

持続可能なノリ養殖に向けた 遺伝子研究のこれまでとこれから



柿沼 誠 著

刊行にあたって

本会では我が国ノリ養殖業の振興、発展に資するため、設立当初から、水産関係の大学及び研究機関に所属する研究者を対象に研究助成を行ってきました。

研究の成果は文書による報告を受けてはいますが、研究者が行う論文投稿及び特許申請の新規性を確保するため、残念ながら、研究の成果を本会から広く関係者に周知することは出来ておりませんでした。

そこで2021年（令和3年）から文書による研究成果報告とは別に、過去に研究助成の対象となった研究者を毎年1名選び、論文投稿及び特許申請後の自由な立場で助成対象研究の成果と研究者自身の研究内容を報告する「研究結果報告会」を開催し、その内容を「近年の私の研究」と題する小冊子にまとめ、翌年の報告会で配布する試みを始めました。

この研究結果報告会はその後も続き令和7年度で第5回を迎えますが、報告会に参加できる関係者だけではなく、広く全国のノリ養殖産業関係者、そしてノリに関心を持つ一般の方々にも情報を提供したいと考えておりました。

これを実現するため、平成6年度から過去に研究助成の対象となった研究者の中から各分野の第一人者を選び、その分野の研究の基礎的な知見を整理して情報提供する「ノリに関する研究の現状」と題するレポートを作成することに致しました。

初年度の令和6年度は、「ノリに関する研究の現状 1. 遺伝子研究の現状（2024）」として、三重大学大学院生物資源学研究所の柿沼誠先生（教授・博士（農学））に「持続可能なノリ養殖に向けた遺伝子研究のこれまでとこれから」と題してレポートを執筆して戴きました。

基礎的な知見ですので専門的な用語も入りますが、出来るだけ分かり易く書いて戴くようお願いしました。無理な依頼をお引き受け戴いた柿沼誠先生に厚く御礼申し上げたいと存じます。

つきましては、ノリ養殖産業関係者に広くお読み戴き、我が国ノリ養殖業の振興、発展を促進する研究、技術開発そして施策の推進にお役立て戴ければと思います。そしてまた、ノリに関心を持つ一般の方々にもこのレポートをお読み戴き、ノリそしてノリ養殖業をより身近なものと感じて戴ければ誠に幸いと存じます。

なお、本レポートは電子版を作成し、本会ホームページに掲載の予定です。

また、令和8年度は「2.育種研究の現状」、令和9年度は「3.分類研究の現状」を刊行したいと考えています。

最後になりましたが、本レポートの作成にあたり、筆者の了解のもと、東京水産大学名誉教授の有賀祐勝先生（理学博士）と三重大学名誉教授の天野秀臣先生（農学博士）に原稿を精査して戴きました。深く感謝申し上げる次第です。

2025(令和7)年6月

一般財団法人海苔増殖振興会

会長理事 齋藤 壽典

目 次

1. はじめに	2
2. ノリ養殖の変遷と養殖品種	3
3. ノリ養殖の現状と課題	4
4. ノリの高水温障害と遺伝子解析	5
5. ノリの栄養障害と窒素代謝の遺伝子解析	7
6. ノリのゲノムとその利用－ノリ遺伝子研究のこれまでとこれから－	11
7. おわりに	12
参考文献	14

「持続可能なノリ養殖に向けた遺伝子研究のこれまでとこれから」

柿沼 誠

【執筆者】 三重大学大学院生物資源学研究科教授 博士（農学）

専門分野 水圏生物化学，水圏生物工学，水産食品化学

1. はじめに

海苔は古くから日本人の食卓を彩り，現在でも海苔が巻かれたおにぎりやお寿司などは多くの人に親しまれています。しかしながら，私たちの食生活になじみ深く，普段なにげなく食べている焼海苔や味付海苔などの海苔製品の「原料」であるノリそのものや，ノリの養殖方法についてはあまり知られていないかもしれません。ノリは紅藻植物門ウシケノリ目ウシケノリ科の14属と未分類からなる藻類の総称で，日本の沿岸では31種類が知られています。そのうちノリ養殖業で主に使われるのはアマノリ属のスサビノリで，全体の90%以上を占めているといわれています。

スサビノリの生活環は有性世代である葉状体（配偶体）と無性世代である糸状体（孢子体）からなっていますが（図1），私たちが普通ノリと意識するのは葉状体のことで，一般に水温が低い冬期に干満時で水位が大きく変わる潮間帯（潮の干満時に水位が大きく変動する場所）で生育します。一方，糸状体は水温の高い夏期に貝殻の中で生育します。このように，スサビノリの生活環を構成する両世代は，形態学的特徴だけでなく生理学的特徴も大きく異なっています。

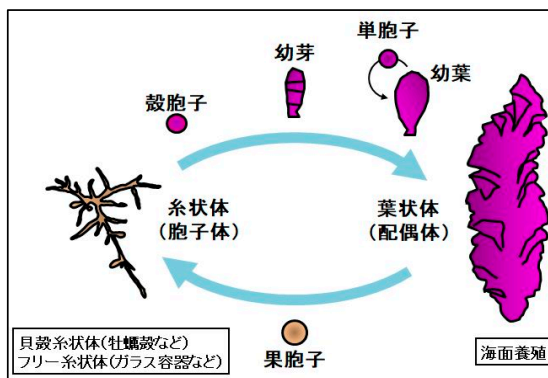


図 1 スサビノリの生活環。

葉状体の養殖（ノリ養殖）は，日本の海面養殖業の中で重要な位置を占めていますが，今日のノリ養殖の発展は国内各地の公設試験研究機関とノリ生産関係者による技術開発や優良品種の選抜育種などに支えられ，大規模かつ効率的なノリ養殖が可能となりました。養殖ノリ（原藻）は収穫（摘採）後，ノリ生産者の段階で乾海苔という縦21 cm，横19 cm，重さ3 g前後の板状の製品に加工されます。その後，県漁連などが主催の入札会で海苔商社や海苔加工メーカーによって落札され，焼海苔や味付海苔などに加工されて私たちの手元に届きます。乾海苔の年間生産量は1990年代に平均で約100億枚に達していましたが，その後は減少に転じて

2010年代後半には約80億枚、直近5年間では約60~75億枚となっています（政府統計の総合窓口 e-Stat : <https://www.e-stat.go.jp>）。ノリ養殖の場合は海面であるため、乾海苔の原料となる養殖ノリの生産量と品質は、気象や水質に大きく影響されます。近年の養殖ノリの生産量の減少には、いくつかの要因が複合的に関与していると考えられています。例えば、気候変動や温暖化によるノリ養殖期の水温上昇は、低水温を好むノリ葉状体の生長に悪影響を与え、生育障害や病気が発生しやすくなります。また、ノリ養殖場海水の栄養塩の濃度や塩分といった水質も、ノリ葉状体の生長を大きく左右する要因となります。水温や栄養塩濃度などの環境要因が深く関係しているノリ葉状体の生理的障害の対策はきわめて難しく、高水温や低栄養塩に耐性をもつ新しい養殖品種の開発が待ち望まれています。

持続可能なノリ養殖の実現には、ノリ養殖場の環境への負荷を最小限に抑えつつ、上述の課題を克服する必要があります。例えば、ノリ養殖場周辺の環境モニタリングを強化して水質管理を徹底する取り組みが、養殖ノリの生産量や品質を安定させるために欠かせません。また、すでに述べたように、養殖場の環境変化に対応できる耐性品種の育種開発も重要となっており、ノリの遺伝子研究が大きな役割を果たしています。ここでは、ノリ養殖の現状と課題、持続可能なノリ養殖の実現に向けたノリ遺伝子研究のこれまでの取り組みの一部と、これからの展望について紹介します。

2. ノリ養殖の変遷と養殖品種

ノリ養殖は、江戸時代にはすでに行われていたようです。東京湾などの内湾にヒビと呼ばれる木枝や竹を立て、そこに自然に付着・生育したノリ葉状体を採取していました。ちなみに、現在の養殖ノリのほとんどはスサビノリの一品種ナラワスサビノリですが、江戸時代に養殖されていたものはアサクサノリであったようです。その後、ノリの孢子（殻孢子）（[図1](#)）が付着しやすい場所でヒビに孢子を付ける採苗技術、孢子付けしたヒビを生長の良い場所に移植して養殖する技術、ヒビの代わりに縄で作られたノリ網などが開発され、第二次世界大戦以前には生産性が高い天然採苗（自然に発生する孢子をノリ網に着生させる）によるノリ養殖の基礎が整いました（[藤塚・有賀, 2020](#)）。この当時、ノリ網への採苗は経験的に9月頃に行い、11月から3月頃にかけてノリ養殖が行われていましたが、ノリの孢子がどこから発生し、養殖期以外の4月から8月の間にノリがどこで生活しているのかは分かっていませんでした。しかしながら、1949年に葉状体とは形態や生活環境がまったく異なる糸状体が発見されたことを契機に（[Drew, 1949](#)）、ノリの基本的な生活環境が明らかとなりました（[図1](#)）。その後、現在のノリ養殖において最も重要な人工採苗技術（貝殻糸状体から放出させた孢子をノリ網に着生させる）が1950年代に確立されるとともに、ガラス容器内で培養した糸状体（フリー糸状体）による種苗の管理・保存が可能となりました。さらに、1960年代にはノリ網の冷凍保存法が開発され、海況の変動や病障害の発生に対応できるようになり、養殖ノリの大規模かつ安定生産が可能となりました。これら養殖技術の革新に加え、優良品種の育種がノリ養殖の発展を支えてきました。

人工採苗技術が確立されたことで、ノリ養殖品種の種苗の管理・保存が可能となり、優良形質をもつ品種の選抜が進められました。1960年代にはアサクサノリとスサビノリからそれぞれ、生長の良い品種としてオオバアサクサノリとナラワスサビノリが選抜され（三浦, 1972）、全国的に普及しました。その後も高生長性、多収性、耐病性などの特徴をもつ品種が選抜され、これまでに1,000品種以上が開発されていますが、生物学的・生理学的な特性や選抜の履歴が正確に把握されているものは少ないとされています（川村, 2000）。現在のノリ養殖品種の主流は高生長・多収性のナラワスサビノリで、品種間で性質に違いはみられるものの遺伝的な画一化が進行し、多様性の低下が懸念されています。一方、自然環境に生育しているスサビノリやアサクサノリの野生種では遺伝的多様性が維持されており、種間交雑体の存在も確認されていることから、新たなノリ養殖品種の育種素材として期待されています（二羽, 2020）。

3. ノリ養殖の現状と課題

すでに述べたように、養殖ノリの生産量は人工採苗技術の確立をはじめとする養殖技術の発達・改良、高い生長性を示す多収性品種の選抜育種、さらに養殖ノリの摘採・加工工程の機械化などによって、飛躍的に増大しました。しかしながら、沿岸海域で行われているノリ養殖は、気象や海況、水質に大きく影響されるため、養殖期には依然として多くの病障害が発生し、養殖ノリの生産量や加工品（乾海苔）の品質に深刻な影響を及ぼすことがあります。

ノリ養殖は一般に海水温が低下する10月から3月にかけて行われていますが、近年の海水温の上昇傾向により、ノリ養殖初期の工程でノリ網に胞子をつける採苗、ノリ網に付けた胞子を幼葉（葉長数cm程度）まで育成して種網をつくる育苗が著しく悪影響を受けています。特に育苗はノリ養殖の基盤となる工程で、育苗後の種網の一部はそのまま本育成（ノリ幼葉を成葉まで育成）して収穫する秋芽網生産（11～12月）に用いられますが、大部分は冷凍保存されて冷凍網生産（1～3月）に利用されます。したがって、育苗期に作られる種網の優劣が、養殖ノリの生産量や品質を大きく左右します。また、育成期には細菌や糸状菌の感染による病気（スミノリ病、アカグサレ病、壺状菌病など）、急激な水質（水温、栄養塩濃度、塩分など）の変化による生理的障害（色落ち、シログサレ病、芽イタミ症など）が起こることがあります。さらに、養殖期のノリ網やノリ葉状体の表面に着生するアオノリ類や珪藻などの雑藻は、ノリ葉状体の健全な生育を妨げる原因となります（川村, 2017）。一般的にノリ網に着生したアオノリ類が乾海苔に混入すると評価は低くなりますが、その一方でアオノリ類の香味を付加するために意図的に混ぜて乾海苔を作ることもあります。一部の病原菌や雑藻の除去にはノリ網の干出や冷凍処理などが有効ですが、水温、栄養塩濃度、塩分などの環境要因が深く関わっている生理的障害の対策や発症メカニズムの解明は困難とされています。なお、近年の温暖化傾向により、アイゴやクロダイなどの藻食・雑食性魚類、ヒドリガモやマガモなどのカモ類の活動がノリ養殖期にはいっても活発で、これらによる食害が全国各地で深刻な問題となっています（川村, 2017; 二羽ら, 2020）。

4. ノリの高水温障害と遺伝子解析

一般的にノリ網の育苗は、海水温が 23℃以下になる 10 月に始まりますが、近年の温暖化傾向により海水温の降下に停滞や遅れが生じてノリ養殖の期間が短縮されることが、生産量の低下を引き起こす一因となっています。育苗期の海水温はノリ幼葉の育成に重要で、育苗期に作られる種網の優劣に大きく影響します。実験的に室内培養でノリ網を育苗した場合、低水温では健全な幼葉に生長しますが、高水温ではノリ網からの胞子や幼葉の脱落（芽落ち）、幼葉の生長不良やちぢれなどの形態異常といった障害が起こります。また、高水温障害を発症した幼葉を低水温に戻しても完全に回復しないため、ノリ養殖の現場では養殖初期の高水温に耐えられるような高水温耐性品種の開発が求められています。現在、日本各地で高水温耐性品種の選抜育種が進められており、実際のノリ養殖ですでに利用されている登録品種もあります（農林水産省品種登録ホームページ：<https://www.maff.go.jp/j/shokusan/hinshu/>）。

ところで、生物が生きていくために必要な全ての遺伝情報は、デオキシリボ核酸（DNA）という非常に大きな分子に保存されています。ノリや植物の細胞には、核、ミトコンドリア、葉緑体のそれぞれに DNA が存在し、各々の DNA には 4 種類の塩基（A, G, C, T）が並ぶ塩基配列として遺伝情報が記録されています。生物ごとに遺伝情報（DNA の塩基配列）は異なっているため、DNA の塩基配列を比較することで、生物の進化や系統関係、さらには生物の形質（形や性質）や機能の違いを明らかにできます。生物の形質や機能を決めている DNA 上の特定の塩基配列は遺伝子と呼ばれ、その塩基配列情報はリボ核酸（RNA）への転写を経て、生物の生命活動を支えるタンパク質に翻訳されます（図 2）。したがって、DNA の塩基配列の違いはタンパク質の発現量や機能に影響を及ぼします。

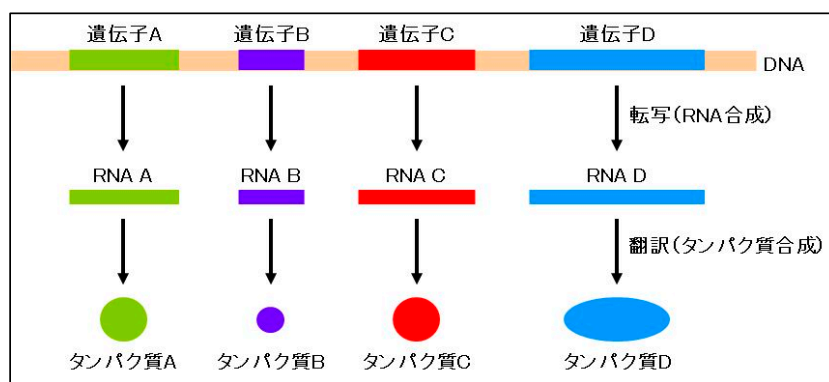


図 2 遺伝情報の流れ.

私たちの研究グループはこれまで、三重県水産研究所が選抜育種したスサビノリの高水温耐性品種を利用して遺伝子の解析を進めてきました。スサビノリ葉体の形質評価のための基準品種（藤吉ら, 2014）と比較して、高水温耐性品種は育苗期の高水温に対して高い耐性を示し、室内培養で高水温育苗した場合でも幼葉の

生長低下、芽落ち、ちぢれといった高水温障害はほとんど認められないことが分かっています(図3)。そこで、高水温育苗した基準品種と高水温耐性品種の幼葉で発現量が大きく変化している遺伝子(約500個)のDNA塩基配列を決定し、どのような遺伝子群が高水温耐性に関与しているかを調べました。その結果から、異常タンパク質の修復・除去(分子シャペロン)、遺伝子の転写制御、細胞損傷やDNA変異の抑制(抗酸化作用)などに関わる遺伝子群が高水温耐性に関わっていることが分かりました(柿沼ら, 2014)。

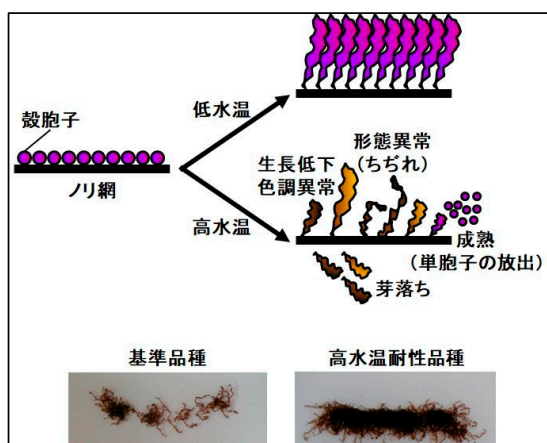


図3 ノリ養殖の育苗期にみられる高水温障害(上)と高水温で育苗したササビノリの基準品種および高水温耐性品種(下)(写真提供:三重県水産研究所)。

DNAの塩基配列を決定する技術をDNAシーケンシングといいます。以前は1回の操作で数百から数千塩基程度の配列を解読できるサンガー法(ジデオキシ法)が主に利用されてきました。近年、超並列解析が可能な次世代シーケンシング(NGS)技術が発達し、1回の操作で数十億程度の大量の塩基配列を低コストで決定できるようになりました。このNGSを利用して細胞内の全ての転写産物(RNA)(図2)を網羅的に解析することをRNA-seq解析といい、生命現象の分子メカニズムを理解する上で重要な役割を果たすようになってきました。先述の高水温育苗した基準品種と高水温耐性品種の幼葉を対象にRNA-seq解析を行ったところ、高水温育苗により発現変動する遺伝子が基準品種で約2,000個、高水温耐性品種で約800個検出され、高水温耐性品種の遺伝子発現は高水温の影響を受けにくく安定していることが分かりました。また、発現変動する遺伝子群の機能的な特徴を調べたところ、分子シャペロンや抗酸化作用などに関わる遺伝子群のほか、既知遺伝子との相同性から機能や役割が推定できない新規の遺伝子群が高水温耐性に関わっていることが分かりました(五十嵐, 2023)。今後、各遺伝子の具体的な機能解明を進めて高水温耐性の分子メカニズム全体の理解を深め、優れた高水温耐性品種の育種や持続可能なノリ養殖技術の開発に貢献していきたいと考えています。

5. ノリの栄養障害と窒素代謝の遺伝子解析

陸上植物と同様にノリ葉状体の生長には、光合成（光化学反応と炭酸固定反応）を行うための光と、窒素やリンを含む無機栄養塩類が必要不可欠です。海水中には、硝酸イオン（ NO_3^- ）、亜硝酸イオン（ NO_2^- ）、アンモニウム（ NH_4^+ ）、リン酸イオン（ PO_4^{3-} 、 HPO_4^{2-} 、 H_2PO_4^- ）などの無機栄養塩が溶存しています。海水中の無機栄養塩に含まれる硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）、亜硝酸態窒素（ $\text{NO}_2\text{-N}$ ）、アンモニア態窒素（ $\text{NH}_4\text{-N}$ ）の総量を溶存無機態窒素（DIN）、リン酸態リン（ $\text{PO}_4\text{-P}$ ）の総量を溶存無機態リン（DIP）といい、これらの濃度は養殖ノリの生産量や乾海苔の品質（香味、色つや）を大きく左右します。DIN濃度やDIP濃度が低下すると、ノリ葉状体が次第に退色していく色落ちが起こりやすくなり、色落ちが深刻化すると葉状体は黄褐色となります（図4）。

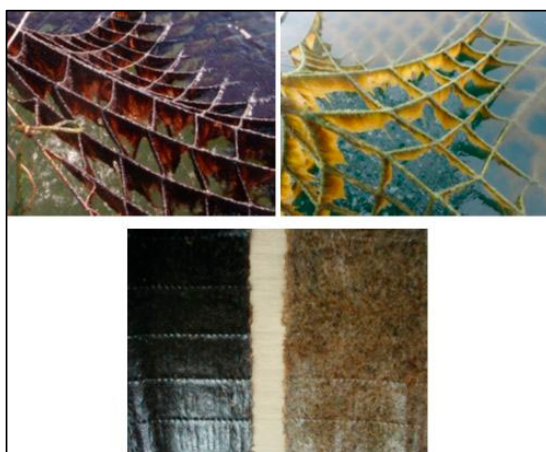


図4 養殖ノリ(上)と乾海苔(下). 左は健全な養殖ノリとその乾海苔, 右は色落ちノリとその乾海苔(写真提供: 三重県水産研究所).

色落ちノリを原料とした乾海苔では、香味や色つやが明らかに劣るため、ノリ生産者にとって深刻な問題となります。色落ちが発症する栄養塩濃度は、ノリ葉状体の養殖密度や潮流などの環境条件で異なりますが、多くのノリ養殖場ではDIP濃度よりもDIN濃度の低下がノリ葉状体の色落ちを引き起こす主な原因と考えられています。ノリ養殖場のDIN濃度の低下は、降雨量の減少などによる陸域からの無機栄養塩類の供給量の減少、ノリ養殖期に増殖する植物プランクトン（色落ち原因珪藻）による無機栄養塩類の消費、水質改善のための窒素・リンの排水規制などによるものと考えられています。近年では、色落ち対策として排水規制の見直しが進められ、下水処理施設の栄養塩管理運転やダム・ため池からの一時的放流によるノリ養殖場への栄養塩供給も試みられるようになってきました。

ノリ葉状体の生長に重要な光合成は、細胞内にある葉緑体で行われます。陸上植物と同様、ノリの葉緑体は二重膜で包まれ、内部は炭酸固定反応（二酸化炭素の有機化合物への変換反応）の場である液性のストロマと、光化学反応（光エネルギーの化学エネルギーへの変換反応）の場である膜状のチラコイドからなります。ノリ

葉緑体のチラコイドの表面には、光捕集のためのフィコビリソーム（フィコビリタンパク質からなる複合体）が多数存在しています（図5）。

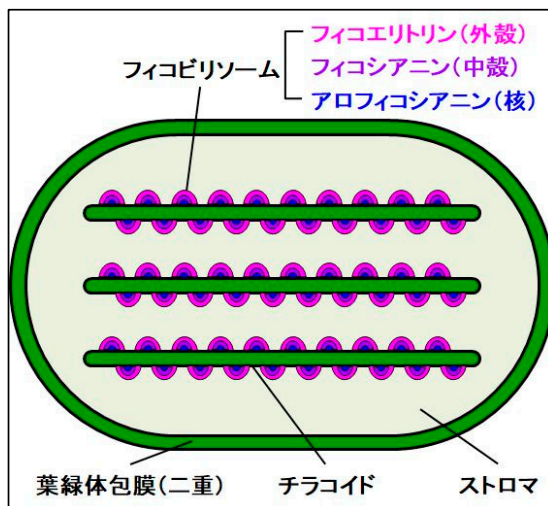


図5 ノリ葉緑体の構造。

ノリ葉状体の色はフィコビリタンパク質含量に大きく影響され、色落ちノリではフィコビリタンパク質や呈味に関わる成分（遊離アミノ酸や核酸関連化合物）、さらにはノリ葉状体の全窒素含量が著しく低下しています（図6）。

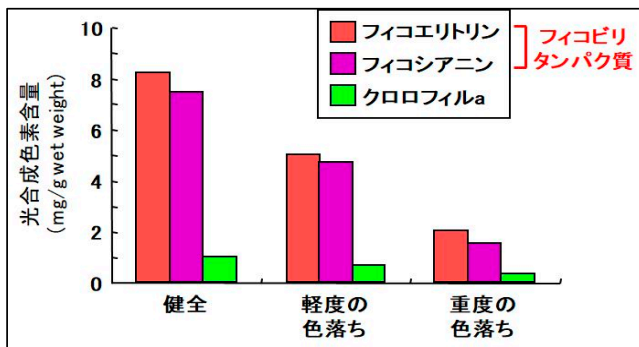


図6 色落ちによるノリ葉状体の光合成色素含量の変化。

フィコビリタンパク質や呈味成分はいずれも、窒素（N）と炭素（C）を含む有機窒素化合物であり、ノリ葉状体に取り込まれた硝酸イオンやアンモニウムの窒素同化と炭酸固定によって作られます。したがって、ノリ葉状体は海水中のDIN濃度が低下すると窒素同化を十分に行うことができず、フィコビリタンパク質などの有機窒素化合物を分解・再利用して窒素欠乏に耐えるという生存戦略をとっていると考えられます。室内培養実験により、スサビノリ葉状体は硝酸イオンやアンモニウムといった無機窒素化合物のほか、特定の遊離アミノ酸（アルギニン、ヒスチジン）や尿素などの有機窒素化合物も利用できることが示されています（図7）（Amano and Noda, 1987）。

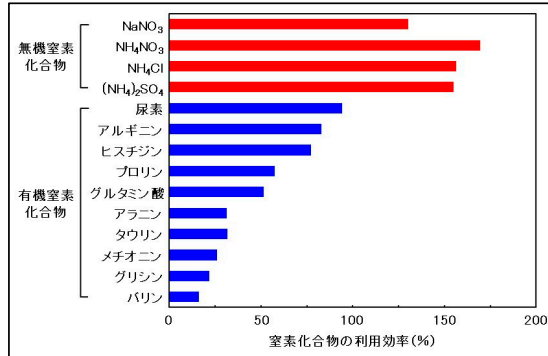


図 7 スサビノリ葉状体の窒素化合物の利用効率. 利用効率は窒素欠乏スサビノリ葉状体のフィコビリタンパク質含量の回復量(健全スサビノリ葉状体(100%)の相対値)で示す(Amano and Noda, 1987 より作成) .

私たちの研究グループが分光測色計を利用して葉状体の色変化 ($L^*a^*b^*$ 色空間)を調べた場合でも、無機窒素化合物と同等の利用効率が尿素やアルギニンなどの特定の有機窒素化合物で確認されています(図 8).

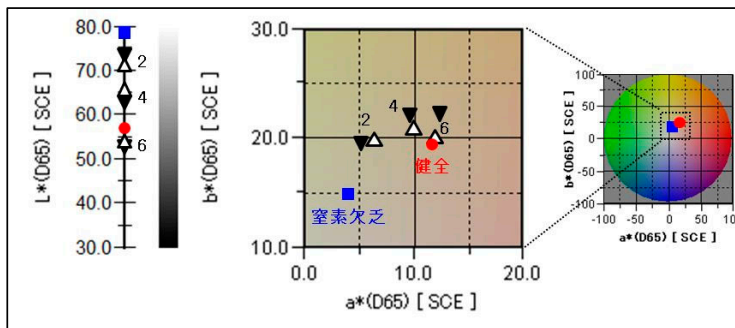


図 8 異なる栄養条件下でのスサビノリ葉状体の色変化. 窒素欠乏スサビノリ葉状体を窒素化合物(硝酸塩: ▼, 尿素: △)添加培地に移して 2, 4, 6 日間培養した. L^* は明度, a^* と b^* はそれぞれ赤ー緑と黄ー青の色度(色相と彩度)を示す.

生物を構成する最小単位である細胞は、脂質を主成分とした生体膜で包まれているため、細胞膜を隔てた物質のやり取り(膜輸送)には通常、輸送体と呼ばれる膜タンパク質が機能しています. 海水中の DIN 濃度の変化に応答してスサビノリ葉状体で発現量に変化する遺伝子を調べたところ、硝酸イオン (NO_3^-) の膜輸送に関わる遺伝子 (*PyNRT2*) (Kakinuma et al., 2008), アンモニウム (NH_4^+) の膜輸送に関わる遺伝子 (*PyAMT1*) (Kakinuma et al., 2017) に加え、尿素的膜輸送に関わっていると推測される 3 種類の遺伝子 (*PyDUR3.1*, *PyDUR3.2*, *PyDUR3.3*) (Kakinuma et al., 2008, 2016) が特定されました. 各輸送体遺伝子を詳しく調べたところ、低 DIN 濃度の環境におかれた葉状体では *PyAMT1* と *PyDUR3.1*・*3.2* が発現誘導されること、特に *PyDUR3.2* の発現レベルが著しく高まることが分かりました.

モデル陸上植物シロイヌナズナでは、複数の硝酸イオン輸送体遺伝子 (*AtNRT2*) およびアンモニウム輸送体遺伝子 (*AtAMT1*) が同定されており、スサビノリにおいても複数の遺伝子が機能していることが示されています (Li et al., 2019; Takahashi et al., 2020). 一方、シロイヌナズナの尿素輸送体遺伝子 (*AtDUR3*) は単一の遺伝子として存在し、根では細胞外尿素的の取り込み、そのほかの組織ではタンパク質分解などで生じた内在性尿素的の輸送を担うとされています (Wang et al., 2008; Beier and Kojima, 2021). 出芽酵母の尿素輸送体遺伝子 (*ScDUR3*) も単一遺伝子で、尿素的のほかポリアミン (低分子の有機窒素化合物) の膜輸送への関与が示唆されています (Igarashi and Kashiwagi, 2010). スサビノリ尿素輸送体遺伝子を詳しく調べたところ、各遺伝子の発現特性は栄養環境のみならず葉状体と糸状体といった世代間でも大きく異なり、*PyDUR3.1* と *PyDUR3.2-3.3* の間には塩基配列レベルで系統的な違いが認められました. これまでの研究の結果から、スサビノリ細胞において *PyDUR3.1* は内在性尿素的の輸送、*PyDUR3.2-3.3* は細胞外尿素的の取り込みに関与しているのではと考えています (図 9).

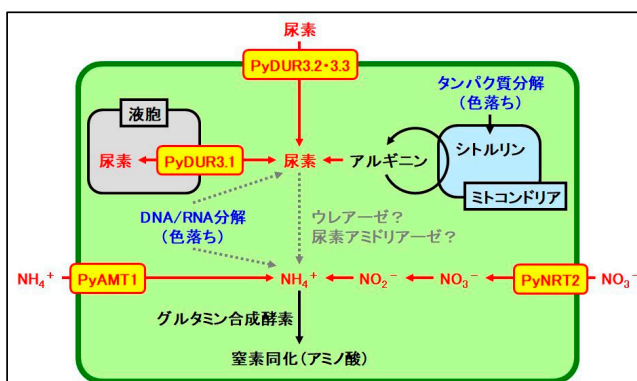


図 9 スサビノリ細胞における窒素代謝 (推定).

陸上植物の場合、尿素輸送体によって取り込まれた尿素は、ウレアーゼによる 1 回の酵素反応でアンモニアに分解されます. 一方、酵母や糸状菌などは尿素アミドリアーゼ (*DUR1,2*), あるいは尿素カルボキシラーゼ (*DUR1*) とアロファン酸ヒドロラーゼ (*DUR2*) による 2 回の酵素反応によって、尿素をアンモニアに分解します (Strope et al., 2011). スサビノリ葉状体が無機態窒素と同様に尿素を効率よく代謝できるのは、尿素輸送体の機能特性が重要な役割を担っているからとを考えていますが、その制御機構には未だ不明な点が多いです. また、スサビノリ葉状体に取り込まれた細胞外尿素や色落ちによるタンパク質・核酸分解などで生じる内在性尿素が、どのような経路を経て同化・再利用されているのかも分かっていません. NGS を利用した RNA-seq 解析、さらに細胞内の全代謝物質の網羅的解析 (メタボローム解析) の結果から、色落ちによりタンパク質分解 (ユビキチン-プロテアソーム) に関わる遺伝子の発現が誘導されること、光合成に関わる遺伝子の発現が抑制されることが分かっています. また、細胞外尿素と内在性尿素的の代謝のほか、アミノ酸や核酸の代謝が低 DIN 濃度の環境におかれたスサビノリ葉状体の生存戦略に重要であること、さらに酵母や糸状菌にみられる尿素-アンモニア変換経路

がスサビノリ葉状体で機能している可能性も示唆されています(図9)。スサビノリの窒素同化メカニズムの解明をとおして、色落ち耐性品種の育種などに少しでも貢献できたらと考えています。

6. ノリのゲノムとその利用ーノリ遺伝子研究のこれまでとこれからー

生物が生きていくために必要な全ての遺伝情報をゲノムと呼び、その実体はDNAです。遺伝情報が記録されているDNA分子は二重らせん構造をとっているため、その大きさは塩基配列の長さ(塩基対:bp)で表します。ヒトの核ゲノムDNAは約30億bp(23本の染色体に分かれている)、タンパク質をコードしている遺伝子の数は約2万個と推定されています。1990年に始まったヒトゲノム計画では、サンガー法で得られた塩基配列をつなぎ合わせて約30億bpのヒトゲノムが解読されましたが、10年以上の歳月(2003年にヒトゲノム計画は完了)と巨費が投じられました。2022年には最新のNGS技術を駆使して、それまでの未解読領域(全体の約8%)が明らかにされ、ヒトゲノムの完全解読が達成されました(Nurk et al., 2022)。現在、さまざまな生物のゲノムが解読され、その遺伝情報が明らかとなっていますが、ノリのゲノム研究(遺伝子研究)はどのような状況にあるのでしょうか。

2000年までのノリ遺伝子研究は、マイクロサテライト(短い塩基配列の繰り返し領域)などのDNA多型の検出技術を利用したノリ類の遺伝的多様性解析や種判別、部分的な遺伝子情報を利用した系統関係の調査などが主流でした。2000年代はじめにサンガー法を利用して発現遺伝子の大規模解析(EST解析)が行われ、スサビノリの葉状体および糸状体それぞれで約1万個の発現遺伝子の部分塩基配列が明らかにされました(Nikaido et al., 2000; Asamizu et al., 2003)。その後発展したNGS技術を利用して、日本の研究グループが世界に先駆けてスサビノリの部分ゲノム(約4300万bp)を解読し、約1万個の遺伝子を予測しましたが(Nakamura et al., 2013)、染色体レベルまで再構築されていない断片的なゲノム情報でした。近年、中国の研究グループがスサビノリのゲノム解読を行い、全長約1.1億bp、約1.3万個の遺伝子を予測しました(Wang et al., 2020)。現在は3本の染色体にまで再構築された高精度ゲノムブラウザ(ゲノム情報の視覚化・解析用ツール)が利用できるようになっており、核ゲノムに先立って解読されたミトコンドリアゲノム(約4.2万bp、約60個の予測遺伝子)と葉緑体ゲノム(19.2万bp、約260個の予測遺伝子)と併せて(Wang et al., 2013; Kong et al., 2014)、スサビノリの品種や野生種の遺伝的特徴や多様性、進化の過程や系統関係を理解する上で重要な基礎情報となっています(Nagano et al., 2021)。

NGS技術の発展により、大規模なDNA塩基配列情報を短期間、低コストで取得できるようになりました。解読されたスサビノリのゲノム情報を基準(参照配列)にして、さまざまな形質や機能をもつ養殖品種、さらに野生種や近縁種のゲノム情報を比較することで、ノリの生物学的特性やノリ養殖に役立つ形質・機能の発現に関わる遺伝子(またはDNA領域)を特定できる可能性があります。さらに、これらのDNA領域を識別するための目印DNA配列(DNAマーカー)を見つけるこ

とも可能と考えられます (図 10)。

また、RNA-seq 解析を利用してさまざまな環境条件で遺伝子の発現パターンがどのように変化するかを調べることで、ノリの環境応答・適応の仕組みを理解できる可能性があります。

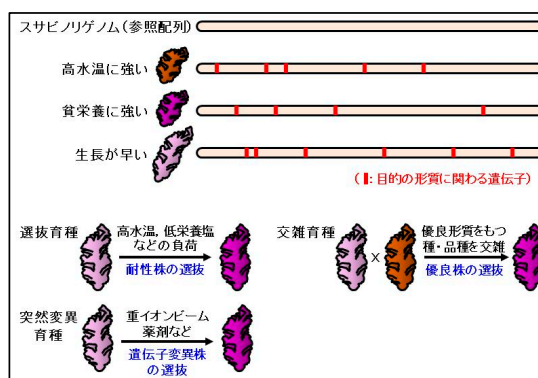


図 10 スサビノリのゲノム情報の活用(上)とノリ養殖品種の育種技術(下)。

ゲノム解析と RNA-seq 解析を組み合わせることで、ノリ養殖品種の育種 (遺伝的改良による新品種の作出) に役立つ遺伝的情報の基盤が整うものと期待されます。このような観点から、これまでに選抜育種されてきたスサビノリの優良品種に加え、遺伝的多様性が保たれていると期待される野生種や近縁種、さらに近年試みられている交雑育種や突然変異育種によって作出された株などが、今後のゲノム解析や RNA-seq 解析の主な対象になっていくと考えられます (図 10)。これらの遺伝資源としての重要性は、今後ますます高まっていくでしょう。

7. おわりに

ノリ糸状体の発見以来、多くの研究者と生産者の努力によってノリ養殖は日本の一大産業にまで発展しました。養殖ノリを原料とした乾海苔は風味や栄養価に優れ、さまざまな機能性成分を含むことから、新製品の開発素材としての可能性も秘めています (有賀ら, 2019)。その一方で、近年は気候変動やノリ養殖場の水質悪化により、生長不良や色落ちなどの病障害、鳥類・魚類による食害が頻発しています。さらに、ノリ生産者 (経営体数) の減少、国内需要の伸び悩み、国内の消費動向の変化、外国産海苔の輸入量増加などの要因も加わり、日本のノリ養殖を取り巻く環境は年々厳しさを増しています。このような現状を打開するために、高水温耐性や低栄養塩耐性をもつ新品種の育種、育種素材となる品種や近縁種の探索、現場レベルでの病障害対策、陸上養殖技術の開発、低品質ノリの有効活用法の開発など、さまざまな取り組みが進められています。

今日のノリ養殖の発展は、養殖技術の革新と長年のノリ養殖品種の選抜育種に支えられてきました。しかしながら、現在の養殖品種のほとんどは高生長・多収性のナラワスサビノリ一品種から選抜されたもので、遺伝的多様性の低下 (遺伝的な画一化) が進んでいます。その結果、近年の気候変動や温暖化に伴う漁場環境の急激な変化の中で、持続的な養殖生産が難しくなっています。今後は種の異なるノリ

を利用した交雑育種、突然変異の誘発を利用した突然変異育種など、遺伝的多様性を高めるようなノリ品種の開発が重要となってきます (図 10)。

すでに述べたように、スサビノリのゲノム情報が公開されたため (Wang et al., 2020), ノリの育種においても近い将来、ゲノム情報を利用した育種 (DNA マーカー育種, ゲノム編集など) が可能になるかもしれません。DNA マーカー育種では、特定の遺伝子や形質と関連する DNA マーカーを利用して、目的の形質をもつ個体を効率的に選抜することが可能で、すでに世界中で多くの作物や家畜で進められています。最近注目されているゲノム編集では、目的の遺伝子を狙って改変できるため、高効率で新品種を作出できる可能性もっています。すでに陸上植物では、リラックス効果や高血圧予防などの機能をもつ GABA (γ -アミノ酪酸) の合成酵素遺伝子 (*GAD*) のゲノム編集により、GABA 高蓄積トマトが開発されています。水産分野では、筋肉の増殖分化を抑制するミオスタチン遺伝子 (*MSTN*) のゲノム編集により、肉付きが良く成長が早いマダイやトラフグが作出されています。これら育種技術をノリの育種に適用するためには、目的の形質に関わる遺伝子の特定が不可欠です。スサビノリのゲノム情報の活用により、生長性、栄養要求性、耐病性、高水温耐性、高旨味性などに関わる遺伝子の特定が、今後ますます加速していくと考えられます。また、特定した遺伝子の機能を明らかにするための逆遺伝学的解析 (遺伝子の人為的変異で起こる形質変化を解析) の重要性も高まっていくでしょう。

高品質な養殖ノリの持続的生産、国産の海苔製品の高付加価値化に向けて、私たちの研究グループも今後の研究をとおして、ここで紹介した研究領域に積極的に関わっていきたいと考えています。

参考文献

- Amano H., Noda H. (1987) Effect of nitrogenous fertilizers on the recovery of discoloured fronds of *Porphyra yezoensis*. Bot. Mar. 30: 467-473.
- 有賀祐勝, 天野秀臣, 堀 貫治, 小山智之, 小林正裕 (2019) 「海苔の成分の効用と利用」 一般財団法人 海苔増殖振興会, 東京.
- Asamizu A., Nakajima M., Kitade Y., Saga N., Nakamura Y., Tabata S. (2003) Comparison of RNA expression profiles between the two generations of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta), based on expressed sequence tag frequency analysis. J. Phycol. 39: 923-930
- Beier M. P., Kojima S. (2021) The function of high-affinity urea transporters in nitrogen-deficient conditions. Physiol. Plant. 171: 802-808.
- Drew K. M. (1949) Conchocelis-phase in the life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. Nature 164: 748-749.
- 藤塚悦司, 有賀祐勝 (2020) ノリ養殖の歴史と食文化. 「ノリの科学」(二羽恭介 編著) 朝倉書店, 東京: 4-31.
- 藤吉英次, 玉城泉也, 小林正裕, 有瀧真人 (2014) 「アマノリ養殖品種の特性」 独立行政法人 水産総合研究センター 西海区水産研究所, 長崎.
- Igarashi K., Kashiwagi K. (2010) Characteristics of cellular polyamine transport in prokaryotes and eukaryotes. Plant Physiol. Biochem. 48: 506-512.
- 五十嵐洋二 (2023) 大型藻類へのゲノム・トランスクリプトーム解析の応用と課題. Algal Res. 16: 31-37.
- Kakinuma M., Coury D. A., Nakamoto C., Sakaguchi K., Amano H. (2008) Molecular analysis of physiological responses to changes in nitrogen in a marine macroalga, *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta). Cell Biol. Toxicol. 24: 629-639.
- 柿沼 誠, 秋山敏男, 岩出将英 (2014) アマノリ類の長期的高水温耐性及び適応に関与する遺伝子の探索. 地球温暖化対策推進費のうち地球温暖化による沿岸漁場環境への影響評価・適応技術開発委託事業 成果報告書, 独立行政法人 水産総合研究センター 増養殖研究所, 三重: 55-61.
- Kakinuma M., Suzuki K., Iwata S., Coury D. A., Iwade S., Mikami K. (2016) Isolation and characterization of a new *DUR3*-like gene, *PyDUR3.3*, from the marine macroalga *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). Fish. Sci. 82: 171-184.
- Kakinuma M., Nakamoto C., Kishi K., Coury D. A., Amano H. (2017) Isolation and functional characterization of an ammonium transporter gene, *PyAMT1*, related to nitrogen assimilation in the marine macroalga *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). Mar. Environ. Res. 128: 76-87.
- 川村嘉応 (2000) 養殖現場における養殖品種. 「海苔の生物学」(能登谷正浩 編著) 成山堂書店, 東京: 105-113.
- 川村嘉応 (2017) 「新・海苔ブック 技術編 2」 海苔産業情報センター, 福岡.
- Kong F., Sun P., Cao M., Wang L., Mao Y. (2014) Complete mitochondrial genome

- of *Pyropia yezoensis*: reasserting the revision of genus *Porphyra*. Mitochondrial DNA 25: 335-336.
- Li C., Ariga I., Mikami K. (2019) Difference in nitrogen starvation-inducible expression patterns among phylogenetically diverse ammonium transporter genes in the red seaweed *Pyropia yezoensis*. Am. J. Plant Sci. 10: 1325-1349.
- 三浦昭雄 (1972) オオバアサクサノリとナラワスサビノリの品種特性. 「海苔増殖振興会会報Ⅱ」 海苔増殖振興会, 東京: 53-66.
- Nagano Y., Kimura K., Kobayashi G., Kawamura Y. (2021) Genomic diversity of 39 samples of *Pyropia* species grown in Japan. PLoS ONE 16: e0252207.
- Nakamura Y., Sasaki N., Kobayashi M., Ojima N., Yasuike M., Shigenobu Y., et al. (2013) The first symbiont-free genome sequence of marine red alga, *Susabimori* (*Pyropia yezoensis*). PLoS ONE 8: e57122.
- Nikaido I., Asamizu E., Nakajima M., Nakamura Y., Saga N., Tabata S. (2000) Generation of 10,154 expressed sequence tags from a leafy gametophyte of a marine red alga, *Porphyra yezoensis*. DNA Res. 7: 223-227.
- 二羽恭介 (2020) 遺伝育種. 「ノリの科学」(二羽恭介 編著) 朝倉書店, 東京: 147-169.
- 二羽恭介, 川崎周作, 三根崇幸, 林 俊裕, 川村嘉広, 半田亮司, 反田 實 (2020) 養殖技術. 「ノリの科学」(二羽恭介 編著) 朝倉書店, 東京: 86-146.
- Nurk S., Koren S., Rhie A., Rautiainen M., Bizkadze A. V., Mikheenko A., et al. (2022) The complete sequence of a human genome. Science 376: 44-53.
- Strope P. K., Nickerson K. W., Harris S. D., Moriyama E. N. (2011) Molecular evolution of urea amidolyase and urea carboxylase in fungi. BMC Evol. Biol. 11: 80.
- Takahashi M., Kumari P., Li C., Mikami K. (2020) Low temperature causes discoloration by repressing growth and nitrogen transporter gene expression in the edible red alga *Pyropia yezoensis*. Mar. Environ. Res. 159: 105004.
- Wang L., Mao Y., Kong F., Li G., Ma F., Zhang B., Sun P., Bi G., Zhang F., Xue H., Min Cao M. (2013) Complete sequence and analysis of plastid genomes of two economically important red algae: *Pyropia haitanensis* and *Pyropia yezoensis*. PLoS ONE 29: e65902.
- Wang D., Yu X., Xu K., Bi G., Cao M., Zelzion E., et al. (2020) *Pyropia yezoensis* genome reveals diverse mechanisms of carbon acquisition in the intertidal environment. Nat. Commun. 11: 4028.
- Wang W.-H., Köhler B., Cao F.-Q., Liu L.-H. (2008) Molecular and physiological aspects of urea transport in higher plants. Plant Sci. 175: 467-477.

【著者紹介】

柿沼 誠 (かきぬま／まこと)

1970年 埼玉県生まれ。1993年 静岡大学農学部卒業。1995年 静岡大学大学院農学研究科修士課程修了。1998年 東京大学大学院農学生命科学研究科 博士後期課程修了(博士(農学))。1998-2001年 三重大学生物資源学部 助手。2001-03年 三重大学生物資源学部 講師。2003-07年 三重大学生物資源学部 助教授。2007-17年 三重大学大学院生物資源学研究科准教授。2017年- 三重大学大学院生物資源学研究科 教授。2024年 三重大学大学院生物資源学研究科 副研究科長(研究担当)。2025年- 三重大学 副理事(研究企画戦略/地域連携担当)・副学長。

(専門分野) 水圏生物化学, 水圏生物工学, 水産食品化学。

(主な受賞) 2001年 日本水産学会賞奨励賞, 2019年 特別研究員等審査会専門委員(書面担当)表彰。

【一般財団法人海苔増殖振興会の研究助成の対象となった直近の研究】

「スサビノリ葉状体の尿素を中心とした窒素代謝制御機構の解明」(令和3年度～5年度)

「スサビノリ尿素輸送体遺伝子の機能特性解析」(平成29年度～令和元年度)

ノリに関する研究の現状 1. 遺伝子研究の現状 (2024)

持続可能なノリ養殖に向けた遺伝子研究のこれまでとこれから

2025年(令和7年)6月10日 初版発行

著 者 柿沼 誠

発行者 齋藤壽典

発 行 一般財団法人海苔増殖振興会

〒100-0013 東京都千代田区霞が関3-2-1 霞が関コモンゲート西館37階

TEL.03-6205-7921 URL: <https://www.nori.or.jp>

デザイン・印刷 製本 上毛印刷株式会社(〒171-0022 東京都豊島区南池袋2-3-5)



一般財団法人 海苔増殖振興会