

外来種による小笠原在来植物の送粉系攪乱

辻村美鶴¹、清水晃²、苅部治紀³、大林隆司^{2,4}、村上勇樹²、村上哲明¹、加藤英寿^{1*}

Disruption of local plant-pollinator ecosystems in the Ogasawara Islands by alien species

Mitsuru TSUJIMURA¹, Akira SHIMIZU², Haruki KARUBE³, Takashi OHBAYASHI^{2,4},
Yuki MURAKAMI², Noriaki MURAKAMI¹ & Hidetoshi KATO^{1*}

1. 首都大学東京・牧野標本館（東京都八王子市南大沢 1-1）
Makino Herbarium, Tokyo Metropolitan University, Minamiohsawa, Hachioji, Tokyo 192-0397,
Japan.
2. 首都大学東京・理工学研究科（東京都八王子市南大沢 1-1）
Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Metropolitan University, Minamiohsawa,
Hachioji, Tokyo 192-0397, Japan.
3. 神奈川県立生命の星・地球博物館（神奈川県小田原市入生田 499）
Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan.
4. 東京都小笠原亜熱帯農業センター（東京都小笠原村父島字小曲）
Ogasawara Subtropical Branch of Tokyo Metropolitan Agricultural Experiment Station, Chichi-jima,
Ogasawara-mura, Tokyo 100-2101, Japan.

*katohide@tmu.ac.jp (author for correspondence)

要旨：小笠原諸島の送粉生態系は北米原産のグリーンアノールによる在来昆虫の捕食と、養蜂用に導入されたセイヨウミツバチの高頻度の訪花により、大きな攪乱を受けていると考えられている。本研究は、小笠原に広く分布するヒメフトモモ *Syzygium cleverifolium*（小笠原固有種）とアカテツ *Planchonella obovata*（広域分布種）を対象として、アノールとミツバチが侵入した島（父島・兄島）と未侵入の島（聳島）において、デジタルカメラのインターバル撮影により訪花者の定量的な調査を行い、その種構成や頻度を島間で比較することを目的とした。その結果、2種の植物にはそれぞれ50種を超える多様な訪花者が確認されたが、島によって訪花者の種構成と頻度は大きく異なっていた。ヒメフトモモは早朝に開花し、聳島では在来の小型ハナバチ類とハエ類が多数訪花していたのに対して、父島では在来小型ハナバチ類の訪花は全く見られず、代わりにセイヨウミツバチが頻繁に訪花していた。また、在来の昆虫相が残存する兄島においても、在来ハナバチ類よりも高い頻度でセイヨウミツバチが訪花していた。一方、アカテツは夕方に開花し、いずれの島でもハエやカミキリモドキ・ガなどの夜行性昆虫が頻繁に訪花した。さらに聳島では昼行性のハエ・ハナアブ類なども高頻度で訪花した。両植物種とも夜間よりも昼間の訪花者相が島間で大きく異なり、これは夜行性昆虫が昼行性のグリーンアノ

ールの捕食圧を受けにくいことによると考えられる。そのため、昼行性昆虫に送受粉を強く依存する植物種は、グリーンアノールやセイヨウミツバチによる送粉系攪乱の影響をより強く受けやすいと推察される。なお本研究により、目視では観察しづらい小型の訪花昆虫や、夜行性動物の訪花行動を数多く撮影することができたことから、インターバル撮影が無人島や夜間などの調査が困難な条件下でも、モニタリングなどにおいて有効な手法であると期待される。

キーワード：海洋島、送粉系、侵略的外来種、グリーンアノール、セイヨウミツバチ

1. はじめに

侵略的外来種の侵入は、本来の生物間の共生関係を崩壊または変質させ、地域の生物多様性の減少や生態系機能の低下をもたらす (Traveset and Richardson 2014)。とりわけ島嶼地域は大陸に比べて外来種の影響が深刻化しやすく、植物とその花粉媒介を担う動物間の送粉系ネットワークに対しても、外来種による攪乱の影響が報告されている (Kearns *et al.* 1998; Dupont *et al.* 2004; Traveset and Richardson 2006; Traveset *et al.* 2016)。

小笠原諸島の送粉系に関しては、2種の外来生物の影響が特に懸念されている。その1つは1880年代に養蜂目的で導入されたセイヨウミツバチ *Apis mellifera* (以下ミツバチ) であり、これが父島や母島で野生化して (船越 1991)、さらに父島周辺の無人島にも侵入している (Kato *et al.* 1999; Abe 2006)。その結果、虫媒花の多くがミツバチに高頻度で訪花されていることから、花の蜜や花粉を巡って在来の訪花昆虫と競合している可能性が示唆されている (Kato *et al.* 1999; 郷原 2002)。そしてもう1つは、北米原産の樹上性トカゲ、グリーンアノール *Anolis carolinensis* (以下アノール) が1960年代に小笠原の父島に侵入、1980年代には母島にも侵入し、在来の昆虫類を徹底的に食害したことである (Hasegawa *et al.* 1988)。アノールが侵入した島では、固有の小型ハナバチ類が急減し、2000年代にはほぼ絶滅した (荻部・須田 2004; 荻部ほか 2004; Abe 2006)。アノールが侵入していない周辺の無人島では、今も固有の小型ハナバチを含む在来昆虫が残存しているが、父島や母島では固有の小型ハナバチ類に置き換わってミツバチが圧倒的に優占していることから、送粉系のレジームシフト (基本構造の転換) が進行している (Abe *et al.* 2008)。

さらに2013年には、父島の北にある兄島の南部地域においてアノールの侵入が確認された (関東地方環境事務所報道発表資料、http://kanto.env.go.jp/pre_2013/0327a.html、2016年3月9日確認)。無人島の兄島にアノールがどのように侵入したかは不明であるが、小笠原諸島世界自然遺産科学委員会は非常事態宣言と緊急提言を発表し (東京都報道発表資料、<http://www.metro.tokyo.jp/INET/OSHIRASE/2013/03/20n3rc01.htm>、2016年3月9日確認)、未侵入地域への拡散を防止するフェンスの設置とトラップによる駆除などの対策が行政機関によって行われている (http://ogasawara-info.jp/pdf/chiiki2501/2501_shiryou1-2.pdf、2016年3月9日確認)。現時点で兄島におけるアノールの密度は、生態系に影響が及ばないレベルに抑えられていると推定されているが、兄島から根絶できる目処は未だに立っていない (http://ogasawara-info.jp/pdf/science/h26_01_shiryou1_3_1.pdf、2016年3月9日確認)。

このように侵略的外来種の侵入によって動植物の個体群や群集構造が変化する過程で、送粉

系のレジームシフトがどのように進行するのかは十分に調べられていない。小笠原諸島の各島々は人為の影響も含めた歴史や環境条件・群集構造が異なることから、送粉系も島ごとに異なっている可能性がある。しかし、特に無人島は調査の機会が限られるため、複数の島間で同一の植物種を対象として、昼夜を通して定量的に訪花者を比較した研究はまだ無い。また、現在実施されている外来種対策の効果や影響を評価するためには、生物相の変化を何年にもわたってモニタリングする必要がある。ただし、小笠原のような保全上重要な地域では、従来のトラップなどによる捕獲調査は細心の注意が必要であり、より環境や生物相への負荷が少ない手法を確立する必要がある。

近年は送粉系の研究において、防水性デジタルカメラのインターバル撮影機能を用いることが多くなっており (Okuyama 2012; Suetsugu and Hayamizu 2014 など)、この方法であれば訪花者を捕獲せずに記録することができる。そこで本研究では、この手法を用いて小笠原に広く分布する植物種を対象として、アノールとミツバチが侵入した島と未侵入の島において、訪花者の定量的な評価を行い、その種構成や頻度を比較することを目的とした。

2. 材料と方法

(1) 調査対象の植物種

本研究では島間で訪花者を比較するため、小笠原諸島のうち火山列島を除く小笠原群島内に広く分布し、比較的個体数の多いヒメフトモモ *Syzygium cleverifolium* (Yatabe) Makino (フトモモ科) とアカテツ *Planchonella obovata* (R.Br.) Pierre (アカテツ科) の2種を調査対象とした。

ヒメフトモモは小笠原固有の常緑樹種で、集散花序をもち、6月下旬~9月中旬にかけて径5~9 mm の小さな花を咲かせる。花は両性花で花弁は開花直後に脱落し、代わりに多数の雄蕊が目立つ。Fujita *et al.* (2002) による外部形態の解析では、匍匐型・低木型・高木型の3型が認められたが、最近の集団遺伝学的解析によれば、3型間で遺伝的には分化していないことが明らかになっている (新田 2014)。

アカテツは小笠原から南西諸島、中国南部および熱帯アジアに分布する常緑樹である。花期は6月中旬~7月上旬で、加藤ほか (2016) によれば、本種は形態的に両性花をつける個体と雌花をつける個体があるが、ごくまれに両型の花が混在する個体もある。両性花はやや半開し径6~7 mm、花冠は淡い緑白色。雌花は非常に特殊な形状で、花冠は短く退化して萼の内側に隠れた状態のまま柱頭が突出する。なお両性花は雌花とほぼ同等の雌蕊を有するが、結実が見られないことから機能的には雄花で、両性花のみをつける個体は雄個体と考えられる。よって本稿ではアカテツを雌雄異株として扱う。

(2) 開花特性調査

小笠原の父島において、ヒメフトモモとアカテツの開花の時間的変化を調べるため、防水性デジタルカメラ (PENTAX 社製 WG-10 および WG-20, Japan) を用いて、開花直前のつぼみを含む花序を対象として10分間隔の自動インターバル撮影を行った。得られた写真から、開花状態の変化とその日時を記録した。撮影期間は、ヒメフトモモの1花序を対象として2014年7月24日から8月2日までの10日間、アカテツの雌花の2花序に対し2014年7月7日から18

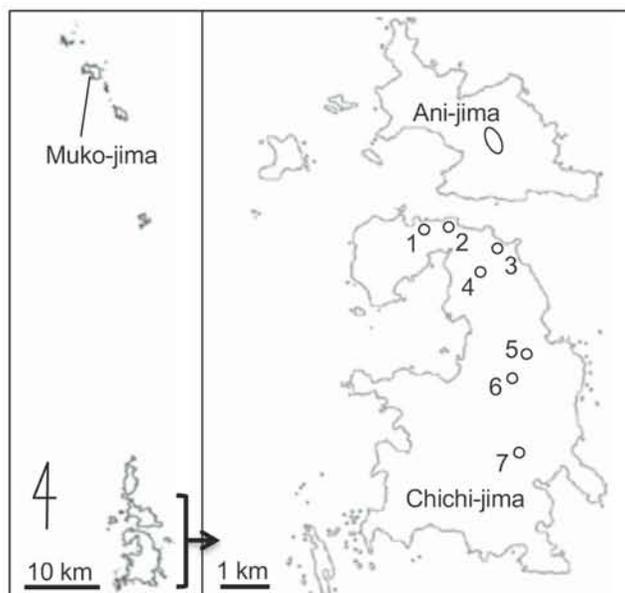


図 1. 調査地の位置. 父島の調査地は計 7 カ所 (1.宮之浜周辺 ; 2.釣浜周辺 ; 3.長崎 ; 4.旭山 ; 5.初寝浦展望台周辺 ; 6.中央山 ; 7.岩山)。そのうちヒメフトモモは 2・4・5・6, アカテツは 1・3・5・7 で調査した。

Fig. 1. Map showing study sites in Chichi-jima, Ani-jima and Muko-jima. In the sites of Chichi-jima, *Syzygium cleyerifolium* was studied at 2, 4, 5 and 6, and *Planchonella obovata* at 1, 3, 5 and 7.

日までの 11 日間、雄花の 2 花序に対し 2014 年 7 月 7 日から 7 月 17 日までの 10 日間である。

(3) 訪花者調査

2014 年と 2015 年に各植物種の開花中の花序に対して、前述のデジタルカメラを用いて昼夜連続 24 時間以上の自動インターバル撮影を行った。撮影は、ヒメフトモモに対して延べ 59 日間、アカテツに対しては延べ 50 日間行った (表 1、付表 1、2)。調査地は、有人島の父島 7 箇所 (宮之浜・釣浜・長崎・旭山・初寝浦・中央山・岩山)、無人島の兄島および聳島で行った (図 1)。父島は島全域にミツバチとアノールが多数生息している。無人島の兄島は、ミツバチが野生化している一方、アノールについては 2013 年に南部への侵入が確認されたが、生息域拡大を防止するフェンスの設置と徹底的な駆除作業が行われている。そのため、調査期間中の侵入エリアは島の南部に限定され、個体数も非常に少なく抑えられており、調査中にアノールを目撃することは全くなかった。今回の兄島での調査は、アノールが侵入していないか個体数が極めて少ない地域で行った。聳島はかつて増殖したノヤギの食害でかなりの面積の在来植生が失われ (山本ほか 2002)、昆虫相への影響も少なくなかったと思われるが、2015 年時点でミツバチとアノールの侵入は確認されておらず、比較的本来の状態に近い送粉系が残存していると考えられる。

インターバル撮影の方法は、まずデジタルカメラを三脚に固定し、レンズを花序から約 30 cm 離れた距離に設置した。小笠原では日中にカメラ本体が太陽光で加熱し、内部結露や故障を起こすことがあるため、レンズとフラッシュ部分以外をアルミホイルで覆って保護した (図 2)。さらに風で花序がフレームアウトしないように、状況に応じてビニールロープで枝を固定した。カメラの撮影条件の設定は、花にマニュアルでフォーカスを合わせ、フラッシュは常時強制発光させ、2 分間隔で撮影した。2 分間隔で撮影した理由は、これよりも短い間隔ではバッテリーが 24 時間以上持続しないためである。また、画像は撮影日と時刻を写し込む設定にして、JPEG

表 1. インターバル撮影を行った日数と撮影枚数 (詳細は付表 1・2 を参照).

Table 1. Data summarized from time-lapse photography (details show in appendix table 1 and 2).

ヒメフトモモ <i>Syzygium cleyerifolium</i>						
	調査日 ¹	日数 ²	個体数 ³	花数 ⁴	撮影枚数 ⁵	訪花が見られた枚数 ⁶
聟島 Muko-jima	2014/9/16	8	4	37	5,919	1,241
兄島 Ani-jima	2014/7/4~9/23, 2015/6/17~7/26	32	24	327	26,560	1,119
父島 Chichi-jima	2014/6/28~7/28	23	11	221	19,007	2,002
合計	total	63	43	585	51,486	4,362

アカテツ <i>Planchonella obovata</i>						
	調査日 ¹	日数 ²	個体数 ³	花数 ⁴	撮影枚数 ⁵	訪花が見られた枚数 ⁶
聟島 Muko-jima	2014/6/29~6/30	5	5	19	3,662	1,121
兄島 Ani-jima	2014/7/4, 2015/6/17	8	5	75	6,483	434
父島 Chichi-jima	2014/6/24~7/4, 2015/6/14~6/18	37	16	341	28,333	2,853
合計	total	50	26	435	38,478	4,408

1, Study date ; 2, Total number of days studied ; 3, Number of individuals studied ; 4, Number of observed flowers ; 5, Total number of photos ; 6, Number of photos showing some visitors.



図 2. インターバル撮影の様子. 三脚に 1 台または 2 台のカメラを設置し (左写真), 日光によるカメラの加熱を防ぐためにアルミホイルで背面を覆った (右写真).

Fig. 2. One or two cameras were set on the tripod (left) and covered by aluminum foil in order to prevent overheating (right).

形式 (4288×3216 ピクセル) で記録した。加えて、訪花者の種類や訪花頻度は同時期に開花する植物種の影響を受ける可能性があることから、現地調査において観察個体の周辺で開花している植物種も記録した。

インターバル撮影によって得られた写真は、目視で一枚ずつ確認し、何らかの動物が花に触れていた場合を「訪花」としてカウントし、各写真について以下の項目を記録した：①分類群名、②訪花時間、③花の雌雄性 (アカテツのみ)、④訪花者の飛行能力の有無、⑤蜜を吸う行動の有無、⑥花粉を食べる、または集める行動の有無、⑦花に体を押し込む行動の有無、⑧体表花粉の有無 (ただし対象植物の花粉かどうかは不明)。

なお、送粉にあまり寄与しないと考えられる分類群 (地上徘徊性のアリ、クモ、ムカデ、等脚目、鱗翅目の幼体、ウズムシ類) や、写真上で正確な姿形が認識できない微小 (体長 3 mm 未満) な昆虫はカウントしなかった。また、本研究での同定はすべて写真上で行ったため、種の識別が難しい分類群 (メンハナバチ類やハエ類など) は複数の種をグループ化または sp1、sp2…のように可能な限り分類してカウントした。なお、訪花昆虫の種名は大林ほか (2004) や東京都 (2014)、安永ほか (2001) に従った。

各訪花者の訪花頻度 (visitation frequency) は、以下の方法により算出した。

訪花頻度 (visitation frequency)

= 訪花者の撮影枚数 (number of photos for visitor groups) / 観察花数 (number of observed flowers)

今回のインターバル撮影による調査手法では、花への滞在時間が短い分類群 (ハチ・ハエ類) は写りにくいため、訪花頻度は過小に評価する可能性が高い。例えばハチ類の花への滞在時間は 1 回当たり 2~10 秒であるため、2 分間隔のインターバル撮影で撮影された回数に対して、実際は 12~60 倍訪花した可能性がある。ただし、今回は各分類群の滞在時間データが無いため、訪花頻度は補正せずに算出した。逆に滞在時間の長い分類群 (ガ類・甲虫類・爬虫類など) は連続して複数の写真に写るため、訪花頻度を過大に評価する恐れがある。例えば 1 回当たり 4~10 分間滞在した場合、実際の訪花回数は撮影された回数の 1/2~1/5 倍になる。そこで同一分類群の訪花者が連続して複数の写真に写った場合に限り、訪花回数は 1 回としてカウントした。

3. 結果

(1) 開花フェノロジー調査

ヒメフトモモの開花の時間的変化を図 3 と付図 1 に示した。ヒメフトモモの開花は日没 (18:30 頃) 前後から夜間にかけて始まり、まず初めに花弁基部が水平に裂け、帽子を脱ぐように外れた。その後、内側に巻き込むように畳まれていた雄蕊が徐々に飛び出し、早朝までにすべての雄蕊が伸展した。開花から 60~90 時間後 (平均 3 日後) に雄蕊が脱落しはじめ、その後約 24 時間かけて完全に脱落した。雄蕊の脱落開始後も、アリ類等が頻繁に訪花したことから、雄蕊の脱落が続いている間は蜜が分泌され続けていると思われる。開花中は花托の表面は明るい黄色を保っていたが、雄蕊が脱落した後に黄緑色に変色した。

アカテツの開花の時間的変化を図 4 と付図 2 に示した。アカテツの雄花の開花は 13~16 時に始まり、深夜 0 時前後までに花冠が半開~平開した。葯は開花開始時には既に裂開していたため、日没頃には送粉が可能になっていた。開花から 42~60 時間後 (平均 2~3 日後) に花冠が

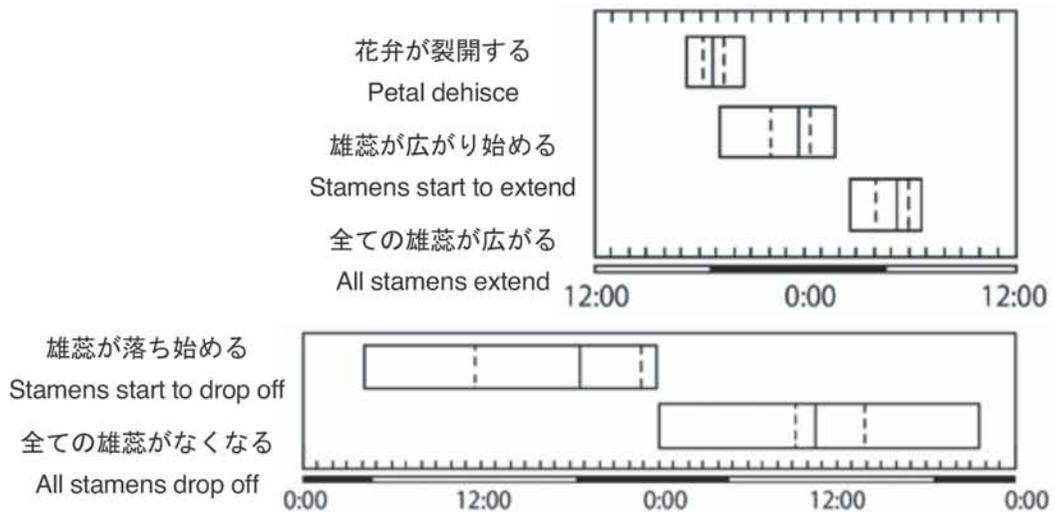


図 3. ヒメフトモモの開花ステージの変化. 横軸は時刻.

Fig. 3. The time series of phenologic events for the flower of *Syzygium cleverifolium*.

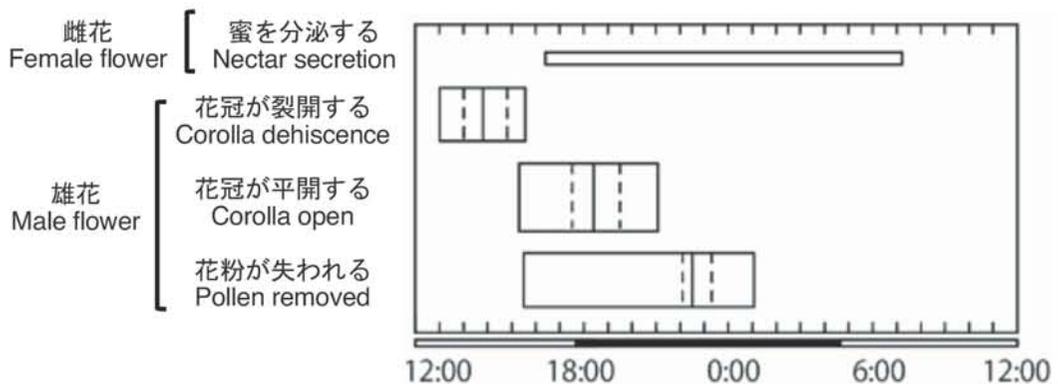


図 4. アカテツの開花ステージの変化. 横軸は時刻.

Fig. 4. The time series of phenologic events for the flower of *Planchonella obovata*.

閉じはじめ、15～38 時間かけて花冠が閉じるかまたは脱落した。

雌花は花冠が退化縮小して開花しても露出せず、がくの間から花柱が突き出すという特殊な形態を有する。そのため開花ステージの変化がわかりにくい、12～19 時に花柱の基部に蜜滴が現れ、日没前後（18～21 時頃）に蜜滴の大きさは最大となった。夜間は蜜が継続的に分泌され続け、翌朝の日の出後の気温上昇に伴い蜜滴は見られなくなったが、日陰の個体では日中も蜜が残っていることがあった。蜜の分泌は一つの花で 2 日間続いた。なお、柱頭がいつ受粉可能な状態になっているのか、外見からは判断できなかった。

(2) インターバル撮影を用いた訪花者観察

2014年と2015年に、ヒメフトモモに対し延べ63日間、アカテツに対しては延べ50日間のインターバル撮影を行った(表1)。観察した総花数はヒメフトモモで585個(一日平均9.9個)、アカテツで435個(一日平均で雄花13.3個、雌花4.8個)となった。なお、アカテツの雌花は開花状態がわかりにくいいため、蜜を分泌していた花のみを観察花数にカウントした。得られた写真は、ヒメフトモモで51,486枚(父島19,007枚、兄島26,560枚、聳島5,919枚)、アカテツで38,478枚(父島28,333枚、兄島6,483枚、聳島3,662枚)となった(表1、付表1,2)。このうち何らかの訪花者が撮影された写真の枚数は、ヒメフトモモで4,362枚、アカテツで4,408枚であり、どちらの植物種も総撮影枚数の約8~11%に何らかの動物が写っていた。父島は7カ所で観察を行ったが、地域間で比較するにはデータが不十分であったことから、最終的には7カ所の訪花者データをひとつにまとめた。

なお、ヒメフトモモの調査時に周辺で多く開花していた植物は、父島でヒメツバキ・ムニンアオガンピ・テリハハマボウ・モクタチバナ・シチヘンゲ(外来種)・ホナガソウ(外来種)、兄島ではヒメツバキ・テリハハマボウ、聳島ではシマザクラ・ハマゴウ・ギンゴジカ(外来種)などがあった。一方、アカテツの調査時に周辺で多く開花していた植物としては、父島でヒメツバキ・ムニンアオガンピ・テリハハマボウ・ムニンネズミモチ・モクタチバナ・ランタナ(外来種)・ホナガソウ(外来種)、兄島ではヒメツバキ・テリハハマボウ、聳島ではハマゴウ・テリハハマボウ・モモタマナ・コハマジンチョウ・オガサワラアザミ・オオバシマムラサキ・ムニンハナガサノキなどがあげられる。

I. ヒメフトモモの訪花動物

調査した全ての島で、日中にハチ・ハエ類、夜間にガ類・オガサワラヤモリ *Lepidodactylus lugubri* など計50種が確認された(付表3、付図3)。このうち主要な訪花者の訪花頻度を、島ごとに図5に示した。聳島では日中に在来の小型ハナバチ類とハナアブ類が多数訪花していたのに対し、父島では外来のミツバチが多く訪花し、在来のハナバチ・ハナアブ類は全く見られなかった。兄島においても在来の小型ハナバチ類より高い頻度でミツバチが訪花していた。全ての調査地で夜間よりも日中の訪花頻度が高く、島間の訪花者相の差は日中で特に顕著だった。また全体の訪花頻度は、聳島では父・兄島の20倍を超えていた。各分類群の訪花行動について、以下に述べる。

(i) 膜翅目(ハチ目): ヒメフトモモへの訪花が確認されたハチ類は、外来のミツバチと在来の小型ハナバチ類5種類であった。2014年と2015年の調査で、父島のミツバチの訪花頻度に年毎の大きな違いは見られなかった。しかし、兄島では2014年に総撮影枚数15938枚中1枚の写真にミツバチが映っただけであったのに対して、2015年は総撮影枚数10622枚中250枚以上も撮影された。兄島でミツバチが訪花する様子を目視で観察したところ、一つの花当たりの滞在時間は1~10秒で、同じ個体内の花序に続けて訪花した。

在来小型ハナバチ類のうち訪花頻度が最も高かった種はイケダメンハナバチ *Hylaeus ikedai*、次いでキムネメンハナバチ *Hylaeus incomitatus* (ムカシハナバチ科)・オガサワラコハキリバチ *Heriades fulvohispidus* (ハキリバチ科)で、オガサワラツヤハナバチ *Ceratina boninensis* (ミツバチ科)は一度訪花が確認されたのみだった。ハナバチ類では無いが、オガサワラチビドロハチ

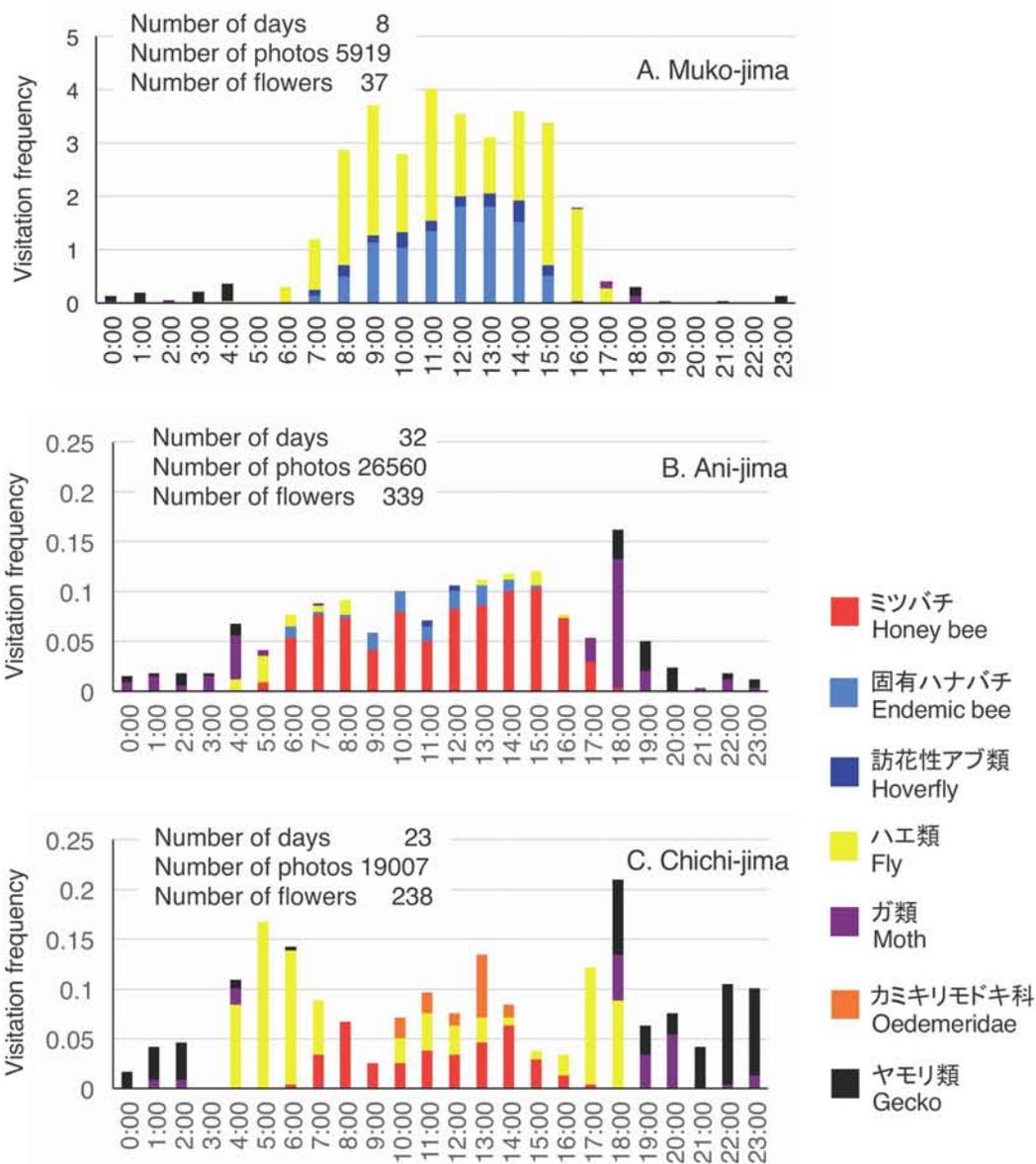


図 5. ヒメフトモモにおける訪花者の訪花頻度の日変化。A, 聟島；B, 兄島；C, 父島。横軸は時刻、縦軸は訪花頻度（＝訪花者の撮影枚数／観察花数）。

Fig. 5. Diurnal change of the visitation frequency of each insect groups and gecko to *Syzygium cleveraefolium*. The horizontal axis indicates time, and the vertical axis indicates the visitation frequency (=number of photos for visitor groups / number of observed flowers).

Stenodynerus ogasawaraensis (スズメバチ科) も一度だけ訪花が確認された。在来小型ハナバチ類は兄・聳島でのみ訪花が見られ、聳島ではメンハナバチ類の訪花頻度が高く、兄島の16倍の頻度で訪花していた。兄島でメンハナバチ類の訪花を直接観察したところ、ヒメフトモモの一つの花あたりの滞在時間は3~10秒だった。ミツバチが同じ個体の花序に続けて訪花したのに対し、メンハナバチ類は一花序当たり2~3の花、ヒメフトモモ一個体あたり1~3の花序に訪花すると飛び去って行った。

(ii) 双翅目(ハエ目): 双翅目昆虫では2種の訪花性アブ類[オガサワラツリアブ *Exhyalanthrax ogasawaraensis* (ツリアブ科)・オガサワラモモプトチビハナアブ *Syritta snyderi* (ハナアブ科)] と13種のハエ・カ類が訪花した。訪花性アブ類は兄・聳島でのみ訪花が見られ、聳島では兄島の15倍以上の頻度で訪花が見られた。兄島での直接観察ではオガサワラツリアブが在来ハナバチ類に交じってヒメフトモモの個体の上を飛び回っている様子が見られた。また、ハチ類と異なり、訪花の間に地表に降りる行動が見られた。ヒメフトモモに頻繁に訪花したハエ類はいずれも体長5mm以下の小型のハエ類であり、父島のヒメフトモモにはsp1、聳島ではsp4とsp9が主に訪花した。ハエ類のsp4とsp9の活動時間は4時~17時の明るい時間帯だったが、sp1の活動は薄暮時(16時~18時、4時~7時)に見られた。いずれの種も花蜜を舐める様子が多数確認された。

(iii) 鱗翅目(チョウ目): ヒメフトモモには夜間に13種類の大小様々なガ類が訪花した。その多くは訪花回数が5回以下であり、10回以上訪花が確認された種はsp1のみだった。

(iv) 甲虫目: カミキリ科は、兄・聳島で3種(オガサワライカリモントラカミキリ *Xylotrechus ogasawaraensis*・オガサワラトラカミキリ *Chlorophorus boninensis*・ムゴジマキイロトラカミキリ *Chlorophorus kobayashii*) が訪花した。いずれの種も頭部を花に突っ込む行動が見られたが、訪花回数は5回以下だった。カミキリモドキ科は1種(オガサワラカミキリモドキ *Eobia cinereipennis ogasawaraensis*) が父島で日中に訪花する様子が撮影された。

(v) その他: 地上性の昆虫、網翅目(ゴキブリ)や直翅目(ササキリモドキ・カネタタキ)の訪花も確認された。網翅目は地表付近の花をカメラで撮影した際に多く訪花が観察され、いずれの種も夜間に訪花したが、訪花した個体の多くが翅をもたない幼体だった。直翅目の訪花は兄島でのみ見られ、訪れたササキリモドキは、いずれも1cm以下の幼体だった。

小笠原に生息している小型の爬虫類4種のうち、訪花行動が見られたのはオガサワラヤモリ(ヤモリ科)のみだった。アノールは父島において花序の周囲に長時間滞在するなどの行動が見られたが、花には触れなかった。オガサワラトカゲ *Cryptoblepharus nigropunctatus* (トカゲ科) も聳島で1回撮影されたが、花には触れた形跡は認められなかった。オガサワラヤモリは今回調査した全ての島で訪花が確認され、花托に鼻先を突っ込んで蜜を舐めており、一度の滞在時間は4~10分間であった。撮影されたオガサワラヤモリの尾の切断痕などの特徴から、一晩で同じ個体が何度も徘徊していることが分かった。訪花の際は花序にのしかかるため、足場にされた花の雄蕊が多数脱落する様子も観察された。

II. アカテツの訪花動物

観察したいずれの島でも、夜行性のハエやカミキリモドキ・ガなど計57種類が確認された(付表4、付図4)。また、聳島では昼行性のハエ・ハナアブ類などが父・兄島の10倍を超える高頻

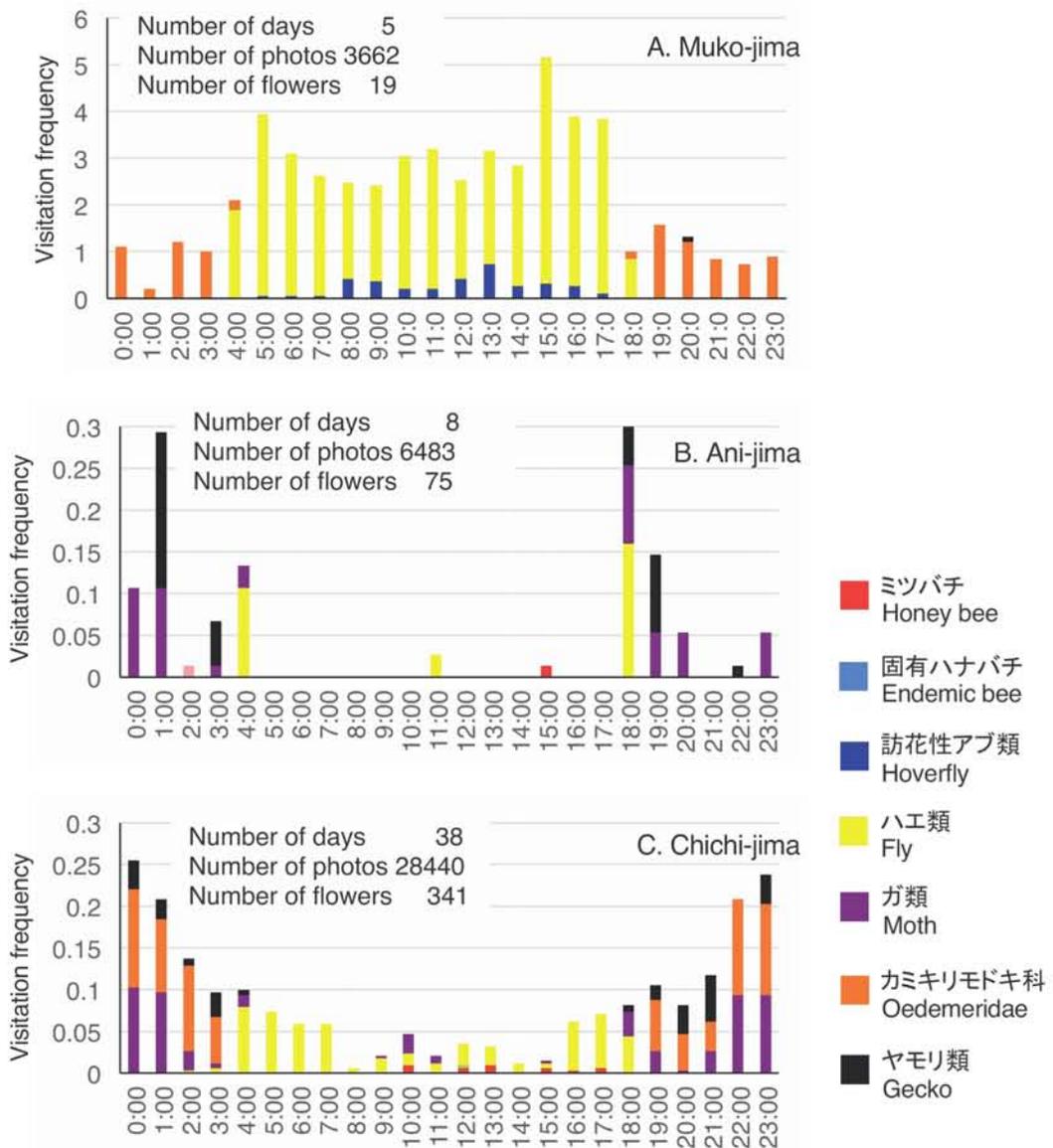


図 6. アカテツにおける訪花者の訪花頻度の日変化. A, 聳島; B, 兄島; C, 父島. 横軸は時刻、縦軸は訪花頻度 (=訪花者の撮影枚数/観察花数).

Fig. 6. Diurnal change of the visitation frequency of each insect groups and gecko to *Planchonella obovata*. The horizontal axis indicates time, and the vertical axis indicates the visitation frequency (=number of photos for visitor groups / number of observed flowers).

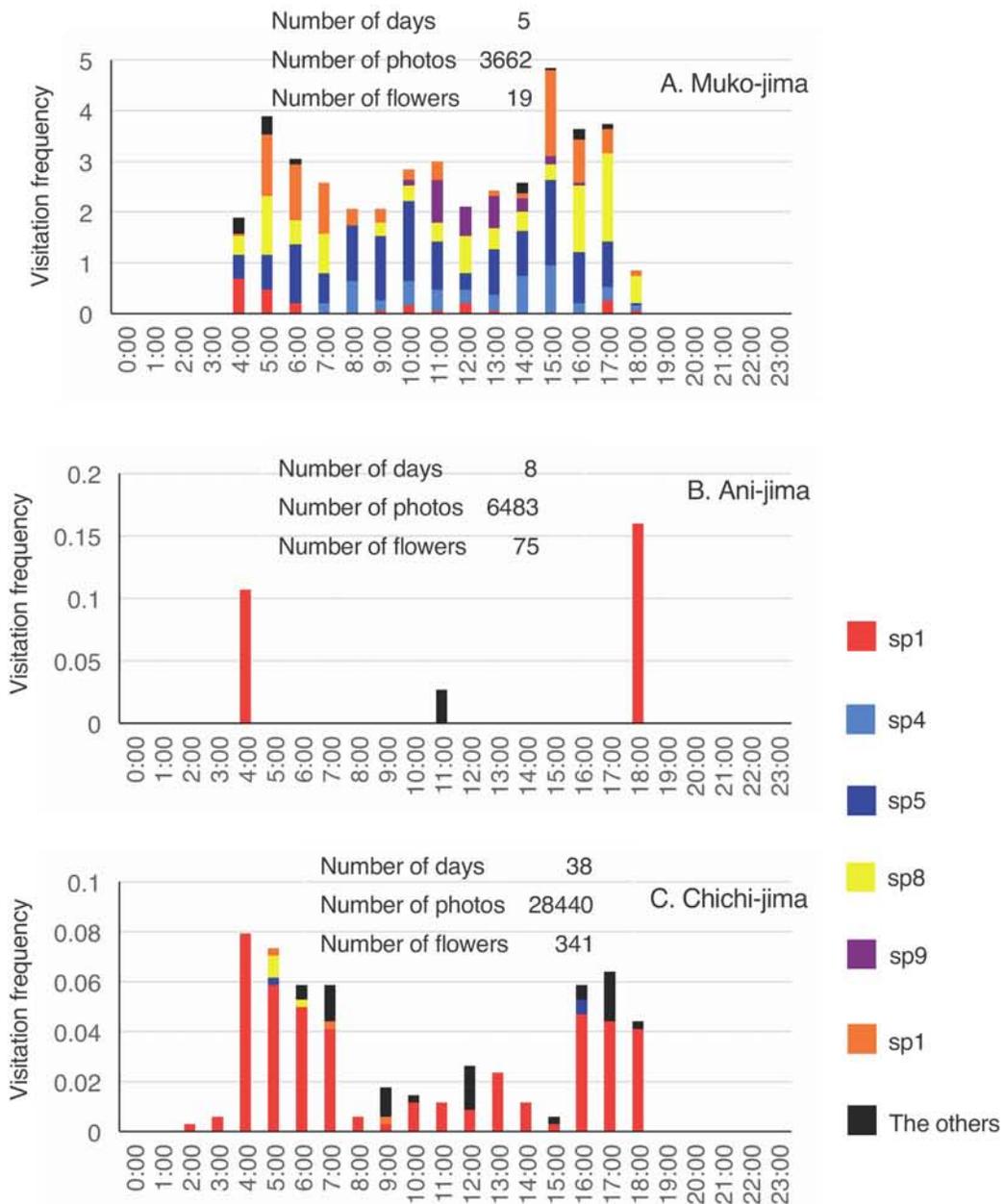


図 7. アカテツに訪花したハエ類の種構成の島間の比較。A, 聳島；B, 兄島；C, 父島。横軸は時刻、縦軸は訪花頻度 (=訪花者の撮影枚数/観察花数)。総訪花回数が 25 回以下の種は the others にまとめて表記した。

Fig. 7. Diurnal change of the visitation frequency of each fly species to *P. obovata*. The horizontal axis indicates time, and the vertical axis indicates visitation frequency (=number of photos for visitor groups / number of observed flowers).

度で訪花した(図6)。ただし、兄島では開花期の終了間近に調査を行ったため、他の島と比べて訪花頻度が低かった。ほとんどの種は、アカテツの雌雄両方の花への訪花が確認された。各分類群の訪花行動は、以下の通りである。

(i) 膜翅目(ハチ目): アカテツに訪花したハチ類としては、外来のセイヨウミツバチが父・兄島で低頻度に確認されたのみであった。在来ハナバチ類の訪花は観察されなかった。

(ii) 双翅目(ハエ目): ハナアブ類は1種(オガサワラモモトチビハナアブ)が父・聳島で訪花し、ハエ類は13種類確認された。聳島でのみ日中に頻繁なハエ類の訪花が見られた。しかし、その種構成は父・兄島とは大きく異なり、父・兄島では訪花したハエ類の7割以上がsp1であったのに対して、聳島ではsp1を含む6種以上のハエ類が頻繁に訪花していた(図7)。

(iii) 鱗翅目(チョウ目): 鱗翅目については、17種類のガの訪花が確認されたが、いずれも訪花回数は5回以下であった。また、オオシラホシアシブトクチバ *Achaea serva* (ヤガ科)の幼虫が父島のアカテツの雌花と若芽を食害する様子が撮影された。

(iv) 甲虫目: カミキリムシ科は聳島で昼行性2種(ムコジマトラカミキリ *Chlorophorus boninensis*・ムコジマキイロトラカミキリ)、兄島で夜行性1種(チャイロヒメカミキリ)、父・聳島で昼・夜行性の1種(クロモンヒメカミキリ *Ceresium signaticolle*)が訪花した。また、雄株にてムコジマキイロトラカミキリの交尾が一時間半(14:03~15:25)にわたって撮影された。交尾中の雌は枝の上を動き回り、雄花に複数回訪花していた。オガサワラカミキリモドキとコメツキムシは全ての島で観察され、特にカミキリモドキ類はハエ・ガ類に次いで夜間に高頻度で訪花し、一度に複数の個体が長時間訪花した。

(v) その他: 兄島では直翅目(ササキリモドキ・カネタタキ)の訪花が比較的多く見られ、カネタタキは夜間(20:00~2:00)に、ササキリモドキは昼夜問わず訪花し、雄花を積極的に食べる姿が見られた。ササキリモドキは幼体から成体まで様々なサイズの個体が訪花した。オガサワラヤモリは全ての島で訪花し、雄花と雌花のいずれも舌で舐めまわす様子が観察され、花序の上でガを捕食する姿も撮影された。

また、父島の宮之浜において4種のカスマカメムシ科(セスジクロツヤカメムシ *Deraeocoris ryukyuensis*・ウスモンミドリカスマカメムシ *Taylorilygus apicalis* ほか)が頻繁に撮影されたが、他の島では確認されなかった。これらカスマカメムシ類は蕾や萼の上・花序の軸の上など、花の上以外の場所にいることが多かったことから、カスマカメムシ類の訪花目的は吸汁である可能性が高く、訪花にカウントしなかった。

4. 考察

(1) ヒメフトモモとアカテツの訪花動物相

今回の調査により、ヒメフトモモとアカテツにそれぞれ50種を超える多様な訪花動物が確認されたが、これは両種とも幅広い昆虫種が容易に蜜源にアクセスできる花形態を有するためと考えられる。ゴキブリのような地上徘徊性の昆虫種も蜜を舐める様子が観察されたが、すべての訪花者がこれら2種の植物の送受粉に役立っているわけではない。しかし、送受粉への貢献の有無に関わらず、個体数や花数が多い植物種は、訪花者の餌資源として地域の幅広い動物相を支えている可能性が示唆された。

各植物種の開花特性と訪花者の行動を比較することで、主要な送粉者をおよそ程度推定することができる。ヒメフトモモは早朝に開花したことから、聳島で見られた昼行性の小型ハナバチ・ハエ・ハナアブ類が本来の送粉者であると推定される(図5)。父島ではそれらの昼行性の小型昆虫が減少または消滅しているが、現地における観察ではある程度の結実が見られた(加藤、未発表データ)ことから、現在はミツバチが主な送粉者となっている可能性が高い。

一方、アカテツは夕方開花し、主に夜間に蜜を分泌していたことから、夕方から夜間に訪花した昆虫類(カミキリモドキ・カ類・ガ類・ハエ sp1 など)が主要な送粉者であると考えられる(図6)。これらの中でも、カミキリモドキは父島と聳島で共通して訪花が観察され、雌花をつける雌個体と雄花(外見は両性花)をつける雄個体の両方に高い頻度で訪花していたことから、有効な送粉者と思われる(付表5)。しかし、聳島では昼行性のハエ・ハナアブ類も高頻度で訪花していたことから、本来は昼行性昆虫も送受粉を担っていたものの、父島では昼行性昆虫が激減したため、夜行性昆虫に偏っていた可能性も考えられる。

また、夜間に訪れるオガサワラヤモリは、花序の中を徘徊して雄蕊や雌蕊に触れていることから自家または隣花受粉、または枝伝いに近隣の樹木を移動することで他家受粉も行っている可能性がある。ヤモリを含むトカゲ類の訪花行動は、特に島嶼地域において多くの事例が知られており(Withaker 1987; Olesen and Valido 2003; Godinez- Alvarez 2004; Begue *et al.* 2014 など)、小笠原でもヤモリ類(種は不明)の訪花行動が報告されている(Abe 2006)。小笠原群島にはオガサワラヤモリとホオグロヤモリの2種のヤモリ類が分布し、父島や母島の人為的な環境に数多く生息していることから、人為的に持ち込まれた可能性が示唆されていた(Yamashiro *et al.* 2000)。しかし最近の研究で、過去に人が定住したことの無い北之島でもオガサワラヤモリが分布していることや、兄島では樹幹内の生息が確認されたことから、流木などによる自然移入の可能性も否定できない(Murakami *et al.* 2015)。地上徘徊性のゴキブリ類なども含め、これらの夜行性動物の送受粉効果やその重要性については、さらに詳細な研究が必要であろう。

(2) 小笠原諸島における送粉生態系の現状と訪花昆虫の減少要因

インターバル撮影による訪花者調査の結果、両植物種とも訪花者相が島間で大きく異なっていた。とりわけ聳島においてヒメフトモモを日中訪花する昆虫の頻度は、父・兄島の10倍を超えており、在来の小型ハナバチ・ハナアブ・カミキリ類など昼行性小型昆虫による訪花が数多く見られた(図5)。多様な昼行性の昆虫が見られた聳島に対して、人為の影響が最も大きい父島における日中の訪花者の多様性は貧弱で、父島のヒメフトモモへの訪花者はほとんどミツバチだった。父島では無人島の聳島や兄島で見られた在来の小型ハナバチ類や昼行性のカミキリムシ類が全く観察されず、ハナアブ類も一例観察されたのみであった。アカテツに関しても、聳島ではハエ類の様々な種が日中に頻繁に訪花していたが、父島では種が限られる上に訪花頻度も極めて低かった(図7)。これらのことから、父島の昼行性の訪花昆虫相は壊滅的状况にあり、先行研究の結果とほぼ一致していた(Abe 2006; Abe *et al.* 2008)。また、両植物種とも夜間より昼間の訪花昆虫相が島間で大きく異なっていた(図5、6)。これは昼行性小型昆虫が昼行性のアノールの捕食圧を強く受けて個体数を減らしているためであると考えられ、先行研究によるカミキリムシ相の観察結果とも一致していた(横原ほか 2004)。そのため、昼行性の小型

昆虫に送受粉を大きく依存する植物種は、アノールによる送粉系攪乱の影響をより強く受けやすいと思われる。現在、父島・母島では、在来・外来植物の多くがミツバチに送受粉を依存していると考えられているが、小笠原固有種モンテンボクは無人島に比べて父島で結実率が極端に低下し、その原因としてミツバチが送受粉をせずに蜜を持ち去る盗蜜行動をしていることが明らかとなっている (Hirota *et al.* 2000)。在来の送粉昆虫とミツバチの送受粉に果たす役割は植物種によって異なる可能性が高いことから、各植物種について送受粉効果の質的・量的な比較研究が必要であろう。

一方、同じ無人島でも、兄島は鴛島に比較してはるかに豊富な訪花昆虫相を保持しているが、興味深いことに今回の調査結果からは、その訪花頻度は鴛島と比べて少なかった。例えば兄島と比べて鴛島では、在来のメンハナバチ類は約 15 倍の訪花が観察された (付表 3)。兄島において昼行性の訪花者が鴛島より少ない原因として、(1) 鴛島と兄島の生物相や環境条件の違い (立地や同時期に開花する植物種など環境条件の違いによる影響を含む)、(2) アノールによる捕食圧またはアノール駆除事業による混獲の影響、(3) ミツバチによる花資源の占有などが考えられる。

(1) については、現在の鴛島はかつて野生化して増殖した野ヤギによる食害の影響で森林が減少し、兄島に比べて生育する植物種の多様性が低い (山本ほか 2002)。そのため、同時期に開花する植物種が限られ、特定の花に訪花者が集中している可能性が考えられる。両無人島間の植生の最も大きな違いとしては、鴛島では兄島の森林に優占するヒメツバキ *Schima mertensiana* が全く見られないことが挙げられる。ヒメツバキは一つの花当たりの蜜量が多く、固有のハナバチ類や甲虫類などによる訪花が確認されている (安部 2008)。兄島におけるヒメフトモモの調査期間もヒメツバキが多数開花していたことから、兄島の訪花昆虫の多くはヒメフトモモよりもヒメツバキに集中して訪花していた可能性がある。

(2) については前述の通り、2013 年に兄島へのアノールの侵入が確認されて以降、拡散防止フェンスや粘着トラップによる徹底したアノールの防除対策事業が行われており、アノールの分布は兄島の南部に限られる上に、密度は極めて低く抑えられている。しかし粘着トラップは、アノール以外に様々な昆虫類やトカゲ・ヤモリ類などの目的外生物も大量に混獲されてしまうことから、その影響も懸念されている。なお、アノールの侵入域と未確認地域でヒメカタゾウムシなどの在来昆虫の個体数を比較したところ、大きな差異は見られなかったことから、現時点では混獲の影響は少なくとも訪花昆虫には表れていないと考えられている (<http://www.vill.ogasawara.tokyo.jp/wp-content/uploads/sites/2/files/1/77a6c00dabad020a645999b3d2f1a43d.pdf>, 2016 年 1 月 7 日確認)。

(3) については、2015 年に兄島のヒメフトモモでミツバチが極めて高い頻度で訪花していたことから、在来昆虫の訪花報酬を奪っている可能性が考えられる。兄島における目視観察では、在来小型ハナバチ類はミツバチが訪花した際に避けるような行動が見られた。兄島のヒメフトモモにはミツバチ以外に在来小型ハナバチ類 4 種の訪花が確認された記録があり (Kato *et al.* 1999)、兄島における訪花者全体の構成も 2000 年代前半にはミツバチよりも在来小型ハナバチの方が豊富に見られた (安部 2008)。ただし、実際に兄島においてミツバチが勢力を伸ばしているかどうか、そして花資源を占有しているどうかは不明で、より詳細な調査が必要である。

したがって兄島の昼行性在来昆虫の訪花頻度が鴛島と比べて低い原因は、(1) か (3) の可能性が考えられるものの、正確な原因はまだ明らかではない。また、兄島のアカテツに関しては花期の終了間際に訪花者の調査を行ったために、十分なデータが得られなかった可能性が高く、より適切な時期に再度調査を行う必要がある。

(3) 送粉者調査におけるインターバル撮影の有用性

本研究では、デジタルカメラのインターバル撮影による訪花者調査が、無人島や夜間など従来の目視観察やビデオ撮影が困難な条件下でも有効な手段であることが示唆された。例えば、肉眼では観察しづらい小型の昆虫や夜行性動物の訪花行動も、写真という証拠で数多く記録することができた。また、ムコジマトラカミキリのように、原記載以降わずかな記録しかなかった種の生態の一端が初めて明らかになり、保全上重要な情報が得られた。とりわけ小笠原諸島のように動植物の採取・捕獲が厳しく制限された保全地域において、訪花者の基礎的な調査を行う際には非常に適した手法であると思われる。

ただし、この手法は撮影時の環境条件や訪花者の行動パターンなどにより、データの解釈に注意が必要である。前述のように、調査対象個体の立地環境や同時期に開花する植物種の違いなどにより、訪花動物種や頻度は大きく変化する可能性があり、この結果のみで訪花者の多様性や個体数を判断すべきでは無い。この手法は、特定の植物種の限られたエリアや時期における訪花状況を把握することができるが、訪花昆虫相全体の比較など包括的な判断は、他の植物種も含めて可能な限り広い範囲かつ様々な時期に同様の調査を行うか、比較的ランダムに捕獲できるトラップ等で補完調査する必要があるだろう。

また、インターバル撮影では長時間訪花するガ類や甲虫類は訪花頻度を過大評価し、逆に花への滞在時間が短いハチ・ハエ類は過小評価につながりかねず、訪花動物間で訪花頻度を比較する場合は滞在時間による補正が必要であろう。加えて、同定の際に頭部の模様が重要なメンハナバチ類のように、分類形質が写真に写りにくいものや、5 mm 以下の小さな昆虫は種レベルの同定ができなかった。このような昆虫の分類群を正確に同定するためには、捕獲して直接観察する必要がある。いずれにしてもインターバル撮影だけでなく、捕獲や目視による観察を組み合わせることで、訪花者の正確な同定や詳細な行動を把握することにつながる。また、得られた膨大な画像のチェック作業も大変な労力を要するが、ソフトウェアを使って作業を省力化する技術も提案されている (Nakase and Suetsugu 2015)。

今回の調査では、画像を拡大することで昆虫の体表に付着した花粉も確認することができたが、それが調査対象の植物種のものかどうかは不明である。ラン科のように大きく目立つ「花粉塊」をもつ植物種では、インターバル撮影により送粉者を推定できた報告例がある (Suetsugu and Hayamizu 2014)。ヒメツバキのように花粉の色が濃く、周辺に類似した色の花粉をもつものがない植物種は、写真による花粉の同定が可能かも知れない。しかし、多くの植物種の場合、捕獲した昆虫の体表花粉を顕微鏡下で観察するか、または DNA を抽出して同定する必要があるだろう (Wilson *et al.* 2010; Galimberti *et al.* 2014)。

小笠原は世界自然遺産となった現在も、新たな侵略的外来種の侵入や拡散の脅威にさらされ続けている。いったん侵入・定着した外来種を根絶することは極めて困難であり、気づいたと

きには既に手遅れになっていることが多い。兄島でアノールを抑制または根絶できなければ、父島や母島と同様に昆虫相が崩壊することは確実であろう。しかし、侵略的外来種はそれ自体の影響だけでなく、それらの抑制や駆除によっても、生態系に予想外の結果をもたらすことがある (Ruscoe *et al.* 2011; Walsh *et al.* 2012)。各島における植物-訪花動物間の関係やつながりの強さは、個々の種のレベルではまだほとんど調べられていないため、このままでは外来種の侵入前と侵入後、そして駆除後の変化を追跡することもできない。今後、小笠原諸島の各島で送粉生態系ネットワークの現状を可能な限り記録するとともに、長期にわたってモニタリングし続けることで、データをさらに蓄積する必要がある。

5. 謝辞

本研究を行うにあたり、可知直毅博士、菅原敬博士、森英章博士、木村正明氏に様々なご協力やご助言をいただきました。現地調査の実施にあたっては、環境省小笠原自然保護官事務所、林野庁関東森林管理局、小笠原総合事務所国有林課、東京都小笠原支庁土木課自然公園係、小笠原村産業観光課より、許認可などのご配慮を頂きました。また、鴛島における現地調査では、一般財団法人自然環境研究センターの方々にもご協力を頂きました。なお、本研究の一部は日本学術振興会・科学研究費補助金 (No.26290073) により行われました。

6. 引用文献

- Abe T (2006) Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany*, 98: 317-334.
- Abe T, Makino SI, Okochi I (2008) Why have endemic pollinators declined on the Ogasawara Islands?. *Biodiversity and Conservation*, 17: 1465-1473.
- 安部哲人 (2008) 生物学的侵入が海洋島の送粉系と植物の繁殖に与える影響. 広島大学博士論文.
- Bègue JF, Sanchez M, Micheneau C, Fournel J (2014) New record of day geckos feeding on orchid nectar in Reunion Island: can lizards pollinate orchid species? *Herpetology Notes*, 7: 689-692.
- Dupont YL, Hansen DM, Valido A, Olesen JM (2004) Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation*, 118: 301-311
- Fujita T, Kato H, Wakabayashi M (2002) Morphological variation and environmental conditions of *Syzygium* (Myrtaceae) in the Bonin Islands. *Acta phytotaxonomica et geobotanica*, 53: 181-199.
- 船越眞樹 (1991) 小笠原諸島におけるギンネム林の成立. 小笠原研究年報 14: 21-51.
- Galimberti A, De Mattia F, Bruni I, Scaccabarozzi D, Sandionigi A, Barbuto M, Casiraghi M, Labra M (2014) A DNA barcoding approach to characterize pollen collected by honeybees. *PloS ONE*, 9: e109363.
- 郷原匡史 (2002) 小笠原諸島のハナバチ相とその保全. (杉浦直人 編) 「ハチとアリの自然史—本能の進化学」: 229-245. 北海道大学出版会, 北海道.
- Hasegawa M, Kusano T, Miyashita K (1988) Range expansion of *Anolis c carolinensis* on Chichi-jima,

- the Bonin Islands, Japan. *Japanese Journal of Herpetology*, 12: 115-118.
- Hirota Y, Kudoh H, Kachi N (2000) Determinants of reproductive success in woody *Hibiscus* in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Ogasawara Research*, 25: 27-51.
- 荻部治紀, 須田真一 (2004) グリーンアノールによる小笠原在来昆虫への影響 (予報). 神奈川県立博物館調査研究自然科学第 12 号: 21-30.
- 荻部治紀, 高桑正敏, 須田真一, 松本浩一, 岸本年郎, 中原直子, 長瀬博彦, 鈴木互 (2004) 神奈川県立生命の星・地球博物館が行なった 1997-2003 年の調査で得られた小笠原の昆虫目録. 神奈川県立博物館調査研究自然科学第 12 号: 65-86.
- Kato M, Shibata A, Yasui T, Nagamasu H (1999) Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology*, 41: 217-228.
- 加藤英寿, 谷島麻美, 藤田卓, 村上哲明 (2016) 日本産アカテツ属植物の花の性表現. 小笠原研究年報 (印刷中).
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- 槇原寛, 北島博, 後藤秀章, 加藤徹, 牧野俊一 (2004) グリーンアノールが小笠原諸島の昆虫相, 特にカミキリムシ相に与えた影響- 昆虫の採集記録と捕食実験からの評価-. 森林総合研究所研究報告, 3: 165-183.
- Murakami Y, Sugawara H, Takahashi H, Hayashi F (2015) Population genetic structure and distribution patterns of sexual and asexual gecko species in the Ogasawara Islands. *Ecological Research*, 30: 471-478.
- Nakase Y, Suetsugu K (2015) Technique to detect flower-visiting insects in video monitoring and time-lapse photography data. *Plant Species Biology*, doi: 10.1111/1442-1984.12095.
- 新田竜斗 (2014) 小笠原産固有種ヒメフトモモにおける種内倍数性と形態的多様性. 首都大学東京大学院修士論文
- Okuyama Y (2012) Pollination by fungus gnats in *Mitella formosana* (Saxifragaceae). *Bulletin of the National Museum of Nature and Science Series B (Botany)* 38: 193-197.
- Olesen JM, Valido A (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 177-181.
- 大林隆司, 稲葉慎, 鈴木創, 加藤真 (2004) 小笠原諸島産昆虫目録 (2002 年版). 小笠原研究, 29: 17-74.
- Ruscoe WA, Ramsey DS, Pech RP, Sweetapple PJ, Yockney I, Barron MC, Perry M, Nugent G, Carran R, Warne R, Brausch C, Ducan RP (2011) Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four - species assemblage of invasive mammals. *Ecology Letters*, 14: 1035-1042.
- Suetsugu K, Hayamizu M (2014) Moth floral visitors of the three rewarding *Platanthera* orchids revealed by interval photography with a digital camera. *Journal of Natural History*, 48: 1103-1109.
- 東京都環境局 (2014) レッドデータブック東京 2014—東京都の保護上重要な野生生物種 (鳥し

よ部) 解説版.

- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 208-216.
- Traveset A, Richardson DM (2014) Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology*, 45: 89-113.
- Traveset A, Heleno R, Chamorro S, Vargas P, McMullen CK, Castro-Urgal R, Nogales M, Herrera HW, Olesen JM (2013) Invaders of pollination networks in the Galápagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280: 20123040.
- Walsh JC, Wilson KA, Benshemesh J, Possingham HP (2012) Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Animal Conservation*, 15: 319-328.
- Wilson EE, Sidhu CS, LeVAN KE, Holway DA (2010) Pollen foraging behaviour of solitary Hawaiian bees revealed through molecular pollen analysis. *Molecular Ecology*, 19: 4823-4829.
- 山本保々, 市川三英, 加藤朗子, 秋元秀友, 安井隆弥, 若林三千男, 加藤英寿 (2002) ノヤギ排除直後における鴛島・媒島の植物相. *小笠原研究*, 28: 29-48.
- Yamashiro S, Toda M, Ota H (2000) Clonal composition of the parthenogenetic gecko, *Lepidodactylus lugubris*, at the northernmost extremity of its range. *Zoological Science*, 17: 1013-1020.
- 安永智秀, 高井幹夫, 川澤哲夫 (2001) 日本原色カメムシ図鑑 第 2 巻. 全国農村教育協会, 東京.

SUMMARY

Disruption of local plant-pollinator ecosystems in the Ogasawara Islands by alien species

Mitsuru TSUJIMURA¹, Akira SHIMIZU², Haruki KARUBE³, Takashi OHBAYASHI^{2,4},
Yuki MURAKAMI², Noriaki MURAKAMI¹ & Hidetoshi KATO^{1*}

1. Makino Herbarium, Tokyo Metropolitan University, Minamiohsawa, Hachioji, Tokyo 192-0397, Japan.

2. Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Metropolitan University, Minamiohsawa, Hachioji, Tokyo 192-0397, Japan.

3. Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan.

4. Ogasawara Subtropical Branch of Tokyo Metropolitan Agricultural Experiment Station, Chichi-jima, Ogasawara-mura, Tokyo 100-2101, Japan.

*katohide@tmu.ac.jp (author for correspondence)

Native plant-pollinator systems have been disrupted especially in inhabited Chichi-jima and Haha-jima Islands of the Ogasawara Islands due to predation pressure by the alien green anole, *Anolis carolinensis* since 1980s. Moreover, the honeybee, *Apis mellifera* was introduced to Chichi-jima Island for bee-keeping in 1880s, and is the main flower visitor in the island now. In this study, we quantitatively investigated the flower visitors of the Ogasawara native plants using interval photography function of a waterproof digital camera. We observed flowers of *Syzygium cleyerifolium* (endemic to the Islands) and *Planchonella obovata* (cosmopolitan), which abundantly grow together in the similar habitats. Study sites in this study were set in inhabited Chichi-jima Island as well as in uninhabited Ani-jima and Muko-jima Islands.

The results of our observations showed that more than 50 species of animals visited the flowers of the two plant species. Species composition of flower visitors and frequencies of each visitor greatly differed among the three islands. The flowers of *S. cleyerifolium*, which open early in the morning, were frequently visited by diurnal insects such as bees and flies visited frequently. Whereas small native bees and hoverflies were the most frequent flower-visitors in Muko-jima Island, the alien honeybee was the one in Chichi-jima and Ani-jima Islands. Native bees were not observed at all in Chichi-jima Island, and were observed in Ani-jima Island, but at much lower frequencies than the honeybee. During night, the flowers of *S. cleyerifolium* were visited by nocturnal moths and geckos of *Lepidodactylus lugubris* in all of the three islands.

On the other hand, the flowers of *P. obovata* open in the evening, and secrete nectar during the night. Its flowers were observed to be visited by nocturnal flies, oedemerid beetles and moths in all of the investigated islands. In addition, diurnal flies, hoverflies were also observed to visit the flowers at high frequencies in Muko-jima Island. The honeybee was also observed to visit in Chichi-jima and Ani-jima Islands, but at low frequencies.

For both plant species, the species composition and frequency of daytime flower-visitors differed much more greatly among the three islands than those during the night. It might be because nocturnal insects are not under the predation pressure by diurnal green anoles. Therefore, plant species that depend their pollinations on diurnal insects should be more strongly disturbed by green anoles. Moreover, the number of diurnal flower-visiting insects in Muko-jima Island was more than 10 times that in Chichi-jima and Ani-jima Island. Considering the fact that honeybees frequently visited the flowers of *S. cleyerifolium* in Ani-jima, they might compete with and exclude native pollinators there. It is necessary to investigate the effect of honeybee on plant-pollinator ecosystems in Ani-jima Island.

In this study, we could show that flower visitor observation using interval photography is quite effective to monitor the plant-pollinator systems especially in uninhabited islands or at night. We could also show that nocturnal flower visitors might contribute much more significantly to the pollination systems than formerly expected. We consider that we should perform detailed observation of pollinators of various native plant species in the Ogasawara Islands in order to promote the conservation of their wild organisms.

付表 1. ヒメフトモモの訪花者観察におけるインターバル撮影の詳細データ。

Appendix table 1. Details of time-lapse photography for the observation of the flower visitors to *Syzygium cleyerifolium*.

撮影場所 Locality	撮影開始日時 Start date and time		撮影終了日時 End date and time		撮影 枚数 ¹	訪花枚数 ²	観察 花数 ³
聳島	2014/9/16	10:34	2014/9/18	12:48	1505	287	6.5
Muko-jima	2014/9/16	10:52	2014/9/18	12:59	1503	415	14.5
	2014/9/16	10:34	2014/9/18	12:48	1507	321	8.0
	2014/9/16	13:15	2014/9/18	12:01	1404	218	8.0
聳島小計	Subtotal				5919	1241	37.0
兄島	2014/7/4	11:52	2014/7/5	13:20	767	6	10.0
Ani-jima	2014/7/4	11:25	2014/7/5	12:39	758	2	5.0
	2014/7/4	11:51	2014/7/5	13:01	756	5	5.5
	2014/7/20	10:53	2014/7/21	20:11	1000	15	9.0
	2014/7/20	11:51	2014/7/21	15:37	850	8	9.5
	2014/7/20	9:46	2014/7/21	13:04	820	23	10.0
	2014/7/20	9:21	2014/7/21	13:15	838	127	7.5
	2014/7/20	10:38	2014/7/21	18:51	968	121	7.5
	2014/7/20	12:10	2014/7/21	14:38	795	2	8.5
	2014/7/25	9:49	2014/7/26	18:07	970	29	7.0
	2014/7/25	9:54	2014/7/26	12:15	822	14	9.5
	2014/7/25	9:35	2014/7/26	18:53	1000	18	6.5
	2014/9/22	10:45	2014/9/23	11:55	756	79	7.0
	2014/9/22	9:20	2014/9/23	14:04	863	7	5.5
	2014/9/22	11:01	2014/9/23	12:03	752	62	5.5
	2014/9/22	13:58	2014/9/23	8:00	542	11	7.5
	2015/6/17	11:03	2015/6/18	18:18	819	66	18.0
	2015/6/17	10:30	2015/6/18	15:56	884	24	6.5
	2015/7/21	10:24	2015/7/22	12:43	789	70	15.5
	2014/9/22	9:30	2014/9/23	14:10	865	0	4.5
	2014/9/22	9:32	2014/9/23	14:04	857	9	4.0
2014/9/23	9:23	2014/9/25	4:19	959	11	5.0	
2015/7/20	11:05	2015/7/21	5:07	541	8	7.5	
2015/7/21	12:38	2015/7/22	15:38	810	6	10.5	
2015/7/24	12:41	2015/7/25	14:59	789	11	3.0	
2015/7/26	13:16	2015/7/27	17:30	847	6	3.5	
2015/7/24	9:45	2015/7/25	12:49	812	14	8.0	

付表 1 (つづき).

Appendix table 1 (continued).

		2015/7/24	12:43	2015/7/25	16:15	827	185	61.5
		2015/7/26	13:15	2015/7/27	22:27	996	121	39.0
		2015/7/20	9:02	2015/7/21	13:14	869	21	10.0
		2015/7/21	11:03	2015/7/21	12:31	764	31	5.0
		2015/7/21	12:37	2015/7/22	17:47	875	7	5.0
	兄島小計	Subtotal				26560	1119	327.5
父島	釣浜	2014/7/28	10:41	2014/7/29	15:19	891	3	12.0
Chichi	釣浜	2014/7/28	10:37	2014/7/29	15:23	867	144	7.5
-jima	旭山	2014/7/19	15:14	2014/7/20	21:24	904	60	14.0
	旭山	2014/7/21	15:06	2014/7/22	16:04	750	26	5.5
	旭山	2014/7/21	17:18	2014/7/22	23:16	900	325	12.0
	旭山	2014/7/21	16:58	2014/7/22	19:20	792	30	9.0
	旭山	2014/7/26	12:26	2014/7/27	16:30	843	33	8.5
	旭山	2014/7/26	12:46	2014/7/27	15:09	793	29	9.5
	旭山	2014/7/28	13:43	2014/7/29	14:57	758	50	12.5
	初寝浦	2014/6/28	12:02	2014/6/29	13:06	754	36	18.5
	初寝浦	2014/6/29	13:09	2014/6/30	16:39	826	16	19.0
	初寝浦	2014/7/10	11:12	2014/7/11	14:14	812	27	11.0
	初寝浦	2014/7/10	11:05	2014/7/11	15:38	858	226	12.0
	初寝浦	2014/7/24	10:01	2014/7/25	16:07	904	120	8.5
	初寝浦	2014/7/24	9:46	2014/7/25	10:54	755	163	8.0
	初寝浦	2014/7/26	11:23	2014/7/27	18:21	930	195	5.0
	初寝浦	2014/7/26	11:34	2014/7/27	15:32	840	41	5.5
	初寝浦	2014/7/26	11:29	2014/7/27	14:19	806	150	2.0
	中央山	2014/7/18	6:16	2014/7/19	7:18	752	115	12.0
	中央山	2014/7/18	6:33	2014/7/19	7:53	763	84	5.5
	中央山	2014/7/19	10:43	2014/7/20	17:09	914	50	11.0
	中央山	2014/7/19	10:38	2014/7/20	14:54	849	40	6.0
	中央山	2014/7/21	15:16	2014/7/22	16:06	746	39	6.5
	父島小計	Subtotal				19007	2002	221.0
	全島合計	Total				51486	4362	585.5

1, 総画像枚数 ; 2, 何らかの訪花者が撮影された画像の枚数 ; 3, 観察した花数 (撮影期間中の平均値) .

1, Total number of photos ; 2, Number of photos showing some visitors ; 3, Number of observed flowers (average in observation period).

付表 2. アカテツの訪花者観察におけるインターバル撮影の詳細データ. m, 雄花 ; f, 雌花.
 Appendix table 2. Details of time-lapse photography for the observation of the flower visitors to
Planchonella obovata. m, male flower ; f, female flower.

撮影場所	撮影開始日時		撮影終了日時		性	撮影 枚数 ¹	訪花枚数 ²	観察 花数 ³	
Locality	Start date and time		End date and time		Sex				
聟島	2014/6/30	15:33	2014/7/1	16:05	m	737	684	11	
Muko-Jima	2014/6/29	14:39	2014/6/30	15:15	f	739	213	2	
	2014/6/29	9:43	2014/6/30	9:45	f	722	206	3	
	2014/6/29	14:56	2014/6/30	15:18	f	732	9	2	
	2014/6/30	15:45	2014/7/1	16:07	f	732	9	1	
聟島小計	Subtotal					3662	1121	19	
兄島	2014/7/4	10:05	2014/7/5	11:35	m	763	72	16	
Ani-jima	2014/7/4	10:16	2014/7/5	12:48	m	799	83	12	
	2014/7/4	8:11	2014/7/5	9:37	m	764	24	7	
	2015/6/17	16:48	2015/6/19	2:06	m	1000	196	20	
	2014/7/4	9:30	2014/7/5	10:22	f	747	26	7	
	2014/7/4	8:27	2014/7/5	8:34	f	724	30	6	
	2014/7/4	8:47	2014/7/5	11:44	f	810	2	5	
	2015/6/17	17:29	2015/6/18	22:39	f	876	1	2	
兄島小計	Subtotal					6483	434	75	
父島	宮ノ浜	2014/6/25	14:43	2014/6/26	16:39	m	779	252	15
Chichi -jima	宮ノ浜	2014/6/25	15:17	2014/6/26	16:47	m	767	503	17
	宮ノ浜	2014/6/25	15:00	2014/6/26	16:44	m	774	376	10
	宮ノ浜	2014/6/26	17:11	2014/6/27	17:45	m	738	124	16
	宮ノ浜	2014/6/26	16:49	2014/6/27	17:47	m	750	28	10
	宮ノ浜	2014/6/25	14:29	2014/6/26	14:37	f	724	148	4
	宮ノ浜	2014/6/25	14:10	2014/6/26	16:16	f	785	13	6
	宮ノ浜	2014/6/26	16:26	2014/6/27	17:06	f	741	16	10
	宮ノ浜	2014/6/26	16:38	2014/6/27	15:58	f	701	95	9
	長崎	2014/7/2	11:53	2014/7/3	11:53	m	722	8	6
	長崎	2014/7/2	11:29	2014/7/3	14:07	m	800	28	25
	長崎	2014/7/3	11:55	2014/7/4	17:13	m	879	61	6
	長崎	2014/7/3	14:27	2014/7/4	17:27	m	812	41	29
	長崎	2014/7/4	17:50	2014/7/5	19:28	m	771	1	8
	長崎	2014/7/4	17:57	2014/7/5	19:19	m	762	57	23
	長崎	2014/7/2	11:10	2014/7/3	13:20	f	786	61	5
	長崎	2014/7/2	10:51	2014/7/3	11:51	f	751	7	2

付表 2 (つづき).

Appendix table 2 (continued).

長崎	2014/7/3	14:14	2014/7/4	16:52	f	800	56	10
長崎	2014/7/3	14:21	2014/7/4	16:59	f	800	63	6
長崎	2014/7/4	17:36	2014/7/5	19:46	f	786	54	5
長崎	2014/7/4	17:44	2014/7/5	19:40	f	779	50	2
長崎	2015/6/18	19:24	2015/6/19	18:44	f	701	52	2
初寝浦	2014/6/28	11:39	2014/6/29	12:49	m	757	8	14
初寝浦	2014/6/29	12:56	2014/6/30	13:42	m	744	144	13
初寝浦	2014/6/30	17:09	2014/7/1	18:11	m	754	8	14
初寝浦	2014/6/30	17:28	2014/7/1	18:25	m	750	5	12
初寝浦	2015/6/14	13:46	2015/6/15	21:08	m	942	109	16
初寝浦	2014/6/28	11:56	2014/6/29	12:16	f	702	0	5
初寝浦	2014/6/29	13:04	2014/6/30	15:42	f	800	2	0
初寝浦	2014/6/30	17:40	2014/7/1	18:32	f	747	6	14
初寝浦	2014/6/30	17:21	2014/7/1	17:25	f	723	1	1
初寝浦	2015/6/14	11:41	2015/6/15	12:29	f	754	1	0
岩山	2014/6/24	11:11	2014/6/25	12:19	m	755	72	3
岩山	2014/6/24	11:59	2014/6/25	12:27	m	735	10	2
岩山	2014/6/22	10:48	2014/6/23	11:32	f	746	128	7
岩山	2014/6/24	11:29	2014/6/25	12:13	f	744	227	11
岩山	2015/6/16	14:30	2015/6/17	16:12	f	772	38	3
父島小計	Subtotal					28333	2853	341
全島合計	Total					38478	4408	435

1, 総画像枚数 ; 2, 何らかの訪花者が撮影された画像の枚数 ; 3, 観察した花数 (撮影期間中の平均値) .

1, Total number of photos ; 2, Number of photos showing some visitors ; 3, Number of observed flowers (average in observation period).

付表 3. ヒメフトモモで観察された訪花者の行動記録.

Appendix table 3. The observed flower visitors on *Syzygium cleyerifolium*.

分類群	種名	訪花時間	島毎の訪花回数			訪花回数	写真枚数	観察日数	体表花粉 ¹	飛翔能力 ²	花粉 ³	行動		画像番号 ⁶
			父島	兄島	聳島							吸蜜 ⁴	体 ⁵	
	セイヨウミツバチ	5:19-18:09	91	293	0	384	384	21	+	+	-	+	+	1
	メンハナバチ類	6:12-15:47	0	22	356	378	378	15	-	+	-	+	+	2,3
膜翅目	オガサワラコハキリバチ	9:53-14:38	0	19	0	19	19	7	-	+	-	+	+	4
	オガサワラツヤハナバチ	12:34-12:44	0	0	1	1	6	1	-	+	-	+	+	5
	オガサワラチビドロバチ	15:43	0	1	0	1	1	1	-	+	-	-	-	6
	オガサワラツリアブ	8:00-14:43	0	3	47	50	50	9	-	+	-	+	+	7
	オガサワラモモブトチビハナアブ	7:17-16:47	0	1	27	28	28	9	-	+	-	+	+	8
	sp1	4:34-18:32	158	0	0	158	158	6	-	+	-	+	+	9
	sp3	8:46-13:45	0	0	8	8	12	2	-	+	-	+	+	10
	sp4	6:56-16:56	0	3	448	451	451	5	-	+	-	+	+	11
	sp8	17:45-4:50	0	0	5	5	5	2	-	+	-	+	-	12,13
	sp9	7:25-15:34	1	0	223	224	224	5	-	+	-	+	+	14
双翅目	ハエ類 sp10	5:08-15:52	1	3	3	7	11	4	-	+	-	+	-	15
	sp13	6:10	1	0	0	1	1	1	-	+	-	-	-	16
	sp14	17:12-17:16	0	0	2	2	2	1	-	+	-	+	-	17
	sp17	10:04-15:30	15	0	0	15	15	1	-	+	-	-	+	18
	sp19	4:52-5:00, 15:37-16:44	2	6	0	8	11	4	-	+	-	+	+	19,20
	sp21	5:11-7:27	0	10	0	10	10	2	-	+	-	+	+	21
カ類	1cm 未満	17:58-19:44	3	0	4	7	21	6	-	+	-	+	+	22
	1cm 以上	13:45-18:36	2	0	0	2	2	2	-	+	-	+	+	23
	sp1	17:31-5:00	9	30	0	39	56	18	-	+	-	+	+	24
鱗翅目	sp2-シャクガ科?	18:47-4:43	0	6	0	6	10	3	-	+	-	+	+	25
	sp5	16:58-20:39	3	1	0	4	14	4	-	+	-	+	-	26
	sp15	4:18	1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	+	27

付表 3 (つづき). Appendix table 3 (continued).

	sp16-シヤクガ科?	18:46-19:58	2	0	0	2	2	2	-	+	-	+	-	28	
	sp27-ヤガ科の一種	22:37-22:43	0	1	0	1	4	1	-	+	-	+	-	29	
	オオシラホシアシブトクチバ	1:29-1:31	0	1	0	1	2	1	-	+	-	+	-	30	
	キタアシブトクチバ	21:07-3:29	0	4	0	4	6	2	-	+	-	+	-	31	
鱗翅目	ガ類	キバネカクモンノメイガ	4:28	1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	+	32
		クロシオノメイガ	18:02-0:40	0	0	3	3	5	2	-	+	-	+	-	33
		シロオビノメイガ	16:58-17:51	0	0	3	3	5	2	-	+	-	+	+	34
		チビナミシヤク?	20:40-2:36	3	0	0	3	4	2	-	+	-	+	+	35
		トベラクロスジナミシヤク	2:17	1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	-	36
		オガサワライカリモントラカミキリ	12:33-14:37	0	2	0	2	6	1	+	+	-	+	+	37
		オガサワラトラカミキリ	7:31-15:25	0	3	1	4	5	3	-	+	-	+	+	38
		ムコジマキイロトラカミキリ	8:03-8:47	0	0	3	3	9	1	-	+	-	+	+	39
甲虫目		オガサワラカミキリモドキ	10:41-14:17	12	0	0	12	31	1	-	+	+	+	+	40
		ヒメカタゾウムシの一種	15:03-4:23	0	10	0	10	51	1	-	-	-	-	-	41
		オガサワラキボシハナノミ	13:01-15:43	0	2	0	2	2	2	-	+	-	-	+	42
		ヒメハナノミ(茶色)	19:52-4:22	37	0	0	37	186	4	+	+	+	-	+	43
		ヒメハナノミ(黒)	6:57-12:54	1	1	0	2	2	2	-	+	-	-	+	44
半翅目		ウスモンミドリカスミカメムシ	18:52-2:19	1	2	0	3	40	2	-	+	-	-	-	45
		コワモンゴキブリ	21:32-0:26	0	1	3	4	12	3	+	+	-	+	+	46
網翅目		ヒメチャバネゴキブリ	22:23-3:47	0	4	0	4	7	1	-	+	-	+	+	47
		ヒラタゴキブリ族	20:38-1:41	3	0	0	3	110	2	+	-	-	+	+	48
		ゴキブリ幼体	—	4	34	0	33	126	8	-	-	+	+	+	49,50,51
		ササキリモドキの一種	7:53-18:31	0	14	0	14	43	5	+	-	+	+	+	52
直翅目		カネタタキの一種	20:45-21:21	0	2	0	2	8	1	-	-	-	-	-	53
		オガサワラハネナシコロギス	19:45-22:23	4	0	0	4	5	1	-	-	-	+	+	54
爬虫類		オガサワラヤモリ	18:19-6:01	23	19	13	55	198	18	-	-	+	+	+	55

1, 訪花者の体表の花粉の有無; 2, 訪花者の飛翔能力の有無; 3, 花粉を食べるまたは収集する行動の有無; 4, 吸蜜行動の有無; 5, 花の中に体を押し込む行動の有無; 6, 付図 3 の画像番号

付表 4. アカテツで観察された訪花者の行動記録.

Appendix table 4. The observed flower visitors on *Planchonella obovata*.

分類群	種名	訪花時間	島ごとの訪花回数			訪花回数	写真枚数	観察日数	雄花 ¹	雌花 ²	体表花粉 ³	飛翔能力 ⁴	行動		画像番号 ⁷			
			父島	兄島	聳島								花粉 ⁵	体 ⁶				
膜翅目	セイヨウミツバチ	10:20-17:54	13	1	0	14	14	5	+	+	+	+	+	+	1			
	オガサワラモモブトチビハナアブ	5:25-17:49	1	0	66	67	67	2	+	-	-	+	-	+	2			
双翅目	ハエ類	sp1	—	153	19	42	214	214	18	+	+	-	+	-	+	3, 4		
		sp4	7:05-18:25	1	0	91	92	92	3	+	+	-	+	-	+	5		
		sp5	4:39-18:05	2	0	258	260	260	3	+	+	-	+	-	+	6		
		sp8	4:43-18:27	4	0	174	178	178	6	+	+	-	+	-	+	7, 8		
		sp9	10:41-16:01	0	0	50	50	50	1	+	-	-	+	-	+	9		
		sp10	15:03	0	0	1	1	1	1	+	-	-	+	-	-	10		
		sp13	11:29-14:33	0	2	1	3	3	2	+	-	-	+	-	-	11		
		sp14	4:37-6:27, 16:01-17:13	0	0	20	20	20	2	+	+	-	+	-	-	12		
		sp15	14:45-14:49	0	0	1	1	3	1	+	-	-	+	-	+	13		
		sp16	4:43-18:29	2	0	149	151	151	3	+	+	-	+	-	+	14		
		sp19	7:13-17:55	21	0	0	21	21	3	+	+	-	+	-	-	15		
		sp20	6:41	1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	-	-	16		
		sp22	9:29-12:27	3	0	0	3	3	1	+	-	-	+	-	+	17		
		カ類	(1 cm 未満)	19:11-8:45	0	1	18	19	49	3	+	+	-	+	-	+	18	
			(1 cm 以上)	18:49-4:05	2	0	17	19	23	4	+	+	-	+	-	+	19	
		鱗翅目	ガ類	sp1	15:16-4:19	5	0	0	5	6	5	+	-	-	+	-	+	20
				sp2 (シヤクガ科?)	18:52-4:10	1	2	0	3	5	2	+	-	-	+	-	+	21
sp8	19:15-0:23			1	4	0	5	7	2	+	-	-	+	-	+	22		
sp10 (クロテンオオメシロガ?)	19:56-23:10			0	4	0	4	5	1	+	-	-	+	-	-	23		
sp16 (シヤクガ科?)	21:49-2:15			1	0	0	1	134	1	-	+	-	+	-	-	24		
sp18 (ハガタオビハマキモドキ?)	9:59-10:15			1	0	0	1	9	1	-	+	-	+	-	+	25		
sp19	11:43-11:49			2	0	0	2	3	1	-	+	-	+	-	+	26		
sp22	18:34-1:32			1	1	0	2	9	2	+	+	-	+	-	+	27		
sp23 (ヤガ科クチバ類)	19:52			1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	-	+	28		
sp24 (メイガ科の一種)	21:35			1	0	0	1	1	1	-	+	-	+	-	-	29		

付表 4 (つづき). Appendix table 4 (continued).

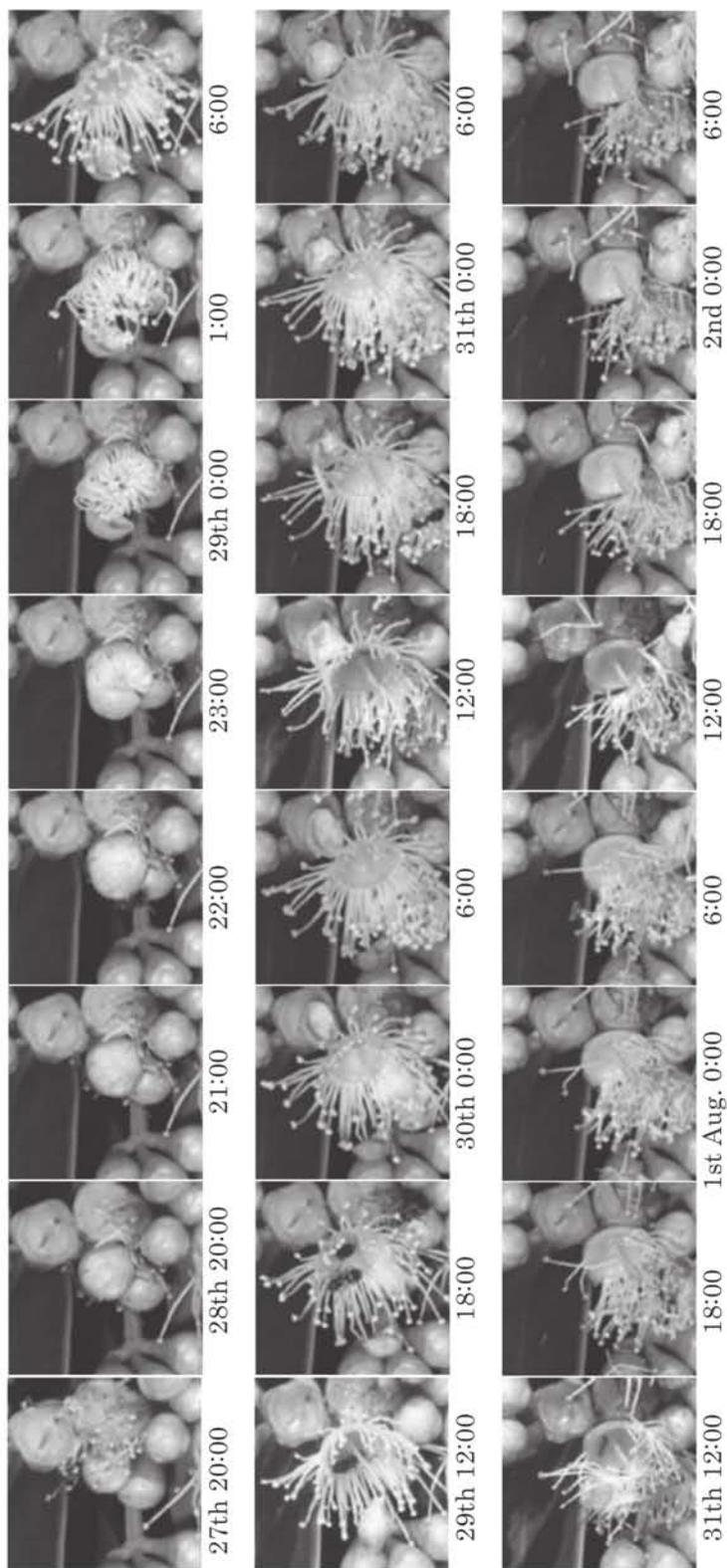
	sp25 (メイガ科?)	18:44	0	1	0	1	1	1	+	-	-	+	-	-	30	
	sp31-キバガ科?	0:36-0:38	1	0	0	1	2	1	+	-	-	+	-	-	32	
鱗翅目	ガ類	オガサワラヒゲブトクロアツバ	19:49-3:18	3	0	0	3	5	2	+	-	-	+	-	+	33
		クロシオノメイガ	1:15-1:21	0	0	1	1	4	1	+	-	-	+	-	+	34
		スカシホソヤガ	3:07-3:50	1	1	0	2	2	2	-	+	-	+	-	-	35
		トベラクロスジナミシヤク	19:35	1	0	0	1	1	1	+	-	-	+	-	+	36
		ムコジマトラカミキリ	11:09-18:05	0	0	14	14	24	2	+	-	-	+	-	+	37
		ムコジマキイトラカミキリ	11:15-17:23	0	0	17	17	32	1	+	-	-	+	-	+	38
		チャイロヒメカミキリ	21:41-0:15	0	4	0	4	5	1	+	-	-	+	+	+	39
		クロモンヒメカミキリ	13:31, 19:03-0:31	16	0	1	16	25	2	+	-	-	+	-	-	40
甲虫目		オガサワラカミキリモドキ	18:53-4:07	277	1	238	516	315	10	+	+	-	+	+	+	41
		コメツキの一種	18:49-4:01	9	5	18	32	53	5	+	+	-	+	+	+	42
		ヒメカタゾウムシの一種	14:38	0	1	0	1	1	1	-	+	+	+	-	-	43
		ヒメハナノミ(茶色)	20:29-4:09	45	2	0	47	47	5	+	+	-	-	+	+	44
		ヒメハナノミ(黒)	5:53-18:53	0	1	78	79	79	2	+	-	-	-	-	+	45
脈翅目		カゲロウの一種	18:57-4:03	5	0	1	6	12	3	+	+	-	+	-	+	46
		ルリカメムシ	8:12-8:26	0	1	0	1	7	1	-	+	-	+	-	-	47
		セスジクロツヤカスミカメムシ	18:58-5:14	188	0	0	188	188	9	+	+	-	+	-	+	48
半翅目		ウスモンミドリカスミカメムシ	16:09-6:21	199	0	0	199	199	7	+	+	-	+	-	-	49
		カスミカメムシの一種	16:37-10:17	212	0	0	212	212	2	+	-	-	+	-	+	50
		カスミカメムシの一種(茶色)	18:39-23:55	19	0	0	19	19	3	+	+	-	+	-	-	51
		コワモンゴキブリ	19:47-0:25	2	3	0	5	19	4	+	+	-	+	-	+	52
		ヒメチャバネゴキブリ	20:04-1:44	1	1	0	1	69	2	+	-	-	+	-	-	53
網翅目		オガサワラゴキブリ	21:37-22:07	0	0	1	1	16	1	+	-	-	+	-	-	54
		ヒラタゴキブリ族	0:47-0:55	0	0	2	2	3	1	-	+	-	+	-	-	55
		ゴキブリ幼体	22:05-23:51	10	0	0	10	20	1	+	-	-	+	+	+	56
直翅目		ササキリモドキの一種	—	0	25	0	25	82	5	+	-	+	-	+	+	57
		カネタタキの仲間	20:00-0:30	1	10	0	11	85	4	+	+	-	-	+	+	58
爬虫類		オガサワラヤモリ	18:46-4:14	39	9	1	49	91	11	+	+	-	-	+	+	59

1, 雄花への訪花の有無; 2, 雌花への訪花の有無; 3, 訪花者の体表花粉の有無; 4, 訪花者の飛翔能力の有無; 5, 花粉を食べるまたは収集する行動の有無; 6, 花の中に体を押し込む行動の有無; 7, 付図4の画像番号

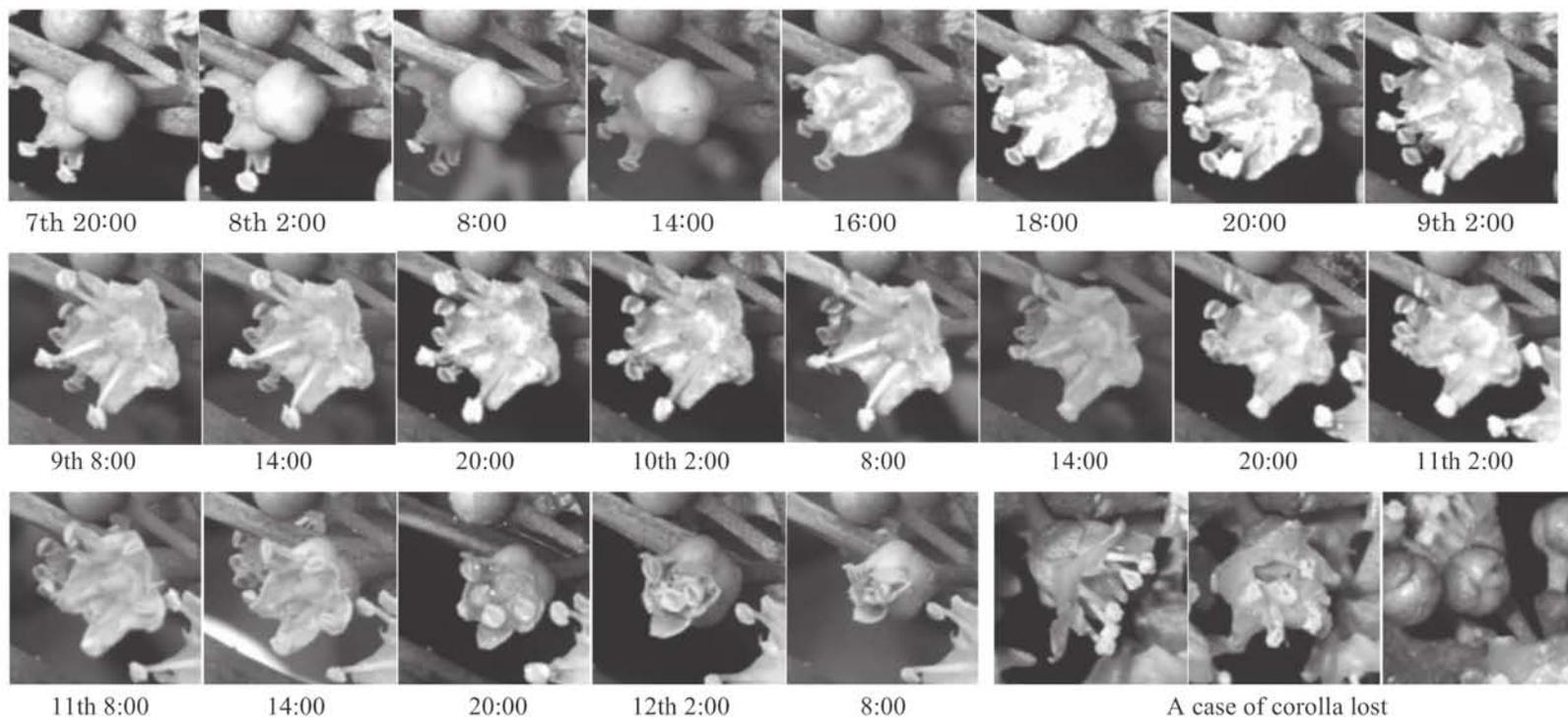
付表 5. アカテツの雄花と雌花で観察された訪花者 [訪花頻度=訪花者の撮影枚数/観察花数]
 Appendix table 5. The observed flower visitors on *Planchonella obovata* (visitation frequency = number of photos for visitor groups / number of observed flowers).

分類群 taxa	訪花頻度 ¹		撮影枚数の 合計 ⁴	訪花時間 Visiting time
	雄花 ² N=305	雌花 ³ N=130		
カスミカメムシ類	1.751	0.646	618	16:09-8:26
カミキリモドキ	1.449	0.569	516	18:53-4:07
ハエ類 sp1	0.479	0.523	214	薄暮～昼間
ハエ類 sp8	0.407	0.415	178	4:43-18:27
ハエ類 sp4	0.262	0.092	92	7:05-18:25
オガサワラヤモリ	0.121	0.092	49	18:46-4:14
ガ類	0.089	0.062	35	終日
ゴキブリ類	0.049	0.038	20	19:47～1:44
セイヨウミツバチ	0.010	0.085	14	10:20-17:54
ハエ類 sp5	0.843	0.023	260	4:39-18:05
ハエ類 sp16	0.489	0.015	151	4:43-18:29
ヒメハナノミ類	0.410	0.008	126	終日
ハナアブ類	0.216	0	67	5:25-17:49
カミキリ類	0.167	0	51	終日
ハエ類 sp9	0.164	0	50	10:41-16:01
カ類	0.115	0.023	38	18:49-8:45
直翅目	0.115	0.008	36	終日

1, Visitation frequency (= number of photos for visitor groups / number of observed flowers) ; 2, Male flower ; 3, Female flower ; 4, Total number of photos

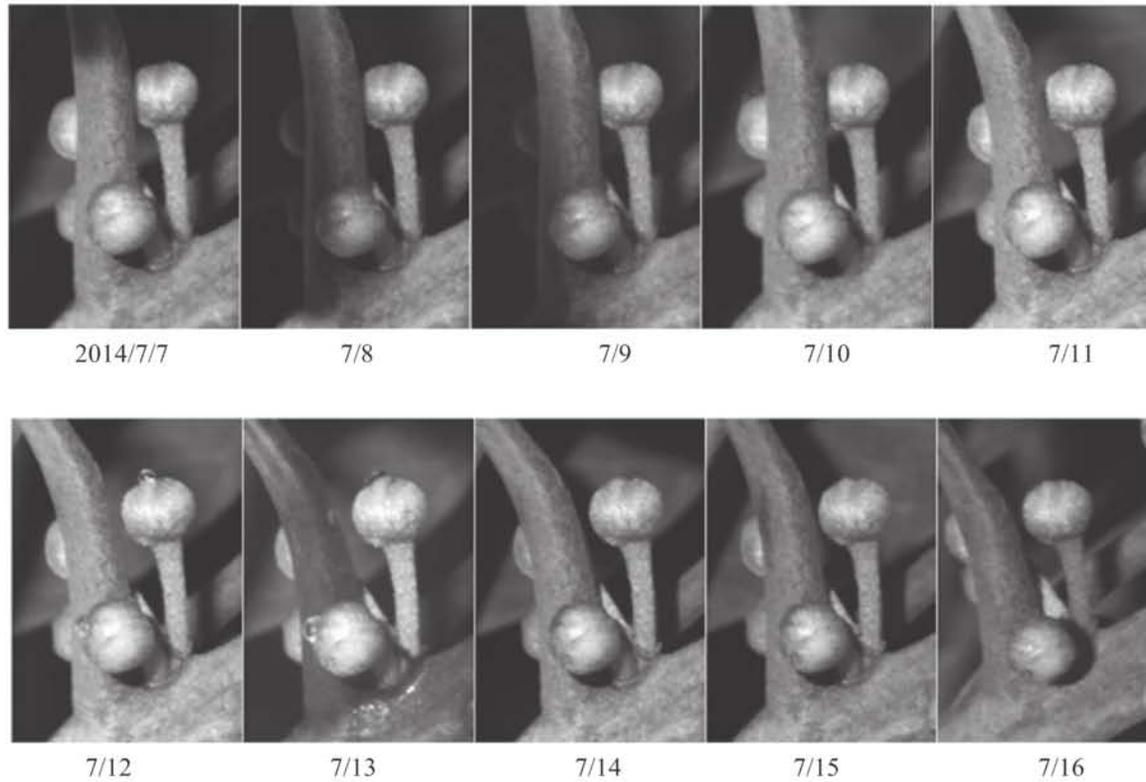


付図 1. ヒメフトモモの開花から終了までの時間的变化(2014年7月27日から8月2日まで6時間間隔、開花日の28日は1時間間隔)。
 Appendix figure 1. Phenological phases of flower in *Syzygium cleverifolium* (27th July 2014 - 2th August 2014).



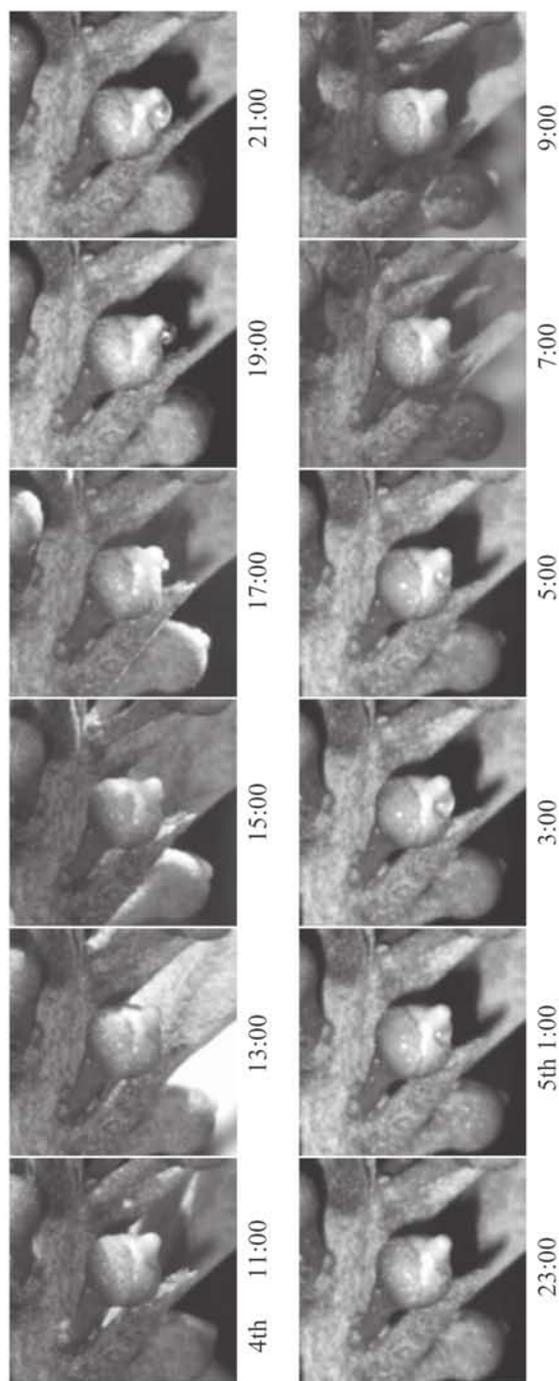
付図 2-1. アカテツ雄花の開花から終了までの時間的变化(2014 年 7 月 7 日 20:00 から 12 日 8:00 まで 6 時間間隔)。14 時に開花が始まり、20 時に平開、花粉の持ち去りは開花翌日の深夜 1:00 頃に始まった。開花は 2.5 日続き、1 日かけて花冠を閉じた。多くの花は茶色に変色した花冠がしばらく残存していたが、中には開花終了直後に花冠が脱落する花もあった。

Appendix figure 2-1. Phenological phases of male flower in *Planchonella obovata* (7th - 12th July 2014).



付図 2-2. アカテツ雌花の開花の時間的変化 (2014 年 7 月 7 日から 15 日まで 1 日間隔)。

Appendix figure 2-2. Flowering phenology of female flower of *Planchonella obovata* (7th Jul. 2014 - 16th Jul. 2014)



付図 2-3. アカテツ雌花の蜜分泌の日変化 (2014 年 7 月 4 日 11:00 から 5 日 9:00 まで 2 時間間隔)。この花では 21 時~22 時に何らかの訪花者によって蜜が持ち去られたため、蜜滴が小さくなった。

Appendix figure 2-3. Diurnal change of nectar secretion on female flower of *Planchonella obovata* (4th Jul. 2014 - 5th Jul. 2014).



付図 3.

Appendix figure 3.



付図3 (つづき).

Appendix figure 3 (continued).



付図3 (つづき).

Appendix figure 3 (continued).

付図 3. ヒメフトモモの訪花者.

Appendix figure 3. Flower visitors to *Syzygium cleverifolium*.

膜翅目 (ハチ目) HYMENOPTERA : 1, セイヨウミツバチ *Apis mellifera* ; 2, イケダメンハナバチ *Hylaeus ikedai* ; 3, キムネメンハナバチ *Hylaeus incomitatus* ; 4, オガサワラコハキリバチ *Heriades fulvohispidus* ; 5, オガサワラツヤハナバチ *Ceratina boninensis* ; 6, オガサワラチビドロバチ *Stenodynerus ogasawaraensis*

双翅目 (ハエ目) DIPTERA : 7, オガサワラツリアブ *Exhyalanthrax ogasawarensis* ; 8, オガサワラモモブトチビハナアブ *Syrirta snyderi* ; 9, ハエ類 sp1 ; 10, ハエ類 sp3 ; 11, ハエ類 sp4 ; 12-13, ハエ類 sp8 ; 14, ハエ類 sp9 ; 15, ハエ類 sp10 ; 16, ハエ類 sp13 ; 17, ハエ類 sp14 ; 18, ハエ類 sp17 ; 19-20, ハエ類 sp19 ; 21, ハエ類 sp21 ; 22, カ類 (1 cm 未満) ; 23, カ類 (1 cm 以上)
鱗翅目 (チョウ目) LEPIDOPTERA : 24, ガ類 sp1 ; 25, ガ類 sp2 (シャクガ科?) ; 26, ガ類 sp5 ; 27, ガ類 sp15 ; 28, ガ類 sp16 (シャクガ科?) ; 29, ガ類 sp27 (ヤガ科の一種) ; 30, オオシラホシアシブトクチバ *Achaea serva* ; 31, キタアシブトクチバ *Ophiusa coronate* ; 32, キバネカクモンノメイガ *Rehimena variegata* ; 33, クロシオノメイガ *Erpis pacificalis pacificalis* ; 34, シロオビノメイガ *Spoladea recurvalis* ; 35, チビナミシャク? ; 36, トベラクロスジナミシャク *Gymnoscelis tristrigosa*

甲虫目 COLEOPTERA : 37, オガサワライカリモントラカミキリ *Xylotrechus ogasawarensis* ; 38, オガサワラトラカミキリ *Chlorophorus boninensis* ; 39, ムコジマキイロトラカミキリ *Chlorophorus masatakai* ; 40, オガサワラハイイロカミキリモド *Eobia cinereipennis ogasawarensis* ; 41, ヒメカタゾウムシの一種 ; 42, オガサワラキボシハナノミ *Hoshihananomia trichopalpis* ; 43, ヒメハナノミの一種 ; 44, ヒメハナノミの一種

半翅目 (カメムシ目) HEMIPTERA : 45, ウスモンミドリカスミカメムシ *Taylorilygus apicalis*

網翅目 (ゴキブリ目) BLATTARIA : 46, コワモンゴキブリ *Periplaneta americana* ; 47, ヒメチャバネゴキブリ *Blattella lituricollis* ; 48, ヒラタゴキブリ族の一種 ; 49, ゴキブリ幼体 ; 50, ゴキブリ幼体 ; 51, ゴキブリ類の幼体

直翅目 (バッタ目) ORTHOPTERA : 52, ササキリモドキの一種 ; 53, カネタタキの一種 ; 54, オガサワラコバネコロギス *Neanias* sp.

爬虫類 REPTILIA : 55, オガサワラヤモリ *Lepidodactylus lugubris*



付図 4.

Appendix figure 4.



付図4 (つづき).

Appendix figure 4 (continued).



付図4 (つづき).

Appendix figure 4 (continued).

付図 4. アカテツの訪花者.

Appendix figure 4. Flower visitors to *Planchonella obovate*.

膜翅目 (ハチ目) HYMENOPTERA : 1, セイヨウミツバチ *Apis mellifera*

双翅目 (ハエ目) DIPTERA : 2, オガサワラモモブトチビハナアブ *Syrirta snyderi*; 3-4, ハエ類 sp1 ; 5, ハエ類 sp4 ; 6, ハエ類 sp5 ; 7-8, ハエ類 sp8 ; 9, ハエ類 sp9 ; 10, ハエ類 sp10 ; 11, ハエ類 sp13 ; 12, ハエ類 sp14 ; 13, ハエ類 sp15 ; 14, ハエ類 sp16 ; 15, ハエ類 sp19 ; 16, ハエ類 sp20 ; 17, ハエ類 sp22 ; 18, カ類 (1 cm 未満) ; 19, カ類 (1 cm 以上)

鱗翅目 (チョウ目) LEPIDOPTERA : 20, ガ類 sp1 ; 21, ガ類 sp2 (シヤクガ科?) ; 22, ガ類 sp8 ; 23, ガ類 sp10 (クロテンオオメンコガ?) ; 24, ガ類 sp16 (シヤクガ科?) ; 25, ガ類 sp18 (ハガタオビハマキモドキ?) ; 26, ガ類 sp19 ; 27, ガ類 sp22 ; 28, ガ類 sp23 (ヤガ科クチバ類の一種) ; 29, ガ類 sp24 (メイガ科の一種) ; 30, ガ類 sp25 (メイガ科?) ; 31, ガ類 sp30 (オスキバネヨトウ雌?) ; 32, ガ類 sp31 (キバガ科?) ; 33, オガサワラヒゲブトクロアツバ ; 34, クロシオノメイガ *Erpis pacificalis* ; 35, スカシホソヤガ *Stictoptera cucullioides* ; 36, トベラクロスジナミシヤク *Gymnoscelis tristrigosa*

甲虫目 COLEOPTERA : 37, ムコジマトラカミキリ *Chlorophorus kusamai* ; 38, ムコジマキイロトラカミキリ *Chlorophorus masatakai* ; 39, チャイロヒメカミキリ *Ceresium simile simile* ; 40, クロモンヒメカミキリ *Ceresium signaticolle* ; 41, オガサワラハイイロカミキリモドキ *Eobia cinereipennis ogasawarenis* ; 42, コメツキの一種 ; 43, ヒメカタゾウムシの一種 ; 44, ヒメハナノミの一種 ; 45, ヒメハナノミの一種

蜻蛉目 (カゲロウ目) EPHEMEROPTERA : 46, カゲロウの一種

半翅目 (カメムシ目) HEMIPTERA : 47, ルリカメムシ *Plautia cyanoviridis* ; 48, セスジクロツヤカスミカメムシ *Deraeocoris ryukyuensis* ; 49, ウスモンミドリカスミカメムシ *Taylorilygus apicalis* ; 50, カスミカメムシの一種 ; 51, カスミカメムシの一種

網翅目 (ゴキブリ目) BLATTARIA : 52, コワモンゴキブリ *Periplaneta Americana* ; 53, ヒメチャバネゴキブリ *Blattella lituricollis* ; 54, オガサワラゴキブリ *Pscnoscelis surinamensis* ; 55, ヒラタゴキブリ族の一種 ; 56, ゴキブリ類の幼体

直翅目 (バッタ目) ORTHOPTERA : 57, ササキリモドキの一種 ; 58, カネタタキの一種

爬虫類 REPTILIA : 59, オガサワラヤモリ *Lepidodactylus lugubris*