

海岸植物クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.の

分散性果実二型の適応的意義

Adaptive Significance of Dimorphism of the Seed-dispersal Organ
in a Pantropical Coastal Plant, *Scaevola taccada*

立教大学理学研究科生命理学専攻

榮村奈緒子

Naoko Emura

2014

目次

関連論文.....	2
第一章 序論.....	3
第二章 クサトベラの果実二型.....	6
第三章 果実二型の生育地環境.....	20
3-1 序論	
3-2 方法	
3-3 結果	
3-4 考察	
第四章 果実二型の分散形質と繁殖形質.....	33
4-1 序論	
4-2 方法	
4-3 結果	
4-4 考察	
第五章 果実二型の遺伝構造と遺伝子流動.....	47
5-1 序論	
5-2 方法	
5-3 結果	
5-4 考察	
第六章 総合考察.....	71
謝辞.....	78
引用文献.....	79
論文摘要.....	88

関連論文

Naoko Emura, Tetsuo Denda, Miyuki Sakai, Keisuke Ueda (2014) Dimorphism of the seed-dispersing organ in a pantropical coastal plant, *Scaevola taccada*: Heterogeneous population structures across islands. *Ecological Research* 29: 733–740

第一章 序論

生物にとって分散 (dispers) とは、出生地から繁殖地までの個体の移動のことで、個体群内および個体群間の遺伝子流動をもたらす主要な機構である (Matthysen 2012)。植物では種子散布、動物では出生分散が例としてあげられる。分散は移動 (migration) という、個体が集団で生息地から生息地へと方向性を持って動くことを意味する用語 (例: 鳥の渡り) が含まれる場合もあるが (Matthysen 2012)、本論文ではその場合を移動分散と呼び、二つの用語を異なる意味として定義する。移動分散が進化したと考えられる一般的な仮説として、それが生育場所の時間的、空間的異質性に対応する適応的な戦略であると考えられている (藤崎 1994、 Zera and Brisson 2012 参照)。

多くの生物には、移動分散の能力に影響を及ぼす非連続的な形質の変異、つまり分散性の多型が見られる。特に、翅多型が多くの昆虫で知られており、分散形質における環境要因から遺伝的および生理学的要因まで、多くの詳細な研究が行われている (例えば、バッタ目、コウチュウ目、カメムシ目など ; Zera and Brisson 2012)。これらの研究から、分散性の多型の出現には餌資源、密度などの環境要因、メンデル遺伝または複数の原因遺伝子による遺伝的要因、さらに特定のホルモンの血中濃度とそれを調節する酵素が働く生理的要因などが関係していることが明らかになっている (藤崎 1994、 Zera and Brisson 2012)。このように、分散性多型をもつ生物は移動分散の進化や適応的意義について理解するよい研究材料であるが、その研究の多くは昆虫に限られている (Guerra 2011、 Zera and Brisson 2012)。特に、植物について分散を遺伝子レベルで研究した例は少ない (Zera and Brisson 2012)。

植物の分散性多型とは、一般的に種子散布能力に影響をおよぼす果実形質の変異、つまり分散の能力に影響を及ぼす多型のことをいう。固着生活を送る多くの植物では、主に種子と花粉の移動によって遺伝子流動が生じる。しかし、花粉の移動は同一種の間個体のめしべにたどり着く必要があるため、種子散布が単独で分布拡大して新たな生育地

に定着するための主要な分散手段であるといえる (Rubio de Casas *et al.* 2012)。植物における種子散布の意義として、以下の古典的な3つの仮説がある (Howe and Smallwood 1982)。(1) 逃避仮説：母樹付近は兄弟による競争、母樹由来の病気および捕食者が多くて生存率が低くなるため、種子は母樹周辺から逃避する、(2) 移住仮説：変動する環境では、分散することで生育適地への進出する可能性が高くなる、(3) 指向性散布仮説：特定の種子散布者に散布されることで好適な環境へ定着する機会を得る。

植物の分散性多型には、異なる分散型の果実が同一個体内に存在するものと、個体によって異なっているものが存在する。前者の例はキク科、アカネ科、ナデシコ科、アカザ科、ムラサキ科などの多様な分類群の植物で、一個体の中に分散型と非分散型の果実が存在することが知られている (Telenius and Torstensson 1989、Mandak and Pysek 1999、Imbert and Ronce 2001、Nogales *et al.* 2001、Cheptou *et al.* 2008、Lu *et al.* 2013)。一方、後者の例は少なく、果実の色によって対象となる動物の散布者が異なる植物が知られている程度である (Davidson and Morton 1984、Whitney and Lister 2004、Amico *et al.* 2011)。例えば、*Acacia ligulata* (マメ科) において、果実が鳥散布に適応した赤色型と、アリ散布に適応した黄色型の二型の個体が存在する (Davidson and Morton 1984)。著者は海岸植物のクサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. において、後者の例の果実二型が存在することを野外で発見した。

クサトベラの果実二型は、一方が中果皮に果肉と内果皮にコルクの二層構造をもつ型 (C型)、もう一方は果肉のみを持つ型 (NC) 型である (図)。コルクは水に浮き、果肉は動物の餌となるため、C型果実は水と動物、NC型果実は動物に散布される潜在的能力を持っている。つまり、C型とNC型の果実は潜在的な種子散布能力が異なると推測される。本研究の目的はクサトベラの果実二型の機能的役割を調べて、この二型が自然界で安定的に存在する適応的意義を解明することである。そこで本種について、果実二型の新記録について報告し、別種か種内変異かどうかを交配実験と遺伝解析から調べ

た後に（二章）、生育地環境（三章）、果実の分散形質と繁殖形質（四章）、地理的遺伝構造と遺伝子流動（五章）について二型間で比較を行った。六章ではこれまでの研究の総合討論を行い、本種の果実二型の機能的役割、二型が維持されている適応的意義、および本種の近縁種における島の固有化と二型の存在の関係について考察し、最後に今後の展望を述べた。なお、関連論文（Emura *et al.* 2014）の内容は三章の全体および二章と四章の一部に含まれている。

第二章 クサトベラの果実二型

クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. はキク目クサトベラ科に属する樹高 1~2 m の常緑低木である。太平洋からインド洋の熱帯および亜熱帯地域（オーストラリア北東部、東南アジア、南太平洋の島々、ハワイ、アフリカ東部、インドなど）の海岸に広く分布し、日本では南西諸島と小笠原諸島の亜熱帯地域の島々で生育している（図 2-1、図 2-2a）。*Scaevola* 属はオーストラリアを中心に約 100 種が分布するが、日本では本種 1 種のみが生育する。核果は倒卵形で大きさ約 1 cm、白熟する（図 2-2b、図 2-3a）。葉は倒卵状へら形で長さ 10~15 cm（図 2-2a、b）。白色の花は雄性先熟で雄性期と雌性期があり、雌性期には柱頭が花粉杯より突出しているのが観察される（図 2-4a、b：川窪・米重 2001）。本種の学名には *S. taccada* (Gaerth.) Roxb. の他に *S. frutescens* auct. Non (Mill.) Krause などのシノニムが存在するが、本論文では一般的によく使用されており、BG Plants 和名-学名インデックスでも標準として用いられている *S. taccada* (Gaerth.) Roxb. を使用する（米倉・梶田 2003）。また、本種には全体の毛の有無によってそれぞれケクサトベラとテリハクサトベラと呼ぶ変種として分ける説がある（佐竹ら 1989）。

今までにクサトベラの果実には中果皮に果肉と内果皮にコルクの二層構造を持つ型（C 型：図 2-3b、c）が一般的に知られていた（Lesko and Walker 1969、Carlquist 1974、佐竹ら 1989、中西 1990、Howarth *et al.* 2003、Liao 2008）。ところが、著者は本種において果実にコルクを持たず、果肉だけを持つ型（NC 型：図 2-3d、e）が存在すること、果実二型が存在することを発見したので、本章で報告する。また、本種の二型は隠蔽種または種内変異のどちらであるか、繁殖能力の有無について明らかにするために、同一個体内が結実する果実型の頻度、花粉粒の形態比較、交配実験、葉緑体と核 DNA 領域における塩基配列の比較を行った結果についても報告する。

NC 型個体の発見場所と果実二型の特徴

クサトベラの NC 型果実をつける個体は 2010 年 8 月 17 日で、奄美大島南部の大島郡瀬戸内町蘇刈のホノホシ海岸（北緯 28 度 13 分、東経 129 度 37 分）で申請者によって発見された。この集団中の 18 個体の果実型を調べた結果、8 個体が NC 型、10 個体が C 型であった。この集団では確認されなかったが、他の地域で両型の間型の果実（M 型）もまれに観察された（図 2-3f；三章でも述べる）。個体内の果実型を明らかにするために、沖縄本島に生育する 28 個体（果実数 14~232 個 / 個体）について、すべての熟した果実の表現型を調べた。その結果、1 個体で NC 型果実の中に少数の M 型果実が少数存在した以外は、すべての個体で果実型が一定していた（表 2-1）。これまでの調査でも、個体内に C 型と NC 型の両方の果実を持つ個体は確認されていない。このように、個体内では基本的にどちらか一方の型だけが結実している。C 型個体と NC 型個体は同じ集団内に混在して生育する。C 型と NC 型の果実は、果実および果実以外の形態的・生態的特徴（葉や花の形、開花・結実の時期）において違いが確認されておらず、現段階では熟した果実を潰して中身を確認しなければ識別できないため、非結実木については果実型の特定が出来ない。

花粉粒の観察

各型の花粉粒の稔性、形態の違いの有無を調べるために、二型個体の花粉粒をアレクサンダー液（Alexander 1969）に浸して光学顕微鏡で観察した。サンプルは沖縄本島の残波岬（北緯 26 度 44 分、東経 127 度 71 分）の各型 2 個体から採集した。観察は 2014 年 10 月に琉球大学理学部の傳田研究室で行った。観察の結果、両方の果実型の花粉粒は違いが見られず、どちらも球形で三溝孔型であった。これらの形態は藤木・小澤（2007）による本種の花粉粒の記載と同様であった（この資料では果実型についての記載はない

ので、どちらの型の花粉粒を観察したのか不明)。また、どちらの型も正常な形をしていることから稔性があると考えられた (図 2-5a, b)。

交配実験

C 型と NC 型個体の生殖隔離の有無を明らかにするために、交配実験を行った。実験は沖縄本島の残波岬 (北緯 26 度 44 分、東経 127 度 71 分)、喜屋武 (北緯 27 度 68 分、東経 129 度 00 分)、琉球大学内 (北緯 26 度 25 分、東経 127 度 77 分)、および藪地島 (北緯 26 度 32 分、東経 127 度 92 分) に生育する合計 C 型 7 個体、NC 型 9 個体を用いて 2014 年 7 月から 10 月の期間に行った。方法は、各個体につき 1~4 花序の各花序全体の花と果実以外を全て除去し、つぼみだけの状態にした。これらのつぼみについて、ピンセットを用いて慎重に開き、葯が裂開していない雄しべを除去した (除雄処理)。すでに葯が裂開しているつぼみは除去した。除雄処理が行われたつぼみにカラー糸で目印をつけ、花序全体に袋をかけて、雌性期の花 (図 2-4b) になるまで約 1 週間放置した。袋はメッシュ径 0.72 mm の洗濯用ネットを使用した。約 1 週間後、開花した雌性期の花の特徴である柱頭が花粉杯より突出していることを確認した上で、花粉を柱頭につけて交配させた。交配の組み合わせは C 型 (♂) × C 型 (♀)、C 型 (♂) × NC 型 (♀)、NC 型 (♂) × C 型 (♀)、NC 型 (♂) × NC 型 (♀) で行った (表 2-2: 花数 53~98 個)。交配させた後、再度花序の袋掛けを行い、約 2 か月後の果実が成熟した際に収穫して結実率と果実型を特定した。その結果、すべての組み合わせで結実すること (32.7~62.1%)、果実型は雌しべと同じ果実型であることが明らかになった (表 2-2)。また、両型の個体のすべての花は、自家受粉では結実しなかった。

交配実験で得られた異なる果実型同士で掛け合わせた交雑第一世代の種子について、バーミキュライトの土で蒔いたら発芽したことから、発芽能力を持つことがわかっている (付図 2-1)。このことから、C 型と NC 型の個体は生殖隔離が成立しておらず、送

粉による遺伝的交流が存在することが推測された。しかし、第 1 世代の種子が成熟した時に、どちらの果実型を結実させるかどうかは現段階では不明である。木本である本種は成木になるまで時間がかかるため、第 1 世代の果実型を特定するにはかなりの時間が必要であろう。

遺伝解析

C 型と NC 型個体が種内変異か別種であるかを遺伝情報から評価するために、葉緑体 DNA と核 DNA の一部の領域の塩基配列を二型間で比較した。DNA 抽出用のサンプルは南西諸島の沖縄本島辺戸岬の C 型 4 個体、NC 型 4 個体（北緯 26 度 87 分、東経 128 度 26 分）と残波岬の C 型 2 個体、NC 型 2 個体（北緯 26 度 44 分、東経 127 度 71 分）、小笠原諸島母島静沢の C 型 3 個体、NC 型 1 個体（北緯 26 度 64 分、東経 142 度 15 分）における合計 16 個体の葉を使用した。各個体の葉はシリカゲルとともにビニール袋に入れて乾燥させて常温で保存した。DNA の抽出方法は CTAB 法 (Murray and Thompson 1980) で行った。葉緑体 DNA は trnV-nahC、trnTa-trnLb、trnLc-trnLd、petN1-psbM、matK6-trnK24、核 DNA は ITS90-ITS91、ITSLEU-ITS4 の合計 7 つのプライマーを使用した (表 2-3)。このうち核 DNA の領域は、先行研究のクサトベラ属の分子系統解析でも用いられている (Howarth et al. 2003)。各プライマーの PCR (Polymerase Chain Reaction) 反応条件を付表 2-1 に示す。PCR 産物は Exo/Sap (Takara 社、Promega 社) を用いて精製した。反応終了後、アガロースゲルをもちいて電気泳動を行い、増幅をチェックした。BigDye Premix (ABI 社) を使用してシーケンス反応を行い、Gene Mapper ソフトウェアを用いた解析より得られた波形データは Finch TV (<http://www.geospiza.com/finchtv/>) を用いてアセンブルを行った。その結果、得られた合計 1892 bp の塩基配列は、16 個体間ですべて同じ塩基配列となった。果実型間で配列

に違いが見られないことから、遺伝子レベルでも本種の二型は種内変異であることが示唆された。



図 2-1. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.の分布 (黄色の範囲)

Fig. 2-1. Distribution of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. (Yellow area)



図 2-2. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の (a) 生息地と (b) 果実と花

Fig. 2-2. *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. (a) Habitat and (b) Fruits and flowers.

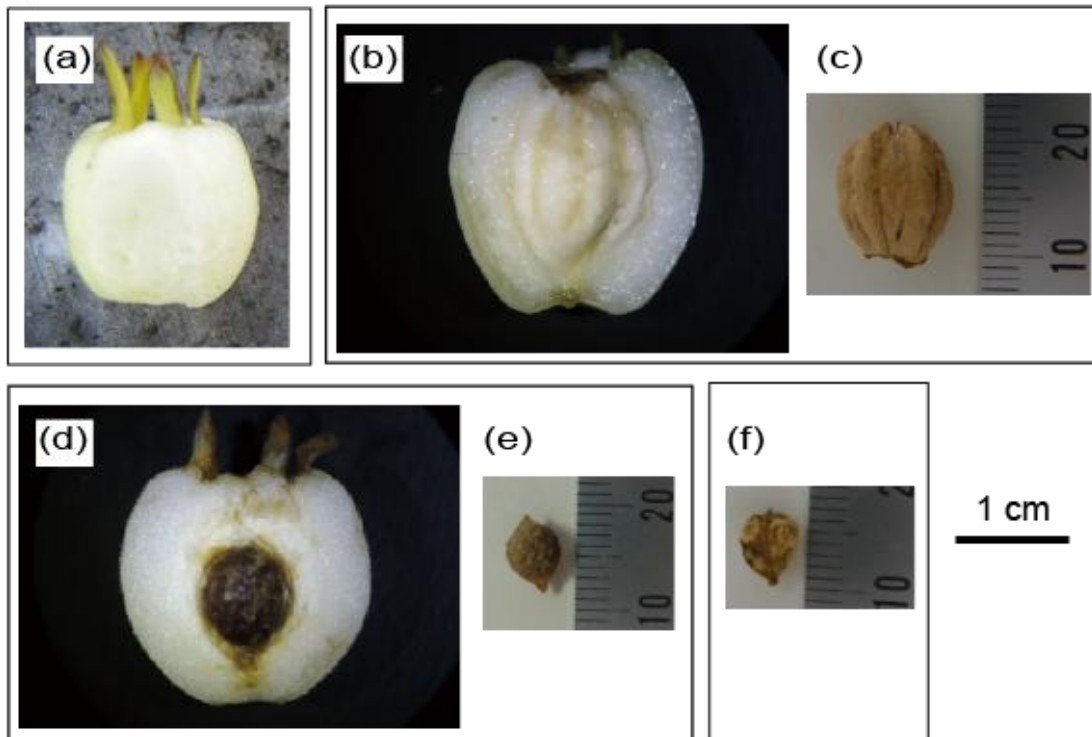


図 2-3. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の果実二型

一方はコルクと果肉をもつ型 (C 型)、もう一方は果肉のみをもつ型 (NC 型)。C 型と NC 型果実の外見は区別がつかない (a)。C 型の果肉を半分除去した果実 (b) とすべて除去した果実 (c)。NC 型の果肉を半分除去した果実 (d) とすべて除去した果実 (e)。C 型と NC 型の間中型 (M 型 ; f)。

Fig. 2-3. Two fruit morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. One fruit type having cork and pulp (C-morph) and the other having only pulp (NC-morph). Both morphs appear identical externally (a). The C-morph fruit after removal of half of the pulp (b), leaving only the indigestible part (c). The NC-morph fruit after removal of half (d) and all of the pulp, leaving only the indigestible part (e). Fruit of the intermediate morph after removal of all of the pulp (f).



図 2-4. クサトベラの雄性先熟の花：雄性期 (a) と雌性期 (b)

雄性期では未発達な柱頭先端にある花粉杯に花粉が入っているが、雌性期では柱頭が伸
長し、花粉杯より突出する。

Fig. 2-4. Protandrous flowers of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb., male stage (a) and female
stage (b). During male stage, pollen is contained within the terminal styler-cup. The flower
enters female stage when stigma emerges from the styler-cup.

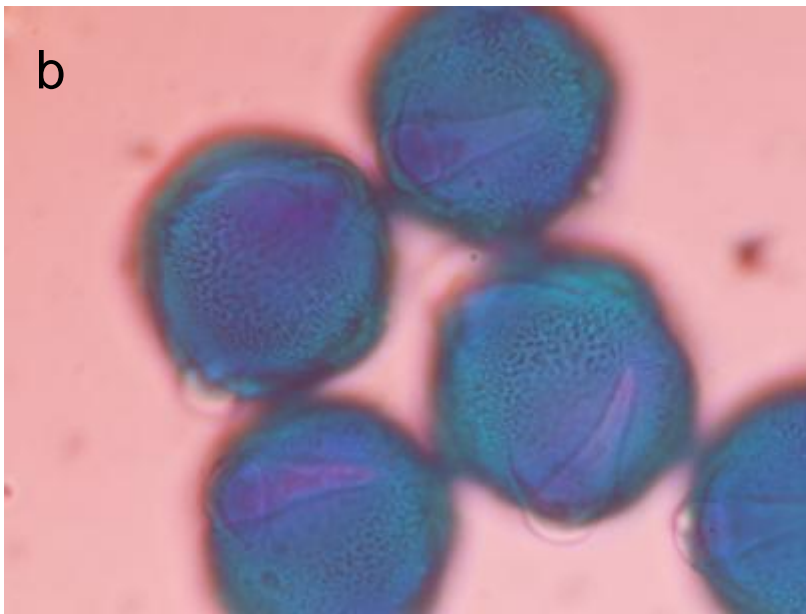
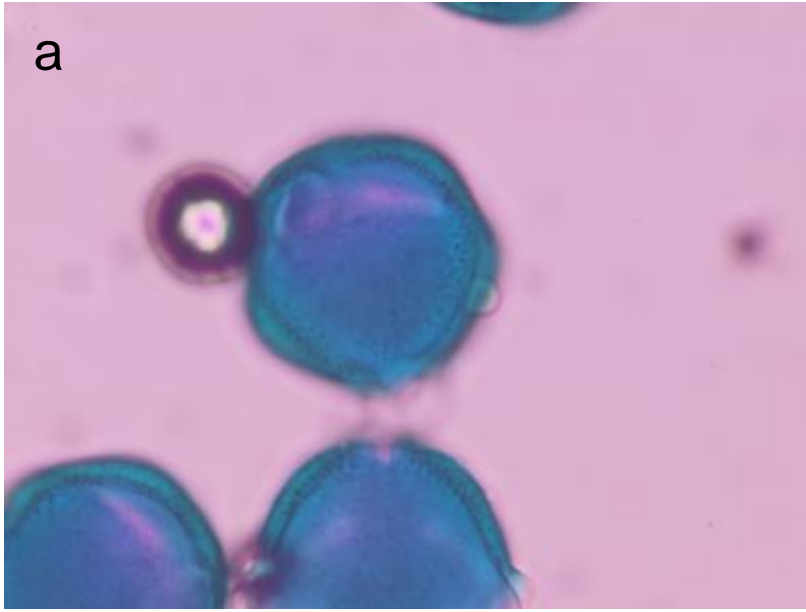


図 2-5. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の C 型 (a) と NC 型 (b) の花粉粒

Fig. 2-5. Pollen grains of C-morph (a) and NC-morph (b) of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.

表 2-1. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. 28 個体の各個体内における果実型の出現割合

Table 2-1. Percentage of fruit morph of all riped fruits within each individual of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb (N= 28).

No. of fruit / individual (%)			No. of fruits	Study site	Observer
C-morph	NC-morph	M-morph			
100			14	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			52	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			27	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			65	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			94	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			99	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		34	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		36	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		42	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		43	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		49	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	93.7	6.3	64	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		68	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		70	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		74	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		127	Yomitan Village, Okinawa	Emura
	100		131	Yomitan Village, Okinawa	Emura
100			61	Uruma City, Okinawa	Emura
100			76	Uruma City, Okinawa	Emura
100			197	Uruma City, Okinawa	Emura
100			154	Uruma City, Okinawa	Denda
100			232	Uruma City, Okinawa	Denda
	100		184	Uruma City, Okinawa	Sakai
	100		50	Nanjyo City, Okinawa	Denda
	100		50	Nanjyo City, Okinawa	Denda
	100		50	Nanjyo City, Okinawa	Denda
100			214	Ginowan City, Okinawa	Sakai

表 2-2. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. 二型の交配実験の結果

Table2-2. Result of crossing experiments between the two morph of *Scaevola taccada* (Gaerth.)

Roxb.

♂	♀	No. of flowers	Percent of fruit set (%)	Fruit morph
Crossing experiment				
C-morph	× C-morph	58	62.1	C-morph
	× NC-morph	98	32.7	NC-morph
NC-morph	× C-morph	53	47.1	C-morph
	× NC-morph	73	60.3	NC-morph
Self-pollination				
C-morph		30	0	
NC-morph		29	0	

表 2-3. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb の二型個体間の比較に用いた葉緑体と核 DNA 領域の 7 つのプライマー

Table2-3. Seven primer pairs of chloroplast and nuclear DNA were used the comparison between the two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.

Regions	bp	Primer source
Chloroplast DNA		
trnV-nahC	258	Shaw <i>et al.</i> 2007
trnTa-trnLb	370	Taberlet <i>et al.</i> 1991
trnLc-trnLd	288	Taberlet <i>et al.</i> 1992
petN1-psbM	297	Lee & Wen 2004
matK6-trnK24	312	Grivet & Petit 2002
Nuclear DNA		
ITS90-ITS91	113	Baldwin 1992
ITSLEU-ITS4	254	White <i>et al.</i> 1990, Urbatsch <i>et al.</i> 2000
Total	1892	

付図 2-1. クサトベラの二型個体間で交雑した雑種第 1 世代の実生.

Appended figure 2-1. Seedlings of first filial generation are the result of a cross between two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.



付表 2-1. 葉緑体と核 DNA 領域の 7つのプライマーの PCR 反応条件

Appendix 2-1. PCR parameters for five chloroplast and two ITS regions

Regions	Initial denaturing step, time	reps	Denaturing temperature,	Primer annealing	Chain extension	Final extension step, time
cpDNA region						
trnV-ndhC	94°C, 3 min	33x	94°C, 1 min	50°C, 1 min	72°C, 1 min	72°C, 7 min
trnTa-Lb	94°C, 4 min	35x	94°C, 1 min	51°C, 2 min	72°C, 2 min	72°C, 10 min
trnLc-Ld	94°C, 3 min	30x	94°C, 1 min	50°C, 1 min	72°C, 1 min	72°C, 7 min
PetN1-psbM	94°C, 4 min	35x	94°C, 1 min	51°C, 2 min	72°C, 2 min	72°C, 10 min
matK6-trnK24	94°C, 4 min	35x	94°C, 45 sec	51°C, 1 min	72°C, 1.5 min	72°C, 10 min
ITS region						
ITS90-91	94°C, 9 min	40x	94°C, 30 sec	54°C, 30 sec	72°C, 1 min	72°C, 4 min
ITS4-LEU	95°C, 15 min	35x	94°C, 30 sec	54°C, 90 sec	72°C, 90 sec	72°C, 10 min

第三章 果実二型の生育地環境の要因

3-1 序論

分散性多型とは種内に分散能力に影響を及ぼす多型が存在することであり、それぞれの多型が異なる環境に適応し、時間的、空間的に変動する環境への適応であると考えられている (Zera and Brisson 2012)。植物では、個体内における果実の分散性多型がいくつか知られており (キク科、アカネ科など)、それぞれの分散型の果実は異なる環境に適応し、その環境において同一個体内における果実の生産割合が高くなる (Imbert and Ronce 2001、[Nogales et al. 2001](#)、[Cheptou et al. 2008](#))。例えば、キク科草本の *Crepis sancta* には風散布に機能する冠毛をもつ分散型とそれをもたない非分散型の果実が個体内に生産される。非分散型の果実が個体内に生産される割合は、都市のアスファルトに囲まれたパッチ状の集団では田園地帯の集団よりも高くなる (Imbert and Ronce 2001)。都市の集団では分散すると生存に不適なアスファルトにたどり着く確率が高くなるため、分散しない果実の方が適応的であると考えられる。

植物の主な種子散布様式には、水散布、風散布、動物散布などがある。各散布要因ごとに種子が散布される環境は異なる傾向があることから、散布様式と生育地環境には密接な関係がある (Howe and Smallwood 1982、[Ozinga et al. 2004](#))。例えば、種子が水に散布される植物は水域周辺、風に散布される植物は森林の林縁や草原、鳥に散布される植物は森林に生育する傾向がある (Howe and Smallwood 1982、[Ozinga et al. 2004](#))。二章でも述べたとおり、海岸植物のクサトベラ *Scaevola taccada* には果実にコルクと果肉をもち海流と鳥散布型の両方に適応した型 (C型) と、果肉のみを持ち鳥散布に適応した型 (NC型) の果実二型が存在する。この果実二型は種子散布様式が異なるため、それぞれの型の生育環境も異なっている可能性がある。

クサトベラの生育地環境は砂浜、岩場、海崖の3つの空間的に異なる海岸環境であり、この順に波による攪乱の程度が低下すると予測される。したがって、これらの生育地環境間では、海流散布能力をもつコルク型果実の海流散布頻度が異なるため、二型の分布または出現頻度も異なる可能性がある。本研究では、クサトベラの国内分布域である南西諸島と小笠原諸島、および台湾の澎湖諸島の島々における二型の分布、および3つの異なる海岸タイプにおける二型の出現頻度を調べて、二型の出現する環境要因を明らかにすることを目的とした。

3-2 方法

果実二型の分布

調査は日本の南西諸島と小笠原諸島および台湾の澎湖諸島にある23島91サイトで行った(図3-1、図3-2:南西諸島の先島諸島:西表島(SR1-2)、内離島(SR3)、石垣島(SI1-13)、竹富島(SI14-17)、池間島(SM1-2)、宮古島(SM3-10)、来間島(SM11)、沖縄群島:沖縄本島(OO1-22)、古宇利島(OO24)、伊計島(OO25)、浜比嘉島(OO27)、奥武島(OO28)、粟国島(OA1-2)、奄美群島:奄美大島(AA1-8)、徳之島(AT1-6)、与論島(AY1-4)、大東諸島:南大東島(DM1-4)、小笠原諸島の聳島列島:聳島(BM1)、父島列島:父島(BC1)と南島(BC2)、母島列島:母島(BH1-5)、台湾の澎湖諸島: Penghu (PP1)とBaisha (PP2))。これらの地域はクサトベラの分布域北限であり、亜熱帯気候に属する。調査は2010年から2012年に、本種の結実期である7月~10月に行った。合計4467個体(C型:3661個体、NC型:806個体)を対象に、各サイトで約50個体の結実した果実の中身を手で潰して果実型を特定した。いくつかのサイトでは急斜面の崖にある群落のためにアクセスが困難な場所や、小さな個体群であるため、目標の50個体まで達しない場合があった(図3-3)。本種には全体の毛の有無によってそれぞれケクサトベラとテリハクサトベラと呼ぶ変種として分ける説がある(佐竹ら1989)。しかし、調査した4467個体は毛の有無に関係なく二型が存在したため、本解析においては毛の有無を考慮しなかった(付表3-1)。

果実二型における生育地環境ごとの出現頻度

クサトベラの果実二型の分布を調査した上記の91サイトの各サイトについて、生育地環境を海崖(16サイト)、岩場(29サイト)、浜(46サイト)の3つにグループ分けを行った。各グループは国土地理院(電子国土Web)発行の2万分の1地形図の記号から分類した(図3-3)。また、予備情報として各サイトの地質を産業技術総合研究所の20万

分の1地質図（小川1994、中江ら2009a、中江ら2009b、斉藤ら2009、海野ら2009）を用いて記録した（付表3-2）。

統計解析は生育地環境と二型の出現頻度の関係を明らかにするために、一般化線形混合モデル(GLMM)を用いて尤度比検定を行った。これらの解析には統計ソフトR(R Core Team 2012)の*lme4*パッケージの*lmer*関数を用いた(Bates *et al.* 2012)。中間型の個体については、解析から除外した。

3-3 結果

C型とNC型の個体は南西諸島と小笠原諸島および台湾の澎湖諸島のすべての諸島に分布し、混在して生育していた（図3-2）。C型個体のみが確認された島は先島諸島の内離島（SR3）と小笠原諸島の聳島（BM1）、父島（BC1）、および南島（BC2）であった。このようにC型個体のみが確認されたサイトは多く見られたが、NC型個体のみが出現した島およびサイトは一つも見られなかった。

C型とNC型の個体は砂浜、岩場、海崖のすべての生育地環境で出現したが、各果実型個体の出現頻度はこれら3つの生育地環境間で有意な違いが見られた（GLMM, $\chi^2_3 = 717.29, p < 0.0001$; Fig. 2-3）。C型個体は砂浜で優占的に出現し、NC型個体は海崖で他の生育地環境よりも出現頻度が高くなった。NC型個体が50%以上の高頻度で出現した主なサイトは、海岸タイプが海崖で地質が石灰岩であったが、岩場で中粒黒雲母花崗岩および黒雲母普通角閃岩である徳之島の1サイト（図3-2のAT1）も含まれた（小川1994、中江ら2009a、中江ら2009b、斉藤ら2009、海野ら2009：付表3-2）。大東諸島の南大東島は、珊瑚環礁が隆起して形成され、全体が石灰岩の急な海崖で覆われている。この島のすべてのサイトでNC型個体がC型個体よりも高い頻度で出現した。小笠原諸島ではC型が優占的に出現し、NC型は海崖の1サイトでのみ低頻度で出現した。

4467個体のうち中間型は68個体（1.5%）が確認された。これらの個体は5島（沖縄本島、宮古島、来間島、石垣島、竹富島）における18サイトで見つかった。

3-4 考察

果実二型の出現頻度が生育地環境によって異なり、C型個体は砂浜、NC型個体は海崖で高頻度に出現したことから、果実二型の出現には生育地の環境要因が影響していると考えられた。海崖は砂浜と比べて海から隔離された波の届きにくい環境であるため、果実が海流で散布されるC型個体の出現頻度が低くなったと考えられる。海岸植物の多くは海流によって種子が散布されることで遺伝子流動が生じている。日本国内における海岸植物は、生育地環境が海崖・岩場の植物(56%)は砂浜の植物(19%)よりも固有種率が高い(澤田ら2007)。このことから、海崖・岩場は砂浜よりも海から隔離された生育地環境であることを示唆している。

一方で本種の果実二型は、砂浜、岩場、海崖のすべての生育地環境に出現し、多様な地質において出現した(図3-3、付表3-2)。また、これまでの我々の調査において、公園などの同一生育地環境下に植栽された集団でも、異なる果実型が混在して生育しているのを確認している(栄村 未発表)。したがって、本種の果実二型は地質、土壌などの生育地の環境要因に支配される可塑的な作用はあったとしても少なく、遺伝的支配を大きく受けているのかもしれない。

分布調査から本種の果実二型は、南西諸島と小笠原諸島の多くの島で広く分布することが明らかになった。しかし、本種は太平洋とインド洋にわたる熱帯・亜熱帯地域に広く分布しており、今回の調査地は本種の分布北限にある一部の地域に限られる。今後、広い分布地域における二型の出現状況を調べることは、果実二型の出現機構を理解する手掛かりになると考えられる。著者は南半球のニューカレドニアの砂浜と北半球のハワイの公園でC型とNC型の個体を確認していることから(栄村 未発表)、分布域全体に果実二型が普遍的に存在していると予測される。

本種の中間型個体はほとんど存在しなかった。中間型個体は、先島諸島の宮古島と石垣島で比較的高頻度に確認されたが、その原因はよくわからなかったので今後の課題として原因を明らかにしたい。

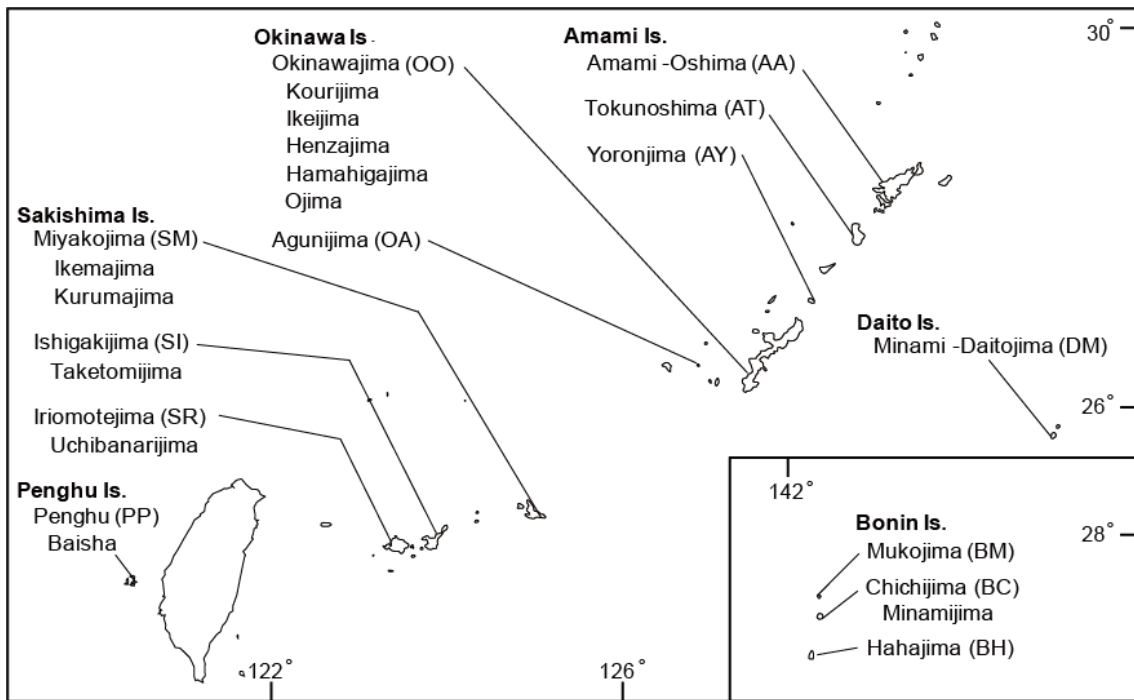


図 3-1. 調査地

Fig. 3-1. Sampling sites.

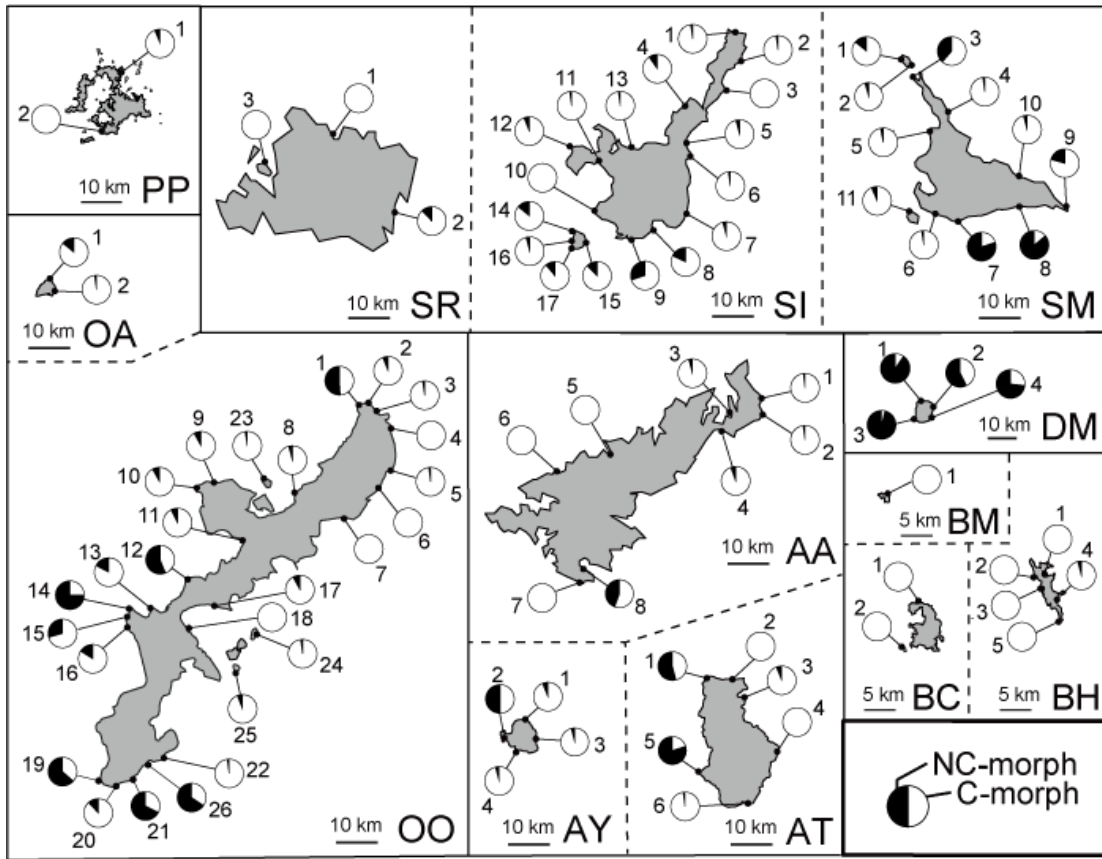


図 3-2. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の二型の分布と出現頻度

島の名前の略語は図 3-1 と同じ。

Fig. 3-2. Distributions and frequencies of two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. at each site. Island names abbreviated as in Fig. 3-1.

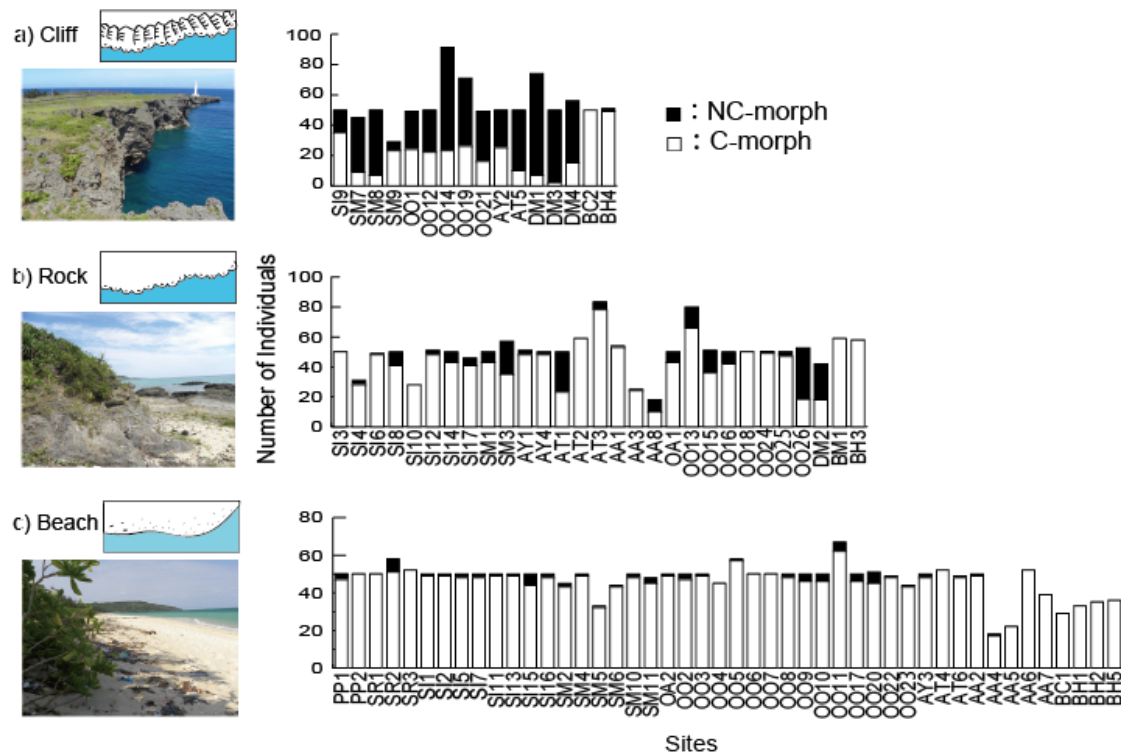
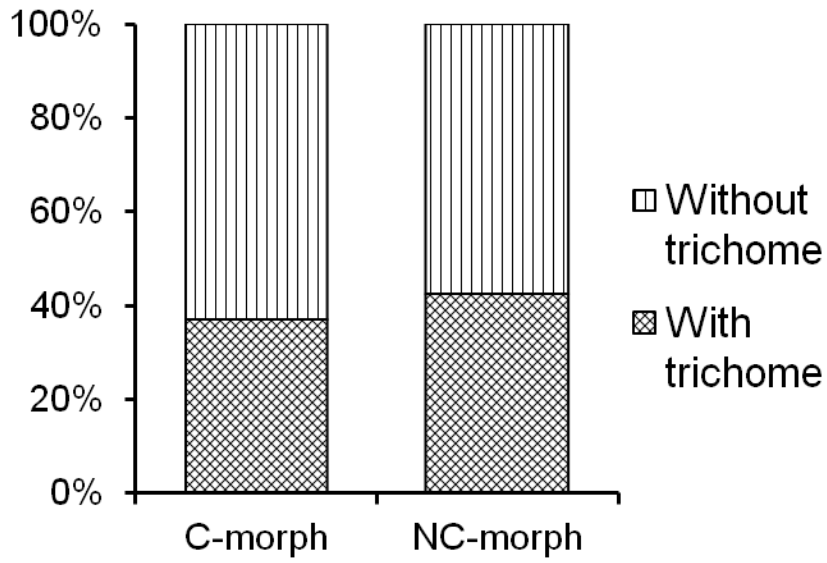


図 3-3. (a) 海崖、(b) 岩場、(c) 砂浜の 3 つの海岸タイプにおけるクサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の二型の出現頻度

x 軸の略語は図 3-1 と図 3-2 の略語と同じ。左の写真は各海岸タイプの代表的な環境を示す。左上の絵は各海岸タイプの地形図の記号を示す。

Fig. 3-3. Frequencies of two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. on different coastal substrates: cliffs (a), rocks (b), and beaches (c). C-morph is a fruit type having cork and pulp and NC-morph is another type having only pulp. Abbreviations on the x-axis are as in Fig. 3-1 and 3-2. The photographs show typical study sites with each substrate. The left top graphics show topographical map symbols.



付表 3-1. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の C 型 (3661 個体) と NC 型 (806 個体) の毛の有無の割合

Appendix 3-1. Percentage of surveyed individuals, number of 3,661 (C-morph) and 806 (NC-morph) of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb., with and without trichome

付表 3-2. 調査地

NC 型の出現頻度が 50% 以上の場合は、数値を太線で示した。

Appendix 3-2. Study sites. Frequency of over 50 % of NC-morph on each site shows by boldface.

Island	Site number of Fig. 2-2	Habitat type Topography	Geology ¹	NC-morph (%)
Tokunoshima	AT5	Cliff	Limestone	80.0
Yoronjima	AY2			50.0
Okinawajima	OO1			51.0
Okinawajima	OO12			56.0
Okinawajima	OO14			74.7
Okinawajima	OO19			63.4
Okinawajima	OO21			67.3
Miyakojima	SM7			80.0
Miyakojima	SM8			86.0
Miyakojima	SM9			20.7
Ishigakijima	SI9			30.0
Minami-daitojima	DM1			90.5
Minami-daitojima	DM3			96.0
Minami-daitojima	DM4			73.2
Minamijima	BC2			0.0
Hahajima	BH4		Interbedded sandstone and mudstone	3.9
Yoronjima	AY4	Rock	Limestone	4.0
Okinawajima	OO13			17.5
Oujima	OO26			65.4
Ikejima	OO24			2.0
Hamahigajima	OO25			6.0
Agunijima	OA1			14.0
Ikemajima	SM1			14.0
Miyakojima	SM3			38.6
Ishigakijima	SI4			9.7
Taketomijima	SI17			10.9
Minami-daitojima	DM2			57.1
Amami-Oshima	AA3		Sand	4.0
Okinawajima	OO15			29.4
	OO16			16.0
	OO18			0.0
Yoronjima	AY1			5.9
Tokunoshima	AT2			0.0
Ishigakijima	SI8			18.0
Amami-Oshima	AA1		Interbedded sandstone and mudstone	1.9
	AA8			44.4
Tokunoshima	AT3			6.0
Taketomijima	SI14			14.0
Ishigakijima	SI6		Andesite	2.0
	SI12			5.9
Hahajima	BH5			0.0
Mukojima	BM1			0.0
Tokunoshima	AT1		Granite	54.0
Ishigakijima	SI3		Mafic schist	0.0
Ishigakijima	SI10		Chart	0.0

付表 3-2. つづき

Appendix 3-2. Continued.

Island	Site number of Fig. 2-2	Habitat type Topography	Geology ¹	NC-morph (%)
Amami-Oshima	AA4	Beach	Sand	5.6
	AA5			0.0
	AA6			0.0
Tokunoshima	AT4			0.0
	AT6			2.0
Yoronjima	AY3			4.0
Okinawajima	OO2			6.0
	OO3			2.0
	OO4			0.0
	OO5			1.7
	OO6			0.0
	OO8			4.0
	OO9			8.0
	OO10			8.0
	OO11			7.5
	OO17			8.0
	OO20			11.8
OO22			2.0	
Kourijima	OO23			2.3
Agunijima	OA2			2.0
Ikemajima	SM2			4.4
Miyakojima	SM6			2.3
	SM10			4.0
Kurumajima	SM11			6.3
Ishigakijima	SI1			2.0
	SI2			2.0
	SI5			4.0
	SI7			4.0
	SI11			2.0
	SI13			2.0
Taketomijima	SI15			12.0
	SI16			4.0
Iriomotejima	SR1			0.0
	SR2			12.1
Utibanarjima	SR3			0.0
Twaitan	PP1			6.0
	PP2			0.0
Chichijima	BC1		Andesite	0.0
Hahajima	BH1			0.0
	BH2			0.0
	BH3			0.0
Amami-Oshima	AA2		Interbedded sandstone and mudstone	2.0
	AA7			0.0
Okinawajima	OO7			0.0
Miyakojima	SM4			2.0
Miyakojima	SM5		Limestone	3.0

¹ 小川 (1994)、中江ら (2009a)、中江ら (2009b)、斉藤ら (2009)、海野ら (2009)

第四章 果実二型の分散形質と繁殖形質

4 - 1 序論

生物にとって分散は生育地環境の変化に対応するための一つの適応的な戦略である。しかし、生物が利用できるエネルギーは限られているため、分散に使うエネルギーの代償として繁殖能力を抑制するように働くことが、分散性多型を持つ多くの生物で知られている。例えば、前章でも例に挙げた、分散型と非分散型の二型果実を個体内にもつキク科草本の *Crepis sancta* では、分散型の果実は風に分散されやすい冠毛を持つ代わりに、種子サイズが非分散型の果実より小さい (Imbert and Ronce 2001)。他にも、短翅型と長翅型の二型をもつ昆虫の多くの研究から、長翅型は優れた飛翔能力を持つ代わりに、短翅型よりも遅い産卵開始と産卵数の減少がみられる (Zera and Brisson 2012)。このように、分散性多型をもつ多くの生物において、分散形質と繁殖形質の間にトレードオフの関係が見られる。クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.には、異なる分散様式を持つ果実二型が見られるので、この果実二型における適応的意義を解明するには分散形質と繁殖形質の違いについて考慮する必要がある。本章では、本種の果実二型について、分散能力と繁殖能力のトレードオフを明らかにすることを目的とした。

クサトベラには果実の内果皮にコルク、中果皮に果肉をもつ型 (C型) と果肉のみを持つ型 (NC型) の果実二型が存在する。コルクは水に浮き、果肉は動物に可食される特徴から C型果実は水と動物被食散布、NC型果実は動物被食散布に潜在的に適応している。クサトベラは海岸地域に生育しているため、水散布の種類は主に海流によるものであると考えられる。一方、動物被食散布の果実の場合、アリのような小型の昆虫からより大型の鳥類、哺乳類まで多様な分類群が関わっていることがわかっている (Mark and Olesen 1996, Cochran 2003, Jordano *et al.* 2006, 栄村・川上 2011, Emura *et al.* 2012、

上田ら 2013)。しかし、クサトベラの果実はサイズが約 1 cm で、色が哺乳類よりも鳥類に好まれる白色であること (Janson 1983)、哺乳類散布の特徴である香りがほとんどないことから (Willson 1993)、鳥被食散布に適応的な形態であると考えられる。実際に、本種の両型の果実採食者として陸鳥のイソヒヨドリ *Monticola solitarius* とヒヨドリ *Hypsipetes amauroti*、メジロ *Zosterops japonicus* が確認されている (イソヒヨドリとヒヨドリによる採食 : C 型 ; Kawakami *et al.* 2009、Emura *et al.* 2012、NC 型 ; 栄村未発表、メジロによる採食 : C 型 ; 栄村未発表)。これらの果実食鳥類 3 種は、今回の調査地内である南西諸島と小笠原諸島における主要な留鳥である (高木 2009、栄村 2011、栄村・川上 2011、Emura *et al.* 2012)。本論文ではクサトベラの果実二型が、C 型では海流と鳥被食散布、NC 型では鳥被食散布の能力を持つと定義し、二型の海流と鳥被食散布能力について比較を行った。

海流散布の種子は、海水に長期間浮遊する能力を持ち、浮遊した後も種子の発芽能力が失われない特徴を持つ (Carlquist 1974、Nakanishi 1988)。例えば、ハマボウ *Hibiscus hamabo* (アオイ科) の種子は、4 カ月間海水に浮遊した後も発芽能力がある (Nakanishi 1988)。クサトベラの C 型果実でも 3 カ月以上海水に浮遊しつづけた後に種子の発芽能力を維持することが知られているが (Lesko and Walker 1969、Nakanishi 1988)、NC 型果実については不明である。そこで、クサトベラの果実二型における海水散布能力の違いを調べるために海水浮遊率の比較を行った。

鳥被食散布の多くの種類の種子は、動物に種子を運んでもらうために果肉のような可食できる構造を持つ。一般的には果実および種子 (果実の未消化部分) のサイズが小さい方が、小型から大型サイズまでの多様な鳥類に食べられるため、散布される機会が増える (Gautier-Hion *et al.* 1985)。同種の果実の中でも、果実サイズが小さい方が鳥によって選択されやすくなる (Alcántara and Rey 2003)。また、可食部の栄養価が高い方が鳥に選択されやすいことも知られている (Hernández 2009、Gosper and Vivian-Smith 2010)。

また、三章の結果より、C型とNC型の個体は生育地環境（海崖、岩場、砂浜）によって出現頻度が異なったことから、二型の分散形質に働く選択圧が生育地環境間で異なり、そのことが形質に影響している可能性がある。そこで、クサトベラの果実二型の鳥被食散布能力を生育地環境間における果実サイズ、未消化部分の果実サイズ、果肉の栄養分の比較から評価した。

種子サイズは発芽後の生存に影響する形質であることが多くの植物で知られている（Howe and Vande Kerckhove 1981、Cideciyan and Malloch 1982、Howe and Richter 1982、Howe *et al.* 1985、Alcántara and Rey 2003）。そこで、本種の果実二型における繁殖形質の違いを種子サイズから評価した。

4-2 方法

果実の海水浮遊実験

C型とNC型の(1)無処理(果肉有)果実と(2)果肉除去処理を行った果実について、海水中における浮遊能力を比較した。果実のサンプルは沖縄本島と周囲の属島の10サイトで採集した(図3-2: 沖縄本島; OO1、OO3、OO13-14、OO20-23、浜比嘉島; OO26、奥武島; OO28)。各果実型につき(1)では100個、(2)では430個の果実を使用した。果肉除去処理を行ったサンプルは浮遊実験を開始する前に数日間置いて自然乾燥させた。果実は採集したサイトごとに約1Lの海水を入れたプラスチック水槽に入れ(1つの水槽あたり果実50~100個)、2~3日毎に沈んだ数をカウントした。(1)と(2)の浮遊実験はそれぞれ241日間と143日間行い、水槽を少なくとも1週間に3回攪拌することで実際の環境と類似させた。また、水槽の海水は2ヶ月に1回、沖縄本島内の湾から汲み取った新しい海水に取り換えた。二型間の果実の浮遊能力の比較をするために、生存時間分析(Log-rank test)をおこなった。解析にはR(R Core Team 2012)のsurvival package(Therneau 2013)を用いた。実験中に海水に沈んだ後に再度浮遊したC型果実が見られたが、この解析から除外した。

果実の形態計測

計測に用いる果実は南西諸島の5島(徳之島、沖縄本島、宮古島、石垣島、南大東島)と小笠原諸島の1島(母島)の合計15サイトで採集した(表4-1)。各サイトにつき約10個体ずつ採集し、合計180個体について約10個の果実を採集した。計測に用いた果実の合計はC型1173個、NC型612個であった。全体的にNC型果実の数が少ない原因は、砂浜などのサイトでNC型個体の出現頻度が低く、計測する個体が少なくなったためである。

C型では果実、果肉を除去した果実（未消化部分の果実）、およびコルク除去後の種子の縦、横、高さを計測した。NC型では果実と果肉を除去した種子（未消化部分の果実）の縦、横、高さを計測した。これらの計測にはノギスを使用した。両型の果肉糖度はポケット糖度計（株式会社アタゴ、PAL -1）を使用して、*Brix* 値を算出した。種子と果実の体積 y は楕円体の公式である $y = 4\pi \times \text{縦} \times \text{横} \times \text{高さ} \times 1/6$ から算出した。

統計解析は一般化線形混合モデル（GLMM）を用いた Akaike's Information Criterion（AIC）によるモデル選択を行った。果実幅（横）、未消化部分の果実幅（横）、果肉糖度、種子体積の値を応答変数、果実型、生育地環境、果実型：生育地環境を説明変数、島、個体、毛の有無をランダム変数、family = gaussian、Method = ML とした。果肉体積を応答変数にしたモデルでは、果実の体積をオフセット項とした。解析は統計ソフト R（R Core Team, 2012）の *lme4* パッケージの *lmer* 関数と *MuMIn* パッケージの *dredge* 関数（Burnham and Anderson 2002, Bates *et al.* 2012）を用いた。また、各果実型の種子体積と果実体積の直線回帰を算出し、得られた 2 本の回帰について平行性の検定と共分散分析（ANCOVA）を行った。

4-3 結果

果実の海水浮遊能力

無処理と果肉除去処理した果実について、C型果実はNC型果実よりも有意に長期間海水に浮遊し続けた (Log-rank test : 無処理 ; $\chi^2_1 = 198$ 、 $p = 0$ 、果肉除去処理 ; $\chi^2_1 = 980$ 、 $p = 0$)。無処理の果実について、C型果実は96%が実験開始から150日以上浮遊し続けたのに対して、NC型果実は実験開始から6日から11日後の間に全てが沈んだ (図4-1)。果肉除去処理の果実について、C型果実は約98%が実験開始から200日以上浮遊し続けたのに対して、NC型果実は約72%が実験開始後すぐに沈み、すべてが6日間以内に沈んだ (図4-1)。また、同じ果実型における無処理と果肉除去処理の果実の海水浮遊能力について、C型果実では有意な違いが見られなかった (Log-rank test : $\chi^2_1 = 0.3$ 、 $p = 0.568$)。一方で、NC型果実では無処理の果実の方が果肉除去処理の果実よりも有意に海水浮遊能力が優れていた (Log-rank test : $\chi^2_1 = 410$ 、 $p = 0$)。

果実の形態

1. 未消化部分の果実幅

未消化部分の果実幅は、すべての生育地環境でNC型の方がC型よりも小さかった (図4-2a)。最適なモデルはモデル選択の結果から、説明変数に果実型、生育地環境、果実型と生育地環境の交互作用を含むモデルが選択された (表4-2)。 ΔAIC の値は、果実型のみを説明変数としたモデル ($\Delta AIC = 29.02$)の方が、生育地環境のみを説明変数としたモデル ($\Delta AIC = 185.93$)よりも小さくなった (表4-2)。

2. 果実幅

果実幅は、二型間の違いよりも同じ果実型による生育地環境間で違いが見られた。両型の果実は、海崖集団で他の集団よりも小さい傾向があった（図 4-2b）。最適なモデルはモデル選択の結果から、説明変数に果実型、生育地環境、果実型と生育地環境の交互作用を含むモデルが選択された（表 4-2）。また、 ΔAIC の値は説明変数に生育地環境のみが含まれるモデル（ $\Delta AIC = 0.91$ ）では、果実型のみが含まれるモデル（ $\Delta AIC = 52.47$ ）よりも低かった（表 4-2）。

3. 果肉の糖度

果肉の糖度は両方の果実型ともに、海崖集団が他の生育地環境の集団と比べて高い傾向が見られた（図 4-2c）。また、3つの生育地環境の集団において、NC 型果実が C 型果実よりも高い値となった（図 4-2c）。最適なモデルはモデル選択の結果から、説明変数に果実型と生育地環境を含むモデルが選択された（表 4-2）。また、 ΔAIC の値は説明変数に生育地環境のみが含まれるモデル（ $\Delta AIC = 14.35$ ）では、果実型のみが含まれるモデル（ $\Delta AIC = 56.72$ ）よりも低かった（表 4-2）。

4. 種子の体積

両型の種子体積と果実体積の間には正の相関が見られた（図 4-3）。それぞれの回帰式、C 型は $y = 0.037x + 63.824$ 、 $R^2 = 0.529$ 、 $P = 0.00001$ 、NC 型は $y = 0.035x + 101.642$ 、 $R^2 = 0.376$ 、 $P < 0.00001$ となった。C 型と NC 型の回帰直線の傾きには有意差が認められなかったが（ $F = 1.450$ 、 $p = 0.229$ ）、 y 切片に有意な差が見られた（ANCOVA : $F = 870.5$ 、 $p < 0.0001$ ）。

3-4 考察

海流散布能力

浮遊実験の結果から、海水浮遊能力はC型果実の9割以上が200日間以上維持されたのに対して、NC型果実は最長でも11日間しか維持されなかったことから、C型果実はNC型果実よりも潜在的に優れた海流散布能力を持つと考えられた。海流散布植物はオオハマボウ *Hibiscus tiliaceus*、ハマナタマメ *Canavalia lineata*、グンバイヒルガオ *Ipomoea pes-caprae*、オヒルギ *Bruguiera gymnorhiza* などのように、世界中の熱帯および亜熱帯地域の海岸に広域に分布する植物が多い (Carlquist 1974、中西 1990、Gunn and Dennis 1999)。クサトベラも同様に熱帯および亜熱帯地域の海岸に広く分布するので、本種の分布拡大にはC型果実の海流散布が大きく貢献しているのかもしれない。一方、NC型果実でも最大で11日間海水に浮遊したことから、島内や属島間などの近距離の集団間の分散に海流散布が貢献しているのかもしれない。C型果実は海水浮遊後も種子の発芽能力を失わないことが知られているが (Nakanishi 1988)、NC型果実については明らかでないため、今後海水耐性について明らかにする必要がある。

鳥被食散布能力

NC型果実はC型果実よりも未消化部分の果実サイズが小さく、果肉の糖度が高いことから、鳥被食散布により適応した果実形質を持つと考えられた。NC型の方がより口幅サイズが小さい鳥でも散布体を飲み込むことができるので、多くの種類の鳥類に採食される機会が増える。また、果肉の糖度が高いことから、鳥により選択的に採食されやすくなることを示唆している。たとえば、小型サイズのメジロはクサトベラの果実をつついて採食しているところの確認されているが (栄村 未発表)、5 mm 以上の大きさの種子を飲み込むことが出来ない (Kawakami *et al.* 2009)。そのため、NC型果実のほと

んどはメジロが種子散布者として機能するが、C型果実の一部は機能しない(図3-2a)。このことから、NC型果実はC型果実よりも鳥に散布される機会が多いと推測される。

C型とNC型の果実は、海崖の集団が他の生育地環境の集団よりも果実サイズが小さく、果肉糖度が高く、鳥被食散布により適応的な果実形質を持っていた。この原因の一つとして、海崖の集団は他の集団と比べて、種子が海流よりも鳥に散布される機会が多いことが地形から推測されるため、果実への選択圧が果実食鳥類によって主に働いていると考えられる。鳥類の果実への選択圧によって、急速に果実形質の変化をもたらした実例として、アマゾンの大型鳥類の絶滅した地域のヤシの一種 *Euterpe edulis* が数百年で種子サイズ(未消化部分の果実サイズ)が小さくなったことが報告されている (Galetti *et al.* 2013)。C型果実も果肉を持ち、果実食鳥による採食が確認されている (Kawakami *et al.* 2009、Emura *et al.* 2012)。被食海崖集団において、NC型果実だけでなくC型果実においても、海崖集団で果実食鳥類による果実への選択圧が存在するのかもしれない。

繁殖形質と分散形質の関係

種子サイズは同じ果実体積の場合、NC型果実の方がC型果実より大きい傾向があったことから、NC型果実の方がC型果実よりも種子発芽後の生存能力が優れている可能性がある。特に、海崖集団のC型果実は果実サイズが小さいことから種子サイズも小さいと予測されるため、より生存に不利なのかもしれない。C型果実はコルク形成によって海流散布能力を獲得するが、その一方でエネルギーコストがかかり、その代償として種子体積が小さくなるのかもしれない。つまり、クサトベラの二型について、分散形質と繁殖形質の間にトレードオフの関係があることを示唆している。

また、C型果実では、内果皮のコルクを除去することで種子の発芽が早くなることが知られている (Lilleeng-Rosenberger 1998)。このことは、NC型果実はC型果実よりも種子の発芽までの時間が早い可能性があることを示唆している。早い発芽時間は、同種

や他種との競争に有利であるため、適応度に関係する。一方で、いくつかの植物種において、種子サイズがその後の実生の成長に影響しない場合もある (Cideciyan and Malloch 1982)。今後、本種の分散形質と繁殖形質の間のトレードオフの関係をより詳細に理解するために、C型とNC型の種子の発芽までの日数、実生の成長速度、個体あたりの結実数などの繁殖能力を比較する必要がある。

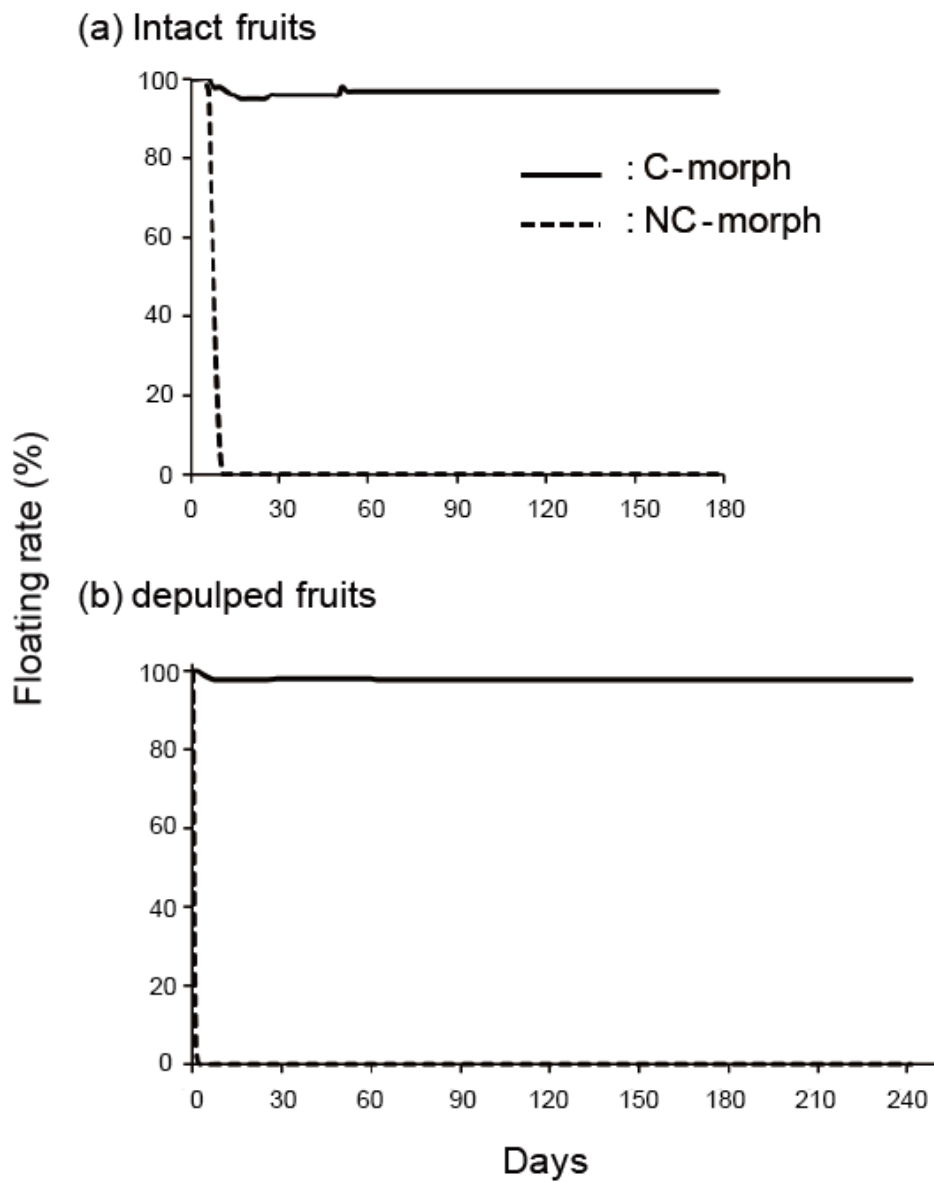


図4-1. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の二型果実の海水中における浮遊率無処理 (a) と果肉除去処理 (b) の二型の果実を比較。

Fig. 4 -1. Floating ability between two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. fruits in sea water. Intact (a) and depulped (b) fruits of the two morphs were used for floating experiments.

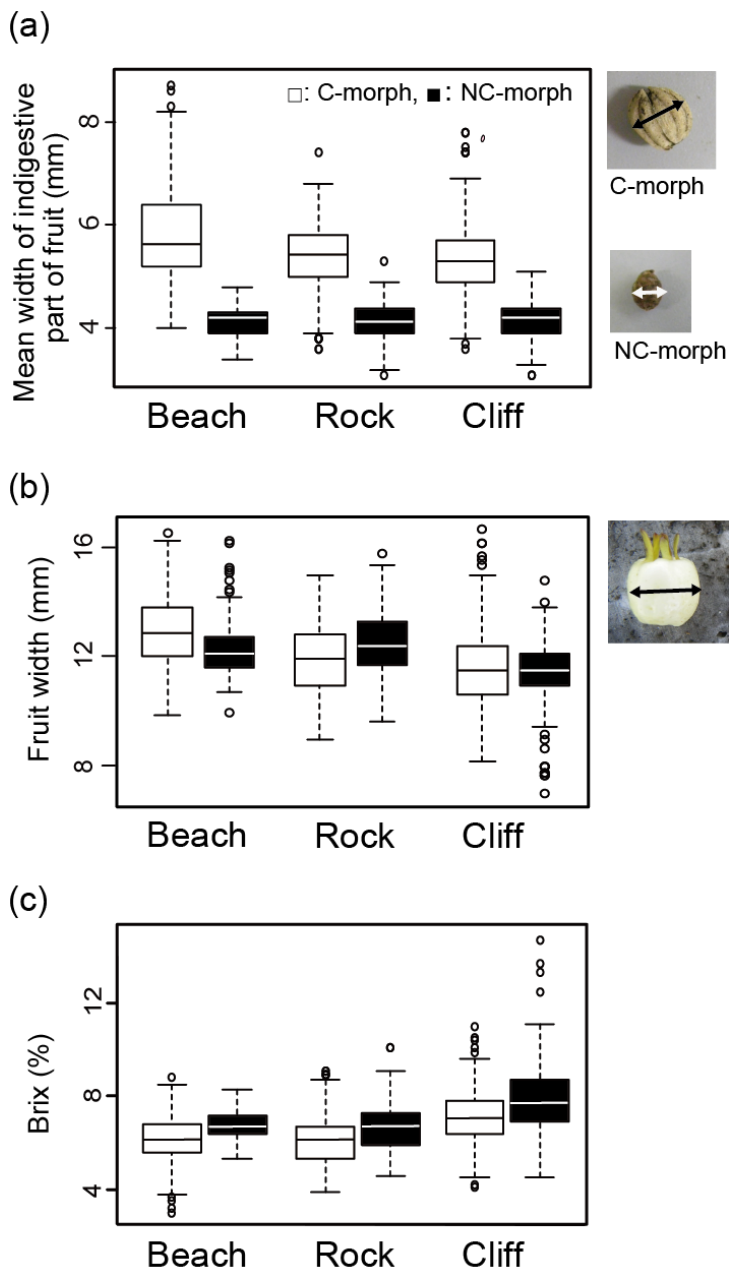


図4-2. クサトベラの二型果実の計測値比較

各ボックスプロットは、異なる3つの生育地環境における二型果実の (a) 未消化部分の果実幅、 (b) 果実幅、 (c) 果肉糖度の値を示す。

Fig.4-2. Comparison of fruit measurements of the two morph of *Scaevola taccada* (Gaerth.)

Roxb. Box plots showing (a) size of indigestive part of fruit, (b) fruit size, and (c) sugar content of pulp of the two morphs at three different habitats.

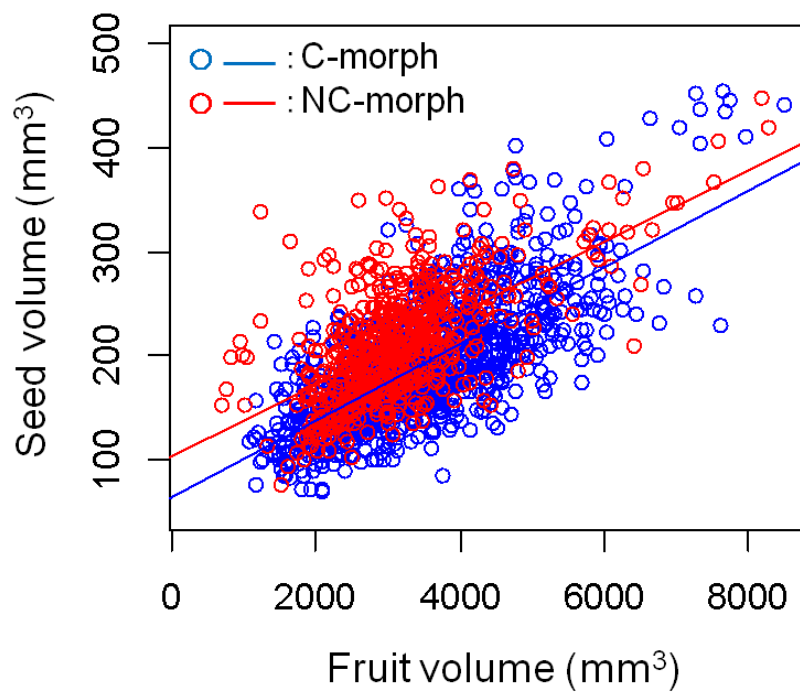


図 4-3. クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. の果実二型における種子体積と果実体積の関係

Fig. 4-3. Relationship between the seed volume and the fruit volume of two morphs of *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb.

表 4-1. 調査地とサンプル

Table 4-1. Study site and sample

Site	Number of fruits (trees)		Habitat environment	Latitude	Longitude	Abbreviations in Figure3-2 and 3-3
	C-morph	NC-morph				
Nansei Archipelago						
Tokunoshima						
Inutabu Cape	80 (8)	90 (9)	cliff	27.72	128.88	AT5
Sakibarusaki	89 (9)	80 (8)	rock	27.89	128.90	AT1
Kinen	70 (7)	-	beach	27.68	129.00	AT6
Okinawajima						
Zanpa Cape	90 (9)	89 (9)	cliff	26.44	127.71	OO14
Kyan Cape	80 (8)	67 (7)	cliff	26.08	127.66	OO19
Takashiho	80 (8)	29 (2)	rock	26.40	127.72	OO16
Hyakuna	70 (7)	18 (2)	beach	26.14	127.80	OO22
Miyakojima						
Nanamata Coast	29 (3)	40 (4)	cliff	24.73	125.41	SM8
Shinjyo	80 (8)	19 (2)	beach	24.75	125.44	SM10
Ishigakijima						
Maezato	50 (5)	30 (3)	cliff	24.33	124.18	SI9
Oganzaki	79 (8)	20 (2)	rock	24.45	124.08	SI12
Shiraho	79 (8)	20 (2)	beach	24.39	124.25	SI7
Minami-Daitojima						
Shintō	138 (14)	130 (13)	rock	25.86	131.27	DM2
Ogasawara Archipelago						
Hahajima						
Nakanodaira	80 (8)	-	cliff	26.63	142.18	BH4
Minamizaki	79 (8)	-	beach	26.61	142.18	BH5
Total	1173 (118)	612 (63)				

表 4-2. AIC を用いたモデル選択の結果

Table 4-2. Summary of model ranking using the Akaike information criterion (*AIC*)

Model ranks	Model structure			ΔAIC
	Fruit morph	Habitat type	Fruit morph: Habitat type	
Size of indigestive part of fruit				
1	+	+	+	0.00
2	+	+		0.94
3	+			29.02
4		+		185.93
5				214.61
Fruit size				
1	+	+		0.00
2		+		0.91
3	+	+		2.19
4				49.50
5	+			42.47
Sugar content of pulp				
1	+	+		0.00
2	+	+	+	5.17
3		+		14.35
4	+			56.72
5				77.46

Fruit morph means two fruit types, one type having cork and pulp (C- morph) and the other type having only pulp (NC-morph). ΔAIC is the delta weight (difference between the AIC for a given model and the best fitting model).

第五章 果実二型の地理的遺伝構造と遺伝子流動

5 - 1 序論

近年の次世代シーケンサーの普及によって、多様な生物において大量の遺伝情報を用いたゲノムワイドな生態・進化ゲノミクス研究が行われるようになった (Stapley *et al.* 2010)。その手法の一つである RAD シーケンシング (restriction-site associated DNA sequencing; RAD-seq) は制限酵素で切断したゲノム DNA 断片の塩基配列を次世代シーケンサーで読むことにより、SNP (Single Nucleotide Polymorphism : 一塩基多型) の遺伝マーカーを大量に作成して遺伝子判定を行う手法であり、クサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. のようなゲノム情報がない非モデル生物にも適応可能であること、簡便で経済的に優れていることから注目を集めている (Stapley *et al.* 2010、柿岡 2013)。RAD-seq による SNP マーカーを用いた解析は、従来の方法と比べて詳細な生物集団の歴史の解明、適応進化に関わる遺伝子の探索などの解析に有効である (Stapley *et al.* 2010、柿岡 2013)。例えば、非モデル生物であるカ的一种 *Wyeomyia smithii* について最終氷期後の比較的最近分化した個体群の系統進化の歴史を RAD-seq 法を用いた遺伝情報を用いて、ミトコンドリア遺伝子の遺伝情報よりも詳細に明らかにした研究がある (Emerson *et al.* 2010)。また、RAD-seq 法を用いた遺伝解析は大量の遺伝情報を用いることによって、地理的遺伝構造や遺伝子流動の推定においても、これまでのマイクロサテライトマーカーなどと比べて詳細な理解が得られると期待できる。

クサトベラは太平洋とインド洋の熱帯・亜熱帯地域の海岸に広く分布していることから、本種は分布域内で遺伝的交流を維持する優れた長距離散布能力を持っていると考えられる。海を隔てた長距離間の遺伝子流動の存在は近年の分子解析データによって、多

くの生物で明らかになっている (de Queiroz 2005、Takayama *et al.* 2006、Hanaoka *et al.* 2014)。

クサトベラの代表的な種子散布者である海流と鳥は代表的な長距離散布要因となりうるが、その分散経路は異なると推測される (Gillespie *et al.* 2012)。例えば、生育地環境の異なる集団では海流と鳥による散布頻度が異なることで、遺伝子流動のパターンが異なるかもしれない。また、多数の島が連なった島弧である南西諸島内 (大東諸島を除く) では、大東諸島や小笠原諸島のような孤立した諸島と比べて鳥の移動が見られるため、鳥散布による遺伝子流動量が高くなるかもしれない。一方で、大東諸島および小笠原諸島の諸島間は、海によって孤立した諸島では、海流散布のほうが優れているかもしれない。そこで、本章ではクサトベラにおける海流と鳥散布能力をもつ C 型と鳥散布能力のみをもつ NC 型の、空間的遺伝構造と地理的距離と遺伝子流動量の関係について明らかにした。

5 - 2 方法

RAD-seq

DNA 抽出するための葉のサンプルは南西諸島と小笠原諸島の 6 島 17 サイト合計 96 個体 (C 型 51 個体、NC 型 40 個体、中間型 (以下、M 型) 5 個体) で採集した (図 5-1、表 5-1) を対象とした。各サイトで C 型と NC 型につき 3 個体を採集したが、砂浜のサイトでは NC 型個体が少なく目標数を採集できなかった。採集した葉はシリカゲルとともにビニール袋に入れて乾燥させて常温で保存した。

各サンプルのゲノムの DNA 抽出は、市販 DNA 抽出キット (*DNeasy Plant Mini Kit*, QIAGEN) を用いて行った。抽出された各サンプルの DNA の濃度を *Qubit[®] 2.0 Fluorometer* (Life Technologies Corporation) を用いて測定し、2ng/μL、分量 5μL 以上に調整した。その後、ゲノム全体を *BglII* と *NdeI* の制限酵素で切断後、2 種類の Y 型アダプターのライゲーションを行い、PCR によって両端に異なる Y 型アダプターをもつ断片のみを PCR 増幅した。完成した RAD ライブラリは BGI 社によって次世代シーケンサーの HiSeq (illumina 社) を用いてシーケンシングを行い、切断した部分の配列を読んだ (1read: 49bp)。これらの解読された塩基配列は、FastQC (Andrews 2010) を用いてリード数、リード長などの基本的な情報が確認され、クオリティが低いリードが除去された。96 個体から合計約 78,351,718 reads (中央値: 812,194 reads、Q1- Q3: 625,234 – 987,587 reads) が得られた。南大東島西港で採集した NC 型 1 個体は 607 reads しか得られなかったため、以後の解析から除外した。得られた RAD シーケンスデータから解析ソフト *Stacks* (Catchen *et al.* 2011) を用いて SNP マーカーを検出した。検出された 95 個体の半分以下の個体が欠損値をもつ 4421 座と 95 個体すべてが欠損値のない 449 座の SNP マーカーを、以下で述べる空間的遺伝構造と遺伝子流動を推定するための解析に使用した。

データ解析

空間的遺伝構造

空間的遺伝構造の解析では 95 個体を対象に、欠損値が 50%以下の 4421 座の SNP マーカーを用いて行った。解析ソフトは *STRUCTURE* (Pritchard *et al.* 2000) を使用した。この方法はサンプル個体の遺伝子座の情報から、地理的な情報を考慮せずに何個の集団、つまりクラスター (K) に区分されるかを推定する。解析は Admixture model-Allele frequency correlated model を用いた。Admixture model では、各個体は K 個のクラスターのうち、複数のクラスターに由来しており、個体内に複数のクラスターが混合することを仮定している。Allele frequency independent model では、各クラスターは、一つの共通祖先集団から同時に分化し、その後に異なる浮動の影響を受けたと仮定している。パラメーターの設定は、 $K = 1-12$ のそれぞれの K について burn-in 100,000 回の後、100,000 回のマルコフ連鎖モンテカルロシミュレーションを独立に 15 回試行した。連続する K 間における対数尤度の変化率である ΔK を *STRUCTURE HARVESTER* (Earl and vonHoldt 2012) を用いて算出し、 ΔK が最も高い K を最適なクラスターであると推定した (Evanno *et al.* 2005)。

遺伝子流動

遺伝子流動量の推定には、欠損値のない 449 座の SNP マーカーを用いた。解析ソフトはコアレセントベースの *MIGRATE-N* (Beerli and Felsenstein 1999, 2001) を使用した。サンプルは先述した南西諸島と小笠原諸島で採集した 96 個体のうち、6 島 12 サイトの 61 個体を用いた (C 型 : 36 個体、NC 型 : 25 個体 ; 表 5-1 の*印)。南西諸島と小笠原諸島間の地理的距離は 1,000 km 以上、南西諸島内の島間の地理的距離はおよそ 100km ~700 km の範囲で位置している (表 5-2)。*MIGRATE-N* は、mutation-scaled の有効個体群サイズ θ と mutation-scaled の移住率 M を推定する (Beerli and Felsenstein 1999, 2001)。

$\theta = 4Ne\mu$ であり、 Ne は有効集団サイズ、 μ は各遺伝子座の世代ごとの突然変異率を示す。 $M = m/\mu$ であり、 m は集団間の世代ごとの移住率を示す。各サンプルの個体間における C 型→C 型、NC 型→NC 型、C 型→NC 型、NC 型→NC 型の θ と M を推定し、 $\theta \times M$ を世代ごとの遺伝子流動量とした。ランの設定は、最尤法、Datatype = Allelic data、Short chain = 10、Long chain = 3、Numbers of recorded genealogies = 500 (Short chain)、5000 (Long chain)、Sampling increment = 100 (Short chain、Long chain) とした。それぞれの遺伝子流動量と地理的距離の相関を調べるために、説明変数が地理的距離、応答変数が $\theta \times M$ の直線回帰を解析ソフト R (R Core Team 2012) の *lm* 関数を用いて算出した。C 型→C 型と NC 型→NC 型、および C 型→NC 型と NC 型→C 型の得られた回帰式について、平行性の検定と共分散分析を行った。

5 - 3 結果

空間的遺伝構造

STRUCTURE の結果より、 $K=2$ では南西諸島（徳之島、沖縄本島、宮古島、石垣島、南大東島）と小笠原諸島（母島）の間で地理的な遺伝構造が見られた。 $K=3$ では、南大東島、南大東島をのぞく南西諸島、小笠原諸島で地理的な遺伝的構造が見られた。一方で $K=1$ から 15 のすべてのクラスターにおいて、C 型、NC 型、および M 型の個体間では遺伝構造が見られなかった。*STRUCTURE HARVESTER* の結果より、 ΔK 値は $K=2$ と 3 で高い値を示し、最も高い値の $K=3$ が最適なクラスターであると推定された（図 5-2）。図 5-3 の $K=2$ の F_{st} 値は、南西諸島集団で主要なクラスター（緑色； $F_{st2} = 0.20$ ）が小笠原諸島集団で主要なクラスター（黄色； $F_{st1} = 0.44$ ）よりも低い値を示した。 $K=3$ の F_{st} 値は、大東諸島集団をのぞく南西諸島集団で最も低く（緑色； $F_{st3} = 0.14$ ）、南大東島集団の主要なクラスターで最も高かった（紫色； $F_{st2} = 0.65$ ）。

遺伝子流動量

MIGRATE-N を用いた解析より、各島間の果実型間の θ と M の推定値と 95 % 信頼区間の値が得られた（付表 5-1）。遺伝子流動量 ($\theta \times M$) は同じ果実型の個体間（C 型 → C 型、NC 型 → NC 型）だけでなく、異なる果実型の個体間（C 型 → NC 型、NC 型 → C 型）でも存在した（図 5-4、図 5-5）。それぞれの回帰式は、C 型 → C 型； $y = -8.3E-05x + 1.341, R^2 = 0.031, P = 0.0217$ 、NC 型 → NC 型； $y = -0.0006x + 1.763, R^2 = 0.189, P < 0.00001$ 、C 型 → NC 型； $y = -0.0002x + 1.669, R^2 = 0.039, P = 0.0069$ 、NC 型 → C 型； $y = -0.0003x + 1.7352, R^2 = 0.047, P = 0.0028$ となり、C 型 → C 型の回帰方程式にのみ有効性が見られなかった。C 型 → C 型、NC 型 → NC 型、C 型 → NC 型、および NC 型 → C 型の個体間の遺伝子流動量は、地理的距離との間に負の相関が見られ、距離とともに遺伝子流動量が減少する傾

向が見られた (Pearson's product-moment correlation : C 型→C 型 ; $R = -0.177$ 、 $P < 0.05$ 、C 型→NC 型 ; $R = -0.209$ 、 $P < 0.05$ 、NC 型→NC 型 ; $R = -0.435$ 、 $P < 0.00001$ 、NC 型→C 型 ; $R = -0.259$ 、 $P < 0.05$)。これらの負の相関は NC 型→NC 型で最も強く、C 型→C 型で最も弱かった。

C 型→C 型と NC 型→NC 型の遺伝子流動量と地理的距離の直線回帰の傾きは有意な違いが見られ ($F=24.79$ 、 $p < 0.00001$)、島内および諸島内の近い距離では NC 型→NC 型、諸島間の遠い距離では C 型→C 型の遺伝子流動量が高い傾向が見られた (図 5-4、表 5-2)。一方で C 型→NC 型と NC 型→C 型の遺伝子流動と地理的距離の関係には有意な違いが見られなかった (図 5-5 ; $F = 0.339$ 、 $p = 0.56$)。

4 - 4 考察

クサトベラの地理的遺伝構造は最適なクラスターとして推定された $K=3$ およびその次の $K=2$ において南西諸島と小笠原諸島の集団間で明瞭な分化が見られた。この原因の一つとして、これらの諸島間が地理的に 1000 km 以上離れていること、諸島間に強い海流が流れていないこと、鳥が移動しやすい飛び石状の島が存在しないことの3つが考えられる。クサトベラと同様に種子が海流散布能力を持つ広域分布種のテリハボク *Calophyllum inophyllum* でも EST-SSR マーカーを用いた遺伝構造解析で、この二つの諸島間の集団に明瞭な分化が見られる (Hanaoka *et al* 2014)。南西諸島内では北西部の海洋に北上する強い黒潮海流が流れていること、島弧状に島が存在することから、海流と鳥による遺伝子流動の両方が頻繁に生じている可能性がある。

遺伝構造解析の F_{st} 値は $K=2$ では南西諸島集団で、 $K=3$ では大東諸島を除く南西諸島集団で最も低いことから、これらの集団は他の集団よりも祖先的であると推測された。また、 $K=3$ の大東諸島の集団で F_{st} 値が最も高いことは、これらの集団に大きな遺伝的浮動が過去に生じたことが推測された。南西諸島集団のうち、大東列島に位置する南大東島の集団で地理的遺伝構造が見られた原因は、大東諸島が琉球弧の島ではなく、沖縄本島から東に約 400 km 離れた場所に孤立して位置するためだと考えられる。

$K=3$ において、南大東島集団のうち南西諸島の他の島と同じクラスターを持つ個体はいくつか見られた。この原因は、これらの個体は港の公園付近で採集されたものであるため、他の南西諸島の島から移入された可能性もある。

遺伝子流動量は C 型→C 型、NC 型→NC 型、C 型→NC 型、NC 型→NC 型のすべての個体間で、地理的距離が遠くなるにつれて低下した。海による隔離は鳥被食散布と海流散布の両方の遺伝的交流を減少させる要因となると考えられる。遺伝子流動量は長距離間である南西諸島と小笠原諸島の間で C 型→C 型が NC 型→NC 型よりも高いことか

ら、海流による種子散布が長距離分散に貢献していると考えられる。C型→C型はNC型→NC型と比べて遺伝子流動量と地理的距離の間の負の相関が弱かった。このことは、海流は鳥による散布と比べて、地理的距離に比較的影響を受けずに、安定した分散経路が存在すると考えられる。クサトベラと同様に、汎熱帯的に広域分布する海岸植物であるオオハマボウにおける、マイクロサテライトマーカーを用いた遺伝解析の結果でも、同様に地理的に離れた長距離の島間で遺伝的交流があることが推測されている

(Takayama *et al.* 2006、Takayama *et al.* 2008)。一方で、NC型→NC型は、島内および諸島内の近距離間でC型→C型よりも遺伝子流動量が高かった。鳥被食散布の植物について、母樹から種子や実生の散布距離を調べた先行研究でも、近距離に散布される頻度が最も高いことが知られている (Jordano *et al.* 2006)。三章の結果より、NC型果実は鳥被食散布により優れていると考えられるので、鳥による種子散布が遺伝子流動のパターンに影響しているのかもしれない。

遺伝構造解析の結果より、果実型の異なる個体間で明瞭な遺伝的構造が見られないことから、果実型間よりも島間で遺伝的分化の程度が高いことが示唆された。また、遺伝子流動量の結果より、異なる果実型間でも遺伝子流動量が存在したことから、送粉等による遺伝子流動が生じていると考えられた。二章で異なる果実型間を交配させても結実して発芽能力があること、葉緑体と核DNAの一部の塩基配列に違いがみられないことから種内変異である可能性を述べたが、本章の結果でもこの考察が支持された。

今回の調査地である南西諸島と小笠原諸島は本種の分布北限に位置する限定した範囲である。本種は太平洋とインド洋の熱帯と亜熱帯地域に広く分布しているため、分布域全体で遺伝子流動量を調べた場合、鳥と海流における長距離散布者としての機能の違いをより詳しく理解できると期待される。たとえば、南西諸島から南につづく、マレーシア、フィリピン、インドネシア、オーストラリアまでの区間は多くの鳥類が渡りのルートとして利用している (Gillespie *et al.* 2012)。この地域間のクサトベラの遺伝子流動

量は、鳥被食散布能力に優れた NC 型のほうが C 型よりも高いかもしれない。一方で、ハワイ諸島、マルキーズ諸島などの南太平洋に点在する島間のクサトベラの遺伝子流動量は、海流散布能力に優れた果実を持つ C 型個体の方が NC 型個体よりも高いかもしれない。

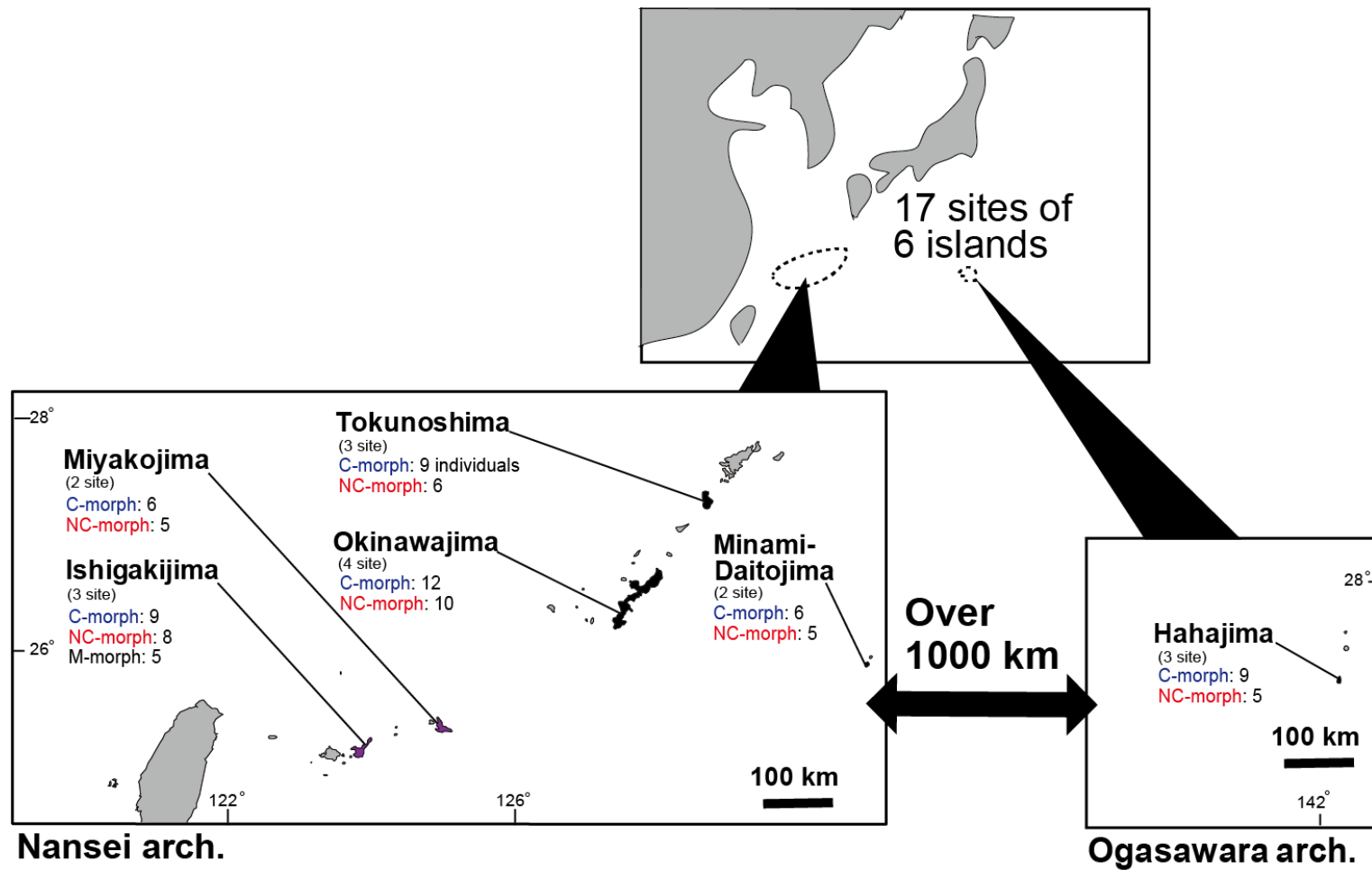


図 5-1. サンプル採集地

Fig. 5-1. Sampling site map.

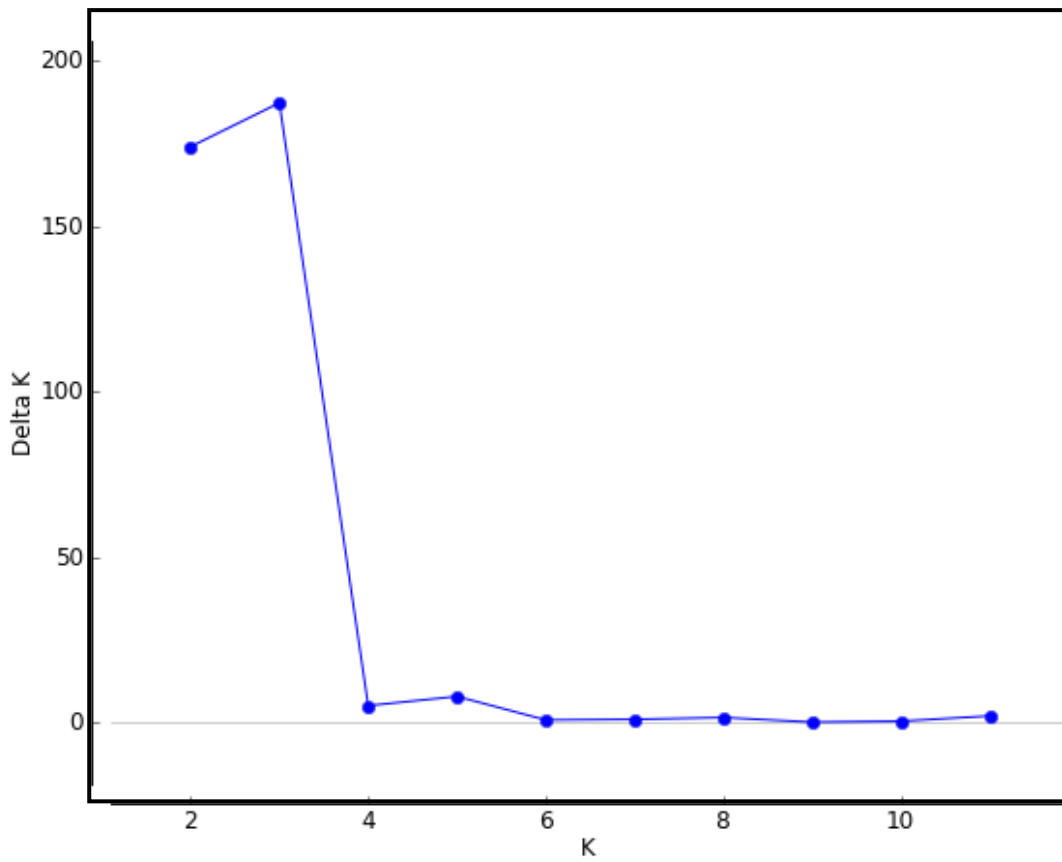


图 5-2.

Fig. 5-2. Graphical plot of ΔK values from the result of *STRUCTURE HARVESTER*.

ΔK is mean $(|L''(K)| / sd(L(K)))$. The maximum value of ΔK was considered to be the exact values of K ($K=3$).

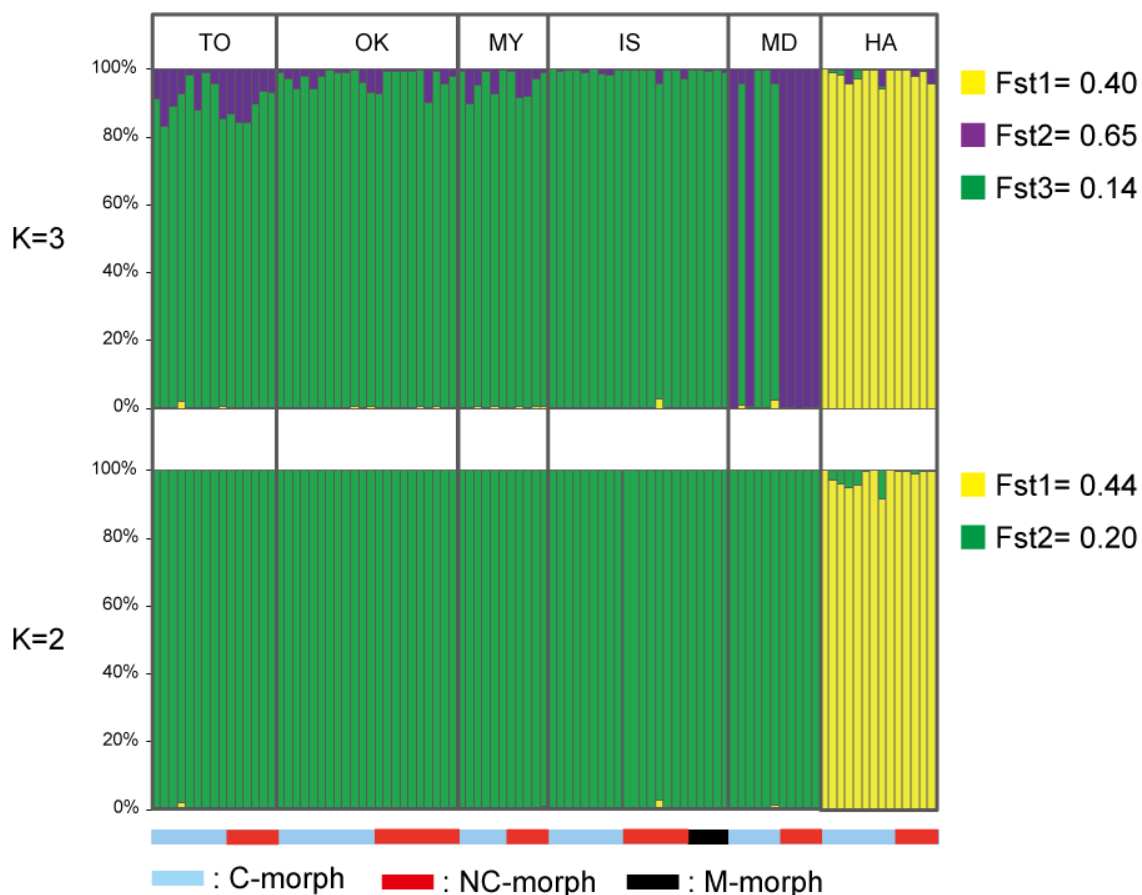


図 5-3. 遺伝構造解析の結果

$K=2$ (上) と 3 (下)。縦棒が 1 個体に相当し、各個体が保持する K の割合を示す。TO : 徳之島、OK : 沖縄本島、MY : 宮古島、IS : 石垣島、MD : 南大東島、HA : 母島。

Fig. 5-3. Result of a STRUCTURE analysis with $K = 3$ (upper diagram), and $K= 2$ (lower diagram). Stacked bar from the results of STRUCTURE analysis showing the six island populations of the two morphs. Each vertical line represents an individual and colors represent the inferred ancestry from K ancestral population. The F values of each cluster are shown to the right. TO: Tokunoshima, OK: Okinawajima, MY: Miyakojima, IS: Ishigakijima, MD: Minami-Daitojima, and HA: Hahajima.

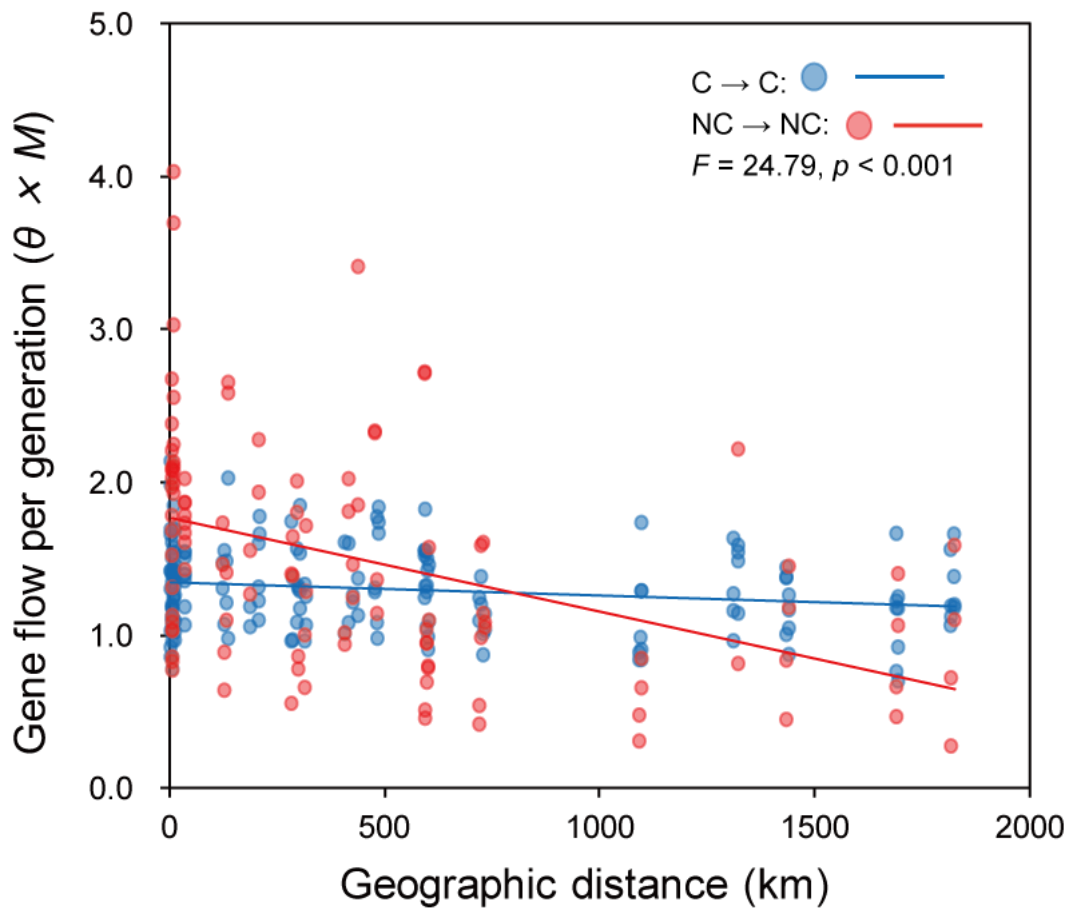


図 5-4. 同じ果実型間の遺伝子流動と地理的距離の関係

θ : Mutation-scaled の有効個体群サイズ、 M : Mutation-scaled の移住率。

Fig. 5-4. Relationship between gene flow and geographic distance within same morphs. θ :

Mutation-scaled effective population size, M : Mutation-scaled effective immigration rate.

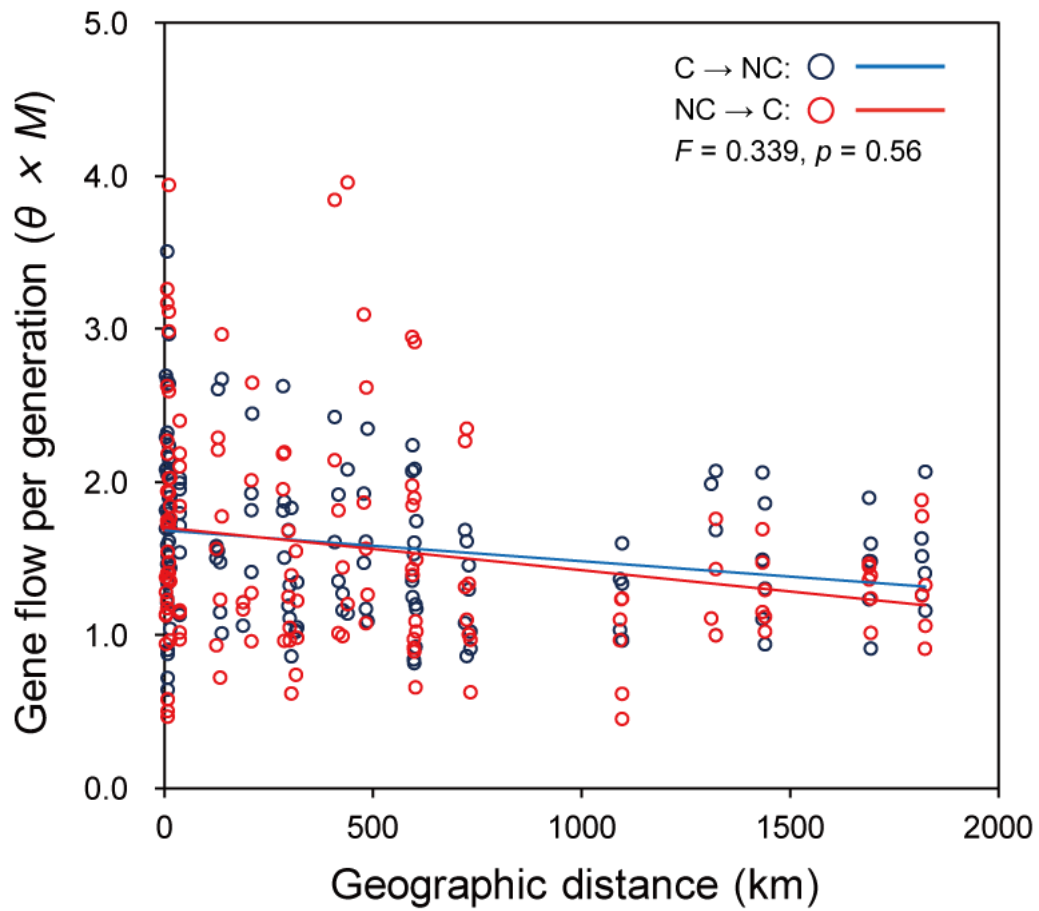


図 5-5. 異なる果実型間の遺伝子流動と地理的距離の関係

θ : Mutation-scaled の有効個体群サイズ、 M : Mutation-scaled の移住率。

Fig. 5-5. Relationship between gene flow and geographic distance between different morphs. θ :

Mutation-scaled effective population size, M : Mutation-scaled effective immigration rate

表 5-1. サンプル採集地

星印は *MIGRATE-N* の解析に用いたサンプルを示す。

Table 5-1. Sampling site, sample size, and location. Asterisks denote used samples of

MIGRATE-N analysis.

Site	Number of samples			Habitat environment	Latitude	Longitude	Abbreviations in Figure3-2 and 3-3
	C-morph	NC-morph	M-morph				
Nansei archipelago							
Tokunoshima							
Inutabu	3*	3*		cliff	27.72	128.88	AT5
Sakibusasaki	3	3		rock	27.89	128.90	AT1
Kinen	3*	0		beach	27.68	129.00	AT6
Okinawajima							
Zanpa	3*	3*		cliff	26.44	127.71	OO14
Kiyan	3	3		cliff	26.08	127.66	OO19
Takashiho	3	2		rock	26.40	127.72	OO16
Hyakuna	3*	2*		beach	26.14	127.80	OO22
Miyakojima							
Nanamata	3*	3*		cliff	24.73	125.41	SM8
Shinjyo	3*	2*		beach	24.75	125.44	SM10
Ishigakijima							
Maezato	3*	3*	1	cliff	24.33	124.18	SI9
Oganzaki	3	3	3	rock	24.45	124.08	SI12
Shiraho	3*	2*	1	beach	24.39	124.25	SI7
Minami-Daitojima							
Nishi Port	3*	2*		cliff	25.84	131.22	DM3
Shintō	3*	3*		rock	25.86	131.27	DM2
Ogasawara archipelago							
Hahajima							
Shizukazawa	3	3		inland	26.64	142.16	-
Nakanodaira	3*	2*		cliff	26.63	142.18	BH4
Minamizaki	3*	0		beach	26.61	142.18	BH5
Total	51	39	5				

表 5-2. *MIGRATE-N* の解析で使ったサンプルにおけるサイト間の地理的距離 (km)

Table 5-2. Geographic distance (km) among sites used samples of *MIGRATE-N* analysis.

Site	Nansei archipelago						Ogasawara archipelago					
	Tokunoshima (TO)		Okinawajima (OK)		Miyakojima (MY)		Ishigakijima (IS)		Minami-Daitojima(MD)		Hahajima (HA)	
	Inutabu	Kinen	Zanpa	Hyakuna	Nanamata	Shinjo	Maezato	Shiraho	Nishi	Shintō	Nakanodaira	Minamizaki
TO	Inutabu	12	187	207	482	477	603	593	317	314	1322	1322
	Kinen		207	209	486	483	593	599	303	303	1311	1311
OK	Zanpa			35	299	296	426	438	356	359	1440	1440
	Hyakuna				286	283	416	407	344	347	1434	1434
MY	Nanamata					5	132	123	597	601	1694	1694
	Shinjo						146	127	594	598	1690	1690
IS	Maezato							9	729	733	1825	1824
	Shiraho								720	724	1817	1816
MD	Nishi									6	1097	1097
	Shintō										1092	1095
HA	Nakanodaira											2
	Minamizaki											

付表 5-1. MIGRATE-N の解析結果の詳細

Appendix 5-1. The result of *MIGRATE-N* analyses for 12 sites of the six islands. The numbers in parenthesis show the 95 % confidence interval. θ : Mutation-scaled effective population size,

M : Mutation-scaled effective immigration rate

Between Tokunoshima and Okinawajima						Between Tokunoshima and Miyakojima					
θ						θ					
Tokunoshima (TO)						Tokunoshima (TO)					
$\theta 1$: C-morph in Inutabu						0.09 (0.09-0.09)					
$\theta 2$: NC-morph in Inutabu						0.10 (0.1-0.11)					
$\theta 3$: C-morph in Kinen						0.13 (0.13-0.14)					
Okinawajima (OK)						Miyakojima (MY)					
$\theta 4$: C-morph in Hyakuna						0.13 (0.12-0.13)					
$\theta 5$: NC-morph in Hyakuna						0.11 (0.1-0.11)					
$\theta 6$: C-morph in Zanpa						0.10 (0.09-0.1)					
$\theta 7$: NC-morph in Zanpa						0.09 (0.09-0.09)					
M						M					
$\theta \times M$						$\theta \times M$					
Within site						Within site					
TO	$M2 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	13.10	(12.39-13.85)	1.34	TO	$M2 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	17.01	(16.16-17.9)	1.97
	$M1 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	15.15	(14.34-15.99)	1.38		$M1 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	11.84	(11.19-12.52)	1.18
OK	$M5 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	21.77	(20.82-22.75)	2.38	MY	$M5 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	15.91	(15.16-16.68)	1.50
	$M4 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	23.49	(22.47-24.53)	2.98		$M4 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	14.33	(13.61-15.08)	1.69
	$M7 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	13.58	(12.85-14.35)	1.24		$M7 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	22.69	(21.7-23.71)	3.21
	$M6 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	12.74	(12.01-13.49)	1.24		$M6 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	22.17	(21.21-23.17)	1.96
Within island						Within island					
TO	$M1 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	10.60	(9.94-11.29)	0.97	TO	$M1 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	13.25	(12.55-13.96)	1.32
	$M2 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	9.44	(8.83-10.08)	0.97		$M2 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	11.66	(10.98-12.36)	1.35
	$M3 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	12.68	(11.96-13.41)	1.70		$M3 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	14.21	(13.43-15.03)	1.54
	$M3 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	12.74	(11.99-13.51)	1.70		$M3 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	13.29	(12.58-14.03)	1.44
OK	$M4 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	12.18	(11.47-12.91)	1.54	MY	$M4 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	12.79	(12.05-13.55)	1.51
	$M4 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	15.40	(14.6-16.24)	1.95		$M4 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	29.77	(28.66-30.91)	3.51
	$M5 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	19.99	(19.08-20.92)	2.19		$M5 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	20.61	(19.67-21.58)	1.94
	$M5 \rightarrow 7$	NC \rightarrow NC	17.07	(16.22-17.94)	1.87		$M5 \rightarrow 7$	NC \rightarrow NC	22.09	(21.12-23.09)	2.08
	$M6 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	15.85	(15.06-16.66)	1.54		$M6 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	12.57	(11.9-13.26)	1.11
	$M6 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	20.82	(19.85-21.82)	2.02		$M6 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	15.34	(14.6-16.11)	1.35
	$M7 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	12.76	(12.04-13.52)	1.16		$M7 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	23.04	(22.13-23.98)	3.26
	$M7 \rightarrow 5$	NC \rightarrow NC	20.48	(19.53-21.47)	1.86		$M7 \rightarrow 5$	NC \rightarrow NC	18.89	(18.07-19.74)	2.67
Within archipelago						Within archipelago					
TO \rightarrow OK	$M1 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	13.01	(12.29-13.76)	1.19	TO \rightarrow MY	$M1 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	10.84	(10.22-11.49)	1.08
	$M1 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	13.33	(12.59-14.1)	1.21		$M1 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	11.75	(11.09-12.43)	1.17
	$M2 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	11.88	(11.17-12.62)	1.22		$M2 \rightarrow 4$	NC \rightarrow C	13.49	(12.8-14.2)	1.56
	$M2 \rightarrow 5$	NC \rightarrow NC	15.18	(14.39-16)	1.55		$M2 \rightarrow 5$	NC \rightarrow NC	11.73	(11.07-12.4)	1.36
	$M1 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	14.41	(13.64-15.22)	1.31		$M1 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	13.11	(12.36-13.88)	1.31
	$M1 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	19.94	(19.01-20.9)	1.82		$M1 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	19.31	(18.4-20.24)	1.92
	$M2 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	12.47	(11.77-13.19)	1.28		$M2 \rightarrow 6$	NC \rightarrow C	16.09	(15.26-16.96)	1.87
	$M2 \rightarrow 7$	NC \rightarrow NC	18.90	(17.98-19.84)	1.93		$M2 \rightarrow 7$	NC \rightarrow NC	20.11	(19.2-21.06)	2.33
	$M3 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	9.15	(8.54-9.78)	1.22		$M3 \rightarrow 4$	C \rightarrow C	15.38	(14.64-16.14)	1.67
	$M3 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	10.56	(9.9-11.24)	1.41		$M3 \rightarrow 5$	C \rightarrow NC	10.08	(9.48-10.7)	1.09
	$M3 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	12.40	(11.69-13.14)	1.66		$M3 \rightarrow 6$	C \rightarrow C	16.95	(16.1-17.82)	1.84
	$M3 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	18.29	(17.4-19.21)	2.45		$M3 \rightarrow 7$	C \rightarrow NC	21.69	(20.74-22.67)	2.35
OK \rightarrow TO	$M4 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	12.62	(11.9-13.37)	1.60	MY \rightarrow TO	$M4 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	15.05	(14.25-15.87)	1.77
	$M4 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	15.19	(14.38-16.03)	1.93		$M4 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	13.68	(12.97-14.4)	1.61
	$M5 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	18.39	(17.54-19.27)	2.01		$M5 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	11.45	(10.75-12.19)	1.08
	$M5 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	20.81	(19.87-21.79)	2.28		$M5 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	12.11	(11.46-12.8)	1.14
	$M4 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	14.00	(13.24-14.79)	1.78		$M4 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	14.75	(14.02-15.5)	1.74
	$M5 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	24.22	(23.22-25.24)	2.65		$M5 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	13.44	(12.74-14.16)	1.26
	$M6 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	10.84	(10.18-11.53)	1.05		$M6 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	14.54	(13.76-15.36)	1.28
	$M6 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	10.92	(10.23-11.65)	1.06		$M6 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	16.70	(15.9-17.52)	1.47
	$M7 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	12.84	(12.12-13.58)	1.17		$M7 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	21.87	(20.91-22.86)	3.09
	$M7 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	13.91	(13.13-14.72)	1.27		$M7 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	16.41	(15.64-17.21)	2.32
	$M6 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	11.29	(10.61-12)	1.10		$M6 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	11.09	(10.45-11.75)	0.98
	$M7 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	10.55	(9.9-11.22)	0.96		$M7 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	18.50	(17.69-19.34)	2.62

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Tokunoshima and Ishigakijima						Between Tokunoshima and Minami-Daitojima					
θ						θ					
Tokunoshima (TO)						Tokunoshima (TO)					
$\theta 1$: C-morph in Inutabu		0.10	(0.1-0.11)			$\theta 1$: C-morph in Inutabu		0.10	(0.09-0.1)		
$\theta 2$: NC-morph in Inutabu		0.14	(0.13-0.14)			$\theta 2$: NC-morph in Inutabu		0.14	(0.13-0.14)		
$\theta 3$: C-morph in Kinen		0.10	(0.1-0.1)			$\theta 3$: C-morph in Kinen		0.13	(0.13-0.14)		
Ishigakijima (IS)						Minami-Daitojima (MD)					
$\theta 4$: C-morph in Maezato		0.10	(0.1-0.11)			$\theta 4$: C-morph in Shintō		0.09	(0.09-0.09)		
$\theta 5$: NC-morph in Maezato		0.09	(0.09-0.09)			$\theta 5$: NC-morph in Shintō		0.07	(0.07-0.07)		
$\theta 6$: C-morph in Shiraho		0.09	(0.09-0.09)			$\theta 6$: C-morph in Nishi		0.11	(0.11-0.12)		
$\theta 7$: NC-morph in Shiraho		0.16	(0.15-0.17)			$\theta 7$: NC-morph in Nishi		0.13	(0.12-0.14)		
			<i>M</i>	$\theta \times M$					<i>M</i>	$\theta \times M$	
Within site						Within site					
TO	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	15.69	(14.92-16.5)	2.14	TO	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	16.79	(15.96-17.65)	2.29
	<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	12.55	(11.87-13.26)	1.28		<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	13.89	(13.14-14.67)	1.35
IS	<i>M5</i> → <i>4</i>	NC→C	15.91	(15.17-16.68)	1.43	MD	<i>M5</i> → <i>4</i>	NC→C	17.20	(16.31-18.13)	1.20
	<i>M4</i> → <i>5</i>	C→NC	14.73	(13.96-15.52)	1.51		<i>M4</i> → <i>5</i>	C→NC	13.18	(12.45-13.93)	1.19
	<i>M7</i> → <i>6</i>	NC→C	25.28	(24.24-26.35)	4.02		<i>M7</i> → <i>6</i>	NC→C	6.85	(6.32-7.41)	0.89
	<i>M6</i> → <i>7</i>	C→NC	22.45	(21.5-23.44)	1.99		<i>M6</i> → <i>7</i>	C→NC	12.20	(11.34-13.09)	1.40
Within island						Within island					
TO	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	12.33	(11.64-13.05)	1.26	TO	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	10.45	(9.81-11.12)	1.02
	<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	12.95	(12.23-13.7)	1.76		<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	13.51	(12.79-14.26)	1.84
	<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	10.83	(10.19-11.49)	1.09		<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	12.70	(11.98-13.45)	1.68
	<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	10.34	(9.74-10.97)	1.04		<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	14.35	(13.6-15.14)	1.90
IS	<i>M4</i> → <i>6</i>	C→C	17.99	(17.11-18.9)	1.85	MD	<i>M4</i> → <i>6</i>	C→C	11.52	(10.84-12.23)	1.04
	<i>M4</i> → <i>7</i>	C→NC	25.77	(24.74-26.82)	2.64		<i>M4</i> → <i>7</i>	C→NC	19.92	(18.82-21.06)	1.79
	<i>M5</i> → <i>6</i>	NC→C	21.54	(20.57-22.54)	1.93		<i>M5</i> → <i>6</i>	NC→C	8.30	(7.73-8.9)	0.58
	<i>M5</i> → <i>7</i>	NC→NC	23.13	(22.15-24.13)	2.07		<i>M5</i> → <i>7</i>	NC→NC	18.79	(17.71-19.91)	1.31
	<i>M6</i> → <i>4</i>	C→C	12.50	(11.84-13.19)	1.11		<i>M6</i> → <i>4</i>	C→C	13.34	(12.56-14.16)	1.53
	<i>M6</i> → <i>5</i>	C→NC	18.24	(17.37-19.12)	1.61		<i>M6</i> → <i>5</i>	C→NC	7.87	(7.32-8.46)	0.90
	<i>M7</i> → <i>4</i>	NC→C	18.78	(17.97-19.62)	2.98		<i>M7</i> → <i>4</i>	NC→C	13.32	(12.51-14.15)	1.73
	<i>M7</i> → <i>5</i>	NC→NC	23.25	(22.29-24.24)	3.69		<i>M7</i> → <i>5</i>	NC→NC	8.35	(7.74-8.98)	1.08
Within archipelago						Within archipelago					
TO → IS	<i>M1</i> → <i>4</i>	C→C	10.66	(10.05-11.3)	1.09	TO → MD	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→C	10.91	(10.25-11.6)	1.06
	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→NC	17.06	(16.24-17.9)	1.74		<i>M1</i> → <i>7</i>	C→NC	13.81	(12.89-14.77)	1.35
	<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→C	10.96	(10.33-11.62)	1.49		<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→C	8.98	(8.38-9.6)	1.22
	<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→NC	11.53	(10.86-12.23)	1.57		<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→NC	12.57	(11.71-13.47)	1.71
	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→C	15.14	(14.33-15.98)	1.55		<i>M1</i> → <i>4</i>	C→C	13.65	(12.86-14.47)	1.33
	<i>M1</i> → <i>7</i>	C→NC	20.26	(19.35-21.19)	2.07		<i>M1</i> → <i>5</i>	C→NC	10.48	(9.83-11.15)	1.02
	<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→C	14.51	(13.73-15.32)	1.98		<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→C	11.36	(10.64-12.1)	1.55
	<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→NC	19.90	(19-20.82)	2.71		<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→NC	7.33	(6.8-7.89)	1.00
	<i>M3</i> → <i>4</i>	C→C	15.09	(14.37-15.85)	1.52		<i>M3</i> → <i>6</i>	C→C	11.60	(10.91-12.31)	1.54
	<i>M3</i> → <i>5</i>	C→NC	13.77	(13.03-14.54)	1.39		<i>M3</i> → <i>7</i>	C→NC	13.83	(12.92-14.78)	1.83
	<i>M3</i> → <i>6</i>	C→C	14.89	(14.08-15.73)	1.50		<i>M3</i> → <i>4</i>	C→C	13.94	(13.14-14.77)	1.85
	<i>M3</i> → <i>7</i>	C→NC	20.72	(19.8-21.66)	2.09		<i>M3</i> → <i>5</i>	C→NC	6.51	(6-7.04)	0.86
IS → TO	<i>M4</i> → <i>1</i>	C→C	14.21	(13.46-14.98)	1.46	MD → TO	<i>M4</i> → <i>1</i>	C→C	10.67	(10.01-11.36)	0.96
	<i>M4</i> → <i>2</i>	C→NC	11.42	(10.76-12.1)	1.17		<i>M4</i> → <i>2</i>	C→NC	11.43	(10.76-12.13)	1.03
	<i>M5</i> → <i>1</i>	NC→C	11.42	(10.76-12.1)	1.02		<i>M5</i> → <i>1</i>	NC→C	10.61	(9.95-11.3)	0.74
	<i>M5</i> → <i>2</i>	NC→NC	12.22	(11.56-12.9)	1.10		<i>M5</i> → <i>2</i>	NC→NC	9.41	(8.79-10.05)	0.66
	<i>M4</i> → <i>3</i>	C→C	15.15	(14.37-15.96)	1.55		<i>M4</i> → <i>3</i>	C→C	13.03	(12.31-13.77)	1.17
	<i>M5</i> → <i>3</i>	NC→C	15.97	(15.18-16.8)	1.43		<i>M5</i> → <i>3</i>	NC→C	8.87	(8.27-9.48)	0.62
	<i>M6</i> → <i>1</i>	C→C	14.06	(13.31-14.83)	1.24		<i>M6</i> → <i>1</i>	C→C	10.90	(10.21-11.62)	1.25
	<i>M6</i> → <i>2</i>	C→NC	15.32	(14.58-16.08)	1.36		<i>M6</i> → <i>2</i>	C→NC	9.14	(8.53-9.79)	1.05
	<i>M7</i> → <i>1</i>	NC→C	18.56	(17.72-19.42)	2.95		<i>M7</i> → <i>1</i>	NC→C	7.56	(7.02-8.14)	0.98
	<i>M7</i> → <i>2</i>	NC→NC	17.12	(16.34-17.92)	2.72		<i>M7</i> → <i>2</i>	NC→NC	9.89	(9.26-10.54)	1.28
	<i>M6</i> → <i>3</i>	C→C	16.06	(15.25-16.9)	1.42		<i>M6</i> → <i>3</i>	C→C	11.21	(10.54-11.9)	1.29
	<i>M7</i> → <i>3</i>	NC→C	18.34	(17.49-19.22)	2.91		<i>M7</i> → <i>3</i>	NC→C	10.71	(10.07-11.38)	1.39

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Tokunoshima and Hahajima						Between Okinawajima and Miyakojima					
θ						θ					
Tokunoshima (TO)						Okinawajima (OK)					
$\theta 1$: C-morph in Inutabu 0.12 (0.12-0.13)						$\theta 1$: C-morph in Hyakuna 0.12 (0.12-0.12)					
$\theta 2$: NC-morph in Inutabu 0.14 (0.14-0.15)						$\theta 2$: NC-morph in Hyakuna 0.10 (0.09-0.1)					
$\theta 3$: C-morph in Kinen 0.13 (0.13-0.14)						$\theta 3$: C-morph in Zanpa 0.09 (0.09-0.1)					
Hahajima (HA)						$\theta 4$: NC-morph in Zanpa 0.09 (0.08-0.09)					
$\theta 4$: C-morph in Nakanodaira 0.11 (0.1-0.11)						Miyakojima (MY)					
$\theta 5$: NC-morph in Nakanodaira 0.08 (0.08-0.08)						$\theta 5$: C-morph in Nanamata 0.08 (0.08-0.09)					
$\theta 6$: C-morph in Minamizaki 0.17 (0.16-0.18)						$\theta 6$: NC-morph in Nanamata 0.08 (0.08-0.08)					
			<i>M</i>		$\theta \times M$				<i>M</i>		$\theta \times M$
Within site						Within site					
TO	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	13.15	(12.48-13.84)	1.88	OK	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	14.36	(13.63-15.11)	1.42
	<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	11.32	(10.74-11.93)	1.37		<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	22.83	(21.81-23.88)	2.73
HA	<i>M5</i> → <i>4</i>	NC→C	19.94	(19.08-20.83)	1.62		<i>M4</i> → <i>3</i>	NC→C	11.71	(11.01-12.44)	1.00
	<i>M4</i> → <i>5</i>	C→NC	19.27	(18.35-20.21)	2.07		<i>M3</i> → <i>4</i>	C→NC	9.63	(8.98-10.3)	0.90
Within island						Within island					
TO	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	12.04	(11.37-12.73)	1.60	MY	<i>M6</i> → <i>5</i>	NC→C	13.45	(12.69-14.24)	1.05
	<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	14.17	(13.46-14.92)	2.03		<i>M5</i> → <i>6</i>	C→NC	12.04	(11.32-12.78)	1.00
	<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	10.19	(9.59-10.8)	1.37		<i>M8</i> → <i>7</i>	NC→C	23.63	(22.6-24.69)	2.69
HA	<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	12.92	(12.3-13.57)	1.74		<i>M7</i> → <i>8</i>	C→NC	23.76	(22.67-24.9)	1.76
	<i>M4</i> → <i>6</i>	C→C	12.10	(11.46-12.77)	1.30	Within island					
	<i>M5</i> → <i>6</i>	NC→C	14.00	(13.32-14.7)	1.14	OK	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	11.71	(11.01-12.44)	1.40
	<i>M6</i> → <i>4</i>	C→C	11.73	(11.08-12.4)	1.98		<i>M1</i> → <i>4</i>	C→NC	15.42	(14.59-16.28)	1.84
	<i>M6</i> → <i>5</i>	C→NC	15.95	(15.12-16.8)	2.69		<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	18.61	(17.72-19.54)	1.84
Among archipelagos						Among archipelagos					
TO → HA	<i>M1</i> → <i>4</i>	C→C	12.78	(12.09-13.5)	1.54		<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→NC	17.48	(16.61-18.38)	1.73
	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→NC	17.17	(16.3-18.07)	2.07		<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	11.35	(10.69-12.04)	1.07
	<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→C	12.31	(11.63-13.01)	1.76		<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	19.13	(18.2-20.1)	1.80
	<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→NC	15.49	(14.67-16.34)	2.22		<i>M4</i> → <i>1</i>	NC→C	11.94	(11.27-12.63)	1.02
	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→C	9.46	(8.91-10.03)	1.14		<i>M4</i> → <i>2</i>	NC→NC	16.74	(15.87-17.64)	1.43
	<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→C	10.01	(9.45-10.6)	1.43	MY	<i>M5</i> → <i>7</i>	C→C	13.13	(12.37-13.93)	1.09
	<i>M3</i> → <i>4</i>	C→C	7.15	(6.64-7.69)	0.96		<i>M5</i> → <i>8</i>	C→NC	25.27	(24.12-26.46)	2.09
	<i>M3</i> → <i>5</i>	C→NC	14.78	(13.98-15.62)	1.99		<i>M6</i> → <i>7</i>	NC→C	15.80	(14.96-16.67)	1.23
	<i>M3</i> → <i>6</i>	C→C	9.44	(8.88-10.02)	1.27		<i>M6</i> → <i>8</i>	NC→NC	21.62	(20.57-22.71)	1.68
HA → TO	<i>M4</i> → <i>1</i>	C→C	13.81	(13.12-14.52)	1.48		<i>M7</i> → <i>5</i>	C→C	15.93	(15.1-16.78)	1.18
	<i>M4</i> → <i>2</i>	C→NC	9.30	(8.76-9.86)	1.00		<i>M7</i> → <i>6</i>	C→NC	16.69	(15.83-17.58)	1.24
	<i>M5</i> → <i>1</i>	NC→C	12.30	(11.65-12.97)	1.00		<i>M8</i> → <i>5</i>	NC→C	19.92	(18.99-20.87)	2.27
	<i>M5</i> → <i>2</i>	NC→NC	10.01	(9.46-10.58)	0.81		<i>M8</i> → <i>6</i>	NC→NC	17.78	(16.9-18.68)	2.03
	<i>M4</i> → <i>3</i>	C→C	10.77	(10.15-11.43)	1.16	Within archipelago					
	<i>M5</i> → <i>3</i>	NC→C	13.66	(12.96-14.39)	1.11	OK → MY	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→C	11.49	(10.79-12.22)	1.37
	<i>M6</i> → <i>1</i>	C→C	9.39	(8.83-9.97)	1.59		<i>M1</i> → <i>6</i>	C→NC	12.59	(11.86-13.36)	1.51
	<i>M6</i> → <i>2</i>	C→NC	9.98	(9.43-10.54)	1.69		<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→C	22.17	(21.2-23.17)	2.20
	<i>M6</i> → <i>3</i>	C→C	9.66	(9.07-10.27)	1.63		<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→NC	16.59	(15.75-17.46)	1.64
							<i>M1</i> → <i>7</i>	C→C	14.57	(13.78-15.41)	1.74
							<i>M1</i> → <i>8</i>	C→NC	21.96	(20.9-23.06)	2.63
							<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→C	22.06	(21.06-23.1)	2.18
							<i>M2</i> → <i>8</i>	NC→NC	14.12	(13.29-15)	1.40
							<i>M3</i> → <i>5</i>	C→C	13.87	(13.11-14.67)	1.30
							<i>M3</i> → <i>6</i>	C→NC	14.11	(13.33-14.92)	1.33
							<i>M4</i> → <i>5</i>	NC→C	12.31	(11.58-13.07)	1.05
							<i>M4</i> → <i>6</i>	NC→NC	10.09	(9.44-10.77)	0.86
							<i>M3</i> → <i>7</i>	C→C	16.65	(15.8-17.54)	1.56
							<i>M3</i> → <i>8</i>	C→NC	17.96	(16.98-18.98)	1.69
							<i>M4</i> → <i>7</i>	NC→C	14.69	(13.88-15.53)	1.25
							<i>M4</i> → <i>8</i>	NC→NC	21.14	(20.1-22.21)	1.80
						MY → OK	<i>M5</i> → <i>3</i>	C→C	15.94	(15.1-16.8)	1.32
							<i>M5</i> → <i>4</i>	C→NC	13.41	(12.64-14.21)	1.11
							<i>M6</i> → <i>3</i>	NC→C	12.41	(11.69-13.15)	0.97
							<i>M6</i> → <i>4</i>	NC→NC	9.99	(9.33-10.67)	0.78
							<i>M5</i> → <i>1</i>	C→C	11.69	(11.04-12.36)	0.97
							<i>M5</i> → <i>2</i>	C→NC	22.61	(21.6-23.66)	1.87
							<i>M6</i> → <i>1</i>	NC→C	12.38	(11.69-13.08)	0.96
							<i>M6</i> → <i>2</i>	NC→NC	17.84	(16.94-18.77)	1.39
							<i>M7</i> → <i>3</i>	C→C	14.62	(13.83-15.43)	1.08
							<i>M7</i> → <i>4</i>	C→NC	16.08	(15.24-16.94)	1.19
							<i>M8</i> → <i>3</i>	NC→C	14.75	(13.95-15.58)	1.68
							<i>M8</i> → <i>4</i>	NC→NC	17.60	(16.72-18.52)	2.01
							<i>M7</i> → <i>1</i>	C→C	12.96	(12.27-13.69)	0.96
							<i>M7</i> → <i>2</i>	C→NC	24.48	(23.42-25.57)	1.81
							<i>M8</i> → <i>1</i>	NC→C	17.14	(16.35-17.95)	1.95
							<i>M8</i> → <i>2</i>	NC→NC	4.85	(4.38-5.34)	0.55

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Okinawajima and Ishigakijima

			θ		
Okinawajima (OK)					
$\theta 1$: C-morph in Hyakuna	0.11	(0.11-0.12)			
$\theta 2$: NC-morph in Hyakuna	0.10	(0.09-0.1)			
$\theta 3$: C-morph in Zanpa	0.11	(0.1-0.11)			
$\theta 4$: NC-morph in Zanpa	0.09	(0.09-0.1)			
Ishigakijima (IS)					
$\theta 5$: C-morph in Maezato	0.09	(0.09-0.1)			
$\theta 6$: NC-morph in Maezato	0.08	(0.08-0.08)			
$\theta 7$: C-morph in Shiraho	0.07	(0.07-0.07)			
$\theta 8$: NC-morph in Shiraho	0.20	(0.18-0.21)			
			<i>M</i>	$\theta \times M$	
Within site					
OK	$M2 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	19.53	(18.67-20.41) 1.86	
	$M1 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	20.55	(19.65-21.48) 2.28	
	$M4 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	12.72	(11.98-13.5) 1.20	
IS	$M3 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	13.08	(12.35-13.83) 1.40	
	$M6 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	17.42	(16.59-18.28) 1.41	
	$M5 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	15.40	(14.62-16.21) 1.46	
	$M8 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	23.23	(22.27-24.22) 4.53	
	$M7 \rightarrow 8$	C \rightarrow NC	26.20	(25.15-27.29) 1.87	
Within island					
OK	$M1 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	12.23	(11.48-13) 1.35	
	$M1 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	10.21	(9.57-10.89) 1.13	
	$M2 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	25.17	(24.1-26.26) 2.40	
	$M2 \rightarrow 4$	NC \rightarrow NC	18.68	(17.79-19.59) 1.78	
	$M3 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	11.05	(10.41-11.71) 1.18	
	$M3 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	18.62	(17.76-19.51) 1.99	
	$M4 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	10.29	(9.66-10.93) 0.97	
	$M4 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	16.99	(16.16-17.84) 1.61	
IS	$M5 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	15.15	(14.37-15.95) 1.44	
	$M5 \rightarrow 8$	C \rightarrow NC	21.76	(20.8-22.76) 2.06	
	$M6 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	18.19	(17.34-19.06) 1.48	
	$M6 \rightarrow 8$	NC \rightarrow NC	25.91	(24.86-27) 2.10	
	$M7 \rightarrow 5$	C \rightarrow C	17.57	(16.73-18.43) 1.25	
	$M7 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	20.65	(19.75-21.58) 1.47	
	$M8 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	20.19	(19.28-21.12) 3.94	
	$M8 \rightarrow 6$	NC \rightarrow NC	20.65	(19.75-21.57) 4.03	
Within archipelago					
OK \rightarrow IS	$M1 \rightarrow 5$	C \rightarrow C	14.44	(13.68-15.23) 1.60	
	$M1 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	12.21	(11.51-12.93) 1.35	
	$M2 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	19.02	(18.15-19.93) 1.81	
	$M2 \rightarrow 6$	NC \rightarrow NC	21.19	(20.28-22.13) 2.02	
	$M1 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	14.50	(13.74-15.29) 1.61	
	$M1 \rightarrow 8$	C \rightarrow NC	21.89	(20.92-22.88) 2.43	
	$M2 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	22.46	(21.5-23.46) 2.14	
	$M2 \rightarrow 8$	NC \rightarrow NC	9.84	(9.2-10.51) 0.94	
	$M3 \rightarrow 5$	C \rightarrow C	11.34	(10.66-12.05) 1.21	
	$M3 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	11.88	(11.2-12.58) 1.27	
	$M4 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	10.52	(9.87-11.19) 0.99	
	$M4 \rightarrow 6$	NC \rightarrow NC	15.47	(14.7-16.26) 1.46	
	$M3 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	12.80	(12.09-13.54) 1.37	
	$M3 \rightarrow 8$	C \rightarrow NC	19.45	(18.53-20.39) 2.08	
	$M4 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	12.73	(12.02-13.46) 1.20	
	$M4 \rightarrow 8$	NC \rightarrow NC	19.58	(18.65-20.53) 1.85	
	IS \rightarrow OK	$M5 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	13.29	(12.53-14.08) 1.26
		$M5 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	12.26	(11.56-13) 1.16
		$M6 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	17.76	(16.88-18.68) 1.44
		$M6 \rightarrow 4$	NC \rightarrow NC	15.32	(14.53-16.15) 1.24
$M5 \rightarrow 1$		C \rightarrow C	11.39	(10.73-12.08) 1.08	
$M5 \rightarrow 2$		C \rightarrow NC	20.24	(19.34-21.16) 1.92	
$M6 \rightarrow 1$		NC \rightarrow C	12.48	(11.79-13.19) 1.01	
$M6 \rightarrow 2$		NC \rightarrow NC	22.27	(21.33-23.23) 1.81	
$M7 \rightarrow 3$		C \rightarrow C	15.81	(14.98-16.68) 1.13	
$M7 \rightarrow 4$		C \rightarrow NC	16.00	(15.18-16.85) 1.14	
$M8 \rightarrow 3$		NC \rightarrow C	20.28	(19.33-21.25) 3.96	
$M8 \rightarrow 4$		NC \rightarrow NC	17.47	(16.63-18.34) 3.41	
$M7 \rightarrow 1$		C \rightarrow C	14.15	(13.43-14.89) 1.01	
$M7 \rightarrow 2$		C \rightarrow NC	22.55	(21.59-23.54) 1.61	
$M8 \rightarrow 1$		NC \rightarrow C	19.69	(18.84-20.57) 3.84	
$M8 \rightarrow 2$		NC \rightarrow NC	5.20	(4.75-5.67) 1.01	

Between Okinawajima and Hahajima

			θ		
Okinawajima (OK)					
$\theta 1$: C-morph in Hyakuna	0.12	(0.11-0.12)			
$\theta 2$: NC-morph in Hyakuna	0.11	(0.1-0.11)			
$\theta 3$: C-morph in Zanpa	0.11	(0.1-0.11)			
$\theta 4$: NC-morph in Zanpa	0.10	(0.09-0.1)			
Hahajima (HA)					
$\theta 5$: C-morph in Nakanodaira	0.08	(0.08-0.08)			
$\theta 6$: NC-morph in Nakanodaira	0.08	(0.07-0.08)			
$\theta 7$: C-morph in Minamizaki	0.14	(0.13-0.15)			
			<i>M</i>	$\theta \times M$	
Within site					
OK	$M2 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	22.19	(21.25-23.17) 2.39	
	$M1 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	17.32	(16.51-18.16) 2.04	
	$M4 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	14.23	(13.47-15) 1.38	
	$M3 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	14.27	(13.51-15.06) 1.53	
HA	$M6 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	22.20	(21.22-23.2) 1.73	
	$M5 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	19.06	(18.14-20.01) 1.55	
Within island					
OK	$M1 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	12.78	(12.07-13.53) 1.51	
	$M1 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	13.06	(12.32-13.83) 1.54	
	$M2 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	19.52	(18.62-20.44) 2.10	
	$M2 \rightarrow 4$	NC \rightarrow NC	18.78	(17.88-19.7) 2.02	
	$M3 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	13.00	(12.27-13.76) 1.39	
	$M3 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	16.04	(15.25-16.85) 1.72	
	$M4 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	11.84	(11.13-12.57) 1.15	
	$M4 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	17.21	(16.38-18.06) 1.67	
	HA	$M5 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	12.61	(11.9-13.34) 1.03
		$M6 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	14.49	(13.74-15.28) 1.13
$M7 \rightarrow 5$		C \rightarrow C	12.12	(11.39-12.9) 1.69	
$M7 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	13.03	(12.29-13.8) 1.82		
Among archipelagos					
OK \rightarrow HA	$M1 \rightarrow 5$	C \rightarrow C	11.71	(11.01-12.44) 1.38	
	$M1 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	12.66	(11.93-13.43) 1.49	
	$M2 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	15.71	(14.9-16.56) 1.69	
	$M2 \rightarrow 6$	NC \rightarrow NC	7.75	(7.18-8.36) 0.84	
	$M1 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	11.65	(10.97-12.36) 1.37	
	$M2 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	13.69	(12.95-14.46) 1.47	
	$M3 \rightarrow 5$	C \rightarrow C	9.76	(9.12-10.43) 1.04	
	$M3 \rightarrow 6$	C \rightarrow NC	17.39	(16.52-18.29) 1.86	
	$M4 \rightarrow 5$	NC \rightarrow C	10.56	(9.88-11.27) 1.02	
	$M4 \rightarrow 6$	NC \rightarrow NC	14.95	(14.15-15.79) 1.45	
	$M3 \rightarrow 7$	C \rightarrow C	10.88	(10.23-11.56) 1.16	
	$M4 \rightarrow 7$	NC \rightarrow C	11.56	(10.89-12.27) 1.12	
	HA \rightarrow OK	$M5 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	10.71	(10.03-11.42) 0.87
		$M5 \rightarrow 4$	C \rightarrow NC	11.55	(10.86-12.26) 0.94
		$M6 \rightarrow 3$	NC \rightarrow C	16.64	(15.81-17.5) 1.29
		$M6 \rightarrow 4$	NC \rightarrow NC	15.16	(14.36-15.99) 1.18
		$M5 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	12.33	(11.62-13.06) 1.00
		$M5 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	13.57	(12.86-14.31) 1.10
		$M6 \rightarrow 1$	NC \rightarrow C	14.80	(14.03-15.59) 1.15
		$M6 \rightarrow 2$	NC \rightarrow NC	5.75	(5.29-6.23) 0.45
		$M7 \rightarrow 3$	C \rightarrow C	9.04	(8.45-9.67) 1.26
$M7 \rightarrow 4$		C \rightarrow NC	9.36	(8.74-10) 1.30	
$M7 \rightarrow 1$	C \rightarrow C	10.35	(9.7-11.04) 1.44		
$M7 \rightarrow 2$	C \rightarrow NC	14.80	(14.06-15.57) 2.06		

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Miyakojima and Ishigakijima

		θ				
Miyakojima (MY)						
$\theta 1$:	C-morph in Nanamata	0.09	(0.09-0.1)			
$\theta 2$:	NC-morph in Nanamata	0.08	(0.07-0.08)			
$\theta 3$:	C-morph in Shiraho	0.07	(0.07-0.07)			
$\theta 4$:	NC-morph in Shiraho	0.13	(0.12-0.14)			
Ishigakijima (IS)						
$\theta 5$:	C-morph in Maezato	0.13	(0.12-0.13)			
$\theta 6$:	NC-morph in Maezato	0.10	(0.1-0.11)			
$\theta 7$:	C-morph in Shiraho	0.10	(0.1-0.1)			
$\theta 8$:	NC-morph in Shiraho	0.09	(0.08-0.09)			
		<i>M</i>		$\theta \times M$		
Within site						
MY	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	15.41	(14.6-16.24)	1.17	
	<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	19.02	(18.1-19.98)	1.79	
	<i>M4</i> → <i>3</i>	NC→C	20.60	(19.64-21.58)	2.68	
	<i>M3</i> → <i>4</i>	C→NC	23.63	(22.58-24.72)	1.70	
IS	<i>M6</i> → <i>5</i>	NC→C	15.17	(14.38-16)	1.54	
	<i>M5</i> → <i>6</i>	C→NC	14.50	(13.74-15.29)	1.82	
	<i>M8</i> → <i>7</i>	NC→C	24.29	(23.33-25.29)	2.14	
	<i>M7</i> → <i>8</i>	C→NC	24.45	(23.45-25.48)	2.42	
Within island						
MY	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	12.76	(12.02-13.52)	1.20	
	<i>M1</i> → <i>4</i>	C→NC	21.84	(20.81-22.89)	2.05	
	<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	15.43	(14.61-16.27)	1.18	
	<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→NC	19.97	(19-20.97)	1.52	
	<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	15.62	(14.81-16.46)	1.12	
	<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	16.86	(15.97-17.78)	1.21	
	<i>M4</i> → <i>1</i>	NC→C	24.33	(23.31-25.37)	3.17	
	<i>M4</i> → <i>2</i>	NC→NC	16.93	(16.07-17.82)	2.21	
IS	<i>M5</i> → <i>7</i>	C→C	11.21	(10.57-11.89)	1.41	
	<i>M5</i> → <i>8</i>	C→NC	23.64	(22.66-24.65)	2.97	
	<i>M6</i> → <i>7</i>	NC→C	13.84	(13.12-14.59)	1.41	
	<i>M6</i> → <i>8</i>	NC→NC	20.95	(20.02-21.91)	2.13	
	<i>M7</i> → <i>5</i>	C→C	14.36	(13.6-15.14)	1.42	
	<i>M7</i> → <i>6</i>	C→NC	14.35	(13.59-15.13)	1.42	
	<i>M8</i> → <i>5</i>	NC→C	23.03	(22.07-24.02)	2.03	
	<i>M8</i> → <i>6</i>	NC→NC	22.62	(21.68-23.59)	1.99	
Within archipelago						
MY → IS	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→C	12.89	(12.18-13.64)	1.21	
	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→NC	12.25	(11.55-12.97)	1.15	
	<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→C	9.48	(8.87-10.13)	0.72	
	<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→NC	14.38	(13.63-15.17)	1.10	
	<i>M1</i> → <i>7</i>	C→C	13.90	(13.18-14.64)	1.30	
	<i>M1</i> → <i>8</i>	C→NC	16.85	(16.03-17.7)	1.58	
	<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→C	12.25	(11.57-12.95)	0.93	
	<i>M2</i> → <i>8</i>	NC→NC	19.17	(18.31-20.07)	1.46	
	<i>M3</i> → <i>5</i>	C→C	13.58	(12.84-14.34)	0.98	
	<i>M3</i> → <i>6</i>	C→NC	14.07	(13.32-14.85)	1.01	
	<i>M4</i> → <i>5</i>	NC→C	22.76	(21.79-23.74)	2.97	
	<i>M4</i> → <i>6</i>	NC→NC	19.82	(18.93-20.73)	2.58	
	<i>M3</i> → <i>7</i>	C→C	14.86	(14.12-15.63)	1.07	
	<i>M3</i> → <i>8</i>	C→NC	21.57	(20.64-22.52)	1.55	
	<i>M4</i> → <i>7</i>	NC→C	17.57	(16.75-18.42)	2.29	
	<i>M4</i> → <i>8</i>	NC→NC	4.90	(4.46-5.37)	0.64	
	IS → MY	<i>M5</i> → <i>3</i>	C→C	11.82	(11.12-12.56)	1.48
		<i>M5</i> → <i>4</i>	C→NC	11.76	(11.06-12.5)	1.48
		<i>M6</i> → <i>3</i>	NC→C	12.12	(11.39-12.87)	1.23
		<i>M6</i> → <i>4</i>	NC→NC	13.85	(13.06-14.66)	1.41
<i>M5</i> → <i>1</i>		C→C	16.14	(15.29-17.03)	2.03	
<i>M5</i> → <i>2</i>		C→NC	21.30	(20.31-22.33)	2.67	
<i>M6</i> → <i>1</i>		NC→C	17.46	(16.57-18.39)	1.78	
<i>M6</i> → <i>2</i>		NC→NC	26.08	(24.97-27.22)	2.65	
<i>M7</i> → <i>3</i>		C→C	14.91	(14.11-15.74)	1.47	
<i>M7</i> → <i>4</i>		C→NC	15.21	(14.4-16.06)	1.50	
<i>M8</i> → <i>3</i>		NC→C	17.77	(16.91-18.67)	1.56	
<i>M8</i> → <i>4</i>		NC→NC	19.68	(18.75-20.64)	1.73	
<i>M7</i> → <i>1</i>	C→C	15.70	(14.86-16.56)	1.55		
<i>M7</i> → <i>2</i>	C→NC	26.39	(25.27-27.54)	2.61		
<i>M8</i> → <i>1</i>	NC→C	25.11	(24.06-26.2)	2.21		
<i>M8</i> → <i>2</i>	NC→NC	10.08	(9.4-10.78)	0.89		

Between Miyakojima and Minami-Daitojima

		θ				
Miyakojima (MY)						
$\theta 1$:	C-morph in Nanamata	0.08	(0.08-0.09)			
$\theta 2$:	NC-morph in Nanamata	0.08	(0.08-0.08)			
$\theta 3$:	C-morph in Shiraho	0.08	(0.08-0.09)			
$\theta 4$:	NC-morph in Shiraho	0.12	(0.11-0.12)			
Minami-Daitojima (MD)						
$\theta 5$:	C-morph in Shintō	0.09	(0.09-0.09)			
$\theta 6$:	NC-morph in Shintō	0.07	(0.07-0.08)			
$\theta 7$:	C-morph in Nishi	0.13	(0.13-0.14)			
$\theta 8$:	NC-morph in Nishi	0.10	(0.09-0.1)			
		<i>M</i>		$\theta \times M$		
Within site						
MY	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	14.48	(13.7-15.3)	1.17	
	<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	15.55	(14.72-16.4)	1.30	
	<i>M4</i> → <i>3</i>	NC→C	19.12	(18.2-20.08)	2.21	
	<i>M3</i> → <i>4</i>	C→NC	23.77	(22.67-24.9)	1.99	
MD	<i>M6</i> → <i>5</i>	NC→C	11.84	(11.13-12.58)	0.89	
	<i>M5</i> → <i>6</i>	C→NC	12.38	(11.65-13.13)	1.12	
	<i>M8</i> → <i>7</i>	NC→C	8.06	(7.49-8.65)	0.78	
	<i>M7</i> → <i>8</i>	C→NC	10.19	(9.51-10.9)	1.34	
Within island						
MY	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	12.50	(11.77-13.26)	1.05	
	<i>M1</i> → <i>4</i>	C→NC	27.69	(26.51-28.89)	2.32	
	<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	21.69	(20.71-22.71)	1.75	
	<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→NC	25.96	(24.83-27.12)	2.09	
	<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	15.98	(15.14-16.85)	1.34	
	<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	18.94	(18.04-19.87)	1.59	
	<i>M4</i> → <i>1</i>	NC→C	22.77	(21.76-23.8)	2.63	
	<i>M4</i> → <i>2</i>	NC→NC	20.64	(19.7-21.61)	2.38	
MD	<i>M5</i> → <i>7</i>	C→C	9.49	(8.85-10.15)	0.85	
	<i>M5</i> → <i>8</i>	C→NC	14.83	(14-15.69)	1.34	
	<i>M6</i> → <i>7</i>	NC→C	7.77	(7.21-8.37)	0.58	
	<i>M6</i> → <i>8</i>	NC→NC	10.29	(9.61-11)	0.77	
	<i>M7</i> → <i>5</i>	C→C	9.03	(8.41-9.69)	1.18	
	<i>M7</i> → <i>6</i>	C→NC	6.69	(6.15-7.28)	0.88	
	<i>M8</i> → <i>5</i>	NC→C	15.97	(15.13-16.85)	1.54	
	<i>M8</i> → <i>6</i>	NC→NC	8.54	(7.95-9.17)	0.83	
Within archipelago						
MY → MD	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→C	12.52	(11.77-13.29)	1.05	
	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→NC	10.03	(9.35-10.74)	0.84	
	<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→C	11.37	(10.68-12.08)	0.92	
	<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→NC	11.75	(11.02-12.51)	0.95	
	<i>M1</i> → <i>7</i>	C→C	11.77	(11.04-12.52)	0.99	
	<i>M1</i> → <i>8</i>	C→NC	11.01	(10.32-11.73)	0.92	
	<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→C	13.54	(12.76-14.34)	1.09	
	<i>M2</i> → <i>8</i>	NC→NC	9.88	(9.23-10.57)	0.80	
	<i>M3</i> → <i>5</i>	C→C	15.71	(14.89-16.56)	1.32	
	<i>M3</i> → <i>6</i>	C→NC	14.89	(14.04-15.76)	1.25	
	<i>M4</i> → <i>5</i>	NC→C	16.01	(15.19-16.86)	1.85	
	<i>M4</i> → <i>6</i>	NC→NC	4.41	(3.97-4.88)	0.51	
	<i>M3</i> → <i>7</i>	C→C	15.28	(14.46-16.14)	1.28	
	<i>M3</i> → <i>8</i>	C→NC	9.74	(9.08-10.43)	0.82	
	<i>M4</i> → <i>7</i>	NC→C	16.44	(15.57-17.33)	1.90	
	<i>M4</i> → <i>8</i>	NC→NC	8.22	(7.62-8.84)	0.95	
	MD → MY	<i>M5</i> → <i>3</i>	C→C	10.04	(9.37-10.74)	0.90
		<i>M5</i> → <i>4</i>	C→NC	13.32	(12.57-14.11)	1.20
		<i>M6</i> → <i>3</i>	NC→C	8.81	(8.19-9.45)	0.66
		<i>M6</i> → <i>4</i>	NC→NC	10.49	(9.81-11.19)	0.78
<i>M5</i> → <i>1</i>		C→C	14.70	(13.87-15.56)	1.32	
<i>M5</i> → <i>2</i>		C→NC	17.81	(16.89-18.77)	1.61	
<i>M6</i> → <i>1</i>		NC→C	11.94	(11.22-12.69)	0.89	
<i>M6</i> → <i>2</i>		NC→NC	9.24	(8.58-9.94)	0.69	
<i>M7</i> → <i>3</i>		C→C	11.82	(11.08-12.59)	1.55	
<i>M7</i> → <i>4</i>		C→NC	11.67	(10.96-12.41)	1.53	
<i>M8</i> → <i>3</i>		NC→C	10.07	(9.42-10.76)	0.97	
<i>M8</i> → <i>4</i>		NC→NC	10.69	(10.02-11.39)	1.03	
<i>M7</i> → <i>1</i>	C→C	13.90	(13.12-14.71)	1.82		
<i>M7</i> → <i>2</i>	C→NC	17.09	(16.19-18.03)	2.24		
<i>M8</i> → <i>1</i>	NC→C	14.41	(13.62-15.23)	1.39		
<i>M8</i> → <i>2</i>	NC→NC	4.71	(4.24-5.21)	0.46		

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Miyakojima and Hahajima						Between Ishigakijima and Minami-Daitojima						
θ						θ						
Miyakojima (MY)						Ishigakijima (IS)						
θ1: C-morph in Nanamata		0.11	(0.11-0.12)			θ1: C-morph in Maezato		0.09	(0.09-0.1)			
θ2: NC-morph in Nanamata		0.10	(0.1-0.11)			θ2: NC-morph in Maezato		0.08	(0.08-0.08)			
θ3: C-morph in Shiraho		0.11	(0.11-0.12)			θ3: C-morph in Shiraho		0.08	(0.08-0.08)			
θ4: NC-morph in Shiraho		0.09	(0.09-0.1)			θ4: NC-morph in Shiraho		0.13	(0.12-0.14)			
Hahajima (HA)						Minami-Daitojima (MD)						
θ5: C-morph in Nakanodaira		0.07	(0.07-0.07)			θ5: C-morph in Shintō		0.09	(0.08-0.09)			
θ6: NC-morph in Nakanodaira		0.09	(0.09-0.1)			θ6: NC-morph in Shintō		0.08	(0.08-0.08)			
θ7: C-morph in Minamizaki		0.12	(0.11-0.12)			θ7: C-morph in Nishi		0.09	(0.09-0.09)			
		<i>M</i>		$\theta \times M$				<i>M</i>		$\theta \times M$		
Within site						Within site						
MY	M2→1	NC→C	11.42	(10.79-12.07)	1.20	IS	M2→1	NC→C	18.60	(17.72-19.51)	1.47	
	M1→2	C→NC	10.87	(10.24-11.53)	1.22		M1→2	C→NC	17.84	(16.97-18.74)	1.65	
	M4→3	NC→C	22.26	(21.33-23.22)	2.07		M4→3	NC→C	25.27	(24.21-26.35)	3.31	
	M3→4	C→NC	20.85	(19.91-21.81)	2.35		M3→4	C→NC	25.13	(24.06-26.24)	2.01	
HA	M6→5	NC→C	21.67	(20.71-22.65)	2.03	MD	M6→5	NC→C	12.10	(11.36-12.87)	0.99	
	M5→6	C→NC	17.73	(16.87-18.63)	1.22		M5→6	C→NC	10.14	(9.49-10.81)	0.89	
Within island						Within island						
MY	M1→3	C→C	14.27	(13.53-15.04)	1.61	IS	M1→3	C→C	16.97	(16.12-17.86)	1.57	
	M1→4	C→NC	23.66	(22.65-24.7)	2.66		M1→4	C→NC	23.28	(22.24-24.34)	2.16	
	M2→3	NC→C	13.42	(12.7-14.18)	1.41		M2→3	NC→C	21.80	(20.83-22.8)	1.73	
	M2→4	NC→NC	18.78	(17.89-19.69)	1.97		M2→4	NC→NC	28.36	(27.22-29.54)	2.25	
	M3→1	C→C	12.37	(11.72-13.04)	1.39		M3→1	C→C	15.51	(14.72-16.34)	1.24	
	M3→2	C→NC	12.98	(12.29-13.7)	1.46		M3→2	C→NC	23.05	(22.04-24.08)	1.84	
	M4→1	NC→C	18.45	(17.65-19.28)	1.72		M4→1	NC→C	19.81	(18.92-20.74)	2.59	
	M4→2	NC→NC	19.12	(18.27-19.99)	1.78		M4→2	NC→NC	23.13	(22.12-24.18)	3.03	
HA	M5→7	C→C	12.41	(11.74-13.11)	0.86	MD	M5→7	C→C	8.81	(8.22-9.42)	0.78	
	M6→7	NC→C	14.71	(13.98-15.46)	1.38		M5→8	C→NC	19.64	(18.67-20.64)	1.73	
	M7→5	C→C	12.14	(11.44-12.88)	1.42		M6→7	NC→C	6.19	(5.7-6.71)	0.50	
	M7→6	C→NC	14.54	(13.76-15.34)	1.70		M6→8	NC→NC	12.61	(11.85-13.41)	1.03	
Among archipelagos						Among archipelagos						
MY → HA	M1→5	C→C	8.18	(7.6-8.78)	0.92	IS → MD	M1→5	C→C	9.39	(8.78-10.02)	0.87	
	M1→6	C→NC	14.19	(13.43-14.97)	1.60		M1→6	C→NC	15.73	(14.87-16.62)	1.46	
	M2→5	NC→C	13.28	(12.55-14.05)	1.39		M2→5	NC→C	12.68	(11.97-13.42)	1.00	
	M2→6	NC→NC	13.38	(12.64-14.15)	1.40		M2→6	NC→NC	14.40	(13.57-15.27)	1.14	
	M1→7	C→C	11.10	(10.46-11.75)	1.25		M1→7	C→C	12.30	(11.56-13.07)	1.14	
	M2→7	NC→C	11.85	(11.19-12.52)	1.24		M1→8	C→NC	11.05	(10.38-11.74)	1.02	
	M3→5	C→C	10.44	(9.79-11.13)	1.18		M2→7	NC→C	12.24	(11.5-13.01)	0.97	
	M3→6	C→NC	16.83	(15.99-17.7)	1.90		M2→8	NC→NC	13.27	(12.53-14.03)	1.05	
	M4→5	NC→C	15.74	(14.93-16.58)	1.47		M3→5	C→C	15.58	(14.79-16.4)	1.24	
	M4→6	NC→NC	4.99	(4.55-5.46)	0.47		M3→6	C→NC	13.53	(12.73-14.36)	1.08	
	M3→7	C→C	10.85	(10.21-11.51)	1.22		M4→5	NC→C	17.33	(16.49-18.19)	2.27	
	M4→7	NC→C	14.63	(13.89-15.39)	1.36		M4→6	NC→NC	4.11	(3.68-4.58)	0.54	
	HA → MY	M5→1	C→C	10.14	(9.55-10.75)		0.70	M3→7	C→C	17.31	(16.42-18.23)	1.38
		M5→2	C→NC	13.24	(12.54-13.98)		0.91	M3→8	C→NC	10.82	(10.14-11.52)	0.86
M6→1		NC→C	10.83	(10.22-11.46)	1.01	M4→7	NC→C	17.95	(17.05-18.87)	2.35		
M6→2		NC→NC	11.34	(10.69-12.01)	1.06	M4→8	NC→NC	12.12	(11.41-12.85)	1.59		
M5→3		C→C	11.04	(10.38-11.72)	0.76	MD → IS	M5→3	C→C	11.68	(11-12.4)	1.03	
M5→4		C→NC	17.91	(17.05-18.8)	1.23		M5→4	C→NC	10.32	(9.66-11.01)	0.91	
M6→3		NC→C	15.45	(14.68-16.25)	1.45		M6→3	NC→C	7.70	(7.15-8.29)	0.63	
M6→4		NC→NC	7.06	(6.53-7.62)	0.66		M6→4	NC→NC	13.30	(12.54-14.1)	1.08	
M7→1	C→C	10.06	(9.47-10.67)	1.17	M5→1		C→C	13.60	(12.84-14.38)	1.20		
M7→2	C→NC	12.70	(12.02-13.42)	1.48	M5→2		C→NC	18.27	(17.36-19.21)	1.61		
M7→3	C→C	14.26	(13.52-15.03)	1.66	M6→1		NC→C	13.52	(12.75-14.32)	1.10		
M7→4	C→NC	12.71	(11.99-13.46)	1.48	M6→2		NC→NC	12.08	(11.32-12.87)	0.98		

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Ishigakijima and Hahajima						Between Minami-Daitojima and Hahajima					
θ						θ					
Ishigakijima (IS)						Minami-Daitojima (MD)					
IS		$\theta 1$: C-morph in Maezato	0.1	(0.1-0.11)		MD		$\theta 1$: C-morph in Shintō	0.09	(0.09-0.1)	
		$\theta 2$: NC-morph in Maezato	0.09	(0.09-0.1)				$\theta 2$: NC-morph in Shintō	0.07	(0.07-0.07)	
		$\theta 3$: C-morph in Shiraho	0.1	(0.1-0.11)				$\theta 3$: C-morph in Nishi	0.10	(0.09-0.1)	
		$\theta 4$: NC-morph in Shiraho	0.12	(0.12-0.13)				$\theta 4$: NC-morph in Nishi	0.10	(0.09-0.1)	
Hahajima (HA)						Hahajima (HA)					
HA		$\theta 5$: C-morph in Nakanodaira	0.08	(0.08-0.09)		HA		$\theta 5$: C-morph in Nakanodaira	0.10	(0.09-0.1)	
		$\theta 6$: NC-morph in Nakanodaira	0.07	(0.07-0.07)				$\theta 6$: NC-morph in Nakanodaira	0.08	(0.08-0.08)	
		$\theta 7$: C-morph in Minamizaki	0.12	(0.12-0.13)				$\theta 7$: C-morph in Minamizaki	0.15	(0.14-0.16)	
			M	$\theta \times M$					M	$\theta \times M$	
Within site						Within site					
IS		$M 2 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	17.6	(16.74-18.48)	1.64	MD		$M 2 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	13.08	(12.35-13.85)	1.26
		$M 1 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	18.66	(17.76-19.59)	1.94			$M 1 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	11.58	(10.89-12.31)	1.12
		$M 4 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	20.07	(19.16-21)	2.44			$M 4 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	19.41	(18.41-20.44)	1.31
		$M 3 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	21.66	(20.74-22.6)	2.22			$M 3 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	15.35	(14.51-16.22)	1.42
HA		$M 6 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	21.32	(20.4-22.26)	1.44	HA		$M 6 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	21.63	(20.66-22.62)	1.73
		$M 5 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	19.9	(18.97-20.86)	1.69			$M 5 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	22.84	(21.78-23.95)	2.23
Within island						Within island					
IS		$M 1 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	13.33	(12.6-14.09)	1.39	MD		$M 1 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	13.52	(12.69-14.38)	1.30
		$M 1 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	21.54	(20.63-22.47)	2.24			$M 1 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	7.48	(6.9-8.09)	0.72
		$M 2 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	14.62	(13.85-15.42)	1.37			$M 2 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	22.66	(21.56-23.81)	2.18
		$M 2 \rightarrow 4$ NC \rightarrow NC	20.62	(19.71-21.55)	1.93			$M 2 \rightarrow 4$ NC \rightarrow NC	11.69	(10.97-12.45)	1.13
		$M 3 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	13.87	(13.13-14.65)	1.42			$M 3 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	10.39	(9.73-11.07)	0.96
		$M 3 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	18.54	(17.65-19.47)	1.90			$M 3 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	16.45	(15.61-17.31)	1.52
		$M 4 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	25.62	(24.57-26.71)	3.11			$M 4 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	6.91	(6.38-7.46)	0.47
		$M 4 \rightarrow 2$ NC \rightarrow NC	21.02	(20.06-22)	2.55			$M 4 \rightarrow 2$ NC \rightarrow NC	12.66	(11.94-13.41)	0.86
HA		$M 5 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	10.83	(10.22-11.47)	0.92	HA		$M 5 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	14.57	(13.78-15.4)	1.42
		$M 6 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	13.92	(13.21-14.65)	0.94			$M 6 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	16.02	(15.19-16.88)	1.28
		$M 7 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	13.45	(12.73-14.19)	1.66			$M 7 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	14.38	(13.6-15.18)	2.14
		$M 7 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	16.89	(16.03-17.77)	2.08			$M 7 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	15.42	(14.54-16.34)	2.29
Among archipelagos						Among archipelagos					
IS \rightarrow HA		$M 1 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	11.51	(10.84-12.22)	1.20	MD \rightarrow HA		$M 1 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	9.08	(8.47-9.73)	0.84
		$M 1 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	19.88	(18.92-20.87)	2.07			$M 1 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	14.46	(13.62-15.35)	1.34
		$M 2 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	11.36	(10.69-12.06)	1.06			$M 2 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	9.12	(8.51-9.76)	0.62
		$M 2 \rightarrow 6$ NC \rightarrow NC	16.99	(16.12-17.88)	1.59			$M 2 \rightarrow 6$ NC \rightarrow NC	9.68	(8.98-10.41)	0.65
		$M 1 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	13.29	(12.61-13.99)	1.38			$M 1 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	9.79	(9.13-10.46)	0.90
		$M 2 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	9.76	(9.17-10.37)	0.91			$M 2 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	6.69	(6.17-7.25)	0.45
		$M 3 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	11.62	(10.95-12.32)	1.19			$M 3 \rightarrow 5$ C \rightarrow C	8.71	(8.11-9.34)	0.84
		$M 3 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	14.8	(13.99-15.66)	1.52			$M 3 \rightarrow 6$ C \rightarrow NC	14.19	(13.32-15.09)	1.37
		$M 4 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	14.63	(13.86-15.43)	1.78			$M 4 \rightarrow 5$ NC \rightarrow C	11.43	(10.74-12.15)	1.10
		$M 4 \rightarrow 6$ NC \rightarrow NC	5.92	(5.43-6.44)	0.72			$M 4 \rightarrow 6$ NC \rightarrow NC	4.93	(4.44-5.46)	0.48
		$M 3 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	10.37	(9.77-11)	1.06			$M 3 \rightarrow 7$ C \rightarrow C	10.22	(9.56-10.9)	0.98
		$M 4 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	15.49	(14.74-16.27)	1.88			$M 4 \rightarrow 7$ NC \rightarrow C	12.81	(12.07-13.58)	1.24
HA \rightarrow IS		$M 5 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	13.89	(13.13-14.68)	1.18	HA \rightarrow MD		$M 5 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	13.22	(12.4-14.08)	1.29
		$M 5 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	13.66	(12.9-14.46)	1.16			$M 5 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	9.89	(9.21-10.61)	0.96
		$M 6 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	19.6	(18.71-20.52)	1.33			$M 6 \rightarrow 1$ NC \rightarrow C	15.51	(14.58-16.47)	1.24
		$M 6 \rightarrow 2$ NC \rightarrow NC	16.24	(15.41-17.11)	1.10			$M 6 \rightarrow 2$ NC \rightarrow NC	10.59	(9.9-11.32)	0.85
		$M 5 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	13.19	(12.46-13.96)	1.12			$M 5 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	9.09	(8.46-9.74)	0.89
		$M 5 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	14.89	(14.13-15.68)	1.26			$M 5 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	10.60	(9.94-11.29)	1.03
		$M 6 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	18.58	(17.71-19.48)	1.26			$M 6 \rightarrow 3$ NC \rightarrow C	12.10	(11.4-12.84)	0.97
		$M 6 \rightarrow 4$ NC \rightarrow NC	4.04	(3.66-4.45)	0.27			$M 6 \rightarrow 4$ NC \rightarrow NC	3.83	(3.44-4.25)	0.31
		$M 7 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	13.46	(12.72-14.23)	1.66			$M 7 \rightarrow 1$ C \rightarrow C	11.67	(10.89-12.48)	1.74
		$M 7 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	11.39	(10.7-12.11)	1.40			$M 7 \rightarrow 2$ C \rightarrow NC	6.53	(6-7.1)	0.97
		$M 7 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	12.65	(11.94-13.39)	1.56			$M 7 \rightarrow 3$ C \rightarrow C	8.66	(8.06-9.29)	1.29
		$M 7 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	13.23	(12.51-13.98)	1.63			$M 7 \rightarrow 4$ C \rightarrow NC	10.76	(10.08-11.47)	1.60

付表 5-1. つづき

Appendix 5-1. Continued.

Between Okinawa and Minami-Daitojima					
Parameter Percentiles		θ			
Okinawajima (OK)					
$\theta 1$:	C-morph in Hyakuna	0.10	(0.09-0.1)		
$\theta 2$:	NC-morph in Hyakuna	0.11	(0.11-0.12)		
$\theta 3$:	C-morph in Zanpa	0.10	(0.1-0.11)		
$\theta 4$:	NC-morph in Zanpa	0.09	(0.09-0.09)		
Minami-Daitojima (MD)					
$\theta 5$:	C-morph in Shintō	0.08	(0.08-0.08)		
$\theta 6$:	NC-morph in Shintō	0.06	(0.06-0.06)		
$\theta 7$:	C-morph in Nishi	0.11	(0.1-0.11)		
$\theta 8$:	NC-morph in Nishi	0.11	(0.1-0.11)		
		<i>M</i>	$\theta \times M$		
Within site					
OK	<i>M2</i> → <i>1</i>	NC→C	18.79	(17.83-19.79)	2.08
	<i>M1</i> → <i>2</i>	C→NC	22.37	(21.28-23.49)	2.15
	<i>M4</i> → <i>3</i>	NC→C	11.53	(10.83-12.28)	1.04
MD	<i>M3</i> → <i>4</i>	C→NC	12.72	(11.95-13.53)	1.29
	<i>M6</i> → <i>5</i>	NC→C	13.14	(12.35-13.96)	0.79
	<i>M5</i> → <i>6</i>	C→NC	13.83	(13.01-14.68)	1.10
	<i>M8</i> → <i>7</i>	NC→C	9.26	(8.61-9.95)	0.98
	<i>M7</i> → <i>8</i>	C→NC	9.94	(9.23-10.70)	1.07
Within island					
OK	<i>M1</i> → <i>3</i>	C→C	10.92	(10.25-11.61)	1.05
	<i>M1</i> → <i>4</i>	C→NC	11.38	(10.67-12.12)	1.10
	<i>M2</i> → <i>3</i>	NC→C	16.45	(15.61-17.31)	1.82
	<i>M2</i> → <i>4</i>	NC→NC	15.47	(14.65-16.33)	1.71
	<i>M3</i> → <i>1</i>	C→C	11.51	(10.77-12.28)	1.17
	<i>M3</i> → <i>2</i>	C→NC	17.19	(16.26-18.16)	1.74
	<i>M4</i> → <i>1</i>	NC→C	12.16	(11.40-12.95)	1.10
	<i>M4</i> → <i>2</i>	NC→NC	18.20	(17.24-19.19)	1.64
MD	<i>M5</i> → <i>7</i>	C→C	11.17	(10.47-11.91)	0.89
	<i>M5</i> → <i>8</i>	C→NC	19.40	(18.39-20.44)	1.55
	<i>M6</i> → <i>7</i>	NC→C	6.15	(5.64-6.69)	0.37
	<i>M6</i> → <i>8</i>	NC→NC	15.61	(14.71-16.55)	0.93
	<i>M7</i> → <i>5</i>	C→C	9.85	(9.18-10.56)	1.06
	<i>M7</i> → <i>6</i>	C→NC	7.47	(6.88-8.09)	0.81
	<i>M8</i> → <i>5</i>	NC→C	15.86	(15.00-16.76)	1.67
	<i>M8</i> → <i>6</i>	NC→NC	10.66	(9.95-11.40)	1.12
Within archipelago					
OK → MD	<i>M1</i> → <i>5</i>	C→C	13.18	(12.38-14.01)	1.27
	<i>M1</i> → <i>6</i>	C→NC	9.77	(9.10-10.48)	0.94
	<i>M2</i> → <i>5</i>	NC→C	16.12	(15.26-17.02)	1.78
	<i>M2</i> → <i>6</i>	NC→NC	10.49	(9.78-11.23)	1.16
	<i>M1</i> → <i>7</i>	C→C	12.34	(11.61-13.11)	1.19
	<i>M1</i> → <i>8</i>	C→NC	14.26	(13.38-15.18)	1.37
	<i>M2</i> → <i>7</i>	NC→C	15.94	(15.10-16.82)	1.76
	<i>M2</i> → <i>8</i>	NC→NC	3.89	(3.44-4.37)	0.43
	<i>M3</i> → <i>5</i>	C→C	8.85	(8.22-9.52)	0.90
	<i>M3</i> → <i>6</i>	C→NC	9.53	(8.86-10.24)	0.97
	<i>M4</i> → <i>5</i>	NC→C	18.19	(17.27-19.14)	1.64
	<i>M4</i> → <i>6</i>	NC→NC	7.87	(7.26-8.52)	0.71
	<i>M3</i> → <i>7</i>	C→C	12.99	(12.23-13.77)	1.32
	<i>M3</i> → <i>8</i>	C→NC	9.96	(9.24-10.72)	1.01
	<i>M4</i> → <i>7</i>	NC→C	11.25	(10.55-11.98)	1.01
	MD → OK	<i>M4</i> → <i>8</i>	NC→NC	9.50	(8.80-10.24)
<i>M5</i> → <i>1</i>		C→C	12.42	(11.65-13.22)	0.99
<i>M5</i> → <i>2</i>		C→NC	15.94	(15.05-16.86)	1.27
<i>M6</i> → <i>1</i>		NC→C	12.31	(11.54-13.10)	0.74
<i>M6</i> → <i>2</i>		NC→NC	10.80	(10.07-11.56)	0.65
<i>M5</i> → <i>3</i>		C→C	7.66	(7.10-8.25)	0.61
<i>M5</i> → <i>4</i>		C→NC	16.41	(15.55-17.29)	1.31
<i>M6</i> → <i>3</i>		NC→C	8.56	(7.97-9.18)	0.51
<i>M6</i> → <i>4</i>		NC→NC	8.22	(7.62-8.85)	0.49
<i>M7</i> → <i>1</i>		C→C	15.28	(14.43-16.16)	1.65
<i>M7</i> → <i>2</i>		C→NC	20.00	(19.00-21.03)	2.16
<i>M8</i> → <i>1</i>		NC→C	14.96	(14.11-15.85)	1.58
<i>M8</i> → <i>2</i>	NC→NC	4.03	(3.59-4.50)	0.42	
<i>M7</i> → <i>3</i>	C→C	9.81	(9.19-10.47)	1.06	
<i>M7</i> → <i>4</i>	C→NC	8.71	(8.09-9.35)	0.94	
<i>M8</i> → <i>3</i>	NC→C	7.90	(7.33-8.49)	0.83	
<i>M8</i> → <i>4</i>	NC→NC	9.65	(9.00-10.34)	1.02	

第六章 総合考察

まとめ

二章から五章までの研究をまとめる。二章ではクサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) に異なる果実形態を持つ C 型と NC 型の個体の存在を発見したことについて報告した。また、二型は花粉粒の観察から稔性があり形態に違いが見られないこと、異なる果実型の個体間で交配させて出来た果実は発芽能力を持つこと、葉緑体と核 DNA の一部の塩基配列に違いがないことから、二型個体は隠蔽種ではなく種内変異であると推測された。三章では C 型と NC 型の個体は南西諸島、小笠原諸島、および台湾の澎湖諸島において普遍的に存在し、砂浜、岩場、海崖の異なる海岸の生育地環境で混在して生育するが、C 型個体は砂浜、NC 型個体は海崖で出現頻度が高いことが明らかになった。四章では、C 型果実は海水中に長期間浮遊する能力を持つことから海流散布により適した形質を持つこと、NC 型果実は未消化果実サイズが小さく、果肉糖度が高いことから鳥被食散布により適した形質を持つと考えられた。海崖の集団では岩場と砂浜の集団よりも両果実型の果実のサイズが小さく、果肉糖度が高いことから、果実食鳥類による選択圧が強く働いている可能性が示唆された。また、NC 型果実は同じ果実体積の場合、C 型果実より大きい種子体積を持つことから、発芽後の成長により有利であると考えられた。五章では RAD-seq を用いた遺伝解析から南西諸島と小笠原諸島の二型個体の遺伝構造と遺伝子流動を調べた結果、遺伝構造解析では南西諸島と小笠原諸島の集団で明瞭な分化が見られたが、果実型間では分化が見られなかった。遺伝子流動量は C 型→C 型の個体間では諸島間の長距離間でより高く、NC 型→NC 型の個体間では諸島内および島内の近距離間においてより高いことが明らかになり、果実型によって分散パターンが異なることが推測された。

クサトベラの分散性果実二型における適応的意義

C型は内果皮にコルクを持つことで種子が海水に長期間浮き、海流に散布される能力を獲得している。実際にC型→C型個体の遺伝子流動量は長距離間でNC型→NC型よりも高くなることから、優れた長距離散布能力を持っていると考えられた。一方で、C型の種子サイズは同じ果実サイズの場合にNC型よりも小さいことから、発芽後の生存競争により不利だと推測される。C型のコルクの形成のためにはエネルギーが必要であるため、その代償として種子を生産するエネルギーが減り、種子サイズが小さくなるのかもしれない。また、本種のC型果実はコルクの除去によって発芽までにかかる期間が短縮されることが知られており、成長の早さにおいてもNC型果実と比べて不利であるかもしれない (Lilleeng-Rosenberger 1998)。分散性多型をもつ多くの生物では、分散形質と繁殖形質の間にトレードオフの関係があることが知られているが (Zera and Brisson 2012)、本研究によってクサトベラの果実二型でも同様の関係が存在することが示唆された。

C型個体は砂浜集団、NC型個体は海崖集団で高頻度に出現したことから、各型は異なる生育地環境に適応していると考えられる。海崖では砂浜と比べて波による生育地の攪乱頻度が低いため、主要な種子散布者は砂浜集団では海流、海崖集団では鳥であると推測される。そのため、各散布者に適応的な果実型が各生育地環境で分布拡大が容易になり適応度が増加するため、出現頻度が高くなるのかもしれない。一方で、両型の果実はどちらも果実食鳥類に散布されること、海崖集団でも台風などで波が到達して海流散布がまれに生じること、異なる果実型の個体間でも送粉による遺伝子的交流が存在することから、生殖隔離が生じずに二型が維持されていると推測される。

クサトベラの NC 型と近縁種である太平洋の島々の固有種との関係

長距離散布能力を持つ祖先種が島に定着後にその能力を失い、島の固有種へと種分化する現象は海洋島の生物相で広く見られる現象である (Carlquist 1974)。例えば、広域分布種で海岸植物であるオオハマボウ *Hibiscus tiliaceus* (アオイ科) は、種子の海流散布能力を失うことで小笠原諸島固有種の内陸に生育するモンテンボク *Hibiscus glaber* へと種分化したことが、分子データと形態データから支持されている (Takayama *et al.* 2006、Kudoh *et al.* 2013)。イネ科の草本植物では島に定着後、数世代で分散能力を減少するように果実形態が変化した例も報告されている (Cody and Overton 1996)。

クサトベラの近縁種は核および葉緑体 DNA の領域を用いた分子系統解析から、南半球に位置するニューカレドニア、フィジー、サモア、マルキーズ、タヒチの各島で固有種が内陸に局所分布する (Howarth *et al.* 2003、Jabaily *et al.* 2012)。これらの固有種の果実はコルクを持たず、一般的に鳥が最も好む色の一つである黒色または黒紫色であるため、鳥被食散布能力が高いと推測される (Wheelwright and Janson 1985、Howarth *et al.* 2003、Duan *et al.* 2014)。クサトベラの分布域はこれらの南太平洋の島々を含んでいる。南太平洋地域では、赤道付近に東—西間の海流の流れが存在するが、主な渡り鳥のルートではないことから (Gillespie *et al.* 2012)、この地域のクサトベラ集団は、鳥被食散布よりも海流散布による遺伝子流動が頻繁に生じているかもしれない。各島の内陸に生育する近縁の固有種が、クサトベラを祖先種とするのであれば、海岸に生育するクサトベラが鳥によって種子が散布されて内陸に定着し、海から隔離されることで孤立し、固有化した可能性がある。今回、NC 型の出現頻度が高かった海崖集団は、台風などの悪天候時に波が到達するため、海から完全に隔離された環境ではないと推測される。海から離れた内陸の集団は海流による種子散布が消失し、鳥による種子散布に適応した果実形質への淘汰が進むことで種分化が生じるかもしれない。

今後の展望

クサトベラの果実二型は中間型がわずかにしか存在しておらず、非連続的な形質の変異であった。また、交配実験と遺伝解析の結果から、種内における多型現象であると考えられた。しかし、この果実二型が遺伝的要因によるものか、環境によって可塑的に変化するのか、判定することは出来なかった。著者はこの果実二型は個体がどちらか一方の果実型しか持たないこと、同じ地質、土壌、海岸タイプなどの同一環境下で生育することから、遺伝的要因によって発現している可能性が高いと考えている。今後、本種の果実二型がどのような遺伝的または環境的要因によって存在しているのかを明らかにしたい。遺伝的要因を調べる方法の一つとして交配実験がある。現在、我々は異なる果実型同士を交雑させて作成した雑種第1世代の実生を生育している。これらの実生個体が成長して結実した時に果実型を特定する予定である。遺伝的要因を調べる他の方法として、表現型形成に関与する原因遺伝子を特定する方法がある。我々は今回、RAD-seqによる遺伝解析で得られた SNP マーカーを用いてアソシエーション解析を行い、クサトベラのコルク形質と関連する遺伝子座を探索したが、有意な遺伝子座が特定されなかった（栄村ら 未発表）。この原因の一つとして、RAD-seq 法はゲノム内の一部の遺伝子情報しか扱っていないので、目的とする原因遺伝子の領域が含まれなかったことが考えられる。原因遺伝子の特定は、近年の遺伝解析技術の進歩によって、いくつかの野生生物においても成功しており、多型の分化がこれまでに何回、いつ頃に生じたのかを明らかにした研究例がある（Colosimo *et al.* 2005、van't Hof *et al.* 2011）。例えば、工業暗化の暗色型と淡色型のオオシモフリエダシャク *Biston betularia* の研究では、暗色形質に関与する原因遺伝子は単一であることが特定され、淡色型から暗色型への変異は 19 世紀初めに 1 回のみ生じたことまで明らかになっている（van't Hof *et al.* 2011）。この研究は、同じ鱗翅類のモデル生物であるカイコ *Bombyx mori* のゲノム情報をもとに行われたが、

クサトベラには近縁のモデル生物が存在しない。今後の遺伝解析技術がさらに進むことで、クサトベラでもこのような研究が可能になるかもしれない。

謝辞

本論文の作成および研究活動にあたり、指導教員である上田恵介教授にすべての面でお世話になった。

京都大学農学研究科の井鷲裕司教授には、遺伝解析の指導をはじめ、研究内容全般に関する有益なアドバイスをいただいた。同大学院生の安藤温子氏には、遺伝実験、遺伝解析を指導していただいた。琉球大学理学部の傳田哲郎教授と学部生の酒井美由紀氏には、果実の海水中の浮遊実験のデータを使用させていただいた他にも、南西諸島における現地調査および関連論文の作成でお世話になった。京都大学生態学研究センターの工藤洋教授、研究員の永野惇氏、新庄三恵氏には、RAD-seq法を用いた遺伝解析の一部の実験および解析を担当していただいた。以上の方々は、本研究の共同研究者である。

現地調査では立教大学理学部の宮田和裕氏、財団法人山階鳥類研究所の出口智広氏、NPO 法人小笠原自然文化研究所の堀越和夫氏、母島在住の柴崎文子氏、南大東島在住の東和明氏、琉球大学理学部傳田研究室の皆様にご協力していただいた。遺伝実験および解析では、京都大学農学研究科井鷲研究室の海野大和氏、伊藤拓也氏、中濱直之氏に多くのアドバイスをいただいた。関連論文を作成する際に、独立行政法人森林総合研究所の川上和人氏、統計解析では立教大学理学部の田中啓太氏と森本元氏、京都大学農学研究科の山崎理正氏に助言をいただいた。立教大学上田研究室のメンバーには、学生生活全般でお世話になった。これらの方々に心から感謝を申し上げる。

本研究は日本学術振興会特別研究員奨励費 DC2 (2012~2013 年度)、公益財団法人藤原ナチュラルヒストリー振興財団 (2014 年度)、笹川科学研究助成 (2014 年度) から支援を受けて行った。

引用文献

- Alexander MP (1969) Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Technology* 44: 117–122
- Alcántara JM, Rey PJ (2003) Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree. *Olea europaea*. *Journal of Evolution Biology* 16: 1168–1176.
- Amico GC, Rodriguez-Cabal MA, Marcelo A. Aizen MA (2011) Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-Andean mistletoe. *Ecography* 34: 318–326
- Andrews S (2010) FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Available online at: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>
- Baldwin BG (1992) Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the compositae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1: 3–16.
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2012) lme4: Linear Mixed-Effects Models using Eigen and Variance-Covariance. – R package version 0.999999-0, URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Berli P, Felsenstein J (1999) Maximum-likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics* 152: 763–773
- Berli P, Felsenstein J (2001) Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings National Academy Sciences* 98: 4563–4568
- Burnham, KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical*

information-theoretic approach. 2nd ed. New York, Springer-Verlag.

- Catchen J, Amores A, Hohenlohe P, Cresko W, Postlethwait J (2011) Stacks: building and genotyping loci de novo from short-read sequences. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 1: 171–182
- Carlquist S (1974) *Island Biology*. Columbia Univ Press, New York, Crowell
- Cheptou PO, Carrue O, Rouifed S, A. Cantarel (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings National Academy Sciences* 105: 3796–3799
- Cideciyan MA, Malloch AJC (1982) Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex Crispus* and *Rumex Obtusifolius*. *Journal of Ecology* 70: 227–232
- Cochrane EP (2003) The need to be eaten: *Balanites wilsoniana* with and without elephant seed-dispersal. *Journal of Tropical Ecology* 19: 579–589
- Cody ML, Overton JM (1996) Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology* 84: 53–61
- Colosimo PF, Hosemann KE, Balabhadra S, Villarreal G, Dickson M, Grimwood J, Schmutz J, Myers RM, Schluter D, David M, Kingsley DM (2005) Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles. *Science* 307: 1928–1933
- Davidson DW, Morton SR (1984) Dispersal adaptations of some Acacia species in the Australian arid zone. *Ecology* 65: 1038–1051
- de Queiroz A (2005) The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68–73
- Duan Q, Goodale E, Quan R (2014) Bird fruit preferences match the frequency of fruit colors in tropical Asia. *Scientific Reports* 4: 5627

- Earl DA, vonHoldt BM (2012) *STRUCTURE HARVESTER*: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4 (2): 359-361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Emerson KJ, Merz CR, Catchen JM, Hohenlohe PA, Cresko WA, Bradshaw WE, Holzapfel CM (2010) Resolving postglacial phylogeography using high-throughput sequencing. *Proceedings National Academy Sciences* 107: 16196–16200.
- 栄村奈緒子 (2011) 小笠原群島父島の鳥類相—15年前との比較. *Strix* 27: 159–164
- 栄村奈緒子・川上和人 (2011) イソヒヨドリ *Monticola solitarius* による移入植物の島間種子散布の可能性. 小笠原研究年報 34: 15–22
- Emura N, Kawakami K, Deguchi T, Sone K (2012) Potential role of frugivorous birds in the recovery process of forest vegetation after feral goat eradication in Mukojima Island, the Bonin Islands. *Journal of Forest Research* 17: 352–359
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software *STRUCTURE*: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620
- 藤木利之・小澤智生 (2007) 琉球列島産植物花粉図鑑. アクアコーラル企画
- 藤崎憲治 (1994) 昆虫における分散多型性の適応的意義と進化. 岡山大学農学部学術報告 83: 113–132
- Galetti M, Guevara R, Côrtes MC, Fadini R, Matter SV, AbLeite AB, Labecca F, Ribeiro T, Carvalho CS, Collevatti RG, Pires MM, Guimarães JPR, Brancalion PH, Ribeiro MC, Jordano P (2013) Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 31: 1086–1090
- Gautier-Hion A, Duplantier JM, Quris R, Feer F, Sourd C, Decoux JP, G. Dubost G, Emmons L, C. Erard C, Hecketsweiler P, Mougazi A, Roussilhon C, Thiollay JM (1985) Fruit

- characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324–337
- Gillespie RG, Waters JW, Fraser CI, Nikula R, Baldwin BG, Roderick GK (2012) Long-distance dispersal — a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 47–56
- Gosper CR, Vivian-Smith G (2010) Fruit traits of vertebrate-dispersed alien plants: smaller seeds and more pulp sugar than indigenous species. *Biological Invasions* 12: 2153–2163
- Grivet D, Petit RJ (2002) Phylogeography of the common ivy (*Hedera* sp.) in Europe: genetic differentiation through space and time. *Molecular Ecology* 11: 1351–1362
- Guerra PA (2011) Evaluating the life-history trade-off between dispersal capability and reproduction in wing dimorphic insects: a meta-analysis. *Biological Reviews* 86: 813–835
- Gunn CR, Dennis JV (1999) *World guide to tropical drift seeds and fruits*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida
- Hanaoka S, Chien CT, Chen SY, Watanabe_A, Setsuko S, Kazutaka Kato K (2014) Genetic structures of *Calophyllum inophyllum* L., a tree employing sea-drift seed dispersal in the northern extreme of its distribution. *Annals of Forest Science* 71: 575–584
- Hernández A (2009) Birds and guelder rose *Viburnum opulus*: selective consumption and dispersal via regurgitation of small-sized fruits and seeds. *Plant Ecology* 203: 111–122
- Howarth DG, Gustafsson MH, Baum DA, Motley TJ (2003) Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany* 90: 915–923
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 201–228

- Imbert E, Ronce O (2001) Phenotypic plasticity for dispersal ability in the seed heteromorphic *Crepis sancta* (Asteraceae). *Oikos* 93: 126–134
- Janson CH (1983) Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187–189
- Jabaily RS, Shepherd KA, Gustafsson MHG, Sage LW, Krauss SL, Howarth DG, Motley TJ (2012) Systematics of the Austral-Pacific family Goodeniaceae: Establishing a taxonomic and evolutionary framework. *Taxon* 61: 419–436
- Jordano P, Garcia C, Godoy LA, Garcí'a-Castanño JL (2006) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy Sciences*.104: 3278–3282
- 柿岡諒 (2013) 生態・進化ゲノミクスのための RAD シーケンシング. 生物科学 64 (3): 168–176
- Kawakami K, Mizusawa L, Higuchi H (2009) Re-established mutualism in a seed-dispersal system consisting of native and introduced birds and plants on the Bonin Islands, Japan. *Ecological Research* 24: 741–748
- 川窪伸光・米重有紀子 (2001) 顕花植物の有性繁殖様式：亜熱帯島嶼域に分布するクサトベラ (クサトベラ科) の開花生態. 亜熱帯域島嶼生態系の保全—亜熱帯域島嶼の生態系保全手法の開発に関する基礎研究 (平成9年～11年度) 報告書. 国立環境研究所研究報告 158: 23–28
- Kudoh H, Takayama K, Kachi N (2013) Loss of seed buoyancy in *Hibiscus glaber* on the oceanic Bonin Islands. *Pacific Science* 67: 591–197
- Lesko GL, Walker RB (1969) Effect of sea water on seed germination in two pacific atoll beach species. *Ecology* 50: 739–734
- Lee C, Wen J (2004) Phylogeny of *Panax* using chloroplast *trnC–trnD* intergenic region and the

- utility of *trnC-trnD* in interspecific studies of plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:894–903
- Liao IT (2008) Pollination biology and reproductive ecology of *Scaevola taccada* (Goodeniaceae) on Mo'orea, French Polynesia. Berkeley Natural History Museum. Retrieved from: <http://escholarship.org/uc/item/8z07027k>
- Lilleeng-Rosenberger, K (1998) Propagation techniques for native Hawaiian plants. *Newsletter of the Hawaiian Botanical Society* 37: 33–35
- Lu JJ, Ma WB, Tan DY, Baskin JM, Baskin CC (2013) Effects of environmental stress and nutrient morph on proportion and within-flower number-combination of morphs produced by the fruit-dimorphic species *Lappula duplicicarpa* (Boraginaceae). *Plant Ecology* 214: 351–362
- Mandak B, Pysek P (1999) Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in *Atriplex sagittata*. *Oecologia* 119: 63–72
- Mark S, Olesen JM (1996) Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107: 95–101
- Matthysen E (2012) Multicausality of dispersal: a review. In: Clobert J, Bague M, Benton TG, Bullock JM (eds) *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford Univ Press, United Kingdom, pp 3–18
- Murray MG, Thompson WF (1980) Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Research* 8: 4321–4325
- 中江訓・兼子尚知・宮崎一博・大野哲二・駒沢正夫 (2009a) 20 万分の 1 地質図幅「与論島および那覇」．独立行政法人産業総合研究所，地質調査総合センター
- 中江訓・長森英明・宮崎一博・駒沢正夫 (2009b) 20 万分の 1 地質図幅「石垣島」．独立行政法人産業総合研究所，地質調査総合センター

Nakanishi H (1988) Dispersal Ecology of the Maritime Plant in the Ryukyu Islands, Japan.

Ecological Research 3: 163–173

中西弘樹 (1990) 海流の贈り物 漂着の生態学. 平凡社

Nogales M, Medina FM, Quilis V, González-Rodríguez M (2001) Ecological and

biogeographical implications of Yellow - Legged Gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as

seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *Journal of*

Biogeography 28: 1137–1145

小川克郎 (1994) 1: 200,000地質図 奄美大島. 通商産業省工業技術院, 地質調査所

Ozinga WA, RM Bekker, JHJ Schaminée, JM Van Groenendael (2004) Dispersal potential in

plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*

92:767–777

Pritchard JK, Stephens N, Donnelly P (2000) Inference of Population Structure Using

Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959

R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation

for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Rubio de Casas R, Willis CG, Donohue K (2012) Plant dispersal phenotypes: a seed perspective

of maternal habitat selection. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds)

Dispersal Ecology and Evolution. Oxford Univ Press, United Kingdom, pp 171–184

斉藤眞・尾崎正紀・中野俊・小林哲夫・駒沢正夫 (2009a) 20 万分の 1 地質図幅「徳之島」.

独立行政法人産業総合研究所, 地質調査総合センター

佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989) *日本の野生植物, 木本II*. 平凡社, 東

京

澤田佳宏・中西弘樹・押田佳子・服部保 (2007) 日本の海岸植物チェックリスト. 人と

自然 17: 85–101

- Shaw J, Lickey EB, Schilling EE, Small RL (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288
- Stapley J, Reger J, Feulner PG, Smadja C, Galindo J, Ekblom R, Bennison C, Ball AD, Beckerman AP, Slate J (2010) Adaptation genomics: the next generation. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 705–712
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109
- 高木昌興 (2009) 島間距離から解く南西諸島の鳥類相. 日本鳥学会誌 58: 1–17
- Takayama K, Kajita T, Murata J, Tateishi Y (2006) Phylogeography and genetic structure of *Hibiscus tiliaceus* speciation of a pantropical plant with sea-drifted seeds. *Molecular Ecology* 15: 2871–2881
- Takayama K, Tateishi Y, Murata J, Kajita T (2008) Gene flow and population subdivision in a pantropical plant with sea-drifted seeds *Hibiscus tiliaceus* and its allied species: evidence from microsatellite analyses. *Molecular Ecology* 17: 2730–2742
- Telenius A, Peter Torstensson P (1989) The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia* 80: 206–210
- Therneau T (2012) A Package for Survival Analysis in S. R package version 2: 36–14
- 上田恵介・杉田典正・柴村奈緒子・鈴木創 (2013) オガサワラオオコウモリの生息状況と海洋島生態系での役割の解明. プロナトゥーラファンド第 21 期助成成果報告書, 日本自然保護協会
- 海野進・中野俊・石塚治・駒沢正夫 (2009) 20 万分の 1 地質図幅「小笠原諸島」. 独立行政法人産業総合研究所, 地質調査総合センター
- Urbatsch LE, Baldwin BG, Donoghue MJ (2000) Phylogeny of the coneflowers and relatives

- (Heliantheae: Asteraceae) based on nuclear rDNA internal transcribed spacer (ITS) sequences and chloroplast DNA restriction site data. *Systematic Botany* 25: 539–565
- van't Hof AE, Edmonds N, Dalíková M, Marec F, Saccheri IJ (2011) Industrial Melanism in British Peppered Moths Has a Singular and Recent Mutational Origin. *Science* 332: 958–960
- Wheelwright NT, Janson CH (1985) Colors of fruit displays of bird dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126:777–799
- Whitney KA, Lister CE (2004) Fruit colour polymorphism in *Acacia ligulata*: seed and seedling performance, clinal patterns, and chemical variation. *Evolutionary Ecology* 18: 165–186
- White TJ, Birns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White T (eds) *PCR protocols: a guide to methods and applications*, Academic Press, San Diego, California, USA, pp315–322
- Willson MF (1993) Mammals as Seed-Dispersal Mutualists in North America. *Oikos* 67: 159–176
- 米倉浩司・梶田忠 (2003-) BG Plants 和名-学名インデックス (YList), http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist_main.html (2014年12月13日)
- Zera AJ, Brisson JA (2012) Quantative, physiological, and molecular genetics of dispersa/migration. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (eds) *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford Univ Press, United Kingdom, pp 63–82

論文摘要

生物にとって分散 (dispersal) とは、出生地から繁殖地までの個体の移動のことをいい、個体群内および個体群間に遺伝子流動をもたらす主要な機構である。種内に異なる分散能力を持つ分散性多型の生物は、分散の適応的意義を理解するためのよい材料である。これまでに分散性多型の研究は翅多型 (長翅型と短翅型) を持つ昆虫で多く行われているが、植物で少ない。著者は海岸植物のクサトベラ *Scaevola taccada* (Gaerth.) Roxb. において、果実分散性の二型が存在することを発見した。本種の果実には、内果皮にコルクと中果皮果肉をもつ型 (C型) と果肉しかもたない型 (NC型) の二型が存在する。コルクは水に浮き、果肉は鳥の餌となることから、C型は海流散布と鳥被食散布、NC型は鳥被食散布の特徴を持つと推測される。個体はどちらか一方の型の果実をつける。また、この二型は集団内で混在して生育している。本研究はまず、(二章) クサトベラの果実二型発見の報告と別種か種内多型かどうかの判断を行った。次に、クサトベラの果実二型について、(三章) 生育地環境の要因、(四章) 分散形質と繁殖形質、(五章) 遺伝構造と遺伝子流動を調べ、最後の(六章) 総合考察で二型が存在する適応的意義について考察した。

二章では、クサトベラの二型個体の存在が、2010年8月に奄美大島のホノホシ海岸で発見されたことを報告した。二型個体を交雑して作成した果実は発芽能力を持つこと、葉緑体と核DNAの一部の塩基配列に二型個体間で違いがないことから種内変異であると考えられた。

三章では、南西諸島と小笠原諸島の24島95サイトにおいて、クサトベラの各果実型の分布および出現頻度と生育地環境 (海崖・岩場・砂浜) の関係を明らかにした。その結果、両果実型の個体はすべての海岸タイプで見られたが、コルク型個体は砂浜、無コルク型個体は海崖で出現頻度が高かった。

四章では、クサトベラ果実の海流と鳥被食散布能力に關与する分散形質と繁殖形質について、海水浮遊実験および果実の計測から比較を行った。海水浮遊実験の結果、コルク型果実は無コルク型果実よりも海水に長期間浮遊し続けたことから、海流散布により適した特徴を持っていた。果実の計測値の結果、無コルク型果実はコルク型よりも未消化部分の果実サイズが小さく、果肉糖度が高いことから鳥散布に適した特徴を持っていた。また、無コルク型はコルク型よりも種子サイズが大きい傾向が見られたことから、種子発芽後の繁殖能力が優れていると推測された。

五章では RAD-seq を用いた解析から得られた遺伝情報を用いて遺伝構造解析とコアレセント解析を行った。DNA 抽出用のサンプルは、南西諸島と小笠原諸島で採集した 95 個体の葉を使用した。解析の結果、遺伝構造解析の結果では果実型間ではなく二つの諸島間で明瞭な分化が見られた。コアレセント解析の結果、コルク型→コルク型個体間の遺伝子流動は地理的距離が 1000 km 以上である南西諸島と小笠原諸島の間でより高く、無コルク型→無コルク型個体間の遺伝子流動量は、各島内および各諸島内でより高かった。

以上の結果から、海流散布に優れた C 型果実は長距離散布により貢献している一方で、鳥被食散布に優れた NC 型果実は短距離散布により貢献していると考えられ、果実形質の違いが遺伝子流動にも影響していると推測された。一方で、繁殖能力について NC 型果実は種子サイズがより大きいことから C 型果実よりも優れている可能性がある。C 型果実は、コルク形成によって長距離分散を可能とする海流散布能力を獲得するが、その一方でエネルギーコストがかかり、その代償として種子サイズが小さくなるのかもしれない。クサトベラの二型は、分散能力と繁殖能力の間にトレードオフの関係があると考えられた。また、砂浜では C 型、海崖では NC 型の出現頻度が高いことから、各型は異なる海岸タイプに適応していると考えられた。砂浜では波によるかく乱頻度が海崖よりも高いと予測される。そのため、砂浜で海流散布に優れた C 型の適応度が高く

なるのかもしれない。一方で、海崖では鳥が主要な種子散布者となり、鳥被食散布に優れた NC 型の適応度が高くなるのかもしれない。