家蚕における F_2 集団の選抜指数

(附. ヘリタビリティおよび遺伝子相関)*

齋 尾 乾 二 郎**

1. 緒 言

選抜指数に関する理論は、ずいぶん以前からいくつか提出されているが、それを実際に作り、それを実場面に応用した例は案外少ない。特に家蚕においては皆無である。前に品種選抜に関する選抜指数を作った (1958) が、ここでは育種をしてゆく上に重要な F_2 集団の選抜に関する指数を作った。実際には F_2 集団の選抜はこのような指数によつて、劣悪個体を除去し、あとは無作意交配で F_3 に持つてゆくことが考えられる。いずれにせよこうした指数を実際に作り、実際に使うことによつて、いろいろの理論的欠陥を見出し、よりすぐれた理論を作つてゆくことが科学の方法であろう。そうして、これから述べることはそう言う方法への一助としたいのである。

2. 方 法

L. N. HAZEL (1943) の方法によつたが、多少異なつた点もあるし、後の説明にも便利であるから理論のあらましを述べておく。

いま、ある生物の高めようとする総合的形質の相加的遺伝価は、いくつかのより単純な形質の相加的遺伝価の一次結合であるとする。HAZEL の使つた記号によれば、

$$H = a_1 G_1 + a_2 G_2 + \cdots + a_n G_n$$

a_i は経済的価値その他によつてははじめから決定している。 G_i は個々の形質の相加的遺伝価で、 H は選抜の目的とする総合的形質のそれである。遺伝価は実際には不明であるから、表現価による選抜指数を I とし、選抜した部分の H の平均値を $\bar{H}$ とすれば、

$$\bar{H} = (\bar{I}) R_{IH} \sigma_H$$

$\bar{I}$ は I のもとの平均値と、選抜部分の平均値との差 (選抜差)、 R_{IH} は I と H との相関係数、 σ_H はもとの集団の H の標準偏差。したがつて、 $\bar{I}$ 、 σ_H は最初から与えられてあるものである。目的は $\bar{H}$ を最大にすることであるから、 R_{IH} を最大になるように I をきめればよいことになる。そこで I を次のように記すると

$$I = b_1 X_1 + b_2 X_2 + \cdots + b_n X_n$$

X_i は表現価、 b_i は R_{IH} を最大にするように選ばれた偏回帰係数となる。したがつて、選抜指数を作ると言うのはこの b_i を求めることである。そこで、

* 昭和 33 年 11 月 13 日受領

** 農林省蚕糸試験場

$$\beta_i = b_i \frac{\sigma_{X_i}}{\sigma_H}$$

とし (ここで σ_{X_i} は表現型標準偏差)、なお $r_{X_i X_j}$ を X_i と X_j の相関係数、 $r_{X_i H}$ を X_i と H との相関係数とすれば

$$\begin{pmatrix} 1 & r_{X_1 X_2} & \cdots & r_{X_1 X_n} \\ r_{X_1 X_2} & 1 & \cdots & r_{X_2 X_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ r_{X_1 X_n} & r_{X_2 X_n} & \cdots & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \\ \vdots \\ \beta_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_{X_1 H} \\ r_{X_2 H} \\ \vdots \\ r_{X_n H} \end{pmatrix}$$

この式を簡単に、マトリックスおよびベクトルを一つの文字にして、

$$R\mathfrak{B} = \mathfrak{r}$$

と書くことにする。この式から $\mathfrak{B}$ を求めるには、 R と言うマトリックスは簡単に出来るから $\mathfrak{r}$ がわかりさえすればよいことになる。そこで、

$$d_i = a_i \frac{\sigma_{G_i}}{\sigma_H}$$

とし (ここで σ_{G_i} は相加的遺伝標準偏差)、 $r_{G_i X_i}$ を G_i と X_i の相関係数、 $r_{G_i G_j}$ を相加的遺伝相関とすれば、S. WRIGHT (1921) の径路係数の理論から、

$$r_{X_i H} = r_{G_i X_i} \{d_1 r_{G_1 G_i} + \cdots + d_n r_{G_n G_i}\}$$

ここで問題になるのは、 $r_{G_i X_i}$ と $r_{G_i G_j}$ である。ところで、 $r_{G_i X_i}$ はいわゆるヘリタビリティの平方根であり、 $r_{G_i G_j}$ は遺伝子相関である。したがつて、ヘリタビリティと遺伝子相関をどのようにして求めるかが問題になってくる。

ヘリタビリティはここでは K. MATHER (1949) の D, H, E 方法すなわちここで問題にしている集団とは F_2 集団であるから、 F_2 のヘリタビリティ

$$\frac{2V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})}{V_{F_2}}$$

によつて求めた。ここで B_1, B_2 はそれぞれ母および父への戻し交雑の集団で V をつけたのは勿論その集団の分散の意味である。

遺伝子相関は、HAZEL によると

$$r_{X_i X_j} = g_i g_j r_{G_i G_j} + e_i e_j r_{E_i E_j}$$

を $r_{G_i G_j}$ に関する連立方程式として求めることになつてゐる。ここで、 $r_{X_i X_j}$ は X_i と X_j との相関係数、いわゆる表現型相関、 E_i は $X_i = G_i + E_i$ としたときの E_i で、 $r_{E_i E_j}$ は E_i と E_j との相関係数、いわゆる環境相関である。又、 X_i, E_i の標準偏差を $\sigma_{X_i}, \sigma_{E_i}$ とすると、 g_i は

ヘリタビリティの平方根, e_i は $\frac{\sigma E_i}{\sigma X_i}$ である。しかしこの方程式は $r_{G_i G_j}$ と $r_{E_i E_j}$ が未知数であるから、もつと他に関係式がなければこれだけでは $r_{G_i G_j}$ を求めることは出来ない。したがって、ここでは $r_{G_i G_j}$ は別の求め方をした。それについてややくわしく述べる。

Table 1. Genotype-effects for characters A and B

character \ genotype	$G_i G_i$	$G_i g_i$	$g_i g_i$
A	$i d_a$	$i h_a$	$-i d_a$
B	$i d_b$	$i h_b$	$-i d_b$

2つの量的形質 A, B に関与する対立遺伝子全部を考え $G_1 g_1, G_2 g_2, \dots, G_n g_n$ とする。ここに G_i と g_i は互に対立である。それぞれ遺伝子型の量的表現は第1表のようにするすことにする。そして次のように表わすと、

$$D_a = \sum_i i d_a^2 \quad H_a = \sum_i i h_a^2 \quad E_a \text{ 環境分散}$$

$$D_b = \sum_i i d_b^2 \quad H_b = \sum_i i h_b^2 \quad E_b \quad "$$

たとえば, F_2 における分散は MATHER により

$$A \text{ では } \frac{1}{2} D_a + \frac{1}{4} H_a + E_a$$

$$B \text{ では } \frac{1}{2} D_b + \frac{1}{4} H_b + E_b$$

次に, F_2 における A と B との共分散がどのようにあらわされるかを考えてみよう。遺伝子 G_i, g_i に関して, $\frac{1}{4} G_i G_i, \frac{1}{2} G_i g_i, \frac{1}{4} g_i g_i$ の割合に存在するから A の平均値は $\frac{1}{2} i h_a$, B の平均値は $\frac{1}{2} i h_b$ で, 共分散は,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} i d_a i d_b + \frac{1}{2} i h_a i h_b - \frac{1}{2} i h_a \frac{1}{2} i h_b \\ & = \frac{1}{2} i d_a i d_b + \frac{1}{4} i h_a i h_b \end{aligned}$$

そこで, $D_{ab} = \sum_i i d_a i d_b$, $H_{ab} = \sum_i i h_a i h_b$, 環境および non-alleric な交互作用の効果を E_{ab} とし, 形質 A, B に関与するすべての遺伝子について総合すると,

$$\text{Cov } F_2(A, B) = \frac{1}{2} D_{ab} + \frac{1}{4} H_{ab} + E_{ab}$$

したがって,

$$r_{ab} = \frac{D_{ab}}{\sqrt{D_a D_b}}$$

が遺伝子相関である。ところで D_{ab} の推定方法であるが, ヘリタビリティを求めるとき D_a や D_b を求めるのと同様に, 戻し交雑と F_2 集団を使うことが一応考えられる。そして, ここでもそのようにして求めたが, この場合, やはり D_a, D_b と同様に, これらすべての集団における E_{ab} が等しいと言う仮定を設けていることを忘れて

はならない。特に non-alleric な交互作用の効果を考慮すれば, この E_{ab} (E_a や E_b においても同様) は各集団において等しいはずはないからである。しかし, その反面, そう大きな差のあるものではないだろうことも予想出来る。いずれにしても, ここではこのようなことを考慮にいれないことにする。ここで念のためつけ加えておくと, D_{ab} と言うのはこうした遺伝子交互作用をすべて除いた効果, 純粋に相加的な, 絶対に切りはなすことの出来ない効果, すなわち形質 A, B に関する多面発現的な効果のみに関与したものである。

このようにして, $r_{G_i X_i}$ と $r_{G_i G_j}$ を求めて代入すれば, $r_{X_i H}$ すなわち r がわかり, それを入れて方程式を解けば β_i がわかる。したがって b_i もすぐ求められる。すなわち

$$\begin{pmatrix} b_1 \\ \vdots \\ b_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1/\sigma_{X_1} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & 1/\sigma_{X_n} \end{pmatrix} R^{-1} \begin{pmatrix} r_{G_1 X_1} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & r_{G_n X_n} \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 1 & r_{G_1 G_2} & \dots & r_{G_1 G_n} \\ r_{G_1 G_2} & 1 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ r_{G_1 G_n} & & & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \sigma_{G_1} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \sigma_{G_n} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_1 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix}$$

ここで

$$\begin{pmatrix} a_1 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix} = a \quad \begin{pmatrix} b_1 \\ \vdots \\ b_n \end{pmatrix} = b$$

として, 他のマトリックスの積全体を P と記すことにすると,

$$b = Pa$$

によつて求められるということになる。

3. 材 料

品種 日122×黒縞の F_2 および両親への戻し交雑, 戻し交雑は親母体と F_1 母体とを作り, 両者を平均して用いた。

掃立 1956 年 8 月 30 日

蚕糸試験場日野桑園第6蚕室

形質 繭糸長, 繭糸量, 繭幅を用いた。この調査個体数, 平均および分散等を第2表にかかげておく。

4. 結 果

繭糸長 (m^*) を形質1, 繭糸量 (cg^*) を形質2, 繭幅 (mm^*) を形質3とすることにす。まず問題は a_i をきめることであるが, このよい品種とは何かとすることをきめること自体家蚕においては大きな問題で, ここではこれにふれないことにす。さて, 指数を求めるにはヘリタビリティおよび遺伝子相関が必要であることを前

* かつこ内はその形質を測定した単位

Table 2. Values of mean and variance

character	sex	group size		length of cocoon filament				weight of cocoon filament				width of cocoon			
		♀	♂	♀		♂		♀		♂		♀		♂	
				mean	variance	m.	v.	m.	v.	m.	v.	m.	v.	m.	v.
* (N·K)	(N·K)	101	99	606.0	8028.86	626.6	9117.36	16.8	8.96	14.8	7.03	169.5	79.87	165.9	97.57
(N·K)	N	92	68	617.8	5204.45	640.1	7080.43	18.4	4.92	16.8	7.33	170.1	75.05	164.5	70.06
(N·K)	K	48	32	632.3	6734.94	650.7	5830.16	17.7	7.64	16.6	5.71	178.0	100.74	170.9	43.13
N	(N·K)	89	71	647.2	8479.55	651.7	8570.91	18.7	8.59	17.4	7.56	169.7	67.47	165.5	64.94
K	(N·K)	93	67	598.2	4958.84	625.0	6433.86	17.1	6.26	16.3	3.86	171.3	64.43	167.6	73.82

* N=Niti 122

* K=Kurosima (Stripe)

Table 3. Values of heritability and genic correlation

a. Heritability

character	♀	♂
length of cocoon filament	0.420	0.469
weight of cocoon filament	0.465	0.260
width of cocoon	0.073	0.709

b. Genic correlation

pair of characters	♀	♂
l. of c. f. × w. of c. f.	0.992	0.803
l. of c. f. × width of c.	0.586	-0.203
w. of c. f. × width of c.	0.460	0.343

 Table 4. Matrix $P \times \alpha$

♀	$\begin{pmatrix} 0.21730 & 0.00746 & 0.00639 \\ 8.20604 & 0.31153 & -0.00195 \\ 0.42610 & -0.00160 & 0.11864 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \end{pmatrix}$
♂	$\begin{pmatrix} 0.65531 & 0.00963 & -0.02653 \\ -8.40656 & -0.13613 & -0.02405 \\ -1.57078 & 0.03415 & 0.75963 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \end{pmatrix}$

に述べたがこれを第3表にかかげておく。この数値を使つて b_i を算出すると、 a_i を文字のままにしておけば第4表のマトリックス P 以上に具体的にはならない。今かりに

$$\alpha = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

とすると、雌では

$$I = 22X_1 + 852X_2 + 42X_3$$

雄では

$$I = 66X_1 - 854X_2 - 154X_3$$

となる。これは b_i の値を100倍してある。

5. 討 議

まずヘリタビリティからみてみよう。繭糸長、繭糸量については大して変つた価は出来てないが、繭幅は雌雄で非常に差のあることに気がつく。すなわち雌がひくく、雄が高いのであるが、これは前に、雄では繭形と言う形質は、繭重その他に関係なくわりあいにくずれない形質であるのに対し、雌では、くずれ易いと言うことを述べたことがあるが(1958)このことを更に裏付けているわけである。遺伝子相関では、繭糸長と繭糸量との相関の高いことは十分にうなずけることである。言い換えれば、織度の変化し得るはんいは限界があるということである。繭糸長と繭幅で雄にマイナスの相関の出ているのは注意すべきことである。前に算出したこの遺伝相関は0.673となつてゐるが、この相関は genotypic correlation であり、ここにマイナスとなつた相関は genic cor. である。

選抜指数については特別に言うことはないが、F₂集団において実際にこれを使う場合には、雌雄各々から、この指数によつて劣悪個体を除いて、あとは無作意交配でF₃へもつてゆくことが考えられる。そして又、選抜の際形質として繭糸量、繭糸長を用いることは、いちいち、生繰を行わなければならないから、選抜に非常に手間がかかる。しかし、ここではこの形質に関するデータがあつたから用いたまでのことで、実際にどの形質を使うかと言うことは、 α のきめ方などにも関連して別の問題である。

6. 摘 要

L. N. HAZEL (1943) の方法によつて家蚕の3形質、繭糸長 (m, G_1, X_1), 繭糸量 (cg, G_2, X_2), 繭幅 ($1/10mm, G_3, X_3$) に関する F₂ 集団の選抜指数を作り、それに付随して、ヘリタビリティおよび遺伝子相関を求めた。ヘリタビリティや遺伝子相関は F₂ 集団と戻し交雑から求め、その価は第3表にある。選抜指数はかつこ内の単

位を用い、 G_i は相加的遺伝価で、 X_i は表現価であるが、育種目標を一応 $H=G_1+G_2$ とすれば

$$\text{雌で} \quad I=22X_1+852X_2+42X_3$$

$$\text{雄で} \quad I=66X_1-854X_2-154X_3$$

となり、実際にはこれによつて、 F_2 集団の劣悪個体を除き、あとは無作意交配で F_3 へもつてゆけばよいと思う。なおここに用いた3形質は特別に意味があるわけではなく、育種目標が何であるかと言うことは別の問題である。

文 献

- 1) HAZEL, L.N. (1943) : The genetic basis for constructing selection indexes. Gen. 28, 476~490.
- 2) MATHER, K. (1949) : Biometrical genetics, Methuen London
- 3) SAÏO, K. (斎尾乾二郎) (1958) : 家蚕の量的形質間の遺伝および環境相関と系統又は品種選抜における選抜指数, 蚕糸研究 25 (4) 27~35.
- 4) WRIGHT, S. (1921) : Correlation and causation. J. Agr. Res., 20 : 557~85.

The selection index of F_2 population on Silkworm (App. Heritability and genetic correlations)

Kenziro SAÏO

(National Sericultural Exp. Station)

Résumé

Through the methods of S.N. HAZEL (1943), I made the selection index of F_2 population on three characters, length of cocoon filament (m, X_1), weight of cocoon filament (cg, X_2) and width of cocoon (1/10mm, X_3), of silkworms. Also I calculated heritabilities and genic correlation by the way. Heritabilities and genic correlations were gained by means of F_2 population and back-cross populations and their values are given in table 3. The selection index with three characters represented by units in brackets will be given as

$$\text{female} \quad I=22X_1+852X_2+42X_3$$

$$\text{male} \quad I=66X_1-854X_2-154X_3$$

if breeding purpose is $H=G_1+G_2$ where X_2 is a phenotypic value, G_i is a additive genic value and H is the genic value of their composite characters. In the real case, I think that we can carry F_2 to F_3 by random mating, after excluding inferior individuals of F_2 population by these indexes. Besides, these three characters are not meaningful particularly, and what is breeding purpose, is another problem.

永年作物育種に関する資料

II. 果樹の育種に関する資料 (i)

果樹育種の問題点

果樹の育種は多くの困難性を持つている。長年月を要する。2. 能率が上らない。面積を要する。育種研究の歴史が浅い。等である。この困難を克服する主な対策として育種年限の短縮と突然変異の誘起を上げてみたい。この2問題の含む内容は (1) 育種年限の短縮 (a) 育種年限 i) 結果期迄の年限→成育及び開花促進 ii) 特性検定に要する年限→早期検定 iii) 地域特性に要する年限→育種体制の確立 (b) 育種能率の促進→計画的育種の基礎確立, i) 遺伝性の解明 ii) 交雑実生の識別, (2) 突然変異の誘起, (a) 倍数体育種法 (b) 放射線照射である。

1. 育種年限の短縮

現在果樹の育種は農業技術研究所, 地域農試園芸部と特定県農試によつて遂行されている。育種方法は殆んど交雑育種法を用いており, 今後とも変りないと思わ

れるので, 実生が結果年令に達するには3~数年を要し, 更に形質, 収量, 樹勢, 耐病虫性等の検定を経て世に出る迄には, 桃でも最少15年を要する。この様に果樹の育種は長年月を要するので1年でも育種年限を短縮することが必要である。

成育及び催花促進 この為に先ず研究され実用化されているのが高接法で, 育種年限を短縮するのみでなく面積, 経費の節減にも貢献している。果樹の胚培養法も目覚しい進歩をとげ, 既に完熟前の胚培養にも桃, 桜桃, リンゴ, 梨, 杏で成功している。わが国では除核播種法が研究され桃の育種には大いに利用されている。今後早生核果樹の育種や遠隔種間交雑育種法等への応用を考える時, 幼胚育苗の研究を進めるべきである。Phytotron処理による催花促進は成功を報じたものもあるが, 最近オランダでは却つて2年間に3~4回の周期を与えたものゝ催花が抑制されている。胚培養法は柑橘の胚分離育苗に利用されて好成績を得ている。