

氏 名(本籍)	小 <sup>こ</sup> 林 <sup>ばやし</sup> 正 <sup>まさ</sup> 裕 <sup>ひろ</sup>
学位の種類	博 士 (農 学)
学位記番号	農 博 第 4 7 8 号
学位授与年月日	平 成 6 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研究科専攻	東北大学大学院農学研究科 (博士課程) 水産学専攻
学位論文題目	アワビにおける量的形質の遺伝学的研究

論文審査委員(主査)	教 授 藤 尾 芳 久
	教 授 大 方 昭 弘
	教 授 森 勝 義

# 論文内容要旨

## 序論

水産生物の育種は飼育することに始まり、それを通じて選択、改良が行われることになる。選択の目標や改良を行うには、有用形質の把握とその遺伝子支配を明らかにする必要がある。しかし、産業上重要な成長や成熟、生残などの形質と遺伝子または遺伝子群との対応を的確にとらえた研究は少ない。そのため、水産生物の育種が困難となっている。

生物個体の形質は、個体間の差異が不連続で階級によって分割が可能である質的形質と、個体間で連続的に変異する量的形質に分けられる。体長、体重、成長率、孵化率、生残率などは後者に含まれる。この量的形質は微小な効果を持つ多くの微働遺伝子によって支配されていると考えられており、関与している遺伝子数が多く、しかも遺伝子1個の効果が環境要因の影響と比較して極めて小さいために、遺伝子1個当たりの効果を独立に検出することは不可能である。しかし、量的形質の中には産業的に重要な経済形質が多く含まれているため、量的形質の遺伝要因を推定できなければ生物生産のための育種は不可能である。遺伝要因を推定する方法に遺伝率がある。遺伝率は集団中の変異のどれだけが遺伝要因であるのかを示す値で、選択育種を行う上での有効性の指標となる。しかし、遺伝率の推定には多くの飼育施設と労力を必要とし操作も煩雑であるため、選択育種を行う上でより簡便な遺伝要因の推定法が現場としては必要となる。

アワビは我が国沿岸海域で採集される貝類の中で産業的に重要な貝類の1つである。増養殖技術の発展に伴って、人工種苗の生産と放流が盛んに行われるようになった。近年、優良アワビの生産が望まれているが、そのためには量的形質の遺伝要因を明らかにし、その結果に応じた育種を考える必要がある。

本研究は、アワビの量的形質の特徴を把握し、量的形質における遺伝要因と環境要因の影響を明らかにし、遺伝要因を定量化することを目的とした。

## 第1章 エゾアワビおよびクロアワビ天然貝の量的形質の把握と特徴

産業的に重要なアワビにはエゾアワビとクロアワビあり、それらは形態によって明確に区別できないが、採集地によって形態に差異があることと、藤尾ら(1989)が両者のアイソザイム分析から求めた平均遺伝的距離によって両者が地方品種レベルの分化であることを示したことから、両者をアワビとして一括して取り扱うことにした。アワビ天然貝の量的形質の特徴を把握するために、殻長、殻幅、殻高、全重量、生肉重量、殻重量、殻長比、殻幅比、殻高比、全

- 密度、生肉密度、殻密度、身入り、肥満度の14形質を調べた。その結果、
- 1) アワビの量的形質の基準値を設定するために、三陸産エゾアワビ天然貝を用いて殻長に対する各形質の回帰線を求めた。その結果、13項目の形質は成長に関連した形質第1グループ(殻幅、殻高、全重量、生肉重量、殻重量)、殻のプロポーションを表す形質第2グループ(殻長比、殻幅比、殻高比)、重量に関する相対成長を表す形質第3グループ(全密度、生肉密度、殻密度、身入り、肥満度)に大別して、比較するのが良いことがわかった(表1)。
  - 2) 基準値を用いて日本各地で採集されたアワビ天然貝を比較したところ、太平洋側と日本海側での形質の違いは、殻高、全重量、生肉重量、殻重量、殻長比、殻高比、全密度、生肉密度、殻密度、肥満度で認められた。また、太平洋側、日本海側ともに殻のプロポーションを表す形質第2グループの殻長比、殻幅比、殻高比で同じ方向の地理的勾配が認められた(表2)。従って、エゾアワビとクロアワビは亜種ではなく地方品種の分化程度であり、採集地間で殻形態が連続的であることが示された。

## 第2章 放流再捕貝の量的形質の特徴

放流再捕貝を用いて親貝の起源と生育海域との関係を明らかにするために、放流再捕貝と天然貝を定性的に比較した。その結果、

- 1) 同一海域で採集された天然貝と放流再捕貝は形態的に非常によく似た特徴を示した。しかし、形質グループごとに有意差のみられた組合せ数をみると、形質第1、第2グループは比較的有意差がでにくいのに対し、形質第3グループは有意差がしやすい傾向があった(表3)。これは形質グループによって遺伝要因と環境要因の影響の大小が異なることを示唆している。
- 2) 本来クロアワビが生息する海域にエゾアワビを放流した場合の量的形質の差異は、親貝の起源が同じで生息海域が異なる組合せで13形質中10形質で有意差がみられたのに対し、親貝の起源が異なり生息海域が同じ組合せでは13形質中5形質で有意差がみられたただけであった(表4)。さらに形質グループごとにみると、形質第1グループでは親貝の起源が同じで生息海域が異なる組合せでは5形質中4形質で有意差がみられたのに対し、親貝の起源が異なり生息海域が同じ組合せでは5形質中有意差のみられた形質はなかったことから、形質第1グループは遺伝要因よりも環境要因の影響が強い形質グループであると考えられる。形質第2グループでは親貝の起源が同じで生息海域が異なる組合せでは3形質中2形質で有意差がみられたのに対し、

親貝の起源が異なり生息海域が同じ組合せでは3形質中2形質で有意に異なっていたことから、形質第2グループは遺伝要因の影響がみられた形質グループであると考えられる。形質第3グループでは親貝の起源が同じで生息海域が異なる組合せでは5形質中4形質で有意差がみられたのに対し、親貝の起源が異なり生息海域が同じ組合せでは5形質中3形質で有意差がみられたことから、形質第3グループは遺伝要因の影響がみられる形質グループと考えられる。

### 第3章 人工種苗における質的形質と量的形質の生産ロットによる変動

人工種苗の生産ロットによる質的形質 ( $Pgm-1$ アイソザイム遺伝子) の変動と量的形質 (形質第2、第3グループ) の変動との関係を調べた。その結果、

- 1) 表5に示すように、 $Pgm-1$ アイソザイム遺伝子頻度の変動は天然貝の採集ロット間よりも人工種苗の生産ロット間で大きかった。これは種苗生産時に使用する親貝の個体数が天然集団に比べて非常に小さいことによる遺伝子の抽出誤差によって引き起こされると考えられる。また、天然貝と人工種苗のロット間の平均遺伝子頻度を比較すると、すべての対立遺伝子で有意差が認められなかったことから、人工種苗全体を1つの集団としてみた場合、遺伝的組成が天然集団と同じであることを示し人工種苗の親貝が天然集団から無作為に抽出されていたことを意味している。量的形質の変動は形質第2グループではいずれの形質においても天然貝よりも人工種苗で変動は小さいのに対し、形質第3グループでは殻密度を除いて天然貝よりも人工種苗で大きな変動を示した。このことは、形質第3グループの量的形質が遺伝要因の影響をより強く受けていることを示唆している。
- 2) 人工種苗の生産ロットの中で特に身入りが悪いロットがみられたので、その要因を明らかにするために、各ロットの身入りの平均値と変異係数 (CV)、生肉密度の平均値とCV、殻密度の平均値とCVの関係を調べた (図1)。その結果、身入りの平均値が低いロットほど分散が大きく、身入りの平均値が高いロットほど分散が小さい傾向が認められた。生肉密度も身入りと同様に、平均値が低いロットほど分散が大きく、平均値が高いロットほど分散が小さい傾向が認められた。これは有害劣性遺伝子のホモ接合化によると考えられた。しかし、殻密度は相関がなく、ほぼ一定値を示したことから、身入りが悪くなるのは軟体部の成長が悪いためであることが示唆された。

#### 第4章 エゾアワビ人工種苗を用いた量的形質の遺伝率の推定

遺伝要因を定量化するために、人工種苗ロットを用いて分散分析による広義の遺伝率を求めた。その結果、

- 1) 雌雄1:1の交配により生産された人工種苗における日間成長量の遺伝率は0.358、雄3個体雌4個体の交配により生産された人工種苗の日間成長量の遺伝率は0.352でほぼ同じであった。このことは、雌雄数個体の交配により生産された人工種苗を用いても分散分析により遺伝率が推定できることがわかった。
- 2) エゾアワビ人工種苗18生産ロットを用いて量的形質の遺伝率を推定したところ(表6)、殻のプロポーションを表す形質第2グループにおいては殻長比で0.198、殻幅比で0.164、殻高比で0.355であった。重量に関する相対成長を表す形質第3グループにおいては全密度で0.453、生肉密度で0.537、殻密度で0.323、身入りで0.616、肥満度で0.569と殻密度を除いて形質第2グループと比べて非常に高い遺伝率を示した。特に産業的に重要な経済形質である身入りと肥満度で高い値を示した。以上のように同じサンプルを用いて複数の形質の遺伝率を推定することによって、量的形質の遺伝要因の相対的影響の大小を推定することができた。

#### 総合考察

本研究で得られた知見をもとに、現在行われているアワビの生産における育種へのアプローチについて考察する。図2に示すように、現在行われているアワビの生産はまず天然集団から親貝を採集し、少数の親貝を用いて人工種苗を生産している。これらの人工種苗は放流サイズまで飼育された後、天然環境へ放流される。また、近年では放流サイズ以後の個体も陸上施設で飼育が試みられている。そこで本研究の結果から、

- 1) 人工種苗放流においては、有害遺伝子を除去するために有害遺伝子の存在が認められた生産ロットは放流しないことと、天然集団の遺伝的組成あるいは遺伝的変異性を維持するために、親貝の異なる多数の生産ロットを放流することが重要である。
- 2) 陸上飼育による生産においては、身入りや肥満度などの遺伝率の高い形質に関して優良な生産ロットを選択する。その中から優良な親貝同士を交配させて種苗生産を行う選択育種を数世代行うことによって、優良アワビが生産できると考えられる。

表1 三陸産エゾアワビ天然貝で設定した各形質の基準値

グループ	形質 (Y)	殻長 (X) との関係	相関	傾き	バラツキ*
1	殻幅	$Y = 0.693X + 0.096$	有	有	小
	殻高	$Y = 0.240X + 0.269$	有	有	大
	全重量	$Y = 1.59 \times 10^{-4} X^{2.96}$	有	有	大
	生肉重量	$Y = 8.78 \times 10^{-5} X^{3.01}$	有	有	大
	殻重量	$Y = 8.47 \times 10^{-5} X^{2.82}$	有	有	大
2	殻長比	$Y = 0.517$	無	無	小
	殻幅比	$Y = 0.357$	無	無	小
	殻高比	$Y = 0.126$	無	無	大
3	全密度	$Y = 0.835$	無	無	大
	生肉密度	$Y = 0.562$	無	無	大
	殻密度	$Y = 0.273$	無	無	大
	身入り	$Y = 66.86$	無	無	小
	肥満度	$Y = 13.89$	無	無	大

\* : CVが10.0%以上を大、10.0%未満を小とした

表2 各地で採集されたアワビ天然貝の特徴

比較対象	形質名
太平洋側 > 日本海側	殻高、全重量、生肉重量、殻重量、殻高比 全密度、生肉密度、殻密度、肥満度
太平洋側 < 日本海側	殻長比
太平洋側 ≒ 日本海側	殻幅、殻幅比、身入り
太平洋側 北 > 南	殻長比、殻高比 殻高
太平洋側 北 < 南	殻幅比 殻幅、殻重量
日本海側 北 > 南	殻長比、殻高比 生肉密度、身入り
日本海側 北 < 南	殻幅比 殻密度

表3 同一地点で採集された天然貝と放流再捕貝において有意差のあったロット間の組合せ数

グループ	形質	有意差のあった ロット間の組合せ数
1	殻幅	1 (0.250)
	殻高	0 (0.000)
	全重量	0 (0.000)
	生肉重量	2 (0.500)
	殻重量	1 (0.250)
2	殻長比	0 (0.000)
	殻幅比	0 (0.000)
	殻高比	2 (0.500)
3	全密度	2 (0.500)
	生肉密度	2 (0.500)
	殻密度	1 (0.250)
	身入り	1 (0.250)
	肥満度	1 (0.250)

天然貝と放流再捕貝の組合せ数 4  
( ) 内は出現頻度

表4 山形県小岩川で採集された天然貝、放流再捕貝と三陸産エゾアワビ天然貝、放流再捕貝の量的形質の比較

親貝の起源が同じで生息海域が異なる組合せ

グループ	形質	天然 三陸	再捕 小岩川	有意差*
1	殻幅	0.500	0.200	-
	殻高	0.500	0.055	+
	全重量	0.500	0.018	+
	生肉重量	0.500	0.109	+
	殻重量	0.500	0.000	+
4/5				
2	殻長比	0.517	0.528	+
	殻幅比	0.358	0.359	-
	殻高比	0.125	0.113	+
2/3				
3	全密度	0.798	0.764	+
	生肉密度	0.566	0.570	-
	殻密度	0.232	0.194	+
	身入り	70.8	74.5	+
	肥満度	13.3	11.1	+
4/5				
有意差のあった形質数				10/13

親貝の起源が異なり生息海域が同じ組合せ

グループ	形質	天然 小岩川	再捕 小岩川	有意差*
1	殻幅	0.459	0.200	-
	殻高	0.035	0.055	-
	全重量	0.012	0.018	-
	生肉重量	0.047	0.109	-
	殻重量	0.000	0.000	-
0/5				
2	殻長比	0.528	0.528	-
	殻幅比	0.365	0.359	+
	殻高比	0.107	0.113	+
2/3				
3	全密度	0.756	0.764	-
	生肉密度	0.548	0.570	-
	殻密度	0.208	0.194	+
	身入り	72.3	74.5	+
	肥満度	10.6	11.1	+
3/5				
有意差のあった形質数				5/13

\*: 有意水準5%で有意差があった場合を+  
有意水準5%で有意差がなかった場合を-

表5 エゾアワビ天然貝と人工種苗のロット間の  
Pgm-1遺伝子頻度と量的形質の変動

	天 然 <sup>*1</sup>		人工種苗 <sup>*2</sup>		天然と人工種苗の 有意差の有無 <sup>*3</sup>
	平均±標準偏差	CV	平均±標準偏差	CV	
Pgm-1遺伝子頻度					
A	0.071±0.032	45.07	0.030±0.051	170.00	-
B	0.255±0.059	23.14	0.259±0.214	82.63	-
C	0.641±0.074	11.54	0.633±0.193	30.49	-
D	0.032±0.030	93.75	0.076±0.127	167.11	-
E	0.001±0.002	200.00	0.002±0.004	200.00	-
形質第2グループ					
殻長比	0.516±0.007	1.36	0.535±0.005	0.93	+
殻幅比	0.357±0.006	1.68	0.354±0.004	1.13	-
殻高比	0.127±0.011	8.66	0.111±0.006	5.41	+
形質第3グループ					
全密度	0.793±0.053	6.68	0.841±0.091	10.82	-
生肉密度	0.563±0.049	8.70	0.571±0.093	16.29	-
殻密度	0.230±0.026	11.30	0.270±0.023	8.52	+
身入り	70.88±2.95	4.16	67.25±5.29	7.87	-
肥満度	13.48±1.20	8.90	11.60±1.50	12.93	+

\*1 : 三陸産エゾアワビ天然貝16ロット間の平均値とCV

\*2 : 三陸を起源とするエゾアワビ人工種苗18ロット間の平均値とCV

\*3 : 有意水準1%で平均値の差の検定を行ったときの有意差のあった場合を+  
有意水準1%で平均値の差の検定を行ったときの有意差のなかった場合を-



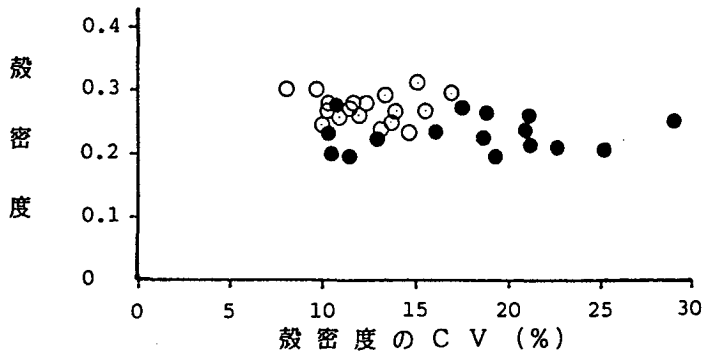
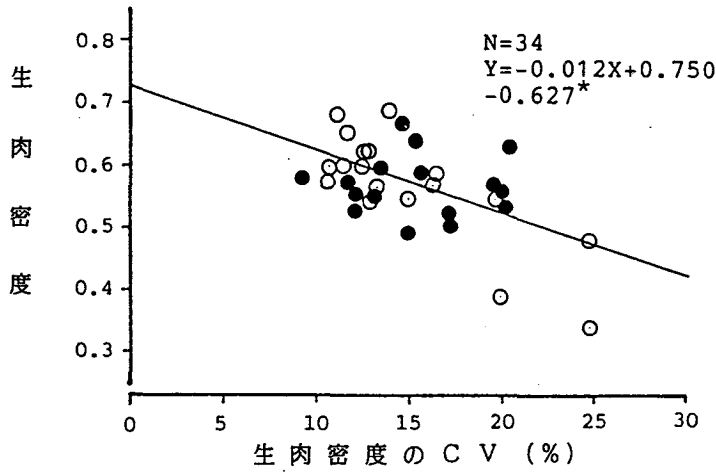
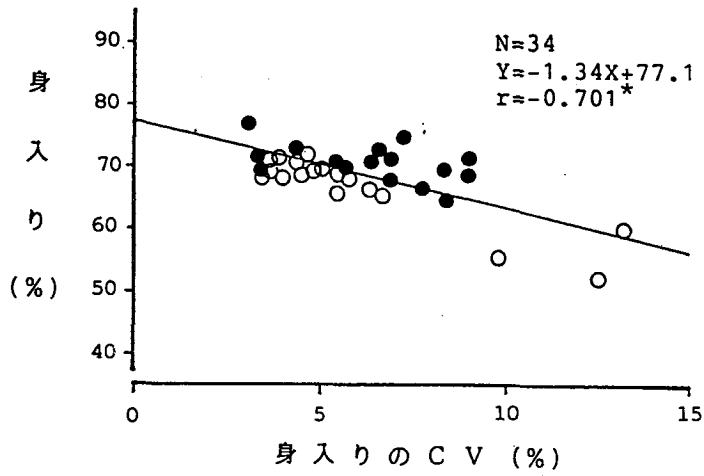


図1 エゾアワビ天然貝と人工種苗の量的形質の  
 平均値と変異係数(CV)との相関

- : 天然貝
- : 人工種苗

表6 エゾアワビ人工種苗の各量的形質で推定された広義の遺伝率 ( $h^2$ )

形質	遺伝分散 ( $\sigma_G^2$ )	環境分散 ( $\sigma_E^2$ )	遺伝率 ( $h^2$ )
形質第2グループ			
殻長比	0.000021	0.000085	0.198
殻幅比	0.000012	0.000061	0.164
殻高比	0.000033	0.000060	0.355
形質第3グループ			
全密度	0.007190	0.008693	0.453
生肉密度	0.007661	0.006605	0.537
殻密度	0.000519	0.001088	0.323
身入り	26.313364	16.402686	0.616
肥満度	2.009744	1.520727	0.569

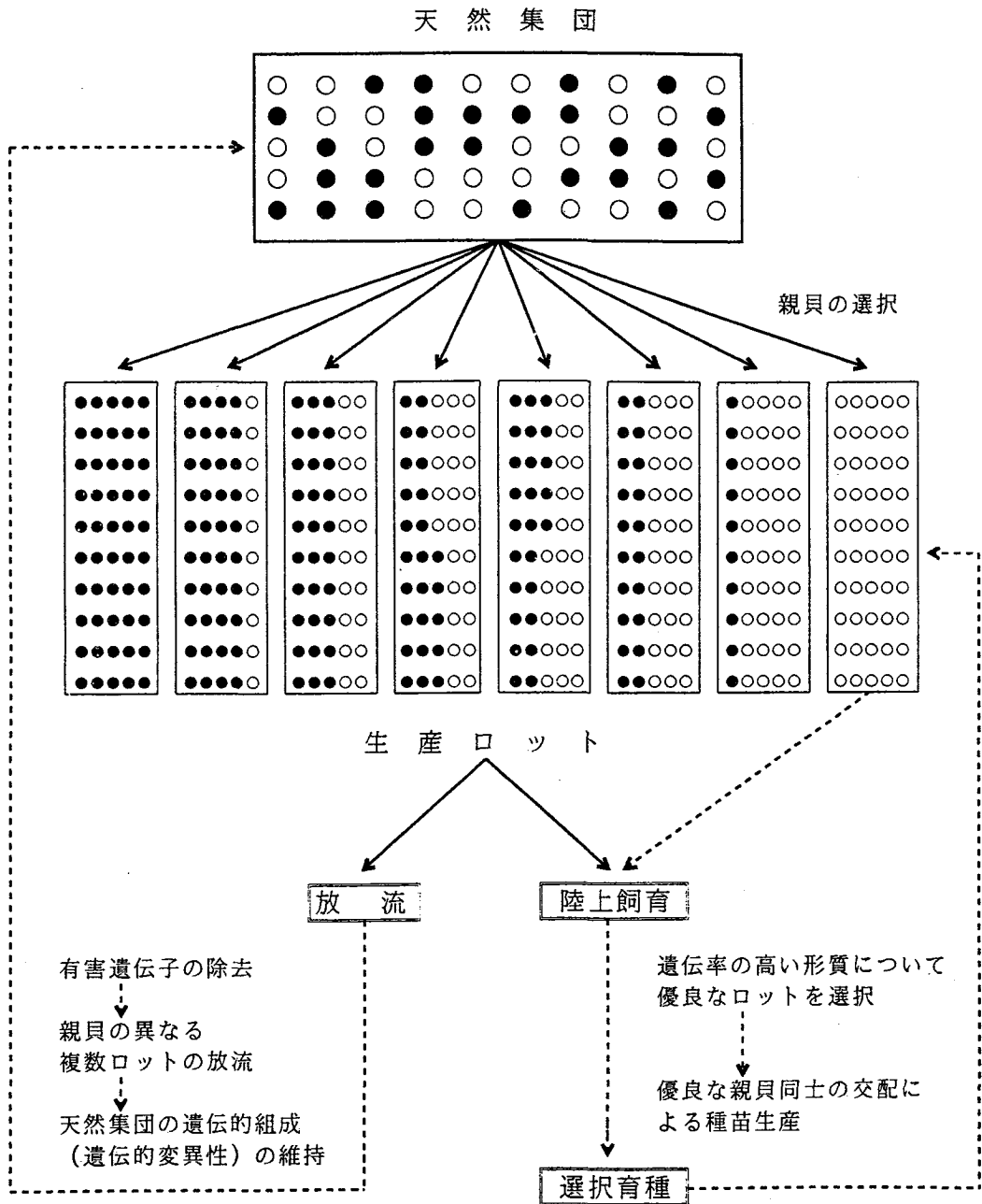


図2 現在行われているアワビの生産方法における育種へのアプローチ

## 論文審査の要旨

量的形質には成長や生残、あるいは形態など産業的に重要な経済形質が多く含まれている。量的形質は微少な効果を持つ多くの微動遺伝子によって支配されていることから、水産生物の量的形質の遺伝要因を推定することが難しく、育種への応用があまりなされていない現状である。

アワビはわが国の産業上重要な沿岸海域の貝類であり、人工種苗生産が盛んに行われている。また、近年優良なアワビの生産が望まれるようになり、アワビの量的形質の遺伝要因の解析が必要である。本研究はアワビの育種の観点に立ち、量的形質における遺伝要因を定量的に明らかにすることを目的として行われた。

本研究は、三陸産エゾアワビを対照としてアワビの量的形質の基準値を13項目について設定し、それらを成長関連形質、プロポーション関連形質、重量に関する相対成長形質の3つのグループに分けられることを示した。また、この基準値を用いて日本沿岸のエゾアワビとクロアワビの天然貝を比較した結果、両種の殻形態が連続的の変異を示し、地理的勾配があることを見いだした。次に放流再補貝を用いて親貝の起源と育成海域との関係を調べた結果、形質グループによって遺伝要因と環境要因の影響に大小があることを示し、プロポーション関連形質と重量に関する相対成長形質が遺伝要因の影響をよく反映していることを明らかにした。そこで人工種苗を用いてこれらの形質の生産ロットによる変動を調べ、遺伝子との対応が明確な質的形質であるアイソザイム遺伝子の変動とを比較した。その結果、重量に関する相対成長形質および質的形質の生産ロットによる変動が大きく、重量に関する相対成長形質で遺伝要因の影響が強いことを示した。また、それらの形質の変異係数の分布から、身入りの悪い生産ロットが劣性有害遺伝子のホモ接合化によることが示唆できた。さらに、遺伝要因を定量化するために人工種苗を用いて、遺伝要因の影響が認められた形質について分散分析によって遺伝率を推定している。その結果、プロポーション関連形質よりも重量に関する相対成長形質において高い遺伝率を示すことを明らかにした。これらの結果を総合してアワビの増養殖に対する育種学的観点から、放流に対する種苗生産と養殖に対する種苗生産の方法について考察を加えている。

本研究はアワビの量的形質に関する遺伝要因の定量化を天然貝、放流再補貝、人工種苗を用いて行い、量的形質の育種の可能性を示した。よって、博士（農学）の学位を授与するに十分な価値があると判断する。