

不完全な繁殖隔離下におけるハチ類の選抜育種の効率の評価

平成 26 年 5 月 20 日受付

野村哲郎^{1,2)}

高橋純^{—1,2)}

竹内剛³⁾

¹⁾ 京都産業大学総合生命科学部

²⁾ 京都産業大学ミツバチ産業科学研究センター

³⁾ 大阪府立大学大学院生命環境科学研究科

要 旨

不完全に隔離された養蜂場における選抜育種の効率を、近交係数および遺伝的改良量の面から評価した。数値計算の結果、養蜂場の隔離係数が 80% 程度なら、十分な量の遺伝的改良が望めることが示された。ミツバチ育種における遺伝的改良量の予測式についても理論的背景を与えた。

キーワード：選抜育種、隔離係数、近交係数、遺伝的改良量、自然交配

1. はじめに

ミツバチは他の家畜に匹敵する飼育の歴史を持つが、近代育種技術の導入については他の家畜より遅れている[1]。その最大の原因は、交配の人為的コントロールが困難なことにある。この点について、著者らは人工授精技術を用いた BLUP 法による選抜方法を開発し、前報においてその概略を解説した[2]。しかしながら、ミツバチにおける人工授精は技術的に確立されているものの[3]、経費や設備面の問題から選抜試験において広範に利用することは一般に困難なことが多い。海外では、人工授精の代替としてミツバチが分布していない島や山間部に巣箱を移動して交配を行う隔離交配が行われることがあるが[4]、巣箱の輸送にかかる経費や適当な場所の選定の問題から、この方法が利用できる場面は限定されている。

今回は、一般の養蜂施設を想定し、雄の隔離が不完全な場合の選抜育種の効率を評価するための理論を開発したので報告する。また、得られた理論を用いて、雄の不完全な隔離が選抜育

種の効率に及ぼす影響を数値計算によって評価した結果も示す。

2. 方法

(1) モデル

想定したモデルの概要は、図1に示すとおりである。毎世代、雄群は β の割合の養蜂場内由来の雄と $1-\beta$ の割合の養蜂場外由来の雄で構成される。ここで、 β は隔離係数 (coefficient of isolation) である[5]。候補女王は、これらの雄群と自然交配するものとする。候補女王の中から各女王が属するコロニーの形質 (ハチミツやローヤルゼリーの生産量など) に基づいて、上位の女王が選抜される。選抜された女王は次世代の候補女王と雄を生産する。表1に、本報告で用いる記号とその定義を示しておく。

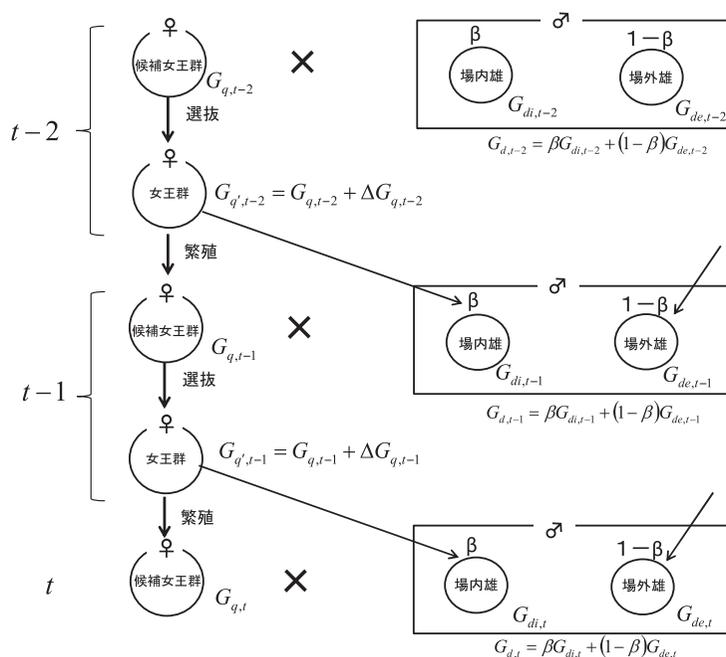


図1 想定したモデルの概要

(2) 近交係数

第 t 世代の近交係数 (F_t) は、養蜂場外由来の雄が養蜂場内の個体と血縁関係を持たないことを仮定すれば、次の2つの漸化式によって計算できる[5, 6]。

$$F_t = \beta \left[\frac{F_{t-1}}{2} + \frac{1}{2N_Q} \left(\frac{1+F_{t-2}}{2} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N_Q} \right) \left(\frac{\phi_{t-2}}{2} \right)$$

$$\phi_t = \frac{F_t}{2} + \left(\frac{\beta}{2} \right)^2 \left(1 - \frac{1}{N_{Qde}} \right) \left[\frac{1+F_{t-2}}{2N_Q} + \left(1 - \frac{1}{N_Q} \right) \phi_{t-2} \right] + \frac{1}{4N_{Qde}} + \frac{1}{4} \left[\left(\frac{1+F_{t-1}}{2N_Q} \right) + \left(1 - \frac{1}{N_Q} \right) \phi_{t-1} \right]$$

表1 記号の定義

記号	定義
N_Q	選抜後の女王数
n	1女王が生産する候補女王数
de	1女王あたりの交配雄数（有効数）
β	隔離係数（養蜂場外由来の雄が占める割合）
F_t	第 t 世代の近交係数
ϕ_t	第 t 世代の女王間の共祖係数
$p = N_Q/nN_Q = 1/n$	選抜率
i	選抜強度
$V_{A,t} = (1 - F_t) V_{A,0}$	第 t 世代の相加的遺伝分散
V_E	環境分散
$h_1^2 = (1 - F_t) h_0^2 / (1 - F_t h_0^2)$	第 t 世代の遺伝率
$G_{q,t}$	第 t 世代の候補女王（選抜前）の育種価の平均値
$G_{q,t}$	第 t 世代の女王（選抜後）の育種価の平均値
$\Delta G_{q,t} = G_{q,t} - G_{q,t} = i\sqrt{V_{A,t}}h_t$	第 t 世代の選抜後と選抜前の女王の育種価の差
$G_{d,t}$	第 t 世代の養蜂場内由来の雄の育種価の平均値
$G_{de,t} = G_{d,0}$	第 t 世代の養蜂場外由来の雄の育種価の平均値
$G_{d,t} = \beta G_{di,t} + (1 - \beta) G_{de,t}$	第 t 世代の全雄の育種価の平均値

(3) 遺伝的改良量

遺伝的改良量の計算に当たっては、

- ・選抜のスタート時（第0世代）では、養蜂場の内外において選抜形質に差はない
- ・養蜂場外の個体群の遺伝的能力は一定に保たれている

ことを仮定した。これらの仮定の下で、第 t 世代の候補女王の育種価の平均値 ($G_{q,t}$) と雄の育種価の平均値 ($G_{d,t}$) は

$$G_{q,t} = \frac{1}{2} G_{q,t-1} + G_{d,t-1}$$

$$G_{d,t} = \beta G_{di,t} + (1 - \beta) G_{de,t} = \frac{\beta}{2} G_{q,t-1} + (1 - \beta) G_{de,0} = \frac{\beta}{2} (G_{q,t-1} + \Delta G_{q,t-1}) + \frac{(1 - \beta)}{2} G_{q,0}$$

として得られる。

(4) 数値計算

数値計算においては、ハチミツの生産量 (kg) を選抜の対象形質とし、以下のパラメータを仮定した。

第0世代の集団平均： $G_{q,0} = 24.0$

第0世代の遺伝率： $h_0^2 = 0.3$

第0世代の相加的遺伝分散： $V_{A,0}=60$

また、各世代の（選抜後の）女王数は $N_Q=6$ 、各女王が生産する候補女王数は $n=4$ とし、女王は1個体あたり $de=10$ 個体（有効数）の雄と交配するものとした。選抜率は $p=1/4$ であり、選抜強度は $i=1.224$ となる[7]。隔離係数として $\beta=0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1.0$ （完全隔離）の5つの場合を想定して、10世代までの近交係数と集団平均（女王の育種価の平均値）を計算した。

3. 結果と考察

図2には、種々の隔離の程度における10世代までの近交係数の変化を示した。養蜂場が場外の雄から完全に隔離されている場合（ $\beta=1.0$ ）には、10世代目の近交係数は17%を超えたが、隔離が不完全になるにしたがって近交係数は低く保たれた。隔離係数（ β ）が0.8のときには、10世代目の近交係数は12%程度に抑えられた。このように養蜂場外から毎世代、雄を介して外来の遺伝子の流入があることは近交係数を低く保つうえで有効に働く。

第 i 世代の集団内の相加的遺伝分散（ $V_{A,i}$ ）は、集団の近交係数（ F_i ）を用いて

$$V_{A,i} = (1 - F_i)V_{A,0}$$

として表される。したがって、養蜂場の不完全な隔離は選抜群の相加的遺伝分散を高く保ち、世代の進行に伴う遺伝的改良量の低下を抑える働きを持つ。一方、養蜂場の隔離が不完全な場合には養蜂場外から雄を介して常に未改良の集団から遺伝子の流入があるため、遺伝的改良量が減殺される。隔離が不完全な養蜂場での選抜による遺伝的改良は、これらの相反する2つの効果によって左右される。

種々の隔離の程度における10世代までの集団平均の変化を、図3に示した。養蜂場の隔離が不完全な場合（ $\beta < 1.0$ ）には、遺伝的改良量は養蜂場が完全に隔離されている場合（ $\beta=1.0$ ）

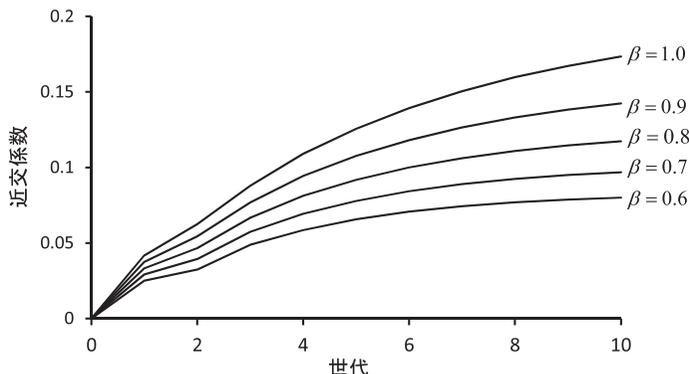


図2 様々な隔離係数（ β ）の下での近交係数の変化

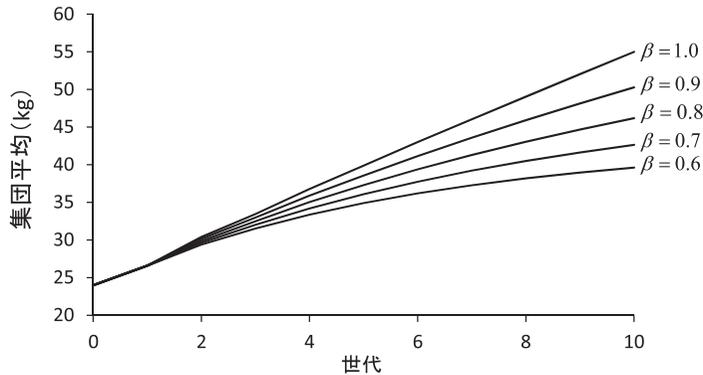


図3 様々な隔離係数 (β) の下でのハチミツの生産量 (kg) の集団平均の変化

よりも低下し、上記の2つの効果のうち後者がより大きく働くことを示している。しかしながら、80%程度の隔離が可能な場合 ($\beta=0.8$) の10世代までの累積改良量は22.2kgであり、これは完全な隔離が達成できた場合 ($\beta=1.0$) の累積改良量 (31.0kg) の約72%に相当する。このことは、養蜂場の隔離が不完全であっても適切な選抜計画の下では十分な遺伝的改良が達成できる可能性を示唆している。

養蜂場の隔離の程度は、周辺の養蜂場によって影響を受ける。半径5km以内に複数の養蜂場がある場合には隔離係数は $\beta=0.6$ 程度、半径10km以内に養蜂場がない場合にはほぼ完全な隔離が達成されると推定されている[8]。また、最近のDNAマーカーを用いた研究では、90%の交配は半径7.5km以内、50%の交配は半径2.5km以内の巣から飛来した雄によって行われることが示されている[9]。周辺の養蜂家の分布を調べる必要はあるが、本学の養蜂施設においては少なくとも70%前後の隔離は達成されているものと考えられる。

最後に、選抜による遺伝的改良量の予測式について付記しておく。通常の家畜においては遺伝的改良量 (ΔG) は $\Delta G = \Delta P h^2$ として予測されるのに対して、Moran[10]は、ミツバチにおける選抜による遺伝的改良量の予測式として

$$\Delta G = \frac{2}{3} \Delta P h^2$$

を与えている。ここで、 ΔP は選抜差(選抜された群の選抜前の群に対する表現型値の優越度)である。この予測式の導出については、Moran[10]の論文では“発表準備中”とされているが、著者らの知る限りではその導出は現在に至るまで発表されていない。その後、この予測式はテキストや論文で、しばしばMoran[10]の公式として引用されてきたが、係数2/3の解釈について詳しい解説はなされてこなかった[11, 12, 13]。本報告で示した漸化式から、上の公式が得られることを以下に示しておく。

Moran[10]と同様に、集団は完全に隔離されており ($\beta=1.0$)、遺伝率は一定値 (h^2) に保たれているものとする。図1を参照すれば、第 t 世代の遺伝的改良量 (ΔG_t) は

$$\begin{aligned}
 \Delta G_t &= G_{q,t} - G_{q,t-1} \\
 &= \frac{1}{2}(\Delta G_{q,t-1} + \Delta G_{q,t-2}) - \frac{1}{2}(G_{q,t-1} - G_{q,t-2}) \\
 &= \frac{1}{2}(\Delta G_{q,t-1} + \Delta G_{q,t-2}) - \frac{1}{2}\Delta G_{t-1}
 \end{aligned}$$

と書ける。式中の $\Delta G_{q,t-1}$ および $\Delta G_{q,t-2}$ は選抜された女王の遺伝的優越度であり、いまの場合、 $\Delta G_{q,t-1} = \Delta G_{q,t-2} = \Delta Ph^2$ である。これを上式に代入し、さらに $\Delta G = \Delta G_t = \Delta G_{t-1}$ とおけば、

$$\Delta G = \Delta Ph^2 - \frac{1}{2}\Delta G$$

となり、Moran[10]が与えた予測式が得られる。このことは、本報告で与えた予測式がより一般化されたものであることを示している。この予測式は、マルハナバチをはじめとする他の有用なハチ類の選抜にも適用できる。

謝 辞

本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費（課題番号 24380178、24780323）、環境省環境研究総合推進費（RFd-1202）、社団法人日本養蜂協会およびローヤルゼリー公正取引協会の支援を受けて行った。

参考文献

- [1] 木村 澄 (1996). ミツバチ科学 17: 145-150.
- [2] 野村哲郎・高橋純一・竹内 剛 (2013). 京都産業大学先端科学技術研究所所報. 12: 45-57.
- [3] J. R. Harbo (1986). "Bee Genetics and Breeding" T. E. Rinderer ed. 361-389.
- [4] K. Bienefeld, F. Reinhardt, F. Pirchner (1989). Apidologie 20: 439-450.
- [5] J.-M. Cornuet (1986). "Bee Genetics and Breeding" T. E. Rinderer ed. 235-254.
- [6] C. Chevalet, J.-M. Cornuet (1982). Apidologie 13: 157-168.
- [7] W. A. Becker (1992). "Manual of Quantitative Genetics"
- [8] みつばち協議会 (2013). "養蜂マニュアルⅢ"
- [9] A. B. Jensen et al. (2005). Conservation Genetics 6: 527-537.
- [10] C. Moran (1984). Ther. Appl. Genet. 67: 317-322.
- [11] Von R. F. A. Moritz (1984). Z. Tierz. Zuchtungsbiol. 101: 394-400.
- [12] Von R. F. A. Moritz (1986). J. Apic. Res. 25: 146-153.
- [13] T. E. Rinderer (1986). "Bee Genetics and Breeding" T. E. Rinderer ed. 305-321.

Evaluation of efficiency of selective breeding of bees under a partial reproductive isolation

Tetsuro NOMURA
Jun-ichi TAKAHASHI
Tsuyoshi TAKEUCHI

Abstract

Efficiency of selective breeding in a partially isolated bee yard was theoretically evaluated, in terms of the inbreeding coefficient and genetic gain by selection. Numerical computation showed that even in a bee yard with the isolation coefficient of 80%, a remarkable genetic gain will be obtained by an appropriate selection program. Theoretical background of prediction equation of genetic gain in a bee population was also given by extending the theories shown in the present study.

Keywords: selective breeding, coefficient of isolation, inbreeding coefficient, genetic gain, natural mating