Potential Contribution of Population Genetics to Animal Breeding※

I. M. LERNER

本稿は、昭和31年9月11日、日本畜産学会臨時総会(東大農学部にて)における、カリフォルニア大学遺伝学科兼家禽学科教授、I. M. ラーナー博士の講演の要旨である。

博士は、FISHER, WRIGHT, LUSH 等の系譜を経て発展した、集団遺伝学及びその家畜育種への応用理論を、1940年代以降主に鶏において広汎に実証的研究に移し、応用科学として固い根を下させた人である。著書としては、有名な“Population Genetics and Animal Improvement”(1950)及び“Genetic Homeostasis”(1954)がある。

昨年の国際遺伝学会に招聘されて来日された機会をとらえて、日本畜産学会が講演を依頼したものである。

講演は、時間の関係で、博士が前もって用意された講演原稿に比して多分にはしよつたり、また表現を簡略化された部分がある。この要約をつくるに当つては原稿を参照して補った所も多い。文責は勿論、要約者にある。なお、節の見出しは、上記原稿で用いられていたものを、利用した。(阿部)

メンデルイズム以前の家畜改良

遺伝の機構が全然判らなかつた大昔から既に、子が親に似るという事実を基にして、選択繁殖という方法で、実際に家畜の改良が行われて来たこと、また後代検定という様な洗練されたテクニクも随分前から知られていたことは事実である。そして色々の意味で立派な改良成果を挙げて来たのであつて、実際、つい100年位前(ダーウィン)になる迄、進化についての基礎的な考えが判つきりしなかつたのが不思議な位のものである。尤も、ダーウィン以前の改良のやり方には多くの迷蒙もつきまとい、そのため改良を阻害する一面もあるにはあつたが、兎に角、我々が現に有する様な遺伝学の知識、乃至は生物統計学的或は集団遺伝学的知識がなかつたに拘らず、18世紀から19世紀初期にかけての英国の優れたブリーダーの業績は見事であつたと言える。

さりながら、なお、我々は、メンデル以前の方法が有

した限界とその理由を挙げる事が出来る。多くを述べる必要はあるまい。2, 3を挙げるならば、第1に、これらブリーダーの方法は、凡ゆる意味において科学というよりは、技能(art)であつたことである。それは、成功の最大要因は個人的経験だということである。ブリーディングについての普遍性のある処方箋はなかつた。ブリーダーはそれぞれ“秘訣”を有し、それは彼がその経験の中で偶々発見したものである。Aの成功の秘訣はBにとつては惨めな失敗の原因になるかも知れないのであつた。

「要するに非能率と、結果に対する一般的予測性の欠除というのが、メンデル以前のブリーディングの特徴である。」注意すべきは、この時代の選抜の効果と見られるものは、各々のブリーダーの畜群内での選抜というよりは、寧ろ、ブリーダー間の淘汰(優勝劣敗)の結果の方が遙に大きいことである。

第2に、これは特に品種の造成者又は殊に肉牛のブリーダーに言えることだが、彼等の改良目標はヘリタビリティ(遺伝力)の可成り高い形質であつたことである。毛色、体型、体格の大きさ等は原則的に、泌乳や産卵の様な形質よりずっと遺伝力が高い。それで、当時存在した、表型と因子型との混同が大して改良上のハンディキャップにならなかつたのである。

現在、家畜の経済価値は、殆んど外観よりはその能力によつて決る。換言すれば、解剖よりは生理によつて決る。このことは、家畜の種畜価値を表すための量的に厳密な尺度、及び比較のための標準、即ち群平均、品種平均という様なものの必要性を意味する。また一方で、因子型と環境との関係をうまく処理する必要性を産む。

更に、遺伝力の高い解剖学的特徴から遺伝力の低い生理機能へ目標が動いた結果は、個体選抜を何等かの方法で補つて、選抜効果を高める必要が生じる。また近親交配、異系交配に対する態度を変える必要も生じる。

当時としては有用であつた、メンデル以前のやり方も、今では最早や十分なものでない理由が一応お判りと

※ 集団遺伝学が家畜育種に寄与し得るもの

思う。

初期メンデルイズムの頃

メンデルの法則の再発見は、客観的な科学的なブリーディングの発展する最初の機会を与えた。一方における生物統計学のアイデアと結合して、客観的な判断の尺度を与え、個人の才能による“秘訣”を消去する可能性を与えた。

尤もこの可能性は、現在も決して十分に結実してはいない。今なお家畜の種類によつては“家畜を見る眼”なるものが重要な役割を果していることは御存知の通りである。

然し兎も角も、メンデルの新しい知識がもたらした最も重要な効果は、私に言わせれば、メンデルイズムが、表現型と因子型との区別を明確にしたことだと思う。ブリーディングの進歩の歴史を振り返るとき、この点は、如何に強調しても不当ではない。勿論、メンデルイズムが指摘したのは、表現型と因子型との食違いのうち、因子間の相互作用によるものであつて、環境の影響によつて因子型と表現型との間に違いが出来るという事実の家畜育種への応用は、メンデルイズムが生物統計学と結合する迄待たねばならなかつた。にも拘らず、重要なのは、外観又は表に現れた能力が必ずしも常に遺伝の正確な反映ではないという理解そのものである。

それ以前のブリーダーを悩ました2つの根本的な問題、1つは、全く同じ血統の個体が何故その遺伝能力において異なるか。2は、同じ能力の個体が何故にその子どもへの遺伝において大きく異なるのか。これらに対し、メンデルイズムは、優性劣性の関係によつて解答を与えた。そしてその後、多数因子群の概念が、更に後には統計的方法によつて遺伝的変異と環境的変異の分割が、これを補完する様になるのである。

メンデルイズムが家畜育種に及ぼした影響は、主として、表現型と因子型とは必ずしも平行しないという事実の発見を通じてであつて、メンデルの分離比の直接の応用を通じてではない。

だが、このような重要な知識が与えられたとは言ふものの、メンデルイズムの初期において家畜育種は、すぐには、何等進展を示さなかつた。効果の現れるのはずつと遅れたのである。

却つて、メンデルイズムのために誤れる方向への動きも醸された。1つの例は、生理的に複雑な形質の遺伝を、単純な1対の因子による形質と同じ様な想定の下で分析しようという誘惑が、多くの或は恐らく、初期メンデルイズム時代の家畜育種学者の大部分をとらえて、結局失敗

に終らしめたことである。有り体に言えば、私自身20数年前発表した、最初の2、3のペーパーは、このような誤謬を犯したものであつた。序に言えば、古い生物統計学も同様に誤りの因であつた、例えば、或る形質に対する選抜が他の或る形質にどのような影響を及ぼすかを、両形質の表現型上の相関を尺度として推定したことは誤謬であつた。(この点、後節参照—要約者)

経済的形質について、1対、2対或は3対の因子を想定してこれにデータを当てはめた遺伝学者の所論が、実際家畜改良にどれだけの害を及ぼしたか。多分大したこととはなかつたろう。が、その様な遺伝学者の助言に失望したブリーダーたちが遺伝学に対して懐いた不信の念こそ重大である。

尤も、初期メンデルイズム熱の影響が一層始末の悪いのは、学界自体の中である。古い伝統の中での教育は、新しいアイディアの受入れに対する抵抗、数学的取扱への抵抗、統計的法則の理解の欠除、その他種々の、進歩に対する障害を産む。欧州の畜産学者はこの点で最も激しい。米国では幸に、割合少数の強情張りに限られる様になつた。

念のため断るならば、私は決して、集団遺伝学の応用を含む現在の考え方が最終的な解決だなどと言うのではない。これから20年先になつて、私の現在の弟子のまた弟子あたりが私を目して、時代遅れの無智な学者だと考えたとしても少しも不思議はない。そう考えたとすれば、そう考える彼等の方がきつと正しいであろう。だが、兎に角今のところでは、家畜育種問題への私共接近方の法は、より新しい方を心配するよりは、古い考え方の方と未だ未だ戦わねばならない状態にある。

集団遺伝学の応用

集団遺伝学は、メンデルイズムと生物統計学の綜合である。が、我々がこれをもつて育種の問題に向う場合の、基本的な態度に触れておかねばならない。それは、operationalな態度である。Operationalismの定義は色々出来ようが、要するに、掛ける経費と期待される報酬とを比較勘案する態度であり、事業における基本的態度である。尤も、ここではもう少し広い意味に使つて、各種の選抜や交配の方法について、それぞれ手間や費用と、期待される効果とを比較してブリーディングの方法を選ぶ態度と考えよう。すると実は家畜育種の二千年以上の歴史において、育種方法の選択が個人的な勘などの問題でなく、この様なやり方をとれる様になつたのは今日が始めてである。

即ち、メンデル以前においては、大体において、或る

人の方法はその人の方法であり、他でも何処でも再現出来る (repeatable) 筋合のものではなかつた。メンデルイズムの初期において、選抜や交配の客観的な方法が登場した。今や集団遺伝学の時代においては、更に、或る1つの客観的な方法と他の客観的な方法との比較判断の可能性が生じた。というのは、方法そのものが再現出来るのみならず、その結果についての予測も、条件が与えられるならば誰でも同じに出来るようになったということである。

来るべき次の段階では、単に誰でも同じ答が出来るというだけでなく、その予測が一層高い正確性を保証するものにならねばならない。或る部面については既にこの段階に到達していると云つても良い。が、また或る部面では残念ながら未だしである。然し、その解決も時間の問題であろう。

集団遺伝学の諸原理

家畜育種の技術の進歩を可能にした集団遺伝学の基本原理はどの様なものか？ 限られた時間であるから隅なく述べることは出来ないで、5つ6つの極く基本的なものを挙げて簡単に述べてみたい。

1) 表現型変異の分割 表現型は因子型と環境効果の和と考えられるという概念は、表現型分散に対する遺伝的原因及び非遺伝的原因の寄与の相対的大きさを量的に表現することを可能にした。全分散のうち、因子群の相加的効果の差異に帰せらるべき部分の割合、即ちヘリタビリティは、各種選抜方法の評価において基本的に重要な要件となつた。この様なヘリタビリティは、選抜された個体群の優秀性のうちどの位の割合が実際に子どもたちに伝承されるかの尺度となる。即ちヘリタビリティは、表現型によつて良い因子型を見分ける上での正確さの尺度である。有効なヘリタビリティの値は、個体選抜又は家系選抜、或いは直接な又は間接な選抜、更にまたそれ自身は経済的価値のない形質までを補助的知識として含んだ指数による選抜の場合に到るまで、計算することが出来る。ヘリタビリティの計算方法は実に、集団遺伝学がなした育種への寄与の中において最も名誉ある位置を占めねばならない。

尤も、注意すべき事柄を、述べておく必要がある。それはヘリタビリティの値についての過信である。この常数の解釈に当つては注意深くしなければならない。理由は幾つかあるが、2, 3を挙げれば、先ず、遺伝と環境との非線型相互作用が存在するかも知れないことである。次に、近親交配の影響がヘリタビリティの値に影響しているかも知れない。計算方法によつては、因子の非

相加的作用が、推定値を高めているかも知れない。母体効果 (maternal effect) が見逃されていて、結論を誤らせることもある。以上、取扱において注意深くあれば避けられる誤もあるが、中には、実際との喰違いの原因が判らない場合もある。現実の問題として、改良度の低い集団においては、ヘリタビリティは育種方法の比較の^でだてとして十分な実効を示すが、改良の既に高度に進んだ集団については、改良効果の予測手段として必ずしも高い信頼を寄せ得ないことも認めざるを得ない。

更にまた、ヘリタビリティの標本分布がどうであるか判つていないことも問題である。序であるが、これは集団遺伝学の今後の問題の1つである。

2) 遺伝的改良量の予測 そもそも、ヘリタビリティそのものだけでは、交配方法をも含めての育種計画の決定のための十分な知識とはならない。始めの頃、世代当りの期待改良量は、選抜の正確さの指標としてのヘリタビリティと、選抜差 (選抜された個体群の平均が、集団全体の平均に対して優れている量) の積で表されると考えられたが、間もなく、若干の修正が必要となつた。例えば、自然淘汰が人為的選抜に抵抗して働く様な場合、選抜差について、意図された選抜差と実現された選抜差との区別が必要となつた。各々の個体について、その優秀性の値を、その個体が実際に次代に残す子の数の割合で加重平均したものが、実際の選抜差になるのである。

然し、それよりも遙に重要なのは、世代当りの進歩と単位時間 (例えば年当り) の進歩とは必ずしも同じでないということの認識である。良い例は初年鶏を種鶏に用いる場合である。

産卵初年度の年間記録で選抜して種鶏に用いる場合、世代回転期間 (Generation interval) は2年である。これを、一年間の記録を待たずに、例えば産み始めてから3~4カ月だけの記録で選抜して直ぐ種鶏に使えば、確かに選抜の正確性は或る程度おちる。その為に世代当りの改良が3/4に落ちたとしよう。然しこの場合、世代回転期間は1年と、前に比して1/2になる。その結果、年当りの進歩 (改良速度) では却って、部分記録による方が有利になる。このことは始め理論的に、そして後に実験的に確められた。

また、同様な立場から後代検定は世代回転期間を長くするため、きようだい検定に比して却って不利なことが屢々あることが実証される。

一般的に言つて、勿論、なほ色々の問題はあるが、我々の予測方程式から得られた結論のうち幾つかは実際に試みられており、大体において結果は良い。

3) 交配方法とその結果 歴史的に言つて、集団遺伝

学の家畜育種への具体的寄与の最初のものは、各種交配方法がもたらす遺伝的効果の生物統計学的量的表現であった。それ迄の漠然たる表現例えば系統繁殖、若干の近親交配、似た者同士の交配、等に代って、近交係数、血縁係数、交配個体間の相関係数などが使われる様になった。

この様な量的表現方法が、種々の交配方法とその生物学的影響の関係を調べ、又は一定の状態を獲得するための交配方法を設計するために果す役割は、今更述べる必要はあるまい。

ヘテロシス利用を目的とする育種においても、その効率は、これらから得られる知識に大きく依存する。

ただここでも、計算された近交係数の解釈について若干注意をする必要があると思う。それは、自然淘汰が働いて、残った個体群については、実際の近交係数が、計算された近交係数ほど高くない可能性が考えられることである。近交係数が50%を超す様な場合については、その数字は必ずしも高い信頼をおけないのではないかとと思われる。

4) 遺伝分散の分割 今迄申上げた処で遺伝分散と言えば、因子の相加的效果による分散を主として指したのだが、集団遺伝学理論における比較的最近の進歩によって、優劣性効果及び非対立因子間の相互作用の様な、因子の非相加的效果による分散を相加的遺伝分散と分離して推定する可能性も生れた。このテクニックの応用は今の処、自家受精が出来、又は多数のサンプルのとれる植物にはほぼ限定されていると言ってよいが、統計的分析技術の改良は、やがて家畜のデータの分析をも可能にすると思われる。

形質により又は集団により、この様な各種非相加的遺伝分散の、遺伝分散全体の中での相対的重要性が知られるならば、選抜方法並に育種方法は一層精密に吟味出来ることになる。

5) 表型相関の分割 形質間の表現型上の共分散を、両者間の遺伝的相関に起因する部分と、共通な環境効果に起因する部分とに分離する方法が見出されたことは、育種にとって大きな意義をもった。この事は、或る形質について選抜するとき他の形質にどのような変化を与えるか、を推定することを可能にした。そして、ひいては、指数選抜という方法を導いた。

指数選抜は、2つ以上の形質について選抜するに当って、それら形質の生物統計学的性質、即ち各々のヘリタビリティ及び相互間の遺伝相関及び表型相関、並びに各形質の経済的価値を考慮に入れて、各形質の表現型の値に与えるべき重みづけを決定し、その様に加重された総

合値(指数値)によって選抜することによって、選抜による家畜の経済的価値の改良を最大にしようとするものである。

この段階において我々は、単に各種の選抜方法の効果を合理的に比較するだけでなく、最も効果的な方法をつくり出すことが可能になったのである。また、経済的価値を考慮に入れることは、前に申上げた operational な態度の端的な表現に外ならない。

やや技術的なことになるが、選抜指数の中には、直接の経済的価値をもたない形質でも、もしそれが遺伝的に、選抜対象形質に相関があるならば、その形質を含めて利用出来るし、また遺伝相関がないか又は低くても、環境相関が可成り高い場合には、同様に利用することも出来る。この場合には、選抜対象形質の表現型に及ぼしている環境の影響を評価する手だてとして役立つのである。

ただ、これら指数の場合に利用される遺伝相関の推定値には、ヘリタビリティ推定値にもまして注意が必要である。現在の処では、推定値の標本分散が知られないので、推定値の信頼性の判断は殆んど出来ない。

6) 平衡 最後に、個体並びに集団における表現型及び因子型の平衡(Balance)について一言申上げておきたい。生存する個体にせよ又は集団にせよ、不断の環境の変化に対応する内的な力を有つものだという一般概念は決して新しいものでない。が、このことの遺伝的側面が明にされ始めたのは最近である。個体は、遺伝的に支配される自律作用(極端な方向への動きに自動的に抵抗する作用)によって、種々の外的圧力に対抗して平衡状態を維持するのだと言われる。また同様に、集団についても、自然淘汰が働いて、集団を全体として、極端な状態に進むことを阻止しようとするのだという見方が提示されている。個体の自律作用と集団の自律作用とが独立して働くのか又は個体に働らく淘汰圧の副産物として集団の自律作用が生れるのか、その関係は未だ問題があるとしても、兎に角、この様な考え方を認めるとすれば、育種についても広汎な影響をもつ。例えば、若し、或る形質について一方の極へ強烈な選抜を試みる事が、繁殖力の低下を導かざるを得ないと言うことになるなら、短い期間における理想的育種方法も、長期に互っては必ずしも最善でないかも知れない。もっと緩徐な選抜、或は時に選抜を休むこと、或はまた強健性とか繁殖力を考慮に入れた選抜を、現在広く行われている様な方法に代えて行った方が良いかも知れない。

この問題にはなお考えるべき点が多くあるがこの辺でやめておこう。

将 来 の 進 み 方

理論の正当さは多くの場合実際の結果で確められなくてはならぬ。が、大きな家畜での試験に要する時間と経費は御承知の如くである。されば、我々集団遺伝学者が当然として受取っていることでなお真の自信のもてない事柄も可成りあると言わねばならぬ。多くの簡単な場合について我々が充分に予測出来ることも事実である。然し、完全な理解なしの予測、は充分でない。何故なら、予測が正確に行かなくなる段階がいつ来るか、またそうなった場合に何故かが判らないからである。従って、集団遺伝学者の努力は、形質の伝承及び表現の統計学的基礎の理解と共に、生理学的基礎の理解にも向けられねば

ならない。

私は、集団遺伝学によってもたらされた、育種方法の変化について申上げた訳であるが、以上は、この学問が育種に既に実際に寄与したことを語ったのではなく、寄与する可能性について申上げた目算だということをお断りしたい。諸々の個々のテクニックに関する我々の現在の考えは、時代と共に修正され又は廃棄されるものもあるかも知れない。然し乍ら、集団遺伝学の育種への導入と共に花咲いた、合理的な、客観的な、量的な、そして operational な、問題への接近方法乃至態度は、集団遺伝学の寄与として永久的なものであろう。

(阿部 猛夫 要約)