

# ハチ類の育種への BLUP 法による選抜の導入

平成 25 年 5 月 24 日受付

野村 哲郎<sup>1,2)</sup>

高橋 純一<sup>1,2)</sup>

竹内 剛<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> 京都産業大学総合生命科学部

<sup>2)</sup> 京都産業大学ミツバチ産業科学研究センター

<sup>3)</sup> 京都大学生態学研究センター

## 要 旨

BLUP 法による予測育種価に基づく選抜 (BLUP 選抜) は、家畜育種において広く利用され、経済形質の遺伝的改良に目覚ましい成果を上げてきた。しかしながら、ハチ類においては遺伝ならびに繁殖上の 2 つの特性、すなわち半倍数性の性決定様式および一妻多夫制の繁殖様式によって、BLUP 選抜の適用が他の家畜に比べて立ち遅れている。本研究では、ハチ類に固有の遺伝ならびに繁殖上の特性を考慮に入れて、ハチ類の育種における BLUP 法の計算アルゴリズムを開発した。さらに、BLUP 選抜のハチ類の育種への適用例を、仮想的なミツバチ集団を用いて示した。

キーワード：BLUP、育種、選抜、ミツバチ、マルハナバチ

## 1. はじめに

ミツバチはハチミツの生産だけでなく、イチゴなどの施設栽培における受粉用の昆虫 (ポリネーター) として利用されており、重要な家畜として位置づけられている。また、同じミツバチ科のマルハナバチも、トマトなどの施設栽培においてポリネーターとして利用されている有用昆虫である。

ウシやブタなどの育種においては、現在、主要な生産国では BLUP (最良線形不偏予測) 法による選抜が導入されている。BLUP 法による選抜は、以下のような利点を持つ。

・解析に取り入れた環境効果 (年次、季節、農家など) の違いを高い精度で補正して、個体の遺伝的メリット (育種価) が推定できる。

・ 個体の育種価を当該個体の記録だけでなく、血縁関係を持つすべての個体の記録を利用して推定できる。

・ 血縁関係を利用して、記録を持たない個体の育種価も推定できる。たとえば、乳量や産卵数など雌にしか発現しない形質に関して、雄の育種価が推定できる。

・ 過去のデータも分析に加えることができるので、生年ごとにグループ化した育種価の平均値を求めることで、改良の進み具合（集団の遺伝的趨勢）を評価できる。

ミツバチの育種への BLUP 法による選抜の導入は、ドイツの Bienefeld らの研究グループによって試みられている [1]。彼らは、BLUP 法の計算に必要な相加的血縁行列（以下、 $\mathbf{A}$  行列）の計算に際して、ハチ類に固有の性決定ならびに繁殖様式から生じる問題を解決するために、いくつかの仮定を設けることを提案している [2]。しかし、それらの仮定は、国家規模での事業のような大集団を対象としたものであり、1つの試験場や研究機関が実施する小規模な選抜計画には妥当なものではない。

著者らは、ハチ類の小規模な集団にも適用できる  $\mathbf{A}$  行列の計算法を開発したので報告する。また、ハチ類の育種への BLUP 法の適用について、数値例を用いて紹介する。

## 2. BLUP 法について

複数の個体の形質についての観測値をベクトル  $\mathbf{y}$  で表わし、 $\mathbf{y}$  に次のような線形モデルを当てはめる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e} \quad (1)$$

ここで、 $\mathbf{b}$  は季節や年次などの母数効果のベクトル、 $\mathbf{u}$  は個体の育種価（変量効果）のベクトル、 $\mathbf{e}$  は残差（変量効果）のベクトルであり、 $\mathbf{X}$  と  $\mathbf{Z}$  はそれぞれ母数効果と育種価を観測値と関連づけるための既知の計画行列である（これらの行列とベクトルは後で具体例を示す）。期待値を  $E$ 、分散を  $\text{Var}$  で表わし、

$$\begin{aligned} E[\mathbf{y}, \mathbf{u}] &= [\mathbf{X}\mathbf{b}, \mathbf{0}] \\ \text{Var}[\mathbf{y}, \mathbf{u}] &= \begin{bmatrix} \mathbf{Z}\mathbf{A}\mathbf{Z}'\sigma_a^2 + \mathbf{R} & \mathbf{A}\sigma_a^2 \\ \mathbf{A}\sigma_a^2 & \mathbf{A}\sigma_a^2 \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (2)$$

とする。ここで、 $\mathbf{A}$  は観測値を持たない個体を含めて分析に取り入れられた全個体の間の相加的血縁行列、 $\mathbf{R}$  は  $\mathbf{e}$  の分散共分散行列である。また、 $\sigma_a^2$  は育種価の分散（相加的遺伝分散）である。Henderson は、 $\mathbf{u}$  の BLUP ( $\hat{\mathbf{u}}$ ) が、混合モデル方程式の解

$$\begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{u}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{A}^{-1}/\sigma_a^2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix} \quad (3)$$

によって得られることを示した [3]。 $\hat{\mathbf{u}}$  は、線形モデル (1) と (2) の仮定の下での予測値の中で、最も予測誤差分散が小さく（最良）、しかもその期待値が真値  $\mathbf{u}$  に一致する（不偏）ことが

知られている。

### 3. ハチ類への適用において生じる固有の問題とその解決策

育種価の BLUP を与える式 (3) に含まれる  $\mathbf{A}$  行列 (実際にはその逆行列  $\mathbf{A}^{-1}$ ) の計算に際して、ハチ類に固有の 2 つの問題が生じる。以下で、それらの問題と解決法について述べる。

#### (1) 半倍数性の性決定

ハチ類では、雌 (女王とワーカー (働き蜂)) は、受精卵から発生するが、雄は未受精卵から発生するので、哺乳類などの家畜とは遺伝子の伝達様式が異なる。しかし、半倍数性生物における遺伝子伝達は、哺乳類の性染色体 (X 染色体) 上の遺伝子の伝達と同じ様式である。X 染色体上の遺伝子に関する  $\mathbf{A}$  行列とその逆行列の計算法は、すでに開発されている [4]。

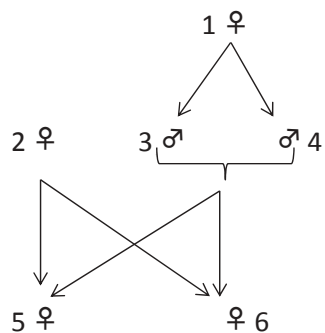
#### (2) 父性判定における不確定性

ミツバチの繁殖様式は、自然状態では 1 匹の女王が複数 (通常 10 匹以上) の雄と交尾する典型的な一妻多夫制 (polyandry) である。また、マルハナバチにおいても女王が複数の雄と交尾する種が知られている [5]。現在、他の家畜と同様にミツバチでも人工授精の技術が確立されており、交配を人為的にコントロールできるが、一般には精液量を十分に確保するために複数の雄の精液を混合して一匹の女王に注入する方法が用いられている。この場合、自然交配と同様に生まれてきた雌の母親 (女王) は確定できるが、父親を確定することはできない。

同様の問題は、牛の繁殖においても生じることがある。たとえば、東北地方を中心に飼養されている和牛の一品種である日本短角種は山野に雌牛群と「まき牛」と呼ばれる雄牛を放牧し、自然交配が行われる。通常は、1 頭の雄牛を放牧するため、生まれてくる子牛の父親を確定できるが、複数の雄を放牧した場合には、子牛の父親を確定できない (なお、哺育行動から子牛の母親は容易に特定できる)。家畜育種の分野では、このような場面に対応するために、次節で詳解する平均  $\mathbf{A}$  行列が開発されている [6]。ハチ類の育種においても、平均  $\mathbf{A}$  行列を利用することで父性判定における不確定性の問題が解決できるものと期待される。

## 4. 平均 $\mathbf{A}$ 行列

単純な例として、図 1 の家系図を考える。この図においては、雄 3 と 4 は雌 1 の単為生殖によって生まれ、雌 2 はこれらの雄と交尾した。したがって、雌 5 と 6 の父親は特定できない。

図1  $\bar{A}$ の説明に用いる家系図

この場合、図2に示す4つのケースが考えられる。半倍数性の性決定様式を考慮すれば、それぞれのケースの  $\mathbf{A}_i$  ( $i=1,2,3,4$ ) は、

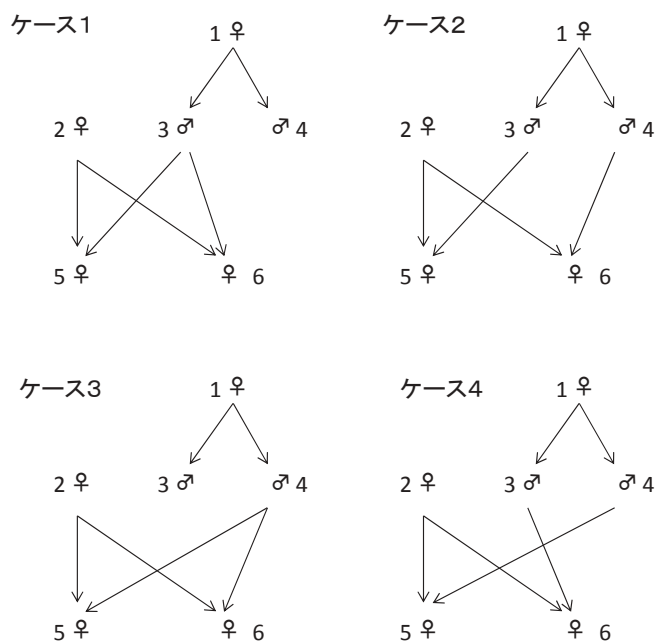


図2 図1において考えられる4つのケース



ばれ、計4匹 ( $M=4$ ) の混合精液が雌2と3に人工授精されている。開発したアルゴリズムでは、4匹の雄を個別に取り扱うのではなく、1匹の仮想的雄 (dummy drone) として扱う。図3では、これを6\*で示してある。雌1, 2, 3のように親が不明の個体は、ベース個体と呼ばれる。

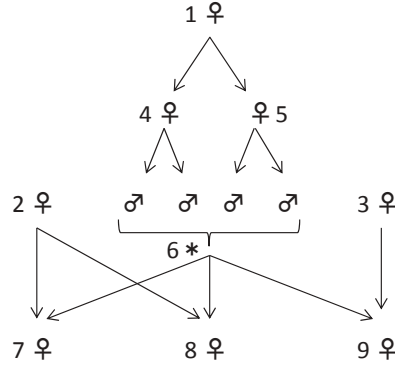


図3  $\bar{\mathbf{A}}$  と  $\bar{\mathbf{A}}^{-1}$  の計算手順の説明に用いる家系図

### (1) $\bar{\mathbf{A}}$ の計算手順

各要素は、次の手順で計算できる。

- ① ベース個体 ( $i=1,2,\dots,b$  : 図3では  $b=3$ )

$i$  が雌なら  $a_{ii}=1$ 、雄なら  $a_{ii}=\frac{1}{2}$ 、また  $i, j=1,2,\dots,b$  について  $a_{ij}=0$  にセットする。

- ② 家系図に含まれる個体の数を  $N$  として、

$$\begin{aligned} & a_{b+1,1}, a_{b+1,2}, \dots, a_{b+1,b+1} \\ & a_{b+2,1}, a_{b+2,2}, \dots, a_{b+2,b+1} \\ & \vdots \\ & a_{N,1}, a_{N,2}, \dots, a_{N,N} \end{aligned}$$

の順に各要素を計算し、 $a_{ij}=a_{ji}$  とおく。

- ③  $i$  が雄の場合

Dummy drone でないときは、 $i$  の母親を  $s$  とすれば

$$\begin{aligned} a_{ij} &= \frac{1}{2} a_{sj} \\ a_{ii} &= \frac{1}{2} \end{aligned}$$

Dummy drone のときは、 $i$  の母親を  $s_1, s_2, \dots, s_F$  とすれば

$$\begin{aligned} a_{ij} &= \frac{1}{2F} \sum_{s=1}^F a_{sj} \\ a_{ii} &= \frac{1}{2M} + \frac{n-1}{2MF} \sum_{j=1}^F a_{sj,sj} + \frac{1}{2F^2} \sum_{j=1}^F \sum_{k>j}^F a_{sj,sk} \end{aligned}$$









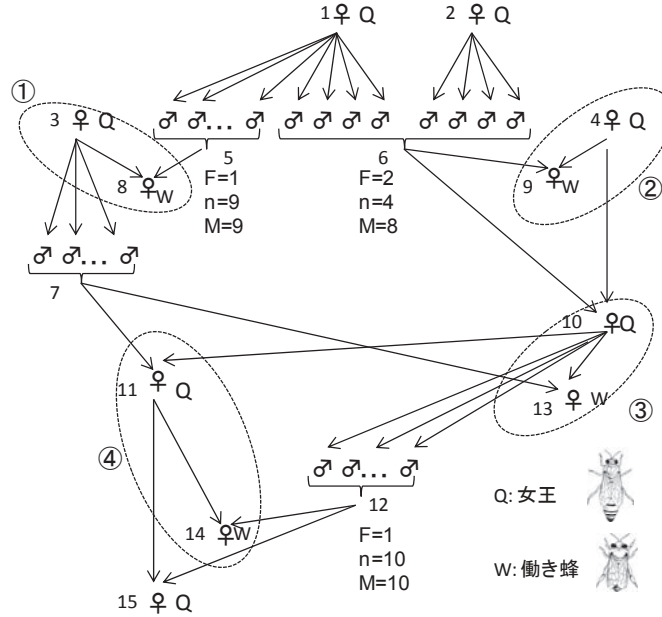


図5 計算例に用いるミツバチ集団の仮想的家系図

各コロニーのハチミツ生産量と置かれた養蜂場は、表2に示すとおりである。ハチミツの生産量は、コロニー内のワーカーの効果（直接効果）と女王がフェロモンの分泌などによって作り出す効果（母性効果）の複合した形質である。そこで、次のような母性効果モデルを仮定した。

表2 各コロニーのハチミツ生産量と設置された養蜂場

コロニー	ハチミツ生産量 (kg)	養蜂場
1	25.5	1
2	21.0	2
3	43.2	2
4	38.6	1

ハチミツ生産量は、文献値[9]に基づく

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}_d\mathbf{u}_d + \mathbf{Z}_m\mathbf{u}_m + \mathbf{e}$$

ここで、 $\mathbf{y}$  はハチミツの生産量のベクトル、 $\mathbf{b}$  は養蜂場の効果のベクトル、 $\mathbf{u}_d$  は直接効果の育種価ベクトル、 $\mathbf{u}_m$  は母性効果の育種価のベクトル、 $\mathbf{X}$  は養蜂場の効果に関する既知の計画行列、 $\mathbf{Z}_d$  は直接効果に関する既知の計画行列、 $\mathbf{Z}_m$  は母性効果に関する既知の計画行列、 $\mathbf{e}$  は残差のベクトルである。ベクトル  $\mathbf{y}$ 、計画行列  $\mathbf{X}$ 、 $\mathbf{Z}_d$ 、 $\mathbf{Z}_m$  は以下のとおりである。

$$\begin{aligned}
 \mathbf{y}' &= [25.5 \quad 21.0 \quad 43.2 \quad 38.6] & \mathbf{X}' &= \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 0 \end{bmatrix} \\
 \mathbf{Z}_d &= \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \\
 \mathbf{Z}_m &= \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

遺伝的パラメータは、以下の文献値 [9] を用いた。

$$\text{直接遺伝率} : h_d^2 = 0.26$$

$$\text{母性遺伝率} : h_m^2 = 0.15$$

$$\text{遺伝相関} : r_G = -0.88$$

$$\text{表現型分散} : \sigma_p^2 = 580.8$$

前節で示した手順で計算した  $\bar{\mathbf{A}}^{-1}$  を混合モデル方程式に代入して得られた養蜂場効果の推定値 (BLUE) と育種価の BLUP を表 3 に示した。雌 15 は、次世代の女王の候補個体 (young queen) であり、ハチミツの生産量の記録を持たないが、BLUP 法ではその能力が育種価として予測されている。

表 3 養蜂場の効果と育種価の推定値

養蜂場	養蜂場の効果	
1	31.7823	
2	32.2382	
個体	育種価	
	直接効果	母性効果
1	-1.2271	0.8533
2	-0.2409	0.1930
3	1.4207	-0.9753
4	1.9095	-1.6748
5	-0.6752	0.4679
6	-0.3971	0.2857
7	0.8008	-0.5291
8	-0.8892	0.5992
9	-1.5633	0.8684
10	2.1063	-1.5132
11	2.3082	-1.5899
12	1.0695	-0.7612
13	3.4909	-2.3816
14	3.1611	-2.1839
15	2.2241	-1.5565

## 7. おわりに

BLUP 法による選抜は家畜の育種に導入され、目覚ましい成果を上げてきたが、この選抜法は集団の近交度を上昇させる可能性があることが指摘されている [10]。とくに、遺伝率の低い形質を選抜の対象としたとき、家系 (family) の情報に大きなウェイトが置かれるため、近交度の急激な上昇を招く。選抜下での集団の近交度の上昇を抑えるための方策として、いくつかのものが提案されており、BLUP 法による選抜と併用することが勧められている [10]。

ハチ類において、近交度の上昇は生産性に大きなダメージを与える可能性がある。ハチ類では、半倍数性の性決定に加えて、性決定遺伝子 (CSD) が性決定にかかわっている。通常、雌は CSD 遺伝子座がヘテロ接合になっているが、ホモ接合となった場合には二倍体の雄となることが知られている [11]。二倍体の雄は、発育初期に死亡するか、あるいは発育しても不妊である。近交度が上昇すると、CSD 遺伝子座のホモ接合化が進み、通常はワーカーとして発育するはずの雌の大半が二倍体雄となり、コロニーサイズの小型化を招く。ハチ類の育種における近交度の抑制方法については、今後の課題である。

## 謝辞

本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金 (課題番号 24380178、24780323) および環境省環境研究総合推進費 (RFd-1202) および社団法人日本養蜂はちみつ協会の支援を受けて行った。

## 参考文献

- [1] K. Bienefeld, K. Ehrhardt, F. Reinhardt (2007). *Apidologie* 38: 77-85.
- [2] K. Bienefeld, F. Reinhardt, F. Pirchner (1989). *Apidologie* 20: 439-450.
- [3] C. R. Henderson *et al.* (1959). *Biometrics* 15: 192-218.
- [4] R. L. Fernando, M. Grossman (1990). *Ther. Appl. Genet.* 80: 75-80.
- [5] D. Goulson (2010) "Bumblebees" Second ed. Oxford University Press.
- [6] C. R. Henderson (1988). *J. Anim. Sci.* 66: 1614-1621.
- [7] M. Perez-Enciso, R. L. Fernando (1992). *Ther. Appl. Genet.* 84: 173-179.
- [8] C. R. Henderson (1976). *Biometrics* 32: 69-83.
- [9] K. Bienefeld, F. Pirchner (1990). *Apidologie* 21: 175-183.
- [10] 野村哲郎 (2007) "変量効果の推定と BLUP 法" 佐々木義之編著. 285-314. 京都大学学術出版会.
- [11] J. Woyke (1986). "Bee Genetics and Breeding" T. E. Rinderer ed. 91-119. Academic Press.

## Application of selection based on BLUP methodology to bee breeding

Tetsuro NOMURA  
Jun-ichi TAKAHASHI  
Tsuyoshi TAKEUCHI

### **Abstract**

Selection on predicted breeding values by BLUP methodology (BLUP selection) has been widely practiced in animal breeding, leading to a remarkable genetic improvement in economic traits. However, the application of BLUP selection to bee breeding has not been as advanced as in other agricultural species due to two distinctive genetic and reproductive peculiarities in bees, i.e., haplodiploid sex determination and polyandrous breeding system. In the present study, taking the two peculiarities into account, we developed a computing algorithm for BLUP in bee breeding. Application of BLUP selection was illustrated with a hypothetical honey bee population.

**Keywords:** BLUP, breeding, selection, honey bee, bumblebee