豚のH, PHI, 6PGD型とストレス感受性 および肉質との関係

大石 孝 雄*

農林水産省畜産試験場, 茨城県茎崎村

Relationship among H, PHI, 6PGD, Halothane Loci and
Meat Quality in Pigs.

Takao Oishi

National Institute of Animal Industry, Kikizaki,
Ibaraki, 305

1. はじめに

近年、欧米ならびにわが国においても、赤肉需要の増加に伴って、産肉性重視の豚の改良が進められてきた。また肥育期間の短縮による若齢豚の出荷および単位面積当りの飼育頭数を増すことなどによるストレス環境の増大などが、養豚界で問題となってきている。その一方で豚肉質の低下が大きな問題として取り上げられ、PSE (Pale, Soft, Exudative) 豚肉, DFD (Dark, Firm, Dry) 豚肉, 軟脂肪豚肉などの異常または質の悪い豚肉の発生原因の究明およびその改善は、最近の重要な研究テーマとなってきている。この内 PSE 豚肉すなわちムレ豚ともいわれる、水っぽく、色のうすい、硬い豚肉については、ストレス感受性形質 (PSS) との関係で、生理および肉学的研究と共に、遺伝学的研究が行われ、その発生原因の究明と現在の豚肉質の改善の育種的な方向について貴重な情報を与えつつある。諸外国およびわが国においても、PSS (ストレス症候群) 形質および PSE 豚肉について、生理学および解剖組織学的研究が行われ、その発生機構、発生原因、生化学的機構などがいろいろと知られるようになってきた。そして屠殺後の急速な解糖作用の結果、乳酸が急激に大量に生産され肉の pH が下がったものが PSE 様豚肉になりやすいことがわかった。しかし、PSS および PSE 研究のもっとも重要だと考えられる発見は、豚のストレスに強い弱いかの体質は、かなり遺伝性が強く、またストレスに弱い豚ほど PSE 豚肉になりやすいということが証明されたことである。そして、この PSS 形質を検出する手段として、ハロセンガス麻酔試験が非常に有効であることが証明され、その感受性の形質はほぼ単純劣性の遺伝子によって支配され、その形質を有する個体では CPK, LDH などの酵素活性が安静時においてもかなり高い傾向にあることが明らかにされた。またハロセン感受性形質を支配する遺伝子座と、以前よりリンケージの関係が明らかにされていた豚の H 血液型, PHI および 6PGD 赤血球酵素型の 4 つの遺伝子座位が同一染色体上に位置することが証明された。そこでハロセンテスト, H, PHI, 6PGD 型の判定, CPK, LDH

---

*現 農林水産省中国農業試験場畜産部, 島根県大田市

酵素活性の測定を実施することにより、PSE豚肉（ムレ豚）になりやすい遺伝的素質を有する個体を淘汰して行くことが、もっとも研究の進んでいるランドレース種では可能になったといえる。また一方ではPSE豚肉を科学的に、理化学的性状としてとらえるための判定規準の確立、測定機器の研究開発、進歩もこの研究の進展に貢献したことは見落せない。このようにPSS形質およびPSE豚肉を育種・遺伝的な問題としてとらえ、豚肉質の改善を計って行こうとする研究は、欧米諸国およびわが国においても最近の4～5年の成果と言ってもよく、わが国では渡辺らおよび著者らによる報告がなされている。そこで、ここでは血液型座位すなわちH、PHI、6PGD型とハロセン感受性およびPSE豚肉との関係についての研究成果に的を絞り、他の研究者の関連報告を紹介すると共に、著者らが他場所との共同研究で行った最近の約3年に亘るわが国のランドレース種における研究成果を主に述べて、H、PHIおよび6PGD血液型の判定によって可能となる豚肉質の育種・遺伝学的な改善の効果について論じてみる。

2. 諸外国における研究成果

1976年から1979年にかけての研究報告のうち、血液型関連の主要なものについて紹介する。Rasmusen & Christian (1976) は、赤血球抗原型のHシステムとA-Oシステムを組合わせて集団をグループ分けしたとき、ハロセン感受性の個体と非感受性の個体が明瞭に区別できることを、大ヨークシャー種を主とする集団で発見した。すなわちHがa/a型でAおよびO陰性の個体、Hが-/-型でAまたはO陽性の個体のすべてとHがa/-型でAまたはO陽性の個体の一部がハロセン陽性であることを明らかにした。なおそれ以前にHとA-Oシステムが遺伝的に関係していることを、Rasmusen (1972) およびHojný (1974) が報告している。さらにChristianら (1976) は、ハロセン感受性形質が単純劣性遺伝子によって支配されていることを交配試験から明らかにし、ハロセン陽性豚のCPKレベルの異常に高いことを報告した。一方デンマークにおいてランドレース種を用いた独自の研究の中で、Jørgensenら (1976) はランドレース種の3系統 (Danish, Dutch, Belgian) のいずれにおいても、Hのa/-型およびPHIのBB型の個体にハロセン陽性のもののほとんどが含まれることを明らかにした。ただしHのa/-型、PHIのBB型の個体はすべてハロセン陽性という訳ではなく、またHとPHIシステムを組合わせることにより、ハロセン陽性豚の検出率が向上することを報告している。これらのH、PHIシステムとハロセン感受性との関係は、各々の座位が同一染色体上に属しているリンケージの関係から引き起されたものと考えられ、古くはAndresen (1970, 1970, 1971) の研究報告にさか上ることができる。Andresen & Jensen (1977) は、H、PHI、6PGDおよびHal座位の関係を模式化しているので、図1に示した。ただ各々の遺伝子座の対立遺伝子間の関係は、品種、集団による差も大きく、ピエトレン種における報告 (Guérinら1978) ではランドレース種とかなり異なることが明らかとなり、Watanabeら (1978) はわが国のランドレース種での遺伝子の組換えを報告している。以上はH、PHI、6PGD、A-Oシステムとハロセン感受性、CPK活性などの関係についての報告であるが、次に血液型と肉質との関係についての研究報告を紹介する。

Agergaardら (1976) は、Hシステムと肉色との関係を報告し、デンマークのランドレース種ではHa抗原を有する個体ではうすい肉色を示すものが多いことを明らかにした。Andresen

& Jensen (1978) も、
Ha 抗原を有する個体では、Ha
抗原陰性のものに対して、PSE
豚肉の発生率が約3倍であることを
報告している。Jørgensen
(1977) はさらに PHI 型の調
査を行い、Ha 抗原と PHI の
BB 型を組み合わせることにより不
良肉質の個体の検出率がかなり向
上することを示した。わが国の
Watanabe ら (1979) も PHI
酵素の BB 型において、AA、AB
型より、PSE 豚肉および肉の理
化学的性状の不良ものの発生率
が高いことを示している。これら
はランドレース種における H、P
HI システムと肉質との関係につ
いての報告のみを紹介したので、
ハロセン感受性と肉質との関係に
ついては省略した。

ここで述べた多くの報告の中で
の問題点として、集団 (品種・系

統) によるリンケージの関係の違いはどの程度存在しているか、6PGD 型はハロセン感受性および
PSE 豚肉の検出に有効性を持っていないかどうかなどが考えられる。またハロセン感受性の陽陰性
の判定の不確かさを補う意味での、PHI、H、6PGD 座位の組み合わせによる不良肉質検出の効果
の程度はどうか、肉の種々の理化学的性状との関連性はどうか、不良肉質淘汰における育種の改善効果
はどうかなどが考察される必要がある。

3. わが国のランドレース種の集団における H、PHI、6PGD 型と肉質との関係

わが国のランドレース種の集団における研究は、前述したようにハロセン感受性、CPK、LDH
酵素活性を中心とした渡辺、秋田らの報告があるが、ここでは著者らが 1977 年から 1980 年
にかけて行った血液型とハロセン感受性、肉質との関連性を追究する 3 場所との共同研究の成績につ
いて述べる。共同研究を行った 3 場所は、岩手県畜産試験場、静岡県養豚試験場、東京都畜産試験場で、
それぞれのランドレースの集団で別々にデータの分析を行った。

まず最初に PHI 座位と 6PGD 座位のリンケージについて、ランドレース種集団における分析を
行い、組換え価 6.25% を算出した (大石・阿部, 1979)。H システムとの関係については詳細な分析
は行えなかった。なお PHI および H システムとハロセン感受性との関係については、集団によるリ

Fig. 1 Four chromosome sections
with possible combinations of
genes at the Hal and PHI loci

(From Andresen, E. and P.
Jensen, 1977)

ンケージの違いが示唆され、静岡の集団に比して東京の集団では PHI^B 遺伝子と Hal^n 遺伝子のリ
ンケージが幾分弱いことが示唆されている（堀内ら，1979，兵頭ら，1980）。

次に岩手の集団における試験成績について述べる。詳細は大石ら（1979）の報告に掲載したが、
その内容について要約する。岩手の地域環境別選抜試験の閉鎖集団の61頭の調査豚（第5世代）
の1976年夏期における分析から、H、PHIおよび6PGD型が豚肉質と密接な関係を有してい

Table 1 Relationship between combinations of H, PHI and 6PGD
genotypes and physicochemical properties of pork

H	PHI	6PGD	No. of animals	Physicochemical properties of pork		
				Water-holding capacity	Hardness	45 min. pH
a/	BB	BB	5	64.29	6.22	6.40
a/	BB	AA, AB	8	65.84	7.08	6.27
a/	AA, AB	BB	1	84.56	5.23	6.50
-/-	BB	BB	9	66.70	6.93	6.10
Average*				66.65 ± 1.81 ^{a)}	6.75 ± 0.31 ^{c)}	6.24 ± 0.09 ^{e)}
a/	AA, AB	AA, AB	7	68.64	5.27	6.48
-/-	BB	AA, AB	12	73.43	5.32	6.30
-/-	AA, AB	BB	1	76.23	5.24	6.80
-/-	AA, AB	AA, AB	18	71.06	5.51	6.50
Average*				71.50 ± 1.09 ^{b)}	5.40 ± 0.12 ^{d)}	6.44 ± 0.05 ^{f)}

Note; * Mean ± S.E.
Significant level a) and b) P<0.05, c) and d) P<0.01,
e) and f) P<0.05

ることを明らかにした。すなわち、調査した14の血液型システムの内、H、PHIおよび6PGD型は、豚肉の理化学的性状の内、保水力、硬さ、屠殺後45分のpH値と密接な関係を有し、Hシステムのa/型、PHIのBB型、6PGDのBB型において、不良肉質の個体が多く見出された。そしてH、PHI、6PGDシステムを組合わせて、肉質との関係を検討したとき、保水力、硬さにおける型間の差異はより顕著となり、完全に統計的な有意差を示した。すなわち、不良肉質遺伝子型と考えられるHのa/、PHIのBB、6PGDのBBの内、2つ以上の型を有する個体は、そうでないものに比較して、明らかに保水力の低い、硬い肉質を有していた(表1)。しかし1978年(第7世代)の調査では、第5世代ほど明瞭な関係が出なかったことから、集団の遺伝的均質性およびハロセン座位とのRecombinantの増加などが、不良肉質検出における血液型の有効性に関係すると思われた。またH、PHI、6PGD型と産肉形質の間に、むしろ肉質とは逆のa/、BB型の方が良好な関係が時としてみられることも育種上十分考慮する必要がある。岩手の集団において仁昌寺ら(1977)が、豚肉の理化学的性状の高い遺伝率を報告しているので、血液型との関係のデータは豚肉質の高い遺伝性を証明したともいえる。

静岡の集団での調査は、既にハロセン感受性の遺伝子型のほぼ推定されている両親の交配組合せから生れた同腹豚の分析によって行った。試験は2度に分けて行い、1次試験(冬期)として6腹、2次試験(夏期)として5腹を用いた。交配組合せはハロセン陽性と陰性の腹が両方とも含まれるように試験設計を行った。その試験結果については堀内ら(1979)が発表しているが、要約すると次のようである。腹間にハロセン感受性および血液型の違いによると考えられる肉質の差がみられ、腹内においても血液型の違いによって不良肉質の個体と正常な個体に分れる傾向があった。ハロセン陽性の腹は明らかに肉質不良であり、またH、PHI、6PGD個々の座位でも型間で肉質の違いがみられるが、3座位を組合わせたとき、さらに顕著な型間の肉質の差異が示された。ハロセン陽性豚のみの腹においても、血液型の違いによって肉質の差がみられ、またハロセン陰性豚でも、Hがa/、PHIおよび6PGDがBB型などの不良肉質遺伝子型の血液型群で、ハロセン陽性豚だけのグループより不良肉質の個体が存在していた。この点については、肉質が屠殺処理条件の影響を受けること、ハロセンテストにおける判定誤差、ハロセンヘテロ型が幾分不良肉質であると思われること、ハロセン感受性の連続的変異性の可能性などが関係していると思われる。ハロセン陰性豚の腹で血液型の違いによって肉質の差異が示された1次試験における例を、表2に示した。冬期および夏期の試験の比較では、夏期において全体的に肉質が不良な傾向はみられるが、ハロセン感受性および血液型と肉質との関係については同様の結果が得られた。以上の結果より、ハロセンテストに、PHI型だけでなくさらにHシステムおよび6PGD型の血液型検査を加えることによって、不良肉質個体の検出の精度がかなり向上することが推察された。

東京畜試の集団における成績は、兵頭ら(1980)により発表されており、ハロセン感受性および血液型の違いによる肉質の差異について、他の集団とは同様の結果が得られている。すなわちハロセン陽性豚は勿論、ハロセン陰性豚においてもPHIのBB、Hのa/型などで不良肉質の個体が存在していた。しかし6PGD型においては、ハロセン陽性と6PGD型の連鎖関係がほとんど存在していなかった。またPHI、H座位においても、PHIのBB、Hのa/型とハロセン陽性の連鎖の程度が、他の集団より幾分弱い傾向がみられた。そこで同じランドレース種といっても、各々の集団

Table 2 Blood types and meat quality of Litter No. 2
(Shizuoka Landrace Exp.1, 1978)

H	PHI	6PGD	Hal	Water-holding capacity	Spreadability of meat	45 min. pH	Lightness	Color score
a/	BB	BB	-	59.69	25.69	5.78	41.71	2.5
a/	BB	BB	+	62.56	23.08	6.28	40.87	3.0
				(61.13)	(24.39)	(6.03)	(41.29)	(2.8)
-/-	AB	AB	-	68.84	36.08	6.62	37.68	3.5
-/-	AB	AB	-	69.05	27.78	6.63	39.50	3.5
-/-	AB	AB	-	70.96	33.57	6.68	35.63	4.0
-/-	AB	AB	-	64.65	23.33	6.00	34.93	4.5
-/-	AB	AB	-	67.41	25.51	6.30	35.07	4.5
				(68.18)	(29.25)	(6.45)	(36.56)	(4.0)

Table 3 Results of F-test and **ratio** of variance by blood types in analysis of variance for meat quality of pork (Shizuoka Landrace Exp.2, 1979)

Physicochemical properties of pork	Combination of blood types(4 types)	a/ (H), BB (PHI) & others	Halothane + & - AB	PHI-BB & AA, blood types (3 types)
Water-holding capacity	F-test	4.43 [*]	13.22 ^{**}	8.05 ^{**}
	ratio of variance	0.336	0.517	4.97 [*]
			0.402	0.225
				0.300
45 min. pH	F-test	5.93 ^{**}	15.54 ^{**}	17.35 ^{**}
	ratio of variance	0.423	0.560	4.59 [*]
			0.609	0.208
				0.424
Color score	F-test	8.53 ^{**}	25.72 ^{**}	18.37 ^{**}
	ratio of variance	0.526	0.684	3.52
				0.155
				0.635
Lightness	F-test	7.30 ^{**}	23.60 ^{**}	16.12 ^{**}
	ratio of variance	0.481	0.664	4.77 [*]
			0.590	16.54 ^{**}
				0.609
Spreadability	F-test	7.68 ^{**}	18.98 ^{**}	21.18 ^{**}
	ratio of variance	0.496	0.611	14.53 ^{**}
			0.658	0.497
				0.551

Model for analysis of variance : $x_{ij} = \mu + a_i + e_{ij}$

Significant level : ** P < 0.01, * P < 0.05

でのリンケージの程度をよく把握した上で、遺伝標識としての利用を計って行く必要がある。

最後に血液型およびハロセン感受性の検査によって、肉質改善の効果が育種的にどの程度期待されるかを考察してみた。その結果、岩手、静岡の集団における分析から、ハロセン感受性または血液型の組合わせによってグループ分けすることにより、種々の肉の理化学的性状の分散の非常に大きな部分を説明できることがわかった。例として静岡の2次試験における分析結果を表3に示した(Oishiら, 1980, 投稿予定)。静岡の試験設計がハロセン感受性および血液型の腹間、腹内における分離を起させるように考えられているとはいえ、かなり大きな分散成分を説明しているといつてよい。肉質の遺伝率はかなり高いことが報告されているが、場合によってはハロセン感受性または血液型の違いは、肉質に占める遺伝的な差異のほとんどを説明できる可能性もある。勿論PSE豚肉の発生は種々の生理条件、屠殺処理、気候などの環境要因によっても影響を受け、また産肉性重視の改良育種から生じる不良肉発生の一般的な遺伝的要因も考えられる。しかし今後他品種の調査も行つて、血液型検査をハロセンテストと組合わせ、リンケージの関係を利用して、豚肉質の育種的改善に用いることは、大いに期待できると思われる。

文 献

- Agergaard, N., J. Hyldgaard-Jensen, P. F. Jørgensen, P. B. Nielsen and J. Moustgaard, 1976 *Acta Agric. Scand.*, 26 : 255-263.
- Andresen, E., 1970 *Acta Vet. Scand.*, 11 : 136-137.
- Andresen, E., 1970 *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, 1 : 171-172.
- Andresen, E., 1971 *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, 2 : 119-120.
- Andresen, E. and P. Jensen, 1977 *Nord. Vet.-Med.*, 29 : 502-504.
- Andresen, E. and P. Jensen, 1978 *Nord. Vet.-Med.*, 30 : 286-288.
- Christian, L. L., D. L. Kuhlbers and D. G. Topel, 1976 *Iowa NC-103 Annual Report 1975-1976*, 1-4.
- Güerin, G., L. Ollivier and P. Sellier, 1978 *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 10 : 125-129.
- 兵頭 勲・渡辺 彬・斎藤秀一・小林義男・合田之久・羽生 章・中島勇三・大橋昭也・大石孝雄・渡辺昭三, 1980 第33回日本養豚研究会発表(神奈川, 1980, 4月)
- Hojný, J., 1974 *Anim. Blood Grps Biochem. Genet.*, 5 : 3-10.
- 堀内 篤・松本迪夫・広瀬邦行・奥紘一郎・大石孝雄, 1979 第32回 日本養豚研究会発表(鹿児島, 1979, 10月)
- Jørgensen, P. F., J. Hyldgaard-Jensen, G. Eikelenboom and J. Moustgaard, 1976 *Proc. 3rd intern. Conf. Prod. Disease in Farm Animals (Wageningen, 1976)*, 200-202.
- Jørgensen, P. F., 1977 *Symp. Muscle Function and Porcine Meat Quality (Denmark, 1977)*, 1-12.

仁昌寺博・伊藤 菁・阿部猛夫・山田行雄・神部昌行 三上仁志・西田 朗・横内圀生, 1977
日豚研誌, 14 : 1-7 .

大石孝雄・阿部恒夫, 1979 畜試研報, 35 : 9-18 .

大石孝雄・仁昌寺博・村田亀松・阿部恒夫・姫野健太郎, 1979 畜試研報, 35 : 19-25 .

Oishi, T. et al., 1980 Japan. J. Zootech. Sci., (投稿予定)

Rasmusen, B. A., 1972 Anim. Blood Grps Biochem. Genet., 3 : 169
-172 .

Rasmusen, B. A. and L. L. Christian, 1976 Science, 191 : 947-948 .

Watanabe, S., T. Akita, H. Mikami and K. Himeno, 1978 Anim. Blood
Grps Biochem. Genet., 9 : 253-256 .

Watanabe, S., T. Akita, T. Koishikawa, M. Naito and K. Himeno, 1979
Japan. J. Zootech. Sci., 50 : 574-581 .