家畜育種における長期的な選抜の効果の予測

西田 朗

農林水産省畜産試験場, 茨城県筑波農林研究団地 305

Prediction of Long-term Selection Response in Animal Breeding

Akira NISHIDA

National Institute of Animal Industry, Tsukuba
Norinkenkyudanchi, Ibaraki-ken 305

Key words : prediction, long-term selection, selection response, animal breeding

I. 問題の所在

育種家が選抜による効率的な育種計画を立てるためには、各種の選抜法の長期的な効果を予測して比較できないなければならない。現在、短期の効果はある程度予測できる。しかし、長期的な選抜の効果の予測能力は不十分であり、理論と方法の改善が必要である^{14,15)}。

II. 短期的な選抜反応の予測法とその問題点

1回の選抜による遺伝的改良量 ΔG の予測値は、選抜差 S と遺伝率 h^2 の積で求められる。

$$\Delta G = Sh^2$$

この改良量が、かなり長い世代にわたって続くこともあるが、選抜により集団の性質が変化するので、正しくは、この予測は1世代限りのものである^{13,68)}。また、特に選抜の進んだ段階では、この1世代限りの予測も実現値と合わない場合のあることが知られている。

上下二方向への選抜では、しばしば、非対称な選抜反応が見られる^{13,47)}。その原因の1つとして、育種価 G の表型価 P に対する回帰が曲っていることが考えられた。そこで、実際にこの回帰は直線とみなし得るか否かが調べられた²⁾。その結果、回帰が直線の場合と^{1,5,58)}、曲線の場合とがあった^{4,42,43)}。選抜により育種価の分布がひずむことは以前から知られていた^{8,30,59)}、これ

が回帰の曲線性の原因ではないかと考えられた。

NISHIDA and ABE⁴⁴⁾ は、 G および環境効果 E の分布のひずみと、 G の $P = G + E$ に対する回帰の型との関係を数値実験で調べた。その際、 G と E の分布を同じべき (n) をもつ2項分布 $(p + q)^n$ で表わし、 p を変えてひずみの強さを調節した。その結果は、つぎのとおりである。ここで、例えば G の分布のひずみ係数を SK_G と書く。 SK は分布の2次のモーメント μ_2 に対する3次のモーメント μ_3 の比の関数で、0なら対称分布、正なら右、負なら左へ尾を引く分布となる。

1. $SK_G = SK_E$ なら G の P に対する回帰は直線となる。
2. $SK_G > SK_E$ なら回帰は下に凸な曲線となる。
3. $SK_G < SK_E$ なら回帰は上に凸な曲線となる。
4. SK_G と SK_E の差が大きいほど、回帰の直線からのずれが大きい。

ROBERTSON⁶⁴⁾ は、 G の P に対する回帰の曲線性について理論的に研究した。そして、曲線回帰の2次の項の係数の符号は、 G と E それぞれの分布の μ_3 の μ_2 に対する比の差

$$(\mu_3/\mu_2)_G - (\mu_3/\mu_2)_E$$

の符号と一致することを示した。彼は、このことは、LINDLEY³⁸⁾ が示した「もし $y = x + w$ で、 x と w が独立に分布し、 x の高次モーメントが w のその倍数

になっていれば、 x の y に対する回帰は直線である。」という事実の特例であるとした。さらに彼は、NISHIDA and ABE の結論は LINDLEY の示した代数的な事実を遺伝的に表現したものであるとした。

NISHIDA and ABE はさらに、 G の P に対する回帰が曲っているときに、その情報を選抜反応の予測に活用する方法を示した⁴⁷⁾。また、分布のひずみによる回帰の曲線性が、二方向選抜の非対称選抜反応の原因となることを明らかにした⁴⁷⁾。

III. 長期的な選抜反応に影響を与える要因

長期的な選抜反応に影響を与える要因としては、つぎのものが考えられる。

1. 育種家が決定できる要因
 - (1) 選抜の指標 (2) 集団の大きさ
 - (3) 選抜率または選抜強度 (4) 交配法
2. 育種家がある程度コントロールでき、基礎集団で推定できる要因
 - (1) 関心のある形質の平均値、表型分散、遺伝分散、遺伝率または選抜の正確度、形質間の表型および遺伝相関
 - (2) 個体の近交係数と個体間の血縁関係の強さ
 - (3) 選抜環境の影響
3. 基礎集団では推定できない要因
 - (1) 関心のある形質に影響を与える遺伝子の数と各遺伝子の効果および頻度
 - (2) それらの遺伝子間の交互作用（上位性効果）
 - (3) 連鎖不平衡で生じる遺伝子間の相関
 - (4) 一定方向への選抜に対抗する自然淘汰の強さ
 - (5) 新しい突然変異の発生率とその効果の分布

以下に、これらの要因の選抜反応への影響に関する研究をあげる。

・選抜の指標に関する研究 1-(1) :

育種価の推定については、現在、広く使われている BLUP 法にいたる重要な研究の分野があるが¹⁶⁾、ここでは触れない。

・集団の大きさに関する研究 1-(2) :

ROBERTSON や HILL はこの問題について一連の研究を行ない、つぎのことを示した。

1) 後代検定と家系選抜計画における最適グループサイズと選抜されたグループの遺伝的な優秀さは、(毎世代測定される個体数)/(選抜する父または家系グループ数)と遺伝率ならびにグループ内個体間の血縁度により決まる⁵⁷⁾。

2) 無選抜、無作為交配の集団における連鎖した優性

効果をもつ遺伝子のモデルでは、系統内分散の式に連鎖不平衡の項が含まれていた。連鎖不平衡は系統内にチャンスで起こり、集団の有効な大きさ N 、染色体の全長ならびに遺伝子数で決まる。関与する遺伝子座の数が多ければ、この連鎖不平衡は系統内の分散を大巾に増加させる³⁾。

3) N の選抜の効果に対する影響は5世代までは小さいが、それ以降、次第に重要となる。 N を大きくすることの意義は、近親交配の抑制や初期に良い遺伝子を失なうのを防ぐことではなく、選抜が進むにつれて、突然変異から生じる新しい分散を活用することにある²⁵⁾。

4) 優性効果があると、近交の影響は毎世代 t/N ずつ直線的に増大する。ただし t は世代数である。相加的で非常に小さい遺伝子効果のモデルでは、初め ΔG と相加的遺伝分散 V_A は $(t/N)^2 V_{A0}$ に比例して低下し、突然変異で $t^2 V_m$ に比例して増大する。ただし、 V_{A0} は基礎集団における相加的遺伝分散、 V_m は突然変異で生じる世代あたりの新しい分散である。結局、突然変異にもとづく ΔG は $N V_m$ に比例して増加する。 $N=10\sim 160$ の範囲では、 N が5世代までの選抜の効果に与える影響は小さいが、10世代以降は重要となる。育種家が選抜計画のために使える時間の長さが、 N の選択に大きく影響する²⁶⁾。

5) 切断選抜を行なう相加的モデルでは、突然変異とドリフトの均衡で達成される分散の大きさは、選抜強度 i とは独立であるが N に比例する。定常化選抜で保持される分散は N が小さいときだけ N に比例する。自由に組換えが起きるときに、 N が大きくなるとこの分散は、突然変異の数に比例して決まる漸近線に近づく²⁹⁾。

6) 実験の全体の規模を大きくすることにより、選抜による ΔG の変動係数は小さくなる²³⁾。

7) 小規模な選抜実験での効果の変異は大きく、これによる推定は信頼できない。第 t 世代の家畜の親となった集団の平均値 Z_t の分散 $V(Z_t)$ は、 t/N に比例する²²⁾、 $V(Z_t) = (t/N) V_{A0}$ 。

8) 選抜系統における ΔG は、系統の基礎を作った家畜の標本の大きさに依存する。相加的な遺伝子効果をもつ1座位について、基礎畜の数が初期の ΔG と選抜の限界に与える影響を調べたところ、基礎畜の数が減ると全改良量も減少することがわかった。大きな集団に強い選抜を加えたときに、この減少量が最大であった。少ない基礎畜で作った系統の ΔG は、やや多い基礎畜で作った系統のそれよりも変異が小さかった³²⁾。

・選抜強度に関する研究 1-(3) :

1) YOUNG は大集団の選抜による改良をコンピュー

タでシミュレートした。集団の大きさは1000個体/世代で、 i と h^2 および組換え率は各々3水準に変化させた。相加的モデルでは世代ごとの i と h^2 による ΔG の推定値は実現値とよく一致した。 h^2 が低いときに強い選抜を加えると ΔG 推定の正確度は少し下った。優性モデルでは ΔG の予測は不正確であった。選抜が強いときには ΔG の予測値は過大であり、弱いときには、わずかに過小評価された。選抜が強く h^2 が高いときには特にどちらのモデルでも V_A の減少が急速であった。連鎖の影響は常に小さかった。このように大きい集団に強い選抜を加えたときには、望ましくない対立遺伝子の固定はみられなかった⁷²⁾。

2) ROBERTSON は個体選抜に関する理論的研究と、コンピュータシミュレーションを行ない、選抜率 p を世代とともに次第に落とすと、一定にしたときより ΔG が増すことを見出した。選抜計画全体で測定できる個体数が限られていて、計画に要する期間が変えられるなら、他のパラメータに独立に $p=0.27$ が最善である。毎世代、測定する個体数が可変なら、各世代の測定する個体数を時間とともに直線的に減らすことにより、 ΔG を12%増すことができる⁶³⁾。

3) 選抜による ΔG の変動係数は、選抜強度が中位のときに最大値をとり、選抜強度がそれより弱くても強くても改良量のばらつきが大きくなる²³⁾。

・関心のある形質に影響を与える遺伝子の数、各遺伝子の効果および頻度についての研究 3-(1) :

1) 定常化および二方向選抜の効果を、遺伝子頻度の変化とハーディワインバークの平衡からのずれ、ならびに連鎖不平衡の3種類の遺伝的変動で示すと、1番目と3番目の変動が重要であった。選抜により連鎖不平衡が生じ、その結果、遺伝分散が定常化選抜では大きく急速に減少し、二方向選抜では同様に増大した。

2) 現行の計量遺伝学の制約は、各種のパラメータを用いても、厳密には、1世代限りの選抜反応しか予測できないことである。より長い期間の反応は、関与する遺伝子の効果の分布と遺伝子頻度に依存するが、これらの情報はショウジョウバエについて少しあるだけで他の品種ではない。相加的遺伝分散は遺伝子の効果と頻度に強く依存している²²⁾。

3) トウモロコシの脂肪と蛋白質の含有率に76世代にわたる選抜を加えたところ、両形質ともに相加的遺伝標準偏差の20倍以上の予想を上回る ΔG を示したが、遺伝分散はまだ残っていた。考える遺伝子座の数と遺伝子頻度を想定して、理論的な選抜の限界を評価してみると、この集団平均はまだ限界に達していなかった。新

しい方法で推定した望ましい遺伝子の初期頻度は脂肪の率で0.25より低く、蛋白質の率で0.37より低かった。高系統と低系統の脂肪および蛋白質の率の差に関与する遺伝子座の数は、各々最少で54と122と推定された。脂肪の率に関する遺伝子にはかなりの優性効果がみられた¹⁰⁾。

・連鎖不平衡および組換え率に関する研究 3-(3) :

1) HILL は、 N と組換え率が一組の遺伝子座間の連鎖不平衡 D に与える影響を、つぎの2つの場合について調べた。

- i) 両座とも適応度に影響を与えない場合、
- ii) ヘテロ接合体が優れているが、上位性効果はない場合。

なお、2つの座位に各々 A_1, A_2 と B_1, B_2 の対立遺伝子があり、例えば $f(A_1, B_1)$ は A_1 と B_1 をもつ配偶子の頻度であるとすれば、 $D = f(A_1, B_1) f(A_2, B_2) - f(A_1, B_2) f(A_2, B_1)$ で求められる。もし集団が初めに連鎖不平衡にあれば、近交をしても D の平均は0にとどまる。しかし、 D^2 の平均は最大値にまで増加したのち、両座位が固定するまで減少する。連鎖と選抜がともに強いと、 D^2 の平均が最大値に達する時期が遅れ、その値は大きくなることがわかった¹⁸⁾。

2) 選抜、突然変異ならびに連鎖の共同作用の下では、連鎖により集団の遺伝子型値の分布は下方へひずみ、 ΔG と平衡遺伝分散は不平衡が重要になるにつれて小さくなる。突然変異による分散が、小さな効果をもつ多くの遺伝子でおきているとき、また、突然変異の主な部分が形質の測定値を増大させているときには、連鎖の効果は大きい。なぜなら、大きな効果の遺伝子や有害な遺伝子は、長いあいだ分離することがないからである³⁴⁾。

・選抜の効果と自然淘汰に関する研究 3-(4) :

1) KIMURA and CROW は、ある遺伝子の選択上の優越度を求める式を示し、適応度関数と切斷選抜との関連などについて研究した^{9, 36)}。

・新しい突然変異にもとづく選抜反応の予測に関する研究^{28, 35)} 3-(5) :

1) 最終的な選抜反応の速度は、世代あたりの突然変異により起きる分散の和に依存する。また、突然変異効果のばらつきが大きいほど、初めの反応量と反応速度の変異が大きい。大集団では、初めと終りの反応速度の差が著しい。新しい突然変異が、20世代ぐらいまでに、選抜の効果に大きな影響をもつことはないが、それ以後は選抜の限界を高めるなど、かなりの貢献をすると考えられる。しかし、突然変異による分散の情報は、ほとんどすべてショウジョウバエの剛毛数に関するものであ

た、大集団を使った育種計画を立てるときには、特に、新しい突然変異の役割を考えるべきである²⁴⁾。

2) 切断選択を行なう相加的モデルにおいて、突然変異がまれで、大きな効果をもつときには、連鎖は分散にあまり影響を与えないが、それが頻繁で小さな効果をもつと、より強く影響する。突然変異を起こした遺伝子の適応度への影響を考えると、集団平均が選択の限界に漸近する速度は大きく変るが、保たれる分散の大きさはあまり変化しない²⁹⁾。ただし、突然変異した遺伝子は常に適応度を下げるものとする。

これまでにあげた研究の他に、長期的な選択反応の予測に重要な関連をもつ、つぎの研究がある。

・選択による集団平均と分散の変化の型に関する研究^{7, 61, 66)}：

1) JAMES が指数関数と放物線の回帰を4つの選択実験の反応曲線にあてはめたところ、常に指数関数のあてはまりの方が優れ、初めに行なった選択限界の推定は、信頼性が低かった³¹⁾。

2) 初めの遺伝分散が、非常に多くの座位により作られていれば、集団平均の世代にともなう変化は上に凸な曲線となり、 V_A のそれは下に凸な曲線となる⁶⁵⁾。

・選択の限界に関する研究^{11, 19, 73)}：

1) 選択上の優越度が s である1つの遺伝子が、選択で固定する確率は Ns の関数である。個体選択の限界は Ni が小さければ、 $2Nih\sigma_G$ となる。 σ_G は遺伝標準偏差である。相加的な効果をもつ遺伝子については、 ΔG が可能な総改良量の1/2に達するのに1.4N世代以上を要することはなく、低い頻度の劣性遺伝子ではそれが2N世代となる。両性における i が等しい個体選択では、選択率が1/2のとき、最高の限界に達する。血縁個体の情報も用いて選択すると常に、初期の急速な改良により選択の限界が低下するが、大きな集団ではこの損失は少ない⁶⁹⁾。

2) 前に選択の限界は $2Nih\sigma_G$ であるとしたが、これは、組換えにより毎世代、連鎖不平衡が完全に除かれると仮定したので、過大評価であった⁶⁵⁾。

3) 小集団における2つの座位を考えると、それらの連鎖の影響は2つの遺伝子座が選択形質に対してほぼ等しい効果をもつときにだけ重要である。両座位での固定の確率が0.7と0.8の間にあるときに、連鎖の改良量に対する効果が最大となる。その効果が最大のときに、組換え率を2倍にしても選択による改良量は、わずかに6%しか増加しない。個体選択で最大の改良量を与える選択率は0.5であるが、連鎖が重要な働きをするときにはこれがわずかに高まる¹⁷⁾。

4) 理論的な考察とシミュレーションの結果、選択第 t 世代の集団のパラメータは Nih^* 、 $N1$ ならびに t/N の関数となった⁶²⁾。ただし、 $(h^*)^2$ は問題にしている染色体で説明される表型分散の割合で、1はその染色体の長さ(モルガン)である。選択の限界について、自由に組換えが起きる場合の値 L_f と、全く起きない場合の値 L_0 を比べ、つぎの結論を得た。

i) Nih^* が小さいと $L_f/L_0 = 1 + \frac{2}{3} (Nih^*)^2$ となる。

ii) Nih^* が増大すると、 L_f/L_0 は $2Nih^*/3$ に近づく。

iii) もし L_1 が中程度の組換え率における限界であるとして、 $N1$ が小さければ $L_1/L_0 = 1 + N1/3$ となる。また近似的に $L_1/L_0 = \frac{1}{3} KN1 / (\frac{1}{3} N1 + K)$ となる。ただし、 $K = L_f/L_0$ である。したがって、 L_f と L_0 の中間点を与える $N1$ または1の値は $N1 \approx 3L_f/L_0$ 、 $1 \approx 2ih^*$ となる。

iv) 組換えの選択反応に対する影響は、 $2/ih^*$ より前の世代では、めったに表われない⁶²⁾。

・選択計画における近親交配の研究：

1) 人為選択の下にある集団では、 N は実際に選択される両親の数より小さいはずである。なぜなら、選択されている形質について家系間に変異があるので、選択される確率に差が生じるからである。この効果は選択が強く選択形質の h^2 が高いほど大きい。特に目立って繁殖に使用される個体による近交度の上昇は、それを用いてから数世代後に表われる⁶⁹⁾。

・選択実験の計画とコントロール集団の意義に関する研究：

この分野では HILL が一般的な理論とコントロール集団の設計²⁰⁾ ならびにコントロールを用いた実験の詳細なレビューを発表している²¹⁾。また、FALCONER がコントロール集団についての情報をまとめて紹介している¹³⁾。

IV. 三種類の長期的な選択の効果の予測モデル

ここでは、最近に研究された三つのモデルを紹介する。

1. 育種価 G と環境効果 E の同時分布を用いるモデル

G を y 軸、 E を x 軸とする直交座標系を考えると、表型価 $P = G + E$ の軸は E 軸を逆時計回りに45度だけ回転したものとなる(図1)。なぜなら、 (G, E) 平面上で P が一定の値 C となるようなグラフ $G + E = C$ を考えると、それは $G = -E + C$ となり、傾きが-1の直線であることがわかる。このグラフ上の点はすべて $P = C$ であるから、このグラフを投影したときに、そ

長期的な選抜の効果の予測

の影が1点に集中する軸が P 軸である。それは明かに $G = -E + C$ と直交する直線であるから、上の結果が導かれる⁴⁵⁾。

この座標系での P による切断選抜とは、G と E の同時分布 $F(G, E)$ を P 軸と直交する切断線の上に垂直に立つ平面で切り取ることにあたる。切り取られた部分を G 軸に投影すると、選抜された集団の G の分布 $f(G)$ が得られる (図1)⁴⁸⁾。

$$f(G) = \int_s F(G, E) dE$$

ただし、s は積分の範囲を選抜された部分に限ることを意味する。

こうして得た $f(G)$ を用いて新しい世代の $F(G, E)$ を作り、同じ操作をくり返せば、G の分布の選抜による変化を考慮した長期的な選抜の効果の予測ができる^{46,50,66)}。この基本的な考え方は、容易に多形質に対する選抜の効果予測するモデルへと拡張できる^{49,51,52)}。

このモデルによる数値例を作るにあたり、問題を簡単にするためにつぎの仮定を置いた。

- 1) 遺伝子の効果は相加的である。
- 2) すべての遺伝的な性質は、選抜された親の集団とその子の集団で同一である。
- 3) G と E の同時分布は、一定の水準の等頻度曲線の内側に限定する。

図1. 表型値 P による切断選抜
G: 育種値, E: 環境効果,
斜線部は選抜された部分,
円は G と E の同時分布の等頻度線

- 4) E は 3) の制限内で常に標準正規分布をする。
- 5) 基礎集団での G は正規分布する。
- 6) G と E は独立である。
- 7) 選抜率は 0.5 とする。

これらの仮定にもとづく数値例の一部を図2, 3に示した。これらの例は、選抜の最も基本的な効果を明らかにしてはいるが、上の仮定には問題がある。まず、2) は厳密には成り立たない。選抜が加わっているときには、繁殖により親の集団とその子の集団の遺伝的な性質に差が生じるからである。そこで、この差を評価するモデルを作った⁷¹⁾。このモデルは関与する遺伝子座と対立遺伝子の数、各遺伝子の効果と頻度を仮定した離散モデルで、

図2. 切断選抜による集団平均の変化
 h_0^2 : 基礎集団における遺伝率

図3. 切断選抜による育種値の分布の変化
 h_0^2 : 基礎集団における遺伝率
p: 選抜率

減数分裂による配偶子の生産と交配によるそれらの再結合を忠実にたどるものであった。さらにこれを踏まえて、連続分布でこの過程を近似するための方法を示した^{53,54)}。これらの研究でも、G と E の同時分布を P で切断する基本モデルは、そのまま活用された。また、連続分布のモデルで、実際にこの予測法を用いるには、選抜の限界を正しく設定する必要がある、その方法に検討すべき点が残されている。

ここに述べた予測モデルの基本的な考え方は簡明で一般性の高いものである。今後もこれを、家畜育種の現場で事前に容易に入手できる情報に立脚して、一層正確な予測を可能にするモデルへと発展させなければならない。

2. 遺伝子の効果と頻度の同時分布を用いるモデル²⁷⁾

まず、記号をつぎのように定義する。

t: 世代数,

a: ホモ接合体の間の差として求めた遺伝子の効果,

q: 望ましい遺伝子の頻度,

$\phi(a, q)$: a と q の同時分布,

n: 量的形質に関与し、分離している遺伝子の数
このように定義すると、第 t 世代までの遺伝的改良量 Rt とその分散 V(Rt) は、つぎの式で求められる。

$$Rt = n \int_{a=0}^{\infty} \int_{q=0}^1 a E[q_t - q | a, q] \phi(a, q) da dq$$

$$V(Rt) = n \int_{a=0}^{\infty} \int_{q=0}^1 a^2 V(q_t - q | a, q) \phi(a, q) da dq$$

この式を用いるときには、離散近似を行なう必要がある。このモデルによれば、集団の各種の遺伝的な性質を変化させながら、それらの選抜反応への効果を詳しく検討できる²⁸⁾。このような基本的な研究成果は、将来、G と E の同時分布を用いる実用的なモデルの発展に役立つであろう。

3. 現行の長期的な選抜反応の予測モデル

現場での育種計画は、世代の重複、群による選抜の指標や選抜強度の違いなどの複雑な要因を含んでいる。このような条件下では、特定の個体群からの遺伝子の伝達を明らかにして選抜反応を予測する方法がとられている。実際に、中核育種集団方式³³⁾や discounted gene flow 法³⁹⁾による最適な育種システムの研究に、この方法が使われている。集団の性質の選抜による変化については考慮していないが、実用的な方法である。

V. 量的形質に関与する遺伝子のメンデル遺伝因子への分析

MICHELMORE⁴⁰⁾は、現在の計量遺伝学の発展に寄与する研究分野としてつぎのものをあげた。

1. コンピュータシミュレーションによる数学的には複雑だが実際のモデルの研究⁶⁷⁾。
2. モデルを立てるときの仮定が満たされないときに生じる結果の偏りの推定と補正の研究。
3. 量的形質に影響をあたえる遺伝的要因のメンデル遺伝因子への分析。

3. の研究分野で、最近 LANDER らは、ロッドスコア (LOD) アナリシス^{41,70)}を使った新しい、効率の高い方法を提示した。この方法の要点をつぎに引用する³⁷⁾。

i 番目の個体の表型値 ϕ_i と、対立遺伝子 A と B をもつある座位の遺伝子型値 g_i は、つぎの式の関係をもつものとする。

$$\phi_i = a + bg_i + \varepsilon$$

ただし、 g_i は B 遺伝子の数に等しい (0, 1) 表示変数に変換されており、 ε は平均 0、分散 σ^2 のランダム正規変数で、a, b と σ^2 は未知のパラメータである。ここで b は想定した QTL (Quantitative Trait Locus) の一つの遺伝子の置換えによる表型値の変化の推定値を表す。1 次回帰式のあてはめにより得られたパラメータの推定値 ($\hat{a}$, $\hat{b}$, $\hat{\sigma}^2$) は、実は最尤推定値 (Maximum Likelihood Estimates; MLEs) であり、観測されたデータが実現する確率 L(a, b, σ^2) を最大にするものである。ここで、

$$L(a, b, \sigma^2) = \prod_i Z[(\phi_i - (a + bg_i)), \sigma^2]$$

であり、 $Z(x, \sigma^2) = (2\pi\sigma^2)^{-1/2} \exp(-x^2/2\sigma^2)$ は平均が 0、分散が σ^2 の正規分布の確立密度である。最尤法では、得られた MLEs は、マーカーに連鎖している QTL はないという仮定に対応する $b=0$ という条件のもとで求めた MLEs と比べられる。 $b=0$ のときの MLEs は、容易に $(\hat{\mu}_A, 0, \hat{\sigma}_{B1}^2)$ であることがわかる。1 つの QTL の存在の証拠はロッドスコアにより、つぎのように要約される。

$$LOD = \log_{10} [L(\hat{a}, \hat{b}, \hat{\sigma}^2) / L(\hat{\mu}_A, 0, \hat{\sigma}_{B1}^2)]$$

これは、いま得られている一組のデータが実現する確率が、QTL は存在しないと仮定したときよりも、存在すると仮定したときの方がどれほど高まるかを示している。もしロッドスコアが前もって決めてある閾値を超えたら、QTL が存在すると言える。

この方法を使って PATERSON らは⁵⁵⁾、トマトの果実重量に関与する 6 つの QTLs (Quantitative Trait Loci) と、水溶性固形分率に関与する 4 つの QTLs ならびに、果実の pH に関与する 5 つの QTLs の染色体上の位置を、20-30 センチモルガンの正確度で決定した。

PIRCHNER は⁵⁶⁾、これまでに家畜で知られている主働遺伝子は偶然にみつけれられたものが多いが、今後は新し

い統計的な方法を組織的に使って探すことができたと述べている。

VI. 今後の課題

V で述べたような遺伝的な機構についての研究が進めば、これまでは知ることのできなかった情報が手に入り、それをコントロールしたり、利用したりすることができるようになるであろう。

また、計量遺伝学の分野では、基本的な各種の遺伝的要因の選抜効果への影響が、動物実験とコンピュータシミュレーションならびに理論的研究により解明されつつあり、今後一層これを発展させることが大切である。

これらの研究成果を土台として、現場で容易に入手できるデータを使った簡明・正確で、一般性の高い、長期的な選抜効果の予測理論と方法をつくり出すことが必要である。

文 献

- 1) 阿部猛夫, ホルスタイン牛の泌乳3形質のヘリタビリティおよび表型ならびに遺伝相関について, 日畜会報, **30**: 21-26. 1959.
- 2) ABPLANALP, H., Linear heritability estimates. *Genet. Res., Camb.*, **2**: 439-448. 1961.
- 3) AVERY, P.J. and W.G. HILL, Variance in quantitative traits due to linked dominant genes and variance in heterozygosity in small populations. *Genetics*, **91**: 817-844. 1979.
- 4) BEARDSLEY, J.P., R.W. BRATTON and G.W. SALISBURY, The curvilinearity of heritability of butterfat production. *J. Dairy Sci.*, **33**: 93-97. 1950.
- 5) BRADFORD, G.E. and L.D. VAN VLECK, Heritability in relation to selection differential in cattle. *Genetics*, **49**: 819-827. 1964.
- 6) BULMER, M.G., The effect of selection on genetic variability: a simulation study. *Genet. Res., Camb.*, **28**: 101-117. 1976.
- 7) CLAYTON, G.A. and A. ROBERTSON, An experimental check on quantitative genetic theory. II. The long-term effects of selection. *J. Genet.*, **55**: 152-170. 1957.
- 8) COCHRAN, W.G., Improvement by means of selection. *Proc. Second Berkeley Symp. on Math. Stat. and Prob.*, 449-470. 1951.
- 9) CROW, J.F. and M. KIMURA, Efficiency of truncation selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **76**: 396-399. 1979.
- 10) DUDLEY, J.W., 76 generations of selection for oil and protein percentage in maize. *Proc. Int. Conf. Quant. Genet.*, 459-473. Iowa State Univ. Press. Ames. 1977.
- 11) ENFIELD, F.D., Long term effects of selection; The limits to response. *Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals.* (ROBERTSON, A. ed), 69-86. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal, UK. 1980.
- 12) FALCONER, D.S., Asymmetrical response in selection experiments. *Proc. I.U.B.S. Symposium on Genetics of Population Structure*, 16-41. 1953.
- 13) FALCONER, D.S., Introduction to quantitative genetics, 2nd ed. 170-223. Longman. New York, USA. 1981.
- 14) HARRIS, D.L., The general area: Setting the stage. *Proc. Int. Conf. Quant. Genet.*, 39-45. Iowa State Univ. Press. Ames, USA. 1977.
- 15) HARRIS, D.L., Past, present and potential contributions of quantitative genetics to applied animal breeding. *Proc. Int. Conf. Quant. Genet.*, 587-611. Iowa State Univ. Press. Ames, USA. 1977.
- 16) HENDERSON, C.R., Sire evaluation and genetic trends. *Proc. of the Anim. Breeding and Genetics Symp. in Honor of Dr. J.L. Lush, A.S.A.S. and A.D.S.A.*, Champaign, IL. 1973.
- 17) HILL, W.G. and A. ROBERTSON, The effect of linkage on limits to artificial selection. *Genet. Res., Camb.*, **8**: 269-294. 1966.
- 18) HILL, W.G. and A. ROBERTSON, Linkage disequilibrium in finite populations. *Theoretical and Applied Genetics*, **38**: 226-231. 1968.
- 19) HILL, W.G., Theory of limits to selection with line crossing. *Biomathematics Vol. 1. Mathematical topics in population genetics.* (KOJIMA, K. ed). 210-245. Springer-Verlag, Berlin. 1970.
- 20) HILL, W.G., Estimation of genetic change. I. General theory and design of control populations. *Animal Breeding Abstracts*, **40**: 1-15. 1972.
- 21) HILL, W.G., Estimation of genetic change. II. Experimental evaluation of control populations. *Animal Breeding Abstracts*, **40**: 193-213. 1972.
- 22) HILL, W.G., Variation in response to selection. *Proc. Int. Conf. Quant. Genet.*, 343-365. Iowa State Univ. Press. Ames. USA. 1977.
- 23) HILL, W.G., Design of quantitative genetic selection experiments. *Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals.* (ROBERTSON, A. ed) 1-13. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal, UK. 1980.
- 24) HILL, W.G., Predictions of response to artificial selection from new mutations. *Genet. Res., Camb.*, **40**: 255-278. 1982.
- 25) HILL, W.G., Effects of population size on response to short and long term selection. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **102**: 161-173. 1985.
- 26) HILL, W.G., Population size and design of breeding programmes. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, **XII**: 245-256. 1986.
- 27) HILL, W.G. and J. RASBACH, Models of long-term artificial selection in finite population. *Genet. Res., Camb.*, **48**: 41-50. 1986.
- 28) HILL, W.G. and J. RASBACH, Models of long-term artificial selection in finite population with recurrent mutation. *Genet. Res., Camb.*, **48**: 125-131. 1986.
- 29) HILL, W.G. and P.D. KEIGHTLEY, Interrelations of mutation, population size, artificial and natural selection. *Proc. Second Int. Conf. Quant. Genet.*, 57-70.

- Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA. 1988.
- 30) IBE, S.N. and W.G. HILL, Transformation of poultry egg production data to improve normality, homoscedasticity and linearity of genotypic regression. *J. Animal Breeding and Genetics*, **105**: 231-240. 1988.
 - 31) JAMES, J.W., Response curves in selection experiments. *Heredity*, **20**: 57-63. 1965.
 - 32) JAMES, J.W., The founder effect and response to artificial selection. *Genet. Res., Camb.*, **16**: 241-250. 1971.
 - 33) JAMES, J.W., Open nucleus breeding system. *Anim. Prod.*, **24**: 287-305. 1977.
 - 34) KEIGHTLEY, P.D. and W.G. HILL, Directional selection and variation in finite populations. *Genetics*, **117**: 573-582. 1987.
 - 35) KEIGHTLEY, P.D. and W.G. HILL, Quantitative genetic variability maintained by mutation-stabilizing selection balance in finite populations. *Genet. Res., Camb.*, **52**: 33-43. 1988.
 - 36) KIMURA, M. and J.F. CROW, Effect of overall phenotypic selection on genetic change at individual loci. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **75**: 6168-6171. 1978.
 - 37) LANDER, E.S. and D. BOTSTEIN, Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, **121**: 185-199. 1989.
 - 38) LINDLEY, D.V., Regression lines and the linear functional relationships. *J.R. Statist. Soc. Sup.* **9**: 218-244. 1947.
 - 39) McCLINGTOCK, A.E. and E.P. CUNNINGHAM, Selection in dual purpose cattle populations: Defining the breeding objectives. *Anim. Prod.*, **18**: 237-248. 1974.
 - 40) MICHELMORE, R.W. and D.V. SHAW, Character dissection. *Nature*, **335**: 672. 1988.
 - 41) MORTON, N.E., Sequential tests for the detection of linkage. *Am. J. Hum. Genet.*, **7**: 277-318. 1955.
 - 42) 西田 朗・神部昌行・小宮山鐵朗・宮園幸男・阿部猛夫, 親子回帰の線型性について. I. マウスの体重の性および同腹兄弟数についての補正法. *日畜会報*, **40**: 490-495. 1969.
 - 43) NISHIDA, A., Some characteristics of parent-offspring regression in body weight of *Mus Musculus* at different ages. *Can. J. Genet. Cytol.*, **14**: 293-303. 1972.
 - 44) NISHIDA, A. and T. ABE, The distribution of genetic and environmental effects and the linearity of heritability. *Can. J. Genet. Cytol.*, **16**: 3-10. 1974.
 - 45) 西田 朗・仁昌寺博・伊藤 菁, 交配後に行なう雌の能力による切断選抜と交配した両性平均能力による切断選抜との選抜差に関する比較——豚の閉鎖群育種の一事例に関する検討——. *日本養豚研究会誌*, **14**: 125-132. 1977.
 - 46) NISHIDA, A. and T. ABE, Effects of repeated selection on population mean, heritability and distribution of breeding value. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **51**: 485-494. 1980.
 - 47) NISHIDA, A. and T. ABE, Non-linear heritability and asymmetrical selection responses caused by skewed distribution of breeding value in selected population. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **51**: 495-500. 1980.
 - 48) NISHIDA, A. and T. HAYASHI, A verification of a method to estimate the effect of repeated selection. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **51**: 745-747. 1980.
 - 49) NISHIDA, A., T. HAYASHI and Y. NAGAMINE, A theoretical model to evaluate effect of repeated selection on genetic correlation. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **54**: 239-244. 1983.
 - 50) NISHIDA, A., A theoretical model to estimate effects of repeated selection in closed population. *Proc. Vth World Conf. Anim. Prod.*, **2**: 41-42. 1983.
 - 51) NISHIDA, A., T. HAYASHI and Y. NAGAMINE, A theoretical model to predict the effects of repeated index selection in a closed population. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **55**: 350-355. 1984.
 - 52) NISHIDA, A. and T. ABE, Theoretical prediction of long-term selection response. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, XII: 199-204. 1986.
 - 53) NISHIDA, A., K. MIURA and M. SATOH, A continuous distribution model to predict a long-term selection response taking the effects of reproduction into account. *Proc. XVIII World's Poultry Congress*, 323-324. 1988.
 - 54) NISHIDA, A., Y. NAGAMINE, K. MIURA and M. SATOH, A continuous distribution model to predict a long-term selection response taking the effect of reproduction into account. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **59**: 548-553. 1988.
 - 55) PATERSON, A.H., E.S. LANDER, J.D. HEWITT, S. PETERSON, S.E. LINCOLN and S.D. TANKSLEY, Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, **335**: 721-726. 1988.
 - 56) PIRCHNER, F., Finding genes affecting quantitative traits in domestic animals. *Proc. Second Int. Conf. Quant. Genet.*, 243-249. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA, 1988.
 - 57) ROBERTSON, A., Optimum group size in progeny testing and family selection. *Biometrics*, **13**: 442-450. 1957.
 - 58) ROBERTSON, A., Progeny testing dairy bulls at different management levels. *Anim. Prod.*, **2**: 141-152. 1960.
 - 59) ROBERTSON, A., A theory of limits in artificial selection. *Proc. Roy. Soc. London, B*, **153**: 234-249. 1960.
 - 60) ROBERTSON, A., Inbreeding in artificial selection programmes. *Genet. Res., Camb.*, **2**: 189-194. 1961.
 - 61) ROBERTSON, A., A mathematical model of the culling process in dairy cattle. *Anim. Prod.*, **8**: 95-108. 1966.
 - 62) ROBERTSON, A., A theory of limits in artificial selection with many linked loci. *Biomathematics Vol. 1. Mathematical topics in population genetics.* (KOJIMA, K. ed), 246-288. Springer-Verlag, Berlin. 1970.
 - 63) ROBERTSON, A., Some optimum problem in individual selection. *Theoretical Population Biology*, **1**: 120-127. 1970.

- 64) ROBERTSON, A., The non-linearity of offspring-parent regression. Proc. Int. Conf. Quant. Genet., 297-304. Iowa State Univ. Press., Ames, USA. 1977.
- 65) ROBERTSON, A., Artificial selection with a large number of linked loci. Proc. Int. Conf. Quant. Genet., 307-322. Iowa State Univ. Press., Ames, USA. 1977.
- 66) ROBERTSON, A., The effect of selection on the estimation of genetic parameters. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol., **94**: 131-135. 1977.
- 67) ROBERTSON, A., The contribution of computer studies to selection theory, Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals, 17-20. Commonwealth Agricultural Bureaux. Franham Royal, UK. 1980.
- 68) ROBERTSON, A., The analysis of long term selection experiments. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, **XII**: 141. 1986.
- 69) RÖNNINGEN, K. A method for the estimation of appropriate selection intensity from skewed distribution. Acta Agric. Scand., **26**: 82-86. 1976.
- 70) 佐藤正寛, 対数得点法による連鎖の検定. 農林研究計算センター報告, **A 24**: 1-30. 1988.
- 71) TAKEDA, H., A. NISHIDA and A. TAKEBE, A gene-assumed model to predict the long-term selection response taking account of the change in genetic properties from parents to offspring. Jpn. J. Zootech. Sci., **59**: 554-559. 1988.
- 72) YOUNG, S.S.Y., Computer simulation of directional selection in large populations. I. The programme, the additive and dominance models. Genetics, **53**: 189-205. 1966.
- 73) ZENG, Z.B. and W.G. HILL, The selection limit due to the conflict between truncation and stabilizing selection with mutation. Genetics, **114**: 1313-1328. 1986.