

氏 名(本籍) 武 田 尚 人

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 第 503 号

学位授与年月日 平 成 6 年 9 月 8 日

学位授与の要件 学位規則第4条第2項該当

学位論文題目 長期的選抜による動物集団の遺伝的変化  
の予測方法に関する研究

論文審査委員(主 査) 教 授 山 岸 敏 宏  
教 授 鈴 木 惇  
教 授 菅 原 和 夫  
助教授 西 田 朗

# 論文内容要旨

家畜は経済動物であり、集団をコントロールして遺伝的に望ましい集団とすることが必要である。しかし、遺伝的要因ばかりでなく非遺伝的環境要因の影響も受ける表型を用いて選抜・交配を行うことしかできないうえ、経済的にも個体数や飼養方法などが制約されてデータの量や正確度も限られるので、集団の遺伝的構成を完全にコントロールすることは不可能である。これらの制約のなかでは、集団の遺伝的性質をコントロールする際の正確度の改善には限界があるので、異なる育種計画の長期的経済性を予測して比較検討し、少しでも効率のよい計画を選ぶことが重要となる。

一世代の選抜に対する反応は、遺伝率と選抜差で直接予測することができる。しかし、選抜によって集団の遺伝的な構成が変わり、その結果次の世代での選抜反応は前の世代のものとは異なるので、何世代にもわたる長期的な選抜反応のグラフは曲線となる。本研究では、選抜というコントロールを試みた場合の、集団の遺伝的構成の変化を長期的に予測する方法について検討を行った。選抜反応の変化には、選抜の圧力や遺伝子頻度の変化による分散の減少、遺伝子座間の相関、分布の歪みなどの多くの要因に加えて、集団が小さい場合にはサンプリングエラーまで関与して、予測を複雑なものとしている。

そこでまず、最も単純な形として無限大集団について予測するモデルを構築して、選抜限界と選抜反応の基本的関係について検討することから始めた。つづいて、複数形質の同時選抜モデル、小集団内でのサンプリングエラーを考慮したモデル、世代の重複や集団間での配偶子の移動のある場合に対応するモデルへと発展させ、より現実的な集団の遺伝的変化の予測を行えるようにした。

## 1. 大集団における長期的な選抜の効果の予測法

遺伝的浮動の影響を受けない無限大集団で、「相加的に働く2種類の対立遺伝子（選抜方向に働く(+)遺伝子と逆方向に働く(-)遺伝子)が存在する」という仮定をおく。これによりモデルを単純化して、長期的な選抜に対する反応の性質を検討した。

1回の世代交代による集団の遺伝的性質の変化は、産子として得られた無選抜の集団から次の世代の種畜を選抜することによる変化、各種畜から配偶子が生産されるときに減数分裂による変化、産子が作られるときの雌雄配偶子の結合による変化、という3つの変化の過程に分割することができる。集団がある表型値  $p$  で切断選抜されると、遺伝と環境の同時分布平面上で、 $P=p$  となる直線の上側部分が選抜される（図1）。つまり、育種価が

gであるような個体が選抜される確率は、環境値の分布の  $p-g$  の上側確率として与えられた。選抜された種畜の育種価によって、分離する配偶子の分布は異なるが、(+)遺伝子の数に応じた超幾何分布により求めることができた。雄雌の配偶子が結合して次世代の個体となる確率は、配偶子の頻度の積として求めることができた。以上の3つの過程による変化を順次追うことにより、基礎集団の育種価の分布から次世代の育種価の分布を導くことができ、この分布から再び各過程を繰り返すことによって、何世代もの選抜をとまなう世代交代による育種価の分布の変化を求めることができた。

選抜個体の育種価の分布では、選抜によりもとの集団よりも平均値が選抜方向に移動して、分散が小さくなった。産子の集団では、平均値は親集団と同じであるが、配偶子の分離結合による分散の回復が見られた(図2)。遺伝分散は、変化量が初めは小さく段々大きくなり後半再び小さくなるという、逆S字型の曲線を描き減少する(図3)。育種価の集団平均は、遺伝分散の減少に応じて変化量が減少するために、選抜が進むにつれて横ばいの曲線となった(図4)。初期の世代では育種価の分布の歪みは小さいが、世代が進むにつれて歪度が大きくなり、対称性が大きく崩れた。

## 2. 多形質に対する長期的な選抜の効果の予測法

複数形質の総合評価値(選抜指数)に対する選抜を行った場合の遺伝的变化を予測できるようにモデルを發展させ、さらに効果の異なる遺伝子座の影響を受けている形質や、遺伝相関のある形質における選抜反応の予測への応用について検討した。

すべての形質の環境効果をまとめて総合環境値とすれば、選抜指数は、それぞれの形質の育種価と総合環境値の和として表すことができる。育種価の同時分布空間の各点に対して、総合環境値の分布の選抜されるために必要な値の上側確率として、その点の選抜される確率が与えられた。各形質の超幾何分布確率密度の積から、分離配偶子の育種価の同時分布が得られた。単一形質の場合と同様、産子の各形質の育種価は接合する雌雄配偶子の育種価の和であり、その和と雄雌配偶子の分布密度の積から産子の育種価の分布を求めることができた。以上の、選抜、分離、交配過程を繰り返すことによって、育種価の同時分布の長期的な変化を求めることができた。

遺伝相関は遺伝子の多面発現によるものとして、遺伝子座群をそれぞれの形質のみに影響を与える部分と両方に影響を与える部分に分け、各部分を独立な形質として扱うことに

より、独立な複数形質の予測モデルを遺伝相関がある場合へ応用することができた。また、形質の分割により、効果の等しくない遺伝子座の影響を受けている形質についても対応することができた。

多形質に対する同時選抜では、本質的には遺伝的関連がない形質間であっても、一つの形質の育種価が高いと、他の形質の育種価が低くても選抜される確率が大きくなるために、選抜集団の育種価の分布が歪み、形質間に負の遺伝相関が現れた(図5)。効果の異なる遺伝子座の影響を受けている形質の選抜では、初期の世代には大きな効果をもつ遺伝子座の影響が大きく、徐々に効果の小さい遺伝子座の影響が高まった。正の遺伝相関のある場合では、複数の形質に影響する遺伝子座群の遺伝分散が早く失われていくために、遺伝相関は急激に失われた(図6)。

### 3. 小集団における長期的な選抜の効果の予測法

小集団において、各遺伝子座における(+)遺伝子の遺伝子頻度が各世代でどのような値を取り得るかという確率分布を評価することによって、集団の遺伝的性質の変化を予測した。

ある世代で1つの遺伝子座に対して、(+)遺伝子が集団中にいくつあるかという確率分布が与えられれば、そこからランダムに得られる産子の遺伝子型の組み合わせに対する確率を求めることができる。ここで、他の遺伝子座における育種価と環境値の和の分布からのサンプリングにより、上位の表型値をもつ選抜個体の遺伝子型の組み合わせに対する確率を求めることができた。この遺伝子型組み合わせのもつ(+)遺伝子数が次世代の集団から生産される配偶子の(+)遺伝子の頻度になる。これによって、1回の世代交代による遺伝子頻度の確率分布の変化を求めることができ、この手順を繰り返すことによって長期的な遺伝的性質の変化を予測できた。

遺伝子頻度の確率分布は、選抜の圧力があるために全体としては選抜方向へ偏るが、集団が小さい場合には逆方向への遺伝子の固定もおこる(図7)。遺伝分散の期待値は、ランダムドリフトの影響を受け、集団が小さくなるにしたがいその消失速度が大きくなった(図8)。小集団では遺伝分散の消失が大集団よりも速いため、集団平均の期待値の増加速度が小さくなった。また、その極限值は集団が小さくなるにしたがい、逆方向への固定が多くなるため、小さな値となった。

#### 4. 世代の重複および集団間の配偶子移動の影響

繁殖個体が数回の繁殖に供されて世代重複が起こる場合の予測方法を検討した。年齢グループごとの遺伝子頻度の分布は独立なものとはならないので、各年齢集団の遺伝子頻度それぞれを軸とする  $n$  次元同時分布空間として全体の集団を把握した。この空間上の各点に対して、各繁殖年齢に相当する軸上の座標の平均値として繁殖群の遺伝子頻度が求められた。この遺伝子頻度から生産される産子群の遺伝子頻度の分布は、小集団モデルで与えられた。この分布を産子を表す軸方向の分布として、 $n+1$  次元空間における遺伝子頻度の同時分布を得、そこから最も高い年齢グループを除くことにより、1年後の分布を得ることができた。この手順を繰り返すことにより集団の変化を順次追うことができた。

また、2つのサブ集団間で、配偶子の移動がある場合の予測方法を検討した。特に、大集団モデルと小集団モデルの計算では異なる分布を基礎としており、移住個体のもつ分布に関して変換を必要とした。

世代の重複度合が高いほど、1回の繁殖個体数は同じでも1世代当たりの個体数が少なくなり、育種価の平均値の漸近線が低くなった。育成期間がある場合は、繁殖集団が小さくなるために、初期の世代では育成期間がない場合よりも育種価の平均値が低い値となっているが、世代を重ねるにつれて逆転し、長期的には育成期間がある場合の漸近線が高くなった(図9, 図10)。小さな中核集団に選抜をかける場合、選抜が弱くても大きな集団から個体を移住させることによって、遺伝分散の減少を防ぎ選抜効率を保持して、最終的には移住なしで強い選抜を加えた場合よりも、集団平均値を高くすることが可能であった(図11, 図12)。

本研究では長期的な選抜反応の予測を、単純なモデルから初めて順次発展させ、かなり現実的な予測まで可能とした。また、この予測モデルを用いれば、選抜手順において中央の値のものだけを残す安定化選抜や、両方向を残す二方向選抜の予測も可能であり、選抜による改良だけでなく遺伝資源の保存計画の策定にも有効である。

何世代にもわたり長期的に選抜を続けた場合は、選抜による集団の遺伝的性質の変化が次の選抜に影響するために、曲線的な選抜反応となることが示された。特に小さな集団では、条件によって短期的な育種効率と長期的な育種効率が逆転する場合のあることが示され、予測結果を比較して目的に応じた育種計画を選択することの重要性が明らかとなった。

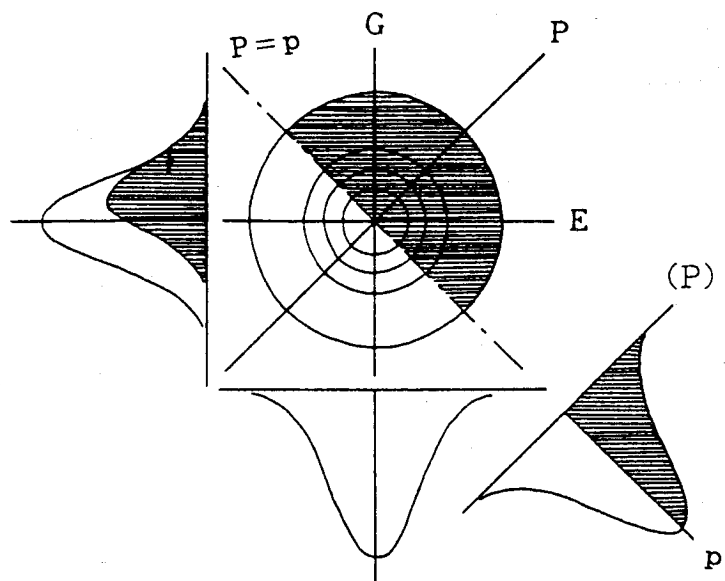


図1 遺伝環境同時分布空間での表型値による切断選抜

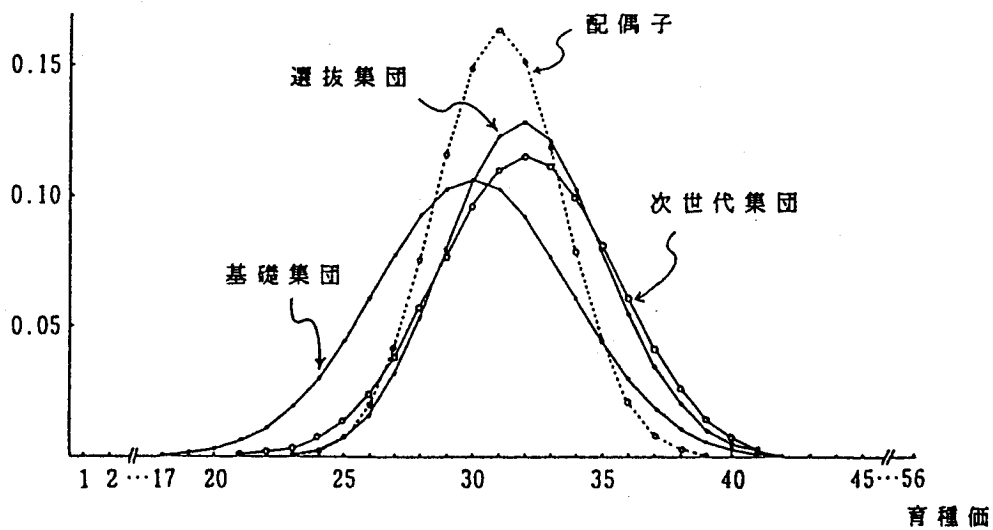


図2 世代交代の各過程における育種価の分布

遺伝分散

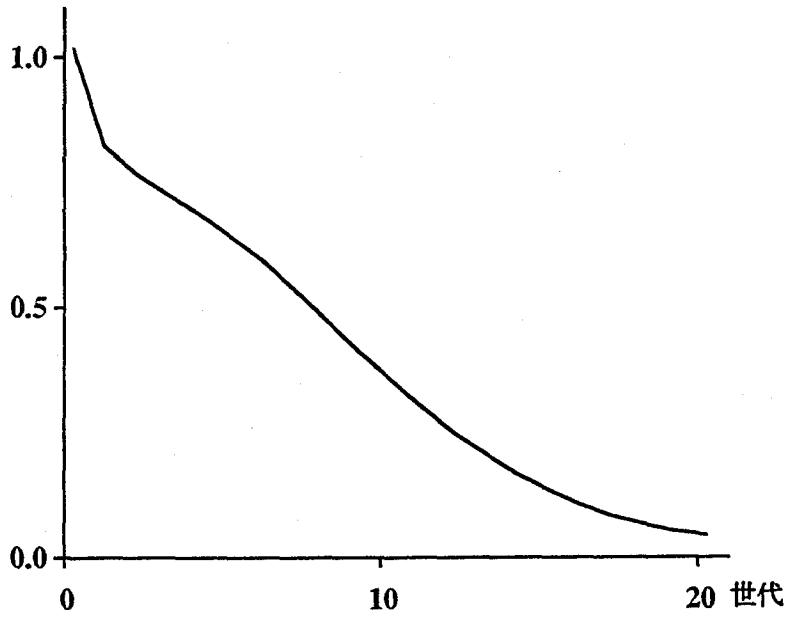


図3 大集団の選抜による遺伝分散の変化

集団平均

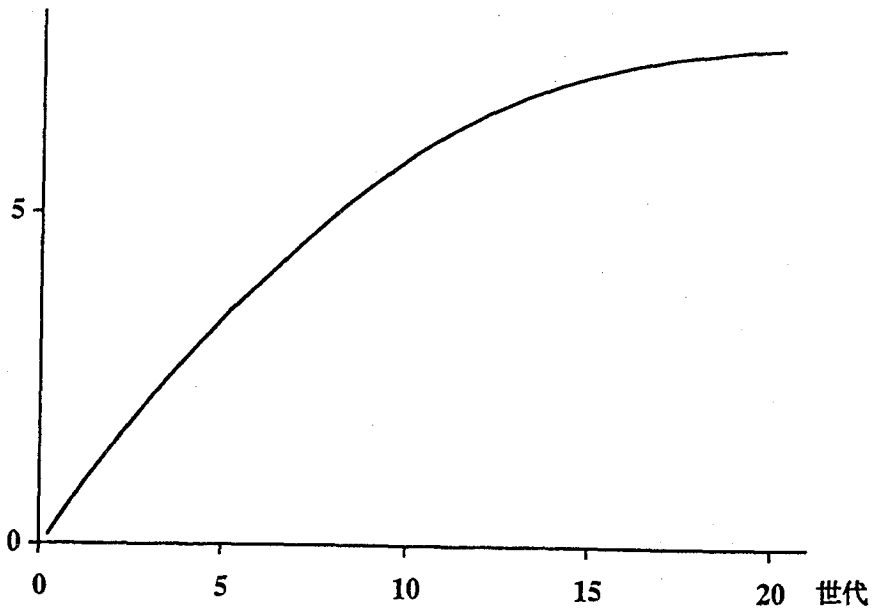


図4 大集団の選抜による集団平均育種価の変化

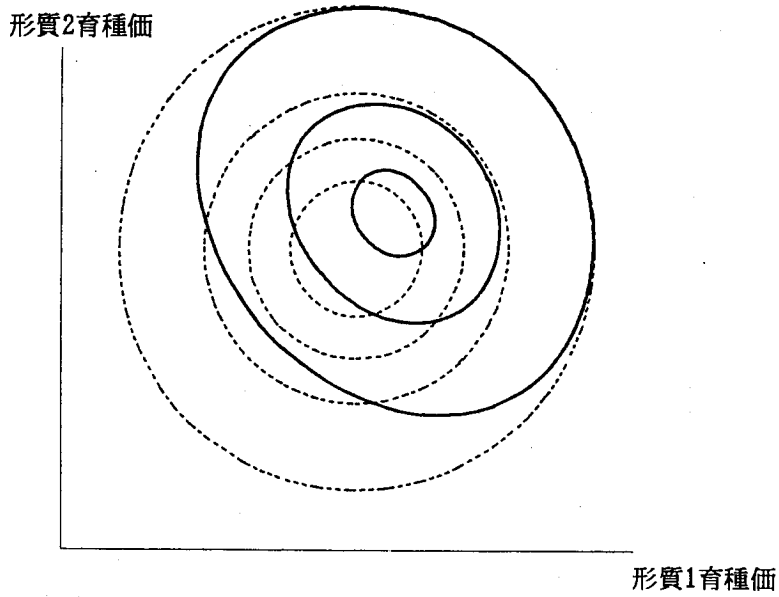


図5 関連のない2形質の選抜における基礎集団（破線）とその選抜集団（実線）の育種価の同時分布

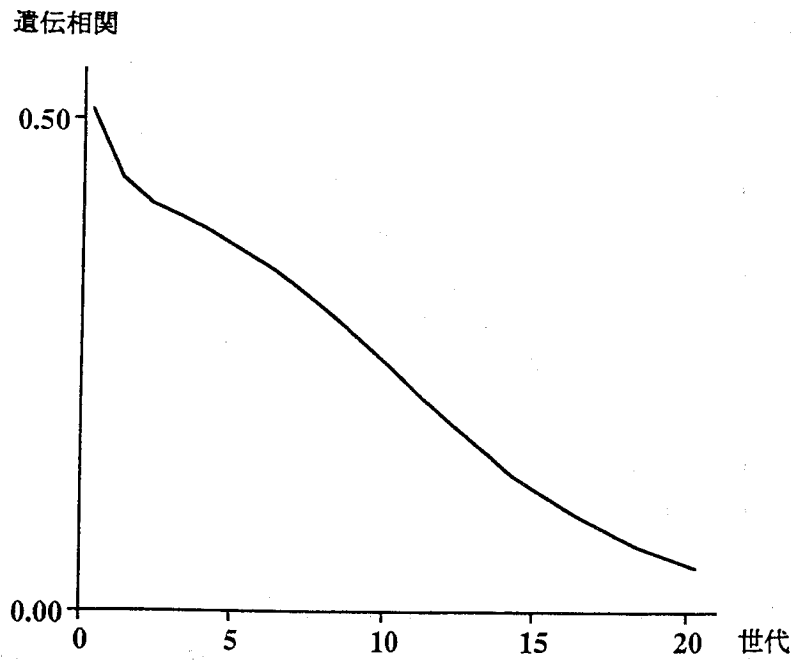


図6 2形質同時選抜による遺伝相関の変化



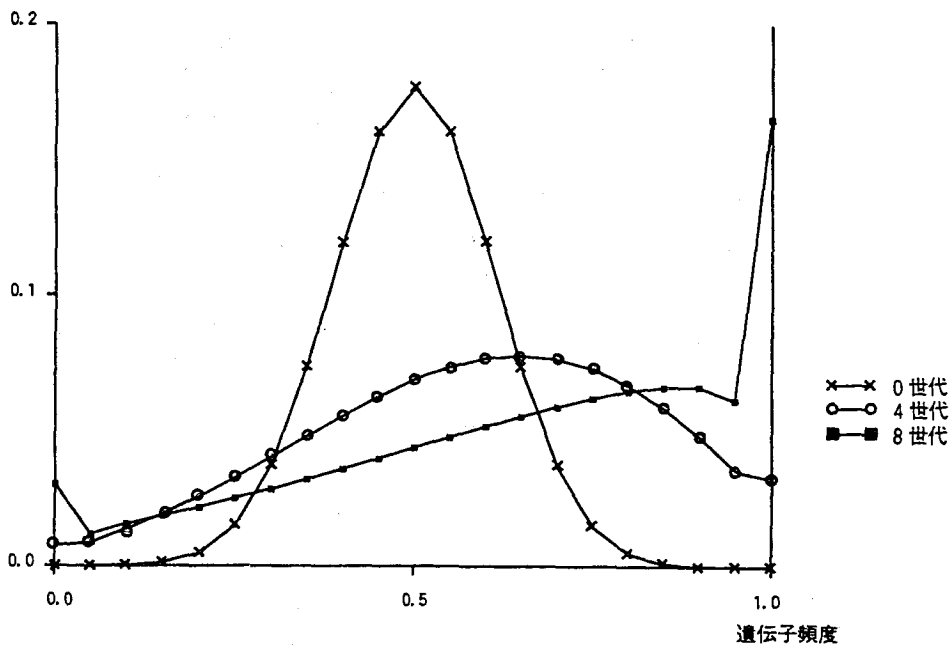


図7 選抜0, 4, 8世代目の小集団の遺伝子頻度がとる値の確率分布

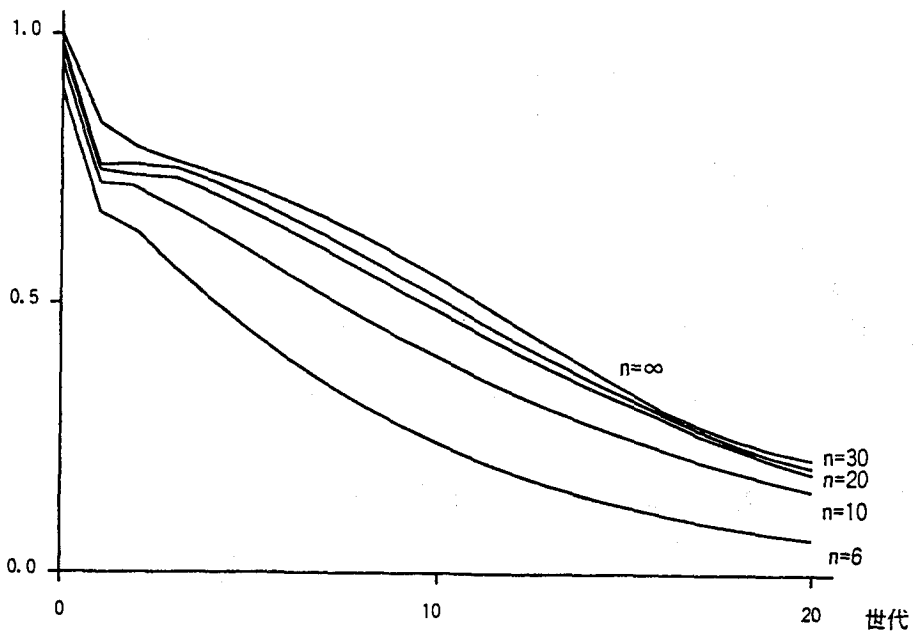


図8 集団の大きさによる遺伝分散の変化

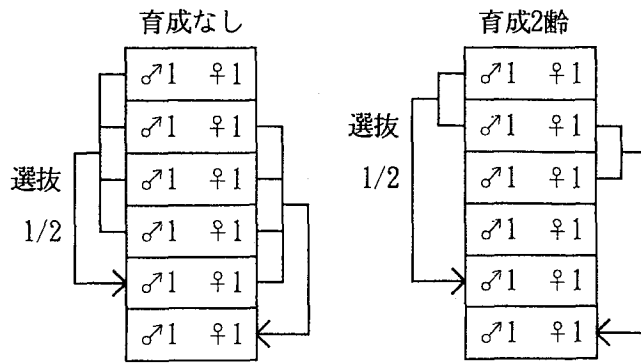


図9 育成期間のある場合とない場合の集団構造

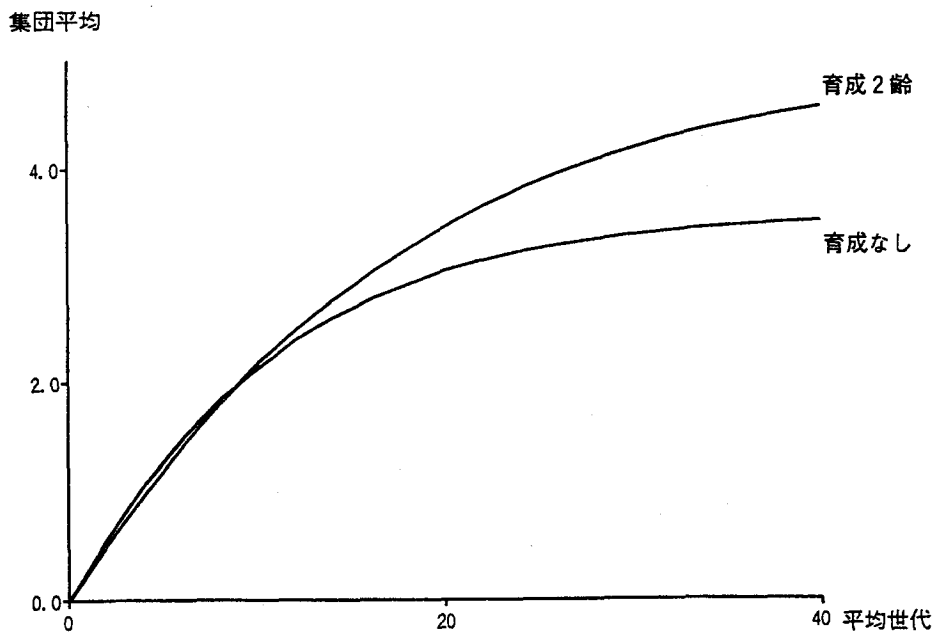


図10 育成期間の有無による集団平均の変化

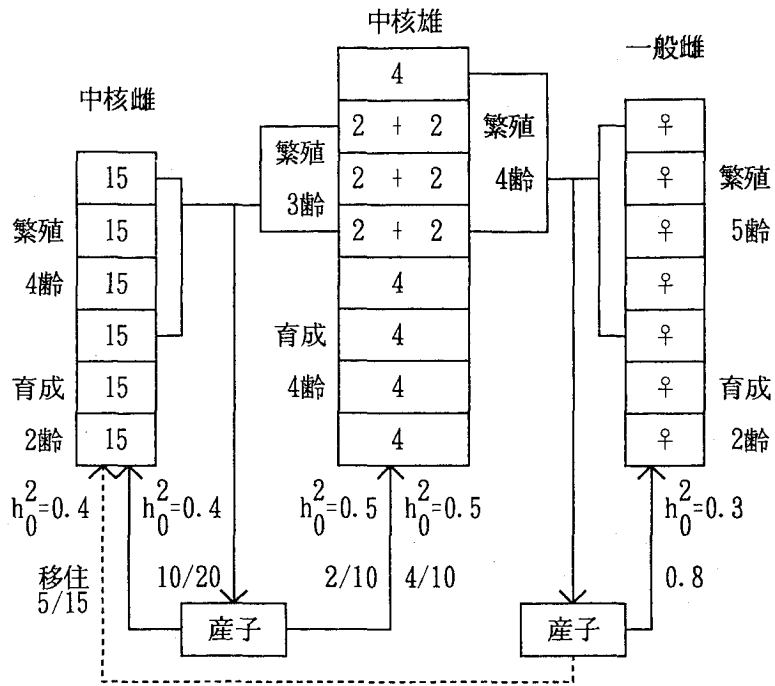


図 1 1 集団間に個体の移住がある場合の集団構造

集団平均

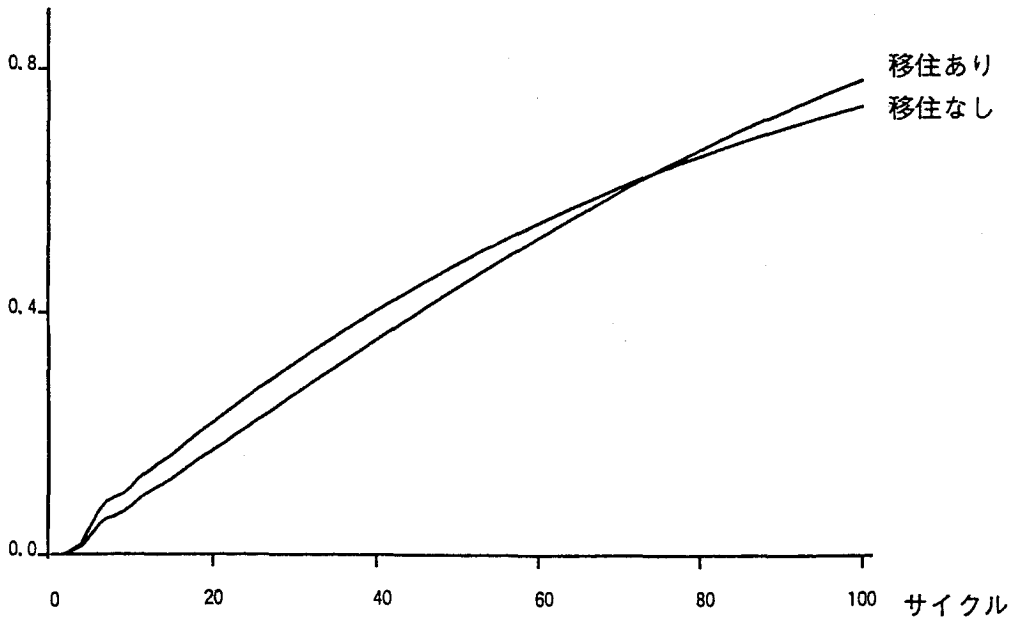


図 1 2 移住の有無による中核集団の育種価集団平均の変化

## 論文審査の要旨

家畜など動物の集団を改良するにあたって、どのような方法でどのような集団を作出するのかという、育種計画を立てなければならない。このためには、種々の選抜による結果を予測し、これを比較検討して、最適な計画を選ぶ必要がある。しかし、集団に何世代にもわたる選抜を加えた場合の選抜反応は非線形で複雑なものであり、これまでその予測は、非線形性を無視する、もしくは選抜による分布の歪みを無視するなどの不十分な方法で代用されてきた。著者は長期的選抜の予測のための比較的単純なモデルから、実用的な予測を行えるモデルまでを開発し、家畜の改良計画や遺伝資源の保存計画に利用できるようにした。

まず、世代交代の際に遺伝的な変化を起こす、種畜の選抜、配偶子の分離、雌雄配偶子の結合の3つの段階での、遺伝的分布の変化の計算方法を開発し、その積み重ねにより、遺伝的浮動の影響を受けない大集団における予測を可能とした。また、選抜によって遺伝分散が減少して、遺伝的分布の変化速度が小さくなること、遺伝率や選抜率の他に、形質に関与する遺伝子座の効果の大きさが、長期的選抜反応に影響することを明らかとした。

次に、遺伝的分布を多次元確率密度空間としてとらえることにより、多形質を同時に選抜した場合の予測を可能とした。遺伝的に全く無関係な形質間でも、選抜という圧力によって負の相関が表れること、正の相関のある形質間では相関が失われやすく、負の相関のある形質間では相関が強まる傾向にあることを明らかとした。

小集団では遺伝的变化を、各遺伝子座の遺伝子頻度のとりうる値の確率分布の変化としてとらえることにより、遺伝的浮動の影響を評価できるようにした。集団が小さいほど、浮動により選抜と逆方向へ固定される可能性が高まり、改良の限界が低くなることを確かめた。世代の重複度や育成期間の長さ等の集団構造によって、遺伝的浮動の影響が異なること、さらに、集団構造によっては短期的および長期的選抜効果で、逆転が起きることを明らかとした。

以上のように、これまで困難であった長期的選抜反応を予測する方法を示すとともに、状況に応じた予測の必要性が示された。また、選抜の方向を変えることによって、動物遺伝資源の変異の保持にも、この予測方法を利用できることが示された。

以上の研究成果は、家畜育種の効率化に大きな貢献をなすものであることから、審査員一同は著者に博士（農学）の学位を授与することが適当と判断した。