

日本の砂浜に生息するチョウセンハマグリ集団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 lamarckii* from a Japanese sandy beach

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 Department of Biology and Marine Science, Faculty of Science, University of the Ryukyus,
Senbaru 1, Nishihara, Okinawa 901-0213 Japan

Abstract. Genetic diversity at 14 allozyme loci was examined for 12 local samples of *Meretrix lamarckii* from mainland Japan, an adjacent island (Tanegashima), and one sample of *Meretrix* sp1. collected from Iriomote Island. An unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) dendrogram of Nei's *D* showed three geographical clusters; the Pacific Ocean, the Sea of Japan and Tanegashima. Two warm currents, the Kuroshio and Tsushima, play an important role in the differentiation of the genetic structure between the Pacific Ocean and the Sea of Japan. *M. lamarckii* inhabit the surf zone on exposed sandy beaches, and frequent gene flow between localities was predicted. However, the pairwise *Fst* results revealed genetically significant differences among Japanese *M. lamarckii* populations; the Tanegashima, Wakimoto (Kagoshima Pref.), Masuda (Shimane Pref.) and Chiribama (Ishikawa Pref.) populations were genetically independent. This is due to the relatively shorter planktonic larval period (5-10 days) of *M. lamarckii* compared to other bivalves (2-4 weeks). No significant genetic differences were observed among the Okuragahama (Miyazaki Pref.), Katakai (Kujyukurihama), Ooarai (Kashimanada), Akasaki and Nagasuga (Miyagi Pref.) populations. These results suggest that gene flow among the four northern Honshu populations was enabled by the warm Tsugaru current flowing north to south. In contrast, genetic similarities between the Okuragahama (Miyazaki Pref.) and the four northern Honshu populations was due to accumulated seedling releases (from Kashimanada to Okuragahama), and not gene flow caused by ocean currents.

Key words: *Meretrix lamarckii*, allozyme analysis, seedling release, ocean current, gene flow

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

(要約)

日本国内で水産資源として重要なチョウセンハマグリについて、地域集団の遺伝的多様性や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。チョウセンハマグリ 12 集団、西表島の *Meretrix* sp. 1 の計 13 集団について、12 酵素 14 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 F_{st} 、Nei の遺伝距離を求めた。Nei の遺伝距離による UPGMA のデンドログラムでは、地理的に明瞭な 3 つのクラスター（太平洋側、日本海側、種子島）が形成された。このような太平洋側と日本海側のチョウセンハマグリ集団の分化には、黒潮と対馬海流という 2 つの海流が大きな役割を果たしていると考えられた。チョウセンハマグリは外洋に面した砂浜域に生息しているが、pairwise F_{st} による集団間の遺伝的分化の程度は高く、多くの集団間で有意差が見られた。特に、種子島、鹿児島県脇本、島根県益田、石川県千里浜については、他のすべての集団と有意に異なっていた。これは本種の浮遊幼生期間（5～10 日間）が比較的短いことから、幼生分散による遺伝子流動が限られていることを示唆する。一方、太平洋側の宮崎県小倉ヶ浜、九十九里浜片貝、鹿島灘大洗、赤崎と長須賀（宮城県）では有意差はなく、それぞれ遺伝的に近いという結果が得られた。宮崎県小倉ヶ浜をのぞく関東以北の 4 集団については、北から南下する津軽暖流による遺伝子流動が推測された。一方小倉ヶ浜については、海流による遺伝子流動ではなく長年実施されてきた鹿島灘産の種苗放流の影響であると考えられた。

はじめに

ハマグリ類 Genus *Meretrix* は、マルスダレガイ科 Family Veneridae の貝で、日本では古くから食用や工芸品として利用されてきた二枚貝である。従来日本には、ハマグリ *M. lusoria* (Röding, 1798) とチョウセンハマグリ *Meretrix lamarckii* Deshayes, 1853 の二種が在来種として分布するとされてきた。しかし近年、沖縄県西表島の在来種で、チョウセンハマグリに殻型がよく似ている(小菅, 2003)、ハマグリ類の一種 *Meretrix* sp. 1 (方言名: トウドウマリハマグリ) が生息していることが明らかとなった(名和, 2005)。さらに、中国大陸産のシナハマグリ *M. petechialis* (Lamarck, 1818)、台湾産ハマグリ *Meretrix* sp. 2 が、外来種として日本の一部で生息していることが明らかとなっている(Yamakawa & Imai, 2012; 2013)。ハマグリは、北海道と琉球列島を除く日本全国の内湾河口干潟域に生息し、主要産地は東京湾、大阪湾、伊勢湾、有明海であった(奥谷, 1994)。一方チョウセンハマグリは、北海道を除く日本全国の外洋に面した砂浜域に分布し、主要産地は茨城県鹿島灘、千葉県九十九里浜、宮崎県日向灘、石川県加賀海域であった(日向野, 1997)。通

常ハマグリというと内湾性のハマグリを指すが、1960～70 年以降、水質汚染と干潟の大規模な埋立により個体数が激減したため(山下ほか, 2004; Higano, 2004; 逸見, 2009)、近年国産ハマグリ類の 4 分の 3 はチョウセンハマグリが占めている(小島ほか, 2009)。最大の漁獲量を誇る鹿島灘では、古くから水産学的、生態学的な基礎研究が熱心に行われてきた。人工種苗の安定生産の技術は確立され、1980 年代半ばより毎年大量の稚貝放流が実施されている(水産庁ほか, 1986-2010)。チョウセンハマグリは大規模産地における資源量が比較的安定していることから、水産庁のレッドデータブックでの評価は「普通」とされている(日向野, 1997)。しかし、各地の小規模産地においては減少が著しく、福岡県、長崎県、熊本県では、「絶滅危惧」に指定され(福岡県, 2014; 長崎県, 2012; 熊本県, 2009)、その保護が叫ばれている。

海産二枚貝類の多くは生活史の一時期をプランクトン状態ですごし、海流による幼生分散をしており、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。日本国内におけるハマグリ集団の遺伝構造に関する研究の結果、ハマグリはそれぞれ隔離された閉鎖性内湾環境に生息しているにもかか

わらず、地理的に離れた集団間においても遺伝的分化の程度が低いということが明らかになり、その原因の一つとして各地で実施された種苗放流の影響が考えられた（山川・今井，2013）。一方、開放性砂浜環境に生息するチョウセンハマグリは、集団の形成に関して地理的に離れた集団間で海流による遺伝子流動がおこっている可能性が推測される。チョウセンハマグリの資源変動の解明や持続的な資源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。

そこで今回の研究では、水産資源として重要なチョウセンハマグリ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、日本国内におけるチョウセンハマグリの遺伝的多様性の把握、集団の遺伝構造の比較をアロザイム分析により実施することとした。

材料と方法

標本採集 分析に用いた標本は、2005年から2007年の間に採集された、チョウセンハマグリ12集団と *Meretrix* sp. 1 が1集団である (Table 1)。チョウセンハマグリの産地は、北から宮城県赤崎津谷川河口 (AKS)、宮城県お伊勢ヶ浜長須賀 (NGS)、鹿島灘大洗サンビーチ (OAR)、

九十九里浜片貝 (KTK)、石川県千里浜 (CRB)、島根県益田 (MSD)、高知県生見 (IKM)、高知県大岐 (OKI)、宮崎県小倉ヶ浜 (OKR)、鹿児島県脇本 (WKM)、種子島原之里 (HRS)、種子島阿高磯 (ADI) である。また、チョウセンハマグリに殻型がよく似ているとされている西表島月ヶ浜の *Meretrix* sp. 1 (THK) についても (小菅，2003)、分析を実施した。このうち、文献や聞き取り調査で過去に国内他地域からチョウセンハマグリの移植等が実施されたことのある地域で採集された標本については自然集団 (natural)、移植放流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，1986-2010; 山川，私信)。

チョウセンハマグリの生貝標本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、地元の漁師や漁協を通じて購入した。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嚢を -40 ~ 60℃ の冷凍庫で凍結保存した。

アロザイム分析 アロザイム分析は、水平式デンブengel電気泳動法を実施し (沼知，1974; 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嚢に滅菌蒸

Table 1. Sampling sites, date and number of individuals for allozyme analysis of *Meretrix* spp. ML; *M. lamarckii*, M sp.1; *Meretrix* sp. 1, Wild; areas where translocations of *Meretrix* seedlings have never been done, natural; samples of naturally born clams in areas where translocations of *Meretrix* seedlings were done in the past.

No.	Locality	Abbr.	Geographic coordinates	Sampling date	N	Species	Sample information
1	Akasaki, Miyagi Pref.	AKS	38°46', 141°30'	Dec-04	32	ML	wild
2	Nagasuga, Miyagi Pref.	NGS	38°49', 141°34'	Mar-05	32	ML	wild
3	Oorai, Ibaraki Pref.	OAR	36°17', 140°34'	Nov-06	32	ML	natural
4	Katakai, Chiba Pref.	KTK	35°31', 140°27'	Jun-07	32	ML	natural
5	Chiribama, Ishikawa Pref.	CRB	36°53', 136°45'	Sep-05	32	ML	wild
6	Masuda, Shimane Pref.	MSD	34°42', 131°49'	Apr-05	32	ML	wild
7	Ikumi, Kouchi Pref.	IKM	33°31', 134°17'	Mar-07	32	ML	wild
8	Ooki, Kouchi Pref.	OKI	32°49', 132°57'	Oct-05	32	ML	natural
9	Okuragahama, Miyazaki Pref.	OKR	32°23', 131°38'	Feb-07	32	ML	natural
10	Wakimoto, Kagoshima Pref.	WKM	32°04', 130°12'	Feb-07	32	ML	wild
11	Haranosato, Tanegashima Is.	HRS	30°33', 130°56'	Apr-07	32	ML	wild
12	Adagaiso, Tanegashima Is.	ADI	30°30', 130°54'	Apr-04	32	ML	wild
13	Tsukigahama, Iriomote Is.	TKH	24°25', 123°46'	Jun-04	25	M sp.1	wild

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engel (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 12 酵素 14 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。

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

Enzyme	E.C.	Loci	Buffer	Tissue
Aspartate aminotransferase	2.6.1.1	AAT-2*	CT-7	F
Catalase	1.11.1.6	CAT*	CT-7	H
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	1.2.1.12	GAPDH*	CAPM-6	F
Glucose-6-phosphate isomerase	5.3.1.9	GPI*	CT-7	F
Isocitrate dehydrogenase (NADP+)	1.1.1.42	IDH-1*, IDH-2*	CT-7	H
Leucyl aminopeptidase	3.4.11.1	LAP*	CT-7	H
Malate dehydrogenase	1.1.1.37	MDH-2*	CAPM-6	F
Malic enzyme (NADP+)	1.1.1.40	ME*	CAPM-6	F
Peptidase using leucyl-glycyl-glycine substrate	3.4.11-13	PEP-1gg*	CT-7	H
6-Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	6PGD*	CAPM-6	H
Phosphoglucomutase	2.7.5.1	PGM*	CT-7	F
Superoxide dismutase	1.15.1.1	SOD-1*, SOD-2*	CT-7	H

遺伝的解析 ARLEQUIN Ver. 3.11 の AMOVA 分析 (Schenider *et al.*, 1997) を用いて、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) をもとめ、ハーディワインバーク平衡からのずれの検定をおこなった。また、標本数の多寡に依存しない有効アリル数 (A)、近交係数 (F_{is}) および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、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。仮想的な先祖集団数 K を 1 から 13 までシミュレーションシクラスターを推定した。集団間の遺伝子流動量を推定するために、MIGRATE-IN (version 3.6.4, Beerli & Felsenstein, 1999; 2001; Beerli, 2006) を用いて解析した。

結 果

遺伝的多様性 アロザイム分析により得られた 12 酵素 14 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、*GAPDH**、*GPI**、*IDH-1**、*SOD-1** を除いた 10 遺伝子座であった。13 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 *AAT-2**、*CAT**、*LAP**、*PEP-Igg**、*6PGD**、*PGM** の 6 遺伝子座であった。Table 3 は、チョウセンハマグリ 12 集団、西表の 1 集団 (*Meretrix* sp. 1) について、有効アリル数 (A)、ヘテロ接合体率 (H_o , H_e)、近交係数 (F_{is}) およびそれらの平均値を示した表である。各集団の有効アリル数 (A) の平均は、最小 2.137 (HRS: 種子島原之里) から最大 2.664 (OKI: 高知県大岐) の値を示した。

平均ヘテロ接合体率 (H_e) については、最小 0.222 (NGS: 宮城県長須賀) から最大 0.279 (ADI: 種子島阿高磯) の値で、*Meretrix* sp. 1 (TKH) は 0.188 となった。平均ヘテロ接合体率の観察値と期待値の比 (H_o / H_e) は、*Meretrix* sp. 1 (TKH) では 1.076 であったが、これを除いたすべてのチョウセンハマグリ集団で 1 を下回り (0.753-0.999)、ホモ接合過剰であることを示した (Table 3)。ハーディワインバーク平衡にあるかの検定については、*CAT** 遺伝子座においてほとんど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ーク平衡からのずれは観察されなかった。近交係数 (F_{is}) は、最小 0.001 (ADI: 種子島阿高磯) から最大 0.250 (MSD: 島根県益田) の値を示し、*Meretrix* sp. 1 (TKH) は -0.078 であった (Table 3)。

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、宮城県赤崎 (AKS)、長須賀 (NGS)、*Meretrix* sp. 1 (TKH) では、SMM においてはボトルネック傾向を示さなかった。

遺伝的分化 チョウセンハマグリ集団間の遺伝的分化の程度を明らかにするために、Pairwise F_{st} の値と Nei (1972) の遺伝距離 D の値を Table 5 に示した。Pairwise F_{st} 値については、多くの集団間で有意な値が得られた。しかし、集団間の距離が比較的小さい近接した集団間、宮城県赤崎 (AKS) と長須賀 (NGS)、高知県生見 (IKM) と大岐 (OKI)、種子島原之里 (HRD) と阿高磯 (ADI) では Pairwise F_{st} 値に有意差はなかった。また、日本海側集団と太平洋側集団間ではすべて有意な F_{st} 値であった。

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。西表島月ヶ浜 (TKH) の *Meretrix* sp. 1 は、形態や分布特性等はチョウセンハマグリとよく似ているが、遺伝的には全く異なっており最大 1.747 の遺伝距離 (D) を示した (Table 5)。チョウセンハマグリ集団は、種子島集団 (HRS, ADI) とその他の集団の大きく 2 つのグループにわかれた (Fig. 1)。種子島集団とその他のチョウセンハマグリ集団間の遺伝距離 (D) は、鹿児島県脇本 (WKM) と種子島阿高磯 (ADI) 間の 0.038 から、宮城県長須賀 (NGS) と種子島原之里 (HRS) 間の 0.126 の値を示した。集団間の距離が比較的小さい宮城県赤崎 (AKS) と長須賀 (NGS)、鹿島灘大洗 (OAR) と九十九里片貝 (KTK)、高知県生見 (IKM) と大岐 (OKI)、種子島原之里 (HRS) と阿高磯 (ADI) は姉妹群を形成した。また、日本海側の石川県千里浜 (CRB) と島根県益田 (MSD) においても姉妹群を形成した。

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。仮想的な先祖集団数 $K = 4$ の場合、*Meretrix* sp. 1 (TKH) と、種子島の 2 集団 (ADI, HRS) のクラスターは、九州以北の集団と明瞭に別れる結果となった。

考 察

種内における遺伝的多様性 有効アリル数

Table 3. Genetic variability of 13 localities of *Meretrix* spp. (12 *M. lamarckii* and one *Meretrix* sp. 1) at fourteen loci. *A*, allelic richness; *Ho*, observed heterozygosity; *He*, expected heterozygosity; *P*, bold indicate significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium ($P < 0.01$); *Fis*, inbreeding coefficient. -, no value because the locus was considered monomorphic.

Localities	Loci														Average for all loci			
	<i>AAT-2*</i>	<i>CAT*</i>	<i>GAPDH*</i>	<i>GPI*</i>	<i>IDH-1*</i>	<i>IDH-2*</i>	<i>LAP*</i>	<i>MDH*</i>	<i>ME*</i>	<i>PEP-1gg*</i>	<i>6PGD*</i>	<i>PGM*</i>	<i>SOD-1*</i>	<i>SOD-2*</i>	<i>A</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Fis</i>
AKS	<i>A</i> 2.987	2.999	1.940	1.750	1.000	1.000	2.987	1.000	1.000	3.938	2.997	5.500	1.000	1.750	2.275	0.217	0.238	0.909
	<i>Ho</i> 0.688	0.313	0.063	0.031	0.000	0.000	0.438	0.000	0.000	0.438	0.688	0.000	0.000	0.031				
	<i>He</i> 0.537	0.488	0.062	0.031	0.000	0.000	0.507	0.000	0.000	0.433	0.516	0.729	0.000	0.031				
	<i>P</i> 0.169	0.002	1.000	1.000	-	-	0.328	-	-	0.179	0.538	0.323	-	1.000				
NGS	<i>A</i> 3.986	3.985	1.940	1.750	1.000	1.000	2.987	1.000	1.000	3.938	2.997	5.500	1.000	1.750	2.234	0.193	0.222	0.871
	<i>Ho</i> 0.438	0.219	0.031	0.000	0.000	0.031	0.469	0.000	0.000	0.438	0.484	0.594	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.546	0.392	0.031	0.000	0.000	0.031	0.448	0.000	0.000	0.442	0.516	0.697	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.171	0.001	1.000	-	1.000	0.847	-	-	-	0.826	0.048	0.263	-	-				
OAR	<i>A</i> 2.000	3.000	1.000	1.750	1.000	1.000	2.000	1.000	1.000	4.981	3.747	6.994	1.000	1.000	2.248	0.214	0.245	0.876
	<i>Ho</i> 0.469	0.281	0.000	0.031	0.000	0.000	0.531	0.000	0.000	0.531	0.625	0.625	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.490	0.561	0.000	0.031	0.000	0.000	0.580	0.000	0.000	0.598	0.550	0.647	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.269	0.000	-	1.000	-	-	0.580	-	-	0.223	0.005	0.773	-	-				
KTK	<i>A</i> 2.000	3.000	1.000	1.940	1.000	1.000	3.690	1.000	1.000	5.618	3.690	6.617	1.000	1.000	2.397	0.225	0.240	0.940
	<i>Ho</i> 0.375	0.344	0.000	0.063	0.000	0.000	0.500	0.000	0.000	0.531	0.656	0.688	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.490	0.561	0.000	0.062	0.000	0.000	0.449	0.000	0.000	0.598	0.550	0.647	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.269	0.000	-	1.000	-	-	0.580	-	-	0.223	0.005	0.773	-	-				
CRB	<i>A</i> 2.000	3.000	1.000	1.940	1.000	1.000	3.690	1.000	1.000	5.618	3.690	6.617	1.000	1.000	2.356	0.208	0.234	0.889
	<i>Ho</i> 0.625	0.031	0.000	0.031	0.000	0.000	0.313	0.031	0.000	0.656	0.563	0.594	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.490	0.254	0.000	0.031	0.000	0.000	0.377	0.031	0.119	0.601	0.639	0.665	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.152	0.000	-	1.000	0.000	0.000	0.221	0.000	0.001	0.103	0.102	0.744	-	-				
MSD	<i>A</i> 2.000	2.997	1.000	1.000	1.000	1.000	3.750	1.000	1.000	4.749	2.940	7.381	1.000	1.940	2.482	0.193	0.256	0.753
	<i>Ho</i> 0.419	0.403	0.000	0.000	0.000	0.000	0.531	0.125	0.000	0.563	0.313	0.625	0.000	0.063				
	<i>He</i> 0.455	0.465	0.000	0.000	0.000	0.000	0.588	0.119	0.119	0.600	0.478	0.762	0.000	0.062				
	<i>P</i> 0.455	0.000	-	1.000	-	-	0.588	0.119	0.119	0.600	0.478	0.762	0.000	0.062				
IKM	<i>A</i> 2.000	2.997	1.000	1.750	1.000	1.000	2.999	1.750	1.000	4.749	2.940	7.381	1.000	1.940	2.187	0.194	0.236	0.824
	<i>Ho</i> 0.469	0.219	0.000	0.031	0.000	0.063	0.281	0.031	0.000	0.563	0.406	0.656	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.507	0.347	0.000	0.031	0.000	0.062	0.488	0.031	0.000	0.711	0.458	0.665	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.731	0.015	-	1.000	-	-	0.002	1.000	-	0.248	0.779	0.320	-	-				
OKI	<i>A</i> 2.750	2.750	1.750	1.000	1.000	1.000	4.688	1.940	1.000	5.326	4.690	5.917	1.000	1.000	2.664	0.232	0.273	0.851
	<i>Ho</i> 0.338	0.189	0.031	0.000	0.000	0.000	0.552	0.156	0.000	0.552	0.552	0.763	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.523	0.443	0.031	0.000	0.000	0.031	0.587	0.146	0.000	0.732	0.560	0.763	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.381	0.000	1.000	-	1.000	0.042	0.522	1.000	-	0.009	0.434	0.163	-	-				
OKR	<i>A</i> 2.000	2.997	1.000	1.750	1.000	1.000	3.690	2.690	1.000	4.986	3.881	5.685	1.000	1.000	2.459	0.185	0.223	0.831
	<i>Ho</i> 0.406	0.156	0.000	0.031	0.000	0.000	0.438	0.094	0.000	0.469	0.500	0.469	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.484	0.303	0.000	0.031	0.000	0.000	0.476	0.092	0.000	0.594	0.543	0.568	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.462	0.001	-	1.000	-	-	0.705	1.000	-	0.023	0.062	0.065	-	-				
WKM	<i>A</i> 3.000	3.000	1.000	1.000	1.000	1.000	3.986	1.997	1.000	4.986	3.881	5.685	1.000	1.000	2.159	0.208	0.242	0.858
	<i>Ho</i> 0.438	0.219	0.000	0.000	0.000	0.063	0.656	0.125	0.000	0.653	0.226	0.693	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.506	0.417	0.000	0.000	0.000	0.095	0.982	1.000	0.000	0.372	0.397	0.678	-	-				
	<i>P</i> 0.493	0.003	-	1.000	-	-	0.982	1.000	-	0.372	0.397	0.678	-	-				
HRS	<i>A</i> 2.000	1.997	1.750	1.000	1.000	1.000	4.749	2.000	1.000	2.987	2.750	4.688	1.000	2.000	2.137	0.203	0.232	0.874
	<i>Ho</i> 0.406	0.156	0.000	0.031	0.000	0.000	0.438	0.094	0.000	0.469	0.500	0.469	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.484	0.303	0.000	0.031	0.000	0.000	0.476	0.092	0.000	0.594	0.543	0.568	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.462	0.001	-	1.000	-	-	0.705	1.000	-	0.023	0.062	0.065	-	-				
ADI	<i>A</i> 2.940	2.000	1.750	2.500	1.000	1.000	5.487	2.000	1.000	3.690	2.000	4.749	1.000	2.000	2.419	0.279	0.279	0.999
	<i>Ho</i> 0.438	0.250	0.031	0.063	0.031	0.000	0.406	0.438	0.000	0.406	0.313	0.656	0.000	0.875				
	<i>He</i> 0.377	0.476	0.031	0.062	0.031	0.000	0.693	0.381	0.000	0.401	0.310	0.647	0.000	0.500				
	<i>P</i> 0.306	0.009	1.000	1.000	-	-	0.000	0.640	-	0.349	1.000	0.761	-	0.000				
TKH	<i>A</i> 3.000	3.000	1.000	1.000	1.000	1.000	3.986	1.997	1.000	4.986	3.881	5.685	1.000	1.000	2.197	0.203	0.188	1.076
	<i>Ho</i> 0.438	0.219	0.000	0.000	0.000	0.063	0.656	0.125	0.000	0.653	0.226	0.693	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.506	0.417	0.000	0.000	0.000	0.095	0.982	1.000	0.000	0.372	0.397	0.678	-	-				
	<i>P</i> 0.493	0.003	-	1.000	-	-	0.982	1.000	-	0.372	0.397	0.678	-	-				
M sp. 1	<i>A</i> 2.000	1.997	1.750	1.000	1.000	1.000	4.749	2.000	1.000	2.987	2.750	4.688	1.000	2.000	2.137	0.203	0.232	0.874
	<i>Ho</i> 0.406	0.156	0.000	0.031	0.000	0.000	0.438	0.094	0.000	0.469	0.500	0.469	0.000	0.000				
	<i>He</i> 0.484	0.303	0.000	0.031	0.000	0.000	0.476	0.092	0.000	0.594	0.543	0.568	0.000	0.000				
	<i>P</i> 0.462	0.001	-	1.000	-	-	0.705	1.000	-	0.023	0.062	0.065	-	-				

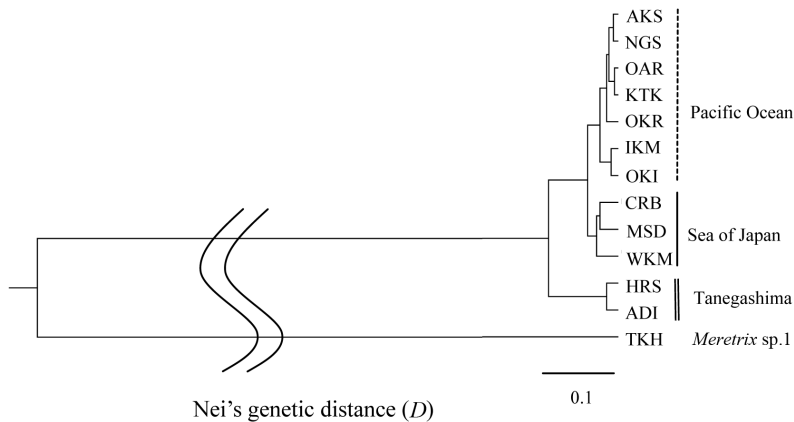


Fig. 1. UPGMA tree based on Nei's genetic distances (Nei, 1972) among 13 localities (12 *M. lamarckii* and one *Meretrix* sp.1, TKH), inferred from allozyme data.

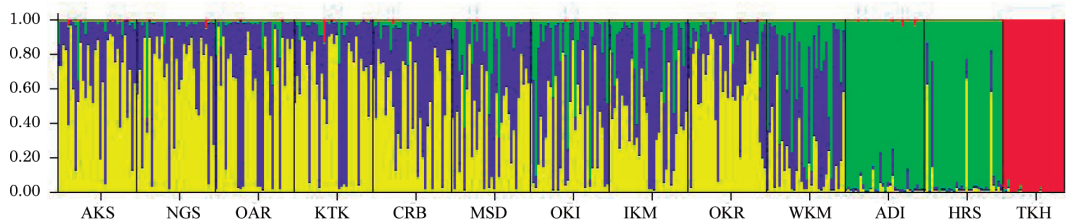


Fig. 2. Population assignment analyses of 409 individuals of the *Meretrix* spp. (STRUCTURE, Pritchard *et al.*, 2000). The bar plots with K = 4, Red color refers to Tsukigahama population (TKH) of *Meretrix* sp. 1 and green color refers to two Tanegashima populations (HRS and ADI).

(A) や平均ヘテロ接合体率 (H_e) 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. Fig. 3 はこれまでのアロザイム文献から得られた海産貝類 31 種 (ウバガイ *Pseudocardium sachalinense* (Schrenck, 1862), アワビ類 *Haliotis* spp., ホタテ類 *Pecten* spp., アサリ *R. philippinarum* (Adams and Reeve, 1850), ハマグリ類 *Meretrix* spp., イガイ類 *Mytilus* spp., カキ類 *Crassostrea* spp., シヤコガイ類 *Tridacna* spp., その他 3 種の海産貝類) のヘテロ接合体率 (H_e) を表したものである. H_e は分析遺伝子座の数が多いほど減少する傾向にあるが、これは多くの遺伝子座を分析すると、変異の少

ない単型の遺伝子座を含むことが多いからであろう. H_e は種によって、また分析遺伝子座の数によって変化するが、0.1 から 0.4 の間におさまる種が多い. チョウセンハマグリ集団の H_e (0.223-0.273) は、他種と比較して低い値ではなく、どちらかという高い傾向にあった (Fig. 3). しかし、同属別種のシナハマグリや台湾産ハマグリ類 *Meretrix* sp. 2 に比べると (山川・今井, 2013), 有効アリル数が小さく ($A = 2.137-2.664$), ヘテロ接合体率が低く、有意にボトルネック傾向にあった (Table 3 & 4). 日本のチョウセンハマグリ集団の多くがボトルネック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) の激減や増大を経験していることが考えられる.

現在チョウセンハマグリを商業的に漁獲出来

ている地域は、茨城県鹿島灘、千葉県九十九里浜、島根県益田である。長らくチョウセンハマグリの主要産地であった鹿島灘では、1963年にピークとなる11311tを漁獲したが、1972年に39tに激減し（最盛期の0.4%の漁獲）、その後約10年間はほとんど漁獲が無い状態が続いていた（福田, 1976; 真岡, 1983）。1985年頃（昭和60年代）から、鹿島灘全域で漁獲量を厳密に管理する措置（プール制）が始まり（小島ほか, 2009）、1986年以降漁獲量は徐々に回復し1993年には1700tを超えたが（二平ほか, 1998）その後再び2003年頃から減少に転じ、2011年には300tを下回った。九十九里浜では、1958年にピークとなる856tを記録した後減少し、1962～1983年の約20年間はほぼ漁獲が無く、1984年以降は平均250t程度で推移した（千葉県水産総合研究センター, 2013）。島根県益田でも、かつては多く漁獲されていたが、1955年頃から漁獲量が1tに満たない程度になり、1989年には漁獲は2kgまで減少した（JFしまね益田蛤の会, 2012）。

これらチョウセンハマグリの漁獲量の減少は、人為的な乱獲や砂浜侵食等（根本ら, 2009）の

沿岸環境の悪化による可能性があげられている。しかし、外海に面した砂浜という厳しい物理的環境に生息する二枚貝類、例えばチョウセンハマグリ、コタマガイ *Gomphina melanegis* Römer, 1861、ウバガイは資源量の変動が著しく、しばしば出現する卓越年級群により資源量が劇的に

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. Bold indicates significant results $P < 0.01$. * indicates *Meretrix* sp. 1.

Locality	IAM	TPM	SMM
AKS	0.0002	0.0013	0.0209
NGS	0.0004	0.0013	0.0123
OAR	0.0001	0.0001	0.0006
KTK	0.0001	0.0001	0.0001
CRB	0.0001	0.0004	0.0009
MSD	0.0001	0.0001	0.0001
IKM	0.0001	0.0002	0.0004
OKI	0.0006	0.0017	0.0021
OKR	0.0001	0.0001	0.0012
WKM	0.0001	0.0001	0.0001
HRS	0.0001	0.0001	0.0006
ADI	0.0001	0.0001	0.0034
TKH*	0.0023	0.0040	0.0320

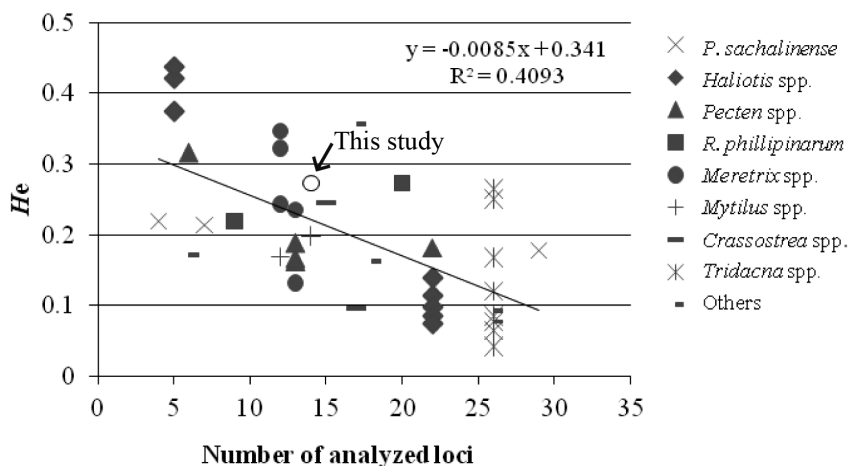


Fig. 3. Heterozygosity (H_e) of various marine molluscs detected from allozyme analysis (Numachi, 1974; Buroker *et al.*, 1975; Siebenaller, 1978; Singh & Zouros, 1978; Fujio *et al.*, 1983; 木島ほか, 1987; 横川, 1998; Sato, 1996; 藤尾ほか, 1989; 木島ほか, 1989; Marins & Levy, 1999; 三並ほか, 2000; Benzie & Williams, 1998; Ríos *et al.*, 2002; Chambers *et al.*, 2006; 山川・今井, 2013). ○: *M. lamarckii* in this study.

増大したり激減したりすることが知られている（福田，1976；小沼，1976，谷村，1995；二平ほか，1998）。日本のチョウセンハマグリ集団は，各地で定期的におこった急激な個体数の増大と乱獲や沿岸環境の悪化等による激減（ボトルネック効果）の繰り返しを経て，遺伝的浮動が促進されたと考えられる。

チョウセンハマグリ集団間における遺伝的分化

ハマグリ集団に比べ（山川・今井，2013），チョウセンハマグリ集団は全般的に遺伝的分化の程度は高く（Table 5, $D = 0.005\text{--}0.069$ ），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，太平洋側（黒潮），日本海側（対馬海流），種子島の3つに別れた（Fig. 1）。種子島の2集団（HRS, ADI）は，他のチョウセンハマグリ集団間との遺伝距離（ D ）が0.053-0.126と大きく（Table 5），クラスタリング分析でも明らかに遺伝的に異なった集団となった（Fig. 2）。種子島集団は，距離的に最も離れた宮城県の2集団（AKS, NGS）と最も遺伝的に異なっており，地理的な集団構造の分化が進んでいることが推測された。Nei（1975）によると，同属種内亜種間の遺伝距離（ D ）は0.02～0.2とされている。種子島の集団と九州以北の集団との間の遺伝距離は，亜種間レベルの値 $D = 0.053\text{--}0.126$ で，分

化時間に換算すると約25万年～50万年となった（Table 5）。これは，種子島が日本におけるチョウセンハマグリ以南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，遺伝的分化を遂げたと考えられる。

種子島集団の遺伝構造を考える際には，種子島以南のチョウセンハマグリ集団との比較が必要である。しかし，種子島以南のチョウセンハマグリ分布については，ほとんど知見が無い。国立科学博物館に沖縄島宜野湾というラベルのチョウセンハマグリ標本が収められていること，沖縄島中部の東海岸の貝塚からハマグリ類の一種（殻の形状からチョウセンハマグリに最も近い）の標本が多数見つかったことから（具志川市教育委員会，1986；沖縄県教育委員会，1987），かつて沖縄島にもチョウセンハマグリが生息していたと考えられる。海外におけるチョウセンハマグリ分布は，韓国（逸見，2009），台湾東部（巫・劉，1989），中国南部（香港，海南島，硃洲島，楊，1997；林ほか，2002；Qi，2004，山口，私信），ベトナム，インドネシア（山口，私信）などに分布しているとされるが，知見が少ない。

九州以北のチョウセンハマグリ集団のうち，九州西岸の鹿児島県脇本（WKM），日本海側の島根県益田（MSD），石川県千里浜（CRB）

Table 5. Pairwise F_{st} with 95% credible intervals over all loci among 13 localities of *Meretrix* spp. (12 *M. lamarckii* and one *Meretrix* sp. 1) are shown above diagonal, bold indicates significant P values ($P < 0.05$). Estimates of Nei's genetic distances (1972) among 13 localities of *Meretrix* spp. are shown below diagonal. * indicates *Meretrix* sp. 1.

Locality	AKS	NGS	OAR	KTK	CRB	MSD	IKM	OKI	OKR	WKM	HRS	ADI	TKH*
AKS		-0.002	0.018	0.011	0.102	0.062	0.062	0.052	0.033	0.157	0.239	0.231	0.741
NGS	0.005		0.022	0.016	0.115	0.081	0.063	0.048	0.025	0.169	0.258	0.253	0.751
OAR	0.011	0.012		-0.003	0.076	0.060	0.058	0.031	0.038	0.121	0.223	0.201	0.733
KTK	0.009	0.010	0.004		0.102	0.056	0.044	0.025	0.013	0.118	0.208	0.191	0.741
CRB	0.041	0.045	0.032	0.041		0.043	0.078	0.056	0.115	0.070	0.172	0.197	0.740
MSD	0.028	0.034	0.028	0.026	0.021		0.056	0.026	0.044	0.043	0.150	0.154	0.734
IKM	0.025	0.022	0.017	0.015	0.026	0.017		0.006	0.048	0.059	0.119	0.137	0.747
OKI	0.026	0.026	0.026	0.020	0.032	0.027	0.008		0.024	0.039	0.128	0.130	0.721
OKR	0.016	0.012	0.018	0.009	0.045	0.020	0.014	0.021		0.115	0.216	0.217	0.756
WKM	0.066	0.069	0.051	0.049	0.028	0.022	0.020	0.026	0.045		0.092	0.116	0.743
HRS	0.116	0.126	0.099	0.092	0.094	0.078	0.065	0.062	0.102	0.053		0.022	0.754
ADI	0.107	0.113	0.099	0.090	0.070	0.067	0.056	0.048	0.089	0.038	0.013		0.725
TKH*	1.553	1.536	1.471	1.560	1.472	1.625	1.573	1.644	1.671	1.643	1.723	1.747	

については、集団間の遺伝的分化尺度を表す pairwise F_{st} 値が他のすべての集団と有意に異なっていた。一方、太平洋側の宮崎県小倉ヶ浜 (OKR)、九十九里浜片貝 (KTK)、鹿島灘大洗 (OAR)、宮城県赤崎 (AKS) と長須賀 (NGS) は、それぞれ遺伝的に近いという結果が得られた (Table 5)。このような結果が得られた背景には、海流による遺伝子流動と遺伝的分化、他地域からの種苗放流による遺伝的均質化の2つの可能性が考えられる。

日本近海の海流と遺伝子流動 一般に数週間から数ヶ月の長い浮遊生活期を持つ海洋生物は、海流の影響で幼生が拡散し遺伝子流動が起こることから、広い分布域においても明確な地理的分化が見られないことが多い (eg. Kitaura *et al.*, 1998; Luttikhuisen, *et al.*, 2003; Couceiro,

et al., 2007)。しかし、浮遊幼生期が数日程度と比較的短いヤマトシジミ *Corbicula japonica* Prime, 1864 (飯田ほか, 2012; Yamada *et al.*, 2014) やサザエ *Turbo cornutus* Lightfoot, 1786 (Kojima *et al.*, 1997)、浮遊期を持たず直達発生をするホソウミニナ *Batillaria cumingii* (Crosse, 1862) では、幼生期の分散能力の低さにより各地域間における遺伝子流動が制限された結果、明確な地域集団が形成されている (Kojima *et al.*, 2004)。

本研究では、チョウセンハマグリ集団は、地理的に近接する集団間 (宮城県赤崎と長須賀、高知県生見と大岐、種子島原之里と阿高磯) では遺伝的分化の程度が低く、地理的におよび海流系が離れるにしたがって遺伝的分化がみられた (Table 5)。Fig. 4 は、 LAP^* 遺伝子座のアリルの頻度分布を表したものである。九州西岸の脇本 (WKM) 以北の日本海側では、アリル

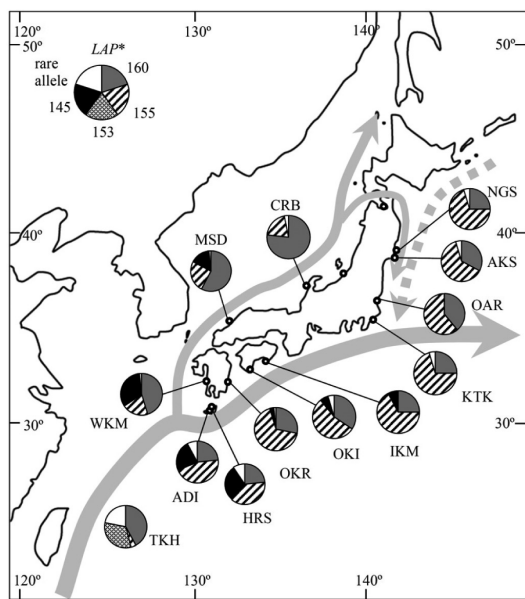


Fig. 4. Intraspecific geographical variation in allele frequencies of LAP^* locus of *M. lamarckii*. Gray solid arrows indicate approximate routes of the two warm currents, Kuroshio and Tsushima Currents, gray break arrow indicates one cold current, Oyashio.

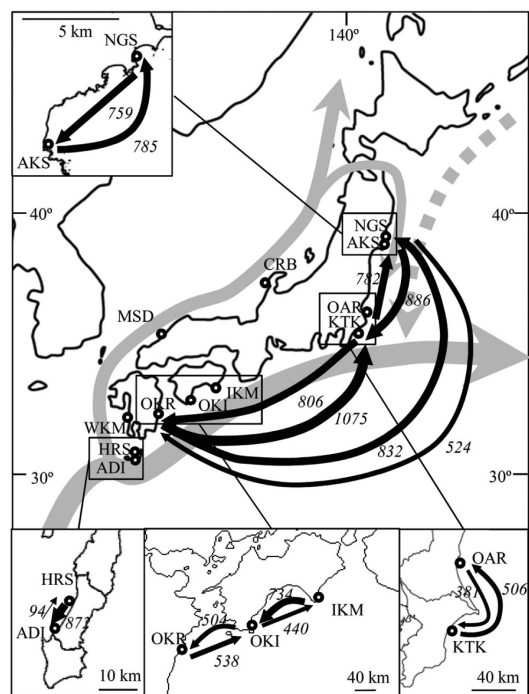


Fig. 5. Bayesian inference estimates of the long-term migration rates of *M. lamarckii* in Japan (MIGRATE-N). Thickness of the black arrows indicates the directional migration rate estimates. Gray arrows indicate oceanic currents.

160 の頻度が高く、小倉ヶ浜（OKR）以北の太平洋側では、アリル 155 の頻度が高く、種子島集団では、アリル 145 の頻度が高くなった。多型が観察された他の複数の遺伝子座においても同様な傾向が認められた。太平洋側と日本海側のチョウセンハマグリは集団遺伝構造の分化には、黒潮と対馬海流という 2 つの海流が大きな役割を果たしていると考えられる。このような海流による遺伝的分化は、浮遊幼生期間が短いヤマトシジミ（飯田ほか, 2012; Yamada *et al.*, 2014）やサザエ（Kojima *et al.*, 1997）における結果と類似している。チョウセンハマグリは、開放的な海岸を長距離に渡って浮遊幼生が移送される可能性（日向野, 1997）も考えられるが、本研究では集団間の遺伝的分化が進んでいた。これは、本種の浮遊幼生期間が比較的小さいことから、幼生分散による遺伝子流動が限られていることが考えられる。チョウセンハマグリは、夏期に産卵し 5～10 日間の浮遊幼生期を有しており（田中, 1968; 児玉・市毛, 1980; 高島, 2000）、これは、他の水産上重要な二枚貝類（アサリ 2～3 週間、カキ 2～3 週間、ウバガイ 3～4 週間、アカガイ 3 週間、サルボウ 2～3 週間、バカガイ 2～3 週間、タイラギ 4 週間）と比較するとかなり短い（日向野, 1997）。

チョウセンハマグリは外洋に面した砂浜に生息するが、多産するのは砂浜の連続距離が数十 km と非常に長い砂浜（鹿島灘や九十九里浜）に限られ、稚貝の発生量も砂浜の連続距離に比例して安定して多くなる（二平ほか, 1998）。これは、浮遊生活期間に同一砂浜海域中に留まり沈着できる確率が、砂浜距離が長い方が高いことに起因していると考えられる（二平ほか, 1998）。浮遊期間が最大の場合、ある程度離れた場所まで分散可能であるが、粒度がそろった遠浅の砂浜は限られているため、同一砂浜に着底できなかった場合、ほとんどが無効に終わるであろう。そこで、チョウセンハマグリは短めの浮遊期間で、数十 km の同一砂浜内にとどまるような戦略をとっているのではないかと推測

される。長さが数 km の砂浜にもチョウセンハマグリは生息するが、資源量は限られてしまい乱獲等で容易に資源の破壊が起きる。このことも、他方から幼生が頻繁に新規加入しないことの裏付けになるかと思われる。以上より、チョウセンハマグリは積極的に遠距離移動して広域分散をするのではなく、原則親貝の生息場所に self-recruitment する種で、その結果、地域集団の遺伝的分化が起きていると推測される。

集団間の遺伝子流動量を推定する MIGRATE-IN の結果を Fig. 5 に示した。集団間の Pairwise *Fst* 値に有意差が見られず、遺伝子流動が起こっていると推測された集団間において、矢印の向きと太さで遺伝子流動の向きと量を示した。関東以北の 4 集団（AKS, NGS, OAR, KTK）は、遺伝的に近い傾向が得られた（Fig. 1, Table 5）。三陸沖では、北から南下する津軽暖流により海洋生物が南向けに運搬される（安田, 2004; 上, 2005; Kokita & Nohara, 2010）。多くの場合、この南向けの流れは犬吠埼付近で黒潮とぶつかり、太平洋沖に向かって東に向かう（日本水産学会, 2007）。しかし、黒潮の流路が犬吠埼付近で沖にそれた場合、津軽暖流の延長の南下流は、犬吠岬を越え房総半島を越えて南下する（安田, 2004; 上, 2005; 中山ほか, 2009）。関東以北の 4 集団が遺伝的に近いのは、このような海流による遺伝子流動の影響が推測される。

高知県の沖合（土佐湾）では、黒潮のほかに黒潮の分岐流として左旋流と呼ばれる左回りの南下流が卓越することが多いが（高知県水産試験場, 2012）、生見（IKM）・大岐（OKI）間における遺伝子流動の流れも同様となった（Fig. 5）。また、大岐（OKI）と小倉ヶ浜（OKR）の間の豊後水道にも黒潮分岐流が流入しており、夏季は左旋回する形で足摺岬と九州東岸を流れ再び黒潮に合流する（高知県水産試験場, 2012）。こちらも、大岐と小倉ヶ浜間の遺伝子流動の要因となっているであろう。種子島の西岸から種子島海峡にかけては、大隅海峡を流れる黒潮分岐流から南向きの反流が卓越することが

多い（海上保安庁第10管区海上保安本部水路部，1980）。そのため，種子島西岸では原之里（HRS）から阿高磯（ADI）へ南行きの一方通行の遺伝子流動が起きていると考えられる。一方，小倉ヶ浜（OKR）と大洗（OAR），片貝（KTK），赤崎（AKS），長須賀（NGS）集団間では不可解な遺伝子流動が確認された（Fig. 5）。地理的に大きく離れており，海流による遺伝子流動では説明がつかないことから，人為的な種苗の移動や放流による影響が疑われる。

チョウセンハマグリの種苗放流 今回分析した12集団のうち，文献や聞き取り調査により過去に大規模な種苗の放流が確認されたのは，鹿島灘大洗（OAR），九十九里浜片貝（KTK），日向灘小倉ヶ浜（OKR）の3地域であった（水産庁ほか，1986-2010；山口，未発表；山川，私信）。鹿島灘大洗周辺の海岸（大洗，鹿嶋，波崎）では，鹿島灘産の天然種苗の放流が数回実施されたが（殻長20mm程度の幼貝，約300万個体），人工種苗の放流が主である。茨城県では，1970年代からチョウセンハマグリを増殖技術の開発が進められ，年間数百万個体の稚貝が生産されるようになり，種苗生産技術はほぼ確立されつつある。1982年からは天然海域への種苗放流試験が行われ，大洗を含む鹿島灘では，殻長2mm前後に育てた稚貝をほぼ毎年になわって総計約4千万個体以上放流してきた（小曾戸ら，2000；水産庁ほか，1986-2010）。ここでは，地元の母貝を用いて種苗生産し，長期に渡り大量に放流を実施しているので，放流種苗による自然集団への遺伝子頻度の変化をもたらす遺伝的浮動が起こった可能性が考えられる。アサリやシロザケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) の例では，限られた数の親から作成した放流種苗では，遺伝的変異性（ヘテロ接合体率）の著しい低下が見られた（Kijima & Fujio, 1984；木島，1994；酒井ら，2000）。大洗集団（OAR）のヘテロ接合体率（ He ）は0.245であり，この値は他のチョウセンハマグリ集団と比較しても低く

はない。このことから，大洗における放流数は，もともとの資源量に対して遺伝的に影響が無い程度に少ないか，もしくは十分な数の親貝を使用して生産した種苗を放流しているかの2つが考えられる。そして，他地域からの移植による遺伝的交雑の影響もほぼ無いと考えられる。

片貝周辺の九十九里浜では，1988年から2010年までのほぼ毎年，天然種苗を各地（八日市場，野栄，横芝，蓮沼，成東，片貝，白里，白子，長生，一宮）に放流してきた（約35～80mm，約580万個体）。種苗は，千葉県産と茨城県産のものであったが，主として鹿島灘の天然種苗が放流された。Table 5の F_{st} 値や遺伝距離（ D ）およびFig. 1より，鹿島灘大洗（OAR）と九十九里片貝（KTK）は，遺伝的に近いことが示された。その理由として，先に述べた津軽暖流による幼生分散の影響（中山ほか，2009）と，20年以上前から実施された鹿島灘産種苗の放流の影響の2つが考えられる。

一方，宮崎県小倉ヶ浜集団（OKR）は，関東以北の集団と遺伝的に近縁で， F_{st} 値では有意差が見られず不可解な遺伝子流動が観察された（Table 5, Fig. 5）。これは海流による幼生分散によるものではなく，長年実施されてきた鹿島灘産の種苗放流の影響であると考えられる。小倉ヶ浜におけるチョウセンハマグリ漁獲量と鹿島灘産種苗の放流量をFig. 6に示した。小倉ヶ浜では1968年に保護水面を設定し，1969年から1995年までの20年以上にわたり，ほぼ毎年種苗放流を実施してきた。金丸（1980）の文献には，1975～1978年の小倉ヶ浜保護水面における母貝生息量は約4.5～4.7tと推測され，毎年稚貝の順調な出現が見られることから，種苗放流が資源量の安定に役立っているとの記述がある。その当時の放流量が約0.5tであるから，小倉ヶ浜において鹿島灘産の種苗が相当量占めていた可能性がある。小倉ヶ浜におけるチョウセンハマグリ漁獲量と放流量を比べると，放流量が多かった年の数年後に漁獲量が増加している（Fig. 6）。例えば，1984～87年は放流

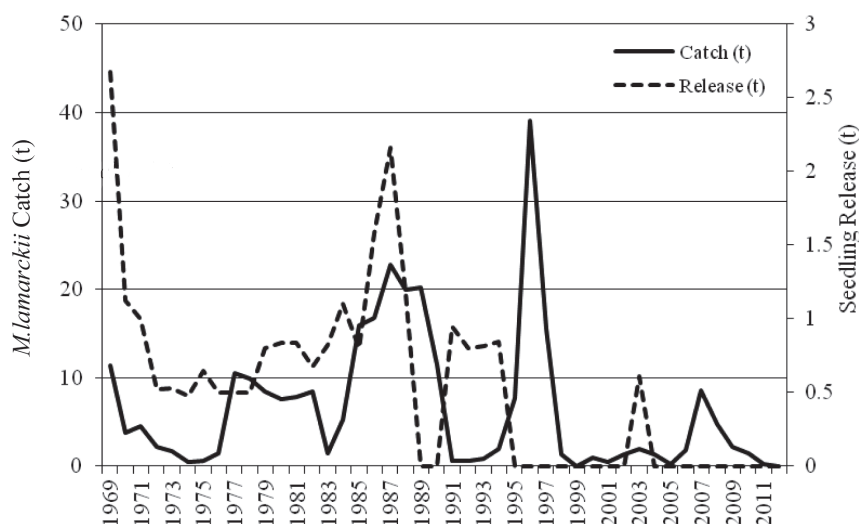


Fig. 6. Total catch of *M. lamarckii* and seedling release from Kashimanada into Okuragahama, Miyazaki Pref.. Solid line: catch (t), break line: release (t). (Yamaguchi, unpublished data)

量が非常に多く、やや遅れて1985～1989年に漁獲が増えている。1989年には放流しておらず、1991～1993年の漁獲はほぼ0である。1991～1994年まで放流したのち、1995～97年には大豊漁となった。2003年に放流した後、2006～2009年に漁獲が増えている。小倉ヶ浜では、殻長3～4cmの種苗を希望し放流用に購入しており（金丸，1980）、殻長3～4cmの種苗が漁獲サイズの殻長7cm程度に成長するのに2～3年程度かかる（藤本，1959）。鹿島灘産の種苗が順調に定着し生育した場合、数年後に漁獲量が増加するのは妥当であるが、資源の増減には稚貝の発生と卓越年級群の存在も密接に関連していることから、関係は推測にとどまる。

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・ヒムカ研究所の山口正士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、水産庁の尾畑泰弘博士には、「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

たことに深謝する。また、島根県水産技術センターの清川智之氏、高知県水産試験場の児玉修氏、JFしまね益田蛤の会の佐々木 隆志氏、高知県海産物の岡田充弘氏には、移植放流に関する情報提供を頂いた。琉球大学今井研究室の青木美鈴博士（国際湿地連合）、岩本健輔博士（WDB環境バイオ研究所）、玉城真理子氏（動物病院22時）には実験の補助、ムハンマドフアドリーアブドゥラ博士（琉球大学博士研究員）にはデータ解析への多大な貢献を頂き感謝の意を表する。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る。

引用文献

- Beerli, 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.
- Beerli, P. & Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.*

- S. A., **98**: 4563–4568. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.081068098>
- Beerli, P. 2006. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics*, **22**: 341–345. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/bti803>
- Benzie, J. A. H. & Williams, S. T. 1998. Phylogenetic relationships among giant clam species (Mollusca: Tridacnidae) determined by protein electrophoresis. *Mar. Biol.*, **132**: 123–133.
- Buroker, N. E., Hershberger, W. K., Chew, K. K. 1975. Genetic variation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32**: 2471–2477.
- Chambers, M. D., VanBlaricom, G. R., Hauser, L., Utter, F., Friedman, C. S. 2006. Genetic structure of black abalone (*Haliotis cracherodii*) populations in the California islands and central California coast: Impacts of larval dispersal and decimation from withering syndrome. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **331**: 173–185.
- 千葉県水産総合研究センター. 2013. 魚海況旬報ちば. No.25-28. <http://fish-chiba.wni.co.jp/> (2014年9月10日閲覧)
- 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.
- Couceiro, L., Barreiro, R., Ruiz, J.M., Sotka E.E. 2007. Genetic isolation by distance among populations of the netted dog whelk *Nassarius reticulatus* (L.) along the European Atlantic coastline. *J. Hered.*, **98**: 603–610.
- 藤本 武. 1959. 鹿島灘有用貝類の増殖に関する研究－Ⅵ チョウセンハマグリ (*Meretrix lamarckii* Deshayes) 稚貝の成長について (第1報). 茨城県水産試験場試験報告, 128–134.
- 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.
- Fujio, Y., Yamanaka, R., Smith, P. J. 1983. Genetic variation in marine molluscs. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **49**: 1809–1817.
- 福田英雄. 1976. 鹿島灘産チョウセンハマグリ of 生態について－Ⅰ 分布を規定する諸要因について. 茨城県水産試験場研究報告, **20**: 9–16.
- 福岡県. 2014. 改訂版 福岡県の希少野生生物 福岡県レッドデータブック 2014. <http://www.fihes.pref.fukuoka.jp/kankyo/rdb/> (2014年9月10日閲覧)
- 具志川市教育委員会. 1986. 地荒原遺跡 個人住宅建築工事に係る発掘調査報告. 173pp. 具志川市.
- Goudet, J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3).
- 逸見正孝. 2009. 第4章 ハマグリ of 生物学, 第5章 日本各地におけるハマグリ of 現状. 内野明德 (編), 肥後ハマグリ of 資源管理とブランド化. 熊本大学政創研叢書, 6: 81–153. 成文堂, 熊本.
- 日向野純也. 1997. チョウセンハマグリ. 日本 of 希少な野生水生生物に関する基礎資料 (IV) (軟体動物). 日本水産資源保護協会, 58–66. 東京.
- 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.
- 飯田雅絵・菅野愛美・木島明博. 2012. mtDNA-COI 領域のシーケンス分析によるヤマトシジミ of 地域集団構造. 日本水産学会誌, 5: 934–944. <http://dx.doi.org/10.2331/suisan.78.934>
- JF しまね 益田蛤 of 会. 2012. 「鴨島はまぐり」を絶やすな! —持続可能な漁業を目指して—. http://www.pref.shimane.lg.jp/hamada_suisan/koumoku/katoudousyukai/happyoutaikai.data/happyouzennbunn.pdf (2014年9月10日閲覧)
- 海上保安庁第10管区海上保安本部水路部. 1980. 種子島海峡付近 of 潮流. 水路要報, **100**: 61–78.

- 金丸昌洋. 1980. 日向灘のチョウセンハマグリについて. 栽培技研, **9**: 1-11.
- 木島明博・谷口順彦・森 直樹・萩原寿太郎. 1987. アサリの遺伝的変異と繁殖構造. 高知大・海洋生物研究報, **9**: 173-181.
- Kijima, A. & Fujio, Y. 1984. Relationship between average heterozygosity and river population size in chum salmon. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **50**: 603-608.
- 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.
- 木島明博. 1994. 水産育種の課題. 動物遺伝研究会誌, **22**: 56-64.
- Kitaura, J., Yamamoto, G., Nishida, M. 1998. Genetic variation in populations of the diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* as examined by mitochondrial DNA sequence analysis. *Fish. Sci.*, **64**: 538-542.
- 児玉正碩・市毛清記. 1980. チョウセンハマグリ の種苗生産研究 -II. 茨城県水試研報, **23**: 5-10.
- 小島 彰・初澤敏生・阿部高樹・井上 健・熊本尚雄. 2009. ハマグリ漁におけるプール制について—鹿島灘漁協, はさき漁協, 大洗町漁協の事例—. 福島大学研究年報, **5**: 33-37.
- Kojima, S., Segawa, R., Hayashi, I. 1997. Genetic differentiation among populations of the Japanese turban shell *Turbo (Batillus) cornutus* corresponding to warm currents. *MEPS*, **150**: 149-155. <http://dx.doi.org/10.3354/meps150149>
- Kojima, S., Hayashi, I., Kim, D., Iijima, A., Furota, T. 2004. Phylogeography of an intertidal direct-developing gastropod *Batillaria cumingi* around the Japanese Islands. *MEPS*, **276**: 161-172. <http://dx.doi.org/10.3354/meps276161>
- Kokita, T. & Nohara, K. 2010. Phylogeography and historical demography of the anadromous fish *Leucopsarion petersii* in relation to geological history and oceanography around the Japanese Archipelago. *Mol. Eco.*, **20**: 143-164.
- 小沼洋司. 1977. コタマガイの成長と大発生. 茨城県水産試験場研究報告, **21**: 9-15.
- 小曾戸誠・山口安男・鈴木正伸. 2000. 汀線域に放流した鹿島灘はまぐり稚貝の生残. 茨城水試研報, **38**: 1-8.
- 小菅丈治. 2003. 西表島浦内川河口に生息するチョウセンハマグリ. 南紀生物, **45**: 128-131.
- 高知県水産試験場. 2012. I 高知県沖合域の海況, II 高知県沿岸域の海況. 高知県海域における漁海況と主要魚種の資源生態. 1-15.
- 熊本県. 2009. 改訂・熊本県の保護上重要な野生動植物—レッドデータブックくまもと 2009—, 597pp. 熊本県環境生活部自然保護課, 熊本.
- Luttikhuisen, P.C., Drent, J., Baker, A.J. 2003. Disjunct distribution of highly diverged mitochondrial lineage clade and population subdivision in a marine bivalve with pelagic larval dispersal. *Mol. Eco.*, **12**: 2215-2229. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01872.x>
- 真岡東雄. 1983. 茨城県鹿島灘におけるチョウセンハマグリ・コタマガイの漁業とその増殖計画. 社団法人資源協会 (編). 最新版つくる漁業. 409-418. (財) 農林統計協会, 東京.
- Marins, L. F. & Levy, J. A. 1999. High genetic distance between marine bivalves of the genus *Mesodesma* inhabiting the Atlantic and Pacific coasts of South America. *Comp. Biochem. Phys. A*, **124**: 313-319.
- 三並 宏・明楽秀作・木島明博. 2000. アロザイムによるアコヤガイ *Pinctada fucata martensi* の天然集団における遺伝的変異性. 水産育種, **29**: 103-111.
- 中山哲厳・八木 宏・足立久美子. 2009. 鹿島灘ハマグリ浮遊幼生の移動・分散予測. 研究の栞 (しおり) 2009-12, 平成 21 年度 水産工学研究所 研究成果情報等リーフレット, 水産土木工学部 水産基盤グループ. <http://nrife.fra.affrc.go.jp/seika/H21/2009/2009-12.pdf> (2014 年 9 月 10 日閲覧)

- 長崎県. 2012. 長崎県レッドデータブック—ながさきの希少な野生動植物 2011. 199 pp. 長崎新聞社, 長崎.
- 名和 純. 2005. トウドウマリハマグリ. 改訂版レッドデータおきなわ—動物編—. 325-326. 沖縄県.
- Nei, M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. 288 pp. Amsterdam and Oxford, North-Holland.
- 根井正利. 1990. 第8章 種内の遺伝的変異. 153-179. 分子進化遺伝学. 培風館, 東京.
- 根本 孝・松浦健郎・二平 章・岡安章夫. 2009. 鹿島灘砂浜域の地形と底質粒径の経年変化およびそれらがチョウセンハマグリ稚貝の分布に及ぼす影響について. 水産工学, **46**: 51-64.
- 二平 章・青木雅志・児玉正碩. 1998. 鹿島灘ハマグリが発生量変動. 茨城県水産試験場研究報告, **36**: 15-21.
- 日本水産学会 (編). 2007. 水産学シリーズ 5 対馬暖流—海洋構造と漁業. 158 pp. 恒星社厚生閣, 東京.
- 農林省水産試験場. 1931. 七四 蛸養殖試験, 七五 蛤養殖試験. 水産試験成績総覧, 692-76.
- Numachi, K. 1974. Genetic variants in the Bay Mussel, *Mytilus edulis*. Proceeding of Soviet-Japanese Symposium, "Biology of Marine Molluscs and Echinoderms", 69-70.
- 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.
- 沖縄県教育委員会. 1987. 古我地原貝塚 沖縄自動車道 (石川～那覇間) 建設工事に伴う緊急発掘調査報告書 (6) 第 84 集, 沖縄県.
- 奥谷喬司. 1994. 第 I 章 軟体動物. 奥谷喬司 (編) 水産無脊椎動物 II 有用・有害種各論 (新水産学全集 6). 1-192. 恒星社厚生閣, 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.
- Qi Zhongyan (ed.) 2004. Seashells of China. p. 306, Plate-166, China Ocean Press. China.
- 林炜・唐以杰・萧东鹏・蔡伟强. 2002. 硇洲岛潮间带软体动物分布和区系研究. 华南师范大学学报 (自然科学版), **3**: 69-73.
- Ríos, C., Sanz, S., Saavedra, C., Peña, J. B., 2002. Allozyme variation in populations of scallops, *Pecten jacobaeus* (L.) and *P. maximus* (L.) (Bivalvia: Pectinidae), across the Almeria-Oran front. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **267**: 223-244.
- Sato, S. 1996. Genetic Variability and Population Structure of *Phacosoma japonicum* (Bivalvia : Veneridae). *Venus*, **55**: 51-63.
- 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. 2000. 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: 23-27.
- 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.
- 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.
- Shaw, C. R. & Prasad, R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes -- a compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, **4**: 297-320.
- Siebenaller, J. F. 1978. Genetic variation in deep-sea invertebrate populations: The bathyal gastropods *Bathybembix bairdii*. *Mar. Biol.*, **47**:

- 265-275.
- Singh, S. M. & Zouros, E. 1978. Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (*Crassostrea virginica*). *Evolution*, **32**: 342-353.
- 水産庁・社団法人 日本栽培漁業協会 (1986–2010) 栽培漁業種苗生産, 入手・放流実績.
- 高島葉二. 2000. 茨城県における二枚貝種苗の生産方法 (資料). 茨城水試研報, **38**: 105–120.
- 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**: 747–752.
- 田中弥太郎. 1968. チョウセンハマグリの発生におよぼす環境要因の影響に関する研究-II. 茨城水試: 昭和 42 年度試験報告, 125–130.
- 谷村明俊. 1995. 鹿島灘の砂浜域における漁業生産とチョウセンハマグリの生態. 水産工学研究集録, **1**: 73–78.
- 上 真一. 2005. 近年の東アジア沿岸域におけるクラゲ類の大量出現: その原因と結果. 沿岸海洋研究, **43**: 13–17.
- 巫文隆, 劉秀平. 1989. 文蛤資源研究 II . 本省文蛤研究的回顧與展望. 貝類學報, **14**: 49–61.
- Yamada, M., Ishibashi, R., Toyoda, K., Kawamura, K. & Komaru, A. 2014. Phylogeography of the brackish water clam *Corbicula japonica* around the Japanese archipelago inferred from mitochondrial COII gene sequences. *Zoolog. Sci.*, **31**: 168–179. <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.31.168>.
- Yamakawa, Y. A. & Imai, H. 2012. Hybridization between *Meretrix lusoria* and the alien congeneric species *M. petechialis* in Japan as demonstrated using DNA markers. *Aquat. Invasions.*, **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* (Bivalvia: Veneridae) to Japan. *Aquat. Invasions.*, **8**: 407–415. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.4.04>
- 山川（矢敷）彩子・今井秀行. 2013. 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. 日本生物地理学会会報, **68**: 65–83.
- 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.
- 楊守仁. 1997. 海南島南岸全新世海相貝類及其气候特征. 古生物学报, **36**: 453–476.
- 安田 徹. 2004. 日本近海における巨大エチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* の大発生について. 日本水産学会誌, **70**: 380–386.
- 横川浩治. 1998. アサリの形態変異とその遺伝的特徴. 貝類 **VENUS**, **57**: 121–132.
- (2014 年 9 月 12 日受領, 2014 年 10 月 9 日受理)

日本の砂浜に生息するチョウセンハマグリ集団の遺伝的多様性と集団構造

Appendix 1 Allele frequencies for all fourteen loci in 13 localities analyzed. * indicates *Meretrix* sp. 1.

No.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Locus	Allele	AKS	NGS	OAR	KTK	CRB	MSD	IKM	OKI	OKR	WKM	HRS	ADI	TKH*
<i>AAT-2*</i>	120	0.563	0.422	0.516	0.594	0.406	0.661	0.516	0.484	0.609	0.531	0.703	0.766	0.120
	110	0.391	0.531	0.484	0.406	0.594	0.339	0.484	0.500	0.391	0.469	0.297	0.203	0.860
	100	0.047	0.047						0.016				0.031	0.020
<i>CAT*</i>	140	0.250	0.125	0.141	0.188	0.047	0.063	0.063	0.078	0.109	0.047	0.000	0.000	0.000
	125	0.672	0.766	0.578	0.609	0.859	0.750	0.797	0.719	0.828	0.734	0.938	0.625	0.060
	115	0.078	0.109	0.281	0.203	0.094	0.188	0.141	0.203	0.063	0.219	0.063	0.375	0.060
	110													0.660
	105													0.220
<i>GAPDH*</i>	115											0.016	0.016	
	110	0.969	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000	1.000	0.984	0.984	
	105													0.800
	100	0.031	0.016						0.016					
<i>GPI*</i>	95													0.200
	137				0.031			0.016		0.016			0.016	
	133			0.016	0.000									
	127	0.984	1.000	0.984	0.969	1.000	1.000	0.984	1.000	0.984	1.000	1.000	0.969	
<i>IDH-1*</i>	117	0.016											0.016	1.000
	140	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	1.000
<i>IDH-2*</i>	135					0.016								
	145		0.016											1.000
	140					0.031				0.016				
	135	1.000	0.984	1.000	1.000	0.969	1.000	0.969	0.984	0.984	0.938	1.000	1.000	
	130							0.031						
	125										0.063			
<i>LAP*</i>	115								0.016					
	170													0.020
	165				0.016									0.160
	160	0.328	0.250	0.391	0.250	0.766	0.578	0.250	0.344	0.281	0.453	0.234	0.234	0.420
	157								0.016			0.016		0.020
	155	0.625	0.703	0.609	0.703	0.203	0.250	0.672	0.547	0.672	0.203	0.375	0.453	0.040
	153												0.016	0.320
	150	0.047	0.047		0.031	0.031	0.016		0.031		0.016	0.078	0.047	0.020
<i>MDH*</i>	145						0.156	0.078	0.063	0.031	0.328	0.297	0.234	
	140												0.016	
	125									0.016				
	130					0.016	0.063	0.016	0.078	0.031	0.063	0.219	0.250	
	120	1.000	1.000	1.000	1.000	0.984	0.938	0.984	0.922	0.953	0.938	0.781	0.750	
<i>ME*</i>	117													1.000
	110									0.016				
	150					0.063	0.063							
<i>PEP-Igγ*</i>	140													1.000
	155	1.000	1.000	1.000	1.000	0.938	0.938	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
	207	0.031	0.031	0.047	0.031			0.063	0.047	0.047	0.141			
	205	0.734	0.734	0.500	0.547	0.406	0.578	0.375	0.375	0.609	0.250	0.047	0.016	
	202		0.063	0.063	0.047		0.078	0.016	0.094	0.141		0.156	0.203	
	200	0.063	0.031	0.063	0.031	0.094	0.078	0.219	0.141	0.078	0.094	0.000	0.000	
	195	0.172	0.141	0.328	0.328	0.484	0.250	0.328	0.328	0.125	0.516	0.797	0.750	0.292
<i>6PGD*</i>	190				0.016	0.016	0.016		0.016				0.031	0.542
	185													0.167
	135			0.016					0.016					
	125			0.063	0.016	0.063			0.031	0.031				
	120	0.063	0.048		0.031	0.094	0.031	0.016	0.078	0.031	0.016			
	115	0.625	0.613	0.609	0.516	0.391	0.313	0.313	0.266	0.359	0.109	0.141	0.188	0.980
<i>PGM*</i>	110											0.016		
	100	0.313	0.339	0.313	0.438	0.453	0.656	0.672	0.609	0.578	0.875	0.844	0.813	0.020
	160						0.016							
	157	0.188	0.203	0.016	0.031	0.094	0.109	0.234	0.203	0.063	0.125	0.313	0.313	
	155		0.031	0.016			0.031							
	147	0.313	0.250	0.297	0.266	0.484	0.266	0.484	0.219	0.203	0.391	0.578	0.500	
	145			0.016	0.016	0.031	0.031		0.047		0.016			
	140	0.375	0.453	0.516	0.531	0.313	0.375	0.234	0.375	0.625	0.375	0.063	0.094	0.080
	135	0.094	0.063		0.078	0.047	0.156		0.063					
	130			0.063	0.047	0.031	0.016	0.031	0.125	0.031	0.094	0.016	0.016	0.900
	127	0.016		0.016				0.016						
<i>SOD-1*</i>	125	0.016		0.063	0.031				0.031	0.016		0.031	0.078	0.020
	190	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
<i>SOD-2*</i>	150													1.000
	180	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	0.969	1.000	1.000	1.000	1.000	0.703	0.563	
	162	0.016					0.031					0.297	0.438	
	140													1.000