

ハチ類の系統維持のための交配様式の比較

平成 27 年 5 月 21 日受付

野村 哲郎^{1,2)}

高橋 純一^{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

ハチ類では、女王と働き蜂の両方において種々の形質に近交弱勢が生じる。また、近親交配による性決定遺伝子座のホモ接合化は繁殖能力を持たない 2 倍体の雄を生じ、巣の生産性が著しく低下する。ハチ類の系統維持において、このような近親交配の有害な影響を軽減するための交配として 4 つの交配様式を取り上げ、それらの下での近交係数と集団の有効な大きさを比較した。数値計算の結果から、巣内選抜とグループ交配を組み合わせた様式が、実用的観点から望ましいと考えられた。

キーワード：ハチ類、系統維持、近交係数、集団の有効な大きさ、交配様式

1. はじめに

近交弱勢 (inbreeding depression) は、近親交配によって繁殖力、生存力などの適応度と関連した形質や種々の生産形質が低下する現象であり、動物や他殖性植物にほぼ普遍的にみられる [1]。ミツバチにおいても、女王と働き蜂の両方において種々の形質に近交弱勢が生じることが報告されている [2]。またハチ類では、半倍数性の性決定に加えて性決定遺伝子が性決定にかかわることが知られている [3]。ハチ類では、通常、受精卵から 2 倍体の雌 (女王と働き蜂)、未受精卵から半数体の雄が発生するが、性決定遺伝子がホモ接合となった 2 倍体は繁殖能力を持たない雄となる。このため系統維持に際しては、近親交配を回避して性決定遺伝子座のヘテロ接合度を高く保つような交配様式を採用する必要がある。今回は系統維持の現場で採用可能ないくつかの交配様式について近交係数の上昇と集団の有効な大きさを比較し、系統維持のための最適な交配様式について考察した。

2. 方法

(1) 交配様式

毎世代、 N_f 匹の女王が N_m 匹の雄と交配するミツバチの閉鎖系統を想定した。交配に際しては、 N_m 匹の雄を N_m/N_f 匹からなる N_f 個のグループに分け、各グループ内で雄から採取した精液を混合して女王に人工授精するものとし、以下の4つの交配様式を考えた(図1)。なお、ここで取り上げた交配様式は、わずかな変更でマルハナバチの系統維持にも利用できる。

RS-RM: N_f 匹の女王が作る N_f 個の巣全体から、次世代の親となる N_f 匹の女王と N_m 匹の雄をランダムに選ぶ。 N_m 匹の雄をランダムに N_m/N_f 匹からなる N_f 個のグループに分け、各グループの混合精液をランダムに女王に人工授精する。

WS-RM: 次世代の親を選ぶ際、各巣から1匹の女王と N_m/N_f 匹の雄を選ぶ(巣内選抜)。雄のグループ分けと交配はRS-RMと同様に行う。

WS-RGM: 次世代の女王と雄の選抜は、WS-RMと同様である。各巣から選ばれた N_m/N_f 匹の雄をグループとして、各グループの混合精液をランダムに女王に人工授精する(グループ交配)。

WS-NGM: 次世代の女王と雄の選抜と雄のグループ分けはWS-RGMと同様であるが、グループ交配を行う際に、女王と雄が同一の巣に由来する交配を回避する。

(2) 近交係数の漸化式と集団の有効な大きさ

4つの交配様式の下での近交係数の漸化式は、共祖係数の操作ルール[1]を半倍数性の生物に利用できるように拡張して行った[4,5]。また、RS-RM、WS-RM、WS-RGMの下での集団の有効な大きさ(N_e)は、それぞれの交配様式の下での家系サイズの分散の近似式をPollak[6]の公式に代入して求めた。WS-NGMについては交配がランダムでないため、この方法が使えないので、近交係数の漸化式から得られる固有方程式の近似解より求めた。

3. 結果および考察

表1に4つの交配様式の下での近交係数の漸化式と集団の有効な大きさ(N_e)を示す。また、表1に示した漸化式を用いて $N_m = 4$ および $N_f = 20$ としたときの4つの交配様式の下での50世代までの近交係数の変化を図2に示す。RS-RMの下での近交係数が全世代を通じて最も高い値を示した。選抜を巣内選抜にすること(WS-RM)で近交係数の上昇は、RS-RMよりも大きく抑制することができた。巣内選抜とグループ交配を組み合わせた様式(WS-RGMおよびWS-NGM)を採用することで、近交係数をさらに低く保つことができた。グループ交配を行う際に同一の巣に由来する女王と雄の交配を回避する様式(WS-NGM)は、このような

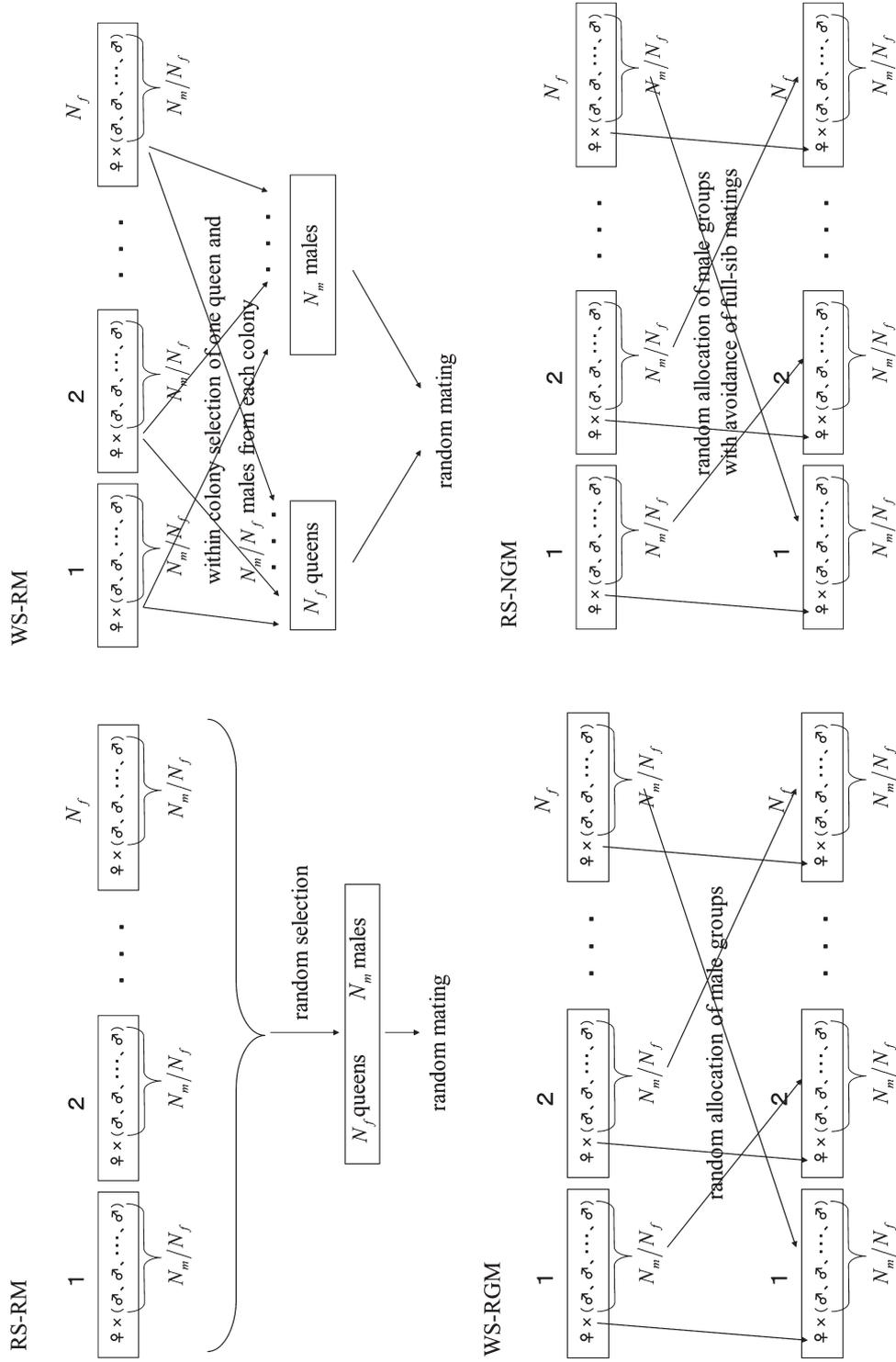


図 1 比較した 4 つの交配様式

表 1 4つの交配様式の下での近交係数の漸化式と集団の有効な大きさ

交配様式	近交係数の漸化式	集団の有効な大きさ
RS-RM	$F_t = \frac{1}{8N_m N_f} \left[2N_m + N_f - 1 + 2N_m (3N_f - 1) F_{t-1} \right. \\ \left. + \{(3N_m - 2)(N_f - 1) + 2N_m\} F_{t-2} \right. \\ \left. - (N_m - 1)(N_f - 1) F_{t-3} \right]$	$N_e = \frac{9N_m N_f}{4N_m + 2N_f}$
WS-RM	$F_t = \frac{1}{16N_f^2 (N_m - 1)} \left[3N_m N_f - N_f^2 - 2N_f + 12N_f^2 (N_m - 1) F_{t-1} \right. \\ \left. + (6N_m N_f^2 - 3N_f^2 - 3N_m N_f - N_m + N_f) F_{t-2} \right. \\ \left. - (2N_m N_f^2 - N_m N_f - N_f) F_{t-3} \right. \\ \left. - N_m (N_f - 1) F_{t-4} \right]$	$N_e = \frac{9N_m N_f}{3N_m - N_f}$
WS-RGM	$F_t = \frac{1}{16N_f} \left[2 + 12N_f F_{t-1} + 6N_f F_{t-2} - (1 + 2N_f) F_{t-3} - F_{t-4} \right]$	$N_e = \frac{9N_f}{2}$
WS-NGM	$F_t = \frac{1}{32(N_f - 1)} \left[4 + 8(3N_f - 5) F_{t-1} + 4(3N_f - 2) F_{t-2} + 2(7 - 2N_f) F_{t-3} - F_{t-4} - F_{t-5} \right]$	$N_e = \frac{36N_f - 3}{8}$

近交回避を行わない様式 (WS-RGM) に比べて、初期の世代は近交係数を低く保ったが、後期の世代ではわずかではあるが近交係数が高くなった。これに伴い、後半世代の近交係数の上昇を低くする WS-RGM の下での N_e が、前半世代の近交係数の上昇を抑える WS-NGM の下での N_e よりもわずかに大きくなった。このような現象は、Robertson[7] により導かれた、近親交配の回避は後半世代の近交係数の上昇量を近親交配の回避を行わなかった場合よりも大きくするという一般化された結論に一致する。ただし、近交係数の逆転が生じるのは世代がかなり経過してから (図 2 の場合は 30 世代が経過してから) であり、実用的な観点からは初期の世代の近交係数の上昇を抑えるために近親交配の回避は有効である。この点は、とくに性決定遺伝子の初期の世代でのホモ接合化を抑える上で重要である。

なお、巢内選抜とグループ交配を組み合わせた 2 つの交配様式 (WS-RGM および WS-NGM) の下での近交係数の漸化式と N_e は、雄の数 (N_m) に依存せずに、女王の数 (N_f) のみによって決定される (表 1)。これは、1 匹の女王に交配される雄グループ (N_m/N_f 匹) は、前世代の 1 匹の女王に由来し、グループ内の雄のうち実際には 1 匹だけが次世代の女王の生産のための受精に関与するためである。

以上の結果から、ハチ類の系統維持においては巢内選抜とグループ交配を組み合わせた様式を採用することが望ましいと考えられる。この様式は、巢あたり 1 匹の女王と一定数の雄を次世代の親として選び、雄をそれらが由来した巣ごとにグループ分けして女王に交配する。その際、同一の巣に由来する女王を避けて各女王に交配することで初期の世代の近交係数の上昇を抑えることができる。巢内選抜において、巢あたりに選抜する雄の数は、近交係数の上昇には関与しないが、人工授精の際の精液量の確保やマルハナバチなどにおいては実験室内での交配に際して交尾を促進する雄の数に基づいて決定すればよい。

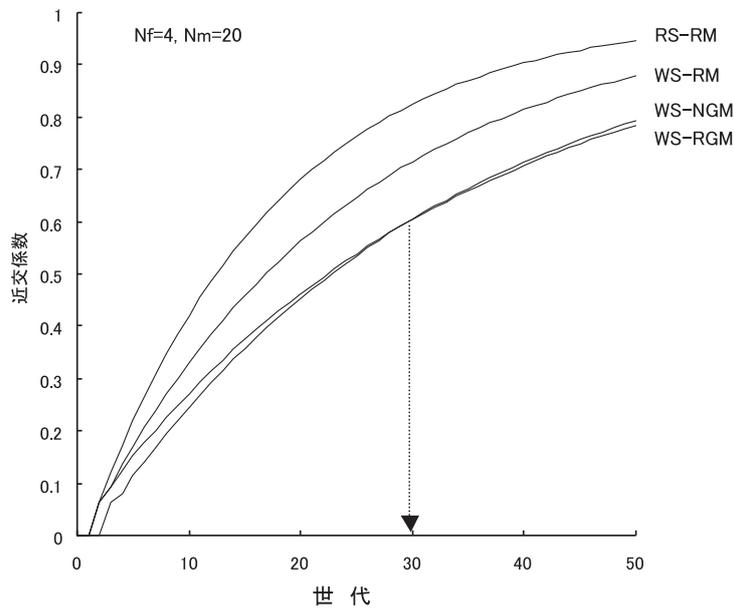


図2 $N_f = 4$ および $N_m = 20$ のときの4つの交配様式の下での50世代までの近交係数

謝 辞

本研究は京都産業大学先端科学技術研究所の研究活動によるものである。また、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] D.S. Falconer, T.F.C. Mackay (1996). "Introduction to Quantitative Genetics"
- [2] K. Bienefeld, F. Reinhardt, F. Pirchner (1989). *Apidologie* 20: 439–450.
- [3] J. Woyke (1986). "Bee Genetics and Breeding" T.E. Rinderer ed. 91–119.
- [4] J. Wang (1996). *Heredity* 76: 569–577.
- [5] T. Nomura, J. Takahashi (2012). *Heredity* 109: 261–268.
- [6] E. Pollak (1980). *Math. Biosci.* 52: 1–25.
- [7] A. Robertson (1964). *Genet. Res.* 5: 164–167.

Comparison of mating systems for maintenance of bee strains

Tetsuro NOMURA

Jun-ichi TAKAHASHI

Tsuyoshi TAKEUCHI

Abstract

In bees, inbreeding depression is found both in queens and workers for various traits. Increased homozygosity at the complementary sex determination locus due to inbreeding also produces sterile diploid males and consequently reduces the productivity of the colony. We compared four mating systems to reduce the deleterious effects of inbreeding in maintenance of bee strains, in terms of the inbreeding coefficient and effective population size. Numerical computation showed that combination of within-colony selection and group mating is a practically recommended system.

Keywords: bee, maintenance of strain, inbreeding coefficient, effective population size, mating system