アワビ類の育種の現状と将来

木島明博

東北大学大学院農学研究科(複合生態フィールド教育研究センター)

Current Studies on Genetics and Breeding Science in Abalone

Akihiro KIJIMA

Integrated Field Science Center, Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University

1. はじめに

アワビ類は東アジアにおいて古来より貴重な食料とされてきた。日本においてもその記録は奈良時代に遡り、熨斗鮑(のしあわび)などの縁起物や神事にも使われる高貴な生物である。また、万葉集にも登場し、有名な「伊勢の海人朝な夕なに潜つぐ鮑の片想いにして」でも知られ、江戸時代には俵物として中国に輸出されていた歴史を持つ。現在でも日本人にとっては寿司ネタとしてもなじみ深い水産動物である。

アワビ類とは軟体動物門・腹足綱・前鰓亜綱・古腹足目・ミミガイ科・ミミガイ属(*Haliotis*)に属する巻貝類の総称であり、世界で約70種、日本では9種2亜種が生息するとされている(日本近海産貝類図鑑)。このうち産業的に重要な種は暖流系アワビ類として大型となるクロアワビ(*Haliotis discus discus*)、マダカアワビ(*H. madaka*)、メガイ(*H. gigantea*)と小型のトコブシ(*H. diversicolor aquatilis*)、フクトコブシ(*H. d. diversicolor*)、そして日本では唯一の寒流系アワビ類で大型となるエゾアワビ(*H. discus hannai*)の4種と2亜種である。また、エゾアワビはクロアワビの寒冷地方型とも考えられている。

それらの中でエゾアワビ(図1、巻末のカラーページ参照)は、その経済的価値が高いことや沿岸の比較的浅い岩礁域に生息することから漁獲されやすく、近年顕著な資源量の減少が認められている。そのため、日本では天然における資源量の増加と安定漁獲を目的として、人為的に親貝を成熟させ、人工的に種苗を生産する技術の開発が1960年代から始められ、1980年代後半にはその技術がほぼ完成された。その成果は浮ら(1995)によって詳細にまとめられている。また、その技術は他種にも適用され、諸外国でも活用されている。

エゾアワビの生態学的、生理学的研究によって構築された親貝の養成(人為的催熟)技術や人工種苗生産技

術は、沿岸域における資源量(個体数)の増加ばかりではなく、陸上養殖施設におけるエゾアワビの完全養殖(生まれてから再生産までを人為管理下におく養殖)にも応用されるようになった。実際、中国では人工種苗を放流することなく完全養殖による生産が急速にのびてきている。

全生涯を人為管理下において生産する完全養殖の場合、自然界とは異なる環境において生産を上げなくてはならないことから、それに適した品種の作成が望まれる。一方、天然への種苗放流は、無意識のうちに自然集団(自然遺伝資源)の遺伝的組成の変化を引き起こす可能性があり、持続的生産のための集団の適正管理方法の確立が望まれる。従って、エゾアワビの生産にはこれまでの生理学的、生態学的研究に加えて遺伝育種学的研究が必要不可欠な段階になってきた。すなわち、遺伝的改良による新品種の作成(閉鎖系)と、自然における遺伝資源の改変をもたらさない(無意識選択を生じさせない)育種管理(開放系)である。このような遺伝育種学的研究の2方向性は水産生物の大きな特徴でもある(木島1994)。

以上述べてきたことから、「アワビの育種」が遺伝学を基盤とした生物の改良や系統の維持および自然遺伝資源の保全と考えるならば、育種の対象となるのは現在のところエゾアワビが中心になると考えられる。本ミニレビューはエゾアワビの遺伝育種学的研究の現状を紹介すると共に、これからのアワビの育種研究に

連絡先: 木島明博、東北大学大学院農学研究科沿岸生物生産システム学 〒986-2242 宮城県牡鹿郡女川町小乗浜向15 東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター (e-mail: a-kijima@mail.tains.tohoku.ac.jp)

ついて概説する。

2. エゾアワビの生物学的特徴と育種戦略

育種とは、目標となる形質(特徴)を持った生物あるいは生物集団を作成して維持するために、生物種が保有する遺伝的能力を制御することであると考えられる。また、育種技術とはその目標を達成するための遺伝的制御技術であり、生物の持つ生物学的特徴によって様々な方策が考えられる。従って、ある生物の育種を行う場合、対象生物の生物学的特徴を十分理解した上で育種目標を掲げ、それに至る育種戦略を立案して実行することになる。

エゾアワビの生物学的特徴を概略すると、本種は雌雄異体であり、東北地方太平洋沿岸では9月～10月にかけて海水中に放卵、放精を行い、体外受精によって繁殖する。卵の大きさは約300 μ m、産卵数は個体変異を含めて正確に数えられていないようであるが、数百万個は確実である。受精卵は水温20℃で約4日間幼生として浮遊した後、着底して稚貝となる。稚貝ははじめ付着珪藻を餌とするが、成長に従ってコンブなどの大型藻類を餌とするようになる。従って、エゾアワビは沿岸域の海藻が繁茂している浅瀬に生息している。一部の個体は2年(若小貝)で最初の産卵をするが、大部分は4年から5年で殻長6～8cm程度の成貝になり、生涯に数度の繁殖を行う。自然における寿命は不明だが、十数年は生存できると考えられている。

エゾアワビは飼育と繁殖技術が確立されたとはいえ、他の水産動物と同様に飼育の歴史は浅く、変異形質の記録や蓄積がなく、家系の繁殖記録もない。従って、特定の変異形質を持った系統や養殖品種などは全く確立されていない。また、変異形質の遺伝支配を解明した例も極めて少ない。一方、エゾアワビの生物学的特徴として陸上動物と際だって異なるところは、繁殖様式が放卵放精による体外受精であり、多産なことである。この特徴は、一腹仔の数が膨大であることから、同じ親個体の配偶子を用いて一世代で多数の交配区を同時に作成できることを意味する。従って、一腹仔で形質や遺伝変異の効率的分離が可能であり、多くの組み合わせを同時に作成して親の能力を一世代で判定できる利点がある。また、受精後の発生の観察が容易であるばかりではなく、卵や精子に対する人為的操作も容易となり、染色体操作による遺伝分析や形質の固定などに応用できる利点もある。反面、一家族が多量の「きょうだい」を産することから、近親交

図2. エゾアワビの育種戦略の概念

配が生じやすく、家系管理や個体管理がしにくい欠点もある。

このような特徴を持つエゾアワビの育種を効率的に行うには、集団の遺伝的組成を把握することや形質変異に対するマーカーアシスト育種を行うために遺伝標識を開発することが基盤として重要である。その上で、開放系と閉鎖系における育種戦略を構築する必要がある。すなわち、沿岸生態系(開放系)に人工種苗を放流し、遺伝資源の維持保全を行う育種管理に関しては、(1)自然集団の遺伝的変異性、繁殖構造、地理的遺伝的分化のなど集団構造の解明、(2)人工種苗集団と天然集団の遺伝的組成の比較、(3)人工種苗集団が天然集団に与える遺伝的影響の定量的定性的評価、(4)遺伝的組成の追跡調査と沿岸遺伝資源の保全生産方法の策定、を行う必要がある。一方、陸上養殖施設(閉鎖系)における養殖品種の開発やそれに適した飼育方法の開発には、(1)育種目標となる変異形質の探査、(2)交配実験による変異形質の遺伝支配の解明、(3)遺伝支配に適した選択と固定方法の考案、(4)確立した系統・品種の維持管理方法の策定が必要になる(図2)。

以上のように、アワビ類は、陸上動物でいうと人間が飼育を始めた段階にあると考えられる。この段階において、現在どのような研究成果が蓄積されつつあるかを次に述べる。

3. 育種戦略に対する研究の現状と今後の課題

3-1. 遺伝資源の存在様式に関する研究

日本におけるアワビ類の類縁関係や種内の集団構造を遺伝的に明らかにすることは、それらの生産と遺伝

資源の保全を行う上で重要不可欠な課題である。日本に生息するアワビ類に対して猪野(1952)は形態的に類似している大型アワビ類について解剖学および発生学的研究を行い、クロアワビ、マダカアワビ、メガイを別種に、エゾアワビをクロアワビの亜種とした。しかし、クロアワビとエゾアワビは貝殻など外部形態の個体変異が大きく、個体レベルでの識別は難しいため、両者は主に分布域で分けられている。事実、小林ら(1992)は北海道から九州までの10地点から採集した天然アワビ(エゾアワビとクロアワビが含まれる)の外部形態を調べ、個体レベルでの識別が困難なことを報告している。

このような問題に対して、アイソザイム遺伝子を標識として日本産アワビ類4種1亜種(メガイ、マダカアワビ、クロアワビ、エゾアワビ、トコブシ)の類縁関係を遺伝的に解析した報告がある(藤尾ら1989; 原・藤尾1992a)。どちらの結果においてもトコブシは他の3種1亜種とは大きく異なるが、その他は極めて近縁な関係であるとしている。その中でもクロアワビ

とエゾアワビでは共通対立遺伝子を保有しない分岐遺伝子座が認められず、亜種よりも地方品種レベルの遺伝的差異であると報告している。

エゾアワビとクロアワビを含め日本各地で採集した標本についてアイソザイム分析で遺伝的差異を調べた報告がある(藤尾ら1989; 原と藤尾1992b; 木島ら1992)。木島(1999)はそれらを総合し、北海道から九州に至る、太平洋側9地域、日本海側6地域の合計15地域における集団構造を考察した。その報告では、各地域間には遺伝子頻度に有意な差があることから、地域毎にある程度独立した繁殖集団が形成されていることが示唆された。しかし、それらのうち *Lap* および *Pgm-2* 遺伝子座における遺伝子頻度には太平洋側および日本海側ともに南北方向への有意な地理的勾配が認められること、さらには各地域間の地理的距離と *Nei* の遺伝的距離の間には有意な正の相関があることをみだし、近隣地域間での遺伝的交流が日本全域で連続的に生じていることが示された(図3)。実際、エゾアワビは前述の通り秋季に各地沿岸岩礁域の浅瀬におい

図3. アイソザイムマーカーによるクロアワビとエゾアワビの地理的構造

て莫大な数の放卵放精を行い、受精卵が約4日間の浮遊生活を送るので、浮遊期には相当の拡散、近隣域での混合が生じることは十分に考えられる。従って、エゾアワビとクロアワビは連続的混合が生じている同一種内の地方品種と考え、それらは統合的な保全対象として捉えるべきであると考えている。

3-2 エゾアワビの人工種苗の遺伝的組成に関する研究

エゾアワビの自然集団に対する人工種苗放流の影響を知るためにアイソザイム遺伝子を標識として人工種苗集団の遺伝学的解析をした報告がある(木島ら1992; 古殿ら1995; 木島ら1995)。それらによれば、人工種苗集団は天然集団に比べて、ヘテロ接合体率の平均は変わらないものの、各生産地あるいは生産ロットによってその値の変動が大きく、遺伝子頻度も有意に大きく変動することが示された。また、1遺伝子座あたりの対立遺伝子数には減少傾向がみられた。これらの要因は人工種苗を作成するときに使われた親の数が少ないために生産地あるいは生産ロットで遺伝的浮動が生じたことによると考えられる。エゾアワビの天然遺伝資源の保全と人工種苗生産放流を共存させるには、天然集団の遺伝的組成を変化させないことが原則になる。従って、各生産ロットの遺伝的変異性を低下させないように親貝の数をできるだけ多く確保し、総当たり交配(多くの個体からの卵と精子を同時に混合させるような交配でも良い)によって各個体の遺伝子を分散させて保有するようにすることが重要である。また、おなじ親貝を複数年使用せず、常に天然から採集した個体を親貝とすること、さらに生産した人工種苗の遺伝的組成は勿論のこと、天然遺伝資源の変化の有無をみるために毎年天然集団の遺伝的組成を追跡調査することが必要である。この点に関して、より変異性が高い高感度マーカーを用いて人工種苗生産にかかわった親の数や組成、あるいは放流された人工種苗の天然海域での再生産への寄与に関する研究がなされるようになってきた。特にマイクロサテライトマーカー(MS座)は*H. kamtschatica* (Millerら2001)、*H. rubra* (HuangとHanna 1998; Huangら2000; Evansら2000)、*H. rufescens* (Kirbyら1998)、*H. asinina* (Selvamaniら2000)、*H. discus discus* (クロアワビ: SekinoとHara 2001)、*H. discus hannai* (エゾアワビ: Liら2002; Liら2003a; Parkら2003a; Sekinoら2005)で開発されている。また、Liら(2003b)は複数のMS座を用いることで人工種苗の個体の両親を特定できることを実際に示した。さらに、Liら(2004)は人工種

苗集団ではアイソザイム遺伝子で示されたと同様に、天然集団に比べて遺伝的変異の顕著な減少が認められることを明らかにした。Sekinoら(2005)および砂田ら(2005)はMS座を標識に天然海域における人工種苗放流の効果を追跡する研究を始めている。

3-3 遺伝変異の探査と遺伝支配に関する研究

エゾアワビでは特定の形質を保有する家系や系統、品種が確立されていないため、育種目標となる形質の変異の探査から行っていくなくてはならない。アワビ類の育種目標には高成長やプロポーションなどの形態、そして可食部分の多さ(生肉重量)などが挙げられる。これらの形質について調べる前に、その基本となる形態の計測方法やその値の成長段階における変化などの特徴を知らなくてはならない。

(1) エゾアワビの形態形質の特徴

小林ら(1991)は北海道、青森県、岩手県、宮城県の天然エゾアワビを対象として、殻長、殻幅、殻高、全重量、生肉重量、殻重量の計測値と、その値をもとに殻長比、殻幅比、殻高比、全密度、生肉密度、殻密度、身入りの計算値を求めている。その結果、殻幅と殻高は殻長と高い正の一次相関があり、全重量、生肉重量、殻重量と殻長との間には高い正の指数相関が認められ、それらの形質が殻の成長と共にある一定の割合で増加することを示した。また、エゾアワビの形を表す殻長比、殻幅比、殻高比は殻長に対して一定の値を取り、殻の形は稚貝になってから大きく変化しないこと、さらに全密度、生肉密度、殻密度、身入りは殻長とは関係なく、変動が大きい形質であることを示した。この報告は天然におけるエゾアワビの量的形質の一般的特徴を示すものであり、経済形質に対する改良・改善の一つの基準となった。

(2) 成長

原(1992)はアワビ類の選択育種に関する総説の中で、成長に関する交雑育種および選択育種の可能性についてそれまでの結果をまとめて述べている。それによれば、エゾアワビ、クロアワビ、マダカアワビ、メガイの形態分類上3種1亜種の種間雑種を作成したところ、どの組み合わせも90%以上の受精率が得られたこと、その中でエゾアワビとメガイの組み合わせではそれぞれの同種内の組み合わせよりも雑種第一代で成長が良く、ヘテロシス効果があったとしている。種間雑種では他に小池ら(1988)がマダカアワビとメガイの組み合わせでヘテロシスが認められると報告している。これらはアワビ類の育種において雑種強勢が利用

できる可能性を示している。しかし3種1亜種すべての組み合わせで交雑実験を行った報告はなく、今後、交雑実験の事例を蓄積すると共に、同じ親を用いて種間の総当たり交雑を行うなど体系的交雑実験が望まれる。現在日本では体系的交雑実験の準備は整っていないが、韓国では国立水産科学院が貝類育種研究センターを済州島に設置し、上記のすべての種について親の確保と継代飼育が行われている。

一方、種内における地域間交雑に関して、原(1992)は青森県と岩手県の天然貝を用いた交雑4組を作成して成長を追跡したが、異なる地域間の交雑が同じ地域内の交配よりも必ずしも良い成長を示すことはなかったとしている。地域間交雑に関しても種間交雑と同様に、各地域間の体系的交雑実験例を蓄積する必要があるが、その中に暖流系であるクロアワビと寒流系であるエゾアワビを含めた交雑実験計画を立案、実施する必要がある。例えば、図3でいうと北海道(奥尻:エゾアワビ)、岩手県(広田:エゾアワビ)、徳島県(徳島:クロアワビ)、鳥根県(隠岐:クロアワビ)の4地点間における総当たり交配を行うと、亜種間交雑、種内地域間交雑(2種それぞれについて)が同一親個体を用いて同時に作成でき、体系的情報を効率的に得ることができるだろう。

次に同種同地域内の交配において、原(1989)は人工種苗生産現場において親貝が異なる人工種苗の3ロット(A、B、C)について、それぞれのロットを殻長で大中小の3グループに分け、グループ毎に3ロットを混合飼育(個体識別をして同じ水槽で飼育すること)した。その結果、どのグループもロットBが最も大きく、ロットC、ロットAの順になっていたことから、成長には遺伝要因が大きくかかわっていると考えた。次に雌雄一対交配を行い、交配組の間での成長比較を行ったところ、平均殻長の小さい交配区は成長のパラッキが大きく、また成長が悪い個体の出現率が高くなっていた(原1990)。このことは雌雄一対交配で得られた子どもの中にも成長に関連した変異が存在することを示唆している。さらにHaraとKikuchi(1992)は岩手県気仙町で発見された高成長を示す1群をとりだし、それらの選択実験を行ったところ、極めて良好な日間成長量を示すことを確認し、成長に関する選択効果が期待できることを示した。これに続いて、河原ら(1997)は高成長を示す個体を選択した岩手県(気仙)の継代選択3世代目、青森県の継代選択2世代目、そして北海道、岩手県(広田)、宮城県の選択1世代目、および選択が行われていない岩手県(広田)の天然集団から作成

した人工種苗を対象に、4年間に亘る分離飼育および混合飼育実験を行って成長を比較した。その結果、どちらの飼育実験でも継代選択の青森県と岩手県(気仙)で高い成長を示し、ついで継代選択1世代目の3ロットが続き、非選択が最も小さかった。また、この順位は稚貝期から認められ、成貝でも変わらなかった。従って、エゾアワビの成長の変異には遺伝的要因がかかわっていると考えられ、稚貝期における選択が有効であることが示唆された。

また、河原ら(1999)はエゾアワビの成長に関する遺伝的要因の程度を明らかにするために、天然貝を用いて10組の雌雄一対交配を行い、約10mmの稚貝となった時点(受精後188日目)から70日目まで、71日目～140日目、141日目～198日目の3期間における日間成長量に対して広義の遺伝率を求めた。その結果、遺伝率はそれぞれ、0.50、0.62、0.22となり、岩手県沿岸で取られるエゾアワビでは選択効果が充分期待できること示した。また、選択の効果が最も顕著になるのは、受精後8ヶ月から9ヶ月であることが示唆された。

以上のことからエゾアワビの成長形質は遺伝的変異を保有していることは確実であると考えられる。従って、今後は繁殖記録を確実に残して複数の高成長系統および低成長系統を作成すると共に、マイクロサテライトDNAなどの高感度マーカーとの連鎖を捉えることによってマーカーアシスト育種につなげていくことが重要である。実際、Sekinoら(2005)はすでにエゾアワビで38MS座を開発し、それらの連鎖地図を作成すると共に、成長と関係するMS座の解析を始めている。

(3) 形態形質

アワビ類では、トコブシは殻の孔の数が7～8個であり大型のアワビ類の比べて多いことや、メガイは殻の背が平坦で比較的丸い形状を示し、マダカアワビはメガイと同様に殻の形状が丸みを帯びているが平坦ではなく顕著に高くなり、殻の孔が高い管状を呈すること、それに対してクロアワビはやや楕円形の形状を持ち、殻の背がなめらかなアーチを描くがエゾアワビは凹凸が顕著となるなど、種や亜種による特徴は認められている。しかし、これらの遺伝支配や遺伝要因に関する研究はみられない。

一方、エゾアワビには殻色変異が知られている(図4、巻末のカラーページ参照)。そのほとんどは餌料を起源とする環境要因によるものである。しかしKobayashiら(2004)は継代している緑色の殻(greenish)を持つエゾアワビの中に同じ餌料を与えているにもか

さらに小林ら(2005)は人工種苗生産場で白色がかった殻を持つ個体(白色型)を取り出し、白色型同士の交配ですべてが白色となった交配区の個体を用い、雌として緑色型2個体と白色型3個体、雄として緑色型3個体と白色型2個体の総当たり交配を行った(図5)。その結果、白色型同士の子どもはすべて白色型となったが、その他の交配はすべて緑色型となった。そこで、緑色と白色の正逆の交配区において出現した緑色型を用いて白色型との戻し交配を行った。その結果、緑色型と白色型がどの組み合わせとも1:1に分離したこ

以上のような殻色変異は今直ちに経済形質と結びつけて考えることはできないが、特別な品種が作成できたときにはこの遺伝子を入れて付加価値を付けることにも応用できるだろう。また、エゾアワビの稚貝はネクタイピンなどのアクセサリーとして利用されたり、ラデン細工の材料としても利用されていることから、殻色変異は育種素材としては貴重な研究につながるものと期待される。

体外受精であり多産である魚類では、卵や精子が扱いやすいため、受精から発生にかけての染色体操作が行われ、人為雌性発生二倍体や人為雄性発生二倍体、卵操作クローン、三倍体や四倍体の作成、あるいは人為性転換技術と組み合わせて全雌生産などの性の統御が行われている（鈴木編著 1989）。エゾアワビも体外受精であり多産であることから染色体操作による形質の分離、有害遺伝子の除去、作成系統の固定などを行っていくことが期待される。

貝類の正常な受精と初期発生を図6に示した。魚類で行われている染色体操作とはゲノムセットを人為的に組み合わせることを基本とする。魚類とエゾアワビを含む貝類との顕著な違いは、魚類が受精直前では第一成熟分裂が終了し第二成熟分裂中期で精子の受け入れを待つのに対し、貝類は第一成熟分裂初期で精子を受け入れるところである。また、魚類では1個の精子が卵門から侵入するが貝類では特定の侵入場所がなく、極めて多数の精子が卵表面にあるゼリー層のありとあらゆる所に突き刺さり、先体反応によって最も早く卵膜を通過できたものが受精する。いずれにしても染色体操作を行うためには、紫外線照射や γ 線照射による雄性核あるいは雌性核の遺伝的不活性化(受精能力あるいは卵割の刺激能力はあるが、核として融合しないこと)技術(ゲノムの削除技術)と高温処理や高圧処理、あるいは化学薬品処理などによるゲノムの倍加技術が必要となる。その詳細は成書(鈴木編著1989)に譲り、ここではエゾアワビについて実際に行われた

図6. エゾアワビにおける染色体操作の概念図

図7. 紫外線照射によるエゾアワビ精子の損傷
a：正常精子（無照射）、b：鞭毛離脱、c：先体破壊、d：鞭毛離脱と先体破壊

例を挙げて概説する。

Arai ら (1984, 1986) はアワビ類の染色体操作を世界に先駆けエゾアワビで行った。彼らは精子の遺伝的不活性化および第二極体放出阻止の条件を検討し、人為雌性発生二倍体と三倍体の作出を行った結果、人為三倍体の作出は高率で成功したが、雌性発生二倍体は極めて低率であった。その後アワビ類の三倍体や四倍体の作成に関する報告がなされたが (Fujino ら 1987; 奥村ら 1996; Yang ら 1997; Yang ら 1998; Zhan ら 1998; Okumura ら 1998; Mao ら 2000)、雌性発生二倍体に関する報告は認められない。これは、染色体倍加

技術はある程度確立できたが、雌性核および雄性核の遺伝的不活性化技術が確立されていないためである。Kijima (1992) はエゾアワビの精子核の遺伝的不活性化が困難な原因はUV照射によって精子核ばかりではなく先体も破壊されるためではないかと予想した。これについて Li ら (1999a) はUV照射のエゾアワビ精子に及ぼす影響を定量的に示すと共に精子の先体の破壊と鞭毛の離脱の証拠を電子顕微鏡写真で示した (図7)。Li ら (2000a, 2000b) はこの現象が他の貝類 (マガキ、ホタテガイ) でも同様に認められることを報告している。またUV照射精子で受精した場合の雄性核の動態

表 1. 近親及び非近親交配を含むエゾアワビの総当たり交配における奇形率

1999年	雄			2000年	雄					2001年	雄		
雌	A11	A15	B14	雌	D13	D28	D39	G1	G8	雌	G15	G17	J18
A16	6.1	3.5		D5	5.1	7.6	4.1	2.0	5.7	G10	10.6	4.7	5.8
A19	3.8	6.9	1.3	D9	7.3	7.2	5.2	5.6	5.7	I23	1.6	1.2	6.2
A21	5.5	11.9		D25	6.0	4.7	3.1	2.5	1.0	J42	5.8	1.2	3.7
A23	6.5	1.9	4.4	G23	1.9	0.0	1.2	2.2	2.9				
B17	4.0	0.8	8.6										
B40	0.0	0.0	6.4										

表 2. 兄妹交配と非兄妹交配による奇形率の比較

交配年	兄妹交配			非兄妹交配
1999	A (8)	B (2)	A+B (10)	A×B (6)
	5.7±3.0	7.5±1.5	6.1±2.8	1.7±1.9
2000	D (9)	G (2)	D+G (11)	D×G (9)
	5.6±1.6	2.5±0.5	5.0±1.9	2.8±2.2
2001	G (2)	J (1)	G+J (3)	G×I (2), G×J (2), I×J (1)
	7.6±4.2	3.7	6.3±3.7	3.2±2.3
全平均			5.6±2.5	2.6±2.1

を取り出し、それぞれ総当たり交配を行い、受精率と奇形率を計測した。その結果、受精率および成長（殻長）では兄妹交配区と非兄妹交配区の間に有意な差は認められなかったが、バリジャー幼生の奇形率では兄妹交配区で顕著に高い交配区がみられ（表 1）、全体としても兄妹交配区は非兄妹交配区より有意に奇形率が高くなった（表 2）。また生残率は岩手県及び東北大学のどちらで飼育しても、約 4 ヶ月後および約 1 年後共に有意ではないが兄妹交配区で低くなる傾向を示した。これらのことからエゾアワビにおいて近交弱勢現象が兄妹一代でも奇形率や生残率において顕在化することが示された。

さらに Park ら（2003b）は 1999 年の交配区を対象に、MS 座をマーカーとして兄妹交配区と非兄妹交配区の遺伝子型の分離を調べた。その結果、多くの交配区ではすべて矛盾なくアレル型の分離を示したにもかかわらず、兄妹交配区においてヌルアレルのホモ接合体が全く見つからなかったことから、家族 A においてこのヌルアレルと連鎖した劣性致死遺伝子が示唆された。ただこの場合のマーカーアレルが PCR 増幅の認められないヌルアレルであることから、確証を得るには至

っていない。しかし、このような独創的な交配実験を大規模に行うことができれば、エゾアワビの近交弱勢現象や劣性有害遺伝子の存在を定性的、定量的に解析できるものと期待される。現在、岩手県水産技術センターと東北大学海生センターとの共同研究で近交弱勢現象に関するより多くの事例を追跡中である。

おわりに

ここまでエゾアワビの育種の現状について述べてきた。アワビ類は他の水産生物から比べると親貝の養成技術、人工種苗生産技術が確立され、一歩先に進んでいるかに思われるが、陸上動物と比べれば育種は始まったばかりと考えて良いだろう。それを陸上動物と同じように数千年かけて育種するのでは人口爆発が進む地球における食料生産には間に合わない。従って、これまで蓄積されてきた先達である家畜や作物の育種技術を学ぶと共にアワビ類の生物学的特性を充分生かした育種方法を考案して行かなくてはならない。

東アジアにおけるアワビ類の増養殖生産の現状をみると、日本は天然遺伝資源がまだ豊富であり、その保全と生産を両立させるべく人工種苗生産と放流を行っ

ている。一方、中国はすでに天然資源は枯渇しているようであり、ほとんどすべてが会社(公司)に属する沿岸の施設において完全養殖が行われている。韓国はその中間的状況にあり、国の研究機関で養殖生産を目指している。そのような状況の中でこれからのアワビ類の育種を考えると、まず、開放系での育種管理は、まだ天然遺伝資源がある程度確保されている日本と韓国において3-1および3-2で述べた方向で重点的に行う必要がある。一方、閉鎖系での育種では、3-3と3-4で述べた研究を深化させ、日本、韓国、中国の各地において作成される人工種苗から高成長や高生残、あるいは色彩変異や形態変異を抽出し、それぞれの国で育種素材として確保すると共に、交配と飼育の記録の明確な継代飼育によって系統を作成していく必要があるだろう。それらを作成していく段階において有害遺伝子の除去を行わなくてはならないが、そのために3-5で述べたような大規模な交配実験を陸上養殖施設と飼育管理体制が整備されている中国において推進することが期待される。加えて、生物側の遺伝的改善と同時に低環境負荷、省エネルギー、効率的生産につながる飼育施設の改善も行う必要があると考える。このようにして各国で作出され、保有されている育種素材を相互に交換させながら特徴のある系統を作成維持していくアワビの育種が進められることを期待している。もはや日本一国でアワビの生産と遺伝資源の保全を担う時代は過去となった。アワビを珍重する東アジア全体で遺伝育種を行うことが望まれる。元々アワビには国境がないのであるから。

引用文献

- Arai K, Naito F, Fujino K. 1986. Triploidization of the Pacific *Haliotis discus hannai* with temperature and pressure treatments. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52: 417–422.
- Arai K, Naito F, Sasaki H, Fujino K. 1984. Gynogenesis with UV ray irradiated sperm in the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50: 2019–2024.
- Evans B, White RWG, Elliott NG. 2000. Characterization of microsatellite loci in the Australian blacklip abalone (*Haliotis rubra*, Leach). *Molecular Ecology*, 9(8): 1183–1184.
- Fujino K, Okumura S, Inayoshi H. 1987. Temperature tolerance differences among normal diploid and triploid Pacific abalone. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 53: 15–22.
- 藤尾芳久・尾庭きよ子・湯沢麻美・高橋寛爾. 1989. アワビ類の遺伝的変異と集団構造. 海洋生物集団の識別に関する先導的評価手法の開発事業報告書, 459–476. 日本水産資源保護協会. 東京.
- 古殿太郎・木島明博・藤尾芳久. 1995. エゾアワビ天然集団と人工種苗の量的形質と質的形質における遺伝的差異. *水産育種*, 22: 31–37.
- 原素之. 1992. アワビの育種—アワビにおける選抜・交雑育種—. *水産育種*, 18: 1–12.
- 原素之. 1989. エゾアワビ人工種苗の親貝による成長の差異. *水産育種*, 14: 39–42.
- 原素之. 1990. エゾアワビ人工種苗の成長におよぼす遺伝的要因. 東北区水産研究所研究報告, 52: 73–77.
- 原素之・藤尾芳久. 1992a. エゾアワビ4種の遺伝的類縁関係. *水産育種*, 17: 55–61.
- 原素之・藤尾芳久. 1992b. 天然アワビにおけるアイソザイム遺伝子の地理的分布. 東北区水産研究所研究報告, 54: 115–124.
- Hara M, Kikuchi S. 1992. Increasing the growth rate of abalone *Haliotis discus hannai*, using selective techniques. NOAA Technical Report, NMFS, 106: 21–26.
- Huang B, Hanna PJ. 1998. Identification of three polymorphic microsatellite loci in blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach), and detection in other abalone species. *Journal of Shellfish Research*, 17(3): 795–799.
- Huang BX, Peakall R, Hanna PJ. 2000. Analysis of genetic structure of blacklip abalone (*Haliotis rubra*) populations using RAPD, minisatellite and microsatellite markers. *Marine Biology*, 136(2): 207–216.
- 猪野峻. 1952. 邦産アワビ属の増殖に関する生物学的研究. 東海区水産研究所研究報告, 5: 1–102.
- 河原郁恵・野呂忠勝・大森正明・木島明博. 1999. エゾアワビ稚貝期の成長に関する遺伝率の推定. *水産育種*, 28: 95–103.
- 河原郁恵・野呂忠勝・大森正明・支倉理・木島明博. 1997. 種苗生産施設で選抜されたエゾアワビの成長に対する選択効果. *水産育種*, 25: 81–90.
- Kijima A. 1992. Effect of UV irradiation on genetic inactivation of sperm using marketing tissue culture petri-dish in the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*.

- Tohoku Journal of Agricultural Research, 42(3–4): 73–81.
- 木島明博. 1994. 水産育種の課題. 動物遺伝研究会誌, 22(2): 55–64.
- 木島明博. 1999. 第6章 アワビの遺伝的分化と集団構造. 藤尾芳久 編著「水族における遺伝資源の存在様式と保全」, 78–88. (財)カキ研究所. 仙台.
- 木島明博・古殿太郎・藤尾芳久. 1995. エゾアワビ天然集団における身入りの変異性と遺伝的変異性. 水産育種, 22: 39–44.
- 木島明博・池田実・藤尾芳久. 1992. アイソザイムからみたエゾアワビ人工種苗の遺伝的特徴. 水産育種, 18: 53–63.
- Kijima, A., C. Park, Q. Li and T. Kobayashi. 2003. Inbreeding depression traits in the Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) by factorial mating experiments. 5th International Abalone Symposium, Abstract p.166. Qingdao, China.
- Kirby VL, Villa R, Powers DA. 1998. Identification of microsatellites in the California red abalone, *Haliotis rufescens*. Journal of Shellfish Research. 17(3): 801–804.
- Kobayashi T, Kawahara I, Hasekura O, Kijima A. 2004. Genetic control of blueish shell color variation in the Pacific abalone, *Haliotis discus hannai*. Journal of Shellfish Research, 23(4): 1153–1156.
- 小林俊将・原素之・菊地省吾・坂本晋・木島明博. 2005. エゾアワビに出現した白色型の殻色の遺伝支配について. 水産育種, 35: 印刷中.
- 小林正裕・木島明博・藤尾芳久. 1991. エゾアワビの量的形質の把握とその特徴. 水産育種, 16: 33–41.
- 小林正裕・木島明博・藤尾芳久. 1992. 日本沿岸におけるアワビの量的形質の地理的勾配. 水産育種, 17: 39–48.
- 小池康之・孫振興・隆島史夫. 1988. アワビ交雑種稚貝の摂餌と成長について. 水産増殖, 36(3): 231–235.
- Li Q, Hisatsune T, Kijima A. 2004. Effects of Ultraviolet Irradiation on Inactivation of Egg Chromosomes and Nuclear Behavior During Early Development of Pacific Oyster. Marine Biotechnology, 6: 291–297.
- Li Q, Osada M, Kashihara M, Hirohashi K, Kijima A. 1999a. Effect of ultraviolet irradiation on genetical inactivation and morphological structure of sperm of the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*. Tohoku Journal of Agricultural Research, 50(1,2): 1–10.
- Li Q, Osada M, Kashihara M, Hirohashi K, Kijima A. 1999b. Artificially induced gynogenetic diploid in the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*. Fish Genetics and Breeding Science, 28: 85–94.
- Li Q, Osada M, Kashihara M, Hirohashi K, Kijima A. 2000a. Effect of ultraviolet irradiation on genetical inactivation and morphological features of sperm of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Fisheries Science, 66(1): 91–96.
- Li Q, Osada M, Kashihara M, Hirohashi K, Kijima A. 2000b. Effect of ultraviolet irradiation on genetical inactivation and morphological structure of sperm of the Japanese scallop, *Patinopecten yessoensis*. Aquaculture, 186: 233–242.
- Li Q, Osada M, Kashihara M, Hirohashi K, Kijima A. 2000c. Cytological studies on artificially induced gynogenesis in the Pacific abalone. Fisheries Science, 66: 701–707.
- Li Q, Park C, Kijima A. 2002. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Pacific abalone, *Haliotis discus hannai*. Journal of Shellfish Research, 21(2): 811–815.
- Li Q, Park C, Kijima A. 2003b. Allelic transmission of microsatellites and application of kinship analysis in newly hatched Pacific abalone larvae. Fisheries Science, 69: 883–889.
- Li Q, Park C, Kobayashi T, Kijima A. 2003a. Inheritance of microsatellite DNA markers in the Pacific abalone *Haliotis discus hannai*. Marine Biotechnology, 5: 331–338.
- Li Q, Park C, Kobayashi T, Kijima A. 2004. Loss of genetic variation in hatchery strains of the Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) at microsatellite loci. Aquaculture, 235: 207–222.
- Mao LJ, Wang ZC, Liu XQ, Li YJ, Gao YM. 2000. Induction of polyploid in the Pacific abalone by caffeine-heat shock treatments. Acta Genetica Sinica, 27: 959–965.
- Miller KM, Laberee K, Kaukinen KH, Li S, Withler RE. 2001. Development of microsatellite loci in pinto abalone (*Haliotis kamtschatkana*). Molecular Ecology Notes, 1: 315–317.
- Okumura S, Furukawa S, Sasaki T, Shimaoka M, Horikawa

- C, Yamamori K. 1998. Suppression of both 1st and 2nd meiotic divisions by caffeine treatment for the production of tetraploid Pacific abalone, *Haliotis discus hannai* (Archaeogastropoda : Haliotidae). *Chromosome Science*, 2: 123–127.
- 奥村誠一・古川末広・寺田栄作・山口史敬・山森邦夫. 1996. 第1及び第2成熟分裂阻害により誘起されたエゾアワビの雌性発生4倍体幼生. *水産育種*, 23: 21–27.
- Park C, Li Q, Kobayashi T, Kijima A. 2003. Characterization of novel microsatellite DNA markers in the Pacific abalone, *Haliotis discus hannai*. *Fish Genetics and Breeding Science*, 32(1): 1–6.
- Park C, Li Q, Kobayashi T, Park K, Kijima A. 2003. Detection of null alleles and recessive lethal gene linked with the microsatellite locus in the Pacific abalone, *Haliotis discus hannai*, by factorial mating experiments. 5th International Abalone Symposium, Abstract p.168. Qingdao, China.
- Sekino M, Hara M. 2001. Microsatellite DNA loci in Pacific abalone *Haliotis discus discus* (Mollusca, Gastropoda, Haliotidae). *Molecular Ecology Notes*, 1: 8–10.
- Sekino M, Saido T, Fujita T, Kobayashi T, Takami H. 2005. Microsatellite DNA markers of Ezo abalone (*Haliotis discus hannai*): a preliminary assessment of natural populations sampled from heavily stocked areas. *Aquaculture*, 243: 33–47.
- Selvamani MJP, Degnan SM, Paetkau D, Degnan BM. 2000. Highly polymorphic microsatellite loci in the Heron Reef population of the tropical abalone *Haliotis asinina*. *Molecular Ecology*, 9(8): 1184–1186.
- 砂田桃代・菅野愛美・小林俊将・遠藤敬・井ノ口伸幸・木島明博. 2005. マイクロサテライトDNAを用いたエゾアワビ人工種苗の親子判定および放流効果推定への応用. *水産育種*, 36: 投稿中.
- 鈴木亮. 1989. 水産増養殖と染色体操作. 日本水産学会監修 水産学シリーズ75, 1–122. 恒星社厚生閣. 東京.
- 浮永久・大森正明・河原郁恵・石田亨一・柳澤豊重. 1995. アワビ類の種苗生産技術. 栽培漁業技術シリーズNo.2, 1–175. (社)日本栽培漁業協会. 東京.
- Yang HS, Ting YY, Chen HC. 1997. Effect of cold shock on the production of triploid zygotes and the embryonic development of small abalone, *Haliotis diversicolor supertexta* Lischke. *Acta Zoologica. Taiwanica*, 8: 67–78.
- Yang HS, Ting YY, Chen HC. 1998. Blocking polar body with cytochalasin B in the fertilized eggs of the small abalone, *Haliotis diversicolor supertexta* (Lischke), and the development and ploidy of the resultant embryos. *Aquaculture Research*, 29: 775–783.
- Zhang G, Yang Z, Chang Y, Song J, Ding J, Wang Y, Wang R. 1998. Triploid induction in Pacific abalone *Haliotis discus hannai* Ino by 6-dimethylaminopurine and the performance of triploid juveniles. *Journal of Shellfish Research*, 17: 783–788.