豚において無作為選抜が離乳頭数の育種価に及ぼす影響

佐 藤 正 寛

(独)農業生物資源研究所, つくば市, 305-8602

(2005 年 12 月 26 日受付, 2006 年 3 月 14 日受理)

要 約 繁殖能力が選抜対象形質でないとき, 世代の更新が離乳頭数の遺伝的能力に及ぼす影響について検討した。まず, 異なる平均離乳頭数下で, 理論的に離乳頭数の期待選抜差を導いた。次に, モンテカルロ法によるコンピュータシミュレーションによって, 繁殖集団のサイズ, 集団の平均離乳頭数, 一腹から選抜される雌の最大頭数を変えて無作為選抜を 10 世代繰り返し, 最終世代における育種価の平均を算出した。平均離乳頭数が少ないほど, また一腹から選抜される雌の最大頭数が多いほど選抜差の期待値は大きくなった。コンピュータシミュレーションによる最終世代の累積選抜反応も, 平均離乳頭数や一腹あたり雌の最大選抜頭数に関し, 選抜差の期待値と同様の結果が得られた。また, 繁殖集団のサイズが小さいほど, 離乳頭数の遺伝的改良量は大きくなる傾向にあった。平均離乳頭数が 4 頭の場合, 離乳頭数は 10 世代で約 0.5 頭改良された。以上の結果から, 無作為選抜においても離乳頭数は正の方向に選抜を受けていることが示された。

緒 言

産子数や離乳頭数などの繁殖形質は, 一般に発育形質や産肉形質との遺伝相関が低い傾向にある¹⁻³⁾。また, 近交度の上昇を抑制するため, 一腹から選抜される頭数には上限を設けることが多い。そのため, 繁殖能力以外の形質が選抜対象のとき, 繁殖形質に対する選抜は無作為であるとみなすことができる。しかし, 一腹の離乳頭数が少ない場合, 当該腹から種豚が選抜される可能性は, それが多い場合よりも小さくなる。したがって, 繁殖形質が直接選抜を受けていなくても, 離乳頭数には間接的に選抜差の生じることがあると考えられる。このような理由から, 一腹から選抜される頭数や集団の大きさが離乳頭数の遺伝的能力に影響を及ぼしている可能性も否定できない。

本研究は, 産子数や離乳頭数などの繁殖能力が選抜対象形質でないとき, 理論的に離乳頭数の期

待選抜差を導くとともに, コンピュータシミュレーションによって世代の更新が離乳頭数の遺伝的能力に及ぼす影響について検討した。

方 法

出産した雌において, その腹の離乳頭数が平均 μ , 分散 σ^2 の正規分布に従うと仮定する。ただし, 離乳頭数は 0 以上の整数であるため, 小数点第 1 位で四捨五入し, 0 未満の場合は離乳頭数を 0 とみなす。このとき, 離乳頭数が n となる確率 $P(n)$ は,

$$P(n) = \int_{n-0.5}^{n+0.5} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left[-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right] dx \quad (1 \leq n)$$

$$= \int_{-\infty}^{0.5} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left[-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right] dx \quad (n=0)$$

となる。雄と雌が離乳する確率はともに 0.5 であると仮定すれば, 一腹から選抜される雄の頭数の上

Genetic Improvement of Litter Size at Weaning in Swine Selected at Random

Masahiro SATOH

National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba-shi 305-8602, Japan

限(最大頭数)を m_1 とすると, 離乳頭数 n の腹から選抜される雄の頭数の期待値 $E(x_1 | n, m_1)$ は,

$$E(x_1 | n, m_1) = \sum_{k=0}^{m_1} k \cdot {}_nC_k (1/2)^n + \sum_{k=m_1+1}^n m_1 \cdot {}_nC_k (1/2)^n$$

で表される。ただし, ${}_nC_r = n! / [r! (n-r)!]$ である。一腹から選抜される雌の最大頭数を m_2 としたとき, 離乳頭数 n の腹から選抜される雌の頭数の期待値 $E(x_2 | n, m_2)$ も同様に求めることができる。したがって, 交配に供した 1 頭の雌の腹から離乳する雌子の期待頭数 $E(x_2 | m_2)$ は,

$$E(x_2 | m_2) = R \sum_{k=0}^{\infty} [P(k) \cdot E(x_2 | k, m_2)]$$

となる。ただし, R は交配に供した雌が出産する割合である。このとき, $E(x_2 | m_2) < 1$ であれば, 1 回の繁殖で集団の大きさを維持できるだけの雌の数が平均的に得られないことを意味する。一腹から選抜される雄と雌の最大頭数を m_1 および m_2 とすれば, 離乳した子を受作為に選抜したときの離乳頭数における選抜差の期待値 $E(d)$ は,

$$E(d) = R \left\{ \sum_{k=0}^{\infty} [k \cdot P(k) \cdot E(x_1 | k, m_1)] / E(x_1 | m_1) + \sum_{k=0}^{\infty} [k \cdot P(k) \cdot E(x_2 | k, m_2)] / E(x_2 | m_2) \right\} / 2 - \mu \quad (1)$$

で表される。式(1)により, $\mu = 4, 5, \dots, 9$, $\sigma^2 = 2.85$, $m_1 = 1$, $m_2 = 2, 3, 4, 5$ として, 選抜差の期待値を算出した(ただし, σ^2 は AVALOS と SMITH⁴⁾ から引用)。

次に, 無作為選抜による離乳頭数の育種価の変化を調べるため, 世代重複のない 10 世代の繰り返し無作為選抜をモンテカルロ法によるコンピュータシミュレーションにより実施した。育種価は無限遺伝子座モデルにより発生させた⁵⁾。すなわち, i 番目の個体の離乳頭数 y_i は,

$$y_i = g_i + e_i = (g_{si} + g_{di}) / 2 + [1/2 - (F_{si} + F_{di}) / 4]^{1/2} \sigma_g \cdot \varepsilon_i + e_i$$

によって発生させた。ここで, g_i と e_i は i 番目の個体の育種価および無作為環境効果, g_{si} , g_{di} は i 番目の個体の雄親および雌親の育種価, F_{si} と F_{di} は i 番目の個体の雄親および雌親の近交係数, σ_g

は相加的遺伝標準偏差, ε_i は標準正規分布に従う乱数である。離乳頭数の平均と分散および一腹から選抜される雄と雌の最大頭数は, 選抜差の期待値を算出したものと同様の値を用いた。また, R は 0.85, 離乳頭数の遺伝率は 0.1, 繁殖集団のサイズは雄 6 頭雌 30 頭, 雄 8 頭雌 40 頭, 雄 10 頭雌 50 頭の 3 通りとした。繁殖集団のサイズ, 平均離乳頭数 (4~9 頭), 一腹から選抜される雌の最大頭数 (2~5 頭) の条件下でそれぞれ 10,000 反復のシミュレーションを実施し, 第 10 世代(最終世代)における育種価の平均を算出した。最終世代の平均育種価は, 繁殖集団のサイズ, 平均離乳頭数, 一腹から選抜される雌の最大頭数を主要因とした 2 要因間交互作用効果を含む 3 元配置の統計モデルにより最小二乗分散分析を行い, 効果間の検定には Tukey の方法を用いた。

結果および考察

式(1)によって算出した無作為選抜による離乳頭数の期待選抜差を表 1 に示した。平均離乳頭数が少ないほど, また一腹から選抜される雌の最大頭数が多いほど選抜差の期待値は大きくなった。離乳頭数が極端に少ない場合, 性比に偏りの生じる割合が高くなるため, いずれかの性で選ばれるべき後継豚が存在せず, 結果として片性しか次世代に寄与しないことになる。また, 一腹から選抜される雌の最大頭数が多い場合, 離乳頭数の多い

表 1. 異なる条件下における離乳頭数の選抜差の期待値

Table 1. Expectation of selection differentials for litter size at weaning

Mean litter size at weaning	Maximum number of females per litter for breeding stock			
	2	3	4	5
4	1.063	1.189	1.278	1.332
5	0.740	0.863	0.959	1.022
6	0.495	0.609	0.706	0.778
7	0.318	0.418	0.513	0.589
8	0.197	0.281	0.368	0.445
9	0.118	0.185	0.261	0.336

腹は少ない腹に比べ、後継豚の選抜される確率が高くなる。このような理由から、平均離乳頭数が少ない場合や一腹から選抜される雌の最大頭数が多い場合、より大きな選抜差が生じる。また、平均離乳頭数が多く、一腹から選抜される雌の最大頭数が少ない場合でも、僅かながら正の選抜差が期待された。したがって、繁殖能力が選抜形質でなくても、離乳頭数は常に間接的な選抜を受けていると考えられる。そこで、長期的に選抜を繰り返した場合の離乳頭数における育種価の変化を調べるため、コンピュータシミュレーションによる数値実験を行った。

コンピュータシミュレーションによって無作為に 10 世代選抜したときの離乳頭数における累積反応の分散分析表を表 2 に示した。すべての主要因および 2 要因間の交互作用効果において、F 値には有意差が認められた。主要因効果の F 値は交互作用効果のそれよりも大きく、平均離乳頭数の F 値は他の F 値に比べて特に大きな値となった。

集団の平均離乳頭数と一腹から選抜される雌の最大頭数との組み合わせにおける第 10 世代の離乳頭数の累積反応を表 3 に示した。式 (1) で求めた離乳頭数の期待選抜差と同様、平均離乳頭数が少ないほど、また一腹から選抜される雌の最大頭数が多いほど累積反応は大きくなった。平均離乳頭数が 4 頭の場合、離乳頭数は 10 世代で約 0.5 頭改良された。また、平均離乳頭数が多い場合でも、

離乳頭数を増加させる方向に選抜されることが示された。

異なる繁殖集団のサイズと一腹から選抜される雌の最大頭数との組み合わせにおける第 10 世代の離乳頭数の累積反応を表 4 に示した。繁殖集団のサイズが小さいほど、離乳頭数の累積反応は大

表 3. 平均離乳頭数が異なる場合の 10 世代の無作為選抜後における離乳頭数の累積反応

Table 3. Cumulative responses of litter size at weaning after 10 generations of random selection with different mean litter size at weaning

Mean litter size at weaning	Maximum number of females per litter			
	2	3	4	5
4	0.464	0.510	0.521	0.531
5	0.344	0.356	0.376	0.391
6	0.217	0.231	0.254	0.270
7	0.139	0.141	0.161	0.171
8	0.078	0.086	0.095	0.094
9	0.032	0.040	0.043	0.053

Difference among values for the same factor (DAV) > 0.014 : $P < 0.05$; DAV > 0.16 : $P < 0.01$.

表 2. 無作為選抜による離乳頭数の累積反応における分散分析表

Table 2. Analysis of variance for cumulative response to random selection for litter size at weaning

Source	Degree of freedom	Mean squares	F-value
Mean litter size at weaning (MLSW)	5	3755.6	15671.9***
Population size (PS)	2	323.9	1351.7***
Maximum number of females per litter (MNFL)	3	52.8	220.3***
Interaction MLSW × PS	10	0.9	3.7***
MLSW × MNFL	15	2.9	12.2***
PS × MNFL	6	2.7	11.2***
Remainder	719958	0.2	

***designates $P < 0.001$.

表 4. 繁殖集団の大きさが異なる場合の 10 世代の無作為選抜後における離乳頭数の累積反応

Table 4. Cumulative responses of litter size at weaning after 10 generations of random selection with different population size

Population size	Maximum number of females per litter			
	2	3	4	5
6 males 30 females	0.258	0.260	0.277	0.294
8 males 40 females	0.203	0.221	0.240	0.251
10 males 50 females	0.177	0.201	0.208	0.211

Difference among values for the same factor (DAV)
 >0.009 : $P<0.05$; $DAV>0.011$: $P<0.01$.

きくなる傾向にあった。集団のサイズが小さい場合はそれが大きい場合に比べ、選抜差が小さくなるとともに、近交度が増すことによる遺伝分散の減少により、選抜反応は一般に小さくなると考えられる。しかし、本研究では、集団のサイズが小さいほど選抜差が大きくなる傾向が示された。この理由は次のように考えられる。中心極限定理から、集団のサイズが小さいほど、離乳頭数における集団平均の分散は大きくなる。したがって、繰り返し選抜を行う場合、各世代における集団平均のばらつきは集団のサイズが小さいほど大きくなる。たとえば集団の平均離乳頭数が 6 で、一腹から選抜される雌の最大頭数が 2 頭のとき、シミュレーションによる集団平均が 2 世代続けて 6 頭の場合の選抜差はともに 0.495 となる (図 1)。一方、最初の世代の集団平均が 5 頭で次の世代のそれが 7 頭の場合の選抜差はそれぞれ 0.740 および 0.318 となり、2 世代分の選抜差の平均は 0.529 となる。2 世代の集団平均が 4 頭と 8 頭の場合、選抜差の平均は 0.630 とさらに大きくなる。したがって、集団平均が一定であっても、集団平均のばらつきが大きいほど選抜差は大きくなる。図 1 から、平均離乳頭数を横軸にしたときの選抜差は下に凸の曲線で表されるため、平均離乳頭数のばらつきが大きくなると、それぞれの選抜差の平均はより大きくなることわかる。このように、集団のサイ

ズが小さいほど離乳頭数における集団平均の分散が大きくなり、その結果選抜差が大きくなるため、離乳頭数の累積反応は大きくなると考えられる。

豚の系統造成では、ランドレース種や大ヨークシャー種の雌系品種における平均離乳頭数は 6〜10 頭であるのに対し、パークシャー種、デュロック種、合成系統の離乳頭数は雌系品種よりも平均的に 1〜2 頭少ない⁶⁻⁸⁾。また、ミニブタでは平均産子数が 5 頭以下の系統も少なくない^{9,10)}。本研究結果から、産子数や離乳頭数などの繁殖形質を直接選抜しなくても、集団の平均離乳頭数が少ない場合には、離乳頭数に選抜差の生じることが明らかとなった。また、繁殖集団のサイズが小さい場合や一腹から選抜される雌の最大頭数が多い場合にも、離乳頭数は選抜を受けることが明らかとなった。このことは、モンテカルロ法によるコンピュータシミュレーションによって繁殖形質を選抜し、離乳頭数の選抜反応を推定するとき、無作為選抜による離乳頭数の間接的な反応をコントロールとして調べる必要性を示している。また、離乳頭数に対する近交度の上昇による影響をその表型価から判断した場合、離乳頭数が間接的に選抜を受けているため、近交度の影響が過小評価される可能性が高い。したがって、離乳頭数に対する近交度の影響は、BLUP 法により世代ごとの推

図 1. 一腹あたり雌の最大育成頭数が 2 のときの平均離乳頭数と選抜差の関係。2 世代分の選抜差の平均は平均離乳頭数のばらつきが大きいほど増加する。

Fig. 1. Relationship between mean litter size at weaning and selection differential when maximum number of females per litter for breeding stock is two. Mean of selection differential of two generations increases with variation of mean litter size at weaning.

定育種価の平均を算出し¹¹⁾、遺伝的趨勢によって判断すべきである。さらに、離乳頭数と産子数や離乳時一腹体重における遺伝相関の推定値が非常に高いことから^{3,12,13)}、離乳頭数以外の繁殖形質に対しても、僅かながら選抜差の生じる可能性のあることが示唆された。

謝 辞

本研究の一部は「先端技術を活用した農林水産研究高度化事業」によって行われた。

文 献

- 1) DUCOS, A. and J.P. BIDANEL : Genetic correlations between production and reproductive traits measured on the farm, in the Large White and French Landrace pig breeds. *J. Anim. Breed. Genet.*, **113**, 493-504, 1996.
- 2) HOLL, J.W. and O.W. ROBISON : Results from nine generations of selection for increased litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, **81**, 624-629, 2003.
- 3) SERENIUS, T., M.-L. SEVÖN-AIMONEN, A. KAUSE, E.A. MÄNTYSAARI and A. MÄKITANILA : Selection potential different prolificacy traits in the Finnish Landrace and Large White populations. *Acta Agric. Scand.*, **54**, 36-43, 2004.
- 4) AVALOS, E. and C. SMITH : Genetic improvement of litter size in pigs. *Anim. Prod.*, **44**, 153-164, 1987.
- 5) BULMER, M.G. : *The Mathematical theory of quantitative genetics*, (Clarendon. Oxford), p. 121-143. 1980.
- 6) 伊藤米人 : 「トウキョウ X (合成系統)」, 農業技術体系「豚」, 第 4 巻追録第 22 号, 170-8, 2003.
- 7) 三上仁志 : 「家畜の育種」, 新畜産ハンドブック, 第 1 版, 12-71, 講談社, 東京, 1995.
- 8) 正田陽一・三上仁志 : 「品種」, 新編畜産大辞典, 第 1 版, 919-924, 養賢堂, 1996.
- 9) 中西喜彦・小川清彦・柳田宏一・山内忠平 : 近交系クラウンミニブタの体尺測定と特徴について, *日豚会誌*, **28** : 211-218, 1991.
- 10) 木村 準・伊井太行 : 「ミニブタ」, 新編畜産大辞典, 第 1 版, 1428-1435, 養賢堂, 1996.
- 11) BLAIR, H.T. and E.J. POLLAK : Estimation of genetic trend in a selected population with and without the use of a control population. *J. Anim. Sci.*, **58**, 878-886, 1984.
- 12) KAPLON, M.J., M.F. ROTHSCHILD, P. BERGER and M. HEALEY : Population parameter estimates for performance and reproductive traits in Polish Large White nucleus herds. *J. Anim. Sci.*, **69**, 91-98, 1991.
- 13) KERR, J.C. and N.D. CAMERON : Reproduc-

tive performance of pigs selected for
components of efficient lean growth.

Anim. Sci., **60**, 281-290, 1995.

Genetic Improvement of Litter Size at Weaning in Swine Selected at Random

Masahiro SATOH

National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba-shi 305-8602, Japan

Effects of improving litter size at weaning (LSW) were studied under random selection or no selection for reproductive traits. At first, expected selection differential for LSW was algebraically deduced with different mean of LSW in the base population ; secondly Monte Carlo computer simulation was used to analyze effects of random selection on genetic change of LSW over 10 generations with different population sizes, population means of LSW, and maximum numbers of females selected per litter for breeding stock (MNFL). Expected selection differential was increased with decreasing mean LSW and with increasing MNFL. For computer simulations, genetic gain at generation 10 showed a similar tendency as the expected selection differential for mean LSW and MNFL. Cumulative genetic gain for LSW was inclined to increase as the population size decreased. LSW was improved by approximately 0.5 at generation 10 when mean LSW was four. In conclusion, LSW was selected toward increase even random selection or no selection for reproductive traits.

Jpn. J. Swine Science, **43**, 3 : 168-173

Key words : Genetic improvement, Random selection, Litter size at weaning