

博士論文

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

安部哲人

広島大学大学院国際協力研究科

2008年3月

目次

要旨	1
はじめに	6
I 章 小笠原諸島の歴史と現況	7
(1) 地誌	
(2) 生物相・生態系	
(3) 入植と開発の歴史	
(4) 移入種と生物間相互作用	
II 章 小笠原諸島の在来送粉系とアイランド・シンドローム	20
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果	
(4) 考察	
III 章 海洋等における送粉系の形成過程 — 新生海洋島・西之島での観察結果より —	49
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果	
(4) 考察	
IV 章 小笠原諸島における訪花昆虫相衰退の要因	67
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果と考察	
(4) 保全への提言	
V 章 固有訪花昆虫相の衰退とセイヨウミツバチの定着が植物の繁殖に及ぼす影響	80
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果	
(4) 考察	

VI章 絶滅危惧種ナガバキブシの送粉と絶滅リスク推定	102
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果	
(4) 考察	
VII章 侵略的外来種アカギの性比の変異と侵入過程	128
(1) はじめに	
(2) 方法	
(3) 結果	
(4) 考察	
VIII章 総合考察	139
(1) 海洋島送粉系の起源と生物学的侵入に対する脆弱性	
(2) 変質した送粉系が植物の繁殖に与える影響と在来送粉系の復元	
(3) 小笠原の生態系保全における基礎研究の必要性	
謝辞	156
引用文献	157

要旨

小笠原諸島は日本で唯一の海洋島であり、今なお豊かな自然が残る生物多様性のホットスポットである。しかしながら、明治時代から第二次世界大戦までの入植および開発により導入された数多くの外来種により生態系は大きく攪乱されている。その攪乱は生物間相互作用を通じて間接的に多くの在来種に影響を及ぼすことが予想される。この実態を明らかにすることは、現在小笠原諸島でおこなわれている外来種根絶事業や自然再生事業の戦略をも左右する知見となる。本研究では小笠原諸島の送粉系を例に海洋島の送粉シンドロームの現状と成り立ち、外来種による送粉系攪乱の影響を解明するとともに、稀少植物ナガバキブシ、外来植物アカギの繁殖の現状を明らかにした。

まず、小笠原諸島の送粉シンドロームを明らかにするために、2001年から2006年の間に父島、母島を含む12の島で訪花昆虫や開花特性（性表現、花の色、花の形態、等）を調査した。更に現地調査で直接観察できなかった種については文献記録も参照した。花の諸形質についてはこれらの相関を検証した。その結果、小笠原諸島の在来顕花植物フロラにおける全269種のうち、性表現は74.7%が両全性雌雄同株（両性花）であり、13.0%が雌雄異株、7.1%が単性雌雄同株であった。花の色は36.0%が白、21.6%が緑、13.8%が黄色の順となった。木本性（高木または低木）の種はフロラの36.5%を占め、雌雄異株および白花という形質との関連性が認められた。在来の訪花昆虫相が維持されている属島では小型固有ハナバチ類は観察した種の66.7%に訪花していた。対称的に、主要島（父島、母島）ではセイヨウミツバチ *Apis mellifera*（小笠原にはニホンミツバチは分布していないため、以下はミツバチとする）が最も優占する訪花昆虫（60.1%の植物に訪花）であり、ミツバチは父島に隣接する属島に分布を広げていた。小笠原諸島の在来種フロラにおける送粉シンドロームは単独性の機会的なジェネラリストに適応した雌雄異株性の割合の高さや地味な色の花という関連性が示唆された。また、一部の種で口吻の長いガ類やクマバチといった特定の送粉者に適していると考えられる花の形態や色が見られた。しかしながら、目立つディスプレイに誘引されやすい社会性のミツバチは海洋島の送粉シンドロームには含まれていないことから、小笠原固有の送粉系ネットワークを攪乱する可能性が認められた。

なぜ海洋島で独特の送粉シンドロームが形成されるかを理解するためには、島への生物の侵入過程を考慮することが重要である。これまで多くの研

究者が生物群集の形成過程を研究してきたが、新たに形成された海洋島で直接観察した例はほとんどない。この送粉系の形成過程を明らかにするために噴火後 31 年の 2006 年に西之島でフロラ及び訪花昆虫を調査した。西之島は 1973 年の海底火山の噴火で形成された面積 22 ヘクタールほど新しい海洋島であり、噴火後 10 年時点での生物相の調査記録がある。その結果、過去の記録と比較して植被率は特に低地部で大きく増加していたが、フロラは 6 種と依然として貧弱なままであった。従って、西之島のフロラの加入速度は 0.10 種/年となり、クラカタウのようにこれまで報告のある世界の他の火山島と比較してはるかに遅いといえる。6 種の植物のうち 4 種は海流散布であり、残りの 2 種は付着型鳥散布で島に侵入したと考えられた。植物の種数が非常に少ないにもかかわらず、アリ、カメムシ、チョウ、ハエなど様々な訪花昆虫が観察され、平均訪花頻度は 5.5 回/12 時間となった。しかしながら、ハナバチのように餌資源を花に頼る訪花昆虫は見られず、死体食や植物食など複数の餌資源を利用するジェネラリストで占められていた。以上のことから、海洋島での送粉系の形成過程初期にはハエやアリといった比較的花粉散布効率の悪い昆虫に頼らざるを得ない状態が続き、海洋島で固有種が分化する過程における花の共進化にはこのような送粉者への適応が大きな選択圧となっていると考えられた。

上述のような特徴をもつ小笠原の在来送粉系は近年衰退しているとの報告が 1990 年代に入ってから見られるようになってきた。その原因は(1)外来種ミツバチとの資源競争、(2)入植期の開拓による森林衰退、(3)農業で用いる殺虫剤、(4)外来種グリーンアノール *Anolis carolinensis* (以下、アノール)による捕食、の 4 つが考えられている。これら 4 つの要因と訪花昆虫相の島間分布や室内実験、発生時期の検証により、送粉系衰退の主要因を明らかにした。その結果、まずアノールとミツバチが分布する父島・母島で在来の訪花昆虫相が衰退していたのに対して、ミツバチのみが分布する父島周辺の属島では在来の訪花昆虫相が維持されていることからミツバチとの資源競争仮説は支持されなかった。また、過去の伐採とその後のノヤギの食害により森林がほとんど消失している聳島列島の島々でも固有ハナバチ類を含む在来の訪花昆虫が豊富に確認され、森林衰退仮説も支持されなかった。更に、現在でも父島・母島で農業が行われているが、ミツバチやオガサワラクマバチ *Xylocopa ogasawarensis* などは衰退しておらず、殺虫剤仮説も支持されなかった。これらの結果から、アノールの捕食が最も有力であると考えられた。捕食の効果を検証するために飼育ケージを使った捕食実験を行ったところ、アノールは固有ハナバチやハエ、ガなどは積極的に捕食するが、ミ

ツバチは刺すために逃避行動をとることが確認された。オガサワラクマバチが衰退していないのも同様の理由であろうと考えられる。以上より、小笠原諸島の送粉系ネットワークを攪乱する最も大きな要因は外来種アノールの捕食圧であると結論付けられ、これを保全するためには、ミツバチよりアノールを優先的に駆除する必要が認められた。

このアノールによる捕食が間接的に送粉系や植物の繁殖に与える影響を評価するために、主要島（父島・母島）と属島（それ以外の無人島）との間で訪花頻度を比較し、主要島での結実調査をおこなった。その結果、主要島における訪花昆虫相はアノールの捕食によって激変しており、ミツバチが優占する一方で周辺属島に見られる小型の固有ハナバチ類はほとんど見られない。解析の結果、これらハナバチ類を中心とした訪花昆虫相の変化は島間で対称的な訪花パターンとなって現れた。すなわち、属島では総訪花頻度が 13.8 回/12 時間、植物種当りの訪花した訪花者グループ数は 2.3 であったのに対して、主要島では 総訪花頻度 5.1 回/12 時間、訪花者グループ数は 1.6 といずれも大きく減少していた。固有ハナバチ類は属島で固有植物への訪花頻度が高かったのに対して、主要島で優占種となっているミツバチはむしろ外来植物種への訪花頻度が高かった。これらの結果は、外来種によって送粉系ネットワークが変質し、外来種同士の相互作用に中心がシフトしていることを示唆するものである。主要島における結実率は在来種より帰化種のほうが有意に高かった。加えて、花粉制限は 53.3% の固有種で発生したが帰化種では 16.7% しか見られなかった。ミツバチは体サイズが多く、在来訪花昆虫より大きく、1 回の訪花でより多くの花を花序内で訪花するという違いが見られた。小笠原諸島で発生した劇的な訪花昆虫相の変化は送粉系ネットワークを変質させ、植物の繁殖成功度を帰化植物にシフトさせていた。以上より、アノールの捕食圧による訪花昆虫相の変化は外来種同士の相利共生を促進することで生態系攪乱を加速させていることが明らかになった。

ミツバチは大量の餌資源パッチに集中的に訪花する習性があることから、小笠原の送粉系の劇的な変化は特に稀少植物への影響が大きいことが懸念される。そのような絶滅危惧種の一つにナガバキブシ *Stachyurus macrocarpus* がある。ナガバキブシは分布域が非常に狭い小笠原固有の低木種で、父島に唯一確実な個体群があるのみである。この父島個体群の動態及び繁殖を 2002 年から 4 年間にわたって調査した。生育地全域を調査して発見できた個体数は合計 87 個体であり、2007 年時点で生存個体数は 71 個体であった。したがって、実際の現存個体数は多くても 100 個体以下であると考えられる。観察された送粉昆虫は昼間にガガンボ類、夜間にガ類とガ

ガンボ類であった。グリーンアノールの捕食による影響で林床訪花性のあるハエ類や甲虫類は昼間はほとんど見られず、訪花頻度の高さから小笠原でのナガバキブシの送粉は主に夜間のガ類に頼っているものと考えられた。しかし、結果率は非常に低いものの（雌 4.9-11.2%，両性 0.0%），強制受粉試験でも結果率が増えなかったことから、林内を主な生育地とすることに起因する資源制限が強いことが示唆された。また、稀に結実した果実さえ外来種クマネズミに食害されていることが観察された。繁殖個体数より算出した有効集団サイズが小さいこと（23.1-24.6 個体）と性比が極端に両性個体に偏っており、種子生産できる雌が少ないことが絶滅リスクを高めていた。ナガバキブシの生育地は密な低木ブッシュと林床に限られており、開放空間でも種子由来の実生はほとんど見られなかった。調査期間中に 19 個体（21.8%）が死亡したが、新規リクルートメントは 2 個体しか発見されず、その結果、1 年当りの平均個体群増加率は 0.979 と衰退傾向を示した。西向きや南向きの斜面に個体が多かったことと、開放空間で個体の樹高が低かったことから亜熱帯の暑さと頻繁な台風がナガバキブシにとって大きなストレスになっていると考えられた。一方で、個体の死亡率は開放空間よりも林床で高かった。以上の結果から、ナガバキブシは小笠原での生育可能な場所が非常に狭い種であることが示唆された。最近増加傾向にあるノヤギの食害は個体の死亡率には影響していなかったが、食害を受けたシュートの 58.6% は 2 年以内に枯死していた。弾力性分析によると個体群増加率に最も大きく影響する生活史ステージは最も大きいサイズの個体であったため、繰り返し萌芽を食害されると近い将来これらの大きいサイズの個体の生残に影響が出る可能性が考えられた。このためノヤギの食害を防ぐことと苗の植栽による個体群の補強が緊急の対策として挙げられた。また、個体群を復元できたとしても、その後の安定した更新を促進するためには、林床訪花性の在来訪花昆虫相を回復させることが重要であると考えられた。

外来種にとって侵入先での繁殖成功は定着・分布拡大への大きな障壁となることが多い。植物の繁殖成功度を左右する要因として雌雄異株性植物では性比の問題がある。小笠原で侵略的外来種となっている雌雄異株性高木アカギの性比を在来種となっている沖縄と比較した。沖縄本島における 6 個体群の性比は全て 1:1 から有意な偏りは見られなかったが、小笠原諸島の 5 個体群は全て有意に雄に偏っていた。小笠原個体群の性比は全てのサイズクラスで雄に偏っていて、偏りの程度は小さいサイズクラスほど大きくなっていった。これは雄では小さいサイズで繁殖可能となり、開花頻度も高いためであると考えられる。しかしながら、これらの要因では沖縄の個体群との違いは説明できない。島間

で DBH は異なっており、DBH における性差は島間で異なっていた。以上より、島間の気候、土壌といった環境条件や競争、食害といった生物学的条件の違いがアカギの成長の違いとなって、性比の違いになって現れたものと考えられた。小笠原におけるアカギは結実もよいことから、雄に偏った性比の偏りはアカギの大繁殖に寄与しているものと考えられる。このような性比の偏りからアカギを根絶する際には雌個体から優先的に駆除することで効率を高めることができると考えられた。

以上より、小笠原諸島の送粉系には外来種が間接的に生態系に大きく影響している実態が明らかになり、また、植物の繁殖も外来種問題と密接に関わっていることが明らかになった。外来種の根絶や自然再生に関わる事業では生物間相互作用に留意することでより適切な対応ができると考えられる。

はじめに

小笠原諸島は日本でも豊かな自然が残されている数少ない秘境の一つである。交通の発達した現代でさえ船で片道 25 時間かかってようやく到達するその辺鄙な島は、一度上陸すると「愛さずにはいられない」島でもある。夏は暑すぎず、冬でも温暖な空気が優しく身を包む。海と空の紺碧は粒子となって我々の目に溶け込み、夜は南十字星輝く満天の星空。島の人はおおらかでメグロやアカガシラカラスバトさえも人を恐れず近寄ってくる、まさに日本唯一の楽園である。そんな島の原生林に足を踏み入れると夢かと思まごうばかりの数多くの固有種が次々と姿を現し、我々を迎えてくれる。事実、Myer ら(2000)は Nature 誌上で世界の生物多様性のホットスポット・ベスト 25 を提示したが、小笠原諸島はその中の一つ（ミクロネシア・ポリネシア地域）に含まれている。小笠原諸島はハワイやガラパゴスのような海洋島であり、固有種率はこれら世界有数の海洋島と比較しても見劣りしない。それどころか、特筆すべきはその島の小ささである。ハワイやガラパゴス、ホアン・フェルナンデスなどと比較しても面積はおおよそ 1/10 以下である。そのような小さい島の中で多数の固有種が種分化してきたことは驚くべき事実であり、同所的種分化や共進化系の研究フィールドとしても日本が世界に誇るべき海洋島と言ってよい。例えばセキモンノキは世界広しといえども母島の石門地区を中心とする数平方キロ内にしか存在せず、固有種率 98% を誇る陸産貝類に至っては数十 m 離れるだけで遺伝的分化がみられるのだ。しかし、狭い面積で多数の固有種を育んだという自然の奇跡は、裏を返せば僅かな攪乱でも絶滅の危機に瀕する種が多くなるということでもある。現実には世界の海洋島の例に漏れず、小笠原でも開発や移入種などによって島の生態系は大きな攪乱を受けている。この状況を憂い、改善していくことがそもそも小笠原で研究を始めた動機である。楽園・小笠原の自然は俺が守る。

小笠原の自然が受けてきた破壊の現状は多くの研究者によって報告されている。しかし残念ながら、渡航の不便さや経費がかかることもあって、解明されるべき問題の多さに対して研究者の戦力が圧倒的に不足している。本研究を通して危機に瀕した小笠原の自然の現況解明に少しでも貢献できれば幸いである。

I 章 小笠原諸島の自然環境と歴史

(1) 地誌

小笠原諸島は海底火山由来の海洋島であり、日本本土の南約 1000km (北緯 27 度 44 分～24 度 14 分, 東経 140 度 12 分付近) に点在する約 50 の島々からなる (Fig. 1-1). その内訳は父島列島, 母島列島, 聳島列島からなる小笠原群島, 北硫黄島, 硫黄島, 南硫黄島からなる火山列島, これらの群島からは孤立した西之島, 沖ノ島, 南鳥島によって構成されている. 島の面積は最大が父島の 24 km² (最高点 317 m), 次いで母島の 21 km² (最高点 453 m) であり, 全島を合計しても僅か 105 km² しかない. 標高は最も高い南硫黄島が 916m, 北硫黄島が 792m であるが, 本研究の調査を行った島では母島の 463m が最も高い. 人口は 2007 年 3 月現在で 2391 人 (父島 1946 人, 母島 445 人) であり (小笠原協会, 2007), 父島, 母島と自衛隊が駐屯する硫黄島, 気象観測所がある南鳥島以外は全て無人島である.

小笠原諸島は旧伊豆小笠原島弧に地質学的起源がある. 旧伊豆小笠原島弧は約 4500 万年前に太平洋プレートの沈み込みによる火山活動でフィリピン海プレート上に誕生し, 現在の伊豆小笠原島弧は 1500 万年前に誕生したと考えられている (平, 1994). 特に小笠原諸島のうち聳島列島, 父島列島, 母島列島の総称である小笠原群島は地質学的起源が古く, 海底プレートの衝突などによって噴火を繰り返していた海底火山が隆起して小笠原諸島ができた. このときの名残として枕状溶岩や無人岩 (ボニナイト) などが有名である. 一方, 火山列島や西之島などは現在でも活発な火山活動があり, 数万年前以降にできた比較的新しい島々である (高橋, 1995). また, 父島の東南東約 1000km に位置する南鳥島は日本で唯一の太平洋プレート上にある領土である. 現在の小笠原諸島は第四紀には確実に海上に姿をあらわしており (貝塚, 1977), その後の海水準変動により島の面積が増減を繰り返しながら, 現在の姿になった. 特に, 聳島列島, 父島列島, 母島列島は周りに水深 180m 以浅の陸棚があるが, 海水準が低い時代にはこれら 3 つの列島の島はそれぞれ繋がっていたと考えられている (Shimizu, 1992; 清水, 1998; 山下, 2004). 島の土壌については, 大部分が鉄分が酸化してできた赤色土に覆われている (森田, 1981, 1982) が, 南鳥や母島の石門, 父島南部などにはサンゴ礁由来の石灰岩地形が見られ, 石門では厚さ 100 m 以上に達している.

小笠原諸島の気候帯は亜熱帯域に属し, 気温の年較差や日較差が小さい海洋性気候となっている. 平均気温が 20℃を超える月は 8 ヶ月以上あり, ス

コールを伴う長い夏と温暖な冬が特徴である。同緯度にある沖縄と比較して降水量が少なく、全体的乾燥した気象条件下にあるとされる。ただし、降水量は島の標高によって異なることから、標高が高い母島では唯一、雲霧が形成されやすい気象条件となっている。また、台風の当り外れがあるため小笠原の降水量は年変動も大きい。年平均気温は 23.2 °C、年平均降水量は 1292 mm である (豊田, 2003, Fig. 1-2)。小笠原は沖縄と比較して大陸から離れているため、冬季のシベリア寒気団の影響を受けにくく、比較的温暖である。一方、夏の沖縄は小笠原高気圧の辺縁部に位置することから台風の通り道となり、雲も発生しやすいが、小笠原はその中心部にあることから、雲が少ない乾燥した夏となりやすい。しかしながら、高気圧の位置は年によって変わるため、頻繁に台風が通過する年もあり、生態系の大きな自然攪乱要因となっている。また、数十年という時間スケールでの小笠原の気象条件は降水量の減少とそれに伴う乾燥化が指摘されており (Oka et al., 2000; 吉田ら, 2006)、そのことが絶滅危惧種の減少要因になっているという説もある (Shimizu, 2005)。

小笠原諸島の土壌の特徴は以下の 4 点である (森田, 1981, 1982; 加藤・宇津川, 1982)。(1)母岩が安山岩, 玄武岩, 無人岩溶岩であり, 乾季のともなう亜熱帯気候であることから粘土質に富む, (2)母岩が塩基性であることから塩基飽和度, pH が高い, (3)急峻な地形が多く, 侵食で土壌化が妨げられることから, 若い土壌が特殊タイプに属する, (4)大きな谷系がなく, 斜面下部が急で土壌が中腹以上に分布するため, 乾性土壌が多い。

以上のような地誌的特徴をもつ小笠原諸島で特筆すべきはそのサイズの小ささで, 世界の著名な海洋島と比較しても格段に小さい (Fig. 1-3)。このことは小笠原の生態系保全を考える上で注意すべき要素である。

(2) 生物相・生態系

大陸から遠く離れた海洋島では稀な長距離散布により到達・定着できた種やそこから適応放散した種のみから生態系が構成されるため, どの島でも固有種率が高い (Carlquist, 1974)。なお, 本論文で用いる固有種とは小笠原諸島にのみ生息する在来種であり, 広域種とは小笠原諸島以外の場所にも生息する在来種, 外来種とは元来小笠原諸島にいなかった種で人為的に持ち込まれた種と定義する。小笠原諸島も海洋島であることから生物相の固有種率は高く (小野・奥富, 1985; Kobayashi and Ono, 1987; 小野, 1998; Shimizu, 2003), 維管束植物で 42% (豊田, 2003), 陸産貝類で 90% 以上 (黒住, 1988), 昆虫類で 26.4% (大林ら, 2004), 陸鳥類で 26.7% (初山, 1930) に達し

ている。しかしながら、大陸島である沖縄諸島と比較すると種多様性は低く (Itow et al., 1984), 生態的ニッチが空いているとされている (Shimizu and Tabata, 1991)。このため小笠原に到達できた限られた種が生態的解放 (Shimizu 1984, Itow 1988; Shimizu and Tabata, 1991) とそれに伴う適応放散 (Soejima et al., 1994; Ito et al., 1997, 1998) を起こしたことが知られている。在来植物のフロラのうち、日本本土や伊豆七島と共通するものは約 20% ほどに過ぎない (小野, 1989)。一方、琉球諸島に起源を持つ種は全体の 3 分の 1 になり、オガサワラビロウ (琉球諸島ではビロウ) やヒメツバキ (同イジュ), タコノキ (同アダン) などが該当する。また、ノヤシ, ムニンビャクダン, ムニンフトモモなど、起源がポリネシア系の種も多い。また、維管束植物の主な到達手段が海流散布と風散布, 付着型鳥散布に限られることから、他の海洋島と同様に、シダ植物の比率が高い, ブナ科を欠く, 裸子植物がほとんどない, といったフロラの不調和を生み出している (Carlquist, 1974; Whittaker, 1998)。また、侵入に成功した種は種間競争が少ないことから島内の多様な生息環境に拡散することが可能で、種分化の源となる。小笠原でもトベラ属 *Pittosporum*, ハイノキ属 *Symplocos*, モチノキ属 *Ilex*, ワダン属 *Crepidiastrum* が分化しており (Soejima et al., 1994; Ito et al., 1997; Ito, 1998; Ito et al., 1998), また、シロテツ属 *Boninia* やワダンノキ属 *Dendrocacalia* は小笠原固有属として知られている。このような生物相の偏りは他の分類群も同様で、陸産貝類ではカタマイマイ属で爆発的な種分化が知られている (Chiba, 1999)。また、哺乳類はオガサワラオオコウモリ *Pteropus pselaphon* のみが生息し、爬虫類はオガサワラトカゲ *Cryptoblepharus boutonii* のみ、両生類の在来種は皆無である。昆虫相にも同様の偏りが見られる (加藤, 1992)。

しかしながら、小笠原諸島は島の面積が狭いことから必然的に個体数が少ない固有種が多く、顕花植物では在来種のうち 37.4% がレッドデータブックに指定されている (Abe, 2006)。また、島嶼生態系の脆弱性は絶滅率の高さからも指摘されている (World Conservation Monitoring Center, 1992; Primack, 1995; Whittaker and Fernández-Palacios, 2007)。例えば小笠原諸島では 2006 年版鳥類レッドデータブックによると日本では 13 種 (亜種を含む) の絶滅が記録されているが、そのうち 4 種 (オガサワラカラスバト, オガサワラガビチョウ, オガサワラマシコ, ムコジマメグロ) は小笠原固有種である。生態系保全のための優先順位に関して Primack (1995) は特異性, 脅威度, 有用性の 3 点を考慮すべきとしている。小笠原諸島の生物群集は固有性の高さから特異な生物群集であり、面積の狭さや人為的攪乱によって脅

威度が高く、また、観光あるいは学術的な有用度が高いことから、3点を満たす優先順位の高い生物群集であると考えてよい。また、Myersら(2000)は小笠原を含む海洋島が集中する太平洋島嶼群を生物多様性のホットスポット・ベスト25にリストしている。このような特殊な生物相が大きな根拠となり2007年1月で世界自然遺産候補として推薦されている。

植生に関しては、年降水量が少ないことから大部分の植生が乾性低木林と草原で占められており、標高が高くて雲霧がかかる母島や南硫黄島の一部に湿性高木林がみられる(Yoshioka, 1975; 奥富ら, 1989; Mueller-Dombois and Fosberg, 1998; 豊田, 2003)。フロラにはブナ科などの種群を欠き、岩上荒原植物群落などで高い固有種率になっている一方で、土地利用の歴史が長い父島と母島では代償植生が広く分布している。また、この他にも硫黄島は第二次世界大戦の激戦により植生が破壊され、聳島列島は放牧により森林が消失するなど、過去の人為的攪乱の影響が現在でも色濃く残っている島もある。外来植物は乾性低木林でモクマオウやリュウキュウマツ、湿性高木林でアカギ、荒原植生にはホナガソウやシロバナセンダングサ、セイロンベンケイ、耕作跡地ではギンネムなどが優占し、純群落に近い群落を形成するところも見られる。

小笠原諸島はハワイ諸島とは異なり、地質学的起源は父島列島、母島列島、聳島列島でほぼ同時期である。また、気象・植生条件も母島上部を除いてほぼ乾性の条件である。これらのことから、人為的攪乱の履歴は異なるものの、生物の適応放散や生態学的諸特性などに影響する自然条件は島間で大きな違いはないものと考えられる。

(3) 入植と開発の歴史

外来種問題を考えるときに、その場所の履歴を理解することは本質的に重要である。ここでは小笠原諸島と人との関わりについて触れる。

先史時代の小笠原の状況について詳しいことは不明であるが、磨製石斧が北硫黄島で1920年に、丸のみ型石斧や片刃礫器などが父島で1972年に発見されていることから、漂着した人が居住していたことがあると考えられている(清水, 1998a)。

記録に残されているものでは、小笠原諸島の発見は1543年にスペイン人ヴィラロボスが船上から遠望した記録が最古であり(Cholmondeley, 1915)、その後、オランダ人探検家のアベル・ヤンスゾーン・タスマンとマティス・クワストが1639年に知見して初めて海図上に小笠原諸島(ボニン・アイランド)を記録した(大熊, 1985; 田畑, 1993)。日本人では1669年に漂流

したミカン船が漂着したものが最古の記録であり、この際の幕府の口述書には「むくろじ原木」（おそらくモモタマナ）の大木や桑の木（おそらくオガサワラグワ）、「棕櫚」（おそらくオガサワラビロウ）が林をなしていたと記録されており、その後の幕府や諸外国の調査により巨木林や豊かな生物相の存在が記載されている（Kittlitz, 1844; 日本生物地理学会, 1930）。また、一般に小笠原諸島は信濃国深志の城主小笠原貞頼が 1593 年（文禄 2 年）に発見したという言い伝えにより、それが小笠原諸島の名の由来にもなっているが、この件については傍証資料があるのみであることから、江戸幕府が諸外国に対して小笠原諸島を日本領土と主張するための根拠として作られた話であるという説が有力である（田中, 1997）。このころの小笠原諸島は全て無人島であり、小笠原諸島の別名ボニン島（Bonin Islands）は「無人」が訛ったものとされている（Cholmondeley, 1915）。

小笠原諸島に人が定住するのはハワイから 20 名の欧米系住民が移住してきた 1830 年（天保元年）以降のことである（Cholmondeley, 1915）。その後は各国が捕鯨船の基地として利用していたが、幕末から明治初期にかけてはイギリスとの間で領有権をめぐる問題が残されたままであった。小笠原諸島が日本の領土であることが確定した 1876 年（明治 9 年）以降は日本人が移住し、日本領として世界に認めさせたい政府の意向もあって内務省による小笠原の開拓が積極的に進められた（大熊, 1968）。当時は移住を促進するために開拓地の選択に制限はなく、森林の伐採も自由であったため、商品価値が高かったオガサワラグワなどを目的とした渡航が横行し、森林は急速に荒廃した。更にその後、島の基幹産業となったサトウキビ生産は耕作限界を超えて畑の開墾が全島に拡大したため、森林の荒廃は一層進んだ。現在も小笠原の至るところで見られる岩肌の多くは、この当時の開墾による激しい土壌流亡によって形成されたものである。小笠原のサトウキビ栽培は 1910 年代後半（大正中期）に糖価が大暴落したため、下火になったが、この頃までに小笠原の原生林はほとんど切り開かれたとされている（片平 1981, 1982）。また、1899 年（明治 32 年）に新たな開墾が禁止されて造林事業が始められた。この造林事業では在来樹種とともにリュウキュウマツ、モクマオウ、クスノキ、アカギ、インドゴムノキ、ガジュマルなどの外来種が導入され（山方, 1906; 東京府, 1929; 豊島, 1938）、そのうちの一部の種は島内で分布拡大したため外来種問題の発端となった。そのほか、シカやマムシ、サソリなど現在では見られない外来種が持ち込まれた記録も残っている（黒田, 1930; 牧野, 1937）。大正 10 年には森林の荒廃に歯止めをかけるため農商務省によって保護林が設定された。

第二次大戦中は硫黄島が激戦区となり、父島・母島を中心に森林内に 2 万人の兵士が駐留し、各所に塹壕や要塞が建設された。また、食糧供給が途絶えた昭和 19 年、20 年には島内の植物も軍事利用され、ノヤシなどは一時絶滅したと考えられた。また、要塞を隠すためにガジュマルやギンネムが積極的に利用され、これらの外来樹種は現在でも小笠原の生態系に影響を与えている。戦時中の人為的攪乱の大きさを明確に裏付ける文献・資料はほとんどないが、激戦地となった硫黄島とともに前線基地になったことから戦争による小笠原の自然への被害は大きかったと推定されている（豊田，2003）。

戦後はアメリカ合衆国の統治下に置かれ、帰島を認められた欧米系住民を含む約 130 名が島で暮らした。このときの島民の生活は漁業が中心であったため山林は放置され、植生の二次遷移が進行したとされる。この期間についても当時の生活や自然の状況がわかるような記録はほとんどない。

1968 年 6 月、小笠原諸島は日本に返還されたが、このときには既に帰化植物であるギンネムやリュウキュウマツ、アカギが繁茂する状況であったとされる（船越，1986，1989a，1990；豊田，2003）。また、返還後は総合的な学術調査もおこなわれ、小笠原諸島の地質や生物など自然環境に関する知見が蓄積されてきた（東京都立大学，1980，1991）。返還以降の自然保護にかかわる主要な出来事としては、環境庁による国立公園指定や空港建設問題（船越，1989b；安井，1998；Guo and McCormack，2001；Shimizu，2003）、外来種ノヤギの駆除事業（豊田ら，1993；常田・安，2000；安井，2002）、最近の環境省自然再生事業（環境省，2006）や世界自然遺産登録推薦などがある。現在の小笠原村の主要な産業は旅館経営やガイド、ダイビングショップ等の観光業であり、年間観光客数は 17000-18000 人である（Ichiki，2003）。このほか役場・学校・官公庁関係者や公共工事、漁業、農業に従事する人が多い。

（4）小笠原諸島における外来種問題

外来種は世界各地で生態系攪乱や在来種の絶滅を引き起こす要因となっている（McKinney and Lockwood，1999；Gurevitch and Padilla，2004）。特に海洋島では少ない種数で競争が緩和された生態系で種分化してきた固有種が多いため、競争力のある外来種に弱いとされ、生態系に大きな影響を及ぼす（Carlquist，1974；Vitousek，1988；Lonsdale，1999；Courchamp et al.，2003）。例えば、ハワイでは入植の歴史が古く、人口も多いことから小笠原よりはるかに多数の外来種が蔓延している（Loope et al.，1988；

Vitousek and Walker, 1989; Cole et al., 1992; 清水, 1998b; Mack and D'Antonio, 2003). その他に, ガラパゴス (Loope et al., 1989; Schofield, 1989; Magee et al., 2001), グアム (Savidge, 1987; Fritts and Rodda, 1998), モーリシャス (Strahm, 1999; Dulloo et al., 2002), タヒチ (Meyer and Florence, 1996) でも惨状は同様である. 小笠原諸島でもさまざまな外来種が生態系に様々な影響を与えていることが分かっている (Shimizu, 2003; Yamashita et al., 2003; Kawakami and Fujita, 2004; Okochi et al., 2004).

小笠原諸島の外来種導入の歴史は入植以前に既に始まっていた. これは, まだ無人島であった当時, 欧米の捕鯨船が食糧確保のためにヤギやブタなどを放逐したためである. また, 政府が小笠原諸島の領有権を主張して本格的な入植が始まる以前の明治7年(1874年)時点でネズミ類, ネコ, ニワトリなどがハワイからの移民によって既に持ち込まれていた (小花, 1878). その後, 日本領土が確定してから戦前にかけての開拓時代になると造林用樹種や家畜, 農作物等の有用動植物が大量に導入されたとされる (小花, 1878; 東京府, 1914, 1929; 豊島, 1938). しかしながら, 戦前の学術調査記録は日本生物地理学会 (1930) くらいしかなく, 当時の生態系の詳細を知ることはできない.

現時点で小笠原に持ち込まれた外来種のうち生態系に最も顕著なインパクトがあるのは, ノヤギによる植物の食害である (清水, 1993; 豊田ら, 1993). 父島ではヘラナレンやユズリハワダンがノヤギの食害により既に絶滅しており (豊田, 2003), 聳島列島では稚樹・実生を食害するため森林が更新できず, 全島が草地化するなど植生にまで大きな影響を与えている (清水, 1993). このような被害の深刻さのため, 最初に外来種根絶事業の対象となったのもノヤギである. 1969年に南島で駆除が始まったのを皮切りに, 媒島, 嫁島, 聳島, 平島, 東島, 二子島, 孫島で根絶に成功しており, 現在も兄島での駆除事業が進行中である.

この他, 外来の陸産貝類であるアフリカマイマイは1936年に薬用で持ち込まれ, 父島・母島に広く定着している. その被害は固有陸産貝類との競争 (富山, 1987) だけでなく, セキモンノキや固有ラン科植物, あるいは農作物の食害という被害も明らかになっている (豊田, 2003). アフリカマイマイは現在でも根絶のための有効な対策が見つからず, 放置されているのが現状である. 外来種クマネズミは一般的に都市域の建物などが生息地であるが, 小笠原では森林にまで生息地を広げている (Yabe and Matsumoto, 1982). その被害は植物の種子 (延島, 2003; Abe, 2007; Abe et al., 2007), 枝 (延島, 2003; 渡辺ら, 2003; 安部, 2005), 海鳥のコロニー (鈴木創,

私信), 陸産貝類 (千葉, 私信) と広範囲に及んでいる。現在, 森林総合研究所によって試験的に西島でのクマネズミ根絶プロジェクトが進行中であり, これに成功すれば環境省や東京都の主導で他島での根絶事業を展開する計画である。小笠原の侵略的外来樹種であるアカギは特に母島の湿性高木林において急速に分布を拡大しており (清水, 1988), アカギが優占した森林では植物の種多様性が低下しているとされる (豊田・河岡, 2005)。これはアカギが在来樹種と比較して種子生産量や成長量, 光合成特性などで優っており, 競争排除が働くためとされている (Yamashita et al., 2000; 畑ら, 2001; Yamashita et al., 2003)。特に湿性高木林に分布が限定される固有樹種にとってアカギの侵入は大きな脅威となっていることから, アカギの駆除方法についても検討がなされ (田中, 2002; 伊藤, 2005), 現在は林野庁による駆除事業が 2002 年より母島で続いている。しかしながら, 以上に述べた外来種の影響はほんの一部でしかなく, これ以外にも多くの外来種が小笠原の生態系に影響を与えている (Table 1-1)。

一部の外来種については対策が進行する一方で, 小笠原の生物相や動植物の基本的な生態が解明されるにつれて, 駆除に伴う想定外のリスクも明らかになりつつある。例えば, ノヤギを駆除した媒島では在来種による植生回復よりもむしろ攪乱跡地で旺盛な繁殖力を示すギンネムやメダケといった外来植物が目立っている (畑ら, 2006)。このような事例から小笠原でも事前のリスク評価の必要性が指摘されている。また, アカギ駆除事業では自然植生への遷移や病害虫の発生などが懸念材料とされるが, その可能性も未知数である (清水, 2004)。このような保全・駆除に関する正確なリスク評価には学術研究が大きく貢献しうることを Sutherland ら (2004) や Pullin ら (2004) が指摘しているが, 小笠原諸島における外来種関連の学術研究はいまだに少ないのが現状である (Table 1-1)。特に昆虫や淡水域, 土壌動物といった分類群については, 詳細な調査が行われれば更に未知の外来種が発見されるとともに相互作用系の知見が得られる可能性が高い。

一方, 外来種の影響で絶滅の危機に瀕している小笠原固有の絶滅危惧種の保護活動も行われている (岩槻・下園, 1989; 後藤・鷺谷, 2001; 稲葉ら, 2002; 今井, 2004; 荻部・須田, 2004b; 澁沢, 2004)。しかしながら, 増殖事業は個々の絶滅危惧種の生態情報がないまま進められており, 失敗のリスクが大きい。実際に, そのような情報がある絶滅危惧種もやはり少ないのが現状である。本研究ではそのような絶滅危惧種の例としてナガバキブシを取り上げ, その危機的現状と送粉系衰退の影響を明らかにする。

小笠原の送粉系にはミツバチという外来種が大きな攪乱になっている可

能性は従来から指摘されてきた (Kato et al., 1999; 郷原, 2002). しかしながら, それ以降, 小笠原で送粉系や植物の繁殖と生物学的侵入の関連性については研究が進んでいない. このような現状を踏まえ, 本研究では小笠原諸島における送粉系全体の攪乱の影響やその要因, 及び外来種の繁殖実態を解明し, 生物間相互作用を通じて外来種が在来種に与える間接的影響を明らかにすることによって, 小笠原で行われている様々な事業への改善案を提案することを目的とする.

Table 1-1: Primary alien species and its scientific literature on the Ogasawara Islands.

重大な帰化生物	小笠原生態系への影響	出典とタイプ*	研究内容	行政対策
動物				
ノヤギ	植生破壊	1sb, 2sb, 3pa	駆除後の植生回復	駆除事業
ノブタ	植生破壊, 土壌動物相の攪乱	—	—	なし
ノネコ	鳥類の捕食	4pb, 5pa	海鳥への加害	避妊処理
ネズミ	種子や実生の食害	6pa, 7sb, 8sb, 9pa	分布, 食性	なし
グリーンアノール	昆虫を捕食, 固有トカゲ類との競争	10pa, 11sa, 12sb	分布, 食性	計画中?
オオヒキガエル	昆虫を捕食	13sa	年齢構成, 行動圏	なし
ティラピア	水生生物を捕食?	14sb	分布	なし
ミツバチ	在来訪花昆虫との競争, 植物の繁殖	15pa, 16pa	訪花昆虫相の変質	なし
アフリカマイマイ	植物の食害, 在来貝類との競争	17pa	分布, 生息環境	なし
ニューギニアヤリガタリクウズムシ	在来貝類の捕食	18pb, 19pb	食性, 分布, 密度	靴底洗い
植物				
アカギ	在来植物との競争, アレロパシー	20sa, 21pa, 22pa	植生変化, 更新	駆除事業
リュウキュウマツ	在来植物との競争	23pa, 24sa	植生変化, マツ枯れ	なし
シマダマ	オガサフラグワと交雑	25pa	遺伝的汚染	なし
モクマオウ	植物種多様性の低下, アレロパシー	—	—	計画中?
ギンネム	植物種多様性の低下, 遷移系列の変更	26pa, 27pa, 28sa, 29sa	更新, 遷移	なし
ガジュマル	着生による絞め殺し, 近年に分布拡大	30pb, 31sa	送粉者, 着生率	なし
キバンジロウ	在来植物との競争	—	—	なし
ホナガソウ	在来植物との競争	32sa	埋土種子, 発芽率	なし
オオハナセンダングサ	在来植物との競争	—	—	なし
セイロンベンケイ	在来植物との競争	—	—	なし

*タイプは: データがあるもの, b: 記述だけのもの, p: 主要雑誌, s: 二次出版物

- 清水 1993, 2. 豊田ら 1993, 3. Abe et al. 2008, 4. Kawakami & Higuchi 2002, 5. Kawakami & Fujita 2004, 6. Yabe & Matsumoto 1982, 7. 渡辺ら 2003, 8. 延島 2003, 9. Abe 2007, 10. Hasegawa et al. 1988, 11. 榎原ら 2004, 12. 苅部・須田 2004, 13. 草野ら 1991, 14. 庄子・渡辺 2004, 15. Kato et al. 1999
- Abe 2006, 17. 沼沢ら 1998, 18. Okochi et al. 2004, 19. Ohbayashi et al. 2005, 20. 清水 1988, 21. Yamashita et al. 2000, 22. Yamashita et al. 2003
- Shimizu & Tabata 1985, 24. 清水 1987, 25. Tani et al. 2004, 26. 山村ら 1999, 27. 吉田・岡 2000, 28. 鈴木ら 2001, 29. 畑・可知 2001
- Yokoyama 1996, 31. 渡辺ら 2004, 32. 高野ら 2001

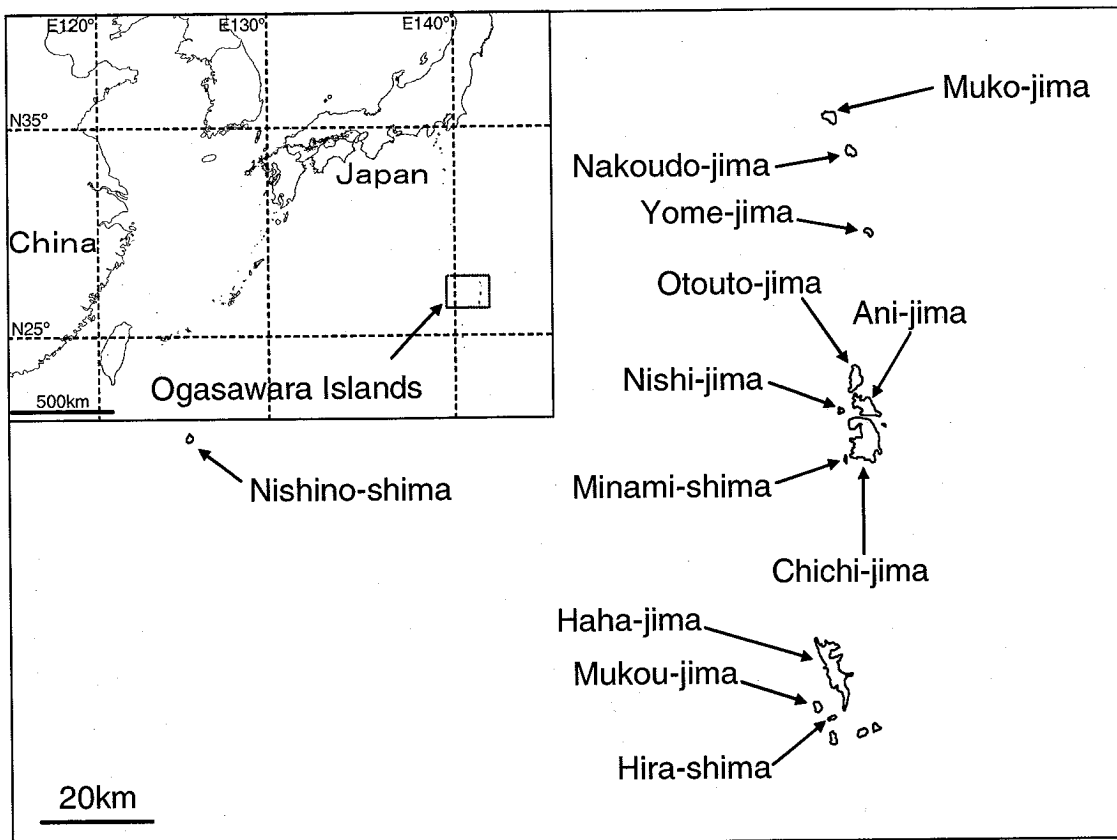


Fig. 1-1: Location of the Ogasawara Islands.

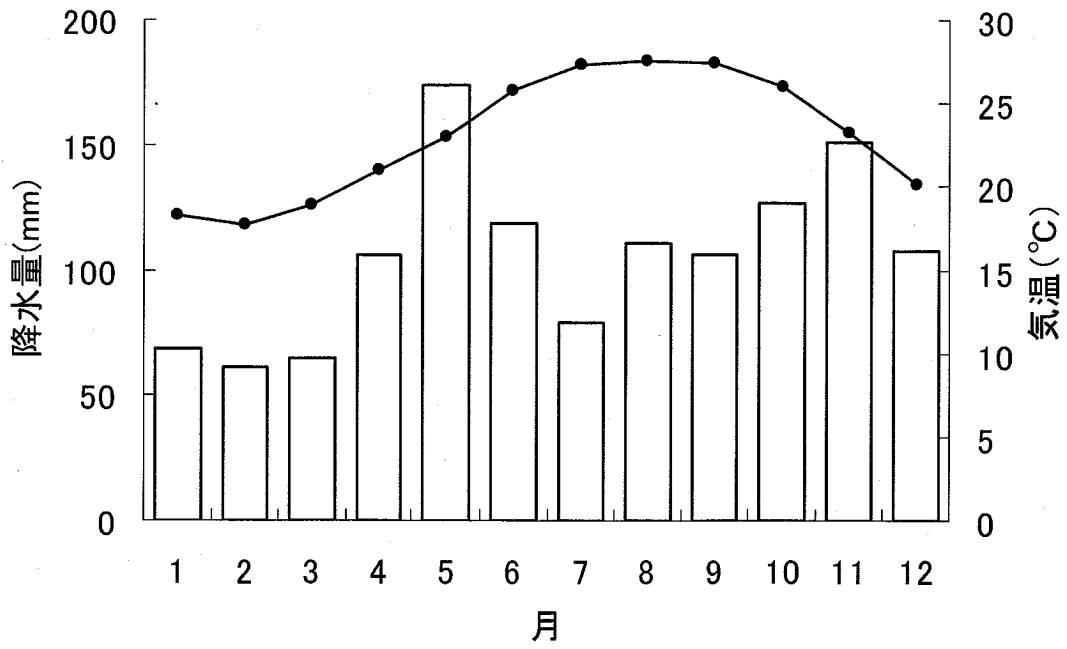


Fig. 1-2: Mean monthly temperature and precipitation of the Ogasawara Islands (during 1971-2000).

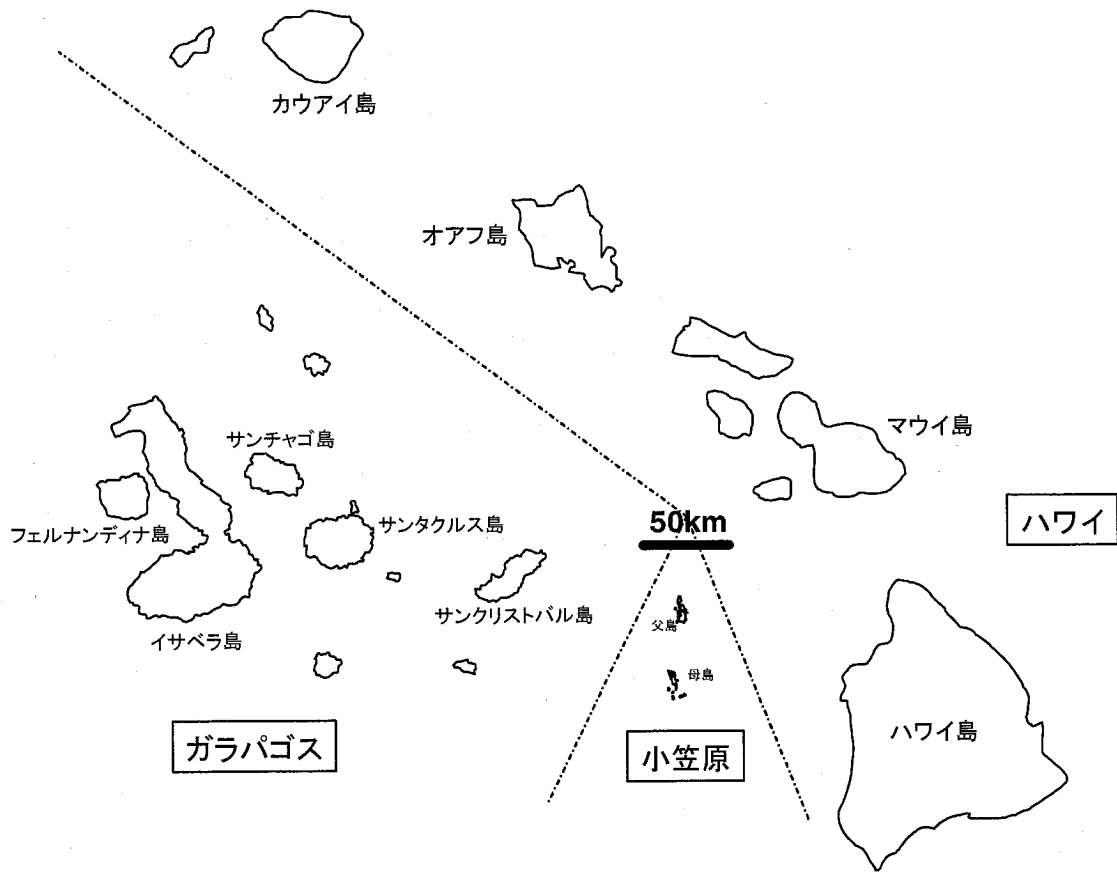


Fig. 1-3: Size comparison of Hawaii, Galapagos, and Ogasawara Islands.

II 章 小笠原諸島の在来送粉系とアイランド・シンドローム

(1) はじめに

海洋島の生態系は侵入の歴史と適応放散の結果、周辺の大陸と比較してとてもユニークなものである。たとえば、散布能力の喪失や雌雄異株への進化、体サイズの巨大化などが島特有の現象としてあげられる(Carlquist, 1974; Brown and Lomolino, 1998; Givnish, 1998; Whittaker, 1998)。このような島特有の現象を総じて“island syndrome”(Whittaker, 1998)あるいは“island rule”(Brown and Lomolino, 1998)と呼ぶ。

送粉系群集についても、地味で目立たない小さな花や原始的な送粉者、あるいは風媒といった“island syndrome”が存在する (Godley, 1979; Olesen, 1985; Barrett, 1996; Bernardello et al., 2001; Olesen et al., 2002; Carpenter et al., 2003)。原始的な送粉者とは単独性の昆虫で花への忠実度が低く、訪花は交尾や休憩場所としてしか利用しないハエや甲虫をはじめとするジェネラリストである (Proctor et al., 1996)。これと対称的なのがマルハナバチやミツバチなどのように学習能力が高く特定の花に対する忠実度が高い社会性昆虫 (Heinrich, 1979; Seeley, 1985) や、特殊な形態や色、化学物質に共進化したスペシャリスト・ポリネーターである。一般に海洋島における主要な送粉者は単独性のハチやハエといった昆虫であり、チョウや社会性ハナバチはいないか非常に少ない。島における花の性表現の雌雄異株への偏りや小型の地味な花はこれら機会的な送粉者と結びついていると考えられている (Bawa, 1982; Baker and Cox, 1984; Sakai et al., 1995a, b; Barrett, 1996)。風媒もまた、大陸と比較して貧弱な昆虫相という島の送粉環境に起因している可能性が指摘されている (Jansen, 1973; Andrews, 1979; Spears, 1987)。

一般的に島では広訪花性の訪花昆虫相と幅広い訪花昆虫がアクセスしやすい構造の花というジェネラリスト的な種が送粉系の大部分を占めるが、固有種率が高い生物相のため、稀に特殊化した送粉関係が見られることもある。マダガスカルの *Angraecum arachnites* (ラン科) は島の送粉者が少ない安定した環境下で距の長さが 40 cm 以上に達し、同じく吻長が 40cm に達する固有のキサントバンスズメガをスペシャリスト・ポリネーターとした極端な共進化の例である (Nilsson et al., 1985)。このような島における特殊化した送粉関係はニュージーランド (Lloyd, 1985; Ecroyd, 1996) やニューカレドニア (Kawakita and Kato, 2004)、カナリー諸島 (Dupont and Skov, 2004) などでも知られている。このような送粉系に代表される生物間相互作用は群

集構造や安定性、多様性を決定する重要な役割を果たすため、送粉系ネットワークの固有性は島の生態系の機能的本質を示す好例といってよい。

小笠原諸島の送粉系については移入されたミツバチに関して Kato et al. (1999) の報告があるが、その全容はほとんど知られていない。昆虫相については古くは Yasumatsau (1955)、中根 (1970) が固有ハナバチの存在を報告しており、総合的な昆虫ファウナについては松村 (1906) や Esaki (1930) を経て、近年では加藤 (1991) や大林ら (2003) などの記録がある。一般的な海洋島と同様に、昆虫相も特定の種群を欠くなど、貧弱で不調和的なファウナが特徴といわれている。小笠原諸島のミツバチは 1880 年に養蜂目的でハワイから父島に持ち込まれた (船越, 1990; 原, 1996)。ちなみにこれが日本で最初のミツバチ (*Apis mellifera*) の持ち込みであるとされている。Kato et al. (1999) はミツバチが小笠原諸島で大きなインパクトを与える可能性を示唆しているが、もともとの在来送粉系については研究されていない。しかしながら、在来の送粉系に関する基本情報は生物学的侵入という攪乱によってどのようなインパクトを受けたかを明らかにする上で必要である。そこで、本研究では小笠原諸島における在来植物種の繁殖特性及びポリネーターに関する調査をおこなった。特に性表現、花の色、花の形態といった花の特性や送粉システムがアイランド・シンдрームを示すかどうかに着目して解析した。加えて、外来ポリネーターであるミツバチが小笠原の送粉系でどのような地位を占めているのかについても記述することを目的とする。

(2) 方法

(2-1) 野外調査

小笠原諸島の送粉系の現状を明らかにするにあたっては、いかに小さい島といえどもくまなく調査することは困難である。限られた在島期間中に効率よく全体像を把握する必要がある。特に個体数が少ない稀少種をできるだけ調査しないと全体像を把握することはできない。このため、調査ルートはできるだけ稀少種の生育地を通ることと、全ての植生タイプを網羅するように設定した (Table 2-1)。

花の特性は Table 2-2 のような特性に分けた。花の特性 (花のサイズ、色、形態、開花位置、花の寿命、花序当り花数、個体当り花序数、蜜量) と訪花昆虫は父島、母島、兄島、弟島、南島、西島、向島、平島、聳島、嫁島、媒島、西之島で野外調査した (Fig. 2-1)。野外調査は 1 回の渡航で 3~30 日間滞在し、2001 年 3 月、7 月、11 月、2002 年 1 月、5 月、9 月、12 月、

2003年3月, 4月, 8月, 10月, 2004年2月, 4月, 6月, 11月, 2005年1月, 4月, 5月, 8月, 11月に調査した. Table 2-1のルート歩いて開花に遭遇したら, 10分間訪花昆虫を観察した. 10分間の観察で訪花が見られなかった場合は最大30分まで延長して観察した. 観察の後で未記録の種については花の色, 形態, 花序あたりの花数, 花のサイズ, 開花位置, 蜜量を測定した. その後で訪花昆虫を採取し, 花の寿命を把握するために無傷の花序にダイモテープで作ったラベルをつけ, 開花フェノロジーを毎日観察した. このようなサンプリング手法は全体的な送粉系群集を記載する上で有効であることが分かっている (Kato et al., 1993; Kato and Kawakita, 2004). 野外で観察した種の70.2% (104種中73種) は5個体以上を観察した.

訪花昆虫の観察ではデータ収集効率を上げるため, 肉眼での直接観察とデジタルビデオカメラ (Sony DCR-TRV50) で記録撮影する方法を併用した. 直接観察では1回当たり10花序を基本に1~30花序を観察した. 観察か序数は種特性 (花序サイズ) や開花状況, 訪花状況により任意で変え, 訪花頻度が極端に高い場合は訪花の見逃しによる過小評価を最小限にするため, より狭い範囲の花序を観察した. デジタルビデオカメラによる撮影はテープの制約で1回最大80分間であった. この方法の利点は人の存在を敬遠する鳥などの生物の訪花に影響しないことである. 可能な限り訪花昆虫を識別できるように, 花序を最大限に拡大して画角いっぱいになるように撮影した. このため, カメラ撮影は1回当たり1花序を基本に1~3花序の観察となった. 訪花者グループはミツバチ, クマバチ, 小型固有ハナバチ, その他のハチ類, ハエ類, 甲虫類, チョウ類, 鳥類, ガ類, アリ類, アザミウマ類, その他の生物 (カメムシ類, バッタ類, コオロギ類, ゴキブリ類, ヤモリ類, トカゲ類, ヤドカリ類) の12のグループに分けた. 小型固有ハナバチ類は8種の単独性ハナバチからなる. 昼間の観察は午前6時~午後6時の間におこなった. 花当りの訪花頻度を計算するため, 訪花頻度を観察する際は観察した範囲の花序の花数及び開花数を記録した. また, 昼間の観察で訪花が観察できなかった種についてはデジタルビデオカメラの「ナイトショット」機能で夜間撮影をおこなった (Fig. 2-2 キブシへのガの訪花写真).

花当りの蜜量はマイクロシリンジ (Hamilton 7000.5KH) を用いて0.1 μ L単位で日中に56種類の植物について測定した (種当たり1-26花). この測定はルートセンサスの1-2箇所でおこなった. 測定に用いた花は訪花を排除する袋掛け等をしていなかったため, 測定できた蜜量の最大値をその種の蜜分泌量とした. マイクロシリンジによる吸引で5回連続して蜜が測定できな

かった場合、その花の全ての蜜を吸引したものと判断した。また、糖度計（Bellingham and Stanley Ltd.）で蜜の糖度を測定した。ただし、この糖度計は約 0.5 μ L 以上の蜜を必要とするため、1花で不足する場合は同一個体内の複数の花蜜を混合して測定した。また、それでも開花状況等により蜜量が不足した種については測定できていない。

（2-2）文献調査

小笠原の在来フロラのうち、現地滞在期間中に開花特性（花の色、形態、サイズ、開花位置）を確認できなかった種については、文献調査で補足した。これにより合計 269 種（固有種 120 種、広域種 149 種）の開花特性を把握できた。なお、本論文では「固有」とは小笠原諸島に固有、また、「広域」は小笠原諸島以外にも分布する在来種、という意味で用いるものとする。小笠原諸島のフロラリストは豊田（2003）を用い、その他に開花特性の情報を追加するのに佐竹ほか（1982, 1989）、初島・中島（1979）、豊田（2003）、環境庁（2000）を参照した。また、訪花昆虫に関する文献情報として Kato（1992）、田中（1993, 1994, 1995）、阿部ほか（1994）、横山・岩槻（1997）、後藤・鷲谷（2001）を参照した。ただし、訪花頻度はオリジナルの野外観察データに基づき計算し、文献情報による訪花昆虫はアペンディックスに示すのみとした。

表 3-2 の区分のうち、キク科の植物については頭花を一つの花としてサイズや花数、花序数を示してある。また、キク科植物の花の形態はすべて皿型としてある。イネ科とカヤツリグサ科の花数及び花序数はそれぞれ小花数及び小穂数とした。雌雄異株性の植物の場合、花サイズ及び花数、花序数は訪花昆虫に対するディスプレイ機能を重視して雄のものを示した。同様に、訪花昆虫の誘引効果の観点から、表 3-2 の花の色は複数の色がある場合、最も大きい（目立つ）部分の色を示した。花のサイズも基本的には直径だが、例えば、チューブ型や漏斗型の花のように、鉛直方向の長さのほうが長い花については、そちらをサイズの代表値と定義した。野外で全ての花を観察することはできなかったため、在来種 269 種中 54 種の開花位置は図鑑等の資料により判断した。

（2-3）データ解析

開花特性は種レベルと属レベルで解析した。これは島内で種分化した近縁種群は統計的に独立には扱えないため、種レベルでの解析では特定の開花特性にバイアスがかかる可能性が考えられたからである。それぞれの開花特性

同士の関連性を評価するために、それぞれの開花特性ごとの種数および属数を特性間に関連がない場合を帰無仮説として、その期待値との差を検定した。開花特性の区分のうち、該当する種が 5 種以下の項目が多い場合はカイ 2 乗検定の有意差が過大に検出されることがある。この精度の粗さを避けるために開花特性区分で少数の項目ができないように、解析する際は類似した項目を統合した (Table 2-2)。この統合の際、生活型区分のつる植物という項目は佐竹ら (1982, 1989) に従って木本 wood か草本 herb に区分した。開花特性のうち、「雌雄異株」、「アクセスしやすい花構造」、「目立たない色」というアイランド・シンドロームが含まれ、かつ、ポリネーターとの関連性が高いと考えられる性表現、花の形態、花の色の 3 つの特性について、その他の特性との関連性を検定した。属レベルでの検定を行う際は、複数の項目に区分される特性があった 31 属は特性の代表値が決められないため解析から除外し、161 属で分割表解析をおこなった。2 元分割表は JMP (Sall et al. 2004) を用いて G 検定をおこなった。8 つの特性 (性表現、花の色、花の形態、花のサイズ、花序辺り花数、開花位置、生活型、送粉型) の組み合わせにより 247 の独立したテストができるため、conservative rejection level を $P = 0.05/247 = 0.0002$ と設定した (Rice, 1989)。

訪花頻度の観察は目視による直接観察とデジタルビデオカメラによる録画を併用しているため、観察範囲が異なる。種間による比較を可能にするため、この違いを標準化する必要がある。本研究では次式により観察された訪花頻度を 12 時間 (昼間) の 1 花当りに訪花頻度に換算した。

$$Y = [\Sigma v \Sigma (f \times inf \times t)] \times 60 \times 12$$

ここで v は花序内訪花数、 f は観察範囲の花序内の平均開花数、 inf は観察した花序数、 t は観察時間 (分) である。

(3) 結果

(3-1) フロラの組成

269 種の在来種 (80 科 192 属) の在来植物 (シダ類は含まない) のうち、51 種 (19.0%) 31 属 (16.1%) が高木、47 種 (17.5%) 26 属 (13.5%) が低木、106 種 (39.4%) 72 属 (37.5%) が多年生草本、42 種 (15.6%) 30 属 (15.6%) が一年生草本、23 種 (8.6%) 15 属 (7.8%) がつる植物であった。虫媒花は 196 種 (72.9%)、風媒花が 70 種 (25.9%)、動物媒花が 2 種 (0.7%)、水媒花が 1 種 (0.4%) であり、風媒花のほとんど (87.1%) はイネ科とカヤ

ツリグサ科で占められていた。

在来種 269 種中、120 種 (44.6%) が固有種であり、101 種 (37.4%) がレッドデータブック (Environmental Agency of Japan, 2000) に指定されている。このうち、指定が多い科はラン科 (10 種)、キク科 (7 種)、イネ科 (6 種)、カヤツリグサ科 (6 種)、アカネ科 (5 種) であった。開花位置に関して、樹木の樹冠が 48 種 (30 属)、開けた立地に自生する種が 184 種 (126 属) と、ほとんどの種は明るい位置に花をつけるものであった。一方、ラン科植物は全て含まれるが、暗い林床で開花する種は 36 種 (24 属) と少なかった (e.g., Fig. 2-2 and 2-3)。

性表現で最も多かったのは両全性雌雄同株 (201 種 74.7%, 114 属 75.0%) で、次いで雌雄異株 (35 種 13.0%, 21 属 10.9%), 雌雄同株 (19 種 7.1%, 14 属 7.3%) であった。花の色は 97 種 (36.0%) 67 属 (34.9%) が白で最も多く、次いで緑が 58 種 (21.6%) 34 属 (17.7%), 黄色が 37 種 (13.8%) 25 属 (13.0%) であった。花の形態は皿型が 113 種 (42.0%) 78 属 (40.6%) で最も多く、次いで無形 (花卉等のディスプレイ器官がないもの) が 79 種 (29.4%) 51 属 (26.6%) で多かった。花のサイズ (表 2-2 の定義による) は最も小さいクラスである VS が 106 種 (39.4%) 70 属 (36.5%) であり、次いで小さい順に S, M, L が多くなった。このように、フロラの大部分は地味で目立たないアクセスしやすい形の花を持つ種で構成されていた。個花の寿命は 64 種について観察できたが、このうち 24 種 (37.5%) が M, 20 種 (31.3%) が S であった。最も個花の寿命が長かったのはアサヒエビネ *Calanthe hattorii* (ラン科) の 16.9 日 ($N=22$) であった。

(3-2) 開花特性間の関連性

性表現は種レベル、属レベルともに生活型との関連性が認められたが、それ以外の特性とは関連性がなかった (表 2-3)。期待値と比較すると雌雄異株は種レベルで 2.3 倍/属レベルで 2.4 倍の頻度で木本であり、種レベルで 1.8 (種)/2.2 (属) 倍の頻度で小型の花、2.7/2.7 倍の頻度で樹冠開花種であった。雌雄異株と小型の花、アクセスしやすい花の形態は保守的な棄却水準によって有意とは認められなかった (Table 3-3)。

花の形態は送粉型、花の色、花のサイズ、開花位置との関連性が認められた (Table 3-4)。皿型の花は 1.3/1.2 倍の頻度で木本種であり、1.3 倍/1.3 倍の頻度で動物媒花、1.5/1.3 倍で小型の花、1.4/1.4 倍で白い花、1.6/1.5 倍で樹冠開花種であった。一方、チューブ型の花は大型の花 (1.8/1.4 倍)、派手な色の花 (2.0/1.5 倍)、林床開花種 (1.6/1.8 倍) で特徴付け

られていた。同様に左右相称花は大型の花 (2.4/2.2 倍), 動物媒花 (1.4/1.3 倍), 林床開花種 (3.7/4.0 倍) との関連性が高かった。

花の色は送粉型, 生活型, 花の形態, 花のサイズとの関連性が認められた (Table 3-5)。目立たない色の花は無生物媒花 (2.6/2.8 倍), 草本 (1.3/1.3 倍), 超小型花 (2.0/1.9 倍), 無形 (2.5/2.4 倍) である傾向が強く, 白い花は木本 (1.6/1.6 倍), 樹冠開花種 (1.7/1.5 倍), 林床開花種 (1.3/1.4 倍) との関連性が高かった。

(3-3) 送粉ニッチ

小笠原の在来フロラのうち, 198 種 (73.6%) は動物媒であり, さまざまな花の形態, 色, 性表現, 生活型がある。実際に野外で観察できた 103 種のうち, 訪花者を観察できたのは 92 種 (89.3%) であった。この野外観察データと文献記録を合わせると, 99 種の植物について訪花者が確認された。その内訳はミツバチ (68 種), ハエ類 (54 種), アリ類 (46 種), 小型固有ハナバチ類 (30 種), その他のハチ類 (26 種), アザミウマ類 (21 種), ガ類 (19 種), オガサワラクマバチ (12 種), 甲虫類 (11 種), チョウ類 (8 種), 鳥類 (7 種), カメムシ類 (5 種), オガサワラオオコウモリ (3 種), ヤモリ類 (3 種), ゴキブリ類 (3 種), グリーンアノール (2 種), バッタ類 (2 種), アミメカゲロウ類 (1 種), クモ類 (1 種), コオロギ類 (1 種), ヤドカリ類 (1 種) であった。2つの主要島である父島・母島における主な訪花者はミツバチ (Fig. 2-1-17, 18), オガサワラクマバチ (*Xylocopa ogasawarensis*, Fig. 2-1-13), ガ類 (Fig. 2-1-14) であり, 周辺属島では固有ハナバチ, ハエ類 (Fig. 2-1-15, 16), ガ類であった。主要島での観察時間 (271 時間 50 分) と比べて属島では観察時間 (102 時間 40 分) が短かったにもかかわらず, 小型固有ハナバチ類は属島で観察した花 42 種中 28 種 (66.7%) で訪花が確認された。属島のうち西之島だけは最近出現した火山島であるため (Abe, 2006) ハチ類が見られなかったが, それ以外の属島では小型固有ハナバチ類の訪花頻度は高かった。加えて, ハエ類, アリ類, その他のハチ類などの訪花が訪花者の多様性を高めていた。このように, 周辺属島では在来の送粉型ネットワークが維持されていた (Fig. 2-3)。8 種の小型固有ハナバチ類のうち, オガサワラツヤハナバチ *Ceratina boninensis* (Anthophoridae) とイケダチビムカシハナバチ *Hylaeus ikedai*, キムネチビムカシハナバチ *H. incomitatus* (ともに Colletidae) が比較的優占しており, オガサワラコハキリバチ *Heriades fulvohispidus* やアサヒナハキリバチ *Megachile asahinai* (ともに Megachilidae), オガサワラチビムカシハ

ナバチ *Hylaeus boninensis*, ヤスマツチビムカシハナバチ *H. yasumatsui* (ともに Colletidae), オガサワラキホリハナバチ *Lithurge ogasawarensis* (Megachilidae) は比較的少なかった。

父島・母島ではミツバチやチャイロネッタイスズバチ *Delta pyriforme*, ナミアゲハ *Papilio xuthus*, メジロ *Zosterops japonica* といった外来の訪花者が頻繁に観察された。特にミツバチは在来植物の 56.7% (90 種中 51 種) に訪花しており, 隣接する属島の兄島や弟島, 南島でも観察された。また, ミツバチは一般に風媒とされるオオアブラガヤ *Scirpus ternatanus* (カヤツリグサ科) やウラジロエノキ *Trema orientalis* (ニレ科) にも訪花が見られた。ただし, これらの訪花が植物の繁殖成功にどのくらい寄与しているかは定かではない。

固有のハチ類で最も大きいオガサワラクマバチの訪花が確認された種はチクリンカ *Alpinia bilamellata*, シマクマタケラン *Alpinia boninensis* (Fig. 2-1-1), テリハボク *Calophyllum inophyllum*, ムニンセンニンソウ *Clematis terniflora* var. *boninensis*, シマザクラ *Hedyotis grayi*, テリハマボウ *Hibiscus glaber*, グンバイヒルガオ *Ipomoea pes-caprae*, オオハマギキョウ *Lobelia boninensis* (Fig. 2-1-13), ムニンノボタン *Melastoma tetramerum*, ハハジマノボタン *M. tetramerum* var. *pentapetalum*, ムニンフトモモ *Metrosideros boninensis*, クサトベラ *Scaevola frutescens*, ヒメツバキ *Schima mertensiana* であった。これらの花はいずれも中型から大型のサイズに属し, 蜜分泌位置も花の深い場所にあるものが多いことから, オガサワラクマバチの送粉に適した形質であると考えられる。また, シマクマタケランのように林床開花型の種も含まれていた。シマクマタケランの他にオオハマギキョウ, チクリンカの 3 種は左右相称形の花で, 上方に湾曲して突き出した柱頭と花糸をもち, オガサワラクマバチが花の底部にある蜜を吸う際に背面で花粉を送受粉できる形態となっている。ここにあげた花のようにオガサワラクマバチ媒は小笠原の送粉系の中で特殊なニッチを形成しているものと思われる。

鳥の訪花が観察されたのはテリハボク, タコヅル *Freycinetia boninensis*, ムニンフトモモ *Metrosideros boninensis*, ヤエヤマアオキ *Morinda citrifolia*, シャリンバイ *Rhaphiolepis umbellata*, ノヤシ *Satakentia liukuensis*, クサトベラであった。このうちムニンフトモモは赤い色と大量の蜜という鳥媒花に典型的な形質をもっていた。訪花した鳥はメジロ *Zosterops japonicus*, メグロ *Apalopteron familiare*, ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* であった。オガサワラオオコウモリの訪花は以前, タコヅルやヒ

メツバキ, オガサワラビロウ *Livistona boninensis* で報告されているが今回は夜間観察でも全く見られなかったことから訪花頻度は非常に低いものと考えられる. 代わりにヒメツバキへの夜間の訪花ではガ類や甲虫類など多様な訪花者が観察された.

林床開花種にはミツバチや小型固有ハナバチは訪花せず, オガサワラクマバチやハエ類, ガ類, 小型の甲虫類などが訪花していた. 林床開花種 (36種) のうち代表的な花の色は白 (17種 42%) であった. しかし, その他にも緑色 (7種), 黄色 (4種), 紫色 (4種) の種があったため, 白色花と林床開花の関連性は統計的に有意ではなかった (Table 2-5).

個花の蜜量は 58 種で 0.00~16.70 μL が測定された. 全体的に蜜量の少ない種が多く, まったく蜜を分泌していない種は 20 種 (34.5%) あった. 蜜量 5 μL 以上の種はオガサワラクチナシ *Gardenia boninensis*, ヒメツバキ, ムニンフトモモの 3 種であった (Table 2-6). 深い形の花を持つ固有種は個花の寿命が長いことが特徴的であったが, その蜜量はオガサワラクチナシ 16.7 μL からシマツレサギソウ 0.1 μL まで変化が大きかった. また, まったく蜜がない花もオオハマボウ *Lysimachia rubida* (深さ 11.3 mm, $N=6$; 個花の寿命 4.7 日, $N=10$), シロトベラ *Pittosporum boninense* (深さ 10.0 mm, $N=10$; 個花の寿命 2.9 日, $N=21$), ハハジマトベラ *P. beecheyi* (深さ 13.0 mm, $N=8$; 個花の寿命 4.4 日, $N=29$).

ミツバチによる盗蜜行動はテリハハマボウとシマザクラ (Fig. 2-1-18) で観察され, また, 花卉に穴をあけるオガサワラクマバチの盗蜜痕はムニンシャシャンボ (Fig. 2-1-8) で観察された. アリ以外の昆虫による花外蜜腺での吸蜜はミツバチのみ観察され, オオハマボウ *Hibiscus tiliaceus*, アカテツ *Planchonella obovata*, ヤロード *Ochrosia nakaiana* で確認された,

(4) 考察

(4-1) アイランド・シンドローム

小笠原諸島の在来フロラの種レベル及び属レベルでの開花特性の組成は小型の目立たない色の花で特徴付けられており, これは世界各地の海洋島のフロラの特徴と一致する (Carlquist, 1974; Webb and Kelly, 1993; Barrett, 1996; Bernardello et al., 2001). また, 属島で見られる在来の訪花昆虫はオガサワラクマバチ以外は小型で単独性の昆虫であった. このように, 送粉環境は開花特性におけるいわゆる「アイランド・シンドローム」は小笠原諸島においても支持された. 小笠原諸島における雌雄異株性の割合 (13%) はニュージーランド (18%, Lloyd, 1985) やレユニオン島 (15-20%, Humeau

et al., 2003) よりは低いですが、ハワイ諸島 (15%, Sakai et al., 1995b), ホアン・フェルナンデス諸島 (9%, Bernardello et al., 2001), グアム (13%, Stone, 1970), トンガ (16%, Yuncker, 1959) とほぼ同レベルであり、イギリス (3%, Clapham et al., 1962) やポルトガル (2%, Pires de Lima, 1947), アメリカ合衆国ノースカロライナ州及びサウスカロライナ州 (4%, Conn et al., 1980), カリフォルニア州 (3%, Freeman et al., 1980), といった大陸系のフロラよりは高かった。属島で固有ハナバチ類やハエ類のような単独性の小型昆虫による訪花が多いことは、小型の目立たない花や蜜源にアクセスしやすい構造の花が派手な色の花や訪花昆虫を選別するような深い形状の底に大量の蜜を分泌する花よりも選択的アドバンテージがあることを示唆している (Armbruster, 2006)。これらのジェネラリスト訪花昆虫の花粉散布効率や生態学的特性については、まだ不明な点が多いが、チビムカシハナバチ属 *Hylaeus* のハチは忠実かつ有効な送粉者になりうることで、オーストラリアで巢内の花粉分析から明らかになっている (Paini and Roberts, 2005)。また、オガサワラコハキリバチは花上で交尾するため、訪花したメスに対して複数のオスが訪花することで、訪花頻度が高くなる可能性が示唆されている (Sugiura et al., 2007)。

風媒花は海洋島では訪花昆虫相が貧弱なことと強風が卓越することから有利になりそうであると考えられている (Whitehead, 1969; Carlquist, 1974; Barrett, 1996; Bernardello et al., 2001)。中には虫媒花から風媒花に進化するものもある (Cox, 1991; Anderson et al., 2000)。しかしながら、小笠原諸島の在来フロラにおける風媒花の割合 (25.9%) はホアン・フェルナンデス諸島 (47%, Bernardello et al., 2001) など、他の海洋島と比較すると低そうである。その代わり、ハチ類やハエ類、ガ類などによる虫媒花が優勢となっている。虫媒である3つの属 (ムラサキシキブ属 *Callicarpa*, ワダンノキ属 *Dendrocacalia*, アオガンピ属 *Wikstroemia*) が小笠原諸島で雌雄異株に進化しており (Kawakubo, 1990; Kato and Nagamasu, 1995; Sugawara et al., 2004), 機会的なジェネラリスト・ポリネーターが選択圧に影響していることを示唆している。社会性ハナバチを欠く訪花昆虫ファウナは気まぐれな訪花と性別を区別する能力のある昆虫が欠如するため、小さい花を多数つける特長がある雌雄異株性植物にとって有利になりそうである (Beach, 1981; Charlesworth, 1993)。小笠原諸島の在来フロラにおける雌雄異株性と木本, 白花と小型花・木本, アクセスしやすい構造と地味な花の色の関連性はこのようなジェネラリスト・ポリネーターが多い送粉環境によって形成されたものと考えられる。

(4-2) 送粉ニッチ

小笠原諸島の送粉系は海洋島特有のシンドローム現象を示してはいるものの、特定の送粉者に適応した特殊化したニッチも見られた。スペシャリストのコバチによってのみ送粉される3種の固有イチジク属に加えて、鳥類、口吻の長い蛾、クマバチなどは小笠原のフロラの中では比較的マイナーな派手な色、大型の花、蜜源が深い形態（これらはいずれもアイランド・シンドロームの例外となる）といった形質と関連性が高そうである。

本研究では、観察した植物種の14.4%で訪花昆虫が全く見られなかった。このため、可能性のある訪花昆虫を花の諸特性や小笠原の昆虫相、既存の文献資料などを基にして推定した。例えば、オガサワラクチナシ *Gardenia boninensis* は非常に細長い筒型の花（筒の直径は 3.1-3.7 mm, $N=6$ ）を持つ。このため、口吻の短い昆虫や小笠原の鳥類ファウナで吸蜜できるものはいない。一方で、クチナシ属の他種では花が発する揮発性のリナロールに誘引されるガに媒介されることが知られている（Raguso and Pichersky, 1999）。オガサワラクチナシにこの揮発性芳香成分があるかどうかは明らかではないが、実際にオガサワラクチナシの花は白花で、かなり強い芳香がすることから、夜間の蛾媒シンドロームと一致する。本種に加えて、ムニンタツナミソウ *Scutellaria longituba* やオガサワラボチヨウジ *Psychotria homalosperma*、ホシツルラン *Calanthe hoshii* は細長い筒型の白花という点で、口吻の長いスズメガ類が有力な送粉者であると考えられる。小笠原諸島の昆虫ファウナからはスズメガ科はホシホウジャク *Macroglossum pyrhosticta* やエビガラスズメ *Agrius convolvuli* など6種が知られている（Kato, 1991; Ohbayashi et al., 2003）。

筒型やベル型の花、強い芳香、白花、長い個花の寿命といった花の特徴は小笠原諸島ではオオハマボス *Lysimachia rubida* やシマツレサギソウ *Platanthera boninensis*、シマギョクシンカ *Tarenna subsessilis*、ムニンシャシャンボ *Vaccinium boninense* (Fig. 2-2-8)、3種の固有トベラ属 *Pittosporum* などにみられるが、これらは典型的な蛾媒の特徴であり、本研究でも夜間に蛾類の訪花が確認された。また、オガサワラグミ *Elaeagnus rotundata* やムニンアオガンピ *Wikstroemia pseudoretusa* (Fig. 2-2-9) なども口径を狭くすることで送粉者を制限しており、鱗翅目やオガサワラクマバチの送粉ニッチを示唆する種である。

オガサワラクマバチは小笠原の送粉型において大型で左右相称型の花において主要な送粉者として機能していると考えられる。例えば、オガサワラ

クマバチは 2 種類のノボタン属植物（ムニンノボタン *Melastoma tetramerum* とハハジマノボタン *M. tetramerum* var. *pentapetalum*）への訪花が観察されたが、ノボタン属の花は葯が送粉者の羽ばたきで振動することで花粉が表出する振動送粉（buzz pollination）に適応していることが知られており（Buchmann, 1983; Gross, 1993; Clausen and Renner, 2001）、マルハナバチ類を欠く小笠原の昆虫ファウナの中で送粉可能な種はオガサワラクマバチのみである。ノボタン属に限らず、オガサワラクマバチの訪花頻度はそれほど高くないが、振動送粉に適応した種が小笠原諸島の在来種フロラに存在することは非常に狭い送粉ニッチがあると考えて間違いはない。実際、父島や母島で圧倒的に優占するミツバチは振動送粉ができないため、ノボタン属の花には全く訪花しなかった。

小笠原の固有ラン科植物への訪花は非常に少なく、イモラン *Eulophia toyoshimae*（Fig. 2-2-3, 甲虫類とアリ類）、ムニンシュスラン *Goodyera boninensis*（ミツバチ）、ハハジマホザキラン *Malaxis hahajimensis*（小型のハチ類とハエ類）、シマツレサギソウ（ガ類）で確認されたのみにとどまった。ミツバチは普通、暗い場所へは訪花しないため（Kato, 1998; Rincon et al., 1999）、林床の訪花昆虫組成は林外とは異なるものとなる（Herrera, 1997; Moore, 1997）。これは小笠原産小型固有ハナバチ類でも同様である。ところが、小笠原諸島の全てのラン科植物は林床に自生するため、ミツバチや小型固有ハナバチ類は主要なポリネーターにはなりそうもない。内地のアケボノシュスランやナツエビネなどの林床性のランはマルハナバチにより送粉されることが知られている（杉浦, 2002）が、小笠原にはマルハナバチは生息していない。従って、オガサワラクマバチやハエ類、甲虫類、夜間の蛾類などが送粉者であると考えられる。ムニンシュスランでミツバチの訪花を観察することができたが、これは台風の影響でアカギが全て落葉し、林床が明るい条件のときに観察したものであることから、例外的な訪花であると思われる。ラン科植物の中にはスペシャリストに送粉されるなど、特殊な送粉ニッチを持つものが多い（Paxton and Tengó, 2001; Schiestl et al., 2003; Gravendeel et al., 2004; Johnson and Brown, 2004）。7日間以上の長い個花の寿命を持つラン科の花は小笠原諸島における低頻度の送粉者に頼っていることに由来するものと思われる。距が短いシマツレサギソウ（16.9 mm, $N=11$ ）には小型のヤガ類の訪花が確認されたが、ツレサギソウ属の花の距の長さは送粉者の蛾類の口吻長との相関があり、共進化したことが示唆されている（Inoue et al., 1985; Maad, 2000; Plepys et al., 2002）。

本研究では夜間の送粉者観察は昼間に送粉者が確認できない種を優先的

におこなった。このため、小笠原諸島の夜間送粉についての全容を解明するには観察不足であるが、おそらく、まだ未観察の多くの花でも蛾類の訪花があることが想定され、小笠原諸島における送粉者としての蛾類の役割はもっと大きいものであると考えられる。また、詳細なニッチの全容は花と昆虫の年間消長などが解明される必要がある。開花フェノロジーについては、亜熱帯気候ということもあり、年中咲くものや本土の近縁種とは異なる時期に開花する種が多いことが分かっている (Shimizu, 1983; 安部ほか, 2004)。しかし、固有ハナバチをはじめとする送粉者については二蛹性があるのか等の情報はほとんどない。

以上のように、小笠原諸島の送粉系は機会的なジェネラリスト送粉者とそれに適応した花という「アイランド・シンドローム」の特徴を有しながらも、特殊な送粉ニッチに適応した花も一部に見られることが明らかになった。しかしながら、養蜂目的で導入されたミツバチが野生化し、父島と母島の送粉型ネットワークに組み込まれてしまっている。ミツバチの優占と在来の訪花昆虫相の衰退は植物の繁殖成功度を変えるだけでなく、小笠原諸島の在来植物における送粉者媒介選択のあり方をも変える可能性がある。

Table 2-1: Survey area, number of surveys, length of census route, vegetation type and altitude ranges of the area in which the flower census was performed.

Area	Number of surveys	Length of census route (km)	Vegetation ^a
Chichi-jima Island			
Nagasaki	18	0.5	S
Asahi-yama	20	1.3	D, R
Asahi-daira	9	0.2	S, R
Yoakedaira	3	0.9	D, S
Higashi-daira	20	1.1	D, S
Hatsuneura	19	1.0	D, S
Chuusan	13	0.4	D, R
Shigureyama	2	1.2	D, R
Kitafukurozawa	15	1.0	C, H
Sakaiura	4	1.1	C, H
Maihama	12	0.2	C, H
Kasayama	10	0.2	S, R
Haha-jima Island			
Sekimon	14	2.2	M
Sakaigatake	16	1.4	M, S
Nagahama	6	0.8	M, C
Yashihama	4	0.5	C
Chibusayama	7	4.2	M, D
Higashiyama	3	2.5	D, R
Kuwanokiyama	17	0.7	M
Nishiura	8	0.9	D
Omotohama	14	1.0	D, C
Minamisaki	2	1.6	D, C
Nakanotaira	13	0.8	D, H
Satellite islands			
Ani-jima	6	1.4	D, S, C, R
Ototo-jima	3	1.2	D, C, R
Minami-shima	2	0.6	R, C
Nishi-jima	1	0.7	D, C, R
Muko-jima	1	2.1	R
Yome-jima	2	1.3	R
Nakoudo-jima	1	0.8	R
Nishino-shima	1	0.7	R
Mukou-jima	8	1.5	D, C, R
Hira-shima	3	0.8	D, C, R

^a M = mesic forest, D = dry forest, S = shrubland, C = coastal vegetation, R = rocky grassland, H = inhabited area

Table 2-2: Classification of the flower characteristics in the survey: Trait number, abbreviation of species features used in the Appendix and the unification of features for statistical analysis.

Number	Traits	Feature (Abbreviation)	Unified features
1	Type	E: endemic, I: indigenous	
2	RDB category ¹	Ex: Extinct, C: threatened (critically endangered) E: threatened (endangered), V: threatened (vulnerable) L: low risk (near threatened), D: data deficient	
3	Population on islands	A: abundant, C: common, Rr: rare and wide distribution Rn: rare and narrow distribution	
4	Life form	T: tree, S: shrub, P: perennial herb, A: annual, V: vine	W (wood; T + S + V) H (herb, A + P + V)
5	Sex	H: hermaphrodite, Mo: monoecy, D: dioecy, Am: andromonoecy Gm: gynomonoecy, Mix: mixed	M(monoecy; Mo + Am + Gm + Mix) H (H), D (D)
6	Flower habit	S: canopy surface, U: forest understory, O: open space, H: hydrophyte	S (S), U (U), O (O + H)
7	Flower shape	Be: bell, Br: brush, D: dish, Fi: fig, Fu: funnel I: inconspicuous (with no optical attraction), T: tube, Z: zygomorphic	I (Br + Fi + I), D (D) T (Be + Fu + T), Z (Z)
8	Flower color	Bl: blue, Bk: black, Br: brown, G: green, P: pink, R: red, V: violet W: white, Y: yellow, *: calyx, stamen, stigma, bract, inflorescence no mark: corolla	S (subdued; Bk + Br + G) V (vivid, Bl + P + R + V) W (W), Y (Y)
9	Flower longevity	S: short (< 2 day), M: medium (2-4), L: long (4-6), Vl: very long (> 6) -: no available information, no mark: observed data (average)	
10	Flower size	Vs: very small (< 5 mm in diameter), S: small (5-10 mm) M: medium (10-30 mm), L: large (> 30mm)	L (L), S (M + S), Vs (Vs)
11	Flowers / inflorescence	I: 1-10, 10: 11-100, 100: 101-1000, 1000: more than 1001	I (1), 10 (10), 100 (100 + 1000)
12	Inflorescences / plant	I: 1-10, 10: 11-100, 100: 101-1000, 1000: 1001-10000 10000: more than 10001	
13	Pollination	A: anemophily, H: hydrophily, I: insect, V: vertebrate, *: specialist	A (abiotic; A +H), B (biotic; I +V)
14	Observed visitors	Hb: honeybees, Xb: <i>Xylocopa</i> bees, Eb: endemic small bees Be: other bees, F: flies, Bt: beetles, Bu: butterflies, Bi: birds, M: moths A: ants, T: thrips, -: observed but no visitors, (): night *: literature only	

¹ RDB = Red Data Book (Environmental Agency of Japan, 2000)

Table 2-3: Association of floral characteristics (rows) by sex expression (columns). The observed/expected number of species (genera) for each feature is shown for each cell. $N = 269$ species (161 genera) for all comparisons. A conservative rejection level is $P = 0.05/247 = 0.0002$.

Traits and features	Dioecy	Hermaphrodite	Monoecy	df	G	P
Pollination				2	9.11	0.0103
Abiotic	4/10 (3/4)	53/53 (25/29)	14/9 (10/6)		(4.60)	(0.1002)
Biotic	32/26 (12/11)	147/147 (97/93)	19/24 (14/18)			
Life form				2	50.95	< 0.0001
Herb	4/22 (3/10)	144/123 (90/78)	17/20 (10/15)		(22.43)	(< 0.0001)
Wood	32/14 (12/5)	56/77 (32/44)	16/13 (14/9)			
Flower color				6	4.90	0.5564
Subdued	9/12 (6/5)	70/67 (36/38)	11/11 (8/7)		(6.42)	(0.3774)
Vivid	4/6 (1/3)	35/33 (27/23)	6/6 (3/5)			
White	18/13 (4/5)	66/72 (44/45)	13/12 (11/9)			
Yellow	5/5 (4/2)	29/28 (15/16)	3/5 (2/3)			
Flower shape				6	19.72	0.0031
Dish	16/15 (6/6)	84/84 (48/48)	13/14 (9/9)		(22.53)	(0.0010)
Inconspicuous	12/11 (8/5)	56/63 (28/37)	17/10 (13/7)			
Tube	8/7 (1/3)	38/36 (28/23)	3/6 (2/5)			
Zygomorphic	0/3 (0/2)	22/16 (18/14)	0/3 (0/3)			
Flower size				4	21.14	0.0003
Large	7/11 (0/5)	75/63 (47/38)	3/10 (3/7)		(24.25)	(< 0.0001)
Small	18/10 (11/5)	47/58 (32/39)	13/10 (8/8)			
Very small	11/14 (4/6)	78/79 (43/45)	17/13 (13/9)			
Habit				4	35.56	< 0.0001
Open	16/25 (9/10)	156/138 (91/84)	13/23 (11/17)		(17.20)	(0.0018)
Surface	16/6 (6/3)	22/36 (14/22)	10/6 (9/4)			
Understory	4/5 (0/2)	22/27 (17/16)	10/4 (4/3)			
Inflorescence size				4	7.36	0.1183
1	7/8 (2/3)	49/44 (34/28)	3/7 (1/6)		(9.67)	(0.0464)
10	15/18 (8/8)	102/102 (60/62)	20/17 (14/12)			
100	14/10 (5/4)	49/54 (28/32)	10/9 (9/6)			

Table 2-4: Association of floral characteristics (rows) by flower shape (columns). The observed/expected number of species (genera) for each feature is shown for each cell. $N = 269$ species (161 genera) for all comparisons. A conservative rejection level is $P = 0.05/247 = 0.0002$.

Traits and features	Dish	Inconspicuous	Tube	Zygomorphic	df	G	P
Pollination					3	219.84	< 0.0001
Abiotic	1/30 (1/15)	70/22 (37/12)	0/13 (0/7)	0/6 (0/4)		(111.14)	(< 0.0001)
Biotic	112/83 (62/48)	15/63 (12/37)	49/36 (31/24)	22/16 (18/14)			
Life form					3	29.19	< 0.0001
Herb	55/69 (35/40)	67/52 (34/31)	24/30 (19/20)	19/13 (15/12)		(5.9)	(0.1154)
Wood	58/44 (28/23)	18/33 (15/18)	25/19 (12/11)	3/9 (3/6)			
Sex expression					6	19.72	0.0031
Dioecy	16/15 (6/6)	12/11 (8/5)	8/7 (1/3)	0/3 (0/2)		(22.53)	(0.0010)
Hermaphrodite	84/84 (48/48)	56/63 (28/37)	38/36 (28/23)	22/16 (18/14)			
Monoecy	13/14 (9/9)	17/10 (13/7)	3/6 (2/5)	0/3 (0/3)			
Flower color					9	141.77	< 0.0001
Subdued	15/38 (8/20)	69/28 (36/15)	3/16 (3/10)	3/7 (3/6)		(64.41)	(< 0.0001)
Vivid	21/19 (15/12)	2/14 (2/9)	16/8 (9/6)	6/4 (5/3)			
White	59/41 (32/23)	7/31 (6/18)	23/18 (15/11)	8/8 (6/7)			
Yellow	18/16 (8/8)	7/12 (5/6)	7/7 (4/4)	5/3 (4/2)			
Flower size					6	166.75	< 0.0001
Large	41/36 (23/20)	0/27 (0/15)	27/15 (14/10)	17/7 (13/6)		(85.74)	(< 0.0001)
Small	49/33 (25/20)	10/25 (9/16)	14/14 (12/10)	5/9 (5/6)			
Very small	23/45 (15/23)	75/33 (40/18)	8/19 (5/12)	0/9 (0/7)			
Habit					6	42.84	< 0.0001
Open	74/78 (45/43)	66/58 (34/34)	34/34 (22/21)	11/15 (10/12)		(33.34)	(< 0.0001)
Surface	32/20 (17/11)	12/15 (10/9)	4/9 (2/6)	0/4 (0/3)			
Understory	7/15 (1/8)	7/11 (5/6)	11/7 (7/4)	11/3 (8/2)			
Inflorescence size					6	44.70	< 0.0001
1	34/25 (20/14)	6/19 (4/11)	15/11 (9/7)	4/5 (4/4)		(23.42)	(0.0007)
10	56/58 (28/32)	37/43 (23/25)	27/25 (18/16)	17/11 (13/9)			
100	23/31 (15/16)	42/23 (22/13)	7/13 (4/8)	1/6 (1/5)			

Table 2-5: Association of floral characteristics (rows) by flower color (columns). The observed/expected number of species (genera) for each feature is shown for each cell. $N = 269$ species (161 genera) for all comparisons. A conservative rejection level is $P = 0.05/247 = 0.0002$.

Traits and features	Subdued	Vivid	White	Yellow	df	G	P
Pollination					3	136.79	< 0.0001
Abiotic	63/24 (33/12)	1/12 (1/7)	4/26 (3/14)	3/10 (1/5)		(71.26)	(< 0.0001)
Biotic	27/66 (17/38)	44/33 (30/24)	93/71 (56/45)	34/27 (20/16)			
Life form					3	45.44	< 0.0001
Herb	74/55 (42/32)	31/28 (22/20)	35/59 (25/38)	25/23 (14/13)		(21.98)	(< 0.0001)
Wood	16/35 (8/18)	14/17 (9/11)	62/38 (34/21)	12/14 (7/8)			
Sex expression					6	4.90	0.5564
Dioecy	9/12 (6/5)	4/6 (1/3)	18/13 (4/5)	5/5 (4/2)		(6.42)	(0.3774)
Hermaphrodite	70/67 (36/38)	35/33 (27/23)	66/72 (44/45)	29/28 (15/16)			
Monoecy	11/11 (8/7)	6/6 (3/4)	13/12 (11/9)	3/5 (2/3)			
Flower shape					9	141.77	< 0.0001
Dish	15/38 (8/20)	21/19 (15/12)	59/41 (32/23)	18/16 (8/8)		(64.41)	(< 0.0001)
Inconspicuous	69/28 (36/15)	2/14 (2/9)	7/31 (6/18)	7/12 (5/6)			
Tube	3/16 (3/10)	16/8 (9/6)	23/18 (15/11)	7/7 (4/4)			
Zygomorphic	3/7 (3/6)	6/4 (5/3)	8/8 (6/7)	5/3 (4/2)			
Flower size					6	96.65	< 0.0001
Large	4/28 (4/16)	18/14 (12/10)	45/31 (24/18)	18/12 (10/7)		(40.81)	(< 0.0001)
Small	16/26 (10/16)	16/13 (12/10)	34/28 (22/19)	12/11 (7/7)			
Very small	70/35 (36/19)	11/18 (7/12)	18/38 (13/22)	7/15 (4/8)			
Habit					6	21.17	0.0017
Open	70/62 (38/34)	36/31 (27/21)	51/67 (31/41)	28/25 (15/14)		(14.84)	(0.0216)
Surface	11/16 (6/9)	3/8 (3/6)	29/17 (17/11)	5/7 (3/4)			
Understory	9/12 (6/7)	6/6 (1/4)	17/13 (11/8)	4/5 (3/3)			
Inflorescence size					6	34.47	< 0.0001
1	8/20 (5/11)	18/10 (13/7)	16/21 (9/14)	17/8 (10/5)		(21.62)	(0.0014)
10	47/46 (28/25)	20/23 (14/16)	56/49 (34/30)	14/19 (6/11)			
100	35/24 (17/13)	7/12 (4/8)	25/26 (16/15)	6/10 (5/5)			

Table 2-6: Species list of nectar volume detected more than 0.1 μ l accompany with sugar concentration, flower longevity and flower depth.

Species (family)	Nectar		Sugar	N	Flower	N	Flower
	N	volume (μ L)	concentration (%)		longevity (d)		depth (mm)
<i>Gardenia boninensis</i> (Rubiaceae)*	2	16.7	27.5	3	5.7	6	44.8
<i>Schima mertensiana</i> (Theaceae)*	7	8.0	-	37	3.4	5	15.6
<i>Metrosideros boninensis</i> (Myrtaceae)*	6	7.2	12.3	23	2.6	8	17.5
<i>Rhaphiolepis umbellata</i> (Rosaceae)	15	4.2	35.6	38	3.1	10	8.1
<i>Morinda citrifolia</i> (Rubiaceae)	4	3.3	33.3	7	1.0	9	12.5
<i>Scutellaria longiuba</i> (Labiatae)*	6	2.5	17.0	27	4.1	13	43.4
<i>Mucuna gigantea</i> (Leguminosae)	1	1.8	36.0	-	-	1	33.5
<i>Hernandia nymphaeifolia</i> (Hernandiaceae)	5	1.8	-	41	1.5	1	5.5
<i>Hibiscus glaber</i> (Malvaceae)*	10	1.5	-	22	1.4	3	31.1
<i>Pittosporum chichijimense</i> (Pittosporaceae)*	3	1.4	-	-	-	3	11.2
<i>Lobelia boninensis</i> (Campanulaceae)*	6	1.2	-	20	2.0	7	8.4
<i>Photinia wrightiana</i> (Rosaceae)	5	1.2	32.5	-	-	-	-
<i>Santalum boninense</i> (Santalaceae)*	9	1.1	55.0	113	1.2	7	2.9
<i>Elaeagnus roundata</i> (Elaeagnaceae)*	6	1.0	-	12	1.8	10	4.8
<i>Scaevola frutescens</i> (Goodeniaceae)	10	0.7	-	28	3.6	5	10.8
<i>Sophora tomentosa</i> (Leguminosae)	5	0.6	55.3	7	3.0	5	14.9
<i>Elaeocarpus photiniaefolius</i> (Elaeocarpaceae)*	4	0.6	-	18	6.2	4	8.4
<i>Psychotria homalosperma</i> (Rubiaceae)*	5	0.5	-	-	-	5	12.3
<i>Alpinia bilamellata</i> (Zingiberaceae)*	2	0.5	-	22	1.6	2	9.6
<i>Vaccinium boninense</i> (Ericaceae)*	4	0.5	-	39	5.2	10	10.2
<i>Vitex rotundifolia</i> (Verbenaceae)	29	0.5	-	16	1.2	11	7.2
<i>Terminalia catappa</i> (Combretaceae)	8	0.5	-	53	1.5	9	0.7
<i>Syzygium cleyeraefolium</i> var. <i>microphyllum</i> (Myrtaceae)*	18	0.4	-	28	2.0	7	2.6
<i>Tarenna subsessilis</i> (Rubiaceae)*	5	0.4	-	53	4.2	5	4.6
<i>Planchonella obovata</i> (Sapotaceae)	5	0.4	-	-	-	11	3.1
<i>Ipomoea pes-caprae</i> (Convolvulaceae)	12	0.4	-	20	1.0	8	35.5
<i>Wikstroemia pseudoretusa</i> (Thymelaeaceae)*	11	0.3	-	24	5.4	9	6.9
<i>Ilex mertensii</i> (Aquifoliaceae)*	10	0.2	-	8	4.4	4	0.0
<i>Hibiscus tiliaceus</i> (Malvaceae)	2	0.2	-	8	1.0	4	57.9
<i>Geniostoma glabrum</i> (Loganiaceae)*	6	0.1	-	119	2.4	5	1.5
<i>Platanthera boninensis</i> (Orchidaceae)*	11	0.1	-	-	-	11	16.9
<i>Ixeris longirostra</i> (Compositae)*	5	0.1	-	12	1.7	5	4.1
<i>Satakenia liukuensis</i> (Palmae)*	5	0.1	-	-	-	-	-
<i>Ochrosia nakaiana</i> (Apocynaceae)*	4	0.1	-	118	1.1	2	4.3
<i>Osmanthus insularis</i> (Oleaceae)	5	0.1	-	15	2.9	7	2.7

* Endemic species

Table 2-7: List of native flowering plants and its characteristics on the Ogasawara Islands. The meanings of abbreviations were showed in Table 2-2. The order of family was according to Melchior (1964).

Family	Species	Plant			Floral traits				Display				Pollination		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Cupressaceae	<i>Juniperus taxifolia</i>	E	V	Rw	S	D	O	I	Br	-	S	10	100	A	
Ulmaceae	<i>Celtis boninensis</i>	E	-	C	T	Mo	S	I	Y	-	Vs	10	10000	A	Hb*, -
Ulmaceae	<i>Trema orientalis</i>	I	-	C	T	Mx	S	I	W	M	Vs	10	10000	A	Hb*, -
Moraceae	<i>Ficus boninensis</i>	E	C	Rn	T	D	S	Fi	G	-	Vs	1*	1000	I*	Be*
Moraceae	<i>F. iidana</i>	E	C	Rn	T	D	S	Fi	G	-	Vs	1*	1000	I*	Be*
Moraceae	<i>F. nishimurae</i>	E	C	Rw	T	D	S	Br	G	-	S	10	10000	A	
Moraceae	<i>Morus boninensis</i>	E	C	Rn	T	Mo	O	I	R	-	Vs	100	1	A	
Moraceae	<i>Boehmeria boninensis</i>	E	C	Rn	P	Mo	O	I	R	-	Vs	10	10	A	
Urticaceae	<i>Procris boninensis</i>	E	C	Rn	P	Mo	O	I	R	-	Vs	10	10	A	
Santalaceae	<i>Santalum boninense</i>	E	E	Rn	S	H	O	Be	W	S	S	10	100	I	Hb.(M),(cockroach)
Loranthaceae	<i>Korhalsella japonica</i>	I	-	C	S*	Mo	S	I	G	-	Vs	10	1	I	
Polygonaceae	<i>Persicaria hydropteris</i>	I	-	C	A	H	O	Be	G	-	Vs	10	10	I	
Polygonaceae	<i>Rumex japonicus</i>	I	-	C	P	H	O	Be	G	-	Vs	100	1	I	
Nyctaginaceae	<i>Boerhavia diffusa</i>	I	-	C	P	H	O	T	P	-	S	10	10	I	
Nyctaginaceae	<i>Pisonia umbellifera</i>	I	-	C	T	D	S	D	W	-	S	10	1000	I	
Molluginaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	I	-	C	P	H	O	D	P	-	M	1	10	I	
Aizoaceae	<i>Terragonia tetragonitoides</i>	I	-	C	P	H	O	D	Y	-	Vs	1	10	I	
Portulacaceae	<i>Talinum crassifolium</i>	I	-	Rw	A	H	O	D	W	-	S	1	10	I	
Caryophyllaceae	<i>Cerastium holosteoides</i> var. <i>hallaisanense</i>	I	-	C	A	H	O	D	W	-	M	1	10	I	
Caryophyllaceae	<i>Drymaria cordata</i> var. <i>pacifica</i>	I	-	C	A	H	O	D	W	-	S	1	10	I	
Caryophyllaceae	<i>Sagina maxima</i>	I	-	C	A	H	O	D	W	-	S	1	10	I	
Caryophyllaceae	<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	I	-	C	A	H	O	D	W	-	M	1	10	I	
Caryophyllaceae	<i>S. media</i>	I	-	C	A	H	O	D	W	-	M	1	10	I	
Anarabaceae	<i>Achyranthes obtusifolia</i>	I	-	C	P	H	O	D	W	-	S	10	10	I	
Lauraceae	<i>Cassytha filiformis</i>	I	-	C	V	H	O	D	W	-	Vs	10	100	I	
Lauraceae	<i>Cinnamomum pseudopodunculatum</i>	E	-	Rw	T	H	S	D	G	M	S	10	100	I	F, T
Lauraceae	<i>Machilus boninensis</i>	E	-	C	T	H	S	D	G	-	S	10	100	I	
Lauraceae	<i>M. kobu</i>	E	-	Rw	T	H	S	D	G	-	S	10	100	I	
Lauraceae	<i>M. pseudokobu</i>	E	-	Rw	T	H	S	D	G	-	S	10	100	I	
Lauraceae	<i>M. japonicus</i> var. <i>kasanoi</i>	I	-	Rw	T	H	S	D	G	-	S	10	100	I	
Lauraceae	<i>Neolitsea aurata</i>	I	-	C	T	D	S	D	Y	L	S	10	100	I	-(M)
Lauraceae	<i>N. boninensis</i>	E	-	C	T	D	S	D	W	-	S	10	1000	I	Hb*, F
Hernandiaceae	<i>Hernandia nymphaeifolia</i>	I	-	A	T	Gm	S	D	W	S	M	10	1000	I	Hb., Xb, F, (-)
Ranunculaceae	<i>Clematis boninensis</i>	E	V	C	V	H	O	D	W	L	L	10	10	I	
Piperaceae	<i>Peperomia boninensis</i>	E	V	Rn	P	H	O	I	W	-	Vs	100	10	I	
Piperaceae	<i>Piper kadzura</i>	I	-	Rn	V	D	O	I	W	-	Vs	100	100	A	
Piperaceae	<i>P. postelsianum</i>	E	C	Rn	P	D	O	I	W	-	Vs	100	100	A	
Theaceae	<i>Eurya boninensis</i>	E	E	Rn	S	D	O	D	W	-	S	10	1000	I	Hb.(M),(A)
Theaceae	<i>Schinus molle</i>	E	E	A	T	H	S	D	W	M	L	10	100	I	Hb., Xb, Eb, Be*, Bu*, M., A., T., grasshopper lizard, (M), (B), (grasshopper), (mayfly)
Guttiferae	<i>Calophyllum inophyllum</i>	I		A	T	H	S	D	W	M	M	10	1000	I	Hb., Xb, Bi, (A)
Papaveraceae	<i>Corydalis heterocarpa</i> var. <i>brachystyla</i>	I		C	A	H	U	T	Y	-	M	10	10	I	
Cruciferae	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	I		C	A	H	O	D	W	-	Vs	10	10	I	
Hamamelidaceae	<i>Distylium leidotum</i>	E		A	T	Am	S	I	R	-	S	100	100	I	Hb

Continued

Family	Species	Plant			Floral traits					Display				Pollination		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Crassulaceae	<i>Sedum boninense</i>	E	V	Rn	P	H	O	D	Y	-	S	I	I	I	-	
Pittosporaceae	<i>Pittosporum beecheyi</i>	E	V	Rw	S	D	U	Be	W	L	M	I	I	I	F,M,A,(M),(A)	
Pittosporaceae	<i>P. boninense</i>	E	C	T	T	D	S	Be	W	M	M	I	I	I	Hb,F,T,(F),(M),(A)	
Pittosporaceae	<i>P. chichijimense</i>	E	C	Rn	S	D	U	Be	W	-	M	I	I	I	T	
Pittosporaceae	<i>P. parvifolium</i>	E	C	Rn	S	D	O	Be	W	-	M	I	I	I	-	
Rosaceae	<i>Osteomeles boninensis</i>	E	V	C	S	H	O	D	W	M	M	I	I	I	Hb,Eb,F,A	
Rosaceae	<i>O. lanata</i>	E	V	C	S	H	O	D	W	-	M	I	I	I	Hb	
Rosaceae	<i>Photinia wrightiana</i>	I	V	C	T	H	S	D	W	M	S	I	I	I	Hb	
Rosaceae	<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	I	C	Rw	S	H	S	D	W	M	M	I	I	I	Hb,Eb,F,Bi	
Rosaceae	<i>Rubus nakaii</i>	E	C	Rw	S	H	O	D	W	M	L	I	I	I	-	
Rosaceae	<i>R. nishimuranus</i>	I	C	S	S	H	O	D	W	M	L	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>Caesalpinia bonduc</i>	I	Rw	V	V	H	O	D	Y	-	S	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>C. globulorum</i>	I	Rw	V	V	H	O	D	Y	-	M	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>Canavalia linata</i>	I	C	V	A	H	O	Z	P	-	L	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>C. occidentalis</i>	I	Rw	A	A	H	O	Z	Y	-	M	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>Mucuna gigantea</i>	I	L	Rw	V	H	U	Z	G	-	L	I	I	I	-	
Leguminosae	<i>Sophora tomentosa</i>	I	V	Rw	S	H	O	Z	Y	M	M	I	I	I	Hb	
Leguminosae	<i>Vigna marina</i>	I	C	V	S	H	O	Z	Y	-	M	I	I	I	-	
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> var. <i>trichocaulon</i>	I	C	P	T	H	O	Fu	Y	-	S	I	I	I	Hb,F	
Euphorbiaceae	<i>Claoxylon centenarium</i>	E	V	Rw	T	Mo	U	Br	W	-	Vs	I	I	I	Be,F,A	
Euphorbiaceae	<i>Drypetes integrifera</i>	E	V	Rw	T	D	S	I	Y	-	S	I	I	I	-	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia piliitifera</i> var. <i>glaberrima</i>	E	D	C	A	H	O	D	G	-	Vs	I	I	I	-	
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus debilis</i>	I	C	A	A	Mo	O	D	R	-	Vs	I	I	I	-	
Rutaceae	<i>Boninia glabra</i>	E	C	T	T	D	U	D	W	M	S	I	I	I	Hb,F,Bt,A,T,(A)	
Rutaceae	<i>B. grisea</i>	E	C	T	T	D	S	D	W	-	S	I	I	I	Hb,Eb,Be,F,A,T,bug	
Rutaceae	<i>B. grisea</i> var. <i>crassifolia</i>	E	E	Rn	S	D	O	D	W	-	S	I	I	I	-	
Rutaceae	<i>Euodia nishimurae</i>	E	C	Rw	T	D	S	D	W	M	S	I	I	I	Hb,F	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i> var. <i>boninshimae</i>	E	C	T	T	D	S	D	W	M	S	I	I	I	Hb*	
Rutaceae	<i>Z. beecheyanum</i>	I	Rw	S	D	D	O	I	G	M	S	I	I	I	Hb,F,A	
Meliaceae	<i>Melia azedarach</i>	I	C	T	T	H	S	D	V	-	M	I	I	I	Hb,F,A,bug	
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	I	C	S	Mo	O	S	D	G	-	M	I	I	I	-	
Sapindaceae	<i>Sapindus mikorossi</i>	I	C	T	Mo	S	D	S	D	W	S	I	I	I	-	
Aquifoliaceae	<i>Ilex beecheyi</i>	E	C	C	T	D	S	D	W	-	M	I	I	I	Hb,Eb,F,A	
Aquifoliaceae	<i>I. matanoana</i>	E	V	Rw	S	D	O	D	W	L	M	I	I	I	Hb,F	
Aquifoliaceae	<i>I. mertensii</i>	E	V	C	T	D	S	D	W	S	M	I	I	I	F	
Celastraceae	<i>Euonymus boninensis</i>	E	V	Rw	S	H	O	D	W	S	M	I	I	I	-	
Vitaceae	<i>Cayratia japonica</i>	I	C	V	T	H	O	D	G	-	Vs	I	I	I	-	
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus photinifolius</i>	E	A	T	T	H	S	D	W	L	M	I	I	I	Hb,F	
Malvaceae	<i>Hibiscus glaber</i>	E	A	T	T	H	S	Be	Y	S	L	I	I	I	Hb,Xb,Eb,Be*,F,Bt,Bu*,A	
Malvaceae	<i>H. filiaceus</i>	I	C	T	T	H	O	Be	Y	S	L	I	I	I	A	
Malvaceae	<i>Mahoe pusilla</i>	I	Rw	P	P	H	O	D	P	-	M	I	I	I	-	
Malvaceae	<i>Sida acuta</i>	I	Rw	P	P	H	O	D	Y	-	M	I	I	I	-	
Thymelaeaceae	<i>Wikstroemia pseudoretusa</i>	E	V	C	S	D	O	T	Y	L	S	I	I	I	Hb,A,T,(*)	
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus rotundata</i>	E	C	S	S	H	O	T	W	M	S	I	I	I	Hb,F,T,(*)	

Continued

Family	Species	Plant			Floral traits				Display				Pollination		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Stachyruaceae	<i>Stachyurus macrocarpus</i>	E	C	Rn	S	Mix	U	Be	W	VI	S	10	100	I	F,(F),(M)
Stachyruaceae	<i>S. macrocarpus</i> var. <i>prunifolius</i>	E	C	Rn	S	Mix	U	Be	W	-	S	10	100	I	
Cucurbitaceae	<i>Trichosanthes boninensis</i>	E	C	Rw	V	Mo	O	T	W	-	M	10	10	I	
Myrtaceae	<i>Metrosideros boninensis</i>	E	E	Rw	T	H	S	D	R	M	L	10	1000	V	Hb,Xb,Bi,lizard
Myrtaceae	<i>Syzygium cleyerifolium</i>	E	V	C	T	H	S	D	W	M	M	10	1000	I	Eb,Be,F,A
Myrtaceae	<i>S. cleyerifolium</i> var. <i>microphyllum</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	W	M	L	1	100	I	Hb,Eb,Be,F,Bt,A,T,bug,cricket
Melastomataceae	<i>Melastoma tetramerum</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	P	S	L	1	100	I	Xb,F,A
Melastomataceae	<i>M. tetramerum</i> var. <i>pentapetalum</i>	E	V	Rw	S	H	O	D	P	S	L	1	100	I	Xb,A,T
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	I	I	A	T	Gm	S	D	W	S	S	100	100	I	Hb,Be,F
Onagraceae	<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	I	I	C	A	H	O	D	Y	-	S	1	10	I	
Onagraceae	<i>L. octovalvis</i>	I	I	C	A	H	O	D	Y	-	M	1	10	I	
Araliaceae	<i>Fuscia oligocarpella</i>	E	V	Rw	P	D	S	Br	G	M	S	100	10	I	Hb,F
Umbelliferae	<i>Centella asiatica</i>	I	I	C	P	H	O	D	V	-	Vs	1	100	I	
Umbelliferae	<i>Hydrocotyle maritima</i>	I	I	C	P	H	O	D	G	-	Vs	1	100	I	
Umbelliferae	<i>H. sibirhioides</i>	I	I	C	P	H	O	D	W	-	Vs	10	100	I	
Umbelliferae	<i>Peucedanum boninense</i>	I	L	Rw	P	H	O	D	W	-	Vs	1000	1	I	Hb*
Ericaceae	<i>Rhododendron boninense</i>	E	C	Rn	S	H	O	Fu	W	L	M	10	100	I	Eb,M,A,T,(M)
Ericaceae	<i>Vaccinium boninense</i>	E	V	C	S	H	O	Be	W	S	M	100	100	I	Hb*,F,T,(M),(cockroach),(gecko)
Myrsinaceae	<i>Ardisia sieboldii</i>	I	E	V	Rw	M	S	D	W	L	S	100	100	I	A
Myrsinaceae	<i>Myrsine maximowiczii</i>	E	V	Rw	T	M	S	D	W	L	S	100	100	I	
Myrsinaceae	<i>M. okabeana</i>	E	E	Rn	T	M	S	D	W	-	S	100	100	I	
Primulaceae	<i>Lysimachia japonica</i>	I	I	C	P	H	O	D	Y	-	S	1	10	I	
Primulaceae	<i>L. rubida</i>	E	Rw	Rw	P	H	O	Be	W	L	M	10	1	I	Eb,F,A,(M)
Plumbaginaceae	<i>Limonium wrightii</i>	I	V	Rn	P	H	O	T	R	-	Vs	10	10	I	Eb,F,A,T
Sapotaceae	<i>Planchonella boninensis</i>	E	C	Rn	T	D	S	D	W	-	Vs	100	100	I	
Sapotaceae	<i>P. obovata</i>	I	I	A	T	H	O	D	W	-	Vs	100	100	I	Hb,Bt
Sapotaceae	<i>P. obovata</i> var. <i>dubia</i>	I	V	Rn	S	H	O	D	W	-	Vs	100	100	I	
Symplocaceae	<i>Symplocos boninensis</i>	E	V	Rn	T	H	O	D	W	-	M	10	100	I	Hb,Be,bug
Symplocaceae	<i>S. kawakamii</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	W	-	M	10	100	I	Hb,F,(M)
Symplocaceae	<i>S. pergracilis</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	W	-	M	10	100	I	Hb,Eb,F,A,T*
Oleaceae	<i>Ligustrum micranthum</i>	E	C	C	T	H	O	D	W	M	S	100	100	I	Hb,A,T,(gecko)
Oleaceae	<i>Osmanthus insularis</i>	I	I	C	T	H	O	D	W	M	S	10	100	I	Hb,Be-A,T
Loganiaceae	<i>Geniostoma glabrum</i>	E	V	C	T	H	S	Be	W	M	Vs	10	100	I	Hb,Be-F,(M),(Bt),(A)
Apocynaceae	<i>Ochrosia nakatana</i>	E	C	C	T	H	S	T	W	S	S	100	100	I	-,(M),(cockroach)
Apocynaceae	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	I	I	C	A	H	O	T	W	M	M	10	100	I	
Rubiaceae	<i>Galium spurium</i> var. <i>echinospermon</i>	E	V	C	S	H	O	D	W	L	Vs	10	10	I	Eb,F,A,T,(C)
Rubiaceae	<i>Gardenia boninensis</i>	E	V	C	S	H	O	T	W	L	L	1	100	I	Hb,Xb,Eb,Be*,F,M,A
Rubiaceae	<i>Hedyotis leptopetala</i>	E	L	C	S	H	O	T	P	L	M	10	100	I	Eb,F,A
Rubiaceae	<i>H. hookeri</i>	E	V	Rw	S	H	O	T	P	-	M	10	100	I	
Rubiaceae	<i>Morinda boninensis</i>	E	V	C	V	H	O	D	G	-	S	10	100	I	Eb,Be-A
Rubiaceae	<i>M. boninensis</i> var. <i>hahajimensis</i>	E	V	C	V	H	O	D	G	-	S	10	100	I	Hb,Be-A
Rubiaceae	<i>M. citrifolia</i>	I	I	Rw	S	H	O	T	W	S	M	10	100	I	Hb,Eb,Bu,Bi,A
Rubiaceae	<i>Paederia scandens</i>	I	I	C	V	H	O	T	V	-	S	10	100	I	Hb,Be
Rubiaceae	<i>P. scandens</i> var. <i>maritima</i>	I	I	C	V	H	O	T	V	-	S	10	100	I	

Continued

Family	Species	Plant				Floral traits				Display				Pollination	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Rubiaceae	<i>Psychotria boninensis</i>	E		C	V	H	S	D	W	-	S	10	100	I	
Rubiaceae	<i>P. homalosperma</i>	E	V	C	T	H	O	T	W	-	M	10	100	I	Hb, Eb, Be*, Bt, (-)
Rubiaceae	<i>Tarenna subsessilis</i>	E		C	S	H	U	T	W	L	M	100	10	I	Hb, Be, (M), (A)
Convolvulaceae	<i>Evolvulus alsinoides</i>	I		Rw	P	H	O	T	V	-	S	1	10	I	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea gracilis</i>	I		Rn	V	H	O	Fu	P	-	L	1	100	I	
Convolvulaceae	<i>I. pes-caprae</i> subsp. <i>brasilensis</i>	I		C	V	H	O	Fu	P	S	L	1	100	I	Hb, Xb*, Eb, Be, F*, Bt
Convolvulaceae	<i>I. tuba</i>	I		Rn	V	H	O	Fu	Y	-	L	1	100	I	
Convolvulaceae	<i>Stictocardia tiliifolia</i>	I		Rw	V	H	O	Fu	P	-	L	1	100	I	Hb, Eb, Be, F
Boraginaceae	<i>Argusia argentea</i>	I		C	S	Gm	O	D	W	S	S	100	10	I	
Boraginaceae	<i>Bothriospermum tenellum</i>	I		C	A	H	O	D	Bl	-	Vs	10	10	I	
Boraginaceae	<i>Heliotropium ovalifolium</i> var. <i>depressum</i>	I		C	P	H	O	T	V	-	Vs	100	1	I	
Verbenaceae	<i>Callicarpa glabra</i>	E	C	Rn	S	D	U	T	P	-	Vs	100	10	I	
Verbenaceae	<i>C. nishimurae</i>	E		C	S	D	O	T	P	-	Vs	100	10	I	
Verbenaceae	<i>C. subpubescens</i>	E		C	T	D	O	T	P	S	Vs	100	100	I	Hb, Eb*
Verbenaceae	<i>Vitex rotundifolia</i>	E		C	S	H	O	Z	V	S	M	10	100	I	Hb, Eb, Be, F, A*, T, (B), (hermit crab)
Labiatae	<i>Ajuga boninensis</i>	E	C	Rn	P	H	O	Z	W	-	S	10	1	I	Hb, (-)
Labiatae	<i>Scutellaria longituba</i>	E	L	Rw	P	H	U	T	W	L	L	10	1	I	
Solanaceae	<i>Lycium sandwicense</i>	I		Rw	S	H	O	D	V	-	S	10	10	I	
Solanaceae	<i>Solanum biflorum</i> var. <i>glabrum</i>	I	C	Rn	P	H	O	D	W	-	M	1	10	I	-
Solanaceae	<i>S. nigrum</i>	I		C	A	H	O	D	W	-	S	1	10	I	Hb
Scrophulariaceae	<i>Tubocapsicum boninense</i>	I		Rn	P	H	O	D	W	-	S	1	10	I	
Scrophulariaceae	<i>Vandellia anagallis</i>	I		Rw	A	H	O	Z	P	-	S	1	10	I	
Orobanchaceae	<i>Veronica javanica</i>	I		C	A	H	O	Z	Bl	-	S	10	1	I	
Orobanchaceae	<i>Aeginetia indica</i>	I		Rw	A	H	O	Be	P	-	M	1	1	I	
Orobanchaceae	<i>Orobanchie boninensis</i>	E		Rw	A	H	U	Be	Y	-	M	1	1	I	(-)
Myoporaceae	<i>Myoporum boninense</i>	E		Rw	P	H	O	Be	W	-	S	10	1	I	Hb, Eb, A, T
Caprifoliaceae	<i>Sambucus javanica</i> var. <i>formosana</i>	E		C	P	H	O	D	W	-	Vs	100	1	I	Hb, F
Caprifoliaceae	<i>Viburnum boninense</i>	E	V	Rw	S	H	U	D	W	-	Vs	100	10	I	
Campanulaceae	<i>Lobelia boninensis</i>	E	V	Rw	P	H	O	Z	W	M	M	100	1	I	Xb, Eb, Be, F, Bu, A
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia marginata</i>	E		Rn	P	H	O	Z	W	-	S	1	10	I	
Goodeniaceae	<i>Scaevola sericea</i>	I		A	S	H	O	Fu	V	M	M	10	100	I	Hb, Xb, Eb, Be*, F, Bt, A
Compositae	<i>Artemisia princeps</i>	I		C	P	Gm	O	D	G	-	S	100	10	A	
Compositae	<i>Cirsium boninense</i>	E	V	Rn	P	H	O	D	W	-	L	10	1	I	
Compositae	<i>C. toyoshimae</i>	E	Ex	-	P	H	O	D	P	-	L	10	1	I	
Compositae	<i>Crepidium amethystophyllum</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	W	L	S	10	10	I	Hb, F*, Bt*, M*
Compositae	<i>C. grandicollum</i>	E	E	Rn	P	H	O	D	W	M	Vs	10	1	I	Hb, A
Compositae	<i>C. tinguisfolium</i>	E	C	Rn	S	H	O	D	W	M	S	10	1	I	Hb, Eb, F, Bt, Bu*, M, A*
Compositae	<i>Dendrocalia crepidifolia</i>	E	V	Rw	T	D	O	D	P	VI	Vs	10	100	I	Hb, F, Bu
Compositae	<i>Eclipta prostrata</i>	I		C	A	H	O	D	W	-	S	1	10	I	
Compositae	<i>Ixeris debilis</i>	I		C	P	H	O	D	Y	-	M	1	10	I	
Compositae	<i>I. longirostra</i>	E	V	Rn	P	H	O	D	Y	S	S	1	1	I	Eb, F, M
Compositae	<i>I. stolonifera</i>	I		C	P	H	O	D	Y	-	M	1	10	I	
Compositae	<i>Kalimeris indica</i>	I		Rw	P	H	O	D	Bl	-	M	1	100	I	
Compositae	<i>Lactuca indica</i> f. <i>indivisa</i>	I		C	P	H	O	D	Y	-	L	100	1	I	

Continued

Family	Species	Plant			Floral traits				Display				Pollination		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Compositae	<i>Solidago altissima</i>	I		Rw	P	Gm	O	D	Y	-	Vs	100	I	I	
Compositae	<i>Sonchus oleraceus</i>	I		C	A	H	O	D	Y	-	M	1	I	I	Hb,F,T
Compositae	<i>Wedelia chinensis</i>	I		C	P	H	O	D	Y	-	M	1	I	I	
Compositae	<i>Youngia japonica</i>	I		C	A	H	O	D	Y	-	S	10	I	I	Hb
Potamogetonaceae	<i>Ruppia maritima</i>	I	E	Rn	A	H	H	I	G	-	Vs	1	I	H	
Triuridaceae	<i>Sciaphila japonica</i>	I	E	Rn	A	Mo	U	D	V	-	S	1	I	I	F
Triuridaceae	<i>S. okabeana</i>	E	V	Rn	A	Mo	U	D	V	-	S	1	I	I	
Triuridaceae	<i>S. tosaensis</i>	I	V	Rn	A	Mo	U	D	V	-	S	10	I	I	
Liliaceae	<i>Dianella ensifolia</i>	I		C	P	H	O	D	V	-	S	10	I	I	
Liliaceae	<i>Smilax china</i> var. <i>yanagita</i>	I		C	V	D	O	D	G	-	S	10	100	I	
Amaryllidaceae	<i>Crinum asiaticum</i> var. <i>sinicum</i>	I		C	P	H	O	T	W	-	L	10	I	I	
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea bulbifera</i>	I		C	V	D	O	D	G	-	Vs	10	100	I	
Commelinaceae	<i>Commelina benghalensis</i>	I		Rw	A	H	O	D	Bl	-	S	1	I	I	Hb*
Commelinaceae	<i>Murdannia angustifolia</i>	I		C	A	H	O	D	P	-	S	1	I	I	
Gramineae	<i>Aristida boninensis</i>	E	E	Rn	P	A	H	O	I	Br	Vs	1	10	A	
Gramineae	<i>Arrhaxon hispidus</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Boehriochloa parviflora</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Chloris dolichostachys</i>	I		C	A	H	O	I	Br	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Chrysopogon aciculatus</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	100	A	
Gramineae	<i>Cymbopogon tortilis</i> var. <i>goeringii</i>	I		C	P	Gm	O	I	Br	-	S	10	10	A	
Gramineae	<i>Cyrtococcum patens</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	10	A	
Gramineae	<i>Digitaria ciliaris</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>D. microbachne</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>D. plapycarpha</i>	E	E	Rw	P	H	O	I	G	-	Vs	10	10	A	
Gramineae	<i>D. pruriens</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Echinochloa colona</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>E. crus-galli</i> var. <i>caudata</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>E. crus-galli</i> var. <i>formosensis</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Eleusine indica</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Eragrostis amabilis</i>	I		C	A	H	O	I	Br	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Eragrostis bulbifera</i>	I		Rn	P	H	O	I	G	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Imperata cylindrica</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	I	A	
Gramineae	<i>Ischaemum ischaemoides</i>	E	E	Rw	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	1	A	
Gramineae	<i>Leptochloa panicea</i>	I	V	Rw	A	H	O	I	Br	-	Vs	1000	I	A	
Gramineae	<i>Lepturus repens</i>	I	L	C	P	H	O	I	Br	-	Vs	1000	10	A	
Gramineae	<i>Miscanthus boninensis</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	1	A	
Gramineae	<i>Opismenus compositus</i>	E	E	Rn	P	H	O	I	G	-	Vs	10	1	A	
Gramineae	<i>Paspalum toyamae</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	1	A	
Gramineae	<i>Paspalum scrobiculatum</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	
Gramineae	<i>Pennisetum purpureum</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	
Gramineae	<i>P. soridum</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	1	A	
Gramineae	<i>Poa annua</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	
Gramineae	<i>Sporobolus diander</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	
Gramineae	<i>S. virginicus</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	

Continued

Family	Species	Plant			Floral traits					Display				Pollination	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Gramineae	<i>Thuarea involuta</i>	I		Rw	P	Gm	O	I	G	-	Vs	1	100	A	
Gramineae	<i>Zoysia matrella</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	100	A	
Gramineae	<i>Z. tenuifolia</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	10	100	A	
Palmae	<i>Clinostigma savoryanum</i>	E	V	Rw	T	Mo	S	I	W	-	Vs	1000	1	I	Hb, Eb, Be, F, Bi, bug*
Palmae	<i>Livistona chinensis</i> var. <i>boninensis</i>	E	L	C	T	H	S	I	Y	-	Vs	1000	1	I	Eb, Be, F, (bat)*
Pandanaceae	<i>Freycinetia boninensis</i>	E	L	C	S	D	O	I	Y	-	S	100	10	I	F*, Bi*, A*, (bat)*
Pandanaceae	<i>Pandanus boninensis</i>	E	L	C	S	D	O	I	Y	-	S	100	1	I	Hb, A
Cyperaceae	<i>Bulbostylis barbata</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>Carex oahuensis</i> var. <i>robusta</i>	I		C	P	Mo	U	I	G	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>C. hattoriana</i>	E		A	P	Mo	U	I	G	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>C. toyoshimae</i>	E	V	Rn	P	Mo	U	I	G	-	Vs	10	1	A	
Cyperaceae	<i>Cladium chinense</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	100	A	
Cyperaceae	<i>Cyperus brevifolius</i> var. <i>brevifolius</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	100	A	
Cyperaceae	<i>C. cyperinus</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	100	A	
Cyperaceae	<i>C. cyperoides</i>	I		C	P	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>C. flavidus</i>	I		C	A	H	O	I	Br	-	Vs	100	100	A	
Cyperaceae	<i>C. odoratus</i>	I		C	P	H	O	I	Y	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>C. polystachyos</i>	I		C	A	H	O	I	G	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>C. rotundus</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>F. ferruginea</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>F. longispica</i> var. <i>boninensis</i>	E	E	Rw	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>F. longispica</i> var. <i>hahaqimensis</i>	E	C	Rw	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>F. militacea</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>Gahnia aspera</i>	I		C	P	Am	O	I	Bk	-	Vs	10	1	A	
Cyperaceae	<i>Machaerina glomerata</i>	I		C	P	Am	O	I	Y	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>M. nipponensis</i>	I		C	P	Am	O	I	Y	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora boninensis</i>	E	D	C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>R. chinensis</i> var. <i>curvoaristata</i>	E	V	Rn	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>R. rubra</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	
Cyperaceae	<i>Schoenus brevifolius</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>Scirpus grossus</i>	I		V	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>S. ternatensis</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	100	10	A	Hb*
Cyperaceae	<i>S. triquetus</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Cyperaceae	<i>Scleria levis</i>	I		C	P	H	O	I	Br	-	Vs	10	10	A	
Zingiberaceae	<i>Alpinia bilamellata</i>	E	C	Rw	P	Mo	H	O	Z	P	S	M	10	I	Hb
Zingiberaceae	<i>A. boninimensis</i>	E	E	Rn	P	H	O	U	Z	W	S	L	10	I	Xb, F, A, grasshopper
Orchidaceae	<i>Bulbophyllum boninense</i>	E	E	Rw	P	H	O	U	Z	Y	-	L	1	I	
Orchidaceae	<i>Calanthe hattorii</i>	E	C	Rw	P	H	O	U	Z	Y	VI	M	10	I	A, (A)
Orchidaceae	<i>C. hoshii</i>	E	C	Rn	P	H	O	U	Z	W	-	M	10	I	A, (-)
Orchidaceae	<i>Corymborkis subdensa</i>	E	E	Rw	P	H	O	U	Z	W	-	M	10	I	
Orchidaceae	<i>Eulophia toyoshimae</i>	E	E	Rw	P	H	O	U	Z	Br	VI	M	10	I	Bl, A, (Bl), (A)
Orchidaceae	<i>Gastrodia boninensis</i>	E	E	Rn	P	H	O	U	Be	Br	-	M	10	I	(-)
Orchidaceae	<i>Goodyera boninensis</i>	E	E	C	P	H	O	U	Be	W	VI	S	10	I	Hb, F, (-)

Continued

Family	Species	Plant			Floral traits					Display				Pollination	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Orchidaceae	<i>Liparis hostaeifolia</i>	E	C	Rn	P	H	U	Z	P	-	M	10	1	I	
Orchidaceae	<i>Luisia boninensis</i>	E	E	Rn	P	H	U	Z	G	-	S	1	1	I	
Orchidaceae	<i>Malaxis boninensis</i>	E	C	Rn	P	H	U	D	G	-	Vs	10	1	I	
Orchidaceae	<i>M. hahajimemsis</i>	E	C	Rn	P	H	U	D	V	-	Vs	10	1	I	
Orchidaceae	<i>Platanthera boninensis</i>	E	V	Rw	P	H	U	Z	W	-	M	10	1	I	Be,F ₁ (-)
Orchidaceae	<i>Zeuxine boninensis</i>	E	Ex	-	P	H	U	Z	W	-	S	10	1	I	-(M)



Fig. 2-1: Examples of the wide range characteristics for flowers endemic to the Ogasawara Islands. *Alpinia boninensis* (Zingiberaceae, 1) has large white flowers pollinated by endemic *Xylocopa ogasawarensis* (Anthophoridae, Hymenoptera) in the forest understory. *Bulbophyllum boninensis* (Orchidaceae, 2) has a few medium-sized yellow flowers and may be pollinated by specialist moth or by *X. ogasawarensis* in an understory habitat. *Eulophia toyosimae* (Orchidaceae, 3) and *Sciaphila okabeana* (Triuridaceae, 4) are also rare understory herbs and saprophytes. *Scutellaria longituba* (Labiatae, 5) has a very long flower tube compared with that of other *Scutellaria* species, but lepidopteran pollinators have not been observed. A highly endangered tree, *Claoxylon centinarium* (Euphorbiaceae, 6), has small subdued flowers that are mainly visited by flies. *Santalum boninense* (Santalaceae, 7) has small white bell-shaped flowers but sets few fruits despite frequent visit by honeybees. *Vaccinium boninense* (Ericaceae, 8) selects for certain pollinators by means of the narrow floral mouth. *Wikstroemia pseudoretusa* (Thymelaeaceae, 9) and *Dendrocacalia crepididifolia* (Compositae, 10) have evolved to dioecy in the Ogasawara Islands. *Myrsine maximowiczii* (Myrsinaceae, 11) and *Boninia glabra* (Rutaceae, 12) have many small white flowers, as is also the case for many endemic woody species. *Lobelia boninensis* (Campanulaceae, 13) has a monocarpic life cycle and the shape of its flowers is suited for the pollination of *X. ogasawarensis* (arrow). *Stachyurus macrocarpus* (Stachyuraceae, 14) is also a highly endangered shrub, and is pollinated by nocturnal moths (recorded by the video camera's "night shot" function). *Ligustrum micranthum* (Oleaceae, 15) and *Machilus boninensis* (Lauraceae, 16) are pollinated by flies. Introduced honeybees visit many endemic species including endangered species such as *Crepidiastrum grandicollum* (Compositae, 17) and sometimes act as nectar robbers for species such as *Hedyotis grayi* (Rubiaceae, 18).

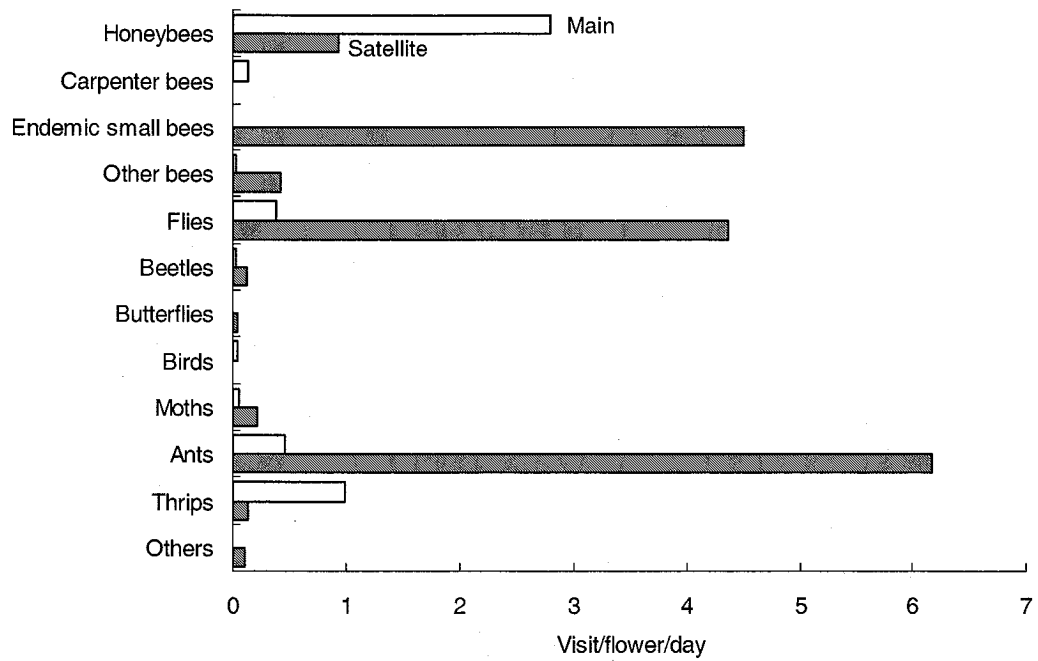


Fig. 2-2: Visitation rate for native flowers on the Ogasawara Islands. Main = Chichi-jima Island and Haha-jima Island. Satellite = all other islands (see Table 1). Visitation rate is the number of flowers visited/day averaging all species.

Ⅲ章 雌雄異株にアドバンテージはあるか？海洋島における送粉系の形成過程 — 新生海洋島・西之島での観察結果より —

(1) はじめに

海洋島の送粉系は生物相の多様性の低さに起因するさまざまなシンドロームがあることは前章で述べた。このようなシンドロームは海洋島への侵入に成功した生物が花との相互作用をもつ際に植物が繁殖成功度を高めることが選択圧となって形成されてきた結果であると考えられる。しかし、実際に海洋島での侵入過程を観察できる機会はほとんどない。これは形成されて間もない海洋島がほとんどないこと、または、あっても現地に行くことが困難であることが理由であると考えられる。しかしながら、大陸から遠く離れた海洋島への生物の侵入過程を初期から観察できる機会が限られているからこそ、多くの研究者の想像力を掻き立ててきた。最も興味のある問題はどのように生物が島に到達し、最初期の島の生物群集がどのような相互作用系を形成し、どのような種特性が島の環境に定着するうえで有利なのか、という点である (Baker, 1955; Carlquist, 1974; Whittaker, 1998)。送粉におけるアイランド・シンドロームについては雌雄異株性の多さがジェネラリストポリネーターとの結びつきによると考えられている (Beach, 1981; Thomson and Brunet, 1990; Charlesworth, 1993) が、その一方で、侵入初期には自殖可能な両性花の有利さも指摘されている (Barrett, 1996; Anderson et al., 2001; Schueller, 2004)。

島への生物の侵入過程やその後の種分化については、近年、分子系統樹の解析などによって正確に推定できるようになってきた (Armbruster and Baldwin, 1998; Thorpe and Malhotra, 1998; Ballard and Sytsma, 2000; Emerson, 2002; Percy and Cronk, 2002; Price and Clague, 2002; Kawakita and Kato, 2004; Silvertown, 2004)。しかしながら、これらの証拠についても誕生して間もない若い海洋島をリアルタイムで観察して検証することがほとんど不可能であることから、島への定着シナリオは間接的な証拠から類推したものにはすぎない。一方、誕生直後の火山島で生物群集の形成過程を直接観察した最も有名な研究例にはインドネシアのクラカタウ島 (Tagawa et al., 1985; Whittaker et al., 1989, 1997, 2000; Thornton, 1997) やアイスランドのスルツェイ島 (Fridriksson, 1989; Magnusson and Magnusson, 2000; Frederiksen et al., 2001)、パプアニューギニアのロング島 (Edwards and Thornton, 2001; Harrison et al., 2001; Thornton et al., 2001) がある。しかし、これらの島はいずれも、それより遥かに大きい陸

地から数十 km 以内にあり，その侵入過程は陸地から 1000 km オーダーで隔絶された海洋島のそれとは異なると考えられる．

西之島 ($27^{\circ}14'N$, $140^{\circ}52'E$) は小笠原諸島父島の西 130 km，日本本土の南約 1000 km に位置し，1973 年の噴火により形成された．西之島の生物相の調査事例はこれまでに 2 つある．ひとつは 1973 年の噴火以前のいわゆる西之島旧島で 1969 年のフロラ調査で 3 種が記載されている (Asasmi et al., 1970; Table 3-1)．1973 年の噴火以前にも 1950 年頃に漁船の船員が噴煙を目撃していることから (日本離島センター, 2004)，西之島のフロラは 1973 年の噴火以前にも火山灰等の影響により衰退していたものと思われる．しかし，この島の 1969 年以前のフロラは調査記録がない．もう一つの調査記録は 1973 年の噴火から数年後の調査記録であり，4 種がフロラに記載されている (大沢・倉田, 1983)．本研究では，形成後 31 年の 2004 年にフロラと植生，陸上無脊椎動物のファウナと訪花昆虫を調査した．

この島は再噴火により生物相がリセットされる可能性もあることから，この火山島の初期生物相の現状を明らかにすることは海洋島の侵入過程の解明に貢献する貴重な機会である．本章では西之島の生物の侵入現況を明らかにし，特に海洋島の特殊な送粉系がどのように形成されるかという点について検証する．

(2) 方法

西之島は伊豆－マリアナ島弧に属する島である (Fig. 3-1)．1973 年噴火以前の西之島旧島は第四紀後半がその地質学的起源であると考えられており，この地質年代は聳島列島，父島列島，母島列島からなるいわゆる小笠原諸島が始新世中期から漸新世の地質であることを考えると明らかに若い地質起源である (Umino, 1985)．西之島旧島に人が定住した歴史はないことから，そこに到達できたいくつかの種だけからなる人為的攪乱のない生物相が形成されていたと考えられる．1973 年，この西之島旧島の東側約 200 m の海域で噴火が始まり，新たな島 (西之島新島) が形成された．その後，風化・浸食により 2 つの島が繋がって 1 つの島になり，現在の西之島の姿になった．本研究では，島の起源にならって西側の旧島由来の高地 (海拔 25 m) を OP (Old Plateau)，東側の新島由来の高地を NP (New Plateau)，その間の堆積低地を NL (New Lowland) と呼ぶことにする (Fig. 3-2)．

OP は安山岩からなり，海崖状になっている．表層は非常に乾燥した深さ 30 cm 未満の未発達土壌と少量の植物リター，多数の岩により形成されている (Fig. 3-3)．NP 上には土壌がなく，溶岩のみからなる．また，NL は NP

の溶岩が風化・浸食されて堆積した砂礫浜である。島の南方には塩水の中ノ池がある。西之島の気象条件については利用可能なデータは皆無だが、島の標高が低いことから年降水量約 1200 mm の父島よりも更に乾燥した気候であると考えられる。

野外調査は 2004 年の 7 月におこなった。これは船が接岸できない無人島のため、泳いで上陸する必要があることと、直接外洋に面しているため、海流の影響を受けやすいことから、安全のため海況が安定している 7 月の渡航となった。なお、渡航は父島から漁船をチャーターして、前夜 11 時に出向し、翌朝 5 時に到着した。上陸後は島中を歩き回って植生図を描き、代表的な植生タイプについて 4 m² のコドラートを設置して 15 箇所での植生調査をおこなった。開花が見られた 3 種の植物（スベリヒユ、グンバイヒルガオ、ハマゴウ）については訪花昆虫を合計 450 分間観察した。観察は調査効率を上げるため直接観察とデジタルビデオカメラ撮影を併用した。また、訪花昆虫は捕虫網で捕獲した。その他、海鳥の死体に付着している昆虫や地上徘徊性の昆虫も捕獲した。捕獲した昆虫類は研究室に持ち帰り同定した。

(3) 結果

西之島の 2004 年のフロラはハマゴウ、イヌビエ、オヒシバ、スベリヒユ、グンバイヒルガオ、ツルナの 6 種で構成されていた (Table 3-1)。これは、従来の火山島におけるフロラの形成過程と比較しても非常に貧弱なフロラといえる (Table 3-2)。2004 年フロラのうち、イヌビエとオヒシバ、スベリヒユは 1969 年の西之島旧島調査からも報告されており、おそらく 1973 年噴火を生き延びたものと考えられる。一方、グンバイヒルガオは噴火後 5 年で侵入しており (Ohsawa and Kurata, 1983)、ハマゴウとツルナは噴火後 6~31 年の間に侵入していた。この結果から、噴火後 31 年間の西之島における植物の侵入速度は 0.10 種/年ということになる。ツルナ以外の植物には蕾や花、種子など繁殖の痕跡が認められた。西之島のフロラ 6 種のうち、種子が海流散布されるものが 4 種であり、2 種は付着型鳥散布であった。全ての種が両性花植物であり、草本か比較的短命の低木植物であった (Table 3-1)。

西之島で最も優占していたのは一年生草本のスベリヒユであった (Fig. 3-2, Table 3-3)。OP の植生はスベリヒユとイヌビエが優占し、まばらにオヒシバやツルナが見られるという様相であった。同様にスベリヒユは NL でも優占し、オヒシバと混生していた。また、ハマゴウとグンバイヒルガオは NL でのみ見られた。対称的に NP では全く植物が見られなかった (Fig. 3-4)。

NP はほとんどが土壌のない溶岩であったが、1箇所だけ北部に風化が進んだ場所があり、将来的に植物が侵入しそうな場所が認められた。また、NLのハマゴウがNPとの境界まで広がっており、這い上がってNP上に分布を広げはじめそうな状況であった。植被率はOPで約50%、NLで約20%、NPで0%であった (Fig. 3-2)。NLのグンバイヒルガオはパッチ状に2箇所見られたが、20年前には直径10 m くらいの植分であるという記載 (小野・奥富, 1985) があり、それよりサイズが小さく衰退しているようであった。それぞれの植物群落は4 m²の中に1-3種、植被率は20-40%を中心に5-100%であった (Table 3-3)。

訪花昆虫は3種の植物合計450分間に33回の訪花が観察され、単位時間当たりに換算すると5.5 visits / flower / 12 hrであった。1日の滞在であったため観察時間は限られていたが、この訪花頻度は小笠原諸島の他の島 (聳島列島 2.4 visits / flower / 12 hr, 父島・母島 5.1 visits / flower / 12 hr) と比較しても低くなかった。しかし、西之島ではアリ類の訪花が26回 (79%) を占めており、次いでカメムシ類5回 (15%)、アカタテハとハエ類が1回ずつという内訳 (Table 3-4) で、アリ類を除くとその訪花頻度は0.6 visits / flower / 12 hrと非常に少なくなる。また、ハチ類は全く見られなかった。これらのことから、西之島の送粉系はあまり飛翔力のない昆虫に頼っている実態が明らかになった。この他、カツオブシムシ (*Dermestes ater*) の幼虫やハサミムシ、クモ類などが節足動物ファウナとして確認された (Table 3-5)。植物も節足動物も同定できた種は全て汎世界的に分布する種であり、小笠原の固有種のように分布域が限られた種は見られなかった。

(4) 考察

西之島の生物相は他の火山島と比較して非常に貧弱であった。近隣から生物が侵入しにくい状態で植生が徐々に拡大しつつあるので、種組成の単純な群落が形成されている。観察された植物の侵入速度はクラカタウ島の最初期 (2.78 species / yr; Whittaker, 1998) と比較しても非常に遅い。2004年時点のフロラの中で、ハマゴウ、ツルナ、グンバイヒルガオは太平洋島嶼の沿岸部に普通に見られ、スベリヒユ属のいくつかの種も同様である (Whistler, 1992)。おそらく、これらの種は海流散布で世界中に分布を広げている種であると考えられる。このように島形成直後に海流散布植物の比率が高くなる現象は他にも報告がある (Thornton, 1996, 1997)。大沢・倉田 (1983) は西之島でグンバイヒルガオ、ツルナ、モモタマナ、テリハボク、コバンノアシ、モダマの一種、ココヤシの種子が漂着していたことを報告しているが、

2004年時点で定着に成功しているのは2種（グンバイヒルガオとツルナ）のみである。このことから、新しい海洋島への植物の定着は絶え間なく漂着がある海流散布種子でも数十年以上のタイムスケールで侵入していくものと思われる。

鳥に付着して持ち込まれたと考えられるイヌビエやオヒシバも含めて、西之島の植物は全て広域的に分布する種であった。節足動物のファウナについても広域分布種が最初に定着することは、他の火山島の例と同じである（New and Thornton, 1988; Thornton et al., 1988; Edwards and Thornton, 2001）。2004年調査時に鳥類ファウナには、この島で繁殖している8種（カツオドリ *Sula leucogaster*, アオツラカツオドリ *S. dactylatra*, クロアジサシ *Anous stolidus*, セグロアジサシ *Sterna fuscata*, オオアジサシ *Thalasseus bergii*, アナドリ *Bulweria bulwerii*, オナガミズナギドリ *Puffinus pacificus*, オーストンウミツバメ *Oceanodroma tristrami*）と繁殖が確認されなかった3種（コサギ *Egretta garzetta*, ムナグロ *Pluvialis fulva*, キョウジョシギ *Arenaria interpres*）の合計11種が確認され、全て海鳥であった（川上ほか, 2005）。特に、カツオドリはOPとNLの植生パッチ上に高密度で営巣していた（Fig. 3-3）。これら海鳥は島が形成されてから、最初に移住した生物であると考えられる。そして海鳥の営巣は植物体を巣材に用いることから、付着による種子散布や地表面の攪乱という意味で植生の成立に重要な役割を果たしていると考えられる。

クラカタウのなかのラカタ島では、1883年の噴火後25年で120種の植物が定着している（Whittaker et al., 1992; Table 3-2）。ラカタ島は少なくとも西之島の85倍の面積があり、かつ隣接するジャワ島やスマトラ島まで40kmと接近しているため、大陸から遠く離れた海洋島と比較すると侵入の障壁が低く、島への侵入・定着を容易であると考えられる。1989年のラカタ島のフロラは410種に達し（Thornton, 1996）、既に小笠原諸島の在来種数（327種）を超えてしまっている。このことは海洋島への侵入の時間スケールが、これまで観察された火山島の侵入過程よりはるかに長いことを意味している。

クラカタウ島の場合、噴火後13年で13種の被食型鳥散布種子をもつ植物が記録されており（Thornton, 1997）、109年後には124種の鳥散布（またはコウモリ散布）種子をもつ植物が確認されている（Whittaker and Jones, 1994）。しかしながら、西之島には1973年噴火後31年経っても被食型鳥散布種子植物も散布者となる山鳥も全く見られなかった。クラカタウ島の場合でさえ、最初に到達した植物種群は海流散布種子または風散布種子を持つも

のが多く、鳥散布種子は 10 年以上も経過してから島に出現している (Thornton, 1996). 新しい島では植生が成立し、森林が形成されないと餌資源がないため、果実食の山鳥は侵入・定着できないのではないかと考えられる。一方、島への定着における長距離海流散布の重要性は従来考えられていたよりも大きいことがわかってきている (Higgins et al., 2003; de Queiroz, 2005). 西之島の NL には 1983 年以降に定着したハマゴウの植生パッチは複数あるが、これらパッチ間の距離は 100 m 以上離れていることから、島の中で広がったというよりは、過去 20 年間で複数回の侵入があった結果であると考えられる。雌雄異株が島に定着する場合には、複数個体(つまり雄と雌)の侵入が必要であり、この点で自殖可能な両性花植物よりも不利であるという主張は西之島の状況を見る限り、あてはまらない。加えて雌雄異株性が木本性との関連性が高いこと、樹木の長い世代時間の間に複数個体の侵入がなければ定着することはできない (Bawa, 1982; Baker and Cox, 1984) が、この確率は従来考えられてきたより高そうである。ただし、雌雄異株と海流散布型種子との関連性は認められておらず、むしろ被食型鳥散布種子との相関が高いとされている (Bawa, 1980; Givnish, 1980). 以上のことから被食型鳥散布種子は海流散布種子と比較して海洋島への初期侵入過程において有利とは考えられない。また、西之島では非常に高密度でカツオドリやミズナギドリのコロニーが見られた (Fig. 2-4). このことは被食型鳥散布よりも付着型鳥散布のほうが島への侵入確率が高いことを示唆している。これらのことは島に雌雄異株の割合が高いことを被食型鳥散布種子との関連性で侵入に有利であると議論する従来の見解とは異なる結果である。一般に海洋島のフロラにおける種子散布型組成は被食型鳥散布種子が優占的である (Ono and Sugawara, 1981; Lloyd, 1985; Webb and Kelly, 1993) が、これは侵入における優位性よりも、起源となる場所(大陸等)のフロラで被食型鳥散布種子が多いことが原因ではないかと考えられる (Porter, 1984). つまり、起源となる大陸のフロラは海流散布種子を持つ種数が少なく、果実を持つ被食型鳥散布種子を持つ種の割合が高い。このことが長期間の島への侵入の結果、島の種子散布型組成も被食型鳥散布が多くなったのではないかと考えられる。

西之島のフロラは噴火後 31 年でも非常に貧弱であったにも関わらず、複数種の訪花昆虫が確認された。これらのうち、アカタテハは 1 匹しか確認できなかったため、機会的に侵入した迷蝶ではないかと考えられる。実際に、アカタテハは海上でも捕獲されることがあり、非常に長距離を移動することが知られている (朝比奈・鶴岡, 1968). それ以外の訪花昆虫については花

以外にも生物死骸や植食性など複数の餌資源を摂取しうる種群であった。火山島ではしばしば無植生の状態で昆虫が侵入し始め、捕食者や死肉食者が優先するのが普通である (Ball and Glucksman, 1975; Howarth, 1979; New and Thornton, 1988; Thornton et al., 1988; Edwards and Thornton, 2001)。そのようなタイプの昆虫が先駆的に侵入した植物の訪花昆虫になると考えられる。この事実は、島への初期侵入過程で自家受粉可能であることが定着の絶対条件にはならないことを示している。一方で、通常は有力な送粉昆虫となるハチ類が西之島では全く見られなかった。小笠原諸島の固有ハナバチ類は枯木などに営巣することから、流木とともに漂着したと考えられている (Kato, 1992) が、西之島では確認できなかった。これは餌資源を花だけに頼る昆虫は貧弱なフロラの西之島で生存することが難しいためと考えられる。また、西之島では木本性の種がハマゴウのみであり、営巣基となる枯木材が少ないことも理由の一つであると考えられる。この点でも訪花昆虫の侵入は噴火 37 年後には *Apis* や *Xylocora* などのハチ類が侵入していたクラカタウ島より遥かに遅いといえる (Thornton, 1997)。西之島のマルチフィーダーからなる訪花昆虫相は、花に対する忠実度が低く、雌雄異株性への送粉シンドロームとは一致している (Beach, 1981; Thomson and Brunet, 1990; Charlesworth, 1993)。このことは島への初期侵入過程で自家受粉可能であることが雌雄異株性よりも有利であるという多くの研究者の考えとは逆の結果である (McMullen, 1987, 1989; Webb and Kelly, 1993; Barrett, 1996; Anderson et al., 2001; Bernardello et al., 2001; Schueller, 2004)。西之島の貧弱な送粉環境を考えると、初めは自家受粉可能な両性花植物が速やかに分布を広げるが、その後、寿命の長い雌雄異株性木本植物が広がっていくと考えられる。Cox (1985) のシミュレーションでは寿命が 50-500 年で侵入速度が 1.8 個/年の種子の雌雄異株植物は島形成後 35 年で個体群が成立するという。西之島のフロラに雌雄異株性がない現状を見ると、そこまで早くはなさそうである。一方、島へ到達した両性花植物が雌雄異株に進化する傾向がハワイ (Sakai et al., 1995a) や小笠原 (Kawakubo, 1990; Kato and Nagamasu, 1995; Sugawara et al., 2004) などで認められている。このような種分化を許す背景には非常に遅い侵入速度のために、ニッチ空間が空いた状態が長く続くことがあげられる。以上のことから、西之島に被食型鳥散布種子は当面侵入しそうもないが、一度雌雄異株性植物が到達すれば、機会的な送粉者や新しい環境への適応という点で雌雄異株性が有利になるのではないかと考えられる。

西之島の生物相は噴火後 31 年を経た現在でもまだ最初期の段階にある。

ここで観察される送粉系や生物間相互作用の実態は海洋島特有のシンドロームの形成過程や選択圧の特異性を検証できる貴重なフィールドである。これまで観察されてきた火山島とは異なり、西之島の非常に遅い生物侵入速度は新たな定着パターンや生態系の形成過程、あるいは進化的帰結を提示する可能性がある。今後の西之島での継続的な調査が海洋島生態系の形成過程を解明する上で果たす役割は非常に大きいと考えられる。

Table 3-1: Change in the flora of Nishino-shima Island between 1969 (Asami et al., 1970) and 1983 (Ohsawa and Kurata, 1983) and between 1983 and 2004 (this study).

Species (Family)	1969	1983*	2004	Life form	Sex	Dispersal	Clonal growth	Distribution
<i>Eleusine indica</i> (Gramineae)	OP	OP	OP, NL	Annual	H	Epizoochorous		Worldwide
<i>Portulaca oleracea</i> (Portulacaceae)	OP	OP	OP, NL	Annual	H	Ocean		Worldwide
<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>caudata</i> (Gramineae)	OP	OP	OP, NL	Annual	H	Epizoochorous		Worldwide
<i>Ipomoea pes-caprae</i> (Convolvulaceae)	-	NL (30)	NL	Perennial	H	Ocean	Yes	Tropical
<i>Vitex rotundifolia</i> (Verbenaceae)	-	-	NL	Shrub	H	Ocean	Yes	East Asia and Oceania
<i>Tetragonia tetragonoides</i> (Aizoaceae)	-	(1)	OP, NL	Perennial	H	Ocean	Yes	Pacific coast
<i>Calophyllum inophyllum</i> (Guttiferaceae)	-	(1)	-	Tree	H	Ocean		Tropical Asia and Africa
<i>Terminalia catappa</i> (Combretaceae)	-	(1)	-	Tree	Gm	Ocean		Tropical Asia and Africa
<i>Barringtonia asiatica</i> (Lecythidaceae)	-	(2)	-	Tree	H	Ocean		East Asia, Oceania
Palm sp.	-	(2)	-	Tree	?	Ocean		
<i>Entada phasecoloides</i> (Leguminosae)	-	(1)	-	Woody vine	H	Ocean	Yes	Tropical Asia and Africa

* Number of ocean-dispersal seeds observed by Ohsawa and Kurata (1983) is within the parenthesis.

Table 3-2: Floristic diversity of some volcanic islands after eruption.

	Krakatau Isl. ¹⁾	Surtsey Isl. ²⁾	Long Isl. ³⁾	Nishino-shima Isl.
Country	Indonesia	Iceland	Papua New Guinea	Japan
Latitude	6.1S	63.4N	5.2S	27.1N
Eruption date	1883	1963	1645	1973
Area (km ²)	17	2.8	330	0.2
Altitude (m)	813	150	1280	25
Distance from nearest mainland	31 km Sumatra Isl.	33 km Iceland	55 km Papua New Guinea	1000 km Japan
Eruption (E) + years	E+3 35	E+5 4	E+354 305	E+10 4
and number of plant species	E+25 120 E+51 290	E+10 13 E+25 18		E+31 6

1) Species richness is Rakata Isl. Whittaker et al. (1992), 2) Fridriksson (1989), 3) Harrison *et al.* (2001)

Table 3-3: Results of phytosociological survey of old plateau and new lowland on Nishino-shima Island on 10 July 2004.

	Old plateau										New lowland						Frequency
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	3	13	15	2	14		
No.	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	3	13	15	2	14		
Date	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7	10.7		
Elevation (m)	10	10	10	15	15	25	20	20	15	5	5	5	5	5	5		
Slope (°)	5	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0		
Exposure	S60E										N30W						
Area (m ²)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
Height (cm)	5	30	25	25	5	20	5	5	50	20	20	30	20	30	30		
Cover (%)	40	50	20	30	20	5	100	100	80	30	30	40	40	40	80		
Number of species	1	2	3	3	1	3	1	1	1	2	2	2	1	2	1		
<i>Portulaca oleracea</i>	3	1	1	1	2	+	5	5		3	2	2	3	2			
<i>Eleusine indica</i>		3	2	2		1			5	1	2	3					
<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>caudata</i>				1													
<i>Tetragonia tetragonoides</i>						+											
<i>Ipomoea pes-caprae</i>														5			
<i>Vitex rotundifolia</i>													3				
Community number	1										2		3				

The numbers refer to cover estimates as follows: + = less than 1%, 1 = 1-10%, 2 = 10-25%, 3 = 25-50%, 4 = 50-75%, 5 = 75-100%
 Community number: 1 = *O. oleracea* - *E. indica* community, 2 = *V. rotundifolia* community; 3 = *I. pes-caprae* community

Table 3-4: Flower visitors and number of visits on Nishino-shima Island.

Flowers	Time (min)	Visitors			
		Fly	Butterfly	Bug	Ant
<i>Portulaca oleracea</i>	90			5	1
<i>Vitex rotundifolia</i>	280	1	1		16
<i>Ipomoea pes-caprae</i>	80				9

Table 3-5: Arthropod fauna observed on Nishino-shima Island.

Species or family	1983	2004	Food items	Dispersal	Distribution
Spider	-	OP, NL	Arthropod	Air	
Ant (<i>Tetramorium bicarinatum</i>)	-	OP, NL	Nectar, pollen, corpse	Debris rafting	Tropical
Ant (<i>Pheidole nodus</i> var. <i>praevoxata</i>)	Yes	-	Nectar, pollen, corpse	Debris rafting	Asia
Butterfly (<i>Vanessa indica</i>)	-	OP, NL	Nectar	Flight	Worldwide
Woolly bear (<i>Dermestes ater</i>)	Yes	NL	Corpse	Debris rafting	Worldwide
Earwig (Anisolabididae)	-	NL	Corpse	Debris rafting	
Bug (<i>Nysius</i> sp.)	-	OP, NL	Nectar, plant body	Debris rafting	
Moth (<i>Spoladea recurvalis</i>)	-	NL	Nectar	Flight	Worldwide
Fly (Muscidae)	-	OP, NL	Nectar, pollen, corpse	Debris rafting	
Dragonfly (<i>Pantala flavescens</i>)	Yes	-	Arthropod	Flight	Worldwide

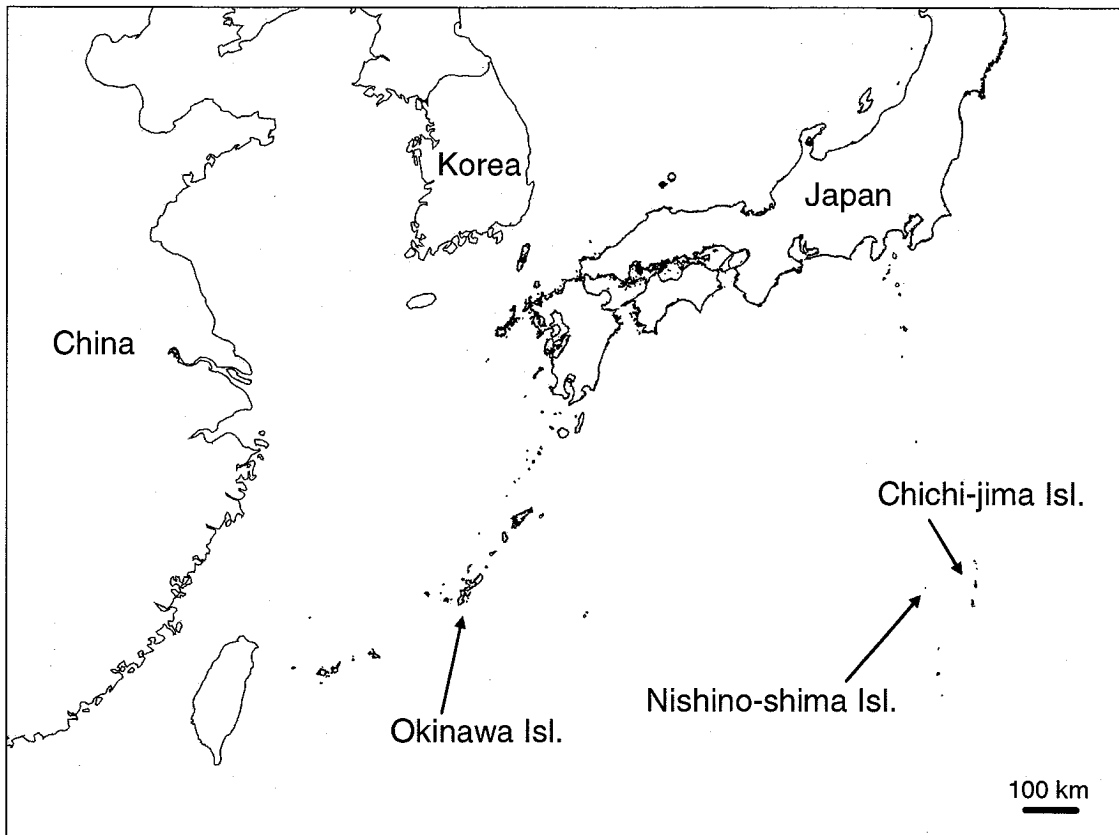


Fig. 3-1: Location of Nishino-shima Island.

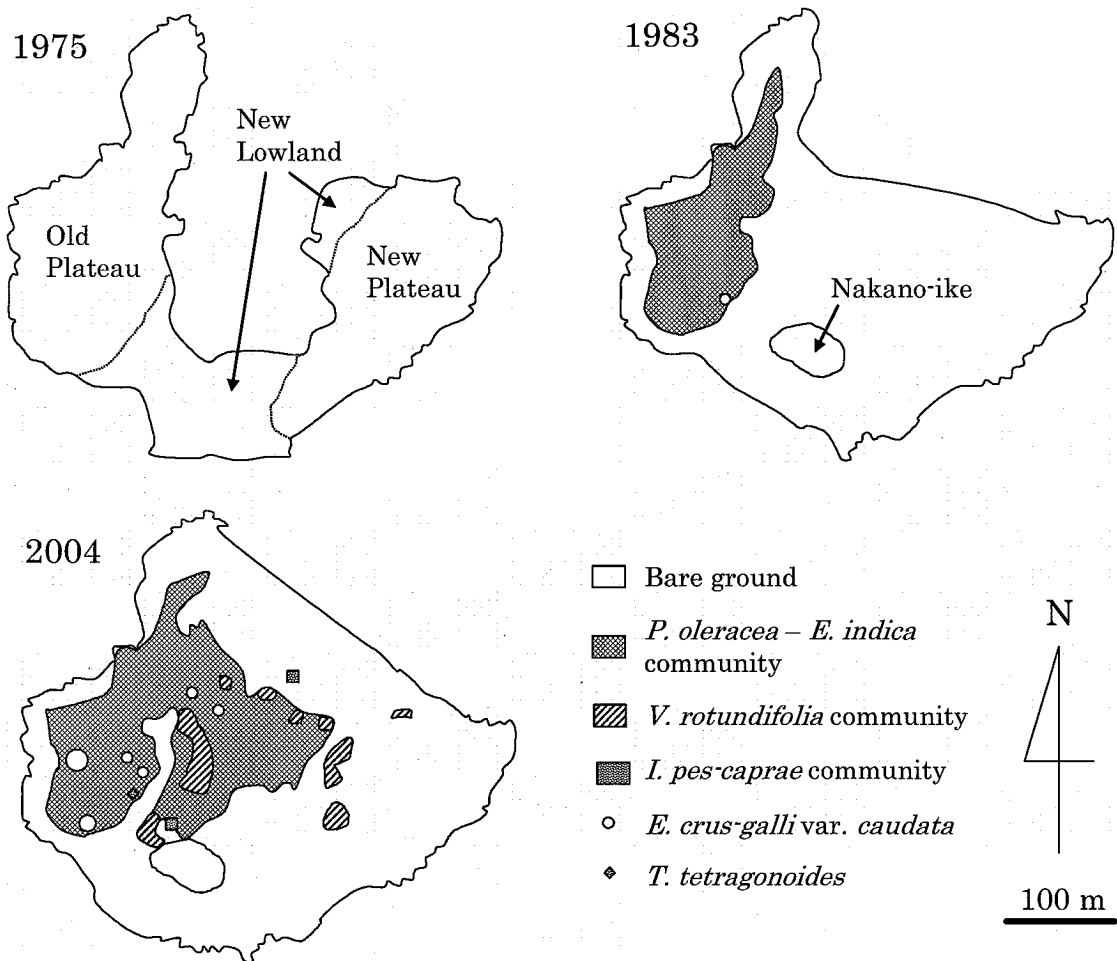


Fig. 3-2: Shape of the three regions of Nishino-shima Island, and vegetation change from shortly after the island's eruption in 1973 until 2004.



Fig. 3-3: Nesting seabirds (*Sula leucogaster*).



Fig. 3-4: Surface of NP region of Nishino-shima. It is dry condition and there is no vegetation.



Fig. 3-5: Two bugs (*Nysius* sp.) visiting a *Portulaca oleracea* flower.

IV章 小笠原諸島における訪花昆虫相衰退の要因

(1) はじめに

保全生物学が隆盛を極めて久しいが、送粉系の攪乱は比較的最近になって注目され始めてきた分野であり、現在はさまざまな事例が蓄積されているところである (Bond, 1994; Kearns et al., 1998; Kremen and Ricketts, 2000; Traveset and Richardson, 2006). 小笠原諸島においても、送粉系攪乱が起こっていることが指摘されたのは最近になってからのことである (Kato et al., 1999; Abe, 2006b). 小笠原諸島の送粉系攪乱は主要な送粉者である小型固有ハナバチ類が父島では 1970 年代まで、母島では 1990 年代まで確認されていたものの (Yasumatsu, 1955; Hasuo, 1970; Kato et al., 1999), 現在ではほとんど絶滅に近い状態になっており、かわりにミツバチが優占している (Abe, 2006b). ミツバチが導入されて送粉系における主要な送粉者になった例は多い (Butz Huryn, 1997; Kearns et al., 1998; Goulson, 2003) が、ここまで劇的な訪花昆虫相の変化は世界的にも稀である. その原因について現在 4 つの仮説 (ミツバチとの競争, 森林の劣化, 農薬, グリーンアノールによる捕食) がある. 本章ではこれらの仮説を現地調査, 文献記録調査, 及び野外実験によって検証する.

(2) 方法

(2-1) ミツバチとの資源競争仮説

ミツバチは養蜂目的で 1880 年に父島にはじめて導入された (船越, 1990; 原, 1996). 小笠原には天敵であるスズメバチ類がないため, 持ち込まれたミツバチは速やかに野生化したと考えられる (Kato et al., 1999). 一般に単独性の訪花昆虫と比較して社会性ハナバチはコロニーを維持するために比較的大量の資源を必要とする. このことは単独性の送粉者に適応した小笠原の在来植物の花蜜資源をミツバチが収奪してしまう可能性を示す習性である. 実際, 在来の送粉者がミツバチとの資源競争に敗れて衰退したという報告は数多く見られる (Roubik, 1978, 1980; Donovan, 1980; Schaffer et al., 1983; Buchmann, 1996; Butz Huryn, 1997; Hansen et al., 2002; Goulson, 2003; Paini, 2004; Thomson, 2004). また, オーストラリアでは単独性ハナバチの繁殖力がミツバチによって抑えられているという報告もあり (Paini and Robert, 2005), サンタクルス島では外来ミツバチを駆除することで在来のハナバチ個体群が回復したという例もある (Wenner and Thorp, 1994). このようにミツバチの導入は固有ハナバチ相

の衰退要因になりうる可能性を持っている。

(2-2) 森林劣化仮説

小笠原諸島の原生林は 19 世紀終わりの開拓期に林業や農業目的で大規模に伐採された経緯をもつ (Takeuchi, 1989; Shimizu, 2003; Toyoda, 2003)。しかし、戦後はアメリカ軍の統治下に置かれたため、それ以上の開発は押さえられ、日本に返還される 1968 年までの間に手付かずの状態での森林の二次遷移が進んだとされる。このような森林のプロセスを経て、森林率が減少したときに枯木などを主な営巣基とする固有ハナバチ類は大きく衰退、あるいは局所的に絶滅した可能性が指摘されている (郷原, 2002)。こうした生息地の分断は送粉者の量や多様性を減少させることが一般的に知られている (Rathcke and Jules, 1993; Kearns et al., 1998; Steffan-Dewenter and Tscharrntke, 2001)。

(2-3) 農薬仮説

ほとんどの送粉昆虫は殺虫剤などの農薬に対して非常に感受性が高い (Thomson and Plowright, 1985; Nabhan and Buchmann, 1996; Kearns et al., 1998; Richards, 2001)。小笠原諸島が日本の領土となった 1876 年以降、周辺属島も含めて農業は食糧供給や島の重要な産業の一つとして発展してきた (倉田, 1983; Shimizu, 2003; 豊田, 2003)。第二次大戦後に返還された 1968 年以降も父島と母島では農業が続けられている。このことが小笠原の送粉昆虫相に大きな影響を与えた可能性が考えられる。

(2-4) グリーンアノール捕食圧仮説

グリーンアノール *Anolis carolinensis* (以下、アノール) は少なくとも 1960 年代の後半には小笠原諸島 (父島) に持ち込まれていた (Hasegawa et al., 1988)。おそらくペットとして意図的に持ち込まれたか、米軍の物資にまぎれて非意図的に導入されたと考えられている (宮下, 1980; 荻部・須田, 2004a)。それ以降、父島と母島で急速に分布を拡大し、現在では在来種であるオガサワラトカゲ *Cryptoblepharus boutonii nigropunctatus* と排他的に分布していることが分かっている (Hasegawa et al., 1988)。また、小笠原では昼行性のカミキリムシ類は過去 20 年間で激減したのに対して、夜行性のカミキリムシ類はほとんど減少していないが、これはアノールが昼行性であることと一致しており、アノールの捕食圧が原因であると考えられている (楨原ら, 2004)。現在、父島や母島ではアノールが花上で獲物を探

す様子が頻繁に目的される (Fig. 4-1). 外来の捕食者はしばしば島で速やかに在来動物ファウナを破滅させることがある (Savidge, 1987; Fritts and Rodda, 1998; Courchamp et al., 2003; O'dowd et al., 2003; Nogales et al., 2004; Croll et al., 2005). また, 訪花昆虫の捕食者がいることによって植物への訪花頻度や結果率が減少するという報告もある (Dukas and Morse, 2003; Suttle, 2003; Muñoz and Arroyo, 2004; Dukas, 2005).

(2-5) 仮説検証

訪花頻度は 2001~2005 年の間に小笠原諸島の各島で調査した (Abe, 2006 参照). 訪花昆虫は直接観察とビデオカメラでの撮影を併用し, 合計で 982 回 228 日にわたり 143 種の植物で 459 時間 20 分観察した. 観察された訪花頻度は単位時間当たり花当りに換算した. これらのルートセンサスの賽にはアノールの有無の各島で観察した. また, 仮説を時系列的に検証するため, 送粉系攪乱に関わる要素の導入記録を文献により調査した.

調査した 12 の島は地理的生態的側面を考慮して 5 つのグループに分けた. 主要島 (父島と母島) は人が居住しており, アノールやミツバチなどの移入種が定着している. 聳島列島 (聳島, 媒島, 嫁島) は過去の森林伐採とノヤギの食害により森林が更新できず, 植被のほとんどが草地となっている島である (Shimizu, 1993). アノールもミツバチもこの列島には定着していない. 父島属島 (兄島, 弟島, 南島, 西島) にはアノールはいないが, 父島に隣接しているためミツバチは分布を拡大して全ての島に定着している. 母島属島 (向島と平島) はアノールもミツバチも定着していない. 西之島は 1973 年の噴火で形成された新しい島であるため植生・生物相とも貧弱で外来種は定着していない (Abe, 2006a). 植物種ごとの訪花頻度を 5 つの島グループごとに平均して比較した.

ミツバチとの資源競争仮説を検証するため, 父島の属島 (兄島, 弟島, 南島, 西島) で訪花昆虫相を調査した (観察時間 57 時間, 観察種数 34 種). また, 主要島でアノールが活動していない夜間の訪花頻度を 36 種 80 時間 50 分にわたって調査した. この夜間の訪花頻度は昼間の訪花頻度 (132 種 339 時間 50 分) と比較した. 統計処理は JMP (Sall et al., 2004) を用いて ANOVA を行った.

アノールによる捕食仮説を検証するため, 飼育ケージを用いた捕食試験を行った. 飼育ケージは縦・横・高さが 30 cm の金属メッシュになったものを用い, 中にアノール 1 匹と訪花昆虫を 2~6 匹を入れ, 1 回 60 分で捕食するまでの時間を計測した. 試験に用いたアノールは計 5 匹 (雌 3 匹, 雄 2 匹)

で試験の前には最低 2 日間の断食期間を設けた。試験に用いた昆虫はミツバチ 25 匹，固有ハナバチ類 22 匹（チビムカシハナバチ属の 1 種 20 匹，オガサワラツヤハナバチ 2 匹），ハエ類 65 匹（クロバエ科の 1 種 36 匹，チャバネヒメクロバエ 29 匹），ガ類 9 匹（ヤガ科 9 匹）である。1 回に用いた昆虫は 1 種または 2 種であり，試験は合計 29 回おこなった。訪花昆虫の種類による捕食選好性の違いは個体ごとの捕食の有無についてロジスティックモデルを用いて検定した。

(3) 結果と考察

属島における固有ハナバチ類の訪花頻度は噴火で新しく誕生した西之島を除いて高かった (Table 1)。しかしながら，主要島（父島・母島）では固有ハナバチ類はほとんどみられなかった。ミツバチは訪花頻度 3.4 ± 0.5 (SE) 回/花/12h の主要島と同様に父島属島 (2.7 ± 1.2 回) でも見られた。しかしながら，父島属島ではミツバチ以外の訪花昆虫も高頻度で訪花があった (15.0 ± 6.6 visits) のに対して主要島では劇的に少なかった (1.7 ± 0.4 visits, $F_{1, 164} = 15.3$, $P < 0.001$)。特に小型固有ハナバチ類は父島属島では 7.4 ± 3.4 回の訪花があったのに対して主要島ではほとんどみられなかった (0.0 ± 0.0 回, $F_{1, 164} = 18.1$, $P < 0.001$)。したがって，父島属島では在来の訪花昆虫が高い多様性や個体数を維持したままミツバチと共存していると考えられる。このようにミツバチとの資源競争仮説では主要島と父島属島間の訪花頻度の違いを説明することができない。また，歴史的にも小笠原にミツバチが導入された時期（1880 年代）と固有ハナバチ類が減少した時期（1990 年代）には大きなタイムラグがある (Table 2)。訪花昆虫以外にも甲虫類やトンボ類など餌資源を花だけに依存していない分類群でも同様に減少している (Ohbayashi et al., 2003)。ミツバチとの資源競争仮説は他の多くの地域で在来送粉者衰退の要因として支持されてきたが，常にその要因になるとされてきたわけではない (Stefan-Dewenter and Tschardt, 2000; Roubik and Wolda, 2001)。本研究の結果は小笠原諸島における劇的な在来送粉者ファウナの衰退の主要因がミツバチとの資源競争によるものではないことを示唆している。

森林衰退仮説も同様に却下された。固有ハナバチ類は森林がほとんど残っていない聳島列島でも確認されたからである (Fig. 2)。このことはおそらく *Hylaeus* 属などの固有ハナバチが営巣基として土壌の穴なども利用している (Daly and Magnacca, 2003) からではないかと考えられる。対称的に在来送粉者が姿を消した主要島は，島の大部分を森林植生（二次林ではある

が)に覆われている。従って、森林衰退仮説も主要島の送粉系衰退を十分説明できないと考えられる。

今日、殺虫剤などの農薬の使用は農業が行われている主要島に限られている。もし、農薬使用が固有ハナバチ類を激減させてしまうなら、ミツバチやオガサワラクマバチも同様に減少する可能性が高い。しかし、主要島ではミツバチとクマバチは普通に見られる (Abe, 2006)。また、主要島では戦前に島の大部分で森林が伐採されサトウキビ畑になったことがあるが、戦後に行われた昆虫相調査では固有ハナバチ類を含む昆虫ファウナは維持されていた (Yasumatsu, 1955; Hasuo, 1970)。

アノールによる捕食仮説は島間の分布や歴史的経緯などの状況証拠につじつまが合っていると思われる (Table 1, Fig. 1)。訪花昆虫相が衰退した現在の主要島の状況では、実際にアノールが訪花昆虫を捕食するところを観察するのは困難である。それに代わって行った捕食試験ではアノールがミツバチよりも在来の訪花昆虫を選好的に捕食することが確認された ($G = 125.9$, $df = 5$, $P < 0.001$; Table 3)。ミツバチに対する捕食行動は全て口内を針に刺される結果となり、その後、二度と襲うことはなかった。このことは主要島でオガサワラクマバチが生き残っている理由も説明がつく。小型固有ハナバチ類は体サイズが小さすぎて針の威力がアノールにとって弱すぎるものと考えられる。また、アノールが小笠原に導入されたと考えられる時期は固有ハナバチ類の衰退が報告される直前であることから、これもアノール捕食仮説を支持する (Table 2)。主要島における全植物の昼間の訪花頻度は 5.1 ± 1.5 回であったのに対して夜間は 15.8 ± 3.0 回と多かった (ANOVA, $F_{1, 164} = 9.9$, $P = 0.002$)。この違いはアノールが昼行性であることを反映しているものと考えられ、夜間にガの訪花がない植物では繁殖成功度が低下している可能性を示唆するものである。以上の4つの仮説は互いに排他的なものではないため、実際にはそれぞれが大なり小なり送粉昆虫減少の要因になっていると考えられる。また、長期的な気象条件の変化 (Oka et al., 2000; Yoshida et al., 2006) など、4つの仮説以外の要因が全く寄与していないとは断定することはできない。しかしながら、島間の分布や歴史的背景を考慮するとアノール捕食仮説が最も有力というのが結論である。

(4) 保全に向けて

植物の繁殖に対する間接的な影響が大きくなる前に小笠原固有の送粉系を復元する必要がある。本研究によりアノールの捕食が昆虫ファウナだけでなく送粉系ネットワークを通じて植物の繁殖にも深刻な影響を及ぼしてい

る可能性が示唆された。また、ミツバチの分布は主要島だけでなく、父島に隣接する属島まで拡大していることも明らかになった。カリフォルニアのサンタクルス島では野生化したミツバチの巣を駆除した後に在来のハナバチ個体群が回復した例がある (Wenner and Thorp, 1994)。しかしながら、小笠原のように在来送粉系の衰退が激しい場合は、ミツバチを除去すると送粉されなくなる在来植物が出てくる可能性があり、意思決定を慎重に行うべきである。ミツバチは主要島においては最も多くの植物種とつながりがある送粉者であり、このような種を除去すると関連する植物の絶滅リスクを高めることにつながる (Memmott et al., 2004)。また、養蜂は現在でも小笠原での主要産業となっていることがミツバチの根絶を困難なものにしている。小笠原の送粉系に関する最善の保全プランは、まずアノールを根絶すること、次いで在来訪花昆虫相の回復を待ち、あるいは回復しないなら属島から再導入することが優先順位が高いと思われる。アノールの全島からの根絶は困難であるが、父島・母島でもアノールがいない海岸線には非常に少数ながら固有ハナバチ類が残っており (Table 4-4)、これらを送粉系復元のソースとして活用することが今なら可能である。

Table 4-1: Distribution of pollinators and of factors that affect them in the Ogasawara Islands.

Islands	Endemic small bees	Carpenter bees	Honeybees	Forests	Insecticide	Anole
Chichi, Haha	-	C	A	A	C	A
Ani, Otouto, Minami, Nishi	A	C	C	A	-	-
Muko, Yome, Nakoudo	A	C	-	-	-	-
Hira, Mukou	A	C	-	A	-	-
Nishino	-	-	-	-	-	-

A = abundant, C = common, - = none or rare

Table 4-2: Chronology of key events related to the Ogasawara pollination system.

Year	Endemic bees on Chichi-jima and Haha-jima Islands	Event	Reference
1870s-80s		Introduction of various alien plants	Toyoshima 1938
1880s		Introduction of honeybees	Funakoshi 1990 Hara 1996 Toyoda 2003
1930s	Yes	Forest cutting Agricultural development Typelocalities of endemic small bees were recorded	Yasumatsu 1955
1960s		Introduction of anoles on Chichi-jima	Hasegawa et al. 1980
1968, 1969	Yes	Insect fauna research	Hasuo 1970
1991	Yes but rare	Decline of endemic small bees	Kato 1992 Kato et al. 1999 Miyano 1998
2003	No	Endemic small bees almost extinct	Abe et al. 2006

Table 4-3: Result of the anole feeding experiment.

Insects	Predation	Alive	Test by honeybee		
			X ²	df	P
Honeybee	0	25			
Endemic small bee	11	1		1	< 0.001
Fly	49	0		1	< 0.001
Moth	5	4	16.3	1	< 0.001

Table 4-4: Remnant endemic small bees observed in Chichi-jima (C) and Haha-jima (H).

Species	Site	Season	Flower
<i>Megachile asahinai</i>	Kominato (C)	2007.7	<i>Ipomoea pes-caprae</i>
	Maehama (C)	2007.7	<i>I. pes-caprae</i>
	Miyanojima (C)	2007.7	<i>Vitex rotundifolia</i> , <i>Scaevola frutescens</i>
<i>Hylaeus ikedai</i>	Kominato (C)	2006.7	<i>I. pes-caprae</i>
	Nakadouri-jima (C)	2006.7	<i>V. rotundifolia</i>
<i>H. incomitatus</i>	Kiyose (C)	2002.5	<i>Ligustrum micranthum</i>
<i>Ceratina boninensis</i>	Miyukihama (H)	2003.7	<i>Morinda citrifolia</i>



Fig. 4-1: A green anole seeking prey around the flower of *Scaevola frutescens* in Chichi-jima Island.

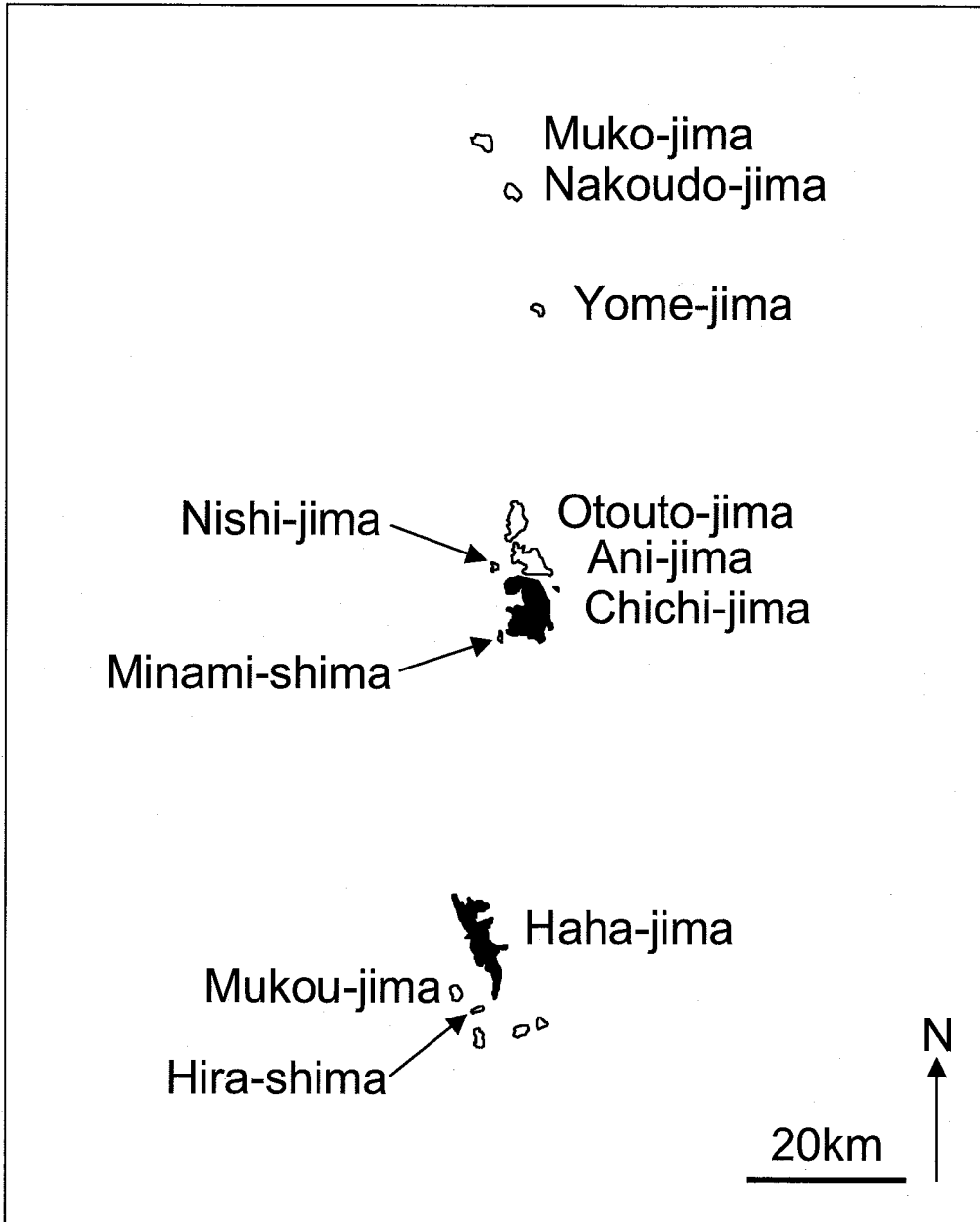


Fig. 4-2: Surveys of the Ogasawara Islands in the present study. Black represents the main islands on which the green anole can be found; white represents islands on which endemic bees are frequently found. Honeybees are found on Ani-jima, Otouto-jima, Minami-shima, and Nishi-jima as well as the main islands.

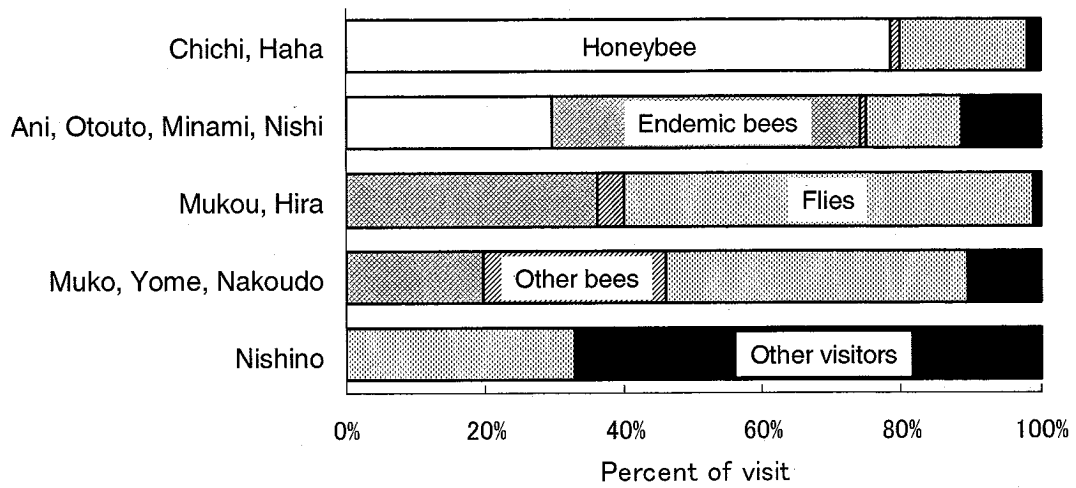


Fig. 4-3: Composition of primary floral visitors in five island groups.

V章 固有訪花昆虫相の衰退とセイヨウミツバチの定着が植物の繁殖に及ぼす影響

(1) はじめに

送粉系はハビタットの分断や農薬使用, 生物学的侵入といったさまざまな人為的攪乱によって影響をうけている (Bond, 1994; Kearns et al., 1998; Kremen and Ricketts, 2000; Traveset and Richardson, 2006). 特に, 脆弱な生態系をもつ海洋島での生物学的侵入による送粉系攪乱は多くの研究者の関心を集めている (Howarth, 1985; Cox and Elmqvist, 2000; Olesen et al., 2002). 外来ポリネーターの中で最も影響力の強い種はミツバチである (Butz Huryn, 1997; Richardson et al., 2000; Goulson, 2003). ミツバチによって引き起こされる問題は主に在来訪花昆虫との資源競争 (Roubik, 1978; Schaffer et al., 1983; Hansen et al., 2002; Thomson, 2004) と植物の繁殖成功度の低下 (Vaughton, 1996; Paton, 2000; Dupont et al., 2004; Hingston et al., 2004) がある. 群集レベルでの送粉系研究はガラパゴス (McMullen, 1987, 1993), ホアン・フェルナンデス (Bernardello et al., 2001), カナリー (Dupont et al., 2003), モーリシャス (Olesen et al., 2002) などの島で例があるが, 送粉系攪乱のパターンやその結果の植物の繁殖に与える影響についてはいまだに多くの海洋島で明らかにされていない. また, 外来捕食者はしばしば島嶼生態系にさまざまな影響を与えることが知られている (Savidge, 1987; Fritts and Rodda, 1998; Courchamp et al., 2003; O'dowd et al., 2003; Nogales et al., 2004; Croll et al., 2005; Salo et al., 2007). グアムのブラウンツリースネークは鳥類を捕食したため, 造網性クモの巣の中心部の目立つフィラメントが消失した. これは鳥類がクモの巣を破壊する被害を回避するための機能を持っていることから, 外来種ブラウンツリースネークの間接的影響であると考えられている (Kerr, 1993). 送粉系に関しては訪花昆虫の捕食者が植物の繁殖成功度を低下させる例は報告されている (Dukas and Morse, 2003; Suttle, 2003; Muñoz and Arroyo, 2004; Dukas, 2005) ものの, 外来捕食者が送粉系攪乱を通じて植物の繁殖を間接的に攪乱したという報告は今のところ皆無である. これら外来種による送粉系への影響を研究する場合, 侵入前のデータがない場合がほとんどであるため評価が難しい.

小笠原諸島は顕花植物フロラの固有種率約 45%と昆虫ファウナの固有種率約 30%という送粉系の構成要素からなる. 在来の送粉者には社会性のハチが欠けていて, 単独性の固有ハナバチ類が 9 種類報告されている (Kato et

al., 1999). ミツバチが小笠原に最初に持ち込まれたのは養蜂目的で 1880 年とされている (船越, 1990). この島にはミツバチの天敵であるスズメバチ類がいないため, 移出したミツバチは速やかに分布を拡大したのではないかと考えられている (Kato et al., 1999). 現在では, 人が居住する父島と母島からはオガサワラクマバチを除く固有ハナバチ類はほとんどいなくなっており, 周辺属島 (無人島) にのみ生息することが明らかになっている (Kato et al., 1999; Abe, 2006). 最近, これら送粉系の変質が移入種グリーンアノールの捕食圧の影響によることが明らかになってきた (Abe et al., 2008a). グリーンアノールは主要島には持ち込まれているが属島にはまだ導入されていない. また, 小笠原諸島のこれらの島は植生学的にはほとんどが乾性低木林に分類され (Mueller-Dombois and Fosberg, 1998; 豊田, 2003), 島間の自然環境は良く似ているといえる. このような状況は外来種の影響によるポリネーター相の変化や植物の繁殖への影響を群集レベルで比較するのに適した条件といえる.

アノールによる捕食の結果, 主要島の送粉者ファウナは劇的に変化している. 海洋島の送粉系におけるシンドロームは貧弱な単独性の送粉者たちに適応しているため (Barrett, 1996; Bernardello et al., 2002; Abe, 2006), 社会性昆虫である移入ミツバチの存在はアイランド・シンドロームの範疇から外れる送粉者であると考えられる. このような外来ポリネーターは外来種同士の送粉関係を形成しやすいという例がいくつか知られている (Donovan and Macfarlane, 1984; Kato et al., 1999; Stout et al., 2002; Morales and Aizen, 2005, 2006). 加えて, 近年の送粉系研究は群集レベルのネットワーク構造の解析が進んでおり, 植物と送粉者間の非対称的な入れ子構造 (Bascompte et al., 2003; Vázquez and Aizen, 2004) や連鎖絶滅に対する頑健性 (Memmott et al., 2004), 生物多様性維持機能 (Bascompte et al., 2006) などの諸特性が明らかになりつつある. この送粉系ネットワークの解析手法を用いたアプローチには, 単に群集生態学的な構造解析の測定尺度にとどまらず, 外来種のインパクトを評価するといった保全生物学的応用の可能性も秘めている (Memmott and Waser, 2002; Olesen et al., 2002; Vázquez and Aizen, 2004; Morales and Aizen, 2005).

本研究では, 移入ポリネーターが小笠原諸島の送粉系に与える影響を群集レベルで明らかにするために, 島間 (主要島 (父島と母島) vs 周辺属島) 及び植物起源間 (固有種 vs 広域種 vs 外来種) の送粉状況を比較する. 特に (1) 植物-送粉者間相互作用が主要島・属島間でどのように異なるか? (2) もし, 異なるなら, なぜ訪花パターンは変化したか? (3) 主要島の在来植

物の繁殖は影響を受けているのか？を明らかにする。

(2) 方法

(2-1) 調査地

調査は小笠原諸島の12の島（父島，母島，兄島，弟島，西島，向島，平島，聳島，嫁島，媒島，西之島）でおこなった。1回の渡航で3日～30日間滞在し，2001年7月，11月，2002年1月，5月，9月，12月，2003年3月，4月，8月，10月，2004年2月，4月，6月，11月，2005年1月，4月，5月，8月，11月に調査した。

(2-2) 訪花頻度

訪花頻度は目視による直接観察とデジタルビデオカメラ（Sony DCR-TRV50）による撮影を併用した。調査ルートは稀少植物を含め，できる限り多くの植物のデータが取れるように設定した（表 2-1）。訪花昆虫の観察方法は2章の通りである。この方法により，合計982回（459時間20分，143植物種）で観察することができた。143種の内訳は主要島で固有種64種，広域種30種，帰化種38種，属島で固有種24種，広域種17種，帰化種12種であった。訪花頻度は植物種ごとに個花単位で算出した。

訪花頻度の観察後は，昆虫を採取し，体長，頭幅，吻長を測定した。また，観察できた花については種ごとに通常5花以上（1-26花）で花のサイズ（直径と深さ）を測定し，大きい方の値をその花のサイズの代表値とした。

(2-3) 送粉効率と繁殖成功度

ミツバチの送粉の有効性を確認するため，ミツバチが訪花した直後の花を採取し，柱頭に付着した花粉数を計測した。観察は野外で携帯用顕微鏡（ニコン，ファール・ミニ，20倍）を用いておこない，柱頭に付着したフレッシュな花粉のみをカウントした。事前に訪花がないように袋掛けをしなかったので1回訪花あたりの花粉の持ち込み数を推定するために，観察時間中に訪花のなかった花を採取し，同様に花粉数をカウントし，差し引きすることで評価した。

結実調査は固有種62種，広域種21種，帰化種20種について1種あたり8～4769花（中央値177花），1～86個体（中央値7個体）でおこなった。結実調査は主要島のみでおこなった。このようなサンプルサイズのばらつきは調査した時期にルート上で遭遇した種の量の違いに起因するものである。果実の選択的中絶や種子食害といった送粉後の攪乱要因によって送粉効率

を過小評価する可能性を避けるため、結実調査は胚珠が大きくなり始める初期の段階でおこなった。胚珠のイニシエーションが判別しにくい種については果実（あるいは種子）が成熟し次第、できるだけ早い段階で結実数を調査した。また、花粉制限の有無を明らかにするため、他個体花粉による強制受粉試験をおこなった。処理数は固有種 45 種、広域種 15 種、帰化種 13 種について 1 種当り 19~568 花（中央値 75 花）、1~76 個体（中央値 7 個体）である。このコントロールとなる自然状態の結果率は同一個体内の無処理花序で測定した。結果率は種ごとの総結実数を総花数で除したものである。

アノールが植物の結実に与える間接的効果を明らかにするため、2006 年にミツバチはいるがアノールは生息していない兄島でアツバシロテツ、ムニンヌツゲ、ヒメツバキ、シャシャンボ、オガサワラクチナシ、シロトベラ、ハウチワノキ、ランタナ、コブガシの結実を種当り 76~1797 花（1~6 個体）調査した。また、同年に同じ種の結実を父島で種当り 72~1207 花（2~4 個体）調査した。調査個体は 1 個体につき 20 花序以上開花している個体を対象とした。

（2-4）統計解析

訪花があったことをその植物種と訪花者グループとの間に相互作用があったと定義する。植物種ごとの訪花頻度の算出方法は 2 章のとおりである。訪花者の多様性の指標として、植物種あたりの相互作用のあった訪花者グループ数を主要島と属島に分けてそれぞれ花タイプごとに平均した。

相互作用数や訪花頻度はそれぞれ種間の観察時間のばらつきに影響をうけることが予想されるため、相互作用数、全訪花頻度、ハナバチ類（ミツバチと固有小型ハナバチ類）に対する島、植物起源、観察時間の効果を 3 間分散分析で解析した。

また、送粉系攪乱にともない、訪花頻度が植物量（餌資源量）に影響を受けているかどうかを明らかにするため、主要島で観察した固有種を絶滅危惧種と非絶滅危惧種に分けて比較した。調査した種のうち、レッドデータブック（環境省、2000）の“vulnerable”, “critical” and “endangered”に指定されている 44 種を絶滅危惧種、それ以外の 20 種を非絶滅危惧種と定義した。訪花頻度の違いはメディアン検定、ミツバチが訪花した種の割合は X^2 検定で調べた。

サンプルサイズのばらつきは結実率には影響しておらず（花： $R^2 = 0.027$, $P = 0.099$; 個体, $R^2 = 0.022$, $P = 0.134$ ）、花タイプ間でサンプルサイズに差はなかった（ウィルコクスン順位和検定、花数, $X^2 = 0.7$, $df = 2$, $P = 0.686$;

個体数, $X^2 = 3.3$, $df = 2$, $P = 0.189$) ので, 全種のデータを解析に用いた. 強制受粉試験における種間のサンプル数の違いは花粉制限があるかどうかの検定結果には影響しておらず (ロジスティック回帰モデル, 花数, $X^2 = 0.1$, $R^2 = 0.001$, $P = 0.708$; 個体数, $X^2 = 2.0$, $R^2 = 0.020$, $P = 0.161$), 花間でサンプルサイズに有意差はなかった (ウィルコクソン順位和検定, 花数, $X^2 = 0.1$, $df = 2$, $P = 0.944$; 個体数, $X^2 = 5.5$, $df = 2$, $P = 0.064$). 植物起源間の結実で花粉制限が発生している種の割合は X^2 検定をおこなった. 主要島における全ての訪花者による訪花頻度とミツバチによる訪花頻度を説明変数, 結果率を従属変数として分散分析をおこなった.

以上の全ての統計解析には JMP (Sall et al., 2004) を使用した.

(3) 結果

(3-1) 花と訪花者グループの相互作用

訪花者の多様性は島間, および植物起源間で異なっていた (Fig. 5-1). 主要島における植物種当りの訪花者グループとの相互作用数は 1.6 ± 0.1 であり, 属島の 2.3 ± 0.2 より 30.4% 少なかった ($F = 7.2$, $df = 1$, $P = 0.008$, Fig. 5-1b). また, 相互作用数は固有種 (2.1 ± 0.1), 広域種 (1.8 ± 0.2), 外来種 (1.3 ± 0.3) の順に減少していた ($F = 4.0$, $df = 2$, $P = 0.019$, Fig. 1b). この植物起源の順番は属島と主要島で共通であった. 属島における固有種の平均相互作用数 (3.2 ± 0.3) は主要島における固有種の平均相互作用数 (1.8 ± 0.1) より有意に多かった ($F = 20.2$, $df = 1$, $P < 0.001$).

主要島では重要な訪花昆虫は小型固有ハナバチ類からミツバチにシフトしていた (Fig. 5-2b). ミツバチは観察したフロラの 62.1% の花に訪花しており, その内訳は外来種 73.7% (38 種中 28 種), 広域種 73.3% (30 種中 22 種), 固有種 50.0% (64 種中 32 種) であった. この植物起源間の比率は有意に異なっていた ($G = 7.8$, $df = 2$, $P = 0.020$). 一方, 小型固有ハナバチ類は観察フロラの 58.5% で訪花が確認され (Fig. 5-2b), その内訳は外来種 25.0% (12 種中 3 種), 広域種 47.1% (17 種中 8 種), 固有種 83.3% (24 種中 20 種) であった. この比率もまた植物起源間で有意に異なっていた ($G = 13.3$, $df = 2$, $P = 0.013$).

(3-2) 訪花頻度

植物起源間の訪花パターンは主要島と属島では異なっていた (Fig. 5-3). 全訪花頻度は植物起源と島の間で交互作用が認められた (Table 5-1). 主要島の訪花頻度 5.1 ± 0.6 回/花/12 時間は属島の 13.8 ± 4.6 回より 63.0% 少

なかった ($F=7.8$, $df=1$, $P=0.006$). 主要島では全訪花頻度は植物起源間で大きな違いはなかった (固有種 5.0 ± 1.0 回, 広域種 4.9 ± 1.0 回, 外来種 5.6 ± 1.2 回; $F=0.1$, $df=2$, $P=0.951$) が, 属島では固有種は外来種より有意に多くの訪花が見られた (固有種 23.6 ± 10.0 回, 広域種 7.9 ± 3.3 回, 外来種 2.5 ± 1.3 ; $F=4.3$, $df=2$, $P=0.019$).

主なハナバチ (主要島のミツバチと属島の小型固有ハナバチ類) の訪花頻度は植物起源間及び島間で有意差はなかったが, 植物起源と島の間には交互作用が見られた (Table 5-1). この違いは植物起源に対してミツバチと小型固有ハナバチが逆の訪花パターンを持っているためである. 主要島におけるミツバチの外来種への訪花頻度 (5.0 ± 1.2 回) は固有種への訪花頻度 (2.4 ± 0.6 回) よりも有意に高く ($t=2.1$, $P=0.042$), 逆に属島の小型固有ハナバチ類では固有種への訪花頻度 (4.6 ± 1.2 回) が外来種への訪花頻度 (0.2 ± 0.1 回) よりも有意に高かった ($t=3.1$, $P=0.003$; Fig. 5-3). 固有種では属島の小型固有ハナバチ類の訪花頻度は主要島でのミツバチの訪花頻度 (2.4 ± 0.6 回) よりも有意に高かった ($t=2.2$, $P=0.029$). 逆に, 外来種では主要島のミツバチの訪花頻度は属島の小型固有ハナバチ類の訪花頻度 (0.2 ± 0.1 回) よりも有意に高かった ($t=3.0$, $P=0.004$). また, 広域種では主要島のミツバチ (3.6 ± 0.9 回) と属島の小型固有ハナバチ類 (4.4 ± 2.2 回) の間に有意差はなかった ($t=0.8$, $P=0.415$). 訪花者の多様性が減少した結果, 主要島ではミツバチの優占度が属島の小型固有ハナバチ類の優占度に比べて高くなっていた (Fig. 5-3).

主要島における絶滅危惧植物へのミツバチの訪花頻度はそうでない非絶滅危惧種と比較して有意に低かった ($Z=2.7$, $P=0.008$) が, 全訪花者の訪花頻度には差が無かった ($Z=1.1$, $P=0.285$). 加えて, 絶滅危惧植物はミツバチの訪花を観察できなかった種の割合が非絶滅危惧種と比較して有意に高かった ($G=7.5$, $df=1$, $P=0.006$).

林床開花型の種への訪花は属島では他の開花位置と比較して有意差がなかった (全体, $F=1.2$, $df=2$, $P=0.290$; 固有ハナバチ類, $F=0.7$, $df=2$, $P=0.507$) が, 主要島ではミツバチの訪花が有意に少なかった (全体, $F=2.1$, $df=2$, $P=0.130$; ミツバチ, $F=5.5$, $df=2$, $P=0.005$).

(3-3) サイズと形態の適合性

ミツバチが訪花した固有種のうち, 25 種 (78.1%) は訪花の 50% 以上をミツバチが占めていた. しかしながら, ミツバチの訪花があっても, 結実に十分な量の花粉の持ち込みがあるとは限らない. 固有種のチクリンカ

Alpinia bilamellata やオオバシロテツ *Boninia grisea*, ムニンビヤクダン *Santalum boninense*, アデクモドキ *Syzygium cleveraefolium* var. *microphyllum* はミツバチ 1 回訪花当りの花粉の持ち込みがほとんどなかった (Table 5-3).

訪花昆虫のサイズは在来種で小さい傾向が見られた。ミツバチは固有種であるオガサワラクマバチよりは小さい (t -test, $P < 0.001$) が, その他の固有ハナバチ類と比べるとオガサワラキホリハナバチを除いて全て有意に大きかった (全ての組み合わせについて $P < 0.001$; Table 5-4)。訪花昆虫の体サイズと同様に花も外来種が在来種より有意に大きかった (対固有種, $t = 197.3$, $df = 1$, $P = 0.003$; 対広域種, $t = 21.9$, $df = 1$, $P = 0.029$)。加えて, 在来種の花の色は目立たない地味な色 (白, 黄色, 緑, 茶色) が多く, 形態も多様な訪花者が報酬にアクセスしやすい形態のものが多い傾向があった。派手な色 (赤, ピンク, 紫, 橙色, 青) の花は広域種で 13.3%, 固有種で 15.6%であったのに対して外来種では 37.8%と有意に比率が高かった ($X^2 = 7.9$, $df = 2$, $P = 0.020$; Fig. 5-3)。蜜源が深い形態の花 (左右相称型, 筒型, 鐘型, 漏斗型) は外来種で 62.2%に達するのに対して, 広域種では 41.4%, 固有種で 45.3%であった ($X^2 = 3.3$, $df = 2$, $P = 0.189$; Fig. 5-3)。

(3-4) 訪花行動の違い

訪花行動は滞在時間 ($F = 40.1$, $df = 11$, $P < 0.0001$), 花序内訪花率 ($F = 38.8$, $df = 11$, $P < 0.0001$) とともに訪花者間で有意差が見られた。ミツバチの訪花行動はその他の訪花者と異なっていた。ミツバチは花当りの滞在時間が短く, 花序内訪花率が高い傾向が見られた (Table 5-5)。特に花序内訪花率は固有ハナバチ類 ($t = 6.7$, $df = 2783$, $P < 0.001$) やハエ類 ($t = 3.9$, $df = 2783$, $P < 0.001$) などの主な訪花昆虫よりも高かった。

(3-5) 結果率と花粉制限

種ごとのサンプルサイズ (花数, 個体数) の違いは結果率に有意な効果は見られず (花, $R^2 = 0.040$, $P = 0.059$; 個体, $R^2 = 0.021$, $P = 0.175$), 植物起源間でも差が見られなかった (ウィルコクソン順位和検定, 花, $X^2 = 0.7$, $df = 2$, $P = 0.686$; 個体, $X^2 = 3.3$, $df = 2$, $P = 0.189$)。また, 強制受粉に用いたサンプルサイズの違いも花粉制限の有無には影響しておらず (ロジクテック回帰, 花, $X^2 = 0.1$, $R^2 = 0.001$, $P = 0.708$; 個体, $X^2 = 2.0$, $R^2 = 0.020$, $P = 0.161$), 植物起源間の有意差も見られなかった (ウィルコクソン順位和検定, 花, $X^2 = 0.1$, $df = 2$, $P = 0.944$; 個体, $X^2 = 5.5$, $df = 2$, $P = 0.064$)。

このため、観察した全ての種を解析に用いた。

主要島の自然結果率は外来種が有意に高かった（外来種 $40.0 \pm 7.7\%$ 、広域種 $31.4 \pm 5.7\%$ 、固有種 $33.0 \pm 4.1\%$ ； $G = 357.6$, $df = 2$, $P < 0.001$ ）。この結果率はミツバチの訪花頻度と有意な相関が見られた（ $F_{1, 88} = 4.8$, $P = 0.030$ ）が、全訪花者の訪花頻度とは無相関であった（ $F_{1, 88} = 1.5$, $P = 0.223$ ）。花粉制限がみられた種の割合は外来種 16.7% 、広域種 50.0% 、固有種 53.3% と外来種で低くなったが、これらの差は 5% 水準では有意にならなかった（ $G = 5.7$, $df = 2$, $P = 0.059$ ）。

父島と兄島間で有意差がみられた種は 7 種類あった（Table 5-6）アツバシロテツ、ムニンイヌツゲ、ヒメツバキ、ムニンシャシャンボは兄島での結果率が高く、オガサワラクチナシ、シロトベラ、ハウチワノキは父島の結果率が高かった。また、ランタナは有意差はなかったが、兄島では結実が見られず、父島では 4.2% となった。コブガシは両島とも結実が見られなかった。

（4）考察

（4-1）送粉系ネットワークの変質

グリーンアノールによる昆虫への捕食圧は間接的に植物への訪花パターンに影響していた。植物種当りの訪花者グループ数の減少は主要島において送粉系ネットワークが衰退していることを示唆する。加えて、主要な送粉昆虫である小型固有ハナバチ類からミツバチへの入れ替わりは帰化植物の繁殖成功を改善する方向に作用していた。逆に属島では帰化植物への訪花頻度は非常に低かったことから、在来の送粉系ネットワークは帰化植物の侵入・定着に対するバリアの一つになっていたと考えられる（Parker, 1997; Richardson et al., 2000; Memmott and Waser, 2002）。

主要島における起源間での訪花昆虫の多様性の違い（Fig. 2）はサンプリングエラーの影響がある（固有種の種当りの観察時間が帰化種より長い）と考えられるが、属島では観察時間が主要島よりも短いにも拘わらず、多様な訪花昆虫が観察されたことから、在来の訪花昆虫相は明らかに現在の主要島よりも豊富であったと考えられる。また、属島の起源間の観察時間差はないことから、在来の訪花昆虫は在来の花を好んで訪花するといえる。

ミツバチと帰化植物は既に主要島の送粉系ネットワークに組み込まれてしまっている。在来の送粉系ネットワークの構造はおそらくこゆうハナバチ類を中心とした非対称型の入れ子構造をしていると考えられるが、主要島では中心が数種の固有ハナバチ類から 1 種類の外来種であるミツバチに変わってしまった。加えて、植物-ポリネーター間の相互作用は入れ子構造を維

持したまま帰化種同士の相互作用に中心がシフトしている可能性がある。ミツバチが訪花することによってグリーンアノールの捕食圧による植物の訪花への間接的な影響はある程度緩和されるかもしれない。しかし一般的に訪花昆虫の多様性や相互作用数の減少は送粉系ネットワークの非対称構造を弱めることになり (Vázquez and Aizen, 2004), 関連する植物の連鎖絶滅のリスクを高めることにつながる (Bascompt et al., 2003). 非対称的なネットワーク構造はスペシャリストの連鎖絶滅に対して頑健性が高い (Memmott and Wasser, 2004, Bascompte et al., 2006) が, 構成種数が少ない海洋島では, このリスクがもともと高かったであろう。このような状況でミツバチは固有ハナバチ類と比べて帰化植物に訪花しやすい傾向をもつことは在来の植物にとって大きな攪乱要因となりうる。小笠原諸島は面積が狭く, 島としての歴史も比較的浅いことから, 面積の広いハワイに比べて固有ハナバチ類の *Hylaeus* 属の多様性も低い (小笠原 4 種 vs ハワイ 61 種) (Daly and Magnacca, 2003). 従って小笠原では固有ハナバチ類が絶滅すると代替送粉者の欠落に繋がりやすいと思われる。

(4-2) 訪花パターンの変化

“スーパージェネラリスト”であるミツバチ (Olesen et al., 2002) が起源に関係なくあらゆる植物に訪花することによって小笠原諸島では帰化植物が相対的に繁殖成功度を上げていた。属島の固有ハナバチ類は主要島のミツバチよりも固有種への訪花頻度が高かった。しかし, 帰化植物については逆に主要島のミツバチの訪花頻度が明らかに高かった。更に, 在来の広域分布種については両者の訪花頻度に差は見られなかった。このようなパターンは主に (1) 隔絶された小笠原諸島の送粉系での長い共進化の帰結 (Abe, 2006), (2) 固有種に低頻度出現種が多い, (3) 固有種や広域分布種に林床開花型の種が多い, という 3 つの理由で出現したものと考えられる。

小笠原諸島の在来植物のフロラは主に目立たない地味な色で蜜源にアクセスしやすい構造の花をつける種から構成されている (Abe, 2006). 一方で, 社会性昆虫であるミツバチはコロニーを維持するために大量の餌資源をできる限り効率よく収集するような訪花行動をとる (Seeley, 1985). すなわち, ミツバチはより派手な色彩で蜜量も多く, 大型の目立つ花をつける帰化植物に誘引されやすく, 大型の資源パッチをつくる種に集中的に訪花する一方で, 低頻度でしか出現しない種は無視する傾向がある (Wetherwax, 1986; Sih and Baltus, 1987; Roubik, 1991; Westerkamp, 1991; Butz Huryn, 1995; Kwak and Bekker, 2006). 訪花昆虫相が衰退した現在, 稀少植物に

とってミツバチがほとんど訪花しないことは繁殖失敗に結びつくと考えられる。固有植物にとってもう一つのハンディキャップは林床に開花する種が多いことで、このような花にはミツバチや小型固有ハナバチ類は訪花せず、オガサワラクマバチやハエ、ガ、甲虫類といった少数派のポリネーターが機能していると考えられる。主要島における訪花昆虫相の多様性低下はこのような植物の繁殖にとって脅威となりうる。一方、ほとんどの帰化植物はミツバチが訪花できる開放空間に生育しており、林床で開花する帰化植物はほとんどない。

(4-3) 植物の繁殖成功度への影響

主要島の植物の結実は今日ではミツバチの訪花に大きく依存していることが明らかになった。しかしながら、例えばミツバチがある程度送粉者としての役割を果たしていたとしても、在来種に広く見られた花粉制限は送粉系ネットワークの衰退が植物の繁殖成功度に影響していることを示唆するものである。一般的にポリネーターの種多様性が低下すると植物の繁殖成功度が低下することが知られている (Feinsinger et al., 1982; Steffan-Dewenter and Tschardt, 1999; Donaldson et al., 2002; Kremen et al., 2002; Klein et al., 2003; Fontaine et al., 2006)。これは少数派の訪花昆虫がしばしば送粉に重要な役割を果たしているからである (Proctor et al., 1996; Weiss, 2001; Pellmyr, 2002)。多様な訪花昆虫相が維持されていれば主要な送粉昆虫が消失しても、その役割を他のもので補うことが可能である (例えば Kelly et al., 1996) が、父島・母島のように訪花昆虫が衰退してしまうとそのような生態系機能が十分発揮できなくなる。例えば、ムニンビャクダン *Santalum boninense* やチヂジマクロキ *Symplocos pergracilis* などはミツバチが頻繁に訪花するにもかかわらず花粉制限が見られたが、これは適切な受粉できる訪花昆虫が消失したために引き起こされている可能性が高い。

ミツバチとその他の在来訪花昆虫との間に見られる訪花行動や体サイズの違いは在来植物種の繁殖失敗の要因になるであろう。ミツバチが導入されたいくつかの地域では隣花受粉率の増大により植物の繁殖成功度が低下している (England et al., 2001; Dick et al., 2003; Hingston et al., 2004)。加えて、ムニンタツナミソウやオガサワラボチヨウジのような特殊な形態の花は特に送粉系ネットワークの攪乱に対して脆弱であるとされている (Bond, 1994; Steiner and Whitehead, 1996; Johnson and Steiner, 2000; Aizen et al., 2002; Traveset and Richardson, 2006)。更に、柱頭に付着した花粉の調査結果では、雌雄異株のオオバシロテツ *Boninia grisea* はミツ

バチが訪花してもほとんど花粉が付着していなかった。これはミツバチの訪花が花をたくさんつける雄株に集中しやすく、雌雄間の移動が起こりにくいために起きた現象であると考えられる (Heinrich and Raven, 1972; Visscher and Seeley, 1982)。小笠原で雌雄異株に分化した種にはワダンノキ *Dendrocacalia crepidifolia* (Kato and Nagamasu, 1995) やオオバシマムラサキ *Callicarpa subpubescens* (Kawakubo, 1990) などがあるが、一般的に雌雄異株性は単独性の機会的なジェネラリスト送粉者と結びついて進化した形質であると考えられている (Bawa, 1980; Beach, 1981; Charlesworth, 1993)。今日、ミツバチは世界の至る所で主要な送粉昆虫となっているが、必ずしも全ての植物種に対して効率的な送粉者となっているわけではない (Westerkamp, 1991; Wilson and Thomson, 1991; Paton, 2000)。

兄島で結果率が高かった種はムニンシャシャンボ以外は皿型の花で様々な送粉者が蜜源にアクセスできる種であった。これらは昼間に様々な昆虫が訪花する種であると考えられる。一方、父島の結果率が高かった種や差がなかった種は筒型のカ媒 (夜間訪花) か風媒 (ハウチワノキ) であった。このことは昼行性のグリーンアノールが昼間に活動する送粉者を捕食し尽した影響と考えられる。

(4-4) 小笠原の送粉系保全への提言

送粉昆虫ファウナの大規模な変化は連鎖的に植物の絶滅を引き起こしうる (Memmott et al., 2004; Biesmeijer et al., 2006)。主要島の訪花昆虫による送粉への貢献度は相互作用数ベースで 30% 減、総訪花頻度ベースで 60% 以上の減少と大きく衰退している。特に小笠原の訪花昆虫相は優占種が変化していることは重大である。Memmott et al. (2004) のシュミレーションはポリネーターの絶滅を想定しているので一概に比較できないが、リンクが多い順にポリネーターを除去したシュミレーションで 30% の絶滅率を想定すると、主要島では最悪の場合 40% の植物が連鎖絶滅を起こす可能性があると考えられる。

ミツバチは既に兄島、弟島、南島、西島と父島周辺の属島に分布を広げている。従って、現在はミツバチがいない母島の属島にも近い将来侵入する可能性がある。ミツバチが帰化植物に訪花して分布拡大に貢献するという外来種同士の結びつきによる加速度的な生態系攪乱は送粉系以外にも種子散布系 (Vitousek and Walker, 1989) や食害後の競争 (Merlin and Juvik, 1992)、土壌攪乱に伴う植物の更新 (Huenneke and Vitousek, 1990; Aplet et al.,

1991) などさまざまな相互作用系で報告されており，島嶼生態系保全上の大きな問題となっている．小笠原固有の生態系を破壊し，世界中にあふれる外来種からなる生態系に変貌させる可能性がある（McKinney and Lockwood, 1999; Olden et al., 2004）．

Table 5-1. Effects of species origins and islands on the number of interacted visitor groups, visitation rate by all visitors, and by dominant bees.

Effects	Number of interacted visitor groups			Visitation rate by all visitors			Visitation rate by dominant bees			
	df	ss	F	P	ss	F	P	ss	F	P
Species origin	2	9.6	4.0	0.019	1.3	2.8	0.062	0.3	1.0	0.386
Island	1	8.6	7.2	0.008	0.0	0.0	0.909	0.4	2.2	0.138
Time	1	31.7	26.6	<0.001	0.4	1.8	0.181	0.3	1.6	0.213
Species origin × Island	2	11.8	5.0	0.008	1.8	3.9	0.022	1.7	4.6	0.011
Species origin × Time	2	2.6	1.1	0.334	0.6	1.4	0.244	0.4	1.0	0.383
Island × Time	1	5.1	4.3	0.040	0.0	0.2	0.642	0.1	0.5	0.484
Species origin × Island × Time	2	3.2	1.3	0.269	0.2	0.6	0.575	0.1	0.2	0.846

Table 5-3: Effects of single honeybee visit in terms of pollen deposition (pollen grains per stigma). “N” means the number of flowers. “Net” means the value of “Honeybee” minus “Open”.

Species	Net	Open		Honeybee		Visitation rate of honeybees (flower ⁻¹ · 12h ⁻¹)
		N	Pollen deposition	N	Pollen deposition	
<i>Alpinia bilamellata</i>	0.0	4	0.0	3	0.0	4.5
<i>Boninia grisea</i>	0.0	10	0.0	9	0.0	7.2
<i>Crepidiastrum ameristophyllum</i>	4.0	95	10.7	35	14.7	0.5
<i>Crepidiastrum grandicollum</i>	-1.4	16	9.7	15	8.3	1.1
<i>Crepidiastrum linguifolium</i>	33.3	35	14.5	20	47.8	1.3
<i>Dendrocacalia crepidifolia</i>	8.9	11	1.4	7	10.3	8.8
<i>Elaeagnus rotundata</i>	1.8	9	1.7	2	3.5	3.2
<i>Fatsia oligocarpela</i>	3.2	9	1.1	7	4.3	3.0
<i>Hedyotis grayi</i>	51.1	10	16.7	5	67.8	2.8
<i>Ilex mertensii</i>	-0.2	12	5.0	12	4.8	2.4
<i>Ligustrum micranthum</i>	53.0	7	12.4	15	65.4	2.7
<i>Metrosideros boninensis</i>	0.6	6	0.7	3	1.3	24.8
<i>Osteomeles boninensis</i>	12.3	4	7.5	6	19.8	5.1
<i>Osteomeles lanata</i>	4.8	11	2.4	10	7.2	5.2
<i>Santalum boninense</i>	0.0	10	0.0	10	0.0	21.1
<i>Schima mertensiana</i>	190.2	7	76.1	3	266.3	3.0
<i>Scutellaria longituba</i>	6.8	4	0.0	4	6.8	1.1
<i>Syzygium cleveraefolium</i>	0.8	12	0.0	13	0.8	3.2
var. <i>microphyllum</i>						

Table 5-4: Body length of endemic bees and introduced honeybees.

Bees	Origin	<i>N</i>	Body length (mm)
<i>Xylocopa ogasawarensis</i>	Endemic	3	28.4 ^a
<i>Apis mellifera</i>	Alien	19	12.2 ^b
<i>Lithurge ogasawarensis</i>	Endemic	1	11.8 ^{bc}
<i>Megachile asahinai</i>	Endemic	15	10.3 ^c
<i>Hylaeus yasumatsui</i>	Endemic	6	6.6 ^d
<i>Hylaeus ikedai</i>	Endemic	53	6.1 ^d
<i>Heriades fulvohispidus</i>	Endemic	16	5.1 ^e
<i>Ceratina boninensis</i>	Endemic	7	4.8 ^{ef}
<i>Hylaeus incomitatus</i>	Endemic	62	4.4 ^f

Pair of different characters means significant difference at $P < 0.05$ by HSD test.

Table 5-5: Visitor behaviors within an inflorescence. “Handling time” represents the mean duration of a visit to an individual flower. “Proportion visited” represents the proportion of the total number of flowers within an inflorescence visited by the pollinator.

Pollinator	<i>n</i>	Handling time	Proportion of visit (%)
Honeybees	1350	6.0 ^d	55.2 ^a
Carpenter bees	20	3.8 ^{cd}	48.3 ^{ab}
Endemic small bees	834	9.4 ^d	33.4 ^b
Other bees	70	8.3 ^d	23.5 ^b
Flies	356	60.9 ^{bc}	38.1 ^b
Moths	22	36.9 ^{bcd}	71.6 ^{ab}
Butterflies	10	20.5 ^{bcd}	40.9 ^{ab}
Birds	41	4.4 ^d	36.3 ^{ab}
Beetles	16	105.8 ^b	47.3 ^{ab}
Ants	51	84.2 ^b	75.4 ^a
Thrips	7	246.8 ^a	50.0 ^{ab}
Others	18	254.9 ^a	53.9 ^{ab}

Superscript characters after the values mean the results of HSD test.

There is significant difference at 5% level between different characters.

Table 5-6: Comparison of fruit set between Ani-jima and Chichi-jima.

Species	Type	Ani-jima		Chichi-jima	
		N	%Fruit set	N	%Fruit set
<i>Boninia crassifolia</i>	Endemic	1797	15.2*	1016	2.5
<i>Ilex matanoana</i>	Endemic	69	75.4*	131	52.7
<i>Schima mertensiana</i>	Endemic	409	64.3*	427	26.2
<i>Vaccinium boninense</i>	Endemic	376	31.9*	304	9.9
<i>Gardenia boninensis</i>	Endemic	76	9.2	72	51.4*
<i>Pittosporum boninense</i>	Endemic	97	3.1	958	15.9*
<i>Dodonea viscosa</i>	Common	670	58.5	820	73.5*
<i>Lantana camara</i>	Alien	1058	0.0	1155	4.2
<i>Machilus kobu</i>	Endemic	993	0.0	1207	0.0

N: number of flowers

*: Significantly large ($P < 0.05$ by X^2 test)

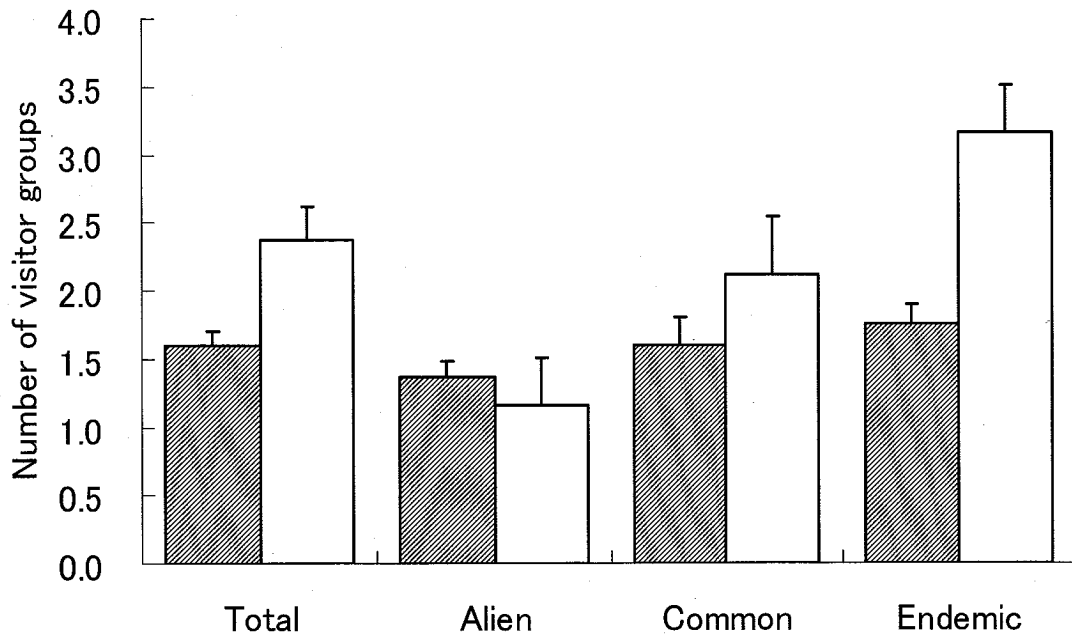


Fig. 5-1. The number of visitor groups visited (mean + SE) for all plant species combined and for alien, common, and endemic plants. Diagonal bars = main islands. Open bars = satellite islands.

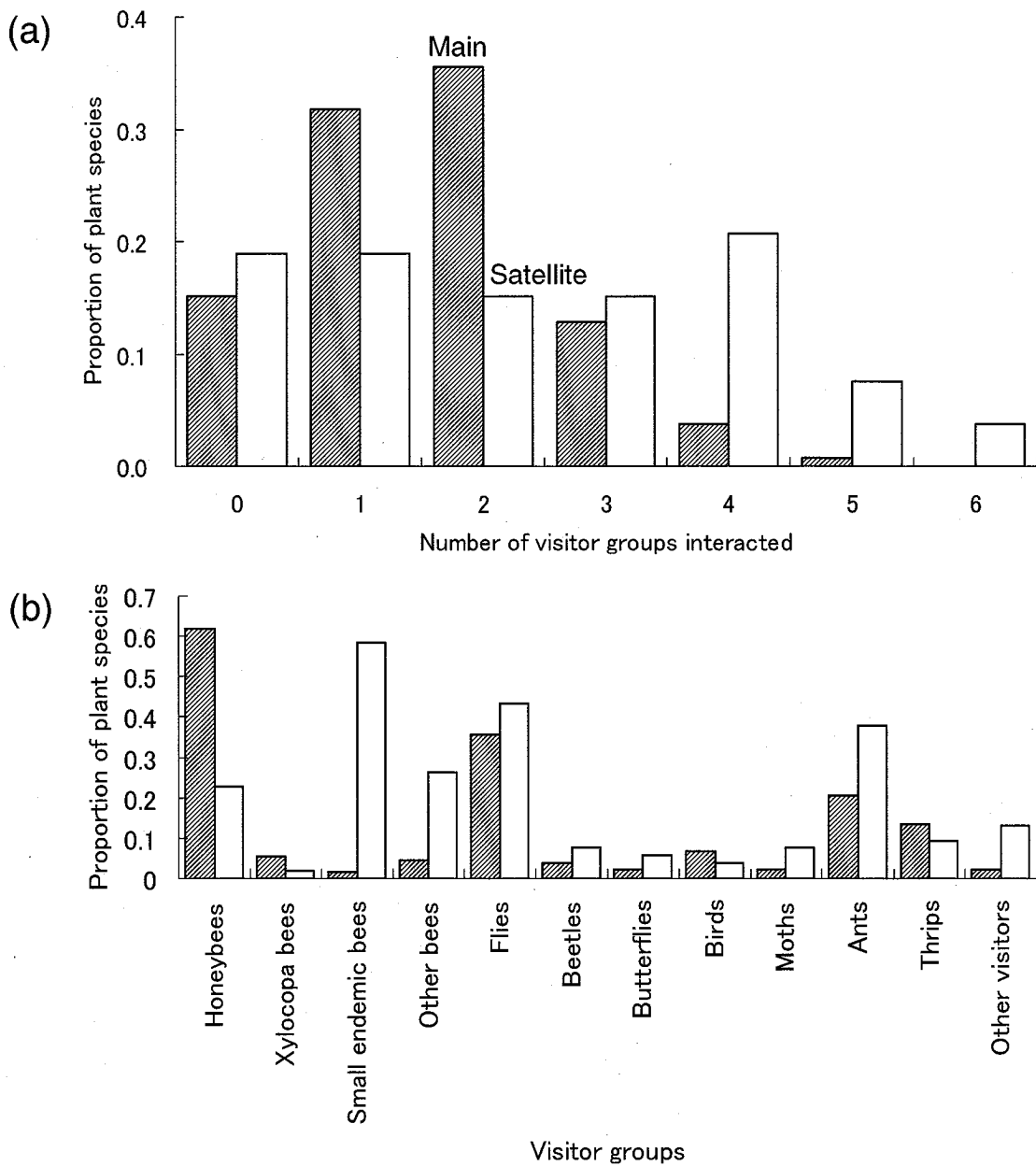


Fig. 5-2. Proportion of the number of plant species (a) visited by each number of visitor groups, and (b) visited by each visitor group. Diagonal bars = main islands. Open bars = satellite islands.

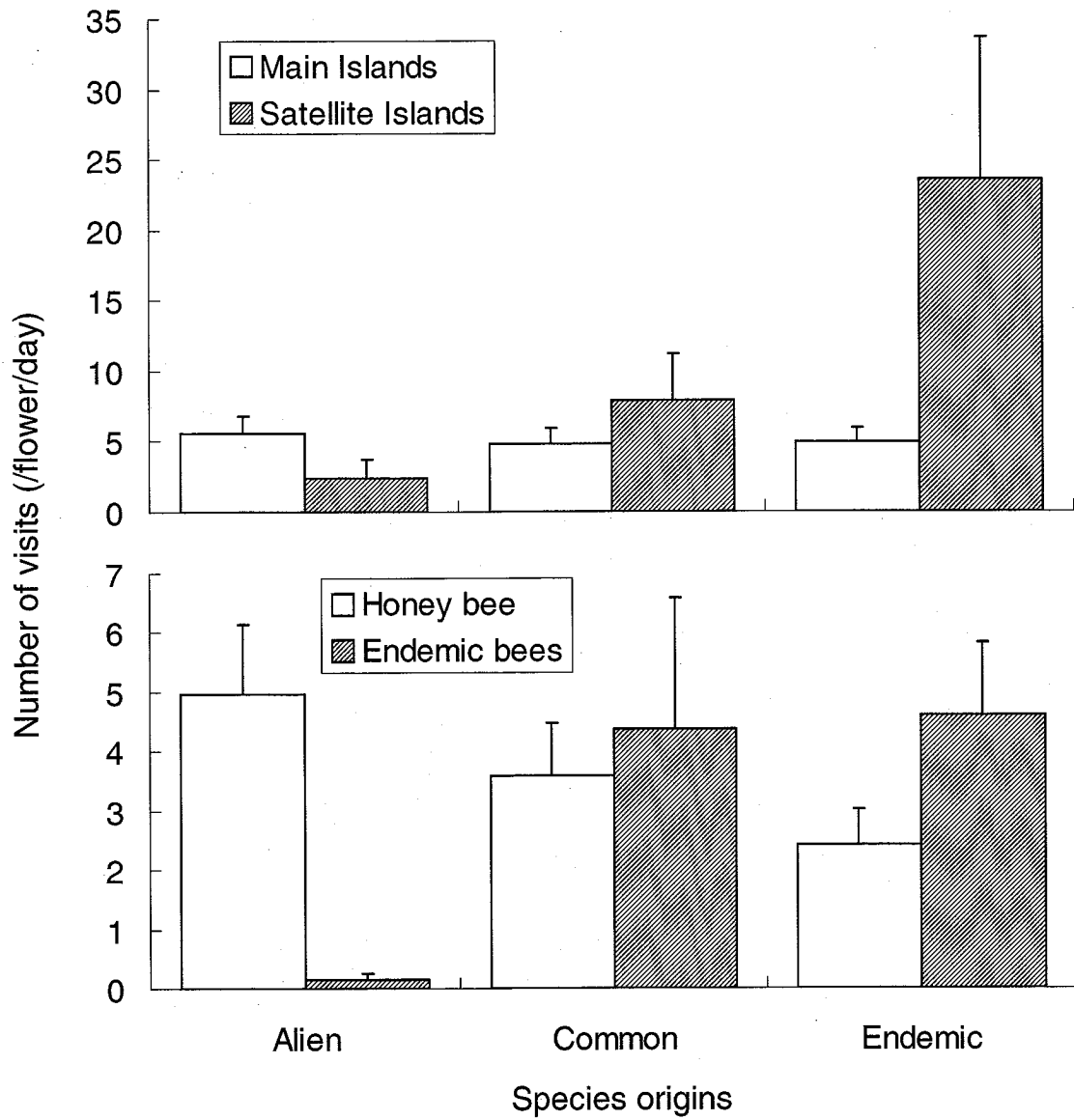


Fig. 5-3. Visitation rate of all visitors (upper) and dominant bees (lower) on main and satellite islands (mean + SE).

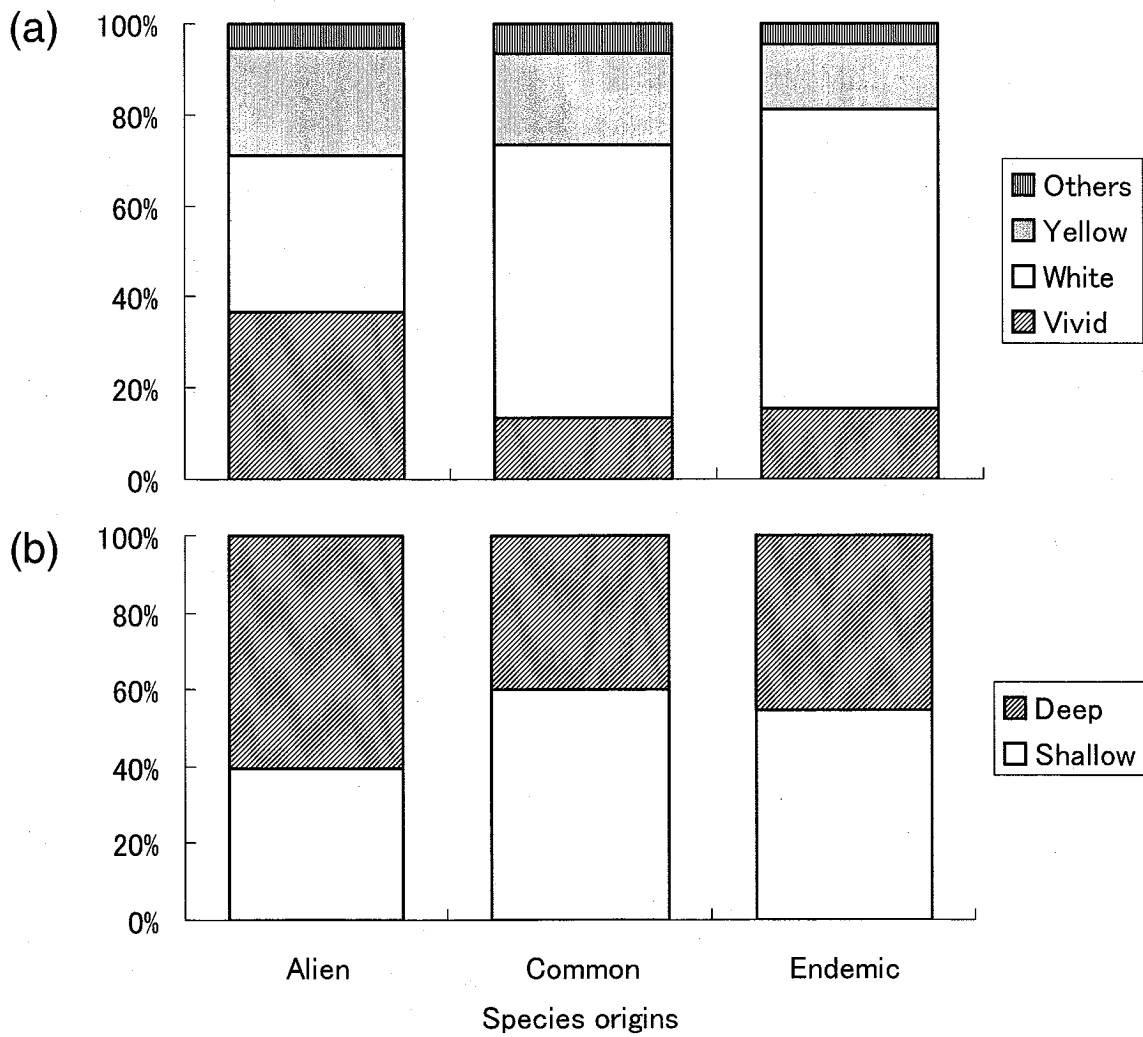


Fig. 5-4: Composition of the observed species in terms of (a) flower color and (b) flower shape.

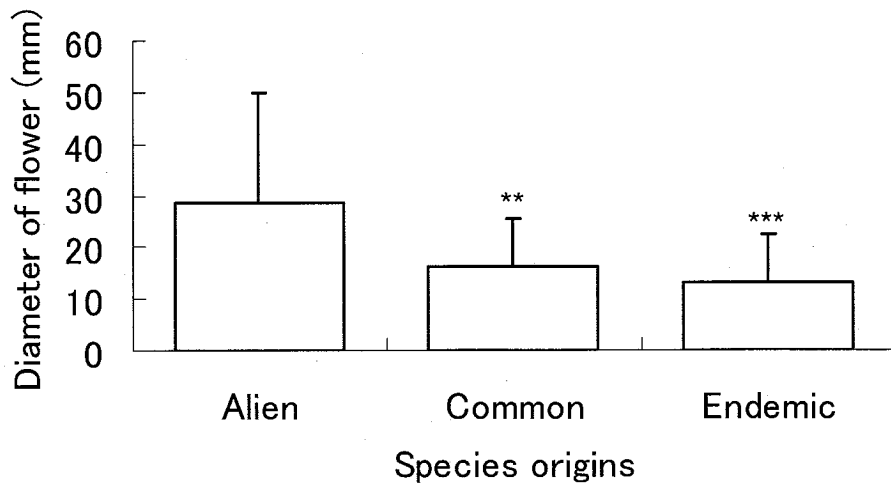


Fig. 5-5: Flower size (diameter) of alien, common, and endemic plants. Significance (**; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$) represents the results of a t-test in comparison with the value for alien flowers.

VI 章 絶滅危惧種ナガバキブシの送粉と絶滅リスク推定

(1) はじめに

分布域の狭い固有絶滅危惧種など個体群サイズが小さい集団は様々な理由から高い絶滅リスクにさらされている (Lande, 1993; Oostermeijer, 2003). 世界で 8000 種以上の維管束植物が絶滅危惧種に指定されているが, 特に海洋島の生物相は一般的に分布域が狭い固有種が多く, 絶滅リスクが高いことが知られている (Baillie et al., 2004). 地球上の生物多様性を維持するためにも, このようなホットスポットを優先的に保護することが求められる. 絶滅危惧種の絶滅リスクを評価するには遺伝的多様性の減少や近交弱勢といった遺伝学的な情報とともに個体群動態や繁殖現況といった生態学的な情報も重要である (Schemske et al., 1994; Frankham et al., 2002). 確率推移行列を用いた個体群存続可能性分析はそのような絶滅危惧種の保全対策を立てる上で非常に有効である (Brook et al., 2000; Menges, 2000; Coulson et al., 2001).

個体群サイズの小ささに加えて, 海洋島では外来種も固有絶滅危惧種への脅威となっている (Loope et al., 1988; Loope and Mueller-Dombois, 1989; Simberloff, 1995; Lonsdale, 1999; O'dowd et al., 2003). 繁殖効率の低下や遺伝的変異の減少もまた絶滅危惧種にとって重大なリスクである (Oostermeijer, 2003). 従って, 外来種の影響や繁殖の現状を明らかにすることは個体群存続可能性を評価するために重要である. 更に, 有効集団サイズは遺伝的変異の消失速度を示す指標となるため, 小集団を保全する上では現存個体数より重要なパラメータである (Lande and Barrowclough, 1987; Nunney and Campbell, 1993).

小笠原諸島の維管束植物フロアの固有種率は 44.6% で, ガラパゴス諸島と同様に高い (Abe, 2006). これらの種のうち多くが開発や外来種により絶滅の危機に瀕している (Shimizu, 2003a). その理由の一つはやはり面積の狭さで, 例えば最大の島である父島で 24 km² であり, これはハワイ島の 1/13, イサベラ島 (ガラパゴス諸島) の 1/14 以下でしかない. そのような狭い島の中で, 在来種中 37.4% が日本のレッドデータブックに記載される稀少種となっている (環境庁, 2000; Abe, 2006). このうち, いくつかの種では個体群サイズが極端に小さいか, ほとんど野生絶滅の状態になっている. 例えば, トヨシマアザミは 1936 年以降個体が発見されていないし, ムニンツツジは 1 個体しか野生株が残っていない. また, コバノトベラは雌 2 個体を含む計 6 個体が現存するのみである. このような危機的な状況にも拘わらず,

小笠原諸島では生態学的種特性の研究はほとんどおこなわれていない。

ナガバキブシ *Stachyurus macrocarpus* は分布域の狭い小笠原産固有種のひとつで、広域分布する先駆低木種のキブシ *S. praecox* の近縁種である (Li, 1943; Ohi and Murata, 1999; Ohi et al., 2003). 小笠原での分布は父島では東平地区の乾性低木林 (約 4 km²) に限られており (大井ら, 1998; Ohi and Murata, 1999; 豊田, 2003) (Fig. 6-1), これがほとんど全ての現存個体を含んでいると考えられる. 兄島でも発見記録はあるが (加崎, 1991; 清水, 1991), 多くの研究者が兄島に入っているにも拘わらず, その後の発見記録はないことから, 絶滅したか, あっても非常に危機的な状況にあるものと考えられる. このように, ナガバキブシは個体数が極端に少なく, レッドデータブックでも「絶滅危惧 IA 類」に指定されている (環境庁, 2000). ナガバキブシの東平個体群についてはおおまかに分布が報告されている (大井ら, 1998) が, 絶滅リスクの推定には更に詳細な生態学的情報が必要である (Schemske et al., 1994; Sutherland et al., 2004).

本章ではナガバキブシの保全を目的とし, 以下の問題を設定した. (1) 現存個体数はどれくらいか? (2) 個体群は衰退しているのか? (3) 種子生産に影響する要因は何か? (4) 外来種が個体群の存続にどのように影響しているか? これらの他にナガバキブシの保全策について議論した.

(2) 方法

(2-1) ナガバキブシ

ナガバキブシは高さ 4 m 以下の雌性両全性異株の低木である. 本種はキブシ *S. praecox* と近縁で, 特に九州地方の個体群と遺伝的に近いとされている (Ohi et al. 2003). 開花期は 1 月から 2 月の初旬にかけてで結実の後半である. 1 つの果実に 40 個前後の種子が入っている. 根際からの萌芽で更新し, 萌芽したシュートが成長し次々と主幹交替することで個体が維持される. 萌芽シュートは状況によっては倒伏し, 発根したものは伏条更新することもあるが, そのようなケースはそれほど多くないため, 個体の識別は容易である. ナガバキブシの典型的な自生地は乾性低木林の中であり, 群落高 3 m 前後の低木ブッシュか, 群落高 6 m 前後の森林の比較的明るい林床である. これとは対称的に近縁種のキブシは先駆種であり, 林縁またはギャップが生育環境となっていることが多い. 従って, ナガバキブシの生育環境条件は明らかではないが, 陽樹的な性格が強い樹種であることが想定される.

(2-2) 個体群動態

2004年～2007年にかけて父島東平（標高200-300m）全域においてナガバキブシの個体を探索した（Fig. 6-1）。調査は開花期である1月に行った。ナガバキブシの個体を発見したら、シュート単位で生残、D15（高さ15cm地点のシュート直径）と高さ、樹冠状態、繁殖現況（性別、シュート当りの花序数、結果率）を記録した。再測のためGPSを用いて位置を記録した。2004年に発見した個体は生残と繁殖を2004年に記録し、2005年は繁殖状況のみを記録した。残りの2年間は全個体（全シュート）についてサイズおよび繁殖現況を記録した。4年間の調査で1回でも繁殖記録があった個体をadultと定義し、全くみられなかった個体をjuvenile、さらに高さ25cm以下の萌芽由来でない稚樹をseedlingと定義した。

個体群動態はD15クラスで区分した確率推移行列によって解析した。これは樹高で区分すると台風などの攪乱による変動が大きくなり、個体群の成長を正確に表すことができないからである。マトリックスモデルによる解析（固有ベクトルや固有値の計算）にはRを用いた。毎年調査で新規個体が発見されたが、その個体の推移確率は翌年のサイズ測定後に解析に加えた。各ステージ間への推移確率は3回の推移確率（2004-2005年、2005-2006年、2006-2007年）の平均値を用いた。種子ステージについてはキブシの種子は気温が上昇するとほぼ100%発芽することから（Abe and Matsunaga, 2007）、小笠原の気候下ではナガバキブシはほとんど埋土種子化しないと仮定し、種子生産サイズから最小サイズ（当年生実生）への推移確率に含まれている。また、この推移確率を算出する際には1個の果実には40個の種子が入っていると仮定した。個体群成長速度に及ぼすサイズクラス間の貢献度の大きさを明らかにするために弾力性分析をおこなった（Caswell, 2001）。また、両性個体は強制受粉でも結実がほとんどなかったことから、性機能を雄と仮定して有効集団サイズ N_e を $N_e = 4N_hN_f/(N_h + N_f)$ によって求めた（Falconer, 1989）。ここでの N_h は両性個体の数、 N_f は雌個体の数である。全調査期間の有効集団サイズは各年の N_e の調和平均で算出した（ $N_{e-total} = 4/[(1/N_{e-2004}) + (1/N_{e-2005}) + (1/N_{e-2006}) + (1/N_{e-2007})]$ ）（Frankham et al. 2002）。

ノヤギによる食害は毎年調査で全てのシュートについて記録した。食害の識別について、小笠原で植物に対して同様の食害をもたらすものはクマネズミ *Rattus rattus* が考えられる。しかし、ノヤギの食痕はシュートの先端が噛んで潰したようになるのに対して、クマネズミは鋭利な刃物で切ったようなきれいな断面を形成するか、茎が太い場合には切断面に歯型が残ること

から、両者は容易に識別できる。食痕が見つかったから 2 年以内に個体またはシュートが枯死した場合には、ノヤギによる食害が死因であると定義した。この場合、死因が光条件の悪化や台風など他の要因が絡んでいる可能性もあるが、食害からの経過時間が短くて死に至るのは生存に対する食害の影響が大きいと判断した。ノヤギの食害率調査で「若いシュート」の定義は萌芽してから 2 年以内のものとした。当年生シュートは稈が新鮮な緑色をしており、高さ自体も低いため、用意に識別可能である。2 年生のシュートもまた緑色の稈であり、3 年目以降になると次第に褐色に変化していくため、識別できる。また、2004 年シーズン以降は前年に当年生シュートとしての記録があるため、2 年生であることが補償されている。最初の調査である 2003 年時点では 2 年生シュートの同定は困難であったが、結果的に 2003 年は全てのシュートでノヤギの食害が観察されなかったので解析結果に影響する問題とはならなかった。個体やシュートの死亡へのノヤギの食害の効果は死亡するかしないかの二項分布であることからロジスティックモデルを使って解析した。解析には JMP (Sall et al. 2004) を用いた。

(2-3) 繁殖

シュート当りの花序数は全て数えた。また、花序当りの花数はシュート当りの花序数が 20 個以下のときは全て数え、20 個以上のときはランダムに選んだ 20 花序を数えた。訪花昆虫の観察は昼間に 13 時間 20 分 (14 日間)、夜間に 4 時間 (3 日間) 観察した。花後の結実初期の段階にクマネズミによる食害を避けるためワイヤーネットを掛け、結実調査は 4 月におこなった。

D15 や高さ、個体当りのシュート数、樹冠状態における性差は個体レベルで解析した。D15 と高さは ANOVA で、個体当りのシュート数と樹冠状態はロジスティックモデルで検定した。D15 と高さの成長速度はシュートレベルで各年の年成長量を平均して ANOVA で検定した。

結実における花粉制限の影響を明らかにするために、強制受粉試験を 2003 年は雌 1 個体、両性 3 個体、2004 年は雌 5 個体、両性 3 個体、2005 年は雌 5 個体、両性 4 個体、2006 年は雌 3 個体、2007 年は雌 3 個体で実施した。強制受粉に用いた花粉親は近隣の両性個体から 2, 3 個体を任意で選んだ。強制受粉のコントロールは同じ個体で無処理の花序の結果率とした。試験は 30 花序以上つけている個体でのみおこなったため、試験個体数が少なくなった。このため、強制受粉とコントロールにおける結果率の差は各年の結実をプールして有意差検定をおこなった。検定は JMP を用いてロジスティックモデルでおこなった。

(2-4) 自生地の環境

ナガバキブシの自生環境を記述するため、自生個体を中心に 15 m 四方の方形区で植物社会学的調査をおこない、階層ごとの種名、被度、群度、群落高、斜面の方位傾斜を記録した。各階層の高さは群落の樹冠の構造を見て階層を区分し、各階層の樹冠の最高点を任意で判断して決定した。それぞれの種の植被率は植物社会学的手法に則り、5 = 75-100%, 4 = 50-75%, 3 = 25-50%, 2 = 10-25%, 1 = 1-10%, + = 1%未満、の 6 つのクラスに分けて記録した。群落構成種の固有・帰化の区分は豊田 (2003) に従い、稀少種の区分は環境庁 (2002) に従った。環境庁 (2002) のレッドデータブックのカテゴリー区分は IUCN の 1994 年のレッドデータブックをもとに作成されており、"Lower Rsk" カテゴリー内の "Conservation Dependant" と "Least Concern", 及び "Not Evaluated" が無い以外は全て同じである。

光環境は魚眼レンズ (Nikon, FC-E9) で全天写真を撮影し、フリーソフトウェア CanopOn 2 (<http://takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/canopon2/>) で解析した。個体ごとに直下と東西南北の計 5 箇所て高さ 1 m 地点の全天写真を撮影した。これら 5 地点の開空度の平均値を個体の光環境の指標として統計解析に用いた。樹冠状態は被圧の程度に応じて "shading" (個体の樹冠が周囲の高木に完全に被圧されている状態), "open" (個体の樹冠が群落高に達しているかギャップになっていて、樹冠全体で太陽光を受けることができる状態), "intermediate" (樹冠の一部が他個体によって被圧されていて、部分的に光が当たる状態) を任意で区分した。

個体の死亡に与える樹冠状態の効果はロジスティックモデルにより検定した。また、個体内のシュート死亡率への効果は死亡率を対数化して ANOVA で検定した。開空度と樹高の相対成長量との関係は直線回帰で解析した。樹高の相対成長量は年成長量を前年の樹高で割った値を用いた。これらの解析は全て JMP でおこなった。

(3) 結果

(3-1) 個体群動態

4 年間の調査でナガバキブシは 87 個体発見された。このうち 19 個体 (21.8%) が死亡し、2007 年 1 月現在で 68 個体の生存が確認されている。死亡率の推移は 2004 年が 4.5%, 2005 年が 3.2%, 2006 年が 10.5%, 2007 年が 15.5% と徐々に上昇している。一方、種子による新規個体のリクルートメントは 4 年間でたった 2 個体のみであった。

ナガバキブシの"adult"のサイズは高さが 23~330cm, D15 が 9.1~41.3mm (Fig. 6-2) であり, 44.4% (24 個体) の"adult"が林床に自生していた。最も小さいサイズクラスの個体は少なかった (Fig. 2a, Table 6-1)。個体当りの平均シュート数は 2003 年が 4.4 ± 0.6 (SE) 本 ($N=22$), 2004 年が 3.3 ± 0.3 本 ($N=62$), 2005 年が 3.0 ± 0.2 本 ($N=76$), 2006 年が 2.7 ± 0.3 本 ($N=71$), 2007 年が 3.1 ± 0.3 本 ($N=68$) となった。

4 年間で観察された個体当りの総シュート数は最も大きいシュートの D15 と正の相関を示した ($F_{1,65} = 9.9, P = 0.003$)。1 年当りの推移確率は最も小さいサイズクラスで小さく (Table 6-2), 期間個体群成長速度は 0.979 であった。弾力性分析の結果, 最も大きい個体の生残が個体群増加率に最も貢献していることが明らかになった (Table 6-2)。有効集団サイズは年により 23.1~24.6 個体の間で変化し, N_e/N は 0.31~0.38 であった (Table 6-3)。

ナガバキブシは根元からの萌芽による主幹交替で株を維持しているが, ノヤギによる食害 (Fig. 6-4a) は徐々に増加しており, それは萌芽して 2 年以内の若いシュートで特に顕著であった (Fig. 6-3, Table 6-4)。調査期間中にノヤギの食害を受けて死亡したシュートは 45 本であり, これは全死亡シュート (178 本) の 25.3% になる。また, 食害を受けた全シュート (82 本) のうちの 54.9% が 2 年以内に枯死したことになる。個体レベルでの食害の有無は個体の死亡との関連性はみられなかったが ($G = 2.0, df = 1, P = 0.153$), 個体当りの死亡シュート数は有意に増加していた ($G = 7.5, df = 1, P = 0.006$)。

(3-2) 繁殖

全 87 個体中 66.7% にあたる 58 個体で調査期間中に開花が見られた。このうち, 12 個体 (13.8%) が雌で, それ以外は両性個体であった。性転換は調査期間中に観察されなかった。サイズに性差はみられず (D15, $F_{1,54} = 0.6, P = 0.449$; 高さ, $F_{1,54} = 0.0, P = 0.972$), 個体当りのシュート数 ($G = 0.6, df = 1, P = 0.446$), 樹冠状態とも関連性はなかった ($G = 4.2, df = 2, P = 0.124$)。しかしながら, シュートレベルの年平均成長量は樹高では雌が有意に大きく (雌 32.5 ± 4.5 cm/yr, 両性 14.7 ± 2.4 ; $F_{1,180} = 12.4, P < 0.001$), D15 も 5% 水準では有意ではないが 10% 水準では有意に雌が大きかった (雌 0.59 ± 0.09 mm/yr, 両性 0.41 ± 0.05 ; $F_{1,168} = 3.2, P = 0.077$)。自然結実する個体数は 1 年当り平均で 2.8 個体であった (Table 6-5)。開花・結実の量にはある程度の年変動がみられた (Table 6-3, 6-5)。

昼間のナガバキブシの訪花昆虫は非常に少なく, ガガンボの仲間

(*Limonia* sp.: Tipulidae) が 2 個体見られたのみであった。父島の訪花昆虫で優占するミツバチは訪花しなかった。夜間にはヤガ科のガ (Noctuidae) が 4 回、ガガンボが 1 回訪花した。

3 年間の結果率は両性個体で 0.0%，雌個体で 6.8%であった。ただし、両性個体でも稀に結実が見られた (Table 6-3)。強制受粉試験によっても両性とも結果率に有意な上昇は見られなかった (両性個体 0.0%から 0.0%，雌個体 5.8%から 7.5%) ($N = 24$, $G = 0.0$, $df = 1$, $P = 0.981$)。

(3-3) 自生地の環境

ナガバキブシ自生地の植生は群落高 4~8 m の乾性低木林または群落高 1~8 m の低木ブッシュであった。群落優占種はヒメツバキやシマイスノキ、シロテツといった固有種であった (Table 6)。この群落はシマイスノキーヒメツバキ群集あるいはリュウキュウマツーヒメツバキ群集に分類されるもので (Shimizu and Tabata, 1991), 自然状態が比較的良好に保存された固有種率が高い群集である (Shimizu, 1992)。自生地 15 m 四方の種の豊かさは 30.0 ± 4.3 種であり、 $70.9 \pm 6.2\%$ が固有種 (合計 58 種)、 $3.0 \pm 1.5\%$ が帰化種 (合計 4 種)、 $26.1 \pm 6.1\%$ が広域分布種 (合計 23 種) であった。また、 $37.1 \pm 5.9\%$ がレッドデータブック指定のある稀少種であった (合計 37 種) (Table 6-6)。

樹冠状態のうち“shading”は 42.5%の個体が該当し (Fig. 6-4b), 自生地はヒメツバキなどの高さ 5-7 m の林冠木とそれより突出した高さ 8-20 m の少数のリュウキュウマツという群落高で特徴付けられていた。一方, “open”は 35.6%あり, 低木ブッシュや林冠ギャップ, “intermediate”は 21.8%で, 緩やかな尾根上の風衝と薄い土壌で群落高が抑えられている場所に多かった。“shading”の個体は個体内のシュートの枯死率が有意に高く (ANOVA, $F_{2, 86} = 7.1$, $P = 0.001$), 個体の死亡率も有意にはならなかったが 29.7%となり, “medium”の 26.3%, “open”の 9.7%よりも高い値となった ($G = 4.7$, $df = 2$, $P = 0.096$)。平均開空度は $10.3 \pm 2.1\%$ (最小 5.1%, 最大 16.5%) となり, 8-14%の頻度が高かった (Fig. 6-5a)。斜面傾斜の分布は, ほとんどの個体が北向きおよび東向きに集中していた (Fig. 6-5c)。開空度と樹高成長の関係は有意な負の相関を示した ($height\ growth\ (cm) = 219.5 - 6.7 \times openness\ (\%)$, $F_{1, 86} = 4.4$, $P = 0.039$, Fig. 6)。開花・結実量と開空度との関係では有意な相関が見られたのは 2007 年の雌の花序数だけであったが, 2004 年の結実数以外はすべて負の関係がみられた (Table 6-7)。

(4) 議論

(4-1) 個体群の現状

調査で確認されたナガバキブシの個体数は 2007 年 1 月現在で 68 個体であった。父島での分布は東平地区に限定されることから推定現存個体数は多くても 100 個体前後と思われる。大井ら (1998) はすでにナガバキブシの個体数が減少していることを指摘していたが、今回の定量的な動態調査でそのことが裏付けられた。ナガバキブシの個体群動態は、その他の樹木と同様に大きいサイズクラスにおける弾力性が最も高く (Kwit et al., 2004)、このサイズクラスの個体の死亡が個体群増加率を急激に低下させることが明らかになった。また、ナガバキブシの個体群は極端に雌の個体数が少ない。このような偏った性比は実際の個体数に対する有効集団サイズの比 (N_e/N) を小さくすることが知られている (Frankham, 1995)。本研究から得られたナガバキブシの N_e/N 比は Smith and McDougal (1991) の 0.40-0.44, Nunney and Elam (1994) の 0.44-1.41 など、その他の絶滅危惧種の値と比較しても低い値となった。これらの証拠は本種が高い確率で近い将来絶滅する可能性を示唆している。

ナガバキブシは新規実生加入率が 2.4%であるのに対して年平均死亡率が 13.6%に達していることから、ナガバキブシの絶滅リスクを上げている要因の一つに種子生産量の少なさがある。両性個体の種子生産はほとんどなく、性比が両性個体に偏っているため、結実するのは 1 年当りで平均 2.8 個体と非常に少ない。また、雌個体の結果率も近縁のキブシが約 35% (Abe, 2007a) であるのに対して明らかに少ない。このように結果率が低い要因としてストレスの多い環境に生育することによる資源制限と、個体群サイズの小ささに由来する近交弱勢が考えられる (Ellstrand and Elam, 1993; Frankham, 1996)。

一般的に雌は繁殖コストがかかるため、死亡率が高く、開花頻度が低い (Delph, 1999)。両性個体に偏った性比と雌の結実量の大きな年変動はナガバキブシにおいても雌の繁殖コストが大きいことを示唆する。しかし、成長量は雌の方が大きい結果となった。雌雄異株の植物では雌の結実が悪いときには成長量が大きくなることがしばしばある (Gross and Soule, 1981; Sakai and Burris, 1985)。また、本研究では検証不可能であるが、花数とのトレードオフやシンク制限の光合成速度なども雌の大きな成長量の要因となることが知られている (Delph and Meagher, 1995)。林縁などに生育するキブシと異なり、ナガバキブシの自生地は主に林床であった。また、強制受粉でも結実量は僅かに増加するだけで有意差はみられなかった。これらの

ことは結実の制限要因が花粉ではなく主に資源であることを示唆している。ナガバキブシの種子生産量が少ないのは、両性個体に偏った性比と被圧による雌個体のストレスが原因であると考えられる。

父島の送粉系はグリーンアノールによる捕食とミツバチの導入により大きく攪乱されている (Abe, 2006)。ナガバキブシの鐘型の花は小型のハナバチか口吻の長い昆虫に適していると思われる。近縁のキブシにはハチ類やハエ類をはじめ多様な訪花昆虫が観察されている (Abe, 2007a) が、ナガバキブシの訪花昆虫は非常に貧弱であった。父島の優占種であるミツバチが訪花しなかった主な理由は花が林床 (Fig. 6-4c) にあったためであると考えられる。しかし、父島の訪花昆虫相が衰退している影響で、林床訪花性のあるハエ類や甲虫類は昼間にはほとんどみられなかった。属島のように訪花昆虫相が維持されていれば、昼間でもハエ類や甲虫類などが訪花して送粉が成立していたかもしれない。しかし、現在のナガバキブシの主要な送粉者は夜行性のガになっている可能性が高い。

(4-2) 生育環境

ナガバキブシの典型的な自生地は高さ 3-7 m の森林の林床である。これは林縁などに生育するキブシとは対称的である (Abe, 2007b)。東平のシマイスノキ型乾性低木林は小笠原諸島でもっとも維管束植物の種多様性が高い群集であり (Shimizu, 1992)、多くの絶滅危惧種の自生地となっている。このことはナガバキブシが人為的攪乱をほとんど受けてない場所でしか生育できないことを示唆している。群落の特徴としては樹高 10 m を超える外来樹種リュウキュウマツが高頻度ながら低被度で出現し、それ以外はヒメツバキやアカテツ、シマイスノキなどからなる高さ 7 m 前後の林冠に覆われていた。

ナガバキブシは開放空間に生育する個体でも成長量やシュート数では有利にならなかった。キブシ属はもともと温帯東アジア由来であるため (Li, 1943; Iwatsuki et al., 1999)、小笠原では亜熱帯の強い日差しや乾燥した気象条件がストレスになっている可能性がある。南向きや西向き斜面にほとんど分布していないことも、この仮説を支持している。実際、樹冠が被圧されていない個体では葉が焼けているのがしばしば目撃された (Fig. 6-4d)。これまで、東平ではナガバキブシを含む絶滅危惧種の個体群が衰退している要因として長期的な乾燥傾向が指摘されてきた (清水, 1999)。小笠原諸島の年降水量は長期的には減少傾向にあり (Oka et al., 2000; Yoshida et al., 2006)、この乾燥化が多くの植物のストレスになっていると考えられている。

また、台風による風害やそれに伴う潮害（清水，2003b）も開放空間のナガバキブシにはダメージを与えるものと考えられる。これは開空度が上がるにつれて樹高成長が悪くなる傾向によっても示唆される。これらの環境要因の制約によりナガバキブシは込み入った藪の中や林床を主な生育場所としていと考えられる。しかしながら、被圧された環境下ほどナガバキブシの死亡率は高かった。また、10%前後の開空度は先駆種的な性格をもつ低木種の実生が育つには光不足になりそうである。加えて、Shimizu（2005）は長期モニタリングにより東平の群落高が徐々に高くなっていることを示している。もしそうなら、ナガバキブシは以前と比較してさらに被圧されていることになる。

以上のことはナガバキブシが小笠原で生育できる立地が狭いことを示唆する。分布域が狭い固有種は一般的に特殊な環境に適応しており、ストレスのない環境では種間競争で不利になる種が多いとされている（Lavergne et al., 2004）。もしそうなら、ナガバキブシの個体群を人為的に創出することは非常に困難になることが予想される。小笠原諸島は1880年代の入植以降、天然林が減少し（Shimizu, 2003a; 豊田, 2003）、おそらくナガバキブシにとって好適な自生地もある程度の影響を受けたと考えられる。

（4-3）外来種の影響

ノヤギは世界各地の島に導入されて自然植生を破壊している（Schofield, 1989; Stone et al., 1992; Courchamp et al., 2003）。これまで、父島では定期的にノヤギの個体群を抑制する活動が行われてきたが、近年はノヤギの個体群増加速度が抑制活動を上回っている。このためナガバキブシに対する食害も増加していると思われる。ノヤギの食害は個体の死亡との関連性は見られなかったが、これは大きい個体ほど萌芽が多く死に至りにくいためと考えられる。しかしながら、林床に生育する低木は主幹交替によって光合成効率や種子生産などの適応度要素を上げている（Midgley, 1996; Kruger et al., 1997）。食害を受けたシュートの死亡率は高いことから、新しい萌芽を繰り返し食害されると株の維持に悪影響を与える可能性が高い。サイズの大きい個体の生残が個体群増加率に大きく影響するという結果は大きな株の萌芽に対するノヤギの食害がナガバキブシ個体群に大きなインパクトを与えることを示唆する。加えて稀にできた種子は小笠原で主要な種子食会社である外来種のクマネズミ（Yamashita et al., 2003; Abe, 2007b）の食害を受けていることが観察された（Fig. 6-4e）。移入クマネズミによる同様の被害は世界各地から報告されている（Courchamp et al., 2003; Shaw et al., 2005）。

これらの外来哺乳類はナガバキブシの更新の大きな阻害要因となっている。

(4-4) 保全管理に対する提言

ナガバキブシの性比より計算された有効集団サイズは遺伝的に健全性を保ちうるとされる 500 個体 (Franklin, 1980; Soulé, 1980) をはるかに下回っていた (Abe et al., 2008b)。遺伝的なリスクを正確に議論するには集団遺伝学的な研究が必要であるが (Frankham et al., 2002), ナガバキブシが危機的な状況にあることは疑いの余地がない。

緊急を要する対策は 2 つある。一つはノヤギやクマネズミによる食害を防止することである。ナガバキブシのように、もともとニッチが狭い絶滅危惧種では新しい個体群を人為的に創造することは困難であり、自生地を保全することに最大限の努力を払わなければならない (Drayton and Primack, 2000)。ノヤギの場合は根絶することが最善策であるが、面積が広く入り組んだ地形の父島でノヤギを根絶するにはまだ長い時間を要するのが現状である。そのため、次善策として食害されないようにナガバキブシの個体にネットまたは柵を設置することが当面の次善策として有効であると考えられる。個体ごとにネットによるノヤギ食害防止 (Fig. 6-4f) や果実を金属製の網で覆ってクマネズミの食害を防ぐこと (Fig. 6-4g) は 2006 年から実行され、効果をあげつつある。

第二に苗木の植栽等により個体群を補強してやることである。確実な個体群は 1 つしかなく、それも非常に個体群サイズが小さい。一度個体群が一定以下に縮小すると、アリー効果やボトルネック効果による遺伝的多様性の減少、近交弱勢 (Schemske et al., 1994; Frankham et al., 2002) などの諸要因が働くようになり、個体群が自然に復元することが難しい。実際にナガバキブシの種子生産量は非常に少なく、稀に発生した種子由来の実生も繁殖サイズに到達する前にノヤギに食害される可能性が高いこともあって、稚樹・実生クラスの個体が少ない。苗木生産は土壌中の外来種を非意図的導入する可能性を排除するため、可能であれば父島内でおこなうことが望ましく、2005 年から父島の森林総合研究所清瀬試験地において種子由来の苗木生産を開始した (Fig. 4h)。また、ナガバキブシの育苗技術が確立すれば、母島で現存個体が 1 個体となっている近縁種のハザクラキブシにも応用が可能である。

それ以外に、ナガバキブシの送粉者がいないことも問題点として挙げられる。内地のキブシは林縁の日当たりのよい立地に生育することもあって、小型のハナバチやハナアブが頻繁に訪花するが、ミツバチやマルハナバチの訪

花は見られない。小笠原の送粉系衰退がもたらしたミツバチだけが優占する状況は、例えナガバキブシの現地増殖に成功して最悪の状態を脱したとしても、繁殖効率が上がらないという点で問題を残すと考えられる。ナガバキブシが健全に更新し、個体群を将来的に維持する状態を作るためには、送粉という生態系サービスを保証することも必要である。

Table 6-1. Stage characteristics of *S. macrocarpus* on 2007.

Individual stage	N	Average \pm SE		
		Height (cm)	D15 (mm)	Number of shoots
Seedling	1	15.0	-	1.0
Juvenile	13	114.3 \pm 15.6	14.0 \pm 1.0	2.2 \pm 0.7
Adult	54	186.5 \pm 8.3	21.8 \pm 1.0	3.3 \pm 0.3
Total live	68	156.1 \pm 7.9	19.9 \pm 0.8	3.0 \pm 0.2
Dead	19	66.3 \pm 10.0	11.5 \pm 1.4	0.0 \pm 0.0

Table 6-2. Population dynamics of *S. macrocarpus* during 2004-2007 (a) annual transition matrix, (b) elasticity table.

(a)	D15	0-10	10-20	20-30	30-40
	0-10	0.457	0.034	0.000	0
	10-20	0.081	0.815	0.104	0
	20-30	0	0.068	0.845	0.048
	30-40	0	0	0.051	0.952

(b)	D15	0-10	10-20	20-30	30-40
	0-10	0.000	0.000	0.000	0
	10-20	0.000	0.051	0.010	0
	20-30	0	0.010	0.188	0.020
	30-40	0	0	0.020	0.700

Table 6-3. Reproductive status of *S. macrocarpus*.

Year	Hermaphrodite				Female				
	No. known individuals (N)	Individuals (N _H)	Flowers (Mean, SE)	Fruit set* (%)	Individuals (N _F)	Flowers (Mean, SE)	Fruit set (%)	N _e **	N _e /N
2004	62	36	32006 (889, 209)	0.0	7	781 (112, 73)	5.6	23.4	0.38
2005	76	34	18913 (556, 100)	0.0	7	268 (38, 21)	4.9	23.2	0.31
2006	71	33	22531 (683, 138)	0.0	7	891 (131, 70)	5.8	23.1	0.33
2007	68	27	12526 (464, 100)	0.0	8	294 (37, 15)	11.2	24.6	0.36
Total	87	46	84888	0.0	12	2232	7.4	23.6	0.27

* The total number of fruits produced by hermaphrodite flowers was 1 in 2004, 0 in 2005, 2 in 2006 and 0 in 2007.

** Total value is the harmonic average of four years (2004-2007).

Table 6-4. Summary of the impact by goat grazing.

	2003	2004	2005	2006	2007
Number of known individuals	22	62	76	71	68
Number of dead individuals	-	1	2	8	11
Number of shoots	100	207	235	213	210
Number of dead shoots	-	12	45	59	62
Number of grazed shoots	0	8	16	35	30
Percentage of grazed shoots	0.0	3.9	6.8	16.4	14.3
Number of dead shoots by goat grazing	-	2	9	14	20
Percentage of goat grazing in death factor	-	16.7	20.0	23.7	32.3
Number of young (current and biennial) shoots	13	19	28	41	48
Number of grazed young shoots	0	3	7	17	20
Percentage of grazed young shoots	0	15.8	25.0	41.5	41.7

Table 6-5. List of individuals that produced at least one fruit during survey period, sex, and the number of fruits. Numbers in parentheses denote fruits produced by hand-pollination.

ID	Sex	2004	2005	2006	2007
YE293	F	36(14)	1(3)	0(0)	0
YE417	F	0(1)	0(0)	0	0
YE99	H	1	0	0	0
GD248	F	7(1)	0(0)	0	30
YE173	F	0	12(6)	25(1)	3(0)
YE651	F	0	0(1)	0	0
GD243	H	0	0	1	0
GD825	F	-	-	25(0)	0
GD629	H	-	-	1	0

Table 6-6. Dominant (more than 30 in frequency) and endangered species in the *S. macrocarpus* habitats. Frequency is the number of quadrat in which the species appeared. Coverage is represented by min – max value. RDB = Red Data Book of Japan (Environmental Agency of Japan, 2000), CR = critically endangered, EN = endangered, VU = vulnerable, NT = near threatened. *S. macrocarpus* was removed from this table.

Species	RDB category	Tree		Shrub		Herb		
		Origin	Frequency	Coverage	Frequency	Coverage	Frequency	Coverage
<i>Schinus molle</i>	Endemic		68	+ -44	68	+ -44	73	+ -22
<i>Pinus luchuensis</i>	Alien		66	+ -22	12	+ -11		
<i>Pandanus boninensis</i>	Endemic		64	+ -33	69	+ -22	67	+ -12
<i>Planchonella obovata</i>	Widespread		55	+ -33	46	+ -22	77	+ -12
<i>Disyllum leidotum</i>	Endemic		45	+ -33	81	+ -44	77	+ -22
<i>Syzygium cleveraeifolium</i>	Endemic		45	+ -33	62	+ -33	46	+ -11
<i>Ilex matanoana</i>	Endemic		41	+ -22	56	+ -33	3	+
<i>Elaeocarpus photiniaefolius</i>	Endemic		39	+ -33	57	+ -33	49	+ -11
<i>Hibiscus glaber</i>	Endemic		36	+ -22	60	+ -33	53	+ -11
<i>Gentostoma glabrum</i>	Endemic		34	+ -22	31	+ -22	20	+
<i>Psychotria homalosperma</i>	Endemic		30	+ -22	32	+ -22	8	+
<i>Boninia glabra</i>	Endemic		1	+	80	+ -44	65	+ -22
<i>Rhaphiolepis umbellata</i>	Widespread		29	+ -22	64	+ -22	78	+ -22
<i>Vaccinium boninense</i>	Endemic		1	22	51	+ -33	17	+
<i>Wikstroemia pseudoretusa</i>	Endemic		4	+ -11	49	+ -11	75	+ -11
<i>Ligustrum micranthum</i>	Endemic		8	+ -11	48	+ -33	48	+ -11
<i>Machilus boninensis</i>	Endemic		4	+ -22	45	+ -22	46	+ -11
<i>Morinda umbellata</i> ssp. <i>boninensis</i>	Endemic		18	+	40	+ -11	23	+
<i>Boninia crassifolia</i>	Endemic		2	11	32	+ -33	7	+
<i>Carex hattoriana</i>	Endemic						86	+ -33
<i>Machaerina glomerata</i>	Widespread						81	+ -33
<i>Schizaea digitata</i>	Widespread						69	+ -11
<i>Gahnia aspera</i>	Widespread						59	+ -22
<i>Psychotria boninensis</i>	Endemic		3	+	5	+	57	+ -22
<i>Smilax china</i> var. <i>yanagitai</i>	Widespread		6	+	14	+	45	+
<i>Scutellaria longituba</i>	Endemic						41	+ -22
<i>Carex oshuensis</i> var. <i>robusta</i>	Widespread						35	+ -11
<i>Neolitsea boninensis</i>	Endemic						32	+ -11

Other endangered species, RDB category and frequencies in the tree-shrub-herb layer: *Bulbophyllum boninensis*, EN, 0-1-0; *Calamthe hattorii*, CR, 0-0-19; *Callicarpa glabra*, CR, 1-5-6; *Drypetes integririma*, VU, 0-0-3; *Euodia nishimurae*, CR, 27-13-0; *Gardenia boninensis*, VU, 2-8-2; *Hebyotis grayi*, NT, 0-1-2; *Ilex mertensii*, VU, 2-11-5; *Juniperus taxifolia*, VU, 10-8-1; *Lepisorus boninensis*, NT, 2-5-19; *Lindsaea repanda*, NT, 0-0-4; *Livistona boninensis*, NT, 6-16-10; *Loxogramme boninensis*, VU, 0-0-1; *Luisia boninensis*, EN, 1-1-0; *Malaxis boninensis*, CR, 0-0-2; *Melastoma tetramerum*, CR, 0-0-1; *Metrosideros boninensis*, EN, 1-0-0; *Myrsine maximowiczii*, VU, 9-25-14; *Osteomeles boninensis*, VU, 0-13-5; *Photinia wrightiana*, VU, 2-11-27, 0-0-2; *Pitosporum chichijimense*, CR, 0-11-4; *Planchonella boninensis*, CR, 2-0-1; *Platanthera boninensis*, VU, 0-0-1; *Psilotum nudum*, VU, 0-3-9; *Satakenia lukiensis*, VU, 3-3-6; *Sciaphila okabeana*, VU, 0-0-4; *Symplocos pergracilis*, CR, 0-20-7; *Viburnum boninense*, VU, 2-6-0.

Table 6-7. Slope of linear regression and its significant probability for the relationship between mean openness and individual reproductive activity.

	Female		Hermaphrodite	
	Slope	<i>P</i>	Slope	<i>P</i>
Number of inflorescences				
2004	-2.54	0.300	-4.64	0.342
2005	-0.28	0.685	-3.72	0.229
2006	-3.47	0.141	-4.52	0.211
2007	-2.58	0.042	-2.27	0.256
Number of fruits				
2004	5.10	0.170		
2005	-0.43	0.789		
2006	-0.47	0.875		
2007	-3.67	0.084		

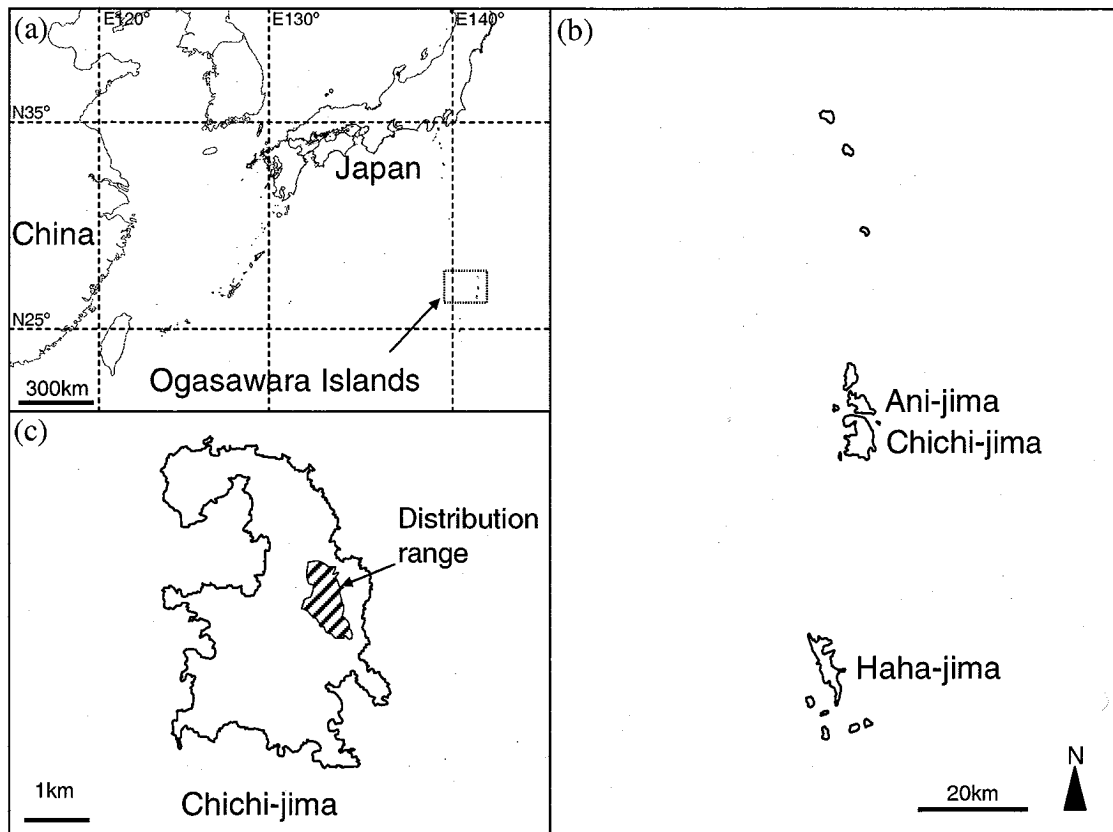


Fig. 6-1. Location map of (a) the Ogasawara Islands, (b) primary islands of the Ogasawara, and (c) survey area of *S. macrocarpus* population on the Chichi-jima Island.

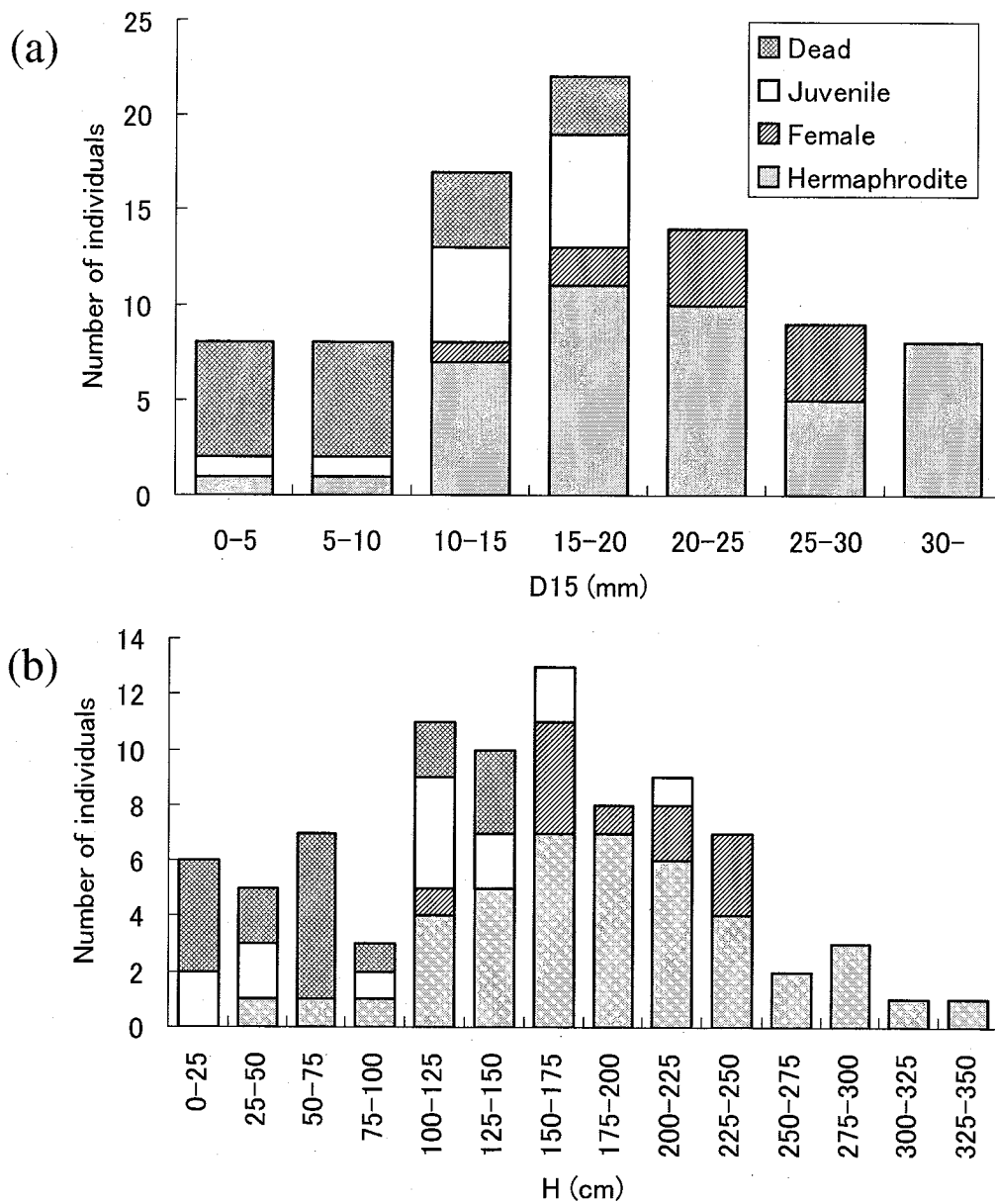


Fig. 6-2. Size distribution of individuals across the sex and life stage on 2007. (a) D15 class, and (b) height class. Dead shoots were added up at size in the year before death.

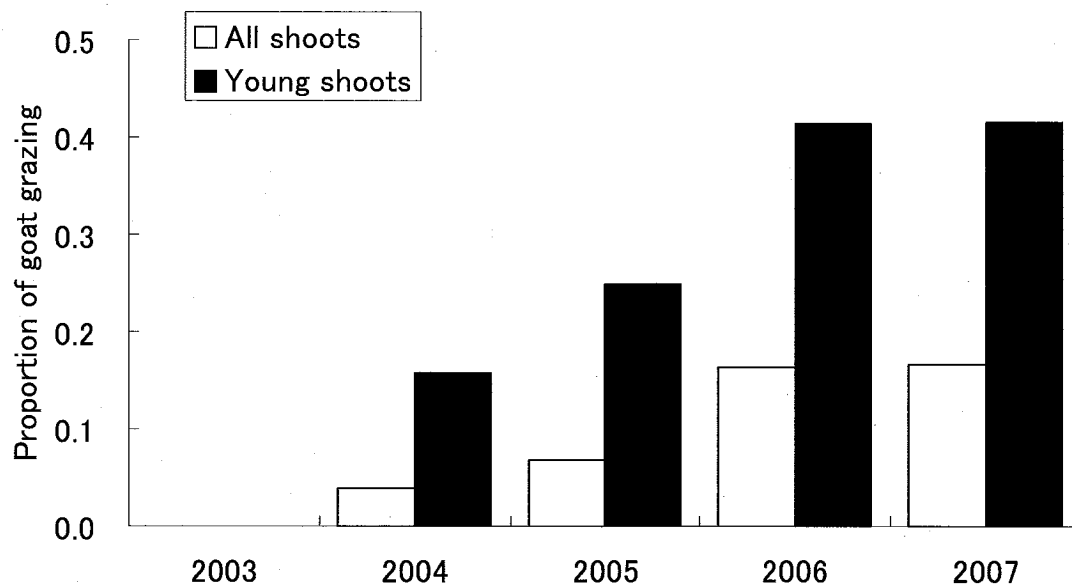


Fig. 6-3. Proportion of goat grazing in all shoots and young shoot (less than two years old).



Fig. 6-4. (a) Young shoot damaged by goat grazing. The brown thick stems in the foreground are primary shoots and the shoot on the far right was damaged by goat trampling. (b) Typical habitat of *S. macrocarpus*. (c) Hermaphrodite inflorescences in forest understory. (d) Leaves sunburned in open space. (e) Fruits predated by *R. rattus*. (f) Protective net against goat grazing. (g) Fruits covered by a protection wire bag. (h) Nursery plants to reduce the extinction risk of *S. macrocarpus* (Chichi-jima).

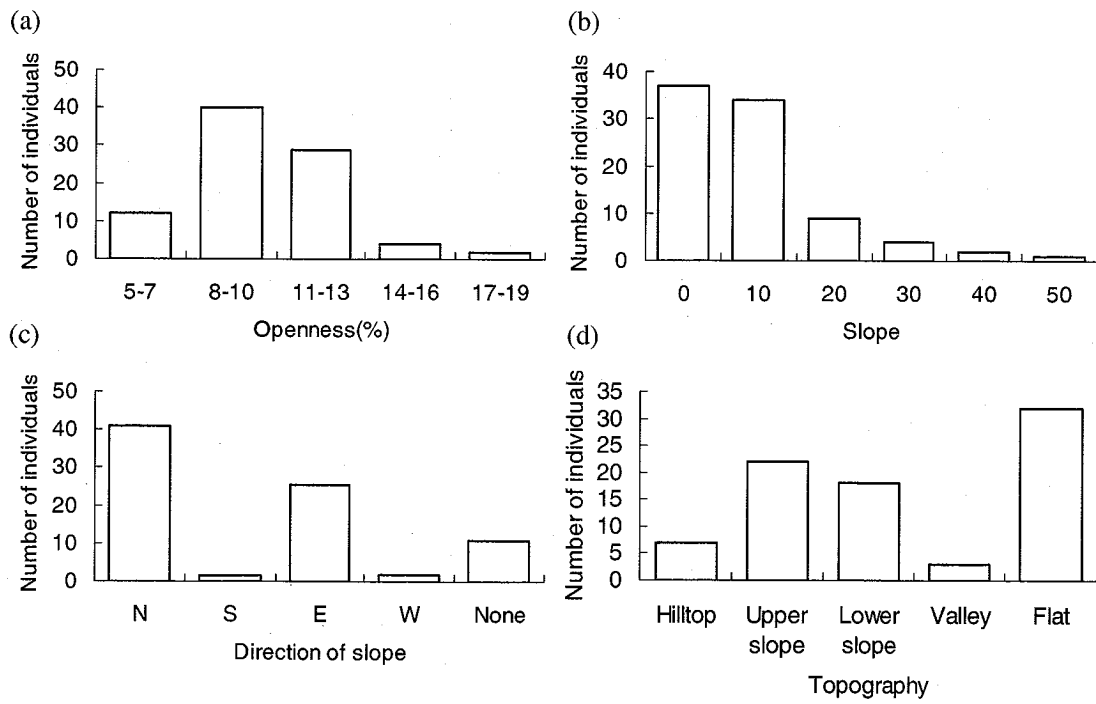


Fig. 6-5. Frequency distribution of habitat conditions. (a) mean openness, (b) slope degree, (c) slope direction, and (d) topography.

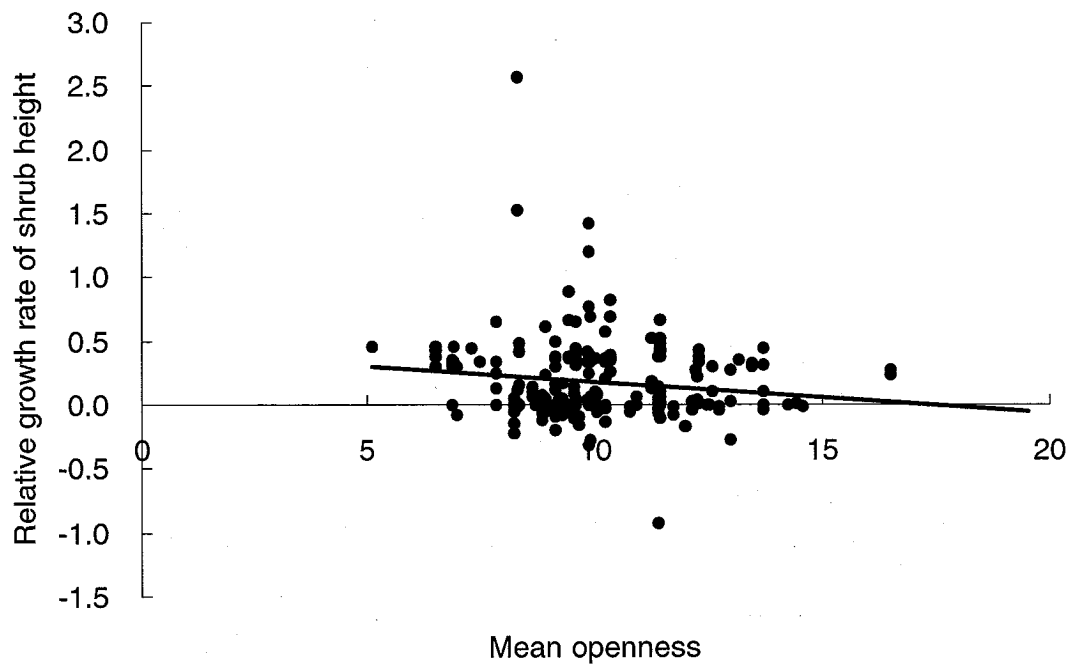


Fig. 6-6. Relationship between mean openness and relative growth rate of shoot height.

Ⅶ章 侵略的外来種アカギの性比の変異と侵入過程

(1) はじめに

雌雄異株性の植物はしばしば偏った性比になることがある (Opler and Bawa, 1978). 進化的には, 適応度や子への投資に性差があるときに性比は偏るとされている (Hamilton, 1967). また, 死亡率 (Lloyd and Webb, 1977; Melampy and Howe, 1977; Allen and Antos, 1993) や繁殖開始年齢 (Barrett and Helenurm, 1981; Bullock and Bawa, 1981; Armstrong and Irvine, 1989; Ackerley et al., 1990; Allen and Antos, 1993; Thomas and LaFrankie, 1993; Cipollini et al., 1994; García and Antor, 1995; Forfang and Olesen, 1998), 開花頻度 (Barrett and Helenurm, 1981; Meagher and Antonovics, 1982; Oyama, 1990; García and Antor, 1995), クロウン成長量 (Lloyd and Webb, 1977; Iglesias and Bell, 1989; Lovett Doust and Laporte, 1991) に性差があるときなどの生態学的な要因の結果, 性比が偏ることもある. また, 一般的に植物の雌機能の繁殖投資量は雄より大きいいため, ストレスが大きい生育地では雌の死亡率が高くなり, 性比が雄に偏ることが多い (Bierzychudek and Eckhart, 1988; Dawson and Geber, 1999).

海洋島のフロラに占める雌雄異株性植物の割合は大陸より高いとされている (Carlquist, 1974; Bawa, 1980; Baker and Cox, 1984). 雌雄異株性は果実性種子や木本 (長寿) といった生態学的特性と関連性があることが知られている (Bawa, 1980; Thomson and Brunet, 1990; Sakai and Weller, 1999). 海洋島で雌雄異株性が多いことの説明として, 長距離散布に有利な鳥散布種子と相関が高いことがあげられている (Bawa, 1980; Sakai et al., 1995a). また, 長寿であることは, 海洋島に定着後, 同種他個体の侵入を待つことができるため, 有利であると考えられている (Baker and Cox, 1984; Cox, 1985). 雌雄異株性はジェネラリスト・ポリネーターに適応したフレキシブルな性投資 (Bawa, 1980) や新しい生育環境に適応しやすい完全他殖 (Carlquist, 1974; Thomson and Barrett, 1981), 雌個体の種子捕食者に対するアリー効果 (Janzen, 1971) などから島で定着するのに有利である. また, 島に到達後, 両全性雌雄同株から雌雄異株性に進化したものも多い (Carlquist, 1974; Sakai et al., 1995b). これらのことは性比や性投資比の変化を含めた交配システムの変化が新しい生育地への侵入・定着に重要な役割を果たす可能性があることを示唆するものである.

海洋島の生物相は頻繁な種分化・適応放散 (Witter and Carr, 1988; Ito and Ono, 1990; Inoue et al., 1996; Givnish, 1998) によって広がった固有

種群で特徴付けられる。しかし、その生態系は大陸生態系と比較して急速な絶滅率を示すことが一般的である (Gentry, 1986)。また、最近では島の多くの固有種は外来種によって絶滅リスクが上昇しているものが多い (Gagné, 1988; Loope et al., 1988; Meyer and Florence, 1996)。島への侵入に成功した種は小集団での確率論的な遺伝プロセスが作用することで容易に分化し (Whittaker, 1998)、新しい環境に適応するための性表現の変化やニッチ・シフト (体サイズや散布能力、生態的解放を含む) を起こす。

植物の場合、新しい環境へ侵入した種は原産地と比較して性比が変化することが考えられる。繁殖効率を最大化するためには全ての雌花に花粉が行きわたる程度の雄個体数が最適な性比となる (De Jong and Klinkhamer, 2005)。一般に個体群サイズが小さいときは結実の花粉制限が起りやすいが、このような場合は雄個体が増加することが繁殖効率を改善すると考えられる。このため、個体数が少ない侵入初期から個体群が大きくなった侵入種については原産地との性比が大きく異なる場合が考えられる。しかしながら、雌雄異株性の外来種の性比を侵入地と原産地で比較した研究例はない。

侵入先で性比が変化するかどうかを明らかにするため、小笠原諸島において侵略的外来種になっている雌雄異株性のアカギ *Bischofia javanica* Blume の性比とサイズ分布を原産地の沖縄本島と比較した。

(2) 方法

アカギは高さ 25 m に達し森林の林冠を構成する雌雄異株性の常緑高木である。日本の南西諸島や台湾、東南アジア、オーストラリア、ポリネシア諸島に天然分布し (Satake et al., 1997)、林業用樹種として小笠原諸島やフロリダ (Morton, 1976; Shimizu, 1988) など熱帯から亜熱帯の各地に導入された。ところが、小笠原では天然林に侵入し、多くの在来種を被圧する侵略的外来種となっている (清水, 1988; Yamashita et al., 2002, 2003; 豊田・河岡, 2005)。沖縄・小笠原とも 2 月終わりから 3 月にかけて小型で多数の花を開花させ、被食型鳥散布種子は 12 月から 1 月にかけて成熟する (Shimizu, 1983)。

沖縄諸島、小笠原諸島ともに亜熱帯地域に属する (Fig. 7-1)。両諸島とも面積は小さいが、それぞれ独自の植物群落を形成している (Table 7-1)。アカギは沖縄から小笠原諸島へ 1905 年に導入され (豊田, 2003)、その後、天然林への侵入が始まり、在来種と入れ替わっている (清水, 1988)。アカギは小笠原諸島の中でも特に母島で在来樹種より成長が良いことが知られており (Yamashita et al. 2000)、侵入すると速やかに在来種を被圧する。

このため開花調査は小笠原諸島で最もアカギが繁茂している母島でおこなうこととした。

沖縄諸島は小笠原と異なり、大陸由来の島である。いわゆる南西諸島は台湾と九州の間に点在する 190 余りの島々からなり、北緯 24-28 度、東経 122-133 度の間に広がっている (Fig. 7-1)。この南西諸島で最も面積の大きく、小笠原とほぼ同緯度である沖縄本島 (1500 km²) でアカギの調査をおこなった。沖縄本島におけるアカギの分布は南部が中心で、サンゴ礁由来の石灰岩地にジャーガルと呼ばれる粘土質の土壌が広がる立地 (渡嘉敷ほか, 1981, 1991) に多い。アカギは沖縄地方では在来種であり、天然林の *Acer oblongum* - *Psychotria manillensis* 群集の構成種となっている (Miyawaki and Suzuki, 1975)。

開花調査は 2000 年の開花期である 2 月の終わりに沖縄の 6 個体群、小笠原の 5 個体群でおこなった。繁殖個体の性別は花を双眼鏡で目視確認することで記録し、あわせて DBH を測定した。アカギの雌雄は雄花序が円錐花序に細かい花を密に数百個～数千個つけるのに対して、雌花序は棒状花序に数十～200 個前後の花しかつけないため、目視で容易に識別できる。観察個体群サイズが小さい場合には全ての個体について調査し (小笠原の東港個体群、沖縄の知念個体群、セイファー個体群、奥間個体群)、全数調査が難しい大個体群 (小笠原のロングビーチ個体群、長浜個体群、雨中谷個体群、沖縄の佐敷個体群、琉球大学個体群、末吉個体群) ではランダムに個体をサンプルしていき、調査個体数が 50-74 個体に達した時点で調査を打ち切った。ただし、小笠原の桑ノ木山個体群は個体群サイズが大きい蛾、永久調査区を設定しているため全個体の調査をおこなった。DBH に対する性別の効果と調査地 (小笠原と沖縄) の効果は JMP (Sall et al., 2004) を用いて 2 元配置分散分析で解析した。調査した各 11 個体群について性比 1:1 を期待値として χ^2 検定により性比の偏りを検定した。また、性比のサイズ依存性を明らかにするため、小笠原と沖縄それぞれについてサイズクラスごとの性比の偏りを同様に検定した。サイズクラス区分はクラス 1 が DBH で 20 cm 未満、クラス 2 が 20 cm 以上 30 cm 未満、クラス 3 が 30 cm 以上 40 cm 未満、クラス 4 が 40 cm 以上とした。この一連の検定の有意水準は第 1 種の過誤を防ぐためボンフェローニ補正をおこなった (Rice, 1989)。

(3) 結果

小笠原では全ての個体群で性比が有意に雄に偏っていた。一方で、沖縄では全ての個体群で 1:1 からの有意な偏りは認められなかった (Table 7-2)。

小笠原の全個体群の平均 DBH は 31.6 ± 14.4 cm, であり, 沖縄の個体群では 24.1 ± 13.4 cm であった. 小笠原では雄の DBH は 30.8 ± 15.1 cm ($N=489$) であるのに対して, 雌は 35.0 ± 15.1 cm ($N=222$) となった. 沖縄では雄が 24.7 ± 13.9 cm ($N=103$) に対して, 雌が 23.5 ± 12.8 cm ($N=101$) となった. 2 元配置分散分析の結果, DBH の両島間の違いは有意であった ($P < 0.001$) が, 性差は有意ではなかった ($P = 0.2405$; Table 7-3). しかし, 島と性別の間には交互作用が認められた ($\text{sex} \times \text{island}$, $P = 0.030$). 小笠原の個体群では小さいサイズクラスでも大きいサイズクラスでも性比は雄に偏っていたが, 沖縄では全てのサイズクラスにおいて性比は偏っていなかった (Fig. 7-4). また, 小笠原の個体群では性比の雄への偏りが小さいサイズクラスでより大きくなっていった.

(4) 考察

アカギが在来種となっている沖縄では性比が全てのサイズクラスでほぼ 1:1 であった. このことは元来, アカギの性比が 1:1 であることを示唆する. 一方, 小笠原のアカギは性比が雄に大きく偏っていた. この性比の偏りは小さいサイズクラスほど大きくなることから, 雄のほうで繁殖開始サイズが小さい可能性が考えられる. 実際, 雌雄異株植物の多くでは雌には果実のコストが大きいため, 繁殖開始サイズ (あるいは齢) が遅れることがしばしばある (Meagher, 1984; Thomas and LaFrankie, 1993; Sakai and Weller, 1999). しかしながら, 小笠原の個体群では大きいサイズクラスでも性比が偏っていることから, 繁殖開始サイズの違いだけでは完全な説明とは言えない. 至近的な理由としては雌の死亡率の高さや雄の開花頻度の高さなどが考えられる (Lloyd and Webb, 1977; Melampy and Howe, 1977; Barrett and Helenurm, 1981; Meagher and Antonovics, 1982; Oyama, 1990; Allen and Antos, 1993; García and Antor, 1995). 桑ノ木山での 3 年間の観察結果からは死亡率の性差は観察されなかった (Yamashita and Abe, 2002) ものの, このような複数の要因の組み合わせで現在の小笠原での性比の偏りが出現したものと考えられる.

小笠原諸島ではアカギは性転換をすることが明らかになっている (Yamashita and Abe, 2002). また, 性比や性転換の頻度はしばしば個体群によって異なることが知られている (e.g. Sakai, 1990). 沖縄のアカギの性転換の様子は観察できていないが, もし, 両島間で性転換の頻度が異なれば, 性比の違いを説明できる可能性がある. 環境依存的な性決定機構 (environmental sex determination: ESD) が働く場合の多くは, 性転換は

サイズと齢に依存している (Freeman et al., 1980; Policansky, 1981). 沖縄と小笠原はほぼ同緯度であるが、気候や土壌などの環境条件は異なっている (Table 7-1, 宮脇, 1989). このことは ESD が両島間の性比の違いを説明する一つの要素となりうることを示唆している (Sakai, 1990; Matsui, 1995). 小笠原のアカギの DBH が沖縄のものより大きかったことは生育条件が小笠原の方が適していることを示唆する. 沖縄で見られるジャーガルという土壌は豊富な石灰質と粘土が特徴であるため、下層土への透水係数が非常に低く (宮城, 1978; 大屋・儀間, 1992), 生育する植物は雨季の水ストレスがかかることが知られている (村山ら, 1981; 山下, 2004). 一方、アカギが優占している小笠原母島の森林土壌は褐色森林土であり (森田, 1981, 1982; 宮脇, 1989), 適度な保水力があるため植物の成長には都合が良い. 加えて、構成種の多様性は小笠原より沖縄が高く、小笠原においては競争ニッチが緩やかであるとの指摘がある (Shimizu, 1984). 小笠原のこのような諸条件はアカギが優占し、雄が早いステージから用意に繁殖できる要因になっていると考えられる.

もし、アカギの性比が沖縄の個体群のように元々 1:1 であるものなら、小笠原の個体群のように偏った性比は繁殖ステージにおける選択圧を変化させることになる. 侵入先では原産地の送粉環境とは異なるため、外来種の送粉効率は低下するのが一般的である (Faegri and van der Pijl, 1966; Parker, 1997). 雌雄異株の *Silene alba* では柱頭に付着する花粉量が減少した個体群では、雄個体になる種子数が増えるとされている (Taylor et al., 1999). このような調節が一般的なら、性投資比を個体数で変えることができる雌雄異株性は海洋島のような新しい侵入先では有利になるかもしれない. もし、侵入先である小笠原の送粉環境がアカギにとって適したものでなければ、雄への性比の偏りは結実の花粉制限を緩和し、繁殖成功度を上げることが期待できる. また、進化的には雄同士の競争が強くなり、送粉者へのディスプレイや花粉管伸長速度が上昇するなど、雄の適応度を上げる方向に選択圧が働くことになる (e.g., Queller, 1983; Snow and Spira, 1996). 小笠原のアカギの場合、持ち込まれたのが 1920 年代 (清水, 1988) なので、移出してからまだ数世代しか経過していないことになる. それにもかかわらず、アカギは新しい生育地で個体群性比を変化させている. 外来植物が新しい環境に侵入すると送粉環境が全く変わるため、進化的に興味深い問題をテストする良い機会となる (Waser et al., 1996). しかしながら、そのような視点で取り組んだ研究はほとんどない (Richardson et al., 2000). アカギの性比の変化と繁殖戦略の関係を更に研究することで、生物学的侵入を促進する交配シ

ステムのあり方が更に解明できるであろう。

Table 7-1. Comparison of the two islands.

	Ogasawara	Okinawa
Type of island	Oceanic	Continental
Location	26° 40' N 142° 10' W*	26° 30' N 128° W
Area (km ²)	60	1500
Human population	2400	1150000
Distance to continent (km)	1000	650
Climate	Subtropical	Subtropical
Average temperature (°C)	23	23
Annual precipitation (mm)	1600*	2100
Forest soils	Red	Red with clay
Number of plant species	317	2008
Ratio of endemic plants (%)	43.0	5.0
Character of <i>B. javanica</i>	Invader**	Native
Sampled populations	5	6

* Data is from Hahajima Island.

** Introduced for plantation in the 1920's and spread after that.

Table 7-2. Number and sex ratios of male and female flowering trees.

Population	<i>N</i>	Males	Females	Proportion of males
Ogasawara				
Higashikou	43	30	13	0.698**
Long beach	64	41	23	0.641*
Nagahama	74	46	28	0.622*
Uchu-dani	63	45	18	0.714**
Mt. Kuwanoki	467	327	140	0.700***
Total	711	489	222	0.688
Okinawa				
Sashiki	50	26	24	0.520
Chinen	20	12	8	0.600
Seifar	14	8	6	0.571
Ryukyu Univ.	51	25	26	0.490
Okuma	19	10	9	0.526
Sueyoshi	50	22	28	0.440
Total	204	103	101	0.505

All populations were tested for departure from 0.50 with X² test. Significance levels were followed by Bonferroni technique; *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05

Table 7-3. Results of two-way ANOVA on the effects of site (Okinawa and Ogasawara) and sex on diameter at breast height.

Source	df	<i>F</i>	<i>P</i>
Site	1	48.47	0.0000
Sex	1	1.38	0.2405
Site * Sex	1	4.72	0.0302

Table 7-4. Proportion of males among flowering individuals in four size classes of *Bishofia javanica*.

Locality	DBH size class							
	1		2		3		4	
	<i>N</i>	Proportion of males	<i>N</i>	Proportion of males	<i>N</i>	Proportion of males	<i>N</i>	Proportion of males
Ogasawara	156	0.750***	191	0.754***	172	0.622**	192	0.630***
Okinawa	106	0.491	42	0.476	27	0.593	29	0.517

All size classes were tested for departure from 0.500 with X² test. Significance levels were followed by Bonferroni technique; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$

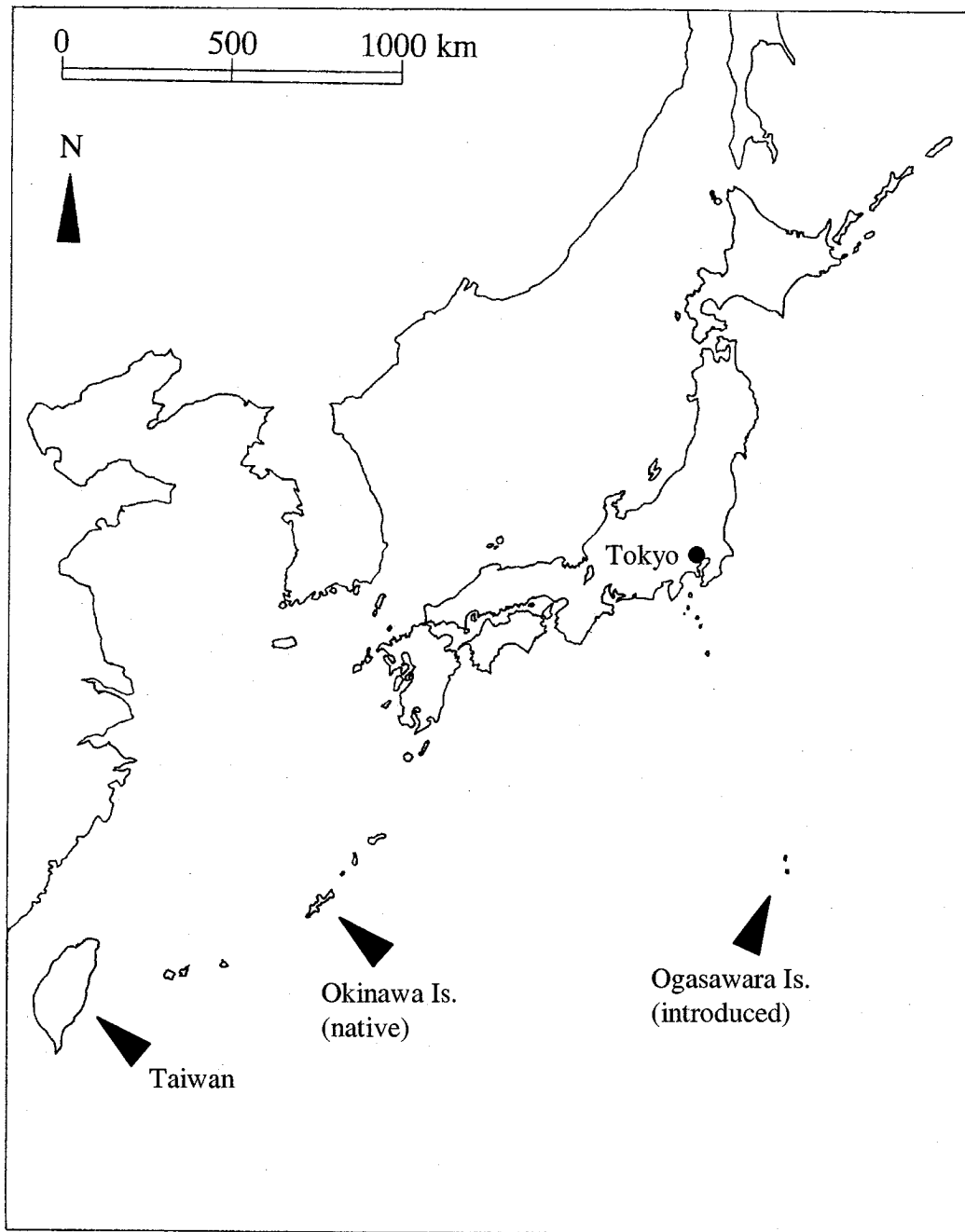


Fig. 7-1. The locations of Ogasawara Island and Okinawa Island.

VIII章 総合考察

(1) 海洋島送粉系の起源と生物学的侵入に対する脆弱性

一般的に海洋島生態系は外来種に対してより脆弱であると言われているが、生態系機能の一翼を担う送粉系にも同じことが言えるだろうか？

本研究によって小笠原諸島の在来の送粉系は小型のハナバチやハエ、ガといったジェネラリストにより形成されていることが明らかになった。このような社会性ハナバチを伴わない訪花昆虫相は海洋島一般に共通するシンドロームとされている。また、西之島での観察から、海洋島初期の訪花昆虫相は広食性であり、餌資源を花だけに頼らない昆虫により維持されているものと考えられる。島の形成直後に侵入するタイミングは植物よりも昆虫類の方が早いのが一般的であり、餌資源を花だけに頼るハナバチ類が侵入するのは島の形成からかなり時間がたって植物相が豊かになってからであると推定される。つまり、海洋島の送粉系ネットワークは偏った昆虫相を反映して甲虫やハエなどの機会的な送粉者に適した形質をもつ植物が有利になる状況下で形成されてきたと考えられる。ハエ類や甲虫類はハナバチ類やガ類と異なり、吸蜜するための口器をもたず、専攻訪花もしない。従って植物にとって大量の蜜を分泌することは大きなコストになることから、機会的な送粉者に対しては蜜の分泌が少ない花に有利である (Proctor et al., 1996)。こうして海洋島のフロラ形成過程では報酬(蜜)量の少ない固有植物からなる群集が形成されるようになったと推測される。

送粉昆虫が海洋島生態系の形成初期に定着できるかどうかは長距離の移動分散方法とともに餌資源が乏しい環境でも生存できることが重要なフィルターになっているであろう。このことはコロニーで大量の餌資源を必要とする社会性のハナバチが海洋島に定着する上で高いハードルになっていると考えられる。一方、小笠原諸島の在来訪花昆虫相で優占している固有ハナバチ類は大型のオガサワラクマバチも含めて枯木に営巣する習性をもつため、流木等の漂着に伴って侵入したものと考えられている。しかし、大陸で多くの植物の送粉者となっているミツバチやマルハナバチ類は営巣集団が大きく、樹体内に営巣することがないため、海流散布などの手段で自然に侵入することはできなかつたと考えられる。このような海洋島への侵入に関する選択圧が存在することはハナバチ類に限らず、小笠原の昆虫相には樹木に産卵するカミキリムシ類やカメムシ類が多く、飛翔では到達しそうにないカゲロウ類やカワゲラ類、ノミ類などいくつかの分類群を欠くことから支持される (加藤, 1992)。海洋島の偏った生物相と欠しい餌資源環境を考える

と、特定の資源に依存するスペシャリストよりも、複数の資源を利用できるジェネラリストでリスクが少なく、海洋島の生物相にはジェネラリストに有利な選択圧が反映されやすいと考えられる。

では、植物は具体的にどのような繁殖戦略で適応しているのでしょうか？ 現在における地球上の顕花植物の多様性は送粉昆虫との共進化によって起こった爆発的な適応放散の結果であると考えられている (Crepet, 1983; Proctor et al., 1996; Labandeira, 2002)。しかし、海洋島では長距離散布のフィルターがかかるため、社会性ハナバチ類を欠く訪花昆虫相は大陸と比較して貧弱である (Spears, 1987; Barrett, 1996; Inoue et al., 1996)。例えばハワイでは小型のガやハエ類が主要な送粉者であり (Howarth and Mull, 1992)、ニュージーランドでもハエ類が主な訪花昆虫で、口吻の長いハナバチやスズメガはいないか、または非常に少ない (Lloyd, 1985)。ガラパゴス諸島ではクマバチの一種 (*Xylocopa darwini*) が送粉に大きな役割を果たしているとされている (McMullen, 1989; Philipp et al., 2006)。このため、植物の繁殖成功度も大陸と比較して島では低下していることが多く (Feinsinger, et al., 1982)、同時に、虫媒花植物もそのような厳しい送粉環境に対応した適応進化を遂げていることが指摘されている。例えば、高い自家受粉率 (Barrett, 1996; Anderson et al., 2000a; Schuellar, 2004)、虫媒から風媒へのシフト (McMullen and Close, 1993; Anderson et al., 2000b, 2001; Golonka et al., 2005; Bandera and Traveset, 2006)、花への投資量を減らすための小型化 (Carlquist, 1974; Bandera and Traveset, 2006) などが機会的な送粉者に適応したと形質であると考えられる。これら退化的な方向とも考えられる植物側の変化によって海洋島における種分化・適応放散が促進されている。小笠原諸島の在来植物フロラにおいても、ジェネラリストに適応したと思われる花特性が見られた。一方で、小笠原の送粉系ネットワークの中でガ媒やクマバチ媒に特殊化した形質の花が見られたのも事実である。しかし、これらの例外は世界で最も花冠が長いムニンタツナミソウ (Paton, 1990) を除いては、小笠原で進化したというよりもむしろ、元来持っていた形質が小笠原の送粉環境で適した送粉者がいたため維持された可能性が考えられる。しかし、スペシャリスト的な送粉者を介した花との共進化パターンには送粉効率の悪い訪花昆虫を排除するための特殊な花の形態 (Gallen, 1989; Herrera, 1993; Johnson and Steiner, 1997; Kobayashi et al., 1999)、花の色の選好性による種分化 (Jones and Reithel, 2001; Irwin and Strauss, 2005)、擬態による誘引形質の進化 (Bower, 1996; Johnson and Midgley, 1997; Schiestl et al., 2003; Schiestl, 2004; Anderson et al.,

2005) など様々な開花形質が進化的影響を受けていることが知られている。スズメガとオガサワラクマバチは送粉昆虫に限られた島という環境下で特殊な共進化を促進しうる送粉者として注目される。

送粉以外にも海洋島の生物多様性が低いことによる相互作用系への適応の例として、食害防衛形質の退化が挙げられる (Bowen and Vuren, 1997)。小笠原でも固有種テリハハマボウにおける花外蜜腺の退化が発見された (Sugiura et al., 2006)。花外蜜腺はアリをボディガードとして雇うことによってガやハエの幼虫などの植食性昆虫による食害を減らす効果が知られている (Bentley, 1977) が、広域分布種のオオハマボウでは花苞の外側に花外蜜腺があるのに対してテリハハマボウでは消えており、固有種のキバナカクモンノメイガの食害を受けている。オオハマボウは海流散布種子であり、小笠原諸島が誕生してから比較的早く侵入に成功したのに対して、アリ類は遅れて(あるいは人為的に)島に侵入したため、退化したものと考えられる。*Hibiscus* 属における同様の事例はハワイでも観察されている (Keeler, 1985)。これらは生物多様性が低いことに起因して相互作用全般が弱い関係になることで、大陸で獲得した特殊な用途の器官が退化する例である。このように海洋島では送粉系だけでなくその他の相互作用系も特殊な選択圧の中で進化したシンドロームを持っていると考えられる。

しかしながら、このような過程を経て形成された固有の生態系に大陸由来の外来種が侵入すると大きな影響を受けることが予想される。送粉系では、これまで外来送粉者か外来植物の効果ばかりが注目されてきた。一般にミツバチは養蜂のため世界各地で導入されている代表的な外来送粉者であるが、植物の繁殖への影響は種レベルでの報告にとどまっているものが多い (Barthell et al., 2001; Dupont et al., 2004; Hingston et al., 2004)。しかし、小笠原ではポリネーターの捕食者であるグリーンアノールの侵入が小笠原の送粉系全体を衰退させたことが大きな違いである。このような外来捕食者による送粉系攪乱は世界的にもほとんどなく、また、送粉系がここまで大きく変質した例も皆無である。これが外来送粉者による資源競争の影響のみなら、在来訪花昆虫相の衰退がここまで激しくは進行しなかったことは、ミツバチが侵入している父島周辺の属島で在来訪花昆虫相が維持されていることから明らかである。つまり、これまでに世界中から報告されているミツバチとの資源競争による送粉系攪乱のレベルはせいぜい父島属島で見られる程度と考えられる。これはミツバチが定着しても資源競争などの効果が在来の送粉者にとって致命的な攪乱とならなかったためであり、ミツバチによる資源競争の効果は群集レベルでの訪花パターンを変化させるほどのイ

ンパクトはないと言える。この点に関して、小笠原の主要島における送粉系攪乱は外来送粉者が定着しただけでなく、在来の送粉昆虫群集が激減していることが決定的に異なっており、世界的にも特異な事例であるといえる。このような大規模な送粉系攪乱が植物の繁殖にどのように影響するのだろうか？一般に相互作用系が関係する種の個体群動態に及ぼす影響については、相利共生系よりも敵対的相互作用（捕食-被食、競争、など）の方が速やかに影響が出るとされる。これは敵対的相互作用が個体の生死に直結するのに対して、相利共生系では限定的な適応度の減少にとどまるためである。このため、これまでに報告されている侵略的外来種による在来種の絶滅の事例はグアムのブラウンツリースネーク (Savidge, 1987) やビクトリア湖のナイルパーチ (Kaufman, 1992; Ogutu-Ohwayo, 1999) のように敵対的相互作用によるものが多い。小笠原諸島で昆虫相を衰退させたグリーンアノールの捕食圧は敵対的種間関係だが、間接的に影響する送粉系は相利共生系を通じたものである。相利共生系では1対1の絶対共生といわれるスペシャリストは例外的で、ほとんどのスペシャリストの相手は複数の相手と関係を持つジェネラリストである。このようなネットワークの入れ子構造は、相手が絶滅しても別の種で補うことができる補償効果のおかげで連鎖的な絶滅が起こりにくく (Bascompt et al., 2006)、送粉系自体には高い頑健性があるとされている。しかしながら、生物多様性の低い海洋島では入れ子構造がもつ頑健性が弱体化している可能性が高い。このため、小笠原における送粉系攪乱のリスクを大陸と同様に考えるのは危険である。相利共生系の変質がパートナーの個体群に及ぼす影響は時間遅れを伴って少しずつ現れるものと考えられ、現時点では連鎖絶滅といった顕著な影響は見られないものの、個体群の緩やかな衰退など少しずつ送粉系の劣化が進行しているものと推測される。特に本研究でとりあげたナガバキブシ (Abe et al., 2008b) のように絶滅の淵に立っているような種にとっては最後の一撃になる可能性を秘めており、送粉系劣化によって絶滅の渦 (Gilpin and Soulé, 1986) が加速しているものと考えられる。

外来植物の存在も送粉系を攪乱する大きな要因となっている (Chittka and Schürkens, 2001; Memmott and Waser, 2002; Morales and Aizen, 2002; Totland et al., 2006)。侵略的な性質を持つ外来植物の多くは、自家受粉が可能であったりクローンで増殖したりと旺盛な繁殖力をもつものが多い。本研究から外来種アカギは成長特性や光合成特性だけでなく、性比が変化することで繁殖効率を上げていることが示唆された。送粉系攪乱によって外来植物への訪花頻度が増加しており、このような外来植物と外来ポリネ

ーターが相利的な相互作用することで互いの勢力を拡大していく *invasive mutualism* (Barthell et al., 2001; Moralez and Aizen, 2006) は生態系の *meltdown* を進行させる大きな要因である (Simberloff and Holle, 1999; Simberloff, 2006). 小笠原の送粉系に見られる大規模な攪乱の現状から、海洋島の他の系と同様に外来種に脆弱であると考えられる。また、生物相の均一化 (Baskin, 1998; McKinney and Lockwood, 1999; Olden et al., 2004) が地球規模で進んでいる現在では、外来捕食者による植物への間接的影響を伴った送粉系全体の劣化は世界各地で起こりうるパターンであるといつてよい。

(2) 変質した送粉系が植物の繁殖に与える影響と在来送粉系の復元

外来種に対する対策の最も効果的な方法は未然に侵入を防ぐことである (Naylor, 2000; Wittenberg and Cock, 2005). このような予防を目的とした種特性評価の研究は特に植物で大きく前進している (Binggeli, 1996; Rejmánek, 1996; Reichard and Hamilton, 1997; Pyšek, 1998; Kolar and Lodge, 2001). 小笠原のような島嶼生態系を外来種から保全するには港湾部での検疫体制やそれに関連する法整備が大きな役割を果たすであろう。ハワイではペットの持ち込みに対して罰則や長期の検疫など厳しい規制があり (清水, 1998b; Holt, 1999), ニュージーランドでも同様である (Hayden and Whyte, 2003). 小笠原でもリスクアセスメント等のシステムを整備する必要性こそ指摘されているものの (加藤, 2006), 現時点では実用まで至っておらず、今後の大きな課題となっている。一方、既に多くの外来種が侵入してしまっている現在では、これ以上の侵入を防ぐことと同時に、いかに定着した外来種を根絶・抑制するかが重要である。以下では、送粉系に関連するものを中心に、既に定着した外来種の対策のあり方について議論する。

本研究で扱った送粉系は、生態系における相互作用系の代表的な要素のひとつである。小笠原の送粉系攪乱によって繁殖に大きく影響を受けると予想される植物はミツバチが訪花しにくい種であり、スペシャリストに送粉される種、出現頻度が低い絶滅危惧種、ミツバチが訪花しない林内に生育する種という3つの種群に分けられる。これらそれぞれに対策が必要であると考えられるが、個別の種を保全するためには、個体群動態や生活史などの基本的な生態を解明することが重要である。例えば、スペシャリスト送粉については、オガサワラクマバチやスズメガ類といった特殊な送粉者の現存個体数やその増減など不明な点が多く、仮に現在の送粉系攪乱の要因を除去できたとしても、これらの送粉者にスペシャリスト的に依存している植物の繁殖成功

度がどの程度改善されるか不明な点が多い。同様のことはミツバチを誘引できない絶滅危惧植物についてもあてはまる。本研究で扱ったナガバキブシは個体が散在しており林床で開花するため、ミツバチは訪花しない (Abe et al., 2008b)。このような種は恐らくガ類やハエ類などの多様な訪花昆虫相によって繁殖が維持されていたと考えられる。ナガバキブシと同様の林床開花の絶滅危惧種はアサヒエビネやホシツルラン、ムニンヤツシロソウ、ハハジマホザキラン、チクセツランなどの固有ラン科植物をはじめ、シマウツボ、シママラサキ、スズフリホンゴウソウなど数多くあるが、いずれもアノールの捕食圧による間接的影響で絶滅リスクが上がりやすい種であると考えられる。このような絶滅危惧種やスペシャリスト送粉、林床開花型の種ほど繁殖成功度が低下するリスクが高くなることが予想される。また、夜間訪花の詳細は昼間ほど明らかではないが、ガ類の訪花は比較的頻繁にあることが分かってきた。これはおそらくグリーンアノールが昼行性であることと関連していると推測されるが、このため、調査の優先順位が高いのは、昼間の訪花が観察されず、かつ大量の蜜、筒型の花、強い芳香といったガ媒シンドローム (Proctor et al., 1996) のない種である。また、小笠原の植物の自家和合性も不明な点が多く、今後の重要な研究課題である。

一方、ミツバチの訪花がある種についても全く影響がないわけではない。海洋島特有のシンドロームをもつ送粉系に社会性昆虫であるミツバチが侵入することで在来植物の繁殖への影響には隣花受粉率の増大 (単独性の小型昆虫に適応しているため個花当りの資源量が少なく、花を多数つける種が多いことから発生する) や繁殖効率の低下 (在来訪花昆虫より体サイズが大きいため) などの短期的効果と種間交雑 (行動圏が広いため、狭い範囲で種分化した固有近縁種間で交雑する) や花の形質の変化 (ディスプレイ戦略や蜜分泌戦略が最も訪花頻度の高いミツバチに適した形質に長期的に進化する (Stebbins, 1970)) などの長期的効果が考えられる。特に長期的効果は検出しにくく、かつ一度発生すると復元が難しいため深刻な問題である。それまで単独性の機会的な送粉者に適応・分化してきた植物が、社会性ハナバチ類の侵入によって花粉のプレゼンテーションやディスプレイの最適値が変化する可能性が考えられ、繁殖戦略という点において長期的な進化過程が攪乱を受けるものと思われる。また、ミツバチは固有の小型ハナバチ類と比較して体サイズが大きい。送粉昆虫の行動圏は基本的に体サイズと比例しており (Gathmann and Tschardt, 2002), 小笠原固有の小型ハナバチ類の行動圏はせいぜい 100-300 m 程度であると考えられるが、ミツバチの行動圏は一般に数 km に達するとされている (Beekman and Ratnieks, 2000;

Steffan-Dewenter and Kuhn, 2002). 小笠原では島に到達した後でトベラ属やムラサキシキブ属, ハイノキ属が比較的狭い範囲で生育環境の違いに応じて分化している. これはそれぞれの生育地間で生殖隔離がないと起こりにくい現象である. しかしながら, 行動圏の大きいミツバチでは異なるハビタット間で遺伝子流動が発生する確率が高くなる. 事実, 父島ではチヂジマクロキと乾燥した立地に自生するウチダシクロキの雑種が見ついている (Fig. 8-1). 細かい生育環境に適応して分化した近縁種間で交雑が起これば, 絶滅による進化過程の損失 (Nee and May, 1997; Purvis et al., 2000) に準ずる重大な攪乱とってよい. これらの実態調査は今後の課題である.

一般に送粉系の種間関係は入れ子構造 (nested structure) をしていることが分かっている. 入れ子構造とは相互作用数が少ない種は相互作用数が多い種と結びついている群集構造の一形態で, 小笠原諸島の送粉系ネットワークは種数が限られた群集の中で固有ハナバチ類あるいはミツバチをネットワークの中心とした入れ子構造になっていると考えられる. このような構造は海洋島だけでなく世界各地の送粉系の特徴とってよい (Olesen, 2002; Dupont et al., 2003; Bascompt et al., 2003, 2006; Philipp et al., 2006). しかしながら, 海洋島のような種数が少ない生態系では, 種当りの相互作用をもつ種数が少なくなり, specialization の度合いが高くなる. 群集を構成する種の豊かさが低い場合, スペシャリスティックな相互作用をもつ種が多くなることから入れ子構造がもつ連鎖絶滅への頑健性は弱体化することが予想される (Bascompt, 2003). 海洋島の送粉系ではよりジェネラリスティックな形質をもつ種が有利になり, 実際にそのような種で占められているのはこの点からも支持される. 小笠原の在来フロラはどのような送粉者に対してもアクセスしやすい形態のジェネラリスティックタイプの花が多いことが挙げられるが, もともとの昆虫相がそれほど豊かでないことから, ジェネラリスティックタイプであるにもかかわらず相互作用を持つ昆虫の種数は大陸などと比較して少ないと考えられる. このことは即ちジェネラリスティックタイプの花ではあるがスペシャリスティックな訪花実態になっているといえる. このような在来送粉系で訪花昆虫の多様性が減少すると, 連鎖絶滅のリスクが非常に高くなることが予想される. その意味でスーパージェネラリストと言われるミツバチの存在は送粉系におけるグリーンアノールの捕食圧の影響を緩和する役割があると考えられる. このことは送粉系の保全対策を考える上で留意すべき点である. また, 入れ子構造の重要な点は, 出現頻度の低い種は出現頻度の高い種と相互作用を持つ傾向があることである. つまり, 稀少植物の送粉は多くの場合, 最も多い送粉者によって維持されており, この送粉者を保全することが稀少

植物の連鎖絶滅を防ぐ上で最も重要になる。ガラパゴス諸島の訪花昆虫では固有種のクマバチ *Xylocopa darwini* が優占しているが、多くの島では外来種であるミツバチがこの役割を担っていることが多い (Howarth, 1985; Olesen et al., 2002; Dupont et al., 2003; Kato and Kawakita, 2004)。この点でも外来種であるという理由で安易にミツバチを駆除することが稀少種の絶滅に繋がるリスクがあると言える。

小笠原で在来訪花昆虫相が衰退した原因は当初、ミツバチとの資源競争が有力視されていた (Kato et al., 1999)。ところが、研究が進むにつれて、グリーンアノールの捕食が主要因であることが明らかになった。外来捕食者によるこれほど劇的な送粉系攪乱は、これまで報告されたことがなく、世界各地の送粉系保全研究に与える影響は大きい。当然、このような場合は外来送粉者であるミツバチを根絶しても、在来送粉者が回復しないことから有効な保全対策にはならない。最優先されるべき送粉系保全策はグリーンアノールの根絶である。しかしながら、小型のトカゲ類を根絶した例は世界的にもほとんどない (大型のトカゲについては Campbell (2005) がある)。このため、現在ではグリーンアノールの局所的な根絶が可能かどうか試験的な駆除事業が環境省によりおこなわれている。これは属島への非意図的導入を防ぐことを目的として父島・母島の港湾部周辺で実施されている。一方で父島の海岸部や陸繋島にはアサヒナハキリバチやイケダチビムカシハナバチなど固有のハナバチ類が非常に低頻度ながら残存することが最近わかってきた。これは何らかの理由でグリーンアノールが潮のかぶる海岸沿いを生息地にしにくいためであると考えられる。小笠原は砂浜が少なく、海岸から岩がそそり立つ地形がほとんどであるため、このような固有ハナバチの生息地は比較的面積が大きい主要島でもごく限られている。また、父島でのこれらの訪花頻度は非常に低く、訪花も海浜植物に限られているため、現在では植物の繁殖に大きく貢献しているとは考えにくい。しかしながら、昆虫は個体群増加率の高さを考えると、残存ハナバチ個体群はアノールを駆除した後の送粉系回復のソースとなることが期待できる。実際、カリフォルニア沖のサンタクルス島では野生化したミツバチの巣を全て駆除したところ、衰退していた在来のハナバチ類の個体群が回復したという例がある (Wenner and Thorp, 1994)。従って、現在僅かに残されている固有ハナバチ類の生息地を維持することが重要である。現在行われているグリーンアノールの根絶事業は父島の二見港周辺のみを対象地域としているが、送粉系の復元を考えるなら固有ハナバチ類が残存する舞浜や小港海岸、宮の浜周辺などでも実施すべきである。また、母島については固有ハナバチ残存の情報はないが、おそらく父島

と同様であると考えられ、早急な現況調査とグリーンアノール対策が求められる。

送粉に関して外来植物やミツバチへの対策は緊急を要するものではないが、更にモニタリングを続ける必要がある。花筒が長いスペシャリスティックな送粉ニッチをもつ在来種はグリーンアノールによる捕食で間接的な影響を受けるリスクが高いが、一方でマメ科植物の多くは外来種であり、左右相称花はハチ類と共進化した形質であることから (Proctor et al., 1996), ミツバチが好んで訪花する。このような外来植物はミツバチのおかげで侵入に対する障壁が低くなっていると考えられる。こうした送粉シンドロームに関する知見は送粉者や送粉効率を推定する上で有効であるが (Hingston and McQuillan, 2000; Fenster et al., 2004; Hargreaves et al., 2004; Pauw, 2006), 外来植物のリスク管理にも有用な情報を提供すると思われる。また、ミツバチは外来種への訪花選好性に加えて、在来種に訪花することのインパクトとして、送粉できている種であっても小笠原における植物-ポリネーター間の共進化過程で維持されてきた選択圧を変えることになる。このため、最終的にはミツバチも小笠原諸島から根絶することが望ましい。

(3) 小笠原の生態系保全における基礎研究の必要性

外来種の導入を含む小笠原での大規模な自然攪乱は主に戦前の開拓期に起因するが、外来種の影響に関する研究は明治時代の入植後、第二次世界大戦とその後の米軍統治時代に至る期間は全くおこなわれていない。この時代の外来種に関する文献は利用目的の意図的導入を記録した東京府 (1914, 1929) や豊島 (1938), 非意図的導入による外来種を発見記録した牧野 (1937) など数えるほどしかない。戦後に日本返還が実現した 1968 年以降になって、多くの研究者が外来種駆除や稀少種保全の必要性を指摘するようになった (津山, 1970; 青木, 1978; 宮下, 1980; Yabe and Matsumoto, 1982; Shimizu and Tabata, 1985; 船越, 1986, 1989, 1990; 清水, 1988; 下園, 1991; 豊田, 2003)。しかしながら、1979 年までは小笠原に行くためには船内 2 泊の 40 時間近くかかる航程しかなく、定期便の本数も現在より更に少ないことから外来種の影響を裏付けるための基本的な生態学研究すら進展しなかった。増して、戦前は定期航路もなく、このことが研究の発展を大きく妨げることとなった。こうした経緯から現在でも小笠原の外来種対策は後手にまわっており、十年くらい前からようやく保全関連のさまざまな事業が行われるようになってきたところである。特に現在はユネスコの世界自然遺産推薦の体制を整えるため、環境省や林野庁を中心として複数の外来種駆

除事業が進行中である（日本林業技術協会，2005；環境省，2006）。例えば，粘着トラップによるグリーンアノール駆除（環境省）は父島・母島で平成18年度より開始された。また，東京都のノヤギ駆除は聳島列島で完全駆除という成果を受けて現在は兄島での駆除を実施中であり，今後は弟島や父島での事業も計画されている。林野庁は母島や弟島を中心にアカギの駆除事業を展開している。その他の外来種（クマネズミ，ノネコ，ウシガエル，モクマオウなど）駆除も含めた小笠原の生態系保全については，自然再生事業の枠組みの中で管理計画が策定されている（環境省，2006）。

この自然再生事業の計画書には島単位で異なる保全目標を立て，特に攪乱要因として重要な数種の外来種は根絶を目指す，といったおおまかなことは述べられているが，具体的な方法は明記されていない。しかし，既に一部の島では根絶事業が進展している。例えば，ノヤギ根絶が完了した聳島列島では固有植物を含む在来植生が回復しつつある一方で，ホテイチク，ギンネム，アオノリュウゼツランといった外来植物も増加している（環境省，2006）。ノヤギの根絶と外来植物の関係はもう少し長期観察をしないと結論は出せないが，外来種根絶に伴うリスクが現実のものとなった一例である。このような事例は他の太平洋島嶼からも報告されている（Merlin and Juvik, 1992）。また，現在，父島属島の西島で殺鼠剤を用いたクマネズミの試験的根絶プロジェクトが進行中であるが，クマネズミを捕食する固有種オガサワラノスリ（Kato and Suzuki, 2005）への影響が懸念されている。この他，外来植物のモクマオウやアカギの繁茂によって固有陸産貝類や土壤動物の生息地が奪われている可能性も指摘されている（千葉，私信）。現在進行中のアカギの駆除事業についても，林床の固有ラン科植物や着生植物，アカガシラカラスバトへの影響については事前調査による検討がなされていないことは問題である。以上のようなリスクを評価するためには相互作用がもたらす間接的影響を詳細に調査する必要がある。現時点における小笠原の生態系内の主な生物間相互作用は Fig. 8-2 のようになっていると推測されるが，これら相互作用の有無または強さを実証データにより裏付けたものはまだ少ない。従って，小笠原では保全対策の根拠として利用可能な科学的データは限られているのが現状である。しかし実際は保全を目的とした事業が数多くおこなわれつつあり，相互作用の全容が十分解明されたとは言い難い現在の状況では，かえって生態系を損ねてしまうリスクを背負っている。最近でも新たな稀少種の生育地や移動状況が明らかになることもあり（アカガシラカラスバト，高野，2002；ムニンヒサカキ，豊田，2004；カドエンザガイほか，Chiba et al., 2007；ハザクラキブシ，Abe, unpublished data），新たな

生物間相互作用を介した間接効果も発見されている (Sugiura et al., 2006). 生物群集の完全な保全は不可能であるが, 相互作用を解析することで因果関係等を解明し, 保全のプライオリティを適切に決定できることが重要である.

小笠原の生態関係の学術研究に最も求められているのは, 想定される外来種の影響の因果関係をデータによって定量的に解明することである. 例えば, アカギやモクマオウの森林では林床植生がほとんどないことから強いアレロパシーがあることが推測されてきたが, 最近の調査ではアレロパシー物質が必ずしも強いわけではないことが示唆されている (藤井, 私信). これは学術研究で明らかになった想定外の結果の一例である. 一方で, ノブタが土壌動物や植生に対する大きな攪乱要因になるという報告は他の場所ではあるものの (Coblentz and Baber, 1984; Atkinson, 1989; Stone et al., 1992; Loope and Medeiros, 1994), 小笠原でどのような影響が出ているかは明らかではない. ティラピア *Tilapia nilotica* やガジュマル *Ficus microcarpa* のように多くの外来種では, 在来生態系に与える影響についての実証データはほとんどなく, 推測の域を出ていない. このような場合は予防原則から最悪のケースを想定して対策を立てるべきであるが, 現実的には経費や時間などに制約されることが多い. また, 仮にできたとしても科学的知見が不足した状態での計画立案は予期せぬ事態から保全事業が失敗する可能性も秘めている. 特に小笠原の場合は島の面積が狭いことから, 全島が壊滅的な打撃を受ける前に速やかに対応することが求められるが, 想定外のコストが発生したときの生態系に与えるダメージも大きくなる. 他の海洋島でもそうであったように, 小笠原でもかつてアフリカマイマイ駆除のために生物防除目的で 1960 年代に導入された肉食性のオカヒタチオビガイ *Euglandina rosea* は思惑通りに機能せず, 両種とも未だに根絶する目途が立たないまま現在に至っている. 海外でも同様の事例は報告されている (Coote and Loève, 2003; Cowie and Robinson, 2003). 現在ではこのような生物防除は事前に何年もかけて綿密なテストをしてから導入することが常識であり (Thomas and Willis, 1998; Strong and Pemberton, 2000), 危険性を十分検証してから導入すれば, このような事態は防ぐことができたはずである. 仮に予期せぬ結果が出たときでも, 駆除事業のリスク部分が明らかになる過程で, 事業のあり方を柔軟に変えるフィードバックのシステムがあるかどうか成否の鍵を握る. もともと, これら一連の事業の大部分は 2009 年に迫った小笠原諸島の世界自然遺産推薦に間に合わせるためという政治的思惑から根絶事業の実施が優先された経緯があり, その生態学的リスクやモニタリング体制は十分検討されないまま進んでいる. 外来種の根絶や保全政策における意思決

定過程では科学的なデータよりもむしろ政治的思惑や個人の経験に基づく主観的意見・俗説により左右されることの方が多く、これに起因するミスリードを防ぐためにも基本的な科学情報に関するデータベースの構築が急務とされる (Pullin et al., 2004; Sutherland et al., 2004)。これは事例の蓄積により経験則として失敗のリスクを減らそうという考え方に基づいている。小笠原の場合は博物館建設構想があり、地元 NPO が中心となって小笠原諸島における研究成果を情報共有するための基盤作りが行われている。この中にはインターネットを使った文献データベース (http://www.ogasawara.or.jp/oga_dbase/) や研究情報を共有するための掲示板サイト (<http://www.bernbbs.fromc.jp/>) の構築なども行われている。

送粉系に関して言えば、グリーンアノールの根絶は訪花昆虫相の回復に繋がることを期待される。しかしながら、ミツバチの根絶はそれに依存している植物の繁殖を阻害することに繋がる可能性があり (Fig. 8-3)、この点は科学的データに基づいて慎重に意思決定を行うべきである。在来送粉者の個体群回復を待たずにミツバチを根絶すると、自殖しやすい外来植物が更新上有利になるという潜在的リスクがあることは認識しておくべきであろう。また、父島と母島に残存している固有ハナバチ類は非常に少なく、在来訪花昆虫相の回復が思わしくない場合が想定される。このような場合には、遺伝的な問題を考慮する必要はあるが、属島からの持ち込みも検討する必要がある。本研究からこのようなシナリオを考慮して、更に調査を行い、正確な意思決定につなげることで研究成果が保全に貢献できる。

従来の伝統的な生態学研究は研究者自らが設定した問題 (仮説) に対して検証のために適した材料を選んでデータを解析し、答えを出してきた。そして、こうして得られた学術研究の結果から、例えば保全対策の必要性などを行政に働きかけてきた。しかしながら、自然に対する人為的攪乱が社会的に大きな問題と認識されるようになった昨今では、従来とは逆に、まず問題があり、その事業のリスクを軽減するための学術的根拠が求められている。つまり、はじめに社会的ニーズの対象となる材料があつて、それを研究することから始まるので、解析に十分な量のデータが収集できなかつたり、必ずしも期待された解答が出なかつたりと、科学的根拠を得ることが困難な場合が想定される。このことを踏まえると、研究成果を政策に応用する段階では、これまで生態学が果たしてきた役割とは異なるパラダイムが必要になると認識すべきであろう。生態系へのリスクを可能な限り軽減した外来種根絶手法を確立するためには、対象種の生態及び相互作用系の群集構造を定量的に明らかにしておく必要があり、モニタリングシステムや順応管理のためのシ

ステムづくりとともに、科学的知見の蓄積とそのデータベース化が小笠原の生態系保全における学術研究側の最も大きな課題であると考えられる。

現在、小笠原の保全対策は外来種（アカギ、ノヤギ、モクマオウ、グリーンアノールなど）の根絶が中心である。しかしながら、本来最も重要な絶滅危惧種保全のための基礎的な学術研究は外来種対策と比べて遅れている。2000年に発行されたレッドデータブックの絶滅リスク評価の際にも、小笠原の絶滅危惧種は確実な情報が少なく、カテゴリー区分には議論の余地がある種が多かったという。2008年改訂予定のレッドデータブックには小笠原諸島で絶滅寸前となっているCR種は維管束植物だけでも25種ある。これらは現存個体数が100個体以下のものが多く、予測不可能な攪乱による偶発的な絶滅も懸念されているが、詳しい個体群現況調査がなされている種はセキモンノキ（安部、未発表）やナガバキブシ（Abe et al., 2008b）、ウチダシクロキ（和田、私信）、オガサワラグワ（Tani et al., 2006）など一部に限られている。これら絶滅危惧種は生育ニッチが狭いことが多く、人為的に個体群を復元することが難しい場合もある。このため、保全には送粉者を含めた自生地の環境を保護することが最も重要である。既に保護活動も一部の種については行われている。例えばムニンノボタンはクローン苗の植栽により、一時の危機的な状態を脱している（下園, 1991）。同様にムニンツツジも個体群回復に向けてクローン苗の植栽が始まっている（澁澤, 2004; 松本ら, 2004）。しかしながら、クローンを使った個体群復元は遺伝的な問題を棚上げした緊急措置であることから長期的には復元が成功したかどうか評価できない状態である。実際、植栽されたムニンノボタン群落では全く実生更新がみられない。また、アカガシラカラスバトは再導入を目的とした人工繁殖が上野動物園で成功しており、同時に生息地で捕食者となっていると推測されるノネコの捕獲事業も進行中である。しかしながら、アカガシラカラスバトは予想より早く人工繁殖に成功したものの、病原菌持ち込みのリスク回避策やノネコ根絶といった生息環境の整備が進んでおらず、これらが原因となって2007年現在、再導入には至っていない。小笠原は面積が狭いため、人為的攪乱がなくても自然攪乱で絶滅するリスクを負っている種が多い。加えて過去に人為的な土地利用があった場所はそのままでは絶滅危惧種の生息地にはなりにくい。このため、現在は放置されている場所を新たな生息地として有効活用する必要がある。しかし、土地所有権の問題もあり行政事業レベルでこのような計画が俎上に乗ったことはまだない。

また、外来種持ち込みを防ぐための法制度や検疫、早期発見のためのモニタリングシステムを確立している国や地域（Westbrooks and Eplee, 1999;

Hayden and Whyte, 2003; Pheloung, 2003) はまだ限られており, そのようなシステムがない日本を含めて世界の多くの地域にとっては, 小笠原での問題解決が良いモデルケースになる可能性がある. 特に小笠原のような狭い地域は活動が全域に浸透しやすく, また, 侵入経路もおがさわら丸と自衛隊にほぼ限られているため管理目標を達成しやすいからである. 本研究では小笠原の在来送粉者が衰退した要因がグリーンアノールであるという結果から, 小笠原固有の送粉系を復元するための手順を提案した. しかし, 送粉系の保全・復元は Forup and Memmott (2005) が湿地の植生復元とともに送粉系が回復させた例があるくらいで, 小笠原のように外来捕食者による攪乱から復元した事例はなく, 復元プログラムは手探りである. とはいえ, 相互作用系に配慮した保全対策をこの生物多様性のホットスポットで実施することは急務である. 他の分野でも課題は山積しているからこそ, 小笠原の生態学的研究成果から保全戦略への提案をより一層進める必要がある.



Fig. 8-1: *Symplocos pergracilis* (upper), *S. kawakamii* (middle), and their hybrid (lower).

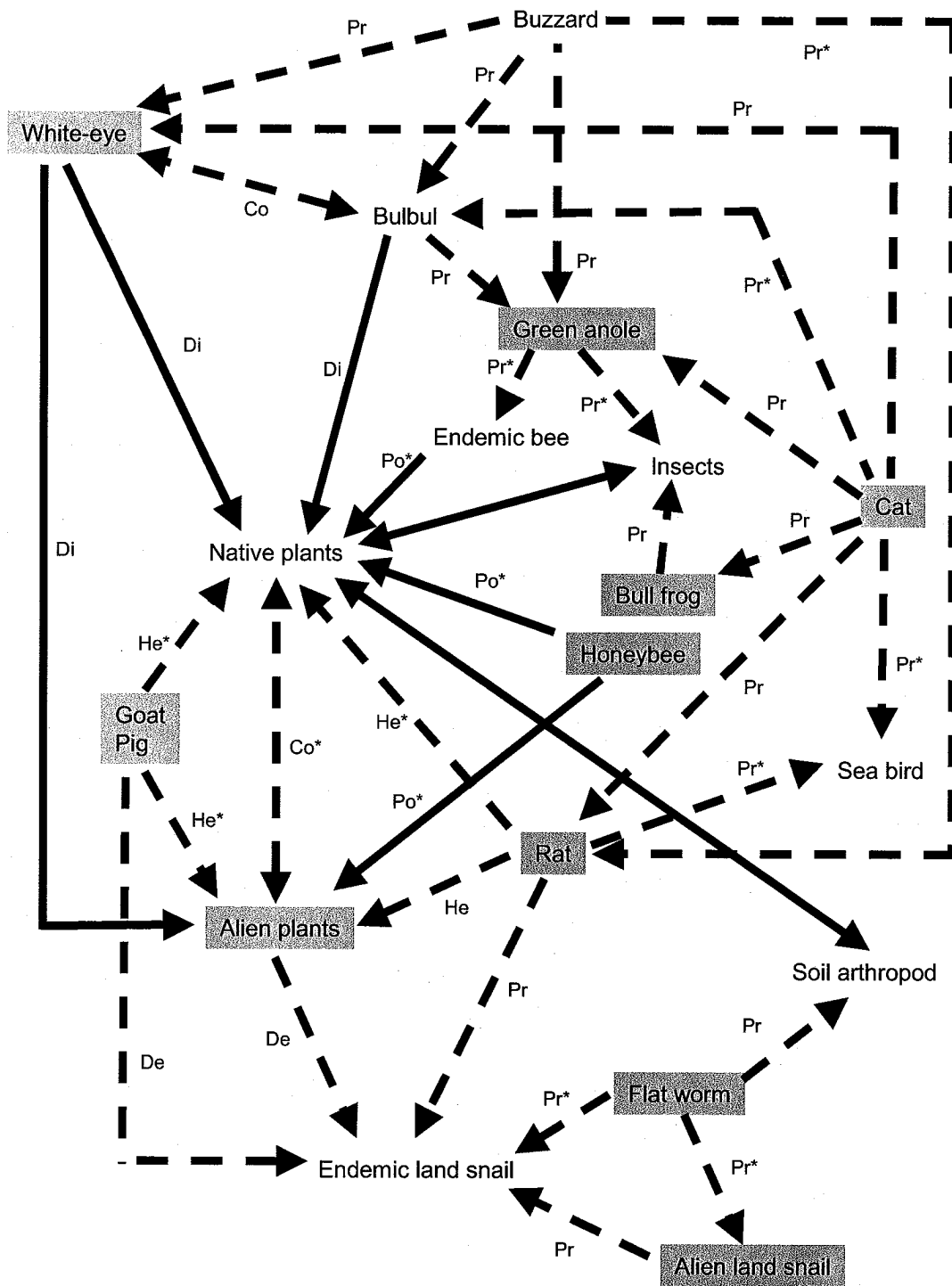


Fig. 8-2: Interaction model of the Ogasawara ecosystem. Solid lines represent positive effects and dashed lines represent negative effects. Shaded species are alien. Bo = bodyguard against herbivore, Co = competition, De =destruction of habitat, Di = dispersal, He = herbivore, Po = pollination, Pr = predation, and Ro = nectar robbing. * represent the existence of scientific literature.

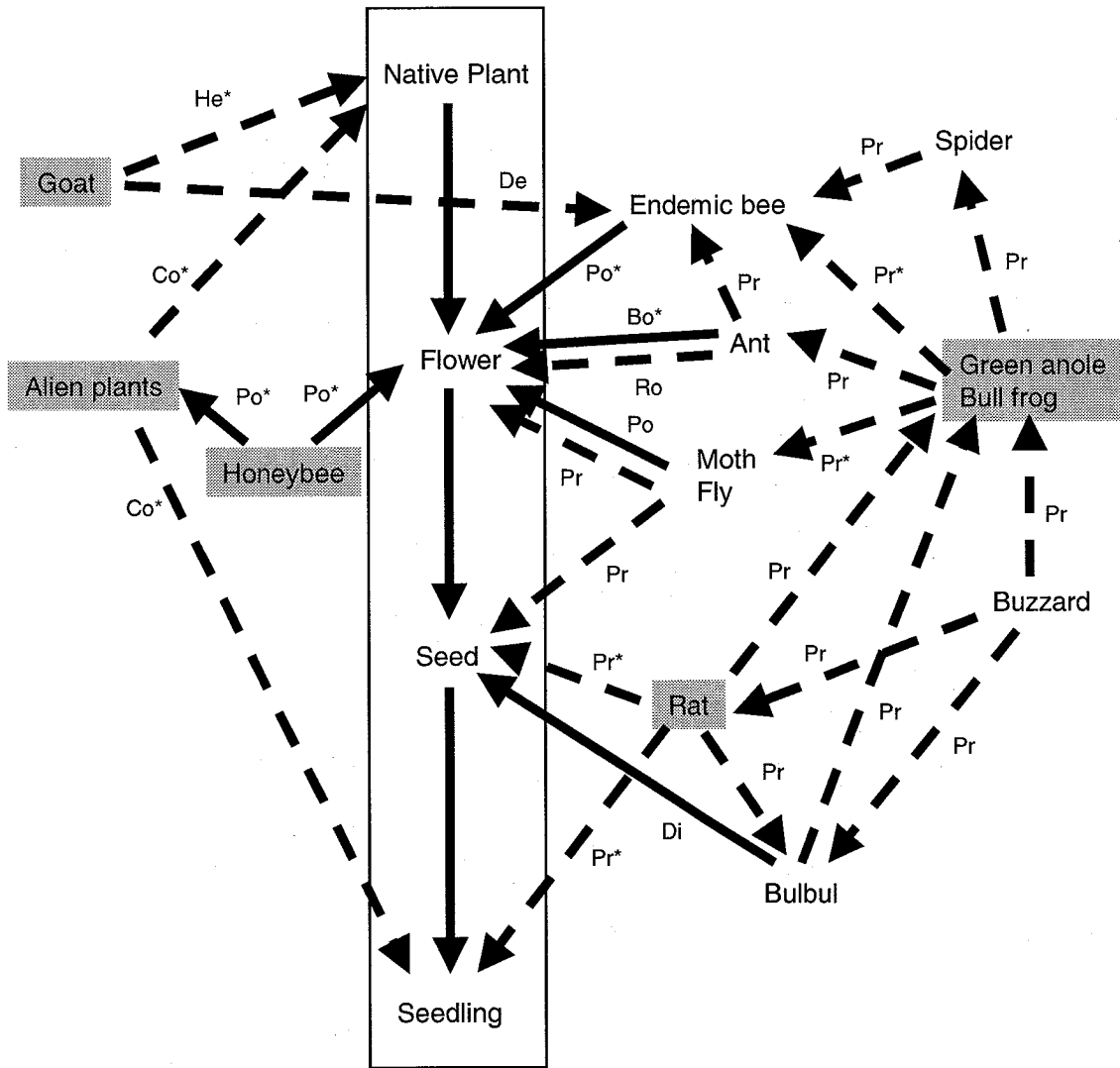


Fig. 8-3: Interaction model in relation to plant reproduction and recruitment in the Ogasawara Islands. Means of abbreviations are same with Fig. 8-2.

謝 辞

広島大学大学院国際協力研究科の中越信和教授には、本研究を行う上で終始懇切なご指導を賜るとともに、この拙文に全て目を通して有益な助言をいただいた。また、広島大学の田中一彦教授、池田秀雄教授、林武広教授、中坪孝之准教授からは、論文作成にあたって貴重なご助言を賜った。ここに心から謝辞を申し上げる。

小笠原諸島の現地調査に当っては NPO 法人小笠原野生生物研究会の安井隆弥氏、星善男氏、和田勉之氏、柴崎文子氏、梅野ひろみ氏、横谷みどり氏、首都大学東京の加藤夕佳氏に情報提供や調査補助など多大な協力をいただいた。無人島への渡航に当っては船主の南ジョージ氏、松永勇氏、磯部康郎氏にお世話になった。また、環境省小笠原出張所、小笠原国営林課、小笠原支庁土木課自然公園係、小笠原村役場産業観光課の皆様には許認可関係や島民講演会の運営などでお世話になった。研究内容については森林総合研究所の牧野俊一博士、大河内勇博士、田中信行博士、正木隆博士、首都大学東京の可知直毅教授、加藤英寿博士、駒澤大学の清水善和教授に有益な助言をいただいた。また、訪花昆虫等の同定には森林総合研究所の牧野俊一博士、濱口京子博士、杉浦真治博士らにお願いした。これらの方々に深く感謝する。

本研究をおこなうにあたっては、環境省地球環境保全等試験研究費（平成 12 年度～平成 16 年度）、文部科学省科学研究費補助金（平成 14 年度～平成 16 年度、No.15770081）、環境省地球環境総合研究総合推進費（平成 17 年度～平成 19 年度、F-051）、環境省地球環境保全等試験研究費（平成 17 年度～21 年度）の研究費を使用した。

引用文献

- 阿部学, 前田喜四雄, 石井信夫, 佐野裕彦. 1994. オガサワラオオコウモリの分布, 食性, 行動圏. 小笠原研究年報 18: 4-43.
- 安部哲人. 2005. 石門で観察されたネズミの枝落とし. OWRS News Letter 27: 2.
- Abe, T. 2006. Colonization of Nishino-shima Island by plants and arthropods, 31 years after eruption. Pacific Science 60: 355-365.
- Abe, T. 2006. Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. Annals of Botany 98: 317-334.
- Abe, T. 2007a. Predator or disperser? A test of indigenous fruit preference of alien rats (*Rattus rattus*) on Nishi-jima (Ogasawara Islands). Pacific Conservation Biology 13: 213-218.
- Abe, T. 2007b. Reproductive biology of *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae). Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute 6: 151-156.
- Abe, T., Yamashita, N., Tanaka, N. and Kushima, H. 2002. Sex ratio variation of *Bischofia javanica* between native habitat, Okinawa (Ryukyu Islands) and invaded habitat, Ogasawara (Bonin Islands). International Journal of Plant Science 163: 1011-1016.
- 安部哲人, 安井隆弥, 和田勉之, 和田美保, 加藤夕佳, 牧野俊一, 大河内勇. 2004. 小笠原諸島の植物の開花期に関する観察資料. 森林総合研究所研究報告 3: 253-261.
- Abe, T. and Matsunaga, M. 2007. Germination characteristics of a pioneer shrub, *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae). Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute 6: 145-149.
- Abe, T., Makino, S. and Okochi, I. 2008a. Why have endemic pollinators declined on the Ogasawara Islands? Biodiversity and Conservation (in press).
- Abe, T., Wada, K. and Nakagoshi, N. 2008b. Extinction threats of a narrow endemic shrub, *Stachyurus macrocarpus* (Stachyuraceae) in the Ogasawara Islands. Plant Ecology (in press).
- Ackerley, D. D., Rankin-de-Merona, J. M. and Rodrigues, W. A. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian *Myristicaceae*. Journal of Tropical Ecology 6: 239-248.

- Aizen, M. A., Ashworth, L. and Galetto, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Allen, G. A. and Antos, J. A. 1993. Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *American Naturalist* 141: 537-553.
- Anderson, B., Johnson, S. D. and Carbutt, C. 2005. Exploitation of a specialized mutualism by a deceptive orchid. *American Journal of Botany* 92: 1342-1349.
- Anderson, G. J., Bernardello, G., Lopez, P., Crawford, D. J. and Stuessy, T. F. 2000a. Reproductive biology of *Wahlenbergia* (Campanulaceae) endemic to Robinson Crusoe Island (Chile). *Plant Systematics and Evolution* 223: 109-123.
- Anderson, G. J., Bernardello, G., Lopez, P., Stuessy, T. F. and Crawford, D. J. 2000b. Dioecy and wind pollination in *Pernettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernández Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 121-141.
- Anderson, G. J., Bernardello, G., Stuessy, T. F. and Crawford, D. J. 2001. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernandez Islands. *American Journal of Botany* 88: 220-233.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454: 1-51.
- 青木淳一. 1978. 小笠原諸島の土壤動物相の研究Ⅱ. アフリカマイマイ (*Achatina fulica*) の生息状況と生態防除のための一考察. *Edaphologia* 18: 21-28.
- Aplet, G., Anderson, S. and Stone, C. P. 1991. Association between feral pig disturbance and the composition of some alien plant assemblages in Hawaii Volcanoes National Park. *Vegetatio* 95: 55-62.
- Armstrong, J. E. and Irvine, A. K. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany* 76: 74-85.
- Armbruster, W. S. 2006. Evolutionary and ecological aspects of specialized pollination: views from the arctic to the tropics. In: *Plant-pollinator interactions –from specialization to generalization*

- (eds. N. M. Waser and J. Ollerton): 260-282. Chicago University Press, Chicago.
- Armbruster, W. S. and Baldwin, B. G. 1988. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature* 394: 632.
- 朝比奈正二郎, 鶴岡保明. 1969. 南方定点観測船に飛来した昆虫類 第 2 報. *昆虫* 36: 109-202.
- 浅海重夫, 津山尚, 蓮尾嘉彪. 1970. 火山列島・西之島. 小笠原の自然 (津山尚, 浅海重夫, 編): 211-224. 堀川出版, 東京.
- Ate. 2007. Wikipedia: The Free Encyclopedia. Sun 16, 2007, 06:37 UTC. http://images.google.co.jp/imgres?imgurl=http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/f/f9/Wollastonia_biflora.jpg/320px-Wollastonia_biflora.jpg&imgrefurl=http://to.wikipedia.org/wiki/Ate&h=239&w=320&sz=23&hl=ja&start=1&tbnid=jbvS1xgaaB4uaM:&tbnh=88&tbnw=118&prev=/images%3Fq%3DWollastonia%2B%26gbv%3D2%26svnum%3D10%26hl%3Dja%26sa%3DG
- Atkinson, I. 1987. Introduced animals and extinctions. In: *Conservation for the twenty-first century* (ed. David Western, Mary Rearl): 54-75. Oxford University Press, New York.
- Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C. and Stuart, S. N. 2004. 2004 IUCN red list of threatened species: A global species assessment. IUCN Publication Services Unit and The IUCN Species Programme. Gland and Cambridge.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-349.
- Baker, H. G. and Cox, P. A. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 244-253.
- Ball, E. E. and Glucksman, J. 1975. Biological colonization of Motmot, a recently created tropical island. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 190: 421-442.
- Ballard, H. E. Jr. and Sytsma, K. J. 2000. Evolution and biogeography of the woody Hawaiian violets (*Viola*, Violaceae): arctic origins, herbaceous ancestry and bird dispersal. *Evolution* 54: 1521-1532.
- Bandera, M. C. and Traveset, A. 2006. Breeding system and spatial variation in the pollination biology of the heterocarpic *Thymelaea velutina* (Thymelaeaceae). *Plant Systematics and Evolution* 257:

9-23.

- Barrett, S. C. H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 725-733.
- Barrett, S. C. H. and Helenurm, K. 1981 Floral sex ratios and life history in *Aralia nudicaulis* (Araliaceae). *Evolution* 35:752-762.
- Barthell, J. F., Randall, J. M., Thorp, R. W. and Wenner, A. M. 2001. Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications* 11: 1870-1883.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. and Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. and Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- Baskin, Y. 1998. Winners and losers in a changing world. *BioScience* 48: 788-792.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- Bawa, K. S. 1982. Outcrossing and the incidence of dioecism in island floras. *American Naturalist* 119: 866-871.
- Beach, J. H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecy. *American Naturalist* 118: 572-577.
- Beekman, M. and Ratnieks, F. L. W. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology* 14: 490-496.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 407-427.
- Bernardello, G., Anderson, G. J., Stuessy, T. F. and Crawford, D. J. 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *Botanical Review* 67: 255-308.
- Bierzychudek, P. and Eckhart, D. V. 1988 Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *American Naturalist* 132: 34-43.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C.

- D., Settele, J. and Kunin, W. E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Binggeli, P. 1996 A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science* 7: 121-124.
- Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 344: 83-90.
- Bowen, L. and Vuren, D. 1997. Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Conservation Biology* 11: 1249-1254.
- Bower, C. C. 1996. Demonstration of pollinator-mediated reproductive isolation in sexually deceptive species of *Chiloglottis* (Orchidaceae: Caladeniinae). *Australian Journal of Botany* 44: 15-33.
- Brook, B. W., O'Grady, J. J., Chapman, A. P., Burgman, M. A., Akçakaya, H. R. and Frankham, R. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Brown, J. H. and Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer, Sunderland.
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: *Handbook of experimental pollination biology* (eds. C. E. Jones and R. J. Little): 73-113. Scientific and Academic Editions, New York.
- Buchmann, S. L. 1996. Competition between honey bees and native bees in the Sonoran Desert and global bee conservation issues. In: *The conservation of bees* (A. Matheson, S. L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich and I. H. Williams, eds.): 125-142. Academic Press, London.
- Bullock, S. H. and Bawa, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican forest. *Ecology* 62: 1494-1504.
- Butz Huryn, V. M. 1995. Use of native New Zealand plants by honey bees (*Apis mellifera* L.): a review. *New Zealand Journal of Botany* 33: 497-512.
- Butz Huryn, V. M. 1997. Ecological impact of introduced honey bees. *Quarterly Review of Biology* 72: 275-297.
- Campbell, T. S. 2005. Eradication of introduced carnivorous lizards from southwest Florida. Final Report to the National Fish and Wildlife

- Foundation. Washington, DC.
- Carlquist, S. 1974. Island biology. Columbia University Press, New York.
- Carmo, R. M. and Franceschinelli, E. V. 2004. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica* 36: 371-376.
- Carpenter, R. J., Read, J. and Jaffrè, T. 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 351-365.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Second edition. Sinauer, Sunderland.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *American Naturalist* 141: 481-490.
- Chiba, S. 1999. Accelerated evolution of land snails *Mandarina* in the oceanic Bonin Islands: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 53: 460-471.
- Chiba, S., Davison, A. and Mori, H. 2007. Endemic land snail fauna (Mollusca) on a remote peninsula in the Ogasawara Archipelago, Northwestern Pacific. *Pacific Science* 61: 257-265.
- Chittka, L. and Schürkens, S. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653.
- Cholmondeley, L. B. 1915. The history of the Bonin Islands. Constable & Co. Ltd., London.
- Cipollini, M. L., Wallace-Senft, D. A. and Whigham, D. F. 1994. A model of patch dynamics, seed dispersal and sex ratio in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Clapham, E. R., Tutin, T. G. and Warburg, E. F. 1962. *Flora of the British Isles*. Edition 2. Cambridge University Press, London.
- Clausing, G. and Renner, S. S. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* 88: 486-498.
- Coblentz, B. E. and Baber, D. W. 1984. Biology and control of feral pigs on Isla Santiago, Galapagos, Ecuador. *Journal of Applied Ecology* 24: 403-418.
- Cole, F. R., Medeiros, A. C., Loope, L. L. and Zuehlke, W. W. 1992. Effects

- of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73: 1313-1322.
- Conn, J. S., Wentworth, T. R. and Blum, U. 1980. Patterns of dioecy in the floral of the Carolinas. *American Midland Naturalist* 103: 310-315.
- Coote, T. and Loève, E. 2003. From 61 species to five: endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control program. *Oryx* 37: 91-96.
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. and Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 219-221.
- Courchamp, F., Chapuis, J.-L. and Pascal, M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347-383.
- Cowie, R. H. and Robinson, A. C. 2003. The decline of native Pacific island faunas: changes in status of the land snails of Samoa through the 20th century. *Biological Conservation* 110: 55-65.
- Cox, P. A. 1985. Islands and dioecism: insights from the reproductive ecology of *Pandanus tectorius* in Polynesia. In: *Studies on plant demography* (ed. J. White): 359-372. Academic Press, London.
- Cox, P. A. 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 333: 217-224.
- Cox, P. A. and Elmqvist, T. 2000. Pollinator extinction in the Pacific islands. *Conservation Biology* 14: 1237-1239.
- Crepet, W. L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: *Pollination biology* (ed. L. Real): 29-50. Academic Press, London.
- Croll, D. A., Maron, J. L., Estes, J. A., Danner, E. M. and Byrd, G. V. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* 307: 1959-1961.
- Daly, H. V. and Magnacca, K. N. 2003. *Insects of Hawaii*, volume 17, Hawaiian *Hylaeus* (*Nesoprosopis*) bees (Hymenoptera: Apoidea). University of Hawaii Press, Honolulu.
- Dawson, T. E. and Geber, M. A. 1999. Sexual dimorphism in physiology

- and morphology. In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants (Geber, M. A., Dawson, T. E. and Delph, L. F., eds.): 175-215. Springer-Verlag, Berlin.
- De Jong, T. and Klinkhamer, P. 2005. Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press, Cambridge.
- Delph, L. F. 1999. Sexual dimorphism in life history. In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants (M. A. Geber, T. E. Dawson and L. F. Delph, eds.): 149-173. Springer-Verlag, Berlin.
- Delph, L. F. and Meagher, T. R. 1995. Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology* 76: 775-785.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68-73.
- Dick, C. W., Etchelecu, G. and 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.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C. and Kemper, J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- Donovan, B. J. 1980. Interactions between native and introduced bees in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 3: 104-116.
- Donovan, B. J. and Macfarlane, R. P. 1984. Bees and pollination. In: *New Zealand pests and beneficial insects* (ed. R. R. Scott): 247-270. Lincoln University College of Agriculture, Christchurch.
- Drayton, B. and Primack, R. B. 2000. Rates of success in the reintroduction by four methods of several perennial plant species in eastern Massachusetts. *Rhodora* 102: 299-331.
- Dukas, R. 2005. Bumble bee predators reduce pollinator density and plant fitness. *Ecology* 86: 1401-1406.
- Dukas, R. and Morse, D.H. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos* 101: 157-163.
- Dulloo, M. E., Kell, S. P. and Jones, C. G. 2002. Impact and control of invasive alien species on small islands. *International Forestry*

Review 4: 277-285.

Dupont, Y. L., Hansen, D. M. and Olesen, J. M. 2003. Structure of a plant-pollinator network in the high altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 28: 301-310.

Dupont, Y. L., Hansen, D. M., Valido, A. and Olesen, J. M. 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.

Dupont, Y. L. and Skov, C. 2004. Influence of geographical distribution and floral traits on species richness of bees (Hymenoptera: Apoidea) visiting *Echium* species (Boraginaceae) of the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 165: 337-386.

Ecroyd, C. 1996. The ecology of *Dactylanthus taylorii* and threats to its survival. *New Zealand Journal of Ecology* 20: 81-100.

Edwards, J. S. and Thornton, I. W. B. 2001. Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. VI. The pioneer arthropod community of Motmot. *Journal of Biogeography* 28: 1379-1388.

Ellstrand, N. C. and Elam, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.

Emerson, B. C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology* 11: 951-966.

England, P. R., Beynon, F., Ayre, D. J. and Whelan, R. J. 2001. A molecular genetic assessment of mating-system variation in a naturally bird-pollinated shrub: contributions from birds and introduced honeybees. *Conservation Biology* 15: 1645-1655.

榎本敬. 1992. 小笠原諸島, 父島・母島の雑草と帰化植物. 小笠原研究年報 16: 3-17.

Esaki, T. 1930. Uebersicht über die Insektenfauna der Bonin (Ogasawara) Inseln, unter besonderer Berücksichtigung der zoogeographischen Faunencharaktere. *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan* 1: 205-226.

環境庁. 2000. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 8. 植物 I (維

- 管束植物). 自然環境研究センター, 東京.
- Faegri, K. and van der Pijl, L. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon, Oxford.
- Falconer, D. S. 1989. Introduction of quantitative genetics. Longman, Harlow.
- Feinsinger, P., Wolfe, J. and Swarm, L. A. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology* 63: 494-506.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. and Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral speciation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet, and M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PloS Biology* 4(1): e1.
- Forfang, A. -S. and Olesen, J. M. 1998. Male-biased sex ratio and promiscuous pollination in the dioecious island tree *Laurus azorica* (Lauraceae). *Plant Systematics and Evolution* 212: 143-157.
- Forup, M. L. and Memmott, J. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in Hay Meadows. *Restoration Ecology* 13: 265-274.
- Frankham, R. 1995. Effective population size / adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetic Research* 66: 95-107.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10: 1500-1508.
- Frankham, R., Ballou, J. D. and Briscoe, D. A. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soulé and B. A. Wilcox): 135-150. Sinauer, Sunderland.
- Freeman, D. C., Harper, K. T. and Ostler, W. K. 1980. Ecology of plant dioecy in the intermountain region of western North America. *Oecologia* 44: 410-417.
- Freeman, D. C., Harper, K. T. and Charnov, E. L. 1980. Sex change in plants: Old and new observation and new hypotheses. *Oecologia* 47: 222-232.
- Frederiksen, H. B., Kraglund, H. -O. and Ekelund, F. 2001. Macrofaunal

- primary succession on the volcanic island of Surtsey, Iceland. *Polar Research* 20: 61-73.
- Fridriksson, S. 1989. The volcanic island of Surtsey, Iceland, a quarter-century after it 'rose from the sea'. *Environmental Conservation* 16: 157-162.
- Fritts, T. H. and Rodda, G. H. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140.
- 船越真樹. 1986. 小笠原諸島におけるギンネム林の成立 - 移入と分布拡大をめぐる覚え書 - その1. *小笠原研究年報* 10: 5-22.
- 船越真樹. 1989a. 小笠原諸島におけるギンネム林の成立 - 移入と分布の拡大をめぐる覚え書 - その3. *小笠原研究年報* 13: 59-72.
- 船越真樹. 1989b. 小笠原空港計画と問題の所在. *地理* 34(11): 22-29.
- 船越真樹. 1990. 小笠原諸島におけるギンネム林の成立 - 移入と分布の拡大をめぐる覚え書 - その4. *小笠原研究年報* 14: 21-51.
- Gagné, W. C. 1988. Conservation priorities in Hawaiian natural systems. *BioScience* 38: 264-271.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- García, M. B. and Antor, R. J. 1995. Sex ratio and sexual dimorphism in the dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Oecologia* 101: 59-67.
- Gathmann, A. and Tscharntke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.
- Gentry, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (ed. M. E. Soulé): 153-181. Sinauer, Sunderland.
- Gilpin, M. E. and Soulé, M. E. 1996. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (ed. M. E. Soulé): 19-34. Sinauer, Sunderland.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959-972.

- Givnish, T. J. 1998. Adaptive plant evolution on islands: classical patterns, molecular data, new insights. In: Evolution on islands (ed. P. R. Grant): 281-304. Oxford University Press, Oxford.
- Godley, E. J. 1979. Flower biology in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 17: 441-466.
- Golonka, A. M., Sakai, A. K. and Weller, S. G. 2005. Wind pollination, sexual dimorphism, and changes in floral traits of *Schiedea* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 92: 1492-1502.
- 後藤章・鷺谷いづみ. 2001. 小笠原諸島固有の絶滅危惧植物ヘラナレンとユズリハワダンの生態学的現状の把握と保全策の提案. *保全生態学研究* 6: 1-20.
- 郷原匡史. 2002. 小笠原諸島のハナバチ相とその保全. *ハチとアリの自然史* (杉浦直人, 伊藤文紀, 前田泰生): 229-245. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 1-26.
- Gravendeel, B., Smithson, A., Slik, F. J. W. and Schuiteman, A. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 1523-1535.
- Gross, C. L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae): a pioneer shrub in tropical Australia. *Biotropica* 25: 468-474.
- Gross, C. L. and MacKay, D. 1998. Honeybees reduced fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86: 169-178.
- Gross, K. L. and Soule, J. D. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *American Journal of Botany* 68:801-807.
- Guo, N. and McCormack, G. 2001. Coming to terms with nature: development dilemmas on the Ogasawara Islands. *Japan Forum* 13: 177-193.
- Gurevitch, J. and Padilla, D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 470-474.

- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Hansen, D. M., Olesen, J. M. and Jones, C. G. 2002. Trees, birds and bees in Mauritius: exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography* 29: 721-734.
- 原 道徳. 1996. 洋蜂・和蜂. 文化出版社, 東京.
- Hargreaves, A. L., Johnson, S. D. and Nol, E. 2004. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an "ornithophilous" African *Protea*. *Oecologia* 140: 295-301.
- Harrison, R. D., Banka, R., Thornton, I. W. B., Shanahan, M. and Yamuna, R. 2001. Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. II. The vascular flora. *Journal of Biogeography* 28: 1311-1337.
- Harrison, R. D., Yamuna, R. and Thornton, I. W. B. 2001. Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. II. The vascular flora. *Journal of Biogeography* 28: 1311-1337.
- Hasegawa, M., Kusano, T. and Miyashita, K. 1988. Range expansion of *Anolis c. carolinensis* on Chichi-jima, the Bonin Islands, Japan. *Japanese Journal of Herpetology* 12: 115-118.
- 蓮尾嘉彪. 1970. 陸上動物. 小笠原の自然 (津山尚・浅海重夫, 編): 143-178. 廣川書店, 東京.
- 畑憲司, 山村靖夫, 須藤眞平, 木村和喜夫, 本間暁, 高橋壯直, 石田厚, 中野隆志. 2001. 父島の二次林におけるマツ枯れ後の外来樹種アカギの動態. 小笠原研究年報 24: 53-62.
- 畑憲治, 可知直毅, 市河三英. 2006. ノヤギが排除された媒島における外来木本種ギンネムの侵入過程. 小笠原研究年報 29: 7-17.
- 初島住彦, 中島邦雄. 1979. 琉球の植物. 講談社, 東京.
- Heinrich, B. and Raven, P. H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- Herrera, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275.
- Herrera, C. M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611.

- Higgins, S. I., Nathan, R. and Cain, M. L. 2003. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84: 1945-1956.
- Hingston, A. B. and McQuillan, P. B. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? *Austral Ecology* 25: 600-609.
- Hingston, A. B., Potts, B. M. and McQuillan, P. B. 2004. The swift parrot, *Lathamus discolor* (Psittacidae), social bee (Apidae) and native insects as pollinators of *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 52: 371-379.
- Holt, A. 1999. An alliance of biodiversity, agriculture, health, and business interests for improved alien species management in Hawaii. In: *Invasive species and biodiversity management* (eds. O. T. Sandlund, P. J. Schei and Å. Viken): 65-75. Kluwer, Dordrecht.
- Howarth, F. G. 1979. Neogeoaeolian habitats on new lava flows on Hawaiian island: an ecosystem supported by windborne debris. *Pacific Insects* 20: 133-144.
- Howarth, F. G. 1985. Impacts of alien land arthropods and mollusks on native plants and animals in Hawai'i. In: *Hawaii's terrestrial ecosystems: preservation and management* (eds. C. P. Stone and J. M. Scott): 149-179. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Howarth, F. G. and Mull, W. P. 1992. *Hawaiian insects and their kin*. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Hueneke, L. and Vitousek, P. 1990. Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum*: implications for management of native Hawaiian forests. *Biological Conservation* 53: 199-212.
- Humeau, L., Pailler, T. and Thompson, J. D. 2003. Flower size dimorphism in diclinous plants native to La Réunion Island. *Plant Systematics and Evolution* 240: 163-173.
- Ichiki, S. 2003. Ecotourism in Ogasawara Islands. *Global Environmental Research* 7: 15-28.
- Iglesias, M. C. and Bell, G. 1989. The small-scale spatial distribution of male and female plants. *Oecologia* 80: 229-235.
- Ikudome, S. 1989. A review of the family Colletidae of Japan (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the Institute of Minami-Kyushu*

- Regional Science 5: 43-314.
- 今井紀博. 2004. 絶滅危惧種アサヒエビネの無菌培養と自生地復元への試み. 遺伝 58(1): 88-92.
- 稲葉慎, 高槻成紀, 上田恵介, 伊澤雅子, 鈴木創, 堀越和夫. 2002. 個体数が減少したオガサワラオオコウモリ保全のための緊急提言. 保全生態学研究 7: 51-61.
- Inoue, K. 1985. Reproductive biology of two *Platantherans* (Orchidaceae) in the Island of Hachijo. *Japanese Journal of Ecology* 35: 77-83.
- Inoue, K., Maki, M. and Masuda, M. 1996. Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollination on islands. In: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* (eds. D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett): 377-400). Chapman and Hall, New York.
- Irwin, R. E. and Strauss, S. Y. 2005. Flower color microevolution in wild radish: evolutionary response to pollinator-mediated selection. *American Naturalist* 165: 225-237.
- Ito, M. 1998. Origin and evolution of endemic plants of the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology* 40: 205-212.
- Ito, M. and Ono, M. 1990. Allozyme diversity and the evolution of *Crepidiastrum* (Compositae) on the Bonin (Ogasawara) Islands. *Botanical Magazine, Tokyo* 103: 449-459.
- Ito, M., Soejima, A. and Ono, M. 1997. Allozyme diversity of *Pittosporum* (Pittosporaceae) on the Bonin (Ogasawara) Islands. *Journal of Plant Research* 110: 455-462.
- Ito, M., Soejima, A. and Ono, M. 1998. Genetic diversity of the endemic plants of the Bonin (Ogasawara) Islands. In: *Evolution and speciation of island plants* (eds. T. F. Stuessy and M. Ono): 141-154. Cambridge University Press, Cambridge
- 伊藤武治. 2005. 注入処理によるアカギ(*Bischofia javanica* Blume)防除に利用可能な除草剤の検討. 雑草研究 50: 18-20.
- Itow, S. 1988. Species diversity of mainland and island forests in the Pacific area. *Vegetatio* 77: 193-200.
- Itow, S., Ono, M. and Seki, T. 1984. Species diversity of subtropical evergreen broadleaf forests on the Ryukyu and the Bonin Islands. *Japanese Journal of Ecology* 34: 467-472.
- IUCN. 1994. IUCN Red List Categories, IUCN-Species Survival

Commission

- 岩槻邦雄・下園文雄. 1989. 滅びゆく植物を救う科学. 研成社, 東京.
- Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. 1999. Floral of Japan, Volume IIc Angiospermae, Dicotyledoneae, Archichlamydeae (c). Kodansha Ltd., Tokyo.
- Janzen DH. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- Janzen, D. H. 1971 Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Johnson, S. D. and Midgley, J. J. 1997. Fly pollination of *Gorteria diffusa* (Asteraceae), and a pollible mimetic function for dark spots on the *Capitulum*. *American Journal of Botany* 84: 429-436.
- Johnson, S. D., and K. E. Steiner. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51: 45-53.
- Johnson, S. D., and Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- Johnson, S. D. and Brown, M. 2004. Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids. *Plant Systematics and Evolution* 244: 181-188.
- Jones, K. N. and Reithel, J. S. 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 88: 447-454.
- 貝塚爽平. 1997. 小笠原の地形と地質. 小笠原研究年報 1: 29-34.
- 環境省. 2006. 小笠原の自然環境の保全と再生に関する基本計画. 環境省, 東京.
- 荻部治紀・須田真一. 2004a. グリーンアノールによる小笠原の在来昆虫への影響 (予報). 神奈川県立博物館調査研究報告 (自然科学) 12: 21-30.
- 荻部治紀・須田真一. 2004b. 固有トンボ類保全の試み ～トンボ池実験の成果～. 神奈川県立博物館調査研究報告 (自然科学) 12: 59-61.
- 加崎英男. 1991. 兄島の稀産植物の現状について. 小笠原研究年報 15: 11-19.
- 片平博文. 1981. 父島の土地利用状況の特性 - 戦前の土地利用を中心に -.

- 小笠原諸島自然環境現況調査報告書(2) (東京都立大学自然環境現況調査班 編) : 155-162. 東京都環境保全局.
- 片平博文. 1982. 母島における畑地の開墾とその分布状況 - 戦前の土地利用からみた - . 小笠原諸島自然環境現況調査報告書(3) (東京都立大学自然環境現況調査班 編) : 141-144. 東京都環境保全局.
- 加藤英寿. 2006. 小笠原諸島の固有生態系保全のための外来植物リスク評価システムについて. 小笠原研究 31: 1-28.
- 加藤真. 1992. 小笠原諸島産昆虫目録. WWFJ Science Report 1: 73-105.
- Kato, M. 1992. Endangered bee fauna and its floral hosts in the Ogasawara Islands. Japanese Journal of Entomology 60: 487-494.
- Kato, M. 1998. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. American Journal of Botany 83: 732-743.
- Kato, M., Matsumoto, M. and Kato, T. 1993. Flowering phenology and anthophilous insect community in the cool-temperate subalpine forests and meadows at Mt. Kushigata in the central part of Japan. Contributions from Biological Laboratory, Kyoto University 28: 119-172.
- Kato, M. and Nagamasu, H. 1995. Dioecy in the endemic genus *Dendrocacalia* (Compositae) on the Bonin (Ogasawara) Islands. Journal of Plant Research 108: 443-450.
- Kato, M. and Kawakita, A. 2004. Plant-pollinator interactions in New Caledonia influenced by introduced honey bees. American Journal of Botany 91: 1814-1827.
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T. and 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.
- 加藤芳朗, 宇津川徹. 1982. 小笠原諸島の土壌. 小笠原研究年報 6: 53-64.
- Kato, Y. and Suzuki, T. 2005. Introduced animals in the diets of the Ogasawara buzzard, an endemic insular raptor in the Pacific Ocean. Journal of Raptor Research 39: 173-179.
- Kaufman, L. 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. Bioscience 42: 846-858.
- Kawakami, K. and Fujita, M. 2004. Feral cat predation on seabirds on

- Hahajima, the Bonin Islands, southern Japan. *Ornithological Science* 3: 155-158.
- 川上和人, 山本裕, 堀越和夫. 2005. 小笠原諸島西之島の鳥類相. *Strix* 23: 159-166.
- Kawakita, A. and Kato, M. 2004. Evolution of obligate pollination mutualism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 91: 410-415.
- Kawakubo, N. 1990. Dioecism of the genus *Callicarpa* (Verbenaceae) in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Botanical Magazine, Tokyo* 103: 57-66.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W. and Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Keeler, K. H. 1985. Extrafloral nectaries on plants in communities without ants: Hawaii. *Oikos* 44: 407-414.
- Kelly, D., Ladley, J. J., Robertson, A. W., Edward, J. and Smith, D. C. 1996. The birds and the bees. *Nature* 384: 615.
- Kerr, A. M. 1993 Low frequency of stabilimenta in orb web of *Argiope appensa* (Araneae: Araneidae) from Guam: an indirect effect of an introduced avian predator? *Pacific Science* 47: 328-337.
- 気象庁. 気象統計情報 - 過去の気象データ検索 - 年毎の値 (父島).
http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/annually_s.php?prec_no=44&prec_ch=%93%8C%8B%9E%93s&block_no=47971&block_ch=%95%83%93%87&year=2007&month=&day=&elm=annually&view=
- Kittlitz, F. H. 1844. Vier und Zwanzig Vegetations-Ansichten von Küstenländern und Inseln des Stillen Ozeans: Aufgenommen in den Jahren 1827, 1828, und 1829 auf der Entdeckungsreise der Kaiserlich-Russischen Corvette Senjawin unter Captain Lütke. Friedrich'sche Verlags-buchhandlung, Siegen.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 270: 955-961.
- Kobayashi, S. and Ono, M. 1987. A revised list of vascular plants indigenous and introduced to the Bonin (Ogasawara) and the Volcano (Kazan) Islands. *Ogasawara Research* 13: I-VII, 1-55.

- Kobayashi, S., Inoue, K. and Kato, M. 1999. Mechanism of selection favoring a wide tubular corolla in *Campanula punctata*. *Evolution* 53: 752-757.
- Kolar, C. S. and Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199-204.
- Kremen, C. and Ricketts, T. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. *Conservation Biology* 14: 1226-1228.
- Kremen, C., Williams, N. M. and Thorp, R. W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Science of USA* 99: 16812-16816.
- Kruger, L. M., Midgley, J. J. and Cowling, R. M. 1997. Resprouters vs reseeders in South African forest trees: a model based on forest canopy height. *Functional Ecology* 11: 101-105.
- 倉田洋二. 1983. 寫眞帳小笠原 発見から戦前まで. アボック社, 鎌倉.
- 黒田長禮. 1930. 小笠原群島産哺乳類. 小笠原諸島生物相. 日本生物地理学会, 東京.
- 黒住耐二. 1988. 小笠原諸島における陸産貝類の種組成とその絶滅に関する要因. *小笠原研究* 15: 59-109.
- Kwak, M. M. and Bekker, R. M. 2006. Ecology of plant reproduction: extinction risks and restoration perspectives of rare plant species. In: *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization* (eds. N. M. Waser and J. Ollerton): 362-386. University of Chicago Press, Chicago.
- Kwit, C., Horvitz, C. C. and Platt, W. J. 2004. Conserving slow-growing, long-lived tree species: input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology* 18: 432-443.
- Labandeira, C. C. 2002. The history of association between plants and animals. In: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (eds. C. M. Herrera and O. Pellmyr): 26-74. Blackwell, Oxford.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142: 911-927.
- Lande, R. and Barrowclough, G. F. 1987. Effective population size,

- genetic variation and their use in population management. In: Viable populations for conservation (M. E. Soulè, ed.): 87-123. Cambridge University Press, New York.
- Lavergne, S., Thompson, J. D., Garnier, E. and Debussche, M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- Li, H. -L. 1943. The genus *Stachyurus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70: 615-628.
- Lloyd, D. G. 1985. Progress in understanding the natural history in New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany* 23: 707-722.
- Lloyd, D. G. and Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical Review* 43: 177-216.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Loope L. L., Hamann, O. and Stone, C. P. 1988. Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes: Hawaii and the Galápagos. *BioScience* 38: 272-282.
- Loope, L. L. and Medeiros, A. C. 1994. Impacts of biological invasions on the management and recovery of rare plants in Haleakala National Park, Maui, Hawaiian Islands. In: *Restoration of endangered species* (eds. Marlin L. Bowles, Christopher J. Whelan): 143-158. Cambridge University Press, New York.
- Loope, L. L. and Mueller-Dombois, D. 1989. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. In: *Biological invasions: a global perspective* (eds. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek and M. Williamson): 257-280. Wiley, West Sussex.
- Lovett-Doust J. and Laporte, G. 1991. Population sex ratios, population mixtures and fecundity in a clonal dioecious macrophyte, *Vallisneria americana*. *Journal of Ecology* 79: 477-489.
- Maad, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 112-123.
- Mack, M. C. and D'Antonio, C. M. 2003. Exotic grasses alter controls over

- soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecological Applications* 13: 154-166.
- Magee, J., McMullen, C. K., Reaser, J. K., Spitzer, E., Struve, S., Tufts, C., Tye, A. and Woodruff, G. 2001. Green invaders of the Galápagos Islands. *Science* 294: 1279-1280.
- Magnusson, B. and Magnusson, S. H. 2000. Vegetation on Surtsey, Iceland, during 1990-1998 under the influence of breeding gulls. *Surtsey Research* 11: 9-20.
- 植原寛, 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.
- 牧野佐二郎. 1937. 小笠原父島に最近移入された動物二三. *生態学研究* 3: 61-63.
- Matsui, K. 1995. Sex expression, sex change and fruiting habit in an *Acer rufinerve* population. *Ecological Research* 10: 65-74.
- 松本剛, 佐藤澄仁, 櫻井文隆, 津田朋和, 渋谷圭助, 鈴木秀治. 2004. ムニンツツジの増殖・植栽方法の開発. *東京農業試験場研究報告* 32: 79-92.
- 松村松年. 1906. 小笠原島及び其の昆蟲. *博物之友* 6: 13-16.
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
- McMullen, C. K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *American Journal of Botany* 74: 1694-1705.
- McMullen, C. K. 1989. The Galapagos carpenter bee, just how important is it? *Noticias de Galapagos* 48: 16-18.
- McMullen, C. K. 1993. Flower-visiting insects of the Galapagos Islands. *Pan-Pacific Entomology* 69: 95-106.
- McMullen, C. K. and Close, D. D. 1993. Wind pollination in the Galapagos Islands. *Noticias de Galápagos* 52: 12-17.
- Meagher, T. R. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 254-264.
- Meagher, T. R. and Antonovics, J. 1982. The population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious member of the lily family: life history studies. *Ecology* 63: 1690-1700.

- Melampy, M. N. and Howe, H. F. 1977. Sex ration in the tropical tree *Triplaris americana* (Polygonaceae). *Evolution* 31: 867-872.
- Melchior, H. 1964. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 12. auflage. Bd. 2. Angiospermen. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Memmott, J. and Waser, N. M. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 269: 2395-2399.
- Memmott, J., Waser, N. M. and Price, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 271: 2605-2611.
- Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 51-56.
- Merlin, M. and Juvik, J. 1992. Relationships among native and alien plants on Pacific Islands with and without significant human disturbance and feral ungulates. In: *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawai'i: management and research* (eds. C. P. Stone, C. W. Smith and J. T. Tunison): 597-624. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Meyer J. -Y. and Florence, J. 1996. Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). *Journal of Biogeography* 23: 775-781.
- Midgley, J. J. 1996. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shooter than reseeder. *Ecography* 19: 92-95.
- 宮城調勝. 1978. ジャーガル土壌の物理性改良について ニービ混合土の毛管吸水量および貫入試験. 琉球大学農学部学術報告 25: 339-349.
- 宮下和喜. 1980. 小笠原の帰化動物. 小笠原研究年報 4: 47-54.
- 宮脇昭. 1989. 日本植生誌 10 沖縄・小笠原. 至文堂, 東京.
- Miyawaki, A. and Suzuki, K. 1975. Subtropic vegetation in the Ryukyu Islands. In: *Studies in conservation of natural terrestrial ecosystems in Japan I: Vegetation and its conservation* (eds. M. Numata, K. Yoshida and M. Kato): 29-31. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 初山徳太郎. 1930. 小笠原諸島並に硫黄列島産の鳥類に就いて. 小笠原諸島生物相 (日本生物地理学会): 21-118. 日本生物地理学会, 東京.
- Moore, P. D. 1997. Insect pollinators see the light. *Nature* 387: 759-760.

- 森田佳行. 1981. 小笠原諸島の暗赤色を呈する森林土壌について (I) 環境条件, 形態, 粒径組成, ならびに一般化学性について. 日本林学会誌 63: 1-7.
- 森田佳行. 1982. 小笠原諸島の暗赤色を呈する森林土壌について III 粘土鉱物および遊離酸化物. 日本林学会誌 64: 93-100.
- Morton, J. F. 1976. Pestiferous spread of many ornamental and fruit species in South Florida. Proceedings of the Florida State Horticultural Society 89: 348-353.
- Morales, C. L. and Aizen, M. A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. Biological Invasions 4: 87-100.
- Morales, C. L. and Aizen, M. A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. Journal of Ecology 94: 171-180.
- Mueller-Dombois, D. and Fosberg, F. R. 1998. Vegetation of the tropical Pacific islands. Springer, New York.
- Muñoz, A. A. and Arroyo, M. T. K. 2004. Negative impacts of a vertebrate predator on insect pollinator visitation and seed output in *Chuquiraga oppositifolia*, a high Andean shrub. Oecologia 138: 66-73.
- 村山盛一, 牧野克己, 宮里清松, 野瀬昭博, 仲間操. 1981. 沖縄県の異なる土壌におけるサトウキビの物質生産に関する研究 第1報 ジャーガル土壌と島尻マーチ土壌におけるサトウキビの生育特性. 日本作物学会九州支部会報 47: 5-9.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.
- Nabhan, G. P. and Buchmann, S. L. 1996. Pesticide disruption of interactions between rare plants and their pollinators: chemically induced habitat fragmentation in the United States - Mexico borderlands? Comments on Modern Biology, B, Comments on Toxicology 5: 475-486.
- 中根猛彦. 1970. 小笠原諸島の昆虫類. 小笠原の自然～小笠原諸島の学術・天然記念物調査報告書～ (文部省大学学術局, 文化庁文化財保護部): 15-32.

- Naylor, R. L. 2001. The economics of alien species invasions. In: Invasive species in a changing world (eds. H. A. Mooney and R. J. Hobbs): 241-259. Island Press, Washington, D.C.
- Nee, S. and May, R. M. 1997. Extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 278: 692-694.
- New, T. R. and Thornton, I. W. B. 1988. A pre-vegetation population of crickets subsisting on allochthonous aeolian debris on Anak Krakatau. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 322: 481-485.
- 日本生物地理学会. 1930. 小笠原諸島生物相. 日本生物地理学会, 東京.
- 日本離島センター. 2004. シマダス. 三州社, 東京.
- 日本林業技術協会. 2005. 平成 16 年度小笠原地域自然再生水深計画調査(その 1) 業務報告書. 環境省自然環境局, 東京.
- Nilsson, L. A., Jonsson, L., Rason, L. and Randrainjohany, E. 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 1-19.
- 延島冬生. 2003. 母島におけるネズミによる野生植物への食害. 小笠原研究年報 26: 33-37.
- Nogales, M., Martín, A., Tershy, B. R., Donlan, C. J., Veitch, D., Puerta, N., Wood, B. and Alonso, J. 2004. A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology* 18: 310-319.
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution* 47: 1329-1341.
- Nunney, L. and Campbell, K. A. 1993. Assessing minimum viable population size: Demography meets population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 234-239.
- Nunney, L. and Elam, D. R. 1994. Estimating the effective population size of conserved populations. *Conservation Biology* 8: 175-184.
- 小花作助. 1878. 小笠原島要録.
- O'dowd, D. J., Green, P. T. and Lake, P. S. 2003. Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecology Letters* 6: 812-817.
- 小笠原協会. 2007. 小笠原第 176 号.
- Ogutu-Ohwayo, R. 1999. Nile perch in Lake Victoria: the balance

- between benefits and negative impacts of aliens. In: *Invasive species and biodiversity management* (eds. O. T. Sandlund, P. J. Schei and Å. Viken): 47-63. Kluwer, Dordrecht.
- 大林隆司, 稲葉慎, 鈴木創, 加藤真. 2003. 小笠原諸島産昆虫目録 (2002年版). 小笠原研究 29: 17-74.
- 大井哲雄, 加藤英寿, 邑田仁. 1998. 小笠原稀産植物 (ナガバキブシ, ハザクラキブシ, ムニンヒサカキ) の分布状況の報告. 小笠原研究年報 22: 51-55.
- Ohi, T. and Murata, J. 1999. Geographical variations in chloroplast DNA of *Stachyurus macrocarpus* Koidz. and *S. praecox* Sieb. et Zucc. (Stachyuraceae). *Ogasawara Research* 25: 1-25.
- Ohi, T., Wakabayashi, M., Wu, S. and Murata, J. 2003. Phylogeography of *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Japanese Botany* 78: 1-14.
- 大熊良一. 1968. 幕末文久時における小笠原島の開拓. 政策月報 145: 122-144.
- 大熊良一. 1985. 小笠原諸島異国船来航記. 近藤出版社, 東京.
- 大沢雅彦・倉田洋二. 1983. 西之島新島への植物の侵入. 採集と飼育 45: 377-380.
- Oka, S., Yoshida, K., Iwashita, H., Iijima, Y. and Satoh, T. 2000. Interannual variability of the hydroclimatic environment, based on the water balance at Chichi-jima Island in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Ogasawara Research* 26: 15-33.
- Okochi, I., Sato, H. and Ohbayashi, T. 2004. The cause of mollusk decline on the Ogasawara Islands. *Biodiversity and Conservation* 13: 1465-1475.
- 奥富清・中村幸人・藤原一絵・奥田重俊. 1989. 小笠原諸島 (東京都) の植生. 日本植生誌 - 沖縄・小笠原 (宮脇昭 編): 515-539. 至文堂, 東京.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E. and Fausch, K. D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24.
- Olesen, J. M. 1985. The Macaronesian bird-flower element and its relation to bird and bee opportunists. *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 395-414.

- Olesen, J. M., Eskildsen, L. I. and Venkatasamy, S. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192.
- 小野幹雄. 1989. 小笠原・琉球諸島の植物地理. 日本植生誌－沖縄・小笠原 (宮脇昭 編):127-138. 至文堂, 東京.
- Ono, M. 1998. Conservation of the endemic vascular plant species of the Bonin (Ogasawara) Islands. In: *Evolution and speciation of island plants* (eds. T. F. Stuessy and M. Ono): 169-180. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ono, M. and Sugawara, T. 1981. An analysis of the flowering plant flora of the Ogasawara (Bonin) Islands with regard to their mode of dispersal. *Ogasawara Research* 5: 25-40.
- 小野幹雄・奥富清. 1985. 小笠原の固有植物と植生. アボック社, 鎌倉.
- Oostermeijer, J. G. B. 2003. Threats to rare plant persistence. In: *Population viability in plants: conservation, management and modeling of rare plants* (eds. C. A. Brigham and M. W. Schwartz): 17-58. Springer, Berlin.
- Opler, P. A. and Bawa, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32: 812-821.
- 大屋一弘, 儀間清. 1992. ジャーガル土壌の物理性改善に対するヒドロキシアルミニウムの適用性. 琉球大学農学部学術報告 39: 75-84.
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648-663.
- Paini, D.R. 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology* 29: 399-407.
- Paini, D. R. and Roberts, J. D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123: 103-112.
- Parker, I. M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78: 1457-1470.
- Paton, A. 1990. A global taxonomic investigation of *Scutellaria* (Labiatae). *Kew Bulletin* 45: 399-450.

- Paton, D. C. 2000. Disruption of bird-plant pollination systems in southern Australia. *Conservation Biology* 14: 1232-1234.
- Pauw, A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany* 93: 917-926.
- Paxton, R. J. and Tengó, J. 2001. Doubly duped males: the sweet and sour of the orchid's bouquet. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 167-169.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (C. M. Herrera and O. Pellmyr): 157-184. Blackwell, Oxford.
- Percy, D. M., and Cronk, Q. C. B. 2002. Different fates of island brooms: contrasting evolution in *Adenocarpus*, *Genista*, and *Teline* (Genisteae, Fabaceae) in the Canary Islands and Madeira. *American Journal of Botany* 89: 854-864.
- Pheloung, P. 2003. An Australian perspective on the management of pathways for invasive species. In: *Invasive species: vectors and management strategies* (eds. G. M. Ruiz and J. T. Carlton): 249-269. Island Press, Washington DC.
- Philipp, M., Böcher, J., Siegismund, H. R. and Nielsen, L. R. 2006. Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands. *Ecography* 29: 531-540.
- Pires de Lima, A. 1947. *Flora Portuguesa* by G. Sampaio. Edition 2. Imprensa Moderna, Porto.
- Plepys, D., Ibarra, F. and Löfstedt, C. 2002. Volatiles from flowers of *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) attractive to the silver Y moth, *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae). *Oikos* 99: 69-74.
- Policansky, D. 1981. Sex choice and the size advantage model in jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 78: 1306-1308.
- Porter, D. M. 1984. Relationships of the Galapagos flora. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 243-251.
- Price, J. P. and Clague, D. A. 2002. How old is the Hawaiian biota? Geology and phylogeny suggest recent divergence. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 269: 2429-2435.

- Primack, R. 1995. A primer of conservation biology. Sinauer, Sunderland.
- Proctor, M., Yeo, P. and Lack, A. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland.
- Pullin, A. S., Knight, T. M., Stone, D. A. and Charman, K. 2004. Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biological Conservation* 119: 245-252.
- Purvis, A., Agapow, P. M., Gittleman, J. L. and Mace, G. M. 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288: 328-330.
- Pyšek, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos* 82: 282-294.
- Queller, D. C. 1983. Sexual selection in a hermaphroditic plant. *Nature* 305: 706-707.
- Raguso, R. A. and Pichersky, E. 1999. A day in the life of a linalool: chemical communication in a plant-pollinator system. Part 1: Linalool biosynthesis in flowering plants. *Plant Species Biology* 14: 95-120.
- Rathcke, B. J. and Jules, E. S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- Reichard, S. H. and Hamilton, C. W. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* 11: 193-203.
- Rejmánek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: a first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Richards, A. J. 2001. Does low biodiversity resulting from modern agricultural practice affect crop pollination and yield? *Annals of Botany* 88: 165-172.
- Richardson, D. M., Allisopp, N., d'Antonio, C. M., Milton, S. J. and Rejmánek, M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- Rincon, M., Roubik, D. W., Finegan, B., Delgado, D. and Zamora, N. 1999. Understory bees and floral resources in logged and silviculturally treated Costa Rican rainforest plots. *Journal of the Kansas*

- Entomological Society 72: 379-393.
- Roubik, D. W. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and Africanized honey bees. *Science* 201: 1030-1032.
- Roubik, D. W. 1980. Foraging behavior of competing Africanized honeybees and stingless bees. *Ecology* 61: 836-845.
- Roubik, D. W. 1991. Aspects of Africanized honey bee ecology in tropical America. Pages 259-281 in M. Spivak, D. J. C. Fletcher, and M. D. Breed, editors, *The "African" honey bee*. Westview Press, Boulder, USA.
- Roubik, D.W. and Wolda, H. 2001. Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology* 43: 53-62.
- Sakai, A. K. 1990. Sex ratios of red maple (*Acer rubrum*) populations in northern lower Michigan. *Ecology* 71: 571-580.
- Sakai, A. K. and Burris, T. A. 1985. Growth in male and female aspen clones: a twenty-five-year longitudinal study. *Ecology* 66: 1921-1927.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M. and Herbst, D. R. 1995a. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M. and Herbst, D. R. 1995b. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2517-2529.
- Sakai, A. K. and Weller, S. G. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (eds. M. A. Geber, T. E. Dawson and L. F. Delph): 1-31. Springer, New York.
- Sall, J., Creighton, L. and Lehman, A. 2004. *JMP start statistics*, 3rd edition. SAS Institute, Cary.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P. B., Nordström, M. and Dickman, C. R. 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 274: 1237-1243.
- 佐竹義輔, 大井次三郎, 北村四郎, 亘理俊次, 富成忠夫. 1982. 日本の野生植物 草本 I, II, III. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔, 原寛, 亘理俊次, 富成忠夫. 1989. 日本の野生植物 木本 I, II.

平凡社，東京。

- Savidge, J. A. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* 68: 660-668.
- Schaffer, W. M., Zeh, D. W., Buchmann, S. L., Kleinhans, S., Schaffer, M. V. and Antrim, J. 1983. Competition for nectar between introduced honey bees and native North American bees and ants. *Ecology* 64: 564-577.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M. and Bishop, J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schiestl, F. P. 2004. Floral evolution and pollinator mate choice in a sexually deceptive orchid. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 67-75.
- Schiestl, F. P., Peakall, R., Mant, J. G., Ibarra, F., Schulz, C., Frankie, S. and Francke, W. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science* 302: 437-438.
- Schofield, E. K. 1989. Effects of introduced plants and animals on island vegetation: examples from the Galapagos Archipelago. *Conservation Biology* 3: 227-238.
- Schueller, S. K. 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 91: 672-681.
- Seeley, T. D. 1985. Honeybee ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Shaw, J. D., Hovenden, M. J. and Bergstrom, D. M. 2005. The impact of introduced ship rats (*Rattus rattus*) on seedling recruitment and distribution of a subantarctic megaherb (*Pleurophyllum hookeri*). *Animal Ecology* 30: 118-125.
- 澁澤直恵. 2004. 組織培養によるムニンツツジの大量増殖法の確立. 東京農業試験場研究報告 32: 93-99.
- Shimizu, Y. 1983. Phenological studies of the subtropical broad-leaved evergreen forests at Chichijima Island in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Japanese Journal of Ecology* 33: 135-147.
- Shimizu, Y. 1984. Comparison of the woody species between the Bonin (oceanic) and the Ryukyu (continental) Islands concerning the

- ecological release of plants in islands. *Ogasawara Research* 11: 25-49.
- 清水善和. 1988. 小笠原諸島母島桑ノ木山の植生とアカギの侵入. 地域学研究 1: 31-46.
- 清水善和. 1991. 小笠原諸島兄島の植生－乾性低木林の分布・組成・構造－. 駒澤地理 27: 77-130.
- Shimizu, Y. 1992. Origin of *Distylium* dry forest and occurrence of endangered species in the Bonin Islands. *Pacific Science* 46: 179-196.
- 清水善和. 1993. 小笠原諸島聳島列島の植生－モクタチバナ型低木林の生態と野生化ヤギの食害による森林の後退現象－. 駒澤地理 29: 9-58.
- 清水善和. 1998a. 小笠原自然年代記. 岩波書店, 東京.
- 清水善和. 1998b. ハワイの自然. 古今書院, 東京.
- 清水善和. 1999. 小笠原諸島父島における乾性低木林の21年間の個体群動態. 保全生態学研究 4: 175-197.
- Shimizu, Y. 2003a. The nature of Ogasawara and its conservation. *Global Environmental Research* 7: 3-14.
- 清水善和. 2003b. 小笠原諸島における通常台風による植生被害－台風9号(2002年7月)の事例－. 駒澤地理 39: 1-15.
- 清水善和. 2004. 小笠原諸島母島桑ノ木山におけるアカギ侵入林分のモニタリング調査－10年間の変化と巻枯らしの影響－. 駒澤地理 40: 31-55.
- Shimizu, Y. 2005. A vegetative change during a 20-year period following two continuous disturbances (mass-dieback of pine trees and typhoon damage) in the *Pinus-Schima* secondary forest on Chichijima in the Ogasawara (Bonin) Islands: which won, advanced saplings or new seedlings? *Ecological Research* 20: 708-725.
- Shimizu, Y. and Tabata, H. 1985. Invasion of *Pinus lutchuensis* and its influence on the native forest on a Pacific island. *Journal of Biogeography* 12: 195-207.
- Shimizu, Y. and Tabata, H. 1991. Forest structures, composition, and distribution on a Pacific island, with reference to ecological release and speciation. *Pacific Science* 45: 28-49.
- 下園文雄. 1991. 絶滅が危惧される野生植物を自生地で回復させる試み. 遺伝 45: 52-56.
- Sih, A. and Baltus, M. S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- Simberloff, D. 1995. Why do introduced species appear to devastate

- islands more than mainland areas? *Pacific Science* 49: 87-97.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9: 912-919.
- Simberloff, D. and Holle, B. V. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Silvertown, J. 2004. The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92: 168-173.
- Smith, J. L. D. and McDougal, C. W. 1991. The contribution of variance in lifetime reproduction to effective population size in tigers. *Conservation Biology* 5: 484-490.
- Snow, A. A. and Spira, T. P. 1996. Pollen-tube competition and male fitness in *Hibiscus moscheutos*. *Evolution* 50:1866-1870.
- Soejima, A., Nagamasu, H., Ito, M. and Ono, M. 1994. Allozyme diversity and the evolution of *Symplocos* (Symplocaceae) on the Bonin (Ogasawara) Islands. *Journal of Plant Research* 107: 221-227.
- Soulé, M. E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soulé and B. A. Wilcox): 151-169. Sinauer, Sunderland.
- Spears, Jr., E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Steffan-Dewenter, I., and T. Tschardtke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122: 288-296.
- Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 2001. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.

- Steffan-Dewenter, I. and Kuhn A. 2002. Honeybee foraging in differentially structured landscape. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 270: 569-575.
- Steiner, K. E., and Whitehead, V. B. 1996. The consequences of specialization for pollination in a rare South African shrub, *Ixanthes retzioides* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201: 131-138.
- Stone, B. L. 1970. The flora of Guam. *Micronesica* 6: 1-659.
- Stone, C. P., Cuddihy, L. W. and Tunison, J. T. 1992. Responses of Hawaiian ecosystems to removal of feral pigs and goats. In: *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii: management and research* (eds. C. P. Stone, C. W. Smith and J. T. Tunison): 666-704. University of Hawaii Press. Honolulu.
- Stout, J. C., Kells, A. R. and Goulson, D. 2002. Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation* 106: 425-434.
- Strahm, W. 1999. Invasive species in Mauritius: examining the pest and charting the future. In: *Invasive species and biodiversity management* (eds. O. T. Sandlund, P. J. Schei and Å. Viken): 325-348. Kluwer, Dordrecht.
- Strong, D. R. and Pemberton, R. W. 2000. Biological control for invading species - risk and reform. *Science* 288: 1969-1970.
- Sugawara, T., Watanabe, K., Kato, H. and Yasuda, K. 2004. Dioecy in *Wikstroemia pseudoretusa* (Thymelaeaceae) endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. *Acta Phytotaxonomy and Geobotany* 55: 55-61.
- 杉浦直人. 2002. ランの花とハナバチとの不思議な絆. ハチとアリの自然史 (杉浦直人, 伊藤文紀, 前田泰生): 213-228. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Sugiura, S., Abe, T. and Makino, S. 2006. Loss of extrafloral nectary on an oceanic island plant and its consequences for herbivory. *American Journal of Botany* 93: 491-495.
- Sugiura, S., Abe, T. and Makino, S. 2006. Roles of males as pollinators in an oceanic island bee. *Naturwissenschaften* 94: 703-707.
- Sutherland, S. and Delph, L. F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.

- Sutherland, W. J., Pullin, A. S., Dolman, P. M. and Knight, T. M. 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 305-308.
- Suttle, K. B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters* 6: 688-694.
- Tagawa, H., Suzuki, E., Partomihardjo, T. and Suriadarma, A. 1985. Vegetation and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Vegetatio* 60: 131-145.
- 田畑道夫. 1993. 小笠原島ゆかりの人々. 文献出版, 東京.
- 平朝彦. 1994. プレートの沈み込みが引き起こす大陸の成長. *日経サイエンス* 24(11): 56-70.
- 高橋直樹. 1995. 伊豆-小笠原-マリアナ島弧の地史. 北マリアナ探検航海記 (朝倉彰 編): 182-196. 文一総合出版, 東京.
- 高野肇. 2002. 幻の鳥はいま -アカガシラカラスバトの現状とその保護-. *遺伝* 56(1): 92-96.
- 武内和彦. 1989. 土地利用. *日本植生誌-沖縄・小笠原* (宮脇昭 編): 95-98. 至文堂, 東京.
- 田中 肇. 1993. 小笠原の花の受粉生態 (1). *小笠原研究年報* 17: 25-38.
- 田中 肇. 1994. 小笠原の花の受粉生態 (2). *小笠原研究年報* 18: 44-53.
- 田中 肇. 1995. 小笠原の花の受粉生態 (3). *小笠原研究年報* 19: 19-29.
- 田中弘之. 1997. 幕末の小笠原 欧米の捕鯨船で栄えた緑の島. 中公新書, 東京.
- 田中信行. 2002. 小笠原における森林生態系保全の現状と提言. *森林科学* 34: 40-46.
- Tani, N., Yoshimaru, H., Kawahara, T., Hoshi, Y., Nobushima, F. and Yasui, T. 2006. Determination of the genetic structure of remnant *Morus boninensis* Koidz. trees to establish a conservation program on the Bonin Islands, Japan. *BMC Ecology* 6: 14 doi:10.1186/1472-6785-6-14.
- Taylor, D. R., Saur, M. J. and Adams, E. 1999. Pollen performance and sex-ratio evolution in a dioecious plant. *Evolution* 53: 1028-1036.
- Thomas, M. B. and Willis, A. J. 1998. Biocontrol - risky but necessary? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 325-329.
- Thomas, S. C. and Lafrankie, J. V. 1993. Sex, size, and interyear variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain

- forest. *Ecology* 74: 1529-1537.
- Thomson, J. D. and Barrett, S. C. H. 1981 Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist* 118: 443-449.
- Thomson, J. D. and Brunet, J. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 11-16.
- Thomson, J. D. and Plowright, R. C. 1985. Matacil insecticide spraying, pollinator mortality, and plant fecundity in New Brunswick forests. *Canadian Journal of Botany* 63: 2056-2061.
- Thornton, I. W. B., Zann, R. A. and Stephenson, D. G. 1990. Colonization of the Krakatau Islands by land birds, and the approach to an equilibrium number of species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 327: 55-93.
- Thornton, I. 1996. The origins and development of island biotas as illustrated by Krakatau. In: *The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: patterns and processes* (eds. A. Keast and S. E. Miller): 67-90. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Thornton, I. 1997. *Krakatau: the destruction and reassembly of an island ecosystem*. Harvard University Press, Cambridge.
- Thornton, I. W. B., New, T. R., McLaren, D. A., Sudarman, H. K. and Vaughan, P. J. 1988. Air-borne arthropod fall-out on Anak Krakatau and a possible pre-vegetation pioneer community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 322: 471-479.
- Thornton, I. W. B., Cook, S., Edwards, J. S., Harrison, R. D., Schipper, C., Shanahan, M., Singadan, R. and Yamuna, R. 2001. Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. VII. Overview and discussion. *Journal of Biogeography* 28: 1389-1408.
- Thorpe, R. S., and Malhotra, A. 1998. Molecular and morphological evolution within small islands. In: *Evolution on islands* (ed. P. R. Grant): 67-82. Oxford University Press, Oxford.
- Thomson, D. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85: 458-470.
- 渡嘉敷義浩, 田里明, 志茂守孝. 1981. ジャーガルとその母材に関する研究

- (第7報) 沖縄本島, 西原町棚原および佐敷町新里土壌(層)断面の理化学性と粘土鉱物. 琉球大学農学部学術報告 28: 57-72.
- 渡嘉敷義浩, 知念尚, 志茂守孝. 1991. ジャーガルとその母材に関する研究(第8報) 沖縄本島, 知念村安座間および宜野湾市普天間土壌(層)断面の理化学性と土壌鉱物. 琉球大学農学部学術報告 38: 211-221.
- 東京府. 1914. 小笠原島ノ概況及森林. 東亜印刷, 東京.
- 東京府. 1929. 小笠原島総覧. 一成社, 東京.
- 東京都立大学. 1980. 小笠原諸島自然環境現況調査報告書(1). 東京都, 東京.
- 東京都立大学. 1991. 第2次小笠原諸島自然環境現況調査報告書. 東京都, 東京.
- 富山清升. 1987. 小笠原のアフリカマイマイ. 小笠原研究年報 11: 2-16.
- Totland, Ø., Nielsen, A., Bjerknes, A. L. and Ohlson, M. 2006. Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *American Journal of Botany* 93: 868-873.
- 豊田武司, 清水善和, 安井隆弥. 1993. 小笠原諸島父島列島南島における野性化ヤギ駆除後25年間の植生回復. 小笠原研究年報 17: 1-24.
- 豊田武司. 2003. 小笠原植物図譜 増補改訂版. アボック社, 鎌倉.
- 豊田武司. 2004. ムニンヒサカキ, 母島長浜谷上流域に新分布. 小笠原野生生物研究会ニュースレター 23: 1.
- 豊田武司, 河岡裕. 2005. アカギの樹冠占有率上昇に伴う在来種の衰退. 小笠原研究年報 28: 73-85.
- 豊島恕清. 1922. 小笠原島所生植物調査報告. 林業試験彙報 8: 1-67.
- 豊島恕清. 1938. 小笠原島の植生並熱帯有用植物に就て. 林業試験報告 36: 1-251.
- Traveset, A. and Richardson, D. M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216.
- 常田邦彦, 安承源. 2000. 小笠原におけるノヤギ問題 -自然回復を目的とした移入種排除の実践例-. 遺伝 54(10): 81-85.
- 津山尚. 1970. 小笠原諸島の植物(附記, 硫黄島, 西之島). 続 小笠原諸島自然景観調査報告書(東京都): 123-190.
- Umino, S. 1985. Volcanic geology of Chichijima, the Bonin Islands (Ogasawara Islands). *Journal of the Geological Society of Japan* 91:

505-523.

- Vamosi, J. C., Knight, T. M., Steets, J. A., Mazer, S. J., Burd, M. and Ashman, T. L. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 103: 956-961.
- Vaughton, G. 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant Systematics and Evolution* 200: 89-100.
- Vázquez, D. P. and Aizen, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251-1257.
- Visscher, P. K. and Seeley, T. D. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63: 1790-1801.
- Vitousek, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. In: *Biodiversity* (ed. E. O. Wilson): 181-189. National Academy Press, Washington, DC.
- Vitousek, P. M. and Walker, L. R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. and Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060.
- 渡辺謙太, 加藤英寿, 若林三千男. 2003. 小笠原諸島の在来植物に対するクマネズミの食害状況調査. *小笠原研究年報* 26: 13-31.
- Webb, C. J. and Kelly, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 442-447.
- Weiss, M. R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. In: *Cognitive ecology of pollination* (eds. L. Chittka and J. D. Thomson): 171-190. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wenner, A. M. and Thorp, R. W. 1994. Removal of feral honey bee (*Apis mellifera*) colonies from Santa Cruz Island. In: *The fourth California Islands symposium* (W. L. Halvorson and G. J. Maender, eds.): 513-522. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara.
- Westbrook, R. G. and Eplee, R. E. 1999. Strategies for preventing the

- world movement of invasive plants: a United States perspective. In: Invasive species and biodiversity management (eds. O. T. Sandlund, P. J. Schei and Å. Vinken): 283-293. Kluwer, Dordrecht.
- Westerkamp, C. 1991. Honeybees are poor pollinators – why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- Wetherwax, P. B. 1986. Why do honeybees reject certain flowers? *Oecologia* 69: 567-570.
- Whistler, W. A. 1992. *Flowers of the pacific island seashore: a guide to the littoral plants of Hawai'i, Tahiti, Samoa, Tonga, Cook Islands, Fiji and Micronesia*. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Whitehead, D. 1969. Wind pollination in the angiosperms. *Evolution* 23: 28-35.
- Whittaker, R. J. 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R. J., Bush, M. B. and Richards, K. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59-123.
- Whittaker, R. J., Bush, M. B., Partomihardjo, T., Asquith, N. M. and Richards, K. 1992. Ecological aspects of plant colonization of the Krakatau Islands. *GeoJournal* 28: 201-211.
- Whittaker, R. J. and Jones, S. H. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21: 245-258.
- Whittaker, R. J., Jones, S. H. and Partomihardjo, T. 1997. The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: how disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation* 6: 1671-1696.
- Whittaker, R. J., Field, R. and Partomihardjo, T. 2000. How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau. *Journal of Biogeography* 27: 1049-1064.
- Whittaker, R. J. and Fernández-Palacios, J. M. 2007. *Island biogeography*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.
- Wilson, P. and Thomson, J. D. 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen.

- Ecology 72: 1503-1507.
- Wittenberg, R. and Cock, M. J. W. 2005. Best practices for the prevention and management of invasive alien species. In: Invasive alien species: a new synthesis (eds. H. A. Mooney, R. N. Mack, J. A. McNeely, L. E. Neville, P. J. Schei and J. K. Waage): 209-232. Island Press, Washington DC.
- Witter, M. S. and Carr, G. D. 1988. Adaptive radiation and genetic differentiation in the Hawaiian silversword alliance (Compositae: Madiinae). Evolution 42:1278-1287.
- World Conservation Monitoring Center. 1992. Global biodiversity: status of the earth's living resources. Chapman & Hall, New York.
- Yabe, T. and Matsumoto, T. 1982. A survey on the murine rodents on Chichijima and Hahajima, the Ogasawara Islands. Journal of Mammalogical Society of Japan 9: 14-19.
- 安井隆弥. 1998. 父島の小笠原空港候補地内及びその周辺の維管束植物リスト. 小笠原研究 24: 17-23.
- 安井隆弥. 2002. ヤギ. 森林科学 34: 29-34.
- Yasumatsu, K. 1955. On the bee fauna of the Bonin Islands. Bulletin of the Biogeographical Society of Japan 16-19: 219-223.
- 山方石之助. 1906. 小笠原島志. 東陽堂, 東京.
- 山下浩之. 2004. 小笠原諸島の生い立ち. 東洋のガラパゴス 小笠原—固有生物の魅力とその危機— (神奈川県立生命の星・地球博物館): 16-20. 神奈川県立生命の星・地球博物館, 小田原.
- 山下正隆. 2004. ジャーガル土壌における土塊の大きさがレタス根系形成に及ぼす影響. 日本作物学会紀事 73: 176-177.
- Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. and Tanaka, N. 2000. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. Oecologia 125:412-419.
- Yamashita, N. and Abe, T. 2002. Size distribution, growth and inter-year variation in sex expression of *Bischofia javanica*, an invasive tree. Annals of Botany 90: 1-7.
- Yamashita, N., Tanaka, N., Hoshi, Y., Kushima, H. and Kamo, K. 2003. Seed and seedling demography of invasive and native trees of subtropical Pacific islands. Journal of Vegetation Science 14: 15-24.
- Yasumatsu, K. 1955. On the bee fauna of the Bonin Islands. Bulletin of

- the Biogeographical Society of Japan 16-19: 219-223.
- Yokoyama, J. and Iwatsuki, K. 1997. A faunal survey of fig-wasps (Chalcidoidea: Hymenoptera) distributed in Japan and their associations with figs (*Ficus*: Moraceae). *Entomological Science* 1: 37-46.
- 吉田圭一郎, 岩下広和, 飯島慈裕, 岡秀一. 2006. 小笠原諸島父島における20世紀中の水文気候環境の変化. *地理学評論* 79: 516-526.
- Yoshioka, K. 1975. Subtropic vegetation in the Bonin and Volcano Islands. *Studies in conservation of national terrestrial ecosystems in Japan I: Vegetation and its conservation* (eds. M. Numata, K. Yoshioka, M. Kato): 31-33. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Yuncker, T. G. 1959. *Plants of Tonga*. Bernice P. Bishop Museum, Honolulu.

Appendix 顕花植物の和名-学名対応表. 学名は豊田(2003)に準拠し, *1は榎本(1992)による.

科名	和名	学名	固有性	RDB
マツ	リュウキュウマツ	<i>Pinus luchuensis</i>	帰化	
ヒノキ	シマムロ	<i>Juniperus taxofolia</i>	固有	VU
モクマオウ	トクサバモクマオウ	<i>Casuarina equisetifolia</i>	帰化	
ニレ	ムニンエノキ	<i>Celtis boninensis</i>	固有	
	ウラジロエノキ	<i>Trema orientalis</i>	広域	
クワ	カジノキ	<i>Broussonetia papyrifera</i>	帰化	
	トキワイヌビワ	<i>Ficus boninsimae</i>	固有	
	インドゴムノキ	<i>F. elastica</i>	帰化	
	オオヤマイチジク	<i>F. iidana</i>	固有	CR
	ガジュマル	<i>F. microcarpa</i>	帰化	
	オオトキワイヌビワ	<i>F. nishimurae</i>	固有	EN
	シマグワ	<i>Morus australis</i>	帰化	
	オガサワラグワ	<i>M. boninensis</i>	固有	CR
イラクサ	オガサワラモクマオ	<i>Boehmeria boninensis</i>	固有	
	セキモンウライソウ	<i>Procris boninensis</i>	固有	CR
ビャクダン	ムニンビャクダン	<i>Santalum boninense</i>	固有	EN
ヤドリギ	ヒノキバヤドリギ	<i>Korthalsella japonica</i>	広域	
タデ	ヤナギタデ	<i>Persicaria hydropiper</i>	広域	
	ギシギシ	<i>Rumex japonicus</i>	広域	
ヤマゴボウ	ジュズサンゴ	<i>Rivina humilis</i>	帰化	
オシロイバナ	ナハカノコソウ	<i>Boerhavia diffusa</i>	広域	
	オシロイバナ*1	<i>Mirabilis jalapa</i>	帰化	
	ウドノキ	<i>Pisonia umbellifera</i>	広域	
ザクロソウ	ハマスベリヒユ	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	広域	
ツルナ	ツルナ	<i>Tetragonia tetragonioides</i>	広域	
スベリヒユ	マルバケツメグサ	<i>Portulaca boninensis</i>	帰化	
	スベリヒユ	<i>P. oleracea</i>	帰化	
	ケツメグサ	<i>P. pilosa</i>	帰化	
	ハゼラン	<i>Talinum crassifolium</i>	広域	
ツルムラサキ	ツルムラサキ*1	<i>Basella alba</i>	帰化	
ナデシコ	ミミナグサ	<i>Cerastium holosteoides</i>	広域	
	オランダミミナグサ	<i>C. glomeratum</i>	帰化	
	オムナグサ	<i>Drymaria cordata</i> var. <i>pacifica</i>	広域	
	ツメクサ	<i>Sagina japonica</i>	帰化	
	ハマツメクサ	<i>S. maxima</i>	広域	
	ノミノフスマ	<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	広域	
	ハコベ	<i>S. media</i>	広域	
アカザ	ケアリタソウ	<i>Ambrina ambrosioides</i> var. <i>pubescens</i>	帰化	
	シロザ	<i>Chenopodium album</i>	帰化	
	ウラジロアカザ	<i>C. glaucum</i>	帰化	
ヒユ	シマイノコズチ	<i>Achyranthes obtusifolia</i>	広域	
	イヌビユ	<i>Amaranthus lividus</i> var. <i>ascendens</i>	帰化	
	アオビユ*1	<i>A. viridis</i>	帰化	
	センニチノゲイトウ	<i>Gomphrena celosioides</i>	帰化	
クスノキ	スナヅル	<i>Cassytha filiformis</i>	広域	
	クスノキ	<i>Cinnamomum camphora</i>	帰化	
	コヤブニッケイ	<i>C. pseudopedunculatum</i>	固有	
	ムニンイヌグス	<i>Machilus boninensis</i>	固有	
	コブガシ	<i>M. kobu</i>	固有	

科名	和名	学名	固有性	RDB
クスノキ	テリハコブガシ	<i>Machilus pseudokobu</i>	固有	EN
	オオバタバ	<i>M. japonicus</i> var. <i>kusanoi</i>	広域	
	キンシヨクダモ	<i>Neolitsea aurata</i>	固有	
ハスノハギリ	ハスノハギリ	<i>Hernandia nymphaeifolia</i>	広域	
	キンボウゲ	<i>Clematis boninensis</i>	固有	EN
	ケキツネノボタン	<i>Ranunculus cantoniensis</i>	広域	
マツモ	マツモ*1	<i>Ceratophyllum demersum</i>	広域	
ドクダミ	ドクダミ	<i>Houttuynia cordata</i>	帰化	
コショウ	シマゴショウ	<i>Peperomia boninsimensis</i>	固有	VU
	フウトウカズラ	<i>Piper kadsura</i>	広域	
	タイヨウフウトウカズラ	<i>P. postelsianum</i>	固有	CR
ツバキ	ムニンヒサカキ	<i>Eurya boninensis</i>	固有	EN
	ヒメツバキ	<i>Schima mertensiana</i>	固有	
	オトギリソウ	<i>Calophyllum inophyllum</i>	広域	
ケシ	ムニンキケマン	<i>Corydalis heterocarpa</i> var. <i>brachystyla</i>	広域	
アブラナ	ナズナ	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	広域	
	タネツケバナ*1	<i>Cardamine flexuosa</i>	広域	
	カラクサナズナ	<i>Coronopus didymus</i>	帰化	
	マメゲンバイナズナ	<i>Lepidium virginicum</i>	帰化	
	ハマカキネガラシ*1	<i>Sisymbrium officinale</i> var. <i>leiocarpum</i>	帰化	
	シマイスノキ	<i>Distylium lepidotum</i>	固有	
マンサク	セイロンベンケイ	<i>Bryophyllum pinnatum</i>	帰化	
ベンケイソウ	ムニンタイトゴメ	<i>Sedum boninense</i>	固有	VU
トベラ	ハハジマトベラ	<i>Pittosporum beecheyi</i>	固有	VU
	シロトベラ	<i>P. boninense</i>	固有	
	オオミトベラ	<i>P. chichijimense</i>	固有	CR
	コバノトベラ	<i>P. parvifolium</i>	固有	CR
バラ	タチテンノウメ	<i>Osteomeles boninensis</i>	固有	VU
	シラゲテンノウメ	<i>O. lanata</i>	固有	VU
	シマカナメモチ	<i>Photinia wrightiana</i>	広域	VU
	シャリンバイ	<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	広域	
	チチジマキイチゴ	<i>Rubus nakaii</i>	固有	CR
	ハチジョウクサイチゴ	<i>R. nishimuranus</i>	広域	
マメ	ソウシジュ	<i>Acacia confusa</i>	帰化	
	アメリカネムノキ	<i>Adenantha pavonina</i>	帰化	
	シロツブ	<i>Caesalpinia bonduc</i>	広域	
	ハスミノカズラ	<i>C. globulorum</i>	広域	
	ハマナタマメ	<i>Canavalia lineata</i>	広域	
	タイワンカワラケツメイ	<i>Cassia mimosoides</i>	帰化	
		subsp. <i>lechenaultiana</i>		
	ハブソウ	<i>C. occidentalis</i>	広域	
	オオミツバタヌキマメ*1	<i>Crotalaria pallida</i>	帰化	
	ドクフジ	<i>Derris elliptica</i>	帰化	
	ヒメギンネム	<i>Desmanthus virgatus</i>	帰化	
	シバハギ*1	<i>Desmodium heterocarpon</i>	在来	
	カワリバマキエハギ	<i>D. heterophyllum</i>	帰化	
	ハイマキエハギ*1	<i>D. triflorum</i>	帰化	
	デイコ	<i>Erythrina variegata</i>	帰化	
メドハギ*1	<i>Lespedeza cuneata</i>	帰化		

Appendix 続き (*1は榎本(1994)による)

科名	和名	学名	固有性	RDB
クスノキ	テリハコブガシ	<i>Machilus pseudokobu</i>	固有	EN
	オオバタバ	<i>M. japonicus</i> var. <i>kusanoi</i>	広域	
	キンシヨクダモ	<i>Neolitsea aurata</i>	広域	
ハスノハギリ	ムニンシロダモ	<i>Neolitsea boninensis</i>	固有	
	ハスノハギリ	<i>Hernandia nymphaeifolia</i>	広域	
	キンポウゲ	<i>Clematis boninensis</i>	固有	EN
マツモ	ケキツネノボタン	<i>Ranunculus cantoniensis</i>	広域	
	マツモ*1	<i>Ceratophyllum demersum</i>	広域	
ドクダミ	ドクダミ	<i>Houttuynia cordata</i>	帰化	
コショウ	シマゴショウ	<i>Peperomia boninsimensis</i>	固有	VU
	フウトウカズラ	<i>Piper kadsura</i>	広域	
ツバキ	タイヨウフウトウカズラ	<i>P. postelsianum</i>	固有	CR
	ムニンヒサカキ	<i>Eurya boninensis</i>	固有	EN
	ヒメツバキ	<i>Schima mertensiana</i>	固有	
オトギリソウ	テリハボク	<i>Calophyllum inophyllum</i>	広域	
ケシ	ムニンキケマン	<i>Corydalis heterocarpa</i> var. <i>brachystyla</i>	広域	
アブラナ	ナズナ	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	広域	
	タネツケバナ*1	<i>Cardamine flexuosa</i>	広域	
	カラクサナズナ	<i>Coronopus didymus</i>	帰化	
	マメゲンバイナズナ	<i>Lepidium virginicum</i>	帰化	
	ハマカキネガラシ*1	<i>Sisymbrium officinale</i> var. <i>leiocarpum</i>	帰化	
マンサク	シマイスノキ	<i>Distylium lepidotum</i>	固有	
ベンケイソウ	セイロンベンケイ	<i>Bryophyllum pinnatum</i>	帰化	
	ムニンタイトゴメ	<i>Sedum boninense</i>	固有	VU
トベラ	ハハジマトベラ	<i>Pittosporum beecheyi</i>	固有	VU
	シロトベラ	<i>P. boninense</i>	固有	
	オオミトベラ	<i>P. chichijimense</i>	固有	CR
	コバノトベラ	<i>P. parvifolium</i>	固有	CR
バラ	タチテンノウメ	<i>Osteomeles boninensis</i>	固有	VU
	シラゲテンノウメ	<i>O. lanata</i>	固有	VU
	シマカナメモチ	<i>Photinia wrightiana</i>	広域	VU
	シャリンバイ	<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>umbellata</i>	広域	
	チチジマキイチゴ	<i>Rubus nakaii</i>	固有	CR
マメ	ハチジョウクサイチゴ	<i>R. nishimuranus</i>	広域	
	ソウシジュ	<i>Acacia confusa</i>	帰化	
	アメリカネムノキ	<i>Adenanthera pavonina</i>	帰化	
	シロツブ	<i>Caesalpinia bonduc</i>	広域	
	ハスミノカズラ	<i>C. globulorum</i>	広域	
	ハマナタマメ	<i>Canavalia lineata</i>	広域	
	タイワンカワラケツメイ	<i>Cassia mimosoides</i>	帰化	
		subsp. <i>lechenaultiana</i>		
	ハブソウ	<i>C. occidentalis</i>	広域	
	オオミツバタヌキマメ*1	<i>Crotalaria pallida</i>	帰化	
ドクフジ	<i>Derris elliptica</i>	帰化		
ヒメギンネム	<i>Desmanthus virgatus</i>	帰化		
シバハギ*1	<i>Desmodium heterocarpon</i>	在来		
カワリバマキエハギ	<i>D. heterophyllum</i>	帰化		
ハイマキエハギ*1	<i>D. triflorum</i>	帰化		
デイコ	<i>Erythrina variegata</i>	帰化		
メドハギ*1	<i>Lespedeza cuneata</i>	帰化		

科名	和名	学名	固有性	RDB
アオイ	オオハマボウ	<i>Hibiscus tiliaceus</i>	広域	
	ハイアオイ	<i>Malva pusilla</i>	広域	
	エノキアオイ	<i>Malvastrum coromandelianum</i>	帰化	
	ホソバキンゴジカ	<i>Sida acuta</i>	広域	
ジンチョウゲ	キンゴジカ	<i>S. rhombifolia</i>	帰化	
	ムニンアオガンピ	<i>Wikstroemia pseudoretusa</i>	固有	VU
	オガサワラグミ	<i>Elaeagnus rotundata</i>	固有	
キブシ	ナガバキブシ	<i>Stachyurus macrocarpus</i>	固有	CR
	ハザクラキブシ	<i>S. macrocarpus</i> var. <i>prunifolius</i>	固有	CR
パパイヤ	パパイヤ	<i>Carica papaya</i>	帰化	
	ムニンカラスウリ	<i>Trichosanthes boninensis</i>	固有	CR
ミソハギ	ホソバヒメミソハギ	<i>Ammannia coccinea</i>	帰化	
	シマサルスベリ	<i>Lagerstroemia subcostata</i>	帰化	VU
	ムニンフトモモ	<i>Metrosideros boninensis</i>	固有	EN
フトモモ	キバンジロウ	<i>Psidium cattleianum</i> f. <i>lucidum</i>	帰化	
	バンジロウ	<i>Psidium guajava</i>	帰化	
	ヒメフトモモ	<i>Syzygium cleyerifolium</i>	固有	VU
	アデクモドキ	<i>S. cleyerifolium</i> var. <i>microphyllum</i>	固有	
ノボタン	ムニンノボタン	<i>Melastoma tetramerum</i>	固有	CR
	ハハジマノボタン	<i>M. tetramerum</i> var. <i>pentapetalum</i>	固有	VU
シクンシ	モモタマナ	<i>Terminalia catappa</i>	広域	
	アカバナ	<i>Ludwigia hyssophifolia</i>	広域	
ウコギ	ホソバキダチキンバイ	<i>L. octovalvis</i>	広域	
	キダチキンバイ*1	<i>L. octovalvis</i> var. <i>sessiliflora</i>	広域	
	コマツヨイグサ*1	<i>Oenothera laciniata</i>	帰化	
	ムニンヤツデ	<i>Fatsia oligocarpella</i>	固有	VU
	マツバゼリ*1	<i>Apium leptophyllum</i>	帰化	
セリ	ツボクサ	<i>Centella asiatica</i>	広域	
	ノチドメ	<i>Hydrocotyle maritima</i>	広域	
	チドメグサ	<i>H. sibthorpioides</i>	広域	
	ムニンハマウド	<i>Peucedanum boninense</i>	広域	NT
ツツジ	ムニンツツジ	<i>Rhododendron boninense</i>	固有	CR
	ムニンシャシャンボ	<i>Vaccinium boninense</i>	固有	VU
ヤブコウジ	モクタチバナ	<i>Ardisia sieboldii</i>	広域	
	シマタイミンタチバナ	<i>Myrsine maximowiczii</i>	固有	VU
	マルバタイミンタチバナ	<i>M. okabeana</i>	固有	EN
サクラソウ	アカバナリリハコベ	<i>Anagallis arvensis</i> f. <i>phoenicea</i>	帰化	
	コナスビ	<i>Lysimachia japonica</i>	広域	
	オオハマボス	<i>L. rubida</i>	固有	
イソマツ	イソマツ	<i>Limonium wrightii</i>	広域	VU
	アカテツ	<i>Planchonella boninensis</i>	固有	CR
カキノキ	アカテツ	<i>P. obovata</i>	広域	
	コバナアカテツ	<i>P. obovata</i> var. <i>dubia</i>	広域	VU
	リュウキュウコクタン	<i>Diospyros ferrea</i> var. <i>buxifolia</i>	帰化	
ハイノキ	ムニンクロキ	<i>Symplocos boninensis</i>	固有	VU
	ウチダシクロキ	<i>S. kawakamii</i>	固有	CR
	チチジマクロキ	<i>S. pergracilis</i>	固有	CR
モクセイ	ムニンネズミモチ	<i>Ligustrum micranthum</i>	固有	
	シマモクセイ	<i>Osmanthus insularis</i>	広域	
マチン	オガサワラモクレイシ	<i>Geniostoma glabrum</i>	固有	VU

Appendix 続き (*1は榎本(1994), *2は環境庁(2000)による)

科名	和名	学名	固有性	RDB	
キョウチクトウ	アリアケカズラ	<i>Allamanda cathartica</i>	帰化		
	ニチニチソウ*1	<i>Catharanthus roseus</i>	帰化		
ガガイモ アカネ	ヤロード	<i>Ochrosia nakaiana</i>	固有		
	テイカカズラ	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	広域		
	トウワタ*1	<i>Asclepias curassavica</i>	帰化		
	ヤエムグラ	<i>Galium spurium</i> var. <i>echinospermon</i>	広域		
	オガサワラクチナシ	<i>Gardenia boninensis</i>	固有	VU	
	シマザクラ	<i>Hedyotis leptopetala</i>	固有	NT	
	マルバシマザクラ	<i>H. hookeri</i>	固有	VU	
	ムニンハナガサノキ	<i>Morinda boninensis</i>	固有		
	ハハジマハナガサノキ*2	<i>Morinda boninensis</i> var. <i>hahajimensis</i>	固有	VU	
	ヤエヤマアオキ	<i>M. citrifolia</i>	広域		
	ヤイトバナ*3	<i>Paederia scandens</i>	広域		
	ハマサオトメカズラ	<i>P. scandens</i> var. <i>maritima</i>	広域		
	オオシラタマカズラ	<i>Psychotria boninensis</i>	固有		
	オガサワラボチョウジ	<i>P. homalosperma</i>	固有	VU	
ヒルガオ	シマギョクシンカ	<i>Tarenna subsessilis</i>	固有		
	ヨルガオ	<i>Calonyction aculeatum</i>	帰化		
	アサガオカラクサ	<i>Evolvulus alsinoides</i>	広域		
	トゲヨルガオ*1	<i>Ipomoea alba</i>	帰化		
	モミジバヒルガオ*1	<i>I. cairica</i>	帰化		
	ソコベニヒルガオ	<i>I. gracilis</i>	広域		
	グンバイヒルガオ	<i>I. pes-caprae</i> subsp. <i>brasiliensis</i>	広域		
	ホシアサガオ*1	<i>I. triloba</i>	帰化		
	キバナハマヒルガオ	<i>I. tuba</i>	広域		
	ウツドローズ*1	<i>I. tuberosa</i>	帰化		
	ツタノハヒルガオ	<i>Merremia hederacea</i>	帰化		
	オオバハマアサガオ	<i>Stictocardia tiliifolia</i>	広域		
	ムラサキ	モンパノキ	<i>Argusia argentea</i>	広域	
		ハナイバナ	<i>Bothriospermum tenellum</i>	広域	
アレチムラサキ*1		<i>Heliotropium curassavicum</i>	帰化		
クサルリソウ		<i>H. ovalifolium</i> var. <i>depressum</i>	広域		
クマツヅラ	シマムラサキ	<i>Callicarpa glabra</i>	固有	CR	
	ウラジロコムラサキ	<i>C. nishimurae</i>	固有	CR	
	オオバシマムラサキ	<i>C. subpubescens</i>	固有		
	ヒギリ	<i>Clerodendrum japonicum</i>	帰化		
シソ	シチヘンゲ	<i>Lantana camara</i>	帰化		
	ホナガソウ	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	帰化		
	ハマゴウ	<i>Vitex rotundifolia</i>	広域		
	シマカコソウ	<i>Ajuga boninsimae</i>	固有	CR	
	ホトケノザ	<i>Lamium amplexicaule</i>	帰化		
	ヤンバルツルハツカ	<i>Leucas mollissima</i> var. <i>chinensis</i>	帰化		
ナス	ムニンタツナミソウ	<i>Scutellaria longituba</i>	固有	NT	
	アツバクコ	<i>Lycium sandwicense</i>	広域		
	マメアカナス	<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>cerasiforme</i>	帰化		
	ナガバタバコ	<i>Nicotiana longiflora</i>	帰化		
タバコ	<i>N. tabacum</i>	帰化			
センナリホオズキ*1	<i>Physalis angulata</i>	帰化			
ブドウホオズキ	<i>P. peruviana</i>	帰化			

科名	和名	学名	固有性	RDB
ナス	ケホオズキ	<i>Physalis pruinosa</i>	帰化	
	ムニンホオズキ	<i>Solanum biflorum</i> var. <i>glabrum</i>	広域	CR
	イヌホオズキ	<i>S. nigrum</i>	広域	
	テリミノイヌホオズキ*1	<i>S. photeinocarpum</i>	広域	
ゴマノハグサ	ムニンハダカホオズキ	<i>Tubocapsicum boninense</i>	広域	
	スズメトウガラシ*1	<i>Lindernia antipoda</i>	広域	
	トキワハゼ*1	<i>Mazus japonicus</i>	広域	
	アメリカミソホオズキ*1	<i>Mimulus moniformis</i>	帰化	
キツネノマゴ	オオスズメトウガラシ	<i>Vandellia anagallis</i>	広域	
	ハマクワガタ	<i>Veronica javanica</i>	広域	
	ムラサキヤハズカズラ	<i>Thunbergia affinis</i>	帰化	
	ヤハズカズラ	<i>T. alata</i>	帰化	
ハマウツボ	ローレルカズラ	<i>T. laurifolia</i>	帰化	
	ナンバンギセル	<i>Aeginetia indica</i>	広域	
ハマジンチョウ	シマウツボ	<i>Orobanche boninsimae</i>	固有	
	コハマジンチョウ	<i>Myoporum boninense</i>	固有	
オオバコ	オオバコ	<i>Plantago asiatica</i>	帰化	
スイカズラ	タイワンソクズ	<i>Sambucus javanica</i> var. <i>formosana</i>	広域	
	トキワガマズミ	<i>Viburnum boninsimense</i>	固有	VU
キキョウ	オオハマギキョウ	<i>Lobelia boninensis</i>	固有	VU
	ヒナギキョウ	<i>Wahlenbergia marginata</i>	広域	
クサトベラ	クサトベラ	<i>Scaevola sericea</i>	広域	
	キク	カッコウアザミ	<i>Ageratum conyzoides</i>	帰化
クサトベラ	ムラサキカッコウアザミ*1	<i>Ageratum houstonianum</i>	帰化	
	ヨモギ	<i>Artemisia princeps</i>	広域	
クサトベラ	ホウキギク	<i>Aster subulatus</i>	帰化	
	アワユキセンダングサ*1	<i>Bidens pilosa</i> var. <i>bisetosa</i>	帰化	
クサトベラ	シロバナセンダングサ	<i>B. pilosa</i> var. <i>minor</i>	帰化	
	オオバナセンダングサ	<i>B. pilosa</i> var. <i>radiata</i>	帰化	
クサトベラ	オガサワラアザミ	<i>Cirsium boninense</i>	固有	VU
	アレチノギク	<i>Conyza bonariensis</i>	帰化	
クサトベラ	オオアレチノギク	<i>C. sumatrensis</i>	帰化	
	ハルシャギク*1	<i>Coreopsis tinctoria</i>	帰化	
クサトベラ	ユズリハワダン	<i>Crepidiastrum ameristophyllum</i>	固有	CR
	コヘラナレン	<i>C. grandicollum</i>	固有	EN
クサトベラ	ヘラナレン	<i>C. linguifolium</i>	固有	CR
	ベニバナボロギク	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	帰化	
クサトベラ	ワダンノキ	<i>Dendrocacalia crepidifolia</i>	固有	VU
	タカサブロウ	<i>Eclipta prostrata</i>	広域	
クサトベラ	シロバナイガコウゾリナ	<i>Elephantopus mollis</i>	帰化	
	ウスベニニガナ*1	<i>Emilia sonchifolia</i>	帰化	
クサトベラ	ウシノタケダグサ	<i>Erechtites hieracifolia</i> var. <i>cacalioides</i>	帰化	
	タケダグサ	<i>E. valerianifolia</i>	帰化	
クサトベラ	ヒメムカシヨモギ*1	<i>Erigeron canadensis</i>	帰化	
	チチコグサモドキ	<i>Gnaphalium pensylvanicum</i>	帰化	
クサトベラ	シロタエヒマワリ*1	<i>Helianthus argophyllus</i>	帰化	
	オオヂシバリ	<i>Ixeris debilis</i>	広域	
クサトベラ	ツルワダン	<i>I. longirostra</i>	固有	VU
	ヂシバリ	<i>I. stolonifera</i>	広域	
クサトベラ	コヨメナ	<i>Kalimeris indica</i>	広域	

科名	和名	学名	固有性	RDB	
キク	ホソバアキノノゲシ	<i>Lactuca indica</i> f. <i>indivisa</i>	広域		
	セイタカアワダチソウ	<i>Solidago altissima</i>	広域		
	シマトキンソウ	<i>Soliva anthemifolia</i>	帰化		
	ノゲシ	<i>Sonchus oleraceus</i>	広域		
	ヒメセンニチモドキ	<i>Spilanthes iabadicensis</i>	帰化		
	フシザキソウ	<i>Synedrella nodiflora</i>	帰化		
	セイヨウタンポポ*1	<i>Taraxacu officinale</i>	帰化		
	コトブキギク	<i>Tridax procumbens</i>	帰化		
	コバナムラサキムカシヨモギ	<i>Vernonia cinerea</i>	帰化		
	ハマグルマ	<i>Wedelia chinensis</i>	広域		
	和名なし*2	<i>Wollastonia biflora</i>	帰化		
	オニタビラコ	<i>Youngia japonica</i>	広域		
	ヒルムシロ	カワツルモ	<i>Ruppia maritima</i>	広域	EN
	ホンゴウソウ	スズフリホンゴウソウ	<i>Sciaphila okabeana</i>	固有	VU
	ウエマツソウ	<i>S. tosaensis</i>	広域	VU	
ユリ	ヤマラッキョウ	<i>Allium thunbergii</i>	帰化		
	ブンチク	<i>Asparagus setaceus</i>	帰化		
	キジカクシ	<i>A. schoberioides</i>	帰化		
	キキョウラン	<i>Dianella ensifolia</i>	広域		
リュウゼツラン	テッポウユリ	<i>Lilium longiflorum</i>	帰化		
	トキワサルトリイバラ	<i>Smilax china</i> var. <i>yanagitae</i>	広域		
	アオノリュウゼツラン	<i>Agave americana</i>	帰化		
	サイザルアサ	<i>A. sisalana</i>	帰化		
	チトセラン	<i>Sansevieria nilotica</i>	帰化		
ヒガンバナ	オオハマオモト	<i>Crinum asiaticum</i> var. <i>sinicum</i>	広域		
	アマリリス	<i>Hippeastrum</i> cv.	帰化		
ヤマノイモ	ニガカシュウ	<i>Dioscorea bulbifera</i>	広域		
	ヤマノイモ	<i>D. japonica</i>	帰化		
アヤメ	ヒメヒオウギズイセン	<i>Crocsmia crocosmiiflora</i>	帰化		
	ツユクサ	<i>Commelina benghalensis</i>	広域		
		<i>Murdannia angustifolia</i>	広域		
イネ	ムラサキオモト	<i>Rhoeo spathacea</i>	帰化		
	マツバシバ	<i>Aristida boninensis</i>	固有	EN	
	コブナグサ	<i>Arthraxon hispidus</i>	広域		
	アイダガヤ*1	<i>Bothriochloa glabra</i> ssp. <i>haenkei</i>	広域		
	ヒメアブラススキ	<i>B. parviflora</i>	広域		
	クリノイガ	<i>Cenchrus brownii</i>	帰化		
	クロコウセンガヤ	<i>Chloris barbata</i>	帰化		
	シマヒゲシバ	<i>C. dolichostachys</i>	広域		
	アフリカヒゲシバ*1	<i>C. gayana</i>	帰化		
	コウセンガヤ	<i>C. radiata</i>	帰化		
	オキナワミチシバ	<i>Chrysopogon aciculatus</i>	広域		
	レモングラス	<i>Cymbopogon citratus</i>	帰化		
	オガルカヤ	<i>C. tortilis</i> var. <i>goeringii</i>	広域		
	ギョウギシバ	<i>Cynodon dactylon</i>	帰化		
	ヒメチゴザザ	<i>Cyrtococcum patens</i>	広域		
	タカノツメガヤ	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	帰化		
	マチク	<i>Dendrocalamus latiflorus</i>	帰化		
	オニササガヤ	<i>Dichanthium aristatum</i>	帰化		
	メヒシバ	<i>Digitaria ciliaris</i>	広域		

科名	和名	学名	固有性	RDB
イネ	イヌメヒシバ	<i>Digitaria microbachne</i>	広域	
	シマギョウギシバ	<i>D. platycarpa</i>	固有	EN
	ヒトタバメヒシバ	<i>D. pruriens</i>	広域	
	コメヒシバ ^{*1}	<i>D. radicata</i>	広域	
	アキメヒシバ	<i>D. violascens</i>	帰化	
	ワセビエ	<i>Echinochloa colona</i>	広域	
	イヌビエ	<i>E. crus-galli</i> var. <i>caudata</i>	広域	
	タイヌビエ	<i>E. crus-galli</i> var. <i>formosensis</i>	広域	
	オヒシバ	<i>Eleusine indica</i>	広域	
	ヌカカゼクサ	<i>Eragrostis amabilis</i>	広域	
	イトスズメガヤ	<i>E. bulbifera</i>	広域	
	シナダレスズメガヤ	<i>E. curvula</i>	帰化	
	コスズメガヤ	<i>E. poaeoides</i>	帰化	
	ノキビ	<i>Eriochloa procera</i>	広域	
	チガヤ	<i>Imperata cylindrica</i>	広域	
	シマカモノハシ	<i>Ischaemum ischaemoides</i>	固有	EN
	イトアゼガヤ	<i>Leptochloa panicea</i>	広域	
	ハイシバ	<i>Lepturus repens</i>	広域	VU
	オガサワラススキ	<i>Miscanthus boninensis</i>	固有	NT
	エダウチチヂミザサ	<i>Opismenus compositus</i>	広域	
	ギネアキビ ^{*1}	<i>Panicum maximum</i>	帰化	
	コゴメビエ	<i>Paspalidium tuyamae</i>	固有	EN
	オガサワラスズメノヒエ	<i>Paspalum conjugatum</i>	帰化	
	シマスズメノヒエ	<i>P. dilatatum</i>	帰化	
	アメリカスズメノヒエ	<i>P. notatum</i>	帰化	
	スズメノコビエ	<i>P. scrobiculatum</i>	広域	
	タチスズメノヒエ	<i>P. urvillei</i>	帰化	
	オニチカラシバ	<i>Pennisetum purpureum</i>	広域	
	シマチカラシバ	<i>P. sordidum</i>	広域	
	ハチク	<i>Phyllostachys nigra</i> var. <i>henonis</i>	帰化	
	メダケ	<i>P. simonii</i>	帰化	
	スズメノカタビラ	<i>Poa annua</i>	広域	
	ルビーガヤ	<i>Rhynchelytrum repens</i>	帰化	
	ヒメササキビ	<i>Setaria barbata</i>	帰化	
	キンエノコロ	<i>S. glauca</i>	帰化	
	セイバンモロコシ	<i>Sorghum halepense</i> var. <i>propinquum</i>	帰化	
	フタシベネズミノオ	<i>Sporobolus diander</i>	広域	
	ソナレシバ	<i>S. virginicus</i>	広域	
	イヌシバ ^{*1}	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	帰化	
	スナザサ	<i>Thuarea involuta</i>	広域	
	ベチベルソウ ^{*1}	<i>Vetiveria zizanioides</i>	帰化	
	シバ	<i>Zoysia japonica</i>	帰化	
コウシュンシバ	<i>Z. matrella</i>	広域		
コウライシバ	<i>Z. tenuifolia</i>	広域		
ヤシ	クロツグ	<i>Arenga engleri</i>	帰化	
	ノヤシ	<i>Clinostigma savoryanum</i>	固有	VU
サトイモ	オガサワラビロウ	<i>Livistona chinensis</i> var. <i>boninensis</i>	固有	NT
	シマクワズイモ	<i>Alocasia cucullata</i>	帰化	
	ミズイモ	<i>Colocasia esculenta</i> var. <i>aquatilis</i>	帰化	
	モンステラ	<i>Monstera deliciosa</i>	帰化	

Appendix 続き (*1は榎本(1994)による)

科名	和名	学名	固有性	RDB
サトイモ	ポトス	<i>Scindapsus aureus</i>	帰化	
タコノキ	タコヅル	<i>Freycinetia boninensis</i>	固有	
	タコノキ	<i>Pandanus boninensis</i>	固有	NT
カヤツリグサ	ハタガヤ	<i>Bulbostylis barbata</i>	広域	
	ヒゲスゲ	<i>Carex oahuensis</i> var. <i>robusta</i>	広域	
	ムニンナキリスゲ	<i>C. hattoriana</i>	固有	
	セキモンスゲ	<i>C. toyoshimae</i>	固有	VU
	ヒトモトススキ	<i>Cladium chinense</i>	広域	
	シュロガヤツリ	<i>Cyperus alternifolius</i>	帰化	
	アイダクグ	<i>C. brevifolius</i> var. <i>brevifolius</i>	広域	
	ヒメクグ*1	<i>C. brevifolius</i> var. <i>leiolepis</i>	広域	
	クグガヤツリ*1	<i>C. compressus</i>	広域	
	タイワンクグ	<i>C. cyperinus</i>	広域	
	クグ	<i>C. cyperoides</i>	広域	
	タマガヤツリ	<i>C. difformis</i>	帰化	
	アゼガヤツリ	<i>C. flavidus</i>	広域	
	コゴメガヤツリ	<i>C. iria</i>	帰化	
	オニクグ	<i>C. javanicus</i>	帰化	
	オニヒメクグ	<i>C. kyllingia</i>	帰化	
	シチトウイ	<i>C. monophyllus</i>	帰化	
	キンガヤツリ	<i>C. odoratus</i>	広域	
	オニガヤツリ*1	<i>C. pilosus</i>	広域	
	イガガヤツリ	<i>C. polystachyos</i>	広域	
	ハマスゲ	<i>C. rotundus</i>	広域	
	テンツキ	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	広域	
	クグテンツキ*1	<i>F. dichotoma</i> f. <i>floribunda</i>	広域	
	シマテンツキ	<i>F. ferruginea</i>	広域	
	ナガボテンツキ*1	<i>F. longispica</i>	固有	EN
	ムニンテンツキ	<i>F. longispica</i> var. <i>boninensis</i>	固有	CR
	ハハジマテンツキ	<i>F. longispica</i> var. <i>hahajimensis</i>	固有	CR
	ヒデリコ	<i>F. miliacea</i>	広域	
	クロガヤ	<i>Gahnia aspera</i>	広域	
	ヒラアンペライ	<i>Machaerina glomerata</i>	広域	
	アンペライ	<i>M. nipponensis</i>	広域	
	シマイガクサ	<i>Rhynchospora boninensis</i>	固有	DD
	ムニンイヌノハナヒゲ	<i>R. chinensis</i> var. <i>curvoaristata</i>	固有	VU
	イガクサ	<i>R. rubra</i>	広域	
	ジョウイ	<i>Schoenus brevifolius</i>	広域	
	オオサンカクイ	<i>Scirpus grossus</i>	広域	VU
	オオアブラガヤ	<i>Scirpus ternatanus</i>	広域	
	サンカクイ	<i>S. triqueter</i>	広域	
	シンジュガヤ	<i>Scleria levis</i>	広域	
カンナ	アカバナダンドク*1	<i>Canna coccinea</i>	帰化	
バショウ	バナナ	<i>Musa acuminata</i>	帰化	
ショウガ	チクリンカ	<i>Alpinia bilamellata</i>	固有	CR
	シマクマタケラン	<i>A. boninsimensis</i>	固有	EN
	ゲットウ	<i>A. zerumbet</i>	帰化	
	シュクシャ	<i>Hedychium coronarium</i>	帰化	
ラン	オガサワラシコウラン	<i>Bulbophyllum boninense</i>	固有	EN
	アサヒエビネ	<i>Calanthe hattorii</i>	固有	CR

Appendix 続き

科名	和名	学名	固有性	RDB
ラン	ホシツルラン	<i>Calanthe hoshii</i>	固有	CR
	チクセツラン	<i>Corymborkis subdensa</i>	固有	EN
	イモラン	<i>Eulophia toyoshimae</i>	固有	
	ムニンヤツシロラン	<i>Gastria boninensis</i>	固有	
	ムニンシュスラン	<i>Goodyera boninensis</i>	固有	
	ムニンボウラン	<i>Luisia boninensis</i>	固有	EN
	シマホザキラン	<i>Malaxis boninensis</i>	固有	CR
	ハハジマホザキラン	<i>M. hahajimensis</i>	固有	CR
	シマツレサギソウ	<i>Platanthera boninensis</i>	固有	VU