

東広島市地域課題研究懸賞論文

東広島市におけるニホンアカガエル個体群の遺伝的多様性
とその環境要因について

I. 導入	2
II. 材料・実験方法	4
III. 結果	7
IV. 考察	8
V. 結語・今後の展望	10
VI. 参考文献・URL	12
VII. 図表	13

I. 導入

東広島市は山に囲まれ、森林や河川、水田などが多い土地である。我々もそういった風景を日常的に目にすることは多く、元々自然豊かな土地であると概ね認識している。しかし、その一方で、2000年から2010年の国勢調査において8.4%の人口増加率を記録し(東広島市企画振興部企画課 2011)、県内でも著しく発展を遂げている都市でもある。我々の目からは、まだまだ自然が豊かなように感じ取れる東広島の環境であるが、実際にその自然の中で生きる生物たちにとっても良好な環境が保たれているのであろうか。公園や緑地など整備された自然は、そこで生活する人々の心も豊かにし、健全で過ごしやすい住環境を整備する上でも重要であるが、在来の生き物にとっても生きやすい環境であるとは限らない。野生生物は生態系の中で生活しており、それぞれの生息場所に固有な自然環境に依存して生息している。したがって、人間の手によって生態系に手が加えられることにより、そのバランスが崩れ、本来の多様な生物種が共存する豊かな自然も、恒久的には持続できない可能性も考えられる。また、生態系は環境だけではなく、生物種同士の相互作用にも依存した多元的なネットワークを構成している。そのため、在来の生物種の一つでも失われれば、本来の自然環境からは乖離していくことも考えられる。

ここで、個々の生物種について考えてみると、その種が持続的に存続するためには、個体数が十分にあり、集団内の遺伝的多様性も高く維持されている必要がある。個体数と遺伝的多様性には密接な関係があり、個体数が十分に保たれた集団では集団内の遺伝的多様性も維持される。しかし、一旦、個体数が急激に減少し始めると、近親交配などが増えて徐々に遺伝的多様性も減少していく。絶滅危惧種などの生物種では、個体数減少に続いて遺伝的多様性も減少し、最終的には近交弱性などの影響により絶滅してしまう可能性が高くなる。ゆえに、生物の個体数と遺伝的多様性は、鏡像のような関係であり、集団の存続可能性を示す重要な指標である。

そこで我々は、東広島の生態系と環境を効率的に調査することを最終的な目的として、ニホンアカガエル(*Rana japonica*)の遺伝的多様性に着目した。両生類は前述の生態系ネットワークにおいて、被食者にも捕食者にもなる得る中間的で重要な位置にある。さらに水陸両方に生息するため、環境にも左右されやすく、自然環境の豊かさを示すのに重要な生物種である。特に、ニホンアカガエルは、本来一般的な種ではあるものの、近年は主な繁殖場所である水田周辺のコンクリート改修や水田数の減少、耕作方法の変化などといった環境変化の影響を強く受け、個体数が顕著な減少傾向にあると言われている。

以上のことから、本研究では、東広島の生物多様性の豊かさを検証することを目的として、ニホンアカガエルの個体群の遺伝的多様性について研究を行っ

た。具体的な方法としては、マイクロサテライト遺伝子座を用いた解析を行った。マイクロサテライト遺伝子座とは、生物のゲノム DNA 中に散在する、2～6塩基の配列が連続した領域（CACACA....、AATAATAAT....、など）のことで、ゲノムが複製される際に、繰り返しの数にエラーが生じ易く、同じ遺伝子でも様々な長さの対立遺伝子（母親由来と父親由来の 2 つの遺伝子のうちのどちらか片方の遺伝子）が存在する。このため、マイクロサテライト遺伝子座は、個体間や集団間の遺伝的違いや、集団内の遺伝的多様性を定量的に検出するのに最適な遺伝子座である。また、サンプルについては、広島大学西条キャンパスを中心とした東広島市の複数地点と、比較検証のために県内及び福岡県の集団を実験に供するとともに、過去から現在にかけての変動を検証するために、同じ地点の 1990 年代のサンプルも用いた。

これらの集団の全 116 個体について、6 つのマイクロサテライト遺伝子座の遺伝子型（対立遺伝子の組み合わせ）を決定し、それぞれの集団内の遺伝的多様性及び、集団間の遺伝的な違いを明らかにした。最終的にそれらの結果に基づいて、それぞれの集団の遺伝的多様性と生態系との関係について議論した。

II. 材料・実験方法

サンプルの採集及び、DNA 抽出

本研究で用いたニホンアカガエルは、1 月ごろには一度冬眠から目覚めて、春先に水田や水深の浅い池などに産卵し、冬眠に戻る。再び冬眠から開けて活動期となるのは 5 月ごろである。そのため、今回は 5～10 月にかけて採集を行った。また両生類は夜間に活動することが多いため、夜間に採集を行った。具体的には、東広島市内の 3 か所（広島大学内ビオトープ、鏡山公園、二神山）と比較のための市外の 3 か所（廿日市市吉和町飯田、江田島市江田島町切串、福岡県福津市手光）にて採集を試みた。廿日市市飯田については、広島大学大学院理学研究科附属両生類研究施設にて 1990 年代に採集された記録があり、現在も典型的な里山環境を維持しているという点で調査地点として選定した。一方、福岡県福津市手光については、最近になって開発が進みに都市化が進んでいる地点で対照的である。江田島市については、周囲が海に囲まれており、島嶼という限られた陸域に生息する集団として調査地に加えた。さらに、以上の現生の集団サンプルに加えて、広島大学大学院理学研究科附属両生類研究施設にて保管されている 1990 年に採集されたサンプル（東広島市内鏡山公園、廿日市市吉和町飯田）及び、最近に採集され、飼育維持されているサンプル（東広島市豊栄町、世羅郡安田）も実験に供した。

成体サンプルについては、その足指の先 5mm 程度を採取し、後述の DNA 抽出に供した。しかし、オタマジャクシについては尾の先を同様に採取した（卵塊についてはオタマジャクシまで発生させて採取した）。また、そのような集団については、同じ親からの子孫をサンプリングしてしまうことを防ぐため、出来るだけ違う卵塊あるいは、発生ステージの異なるオタマジャクシから採集した。最終的に地点及び年代の異なる 116 個体のサンプリングを行った（表 1）。DNA 抽出については、NucleoSpin® Tissue (Macherey & Nagel)を用いて行い、最終的に 50µl の水溶液とした。

マイクロサテライト遺伝子座における遺伝子型の決定

本研究では遺伝的多様性の比較を行うにあたり、マイクロサテライト遺伝子を利用した。マイクロサテライト遺伝子は他の中立領域に比べて変異速度が大きく、集団内の遺伝的多様性を反映しやすい。今回は Koizumi et al. (2009)により単離されたニホンアカガエルのマイクロサテライト遺伝子のうち、最も多型

性の高い *Raja02*、*Raja03*、*Raja07*、*Raja12*、*Raja16*、*Raja18* の計 6 つのマイクロサテライト遺伝子を用いた。

PCR 及び、電気泳動による遺伝子型の決定については、おおよそ Koizumi et al. (2009)に従ったが、今回は、PCR 試薬として EmeraldAmp® MAX PCR Master Mix (Takara)を用いて、次の 10µl の反応液を調整した。EmeraldAmp® 5µl、5µM forward primer 0.1µl、10µM reverse primer 0.2µl、5µM M13(-21) fluorescent primer 0.1µl、鋳型 DNA (サンプル由来のゲノム DNA) 1µl、超純水 3.6µl。これらの反応液を、95°C 3 分、30 回の第一 PCR サイクル (95°C 30 秒、56°C 30 秒、72°C 30 秒)、8 回の第二 PCR サイクル (95°C 30 秒、53°C 30 秒、72°C 30 秒)、72°C 7 分の反応サイクルによってそれぞれの遺伝子座を増幅した。その後、各サンプルの 6 つの遺伝子座それぞれの PCR 産物を混合し、キャピラリーシークエンサー 3130xl(Life Technologies)での電気泳動を行った。得られたマイクロサテライトの PCR 断片長については、GeneMapper® 4.0 (Life Technologies)を用いて遺伝子型を決定した。まず、これら遺伝子型については、Genepop 4.2 (Rousset 2008)を用いて、ハーディー・ワインベルグ平衡からの逸脱及び、連鎖不平衡の検出を試みた。

ハーディワインベルグ平衡とは、集団内の交配のパターンが完全にランダムであり、かつ遺伝子座に自然選択が働かない場合に、対立遺伝子の頻度が一定になるという法則である。この法則から逸脱が見られる場合には、遺伝子型の決定に人為的なミス、あるいは集団内に遺伝的に異なる個体が存在する可能性があるために、上記ソフトウェアを用いた統計的な検定を行った。また、連鎖不平衡とは、物理的に遺伝子座が染色体上で近接している場合など、何らかの要因で二つの遺伝子座間での対立遺伝子の出現頻度に相関がある状態である。このような場合、解析結果にバイアスが生じる可能性があるため同様に検定を行った。

その後、さらに集団遺伝解析ソフト Genalex v6.5 (Peakall and Smouse, 2012)を用いて、以下の指標について比較・考察を行った。

観察ヘテロ接合度 (H_0) : 各集団の全個体、全遺伝子座における、ヘテロ接合体の割合の平均値。

期待ヘテロ接合度 (H_E) : それぞれの遺伝子座において、ハーディー＝ワインベルグの法則が成立していると仮定して、対立遺伝子頻度からヘテロ接合度を計算したもの。

$$H_E = 1 - \sum p_i^2$$

(ただし、 p_i は i 番目の対立遺伝子頻度。)

アリル数 (A) :	各集団の全個体、全遺伝子座において観察された対立遺伝子数の平均値。
有効アリル数 (A_E) :	各遺伝子座における対立遺伝子頻度に基づいて、アリル数を補正した値。サンプル集団のサイズ差に影響を受けにくい。 $A_E = 1/\sum p_i^2$
固定指数 (F_{ST}) :	集団間の遺伝的距離 (= 違い) を表す指標。実際には、2つの集団を1つの集団として考えた際の $H_E (= H_S)$ と、それぞれの集団を分けた際の $H_E (= H_T)$ との間のズレの大きさを計算する。値が大きいほど集団が遺伝的に離れていることを示す。 $F_{ST} = 1 - H_S/H_T$

これらの指標のうち、 H_0 、 H_E 、 A 、および A_E は集団遺伝学的研究において、遺伝的多様性を表すものとして用いられる代表的な指標であり、これらの値が高い程、集団内の遺伝的多様性が高いとされる。また今回は遺伝的多様性とは別に、集団の遺伝的な違いについても、集団内の遺伝的多様性、及び生態系との関連があると考え、集団間の遺伝的分化の程度(F_{ST})と地理的距離との関係についても解析に加えた。

Ⅲ.結果

集団のサンプリング

広島大学内ビオトープ、鏡山公園、廿日市市飯田地区、江田島市江田島町切串地区の 6 か所について、採集を試みたところ、広島大学内ビオトープ、鏡山公園、江田島市江田島町切串、福津市手光については、それぞれ、20、8、20、6 個体の捕獲に成功した。一方、飯田地区においては、1990 年に採集記録があるものの、今回、複数回採集を試みたが、ニホンアカガエルは捕獲できず、その一方で、ニホンアカガエルと近縁でさらに生息域もよく似たヤマアカガエルの成体及びオタマジャクシが多く観察され、アカガエルはオタマジャクシも見られなかった。以上のことから、飯田地区については、ニホンアカガエルは絶滅したものと考えられた。

各集団内の遺伝的多様性

各集団における 6 つのマイクロサテライト遺伝子座それぞれの集団遺伝学的指標を表 2 に示す。PCR による増幅及び、キャピラリーシークエンサーを利用して遺伝子型を決定したところ、おおよそどの遺伝子座においても 95%以上遺伝子型を決定することに成功した。また、それぞれの遺伝子座においては、集団でも全集団の平均値では、6 つの遺伝子座のうちアリル数については *Raja16* が最も多く 8.4、観察ヘテロ接合度については *Raja12* が最も高く。一方、*Raja18* では、両者の値が最も低く、それぞれ 2.0 及び 0.463 となった。また、ハーディー・ワインベルグ平衡からの逸脱、連鎖不平衡について、各集団のそれぞれの遺伝子座について統計検定を行ったところ、統計的に有意な逸脱及び、不平衡は検出されなかった。

これらの各遺伝子座におけるデータを統合し、各集団における遺伝的多様性の各指標を導いた(表 3)。各指標について見ていくと、まず H_0 については、最高値は豊栄(2011)の 0.815、最低値は江田島(2013)の 0.409。次に H_E については、最高値は鏡山(1990)の 0.778、最低値は江田島(2013)の 0.577。さらに A については、最高値は鏡山(1990)の 8.333、最低値は二神山(2012)と豊栄(2011)の 4.667 となった。 A_E の最高値は鏡山(1990)の 6.286、最低値は江田島(2013)の 3.043 という結果になった。全体として、東広島市内の集団の値は高く、特に、広島大学(2013)、鏡山(1990)の値が高くなっていた。一方で江田島(2013)と吉和(1990)は顕著に低い値を示した。また、同じ場所で異なる年代に採集した鏡山の 2 集団について見ると、20 年以上前の集団である鏡山(1990)の方が、鏡山(2013)よりも全体的に大きな値を示した。

各集団間での遺伝的分化

各集団間での遺伝的分化の程度については、それぞれの組み合わせについて、 F_{ST} を求め（表 4）、さらに、地理的距離と遺伝的分化の程度をグラフとして図 2 に示す。これらのデータから、全体的にはおおよそ各集団間の遺伝的分化の程度は地理的距離が離れるに従い大きくなる傾向にあることが分かった。東広島市内の集団についてみると、遺伝的距離は小さな値となり他の集団間と比べて、遺伝的に非常に近縁な集団であることが分かった。しかしながら、例外的に、最も地理的距離が離れた福岡県の福津(2013)の集団と他集団との遺伝的分化の程度は、地理的距離の割に小さくなる傾向にあった。

IV. 考察

東広島内集団と他集団との遺伝的多様性の差異について

集団内の遺伝的多様性を示す値について、東広島市内の集団は平均して他の集団よりも高い遺伝的多様性を示した。他の集団については、世羅(2006)、福津(2013)の集団が東広島の集団と同程度の多様性を示すのみで、江田島(2013)と吉和(1990)において各指標の値が低く、遺伝的多様性が小さい（表 3）。先に述べたように、遺伝的多様性と集団の大きさ及び、個体数は相関関係にあるとされている。したがって、東広島市内の集団は他の集団よりも、集団サイズが大きく、多数のニホンアカガエルが生息していることが考えられる。

ここで、江田島集団において、江田島の集団において個体群が小さい要因を考えてみると、逆説的に東広島集団の集団が大きい原因が見えてくる。江田島は島という閉ざされた環境であり、元来、陸域面積が小さい。そのため、ニホンアカガエルが生息できる面積も小さく、個体数も少ないと考えられる。また、また海によって隔てられており、他の集団から移動してくる個体もほとんどいないと考えられる。これによって江田島の集団はほぼ孤立した状態になり、小集団化に拍車を掛けていると思われる。

その一方で、東広島市は、中国地方の山間部と平野部の中間地点に位置し、人にとっても交通の要所となるような場所である。また山を背にして田園が続く、ニホンアカガエルの生息には適した土地が広がっている。実際、東広島市内の集団間の遺伝距離（表 4、図 3）を見てみると、各集団間の遺伝的距離は他の集団よりも近く、ある程度、集団間での個体の流入があることをうかがわせる。このことは、陸域の繋がった場所に位置する世羅と吉和の集団においても同様のことが言える。しかしながら、吉和(1990)の集団は山間部に位置するにも関わらず、江田島に続いて遺伝的多様性が低い値となっていた。

吉和集団の遺伝的多様性の低下及び絶滅の可能性、またその原因について

吉和集団については、今年度に個体の採集を数度に分けて試みたものの、ニホンアカガエルの存在を全く確認できなかった。そのため、1990年に採集されたサンプルを解析に用いたが、その結果、多くの値において江田島に続く低い値を示した。採集地点である吉和町飯田地区は山間部にある集落で、ニホンアカガエルの繁殖条件が整っているように思える。それにもかかわらず、こういった結果となったのは非常に意外な結果であった。結果を純粹にとらえれば、1990年の段階において、吉和集団は江田島集団と同程度、集団が小さく、正確な時期は分からないが、今年度になるまでには既に絶滅していたと考えられる。また、今年度の調査では、ニホンアカガエルが見られなかった代わりに、ヤマアカガエルが多くみられた。ヤマアカガエルはニホンアカガエルと同じ、*Rana* 属（アカガエル属）に属するカエルで、体長や生息環境も良く似たカエルである。生息環境を同じくするということは、そこでの餌資源の奪い合いや個体同士の捕食など、種間で競争する関係になる。したがって、最終的にはニホンアカガエルはヤマアカガエルに生息環境を奪われ、絶滅したと考えられる。

しかし、それだけでは、これまで集団が持続してきたことの説明が付かない。この点について、推論ではあるが、我々は耕作法の変化がニホンアカガエルの絶滅へ向かわせたきっかけではないかと考えている。最近では、米の収穫量を上げるために様々な革新が行われるが、その中に中干しというものがある。これは収穫前に一度田干しを行うというもので、この際に水田の水が全く無くなってしまうため、水辺の生物に大きな影響が出るのが指摘されている。こういったものに代表される耕作法の変化が、吉和のニホンアカガエル集団に徐々に影響を与え、最終的にヤマアカガエルとの競争に負ける形で絶滅状態を引き起こした可能性がある。

このような耕作法の変化が、東広島においては実際にはどのような状況であるのか、本研究では調査を行っていない。しかし、中干しに限らず、農薬の使用などによっても、オタマジャクシを見なくなったという報告もある。したがって、今後もニホンアカガエルをはじめとして、両生類の生息状況の調査を通じて、農業活動の環境に対する影響を調べていく必要があると考えられる。

東広島市内の集団間における遺伝的多様性について

東広島市内の5集団では、どの集団においても期待ヘテロ接合度が高く、特に広島大学(2013)、鏡山(1990)の集団が各指標で高い値を示した。豊栄(2011)、二神山(2012)の集団は有効アレル数において値が若干低い傾向にあるが、これらについてはサンプルが飼育集団に由来することが影響しているためであろう。

具体的に、広島大学周辺にニホンアカガエル個体が多く生息する生息できる要因を考えてみると、鏡山周辺に水田地帯が広がり、また広島大学構内ビオトープを含め年中通して水場が多く存在するなど繁殖に適した環境が整っていることが挙げられる。広島大学や鏡山公園を含む鏡山区では高い多様性を維持できる環境がある程度整っていると言える。

しかし一方で、鏡山公園の現生集団と 20 年前の過去の集団とを比較すると、ヘテロ接合度は鏡山(2013)の集団は各指標で鏡山(1990)よりも低い値を示し、時間の経過に伴う多様性の減少が見受けられる。この結果がサンプリングの誤差でないかどうかは今後の検証の余地があるが、データを素直に読みとれば、若干、集団の縮小傾向があることになる。実際、二神山では、周囲にゴルフ場等の施設が存在し、広島大学周辺では、田や野池を埋め立ててマンションなどが林立している。東広島市内では吉和集団のように、差し迫って絶滅の可能性はないと言えるだろうが、現在のテンポで環境改変が進み、生息適地が奪われれば、ニホンアカガエルの個体数減少が始まることは間違いないように思われる。

V. 結語・今後の展望

東広島市内では、鏡山区周辺地域で特にニホンアカガエルの遺伝的多様性が大きく、総合的に見ると、東広島市内のニホンアカガエル集団は他の地域よりも比較的に遺伝的多様性に富んでおり、集団内の遺伝的多様性を維持できる良い環境が残っていると言える。ただし、ニホンアカガエルは、自然環境のみならず、人の手が加わった里山環境にも依存する種である。吉和の集団で見られたように、表面的には環境が変化していないように見えても、個体群の減少、あるいは絶滅が引き起こされることもある。東広島市内においても、鏡山集団において過去の集団から若干の遺伝的多様性の減少が見られたことを考えると、今後ともニホンアカガエルの遺伝的多様性を維持し得るほどの自然環境を維持できるかどうかは一つの問題である。環境影響の少ない開発計画の打ち立てや、両生類をはじめとして様々な生物の繁殖場となる水田を含む環境整備などが求められる。また、本研究で得た知見をもとに以下のようなさらなる研究を行うことで、東広島の環境が生物に対していかなる影響を与えるものかを詳しく突き詰めていくことができると考える。

- ・何年後かに今回のサンプル集団の採集地と同じ地点で同様の調査を行い、経年の遺伝的多様性の変化を調査する。
- ・さらにサンプル集団の採集地点を増やして同様の調査を行う。

- ・今回用いたニホンアカガエルだけでなく、他の種でも同様の調査を行う。

このような遺伝マーカーを用いた研究調査は、従来の生息状況のみの調査よりも多くの情報を提供し、環境保全方法の見直しや改善、新規導入などに繋がるはずである。本研究がその一つの足掛かりとなれればと願う。

VI. 参考文献・URL

- Koizumi, N., Watabe, K., Mori, A., & Takemura, T. (2009). Isolation and characterization of 19 polymorphic microsatellite DNA markers in the Japanese brown frog (*Rana japonica*). *Molecular Ecology Resources*, 9(1), 248–50.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288–295.
- Rousset, F. (2008). genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1), 103–106.
- 東広島市企画振興部企画課編 『東広島市シティプロモーション戦略プラン』
東広島市 2011

Ⅶ. 図表

図 1 採集地点の様子



A: 広島大学構内理学部付近のビオトープ*

B: 鏡山公園内サンプリング地点*

C: 二神山周辺サンプリング地点*

*2014年1月撮影。

図 2 集団間の地理的距離と遺伝的分化度との関係

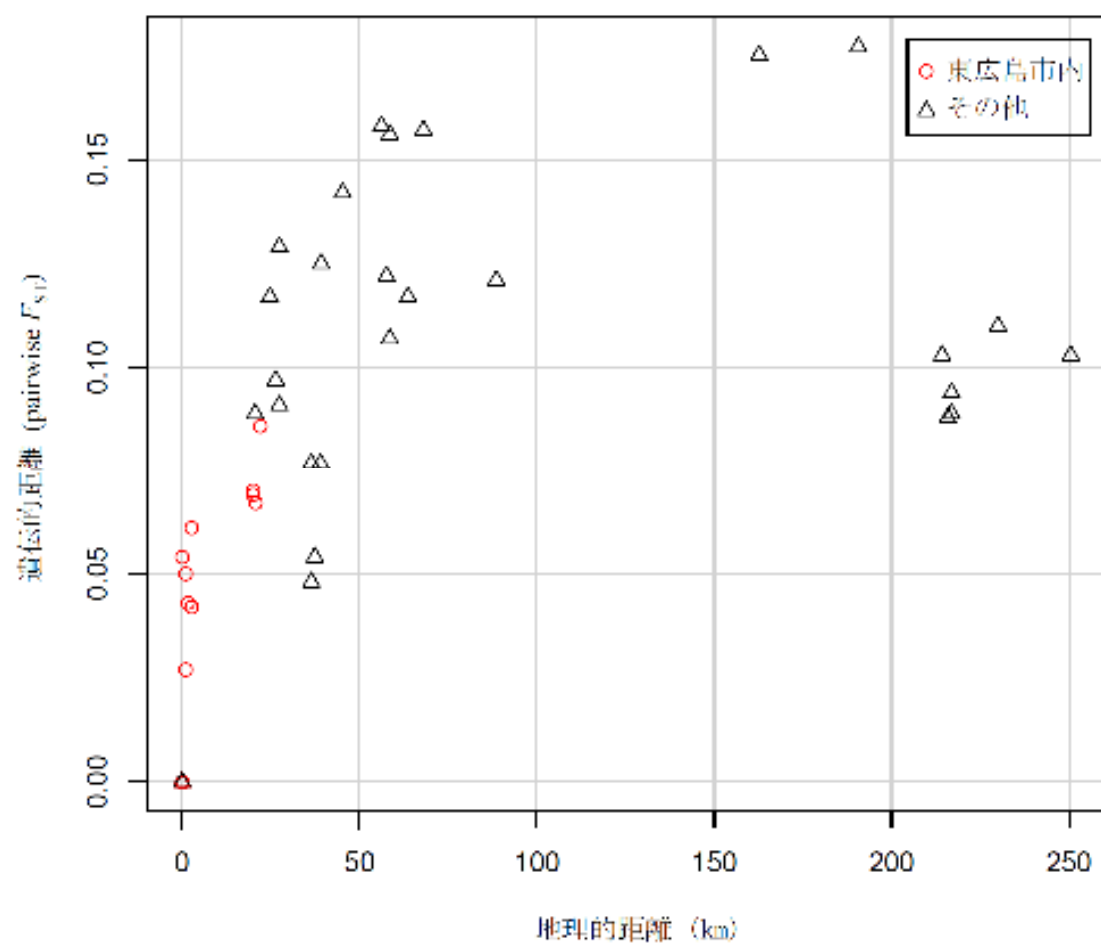


表 1 本研究において採集したニホンアカガエル個体群

集団名 [採集年]	採集場所	緯度・経度	サンプル数	備考
広島大学 [2013]	東広島市鏡山（広島大学構内理学部付近のビオトープ）	北緯 34.402885 東経 132.716112	成体 20 匹	
鏡山 [2013]	東広島市鏡山（鏡山公園）	北緯 34.406803 東経 132.726328	成体 8 匹	
鏡山 [1990]	東広島市鏡山（鏡山公園）	北緯 34.406803 東経 132.726328	成体 10 匹	
二神山 [2012]	東広島市西条町田口（二神山）	北緯 34.396154 東経 132.700079	亜成体 20 匹	二つの卵塊に由来する個体。
豊栄 [2011]	東広島市豊栄町下別府	北緯 34.574536 東経 132.805241	成体 4 匹	
吉和 [1990]	広島県廿日市市吉和	北緯 34.416885 東経 132.088879	成体 10 匹	
世羅 [2006]	広島県世羅郡安田	北緯 34.626604 東経 133.020651	成体 18 匹	2006 年に採集した個体 3 ペアの子個体。
江田島 [2013]	広島県江田島市江田島町切串	北緯 34.271316 東経 132.477291	成体 8 匹 幼体 12 匹	
福津 [2013]	福岡県福津市手光	北緯 33.7907682 東経 130.493995	亜成体 6 匹	

表 2 各集団における各遺伝子座の基礎的データ

	広島大学[2013]			鏡山[2013]			鏡山[1990]			二神山[2012]			豊栄[2011]			吉和[1990]			世羅[2006]			江田島[2013]			福津[2013]		
	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H</i> ₀
<i>Raja02</i>	20	7	0.800	8	7	0.625	10	9	0.900	20	6	0.850	4	6	1.000	10	4	0.600	18	7	0.778	20	5	0.600	6	4	1.000
<i>Raja03</i>	20	11	1.000	8	9	0.625	10	9	0.800	20	3	0.500	4	4	0.750	6	4	0.333	18	8	0.944	20	11	0.900	6	6	0.333
<i>Raja07</i>	20	7	0.550	8	4	0.750	10	9	0.600	20	5	0.650	4	6	0.750	9	9	0.667	17	5	0.353	18	5	0.056	6	6	0.500
<i>Raja12</i>	19	9	0.947	7	5	1.000	10	9	0.600	15	5	1.000	4	5	1.000	7	6	0.571	14	8	1.00	20	8	0.550	6	9	1.000
<i>Raja16</i>	19	10	0.842	8	10	0.750	9	12	0.667	20	6	0.850	4	5	0.750	10	9	0.600	18	10	0.833	20	9	0.350	6	5	0.333
<i>Raja18</i>	20	3	0.750	8	2	0.000	10	2	0.500	18	3	0.444	4	2	0.750	10	1	0.000	18	2	0.722	20	1	0.000	6	2	1.000
平均値	19.7	7.8	0.815	7.8	6.1	0.625	9.8	8.3	0.678	18.8	4.7	0.716	4.0	4.7	0.833	8.7	5.5	0.462	17.2	6.7	0.772	19.7	6.5	0.409	6.0	5.3	0.694
平均																											
<i>Raja02</i>	12.9	6.1	0.795																								
<i>Raja03</i>	12.4	7.2	0.687																								
<i>Raja07</i>	12.4	6.2	0.542																								
<i>Raja12</i>	11.3	7.1	0.852																								
<i>Raja16</i>	12.7	8.4	0.664																								
<i>Raja18</i>	12.7	2.0	0.463																								
平均値	12.4	6.2	0.667																								

N: 遺伝子型を決定できた個体数、*A*: 検出された対立遺伝子の数、*H*₀: 観察ヘテロ接合度

表 3 各集団における遺伝的多様性の指標と数値

	H_0	H_E	A	A_E
広島大学(2013)	0.815	0.759	7.833	5.018
鏡山(2013)	0.625	0.728	6.167	4.481
鏡山(1990)	0.678	0.778	8.333	6.286
二神山(2012)	0.716	0.693	4.667	3.704
豊栄(2011)	0.833	0.703	4.667	3.751
吉和(1990)	0.462	0.586	5.500	3.771
世羅(2006)	0.772	0.744	6.667	4.751
江田島(2013)	0.409	0.577	6.500	3.043
福津(2013)	0.694	0.708	5.333	3.982
平均値	0.667	0.697	6.185	4.309

注：各指標における最高値を で、最低値を で色付けしている。

表 4 各集団間の遺伝的分化の程度(pairwise F_{ST})

	広島大 (2013)	鏡山 (2013)	鏡山 (1990)	二神山 (2012)	豊栄 (2011)	吉和 (1990)	世羅 (2006)	江田島 (2013)	福津 (2013)
広島大学(2013)	0.000								
鏡山(2013)	0.050	0.000							
鏡山(1990)	0.027	0.054	0.000						
二神山(2012)	0.043	0.061	0.042	0.000					
豊栄(2011)	0.067	0.070	0.069	0.086	0.000				
吉和(1990)	0.122	0.156	0.107	0.158	0.157	0.000			
世羅(2006)	0.054	0.077	0.048	0.077	0.089	0.121	0.000		
江田島(2013)	0.097	0.129	0.091	0.117	0.142	0.125	0.117	0.000	
福津(2013)	0.088	0.094	0.089	0.103	0.110	0.175	0.103	0.177	0.000