

豚の系統造成において相対希望改良量を達成するための育種価に対する重み付け値を得るための血縁情報量

誌名	日本養豚学会誌 = The Japanese journal of swine science
ISSN	0913882X
著者	佐藤, 正寛
巻/号	52巻2号
掲載ページ	p. 43-49
発行年月	2015年6月

原 著

豚の系統造成において相対希望改良量を達成するための
育種価に対する重み付け値を得るための血縁情報量

佐藤正寛

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 畜産草地研究所, 茨城県つくば市, 305-0901

(2014年12月15日受付, 2015年2月10日受理)

要 約 豚の系統造成では, 相対希望改良量を達成するための育種価に対する重み付け値を用いて総合育種価を推定する方法が広く用いられている。本研究では, 相対希望改良量を達成するための重み付け値を用いた選抜において, 望ましい重み付け値を得るための血縁情報量をコンピュータシミュレーションによって明らかにすることを目的とした。種雄豚1頭に5頭の雌豚を交配し, 一腹あたり雄1頭, 雌2頭を育成するものとした。選抜は2形質を想定し, 遺伝率をそれぞれ0.2および0.6とした。遺伝相関は-0.5, 0.0, 0.5の3通りとした。表型相関は遺伝相関に等しいものとした。形質1と形質2の相対希望改良量はそれぞれの1遺伝標準偏差とした。血縁情報は, 選抜候補個体自身とその血縁個体の表型価を用いるものとした。選抜候補個体との血縁係数が1/4以上の個体の情報を用いることで, 選抜形質の遺伝的改良量が希望改良量の方向に一致することが明らかとなった。

緒 言

わが国における豚の系統造成では, 1990年代初めまで相対希望改良量を達成するための選抜指数法(YAMADAら, 1975)による種豚評価が用いられてきた。その後, コンピューターの能力の向上に伴い, 系統造成における種豚評価は, 選抜指数法から制限付きBLUP法(QUAAS and HENDERSON, 1976)に変わった。さらに最近では, 選抜候補個体の血縁情報を用いた家系選抜指数(AVALOS and SMITH, 1987)を用いて, 相対希望改良量を達成するための選抜指数と総合育種価を最大にする選抜指数(HAZEL, 1943)から育種価に対する重み付け値を算出し, これを多形質のアニマルモデルBLUP法に適用する方法が用いられている。

佐藤(2014)は非限性形質において, 育種価に対する重み付け値を算出するための血縁情報量と選抜の正確度との関係を調べた。その結果, 選抜候補個体との血縁係数が1/4以上の血縁記録を用いれば,

選抜の正確度はほぼ一定になることを明らかにした。したがって, 選抜候補個体から2世代程度遡った血縁記録があれば, 十分な育種価の推定精度が得られることになる。しかし, 遺伝率の異なる形質を選抜する場合, 血縁情報量が増加すると遺伝率の低い形質に対する重み付け値が相対的に小さくなる。したがって, 過剰な血縁情報量を想定すると, 遺伝率の低い形質の改良量は当初の期待値よりも小さくなったり, 形質間の相対改良量にアンバランスの生じる可能性がある。また, 選抜指数では形質間の重み付け値はすべての選抜候補個体が同じ情報量を持つと仮定しているが, BLUP法によって種豚の能力を評価する場合, 必ずしも選抜候補個体間の情報量が同じになるわけではない。実際, 系統造成の初期世代では十分な血縁情報が得られず, また選抜や分娩率などが影響するため, 中後期の世代においても期待していた血縁情報が得られるとは限らない。その場合, 血縁情報を過大に想定したことによる育種価の重み付け値には偏りが生じることから, 実際の

連絡者: 佐藤正寛 (E-mail: hereford@affrc.go.jp TEL. 029-838-8625)

改良方向が相対希望改良量とずれる可能性がある(佐藤, 2014)。

本研究では, 血縁情報量を変えて相対希望改良量を達成するための育種価の重み付け値を算出し, それぞれの重み付け値を用いて長期間選抜した場合の改良方向について, コンピュータシミュレーションにより比較検討した。

方 法

育種価の重み付け値の算出

選抜候補個体の血縁個体を含む表型価のベクトル \mathbf{p} の分散共分散行列を \mathbf{P} , 選抜候補個体の育種価のベクトル \mathbf{g} の分散共分散行列を \mathbf{G}_0 , \mathbf{p} と \mathbf{g} との共分散行列を \mathbf{G} とする。 \mathbf{b} を表型価に対する重み付け値(選抜指数の係数)のベクトル, \mathbf{a} を育種価に対する重み付け値のベクトルとすれば,

$$\mathbf{Pb} = \mathbf{Ga} \quad \dots (1)$$

は, $\mathbf{b}'\mathbf{p}$ と $\mathbf{a}'\mathbf{g}$ との相関を最大にする(HAZEL, 1943)。また, 相対希望改良量のベクトルを \mathbf{d} とすると, 相対希望改良量を達成するための選抜指数は,

$$\mathbf{Pb} = \mathbf{G}(\mathbf{G}'\mathbf{P}^{-1}\mathbf{G})^{-1}\mathbf{d} \quad \dots (2)$$

となる(YAMADAら, 1975)。式(1)と式(2)のベクトル \mathbf{b} を等しいとおくことにより, 相対希望改良量を達成するための各形質の育種価に対する重み付け値のベクトル \mathbf{a} は,

$$\mathbf{a} = (\mathbf{G}'\mathbf{P}^{-1}\mathbf{G})^{-1}\mathbf{d} \quad \dots (3)$$

により求めることができる。

本研究では豚の系統造成を想定し, 基本的なパラメーターの設定は佐藤(2014)に従った。すなわち, 選抜は2形質を想定し, その遺伝的パラメーターは, 表型分散をともに1, 形質1および形質2の遺伝率はそれぞれ0.2および0.6とした。遺伝相関は-0.5, 0.0, 0.5の3通りとし, 表型相関は遺伝相関に等しいものとした。形質1と形質2の相対希望改良量はそれぞれの1遺伝標準偏差とした。

育種価の重み付け値の算出には, ①選抜候補個体自身の表型価(1血縁情報)に加え, 選抜候補個体の血縁個体の表型価として, ②選抜候補個体の全きょうだいと両親(1/2血縁情報), ③②に加え, 選抜候補個体の半きょうだい, 祖父母および両親の全きょうだい(1/4血縁情報), ④③に加え, 選抜候補個体のいとこ, 両親の半きょうだい, 祖父母の全きょうだいおよび曾祖父母(1/8血縁情報), ⑤④に加え, 選抜候補個体の祖父母の半きょうだい, 曾祖父母の全きょうだいおよび高祖父母(1/16血縁情報)の5通り(全家系情報)を想定した。また, ③~⑤では, 選抜候補個体のきょうだいおよび直系による血縁情報(直系情報)についても育種価の重み付け値を求めた(表1)。なお, これらの血縁情報は佐藤(2014)が報告したものと同一である。また, 育種価の重み

表 1. 育種価の重み付け値の算出に用いた血縁個体とその頭数

Table 1. Relatives and the number of animals used in calculation of relative weights for breeding values

Relatives	Number of animals	Coefficient of relationship from candidate for selection ¹⁾							
		1	1/2	1/4 L	1/8 L	1/16 L	1/4 A	1/8 A	1/16 A
Candidate for selection	1	○	○	○	○	○	○	○	○
full sibs	2	×	○	○	○	○	○	○	○
Half sibs	12	×	×	○	○	○	○	○	○
Cousins	24	×	×	×	×	×	×	○	○
Parents	2	×	○	○	○	○	○	○	○
Full sibs of parents	4	×	×	×	×	×	○	○	○
Half sibs of parents	24	×	×	×	×	×	×	○	○
grandparents	4	×	×	○	○	○	○	○	○
Full sibs of grandparents	8	×	×	×	×	×	×	○	○
Half sibs of grandparents	48	×	×	×	×	×	×	×	○
Great-grandparents	8	×	×	×	○	○	×	○	○
Full sibs of great-grandparents	16	×	×	×	×	×	×	×	○
Great-great-grandparents	16	×	×	×	×	○	×	×	○

¹⁾L : Lineal ancestors, A : All ancestors.

付け値のベクトル \mathbf{a} の算出にはプログラム SIndex (佐藤, 2003) を用いた。

コンピュータシミュレーション

想定した選抜形質の遺伝的パラメーターおよび相対希望改良量は育種価の重み付け値の算出と同様のものを用いた。繁殖集団のサイズは雄 10 頭, 雌 50 頭とし, 種雄豚 1 頭に 5 頭の雌豚を交配した。分娩率は 1.0 と 0.85 の 2 通りとした。産子数は平均 10, 分散 7.96 の正規分布とし, 小数点以下第 1 位を四捨五入した。一腹内の雄 (雌) の数は成功確率 1/2 の二項分布に従うものとした。一腹あたりの育成頭数は雄 1 頭, 雌 2 頭とし, これに満たない場合には, 全育成頭数が雄 50 頭, 雌 100 頭となるように, 一腹あたり雄 2 頭, 雌 3 頭を上限として, 他の腹から育成豚を得るものとした。また, 母数効果として世代および性の効果を想定した。世代の効果は, 各形質の 1 表型標準偏差の一様分布から任意に抽出した値を割り当てた。性の効果は, 雄が雌よりも 0.5 表型標準偏差大きいものとした。選抜は 2 形質のアニマルモデル BLUP 法によって育種価を推定し, 式 (3) の重み付け値 \mathbf{a} を用いて求めた推定総合育種価を指標とした。

3 通りの遺伝相関および 2 通りの分娩率のすべての組み合わせのもとで, 8 通りの重み付け値について, 10 世代にわたるモンテ・カルロ法によるシミュレーションをそれぞれ 10,000 反復行った。

結果および考察

分娩率を 1 としたときの異なる血縁情報を用いて算出した育種価に対する重み付け値の比, 10 世代選抜後の近交係数および各形質の遺伝的改良量を表 2 に示した。いずれの遺伝相関においても, 血縁情報量が増えるほど, 形質 1 の育種価に対する形質 2 の重み付け値 (a_2/a_1) は大きくなった。血縁情報量が増加することにより, 選抜候補個体における育種価の推定精度は向上するが, これは特に遺伝率の低い形質で顕著である (BAMPTON, 1992; 佐藤と古川, 1997)。本研究では形質 1 の遺伝率を 0.2, 形質 2 のそれを 0.6 に設定しているため, 血縁情報量の増加に伴い, 形質 2 における育種価の推定精度に比べ, 形質 1 の育種価の推定精度の増加量が相対的に高くなる。そのため, 形質 1 の育種価に対する重み付け値は, 形質 2 のそれに比べて逆に相対的に小さくなることから, 血縁情報量の増加により a_2/a_1 は大きくなると考えられる。

近交係数は, 1 血縁情報 (選抜候補個体自身) による重み付け値を用いた場合に最も高く, 1/2 血縁情報による重み付け値を用いた場合も僅かに高くなる傾向にあった。しかし, 他の血縁情報による重み付け値を用いた場合の近交係数に顕著な差はみられなかった。1 血縁情報では形質 1 の育種価に対する重み付け値が形質 2 のそれに比べて最も大きい。すなわち, 他の血縁情報による重み付け値を用いた場合に比べ, 遺伝率の低い形質に対する重み付け値が最大となる。すなわち, より血縁情報を重視した選抜となることから, 1 血縁情報による重み付け値を用いた場合, 近交係数が最も高くなったものと考えられる。

形質 1 に対する形質 2 の遺伝的改良量の比 ($\Delta g_2/\Delta g_1$) は, 1 血縁情報による重み付け値を用いた場合に最も小さくなり, 血縁情報量の多い重み付け値を用いた場合ほど大きくなった。本研究では相対希望改良量を選抜形質の 1 遺伝標準偏差としているため, 形質 1 に対する形質 2 の相対希望改良量の比は 1.73 である。本研究におけるシミュレーションの結果, 10 世代後における 2 形質の遺伝的改良量の比は, いずれの遺伝相関においても, 1/4 直系情報が相対希望改良量の比 1.73 に最も近い値となった。1 血縁情報や 1/2 血縁情報により算出した重み付け値は血縁情報量が不足しているため, 遺伝率の低い形質に対する重み付けが過剰で, 逆に 1/8 直系情報, 1/16 直系情報および全家系情報により算出した重み付け値は血縁情報量が過剰で, 遺伝率の低い形質に対する重み付けが足りなかったものと考えられる。

分娩率を 0.85 としたときの 10 世代選抜後の近交係数および各形質の遺伝的改良量を表 3 に示した。全体的な傾向は表 2 と類似しているが, 分娩率 1 の場合と比べ, 近交係数が 1% 前後高く, 遺伝的改良量がやや小さくなっている。これは分娩率が低いために集団のサイズが小さくなったことや選抜差が小さくなったことによるものと考えられる。また, 形質 1 に対する形質 2 の遺伝的改良量の比が表 2 に比べやや高くなっている。これは分娩率の低下による血縁情報量の減少により, 遺伝率の低い形質 1 の改良が, 形質 2 に比べ相対的に抑制されたためと考えられる。

血縁情報量を増やすことにより, 選抜の正確度は高くなるものの, 選抜候補個体との血縁関係が小さな個体の情報は選抜の正確度にはほとんど影響しな

表 2. 異なる血縁情報を用いた育種価に対する重み付け値の比, 選抜 10 世代後の近交係数および各形質の遺伝的改良量 (分娩率=1.0)

Table 2. Relative weight using information on different relatives and inbreeding coefficient and genetic gains in each trait after 10 generations of selection (delivering rate=1.0)

Genetic correlation	Information on relatives for calculating weights ²⁾	Relative weight (a_2/a_1)	Inbreeding coefficient (%)	Genetic gain ¹⁾			
				Trait 1 (Δg_1)	Trait 2 (Δg_2)	$\Delta g_2/\Delta g_1$	
-0.5	Lineal ancestors	1	0.315	23.3	1.46	1.14	0.78
		1/2	0.363	22.7	1.25	1.78	1.42
		1/4	0.387	22.4	1.15	2.07	1.80
		1/8	0.390	22.4	1.13	2.10	1.85
		1/16	0.391	22.4	1.13	2.10	1.86
	All ancestors	1/4	0.392	22.4	1.13	2.12	1.88
		1/8	0.401	22.2	1.09	2.21	2.03
		1/16	0.402	22.2	1.08	2.23	2.06
	0.0	Lineal ancestors	1	0.192	22.7	1.90	2.16
1/2			0.263	22.1	1.77	2.75	1.55
1/4			0.299	21.8	1.71	3.00	1.76
1/8			0.303	21.8	1.70	3.02	1.78
1/16			0.304	21.8	1.70	3.03	1.79
All ancestors		1/4	0.306	21.8	1.70	3.04	1.79
		1/8	0.319	21.7	1.67	3.13	1.88
		1/16	0.320	21.6	1.67	3.13	1.88
0.5		Lineal ancestors	1	-0.013	22.8	2.17	2.84
	1/2		0.072	22.0	2.17	3.49	1.61
	1/4		0.118	21.5	2.15	3.76	1.75
	1/8		0.123	21.5	2.14	3.77	1.76
	1/16		0.125	21.5	2.14	3.79	1.77
	All ancestors	1/4	0.127	21.5	2.14	3.80	1.77
		1/8	0.145	21.3	2.13	3.89	1.82
		1/16	0.147	21.3	2.13	3.89	1.82

¹⁾ The ratio of Δg_2 to Δg_1 for relative desired genetic changes is 1.73.

²⁾ Lineal ancestors (1/2) includes information on full sibs and lineal ancestors (1/4) includes information on full and half sibs.

い (SATOHら, 2000)。これまで相対希望改良量を達成するための育種価に対する重み付け値は, 血縁情報量を増やすことにより選抜の正確度の上昇が見込まれる血縁個体を用いて, 家系選抜指数により算出してきた。しかし, 実際には系統造成の初期世代では十分な血縁情報が得られず, また中後期の世代においても, 分娩率, 腹内における性比の偏り, 選抜などが影響するため, 当初期待していた血縁情報が得られるとは限らない。その場合, 血縁情報を過大に想定したことによる育種価の重み付け値には偏り

が生じ, 遺伝率の高い形質に対するウエイトが相対的に大きくなり, 実際の改良方向が相対希望改良量とずれる可能性がある。本研究の結果, 選抜による形質 1 と 2 の改良量が相対希望改良量の方向と最も近いのは 1/4 直系情報を用いた場合であった。すなわち, 各形質の育種価に対する重み付け値を算出するためには, 選抜候補個体とその全, 半きょうだい, 両親および祖父母の情報を用いることが望ましいことになる。ただし, 系統造成における BLUP 法による種豚評価では, 選抜の初期世代 (第 1 世代と第 2

表 3. 異なる血縁情報を用いた育種価に対する重み付け値の比, 選抜 10 世代後の近交係数および各形質の遺伝的改良量 (分娩率=0.85)

Table 3. Relative weight using information on different relatives and inbreeding coefficient and genetic gains in each trait after 10 generations of selection (delivering rate=0.85)

Genetic correlation	Information on relatives for calculating weights ²⁾	Relative weight (a_2/a_1)	Inbreeding coefficient (%)	Genetic gain ¹⁾			
				Trait 1 (Δg_1)	Trait 2 (Δg_2)	$\Delta g_2/\Delta g_1$	
-0.5	Lineal ancestors	1	0.315	22.1	1.40	1.16	0.83
		1/2	0.363	21.6	1.19	1.78	1.50
		1/4	0.387	21.5	1.08	2.07	1.91
		1/8	0.390	21.4	1.07	2.09	1.95
		1/16	0.391	21.4	1.07	2.11	1.97
	All ancestors	1/4	0.392	21.4	1.06	2.12	1.99
		1/8	0.401	21.3	1.03	2.21	2.15
		1/16	0.402	21.3	1.03	2.23	2.17
	0.0	Lineal ancestors	1	0.192	21.7	1.82	2.13
1/2			0.263	21.2	1.70	2.71	1.60
1/4			0.299	21.0	1.64	2.96	1.81
1/8			0.303	21.0	1.63	2.98	1.84
1/16			0.304	21.0	1.63	3.00	1.84
All ancestors		1/4	0.306	21.0	1.62	3.00	1.85
		1/8	0.319	20.8	1.60	3.08	1.92
		1/16	0.320	20.9	1.60	3.09	1.93
0.5		Lineal ancestors	1	-0.013	21.8	2.10	2.80
	1/2		0.072	21.1	2.10	3.43	1.64
	1/4		0.118	20.8	2.07	3.70	1.78
	1/8		0.123	20.8	2.07	3.71	1.79
	1/16		0.125	20.7	2.07	3.72	1.80
	All ancestors	1/4	0.127	20.7	2.07	3.74	1.81
		1/8	0.145	20.6	2.06	3.82	1.85
		1/16	0.147	20.6	2.06	3.83	1.86

¹⁾The ratio of Δg_2 to Δg_1 for relative desired genetic changes is 1.73.

²⁾Lineal ancestors (1/2) includes information on full sibs and lineal ancestors (1/4) includes information on full and half sibs.

世代) の血縁情報が得られていないことから, 初期世代では 1 血縁情報により算出した育種価に対する重み付け値を用いたほうがよいと考えられる。また, 本研究では 2 形質の遺伝率を 0.2 および 0.6 と仮定したが, 繁殖形質のように遺伝率が 0.1 前後と低くかつ限性形質を含む場合には更なる検討を必要とする。

表 4 は直系情報を用いて家系選抜指数より算出した世代あたりの期待改良量の 10 倍の値 (10 世代選抜後の期待改良量) を示している。佐藤 (2014) に

よれば, 本研究に用いた形質の遺伝的改良量は, 1/4 直系情報を用いた場合は 1 家系情報 (選抜候補個体だけの情報による選抜指数) に比べ, 24~28% 増加することが期待される。しかし, シミュレーションの結果, 分娩率が 0.85 のとき, 系統造成規模の BLUP 法選抜による遺伝的改良量 (表 3) は, 1 血縁情報を用いた場合の期待改良量 (表 1) よりも小さいことが明らかとなった。シミュレーションでは, 腹内における性比の偏りや分娩しない個体の存在による選抜差の低下, 選抜や近交による遺伝分散の急

表 4. 直系の祖先を用いた家系選抜指数による遺伝的改良量の期待値

Table 4. Expected genetic gains by family selection index on lineal ancestors

Genetic correlation	Information on relatives	Expected genetic gain	
		Trait 1	Trait 2
-0.5	1	1.25	2.16
	1/2	1.50	2.60
	1/4	1.60	2.76
	1/8	1.60	2.78
	1/16	1.61	2.78
0.0	1	1.88	3.26
	1/2	2.22	3.85
	1/4	2.34	4.05
	1/8	2.35	4.07
	1/16	2.35	4.08
0.5	1	2.35	4.08
	1/2	2.78	4.81
	1/4	2.92	5.06
	1/8	2.93	5.08
	1/16	2.94	5.09

激な減少, 選抜候補個体間の血縁情報量のバラツキなどがあるため, シミュレーションによる遺伝的改良量は理論的に得られた改良量よりも小さくなったと考えられる。このことは, 系統造成における改良目標は家系選抜指数により算出した期待改良量よりも2~3割程度低めに設定する必要があることを示すものである。

謝 辞

本研究は JSPS 科研費 24580416 の助成を受けたものです。

文 献

- AVALOS, E. and C. SMITH : 1987, Genetic improvement of litter size in pigs, *Anim. Prod.*, **44**, 153-164.
- BAMPTON, P.R. : 1992, Best linear unbiased prediction for pigs - the commercial experience, *Pig News Infor.*, **13**, 125N-129N.
- HAZEL, L.M. : 1943, The genetic basis for constructing selection indexes, *Genetics*, **28**, 476-490.
- QUAAS, R.L. and C.R. HENDERSON : 1976, Restricted best linear unbiased prediction of breeding values, 1-14, Cornell Univ.
- 佐藤正寛 : 2003, 血縁情報を取り入れた選抜指数を算出するプログラムの開発, *日豚会誌*, **40**, 11-20.
- 佐藤正寛 : 2014, 相対希望改良量を達成するための選抜における血縁情報と遺伝的改良量との関係, *日豚会誌*, **51**, 13-19.
- 佐藤正寛・古川 力 : 1997, 家系選抜指数を用いたブタの血縁個体の情報量と選抜の正確度の関係, *日畜会報*, **68**, 760-766.
- SATO, M., C. HICKS, K. ISHII and T. FURUKAWA : 2000, Prediction of response to selection based on BLUP of breeding values by expected response to family index selection supporting pig selection program, *Anim. Sci. J.*, **71**, 17-25.
- YAMADA, Y., K. YOKOUCHI and A. NISHIDA : 1975, Selection index when genetic gains of individual traits are of primary concern, *Jpn. J. Genet.*, **50**, 33-41.

Optimal Amount of Information on Relatives to Obtain Relative Weights for Breeding Values to Achieve Desired Genetic Changes in A Closed Swine Herd

Masahiro SATOH

NARO Institute of Livestock and Grassland Science, Tsukuba, Ibaraki 305-0901, Japan

Relative weights of breeding values of selected traits for estimating aggregate breeding values are widely used for selection to achieve desired genetic changes in the development of pig strains in Japan. The objective of this study was to investigate the optimal amount of information on relatives of a candidate for selection to obtain relative weights for breeding values using computer simulation when selection achieving desired genetic changes was used to develop pig strains. A boar was mated to 5 gilts. Each mating produced one male and two females that were candidates for selection. Two performance traits with heritabilities of 0.2 and 0.6, and respective genetic correlations of -0.5 , 0 , or 0.5 were assumed. The phenotypic correlation was assumed to be the same as the genetic correlation. The relative desired changes in the traits were assumed to be the genetic standard deviations of the selected traits. Information on phenotypes for selection was on the candidate for selection and its relatives. Use of information on phenotypes of the selection candidate and its relatives whose relationship coefficient was equal to or more than $1/4$ proved optimal for estimating the aggregate breeding value of candidates for selection when a pig population was selected for desired genetic changes.

Jpn. J. Swine Science, **52**, 2 : 43-49

Key words : family information, relative weights, desired genetic change, BLUP selection, closed swine herd