博士学位論文

トラフグ早熟形質の遺伝基盤とゲノム予測の可能性

Genetic Basis and Genomic Prediction of a Precocious Phenotype in Male Tiger Pufferfish (*Takifugu rubripes*)

2021年3月

東京大学大学院 農学生命科学研究科 水圈生物科学専攻

吉川 壮太

トラフグ早熟形質の遺伝基盤とゲノム予測の可能性

目次

| | 頁 |
|-------------------------------|----|
| 字論 | 25 |
| 第1章. 早熟系統の遺伝的および内分泌的特徴 | 27 |
| 第2章.養殖用親魚集団の遺伝的構造解析 | 35 |
| 第3章.QTL解析による遺伝機構の解明 | 40 |
| 第4章. ゲノム予測によるゲノミックセレクション法の有効性 | 46 |
| 総合考察 | 52 |
| 論文の内容の要旨 | 55 |
| 谢辞 | 57 |
| 引用文献 | 58 |
| 図表・スクリプト | 71 |

序論

近年の世界人口の爆発的増加に伴い、タンパク 源としての水産資源に対する期待は高まっている。 特に、天然資源は減少が続いていることから養殖 業の重要性が増している。養殖業の発展には、1970 年代以降に種苗生産技術が開発され、人工授精で 作出された人工種苗の安定供給が可能となったこ とが大きく貢献した。現在では、世界的に主要な 養殖対象種であるコイ類、ティラピア類などの生 産量の75%が人工種苗に由来する(Houston et al., 2020)。我が国の主要な養殖魚種であるマダイ Pagrus major やヒラメ Paralichthys olivaceus におい ても、ほぼ全量で人工種苗が利用されている(宮 下,2014)。一方、種苗生産技術が確立してからの 歴史が浅いブリ Seriola quinqueradiata やクロマグ ロ Thunnus orientalis においては、ほとんどが野生 の幼魚を利用した天然種苗に依存しており、人工 種苗の導入は緒に就いたばかりである(森島、 2018; Higuchi *et al.*, 2019)

安定的に人工種苗が供給されるようになった魚 種の一部では、家畜動物に倣って育種化による生 産効率の向上が図られている。一方で、農畜産物 とは異なり、養殖魚は育種の歴史が浅いため、育 種化された種であっても遺伝的にも外見的にもほ とんど野生個体と変わらない。そのため、養殖魚 の多くはいまだに野生集団の持つ遺伝的多様性が 維持されており、農畜産物と比べると一般的に選 抜育種の効果が大きい。実際に、乳牛や作物の遺 伝的改良量が年間 0.3-1.2%程度であるのに対し

(Buch et al., 2012; Hill, 2016; Li et al., 2018)、養殖 魚類では世代あたり10%を超える改良量が得られ ている(Gjedrem and Rye, 2018)。サケ科魚類では 早くから近代的な選抜育種の導入が進められ、北 欧諸国や南米などで目覚ましい成果が得られてい る。組織化された大規模選抜育種の歴史が最も古 いタイセイヨウサケ Salmo salar では、すでに10 世代以上の選抜が行われており、成長率は野生個 体の2 倍以上に改良されている(Thodesen et al., 1999; Glover et al., 2009; Solberg et al., 2013)。最近で

は、生産量のほぼ全量で遺伝的に改良された系統 が利用されている (Gjedrem, 2016)。また、ナイル ティラピア Oreochromis niloticus でも選抜育種の導 入が進んでおり、GIFT (genetically improved farmed tilapia) と名付けられた系統では最初の5世代で出 荷時の体重が 88% 増加している (Bentsen et al., 2003)。当該系統は中国、バングラデシュ、スリラ ンカなどで利用率が高く、生産量の80%以上を占 める (Ponzoni et al., 2010)。これらの魚種では 1980 年代から導入された BLUP (best linear unbiased predictor, 最良線形不偏予測量) 法による家系選抜 の導入が育種化の鍵を握った(Gjedrem, 2010)。 BLUP 法は畜産分野で発展した選抜法で、環境要 因を考慮しつつ家系の血縁情報に基づいて個体の 遺伝的能力(育種価: breeding value, BV)を予測し、 予測育種価 (estimated breeding value, EBV) を算出 する方法である。この EBV を指標として親個体 を選抜する。BLUP 法では複数の血縁個体から得 た情報を利用しつつ、環境から受ける影響を僅少 化できるため、集団が持つ遺伝的能力を正確に予 測することができる(和田,2008)。上記2魚種で は、BLUP 法の導入に成功したことで生産量が飛 躍的に増加し、2010年代以降には年間 300 万トン 以上に達している (Gjedrem and Rye, 2018; Yáñez et al., 2020)。現在では他の養殖対象種においても BLUP 法が導入され、成長率の向上や餌料転換効 率の改善、成熟年齢の制御など様々な遺伝的改良 に成功している (Crandell and Gall, 1993; Castillo-Juárez et al., 2007; Ponzoni et al., 2008; Gjedrem et al., 2012)

我が国では世界に先駆けて海産魚の人工種苗生 産に成功し(平野,1967;原田,1969)、それに続い て種苗生産や養殖技術に関する先駆的な研究が積 み重ねられてきた(日野,1994;熊井・村田,2000)。 その結果、日本の国内は言うまでもなく、世界の 魚食嗜好の一部を海産魚へと転換させるほど海産 魚養殖産業は発展した。しかし現在、飼餌料価格 や原油の高騰に伴う生産コストの上昇などが原因 で養殖業が停滞していることに加え、輸入水産物 の急増が漁家経営を強く圧迫している。そのため、

選抜育種による生産性の向上が求められている。 ところが、我が国における選抜育種への取り組み は著しく遅れていると言って過言ではない。実際、 養殖の現場で選抜育種と言えば、体長や体重など の見た目を指標に選抜する古典的な表現型選抜を 指すことが多く、選抜に際して血統情報が利用さ れることは稀である。さらに、近親交配の回避策 として系統間交配や野生親魚の導入が行われたり するなど、厳密な系統管理がなされないことがほ とんどであった。そのため、表現型選抜を試みた としても、厳密な系統化がなされないまま交配が 繰り返されることとなり、系統の創出と喪失が繰 り返されてきた(水産研究・教育機構, 2013)。日 本の主要な対象魚種の一つであるトラフグ Takifugu rubripes においても、厳密な系統管理は行 われないまま表現型選抜が試行されてきた。その ため、生産者が「優良系統は3世代で喪失する」 と述べるように、本種でも系統の創出と喪失が繰 り返されることが問題となっている。本種の完全 養殖技術は1990年代に確立され(宮木ら,1992; 中 田ら、1997;松山ら、1997)、養殖種苗のほとんどで 人工種苗が利用されている。これまでに表現型選 抜によりいくつかの「系統」が作出されており、 現在でも高成長性や耐病性を持つとされる複数の 「系統」が流通している。また、本種は筋肉の高 価値もさることながら発達した精巣(白子)が珍 重されるため、精巣重量も選抜対象であり、最近 は「精巣が発達しやすい系統(早熟系統)」が好ん で利用されている。しかし、これらの系統でも系 統間交配や野生親魚の導入が行われているため厳 密には系統化されておらず、系統の喪失が懸念さ れている。

これまで系統を維持するには実際の交配記録を もとにした正確な血統情報が不可欠であった。し かし、近年ではマイクロサテライトや一塩基多型

(single nucleotide polymorphism, SNP) などの遺伝 マーカーを利用することにより、実際の交配記録 がなくても、後代個体の解析から血縁関係の推定 が可能になった。これにより、血縁関係が曖昧な まま継代されてきた養殖集団においても、遺伝マ ーカーの利用による血統情報の推定・修正や系統
 管理が可能となってきた(Hosoya *et al.*, 2018;
 Moses *et al.*, 2020)。

また、遺伝マーカーの開発は血縁関係の推定だ けではなく、選抜育種技術そのものにおいても飛 躍的な進歩をもたらした。最初に成果を上げたの が、表現型と連鎖する遺伝マーカーを指標として 優良個体を選抜するマーカーアシスト選抜 (marker assisted selection, MAS) である。MAS は 対象形質の遺伝機構が単純で、個体差をもたらす 遺伝子座(quantitative trait locus, OTL)の影響力が 大きい場合に威力を発揮する。例えば、ヒラメの リンホシスチス症耐性では寄与率が 50% と影響 力が大きい QTL が見つかり、このマーカーを利用 した MAS による耐性系統が作出されて、市場に 流通している(Fuji et al., 2006; Fuji et al., 2007)。ま た、タイセイヨウサケの伝染性膵臓壊死症におい ても耐性を決定する3つのOTLが特定され、MAS で作出された耐病性系統が養殖産業に大きく貢献 している (Moen et al., 2015)。しかし、産業上重要 な形質の多くは、効果が小さい多数の遺伝子に支 配される多因子形質であり、MAS の効果は著しく 限定的である(Wright, 1968; Morton, 1998; Massault *et al.*, 2008) $_{\circ}$

MAS の次に成果を上げたのがゲノミックセレ クション (genomic selection, GS) 法である。この 方法は対象形質が多因子形質である場合に有効で ある (Meuwissen *et al.*, 2001; Houston *et al.*, 2020). GS 法では BLUP 法で用いた血縁情報をゲノム多 型情報に置き換える。解析集団の表現型データと 遺伝子型データを用いて線形回帰モデル(予測モ デル)を構築し、この予測モデルに選抜候補の遺 伝子型データを代入することで対象形質に関する 候補個体の遺伝的能力(ゲノム推定育種価: genomic estimated breeding value, GEBV)を予測(ゲ ノム予測) する。GS 法は BLUP 法では捉えられ なかったきょうだい間の能力差を捉えられるため、 家系内選抜が可能であり、BLUP 法よりも予測正 確度に優れる (Houston et al., 2020)。本手法はすで に乳牛の泌乳量の改良や (Hayes et al., 2009; GarcíaRuiz et al., 2016)、トウモロコシ Zea mays L.やソバ Fagopyrum esculentum の収穫性向上で成果を上げ ている(Massman et al., 2013; Yabe et al., 2018)。水 産分野でも 2010 年代後半よりタイセイヨウサケ をはじめ様々な魚種で導入が進められている

(Ødegård *et al.*, 2014; Tsai *et al.*, 2015; Barría *et al.*, 2018)。GS 法には、正確な血縁情報が無く BLUP 法では扱えなかったような集団でも親魚候補の遺 伝的能力の予測が可能であるという利点もある。

これは GS 法で利用するゲノム多型情報が血縁情 報を反映するからである。これらの特徴から、前 述の養殖トラフグのような既存の養殖集団に対し ても、直ちに GS 法による選抜育種が導入可能で あると期待される。すなわち、優良な形質を示し つつも正確な血統情報が無いために喪失が危ぶま れる既存の系統でも、大量の遺伝マーカーを利用 することで血統情報を推定することができる。そ のため、遺伝的健全性を保てるような交配を行っ て遺伝的に救済し、さらなる遺伝的改良が図れる 可能性が高い。この救済が可能になれば、系統の 喪失が危ぶまれる多くの既存系統を活用した選抜 育種を行えるため、養殖生産の向上に直結すると 期待される。

そこで本研究では、大量の遺伝マーカーによる トラフグの「早熟系統」の遺伝的救済が可能であ るか実証することを目的とした。初めに、当該系 統に見られる早熟性が遺伝形質であることが検証 されていなかったため、第1章において早熟系統 に属する個体を用いて後代検定を実施し、早熟性 が真に遺伝形質であるかを確認した。また、GS法 による選抜育種を行うには、親魚個体の血縁関係 を明らかにしておく必要がある。そこで、第2章 において、長崎県で流通する養殖トラフグ親魚の 遺伝的類縁関係を明らかにし、早熟系統を含む親 魚集団の遺伝構造の把握と遺伝的多様性の把握を 試みた。MASやGSを実行する際には、対象形質 の遺伝機構や遺伝率を明らかにし、適切な選抜計 画を策定することが不可欠である。そこで、第3 章において、早熟形質の遺伝基盤を明らかにし、 当該形質に適した選抜育種法を選定することを目

的として、早熟系統を創始とする近交集団を作出 してQTL解析を行った。これにより早熟形質が多 因子形質であることが明らかになったことから、 第4章において、実際に養殖場で飼育される養殖 集団を解析魚として、早熟形質のゲノム予測を試 み、GS 法による選抜育種が可能であるかを実証 した。以上の結果から、大量の遺伝マーカーの利 用により、正確な血統情報がないために喪失が危 ぶまれる多くの既存系統を救済し、選抜育種を継 続できるか実証することを目的とした。

第1章. 早熟系統の遺伝的および内分泌的特徴

1-1. 背景

トラフグは、東アジア地域を中心に盛んに養殖 されている重要な養殖対象魚種の一つである (Wang et al., 2016; Hamasaki et al., 2017)。我が国で は 1990 年代に種苗生産技術や成熟誘導・人工授 精技術が開発され (宮木ら, 1992; 中田ら, 1997; 松 山ら, 1997)、それ以降は年間 4,000 トン程度の養 殖生産量を維持している (農林水産省統計情報: https://www.maff.go.jp/j/tokei/index.html)。特に長崎 県では本種の養殖生産が盛んで、国内生産量の 51.2% (2019 年)を占める。本種においては、こ れまでに表現型選抜によりいくつかの「系統」が 作出されてきたが、生産者が「優良系統は3世代 で喪失する」と述べるように、系統の創出と喪失 が繰り返されてきた。

トラフグでは成熟した精巣(白子)が珍味とされる。その価格は筋肉部の約3倍となる約10,000円/kgで取引されるため(Hamasaki et al.,2013)、精巣の大きさが重要な経済的形質として認知されている。通常、西日本沿岸で養殖されるトラフグの精巣が商業的な取引サイズ(100g以上)に達するのは、産卵期の約2ヶ月前(1-2月)である(藤田,1962;服部ら,2012)。しかし、一部の系統において12月初旬(鍋物商材として最需要期)には100gを超える早熟現象が認められ、生産者の間では早熟系統(本研究においてA系統と呼ぶ)とし

て認知されていた。A 系統はその経済的価値の高 さから、長崎県で流通する主要な系統の一つとし て好んで利用されている。しかし、この形質が本 当に遺伝的形質であるのかどうか科学的な検証は されていなかった。

トラフグにおいては生殖腺の発達と体サイズの 相互関係は不明である。多くの動物において、生 殖腺と体の大きさ、特に体重は正の相互関係にあ ることが報告されており、アロメトリーが成立す ることが知られている(Kenagy and Trombulak, 1986; Oikawa *et al.*, 1992; Gage, 1994; Jonsson *et al.*, 1996; Fairbairn, 1997)。したがって、A 系統に見ら れる早熟性は体サイズの大型化の副産物である可 能性が考えられる。一方で、多くの養殖対象魚種 では早熟現象が成長に負の影響を与えるとされて おり(Okuzawa, 2002; Taranger *et al.*, 2009)、トラフ グにおいても早熟系統の選抜が体サイズに悪影響 を及ぼすことも想定される。

真骨魚類では生殖生理学の研究が盛んに行われ ており、オスの成熟における雄性ホルモンの重要 性が認識されている (Miura and Miura, 2003; Schulz etal., 2010)。例えば、11-ケトテストステロン(11-KT)は、ニホンウナギ Anguilla japonica の精巣に おいて、精原細胞の増殖と精子形成を誘導するこ とが知られている (Miura et al., 1991)。トラフグで は卵成熟におけるステロイドホルモンの役割につ いていくらかの報告があるが (Matsuyama et al., 2001: Lee et al., 2009)、精巣発達に関連する性ホル モンの関与については明らかにされていない。早 熟なオス個体が精巣発達以前に血中ステロイドホ ルモンに特徴的なパターンを示すならば、これら のホルモンを早熟系統の指標として用いることが 可能となり、早熟形質の選抜に利用されることが 期待される。すなわち、精巣重量を秤量するため に個体を犠牲にする必要がなくなり、さらには飼 育の早い段階で優良個体を選抜することが可能と なる。例えば、マスノスケ Oncorhynchus tshawytscha の早熟個体は、最終成熟の8ヶ月前に血中11-KT の濃度が高くなることで予測できる(Larsen et al., 2004)。同様に、雄性ホルモンの濃度は、サクラマ

ス Oncorhynchus masou (Ota et al., 1999)、アマゴ Oncorhynchus masou rhodurus (Ueda et al., 1983) お よびタイセイヨウオヒョウHippoglossus hippoglossus (Norberg et al., 2001) などで早熟個体のスクリー ニングに利用されている。

本章は、まず、A 系統に見られる早熟性が遺伝 形質であることを確認するために、複数の母系半 きょうだい集団を用いた後代検定を行った。また、 A 系統に見られる早熟性が体サイズの大型化の副 産物でないこと、早熟性の選抜により成長に負の 影響が及ばないことを確認するために、これらの 半きょうだい集団間で精巣重量と体重の相関関係 を比較した。さらに、血中ステロイドホルモンに よる早熟性の予測が可能であるかを検証するため に、A 系統および野生オスに由来する個体間で血 中エストラジオール-17β (E2)、11-KT、テストス テロン (T)の濃度を経時的に比較した。

1-2. 材料および方法

以後の章を含め、すべての実験は、長崎県総合 水産試験場(長崎水試)の魚類実験委員会の承認 (#NPIF-0001)を得て、長崎水試が定めた魚類実 験ガイドラインに沿って実施した。本研究におい ては、「系統」を共通の祖先に由来すると考えられ る親魚群と定義した。

1-2-1.供試魚の作出

2011年(検定1)から2014年(検定4)まで年 1回、長崎水試で後代検定を行った。すべての検 定で、1個体のメスに3個体のオスを交配するこ とで、複数の母系半きょうだい集団を作出して実 験に供した(Fig.1.1)。それぞれの検定では、長崎 水試または長崎県内の民間種苗生産機関で飼育さ れていた野生個体(野生親魚)および人工授精で 生産された個体(人工親魚)を親魚として用いた

(Table 1.1, Fig. 1.2)。オスの人工親魚については、 長崎県内で流通している主要な系統のうち、A系 統とB系統に属する個体を使用した(第2章も参 照)。なお、メスは精巣を持たないため早熟性の表 現型選抜を行うことができない。そのため、本研 究ではオス親魚からの遺伝効果のみに着目した。 また、各検定ともメス親魚にはA系統以外に属す る個体を用い、個体の重複はなかった。

検定1では、A系統に属する個体(A1)、B系 統に属する個体(B1)、および野生親魚(W1)の 3個体のオスから後代を得て精巣重量と体サイズ を比較した。検定2では、A1の子(A2)、B系統 の別個体(B2)、野生親魚(W2)の3個体のオス 親魚から後代を得て、検定1と同様の比較を行っ た。もしA系統に見られる早熟形質が遺伝形質で あれば、A1とその子であるA2から得た後代はど ちらも他の後代に比べて精巣が早く発達すること が期待される。検定3と4では、A2を再度使用す るとともに、A2と父親が共通する半きょうだい (A3またはA4、いずれもA1の子)と野生親魚 (W3またはW4)をオス親魚として用いた。この 2つの後代検定では、野生親魚との比較によりA 系統の優位性を評価しつつ、A系統に由来する親

魚間で遺伝的能力に差があるかを確認した。

すべての供試魚は人工授精で作出した。1 個体 のメスから得た未授精卵を3つの小群に分け、各 小群を3個体のオスのいずれかと授精させた(Fig. 1.1)。媒精後の受精卵は、宮木ら(1998)に倣っ て 0.05%タンニン酸(富士フイルム和光純薬株式 会社,大阪府大阪市)で15秒間処理して付着性を 除去したうえで、後代ごとに1klの卵管理水槽に 移した。ふ化後は後代ごとに2kl水槽に移して初 期飼育を行い(30-33日間)、その後、8klのコン クリート製角型水槽に移して2次飼育を行った。 飼育方法は宮木ら(1998)に準じ、発達段階に応 じて、栄養強化を施したL型ワムシ、アルテミア ノウプリウス幼生および市販の配合飼料(ラブ・ ラァバ,林兼産業株式会社,山口県下関市)を与え た。飼育水槽には紫外線殺菌海水を供給し、水温 は、初期飼育中は21.0℃に加温調整し、以後は自 然水温とした (17.1-28.9℃)。また、飼育期間中は、 おおよそ1か月おきに合計4-5回ずつ間引きをし て飼育密度を調整した。

1-2-2. 同一環境飼育

供試魚の平均標準体長が約15 cm を超えた時点 (検定1:5.4 月齢;検定2:4.9 月齢;検定3:6.3 月 齢;検定4;7.0月齢)で、全個体に個体識別用の Passive Integrated Transponder (PIT) タグ (Bio Mark, アイダホ州ボイシ, アメリカ合衆国)を背筋部に 埋設したうえで、一つの水槽に混合した。混合時 の個体数、平均標準体長、体重を Table 1.2 にまと めた。同一環境飼育中は最大収容密度が6kg/klを 超えないように、成長に応じて水槽容量を順次ス ケールアップした。飼育は、標準的な出荷サイズ である約1kgに達する2年目の12月初旬まで行 った。終了時の月齢はそれぞれ、検定1では20.5 月齢、検定2では20.1月齢、検定3では21.1月 齢、検定4では21.7月齢だった。供試魚は市販の 配合飼料(黒潮,株式会社ヒガシマル,鹿児島県日 置市)を週3-5回、一日あたり1-3回に分けて飽 食給餌した。また、飼育水には紫外線殺菌海水を 用い、水温管理は行わなかった(12.7-27.8°C)。飼 育期間を通して大量へい死は発生しなかったが、 検定4でのみ Heterobothrium okamotoi (Ogawa, 1991) による寄生虫症が原因と考えられるへい死が発生 し、他の検定よりも生残率が低かった(48.8-86.3%, Fig. 1. 3).

1-2-3.表現型の取得

供試魚を2-フェノキシエタノール(富士フイル ム和光純薬株式会社,大阪府大阪市)の過剰投与 (≥600 ppm)で安楽死させてから標準体長と体重 を測定し、直ちに開腹して精巣を摘出して精巣重 量を測定した。また、体重と生殖腺重量から生殖 腺指数[GSI = 100×生殖腺重量(g)/体重(g)] を算出した。なお、各後代検定で供試魚の一部を 次世代作出用の親魚候補としてランダムに残し、 サンプリングから除外した。後代検定終了時にサ ンプリングした個体数は、Table 1.3 にまとめた。

1-2-4. 血中性ステロイドホルモンの測定

早熟系統に特徴的な血中性ステロイドホルモン 動態が認められるかを調べるため、検定3で生産

した A2 と W3 の後代の一部を用いて、別途、飼 育実験を行った。実験を通じてそれぞれの後代ご とに1基の水槽で飼育した。供試魚が32日齢に 達した時点でそれぞれを2kl水槽に移して実験を 開始した。2.7月齢に達した時点で1,050個体ずつ を8kl コンクリート製角形水槽に移した。その後、 おおよそ1か月おきに3回の間引きを行って飼育 密度を調整した。6.9 月齢で各後代が 145 個体ず つになる様に個体数を調整し、その後、7.3月齢か ら 28.6 月齢にかけて経時的に毎回 5-10 個体をサ ンプリングしてオス個体の E2、11-KT および T を 測定した。供試魚には週に3-5回、市販の配合飼 料(黒潮,株式会社ヒガシマル,鹿児島県日置市) を一日あたり 1-3 回に分けて飽食給餌した。各水 槽には紫外線処理海水を自然水温で供給した (12.0-26.6°C)。サンプリング時には 2-フェノキ シエタノール (≥600 ppm) の過剰投与で安楽死さ せた後に標準体長、体重を測定し、開腹して目視 で性判別した。オス個体は肝動脈からヘパリン処 理した 5ml シリンジ (21G) で採血し、血液サン プルを直ちに氷上に移した。続けて、精巣を摘出 して重量を測定し、GSI を算出した。その後、血 液サンプルは644×g、4℃で5分間遠心分離し、血 漿を取得して分析まで-30℃で保存した。分析直 前に血漿サンプルからジエチルエーテル(富士フ イルム和光純薬株式会社、大阪府大阪市)を用い てステロイドホルモンを抽出し、市販の酵素免疫 抗体法 (enzyme immunoassay, EIA) キット (Cayman Chemical, ミシガン州アナーバー, アメリカ合衆 国) を用いて E2、11-KT および T の血中濃度を測 定した。

1-2-5. 統計解析

統計解析には R (R 3.4.4) を用いた (R Core Team, 2018)。はじめに、後代検定ごとに以下の一般化線 形モデル (generalized linear model, GLM)を用いて 精巣重量に対する父性効果を評価した (Script 1.1)。 すなわち、モデル1とモデル2は残差の分布にガ ウス分布を仮定し、モデル3と4では残差の分布 にガンマ分布を仮定した。また、モデル1とモデ ル3は固定効果として父性効果を仮定し、モデル 2と4では固定効果を仮定しなかった。

モデル1: 父性効果あり、ガウス分布 精巣重量 = 平均値 + 父性効果 + 残差 モデル2: 父性効果なし、ガウス分布 精巣重量 = 平均値 + 残差 モデル3: 父性効果あり、ガンマ分布 精巣重量 = 平均値 + 父性効果 + 残差 モデル4: 父性効果なし、ガンマ分布 精巣重量 = 平均値 + 残差

各モデルについて glm 関数を用いて赤池情報量 規準 (Akaike's information criterion, AIC) と Akaike weight (w) (Akaike, 1973; Burnham and Anderson, 2002) を算出し、最も高いwを持つモデルを最良 モデルとして選択した。2 つ以上のモデルが w> 0.4 であった場合、自由度が最も小さいモデルを最 良とした。さらに自由度にも差がない場合は、AIC 値が最小のモデルを選択した。ガンマ分布とガウ ス分布のリンク関数には、それぞれ Inverse と Identity を用いた。父性効果ありモデルが選択され た場合は、emmeans パッケージ (ver. 1.3.4) の Ismeans 関数を用いて、各父親の効果の最小二乗平 均と95%信頼区間を推定し、Tukeyのpost-hoc pairwise 比較で有意差検定を行った (P<0.05) (Lenth, 2019)。なお、本章の文中で 95% 信頼区間ととも に記載される平均値は、特に注釈のない限り最小 二乗平均を表している。標準体長、体重および GSI についても同様に、GLM のモデル比較によって 父性効果を評価した。

次に、精巣の大型化が体サイズの大型化の副次 的な結果か、あるいは体サイズの大型化と独立し ているかを精査するために、各後代検定で精巣重 量と体重の関連性を以下の GLM のモデル比較で 調べた (Script 1.2)。なお、体重には精巣重量が含 まれるため、ここでは補正体重(体重から精巣重 量を除した値)を用いた。すなわち、モデル1と モデル2は残差の分布にガウス分布を仮定し、モ デル3と4では残差の分布にガンマ分布を仮定し た。また、モデル1とモデル3は固定効果として 補正体重と父性効果ならびに両者の交互作用を仮 定し、モデル2と4では交互作用を仮定しなかっ た。なお、右辺の平均値項は省略した。

モデル1:交互作用あり、ガウス分布

精巣重量 = 補正体重 × 父性効果 + 残差 モデル2:交互作用なし、ガウス分布

精巣重量 = 補正体重 + 父性効果 + 残差 モデル3:交互作用あり、ガンマ分布

精巣重量 = 補正体重 × 父性効果 + 残差 モデル4:交互作用なし、ガンマ分布

精巣重量 = 補正体重 + 父性効果 + 残差

モデル選択後に交互作用項なしのモデル(モデ ル2あるいはモデル4)が支持された場合は、後 代間で補正体重と精巣重量の回帰直線の傾きに有 意差はなく、両者の相関は後代間で変わらないこ とを示す。このモデルが採用された場合には、父 性効果を Tukey の post-hoc pair-wise 法で比較した

(P < 0.05)。交互作用がある場合は、回帰直線の 傾きに有意差があることを示す。この場合、傾き に対して考察を行う。

最後に、A2とW3の後代間で体サイズ、精巣重 量ならびに血中性ステロイドホルモン濃度の経時 変化を比較し、GLM で父性効果の有意性を検定 した(Script1.3)。固定効果として父性効果、月齢、 ならびに父性効果と月齢の交互作用項を考慮した。 すなわち、モデル1とモデル2は残差の分布にガ ウス分布を仮定し、モデル3と4では残差の分布 にガンマ分布を仮定した。また、モデル1とモデ ル3は固定効果として月齢と父性効果ならびに両 者の交互作用を仮定し、モデル2と4では交互作 用を仮定しなかった。ここでも右辺の平均値項は 省略した。

モデル1:交互作用あり、ガウス分布 測定値 = 月齢 × 父性効果 + 残差 モデル2:交互作用なし、ガウス分布 測定値 = 月齢 + 父性効果 + 残差 モデル3:交互作用あり、ガンマ分布 測定値 = 月齢 × 父性効果 + 残差 モデル4:交互作用なし、ガンマ分布 測定値 = 月齢 + 父性効果 + 残差

モデル選択の結果、交互作用項を含むモデルが 支持されなかった場合、各測定値の経時変化のパ ターンは2つの後代間で差が無いと言える。前述 のとおり *Ismeans* 関数を用いた pair-wise 比較によ る post-hoc テストを行い、試験期間を通じた父性 効果について有意差検定を行った(P<0.05)。一 方、交互作用項を含むモデルが支持された場合に は、父性効果は月齢ごとに異なると言える。この ときは月齢ごとに父性効果を有意差検定した(P< 0.05)。

1—3. 結果

1—3—1.後代検定

4回の後代検定を実施し、A系統の早熟性が遺 伝形質であるかを調べた(Table 1.4)。各後代の表 現型の実測値とGLMで推定した95%信頼区間を Fig. 1.4-7 に示した。

検定1および検定2では、A系統、B系統、野 生親魚に属するオス親魚に由来する3つの母系半 きょうだい集団を作出し、精巣重量に対する父性 効果の有無を調べた。その結果、いずれの検定で も父性効果を含むモデルが支持された(Table 1.5)。 検定1では、A1の後代は平均精巣重量(95%信頼 区間)が148.0g(130.1-165.8g)と大きく、B1の 後代(60.8g, 33.1-88.6g, P<0.0001)およびW1の 後代 (92.1 g, 69.5-114.8 g, P < 0.0004) に対し、早 熟性が顕著であった (Fig. 1.6a)。検定2において も、A2の後代は精巣重量が108.5g(94.1-122.9g) と100gを超えており、B2の後代(25.7g,9.1-42.3 g,P<0.0001) およびW2の後代(35.8g, 19.7-51.9 g,P<0.0001)を大きく上回った (Fig. 1.6b)。父性 効果を含むモデルは、標準体長、体重および GSI の各形質においても支持され、A系統に属するオ ス親魚は精巣重量だけではなく、体サイズにおい

ても他系統よりも大きいことが示された(Table 1. 4, Fig. 1. 4, 5, 7)。

検定3と検定4では、A系統内の複数のオス親 魚と野生親魚について各親由来の後代間で精巣重 量と標準体長ならびに体重を比較した。これらの 後代検定においても、すべての形質について父性 効果ありのモデルが支持された。検定3では、オ ス親魚としてA2およびA2の半きょうだい(A3)、 野生親魚(W3)を用いた。A2の後代の精巣重量 は116.9g (105.1-128.7g) であったのに対し、W3 の後代は38.6g(26.5-50.7g)で、改めて野生親魚 に対するA2の優位性が示された(P<0.0001)(Fig. 1.6c)。一方、A3の後代の精巣重量(56.0g, 41.8-70.2g)は、W3の後代との間に有意差は認められ ず (P=0.1582)、A2の後代よりも有意に小さかっ た (P<0.0001)。検定4 では、A3 の全きょうだい である A4 を比較に用いた。その結果、A2 の後代 が 116.8 g (103.7-129.9 g)、A4 の後代が 84.6 g (71.5-97.7 g)、W4 の後代が 25.1 g (10.4-39.8 g) であり、A2およびA4の後代はどちらもW4の後 代よりも精巣重量が大きかった(A2-W4: P < 0.0001; A4–W4: P<0.0001) (Fig. 1.6d)。また、A2 の後代は、検定1および2と同様に、標準体長、 体重および GSI においても他の親魚の後代よりも 大きかった(Table 1.4; Fig. 1.4, 5, 7)。

次に、早熟形質が体サイズ増大の副産物である かどうかを検討するために、父性効果と補正体重 に加えてそれらの交互作用が含まれるモデルと含 まれないモデルとの間でモデル選択を行った。検 定1、2および3では、交互作用項なしのモデルが 支持され、精巣重量と補正体重の相関は後代間で 差が無いことが示唆された(Table 1.6)。検定4で は、交互作用を含むモデル1が最も高いwを示し たが、交互作用を含むモデル1が最も高いwを示し たが、交互作用を含まないモデル2もwが0.4以 上であった。このため、ここではより自由度が小 さいモデル2を選択した。なお、いずれの検定で も、2つの形質の間の相関係数(直線の傾き)は 正の値をとった(検定1:r=0.13;検定2:r=0.10; 検定3:r=0.17;検定4:r=0.17)(Table 1.7; Fig. 1. 8)。

選択されたモデルを用いて、補正体重の効果を 排除して後代間の精巣重量(95%信頼区間)を比 較した(Table 1.8)。検定1では、A1の後代の精 巣重量(127.8-155.6g)は、B1の後代(30.3-73.4 g, P < 0.0001) および W1 の後代 (90.0-126.3 g, P =0.0131) よりも有意に大きかった。検定2では、 A2 の後代 (78.8-109.2g) は、B2 の後代 (20.5-52.7 g,P<0.0001) およびW2の後代(28.6-58.8g,P= 0.0001) よりも有意に大きく、A 系統の優位性が 再確認された。検定3および4においてもA2の 後代が他よりも優れていた。すなわち、検定3で はA2の後代 (90.7-113.2g) は、A3の後代 (40.0-64.6g,P<0.0001)およびW3の後代(45.0-69.0g, P<0.0001) よりも大きく、検定4においてもA2 の後代 (91.8-112.3 g) がA4 の後代 (61.8-82.0 g, P < 0.0001) および W4 の後代(46.1-73.4 g, P < 0.0001)を有意に上回った。なお、ここで採用した モデルではA4とW4の後代間では差が認められ なかった (P = 0.4003)。

1-3-2. ステロイドホルモンの経時変化

4回の後代検定の結果より、A系統の早熟性が 繰り返し確認された。次に、早熟性の指標として 血中性ステロイドホルモン濃度が利用可能である か検討するため、A2とW3から作出した後代を 用いて11-KT、T、E2の血中濃度の経時変化を比 較した。GLM解析の結果、父性効果と月齢の間の 交互作用は、各性ステロイドに加えて精巣重量と GSIでも支持されたが、標準体長および体重では 支持されなかった(Table 1.9)。各後代における月 齢間の有意水準をTable 1.10–16にまとめた。

まず、この期間における精巣および体サイズの 発達を両後代間で比較した。サンプリングした各 後代のオス個体数は、最少で2個体(A2:28.6月 齢)、最大で8個体(W3:19.0月齢)であった(Fig. 1.9)。飼育期間を通して精巣重量が最大となった のは、A2の後代では26.1月齢でW3の後代では 24.0月齢であった。精巣重量が最大となった月齢 における平均値(95%信頼区間)は、A2の後代で は219.3g(142.7-471.7g)、W3の後代では163.1g

(111.5-304.9g) であり、A2の後代の方が大きい 傾向にあったものの両者に有意差は認められなか った (P=1.0000) (Fig. 1. 9a)。2 つの後代間の有 意差は、19.0月齢(10月上旬)から認められ、19.0 月齡 (A2: 4.7 g, 3.2-8.8 g; W3: 1.4 g, 1.1-2.1 g, P = 0.0001)から21.1 月齢(A2: 138.9 g, 94.8-259.7 g; W3: 34.3 g, 23.4-64.1 g, P=0.0021) までは、A2の 後代が W3 の後代よりも有意に精巣重量が大きか ったが、この差は後に消失した。また、GSI にも 同様の傾向が観察された(Fig.1.9b)。両後代とも、 24.0月齢においてすべてのオス個体が成熟し、触 診により精液が総排泄腔から流出した。標準体長 と体重の GLM 解析では、交互作用項なしのモデ ルが支持され(Table 1.9)、これら2つ表現型の増 加パターンは後代間で差が無かったと言えた。一 方で、飼育期間を通して A2 の後代は W3 の後代 よりも常に大きかった (P<0.0001) (Fig. 1.9c, d)。

血中ステロイドにおいては、後代間で精巣重量 と GSI に有意差が現れた 19.0 月齢の約 6 か月前 からすでに血中 E2 濃度 (95%信頼区間) に差が認 められた。13.4 月齢(A2:45.0 pg/ml, 34.1-66.1 pg/ml; W3: 24.7 pg/ml, 19.2–34.5 pg/ml, P = 0.0081) から 18.1 月龄 (A2: 100.3 pg/ml, 79.6–135.7 pg/ml, W3: 44.3 pg/ml, 33.6-65.1 pg/ml, P=0.0012) までは、A2 の後代が W3 の後代よりも有意に高かった (Fig. 1. 10a)。しかし、E2濃度の差は後代間で精巣重量と GSI に差が現れた 19.0 月齢に消失した後、20.0 月 齢では反転傾向を示し、22.1 月齢においては W3 の後代が A2 の後代よりも有意に高かった(A2: 109.4 pg/ml, 83.0-160.5 pg/ml; W3: 256.4 pg/ml, 194.6–375.9 pg/ml, P = 0.0012)。血中 E2 濃度のピ ークはA2の後代が24.0月齢、W3の後代が22.1 月齢であった。一方、血中11-KTおよびTにおい ては、精巣が増大し始めた時期に有意差が認めら れた (Fig. 1. 10b, c)。 両後代間の 11-KT 濃度の有 意差は、19.0 月齢(A2: 303.0 pg/ml, 231.5-437.6 pg/ml; W3: 163.9 pg/ml, 134.6–209.5 pg/ml, P = 0.0010)、20.0 月齡 (A2: 371.7 pg/ml, 284.1-536.8 pg/ml; W3: 213.2 pg/ml, 163.1–308.2 pg/ml, *P* = 0.0185) および20.5月齢(A2:370.4 pg/ml, 290.7-511.8 pg/ml;

W3: 250.6 pg/ml, 200.4–334.4 pg/ml, *P* = 0.0415) で 観察された。血中 T 濃度の有意差は 20.0 月齢 (A2: 1,166.9 pg/ml, 848.2–1,869. 2 pg/ml; W3: 603.1 pg/ml, 438.4–966.2 pg/ml, *P* = 0.0251) および 20.5 月齢 (A2: 1,368.0 pg/ml, 1,024.6–2,061.9 pg/ml; W3: 774.6 pg/ml, 592.4–1,117.3 pg/ml, *P* = 0.0184) で認められた。こ れらの雄性ホルモンの血中濃度は、両後代とも 24.0 月齢で最大となった。なお、すべてのステロ イドホルモン濃度は GSI が最大になった 24.0 月 齢以降に減少に転じた。

1-4. 考察

本章では、長崎県内で流通している特定のトラ フグ系統(A系統)に見られる早熟現象が、遺伝 的形質であるかどうかを後代検定により検証した。 あわせて、早熟形質が体サイズ依存的であるかを 検討した。また、トラフグオスの精巣発達に関連 する血中性ステロイド濃度について経時的に追跡 し、早熟性の指標となり得るかを検証した。

後代検定1と2では、A系統、B系統および野 生親魚に由来する後代の早熟性を比較した。検定 1では、A1の後代は、他の2つの後代と比較して 精巣の発達が早いことが確認され、検定2ではA1 の子である A2 に由来する後代の早熟性が確認さ れた。これらの結果から、A 系統の早熟性が遺伝 形質であることが示唆された。A2の後代に見られ た早熟性は検定3、4においても再確認された。ま た、検定3および4でA系統内の複数個体の後代 を評価したところ、A2 とその異母きょうだいであ る A3 および A4 の間で、後代の早熟性に差が認 められた。すなわち、A4の後代の精巣重量はA2 の後代と野生親魚である W4 の後代の中間であり、 また、A3の後代の精巣重量はW3の後代と差が 無かった。これらの表現型のばらつきから、この 形質が主に相加的遺伝効果に支配されていること が示唆された。一方で、それぞれの後代検定は実 施した年が異なり、環境条件(例えば水温)の変 動があったことから、このばらつきは遺伝子型と 環境間の相互作用 (genotype by environmentinteractions, G×E)が原因で生じたことも考えらえ た。本研究では、G×Eがトラフグの早熟性にどれ ほどの影響を及ぼすのかを評価することはできな い。しかし、タイセイヨウサケ(Wild*et al.*, 1994) やニジマス Oncorhynchus mykiss(Kause *et al.*, 2003) などのサケ科魚類では、成熟がG×Eの影響を受け ていることが報告されている。また、これらの研 究では、選抜育種プログラムの検討段階でG×Eの 関与を評価することの重要性が言及されている。 今後は、トラフグの早熟性に対するG×Eの影響に 関する研究が望まれる。

生殖腺重量と体サイズの間に見られる正の相関 は多くの動物で報告されている (Kenagy and Trombulak, 1986; Oikawa et al., 1992; Gage, 1994; Jonsson et al., 1996; Fairbairn, 1997)。一方で、ニジ マス (McChure et al., 2007)、タイセイヨウオヒョウ (Imsland and Jonassen, 2005)、マスノスケ (Campbell et al., 2003) などのいくつかの養殖魚種 では、生殖腺の早期発達が成長に悪影響を及ぼす ことが知られている。今回のトラフグの後代検定 では、精巣重量と補正体重の間に正の相関が観察 され、両者の相関係数には集団間で差が認められ なかった。しかし、補正体重の影響を除外した後 でも A 系統の後代は他系統や野生個体の後代に 比べて精巣が大きいことが示された。この結果は、 A 系統で見られる早熟性は体重の大型化に付随す る形質ではなく、体サイズに依存しないことを示 している。また、精巣重量の増加に着目して選抜 を行えば間接的に体重を改良できる可能性も示唆 する。多くの養殖魚種にとって、成長性は最も優 先される育種対象形質である。育種の取り組みが 遅れているトラフグにおいても、体サイズの改良 は重要である。今後、早熟性の遺伝率および精巣 重量と体重の遺伝相関を明らかにし、これらの形 質に対する同時選抜の可能性を検証する研究が求 められる。

本研究で注目したトラフグの早熟性はオスでの み評価可能な形質であり、メスから表現型値を取 得することはできない。乳牛や豚では泌乳量や産 仔数などのメスに特異的な形質においても、後代 検定によりエリートオスの選抜が行われている

(Avalos and Smith, 1987; Georges et al., 1995)。トラ フグでも同様に、早熟に関するメス親の遺伝的能 力を後代検定で評価することは可能と考えられる が、それには多大な労力が要求される。そのため、 養殖現場では父側の遺伝的能力を重視した表現型 選抜が行われている(第2章も参照)。本研究で実 施した後代検定においては、早熟系統を含む複数 のオスを非早熟系統のメスと交配することにより、 早熟性に及ぼす母性の効果を各検定内で僅少化で きるようにした。また、検定2、3および4におい ては、それぞれ別のメス個体を利用している。こ のような実験系において A2 の優位性が繰り返し 確認されたことから、早熟性に対する父性の遺伝 効果の存在は明らかである。一方、早熟性が相加 的遺伝形質であることも示唆されたため、後代は 両親のいずれからも遺伝的影響を受けると考えら れる。BLUP 法や GS 法では表現型の有無に関わ らず個体の育種価が推定可能であり、上述した家 畜の泌乳量や産仔数においても、両性の推定育種 価も利用した選抜が行われている(García-Ruiz et al., 2016; Vitezica et al., 2016)。トラフグ早熟形質に おいても、今後は両親の育種価を指標とした選抜 を行うことで選抜効率を向上できると考えられる。

現在のところ、精巣重量の評価は開腹して精巣 を摘出する以外に方法がなく、評価した個体をそ のまま親魚として利用することはできない。そこ で、血中ステロイドによって早熟性が予測可能か を検討した。A系統と野生親魚の後代間には、体 サイズの発達パターンや血中ステロイド濃度の経 時変化に明瞭な差が認められた。興味深いことに、 精巣の増大時期よりも早い時期に雌性ステロイド である E2 濃度に差がみられ、A 系統の後代は野 生親魚の後代よりも高い値を示した。真骨魚類に おいては、E2は主要な雌性ホルモンの一つとされ るが (Devlin and Nagahama, 2002)、オス個体でも 低濃度で存在することが知られている (Miura et al., 1999; Chaves-Pozo et al., 2007; Shahjahan et al., 2010). オスにおける E2 の詳細な機能は明らかになって いないが、ヨーロッパへダイ Sparus auratus に E2

34

を投与すると、精巣内での細胞増殖、脂質代謝、 細胞伝達など、生物学的プロセスに関与する様々 な遺伝子の発現が誘導される(Pinto et al., 2006)。 さらにニホンウナギでは、*invivo* および*invitro* の 実験により E2 は精巣幹細胞の再生産を制御して いることが明らかになっている(Miura et al., 1999)。 トラフグの近縁種であるクサフグ Takifugu alboplumbeus のオスでは、未成熟期における血中 E2 濃度が成熟期よりも高く、E2 が精巣発達にお いて重要な機能を持っていると推測されている

(Hamasaki et al., 2013)。これらのことから、トラ フグにおいても、精巣発達時期の約6ヶ月前の高 い血中 E2 濃度が、早熟性の指標となる可能性が 示された。今後、個体レベルで E2 の血中濃度を 経時的に追跡したり、精巣発達開始前に E2 を投 与したりすることにより、本種の精巣発達におけ る E2 の作用機序を明らかにしたいと考えている。

真骨魚類における主要な雄性ホルモンである 11-KT は、ニホンウナギ (Miura *et al.*, 1991)、イト ウ *Hucho perryi* (Amer *et al.*, 2001)、キンギョ *Carassius auratus* (Kobayashi *et al.*, 1991)、ブリ

(Higuchi et al., 2017) などにおいて、精原細胞の 増殖や精子形成への関与が報告されている。本研 究の結果はこれらの先行研究と一致しており、ト ラフグにおいても精巣の最終的な発達と11-KT濃 度の上昇が同期して観察された。雄性ホルモンの 一つである Tも、11-KT と同時期に血中濃度の上 昇が認められた。Tは、11-KTと類似した作用機 序を有することに加え (Rodríguez et al., 2000; de Waal et al., 2008; Le Gac et al., 2008)、E2の前駆体の 一つであることも報告されている(Tanaka et al., 1992; Nagahama and Yamashita, 2008)。また、ウロ ハゼ Glossogobius olivaceus やマイワシ Sardinops melanostictus のオスでは成熟期においても 11-KT は検出されないことから、T が精巣発達に寄与し ていると考えられている(Asahina et al., 1985; Matsuyama et al., 1991)。本研究では、血中 T 濃度 は11-KT よりも増加が顕著であったことから、ト ラフグの精巣発達においても11-KTよりもTの方 が重要な役割を担っている可能性が考えられた。

これらの雄性ホルモン濃度の上昇は、春季発動(精 巣の発達と精子形成の開始)の引き金になってい ることが考えられるが、その詳細な作用機序は不 明である。トラフグの早熟現象を理解するには、 順遺伝学的解析による責任遺伝子の同定や GnRH 経路などの内分泌系に着目した研究により精巣発 達のメカニズムを解明する必要がある。

以上のとおり、本章において、A 系統で見られ る早熟性が相加的な遺伝的効果に支配された遺伝 形質であること、体サイズ依存的ではないこと、 早熟性が内分泌の挙動で予測可能であることが示 された。

第2章. 養殖用親魚集団の遺伝的構造解析

2-1. 背景

トラフグは完全養殖技術が確立した 1990 年代 以降、種苗生産機関への技術普及が進められた(中 田、2001)。現在では、年間 700 万個体程度の養殖 用人工種苗が販売されている(特定非営活動法人 アクアカルチャーネットワーク,ACN レポート第 51号: http://www.acn-npo.org/index.html)。養殖用 人工種苗の生産には、主に野生親魚のメスと人工 親魚のオスが用いられてきた。野生のメスが用い られたのは、近親交配を回避することに加え、天 然海域で漁獲されたメス個体から体サイズが大き いものを選別することで採卵量が確保できるとい ったコスト的な理由による。最近では一部の種苗 生産機関において、積極的に人工親魚同士の交配 も行われている。人工親魚の作出過程では生産機 関独自の選抜が行われており、日本の代表的な養 殖魚種であるマダイやヒラメと同様に(Murata et al., 1996; 澤山・高木, 2012)、養殖場における飼育 情報を得て好成績の個体を買い戻して親魚に利用 することが多い。すなわち、養殖トラフグにおけ る選抜育種では少数エリートの表現型選抜が主流 となっている。これまでに、高成長性や耐病性を 持つとされる複数の「系統」が作出されている。 一方で、評判の良い養殖集団は他の種苗生産機関 由来であっても積極的に親魚として導入されてお り、親魚間の類縁関係が不明確なまま交配される こともあって、厳密な系統管理は行われていない。 そのため、数世代のうちにその優位性が失われて しまうことが繰り返されてきた。したがって、A 系統を含め、長崎県内で利用されている既存の系 統を遺伝的に救済し、選抜育種を続けていくため には、親魚集団全体で親魚間の遺伝的類縁関係を 明らかにする必要がある。

本章では、A系統を含む長崎県内の親魚集団内 における個体間の類縁関係を明らかにするために、 集団遺伝学的解析を行った。解析には長崎県内で 養殖用種苗生産のために保有されているトラフグ 親魚集団を用い、マイクロサテライトマーカーを 用いて遺伝構造を解析した。併せて、種苗生産機 関が記録する各親魚の血統情報の聞き取り調査も 行い、遺伝解析の結果との比較からその正確性を 検証した。

2-2. 材料および方法

2-2-1. 解析魚の収集

2015年および2016年に、養殖用種苗生産の親 魚として長崎県内の民間種苗生産機関で飼育され ていたトラフグを用いた。鰭または精液として提 供された材料を、99.5%エタノールに浸漬し、解析 まで-30℃で保存した。同時に、各解析魚の由来 (野生魚か人工魚か?もし人工魚ならいずれかの 系統に属するか?など)と、実際に市販種苗の生 産に利用されているか否かについて、民間種苗生 産機関へ聞き取り調査を行った。収集したトラフ グが人工魚だった場合は、当該個体の両親に野生 魚が用いられていたかを確認した。

2-2-2.マイクロサテライト多型解析

ゲノム DNA は DNeasy Blood and Tissue KIT (Qiagen, Qiagen, ハイデン, ドイツ)を用いてメ ーカーのプロトコルに従って抽出した。抽出した DNA を鋳型として PCR によりマイクロサテライ ト座を増幅した。使用した 13 プライマーセット の情報を Table 2.1 にまとめた。これらのマーカー は Kai *et al.* (2011) で設計されたもので、そのう ち 11 セットは当該研究で報告されている。PCR 反 応液は以下の条件で調製した。すなわち、1 μ L の 10×PCR Buffer(タカラバイオ株式会社, 滋賀県草 津市)、0.9 μ L の dNTP Mixture(各 2 mM, タカラ バイオ株式会社, 滋賀県草津市)、0.05 μ L の Forward primer(10 pmol/ μ L)、0.5 μ L の Reverse primer (10 pmol/ μ L)、1.25 μ L の蛍光標識 M13 primer

(10 pmol/µL, Thermo Fisher Scientific, マサチュー セッツ州ウォルサム、アメリカ合衆国)、0.04 uLの r-Taq DNA Polymerase (5 U/µL, タカラバイオ株式 会社、滋賀県草津市)を含むプレミックスに2.5 µL のDNA テンプレート (およそ 10 ng/µL) を加え、 滅菌蒸留水で合計 10 µL とした。この反応液を iCycler (Bio-Rad, カリフォルニア州ハーキュリー ズ、アメリカ合衆国)を用いて以下の条件の PCR に付した。94℃、3分間の熱変性反応を行った後 に、94℃で10秒間、59℃で30秒間の増幅反応を 37 サイクル行い、最後に 59℃で 3 分間の最終伸 長反応を行った。PCR 産物を ABI 3130 (Applied Biosystems, カリフォルニア州フォスターシティ, アメリカ合衆国)による電気泳動に付し、得られ た波形データを Gene Mapper Software 4.0 (Applied Biosystems, カリフォルニア州フォスターシティ, アメリカ合衆国)で可視化して遺伝子型を決定し た。

2-2-3. 遺伝解析

最初に、各系統と野生親魚群について遺伝的多 様性を評価した。平均アレル数 (*MNA*)、有効アレ ル数 (*ENA*)、ヘテロ接合度の期待値 (*He*) および 観測値 (*Ho*)、近交係数 (*Fis*) の算出には GenAlEx 6.51b2 (Peakall and Smouse, 2012) を用いた。また、 アレリックリッチネス (*AR*) を FSTAT 2.9.4 (Goudet, 2003)、多型情報量 (*PIC*) を CERVUS (Kalinowski *et al.*, 2007) でそれぞれ算出した。これらに加えて 集団の有効な大きさ (*Ne*) を NeEstimator 2.1 (Do *et al.*, 2014) を用いて推定した。推定には、Linkage disequilibrium (LD) 法 (Waples and Do, 2008) と Molecular coancestry (MC) 法 (Nomura, 2008) を 用いた。LD 法では最少アレル頻度を5%とし、ラ ンダムモデルを用いた。

次に、集団内ならびに集団間の遺伝的異質性を 検討するために Arlequin 3.5.2 (Excoffier and Lischer, 2010) を用いて分子分散分析 (AMOVA) を行った。 10,000 回の permutation test を行って異質性を検定 した。また、FSTAT 2.9.4 で pairwise wcFst (Weir and Cockerham, 1984) を算出して集団間の分化の程度 を評価した。10,000回のpermutation test を試行し、 帰無仮説 (wcFst=0) を片側 5%の有意水準 (ボン フェローニ補正後) で評価した (Rice, 1989)。さら に、個体間の遺伝的類似性を GenAlEx 6.51b2 を用 いた主座標分析 (Principal Coordinate Analysis, PCoA)で評価した。解析個体間の距離には codominant genotypic distance を用い、分析には distance-standardized option を用いた。また、個体間 の遺伝的類縁関係について、Populations 1.2.31 (Langella, 1999)を用いて算出した遺伝距離(Nei's

Da) (Nei *et al.*, 1983) をもとに、FigTree 1.4.4 (Rambaut, 2012) を用いて近隣結合法 (NJ 法) に より推定した。

最後に、集団の遺伝的構造を STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000)を用いて推定した。祖先集 団数(K)を1から10まで変化させながら、各Kについて Markov chain Monte Carlo 法を独立に10 ラン試行した(総反復数: 80,000回、burn-in: 30,000 回)。出力結果を Structure Harvester (Earl and vonHoldt, 2012)に入力して ΔK (Evanno *et al.*, 2005) を算出した。各個体の祖先集団に対する帰属率を CLUMPP 1.1.2 (Jakobsson and Rosenberg, 2007)で 推定し、DISTRUCT 1.1 (Rosenberg, 2004)で可視 化した。

2-3. 結果

2-3-1. 解析魚の履歴

収集した 56 個体について、系統情報などの履 歴に関する聞き取り結果を Table 2.2 にまとめた。 56 個体のうち、オスは34 個体、メスは22 個体で あった。オスはすべて人工魚で、メスは半数以上 (15/22個体)が野生魚であった。人工魚の由来と して、3つの系統(A-C系統)が挙げられ、その 内訳は、A系統が8個体、B系統が23個体、C系 統が10個体であった。人工親魚について両親を 確認した結果、人工魚同士の交配によるものが存在 しており、野生魚同士の交配によるものは認めら れなかった。

2-3-2. 系統内の遺伝的多様性

解析に用いた 13 マイクロサテライト座のうち 12座で多型が得られた(Table 2.3–14)。12座の多 型情報を用いて算出した遺伝統計量を、系統およ び野生親魚ごとにまとめた結果を Table 2.15 に示 した。また、マーカーごとの要約結果を Table 2.16 にまとめた。各マイクロサテライト座におけるア レル頻度の最大値は、野生親魚が 10.0–30.0%と最 も低く、A 系統が 31.3–50.0%、B 系統が 15.2–52.2%、 C 系統が 25.0–55.0%であった。有効アレル数(ENA) は野生親魚で最も高く(10.76)、次いで B 系統

(6.62)、A 系統(4.47)、C 系統(3.86)の順で高 かった。ヘテロ接合度の期待値(*He*)は、野生親 魚が0.90と最も高く、次いでB 系統(0.83)、A 系 統(0.77)、C 系統(0.73)の順となった。いずれ の統計量でも野生親魚がもっとも遺伝的多様性が 高く、A 系統とC 系統がB 系統よりもやや低いと いう結果が示された。

アレル数を個体数(6 個体)によって標準化し たアレルリッチネス(*AR*)は野生親魚(8.54)、B 系統(6.51)、A 系統(5.94)の順に高く、最も低 いC 系統は野生親魚の半分程度(4.73)であった。 特定のマーカー座において子の持つ2つのアレル がどちらの親に由来するか特定できる確率を示す 多型情報量(*PIC*)は、野生親魚が0.89と最も高 く、次いでB系統(0.82)、A 系統(0.74)、C 系統 (0.69)の順となった。実際に行われた交配と任意 交配とのずれを表す近交係数(*Fis*)は、野生親魚 (0.04)とB系統(-0.03)は0に近かったが、A 系統は-0.16、C 系統は-0.13 であった。いずれの 統計量でも野生親魚がもっとも遺伝的多様性が高 く、A系統とC系統がB系統よりもやや低いとい う結果が示された。

有効親魚数 (Ne,95%信頼区間) は LD 法と MC 法のいずれでも野生親魚が最大となり (LD 法: 342.2,59.0-∞; MC 法: 66.5,4.9-207.3)、A 系統 (LD 法: 20.3, 9.0-253.1; MC 法: 15.1, 3.9-36.9)、B 系統 (LD 法: 9.5, 7.8-11.6; MC 法: 10.4, 7.2-14.2) およ び C 系統 (LD 法: 25.5, 11.5-309.4; MC 法: 11.3, 4.1-22.0) を大きく上回った。有効親魚数に関しても野 生親魚がもっとも多かったが、B 系統が A 系統、 C 系統よりも少ない傾向にあった。

2-3-3.集団の分化

初めに、AMOVA 分析により解析魚全体にどの 程度の遺伝的分化が生じているかを検討した。そ の結果、集団(各系統および野生親魚)間に遺伝 的分化が生じており(P < 0.001)、全体の分散の 6.63%が集団間の差で説明された(Table 2.17)。次 に2集団間の pairwise wcFst を求めて遺伝的分化 の程度を推定した結果、すべての組合せで遺伝的 分化が認められた(ボンフェローニ補正済みP < 0.05)。集団の組合せをみたところ、C系統と他の 3集団間にみられる分化(0.074–0.098)が、他の3 集団間で検出された値(0.041–0.054)よりも高か った(Table 2.18)。

2-3-4. 主座標分析

多型性が確認できた 12 遺伝子座の遺伝子型情 報を用いて主座標分析を行った (Fig.2.1)。第1主 座標(寄与率 = 12.4%) では、B系統とC系統と が大きく分かれ、A系統と野生親魚はB系統寄り の値を示した。第2主座標(9.3%) では野生親魚 とB系統の分散が大きく、両集団が分かれる傾向 にあった。一方、第3主座標(8.4%) においては、 B系統内での分散が最も大きく、A系統とC系統 とが類似した分布を示した。また、第3主座標で は野生親魚とB系統の一部とが分かれる傾向にあ った。

2-3-5. 遺伝距離にもとづく類縁関係

個体間の遺伝距離 Da に基づく類縁関係におい ても、C 系統が他の系統や野生親魚から遺伝的に 独立している傾向が示された(Fig.2.2)。また、B 系統も野生親魚から独立する傾向にあった。B 系 統のうち全きょうだいである6番、31番、32番、 50番の4個体は単一クラスターを形成したが、B 系統のメインのクラスターよりも野生親魚に近縁 であることが示された。一方、A 系統の多くの個 体はB系統に含まれた。また、42番(B系統)や 48番(A系統)など、遺伝距離で推定された類縁 関係が聞き取った血縁情報と整合しない個体が出 現した。

2-3-6. STRUCTURE 解析

STRUCTURE 解析の結果、 ΔK の値からは親魚 集団が3つの遺伝子プールで構成される(K = 3) と仮定するのが尤もらしいと考えられた(Fig. 2. 3)。K = 2-7とした場合に各個体がどの遺伝子プー ルに属するかを可視化し、集団構造を精査した

(Fig.2.4)。K=2を仮定した場合、B系統とC系 統を主とする2つの集団に大別され、A系統と野 生親魚はこの2系統が混交する集団であると推定 された。K=3においてはB系統、C系統および 野生親魚がそれぞれメインの集団を構成し、A系 統はB系統、C系統、野生集団が混合して形成さ れた集団であると推定された。K=4以上でもC 系統、野生親魚およびB系統が、それぞれほぼ単 一の祖先集団であることが示された一方で、K=6以上を仮定した場合にA系統で優占する祖先集 団の存在が推定された。遺伝距離から推定した類 縁関係で本来の系統と異なるC系統とクラスター を形成した42番 (B系統)と48番 (A系統)は、 STRUCTURE 解析でもKの値に関わらずC系統 と同じ集団に属すると推定された。

2-4. 考察

本章では、A系統を含む長崎県内の親魚集団内 における個体間の類縁関係を明らかにするために、 民間種苗生産機関で保有されているトラフグ親魚 集団の遺伝構造解析を行った。

解析魚収集の際に行った聞き取り調査により、 人工親魚の所属系統として3つの系統が挙げられ た。これらに野生親魚を加えた4集団でAMOVA 解析を行ったところ、分化した集団が存在するこ とが示された。2 集団間の遺伝的分化の程度 (pairwise wcFst) でもすべての組み合わせで遺伝 的分化が支持された。これらの結果から、長崎県 内の親魚集団には遺伝的に分化した系統が存在す ることが示された。しかし、主座標分析、遺伝的 類縁解析ならびに STRUCTURE 解析では B系統、 C 系統の独立性が支持されたものの、A 系統はい ずれの解析結果でも他の系統からの独立性が弱く、 野生親魚の導入や他の系統との系統間交配が行わ れていることが推測された。実際に、A 系統とし て入手した8個体のうち4個体はメス親が野生魚 であり、B系統(4/23個体)、C系統(1/8個体、不 明の2個体を除く)に比べて出現率が高かった。 A 系統の解析魚中にメスが含まれなかったことも 踏まえると、A系統ではメス親魚は維持されてい ない可能性も考えられた。A 系統は、2000年代に 1 ペアの野生個体から得た人工魚同士を近親交配 して作出した1個体のエリートオス(第1章にお ける A1 に相当) と、少数のメスとの交配で作出 した遺伝的多様性の少ない集団から造成されてい る(中田久博士、私信)。そのため、近親交配の回 避を目的として野生親魚や他の系統との交配が行 われ、結果的に、A系統は遺伝的独立性が弱い集 団となったと推察された。本章で収集したA系統 の解析魚は少なく、A系統の全体像が明らかにな ったとは言えないが、系統外からの遺伝子流入が 継続すれば、今後、本系統の遺伝的独立性と特徴 的な形質(早熟性)が失われる可能性が高いと考 えられた。

B 系統とC 系統は、野生親魚から独立しており、 系統化が認められた。B 系統はA、C 系統に比べ てARおよびPICが高く、Fisがゼロに近かったこ とから、遺伝的多様性が比較的に高く保たれてい ると言えた。また、STRUCTURE 解析 (K=4-7) から、系統内に複数の分集団を含む可能性が支持 された。これらの結果から、B系統は系統化が進 みつつも、近親交配を避けるための操作が機能し ていると考えられた。しかし、B系統のNeは10 個体程度と少なかったことから、今後の選抜方法 次第では遺伝的多様性が急激に減少する可能性も 示された。一方で、C系統は各種の多様性の指標 が系統間で最小となり、遺伝的多様性が最も低か った。遺伝距離Daから推定した遺伝的類縁関係 においても、単一のクラスターが形成され、少な くとも今回の解析に用いた個体は近縁な個体で構 成され、近交が進んでいると考えられた。以上の 結果から、B系統とC系統は、親魚間の血縁距離 をもとに近親交配を回避しつつ、遺伝的多様性を 増やすような交配計画を策定すべきと言えた。

本章で提供を受けた親魚検体のうち、オスはす べてが人工魚であった。その内訳は、野生魚メス と人工魚オスの交配に由来する個体が9個体であ ったのに対し、人工魚同士の交配で得られた個体 は23個体と多かった(両親が不明だった個体は2 個体)。オスに人工親魚が多いのは、オスがメスよ りも人工魚の導入で得られるメリットが大きいか らと考えられる。すなわち、トラフグのオスはメ スよりも1年短い2歳で成熟することに加え(中 田ら,1997)、メスに比べて複数個体との交配が容 易であることから後代検定が行いやすいため

(Gjedrem and Robinson, 2014)、エリート個体の選 抜が容易である。一方で、メス親魚には野生個体 が多く利用されており(15/22 個体)、その背景に は、前述したように野生魚の方が採卵量を多く確 保できるというコスト的な理由が考えられる。ま た、種苗生産業者と養殖業者の近親交配に対する 忌避感から人工親魚同士の交配を避ける意図もあ るようである。しかし、近年のトラフグ天然資源 は減少傾向にあり(松村, 2007; 堀井・片町, 2012)、 メスでも人工親魚の利用が増えるものと考えられ る。今後は人工魚同士の交配が主流となることで 近親交配の可能性が高くなることから、系統管理 の重要性がこれまで以上に高くなると予想された。 以上の通り、系統管理の重要性を指摘したが、

遺伝的類縁解析と STRUCTURE 解析において、当 該親魚集団では系統情報の誤記録や個体の取り違 えが頻繁に起きている可能性も明らかになった。 例えば、系統解析において、17番と49番は人工 魚同士の交配により作出されたにも関わらず野生 親魚集団とクラスターを形成し、一方で40番は 野生魚であるのに B 系統内に配置された。また、 42番 (B系統) や48番 (A系統) はC系統のク ラスター内に出現したが、STRUCTURE 解析でも C 系統と同じ祖先に由来することが支持された。 種苗生産機関が親魚候補として養殖業者から養殖 魚を買い戻す際には、活魚輸送業者や仲卸業者が 関与することもあり個体の記録ミスや混入を完全 に排除するのは困難である。また、種苗生産機関 の一部では外部標識が用いられているが、標識の 脱落等による個体の取り違えが起きる可能性もあ る。このような場合、記録や標識だけではなく、 遺伝マーカーを利用した遺伝的類縁関係にもとづ く系統管理の併用が有効である(和田,2012)。本 研究により、10セット程度のマイクロサテライト マーカーで系統管理が可能であることが示された。 今後は親魚候補の導入と同時にゲノムを採取して DNA 多型標識を行い、遺伝履歴を把握して親魚管 理の厳格化や交配計画の策定に利用する必要があ るだろう。

以上、本章において長崎県内で用いられている 親魚集団の遺伝的類縁関係を明らかにした。また、 早熟系統(A系統)は野生親魚や他系統との交配 が頻繁に行われており、今後も系統外からの遺伝 的流入が継続すれば、早熟性を喪失してしまう可 能性が高いことが明らかになった。そこで次章に おいて、早熟性の固定と選抜育種の方針を決定す るために、早熟性の遺伝機構の解明を試みた。

第3章. QTL 解析による遺伝機構の解明

3—1. 背景

第1章の後代検定により、養殖トラフグに見られる早熟性が遺伝形質であることを明らかにした。

また、第2章において長崎県内の養殖用親魚集団 の遺伝的構造を調べたところ、A系統は他の系統 (B系統、C系統)から遺伝的に独立した分集団 を形成しておらず、野生魚との交配が繰り返され ていることから系統の喪失が危惧された。本章で は、早熟系統の遺伝的救済のため、当該系統の固 定化とそれに適した選抜育種法を選定することを 目的として、早熟形質の遺伝機構の解明を試みた。

近年のゲノム解析技術の発展とともに、量的形 質の遺伝基盤を明らかにする手法として、様々な 生物でQTL解析や全ゲノム関連解析(genome wide association analysis, GWAS)が利用可能となっ た(Lander and Botstein, 1989; Miles and Wayne, 2008; Kingsmore *et al.*, 2008)。これらの手法は、ゲノムワ イドに配置した遺伝マーカーを利用して、対象と する表現型に個体差(種間差なども含む)をもた らすQTLの「染色体上の数、位置、影響力」とい った遺伝機構を明らかにするものであり、近年の 遺伝学や遺伝育種学の発展を支える強力な解析ツ ールとなっている(Korte and Farlow, 2013)。

QTL 解析は、特徴的な表現型を示す個体を平均 的な個体と交配して得た第1世代(F₁)やその次 世代(交配第2世代(F₂)や戻し交配世代)など の近交集団を用いて、目的とする表現型と遺伝マ ーカーとの連鎖関係から効率よく QTL を検出す る手法である(Wang *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2007)。解析は 200 個体程度から可能であり(van Ooijen, 1992)、連鎖不平衡(linkage disequilibrium, LD)ブロックが大きければマーカー数も要求され ないため、解析コストに優れた手法である。魚類 は多産で近交集団が利用しやすいこともあり

(Hallerman and Beckmann, 1988)、これまでに、
QTL 解析によって耐病性遺伝子座や性決定遺伝
子座などの有用遺伝子座が報告されてきた(Liu and Cordes, 2004; Fuji *et al.*, 2007; Kai *et al.*, 2011;
Moen *et al.*, 2015; Robledo *et al.*, 2018)。一方、GWAS
は全ゲノム上に配置した多数の遺伝マーカーのアレル頻度を、異なる表現型を持つ多様な個体、品種、系統間などで比較することでQTL を探索する(Hirschhorn and Daly, 2005)。解像度を上げるため、

解析にはLD ブロックの小さい集団を利用する点 で QTL 解析と大きく異なる。近年の SNP ジェノ タイピング技術の発展もあり、サケ科魚類を代表 として様々な形質の責任遺伝子座が報告されてい る (Sodeland et al., 2013; Horn et al., 2020)。成熟関 連形質では、タイセイヨウサケを対象とした GWAS によって、9 番染色体上の six6 や 25 番染 色体上の vgll3 が成熟年齢に強い効果を持つこと が明らかとなっており (Ayllon et al., 2015; Barson et al., 2015; Sinclair-Waters et al., 2020)、これらの遺伝 子座はマスノスケ、ギンザケ Oncorhynchus kisutch といった他のサケ科魚類でも影響力を持つことが 確認されている(Waters et al., 2020)。さらに、検 出された QTL はその他の効果の弱い QTL とも密 接に関連していることが示され、タイセイヨウサ ケの成熟年齢が複雑な遺伝機構に支配されている ことが明らかにされている (Sinclair-Waters et al., 2020)。また、ニジマスではオスの成熟年齢に関す る QTL が体重に関する QTL と重複していること から、これらの形質が同一遺伝子座の影響下にあ ることが示唆されている (Martyniuk et al., 2003)。

QTL 解析と GWAS はそれぞれメリットとデメ リットがあり、状況に応じて使い分けられる(細 谷・菊池,2016)。QTL 解析は、極端な表現型を示 す系統や個体が確認されており、かつ、人工的な 1対1交配ができる場合には試験が容易である。 ただし、検出される QTL の効果は創始個体の遺伝 的背景に左右され、また、LD ブロックが大きいこ とから QTL 検出の解像度も低い。一方、GWAS は 1対1交配技術が確立していなくても実施可能で あり、集団全体でLD ブロックが小さいことから 高い解像度が得られる。しかし、必要となるサン プル数とマーカー数が多いため解析コストが高い。 トラフグの早熟形質に関しては、第1章において 遺伝的に早熟な個体(A2)が得られており、かつ、 人工授精による1対1交配が容易である。そこで、 本章ではQTL解析を採用し、A2とB系統由来の メス個体を祖父母として F2 集団を作出して早熟 性と体サイズに関する QTL 解析に付した。

3-2. 材料および方法

3-2-1. 解析集団作出のための交配

第1章で用いた A2 個体を祖父、B 系統から得 たメス個体 (B3) を祖母とする全きょうだい集団 を作出して解析に用いた(Table 3.1)。祖父母であ る A2 と B3 の交配は 2012 年 3 月に長崎県の民間 種苗生産機関で行われた。得られた第1世代(Fi) を受精卵の状態で長崎水試に移送して成熟するま で飼育した。F1集団の中からオス2個体(S1,S2) とメス2個体 (D1, D2) を無作為に抽出し、2015 年4月に人工授精による総当たり交配を行って第 2世代(F₂)となる4つの全きょうだい集団を作 出した(集団 1-4, Table 3.2)。ゲノム解析用の DNA を得るため、交配に用いた親魚(A2, S1, S2, D1, D2) の鰭組織を採取し、99.5%エタノールに浸漬して-30℃で保存した。ただし、民間種苗生産機関が保 有する B3 個体からはゲノム解析用の組織を入手 できなかった。

3-2-2. 同一環境飼育

F2世代の4つの全きょうだい集団は、標準体長 が平均でおおよそ 16 cm に達した 2015 年 9 月ま で(6月齢)は集団ごとに飼育し、それ以降は同 一水槽で混合飼育した。混合にあたっては各集団 から120個体を無作為に抽出し、背筋部に PIT タ グ (Bio Mark, アイダホ州ボイシ, アメリカ合衆国) を埋設して個体識別した。Table 3.2 に同一環境飼 育開始時の平均標準体長と体重を示した。2016年 12月に生残したすべてのオス個体 (21月齢) をサ ンプリングして標準体長、体重、精巣重量を測定 し、GSI を算出した。ゲノム解析用の DNA を得 るため、サンプリング個体から尾鰭の一部を採取 し、DNA 抽出まで-30°Cで 99.5%エタノール中に 保存した。解析集団の飼育とサンプリングは第1 章に準じて行った。なお、各集団の生存率は78.3-87.5%の範囲であった。

3-2-3. ジェノタイピング

DNA の抽出は第2章に準じて行った。各個体

から得た DNA を GRAS-Di (Genotyping by Random Amplicon Sequencing, Direct) 法 (Hosoya *et al.*, 2019) に供し、得られた一塩基多型 (SNP) を後の解析 に用いた。GRAS-Di 解析用のライブラリ作製およ びシーケンシングはユーロフィンジェノミクス株 式会社 (東京都大田区) に委託した。2 つのライ ブラリプール (それぞれ 100 検体と 98 検体) を HiSeq 2500 (Illumina, カリフォルニア州サンディ エゴ, アメリカ合衆国) で 1 レーンずつ流し、リ ード長 100 bp (ペアエンド) の条件でシーケンス した。得られたシーケンス情報は FASTQ ファイ ル形式で公共データベースである DDBJ に登録し た (DDBJ: DRA010711, Table 3.3)。

各解析魚のジェノタイピングは以下の手順で行 った (Script 3.1-3)。まず、トリミングしたリード をトラフグ参照ゲノム配列(FUGU5/fr3)(Kai et al., 2011) にマッピングした。トリミングは Trimmomatic-0.36 (Bolger et al., 2014) を用いて、以 下のパラメータで実施した: ILLUMINACLIP NexteraPE-PE.fa:2:30:10、SLIDINGWINDOW:30:20、 AVGQUAL:20、MINLEN:80。マッピングは BWA v 0.7.17 ソフトウェア (Li, 2013) の BWA-mem を 用いて、デフォルトの条件で行った。出力された SAM ファイルを Samtools v1.9 (Li et al., 2009)の view コマンドに付して、ペアエンドの両側のリー ドがリファレンスに対して一意的にマッピングさ れたリードペアのみを残して、BAM ファイルに 変換した。次に、出力された個々の BAM ファイ ルを Samtools v1.9 の merge コマンドを用いて結合 したうえで、Freebayes v1.3.1-17 (Garrison and Marth, 2012)に付し、以下の設定でジョイントジェノタ イピングを行った: --min-mapping-quality 10、--usebest-n-alleles 4、--min-alternate-fraction 0.2。 最後に、 vcftools v 1.17 (Danecek et al., 2011) を用いて、配 列挿入と欠失 (insertion and deletion, InDels) および 低品質な SNP (ジェノタイピング率 < 0.8、ジェノ タイプクオリティ<20、最小アレル頻度 < 0.1、多 型数 ≠2、被覆深度 <5、および平均被覆深度 > 500)を除外して、以降の解析に用いた。

3-2-4. 遺伝解析

はじめに、ジェノタイプデータをもとに PLINK 2.0 (Chang et al., 2015)の pca フラグを用いて主成 分分析 (PCA)を行った。得られた結果と個体識 別情報に基づく親子関係との整合性を確認して、 ジェノタイプデータの有効性を検証した。次に、 アレルの継承パターン (A2 または B3 のいずれに 由来するか)が判別可能な SNP を有効 SNP (effective SNP)として抽出し (Script 3.4)、遺伝 的連鎖地図の構築と QTL 解析 (Script 3.5)に供し た。なお、本研究では B3 (祖母)のジェノタイプ データが得られなかったため、A2 (祖父)の遺伝 子型がホモ接合であり、かつ、4 個体の F₁ 親魚 (S1, S2, D1, D2)の遺伝子型がヘテロ接合である SNP を有効 SNP として扱った。加えて、以下の基準に 当てはまる SNP を以降の解析に用いた。すなわち、

(1) 染色体物理地図上の位置が明確であり、(2) 全個体の98%以上でジェノタイピングされ、かつ、

(3) Hardy-Weinberg 平衡から極端に逸脱($P < 10^{-8}$) していない SNP を用いた。ただし、19 番染色 体上の SNP に関しては(3)の基準を除外した。 これは、トラフグの19 番染色体が性染色体であ り(Kikuchi et al., 2007; Kamiya et al., 2012)、オスだ けを用いた今回の解析では性決定遺伝子と連鎖す る SNP は理論的に Hardy-Weinberg 平衡から乖離 するためである。SNP 間の遺伝距離は、R/qtl に実 装されている est.map 関数で算出した(Broman et al., 2003)。その際、Kosambiのマップ関数を用い た。また、隣接する2 つの SNP 間の遺伝距離が50 cM よりも大きかった場合、ジェノタイピングミ スの可能性を考慮して染色体の長腕遠位端側に位 置する SNP を除外した。

得られた連鎖地図を利用してインターバルマッ ピング法によるQTL解析を行った。解析にはR/qtl パッケージの scanone 関数を用い、ステップサイ ズを1cM とした。同一環境飼育前に飼育環境か ら受けた影響を考慮して、飼育水槽の違いを相加 的共変量として解析モデルに加えた。正規分布に 従わない表現型は nqrank 関数を用いて正規分位 数に変換した。QTL の有意水準は 1,000 回の permutation test で決定した。permutation test で対数 オッズ (log of odds, LOD) 値が上位 5%となる LOD 値をゲノムワイド有意水準 (α=0.05) とし、この 値を超える遺伝子座を有意な QTL (P < 0.05) と した。また、Kirschner et al. (2012) を参考に、上 位 68%を超える LOD 値を示した遺伝子座を示唆 的なQTL ($P < 0.68 = 1 - 0.95^{22}$) とした。これは 22本の染色体を持つトラフグにおいて、少なくと も1本の染色体にQTL が見つかる確率で、染色 体ワイド有意水準に相当する(Brockmann et al., 1998; van Ooijen, 1999)。QTL の 95%信用区間は bayesint 関数を用いて算出した。表現型分散に対す る各 QTL の寄与率 (phenotypic variation explained, PVE) (%) は、*fitqtl* 関数を用いて Haley-Knott 回 帰分析で多重 QTL モデルをフィッティングした 後に、drop-one-term 分析を行って推定した。また、 有意な QTL については、effectplot 関数を用いて各 遺伝子座の QTL の効果を算出した。その際、 sim.geno 関数を用いて、step=1、n.draw=128、の 条件でジェノタイプインピュテーションを行った。 なお、QTL 解析に用いた表現型と遺伝子型および SNP 座の情報は、Table 3.4,5 に示した。

3-2-5. 候補遺伝子の探索

A2 に由来する早熟性と体サイズの大型化をも たらした候補遺伝子を探索するため、まず、UCSC Table Browser (https://genome.ucsc.edu, アクセス日: 2020年9月1日) に登録されているトラフグ参照 ゲノム配列 (Fugu5/fr3) から有意な QTL の 95% 信 用区間に含まれる遺伝子を検索し、Ensembl 形式 のリストを取得した。このリストに含まれる遺伝 子について、NCBI Entrez Geneデータベース (Maglott et al., 2005: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene, アク セス日: 2020年9月1日)を用いて各遺伝子の機 能を確認し、体サイズおよび性成熟に関連する遺 伝子を列挙した。また、魚類の精巣発達への関与 が示唆される性腺刺激ホルモン(濾胞刺激ホルモ ンβサブユニット, *fshb*; 黄体形成ホルモンβサブ ユニット, lhb; 両者で共通する α サブユニット, cga) (Schulz et al., 2010; Vance, 2018)、ステロイド 代謝酵素(steroidogenic acute regulatory protein, *star*; cytochrome P450-11A2, *cyp11a2*; cytochrome P450-17A1, *cyp17a1*; 3β-hydroxysteroid dehydrogenase, *hsd3b*)(Kobayashi *et al.*, 1998; Kusakabe *et al.*, 2006)、 インスリン様成長因子(*igf1*, *igf2*)(Le Gac *et al.*, 1996; Higuchi *et al.*, 2017)、サケ科魚類の産卵回帰 年齢に関連する vestigial-like family member 3 (*vgll3*)、 homeobox protein SIX6a (*six6*)、transcription enhancer factor-1 (*tead3*) (Ayllon *et al.*, 2015; Barson *et al.*, 2015; Christensen *et al.*, 2017; Sinclair-Waters *et al.*, 2020) に ついても、トラフグ参照配列上の位置を調べた。

3-3. 結果

3-3-1. 表現型の評価

解析に用いたオス個体の個体数、標準体長、体 重、精巣重量および GSI の平均値を Table 3.6 に まとめた。体重については正規分布が支持された (Shapiro-Wilk 検定, *P* = 0.790)が、標準体長、精 巣重量および GSI については支持されなかった (標準体長: *P* = 0.038; 精巣重量: *P* < 0.001; GSI: *P* < 0.001)。

3-3-2. ジェノタイピング

GRAS-Di 法に付した 5 個体の親魚(A2, S1, S2, D1, D2) と 193 個体の F₂解析集団から、それぞれ 2,420 万リードおよび 9.05 億リードが得られた (Table 3.3)。トリミングの結果、平均で 81.1%の リードが残った。これらのリードを参照配列にマ ッピングしてジェノタイピングしたところ、 633,818 座の変異が検出された。これらの変異をク オリティフィルタリングした結果、最終的に 21,938 座の高品質 SNP が得られた。

3-3-3.集団構造解析

取得した約2.2万 SNP 座のジェノタイプデータ を PCA 解析に付し、個体間の遺伝的類似性を解析 した (Fig. 3.1)。各個体の第1主成分と第2主成 分の主成分スコアをプロットしたところ、創始個 体である A2 が分布の中心に配置され、F₁親魚4 個体は主成分1と2の座標軸方向にそれぞれ分か れて配置された。交配関係にある F_1 親魚ペアの中 間に F_2 集団が配置され、4つの全きょうだいがそ れぞれ単一クラスターを形成した。これらの分布 は PIT タグに基づく個体識別情報と整合していた。

3-3-4. 連鎖地図の構築

約2.2万SNP座のうち、祖父母のアレル伝達パ ターンが判明した有効 SNP は 2.491 座であった。 これらのうち、連鎖地図作製に用いる SNP 座を以 下の基準で順次選抜した:(1) 染色体物理地図上 の位置が明確であるもの(2,057座)、(2)全個体 の98%以上でジェノタイピングされたもの(1,527 座)、(3) Hardy-Weinberg 平衡から逸脱 (P<10⁻⁸) していないもの (1,429 座)。これらの SNP 座から さらに、隣接する SNP 間の遺伝距離が 50 cM 以 上となった6座のSNPを除外した。以上の操作で 最終的に残った 1.423 座のジェノタイプデータを 用いて連鎖地図を構築した(Table 3.7, Fig. 3.2)。 連鎖地図の総長は1.949.2 cM であり、最長が1番 染色体の167.4 cM、最短が18番染色体の46.3 cM であった。染色体ごとにみると、平均64.7個のSNP が配置された。最も SNP 数が多かったのは 14 番 染色体であり、その数は127個(1.7 SNP/cM)で あった。一方、最も SNP 数が少なかったのは 18 番染色体であり、その数は14 個 (0.3 SNP/cM) で あった。

3-3-5. QTL 解析

標準体長、体重、精巣重量、GSI の各形質にお いて 1,000 回の permutation test で得た LOD 値のゲ ノムワイド有意水準 (P<0.05) は、LOD=3.8-4.0 であった。全形質で 14 番染色体に有意な QTL が 検出され、形質間で 95%信用区間が重複していた (Table 3. 8, Fig. 3. 3)。いずれの形質でも、予想通

り、A2 由来のアレルを多く持つ個体ほど表現型値 が大きかった(Fig. 3. 4-6)。しかし、各 QTL の寄 与率(PVE)は4.8-6.4%程度と小さかった。

精巣重量とGSIでは、上記のQTL以外に1番、 8番、19番染色体上に示唆的なQTLが検出され、 それらは形質間で共有されていた。標準体長と体 重では 14 番染色体上の QTL に加えて 21 番染色 体に有意な QTL が、また、5 番、8 番、19 番、20 番染色体にそれぞれ一つずつの示唆的な QTL が 共有されていた。21 番染色体上の有意な QTL に おいては、14 番染色体上の QTL と同様に、A2 由 来のアレルを多く持つ個体ほど表現型値が大きい ものの(Fig. 3. 5, 6)、各 QTL の PVE は 7.0–10.5% と小さかった。体重に関してのみ、これらに加え て 6 番染色体上に示唆的な QTL が検出された。

3-3-6. 候補遺伝子の探索

精巣重量および体サイズに関連して有意な QTL が検出された 14 番および21 番染色体につい て、これらの QTL の 95%信用区間に存在する表 現型関連遺伝子をトラフグ参照ゲノム配列 (FUGU5/fi3)から抽出した(Table 3.9)。14 番染 色体上の QTL については、fibroblast growth factor 18a (*fgf18a*)と growth differentiation factor 9 (*gdf9*) などが候補として挙げられた。また、21 番染色体 上の QTL については、bone morphogenetic protein 3 (*bmp3*)と fibroblast growth factor 5 (*fgf5*)などが 挙げられた。14 番染色体上 QTL の信用区間(232 遺伝子)と 21 番染色体 QTL の信用区間(125 遺 伝子)から得たすべてのタンパク質コード遺伝子 は Table 3.10 に列挙した。

上記に加え、候補遺伝子アプローチとして、魚 類の精巣発達に関連する可能性のある 13 個の遺 伝子について、ゲノム上の位置を確認したところ、 vgll3 と hsd3b1 が 1 番染色体上の精巣重量に影響 する示唆的な QTL の 95%信用区間内に位置して いたが、その他 11 個の遺伝子はどの QTL 領域と も重複していなかった(Table 3. 11)。また、これ らの遺伝子に加え、14 番染色体の QTL の 95%信 用区間内で検出された gdf9 との関連が知られる bone morphogenetic protein 15 (*bmp15*)(Hanrahan *et al.*,2004; Halm *et al.*,2008; Yu *et al.*,2020)について、 FUGU5/ff3 上の位置を検索した。*bmp15* はトラフ グ参照配列上の 8 番染色体に位置しており、精巣 重量と関連する示唆的な QTL の 95%信用区間に 含まれていた。

3-4. 考察

A系統に見られた早熟性の遺伝機構を解明する ため、第1章において遺伝的な早熟性が確認され た A2 を祖父とする F2 解析集団を作出して QTL 解析を行った。その結果、14番染色体上に精巣重 量と連鎖する有意なQTLが認められた。このQTL において、A2 由来のアレルを多く持つ個体ほど精 巣重量が大きかった。この結果は、第1章の結果 と同様に、早熟形質が相加的な遺伝形質であるこ とを示す。また、14番染色体上の QTL に加えて 3つの示唆的なQTL が検出された。しかし、検出 されたすべての QTL は PVE が小さく、合計でも 19%程度であった。本研究では解析魚数が200程 度と少なかったことから、Beavis 効果 (Beavis, 1994; Beavis, 1998; Xu, 2003) によって PVE が過大 評価されている可能性もある。そのため、上記 4 つの OTL の真の影響力はさらに小さいと考えら れる。したがって、A系統に見られた早熟形質は 少数の強力な遺伝子で支配されるのではなく、効 果の小さい多数の遺伝子の影響を受ける多因子形 質であると考えられた。14番染色体上には標準体 長と体重と連鎖する QTL も存在した。これらの QTL は精巣重量と連鎖する QTL と 95% 信用区間 が重複していた。また、標準体長と体重でも当該 QTL において、A2 由来のアレルを多く持つ個体 ほど表現型値が大きかった。これは A2 が属する 早熟系統(A系統)が、精巣重量のみならず体重 でもB系統よりも優れていたという第1章の結果 と一致していた。以上の結果は、精巣重量と体重 が、少なくとも部分的に共通した遺伝機構に支配 されることを示唆しており、これらの形質は同時 に遺伝的改良が可能であると考えられた。

トラフグとは異なり、一部の養殖対象種においては、早熟現象は肉質の低下と成長停滞などをもたらすネガティブな形質として捉えられる場合がある(Taranger et al., 2009)。例えば、タイセイヨウサケでは、早熟個体の出現により年間1.1-2.4億ド

ル(2002年)の経済的損失があったと試算されて いる (McClure et al., 2007)。 ヨーロッパスズキ Dicentrarchus labrax (Carrillo et al., 1995; Felip et al., 2006)、タイセイヨウオヒョウ(Weltzien et al., 2003)、 ヨーロッパへダイ (Gines et al., 2003) などでも早 熟現象が問題視される。これらの魚種では環境コ ントロール(日長や水温)や給餌制限などによる 早熟性の回避が試みられている(Taranger et al., 2009)。一方で、サケ科魚類では選抜育種による晩 熟化が進められており、体サイズの改良に顕著な 効果が得られている (Gjedrem, 2000)。このうち、 タイセイヨウサケでは早熟現象に関する遺伝機構 の一端が明らかにされている。22 万 SNP 座と 57 の野生集団に由来する 1,404 個体を用いた GWAS により、25番染色体上の vgll3 の成熟年齢に対す る強い効果(PVE = 39%)が明らかになった

(Barson et al., 2015)。vgll3 は器官のサイズ調節を 制御する Hippo シグナル伝達 (Zhao et al., 2011) を抑制する。タイセイヨウサケで見つかった当該 遺伝子上の変異は、セルトリ細胞での細胞増殖を 抑えてオスの成熟開始を遅らせると考えられてい る (Kjærner-Semb et al., 2018)。また、Sinclair-Waters et al. (2020) は規模を拡大した GWAS (11,166 個 体、51 万 SNP 座) により、vgll3 以外にも six6 や効 果が小さい多数の QTL(116 SNP 座, PVE = 78%) を同定しており、サケ科魚類の成熟年齢が複雑な 遺伝機構によって支配されることを示した。トラ フグの精巣発達においても、第1染色体上の示唆 的なQTL領域中にvgll3が見つかった。本種の早 熟化は同一成熟期間内における精巣の発達開始時 期に関するものであり、サケ科魚類の成熟年齢に 関する早熟化とは異なる現象と考えられるが、同 じ遺伝子の関与が示唆された。しかし、トラフグ の早熟性における当該 QTL の効果は小さく (PVE = 3.14%)、サケ科魚類の成熟年齢とは遺伝機構が 異なると考えられた。

14 番染色体上の QTL 領域には成熟と成長の両 方に関わる gdf9 や成長に関わる fgf18a などが見つ かった。また、21 番染色体上には成長に関わる bmp3、fgf5 などが見つかった。これらのうち、 transforming growth factor β (TGF β) \mathcal{R} - $\mathcal{$ ミリーに属する GDF9 は、脊椎動物の卵母細胞の 特異的成長因子として知られている(McPherron and Lee, 1993; McGrath et al., 1995)。GDF9 はステ ロイドホルモンの制御因子としての働きを持ち、 エストラジオールやプロゲステロンを抑制する一 方で雄性ホルモンを亢進する (Solovyeva et al., 2000 ; Vitt et al., 2000 ; Spicer et al., 2006 ; Orisaka et al., 2009)。また、精巣内の体細胞(ライディッヒ 細胞やセルトリ細胞)または生殖細胞に作用して 精子形成を促進する (He et al., 2012; Guo et al., 2013; Yan et al., 2020)。第1章において、A2の後代は精 巣が発達し始める約6か月前の血中 E2 濃度が野 生親魚の後代よりも高かったこと、ヨーロッパへ ダイやニホンウナギでは E2 投与が精巣内での細 胞増殖や精巣幹細胞の再生産に関与することから

(Miura et al., 1999; Pinto et al., 2006)、E2がトラフ グの早熟形質において重要な機能を果たす可能性 を指摘した。E2は、T またはエストロン(E1)を 前駆物質として合成されるが、その合成経路は魚 種によって異なる (Nyuji et al., 2020)。GDF9 と E2 の機能を考え合わせると、A系統で早熟性を示す 個体は gdf9 や近傍の調節領域に生じた変異によ ってE2への抑制効果が弱まり、2つの合成経路の いずれかまたは両方において E2 合成が促されて 早熟化した可能性が考えられた (Fig. 3. 7)。ゼブ ラフィッシュ Danio rerio では、gdf9 の機能をノッ クアウトしてもアロマターゼの発現量が変化しな い (Chen et al., 2017)。一方で、ブリでは gdf9 では ないものの、E1からE2を合成する代謝酵素遺伝 子に雌特異的な変異が存在する。この変異の有無 により E2 の合成量に差が生じ、生殖腺の性が決 まる (Koyama et al., 2019)。トラフグの E2 合成に おける GDF9 の関与について詳細な作用機序は不 明であるが、今後はgdf9 近傍の配列に対してゲノ ム編集技術によるアレル置換等を行い、E2 合成の 調節機能の変化と早熟性への影響を明らかにする 必要がある。

GDF9 と同じく TGFβ スーパーファミリーに属 し、GDF9 と密接な関係を持つ BMP15 が 8 番染

色体上の示唆的な QTL の 95% 信用区間内に見つ かった。BMP15はGDF9と共同してプロゲステロ ンの産生を抑制することで卵巣の機能を低下させ るが (Otsuka et al., 2011), walking catfish Clarias batrachus の精巣では単独でも機能し、E2 合成を 補強して精原細胞の増殖を促進する(Yadav and Lal, 2017)。すなわち、A 系統では、GDF9 に加え、 BMP15 やその近傍の領域に生じた変異によって E2 合成が亢進されて早熟化した可能性が考えら れる。これらの遺伝子の他に14番や21番染色体 上で見つかった BMP3、並びに、fibroblast growth factor (FGF) ファミリーに属する FGF5 および FGF18αは、細胞増殖や胚発生、骨形成などの生物 学的な成長プロセスにおいて重要な役割を果たす タンパク質として知られている (Clase et al., 2000; Daluiski et al., 2001; Haque et al., 2007)。特に14番 染色体上の OTL は標準体長や体重にも影響して いたことから、この遺伝子座が多面発現

(pleiotropy) することで A 系統に体サイズと精巣 重量の両方の増大をもたらした可能性が考えられ た。この他、候補遺伝子アプローチで上述の vgll3 に加えて hsd3b1 が第1 染色体上の示唆的な QTL 領域に見つかっている。A 系統に見られた早熟性 および高成長性は、上記のような多数の遺伝子が 複合的に作用して生じたと考えられた。

以上の通り、本研究において早熟性や高成長性 に関わる QTL がいくつか見つかったが、いずれも PVE は低く、これらの形質は多因子形質であると 考えられた。したがって、当該 QTL を用いた MAS による早熟系統の選抜育種は効果的ではなく、大 規模集団を利用した選抜育種が適していると言え た。そこで次章では、早熟形質を対象とした GS 法 導入の可能性を検証した。

第4章. ゲノム予測によるゲノミックセレクション法の有効性

4—1. 背景

第3章において、トラフグの早熟形質が多因子

吉川

形質であることを明らかにした。本章では、トラ フグの早熟系統を遺伝的に救済しながら、さらな る遺伝的改良が図れる手法として、A2 個体の後代 を含むトラフグ養殖集団を対象とした GS 法の導 入について検討した。

これまで、多因子形質において効力を発揮する 選抜育種法として BLUP 法を用いた選抜が行われ てきた (佐々木, 2007)。BLUP 法は遺伝率が低い 形質でも効率よく選抜が可能である。また、後代 検定を必要としないこと、飼育期間の早い段階で 優良個体の選抜ができること、肉質や脂質含量な ど出荷時にしか測定できない表現型についても予 測の対象となることなどのメリットがある。最近 では大量の遺伝マーカーが容易に入手可能となっ たことから、BLUP 法で利用した血縁情報の代わ りにジェノタイプデータを用いる GS 法が実践さ れている (Meuwissen et al., 2001; Houston et al., 2020)。GS 法では解析集団から得た表現型データ とゲノム多型情報から予測モデルを構築し、候補 個体の GEBV をゲノム予測して GEBV を選抜の 指標とする。多型情報を利用するため、全きょう だい集団内の個体差も変量効果として扱えること から、BLUP 法より正確性に優れる。また、ゲノ ム情報は血縁情報を反映するため、BLUP 法では 扱えないような正確な血統情報が残されていない 集団であっても原理的には予測可能である。この ため、早熟系統を含めたいくつかの系統が存在し ながらも厳密な系統管理が行われていなかった養 殖トラフグにおいても、既存集団に対して直ちに GS 法が導入できることが期待された。

本章では、GS 法によるトラフグ早熟系統の遺 伝的救済と選抜育種の可能性を検討するために、 長崎県内の養殖場から解析魚を収集して当該形質 のゲノム予測を試みた。解析には A2 の後代を含 む複数の全きょうだい集団に由来する 501 個体を 用い、GBLUP 法による GEBV の推定を行った。 なお、本章ではデータバンク上に公開されている シーケンスデータ(Sato *et al.*, 2019) も再解析して 用いた。

4-2. 材料および方法

4-2-1. 解析集団の収集および表現型値の取得

2016年12月頃に長崎県内で海面養殖されたト ラフグ(2歳魚)を10生簀から100個体ずつ購入 した (Fig. 4. 1)。これらは第2章で明らかにした 3 系統による系統間交配または野生魚との交配で 作出されており、その一部に A2 の後代が含まれ ていた。なお、記録上では各生簀はほぼ1つの全 きょうだいで構成されていた。サンプリングは 2016年11月30日から12月15日までの5日に分 けて行った(Table 4.1)。その際、1から3生簀ご とに購入魚を一度プールし、半数は解析魚として 体サイズと生殖腺重量を測定し、さらに鰭の一部 を取得した。鰭組織は DNA 抽出まで-30℃で 99.5%エタノール中に保存した。残りは次世代作 出用の親魚候補として長崎水試の陸上水槽に搬入 した。最終的に解析魚は501個体、親魚候補は499 個体となった。親魚候補については、搬入直後に 死亡した4個体を除く495個体について個体識別 したうえで鰭の一部を取得してジェノタイプデー タを得た。ただし、これらの個体については表現 型値を取得していないため、以降の解析には利用 しなかった。

4-2-2. ライブラリ調製およびシーケンス

ジェノタイプデータの取得には Ampliseq 法を 用い、得られた SNP を後の遺伝解析に供した。解 析魚 501 個体と親魚候補 495 個体のゲノムをシー ケンスした。まず、DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, ハイデン,ドイツ)を用いて、製品マニ ュアルに従って鰭組織からゲノム DNA を抽出し た。これを共同研究者が以下の手順で AmpliSeq 法 に付してリードデータを取得した (Sato *et al.*, 2019)。最初に、custom Ampliseq primer pool (Life Technologies, カリフォルニア州カールスバッド, アメリカ合衆国)を用いた first PCR を行った。PCR 反応液は以下の条件で調製した。すなわち、10µL の 2×Multiplex PCR Buffer (Multiplex PCR Assy Kit ver2, タカラバイオ株式会社, 滋賀県草津市)、9

 μ L O 2×Amplised primer pool, 0.2 μ L O Multiplex PCR Enzyme Mix (タカラバイオ株式会社, 滋賀県 草津市)を含むプレミックスに40 ng の鋳型 DNA を加え、滅菌蒸留水で合計 20.2 µL とした。この 反応液を iCycler (Bio-Rad, カリフォルニア州ハー キュリーズ,アメリカ合衆国)を用いて以下の条 件のPCR に付した。すなわち、94℃、1分間の熱 変性反応を行った後に、94℃で30秒間、60℃で4 分間の増幅反応を20サイクル行い、最後に72℃ で 10 分間の最終伸長反応を行った。 PCR 産物は USER enzyme (New England Biolabs Inc., マサチュ ーセッツ州イプスウィッチ,アメリカ合衆国)で 37℃、1時間処理してプライマーを消化した後に、 1.8 倍量の Agencourt AMpure XP (Beckman Coulter Inc., カリフォルニア州ブレア, アメリカ合衆国) で精製した。続いて、PCR 産物の3'-末端を修復し てから dA を付加し、Illumina 用の NEBNext アダ プターをライゲーションした。プライマー消化か らアダプターライゲーションまでは NEBNext Ultra Library prep kit for Illumina (New England Biolabs Inc., マサチューセッツ州イプスウィッチ, アメリカ合衆国)を用いて、マニュアルに従って 実施した。アダプターライゲーション産物は 1.4 倍量のAgencourt AMpure XPを用いて再度精製し、 インデックスプライマーを用いた second PCR に 付した。なお、このインデックスプライマーには、 Meyer and Kircher (2010) を参照してカスタムデザ インした8bpのdual index にP7/P5 アダプター(株 式会社ファスマック,神奈川県厚木市)を付加し たものを用いた。second PCR 反応液は以下の条件 で調製した。すなわち、10 µLの NEBNext Q5 Hot Start HiFi PCR Master Mix (New England Biolabs Inc., マサチューセッツ州イプスウィッチ,アメリカ合 衆国)、2 µL ずつのインデックスプライマー (10 μM) を含むプレミックスに6 μL の精製アダプタ ーライゲーション産物を加え、滅菌蒸留水で合計 20 µL とした。この反応液を 98℃、30 秒間の熱変 性反応を行った後に、98℃で10秒間、65℃で75 秒間の増幅反応を7サイクル行い、最後に65℃で 6 分間の最終伸長反応を行った。生成物は 1.1 倍

量の Agencourt AMpure XP を用いて精製し、最終 産物とした。解析個体群を 326 個体、326 個体、 305 個体、39 個体からなる4 グループに分割し、 得られた最終産物を等量ずつ混合することで、4 つの DNA プールを作製した。ライブラリの濃度 は NEBNext Ultra Quant Kit (New England Biolabs Inc., マサチューセッツ州イプスウィッチ, アメリ カ合衆国)を用いた qPCR 法で定量し、終濃度が 8.5 pM となるように TE (pH8.0) で調製した。シ ーケンスにあたっては PhiX control V3 (Illumina, カリフォルニア州サンディエゴ、アメリカ合衆国) を1.2 pM となるように混合し、300 個体以上の個 体を含む 3 つのライブラリについては Miseq Reagent Kit v2 (300 サイクル, Illumina, カリフォル ニア州サンディエゴ、アメリカ合衆国)を、39個 体しか含まない1つのライブラリについては同kit v2 nano を用いて Illumina Miseq (Illumina, カリフ オルニア州サンディエゴ.アメリカ合衆国) でシ ーケンスした。なお、シーケンスはペアエンド150 bp の条件で行った。ライブラリプールのうち 326 個体からなる2つのプールはSato et al. (2019) で 用いられ、公共データベースに FASTQ ファイル がアーカイブされている(DDBJ: DRA007457-DRA007464)。残りの2プールについては別途登 録した (DDBJ: DRA011515)。以降の解析には、解 析魚集団のみを用いた。

4-2-3. ジェノタイピング

得られたリードを用いて以下の手順でジェノタ イピングを行った (Script 4. 1–3)。まず、FASTQ フ ァイルに対して、Trimmomatic-0.36 (Bolger *et al.*, 2014)を用いてリードのクオリティトリミングを 行った。トリミングは以下のパラメータで実施し た: ILLUMINACLIP TruSeq3-PE-2.fa:2:30:10、 SLIDINGWINDOW:30:20、AVGQUAL:20。トリミ ングしたのちに、ペアエンドの両側が残ったリー ドをトラフグ参照ゲノム配列 (FUGU5/fr3) (Kai *et al.*, 2011)にBWA-mem (BWA v 0.7.17、Li, 2013) を用いて、デフォルトの条件でマッピングした。 出力された SAM ファイルを Samtools v1.9 (Li *et* *al.*, 2009) で BAM ファイルに変換した。その際、 参照ゲノム上の位置をもとにリードの並び替え

(samtools sort) とペア情報の修正 (samtools fixmate) を行った。多型の判定には、まず、GATK v4.1.4 (McKenna *et al.*, 2010)の HaplotypeCaller と

(WCREINIA *et al.*, 2010) の HaplotypeCaller *と* GenotypeGVCFs を用いて多型の有無にかかわら ず1塩基ごとに配列を決定した。得られたジェノ タイプデータから、vcftools v1.17 (Danecek *et al.*, 2011)を用いて、InDels、低品質な SNP (ジェノタ イピング率 <0.6、最小アレル頻度 <0.01、ジェノ タイプクオリティ<30 および被覆深度 <5)、なら びに塩基情報が欠測したサイトを除外した。ここ まで個体ごとにジェノタイピングされた VCF フ ァイルを、bcftools 1.9 (Li *et al.*, 2009)を用いてマ ージした。その際、アレル数が2つのサイトのみ を抽出した。最後に、LinkImupute 1.1.4 (Money *et al.*, 2015)を用いて欠測値を補完した。

4-2-4. 集団構造解析

解析集団の遺伝的類縁関係を把握するため、補 完済みのジェノタイプデータを用いて集団構造解 析を行った。まず、ADMIXTURE 1.3.0(Alexander et al., 2009)で集団数と各個体の帰属率を推定した。 その際、集団数(K)を1から20まで変化させな がら各Kについて5分割の交差検定を行って、最 も信頼できるKを推定した(Script 4.4)。次に、R の hclust 関数(R Core Team, 2018)とggtree パッケ ージ(Yu et al., 2018)を用いて、個体間の遺伝的類 似性をユークリッド距離として推定し、Ward 法に より系統樹として表した(Script 4.5)。また、cutree 関数を用いて、得られた系統樹をADMIXTURE 解 析により推定された祖先集団数と同数のクラスタ ー (血縁クラスター)に分割し、ADMIXTURE 解 析との間で各個体の所属する集団を比較した。

4-2-5. ゲノムワイド関連解析 (GWAS)

前章では、トラフグ近交集団を用いた QTL 解析 により、早熟性や体サイズが多因子形質であるこ とを明らかにした。本章では GWAS を用いて当該 形質の遺伝機構を確認した (Script 4.6)。精巣重量 および GSI の解析にはオス個体(235 個体)のみ を用いた。GWAS は R のパッケージ mBLUP の GWAS 関数を用い(Endelman, 2011)、主成分分析 の結果と実現血縁行列を用いて家系構造の影響を 取り除く PK モデル(Yu*et al.*, 2006)を採用した。 主成分分析の結果については、寄与率の上位 10 成 分をモデルに含めるように設定した。なお、主成 分分析は同関数の内部で自動的に計算された。ま た、実現血縁行列は *A.mat* 関数で作成した。この 他、各個体の測定日(測定日の影響に加えて、生 簀の違いによる環境効果の影響を含む)も固定効 果に含めた。解析に利用する SNP 座は最小アレル 頻度 5%以上に限定した。有意水準はボンフェロ ーニ補正し、 $\alpha = 8.956 \times 10^6$ (= 0.05/5583 SNPs) とした。

4-2-6. 遺伝率の推定とゲノム予測

遺伝率の推定とゲノム予測には GBLUP 法を採 用した (Script 4. 6)。計算には rrBLUP の kin.bhup 関数を用いた。実現血縁行列は A.mat 関数で作成 した。また、それぞれの個体の測定日を固定効果 として指定した。精巣重量および GSI の予測には オス個体のみ用いた。得られた分散成分から狭義 の遺伝率を $h^2 = \sigma_A^2/(\sigma_A^2 + \sigma_E^2)$ の式により推 定した。ここで、 σ_A^2 は相加的遺伝分散、 σ_E^2 は環 境分散を表す。用いたモデルの予測正確度 (prediction accuracy)を評価するため、以下の手順 で 10 分割の交差検定を行った (Tsai *et al.*, 2015; Hosoya *et al.*, 2019; Lin *et al.*, 2020)。まず、501 個体

(精巣重量および GSI は 235 個体)を無作為に 10 セットに分割した。このうちの1セットは評価集 団として表現型を NA としてマスクし、全個体の データを GBLUP 法に付した。このとき、GEBV の予測モデルは残りの9セット(テスト集団)で 構築され、評価集団についてもこの予測モデルを 利用して GEBV が得られる。次に、モデル構築に 用いなかった評価集団の観察値と GEBV の相関 係数(Peason'sr)を算出した。この相関係数を狭 義の遺伝率の平方根で除した値が予測正確度と定 義される。上記のステップを、評価集団を1セッ トずつ変えながら 10 ステップ繰り返し、予測正 確度の平均と標準誤差を算出した。

4-3. 結果

4-3-1. 表現型の評価

全 501 個体の性別、標準体長、体重、精巣重量 および GSI の平均値を Table 4.1 にまとめ、個体 ごとの測定値を Table 4.2 に示した。また、各個体 におけるシーケンス時のライブラリプール情報も Table 4.2 に示した。標準体長の平均(±標準偏差) は 31.9 (1.87) cm、体重の平均は 1,076.5 (175.5) g であった。精巣重量は最大 190.2 g から最小 0.6 g まで大きなばらつきが認められた。

4-3-2. 選抜対象形質の検討

選抜育種の実行には適切な選抜対象形質を選択 する必要がある。そこで、精巣重量と GSI のどち らが対象形質として適しているかを検討した (Fig. 4.2)。両形質の表現型値と体重との間の相関

(Spearman's rank correlation, ρ)を調べたところ、 どちらも中程度の正の相関を示した(精巣重量: ρ =0.6913, P < 0.001; GSI: $\rho = 0.5950$, P < 0.001)。次 に、実際の選抜を想定し、それぞれの形質で上位 100 個体(抽出群、全体の 42.6%)を抽出して再解 析した。精巣重量では中程度の正の相関が維持さ れたが($\rho = 0.4622$, P < 0.001)、GSI では有意な相 関が認められなかった($\rho = 0.0789$, P = 0.435)。精 巣重量の抽出群のうち5個体は体重が1kg未満と なり、最小個体は958gであった。一方、GSIの抽 出群では9個体が体重1kg未満であり、最小個体 は 830 g で前者に比べて小型の個体が含まれる傾 向にあった。

4-3-3. ジェノタイピング

解析魚 501 個体について合計で 2,367 万リード (平均 47,238 リード)が得られた。トリミングの 結果、平均で 95.9%のリードが残った。これらの リードを参照配列にマッピングしてジェノタイピ ングしたところ、6,636 座の変異が検出された。こ れらの変異をクオリティフィルタリングした結果、 最終的に 5,583 座の SNP が得られた。この 5,5583 座について欠測値を補完して以下の解析に用いた。

4-3-4. 集団構造解析

取得した 5,5583 SNP 座のジェノタイプデータ をもとに、ADMIXTURE 解析および遺伝的類縁解 析を行った。ADMIXTURE 解析における交差検証 で推定誤差がK=11以上でほぼ横這いとなったこ とから、最適な集団数を11とした(Fig.4.3)。全 501 個体についての各集団への帰属率を可視化し たところ、ほとんどの個体が単一の集団に帰属し たが、一部の個体は複数の集団に由来することが 明らかとなった (Fig. 4. 4)。 遺伝的類縁解析にお いては、解析魚集団は大きく3つのクラスターに 分けられた。ADMIXTURE 解析の結果に合わせて 11 の血縁クラスターに分割したところ、各血縁ク ラスターは ADMIXTURE 解析の結果とほぼ一致 していた。血縁クラスターID3 は、ADMIXTURE 解析において複数の集団に由来することが支持さ れた個体で構成されていた。

各個体は測定日ごとに指定した生簀(全きょう だい集団)からサンプリングされているため、各 測定日に扱った生簀の数と出現する血縁クラスタ 一の数との間には対応関係がある。例えば、11月 30日は1生簀からサンプリングしたため、その日 の測定魚は1つの血縁クラスターで構成されるは ずである。そこで、各個体の測定日と遺伝的類縁 解析で推定された血縁クラスターをプロットして 対応関係を確認した (Fig.4.5)。その結果、各測定 日に取り扱った生簀の数と血縁クラスターの数は おおむね一致していた。一方で、すべての測定日 において、扱った生簀の数よりも出現した血縁ク ラスターの数の方が多かった。なお、養殖業者か らの聞き取り調査の結果から、ID4、8、9はA2の 後代であり、また、ID4、9とクラスターを形成し たID11はA2の全きょうだい個体の後代であると 推察された。

4-3-5. GWAS

体長、体重、精巣重量、GSI の各形質について GWAS を行ったが、すべての形質で有意水準(5.05 = $-\log_{10}$ (0.05/5583))を超える SNP 座は認められ なかった(Fig. 4. 6)。有意水準以下ながらも関連 性が示唆される SNP 座が、標準体長および体重に 関しては9番染色体(体長: $-\log_{10}$ (*P*) = 3.54; 体 重: 4.06)と14番染色体(体長: 2.99; 体重: 3.58) などに、精巣重量および GSI に関しては7番染色 体(精巣重量: 3.30; GSI: 3.53)と20番染色体(精 巣重量: 3.20; GSI: 2.66)などにそれぞれ見つかっ た。

4-3-6. 遺伝率の推定とゲノム予測

解析魚 501 個体から取得した表現型とジェノタ イプデータを用いて GBLUP 法によるゲノム予測 を行い、各個体の GEBV と遺伝率を推定した (Table 4.3、Fig. 4.7–8)。遺伝率は標準体長で最大 となり (h²=0.44)、次いで GSI (0.34)、体長 (0.33)、 精巣重量 (0.30)の順となった。すべての表現型に おいて観察値と GEBV の間に強い正の相関が認 められた (標準体長: r=0.65; 体重: r=0.58; 精巣 重量: r=0.72; GSI: r=0.76)。10 分割の交差検定で 求めた予測正確度 (標準誤差) は、標準体長が 0.58

(0.00)、体重が0.50(0.01)、精巣重量が0.62(0.01)、 GSI が0.61(0.01)といずれの形質でも高かった。

4-4. 考察

本章では、遺伝的に早熟である A2 の後代を含 む既存の養殖トラフグ集団を用いて、早熟形質の ゲノム予測が可能であるか検証した。まず、GWAS により標準体長、体重、精巣重量および GSI と関 連する SNP 座を探索した。その結果、すべての形 質で有意水準を超える SNP 座は認められなかっ た。第3章で行った QTL 解析に加え、GWAS に おいても影響力の強いゲノム領域が見つからなか ったことから、早熟性や体サイズに関する形質が 多因子形質であることが強く支持され、個々の遺 伝子の効果に注目する MAS は適していないこと が改めて確認された。

続いて、当該集団に対する GS 法の利用可能性 を検証した。GBLUP 法により推定した各形質の 遺伝率(h²)は0.30-0.44、予測正確度(acc)は0.50-0.62 であった。これは、成長形質を対象としたゲ ノム予測が行われている他の養殖魚であるタイセ イヨウサケ(体重: $h^2 = 0.60$; acc = 0.70) (Tsai et al., 2015)、コイ Cyprinus carpio (標準体長: h²=0.33; acc =0.71) (Palaiokostas *et al.*, 2018)、ナイルティラピ ア (体重: $h^2 = 0.36$; acc = 0.60) (Yoshida et al., 2019) と同等で、トラフグの早熟性や体サイズにおいて も正確性の高い予測が可能であると言えた。解析 集団と選抜候補が近い血縁関係にある場合、解析 集団で構築した予測モデルを用いて選抜候補から 高い正確度で選抜可能である(Daetwyler et al., 2013)。魚類は産仔数が多いため、解析集団と同一 の集団から多数の親魚候補を得られる。本研究に おいても、500 個体程度を親魚候補として保持し ており、今後、本章で構築した予測モデルを親魚 候補集団に適用することで効果的な選抜が行える と期待される。

GS 法は大量の遺伝マーカーを必要とするが、 実際に必要な数は、解析集団の集団構造に大きく 依存する。畜産動物では、産仔数が少なく血縁個 体が少ないため、予測正確度を確保するためには 数十万座の SNP が必要とされる (Fan*et al.*,2010)。 一方、上述の通り、魚介類の多くは多産であるた めに解析集団内には近縁個体が多い。そのため、 1,000 から 5,000 座程度の SNP でも十分に高い予 測正確度を得られる(Ødegård et al., 2014; Zenger et al., 2019; Kriaridou et al., 2020)。本章においても約 5,600座の SNP を用いて高い予測正確度が得られ た。第2章で明らかにした通り、トラフグ親魚に は複数の系統が存在し、これらを系統間交配また は野生魚と交配して市販種苗を生産している。当 該集団も同様に血縁関係にある複数の全きょうだ い集団を混合して解析集団としたことにより、高 い予測正確度が得られたと考えられた。

実際にトラフグの早熟形質を改良する場合、出 荷時期(12月)における精巣重量とGSIのどちら を選抜指標とすべきかを事前に決定しておく必要

51

がある。ゲノム予測で得られた遺伝率および予測 正確度は両形質でともに高かったことから、いず れの形質でも GS 法による選抜が可能であると考 えられた。しかし、精巣重量および GSI の抽出群 (上位100個体)に注目したところ、精巣重量の 抽出群に比べてGSIの抽出群には体重が小さい個 体が多く含まれる傾向にあった。また、各抽出群 において、対象形質の表現型値と体重との間で相 関を調べたところ、精巣重量の抽出群では中程度 の正の相関を示したが、GSI の抽出群では相関が 認められなかった。これらの結果は、GSI を対象 形質とした場合は体重が小さい個体が選抜される 可能性が高いことを示唆する。そのため、トラフ グ早熟形質の選抜には精巣重量を用いた方が良い と考えられた。また、精巣重量の抽出群では精巣 重量と体重との間に正の相関があったことから、 精巣重量を選抜の対象形質とすることで、間接的 に体重の同時改良も実現できると期待された。

本章で収集した解析魚は、記録上では、各生簀 はほぼ一つの全きょうだい集団で構成されること になっていた。遺伝マーカーを用いた遺伝構造解 析においても、1 生簀がほぼ一つの血縁クラスタ ーで構成されることが確認された。本研究が示す 通り、GS 法では、ジェノタイプデータから個体間 の血縁関係を推定できるため、正確な血縁情報が 無くても効果的な選抜が可能であり、また、近交 を回避した交配を計画することもできる。以上の 結果からも、GS 法はトラフグのような厳密な系 統管理が行われていない養殖集団に対して効果的 な選抜法であると言えた。一方で、いくつかの血 縁クラスターが複数の測定日に出現しており、一 つの生簀に複数の全きょうだい集団が混合されて いたことも明らかになった。この結果は、種苗生 産や海面飼育の過程で複数系統が混合された可能 性を示している。混合がどの時点で行われたのか は不明であるが、養殖業者から買い戻した個体を 親魚とする場合に血縁情報の誤りの原因となりう るため、第2章と同様に、遺伝マーカーを用いた 系統把握が重要であることが確認された。

本章では、トラフグの早熟形質や体サイズにお

いてゲノム予測が可能であることを明らかにした。 また、正確な血縁情報のない養殖集団においてゲ ノム情報から遺伝構造を推定することにより、過 度な近交を回避しながら GS 法による選抜育種が 行える可能性を示した。すなわち、GS 法の利用に より、喪失が危ぶまれる既存の系統を遺伝的に救 済し、さらなる遺伝的改良の実行が可能であるこ とが示された。

総合考察

優れた表現型を示しつつも厳密な系統管理がな されなかったがために消失した系統は多い。これ まで、このような系統は表現型に悪影響を与える ことなく救済することはできなかった。しかし、 近年のジェノタイピング技術の発展により、大量 の遺伝マーカーを利用することで、当該系統を遺 伝的に救済し、さらなる遺伝的改良を図れると期 待された。本研究では、この可能性を実証するた め、トラフグの「早熟系統」に注目し、遺伝マー カーを用いて当該系統と他の系統との類縁関係を 推定するとともに、早熟形質の遺伝機構を明らか にして、GS 法による早熟系統の選抜育種の可能 性を検討した。まず、第1章において、トラフグ に認められる早熟性が遺伝形質であることを後代 検定で明らかにした。第2章では、長崎県内の親 魚集団を集団遺伝学的解析に付して親魚間の類縁 関係を明らかにした。その結果、各系統を維持し ていくには、遺伝マーカーを利用した厳密な系統 管理法の導入と早熟形質の固定化が急務であるこ とが示された。続いて、第3章における QTL 解析 により、当該形質が効果の弱い多数の遺伝子に支 配される多因子形質であることを明らかにし、当 該形質の選抜育種には MAS よりも GS 法が適し ていることを示した。最後に、第4章において、 厳密な系統管理が行われていないトラフグ養殖集 団を対象として早熟形質のゲノム予測を試み、GS 法の有効性を示した。GS 法では、ジェノタイプデ ータから個体間の血縁関係を推定できるため、正 確な系統情報が無くても、効果的な選抜が可能で ある。また、近交を回避した交配を計画すること もできる。以上の結果から、大量の遺伝マーカー を用いることで、正確な血統情報がない既存の養 殖集団の救済と遺伝的改良が可能であることを示 した。この遺伝的救済により、系統の喪失が危ぶ まれる多くの魚種で「既存系統を活用した選抜育 種」が可能となり、養殖生産の向上に直結すると 期待された。

養殖集団における遺伝的多様性の減少は、初期 生残率や成長率の低下、産仔数の減少など、当該 集団の重要形質に遺伝的劣化(近交弱勢)をもた らすことが知られている (Gjerde et al., 1983; Su et al., 1996; Gallardo et al., 2004; Fessehaye et al., 2007). また、アレルの組合せが減少することにより遺伝 的改良の停滞も生じる (Bulmer, 1971; Van Grevenhof et al., 2012)。そのため、出来る限り選抜 集団の遺伝的多様性を高く維持することが望まれ る。しかし、選抜育種は集団の中から優良な個体 の子孫のみを残していく作業であるため、遺伝的 多様性の減少は避けられない。すなわち、選抜育 種を行うには、対象集団の遺伝的多様性を事前に 把握し、育種目標(世代あたりの改良量)と選抜 圧を決定することが重要である。第2章で遺伝構 造を明らかにしたトラフグ親魚集団には複数の系 統が存在しており、主要3系統の有効集団サイズ

(Ne)は10から25個体程度と推定された。また、 第4章でゲノム予測を行った解析魚は当該親魚集 団から作出された 10 集団程度の全きょうだい集 団に由来しており、有効親魚サイズは 20 個体以 下であると考えられた。これらの値は先行して BLUP 法や GS 法が導入されて育種化が進んだタ イセイヨウサケ (Ne=13-79; Säisä et al., 2003)や ナイルティラピア (Ne=64-111; Ponzoni et al., 2010) の推定値と比べても小さく、数世代後には系統の 維持が困難になることが懸念される。そのため、 今後、ゲノム予測の結果を利用して選抜集団を作 出する際は、種苗生産機関が保有する各系統の親 魚を混合して有効集団サイズを確保するなど、継 続した選抜育種が行える交配方法を検討する必要 がある。GS 法は遺伝率の高い形質では特定の家 系に属する個体が選抜されやすいが、その過程で 分集団や個体間の遺伝距離が推定できる。そのた め、各分集団から優れた個体を選抜(家系内選抜) して、分集団間でファクトリアルな交配を行った り、遺伝距離の遠い個体同士を交配したりするこ とで、遺伝的多様性の低下速度を抑えることが可 能になる (Nirea et al., 2012; 野村, 2017)。また、遺 伝的多様性が著しく低下した場合に、無選抜集団 から GS 法で選抜した優良個体を選抜集団に導入 することで改良の停滞を最少にしながら選抜集団 の維持を図る方法も提案されている (Hosoya et al., 2018)。第4章で得た親魚候補から創出する予定 の選抜系統においても、これらの方法を利用する ことで、遺伝的多様性の確保と遺伝的改良の両立 が図れると期待される。

BLUP 法による選抜育種が行われる家畜動物や 一部の養殖種においては、近交を回避しながら選 抜の効果を最大限にする交配方法が提案されてお り、主にシミュレーション研究でその有効性が示 されている(和田, 2008; 野村, 2017)。例えば、 optimum contribution selection (OCS) は親として用 いる個体間の血縁関係(共祖係数)から後代の平 均近交係数が最小となる交配をシミュレートし、 遺伝的改良量を最大にする交配を決定する選抜手 法である (Meuwissen, 1997)。 近年は血縁関係の把 握にジェノタイピングデータを利用することによ り、より正確で効率的な交配の提案が可能となっ ている (Nielsen et al., 2011; Sonesson et al., 2012)。 また、後代の評価と選抜候補の選抜を繰り返し行 うことにより目標形質にとって有利なアレルを蓄 積する recurrent selection (RS) と呼ばれる選抜手 法においても、ゲノム予測との組み合わせにより 近交回避と遺伝的改良が両立できる(Bijma et al., 2020; Lin et al., 2020)。 OCS やRS のシミュレーシ ョンのためには FISHBOOSTEL などのソフトウ $\pm \mathcal{T} \mathfrak{P}$ (Sonesson and Meuwissen, 2015), AlphaSimR や optiSel といった R パッケージが公開されてお り(Wellmann, 2019; Gaynor et al., 2020)、選抜候補 のジェノタイピングデータや育種価を入力するこ

とにより、近交係数の上昇を制御しながら遺伝的 獲得量を最大にする交配の組み合わせを容易に決 定できる。また、これらの選抜手法では選抜候補 の様々な優良形質を同時に考慮することも可能で、 複数形質の同時選抜が可能である(Meuwissen, 1997;和田,2008; Lin *et al.*, 2020)。

MAS や GS 法といったゲノム育種には大量の 遺伝マーカーの取得が不可欠である。そのため、 これらの選抜法の導入を検討する際には、費用対 効果に優れたジェノタイピング法を選択すること が重要となる。また、魚類の GS 法においては、 当面、世代が異なる集団で繰り返しゲノム予測を 行っていく必要があることから (Sonesson and Meuwissen, 2009)、世代間で同じ SNP 座を利用で きることが好ましい。一般的に、農畜産物の遺伝 育種研究におけるジェノタイピングには、ハンド リングが容易で再現性が高い SNP アレイが利用 される (Robledo et al., 2018)。しかし、SNP アレイ の設計には多額の費用が必要となるため、養殖対 象種における利用例はタイセイヨウサケなどの一 部の魚種に限られている。これらの魚種では、養 殖規模が巨大で SNP アレイの開発費用に対する コスト回収が可能であった。また、すでに育種化 が進んでいて遺伝子流入がないために、取得する SNP 座が固定されることに支障がなかった。この ような理由で、SNP アレイの利用に踏み切ること ができたと言える。一方、本研究では、トラフグ の SNP アレイが開発されていないことから、次世 代シーケンサーベースのジェノタイピング手法を 採用した。第4章で用いた Ampliseq 法は既知の SNP 座を標的とした multiplex PCR により SNP 多 型を取得する手法であり、サンプル数と SNP 数を 自由に設計できる。そのため、安定性と費用対効 果に優れた手法であると言える (Sato et al., 2019)。 実際、本研究においても、一個体当たり 4,000 円 程度の費用で、トラフグ養殖集団の複数ライブラ リプールからゲノム予測に十分な約 5.600 座の SNP 座が得られた。Ampliseq 法は SNP アレイと 同様に事前に SNP 座を決定しておく必要があり、 そのためには高品質の全ゲノム情報が不可欠とな

る。我が国における養殖対象魚においてはトラフ グ(Kai et al., 2011)のほか、クロマグロ(Nakamura et al., 2013; Suda et al., 2019)、ヒラメ(Wei et al., 2017)、ブリ(Yasuike et al., 2018)、マダイ(Ga-Hee et al., 2018)などの重要魚種において全ゲノム配列 の公開が相次いでおり、これらの魚種では Ampliseq 法が効果的なジェノタイピングツール として選択肢となり得る。一方、全ゲノム情報が 得られていない魚種では、RAD-seq 法(Baird et al., 2008; Peterson et al., 2012; Andrews et al., 2016)や第 3章で利用した GRAS-Di 法の導入が検討可能で ある。GRAS-Di 法はランダムプライマーを用いた ジェノタイピング技術で、シンプルなライブラリ 調製でゲノムワイドに増幅したアンプリコンから 数千から数万 SNP 座の多型情報が得られる

(Hosoya et al., 2019)。また、RAD-seq 法よりも再 現性が高いため (Enoki and Takeuchi, 2018; Miki et al., 2020)、データ出力が安定的でサイズセレクシ ョンやクオリティフィルタリングといった通常な ら煩雑になりがちなバイオインフォマティクスが 容易であるなどの利点がある。GRAS-Di 法は RAD-seq 法に比べて利用実績が乏しいが、今後は 効果的なジェノタイピング法として普及していく と考えられる。RAD-seq 法と GRAS-Di 法には全 ゲノム情報が必須ではないため、非モデル生物で あってもゲノムワイドな遺伝解析が可能となる

(Hosoya et al., 2019; Ikeda et al., 2020; Ito et al., 2020; Miki et al., 2020)。しかし、パラロガスな SNP 座を より正確に区別してジェノタイピングするには、 参照配列の利用が望ましい。近年の DNA 解析技 術の発展により、生物種を問わず全ゲノム規模の 配列情報の取得が容易となっており(佐藤・木下, 2020)、予備的な解析で選抜育種の効果が期待され るのであれば全ゲノム参照配列の構築を検討すべ きである。また、最初に GRAS-Di 法で得たジェノ タイプデータで遺伝構造解析や GWAS などを行 い、GS 法が効果的と判断された場合には参照配 列を構築して GRAS-Di 法の解析精度を高めたり、 Ampliseq 法に移行したりするなど、ジェノタイピ ング法を組合せることも効果的である。一方で、 吉川

これらのジェノテイピング技術で得られた大量の データを養殖現場で実際に活用できるかどうかは、 選抜を行う機関の解析能力に依存する。畜産業に おける家畜改良センターや農業における次世代作 物開発研究センター(農業・食品産業技術総合研 究機構)のような解析支援体制が整っていない養 殖業においては、現状では、このような解析を実 施できるのは、限られた研究室だけであり、民間 企業や地方水産試験場では実施が困難である。集 団遺伝学の分野では大量の遺伝マーカーを扱う解 析パイプラインが公開されており、多型の検出か ら各種の集団遺伝学的解析を一貫して処理するこ とが可能となっている (Catchen et al., 2013; Faircloth, 2016)。水産育種においても同様のパイプ ラインが構築され、バイオインフォマティクス処 理における負担が軽減されれば、産業の現場に近 い民間企業や地方水産試験場レベルでの選抜育種 の導入を推進できると期待される。ゲノム解析技 術は目覚ましく発展しており、コストの削減や新 技術の導入が日進月歩で進行している。それぞれ のジェノタイピング技術の原理やメリット・デメ リットをよく把握し、目的に沿った解析手法を選 択することが重要である。

以上のとおり、本研究では、大量の遺伝マーカ ーを用いることで、正確な血統情報がない既存の 養殖集団の遺伝的救済とさらなる選抜育種が可能 であることを示した。ジェノタイピング法に加え てシーケンス技術の発展も目覚ましく、中立遺伝 マーカー以外にもより多くのゲノム情報が容易に 取得可能となっている。今後はこれらの高度ゲノ ム情報を取り入れることで選抜育種法が発展する ことで、既存の集団や、新たな養殖集団でも育種 化が進み、養殖業の生産効率が飛躍的に向上して いくと期待される。

論文の内容の要旨

世界人口の爆発的増加に伴い、タンパク源とし ての水産資源の重要性が増している。特に、天然

資源が減少し続けるなかで養殖生産に対する期待 は大きく、世界的な養殖生産量は増加の一途にあ る。そのような背景のもと、生産性向上技術とし て選抜育種が注目されている。例えば、ノルウェ ーなどの北欧諸国では、家系選抜やゲノム育種な どの先端的な選抜技術を導入したことによって、 タイセイヨウサケ Salmo salar などの養殖生産量が 急増している。一方、我が国では世界に先駆けて 多くの養殖技術が確立されてきたものの、選抜育 種への注目度は低かった。これまでにも種苗生産 業者が独自に選抜に取り組む例はあったが、そこ では養殖場での飼育成績をもとに優良個体を選抜 する表現型選抜が行われており、多くの場合で近 親交配の回避策として野生親魚の導入も併用され た。そのため、厳密な系統管理がなされている例 は稀で、系統の創出と喪失が繰り返される状況に あった。

日本を含む東アジア地域で盛んに養殖されてい るトラフグ Takifugu rubripes においても、厳密な系 統管理は行われてこなかった。本種の完全養殖技 術は 1990 年代に確立され、これまでに表現型選 抜によりいくつかの「系統」が作出されており、 現在でも高成長性や耐病性を持つとされる複数の

「系統」が存在している。しかしながら生産者が 「優良系統は3世代で喪失する」と述べるように、 系統確立に成功しているとは言い難かった。本種 は筋肉の高価値もさることながら、発達した精巣

(白子)が珍重されるため、精巣重量も選抜対象 であり、「精巣が発達しやすい系統(早熟系統)」 の存在が知られている。しかし、この「早熟系統」 においても厳密な家系管理はなされておらず、系 統の喪失が危惧されていた。このため、当該系統 の血縁構造の把握や、優良形質の固定とさらなる 改良が望まれている。

選抜育種の実行にあたっては、まず、対象形質 の遺伝性を確認することが第一歩となる。つぎに、 厳密な家系管理の下で優良個体(あるいは家系) の選抜を実施する。選抜においては、家系集団を 用いて対象形質の遺伝機構や遺伝率を明らかにし、 適切な育種目標と選抜方法を決定して遺伝的改良

を目指すことになる。厳密な家系管理や家系集団 の利用には正確な血統情報が必須であったが、遺 伝マーカーを利用することで、血統情報に誤りが あっても、集団構造や個体間の血縁関係を推定し て補正することが可能である。また、遺伝マーカ ーの取得が容易になったことから、短期間で数千 個体から数万のマーカー情報を取得して遺伝機構 の解明や選抜に利用することも可能となった。す なわち、大量の遺伝マーカーを用いることで、す でに血統情報が曖昧なまま系統化を進めてしまっ た養殖集団に対しても、様々な形質で遺伝的改良 を達成し得ると考えられる。そこで、本研究では、 トラフグの「早熟系統」に注目し、遺伝マーカー を利用して当該系統と他の系統との血縁関係を推 定しながら早熟形質の遺伝機構を明らかにしたう えで、早熟系統に適した選抜育種法を検討した。 これにより、「既存の養殖集団に対する選抜育種」 の達成を目指した。

第1章. 早熟系統の遺伝的および内分泌的特徴

本章では、トラフグの「早熟系統 (A系統)」に 見られる早熟性が真に遺伝形質であることを確認 するために、A 系統、非早熟系統 (B 系統) およ び野牛魚に由来するオス個体を、B 系統のメス個 体と交配した母系半きょうだい集団を作出して後 代検定を行った。その結果、A 系統に見られる早 熟性が相加的遺伝効果に支配される遺伝形質であ ることを確認した。また、A 系統の早熟現象は、 体サイズ依存的ではないことも明らかにした。次 に、A 系統のオス個体と野生オス個体に由来する 母系半きょうだい集団間で血中性ステロイド濃度 を経時的に比較したところ、A 系統由来の集団の 方が、精巣発達開始の約6か月前の時点で、血中 エストラジール 17-β (E2) 濃度が有意に高いこと が判明した。このため、A系統の早熟性は、E2を 介した内分泌メカニズムでコントロールされてい ると考えられた。

第2章.養殖用親魚集団の遺伝的構造解析

選抜育種を行うには厳密な家系管理が要求され

るが、トラフグ種苗生産においては買い戻した養 殖個体や野生個体が親魚に繰り返し導入されてい ることから血統情報は不確実性が高く、「系統」内 の遺伝的多様性や血縁度も不明であった。そこで 本章では、A系統を含む養殖用親魚集団の遺伝的 類縁関係を把握することを目的として、長崎県内 の種苗生産機関が保有する親魚の DNA サンプル を収集して遺伝構造解析を行った。また、種苗生 産機関が記録する各親魚の血統情報の聞き取り調 査も行い、遺伝解析の結果との比較からその正確 性を検証した。聞き取り調査の結果、収集した56 個体の親魚には3系統(A-C系統)の人工生産魚 と野牛魚が含まれていることがわかった。12座の マイクロサテライトマーカーを用いて主座標分析、 血縁解析ならびに STRUCTURE 解析を行ったと ころ、B系統とC系統の独立性が支持されたもの の、A系統は他の系統からの独立性が弱く、野生 親魚を含む他の系統との系統間交配が頻繁に行わ れていることが推測された。このため、系統外か らの遺伝的流入が今後も継続すれば、A系統の特 徴的な表現型(早熟性)が失われる可能性が高い と考えられた。また、遺伝解析の結果と聞き取り 調査の結果が一致しない個体が散見され、血統情 報の誤りが確認されたことから、遺伝マーカーを 用いた系統管理の必要性が示された。

第3章. QTL 解析による遺伝機構の解明

早熟形質の固定とさらなる遺伝的改良のために は早熟性の遺伝機構を解明し、当該形質に適した 選抜育種法を選定する必要がある。そこで本章で は、第1章の後代検定において早熟性が確認され た個体を祖父とする近交家系を作出し、一塩基多 型(SNP)を用いたゲノムワイドQTL解析を行っ た。その結果、14番染色体上に弱いながらも精巣 重量に有意な影響力を持つQTLが認められた。当 該QTL領域内には雌性ホルモンの抑制機能を持 つgdf9が存在した。第1章の結果を考え合わせる と、gdf9の発現や機能に影響を与えるような変異 がE2の合成を亢進することにより早熟化する機 構の存在が推測された。また、標準体長および体 重においても有意な影響力を持つQTLが14番染 色体上と21番染色体上に認められ、14番染色体 上のQTLは精巣重量と95%信用区間が重なって いた。この結果は、精巣重量と体サイズは一部で 同じ遺伝子座の影響を受けるものの、異なる遺伝 機構に支配されることを示しており、第1章の早 熟現象が体サイズ依存的ではないという結果と整 合していた。また、これらのほかにも、精巣重量 および体サイズに関連した複数の示唆的なQTL が検出された。しかし、検出されたすべてのQTL の効果は0.7-10.5%程度と小さく、A系統に認め られる早熟性と体サイズは、いずれも効果の小さ な多数の遺伝子に支配される多因子形質であるこ

第4章. ゲノム予測によるゲノミックセレクション法の有効性

とが判明した。

前章においてA系統に見られる早熟形質が多因 子形質であることが明らかとなった。そこで、早 熟形質の固定とさらなる遺伝的改良に適した選抜 法として、多因子形質の選抜に実績のあるゲノミ ックセレクション (GS) 法の有効性を検証した。 解析魚には長崎県内で海面養殖された 10 集団程 度の全きょうだいからなる 501 個体を用いた。 Ampliseq 法で判定した 5,583SNP 座の多型情報を 用いて、標準体長、体重、精巣重量(オスのみ)、 生殖腺体指数 (GSI、オスのみ) に関するゲノムワ イド関連解析を行ったが、全ての形質において有 意水準(-log₁₀(P) = 5.05)を超える SNP 座は認 められず、早熟性や体サイズが多因子形質である ことが改めて支持された。続いて、同じデータを 用いて GBLUP 法によるゲノム予測を行い、各個 体のゲノム予測育種価 (genomic estimated breeding value, GEBV)を算出した。各表現型について観察 値と GEBV の間で相関解析を行ったところ、すべ てに中程度の正の相関が認められた(r=0.58-0.76)。10分割の交差検証で算出された予測正確度 は、精巣重量が0.62、GSIが0.61、標準体長が0.58、 体重が 0.50 といずれも高い値を示した。これらの

結果から、トラフグの早熟形質ならびに体サイズ

形質は GS 法による改良が可能であることが示された。

本研究では、初めに、トラフグ A 系統に認めら れる早熟性が遺伝形質であることを後代検定で明 らかにした。また、長崎県内の親魚集団にはA系 統を含む複数の系統が存在しているものの、系統 管理が不十分であり、遺伝マーカーなどを利用し た厳密な管理法の導入と早熟形質の早急な固定化 が必要であることを示した。さらに、QTL 解析に より早熟形質が効果の弱い多数の遺伝子に支配さ れる多因子形質であることを明らかにした。最後 に、実際の養殖集団を用いて、早熟個体の選抜に 対して GS 法が有効であることを確認した。以上 の結果から、大量の遺伝マーカーを用いることで、 正確な血統情報がない既存の養殖集団に対しても 選抜育種が可能であることを示した。本研究で得 られた知見が、トラフグのみならず、これまで表 現型選抜が成功せず、系統の創出と喪失を繰り返 してきた既存の養殖集団における選抜育種の導入 に活用されることが期待される。

謝辞

本研究の遂行および論文執筆にあたり、終始丁 寧なご指導ご鞭撻ならびにご校閲を賜りました東 京大学大学院農学生命科学研究科附属水産実験所 教授の菊池潔博士に深甚なる謝意を表する。

本論文のご校閲を賜り、有益なご教示をいただ きました東京大学大学院農学生命科学研究科教授 の浅川修一博士、同准教授の大久保範聡博士、渡 邊壮一博士、近畿大学農学部水産学科准教授の中 田久博士に厚く御礼を申し上げる。中田久博士に おかれては、長崎県総合水産試験場在職時より本 研究の設計、解析魚の作出などにおいてもご協力、 ご指導を賜り、重ねて感謝申し上げる。

研究遂行に際して適切なご指導ならびに度重な るご校閲を賜り、親身になってご助言をいただい た東京大学大学院農学生命科学研究科附属水産実 験所助教の細谷将博士に心より御礼申し上げる。 本研究は、細谷将博士のお力添えなしには成し遂 げられなかったものであり、重ねて拝謝申し上げ る。また、Ampliseq 法の実施にあたり、ご助言と ご協力をいただいた同実験所特任研究員佐藤茉菜 博士に厚く御礼申し上げる。研究遂行に多大なご 協力を頂いた同実験所の学生、卒業生、職員の皆 様に対し心から感謝の意を表す。

本研究のサンプル提供にご協力いただくととも に、採卵や飼育方法にご助言を賜った長崎県種苗 生産技術研究会会員の皆様に厚く御礼申し上げる。

本研究の機会を与えていただくとともに、解析 魚の飼育やサンプリングにご協力いただいた元長 崎県総合水産試験場長の藤井明彦博士、同長嶋寛 治氏ならびに同試験場の宮木廉夫博士、山田敏之 博士、濱崎将臣博士、長崎県庁水産部の門村和志 博士に心から感謝申し上げる。

最後に、これまで温かく見守ってくれた妻と母 に深く感謝申し上げる。

引用文献

- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov BN, Csaki F (eds), Second international symposium on information theory, Akademiai Kiado, Budapest, pp 267–281
- Alexander DH, Novembre J, Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. Genome Research, 19: 1655–1664
- Amer MA, Miura T, Miura C, Yamauchi K (2001) Involvement of sex steroid hormones in the early stages of spermatogenesis in Japanese huchen *Hucho perryi*. Biology of Reproduction, 65: 1057–1066
- Andrews KR, Good JM, Miller MR, Luikart G, Hohenlohe PA (2016) Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. Nature Reviews Genetics, 17: 81–92
- Asahina K, Suzuki K, Aida K, Hibiya T, Tamaoki BI (1985) Relationship between the structures and

steroidogenic functions of the testes of the urohazegoby (*Glossogobius olivaceus*). General and Comparative Endocrinology, 57: 281–292

- Avalos E, Smith C (1987) Genetic improvement of litter size in pigs. Animal Science, 44: 153–163
- Ayllon F, Kjærner-Semb E, Furmanek T, Wennevik V, Solberg MF, Dahle G, Taranger JG, Glover KA, Almén MS, Rubin CJ, Edvardsen RB, Wargelius A (2015) The *vgll3* locus controls age at maturity in wild and domesticated atlantic salmon (*Salmo salar* L.) males. PLoS Genetics, 11: e1005628
- Baird NA, Etter PD, Atwood TS, Currey MC, Shiver AL,Lewis ZA, Selker EU, Cresko WA, Johnson EA(2008) Rapid SNP discovery and genetic mappingusing sequenced RAD markers. PLoS ONE, 3: e3376
- Barría A, Christensen KA, Yoshida GM, Correa K, Jedlicki A, Lhorente JP, Davidson WS, Yáñez JM (2018) Genomic predictions and genome-wide association study of resistance against Piscirickettsia salmonis in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) using ddRAD sequencing. G3: GENES, GENOMES, GENETICS, 8: 1183–1194
- Barson N, Aykanat T, Hindar K, Baranski M, Bolstad GH, Fiske, Jacq C, Jensen AJ, Johnston SE, Karlsson S, Kent M, Moen T, Niemelä E, Nome T, Næsje TF, Orell P, Romakkaniemi A, Sægrov H, Urdal K, Erkinaro J, Lien S, Primmer CR (2015) Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. Nature, 528: 405–408
- Beavis WD (1994) The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies. Proceedings of the Forty-Ninth Annual Corn and Sorghum Industry Research Conference, ASTA, Washington DC, pp 250–266
- Beavis WD (1998) QTL analyses: power, precision, and accuracy. In: Paterson A H, (eds) Molecular dissection of complex traits, CRC Press, New York, pp 145–162
- Bentsen HB, Eknath AE, Rye M, Thodesen J, Gjerde, B (2003) Genetic improvement of farmed tilapias: response to selection for growth performance in the
GIFT project. International Association for Genetics in Aquaculture, pp 68

- Bijma P, Wientjes YC, Calus MP (2020) Breeding top genotypes and accelerating response to recurrent selection by selecting parents with greater gametic variance. Genetics, 214: 91–107
- Bolger AM, Lohse M, Usadel B (2014) Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. Bioinformatics, 30: 2114–2120
- Brockmann GA, Haley CS, Renne U, Knott SA, Schwerin M (1998) Quantitative trait loci affecting body weight and fatness from a mouse line selected for extreme high growth. Genetics, 150: 369–381
- Broman KW, Wu H, Sen Ś, Churchill GA (2003) R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. Bioinformatics, 19: 889–890
- Buch L, Sørensen M, Berg P, Pedersen L, Sørensen A (2012) Genomic selection strategies in dairy cattle: Strong positive interaction between use of genotypic information and intensive use of young bulls on genetic gain. Journal of Animal Breeding and Genetics, 129: 138–151
- Bulmer MG (1971) The effect of selection on genetic variability. The American Naturalist, 105: 201–211
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York
- Campbell B, Dickey JT, Swanson P (2003) Endocrine changes during onset of puberty in male spring Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Biology of Reproduction, 69: 2109–2117
- Carrillo M, Zanuy S, Prat F, Cerda J, Ramos J, Mañanós
 E, Bromage N (1995) Sea bass (*Dicentrarchus labrax*).
 In: Bromage NR, Roberts RJ (eds) Broodstock management and egg and larval quality, Blackwell Science, Oxford, pp 138–168
- Castillo-Juárez H, Casares JCQ, Campos-Montes G, Villela CC, Ortega AM, Montaldo HH (2007) Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, *Penaeus (Litopenaeus)*

vannamei, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. Aquaculture, 273: 42–49

- Catchen J, Hohenlohe P, Bassham S, Amores A, Cresko W (2013) Stacks: an analysis tool set for population genomics. Molecular Ecology, 22: 3124–3140
- Chang CC, Chow CC, Tellier LC, Vattikuti S, Purcell SM, Lee JJ (2015) Second-generation PLINK: Rising to the challenge of larger and richer datasets. Gigascience, 4: 7
- Chaves-Pozo E, Liarte S, Vargas-Chacoff L, García-López A, Mulero V, Mesequer J, Mancera JM, García-Ayala A (2007) 17ß-estradiol triggers postspawning in spermatogenically active gilthead seabream (*Sparus aurata* L) males. Biology of Reproduction, 76: 142– 148
- Chen W, Liu L, Ge W (2017) Expression analysis of growth differentiation factor 9 (Gdf9/gdf9), antimüllerian hormone (Amh/amh) and aromatase (Cyp19a1a/cyp19a1a) during gonadal differentiation of the zebrafish, Danio rerio. Biology of Reproduction, 96: 401–413
- Christensen KI, Gutierrez AP, Lubieniecki KP, Davidson WS (2017) TEAD3, implicated by association to grilsing in Atlantic salmon. Aquaculture, 479: 571–578
- 中田久,松山倫也,池田義弘,松浦修平 (1997) ト ラフグ養成親魚からの採卵技法の開発.日本水 産学会誌,63:728-733
- 中田久 (2001) トラフグおよびブリの親魚養成と 採卵技術に関する研究. 博士論文, 九州大学
- Clase KL, Mitchell PJ, Ward PJ, Dorman CM, Johnson SE, Hannon K (2000) FGF5 stimulates expansion of connective tissue fibroblasts and inhibits skeletal muscle development in the limb. Developmental Dynamics, 219: 368–380
- Crandell PA, Gall GAE (1993) The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus myikis*). Aquaculture, 117: 77–93

Daetwyler HD, Calus MPL, Pong-Wong R, de los

Campos G, Hickey JM (2013) Genomic prediction in animals and plants: Simulation of data, validation, reporting, and benchmarking. Genetics, 193: 347–365

- Daluiski A, Engstrand T, Bahamonde ME, Gamer LW, Agius E, Stevenson SL, Cox K, Rosen V, Lyons KM (2001) Bone morphogenetic protein-3 is a negative regulator of bone density. Nature Genetics, 27: 84–88
- Danecek P, Auton A, Abecasis G, Albers CA, Banks E, DePristo MA, Handsaker RE, Lunter G, Marth GT, Sherry ST, McVean G, Durbin R (2011) The variant call format and VCFtools. Bioinformatics, 27:2156– 2158
- de Waal PP, Wang DS, Nijenhuis WA, Schulz RW, Bogerd J (2008) Functional characterization and expression analysis of the androgen receptor in zebrafish (*Danio rerio*) testis. Reproduction, 136: 225– 234
- Devlin RH, Nagahama Y (2002) Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. Aquaculture, 208: 191–364
- Do C, Waples RS, Peel D, Macbeth GM, Tillett BJ, Ovenden JR (2014) NeEstimator V2: reimplementation of software for the estimation of contemporary effective population size (*Ne*) from genetic data. Molecular Ecology Resources, 14: 209– 214
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources, 4: 359– 361
- Endelman, JB (2011) Ridge regression and other kernels for genomic selection with R package rrBLUP. The Plant Genome, 4
- Enoki H, Takeuchi Y (2018) New genotyping technology, GRAS-Di, using next generation sequencer. Proceedings of the Plant and Animal genome conference XXVI, San Diego, CA
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the

number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 14: 2611–2620

- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5:A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows.Molecular Ecology Resources, 10: 564–567
- Fairbairn DJ (1997) Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 28: 659–687
- Faircloth BC (2016) PHYLUCE is a software package for the analysis of conserved genomic loci. Bioinformatics, 32: 786–788
- Fan B, Du ZQ, Gorbach DM, Rothschild MF (2010) Development and application of high-density SNP arrays in genomic studies of domestic animals. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences, 23: 833–847
- Felip A, Zanuy S, Carrillo M (2006) Comparative analysis of growth performance and sperm motility between precocious and non-precocious males in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.). Aquaculture, 256: 570–578
- Fessehaye Y, Komen H, Rezk MA, van Arendonk JAM, Bovenhuis H (2007) Effects of inbreeding on survival, body weight and fluctuating asymmetry (FA) in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Aquaculture, 264: 27– 35
- Fuji K, Kobayashi K, Hasegawa O, Coimbra MR, Sakamoto T, Okamoto N (2006) Identification of a single major genetic locus controlling the resistance to lymphocystis disease in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). Aquaculture, 254: 203–210
- Fuji K, Hasegawa O, Honda K, Kumasaka K, Sakamoto T, Okamoto N (2007) Marker-assisted breeding of a lymphocystis disease-resistant Japanese flounder (*Pralichthys olivaceus*). Aquaculture, 272: 291–295
- 藤田矢郎 (1962) 日本産主要フグ類の生活史と養 殖に関する研究. 長崎水試論文集,2:1–121
- Ga-Hee S, Younhee S, Myunghee J, Ji-man H, Sangmin

L, Sathiyamoorthy S, Eun-Soo N, Eun-Ha S, Eun-Hee P, Youn PJ, Young-Ok K, Kwnag-Min C, Bo-Hye N, Chan-Il P (2018) First draft genome for red sea bream of family *Sparidae*. Frontiers in Genetics, 9: 643

- Gallardo JA, García X, Lhorente JP, Neira R (2004) Inbreeding and inbreeding depression of female reproductive traits in two populations of Coho salmon selected using BLUP predictors of breeding values. Aquaculture, 234: 111–122
- Gage MJG (1994) Associations between body size, mating pattern, testis size, and sperm lengths across butterflies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 258: 247–254
- García-Ruiz A, Cole JB, VanRaden PM, Wiggans GR, Ruiz-López FJ, Van Tassell CP (2016) Changes in Holstein cattle from genomic selection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113: E3995–E4004
- Garrison E, Marth G (2012) Haplotype-based variant detection from short-read sequencing. arXiv: 1207.3907, preprint
- Gaynor RC, Gorjanc G, Hickey JM (2020) AlphaSimR: an R-package for breeding program simulations. Biorxiv, preprint
- Georges M, Nielsen D, Mackinnon M, Mishra A, Okimoto R, Pasquino AT, Sargeant LS, Sorensen A, Steele MR, Zhao X (1995) Mapping quantitative trait loci controlling milk production in dairy cattle by exploiting progeny testing. Genetics, 139: 907–920
- Gines R, Afonso JM, Arguello A, Zamorano MJ, Lopez JL (2003) Growth in adult gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) as a result of interference in sexual maturation by different photoperiod regimes. Aquaculture Research, 34: 73–83
- Gjedrem T (2000) Genetic improvement of cold-water fish species. Aquaculture Research, 31: 25–33
- Gjedrem T (2010) The first family-based breeding program in aquaculture. Reviews in Aquaculture, 2: 2– 15
- Gjedrem T, Robinson N, Rye M (2012) The importance

of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review. Aquaculture, 350–353: 117–129

- Gjedrem T, Robinson N (2014) Advances by selective breeding for aquatic species: a review. Aquaculture Sciences, 5: 1152–1158
- Gjedrem T (2016) The benefit of using selective breeding for aquatic species. Annals of Aquaculture and Research, 3: 1021
- Gjedrem T, Rye M (2018) Selection response in fish and shellfish: a review. Reviews in Aquaculture, 10: 168– 179
- Gjerde B, Gunnes K, Gjedrem T (1983) Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. Aquaculture, 34: 327–332
- Glover KA, Otterå H, Olsen RE, Slinde E, Taranger GL, Skaala Ø (2009) A comparison of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under farming conditions. Aquaculture, 286: 203–210
- Goudet J (2003) Fstat (ver. 2.9.4), a program to estimate and test population genetics parameters. Available from http://www.unil.ch/izea/softwares/fstat.html
- Guimarães EP, Ruane J, Scherf BD, Sonnino A, Dargie JD (2007) Marker assisted selection: Current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. FAO, Rome
- Guo QY, Gao ZZ, Zhao L, He JP, Dong CS (2013) Expression of growth differentiation factor 9 (GDF9), ALK5, and claudin-11 in adult alpaca testis. Acta Histochemicaica, 115: 16–21
- Hallerman EH, Beckmann S (1988) DNA-level polymorphism as a tool in fisheries science. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45: 1075– 1087
- Halm S, Ibañez AL, Tyler CR, Prat F (2008) Molecular characterisation of growth differentiation factor 9 (*gdf9*) and bone morphogenetic protein 15 (*bmp15*) and their patterns of gene expression during the ovarian reproductive cycle in the European sea bass. Molecular and Cellular Endocrinology, 291: 95–103

- Hamasaki M, Takeuchi Y, Miyaki K, Yoshizaki G (2013) Gonadal development and fertility of triploid grass puffer *Takifugu niphobles* induced by cold shock treatment. Marine Biotechnology, 15: 133–144
- Hamasaki M, Takeuchi Y, Yazawa R, Yoshikawa S, Kadomura K, Yamada T, Miyaki K, Kikuchi K, Yoshizaki G (2017) Production of tiger puffer *Takifugu rubripes* offspring from triploid grass puffer *Takifugu niphobles* parents. Marine Biotechnology, 19: 579– 591
- Hanrahan JP, Gregan SM, Mulsant P, Mullen M, Davis GH, Powell R, Galloway SM (2004) Mutations in the genes for oocyte derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovulation rate and sterility in cambridge and belclare sheep (*Ovis aries*). Biology of Reproduction, 70: 900–909
- Haque T, Nakada S, Hamdy RC (2007) A review of FGF18: Its expression, signaling pathways and possible functions during embryogenesis and postnatal development. Histology and Histopathology, 22: 97–105
- 原田輝雄 (1969) 1-3. 採卵用親魚. 日本水産学会 誌, 35: 570--573
- 服部亘宏,宮下盛,澤田好史 (2012) トラフグ雄 の優先生産. In 長島裕二ら,フグ研究とトラフ グ生産技術の最前線,恒星社厚生閣,東京,pp 57-68
- Hayes BJ, Bowman PJ, Chamberlain AJ, Goddard ME (2009) Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. Journal of Dairy Science, 92: 433–443
- He Z, Wu Y, Xie J, Wang T, Zhang L, Zhang W (2012) Growth differentiation factor 9 (Gdf9) was localized in the female as well as male germ cells in a protogynous hermaphroditic teleost fish, ricefield eel *Monopterus albus*. General and Comparative Endocrinology, 178: 355–362
- Higuchi K, Gen K, Izumida D, Kazeto Y, Hotta T, Takashi T, Aono H, Soyano K (2017) Changes in plasma steroid levels and gene expression of pituitary

gonadotropins, testicular steroidogenesis-related proteins and insulin-like growth factors during spermatogenesis of the yellowtail *Seriola quinqueradiata*. Fisheries Science, 83: 35–46

- Higuchi K, Kazeto Y, Ozaki Y, Yamaguchi Y, Shimada Y, Ina Y, Soma S, Sakakura Y, Goto R, Matsubara T, Nishiki I, Iwasaki Y, Yasuike M, Nakamura Y, Matsuura A, Masuma S, Sakuma T, Yamamoto T, Masaoka T, Kobayashi T, Fujiwara A, Gen K (2019)
 Targeted mutagenesis of the ryanodine receptor by Platinum TALENs causes slow swimming behaviour in Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). Scientific Reports, 9: 13871
- Hill WG (2016) Is continued genetic improvement of livestock sustainable? Genetics, 202: 877–881
- 日野明徳 (1994) 種苗生産. 日本水産学会出版委 員会編, 水産学シリーズ 100 号・現代の水産学, 恒星社厚生閣, 東京, pp 124–131
- 平野礼次郎 (1967) クロダイ. In: 川本信之, 養魚 学各論, 恒星社厚生閣, 東京, pp 494-514
- Hirschhorn J, Daly M (2005) Genome-wide association studies for common diseases and complex traits. Nature Reviews Genetics, 6: 95–108
- Horn SS, Ruyter B, Meuwissen TH, Moghadam H, Hillestad B, Sonesson AK (2020) GWAS identifies genetic variants associated with omega-3 fatty acid composition of Atlantic salmon fillets. Aquaculture, 514: 734494
- 堀井豊充, 片町太輔 (2012) トラフグの資源. In 長島裕二ら, フグ研究とトラフグ生産技術の最 前線, 恒星社厚生閣, 東京, pp 34-45
- 細谷将, 菊池潔 (2016) これからの水産育種: ゲノ ム予測による新たな育種の取り組み. 水産育種, 46:1-14
- Hosoya S, Kikuchi K, Nagashima H, Onodera J, Sugimoto K, Satoh K, Matsuzaki K, Yasugi M, Nagano AJ, Kumagayi A, Ueda K, Kurokawa T (2018) Assessment of genetic diversity in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations with no family records using ddRAD-seq. BMC Research

Notes, 11: 548

- Hosoya S, Hirase S, Kikuchi K, Nanjo K, Nakamura Y, Kohno H, Sano M (2019) Random PCR-based genotyping by sequencing technology GRAS-Di (genotyping by random amplicon sequencing, direct) reveals genetic structure of mangrove fishes. Molecular Ecology Resources, 19: 1153–1163
- Houston RD, Bean TP, Macqueen DJ, Gundappa MK, Jin YH, Jenkins TL, Selly SLC, Martin SAM, Stevens JR, Santos EM, Davie A, Robledo D (2020)
 Harnessing genomics to fast-track genetic improvement in aquaculture. Nature Review Genetics, 21: 389–409
- Ikeda H, Yakubov V, Barkalov V, Sato K, Fujii N (2020) East Asian origin of the widespread alpine snow-bed herb, *Primula cuneifolia* (Primulaceae), in the northern Pacific region. Journal of Biogeography, 47: 2181– 2193
- Imsland AK, Jonassen TM (2005) The relation between age at first maturity and growth in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) reared at four different light regimes. Aquaculture Research, 36: 1–7
- Ito H, Nakajima N, Onuma M, Murayama M (2020) Genetic diversity and genetic structure of the wild Tsushima leopard cat from genome-wide analysis. Animals, 10: 1375
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. Bioinformatics, 23: 1801–1806
- Jonsson N, Jonsson B, Fleming IA (1996) Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? Functional Ecology, 10: 89–96
- Kai W, Kikuchi K, Tohari S, Chew AK, Tay A, Fujiwara A, Hosoya S, Suetake H, Naruse K, Brenner S, Suzuki Y, Venkatesh B (2011) Integration of the genetic map and genome assembly of fugu facilitates insights into distinct features of genome evolution in teleosts and mammals. Genome Biology and Evolution, 3: 424–

442

- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Molecular Ecology, 16: 1099– 1106
- Kamiya T, Kai W, Tasumi S, Oka A, Matsunaga T, Mizuno N, Fujita M, Suetake H, Suzuki S, Hosoya S, Tohari S, Brenner S, Miyadai T, Venkatesh B, Suzuki Y, Kikuchi K (2012) A trans-species missense SNP in Amhr2 is associated with sex determination in the tiger pufferfish, *Takifugu rubripes* (Fugu). PLoS Genetics, 8: e1002798
- Kause A, Ritola O, Paananen T, Mantysaari E, Eskelinen U (2003) Selection against early maturity in large rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: the quantitative genetics of sexual dimorphism and genotype-byenvironment interactions. Aquaculture, 228: 53–68
- Kenagy GJ, Trombulak SC (1986) Size and function of mammalian testes in relation to body size. Journal of Mammalogy, 67: 1–22
- Kikuchi K, Kai W, Hosokawa A, Mizuno N, Suetake H, Asahina K, Suzuki Y (2007) The sex-determining locus in the tiger pufferfish, *Takifugu rubripes*. Genetics, 175: 2039–2042
- Kingsmore S, Lindquist I, Mudge J,Gessler DG, Beavis WD (2008) Genome-wide association studies: progress and potential for drug discovery and development. Nature Reviews Drug Discovery, 7: 221–230
- Kirschner J, Weber D, Neuschl C, Franke A, Böttger M,
 Zielke L, Powalsky E, Groth M, Shagin D, Petzold A,
 Hartmann N, Englert C, Brockmann GA, Platzer M,
 Cellerino A, Reichwald K (2012) Mapping of
 quantitative trait loci controlling lifespan in the shortlived fish *Nothobranchius furzeri* a new vertebrate
 model for age research. Aging Cell, 11: 252–261
- Kjærner-Semb E, Ayllon F, Kleppe L, Sørhus E, Skaftnesmo K, Furmanek T, Segafredo FT, Thorsen A, Fjelldal PG, Hansen T, Taranger GL, Andersson E,

Schulz RW, Wargelius A, Edvardsen RB (2018) *Vgll3* and the Hippo pathway are regulated in Sertoli cells upon entry and during puberty in Atlantic salmon testis. Scientific Report, 8: 1912

- Kobayashi M, Aida K, Stacey NE (1991) Induction of testis development by implantation of 11ketotestosterone in female goldfish. Zoological Science, 8: 389–393
- Kobayashi T, Nakamura M, Kajiura-Kobayashi H, Young G, Nagahama Y (1998) Immunolocalization of steroidogenic enzymes (P450scc, P450c17, P450arom, and 3β-HSD) in immature and mature testes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Cell and Tissue Research, 292: 573–577
- Korte A, Farlow A (2013) The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: a review. Plant Methods, 9: 29
- Koyama T, Nakamoto M, Morishima K, Yamashita R, Yamashita T, Sasaki K, Kuruma Y, Mizuno N, Suzuki M, Okada Y, Ieda R, Uchino T, Tasumi S, Hosoya S, Uno S, Koyama J, Toyoda A, Kikuchi K, Sakamoto T (2019) A SNP in a steroidogenic enzyme is associated with phenotypic sex in *Seriola* fishes. Current Biology, 29: 1901–1909
- Kriaridou C, Tsairidou S, Houston RD, Robledo D (2020) Genomic prediction using low density marker panels in aquaculture: Performance across species, traits, and genotyping platforms. Frontiers in Genetics, 11: 124
- 熊井英水,村田修 (2000) 第1章 海産魚類養殖業 の現状と課題. In: 熊井英水,最新海産魚の養殖, 湊文社,東京,pp 2–49
- Kusakabe M, Nakamura I, Evans J, Swanson P, Young G (2006). Changes in mRNAs encoding steroidogenic acute regulatory protein, steroidogenic enzymes and receptors for gonadotropins during spermatogenesis in rainbow trout testes. Journal of Endocrinology, 189: 541–554
- Lander ES, Botstein D (1989) Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP

linkage maps. Genetics, 121: 185-199

- Langella M (1999) Populations 1.2.31. Available from http://bioinformatics.org/~tryphon/populations/
- Larsen DA, Beckman BR, Cooper KA, Barrett D, Johnston M, Swanson P, Dickhoff WW (2004) Assessment of high rates of precocious male maturation in a spring Chinook salmon supplementation hatchery program. Transactions of the American Fisheries Society, 133: 98–120
- Le Gac F, Loir M, Le Bail PY, Ollitrault M (1996) Insulin-like growth factor (IGF-I) mRNA and IGF-I receptor in trout testis and in isolated spermatogenic and Sertoli cells. Molecular Reproduction and Development, 44: 23–35
- Le Gac F, Lareyre JJ, Montfort J, Esquerré D, Houlgatte R (2008) Transcriptional analysis of spermatogenesis regulation by sex steroids in trout. Cybium, (Suppl. 32): 119–121
- Lee KH, Yamaguchi A, Rashid H, Kadomura K, Yasumoto S, Matsuyama M (2009) Estradiol-17β treatment induces intersexual gonadal development in the pufferfish, *Takifugu rubripes*. Zoological Science, 26: 639–645
- Lenth R (2019) emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.3.4 Available from https://CRAN.Rproject.org/package=emmeans
- Li H, Handsaker B, Wysoker A, Fennell T, Ruan J, Homer N, Marth G, Abecasis G, Durbin R (2009) The sequence alignment/map format and SAMtools. Bioinformatics, 25: 2078–2079
- Li H (2013) Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. arXiv 1303: 3997, preprint
- Li H, Rasheed A, Hickey LT, He Z (2018) Fastforwarding genetic gain. Trends in Plant Science, 23: 184–186
- Lin Z, Hosoya S, Sato M, Mizuno N, Kobayashi Y, Itou T, Kikuchi K (2020) Genomic selection for heterobothriosis resistance concurrent with body size

in the tiger pufferfish, *Takifugu rubripes*. Scientific Reports, 10: 19976

- Liu ZJ, Cordes JF (2004) DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. Aquaculture, 242: 735–736
- Maglott D, Ostell J, Pruitt KD, Tatusova T (2005) Entrez Gene: gene-centered information at NCBI. Nucleic Acids Research, 33: D54–D58
- Martyniuk CJ, Perry GML, Moghadam HK, Ferguson MM, Danzmann RG (2003) The genetic architecture of correlations among growth-related traits and male age at maturation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Journal of Fish Biology, 63: 746–764
- Massault C, Bovenhuis H, Haley C, de Koning DJ (2008) QTL mapping designs for aquaculture. Aquaculture, 285: 23–29
- Massman JM, Jung HJG, Bernardo R (2013) Genomewide selection versus marker-assisted recurrent selection to improve grain yield and stoverquality traits for cellulosic ethanol in maize. Crop Science, 53: 58–66
- 松村靖治 (2007) 有明海におけるトラフグの放流 技術と放流効果に関する研究. 博士論文, 京都 大学
- Matsuyama M, Adachi S, Nagahama Y, Kitajima C, Matsuura S (1991) Testicular development and serum levels of gonadal steroids during the annual reproductive cycle of captive Japanese sardine. Japanese Journal of Ichthyology, 37: 381–390
- 松山倫也,中田久,池田義弘,田中宏之,松浦修平 (1997) 各種ホルモン投与法により誘起された養 成トラフグの成熟、排卵過程.水産増殖,40:67– 73
- Matsuyama M, Sasaki A, Nakagawa K, Kobayashi T, Nagahama Y, Chuda H (2001) Maturation-inducing hormone of the tiger puffer, *Takifugu rubripes* (Tetraodontidae, Teleostei): Biosynthesis of steroids by the ovaries and the relative effectiveness of steroid metabolites for germinal vesicle breakdown *in vitro*. Zoological Science, 18: 225–234

- McClure CA, Hammell KL, Moore M, Dohoo IR, Burnley H (2007) Risk factors for early sexual maturation in Atlantic salmon in seawater farms in New Brunswick and Nova Scotia, Canada. Aquaculture, 272: 370–379
- McGrath SA, Esquela AF, Lee SJ (1995) Oocytespecific expression of growth/differentiation factor-9. Molecular Endocrinology, 9: 131–136
- McKenna AH, Hanna M, Banks E, Sivachenko A, Cibulskis K, Kernytsky A, Garimella K, Altshuler D, abriel S, Daly M, DePristo MA (2010) The Genome Analysis Toolkit: A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. Genome Research, 20: 1297–1303
- McPherron AC, Lee SJ (1993) GDF-3 and GDF-9: two new members of the transforming growth factor-β superfamily containing a novel pattern of cysteines. Journal of Biological Chemistry, 268: 3444–3449
- Meuwissen THE (1997) Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. Journal of Animal Science, 75: 934–940
- Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. Genetics, 157: 1819–1829
- Meyer M, Kircher M (2010) Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. Cold Spring Harbor Protocols
- Miki Y, Yoshida K, Enoki H, Komura S, Suzuki K, Inamori M, Nishijima R, Takumi S (2020) GRAS-Di system facilitates high-density genetic map construction and QTL identification in recombinant inbred lines of the wheat progenitor *Aegilops tauschii*. Scientific Reports, 10: 21455
- Miles C, Wayne M (2008) Quantitative trait locus (QTL) analysis. Nature Education, 1: 208
- Miura T, Yamauchi K, Takahashi H, Nagahama Y (1991) Hormonal induction of all stages of spermatogenesis *in vitro* in the male Japanese eel (*Anguilla japonica*). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,

88: 5774–5778

- Miura T, Miura C, Ohta T, Nader MR, Todo T, Yamauchi K (1999) Estradiol-17β stimulates the renewal of spermatogonial stem cells in males. Biochemical and Biophysical Research Communications, 264: 230– 234
- Miura T, Miura C (2003) Molecular control mechanisms of fish spermatogenesis. Fish Physiology and Biochemistry, 28: 181–186
- 宮木廉夫, 立原一憲, 蛭子亮制, 塚島康生, 松村靖 治, 藤田矢郎, 林田豪介, 多部田修 (1992) ホル モン処理によるトラフグ天然親魚の成熱促進. 水産増殖, 40: 439–442
- 宮木廉夫,中田久,渡邉孝裕,水田浩二,塚島康生, 吉田範秋,多部田修 (1998) タンニン酸処理に よって粘着性を除去したトラフグ卵のふ化につ いて.水産増殖,46:97–100
- 宮下盛 (2014) 日本の種苗生産のこれまでとこれ から. 月間養殖ビジネス 2014 年 3 月号臨時増刊 号 2014 年版よくわかる!種苗生産と育種, 緑書 房, 東京, pp 12–15
- Moen T, Torgersen J, Santi N, Davidson WS, Baranski M, Ødegård J, Kjøglum S, Velle B, Kent M, Lubieniecki KP, Isdal E, Lien S (2015) Epithelial cadherin determines resistance to infectious pancreatic necrosis virus in Atlantic salmon. Genetics, 200: 1313–1326
- Money D, Gardner K, Migicovsky Z, Schwaninger H,
 Zhong GY, Myles S (2015) LinkImpute: Fast and
 accurate genotype imputation for nonmodel organisms.
 G3: GENES, GENOMES, GENETICS, 5: 2383–2390
- Morton NE (1998) Significance levels in complex inheritance. The American Journal of Human Genetics, 62: 690–697
- Moses M, Mtolera MSP, Chauka LJ, Lopes Pinto FA, de Koning DJ, Houston RD, Palaiokostas Cl (2020) Characterizing the genetic structure of introduced Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) strains in Tanzania using double digest RAD sequencing. Aquaculture

International, 28: 477–492

- 森島輝 (2018) 選抜育種の積極的な導入に向けて: 「経験則」から「データによる予測」へ.水産育 種,48:69-71
- Murata O, Harada T, Miyashita S, Izumi K, Maeda S, Kato K, Kumai H (1996) Selective breeding for growth in red sea bream. Fisheries Science, 62: 845– 849
- Nagahama Y, Yamashita M (2008) Regulation of oocyte maturation in fish. Development Growth and Differentiation, 50: S195–S219
- Nakamura Y, Mori K, Saitoh K, Oshima K, Mekuchi M, Sugaya T, Shigenobu Y, Ojima N, Muta S, Fujiwara A, Yasuike M, Oohara I, Hirakawa H, Chowdhury VS, Kobayashi T, Nakajima K, Sano M, Wada T, Tashiro K, Ikeo K, Hattori M, Kuhara S, Gojobori T, Inouye K (2013) Evolutionary changes of multiple visual pigment genes in the complete genome of Pacific bluefin tuna. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110: 11061– 11066
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. Journal of Molecular Evolution, 19: 153–170
- Nielsen HM, Sonesson AK, Meuwissen THE (2011) Optimum contribution selection using traditional best linear unbiased prediction and genomic breeding values in aquaculture breeding schemes. Journal of Animal Science, 89: 630–8
- Nirea KG, Sonesson AK, Woolliams JA, Meuwissen THE (2012) Effect of non-random mating on genomic and BLUP selection schemes. Genetics Selection Evolution, 44: 11
- Nomura T (2008) Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort sample. Evolutionary Applications, 1: 462–474
- 野村哲郎 (2017) 動物集団の遺伝的多様性の管理 と保全. In 祝前博明ら, 動物遺伝育種学, 朝倉書 店, 東京, pp 166–181
- Norberg B, Weltzien FA, Karlsen Ø, Holm JC (2001)

Effects of photoperiod on sexual maturation and somatic growth in male Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Comparative Biochemistry and Physiology, 129: 357–365

- Nyuji M, Hongo Y, Yoneda M, Nakamura M (2020) Transcriptome characterization of BPG axis and expression profiles of ovarian steroidogenesis-related genes in the Japanese sardine. BMC Genomics, 21: 1– 18
- Ødegård J, Moen T, Santi N, Korsvoll SA, Kjøglum S, Meuwisse THE (2014) Genomic prediction in an admixed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Frontiers in Genetics, 5: 402
- Ogawa K (1991) Redescription of *Heterobothrium tetrodonis* (Goto, 1894) (Monogenea: Diclidophoridae) and other related new species from puffers on the genus *Takifugu* (Teleostea: Tetraodontidae). Japanese Society of Parasitology, 40: 388–396
- Oikawa S, Takemori M, Itazawa Y (1992) Relative growth of organs and parts of a marine teleost, the porgy, *Pagrus major*, with special reference to metabolism-size relationships. Japanese Journal of Ichthyology, 39: 243–249
- Okuzawa K (2002) Puberty in teleosts. Fish Physiology and Biochemistry, 26: 31–41
- Orisaka M, Jiang JY, Orisaka S, Kotsuji F, Tsang BK (2009) Growth differentiation factor 9 promotes rat preantral follicle growth by up-regulating follicular androgen biosynthesis. Endocrinology, 150: 2740–2748
- Ota Y, Ando H, Ueda H, Urano A (1999) Differences in seasonal expression of neurohypophysial hormone genes in ordinary and precocious male masu salmon. General and Comparative Endocrinology, 116: 40–48
- Otsuka F, McTavish KJ and Shimasaki S (2011) Integral role of GDF-9 and BMP-15 in ovarian function. Molecular Reproduction and Development, 78: 9–21
- Palaiokostas C, Kocour M, Prchal M, Houston RD (2018) Accuracy of genomic evaluations of juvenile

growth rate in common carp (*Cyprinus carpio*) using genotyping by sequencing. Frontiers in Genetics, 9: 82

- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics, 28: 2537–2539
- Peterson BK, Weber JN, Kay EH, Fisher HS, Hoekstra HE (2012) Double digest RADseq: An inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. PLoS ONE, 7: e37135
- Pinto PIS, Teodosio HR, Galay-Borgos M, Power DM, Sweeney GE (2006) Identification of estrogenresponsive genes in the testis of sea bream (*Sparus auratus*) using suppression subtractive hybridization. Molecular Reproduction and Development, 73: 318– 329
- Ponzoni RW, Nguyen NH, Khaw HL, Ninh NH (2008) Accounting for genotype by environment interaction in economic appraisal of genetic improvement programs in common carp *Cyprinus carpio*. Aquaculture, 285: 47–55
- Ponzoni RW, Khaw HL, Nguyen NH, Hamzah A (2010) Inbreeding and effective population size in the Malaysian nucleus of the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). Aquaculture, 302: 42–48
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155: 945–959
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria, Available from https://www.R-project.org/
- Rambaut A (2012). FigTree v1.4. Available from http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/
- Rice WR (1989) Analyzing tables of statistical tests. Evolution, 43: 223–225
- Robledo D, Palaiokostas C, Bargelloni L, Martínez P, Houston R (2018) Applications of genotyping by sequencing in aquaculture breeding and genetics. Reviews in Aquaculture, 10: 670–682

- Rodríguez L, Begtashi I, Zanuy S, Carrillo M (2000)
 Development and validation of an enzyme immunoassay for testosterone: Effects of photoperiod on plasma testosterone levels and gonadal development in male sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) at puberty. Fish Physiology and Biochemistry, 23: 141–150
- Rosenberg NA (2004) Distruct: a program for the graphical display of population structure. Molecular Ecology Notes, 4: 137–138
- Säisä M, Koljonen ML, Tähtinen J (2003) Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme. Conservation Genetics, 4: 613–627
- 佐々木義之 (2007) 第 2 章 BLUP 法の歴史. In 佐々木義之 変量効果の推定と BLUP 法. 京都大 学出版会, 京都, pp 33-46
- Sato M, Hosoya S, Yoshikawa S, Ohki S, Kobayashi Y, Itou T, Kikuchi K (2019) A highly flexible and repeatable genotyping method for aquaculture studies based on target amplicon sequencing using nextgeneration sequencing technology. Scientific Reports, 9: 1–9
- 佐藤淳,木下豪太 (2020) 次世代シークエンス時 代における哺乳類学〜初学者への誘い〜.哺乳 類科学,60:307–319
- 澤山英太郎, 高木基裕 (2012) マイクロサテライ ト DNA マーカーを用いた養殖ヒラメ親魚群の 遺伝的評価. 水産育種,41:69–73
- Schulz RW, de França LR, Lareyre JJ, LeGac F, Chiarini-Garcia H, Nobrega HR, Miura T (2010) Spermatogenesis in fish. General and Comparative Endocrinology, 165: 390–411
- Shahjahan M, Hamabata T, Motohashi E, Doi H, Ando H (2010) Differential expression of three types of gonadotropin-releasing hormone genes during the spawning season in grass puffer, Takifugu niphobles.
 General and Comparative Endocrinology, 167: 153–163

- Sinclair-Waters M, Ødegård J, Korsvoll SA, Moen T, Lien S, Primmer CR, Barson NJ (2020) Beyond largeeffect loci: large-scale GWAS reveals a mixed largeeffect and polygenic architecture for age at maturity of Atlantic salmon. Genetics Selection Evolution, 52: s12711-020-0529-8
- Sodeland M, Gaarder M, Moen T, Thomassen M, Kjøglum S, Kent M, Lien S (2013) Genome-wide association testing reveals quantitative trait loci for fillet texture and fat content in Atlantic salmon. Aquaculture, 408–409: 169–174
- Solberg MF, Skaala O, Nilsen F, Glover KA (2013) Does domestication cause changes in growth reaction norms? A study of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon families exposed to environmental stress. PLoS ONE, 8 e54469
- Solovyeva EV, Hayashi M, Margi K, Barkats C, Klein C, Amsterdam A, Hsueh AJW, Tsafriri A (2000) Growth differentiation factor-9 stimulates rat theca-interstitial cell androgen biosynthesis. Biology of Reproduction, 63: 1214–1218
- Sonesson AK, Meuwissen THE (2009) Testing strategies for genomic selection in aquaculture breeding programs. Genetics Selection Evolution, 41: 37
- Sonesson AK, Woolliams JA, Meuwissen THE (2012) Genomic selection requires genomic control of inbreeding. Genetics Selection Evolution, 44: 1–10
- Sonesson AK, Meuwissen THE (2015) FISHBOOSTSEL- a tool to select parents and assign mating pairs and mating groups in aquaculture breeding. Manual of FISHBOOSTSEL
- Spicer LJ, Aad PY, Allen D, Mazerbourg S, Hsueh, AJ (2006) Growth differentiation factor-9 has divergent effects on proliferation and steroidogenesis of bovine granulosa cells. Journal of Endocrinology, 189: 329– 339
- Su GS, Liljedahl LE, Gall GAE (1996) Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture,

142: 139–148

- 水産研究・教育機構 (2013) 2. 水産育種技術開発 の現状と課題, 水産育種研究戦略, pp 3
- Suda A, Nishiki I, Iwasaki Y, Matsuura A, Akita T, Suzuki N, Fujiwara A (2019) Improvement of the Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) reference genome and development of male-specific DNA markers. Scientific Reports, 9: 14450
- Tanaka M, Telecky TM, Fukada S, Adachi S, Chen S, Nagahama Y (1992) Cloning and sequence analysis of the cDNA encoding P-450 aromatase (P450arom) from a rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) ovary; relationship between the amount of P450arom mRNA and the production of oestradiol-17β in the ovary. Journal of Molecular Endocrinology, 8: 53–61
- Taranger GL, Carrillo M, Schulz RW, Fontaine P, Zanuy S, Felip A, Weltzien FA, Dufour S, Karlsen Ø, Norberg B, Andersson E, Hansen T (2009) Control of puberty in farmed fish. General and Comparative Endocrinology, 165: 483–515
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B (1999) Feed intake, growth and feed utilization of offspring from Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 180: 237–246
- Tsai HY, Hamilton A, Tinch AE, Guy DR, Gharbi K, Stear MJ, Matika O, Bishop SC, Houston RD (2015) Genome wide association and genomic prediction for growth traits in juvenile farmed Atlantic salmon using a high density SNP array. BMC Genomics, 16: 969
- Ueda H, Nagahama Y, Tashiro F, Crim LW (1983) Some endocrine aspects of precocious sexual maturation in the amago salmon *Oncorhynchus rhodurus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 49: 587–596
- van Ooijen JW (1992) Accuracy of mapping quantitative trait loci in autogamous species. Theoretical and Applied Genetics, 84: 803–811
- van Ooijen JW (1999) LOD significance thresholds for QTL analysis in experimental populations of diploid species. Heredity, 83: 613–624
- Vance LT (2018) Facing the challenges of neuropeptide

gene knockouts: Why do they not inhibit reproduction in adult teleost fish? Frontiers in Neuroscience, 12: 302

- Van Grevenhof EM, Van Arendonk JA, Bijma P (2012) Response to genomic selection: The Bulmer effect and the potential of genomic selection when the number of phenotypic records is limiting. Genetics Selection Evolution, 44: 26
- Vitezica ZG, Varona L, Elsen JM, Misztal I, Herring W, Legarra A (2016) Genomic BLUP including additive and dominant variation in purebreds and F1 crossbreds, with an application in pigs. Genetics Selection Evolution, 48: 1–8
- Vitt UA, Hayashi M, Klein C, Hsueh AJW (2000) Growth differentiation factor-9 stimulates proliferation but suppresses the follicle-stimulating hormoneinduced differentiation of cultured granulosa cells from small antral and preovulatory rat follicles. Biology of Reproduction, 62: 370–377
- 和田克彦 (2008) 水産における選抜育種への BLUP 法の適用について.水産育種, 37:7–18
- 和田克彦 (2012) 水産動物における親の遺伝的能 力評価法.水産育種,41:87–96
- Wang CM, Lo LC, Zhu ZY, Yue GH (2006) A genome scan for quantitative trait loci affecting growth-related traits in an F₁ family of Asian seabass (*Lates calcarifer*).
 BMC Genomics, 7: 274
- Wang QL, Zhang HT, Ren YQ, Zhou Q (2016) Comparison of growth parameters of tiger puffer *Takifugu rubripes* from two culture systems in China. Aquaculture, 453: 49–53
- Waples RS, Do C (2008) ldne: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. Molecular Ecology Resources, 8: 753– 756
- Waters CD, Clemento A, Aykanat T, Garza JC, Naish KA, Narum S, Primmer CR (2020) Heterogeneous genetic basis of age at maturity in salmonid fishes. BioRxiv, preprint

Wei X, Xu Z, Wang G, Hou J, Ma X, Liu H, Liu J, Chen

B, Luo M, Xie B, Li R, Ruan J, Liu X (2017) pBACode: a random-barcode-based high-throughput approach for BAC paired-end sequencing and physical clone mapping. Nucleic Acids Research, 45: e52

- Weir BS, Cockerham C (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution, 38: 1358–1370
- Wellmann R (2019) Optimum contribution selection for animal breeding and conservation: the R package optiSel. BMC Bioinformatics, 20: 1–13
- Weltzien FA, Karlsen Ø, Norberg B (2003) Growth patterns and plasma levels of testosterone, 11ketotestosterone, and IGF-1 in male Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) from juvenile stages throughout sexual development. Fish Physiology and Biochemistry, 28: 227–228
- Wild V, Simianer H, Gjøen HM, Gjerde B (1994) Genetic parameters and genotype environment interaction for early sexual maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 128: 51–65
- Wright S (1968) Evolution and the genetics of populations. Vol 1: Genetic and biometric foundations University of Chicago Press, Chicago
- Xu S (2003) Theoretical basis of the Beavis effect. Genetics, 165: 2259–2268
- Yabe S, Hara T, Ueno M, Enoki H, Kimura T, Nishimura S, Yasui Y, Ohsawa R, Iwata H (2018) Potential of genomic selection in mass selection breeding of an allogamous crop: An empirical study to increase yield of common buckwheat. Frontiers in Plant Science, 9: 276
- Yadav H, Lal B (2017) BMP15 in catfish testis: Cellular distribution, seasonal variation, and its role in steroidogenesis. Steroids, 125: 114–123
- Yan T, Zhang S, Zhang Q, Deng F, Cai Y, He J, Ma Z, He L, Luo J, Yang D, He Z (2020) Expression patterns and oestradiol regulation of growth differentiation factor 9 in *Schizothorax prenanti*. Comparative Biochemistry and Physiology B, 248–249: 110470
- Yasuike M, Iwasaki Y, Nishiki I, Nakamura Y, Matsuura

A, Yoshida K, Noda T, Andoh T, Fujiwara A (2018) The yellowtail (*Seriola quinqueradiata*) genome and transcriptome atlas of the digestive tract. DNA Research, 25: 547–560

- Yoshida GM, Lhorente JP, Correa K, Soto J, Salas D, Yáñez JM (2019) Genome-wide association study and cost-efficient genomic predictions for growth and fillet yield in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). G3: GENES, GENOMES, GENETICS, 9: 2597–2607
- Yu G, Lam TTY, Zhu H, Guan Y (2018) Two methods for mapping and visualizing associated data on phylogeny using ggtree. Molecular Biology and Evolution, 35: 3041–3043
- Yu H, Wang Y, Wang M, Liu Y, Cheng J, Zhang O (2020) Growth differentiation factor 9 (gdf9) and bone morphogenetic protein 15 (*bmp15*) are potential intraovarian regulators of steroidogenesis in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). General and Comparative Endocrinology, 297: 113547
- Yu J, Pressoir G, Briggs WH, Vroh Bi I, Yamasaki M, Doebley JF, McMullen MD, Gaut BS, Nielsen DM, Holland JB, Kresovich S, Buckler ES (2006) A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. Nature Genetics, 38: 203–208
- Yáñez JM, Joshi R, Yoshida GM (2020) Genomics to accelerate genetic improvement in tilapia. Animal Genetics, 51: 658–67
- Zenger KR, Khatkar MS, Jones DB, Khalilisamani N, Jerry DR, Raadsma, HW (2019) Genomic selection in aquaculture: Application, limitations and opportunities with special reference to marine shrimp and pearl oysters. Frontiers in Genetics, 9: 693
- Zhao B, Tumaneng K, Guan KL (2011) The Hippo pathway in organ size control, tissue regeneration and stem cell self-renewal. Nature Cell Biology, 13: 877– 83

第1章 図表・スクリプト



Fig. 1.1 後代検定における交配と飼育方法の概要。オス個体は灰色で、メス個体は黒色で示した。各検定では1個体のメス親魚に対して3個体のオス親魚を交配した。初期飼育は母系半きょうだいごとに個別に行い、標準体長が平均15 cm 程度に達した時点で同一水槽に混合して同一環境飼育を開始した。混合時には各個体に個体識別を施した。



Fig. 1.2 後代検定で用いた親魚の血縁関係の模式図。オス個体は灰色で、メス個体は黒色で示した。各後 代検定で用いたオス親魚は以下の通り。検定1:A1、B1、W1、検定2:A2、B2、W2、検定3:A2、A3、 W3、検定4:A2、A4、W4。検定1と2ではB系統のメス個体、検定3では系統不明のメス個体、検定4 では野生のメス個体をそれぞれ交配に使用した。なお、検定1と2で用いたB系統のメス個体とB1、B2と の血縁関係は不明。



Fig.1.3 各後代検定における生残率。



Fig. 1.4 各後代検定における標準体長の最小二乗平均(黒丸;●)および95%信頼区間(ひげ)。灰色の丸(●)は精巣重量の実測値をプロットしたもの。(a)検定1、(b)検定2、(c)検定3、(d)検定4。



Fig. 1.5 各後代検定における体重の最小二乗平均(黒丸;●)および95%信頼区間(ひげ)。灰色の丸
(●)は精巣重量の実測値をプロットしたもの。(a)検定1、(b)検定2、(c)検定3、(d)検定4。



Fig.1.6 各後代検定における精巣重量の最小二乗平均(黒丸;●)および95%信頼区間(ひげ)。灰色の丸(●)は精巣重量の実測値をプロットしたもの。(a)検定1、(b)検定2、(c)検定3、(d)検定4。



Fig. 1.7 各後代検定における GSI の最小二乗平均(黒丸;●)および 95%信頼区間(ひげ)。灰色の丸
(●)は精巣重量の実測値をプロットしたもの。(a)検定 1、(b)検定 2、(c)検定 3、(d)検定 4。



Fig. 1.8 各後代検定における補正体重(体重から精巣重量を除した値、X 軸)と精巣重量(Y 軸)の散布 図。(a)検定1、(b)検定2、(c)検定3、(d)検定4。白丸(○)、ばつ(×)および黒三角(▲)は 各オス親魚に由来する後代を示す。実線、点線および一点鎖線は各集団の回帰直線を示す。



Fig. 1.9 A2 と W3 に由来する後代の精巣重量(a)、GSI(b)、標準体長(c)および体重(d)の経時変化。(a)と(b)のY軸は指数で表示した。箱は第1から第3までの四分位数を、箱中の水平線は中央値を示している。ひげの長さは四分位数の1.5倍の範囲とし、外れ値を黒丸(\oplus)で示した。図の枠外上部に、各サンプリングにおけるサンプル数(左;A2、右;W3)を表示した。(a)と(b)におけるアスタリスクはそれぞれの形質で2集団間に有意差が認められたことを表す(*P < 0.05;**P < 0.01;***P < 0.001)。なお、標準体長(c)と体重(d)においては2集団間に有意差は認められなかった。



Fig. 1.10 A2 と W3 に由来する後代のエストラジオール-17β(E2) (a)、11-ケトテストステロン (11-KT) (b) およびテストステロン (T) (c) の血中濃度の経時変化。箱は第1から第3までの 四分位数を、箱中の水平線は中央値を示している。ひげの長さは四分位数の1.5 倍の範囲とし、外 れ値を黒丸(\bullet)で示す。アスタリスクは2集団間に有意差が認められたことを表す(*P<0.05; **P<0.01)。

81

| | | | • | | |
|--------------|----|----|------|-------------|------------|
| 検定名 (実施年) | 略称 | 性別 | 系統 | 保有機関 / 漁獲場所 | 備考 |
| 検定1 | H1 | メス | B系統 | 種苗生産機関 B 社 | |
| (2011年) | A1 | オス | A 系統 | 種苗生産機関 A 社 | |
| | B1 | オス | B 系統 | 種苗生産機関 B 社 | |
| | W1 | オス | 野生魚 | 福井県敦賀湾で漁獲 | |
| 検定2 | H2 | メス | B 系統 | 種苗生産機関 B 社 | |
| (2012年) | A2 | オス | A 系統 | 長崎県総合水産試験場 | A1 の子 |
| | B2 | オス | B 系統 | 種苗生産機関 B 社 | |
| | W2 | オス | 野生魚 | 福井県敦賀湾で漁獲 | |
| 検定3 | H3 | メス | 不明 | 種苗生産機関 C 社 | |
| (2013年) | A2 | オス | A 系統 | _ | 検定2で使用 |
| | A3 | オス | A 系統 | 長崎県総合水産試験場 | A2 の半きょうだい |
| | W3 | オス | 野生魚 | 福井県敦賀湾で漁獲 | |
| 検定4 | H4 | メス | 野生魚 | 福井県敦賀湾で漁獲 | |
| (2014年) | A2 | オス | A 系統 | _ | 検定 2,3 で使用 |
| | A4 | オス | A 系統 | 長崎県総合水産試験場 | A2 の半きょうだい |
| | W4 | オス | 野生魚 | 福井県敦賀湾で漁獲 | |

Table 1.1 後代検定に用いた親魚

親魚の系統は種苗生産機関からの聞き取りによる。

| 検定名 | オス親魚 | п | 標準体長 | (mm)* | 体重 (g)* |
|-----|------|-----|-------|-------|--|
| 検定1 | A1 | 81 | 148.4 | ± 6.2 | 87.8 ± 11.3 |
| | B1 | 32 | 147.7 | ± 8.1 | $96.7 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 14.3$ |
| | W1 | 32 | 147.6 | ± 6.2 | 94.7 ± 13.2 |
| 検定2 | A2 | 100 | 153.3 | ± 5.2 | $103.5 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 10.3$ |
| | B2 | 50 | 141.1 | ± 8.4 | $89.2 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 14.7$ |
| | W2 | 50 | 136.5 | ± 9.3 | $86.7 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 16.3$ |
| 検定3 | A2 | 100 | 172.8 | ± 5.0 | $155.1 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 13.1$ |
| | A3 | 80 | 172.3 | ± 7.6 | $152.9 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 17.7$ |
| | W3 | 80 | 168.6 | ± 4.7 | 144.2 ± 11.7 |
| 検定4 | A2 | 80 | 164.7 | ± 5.9 | 121.0 ± 13.4 |
| | A4 | 80 | 161.6 | ± 7.6 | $114.4 \hspace{0.2cm} \pm \hspace{0.2cm} 15.5$ |
| | W4 | 80 | 152.9 | ± 7.3 | 99.4 ± 12.8 |

83

Table 1.2 同一環境飼育開始時における各後代検定の供試魚数(n)、標準体長および体重

* 平均值 ± 標準偏差

Table 1.3 後代検定終了時における生残魚の性別、個体数(n)、標準体長および体重

| 検定名 | 性別 | n | 標準体 | 長 (c | m)* | 体重 | (kg) ³ | * |
|------|----|-----|------|------|-----|------|-------------------|------|
| 検定1 | オス | 59 | 34.4 | ± | 2.0 | 1.49 | ± | 0.28 |
| | メス | 44 | 34.9 | ± | 1.6 | 1.46 | ± | 0.21 |
| 検定 2 | オス | 51 | 32.9 | ± | 2.1 | 1.26 | ± | 0.23 |
| | メス | 50 | 33.7 | ± | 2.3 | 1.28 | ± | 0.24 |
| 検定3 | オス | 111 | 34.6 | ± | 1.5 | 1.19 | ± | 0.19 |
| | メス | 102 | 35.0 | ± | 2.0 | 1.18 | ± | 0.21 |
| 検定4 | オス | 81 | 32.3 | ± | 2.4 | 1.08 | ± | 0.23 |
| | メス | 71 | 32.6 | ± | 2.0 | 1.04 | ± | 0.18 |

* 平均值 ± 標準偏差

| 文 石 白 | | オマ雑価 | 2 | | | , | | <u>∎</u> | щ | ↑頂∮ | " # ₽ | 屾 | | 15C | ~ |
|-------------|------|-------|----|------|------|--------------------|------|----------|---------------------|-------|-------------|---------------------|-----|-----|--------------------|
| | | る く枕浜 | u | 5) | 3m)* | | | (kg) | *(|) | (g)* | | | | |
| 検定1 | 20.5 | A1 | 29 | 35.1 | +1 | 2.2 ^a | 1.57 | +1 | 0.31^{a} | 148.0 | +1 | 46.9 ^a | 9.3 | +1 | 2.0^{a} |
| | | B1 | 12 | 34.9 | +1 | 1.3^{a} | 1.50 | +1 | 0.19^{ab} | 60.8 | +1 | 40.0 ^b | 3.8 | +1 | 2.3° |
| | | W1 | 18 | 33.0 | +1 | 1.4 ^b | 1.35 | +1 | 0.24^{b} | 92.1 | +1 | 57.1 ^b | 6.5 | +1 | 3.7 ^b |
| 検定2 | 20.1 | A2 | 20 | 34.8 | +1 | 1.1 ^a | 1.46 | +1 | 0.15^{a} | 108.5 | +1 | 28.3^{a} | 7.4 | +1 | 1.7^{a} |
| | | B2 | 15 | 31.7 | +1 | 1.2 ^b | 1.12 | +1 | 0.18^{b} | 25.7 | +1 | 30.2 ^b | 2.1 | +1 | 2.4 ^b |
| | | W2 | 16 | 31.5 | +1 | $1.6^{\rm b}$ | 1.16 | +1 | 0.19^{b} | 35.8 | +1 | 39.9 ^b | 2.8 | +1 | 2.9^{b} |
| 検定3 | 21.1 | A2 | 42 | 35.3 | +1 | 1.1 ^a | 1.32 | +1 | 0.14^{a} | 116.9 | +1 | 41.6^{a} | 8.7 | +1 | 2.6^{a} |
| | | A3 | 29 | 35.1 | +1 | 1.5 ^a | 1.20 | +1 | $0.17^{\rm b}$ | 56.0 | +1 | 42.3 ^b | 4.4 | +1 | 2.9^{b} |
| | | W3 | 40 | 33.5 | +1 | $1.0^{\rm b}$ | 1.05 | +1 | 0.12° | 38.6 | +1 | 33.3 ^b | 3.5 | +1 | 2.8^{b} |
| 検定4 | 21.7 | A2 | 29 | 33.6 | +1 | 1.5^{a} | 1.21 | +1 | 0.16^{a} | 116.8 | +1 | 34.6 ^a | 9.5 | +1 | 2.2^{a} |
| | | A4 | 29 | 33.1 | +1 | 1.7 ^a | 1.16 | +1 | 0.17^{a} | 84.6 | +1 | 39.7 ^b | 7.0 | +1 | 2.7^{b} |
| | | W4 | 23 | 29.7 | +1 | 2.1 ^b | 0.83 | +1 | 0.18^{b} | 25.1 | +1 | 32.6° | 2.6 | +1 | 3.1° |

Table 1.4 各後代検定におけるサンプリング月齢、個体数(n)、標準体長、体重、精巣重量および GSI

三世

85

トラフグ早熟形質の遺伝基盤とゲノム予測の可能性

| (df) | |
|--------------------------|------|
| Akaike weight (w) および自由度 | 100 |
| 最小 AIC との差(AAIC)、 | 日子光书 |
| 赤池情報量規準(AIC)、 | |
| 各後代検定のモデルにより算出した | |
| Table 1. 5 | |

| な亡ぐ | 三 〕 」 | JF | 楨 | 票準体長 | | | 体重 | | 精 | 巣重量 | | | GSI | |
|-------|-------------|---------------|--------|-------|---------------|--------|------|------|--------|------|------|-------|------|------|
| 快火泊 | 4774 | aJ | AIC | ΔΑΙΟ | M | AIC | ΔΑΙC | М | AIC | ΔAIC | м | AIC | ΔAIC | м |
| 検定1 | モデル1 | 4 | 241.3 | 0.0 | 0.54 | 833.6 | 0.0 | 0.56 | 631.7 | 0.0 | 1.00 | 290.4 | 0.0 | 1.00 |
| | モデル2 | 0 | 252.5 | 11.3 | 0.00 | 837.1 | 3.4 | 0.10 | 654.1 | 22.4 | 0.00 | 315.9 | 25.5 | 0.00 |
| | モデル3 | 4 | 241.6 | 0.3 | 0.46 | 834.9 | 1.3 | 0.29 | 656.1 | 24.4 | 0.00 | 323.7 | 33.3 | 0.00 |
| | モデレ4 | 0 | 253.0 | 11.7 | 0.00 | 838.3 | 4.6 | 0.05 | 667.1 | 35.4 | 0.00 | 336.5 | 46.1 | 0.00 |
| 検定2 | モデル1 | 4 | 412.9 | 0.0 | 0.69 | 673.4 | 0.0 | 0.95 | 505.9 | 0.0 | 0.83 | 236.4 | 0.0 | 0.97 |
| | モデル2 | 0 | 456.4 | 43.5 | 0.00 | 702.1 | 28.7 | 0.00 | 547.1 | 41.2 | 0.00 | 271.2 | 34.8 | 0.00 |
| | モデル3 | 4 | 414.5 | 1.6 | 0.31 | 679.2 | 5.7 | 0.05 | 509.1 | 3.1 | 0.17 | 243.1 | 6.7 | 0.03 |
| | モデレ4 | 0 | 456.5 | 43.7 | 0.00 | 704.1 | 30.6 | 0.00 | 525.9 | 20.0 | 0.00 | 257.8 | 21.3 | 0.00 |
| 検定3 | モデル1 | 4 | 363.0 | 0.9 | 0.39 | 1421.8 | 1.1 | 0.37 | 1133.3 | 0.0 | 66.0 | 545.8 | 0.0 | 1.00 |
| | モデル2 | 0 | 402.7 | 40.6 | 0.00 | 1477.8 | 57.1 | 0.00 | 1196.5 | 63.2 | 0.00 | 604.3 | 58.4 | 0.00 |
| | モデル3 | 4 | 362.1 | 0.0 | 0.61 | 1420.7 | 0.0 | 0.63 | 1143.0 | 9.7 | 0.01 | 577.4 | 31.5 | 0.00 |
| | モデレ4 | 0 | 402.4 | 40.3 | 0.00 | 1477.0 | 56.3 | 0.00 | 1176.0 | 42.7 | 0.00 | 604.4 | 58.6 | 0.00 |
| 検定4 | モデル1 | 4 | 327.2 | 0.0 | 0.87 | 1066.5 | 0.0 | 66.0 | 815.4 | 0.0 | 1.00 | 393.6 | 0.0 | 1.00 |
| | モデル2 | 0 | 375.7 | 48.5 | 0.00 | 1116.6 | 50.1 | 0.00 | 870.7 | 55.3 | 0.00 | 450.1 | 56.5 | 0.00 |
| | モデル3 | 4 | 331.0 | 3.7 | 0.13 | 1076.5 | 10.0 | 0.01 | 843.7 | 28.3 | 0.00 | 441.0 | 47.4 | 0.00 |
| | モデル4 | 0 | 378.7 | 51.5 | 0.00 | 1124.6 | 58.1 | 0.00 | 874.7 | 59.4 | 0.00 | 468.9 | 75.3 | 0.00 |
| モデル1: | 精巣重量 = | 計 | 约値 + 久 | 2 性効果 | + 残差 | (父性効果 | あり、ガ | ウス分布 | | | | | | |
| モデル2: | 精巣重量 = | 计 | 勾値 + 死 | 良差 | | (父性劾果 | なし、ガ | ウス分布 | (| | | | | |
| モデル3: | 精巣重量 = | 斗斗 | ∮値 + ◊ | 2性効果 | + 残差 | (父性効果 | あり、ガ | ンマ分布 | | | | | | |
| モデル4: | 精巣重量 = | <u>书</u> 社 | 勾値 + 死 | 良羌 | | (父性劾果 | なし、ガ | ンマ分布 | (| | | | | |
| 太字は各検 | 定の中で最近 | βw | が高いモ | ・デルをう | ر لام ا | | | | | | | | | |

| 検定 | 名 | モデル | df | AIC | ΔΑΙΟ | W |
|-------|-------|------------|-------|--------|-------|--------------------------|
| 検定 | 1 | モデル1 | 7 | 605.0 | 3.2 | 0.17 |
| | | モデル2 | 5 | 601.8 | 0.0 | 0.83 |
| | | モデル3 | 7 | 646.0 | 44.2 | 0.00 |
| | | モデル4 | 5 | 649.2 | 47.4 | 0.00 |
| 検定 | 2 | モデル1 | 7 | 499.6 | 3.8 | 0.13 |
| | | モデル2 | 5 | 495.8 | 0.0 | 0.84 |
| | | モデル3 | 7 | 502.5 | 6.7 | 0.03 |
| | | モデル4 | 5 | 507.7 | 11.9 | 0.00 |
| 検定 | 3 | モデル1 | 7 | 1105.8 | 3.9 | 0.13 |
| | | モデル2 | 5 | 1101.9 | 0.0 | 0.87 |
| | | モデル3 | 7 | 1123.5 | 21.6 | 0.00 |
| | | モデル4 | 5 | 1135.6 | 33.8 | 0.00 |
| 検定 | 4 | モデル1 | 7 | 766.3 | 0.0 | 0.54 |
| | | モデル2 | 5 | 766.6 | 0.3 | 0.46 ^a |
| | | モデル3 | 7 | 817.1 | 50.8 | 0.00 |
| | | モデル4 | 5 | 833.9 | 67.6 | 0.00 |
| : 精巣重 | 量 = 1 | 平均值 + 補正体重 | i x 父 | 生効果 + | 残差(交) | 互作用あり、 |

Table 1.6 精巣重量と補正体重の相関を検討したモデルで算出された赤池情報量 規準(AIC)、最小 AIC との差(ΔAIC)、Akaike weight (*w*)および自由度(*df*)

モデル1: 精巣重量 = 平均値 + 補正体重 × 父性効果 + 残差 (交互作用あり、ガウス分布) モデル2: 精巣重量 = 平均値 + 補正体重 + 父性効果 + 残差 (交互作用なし、ガウス分布) モデル3: 精巣重量 = 平均値 + 補正体重 × 父性効果 + 残差 (交互作用あり、ガンマ分布) モデル4: 精巣重量 = 平均値 + 補正体重 + 父性効果 + 残差 (交互作用なし、ガンマ分布) 太字は各検定の中で最もwが高いものを示す。

^a検定4においてはモデル1とモデル2のwが大きかった (≥0.4) ため、dfの小さいモデル2を選択した。

| 検定名 | 共変量名 | 推定値 | 標準誤差 | t | Р |
|------|----------|-------|------|--------|----------|
| 検定1 | 切片 | -41.8 | 31.0 | -1.346 | 0.1838 |
| | 補正体重 | 0.13 | 0.02 | 6.276 | < 0.0001 |
| | 父性効果(B1) | -89.9 | 13.0 | -6.928 | < 0.0001 |
| | 父性効果(W1) | -33.6 | 11.9 | -2.824 | 0.0066 |
| 検定 2 | 切片 | -25.6 | 38.3 | -0.668 | 0.5075 |
| | 補正体重 | 0.10 | 0.03 | 3.555 | 0.0009 |
| | 父性効果(B2) | -57.3 | 12.4 | -4.636 | < 0.0001 |
| | 父性効果(W2) | -50.3 | 11.7 | -4.281 | < 0.0001 |
| 検定3 | 切片 | -84.5 | 33.3 | -2.539 | 0.0125 |
| | 補正体重 | 0.17 | 0.03 | 6.127 | < 0.0001 |
| | 父性効果(A3) | -49.7 | 8.3 | -5.955 | < 0.0001 |
| | 父性効果(W3) | -45.0 | 9.2 | -4.880 | < 0.0001 |
| 検定4 | 切片 | -70.1 | 23.3 | -3.002 | 0.0036 |
| | 補正体重 | 0.17 | 0.02 | 8.191 | < 0.0001 |
| | 父性効果(A4) | -30.2 | 7.0 | -4.336 | < 0.0001 |
| | 父性効果(W4) | -42.3 | 9.5 | -4.432 | < 0.0001 |

Table 1.7 一般化線形モデルで推定された、精巣重量に及ぼす補正体重の影響と父性効果

父性効果の推定値は A1 後代(検定 1) あるいは A2 後代(検定 2-4) と各後代の最小二乗平均値との差。

| 松宁夕 | よっ如み - | | 精巣重量 (g) | |
|-----|-------------------|-------|-------------|------|
| 快止名 | オ へ 祝 庶 一 | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* |
| 検定1 | A1 | 141.7 | 127.8-155.6 | а |
| | B1 | 51.8 | 30.3-73.4 | с |
| | W1 | 108.2 | 90.0-126.3 | b |
| 検定2 | A2 | 94.0 | 78.8-109.2 | a |
| | B2 | 36.6 | 20.5-52.7 | b |
| | W2 | 43.7 | 28.6-58.8 | b |
| 検定3 | A2 | 102.0 | 90.7-113.2 | a |
| | A3 | 52.3 | 40.0-64.6 | b |
| | W3 | 57.0 | 45.0-69.0 | b |
| 検定4 | A2 | 102.1 | 91.8-112.3 | а |
| | A4 | 71.9 | 61.8-82.0 | b |
| | W4 | 59.8 | 46.1-73.4 | b |

Table 1.8 精巣重量の最小二乗平均および 95%信頼区間

89

| モデル | df | : | 標準 体長 | 体重 | 精巣 重量 | GSI | E2 | 11-KT | Т |
|-------|-----|---------|----------|--------|----------|----------|--------|--------|--------|
| モデル1 | 37 | AIC | 568.0 | 1893.8 | 1393.6 | 565.0 | 1512.3 | 1786.1 | 2102.6 |
| | | ΔΑΙC | 21.1 | 74.2 | 763.0 | 533.4 | 178.8 | 103.5 | 216.7 |
| | | w | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| モデル2 | 20 | AIC | 549.1 | 1887.3 | 1459.4 | 627.0 | 1552.2 | 1776.1 | 2109.1 |
| | | ΔΑΙC | 2.2 | 67.8 | 828.7 | 595.4 | 218.8 | 93.4 | 223.1 |
| | | W | 0.25 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| モデル3 | 37 | AIC | 558.8 | 1823.7 | 630.7 | 31.6 | 1333.5 | 1682.7 | 1885.9 |
| | | ΔΑΙC | 11.9 | 4.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | | w | 0.00 | 0.11 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| モデル4 | 20 | AIC | 546.9 | 1819.5 | 657.5 | 54.9 | 1382.7 | 1693.9 | 1898.7 |
| | | ΔΑΙC | 0.0 | 0.0 | 26.8 | 23.2 | 49.2 | 11.2 | 12.8 |
| | | w | 0.75 | 0.89 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| モデル1: | 測定値 | 直 = 平均値 | + 月齢 × | 父性効果 - | ⊦ 残差 | (交互作用あり、 | ガウス分れ | 行) | |
| モデル2: | 測定値 | 直 = 平均値 | + 月齢 + | 父性効果 - | ⊦ 残差 | (交互作用なし、 | ガウス分れ | 行) | |
| モデル3: | 測定値 | 直 = 平均値 | + 月齢 × | 父性効果 - | ⊦ 残差 | (交互作用あり、 | ガンマ分れ | 行) | |
| モデル4: | 測定値 | 直 = 平均値 | + 月齢 + | 父性効果 - | ⊦ 残差 | (交互作用なし、 | ガンマ分石 | 衔) | |

Table 1.9 標準体長、体重、精巣重量、GSI および血中性ステロイドホルモン(エストラジオール-17β
 (E2)、11-ケトテストステロン(11-KT)、テストステロン(T))濃度の経時変化を検討したモデルで算
 出された赤池情報量規準(AIC)、最小 AIC との差(ΔAIC)、Akaike weight (w)および自由度(df)

太字は各検定の中で最も w が高いモデルを示す。

| | | | 精巣 | 重量 (g) | | |
|------|-------|---------------|-------|--------|---------------|------|
| 月齢 | | A2 後代 | | | W3 後代 | |
| | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* |
| 7.3 | 0.1 | 0.1 - 0.3 | a | 0.1 | 0.1 - 0.2 | a |
| 9.3 | 0.4 | 0.3 - 0.5 | ab | 0.3 | 0.2 - 0.4 | ab |
| 10.4 | 0.4 | 0.3 - 0.9 | abcd | 0.3 | 0.2 - 0.6 | abc |
| 11.5 | 0.5 | 0.3 - 1.0 | abcd | 0.3 | 0.2 - 0.6 | abc |
| 13.4 | 0.5 | 0.4 - 1.0 | abc | 0.5 | 0.3 - 0.8 | bc |
| 15.5 | 0.7 | 0.5 - 1.6 | abcde | 0.6 | 0.4 - 1.2 | bc |
| 17.5 | 1.3 | 0.9 - 2.3 | cd | 0.7 | 0.5 - 1.6 | bcd |
| 18.1 | 1.0 | 0.7 - 1.6 | bc | 1.0 | 0.7 - 1.8 | с |
| 18.5 | 1.8 | 1.1 - 3.8 | cdefg | 1.0 | 0.7 - 2.2 | cd |
| 19 | 4.7 | 3.2 - 8.8 | def | 1.4 | 1.1 - 2.1 | с |
| 19.4 | 18.0 | 11.7 - 38.8 | fghi | 7.0 | 4.6 - 15.1 | def |
| 20 | 31.6 | 21.6 - 59.1 | gh | 6.7 | 4.5 - 12.4 | de |
| 20.5 | 73.7 | 52.0 - 126.1 | hi | 37.8 | 27.4 - 60.9 | ef |
| 21.1 | 138.9 | 94.8 - 259.5 | hi | 34.3 | 23.4 - 64.1 | efg |
| 22.1 | 207.1 | 141.4 - 386.9 | i | 113.2 | 77.3 - 211.6 | fg |
| 24 | 217.7 | 141.6 - 469.8 | i | 163.3 | 111.5 - 305.1 | g |
| 26.1 | 219.1 | 142.6 - 472.9 | i | 113.1 | 77.2 - 211.4 | fg |
| 28.6 | 15.5 | 9.3 - 45.1 | efghi | 8.6 | 6.4 - 13.3 | d |

Table 1.10 早熟系統および野生親魚に由来する後代の精巣重量の経時変化(最小二乗平均および 95% 信頼区間)

| | | | | GSI | | |
|------|------|-------------|------|------|------------|------|
| 月齢 | | A2 後代 | | | W3 後代 | |
| | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* |
| 7.3 | 0.1 | 0.1 - 0.1 | a | 0.1 | 0.1 - 0.1 | a |
| 9.3 | 0.1 | 0.1 - 0.1 | a | 0.1 | 0.1 - 0.1 | ab |
| 10.4 | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab |
| 11.5 | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab |
| 13.4 | 0.1 | 0.1 - 0.2 | a | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab |
| 15.5 | 0.2 | 0.1 - 0.3 | ab | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab |
| 17.5 | 0.2 | 0.1 - 0.3 | ab | 0.1 | 0.1 - 0.2 | ab |
| 18.1 | 0.1 | 0.1 - 0.2 | a | 0.2 | 0.1 - 0.3 | ab |
| 18.5 | 0.2 | 0.1 - 0.4 | ab | 0.1 | 0.1 - 0.3 | abc |
| 19 | 0.5 | 0.4 - 0.9 | bc | 0.2 | 0.2 - 0.3 | b |
| 19.4 | 2.0 | 1.4 - 3.8 | cd | 0.8 | 0.6 - 1.5 | cdef |
| 20 | 3.2 | 2.3 - 5.4 | d | 0.8 | 0.6 - 1.4 | cde |
| 20.5 | 7.0 | 5.1 - 10.8 | de | 4.0 | 3.0 - 5.9 | f |
| 21.1 | 11.6 | 8.3 - 19.2 | de | 3.1 | 2.2 - 5.2 | dfg |
| 22.1 | 15.5 | 11.1 - 25.8 | e | 11.3 | 8.1 - 18.8 | gh |
| 24 | 17.6 | 12.1 - 32.6 | e | 13.6 | 9.7 - 22.5 | h |
| 26.1 | 16.7 | 11.4 - 30.9 | e | 11.6 | 8.3 - 19.2 | gh |
| 28.6 | 1.4 | 0.9 - 3.2 | cde | 0.9 | 0.7 - 1.2 | e |

Table 1.11 早熟系統および野生親魚に由来する後代の GSI の経時変化(最小二乗平均および 95%信頼 区間)

| | E2 濃度 (pg/ml) | | | | | | | |
|------|---------------|---------------|-------|-------|---------------|------|--|--|
| 月齢 | A2 後代 | | | | | | | |
| | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | | |
| 7.3 | 25.1 | 19.0 - 36.8 | ab | 16.8 | 13.3 - 22.7 | a | | |
| 9.3 | 24.6 | 19.8 - 32.4 | а | 14.5 | 11.3 - 20.2 | а | | |
| 10.4 | 25.7 | 18.8 - 40.7 | abc | 22.2 | 16.8 - 32.6 | ab | | |
| 11.5 | 46.6 | 34.1 - 73.8 | abcde | 40.3 | 30.6 - 59.2 | bc | | |
| 13.4 | 45.0 | 34.1 - 66.1 | abcd | 24.7 | 19.2 - 34.5 | ab | | |
| 15.5 | 55.6 | 40.7 - 88.1 | bcde | 30.3 | 23.0 - 44.5 | abc | | |
| 17.5 | 64.6 | 49.0 - 94.9 | cde | 29.7 | 21.7 - 46.9 | abc | | |
| 18.1 | 100.3 | 79.6 - 135.6 | de | 44.3 | 33.6 - 65.1 | bc | | |
| 18.5 | 54.9 | 40.1 - 86.8 | bcde | 32.1 | 23.4 - 50.8 | abc | | |
| 19 | 83.9 | 63.6 - 123.1 | de | 60.3 | 49.2 - 77.8 | с | | |
| 19.4 | 108.8 | 79.5 - 172.1 | def | 76.2 | 55.7 - 120.6 | cde | | |
| 20 | 117.4 | 89.0 - 172.3 | ef | 128.2 | 97.2 - 188.1 | def | | |
| 20.5 | 108.2 | 84.2 - 151.4 | de | 156.2 | 123.9 - 211.1 | def | | |
| 21.1 | 98.1 | 74.4 - 144.1 | de | 146.6 | 111.2 - 215.3 | def | | |
| 22.1 | 109.4 | 83.0 - 160.6 | def | 256.5 | 194.5 - 376.5 | f | | |
| 24 | 280.0 | 204.7 - 443.1 | f | 199.0 | 145.5 - 315.0 | df | | |
| 26.1 | 69.4 | 50.7 - 109.8 | cde | 71.2 | 54.0 - 104.5 | ce | | |
| 28.6 | 69.7 | 48.1 - 127.0 | cdef | 36.0 | 29.0-47.5 | bc | | |

Table 1.12 早熟系統および野生親魚に由来する後代の E2 濃度の経時変化(最小二乗平均および 95%信頼区間)

| | 11-KT 濃度 (pg/ml) | | | | | | | |
|------|------------------|----------------|------|-------|----------------|------|--|--|
| 月齢 | A2 後代 | | | W3 後代 | | | | |
| | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | | |
| 7.3 | 154.9 | 118.4 - 223.6 | abc | 158.2 | 126.4 - 211.2 | abc | | |
| 9.3 | 119.0 | 96.5 - 155.0 | ab | 59.9 | 46.9 - 82.6 | d | | |
| 10.4 | 79.3 | 58.5 - 122.9 | ab | 61.0 | 46.6 - 88.1 | d | | |
| 11.5 | 90.2 | 66.6 - 139.9 | ab | 108.9 | 83.2 - 157.2 | ad | | |
| 13.4 | 81.8 | 62.5 - 118.1 | а | 147.2 | 115.4 - 203.0 | abc | | |
| 15.5 | 147.9 | 109.1 - 229.3 | abc | 162.7 | 124.5 - 235.0 | abce | | |
| 17.5 | 175.8 | 134.4 - 253.9 | abc | 210.7 | 155.5 - 326.7 | abce | | |
| 18.1 | 312.6 | 249.8 - 417.4 | с | 287.3 | 219.7 - 414.9 | bcef | | |
| 18.5 | 217.5 | 160.5 - 337.3 | bc | 199.5 | 147.3 - 309.4 | abce | | |
| 19 | 303.0 | 231.7 - 437.6 | с | 163.9 | 134.7 - 209.5 | abc | | |
| 19.4 | 373.5 | 275.6 - 579.2 | cd | 281.7 | 207.9 - 436.9 | bcef | | |
| 20 | 371.7 | 284.3 - 536.8 | cd | 213.4 | 163.2 - 308.1 | abce | | |
| 20.5 | 371.0 | 291.0 - 511.8 | cd | 250.5 | 200.2 - 334.5 | abce | | |
| 21.1 | 349.5 | 267.3 - 504.8 | cd | 312.4 | 238.9 - 451.2 | bef | | |
| 22.1 | 361.8 | 276.7 - 522.5 | cd | 336.9 | 257.6 - 486.5 | ef | | |
| 24 | 800.2 | 590.5 - 1240.8 | d | 684.9 | 505.4 - 1062.1 | f | | |
| 26.1 | 186.0 | 137.3 - 288.4 | abc | 122.4 | 93.6 - 176.7 | acd | | |
| 28.6 | 183.3 | 127.7 - 324.4 | abcd | 151.9 | 123.2 - 197.9 | ac | | |

Table 1.13 早熟系統および野生親魚に由来する後代の 11-KT 濃度の経時変化(最小二乗平均および 95% 信頼区間)
| | T 濃度 (pg/ml) | | | | | | |
|------|--------------|-----------------|--------|--------|-----------------|-------|--|
| 月齢 | | A2 後代 | | | W3 後代 | | |
| | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | 平均 | 95% 信頼区間 | 有意差* | |
| 7.3 | 124.0 | 90.2 - 198.7 | abc | 234.6 | 179.5 - 338.5 | abc | |
| 9.3 | 137.2 | 106.8 - 191.6 | ab | 76.7 | 57.4 - 115.6 | d | |
| 10.4 | 127.8 | 89.1 - 225.8 | abcd | 102.5 | 74.5 - 164.2 | ad | |
| 11.5 | 166.9 | 116.4 - 294.9 | abcd | 112.3 | 81.6 - 179.9 | ad | |
| 13.4 | 67.9 | 49.4 - 108.8 | а | 145.5 | 108.9 - 219.2 | ad | |
| 15.5 | 161.2 | 112.4 - 284.9 | abcd | 156.4 | 113.7 - 250.6 | abd | |
| 17.5 | 200.9 | 146.0 - 321.8 | abcd | 255.0 | 177.8 - 450.6 | abcef | |
| 18.1 | 273.1 | 209.0 - 394.0 | bcd | 196.4 | 142.7 - 314.6 | abcde | |
| 18.5 | 335.2 | 233.8 - 592.2 | bcde | 303.8 | 211.8 - 536.7 | abcef | |
| 19 | 536.5 | 389.9 - 859.5 | de | 423.1 | 334.3 - 576.2 | bcef | |
| 19.4 | 826.0 | 576.1 - 1459.4 | ef | 533.8 | 372.2 - 943.0 | cefg | |
| 20 | 1167.1 | 848.3 - 1869.9 | ef | 603.0 | 438.3 - 966.2 | efg | |
| 20.5 | 1368.7 | 1024.3 - 2061.8 | ef | 774.3 | 592.5 - 1117.1 | fg | |
| 21.1 | 833.6 | 605.9 - 1335.5 | ef | 947.5 | 688.7 - 1518.1 | fg | |
| 22.1 | 1246.5 | 906.0 - 1997.0 | ef | 1511.3 | 1098.4 - 2421.2 | g | |
| 24 | 2085.2 | 1454.2 - 3684.0 | f | 1569.6 | 1094.6 - 2773.1 | g | |
| 26.1 | 361.0 | 251.8 - 637.8 | cde | 298.1 | 216.7 - 477.6 | abcef | |
| 28.6 | 185.8 | 121.3 - 396.7 | abcdef | 97.8 | 76.2 - 136.6 | d | |

Table 1.14 早熟系統および野生親魚に由来する後代のT濃度の経時変化(最小二乗平均および95%信頼区間)

* 異なるアルファベットは後代間における有意差 *P* < 0.05)を示す。アルファベットを共有する後代間には 有意差が認められなかった。

| 日協会 | オス朝色 | | 標準体長 (cm) | | | | |
|------|------|------|-------------|------|--|--|--|
| 비困 다 | オハ税魚 | 平均 | 95%信頼区間 | 有意差* | | | |
| 7.3 | A2 | 18.2 | 17.7 - 18.8 | 9 | | | |
| | W3 | 17.5 | 17.0 - 18.0 | a | | | |
| 9.3 | A2 | 22.9 | 22.3 - 23.5 | h | | | |
| | W3 | 21.8 | 21.2 - 22.4 | U | | | |
| 10.4 | A2 | 23.2 | 22.3 - 24.0 | bc | | | |
| | W3 | 22.0 | 21.3 - 22.8 | | | | |
| 11.5 | A2 | 24.1 | 23.2 - 25.0 | hc | | | |
| | W3 | 22.8 | 22.1 - 23.7 | | | | |
| 13.4 | A2 | 24.7 | 23.9 - 25.5 | C | | | |
| | W3 | 23.4 | 22.7 - 24.1 | č | | | |
| 15.5 | A2 | 27.2 | 26.2 - 28.3 | d | | | |
| | W3 | 25.7 | 24.8 - 26.6 | U U | | | |
| 17.5 | A2 | 30.4 | 29.3 - 31.5 | e | | | |
| | W3 | 28.4 | 27.5 - 29.5 | · | | | |
| 18.1 | A2 | 31.0 | 30.1 - 32.0 | e | | | |
| | W3 | 29.0 | 28.2 - 29.9 | · | | | |
| 18.5 | A2 | 31.1 | 29.9 - 32.4 | ef | | | |
| | W3 | 29.1 | 28.0 - 30.2 | | | | |
| 19 | A2 | 32.7 | 31.8 - 33.8 | efg | | | |
| | W3 | 30.5 | 29.7 - 31.4 | 6 | | | |
| 19.4 | A2 | 34.1 | 32.8 - 35.6 | fghi | | | |
| | W3 | 31.7 | 30.6 - 33.0 | 8 | | | |
| 20 | A2 | 32.9 | 31.8 - 34.1 | efgh | | | |
| | W3 | 30.6 | 29.6 - 31.7 | 8 | | | |
| 20.5 | A2 | 34.5 | 33.4 - 35.6 | gh | | | |
| | W3 | 32.0 | 31.1 - 32.9 | 8 | | | |
| 21.1 | A2 | 34.4 | 33.3 - 35.7 | ghi | | | |
| | W3 | 32.0 | 30.9 - 33.1 | C | | | |
| 22.1 | A2 | 34.6 | 33.4 - 35.9 | ghi | | | |
| | W3 | 32.1 | 31.1 - 33.2 | C | | | |
| 24 | A2 | 35.6 | 34.3 - 37.0 | hi | | | |
| | W3 | 33.0 | 31.8 - 34.2 | | | | |
| 26.1 | A2 | 35.7 | 34.4 - 37.2 | hi | | | |
| | W3 | 33.1 | 32.0 - 34.3 | | | | |
| 28.6 | A2 | 37.4 | 36.1 - 38.8 | i | | | |
| | W3 | 34.5 | 33.5 - 35.6 | | | | |

Table 1.15 早熟系統および野生親魚に由来する後代の標準体長の経時変化(最小二乗 平均および 95%信頼区間)

各月齢内での後代間の有意差は認められず、両後代の標準体長の変化傾向は等しいこ とが示唆された。

* 異なるアルファベットは後代の区別なしに月齢間における有意差(P<0.05)が認められたことを示す。アルファベットを共有する月齢間には有意差が認められなかった。

| 日忠 | オフ却岳 | | 体重 (g) | | | |
|------|------|--------|-----------------|------------|--|--|
| 月 图印 | オク税魚 | 平均 | 95%信頼区間 | 有意差* | | |
| 7.3 | A2 | 159.1 | 145.7 - 175.2 | 0 | | |
| | W3 | 153.7 | 141.2 - 168.6 | a | | |
| 9.3 | A2 | 340.5 | 314.8 - 370.9 | h | | |
| | W3 | 316.6 | 294.1 - 342.7 | 0 | | |
| 10.4 | A2 | 347.0 | 312.0 - 390.9 | h | | |
| | W3 | 322.1 | 291.7 - 359.5 | 0 | | |
| 11.5 | A2 | 382.1 | 343.3 - 430.7 | hc | | |
| | W3 | 352.1 | 319.0 - 392.9 | <i>b</i> c | | |
| 13.4 | A2 | 409.9 | 372.7 - 455.4 | hc | | |
| | W3 | 375.7 | 344.2 - 413.5 | | | |
| 15.5 | A2 | 506.6 | 454.5 - 572.3 | c | | |
| | W3 | 455.3 | 412.8 - 507.6 | c | | |
| 17.5 | A2 | 706.0 | 633.5 - 797.4 | de | | |
| | W3 | 610.2 | 554.2 - 678.7 | de | | |
| 18.1 | A2 | 695.4 | 634.7 - 768.9 | d | | |
| | W3 | 602.2 | 554.8 - 658.4 | ŭ | | |
| 18.5 | A2 | 787.4 | 699.1 - 901.2 | def | | |
| | W3 | 670.0 | 604.3 - 751.7 | uur | | |
| 19 | A2 | 825.6 | 753.5 - 912.9 | de | | |
| | W3 | 697.4 | 646.5 - 757.1 | ac ac | | |
| 19.4 | A2 | 897.0 | 795.4 - 1028.3 | defø | | |
| | W3 | 747.7 | 674.7 - 838.4 | uorg | | |
| 20 | A2 | 902.9 | 812.5 - 1015.9 | ef | | |
| | W3 | 751.8 | 686.8 - 830.4 | | | |
| 20.5 | A2 | 1055.9 | 960.8 - 1171.9 | fơh | | |
| | W3 | 855.0 | 790.1 - 931.5 | 1511 | | |
| 21.1 | A2 | 1197.8 | 1074.5 - 1353.0 | ghi | | |
| | W3 | 945.7 | 863.9 - 1044.6 | 0 | | |
| 22.1 | A2 | 1304.4 | 1168.9 - 1475.5 | hi | | |
| | W3 | 1011.0 | 923.4 - 1116.9 | | | |
| 24 | A2 | 1402.2 | 1242.7 - 1608.7 | i | | |
| | W3 | 1068.7 | 971.1 - 1188.1 | - | | |
| 26.1 | A2 | 1279.8 | 1136.0 - 1465.3 | hi | | |
| | W3 | 996.1 | 905.2 - 1107.4 | | | |
| 28.6 | A2 | 1238.0 | 1101.4 - 1413.2 | hi | | |
| | W3 | 970.6 | 890.0 - 1067.2 | | | |

Table 1.16 早熟系統および野生親魚に由来する後代の体重の経時変化(最小二乗平均 および 95%信頼区間)

各月齢内での後代間の有意差は認められず、両後代の体重の変化傾向は等しいことが 示唆された。

* 異なるアルファベットは後代の区別なしに月齢間における有意差(*P*<0.05)が認められたことを示す。アルファベットを共有する月齢間には有意差が認められなかった。

library(Ime4);library(Ismeans) DIR="PROJECT_name" FILE="samplefile.csv" data <- read.csv(FILE, sep= ",", header = T) #####for SL SL_1 <- glm(SL~sire,data=Male,family=gaussian) SL_2 <- glm(SL~1,data=Male,family=gaussian) SL_3 <- glm(SL~sire,data=Male,family=Gamma) SL_4 <- glm(SL~1,data=Male,family=Gamma) AIC_SL <- AIC(SL_1,SL_2,SL_3,SL_4) AIC_SL[order(AIC_SL\$AIC),] #select lowest AIC model SL <- SL_X summary(SL) anova(SL, test="LRT") (IsSL <- Ismeans(SL,pairwise~sire,test="tukey")) #####test for BW BW_1 <- glm(BW~sire,data=Male,family=gaussian) BW_2 <- glm(BW~1,data=Male,family=gaussian) BW_3 <- glm(BW~sire,data=Male,family=Gamma) BW_4 <- glm(BW~1,data=Male,family=Gamma) AIC_BW <- AIC(BW_1,BW_2,BW_3,BW_4) AIC_BW[order(AIC_BW\$AIC),] #select lowest AIC model BW <- BW_X anova(BW, test="LRT") summary(BW) (IsBW <- Ismeans(BW,pairwise~sire,test="tukey")) #####test for TW TW_1 <- glm(TW~sire,data=Male,family=gaussian) TW_2 <- glm(TW~1,data=Male,family=gaussian) TW_3 <- glm(TW~sire,data=Male,family=Gamma) TW_4 <- glm(TW~1,data=Male,family=Gamma) AIC_TW <- AIC(TW_1,TW_2,TW_3,TW_4) AIC_TW[order(AIC_TW\$AIC),] #select lowest AIC model TW <- TW_X summary(TW) anova(TW, test="LRT") (IsTW <- Ismeans(TW,pairwise~sire,test="tukey")) #test for GSI GSI_1 <- glm(GSI~sire,data=Male,family=gaussian) GSI_2 <- glm(GSI~1,data=Male,family=gaussian) GSI_3 <- glm(GSI~sire,data=Male,family=Gamma) GSI_4 <- glm(GSI~1,data=Male,family=Gamma) AIC_GSI <- AIC(GSI_1,GSI_2,GSI_3,GSI_4) AIC_GSI[order(AIC_GSI\$AIC),] #select lowest AIC model GSI <- GSI X summary(GSI) anova(GSI, test="LRT") (IsGSI <- Ismeans(GSI,pairwise~sire,test="tukey"))

Script 1.1 各検定で取得した表現型値に対する父性効果の影響を、一般化線形モデルを用いて評価した際

に用いた R スクリプト。

DIR="PROJECT_name" FILE="samplefile.csv" data <- read.csv(FILE, sep= ",", header = T) #set corrected body weight (CBW) data[10] <- (data\$BW-data\$TW)/1000 colnames(data)[10] <- "CBW" GLM_1 <- glm(TW~sire*CBW,data=male,family = gaussian) GLM_2 <- glm(TW~sire+CBW,data=male,family = gaussian) GLM_3 <- glm(TW~sire+CBW,data=male,family = Gamma) GLM_4 <- glm(TW~sire+CBW,data=male,family = Gamma) AIC_male <- AIC(GLM_1,GLM_2,GLM_3,GLM_4) AIC_male[order(AIC_male\$AIC),] stepAIC(GLM1) #select lowest AIC model GLM <- GLM_X summary(GLM)

library(Ime4) ;library(Ismeans)

summary(GLM) Ismeans(GLM, pairwise ~ sire, test="Tukey")

Script 1.2 各検定で取得した精巣重量と補正体重(体重から精巣重量を除した値, CBW)の関連性を、一般

化線形モデルを用いて調べた R スクリプト。

library(Ime4);library(Ismeans) DIR="PROJECT_name" FILE="samplefile.csv" data <- read.csv(FILE, sep= ",", header = T) #####for BW and SL #these traits were not supported the significance of the interaction between sire and AOM (age of months) PHENO_1 <- glm(PHENO~sire*AOM, data=data, family=gaussian) PHENO_2 <- glm(PHENO~sire+AOM, data=data, family=gaussian) PHENO_3 <- glm(PHENO~sire*AOM, data=data, family=Gamma) PHENO_4 <- glm(PHENO~sire+AOM, data=data, family=Gamma) AIC_PHENO <- AIC(PHENO_1,PHENO_2,PHENO_3,PHENO_4) AIC_PHENO[order(AIC_PHENO\$AIC),] #select lowest AIC model PHENO <- PHENO_X #significance of the interaction between sire and AOM was not supported. #differences in PHENO would be same between A2 and W3. #test significance of each factor anova(PHENO, test="LRT") #test for sire effect using Ismeans (IsPHENO1 <- Ismeans(PHENO, pairwise ~ sire, adjust="tukey")) #test for AOM using Ismeans (IsPHENO2 <- Ismeans(PHENO, pairwise ~ AOM, adjust="tukey")) # lettering significant differences (IsPHENO3 <- Ismeans(PHENO, ~ sire|AOM)) cld(IsPHENO3, by="sire",sort=F) #####for TW, GSI and steroids #these traits were supported the significance of the interaction between sire and AOM PHENO 1 <- glm(PHENO~sire*AOM, data=data2, family=Gamma) PHENO_2 <- glm(PHENO-sire+AOM, data=data2, family=Gamma) PHENO_3 <- glm(PHENO-sire*AOM, data=data2, family=gaussian) PHENO_4 <- glm(PHENO~sire+AOM, data=data2, family=gaussian) AIC_PHENO <- AIC(PHENO_1,PHENO_2,PHENO_3,PHENO_4) AIC_PHENO[order(AIC_PHENO\$AIC),] #select lowest AIC model PHENO <- PHENO_X #significant test (IsPHENO <- Ismeans(PHENO, pairwise ~ sire|AOM, adjust="Tukey")) #lettering significant differences (IsPHENO3 <- Ismeans(PHENO, ~ sire|AOM)) cld(IsPHENO3, by="sire",sort=F) cld(lsPHENO3, by="AOM",sort=F)

Script 1.3 A2 と W3 の後代間で体サイズ、精巣重量ならびに血中性ステロイドホルモンの経時変化を比較

し、一般化線形モデルを用いて父性効果の有意性を検定した R スクリプト。

第2章 図表

吉川



Fig. 2.1 56 サンプルを用いて行った主座標分析の結果。各主座標の寄与率は軸ラベルの括弧内に示した。
(a) 第1 主座標×第2 主座標、(b) 第1 主座標×第3 主座標、(c) 第2 主座標×第3 主座標。



Fig. 2.2 遺伝距離 Da を用いて近隣結合法により算出した系統樹。サンプル番号は外周に付記した。ブラン チの中ほどに斜体で示した数値は各ノードにおけるブートストラップ値(%)を示す。上付きのアルファベ ットを共有する個体間は全きょうだいであることを表す。矢印は聞き取り調査で得た系統情報と遺伝解析の 結果が整合しない個体を示す。



Fig. 2.3 Evanno *et al.* (2005) の方法により推定された祖先集団数(K)の信頼度(ΔK)。 ΔK の値が大きいほどKの信頼性が高い。



Fig. 2.4 STRUCTURE 解析による各系統の集団構造。縦線一本が1個体を表しており、それぞれの祖先集団数(*K*)ごとに想定された祖先が異なる色で示されている。矢印はA系統内(48番)およびB系統内(42番)にそれぞれ出現した、C系統と同じ集団に属すると考えられる個体を示す。

| | フェロードプライマー | リバーフプライマー | 参照配列(FUGU5/fr3)上の位置 | | |
|--------------------|--------------------------|-----------------------|---------------------|-----------|--|
| マーカー名 | (5' 3') | (5' 3') | 氿在休乎旦 | 5′末端からの距離 | |
| | (3-3) | (5-5) | 朱巴仲留方 | (bp) | |
| f1029ª | gcctttattcaccaggcagt | ggcaggtgacagaacttggt | 1 | 1,637,578 | |
| f502 | tgcaggaagagtcggccattatcg | cggggacgcggggactttaga | 2 | 637,167 | |
| f207 | ttgcctctgtgacgtatgga | agatttgacccctcccttcc | 4 | 1,222,737 | |
| f1254 ^b | ccatcctcccagactgactc | gtgctggaaagggaggtttt | 5 | 9,305,623 | |
| f1280 | tagcccatcaggttctttgg | tctcgctgactgcacctaaa | 6 | 1,389,013 | |
| f182 | ataccataacttgtcatcatt | tactcattaacctgcctctc | 7 | 1,948,820 | |
| f1077 | ctgaaagggaaaagcagcaa | cacgtcagaagctgcgatta | 9 | 23,970 | |
| f1173 | ctcaaccactgccacaaaaa | tggcagaataattgggggta | 9 | 1,825,689 | |
| f1273 | gcattgcacaccaaaacact | gaaaaggttcagtgcagcag | 11 | 1,684,711 | |
| f1227 ^b | gcatgccaggaatatcctca | catgcaatcccactccttct | 11 | 2,376,429 | |
| f1097 | caggccactgcattcatcta | tggcaacagcaaaaactgac | 19 | 8,599,642 | |
| f784 | actggcttctcctccagtga | cagcagatggctcgtgaata | 19 | 8,805,051 | |
| f665 | cccgtatgtgacaaccaatg | ggaaaagtgcgcaaagttta | 20 | 8,818,107 | |

Table 2.1 遺伝解析に用いたマイクロサテライトマーカー

^a本研究で多型が得られなかったマーカー

^bKai et al. (2011) には含まれていないマーカー

| サンプル | | | | 市販種苗の | |
|------|----|------------|--------|--------|--------------------------|
| 番号 | 性別 | 杀統名 ª | 両親の情報。 | 生産への利用 | 備考 |
| 1 | メフ | B 玄統 | Δ / Δ | 0 | |
| 2 | メス | B 示剂 野生 | - | 0 | |
| 3 | オス | A 系統 | A/A | 0 | |
| 6 | オス | B 系統 | W/A | 0 | #31 32 50 の全きょうだい |
| 7 | オス | A 系統 | W/A | 0 | "31, 32, 30 ° E C & 7 /C |
| 8 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 9 | メス | 野生 | _ | 0 | |
| 10 | オス | B 系統 | A/A | 0 | |
| 11 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 12 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 13 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 14 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 15 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 16 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 17 | オス | C系統 | A/A | 0 | |
| 18 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 19 | メス | C系統 | A/A | 0 | |
| 20 | オス | A系統 | A/A | 0 | |
| 21 | オス | A系統 | A/A | 0 | |
| 22 | メス | B系統 | A/A | 0 | |
| 23 | メス | B 系統 | A/A | 0 | |
| 24 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 25 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 26 | メス | B系統 | A/A | 0 | |
| 27 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 28 | メス | B系統 | A/A | × | |
| 29 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 31 | オス | B系統 | W/A | 0 | #6,32,50 の全きょうだい |
| 32 | オス | B系統 | W/A | 0 | #6,31,50 の全きょうだい |
| 33 | オス | C系統 | A/A | 0 | |
| 34 | オス | C系統 | A/A | 0 | |
| 35 | オス | C系統 | A/A | 0 | |
| 36 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 40 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 41 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 42 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 44 | オス | B系統 | A/A | × | #55 の全きょうだい |
| 45 | メス | 野生 | - | 0 | |

Table 2.2 遺伝的構造解析に用いたトラフグ親魚

^a人工魚の場合はその系統名を、野生魚の場合は「野生」と記録した。

^b 両親のいずれかが野生魚の場合は W/A とし、人工魚どうしの場合は A/A と記録した。

| サンプル 番号 | 性別 | 系統名 ^a | 両親の情報り | 市販種苗の 生産への利用 | 備考 |
|------------|----|------------------|--------|-----------------|--------------------|
| 46 | オス | A系統 | W/A | 0 | #47 の全きょうだい |
| 47 | オス | A 系統 | W/A | × | #46 の全きょうだい |
| 48 | オス | A 系統 | W/A | 0 | |
| 49 | オス | A 系統 | A/A | 0 | |
| 50 | オス | B系統 | W/A | 0 | #6, 31, 32 の全きょうだい |
| 51 | オス | C系統 | A/A | × | #62 の全きょうだい |
| 52 | メス | B系統 | A/A | 0 | |
| 53 | オス | B系統 | A/A | 0 | |
| 54 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 55 | オス | B系統 | A/A | 0 | #44 の全きょうだい |
| 56 | オス | B 系統 | A/A | 0 | |
| 57 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 58 | オス | C系統 | 不明 | 0 | |
| 59 | オス | C系統 | 不明 | 0 | |
| 60 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 61 | メス | 野生 | - | 0 | |
| 62 | オス | C系統 | A/A | 0 | #51 の全きょうだい |
| 63 | オス | C系統 | W/A | 0 | |

 Table 2.2(続き)
 血縁解析に用いたトラフグ親魚

^a人工魚の場合はその系統名を、野生魚の場合は「野生」と記録した。

^b 両親のいずれかが野生魚の場合は W/A とし、人工魚どうしの場合は A/A と記録した。

Table 2.3 f1227 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | アレル出現頻度(%) | | | | |
|---------|------------|------|------|------|--|
| (bp) | A 系統 | B系統 | C系統 | 野生 | |
| 205 | 31.3 | 4.3 | 20.0 | 6.7 | |
| 207 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 0.0 | |
| 217 | 6.3 | 8.7 | 25.0 | 23.3 | |
| 225 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| 227 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 | |
| 229 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 3.3 | |
| 231 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 233 | 31.3 | 19.6 | 30.0 | 0.0 | |
| 237 | 6.3 | 6.5 | 0.0 | 0.0 | |
| 243 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 245 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 | |
| 247 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 | |
| 251 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 253 | 12.5 | 4.3 | 20.0 | 6.7 | |
| 255 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 23.3 | |
| 257 | 6.3 | 28.3 | 5.0 | 6.7 | |
| 259 | 0.0 | 10.9 | 0.0 | 0.0 | |
| 261 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 | |
| 263 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 | |
| アレル数 | 7 | 13 | 5 | 11 | |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 | |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

| Table 2.4 | f1273 | マーカー | で検出 | され | た多型 |
|-----------|-------|------|-----|----|-----|
|-----------|-------|------|-----|----|-----|

| アレルサイズ | | アレル出現 | アレル出現頻度(%) | | |
|---------|------|-------|------------|------|--|
| (bp) | A 系統 | B系統 | C系統 | 野生 | |
| 153 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 | |
| 155 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 159 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 163 | 12.5 | 13.0 | 5.0 | 3.3 | |
| 167 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 0.0 | |
| 169 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 173 | 0.0 | 10.9 | 0.0 | 10.0 | |
| 175 | 12.5 | 19.6 | 50.0 | 6.7 | |
| 177 | 6.3 | 2.2 | 15.0 | 6.7 | |
| 181 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 3.3 | |
| 187 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 10.0 | |
| 189 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 191 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 0.0 | |
| 193 | 50.0 | 23.9 | 0.0 | 3.3 | |
| 195 | 6.3 | 4.3 | 25.0 | 3.3 | |
| 197 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 | |
| 199 | 6.3 | 8.7 | 0.0 | 6.7 | |
| 203 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 20.0 | |
| アレル数 | 7 | 11 | 5 | 16 | |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 | |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

| アレルサイズ | アレル出現頻度(%) | | | |
|---------|------------|------|------|------|
| (bp) | A系統 | B系統 | C系統 | 野生 |
| 237 | 0.0 | 13.0 | 5.0 | 3.3 |
| 245 | 6.3 | 0.0 | 5.0 | 13.3 |
| 255 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 257 | 6.3 | 19.6 | 15.0 | 3.3 |
| 259 | 0.0 | 2.2 | 15.0 | 6.7 |
| 261 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 263 | 12.5 | 15.2 | 5.0 | 10.0 |
| 265 | 37.5 | 32.6 | 35.0 | 20.0 |
| 267 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 269 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 271 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 6.7 |
| 273 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 |
| 275 | 31.3 | 8.7 | 15.0 | 6.7 |
| 279 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 283 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| アレル数 | 6 | 7 | 8 | 14 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2.5 f665 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | アレル出現頻度(%) | | | | |
|---------|------------|------|------|------|--|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 | |
| 290 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 | |
| 292 | 6.3 | 6.5 | 0.0 | 0.0 | |
| 294 | 12.5 | 17.4 | 0.0 | 0.0 | |
| 296 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 6.7 | |
| 298 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 10.0 | |
| 300 | 0.0 | 8.7 | 15.0 | 10.0 | |
| 302 | 31.3 | 6.5 | 20.0 | 3.3 | |
| 308 | 12.5 | 10.9 | 0.0 | 16.7 | |
| 310 | 12.5 | 17.4 | 0.0 | 10.0 | |
| 312 | 0.0 | 15.2 | 0.0 | 6.7 | |
| 314 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 6.7 | |
| 316 | 25.0 | 10.9 | 55.0 | 10.0 | |
| 318 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| 320 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 | |
| 326 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | |
| アレル数 | 6 | 9 | 5 | 13 | |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 | |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

Table 2.6 f182 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | アレル出現頻度(%) | | | | | |
|---------|------------|------|------|------|--|--|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 | | |
| 178 | 0.0 | 2.2 | 20.0 | 3.3 | | |
| 186 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 | | |
| 190 | 0.0 | 13.0 | 0.0 | 3.3 | | |
| 192 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | | |
| 194 | 12.5 | 0.0 | 0.0 | 10.0 | | |
| 196 | 12.5 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | | |
| 198 | 0.0 | 10.9 | 5.0 | 3.3 | | |
| 200 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 | | |
| 202 | 6.3 | 0.0 | 25.0 | 26.7 | | |
| 204 | 6.3 | 10.9 | 0.0 | 3.3 | | |
| 206 | 25.0 | 52.2 | 15.0 | 16.7 | | |
| 208 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 | | |
| 210 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 | | |
| 214 | 37.5 | 2.2 | 35.0 | 6.7 | | |
| アレル数 | 6 | 7 | 5 | 13 | | |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 | | |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |

Table 2.7 f1254 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 186 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 190 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 |
| 196 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 200 | 0.0 | 17.4 | 0.0 | 3.3 |
| 204 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 6.7 |
| 206 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 3.3 |
| 208 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 |
| 210 | 0.0 | 0.0 | 10.0 | 0.0 |
| 212 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 214 | 18.8 | 6.5 | 5.0 | 10.0 |
| 216 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 220 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 6.7 |
| 222 | 31.3 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 224 | 6.3 | 2.2 | 35.0 | 6.7 |
| 226 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 0.0 |
| 228 | 0.0 | 15.2 | 0.0 | 10.0 |
| 230 | 6.3 | 4.3 | 0.0 | 0.0 |
| 234 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 236 | 6.3 | 15.2 | 40.0 | 13.3 |
| 240 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 242 | 12.5 | 4.3 | 0.0 | 0.0 |
| 246 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 250 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 252 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 274 | 12.5 | 6.5 | 0.0 | 0.0 |
| アレル数 | 8 | 14 | 6 | 16 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2.8 f1077 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 432 | 0.0 | 6.8 | 0.0 | 0.0 |
| 434 | 0.0 | 2.3 | 0.0 | 0.0 |
| 436 | 0.0 | 9.1 | 0.0 | 3.8 |
| 438 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 442 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.7 |
| 444 | 16.7 | 15.9 | 5.0 | 3.8 |
| 446 | 8.3 | 18.2 | 0.0 | 3.8 |
| 448 | 33.3 | 4.5 | 5.0 | 11.5 |
| 450 | 16.7 | 18.2 | 35.0 | 3.8 |
| 452 | 8.3 | 2.3 | 0.0 | 0.0 |
| 454 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 456 | 0.0 | 11.4 | 15.0 | 7.7 |
| 458 | 8.3 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 460 | 8.3 | 0.0 | 5.0 | 11.5 |
| 462 | 0.0 | 2.3 | 30.0 | 3.8 |
| 464 | 0.0 | 4.5 | 0.0 | 7.7 |
| 466 | 0.0 | 2.3 | 0.0 | 7.7 |
| 468 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 470 | 0.0 | 2.3 | 0.0 | 0.0 |
| 474 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 |
| 476 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 480 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 486 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| アレル数 | 7 | 13 | 7 | 18 |
| アレル総数 | 12 | 44 | 20 | 26 |
| 判定不能個体数 | 2 | 1 | 0 | 2 |

Table 2.9 f502 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A 系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 216 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 220 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 222 | 12.5 | 0.0 | 45.0 | 20.0 |
| 224 | 43.8 | 30.4 | 30.0 | 16.7 |
| 226 | 31.3 | 32.6 | 5.0 | 30.0 |
| 230 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 10.0 |
| 232 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 234 | 0.0 | 10.9 | 0.0 | 6.7 |
| 236 | 6.3 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 240 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 242 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 252 | 6.3 | 2.2 | 20.0 | 0.0 |
| アレル数 | 5 | 8 | 4 | 8 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2.10 f1097 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 204 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 206 | 0.0 | 15.2 | 0.0 | 3.3 |
| 212 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 3.3 |
| 216 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 3.3 |
| 224 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 228 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 230 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 10.0 |
| 234 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 238 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 240 | 6.3 | 2.2 | 20.0 | 3.3 |
| 242 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 244 | 6.3 | 13.0 | 0.0 | 10.0 |
| 246 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 252 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 254 | 31.3 | 6.5 | 30.0 | 3.3 |
| 258 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 266 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 272 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 274 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 278 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 282 | 18.8 | 15.2 | 45.0 | 6.7 |
| 286 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 300 | 0.0 | 13.0 | 0.0 | 3.3 |
| 304 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 336 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 338 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 |
| 378 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 0.0 |
| 380 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 384 | 31.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| アレル数 | 6 | 12 | 4 | 23 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | (|

Table 2.11 f784 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A 系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 156 | 12.5 | 2.2 | 20.0 | 0.0 |
| 160 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 168 | 37.5 | 8.7 | 25.0 | 10.0 |
| 170 | 0.0 | 13.0 | 0.0 | 3.3 |
| 172 | 0.0 | 2.2 | 25.0 | 3.3 |
| 174 | 12.5 | 13.0 | 0.0 | 3.3 |
| 176 | 0.0 | 17.4 | 5.0 | 13.3 |
| 178 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 182 | 0.0 | 4.3 | 0.0 | 10.0 |
| 186 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 |
| 188 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 10.0 |
| 190 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 192 | 18.8 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 194 | 6.3 | 32.6 | 20.0 | 3.3 |
| 200 | 6.3 | 2.2 | 0.0 | 10.0 |
| 202 | 6.3 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 204 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 3.3 |
| 206 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| アレル数 | 7 | 11 | 6 | 15 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2.12 f207 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 211 | 0.0 | 10.9 | 0.0 | 3.3 |
| 213 | 0.0 | 2.2 | 5.0 | 13.3 |
| 215 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 3.3 |
| 217 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 219 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 10.0 |
| 221 | 12.5 | 0.0 | 0.0 | 13.3 |
| 225 | 0.0 | 2.2 | 15.0 | 6.7 |
| 227 | 18.8 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 229 | 6.3 | 4.3 | 0.0 | 3.3 |
| 231 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 233 | 31.3 | 26.1 | 10.0 | 0.0 |
| 235 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 237 | 0.0 | 8.7 | 0.0 | 0.0 |
| 241 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 6.7 |
| 243 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 6.7 |
| 251 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.0 |
| 253 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 3.3 |
| 255 | 0.0 | 13.0 | 0.0 | 6.7 |
| 261 | 6.3 | 6.5 | 35.0 | 3.3 |
| 265 | 0.0 | 6.5 | 0.0 | 0.0 |
| 269 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 275 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.3 |
| 283 | 6.3 | 0.0 | 30.0 | 0.0 |
| 291 | 6.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| アレル数 | 9 | 13 | 6 | 17 |
| アレル総数 | 16 | 46 | 20 | 30 |
| 判定不能個体数 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Table 2.13 f1173 マーカーで検出された多型

| アレルサイズ | | アレル出現 | 頻度(%) | |
|---------|------|-------|-------|------|
| (bp) | A系統 | B 系統 | C系統 | 野生 |
| 212 | 16.7 | 0.0 | 5.0 | 15.4 |
| 214 | 0.0 | 18.4 | 5.0 | 15.4 |
| 216 | 33.3 | 2.6 | 20.0 | 3.8 |
| 218 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| 220 | 0.0 | 5.3 | 0.0 | 0.0 |
| 222 | 0.0 | 2.6 | 0.0 | 3.8 |
| 224 | 8.3 | 26.3 | 0.0 | 11.5 |
| 226 | 8.3 | 23.7 | 20.0 | 7.7 |
| 232 | 0.0 | 0.0 | 20.0 | 3.8 |
| 234 | 16.7 | 7.9 | 25.0 | 26.9 |
| 240 | 0.0 | 2.6 | 0.0 | 0.0 |
| 244 | 0.0 | 7.9 | 5.0 | 7.7 |
| 246 | 16.7 | 2.6 | 0.0 | 0.0 |
| アレル数 | 6 | 10 | 7 | 10 |
| アレル総数 | 12 | 38 | 20 | 26 |
| 判定不能個体数 | 2 | 4 | 0 | 2 |

Table 2.14 f1280 マーカーで検出された多型

| Table 2. 15 | 各系統およ | こび野生務 | 見の個体数 | よな (n) | び遺伝的 | 多様性の表 | 诸 標 | | | | | | |
|--|-------|-------|------------|--------|------|-------|------------|------------|------|-------|------------------------|-----------------------|---|
| ななな | ; | A T K | VINE | | - 11 | | | | | Ĺ | Ne (95% | 言頼区間) | I |
| 术观(石 | и | W | WIN | ENA | оп | ап | AK (0) | <i>FIC</i> | UNWE | F1S | ΓD | MC | 1 |
| A 系統 | 8 | 80 | 6.67 | 4.47 | 06.0 | 0.77 | 5.94 | 0.74 | 0 | -0.16 | $20.3 \ (9.0 - 253.1)$ | 15.1 (3.9 – 36.9) | 1 |
| B 系統 | 23 | 128 | 10.67 | 6.62 | 0.86 | 0.83 | 6.51 | 0.82 | ω | -0.03 | 9.5 (7.8 – 11.6) | 10.4~(7.2-14.2) | |
| C系統 | 10 | 68 | 5.67 | 3.86 | 0.83 | 0.73 | 4.73 | 0.69 | 5 | -0.13 | 25.5(11.5 - 309.4) | $11.3 \ (4.1 - 22.0)$ | |
| 野生 | 15 | 174 | 14.50 | 10.76 | 0.86 | 06.0 | 8.54 | 0.89 | 0 | 0.04 | $342.2~(59.0-\infty)$ | 66.5(4.9-207.3) | |
| $NA: \mathcal{F} \cup \mathcal{N}_{!}^{!}$ | 出現数 | | | | | | | | | | | | I |

MNA: 平均アレル数

ENA: 有効アレル数

AR: アレリックリッチネスの平均値(基準サンプル数は6個体)

PIC: 多型情報含有量

Ho: ヘテロ接合度の観測値

He: ヘテロ接合度の予測値

DHWE: ハーディ・ワインベルク平衡から逸脱したマイクロサテライト座の数(ボンフェローニ補正後,P<0.02)

Fis:各集団内の近交係数

LD: Linkage disequilibrium 法の random モデル、最小アレル頻度 5%の条件で算出した有効親魚数

MC: Molecular coancestry 法で算出した有効親魚数

トラフグ早熟形質の遺伝基盤とゲノム予測の可能性

Table 2. 16 12 マイクロサテライトマーカーで得られた多型情報の要約

| | | A ₹ | 系統 | | | В | 系統 | | | C | 系統 | | | 爭 | 生 | |
|---|------|-------|------|-------|------|------|------------|-------|-----|------|------------|-------|------|---------|------|-------|
| ーセート | NA | Ho | Не | Fis | NA | Но | Не | Fis | NA | Но | He | Fis | NA | $_{OH}$ | Не | Fis |
| f1227 | ٢ | 1.00 | 0.77 | -0.29 | 13 | 0.74 | 0.85* | 0.13 | 5 | 1.00 | 0.77* | -0.31 | 11 | 09.0 | 0.85 | 0.30 |
| f1273 | L | 0.63 | 0.70 | 0.11 | 11 | 0.87 | 0.86 | -0.01 | 5 | 09.0 | 0.66 | 0.09 | 16 | 0.87 | 0.91 | 0.05 |
| f665 | 9 | 0.88 | 0.73 | -0.19 | ٢ | 0.83 | 0.80^{*} | -0.03 | 8 | 06.0 | 0.80 | -0.13 | 14 | 0.87 | 06.0 | 0.03 |
| f182 | 9 | 1.00 | 0.79 | -0.27 | 6 | 1.00 | 0.87 | -0.15 | 5 | 0.70 | 0.63 | -0.11 | 13 | 0.80 | 0.91 | 0.12 |
| f1254 | 9 | 1.00 | 0.76 | -0.32 | ٢ | 0.74 | 0.68^{*} | -0.09 | 5 | 06.0 | 0.75 | -0.20 | 13 | 0.87 | 0.86 | 0.00 |
| f1077 | 8 | 1.00 | 0.82 | -0.22 | 14 | 0.96 | 0.89 | -0.07 | 9 | 1.00 | 0.70^{*} | -0.43 | 16 | 0.93 | 0.92 | -0.01 |
| f502 | L | 1.00 | 0.81 | -0.24 | 13 | 0.77 | 0.88 | 0.12 | L | 06.0 | 0.76 | -0.19 | 18 | 0.92 | 0.93 | 0.01 |
| f1097 | 5 | 0.88 | 0.69 | -0.27 | 8 | 0.83 | 0.77 | -0.07 | 4 | 0.50 | 0.67 | 0.25 | 8 | 0.80 | 0.82 | 0.02 |
| f784 | 9 | 0.63 | 0.76 | 0.18 | 12 | 0.87 | 0.89 | 0.02 | 4 | 0.50 | 0.67 | 0.25 | 23 | 0.80 | 0.95 | 0.15 |
| f207 | L | 0.75 | 0.78 | 0.04 | 11 | 0.83 | 0.82 | -0.01 | 9 | 1.00 | 0.79 | -0.27 | 15 | 1.00 | 0.92 | -0.09 |
| f1173 | 6 | 1.00 | 0.83 | -0.21 | 13 | 0.96 | 0.87 | -0.10 | 9 | 1.00 | 0.75 | -0.33 | 17 | 1.00 | 0.92 | -0.08 |
| f1280 | 9 | 1.00 | 0.79 | -0.26 | 10 | 0.95 | 0.82 | -0.15 | L | 1.00 | 0.81 | -0.23 | 10 | 0.85 | 0.85 | 0.00 |
| いまた | 6.7 | 06.0 | 0.77 | -0.16 | 10.7 | 0.86 | 0.83 | -0.03 | 5.7 | 0.83 | 0.73 | -0.13 | 14.5 | 0.86 | 0.89 | 0.04 |
| NA: FUN | レ出現数 | ζ | | | | | | | | | | | | | | |
| Ho: $\sim \overline{\mathcal{F}} \vdash$ | 1接合度 | きの観測値 | | | | | | | | | | | | | | |
| $He: \sim \overline{\mathcal{F}} \square$ | 1接合度 | の予測値 | | | | | | | | | | | | | | |

Fix:各集団内の近交係数 *ハーディ・ワインベルグ平衡からの逸脱を示す(ボンフェローニ補正後,P<0.05)。

Table 2.17 3 系統および野生親魚間の分子分散分析 (AMOVA)の結果

| | | | (| | |
|---------|-----|---------|--------|---------|---|
| 変数 | df | 平方和 | 分散成分 | 分散 (%) | _ |
| 集団間 | 3 | 36.542 | 0.301 | 6.63*** | - |
| 集団内の個体間 | 52 | 219.592 | -0.018 | -0.40 | |
| 個体間 | 56 | 238.500 | 4.259 | 93.76** | |
| 書十 | 111 | 494.634 | 4.542 | | |

表中のアスタリスクは 10,000 回の permutation test で有意差が認められたことを示す (**P < 0.01; ***P < 0.001)。

Table 2.18 3 系統および野生親魚間の遺伝的分化度 (pairwise wcFst)

| 系統名 | A系統 | B系統 | C系統 | 野生 |
|------|-------|----------|-----------|-----------|
| A 系統 | _ | 0.0018** | 0.0096** | 0.0096** |
| B系統 | 0.054 | — | 0.0006*** | 0.0006*** |
| C系統 | 0.074 | 0.098 | _ | 0.0006*** |
| 野生 | 0.048 | 0.041 | 0.074 | _ |

主対角線の下側に*wcFst*を、上側にボンフェローニ補正後の*P*値を示す。 表中のアスタリスクは 10,000 回の permutaion test で有意差が認められた ことを示す(***P* < 0.01; ****P* < 0.001)。

第3章 図表・スクリプト

吉川



Fig. 3.1 解析集団を用いた主成分分析の結果。各個体の第1主成分スコア(横軸)と第2主成分スコア(縦
軸)をプロットした。祖父(A2:●)、F₁親魚(S1、S2、D1、D2:*)、F₂解析個体のうち集団1(●)、集
団 2(◆)、集団 3(■)、集団 4(+)をそれぞれプロットの色と種類を分けて表示した。破線の楕円は PIT タ グで判別した各集団のまとまりを示す。



Fig. 3.2 1,423 SNP 座を用いたトラフグの連鎖地図。横軸は染色体番号を、縦軸は連鎖地図の距離(cM)を

示し。また、連鎖地図上の水平の線は各 SNP 座の位置を示す。



Fig. 3.3 QTL 解析の結果。横軸に染色体番号、縦軸に表現型との連鎖の強さを示す対数オッズ(LOD)値を 示し、上から標準体長(a)、体重(b)、精巣重量(c)、GSI(d)の結果を示す。赤色と青色の実線はそれ ぞれ 1,000 回の permutation test の結果で有意($\alpha = 0.05$)、示唆的($\alpha = 0.68$)な水準に相当する LOD 値を示 す。



Fig. 3. 4 14番染色体上のゲノムワイド有意水準を超えた QTL が精巣重量(a)および GSI(b) に及ぼす効果。X 軸に示した AA は祖父(A2)由来のアレルをホモ接合型で持つこと、BB は祖母(B2)由来のアレルをホモ接合型で持つことを表し、AB は両者のアレルをヘテロ接合型で持つことを表す。各遺伝子型の平均値は黒丸(●)で、標準偏差を十字(+)および点線で示す。



Fig. 3.5 ゲノムワイド有意水準を超えた QTL が標準体長に及ぼす効果。(a) 14 番染色体上の QTL、(b) 21 番染色体上の QTL。X 軸に示した AA は祖父(A2) 由来のアレルをホモ接合型で持つこと、BB は祖母(B2) 由来のアレルをホモ接合型で持つことを表し、AB は両者のアレルをヘテロ接合型で持つことを表す 各遺伝子型の平均値は黒丸(●) で、標準偏差を十字(+) および点線で示す。


Fig. 3.6 ゲノムワイド有意水準を超えた QTL が体重に及ぼす効果。(a) 14 番染色体上の QTL、(b) 21 番 染色体上の QTL。X 軸に示した AA は祖父(A2) 由来のアレルをホモ接合型で持つこと、BB は祖母(B2) 由来のアレルをホモ接合型で持つことを表し、AB は両者のアレルをヘテロ接合型で持つことを表す。各遺伝 子型の平均値は黒丸(●)で、標準偏差を十字(+) および点線で示す。

(a)



Fig. 3.7 本研究で考察した精巣の発達メカニズム。野生型(wt)を(a)に、変異型(mut)を(b)に示 す。野生型では gdf9 の影響を受けてテストステロン(T)またはエストロン(E1)からエストラジオール 17-β(E2)の合成が抑制されている。変異型では gdf9 内または調節領域に生じた変異により、E2 抑制作用 が低下する。その結果、変異型を持つ早熟個体では E2 の合成量が増加して精巣重量が増大したと推察され た。また、示唆的な QTL 領域に見つかった 8 番染色体上の BMP15 による E2 合成の補強も考えらえた。

| 伸休 | カガ | | | 交配情報 | | | | | | |
|-------------|----------------------|----|-------------|------------|-----------|----|------|--|--|--|
| 44 回1 1D | クク 来 旦 | 性別 | 系統情報 | 日 44 | 左日日 | 左歩 | 体重 | | | |
| ID | 留方 | | | 日印 | 年月日 | 平町 | (kg) | | | |
| A2 | 46632 | オス | A 系統(早熟系統) | | | 2 | 1.8 | | | |
| B3 | _ | メス | B系統 | F1世代作出 | 2012/3/30 | 4 | 3.7 | | | |
| S 1 | 39947 | オス | F1集団から無作為抽出 | | | 3 | 3.3 | | | |
| S 2 | 39931 | オス | 同上 | | 2015/1/2 | 3 | 2.5 | | | |
| D1 | 39979 | メス | 同上 | F2 世1717日出 | 2015/4/7 | 3 | 2.4 | | | |
| D2 | 39983 | メス | 同上 | | | 3 | 2.8 | | | |

Table 3.1 本研究で解析用集団の作出に用いた親魚

Table 3.2 F2世代解析集団の同一環境飼育開始時における供試魚数(n)、標準体長および体重

| 集団名 | オス親 | メス親 | п | 標準体長 (cm) ^a | 体重 (g) ^a |
|------|------------|-----|-----|------------------------|---------------------|
| 集団 1 | S 1 | D1 | 120 | 16.4 ± 1.1 | 132.6 ± 23.6 |
| 集団 2 | S2 | D1 | 120 | 16.3 ± 1.0 | 134.7 ± 20.9 |
| 集団 3 | S 1 | D2 | 120 | 17.0 ± 0.8 | 145.2 ± 18.7 |
| 集団 4 | S2 | D2 | 120 | 16.0 ± 1.1 | 129.7 ± 23.0 |

a 平均值 ± 標準偏差

| 番号a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | AQ^d |
|-----|--------|-----------------------|-----|-----------|-------|--------|
| 1 | 01743 | F_2 | 2 | 4,974,384 | 92.99 | 35.32 |
| 2 | 02888 | F_2 | 1 | 4,436,680 | 93.48 | 35.42 |
| 3 | 03733 | F_2 | 1 | 4,626,430 | 93.40 | 35.40 |
| 4 | 04494 | F_2 | 1 | 5,034,848 | 93.30 | 35.37 |
| 5 | 05152 | F_2 | 1 | 4,271,040 | 92.89 | 35.29 |
| 6 | 06281 | F_2 | 1 | 4,405,334 | 93.88 | 35.46 |
| 7 | 06407 | F_2 | 2 | 4,281,558 | 93.02 | 35.28 |
| 8 | 06857 | F_2 | 2 | 4,195,428 | 93.86 | 35.47 |
| 9 | 06949 | F_2 | 2 | 5,005,592 | 93.31 | 35.36 |
| 10 | 07021 | F_2 | 2 | 4,600,788 | 93.53 | 35.40 |
| 11 | 07093 | F_2 | 2 | 4,696,360 | 93.46 | 35.39 |
| 12 | 07273 | F_2 | 2 | 5,175,242 | 93.04 | 35.32 |
| 13 | 07545 | F_2 | 1 | 4,945,404 | 93.50 | 35.41 |
| 14 | 13266 | F_2 | 2 | 4,905,462 | 93.37 | 35.40 |
| 15 | 13291 | F_2 | 1 | 4,372,706 | 93.33 | 35.38 |
| 16 | 20400 | F_2 | 1 | 4,863,872 | 93.29 | 35.37 |
| 17 | 22023 | F_2 | 1 | 4,086,600 | 93.63 | 35.41 |
| 18 | 27502 | F_2 | 1 | 4,589,576 | 93.73 | 35.43 |
| 19 | 39931 | F ₁ 親魚(S2) | 2 | 5,179,352 | 93.39 | 35.41 |
| 20 | 39947 | F ₁ 親魚(S1) | 2 | 5,272,786 | 92.99 | 35.32 |
| 21 | 39974 | F_2 | 1 | 4,428,154 | 94.07 | 35.50 |
| 22 | 39979 | F1 親魚(D1) | 2 | 5,232,058 | 93.11 | 35.34 |
| 23 | 39983 | F ₁ 親魚(D2) | 2 | 4,082,882 | 92.62 | 35.22 |
| 24 | 39986 | F_2 | 2 | 4,802,026 | 93.78 | 35.45 |
| 25 | 40060 | F_2 | 1 | 4,279,214 | 93.70 | 35.43 |
| 26 | 46564 | F_2 | 2 | 4,448,116 | 93.00 | 35.31 |
| 27 | 46632 | 祖父(A2) | 2 | 4,432,952 | 93.21 | 35.33 |
| 28 | 51310 | F_2 | 2 | 5,019,770 | 93.42 | 35.38 |
| 29 | 51377 | F_2 | 1 | 5,313,492 | 93.67 | 35.41 |
| 30 | 52213 | F_2 | 2 | 5,365,444 | 93.41 | 35.40 |

Table 3.3 GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | AQ^d | |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------|--------|--|
| 31 | 52501 | F_2 | 2 | 4,745,364 | 93.29 | 35.35 | |
| 32 | 53068 | F_2 | 2 | 4,389,562 | 92.66 | 35.23 | |
| 33 | 53249 | F_2 | 1 | 4,449,536 | 93.54 | 35.43 | |
| 34 | 53483 | F_2 | 1 | 5,295,090 | 93.74 | 35.43 | |
| 35 | 53484 | F_2 | 1 | 4,103,426 | 93.67 | 35.45 | |
| 36 | 53491 | F_2 | 2 | 5,508,906 | 93.04 | 35.32 | |
| 37 | 53493 | F_2 | 1 | 4,784,770 | 93.81 | 35.49 | |
| 38 | 53494 | F_2 | 1 | 4,934,900 | 93.62 | 35.40 | |
| 39 | 53496 | F_2 | 2 | 4,338,394 | 93.79 | 35.46 | |
| 40 | 53502 | F_2 | 2 | 4,740,282 | 93.23 | 35.38 | |
| 41 | 53504 | F_2 | 1 | 4,650,450 | 94.01 | 35.50 | |
| 42 | 53507 | F_2 | 2 | 4,844,524 | 93.47 | 35.43 | |
| 43 | 53508 | F_2 | 2 | 3,903,244 | 93.18 | 35.32 | |
| 44 | 53510 | F_2 | 1 | 4,225,988 | 93.00 | 35.30 | |
| 45 | 53512 | F_2 | 2 | 4,922,118 | 93.10 | 35.35 | |
| 46 | 53514 | F_2 | 1 | 5,181,996 | 93.89 | 35.47 | |
| 47 | 53518 | F_2 | 1 | 4,178,196 | 93.66 | 35.40 | |
| 48 | 53519 | F_2 | 2 | 4,267,624 | 92.95 | 35.31 | |
| 49 | 53528 | F_2 | 1 | 4,851,614 | 93.17 | 35.34 | |
| 50 | 53539 | F_2 | 2 | 4,235,528 | 93.31 | 35.38 | |
| 51 | 53540 | F_2 | 2 | 4,516,706 | 93.25 | 35.39 | |
| 52 | 53542 | F_2 | 1 | 5,057,184 | 93.61 | 35.41 | |
| 53 | 53558 | F_2 | 1 | 4,714,414 | 94.10 | 35.51 | |
| 54 | 53561 | F_2 | 1 | 4,329,074 | 94.23 | 35.54 | |
| 55 | 53563 | F_2 | 1 | 4,504,598 | 93.95 | 35.47 | |
| 56 | 53571 | F_2 | 1 | 4,179,400 | 93.88 | 35.47 | |
| 57 | 53576 | F_2 | 2 | 5,103,568 | 93.68 | 35.47 | |
| 58 | 53584 | F_2 | 1 | 4,937,672 | 93.57 | 35.42 | |
| 59 | 53594 | F_2 | 2 | 5,196,906 | 93.29 | 35.35 | |
| 60 | 53611 | F_2 | 1 | 5,004,674 | 93.48 | 35.41 | |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30 ^c | $\mathbf{A}\mathbf{Q}^{\mathrm{d}}$ |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------------------|-------------------------------------|
| 61 | 53612 | F_2 | 2 | 4,677,966 | 93.56 | 35.41 |
| 62 | 53614 | F_2 | 1 | 4,041,784 | 92.61 | 35.22 |
| 63 | 53628 | F_2 | 1 | 4,076,620 | 93.68 | 35.47 |
| 64 | 53639 | F_2 | 2 | 5,527,850 | 93.25 | 35.38 |
| 65 | 53641 | F_2 | 1 | 4,442,602 | 94.00 | 35.50 |
| 66 | 53644 | F_2 | 2 | 5,680,832 | 92.95 | 35.31 |
| 67 | 53654 | F_2 | 2 | 4,734,460 | 93.54 | 35.40 |
| 68 | 53660 | F_2 | 2 | 5,215,764 | 93.16 | 35.35 |
| 69 | 53664 | F_2 | 2 | 3,691,872 | 92.21 | 35.13 |
| 70 | 53665 | F_2 | 2 | 4,497,824 | 93.19 | 35.37 |
| 71 | 53667 | F_2 | 1 | 4,331,524 | 93.06 | 35.32 |
| 72 | 53668 | F_2 | 2 | 5,061,044 | 92.99 | 35.31 |
| 73 | 53669 | F_2 | 2 | 3,634,778 | 93.41 | 35.38 |
| 74 | 53674 | F_2 | 2 | 5,195,048 | 93.03 | 35.32 |
| 75 | 53678 | F_2 | 2 | 5,130,052 | 92.95 | 35.31 |
| 76 | 56881 | F_2 | 2 | 5,834,654 | 92.96 | 35.30 |
| 77 | 56909 | F_2 | 1 | 4,065,980 | 93.22 | 35.34 |
| 78 | 56921 | F_2 | 2 | 4,578,148 | 92.72 | 35.25 |
| 79 | 56928 | F_2 | 1 | 5,215,274 | 93.36 | 35.38 |
| 80 | 56935 | F_2 | 1 | 4,137,780 | 94.35 | 35.57 |
| 81 | 56996 | F_2 | 2 | 4,453,306 | 94.03 | 35.51 |
| 82 | 57001 | F_2 | 2 | 5,292,288 | 93.21 | 35.36 |
| 83 | 57030 | F_2 | 2 | 4,895,282 | 93.48 | 35.43 |
| 84 | 57045 | F_2 | 1 | 5,075,748 | 93.68 | 35.45 |
| 85 | 57066 | F_2 | 2 | 4,996,722 | 93.32 | 35.40 |
| 86 | 57078 | F_2 | 1 | 4,063,844 | 92.71 | 35.23 |
| 87 | 57084 | F_2 | 1 | 4,110,398 | 93.78 | 35.49 |
| 88 | 57220 | F_2 | 1 | 4,611,494 | 93.60 | 35.44 |
| 89 | 57245 | F_2 | 2 | 3,884,670 | 92.50 | 35.18 |
| 90 | 57271 | F_2 | 1 | 4,885,066 | 93.29 | 35.34 |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

・クオリティスコア Q30 (エラー率 0.1%) 以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | AQ^d | |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------|--------|--|
| 91 | 57272 | F_2 | 1 | 4,299,242 | 93.07 | 35.30 | |
| 92 | 57336 | F_2 | 2 | 3,561,340 | 93.27 | 35.39 | |
| 93 | 57342 | F_2 | 1 | 4,925,228 | 93.46 | 35.41 | |
| 94 | 57410 | F_2 | 1 | 4,862,136 | 93.24 | 35.36 | |
| 95 | 57517 | F_2 | 2 | 5,078,156 | 93.26 | 35.37 | |
| 96 | 57554 | F_2 | 2 | 4,739,834 | 93.30 | 35.39 | |
| 97 | 57641 | F_2 | 1 | 4,124,170 | 93.44 | 35.39 | |
| 98 | 57683 | F_2 | 2 | 4,448,122 | 92.53 | 35.21 | |
| 99 | 57707 | F_2 | 2 | 4,340,690 | 93.21 | 35.34 | |
| 100 | 57736 | F_2 | 2 | 4,543,362 | 93.45 | 35.39 | |
| 101 | 57778 | F_2 | 2 | 5,027,970 | 93.19 | 35.37 | |
| 102 | 57884 | F_2 | 1 | 5,193,340 | 93.51 | 35.42 | |
| 103 | 57885 | F_2 | 2 | 4,860,622 | 93.57 | 35.45 | |
| 104 | 57916 | F_2 | 1 | 5,256,952 | 93.27 | 35.37 | |
| 105 | 57925 | F_2 | 1 | 4,458,548 | 93.59 | 35.40 | |
| 106 | 58028 | F_2 | 2 | 3,857,410 | 92.85 | 35.28 | |
| 107 | 58069 | F_2 | 1 | 4,529,342 | 93.50 | 35.42 | |
| 108 | 58131 | F_2 | 1 | 4,968,414 | 93.70 | 35.43 | |
| 109 | 58226 | F_2 | 2 | 5,421,502 | 93.68 | 35.44 | |
| 110 | 58267 | F_2 | 2 | 3,995,676 | 92.78 | 35.26 | |
| 111 | 58303 | F_2 | 2 | 5,062,910 | 92.91 | 35.30 | |
| 112 | 58405 | F_2 | 1 | 5,281,556 | 93.65 | 35.44 | |
| 113 | 58409 | F_2 | 1 | 4,002,670 | 93.31 | 35.39 | |
| 114 | 58456 | F_2 | 2 | 5,431,590 | 93.30 | 35.35 | |
| 115 | 58513 | F_2 | 1 | 5,060,186 | 93.39 | 35.39 | |
| 116 | 58554 | F_2 | 2 | 5,474,736 | 93.33 | 35.36 | |
| 117 | 58606 | F_2 | 1 | 5,031,788 | 93.76 | 35.47 | |
| 118 | 58638 | F_2 | 2 | 4,891,166 | 93.68 | 35.44 | |
| 119 | 58642 | F_2 | 2 | 4,257,544 | 93.07 | 35.35 | |
| 120 | 58752 | F_2 | 2 | 5,270,686 | 93.65 | 35.46 | |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | $\mathbf{A}\mathbf{Q}^{\mathrm{d}}$ |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------|-------------------------------------|
| 121 | 58771 | F_2 | 1 | 4,134,802 | 93.87 | 35.46 |
| 122 | 58815 | F_2 | 2 | 4,777,360 | 93.44 | 35.43 |
| 123 | 58910 | F_2 | 2 | 5,158,232 | 93.24 | 35.38 |
| 124 | 59180 | F_2 | 1 | 4,403,296 | 94.08 | 35.51 |
| 125 | 59196 | F_2 | 1 | 4,891,260 | 93.52 | 35.42 |
| 126 | 59257 | F_2 | 1 | 4,585,724 | 93.86 | 35.50 |
| 127 | 59300 | F_2 | 2 | 4,877,856 | 93.32 | 35.35 |
| 128 | 59323 | F_2 | 1 | 5,252,664 | 93.89 | 35.50 |
| 129 | 59349 | F_2 | 1 | 4,678,598 | 93.88 | 35.47 |
| 130 | 59411 | F_2 | 2 | 4,756,854 | 93.43 | 35.38 |
| 131 | 70988 | F_2 | 1 | 4,792,960 | 93.14 | 35.31 |
| 132 | 73272 | F_2 | 1 | 4,688,556 | 93.59 | 35.44 |
| 133 | 74699 | F_2 | 1 | 4,254,326 | 93.71 | 35.43 |
| 134 | 77044 | F_2 | 2 | 4,883,426 | 93.12 | 35.32 |
| 135 | 77276 | F_2 | 1 | 4,806,954 | 93.58 | 35.40 |
| 136 | 77525 | F_2 | 2 | 5,126,286 | 93.50 | 35.43 |
| 137 | 77672 | F_2 | 1 | 4,532,342 | 93.57 | 35.44 |
| 138 | 77931 | F_2 | 1 | 4,548,822 | 93.41 | 35.38 |
| 139 | 78008 | F_2 | 2 | 3,989,108 | 92.74 | 35.28 |
| 140 | 78271 | F_2 | 1 | 4,741,212 | 92.90 | 35.29 |
| 141 | 78329 | F_2 | 2 | 4,638,296 | 93.08 | 35.32 |
| 142 | 78725 | F_2 | 1 | 4,369,356 | 93.31 | 35.34 |
| 143 | 78997 | F_2 | 2 | 4,798,080 | 93.35 | 35.35 |
| 144 | 79156 | F_2 | 2 | 5,244,356 | 93.24 | 35.37 |
| 145 | 79259 | F_2 | 2 | 5,406,482 | 92.99 | 35.32 |
| 146 | 79548 | F_2 | 1 | 4,473,704 | 93.13 | 35.32 |
| 147 | 79642 | F_2 | 1 | 4,836,260 | 93.88 | 35.49 |
| 148 | 79667 | F_2 | 2 | 4,816,138 | 93.68 | 35.47 |
| 149 | 80119 | F_2 | 1 | 4,259,836 | 93.24 | 35.35 |
| 150 | 80379 | F_2 | 1 | 5,357,142 | 93.72 | 35.42 |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | $\mathbf{A}\mathbf{Q}^{\mathrm{d}}$ |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------|-------------------------------------|
| 151 | 80387 | F_2 | 1 | 4,356,350 | 94.00 | 35.49 |
| 152 | 80557 | F_2 | 1 | 4,784,802 | 93.52 | 35.42 |
| 153 | 80644 | F_2 | 2 | 4,683,788 | 93.82 | 35.47 |
| 154 | 80650 | F_2 | 1 | 4,434,724 | 93.70 | 35.46 |
| 155 | 80677 | F_2 | 1 | 5,004,280 | 93.25 | 35.36 |
| 156 | 80703 | F_2 | 2 | 4,409,766 | 93.83 | 35.47 |
| 157 | 80730 | F_2 | 2 | 4,973,938 | 93.43 | 35.38 |
| 158 | 80757 | F_2 | 1 | 4,765,872 | 93.78 | 35.44 |
| 159 | 80772 | F_2 | 1 | 4,597,342 | 94.28 | 35.54 |
| 160 | 80787 | F_2 | 2 | 4,696,494 | 93.58 | 35.40 |
| 161 | 80836 | F_2 | 1 | 3,598,426 | 93.11 | 35.33 |
| 162 | 80986 | F_2 | 2 | 4,903,090 | 93.63 | 35.43 |
| 163 | 81013 | F_2 | 1 | 4,884,986 | 92.80 | 35.27 |
| 164 | 81041 | F_2 | 2 | 4,816,624 | 93.25 | 35.38 |
| 165 | 81169 | F_2 | 1 | 4,506,670 | 93.67 | 35.46 |
| 166 | 81184 | F_2 | 1 | 4,025,530 | 93.36 | 35.39 |
| 167 | 81257 | F_2 | 1 | 4,742,464 | 94.22 | 35.53 |
| 168 | 81312 | F_2 | 2 | 4,590,072 | 93.76 | 35.45 |
| 169 | 81406 | F_2 | 1 | 4,338,766 | 93.63 | 35.40 |
| 170 | 81408 | F_2 | 1 | 4,696,162 | 93.24 | 35.35 |
| 171 | 81528 | F_2 | 2 | 5,267,310 | 93.10 | 35.31 |
| 172 | 81541 | F_2 | 2 | 4,626,982 | 93.57 | 35.45 |
| 173 | 81618 | F_2 | 1 | 4,506,034 | 93.72 | 35.42 |
| 174 | 81623 | F_2 | 1 | 4,623,966 | 94.10 | 35.55 |
| 175 | 81669 | F_2 | 2 | 5,206,824 | 93.30 | 35.38 |
| 176 | 81781 | F_2 | 1 | 4,616,152 | 93.97 | 35.53 |
| 177 | 81797 | F_2 | 1 | 5,088,936 | 93.70 | 35.42 |
| 178 | 81984 | F_2 | 2 | 3,781,690 | 92.90 | 35.29 |
| 179 | 82048 | F_2 | 2 | 4,916,644 | 93.94 | 35.49 |
| 180 | 82064 | F_2 | 1 | 4,864,706 | 93.69 | 35.46 |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

| 番号 ^a | サンプル名り | 世代 | レーン | リード数 | %Q30° | AQ^d |
|-----------------|--------|-------|-----|-----------|-------|--------|
| 181 | 82081 | F_2 | 1 | 5,533,906 | 93.77 | 35.44 |
| 182 | 82125 | F_2 | 2 | 4,980,372 | 92.56 | 35.23 |
| 183 | 82206 | F_2 | 1 | 4,025,056 | 93.28 | 35.37 |
| 184 | 82216 | F_2 | 1 | 5,008,236 | 93.79 | 35.44 |
| 185 | 82218 | F_2 | 2 | 4,183,016 | 93.47 | 35.44 |
| 186 | 82231 | F_2 | 1 | 4,666,442 | 93.33 | 35.38 |
| 187 | 82273 | F_2 | 2 | 5,167,640 | 93.41 | 35.37 |
| 188 | 82305 | F_2 | 1 | 5,066,284 | 93.82 | 35.44 |
| 189 | 82397 | F_2 | 1 | 3,928,084 | 93.17 | 35.33 |
| 190 | 82450 | F_2 | 2 | 4,272,942 | 93.28 | 35.35 |
| 191 | 82466 | F_2 | 2 | 4,864,452 | 93.19 | 35.36 |
| 192 | 82490 | F_2 | 1 | 5,089,090 | 93.25 | 35.36 |
| 193 | 82491 | F_2 | 2 | 5,086,012 | 92.73 | 35.27 |
| 194 | 82502 | F_2 | 2 | 4,690,370 | 92.80 | 35.26 |
| 195 | 87604 | F_2 | 1 | 3,373,634 | 92.94 | 35.27 |
| 196 | 95011 | F_2 | 2 | 4,582,166 | 93.60 | 35.41 |
| 197 | 97523 | F_2 | 2 | 4,645,444 | 92.72 | 35.27 |
| 198 | 98185 | F_2 | 1 | 4,894,246 | 93.38 | 35.38 |
| 平均 | | | | 4,692,747 | 93.40 | 35.39 |

Table 3.3 (続き) GRAS-Di 法により得られた各個体のリード数およびクオリティスコア

^b「サンプル名」行はジェノタイピングで用いたスクリプト中の「SampleNames.txt」と一致

。クオリティスコア Q30(エラー率 0.1%)以上でベースコールされた塩基の割合

^d クオリティスコアの平均

Table 3.4 QTL 解析に供試した F₂集団の表現型

| | 集 | | 標準体長 | 体重 | 精巣重量 | | | | 集 | | 標準体長 | 体重 | 精巣重量 | |
|-------|---|-----|------|------|-------|------|---|-------|---|-----|------|------|-------|-----|
| タグ# | 寸 | レーン | (cm) | (g) | (g) | GSI | _ | タグ# | Ŧ | レーン | (cm) | (g) | (g) | GSI |
| 01743 | 2 | 1 | 36.6 | 1294 | 34.7 | 2.7 | | 53542 | 2 | 2 | 34.3 | 1150 | 20.1 | 1.7 |
| 02888 | 1 | 2 | 34 | 1192 | 16 | 1.3 | | 53558 | 2 | 2 | 32.5 | 1064 | 7.7 | 0.7 |
| 03733 | 4 | 2 | 35.8 | 1326 | 87.2 | 6.6 | | 53561 | 1 | 2 | 32 | 1014 | 51.9 | 5.1 |
| 04494 | 4 | 2 | 33.5 | 1076 | 36.5 | 3.4 | | 53563 | 3 | 2 | 33.6 | 1114 | 81.7 | 7.3 |
| 05152 | 4 | 2 | 32.1 | 1012 | 5.3 | 0.5 | | 53571 | 4 | 2 | 34.3 | 1222 | 73.2 | 6 |
| 06281 | 4 | 2 | 33.5 | 1020 | 11.4 | 1.1 | | 53576 | 1 | 1 | 37 | 1514 | 136.9 | 9 |
| 06407 | 1 | 1 | 32 | 870 | 12.3 | 1.4 | | 53584 | 1 | 2 | 34.3 | 1090 | 39.3 | 3.6 |
| 06857 | 4 | 1 | 28.8 | 712 | 4.4 | 0.6 | | 53594 | 3 | 1 | 29.3 | 822 | 34.6 | 4.2 |
| 06949 | 2 | 1 | 28.6 | 606 | 3.6 | 0.6 | | 53611 | 1 | 2 | 33.5 | 1186 | 41 | 3.5 |
| 07021 | 2 | 1 | 34.4 | 1146 | 13.2 | 1.2 | | 53612 | 1 | 1 | 28.6 | 694 | 22.2 | 3.2 |
| 07093 | 1 | 1 | 35.8 | 1410 | 111.5 | 7.9 | | 53614 | 3 | 2 | 33.7 | 1066 | 23.7 | 2.2 |
| 07273 | 3 | 1 | 32 | 914 | 14.6 | 1.6 | | 53628 | 3 | 2 | 35.5 | 1202 | 42.5 | 3.5 |
| 07545 | 1 | 2 | 33.2 | 1036 | 67.2 | 6.5 | | 53639 | 3 | 1 | 34.6 | 1110 | 6.8 | 0.6 |
| 13266 | 1 | 1 | 34.1 | 1206 | 95.9 | 8 | | 53641 | 3 | 2 | 32 | 898 | 19.8 | 2.2 |
| 13291 | 2 | 2 | 33.5 | 1142 | 64.5 | 5.6 | | 53644 | 1 | 1 | 30.8 | 802 | 5 | 0.6 |
| 20400 | 3 | 2 | 31.9 | 980 | 59.4 | 6.1 | | 53654 | 3 | 1 | 36.4 | 1392 | 85 | 6.1 |
| 22023 | 1 | 2 | 33.6 | 1260 | 146.9 | 11.7 | | 53660 | 2 | 1 | 33.4 | 1236 | 77.4 | 6.3 |
| 27502 | 1 | 2 | 33 | 1008 | 76.3 | 7.6 | | 53664 | 2 | 1 | 38.9 | 1628 | 117.3 | 7.2 |
| 39974 | 1 | 2 | 35.9 | 1226 | 28.2 | 2.3 | | 53665 | 3 | 1 | 29.3 | 732 | 8.6 | 1.2 |
| 39986 | 2 | 1 | 31.2 | 880 | 15.2 | 1.7 | | 53667 | 3 | 2 | 34.5 | 1090 | 67.4 | 6.2 |
| 40060 | 1 | 2 | 31.6 | 1056 | 68.2 | 6.5 | | 53668 | 2 | 1 | 35.3 | 1296 | 27.1 | 2.1 |
| 46564 | 2 | 1 | 33.5 | 1224 | 54.6 | 4.5 | | 53669 | 4 | 1 | 29 | 734 | 5.1 | 0.7 |
| 51310 | 4 | 1 | 28.9 | 758 | 8.3 | 1.1 | | 53674 | 1 | 1 | 36.7 | 1454 | 104.9 | 7.2 |
| 51377 | 3 | 2 | 34.6 | 1158 | 68.1 | 5.9 | | 53678 | 2 | 1 | 35.6 | 1326 | 82.8 | 6.2 |
| 52213 | 2 | 1 | 34.8 | 1252 | 30.3 | 2.4 | | 56881 | 3 | 1 | 33.9 | 1134 | 81.2 | 7.2 |
| 52501 | 4 | 1 | 32.8 | 1036 | 11.4 | 1.1 | | 56909 | 3 | 2 | 30.9 | 930 | 47.4 | 5.1 |
| 53068 | 4 | 1 | 30.5 | 832 | 7.1 | 0.9 | | 56921 | 1 | 1 | 35.5 | 1216 | 20 | 1.6 |
| 53249 | 4 | 2 | 32.7 | 976 | 9.3 | 1 | | 56928 | 4 | 2 | 35.2 | 1274 | 65.5 | 5.1 |
| 53483 | 1 | 2 | 34.9 | 1204 | 92.4 | 7.7 | | 56935 | 2 | 2 | 33.6 | 1130 | 80.6 | 7.1 |
| 53484 | 2 | 2 | 34.2 | 1086 | 5.5 | 0.5 | | 56996 | 3 | 1 | 34.9 | 1358 | 115 | 8.5 |
| 53491 | 3 | 1 | 34.9 | 1284 | 77.6 | 6 | | 57001 | 1 | 1 | 35.9 | 1288 | 21.4 | 1.7 |
| 53493 | 2 | 2 | 36.3 | 1424 | 28.6 | 2 | | 57030 | 4 | 1 | 33 | 998 | 35 | 3.5 |
| 53494 | 1 | 2 | 36.2 | 1232 | 31.3 | 2.5 | | 57045 | 4 | 2 | 34.3 | 1132 | 43.7 | 3.9 |
| 53496 | 3 | 1 | 31.7 | 864 | 5.4 | 0.6 | | 57066 | 1 | 1 | 35.8 | 1236 | 53.2 | 4.3 |
| 53502 | 1 | 1 | 36.6 | 1316 | 129.8 | 9.9 | | 57078 | 4 | 2 | 32 | 998 | 5.5 | 0.6 |
| 53504 | 3 | 2 | 32.5 | 1050 | 84.7 | 8.1 | | 57084 | 4 | 2 | 34.9 | 1148 | 27.9 | 2.4 |
| 53507 | 1 | 1 | 37.3 | 1560 | 157.9 | 10.1 | | 57220 | 4 | 2 | 33.2 | 954 | 7.5 | 0.8 |
| 53508 | 3 | 1 | 29.3 | 680 | 2.1 | 0.3 | | 57245 | 2 | 1 | 37.2 | 1518 | 49.2 | 3.2 |
| 53510 | 2 | 2 | 32 | 1010 | 6.3 | 0.6 | | 57271 | 3 | 2 | 35.2 | 1284 | 107.5 | 8.4 |
| 53512 | 2 | 1 | 34.4 | 1314 | 39 | 3 | | 57272 | 4 | 2 | 34.4 | 1192 | 13.4 | 1.1 |
| 53514 | 1 | 2 | 34.3 | 1206 | 103.8 | 8.6 | | 57336 | 3 | 1 | 35 | 1280 | 56 | 4.4 |
| 53518 | 2 | 2 | 32.2 | 904 | 15.9 | 1.8 | | 57342 | 4 | 2 | 34.7 | 1282 | 72.1 | 5.6 |
| 53519 | 2 | 1 | 34.7 | 1532 | 104.6 | 6.8 | | 57410 | 3 | 2 | 32.7 | 1066 | 59.7 | 5.6 |
| 53528 | 1 | 2 | 32 | 946 | 12.7 | 1.3 | | 57517 | 2 | 1 | 34.2 | 1288 | 96.7 | 7.5 |
| 53539 | 2 | 1 | 37.2 | 1436 | 94.1 | 6.6 | | 57554 | 3 | 1 | 36 | 1432 | 125.7 | 8.8 |
| 53540 | 3 | 1 | 33.5 | 1068 | 66.1 | 6.2 | | 57641 | 4 | 2 | 34.7 | 1174 | 20.1 | 1.7 |

Table 3.4(続き) QTL 解析に供試した F₂集団の表現型

| | 集 | | 標準体長 | 体重 | 精巣重量 | | | 集 | | 標準体長 | 体重 | 精巣重量 | |
|-------|---|-----|------|------|-------|------|---------|-----|-----|------|------|-------|-----|
| 97# | 寸 | レージ | (cm) | (g) | (g) | GSI | 97# | 1 | レーシ | (cm) | (g) | (g) | GSI |
| 57683 | 4 | 1 | 34 | 1268 | 72.6 | 5.7 | 79156 | 54 | 1 | 29.9 | 1014 | 24.3 | 2.4 |
| 57707 | 4 | 1 | 32.5 | 960 | 36.7 | 3.8 | 79259 |) 4 | 1 | 34.8 | 1258 | 24.3 | 1.9 |
| 57736 | 1 | 1 | 36.4 | 1334 | 69.7 | 5.2 | 79548 | 3 3 | 2 | 31.7 | 940 | 42.9 | 4.6 |
| 57778 | 4 | 1 | 35.7 | 1150 | 33 | 2.9 | 79642 | 2 3 | 2 | 33 | 1082 | 57.5 | 5.3 |
| 57884 | 1 | 2 | 34.5 | 1226 | 39.9 | 3.3 | 79667 | 2 | 1 | 37.2 | 1344 | 32.8 | 2.4 |
| 57885 | 4 | 1 | 30.6 | 872 | 33.7 | 3.9 | 80119 |) 1 | 2 | 34.4 | 1006 | 21.3 | 2.1 |
| 57916 | 3 | 2 | 34.6 | 1138 | 47.2 | 4.1 | 80379 |) 3 | 2 | 34 | 1092 | 51.3 | 4.7 |
| 57925 | 4 | 2 | 35.2 | 1414 | 58.2 | 4.1 | 80387 | 3 | 2 | 33.1 | 1100 | 24.1 | 2.2 |
| 58028 | 1 | 1 | 36 | 1456 | 95.8 | 6.6 | 80557 | 2 | 2 | 33.2 | 1244 | 35.1 | 2.8 |
| 58069 | 4 | 2 | 33.7 | 1246 | 63 | 5.1 | 80644 | 4 3 | 1 | 30.6 | 888 | 9 | 1 |
| 58131 | 4 | 2 | 30.4 | 892 | 2.8 | 0.3 | 80650 |) 3 | 2 | 34.3 | 1066 | 70.9 | 6.7 |
| 58226 | 4 | 1 | 37.2 | 1522 | 43.2 | 2.8 | 80677 | 7 1 | 2 | 32.8 | 942 | 10.7 | 1.1 |
| 58267 | 4 | 1 | 30.6 | 830 | 11.2 | 1.3 | 80703 | 3 2 | 1 | 36.9 | 1478 | 72.2 | 4.9 |
| 58303 | 1 | 1 | 35.3 | 1106 | 0.4 | 0.04 | 80730 |) 3 | 1 | 28.8 | 668 | 4.3 | 0.6 |
| 58405 | 4 | 2 | 32.7 | 994 | 16.8 | 1.7 | 80757 | 3 | 2 | 34 | 1062 | 44.5 | 4.2 |
| 58409 | 3 | 2 | 35.4 | 1274 | 131.1 | 10.3 | 80772 | 2 2 | 2 | 33.8 | 1096 | 6.9 | 0.6 |
| 58456 | 4 | 1 | 30.4 | 708 | 3.5 | 0.5 | 80787 | 7 1 | 1 | 30.9 | 822 | 4.6 | 0.6 |
| 58513 | 1 | 2 | 33.4 | 1020 | 27.4 | 2.7 | 80836 | 53 | 2 | 33.7 | 1158 | 45.5 | 3.9 |
| 58554 | 2 | 1 | 32.7 | 932 | 35.1 | 3.8 | 80986 | 5 1 | 1 | 33.4 | 1090 | 12.4 | 1.1 |
| 58606 | 4 | 2 | 33.5 | 1166 | 64.8 | 5.6 | 81013 | 3 3 | 2 | 33.6 | 1192 | 75.3 | 6.3 |
| 58638 | 4 | 1 | 37.8 | 1544 | 45.6 | 3 | 81041 | 2 | 1 | 34 | 1208 | 15.9 | 1.3 |
| 58642 | 1 | 1 | 30.7 | 764 | 4.3 | 0.6 | 81169 |) 1 | 2 | 31.9 | 908 | 6.6 | 0.7 |
| 58752 | 4 | 1 | 33.7 | 1100 | 17.2 | 1.6 | 81184 | 4 3 | 2 | 33 | 1182 | 114.3 | 9.7 |
| 58771 | 2 | 2 | 35.6 | 1318 | 28.1 | 2.1 | 81257 | 2 | 2 | 34 | 1084 | 79.8 | 7.4 |
| 58815 | 4 | 1 | 29.4 | 748 | 3.4 | 0.5 | 81312 | 2 3 | 1 | 34.5 | 1096 | 60.1 | 5.5 |
| 58910 | 1 | 1 | 37.3 | 1316 | 64.5 | 4.9 | 81406 | 5 3 | 2 | 33 | 1138 | 43.4 | 3.8 |
| 59180 | 4 | 2 | 35.3 | 1126 | 23.3 | 2.1 | 81408 | 3 2 | 2 | 35.4 | 1302 | 101.8 | 7.8 |
| 59196 | 1 | 2 | 32.5 | 996 | 9.5 | 1 | 81528 | 3 3 | 1 | 32 | 970 | 23.9 | 2.5 |
| 59257 | 1 | 2 | 31.3 | 1028 | 41.1 | 4 | 81541 | 1 | 1 | 32.4 | 1200 | 48.2 | 4 |
| 59300 | 4 | 1 | 25.5 | 490 | 1.6 | 0.3 | 81618 | 3 3 | 2 | 32.1 | 1042 | 28.8 | 2.8 |
| 59323 | 4 | 2 | 33 | 1080 | 49.9 | 4.6 | 81623 | 3 3 | 2 | 31.7 | 860 | 21.5 | 2.5 |
| 59349 | 3 | 2 | 33.6 | 1064 | 50.4 | 4.7 | 81669 |) 2 | 1 | 36.2 | 1344 | 93.3 | 6.9 |
| 59411 | 4 | 1 | 30.6 | 914 | 2.8 | 0.3 | 81781 | 4 | 2 | 34 | 1146 | 18.7 | 1.6 |
| 70988 | 4 | 2 | 33 | 1138 | 60.8 | 5.3 | 81797 | 7 3 | 2 | 34.5 | 1142 | 64.7 | 5.7 |
| 73272 | 4 | 2 | 34.5 | 1210 | 60.9 | 5 | 81984 | 4 2 | 1 | 35.8 | 1368 | 91.2 | 6.7 |
| 74699 | 3 | 2 | 32.7 | 1112 | 70.1 | 6.3 | 82048 | 8 1 | 1 | 33.5 | 1212 | 81.4 | 6.7 |
| 77044 | 4 | 1 | 29.2 | 614 | 1.2 | 0.2 | 82064 | 4 3 | 2 | 34.4 | 1140 | 24.8 | 2.2 |
| 77276 | 4 | 2 | 31.5 | 1066 | 5.7 | 0.5 | 82081 | 2 | 2 | 33.4 | 1106 | 56.8 | 5.1 |
| 77525 | 4 | 1 | 31.5 | 896 | 4.4 | 0.5 | 82125 | 5 3 | 1 | 32.3 | 978 | 69.8 | 7.1 |
| 77672 | 4 | 2 | 33.5 | 1104 | 24.4 | 2.2 | 82206 | 5 2 | 2 | 33.6 | 1160 | 58.5 | 5 |
| 77931 | 4 | 2 | 32.4 | 896 | 4.2 | 0.5 | 82216 | 5 1 | 2 | 32.3 | 966 | 55.6 | 5.8 |
| 78008 | 4 | 1 | 30.5 | 798 | 3.3 | 0.4 | 82218 | 3 1 | 1 | 30 | 758 | 3.5 | 0.5 |
| 78271 | 4 | 2 | 33.9 | 1286 | 36 | 2.8 | 82231 | 1 | 2 | 32.9 | 1010 | 4.6 | 0.5 |
| 78329 | 4 | 1 | 35.2 | 1276 | 72.3 | 5.7 | 82273 | 3 2 | 1 | 30.7 | 822 | 11.8 | 1.4 |
| 78725 | 4 | 2 | 36.8 | 1532 | 110 | 7.2 | 82305 | 5 3 | 2 | 34.2 | 1100 | 28.5 | 2.6 |
| 78997 | 4 | 1 | 28.9 | 706 | 2.7 | 0.4 | 82397 | 3 | 2 | 31.7 | 944 | 39.5 | 4.2 |

Table 3.4(続き) QTL 解析に供試した F₂集団の表現型

| | 集 | | 標準体長 | 体重 | 精巣重量 | |
|--------------|---|-----|------|------|------|-----|
| 9 <i>7</i> # | 4 | レーン | (cm) | (g) | (g) | GSI |
| 82450 | 3 | 1 | 33.5 | 1236 | 56.5 | 4.6 |
| 82466 | 2 | 1 | 33 | 1058 | 67.6 | 6.4 |
| 82490 | 2 | 2 | 32.4 | 880 | 18.7 | 2.1 |
| 82491 | 1 | 1 | 36.1 | 1398 | 61.9 | 4.4 |
| 82502 | 2 | 1 | 31.2 | 806 | 13.8 | 1.7 |
| 87604 | 4 | 2 | 31.4 | 982 | 43.1 | 4.4 |
| 95011 | 4 | 1 | 35.3 | 1352 | 78 | 5.8 |
| 97523 | 2 | 1 | 36 | 1358 | 49.1 | 3.6 |
| 98185 | 2 | 2 | 35.2 | 1144 | 7.4 | 0.6 |

Table 3.5 QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| No. | 染色体 | | | 染色体 | | | 染色体 | CND Ø |
|-----|-----|-----------|-----|-----|------------|-----|-----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 1 | 1 | 167394_A | 46 | 1 | 6026331_A | 91 | 1 | 17092091_G |
| 2 | 1 | 456654_C | 47 | 1 | 6077217_C | 92 | 1 | 17115207_C |
| 3 | 1 | 503538_T | 48 | 1 | 6077261_T | 93 | 1 | 17142621_T |
| 4 | 1 | 503561_T | 49 | 1 | 6090817_C | 94 | 1 | 17572124_G |
| 5 | 1 | 583696_C | 50 | 1 | 6137883_C | 95 | 1 | 17780382_T |
| 6 | 1 | 583747_A | 51 | 1 | 6251551_A | 96 | 1 | 18072354_T |
| 7 | 1 | 732383_C | 52 | 1 | 6351008_G | 97 | 1 | 18147872_C |
| 8 | 1 | 828185_C | 53 | 1 | 6363928_A | 98 | 1 | 18977781_A |
| 9 | 1 | 828188_G | 54 | 1 | 6388578_G | 99 | 1 | 19475434_T |
| 10 | 1 | 1537780_T | 55 | 1 | 6427944_T | 100 | 1 | 19939111_G |
| 11 | 1 | 1538409_G | 56 | 1 | 6607914_C | 101 | 1 | 20481250_G |
| 12 | 1 | 1542269_C | 57 | 1 | 7346471_A | 102 | 1 | 20791639_A |
| 13 | 1 | 1542337_G | 58 | 1 | 7522675_A | 103 | 1 | 20916904_C |
| 14 | 1 | 1599096_T | 59 | 1 | 7784882_T | 104 | 1 | 21477264_A |
| 15 | 1 | 1789905_G | 60 | 1 | 8160070_A | 105 | 1 | 21477272_C |
| 16 | 1 | 1890742_A | 61 | 1 | 8185833_C | 106 | 1 | 21519106_A |
| 17 | 1 | 2171704_A | 62 | 1 | 8869309_C | 107 | 1 | 21519150_C |
| 18 | 1 | 2224147_A | 63 | 1 | 9263695_G | 108 | 1 | 21743051_A |
| 19 | 1 | 2311686_A | 64 | 1 | 9357725_C | 109 | 1 | 21743056_T |
| 20 | 1 | 2481631_C | 65 | 1 | 9796456_A | 110 | 1 | 21743084_T |
| 21 | 1 | 2611034_G | 66 | 1 | 9796547_G | 111 | 1 | 21743170_A |
| 22 | 1 | 2664508_C | 67 | 1 | 10219497_T | 112 | 1 | 22030916_T |
| 23 | 1 | 2664553_C | 68 | 1 | 10898730_T | 113 | 1 | 22069338_A |
| 24 | 1 | 2823980_A | 69 | 1 | 11329482_A | 114 | 1 | 22069499_T |
| 25 | 1 | 3162675_C | 70 | 1 | 11445468_G | 115 | 1 | 22141679_T |
| 26 | 1 | 3162721_A | 71 | 1 | 11520665_G | 116 | 1 | 22807065_T |
| 27 | 1 | 3229465_C | 72 | 1 | 12410225_C | 117 | 1 | 22900548_A |
| 28 | 1 | 3241278_C | 73 | 1 | 12410297_T | 118 | 2 | 118440_G |
| 29 | 1 | 3275027_C | 74 | 1 | 12788686_T | 119 | 2 | 676695_C |
| 30 | 1 | 3533023_A | 75 | 1 | 12977491_A | 120 | 2 | 1014815_G |
| 31 | 1 | 3607977_G | 76 | 1 | 13711504_A | 121 | 2 | 1663514_A |
| 32 | 1 | 3637275_T | 77 | 1 | 14146602_G | 122 | 2 | 1703156_T |
| 33 | 1 | 3845489_C | 78 | 1 | 14466327_C | 123 | 2 | 1805383_C |
| 34 | 1 | 4073439_C | 79 | 1 | 14749455_C | 124 | 2 | 1805396_T |
| 35 | 1 | 4073455_T | 80 | 1 | 14766830_G | 125 | 2 | 1805472_C |
| 36 | 1 | 4098855_T | 81 | 1 | 14769864_A | 126 | 2 | 1928964_C |
| 37 | 1 | 4125173_T | 82 | 1 | 14769990_C | 127 | 2 | 1929013_A |
| 38 | 1 | 4288170_A | 83 | 1 | 14771298_G | 128 | 2 | 1929020_G |
| 39 | 1 | 4586114_A | 84 | 1 | 15726663_C | 129 | 2 | 2186342_C |
| 40 | 1 | 4586162_T | 85 | 1 | 16137211_A | 130 | 2 | 2378815_A |
| 41 | 1 | 5284845_T | 86 | 1 | 16166576_G | 131 | 2 | 2440725_C |
| 42 | 1 | 5290567_T | 87 | 1 | 16166800_T | 132 | 2 | 2786373_C |
| 43 | 1 | 5648307_G | 88 | 1 | 16236990_G | 133 | 2 | 3249454_G |
| 44 | 1 | 5731022_A | 89 | 1 | 16462130_C | 134 | 2 | 4197311_T |
| 45 | 1 | 6010479_T | 90 | 1 | 16721188_G | 135 | 2 | 4228918_C |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色体 No. | SNP 名 | | 染色体 | | | 染色体 | | |
|------------|-------|------------|-----|----|------------|-----|----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 136 | 2 | 4229803_T | 181 | 3 | 4469278_C | 226 | 3 | 10043223_T |
| 137 | 2 | 5020166_G | 182 | 3 | 5252721_G | 227 | 3 | 10051286_C |
| 138 | 2 | 5174325_T | 183 | 3 | 6419829_C | 228 | 3 | 10126996_A |
| 139 | 2 | 5655001_C | 184 | 3 | 6656043_G | 229 | 3 | 10133613_G |
| 140 | 2 | 5881639_T | 185 | 3 | 7240173_C | 230 | 3 | 10184912_A |
| 141 | 2 | 5882705_G | 186 | 3 | 7312143_C | 231 | 3 | 10200781_T |
| 142 | 2 | 6130215_A | 187 | 3 | 7484588_G | 232 | 3 | 10248811_G |
| 143 | 2 | 6164422_A | 188 | 3 | 7529478_C | 233 | 3 | 10363135_T |
| 144 | 2 | 7035179_C | 189 | 3 | 7607268_G | 234 | 3 | 10363175_T |
| 145 | 2 | 7128764_C | 190 | 3 | 7607276_A | 235 | 3 | 10422875_G |
| 146 | 2 | 7746606_T | 191 | 3 | 7746713_C | 236 | 3 | 10432552_G |
| 147 | 2 | 7748561_A | 192 | 3 | 7779249_C | 237 | 3 | 10432641_A |
| 148 | 2 | 8230737_A | 193 | 3 | 7834071_A | 238 | 3 | 10478940_G |
| 149 | 2 | 8672154_A | 194 | 3 | 7834165_T | 239 | 3 | 10479001_C |
| 150 | 2 | 8690102_G | 195 | 3 | 7842894_C | 240 | 3 | 10498900_C |
| 151 | 2 | 9335953_T | 196 | 3 | 7991715_A | 241 | 3 | 10573081_T |
| 152 | 2 | 9423710_A | 197 | 3 | 8421450_A | 242 | 3 | 10597245_G |
| 153 | 2 | 9445400_G | 198 | 3 | 8705815_G | 243 | 3 | 10597255_A |
| 154 | 2 | 9647589_G | 199 | 3 | 8728122_A | 244 | 3 | 10739796_T |
| 155 | 2 | 9647778_C | 200 | 3 | 8766708_C | 245 | 3 | 10828678_C |
| 156 | 2 | 9647832_C | 201 | 3 | 8793827_A | 246 | 3 | 10828705_G |
| 157 | 2 | 10012110_G | 202 | 3 | 8863618_T | 247 | 3 | 10828852_T |
| 158 | 2 | 10285450_T | 203 | 3 | 8930870_C | 248 | 3 | 10830920_A |
| 159 | 2 | 10410961_G | 204 | 3 | 9455898_G | 249 | 3 | 10850933_T |
| 160 | 2 | 10761220_T | 205 | 3 | 9500389_A | 250 | 3 | 10850937_T |
| 161 | 2 | 10926114_T | 206 | 3 | 9531923_A | 251 | 3 | 11003142_C |
| 162 | 2 | 10991091_T | 207 | 3 | 9590293_T | 252 | 3 | 11007825_T |
| 163 | 3 | 14650_G | 208 | 3 | 9593112_T | 253 | 3 | 11007839_T |
| 164 | 3 | 14663_C | 209 | 3 | 9593166_T | 254 | 3 | 11067873_A |
| 165 | 3 | 14683_C | 210 | 3 | 9593196_G | 255 | 3 | 11243191_C |
| 166 | 3 | 196863_G | 211 | 3 | 9596635_G | 256 | 3 | 11292107_G |
| 167 | 3 | 196917_C | 212 | 3 | 9683472_C | 257 | 3 | 11378386_C |
| 168 | 3 | 293581_T | 213 | 3 | 9868790_C | 258 | 3 | 11400376_A |
| 169 | 3 | 335872_G | 214 | 3 | 9868797_G | 259 | 3 | 11430583_C |
| 170 | 3 | 1053316_G | 215 | 3 | 9868855_A | 260 | 3 | 11447411_T |
| 171 | 3 | 1208523_T | 216 | 3 | 9868866_C | 261 | 3 | 11472903_G |
| 172 | 3 | 1289972_T | 217 | 3 | 9868888_G | 262 | 3 | 11477876_T |
| 173 | 3 | 1426254_C | 218 | 3 | 9899063_A | 263 | 3 | 11522021_T |
| 174 | 3 | 1426264_A | 219 | 3 | 10001543_G | 264 | 3 | 11524034_C |
| 175 | 3 | 1452511_C | 220 | 3 | 10001723_C | 265 | 3 | 11529882_T |
| 176 | 3 | 1756185_A | 221 | 3 | 10026375_T | 266 | 3 | 11540975_G |
| 177 | 3 | 1756220_A | 222 | 3 | 10034471_G | 267 | 3 | 11553840_G |
| 178 | 3 | 3012619_T | 223 | 3 | 10040251_G | 268 | 3 | 11564493_C |
| 179 | 3 | 3380049_G | 224 | 3 | 10043135_C | 269 | 3 | 11608708_G |
| 180 | 3 | 3485300_A | 225 | 3 | 10043161_A | 270 | 3 | 11622486_C |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色(No | 染色体 | SNP 夕 | NT | 染色体 | | ŊŢ | 染色体 | |
|-----------|-----|------------|-----|-----|------------|-----|-----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 271 | 3 | 11632861_C | 316 | 4 | 10732191_C | 361 | 5 | 4315801_A |
| 272 | 3 | 11673656_T | 317 | 4 | 10906459_A | 362 | 5 | 4335158_C |
| 273 | 3 | 11680095_T | 318 | 4 | 10956980_C | 363 | 5 | 4372187_G |
| 274 | 3 | 11879143_G | 319 | 4 | 11013825_A | 364 | 5 | 4518793_G |
| 275 | 3 | 11883576_G | 320 | 4 | 11196339_C | 365 | 5 | 4781544_T |
| 276 | 3 | 11883580_C | 321 | 4 | 11603316_G | 366 | 5 | 4814764_A |
| 277 | 3 | 11891047_G | 322 | 4 | 11630400_G | 367 | 5 | 4815971_T |
| 278 | 3 | 11891063_T | 323 | 4 | 11718486_C | 368 | 5 | 4897152_T |
| 279 | 3 | 12028587_A | 324 | 4 | 11999268_G | 369 | 5 | 5001819_C |
| 280 | 3 | 12071249_A | 325 | 4 | 12222889_C | 370 | 5 | 5005967_T |
| 281 | 3 | 12434193_A | 326 | 4 | 12270753_G | 371 | 5 | 5005974_T |
| 282 | 3 | 12434272_C | 327 | 4 | 12673907_G | 372 | 5 | 5249570_T |
| 283 | 4 | 338231_G | 328 | 4 | 13068388_T | 373 | 5 | 5312008_T |
| 284 | 4 | 347889_T | 329 | 4 | 13346957_G | 374 | 5 | 5395118_G |
| 285 | 4 | 347988_C | 330 | 4 | 13543072_G | 375 | 5 | 5453485_C |
| 286 | 4 | 464580_A | 331 | 4 | 13573499_C | 376 | 5 | 5799145_A |
| 287 | 4 | 648974_C | 332 | 4 | 13573510_A | 377 | 5 | 5851997_G |
| 288 | 4 | 734695_C | 333 | 5 | 55517_A | 378 | 5 | 6104258_G |
| 289 | 4 | 892669_T | 334 | 5 | 159653_T | 379 | 5 | 6126045_C |
| 290 | 4 | 892710_T | 335 | 5 | 169341_C | 380 | 5 | 6270021_G |
| 291 | 4 | 892763_G | 336 | 5 | 218188_T | 381 | 5 | 6270111_A |
| 292 | 4 | 1011347_A | 337 | 5 | 1126477_T | 382 | 5 | 6480575_T |
| 293 | 4 | 1423221_C | 338 | 5 | 1126503_G | 383 | 5 | 7004488_T |
| 294 | 4 | 3862277_A | 339 | 5 | 1302724_G | 384 | 5 | 7004522_T |
| 295 | 4 | 3867520_T | 340 | 5 | 1325349_G | 385 | 5 | 7245141_T |
| 296 | 4 | 4619564_A | 341 | 5 | 1603156_C | 386 | 5 | 8013072_C |
| 297 | 4 | 5703807_T | 342 | 5 | 1603188_T | 387 | 5 | 8028984_T |
| 298 | 4 | 5807904_T | 343 | 5 | 2418660_T | 388 | 5 | 8138039_G |
| 299 | 4 | 5900552_G | 344 | 5 | 2418672_G | 389 | 5 | 8214577_G |
| 300 | 4 | 6282045_C | 345 | 5 | 2862476_C | 390 | 5 | 8651979_G |
| 301 | 4 | 6284273_A | 346 | 5 | 2867127_T | 391 | 5 | 8701130_A |
| 302 | 4 | 6863719_A | 347 | 5 | 3036692_C | 392 | 5 | 9251771_G |
| 303 | 4 | 6983338_T | 348 | 5 | 3267009_C | 393 | 5 | 9251999_C |
| 304 | 4 | 7884990_T | 349 | 5 | 3267049_T | 394 | 5 | 9316049_A |
| 305 | 4 | 8286220_G | 350 | 5 | 3289040_G | 395 | 5 | 9469832_A |
| 306 | 4 | 9706446_A | 351 | 5 | 3393383_A | 396 | 5 | 9478301_C |
| 307 | 4 | 10113734_C | 352 | 5 | 3613984_T | 397 | 5 | 9561710_G |
| 308 | 4 | 10473493_T | 353 | 5 | 3710815_T | 398 | 5 | 9574901_T |
| 309 | 4 | 10488401_C | 354 | 5 | 3783623_T | 399 | 5 | 9592634_T |
| 310 | 4 | 10516073_A | 355 | 5 | 3790098_C | 400 | 5 | 9792828_G |
| 311 | 4 | 10516743_T | 356 | 5 | 3915470_T | 401 | 5 | 10219766_A |
| 312 | 4 | 10691064_C | 357 | 5 | 4036566_T | 402 | 5 | 10254462_G |
| 313 | 4 | 10691351_G | 358 | 5 | 4149848_T | 403 | 5 | 10445350_A |
| 314 | 4 | 10730835_A | 359 | 5 | 4160658_T | 404 | 5 | 10445390_C |
| 315 | 4 | 10731878_A | 360 | 5 | 4270324_C | 405 | 5 | 10445502_G |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色体 No | SNP 名 | | 染色体 | 5体 SNP 名 | | 染色体 | | |
|-----------|-------|------------|-----|-------------|---------------|-----|----|-----------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 406 | 5 | 10483507_T | 451 | 6 | 7248637_G | 496 | 7 | 2640523_G |
| 407 | 5 | 10920102_A | 452 | 6 | 7266817_A | 497 | 7 | 2647093_T |
| 408 | 5 | 10920131_A | 453 | 6 | 7336753_A | 498 | 7 | 2649565_C |
| 409 | 5 | 10926767_A | 454 | 6 | 7390238_T | 499 | 7 | 2663512_A |
| 410 | 5 | 10926903_A | 455 | 6 | 7442387_G | 500 | 7 | 3101173_G |
| 411 | 5 | 10926928_G | 456 | 6 | 7452738_T | 501 | 7 | 3116785_A |
| 412 | 5 | 10927015_G | 457 | 6 | 7542440_A | 502 | 7 | 3265824_A |
| 413 | 5 | 11221461_C | 458 | 6 | 7582277_T | 503 | 7 | 3464166_C |
| 414 | 5 | 11831161_C | 459 | 6 | 7629222_C | 504 | 7 | 3487808_T |
| 415 | 5 | 11959201_A | 460 | 6 | 7676775_G | 505 | 7 | 3544481_T |
| 416 | 6 | 258754_G | 461 | 6 | 7684727_A | 506 | 7 | 3544597_G |
| 417 | 6 | 266816_C | 462 | 6 | 7686560_C | 507 | 7 | 3603772_T |
| 418 | 6 | 594533_T | 463 | 6 | 7825169_G | 508 | 7 | 3751445_T |
| 419 | 6 | 620201_C | 464 | 6 | 7845149_C | 509 | 7 | 3870824_T |
| 420 | 6 | 737619_G | 465 | 6 | 7862418_T | 510 | 7 | 3873183_C |
| 421 | 6 | 827734_G | 466 | 6 | 7887927_A | 511 | 7 | 3883149_G |
| 422 | 6 | 1401175_C | 467 | 6 | 8013734_G | 512 | 7 | 3891260_C |
| 423 | 6 | 1524579_T | 468 | 6 | 8206056_C | 513 | 7 | 3891463_G |
| 424 | 6 | 1690782_A | 469 | 6 | 8206075_G | 514 | 7 | 3906661_A |
| 425 | 6 | 3320583_A | 470 | 6 | 8499067_A | 515 | 7 | 4128146_A |
| 426 | 6 | 3403367_T | 471 | 6 | 8703971_C | 516 | 7 | 4226548_C |
| 427 | 6 | 3624947_G | 472 | 7 | 428262_C | 517 | 7 | 4384696_C |
| 428 | 6 | 3624964_A | 473 | 7 | 428304_G | 518 | 7 | 4647780_T |
| 429 | 6 | 4464604_A | 474 | 7 | 792230_G | 519 | 7 | 4683124_T |
| 430 | 6 | 5016910_A | 475 | 7 | 1074286_T | 520 | 7 | 4779533_C |
| 431 | 6 | 5240961_A | 476 | 7 | 1142028_C | 521 | 7 | 4832891_C |
| 432 | 6 | 5505381_G | 477 | 7 | 1195860_G | 522 | 7 | 4888701_T |
| 433 | 6 | 5638457_C | 478 | 7 | 1423351_A | 523 | 7 | 4888739_G |
| 434 | 6 | 5647936_A | 479 | 7 | 1526009_T | 524 | 7 | 4965262_G |
| 435 | 6 | 5662707_C | 480 | 7 | 1589570_C | 525 | 7 | 5037873_T |
| 436 | 6 | 5686623_A | 481 | 7 | 1708633_T | 526 | 7 | 5104867_A |
| 437 | 6 | 5686900_A | 482 | 7 | 2019424_G | 527 | 7 | 5133916_A |
| 438 | 6 | 5686924_T | 483 | 7 | 2019527_A | 528 | 7 | 5133999_G |
| 439 | 6 | 5686936_C | 484 | 7 | 2172615_G | 529 | 7 | 6125237_A |
| 440 | 6 | 5813104_C | 485 | 7 | 2252134_T | 530 | 7 | 6165649_G |
| 441 | 6 | 6098672_A | 486 | 7 | 2259882_G | 531 | 7 | 6283839_G |
| 442 | 6 | 6118188_C | 487 | 7 | 2259915_G | 532 | 7 | 6291467_G |
| 443 | 6 | 6125942_G | 488 | 7 | 2370751_G | 533 | 7 | 6747234_A |
| 444 | 6 | 6665314_C | 489 | 7 | 2385917_C | 534 | 7 | 7046176_T |
| 445 | 6 | 6751747_T | 490 | 7 | 2410619_T | 535 | 7 | 7328120_A |
| 446 | 6 | | 491 | 7 | 2503541_T | 536 | 7 | |
| 447 | 6 | | 492 | 7 | 2503563_A | 537 | 7 | |
| 448 | 6 | | 493 | 7 | 2516434_C | 538 | 7 | |
| 449 | 6 | | 494 | 7 | 2640339_T | 539 | 7 | |
| 450 | 6 | 7064930_C | 495 | 7 | 2640484_A | 540 | 7 | 9779511_T |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| | 染色体 | | 3.7 | 染色体 | | | 染色体 | |
|-----|-----|------------|-----|-----|------------|-----|-----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 541 | 7 | 9841634_C | 586 | 8 | 7097131_G | 631 | 8 | 13608957_G |
| 542 | 7 | 9955295_C | 587 | 8 | 7177613_T | 632 | 8 | 13608969_T |
| 543 | 7 | 10163387_C | 588 | 8 | 7233669_A | 633 | 8 | 13779349_T |
| 544 | 7 | 10190609_A | 589 | 8 | 7289951_T | 634 | 8 | 14067560_T |
| 545 | 7 | 10302845_T | 590 | 8 | 7290863_T | 635 | 9 | 15436_C |
| 546 | 7 | 10783859_C | 591 | 8 | 7418775_A | 636 | 9 | 348630_C |
| 547 | 7 | 11037434_T | 592 | 8 | 8042314_C | 637 | 9 | 357318_G |
| 548 | 7 | 11037562_G | 593 | 8 | 8097162_A | 638 | 9 | 514190_T |
| 549 | 7 | 11510160_T | 594 | 8 | 8116783_C | 639 | 9 | 581857_G |
| 550 | 7 | 11510179_A | 595 | 8 | 8118431_T | 640 | 9 | 590164_C |
| 551 | 7 | 11510184_G | 596 | 8 | 8187810_C | 641 | 9 | 712338_C |
| 552 | 7 | 11580902_T | 597 | 8 | 8187948_G | 642 | 9 | 837363_T |
| 553 | 7 | 12144326_A | 598 | 8 | 8191498_C | 643 | 9 | 1068934_G |
| 554 | 7 | 12404455_G | 599 | 8 | 8265933_G | 644 | 9 | 1291009_C |
| 555 | 7 | 12687912_T | 600 | 8 | 8299333_T | 645 | 9 | 1358195_T |
| 556 | 7 | 12754391_G | 601 | 8 | 8478901_G | 646 | 9 | 1360654_C |
| 557 | 7 | 13763560_T | 602 | 8 | 8592878_C | 647 | 9 | 1465336_C |
| 558 | 7 | 13763653_G | 603 | 8 | 8679096_C | 648 | 9 | 1465345_G |
| 559 | 7 | 14247707_A | 604 | 8 | 8687411_C | 649 | 9 | 1573671_T |
| 560 | 8 | 2331295_C | 605 | 8 | 8839690_T | 650 | 9 | 1574769_C |
| 561 | 8 | 2493817_A | 606 | 8 | 8857033_G | 651 | 9 | 1574838_C |
| 562 | 8 | 2542407_C | 607 | 8 | 8954383_A | 652 | 9 | 1574844_C |
| 563 | 8 | 2542470_G | 608 | 8 | 9368276_G | 653 | 9 | 1624991_A |
| 564 | 8 | 4250963_T | 609 | 8 | 9736507_T | 654 | 9 | 1662590_T |
| 565 | 8 | 5013774_T | 610 | 8 | 10121156_T | 655 | 9 | 1690211_G |
| 566 | 8 | 5023483_T | 611 | 8 | 10144522_C | 656 | 9 | 1837770_G |
| 567 | 8 | 5063536_T | 612 | 8 | 10270428_G | 657 | 9 | 1837847_C |
| 568 | 8 | 5671865_G | 613 | 8 | 10424583_A | 658 | 9 | 1905170_C |
| 569 | 8 | 5858887_T | 614 | 8 | 10433766_C | 659 | 9 | 1967020_C |
| 570 | 8 | 5859610_C | 615 | 8 | 10555358_T | 660 | 9 | 1967033_C |
| 571 | 8 | 6044690_G | 616 | 8 | 10856529_A | 661 | 9 | 2041155_C |
| 572 | 8 | 6321400_A | 617 | 8 | 10884793_T | 662 | 9 | 2049394_C |
| 573 | 8 | 6414168_C | 618 | 8 | 10898080_A | 663 | 9 | 2105289_G |
| 574 | 8 | 6569764_A | 619 | 8 | 10920029_C | 664 | 9 | 2105497_C |
| 575 | 8 | 6592223_C | 620 | 8 | 11328790_C | 665 | 9 | 2105547_G |
| 576 | 8 | 6592291_G | 621 | 8 | 11434029_G | 666 | 9 | 2309999_A |
| 577 | 8 | 6592370_G | 622 | 8 | 11961306_C | 667 | 9 | 2352659_A |
| 578 | 8 | 6601368_T | 623 | 8 | 12060303_T | 668 | 9 | 2378101_G |
| 579 | 8 | 6704052_A | 624 | 8 | 12200124_C | 669 | 9 | 2530978_C |
| 580 | 8 | 6908721_T | 625 | 8 | 12452074_A | 670 | 9 | 2568552_A |
| 581 | 8 | 7016605_C | 626 | 8 | 12452240_C | 671 | 9 | 2572487_T |
| 582 | 8 | 7021251_C | 627 | 8 | 12968007_A | 672 | 9 | 2639214_C |
| 583 | 8 | 7021302_G | 628 | 8 | 12968023_A | 673 | 9 | 2639227_T |
| 584 | 8 | 7026340_G | 629 | 8 | 13038972_A | 674 | 9 | 3049328_G |
| 585 | 8 | 7060102_G | 630 | 8 | 13053067_G | 675 | 9 | 3083866_T |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色体 No. | SNP 名 | | 染色体 | .体 SNP 名 | | 染色体 | | |
|------------|-------|------------|-----|-------------|------------|-----|----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 676 | 9 | 3462340_C | 721 | 11 | 2449964_A | 766 | 12 | 4830733_A |
| 677 | 9 | 3484592_G | 722 | 11 | 2568624_G | 767 | 12 | 5144039_A |
| 678 | 9 | 3484645_C | 723 | 11 | 2724495_C | 768 | 12 | 5600289_T |
| 679 | 9 | 3594028_G | 724 | 11 | 4172456_T | 769 | 12 | 6292603_C |
| 680 | 9 | 5261426_A | 725 | 11 | 4697483_T | 770 | 12 | 6541241_C |
| 681 | 9 | 5591122_G | 726 | 11 | 5170186_T | 771 | 12 | 6541285_C |
| 682 | 9 | 5800819_C | 727 | 11 | 5674248_T | 772 | 12 | 6613863_T |
| 683 | 9 | 6112128_C | 728 | 11 | 5856842_G | 773 | 12 | 7490096_C |
| 684 | 9 | 7205383_C | 729 | 11 | 6420956_T | 774 | 12 | 7786056_G |
| 685 | 9 | 7597805_G | 730 | 11 | 6429003_G | 775 | 12 | 7825161_T |
| 686 | 9 | 7944886_G | 731 | 11 | 6485573_T | 776 | 12 | 8506905_G |
| 687 | 9 | 8139867_C | 732 | 11 | 6893390_T | 777 | 12 | 8983278_G |
| 688 | 9 | 8658870_A | 733 | 11 | 7196366_A | 778 | 12 | 9284530_T |
| 689 | 9 | 8933241_G | 734 | 11 | 7278489_T | 779 | 12 | 9672184_A |
| 690 | 9 | 8933520_A | 735 | 11 | 7960298_A | 780 | 12 | 9875017_G |
| 691 | 9 | 9941843_G | 736 | 11 | 8099380_T | 781 | 12 | 10120414_A |
| 692 | 9 | 10103582_A | 737 | 11 | 8135477_T | 782 | 12 | 10571827_A |
| 693 | 9 | 10588116_A | 738 | 11 | 8322009_C | 783 | 13 | 20292_G |
| 694 | 9 | 11821272_G | 739 | 11 | 9244556_T | 784 | 13 | 178634_A |
| 695 | 9 | 11834229_A | 740 | 11 | 9608279_C | 785 | 13 | 197597_A |
| 696 | 9 | 11970397_A | 741 | 11 | 9855928_A | 786 | 13 | 197783_G |
| 697 | 9 | 11994637_G | 742 | 11 | 9971830_T | 787 | 13 | 289267_C |
| 698 | 9 | 12218912_G | 743 | 11 | 10595117_C | 788 | 13 | 448666_C |
| 699 | 9 | 12550467_A | 744 | 11 | 10782214_G | 789 | 13 | 448675_A |
| 700 | 9 | 12927906_G | 745 | 12 | 908445_T | 790 | 13 | 459101_T |
| 701 | 9 | 13543487_A | 746 | 12 | 1303762_A | 791 | 13 | 465921_G |
| 702 | 10 | 60245_A | 747 | 12 | 1362524_G | 792 | 13 | 469726_C |
| 703 | 10 | 371427_C | 748 | 12 | 1362678_A | 793 | 13 | 709890_A |
| 704 | 10 | 1012922_T | 749 | 12 | 2102537_T | 794 | 13 | 710149_A |
| 705 | 10 | 1063526_A | 750 | 12 | 2129504_G | 795 | 13 | 922778_C |
| 706 | 10 | 2706516_T | 751 | 12 | 2192953_C | 796 | 13 | 1056981_G |
| 707 | 10 | 2769470_A | 752 | 12 | 2731078_T | 797 | 13 | 1057029_T |
| 708 | 10 | 3213506_C | 753 | 12 | 3045554_C | 798 | 13 | 1319596_G |
| 709 | 10 | 3934723_G | 754 | 12 | 3182446_T | 799 | 13 | 1550593_C |
| 710 | 10 | 4147785_T | 755 | 12 | 3384010_T | 800 | 13 | 1550631_C |
| 711 | 10 | 4741332_T | 756 | 12 | 3677980_A | 801 | 13 | 1550645_C |
| 712 | 10 | 4741353_G | 757 | 12 | 3678054_T | 802 | 13 | 1556611_T |
| 713 | 10 | 4764733_T | 758 | 12 | 4022845_G | 803 | 13 | 1615002_C |
| 714 | 10 | 7280160_A | 759 | 12 | 4322220_A | 804 | 13 | 1618922_G |
| 715 | 10 | 8524994_T | 760 | 12 | 4324946_C | 805 | 13 | 1789510_A |
| 716 | 10 | 8548096_T | 761 | 12 | 4324996_C | 806 | 13 | 1807668_G |
| 717 | 11 | 484064_G | 762 | 12 | 4325010_T | 807 | 13 | 2414412_C |
| 718 | 11 | 750624_G | 763 | 12 | 4325042_G | 808 | 13 | 2703523_A |
| 719 | 11 | 1083343_T | 764 | 12 | 4356924_G | 809 | 13 | 2794056_G |
| 720 | 11 | 2257512_T | 765 | 12 | 4648561_T | 810 | 13 | 2826213_T |

Table 3.5 (続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| | 染色体 | | | 染色体 | | | 染色体 | |
|-----|-----|------------|-----|-----|------------|-----|-----|-----------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 811 | 13 | 2943807_G | 856 | 13 | 15744861_C | 901 | 14 | 3494780_G |
| 812 | 13 | 2943896_C | 857 | 13 | 16626425_A | 902 | 14 | 3891363_G |
| 813 | 13 | 4474267_T | 858 | 13 | 16886081_T | 903 | 14 | 4139210_G |
| 814 | 13 | 4507102_A | 859 | 14 | 36758_A | 904 | 14 | 4144150_G |
| 815 | 13 | 4809241_A | 860 | 14 | 43375_T | 905 | 14 | 4458016_T |
| 816 | 13 | 4960198_G | 861 | 14 | 200150_C | 906 | 14 | 4460268_T |
| 817 | 13 | 4994547_G | 862 | 14 | 200165_G | 907 | 14 | 4464031_A |
| 818 | 13 | 5042182_C | 863 | 14 | 276539_G | 908 | 14 | 4515646_A |
| 819 | 13 | 5422346_C | 864 | 14 | 456388_T | 909 | 14 | 4543921_C |
| 820 | 13 | 5439516_T | 865 | 14 | 537877_C | 910 | 14 | 4643393_T |
| 821 | 13 | 5563875_C | 866 | 14 | 604150_C | 911 | 14 | 4678973_A |
| 822 | 13 | 5604985_A | 867 | 14 | 617558_T | 912 | 14 | 5126946_G |
| 823 | 13 | 5709725_A | 868 | 14 | 617580_T | 913 | 14 | 5297579_G |
| 824 | 13 | 5850760_G | 869 | 14 | 1009204_G | 914 | 14 | 5589866_T |
| 825 | 13 | 5911432_T | 870 | 14 | 1050740_T | 915 | 14 | 5656159_T |
| 826 | 13 | 6012816_C | 871 | 14 | 1112651_C | 916 | 14 | 5724687_C |
| 827 | 13 | 6150164_T | 872 | 14 | 1117063_C | 917 | 14 | 5728400_A |
| 828 | 13 | 6150180_C | 873 | 14 | 1209620_A | 918 | 14 | 5830700_A |
| 829 | 13 | 6253689_C | 874 | 14 | 1211863_T | 919 | 14 | 5913580_C |
| 830 | 13 | 6253696_A | 875 | 14 | 1298199_T | 920 | 14 | 5926988_G |
| 831 | 13 | 6727976_G | 876 | 14 | 1298412_G | 921 | 14 | 5969353_G |
| 832 | 13 | 7379055_G | 877 | 14 | 1362769_G | 922 | 14 | 6071451_A |
| 833 | 13 | 7513088_C | 878 | 14 | 1367924_G | 923 | 14 | 6071522_C |
| 834 | 13 | 7604809_T | 879 | 14 | 1368002_G | 924 | 14 | 6092567_G |
| 835 | 13 | 8416844_A | 880 | 14 | 1618948_C | 925 | 14 | 6623215_G |
| 836 | 13 | 8749881_T | 881 | 14 | 2038042_A | 926 | 14 | 6686868_G |
| 837 | 13 | 8947884_G | 882 | 14 | 2191162_C | 927 | 14 | 6708260_T |
| 838 | 13 | 9186571_T | 883 | 14 | 2439312_G | 928 | 14 | 6807024_A |
| 839 | 13 | 9769360_C | 884 | 14 | 2452672_G | 929 | 14 | 6887148_T |
| 840 | 13 | 9769432_T | 885 | 14 | 2624645_C | 930 | 14 | 6942214_G |
| 841 | 13 | 10543893_A | 886 | 14 | 2781685_C | 931 | 14 | 6958963_C |
| 842 | 13 | 10862566_T | 887 | 14 | 2891345_A | 932 | 14 | 6958975_A |
| 843 | 13 | 11642522_G | 888 | 14 | 2891880_G | 933 | 14 | 7013363_T |
| 844 | 13 | 11643324_A | 889 | 14 | 2955493_T | 934 | 14 | 7013408_C |
| 845 | 13 | 12981203_A | 890 | 14 | 2999879_C | 935 | 14 | 7014785_G |
| 846 | 13 | 13192075_C | 891 | 14 | 2999898_A | 936 | 14 | 7117458_G |
| 847 | 13 | 14049554_G | 892 | 14 | 2999946_C | 937 | 14 | 7166765_G |
| 848 | 13 | 14644373_G | 893 | 14 | 3019861_A | 938 | 14 | 7166834_T |
| 849 | 13 | 15361419_G | 894 | 14 | 3185595_G | 939 | 14 | 7449874_C |
| 850 | 13 | 15361481_G | 895 | 14 | 3185647_G | 940 | 14 | 7516783_A |
| 851 | 13 | 15365057_G | 896 | 14 | 3239088_T | 941 | 14 | 7536319_T |
| 852 | 13 | 15386229_C | 897 | 14 | 3262018_G | 942 | 14 | 7536336_A |
| 853 | 13 | 15409018_C | 898 | 14 | 3417718_T | 943 | 14 | 7598231_T |
| 854 | 13 | 15426922_G | 899 | 14 | 3455938_G | 944 | 14 | 7663637_T |
| 855 | 13 | 15535556_A | 900 | 14 | 3494549_A | 945 | 14 | 7880098_G |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色体 No | SNP 名 | | 染色体 | | | 染色体 | 山体 | |
|-----------|-------|------------|------|----|-----------|------|----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 946 | 14 | 7885317_T | 991 | 15 | 1347012_C | 1036 | 15 | 8904322_G |
| 947 | 14 | 7938417_G | 992 | 15 | 2762178_T | 1037 | 15 | 9022768_G |
| 948 | 14 | 7971171_T | 993 | 15 | 2804955_G | 1038 | 15 | 9022871_A |
| 949 | 14 | 8097345_A | 994 | 15 | 3094400_A | 1039 | 15 | 9081404_A |
| 950 | 14 | 8379422_A | 995 | 15 | 3094501_A | 1040 | 15 | 9081458_C |
| 951 | 14 | 8477056_T | 996 | 15 | 3178194_C | 1041 | 15 | 9101160_C |
| 952 | 14 | 8673309_G | 997 | 15 | 3178251_C | 1042 | 15 | 9209135_C |
| 953 | 14 | 8812719_G | 998 | 15 | 3178283_A | 1043 | 15 | 9209248_T |
| 954 | 14 | 8988054_T | 999 | 15 | 3910754_T | 1044 | 15 | 9223892_A |
| 955 | 14 | 8988679_C | 1000 | 15 | 3934639_C | 1045 | 15 | 9310152_T |
| 956 | 14 | 9008111_T | 1001 | 15 | 4167063_A | 1046 | 15 | 9400622_G |
| 957 | 14 | 9060531_T | 1002 | 15 | 4167078_G | 1047 | 15 | 9400642_C |
| 958 | 14 | 9093419_G | 1003 | 15 | 4167083_A | 1048 | 15 | 9400851_G |
| 959 | 14 | 9317516_G | 1004 | 15 | 4317787_C | 1049 | 15 | 9467564_T |
| 960 | 14 | 9463802_T | 1005 | 15 | 4723827_G | 1050 | 15 | 9475239_C |
| 961 | 14 | 9525272_A | 1006 | 15 | 5090208_A | 1051 | 15 | 9574302_T |
| 962 | 14 | 9610171_T | 1007 | 15 | 5186177_A | 1052 | 15 | 9621863_G |
| 963 | 14 | 9719875_T | 1008 | 15 | 5282674_A | 1053 | 15 | 9664243_T |
| 964 | 14 | 9721996_G | 1009 | 15 | 5289133_A | 1054 | 15 | 9664248_G |
| 965 | 14 | 10152234_C | 1010 | 15 | 5333928_G | 1055 | 15 | 9744620_G |
| 966 | 14 | 10391414_A | 1011 | 15 | 5696770_A | 1056 | 15 | 10028676_T |
| 967 | 14 | 10463217_T | 1012 | 15 | 6047430_A | 1057 | 15 | 10098586_G |
| 968 | 14 | 10701944_C | 1013 | 15 | 6211112_G | 1058 | 15 | 10154884_A |
| 969 | 14 | 10989205_T | 1014 | 15 | 6306746_T | 1059 | 15 | 10292560_A |
| 970 | 14 | 10989446_T | 1015 | 15 | 6400455_G | 1060 | 15 | 10292763_G |
| 971 | 14 | 11144546_C | 1016 | 15 | 6718355_A | 1061 | 15 | 10326396_A |
| 972 | 14 | 11166877_A | 1017 | 15 | 6718362_A | 1062 | 15 | 10460608_T |
| 973 | 14 | 11554396_C | 1018 | 15 | 6727459_A | 1063 | 15 | 10670822_G |
| 974 | 14 | 11555042_A | 1019 | 15 | 7078074_G | 1064 | 15 | 10699016_C |
| 975 | 14 | 11698451_T | 1020 | 15 | 7134445_A | 1065 | 15 | 11007272_T |
| 976 | 14 | 11905787_A | 1021 | 15 | 7134452_A | 1066 | 15 | 11101598_T |
| 977 | 14 | 11944317_T | 1022 | 15 | 7641613_A | 1067 | 15 | 11101606_T |
| 978 | 14 | 11944359_T | 1023 | 15 | 7644231_C | 1068 | 15 | 11217560_T |
| 979 | 14 | 11994226_G | 1024 | 15 | 7765954_T | 1069 | 15 | 11299356_G |
| 980 | 14 | 12145236_T | 1025 | 15 | 7868271_G | 1070 | 15 | 11353283_G |
| 981 | 14 | 12145250_T | 1026 | 15 | 7868282_G | 1071 | 15 | 11393212_A |
| 982 | 14 | 12155947_T | 1027 | 15 | 8110610_T | 1072 | 15 | 11393454_C |
| 983 | 14 | 12193046_T | 1028 | 15 | 8118122_G | 1073 | 15 | 11464615_A |
| 984 | 14 | 12219142_A | 1029 | 15 | 8118332_C | 1074 | 15 | 11488220_C |
| 985 | 14 | 12277952_T | 1030 | 15 | 8118339_G | 1075 | 16 | 2464475_C |
| 986 | 15 | 634902_A | 1031 | 15 | 8188055_A | 1076 | 16 | 3480613_A |
| 987 | 15 | 873731_T | 1032 | 15 | 8376558_A | 1077 | 16 | 3594965_T |
| 988 | 15 | 873805_C | 1033 | 15 | 8556845_G | 1078 | 16 | 3711627_T |
| 989 | 15 | 1346680_A | 1034 | 15 | 8579294_C | 1079 | 16 | 3855500_T |
| 990 | 15 | 1346694_C | 1035 | 15 | 8721144_T | 1080 | 16 | 4056329_G |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| | 染色体 | | | 染色体 | | | 染色体 | |
|------|-----|------------|------|-----|------------|------|-----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 1081 | 16 | 4056343_G | 1126 | 17 | 6995517_A | 1171 | 17 | 10339371_C |
| 1082 | 16 | 4876125_A | 1127 | 17 | 7085445_T | 1172 | 17 | 10562755_C |
| 1083 | 16 | 5234866_C | 1128 | 17 | 7140775_G | 1173 | 17 | 10570498_T |
| 1084 | 16 | 5397905_T | 1129 | 17 | 7140781_G | 1174 | 17 | 10570553_C |
| 1085 | 16 | 6119867_C | 1130 | 17 | 7234828_T | 1175 | 17 | 10574631_C |
| 1086 | 16 | 7649582_T | 1131 | 17 | 7370918_G | 1176 | 17 | 10578433_A |
| 1087 | 16 | 8179142_C | 1132 | 17 | 7391750_T | 1177 | 17 | 10673901_T |
| 1088 | 16 | 8616407_A | 1133 | 17 | 7426779_A | 1178 | 17 | 10791077_G |
| 1089 | 16 | 8714841_G | 1134 | 17 | 7542548_C | 1179 | 17 | 10883850_C |
| 1090 | 16 | 8863251_C | 1135 | 17 | 7753923_C | 1180 | 17 | 10931105_A |
| 1091 | 16 | 9071704_C | 1136 | 17 | 7845018_G | 1181 | 17 | 10983903_T |
| 1092 | 16 | 9308743_A | 1137 | 17 | 7845056_T | 1182 | 17 | 11092217_A |
| 1093 | 16 | 9326074_C | 1138 | 17 | 7899131_T | 1183 | 17 | 11123951_A |
| 1094 | 16 | 9499303_C | 1139 | 17 | 7904713_G | 1184 | 18 | 155735_G |
| 1095 | 16 | 10151804_T | 1140 | 17 | 8076529_C | 1185 | 18 | 333662_G |
| 1096 | 16 | 10151828_C | 1141 | 17 | 8110720_A | 1186 | 18 | 368799_C |
| 1097 | 16 | 10151869_T | 1142 | 17 | 8137134_A | 1187 | 18 | 368828_A |
| 1098 | 16 | 10225884_T | 1143 | 17 | 8199143_T | 1188 | 18 | 1782370_C |
| 1099 | 17 | 157661_A | 1144 | 17 | 8472744_C | 1189 | 18 | 2582276_A |
| 1100 | 17 | 817328_T | 1145 | 17 | 8587055_C | 1190 | 18 | 3003421_T |
| 1101 | 17 | 881951_C | 1146 | 17 | 8593427_G | 1191 | 18 | 3438863_C |
| 1102 | 17 | 1022031_A | 1147 | 17 | 8593485_G | 1192 | 18 | 3950378_A |
| 1103 | 17 | 1170052_T | 1148 | 17 | 8619256_G | 1193 | 18 | 4256073_C |
| 1104 | 17 | 1173621_T | 1149 | 17 | 8707702_G | 1194 | 18 | 5725485_T |
| 1105 | 17 | 1551404_G | 1150 | 17 | 8738391_C | 1195 | 18 | 5743138_A |
| 1106 | 17 | 1611755_T | 1151 | 17 | 8844191_T | 1196 | 18 | 6387754_G |
| 1107 | 17 | 1722915_G | 1152 | 17 | 8864674_A | 1197 | 18 | 6949124_C |
| 1108 | 17 | 1722930_A | 1153 | 17 | 8948696_T | 1198 | 19 | 315916_G |
| 1109 | 17 | 1946976_C | 1154 | 17 | 9311427_T | 1199 | 19 | 315933_C |
| 1110 | 17 | 2134943_C | 1155 | 17 | 9322717_C | 1200 | 19 | 315959_C |
| 1111 | 17 | 2756035_C | 1156 | 17 | 9335711_G | 1201 | 19 | 1437876_T |
| 1112 | 17 | 2783019_A | 1157 | 17 | 9335735_T | 1202 | 19 | 3255176_G |
| 1113 | 17 | 2988640_G | 1158 | 17 | 9431771_C | 1203 | 19 | 3255359_C |
| 1114 | 17 | 3482006_C | 1159 | 17 | 9536231_A | 1204 | 19 | 3436092_C |
| 1115 | 17 | 3625704_A | 1160 | 17 | 9658415_T | 1205 | 19 | 3495463_G |
| 1116 | 17 | 4995577_C | 1161 | 17 | 9686397_G | 1206 | 19 | 3495548_G |
| 1117 | 17 | 4995638_T | 1162 | 17 | 9840209_G | 1207 | 19 | 3517606_G |
| 1118 | 17 | 5086288_T | 1163 | 17 | 9873168_G | 1208 | 19 | 3964714_G |
| 1119 | 17 | 5215666_T | 1164 | 17 | 9908939_C | 1209 | 19 | 4918293_C |
| 1120 | 17 | 5424156_A | 1165 | 17 | 9908960_T | 1210 | 19 | 5571035_C |
| 1121 | 17 | 5476406_C | 1166 | 17 | 9990897_C | 1211 | 19 | 6181022_T |
| 1122 | 17 | 5696343_T | 1167 | 17 | 10079517_T | 1212 | 19 | 6198608_A |
| 1123 | 17 | 6150019_G | 1168 | 17 | 10225369_G | 1213 | 19 | 6473656_A |
| 1124 | 17 | 6512276_A | 1169 | 17 | 10265282_A | 1214 | 19 | 6558230_G |
| 1125 | 17 | 6530010_G | 1170 | 17 | 10293921_A | 1215 | 19 | 7199237_G |

Table 3.5(続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| 染色体 No. | SNP 名 | | 染色体 | <i>k</i> | | 染色体 | | |
|------------|-------|------------|------|----------|------------|------|----|------------|
| No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 | No. | 番号 | SNP 名 |
| 1216 | 19 | 8758662_T | 1261 | 20 | 2120886_A | 1306 | 21 | 1738120_T |
| 1217 | 19 | 9317766_T | 1262 | 20 | 2121040_T | 1307 | 21 | 2231550_C |
| 1218 | 19 | 9464170_T | 1263 | 20 | 2260266_A | 1308 | 21 | 2714953_A |
| 1219 | 19 | 9705438_A | 1264 | 20 | 2289070_T | 1309 | 21 | 2910702_C |
| 1220 | 19 | 9881476_A | 1265 | 20 | 2293811_C | 1310 | 21 | 2955683_T |
| 1221 | 19 | 10046159_G | 1266 | 20 | 2293914_A | 1311 | 21 | 3088187_C |
| 1222 | 19 | 10727069_C | 1267 | 20 | 2294099_T | 1312 | 21 | 3088198_C |
| 1223 | 19 | 11717971_C | 1268 | 20 | 2607035_T | 1313 | 21 | 3105082_C |
| 1224 | 19 | 11854359_T | 1269 | 20 | 2669239_T | 1314 | 21 | 3221816_T |
| 1225 | 19 | 11868259_C | 1270 | 20 | 2760617_T | 1315 | 21 | 3323610_G |
| 1226 | 19 | 12470904_C | 1271 | 20 | 2806253_C | 1316 | 21 | 3323723_T |
| 1227 | 19 | 12705379_T | 1272 | 20 | 2837401_G | 1317 | 21 | 3323738_G |
| 1228 | 19 | 12789735_G | 1273 | 20 | 3164505_T | 1318 | 21 | 3565309_C |
| 1229 | 19 | 13030007_A | 1274 | 20 | 3999636_C | 1319 | 21 | 3696585_G |
| 1230 | 19 | 13147206_A | 1275 | 20 | 3999690_C | 1320 | 21 | 3783730_G |
| 1231 | 19 | 13670178_G | 1276 | 20 | 4025708_A | 1321 | 21 | 3783791_C |
| 1232 | 19 | 13783061_G | 1277 | 20 | 4586167_C | 1322 | 21 | 4009509_A |
| 1233 | 19 | 13783068_G | 1278 | 20 | 4760184_G | 1323 | 21 | 4076923_T |
| 1234 | 20 | 107282_C | 1279 | 20 | 5137118_G | 1324 | 21 | 4077304_A |
| 1235 | 20 | 352812_T | 1280 | 20 | 5551024_C | 1325 | 21 | 4077319_T |
| 1236 | 20 | 354424_C | 1281 | 20 | 5593418_G | 1326 | 21 | 4364401_A |
| 1237 | 20 | 473891_C | 1282 | 20 | 5666449_C | 1327 | 21 | 4457297_G |
| 1238 | 20 | 474068_A | 1283 | 20 | 5794269_C | 1328 | 21 | 5161455_A |
| 1239 | 20 | 479466_C | 1284 | 20 | 6314490_C | 1329 | 21 | 6125503_C |
| 1240 | 20 | 495356_T | 1285 | 20 | 6440097_G | 1330 | 21 | 7318916_A |
| 1241 | 20 | 521218_T | 1286 | 20 | 6992102_G | 1331 | 21 | 7332216_C |
| 1242 | 20 | 748608_T | 1287 | 20 | 7192868_T | 1332 | 21 | 7505689_C |
| 1243 | 20 | 951874_T | 1288 | 20 | 7646928_T | 1333 | 21 | 7505881_A |
| 1244 | 20 | 951886_A | 1289 | 20 | 7678886_C | 1334 | 21 | 7637356_C |
| 1245 | 20 | 951967_G | 1290 | 20 | 7691564_C | 1335 | 21 | 9403237_C |
| 1246 | 20 | 1041285_G | 1291 | 20 | 8489365_C | 1336 | 21 | 9589392_A |
| 1247 | 20 | 1041788_T | 1292 | 20 | 8489370_A | 1337 | 21 | 9631101_C |
| 1248 | 20 | 1050554_C | 1293 | 20 | 8894577_A | 1338 | 21 | 10329961_G |
| 1249 | 20 | 1130579_G | 1294 | 20 | 8999843_C | 1339 | 21 | 10526658_T |
| 1250 | 20 | 1187906_C | 1295 | 20 | 10053462_G | 1340 | 21 | 11423059_G |
| 1251 | 20 | 1475069_G | 1296 | 20 | 10937854_A | 1341 | 21 | 11731992_C |
| 1252 | 20 | 1475097_A | 1297 | 20 | 12076849_A | 1342 | 21 | 11974236_T |
| 1253 | 20 | 1475889_C | 1298 | 20 | 13312894_T | 1343 | 21 | 12207071_A |
| 1254 | 20 | 1516276_T | 1299 | 21 | 54618_C | 1344 | 21 | 12375641_C |
| 1255 | 20 | 1528887_G | 1300 | 21 | 96184_T | 1345 | 21 | 12455967_C |
| 1256 | 20 | 1672716_A | 1301 | 21 | 149371_A | 1346 | 21 | 12907116_A |
| 1257 | 20 | 1853639_T | 1302 | 21 | 529298_T | 1347 | 21 | 12937393_G |
| 1258 | 20 | 1915248_T | 1303 | 21 | 747596_G | 1348 | 21 | 12939403_A |
| 1259 | 20 | 1985118_C | 1304 | 21 | 747676_C | 1349 | 21 | 13028317_A |
| 1260 | 20 | 2030876_G | 1305 | 21 | 1174837_G | 1350 | 21 | 14097710_C |

Table 3.5 (続き) QTL 解析に用いた有効 SNP 座

| No | 染色体 | SND 夕 | No | 染色体 | CND 夕 |
|------|-----|------------|------|-----|--------------|
| 110. | 番号 | SIVI 1 | INO. | 番号 | 5M 7 |
| 1351 | 21 | 14161950_T | 1396 | 22 | 8493867_G |
| 1352 | 21 | 14278486_G | 1397 | 22 | 8601818_G |
| 1353 | 21 | 14381937_A | 1398 | 22 | 8686716_A |
| 1354 | 21 | 14788484_G | 1399 | 22 | 9100706_G |
| 1355 | 22 | 83009_A | 1400 | 22 | 9100832_C |
| 1356 | 22 | 259113_A | 1401 | 22 | 9129860_T |
| 1357 | 22 | 401023_A | 1402 | 22 | 9226746_G |
| 1358 | 22 | 401159_C | 1403 | 22 | 9449988_C |
| 1359 | 22 | 537340_T | 1404 | 22 | 9470286_G |
| 1360 | 22 | 596026_T | 1405 | 22 | 9470331_T |
| 1361 | 22 | 596031_C | 1406 | 22 | 9659793_A |
| 1362 | 22 | 792893_G | 1407 | 22 | 9768074_A |
| 1363 | 22 | 797725_A | 1408 | 22 | 9809079_A |
| 1364 | 22 | 926909_T | 1409 | 22 | 9914858_G |
| 1365 | 22 | 926956_G | 1410 | 22 | 10003034_C |
| 1366 | 22 | 1511306_A | 1411 | 22 | 10087986_C |
| 1367 | 22 | 1626019_A | 1412 | 22 | 10176674_G |
| 1368 | 22 | 1650713_T | 1413 | 22 | 10521579_T |
| 1369 | 22 | 1710963_G | 1414 | 22 | 10861018_T |
| 1370 | 22 | 2092987_T | 1415 | 22 | 10861169_G |
| 1371 | 22 | 2110867_C | 1416 | 22 | 10878931_G |
| 1372 | 22 | 2113935_A | 1417 | 22 | 10909529_A |
| 1373 | 22 | 2179906_C | 1418 | 22 | 10969700_T |
| 1374 | 22 | 2179973_T | 1419 | 22 | 10994980_G |
| 1375 | 22 | 2544997_C | 1420 | 22 | 11083783_A |
| 1376 | 22 | 2641477_C | 1421 | 22 | 11304164_T |
| 1377 | 22 | 2644757_T | 1422 | 22 | 11342780_A |
| 1378 | 22 | 2644910_C | 1423 | 22 | 11419316_A |
| 1379 | 22 | 2662291_A | | | |
| 1380 | 22 | 2768861_T | | | |
| 1381 | 22 | 2780292_G | | | |
| 1382 | 22 | 2962433_C | | | |
| 1383 | 22 | 2972386_G | | | |
| 1384 | 22 | 6644947_T | | | |
| 1385 | 22 | 6661042_T | | | |
| 1386 | 22 | 7390383_A | | | |
| 1387 | 22 | 7681171_A | | | |
| 1388 | 22 | 7712041_C | | | |
| 1389 | 22 | 7712293_G | | | |

7712313_T

7712347_T

7734515_C

7761809_A

8020429_G

8493797_T

Table 3.6 QTL 解析に用いた F₂集団のオス個体の個体数(n)、標準体長、体重、精巣重量および GSI

| 集団名 | n | 標準体長 (cm)ª | 体重 (g) ^a | 精巣重量 (g) ^a | GSI ^a | |
|----------|----|--------------|---------------------|-----------------------|------------------|---|
| 集団 1 | 45 | 33.8 ± 2.1 | 1128.4 ± 209.1 | 51.3 ± 43.2 | 4.2 ± 3.1 | _ |
| 集団 2 | 50 | 33.2 ± 1.8 | 1071.4 ± 166.5 | 52.8 ± 32.3 | 4.7 ± 2.5 | |
| 集団 3 | 42 | 34.3 ± 2.0 | 1189.0 ± 215.7 | 46.3 ± 33.5 | 3.7 ± 2.4 | |
| 集団 4 | 56 | 32.8 ± 2.5 | 1056.3 ± 231.5 | 30.5 ± 27.4 | $2.6\ \pm 2.0$ | |

ª 平均值 ± 標準偏差

| 染色体 | | | SNP 間の | SNP 間の |
|-------|-------|---------|-----------|-----------|
| 番号 | SNP | 主天 (CM) | 平均間隔 (cM) | 最大間隔 (cM) |
| 1 | 117 | 167.4 | 1.44 | 13.80 |
| 2 | 45 | 92.3 | 2.10 | 15.70 |
| 3 | 120 | 80.7 | 0.68 | 6.19 |
| 4 | 50 | 94.7 | 1.93 | 7.86 |
| 5 | 83 | 93.8 | 1.14 | 10.45 |
| 6 | 56 | 59.7 | 1.09 | 5.37 |
| 7 | 88 | 126.7 | 1.46 | 11.50 |
| 8 | 75 | 101.0 | 1.37 | 12.65 |
| 9 | 67 | 73.5 | 1.11 | 8.45 |
| 10 | 15 | 55.9 | 3.99 | 23.12 |
| 11 | 28 | 63.7 | 2.36 | 6.10 |
| 12 | 38 | 63.5 | 1.72 | 8.48 |
| 13 | 76 | 106.6 | 1.42 | 8.51 |
| 14 | 127 | 74.3 | 0.59 | 3.06 |
| 15 | 89 | 87.6 | 1.00 | 9.37 |
| 16 | 24 | 53.2 | 2.31 | 10.48 |
| 17 | 85 | 108.5 | 1.29 | 9.39 |
| 18 | 14 | 46.3 | 3.56 | 8.39 |
| 19 | 36 | 114.2 | 3.26 | 25.29 |
| 20 | 65 | 89.1 | 1.39 | 15.69 |
| 21 | 56 | 94.2 | 1.71 | 11.88 |
| 22 | 69 | 102.4 | 1.51 | 15.53 |
| 合計/平均 | 1,423 | 1949.2 | 1.75 | 11.24 |

Table 3.7 1,423 SNP 座を用いて構築した連鎖地図の概要

トラフグ早熟形質の遺伝基盤とゲノム予測の可能性

| Laule J. O | 惊 " " 仲 攻 、 仲 里 、 | 相未里 | 重やよい CON におりる C | IL 乃生で」 ベ | 师天 | | | | |
|------------|-------------------|-------|-----------------|------------------|-------------|-------------|-----------|--------|--------|
| 形喧 | 染色体 | 位置 | SNP 名 | LOD ^a | 95% 信 | 用区間 | PVE^{b} | 相加的 | 優性 |
| X | 番号 | (cM) | I | | 地図上の距離 (cM) | 物理的距離(Mb) | (%) | 効果° | 効果d |
| 標準体長 | Ś | 71.5 | Chr_5:10219766 | 2.96 | 2.3-93.5 | 0.22-11.83 | 5.02 | -0.55 | -0.77 |
| | 8 | 56.0 | Chr_8:10920029 | 2.72 | 31.4-97.9 | 8.95-13.61 | 1.03 | 0.19 | -0.38 |
| | 14 | 23.9 | Chr_14:4678973 | 5.20 | 21.0-43.3 | 4.14-7.89 | 6.42 | 0.81 | 0.15 |
| | 19 | 83.6 | Chr_19:10727069 | 2.46 | 3.9-113.1 | 0.32-13.67 | 3.45 | 1.08 | -0.33 |
| | 20 | 86.0 | Chr_20:13312894 | 3.47 | 65.2-89.1 | 10.94-13.31 | 3.13 | -0.69 | -0.10 |
| | 21 | 1.0 | Chr_21:96184 | 5.55 | 0.0-7.6 | 0.05-0.75 | 10.50 | 0.84 | 0.78 |
| 体重 | 5 | 83.1 | Chr_5:11221461 | 3.13 | 29.0-93.8 | 3.79-12.00 | 8.37 | -84.05 | -35.2 |
| | 9 | 46.7 | Chr_6:7686560 | 2.57 | 0.0-57.1 | 0.26-8.50 | 4.94 | -27.02 | 92.33 |
| | 8 | 58.0 | Chr_8:10920029 | 2.50 | 27.6-91.0 | 8.48-12.97 | 0.69 | 18.10 | -30.04 |
| | 14 | 23.9 | Chr_14:4678973 | 4.34 | 15.5-42.1 | 2.44-7.88 | 5.37 | 72.50 | 13.62 |
| | 19 | 83.6 | Chr_19:10727069 | 2.56 | 58.0-113.1 | 6.20-13.67 | 3.63 | 87.10 | -6.98 |
| | 20 | 85.0 | Chr_20:12076849 | 3.05 | 65.2-89.1 | 10.94-13.31 | 3.21 | -67.42 | -11.99 |
| | 21 | 1.0 | Chr_21:96184 | 4.12 | 0.0-13.7 | 0.05-3.70 | 7.00 | 74.96 | 45.83 |
| 精巣重量 | 1 | 165.0 | Chr_1:22807065 | 3.37 | 0.0-167.4 | 0.17-22.90 | 3.14 | 8.27 | -7.36 |
| | 8 | 48.6 | Chr_8:10856529 | 3.18 | 9.6-67.3 | 5.01-11.33 | 4.69 | 8.99 | 4.32 |
| | 14 | 26.7 | Chr_14:5297579 | 5.09 | 13.9-40.0 | 2.04-7.45 | 5.90 | 12.16 | 3.38 |
| | 19 | 83.6 | Chr_19:10727069 | 3.46 | 71.7-114.2 | 8.76-13.78 | 5.67 | 30.87 | -20.92 |
| GSI | 1 | 164.0 | Chr_1:22807065 | 3.55 | 0.0-167.4 | 0.17-22.90 | 3.51 | 0.68 | -0.51 |
| | 8 | 48.6 | Chr_8:10856529 | 3.37 | 9.6-67.3 | 5.01-11.33 | 5.25 | 0.69 | 0.45 |
| | 14 | 26.7 | Chr_14:5297579 | 4.33 | 8.7-48.9 | 1.30-7.97 | 4.75 | 0.82 | 0.21 |
| | 19 | 83.6 | Chr_19:10727069 | 3.40 | 60.3-114.2 | 6.47-13.78 | 5.94 | 2.48 | -1.83 |
| ドロンド | いす緒んたまな | | スニオ「中学が中たいの、 | | | | | | |

Table 3.8 標準体長、体重、精巣重量および GSI における QTL 解析の結果

ゲノムワイド水準で有意な QTL (P < 0.05)は太字で示している。

^a 対数オッズ (log of odds, LOD)

b 表現型分散に対する寄与率 (Phenotypic variation explained, PVE)

"A2(祖父)由来のアレルの、B2(祖母)のアレルに対する相加的効果

d A2 由来のアレルの、B2 のアレルに対する優性効果

| | タンコ東 | 参照配列 | (FUGU5/fr3) | この位置 |
|------------|---|-------|-------------|-----------|
| シンドンン | | 染色体番号 | 始点 (bp) | 終点 (bp) |
| fgf18a | fibroblast growth factor 18α | 14 | 3,853,641 | 3,860,411 |
| egrl | early growth response 1 | | 4,874,273 | 4,876,497 |
| gdf9 | growth differentiation factor 9 | | 5,076,125 | 5,077,830 |
| nsdhl | NAD (P) dependent steroid dehydrogenase-like | | 5,547,754 | 5,555,054 |
| zgc:194246 | (精子形成への関与が示唆) | | 7,117,506 | 7,117,891 |
| aplnra | apelin receptor α | 21 | 478,116 | 482,532 |
| rflna | refilin A | | 1,672,644 | 1,676,320 |
| hmgcra | 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase α | | 1,826,045 | 1,831,799 |
| isl1 | ISL LIM homeobox 1 | | 2,098,453 | 2,101,832 |
| kazald3 | kazal-type serine peptidase inhibitor domain 3 | | 2,361,875 | 2,363,662 |
| bmp3 | bone morphogenetic protein 3 | | 3,173,690 | 3,177,233 |
| fgf5 | fibroblast growth factor 5 | | 3,218,096 | 3,222,777 |
| bmp2k | BMP2 inducible kinase | | 3,366,678 | 3,381,803 |

| ~ |
|------------|
| Ц К |
| 連する遺伝子 |
| 実 |
| び成長し |
| ц 10 |
| た性成熟ま |
| |
| 立 |
| 75 |
| 信用区間F |
| D 95% |
| OTL (|
| 番染色体上の |
| 21 |
| ₩ 1 |
| 14 番染色を |
| Table 3. 9 |

| Table 3. 10 | 14 番染色体と 21 番染色体上の | QTLの95%信用区間内に存在した遺伝子リスト |
|-------------|--------------------|-------------------------|
| | | |

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|--------------------|--|
| 14 | ccdc88b | coiled-coil domain containing 88b |
| 14 | rom1b | retinal outer segment membrane protein 1b |
| 14 | RF01684 | |
| 14 | SCYL1 | SCY1-like, kinase-like 1 |
| 14 | ints5 | integrator complex subunit 5 |
| 14 | ganab | glucosidase, alpha; neutral ab |
| 14 | si:ch211-114c17.1 | |
| 14 | ubxn1 | UBX Domain Protein 1 |
| 14 | ehd1a | EH-domain containing 1a |
| 14 | map1lc3cl | microtubule-associated protein 1 light chain 3 gamma, like |
| 14 | si:ch211-168f7.5 | |
| 14 | ttc9c | tetratricopeptide repeat domain 9c |
| 14 | dpf2l | D4, zinc and double PHD fingers family 2, like |
| 14 | zdhhc24 | zinc finger DHHC-type containing 24 |
| 14 | pola2 | polymerase (DNA directed), alpha 2 |
| 14 | si:dkey-34115.1 | |
| 14 | si:ch1073-303k11.2 | |
| 14 | <i>SLC16A2</i> | solute carrier family 16 member 2 |
| 14 | <i>f</i> 8 | coagulation factor VIII, procoagulant component |
| 14 | pmt | phosphoethanolamine methyltransferase |
| 14 | mid2 | midline 2 |
| 14 | tsc22d3 | TSC22 domain family, member 3 |
| 14 | pcdh11 | protocadherin 11 |
| 14 | klhl4 | kelch-like family member 4 |
| 14 | eef1g | eukaryotic translation elongation factor 1 gamma |
| 14 | polr2gl | RNA polymerase II subunit g |
| 14 | si:ch211-175m2.5 | |
| 14 | si:ch73-380n15.2 | |
| 14 | chrnb3b | cholinergic receptor nicotinic beta 3 subunit b |
| 14 | CHRNA6 | cholinergic receptor, nicotinic, alpha 6 |
| 14 | chrnb2l | cholinergic receptor, nicotinic, beta 5b |
| 14 | ankrd13d | ankyrin repeat domain 13 family, member d |
| 14 | kdm2ab | lysine (K)-specific demethylase 2Ab |
| 14 | stx3 | syntaxin 3A |

| Table 3.10 (続 | き)14 番染色体と2 | 1 番染色体上の Q1 | ΓLの95%信用区間内に存在した遺伝子リスト |
|---------------|-------------|-------------|------------------------|
|---------------|-------------|-------------|------------------------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|------------------------------|---|
| 14 | ran | RAN, member RAS oncogene family |
| 14 | NDUFS8 | NADH:ubiquinone oxidoreductase core subunit S8a |
| 14 | tbc1d10c | TBC1 domain family, member 10C |
| 14 | rad9a | RAD9 checkpoint clamp component A |
| 14 | p2rx3a | purinergic receptor P2X, ligand-gated ion channel, 3a |
| 14 | ssrp1a | structure specific recognition protein 1a |
| 14 | clcf1 | cardiotrophin-like cytokine factor 1 |
| 14 | slc43a1a | solute carrier family 43 member 1a |
| 14 | med19a | mediator complex subunit 19a |
| 14 | si:dkey-6i22.5 | |
| 14 | tmx2a | thioredoxin-related transmembrane protein 2a |
| 14 | zdhhc5b | zinc finger DHHC-type palmitoyltransferase 5b |
| 14 | clp1 | cleavage factor polyribonucleotide kinase subunit 1 |
| 14 | rtn4rl2b | reticulon 4 receptor-like 2b |
| 14 | smtnl1 | smoothelin-like 1 |
| 14 | CTNND1 | catenin (cadherin-associated protein), delta 1 |
| 14 | cryba1l2 | crystallin, beta a1, like 2 |
| 14 | crybb111 | crystallin, beta b1, like 1 |
| 14 | cabp2b | calcium binding protein 2b |
| 14 | mif | macrophage migration inhibitory factor |
| 14 | PPP2R2C (1 of many) | protein phosphatase 2, regulatory subunit b, gamma a |
| 14 | wfs1b | wolfram syndrome 1b (wolframin) |
| 14 | jakmip1 | janus kinase and microtubule interacting protein 1 |
| 14 | KCNIP1 | Kv channel interacting protein 1 a |
| 14 | hrh2a | histamine receptor H2a |
| 14 | DOCK2 | dedicator of cytokinesis 2 |
| 14 | TRPC7 | transient receptor potential cation channel, subfamily c, member 7a |
| 14 | DIAPH1 | diaphanous related formin 1 |
| 14 | pcdh1g32 | protocadherin 1 gamma 32 |
| 14 | pcdh2ab1 | protocadherin 2 alpha b 1 |
| 14 | pcdh2aa15 (1 of many) | protocadherin 2 alpha a 15 |
| 14 | si:ch73-379j16.2 (1 of many) | |
| 14 | pcdhb | protocadherin b |
| 14 | si:ch73-233f7.1 | |

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|--------------------|---|
| 14 | RF00006 | |
| 14 | fgf18a | fibroblast growth factor 18a |
| 14 | fbxw11a | F-box and WD repeat domain containing 11a |
| 14 | etf1a | eukaryotic translation termination factor 1a |
| 14 | spock1 | SPARC (osteonectin), cwcv and kazal like domains proteoglycan 1 |
| 14 | bicc2 | bicaudal c homolog 2 |
| 14 | CHRNA9 (1 of many) | cholinergic receptor, nicotinic, alpha 9a |
| 14 | ube2ka | ubiquitin-conjugating enzyme E2Ka (UBC1 homolog, yeast) |
| 14 | klb | klotho beta |
| 14 | tlr1 | toll-like receptor 1 |
| 14 | ints10 | integrator complex subunit 10 |
| 14 | slc25a51b | solute carrier family 25 member 51b |
| 14 | grhpra | glyoxylate reductase/hydroxypyruvate reductase a |
| 14 | tomm5 | translocase of outer mitochondrial membrane 5 homolog |
| 14 | si:ch211-203d1.3 | |
| 14 | mrpl18 | mitochondrial ribosomal protein L18 |
| 14 | tcirg1b | T cell immune regulator 1, ATPase H+ transporting V0 subunit a3b |
| 14 | prpf19 | pre-mRNA processing factor 19 |
| 14 | si:dkey-74k8.3 | |
| 14 | rnf20 | ring finger protein 20, e3 ubiquitin protein ligase |
| 14 | aldob | aldolase b, fructose-bisphosphate |
| 14 | tmco6 | transmembrane and coiled-coil domains 6 |
| 14 | arsia | arylsulfatase family, member Ia |
| 14 | cdx1a | caudal type homeobox 1a |
| 14 | pdgfrb | platelet-derived growth factor receptor, beta polypeptide |
| 14 | csf1ra | colony stimulating factor 1 receptor, a |
| 14 | hmgxb3 | HMG box domain containing 3 |
| 14 | SLC35A4 | solute carrier family 35 member a4 |
| 14 | si:dkey-201i24.3 | |
| 14 | cd74a | CD74 molecule, major histocompatibility complex, class II invariant chain a |
| 14 | ndst1a | N-deacetylase/N-sulfotransferase (heparan glucosaminyl) 1a |
| 14 | rbm22 | RNA binding motif protein 22 |
| 14 | myoz3a | myozenin 3a |
| 14 | arl312 | ADP ribosylation factor like GTPase 3, like 2 |

| Table 3.10(続き)14 番梁色体と 21 番梁色体上の QTL の 95% 信用区間内に仔仕した遺伝子リ |
|---|
|---|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|--------------------|---|
| 14 | rgs14a | regulator of G protein signaling 14a |
| 14 | a2d1AR | adrenergic, alpha-2d-, receptor a |
| 14 | si:ch211-199b20.3 | |
| 14 | cnot6b | CCR4-NOT transcription complex, subunit 6b |
| 14 | ADAMTS2 | ADAM metallopeptidase with thrombospondin type 1 motif, 2 |
| 14 | gfpt2 | glutamine-fructose-6-phosphate transaminase 2 |
| 14 | mapk9 | mitogen-activated protein kinase 9 |
| 14 | RASGEF1C | RasGEF Domain Family Member 1c |
| 14 | tmem126a | transmembrane protein 126a |
| 14 | clk4a | CDC-like kinase 4a |
| 14 | rack1 | receptor for activated C kinase 1 |
| 14 | nme5 | NME/NM23 family member 5 |
| 14 | hnrnpaba | heterogeneous nuclear ribonucleoprotein A/Ba |
| 14 | phykpl | 5-phosphohydroxy-L-lysine phospho-lyase |
| 14 | FAM53C (1 of many) | family with sequence similarity 53 member c |
| 14 | spon2a | spondin 2a, extracellular matrix protein |
| 14 | kdm3b | lysine (K)-specific demethylase 3B |
| 14 | reep2 | receptor accessory protein 2 |
| 14 | egr1 | early growth response 1 |
| 14 | adra1bb | adrenoceptor alpha 1Bb |
| 14 | FABP6 (1 of many) | atty acid binding protein 6, ileal (gastrotropin) |
| 14 | ccnjl | cyclin J-like |
| 14 | c1qtnf2 | C1q and TNF related 2 |
| 14 | slu7 | SLU7 homolog, splicing factor |
| 14 | nsd1a | nuclear receptor binding SET domain protein 1a |
| 14 | si:ch1073-44g3.1 | |
| 14 | atp5po | ATP synthase peripheral stalk subunit OSCP |
| 14 | sfxn1 | sideroflexin 1 |
| 14 | atp7a | ATPase copper transporting alpha |
| 14 | fbxl3l | F-box and leucine-rich repeat protein 3, like |
| 14 | atp10b | ATPase phospholipid transporting 10b |
| 14 | gabrb2 | gamma-aminobutyric acid type a receptor subunit beta2a |
| 14 | gabraбa | gamma-aminobutyric acid type a receptor subunit alpha6a |
| 14 | nudcd2 | NudC domain containing 2 |

| Table 3.10 | (続き) | 14 番染色体と | 21 番染色体上の C |)TL の 95%信用区間内に存在した遺伝子リスト |
|-------------------|------|----------|-------------|---------------------------|
|-------------------|------|----------|-------------|---------------------------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|-------------------|---|
| 14 | sept8b | septin 8b |
| 14 | gdf9 | growth differentiation factor 9 |
| 14 | uqcrq | ubiquinol-cytochrome c reductase, complex III subunit VII |
| 14 | hspa4b | heat shock protein 4b |
| 14 | gnpda1 | glucosamine-6-phosphate deaminase 1 |
| 14 | ndfip1 | Nedd4 family interacting protein 1 |
| 14 | fgf1a | fibroblast growth factor 1a |
| 14 | nr3c1 | nuclear receptor subfamily 3, group C, member 1 |
| 14 | kctd16a | potassium channel tetramerization domain containing 16a |
| 14 | fgf16 | fibroblast growth factor 16 |
| 14 | zdhhc15b | zinc finger DHHC-type palmitoyltransferase 15b |
| 14 | uprt | uracil phosphoribosyltransferase (FUR1) homolog |
| 14 | abcb7 | ATP-binding cassette, sub-family B (MDR/TAP), member 7 |
| 14 | nexmifb | neurite extension and migration factor b |
| 14 | rlim | ring finger protein, LIM domain interacting |
| 14 | glod5 | glyoxalase domain containing 5 |
| 14 | si:ch211-153b23.3 | |
| 14 | prps1a | phosphoribosyl pyrophosphate synthetase 1a |
| 14 | zgc:66447 | |
| 14 | znf711 | zinc finger protein 711 |
| 14 | kctd12b | potassium channel tetramerisation domain containing 12b |
| 14 | rhogc | ras homolog gene family, member Gc |
| 14 | OGT | O-linked N-acetylglucosamine (GlcNAc) transferase, tandem |
| | | duplicate 1 |
| 14 | nsdhl | NAD(P) dependent steroid dehydrogenase-like |
| 14 | cetn2 | centrin, EF-hand protein, 2 |
| 14 | fut11 | fucosyltransferase 11 (alpha (1,3) fucosyltransferase) |
| 14 | plp1a | proteolipid protein 1a |
| 14 | rab9b | RAB9B, member RAS oncogene family |
| 14 | pcdh20 | protocadherin 20 |
| 14 | si:dkey-27i16.2 | |
| 14 | nlgn3a | neuroligin 3a |
| 14 | vma21 | vacuolar ATPase assembly factor VMA21 |
| 14 | mtnr1c | melatonin receptor 1c |
| 14 | neurl1b | neuralized E3 ubiquitin protein ligase 1b |

Table 3.10(続き)14番染色体と21番染色体上のQTLの95%信用区間内に存在した遺伝子リスト

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|------------------|--|
| 14 | dusp1 | dual specificity phosphatase 1 |
| 14 | ergic1 | endoplasmic reticulum-golgi intermediate compartment 1 |
| 14 | flt4 | fms related receptor tyrosine kinase 4 |
| 14 | trim105 | tripartite motif containing 105 |
| 14 | npy7r | neuropeptide Y receptor Y7 |
| 14 | prelid1a | PRELI domain containing 1a |
| 14 | mxd3 | MAX dimerization protein 3 |
| 14 | fam193b | family with sequence similarity 193 member b |
| 14 | DDX41 | DEAD (Asp-Glu-Ala-Asp) box polypeptide 41 |
| 14 | atoh1b | atonal bHLH transcription factor 1b |
| 14 | unc5a | unc-5 netrin receptor a |
| 14 | pdlim7 | PDZ and LIM domain 7 |
| 14 | cltb | clathrin, light chain B |
| 14 | higd2a | HIG1 hypoxia inducible domain family, member 2a |
| 14 | ankhd1 | ankyrin repeat and KH domain containing 1 |
| 14 | hnrnph1 | heterogeneous nuclear ribonucleoprotein h1 |
| 14 | rufy1 | RUN and FYVE domain containing 1 |
| 14 | hbegfa | heparin-binding EGF-like growth factor a |
| 14 | rmnd5b | required for meiotic nuclear division 5 homolog b |
| 14 | n4bp3 | NEDD4 binding protein 3 |
| 14 | anxa6 | annexin a6 |
| 14 | tnip1 | TNFAIP3 interacting protein 1 |
| 14 | gpx3 | glutathione peroxidase 3 |
| 14 | dctn4 | dynactin 4 |
| 14 | tspan17 | tetraspanin 17 |
| 14 | MCHR2 | melanin-concentrating hormone receptor 2 |
| 14 | ctnna1 | catenin (cadherin-associated protein), alpha 1 |
| 14 | lrrtm2 | leucine rich repeat transmembrane neuronal 2 |
| 14 | sncb | synuclein, beta |
| 14 | rnf44 | ring finger protein 44 |
| 14 | faf2 | Fas associated factor family member 2 |
| 14 | pin4 | protein (peptidylprolyl cis/trans isomerase) NIMA-interacting, 4 |
| | | (parvulin) |
| 14 | nek12 | NIMA-related kinase 12 |
| 14 | DRD1 (1 of many) | dopamine receptor D1b |

| Table 3. 10 | (続き) | 14番染色体と21 | 番染色体上の QTL | の95%信用区間内に存在し | ~た遺伝子リスト |
|-------------|------|-----------|------------|---------------|----------|
|-------------|------|-----------|------------|---------------|----------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|--------------------|--|
| 14 | cpeb4a | cytoplasmic polyadenylation element binding protein 4a |
| 14 | stc2 | stanniocalcin 2a |
| 14 | nkx2.5 | NK2 homeobox 5 |
| 14 | bnip1a | BCL2 interacting protein 1a |
| 14 | rpl2611 | Ribosomal protein L26 like |
| 14 | rpl26 | Ribosomal protein L26 |
| 14 | ppp2r2ca | protein phosphatase 2, regulatory subunit b, gamma a |
| 14 | GPR151 | G protein-coupled receptor 151 |
| 14 | adam19b | ADAM metallopeptidase domain 19b |
| 14 | thg1l | tRNA-histidine guanylyltransferase 1-like |
| 14 | lsm11 | LSM11, U7 small nuclear RNA associated |
| 14 | clint1a | clathrin interactor 1a |
| 14 | EBF1 (1 of many) | EBF transcription factor 1a |
| 14 | IL-12 p40 | IL-12: Interleukin-12 |
| 14 | adrb2a | adrenoceptor beta 2, surface a |
| 14 | sh3tc2 | SH3 domain and tetratricopeptide repeats 2 |
| 14 | ablim3 | actin binding LIM protein family, member 3 |
| 14 | afap111a | actin filament associated protein 1-like 1a |
| 14 | gabrp | gamma-aminobutyric acid type A receptor subunit pi |
| 14 | foxi3b | forkhead box I3b |
| 14 | zgc:194246 | |
| 14 | wnt8 | wingless-type MMTV integration site family, member 8a |
| 14 | tmsb2 | thymosin beta 2 |
| 14 | griala | glutamate receptor, ionotropic, AMPA 1a |
| 14 | lonrf1 | LON peptidase N-terminal domain and ring finger 1 |
| 14 | itk | IL2 inducible T cell kinase |
| 14 | cyfip2 | cytoplasmic FMR1 interacting protein 2 |
| 14 | hmmr | hyaluronan-mediated motility receptor (RHAMM) |
| 21 | TTC28 | tetratricopeptide repeat domain 28 |
| 21 | PITPNB (1 of many) | phosphatidylinositol transfer protein, beta |
| 21 | mn1b | meningioma 1b |
| 21 | zgc:153044 | |
| 21 | tcf7l1b | transcription factor 7 like 1b |
| 21 | ube2d4 | ubiquitin-conjugating enzyme E2D 4 (putative) |
|--|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|-------------------|---|
| 21 | dbnlb | drebrin-like b |
| 21 | arid5a | AT rich interactive domain 5a (MRF1-like) |
| 21 | gins4 | GINS complex subunit 4 (Sld5 homolog) |
| 21 | polr3d | polymerase (RNA) III (DNA directed) polypeptide D |
| 21 | GPAT4 | glycerol-3-phosphate acyltransferase 4 |
| 21 | inpp5l | inositol polyphosphate-5-phosphatase L |
| 21 | nkx6-3 | NK6 homeobox 3 |
| 21 | kdm2ba | lysine (K)-specific demethylase 2Ba |
| 21 | oraila | ORAI calcium release-activated calcium modulator 1a |
| 21 | aplnra | apelin receptor a |
| 21 | tbc1d10aa | TBC1 domain family, member 10Aa |
| 21 | sf3a1 | splicing factor 3a, subunit 1 |
| 21 | slc7a4 | solute carrier family 7 member 4 |
| 21 | dgcr6 | DiGeorge syndrome critical region gene 6 |
| 21 | RASAL1 | RAS protein activator like 1a (GAP1 like) |
| 21 | DTX1 | deltex 1, E3 ubiquitin ligase |
| 21 | unm_hu7912 | un-named hu7912 |
| 21 | syn1 | synapsin I |
| 21 | vgll4l | vestigial like 4 like |
| 21 | slc20a1a | solute carrier family 20 member 1a |
| 21 | gapvd1 | GTPase activating protein and VPS9 domains 1 |
| 21 | mvb12bb | multivesicular body subunit 12Bb |
| 21 | lmx1bb | LIM homeobox transcription factor 1, beta b |
| 21 | zbtb34 | zinc finger and BTB domain containing 34 |
| 21 | angptl2b | angiopoietin-like 2b |
| 21 | hmcn2 | hemicentin 2 |
| 21 | ncsla | neuronal calcium sensor 1a |
| 21 | zgc:154046 | |
| 21 | IER5L (1 of many) | immediate early response 5-like |
| 21 | ASB6 | ankyrin repeat and SOCS box containing 6 |
| 21 | si:dkeyp-14d3.1 | |
| 21 | slc15a4 | solute carrier family 15 member 4 |
| 21 | glt1d1 | glycosyltransferase 1 domain containing 1 |
| 21 | TMEM132D | transmembrane protein 132D |

| Table 3.10 (続 | き)14 番染色体とご | 21 番染色体上の Q | TLの95%信用区間内に存在し | た遺伝子リスト |
|---------------|-------------|-------------|-----------------|---------|
|---------------|-------------|-------------|-----------------|---------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|------------------|--|
| 21 | fzd10 | frizzled class receptor 10 |
| 21 | piwil1 | piwi-like RNA-mediated gene silencing 1 |
| 21 | rimbp2 | RIMS binding protein 2 |
| 21 | stx2b | syntaxin 2b |
| 21 | adgrd1 | adhesion G protein-coupled receptor d1 |
| 21 | ulk1a | unc-51 like autophagy activating kinase 1a |
| 21 | ep400 | E1A binding protein p400 |
| 21 | ncor2 | nuclear receptor corepressor 2 |
| 21 | rflna | refilin a |
| 21 | APBA1 | amyloid beta (A4) precursor protein-binding, family a, member 1a |
| 21 | fam189a2 | family with sequence similarity 189 member a2 |
| 21 | tjp2b | tight junction protein 2b (zona occludens 2) |
| 21 | fxn | frataxin |
| 21 | hmgcra | 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase a |
| 21 | gcnt4a | glucosaminyl (N-acetyl) transferase 4a |
| 21 | arrdc1a | arrestin domain containing 1a |
| 21 | nelfb | negative elongation factor complex member b |
| 21 | arid3c | AT rich interactive domain 3C (BRIGHT-like) |
| 21 | pias2 | protein inhibitor of activated STAT, 2 |
| 21 | mrpl41 | mitochondrial ribosomal protein L41 |
| 21 | dph7 | diphthamide biosynthesis 7 |
| 21 | sub1b | SUB1 regulator of transcription b |
| 21 | npr3 | natriuretic peptide receptor 3 |
| 21 | isl1 | ISL LIM homeobox 1 |
| 21 | chek2 | checkpoint kinase 2 |
| 21 | gstt2 | glutathione S-transferase theta 2 |
| 21 | BRD3 (1 of many) | bromodomain containing 3a |
| 21 | qsox2 | quiescin Q6 sulfhydryl oxidase 2 |
| 21 | barhl1a | BarH-like homeobox 1a |
| 21 | ddx31 | DEAD (Asp-Glu-Ala-Asp) box polypeptide 31 |
| 21 | ak8 | adenylate kinase 8 |
| 21 | tsc1a | TSC complex subunit 1a |
| 21 | dok2 | docking protein 2 |
| 21 | kazald3 | Kazal-type serine peptidase inhibitor domain 3 |

吉川

| Table 3. 10 | (続き) | 14 番染色体と 2 | 1番染色体上の(| QTL の 95% | 6信用区間内に存在し | 、た遺伝子リスト |
|--------------------|------|------------|----------|-----------|------------|----------|
|--------------------|------|------------|----------|-----------|------------|----------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|-------------------|---|
| 21 | ZMIZ2 (1 of many) | zinc finger, MIZ-type containing 2 |
| 21 | ogdha | oxoglutarate dehydrogenase a |
| 21 | adam9 | ADAM metallopeptidase domain 9 |
| 21 | ercc6l | excision repair cross-complementation group 6-like |
| 21 | nudt18 | nudix (nucleoside diphosphate linked moiety X)-type motif 18 |
| 21 | si:ch211-87m7.2 | |
| 21 | spina | spindlin a |
| 21 | mak16 | MAK16 homolog (S. cerevisiae) |
| 21 | srp19 | signal recognition particle 19 |
| 21 | tnksb | tankyrase, TRF1-interacting ankyrin-related ADP-ribose |
| 21 | idua | alnha-L-iduronidase |
| 21 | vamp5 | vesicle-associated membrane protein 5 |
| 21 | vamp8 | vesicle-associated membrane protein 8 (endobrevin) |
| 21 | ncaph | non-SMC condensin I complex, subunit h |
| 21 | tacr1 | tachykinin receptor 1a |
| 21 | zgc:110329 | |
| 21 | si:ch211-48m9.1 | |
| 21 | ogfod2 | 2-oxoglutarate and iron-dependent oxygenase domain containing 2 |
| 21 | zgc:113436 | |
| 21 | abcb9 | ATP-binding cassette, sub-family B (MDR/TAP), member 9 |
| 21 | zgc:114173 | |
| 21 | ррр3сса | protein phosphatase 3, catalytic subunit, gamma isozyme, a |
| 21 | adam28 | ADAM metallopeptidase domain 28 |
| 21 | tcima | transcriptional and immune response regulator a |
| 21 | zmat4a | zinc finger, matrin-type 4a |
| 21 | sfrp1a | secreted frizzled-related protein 1a |
| 21 | loxl2b | lysyl oxidase-like 2b |
| 21 | cyb561a3a | cytochrome b561 family, member A3a |
| 21 | hdr | hematopoietic death receptor |
| 21 | unc5db | unc-5 netrin receptor Db |
| 21 | RASGEF1B | RasGEF domain family, member 1Ba |
| 21 | bmp3 | bone morphogenetic protein 3 |
| 21 | cfap299 | cilia and flagella associated protein 299 |
| 21 | fgf5 | fibroblast growth factor 5 |

| Table 3. 10 (# | 売き)14 | 番染色体と21 | 番染色体上の Q | TLの | 95%信用区間内に存在し | レた遺伝子リスト |
|----------------|-------|---------|----------|-----|--------------|----------|
|----------------|-------|---------|----------|-----|--------------|----------|

| 染色体番号 | シンボル | 遺伝子名 |
|-------|-------------------|--|
| 21 | prdm8b | PR domain containing 8b |
| 21 | antxr2a | ANTXR cell adhesion molecule 2a |
| 21 | paqr3a | progestin and adipoQ receptor family member IIIa |
| 21 | bmp2k | BMP2 inducible kinase |
| 21 | anxa3a | annexin A3a |
| 21 | mrpl1 | mitochondrial ribosomal protein L16 |
| 21 | cnot6l | CCR4-NOT transcription complex, subunit 6-like |
| 21 | cxcl13 | chemokine (C-X-C motif) ligand 13 |
| 21 | fam102aa | family with sequence similarity 102 member Aa |
| 21 | zdhhc12a | zinc finger DHHC-type palmitoyltransferase 12a |
| 21 | si:ch211-51h9.7 | |
| 21 | odf2b | outer dense fiber of sperm tails 2b |
| 21 | gle1 | GLE1 RNA export mediator |
| 21 | ptgesl | prostaglandin E synthase 2-like |
| 21 | si:ch211-251j10.3 | |
| 21 | smarch1a | SWI/SNF related, matrix associated, actin dependent regulator of |
| 21 | Siner Co I u | chromatin, subfamily b, member 1a |
| 21 | GPR21 | probable G-protein coupled receptor 21 i |

| | タンゴ東 | 参照配列 | (FUGU5/fr3) 上 | の位置 |
|-----------|--|-----------|---------------|------------|
| | 度'位于'石 | 染色体番号 | 始点 (bp) | 終点 (bp) |
| vgll3 | vestigial-like family member 3 | 1 | 17,736,719 | 17,738,405 |
| hsd3b1 | 3-β hydroxysteroid dehydrogenase 1 | 1 | 21,565,222 | 21,566,609 |
| cga | gonadotropin common α | 2 | 5,677,530 | 5,678,219 |
| six6a | homeobox protein SIX6α | 2 | 6,714,071 | 6,715,458 |
| tead3 | transcription enhancer factor-1 | ω | 8,259,332 | 8,269,094 |
| $q\eta l$ | luteinizing hormone β | 4 | 6,727,748 | 6,728,565 |
| cyp17a1 | cytochrome P450-17A1 | 4 | 1,244,261 | 1,247,854 |
| hsd3b7 | 3β -hydroxysteroid dehydrogenase 7 | 5 | 11,268,586 | 11,273,043 |
| bmp15 | bone morphogenetic protein 15 | × | 11,231,564 | 11,233,422 |
| cyp11a2 | cytochrome P450-11A2 | 6 | 8,938,081 | 8,940,517 |
| igf2 | insulin-like growth factors 2 | 6 | 7,560,948 | 7,565,245 |
| fshb | follicle-stimulating hormone β | 13 | 9,818,529 | 9,819,000 |
| igfI | insulin-like growth factors 1 | 18 | 2,863,863 | 2,873,037 |
| star | steroidogenic acute regulatory protein | HE591882* | 67,137 | 69,443 |
| 子言と言子派を | 2. 「「「」」」」(1. 「一」」(1. 「一」」(1. 「一」」(1. 「」)、「」 | | | |

Table 3.11 精巣発達に関連すると考えられる遺伝子のトラフグ参照配列上の位置

精巣重量に関連する QTL の 95%信用区間内に配置された遺伝子は太字で示した。

* 染色体上の位置が不明なスキャフォルド

#!/bin/bash #sh ~/CODES/TRIM.sh 1&>~/project_name/TRIM.log 2&>~/project_name/TRIM.err WD=/home/user1/project_name FASTQ=\${WD}/fastq/ TRIMO=/opt/software/Trimmomatic -0.38/ SAMPLES=\${WD}/SampleNames.txt #Table 3-6 中の「サンプル名」行と一致 THRED=6 R1=R1_001.fastq.gz R2=R2_001.fastq.gz mkdir \${WD}/TRIM TRIMED=\${WD}/TRIM for i in `cat \${SAMPLES}` do mkdir \${TRIMED}/\${i} TRIM=\${TRIMED}/\${i} java -jar \${TRIMO}/trimmomatic -0.38.jar PE -threads \${THRED} -trimlog \${TRIM}/\${i}_trim.log ¥ \${FASTQ}/\${i}/\${i}_*_\${R1} \${FASTQ}/\${i}/\${i}_*_\${R2} ¥ $TRIM \ (i)_paired_R1.fq.gz \ TRIM \ (i)_unpaired_R1.fq.gz \ TRIM \ (i)_paired_R2.fq.gz \ TRIM \ (i)_p$ ILLUMINACLIP:\${TRIMO}/adapters/ NexteraPE -PE.fa:2:30:10 SLIDINGWINDOW:30:20 AVGQUAL:20 MINLEN:80 done

Script 3.1 GRAS-Di 法で得られたリードのトリミングに用いたスクリプト。

#!/bin/bash #sh ./CODES/BWA-mem.sh 1&>~/project_name/BWA -mem.log 2&>~/project_name/BWA -mem.err PROJECT=project_name WD=/home/user1/\${PROJECT} REF=\${WD}/REF/fugu5_chromosomes.fa #FUGU5/fr3 fasta sequence file TRIMED=\${WD}/TRIM SAMPLES=\${WD}/SampleNames.txt #Table 3-6 中の「サンプル名」行と一致 THRED=6 bwa index \${REF} samtools faidx \${REF} mkdir \${WD}/BWA for i in `cat \${SAMPLES}` do mkdir \${WD}/BWA/\${i} TRIM=\${TRIMED}/\${i} BWA=\${WD}/BWA/\${i} bwa mem -t \${THRED} -M \${REF} \${TRIM}/\${i}_paired_R1.fq.gz \${TRIM}/\${i}_paired_R2.fq.gz ¥ -R "@RG¥tID:"\${i}"¥tSM:"\${i}"¥tPL:Illumina" | samtools view -F 2316 -b -@ \${THRED} > \${BWA}/\${i}.bam samtools sort -@ 8 \${BWA}/\${i}.bam -o \${BWA}/\${i}_sorted.bam samtools index \${BWA}/\${i}_sorted.bam rm \${BWA}/\${i}.bam done

Script 3.2 トリミングしたリードを参照配列(FUGU/5fr3)にマッピングした際に用いたスクリプト。

#!/bin/bash #sh ./CODES/Freebayse.sh 1&>~/ project_name /Freebayse.log 2&>~/ project_name /Freebayse.err PROJECT=project_name WD=/home/user1/\${PROJECT} REF=\${WD}/REF/fugu5_chromosomes.fa #FUGU5/fr3 fasta sequence file TRIMED=\${WD}/TRIM SAMPLES=\${WD}/SampleNames.txt **#Table 3-6** 中の「サンプル名」行と一致 THRED=6 mkdir \${WD}/Freebayes FB=\${WD}/Freebayes BWA=\${WD}/BWA for i in `cat \${SAMPLES}` do ls \${BWA}/\${i}/\${i}*bam >> \${PROJECT}/\${PROJECT}_bam.list done samtools merge -@12 \${FB}/\${PROJECT}_sorted.bam -b \${PROJECT}/\${PROJECT}_bam.list samtools index -@12 \${FB}/\${PROJECT}_sorted.bam cd /opt/software/freebayes/scripts /freebayes -parallel <(./fast a_generate_regions.py \${REF}.fai 100000) 12 ¥ -f \${REF} \${FB}/\${PROJECT}_sorted.bam --min-mapping-quality 10 ¥ --use-best-n-alleles 4 --min-alternate -count 2 --min-alternate -fraction 0.2 ¥ > \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.vcf bgzip \${FB}/\${PROJECT}_sort ed.merged.FB.vcf tabix -p vcf \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.vcf.gz vcftools --gzvcf \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.vcf.gz ¥ --minQ 20 --maf 0.01 --minDP 5 --max-meanDP 500 --remove -indels ¥ --min-alleles 2 --max-alleles 2 --max-missing 0.8 --recode ¥ --out \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered

Script 3.3 マッピングされた個々の BAM ファイルを結合し、ジェノタイピングを行った際に用いたスクリ

プト。

WD=/home/user1/\${PROJECT} FB=\${WD}/\${PROJECT} vcftools=/opt/software/vcftools-0.1.16/src/cpp/vcftools plink=/opt/software/plink-1.07-x86_64/plink #親魚の個体番号の確認: A2; 46632, S1; 39947, S2; 39931, D1; 39979, D2; 39983 #親魚5個体を抽出して012形式に変換 vcftools --vcf \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf ¥ -indv 39947 --indv 39931 --indv 39979 --indv 39983 --indv 46632 --012 --out \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents #出力されたファイルの行と列を入れ替える cd \${FB} sed -n 1p \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012 | sed -e "s/¥t/¥n/g" > S1.012 sed -n 2p \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012 | sed -e "s/¥t/¥n/g" > S2.012 sed -n 3p \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012 | sed -e "s/¥t/¥n/g" > D1.012 sed -n 4p \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012 | sed -e "s/¥t/¥n/g" > D2.012 sed -n 5p \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012 | sed -e "s/¥t/¥n/g" > A2.012 #これらに SNP position を加える cp \${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf_parents.012.pos 012.pos sed -i '1s///Chrom¥tpos¥n/' 012.pos paste 012.pos S1.012 S2.012 D1.012 D2.012 A2.012 > SNPlist.012 #A2 は 0 または 2(ホモ型)で、S1, S2, D1, D2 は 1(ヘテロ型)となる SNP を抽出する #A2 のジェノタイプが 0 または 2(ホモ型)の SNP 座 awk '{if(\$7==2) print \$0}' SNPlist.012 > grandpa_2.list awk '{if(\$7==0) print \$0}' SNPlist.012 > grandpa_0.list #A2 のジェノタイプが 2(または 0)の SNP 座では父母のジェノタイプが 0(または 2)になることはないのですべて除外 cat grandpa_2.list | grep -v -w "0" > grandpa_2_filtered.list cat grandpa_0.list | grep -v -w "2" > grandpa_0_filtered.list #S1, S2, D1, D2 のジェノタイプが全て1 である SNP を抽出 awk '{if(\$3==1 && \$4==1 && \$5==1 && \$6 ==1) print \$0}' grandpa_2_filtered.list > grandpa_2_parents1.list awk '{if(\$3==1 && \$4==1 && \$5==1 && \$6 ==1) print \$0}' grandpa_0_filtered.list > grandpa_0_parents1.list #A2 のジェノタイプが 0 または 2 で、S1, S2, D1, D2 のすべてが 1 となるファイルを結合(SNP リスト) cat grandpa_0_parents1.list grandpa_2_parents1.list | cut -f1,2 | sort -g > grandpa_02.list #SNP リストに残った SNP 座を抽出 vcftools --vcf \${FB}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode.vcf --plink --chrom-map ~/CODES/Chrom.map ¥ -positions \${FB}/grandpa_02.list --out \${PLINK}/\${PROJECT}_sorted.merged.FB.filtered.recode_grandpa_02.vcf

Script 3.4 連鎖地図作製に有効な SNP を選抜した際に用いたスクリプト。祖父(A2)の遺伝子型がホモで

あり、かつ、F₁親魚(S1, S2, D1, D2)の遺伝子型がヘテロ接合である SNP を選抜した。

####################################QTL analysis library("qtl") DIR="PROJECT name" FILE="samplefile.csv" data <- read.cross(dir=DIR, file=FILE, format ="csv", estimate.map = F) pheno <- data\$pheno ###### Normality test shapiro.test(pheno\$SL) shapiro.test(pheno\$BW) shapiro.test(pheno\$GW) shapiro.test(pheno\$GSI) #SL, GW and GSI skew, but BW do not significantly differ fromnormal distribution #SL,GW and GSI are transformed using nqrank after calc genoprob step ##### QTLanalysis with covariance est <- est.map(data, map.function="kosambi") map <- replace.map(data,est) plot.map(map) cal <- calc.genoprob(map, step=1) ######transform skew data cal_trans <- transformPheno(cal, pheno.col = c(3,5,6), transf=nqrank) #####genome scan with covariant BW <- scanone(cal, pheno=4, addcov = cal\$pheno\$FAM) summary(BW, threshold=2) permBW <- scanone(cal, pheno=4, n.perm = 1000, addcov = cal\$pheno\$FAM) summary(BW, perm=permBW, alpha=0.05) summary(BW, perm=permBW, alpha=0.677) summary(permBW, alpha=0.05) summary(permBW, alpha=0.677) plot(BW) abline(h = summary(permBW, alpha = 0.05)) abline(h = summary(permBW, alpha = 0.677), lty = 2) ##### multiple QTL analysis bayesint(BW, chr=5, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=6, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=8, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=14, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=19, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=20, expandtomarkers = TRUE) bayesint(BW, chr=21, expandtomarkers = TRUE) q <- c(5, 6, 8, 14, 19, 20, 21) p <- c(83.05, 46.73, 58, 23.91, 83.59, 85, 1.04) qtl <- makeqtl(cal, q, p, what="prob") fit <- fitqtl(cal, pheno.col = 4, qtl, method = "hk", get.est=T) summary(fit) sim <- sim.geno(cal_trans, n.draws = 128, step =1) mar1 <- find.marker(cal_trans, 14, 23.91) mar2 <- find.marker(cal_trans, 21, 1.04) output1 <- effectplot(sim , pheno.col="BW", mar1) output2 <- effectplot(sim , pheno.col="BW", mar2)

Script 3.5 QTL 解析に用いた R スクリプト。解析には F₂集団の表現型値(Table 3.4) および Script 3.4 で 選抜した SNP 座から、(1) 染色体物理地図上の位置が明確であり、(2) 全個体の 98%以上でジェノタイ ピングされ、かつ、(3) Hardy-Weinberg 平衡から極端に逸脱($P < 10^{-8}$) していない SNP 座におけるジェノ タイプデータを用いた。 ####genome scan with covariant SL <- scanone(cal_trans, pheno=3, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(SL, threshold=2) permSL <- scanone(cal_trans, pheno=3, n.perm = 1000, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(SL, perm=permSL, alpha=0.05) summary(SL, perm=permSL, alpha=0.677) summary(permSL, alpha=0.05) summary(permSL, alpha=0.677) plot(SL) abline(h = summary(permSL, alpha = 0.05)) abline(h = summary(permSL, alpha = 0.677),lty = 2) ##### multiple QTL analysis bayesint(SL, chr=5, expandtomarkers = TRUE) bayesint(SL, chr=8, expandtomarkers = TRUE) bayesint(SL, chr=14, expandtomarkers = TRUE) bayesint(SL, chr=19, expandtomarkers = TRUE) bayesint(SL, chr=20, expandtomarkers = TRUE) bayesint(SL, chr=21, expandtomarkers = TRUE) q <- c(5, 8, 14, 19, 20, 21) p <- c(71.52, 56, 23.91, 83.59, 86, 1.04) qtl <- makeqtl(cal_trans, q, p, what="prob") fit <- fitgtl(cal_trans, pheno.col = 3, gtl, method = "hk", get.est=T) summary(fit) mar1 <- find.marker(cal_trans, 14, 23.91) mar2 <- find.marker(cal_trans, 21, 1.04) output1 <- effectplot(sim , pheno.col="SL", mar1) output2 <- effectplot(sim , pheno.col="SL", mar2) ####genome scan with covariant GW <- scanone(cal_trans, pheno=5, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(GW, threshold=2) permGW <- scanone(cal_trans, pheno=5, n.perm = 1000, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(GW, perm=permGW, alpha=0.05) summary(GW, perm=permGW, alpha=0.677) summary(permGW, alpha=0.05) summary(permGW, alpha=0.677) plot(GW) abline(h = summary(permGW, alpha = 0.05)) abline(h = summary(permGW, alpha = 0.677),lty = 2) ##### multiple QTL analysis bayesint(GW, chr=1, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GW, chr=8, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GW, chr=14, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GW, chr=19, expandtomarkers = TRUE) q <- c(1, 8, 14, 19) p <- c(165, 48.6, 26.7, 83.6) qtl <- makeqtl(cal_trans, q, p, what="prob") fit <- fitqtl(cal_trans, pheno.col = 5, qtl, method = "hk", get.est=T) summary(fit) mar3 <- find.marker(cal_trans, 14, 26.75) output3 <- effectplot(sim , pheno.col="GW", mar3)

Script 3.5 (続き)

####genome scan with covariant GSI <- scanone(cal_trans, pheno=6, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(GSI, threshold=2) permGSI <- scanone(cal_trans, pheno=6, n.perm = 1000, addcov = cal_trans\$pheno\$FAM) summary(GSI, perm=permGSI, alpha=0.05) summary(GSI, perm=permGSI, alpha=0.677) summary(permGSI, alpha=0.05) summary(permGSI, alpha=0.677) plot(GSI) abline(h = summary(permGSI, alpha = 0.05)) abline(h = summary(permGSI, alpha = 0.677),lty = 2) ##### multiple QTL analysis bayesint(GSI, chr=1, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GSI, chr=8, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GSI, chr=14, expandtomarkers = TRUE) bayesint(GSI, chr=19, expandtomarkers = TRUE) q <- c(1, 8, 14, 19) p <- c(165,48.6,26.7,83.6) qtl <- makeqtl(cal_trans, q, p, what="prob") fit <- fitqtl(cal_trans, pheno.col = 6, qtl, method = "hk", get.est=T) summary(fit) mar3 <- find.marker(cal_trans, 14, 26.75) output3 <- effectplot(sim , pheno.col="GSI", mar3)

Script 3.5 (続き)

第4章 図表・スクリプト

吉川



Fig. 4.1 本章の実験をもとに作成したゲノミックセレクション法の概略図。赤枠で囲った部分が本章の実験 で行った内容を示す。解析魚として 10 生簀(1 生簀がほぼ 1 つの全きょうだい集団で構成される)から各 100 個体を収集した。このうち 499 個体は親魚候補として残し、残り 501 個体を解析魚として直ちにサンプ リングして表現型値と鰭組織を取得した。解析魚から取得した表現型およびジェノタイプデータをもとに GBLUP 法によるゲノム予測を行った。親魚候補は鰭組織を採取した後、陸上水槽に搬入して飼育した。親 魚候補から選抜を行う場合、取得したジェノタイプデータを解析魚集団で構築した予測モデルに代入し、各 個体の GEBV を予測して選抜する。



Fig. 4.2 解析魚集団における各個体の体重と精巣重量(a)および体重とGSI(b)の関係。図中の青破線は精 巣重量(a)およびGSI(b)の上位100個体とそれ以下を分ける基準を示し、基準を超えた個体を赤で示し た。両形質の上位100個体を抽出して体重との相関(Spearman's rank correlation, ρ)を調べたところ、精巣重 量では中程度の正の相関を示したが(ρ = 0.4622, P < 0.001)、GSIでは有意な相関が認められなかった(ρ = 0.0789, P = 0.435)。

181



Fig. 4.3 ADMIXTURE 解析における交差検定の結果。横軸に祖先集団数(K)を示し、縦軸にそれぞれのK において5分割の交差検定を行って推定した集団数の推定誤差を示した。推定誤差はK が 11以上で横ばいとなった。



Fig. 4.4 解析魚の遺伝的集団構造。左側の系統樹は個体間のユークリッド距離にもとづく遺伝的類縁関係を示し、右側のバーは ADMIXTURE 解析で推定された 11 集団に対する各個体の帰属率を示す。右端に示した数字は類縁関係をもとに推定した血縁クラスターID(Fig. 4.5 と対応する)を示す。このうち、ID4、8、9 は養殖業者からの聞き取り調査から A2 個体の後代であると推察された。



Fig. 4.5 各解析個体の測定日と血縁クラスターの対応関係。11月30日に1生簀、12月6日に3生簀、12月 7日、9日、15日に2生簀ずつ購入した。各測定日の購入した生簀数(全きょうだいの数)と血縁クラスタ 一数はおおむね一致したが、12月6日、9日および15日などでは、扱った生簀数よりも多い血縁クラスタ ーが出現した。



Fig. 4.6 ゲノムワイド関連解析 (GWAS) の結果。それぞれ、標準体長(a)、体重(b)、精巣重量(c)お よび GSI(d)の結果を示す。各 SNP をトラフグの染色体(22本)上の位置順に横軸に配し、各形質との関 連性の強さ(-log₁₀(*P*))を縦軸に示した。図中の青い水平線は有意水準(ボンフェローニ補正後の有意水準(5.05 =-log₁₀(0.05/5583)))を示す。



Fig. 4.7 標準体長(a) および体重(b) の観察値と GBLUP 法で予測した予測値(GEBV)の相関。いずれ も正の相関が認められた(標準体長: *r* = 0.65; 体重: *r* = 0.58)。図中の斜実線は観測値と予測値が一致する 点を結んだもの(y = x)。



Fig. 4.8 オス個体における精巣重量(a) および GSI(b) の観察値と GBLUP 法で予測した予測値(GEBV) の相関。いずれも正の関係が認められた(精巣重量: *r*=0.72; GSI: *r*=0.76)。図中の斜実線は観測値と予測値 が一致する点を結んだもの(y=x)。

| 、ム予測の可能性 |
|----------|
|) |
| K |
| 1 |
| -0 |
| 遺伝基盤 |
| 0 |
| 「早熟形質の |
| 5 |
| |
| 1N |
| ~ |
| |

| 測定日 | 生簀数 | 性別 | и | 標準体長 (cm) ^a | 体重 (g) ^a | 生殖腺重量 (g) ^a | GSI ^a |
|------------|-----|--------|-----|------------------------|---------------------|------------------------|------------------|
| 2016/11/30 | 1 | オス | 27 | 30.9 ± 1.5 | 999.5 ± 208.0 | 50.3 ± 47.1 | 4.4 ± 3.7 |
| | | メメ | 23 | 32.1 ± 2.3 | 1091.4 ± 214.7 | 5.2 ± 1.5 | 0.5 ± 0.1 |
| 2016/12/6 | ю | オス | 68 | 31.3 ± 1.4 | 1060.2 ± 128.2 | 57.2 ± 45.4 | 5.2 ± 4.0 |
| | | メメ | 83 | 31.3 ± 1.7 | 1040.9 ± 137.2 | 8.3 ± 5.1 | 0.8 ± 0.4 |
| 2016/12/7 | 7 | オス | 43 | 31.6 ± 2.1 | 1054.9 ± 215.1 | 70.3 ± 53.8 | 6.1 ± 4.2 |
| | | χ | 56 | 32.3 ± 2.0 | 1077.6 ± 209.4 | 10.4 ± 5.8 | 0.9 ± 0.4 |
| | | 両性 b | 1 | 32.0 | 1010.0 | I | I |
| 2016/12/9 | 2 | オス | 37 | 32.1 ± 1.7 | 1147.3 ± 150.2 | 99.0 ± 43.7 | 8.5 ± 3.3 |
| | | メメ | 59 | 33.4 ± 1.7 | 1161.1 ± 143.8 | 13.3 ± 5.5 | 1.1 ± 0.4 |
| | | 両性 b | 4 | 33.5 ± 2.4 | 1236.5 ± 208.7 | Ι | Ι |
| 2016/12/15 | 2 | オス | 63 | 31.9 ± 1.5 | 1074.2 ± 187.8 | 66.7 ± 53.0 | 5.7 ± 4.4 |
| | | メメ | 35 | 31.8 ± 1.9 | 1032.2 ± 153.0 | 7.1 ± 4.2 | 0.7 ± 0.3 |
| | | 両性 b | 7 | 33.7 ± 0.1 | 1174.0 ± 141.4 | Ι | I |
| - <u>1</u> | 10 | オス | 238 | 31.6 ± 1.7 | 1069.6 ± 178.4 | 67.6 ± 50.8 | 5.9 ± 4.2 |
| | | メメ | 256 | 32.1 ± 2.0 | 1080.0 ± 172.2 | 9.4 ± 5.6 | 0.8 ± 0.4 |

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|-------------|------|------|-------|-------|----|----------|
| フール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S 1 | 28.7 | 788 | 28.1 | 3.57 | М | 16_11_30 |
| 1 | S 2 | 32.4 | 1150 | 80.6 | 7.01 | Μ | 16_11_30 |
| 1 | S 3 | 29 | 800 | 3.1 | 0.39 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 4 | 33.7 | 1350 | 8.9 | 0.66 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 5 | 30.9 | 1040 | 58.6 | 5.63 | М | 16_11_30 |
| 1 | S 6 | 29.2 | 924 | 4.2 | 0.45 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 7 | 32.7 | 1230 | 63.2 | 5.14 | М | 16_11_30 |
| 1 | S 8 | 31 | 1040 | 67 | 6.44 | М | 16_11_30 |
| 1 | S 9 | 31.5 | 1034 | 47 | 4.55 | М | 16_11_30 |
| 1 | S10 | 33.2 | 1178 | 6.2 | 0.53 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 11 | 32 | 1270 | 171 | 13.46 | М | 16_11_30 |
| 1 | S12 | 33.4 | 1256 | 5.8 | 0.46 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 13 | 31.3 | 1000 | 4.3 | 0.43 | F | 16_11_30 |
| 1 | S14 | 34.2 | 1274 | 82 | 6.44 | М | 16_11_30 |
| 1 | S15 | 30.9 | 802 | 1.7 | 0.21 | М | 16_11_30 |
| 1 | S16 | 36 | 1248 | 6.8 | 0.54 | F | 16_11_30 |
| 1 | S17 | 28.5 | 800 | 4 | 0.50 | F | 16_11_30 |
| 1 | S18 | 31.4 | 1224 | 121.9 | 9.96 | М | 16_11_30 |
| 1 | S19 | 33.7 | 1226 | 5.1 | 0.42 | F | 16_11_30 |
| 1 | S20 | 29.8 | 776 | 13 | 1.68 | М | 16_11_30 |
| 1 | S21 | 32.5 | 1340 | 148.2 | 11.06 | М | 16_11_30 |
| 1 | S22 | 28.7 | 756 | 8.4 | 1.11 | М | 16_11_30 |
| 1 | S23 | 30.8 | 874 | 13.7 | 1.57 | М | 16_11_30 |
| 1 | S24 | 31.8 | 996 | 4.7 | 0.47 | F | 16_11_30 |
| 1 | S25 | 35.6 | 1468 | 6.2 | 0.42 | F | 16_11_30 |
| 1 | S26 | 36 | 1354 | 7.3 | 0.54 | F | 16_11_30 |
| 1 | S27 | 31.2 | 986 | 4.9 | 0.50 | F | 16_11_30 |
| 1 | S28 | 32.3 | 1128 | 72.8 | 6.45 | М | 16_11_30 |
| 1 | S29 | 35.2 | 1354 | 6.5 | 0.48 | F | 16_11_30 |
| 1 | S 30 | 31.5 | 1108 | 5 | 0.45 | F | 16_11_30 |
| 1 | S31 | 29.9 | 800 | 3.1 | 0.39 | М | 16_11_30 |
| 1 | S32 | 32.5 | 1086 | 63.3 | 5.83 | М | 16_11_30 |
| 1 | S33 | 30.2 | 924 | 62 | 6.71 | М | 16_11_30 |
| 1 | S34 | 29.9 | 824 | 1.4 | 0.17 | М | 16_11_30 |
| 1 | S35 | 33.2 | 1212 | 109.9 | 9.07 | М | 16_12_6 |
| 1 | S36 | 33.4 | 1090 | 8.1 | 0.74 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 37 | 32 | 1060 | 3.4 | 0.32 | F | 16_12_6 |
| 1 | S38 | 31 | 1082 | 8.1 | 0.75 | F | 16_12_6 |
| 1 | S39 | 33.5 | 1214 | 62.2 | 5.12 | М | 16_12_6 |
| 1 | S40 | 32.1 | 1026 | 10.8 | 1.05 | F | 16_12_9 |

Table 4.2 ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の表現型値、 性別および測定日

| | The second se | 標準体長 | BW | GW | 007 | Li. D. 1 | |
|------|---|------|------|-------|-------|----------|----------|
| 9-12 | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S41 | 33.6 | 1140 | 18.2 | 1.60 | F | 16_12_9 |
| 1 | S42 | 35.3 | 1248 | 10.6 | 0.85 | F | 16_12_9 |
| 1 | S43 | 34.4 | 1268 | 10 | 0.79 | F | 16_12_9 |
| 1 | S44 | 32.1 | 1104 | 13.4 | 1.21 | F | 16_12_9 |
| 1 | S45 | 30.6 | 1088 | NA | NA | М | 16_12_9 |
| 1 | S46 | 34.4 | 1202 | 5.7 | 0.47 | F | 16_12_9 |
| 1 | S47 | 32 | 1054 | 6.7 | 0.64 | F | 16_12_9 |
| 1 | S48 | 32.1 | 1164 | 123.3 | 10.59 | М | 16_12_9 |
| 1 | S49 | 31.6 | 1096 | 104.7 | 9.55 | М | 16_12_9 |
| 1 | S50 | 28 | 820 | 5.2 | 0.63 | F | 16_12_6 |
| 1 | S51 | 31.2 | 860 | 24.9 | 2.90 | М | 16_12_9 |
| 1 | S52 | 35 | 1270 | 7 | 0.55 | F | 16_12_9 |
| 1 | S 53 | 30.5 | 990 | 102.5 | 10.35 | М | 16_12_9 |
| 1 | S54 | 32.8 | 1096 | 17.4 | 1.59 | F | 16_12_9 |
| 1 | S55 | 34.2 | 1202 | 114.6 | 9.53 | М | 16_12_9 |
| 1 | S56 | 35.1 | 1262 | 13.3 | 1.05 | F | 16_12_9 |
| 1 | S57 | 34.2 | 1472 | 7.1 | 0.48 | F | 16_11_30 |
| 1 | S58 | 33 | 1302 | 41.9 | 3.22 | М | 16_11_30 |
| 1 | S59 | 30.2 | 938 | 1.6 | 0.17 | М | 16_11_30 |
| 1 | S60 | 30.7 | 974 | 4.3 | 0.44 | F | 16_11_30 |
| 1 | S61 | 27.8 | 650 | 1.6 | 0.25 | М | 16_11_30 |
| 1 | S62 | 31.8 | 1296 | 111.8 | 8.63 | М | 16_11_30 |
| 1 | S63 | 30.2 | 862 | 3.6 | 0.42 | F | 16_11_30 |
| 1 | S64 | 29.4 | 746 | 4.1 | 0.55 | М | 16_11_30 |
| 1 | S65 | 31.2 | 1022 | 4.7 | 0.46 | F | 16_11_30 |
| 1 | S66 | 31.5 | 1070 | 5 | 0.47 | F | 16_11_30 |
| 1 | S67 | 28.6 | 804 | 3.5 | 0.44 | F | 16_11_30 |
| 1 | S68 | 29.8 | 824 | 10.2 | 1.24 | М | 16_11_30 |
| 1 | S69 | 31.8 | 994 | 3.4 | 0.34 | F | 16_11_30 |
| 1 | S70 | 29.8 | 858 | 21.1 | 2.46 | М | 16_11_30 |
| 1 | S71 | 29.9 | 856 | 3.9 | 0.46 | F | 16_11_30 |
| 1 | S72 | 30.5 | 1012 | 58.8 | 5.81 | М | 16_11_30 |
| 1 | S73 | 33.5 | 1178 | 116.1 | 9.86 | М | 16_12_6 |
| 1 | S74 | 31.7 | 894 | 3.6 | 0.40 | F | 16_12_6 |
| 1 | S75 | 31 | 980 | 7.1 | 0.72 | F | 16_12_6 |
| 1 | S76 | 29 | 1072 | 3.9 | 0.36 | F | 16_12_6 |
| 1 | S77 | 32 | 1032 | 6.5 | 0.63 | F | 16_12_6 |
| 1 | S78 | 29.5 | 982 | 3 | 0.31 | М | 16_12_6 |
| 1 | S79 | 31.5 | 924 | 5.1 | 0.55 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 80 | 29.5 | 1016 | NA | NA | М | 16_12_6 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| ° | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|-------------|------|------|-------|-------|----|---------|
| ブール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S81 | 32.5 | 1108 | 115.3 | 10.41 | М | 16_12_6 |
| 1 | S82 | 30.5 | 1058 | 3.8 | 0.36 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 83 | 30.3 | 948 | 48.3 | 5.09 | М | 16_12_6 |
| 1 | S 84 | 30.7 | 1176 | 11.1 | 0.94 | М | 16_12_6 |
| 1 | S85 | 32.5 | 1016 | 10.4 | 1.02 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 86 | 30.7 | 992 | 7.2 | 0.73 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 87 | 31.4 | 1254 | 5.4 | 0.43 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 88 | 32.7 | 1262 | 99.6 | 7.89 | М | 16_12_6 |
| 1 | S89 | 28.2 | 772 | 1.8 | 0.23 | F | 16_12_6 |
| 1 | S 90 | 30.2 | 904 | 5.5 | 0.61 | F | 16_12_6 |
| 1 | S91 | 30 | 882 | 3.6 | 0.41 | F | 16_12_6 |
| 1 | S92 | 30.7 | 1048 | 109.2 | 10.42 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S93 | 30 | 1106 | 23.1 | 2.09 | М | 16_12_6 |
| 1 | S94 | 29.8 | 1008 | 3.9 | 0.39 | F | 16_12_6 |
| 1 | S95 | 31 | 964 | 9.8 | 1.02 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S96 | 28.3 | 878 | 5 | 0.57 | F | 16_12_6 |
| 1 | S97 | 31 | 958 | 96.2 | 10.04 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S98 | 26.7 | 850 | 4 | 0.47 | F | 16_12_6 |
| 1 | S99 | 29.9 | 1048 | 100.4 | 9.58 | М | 16_12_6 |
| 1 | S100 | 32.7 | 926 | 5.9 | 0.64 | F | 16_12_6 |
| 1 | S101 | 32.7 | 1078 | 124 | 11.50 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S102 | 30.5 | 1012 | 7.7 | 0.76 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S103 | 34.2 | 1330 | 5.2 | 0.39 | F | 16_12_6 |
| 1 | S104 | 31.3 | 1062 | 7.3 | 0.69 | F | 16_12_6 |
| 1 | S105 | 29.8 | 830 | 63.1 | 7.60 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S106 | 30 | 940 | 7.3 | 0.78 | F | 16_12_6 |
| 1 | S107 | 31.7 | 1140 | 18.3 | 1.61 | F | 16_12_6 |
| 1 | S108 | 32.7 | 1090 | 9.6 | 0.88 | F | 16_12_6 |
| 1 | S109 | 31.7 | 1094 | 15.5 | 1.42 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S110 | 28.6 | 878 | 4 | 0.46 | F | 16_12_6 |
| 1 | S111 | 32.8 | 1208 | 19.7 | 1.63 | F | 16_12_6 |
| 1 | S112 | 31.5 | 1082 | 63.3 | 5.85 | М | 16_12_6 |
| 1 | S113 | 31.1 | 1046 | 27.9 | 2.67 | М | 16_12_6 |
| 1 | S114 | 29.7 | 944 | 3.6 | 0.38 | F | 16_12_6 |
| 1 | S115 | 33.5 | 1146 | 4.4 | 0.38 | F | 16_12_6 |
| 1 | S116 | 32.5 | 1112 | 108.5 | 9.76 | М | 16_12_6 |
| 1 | S117 | 31.2 | 1164 | 4.6 | 0.40 | F | 16_12_6 |
| 1 | S118 | 32.3 | 1136 | 4.9 | 0.43 | F | 16_12_6 |
| 1 | S119 | 32.3 | 1214 | 126.1 | 10.39 | М | 16_12_6 |
| 1 | S120 | 33 | 1226 | 17.9 | 1.46 | М | 16_12_6 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

Table 4.2 (続き)ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の 表現型値、性別および測定日

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|------|------|------|-------|-------|----|---------|
| プール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S121 | 31.7 | 1198 | 113.1 | 9.44 | М | 16_12_6 |
| 1 | S122 | 31.2 | 854 | 49.6 | 5.81 | М | 16_12_6 |
| 1 | S123 | 31.8 | 1112 | 19.7 | 1.77 | М | 16_12_6 |
| 1 | S124 | 30.7 | 1032 | 4.9 | 0.47 | F | 16_12_6 |
| 1 | S125 | 30.2 | 1078 | 97.1 | 9.01 | М | 16_12_6 |
| 1 | S126 | 32.2 | 1000 | 100.3 | 10.03 | М | 16_12_6 |
| 1 | S127 | 29.7 | 810 | 9 | 1.11 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S128 | 30.5 | 984 | 3.6 | 0.37 | F | 16_12_6 |
| 1 | S130 | 35.2 | 1168 | 9.3 | 0.80 | F | 16_12_6 |
| 1 | S131 | 35 | 1348 | 23.5 | 1.74 | F | 16_12_6 |
| 1 | S132 | 32.1 | 972 | 7.1 | 0.73 | F | 16_12_6 |
| 1 | S133 | 32.2 | 1132 | 5.2 | 0.46 | F | 16_12_6 |
| 1 | S134 | 31 | 972 | 3.4 | 0.35 | М | 16_12_6 |
| 1 | S135 | 33 | 1092 | 9.2 | 0.84 | F | 16_12_6 |
| 1 | S136 | 32.6 | 1140 | 5.3 | 0.46 | F | 16_12_6 |
| 1 | S137 | 32.7 | 1126 | 140.1 | 12.44 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S138 | 32 | 1258 | 101.2 | 8.04 | М | 16_12_6 |
| 1 | S139 | 30.3 | 950 | 8.3 | 0.87 | F | 16_12_6 |
| 1 | S140 | 31 | 1172 | 2.5 | 0.21 | М | 16_12_6 |
| 1 | S141 | 32.5 | 1228 | 10.6 | 0.86 | F | 16_12_6 |
| 1 | S142 | 29.9 | 916 | 11 | 1.20 | F | 16_12_6 |
| 1 | S144 | 32 | 1098 | 7.5 | 0.68 | М | 16_12_6 |
| 1 | S145 | 30.1 | 976 | 3.7 | 0.38 | F | 16_12_6 |
| 1 | S146 | 33.3 | 1194 | 146 | 12.23 | М | 16_12_6 |
| 1 | S147 | 31.2 | 954 | 9.6 | 1.01 | М | 16_12_6 |
| 1 | S148 | 34.8 | 1214 | 9.7 | 0.80 | F | 16_12_6 |
| 1 | S149 | 31.1 | 876 | 7.2 | 0.82 | F | 16_12_6 |
| 1 | S150 | 31 | 904 | 23 | 2.54 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S151 | 29.3 | 938 | 14.6 | 1.56 | F | 16_12_6 |
| 1 | S152 | 31.2 | 1072 | 3.8 | 0.35 | F | 16_12_6 |
| 1 | S153 | 31.8 | 972 | 7.5 | 0.77 | F | 16_12_6 |
| 1 | S154 | 30.5 | 1014 | 25.4 | 2.50 | М | 16_12_6 |
| 1 | S155 | 30 | 816 | 5.4 | 0.66 | F | 16_12_6 |
| 1 | S157 | 32 | 1150 | 3 | 0.26 | М | 16_12_6 |
| 1 | S159 | 32.5 | 1114 | 12.7 | 1.14 | F | 16_12_6 |
| 1 | S160 | 30 | 918 | 5.2 | 0.57 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S161 | 32.7 | 1208 | 69.5 | 5.75 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S162 | 29.5 | 1080 | 90.7 | 8.40 | М | 16_12_9 |
| 1 | S163 | 30.7 | 1090 | 73.4 | 6.73 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S164 | 29 | 708 | 1.9 | 0.27 | М | 16_12_6 |

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|------|------|------|-------|-------|----|---------|
| フール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S165 | 32 | 954 | 7.4 | 0.78 | F | 16_12_6 |
| 1 | S166 | 33.4 | 1266 | 100.6 | 7.95 | М | 16_12_6 |
| 1 | S167 | 34.7 | 1326 | 24.4 | 1.84 | F | 16_12_9 |
| 1 | S168 | 29 | 912 | 3.1 | 0.34 | F | 16_12_6 |
| 1 | S169 | 34.7 | 1302 | 15.7 | 1.21 | F | 16_12_9 |
| 1 | S170 | 33.5 | 1058 | 10.7 | 1.01 | F | 16_12_6 |
| 1 | S171 | 31.8 | 1140 | 46.9 | 4.11 | Μ | 16_12_6 |
| 1 | S172 | 28.8 | 768 | 4.2 | 0.55 | F | 16_12_6 |
| 1 | S173 | 32.7 | 1230 | 67.5 | 5.49 | М | 16_12_9 |
| 1 | S174 | 33.2 | 1316 | 152.7 | 11.60 | М | 16_12_9 |
| 1 | S175 | 31.7 | 1096 | 116 | 10.58 | М | 16_12_6 |
| 1 | S176 | 32.3 | 1212 | 15.3 | 1.26 | F | 16_12_6 |
| 1 | S177 | 31.6 | 1208 | 5.1 | 0.42 | F | 16_12_6 |
| 1 | S178 | 30.6 | 1086 | 6.4 | 0.59 | F | 16_12_6 |
| 1 | S179 | 32.5 | 1080 | 36.8 | 3.41 | М | 16_12_6 |
| 1 | S180 | 31.4 | 1080 | 88 | 8.15 | М | 16_12_6 |
| 1 | S181 | 32.2 | 1148 | 4.3 | 0.37 | F | 16_12_6 |
| 1 | S182 | 32.7 | 1138 | 16.9 | 1.49 | F | 16_12_6 |
| 1 | S183 | 32.3 | 1202 | 9.1 | 0.76 | F | 16_12_6 |
| 1 | S184 | 32.4 | 1130 | 15.9 | 1.41 | F | 16_12_6 |
| 1 | S185 | 33.7 | 1168 | 63.1 | 5.40 | М | 16_12_6 |
| 1 | S186 | 30.7 | 978 | 119.5 | 12.22 | М | 16_12_6 |
| 1 | S187 | 34 | 1268 | 102.7 | 8.10 | М | 16_12_6 |
| 1 | S188 | 32.7 | 1186 | 13.4 | 1.13 | F | 16_12_6 |
| 1 | S189 | 32.6 | 1304 | 141 | 10.81 | М | 16_12_6 |
| 1 | S190 | 30.7 | 1046 | 3.9 | 0.37 | F | 16_12_6 |
| 1 | S191 | 28.7 | 640 | 4.1 | 0.64 | F | 16_12_6 |
| 1 | S192 | 31.7 | 1308 | 22.4 | 1.71 | F | 16_12_6 |
| 1 | S193 | 31 | 1102 | 5.2 | 0.47 | F | 16_12_6 |
| 1 | S194 | 31.5 | 1064 | 13.8 | 1.30 | F | 16_12_6 |
| 1 | S195 | 30.5 | 912 | 10.1 | 1.11 | F | 16_12_9 |
| 1 | S196 | 29 | 848 | 32.8 | 3.87 | М | 16_12_6 |
| 1 | S197 | 32.2 | 1072 | 10.5 | 0.98 | F | 16_12_6 |
| 1 | S198 | 31 | 866 | 4.8 | 0.55 | F | 16_12_6 |
| 1 | S199 | 31 | 1034 | 7.6 | 0.74 | F | 16_12_6 |
| 1 | S200 | 34.5 | 1258 | 8.7 | 0.69 | F | 16_12_6 |
| 1 | S201 | 28.3 | 908 | 71.7 | 7.90 | М | 16_12_6 |
| 1 | S202 | 33.5 | 1194 | 17 | 1.42 | F | 16_12_7 |
| 1 | S203 | 34.6 | 1404 | 66.2 | 4.72 | М | 16_12_7 |
| 1 | S204 | 35.2 | 1094 | 9.8 | 0.90 | F | 16_12_7 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| | E. | 標準体長 | BW | GW | 001 | LL DU | 迎告日 |
|-----|------|------|------|-------|-------|-------|---------|
| リール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S205 | 33 | 1072 | 16 | 1.49 | F | 16_12_7 |
| 1 | S206 | 33.4 | 1198 | 117.2 | 9.78 | М | 16_12_7 |
| 1 | S207 | 32 | 1124 | 117.4 | 10.44 | М | 16_12_7 |
| 1 | S208 | 30.3 | 796 | 4.1 | 0.52 | F | 16_12_7 |
| 1 | S209 | 30.6 | 846 | 4.9 | 0.58 | F | 16_12_7 |
| 1 | S210 | 32.2 | 1042 | 10.6 | 1.02 | F | 16_12_7 |
| 1 | S211 | 33.3 | 1206 | NA | NA | F | 16_12_7 |
| 1 | S212 | 33 | 990 | 45.2 | 4.57 | М | 16_12_7 |
| 1 | S213 | 33.4 | 1164 | 10.3 | 0.88 | F | 16_12_7 |
| 1 | S214 | 34.5 | 1146 | 21.7 | 1.89 | F | 16_12_7 |
| 1 | S215 | 30.2 | 846 | 4.4 | 0.52 | F | 16_12_7 |
| 1 | S216 | 30.6 | 1060 | 103.5 | 9.76 | Μ | 16_12_7 |
| 1 | S217 | 32.4 | 984 | 9 | 0.91 | F | 16_12_7 |
| 1 | S218 | 28.8 | 700 | 3.9 | 0.56 | Μ | 16_12_7 |
| 1 | S219 | 30 | 790 | 5.6 | 0.71 | F | 16_12_7 |
| 1 | S220 | 34.3 | 1382 | 11.4 | 0.82 | F | 16_12_7 |
| 1 | S221 | 35.5 | 1450 | 18.5 | 1.28 | F | 16_12_7 |
| 1 | S222 | 27.8 | 618 | 1.2 | 0.19 | М | 16_12_7 |
| 1 | S223 | 32.2 | 954 | 13.8 | 1.45 | М | 16_12_7 |
| 1 | S224 | 31.3 | 994 | 100.5 | 10.11 | М | 16_12_7 |
| 1 | S225 | 31.5 | 980 | 8.4 | 0.86 | М | 16_12_7 |
| 1 | S226 | 33.6 | 1194 | 12.2 | 1.02 | F | 16_12_7 |
| 1 | S227 | 34.2 | 1254 | 13.6 | 1.08 | F | 16_12_7 |
| 1 | S228 | 31 | 906 | 5.3 | 0.58 | F | 16_12_7 |
| 1 | S229 | 35.6 | 1388 | 20.4 | 1.47 | F | 16_12_7 |
| 1 | S230 | 32.7 | 1104 | 94.8 | 8.59 | М | 16_12_7 |
| 1 | S231 | 32.2 | 950 | NA | NA | F | 16_12_7 |
| 1 | S232 | 31.6 | 990 | 4.7 | 0.47 | F | 16_12_7 |
| 1 | S233 | 31.5 | 1122 | 11.6 | 1.03 | F | 16_12_7 |
| 1 | S234 | 27.5 | 674 | 3.7 | 0.55 | F | 16_12_7 |
| 1 | S235 | 30.9 | 1060 | 116 | 10.94 | М | 16_12_9 |
| 1 | S236 | 32.7 | 1144 | 7.9 | 0.69 | F | 16_12_7 |
| 1 | S237 | 32.7 | 1218 | 158.1 | 12.98 | М | 16_12_7 |
| 1 | S238 | 33.9 | 1256 | 145.3 | 11.57 | М | 16_12_7 |
| 1 | S239 | 33 | 1318 | 14.5 | 1.10 | F | 16_12_7 |
| 1 | S240 | 31.2 | 902 | 4.4 | 0.49 | F | 16_12_7 |
| 1 | S241 | 31.4 | 1012 | 9.5 | 0.94 | F | 16_12_7 |
| 1 | S242 | 33.4 | 1028 | 7.9 | 0.77 | F | 16_12_7 |
| 1 | S243 | 31.7 | 960 | 7.5 | 0.78 | F | 16_12_7 |
| 1 | S244 | 31 | 982 | 71.6 | 7.29 | М | 16_12_7 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| | | 標準体長 | BW | GW | COL | kt Dil | 御守口 |
|-----|------|------|------|-------|-------|---------|----------|
| ノール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 作生历门 | 側正日 |
| 1 | S245 | 33.4 | 1100 | 5.8 | 0.53 | F | 16_12_7 |
| 1 | S246 | 33.2 | 1034 | 5.2 | 0.50 | F | 16_12_9 |
| 1 | S247 | 33.7 | 1298 | 133.9 | 10.32 | М | 16_12_7 |
| 1 | S248 | 35.3 | 1312 | 10.9 | 0.83 | F | 16_12_7 |
| 1 | S249 | 29.4 | 902 | 56.9 | 6.31 | М | 16_12_7 |
| 1 | S250 | 33.8 | 1234 | 46.6 | 3.78 | М | 16_12_7 |
| 1 | S251 | 30.1 | 1002 | 95.4 | 9.52 | М | 16_12_7 |
| 1 | S252 | 31 | 948 | 8.1 | 0.85 | М | 16_12_7 |
| 1 | S253 | 33.7 | 1322 | 136.9 | 10.36 | М | 16_12_15 |
| 1 | S254 | 29.9 | 942 | 4.3 | 0.46 | F | 16_12_7 |
| 1 | S255 | 29.1 | 738 | 4 | 0.54 | F | 16_12_7 |
| 1 | S256 | 31.4 | 1070 | 10.3 | 0.96 | F | 16_12_7 |
| 1 | S257 | 29.4 | 872 | NA | NA | F | 16_12_7 |
| 1 | S258 | 32 | 1010 | NA | NA | pseudoM | 16_12_7 |
| 1 | S259 | 33.2 | 1104 | 47.1 | 4.27 | М | 16_12_7 |
| 1 | S260 | 35.1 | 1414 | 133.3 | 9.43 | М | 16_12_7 |
| 1 | S261 | 29.3 | 772 | 4.7 | 0.61 | F | 16_12_7 |
| 1 | S262 | 33.2 | 1080 | 9.4 | 0.87 | F | 16_12_7 |
| 1 | S263 | 29.4 | 834 | 5.3 | 0.64 | F | 16_12_7 |
| 1 | S264 | 34.6 | 1344 | 22 | 1.64 | F | 16_12_7 |
| 1 | S265 | 32.2 | 954 | 64.6 | 6.77 | М | 16_12_7 |
| 1 | S266 | 32.5 | 1240 | 160.3 | 12.93 | М | 16_12_7 |
| 1 | S267 | 31.8 | 1206 | NA | NA | М | 16_12_9 |
| 1 | S268 | 32.3 | 1184 | 9.3 | 0.79 | F | 16_12_7 |
| 1 | S269 | 31.9 | 1100 | 59.7 | 5.43 | М | 16_12_7 |
| 1 | S270 | 32.4 | 1158 | 18.6 | 1.61 | F | 16_12_9 |
| 1 | S271 | 35.3 | 1526 | 9.4 | 0.62 | F | 16_12_7 |
| 1 | S272 | 30.9 | 874 | 39.4 | 4.51 | М | 16_12_7 |
| 1 | S273 | 27.7 | 764 | 3.1 | 0.41 | М | 16_12_7 |
| 1 | S274 | 31.4 | 1082 | 17.5 | 1.62 | F | 16_12_7 |
| 1 | S275 | 28.6 | 744 | 1.6 | 0.22 | М | 16_12_7 |
| 1 | S276 | 32.7 | 1176 | 8.6 | 0.73 | F | 16_12_7 |
| 1 | S277 | 33.9 | 1408 | 73.8 | 5.24 | М | 16_12_7 |
| 1 | S278 | 36 | 1462 | 23.1 | 1.58 | F | 16_12_7 |
| 1 | S279 | 34.1 | 1334 | 10.9 | 0.82 | F | 16_12_7 |
| 1 | S280 | 33.2 | 1118 | 104.9 | 9.38 | М | 16_12_7 |
| 1 | S281 | 35.1 | 1324 | 18.4 | 1.39 | F | 16_12_7 |
| 1 | S282 | 26.6 | 650 | 1.3 | 0.20 | М | 16_12_7 |
| 1 | S283 | 33.4 | 1194 | 15.5 | 1.30 | F | 16_12_7 |
| 1 | S284 | 31.2 | 974 | 6.5 | 0.67 | F | 16_12_7 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値
 性別および測定日

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|------|------|------|-------|-------|---------|---------|
| プール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S285 | 33.1 | 1044 | 9.1 | 0.87 | F | 16 12 7 |
| 1 | S287 | 33 | 1234 | 21.2 | 1.72 | F | 16_12_7 |
| 1 | S288 | 31.5 | 1068 | 69.4 | 6.50 | М | 16_12_7 |
| 1 | S289 | 33.4 | 1164 | 14.2 | 1.22 | F | 16_12_7 |
| 1 | S290 | 30.1 | 844 | 12 | 1.42 | М | 16_12_7 |
| 1 | S291 | 30.3 | 862 | 24.8 | 2.88 | М | 16_12_7 |
| 1 | S292 | 28.3 | 672 | 2.6 | 0.39 | F | 16_12_7 |
| 1 | S293 | 31.6 | 1020 | 41.1 | 4.03 | М | 16_12_7 |
| 1 | S294 | 31.6 | 1068 | 66.3 | 6.21 | М | 16_12_7 |
| 1 | S295 | 34.6 | 1452 | 140.1 | 9.65 | М | 16_12_7 |
| 1 | S296 | 30.9 | 934 | 6.8 | 0.73 | F | 16_12_7 |
| 1 | S297 | 29.3 | 864 | 3.8 | 0.44 | F | 16_12_7 |
| 1 | S298 | 34 | 1298 | 190.2 | 14.65 | М | 16_12_7 |
| 1 | S299 | 34.3 | 1322 | 20.5 | 1.55 | F | 16_12_7 |
| 1 | S300 | 29.6 | 948 | 39.9 | 4.21 | М | 16_12_7 |
| 1 | S301 | 31 | 1032 | 54.3 | 5.26 | М | 16_12_7 |
| 1 | S302 | 31.5 | 1110 | 112.7 | 10.15 | М | 16_12_9 |
| 1 | S303 | 36.1 | 1370 | 0.6 | 0.04 | М | 16_12_9 |
| 1 | S304 | 32.4 | 1078 | 20.8 | 1.93 | F | 16_12_9 |
| 1 | S305 | 33.3 | 1176 | 7.8 | 0.66 | F | 16_12_9 |
| 1 | S306 | 32.3 | 1064 | 14.6 | 1.37 | F | 16_12_9 |
| 1 | S307 | 32.3 | 1216 | 105.6 | 8.68 | М | 16_12_9 |
| 1 | S308 | 32.9 | 1168 | 81.7 | 6.99 | М | 16_12_9 |
| 1 | S309 | 34.7 | 1206 | 0.4 | 0.03 | pseudoM | 16_12_9 |
| 1 | S310 | 32.6 | 1352 | 113.7 | 8.41 | М | 16_12_9 |
| 1 | S311 | 36.9 | 1412 | 11.8 | 0.84 | F | 16_12_9 |
| 1 | S312 | 36.6 | 1498 | 24.2 | 1.62 | F | 16_12_9 |
| 1 | S314 | 34.3 | 1306 | 10.4 | 0.80 | F | 16_12_9 |
| 1 | S315 | 36.3 | 1540 | 0.5 | 0.03 | pseudoM | 16_12_9 |
| 1 | S316 | 33.2 | 1258 | 132.6 | 10.54 | М | 16_12_9 |
| 1 | S317 | 35 | 1210 | 18.4 | 1.52 | F | 16_12_9 |
| 1 | S318 | 31.9 | 1004 | 11.6 | 1.16 | F | 16_12_9 |
| 1 | S319 | 30.4 | 932 | 70.3 | 7.54 | М | 16_12_9 |
| 1 | S320 | 31.8 | 1010 | NA | NA | F | 16_12_9 |
| 1 | S321 | 33.2 | 1170 | 8.9 | 0.76 | F | 16_12_9 |
| 1 | S322 | 33.8 | 1090 | 9 | 0.83 | F | 16_12_9 |
| 1 | S324 | 32.1 | 1086 | 14.7 | 1.35 | F | 16_12_9 |
| 1 | S325 | 30.8 | 1080 | 9 | 0.83 | F | 16_12_9 |
| 1 | S327 | 32.5 | 1140 | 68.9 | 6.04 | М | 16_12_9 |
| 1 | S328 | 32.6 | 1048 | 14.7 | 1.40 | F | 16_12_9 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|------|------|------|-------|-------|---------|----------|
| ブール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 1 | S329 | 30.7 | 942 | 8.2 | 0.87 | F | 16_12_9 |
| 1 | S330 | 34.8 | 1272 | 8.7 | 0.68 | F | 16_12_9 |
| 1 | S331 | 31.8 | 1060 | 60.9 | 5.75 | М | 16_12_9 |
| 1 | S332 | 32.3 | 1154 | 117.2 | 10.16 | М | 16_12_9 |
| 1 | S335 | 32.3 | 1074 | 74 | 6.89 | М | 16_12_9 |
| 1 | S336 | 33.2 | 1110 | 16.6 | 1.50 | F | 16_12_9 |
| 2 | S337 | 35.8 | 1600 | 176.4 | 11.03 | М | 16_12_9 |
| 2 | S338 | 31.3 | 1086 | NA | NA | pseudoM | 16_12_9 |
| 2 | S339 | 33.7 | 1164 | 17.1 | 1.47 | F | 16_12_9 |
| 2 | S340 | 33.9 | 1232 | 148.2 | 12.03 | М | 16_12_9 |
| 2 | S341 | 33.8 | 1276 | 12.2 | 0.96 | F | 16_12_9 |
| 2 | S342 | 30.4 | 1016 | 7.5 | 0.74 | F | 16_12_9 |
| 2 | S343 | 38 | 1542 | 14.8 | 0.96 | F | 16_12_9 |
| 2 | S344 | 31.8 | 1114 | NA | NA | pseudoM | 16_12_9 |
| 2 | S345 | 31.8 | 1156 | 157.7 | 13.64 | М | 16_12_9 |
| 2 | S346 | 31.9 | 1034 | 13.3 | 1.29 | F | 16_12_9 |
| 2 | S347 | 33 | 1136 | 18.9 | 1.66 | F | 16_12_9 |
| 2 | S348 | 35.9 | 1236 | NA | NA | F | 16_12_9 |
| 2 | S349 | 32.8 | 1128 | 22 | 1.95 | F | 16_12_9 |
| 2 | S350 | 30.4 | 910 | 6.8 | 0.75 | F | 16_12_9 |
| 2 | S351 | 33.4 | 1356 | 153.6 | 11.33 | М | 16_12_9 |
| 2 | S352 | 31.9 | 1164 | 93.1 | 8.00 | М | 16_12_9 |
| 2 | S353 | 30.6 | 1128 | 84.2 | 7.46 | М | 16_12_9 |
| 2 | S354 | 34.3 | 1154 | 6.9 | 0.60 | F | 16_12_9 |
| 2 | S355 | 32.3 | 1186 | 15.7 | 1.32 | F | 16_12_9 |
| 2 | S356 | 32.6 | 1156 | 21.3 | 1.84 | F | 16_12_9 |
| 2 | S357 | 32.8 | 1296 | 11.6 | 0.90 | F | 16_12_9 |
| 2 | S358 | 29.2 | 998 | 99.7 | 9.99 | М | 16_12_9 |
| 2 | S359 | 30.7 | 906 | 9.6 | 1.06 | F | 16_12_9 |
| 2 | S360 | 28.8 | 840 | 9.2 | 1.10 | М | 16_12_9 |
| 2 | S361 | 36.3 | 1382 | 15.2 | 1.10 | F | 16_12_9 |
| 2 | S362 | 34.8 | 1324 | 20.1 | 1.52 | F | 16_12_9 |
| 2 | S363 | 33.2 | 1108 | 8.3 | 0.75 | F | 16_12_9 |
| 2 | S364 | 34.7 | 1172 | 17.8 | 1.52 | F | 16_12_9 |
| 2 | S365 | 32.3 | 1150 | 13.7 | 1.19 | F | 16_12_9 |
| 2 | S366 | 31.7 | 1042 | 89.9 | 8.63 | М | 16_12_9 |
| 2 | S367 | 33.6 | 1036 | 5.7 | 0.55 | F | 16_12_9 |
| 2 | S368 | 33.5 | 1172 | 14.6 | 1.25 | F | 16_12_9 |
| 2 | S369 | 29.6 | 924 | 12 | 1.30 | М | 16_12_9 |
| 2 | S370 | 31.4 | 1196 | 60 | 5.02 | М | 16_12_15 |

 Table 4.2
 (続き)
 ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値
 性別および測定日

| ° | | 標準体長 | BW | GW | COL | ki. Dri | |
|-----|------|------|------|-------|-------|---------|----------|
| リール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 2 | S371 | 32 | 1250 | 42.6 | 3.41 | М | 16_12_15 |
| 2 | S372 | 29.9 | 860 | 5.4 | 0.63 | М | 16_12_15 |
| 2 | S373 | 32.2 | 1292 | 115.4 | 8.93 | М | 16_12_15 |
| 2 | S377 | 30.2 | 1014 | 104.9 | 10.35 | М | 16_12_15 |
| 2 | S378 | 30.6 | 822 | 3.5 | 0.43 | F | 16_12_15 |
| 2 | S379 | 31.6 | 1098 | 9.7 | 0.88 | F | 16_12_15 |
| 2 | S380 | 31.5 | 1044 | 71.7 | 6.87 | М | 16_12_15 |
| 2 | S381 | 30.2 | 816 | 2.6 | 0.32 | М | 16_12_15 |
| 2 | S382 | 31.2 | 1122 | 91.5 | 8.16 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S383 | 28.8 | 772 | 2.9 | 0.38 | F | 16_12_15 |
| 2 | S384 | 30 | 756 | 1.6 | 0.21 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S386 | 29.3 | 1014 | 4 | 0.39 | F | 16_12_15 |
| 2 | S387 | 30.6 | 1018 | NA | NA | F | 16_12_15 |
| 2 | S388 | 29.5 | 774 | 1.1 | 0.14 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S389 | 31.7 | 890 | 11.5 | 1.29 | М | 16_12_15 |
| 2 | S390 | 32.9 | 1380 | 99.5 | 7.21 | М | 16_12_15 |
| 2 | S391 | 31 | 1028 | 4.9 | 0.48 | F | 16_12_15 |
| 2 | S392 | 30.4 | 940 | 1.4 | 0.15 | М | 16_12_15 |
| 2 | S393 | 28.7 | 832 | 4.1 | 0.49 | F | 16_12_15 |
| 2 | S394 | 28.5 | 914 | NA | NA | F | 16_12_15 |
| 2 | S395 | 31.5 | 1102 | 18 | 1.63 | М | 16_12_15 |
| 2 | S396 | 32 | 1192 | 9.1 | 0.76 | F | 16_12_15 |
| 2 | S397 | 31.5 | 1038 | 33.2 | 3.20 | М | 16_12_15 |
| 2 | S398 | 28.9 | 722 | 5.2 | 0.72 | F | 16_12_15 |
| 2 | S399 | 30.7 | 990 | 2.9 | 0.29 | М | 16_12_15 |
| 2 | S400 | 33 | 1340 | 108.9 | 8.13 | М | 16_12_15 |
| 2 | S401 | 31.2 | 1028 | 4.6 | 0.45 | F | 16_12_15 |
| 2 | S402 | 31 | 1170 | 132.1 | 11.29 | М | 16_12_15 |
| 2 | S403 | 33.2 | 1112 | 3.2 | 0.29 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S404 | 29.6 | 826 | 3.8 | 0.46 | F | 16_12_15 |
| 2 | S405 | 32.7 | 1084 | 55.8 | 5.15 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S406 | 30.4 | 822 | 4.1 | 0.50 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S407 | 30.9 | 1010 | 5.2 | 0.51 | F | 16_12_15 |
| 2 | S408 | 31.8 | 940 | 4.2 | 0.45 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S409 | 33.7 | 1294 | 117.7 | 9.10 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S410 | 27.8 | 740 | 1.6 | 0.22 | М | 16_12_15 |
| 2 | S411 | 31.8 | 1192 | 131.1 | 11.00 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S412 | 31.9 | 1214 | 120.4 | 9.92 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S414 | 30.7 | 898 | 54.1 | 6.02 | Μ | 16_12_15 |
| 2 | S415 | 32.6 | 1288 | 16.4 | 1.27 | F | 16_12_15 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| | TTUINO & | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|----------|--------|------|-------|-------|---------|----------|
| プール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| | | (0111) | (8) | (8) | | | |
| 2 | S416 | 28.2 | 724 | 1.5 | 0.21 | M | 16_12_15 |
| 2 | S417 | 34.7 | 1344 | 101.8 | 1.57 | M | 16_12_15 |
| 2 | S418 | 33.8 | 994 | 5.5 | 0.55 | F | 16_12_15 |
| 2 | S419 | 29.9 | 724 | 5 | 0.69 | М | 16_12_15 |
| 2 | S420 | 35 | 1186 | 8 | 0.67 | F | 16_12_15 |
| 2 | S422 | 33.4 | 1110 | 6.1 | 0.55 | F | 16_12_15 |
| 2 | S423 | 30.2 | 808 | 28.1 | 3.48 | М | 16_12_15 |
| 2 | S424 | 34.2 | 1128 | 130.9 | 11.60 | М | 16_12_15 |
| 2 | S425 | 32.7 | 1224 | 101.7 | 8.31 | М | 16_12_15 |
| 2 | S426 | 32.5 | 1110 | 5.4 | 0.49 | F | 16_12_15 |
| 2 | S427 | 33.6 | 1076 | 4.9 | 0.46 | F | 16_12_15 |
| 2 | S428 | 32 | 988 | 6 | 0.61 | F | 16_12_15 |
| 2 | S429 | 33.7 | 1266 | 10.1 | 0.80 | F | 16_12_15 |
| 2 | S430 | 34 | 1300 | 111.8 | 8.60 | М | 16_12_15 |
| 2 | S431 | 32 | 1042 | 6.6 | 0.63 | F | 16_12_15 |
| 2 | S432 | 34.6 | 1178 | 9.2 | 0.78 | F | 16_12_15 |
| 2 | S433 | 33.8 | 1274 | NA | NA | pseudoM | 16_12_15 |
| 2 | S434 | 34.6 | 1104 | 28.2 | 2.55 | М | 16_12_15 |
| 2 | S435 | 33 | 1218 | 134.2 | 11.02 | М | 16_12_15 |
| 2 | S436 | 33.6 | 1156 | 5.4 | 0.47 | F | 16_12_15 |
| 2 | S437 | 32.9 | 1090 | 2.1 | 0.19 | М | 16_12_15 |
| 2 | S438 | 31 | 970 | 96.2 | 9.92 | М | 16_12_15 |
| 2 | S439 | 34.4 | 1228 | 120.1 | 9.78 | М | 16_12_15 |
| 2 | S440 | 32 | 1078 | 24.4 | 2.26 | F | 16_12_15 |
| 2 | S441 | 32.5 | 1270 | 136.9 | 10.78 | М | 16_12_15 |
| 2 | S442 | 33.3 | 1068 | 6 | 0.56 | F | 16_12_15 |
| 2 | S443 | 31.9 | 1154 | 114.1 | 9.89 | М | 16_12_15 |
| 2 | S444 | 32.9 | 1298 | 111.3 | 8.57 | М | 16_12_15 |
| 2 | S445 | 32.2 | 1050 | 39.1 | 3.72 | М | 16_12_15 |
| 2 | S446 | 32.6 | 1186 | 79.7 | 6.72 | М | 16_12_15 |
| 2 | S447 | 32.5 | 922 | 6.6 | 0.72 | F | 16_12_15 |
| 2 | S448 | 31.5 | 1008 | 3.5 | 0.35 | М | 16_12_15 |
| 2 | S449 | 33 | 1014 | NA | NA | F | 16_12_15 |
| 2 | S450 | 34.4 | 1282 | 10.2 | 0.80 | F | 16_12_15 |
| 2 | S451 | 30.7 | 1020 | 80.2 | 7.86 | М | 16_12_15 |
| 2 | S452 | 33.4 | 1246 | 11.6 | 0.93 | F | 16_12_15 |
| 2 | S453 | 30.7 | 778 | 3.7 | 0.48 | М | 16_12_15 |
| 2 | S454 | 33.5 | 1222 | 160 | 13.09 | М | 16_12_15 |
| 2 | S455 | 32.2 | 1026 | 141.9 | 13.83 | М | 16_12_15 |
| 2 | S456 | 33.2 | 1170 | 7.1 | 0.61 | F | 16_12_15 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値
 性別および測定日

| | | 標準体長 | BW | GW | | | |
|-----|------|------|------|-------|-------|---------|----------|
| プール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 性別 | 測定日 |
| 2 | S457 | 32.3 | 1224 | 19 | 1.55 | М | 16_12_15 |
| 2 | S458 | 35 | 1412 | 116.2 | 8.23 | М | 16_12_15 |
| 2 | S459 | 32.5 | 1094 | 5.5 | 0.50 | F | 16_12_15 |
| 2 | S460 | 31.6 | 1158 | 134 | 11.57 | М | 16_12_15 |
| 2 | S461 | 32 | 1184 | 118.7 | 10.03 | М | 16_12_15 |
| 2 | S462 | 32.6 | 1120 | 111.2 | 9.93 | М | 16_12_15 |
| 2 | S463 | 32 | 1012 | 3.1 | 0.31 | М | 16_12_15 |
| 2 | S464 | 31.4 | 900 | 68.7 | 7.63 | М | 16_12_15 |
| 2 | S465 | 31.5 | 1086 | 131.6 | 12.12 | М | 16_12_15 |
| 2 | S466 | 33.6 | 1074 | NA | NA | pseudoM | 16_12_15 |
| 2 | S467 | 34.1 | 1294 | 106.5 | 8.23 | М | 16_12_15 |
| 2 | S468 | 34 | 1244 | 97.7 | 7.85 | М | 16_12_15 |
| 2 | S471 | 31.3 | 964 | 6.4 | 0.66 | F | 16_12_9 |
| 2 | S484 | 35 | 1382 | 27.7 | 2.00 | F | 16_12_9 |
| 2 | S486 | 31.8 | 1054 | 70.7 | 6.71 | М | 16_12_9 |
| 2 | S490 | 34.7 | 1308 | 163.3 | 12.48 | М | 16_12_9 |
| 3 | S881 | 33 | 1040 | 12.5 | 1.20 | F | 16_12_6 |
| 3 | S882 | 30 | 1002 | 4.8 | 0.48 | F | 16_12_6 |
| 3 | S883 | 29.5 | 1000 | 5.5 | 0.55 | F | 16_12_6 |
| 3 | S884 | 33 | 1218 | 12.5 | 1.03 | М | 16_12_6 |
| 3 | S885 | 29.5 | 938 | 7.8 | 0.83 | М | 16_12_6 |
| 3 | S886 | 31.5 | 1024 | 89 | 8.69 | М | 16_12_6 |
| 3 | S887 | 29 | 804 | 6.1 | 0.76 | F | 16_12_6 |
| 3 | S888 | 28 | 972 | 30.6 | 3.15 | М | 16_12_6 |
| 3 | S889 | 32.5 | 1130 | 27.3 | 2.42 | М | 16_12_6 |
| 3 | S890 | 29.8 | 950 | 2.9 | 0.31 | М | 16_12_6 |
| 3 | S891 | 28.5 | 822 | 38.8 | 4.72 | М | 16_12_6 |
| 3 | S892 | 31 | 1070 | 4.9 | 0.46 | F | 16_12_6 |
| 3 | S893 | 31 | 1128 | 10 | 0.89 | F | 16_12_6 |
| 3 | S894 | 32 | 1112 | 7.7 | 0.69 | F | 16_12_6 |
| 3 | S895 | 30.8 | 938 | 20.1 | 2.14 | F | 16_12_6 |
| 3 | S896 | 31.5 | 1088 | 17.7 | 1.63 | F | 16_12_6 |
| 3 | S897 | 29.8 | 988 | 13.2 | 1.34 | М | 16_12_6 |
| 3 | S898 | 32.2 | 1040 | 6.5 | 0.63 | М | 16_12_6 |
| 3 | S899 | 30.7 | 912 | 21.5 | 2.36 | М | 16_12_6 |
| 3 | S900 | 30.5 | 992 | 3.7 | 0.37 | М | 16_12_6 |
| 3 | S901 | 32 | 1090 | 26.2 | 2.40 | М | 16_12_6 |
| 3 | S902 | 31.2 | 1012 | 83.5 | 8.25 | М | 16_12_6 |
| 3 | S903 | 34.4 | 1230 | 25 | 2.03 | F | 16_12_6 |
| 3 | S904 | 32.4 | 1136 | 94 | 8.27 | М | 16_12_6 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

| 反現型個、 | 性別およ | び測定日 | | | | | |
|-------|-------|------|------|-------|-------|---------|----------|
| →°. 1 | ID | 標準体長 | BW | GW | COL | 545 D I | 御中口 |
| ノール | ID | (cm) | (g) | (g) | GSI | 任別 | 側足口 |
| 3 | S905 | 31.2 | 1064 | 14.2 | 1.33 | F | 16_12_6 |
| 3 | S906 | 28 | 726 | 1.8 | 0.25 | Μ | 16_12_7 |
| 3 | S908 | 31 | 1148 | 5.9 | 0.51 | F | 16_12_7 |
| 3 | S911 | 33.2 | 1136 | 101.8 | 8.96 | М | 16_12_9 |
| 3 | S912 | 33.7 | 1184 | 14.7 | 1.24 | F | 16_12_9 |
| 4 | S1009 | 32 | 1054 | 6.5 | 0.62 | F | 16_12_6 |
| 4 | S1010 | 32.6 | 1104 | 14.9 | 1.35 | М | 16_12_7 |
| 4 | S1011 | 30.2 | 792 | 3.7 | 0.47 | F | 16_12_7 |
| 4 | S1012 | 33.7 | 1408 | 132 | 9.38 | М | 16_12_7 |
| 4 | S1013 | 32.2 | 1196 | 158.2 | 13.23 | М | 16_12_7 |
| 4 | S1014 | 33.6 | 1162 | 13.4 | 1.15 | F | 16_12_9 |
| 4 | S1015 | 32.4 | 958 | 4.9 | 0.51 | F | 16_12_9 |
| 4 | S1016 | 33.2 | 1222 | 129.5 | 10.60 | М | 16_12_9 |
| 4 | S1017 | 33.2 | 1164 | 141.6 | 12.16 | М | 16_12_9 |
| 4 | S1018 | 35.3 | 1412 | 23.4 | 1.66 | F | 16_12_9 |
| 4 | S1019 | 30 | 890 | 5.1 | 0.57 | F | 16_12_15 |
| 4 | S1020 | 30.1 | 868 | 23.8 | 2.74 | М | 16_12_15 |
| 4 | S1021 | 28.5 | 732 | 4 | 0.55 | F | 16_12_15 |
| 4 | S1022 | 29.7 | 752 | 0.9 | 0.12 | М | 16_12_15 |
| 4 | S1023 | 31.8 | 956 | 2.5 | 0.26 | М | 16_12_15 |
| 4 | S1024 | 32.5 | 962 | 4.7 | 0.49 | F | 16_12_15 |

 Table 4.2
 (続き) ゲノムワイド関連解析およびゲノム予測に用いた解析魚の

 表現型値、性別および測定日

Table 4.3 GBLUP 法により推定した各表現型の狭義の遺伝率、観察値と 予測値の相関係数、および、交差検定で算出した予測正確度

| 表現型 | 遺伝率 | 相関係数 ^a | 予測正確度(± SE) ^b |
|------|------|-------------------|--------------------------|
| 標準体長 | 0.44 | 0.65 | 0.58 ± 0.00 |
| 体重 | 0.33 | 0.58 | 0.50 ± 0.01 |
| 精巣重量 | 0.30 | 0.72 | 0.62 ± 0.01 |
| GSI | 0.34 | 0.76 | 0.61 ± 0.01 |

^a解析魚集団における観察値と GEBV の相関

^b予測能力(上記の相関係数)を狭義の遺伝率の平方根で除した値
#!/bin/bash #sh TRIM.sh 1&>TRIM.log 2&>TRIM.err PROJECT=project_name DIR=/home/user1/\${PROJECT} CODES=\${DIR}/CODES REF=\${WD}/REF/fugu5_chromosomes.fa #FUGU5/fr3 fasta sequence file SAMPLES=\${DIR}/Sample.Name.list TRIMMO=/opt/software/Trimmomatic -0.38/trimmomatic -0.38.jar mkdir \${DIR}//TRIM/ mkdir \${DIR}/BWA/ FIRST=POOL_1 SECOND= POOL_2 THRID= POOL_3 FOURTH= POOL_4 for k in POOL_1 POOL_2 POOL_3 POOL_4 do for i in `cat \${CODES}/\${k}.list` do time=\$(date) echo Trimming_\${i} \${time} FASTQ=\${DIR}/FASTQ/\${k}/\${i} mkdir \${DIR}/TRIM/\${i} TRIM=\${DIR}/TRIM/\${i} java -jar \${TRIMMO} ¥ PE -threads 32 ¥ \${FASTQ}/*_R1_*.gz \${FASTQ}/*_R2_*.gz ¥ \${TRIM}/"S"\${i}"_paired_R1.fq.gz" \${TRIM}/"S"\${i}"_unpaired_R1.fq.gz" ¥ \${TRIM}/"S"\${i}"_paired_R2.fq.gz" \${TRIM}/"S"\${i}"_unpaired_R2.fq.gz" ¥ ILLUMINACLIP:/opt/software/Trimmomatic -0.38/adapters/TruSeg2 -PE.fa:2:30:10 SLIDINGWINDOW:30:20 AVGQUAL:20 mkdir \${DIR}/BWA/\${i} BWA=\${DIR}/BWA/\${i} bwa mem -t 32 -M \${REF} \${TRIM}/"S"\${i}"_paired_R1.fq.gz" \${TRIM}/"S"\${i}"_paired_R2.fq.gz" -R "@RG ¥tID:S"\$(i)"¥tSM:S"\${i}"¥tPL:IIIumina" > \${BWA}/\${i}".sam" samtools view -b -@ 32 -o \${BWA}/\${i}".bam" \${BWA}/\${i}".sam" samtools sort -n -@ 32 -o \${BWA}/\${i}_namesort.bam \${BWA}/\${i}.bam samtools fixmate -@ 32 -m \${BWA}/\${i}_namesort.bam \${BWA}/\${i}_fixmate.bam samtools sort -@ 32 -o \${BWA}/"S"\${i}_sorted.bam \${BWA}/\${i}_fixmate.bam samtools index \${BWA}/"S"\${i}_sorted.bam rm \${BWA}/\${i}.sam rm \${BWA}/\${i}.bam rm \${BWA}/\${i}_namesort.bam rm \${BWA}/\${i}_fixmate.bam done

Script 4.1 Ampliseq 法で得られたリードのトリミングおよび参照ゲノム配列(FUGU/5fr3)にマッピングし

た際に用いたスクリプト。出力された SAM ファイルは BAM ファイルに変換し、併せてリードの並び替え

203

とペア情報の修正を行った。

done

#!/bin/bash #sh GATK_parallel.sh 1&>GATK_parallel.log 2&>GATK_parallel.err PROJECT=project name DIR=/home/user1/\${PROJECT} SAMPLES=\${DIR}/Sample.Name.list mkdir \${DIR}/GATK/ echo "START ------" REF=\${DIR}/REF/fugu5_chromosomes.fa #FUGU5/fr3 fasta sequence file BWA=\${DIR}/BWA GATK=\${DIR}/GATK gatk=/opt/software/gatk-4.1.4.0/gatk ### Use gnu-parallel to use multiple cores cd \${DIR} cat ./CODES/bam.list | parallel --verbose -j 8 "\${gatk} HaplotypeCaller ¥ --output-mode EMIT_ALL_CONFIDENT_SITES ¥ -ERC BP_RESOLUTION ¥ -stand-call-conf 30 ¥ -R \${REF} ¥ -I \${DIR}/BWA/{}/S{}_sorted.bam ¥ -O \${DIR}/GATK/S{}_GATK.vcf.gz" cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 8 "\${gatk} ¥GenotypeGVCFs ¥ -all-sites true ¥ -R \${REF} ¥ --variant \${DIR}/GATK/{}_GATK.vcf.gz¥ -O \${DIR}/GATK/{}_GATK_EMITALL.vcf.gz" rm \${DIR}/GATK/*_GATK.vcf.gz rm \${DIR}/GATK/*_GATK.vcf.gz.tbi cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 "vcftools ¥ --gzvcf \${DIR}/GATK/{}_GATK_EMITALL.vcf.gz--minDP 5 --minQ 30 --remove-indels ¥ --recode --stdout | grep -F -v "./." > \${DIR}/GATK/{}_GATK_filtered.recode.vcf" rm \${DIR}/GATK/*_GATK_EMITALL.vcf.gz rm \${DIR}/GATK/*_GATK_EMITALL.vcf.gz.tbi cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 "bgzip \${DIR}/GATK/{}_GATK_filtered.recode.vcf" cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 "tabix \${DIR}/GATK/{}_GATK_filtered.recode.vcf.gz" cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 ¥ "zcat \${DIR}/GATK/S{}_GATK_filtered.recode.vcf.gz | sed-e 's/AD,Number=R/AD,Number=¥./g' > \${DIR}/GATK/S{}_GATK_filtered.corrected.vcf" cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 "bgzip \${DIR}/GATK/S{}_GATK_filtered.corrected.vcf" cat Sample.Name.list | parallel --verbose -j 32 "tabix -p vcf \${DIR}/GATK/S{}_GATK_filtered.corrected.vcf.gz" rm \${DIR}/GATK/*_GATK_filtered.recode.vcf.gz rm \${DIR}/GATK/*_GATK_filtered.recode.vcf.gztbi echo "FINISH ------" mkdir \${DIR}/JOINT/ JOI=\${DIR}/JOINT Is \${GATK}/*.corrected.vcf.gz | sort -V > \${JOI}/GATK.vcf.list bcftools merge -l \${JOI}/GATK.vcf.list | bcftools view -m2 -M2 -v snps -q 0.01:minor -Q 0.4:minor -Oz -o \${JOI}/Merged.vcf.gz tabix -p vcf \${JOI}/Merged.vcf.gz

Script 4.2 マッピングされたリードを多型の判定したスクリプト。多型の有無にかかわらず1塩基毎に配

列を決定した。得られた VCF ファイルは配列挿入と欠失、低品質な SNP、ならびに塩基情報が欠測したサ

イトを除外した。最後にアレル数が2つのサイトのみを抽出してマージした。

PROJECT=project_name DIR=/home/user1/ \${PROJECT} GATK=\${DIR}/GATK JOI=\${DIR}/JOINT vcftools --gzvcf \${JOI}/Merged.vcf.gz --maf 0.01 --remove -indels --max-missing 0.6 ¥ --recode --out \${JOI}/Merged.filtered bgzip \${JOI}/Merged.filtered .recode.vcf;tabix -p vcf \${JOI}/Merged.filtered.record.vcf .gz bcftools sort \${JOI}/Merged.filtered.record.vcf .gz -Oz -o \${JOI}/Merged.filtered.r sorted.vcf.gz;tabix -p vcf \${JOI}/Merged.filtered. sorted.vcf.gz vcftools --gzvcf \${JOI}/Merged.filtered. sorted.vcf.gz --plink --chrom-map ~/CODES/Chrom.map --out \${JOI}/Merged.filtered.sorted plink --noweb --file \${JOI}/Merged.filtered.sorted --make-bed --out \${JOI}/Merged.filtered.sorted mkdir \${DIR}/SHUF SHUF=\${DIR}/SHUF FILE=Merged.filte red.sorted .imputed #sudo update -alternatives --config java java -jar /opt/software/LinkImpute.jar -q \${JOI}/Merged.filtered.sorted .ped \${SHUF}/\${FILE}.ped cp \${JOI}/Merged.filtered.sorted .map \${SHUF}/\${FILE}.map awk '{print \$2}' \${SHUF}/\${FILE}.map > \${SHUF}/\${FILE}.SNPs plink --noweb --file \${SHUF}/\${FILE} --make-bed --out \${DIR}/\${FILE} plink --noweb --bfile \${DIR}/\${FILE} --recodeA --out \${DIR}/\${FILE} sed -n 1p \${DIR}/\${FILE}.raw | cut -d" " -f1,7- | sed -e "s/FID//g" > \${DIR}/\${FILE}.head sed "1d" \${DIR}/\${FILE}.raw | cut -d" " -f1,7- | sort -V > \${DIR}/\${FILE}.geno cat \${DIR}/\${FILE}.head \${ DIR}/\${FILE}.geno > \$ {DIR}/\${FILE}.final.raw

Script 4.3 全個体の変異データをマージした後に低品質 SNP を除去し、欠測アレルを補完した際に用いた

スクリプト。生成したインピュテーションファイルは PLINK と bash コマンドにより、rrBLUP 用のインプ

ットファイルに変換した。

DIR=project_name GATK=\${DIR}/GATK

FILE=file_name _imputed

cd /\${DIR} mkdir ADMIXTURE ADM=\${DIR}/ADMIXTURE cd \${ADM}

awk '{\$1=0;print \$0}' \$FILE.bim > \$FILE.bim.tmp mv \$FILE.bim.tmp \$FILE.bim

for i in {1..20} do admixture --cv \$FILE.bed -j8 \$i > log\${i}.out done

grep "CV" *out | awk '{print \$3,\$4}' | sed -e 's/(//;s/)//;s/://;s/K=//' > \$FILE.cv.error

awk '{split(\$1,name,"."); print \$1,name[2]}' \${FILE}.nosex > \$FILE.list

Script 4.4 ADMIXTURE 解析に用いたスクリプト。解析には Script 4.3 で生成したインピュテーション後

のファイル (Merged.filtered.sorted.imputed.*)を用いた。共通祖先数 (K)を 1-20 の範囲で指定し、5 分割の

交差検証(デフォルト設定)を行った。

library(adegenet);library(ggtree)

read data WDIR=paste("Project_name", sep="") setwd(WDIR)

INFILE=paste("sample_genotype.raw", sep="") geno <- read.table(INFILE, header=T, check.names =F) pheno <- read.table("sample.pheno", sep="¥t", header=T)

```
SID <- as.character(pheno$SID)
DATE <- as.character(pheno$DATE)
```

geno <- cbind(SID,DATE,geno)

file convert locus <- geno[, -c(1, 2)] geno1 <- df2genind(locus, ploidy = 2, ind.names = SID, sep="")

calculate genetic distance ###euclidean distance D_euc <- dist(geno1, method = "euclidean", diag = FALSE, upper = FALSE, p = 2)

Make Dendrogram # method = ward.D h1 <- hclust(D_euc, method="ward.D")

tree < - ggtree(h1) tree <- tree[["data"]]

p <- ggtree(tree)

Script 4.5 解析魚の血縁解析に用いた R スクリプト。解析には Script 4.3 で生成したインピュテーション後

のファイル (Merged.filtered.sorted.imputed.final.raw)を用いた。dist 関数により個体間のユークリッド遺伝距

離を算出し、ggtree パッケージを用いて血縁関係を可視化した。

library(rrBLUP);library(ggplot2);library(pcaMethods);library(qqman);library(glmnet) ###Phenotype WDIR=paste("Project_name ", sep="") setwd(WDIR) pheno3 <- read.table(" sample.pheno", sep="¥t", header=T) pheno3\$GW[pheno3\$SEX!=1] < - NA #mask phenotypes (GW) of females pheno3\$GSI[pheno3\$SEX!=1] < - NA #mask phenotypes (GSI) of females """""""""""""""""""""""""""""""""""" ###genotype INFILE=paste(" genotype .raw", sep="") geno <- read.table(INFILE) geno <- as.matrix(geno) -1 #convert 0/1/2 -> -1/0/1 ###SNP information (name and position) SNPname <- read.csv("SNPname.txt",sep=" ¥t", header=T) ###run GWAS for phenotype X y <- data.frame(pheno3[,c(1,2,9)]) # chose SID, (phenodata), DATE y <- na.omit(y, y[,2]) # remove missing elements # select samples with ids contained in rownames gt.wp <- geno[rownames(geno) %in% y\$SID,] # merge Chromosome_number,pos,genotype for GWAS gt.wp <- rbind(t(SNPname),gt.wp) #make distance matrix amat <- A.mat(gt.wp[-c(1,2),], shrink = T) #make g file for GWAS g <- data.frame(colnames(gt.wp),t(gt.wp)) rownames(g) < - 1:nrow(g) colnames(g) < - c("marker", "chrom", "pos", rownames(gt.wp[-c(1,2),])) # prepare phenotypic value for GWAS p <- data.frame(y[,c(1,2,3)]) colnames(p) < - c("gid", "y", "DATE") # GWAS with Q (population structure) + K (kinship relatedness) # minor allele frequencuy is set as 0.05 # including fixed effect as sampling date gwa <- GWAS(p, g, fixed = "DATE", K = amat, n.P C = 10, min.MAF = 0.05, plot = F) # replace $-\log P = 0$ with NA gwa\$y[gwa\$y == 0] < - NA # draw manhattan plot mht_SL <- data.frame(SNP = gwa\$marker, CHR = gwa\$chrom, BP = gwa\$pos, P=10^(-gwa\$y)) mht SL <- na.omit(mht SL) manhattan(mht_SL,col = c("blue4", "orange3"), ylim = c(0,6), suggestiveline = -log10(0.05/5583)) # draw qq plot qq(mht_SL\$P) # there are no significant SNP

Script 4.6 ゲノムワイド関連解析(GWAS)および BLUP 法によりゲノム予測を行った R スクリプト。解析には、解析魚 501 個体の表現型データ(Table 4.2)と Script 4.3 で生成したインピュテーション後のファイルを用いた。GWAS およびゲノム予測のいずれにおいても固定効果として測定日(DATE)をモデル中に含めた。GWAS には PK モデルを採用し、主成分には寄与率の上位 10 成分を含めた。また、最小アレル頻度は 5%以上とした。ゲノム予測は 10 分割の交差検定を 10 ステップ繰り返し、狭義の遺伝率から予測正確度を算出した。

###run GS for phenotype X # build a model with GBLUP # including fixed effect as sampling date GBLUP_SL <- kin.blup(pheno3, K=amat,geno="SID", pheno="phenotype X", fixed="DATE") # heritability (h2_GBLUP_PHENO <- GBLUP_PHENO\$Vg/(GBLUP_PHENO\$Vg+GBLUP_PHENO\$Ve)) # compare the observed value and predicted value gPHENO.wp <- pred_PHENO[pred_PHENO\$SID %in% y\$SID,] plot(gPHENO.wp\$PHENO,gPHENO.wp\$GEBV_PHENO) abline(0,1) # cross validation, ten -fold n.fold = 10 SID = y\$SID id <- 1:length(SID) %% n.fold + 1 Pacc <- c() for(j in 1:10){ print(j) pheno_test < - pheno3[pheno3\$SID %in% SID,] # rearrange randomly cv.id <- sample(id) pheno_test < - cbind(pheno_test,cv.id) cor <- c() for(i in 1:n.fold){ print(i) train.pheno < - subset(pheno_test, cv.id != i) valid.pheno < - subset(pheno_test, cv.id == i) train.GBLUP_PHENO <- kin.blup(train.pheno,K=amat,geno="SID", pheno="PHENO", fixed="DATE") GEBV_PHENO = train.GBLUP_PHENO\$pred GEBV_PHENO = GEBV_PHENO[rownames(GEBV_PHENO) %in% valid.pheno\$SID] pred_PHENO <- data.frame(PHENO=valid.pheno\$ PHENO, GEBV_PHENO) cor <- c(cor, cor(pred_PHENO\$GEBV_PHENO,pred_PHENO\$PHENO)) } # calculate prediction ability mean_Pabi < - mean(cor) sd_Pabi <- sd(cor) # calculate prediction accuracy Pacc <- c(Pacc,mean_Pabi/sqrt(h2_GBLUP_ PHENO)) rm(pheno_test) cor Pacc

