

東アジアにおけるハマグリ類の遺伝的多様性と集団構造

山川 (矢敷) 彩子^{1*}・今井 秀行²

¹ 〒 901-2206 沖縄県宜野湾市宜野湾 2-6-1 沖縄国際大学経済学部地域環境政策学科

² 〒 903-0213 沖縄県西原町千原 1 琉球大学理学部海洋自然科学科生物系

Genetic diversity and population structure of *Meretrix* spp. in the East Asia.

Ayako Yashiki Yamakawa^{1*} and Hideyuki Imai²

¹ Department of Regional Economics and Environmental Policy, Okinawa International University,
Ginowan 2-6-1, Ginowan, Okinawa 901-2206 Japan

² Laboratory of Marine Biology & Coral Reef Studies, Faculty of Science, University of the Ryukyus,
Senbaru 1, Nishihara, Nakagami, Okinawa 901-0213 Japan

Abstract. Allozyme analysis was conducted to find out genetic diversity and structure of important fishery resources *Meretrix* spp. (*M. lusoria*, *M. petechialis* and *Meretrix* sp.) in Japan, South Korea, China and Taiwan. Samples were collected from 26 *Meretrix* spp. populations from Japan (20 localities), Korea (2), China (1) and Taiwan (3) between 2004 and 2008. Twelve loci from 10 enzymes were examined, and heterozygosity (*He*, *Ho*), allelic richness (*A*), inbreeding coefficient (*Fis*), pairwise *Fst* and Nei's genetic distance (*D*) were calculated. The Taiwanese *Meretrix* spp. from Tanshui and aquacultured samples were consists of native species from Taiwan, because it was genetically distinct from Japanese *M. lusoria*. Japanese *M. lusoria* showed small *A*, low *He*, detective bottleneck, and these low genetic diversity was caused by drastic population decline throughout Japan after 1960's. As a result, the degree of genetic differentiation among Japanese local *M. lusoria* was low. However, Mutsu, Aomori Pref, population was genetically distanced from other Japanese populations based on pairwise *Fst* and genetic distance. Furthermore, in the Sea of Japan *M. lusoria* populations, latitudinal clines were observed in the allele frequency and in *He*. One way gene flow between neighboring localities may explain these latitudinal clines. On the other hand, in the Pacific *M. lusoria* populations, the locations of samples were geographically distant from each other; however, the degree of genetic differentiation was small. The large scale of seedling release might have influenced on genetic structure of Pacific *M. lusoria* populations through hybridization and translocation between local individuals and introduced individuals.

Key words: *Meretrix lusoria*, *M. petechialis*, Taiwanese *Meretrix* sp. allozyme analysis, bottleneck, seedling release

*連絡先 (Corresponding author): a.yamakawa@okui.ac.jp

(要約)

東アジアにおいて水産資源として重要なハマグリ類（ハマグリ、シナハマグリ、台湾産 *Meretrix* sp.）について、日本、韓国、中国および台湾における野生、自然、養殖集団の遺伝的多様性や集団の遺伝構造を明らかにするために、アロザイム分析を実施した。2004年から2008年の間に、日本から19地域20集団、韓国から2集団、中国から1集団、台湾から3集団、計26集団のハマグリ類を採集し、10酵素12遺伝子座について解析し、ヘテロ接合体率、有効アリル数、近交係数、pairwise *Fst*、*Nei* の遺伝距離を求めた。その結果、台湾台北市の淡水河および台湾養殖 *Meretrix* sp. は、日本のハマグリとは別種の台湾独自の在来集団であることが示された。また日本産ハマグリ集団の多くが、台湾産 *Meretrix* sp. やシナハマグリに比べ有効アリル数が小さく、ヘテロ接合体率が低く、有意にボトルネック傾向にあり、1960年代以降の各地でおこった急激な個体数の減少が、日本のハマグリ集団の遺伝的多様性を著しく減少させたと考えられた。日本産ハマグリ集団間においては、一般的に遺伝的分化の程度は低い傾向にあった。しかし、青森県むつの pairwise *Fst* は他のすべての集団と比較し有意に大きく、デンドログラムにおいても単独で分岐し、また新潟県柏崎も他の多くの集団と有意に分化し遺伝的に異なっていた。さらに、日本海側集団に関しては多型を有する複数の遺伝子座について、アリル頻度に南北の地理的勾配および遺伝的多様性の上昇が観察され、隣接した集団間にある程度の遺伝的交流がある可能性を示した。一方太平洋側におけるハマグリ集団においては、遺伝的分化の程度は低く、地理的に明瞭なクラスターを形成しなかった。特に太平洋側で地理的な集団間の関連が見られなかった理由として、アサリ同様、地域によって大量の種苗が放流されてきた影響が推測される。

はじめに

ハマグリ *Meretrix lusoria* (Röding, 1798) は、日本で古くから食用として利用されてきた二枚貝で、縄文・弥生時代の貝塚からも多数出土している（金丸, 1932）。私たち日本人にとっては、アサリ *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850)、マガキ *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793)、シジミ類 *Corbicula* spp. に並んで非常に身近な二枚貝といえる。ハマグリはかつて日本の内湾（東京湾、大阪湾、伊勢湾、有明海等）に多く生息しており、重要な漁獲対象種であった。しかし1960～70年以降、水質汚染と干潟の大規模な埋立による生息地の破壊により個体数は激減し（山下ほか, 2004; Higano 2004; 逸見, 2009）、漁獲量は最盛期の20分の1程度まで減少している（Fishbase, 2013）。このような状況を受けて、2012年ハマグリは、環境省レッドリストの絶滅危惧Ⅱ類（VU）に指定され（環境省2012）、他にも水産庁「減少種」、WWF「危険種」、千葉県「消息不明・絶滅生物」、愛知県「絶

滅危惧ⅠA類」、三重県「絶滅危惧Ⅱ類」、兵庫県「Aランク」、愛媛県「絶滅危惧Ⅱ類」、熊本県「絶滅危惧ⅠB類」、相模湾「消滅」に指定されている（逸見, 2009）。このように、在来のハマグリ資源は日本から姿を消しつつあるといえる。

日本国内におけるハマグリ移植・放流の歴史は古く江戸時代までさかのぼる。万次年間（1658～1661年）の土佐藩野中兼山による江戸から土佐湾へ、元禄年間（1688～1704年）の水戸藩徳川光圀による武蔵から鹿児島浦へ、1858年には、加賀金沢藩前田齊泰による江戸品川、大阪近海97箇所から越中放生津（現在の富山湾）に移植した記録がある（大島, 1972; 大島, 1994）。明治、大正、昭和の初めにかけても各地でハマグリ種苗の移植・放流は実施されてきたが（農林省水産試験場, 1931）、その量は現在に比べるとごくわずかであった。しかし1960年代以降の日本各地のハマグリ漁獲の激減に伴い、1975年頃には三重県桑名で九州産（熊本県緑川産）種苗の大規模な放流

が始まり(張, 2002), 1980年代に入ってから, 日本各地でハマグリ類の天然・人工種苗の移植, 放流が盛んにおこなわれてきた(水産庁ほか, 1986-2009). また, もともと日本に生息していないシナハマグリ *M. petechialis* (Lamarck, 1818) も, 三重県桑名(1996年以降北朝鮮産・中国産種苗)や, 東京湾(1997~2001年に北朝鮮産・中国産種苗)等各地で放流されてきた(環境省, 2006).

これまで私たちは, ハマグリ属の種間の遺伝的変異および日本国内における外来種シナハマグリ類の移入状況の把握に関して研究を実施してきた. その結果, ハマグリとシナハマグリは殻等の外見はよく似ているが, 遺伝的には全く異なる別種であること, 日本のハマグリと同種と考えられてきた台湾の *Meretrix* sp. は, ハマグリとは遺伝的には全く異なること(Yamakawa *et al.*, 2008), 日本国内に外来種シナハマグリと在来ハマグリが混在して生息している地域があり, 両種の交雑個体が存在することを明らかにしてきた(Yamakawa & Imai, 2012). さらに台湾産の未記載種と考えられるハマグリ類の一種が日本に初めて侵入したことを示した(Yamakawa & Imai, 2013). ハマグリは生活史の一時期をプランクトン状態ですごし, 海流による分散と分布域の拡大をしていると考えられ, 地域的に遺伝子プールを共有するメタ集団(繁殖集団)を形成していると考えられる. ハマグリ類の健全な資源の利用を目指すうえで, これらの繁殖単位である地域集団を遺伝的に把握することは重要であるが, 山川ほか(2007)が予備的に報告した他, いまだなされていない.

そこで今回の研究では, 水産資源として重要なハマグリ類の有効な資源保全および利用のための基礎情報を収集することを目的として, アロザイム分析により, 日本, 韓国, 中国および台湾におけるハマグリ類の遺伝的多様性の把握, さらに集団の遺伝構造の比較を実施することとした.

材料と方法

標本採集 2005年から2008年の間に, 日本から19地域20集団, 韓国から2集団, 中国から1集団, 台湾から3集団, 計26集団のハマグリ類を採集した(Table 1). 日本における産地は, 北から青森県むつ(MUT), 新潟県柏崎(KSW), 静岡県浜名湖(HMN), 京都府阿蘇海(ASU), 京都府久美浜(KMH), 三重県木曾川(KSG), 三重県桑名(KWN), 徳島県吉野川(YSNL, YSNP), 香川県父母ヶ浜(CCB), 香川県曾保(SOH), 香川県観音寺(KNJ), 山口県王司(OHJ), 福岡県加布里(KFR), 福岡県柳川(YNG), 熊本県緑川(MDR), 大分県杵築(KTK), 宮崎県門川(KDK), 鹿児島県市来(ICK), 鹿児島県万之瀬(MNS)である. このうち, 文献より過去に国内他地域からハマグリ類の移植やシナハマグリ類の放流の履歴が明らかとなった地域で採集された標本については自然集団(natural), ハマグリ類の移植放流の履歴が確認されていない地域における標本については野生集団(wild)とした(Table 1)(農林省水産試験場, 1931; 水産庁ほか, 1986-2009). 徳島県吉野川においては, ハマグリに混じってシナハマグリが採集されたので(Yamakawa & Imai, 2012), シナハマグリ類の集団はYSNPとして吉野川のハマグリ集団(YSNL)とは区別した.

韓国における産地は, 全羅南道康津(KAN), 全羅北道扶安(BUA)の2箇所, 中国においては渤海産シナハマグリ(BOH)を民間会社経由で入手した. 台湾においては, 台北県淡水河河口(TAN)の自然集団と台北市内で購入した台湾産養殖 *Meretrix* sp. (C1, C2)を用いた. これらのハマグリ類標本の入手は現地での採集を基本としたが, それが不可能な場合は, 産地を確認後, 地元の漁協や民間会社を通じての入手や市場での購入により生貝を収集した. 収集したサンプルは速やかに解剖し, アロザイム分析用に足および消化盲のうを-60~-40℃の冷凍庫で凍結保存した.

Table 1. Sampling sites, date and number of individuals for allozyme analysis of *Meretrix* spp. Wild; areas where no translocations of *M. lusoria* and/or releases of *M. petechialis* have never been done, natural; samples of naturally born clams in areas where translocations of *M. lusoria* and releases of *M. petechialis* were done.

Country	No.	Locality	Abbr.	Sampling date	N	Species	Sample information
Japan	1	Mutsu Bay, Aomori Pref.	MUT	Apr-05	32	ML	wild
	2	Kashiwazaki, Niigata Pref.	KSW	May-08	40	ML	wild
	3	Hamanako, Shizuoka Pref.	HMN	Jul-06	32	ML	natural
	4	Asoumi, Kyoto Pref.	ASU	Nov-06	32	ML	natural
	5	Kumihama, Kyoto Pref.	KMH	Jun-06	32	ML	natural
	6	Kisogawa, Mie Pref.	KSG	Mar-06	32	ML	natural
	7	Kuwana, Mie Pref.	KWN	Mar-05	32	ML	natural
	8	Yoshinogawa, Tokushima Pref.	YNSL	Mar-06	21	ML	natural
	9	Yoshinogawa, Tokushima Pref.	YNSP	Mar-06	11	MP	natural
	10	Chichibugahama, Kagawa Pref.	CCB	May-06	32	ML	wild
	11	Soho, Kagawa Pref.	SOH	Nov-06	32	ML	wild
	12	Kanonji, Kagawa Pref.	KNJ	Jun-06	32	ML	natural
	13	Ohji, Yamaguchi Pref.	OHJ	Feb-05	32	ML	natural
	14	Kafuri, Fukuoka Pref.	KFR	Nov-04	32	ML	wild
	15	Yanagawa, Fukuoka Pref.	YNG	Dec-04	32	ML	natural
	16	Midorikawa, Kumamoto Pref.	MDR	Jun-05	32	ML	wild
	17	Kitsuki, Ohita Pref.	KTG	Apr-05	32	ML	wild
	18	Kadokawa, Miyazaki Pref.	KDK	Mar-08	40	ML	wild
	19	Ichiki, Kagoshima Pref.	ICK	Feb-07	32	ML	natural
	20	Manose, Kagoshima Pref.	MNS	Feb-07	32	ML	wild
Korea	21	Kangjin, Chollanamdo	KAN	Sep-05	32	ML	no data
	22	Buan, Chollabukudo	BUA	Sep-05	32	MP	no data
China	23	Bo-hai (via Fishing company)	BOH	Feb-05	32	MP	no data
Taiwan	24	Tanshui River, Taipei Pref.	TAN	Sep-06	32	M. sp	natural*
	25	Cultured (purchased in Taipei city)	C1	Jan-05	32	M. sp	cultured
	26	Cultured (purchased in Taipei city)	C2	May-05	32	M. sp	cultured

* Release record of *M. lusoria* seedlings from Midorikawa, Kumamoto Prefecture (1921 - 1924).

アロザイム分析 アロザイム分析は、水平式デンブングル電気泳動法を実施し（沼知，1974；沼知，1989），1集団につき30個体前後についておこなった。冷凍した筋肉および消化盲のうに滅菌蒸留水を適宜加え、眼科バサミで組織を細かく刻み、抽出液を小さく切った濾紙に染み込ませて試料とした。電気泳動は12.5%の加水分解デンブングル（スターチヒドロライズド，和光純薬；STARChart, Starch Art Corp, USA）にて定電圧で、アミドブラックBが原点から陽極側へ約8cm移動するまで実施した。すべての標本にわたって比較的安定して検出できた10酵素12遺伝子座について分析した（Table 2）。使用した緩衝液は2種類で、Shaw & Prasad (1970) の Tris-citrate pH 7.0 緩衝液（CT-7）の場合、定電圧200Vで30分泳動後、250Vで約5時間の条件で泳動した。Clayton & Tretiak (1972) を改良した沼知（1989）の Citrate-N-(3-

aminopropyl) morpholine pH 6.0 緩衝液（CAPM-6）の場合、定電圧200Vで30分泳動後、250Vで約7時間の条件で実施した。その後沼知（1989）にしたがって、ゲルを1mm厚にスライス後各酵素を染色し、得られたバンドパターンを読み取った。なお、遺伝子座の名称は Shaklee et al. (1990) の方法に従った。対立遺伝子名については、原点から陽極側への泳動距離に従って順に数字で付した。

遺伝的解析 検出されたアリル型から、アリル頻度を算出し、平均ヘテロ接合体率（観察値 H_o , 期待値 H_e ），およびその比（ H_o / H_e ）を算出した。ハーディワインバーク平衡からのずれの検定、標本集団間の遺伝的分化の尺度である pairwise F_{st} については、ARLEQUIN Ver. 3.11 の AMOVA 分析にておこなった（Schenider et al., 1997）。また、標本数の多寡に依存しない有

Table 2. Resolved enzymes (abbreviations), enzyme commission (E.C.) numbers, most effective buffer system and tissues (F: foot, H: hepatopancreas).

Enzyme	E.C.	Loci	Buffer	Tissue
Aspartate aminotransferase	2.6.1.1	<i>AAT-2*</i>	CT-7	F
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	1.2.1.12	<i>GAPDH*</i>	CAPM-6	F
Glucose-6-phosphate isomerase	5.3.1.9	<i>GPI*</i>	CT-7	F
Isocitrate dehydrogenase (NADP+)	1.1.1.42	<i>IDH-1*, IDH-2*</i>	CT-7	H
Malate dehydrogenase	1.1.1.37	<i>MDH-2*</i>	CAPM-6	F
Malic enzyme (NADP+)	1.1.1.40	<i>ME*</i>	CAPM-6	F
Peptidase using leucyl-glycyl-glycine substrate	3.4.11-13	<i>PEP-lgg*</i>	CT-7	H
6-Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	<i>6PGD*</i>	CAPM-6	H
Phosphoglucomutase	2.7.5.1	<i>PGM*</i>	CT-7	F
Superoxidase dismutase	1.15.1.1	<i>SOD-1*, SOD-2*</i>	CAPM-6	H

効アリル数 (A), 近交係数 (Fis) については, FSTAT ver. 2.9.3 (Goudet, 2001) により求めた. 集団の遺伝的多様性の減退についてはボトルネック解析ソフト BOTTLENECK Ver. 2.02 (Piry *et al.*, 1999) を用いた. 集団間の遺伝的類縁関係については, Nei (1972) の遺伝距離をもとめ, UPGMA 法を用いてデンドログラムを作成した. Nei (1972) の遺伝距離は POPGENE ver. 1.32 により求め, デンドログラムの作成は, POPTREE2 (Takezaki *et al.*, 2010) を用いた. また, アサインメントテストで個体ごとの検定として, STRUCTURE ver. 3.3.2 (Pritchard *et al.*, 2000) を用いたクラスタリング解析をおこなった. 仮想的な祖先集団数 K を 1 から 26 までシミュレーションシクラスターを推定した.

結果

遺伝的多様性 アロザイム分析をおこなった 10 酵素 12 遺伝子座におけるアリル頻度を Appendix 1 に示した. 最大アリル頻度が 0.95 以下となる多型遺伝子座は, *IDH-1**, *SOD-2** を除いた 10 遺伝子座であったが, 26 すべての集団において共通して観察された多型遺伝子座は *GPI**, *PEP-lgg**, *6PGD**, *PGM** の 4 遺伝子座であった. Table 3 は, ハマグリ類集団 (日本

20, 韓国 2, 中国 1, 台湾 3 集団) のそれぞれの遺伝子座における有効アリル数 (A), ヘテロ接合体率 (*Ho*, *He*), 近交係数 (Fis) およびそれらの平均値を示した表である. 有効アリル数 (A) の平均は, 1.972 から 2.557 の値を示し, シナハマグリ集団で高く (BOH: 2.557, BUA: 2.547, YSNP: 2.417), ハマグリ集団では低く (1.972-2.385) 台湾産ハマグリ集団ではその中間の値を示した.

平均ヘテロ接合体率 (*He*) については, 台湾産 *Meretrix* sp. 集団で高い傾向を示し (0.416-0.460), 次にシナハマグリ集団 (0.383-0.484) で, ハマグリ集団では新潟県柏崎 (KSW: 0.432) を除き低い傾向を示した (0.229-0.368). 平均ヘテロ接合体率の観察値と期待値の比 (*Ho* / *He*) は, 中国渤海シナハマグリ (BOH) は 1.031 であったが, これを除いたすべての集団で 1 を下回り (0.717-0.950), ホモ過剰であることを示した. ハーディワインバグ平衡にあるかの検定については, *PEP-lgg** および *PGM** において複数の集団でずれが認められたが, 多くの遺伝子座でハーディワインバグ平衡からのずれは観察されなかった. 近交係数 (Fis) は, -0.032 から 0.286 の値を示した. 静岡県浜名湖 (HMN: 0.286), 韓国康津 (KAN: 0.243) 及び台湾淡水 (TAN: 0.212) では比較的高い値を示した.

東アジアにおけるハマグリ類の遺伝的多様性と集団構造

Table 3. Genetic variability of the *Meretrix* spp. at twelve loci in twenty Japanese, two Korean one Chinese, and three Taiwanese samples.

Locality	Loci												Average for all loci				
	<i>AAT-2*</i>	<i>GAPDH*</i>	<i>GPI*</i>	<i>IDH-1*</i>	<i>IDH-2*</i>	<i>MDH*</i>	<i>MP*</i>	<i>PEP-leg*</i>	<i>6PGD*</i>	<i>PGM*</i>	<i>SOD-1*</i>	<i>SOD-2*</i>	<i>A</i>	<i>H_O</i>	<i>H_e</i>	<i>H_O/H_e</i>	<i>F_{is}</i>
MUT	<i>A</i>	0.281	1.000	0.433	1.000	1.000	0.333	0.656	0.344	0.406	0.938	1.000	2.272	0.263	0.287	0.916	0.085
	<i>H_e</i>	0.255	-	0.031	-	-	0.031	0.626	0.645	0.908	-	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.133	0.549	0.000**	1.000	-	-	-	-	-	-
KSW	<i>A</i>	2.103	1.000	0.340	1.000	1.000	0.493	0.086	0.414	0.053	1.000	1.000	2.178	0.392	0.432	0.908	0.094
	<i>H_e</i>	0.165	-	0.333	-	-	0.350	0.625	0.650	0.721	-	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.416	-	-	1.000	0.008*	0.642	0.002**	1.000	-	-	-	-	-	-
HMN	<i>A</i>	3.317	1.000	2.317	1.313	1.625	1.000	3.820	6.320	1.000	1.000	1.000	2.337	0.259	0.361	0.717	0.286
	<i>H_e</i>	0.188	-	0.188	0.031	0.063	-	0.375	0.438	0.531	-	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.177	0.031	0.062	-	0.738	0.577	0.764	-	-	-	-	-	-	-
ASU	<i>A</i>	0.063	1.000	0.063	1.000	0.008*	1.000	0.096	0.345	0.309	-	-	2.385	0.260	0.324	0.804	0.198
	<i>H_e</i>	2.835	1.313	2.701	1.313	1.625	1.000	4.600	4.368	4.955	1.906	1.000	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	0.250	0.031	0.188	0.063	0.063	-	0.469	0.500	0.188	-	-	-	-	-	-	-
KMH	<i>A</i>	0.076	1.000	0.076	1.000	0.008*	1.000	0.001*	0.033	0.004*	1.000	1.000	2.144	0.243	0.283	0.860	0.142
	<i>H_e</i>	2.644	1.000	2.062	1.313	1.000	1.000	4.349	4.144	4.350	1.906	1.000	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	0.281	-	0.125	-	-	-	0.956	0.531	0.438	0.188	-	-	-	-	-	-
KSN	<i>A</i>	0.091	1.000	0.091	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.246	0.321	0.368	0.873	0.128
	<i>H_e</i>	0.048	-	0.150	-	-	0.086	0.031	0.031	0.638	0.727	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.072	0.040	0.001**	1.000	-	-	-	-	-	-
KSNL	<i>A</i>	0.091	1.000	0.091	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.246	0.312	0.353	0.884	0.118
	<i>H_e</i>	0.091	-	0.136	-	-	0.091	0.091	0.091	0.667	0.667	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.132	-	-	1.000	0.045	0.075	0.519	0.714	-	-	-	-	-	-
YSNP	<i>A</i>	0.090	1.000	0.090	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.104	0.306	0.338	0.907	0.095
	<i>H_e</i>	0.090	-	0.132	-	-	1.000	0.045	0.075	0.519	0.714	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.045	0.075	0.519	0.714	-	-	-	-	-	-
YSNP	<i>A</i>	0.090	1.000	0.090	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.104	0.306	0.338	0.907	0.095
	<i>H_e</i>	0.090	-	0.132	-	-	1.000	0.045	0.075	0.519	0.714	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.045	0.075	0.519	0.714	-	-	-	-	-	-
SOH	<i>A</i>	1.333	1.000	2.045	1.333	1.559	1.000	3.333	5.163	3.371	4.635	1.000	2.111	0.207	0.250	0.829	0.174
	<i>H_e</i>	0.333	-	0.067	0.033	0.067	-	0.033	0.700	0.367	0.000	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.102	-	-	1.000	0.011	0.051	0.038	0.017	-	-	-	-	-	-
KNU	<i>A</i>	2.744	1.313	2.528	1.000	1.843	1.000	3.843	5.133	3.620	4.442	1.313	2.336	0.263	0.276	0.950	0.051
	<i>H_e</i>	0.206	0.031	0.178	-	0.092	0.031	0.631	0.672	0.711	0.115	0.031	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	0.307	1.000	1.000	-	1.000	0.075	0.260	0.002**	1.000	0.002**	1.000	-	-	-	-	-
OHU	<i>A</i>	0.094	1.000	0.094	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.155	0.233	0.268	0.869	0.133
	<i>H_e</i>	0.094	-	0.149	-	-	0.031	0.656	0.594	0.594	0.031	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.994	-	-	1.000	0.042	0.469	0.331	0.000**	-	-	-	-	-	-
KFR	<i>A</i>	0.219	1.000	0.219	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.111	0.207	0.250	0.829	0.174
	<i>H_e</i>	0.232	0.031	0.091	-	-	0.031	0.764	1.000	0.000**	-	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	0.994	-	-	1.000	0.042	0.469	0.331	0.000**	-	-	-	-	-	-
YNG	<i>A</i>	0.663	1.000	0.663	1.000	0.008*	1.000	0.008*	0.031	0.638	0.727	-	2.139	0.295	0.342	0.861	0.141
	<i>H_e</i>	0.062	0.031	0.062	-	-	0.062	0.788	0.533	0.445	0.000	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.004**	0.013	0.445	1.000	-	-	-	-	-	-
MDR	<i>A</i>	1.313	1.625	1.313	1.313	1.682	1.313	3.381	3.617	3.553	1.906	1.000	2.295	0.229	0.267	0.858	0.144
	<i>H_e</i>	0.031	0.063	0.094	0.031	0.094	0.031	0.563	0.563	0.594	0.188	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	0.031	0.062	0.091	0.031	0.091	0.031	0.075	0.075	0.075	0.075	-	-	-	-	-	-
KTK	<i>A</i>	1.843	1.000	1.786	1.625	1.313	1.000	4.687	3.640	6.306	1.000	1.000	2.183	0.299	0.330	0.908	0.094
	<i>H_e</i>	0.094	-	0.125	-	-	0.031	0.563	0.625	0.594	0.188	-	-	-	-	-	-
	<i>F_{is}</i>	1.000	-	1.000	-	-	1.000	0.040	0.061	0.040	0.005**	-	-	-	-	-	-

Locality	Loci											Average for all loci					
	AA1-2*	GAPDH*	GPI*	IDH-1*	IDH-2*	MDH*	ME*	PEP-Jcc*	6PGD*	PGM*	SOD-1*	SOD-2*	A	H ₀	H _e	H ₀ /H _e	F _{is}
A	2.083	1.250	2.192	1.680	1.583	1.250	1.440	4.659	3.391	4.291	1.000	1.000	2.152	0.198	0.240	0.821	0.18
H ₀	0.125	0.025	0.150	0.075	0.075	0.050	0.050	0.500	0.450	0.500	-	-	-	-	-	-	-
H _e	0.125	0.025	0.150	0.075	0.075	0.050	0.050	0.500	0.450	0.500	-	-	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.152	0.198	0.240	0.821	0.18
F _{is}	-0.034	0.000	-0.047	-0.017	-0.026	0.000	-0.013	0.338	0.110	0.231	1.000	1.000	-	-	-	-	-
A	1.995	1.000	1.985	1.531	1.313	1.313	1.313	4.943	4.290	5.218	1.313	1.313	2.243	0.264	0.282	0.937	0.064
H ₀	0.121	-	0.121	0.062	0.031	0.031	0.031	0.625	0.575	0.713	0.031	0.031	-	-	-	-	-
H _e	0.121	-	0.121	0.062	0.031	0.031	0.031	0.625	0.575	0.713	0.031	0.031	-	-	-	-	-
P	1.000	-	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.243	0.264	0.282	0.937	0.064
F _{is}	-0.038	-	-0.038	-	-0.016	0.000	0.000	0.061	0.002	0.170	0.000	0.000	-	-	-	-	-
MNS	1.623	1.000	1.313	1.531	1.000	1.000	1.000	4.856	4.362	4.362	1.531	1.531	1.972	0.281	0.318	0.883	0.118
H ₀	0.062	-	0.031	0.062	-	-	-	0.781	0.537	0.695	0.062	0.062	-	-	-	-	-
H _e	0.062	-	0.031	0.062	-	-	-	0.781	0.537	0.695	0.062	0.062	-	-	-	-	-
P	1.000	-	1.000	1.000	-	-	-	1.006	1.000	1.000	-	-	1.972	0.281	0.318	0.883	0.118
F _{is}	-0.008	-	-	-0.016	-	-	-	-0.107	-0.107	-0.281	-0.016	-	-	-	-	-	-
KAN	1.506	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	4.943	4.943	4.943	1.000	1.000	2.420	0.265	0.349	0.760	0.243
H ₀	0.138	0.032	0.129	0.032	0.032	0.226	0.032	0.516	0.645	0.548	0.335	0.335	-	-	-	-	-
H _e	0.138	0.032	0.129	0.032	0.032	0.226	0.032	0.516	0.645	0.548	0.335	0.335	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.420	0.265	0.349	0.760	0.243
F _{is}	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	-	-	-	-	-	-	-
BUA	3.887	0.998	2.333	1.000	1.333	0.997	1.999	3.801	3.845	4.455	1.333	1.333	2.547	0.316	0.383	0.826	0.177
H ₀	0.774	0.065	0.387	0.032	0.094	0.094	0.373	0.634	0.497	0.809	0.032	0.032	-	-	-	-	-
H _e	0.696	0.355	0.397	0.032	0.094	0.094	0.373	0.634	0.497	0.809	0.032	0.032	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.547	0.316	0.383	0.826	0.177
F _{is}	0.083	0.182	0.026	-	-0.024	-0.024	0.015	0.158	0.044	0.000	0.000	0.000	-	-	-	-	-
BOH	4.255	1.970	2.333	1.000	1.000	1.813	2.257	4.404	3.580	5.734	1.333	1.333	2.557	0.437	0.424	1.031	-0.052
H ₀	0.767	0.267	0.567	0.133	0.033	0.133	0.033	0.633	0.700	0.800	0.033	0.033	-	-	-	-	-
H _e	0.693	0.235	0.520	0.133	0.033	0.133	0.033	0.633	0.700	0.800	0.033	0.033	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.557	0.437	0.424	1.031	-0.052
F _{is}	-0.208	-0.137	-0.264	-	-	-0.055	0.846	0.096	-0.124	-0.005	0.000	0.000	-	-	-	-	-
TAN	2.281	2.000	3.156	1.000	2.307	2.000	2.000	5.329	3.894	4.395	1.000	1.000	2.444	0.363	0.460	0.790	0.212
H ₀	0.250	0.188	0.656	0.125	0.375	0.125	0.125	0.438	0.531	0.344	-	-	-	-	-	-	-
H _e	0.250	0.188	0.656	0.125	0.375	0.125	0.125	0.438	0.531	0.344	-	-	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.444	0.363	0.460	0.790	0.212
F _{is}	-0.110	-0.547	-0.197	-	0.168	0.143	-	-0.405	0.248	0.443	-	-	-	-	-	-	-
CI	2.505	2.000	2.786	1.000	1.313	2.000	1.000	4.902	3.942	4.916	1.000	1.000	2.364	0.426	0.475	0.897	0.104
H ₀	0.298	0.200	0.274	0.031	0.031	0.496	0.031	0.629	0.597	0.712	-	-	-	-	-	-	-
H _e	0.298	0.200	0.274	0.031	0.031	0.496	0.031	0.629	0.597	0.712	-	-	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.364	0.426	0.475	0.897	0.104
F _{is}	-0.049	0.202	-0.133	-	-0.202	-0.202	-	0.002**	0.175	0.020	-	-	-	-	-	-	-
C2	3.988	0.688	0.313	1.531	1.000	0.594	0.594	4.394	3.369	4.369	1.531	1.531	2.497	0.359	0.416	0.863	0.139
H ₀	0.302	0.500	0.479	0.062	0.062	0.173	0.173	0.546	0.619	0.619	0.062	0.062	-	-	-	-	-
H _e	0.302	0.500	0.479	0.062	0.062	0.173	0.173	0.546	0.619	0.619	0.062	0.062	-	-	-	-	-
P	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	2.497	0.359	0.416	0.863	0.139
F _{is}	0.035	0.039	0.053	0.016	-	0.377	0.000**	0.016	0.231	0.023	0.002**	0.002**	-	-	-	-	-
F _{is}	-0.383	-0.383	-0.351	-0.016	-	-0.144	1.000	0.202	-0.147	0.245	0.222	0.222	-	-	-	-	-

A, allelic richness; H₀, observed heterozygosity; H_e, expected heterozygosity; P, ** indicate significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium (P < 0.01); F_{is}, inbreeding coefficient. -, no value because the locus was considered monomorphic.

ハマグリ類集団におけるボトルネックテストの結果を Table 4 に示した。多くの集団において IAM, TPM, SMM の 3 モデルの P 値は低く、有意にボトルネック傾向を示した。ただし、青森県むつのハマグリ (MUT), 中国渤海シナハマグリ (BOH), 台湾淡水 *Meretrix* sp (TAN), 台湾養殖 *Meretrix* sp. (C1) について、SMM においてはボトルネック傾向を示さず、韓国扶安シナハマグリ (BUA), 台湾養殖 *Meretrix* sp (C2) は、TPM と SMM の両方で有意にボトルネック傾向を示さなかった。

Table 4. Wilcoxon P values from bottleneck test (BOTTLENECK). One tail for heterozygosity excess, under each three mutation models, IAM, infinite allele model, TPM, two phase model, SMM, one-step stepwise model. * indicates significant results P < 0.05.

Locality	IAM	TPM	SMM
MUT	0.0007*	0.0034*	0.0615
KSW	0.0005*	0.0007*	0.0024*
HMN	0.0005*	0.0012*	0.0017*
ASU	0.0002*	0.0005*	0.0061*
KMH	0.0002*	0.0002*	0.0005*
KSG	0.0002*	0.0005*	0.0046*
KWN	0.0002*	0.0005*	0.0017*
YSNL	0.0002*	0.0002*	0.0002*
YSNP	0.0005*	0.0005*	0.0005*
CCB	0.0002*	0.0005*	0.0034*
SOH	0.0002*	0.0005*	0.0017*
KNJ	0.0002*	0.0002*	0.0002*
OHJ	0.0002*	0.0002*	0.0007*
KFR	0.0002*	0.0002*	0.0012*
YNG	0.0002*	0.0002*	0.0007*
MDR	0.0002*	0.0002*	0.0012*
KTK	0.0002*	0.0002*	0.0005*
KDK	0.0012*	0.0040*	0.0386*
ICK	0.0005*	0.0007*	0.0046*
MNS	0.0005*	0.0017*	0.0269*
KAN	0.0009*	0.0023*	0.0031*
BUA	0.0105*	0.0874	0.2598
BOH	0.0046*	0.0337*	0.0737
TAN	0.0040*	0.0212*	0.1167
C1	0.0023*	0.0067*	0.2593
C2	0.0031*	0.0549	0.2349

遺伝的分化 ハマグリ類の種間および集団間の遺伝的分化の程度を明らかにするために、Pairwise *Fst* の値と Nei (1972) の遺伝距離 *D* の値を Table 5 に示した。*Fst* については、種間のすべての組み合わせ (ハマグリとシナハマグリ, ハマグリと台湾産ハマグリ, シナハマグリと台湾産ハマグリ) において有意な値であった。ハマグリ集団間においては、むつ (MUT) は他のすべてのハマグリ集団に対し有意に大きい *Fst* 値を示し、新潟県柏崎 (KSW) は京都府阿蘇海 (ASU) を除いた他全ての集団に対し有意に大きい *Fst* 値を示した。一方で、静岡県浜名湖 (HMN) は、むつ (MUT) と柏崎 (KSW) を除く他全てのハマグリ集団に対し有意差はみられなかった。

Nei (1972) の遺伝距離 *D* をもとに、UPGMA 法を用いて作成したデンドログラムを Fig.1 に示した。ハマグリとシナハマグリおよび台湾産 *Meretrix* sp. の大きく 2 つのグループにわかれた。台湾の *Meretrix* sp. (TAN, C1, C2) は、ハマグリ集団とは大きく離れていたが (*D* = 0.333-0.549), シナハマグリ集団とは比較的小さい遺

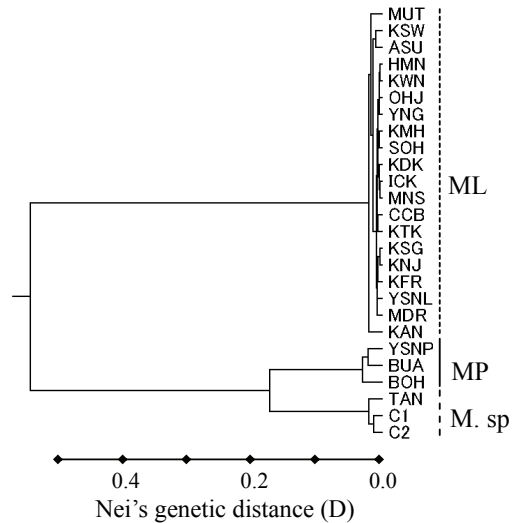


Fig. 1. UPGMA tree based on Nei's genetic distances (Nei 1972) among 26 localities of the *Meretrix* spp., inferred from allozyme data.

Table 5. Pairwise F_{st} with 95 % credible intervals over all loci among 26 populations of *Meretrix* spp. Are shown above diagonal, * indicates significant P values ($P < 0.05$). Estimates of Nei's genetic distances (1972) among 26 localities of *Meretrix* spp are shown below the diagonal. a YSNP is *M. petechialis*, not *M. lusoria*

Species	<i>M. lusoria</i>													<i>M. petechialis</i>														
	Locality	MUT	KSW	HMN	ASU	KMH	KSG	KWN	YSNL	YSNP ^a	CCB	SOH	KNJ	OHJ	KFR	YNG	MDR	KTK	KDK	ICK	MNS	KAN	BUA	BOH	TAN	CI	C2	
MUT	0.066*	0.025*	0.042*	0.019*	0.053*	0.045*	0.036*	0.043*	0.356*	0.049*	0.030*	0.046*	0.031*	0.040*	0.030*	0.050*	0.049*	0.063*	0.047*	0.052*	0.066*	0.477*	0.506*	0.524*	0.548*	0.548*	0.493*	
KSW	0.020	0.012	0.020*	0.042*	0.018*	0.042*	0.018*	0.042*	0.510*	0.044*	0.018*	0.044*	0.001	-0.002	0.015	-0.001	0.004	0.000	0.007	-0.002	0.003	0.064*	0.457*	0.479*	0.513*	0.539*	0.485*	
HMN	0.015	0.008	0.005	-0.005	0.004	-0.008	0.003	0.028*	0.463*	0.015	0.019*	0.010	0.016*	0.031*	0.016*	0.010	0.020*	0.030*	0.016*	0.021*	0.035*	0.415*	0.439*	0.476*	0.502*	0.478*		
ASU	0.008	0.006	0.002	0.015*	0.002	0.008	0.028*	0.013	-0.005	0.005	0.009	0.007	0.004	0.013	-0.001	0.009	0.008	0.008	0.002	0.007	0.028*	0.435*	0.460*	0.492*	0.510*	0.464*		
KMH	0.008	0.010	0.003	0.005	0.004	0.002	0.008	0.492*	0.005	0.005	0.000	0.007	0.014	0.007	0.018*	0.024*	0.007	0.018*	0.012	0.005	0.009	0.449*	0.465*	0.509*	0.528*	0.477*		
KSG	0.017	0.020	0.005	0.013	0.008	0.004	0.002	0.005	0.500*	0.014	0.036*	0.017	-0.002	0.002	0.013	-0.002	0.003	0.010	0.014	-0.004	0.008	0.454*	0.474*	0.513*	0.534*	0.479*		
KWN	0.012	0.018	0.006	0.013	0.007	0.006	0.003	0.011	0.518*	0.009	0.017	-0.002	0.002	0.002	0.013	-0.002	0.003	0.010	0.014	-0.004	0.008	0.443*	0.469*	0.511*	0.534*	0.475*		
YSNL	0.414	0.417	0.413	0.385	0.389	0.400	0.418	0.399	0.529*	0.472*	0.518*	0.520*	0.520*	0.520*	0.518*	0.485*	0.538*	0.524*	0.502*	0.534*	0.374*	0.014	0.015	0.192*	0.220*	0.167*		
CCB	0.015	0.016	0.005	0.009	0.006	0.008	0.006	0.006	0.405	0.007	0.008	0.007	0.000	0.019*	0.011	0.009	0.006	0.006	0.002	0.004	0.010	0.035*	0.449*	0.475*	0.513*	0.535*	0.481*	
SOH	0.010	0.008	0.005	0.009	0.004	0.013	0.007	0.007	0.408	0.007	0.008	0.007	0.000	0.026*	0.012	0.001	0.009	0.020*	0.023*	0.007	0.000	0.048*	0.461*	0.489*	0.519*	0.545*	0.489*	
KNJ	0.011	0.011	0.003	0.009	0.005	0.007	0.003	0.005	0.381	0.005	0.010	0.008	0.000	0.012	0.001	0.011	0.009	0.015*	0.017*	0.002	0.004	0.024*	0.426*	0.447*	0.490*	0.512*	0.459*	
OHJ	0.011	0.011	0.003	0.009	0.005	0.007	0.003	0.005	0.396	0.007	0.011	0.005	0.009	0.021*	0.021*	0.006	0.016*	0.023*	0.036*	0.015*	0.026*	0.029*	0.456*	0.479*	0.517*	0.538*	0.486*	
KFR	0.010	0.014	0.004	0.009	0.004	0.008	0.003	0.006	0.410	0.005	0.009	0.005	0.008	0.004	0.006	0.008	0.008	0.018*	0.005	0.017*	0.029*	0.457*	0.480*	0.513*	0.538*	0.484*		
YNG	0.010	0.015	0.006	0.008	0.007	0.006	0.006	0.006	0.434	0.005	0.009	0.006	0.006	0.006	0.006	0.008	0.008	0.014*	0.020*	0.003	0.005	0.021*	0.432*	0.454*	0.494*	0.51*	0.464*	
MDR	0.015	0.013	0.004	0.010	0.006	0.011	0.007	0.008	0.410	0.005	0.009	0.005	0.008	0.004	0.006	0.008	0.008	0.014*	0.020*	0.003	0.005	0.021*	0.432*	0.454*	0.494*	0.51*	0.464*	
KTK	0.015	0.013	0.004	0.010	0.006	0.011	0.007	0.008	0.410	0.005	0.009	0.005	0.008	0.004	0.006	0.008	0.008	0.014*	0.020*	0.003	0.005	0.021*	0.432*	0.454*	0.494*	0.51*	0.464*	
ICK	0.015	0.009	0.003	0.009	0.005	0.006	0.004	0.004	0.400	0.005	0.006	0.004	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.044*	0.465*	0.490*	0.529*	0.553*	0.499*	
MNS	0.015	0.009	0.004	0.009	0.006	0.006	0.005	0.006	0.410	0.005	0.006	0.004	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.044*	0.465*	0.490*	0.529*	0.553*	0.499*	
KAN	0.022	0.031	0.016	0.020	0.016	0.013	0.015	0.018	0.353	0.017	0.022	0.015	0.017	0.019	0.014	0.018	0.005	0.007	0.004	0.003	0.015	0.042*	0.478*	0.500*	0.532*	0.553*	0.502*	
BUA	0.343	0.359	0.354	0.327	0.330	0.337	0.337	0.347	0.332	0.347	0.332	0.333	0.336	0.353	0.347	0.336	0.351	0.338	0.377	0.350	0.344	0.018	0.352	0.296	0.019	0.177*	0.24*	0.188*
BOH	0.392	0.396	0.392	0.364	0.370	0.376	0.398	0.381	0.023	0.392	0.392	0.393	0.366	0.393	0.346	0.389	0.374	0.416	0.393	0.379	0.388	0.296	0.019	0.177*	0.24*	0.188*		
TAN	0.417	0.453	0.449	0.423	0.419	0.451	0.461	0.449	0.129	0.457	0.441	0.436	0.455	0.449	0.449	0.449	0.438	0.473	0.464	0.449	0.390	0.172	0.147	0.021	0.028*	0.016		
CI	0.490	0.538	0.525	0.502	0.498	0.517	0.536	0.527	0.156	0.532	0.525	0.505	0.532	0.521	0.523	0.507	0.549	0.549	0.527	0.534	0.390	0.172	0.147	0.021	0.028*	0.016		
C2	0.407	0.447	0.439	0.419	0.414	0.438	0.449	0.436	0.125	0.445	0.435	0.426	0.444	0.439	0.436	0.430	0.465	0.454	0.438	0.450	0.333	0.131	0.118	0.013	0.013	0.011		

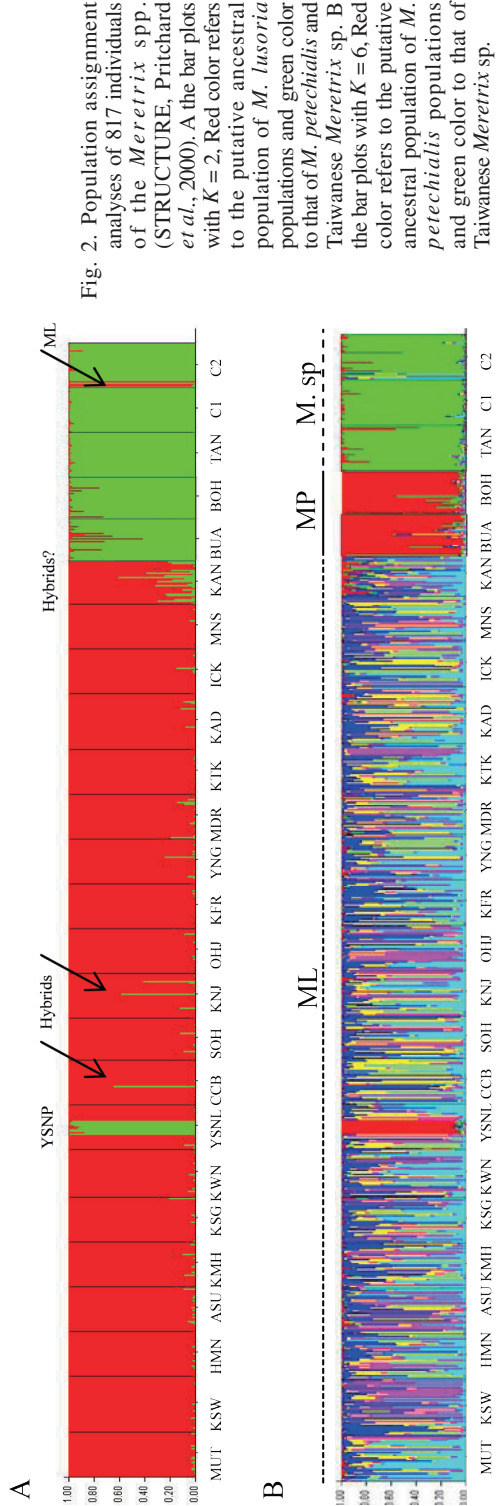


Fig. 2. Population assignment analyses of 817 individuals of the *Meretrix* spp. (STRUCTURE, Pritchard et al., 2000). A: The bar plots with $K = 2$, Red color refers to the putative ancestral population of *M. lusoria* and green color to that of *M. petechialis* and Taiwanese *Meretrix* sp. B: The bar plots with $K = 6$, Red color refers to the putative ancestral population of *M. petechialis* and green color to that of Taiwanese *Meretrix* sp.

伝距離を示した (0.109-0.172). ハマグリ集団間においては, 全般的に遺伝的分化の程度は低く (0.002-0.031), 地理的に明瞭なクラスターを形成しなかった. しかし, 韓国の康津 (KAN) とむつ (MUT) は単独で分岐し遺伝的に離れていることが示された. 日本海側の柏崎 (KSW) と阿蘇海 (ASU) は姉妹群を形成した.

アサインメントテストによるクラスタリング解析の結果を Fig. 2 に示した. 仮想的な祖先集団数 $K = 2$ の場合, ハマグリとシナハマグリおよび台湾産 *Meretrix* sp. の 2 つのクラスターに明瞭にわかれた. 香川県父母ヶ浜 (CCB), 観音寺 (KNJ) および韓国の康津 (KAN) ではシナハマグリ帰属の割合が高い個体が確認された. 台湾養殖 (C1) においては, ハマグリ帰属の個体が複数確認された. $K = 6$ の場合, 台湾産 *Meretrix* sp. (TAN, C1, C2) はシナハマグリと別クラスターとなった.

考 察

種間・種内における遺伝的多様性 今回研究の対象としたハマグリ類 3 種 (ハマグリ, シナハマグリ, 台湾産 *Meretrix* sp.) は, Yamakawa *et al.* (2008) の結果と同様, 遺伝的に明確に分化しているということが明らかとなった (Table 5). 台湾の台北県淡水河では過去に日本からのハマグリ種苗を放流したことがある. 水産試験成績総覧 (農林省水産試験場, 1931) によると, 1921 ~ 1924 年に熊本県川口村緑川 (現在の熊本市川口町緑川) よりハマグリ種苗を計 123 石放流している. また, 邵・邱 (2003) は, 1925 年に日本産ハマグリ 40 石, 佐賀県のハマグリ 3000 斤 (1800 kg) を淡水河に放流したことから, 現存する淡水河のハマグリ類は在来のもではなく日本産の外来種であるとしている. さらに, 台湾西部で盛んに養殖されているハマグリ類は, 淡水河の種苗を採取し養殖に用いたものであるため, 台湾の養殖ハマグリ類は, 人為的に拡散された外来種ハマグリ *M. lusoria* である

としている (Chen, 1990; 邵・邱, 2003). 今回の分析では, 台湾の淡水河の自然集団 *Meretrix* sp. (TAN) と台湾養殖 *Meretrix* sp. (C1, C2) は遺伝的に非常に近く姉妹群を形成したが, 日本のハマグリ集団とは明らかに異なっていた. Nei (1975) によると, 同属種間の遺伝距離は 0.2-2.0 とされており, 日本のハマグリと台湾の *Meretrix* sp. の間の遺伝距離は, 種間レベルの値 ($D = 0.333-0.549$, 約 200 万年前に分岐) を示した (Fig. 1). このことから, 台湾にはもともとハマグリとは異なる在来集団が生息しており, その在来集団を養殖種苗に利用して資源を持続させてきたと考えられる. つまり, 台湾の淡水河 (TAN) および養殖 *Meretrix* sp. (C1, C2) は, 日本のハマグリとは別種といえよう. 今回分析に用いた台湾の *Meretrix* sp. は, 淡水河の自然集団 (TAN) と養殖集団 (C1, C2) において殻の形態や色模様, 殻皮の状態が大きく異なっていた. 二枚貝においては, 環境条件や生息場所により形態変化を生じることが報告され, アサリで多くの報告がある (西沢ら, 1992; 柿野, 1996; 横川, 1998). 台湾の養殖集団は, 餌や飼育環境条件が野外の生息場所と異なるので, これらの要因による形態的な可塑性が顕著に出たものと考えた. 一方, 台湾の *Meretrix* sp. は, シナハマグリと遺伝的に近い傾向が認められ (Table 5, Fig. 1, 2), 亜種間レベルの遺伝的分化であったが ($D = 0.109-0.172$), 形態からシナハマグリと区別できること, および生息場所が隔離していることから, おそらくシナハマグリと別の未記載種である可能性が高い. しかし, 台湾海峡をはさんだ中国福建省における *Meretrix* sp. の生息の確認やシナハマグリ種内の遺伝的多様性についてさらに検討が必要であろう.

有効アリル数 (A) や平均ヘテロ接合体率 (He) は, 遺伝的多様性を測定する尺度である (根井, 1990). 遺伝的多様性の低い集団では, 環境変化などの外的要因に弱くなる可能性があり, 集団として適度な遺伝的多様性を保つこと

は種や集団の生存にとって重要である。日本のハマグリ集団の多くが、台湾産 *Meretrix* sp. やシナハマグリに比べ、有効アリル数が小さく ($A = 1.972-2.385$)、ヘテロ接合体率が低く ($He = 0.229-0.368$)、有意にボトルネック傾向にあった (Table 3 & 4)。このように、日本のハマグリ集団の多くが遺伝的多様性の低い傾向にある理由として、過去にはほぼすべての地域で生産量(個体数)の激減を経験していることが考えられる。現在比較的まとまった量のハマグリを漁獲している地域は、熊本県、三重県、大分県である。例えば熊本県では1970年代には年間平均2850 tあったハマグリ漁獲量は1980年代に激減し2005年は65 t、三重県では1965年の年間5000 tから1975年以降激減し1995年に3 t、大分県では1950年代に年間400 t以上が1965年以降激減し2005年に19 tとなった(逸見, 2009)。その他の小規模産地においても、過去に(1970~80年代)ほとんど漁獲できなくなるほどの個体数の激減を経験している。このように各地でおこった急激な個体数の減少が、日本のハマグリ集団の遺伝的多様性を著しく減少させたと考えられる。

台湾の *Meretrix* sp. は、有効アリル数 (A)、ヘテロ接合体率 (He) はハマグリに比べ高く、遺伝的多様性が高い傾向にあり (Table 3)、台湾養殖 *Meretrix* sp. (C1, C2) の近交係数 (Fis) は、同じ台湾の淡水河の自然集団 (TAN) より低い値であった。台湾における *Meretrix* sp. の養殖の歴史は古く1930年代から始まり、種苗生産の技術は早くから確立され (Chen, 1984; Chien & Hsu, 2006)、1986年には市場における養殖種苗の割合は98%を超えた (Wu & Liu, 1989)。一方、日本におけるハマグリ種苗生産は成功しているとは言えず、定期的に種苗生産し稚貝を放流できているのは、三重県桑名の赤須賀漁協と大分県浅海漁業試験場のみである (水産庁ほか, 1986-2009)。一般的に養殖種苗は、限られた数の親貝を使用しているため、自然集団よりも遺伝的多様性が低下する。日本におけるア

サリの事例では、アサリ野生集団に比べ、人工種苗の集団群では6世代で遺伝的多様性のかなりの減少 ($Ho: 0.245 \rightarrow 0.032$, $He 0.250 \rightarrow 0.034$) と近交係数の顕著な上昇 ($Fis: 0.420 \rightarrow 0.869$) が認められ、親貝数の少なさの影響が明らかとなっている (酒井ほか, 2000a, b)。しかし、台湾養殖 *Meretrix* sp. (C1, C2) の遺伝的多様性は、淡水河の自然集団 (TAN) と比べても遜色なく、自然集団に近い遺伝的変異を有していると考えられた。台湾におけるハマグリ類の養殖が長きにわたって成功を収めている要因として、技術や規模、設備等の要因もあるかもしれないが、もう一つの側面として種苗の遺伝的多様性を高く維持出来ている点もあげられるだろう。

著者らは、徳島県吉野川において外来種シナハマグリが発見と香川県観音寺、父母ヶ浜においてハマグリとシナハマグリ雑種個体の存在をPCR-RFLP分析により明らかにした (Yamakawa & Imai, 2012)。今回これらの個体を含む集団について、アサインメントテストによるクラスタリング解析をした結果、香川県父母ヶ浜 (CCB)、観音寺 (KNJ) で、シナハマグリ帰属の割合が高い個体が確認され、PCR-RFLP分析の結果と一致したことから雑種と判別できた (Fig. 2)。また、韓国康津 (KAN) では、他の日本のハマグリ集団に比べ、明らかにシナハマグリ帰属の割合が高い個体が確認された。山下ほか (2004) によると、ハマグリは朝鮮半島の南海岸、シナハマグリは西海岸に異所的に分布しており、韓国の康津はハマグリとシナハマグリ分布の境に位置する。Torii *et al.* (2010) は、韓国の康津集団について分析した結果、ミトコンドリアDNAのCOI領域ではシナハマグリ、核ITS領域ではハマグリハプロタイプを有する個体が多かったことから、韓国の康津集団は過去にシナハマグリと交雑を経験した集団であるとしている。今回のアロザイム分析によるSTRUCTUREの結果からも、韓国の康津集団 (KAN) はシナハマグリ帰属の割合が高い個体が確認されたことから (Fig. 2)、

過去にシナハマグリと交雑した可能性が推測された。

ハマグリ集団間における遺伝的分化 日本産ハマグリ集団間においては、一般的に遺伝的分化の程度は低く ($D = 0.002-0.031$)、*Nei* の遺伝距離による UPGMA のデンドログラムにおいても地理的に明瞭なクラスターを形成しなかった (Fig. 1)。しかし、青森県むつ (MUT) の pairwise *Fst* は他のすべての集団と比較し有意に大きく (Table 5)、*Nei* の遺伝距離による UPGMA のデンドログラムにおいても単独で分岐し遺伝的に離れていることが示された (Fig. 1)。これは、むつ (MUT) がハマグリ類の北限に位置していることおよび過去に他地域からの移植が行われていないことから、他集団との遺伝的交流はほとんど起こらず、独自の遺伝構造を有したと考えられる。

日本海側の新潟県柏崎 (KSW) は京都府阿蘇海 (ASU) と姉妹群を形成したが (Fig. 1)、他の集団と遺伝的に離れていた (Table 5)。柏崎 (KSW) は、2007 年頃から多数のハマグリ類の生息が確認された特殊な集団である (柏崎貝類同好会, 2009; 佐藤・山口, 2010)。柏崎では他地域からの移植は行われたことはないため野生集団と考えられるが、柏崎産ハマグリはどこからやってきたのだろうか。佐藤・山口 (2010) は、過去の貝塚記録や形態的特徴、色彩などを他地域集団との比較をした結果、柏崎集団は、他地域からの分散の結果ではなく、昔から柏崎鶴川の河口のどこかで少数個体ながら生息していたものでないかと結論づけている。柏崎のハマグリは 2007 年以前の約 40 年間の間、地元の貝類同好会では認識されていなかったにもかかわらず、今回の分析では高い遺伝的多様性を保持していた。この理由として、柏崎のハマグリは、潮汐変化が乏しく干出ししない導流堤に挟まれた河口域という特殊環境に生育し (佐藤・山口, 2010)、漁業者による採貝漁も行われてこなかったため、実は昔からある程度の個体数を

維持していた、という可能性が考えられる。もうひとつは、過去に生息が確認できないほど個体数が激減しても、ハマグリ類の遺伝的多様性は容易に変化しないという可能性もある。後者の場合、前述した考察 (柏崎をのぞくハマグリ集団について遺伝的多様性が低いのは過去のボトルネックによるもの) と矛盾することになる。現在のところ我々は、柏崎集団は高いヘテロ接合体率 (*He*) を有することおよび遺伝的に他地域とかなり離れていることから、もともと柏崎に生息しある程度の遺伝的多様性を保持してきたハマグリ小集団に、対馬海流による阿蘇海 (ASU) など他の日本海集団からの幼生が加わった結果構成された集団であると考えた。しかしながら、柏崎のハマグリについては、今後日本海の近隣集団を含めたより詳細な分析が望まれる。

一方太平洋側における日本産ハマグリ集団においては、遺伝的分化の程度は低く ($D = 0.002-0.014$)、*Nei* の遺伝距離によるデンドログラムにおいても地理的に明瞭なクラスターを形成しなかった (Fig. 1)。これは、Vargas *et al.* (2010) のアサリのアロザイム分析でも同様の結果を示し、地理的に明らかに離れているにもかかわらず、日本国内のアサリ集団間の *Fst* や遺伝距離は非常に小さい値を示した。この理由として過去におこなわれた他地域からの種苗放流の影響によって集団間の遺伝構造が均質化すること、移植個体と野生個体が交雑することでヘテロ接合体率やアレル数が高くなることが指摘されている (Vargas *et al.*, 2010)。ハマグリ集団において、特に太平洋側で地理的な集団間の関連が見られなかった理由として、アサリ同様、地域によって大量の種苗が放流されてきた影響が推測される。

ハマグリ種苗放流の影響 今回分析を実施した日本国内のハマグリ 19 集団のうち、文献により過去に 1 回以上ハマグリ類の放流が確認されたのは、静岡県浜名湖、三重県桑名市赤須

賀, 京都府阿蘇海, 久美浜町湊, 徳島県徳島市徳島・渭東, 香川県観音寺市観音寺, 山口県王司, 熊本県宇土市網津(緑川), 鹿児島県市来の9地域であった(農林省水産試験場, 1931; 水産庁ほか, 1986-2009). しかし, 文献に記載されていなくても地元の漁協や民間会社が独自に放流や畜養等を実施している場合もあるので, 注意が必要である. 上記のうち, 定期的かつ大規模な種苗放流の事業があった場所は, 桑名市赤須賀, 香川県観音寺, 京都府久美浜の3地域である. 揖斐川に面した三重県桑名市赤須賀が, 最も自然種苗・人工種苗ともに放流個体数が多い. 地元の赤須賀漁協が中心となって1975~2005年の30年間のあいだほぼ毎年自然種苗の放流を続けており, 約9350万個体の種苗を放流してきた(張, 2002; 水産庁ほか, 1986-2009). 三重県桑名市赤須賀では, 基本的に三重県内の民間機関から九州産(熊本県緑川産)の放流個体の入手を行っているが, 1985, 1986年は都道府県不明の民間機関より, また2003年には熊本県の民間機関より放流種苗を入手している. また, 地元のハマグリを親貝とした人工種苗の放流も1976年から始まり, 2005年までに約2800万個体の稚貝(2-3 mm)を放流してきた(張, 2002; 水産庁ほか, 1986-2009). 今回の分析に用いた揖斐川の桑名(KWN)と木曾川(KSG)は地理的には非常に近いことから, 同じ遺伝子プールを共有して姉妹群を形成すると予想されたが, 今回の分析結果では異なった結果となった(Fig. 1). このことは, 桑名においては, 度重なる他地域からの種苗や人工種苗の放流が原因となり, 桑名集団(KWN)の遺伝構造が変化したため地理的なグループを形成しなかったのではないかと推測された.

香川県観音寺では, 桑名に次いで多くの放流実績が確認されている. 1984~1987, 2001~2005年の間に熊本県の民間機関より種苗を入手, 2003~2005年には中国産シナハマグリ(の種苗)を入手し約281万個体放流を実施してきた(水産庁ほか, 1986-2009). 香川県観音寺(KNJ)

と曾保(SOH)父母ヶ浜(CCB)は約5 km以内に位置し, 幼生分散による遺伝的交流が推測されたが, 今回の結果からは検出できなかった. また, 京都府久美浜でも, 1984~2005年の間ほぼ毎年熊本の民間機関より種苗を購入し(年によっては三重), 計約100万個体の放流を実施してきた(水産庁ほか, 1986-2009). 久美浜は陸橋で隔てられた閉鎖性の高い内海で, 他地域との遺伝交流は非常に限られている. 京都府久美浜(KMH)は, 日本海側の阿蘇海(ASU)や柏崎(KSW)と姉妹群を形成しなかった. 観音寺や久美浜についても, 集団の遺伝構造に少なからず放流の影響が現れたのではないかと考える. また, 種苗が大量に放流されてきた地域(桑名, 観音寺, 久美浜)は, 近接集団に比べアレル多様度(A)およびヘテロ接合体率(H_e , H_o)が高く, 遺伝的多様性が高い傾向が認められ, これはVargas *et al.* (2010)のアサリの事例と同様であった.

アレル頻度の地理的勾配 日本のハマグリ集団は, 放流の影響もあり遺伝的分化の程度も低く明確な地理的グループを形成しなかったが, 多型が観察された複数の遺伝子座で地理的な傾向が認められた. AAT-2*とPGM*のアレル頻度の地理的傾向をFig. 3に示した. AAT-2*においては, ハマグリ, シナハマグリ, 台湾の*Meretrix*. sp で明らかにアレル頻度が異なっていた. ハマグリ集団内においては, 日本海側では緯度が高くなるに従ってアレル125の頻度が少なくなり, レアアレルの頻度が増した. 太平洋側においても同様の傾向は認められたが, 日本海側に比べ顕著でなかった. PGM*においては, 日本海側ではアレル150の頻度が減って140や155の頻度が増したが, 太平洋側は150の頻度はあまり変わらず140の頻度が増した. 6PGD*においても同様の地理的傾向がみられ, その影響により高緯度地域の集団ほど平均ヘテロ接合体率(H_e , H_o)は上昇した(Fig. 4). これは, 北にいくに従ってアレル数が増えアレル頻

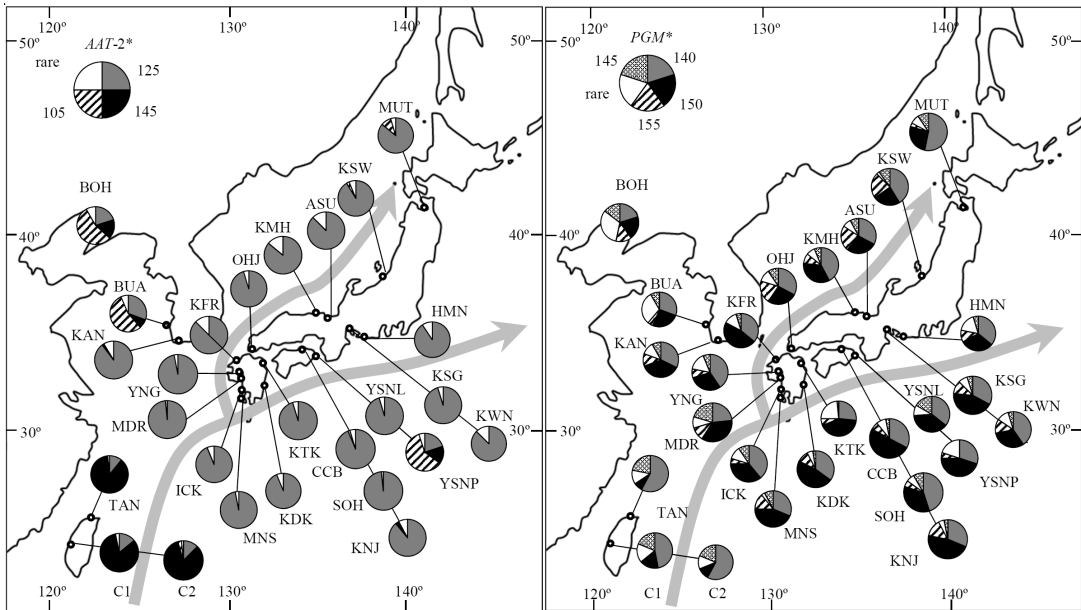


Fig. 3. Interspecific and intraspecific geographical variation in allele frequencies of AAT-2* (left) and PGM* (right) loci of *Meretrix* spp. Arrows indicate approximate routes of the two warm currents, Kuroshio and Tsushima Currents.

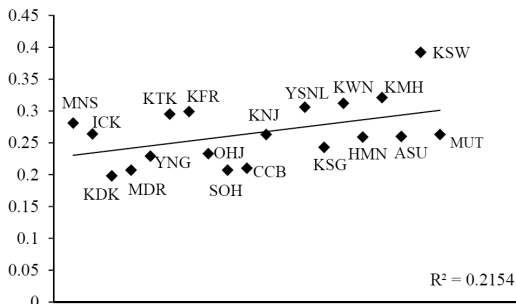


Fig. 4 Geographic increase in average observed heterozygosity (H_o) of 12 loci in 19 Japanese *M. lusoria* localities.

度も 0 と 1 から離れ、遺伝的多様性が高い傾向にあることを示す。このようなアロザイムのアレル頻度の南北の地理的勾配は、日本周辺の貝類においてはマガキ (藤尾, 1978), マガキガイ *Strombus luhuanus* Linnaeus, 1758 (西田, 1978), アワビ類 *Haliotis* spp. (藤尾ほか, 1989), ウバガイ *Pseudocardium sachalinense* (Schrenck, 1862) (木島ほか, 1989), カガミガイ *Phacosoma japonicum* (Reeve, 1850)(Sato, 1996) で明らかに

なっている。このような地理的勾配は、水温のような環境要因による選択の結果とも考えられるが、隣接した集団間にある程度の遺伝的交流がある場合にも起こりうる (西田, 1978; Sato, 1996)。日本周辺には黒潮と対馬暖流の2つの強力な暖流が存在し、底生生物の浮遊幼生はこれらの暖流により北に運ばれる。つまり遺伝子流動の方向は南から北への一方通行と限られている (Sato, 1996)。日本海側における緩やかなアレル頻度の地理的勾配は、海流によるハマグリ類の幼生分散の可能性を示唆した。一方、太平洋側や瀬戸内海では過去から現在に至るまでに頻繁に行われた他地域 (特に熊本県) からの種苗放流の結果、地理的勾配が不明瞭になったと推測された。

謝辞

本研究を進めるにあたり、サンプル収集と情報提供に協力いただいた、ルミナス・ヒムカ研

研究所の山口正士博士，東海大学准教授の北野忠博士，京都府久美浜町の加地春夫氏，香川県仁尾市の塩田健治氏，琉球大学理学部卒生の李先卿氏，国立澎湖科技大学教授の施志昀博士，台北市の李伯雯氏，琉球大学助教の成瀬貫博士に心より感謝する。また，(独)水産総合研究センターの尾花博幸氏，水産庁の小畑泰弘博士には，「栽培漁業種苗生産，入手・放流実績」に関する資料を提供いただいたことに深謝する。最後に，琉球大学今井研究室の学生の方々には実験の補助，特にムハンマドファドリーアブドゥラ氏(博士後期3年)にはデータ解析への多大な貢献を頂き感謝の意を表す。また，本稿に有益なご指摘を頂いた査読者に謹んで御礼申し上げます。

引用文献

- Chen, H. C. 1984. Recent innovations in cultivation of edible molluscs in Taiwan, with special reference to the small abalone *Haliotis diversicolor* and the hard clam *Meretrix lusoria*. *Aquaculture*, **39**: 11-27.
- Chen, L. C. 1990. Hard clam culture. In: *Aquaculture in Taiwan*. 223-227. Fishing News Books, New York, USA.
- Chien, Y. H. & Hsu, W. H. 2006. Effects of diets, their concentrations and clam size on filtration rate of hard clams (*Meretrix lusoria*). *J. Shellfish Res.*, **25**: 15-22. [http://dx.doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25%5B15:EODTCA%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25%5B15:EODTCA%5D2.0.CO;2)
- 張 淑芳. 2002. 桑名蛤の激減と漁協の対応. 地誌研年報(広島大学総合地誌研究資料センター), 57-76.
- Clayton, J. W. & Tretiak, D. N. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **29**: 1169-1172.
- Fishbase. 2013. A global information system on fishes, <http://www.fishbase.org/report/FAO/FAOSearchMenu.php> (2013年9月6日閲覧)
- 藤尾芳久. 1978. マガキ集団の遺伝的分化. 水産育種, **3**: 13-16.
- 藤尾芳久・尾庭きよ子・湯沢麻美・高橋寛爾. 1989. 13. アワビ類. アイソザイムによる魚介類の集団解析. 459-479. 日本水産資源保護協会. 東京
- Goudet, J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3).
- Higano, J. 2004. Influence of environmental changes in the tidal flats on the filtration and respiration of bivalve mollusks. *Bull. Fish. Res. Agen. Supplement*, **1**: 33-40.
- 逸見泰久. 2009. 第4章 蛤の生物学, 第5章 日本各地におけるハマグリ現状. 内野明德(編), 熊本大学政創研叢書6. 肥後ハマグリ資源管理とブランド化. 81-153. 成文堂. 熊本.
- 柿野 純. 1996. 丸型指数を指標とした籠試験によるアサリの成長と生残の特性. 日本水産学会誌, **62** (3): 376-383.
- 金丸但馬. 1932. 伊勢の蛤の話. *Venus*, **3**: 144-154.
- 環境省. 2006. 要注意外来生物リスト. 環境省自然環境局野生生物課. http://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/caution/detail_mu.html#11 (2013年9月7日閲覧)
- 環境省. 2012. 第4次レッドリスト. http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html (2013年9月7日閲覧)
- 柏崎貝類同好会. 2009. 柏崎・刈羽 海の貝. p. 47. 柏崎貝類同好会. 新潟.
- 木島明博・湯沢麻美・高橋寛爾. 1989. 16. ウバガイ. アイソザイムによる魚介類の集団解析. 501-507. 日本水産資源保護協会. 東京.
- Nei, M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. 288 pp. Amsterdam and Oxford, North-Holland.
- 根井正利. 1990. 分子進化遺伝学. p. 154. 培風館. 東京.
- 西田 睦. 1978. スイショウガイ科マガキガイ

- における酵素の遺伝的多型. 水産育種, **3**: 6-8.
- 西沢 正・柿野 純・中田喜三郎・田口浩一. 1992. 東京湾盤州干潟におけるアサリの成長と減耗. 水産工学, **29** (1): 61-68.
- 農林省水産試験場. 1931. 七四 蜆養殖試験, 七五 蛤養殖試験. 水産試験成績総覧, 692-714. 水産試験場. 東京.
- 沼知健一. 1974. 集団の遺伝学的特性. 西脇昌治 (編), 資源生物論. 5-36. 東京大学出版会. 東京.
- 沼知健一. 1989. アイソザイム分析による海洋生物集団の識別. アイソザイムによる魚介類の集団解析. 28-81. 日本水産資源保護協会. 東京.
- 大島襄二. 1972. 水産養殖業の地理学的研究. P. 13. 東京大学出版会. 東京.
- 大島泰雄. 1994. 水産増・養殖技術発達史. P. 14, 25, 26. 緑書房. 東京.
- Piry, S., Luikart, G. & Cornuet, J. M. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *J. Hered.*, **90**: 502-503.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**: 945-959.
- 酒井治巳・樋口順一・渡辺智久・鬼頭 鈞・松野 進・岸岡正伸・中野義久・高見東洋. 2000a. アサリ種苗生産における繁殖有効親貝数をアロザイム対立遺伝子の多様性減少から推定する試み. 水産大学校研究報告, **49** (1): 23-27.
- 酒井治巳・土川陽子・出射邦明・鬼頭 鈞・岸岡正伸・松野 進・立石 健・井手尾 寛. 2000b. 継代選抜された帯紋型青色アサリの遺伝的多様性減少. 水産大学校研究報告, **49** (1): 29-33.
- Sato, S. 1996. Genetic Variability and Population Structure of *Phacosoma japonicum* (Bivalvia : Veneridae). *Venus*, **55**(1): 51-63.
- 佐藤俊男・山口正士. 2010. 新潟県柏崎で発見されたハマグリについて—柏崎産ハマグリは、どこからやってきたのか—. 柏崎市立博物館館報, **24**: 111-136.
- Shaklee, J. B., Allendori, F. W., Morizot, D. C. & Whitt, G. S. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **119**: 2-15.
- 邵 廣昭・邱 郁文. 2003. 海洋生物入侵種之現況與管理. 行政院農業委員會動植物防疫檢疫局, 台灣. <http://www.baphiq.gov.tw/public/Attachment/691514162171.doc> (2013年9月5日閲覧, 中国語)
- Shaw, C. R. & Prasad, R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes -- a compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, **4**(2): 297-320.
- Schneider, S., Kueffer, J. M., Roessli, D. & Excoffier, L. 1997. Arlequin ver. 1.1: A software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- 水産庁・日本栽培漁業協会・水産総合研究センター・全国豊かな海づくり推進協議会. 1986-2009. 昭和59年度～平成22年度 栽培漁業種苗生産, 入手・放流実績 (全国) ～資料編～. 全国豊かな海づくり推進協議会. 東京.
- Takezaki, N., Nei, M. & Tamura, K. 2010. POPTREE2: Software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with windows interface. *Mol. Biol. Evol.*, **27** (4): 747-752.
- Torii, H., Sato, S., Hamaguchi, M., Henmi, Y. & Yamashita, H. 2010. The comparison of shell morphology and genetic relationship between *Meretrix lusoria* and *M. petechialis* in Japan and Korea. *Plankton Benthos Res.*, **5**: 231-241. <http://dx.doi.org/10.3800/pbr.5.231>
- Vargas, K., Hamasaki, K., Asakura, Y., Nakajima, K., Ikeda, M., Tsuchiya, K., Taniguchi, N.

- & Kitada, S. 2010. Genetic diversity and differentiation in allozymes and shell sculpture of the clams *Ruditapes* spp. in natural populations of Japan and China. *Fish Genet. Breed. Sci.*, **40**: 37-46.
- Wu, W. L. & Liu, H. P. 1989. Malacological research on *Meretrix* resources in Taiwan II. History review and evaluation on the studies of the Taiwan *Meretrix*. *Bull. Malacol. Rep. China*, **14**: 49-61. (中国語, 英文要旨)
- Yamakawa, Y. A., Yamaguchi, M. & Imai, H. 2008. Genetic relationships among species of *Meretrix* (Mollusca: Veneridae) in the western Pacific Ocean. *Pac. Sci.*, **62**: 385-394., [http://dx.doi.org/10.2984/1534-6188\(2008\)62\[385:GRASOM\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[385:GRASOM]2.0.CO;2)
- Yamakawa, Y. A. & Imai, H. 2012. Hybridization between *Meretrix lusoria* and the alien congeneric species *M. petechialis* in Japan as demonstrated using DNA markers. *Aqua. Inv.*, **7**: 327-336. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.004>
- Yamakawa, Y. A. & Imai, H. 2013. PCR-RFLP typing reveals a new invasion of Taiwanese *Meretrix* spp. (Bivalvia: Veneridae) to Japan. *Aqua. Inv.*, **8**: in press.
- 山川(矢敷) 彩子・山口正士・今井秀行. 2007. ハマグリ地域集団の遺伝的多様性に関する研究 (2). 環境科学総合研究所年報, **26**: 1-9.
- 山下博由・佐藤慎一・金敬源・逸見泰久・長田英己・山本茂雄・池口明子・水間八重・名和純・高島麗. 2004. 沈黙の干潟—ハマグリを通して見るアジアの海と食の未来—. 高木基金助成報告集, **1**: 85-92.
- 横川浩治. 1998. アサリの形態変異とその遺伝的特徴. *Venus*, **57**(2): 121-132.

(2013年9月12日受領, 2013年10月10日受理)

東アジアにおけるハマグリ類の遺伝的多様性と集団構造

Appendix 1. Allele frequencies for all twelve loci of 26 *Meretrix* spp. localities analyzed.

No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26						
Locus	Alte	MUT	KSW	HMN	ASU	KMH	KSG	KWN	YSNI	YSNP	CCB	SOH	KNJ	OHJ	KFR	YNG	MDR	KTK	KDK	ICK	MNS	KAN	BUA	BOH	TAN	CI	C2					
<i>AAT-2*</i>																																
145								0.150		0.031								0.017	0.081	0.167	0.875	0.828	0.828	0.828	0.828	0.828	0.828	0.828				
135			0.031	0.047	0.078	0.063	0.031	0.023	0.050	0.031					0.047			0.016	0.013	0.016	0.016		0.048	0.033	0.016	0.031	0.016	0.016				
130															0.016																	
125	0.859	0.913	0.906	0.875	0.859	0.875	0.953	0.955	0.200	0.938	0.983	0.891	0.953	0.875	0.969	0.984	0.953	0.938	0.938	0.969	0.897	0.306	0.200	0.109	0.141	0.125	0.125	0.125	0.125			
120	0.031	0.063																0.013														
115	0.016		0.063	0.047	0.063	0.063	0.016	0.023		0.016	0.017	0.047	0.047	0.063	0.031	0.016	0.031	0.038	0.047	0.016	0.017	0.016	0.050									
105	0.094	0.025						0.600	0.016												0.069	0.548	0.550				0.031					
<i>GAPDH*</i>																																
110								0.200	0.016	0.000																						
105					0.016					0.031	0.016			0.016		0.016			0.013		0.048		0.226									
95	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	0.800	0.953	1.000	0.984	0.984	0.984	0.984	0.969	1.000	0.988	1.000	1.000	0.952	0.867	0.774	0.719	0.516	0.563	0.563	0.563	0.563			
90													0.016	0.016																		
<i>GPI*</i>																																
145										0.031																						
135	0.063	0.031		0.031	0.016	0.031	0.045			0.047	0.031	0.047				0.047	0.063	0.050	0.047	0.016												
130	0.013			0.016						0.016																						
125	0.984	0.813	0.906	0.875	0.938	0.969	0.922	0.932	0.100	0.922	0.933	0.906	0.922	0.953	0.969	0.953	0.938	0.925	0.938	0.984	0.935	0.242	0.300	0.375	0.328	0.313	0.313	0.313	0.313	0.313		
120	0.016	0.075		0.031						0.017																						
115	0.038	0.063	0.078	0.031	0.016	0.031	0.023	0.900		0.050	0.031	0.047				0.031																
105																																
<i>IDH-1*</i>																																
145										0.016																						
140	1.000	1.000	0.984	0.984	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	0.983	1.000	0.984	1.000	0.969	0.984	0.969	0.963	1.000	0.969	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.969	0.969	0.969		
135										0.016	0.016					0.016	0.016	0.016	0.025													
<i>IDH-2*</i>																																
145										0.016																						
140				0.016																												
135	1.000	0.988	0.969	0.969	1.000	0.984	0.956	0.955	1.000	0.984	0.967	0.953	0.953	1.000	1.000	0.984	1.000	0.963	0.969	1.000	1.000	0.984	1.000	0.922	0.984	1.000	0.922	0.984	1.000	0.922		
130										0.016	0.023																					
125	0.013	0.016	0.016							0.000	0.029	0.023																				
115																																
<i>MDH*</i>																																
125										0.016																						
120																																
115	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000	0.850	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.953	1.000	0.988	0.984	1.000	0.871	0.952	0.933	0.688	0.422	0.531	0.531	0.531	0.531	0.531		
105																																
<i>ME*</i>																																
150																																
145	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	0.969	1.000	0.977	0.250	0.984	0.983	0.984	0.984	1.000	0.969	0.984	0.984	0.975	0.984	1.000	0.726	0.242	0.100									
140										0.031					0.031	0.016																
130	0.016																															
<i>PEP-1gg*</i>																																
185										0.016	0.016	0.000	0.000	0.017	0.016																	
183	0.063	0.063								0.016																						
180	0.266	0.344	0.219	0.313	0.344	0.391	0.273	0.000	0.297	0.233	0.234	0.344	0.188	0.313	0.281	0.438	0.400	0.281	0.297	0.371	0.000	0.050	0.109	0.125	0.141	0.141	0.141	0.141	0.141	0.141	0.141	
177	0.031	0.363	0.125	0.188	0.156	0.016	0.063	0.023	0.150	0.109	0.267	0.078	0.078	0.000	0.047	0.109	0.094	0.225	0.219	0.234	0.081	0.097	0.150	0.172	0.094	0.094	0.094	0.094	0.094	0.094	0.094	
175	0.547	0.238	0.359	0.406	0.328	0.328	0.266	0.273	0.000	0.328	0.283	0.359	0.297	0.375	0.297	0.328	0.344	0.175	0.219	0.250	0.306	0.032	0.000	0.453	0.578	0.422	0.422	0.422	0.422	0.422	0.422	
173	0.063	0.025	0.078	0.156	0.109	0.063	0.078	0.227	0.450	0.250	0.117	0.141	0.094	0.125	0.109	0.141	0.063	0.163	0.141	0.078	0.081	0.565	0.417	0.72	0.031	0.219	0.219	0.219	0.219	0.219	0.219	
170	0.094	0.038	0.063	0.016	0.063	0.219	0.188	0.205	0.400	0.016	0.083	0.172	0.188	0.266	0.141	0.109	0.047	0.025	0.016	0.016	0.161	0.032	0.333	0.063	0.141	0.125	0.125	0.125	0.125	0.125	0.125	
167																																

No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Locus Allele	MUT	KSW	HMN	ASU	KMH	KSG	KWN	YSL	YNSP	CCB	SOH	KNJ	OHJ	KFR	YNG	MDR	KTK	KDK	ICK	MNS	KAN	BUA	BOH	TAN	C1	C2
																					0.048	0.050				
165																										
<i>6PGD*</i>																										
135							0.016			0.016									0.016							
130																0.016					0.016					0.016
125	0.078	0.088	0.156	0.078	0.063	0.281	0.172	0.167	0.300	0.109	0.050	0.219	0.094	0.078	0.031	0.188	0.047	0.138	0.188	0.219	0.177	0.339	0.433	0.203	0.328	0.297
123										0.016			0.031	0.031					0.016							0.016
120	0.031	0.163	0.016	0.156	0.047	0.000	0.016						0.016	0.016	0.016	0.125				0.031				0.016	0.016	0.016
118																							0.017			
115	0.813	0.588	0.609	0.531	0.656	0.500	0.547	0.667	0.450	0.578	0.733	0.531	0.719	0.594	0.625	0.547	0.609	0.675	0.563	0.641	0.532	0.629	0.433	0.625	0.547	0.609
113									0.050	0.016	0.017															
110												0.016							0.047							0.016
105		0.013		0.031	0.047			0.024		0.016	0.017	0.016	0.000	0.016				0.025			0.016			0.017	0.016	0.031
100	0.078	0.150	0.188	0.203	0.188	0.203	0.203	0.143	0.200	0.219	0.183	0.219	0.172	0.266	0.281	0.234	0.219	0.163	0.172	0.109	0.258	0.032	0.100	0.125	0.063	0.047
<i>PGM*</i>																										
165								0.024		0.016			0.016	0.016	0.016	0.016										
160		0.031					0.016	0.024	0.050			0.016	0.016	0.031			0.047	0.013	0.031			0.016				0.016
155	0.031	0.225	0.109	0.234	0.094	0.109	0.125		0.050	0.063	0.050	0.141	0.203	0.078	0.109	0.063	0.100	0.047	0.141	0.113	0.048	0.133				
150	0.266	0.238	0.313	0.281	0.344	0.438	0.313	0.381	0.450	0.500	0.350	0.469	0.266	0.469	0.297	0.359	0.422	0.475	0.359	0.438	0.371	0.258	0.200	0.078	0.172	0.109
145	0.094	0.100	0.047	0.078	0.063	0.047	0.047	0.167		0.031	0.083	0.031	0.094	0.047	0.063	0.203	0.016	0.025	0.094	0.078	0.081	0.145	0.083	0.219	0.188	0.188
140	0.531	0.413	0.359	0.328	0.422	0.328	0.406	0.357	0.300	0.328	0.450	0.313	0.328	0.359	0.406	0.234	0.266	0.350	0.391	0.313	0.323	0.306	0.200	0.578	0.469	0.578
135	0.016	0.025	0.031	0.016	0.000			0.024	0.100			0.016	0.000	0.016	0.000	0.016	0.094						0.081	0.033	0.047	0.031
130	0.047			0.047	0.063	0.078		0.047	0.050	0.047	0.050	0.016	0.078	0.063	0.078	0.047	0.047	0.025	0.063	0.031	0.113	0.113	0.333	0.078	0.109	0.094
127	0.000																									
125	0.016																									
120																										
118																										
<i>SOD-1*</i>																										
165																										
160	0.953	1.000	1.000	0.906	0.906	0.969	1.000	1.000		0.984	0.967	0.938	1.000	0.969	0.969	0.906	1.000	1.000	0.984	0.969	0.823	0.016	0.017			0.125
150	0.047			0.094	0.094	0.016			1.000	0.016		0.063	0.031	0.031	0.094				0.016	0.031	0.177	0.984	0.983	1.000	1.000	0.875
<i>SOD-2*</i>																										
140	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
135												0.016														