肉用牛の枝肉形質に関するクローン検定の検討

広 岡 博 之

龍谷大学経済学部, 京都市伏見区 612-8577

(1999. 7. 19 受付, 1999. 10. 21 受理)

要 約 肉用牛の枝肉形質に関するクローン産子を用いたクローン検定とそのクローン検定と後代検定を組み合わせた組み合わせ検定における相加的遺伝標準偏差単位年当たりの遺伝的改良量（以降、遺伝的改良量と呼ぶ）を比較し、またそれらの検定システムにおける最適なクローングループサイズを調べた。クローン検定では、クローンメンバーのうち1頭が候補個体として残され、他のクローンメンバーが検定に供される。一方、組み合わせ検定では、選抜の正確度を高める目的で、候補個体が、クローン検定後に後代検定に供され、そのクローン検定と後代検定の情報より選抜指数式によって選抜される。本研究では、比較はすべて、選抜された候補個体に対する検定個体の数の比で表される検定比（ K ）を一定とする制限の下で行った。クローン検定においては、検定比（ K ）の増加に伴って、遺伝的改良量（ ΔG ）と最適なクローングループサイズは増加した。組み合わせ検定でも、 K が大きくなるにつれて、最適なクローングループサイズは増加し、また後代のグループサイズの増加に伴って、遺伝的改良量は低下した。非相加的遺伝子効果が存在すると仮定されたとき、遺伝的改良量は低下し、最適なクローングループサイズは小さくなった。クローン検定システムにおいては、いずれの場合にも、現行のわが国の後代検定システムよりも高い遺伝的改良量が得られた。

日本畜産学会報, 71 (7) : J19-J25, 2000

肉用牛における枝肉形質に関する種雄牛の選抜は、枝肉形質が基本的に屠殺して解体してみなければ測定できない形質であるため、間接検定の一つである後代検定の記録をもとに選抜が行われている。その結果、後代検定では、後代の情報が得られるまで候補雄牛を待機させておく必要があり、検定が終了するまで5~6年を要し、世代間隔が長くなるという問題点が指摘されてきた。

近年、核移植クローン技術が開発され、1個の受精卵から多数のクローン産子（受精卵クローン）が作出できるようになってきた¹⁾。生産されたクローン産子のうち、1頭を候補個体として残し、残りのクローンメンバーを解体して、枝肉形質を調べるクローン検定が、従来の後代検定の代替として応用できると考えられる。クローン検定においては、クローンメンバーは、遺伝的に似かよいの度合いが高いと予想されるため、高い選抜の正確度が期待でき、さらに後代の記録が得られるまで候補雄牛を待機させておく必要がないので、世代間隔の短縮が期待できる。また、選抜の正確度を高める目的で、クローン検定で残された候補個体についてさらにその後代を検定し、クローンメンバーと後代の記録をもとに選抜指数

によって選抜を行う組み合わせ検定も考えられる。

そこで、本研究の目的は、クローン産子を用いたクローン検定とそのクローン検定と後代検定を組み合わせた組み合わせ検定における遺伝的改良量と最適な検定クローングループサイズや後代グループサイズを調べることである。

方 法

本研究では、クローン検定と、クローン検定と後代検定を組み合わせた組み合わせ検定の2つの検定システムを想定して、枝肉形質に関する候補雄牛の選抜を行うものと仮定した。クローン検定は、初期胚由来のクローンメンバーのうちの1頭を選抜候補個体として残し、他のメンバーを検定に供するものである。また、組み合わせ検定は、選抜の正確度をより高める目的で、候補個体について、従来の後代検定を併用するものである。

いずれの検定においても雄牛の選抜に関する年当たり遺伝的改良量は、

$$\Delta G = \frac{0.5ir\sigma_a}{L} \quad (1)$$

連絡者：広岡博之（fax : 075-643-8510, e-mail : hirooka@econ.ryukoku.ac.jp）

と求められる。ここで、 i は選抜強度、 r は選抜の正確度、 σ_a は相加的遺伝標準偏差、 L は世代間隔である。また、0.5 を乗しているのは雄サイドのみの選抜を考えているためである。

クローン検定における選抜の正確度は、

$$r_c = \sqrt{\frac{ch^2}{\{1+(c-1)H^2\}}} \quad (2)$$

と求められる⁷⁾。ここで c は検定されるクローングループサイズ（1 セットのクローングループのうち枝肉形質が測定されるクローン頭数）、 h^2 は狭義の遺伝率、 H^2 は広義の遺伝率（クローン内相関）である。式(2)において、 $c=1$ （1 頭のクローンだけから枝肉形質を測定するとき）のときには、 $r_c=h$ となり、個体選抜における選抜の正確度と一致する。

一方、組み合わせ検定では、候補個体のクローンメンバー（ $c-1$ 個体）の記録と候補個体の後代の記録を用いて、選抜指数式にもとづいて選抜するものと仮定した。その選抜指数式の表型分散共分散行列は、

$$P = \begin{pmatrix} \nu_{11} & \nu_{12} \\ \nu_{21} & \nu_{22} \end{pmatrix}$$

$$\text{ただし、} \nu_{11} = \frac{\{1+(c-1)H^2\}}{c},$$

$$\nu_{12} = \nu_{21} = 0.5h^2,$$

$$\nu_{22} = \frac{\{1+0.25(p-1)h^2\}}{p}$$

であり、また遺伝分散共分散行列ベクトルは

$$g' = (h^2 \quad 0.5h^2)$$

である。ここで、 p は候補クローン当たりの後代の数（後代グループサイズ）である。この組み合わせ検定における選抜の正確度は、

$$r_{p+c} = \sqrt{\frac{gb}{h}} \quad (3)$$

と求められる。ここで b は選抜指数式の係数ベクトルで

$$b = P^{-1}g \quad (4)$$

である。

式(1)における選抜強度は、サブルーチン SINTVI²⁾ を用いて選抜率（ q ）より推定した。本研究では、検定に供することのできるクローン個体数あるいは産子数の総数（ N ）が施設や経費によって制限されている場面を想定して、Robertson⁶⁾の方法に従って選抜率を求めた。すなわち、 S を選抜される種雄牛数とすると、クローン検定における選抜率は、

$$q_c = \frac{S}{(N/c)} = \frac{c}{K} \quad (5)$$

と求められる。ここで N/c はクローンセットの数で、候補個体数と等しい。また、 $K = \frac{N}{S}$ である（この K は検定比と呼ばれる⁶⁾）。一方、組み合わせ検定における選抜率は、

$$q_{c+p} = \frac{S}{(N/(c+p))} = \frac{c+p}{K} \quad (6)$$

と求められる。

表 1 は、本研究で仮定したパラメータの基準値と変更値を示したものである。世代間隔は、クローン検定では 3 年、組み合わせ検定では 5 年とした。各検定システムの評価は、相加的遺伝標準偏差単位年当たりの遺伝的改良量（ $\frac{\Delta G}{\sigma_a} = \frac{0.5ir}{L}$ ；以下、遺伝的改良量と呼ぶ）を比較することによって行った。

Table 1. Input parameters used for predicting genetic responses

Variable	Values		
Heritability (in the narrow sense) (h^2)	0.2	0.4	0.6
Heritability (in the broad sense) (H^2)	$=h^2$		$=1.4 \times h^2$
Testing ratio (K) ¹⁾	20	80	320
Generation interval (L)	Clone testing scheme	3	
	Combined testing scheme ²⁾	5	
Clone group size (c)		1 to 10	
Progeny group size (p)		1 to 10	

¹⁾ $K=N/S$; N =the number of tested animals, S =candidates selected.

²⁾ Clone testing scheme + progeny testing scheme.

結 果

図1は、遺伝率が0.4のときの、クローン検定における検定クローングループサイズと遺伝的改良量の関係を示したものである。選抜される候補クローン当たりの検定頭数（検定比： K ）が大きくなるに伴って、遺伝的改良量は向上し、また最適な検定クローングループサイズも増加した。このように検定クローングループサイズに最適な値が得られるのは、検定クローングループサイズの増加に伴って、選抜の正確度は向上するが、一定の K の下では、選抜率の増加とそれに伴う選抜強度の低下が生じ、さらにこれらの関係が非線形であるためと考えられる（式(5)参照）。表2は、本研究で考慮したさまざまな条件における最適検定クローン頭数を示したものであ

る。遺伝率が高いほど最適な検定クローングループサイズは小さく、また広義の遺伝率が狭義の遺伝率より大きい場合（すなわち非相加的遺伝効果が存在している場合）の方が、最適な検定クローングループサイズは小さかった。

図2は、遺伝率を0.4とした場合の、組み合わせ検定の検定クローングループサイズ、後代グループサイズと遺伝的改良量の関係を図示したものである。 K が大きくなるにつれて、最適な検定クローングループサイズは増加した。また、後代のグループサイズが大きくなるにつれて、遺伝的改良量はいずれの場合も低下した。広義の遺伝率が狭義の遺伝率より大きい場合（非相加的遺伝子効果が存在する場合）には、狭義の遺伝率と広義の遺伝率が等しい場合と比べて、遺伝的改良量は低く、最適な

Fig. 1. Genetic responses (genetic s.d. unit) with various clone group sizes in clone testing schemes ($H^2=h^2=0.4$).

Table 2. The optimum size of clone groups for maximizing genetic responses (genetic s.d. unit) in various situations

Testing ratio (K)	$h^2=$	$H^2=h^2$			$H^2=1.4 \times h^2$		
		0.2	0.4	0.6	0.2	0.4	0.6
20		3	2	1	2	1	1
80		5	3	2	4	2	1
320		8	4	2	6	3	1

H^2 : heritability in the broad sense.

h^2 : heritability in the narrow sense.

Fig. 2. Genetic responses (genetic s.d. unit) with various clone group sizes and progeny group sizes in combined testing schemes.

(a) $H^2=h^2=0.4$; $K=20$, (b) $H^2=h^2=0.4$; $K=80$, (c) $H^2=h^2=0.4$; $K=320$, (d) $h^2=0.4$; $H^2=1.4 \times h^2$; $K=20$
 (e) $h^2=0.4$; $H^2=1.4 \times h^2$; $K=80$, (f) $h^2=0.4$; $H^2=1.4 \times h^2$; $K=320$

検定クローングループサイズは小さかった。

表3は組み合わせ検定におけるさまざまな条件を仮定した時の最適な検定クローングループサイズを示したものである。図2ですでに示したように、検定比(K)が大きくなるにつれて、検定クローングループサイズは大きくなり、また、非相加的遺伝効果が存在する場合の方($H^2=1.4h^2$)が、最適検定クローングループサイズは小さかった。また、この表より、遺伝率が高いほど、最適検定クローングループサイズが小さくなることが示された。検定比が20の時、後代グループサイズが大きくなるに伴って、最適検定クローングループサイズは小さくなる傾向が認められたが、検定比が80では、いずれの場合にも後代グループサイズにかかわらず、最適検定クローンサイズは等しかった。このように、最適な検定クローンサイズは、遺伝率、検定比、非相加的遺伝効果の有無、

後代グループサイズなどの条件によって異なることが示唆された。

考 察

本研究の目的は、クローン産子を用いたクローン検定とクローン検定と後代検定を組み合わせた組み合わせ検定における遺伝的改良量と最適なクローングループサイズを調べることであった。

クローン検定でも組み合わせ検定でも、検定比(K)の値が大きいくほど、最適な検定クローングループサイズは大きかった(表2, 3, 図2)。このことは、検定の規模が大きいくほど、選抜強度が高まり、遺伝的改良量も大きくなるため、検定クローングループサイズを大きくする価値が高まったことによるものと考えられる。この結果は、後代検定において K を大きくすることによって最適

枝肉形質のクローン検定

Table 3. The optimum size of clone groups for maximizing genetic responses in various situations in the combined testing scheme

H^2	Testing ratio Progeny group size (p) $h^2 =$	$K=20$			$K=80$			$K=320$		
		0.2	0.4	0.6	0.2	0.4	0.6	0.2	0.4	0.6
$=h^2$	1	3	2	1	5	3	2	9	4	3
	2	3	2	1	5	3	2	9	5	3
	3	2	2	1	5	3	2	9	5	3
	4	2	2	1	5	3	2	9	5	3
	5	2	1	1	5	3	2	9	5	3
	6	2	1	1	5	3	2	9	5	3
	7	2	1	1	5	3	2	9	5	3
	8	2	1	1	5	3	2	9	5	3
	9	2	1	1	5	3	2	9	5	3
	10	2	1	1	5	3	2	9	5	3
$=1.4 \times h^2$	1	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	2	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	3	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	4	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	5	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	6	2	1	1	4	2	1	6	3	1
	7	1	1	1	4	2	1	6	3	1
	8	1	1	1	4	2	1	6	3	1
	9	1	1	1	4	2	1	6	3	1
	10	1	1	1	4	2	1	6	3	1

H^2 : heritability in the broad sense.

h^2 : heritability in the narrow sense.

な後代グループサイズが大きくなるとした Robertson の報告⁶⁾と一致している。

広義の遺伝率が狭義の遺伝率よりも大きい場合（非相加的遺伝効果が存在する場合）、両者が等しいとした場合と比べて、遺伝的改良量が低下し、最適なクローングループサイズの異なることが示された（表 2、表 3、図 2）。このような結果が得られるのは、通常、遺伝的改良量は、次代に伝達される相加的効果のみを対象に推定されるが、非相加的遺伝効果の存在が、クローンの相加的遺伝効果の予測の正確度を低下させるためと考えられる。なお、ここで注意すべき点は、クローンを用いる検定システムを評価する場合、広義の遺伝率（ H^2 ）は既知でなければならない点である。広義の遺伝率は、定義より表型分散に対する相加的遺伝分散、優性分散、エピスタシス分散、クローンメンバー共通の環境分散の和の比として求められる。このような広義の遺伝率は、双子や

クローンから得られたデータの分析によって推定することができるが、肉用牛の枝肉形質に関して広義の遺伝率が推定された例はなく、今後この方面の研究が必要であると推察される。

組み合わせ検定においては、いずれの条件でも、後代のグループサイズが大きいほど遺伝的改良量は低下した（図 2）。このことは、後代検定をクローン検定に組み合わせることは、むしろ改良量を低下させることを示唆している。このような結果が得られるのは、クローン検定だけでも高い遺伝的改良量を見込めるにもかかわらず、さらに後代検定を組み合わせることによって、一定の検定比を仮定した条件では、検定頭数の増加によって選抜強度が低下し、遺伝的改良量が低くなったためと推察される。また、広義の遺伝率が大きい場合には、クローン検定の効率性は低下し、後代検定の重要度が増してくるために、図 2 の左右の曲面に違いが生じたと考えられる。

ここで示した組み合わせ検定では、クローン検定の結果と後代検定の結果を同時に利用して選抜する局面を想定しているが、まずクローン検定で1次選抜を行い、次に残った個体について後代検定を行う検定システムも考えられる。このような検定方式は、特に非相加的遺伝分散が大きい場合に有効と推察され、今後の検討課題として重要であると考えられる。

このようなクローン産子を用いたシステムを評価する場合、現行の後代検定システムと比較することは肝要である。向井⁵⁾によると、後代検定を受検した候補雄牛のうち、後代を100頭以上残す種雄牛になるものは、検定候補牛のうちの約50%とされている。すなわち、わが国では肉用牛で最も重要とされている枝肉形質（特に脂肪交雑）に関する選抜割合は、0.5と非常に低いことがうかがえる。たとえば、後代検定における候補牛当たりの検定される後代の数を10頭と仮定すると、選抜される候補雄牛当たりの検定に供される牛の総数の比は、20と計算される（ $K=20$ ）。遺伝率を0.4、 K を20とした場合の後代検定の遺伝的改良量は、0.058と求められる。一方、この条件（ $h^2=0.4$ 、 $K=20$ ）におけるクローン検定の遺伝的改良量は、検定されるクロンのグループサイズを1頭としても（1頭を候補個体として残し、他の1頭を検定に供した場合）、遺伝的改良量は0.217となり、この結果、クローン検定の方が後代検定よりも約3.7倍まっさっていることになる。これら2つの検定システムの間におけるこのような大きな差は、クローン検定では検定されるクロンのグループサイズは小さくて選抜強度が大きくなり（この場合、後代検定の後代グループサイズは10頭であるのに対して、クローングループサイズは1頭）、さらに世代間隔がクローン検定の方が短縮できるために生じたものと考えられる。以上より、検定比を一定とした場合の遺伝的改良量の比較では、現行の後代検定より、クローン検定の方がかなり優れていることが示唆された。

しかしながら、選抜の正確度を比較すると上記の条件では、後代検定が0.73であるのに対して、クローン検定では0.63と低かった。このことより、検定クロングループサイズが1頭では、クローン検定は現行の後代検定より選抜の正確度が劣るため、たとえ遺伝的改良量が大きかったとしても、そのような候補雄牛が種雄牛として用いられる場合、農家によっては、敬遠されることもあると推察される。それゆえ、クローン検定の場合は、少なくとも検定クロングループのサイズを2頭以上にすることが現実的であると考えられる。組み合わせ検定と現行の後代検定を比較した場合、図2で示されている

ように、後代検定の遺伝的改良量の0.058を下回る遺伝的改良量しか得られない組み合わせ検定のケースがいくつか認められた。とくに、クローングループサイズと後代グループサイズの和が10より大きい時の組み合わせ検定の遺伝的改良量は、現行の後代検定を下回るケースがほとんどであった。

クローン牛を利用した選抜に関する理論的な検討は、すでに欧米においてはいくつか行われているが、それらの研究はいずれも、コマーシャル集団における利用を前提としたものであった^{3,4,7,8)}。しかしながら、本研究では、クローン牛を検定目的のみで利用することを考え、コマーシャルや繁殖目的での利用は考えなかった。クローン牛を繁殖目的で利用する場合、育種遺伝学的な見地からは、一般に近交度の上昇とそれに伴う遺伝的多様性の低下が問題視される。またコマーシャルとしてのクローン牛の利用については、クローン牛の牛肉が市場に流通した場合、現状では、消費者からの強い抵抗感や嫌悪感が予想される。それゆえ、当面は、クローンの利用は検定目的に限って利用することが妥当であると考えられる。また、検定目的での利用に関する限り、近交度の上昇の影響や世代を越えた選抜の効果について検討する必要はない。

さらに、本研究では、受精卵クローンのみを対象とし、最近注目を集めている体細胞クローン⁹⁾については検討しなかった。その理由として、体細胞クローンの利用は受精卵クローンと同様の選抜の正確度しか得られず、しかも世代間隔が長びくため、メリットが小さいと考えたためである。

結論として、本研究の結果、理論的にはクローン検定は、現行の後代検定と比べてかなり大きな遺伝的改良量が得られ、クローン技術は新しい育種システムを生み出す技術として大いに期待できるものと推察される。しかし、このような技術が現実の育種の現場に定着するためには、技術的な面、経費などの金銭的な面、あるいは消費者からのコンセンサスなど、まだまだクリアすべきハードルも多く、さらに幅広い視野からの検討が必要であろうと思われる。また、今後、クローン技術の安定性や要する費用など、本研究で考慮されていない要因も考慮して総合的に検討する必要があると考えられる。

謝 辞

本論文は、原稿の段階で京都産業大学工学部の野村哲郎博士からいくつかの有益なコメントをいただいた。記して感謝する。また、本研究の一部は、伊藤記念財団からの助成を受けて行ったものである。

文 献

- 1) Bondioli KR, Westhusin ME, Looney CR. Production of identical bovine offspring by nuclear transfer. *Theriogenology*, 33 : 165-174. 1990.
- 2) Brascamp EW. Methods on Economic Optimization of Animal Breeding Plans. Report B-134, Research Institute for Animal Husbandry, "Schoonoord", Zeist, Netherlands, 1978.
- 3) de Boer IJM, van Arendonk JAM. Genetic and clonal responses in closed dairy cattle nucleus schemes. *Animal Production*, 53 : 1-9. 1991.
- 4) Dematawewa CMB, Berger PJ. Break-even cost of cloning in genetic improvement of dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 81 : 1136-1147. 1998.
- 5) 向井文雄. 黒毛和種の産肉形質の選抜法ならびに遺伝的評価に関する研究. 日本畜産学会報, 65 : 890-905. 1994.
- 6) Robertson A. Optimum group size in progeny testing and family selection. *Biometrics*, 13 : 442-450. 1957.
- 7) Smith C. Cloning and genetic improvement of beef cattle. *Animal Production*, 49 : 49-62. 1989.
- 8) Teepker G, Smith C. Combining clonal response and genetic response in dairy cattle improvement. *Animal Production*, 49 : 163-169. 1989.
- 9) Wilmut I, Schnieke AE, McWhir J, King AJ, Campbell KHS. Viable offspring derived from fetal and adult mammalian cells. *Nature*, 385 : 810-813. 1997.

Evaluation of Testing Schemes with Clones for Carcass Traits in Beef Cattle

Hiroyuki HIROOKA

Faculty of Economics, Ryukoku University, Fushimi-ku, Kyoto-shi 612-8577, Japan

Corresponding : Hiroyuki HIROOKA (fax : +81 (0) 75-643-8510, e-mail : hirooka@econ.ryukoku.ac.jp)

The annual genetic responses per genetic standard deviation (genetic gains) for carcass traits in beef cattle were compared for clone testing schemes and combined testing schemes of clone testing schemes and progeny testing schemes, and the optimum sizes of the clone group (the number of members in a clone) for these schemes were investigated. In the clone testing scheme, a bull in clone members is left as a candidate and the remainders are slaughtered and their carcass traits are taken measurements. In the combined testing scheme, the candidate bulls are progeny tested after clone testing to improve selection accuracy and they are selected by the selection index based on information from measured clone members and progeny. All comparisons in this study were done under the constraint of the constant testing ratio, K , the ratio of the number of tested animals to the number of selected candidate bulls. In the clone scheme, the genetic gain and the optimum size of clone groups increased with increasing K . In the combined testing scheme, increasing K resulted in increased optimum group sizes of clones, and the genetic gain decreased with increasing the size of progeny groups. When non-additive genetic effects were assumed to be present, genetic gains were low and the optimum sizes of clone groups were small. In all cases, the higher genetic gains were obtained in clone testing schemes than in the conventional progeny testing scheme in Japan.

Animal Science Journal, 71 (7) J19-J25, 2000

Key words : Beef cattle, Clone, Carcass trait, Genetic gain