

分布北限域西表島のマヤプシキにおける 訪花動物種と訪花時間帯の季節変化

小林綾己*・駒田夏生**・中村幸人*・武生雅明*†

(令和元年11月22日受付/令和2年3月10日受理)

要約: マングローブ植物のマヤプシキは、夜間に開花するコウモリ媒花であり、熱帯ではオオコウモリ科の果実・花蜜食性の小型コウモリが花粉媒介者となっている。分布北限域である西表島のマングローブ林には、オオコウモリ科のコウモリはほとんど分布せず、ヤエヤマオオコウモリ1種のみが分布するが、マヤプシキへの訪花は確認されていない。そこで、分布北限域の西表島において、マヤプシキはどのような動物種により代替的に送粉されているのかを明らかにするため、マヤプシキへ訪花する動物種とその訪花頻度の日・季節変動を調べた。マヤプシキ13個体に訪花する動物を、4季節にわたり夜間を含むのべ225時間9分記録した。

その結果、鳥類、膜翅目、双翅目、鱗翅目、およびカニ類が訪花動物種として観察された。観察時間内の訪花回数は764回を数えたが、ヤエヤマオオコウモリの訪花は確認されなかった。それらのうち鱗翅目のガ類のみがマヤプシキの開花時間に対応した夜間に訪花したが、送粉よりも盗蜜者的な行動を示した。ガは主に秋季に訪花した。リュウキュウメジロなどの鳥類とスズメガ科のホウジャクの一部は、葯と柱頭の両方に接触するとともに次々と花を移動したため、有効な送粉者と考えられた。しかし、花が満開の夜間には訪花せず、昼間の訪花頻度も小さかった。ニホンミツバチは4季節を通じて訪花が観察されたが、体サイズが花に対して小さく、送粉に関わりなく花粉や蜜のみを選択的に集めることが可能だった。以上のように、分布北限域の西表島では、マヤプシキに対して効率よく送粉を行う訪花者が少なく、花粉制限が存在する可能性が示唆された。

キーワード: マングローブ, コウモリ媒花, ガ媒花, 分布北限, 生物間相互作用

1. はじめに

海洋島などへ長距離散布された植物において、交配相手やスペシャリストの花粉媒介者が欠如することにより、他殖による繁殖が困難になることに対する補償として、自家和合性の獲得による自殖の促進や無性生殖などの一対で繁殖を可能とする繁殖様式の進化が促されると考えられてきた¹⁾。この説は Baker の法則と呼ばれ²⁾、現在では移入種の定着やメタ個体群の局所の絶滅と移入に関する繁殖様式の進化などの説明にも広く応用されている。しかし、近年 Baker の法則の適用範囲について再検討がなされている。花粉媒介者の欠如は、花形態を変化させるなどすれば代替の媒介者を獲得することが可能なため、必ずしも Baker の法則には従わないと指摘され、さらなる検討が必要とされている³⁾。

マヤプシキ *Sonneratia alba* J.Sm. は、熱帯のマングローブ林の海側前面に生育するミソハギ科の木本植物である。日本の八重山諸島は気候的に熱帯と温帯のちょうど境界に位置し、多くの熱帯要素の植物の分布北限域となっており、マヤプシキも同様である。八重山諸島でのマヤプシキ

では、西表島の個体群が最も大きい。マヤプシキは、短命な夜咲きの花をつけ花蜜量が多いなどの典型的なコウモリ媒花の特徴を持つ。マレーシアでは、オオコウモリ科の小型の花蜜食コウモリが主な花粉媒介者であること⁴⁾、およびガ類も有効な花粉媒介者であったが、コウモリの方がより有効な送粉者であったことが報告されている⁵⁾。

西表島は、マヤプシキの主要な送粉者である花蜜・果実食のオオコウモリ類にとっても生息北限域であり、熱帯でマヤプシキの送粉を担っている小型の花蜜食コウモリは生息せず、ヤエヤマオオコウモリ (*Pteropus dasymallus* Temminck) 1種が生息する。ヤエヤマオオコウモリは主としてクワ科のイチジク属 (*Ficus*) の果実と葉を食べる^{6,7)}。これまで西表島ではマヤプシキへのヤエヤマオオコウモリの訪花はほとんど確認されておらず⁷⁾、マヤプシキの主な花粉媒介者となっている可能性は低い。したがって、西表島のマヤプシキはコウモリ媒花の特徴をもちながらも、コウモリによる送粉が期待されにくい環境にあると考えられる。

このように、マヤプシキはその花の特徴から、花蜜食コウモリというスペシャリストの花粉媒介者を必要としてい

* 東京農業大学大学院農学研究科科学専攻

** 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

† Corresponding author (E-mail: ml1takyu@nodai.ac.jp)

るが、本来の生育地から遠く離れた分布北限域の島という条件により、本来の送粉者を欠く場合に、代替の送粉者を獲得できているかどうかは、明らかにされていない。

そこで本研究は、西表島のマヤブシキにおける訪花動物種とその訪花頻度の日・季節変動を明らかにすることを目的とした。

2. 調査地

本研究は、琉球列島の南部を構成する八重山諸島の西表島で行った。西表島の平均気温は23.7℃、最暖月平均気温28.9℃(7月)、最寒月平均気温18.0℃(1月)と、Köppenの気候区分における熱帯と温帯のちょうど境界(最寒月平均気温18℃)に位置する⁸⁾。年降水量は2179.9mmである。こうした気候条件を反映し、島内にはマングローブ林だけでなく、その後背部には熱帯要素を多く含むバックマングローブ林が発達し、サガリバナ(*Barringtonia racemosa*)やサキシマスオウノキ(*Heritiera littoralis*)、および多様なイチジク属樹木が優占する森林が形成されている。バックマングローブ林よりも陸側の中生立地では暖温帯照葉樹林が成立し、スタジイ(*Castanopsis sieboldii*)やイスノキ(*Distylium racemosum*)が優占する森林が広く発達している。

西表島の河口部にはマングローブ林が発達し、その面積は国内最大である。Tomlinsonによるマングローブ植物の分類⁹⁾に従うと、主要なマングローブ構成種がヤエヤマヒルギ、オヒルギ、メヒルギ、ヒルギダマシ、ヒルギモドキ、マヤブシキおよびニッパヤシの7種、副次的な構成種がシマシラキ、ミズガンピ、ミモチシダ、サキシマスオウノキの4種、合計11種が分布しており、種数は国内最多である。マヤブシキは、主に島の南東部に分布し、特に仲間川河口域や相良川、後良川河口域で多くの個体が観察される。調査は相良川と後良川の連続した河口域と、その南西に隣接する前良川河口域(24°19'N, 123°54'E付近)で行った。

3. 調査対象種

マヤブシキは、ミソハギ科ハマザクロ属のマングローブ植物で、海側最前線を構成する樹種の一つである。ハマザクロ属の中でも最も広域分布する樹種で、東アフリカから東南アジア、南太平洋一帯から熱帯オーストラリア、日本や中国の周辺まで分布する¹⁰⁾。日本では、八重山諸島の石垣島、西表島、小浜島に限定される。

マヤブシキの花には多数の白いおしべがあり、ブラシ状の形態である。めしべは黄緑色で、花の中央に1本あり、おしべよりも長い。花弁は白色で目立たず、裂開したがつく片の間がつくの裂片数(5~7裂)と同数ある。子房は下位で、多量の蜜が子房とがつく筒の間から分泌される。

熱帯では、マヤブシキの花は一晚だけ咲く一日花で、つぼみは夕方に関きはじめる⁹⁾。夜咲き、白い花、ブラシ状、多量の蜜を分泌するという花の特徴は、コウモリ媒花の特徴と一致する。

4. 方法

(1) 調査時期

訪花者の季節変化を明らかにするために、2015年5月8~16日(5月期)、7月29日~8月18日(7~8月期)、11月12~28日(11月期)、2016年2月9~26日(2月期)に調査を行った。調査の単位期間を16日間とし、この期間を同じ季節とした。「夜間」を5月および7~8月期では19:30~6:00、11月および2月期では18:00~7:00とした。「昼間」はそれぞれ6:00~19:30と7:00~18:00とした。

(2) 観察方法

開花に伴う花の形態変化はPANDIT & CHOUDHURYの分類¹¹⁾に準じて6段階に区分した(表1)。第1段階は成熟したつぼみ、第2段階はつぼみに裂け目が入り開きはじめる、第3~5段階は花が展開し散り始めるまでの諸様相、第6段階は完全におしべが落ちて花が終わった状態を示す。花の展開段階の分割を明確にするため、Pandit & Choudhuryの分類¹¹⁾に第3, 4, 5段階の判断基準を加筆した。観察時刻は、花の第4~6段階をよく観察できる夕方から午前中に設定した。5月期は9日間で19:00~11:46に合計27時間42分、7~8月期は16日間で18:20~10:30に合計78時間32分、11月期は16日間で17:00~12:00に合計65時間25分、2月期は16日間で14:05~12:45に合計53時間30分、4季節合わせて225時間9分の観察を行った。

樹高3-5mの壮齢木13本を調査対象とした。対象木から約5m以上離れた位置に観察の視点を固定し、双眼鏡または肉眼で見える範囲の花について、訪花された花の形態、訪花動物種、飛来の時刻と飛び去りまでの時間、および花の周辺での行動を連続観察した。訪花動物の訪花行動への影響を考慮し、訪花時における降雨の有無、気温と湿度も記録した。

「訪花」は、花のどこかに接触した時点とした。同一の

表1 花の形態の分類

段階	花の形態
1	つぼみが閉じている
2	がつくが分裂している
3	花柱が伸びでている。花柄からつぼみの先端までの長さ、つぼみ外に出ている花柱の長さの比が「1:1以上」
4	おしべが伸び出て、葯が裂開し、おしべがまっすぐに伸びて外側に広がっている
5	部分的におしべが落ち、おしべが半分以上花から落下
6	完全におしべが落ちている

PANDIT & CHOUDHURY (2001)¹¹⁾を改変

訪花者が花を離れてから再び花に接触したときは、それぞれを別の訪花として数えた。ただし、花の上でホバリングしながら花粉を集めるなど、その訪花者の行動の対象が継続しているときは、常に花に接触していなくても1回の訪花とした。

夜間は5分毎に1分間、白色LEDライトを当てて観察を行った。11月期は夜間の訪花者が多く、長時間滞在しているものを5分おきに重複して数えると訪花頻度が大きくなるので、飛来と飛び去りの時間の確認をした。夜行性の昆虫は比較的赤い光を感じにくいものが多いことから¹²⁾、夜間は常時、赤LEDライトをつけて飛来と飛び去りの時間、花のまわりでの行動を連続観察した。加えて、5分に1回、白色LEDライトを当てて、訪花者の種の確認と花の上での行動の確認を行った。

(3) 訪花状況の評価

各訪花動物種の訪花状況を、訪花頻度と平均活動数の二つの指標を用いて評価した。

a) 訪花頻度

訪花頻度は、1花あたり1時間に何回訪花があったかを示す。1日を24に区切った1時間の時間帯ごとに次式から求めた。

$$\text{訪花頻度〔回/時間・花〕} = \text{訪花回数〔回〕} \div \text{観察時間〔分〕} \times 60 \text{〔分/時間〕} \div \text{観察花数〔花〕}$$

b) 平均活動数

鱗翅目のガ類は11月期の夜間に非常に多く見られ、11月の訪花確認回数の93.9%を占めた(後述)。このガ類の訪花パターンを詳しく見るため、11月期のガ類についてのみ平均活動数を算出した(図1)。平均活動数は、1花あたりその時間に何個体の訪花者が花の上に滞在しているかを示す。花の上での滞在時間が長い訪花者について、活動時間帯とその数を知るため、その時間に花の上にいる個体数を次式より求めた。

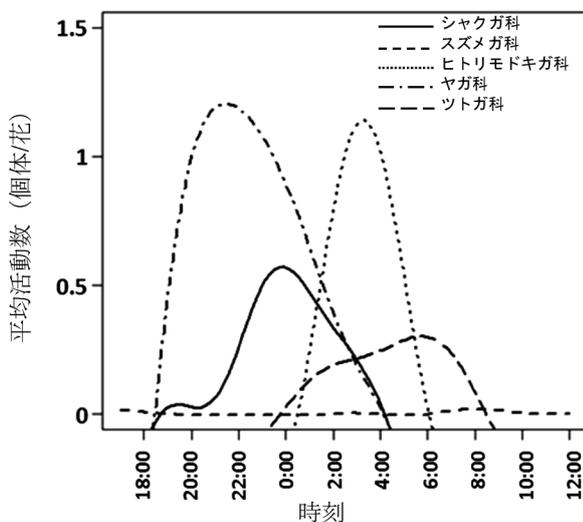


図1 11月期におけるガ類の科ごとの平均活動数

$$\text{平均活動数〔個体/花〕} = \text{単位時間に花の上に滞在している訪花者の個体数〔個体〕} \div \text{観察花数〔花〕}$$

単位時間は1分とした。算出した平均活動数は、統計ソフトR 3.4.3を用いて、一般化加法モデルを当てはめ、スプライン関数には平滑化スプラインを使用しグラフ化した。平滑化パラメータの決定は一般化ヴァリデーション(GCV)が最小になるように行った。

5. 結果

(1) 訪花動物相

本研究における4季節合計の訪花数は764回であった(表2)。訪花者の分類群は鳥類、膜翅目、双翅目、鱗翅目、およびカニ類におよんだ。ヤエヤマオオコウモリによる訪花は観察されなかった。

5月期は主にニホンミツバチが観察され、この調査時期の訪花確認回数22回の内、77.3%を占めた。夜間にガ類の訪花が2回観察された。7~8月期は主にハチ類が訪花し、訪花確認回数136回に占める割合は85.3%であった。ハチ類の種数は同定できたものだけでミツバチ科3種(ニホンミツバチ、アオスジフトハナバチ、アカアシセジロクマバチ)、スズメバチ科2種(キアシナガバチ、ツマグロスズメバチ)となり、未同定のものを含めると7種以上になった。リュウキュウメジロやイシガキヒヨドリといった鳥類や、双翅目の数種の訪花も見られた。

11月期は主にガ類が訪花し、総訪花確認回数573回に占める割合は、93.9%になった。訪花には至らなかったが、夜間観察中のマヤブシにヤエヤマオオコウモリが1度だけ飛来した。

2月期はリュウキュウメジロとニホンミツバチが主な訪花者となった。訪花確認回数33回に占める割合はそれぞれ45.5%、27.3%であった。

ニホンミツバチは4つの観察時期を通じて観察された。

(2) 訪花頻度の日・季節変動

1時間ごとの訪花頻度を計算し、調査時期別に訪花頻度が大きい時間帯から順に並べた結果を図2に示す。訪花頻度は、5月と2月期に小さく、7~8月と11月期で大きかった。ただし、訪花頻度が高かった7~8月期と11月期においても、訪花頻度が2回/時間・花を超えることは稀で、訪花頻度は1年を通じて低かった。

5月期は夜間の訪花はほとんどなく、主に朝8~11時台に訪花が行われた(図3a)。7~8月期も5月期と同様に夜間の訪花はほとんどなく、主に朝6~10時に訪花が行われ、訪花があった時間帯は5月期と同様に短かった(図3b)。11月期は夜間にも訪花が行われ、1日の中で訪花がある時間帯が長く、また全体の訪花頻度も他季節と比較して大きかった(図2, 3c)。2月期は朝(7~9時台)に加えて夕方(14~18時台)に訪花が行われた(図3d)。

鳥類は7~8月と2月期に日没前の14~18時台や日の出後の6~7時台に訪花した(図3b, d)。膜翅目の多かった7~8月期ではミツバチ類とスズメバチ類が訪花し、特に

表 2 訪花動物種の訪花確認回数

綱	目	科	種	5月期	7~8月期	11月期	2月期			
鳥綱	スズメ目	メジロ科	リュウキュウメジロ			5	15			
		ヒヨドリ科	イシガキヒヨドリ			1				
昆虫綱	膜翅目	ミツバチ科	ニホンミツバチ	17	13	7	9			
			アオスジフトハナバチ*1			59				
			アカアシセジロクマバチ			7				
		スズメバチ科	キアシナガバチ				9			
			ツマグロスズメバチ				21			
			スズメバチ科の一種				1			
			膜翅目の数種		2	6				
		双翅目	ハナアブ科	オキナワハナアブ			5	3		
				灰色のハナアブ科の一種			2			
		シマバエ科	シマバエ科	シマバエ科の数種				20		
				双翅目の数種	1	5	1	1		
		鱗翅目	アゲハチョウ科	アゲハチョウ科	ヤエヤマカラスアゲハ				+	
				タテハチョウ科	ミスジチョウ属の一種			1		
					ツマムラサキマダラ			1		
					スジグロカバマダラ			+		
					セセリチョウ科の一種			+		
				シャクガ科	アオシャク亜科の一種				2	
					チャノウンモンエダシャク				1	
					シャクガ科の数種				90	
				スズメガ科	ホウジャク科の一種				24	3
					スズメガ科の数種			1	3	
				ヒトリモドキガ科	シロスジヒトリモドキ					18
					キイロヒトリモドキ					6
				ヤガ科	ヒロオビキシタクチバ					263
					シラホシアシプトクチバ*2					21
					キオビアシプトクチバ					14
					ナカジロシタバ					3
アケビコノハ									+	
キマエコノハ								+		
シタバガ亜科の一種								2		
ヤガ科の一種								3		
メイガ上科ツトガ科	Glyphodes属の数種*3								14	
	ヒメムツテンノメイガ								36	
	イカリモンノメイガ								17	
	ツトガ科の数種								8	
メイガ上科	メイガ上科の数種							8		
鱗翅目ガ類の数種					2			5		
ドクガ科	コシロモンドクガ幼虫					+		3		
分類不明(体長約8mm,体色は黒)						1				
軟甲綱	十脚目	イワガニ科	ヒルギハシリイワガニ			+	+			
合計				22	136	573	33			

*1 ミナミアオスジハナバチを含む可能性がある

*2 オキナワアシプトクチバを含む可能性がある

*3 ミツシロモンノメイガ、クワノメイガ、アコウノメイガを含む

各調査期で訪花動物の訪花確認回数を種ごとに合計。+は観察時間外に訪花を確認したもの。

観察時間の合計は5月期、7~8月期、11月期、2月期それぞれで27時間42分、78時間32分、65時間25分、53時間30分。

朝に多かった(図3b)。双翅目は主として日中に訪花し、7~8月期では朝から昼前に向かって増加した(図3b)。ガ類は主に夜間に訪花した(図3a, b, c)。昼行性のホウジャク科の一種は、日の出後の6~11時台に集中的に訪花した(図3c, d)。主な各動物種の訪花時の行動的特徴を表3に示した。

(3) 11月期の方類

鱗翅目のガ類は、11月期の夜間にのみ多く見られた(表2, 図3c)。11月の夜間に観察されたガ類は、いずれの科も花の上での滞在時間が長かったが、平均活動数のピークの時間帯は科ごとに異なった(図1)。ピークは、日没から翌朝にかけてヤガ科、シャクガ科、ヒトリモドキガ科、ツトガ科、昼行性のスズメガ科ホウジャク類の順に推移した。

6. 考 察

マヤブシキの分布北限域の西表島では、鳥類、膜翅目、

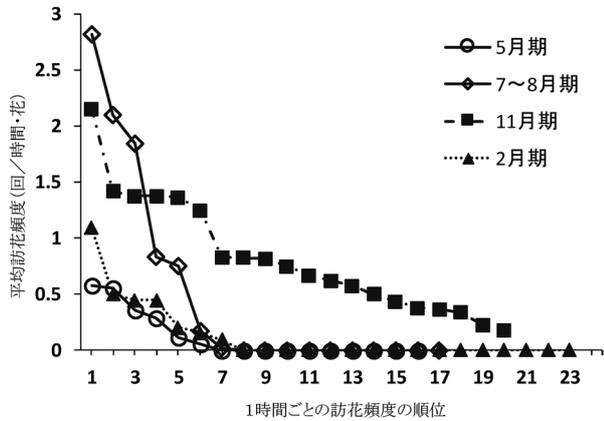


図 2 季節別平均訪花頻度の比較
平均訪花頻度を1時間ごとに求め、大きい順に並べた

双翅目、鱗翅目、カニ類など多様な動物の訪花が観察された。しかし、訪花したどの種も訪花頻度は低く、送粉者として十分に機能していると考えられる種はいなかった。

半島マレーシアでの観察記録では、オオコウモリ科の *Eonycteris spelaea*, *Cynopteris brachyotis*, *Rousettus amplexicaudatus* の3種のコウモリが自動撮影カメラで記録され、その内、*E. spelaea* が撮影回数85%を占めたことが報告されている⁴⁾。熱帯域でマヤブシキの主要な送粉者となっている小型の花蜜食のオオコウモリ類は台湾以北には分布していない。八重山諸島に分布するオオコウモリ科のヤエヤマオオコウモリは、今回の観察ではマヤブシキへは一度も訪花しなかった(表2)。ヤエヤマオオコウモリは主としてクワ科のイチジク属(*Ficus*)とクワ属(*Morus*)の樹木の果実と葉を食べる^{6,7)}。西表島では多様なイチジク属樹木が広く分布し、年を通じてその果実を得られるため、ヤエヤマオオコウモリの糞中に占めるイチジク属の割合は乾重ベースで90%を超えることが報告されている⁷⁾。

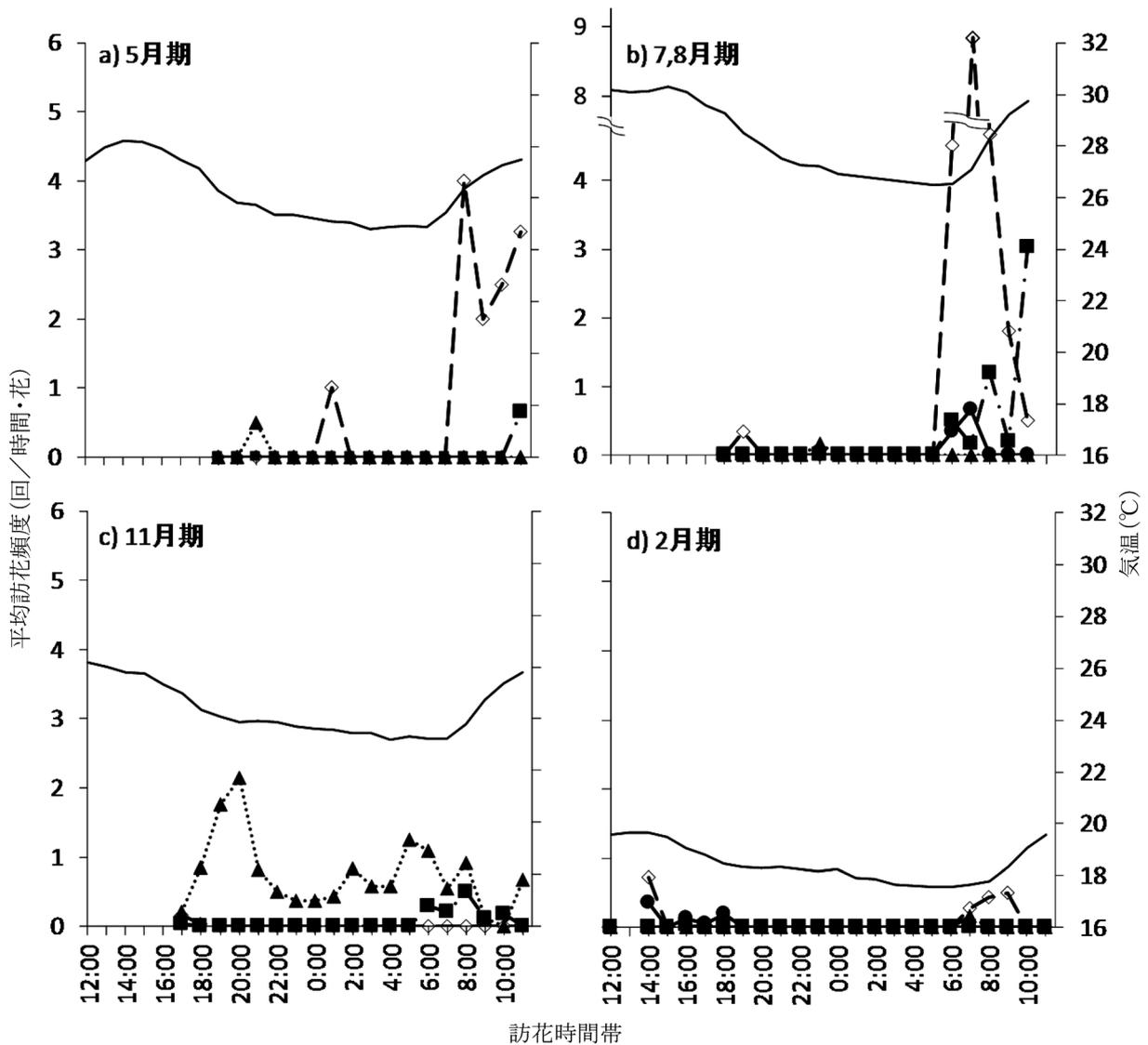


図 3 各調査期の分類群ごとの平均訪花頻度
観察時間：a) 19時台～5時台、b) 7時台～11時台、c) 18時台～10時台、d) 17時台～11時台

西表島でのヤエヤマオコウモリの食性についての研究は非常に少なく、今後の詳細な観察ではマヤブシキの花を利用している可能性は否定できない。しかし、年間を通じて一度も訪花が観察されなかったことは、マヤブシキにとってヤエヤマオコウモリは花粉媒介者として期待できない種であることを示唆している。

西表島のマヤブシキへの訪花者の中で、鱗翅目のガ類のみが、マヤブシキの開花時間に最も適合した夜間に訪花していた。半島マレーシアでの研究では、オコウモリ類には及ばないが、ガ類も有効な花粉媒介者であったと報告されている⁵⁾。しかし今回の研究では、その行動的特徴からガ類は有効な送粉者ではない可能性が高いと考えられた。ガ類の種数や個体数には季節的な消長がみられ、そのほとんどは11月期にのみ観察された(表2, 図3c)。ガ類は通年での訪花者ではないものの、年間で最も多かった11月期の総訪花回数573回の内93.9%を占めていた。それらの多くは夜間に訪花し、活動数の時間的ピークは科ごとにずれていた(図1)。一般的には膜翅目や双翅目などの昆虫の訪花時間帯は主に日中である。一方で、鱗翅目のガ類は主に夜間に訪花し、特にそのピークは真夜中ごろにあるとされる¹³⁾。本研究では鱗翅目の夜行性ガ類の中にも訪花活動の時間帯に分類群ごとのずれがあることが明らかになり、11月期には夜間を通じてマヤブシキへの訪花があることがわかった。しかしながら、それらのガ類の行動は送粉行動というよりも、一つの花に何時間もとどまり、他の花へ移動せずに蜜を吸い続けるという盗蜜者のような行動特性を示

した(表3)。以上のことから、ガ類はマヤブシキの有効な送粉者ではない可能性が示唆された。

送粉者として寄与している可能性がある訪花者は、リュウキュウメジロなどの鳥類、スズメガ科のホウジャクの一類、ニホンミツバチであった。このホウジャクは11月期と2月期、リュウキュウメジロは7~8月期と2月期に訪花が見られた(表2)。これらは葯と柱頭の両方に接触するとともに次々に花を移動した(表3)。リュウキュウメジロは、西表島において留鳥であることから、冬季を含む年間を通じてマヤブシキから高エネルギーの花蜜を得ていると考えられる。しかし、両者とも花が満開の夜間には訪花せず、昼間の訪花頻度も高くはなかった(図3)。全訪花者のなかで、ニホンミツバチのみ年間を通して観察された(表2)。ニホンミツバチは、ミツバチ属の中でセイヨウミツバチと共に越冬が可能で¹⁴⁾、セイヨウミツバチよりも気温低下に伴う活動の低下速度が緩やかであることが知られている¹⁵⁾。ニホンミツバチが年間を通じて観察されたのは、他のハチ類よりも寒さへの耐性が大きかったためと考えられる。しかしニホンミツバチは、体サイズが小さいうえに、花粉や蜜を選択的に集めることが可能で、送粉の効率は高くないと推察された。これらのことから、西表島のマヤブシキでは、送粉を効率よく行う訪花者が少ないことが示唆された。

マヤブシキの繁殖成功には、マヤブシキの開花時間と訪花動物種の訪花時間の一致性がかわる。マヤブシキは、夕方におしべを展開し始め、夜に満開となり、翌朝から日

表3 各訪花動物種の行動的特徴

動物種	行動
鳥類	花や花の付近の枝にとまって、花をつつく行動をした。
膜翅目	
ミツバチ類	花の上をホバリングしながら花粉を集め、花粉が少なくなると花にもぐり込んで蜜を吸った。第3段階の花ではおしべを引っぱり出そうとした。
スズメバチ類	がくにとまって、吸蜜した。ミツバチ類との接触で、威嚇行動をした。
鱗翅目	
チョウ類	花の上からおしべの間にもぐり込むか、がくの間から蜜を吸った。
夜行性ガ類	11月期では花の上に数時間以上滞在し、他の花への移動が少なかった。訪花中はがくの間や花の中にもぐりこんで花蜜を吸い続けた。ガ類が花の上で動くことで花糸は夜間のうちに多く落下していた。
シャクガ科	花の上を歩きまわったり、おしべやがくの間にもぐりこんで長時間とどまった。
ヒトリモドキガ科	花の上に滞在している訪花者の個体数が少ないときは、がくの外側にとまって、がくの間から口吻をさして蜜を吸った。滞在している訪花者の数が多いときは花の上から逆におしべの間にもぐり込んだ。滞在時間は長かった。シロスジヒトリモドキは花の上で雑に動いた。
ヤガ科	がくの外側にとまって、がくの間から口吻をさして蜜を吸った。がくの切れ間の数は一花あたり5~7カ所で、ヒロオビキシタクチバはここを奪い合った。
ツトガ科	花の中を歩きまわったり、もぐり込んだりした。ヒメムツテンノメイガはがくの外側にとまってがくの間から蜜を吸うことが多かった。
昼行性のガ類 スズメガ科 (ホウジャクの一類)	ホバリングしながら蜜を吸った。第3段階の花ではホバリングした状態で腹部が柱頭に接触していた。柱頭には鱗翅目の毛のようなものがたくさんついていた。ホウジャクは滞在時間が短く、吸っている花を一通りすべて触れながら、次々に移動した。

中にかけておしべを散らす。このマヤブシキの開花パターンに最も合致するのは夜間に訪花するガ類であるが、上述したように有効な送粉者ではない可能性が高い。一方、受粉可能な柱頭やおしべがしばしば朝まで残存していることがあり、その場合は朝の訪花も受粉に有効であると考えられる。花持ちは、温度が高いほど短くなるため¹⁶⁾、気温が低下しはじめる秋季以降は花糸などの劣化が抑制され受粉機会の延長につながる。例えば早朝に訪花するハウジャク的一种や鳥類、ハチ類は、まだ受粉可能な花に朝訪花することで繁殖成功に寄与している可能性がある。しかし、夜間のうちに夜行性のガ類が多く訪花すると、早い段階で花糸が落とされてしまい朝の訪花者を十分に利用できない可能性も否定できない。このような夜行性のガ類と昼行性の訪花者との関係は、訪花動物種間の相互作用によって、花粉や花蜜資源の獲得に種間の序列が生じている可能性を示唆し、マヤブシキの繁殖成功を明らかにする上でも送粉者の群集構造についての調査が今後、必要と考えられた。

以上をまとめると、マヤブシキの開花時間に最も適合した夜間に訪花していたのはガ類のみだったが、彼らは盗蜜者な行動を示した。送粉効率が潜在的に高いと考えられた訪花者（リュウキュウメジロやハウジャク的一种）や他の多くの訪花者は、夜間はほとんど訪花しなかった。今回の研究では、観察期間が1年間に限られているものの、分布北限の西表島に生育するマヤブシキでは、本来の送粉者であるコウモリ類の訪花は得られず、また送粉を効率よく行える代替の訪花者もほとんどいないことが示唆された。このような、有効な送粉者の僅少さと、マヤブシキの開花時間と訪花者の訪花時間との不一致性によって、分布北限域のマヤブシキでは花粉制限によって他殖による繁殖が厳しく制限されている可能性が示唆された。Bakerの法則では、分布の中心から離れた海洋島に長距離散布され、交配相手やスペシャリストの花粉媒介者が欠如することにより、他殖による繁殖が困難になることへ対する補償として、自家和合性の獲得による自殖の促進などの繁殖様式の進化が促されるとしている¹⁾。今回の研究により、本来の生育地の熱帯から遠く離れた西表島に生育するマヤブシキでは、有効な花粉媒介者が非常に少ないことが示された。そこで今後は、Bakerの法則、およびそれに対するPANNELら³⁾の指摘を検証するべく、熱帯と分布北限域の西表島とで、花粉制限の強さや自殖率を比較することが課題である。

謝辞：本研究を進めるにあたり、東京農業大学森林生態学研究室、環境省西表野生生物保護センター、林野庁沖縄森林管理署・大原森林事務所・西表森林生態系保全センター、琉球大学熱帯生物圏研究センター西表研究施設および西表島島民の皆様、多大なるご協力、ご指導をいただきました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- 1) BAKER HG (1955) Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9 : 347-348.
- 2) STEBBINS GL (1957) Self-fertilization and population variability in the higher plants. *American Naturalist* 91 : 337-354.
- 3) PANNELL JR, AULD JR, BRANDVAIN Y, BURD M, BUSCH JW, CHEPTOU P O, CONNER J K, GOLDBERG E E, GRANT A G, GROSSENBACHER D L, HOVICK S M, IGIC B, KALISZ S, PETANIDOU T, RANDLE A M, DE CASAS R R, PAUW A, VAMOSI J C, WINN A A (2015) The scope of Baker's law. *New Phytologist* 208 : 656-667.
- 4) NOR ZALIPAH M, ANUAR MSS, JONES G (2016) The potential significance of nectar-feeding bats as pollinators in mangrove habitats of Peninsular Malaysia. *Biotropica* 48 : 425-428.
- 5) NOR ZALIPAH M, AHMAD FADHLI A (2017) Experimental pollinator exclusion of *Sonneratia alba* suggests bats are more important pollinator agents than moths. *Journal of sustainability science and management special issue Number 3 : improving the health of Setiu wetland ecosystems and productivity of crustacean resources for livelihood enhancement 2017* : 16-23.
- 6) 加藤 真 (1999) "花の送粉共生系" 花の自然史—美しさの進化学—/大原雅編. 北海道大学図書刊行会, 北海道, pp.74-88.
- 7) LEE Y F, TAKASO T, CHIANG T Y, KUO Y M, NAKANISHI N, TZENG H Y, YASUDA K (2009) Variation in the nocturnal foraging distribution of and resource use by endangered Ryukyu flying foxes (*Pteropus dasymallus*) on Iriomotejima Island, Japan. *Zoology* 78 : 51-64.
- 8) 気象庁. 過去の気象データ. (http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/nml_amd_ym.php?prec_no=91&block_no=1251&year=&month=&day=&view=) (最終アクセス 2019年1月15日)
- 9) TOMLINSON BP (1986) *The Botany of Mangrove*. Cambridge Univ. Press, New York.
- 10) 中村武久, 中須賀常雄 (1998) マングローブ入門 海に生える緑の森. めこん, 東京.
- 11) PANDIT S, CHOUDHURY BC (2001) Factors affecting pollinator visitation and reproductive success in *Sonneratia caseolaris* and *Aegiceras corniculatum* in mangrove forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 17 : 431-447.
- 12) BRISCOE A D, CHITTKA L (2001) The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46 : 471-510.
- 13) KNOP E, GERPE C, RYSER R, HOFMANN F, MENZ M H M, TRÖSCH S, URSENDACHER S, ZOLLER L, FONTAINE C (2018) Rush hours in flower visitors over a day-night cycle. *Insect Conservation and Diversity* 11 : 267-275.
- 14) 酒井章子 (2015) "花粉の運び手を調べる" 送粉生態学調査法. 共立出版, 東京, pp.39-70.
- 15) 酒井哲夫, 小野正人 (1990) セイヨウミツバチとニホンミツバチの併飼蜂場での生態比較 (1) 季節での活動の相違点. 玉川大学農学部研究報告 30 : 73-86.
- 16) 宮前治加, 伊藤吉成, 神藤 宏 (2007) シュッココンカスミソウ切り花の乾式および湿式輸送条件下における輸送時間と温度が花持ちに及ぼす影響. *園芸学研究* 6 : 289-294.

Seasonal Changes of Pollinator Species and Their Visiting Time to the Northern Limit Population of *Sonneratia alba* in Iriomote Island

By

Ayami KOBAYASHI*, Natsuki KOMADA**, Yukito NAKAMURA* and Masaaki TAKYU*†

(Received November 22, 2019/Accepted March 10, 2020)

Summary : Mangrove apple (*Sonneratia alba*) has nocturnal and chiropterophilous flowers. Abundance of flying foxes, the potential pollinator of *S. alba* in the tropics, is known to be negligible in mangrove forests in Iriomote Island, which is the northern range limit of *S. alba*. Unless alternative pollinator community without flying fox functions as an effective pollinator of the *S. alba* population of Iriomote Island, *S. alba* population may receive pollen limitation. The aim of this study is to examine the seasonal changes of pollinator species and their visiting time to *S. alba* in Iriomote Island. We recorded the pollinator species and their behavior on 13 *S. alba* trees during all day including night for four seasons (totally 229h 9m). We found a total of 764 visitations of birds, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera and crabs as flower visitors, while flying fox could not be found. Moths only visited the flowers at night, when *S. alba*'s flowers bloom. But moths visited flowers only in autumn, and behaved like nectar robber. Birds and hawk moths touched both of anther and stigma, and then, visited flowers one after another, indicating potential as effective pollinators. However, they usually did not visit the flowers at night when they bloom, and their visitation frequency was relatively low. Honeybees visited to flowers irrespective of seasons. However, their body size is too small relative to the flower, and they can directly obtain pollens and nectar without pollination. Accordingly, because of a limited number of effective pollinators, *S. alba* may receive pollen limitation in their northern range limit.

Key words : Mangrove, chiropterophily, moth flower, northern limit, biological interactions

* Department of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture

** Department of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

† Corresponding author (E-mail : mltskyu@nodai.ac.jp)