

令和 6 年 5 月 28 日現在

機関番号：34419

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03003

研究課題名(和文) 2015年口永良部島噴火後の植生遷移を規定する地下部生態系の役割の解明

研究課題名(英文) Importance of the belowground ecosystem determining the vegetation succession after the eruption on Kuchinoerabu-jima Island in 2015

研究代表者

早坂 大亮 (Hayasaka, Daisuke)

近畿大学・農学部・准教授

研究者番号：20583420

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：2015年に発生した鹿児島県口永良部島の噴火跡地でみられた、先駆植物に先立ってクロマツ主体の樹木で始まる一次遷移の謎を明らかにすべく、地上部のみならず地下部の生物群集についても調査した。その結果、(1)埋土種子集団への影響は比較的軽微であったが、植生の回復ポテンシャルとしてはシカの不嗜好植物が主体、(2)噴火前の植生の履歴が噴火後の陸上節足動物群集の成立過程に大きく作用する一方、履歴効果の大きさが攪乱の種類によって異なる、(3)噴火直後に侵入したクロマツの定着にとってアーバスキュラー菌根菌や内生菌根菌の貢献はほとんどなく、外生菌根菌が最も重要な働きを示している可能性などが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の意義は、火山噴火後の植生遷移過程について、単に地上部の植生のみで評価するのではなく、地下部のサブシステム(埋土種子、土壤動物、菌根菌)との関係性に注目して、評価を試みようとする点にある。なかでも、菌根菌を介した植生形成の可能性については、これまでほとんど議論されておらず、本知見が古典的な遷移概念の再定義に向けた第一歩となり得る。

研究成果の概要(英文)：Sites of the 2015 eruption on Kuchinoerabu-jima Island, Kagoshima Pref., Japan, showed the vegetation succession that arbors, in particular *Pinus thunbergii*, was dominant earlier than the pioneer species soon after the event. To clarify mechanisms of its unique successional sequence, we obtained not only vegetation data but also the below-ground biocenosis including buried seeds, ground-dwelling arthropods, and mycorrhizal fungi. Main results are as follows: (1) the effects of the pyroclastic flow on a soil seed bank was relatively small but there were many plant seeds that deer does not preferably feed in the sites, (2) the legacy effects of pre-eruption vegetation on terrestrial arthropod communities after volcanic disturbance differed depending on the type of disturbance, and (3) the seedling establishment of *P. thunbergii* soon after the eruption may be largely supported by ectomycorrhizal fungi, with negligible effects of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes.

研究分野：生態リスク学、緑化学

キーワード：生態遷移 生態学 生物間相互作用 火山噴火 菌根菌 島嶼生態系 回復ポテンシャル レジリエンス 攪乱

## 1. 研究開始当初の背景

攪乱とは生態系や生物集団の構造のみならず、生息空間や資源の質・量までも変える破壊的事象であるが、新たな生態系の再構築を図る重要なイベントでもある。2015年に鹿児島県口永良部島で発生した大規模噴火により、島内の生態系も大きなダメージを受けた。本島では噴火直後に、火山灰の降下や火砕流等が発生し、その後の降雨で火山泥流も生じた。通常、噴火跡地では、コケ・地衣類や短命の草本等の先駆（パイオニア）植物の出現から始まる一次遷移が見られるが、本島では、クロマツを主体とする樹木の実生がパイオニア種に先立って広域に侵入していた。そこで、通常とは異なる遷移系列が発生したメカニズムについて、地上と地下の生物群、特に菌根菌を介した生態ネットワークの強さ・つながりから説明できないかと考え、基盤情報の収集を目的に計画されたものである。

## 2. 研究の目的

本研究は、口永良部島の噴火を事例に、土壤の有無で規定されてきた植生遷移理論のうち、特に方向性が固定・限定的であると考えられてきた一次遷移系列を再考する一助となる基盤情報を収集するものである。具体的には、噴火直後における地上部の植生にくわえ、次世代の回復ポテンシャルの要となる埋土種子、その動態を駆動する地上および地中性の節足動物、ならびに植生遷移研究でこれまで見過ごされてきた菌根菌についてモニタリングし、各生物群間の関係性を評価する。

## 3. 研究の方法

本研究は、噴火攪乱のタイプ（無影響、火砕流跡地、火山泥流跡地等）に応じた生物群集の初期応答を調査するものである。

(1) 植生・埋土種子調査：各地点で、植物社会学的調査や土壌サンプリングを行った。口永良部島における森林植生の埋土種子の種組成を把握するため、地点ごとに2リットル（20×20×5 cm）の土壌とその上に堆積しているリター（20×20 cm<sup>2</sup>）を3カ所採取した。採取された土壌およびリターについて、実生出現法による撒き出し試験を行った（発芽試験期間：約10ヶ月）。

(2) 節足動物調査：種子や菌根菌等の散布・運搬に貢献すると考えられる地表性の節足動物の動態を把握すべく、各調査地点でピットフォールトラップを設置し、ツルグレン装置による土壌コアサンプルから各生物種の個体数を計数した。その後、火山性攪乱に対する地表性の節足動物群集の応答を植生タイプ間で比較した。

(3) 菌根菌調査：火山泥流跡地に先駆的に定着するクロマツに関わる共生微生物の探索を行うべく、当年生および1-2年生のクロマツ実生を採集し、地上部と地下部の乾重量、葉の窒素・リンの測定、根の共生微生物の感染の有無、ならびにDNA解析による菌種の同定を行った。次に、一次遷移においては孢子が主な感染源になると考えられるが、菌根タイプや菌種によって異なる孢子の生産特性は、孢子の分散能力に影響を与え、植生の回復過程にも作用するだろう。そこで、火山泥流跡地への孢子の供給源である周囲の残存植生からの距離別に土壌を採取し、その中の孢子の感染能や密度を評価した。火山泥流跡地を横断するようにトランセクトを2つ設定し、地形や堆積物に変化が見られた地点や植物の定着が見られた地点で土壌を採取し、外生菌根菌とアーバスキュラー菌根菌解析用にクロマツとススキを用いてバイオアッセイ（育成した植物の根に感染した菌根から感染源を推定する手法）した。その後、両植物の菌根感染率の測定およびDNA解析により菌種の同定を行なった。また、アーバスキュラー菌根菌については、採取土壌から湿式篩別法により孢子を取り出し、実体顕微鏡にて孢子数の計測も行った。

## 4. 研究成果

### (1) 植生・埋土種子調査

実生出現法によって確認された個体の出現種数は、土壌、リターともに有意差はなかったが、多様性指数（ $D, H'$ ）については、リターにおいて火砕流跡地と照葉樹林の間で有意な差があった（図1）。出現種数に有意差が無かったことから、リターに含まれる種子の多様性指数の差は均等度の違いが大きく影響していると考えられた。発芽試験で最も多く出現した実生はイズセンリョウ属（シマイズセンリョウとイズセンリョウ）であり（個体数割合：スギ植林で約70%、火砕流跡地で約87%）、このことが均等度の低下に反映されたと考えられる。他方で、照葉樹林では上記植物の個体数割合は約34%で、ヒサカキやメヒシバなどが続いた。スギ植林の土壌ではカニクサやコゴメスゲの個体数が多く、耕作地や路傍の雑草が多く確認された。空中写真の判読から、スギ植林の調査地点は過去に耕作地だったことが確認されたことから、当時の畑地雑草の散布種子が埋土種子として残存していた可能性がある。かつてスギ植林地だった火砕流跡地の土壌にも、カニクサやコゴメスゲなどの埋土種子が多く含まれ、スギ植林と類似した種組成であった。これは、火砕流が埋土種子集団に対し

て種組成が変わるほどの攪乱作用を及ぼさなかった可能性を示し、その影響は軽微であったことを示唆するものである。

全調査地の埋土種子のうち、最優占のイズセンリョウ属は、シカが好まない種（不嗜好植物）であることが知られている。また、カニクサ、モクタチバナなどもシカの不嗜好植物とされる。不嗜好植物の個体数は、火砕流跡地やスギ植林で有意に大きく、その傾向はリターで顕著であった（図2）。また、不嗜好種の平均種数は照葉樹林と火砕流跡地の間に有意差があったが、火砕流跡地とスギ植林の間には差はなかった。一方、個体数、種数ともに採食種には有意な差はなかった。なお、「記載なし」の種数は土壌のサンプルにおいて、火砕流跡地のほうが照葉樹林よりも有意に多かったが、個体数の差はなかった。リター中に含まれる種子が、今後土壌中に移行して埋土種子になることを考えると、土壌中の埋土種子相は、今後さらに不嗜好種の割合が増加していく可能性が高いと考えられる。口永良部島の噴火跡地等において不嗜好性植物が多くみられた理由のひとつに、シカの採食圧が挙げられる。本島では従来からヤクシカが生息しており、島民による密度管理が行われてきた。しかし、2015年の噴火にともない、約1年にわたって全島避難を余儀なくされた。それにより、噴火の影響を免れたシカの密度が、近年、大幅に増加しているとの情報もある。このように、シカの動態が植生の回復ポテンシャルに作用した可能性も否定はできない。

以上から、口永良部島の埋土種子集団は、火砕流による攪乱作用は比較的軽微であったと考えられたが、その後の埋土種子を起源とする植生回復については、不嗜好植物が主体であり、それ以外の植物の回復可能性は小さい可能性が示唆された。

## (2) 節足動物調査

地上性節足動物の個体数は、火砕流よりも火山泥流でより減少し（図3）、これら動物の種の組成は火山泥流により大きく変化した（図4；緑 vs. 青と緑 vs. 赤の比較）。これらの結果は、火山泥流が火砕流よりも、地上性の節足動物にとって深刻な攪乱であったことを示唆している。しかし、予想に反して、植生タイプ間の節足動物種の組成の差は、火砕流後（図4；青内での記号間の差）よりも火山泥流後（図4；赤内での記号間の差）でより大きかった。落葉リターについては、火砕流後にはすべての植生タイプである程度残留していた。一方、火山泥流後には、スギ林の落葉リターは残留し

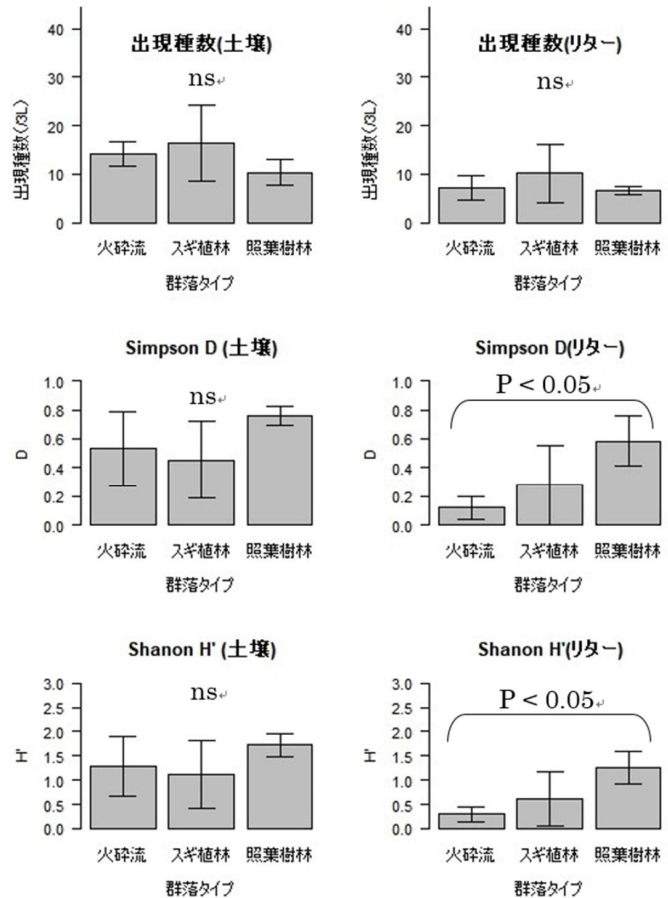


図1. 調査区の土壌およびリター中に含まれる種子の出現種数と多様性指数。

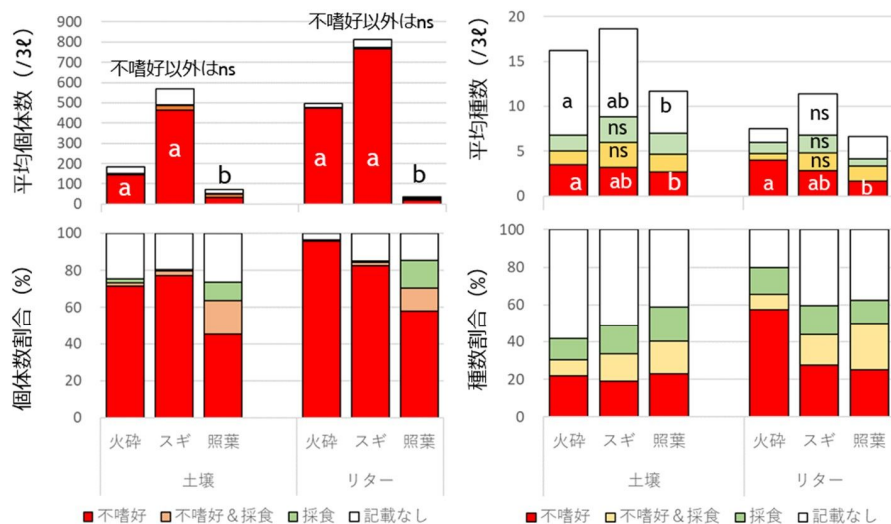


図2. 実生出現法で確認された植物におけるシカの嗜好性。図中のアルファベットの違いは群間で有意な差があることを示す (Steel-Dwassの多重比較,  $P < 0.05$ )。



たが広葉樹やクロマツ林の落葉リターは完全に消失した。火山泥流後におけるこれら2つの森林タイプ間での落葉リターの消失程度が、節足動物種の組成の差異をもたらした可能性が示唆される。本データは、噴火前の植生の履歴が火山攪乱後の陸上節足動物群集の成立過程に大きく作用すること（植生の履歴効果）、および植生の履歴効果の大きさが攪乱の種類によって異なることを示している。

なお、口永良部島では2019年にも、再度規模の大きな噴火が発生した。この噴火では、火砕流による被害はほとんどなかったものの、その後の降雨により再び火山泥流が発生した。これにより、2015年の噴火後に回復しかけた生態系は、再度砂礫の下に埋もれる形となった。そのため、前回の噴火で生じた枯葉や落枝などのリターも、ほとんどが砂礫の下に埋もれ、2019年の調査では、土壌生息性の節足動物が採集されない結果となった。その後、2022年に調査を行ったところ、火山泥流の被害を受けた場所の中央部はほとんど回復が見られない一方、林縁に近い部分では、周辺の噴火の被害を免れた樹木からのリター供給がなされたことで、これら動物の回復が始まっていた。この結果は、火山泥流区における節足動物群集の回復は、植物遺体の存在により大きく左右されることを示唆するものである。また、火山泥流区のうち植物が未侵入の場所から、わずかながら土壌動物が得られたが、そのほとんどはトビムシであった。トビムシは菌食性で、体表などに胞子を付着させて土壌中に運び込む機能を有する節足動物である。

このことから、たとえ小規模であるにせよ、このような動物の侵入が絶え間なく続くことで、火山泥流区への菌類の侵入を促進する可能性があると考えられた。

### (3) 菌根菌調査

#### 火山泥流跡地に先駆的に定着するクロマツ実生に対する共生微生物の影響

口永良部島の噴火跡地では、直後からクロマツが優占している。マツ属樹木は外生菌根を形成することが知られているが、遷移初期の実生ではアーバスキュラー菌根菌や内生菌が感染することも報告されている。つまり、これらの共生微生物も実生の定着に関わっている可能性が考えられる。そこで、火山泥流跡地に先駆的に定着するクロマツに関わる共生微生物の探索を行なった結果、当年生実生34個体内、アーバスキュラー菌根菌および内生菌は、それぞれ2、3個体の実生でのみ感染が確認された。また、外生菌根菌に感染していた個体も12個体にとどまり、半数以上は根に共生微生物の感染は見られなかった。一方、1-2年生の実生は、20個体すべてで外生菌根を形成していた。なお、当年生および1-2年生実生ともに、マツ科に特異的なショウロ属やヌメリイグチ属、*Amphinema*属が優占していた。

実生の乾重量、S/R比、および葉の窒素・リンに対する共生微生物の感染による効果を評価した結果、外生菌根菌の感染により、S/R比および葉の窒素・リンが有意に増加することが示された（図5）。なお、外生菌根菌の分類群間で上記の項目に及ぼす影響を比較したところ、有意な差は検出されなかった。

採取されたクロマツの当年生実生のうち、半数以上は外生菌根菌の感染が見られなかったことから、2015年に発生した火山噴火から6年が経過後も、外生菌根菌の感染源が乏しいことが示唆された。また、1-2年生の実生については、すべての個体で外生菌根の形成が見られたため、外生菌根菌と共生できない個体は1年以内に枯死してしまうか、または1年以内に周囲の残存林からの感染源の供給により菌根共生を獲得する可能性が示唆された。外生菌根菌と比較して、アーバスキュラー菌根菌や内生菌の感染はごくわずかであったことから、火山泥流跡地に定着するクロマツの生育には、外生菌根菌が最も重要な働きを示すものであると考えられた。

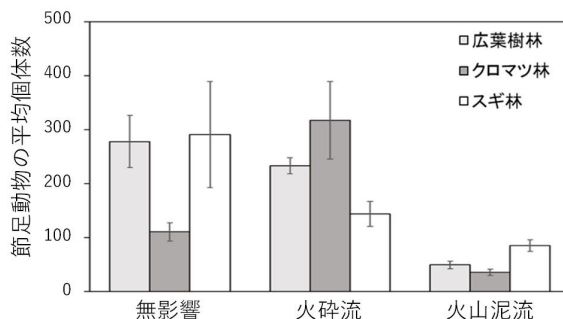


図3. 各植生で見られる地表性節足動物の個体数に及ぼす火山性攪乱の効果

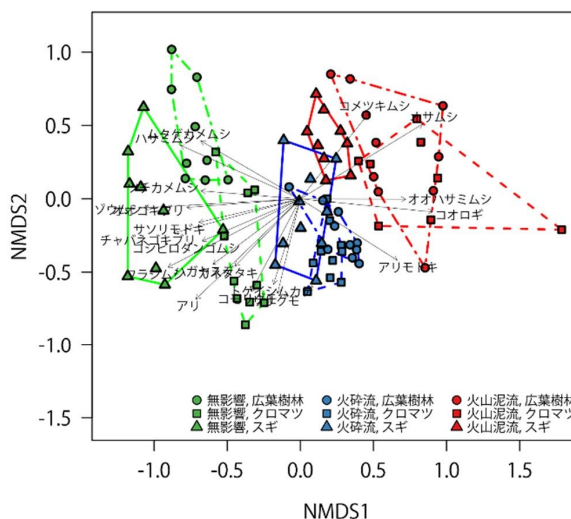


図4. 非計量多次元尺度法 (NMDS) による噴火後の地表性節足動物群集組成の序列化 (stress value=0.18)。各矢印は各科の密度の変化の方向を示す。

火山泥流跡地における菌根菌感染源の分布と残存植生からの距離との関係

外生菌根菌とアーバスキュラー菌根菌は、感染個体から土壤中に伸ばした菌糸や孢子により新たな個体に菌根を形成する。前述の通り、一次遷移においては孢子が主な感染源になると考えられる。し

かし、外生菌根菌とアーバスキュラー菌根菌では孢子の生産方法が異なり、前者は地上や地下に子実体を形成し孢子を生産するのに対し、後者は土壤中で菌糸の先端に直接孢子を形成する。そこで、火山泥流跡地における菌根菌の感染源の分布を把握すべくバイオアッセイ試験を行った結果、クロマツとススキともに、孢子の供給源（残存植生）からの距離に依存して菌根形成率が減少した。クロマツにおいては、残存植生から約 30 m 以上離れた地点の土壌では菌根形成が見られなかったのに対し、ススキでは同等の距離であっても菌根形成が確認された。外生菌根菌では、マツ科に特異的なショウロとチチアワタケの 2 種のみが検出され、火山泥流跡地に定着したクロマツ実生で頻出した *Amphinema* は検出されなかった。湿式篩別法でアーバスキュラー菌根菌の孢子を観察した結果、106  $\mu\text{m}$  以上の孢子は残存植生から約 30 m までの地点の土壌でのみ観察されたのに対し、より小さい孢子は、孢子供給源からの距離に関わらず、採取されたすべての土壌で確認された。また、火山泥流跡地内の植生パッチ付近では孢子数が増加する傾向にあった。

以上のことから、火山泥流跡地への外生菌根菌およびアーバスキュラー菌根菌の孢子の供給は、残存植生から約 30 m 程度に留まることが示唆された。外生菌根菌ではマツ科に特異的な菌種のみが検出され、さらに、乾燥状態でも数ヶ月間孢子の感染能を維持できることが示された。他方で、アーバスキュラー菌根菌では、比較的大型の孢子（106  $\mu\text{m}$  以上）が供給される地点で菌根形成率が高かったことから、大型の孢子の方が感染能を長期間維持できる可能性が考えられる。一方、小型の孢子を形成する菌種は火山泥流跡地に広範囲に分散しており、高い分散能力を有するものの、感染能力が早期に消失する可能性が示唆された。

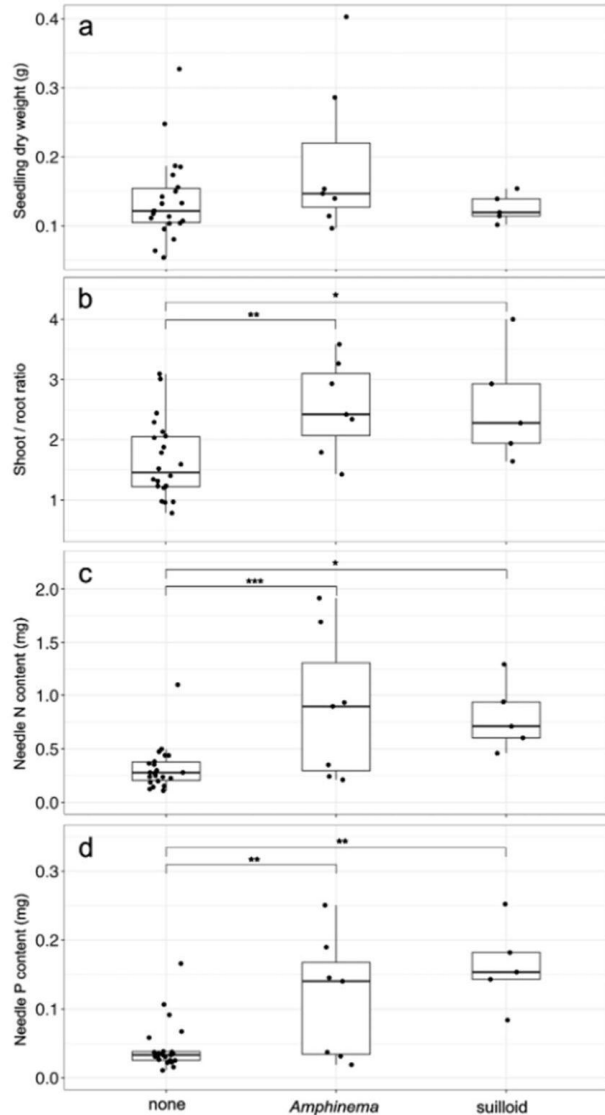


図5. 外生菌根菌分類群間におけるクロマツ当年生実生の乾重量、窒素・リン含有量の比較 (Tukey's post hoc tests: \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ ). none: 非感染; *Amphinema*: *Amphinema* spp.; suilloid: ショウロまたはヌメリイグチ属

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Ishikawa Akira, Hayasaka Daisuke, Nara Kazuhide	4. 巻 34
2. 論文標題 Effects of root-colonizing fungi on pioneer <i>Pinus thunbergii</i> seedlings in primary successional volcanic mudflow on Kuchinoerabu Island, Japan	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 57 ~ 67
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-024-01142-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 仲村華人, 葛西弘, 澤島拓夫, 早坂大亮	4. 巻 46
2. 論文標題 口永良部島におけるキイロホソネスイの記録	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 SAYABANE N.S.	6. 最初と最後の頁 68 ~ 69
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kasai Hiro, Hayasaka Daisuke, Sawahata Takuo	4. 巻 5168
2. 論文標題 First report of the genera <i>Paralobella</i> and <i>Blasconura</i> (Collembola: Neanuridae: Neanurinae) from Japan with the description of three new species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 332 ~ 349
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.5168.3.5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Ishikawa Akira, Nara Kazuhide	4. 巻 33
2. 論文標題 Primary succession of ectomycorrhizal fungi associated with <i>Alnus sieboldiana</i> on Izu-Oshima Island, Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 187 ~ 197
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-023-01112-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Iida Kyohei, Hayasaka Daisuke, Suzuki Yuya, Uchida Taizo, Sawahata Takuo, Hashimoto Koya	4. 巻 11
2. 論文標題 Legacy of pre eruption vegetation affects ground dwelling arthropod communities after different types of volcanic disturbance	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 9110 ~ 9122
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.7755	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Takatsuka Seika, Iida Kyohei, Hashimoto Koya, Matsuya Minori, Sawahata Takuo, Hayasaka Daisuke	4. 巻 68
2. 論文標題 A survey of the avifauna of Kuchinoerabu-jima, Kagoshima Prefecture, Japan, the first since the 1970s	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Ornithology	6. 最初と最後の頁 357 ~ 365
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3838/jjo.68.357	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

[学会発表] 計10件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 石川 陽、早坂大亮、山田耕平、川西基博、奈良一秀
2. 発表標題 口永良部島火山泥流跡地における菌根菌感染源の分布と残存植生の影響
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 石川陽、早坂大亮、奈良一秀
2. 発表標題 口永良部島火山泥流跡地に更新したクロマツ実生の外生菌根 菌群集
3. 学会等名 第134回日本森林学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 川西基博・千綿菜生・郡山大輔
2. 発表標題 口永良部島森林域の埋土種子集団に及ぼす火砕流攪乱とヤクシカの影響
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山田耕平・川西基博・石川陽・澤島拓夫・早坂大亮
2. 発表標題 なぜクロマツの実生が口永良部島噴火直後に優占したのか？
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 島田直明・山岡詩織・早坂大亮
2. 発表標題 東日本大震災津波から10年経過した海浜植生の質的变化
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石川陽・奈良一秀
2. 発表標題 火山遷移地におけるオオバヤシャブシの共生微生物群集
3. 学会等名 第133回日本森林学会
4. 発表年 2022年



1. 発表者名 千綿菜生・川西基博
2. 発表標題 口永良部島の森林における埋土種子の種組成
3. 学会等名 植生学会第26回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山田 耕平・早坂 大亮・澤島 拓夫・川西基博
2. 発表標題 なぜクロマツの実生が口永良部島噴火直後に優占したのか？
3. 学会等名 第68回日本生態学会名古屋大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石川 陽・早坂 大亮・奈良 一秀
2. 発表標題 口永良部島火山泥流土における菌根菌感染源の分布
3. 学会等名 第132回日本森林学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 川西 基博・山田 耕平・早坂 大亮
2. 発表標題 口永良部島における火砕流跡地の植生回復過程
3. 学会等名 第67回日本生態学会名古屋大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	川西 基博  (Kawanishi Motohiro)  (50551082)	鹿児島大学・法文教育学域教育学系・准教授   (17701)	
研究分担者	奈良 一秀  (Nara Kazuhide)  (60270899)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授   (12601)	
研究分担者	澤畠 拓夫  (Sawahata Takuo)  (80709006)	近畿大学・農学部・准教授   (34419)	
研究分担者	橋本 洸哉  (Hashimoto Koya)  (90832436)	弘前大学・農学生命科学部・助教   (11101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------