

豚系統造成における中断がその後の選抜反応及び近交度へ与える影響

内倉健造¹⁾・田島茂行¹⁾・鈴木雅大²⁾・豊島浩一¹⁾

摘要:モンテ・カルロ法を用いたシミュレーションにより、豚の系統造成における育種の中断が選抜反応及び近交度に及ぼす影響について検討した。基本の繁殖集団の大きさを雄10頭及び雌50頭とした。雄1頭に交配する雌の頭数を一定とし、各腹から雄2頭及び雌2頭を育成し、選抜候補とした。選抜候補は家系選抜指数により選抜した。選抜された個体は、全きょうだいを避けて交配すると仮定した。選抜形質の遺伝率は0.5または0.3の2通りを想定した。無限遺伝子座モデルを用いて、基礎集団を含めた世代重複のない7世代(基礎集団、G0~G5)の経代記録を各条件下で1000反復発生させた。育種の中断には胚の保存技術を用いたと仮定した。G1、G2またはG3において雄10と雌10、20、30、40または50頭のいずれかの集団のサイズで胚の作出・保存を行い、育種を中断した後、胚を用いて次世代を再生したと仮定した。その結果、中断の際の集団のサイズが小さくなるにつれて選抜反応は大きくなるものの、育種を中断しないほうが選抜反応は大きいことが明らかとなった。このことから育種を中断した場合改良目標を達成するためには系統造成期間の延長を行う必要があることが示唆された。また、小さい集団のサイズで胚を保存し育種を中断した場合、G5における近交係数は大きくなった。このことから、豚の系統造成において胚の保存を行う場合は十分な集団サイズが必要であることが示唆された。

キーワード: 選抜反応、近交、育種の中断、集団の大きさ、閉鎖群育種

緒言

我が国では1970年代から育種改良として閉鎖群である豚系統の造成が行われており¹⁾、多くの場合1つの農場内で造成・維持が行われている。近年、日本や周辺諸国では家畜伝染病が発生し、農場へのこれら疾病の侵入リスクの高い状態が続いており、養豚産業への影響が深刻である。そのため豚熱等の家畜伝染病が発生すると、多くのコストと時間を掛けて育種改良された貴重な遺伝資源が全て失われる。

豚における胚移植技術は透明帯を有する胚を利用するため、疾病伝播を防止しつつ遺伝子を保存することが可能である²⁾。さらに、凍結精液による遺伝子保存とは異なり、他の集団からの遺伝子導入をすること無く集団を再生できることから、集団の閉鎖性を維持できる。このことから優良種豚の胚を採取・保存することは、遺伝資源の消失リスク低減に有効と考えられる。

一方で、経直腸による操作で子宮灌流が実施できるウシやウマとは異なり、豚胚の採取・保存には大きなコストが必要となる。豚生体からの胚採取には、その子宮の解剖的構造(蛇行している50~140(未経産)もしくは100~170 cm長(経産)の子宮³⁾)から、開腹による外科手術という特殊な設備や技術を要する煩雑な作業が1頭ごとに必要となる。

閉鎖育種集団のサイズは近交度に影響を及ぼす⁴⁾と報告されており、保存する遺伝資源のサイズが重要となる。少なすぎる胚の保存は集団内における相加的遺伝分散の減少による選抜反応の低下と急激な近交係数の上昇をもたらすと予想される。従って胚移植技術による遺伝資源の保存及び育種の再開を実用的に行う際には、コストや育種効率を考慮した最適な集団サイズを明らかにする必要がある。

そこで本研究では系統造成での第1、2もしくは3世代において胚採取及び保存を行い、その後伝染病等の発生により育種を中断したと想定し、胚作出に供した豚(ドナー)の数が増減したとき、胚から再構成した集団において完成世代まで選抜・交配を繰り返した場合の選抜反応と近交度に及ぼす影響について検討した。

材料及び方法

モンテ・カルロ法によるコンピューターシミュレーションにより、基礎集団及び第0~5世代(G0~G5)の世代重複のない7世代の経代記録を発生させた。基本の繁殖集団の大きさは、雄10頭雌50頭とした。雄1頭に交配する雌の頭数を一定とし、全きょうだいを避けて交配を行うこととした。各腹から雄2頭、雌2頭を育成し、選抜候補とした。G1以降に行った選抜

¹⁾畜産研究部 ²⁾畜産研究部(現畜産総合センター)

は、候補本豚の表型価及び、その全きょうだい(3頭)及び半きょうだい(16頭)の表型価の平均値から算出した単形質の家系選抜指数⁹⁾によって選抜した。選抜指数式は遺伝率ごとに設定し、反復や世代が異なっても同じ式を用いて選抜指数を求めた。選抜形質の遺伝率は、0.5または0.3の2通りを想定し、表型価に対する世代及び性の効果はないものと仮定した。育種の中断はG1~G3のいずれかの世代での選抜及び胚の保存後に行つたと仮定した。今回の研究では選抜のためのデータ採取後に胚保存をしたと想定し、胚の保存には10頭の雄選抜豚及び10、20、30、40もしくは50頭の雌選抜豚をドナーとして用い、各雌ドナーからは1回のみ胚の採取・保存を行ったとした。精液の凍結保存と異なり、胚の採取において雄ドナーは通常の交配作業に用いるのみである。このことから雄ドナー数は飼養場所が確保出来れば大きなコスト上昇につながらないと考え、本研究では雄ドナー数を基本の繁殖集団と同じ10頭として設定した。同一ドナーから保存した胚の全てを同一レシピエントに移植し、胚を移植した全ての腹から(すなわち、全てのドナーから)産子が得られるものと仮定した。産子は十分な頭数得られたものとし、胚から再生した世代は、選抜指数による選抜は行わなかった。雄は半きょうだいから1頭をランダムに選び、雌は全ての腹からなるべく均等になるようにランダムに選び、雄10頭及び雌50頭の繁殖集団を形成することとした。

基礎集団のデータは選抜形質が平均0、表型標準偏差が1として、無限遺伝子座モデルにより発生させた。すなわち、基礎世代の*i*番目の個体の記録 y_i を、

$$y_i = u_i + e_i, \quad u_i \sim N(0, \sigma_a^2), \quad e_i \sim N(0, \sigma_e^2),$$

$$\text{cov}(u_i, e_i) = 0$$

とした。ここで u_i は *i* 番目の個体の育種価、 e_i は *i* 番目の個体の無作為誤差で、それぞれ平均 0、分散 σ_a^2 (相加的遺伝分散) 及び分散 σ_e^2 (環境分散) の正規分布に従うものとした。なお、育種価と無作為誤差の間に共分散はないものとした。

基礎集団を無作為に交配して生まれた集団を G0 とし、G0 以降の u_i の発生には、遺伝子の分離により引き起こされる変動(Mendelian sampling)部分において、個体 *i* の雄親及び雌親の近交係数に伴う減少を考慮した⁶⁾。すなわち、 u_i の発生は、

$$u_i = \frac{u_{si} + u_{di}}{2} + \left(1 - \frac{F_{si} + F_{di}}{2}\right)^{\frac{1}{2}} \cdot \varepsilon,$$

$$\varepsilon \sim N(0, \frac{\sigma_a^2}{2})$$

とした。 u_{si} 及び u_{di} はそれぞれ個体*i*の雄親及び雌親の育種価、 F_{si} 及び F_{di} はそれらの近交係数、 ε は平均0、分散 $\frac{\sigma_a^2}{2}$ の正規分布に従う乱数とした。

基礎世代の個体の近交係数及び個体間の共祖係数は0であると仮定し、ある世代における個体の近交係数 F_i は両親(sとd)の共祖係数(f_{sd})から次の式のように求めた⁷⁾。

$$F_i = f_{sd}$$

ここで、sの両親をss及びsdとし、dの両親をds及びddとして、

f_{sd} は次式により求めた。

$$f_{sd} = \frac{1}{4} (f_{ss \cdot ds} + f_{ss \cdot ds} + f_{sd \cdot ds} + f_{sd \cdot dd})$$

また、個体自身の共祖係数(f_{ii})は、次式のとおりとした。

$$f_{ii} = \frac{1}{2} (1 + F_i)$$

遺伝率、育種の中断した世代及び雌のドナー数を変え、それぞれの条件下で基礎集団からG5までの経代記録を1000反復発生させ、世代ごとに育種価及び近交係数の平均を算出した。図1に例としてG1世代に育種の中断した場合のフロー図を記載した。

算出には表計算ソフトMicrosoft Excel[®](マイクロソフト)を用い、マクロ機能を用いて反復発生を行った。

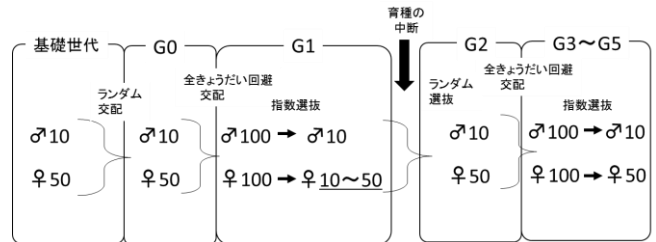


図1 G1 世代に育種の中断した時の算出フロー図

結果及び考察

遺伝率、育種の中断した世代、雌のドナー数のそれぞれの条件下におけるG5の育種価の平均を表1に示した。いずれの場合も育種を中断した場合よりも、中断が無かった対照区(control)で高い育種価を示した。これは、育種再開後の胚から再生した集団において、指数選抜を行わなかったことから、遺伝的改良量がおおよそ1世代分少なくなったためと推察され、本来の改良目標を達成するためには系統造成期間の延長が必要となると考えられる。また、いずれの場合においても遺伝率0.5に比較して0.3で選抜反応が低かったのは、選抜の正確度が低いためと考えられた。

集団のサイズが大きい場合はそれが小さい場合に比べ、表型価による選抜や最良線形不偏予測量(BLUP)による選抜において大きな選抜反応を示すと報告されている⁸⁾。一方で、本研究において中断した場合の育種価は、中断の際の雌のドナー数が少なくなるにつれて選抜反応が大きくなる傾向にあった。これは雌のドナーを選抜指数の上位から選択したことから、その数を絞ることで一時的に選抜圧が高まったためと考えられた。

遺伝率、育種を中断した世代及び雌のドナー数のそれぞれの条件下におけるG5の平均近交係数を表2に示した。BLUP選抜では、遺伝率の高い形質に比べ、遺伝率の低い形質で近交係数は早く上昇する⁹⁻¹¹⁾と報告されており、本研究における血縁関係のある個体の表型価を考慮した家系選抜指数による選抜でも同様の結果となった。

以前の研究⁸⁾によると、閉鎖育種集団において交配方法の違いによる選抜反応の違いはみられない一方で、無作為交配よりも全きょうだいを回避した交配で近交係数の上昇が

表1 様々な中断方法による第5世代における平均育種価

遺伝率	雌数	中断した世代		
		G1	G2	G3
0.5	Control*		2.6 ± 0.3	
	50	2.1 ± 0.3	2.1 ± 0.3	2.1 ± 0.3
	40	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.3
	30	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.3
	20	2.3 ± 0.3	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.3
	10	2.3 ± 0.3	2.3 ± 0.3	2.3 ± 0.3
0.3	Control*		1.7 ± 0.2	
	50	1.4 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.4 ± 0.2
	40	1.4 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.4 ± 0.2
	30	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.4 ± 0.2
	20	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2
	10	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2

* 中断せずに育種改良を継続(対照区)

表2 様々な中断方法による第5世代における平均近交係数(%)

遺伝率	雌数	中断した世代		
		G1	G2	G3
0.5	Control*		10.0 ± 1.7	
	50	8.7 ± 1.5	8.8 ± 1.6	9.4 ± 1.7
	40	9.0 ± 1.6	8.9 ± 1.6	9.4 ± 1.7
	30	9.4 ± 1.7	9.2 ± 1.6	9.5 ± 1.6
	20	9.8 ± 1.8	9.6 ± 1.8	9.7 ± 1.9
	10	10.6 ± 2.0	10.6 ± 2.0	9.6 ± 2.1
0.3	Control*		10.9 ± 2.0	
	50	8.7 ± 1.7	9.1 ± 1.6	10.0 ± 1.8
	40	9.0 ± 1.7	9.5 ± 1.7	10.1 ± 1.8
	30	9.4 ± 1.7	9.8 ± 1.7	10.2 ± 1.9
	20	10.6 ± 1.7	10.4 ± 1.9	10.4 ± 1.8
	10	10.9 ± 2.3	11.5 ± 2.2	10.7 ± 2.3

*中断せずに育種改良を継続(対照区)

抑制され、さらに半きょうだいの交配も回避することでより抑制されると報告されている。しかし、本研究では集団のサイズが小さいために半きょうだい交配を回避できなかったことから、近交係数上昇の抑制を目的に全きょうだいのみを回避する交配を行った。雌のドナー数の50頭と10頭との比較において、G1で中断した場合に比べて、G3で中断した場合で近交係数の差が少なくなった。これはG3で一時的に集団が小さくなった影響が全きょうだいを避けた交配によりG5には現れなかったためと考えられる。きょうだい間交配を避けた過去の系統造成においても、雄親と雌親の平均共祖係数と比べて平均近交係数の上昇が1世代遅れたと報告されている¹²⁾。このことから、たとえG3で中断した場合でも雌親数が少なければ集団内に共通祖先を持つものが多くなり、育種完了後の系統維持の段階で近交度が上昇しやすくなると考えられる。

早期に近交が高まりやすいと考えられるG1世代で育種を中断した場合、遺伝率及び雌のドナー数の条件を変えたときの選抜反応を図2に示した。育種を中断しなかった対照区(control)において、育種価は世代経過に伴って線形に上昇したのに比べて、育種を中断した場合、G1ではドナー雌数の減少に伴って高い選抜反応がみられ、G2では雄を半きょうだいから1頭ずつ繁殖集団に組み入れたことによると思われる若干の選抜反応が見られた。

育種を中断した世代をG1とし、遺伝率及び雌のドナー数の条件を変えたときの近交係数の推移を図3に示した。雌のドナー数が10頭と少なかった場合はG1からG2へと近交係数が大きく上昇した。これはG1において少数の指数上位の個体が選抜され、半きょうだいの交配の組み合わせが多くなったためと推察される。

本研究において雌のドナー数が10頭だった場合を除き、G5における近交係数はcontrolで最も高くなった。これはcontrolがG1～5の全てで指数選抜を行ったためと考えられる。

大曲ら¹³⁾は血統が明らかな1頭の雌親から得られた胚を1頭の受胎豚に移植し、移植後の分娩率が約70%、産子数が約5頭であったと報告している。このことから、本研究のように胚移植後の世代を雄10頭、雌50頭の集団に復活させるためには、雄雌が同数生まれてくると仮定すると100頭(必要産子数) \div 5頭(1腹産子数) \div 0.7(分娩率) $=$ 28.6腹により、雌29頭以上から胚を採取しなければならない。このことから胚の保存及び活用にはこれらの子豚の生産効率が高い移植方法を選択する必要があると考えられる。

本研究の結果から胚の保存を用いた育種の中断により、系統造成完成世代における育種価が低下し、改良目標の達成のためには系統造成期間の延長が必要となることが示唆された。また雌ドナー数が少なくなると近交係数が上昇する傾向がみられることから、系統造成期間の延長や完成した系統豚の維持期間を確保するためには十分なドナー数が必要であることが示唆された。

引用文献

1. 阿部猛夫. わが国豚系統の造成とその利用. 日本畜産学会報. 58, 545-562(1987)
2. 小島敏之. 豚における繁殖技術研究の最新の動向. All About Swine. 17, 11-19(2000)
3. Cowan, F.T. and J.W. Macpherson. The reproductive tract of the porcine female (a biometrial 188 study). Canadian Journal of Comparative Medicine and Veterinary Science. 30, 107-108(1966)
4. Roehe, R., J. Krieter and E. Kalm. The effect of number of sows and service time of boars on selection response and inbreeding using an animal model in a closed nucleus herd. The Journal of Animal Breeding and Genetics. 110, 114-125(1993)
5. Gibson, J.P. The selection index. In An introduction to the design and economics of animal breeding for economics of

- animal breeding strategies. The University of Guelph. 17-58(1995)
6. Bulmer, M.G. The mathematical theory of quantitative genetics. Clarendon Press. Oxford. 121-143 (1980)
 7. Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. Introduction to Quantitative Genetics, 4th edition, Long-man, Harlow (1996).
 8. 佐藤正寛. 豚系統造成において近親交配の回避が選抜反応及び近交度に及ぼす影響. 日本養豚学会誌. 49(4), 143-149(2012)
 9. Belonsky, G.M. and B.W. Kennedy. Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. Journal of Animal Science. 66, 1124-1131(1988)
 10. Toro, M.A., L. Sileo, J. Rodríguez and M.T. Dobao. Inbreeding and family index selection for prolificacy in pigs. Animal Science. 46, 79-85(1988)
 11. de Vries, A.G., H.A.M. van der Steen and G. de Roo. Effects of family size in selection and testing in a closed dam line of pigs. Livestock Production Science. 24, 46-63(1990)
 12. 野村哲郎, 家入誠二, 山下純. 豚の閉鎖育種集団の有効な大きさと近交度I.血統分析. 日本養豚学会誌. 45, 149-155(2008)
 13. 大曲秀明, 三角浩司, 宮下美保, 永瀧成樹, 御澤弘靖, 山下祥子, 星宏良, 平山祐理, 吉岡耕治. 種豚から個体ごとに採取した胚盤胞期および拡張胚盤胞期ガラス化保存胚の胚移植による子豚生産効率. 日本養豚学会誌. 52(1), 1-7(2015)

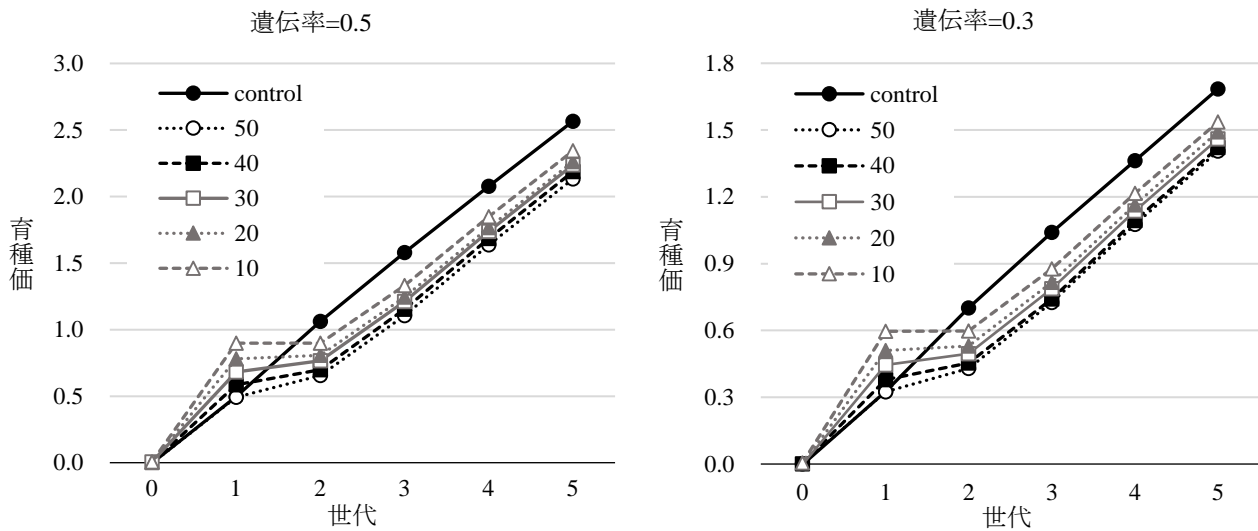


図2 第1世代(G1)に様々な集団サイズで育種中断した場合の平均育種価の推移

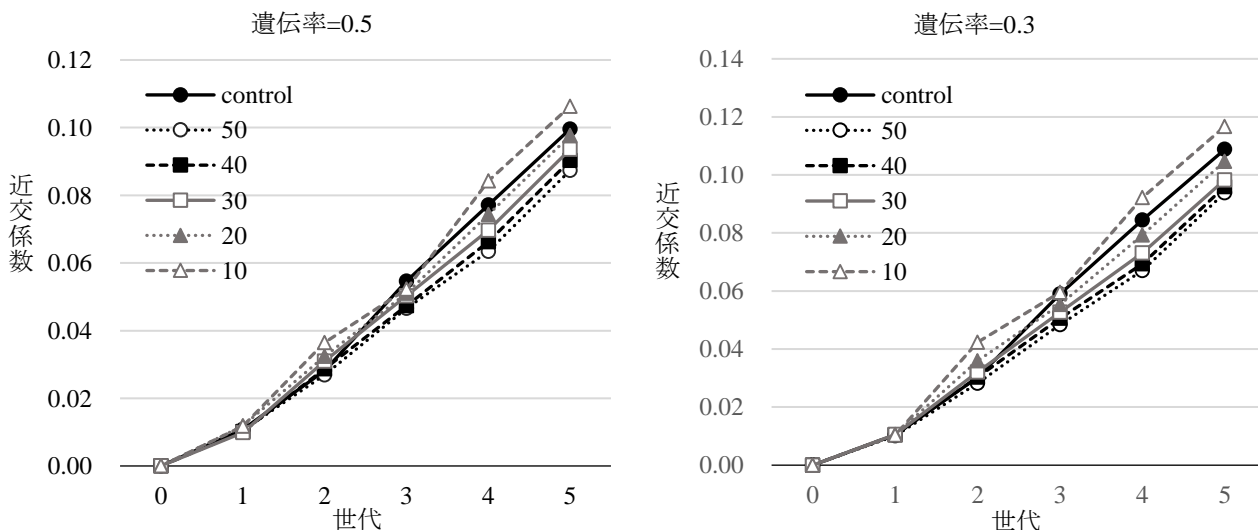


図3 第1世代(G1)に様々な集団サイズで育種中断した場合の平均近交係数の推移