



# Studies on conservation of genetic diversity in the population of Japanese black cattle

Honda, Takeshi

---

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

2005-03-25

(Date of Publication)

2014-04-15

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲3285

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1003285>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



【 3 1 1 】

氏 名・(本 籍)	本多 健 ( 東京都 )
博士の専攻分野の名称	博士(農学)
学 位 記 番 号	博い第93号
学位授与の 要 件	学位規則第5条第1項該当
学位授与の 日 付	平成17年3月25日

【 学位論文題目 】

Studies on Conservation of Genetic Diversity in the  
Population of Japanese Black Cattle  
(黒毛和種集団の遺伝的多様性の維持に関する研究)

審 査 委 員

主 査	教 授	向 井	文 雄
	教 授	辻	荘 一
	教 授	上 島	脩 志

## Studies on Conservation of Genetic Diversity in the Population of Japanese Black Cattle

(黒毛和種集団の遺伝的多様性の維持に関する研究)

黒毛和種はわが国で造成された実用畜として今日も利用されている唯一の肉用牛純粋種であり、その肉質は他品種に比べて脂肪交雑が優れ、貴重な遺伝資源として諸外国からも注目を集めており、現在では約63万頭の繁殖雌牛が全国的に飼養されている。近年における同品種の改良過程において注目すべき点は、1991年に牛肉の輸入自由化が開始されたことである。国内では安価な輸入牛肉に対抗すべく、肉質、とりわけ脂肪交雑を一層重視する傾向が強まった。同年には、アニマルモデル BLUP 法を用いた枝肉形質の遺伝的能力評価が開始されるようになり、今日では遺伝的能力にもとづいた個体の選抜・交配が、育種改良の主流となっている。

このような育種方式や生産環境の変化は、品種の繁殖および遺伝的構造を大きく変化させ、内在する遺伝的多様性に影響を及ぼす可能性が高い。家畜品種がもつ遺伝的多様性の減少は、近交退化、選抜限界の早期化、選抜反応の偶然による変動、そして様々な環境の変化に対する適応能力の低下等、種々の弊害をもたらす危険性があり、遺伝的改良とともに品種の存続という観点からも十分な配慮が必要とされる問題である。本学位論文の第1章から第3章では、種々の血統分析法により、同品種の遺伝的構造および遺伝的多様性の変遷と現状に関する調査を行った。

第1章では、古くから集団遺伝学の分野で広く利用されているパラメータである有効サイズおよび F-統計量を用い、同品種の遺伝的構造および遺伝的多様性の近年の傾向について検討を加えた。F-統計量による分析では、同品種では1991年以降、急速に遺伝的分化構造が消失する傾向にあり、遺伝的均質化が進行していることが示唆された。また、有効サイズの推定値は同年を境に大きく減少し、品種の維持の観点から遺伝的多様性を回復するための対策が必要であることを示した。

F-統計量および有効サイズを用いた分析は、古典的な手法であるにも関わらず、今日でも多くの研究で取り扱われている。しかしこれらのパラメータは遺伝的多様性のパラメータとしては定性的であり、遺伝的多様性の減少の要因、集団の遺伝的構成、さらには遺伝的多様性の維持・回復に必須とされる基礎的情報を得るには不十分である。そこで第2章では、捕獲野生動物小集団の遺伝的管理の分野で発案された「始祖個体からの遺伝的寄与」という観点からの血統分析法を適用した。本血統分析では、同品種の多様性は1980年以降急速に減少しており、近年の同品種がもつ多様性はわずか7-8頭の血縁関係をもたない個体が生み出すことのできる多様性にしか相当しないという知見を得、この多様性の大きな減少の要因は少数種雄牛への供用の集中によって生じるボトルネック効果にあることをつき

とめた。また、この供用の偏りは品種の遺伝的構造を大きく変化させ、近年の同品種の遺伝子プールは兵庫県の始祖個体を起源とする遺伝子に大きく依存している現状を明らかとした。一方、gene dropping シミュレーションプログラムを作成し、代表的な始祖個体に適用した結果、現存集団に対して遺伝的寄与が小さくなりつつある始祖個体の中にも、遺伝子を高い確率で伝達させている個体も数多く存在することが確認され、これらの遺伝子群を今後の多様性の維持に有効に活用できることが示唆された。

第3章では、主成分分析およびクラスター分析により、各道県を単位とした25繁殖雌牛集団間の遺伝的関連性を調査した。25分析対象集団のうち17集団は両分析において単一の大きなグループを形成し、1980年頃まで観察された古くからの種牛供給地(兵庫・鳥取・島根・岡山・広島)を中心とした遺伝的分化構造が消失していることが明らかとなった。クラスター分析では、上述した中国5県集団のうち兵庫県がこの大グループに最も早い段階で結合していたことから、同品種における遺伝的均質化は、兵庫県の始祖個体遺伝子が全国的に拡散したことに起因していると考えられた。一方、鳥取・島根・岡山・広島の4県は大グループから分離され、独自の遺伝的構成を保持していることが明らかとなり、これらの集団に内在する遺伝的変異は同品種の遺伝的多様性の回復に大きく寄与すると考えられた。

以上の分析結果より、同品種の遺伝的多様性を回復を図る上では、品種内に遺伝的分化構造を再構築することが重要であると考えられる。そのためには均質化が進む品種内に、各々がユニークな遺伝的構成あるいは遺伝的特徴をもつ複数の分集団(系統)を編成・維持していくことが必須である。本学位論文の第4章から第6章では、優良な遺伝子を蓄積・供給する種牛供給系統群とそれらを増殖する繁殖雌集団からなる機能的階層構造を想定し以下の2点を実現し得る品種構造を模索した。

1. 繁殖雌集団の近交係数の抑制
2. 系統内の近交係数の抑制と系統群全体および系統間における遺伝的多様性の維持

第4章では、繁殖雌集団が複数の閉鎖系統から巡回的に供給される雄との交配によって維持されている輪番交配をモデルとしてとりあげ、繁殖雌集団の近交係数( $F_t$ )に関する漸化式を導出し、系統数( $n$ )、系統内の雄と雌の数( $N_m$ と $N_f$ )が $F_t$ に及ぼす影響を調査した。同漸化式を用いた数値計算からは、 $N_f$ は $F_t$ にほとんど影響を及ぼさないことが示された。これは、 $N_f$ は系統内の有効サイズを介してのみ $F_t$ に関与するものの、その有効サイズは $N_m$ に大きく依存するためである。 $N_m$ を増加させると $F_t$ は大きく抑制されたが、 $n$ が大きくなるにつれ( $n \geq 4$ )、その効果は小さくなった。さらに、 $F_t$ の収束値は $n$ のみに依存することをつきとめ、4あるいは5個の系統を確保できれば、系統内の有効サイズの大き

(氏名: 本多 健 NO. 3)

さに関わらず、 $F_i$  を長期的に低いレベルに抑制できることを明らかとした。

第5章では、中国5県の集団の各々から互いに遺伝的交流をもつ種牛供給系統が造成・維持される状況を想定し、系統内の雄の数( $N_m$ )と系統間における雄の交換率( $d_m$ )が、Wang (1997)の漸化式を用いて算出した系統内の近交係数( $F_i^*$ )、系統群全体および系統間の遺伝的多様性指数( $GD_i$ と $GD_{RSJ}$ )に及ぼす影響を調査した。予備分析において、系統内の雌の数( $N_f$ )は計算結果にほとんど影響を及ぼさなかったため、 $N_f=200$ に固定して調査を行った。数値計算より、 $d_m$ の増加は、特に $d_m \leq 0.2$ において、 $F_i^*$ を大きく抑制するが、同時に $GD_{RSJ}$ も大幅に減少させる効果をもつことを明らかとした。一方、 $GD_i$ は $d_m$ の変化にほとんど影響されなかったため、系統間で雄を交換することで系統群の多様性が大きく損なわれることを危惧する必要はないと考えられた。

本章ではさらに、家畜育種および保全生物学の分野における見識を基に、初期の10世代における $F_i^*$ の平均上昇率( $\Delta F^*$ )、10世代後の $GD_i$ ( $GD_{10}$ )、および10世代後の各系統内に占める自身に由来する遺伝子の割合( $\phi_{10}$ )にそれぞれ $\Delta F^* \leq 1\%$ 、 $GD_{10} \geq 97\%$ 、 $\phi_{10} \geq 0.5$ の目標値を設定し、これらを満たす最適な $N_m$ と $d_m$ を探索した。各目標値からは、それぞれ $N_m d_m \equiv 1$ 、 $N_m \geq 8$ 、および $d_m \leq 0.15$ が諸条件として導かれ、これらを総括すると $N_m \equiv 10$ および $d_m \equiv 0.1$ が最適値であると考えられた。これは毎年約1頭の雄を選抜し、1世代(同品種では約10年)に1頭の雄を系統間で交換することを意味している。

系統間における雄の交換が系統内の近交抑制に有用であることは第5章で明らかとしたが、雄の交換は系統間の血縁関係の増大を介して輪番交配によって維持されている生産雌集団の近交係数を増加させる危険性を含んでいる。第6章では、互いに遺伝的交流をもつ複数系統の雄が巡回的に供給されている繁殖雌集団の近交係数の漸化式を再導出し、輪番交配の有用性について再度検討を行った。数値計算の結果、系統間における雄の交換は繁殖雌集団の近交を大幅に増大させるが、交換率が大きくなるにつれて( $d_m \geq 0.1$ )その影響は小さくなることが明らかとなった。また、系統間で雄の交換が行われている状況下でも、4あるいは5個の系統が確保できれば、輪番交配は繁殖雌集団の近交抑制に有効であると結論付けられた。さらに、第5章で提案された管理計画( $N_m \equiv 10$ 、 $d_m \equiv 0.1$ )に基づいて中国5県集団を基礎とする5系統が維持できれば、同品種の繁殖雌集団の近交係数は無視し得るほど低いレベルにまで抑制できることが明らかとなった。

機能的階層構造は多くの家畜品種にみられる集団構造であるため、第4章から6章における検討内容および系統群の集団構造を変量として新たに導出した予測式は、黒毛和種品種のみならず、国内外の他品種における近交抑制および多様性維持問題への取り組みの指針になり得ると考えられる。

氏名	本多 健		
論文題目	Studies on Conservation of Genetic Diversity in the Population of Japanese Black Cattle (黒毛和種集団の遺伝的多様性の維持に関する研究)		
審査委員	区分	職名	氏名
	主査	教授	向井 文雄
	副査	教授	辻 莊一
	副査	教授	上島 脩志
	副査		

## 要 旨

黒毛和種はわが国で造成された実用畜として今日も広く利用されている数少ない肉用牛純粋種として貴重な遺伝資源であり、その肉質の遺伝的能力は世界的に高く評価されている。

1991年の牛肉の輸入自由化は同品種の育種改良法に大きな変革をもたらした。安価な輸入牛肉に対抗すべく、脂肪交雑の一層の改良と斉一化が緊急の課題となり、同年に、アニマルモデルBLUP法を用いた枝肉形質の遺伝的能力評価が開始されるようになり、今日では遺伝的能力評価値(予測育種値)に基づいた個体の選抜・交配が、育種改良の主流となっている。このような育種改良方法の変化は必然的に品種の遺伝的構造を大きく変化させ、集団の遺伝的多様性に大きな影響を及ぼす危険性がある。本学位論文では、そのような影響を評価すべく、第1章から第3章においては、種々の血統分析法により、同品種の遺伝的構造および遺伝的多様性の変遷と現状に関する集団遺伝学的検証を行っている。

第1章では、古くから集団遺伝学の分野で広く利用されてきた集団構造を表すパラメータである集団の有効サイズおよび近交度の程度を示すF-統計量を推定し、同品種の遺伝的構造および遺伝的多様性の過去20年にわたる推移を検討した。F-統計量による分析では、1991年以降、品種内の遺伝的分化構造は消失する傾向にあり、遺伝的均質化が急速に進行していることを明らかにした。また、集団の有効サイズの推定値も同年を境に大きく減少し、2000年には約20頭にまで減少し、世界の家畜の標準である100頭を大きく下回り、品種の維持の観点から遺伝的多様性を回復するための対策が必要であると結論付けた。

第2章では、遺伝的多様性を確保するための遺伝資源探索の一助として、捕獲野生動物小集団の遺伝的管理の分野で提案された「始祖個体からの遺伝的寄与」という観点からの血統分析を実施した。本血統分析の結果、同品種の遺伝的多様性は1980年以降急速に減少し、近年の多様性はわずか7-8頭の血縁関係をもたない個体が生み出すことのできる遺伝的多様性にしか相当しないことを認め、この多様性の大きな減少の要因は少数種雄牛への供用の集中によって生じるボトルネック効果にあることを明らかにした。また、この供用の偏りは品種の遺伝的構造を大きく変化させ、近年の同品種の遺伝子プールは兵庫県集団において作出された始祖個体を起源とする遺伝子に大きく依存していることが明らかになった。

第3章では、現在の品種を飼養する産地間の遺伝的関連性を明らかにするために主成分分析およびクラスター分析を適用し、道県を単位とした25繁殖雌牛集団間の遺伝的関連性を検討した。25分析集団のうち17集団は両分析において単一の大きなグループを形成し、1980年頃まで存在した古くからの伝統的な種牛供給地(兵庫・鳥取・島根・岡山・広島)を中心とした遺伝的分化構造が消失していることが明らかとなった。クラスター分析では、上述した中国5県集団のうち兵庫県がこの大グループに最も早い段階で結合していたことから、同品種における遺伝的均質化は、兵庫県の始祖個体の遺伝子が全国的に拡散したことに起因しているとした。一方、鳥取・島根・岡山・広島は4県および中国各県の遺伝子を基に造成された大分・宮崎・鹿児島はなお独自の遺伝的構成を有していることが示唆され、これらの集団に内在する遺伝的変異は同品種の遺伝的多様性の回復に貢献し得る貴重な遺伝資源であると位置付けた。

氏名 本多 健

以上の分析結果より、同品種の遺伝的多様性を回復するためには、品種内に遺伝的分化構造を再構築することが重要であり、均質化が急速に進行する品種内に、各々が独自の遺伝的構成あるいは遺伝的特徴をもつ複数の分集団（系統）を編成・維持していくことが必須であるとした。本学位論文の第4章から第6章では、複数の種牛供給系統群と繁殖雌集団からなる機能的階層構造を想定し、以下の2点を実現し得る品種の集団構造を構築するための理論的ならびに数値解析による検討を行った。

1. 繁殖雌集団の近交係数の抑制
2. 系統内の近交係数の抑制と系統群全体および系統間における遺伝的多様性の維持

以上の観点から、第4章では、繁殖雌集団が複数の閉鎖系統から巡回的に供給される雄との交配によって維持されている輪番交配をモデルとして採用し、系統群の集団構造（雄・雌の個体数、系統数、系統間の共祖係数）を変量とした繁殖雌集団の近交係数を予測する漸化式を導出した。導出した漸化式を用いた数値計算からは、世代当たり数頭の雄からなる4あるいは5個の種牛供給系統を確保できれば、系統内の有効サイズの大きさに関わらず、繁殖雌集団の近交係数を長期的に低いレベルに抑制できることを明らかにしている。

第5章では、系統群が相互に一定の割合で雄を交換する島モデルを想定して、中国5県において種牛供給系統が造成・維持されている分集団構造をモデル化し、系統群の集団構造が、系統内の近交係数、系統群全体および系統間の遺伝的多様性に及ぼす影響について理論的に検討を加えた。本章では家畜育種学および保全生物学の分野における知見を基に、初期の10世代における系統内の近交係数の平均上昇率、10世代後の系統群全体の遺伝的多様性指数、および各系統内に占める当該系統を起源とする遺伝子の保有割合に目標値を設定し、それらを満たす最適な系統内の雄の数 ( $N_m$ ) と系統間における雄の交換率 ( $d_m$ ) を導出するための予測システムを構築した。その結果、諸条件から導かれた各目標値の変化を総合的に勘案し、 $N_m \cong 10$  および  $d_m \cong 0.1$  が最適値であると結論付けた。

系統間における雄の交換は系統内の近交係数を抑制するが、系統間の血縁関係の増大を介して輪番交配によって維持されている繁殖雌集団の近交係数を増加させる危険性がある。そこで第6章では上述した2つのモデルを融合させ、繁殖雌集団の近交係数を評価する漸化式を再導出し、種牛系統群と繁殖雌集団からなる機能的階層構造における輪番交配と島モデルの有用性について再度検討を行った。数値計算の結果、系統間で一定の割合で雄の交換が行われている状況下でも、4あるいは5個の系統が確保できれば、輪番交配は繁殖雌集団の近交抑制に有効であることを明らかにした。さらに、第5章で提案した管理計画 ( $N_m \cong 10$ ,  $d_m \cong 0.1$ ) に基づいて、中国5県集団を基礎とする5系統を維持すれば、同品種の繁殖雌集団の近交係数は無視し得るほど低いレベルにまで抑制できることを明らかにした。

本研究は、わが国固有の黒毛和種の集団構造の変化を集団遺伝学的手法を用いて明らかにし、近年の同品種における急速な遺伝的多様性の減少がランダムドリフト効果に起因することをつきとめた。さらに、同品種の育種改良のみならずその維持のためには機能的な分集団構造を再構築することが必須であると提言し、そのための分集団構造を構築するための理論モデルを構築し、保全遺伝学の観点からも有用な近交係数および遺伝的多様性指数の予測式を導出した。本論文から得られた成果は、黒毛和種のみならず保全対象となる動物集団の保全計画にも貴重な知見を提供するものであり、価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の本多健は、博士（農学）の学位を得る資格があると認める。