

トリガイ近交系間交雑に見られた雑種強勢

藤原正夢，田中雅幸，岡部三雄

Heterosis in the Cockle *Fulvia mutica* in a Crossbreeding Experiment among Inbred Lines

Masamu Fujiwara, Masayuki Tanaka and Mitsuo Okabe

To develop the cultivation of a hermaphroditic cockle, *Fulvia mutica*, we attempted the breeding of cultivated cockles. We carried out the crossbreeding experiment among inbred lines. One inbred line (the male parent) was created by self-fertilization over three generations. Another inbred line (the female parent) was made by brother-sister mating for thirteen generations. This inbred genotype had a yellow shell. The yellow coloration of cockles, due to its rare recessive character, is not seen in wild cockles. Hybrid progeny genotypes were confirmed by normal brown shell color. Two inbred and one hybrid progeny genotype were cultivated from August 18, 2003 to June 8, 2004. The survival rate of the hybrid genotype was midway between that of its inbred parents. On the other hand, both the shell length and weight of the whole body of the hybrid genotype were significantly larger than those of its inbred parents. It was clear that these growth phenomena are attributable to heterosis. Our results suggest that using F1 hybrids from incrossbreeding is an effective method of breeding cultivated cockles.

キーワード：雑種強勢，トリガイ，近交系，殻色変異，自家受精

京都府立海洋センターではトリガイ *Fulvia mutica* の人工種苗を用いた養殖技術開発を行っている（岩尾ら，1991，1993，1995，1998；岩尾，藤原，2000）。開発された養殖技術をもとに，京都府では2000年から漁業者による本格的なトリガイ養殖事業が開始され，生産量が順調に増加している。養殖されたトリガイは「丹後とり貝」というブランド名で，大，中，小型貝に規格分けされて出荷されているが，生産貝数に占める大型貝の割合が1/3程度と低いのが現状である。消費者ニーズも高く，高値で取引さされている大型貝の生産割合を増やし，その生産数をいかにして増大させるかが養殖振興のための大きな課題となっている。大型貝の生産増大のためには，飼育技術の更なる改良だけでなく，成長生残の良好な優良品種の開発が望まれる。

農業や畜産分野では古くから品種改良が盛んに行われているが，水産分野の魚類養殖では，養殖用種苗は遺伝的に見ると野生種と変わらないものが大多数で，遺伝的改良が行われているものは少ない（村田，1998）。二枚貝類養殖について見ると，国内の二枚貝養殖生産量の大部分を占めるマガキ *Crassostrea gigas*（荒川，1999）やホタテガイ *Patinopecten yessoensis*（田中，1999）でも，養殖用種苗は海中に設置した採苗器に自然に付着させた天然貝がほとんどであり，野生種そのものである。

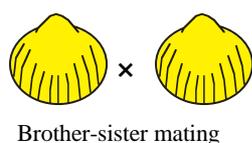
雑種強勢による雑種第1代（以下，F1とする）の産業的利用はカイコ，ニワトリ，ブタ，トウモロコシ，トマト，タマネギなどに及んでいる（藤尾，木島，

1987）。水産分野での雑種強勢については，コイ科，サケ科，タイ科，イシダイ科およびブリ属等の魚類の系統間，種間，あるいは属間雑種において多く報告されている（藤尾，木島，1987；和田，1995；村田，1998）。しかし，F1を産業的に利用しているものはまだ少ない（和田，1995）。一方，トリガイと同じ二枚貝類について見ると，マガキでは実験的には近交系間の交雑により得られたF1に雑種強勢が認められている（Hedgcock *et al.*，1995）。そこで，トリガイについても同様な現象が認められるかどうか検討するため，殻色の稀な変異形質（藤原，1995）を利用して自家受精や兄妹交配により近交系を作出し，近交系間交雑を行った。その結果，F1に雑種強勢が認められ，トリガイの品種改良が短期間に効率的に可能となる手法が明らかになったので報告する。なお，本報告で紹介するトリガイの新品種の作出方法は，特許技術として審査請求中である（特願2004-159182号，トリガイの新品種の作出方法）。

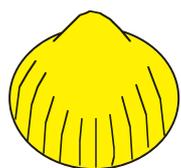
材料と方法

近交系作出の過程および交雑方法の模式図をFig.1に示した。実験に用いた2つのトリガイの近交系については以下の方法で作出した。種苗生産については常法（藤原，西広，1988），親貝に用いるまでの飼育については岩尾，藤原（2000）の養殖方法に準じて行った。兄妹交配については，10～20個体の貝を収容した50 L水槽に紫外線照射海水を注排水して産卵刺激を与

《 The yellow colored shell type 》



Selection



The 13th generation
by brother-sister mating

Non-hybrid progeny
by self-fertilization

(The yellow colored shell)

《 The brown colored shell (normally) type 》



Selection



The second generation
by self-fertilization

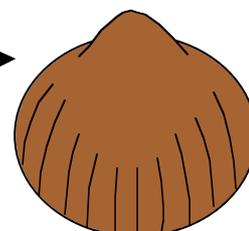
Selection



The third generation
by self-fertilization

Crossing

×



Hybrid progeny

(The brown colored shell)

Fig. 1 Schematic of the breeding method of cockles.

え、同じ水槽内で放精放卵させて行った。なお、この方法で採卵を行う場合、放卵刺激により周囲の別個体が直ちに放精するので（藤原，2001），自家受精の可能性は非常に少ない。自家受精による採卵については、貝を1個体収容した5Lビーカーに紫外線照射海水を注排水して産卵刺激を与え、放卵を確認直後に紫外線照射海水を止め、ビーカー内で放卵させ、さらにその後引き続きおこる放精（藤原，2001）をさせて行った。

黄色系統 通常のトリガイ殻色は、殻頂部および帯状輪紋が紫紅色を帯び、その他の部位が淡黄褐色である。1991年3月に、人工種苗生産した稚貝の中にどこにも紫紅色を帯びない淡黄色の個体（以下、黄色個体とする）を発見した（藤原，1995）。この黄色個体は天然産貝に全く見られず、黄色形質は通常の殻色に対して劣性の遺伝形質であった（藤原，1995）。1991年から毎年、黄色個体の中からより大型の個体10～20個体を選んで採卵に用い、兄妹交配を繰り返し行って2003年5月に13世代目の黄色個体の系統（以下、黄色系統とする）を得た。

通常色系統 2000年5月に前年9月宮津湾で採捕した殻色が通常の天然貝1個体を親貝に用い、自家受精による採卵を行い育成した。翌年5月に育成されたものの中からできるだけ大型の個体を親貝に選び、再度自家受精により採卵して育成した。こうした操作を毎年繰り返し行い、2003年5月に3世代目の通常色個体の系統（以下、通常色系統とする）を得た。

交雑実験

作出した近交系の黄色系統と通常色系統を交雑して得たF1系統と、その両親の系統（黄色系統、通常色系統）との成長・生残の比較を行った。

種苗生産 近交系の作出と同様な方法で種苗生産を行った。近交系間の交雑および系統別の採卵は2003年5月21日に行った。交雑には黄色系統13世代目の2個体（殻長82.5，83.9 mm）と通常色系統3世代目の1個体（殻長86.8 mm）を用いた。各々の貝を個別に収容した5Lビーカーに紫外線照射海水を注排水して刺激を与え、黄色系統では卵のみを、通常色系統では精子のみを集めた。集めた黄色系統の卵と通常色系統の精子とを掛け合わせて種苗生産に用いた。

黄色系統では13世代目の個体の中から交雑に用いた個体を含む大型個体20個体を選び（殻長76.6～90.4 mm）、兄妹交配により採卵して種苗生産に用いた（以下、雌親系統とする）。

通常色系統では3世代目の個体の中から交雑に用いた個体を含む大型2個体（殻長86.8，83.0 mm）を選び、自家受精により採卵して種苗生産に用いた（以下、雄親系統とする）。

なお、トリガイは雌雄同体のため、交雑実験では常に自家受精が起こる可能性がある。例えば、今回の黄色系統の卵と通常色系統の精子との交雑では、精子サイズ（頭部約1 μm）より大きく、卵サイズ（直径約65 μm）より細かい目合（10 μm）のネットで濾過した精子を用いるので通常色系統の卵が混入する可能性

はないが、黄色系統の卵とともに黄色系統の精子が混入する可能性がある。そこで交雑が確実に行われたことの確認を殻色で行った。すなわち、黄色の形質が劣性の遺伝形質であるため（藤原，1995），黄色系統の卵と通常色系統の精子とが受精した場合には子供の殻色は通常色となるが，黄色系統の卵と精子が受精した場合は子供の殻色は黄色となる（Fig. 1）。したがって，交雑により種苗生産された稚貝の中から殻色が通常色の個体を選びF1系統とした。

養殖試験 種苗生産したF1系統，雌親系統および雄親系統の稚貝を用いて養殖試験を行った。養殖試験は各系統とも平均殻長26 mmの稚貝を用いて，京都府舞鶴湾白浜沖（水深13 m）の養殖筏（7 m×7.8 m）において2003年8月18日から開始した。養殖にはポリプロピレン製容器（内寸50 cm×32 cm×深さ21 cm）を使用し，各系統ごとに3個の容器用いた。容器には底にアンスラサイト（粒径2～3 mm）を敷き，稚貝を収容した後に網蓋をして，水深5 m層で垂下養殖した。試験開始から2ヶ月後の10月までは1ヶ月毎に，以降は2ヶ月毎に容器と網蓋をそれぞれ新しいものに交換した。網蓋の目合は10月までは1 cm，以降は2 cmとした。容器1個当たりの収容稚貝数は開始時には70個体とし，9月には40個体，10月には25個体，2月以降には20個体とした。2月までの各養殖作業時には，各系統ごとに取り上げた稚貝を1つにまとめ，その中から無作為に稚貝を集めて収容稚貝数になるように容器に再収容した。また，全ての養殖作業時には系統別に，生残個体

数を計数し，50個体の殻長を測定した。試験開始から10ヶ月後の2004年の6月8日に，系統別に全てのトリガイを取り上げ，生残成長を調べた。さらに，取上げた貝については系統別に，「丹後とり貝」の出荷時の規格基準（大型貝：殻長8.5 cm以上かつ全重量150 g以上，中型貝：全重量130 g以上，小型貝：全重量100 g以上130 g未満）により選別し，それぞれの生産割合を調べた。

結 果

F1系統と雌親系統（黄色系統）および雄親系統（通常色系統）の，養殖試験中の平均殻長の推移をFig. 2に示した。養殖開始1ヶ月後の平均殻長は雌親系統38.3 mm，雄親系統39.0 mmおよびF1系統41.9 mmであり，この時点においてF1系統は両親の系統よりも大きかった。2ヶ月後の平均殻長は雌親系統49.2 mm，雄親系統49.9 mmおよびF1系統54.1 mmであり，F1系統と両親系統との差が広がったが，4ヶ月後には平均殻長は雌親系統58.6 mm，雄親系統57.6 mmおよびF1系統60.6 mmであり，両親の系統よりもF1系統の成長が少し鈍り殻長差が小さくなった。しかし，飼育開始6ヶ月後以降はF1系統の成長が両親の系統よりも再び良好になり，殻長差が大きくなった。以上のとおり，F1系統の平均殻長は養殖期間中常に両親の系統よりも大きかった。また，雌親系統と雄親系統の養殖期間中の成長傾向はほぼ同じであった。

養殖試験結果をTable 1に示した。生残率について

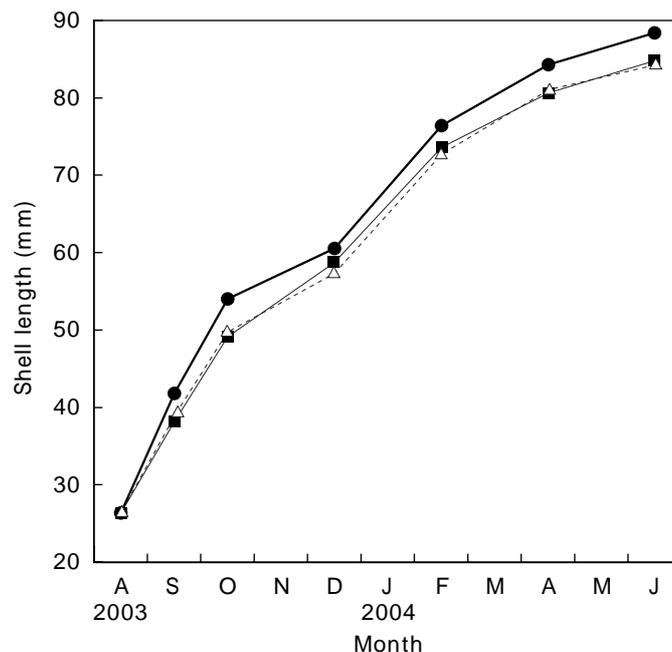


Fig. 2 Growth curves of *Fulvia mutica* in the crossbreeding experiment. Squares, triangles and circles indicate the inbred female and male parent genotypes and hybrid genotype, respectively.

Table 1 Survival rate and growth of *Fulvia mutica* by hanging culture in the crossbreeding experiment

Genotype	Survival rate	Shell length (mm)*		Weight of whole body (g)*
		Initial	End	End
Inbred female parent	92%	26.4 ± 1.6	84.7 ± 4.0 ^a	161 ± 19 ^a
Inbred male parent	80%	26.2 ± 1.2	84.2 ± 4.6 ^a	154 ± 26 ^a
Hybrid (F 1)	86%	26.4 ± 1.4	88.3 ± 2.8 ^b	182 ± 15 ^b

* Mean ± SD. Values within a column different superscripts are significantly different ($P < 0.01, t$ -test).

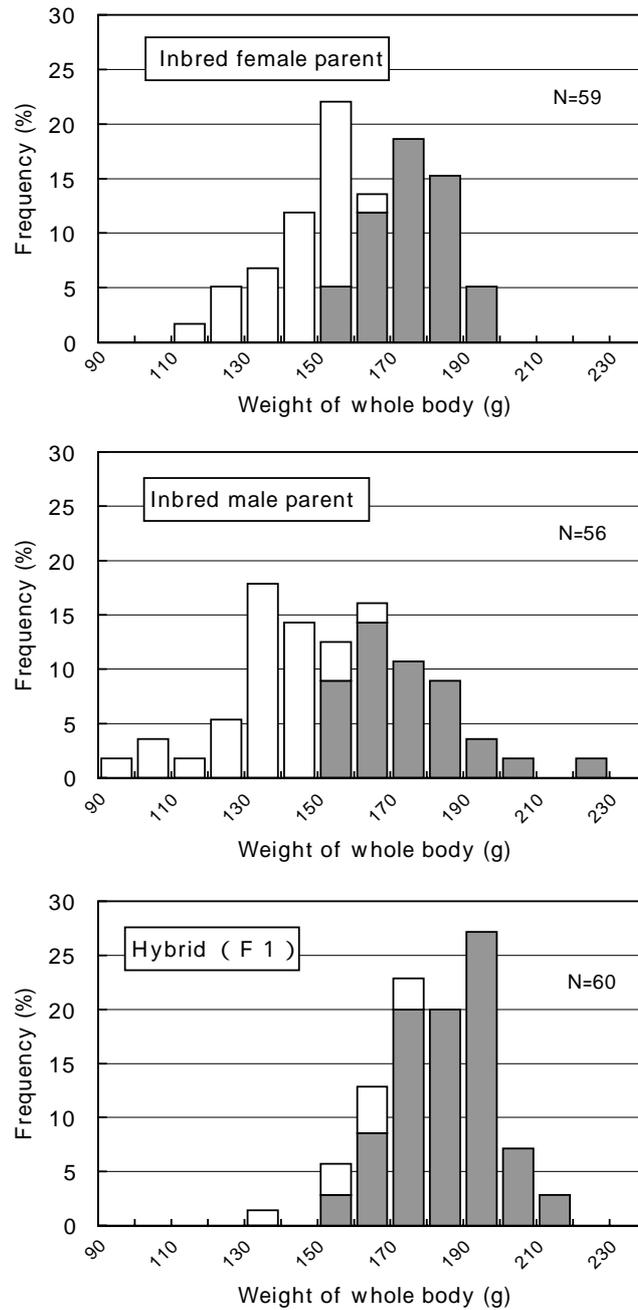


Fig. 3 Frequency distribution of the weight of the whole body of *Fulvia mutica* harvested in the crossbreeding experiment. Shaded columns indicate large cockles (≥ 85 mm in shell length and ≥ 150 g in weight of whole body; product standard).

みると雌親系統92%、雄親系統80%およびF1系統86%であり、F1系統は両親の系統の中間値を示した。平均殻長は雌親系統 84.7 ± 4.0 mm、雄親系統 84.2 ± 4.6 mmおよびF1系統 88.3 ± 2.8 mm、平均全重量は雌親系統 161 ± 19 g、雄親系統 154 ± 26 gおよびF1系統 182 ± 15 gであり、F1系統が両親の系統よりも平均殻長、平均全重量の何れも有意に大きく ($P < 0.01$, t -test), ばらつきも小さかった。さらに、各系統別の全重量組成をFig. 3に示した。大型貝の生産割合について見ると、雌親系統は56%、雄親系統は50%であるのに対してF1系統は89%であった。生残率については両親の系統とF1系統に大きな差が見られなかったことから、F1系統ではより多くの大型貝が生産できた。中型貝の生産割合は雌親系統は37%、雄親系統は37%、F1系統は11%であった。小型貝の生産割合は雌親系統は7%、雄親系統は11%であり、F1系統には小型貝は見られなかった。なお、雄親系統では100 g以下の規格外のものが2%見られた。

考 察

トリガイは雌雄同体の貝であるため、異なる系統どうしを交雑する場合には、交雑時に自家受精が起こる可能性がある。しかし、作出した個体が交雑によるものか自家受精によるものかどうかは外観的には区別できないため、その後の比較飼育試験が困難であった。今回の試験では劣性で非常に稀な遺伝形質である黄色形質を利用することによって交雑貝が外観的に容易に判別でき、比較飼育試験が可能となった。

自家受精を行うと各世代ごとにヘテロ接合体の割合が半減し、1つの遺伝子座がホモである確率は自家受精3世代目には87.5%となる(藤尾, 木島, 1987)。兄妹交配10代目の1つの遺伝子座がホモである確率は90%である(藤尾, 木島, 1987)ことから、自家受精を利用することによって選抜期間をかなり短くすることが可能になる。一方、近親交配を続けると、一般に死亡率の上昇、成長の遅れ、繁殖の低下等の近交弱勢が見られる(藤尾, 木島, 1987)とされている。しかし、トリガイにおいては兄妹交配を13世代繰り返した雌親系統や自家受精3世代目の雄親系統には現在のところ近交弱勢現象は見られていない。こうしたことは雌雄同体種のトリガイの特徴である可能性もあるが、今後近交弱勢が見られるかどうか注意深く観察していく必要がある。

近交系間交雑により得られたF1系統と両親の系統の稚貝を用いて養殖試験を実施したところ、F1系統は両親の系統よりも平均殻長、平均全重量が有意に大きく、成長について顕著な雑種強勢が認められた。したがって、このような黄色形質を利用して自家受精等により近交系を作出し、近交系間交雑によって得たF1を利用するという手法が、トリガイの品種改良を

短期間に効率的に行うため、非常に有効な方法であることが明らかになった。

雑種強勢は交雑する系統によってその程度が異なることから、雑種強勢を起こす力の強い組み合わせを探ることが重要である(藤尾, 木島, 1987)。今回は試みに選抜した2系統どうしの交雑結果であることから、今後はより多くの系統を選別し、優良な交雑の組み合わせを明らかにすることが必要である。

また、この手法はF1を利用するものであり、さらに養殖トリガイの寿命は1年であるので(岩尾ら, 1993)、毎年親貝を更新しながら常に両親の系統を維持保存しなければならない。前述のとおり現在のところ近交弱勢の現象は見られていないが、今後も問題なく系統を維持するためには、選抜系統の最適な保存方法を検討する必要がある。

文 献

- 荒川好満. 1999. マガキ. 「軟体動物学概説下巻」(波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎共編). 274. サイエンス社, 東京.
- 藤尾芳久, 木島明博. 1987. 水産育種の基礎. 水産増殖叢書, 36: 1-100.
- 藤原正夢. 1995. トリガイ黄色個体の出現とその遺伝性について(短報). 日水誌, 61(6): 927-928.
- 藤原正夢. 2001. トリガイの産卵行動と自家受精の可能性. 京都海洋セ研報, 23: 10-14.
- 藤原正夢, 西広富夫. 1988. トリガイの種苗生産技術について. 養殖, 25(6): 109-113.
- Hedgecock D., Mcgoldrick D.J., Bayne B.L. 1995. Hybrid vigor in pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines. Aquaculture, 137: 285-298.
- 岩尾敦志, 藤原正夢. 2000. トリガイ養殖に関する研究 - 養殖初期におけるシゲトウボラの食害. 京都海洋セ研報, 22: 10-15.
- 岩尾敦志, 藤原正夢, 藤田真吾. 1993. トリガイ養殖に関する研究 - トリガイ秋生まれ種苗および春生まれ種苗の養殖用種苗としての適性について. 京都海洋セ研報, 16: 28-34.
- 岩尾敦志, 西広富夫, 藤原正夢. 1991. トリガイ養殖の可能性について. 京都海洋セ研報, 14: 14-19.
- 岩尾敦志, 西広富夫, 藤原正夢. 1995. トリガイ養殖に関する研究 - トリガイ養殖容器内に敷く基質について. 京都海洋セ研報, 18: 57-61.
- 岩尾敦志, 西広富夫, 藤原正夢. 1998. トリガイ養殖に関する研究 - 養殖に用いる種苗の大きさについて. 京都海洋セ研報, 20: 25-28.
- 村田 修. 1998. 海水養殖魚の品種改良に関する研究. 近大水研報, 6: 1-101.

- 田中邦三．1999．ホタテガイ．「軟体動物学概説下巻」
（波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎共編）．270-
274．サイエンティスト社，東京．
- 和田克彦．1995．水生動物育種研究の現状．水産振興，
29(9): 1-83．