

令和 2 年 6 月 1 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K08045

研究課題名(和文) 但馬牛の長期的な遺伝的多様性維持における系統造成の有効性

研究課題名(英文) Effectiveness of strain in maintaining long-term genetic diversity of Tajima cattle

研究代表者

大山 憲二 (Oyama, Kenji)

神戸大学・農学研究科・教授

研究者番号：70322203

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,900,000円

研究成果の概要(和文)：顕著な遺伝的改良と引き換えに黒毛和種の遺伝的多様性は急速に減少している。本研究では、外部からの遺伝子導入を認めない但馬牛に実際に採用されている系統分類手法の長期的な有効性を調査した。15世代先(おおよそ150年先)までの集団をコンピュータによりシミュレートしたところ、系統内交配の継続は遺伝子のホモ化を促進し系統内での多様性を減少させることとなったが、とくに集団間の遺伝的多様性を大きく維持できることが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

系統分類の継続による遺伝的多様性の推移、とくに実在の集団を材料としてコンピュータシミュレーションした報告は皆無である。また、短期的にはその有効性が確認されていたものの、本研究では但馬牛に採用されている系統分類手法の長期的な有効性が確認され、現実集団における本手法の適用の正当性を示すこととなる。ただし、設定した5つの系統のうち、15世代先までの維持が難しい系統も明らかとなり、系統の特徴を強めてゆく新たな方策が求められる。

研究成果の概要(英文)：Genetic diversity of Japanese Black cattle is rapidly decreasing in exchange for significant genetic improvement. In this study, we investigated the long-term effectiveness of the systematic strain classification actually adopted in Tajima cattle that does not allow gene introduction from the outside. Computer simulations of Tajima cattle up to 15 generations ahead (approximately 150 years ahead) showed that continued within-strain mating promoted gene homogenization and reduced genetic diversity attributed to within-strain, but it became clear that the genetic diversity among strains can be maintained greatly.

研究分野：家畜育種学

キーワード：黒毛和種 遺伝的多様性 系統分類

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

日本では160万頭あまりの黒毛和種が飼養され、年間15万トン(部分肉ベース)の牛肉が生産されている。牛肉の輸入自由化以降もこのように国内での牛肉生産が維持されているのは、黒毛和種が外国種と比較して筋肉内脂肪の量(脂肪交雑)において優位性をもつためである。したがって、脂肪交雑を高い水準に維持しておくことは、諸外国との品種間競争だけでなく、国内での産地間競争においても重要である。

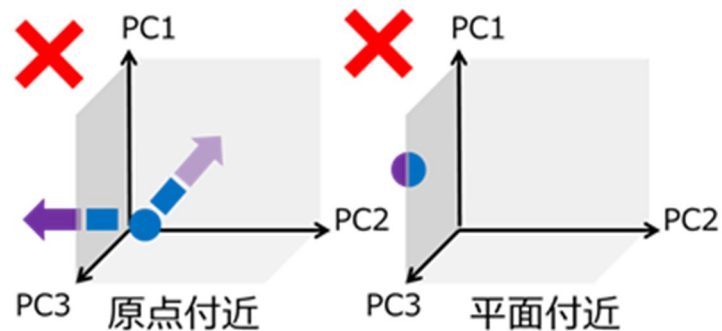
このため、黒毛和種では直接検定および現場後代検定という2段階の選抜システムと育種価評価システムを構築し、脂肪交雑に優れた雄牛を選抜して人工授精に供してきた。その結果、黒毛和種の脂肪交雑は年々上昇する傾向にあり、他品種の追従を許さないレベルに到達している。しかし脂肪交雑に優れた少数の雄牛に人気が集中したことで、集団の遺伝的多様性を大きく失う事態となった。

遺伝的多様性の減少は、長期的には遺伝資源の枯渇による改良限界の早期化や改良目標の変化に対する順応性の低下など、集団の存続に関わる問題につながる。また短・中期的には、近親交配の増加による遺伝病の発現機会の増加、あるいは能力の低下(近交退化)が懸念される。これらは対立遺伝子のバリエーションが減少し、ホモ化が進行することによる。現在、黒毛和種のなかで最も遺伝的多様性の減少が危惧されているのは閉鎖育種として著名な兵庫県(但馬牛)であり、その平均近交係数は25%に到達しつつある。これは黒毛和種全体の平均の3倍に相当し、但馬牛は平均で親子交配の産子に相当するホモ化となっていることを意味している。したがって、今後の黒毛和種の育種改良を考えると、長期的な遺伝的多様性の確保は喫緊の課題であり、その保全に向けた取り組みが求められている。

2. 研究の目的

遺伝的多様性の維持には、遺伝子構成の異なる複数の系統を維持し、計画的な系統内・系統間交配を実施することが有効であるとの考えの下、但馬牛では系統の再編成に着手し、始祖牛の遺伝子保有確率を利用した主成分分析が提案されている。この方法は第3主成分までのスコア(PC1、PC2、PC3)の正負の組み合わせで8つの系統グループ(G1、G2、...、G8)に分類するものであり、現実に兵庫県ではそれぞれのグループからの種雄牛作成も行われている。(ただし、G1からG4は便宜上、ひとつのグループとして取り扱っている。)

このような系統分類の取り組みの実践は但馬牛が初めてであり、各グループ間の遺伝的差異もまだ不明瞭である。そこで我々は、右図のような3つの主成分が作り出す空間において、座標面から遠い場所に位置する個体を「系統らしさ(degree of lineage, DL)」が高い個体と定義する指標を考案した。つまり図の中の丸がある個体の3つの主成分スコアが



示す座標点とした場合に、原点付近や座標面に近い個体は系統の特色が薄いと見做す方法である。具体的には各個体の3つの主成分得点を用い、原点からの距離を基準化したものから、すべての面から等距離である直線との距離の基準値を減ずることでDLを得ている。

このDLにより選抜された集団が短期的には高い遺伝的多様性を維持できることは示されたが、現実の育種を考えると、50年、100年先といった中長期的な視点からの有効性の検討が必須であり、いまだその検討には至っていない。

したがって本研究は、黒毛和種のモデルとして但馬牛を取り上げ、実際の血統情報を始点としてDLを用いた選抜が但馬牛の長期的な遺伝的多様性の維持にどのように機能するか検討することを目的としてコンピュータシミュレーションを実施した。

3. 研究の方法

(1) 供試個体

集団パラメータを算出する際に用いた血統記録には、兵庫県において繁殖に供された117,921頭(1915年~2015年出生個体)を用いた。このうち、2015年から過去10年間(2006~2015年)の登録雄74頭と雌12,504頭の合計12,578頭(以下、「現存集団」とする)を現在の世代と見なし、シミュレーションの起点とした。

(2) シミュレーション

現存集団を0世代目とし、以下の5つの方法により次世代の親となる個体を選抜し、世代を進行させた。選抜個体数は、各世代雄20頭、雌5000頭で、それらから6000頭の後代が生産されるとした。後代の性比は確率的に雄:雌=1:9とした。すべての方法で選抜個体間の交配はランダムとし、シミュレーションは15世代目まで100反復行った。但馬牛の世代間隔は概ね10年であることから、シミュレーションで150年先の集団構造を予想することとなる。

方法1 (系統分類なし)

各世代で集団から無作為に雄および雌を選抜し、それらのランダム交配により産子を発生させた。ここでは系統分類を行わない。

方法2 (系統分類あり・DL 選抜なし)

集団を先述の方法で5つの系統(G1-4、G5、G6、G7、G8)に分類し、各系統内から無作為に雄4頭、雌1000頭を選抜し、世代を進行させた。

方法3 (系統分類あり・現存集団で基準化したDL 選抜あり)

方法2と同様であるが、各系統での選抜は無作為ではなく、現存集団での平均値と標準偏差で基準化したDLによる。

方法4 (系統分類あり・各世代で基準化したDL 選抜あり)

方法3と同様であるが、選抜は各世代での平均値と標準偏差で基準化したDLによる。

方法5 (系統分類あり・各世代・系統で基準化したDL 選抜あり)

方法3と同様であるが、選抜は各世代・世代での平均値と標準偏差で基準化したDLによる。

以上の5つの方法により集団の近交係数および遺伝的多様性指数を算出した。

4. 研究成果

(1) 近交係数

5つの方法でシミュレートした近交係数の推移を図1に示した。すべての方法で世代0は同一個体の集団であることから、その次の世代である世代1では方法間の差はほとんど認められない。しかし、世代の経過と共に方法間の差が明確となっており、近交係数を最も低く維持したのは方法1であった。この方法では15世代目においても近交係数は0.31で、世代当たりの近親交配率は0.64%ほどであった。

逆に近交係数が最も高くなったのは方法4であり、世代15では0.49に達していた。ここでの近親交配率は2.8%と、方法1の4倍以上の速度で近親交配が進むことが予想された。しかし図1から、若干の様相の差異はあるものの、概ね方法1とそれ以外の方法に2分される傾向が認められた。とくに世代15のみの近交係数をみるとその傾向は明確であった。

方法1とそれ以外の方法との違いは系統分類を行うか否かであり、近交係数の高かった方法はすべて系統分類を継続した方法となっている。この結果は予想されたことであり、複数の系統に集団を細分化することで各集団の規模が小さくなり、その中での系統内交配の継続が高い近交係数を引き起こすこととなっている。

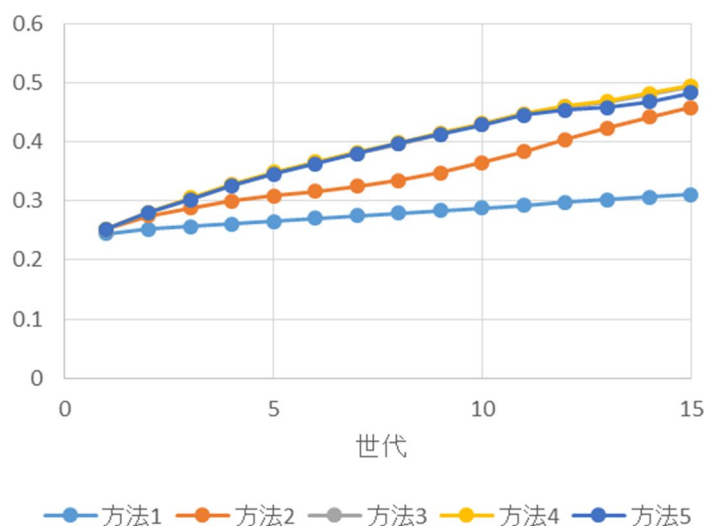


図1. 近交係数の推移

(2) 遺伝的多様性指数

遺伝的多様性指数の推移を図2に示した。この指数は集団内の個体の総当たりの共祖係数の平均を1から減じたものである。世代15において、遺伝的多様性指数を最も高く維持したのは方法1、最も低くなったのは方法2となっていた。

系統分類を行い、かつDL選抜を行う方法3、方法4および方法5はほぼ同様の推移を示した。これらの方法の特徴は、世代10を超えるところまではかなり高く多様性を維持したが、それ以降は失速し多様性を喪失していた。しかしながら、方法の違いに起因する世代15における遺伝

的多様性指数の差は、図1の近交係数と比較すると総じて小さいことが確認された。

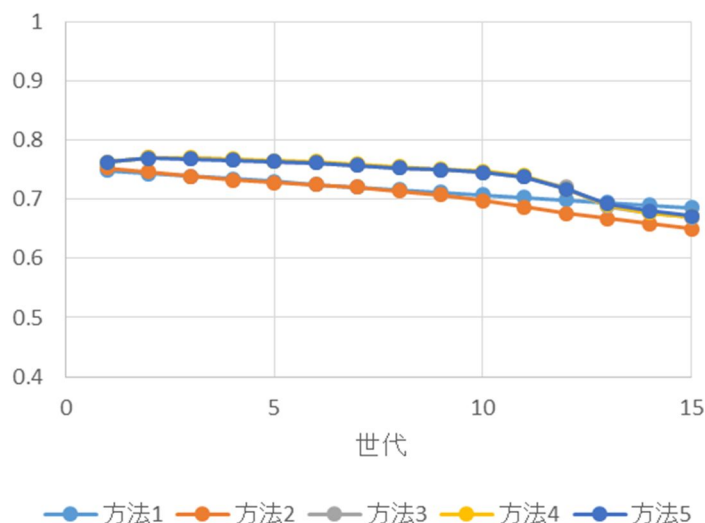


図2. 遺伝的多様性指数の推移

以上より、系統分類は近交係数を高くし、多様性指数には大きな差を生じさせないことが予想されたが、図2の遺伝的多様性は系統内と系統間に存在する遺伝的多様性の合計となっているため、それぞれの構成要素に遺伝的多様性を分離した推移を図3に示した。

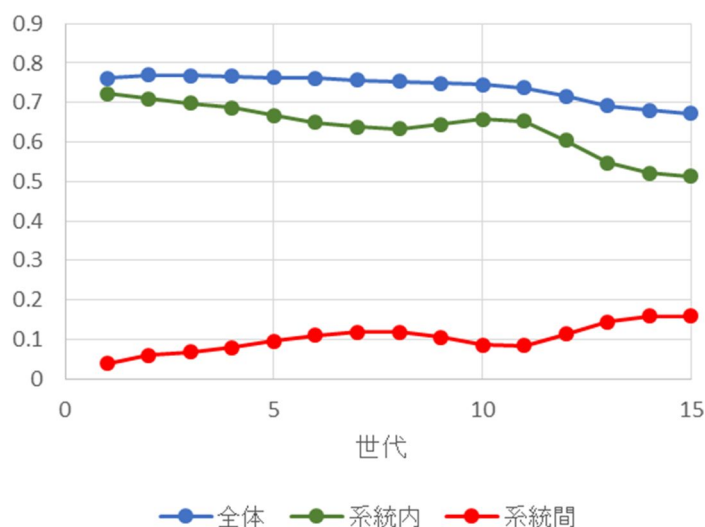


図3. 系統内、系統間および集団全体の遺伝的多様性指数の推移（方法5）

このような遺伝的多様性の分解が可能なのは、系統分類を行っている方法2以降の方法であるが、方法間の差が小さかったため図3には方法5における結果を示した。

図3から、当初の世代は遺伝的多様性が高いものの、そのほとんどは系統内に存在している多様性であることが分かる。そして世代の経過と共に、系統内の遺伝的多様性が減少する一方、系統間の遺伝的多様性が徐々に増加し、その和である全体の多様性が両者を相殺し緩やかに減少している様子を確認できる。この系統内の遺伝的多様性の減少が図1にみられる近交係数の増加と関連していると考えられる。

系統間の遺伝的多様性が全体の多様性に占める割合は、世代1では5.1%であったが、世代15では23.7%にまで増加し、全体の遺伝的多様性は徐々に減少の傾向にあるものの、多様性が系統間に保存されてゆく傾向が明らかとなった。

(3) まとめ

以上の結果を要約すると、系統分類を行う方法1以外の手法では、集団を5つに分割して維持することになることから系統内の遺伝的多様性が減少し、近交係数の上昇を引き起こすことが確認された。しかし一方で、これらの方法は系統間の遺伝的多様性を増加させ、結果的に集団全体の遺伝的多様性に関しては方法1と大きな差がないことも明らかとなった。また、系統分類を行う手法間における基準化の違いは明確な差を生じさせず、DLの採用や計算方法などが大きな違いを生み出すものではないことが認められた。

したがって、どのような手法を採用するかは系統内および系統間の遺伝的多様性にどのよう

な重きを置くかに依存する。近交係数の上昇は確かに単純劣性有害遺伝子の発現や選抜限界の早期化、適応度の退化を引き起こす危険性を有する。しかし、系統間の遺伝的多様性が高い状態とは、例えば単純劣性有害遺伝子を有する系統とそうでない系統に分割して維持することにもつながり、このような遺伝子が発現するリスクを分散している状態と考えることもできる。つまり個々の系統内の多様性は低くとも、それぞれの系統が別々の方向に向かって固定が進んでいるのであり、集団全体が均質化し近交係数が高くなっている状態とは本質的に異なる。さらに、系統内の遺伝的多様性の減少は、系統間に多様性が存在すれば他系統との系統間交配を計画的に実施することでコントロールも不可能ではない。このように、系統分類を行う手法は、方法1と比較して大きな優位性を有していると考えられ、但馬牛の長期的な育種改良にはこのような方法での集団の維持管理が望ましいと考えられた。

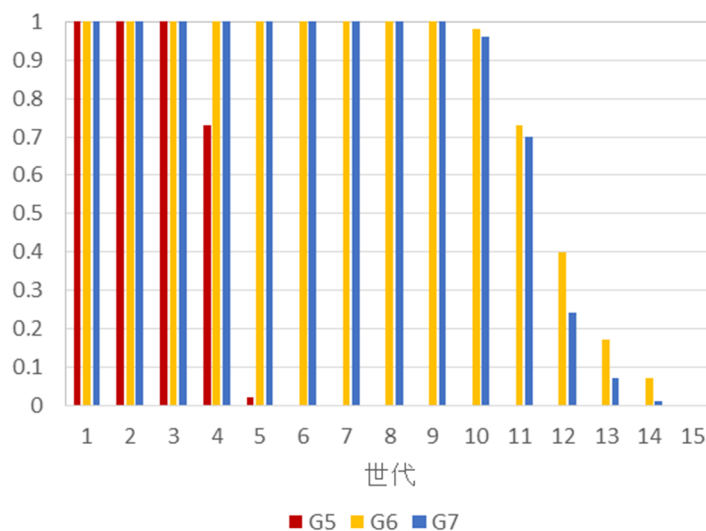


図4. 系統が維持できた反復の割合 (方法5)
(G1-4 系統および G8 系統はすべての反復で維持)

しかしながら、系統分類を採用する方法では系統の維持という点において課題も明らかとなっている。図4は、G5、G6 および G7 の方法5の100回のシミュレーションにおいて、終点である世代15まで到達した反復数を示している (G1-4 および G8 については、すべての反復が世代15まで到達しているので図からは省略)。このようにこれら3つの系統では、シミュレーションの途中で頭数が減少し、その維持が困難になっている。これは、系統内交配の産子がかならずしも両親の系統にはならないことに起因し、本手法が有する課題を示したものといえる。

とくに維持が難しいのは G5 であり、世代5ですでに98%の系統が消失し、世代6まで到達する反復がない結果となった。古くから認識されている系統と今回の系統を対応させると、G1-4 は城崎系、G8 は熊波系の濃い系統となっており、G5 から G7 は中土井系に近い。また、但馬牛の現集団では中土井系が支配的で集団に普遍的にみられ、城崎系と熊波系がそのなかでやや特殊な血統構成になっているものと推察される。つまり維持が困難な系統は、それが希少であるという訳ではなく、あまりにも普遍的に集団に存在している個体群であることから、分類が困難になっているという側面があるのではないかと推察される。

本研究の結果から、但馬牛に採用されている系統分類は少なくとも短・中期的な育種に有効であるが、15世代という長期的なスパンで考えた場合には、系統の分類に課題を有していることも明らかとなった。系統への分類方法の改良や、血統情報に例えばゲノム情報を加味した系統造成などが今後の検討課題である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 山田 栞, 本多 健, 小浜菜美子, 坂瀬充洋, 大山憲二
2. 発表標題 但馬牛の系統分類が長期的な遺伝的多様性に与える効果
3. 学会等名 日本畜産学会第126回大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----