

## アサリの非対称殻模様出現頻度における地域差

張 成年,<sup>1\*</sup> 山本敏博,<sup>1</sup> 渡辺一俊,<sup>1</sup> 藤浪祐一郎,<sup>2</sup> 兼松正衛,<sup>3</sup>  
 長谷川夏樹,<sup>4</sup> 岡村 寛,<sup>5</sup> 水田浩治,<sup>6</sup> 宮脇 大,<sup>7</sup> 秦 安史,<sup>8</sup>  
 櫻井 泉,<sup>8</sup> 生嶋 登,<sup>9</sup> 北田修一,<sup>10</sup> 谷本尚史,<sup>11</sup>  
 羽生和弘,<sup>12</sup> 小林 豊,<sup>13</sup> 鳥羽光晴<sup>13</sup>

(2012年10月1日受付, 2012年12月25日受理)

<sup>1</sup>水産総合研究センター増養殖研究所, <sup>2</sup>同東北水産研究所, <sup>3</sup>同瀬戸内海区水産研究所, <sup>4</sup>同北海道区水産研究所,  
<sup>5</sup>同中央水産研究所, <sup>6</sup>長崎県対馬振興局, <sup>7</sup>愛知県水産試験場, <sup>8</sup>(地独)北海道立総合研究機構中央水産試験場,  
<sup>9</sup>熊本県玉名地域振興局, <sup>10</sup>東京海洋大学, <sup>11</sup>京都府農林水産技術センター海洋センター,  
<sup>12</sup>三重県水産研究所, <sup>13</sup>千葉県水産総合研究センター

Locality difference in the frequency of asymmetric shell marking type of  
 the Manila clam *Ruditapes philippinarum*

SEINEN CHOW,<sup>1\*</sup> TOSHIHIRO YAMAMOTO,<sup>1</sup> KAZUTOSHI WATANABE,<sup>1</sup> YUICHIRO FUJINAMI,<sup>2</sup>  
 MASAEI KANEMATSU,<sup>3</sup> NATSUKI HASEGAWA,<sup>4</sup> HIROSHI OKAMURA,<sup>5</sup> KOJI MIZUTA,<sup>6</sup>  
 DAI MIYAWAKI,<sup>7</sup> YASUFUMI HADA,<sup>8</sup> IZUMI SAKURAI,<sup>8</sup> NOBORU IKUSHIMA,<sup>9</sup> SHUICHI KITADA,<sup>10</sup>  
 NAOFUMI TANIMOTO,<sup>11</sup> KAZUHIRO HANYU,<sup>12</sup> YUTAKA KOBAYASHI<sup>13</sup> AND MITSU HARU TOBA<sup>13</sup>

<sup>1</sup>National Research Institute of Aquaculture, Yokosuka, Kanagawa 238-0316, <sup>2</sup>Tohoku National Fisheries Research Institute, Miyako, Iwate 027-0052, <sup>3</sup>National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Onomichi, Hiroshima 722-0061, <sup>4</sup>Hokkaido National Fisheries Research Institute, Kushiro, Hokkaido 085-0802, <sup>5</sup>National Research Institute of Fisheries Science, Yokohama, Kanagawa 236-8648, <sup>6</sup>Tsushima Branch of Nagasaki Prefectural Office, Tsushima, Nagasaki 817-8520, <sup>7</sup>Aichi Prefectural Fisheries Experimental Station, Chita, Aichi 470-3412, <sup>8</sup>Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido 046-8555, <sup>9</sup>Tamana Regional Promotion Bureau of Kumamoto-ken, Tamana, Kumamoto 865-0016, <sup>10</sup>Tokyo University of Marine Science and Technology, Minato, Tokyo 108-8477, <sup>11</sup>Kyoto Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Technology Center, Miyazu, Kyoto 626-0052, <sup>12</sup>Mie Prefecture Fisheries Research Institute, Suzuka, Mie 510-0423, <sup>13</sup>Chiba Prefectural Fisheries Experimental Station, Futtsu, Chiba 293-0042, Japan

Asymmetric shell marking (type A) in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* is known to be a heritable dominant characteristic. We collected local samples from a wide range of the Japanese Archipelago and China, and found that the frequency of type A was heterogeneous among the samples. The frequency was significantly higher (14.5–28.1%) in samples collected in Hokkaido and the Kanto area (Tokyo Bay, Sagami Bay and Numazu) than those (0–9.9%) in the other samples collected in Tohoku and west of Hamana Lake including China. Non-native clam individuals had been released in the Banzu area of Tokyo Bay for nearly two decades, ceasing in 2007. The clam samples collected at Banzu in 2005 were subdivided into small (<20 mm in shell length) and large (≥25 mm) size groups, and a significantly higher frequency of type A was observed in the small group (22%) than in the large group (0%). On the other hand, clam samples collected at the same area in 2011–2012 presented a high frequency of type A (17.2–20.3%) regardless of the size. Samples collected from other areas of Tokyo Bay where no exogenous individuals had been released were observed to have maintained a high frequency of type A (17.9–26.4%). This simple phenotypic marker indicates that the Manila clam population in Japan is genetically structured and exogenous individuals introduced to Tokyo Bay may have had little effect on diminishing the frequency of type A.

キーワード：アサリ，殻模様，地域差，非対称性，放流効果

アサリ *Ruditapes philippinarum* の殻模様は二枚貝の中で最も多様性に富むだけでなく、動物では珍しく左右の殻模様が非対称の個体が普通に存在する。池田<sup>1-3)</sup>は東京湾で採集したアサリの殻模様を観察した結果、基本的に4類（斑紋型類，帯条類，白色類，浪線類）に分けられるとした。これら4類のうち3類（斑紋型類，帯条類，浪線類）の左右殻模様は鏡面対称であり，白色類において左右の殻模様が非対象である。白色類の殻は基本的に白色で無地であり，常に左殻後端に黒色の條帯がある。<sup>1)</sup> Taki<sup>4)</sup>は尾道周辺で採集した10万個以上のアサリの貝殻を観察し，池田<sup>1)</sup>の4類をさらに細分している。左右殻の模様が非対称の個体について，Taki<sup>4)</sup>は池田<sup>1)</sup>の白色類だけでなく，左右殻の紋様が異なるものもわずかに観察しているが，池田<sup>1)</sup>が定義した白色類は遺伝的な形質であり，その他の非対称模様は発生過程での変異であろうと推察している。池田<sup>1)</sup>が1892～1894年に東京湾で採集したアサリ516個体中で白色類は78個体（15.3%）であった。一方，Taki<sup>4)</sup>は3029個体の尾道産アサリで白色類はわずか1.5%のみであったと報告している。アサリの殻模様における遺伝性について Peignon *et al.*<sup>5)</sup>が交配実験を行い，殻の模様に対して性は関連していないこと，白色類に代表される非対称という表現型と殻模様は別個の遺伝子座に支配されていることを報告している。Peignon *et al.*<sup>5)</sup>による交配実験では，対称型（symmetry: S）同士の交配では基本的に全ての子孫が対称型になるのに対して，対称型と非対称型

（asymmetry: A）（池田<sup>1)</sup>の白色類に相当）間の交配では，対称型と非対称型子孫が基本的に1:1あるいは0:1の割合で出現した。この結果は対称型が非対称型に対して劣性であり，対称型は全てssのホモ接合体，非対称型はaaのホモ接合体あるいはasのヘテロ接合体であることを示している。ただし，対称型個体同士の交配10例のうち1例で非対称型がわずかに出現したこと，メンデル遺伝様式からの有意なずれがしばしば観察されたことから，対称・非対称の遺伝様式が完全に解明されたとは言えない。しかしながら，交配実験の結果は対称・非対称模様という形質が明らかに遺伝性のものであり，非対称型が対称型に対して優性形質であることを示している。さらに，前述したように東京湾と尾道標本間で非対称型の出現頻度が大きく異なることから，アサリの地域個体群を比較するうえで簡便なマーカーとして応用できる可能性がある。そこで本研究では日本各地および中国からアサリ標本を収集し対称・非対称型の出現頻度を比較検討した。

#### 試料および方法

**アサリ標本** 用いたアサリ標本の採集地を Fig. 1 に，採集年月，平均殻長を Table 1 に示した。日本国内では北海道から九州まで14道府県（Area）の24地域（Locality）（三重県の2標本 ME1, ME2 は同じ地域とした）から54標本（Sample），中国から2地域（乳山，大連）2標本，計12,252個体のアサリを収集した。標

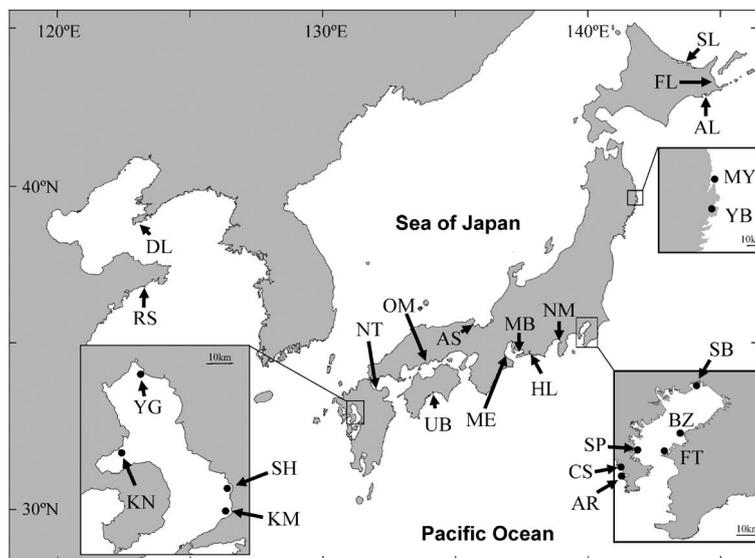


Fig. 1 Collection sites of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Japan and China. See Table 1 for details.

**Table 1** Collection information and size of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* used in this study

Area	Locality	Locality code*1	Sample code	Date	n	Shell length (mm)			
						average	SD		
Hokkaido	Saroma Lake	SL	SL	Sep 2012	194	10.0	2.3		
	Furen Lake	FL	FL	Jun 2012	34	14.8	3.6		
	Akkeshi Lake	AL	AL	Aug 2012	353	7.3	4.2		
Iwate	Miyako Bay	MY	MYA	Jun–Aug 2012	199	29.0	2.3	(65)*2	
			MYJ	Jul–Aug 2012	247	14.4	3.6		
	Yamada Bay	YB	YBA	Jun–Aug 2012	207	34.4	4.2		
			YBJ	Jul–Aug 2012	222	8.6	3.0		
Chiba	Sanbanse	SB	SB1	Nov 2001	82	20.1	9.7		
			SB2	Oct–Nov 2003	378	25.0	3.9		
			SB3	Dec 2011	119	30.0	7.8		
	Banzu	BZ	BZ1	Sep 2005–Mar 2006	380	12.4	7.2		
			BZ2	May–Jun 2011	128	—			
			BZ3	Jan–Feb 2012	345	35.8	3.8		
			BZ4	Jul 2012	120	35.9	3.4		
	Futtsu	FT	FT	Jun 2012	60	31.2	2.4		
	Kanagawa	Sea Side Park	SP	SP1	Apr 2004	89	16.1	2.3	
				SP2	Jan–Nov 2005	623	—		
SP3				Jan–May 2006	262	9.1	0.7	(60)	
SP4				May 2007	144	12.2	1.5	(20)	
SP5				Sep–Nov 2010	1147	29.3	1.9	(300)	
SP6				Feb–Dec 2011	1729	26.6	3.1	(500)	
SP7				Jul 2012	369	22.8	7.2		
Arasaki		AR	AR1	May–Sep 2010	101	30.6	2.9	(61)	
			AR2	Jan–Feb 2011	101	31.6	3.9	(80)	
			AR3	Feb 2012	166	—			
Chojagasaki	CS	CS	Jun 2012	57	16.3	4.2			
Shizuoka	Numazu	NM	NM1	Jun 2012	97	16.4	3.2		
			NM2	Aug 2012	81	18.7	3.7		
			NMN	Aug 2012	71	10.8	2.5		
	Hamana Lake	HL	HL1	Jul–Dec 2005	90	—			
			HL2	Feb 2006	32	—			
			HL3	May 2011	323	—			
			HL4	Jun 2012	150	33.4	2.8		
Aichi	Mikawa Bay	MB	MB1	Jun 2004	153	26.3	1.9	(27)	
			MB2	Jul–Dec 2005	90	22.3	4.6		
			MB3	Feb–Sep 2006	64	11.2	1.1		
			MB4	Jun 2007	76	15.3	1.6	(36)	
			MB5	Apr 2012	124	34.3	4.3	(20)	
			MB6	Jun 2012	195	32.2	3.5	(30)	
Mie	not determined	ME	ME1	Apr 2004	223	31.4	7.2		
	not determined		ME2	Jun 2004	244	27.2	2.4	(44)	
	Imaishiki		MEI	Aug 2012	81	31.4	4.3		
Kyoto	Asokai	AS	ASA	Jul 2012	497	42.9	4.3	(35)	
			ASJ	Jul 2012	150	15.7	2.2		
Hiroshima	Onomichi	OM	OM	May–Sep 2011	119	33.0	6.7		
Kochi	Urado Bay	UB	UB	Jun 2012	342	34.2	2.8	(20)	
Oita	Nakatsu	NT	NT1	May–Dec 2005	90	—			
			NT2	Feb–Sep 2006	122	10.7	1.1		
			NT3	Jun 2007	140	10.7	1.6	(69)	
Fukuoka	Yanagawa	YG	YG	Apr 2004	184	26.6	3.2		
Kumamoto	Shirakawa	SH	SH	Jun 2007	136	14.3	1.4	(61)	
	Ariake	KM	KM	Jul 2005–Mar 2006	90	19.1	7.1		
Nagasaki	Konagai	KN	KN1	Jul–Dec 2007	225	19.5	7.3		
			KN2	Feb 2012	108	30.8	1.9		
China	Dalian	DL	DL	Feb 2008	50	—			
	Rushan	RS	RS	Feb 2008	49	—			

\*1 See Fig. 1.

\*2 Figures in parentheses indicate number of individuals used for shell length measurement.

本の採集年は2001年から2012年である。日本各地における他地域産アサリの放流実態は不明な場合が多いが、放流されるアサリのサイズは産地の規制に基づき殻長にして20~25 mm以上であることから、20 mm未満の個体は現地生まれのものと考えられる。一方、明らかに他地域産アサリの放流が行われていない場所としては、千葉県三番瀬(SB)、神奈川県海の公園(SP)、荒崎(AR)および長者ヶ崎(CS)、高知県の浦戸湾(UB)である。北海道ではアサリの成長が遅く、殻表面への付着物により大型個体では殻模様が見えなくなると考えられている(櫻井私信)。そのため北海道産アサリでは殻長20 mm未満の個体のみを分析対象とした。殻長データが記録されていない標本のうち、盤州の1標本(BZ2)、荒崎の1標本(AR3)、浜名湖の3標本(HL1~3)、中国の2標本(RS, DL)はいずれも成貝であった。

**アサリの貝殻模様** 本研究で収集したアサリ標本の中で非対称模様を示す個体の例をFig. 2に示す。池田<sup>1)</sup>が定義した白色類(White type)はa~dと考えられ、aが最も普通に見られる模様であり、殻全体が模様の無い白地で左殻後端のみに黒色條帯を持つ。この黒色條帯の幅には変異が普通に見られる。また白地以外の色もわずかではあるが観察される。その他、殻に模様があるタイプ(b, c)、黒色條帯が前方にずれているタイプ(d)が白色類として分類できる。また、本研究では右殻後端部にもやや黒色條帯が見られるが左殻のものより小さいタイプ(e)と今回の調査で1個体のみ見られた黒色條帯が非常に細いタイプ(f)も非対称型(A型)に含めた。

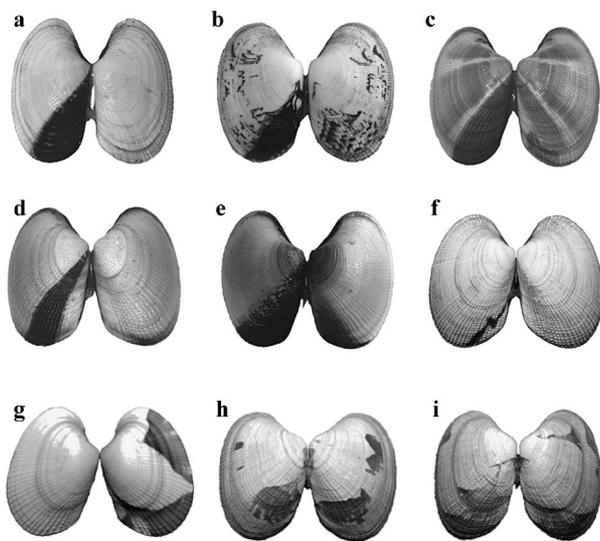


Fig. 2 Several asymmetric shell marking types observed in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. a-f were determined to be heritable asymmetric shell marking types.

A型の特徴はその模様の単純さであり、アサリで普通に見られる複雑な模様とはほとんど共存しない。その他の非対称模様例をg~iに示したが、いずれも本研究で採集した標本中で1~2個体しか見られず、池田<sup>1)</sup>やPeignon *et al.*<sup>5)</sup>が定義した非対称型とは異なる形質とし、本研究ではa~fをA型とした。エリア内、地域(Locality)内の標本間におけるA型・S型個体数組成における異質性検定には、A型の出現率の低さを考慮してモンテカルロシミュレーションを利用したカイ自乗検定を使用した。モンテカルロシミュレーションは、Rを用いて10000回の繰り返しで行った(<http://www.R-project.org/>)。標本間のA型頻度の比較にはマン・ホイットニーのU-testを用いた。遺伝子頻度の標本間比較にはArlequin ver. 3.0<sup>6)</sup>を用いてFstを算出した。

## 結 果

**エリア内標本間の比較** 各標本のA型とS型の個体数およびA型の出現頻度(pA)をTable 2に示した。地域内標本間の比較では岩手県宮古湾の成貝(MYA)と稚貝(MYJ)標本間(カイ自乗検定,  $p=0.046$ )および京都府の阿蘇海の成貝(ASA)と稚貝(ASJ)標本間(カイ自乗検定,  $p=0.006$ )で有意差が検出された。エリア内の地域標本間の比較では、静岡県標本のみで異質性が検出され(カイ自乗検定,  $p<0.001$ )、沼津でのA型頻度は19.6~21.0%で浜名湖(HL)での3.3~6.3%より明らかに高かった(U-test,  $p=0.033$ )。

**アサリのサイズと殻模様の関係** 上述したように宮古湾および阿蘇海では成貝と稚貝標本間でA型・S型個体数組成に有意な異質性が見られ、稚貝のほうでA型の出現頻度がやや高い傾向が見られた。そこで、アサリのサイズとA型の出現頻度について検討した。A型の出現頻度が高いエリアと地域(北海道, 千葉県, 神奈川県, 静岡県沼津)では大型個体(BZ3, BZ4, SB3, FT, SP5, SP6, AR1, AR2)あるいは小型個体(SL, FL, AL, SP1, SP3, SP4, CS, NMN)に偏って構成されている標本でもA型の出現頻度は大型個体標本で16.8~26.1%, 小型個体標本で17.6~28.1%というように標本間に有意差は見られなかった(U-test,  $p=0.5$ )。さらに、比較的限られた期間内で採集された標本のうち小型グループ(殻長20 mm未満)と大型グループ(殻長25 mm以上)に分けても個体数が充分確保できる標本として、千葉県三番瀬(SB)の2003年標本(SB2)、同盤州(BZ)の2005年度標本(BZ1)および神奈川県海の公園(SP)の2012年標本(SP7)の3標本を選択し、小型個体と大型個体に分けてA型・S型個体数組成の検定を行った(Table 3)。その結果、盤州のBZ1標本においてのみ有意差がみられ(カイ自乗検定,  $p<0.001$ )、小型グループではA型個体が22.2%出現し他

**Table 2** Number of asymmetric (A) and symmetric (S) shell marking individuals

Area* <sup>1</sup>	Locality* <sup>2</sup>	Locality code	Sample code	<i>n</i>		<i>pA</i> * <sup>3</sup>	
				A	S		
Hokkaido (0.251)	Saroma Lake	SL	SL	40	154	0.206	
	Furen Lake	FL	FL	6	28	0.176	
	Akkeshi Lake	AL	AL	92	261	0.261	
Iwate (0.091)	Miyako Bay (0.046)	MY	MYA	5	194	0.025	
		MYJ	MYJ	17	230	0.069	
	Yamada Bay (1)	YB	YBA	7	200	0.034	
		YBJ	YBJ	8	214	0.036	
Chiba (0.593)	Sanbanse (0.876)	SB	SB1	19	63	0.232	
		SB2	SB2	91	287	0.241	
		SB3	SB3	31	88	0.261	
	Banzu (0.890)	BZ	BZ1	76	304	0.200	
		BZ2	BZ2	22	106	0.172	
		BZ3	BZ3	70	275	0.203	
		BZ4	BZ4	24	96	0.200	
	Futtsu	FT	FT	12	48	0.200	
	Kanagawa (0.195)	Sea Side Park (0.324)	SP	SP1	20	69	0.225
			SP2	SP2	112	511	0.180
SP3			SP3	47	215	0.179	
SP4			SP4	38	106	0.264	
SP5			SP5	221	926	0.193	
SP6			SP6	349	1380	0.202	
SP7			SP7	78	291	0.211	
Arasaki (0.224)		AR	AR1	17	84	0.168	
Chojagasaki	CS	AR2	23	78	0.228		
	CS	AR3	24	142	0.145		
	CS	CS	16	41	0.281		
Shizuoka ( $<0.001$ )	Numazu (0.980)	NM	NM1	19	78	0.196	
		NM2	NM2	17	64	0.210	
		NMN	NMN	14	57	0.197	
	Hamana Lake (0.812)	HL	HL1	3	87	0.033	
		HL2	HL2	2	30	0.063	
		HL3	HL3	19	304	0.059	
HL4	HL4	8	142	0.053			
Aichi	Mikawa Bay (0.796)	MB	MB1	10	143	0.065	
		MB2	MB2	4	86	0.044	
		MB3	MB3	2	62	0.031	
		MB4	MB4	5	71	0.066	
		MB5	MB5	9	115	0.073	
		MB6	MB6	15	180	0.077	
Mie (0.603)	n.a.	ME	ME1	22	201	0.099	
	n.a.	ME2	ME2	22	222	0.090	
	Imaishiki	MEI	MEI	5	76	0.062	
Kyoto (0.006)	Asokai	AS	ASA	6	491	0.012	
			ASJ	8	142	0.053	
Hiroshima	Onomichi	OM	OM	4	115	0.034	
Kochi	Urado Bay	UB	UB	11	331	0.032	
Oita (0.721)	Nakatsu	NT	NT1	3	87	0.033	
		NT2	NT2	7	115	0.057	
		NT3	NT3	8	132	0.057	
Fukuoka	Yanagawa	YG	YG	12	172	0.065	
Kumamoto (1)	Ariake	KM	KM	3	87	0.033	
	Shirakawa	SH	SH	5	131	0.037	
Nagasaki (0.591)	Konagai	KN	KN1	12	213	0.053	
		KN2	KN2	4	104	0.037	
China (0.248)	Rushan	RS	RS	2	47	0.041	
	Dalian	DL	DL	0	50	0.000	

\*<sup>1</sup> Figures in parentheses indicate *p* value of chi-square analysis between samples within area.

\*<sup>2</sup> Figures in parentheses indicate *p* value of chi-square analysis between samples within locality.

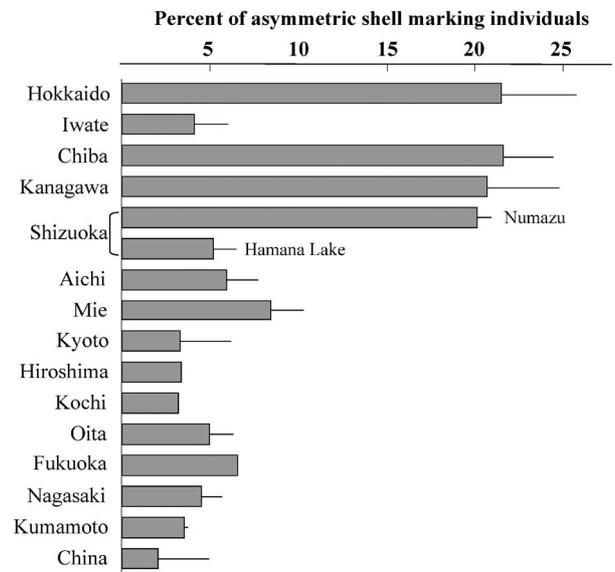
\*<sup>3</sup> Frequency of asymmetric shell marking individuals.

**Table 3** Comparison of number of asymmetric (A) and symmetric (S) shell marking individuals between small ( $<20$  mm) and large ( $\geq 25$  mm) size groups

Locality	Sample code* <sup>1</sup>	Size group	<i>n</i>		<i>pA</i> * <sup>2</sup>	Shell length (mm)	
			A	S		average	SD
Sanbanse	SB2 (1)	$<20$ mm	10	33	0.233	18.0	2.1
		$\geq 25$ mm	47	147	0.242	28.0	2.1
Banzu	BZ1 ( $<0.001$ )	$<20$ mm	70	246	0.222	9.9	5.0
		$\geq 25$ mm	0	42	0.000	28.6	3.0
Sea Side Park	SP7 (1)	$<20$ mm	36	133	0.213	15.3	2.3
		$\geq 25$ mm	42	158	0.210	29.2	1.8

\*<sup>1</sup> Figures in parentheses indicate *p* value of chi-square analysis between small and large size groups.

\*<sup>2</sup> Frequency of asymmetric shell marking individuals.

**Fig. 3** Frequency of asymmetric shell marking individuals in 15 areas of Japan and China. The samples from Numazu and Hamana Lake in Shizuoka Prefecture are separated.

の東京湾標本と類似した頻度であったが、大型グループではA型個体が見られなかった。

**エリア標本間の比較** エリア標本のA型出現頻度を複数地域あるいは複数年月標本の平均としてFig. 3に示した。盤洲のBZ1標本では殻長20 mm未満個体のデータを用いた。大きな差違が見られた静岡県沼津と浜名湖は分けて示した。中国を含む浜名湖以西および東北の岩手県の標本は全てA型の出現頻度が10%以下であり(0~9.9%), 5%前後およびそれ以下がほとんどであった。一方、北海道、東京湾、相模湾、沼津標本ではA型が14.5~28.1%出現した。エリア標本間の*Fst*

Table 4 Pairwise *Fst* values among sixteen samples of the Manila clam

Samples	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. Hokkaido															
2. Iwate	<b>0.0888</b>														
3. Chiba	-0.0001	<b>0.0579</b>													
4. Kanagawa	0.0022	<b>0.0399</b>	0.0006												
5. Numazu	0.0005	<b>0.0880</b>	-0.0007	-0.0010											
6. Hamana Lake	<b>0.0674</b>	0.0000	<b>0.0462</b>	<b>0.0331</b>	<b>0.0624</b>										
7. Aichi	<b>0.0605</b>	0.0020	<b>0.0410</b>	<b>0.0286</b>	<b>0.0519</b>	-0.0002									
8. Mie	<b>0.0394</b>	0.0093	<b>0.0272</b>	<b>0.0185</b>	<b>0.0287</b>	0.0042	0.0014								
9. Kyoto	<b>0.1028</b>	0.0026	<b>0.0680</b>	<b>0.0492</b>	<b>0.1168</b>	0.0063	<b>0.0103</b>	<b>0.0221</b>							
10. Horoshima	<b>0.0575</b>	-0.0019	<b>0.0466</b>	<b>0.0380</b>	<b>0.0516</b>	-0.0005	0.0019	0.0081	-0.0010						
11. Kochi	<b>0.0737</b>	-0.0004	<b>0.0537</b>	<b>0.0414</b>	<b>0.0750</b>	0.0015	0.0041	0.0119	0.0000	-0.0028					
12. Oita	<b>0.0601</b>	-0.0006	<b>0.0437</b>	<b>0.0329</b>	<b>0.0555</b>	-0.0011	-0.0002	0.0044	0.0058	-0.0011	0.0008				
13. Fukuoka	<b>0.0443</b>	0.0013	<b>0.0340</b>	<b>0.0260</b>	<b>0.0362</b>	-0.0012	-0.0017	0.0003	<b>0.0136</b>	0.0014	0.0043	-0.0012			
14. Nagasaki	<b>0.0614</b>	-0.0008	<b>0.0449</b>	<b>0.0341</b>	<b>0.0574</b>	-0.0010	0.0002	0.0053	0.0046	-0.0017	0.0001	-0.0014	-0.0007		
15. Kumamoto	<b>0.0641</b>	-0.0011	<b>0.0491</b>	<b>0.0388</b>	<b>0.0615</b>	0.0003	0.0026	0.0092	0.0004	-0.0032	-0.0018	-0.0004	0.0022	-0.0009	
16. China	<b>0.0633</b>	0.0003	<b>0.0524</b>	<b>0.0437</b>	<b>0.0581</b>	0.0029	0.0059	0.0132	-0.0029	-0.0030	-0.0020	0.0023	0.0066	0.0015	-0.0017

*Fst* values significantly different from 0 ( $p < 0.05$ ) after Bonferroni correction are shown in bold.

を算出するにあたっては、顕著な異質性が見られた静岡県のみ沼津と浜名湖標本に分けた。また宮古湾や阿蘇海での標本間の異質性は僅かなものと考え、静岡県以外は各エリア内の全標本をプールした。各標本はハーディ・ワインベルグ (H-W) 平衡にあるものと仮定して、S型頻度の平方根をs遺伝子頻度として標本ごとのaとsの遺伝子頻度を推定した。16標本間の*Fst*をTable 4に示した。北海道、千葉、神奈川、沼津の4標本間の*Fst*値は0と有意差が無かった。一方、これら4標本と他の全標本間の*Fst*値は0よりも有意に大きかった。岩手県標本および浜名湖以西標本での比較では、京都標本が愛知、三重、福岡標本に対して0よりも有意に大きい*Fst*値を示したが、それ以外での*Fst*値は0と有意差が無かった。

## 考 察

120年前の品川沖標本<sup>1)</sup>ではA型の出現頻度が15.3%であり、本研究で使用した東京湾の標本におけるA型頻度(17.2~26.4%)と比較するとやや低いものの、現在の状況と同様にA型頻度は高いグループに属する。また、約70年前に尾道で採集された標本<sup>5)</sup>のA型頻度(1.5%)は本研究の尾道標本(3.4%)とともにA型頻度が低いグループに属する。同じ地域での過去と今回の標本間で見られる若干の差違については放流の影響や遺伝的浮動が考えられるが、東京湾と尾道それぞれで過去の標本に比べ今回の標本ではA型頻度が高い傾向にあるため、本研究で定義したA型には池田<sup>1)</sup>が定義した白色類以外のタイプ(例えばタイプeとf)を含めていることも要因であろう。A型の定義に若干の違いや遺伝的浮動があるにせよ、東京湾では100年以上もの間、A型アサリの頻度が高いレベルで維持されてきたものと考

えられる。日本国内のアサリ地域集団の分化については北海道、東北、愛知から採集した14地域標本のアロザイム遺伝子や形態分析が行われており、地域集団が遺伝的に分化していることが示されている。<sup>7)</sup>また、香川県と徳島県という比較的近隣の地域個体群間にもアロザイム遺伝子頻度に有意差が検出されている。<sup>8)</sup> Sekine *et al.*<sup>9)</sup>はミトコンドリアDNAのCOI遺伝子の塩基配列解析を用いて、日本国内6地域(野付湾、東京湾、三河湾、七尾湾、宮津湾、有明海)および中国3地域(大連、膠州、廈門)から採集したアサリ標本を比較した。その結果、分析個体数は少ないものの( $n = 2 \sim 5$ )中国産と日本産アサリ間では個体レベルで識別可能なほど大きな遺伝的差異が存在すること、日本国内でも北海道(野付湾)と本州・九州の地域標本間そして中国内の南北標本間にも本質的な遺伝的差異があることを報告している。アロザイム遺伝子を用いた分析でも日本産と中国産アサリには明瞭な差違が検出されている。<sup>10)</sup> COI遺伝子を用いてさらに多くの地域標本を分析したMao *et al.*<sup>11)</sup>も類似した結果を得ているが、中国にも日本産アサリと同じ遺伝子型を持つ個体、そして日本にもわずかに中国産アサリと同じ遺伝子型を持つ個体を確認している。アサリは輸送が簡単な動物であり、近年では有明海や三河湾、さらには中国や北朝鮮から日本各地へ漁業用あるいは潮干狩り用に放流が行われてきた。これらの放流アサリが放流地先で繁殖に加わっていたことは充分考えられ、従来存在していた地域ごとに固有の遺伝的特性が失われてきた可能性はある。一方で、本研究で検討した殻模様の非対称性という遺伝マーカーにより日本国内では北海道・関東およびその近隣とその他地域間といった広い範囲での地域間差を検出することができた。また、沼津と浜名湖標本で見られた異質性は、比較的近隣

の地域個体群間でも強い隔離が働いている場合があることを示している。いずれにせよ、過去の遺伝子解析と本研究の結果を総合すると、遺伝子頻度差が見られるアサリ地域個体群間ではその差を消滅させるほどの遺伝子流動は無いものと考えられる。北海道と関東近辺の標本で A 型頻度が高く、東北標本と浜名湖以西標本で A 型頻度が低いという遠隔地間での類似性については、比較的強い隔離のもとでの遺伝的浮動による偶然の近似、放流の影響、選択の可能性が考えられる。しかし、北海道と関東近辺、そして東北と浜名湖以西といった広範囲な地域間でアサリの殻模様の対称・非対称型に対して異なる選択圧が存在したり、潜砂しているアサリの殻模様が何らかの選択を直接受けるということはない。放流に関して北海道では少なくともサロマ湖については本州や九州からアサリが導入されたことはかつて無く（櫻井私信）、逆に北海道から関東近辺の漁場にアサリが放流された記録は無い。そのため、北海道と関東近辺で A 型頻度が類似している現象は放流によるものではないと考えられる。一方、岩手県の宮古湾および山田湾では三河湾産アサリの放流が行われてきた（藤浪私信）。本研究で分析した岩手県の標本では現地発生と考えられる稚貝も大型の成貝も同様に A 型頻度が 2.5～6.9% と低かったことから、三河湾産アサリが繁殖に大きく寄与してきた可能性は否定できない。しかしながら単一遺伝子座支配の対称・非対称という単純なマーカーでは地域個体群間の詳細な関係を把握するためには明確な限界があり、遺伝子解析によるさらに多くの地域集団標本と個体を用いた分析を組み合わせる必要がある。また、放流個体の出所を明らかにしておくことは当然である。

Sekine *et al.*<sup>9)</sup> は放流アサリの影響をできるだけ避けるため日本国内の上記 6 地域でアサリが放流されていないと考えられる場所から採集した計 28 個体のアサリ標本を分析した。その結果、中国産アサリに特有な遺伝子型は検出されなかった。一方、Mao *et al.*<sup>11)</sup> は Sekine *et al.*<sup>9)</sup> による 6 地域標本の他に厚岸と香川県から得た 19 個体も分析に加えたところ、香川県の 7 個体のうち 3 個体が中国産アサリに特有の遺伝子型を持っていたことを報告している。彼らは海流による幼生の輸送あるいは人為的な放流がその要因であろうと述べている。<sup>11)</sup> しかし、幼生の輸送であるならば香川県だけでなく、より広い範囲で中国産アサリ特有の遺伝子型が検出されるはずであり、放流が原因である可能性が高い。外国産だけでなく国内の他地域産アサリの人為的放流は地域固有の遺伝的特徴を消滅させる、すなわち遺伝的攪乱をもたらす可能性がある。東京湾の盤洲では三河湾、有明海産アサリの放流が 1990 年初頭より継続して行われてきた。<sup>12)</sup> また、外国産アサリの放流規模や実態は明らかで

はないが、中国や北朝鮮産アサリの放流が行われてきたことは間違いない。<sup>9)</sup> 放流が行われていない場所を選択したとはいえ、2 週間程度の浮遊幼生期間があるにもかかわらず中国産アサリに特有な遺伝子型を検出できなかったことから、東京湾における過去の放流量が在来個体の現存量に対して遺伝的攪乱をもたらすほどのものではなかったことが示唆されている。<sup>9)</sup> 本研究では対称・非対称という表現型がアサリのサイズと関係が無いことが示されたが、分析した 2005 年度の盤洲標本では殻長 25 mm 以上の大型グループで A 型頻度が極めて低い一方 (0%)、殻長 20 mm 未満の小型グループでは A 型頻度が高かった (22.2%)。このことは大型個体グループに放流アサリが多く含まれていたことを示す。2007 年に盤洲でカイヤドリウミグモの寄生が発生して以来、<sup>13)</sup> 漁業目的での他地域産アサリの放流は自粛されており、同じ盤洲でも 2011 年以降の標本ではアサリの大きさに関係なく A 型個体が 20% 前後出現している。さらに、東京湾内でも放流が行われていない湾奥の三番瀬や横浜海の公園では長期にわたって A 型頻度が 20% 前後と安定していた。このように 1990 年代から愛知や有明海産アサリおよび外国産アサリを盤洲一帯に放流してきたにもかかわらず、A 型頻度は低下もせず維持されている。このことから、盤洲一帯に放流された他地域産のアサリは S 型頻度を高めるほどには次世代に貢献していないことになり、Sekine *et al.*<sup>9)</sup> の推察とよく一致する。また、京都府の宮津湾・阿蘇海でも他県産アサリ種苗の放流が 1970 年後半から始まりピーク時には年間千数百万個もの放流が行われたが、<sup>14)</sup> 2008 年を最後に放流は行われていない（谷本私信）。今回入手した阿蘇海の成貝標本はかなり大きく（平均 42.9 mm）、中には 50 mm を越える個体もあった。そのため 2008 年に放流した個体がまだ残っている可能性があり、大型と小型個体標本間で検出された有意差の原因となったのかもしれない。いずれにせよ、現地産アサリと導入アサリの双方で A 型頻度が類似している場合には結論が出ないことになる。そもそも、地域によっては放流個体が再生産に寄与している可能性は否定できない。放流が連鎖として行われている地域では、成貝と稚貝標本だけでなく放流個体の A 型頻度を記録しておくこと、そして将来の遺伝子分析のため、サンプルを保存しておくことが重要である。

千葉県では漁業目的での他地域産アサリの放流は 2008 年以降行われていないが、観光漁場への放流は千葉県だけでなく日本国内の多くの地域で依然として行われている。観光漁場へ放流されるアサリの量は漁業目的での放流量に比べてかなり少ないであろうし、限られた面積の潮干狩り場に放流されたアサリは短期間のうちにほとんど取り尽くされてしまうため、再生産への貢献はさらに制限されるであろう。他地域産の放流個体が次世

代に貢献しない場合には遺伝的攪乱が無い一方で、すでにアサリが生息している場所への放流は生息場や餌に関する競合といった点で現地個体群へ弊害をもたらす可能性がある。たとえば、京都府でのアサリ資源減少については、埋立、漁場環境悪化、不十分な資源管理、再生産機構の崩壊といった、他の海域で挙げられている減耗要因ではうまく説明できない。<sup>14)</sup> さらに舞鶴湾、宮津湾、阿蘇海でのアサリ種苗放流量と漁獲量の間に負の因果関係があることが示唆されている。<sup>14,15)</sup> また、放流に伴って外来種の定着や疾病被害をもたらすことも考えられる。<sup>14,16,17)</sup> したがって、他地域産個体の放流は慎重に行うべきであり、基本的には地先個体群の保護育成による資源保全と増殖が重要と考えられる。

本研究で提示した殻模様という表現型の観察記録では、個体を殺す必要がなく特別な分析機器も不要であることから現場で作業を行うことができる。例えば、採集した個体を現場で並べて写真撮影後に放流し、研究室にて画像から殻長等を分析することも可能であり、実際に本研究では何回か行った。また、研究機関だけでなく漁協あるいは小中高校での調査や教育に活用できる裾野が広いツールであると考えられる。

## 謝 辞

本研究での標本処理と荒崎地区でのアサリ採集については水産総合研究センター増養殖研究所資源生産部所属の高橋千枝氏、浅野恭子氏、川島智子氏、佐藤真弓氏、青木喜美恵氏に負うところが大きい。宮古漁業協同組合、三陸やまだ漁業協同組合、山田町にはサンプルの提供に協力いただいた。千葉県水産総合研究センター東京湾漁業研究所の方々にはアサリ標本の提供および測定に協力いただいた。東北区水産研究所青野英明博士と日本海区水産研究所有元操博士にはアサリ標本採集への便宜をはかっていただいた。本研究をすすめるにあたっては水産庁水産基盤整備調査委託事業予算の一部を使用させていただいた。重ねてここに感謝いたします。

## 文 献

- 1) 池田作次郎. あさり介殻ノ斑紋ニ就テ. 動物学雑誌 1893; **5**: 222-226.
- 2) 池田作次郎. あさり介殻ノ斑紋ニ就テ. 動物学雑誌 1893; **5**: 292-298.

- 3) 池田作次郎. あさり介殻斑紋ニ就キ. 動物学雑誌 1894; **6**: 13-18.
- 4) Taki I. On the variation in the colour pattern of a bivalve, *Venerupis philippinarum*, with special reference to its bilateral asymmetry. *Venus* 1941; **11**: 71-87.
- 5) Peignon JM, Gérard A, Naciri Y, Ledu C, Phélipot P. Analyse du déterminisme de la coloration et de l'ornementation chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*. *Aqua. Liv. Res.* 1995; **8**: 181-189 (in French).
- 6) Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinf.* 2005; **1**: 47-50.
- 7) Oniwa K, Nakano M, Fujio Y. Heterogeneity within and between geographical populations of the short-necked clam, *Ruditapes philippinarum*. *Tohoku J. Agric. Res.* 1988; **38**: 49-60.
- 8) 横川浩治. アサリの形態変異とその遺伝的特徴. *Venus* 1998; **57**: 121-132.
- 9) Sekine Y, Yamakawa H, Takazawa S, Lin YP, Toba M. Geographic variation of the COX1 gene of the short-neck clam *Ruditapes philippinarum* in coastal regions of Japan and China. *Venus* 2006; **65**: 229-240.
- 10) Vargas K, Hamasaki K, Asakura Y, Nakajima K, Ikeda M, Tsuchiya K, Taniguchi N, Kitada S. Genetic diversity and differentiation in allozyme and shell sculpture of the clams *Ruditapes* spp. in natural populations of Japan and China. *Fish Gen. Breed. Sci.* 2010; **40**: 37-46.
- 11) Mao Y, Gao T, Yanagimoto T, Xiao Y. Molecular phylogeography of *Ruditapes philippinarum* in the North-western Pacific Ocean based on COI gene. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2011; **407**: 171-181.
- 12) 柿野 純. 第4章 東京湾の漁業対象生物の生態. 4.1.3. 貝類. 東京湾の漁業と資源. 平成16年度資源評価調査委託事業報告書. 漁業情報サービスセンター. 2004: 201-206.
- 13) 宮崎勝己, 小林 豊, 鳥羽光晴, 土屋 仁. アサリに内部寄生し漁業被害を与えるカイヤドリウミグモの生物学. *タクサ* 2010; **28**: 45-54.
- 14) 京都府立海洋センター編. 「アサリの減耗要因と対策—アサリの資源回復と有効利用を目指して—」京都府立海洋センター季報 第97号. 2009.
- 15) 谷本尚史, 中西雅幸, 久田哲二, 尾崎 仁, 藤原正夢. 阿蘇海における垂下飼育によるアサリの成長, 生残, 肥満度. 京都府立農林水産技術センター海洋センター研究報告. 2011; **33**: 17-23.
- 16) 大越健嗣. 輸入アサリに混入して移入する生物—食害生物サキグロタマツメタと非意図的移入種. 日本ベントス学会誌 2004; **59**: 74-82.
- 17) 張 成年, 丹羽健太郎, 岡本俊治, 村内嘉樹, 平井玲, 日比野 学, 涌井邦浩, 富山 毅, 小林 豊, 鳥羽光晴, 狩野泰則. カイヤドリウミグモ *Nymphonella tapetis* 地域集団の遺伝的分化と分類学的位置. 日本水誌 2012; **78**: 895-902.