐えうるだけのデータが収集できていない。現在、地域の図書館や大学などに所蔵されている文献の精査を続け、デジタルデータとして整理しているところである。

(4) 分布データの重ね合わせ

本調査と並行して行っていたクビワオオコウモリの過去の分布に関する古記録調査の結果、トカラ列島をはじめとしたいくつかの島嶼への人為的な移入が江戸時代前後に行われていた可能性が出てきた(城間・中本 2016)。したがって、分布の重ね合わせについては、オオコウモリの分布の変遷を時代ごとに整理し直した上で、このような島を除いて実施する必要があることがわかった。このため今回の解析ではオオコウモリと餌植物の密度データは用いず、第1ステップとして、主要島の植物相を記した Nakamura et al. (2009)のデータと琉球の樹木に関する島嶼

別分布リストを記した大川・林(2016)のデータをもとに、オオコウモリの分布との一致度(係数)を算出した。オオコウモリの分布データに関しては、これまでに1度でも姿が記録されたことのある島を“在”としたもの(近年の分布の拡大期にあたるもの)と、本研究で生息が確認された島のみを“在”としたもの(現在の分布を反映したもの)の2通りのパターンを用いて分析した。さらに今後、未調査の島に関するデータの収集後により詳細な解析を進めることで、機能的絶滅が生じる閾値の算出を行うとともに、オオコウモリと個々の植物との関係性の経時的変化やその進化的要因を明らかにしたい。

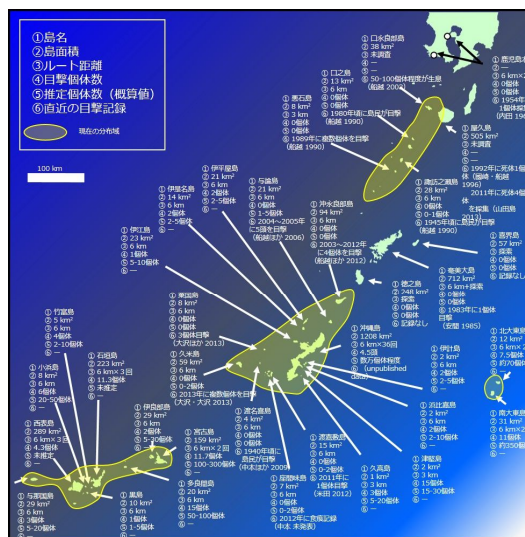


図1. 現在のオオコウモリの分布と生息状況

4. 研究成果

本研究において、九州2ヶ所、トカラ列島3島、奄美諸島5島、沖縄諸島32島、宮古諸島8島、八重山諸島7島、大東諸島2島の計58島においてオオコウモリの生息状況と植生に関するデータを得た(図2)。これは当初計画していた訪島数のほぼ100%であるが、悪天候によって再調査の必要性が生じた島や周辺の調査結果を踏まえた上で新たに追加調査が必要になった島があるため、現在8島が未調査の段階にある。より精度の高い解析には、小さな離島も含めた琉球列島全域での分布データの重ね合わせが必要であり、これらの島への訪島も含めて引き続き調査を実施する計画である。

クビワオオコウモリの分布は歴史的に大きく変化していると思われるが、基本的にはオオコウモリ類の本来の分布域である熱帯から離れるにしたがって、分布が飛び石状になる傾向が見られた。先行研究からオオコウモリと強い共生関係にあることが予想される大型の *Ficus* 属の種(アカメイヌビワ *F. bengtensis* やオオバイヌビワなど)やイルカダとの分布の一致度は低く、明確な関係は見いだせなかった。これは落下した果実がリュウキュウイノシシ *S. s. riukiuanus* に食べられるなどのオオコウモリ以外の種が散

布に関わっているためであると思われる。特に、実際に多くの鳥類による摂食や散布が観察される小型の種子を多量に含むような植物（ガジュマル *F. microcarpa* やシマグワ *Morus australis*）はどのような場所（島）でも繁栄することが可能であり、今回の結果からも琉球列島全域に分布範囲が及んでいることがわかった。

分布の重なりを主要島だけで見たケース（表1）では、イタジイやホルトノキとの分布の一致度が高かった。イタジイはオオコウモリによって新芽が食べられるのみであり、送粉や種子散布はオオコウモリとは無関係であることから、この種の値が高くなったのは単に歴史的な島の安定度（= 餌資源としての安定度）を示しているのかもしれない。一方で、モモタマナとリュウキュウガキでは、オオコウモリの分布との一致度が高かった（表2、3）。これらの種の果実は、果実サイズも大きく、実際に他の動物にほとんど摂食されていないことから種子散布をオオコウモリに強く依存している可能性があるため、今後詳細な研究を行う対象としたい。

表1. オオコウモリと分布の重なりが高い植物種の上位5種. Nakamura et al. (2009) のデータに基づく植生データとオオコウモリの分布データ(これまでに1度でも生息が記録されている島)の一致係数.

和名	学名	K係数
イタジイ	<i>Castanopsis sieboldii</i>	0.849
ホルトノキ	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	0.769
ヤブツバキ	<i>Camellia japonica</i>	0.600
フカノキ	<i>Schefflera octophylla</i>	0.455
ツルグミ	<i>Elaeagnus glabra</i>	0.455
クチナシ	<i>Gardenia jasminoides</i>	0.455
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i>	0.455

表2. オオコウモリと分布の重なりが高い植物種の上位5種. 大川・林(2016)のデータに基づく植生データとオオコウモリの分布データ(これまでに1度でも生息が記録されている島)の一致係数.

和名	学名	K係数
バンジロウ	<i>Psidium guajava</i>	0.521
クロツグ	<i>Arenga engleri</i>	0.514
ハマニスビワ	<i>Ficus virgata</i>	0.514
モモタマナ	<i>Terminalia catappa</i>	0.466
リュウキュウガキ	<i>Diospyros maritima</i>	0.449

表3. オオコウモリと分布の重なりが高い植物種の上位5種. 大川・林(2016)のデータに基づく植生データとオオコウモリの分布データ(本研究で生息が記録された島)の一致係数.

和名	学名	K係数
ヤンバルアカメガシワ	<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	0.545
リュウキュウガキ	<i>Diospyros maritima</i>	0.488
モモタマナ	<i>Terminalia catappa</i>	0.313
ムクニスビワ	<i>Ficus irisana</i>	0.247
クロツグ	<i>Arenga engleri</i>	0.225

今後は、残りの島のデータを取得し、動物と植物の互いの密度を比較し、より強い共生関係を持つ種を特定したい。さらにオオコウモリの分布の歴史的な変遷を考慮し、島嶼グループごとの解析や緯度、島面積を考慮した上で、機能的絶滅の閾値の推定にのぞみたい。本研究によって単独の共生関係では説明できないケースが多々見られたことからわかるように、我々はもっと共進化ネットワークの構成種を明らかにするための基礎的なデータの収集（野外観察）に努める一方で、多種が関わってくるために複雑な解析をとまなう拡散的共進化の解明へと着手する必要があるだろう。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計0件)

〔学会発表〕(計3件)

中本 敦・動物と植物の関係性は島によってどう変わるのだろうか？ 琉球列島のクビワオオコウモリ. 日本生態学会. 2017年3月16日. 早稲田大学(東京)

中本 敦・クビワオオコウモリの分布の再考 分布の辺縁部では何が起きているのか？ 日本哺乳類学会. 2016年9月24日. 筑波大学(つくば市)

中本 敦・傳田哲郎・伊澤雅子. 絶滅危惧ダイトウオオオコウモリの個体数推定. 日本生態学会. 鹿児島. 2015年3月21日. 鹿児島大学(鹿児島市)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中本 敦 (NAKAMOTO, Atsushi)

岡山理科大学・理学部・講師

研究者番号：80548339