琉球大学学術リポジトリ

沖縄島のクサフグ個体群の遺伝的異質性

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 琉球大学資料館 (風樹館) 公開日: 2020-10-06 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 高木, 基裕, 登山, 賢斗, 山田, 裕貴, 酒井, 治己, Takagi, Motohiro, Toyama, Kento, Yamada, Yuuki, Sakai, Harumi メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/46832

Fauna Ryukyuana
ISSN 2187-6657
http://w3.u-ryukyu.ac.jp/naruse/lab/Fauna_Ryukyuana.html

沖縄島のクサフグ個体群の遺伝的異質性

高木基裕 [1,5]・登山賢斗 [2]・山田裕貴 [3]・酒井治己 [4]
[1] 〒 798-4292 愛媛県南宇和郡愛南町船越 1289-1 愛媛大学南予水産研究センター
[2] 〒 790-8566 愛媛県松山市樽味 3-5-7 愛媛大学大学院農学研究科
[3] 〒 790-8566 愛媛県松山市樽味 3-5-7 愛媛大学大学院連合農学研究科
[4] 〒 759-6595 山口県下関市永田本町 2-7-1 国立研究開発法人水産研究・教育機構 , 水産大学校
[5]e-mail: takagi.motohiro.mc@ehime-u.ac.jp

要旨 . クサフグを本州 , 四国 , 九州および沖縄島より採集し , マイクロサテライト DNA 多型を用いて遺伝的多様性と分化の程度を調べた . 沖縄島の標本群の有効アリル数の平均値は 10.0 で, 他の標本群の 14.2–16.5 と比較して低かった . 沖縄島の標本群は他の全ての標本群との間で黒潮による障壁が原因と考えられる遺伝的異質性が認められた . また , 足摺岬周辺の標本群と他の標本群との間でも異質性が認められた .

はじめに

クサフグ *Takifugu alboplumbeus* (Richardson, 1845) [以前は *Takifugu niphobles* (Jordan & Snyder, 1901) として扱われていたが , Matsuura (2017) によりこの種名は *T. alboplumbeus* の新参異名であることが判明した] は青森県から沖縄 , 東シナ海 , 朝鮮半島南部の沿岸に分布し (山田 2000), 水深 50 m 以浅の内湾の岩礁域 , 砂礫底 , 藻場に生息する魚類で (松浦 1997), 本州 , 中国 , 四国 , 九州地方では釣りにおける外道としても知られる沿岸海域を代表する魚類である . 琉球列島において , クサフグは種子島・屋久島 , 奄美大島から沖縄島にかけて分布が確認されている (林 1976; 林ら 1992; 四宮・池 1992; Sakai et al. 2001; 環境省 2002; 吉野 2005; 吉郷 2014; 瀬能 2015; 立原 2017) が , そのうち沖縄島のクサフグ個体群は , 環境省のレッドデータブック (環境省 2017) で絶滅のおそれのある地域個体群 (LP), 沖縄県のレッドデータ (立原 2017) では絶滅危惧 I B 類 (EN) として記載され , 保護対策が求められている . また , 沖縄島のクサフグ個体群は九州以北のそれとは遺伝的 · 生理的な特徴に違いがあるとされている (瀬能 2015) が , 詳細は明らかにされておらず (松浦・瀬能 2012), 九州以北のクサフグ個体群との遺伝的検討の必要性が指摘されている (松浦・瀬能 2012; 立原 2017).

野生生物の保全には , 保全単位を明らかにするため集団構造の把握が重要である . しかし , 沿岸海域においては地理的障壁が少なく , 遊泳力が高い海産魚類では遺伝的交流が生じやすく集団構造がとらえにくい . なかには海産魚類であっても胎仔を産するウミタナゴのような移動や拡散の少ない胎生魚類では , 採集地間の遺伝的差異が検出されている (高木ら 2012). クサフグはトラフグ属の中ではもっとも小型の種で , また内湾等の特定の岸辺で産卵するため (松浦 1997), 大型種に比較して広域回遊をしないことが予想される . このような特性からクサフグは卵生の海産魚類の中でも集団構造が比較的に検出されやすい魚類ではないかと考えられる .

本研究は , クサフグを卵生の海産魚類の集団構造を検出するためのモデル魚種として捉え , マイクロサテライト DNA 多型によりクサフグの遺伝的多様性と分化を調査し , 絶滅のおそれのある地域個体群である沖縄島のクサフグ個体群と九州以北のものとの遺伝的差異について明らかにすることを目的とした .

材料と方法

供試魚 . クサフグは沖縄島および四国を中心とした西日本の下記の地点から釣りまたは玉網で採集した (図 1, 表 1). 静岡県の浜名湖 (SHH), 徳島県の木岐川 (TMK), 高知県の夜須川 (KKY)・下ノ加江川 (KTS)・三崎川 (KTM), 香川県のさぬき市 (KST), 広島県の百島 (HOM)・因島 (HOI), 愛媛県の新居浜市 (ENN)・岩城島 (EKI)・大島 (EIO)・興居島 (EMG)・伊予市 (EIN)・宇和島市 (EUK)・愛南町 (EAM), 山口県の粟野川 (YSA), 長崎県の佐世保市 (NSE), 鹿児島県の霧島市 (KKF) および沖縄島の済井出川 (ONS) の計 19 地点からそれぞれ 14–48 個体程度を解析に用いた (図 1, 表 1). 採集した個体とその胸鰭を , 99 %エタノールにて液浸保存 , または冷凍保存した . 採集個体の胸鰭を一部切り取り , QuickGene DNA tissue Kit S (KURABO 社) を用いて DNA の抽出を行い , 多型解析を行うまで 4℃で保存した .

マイクロサテライト DNA 多型 . クサフグのマイクロサテライトマーカー座は , Takagi et al. (2003) によって開発されたトラフグ (*Takifugu*

表 1. 各地で採集したクサフグの標本 .
Table 1. Specimens of *Takifugu alboplumbeus* collected for microsatellite DNA analysis.

Site 採集地		Abbreviation 略語	Data 採集年月 (yyyy/mm)	Number of specimens analysed 解析個体数	Mean Total Length (mm) 平均全長 (mm)	Mean Body Weight (g) 平均体重 (g)
Shizuoka Pref. 静岡県	Hamamatsu, Hamana Lake 浜松市浜名湖	SHH	2000/4	19	128.53	37.20
Tokushima Pref. 徳島県	Minami, Kiki River 美波町木岐川	TMK	2013/7	40	80.52	11.07
Kochi Pref. 高知県	Konan, Yasu River 香南市夜須川	KKY	2012/9	38	53.03	2.44
	Tosashimizu, Shimonokae River 土佐清水市下ノ加江川	KTS	2013/8	34	66.26	4.93
	Tosashimizu, Misaki River 土佐清水市三崎川	KTM	2013/8	34	116.76	31.82
Kagawa Pref. 香川県	Sanuki, Tsuda さぬき市津田	KST	2013/7	16	85.68	11.37
Hiroshima Pref. 広島県	Onomichi, Momoshima Island 尾道市百島	HOM	2014/8	38	103.29	26.02
	Onomichi, Innoshima Island 尾道市因島	HOI	2012/7	32	20.94	0.15
Ehime Pref. 愛媛県	Niihama, Ninai 新居浜市荷内	ENN	2012/7	37	95.45	15.66
	Kamijima, Iwagi Island 上島町岩城島	EKI	2012/12	39	110.77	22.69
	Imabari, Oshima Island 今治市大島	EIO	2012/12	27	105.55	23.00
	Matsuyama, Gogoshima Island 松山市興居島	EMG	2013/6	38	123.20	32.72
	Iyo, Nada 伊予市灘	EIN	2013/7	38	85.04	12.76
	Uwajima, Kitanada 宇和島市北灘	EUK	2012/10	30	57.21	3.57
	Ainan, Misho 愛南町御荘	EAM	2012/10	43	56.93	3.26
Yamaguchi Pref. 山口県	Shimonoseki, Awano River 下関市粟野川	YSA	2000/8	14	36.23	1.51
Nagasaki Pref. 長崎県	Sasebo, Emukae 佐世保市江迎	NSE	2013/7	35	108.84	25.91
Kagoshima Pref. 鹿児島県	Kirishima, Fukuyama 霧島市福山	KKF	2013/10	40	121.87	27.04
Okinawa Pref. 沖縄県	Nago, Sumuide River 名護市済井出川	ONS	2016/7	48	41.10	3.16

rubripes) のマイクロサテライト領域増幅用プライマーのうち , 多型性の高い 4 種 (Tru-1, -7, -8, -15) を用いた . マイクロサテライト DNA 領域の増幅には , クサフグの鋳型 DNA1μl とプライマー組 0.05c μl, ホルムアミド 0.05 μl, Ex Taq Polymerase (タカラバイオ社) 0.05μl および添付バッファー 0.5 μl, dNTPs を 0.4 μl 用い , 総量 5μl の PCR 反応液で行った . PCR の温度条件は , 94℃ , 50℃ , 72℃でそれぞれ 30 秒間のサイクルを 30 回行い , DNA 断片を伸長させた . PCR 終了後 , 各マイクロサテライトマーカー座の増幅産物を希釈し , 混合したもの 1.0μl に 0.5 μl のサイズマーカー Gene scan 600 LIZ size standard (Life Technologies 社) および , 12 μl の Hi-di Formamide (Life Technologies 社) を加え 95℃で 2 分間加熱した後に急冷し，変性させた . アリルサイズは , まず ABI PRISM 310 Genetic Analyzer (Life Technologies 社) を用いて泳動を行い , フラグメント解析ソフト Gene Mapper (Life Technologies 社) および Peak Scanner Software v1.0 (Life Technologies 社) に基づいて決定した . 検出されたアリル型をもとに , 遺

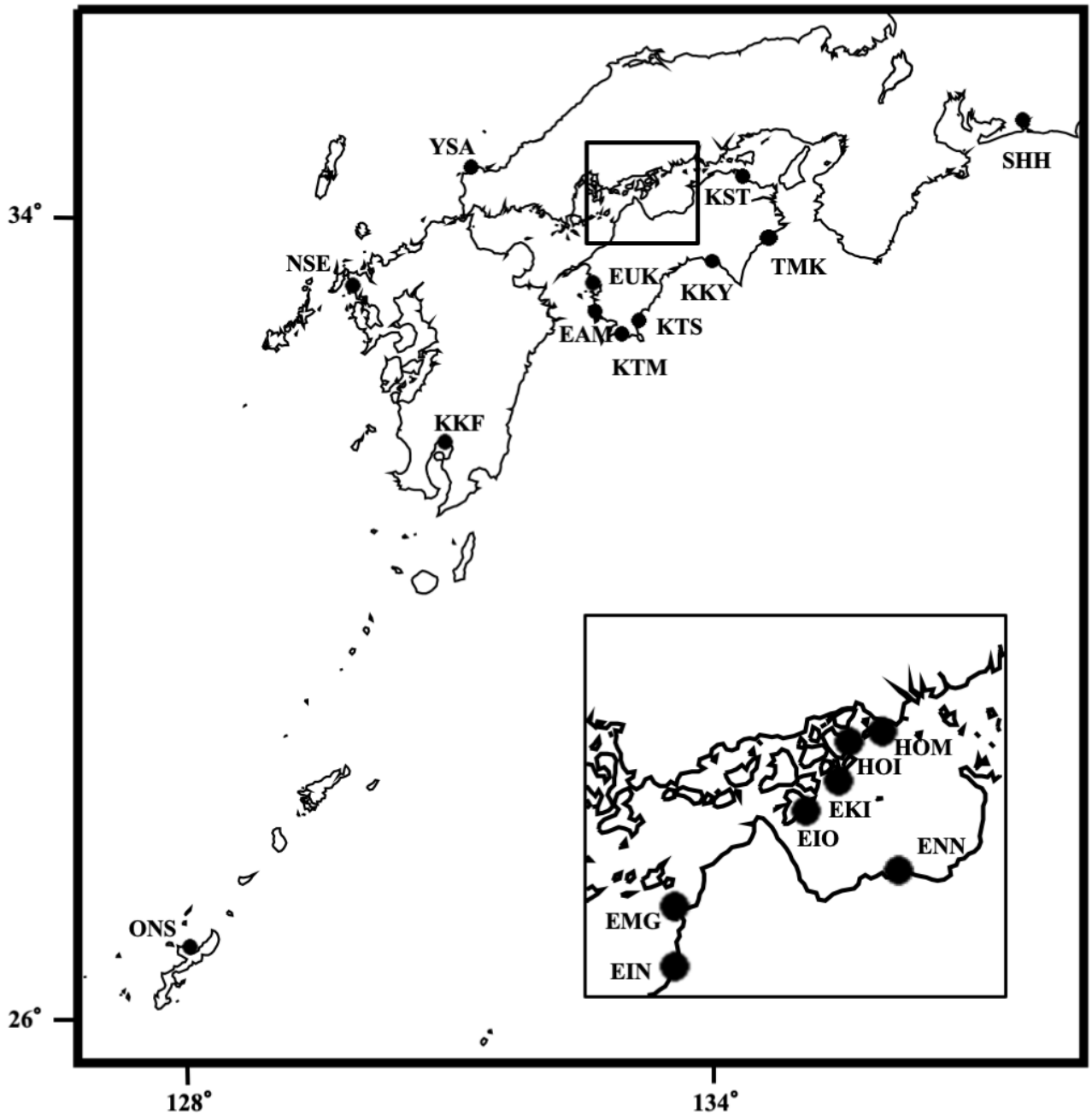

図 1. クサフグの標本採集地 . 採集地の略記は表 1 を参照 .
Fig. 1. Sampling sites of *Takifugu alboplumbeus*. Locality abbreviations are shown in Table 1.

伝的多様性解析ソフト GenAlEx 6.5 (Peakall & Smouse 2006) を用いてアリル頻度 , アリル数 , ヘテロ接合体率 , 近交係数を算出するとともに Hardy-Weinberg 平衡からのずれを検定した . サンプル数の多寡によらない有効アリル数 (アリルリッチネス) の算出および遺伝的異質性の検定は , Fstat V.2.9.3.2 (Goudet, 2002) を用い , 遺伝的異質性の検定については , ボンフェローニ補正を行った . 有効アリル数およびヘテロ接合体率の期待値のサンプル間の差異については統計解析ソフト Past (Hammer et al. 2001) を用い , ウィルコクソンの順位検定を行った . また , 系統解析ソフトウェア Poptree 2 (Takezaki et al. 2010) を用い , Nei (1972) の遺伝的距離による UPGMA デンドログラムを作成した . 各集団の結びつきについては 100 回のランダム・サンプリングによるブートストラップ確率 (Eflon 1979) を求めた . また , 構造解析ソフト Structure (Pritchard et al. 2000) および Structure Harvester (Earl and von Holdt 2012) を用い , 調査個体それぞれの対立遺伝子組成に基づき , すべての個体についての想定祖先集団組成を解析した .

結果

遺伝的多様性 . クサフグの各標本群におけるマ

イクロサテライトマーカー 4 座の遺伝的多様性指標の平均を表 2 に示した . また , 各マーカー座のアリル頻度および遺伝的多様性指標を附録 1 および附録 2 に示した . 各標本群の有効アリル数の平均値は全体として高かったが , 沖縄島 (ONS) の標本群 (10.0) は , 有意差はなかったものの他の標本群 (14.2–16.5) より低い値であった . また , 各標本群のヘテロ接合体率 (期待値) の平均値はいずれの集団も高い値を示したが , 沖縄島の標本群 (0.860) は , 有意差はなかったものの他の標本群 (0.917–0.940) よりやや低い値であった . ヘテロ接合体率の観察値と期待値の比は全体として 1 付近の値を示したが , 浜名湖 (SHH) の標本群においてやや低い値 (0.882) を示した . 近交係数は全体として低かったが , 浜名湖の標本群 (0.117) は他の標本群 (-0.044–0.072) よりもやや高い値であった .

Hardy-Weinberg 平衡にあるかどうか検定を行ったところ , 徳島県の木岐川 (TMK), 高知県の三崎川 (KTM), 広島県百島 (HOM), 愛媛県岩城島 (EKI), 鹿児島県霧島市 (KKF) において 1 または 2 マーカー座について Hardy-Weinberg 平衡からのずれが認められた (附録 2).

遺伝的異質性 . クサフグ各標本群間の遺伝的異質性検定の結果を表 3 に示した . 沖縄島

表 2. クサフグの 4 マイクロサテライトマーカー座における遺伝的多様性の平均値 . N: 解析個体数 , Na: アリル数 , Ar: 有効アリル数 , Ho: ヘテロ接合体率観察値 , He: ヘテロ接合体率期待値 , F: 近交係数 .

Table 2. Mean of genetic variabilities of 4 microsatellite loci surveyed for *Takifugu alboplumbeus*. N: Sample size, Na: No. of allele, Ar: Allelic richness, Ho: Observed heterozygosity, He: Expected heterozygosity, F: Fixation index.

Population 個体群	N	Na	Ar	Ho	He	Ho/He	F
SHH	19	17.8	15.6	0.816	0.925	0.882	0.117
TMK	40	23.8	16.0	0.925	0.937	0.987	0.013
KKY	38	21.3	15.0	0.934	0.932	1.003	-0.003
KTS	34	19.8	14.5	0.919	0.926	0.993	0.007
KTM	34	20.3	14.2	0.926	0.917	1.010	-0.010
KST	16	17.0	16.0	0.922	0.923	0.999	0.001
HOM	38	24.5	16.4	0.901	0.940	0.959	0.041
HOI	32	22.3	16.1	0.914	0.937	0.976	0.024
ENN	37	23.5	16.1	0.905	0.939	0.964	0.035
EKI	39	24.8	16.3	0.917	0.940	0.976	0.025
EIO	27	21.5	15.7	0.917	0.927	0.989	0.011
EMG	38	23.0	15.7	0.921	0.935	0.985	0.014
EIN	38	24.0	16.4	0.921	0.940	0.979	0.021
EUK	30	22.0	16.1	0.900	0.935	0.962	0.038
EAM	43	22.5	15.3	0.936	0.934	1.003	-0.003
YSA	14	16.5	16.5	0.964	0.923	1.044	-0.044
NSE	35	24.0	16.2	0.893	0.937	0.953	0.047
KKF	40	23.3	15.6	0.869	0.936	0.928	0.072
ONS	48	13.5	10.0	0.870	0.860	1.011	-0.011

表 3. 各地で採集したクサフグの遺伝的異質性検定 . *: P<0.05, **: P<0.01.

Table 3. Results of population pairwise FST in *Takifugu alboplumbeus*. *: P<0.05, **: P<0.01.

	SHH	TMK	KKY	KTS	KTM	KST	HOM	HOI	ENN	EKI	EIO	EMG	EIN	EUK	EAM	YSA	NSE	KKF	ONS
SHH		NS	NS	NS	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
TMK	0.014		NS	NS	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	NS	**	*	**
KKY	0.012	0.007		*	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	NS	NS	NS	**
KTS	0.014	0.010	0.010		**	*	**	*	**	NS	**	*	NS	**	**	NS	**	**	**
KTM	0.018	0.014	0.016	0.013		**	**	*	**	**	**	**	**	**	**	NS	**	**	**
KST	0.013	0.012	0.012	0.017	0.020		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
HOM	0.009	0.010	0.008	0.011	0.016	0.011		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
HOI	0.012	0.008	0.009	0.012	0.015	0.009	0.009		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
ENN	0.011	0.009	0.008	0.011	0.016	0.010	0.006	0.007		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
EKI	0.011	0.010	0.009	0.010	0.015	0.009	0.007	0.005	0.006		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
EIO	0.014	0.013	0.012	0.018	0.019	0.013	0.011	0.010	0.009	0.009		NS	NS	NS	**	NS	**	**	**
EMG	0.012	0.010	0.009	0.012	0.018	0.013	0.007	0.009	0.008	0.008	0.012		NS	NS	NS	NS	NS	NS	**
EIN	0.010	0.009	0.008	0.010	0.014	0.012	0.007	0.009	0.008	0.008	0.010	0.007		NS	NS	NS	NS	NS	**
EUK	0.013	0.012	0.012	0.016	0.019	0.011	0.009	0.011	0.010	0.009	0.014	0.010	0.009		NS	NS	NS	NS	**
EAM	0.014	0.011	0.012	0.013	0.015	0.016	0.009	0.011	0.008	0.009	0.014	0.009	0.008	0.010		NS	*	**	**
YSA	0.015	0.014	0.014	0.016	0.019	0.015	0.011	0.011	0.011	0.011	0.015	0.011	0.013	0.013	0.014		NS	NS	**
NSE	0.012	0.013	0.010	0.013	0.016	0.010	0.008	0.008	0.008	0.007	0.014	0.009	0.009	0.013	0.011	0.013		NS	**
KKF	0.010	0.011	0.009	0.013	0.019	0.013	0.010	0.010	0.008	0.008	0.014	0.008	0.008	0.010	0.011	0.013	0.009		**
ONS	0.040	0.037	0.040	0.046	0.050	0.044	0.037	0.037	0.039	0.039	0.044	0.039	0.038	0.035	0.041	0.043	0.042	0.037	

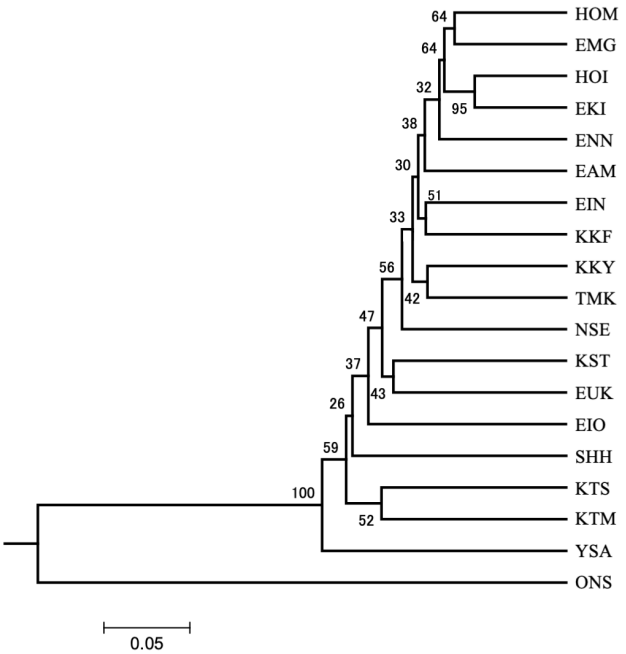

図 2. クサフグ標本間の遺伝的距離 . 値はブートストラップ値 . 採集地の略記は表 1 を参照 .
Fig. 2. UPGMA dendrograms generated using the Nei's distance among the *Takifugu alboplumbeus* populations. Bootstrap values of 100 replications indicated on each branch. Locality abbreviations are shown in Table 1.

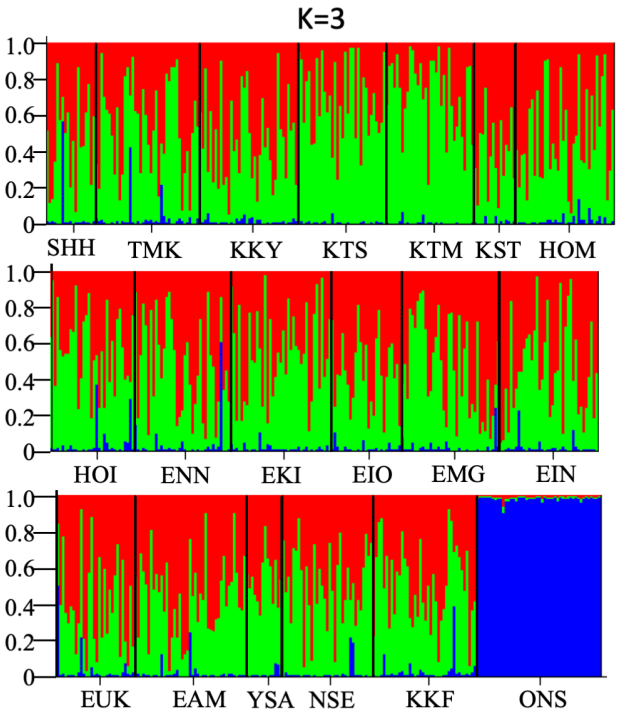

図 3. クサフグ標本の遺伝的構造 .(K は祖先集団数 . 各色は祖先集団を示す . 採集地の略記は表 1 を参照 .
Fig. 3. Population structure in *Takifugu alboplumbeus* inferred from microsatellite typing. K: number of hypothesized ancestral cluster. Each color indicates each cluster and vertical axis shows proportion of ancestral clusters. Locality abbreviations are shown in Table 1.

(ONS) の標本群は九州以北の標本群全てとの間で遺伝的異質性が検出された . 高知県の下ノ加江川 (KTS) は 13 標本群 , 三崎川 (KTM) は 17 標本群との間で遺伝的異質性がみられた . また , 愛媛県愛南町 (EAM) は 8 標本群と遺伝的異質性がみられ , 地理的距離の近いこれら 3 集団間でも遺伝的異質性がみられた . 一方 , 瀬戸内海の 8 標本群 (KST, HOM, HOI, ENN, EKI, EIO, EMG, EIN) 間では遺伝的異質性はみられなかった .

アリル頻度から作成した標本群間の遺伝的距離を図 2 に示した . 九州以北の標本群は 1 つの大きなクラスターを形成し , 沖縄島 (ONS) の標本群はこれらのクラスターとは大きく異なった (ブートストラップ確率 100％). 瀬戸内海の標本群のうち 5 つは隣接したクラスターを形成した . ブートストラップ確率は低いものの高知県の下ノ加江川と三崎川 (KTS, KTM) は一つのクラスターを形成し , 静岡県浜名湖 (SHH), 山口県粟野川 (YSA) とともにクラスターの外縁部に位置した .

各個体がどのような祖先集団に由来すると想定されるかについての構造解析の結果を図 3 に示した . 祖先集団数 K は 3 と推定された . 沖縄島 (ONS) の標本群は , 九州以北の標本群と別の祖先集団に由来する対立遺伝子組成を持つ個体で占められていた . 九州以北の標本群は主として 2 祖先集団に由来する対立遺伝子組成をもつ個体で占められていたが , 沖縄島の個体と同様の由来を示す個体も一部含まれていた . また , 高知県下ノ加江川 , 三崎川 (KTS, KTM) の標本群は他の九州以北の標本群と 2 祖先集団の頻度がやや異なった .

考察

沖縄島のクサフグ個体群の遺伝的異質性 . 遺伝的異質性検定 , 遺伝的距離および集団構造解析において沖縄島 (ONS) のクサフグ標本群は九州以北のクサフグ標本群と明瞭な遺伝的違いがあることが明らかとなった . クサフグの主要個体群は黒潮流路の西側あるいは北側に広く分布し (松浦・瀬能 2012), 九州と沖縄島の間には , 琉球列島の西側に沿って東シナ海を北上し , トカラ海峡から東へ抜けて太平洋を流れる黒潮による島嶼生物の分布拡大に対する障壁が存在する (松浦・瀬能 2012; 本村 2012). 黒潮による南から北への強大な流れと幅 100 ｋｍにおよぶ黒潮自体の生物に対する障壁の存在を考えると , 九州以北の主要なクサフグ個体群が沖縄島へ回遊することは容易ではなく , 本研究で示された沖縄島の標本群における大きな遺伝的差異はこのことを裏付けていると考えられる . 本村 (2012)

は , 黒潮の障壁により遺伝的交流が起こらず , 結果として , トカラ海峡を挟んで南北の魚類の個体群間において遺伝的な相違が生じて種分化した異所的に分布するクロダイとミナミクロダイ , ハコフグとミナミハコフグのような姉妹種の存在を示している . 一方 , 遺伝的解析により , 広域に分布するアカハタにおいて , 九州以北と琉球列島における集団の差異が示され (Kuriiwa et al 2014), 甲殻類のシオマネキにおいては , 沖縄島の集団の遺伝的多様性の低さと九州以北の集団との遺伝的異質性が示されている (Aoki et al 2008). 本研究のクサフグでは , 黒潮の南北の標本群の遺伝的な相違は大きく , 種分化の途上の可能性がある . また , 沖縄島に同所的に存在するドロクイとリュウキュウドロクイにおいては交雑が確認されている (Imai et al 2009) ことから , 他の近縁種との交雑により遺伝的組成に変化が生じた可能性についても検討する必要がある .

沖縄島のクサフグ標本群の遺伝的多様性は , 解析マーカー数が 4 と少ないために有意差はなかったものの , 遺伝的多様性指標のうち , はじめに値の低下がみられやすい有効アリル数の平均 (谷口 2007) が 10.0 (九州以北の標本群の平均 15.8) と低く , 遺伝的多様性の低さが認められた . 沖縄島のクサフグが絶滅のおそれのある地域個体群であることは , 分布が限られているにもかかわらず , 多くの生息場所が埋め立てにより消失している (立原 2017) ことが原因の一つとしてあげられるが , 遺伝的多様性が低いことにより個体群の消失に拍車がかかる可能性もある . 本研究のクサフグ標本の採集においては , 沖縄島全周の 67 河川の河口部をまわり目視調査を行ったが , 生息の確認されたのは 1 河川のみであった . 一方 , クサフグの採集された河川と良く似た 5 小河川においてはオキナワフグ *Chelonodon patoca* が確認された . クサフグと同様 , オキナワフグは河川にも侵入する (瀬能 1989) ことから , 生息環境の変化や摂餌をめぐる競合によってさらに生息域が限られる可能性も懸念される . 今後 , 沖縄島のクサフグの保全と黒潮の障壁の影響について , 朝鮮半島 , 中国沿岸 , 生息が確認されている黒潮流路以北の種子島・屋久島および黒潮流路以南の奄美大島のクサフグについて , 遺伝的集団構造を明らかにする必要がある .

本研究では , 絶滅のおそれのある個体群である沖縄島のクサフグの遺伝的多様性の低さと九州以北のクサフグ個体群との遺伝的異質性が明らかになったが , 今後は沖縄島個体群の生息環境および生態の調査・保全管理をより早急に行うとともに , 継続的な遺伝的多様性のモニタリングを続けていく必要がある .

九州以北のクサフグ個体群の遺伝的多様性 . 九州以北のクサフグ標本群においては高い遺伝的多様性が認められ , 有効アリル数の平均は 15.8, ヘテロ接合体率の平均は 0.932 であった . 高知県土佐清水市の足摺岬を挟む北東側の下ノ加江川 (KTS) と南西側の三崎川 (KTM) の 2 地点で有効アリル数が若干低い値を示した (14.5, 14.2). また , 下ノ加江川と三崎川は , 隣接する愛媛県愛南町を含む多くの九州以北の標本群と遺伝的異質性がみられ , 遺伝的分化が起きていることが考えられた . 黒潮の影響を受ける宇和海においては南部に向かうほど水温が高く [宇和島＜愛南＜土佐清水] (海上保安庁 2018), 中でも足摺岬周辺の海域は 1 年を通じて水温が高く , 宇和海の中で最も南方系魚種が多い (平田 2010). これらのことが足摺岬周辺の孤立性が生じた原因の 1 つである可能性も考えられる . 一方 , 下ノ加江川と三崎川の 2 地点間でも異質性が認められたことから , 足摺岬をはさむ北東側と南西側においても遺伝的分化が起こっている事が示唆された . 両側回遊型魚類のルリヨシノボリでも足摺岬をはさむ標本群間において遺伝的異質性が認められており (高木ら 2012), 足摺岬の北東側と南西側において何らかの地理的分断が生じている可能性が示唆された . 足摺岬では黒潮流路が沿岸すぐ近くまで迫り , 九州 , 四国および土佐湾の形状により黒潮の分岐流が豊後水道や土佐湾に形成され , その向きや流速は複雑に変化する (玉井ら 1991). また , 海底には 6 本におよぶ海底谷 (足摺海底谷群) が , 黒潮の下に流路方向と垂直に形成され (嶋村　2008), 湧昇が存在し (Nigi et al 2016), 足摺岬の東西海域では水温・塩分濃度および底質粒径の差 (本座ら 1984) が確認されている . 足摺岬の北東側と南西側の標本群の遺伝的差異はこれらのことが複合的に関係しているかもしれない . 今後 , 足摺岬周辺の解析地点数や解析マーカーの数を増やすなど , より詳細な解析を行うことで黒潮を介する足摺岬周辺の孤立性と足摺岬の東西の地理的分断の有無を調査する必要性がある .

瀬戸内海の香川県のさぬき市 (KST), 広島県の百島・因島 (HOM, HOI), 愛媛県の新居浜市・岩城島・大島・興居島・伊予市 (ENN, EKI, EIO, EMG, EIN) の 8 地点すべての標本群間においては遺伝的異質性が認められず , 遺伝子流動が生じていると考えられた . また , 遺伝的距離は瀬戸内海の標本群を中心としたクラスターが形成され , 静岡県浜名湖 (SHH), 足摺岬 2 標本群 (KYS, KYM) および山口県粟野川 (YSA) はクラスターの外縁部に位置した . トラフグでは標識放流試験において , 海域により異なるもの

の 500 km 程度の移動が可能であり (伊藤 1999), 産卵回帰を行うことが示唆されている (松村 2006). 一方 , クサフグはトラフグ属の中では小型であり , 内湾等の特定の岸辺で産卵し (松浦 1997), また当才魚だけでなく , 成魚も河川に侵入するなど淡水域への依存性も高いことからも , トラフグのような大型種に比較して大規模な回遊は行わないと考えられる . 今後 , クサフグの集団構造をより明らかにするには , 移動能力や産卵回帰の有無など生態についての解明が望まれる .

謝辞

静岡県内水面漁業協同組合連合会の川嶋尚正博士 , 福山大学生命工学部の阪本憲司博士 , 株式会社拓水の後藤卓哉氏 , 愛媛大学南予水産研究センターの澤山英太郎博士および琉球大学熱帯生物圏センターの山平智寿博士には標本採集にご協力いただき , 厚くお礼を申しあげます . 本報の取りまとめの一部は琉球大学熱帯生物圏研究センターの共同利用研究の助成を受けました .

引用文献

Aoki, M., T. Naruse, J-H. Cheng, Y. Suzuki & H. Imai, 2008. Low genetic variability in an endangered population of fiddler crab *Uca arcuata* on Okinawajima Island: analysis of mitochondrial DNA. Fisheries Science, 74: 330–340.

Earl, D.A. & B.M. von Holdt, 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources, 4: 359–361.

Eflon, B., 1979. Bootstrap method: Another look at the jackknife. Annual Statistics, 7: 1–26.

Goudet, J., 2002. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices.Version 2.9.3.2. Available at [http://www.unil.ch/izea/softwares/fstat.html].

Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4: 9 p.

林公義 , 1976. 上甑島と種子島の魚類について . 横須賀市博物館館報 , 22: 32–36.

林公義・伊藤孝・林弘章・萩原清司・木村喜芳 , 1992. 奄美大島の陸水性魚類相と生物地理学的特性 . 横須賀市博物館研究報告 (自然), 40: 45–63.

平田智法 , 2010. 愛南町の魚類相 . 高木基裕・平田智法・平田しおり・中田親 (編), えひめ愛南お魚図鑑 . Pp. 216–217, 創風社出版 , 松山 .

本座栄一・有田正史・木下泰正・奥田義久・玉木賢策 , 1984. 日本周辺海域の海洋地質調査活動 — 昭和 58 年度の白嶺丸による調査航海 —. 地質ニュース , 355: 26–48.

Imai, H., F. Kashiwagi, J-H. Cheng, T-I. Chen, K. Tachihara & T. Yoshino, 2009. Genetic and morphological evidence of hybridization between *Nematalosa japonica* and *N. come* (Clupeiformes: Clupeidae) off Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, Japan. Fisheries Science, 75: 343–350.

伊藤正木・安井港・津久井文夫・多部田修 , 1999. 標識放流結果から推定した遠州灘におけるトラフグ成魚の移動・回遊 . 日本水産学会誌 , 65: 175–181.

環境省自然環境局 生物多様性センター , 2002. 第 5 回生物多様性調査 動物分布調査報告書 (淡水魚類). Pp. 349, 491.

海上保安庁 , 2018. 海上保安庁ホームページ http://www1.kaiho.mlit.go.jp/copyright.html

環境省 , 2017. レッドデータブック 2014 — 日本の絶滅の恐れのある野生生物 — 4 汽水・淡水魚類 . Pp. 406–407, 株式会社ぎょうせい , 東京 .

Kuriiwa, K., S.N. Chiba, H. Motomura & K. Matsuura, 2014. Phylogeography of Blacktip Grouper, *Epinephelus fasciatus* (Perciformes: Serranidae), and influence of the Kuroshio Current on cryptic lineages and genetic population structure. Ichthyological Research, 61: 361–374.

松村靖治 , 2006. 有明海におけるトラフグ *Takifugu rubripes* 人工種苗の産卵回帰時の放流効果 . 日本水産学会誌 , 72: 1029–1038.

松浦啓一 , 1997. クサフグ . 岡村収・尼岡邦夫 (編) 日本の海水魚 . P. 714, 山と渓谷社 , 東京 .

松浦啓一・瀬能宏 , 2012. 黒潮と魚たち . 松浦啓一 (編) 黒潮の魚たち . Pp. 3–16, 東海大学出版会 , 秦野 .

Matsuura, K., 2017. Taxonomic and nomenclatural comments on two puffers of the genus *Takifugu* with description of a new species, *Takifugu flavipterus*, from Japan (Actinopterygii, Tetraodontiformes, Tetraodontidae). Bulletin of the National Science Museum. Series A, Zoology, 43: 71–80.

本村浩之 , 2012. 黒潮が育む鹿児島県の魚類多様性 . 松浦啓一 (編) 黒潮の魚たち . Pp. 19–43,

東海大学出版会 , 秦野 .
中村充博・小林弘二朗・村上和男 , 2005. 瀬戸内海の水質環境に及ぼす黒潮流路と外海の海況変動の影響 . 海岸工学論文集 , 52: 361–365.
Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. American Naturalist, 106: 283–292.
Nigi, G., I. Kinoshita & Y. S. Ibaraki, 2016. Nutrients supplied by upwelling from Shimanto Canyon to the euphotic zone of western Tosa Bay, Japan. La mer, 54: 73–84.
Peakall, R & P.E. Smouse, 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes, 6: 288–298.
Pritchard, K.J., M. Stephens & P. Donnely, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155: 945–959.
Richardson, J., 1845. Ichthyology.—Part 3. In: R.B. Hinds (ed.), The Zoology of the Voyage of H. M. S. Sulphur, under the Command of Captain Sir Edward Belcher, R. N., C. B., F. R. G. S., etc., during the Years 1836–42, No. 10. Pp. 99–150, pls. 55–64, Smith, Elder & Co., London.
Sakai, H., M. Sato & M. Nakamura, 2001. Annotated checklist of the fishes collected from the rivers in the Ryukyu Archipelago. Bulletin of the National Science Museum. Series A, Zoology, 27: 1–139.
瀬能宏 , 1989. オキナワフグ . 岡村収・尼岡邦夫 (編) 日本の淡水魚 . P. 674, 山と渓谷社 , 東京 .
瀬能宏 , 2015. 沖縄島のクサフグ . 環境省 , レッドデータブック 2014 — 日本の絶滅の恐れのある野生生物 — 4 汽水・淡水魚類 . Pp. 406–407, 株式会社ぎょうせい , 東京 .
嶋村清 , 2008. 改訂「日本列島海底谷系図」— 海底谷の地形的特徴と問題点 —. 地質学雑誌, 114: 560–576.
四宮明彦・池俊人 , 1992. 奄美大島における陸水域の魚類相 . 鹿児島大学水産学部紀要 , 41: 77–86.
Takezaki, N., M. Nei & K. Tamura, 2010. POPTREE2: software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with windows interface. Molecular Biology and Evolution, 27: 747–752.
立原一憲 , 2017. クサフグ . 沖縄県文化環境部自然保護課 (編), 改訂・沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物 (レッドデータおきなわ) 第３版 — 動物編 — 魚類 . Pp. 274–275, 沖縄県文化環境部自然保護課 , 那覇 .
Takagi, M., J. Sato, C. Monbayashi, K. Aoki, T. Tsuji, H. Hatanaka, H. Takahashi & H. Sakai, 2003. Evaluation of microsatellites identified in the tiger puffer *Takifugu rubripes* DNA database. Fisheries Science, 69: 1085–1095.
高木基裕・渡辺賢彦・坂井紅美子・谷口順彦 , 2012. DNA マーカーにより検出されたウミタナゴの地理的集団の低変異性と集団間における高分化現象 . 水産育種 , 42: 11–20.
高木基裕・久保田侑意子・伊藤明・渋谷雅紀・高橋弘明・酒井治己 , 2012. 四国におけるルリヨシノボリの遺伝的多様性，分化および陸封化 . 生物地理学会会報 , 67: 93–102.
玉井一壽・坂本久雄・中川倫寿・見元孝一・百田方子 , 1991. 南西海区 , 外海域における 1980 年代の海洋研究 . 南西水研研報 , 24: 177–192.
谷口順彦 , 2007. 魚類集団の遺伝的多様性の保全と利用に関する研究 . 日本水産学会誌 , 73: 408–420.
山田梅芳 , 2000. クサフグ . 中坊徹次 (編), 日本産魚類検索　全種の同定　第二版 . P. 1425, 東海大学出版会 , 東京 .
吉郷英範 , 2014. 琉球列島産陸水性魚類相および文献目録 . Fauna Ryukyuana, 9: 1–153.
吉野哲夫 , 2005. 沖縄島のクサフグ . 沖縄県文化環境部自然保護課 (編), 改訂・沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物 (動物編）レッドデータおきなわ . P. 186, 沖縄県文化環境部自然保護課 , 那覇 .

Genetic difference of grass puffer *Takifugu alboplumbeus* population in the Okinawa-jima Island, Japan

Motohiro Takagi[1, 5], Kento Toyama[2], Yuuki Yamada[3] & Harumi Sakai[4]

[1]South Ehime Fisheries Research Center, Ehime University, 1289-1 Funakoshi, Ainan, Ehime 798-4292, Japan.
[2]Graduate School of Agriculture, Ehime University, 3-5-7 Tarumi, Matsuyama, Ehime 790-8566, Japan.
[3]The United Graduate School of Agriculture, Ehime University, 3-5-7 Tarumi, Matsuyama, Ehime 790-8566, Japan.
[4]National Fisheries University, 2-7-1 Nagata-Honmachi, Shimonoseki, Yamaguchi 759-6595, Japan.
[5]e-mail: takagi.motohiro.mc@ehime-u.ac.jp

Abstract. Genetic diversity and divergence of the grass puffer *Takifugu alboplumbeus* in the Japan Arc (Honshu Island, Shikoku Island, Kyushu Island and Okinawa-jima Island) were surveyed using

four microsatellite loci. Average allelic richness of Okinawa-jima Island was 10.0, being lower than richness (14.2–16.5) of the other populations. Significant genetic difference was observed between the Okinawa-jima Island population (ONS) and the other populations caused by the Kuroshio barrier. Significant genetic differences were also observed between Ashizuri (southwest Shikoku Island; KTM and KTS) populations and the other populations.

投稿日 : 2018 年 7 月 17 日
受理日 : 2019 年 3 月 16 日
発行日 : 2019 年 7 月 19 日

附録 1. 各地で採集したクサフグの 4 マイクロサテライトマーカー座の遺伝子頻度 . Minor alleles: アリル頻度が 0.1 以下のものをマイナーアリルとした .

Appendix 1. Alelle frequency of 4 microsatellite loci surveyed for *Takifugu alboplumbeus*. Minor alleles: allele frequency less than 0.1 as minor allelles.

Locus/Population		SHH	TMK	KKY	KTS	KTM	KST	HOM	HOI	ENN	EKI	EIO	EMG	EIN	EUK	EAM	YSA	NSE	KKF	ONS
Tru-1	119	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.013	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.036	0.129	0.000	0.000
	123	0.105	0.050	0.039	0.000	0.000	0.031	0.053	0.094	0.041	0.038	0.093	0.013	0.053	0.050	0.023	0.071	0.029	0.025	0.104
	127	0.053	0.025	0.039	0.000	0.015	0.063	0.039	0.016	0.014	0.026	0.019	0.118	0.066	0.067	0.000	0.000	0.000	0.088	0.000
	129	0.000	0.038	0.000	0.015	0.015	0.063	0.039	0.016	0.000	0.026	0.037	0.053	0.026	0.050	0.023	0.036	0.000	0.038	0.281
	133	0.000	0.088	0.105	0.015	0.015	0.000	0.066	0.063	0.041	0.051	0.000	0.026	0.053	0.083	0.047	0.000	0.043	0.025	0.260
	135	0.053	0.025	0.039	0.059	0.059	0.063	0.066	0.063	0.041	0.077	0.000	0.026	0.092	0.033	0.047	0.071	0.100	0.088	0.042
	137	0.026	0.013	0.013	0.029	0.029	0.031	0.053	0.000	0.081	0.038	0.019	0.066	0.118	0.133	0.163	0.000	0.029	0.038	0.010
	141	0.053	0.038	0.053	0.147	0.132	0.063	0.039	0.047	0.054	0.013	0.074	0.013	0.092	0.067	0.058	0.143	0.000	0.013	0.000
	143	0.053	0.050	0.000	0.029	0.044	0.031	0.026	0.016	0.000	0.013	0.056	0.026	0.000	0.000	0.000	0.107	0.029	0.075	0.000
	147	0.000	0.000	0.066	0.059	0.118	0.000	0.039	0.031	0.000	0.026	0.019	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.000
	151	0.053	0.050	0.013	0.088	0.162	0.031	0.000	0.047	0.041	0.026	0.000	0.039	0.053	0.017	0.035	0.000	0.043	0.050	0.000
	153	0.000	0.038	0.053	0.000	0.074	0.031	0.039	0.063	0.068	0.051	0.056	0.026	0.026	0.000	0.023	0.036	0.114	0.000	0.000
	155	0.105	0.038	0.039	0.015	0.074	0.063	0.039	0.047	0.081	0.090	0.056	0.066	0.039	0.000	0.047	0.071	0.057	0.050	0.000
	157	0.026	0.075	0.066	0.059	0.029	0.063	0.026	0.078	0.068	0.026	0.000	0.039	0.013	0.083	0.047	0.107	0.043	0.088	0.000
	159	0.000	0.025	0.053	0.000	0.015	0.031	0.026	0.016	0.054	0.051	0.037	0.066	0.026	0.050	0.047	0.107	0.043	0.013	0.031
	165	0.053	0.038	0.066	0.044	0.000	0.063	0.053	0.031	0.027	0.051	0.074	0.026	0.039	0.050	0.023	0.000	0.014	0.013	0.104
	Minor alleles	0.421	0.413	0.355	0.441	0.221	0.375	0.382	0.375	0.392	0.385	0.444	0.395	0.289	0.317	0.419	0.214	0.314	0.400	0.167
Tru-7	206	0.079	0.063	0.053	0.088	0.147	0.000	0.026	0.031	0.014	0.038	0.000	0.013	0.039	0.100	0.047	0.000	0.014	0.025	0.000
	210	0.026	0.025	0.039	0.044	0.074	0.031	0.013	0.063	0.041	0.064	0.056	0.092	0.026	0.067	0.081	0.107	0.086	0.063	0.021
	212	0.026	0.175	0.118	0.132	0.147	0.094	0.092	0.063	0.054	0.064	0.037	0.053	0.053	0.033	0.070	0.071	0.057	0.025	0.000
	214	0.132	0.025	0.026	0.059	0.118	0.031	0.026	0.031	0.041	0.064	0.074	0.026	0.053	0.050	0.023	0.036	0.029	0.063	0.000
	216	0.053	0.150	0.158	0.074	0.044	0.094	0.053	0.109	0.068	0.051	0.074	0.026	0.066	0.000	0.012	0.107	0.014	0.075	0.156
	218	0.132	0.100	0.079	0.088	0.176	0.031	0.066	0.031	0.054	0.013	0.037	0.039	0.118	0.033	0.105	0.036	0.043	0.050	0.052
	220	0.053	0.075	0.013	0.103	0.059	0.063	0.053	0.094	0.108	0.077	0.037	0.118	0.026	0.067	0.070	0.071	0.086	0.063	0.125
	223	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.208
	224	0.079	0.038	0.053	0.029	0.000	0.125	0.013	0.094	0.095	0.051	0.111	0.026	0.039	0.067	0.070	0.036	0.000	0.075	0.000
	225	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.156
	226	0.079	0.000	0.053	0.000	0.029	0.063	0.039	0.047	0.041	0.038	0.111	0.000	0.039	0.067	0.070	0.071	0.071	0.063	0.000
	227	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.125
	228	0.053	0.025	0.066	0.029	0.029	0.031	0.105	0.031	0.054	0.013	0.037	0.118	0.092	0.017	0.070	0.071	0.043	0.038	0.000
	230	0.000	0.063	0.026	0.044	0.029	0.094	0.066	0.047	0.054	0.051	0.093	0.092	0.039	0.050	0.035	0.036	0.043	0.113	0.000
	232	0.079	0.000	0.026	0.059	0.029	0.031	0.092	0.109	0.054	0.090	0.093	0.079	0.053	0.033	0.035	0.107	0.114	0.013	0.000
	Minor alleles	0.211	0.250	0.289	0.250	0.118	0.313	0.355	0.250	0.324	0.385	0.241	0.316	0.355	0.417	0.314	0.250	0.386	0.338	0.156
Tru-8	131	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.104
	132	0.026	0.088	0.039	0.029	0.088	0.000	0.000	0.031	0.027	0.013	0.019	0.039	0.039	0.050	0.128	0.036	0.043	0.000	0.000
	136	0.053	0.038	0.092	0.118	0.000	0.031	0.026	0.000	0.054	0.013	0.037	0.066	0.079	0.033	0.035	0.036	0.029	0.063	0.000
	138	0.053	0.100	0.013	0.059	0.029	0.094	0.079	0.078	0.068	0.051	0.019	0.039	0.039	0.033	0.035	0.071	0.043	0.013	0.000
	140	0.053	0.063	0.053	0.029	0.059	0.125	0.026	0.172	0.081	0.115	0.130	0.039	0.053	0.083	0.023	0.000	0.071	0.063	0.000
	143	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.104
	144	0.158	0.050	0.092	0.162	0.015	0.125	0.066	0.078	0.041	0.103	0.019	0.079	0.079	0.017	0.081	0.036	0.114	0.100	0.031
	146	0.132	0.063	0.105	0.103	0.074	0.000	0.171	0.031	0.149	0.115	0.130	0.105	0.105	0.033	0.128	0.071	0.100	0.125	0.000
	147	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.240
	148	0.105	0.088	0.092	0.059	0.029	0.125	0.066	0.078	0.081	0.115	0.093	0.092	0.053	0.133	0.035	0.143	0.057	0.038	0.000
	150	0.079	0.088	0.053	0.059	0.059	0.094	0.066	0.078	0.122	0.090	0.204	0.092	0.118	0.067	0.105	0.071	0.043	0.050	0.042
	152	0.079	0.050	0.079	0.029	0.044	0.125	0.066	0.047	0.054	0.051	0.019	0.039	0.039	0.050	0.070	0.107	0.114	0.113	0.021
	154	0.053	0.050	0.092	0.074	0.029	0.063	0.105	0.063	0.054	0.026	0.056	0.053	0.066	0.117	0.058	0.036	0.086	0.063	0.000
	156	0.026	0.038	0.066	0.015	0.029	0.063	0.053	0.063	0.081	0.038	0.019	0.079	0.026	0.083	0.058	0.107	0.057	0.050	0.083
	168	0.026	0.000	0.053	0.044	0.103	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.017	0.000	0.036	0.014	0.000	0.000
	Minor alleles	0.158	0.288	0.171	0.221	0.441	0.156	0.263	0.281	0.176	0.269	0.259	0.276	0.289	0.283	0.244	0.250	0.229	0.325	0.375
Tru-15	161	0.158	0.038	0.013	0.000	0.029	0.031	0.079	0.016	0.014	0.013	0.056	0.013	0.039	0.100	0.023	0.036	0.000	0.025	0.219
	165	0.053	0.050	0.066	0.044	0.015	0.000	0.013	0.031	0.081	0.026	0.019	0.053	0.079	0.033	0.012	0.000	0.086	0.113	0.125
	167	0.000	0.013	0.000	0.118	0.015	0.000	0.013	0.063	0.041	0.026	0.000	0.026	0.026	0.000	0.023	0.036	0.014	0.050	0.031
	171	0.026	0.013	0.053	0.000	0.044	0.094	0.026	0.047	0.041	0.090	0.130	0.026	0.053	0.067	0.058	0.000	0.043	0.075	0.052
	173	0.105	0.013	0.026	0.029	0.029	0.063	0.066	0.078	0.041	0.077	0.000	0.092	0.039	0.150	0.070	0.107	0.043	0.138	0.229
	175	0.079	0.013	0.079	0.118	0.015	0.031	0.118	0.016	0.068	0.077	0.037	0.092	0.039	0.033	0.012	0.071	0.043	0.038	0.021
	177	0.026	0.088	0.145	0.059	0.074	0.063	0.066	0.031	0.027	0.013	0.093	0.145	0.132	0.050	0.058	0.036	0.057	0.063	0.042
	179	0.053	0.038	0.066	0.059	0.118	0.188	0.053	0.063	0.081	0.064	0.000	0.000	0.066	0.050	0.035	0.000	0.114	0.025	0.000
	181	0.000	0.075	0.092	0.059	0.015	0.000	0.026	0.078	0.081	0.077	0.037	0.066	0.039	0.017	0.105	0.071	0.043	0.063	0.000
	183	0.053	0.038	0.079	0.074	0.015	0.063	0.039	0.031	0.000	0.051	0.037	0.053	0.066	0.050	0.012	0.036	0.100	0.063	0.000
	185	0.000	0.038	0.000	0.088	0.118	0.000	0.053	0.063	0.041	0.128	0.037	0.013	0.026	0.017	0.128	0.036	0.043	0.025	0.042
	187	0.026	0.050	0.053	0.015	0.015	0.031	0.066	0.016	0.095	0.051	0.074	0.039	0.026	0.067	0.047	0.143	0.029	0.075	0.000
	191	0.053	0.013	0.013	0.015	0.162	0.063	0.053	0.078	0.014	0.013	0.074	0.053	0.013	0.000	0.012	0.071	0.057	0.013	0.000
	Minor alleles	0.368	0.525	0.316	0.324	0.338	0.375	0.329	0.391	0.378	0.295	0.407	0.329	0.355	0.367	0.407	0.357	0.329	0.238	0.240

附録 2. 各地で採集したクサフグの 4 マイクロサテライトマーカー座の遺伝的多様性 . *: ハーディー・ワインベルグ平衡からの逸脱 P < 0.05, Ar: 有効アリル数 , Ho: ヘテロ接合体率観察値 , He: ヘテロ接合体率期待値 , F: 近交係数 .

Appendix 2. Genetic variabilities of 4 microsatellite loci surveyed for *Takifugu alboplumbeus*. *: Departure from Hardy-Weinberg Equiribrium P < 0.05, Ar: Allelic richness, Ho: Observed Heterozygosity, He: Expected Heterozygosity, F: Fixation Index

Population	Locus	Ar	Ho	He	F
SHH	Tru-1	17.3	0.789	0.938	0.158
	Tru-7	14.5	0.842	0.921	0.086
	Tru-8	14.3	0.842	0.914	0.079
	Tru-15	16.3	0.789	0.925	0.147
TMK	Tru-1	18.1	0.975	0.953	-0.023
	Tru-7	13.7	0.950	0.912	-0.042
	Tru-8	14.6	0.875	0.933	0.063
	Tru-15*	17.7	0.900	0.950	0.053
KKY	Tru-1	16.3	1.000	0.942	-0.062
	Tru-7	15.5	0.947	0.929	-0.020
	Tru-8	13.7	1.000	0.928	-0.078
	Tru-15	14.7	0.789	0.929	0.150
KTS	Tru-1	16.3	0.941	0.936	-0.005
	Tru-7	13.4	0.971	0.921	-0.054
	Tru-8	13.8	0.912	0.917	0.006
	Tru-15	14.6	0.853	0.929	0.082
KTM	Tru-1*	14.2	0.912	0.916	0.005
	Tru-7*	11.9	0.882	0.894	0.013
	Tru-8	15.8	1.000	0.939	-0.065
	Tru-15	14.8	0.912	0.920	0.009
KST	Tru-1	18.7	0.938	0.941	0.004
	Tru-7	16.7	1.000	0.928	-0.078
	Tru-8	12.5	1.000	0.904	-0.106
	Tru-15	16.0	0.750	0.918	0.183
HOM	Tru-1	18.2	0.895	0.954	0.062
	Tru-7	16.2	0.974	0.940	-0.035
	Tru-8	14.6	0.974	0.922	-0.056
	Tru-15*	16.7	0.763	0.943	0.191
HOI	Tru-1	18.2	0.906	0.951	0.047
	Tru-7	15.3	1.000	0.933	-0.072
	Tru-8	13.8	0.906	0.919	0.014
	Tru-15	17.2	0.844	0.945	0.107
ENN	Tru-1	17.1	0.919	0.948	0.031
	Tru-7	16.8	0.946	0.943	-0.003
	Tru-8	13.8	0.919	0.921	0.003
	Tru-15	16.5	0.838	0.942	0.111
EKI	Tru-1	18.9	0.949	0.955	0.007
	Tru-7*	17.3	1.000	0.949	-0.054
	Tru-8	14.1	0.923	0.924	0.001
	Tru-15	14.8	0.795	0.930	0.146
EIO	Tru-1	18.6	1.000	0.948	-0.055
	Tru-7	15.5	0.963	0.930	-0.035
	Tru-8	13.8	0.889	0.901	0.013
	Tru-15	15.0	0.815	0.929	0.123
EMG	Tru-1	18.7	0.868	0.952	0.088
	Tru-7	14.7	0.974	0.927	-0.050
	Tru-8	14.1	0.974	0.930	-0.047
	Tru-15	15.1	0.868	0.931	0.068
EIN	Tru-1	16.2	0.921	0.939	0.020
	Tru-7	16.9	0.947	0.944	-0.004
	Tru-8	15.5	0.921	0.935	0.015
	Tru-15	17.0	0.895	0.943	0.051
EUK	Tru-1	16.0	0.900	0.936	0.039
	Tru-7	16.4	1.000	0.942	-0.061
	Tru-8	15.2	0.867	0.928	0.066
	Tru-15	16.7	0.833	0.934	0.108
EAM	Tru-1	16.1	1.000	0.936	-0.069
	Tru-7	15.6	0.977	0.939	-0.040
	Tru-8	13.0	0.907	0.919	0.014
	Tru-15	16.6	0.860	0.941	0.085
YSA	Tru-1	16.0	1.000	0.918	-0.089
	Tru-7	17.0	0.929	0.929	0.000
	Tru-8	15.0	1.000	0.918	-0.089
	Tru-15	18.0	0.929	0.929	0.000
NSE	Tru-1	16.3	0.914	0.936	0.023
	Tru-7	17.3	0.857	0.944	0.092
	Tru-8	14.4	1.000	0.927	-0.078
	Tru-15	16.7	0.800	0.941	0.150
KKF	Tru-1	15.8	0.900	0.940	0.042
	Tru-7*	16.8	0.975	0.944	-0.032
	Tru-8	14.8	0.950	0.930	-0.021
	Tru-15*	15.0	0.650	0.930	0.301
ONS	Tru-1	9.5	0.792	0.825	0.040
	Tru-7	9.3	0.833	0.867	0.038
	Tru-8	11.2	0.896	0.887	-0.011
	Tru-15	10.0	0.958	0.862	-0.112