

①

博 士 論 文

精巣サイズに対する選抜による雌繁殖

形質の改良に関する研究

第一章 緒言	1
第二章 材料と方法	10
第三章 結果と考察	28
第四章 結論	47

第五章 参考文献	50
第六章 謝辞	52
第七章 平成 3 年 1 月	53
第八章 結果と考察	54

古川 力

第九章 参考文献	70
第十章 謝辞	75
第十一章 平成 3 年 1 月	77
第十二章 結果と考察	78

目 次

緒 論	1
第 1 章	ゴールデンハムスターの純系および交雑群における雄 と雌の繁殖形質の間の関連性について	
第 1 節	緒言	8
第 2 節	材料および方法	10
第 3 節	結果および考察	19
第 2 章	ゴールデンハムスター精巣サイズに対する選抜による 選抜反応と雄の他の形質における相関反応について	
第 1 節	緒言	38
第 2 節	材料および方法	40
第 3 節	結果および考察	47
第 3 章	ゴールデンハムスターの生体精巣サイズに対する選抜 による雌形質における相関反応	
第 1 節	緒言	58
第 2 節	材料および方法	59
第 3 節	結果および考察	62
第 4 章	ゴールデンハムスター精巣サイズに対する選抜実験に おける各形質の遺伝率と遺伝相関	
第 1 節	緒言	73
第 2 節	材料および方法	75
第 3 節	結果および考察	83

第5章	豚における精巣サイズと雌の繁殖性との関連性	
第1節	緒言	102
第2節	材料および方法	104
第3節	結果および考察	109
第6章	豚における精巣サイズを考慮した繁殖性改良の育種計画 の検討	
第1節	緒言	121
第2節	モデルの構築	123
第3節	結果および考察	132
第7章	総合考察	141
要約		148
謝辞		152
引用文献		153

緒 論

わが国における豚の改良をみると、外国からの種豚の導入、増殖配布という流れの中で、体型に重点が置かれ、第二次世界大戦までは、厳密な能力評価に基づく選抜はあまり行なわれなかった。昭和23年に日本種豚登録協会が設立され、種雌豚産子検定規定が定められた。これに基づき、中ヨークシャー種とパークシャー種については繁殖能力の検定がようやく行なわれるようになった。産肉能力については、後代検定に基づく豚産肉能力検定が昭和34年に開始され、昭和44年からは種豚候補自身を検定する産肉能力直接検定も行なわれるようになった。

一方、豚の交雑利用のための純粋種豚群の改良をめざして、農林省畜産局は昭和44年「種豚改良育種施設設置事業」という名で、豚の系統造成のための新規事業を開始した（阿部、1987）。翌年には、農林省農林水産技術会議が岩手、宮崎の両県の畜産試験場に畜産関係指定試験地を設置し、「豚の地域環境別選抜試験」を開始した（阿部ら、1981）。その後、国の種畜牧場や多くの県の試験場、民間の種豚場が系統造成に取り組んだ結果、平成2年7月現在では、5品種27系統が完成し、同じく27系統が造成中であり、さらに6系統が準備もしくは計画中という状況になっている（平成2年度豚閉鎖群育種研究会資料）。

豚の主要な経済形質である産肉性は遺伝率が高く改良しやすいので、これまで行なわれてきた選抜では産肉性の改良に重点が置かれてきた。しかし、近年、育種における繁殖形質の重要性が次の3つの理由により再評価されるようになってきた。その第一の理由は、枝肉の赤肉率や脂肪量、成長速度のような産肉形質の水準が選抜の限界値に近付いてきたことにより、繁殖形質に対する選抜の経済的重要性が相対的に強調されるようになってきていることである（HillとWebb、1982）。第二には、豚肉生産の生物経済モデルを用いた研究から、市場出荷体重が一定と仮定した場合には、発育や屠体形質に比べて、繁殖形質、特に生時の一腹産子数と子豚の生存率が非常に重要であることが明らかとなったことである（Dickersonら、1982）。第三の理由は、系統造成が進むにつれて、それぞれの系統の役割が特化してきたことである。つまり、雄系としては産肉性の

改良に重点が置かれるようになり、雌系には繁殖性の改良がこれまで以上に求められるようになってきた(Hill, 1982)。

わが国における純粋種豚の繁殖能力の推移を見ると、最近20年間(昭和44~63年)に、パークシャー種と大ヨークシャー種の一腹離乳頭数には、それぞれ0.5頭と0.7頭の増加がみられている。この2品種における変化は、調査時期が3週齢から2週齢になったこと、および飼養管理技術が向上したことによると思われる。それに比べ代表的雌系品種であるランドレース種においては変化がみられず、相対的な繁殖能力の低下が懸念された。また、一般養豚農家における母豚繁殖能力を農林水産省統計情報部による「畜産物生産費調査」から求めると、昭和50年から61年度にかけて、一腹離乳頭数は0.03頭/年の増加を示し、母豚当たり年間離乳頭数は0.16頭/年増加している(農林水産省畜産局、1988a)。この間に、種雌豚の中に占める雑種豚の割合は昭和45年度の20.4%から昭和62年度の74.9%へと増えており(農林水産省畜産局、1988b)、一般養豚農家における離乳頭数の増加は雑種母豚に現れるヘテロシス効果によると考えられた(三上、1983)。

繁殖能力の推移については、外国でもわが国と同様な傾向がみられる。すなわち、イギリスでは1945年から1980年の間に、母豚当たり年間離乳頭数は0.23頭/年増加し(Bichardら、1983)、フランスにおいても1972年から1981年にかけて同様の増加がみられた(NogueraとLegault, 1984)。この増加の原因は、産業構造の変化、早期離乳、空胎期間の短縮、離乳までの育成率の向上によると考えられ、系統や品種内での選抜による遺伝的な改良とは考えられていない(Haleyら、1988)。デンマークやノルウェーのランドレース種(Skjervold, 1979)、フランスの大ヨークシャー種(BoletとLegault, 1982)においては一腹産子頭数の減少さえ観察されている。

この様に繁殖形質の中でも最も重要な一腹産子数が遺伝的に改良されなかった理由として、第一に一腹産子数の遺伝率が産肉性に関する形質の遺伝率に比べて相当低いことが挙げられる。一腹産子数の遺伝率は多くの報告を整理した結果、おおよそ0.1と推定されている(HillとWebb, 1982; Haleyら、1988)。これに対して、発育速度と飼料要求率の遺伝率は0.3、背脂肪の厚さなどの屠体形質の遺伝率は0.5と報告されている(HillとWebb, 1982)。したがって、現実の選抜で

は遺伝率が高く容易に選抜効果の得られる発育形質や屠体形質に改良の重点がおかれ、遺伝率の低い繁殖形質で高い能力を実現するには、主としてヘテロシスを利用した交雑システムが用いられてきた。第二に、生産性にかかわる繁殖形質は、一腹産子数、性成熟日齢、初産日齢など、雌にのみ発現する雌性限性形質が多いことである。そのため、一般に強い選抜が可能な雄の側に適当な選抜基準を設定することができず、雌側からだけの弱い選抜に頼らざるをえなかったことも、この形質の改良があまり進まなかった原因の一つと考えられる。

近年、豚の繁殖性、特に雌の一腹産子数に対する選抜がいくつか試みられている。Ollivier(1982)は、1965年から大ヨークシャー種を用いて、初産と2産の合計産子数について選抜を行なった。最初の2産の合計産子数は5世代まで世代当たり一腹0.15頭増加したが、その後減少し、11世代までを通してみると選抜反応はえられなかった。しかし、一腹産子数の構成要素である排卵数は、有意ではなかったものの、増加する傾向がみられた。Rutledge(1980a, b)は、同腹きょうだい数の効果を除去する目的で生時に一腹頭数を6頭に揃えて育成し、初産の一腹産子数について腹内選抜を2世代行なった。その結果、一腹当たりの育成頭数を揃えなかった群や対照群よりも大きな選抜反応をえたが、明らかな結論を得る前に対照群を失い、実験を中止した(Haleyら, 1988)。Johnsonら(1985)は排卵数を多い方向へ9世代にわたり選抜した集団(ZimmermannとCunningham, 1975)の10世代豚を基礎集団として、一腹産子数の多い方向へ6世代の選抜を行なった。同じ10世代豚を基礎集団として選抜を休止した群と比較すると、一腹産子数は世代当たり0.16頭の増加が得られた。

一方、Legault(1985)は大ヨークシャー種のフランス全国で集計された繁殖記録を用いて、連続4産にわたる産子数に基づき上位3%程度の母豚を選ぶ強い選抜で基礎集団を作出した。この超多産母豚の雄後代を同じ超多産母豚群に戻し交配し、得られた雄後代をさらに超多産母豚群に戻し交配することにより、超多産母豚群の持つ遺伝的優越性を雄後代に固定する試験を行った。この超多産母豚群の娘、孫娘と一般の大ヨークシャー種との比較試験では、超多産母豚系は初産の一腹産子数は大ヨークシャー種よりも劣ったものの、2産目の一腹産子数及び3産目の排卵数と生存胚数では大ヨークシャー種より高い値を示した。BichardとSiedel(1982)もまた大ヨークシャー種及びランドレース種を用い、

一定期間内における連続4産の合計産子数に対して、選抜率が1.7%という強い選抜を行なった。選抜された大ヨークシャー種とランドレース種の交雑で作ったF₁雌の初産から4産までの産子数は対照区の交雑によるF₁雌のそれに比べて高い値を示した。Vangen(1981)は、ノルウェー全国の繁殖記録に基づき超多産母豚を選抜して、2群の基礎集団を構築し、初産と2産の一腹産子数からなる指数選抜を6世代行なった。その結果、選抜による明らかな選抜反応を得ることはできなかったが、基礎集団構築の際に獲得した遺伝的優越性は維持されたと報告した。

一腹産子数は排卵数、成熟卵子率、受精率、着床率、胚生存率、正常出産率(1-死産率)の積として発現する。これらの構成要素の中でも排卵数は一腹産子数を決定する最も重要な因子である。Cunninghamら(1979)は豚の排卵数に対する選抜を9世代行い、世代当たり0.4個の排卵数の増加を観察した。排卵数の実現遺伝率は0.42と推定された。しかし、産子数については最初の4世代は増加の傾向がみられたものの、その後減少し、最終的には有効な相関反応は得られなかった。これは、排卵数の増加につれて胚死亡率も上昇したためであった。マウスにおける排卵数に対する選抜実験においても同様な結果が報告されている(Bradford, 1969a; LandとFalconer, 1969)。このように排卵数と胚死亡率との間に負の相関をもたらす要因の一つとして子宮の収容能力が指摘されている(Leymasterら, 1986)。一方、Johnsonら(1984)は排卵数と妊娠50日目に測定した出生前生存率を組み合わせた指数選抜を提案し、実際に5世代の選抜で世代当たり0.19頭の一腹産子数の増加を観察した(Nealら, 1989)。

次に、豚の繁殖性に対する雄側からの選抜について述べる。雄における選抜の指標としては、血縁のある雌の繁殖形質の測定値を利用する方法と、雄に発現する形質を用いるという2つの方法がある。前者の例として、ノルウェーにおける後代検定に基づく人工授精用雄の選抜計画(Skjervold, 1979; Leukkunen, 1984)があるが、具体的な成果は報告されていない。また、最近では、家系指数選抜の有効性が提唱され(AvalosとSmith, 1987; 佐藤と西田, 1990)、それを活用した系統造成が計画されている(平成2年度豚閉鎖群育種研究会資料)。一方、後者は一種の間接選抜であり、雄に発現する形質に対する選抜により雌性限性形質の改良を行なおうとするもので、本論文の主題である。

雌の排卵数と雄の精巣重量との間に相関関係のみられることは多くの動物種で報告されている。雌の排卵数に対して選抜を行なったマウスの5系統では、系統平均値としての雌の排卵数と雄の精巣重量の間に0.97の相関係数が計算された(Land, 1973)。緬羊では一腹産子数の多いフィニッシュランドレース種はメリノ一種に比較して精巣直径が大きく、その発育も速かった(Land, 1973)。豚では、排卵数の多い方向へ選抜した系統において精巣の発育が速かった(Proudら, 1976)。人においても、2卵性双生児率や精巣重量に人種による差がみられ、両形質間に正の相関が観察された(Diamond, 1986)。ただし、これらはいずれも表型相関である。

雄にも雌にも同じく卵胞刺激ホルモン(FSH)と黄体形成ホルモン(LH)が存在し、これらのホルモンはそれぞれ雄では精巣に、雌では卵巣に作用することから、これらの生殖腺はともに同じ内分泌的支配を受けていることが知られている(Cole, 1969; HughesとVarley, 1980)。したがって、上に述べた排卵数と精巣重量との高い相関関係から雄と雌の内分泌システムが同じ遺伝的支配のもとにあるという仮説(Land, 1973)が導かれる。過排卵処理による排卵数について選抜されたマウスの群ではFSHに対する性腺の感受性が増加していた(Wolfeら, 1981)。また、緬羊の多産品種であるフィニッシュランドレース種は他の品種に比較して性ステロイドホルモンの負のフィードバックに対する感受性が低かった(Land, 1976)。これらの事実はこの仮説を支持するものである。

豚における精巣重量および精巣サイズの遺伝率はいくつか報告されている。140日齢と168日齢に生体で測定した精巣の長さや幅の遺伝率は0.30~0.58の範囲にあった(Legaultら, 1979; Toelleら, 1984)が、日齢に関する補正を行なうと、その値が0.16~0.36に減少した(Toelleら, 1984)。(精巣の長さ÷2)×(精巣の幅÷2)²で求めた精巣の容積(精巣サイズ)の遺伝率は0.11~0.55の範囲にあった(Toelleら, 1984; Youngら, 1986)。種々の日齢における精巣サイズの遺伝率を比較すると、日齢が進むにつれて遺伝率は高くなる傾向がみられる。また摘出した精巣重量の遺伝率は0.40~0.73の範囲にあり(Legaultら, 1979; Schinckel, 1982; Toelleら, 1984)、一般に生体精巣サイズの遺伝率よりも高い値が観察されている。

雄の精巣に関する形質と雌の繁殖形質との相関係数の推定については

Schinckelら(1983)の詳細な報告がある。それによると精巣重量と排卵数との間の表型相関は0.03~0.15の範囲にあり、遺伝相関は0.39~0.65の範囲にあった。精巣重量と雌の性成熟日齢との間には有意な負の表型相関があり、精巣重量と一腹産子数との間には正の表型相関がみられた。また、生体で測定した精巣の長さおよび幅と精巣重量の間には0.76~0.93の高い表型相関が観察され、生体測定値を精巣重量の指標として利用できることが示された。ToelleとRobison(1985b)もまた、精巣サイズと一腹産子数の間にはおおむね正の遺伝相関を観察し、精巣サイズと雌の初交配日齢および初産日齢の間にはおおむね負の遺伝相関を観察した。Youngら(1986)は精巣サイズと雌の性成熟日齢の遺伝的相関関係について検討し、父娘回帰からは正の関係を、きょうだい相関からは負の関係を推定した。以上のように、雄の生体での精巣測定値は雌の一腹産子数および排卵数との間には正、性成熟の速さとの間には負の遺伝相関を示す傾向がみられるが、その数値は実験方法や推定方法によりかなりばらつきがあり、なお検討の余地がある。

雄の精巣サイズあるいは精巣重量に対する選抜により雌の繁殖形質を改良する試みが、マウス(Islamら,1976)と緬羊(LeeとLand,1985)を用いて行われた。Islamら(1976)は9週齢でマウスを交配しておき、11週齢時の雄の精巣重量に基づいて選抜を行なった。選抜は5世代にわたり、大小2方向へ2反復ずつ行なわれた。その結果、世代とともに精巣重量の系統間差が増し、その実現遺伝率は0.52と推定された。雌の排卵数においては精巣重量と同じ方向への相関反応がみられ、4世代目の初産後の排卵数では2.0個、5世代目の未經産期では1.6個の系統間差が観察された。精巣重量と排卵数との間の遺伝相関は、初産後では0.50、未經産期では0.25の値であった。しかし、一腹産子数における相関反応はみられなかった。

LeeとLand(1985)は緬羊のフィニッシュランドレース種とドーセットホーン種の交雑群において、体重で補正した若雄の精巣直径に対して、大小2方向へ9年間にわたり選抜を行なった。精巣直径の系統間差は年とともに拡大し、その実現遺伝率は0.4と推定された。雌の繁殖形質における相関反応については、排卵数の変化はみられなかったが、2産目の一腹産子数と交配当たり産子数の系統間差は拡大する傾向にあった。

以上述べてきたように、豚の育種においては、近年、繁殖形質の重要性に対する関心が増してきた。しかし、雌にしか発現しない一腹産子数に対して、閉鎖群における直接選抜は十分な成果を挙げていない。一方、雄と雌の生殖腺の機能は同じ内分泌システムにより支配されていることから、雄の精巣形質と雌の繁殖形質との間に遺伝的関連性のあることが指摘され、雄の精巣形質に対する選抜による雌の繁殖形質の改良が一部で試みられている。しかし、豚での選抜には多大の年数と費用を要するため、理論の一般性を確証するためには、実験動物による選抜実験によって実証を重ねる必要がある。

そこで、本研究においては、雄の精巣サイズと雌の一腹産子数および排卵数との関連性を検討するため、実験動物としてゴールデンハムスターを用い、雄の生体精巣サイズに対する選抜を行ない、その選抜反応を調べるとともに、雌の繁殖形質における相関反応を検討した。さらに、この選抜実験のデータをもとに、豚における精巣サイズを活用した繁殖性改良のための育種計画を提示した。

第1章 ゴールデンハムスターの純系および交雑群における雄と雌の繁殖形質間の関連性について

第1節 緒言

動物の内分泌システムにおいては、性腺刺激ホルモンである卵胞刺激ホルモンと黄体形成ホルモンは雌ばかりでなく雄にも存在し、その生理的支配機構は両性とも同じであることが知られている(Cole, 1969; HughesとVarley, 1980)。性腺刺激ホルモンは雄においては精巣に作用してその発育を促進し、雌においては卵巣に作用して成熟卵胞の数を増加させる(横山と市川、1978)。このことから、雄の精巣の大きさと雌の排卵数の間には遺伝的関連性があるという仮説(Land, 1973)が導かれた。この仮説はマウス(Land, 1973; JoakimsenとBaker, 1977; Eisen, 1978; EisenとJohnson, 1981)および緬羊(Land, 1973; LandとCarr, 1975)において、一腹産子数あるいは排卵数が多い系統および品種は雄の精巣サイズが大きいという観察結果により支持された。Islamら(1976)はマウスについて雄の精巣重量を選抜指標として2方向選抜を行なうことで、雌の排卵数に相関反応を引き起こし、雄の繁殖形質に対する選抜により雌の繁殖形質の改良が可能であることを示した。そして、この方法を家畜へ応用するにあたっては、生体で測定することのできる精巣サイズを選抜指標として用いることを提案した。

ゴールデンハムスターは1930年代から実験動物として飼育されるようになり、おもに医学用実験動物としてウイルス性疾患の研究などに利用されてきた(奥木、1972)。また、この動物は複胃を有し、粗繊維の消化が可能なことから、畜産分野においても草食家畜用の実験動物として活用されるようになった(萱場と萬田、1986)。例えば、家畜育種学の分野においては、粗飼料利用性に対する選抜実験(水間、1977)、異なる飼養条件下におけるヘテロシス発現に関する研究(古川ら、1980)などに用いた報告がある。

精巣重量の体重に対する比率は、主要な実験動物の中でゴールデンハムスターが最大である(沢崎、1979)。例えば、体重100g当たりの精巣重量はマウス

では0.60 gであるのに対し、ゴールデンハムスターでは1.30~1.90 gと2倍以上であった。ゴールデンハムスターの雄は約7~8週齢で性成熟に達し、精巣は陰嚢に降下するので陰嚢を通してその形態を測定することが可能となる（奥木、1972）。

本章では、選抜実験のための基礎情報を得ることを目的として、ゴールデンハムスターの純系を用いて雄および雌の繁殖形質を分析し、その系統特性を明らかにするとともに、純系および系統間交雑集団について遺伝パラメータの推定を行なった。

第2節 材料および方法

1. 供試動物

試験に用いたゴールデンハムスターはA, C, Gc, G, Wの5系統である。A系は東京大学医科学研究所から導入したAPA系の雄3頭と雌4頭を基礎とし、無作為交配により6世代経過したものであり、毛色はアルビノであった。C系は日本生物科学研究所から購入したCBN系の雄3頭と雌3頭を基礎とし、同様に無作為交配により6世代を経過したもので、毛色はクリーム色であった。Gc系はG系の1対の兄妹を始祖として、農林水産省草地試験場において20世代以上にわたりきょうだい交配で維持されていた集団の中の雄3頭と雌7頭を基礎とし、農林水産省畜産試験場において7世代にわたり維持されていた野生色の系統であった。G系とW系は東北大学農学部において維持されている系統で、毛色はG系は野生色であり、W系はアルビノである。

これらの系統のうち、純系の比較試験においてはA系、C系およびGc系を用いた。4元交雑群の作出にあたっては、まずA系とC系の正逆交雑およびG系とW系の正逆交雑により4種類の一代雑種(F_1)を作った。ついで、A系とC系で作った2種類の F_1 と、G系とW系で作った2種類の F_1 の総当たり4組み合わせについて正逆交雑で計8種類の交配を行った。その際、各交配の種類ごとに5~8組の対交配を行った。その産子は第2章で述べる選抜実験の基礎集団となった。

2. 飼養管理

雄は交配期間中だけ、雌は交配から産子を離乳するまで、産子は出生から離乳後1週間、プレナ屑を敷いたポリカーボネイト製ケージで飼育した。それ以外の期間は水洗式の金網ケージで飼育した。産子の離乳は3週齢で行った。

飼料には、ポリカーボネイト製ケージで飼育されている期間と交配前2週間は繁殖用飼料(船橋農場製、MB-1)を、それ以外の期間は草食家畜用飼料(船橋農場製、ZC-2)を用いた。水は、ポリカーボネイト製ケージのときは500mlの給水ピンを用い、金網ケージのときは自動給水器を用いた。飼料と水

は自由摂取とした。

飼育室の照明は明14時間、暗10時間の24時間周期とし、温度は22℃、湿度は60%にほぼ一定にした。

3. 繁殖形質の測定

1) 精巣の長径・短径と重量の測定方法

生体での精巣測定にあたっては、まず約1200mlの容量の標本ビンの底にエチルエーテルを含んだ脱脂綿を敷き、そこへゴールデンハムスターを入れ、密栓をして、麻酔をかけた。つぎに麻酔したゴールデンハムスターの背を左手で握り、下腹部の皮膚を背側へ引っ張り、精巣を陰囊の中へ押し出すようにして固定した。尾根部に突出した陰囊の左右の長径と短径をノギスを用いて測定した。

精巣重量の測定に際しては、まず、ゴールデンハムスターを生体測定の時と同じ方法で麻酔した後、頸椎脱臼により絶命させた。つぎに、屠体を約5℃で約2時間放冷した後、その重量を測定した。さらに左右の精巣を摘出し、精巣上体や皮膜などを除去してから、ノギスでそれぞれの長径と短径を測定し、直ちに電子天秤で重量を測定した。

精巣は長球状の形態をしており、ほぼ回転楕円体とみなすことができる。回転楕円体の体積Vは次式より求められる。

$$V = \frac{4}{3} \pi a b^2 \quad (1-1)$$

ここで、aとbはそれぞれ長径と短径の1/2である。

$$V = \frac{4}{3} \pi \cdot \frac{\text{長径}}{2} \cdot \left[\frac{\text{短径}}{2} \right]^2 \quad (1-2)$$

そこで、上式から定数部分(1/6)πを除いて簡略化し、田中と古川(1981)およびToelleら(1984)の報告も参考にして、

$$(\text{長径}) \times (\text{短径})^2 \quad (1-3)$$

から求めた値を精巣サイズとした。

一般に、臓器重量は体重に比例することから、精巣重量の体重に対する比率すなわち比体重値も特性評価の指標として用いるべきである。しかし、精巣サイズは体積を表わす関数であり、体重との比を求めても重量比とはならない。ただし、体積に比重を乗ずれば重量になること、精巣の比重はほぼ一定であることから、精巣サイズはほぼ重量と同じ次元とみなすことができる。そこで、生体精巣サイズ、精巣重量および摘出精巣サイズについて比体重値を求め、検討することとした。

2) 排卵数の測定方法

ゴールデンハムスターの雌の発情周期は4日であり、排卵した翌朝には粘液流出が観察される。交尾は主として夜間に行なわれるため直接確認することは容易ではないが、交尾が行なわれると膣栓が形成されることから、粘液流出および膣栓の観察により排卵および交尾を確認した。

排卵数は膣栓または粘液流出を確認した翌日、つまり排卵2日目に採卵数と黄体数から推定した。採卵数は卵管洗浄法により卵管中の卵を回収して得られた卵の数である。回収卵は、2細胞以上の分割を示すものを受精卵、非分割のものを非受精卵として分類した。排卵数のもう一つの指標として卵巣に形成された黄体数を求めた。採卵数と黄体数は左右別々に測定した後合計した。本章においては左右合計した採卵数と黄体数が一致すればその数を、不一致ならば多い方を排卵数とした。受精率は受精卵数を採卵数で除して算出した。

ゴールデンハムスターの雌は分娩時期には神経質となり、過剰な刺激を与えると産子を食殺する(奥木、1972)。そこで、分娩時期には、まだ分娩していない雌と分娩直後の雌について1日2回朝と夕に分娩の有無を観察し、分娩した雌については次の観察時に産子数を記録した。この分娩後24時間以内の生存産子数を生産頭数とした。産子は3週齢で離乳し、一腹離乳頭数と個体別の離乳時体重を測定し、個体識別を行なった。

4. 系統特性を比較するための実験

実験I: ゴールデンハムスターの精巣サイズと精巣重量の系統特性を明らかにするために、A, C, Gc系統の雄について、交配終了後2週間にわたり飼

料とケージを変えて飼い直した後、19週齢時に生体で精巣の長径と短径を測定した。その後すぐに屠殺し、摘出した精巣の長径、短径および重量を測定した。この実験は3世代にわたり反復したが、この間選抜は行なわなかった。この実験に供したゴールデンハムスターの頭数は表1-1のとおりであった。

実験Ⅱ：生体精巣サイズの測定に適した時期を検索するために、実験Ⅰに供したC系とGc系の一部の個体を用いて、8、10、12、14週齢時と連続して測定を行ない、精巣サイズの発育の系統特性を調べた。ゴールデンハムスターは7～8週齢で性成熟に達する（奥木、1972）ので、8週齢以降の精巣と体重の発育を調べることにした。その測定を行った頭数は表1-1の下段に示した。

実験Ⅲ：雌の排卵数の系統特性を明らかにするために、産子を離乳した雌を3群に分け、（1）離乳直後、（2）離乳5日後、（3）離乳10日後に雄と同居させ、交尾後の排卵数を測定した。供試頭数は表1-2のとおりであった。なお、離乳無し区には不妊雌および産子を食殺したため離乳に至らなかった雌も含めた。

なお、繁殖性の指標としては一腹生産頭数、一腹離乳頭数あるいは離乳時一腹総体重などが用いられることが多いが、今回は実験の都合により排卵数関連の測定値を用いた。

5. 系統特性比較のためのデータの統計的分析法

実験Ⅰ～Ⅲのデータ分析においては、系統間差を明らかにするために次の数学モデルを用いた。

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + T_j + e_{ijk} \quad (1-4)$$

Y_{ijk} : i番目の系統のj番目の反復（または離乳後、雄と同居させるまでの日数）のk番目の個体の測定値

μ : 全平均

G_i : i番目の系統の効果

T_j : j番目の反復（または離乳後、雄と同居させるまでの日数）の効果

表1-1. 実験IおよびIIにおけるゴールデンハムスター雄の供試頭数

実験	反復	系 統		
		G c	C	A
I	1	9	15	15
	2	10	17	11
	3	18	19	—
II	1	7	4	—
	2	—	—	—
	3	18	19	—

表1-2. 実験IIIにおけるゴールデンハムスター雌の供試頭数

離乳から同居 までの日数	交尾までの 日数	系 統		
		G c	C	A
0	2~8	8	7	6
5	8~12	5	5	4
10	10~15	13	17	4
離乳無し	—	2	1	4

e_{ijk} : 残差で、平均値が 0、分散が σe^2 の正規分布（以後これを $N(0, \sigma e^2)$ と書く）にしたがうと仮定する

ここで、G および T は母数効果とした。

実験 II における発育過程の分析では、週齢ごとの最小二乗平均値について次の重回帰モデルを用いて直線および 2 次の曲線回帰を当てはめた。

$$Y_{ij} = \mu + G_i + (X_j - \bar{X}) b_{1i} + (X_j - \bar{X})^2 b_{2i} + e_{ij} \quad (1-5)$$

Y_{ij} : i 番目の系統の j 番目の週齢の最小二乗平均値

μ : 全平均

G_i : i 番目の系統の効果

X_j : j 番目の週齢

\bar{X} : 平均週齢

b_{1i} : i 番目の系統の週齢の 1 次の項に対する偏回帰係数

b_{2i} : i 番目の系統の週齢の 2 次の項に対する偏回帰係数

e_{ij} : 残差で、 $N(0, \sigma e^2)$ にしたがうと仮定する

ここで、 $\mu + G_i$ は i 番目の系統の平均週齢における平均値である。測定は 8、10、12、14 週齢に行なわれたことから、平均週齢 \bar{X} は 11 であった。

実験 III においては、離乳後、母ゴールデンハムスターを雄と同居させるまでの日数を 3 段階にしたが、実際の離乳から交尾までの日数は連続変量として取り扱った。そして、次のモデルによる最小二乗法により分析を行なった。

$$Y_{ij} = \mu + G_i + (X_{ij} - \bar{X}) b + e_{ij} \quad (1-6)$$

Y_{ij} : i 番目の系統の j 番目の個体の測定値

μ : 全平均

G_i : i 番目の系統の効果

X_{ij} : i 番目の系統の j 番目の個体の離乳から交尾までの日数

\bar{X} : 離乳から交尾までの日数の平均

b : 日数の 1 次の項に対する偏回帰係数

e_{ij} : 残差で、 $N(0, \sigma e^2)$ にしたがうと仮定する

計算には最小二乗法分散分析用コンピュータプログラムLSMLMW(Harvey, 1988)を用いた。

6. 遺伝パラメータの推定

実験 I で得られた雄形質のデータと実験 III で得られた雌形質のデータを用いて、純系における遺伝パラメータを推定した。その際、(1-4) および (1-6) 式において母数効果として取り扱った系統の効果 G_i を、変量効果 g_i とした次の混合モデルを用いた。

$$\text{実験 I} \quad Y_{ijk} = \mu + g_i + T_j + e_{ijk} \quad (1-7)$$

$$\text{実験 III} \quad Y_{ij} = \mu + g_i + (X_{ij} - \bar{X}) b + e_{ij} \quad (1-8)$$

ここで、A, C, Gc 系統は近交系として維持されてきていることから、系統間分散を遺伝分散とし、系統内分散を環境分散とした。

遺伝率 (h^2)、遺伝相関 (r_G)、表型相関 (r_P) は次式により推定した。

$$h_i^2 = \sigma_{G_i}^2 / (\sigma_{G_i}^2 + \sigma_{E_i}^2) \quad (1-9)$$

$$r_{G_{ij}} = \text{Cov}(G_i, G_j) / \sqrt{\sigma_{G_i}^2 \cdot \sigma_{G_j}^2} \quad (1-10)$$

$$r_{P_{ij}} = \frac{\text{Cov}(G_i, G_j) + \text{Cov}(E_i, E_j)}{\sqrt{(\sigma_{G_i}^2 + \sigma_{E_i}^2)(\sigma_{G_j}^2 + \sigma_{E_j}^2)}} \quad (1-11)$$

ただし、 $\sigma_{G_i}^2$ および $\sigma_{E_i}^2$ は i 形質の遺伝および環境分散、 $\text{Cov}(G_i, G_j)$ および $\text{Cov}(E_i, E_j)$ は i, j 形質間の遺伝および環境共分散である。

また、A, C, G, W 系間の交配により生産した四元交雑群は、80 組の対交配により次世代を生産した。雄について、13 週齢の生体精巣サイズおよび 19 週齢の摘出精巣サイズと重量を測定し、雌については約 14 週齢における交配時体重、一腹生産頭数、一腹離乳頭数、離乳時一腹総体重および離乳後 8 日以後の採卵数を測定した。なお、系統組み合わせ別の生産腹数とデータの得られた雄および雌の頭数は表 1-3 のとおりであった。

一代雑種の間での交配は対交配としたので、雄、雌それぞれについて、次の 2 つのモデルから全きょうだい相関法により遺伝パラメータを推定した。モデ

表1-3. 系統組み合わせごとの分娩腹数および
測定値に供した頭数

系統組み合わせ	腹数	雄	雌
WG・AC ¹⁾	5	15	17
AC・WG	3	6	5
GW・AC	3	7	10
AC・GW	5	15	15
WG・CA	4	6	9
CA・WG	2	4	4
GW・CA	3	8	7
CA・GW	3	6	7
計	28	67	74

1) WG・ACは次の交配組み合わせを表す。

$(W♀ \times G♂) F_1♀ \times (A♀ \times C♂) F_1♂$

ル1 (式1-12) では両親の組み合わせ効果だけを考慮したのに対し、モデル2 (式1-13) では親系統の組み合わせと両親の組み合わせ効果を考慮した。

$$Y_{jk} = \mu + m_j + e_{jk} \quad (1-12)$$

$$Y_{ijk} = \mu + L_i + m_{ij} + e_{ijk} \quad (1-13)$$

Y : 個体の測定値

μ : 全平均

L_i : i 番目の系統組み合わせの効果 (母数)

m_j : j 番目の交配組み合わせの効果 (変量)

m_{ij} : i 番目の系統組み合わせ内の j 番目の交配組み合わせの効果 (変量)

e_{jk}, e_{ijk} : 残差で、 $N(0, \sigma e^2)$ にしたがうと仮定する

雄あるいは雌にしか発現しない形質、すなわち限性形質の間の遺伝相関は、MacNeilら(1984)が示した父方半きょうだい平均を用いた式について、半きょうだいに係わる血縁係数 $1/4$ を $1/2$ に置き換えることにより、全きょうだい平均を用いる式へと拡張して次式を導き、これを用いて算出した。

$$r_G = 2r_P \left[\frac{\{1+(K_m-1)h_m^2/2\} \{1+(K_f-1)h_f^2/2\}}{h_m^2 h_f^2 K_m K_f} \right]^{1/2} \quad (1-14)$$

r_G : 雄の形質と雌の形質との間の遺伝相関

r_P : 雄の形質と雌の形質との間の表型相関

h_m^2, h_f^2 : 雄の形質と雌の形質の遺伝率

K_m, K_f : 1腹当たり雄の頭数と雌の頭数の調和平均

第3節 結果および考察

1. 体重、精巣サイズおよび精巣重量の系統特性

ゴールデンハムスター雄の19週齢における体重および精巣のサイズと重量の系統別最小二乗平均値と標準誤差は表1-4のとおりであった。全ての形質において有意な系統間差がみられた。

体重はGc系が最も大きく、ついでC系、A系の順であった。生体で測定した左右の精巣の長径に大差はなく、いずれもGc系、C系、A系の順に大きかった。一方、短径の大きさは、左右ともGc系、A系、C系の順で、長径とは逆に、A系がC系よりも大きかった。生体測定値から求めた左右の精巣サイズは、いずれもGc系が最も大きく、A系とC系の間には有意差はなかった。

摘出した左右の精巣の測定値では、長径と短径の両方において、Gc系が最も大きく、C系とA系には有意差がみられなかった。また、摘出して測定した精巣サイズおよび精巣重量においても生体での測定値と同様の系統特性がみられ、Gc系が最も大きく、C系とA系に有意差はみられなかった。

小野寺と石島(1985)は6~13ヶ月令のゴールデンハムスターについて左右の精巣重量の差を検討し、左側精巣重量に対する右側の比は1.04であり、左と右の精巣重量に有意差はないものの、右側が若干重い傾向にあることを示した。本実験に用いたC系とA系では、逆に、左側が重い傾向であったもののその差は小さく、左右の精巣を個別に取り扱う必要はないと考えられた。

一般に、臓器重量は体重に比例することから、全ての測定値を体重kg当たりの比体重値に変換して、先と同じ分析を行ない、表1-5の結果を得た。生体で測定した精巣長径を除き、全ての形質で系統間に有意な差異がみられた。左右別に測定した生体精巣の短径および摘出精巣の長径、短径の比体重値ではA系が最も大きい値を示した。一方、左右平均の生体精巣サイズ、摘出精巣サイズおよび精巣重量の比体重値においてはGc系が最も大きく、以下、A系、C系の順であった。この3形質について先の分析結果と比較すると、Gc系が最も大きいことには変わりなかったが、A系とC系の間には有意差がみられるようになった。

表1-4. ゴールデンハムスター雄の19週齢における体重、生体精巣サイズおよび摘出精巣サイズの系統別最小二乗平均値と標準誤差

形質	G c系	C系	A系
体重 ,g	134.4±2.0 a ¹⁾	117.3±1.8 b	108.9±2.7 c
生体精巣サイズ			
右長径 ,cm	3.42±.03a	3.00±.03b	2.69±.05c
左長径 ,cm	3.30±.03a	2.99±.03b	2.69±.05c
右短径 ,cm	1.50±.02a	1.20±.02c	1.32±.02b
左短径 ,cm	1.52±.02a	1.23±.02c	1.35±.03b
右サイズ ,cm ³	7.79±.19a	4.39±.17b	4.73±.25b
左サイズ ,cm ³	7.74±.20a	4.55±.18b	5.02±.27b
平均サイズ ,cm ³	7.75±.16a	4.45±.15b	4.86±.22b
摘出精巣サイズ			
右長径 ,cm	2.03±.01a	1.81±.01b	1.81±.02b
左長径 ,cm	2.04±.02a	1.82±.01b	1.84±.02b
右短径 ,cm	1.41±.01a	1.26±.01b	1.28±.02b
左短径 ,cm	1.41±.01a	1.26±.01b	1.28±.02b
右サイズ ,cm ³	4.04±.08a	2.89±.07b	2.98±.10b
左サイズ ,cm ³	4.09±.08a	2.91±.08b	3.04±.11b
平均サイズ ,cm ³	4.06±.07a	2.90±.06b	3.01±.10b
右重量 ,g	1.94±.03a	1.41±.03b	1.42±.04b
左重量 ,g	1.94±.03a	1.44±.03b	1.48±.04b
平均重量 ,g	1.94±.03a	1.42±.03b	1.45±.04b

1)同一行の異なる英文字のついている系統間に5%水準で有意差が有る。

表1-5. ゴールデンハムスター雄の19週齢における比体重値の系統別最小二乗平均値と標準誤差

形質	G c系	C系	A系
生体精巣サイズ			
右長径	25.62±.39	24.75±.53	25.74±.35
左長径	24.74±.36	25.70±.33	24.80±.49
右短径	11.29±.21b ¹⁾	10.36±.19c	12.14±.29a
左短径	11.48±.27b	10.59±.24c	12.50±.36a
右サイズ	58.11±1.41a	37.48±1.28c	43.26±1.91b
左サイズ	57.83±1.69a	39.13±1.53c	46.15±2.29b
平均サイズ	57.89±1.28a	38.16±1.16c	44.56±1.73b
摘出精巣サイズ			
右長径	15.28±.22b	15.54±.20b	16.76±.30a
左長径	15.36±.23b	15.60±.21b	17.10±.31a
右短径	10.59±.17b	10.79±.16b	11.87±.23a
左短径	10.60±.16b	10.80±.15b	11.89±.22a
右サイズ	30.24±.60a	24.65±.54c	27.71±.81b
左サイズ	30.50±.61a	24.84±.55c	28.28±.82b
平均サイズ	30.33±.51a	24.71±.45c	27.93±.69b
右重量	14.48±.25a	12.02±.23c	13.17±.34b
左重量	14.45±.25a	12.31±.23b	13.70±.34a
平均重量	14.48±.23a	12.17±.21c	13.43±.32b

1)同一行の異なる英文字のついている系統間に5%水準で有意差が有る。

これまで、ゴールデンハムスターの精巣形質の系統特性についてはほとんど報告されておらず、品種特性が述べられているにすぎない(奥木、1972)。マウスにおいても、精巣重量の系統特性についての一般的知見の報告はあるものの厳密な比較試験は少ない(HuntとMittwoch, 1987)。石島と小野寺(1985)はマウス5系統の精巣重量の左右差を比較した実験において、総精巣重量の系統間差を見いだした。しかし、比体重値については系統間差を分析していない。精巣の長径、短径およびサイズに関しては、ゴールデンハムスターおよびマウスのいずれについても系統特性は報告されていない。

2. 精巣サイズなどの発育の系統特性

ゴールデンハムスターは7~8週齢で性成熟に達する(奥木、1972)ので、8週齢以後の精巣と体重の発育を調べた。雄は約15週齢時から10日間雌と同居させて交配した。同居期間中に、雄は雌の攻撃を受けて体重が減少するため、交配終了後19週齢まで飼直してから調査を行なった。したがって、8週齢から15週齢までの発育は連続的に捕らえることができるが、15週齢から19週齢にかけては発育を連続的に捕らえることはできないと考えられた。

19週齢時測定値において系統間差がみられたGc系とC系について8, 10, 12, 14および19週齢時の生体精巣の長径、短径、体重、精巣サイズ、精巣サイズ比体重値の週齢別最小二乗平均値を図1-1と図1-2に示した。いずれの測定時期においても全ての形質に有意な系統間差がみられ、Gc系がC系よりも大きかった。

8週齢から14週齢まで2週間ごとの精巣サイズなどの系統別最小二乗平均値を従属変量とし、週齢を独立変量として、1次と2次の回帰式をあてはめたところ、表1-6の数値が得られた。体重と精巣長径については2次式のあてはまりがよく、精巣短径と精巣サイズは1次式のあてはまりがよかった。体重と精巣長径の回帰係数については、平均値には系統間で差がみられたものの、傾きについては1次および2次のいずれの項とも系統による違いはなかったので、プールした回帰係数を求めた。Gc系とC系をプールした結果、体重の1次の項と2次の項に対する回帰係数は3.4と-0.51であり、精巣長径については、それぞれ0.035と-0.0009であった。この式をもとに重量が最大値に達する週齢

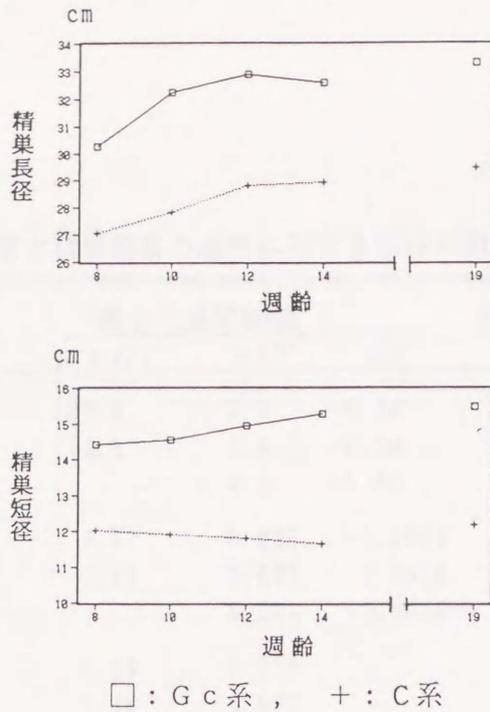


図1-1. ゴールデンハムスターの生体精巣長径と短径の發育

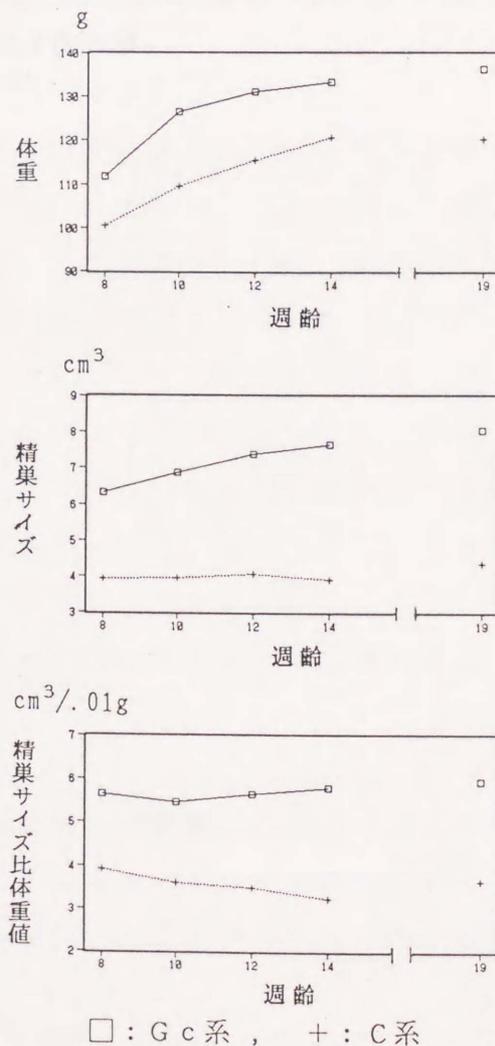


図1-2. ゴールデンハムスターの体重、生体精巣サイズおよび生体精巣サイズ比体重値の發育

表1-6. 雄の体重と精巣形質の週齢に対する回帰係数

系統	系統 (G_i)	最小二乗平均値			回帰係数の系統間差	
		$\mu + G_i$	$b_1^{1)}$	b_2	b_1	b_2
体重	G c	129.6	3.5	-0.78		
	C	112.8	3.3	-0.24		
	7°-W		3.4	-0.51		
精巣長径	G c	3.27	0.038	-0.0014		
	C	2.84	0.033	-0.0004		
	7°-W		0.035	-0.0009		
精巣短径	G c	1.84	0.015		**	
	C	1.18	-0.006			
精巣サイズ	G c	7.06	0.22		**	
	C	3.97	0.001			
精巣サイズ 比体重値	G c	5.65	0.03		*	
	C	3.56	-0.11			

1) b_1 は1次の項、 b_2 は2次の項。* $P < .05$ ** $P < .01$

を求めたところ、体重では14.3週齢、精巣長径では12.9週齢と推定された。

精巣短径と精巣サイズでは系統により1次の回帰の傾きが有意に異なっていた。Gc系では精巣短径も精巣サイズも週齢とともに大きくなったが、C系においては、精巣短径は週齢とともに小さくなる傾向がみられ、精巣サイズでは週齢による変化はみられなかった。C系の精巣短径が週齢とともに小さくなった原因は明らかではないが、その傾きの程度が小さいことから、本質的にはほとんど変化していないものと推察された。C系の19週齢における生体精巣短径が8~14週齢における測定値よりも大きな値を示していることから、この考えは支持された。精巣サイズの比体重値においては、Gc系では週齢とともに幾分大きくなり、C系では小さくなる傾向がみられた。

図1-1、1-2の結果からゴールデンハムスターの雄の体重と生体精巣長径は13~14週齢においてほぼプラトーに達するものと推察される。奥木(1972)は、ゴールデンハムスターの雄の発育は60日齢までに90gに達し、ほぼプラトーになると報告したが、Gc系とC系ではそれよりもプラトーに達する日齢が遅く、体重も大きい傾向がみられた。

ShawとTurton(1979)はALAC/Lac系とCLAC/Lac系のゴールデンハムスターについて25日齢から100日齢まで15日ごとに体重と精巣重量の変化を測定した。そのデータにゴンペルツ曲線をあてはめて完熟値を求めると、100日齢における体重と精巣重量の測定値はそれぞれ完熟値の90~92%と95~96%の大きさを示した。同じデータにロジスティック曲線をあてはめた場合は、推定された完熟値はゴンペルツ曲線によるものより小さく、体重では85~100日齢の間に、精巣重量では70~85日齢の間に完熟すると推定された。

このように、ゴールデンハムスター雄の体重と生体精巣サイズの成長はほぼ12~14週齢までにプラトーに達すると考えられるので、完熟値を知るには生体測定の時点を14週齢以降にすることが適当であると推察された。

3. 排卵数の系統特性

雌の体重、黄体数、採卵数、排卵数、受精卵数および受精率について分散分析を行った結果は表1-7に示すとおりである。体重、左側卵巣の黄体数、合計黄体数、左側卵管からの採卵数、合計採卵数および排卵数において有意な系

表1-7. 雌の形質に対する系統と離乳後同居までの日数の影響の分散分析表(平均平方)

変動要因	自由度	体重	黄体数			採卵数			排卵数	受精卵数	受精率
			右	左	合計	右	左	合計			
系統	2	3749 ^{**}	7.67	50.39 ^{**}	89.28 ^{**}	.70	46.19 ^{**}	38.55 ^{**}	55.15 ^{**}	124.24	3731
試験区 ¹⁾	3	2011 ^{**}	8.56	11.13	31.75 [*]	4.68	8.74	24.22	32.20 ^{**}	14.22	603
系統×試験区	6	333	4.93	8.80	12.18	4.95	14.30 [*]	20.35	18.99	15.26	793
残差	64	170	7.86	5.15	8.69	11.55	5.52	11.25	8.62	48.53	1860

* P < .05 ** P < .01

1) 離乳後雄と同居を開始するまでの日数により区分。

表1-8. 離乳から交尾までの日数をその平均値に補正したときの各形質の系統別最小二乗平均値と日数に対する回帰係数およびその標準誤差

形質	最小二乗平均値±標準誤差			回帰係数
	Gc系	C系	A系	±標準誤差
体重(g)	147.5 ± 2.5 a ¹⁾	121.0 ± 2.5 b	117.4 ± 3.5 b	2.64 ± .42 **
右側黄体数	8.16 ± .54a	6.32 ± .52b	7.89 ± .74ab	.18 ± .09 *
左側 "	8.44 ± .47a	6.09 ± .46b	5.00 ± .66b	.12 ± .08
合計 "	16.60 ± .58a	12.41 ± .57b	12.89 ± .81b	.31 ± .10 **
右側採卵数	7.40 ± .65	6.75 ± .62	8.28 ± .90	.12 ± .11
左側 "	8.70 ± .51a	6.49 ± .50b	5.33 ± .71b	.03 ± .09
合計 "	16.10 ± .69a	13.24 ± .66b	13.61 ± .96b	.14 ± .11
排卵数	17.15 ± .60a	13.76 ± .58b	13.93 ± .83b	.25 ± .10 *
受精卵数	11.09 ± 1.33	11.23 ± 1.29	7.43 ± 1.85	.12 ± .22
受精率(%)	63.9 ± 8.3	83.5 ± 8.0	52.5 ± 11.5	.38 ± 1.37

* P < .05 ** P < .01

1) 同一行の異なる英文字のついている系統間に5%水準で有意差が有る。

統間差がみられた。雌が産子を離乳してから雄と同居を開始するまでの日数により区分した試験区は、体重、合計黄体数および採卵数に対して有意な影響を与えていた。また、左側卵管からの採卵数においては系統と試験区の間には有意な交互作用がみられた。

ところで、表には示していないが、離乳経験のない雌は離乳経験のある雌に比べて、体重が大きく、黄体数、採卵数、および排卵数が少なく、受精卵数と受精率は大きい傾向がみられた。そこで、離乳経験のある雌だけについて、離乳から交尾までの日数に対する回帰の項を含むモデル(1-6)を用いて各形質の系統特性を分析した。その結果、表1-8のような各形質の系統別最小二乗平均および離乳から交尾までの日数に対する回帰係数が得られた。

離乳から交尾までの日数に対する回帰係数は全ての形質において正の値を示した。ただし、回帰の傾きが有意であったのは、体重、右側卵巢の黄体数、合計黄体数および排卵数であった。すなわち、離乳から交配までの日数が1日増すごとに、体重は2.6g、右側卵巢の黄体数は0.18個、合計黄体数は0.31個、採卵数は0.25個ずつ増加することが期待された。

離乳から交尾までの日数をその平均値に補正した系統ごとの最小二乗平均値を比較すると、体重、左側卵巢の黄体数、合計黄体数、左側子宮からの採卵数、合計採卵数および排卵数においては、Gc系が最も大きく、C系とA系の間には有意差がなかった。右側卵巢の黄体数ではGc系とC系の間にはのみ有意差がみられた。しかし、右側卵管からの採卵数、受精卵数および受精率では統計的に有意な系統間差はみられなかった。

雌の体重は20~22週齢で測定されたものであり、表1-4に示された雄の19週齢体重と直接比較することはできない。そこで、性別に体重の系統特性を比較すると、雌雄とも大きいものからGc系、C系、A系の順であったが、雌においてはC系とA系との差は有意ではなかった。性成熟に達したゴールデンハムスターの雌は雄より体重が大きく、いわゆる性二型を示す(奥木、1972)が、体重について系統と性間に交互作用はみられなかった。

黄体数と採卵数について左右の値を比較すると、A系において全体として右側の値が大きい傾向がみられたが、その差は有意ではなかった。さらに、A系の黄体数について個体ごとに左右の値を比べると、右側が多かった個体は8頭、

左側が多かった個体は4頭、左右同数の個体は2頭であった。採卵数については、右側が多かった個体は9頭、左側は3頭、同数は2頭であった。左右の差は統計的には有意ではなかった。一方、Gc系とC系においては、黄体数、採卵数ともに右側と左側の値の差はほとんどみられなかった。そこで、以後の分析では、右側と左側の値を合計した合計黄体数および合計採卵数について検討することとした。

雌の排卵数の指標としては、排卵の翌日における黄体数と採卵数を取り上げた。卵巢における黄体の数を正確に観察できるならば、黄体数は採卵数より多いはずである。しかし、実際には採卵数が黄体数よりも多い個体が多数観察され、特にC系とA系においては黄体数よりも採卵数の方が多く傾向がみられた。採卵数が黄体数を上回った雌の頭数とその逆の頭数の比は、A系が7:1、C系は15:6、Gc系では9:8であった。

マウスにおいては排卵数の指標として黄体数を測定した報告(Bradford, 1969b)と採卵数を測定した報告(LandとFalconer, 1969)がある。黄体数にはその数に未放出卵、黄体融合などが含まれ、また、機能性黄体と退化黄体の区別がつかないこともあり、測定誤差の原因となる(Bradford, 1969b)。一方、採卵数においては、卵管洗浄が不十分であったり卵がすでに卵管を通過していた場合には正確な測定値が得られない。本実験では、受精率を観察する目的で排卵翌日の卵を回収したため、その回収率が100%を下回った可能性が考えられた。

受精卵の数は黄体数や採卵数に比較してバラツキが大きく、そのため系統間に有意な差はみられなかった。また、受精率においても系統間に差があるとはいえなかった。受精率0%の雌の出現頻度を系統別に調べると、Gc系は26.9%、C系は13.8%、A系は42.9%であり、A系において受精率0%の雌が多い傾向がみられたが、統計的に有意な差ではなかった。受精率0%の雌を除いた受精率のデータについて、モデル(1-6)を用いて分析したところ、受精率の系統別最小二乗平均値と標準誤差はGc系 $86.7 \pm 8.1\%$ 、C系 $98.0 \pm 3.6\%$ 、A系 $89.7 \pm 6.3\%$ であった。この分析においても、系統により受精率に差があるとはいえなかった。

4. 純系における遺伝パラメータの推定

実験 I から得られた雄の 19 週齢時の体重および精巣測定値の遺伝率推定値は表 1-9 の対角要素にアンダーラインをつけて示した。体重の遺伝率は 0.48 であったのに対し、生体および摘出の精巣サイズと精巣重量の遺伝率はそれぞれ 0.77, 0.69 および 0.71 であった。

マウスの体重の遺伝率については数多くの報告があるが、分散分析法による推定値では、0.33~0.58 の推定値が報告されている (Eisen と Legates, 1966; Gall ら, 1967; Jara-Almonte と White, 1973)。精巣重量については Islam ら (1976) により実現遺伝率 0.52 が報告されているが、分散分析法による報告はない。

表 1-9 に示した遺伝率の推定値は、誤差の自由度が 112 という小さな集団のデータから求めたものであった。また、純系間の分散を遺伝分散とし、系統内分散を環境分散として遺伝率を計算した。そのため、この推定値は広義の遺伝率となり、その値は高い方向へ偏っていることは否定できない。したがって、この推定値をもとに選抜の効果を正確に予測することは困難であるが、この集団の精巣サイズや精巣重量の遺伝率は体重のそれよりも相対的に高いものと推測される。

雄の 19 週齢時における主要な形質間の遺伝相関と表型相関は表 1-9 の対角要素の右上と左下に示した。体重と生体精巣サイズ、摘出精巣サイズおよび精巣重量との間には、遺伝的には 0.87~0.93、表型的には 0.67~0.77 の高い正の相関関係がみられた。生体精巣サイズ、摘出精巣サイズおよび精巣重量の相互間においては、遺伝的には 0.98~1.00、表型的には 0.81~0.95 の正の高い相関が観察された。

Toelle ら (1984) は豚において、発育形質と精巣サイズ間および精巣サイズと精巣重量との間に高い正の遺伝相関があることを報告した。マウスについても、Falconer (1973)、Johnson と Eisen (1975)、Islam ら (1976) は体重と精巣重量との間に正の遺伝相関を観察した。表 1-9 に示した遺伝相関および表型相関は、豚やマウスでの推定値を上回る高い値であった。しかし、これらの相関は遺伝率の場合と同様に、データを収集した集団が十分に大きくなかったことや、系統間分散を遺伝分散としたことによる偏りなどにより、高い推定値が得られたと推察された。

表1-9. 純系のデータから推定した雄の形質の遺伝率および表型・遺伝相関係数

形質	19週齢 体重	生体精巣 サイズ	摘出精巣 サイズ	精巣 重量
19週齢体重	<u>.484</u>	.866	.921	.932
生体精巣サイズ	.671	<u>.775</u>	.986	.979
摘出精巣サイズ	.765	.813	<u>.687</u>	1.003
精巣重量	.766	.810	.950	<u>.708</u>

注) 対角要素は遺伝率(アンダーラインをつけた)、
対角要素の右上が遺伝相関、左下は表型相関を表す。

表1-10. 純系のデータから推定した雌の形質の遺伝率および表型・遺伝相関係数

形質	体重	黄体数	採卵数	排卵数	受精卵数	受精率
体重	<u>.634</u>	1.105	1.095	1.044	.794	-.333
黄体数	.689	<u>.395</u>	1.064	1.010	.432	-.607
採卵数	.462	.768	<u>.158</u>	1.036	.229	-.753
排卵数	.606	.934	.872	<u>.288</u>	.482	-.570
受精卵数	.074	.232	.449	.283	<u>.028</u>	.536
受精率	-.145	.000	.180	.042	.926	<u>.075</u>
	(-.272)	(-.255)	(-.180)	(-.259)	(.607)	(.074)

注) 対角要素は遺伝率(アンダーラインをつけた)、
対角要素の右上が遺伝相関、左下は表型相関を表す。
()内は受精率0%の雌のデータを除いた値である。

表1-11. 雄系統平均に対する雌系統平均の回帰係数と相関係数

雄形質 x	雌形質 y	回帰式	相関係数
生体精巣サイズ	採卵数	$y = 9.40 + 0.86 x$	1.000 ¹⁾
精巣重量	採卵数	$y = 5.73 + 5.36 x$	0.997
精巣重量	排卵数	$y = 4.37 + 6.60 x$	1.000 ¹⁾
体重	体重	$y = -19.77 + 1.23 x$	0.976

1) 0.999以上

実験Ⅲの雌のデータから推定した遺伝率は表1-10の対角要素にアンダーラインをつけて示した。採卵時の体重の遺伝率は0.63と推定され、雄の19週齢体重の遺伝率よりも高い値となった。しかし、黄体数、採卵数、および排卵数の遺伝率は0.16~0.40の範囲であり、雄の精巣サイズや精巣重量の遺伝率よりも低く推定された。受精卵数や受精率はさらに低く、0.1以下の推定値であった。受精率0%の雌を除外したデータについても分析を試みたが、やはり、両形質の遺伝率としては0.1以下の低い値が推定された。一般に、一腹産子数や排卵数などの繁殖性にかかわる形質の遺伝率は低いといわれているが、ゴールデンハムスターにおいても同様の傾向がみられた。

雌の形質間の遺伝相関と表型相関の推定値は表1-10の対角要素の右上と左下に示した。採卵時の体重、黄体数、採卵数、排卵数の相互間の遺伝相関ではすべて1を超える異常な値が得られた。これら4形質と受精卵数との間には正の遺伝相関が、また、受精率との間には負の遺伝相関が観察されたが、採卵数と受精率との遺伝相関を除き、それらの相関係数の絶対値は表には示していないが標準誤差よりも小さかった。この傾向は、受精失敗雌を除いたデータについて遺伝相関を推定しても同様であった。

体重と黄体数、採卵数、排卵数との間には0.46~0.69の表型相関があり、黄体数、採卵数、排卵数の相互間には0.77~0.93の高い表型相関が観察された。これら4形質と受精卵数および受精率との表型相関は0.07~0.45および-0.15~0.18の範囲にあり、上記4形質の相互間の表型相関よりも低い傾向がみられた。

マウスにおいては、体重と排卵数との間には正の遺伝相関があり、増体に対する選抜により間接的に排卵数が増加したと報告されている(Bradford, 1969b; LandとFalconer, 1969)。そこで、実験Ⅲのデータについて離乳から交尾までの日数と同時に体重も回帰の項として取り入れて分析を行なった。その結果、全ての形質において遺伝率は0.1以下の小さな値か、あるいは推定不能となった。このことは、ゴールデンハムスターにおいても排卵数は体重に依存する部分が大きいことを意味しており、選抜実験の実施にあたってはこの関連性を考慮する必要性が示唆された。

次に、雄形質に対する雌形質の回帰式と両形質間の相関係数を求め表1-

11に示した。雄の生体精巣サイズと雌の採卵数の系統平均値との間にはほとんど1に等しい相関が得られ、生体精巣サイズが 1cm^3 増えるにともない採卵数は0.86個増加すると予測された。Land(1973)は5系統のマウスを用いて精巣重量と排卵数の系統別平均値を求め、これら2形質の間の相関係数が0.97であることにより、精巣重量と排卵数との間に遺伝的関連性があることを示した。本研究では、わずか3系統の結果ではあるが、系統平均としての生体精巣サイズと採卵数との間に有意な相関係数を得たことにより、ゴールデンハムスターにおいても雄の繁殖形質と雌の繁殖形質との間に遺伝的な関連性があることがわかった。

5. 四元交雑集団における遺伝的パラメータの推定

農林水産省畜産試験場で生産したA系とC系の一代雑種と東北大学農学部で生産されたG系とW系の一代雑種の交配で得た四元交雑群の特性は表1-12のとおりであった。雄、雌80頭ずつを交配に供したが、交配中の咬殺、不妊、その後の損耗などにより測定頭数が減少した。また、採卵数の測定にあたっては離乳の翌週の1週間に粘液流出がみられた個体56頭のみを調査した。

四元交雑群におけるこれらの形質の遺伝率の推定値も表1-12に示した。雄の13週齢時の体重と生体精巣サイズおよび19週齢時の体重においては、モデル1を用いて推定した遺伝率はモデル2によるものよりも大きい値となった。19週齢における摘出精巣サイズと精巣重量ではモデル1による推定値の方がモデル2によるものよりもやや小さい値となった。一方、雌においては、14週齢時体重の遺伝率は、モデル1では0.1以下であったのが、モデル2では0.94と大きくなり、採卵数の遺伝率はモデル1では0.65であったが、モデル2では負の値となった。雌の一腹生産頭数、一腹離乳頭数および離乳時一腹総体重については、どちらのモデルを用いても負の遺伝率が計算された。ここで、誤差の自由度がより大きいモデル1による推定値を純系のデータから推定した遺伝率(表1-9, 10)と比較してみると、雄の19週齢時の体重、精巣サイズ、および精巣重量のいずれの形質においても、純系が四元交雑群よりも高い遺伝率の推定値を示した。これは、先にも考察したように、純系のデータから推定した遺伝率は上位性効果の遺伝分散を含む広義の遺伝率推定値であるた

表1-12. 四元交雑群の平均値、標準偏差および遺伝率推定値

形質	頭数	平均値±標準偏差	遺伝率±標準誤差	
			モデル1 ¹⁾	モデル2 ²⁾
雄形質				
13週齢体重	67	109.7 ± 8.7 g	.77 ± .28	.49 ± .30
生体精巣サイズ	67	4.79 ± .85 cm ³	.51 ± .30	.29 ± .31
19週齢体重	67	127.8 ± 12.1 g	.32 ± .30	.05 ± .30
摘出精巣サイズ	67	3.61 ± .42 cm ³	.56 ± .30	.70 ± .29
精巣重量	67	1.65 ± .16 g	.61 ± .29	.68 ± .29
雌形質				
14週齢体重	74	105.0 ± 9.6 g	.08 ± .27	.94 ± .24
生産頭数	74	8.3 ± 1.8 頭	— ³⁾	—
離乳頭数	74	7.3 ± 2.1 頭	—	—
離乳時腹総体重	74	267.4 ± 75.6 g	—	—
採卵数	56	12.2 ± 2.2 個	.65 ± .33	—

1) $Y_{jk} = \mu + m_j + e_{jk}$

2) $Y_{ijk} = \mu + L_i + m_{ij} + e_{ijk}$

3) 負の推定値。

めと考えられた。しかし、雌については、体重の遺伝率はやはり純系の方が大きかったが、採卵数の遺伝率では逆に四元交雑群の方が大きく、雄とは異なる傾向がみられた。

ところで、分析に用いた四元交雑群は近交系に近い系統から作出された一代雑種どうしの交配により得られたものであるので、両親の交配組み合わせ間の遺伝的なばらつきは小さいものと考えられた。そこで、四元交雑群の後代、すなわち、次章で述べる第0世代のデータについて同様の分析を行ない、遺伝率を推定した。得られた遺伝率推定値は、雄の13週齢時体重では0.35、19週齢時体重では0.63、摘出精巣サイズでは0.43、精巣重量では0.62であった。雌では14週齢時体重では0.78であったが採卵数では0.1以下の低い推定値が得られた。この他の形質については遺伝分散が負の値となり、遺伝率は推定できなかった。

四元交雑群とその後代、すなわち基礎集団と第0世代の遺伝率推定値の一部に違いが生じた原因の一つとして、集団の大きさが小さいことがあげられる。そこで、より精度の高い推定値を得るために、純系と四元交雑集団から求めた推定値をもとに、Haleyら(1988)の方法によりプールした推定値を求めた。具体的には、純系およびモデル1、モデル2から算出した遺伝率について、それぞれの標準誤差の逆数により重み付けを行ない、平均を求めた。モデル1とモデル2の遺伝率は同じ集団を対象としているため、ここでのプールした推定値は4元交雑群のデータにより重みがかかっている。プールした遺伝率の標準誤差は、3種類の遺伝率を標本データとして扱い、その標準偏差を個数の平方根すなわち $\sqrt{3}$ で除して算出した。

その結果を表1-13に示した。雄の13週齢時および雌の14週齢時の体重の遺伝率は0.6であり、それが19週齢時では0.4となった。13週齢時の生体精巣サイズでは0.4であったが、19週齢時の摘出した精巣サイズと精巣重量とではともに0.7と推定された。採卵数の遺伝率はやや低く0.25であったが、推定値の標準誤差が大きかった。

次に、雄形質と雌形質との間の表型および遺伝相関を推定した。まず、各形質について28組の全きょうだい平均を求め、その全偏差平方和と偏差積和から系統組み合わせにより説明される部分を除いた残差の平方和と積和を用いて、

表1-13. 純系および四元交雑群からの推定値をプールした遺伝率の推定値と標準誤差

形質	遺伝率	標準偏差
雄形質		
13週齢体重	.64	.14
生体精巣サイズ	.40	.11
19週齢体重	.36	.13
摘出精巣サイズ	.67	.05
精巣重量	.69	.03
雌形質		
14週齢体重	.59	.25
採卵数	.25	.25

表1-14. 雄形質と雌形質との間の表型相関係数

	雌形質				採卵数
	14週齢体重	離乳時一腹 総体重	一腹 生産頭数	一腹 離乳頭数	
雄形質					
13週齢体重	.41	.23	.03	.25	.34
生体精巣サイズ	.36	.18	-.08	.26	.28
19週齢体重	.43	.06	-.19	-.03	.23
摘出精巣サイズ	.37	.25	.02	.19	.48
精巣重量	.39	.28	-.04	.25	.45

表1-15. 雄形質と雌形質との間の遺伝相関係数

形質	雌形質	
	14週齢体重	採卵数
雄形質		
13週齢体重	.84	.98
生体精巣サイズ	.88	.97
19週齢体重	1.10	.83
摘出精巣サイズ	.74	1.37
精巣重量	.78	1.27

各形質間の表型相関係数を求めた。その結果は表1-14のとおりである。こうして求めた雌の14週齢体重と雄の諸形質との間の表型相関は0.36~0.43と中程度の大きさであった。また、採卵数と雄形質の13週齢時生体精巣サイズとの表型相関は0.28であったが、精巣重量との表型相関は0.45であり、19週齢時摘出精巣サイズとの表型相関は0.48であった。一腹生産頭数、一腹離乳頭数および離乳時一腹総体重と雄の形質との間の表型相関係数は、14週齢体重や採卵数と雄形質との間のそれよりも低く、中には負の値もみられた。

腹当たり全きょうだいの調和平均は、雄で2.126、雌で2.196頭となった。この頭数と表1-13の遺伝率および表1-14の表型相関から式(1-14)を用いて推定した遺伝相関は表1-15に示す通りである。いずれの値も0.7以上の高い値であった。雄の13週齢時生体精巣サイズと採卵数との遺伝相関は0.97と推定された。ただし、1.0を越える異常な値が1/3近くを占めており、全体に過大評価している可能性がある。

本研究の目的は、生体で測定した精巣サイズに対する選抜により、雌の産子数あるいは排卵数を改良しようとするところにある。ここで推定された遺伝相関が真の値を反映しているならば、選抜により希望通りの改良が行なわれるものと期待される。しかし、遺伝相関の推定のために用いた表型相関および遺伝率自体、すでに述べたようにならかなり大きな誤差を含んでいる。そのため、この遺伝相関の推定値の信頼性はかなり低いと思われる。このことは、1を超える推定値が多数でたことから裏付けられる。ToelleとRobison(1985b)およびBateら(1986)は同様の手法を用いて、豚における雄形質と雌形質との間の遺伝相関を推定したが、そこでも1を超える値が報告された。したがって、この手法により雄と雌の形質の間の遺伝相関を求める場合は、大きな集団について精度の高い表型相関および遺伝率の推定値を得ておく必要があると思われる。

仮りに、雄の13週齢時精巣サイズの遺伝率を0.40、表型標準偏差を0.85、雌の排卵数の遺伝率を0.25、表型標準偏差を2.2、両形質間の遺伝相関を0.97とし、雄だけに選抜率が1/5の選抜を加えた場合の改良量を予測してみた。集団の選抜強度(i)は雄(i_m)と雌(i_f)の選抜強度の平均であるから、

$$\begin{aligned}
 i &= \frac{i_m + i_f}{2} \\
 &= \frac{1.400 + 0}{2} \\
 &= 0.700
 \end{aligned}$$

となる。

精巣サイズにおける選抜反応 (ΔG) は、

$$\begin{aligned}
 \Delta G &= i \sigma_P h^2 \\
 &= (0.700)(0.85)(0.40) \\
 &= 0.238
 \end{aligned}$$

と予測された。

排卵数に発現する相関反応 ($\Delta G_{f,m}$) は、

$$\begin{aligned}
 \Delta G_{f,m} &= i h_m h_f r_{G\sigma_{Pf}} \\
 &= (0.700) \sqrt{(0.4)(0.25)}(0.97)(2.2) \\
 &= 0.47
 \end{aligned}$$

と期待される。ただし、精巣サイズと排卵数との間の遺伝相関を0.50とすると (Islamら, 1976)、相関反応は0.24個と低くなる。

先の精巣サイズに対する選抜から期待される排卵数における相関反応の量と同じ改良量を、排卵数に対する直接選抜で獲得するとしたら、次の等式を満たす選抜強度が必要とされる。

$$i(2.2)(0.25) = 0.47$$

すなわち、

$$i = 0.859$$

となる。ところが、排卵数は雌だけに発現する形質であることから、雌の選抜強度は上の値の2倍で、

$$i_f = 1.718$$

となり、選抜率11%の強い選抜が必要となる。一方、遺伝相関が0.5で排卵数における相関反応が0.24個の場合は、45%の選抜率でよい。

雄における選抜率が20%であれば、マウス(Islamら, 1976)においてはむしろ緩やかな選抜であり、豚でも現実的な選抜率(阿部ら, 1981)に近い。一方、雌に対する選抜率では、11%という値はほとんど実現不可能なほど強い選抜を意味する数字であるが、45%という値は豚においても実現可能な数字である(ZimmermanとCunningham, 1975)。しかし、排卵数の調査に要する経費と労力を勘案すると、雄の精巣サイズに対する選抜の方が排卵数に対する直接選抜よりも有利であると考えらる。

第2章 ゴールデンハムスター精巣サイズに対する選抜による選抜反応と雄の他の形質における相関反応について

第1節 緒言

家畜の生産効率の構成要素の中にはいくつか主要なものがあり、特に繁殖性の重要度が大きい。繁殖性の中でも、雌の一腹生産頭数や年間分娩回数およびこれらを統合した雌当たり年間生産頭数は繁殖性の指標として重視されている。

これまで、雌の一腹生産頭数に対する選抜の効果を確かめるため、マウスを用いて多くの選抜実験がなされてきた (Falconer, 1960; Bradford, 1968; JoakimsenとBakker, 1977; Bakkerら, 1978; Eisen, 1978)。一方、一腹産子数は雌にだけ発現する形質であるが、それを支配する遺伝子は雄の繁殖形質にも影響を及ぼしていることから、特に、雄の精巣サイズは雌の繁殖性の指標となりうることを示された (Land, 1973; 古川ら, 1981)。

雄は雌に比べて繁殖に供する頭数を少なくできるため、雄に対しては雌に対するよりも強い選抜を行なうことができる。事実、家畜の産肉能力の改良においては雌の選抜による改良の割合は、雄による改良の割合より小さい。一腹産子数などの繁殖形質は、従来、雌に対する選抜により改良すべき形質であると考えられ、それが実行されてきたが、顕著な改良効果は得られていない。そこで、雌にだけ発現する形質についても、その形質と遺伝的に関連性のある雄の形質にも強い選抜を加えることにより、かなり大きな改良量を上げることができるとも知れない。

マウスを用いて、雄性限性形質に対する選抜により雌性限性形質を改良する試みがなされ、精巣重量に対する選抜により、排卵数において相関反応が引き起こされた (Islamら, 1976; Wirth-DzieciolowskaとMartyniuk, 1986)。一方、LeeとLand (1985)は、緬羊について体重で補正した精巣周囲長に対する2方向選抜を行なった。その結果、選抜形質では明確な選抜反応が得られたが、排卵数における相関反応はみられなかったと報告した。

前章に示したように、ゴールデンハムスターでは雄の精巣サイズには系統間

差があり、交雑群における生体精巣サイズの遺伝率は高く、0.4と推定された。また、生体精巣サイズと雌の排卵数との間の遺伝相関はかなり高く、生体精巣サイズを選抜することによって雌の排卵数を改良することは可能であると推察された。

本章ではゴールデンハムスターを用い、上記の目的で生体精巣サイズに対する2方向選抜を行った結果について記述する。なお、雌の形質における相関反応については次章で分析する。

成体ハムスターは雌雄別々に飼育し、交配は人工的に行われ、1世代毎に選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。このようにして選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。このようにして選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。このようにして選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。

選抜群のゴールデンハムスターは、生体精巣サイズを大方向へ選抜する系統（大系統）と、小方向へ選抜する系統（小系統）の2系統とした。1世代毎に選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。このようにして選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。このようにして選抜が行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。

選抜群は雌雄別々に飼育され、交配のための選抜の同系統は1世代毎に行われ、選抜された個体は次の世代にのみ交配を許す。

第2節 材料および方法

1. 供試動物と飼養管理

選抜のためのゴールデンハムスターの基礎集団は、遺伝的起源を異にする4系統、すなわちAPA系由来のA系、CBN系由来のC系、そして東北大学農学部において維持されていたG系とW系を交雑することにより作出された。W系を除くこれらの系統の精巣サイズに関する特性は第1章で記述した。

農林水産省畜産試験場ではC系とA系との正逆交雑によりCA（C系♀×A系♂、以下、♀系統を先に、♂系統を後に記す）およびACの2種類の一代雑種を作成し、東北大学農学部でG系とW系の正逆交雑により作出された一代雑種GWおよびWGと交雑した。CとAとの交雑種2種類とGとWとの交雑種2種類との間の4種類の組み合わせの、それぞれの正逆交雑からなる8種類の組み合わせについて各々5～8対の交配を行ない、生産された四元交雑群を基礎集団とした。基礎集団は選抜の第0世代を作出するための集団である。

基礎集団のゴールデンハムスターは、生体精巣サイズを高い方向へ選抜する2反復のH1, H2系統と、低い方向へ選抜する2反復のL1, L2の4系統に分けられ、1系統当たりの頭数は雄雌それぞれ20頭ずつであった。系統編成にあたっては、図2-1に示したように、27腹のうち13腹からは雄雌の産子が十分に得られたので、各系統へ雄1頭と雌1頭ずつ、合計雄4頭と雌4頭が配分された。残りの腹の中で7腹からは、H1系統とL1系統へ、また、別の7腹からはH2系統とL2系統へ、それぞれ雄1頭と雌1頭ずつが配分された。したがって、H1系統とL1系統は、また、H2系統とL2系統はそれぞれ同じ腹からとられた全きょうだいにより構成された。そこで、これ以後、H1, L1系統を第1群、H2, L2系統を第2群、大方向へ選抜を受けるH1, H2系統を大方向選抜系（H系）、小方向への選抜を受けるL1, L2系統を小方向選抜系（L系）と呼ぶことにする。

飼養管理は第1章と同一であったが、交配のための雌雄の同居期間は10日間とし、分娩後の一腹哺育頭数の調整は行なわなかった。

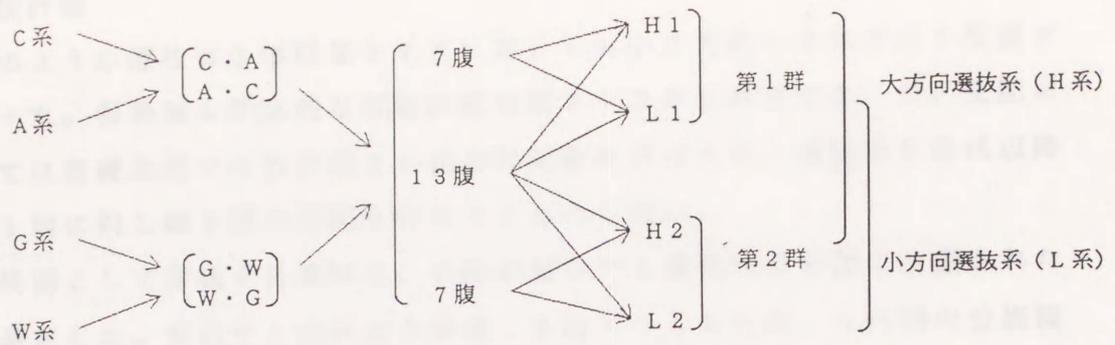


図2-1. 基礎集団の作出過程

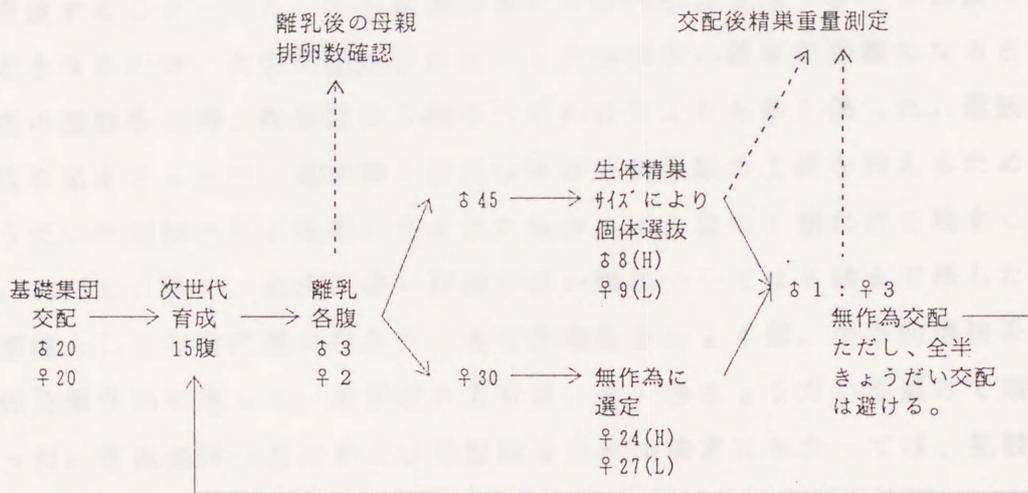


図2-2. 生体精巣サイズに対する2方向選抜試験の系統ごとの基本計画

2. 選抜計画

上記のように選抜は生体精巣サイズに対して大小2方向へそれぞれ2反復ずつ行なった。各系統の基本的な選抜計画は図2-2のとおりであった。交配にあたっては基礎集団では各系統20組の対交配を行なうが、選抜第0世代以降では雄1頭に対し雌3頭の交配を行なうこととした。

選抜候補として育成する個体は、分娩が集中する最初の4日間に生産された腹から選定した。育成する腹数は各系統15腹ずつとしたが、4日間の分娩腹数が15腹に満たない場合にも、それ以後に生産された腹からの補充は行なわなかった。離乳後7日目に各腹から雄3頭と雌2頭、合計雄45頭と雌30頭を無作為に抽出し、13週齢まで育成した。同一腹から雄3頭と雌2頭を確保できなかった場合は、他の腹から残す頭数を増やした。

雄の選抜は13週齢時に測定した生体精巣サイズに基づいて行い、大方向選抜系ではサイズの大きい方から8頭を、小方向選抜系では小さい方から9頭を個体選抜することとした。小方向選抜系には繁殖能力を低下させる選抜を加えることとなるので、大方向選抜系に比べて分娩頭数の確保が困難になると予測し、雄の頭数を1頭、雌頭数を3頭それぞれH系よりも多く残した。選抜は個体選抜を基本としたが、選抜第1世代以降は近交係数の上昇を抑えるため、全きょうだいを選抜される順位に含まれた場合には上位の1頭だけを残すこととした。ただし、特に、順位の高い個体が多い腹については2頭まで残した。

繁殖雌としては育成雌の中から、大方向選抜系は24頭、小方向選抜系は27頭を無作為に選んだ。交配組み合わせは、全・半きょうだいを避けて無作為に行なった。育成個体の選定および交配組み合わせの決定にあたっては、乱数を活用したパーソナルコンピュータ用のプログラムを用いた(古川と小畑, 1988)。

選抜は6世代行なった。各世代の生産腹数、育成腹数および雄の調査頭数は表2-1のとおりであった。雄の選抜頭数と雌の交配頭数は計画通りであったが、4日間に分娩が集中しなかったために各系統とも育成腹数が15腹に満たない場合もあった。また、雄の13週齢調査頭数は45頭を基本としたが、離乳頭数の不足および育成中の事故等により計画よりも少ないことが多かった。雄の19週齢時の調査頭数が13週齢時より少し減少したことの主な原因は交配中に雌が雄を咬殺したことであった。

表2-1. 系統ごとの世代別分娩腹数、育成腹数および雄の調査頭数

項目	系統	世 代							
		基礎	0	1	2	3	4	5	6
分娩 腹数	H 1	19	16	20	16	19	23	18	
	H 2	18	17	18	20	21	20	16	
	L 1	19	14	24	20	19	22	20	
	L 2	19	15	24	22	26	23	24	
育成 腹数	H 1	15	11	13	15	14	15	13	
	H 2	13	13	12	14	15	15	13	
	L 1	15	11	15	15	14	15	15	
	L 2	15	13	14	15	14	15	15	
雄調査 頭数 (13週齡時)	H 1		40	27	32	45	44	45	42
	H 2		35	45	39	40	44	43	45
	L 1		45	37	35	44	44	43	43
	L 2		45	39	42	45	44	43	45
雄調査 頭数 (19週齡時)	H 1		39	27	26	44	43	45	42
	H 2		31	44	38	39	44	43	45
	L 1		43	34	32	43	44	42	42
	L 2		43	39	41	45	44	41	45

3. 形質の測定法

雄は13週齢時において生体で左右精巣の長径と短径および体重を測定した。選抜個体も選抜されなかった個体も含めて、19週齢時には頸骨脱臼により屠殺した直後に体重を記録し、摘出した精巣について長径、短径および重量を測定した。測定方法は第1章に示したとおりである。

4. データの統計的分析法

本研究における選抜試験は無選抜の対照系統を設けない2方向選抜であったことから、大方向選抜系と小方向選抜系の差により選抜の効果を評価することとした。データの解析は以下のモデルに基づき世代ごとに行なった。

$$Y_{ijk} = \mu + L_i + R_j + LR_{ij} + e_{ijk} \quad (2-1)$$

Y_{ijk} : i 番目の選抜方向の j 番目の反復の k 番目の個体の測定値

μ : 全平均

L_i : i 番目の選抜方向の効果

$i = 1$ 大方向選抜系

$i = 2$ 小方向選抜系

R_j : j 番目の反復の効果

$j = 1$ 第1群

$j = 2$ 第2群

LR_{ij} : 選抜方向と反復の組み合わせの効果

$i = 1, j = 1$ H1系統

$i = 1, j = 2$ H2系統

$i = 2, j = 1$ L1系統

$i = 2, j = 2$ L2系統

e_{ijk} : 残差で、 $N(0, \sigma_e^2)$ に従うと仮定する

精巣サイズや精巣重量について、体重に関する補正を行なう場合は次のモデ

ルを用いた。

$$Y_{ijk} = \mu + L_i + R_j + LR_{ij} + (X_{ijk} - \bar{X})b + e_{ijk} \quad (2-2)$$

X_{ijk} : $i j k$ 番目の個体の体重

\bar{X} : 体重の全平均

b : 精巢のサイズや重量の体重に対する1次回帰係数

実現遺伝率の標準誤差を推定するための標準偏差としては、次のモデルにより全ての世代をプールした誤差分散を推定し、その平方根を用いた。

$$Y_{ijkl} = \mu + (LR)_{ij} + T_k + (LR)T_{ijk} + e_{ijkl} \quad (2-3)$$

$(LR)_{ij}$: i 番目の選抜方向の j 番目の反復の効果

T_k : k 番目の世代の効果

$(LR)T_{ijk}$: 選抜方向・反復と世代の交互作用効果

5. 選抜差と実現遺伝率の計算

選抜差については期待選抜差と有効選抜差の2種類を求めた。期待選抜差は全ての選抜個体と同数の産子を生産すると仮定したときの選抜差であり、選抜個体平均の集団平均からの偏差として求めた。有効選抜差としては、現実には親当たりの子の数が異なることを考慮して、雄親ごとに各形質の測定値の集団平均からの偏差を求め、育成した雄の子の頭数で重み付けをして平均値を求めた。

選抜は雄だけに加えたので、集団としての選抜差は雄における選抜差の1/2となる。実現遺伝率は累積選抜差に対する累積選抜反応の回帰係数として、H1系統とL1系統の組み合わせとH2系統とL2系統の組み合わせについて推定した。これら実現遺伝率の推定誤差 $SE(h^2)$ は、Hill(1971, 1972)の方法を応用し、Islamら(1976)が導いた次の式を用いて計算した。

$$SE(h^2) = \sqrt{V(R_t) / S_t^2} \quad (2-4)$$

ただし、 $V(R_t)$ は t 世代までに現われた世代ごとの選抜反応の系統間差の分散であり、 S_t は累積選抜差である。 $V(R_t)$ は次式により推定した。

$$V(R_t) = 2\sigma^2 \left[\frac{t h^2 (1 - h^2)}{4M} + \frac{t h^2}{4M^*} + \frac{t h^4}{4F} + \frac{(1 - h^4/2)}{M^*} \right] \quad (2-5)$$

ここで、 σ^2 は表型分散、 h^2 は遺伝率であり、 M 、 F および M^* は、世代当たりの対にした H 系と L 系の雄の親、雌の親および記録の取られた雄の数である。ただし、この式は世代ごとの集団構成が一定であることを前提としているが、本実験では集団の構成に世代による小さな変化があったので、計算にあたっては、 M 、 M^* および F としては各世代の頭数の調和平均を用いた。 σ^2 としてはモデル (2-3) から求めた誤差分散を用いた。

第3節 結果および考察

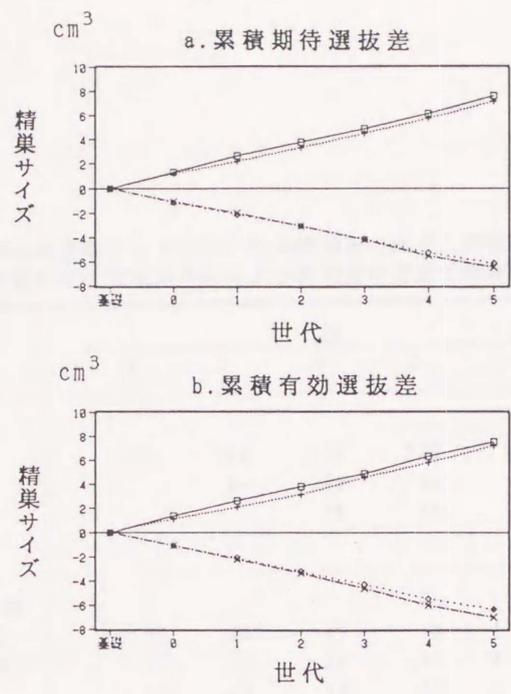
1. 生体精巣サイズの選抜反応

選抜形質である13週齢時生体精巣サイズにおける累積期待選抜差と累積有効選抜差は図2-3のa, bに示したとおりである。世代当たりの期待選抜差は大方向選抜系では $1.02 \sim 1.44 \text{ cm}^3$ 、小方向選抜系では $-0.87 \sim -1.27 \text{ cm}^3$ であり、大方向選抜系の期待選抜差の方が小方向選抜系のその絶対値よりも大きい傾向がみられた。期待選抜差と有効選抜差には大きな違いはみられなかった。

生体精巣サイズの系統別の世代平均の推移は図2-4に示した。大方向選抜系では選抜の効果が現れる第1世代以降は世代とともに順調に生体精巣サイズが大きくなった。また、基礎集団のゴールデンハムスターには四元交雑によるヘテロシス効果が影響を与えている可能性があり、選抜は第0世代から行われたので、第0世代を選抜の基礎世代として選抜の効果を評価することにした。世代当たりの生体精巣サイズの増加量はH1系統では 0.52 cm^3 、H2系統では 0.53 cm^3 であり、第6世代までの選抜による精巣サイズの増加率は、H1系統では59%、H2系統では60%であった。これを第0世代の表型標準偏差単位で表わせばそれぞれ3.5と4.3単位に相当した。

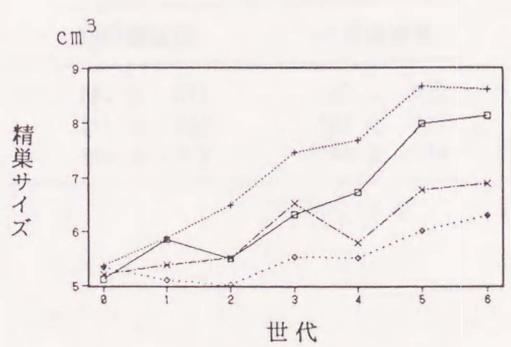
一方、小方向選抜系の生体精巣サイズには、意図した選抜の方向とは逆にゆるやかながら増加の傾向がみられ、世代当たりの変化量はL1系統では 0.19 cm^3 、L2系統では 0.29 cm^3 であった。本選抜実験においては無選抜の対照系統を設けなかったため、小方向選抜系における生体精巣サイズの増加の理由を明らかにすることはできなかったが、測定値に世代による偏りの存在が示唆された。

モデル(2-1)に基づく世代ごとの分散分析の結果と系統間差の最小二乗推定値を表2-2に示した。選抜を受けた第1世代以降は選抜の方向間に、また、第2世代以降は反復群間にも統計的に有意な差がみられるようになった。第4世代においては選抜方向と反復群との間に交互作用効果がみられた。両群における系統間差の最小二乗推定値は、双方とも、世代とともに拡大する傾向にあった。大方向選抜系と小方向選抜系の差の世代数に対する1次回帰係数は、第1群では0.29、第2群では0.30、また、両群をプールすると0.31であった。



□ : H1 , + : H2 , ◇ : L1 , × : L2

図2-3. 生体精巣サイズにおける累積期待選抜差と累積有効選抜差の世代推移



□ : H1 , + : H2 , ◇ : L1 , × : L2

図2-4. 系統別にみた13週齢時生体精巣サイズの世代推移

表2-2. 13週齢時生体精巣サイズの世代別系統間差の最小二乗推定値と分散分析による同形質における選抜方向および群間差の有意性検定の結果

要因	世				代		
	0	1	2	3	4	5	6
分散分析							
誤差の自由度	161	144	144	170	172	170	171
選抜の方向		**	**	**	**	**	**
群			**	**	**	**	**
交互作用					*		

系統間差の最小二乗推定値							
第1群 H1-L1	-.23	.76	.48	.78	1.20	1.96	1.83
第2群 H2-L2	.17	.50	.98	.95	1.88	1.89	1.72
プール H-L	-.03	.63	.73	.87	1.54	1.93	1.77

* P < .05 ** P < .01

表2-3. 累積期待選抜差および累積有効選抜差から推定した生体精巣サイズの実現遺伝率とその標準誤差

反復群	累 積 選 抜 差	
	期待選抜差	有効選抜差
第1群	.284 ± .021	.280 ± .021
第2群	.321 ± .023	.307 ± .021
プール	.303 ± .017	.294 ± .016

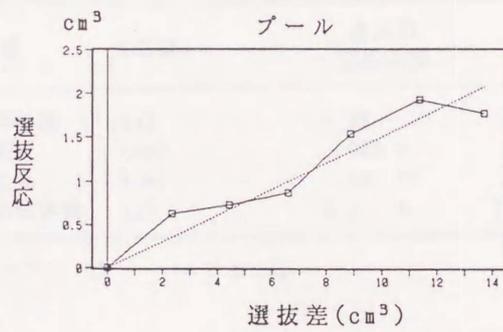
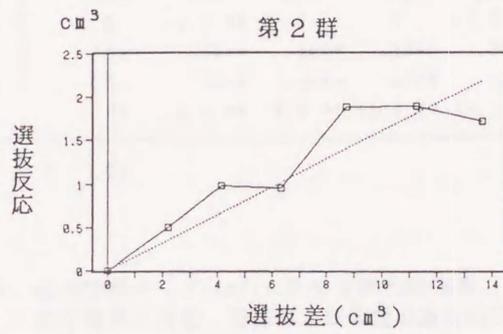
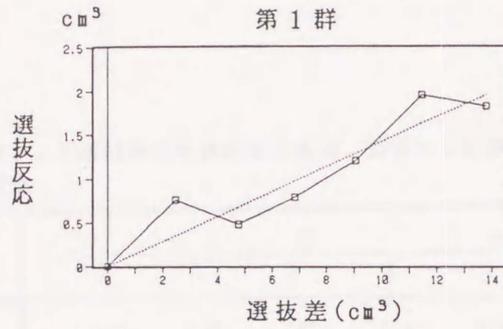
次に、雄だけについて群ごとに生体精巣サイズの累積有効選抜差と累積選抜反応の系統間差 ($H1 - L1$, $H2 - L2$) をプロットすると図2-5の上の2つのグラフとなり、このグラフの平均値をとってプロットすると図2-5の下のグラフとなった。累積有効選抜差の系統間差に対する累積選抜反応の系統間差の1次回帰係数は、第1群では 0.140 ± 0.012 、第2群では 0.154 ± 0.015 であった。同様の回帰分析を、累積有効選抜差に代えて累積期待選抜差を用いて行った。

本選抜実験においては、雄に対してだけ選抜を加えたので、実現遺伝率は上で求めた1次回帰係数を2倍した値となる。累積期待選抜差および累積有効選抜差を用いて群ごと、およびそれをプールして推定した実現遺伝率とその標準誤差を表2-3に示した。その推定値は第1群では0.28、0.28、第2群では0.32、0.31であり、プールすると0.30、0.29であった。このように、期待選抜差を用いた場合も、有効選抜差を用いた場合も、ほぼ同じ値が得られ、この値は基礎集団のデータから求めた遺伝率の推定値0.4 (表1-16) よりも幾分低い値であった。

2. 離乳時体重ならびに13週齢時の生体精巣の長・短径および体重における相関反応

13週齢時における生体精巣の長径と短径に関する左右精巣の平均値、離乳時体重および13週齢時体重の世代ごとの選抜方向による差は表2-4のとおりであった。精巣の長径と短径では世代とともに選抜方向による差が拡大する傾向にあったが、両者は精巣サイズの構成要素であるから、当然の帰結と考えられる。世代ごとの選抜方向による差の変化量を、選抜方向間差の世代数に対する標準偏回帰係数で表わすと、長径は0.22であるのに対し短径は0.32であり、短径の方が相対的变化量が大きかった。これは、精巣サイズを (長径) \times (短径)² の式で算出したため、選抜形質である生体精巣サイズに対する短径の寄与が長径よりも相対的に大きかったことによると思われる。

離乳時体重は、第4世代では小方向選抜群の方が大きかったが、次の第5世代では逆に大方向選抜群の方が大きくなるなど、世代の進行にともなう一定の変化の傾向はうかがえなかった。一方、13週齢時体重は、生体精巣サイズと



□ : 実現値 , ... : 期待値

図2-5. 累積有効選抜差の系統間差に対する累積選抜反応の系統間差の回帰

表2-4. 離乳時体重、13週齢時の生体精巣の長径、短径および体重の世代別にみた
選抜方向間差

項目	世 代						
	0	1	2	3	4	5	6
頭数	165	148	148	174	176	174	175
離乳時体重 g	.0	-2.1 **	-.8	.7	-2.7 **	1.5 *	-1.1
精巣長径 cm	.01	.12**	.10**	.13**	.20**	.23**	.12**
精巣短径 cm	-.01	.05**	.06**	.07**	.13**	.15**	.16**
13週齢時体重 g	-9.99	8.4 **	9.3 **	11.4 **	10.1 **	15.4 **	8.7 **

* P < .05 ** P < .01

表2-5. 生体精巣サイズ(cm³)に対する離乳時体重、13週齢時の
生体精巣の長径、短径および体重の遺伝的回帰係数

形 質	(単位)	遺伝的 回帰係数	標準誤差
離乳時体重	(g)	-.08	.94
精巣長径	(cm)	.086 *	.023
精巣短径	(cm)	.087 **	.004
13週齢時体重	(g)	5.4 *	1.9

* P < .05 ** P < .01

同様の選抜方向間差の世代推移を示した。13週齢時体重には第1世代から有意な選抜方向間差が現われ、第5世代ではその差は15.4gまで拡大したが、第6世代の選抜方向間差はやや縮小した。

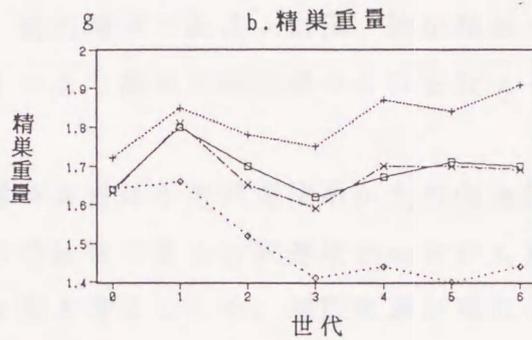
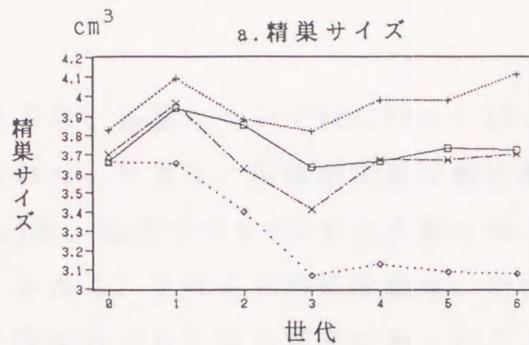
次に、累積選抜反応に対する累積相関反応の回帰分析により1次の遺伝的回帰係数を推定した。具体的には、生体精巣サイズの選抜方向間差に対する生体精巣の長径、短径および体重の選抜方向間差の回帰を求めた。その結果は表2-5に示した。生体精巣サイズの選抜方向間差が 1cm^3 増えるにともない、生体精巣の長径と短径の選抜方向間差はそれぞれ 0.09cm ずつ大きくなり、13週齢時体重は 5.4g 大きくなると予測された。しかし、離乳時体重については有意な回帰係数は得られなかった。

3. 19週齢時における摘出精巣サイズ、精巣重量および体重の相関反応

19週齢時の摘出精巣サイズと精巣重量の世代推移は図2-6のとおりであった。両形質の世代推移にはよく似通ったパターンがみられた。すなわち、両形質とも選抜方向と同じ方向に相関反応を示したが、反復群間では、第1群は低い方向に、第2群は高い方向に偏りを示した。この傾向は選抜形質である13週齢時生体精巣サイズの選抜反応(図2-4)と同じであった。

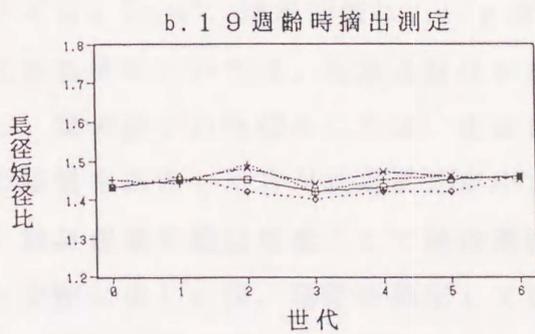
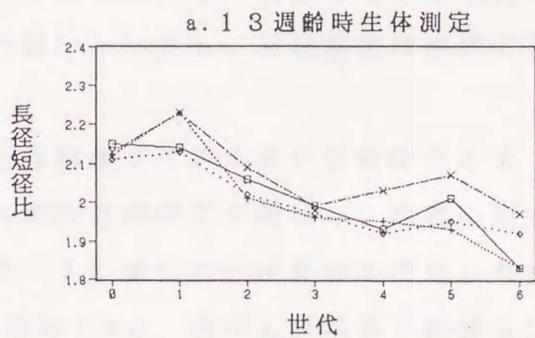
次に、精巣サイズの構成要素である精巣の短径に対する長径の比、長径/短径をもとめて長径・短径比と呼ぶことにし、13週齢時生体測定値と19週齢時摘出測定値に関する長径・短径比の世代推移を図2-7に示した。摘出精巣の長径・短径比は世代を通して $1.40\sim 1.49$ の範囲にあり、ほぼ一定であったのにたいし、生体測定値では、いずれの系統においても長径・短径比は世代とともに減少する傾向がみられた。このことは、生体精巣サイズの測定値に長径・短径比を世代とともに減少させるような測定誤差が入った可能性を示唆している。

生体および摘出精巣の長径と短径について、各世代の選抜方向別最小二乗平均値を求め、 $(13\text{週齢時の生体精巣測定値}/19\text{週齢時の摘出精巣測定値})\times 100$ を生体・摘出比とした。生体・摘出比の世代にともなう変化を調べるため、世代数に対する生体・摘出比の回帰分析を系統ごとに行なった。その結果、系統により回帰係数に差があるとはいえなかった。そこで、系統ごとの回



□ : H 1 , + : H 2 , ◇ : L 1 , × : L 2

図 2 - 6 . 19 週齡時の摘出精巣サイズおよび精巣重量の世代推移



□ : H 1 , + : H 2 , ◇ : L 1 , × : L 2

図 2 - 7 . 13 週齡時の生体精巣および 19 週齡時の摘出精巣の長径・短径比の世代推移

帰係数をプールしたところ、長径については 2.19 ± 0.39 、短径は 2.87 ± 0.23 という回帰係数が推定された。つまり、生体測定値の摘出測定値に対する比率は世代当たり長径では2.2%、短径では2.9%ずつ大きくなっていった。摘出測定では測定誤差が小さいことから、これらの回帰係数は、生体測定値にあっては世代とともに過大評価の程度が大きくなる傾向にあったことを示唆した。

19週齢時の体重、摘出精巣の長径、短径、摘出精巣サイズおよび精巣重量についてモデル2-1により選抜方向間差の分析を行なったところ、表2-6の結果が得られた。

第0世代の19週齢時体重は小方向選抜系が大方向選抜系よりも大きかったが、これは、13週齢時体重でも小方向選抜系の方が大きい傾向にあったことから、浮動的に生じた差と考えられた。選抜反応が現れる第1世代以降では大方向選抜系が有意に大きい値を示し、選抜方向間差は13週齢時体重の選抜方向間差の推移とよく一致した。第5世代における選抜方向間差は最大の13.9gを示した。

摘出した精巣の測定値では、短径、精巣サイズおよび精巣重量は第1世代から有意な選抜方向間差が現われ、精巣長径では第2世代から有意な系統間差が現われた。いずれの形質においても、系統間差は世代とともに拡大する傾向がみられた。

次に、13週齢時生体精巣サイズにおける選抜反応と19週齢時測定形質の相関反応を、それぞれ選抜方向間差で評価し、前者に対する後者の回帰分析を行なったところ、表2-7の遺伝的回帰係数が推定された。生体精巣サイズが 1 cm^3 増加すると、体重は7.5g、摘出した精巣の長径は0.04cm、短径は0.02cm増加し、摘出精巣サイズは 0.20 cm^3 、精巣重量は0.13g増加すると期待された。ただし、精巣重量の比体重値については、回帰係数は有意ではなかった。

先にも述べたように、繁殖能力の指標としては、生体における精巣サイズよりも、摘出した精巣の重量を測定した方が測定誤差が小さく、遺伝率は高いと考えられた。しかし、精巣重量を選抜指標として個体選抜を行なうためには、まず、育成雄をすべて交配に供した後、精巣を摘出して重量を測定し、その成績に基づいて交配された雌を選抜することになる。そのためには、(育成雄の頭数 \times 1頭の雄あたり交配する雌の頭数)に合わせて雌を確保しておく必要が

表2-6. 19週齢時における体重、精巣の長径短径、摘出精巣サイズ、精巣重量の世代別系統間差

項目	世 代						
	0	1	2	3	4	5	6
頭数	156	144	137	171	175	171	174
体重 g	-5.8 **	9.4 **	6.9 **	12.0 **	10.8 **	13.9 **	11.1 **
精巣長径 cm	.02	.02	.08**	.09**	.08**	.10**	.10**
精巣短径 cm	.01	.03**	.04**	.07**	.05**	.06**	.06**
精巣サイズ cm ³	.07	.21**	.35**	.49**	.42**	.47**	.52**
精巣重量 g	-.04	.08 *	.15**	.19**	.20**	.26**	.24**
精巣重量/体重	.10**	-.03	.05 *	.02	.05 *	.04	.08**

* P < .05 ** P < .01

表2-7. 13週齢時生体精巣サイズ(cm³)に対する19週齢時測定形質の遺伝的回帰係数

19週齢時測定形質	(単位)	回帰係数	標準誤差
体重	(g)	7.5 *	2.4
精巣長径	(cm)	.040 *	.013
精巣短径	(cm)	.023 *	.008
摘出精巣サイズ	(cm ³)	.199 *	.055
精巣重量	(g)	.129 **	.026
精巣重量比体重値		-.000	.027

* P < .05 ** P < .01

ある。これはふつうの個体選抜の際に必要な雌の頭数：（育成雄の頭数×雄の選抜率×1頭の雄あたり交配する雌の頭数）に（1／雄の選抜率）を乗じた数となっており、雄に対する選抜が強いほど必要な雌の数が増加する。例えば、本研究の基本計画に従って、1系統あたり毎世代45頭の雄から8頭の雄を選抜し、雄1頭に対して雌3頭を交配するためには、ふつうの個体選抜なら $8 \times 3 = 24$ 頭の雌を確保すればよいが、精巣重量による個体選抜を行うには $45 \times 3 = 135$ 頭の雌を確保し、交配しておかなければならない。

この問題への対処法の1つとして人工授精の利用がある。すなわち、全ての育成雄から精液を採取して凍結保存した後に、精巣重量を測定し、その大きい個体の精液を用いて人工授精を行うことが考えられる。この方法は、人工授精することによる受胎率や産子数の低下を小さく抑制できれば、閉鎖群育種においては優れた方法である。しかし、開放型の育種を考えると、ステーションやフィールドにおける能力検定で見出された優秀な雄の遺伝子を広めることができないという欠点が指摘される。もう1つの対処法としては、片側の精巣を摘出して重量を測定し、それに基づいて選抜を行なうことが考えられる。選抜された雄は残った片方の精巣を用いて精液を生産することが可能である。ただし、この方法を用いるときには個体の左右の精巣重量にはかなりの差があることを考慮する必要がある。

一方、生体精巣サイズはその測定に誤差が多く含まれ、その遺伝率は精巣重量に比べると相対的には低くなるものの、実際に推定された遺伝率は0.4とかなり高く（第1章）、十分選抜に利用できる。したがって、動物を傷つけることなく、容易に測定できる生体精巣サイズは、精巣重量の代替形質として利用することが可能であると考えられる。

第3章 ゴールデンハムスターの生体精巣サイズに対する選抜による雌形質における相関反応

第1節 緒言

家畜の生産システムにおいて生産効率を決定する重要な要素として繁殖能力が挙げられる。特に、豚などの多胎動物において重要視されているものに一腹産子数がある。従って、一腹産子数については長年にわたり選抜が行なわれてきたと思われるが、豚においては品種内あるいは系統内選抜により一腹産子数を遺伝的に改良できたとする報告は見あたらない(Harleyら, 1988)。その原因としては、一腹産子数は産肉能力に比較して遺伝率が低いこと、さらに、この形質は雌にのみ発現する雌性限性形質であることが指摘されている(HillとWebb, 1982)。

一方、Land(1973)は、動物の雄と雌は同じ内分泌システムに支配されていることから、雄の繁殖形質と雌の繁殖形質は遺伝的な関連性を示すはずであるという仮説を提出した。実際にマウスでは、一腹産子数に対する選抜により精巣重量において正の相関反応が観察され(JoakimsenとBaker, 1979; EisenとJohnson, 1981)、仮説の正しさが証明された。さらに、排卵数に対する選抜においてもマウス(Land, 1973)と豚(Proudら, 1976)で精巣重量や精巣サイズにおける相関反応が同様に確認された。

従って、逆に雄の精巣重量などの繁殖形質に対する選抜により雌の繁殖形質を遺伝的に改良することも当然可能であると考えられる(Land, 1973)。これまで、このことを証明する選抜実験が2つ報告されている。Islamら(1976)はマウスの精巣重量に対する2方向選抜により、精巣重量の系統間差と同じ方向へ排卵数の系統間差が拡大することを見出した。Wirth-DzieciolowskaとMartyhiuk(1986)もマウスにおいて同様の相関反応を確認した。しかし、いずれの場合においても一腹産子数に対する有効な相関反応は観察されなかった。

本章においては、Land(1973)の仮説を検証することを目的として、ゴールデンハムスターの雄の生体精巣サイズに対する2方向選抜にともなう雌側の相関反応を調査し、雄形質と雌形質の遺伝的関連性について検討した。

第2節 材料および方法

1. 供試動物と調査方法

ゴールデンハムスター雄の生体精巣サイズに対する選抜実験の概要は第2章で述べたとおりである。すなわち、A系、C系、G系、W系からなる四元交雑群を基礎世代とし、その全きょうだいを大方向選抜系(H1, H2)と小方向選抜系(L1, L2)の4系統に無作為に振り分け、系統内で交配を行い第0世代を生産した。生体精巣サイズに対する雄の選抜は第0世代から開始した。雌に対しては選抜を行わず、4週齢で各腹から2頭ずつを無作為に選定し、14週齢で繁殖に供用するまで4頭群飼で育成した。

交配に用いた雌については繁殖性の調査を行なった。調査した雌の繁殖性は一腹生産頭数、一腹離乳頭数、離乳時一腹総体重および初産後排卵数の4形質であった。世代ごとの離乳時雌子頭数(以下、産子を離乳させた雌親頭数と区別するため3週齢時雌頭数という)、分娩雌親頭数、離乳雌親頭数および排卵数調査頭数は表3-1のとおりであった。選抜は第5世代まで行ったが、選抜反応を確認するために、調査は第6世代まで行った。系統ごとの3週齢時雌頭数の合計は毎世代42~103頭であった。

交配は14週齢時に行ない、雄1頭に対して雌3頭を10日間にわたり同じケージで飼育した。なお、交配に先立ち、雌は14週齢時体重を測定した。雌は雄と分離後は単飼とし、分娩を経て離乳まで同一ケージで飼育した。分娩予定日には、1日に朝と夕の2回の観察を行なって分娩日時を記録し、次回の観察において産子数を確認した。ゴールデンハムスターは普段はおとなしい動物であるが分娩直後は神経質となるため、産子数の確認にあたっては分娩を確認してから約半日の時間をおいた。分娩しているか否かの観察は注意深く行なったが、この間に食殺による産子の減少が起きていた可能性はある。このようにして1日2回、朝夕の観察で分娩を確認してから半日後に数えた産子数を一腹生産頭数とした。産子は21日齢で離乳し、離乳時には母親と産子の体重を測定した。このときの体重は、それぞれ離乳時雌親体重および3週齢時体重とした。

表3-1. 精巢サイズ選抜系統における雌の3週齢時頭数、分娩頭数、離乳頭数
および排卵数調査頭数

形質	系統	世 代							
		基礎	0	1	2	3	4	5	6
3週齢時 雌頭数	H 1	—	65	51	56	63	81	72	57
	H 2	—	74	56	58	73	84	65	66
	L 1	—	62	42	44	84	77	69	77
	L 2	—	73	42	69	85	103	67	85
分娩 雌頭数	H 1	19	16	20	16	19	23	18	23
	H 2	18	17	18	20	21	20	16	20
	L 1	19	14	24	20	19	22	20	20
	L 2	19	15	24	22	26	23	24	26
離乳 雌頭数	H 1	15	11	13	15	14	15	13	22
	H 2	13	13	12	14	15	15	13	20
	L 1	15	11	15	15	14	15	15	19
	L 2	15	13	14	15	14	15	15	26
排卵数 調査頭数	H 1	15	14	15	15	13	15	14	13
	H 2	14	13	14	15	14	14	13	15
	L 1	15	11	14	15	15	15	15	14
	L 2	15	14	14	15	15	15	15	15

離乳後の母親は4頭を1群として飼直しを行い、離乳後14日を経過した後の最初の排卵数を計数した。ただし、測定手順の関係から、基礎世代においては離乳後8日目以降の最初の排卵について、第0世代においては10日目以降の最初の排卵について調査を行なった。第1世代以降については計画通りの日数をへて排卵数の調査を行なった。すなわち、離乳後の飼直しを終えた雌について、毎朝、排卵に伴う粘液流出を観察し、離乳から14日を経過した後、最初の粘液流出の観察された日に排卵数の調査を行なった。排卵数の調査期間は5日間とし、この期間に粘液流出の観察されなかった個体は調査から除外した。全体では産子を離乳した雌親の74%について排卵数を調査した。

粘液流出の観察された雌はすぐに屠殺し、冷蔵庫で放冷した後排卵数の調査を行なった。排卵後24時間以内の卵は卵管内に留まっていることから、ヒアルロニダーゼを0.1%含む生理的食塩水の中で卵管膨大部を切開しさらに卵管内を洗浄して卵を回収した。卵は左右の卵管から別々に回収し、それぞれの卵の数を計数して左右別排卵数とした。

その他の一般的な飼養管理方法や環境条件は第1章および第2章で述べたものと同じであった。

2. 統計分析

雌の諸形質における世代ごとの変化は、雄の生体精巣サイズに対する選抜により引き起こされた相関反応とみなすことができる。雄形質における選抜反応や相関反応は世代ごとの選抜方向間差により評価したが、雌形質においても、選抜方向間の差を用いて相関反応を評価する。

選抜方向間差の分析は第2章で示したモデル(2-1)を用いて行なった。モデル(2-1)に体重あるいは日齢の補正を行なう場合はモデル(2-2)を用いた。

第3節 結果および考察

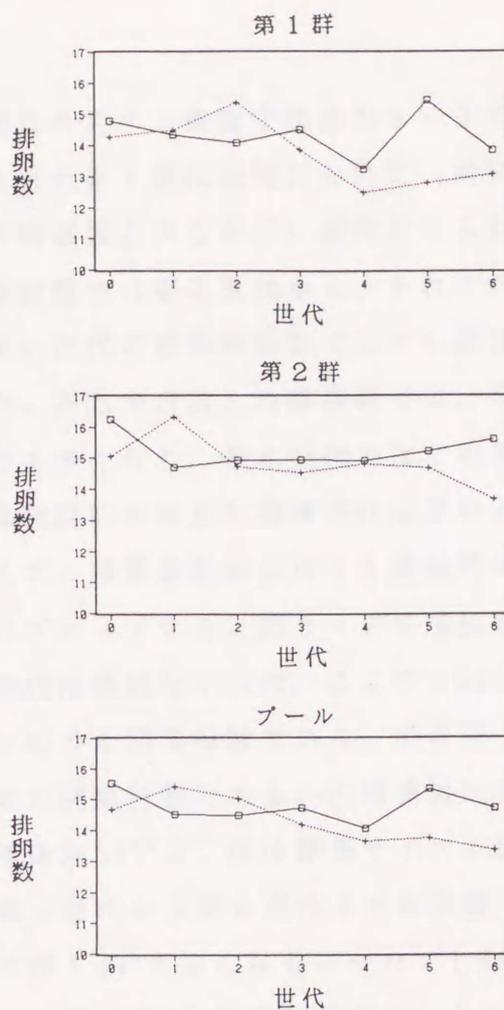
1. 排卵数

基礎世代から第5世代までの選抜された雌と、第6世代の調査雌の初産後の排卵数を延べ458頭について調査したが、そのうち採卵することのできなかつた6頭と片側の卵管からしか採卵できなかつた7頭については分析から除外した。各群における世代ごとの選抜方向別最小二乗推定値の推移は図3-1に示すとおりであった。第1群では第3世代以降、そして第2群では第2世代以降に、大方向選抜系の排卵数が小方向選抜系のそれを上回る傾向がみられた。両群をプールした最小二乗推定値では、第3世代以降において大方向選抜系の排卵数が小方向選抜系を上回る傾向がみられた。

系統ごとにみた、第0世代から第6世代までの世代数に対する排卵数の回帰係数は表3-2のとおりであり、大方向選抜系は-0.05、-0.04、小方向選抜系では-0.35、-0.27であった。排卵数の世代変化は大方向選抜系においてはほとんどなく、小方向選抜系においては世代とともに排卵数の減少する傾向がうかがわれた。その結果、選抜方向間差は世代とともに拡大する傾向がみられたが、いずれの回帰係数も統計的には有意ではなかつた。第1世代から第6世代までを用いた場合、世代数に対する排卵数の回帰は大方向選抜系では0.01、0.15 ($P < 0.05$)、小方向選抜系では-0.46、-0.38 ($P < 0.05$)であり、選抜方向間差には世代あたり0.50個ずつ拡大する傾向 ($P < 0.01$)がみられた。

第1章で述べたように、離乳から採卵までの日数が延びると排卵数が多くなる傾向があるので、本実験においては調査期間を5日間に限定して、離乳から採卵までの期間のばらつきを抑制した。その結果、離乳から採卵までの日数においては選抜方向間に差はみられなかつた。表には示していないが、離乳から採卵までの日数を回帰の項に取り入れてモデル(2-2)で分析したところ、モデル(2-1)から得られた結果と同じ傾向の結果が得られた。そのため、排卵数に対する世代ごとの分析においては、離乳から採卵までの日数に対する補正は行なわなかつた。

左右別排卵数、左右を合計した個体の排卵数および離乳から排卵数測定まで



□ : 大方向選抜系 , + : 小方向選抜系

図3-1. 生体精巣サイズの選抜方向別にみた排卵数の世代推移

表3-2. 精巣サイズ選抜系統における排卵数の系統別
最小二乗平均値の世代数に対する回帰係数と
回帰式を用いて求めた基礎世代における推定値

系統	基礎世代に おける推定値	回帰係数	標準誤差
第0世代から第6世代を用いた分析			
大方向選抜系 H 1	14.5	-0.05	.15
" H 2	15.3	-0.04	.11
小方向選抜系 L 1	14.8	-0.35	.15
" L 2	15.6	-0.27	.11
選抜方向間差	-0.59	.27	.15
第1世代から第6世代を用いた分析			
大方向選抜系 H 1	14.2	.01	.20
" H 2	14.5	.15 *	.04
小方向選抜系 L 1	15.3	-0.46	.18
" L 2	16.1	-0.38 *	.13
選抜方向間差	-1.34	.50 **	.09

* $P < .05$ ** $P < .01$

の日数の選抜方向間差の最小二乗推定値は表3-3のとおりであった。

相関反応が期待された第1世代以降において、最初の1、2世代はいずれの側の排卵数とも小方向選抜系の方が多い傾向がみられたが、右側排卵数では第3世代から、左側排卵数では第4世代から、それぞれ大方向選抜系が小方向選抜系を上回った。第5世代の左側排卵数ではその差は1.36個となり、5%水準で有意な差であった。左右を合計した排卵数では、第3世代から大方向選抜系が小方向選抜系よりも多くなり、第5世代ではその差は1.61個まで拡大して、第5、第6世代では統計的に有意な選抜方向間差が得られた。

雄の生体精巣サイズ、精巣重量および13週齢時体重と雌の排卵数の選抜方向間差を世代ごとにプロットすると図3-2の関係がえられた。図には、雄形質に対する排卵数の回帰係数を示した。ここで、 b_1 は第0世代から第6世代までのデータを用いて求めた回帰係数であり、 b_2 は第1世代から第6世代までのデータを用いて求めた回帰係数である。回帰係数 b_1 はいずれも統計的に有意ではなかったが、回帰係数 b_2 では、生体精巣サイズと精巣重量に関して有意であった。すなわち、第1世代から第6世代までを考慮した場合は、雌の排卵数は雄の生体精巣サイズが 1 cm^3 大きくなるにつれて1.6個増加し、精巣重量が 0.1 g 大きくなるにつれて、同じく1.6個増加した。しかし、雄の13週齢時体重に対する雌の排卵数の回帰係数は有意とはならなかった。

Islamら(1976)はマウスの精巣重量に対する選抜結果から遺伝的回帰係数を求め、精巣重量 100 mg 当たりの排卵数の増加は経産マウスでは2.9個、未経産マウスでは1.4個と報告し、精巣重量に対する選抜により排卵数に遺伝的な変化を生じさせることができることを示した。本研究においては、精巣重量の指標となる生体精巣サイズに対する選抜を行った結果、第1世代以降、経産雌の排卵数において、統計的に有意な相関反応が表れた。生体精巣サイズは精巣重量の指標となる形質であるが、これに対する選抜もまた排卵数の改良に対して有効であることが示された。

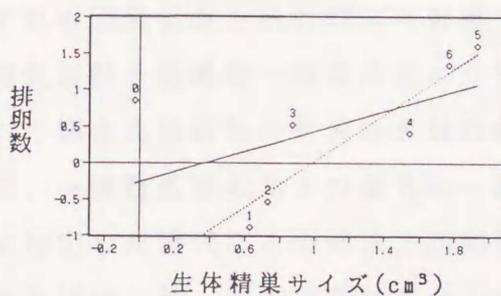
2. 産子数

一腹生産頭数および一腹離乳頭数の世代推移は図3-3のとおりであった。一腹生産頭数では、第2世代までは系統間の大小関係が一定ではなかったが、

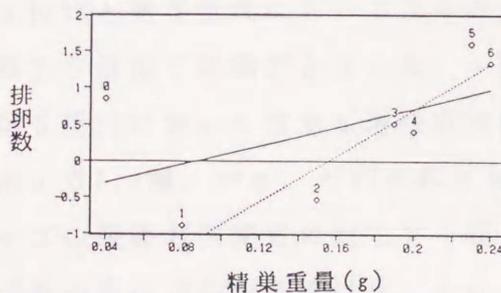
表3-3. 生体精巣サイズ選抜系統における排卵数および離乳から排卵数測定までの日数の選抜方向間差の最小二乗推定値

形質	世 代						
	0	1	2	3	4	5	6
右側排卵数	-0.69	-0.42	-0.40	.55	.37	.26	.66
左側排卵数	1.53 *	-0.48	-0.15	-0.03	.04	1.36 *	.70
排卵数1)	.85	-0.89	-0.54	.52	.41	1.61 *	1.35 *
離乳後日数2)	-0.23	-0.14	-0.45	.28	-0.07	-0.06	-0.29

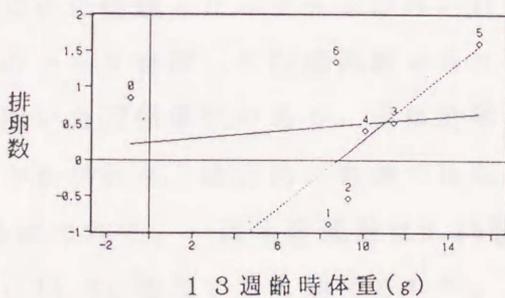
1) 左右合計排卵数。
 2) 離乳から排卵数測定までの日数。
 * P < .05



$b1 = .69 \pm .49$
 $b2 = 1.59 \pm .37 **$



$b1 = 6.42 \pm 4.60$
 $b2 = 15.79 \pm 5.86 **$



$b1 = .026 \pm .083$
 $b2 = .239 \pm .148$

— : 第0世代から第6世代のデータによる回帰(b1)
 ... : 第1世代から第6世代のデータによる回帰(b2)
 ◇ : 測定値

図3-2. 生体精巣サイズ選抜系統における雌の排卵数の選抜方向間差の雄の生体精巣サイズ、精巣重量および13週齢時体重の選抜方向間差に対する回帰

** P < .01

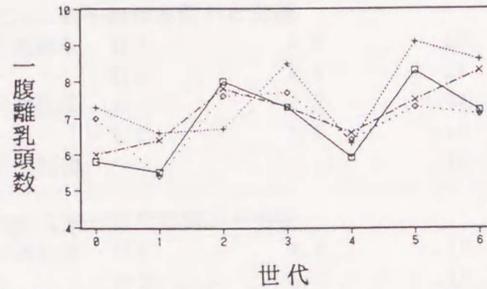
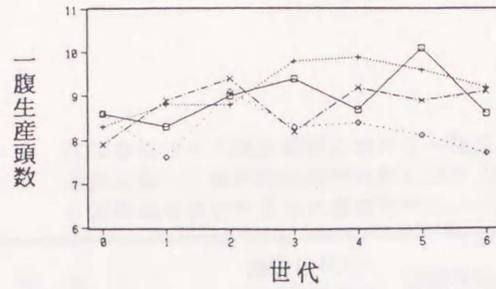
第3世代から第6世代についてはいずれの群においても大方向選抜系が小方向選抜系を上回った。一腹離乳頭数では第1群、第2群とも世代による変動が大きく、一定の系統間差は見いだせなかった。

一腹生産頭数について、第0世代から第6世代までと、第1世代から第6世代までのデータにおける、系統別最小二乗平均値の世代数に対する回帰係数は表3-4に示した。一腹生産頭数では排卵数とは異なり、L1系統においてだけ負の回帰係数が得られ、その他の系統では正の回帰係数が得られた。また、一腹生産頭数の選抜方向間差は世代当たり約0.15頭ずつ拡大する傾向がうかがわれたが、いずれの回帰係数も統計的には有意ではなかった。表には示していないが、一腹離乳頭数と離乳時一腹総体重についても同様の回帰係数を求めたところ、いずれの場合も統計的に有意な係数は得られなかった。

一腹生産頭数、一腹離乳頭数および離乳時一腹総体重について、モデル(2-1)を用いて推定した世代ごとの選抜方向間差は表3-5に示した。一腹生産頭数では、第3世代以降、大方向選抜系の方が小方向選抜系よりも多い傾向がみられ、第3世代と第5世代においてはその差はおよそ1.4頭であり、5%水準で統計的に有意な選抜方向間差となった。一腹離乳頭数と離乳時一腹総体重においては、第5世代において有意な選抜方向間差が認められ、大方向選抜系は小方向選抜系より1.4頭、37g、それぞれ大きい値を示した。

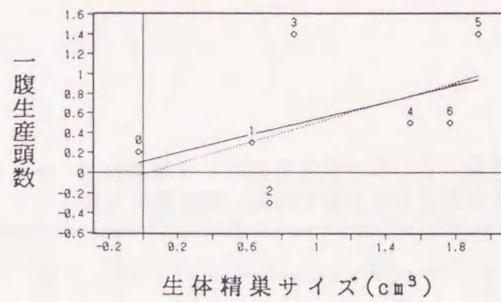
生体精巣サイズの選抜方向間差に対して一腹生産頭数、一腹離乳頭数および離乳時一腹総体重の選抜方向間差を世代ごとにプロットすると図3-4の関係が得られ、お互いに似通ったパターンがみられた。ここで、 b_1 は第0世代から第6世代までのデータを用いた回帰係数であり、 b_2 は第1世代から第6世代までのデータを用いた回帰係数である。生体精巣サイズと雌形質の間には遺伝的に正の関係がうかがわれ、統計的に有意ではなかったが、生体精巣サイズが 1 cm^3 大きくなるにつれて、一腹生産頭数は0.55頭、一腹離乳頭数は0.40頭、離乳時一腹総体重は15.8g増加すると期待された。

マウスにおいては、これまで、精巣重量に対する選抜により排卵数が変化することは観察されているが、産子数における遺伝的变化は確認されていなかった(Islamら, 1976; Wirth-DzeiciolowskaとMartyniuk, 1986)。また、排卵数に対する2方向選抜においても、誘起した排卵数に対する選抜においては自然排卵



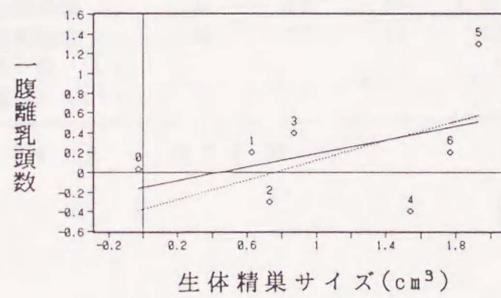
□: H1, +: H2, ◇: L1, ×: L2

図3-3. 生体精巣サイズ選抜系統における一腹生産頭数と一腹離乳頭数の世代推移



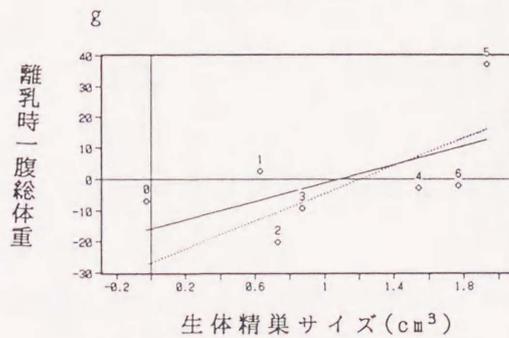
$b1 = .43 \pm .34$

$b2 = .51 \pm .52$



$b1 = .34 \pm .34$

$b2 = .49 \pm .50$



$b1 = 14.7 \pm 9.2$

$b2 = 22.2 \pm 13.0$

—: 第0世代から第6世代のデータによる回帰(b1)

⋯: 第1世代から第6世代のデータによる回帰(b2)

◇: 測定値

図3-4. 生体精巣サイズ選抜系統における雌の一腹生産頭数、一腹離乳頭数および離乳時一腹総体重の選抜方向間差の生体精巣サイズの選抜方向間差に対する回帰

表3-4. 生体精巣サイズ選抜系統における一腹生産頭数の
系統別最小二乗平均値の世代数に対する回帰係数
と回帰式を用いて求めた基礎世代における推定値

系 統		基礎世代に おける推定値	回帰係数	標準誤差
第0世代から第6世代を用いた分析				
大方向選抜系	H 1	8.6	.12	.12
"	H 2	8.6	.19	.09
小方向選抜系	L 1	8.5	-.09	.10
"	L 2	8.4	.12	.10
選抜方向間差		.15	.14	.11
第1世代から第6世代を用いた分析				
大方向選抜系	H 1	8.6	.12	.16
"	H 2	8.9	.13	.11
小方向選抜系	L 1	8.4	-.07	.14
"	L 2	8.9	.01	.11
選抜方向間差		.11	.15	.16

表3-5. 生体精巣サイズ選抜系統における一腹産子数、一腹離乳頭数
および離乳時一腹総体重における選抜方向間差の最小二乗推定値

形 質	世 代						
	0	1	2	3	4	5	6
一腹生産頭数	.21	.29	-.33	1.39 *	.49	1.36 *	.54
一腹離乳頭数	.03	.17	-.31	.45	-.43	1.35 **	.23
離乳時一腹 総体重(g)	-7	2	-20	-9	-3	37 *	-2

* P < .05

** P < .01

数と一腹産子数に系統間差が生じたが、自然排卵に対する選抜では排卵数の系統間差は拡大したものの産子数は変化しなかった(LandとFalconer, 1969)。豚においても、排卵数に対する選抜により排卵数自身に選抜反応が表れたものの、一腹産子数への相関反応は観察されなかった(Cunninghamら, 1979)。このように、排卵数の増加が一腹産子数の増加へ結びつかない理由としては、排卵数の増加とともに胚の死亡率も増加することが指摘されている(Bradford, 1969b)。

本研究においては、一腹生産頭数は第3世代以降、大方向選抜系が小方向選抜系を上回り、第3および第5世代では統計的に有意な選抜方向間差が観察された。さらに、一腹生産頭数の選抜方向間差は世代とともに拡大する傾向がみられた。また、生体精巣サイズに対する一腹生産頭数の遺伝的回帰係数は、排卵数のそれに比較してやや低いものの、正の値となった。以上のことから、ゴールデンハムスターにおいては、雄生体精巣サイズに対する選抜により雌の一腹生産頭数に遺伝的变化を生じさせることができたと言える。

3. 体重

第0世代から第6世代までに生産された雌産子の離乳時すなわち3週齢時体重と14週齢時体重の選抜方向間差は表3-6のとおりであった。14週齢時体重においては第0、2、4、5世代において選抜方向と群との間に有意な交互作用がみられたため、群別に系統間差を検定した。

3週齢時体重では第4、5世代において有意な選抜方向間差がみられたが、その内容は、第4世代では小方向選抜系が大きかったのに対し、第5世代では大方向選抜系が大きくなり、一定の傾向はうかがえなかった。その他の世代では有意な選抜方向間差はみられなかったが、小方向選抜系は大方向選抜系よりも大きい傾向がうかがわれた。一般に、一腹離乳頭数が多くなると1頭当たりの平均の体重は小さくなる。子の3週齢時体重はその1世代前の親の一腹離乳頭数と対応するので、表3-5と表3-6を対比してみると、一腹離乳頭数は、第3世代では大方向選抜系が多く、第4世代では小方向選抜系が多く、両形質は妥当な関係にあった。

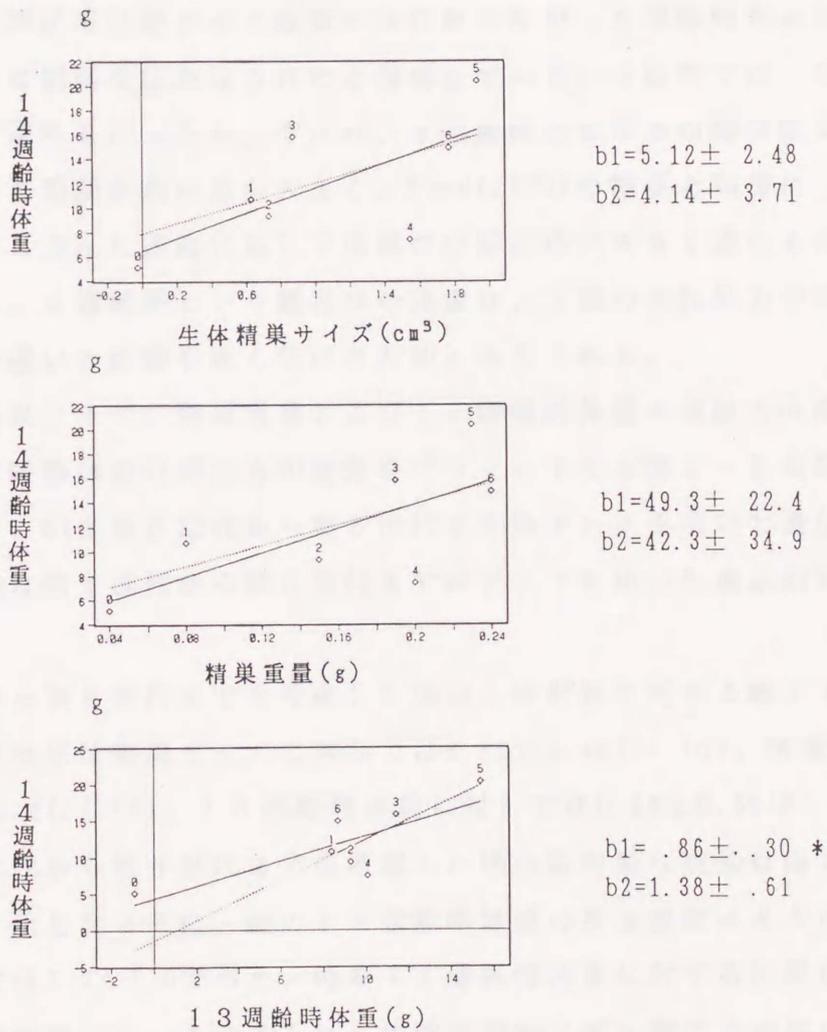
14週齢時体重においては、第1世代から第6世代まで大方向選抜系が小方向選抜系を大きく上回った。ただし、選抜方向と群に有意な交互作用がみられ

表3-6. 生体精巣サイズ選抜系統における雌の3週齢時体重および14週齢時体重における選抜方向間差の最小二乗推定値

形質	世 代						
	0	1	2	3	4	5	6
3週齢時体重(g)	- .2	- .9	- .4	-1.1	-3.3 **	2.3 **	- .2
14週齢時体重(g)	5.1	10.7 **	9.3 **	15.8 **	7.4 **	20.4 **	14.9 *
第1群 ¹⁾	11.5 **	-	4.1	-	2.0	14.8 **	-
第2群 ¹⁾	-1.4	-	14.5 **	-	12.7 **	26.0 **	-

1) 14週齢時体重において選抜方向と群に有意な交互作用がみられた場合は、群別系統間差を推定した。

* P < .05 ** P < .01



— : 第0世代から第6世代のデータによる回帰(b1)

⋯ : 第1世代から第6世代のデータによる回帰(b2)

◇ : 測定値

図3-5. 生体精巣サイズ選抜系統における雌の14週齢時体重の選抜方向間差の雄の生体精巣サイズ、精巣重量および13週齢時体重の選抜方向間差に対する回帰

* P > .05

た世代について群ごとに系統間差を求めると、第2、4世代では第2群においてのみ有意差が認められ、第5世代では両群とも大方向選抜系が大きかった。世代数に対する14週齢時体重のプールした選抜方向間差の回帰を求めたところ、第0世代から第6世代までのデータにおける回帰係数は 1.68 ± 0.81 、第1世代から第6世代のデータでは 1.31 ± 1.11 となり、世代とともに選抜方向間差が拡大する傾向がうかがわれた。

Land(1970)はマウスの排卵数について2方向選抜実験を行い、3週齢時、6週齢時および排卵数調査時(6~8週齢)における体重の相関反応を調べ、3週齢時では相関反応はほとんど観察されなかったが、6週齢時および排卵数調査時には明かな相関反応がみられたと報告している。本研究では、生体精巣サイズに対して選抜を行ったが、やはり、3週齢時における相関反応よりも14週齢時における相関反応の方が大きく、Land(1970)の結果と同様に、早い週齢におけるよりも進んだ週齢において体重の相関反応が大きく表れる傾向が示された。これは、3週齢時という離乳時の体重は、母親の泌乳能力や同腹きょうだい数などの違いの影響を強く受けるためと考えられる。

雄の生体精巣サイズ、精巣重量および13週齢時体重の選抜方向間差に対して雌の14週齢時体重の選抜方向間差をプロットすると図3-5の関係が得られた。ここで、 b_1 は第0世代から第6世代までのデータを用いた遺伝的回帰係数であり、 b_2 は第1世代から第6世代までのデータを用いた遺伝的回帰係数である。

第0世代から第6世代までを考慮した場合、雄形質に対する雌14週齢時体重の回帰係数は生体精巣サイズに対しては 5.12 ± 2.48 ($P < .10$)、精巣重量に対しては 49.3 ± 22.4 ($P < .10$)、13週齢時体重に対しては 0.86 ± 0.30 ($P < .05$)であったが、第1世代から第6世代までを考慮した場合は有意な回帰は得られなかった。第2章で示したように、雄の13週齢時体重の生体精巣サイズに対する遺伝的回帰係数は 7.7 ± 1.0 であり、雌の14週齢時体重に対する回帰係数よりもやや大きい値であった。このことは、生体精巣サイズに対する選抜により体重に遺伝的变化が生じ、それが雄にも雌にも発現したことを意味する。雄と雌の体重の生体精巣サイズに対する遺伝的回帰係数の若干の違いは、調査頭数が少ないことによる誤差や、雄と雌とで測定週齢が異なることによって生じたもの

と考えられる。

雌の14週齢時体重の雄の13週齢時体重への遺伝的回帰係数のうち b_1 は0.86、 b_2 は1.38であり、ともに1.0に近い値であることから、体重の変化傾向には雌雄で差はないものと思われる。ところで、同じ形質であっても性により関与する遺伝子が異なったり、遺伝子の発現に差が生じたりして、雄と雌との同じ形質の遺伝相関が1.0より小さくなる場合がある(Yamada, 1962; EisenとLegates, 1966)。雄の13週齢時体重の系統間差と雌の14週齢時体重の系統間差との間の相関係数を求めたところ0.88であり、1.0よりもやや小さい値であった。このことは、生体精巣サイズに対する体重の遺伝的回帰係数における雄と雌との差異の理由と同様に、雌雄の標本数や測定週齢の違いなどによって説明できると考えられるが、性によって関与する遺伝子や遺伝子の発現が異なることもその原因と考えられる。このことについては第4章においてさらに検討する。

第4章 ゴールデンハムスター精巣サイズ選抜実験における各形質の遺伝率と遺伝相関

第1節 緒言

量的な形質に対して選抜を行なう場合、遺伝的改良量を推定するには遺伝率が必要である。また、遺伝相関は選抜により引き起こされる相関反応の予測や選抜指数による複数形質の同時選抜における重み付け係数の計算と指数や各形質の改良量の予測のために必要なパラメータである。

遺伝率および遺伝相関の推定にはおもに次の三つの手法が用いられる。つまり、(1)分散分析法(2)親子回帰法(3)選抜実験による方法の三つである。分散分析法は血縁関係のある1世代分のデータがあれば適用でき、フィールドデータについて非遺伝的な要因を補正しながら遺伝パラメータを推定するのに用いられる。親子回帰は両親または片親のデータと後代のデータが揃っている場合に用いられ、親が選抜を受けているデータについても偏りが少ないパラメータの推定値を与える。選抜実験の結果からは実現遺伝率と実現遺伝相関を推定することができる。これらのパラメータは集団が大きく、選抜が緩やかなときには、それ以後の改良量を推定するための最も確かな推定値である。

マウスの一腹産子数については1954年にFalconerが初めて選抜実験を行ない、0.17の実現遺伝率を報告した。その後、この形質については数多くの選抜実験が行なわれ、実現遺伝率が報告されている。その大きさは、0.1から0.2の範囲が最も多く(DaltonとBywater, 1963; Bradford, 1968; EklundとBradford, 1977; Eisen, 1978; Bakkerら, 1978; Bayonら, 1988)、ついで0.2から0.3の範囲の報告が多かった(Falconer, 1960; JoakimsenとBaker, 1977; FuenteとPrimitivo, 1985)が、ほとんど0に近い報告もあり(NarayanとRawat, 1986)、これらの値の単純平均は0.16であった。排卵数に関してはLandとFalconer(1969)およびBradford(1969b)が選抜実験を行い、それぞれ0.31と0.10の実現遺伝率を推定した。

一方、雄の精巣サイズについては、遺伝パラメータ推定の報告は少なく、わずかにIslamら(1976)による精巣重量の選抜実験の報告があるだけである。その

第2節 材料および方法

1. 供試動物と測定項目

遺伝パラメータの推定のためには第2章で述べた、精巣サイズに対して選抜を加えているゴールデンハムスターのデータを供用した。

雄は離乳時(3週齢)に体重を測定し、13週齢時には体重および生体での精巣の長径および短径を測定した。生体での(長径) \times (短径)²を生体精巣サイズとした。19週齢時には選抜個体、非選抜個体にかかわらず、体重および摘出した精巣の長径、短径、重量を測定し、摘出精巣の(長径) \times (短径)²により摘出精巣サイズを算出した。遺伝パラメータの推定にあたっては、各世代とも19週齢時までの測定値が揃っている個体のデータだけを用いた。

雌は3週齢に最初の体重を測定したのち、14週齢時に交配前体重を測定した。一腹産子数の指標としては分娩24時間以内に記録した一腹生産頭数と一腹離乳頭数の両者を測定した。ついで、一腹生産頭数に対する一腹離乳頭数の比を育成率とした。さらに、離乳時には母親の体重と産子の一腹総体重を測定し、ともに雌親の記録とした。以上の形質をまとめて「産子離乳までに測定した形質」と呼ぶことにする。最後に、産子を離乳した雌は約2週間の飼直しを行ない、一定期間に排卵が確認された個体について、卵管洗浄法により排卵数を測定した。雌形質の遺伝パラメータは、産子離乳までに測定した形質と排卵数の2つのグループに分けて推定した。

遺伝パラメータの推定にあたっては選抜を受けた第1世代から第6世代までのデータを用いた。分析に供した総頭数は、雄は972頭であり、雌は離乳までに測定した形質については483頭であり、排卵数に関しては338頭であった。

2. 統計分析

1) 交配雄の影響

雌の一腹産子数および離乳時一腹総体重に及ぼす交配雄の影響についてはモデル(4-1)を用いて分析した。

$$Y_{ijk} = \mu + T_i + s_{ij} + e_{ijk} \quad (4-1)$$

Y_{ijk} : i 番目の世代の j 番目の雄と交配した k 番目の雌の測定値

μ : 全平均

T_i : i 番目の世代の効果

s_{ij} : i 番目の世代内の j 番目の雄の効果、
 $N(0, \sigma_s^2)$ に従うと仮定する

e_{ijk} : 残差、 $N(0, \sigma_e^2)$ に従うと仮定する。

計算には最小二乗法分散分析用コンピュータプログラム LSMLMW (Harvey, 1988) を用いた。

2) 枝分かれ分散分析法による遺伝パラメータの推定

全てのデータについて、モデル (4-2) を用いて父の分散成分、母の分散成分および残差分散を算出し、まず性および系統別に遺伝率を推定した後に、系統をプールして遺伝率を推定した。

$$Y_{ijk1} = \mu + T_i + s_{ij} + d_{ijk} + e_{ijk1} \quad (4-2)$$

Y_{ijk1} : i 番目の世代の j 番目の父と交配した k 番目の母から生産された 1 番目の個体の測定値

μ, T_i, s_{ij} : 式 (4-1) の場合と同じ

d_{ijk} : i 番目の世代の j 番目の父と交配した k 番目の母の効果、 $N(0, \sigma_d^2)$ に従うと仮定する

e_{ijk1} : 残差、 $N(0, \sigma_e^2)$ に従うと仮定する。

σ_s^2 と σ_d^2 はそれぞれ分散の父親および母親成分であり、ともに遺伝分散の 1/4 の推定値である。 σ_e^2 は腹内分散である。遺伝率は次式を用いて推定した (Becker, 1984)。

$$h_{SD}^2 = \frac{2(\sigma_s^2 + \sigma_d^2)}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} \quad (4-3)$$

雄の形質間あるいは雌の形質間の共分散成分も、分散成分と同じくモデル(4-2)を用いて計算し、遺伝相関および表型相関は次式から推定した。(Becker, 1984)。

$$r_G = \frac{(\text{Cov}_s + \text{Cov}_d)}{\sqrt{(\sigma_{s(1)}^2 + \sigma_{d(1)}^2)(\sigma_{s(2)}^2 + \sigma_{d(2)}^2)}} \quad (4-4)$$

$$r_P = \frac{(\text{Cov}_s + \text{Cov}_d + \text{Cov}_e)}{\sqrt{(\sigma_{s(1)}^2 + \sigma_{d(1)}^2 + \sigma_{e(1)}^2)(\sigma_{s(2)}^2 + \sigma_{d(2)}^2 + \sigma_{e(2)}^2)}} \quad (4-5)$$

ここで、それぞれの記号は、形質1と形質2について次のことを意味する。

Cov_s : 父方共分散成分

Cov_d : 母方共分散成分

Cov_e : 腹内共分散

$\sigma_{s(1)}^2, \sigma_{s(2)}^2$: 形質1あるいは2の分散の父親成分

$\sigma_{d(1)}^2, \sigma_{d(2)}^2$: 形質1あるいは2の分散の母親成分

$\sigma_{e(1)}^2, \sigma_{e(2)}^2$: 形質1あるいは2の腹内分散。

計算には最小二乗法分散分析用コンピュータプログラムLSMLMW(Harvey, 1988)を用いた。

3) 親子回帰による遺伝パラメータの推定

親子回帰による遺伝パラメータの推定は、系統ごとに、第0世代から第5世代までの親世代と、第1世代から第6世代までの子世代をそれぞれ用いて分析した。雄形質の遺伝パラメータ推定にあたっては、父に対する息子平均の回帰(モデル4-6)を求めて用いたが、その際、データには父当たりの息子頭数により重み付けを行なった(Becker, 1984)。

$$y_i = \mu + \beta (x_i - \bar{x}) + e_i \quad (4-6)$$

y_i : i 番目の父の息子平均値

- μ : 息子世代の集団平均値
 β : 息子測定値の父測定値に対する1次回帰係数
 x_i : i 番目の父の測定値
 \bar{x} : 当該世代の父の平均値
 e_i : 息子平均値の期待値からの偏差。

回帰係数は世代ごとの推定値とともに、世代内回帰分析の結果をプールした推定値をも求めた。遺伝率は次式により推定した。

$$h_{bS}^2 = 2b \quad (4-7)$$

雌形質については、次の父内母に対する娘の回帰を用い(Bohrenら, 1961)、世代ごとに、および世代内回帰分析の結果をプールして、回帰係数を推定した。

$$y_{ijk} = \mu_i + \beta (x_{ij} - \bar{x}) + e_{ijk} \quad (4-8)$$

- y_{ijk} : i 番目の父と交配した j 番目の母から生産された k 番目の娘の平均値
 μ_i : 集団平均と i 番目の父の育種価の半分の和
 β : 娘測定値の母測定値に対する1次回帰係数
 x_{ij} : i 番目の父と交配した j 番目の母の測定値
 \bar{x} : 当該世代の母の平均値
 e_{ijk} : 娘平均値の期待値からの偏差。

なお、遺伝率は式(4-7)により推定した。

異なる形質間の親子共分散は、モデル(4-6)の分散を共分散に置きかえて求めた。遺伝相関 r_G は次式の算術平均法から推定した(Becker, 1984)。

$$r_G = \frac{\frac{1}{2} (\text{Cov } X_1Y_2 + \text{Cov } X_2Y_1)}{\text{Cov } X_1Y_1 \text{ Cov } X_2Y_2} \quad (4-9)$$

$\text{Cov } X_iY_j$: 親 X の形質 i と娘 Y の形質 j の共分散。

親子間の共分散による遺伝パラメータの推定値は古川と小畑(1988)が開発し

た豚用のコンピュータプログラムを用いて計算した。

4) 雄形質と雌形質との遺伝相関

雄形質と雌形質の遺伝的関連性は図4-1の経路図を用いて推定することができる。この図は、それぞれの父はm頭の母と交配し、各母からn頭の雄とn'頭の雌の後代の記録が得られた場合を表わしている。雄形質(X)と雌形質(Y)の間の表型相関については(1)母-息子平均、 $r_{P_{MX \cdot DY}}$ 、(2)父-娘平均、 $r_{P_{SX \cdot FY}}$ 、(3)父方息子平均-父方娘平均、 $r_{P_{MX \cdot FY}}$ の3種類の推定値を求めることができる。

これらの表型相関は経路係数(Wright, 1934)を用いて次の式で求めることができる。

$$r_{P_{MX \cdot DY}} = \frac{1}{2} r_{gh_x h_y} a c \quad (4-10)$$

$$r_{P_{SX \cdot FY}} = \frac{1}{2} r_{gh_x h_y} b d \quad (4-11)$$

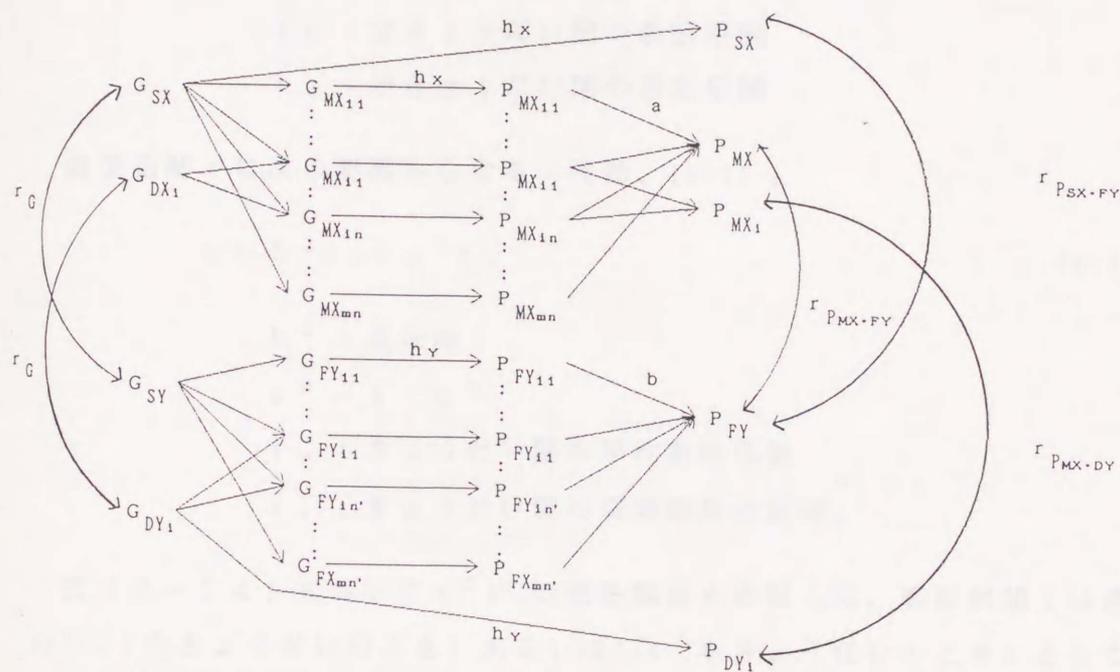
$$r_{P_{MX \cdot FY}} = \frac{1}{4} r_{gh_x h_y} a b c d \quad (4-12)$$

h_x, h_y : 形質X, 形質Yの遺伝率の平方根

a, b : 雄, 雌の父方半きょうだい平均の個体記録に対する標準偏回帰係数

c, d : 父, 母当たり記録の取られた雄あるいは雌頭数の調和平均。

父方半きょうだいには、一腹雄n頭あるいは雌n'頭ずつm組の全きょうだいが含まれることから、例えばaは次式によって表わすことができる。ただし、n, n', mは父により異なることから、それぞれ調和平均を用いた。



r_G : 遺伝相関
 G : 遺伝子型
 P : 表現型の父方半きょうだい平均
 X, Y : 雄形質と雌形質
 S, D : 父と母
 r_P : 表型相関
 P : 表現型
 M, F : 雄と雌

図4-1. 雄形質 (X) と雌形質 (Y) との表型相関の成り立ちを示す経路図

$$a = \frac{1}{\sqrt{m \cdot n \{1 + (n-1)t_1 + n(m-1)t_2\}}} \quad (4-13)$$

t_1 : 全きょうだい間の表型相関

t_2 : 半きょうだい間の表型相関

表型相関 t は次の要素からなる (阿部、1964)。

$$t = h^2 r_w + e^2 r_e \quad (4-14)$$

h^2 : 遺伝率

e^2 : $1 - h^2$

r_w : きょうだい間の平均血縁係数

r_e : きょうだい間の環境効果の相関。

式 (4-14) において $e^2 r_e$ の項を無視するならば、表型相関 t は遺伝率の $1/2$ (全きょうだいのとき) あるいは $1/4$ (半きょうだいのとき) として表わすことができ、標準偏回帰係数 a と b は次の式で求められる。

$$a = \frac{1}{\sqrt{m \cdot n \{1 + (n-1)h_x^2/2 + n(m-1)h_x^2/4\}}} \quad (4-15)$$

$$b = \frac{1}{\sqrt{m \cdot n' \{1 + (n'-1)h_y^2/2 + n'(m-1)h_y^2/4\}}} \quad (4-16)$$

m : 父当たり母の数の調和平均

n : 母当たり雄後代の数の調和平均

n' : 母当たり雌後代の数の調和平均

h_x^2, h_y^2 : 雄の形質 (X), 雌の形質 (Y) の遺伝率。

このようにして求めた表型相関、遺伝率の平方根、 a, b, c, d の値を表型相関の式 (4-10, 11, 12) に代入し、遺伝相関を逆算して推定した。

一方、実現遺伝相関は式 (4-17) から推定される (Dickerson, 1969)。

$$r_G = \frac{C R_Y}{R_X} \frac{h_X \sigma_{PX}}{h_Y \sigma_{PY}} \quad (4-17)$$

ここで、相関反応 $C R_Y$ は式 (4-18) により求められる (岡田、1982) から、これを式 (4-17) に代入して得た式 (4-19) により、実現遺伝相関を推定した。

$$C R_Y = b_{GY \cdot X} R_X \quad (4-18)$$

$$r_G = b_{GY \cdot X} \frac{h_X \sigma_{PX}}{h_Y \sigma_{PY}} \quad (4-19)$$

R_X : 形質 X における選抜反応

$b_{GY \cdot X}$: 形質 X の選抜反応に対する形質 Y の相関反応の実現遺伝的回帰係数

σ_{PX}, σ_{PY} : 表型標準偏差。

なお、表型標準偏差はモデル (4-2) による分析において、選抜方向をプールして推定した。

第3節 結果および考察

1. 雌の繁殖形質に対する交配した雄の影響

ゴールデンハムスターの精巣サイズに対する選抜実験の、第1世代から第6世代における雌の繁殖成績に対する交配した雄の影響について、分散分析により検討した結果は表4-1に示した。一腹生産頭数については、いずれの系統においても世代の効果は認められなかった。世代内で交配に供した雄の効果はH2系統において5%水準で有意であったが、その他の系統においては有意ではなかった。一腹離乳頭数では、いずれの系統においても世代の効果は有意であり、特に大方向選抜系においては高い有意性がみられ、世代による一腹離乳頭数の変動がうかがわれた。一腹離乳頭数に対する交配した雄の効果はH2系統において5%水準で有意であったが、その他の系統においては有意ではなかった。離乳時一腹総体重については、すべての系統において世代の効果が1%水準で有意であったが、世代内における交配した雄の効果は有意ではなかった。

2. 雄形質の遺伝率

雄形質について枝分かれ分散分析の父母成分から推定した遺伝率 (h_{SD}^2) および父息子回帰から推定した遺伝率 (h_{BS}^2) を表4-2に示した。系統別に推定した遺伝率では、 h_{SD}^2 はL2系統の生体精巣サイズ比体重値の推定値だけが負の値であったのに対し、 h_{BS}^2 は大方向選抜系の6形質に関する8個の推定値が負となった。しかし、系統別の結果をプールすると、いずれの推定方法を用いても、すべての項目において正の遺伝率推定値を得ることができた。また、選抜前の集団における遺伝率推定値と選抜集団における遺伝率推定値とを比較するため、それらをまとめて表4-3に示した。

3週齢時体重の h_{SD}^2 は1.29と推定され、分散の父母成分を用いて推定した遺伝率の中では最も高く、1を越える異常値であった。別に求めた父親成分からの遺伝率推定値 (h_S^2) は0.35と中程度の大きさであったことから、この推定値が高かったのは、3週齢時は離乳時に当たり、このときの体重には母親の泌乳量など母性効果と全きょうだい数の影響が強く現れ、それが分散の母成分を

表4-1. 雌の繁殖成績に対する交配した雄の影響の分散分析による有意性検定の結果

系統： 要因	自由度	平均平方		
		一腹生産 頭数	一腹離乳 頭数	離乳時一腹 総体重
H 1 系統：				
世代	5	5.31	24.18 **	28565 **
世代内雄	41	6.09	3.95	4643
残差	69	7.93	7.58	8448
H 2 系統：				
世代	5	4.69	28.22 **	36138 **
世代内雄	41	8.27 *	8.04 *	7449
残差	65	4.76	4.86	4783
L 1 系統：				
世代	5	4.73	14.59 *	30680 **
世代内雄	46	6.54	4.85	6765
残差	64	4.74	4.57	4864
L 2 系統：				
世代	5	4.03	11.79 *	25654 **
世代内雄	48	6.16	3.77	5423
残差	85	4.35	5.00	5589

* P < .05 ** P < .01

表4-2. 枝分かれ分散分析で推定した分散の父母成分および父息子回帰を用いて推定したゴールデンハムスターの雄形質の遺伝率

形 質	系 統				
	H 1	H 2	L 1	L 2	$\bar{r}^2 - h^2$
分散の全父母成分を用いた推定値:					
3週齢時体重	1.28	1.35	1.45	1.12	1.29
13週齢時体重	.69	.75	.62	.62	.63
生体精巣長径	.41	.25	.52	.29	.37
生体精巣短径	.38	.34	.45	.03	.30
生体精巣サイズ	.54	.62	.52	.11	.44
19週齢時体重	.71	.66	.59	.76	.67
摘出精巣長径	.68	.76	.87	.72	.72
摘出精巣短径	.70	.38	.30	.45	.43
摘出精巣サイズ	.80	.61	.60	.61	.62
摘出精巣重量	.85	.74	.71	.75	.73
生体サイズ比体重値	.25	.54	.28	- ¹⁾	.26
摘出サイズ比体重値	.46	.48	.33	.36	.36
精巣重量比体重値	.47	.58	.52	.47	.47
父息子回帰からの推定値:					
3週齢時体重	.47	-	.27	.25	.21
13週齢時体重	.30	.11	.41	.46	.29
生体精巣長径	.08	.02	.33	.28	.18
生体精巣短径	-	-	.37	.53	.19
生体精巣サイズ	-	-	.43	.66	.15
19週齢時体重	.57	.20	.47	.61	.42
摘出精巣長径	.63	.09	.22	.59	.34
摘出精巣短径	.31	-	.29	.31	.19
摘出精巣サイズ	.49	-	.32	.48	.28
摘出精巣重量	.77	.28	.36	.74	.51
生体サイズ比体重値	.15	-	.54	.48	.22
摘出サイズ比体重値	.73	.22	.21	.04	.30
精巣重量比体重値	.45	.44	.40	.10	.37

1) - : 推定値が負となった。

表4-3. ゴールデンハムスターの選抜前の集団と選抜集団における雄の形質に関する遺伝率推定値の比較

推定法	13週齢時体重	生体精巣サイズ	19週齢時体重	摘出精巣サイズ	摘出精巣重量
A. 純系 ¹⁾	× ⁴⁾	.78 ⁵⁾	.48	.69	.71
選抜基礎集団(四元交雑群)					
B. モデル1 ²⁾	.77	.51	.32	.56	.61
C. モデル2 ³⁾	.49	.29	.05	.70	.68
選抜集団					
D. 分散の父母成分	.63	.44	.67	.62	.73
E. 父息子回帰	.29	.15	.42	.28	.51

- 1) 純系3系統のデータについて系統間分散を遺伝分散として推定。
- 2) 対交配により得たデータの分散分析による。
- 3) 両親系統組み合わせ内、対交配により得たデータに対する分散分析による。
- 4) 純系では13週齢時体重は測定しなかった。
- 5) 純系は19週齢時測定、他は13週齢時測定。

大きくしたためと考えられた。このことは回帰から求めた h_{bs}^2 も 0.21 と低い値を示したことからも推察される。マウスにおける離乳時体重の遺伝率は、 h_s^2 では 0.01~0.39 (Eisen と Legates, 1966; Gall ら, 1967; Jara-Almonte と White, 1973; Rutledge ら, 1973; Joakimsen と Baker, 1977)、 h_{bs}^2 では 0.12 (Eisen, 1978) の値が報告されており、ゴールデンハムスターの推定値はマウスのそれよりも高い値であった。

13週齢時体重と19週齢時体重の h_{sd}^2 は 0.63 と 0.67 でほとんど同じ大きさであったが、 h_{bs}^2 は 0.29 と 0.42 で、19週齢時の方が高い値を示した。これらの h_{sd}^2 を選抜前の集団における推定値と比較すると、13週齢時体重はやや似通った値であったが、19週齢時体重では選抜集団からの推定値の方が高かった。マウスにおける6週齢時体重あるいは8週齢時体重の遺伝率推定値は、 h_s^2 では 0.29~0.64 (Eisen と Legates, 1966; Gall ら, 1967; Jara-Almonte と White, 1973; Rutledge ら, 1973; Joakimsen と Baker, 1973)、 h_{bs}^2 では 0.05~0.22 (Wilson ら, 1971; Falconer, 1973; Eisen, 1978) の範囲にあり、本研究のゴールデンハムスターの推定値はマウスの値よりもやや高い傾向を示した。

生体精巣サイズの h_{sd}^2 は 0.44、 h_{bs}^2 は 0.15 と推定され、実現遺伝率 0.3 (第2章) に比べて、 h_{sd}^2 はやや高く、 h_{bs}^2 はやや低く推定された。選抜集団のデータから推定した h_{sd}^2 に比べ、純系集団からの推定値は大きかったが、四元交雑集団の推定値は似通っていた。一方、摘出精巣サイズの h_{sd}^2 については、選抜集団の推定値と選抜前の集団の推定値はともに 0.6 前後の似通った値であった。

精巣の長径、短径、サイズの h_{sd}^2 は、生体測定値では 0.30~0.44 であったのに対し、摘出測定値では 0.43~0.73 とより大きい値であった。 h_{bs}^2 においても、生体測定値では 0.15~0.19 であったが、摘出測定値では 0.19~0.34 となり、やや大きい値が得られた。これは、生体測定値には麻酔の深度や保定の状態による測定誤差が含まれるため、摘出測定値よりも遺伝率が低く推定されたものと推察された。

精巣重量の h_{sd}^2 は 0.73、 h_{bs}^2 は 0.51 と推定され、これは選抜前の集団における推定値とも似通った値であった。また、13週齢時体重や19週齢時体重の遺伝率と比べても幾分高い傾向を示した。精巣重量の高い遺伝率はマウスに

においても報告されている (Islamら, 1976)。

生体精巣サイズ、摘出精巣サイズおよび精巣重量の比体重値の h_{SD}^2 は 0.26～0.47、 h_{BS}^2 は 0.22～0.37 と推定され、比体重値変換を行うことにより、精巣重量についてはやや小さくなったが、精巣サイズに関しては大きな変化は生じなかった。

純系のデータにおいて純系間分散を遺伝分散とみなした場合、そこには相加的遺伝分散のみならず非相加的遺伝分散も含まれるため、それを用いて推定した遺伝率は広義の遺伝率となる。一方、枝分かれ分散分析法の母親成分から推定した遺伝率は、母性効果を見捨てるならば、ほぼ広義の遺伝率とみなすことができる (岡田, 1982)。そのため、父母成分から推定した遺伝率は、母成分から推定した遺伝率と比較すると、非相加的遺伝分散や母性効果の分散が小さくなると期待された。しかし、ゴールデンハムスターの摘出精巣サイズと精巣重量の遺伝率では、純系からの推定値と選抜集団における父母成分からの推定値の間には大きな差異はみられなかった。この理由としては、まず第1に、純系を用いた遺伝率推定に当たっては A、C、Gc の3系統が用いられたのに対し、四元交雑およびその後の選抜実験においては A、C、G、W の4系統が用いられたことがあげられ、第2に母性効果あるいは腹ごとに共通な環境効果の存在が考えられる。

h_{SD}^2 には優性分散と上位性分散の約半分が含まれているが、 h_{BS}^2 には優性分散は含まれず、上位性分散も約 $1/4$ しか含まれていない (岡田, 1982)。したがって、 h_{BS}^2 の方がより狭義の遺伝率に近い推定値を与える。表4-2において父息子回帰からの遺伝率推定値が分散の父母成分からの推定値よりも低い値であったのは、このことの表れと推察される。また、回帰から推定した遺伝率は、親世代が選抜を受けても、その影響を受けることが少ない。従って、表4-2の父息子回帰から推定した遺伝率が、選抜による歪みの少ないより信頼できる推定値であると考えられた。しかし、実現遺伝率と推定遺伝率とが一致することは少なく、基礎集団からの推定値であるにしろ、選抜集団からの推定値であるにしろ、選抜反応の予測には利用できない (Sheridan, 1988) という意見もある。本論文の第1章においては、生体精巣サイズの遺伝率を、基礎集団における推定値をプールして 0.40 と算出し、改良量の予測を行った。予測に用

いた遺伝率0.40は実現遺伝率0.30より33%高い推定値となるが、過大評価というほどではない。

3. 雌形質の遺伝率

雌形質の遺伝率は表4-4に示した。分散の父母成分を用いた推定においては、八つの系統と形質の組み合わせについて遺伝率の推定値が負になったが、プールすると排卵数を除いて推定値を得ることができた。母娘回帰分析から推定した遺伝率 (h_{bD}^2) においては、半数の項目で遺伝率が負の値であった。また、選抜前の集団における遺伝率推定値と選抜集団における遺伝率推定値とを比較するため、それらをまとめて表4-5に示した。

3週齢時体重の h_{SD}^2 は1.15と大きく、雄の推定値1.29と似通っていた。この形質は唯一の両性で測定された形質であるが、いずれも1.0を越える異常な値であり、別に推定した雌の3週齢時体重の h_S^2 はほとんど0であったことから、いずれの性においても母性効果の影響を強く受けていることが示された。

交配前の14週齢時体重の h_{SD}^2 は0.61であり、四元交雑群における2つの推定値の中間の大きさであった。この推定値は雄の13週齢時体重の h_{SD}^2 と一致する値であった。産子を離乳した時点の雌親の体重の h_{SD}^2 は0.76であり、純系から推定した値に近かった。また、この推定値は雄の19週齢時体重の h_{SD}^2 と似通った値であった。産子を離乳した時点の雌親の体重は哺育頭数により変動するため、14週齢時体重よりも誤差を多く受け、遺伝率は低くなると考えられたが、ここでは13週齢時体重の推定値よりやや大きくなった。また、これらの h_{bD}^2 は0.20、0.22であり、雄の同時期における体重の h_{bS}^2 と似通った値であった。マウスの6週齢時あるいは8週齢時の体重の遺伝率は、 h_S^2 が0.29~0.64、母娘回帰による h_{bD}^2 が0.10~0.47 (Wilsonら, 1971; Falconer, 1973; Eisen, 1978) であり、ゴールデンハムスターの性成熟後の体重の遺伝率はマウスのそれと類似した値であった。

一腹生産頭数と一腹離乳頭数の h_{SD}^2 は0.24と0.12であり、雌の繁殖性に関する h_{SD}^2 は体重に関する h_{SD}^2 よりも低い推定値が得られた。四元交雑群においてはこれらの形質の遺伝率は負の値が推定され、一般に知られているように繁殖形質の遺伝率は他の形質と比較して低いことが示された。しかし、母娘回帰

表4-4. 枝分かれ分散分析により求めた分散成分の父母成分および母娘回帰から推定したゴールデンハムスターの雌形質の遺伝率

形質	系 統				マザー
	H 1	H 2	L 1	L 2	
分散の父母成分からの推定値:					
3週齢時体重	1.49	1.10	.91	1.16	1.15
14週齢時体重	.50	.73	.68	.72	.61
離乳時母体重	1.26	.15	.67	.74	.76
一腹生産頭数	.61	.37	— ¹⁾	.25	.24
一腹離乳頭数	—	.50	—	.31	.12
離乳時腹総体重	.08	.19	—	.40	.15
育成率	—	.15	—	.57	.03
排卵数	.27	.40	—	—	—
母娘回帰からの推定値:					
3週齢時体重	—	—	—	.07	—
14週齢時体重	.25	—	.62	.07	.20
離乳時母体重	—	—	.61	.25	.22
一腹生産頭数	.28	.37	—	.77	.39
一腹離乳頭数	—	—	—	—	—
離乳時腹総体重	—	.00	.28	—	—
育成率	.29	—	—	.11	—
排卵数	.08	.33	.16	—	.07

1) —: 推定値が負となった。

表4-5. ゴールデンハムスターの選抜前の集団と選抜集団における雌の形質に関する遺伝率推定値の比較

推定法	14週齢時体重	離乳時母体重	排卵数
A. 純系 ¹⁾	× ⁴⁾	.63 ⁵⁾	.16
選抜基礎集団(四元交雑群)			
B. モデル1 ²⁾	.08	×	.65
C. モデル2 ³⁾	.94	×	— ⁶⁾
選抜集団			
D. 分散の父母成分	.61	.76	—
E. 父息子回帰	.20	.22	.07

- 1) 純系3系統のデータについて系統間分散を遺伝分散として推定。
- 2) 対交配により得たデータの分散分析による。
- 3) 両親系統組み合わせ内、対交配により得たデータに対する分散分析による。
- 4) 純系あるいは4元交雑群では測定しなかった。
- 5) 純系は19週齢時測定、他は13週齢時測定。
- 6) 推定値が負となった。

分析からは一腹生産頭数の h_{bD}^2 は 0.39 と推定され、体重の h_{bD}^2 に比べて大きい値であった。マウスの一腹生産頭数の h_{sD}^2 は 0.11 (Eisen, 1978)、 h_s^2 は 0.06~0.34 (Hanrahan と Eisen, 1974; Joakimsen と Baker, 1977; Fuente と San Primitivo, 1985)、 h_{bD}^2 は 0.12~0.39 (Falconer, 1955; Falconer, 1960; Bradford, 1968; Hanrahan と Eisen, 1974; Eklund と Bradford, 1977; Fuente と San Primitivo, 1985) の報告があり、ゴールデンハムスターの一腹生産頭数および一腹離乳頭数の遺伝率も同じ範囲内であった。

離乳時一腹総体重は一腹離乳頭数と産子の 3 週齢時体重の腹平均値との積によって与えられる。離乳時一腹総体重の h_{sD}^2 は 0.15 であり、一腹離乳頭数の h_{sD}^2 とほぼ等しかった。マウスについては、12 日齢一腹総体重の遺伝率は 0.18~0.22 (Eisen ら, 1970; Hanrahan と Eisen, 1974) と、本研究におけるゴールデンハムスターの値と似通った推定値が報告されている。

排卵数については、大方向選抜系についてだけ正の h_{sD}^2 を推定することができたが、系統をプールした分散の父母成分を用いた推定値は負となった。一方、 h_{bD}^2 は 0.07 の推定値が算出された。選抜前の集団では、純系では 0.16、4 元交雑群では 0.65 または負の値が推定されており、排卵数の遺伝率はかなり低いものと思われる。マウスの排卵数については推定遺伝率の報告は見当たらないが、実現遺伝率では Land と Falconer (1969) は 0.31、Bradford (1969b) は 0.10 以下と報告しており、ここでのゴールデンハムスターについての推定値は Bradford の推定値に近い値であった。

4. 雄の諸形質間の遺伝相関と表型相関

ゴールデンハムスターの雄の諸形質間の遺伝相関と表型相関は表 4-6 の通りであった。遺伝相関としては、枝分かれ分散分析により求めた分散の父母成分からの推定値と、父と息子平均との相関からの推定値の両者を示した。

雄の諸形質間の遺伝相関は、生体精巣短径と生体精巣サイズに関する父息子相関による推定値を除き、おおむね正の値が推定された。枝分かれ分散分析により推定した値と父息子相関による推定値は、生体精巣短径と生体精巣サイズの一部で符号が一致しなかったが、その他においては似通った値であった。

3 週齢時体重と 13 週齢時体重および 19 週齢時体重の遺伝相関は正で中程

表4-6. ゴールデンハムスター雄の諸形質間の遺伝相関と表型相関

形 質	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. 3週齢時体重		.66 ¹⁾	.56	.28	.40	.55	.51	.41	.46	.51
2. 13週齢時体重	.46	.17	.55	-.86	-.69	.32	.52	.68	.61	.48
3. 生体精巣長径	.33	.53	1.04	-.53	.17	1.03	.53	.53	.51	.57
4. 生体精巣短径	.12	.30	.14	-.53	.36	1.08	.96	.75	.86	.84
5. 生体精巣サイズ	.23	.47	.51	.85	.80	.60	.46	.30	.38	.46
6. 19週齢時体重	.40	.85	.45	.24	.40	.46	.28	-.70	-.28	.36
7. 摘出精巣長径	.37	.45	.41	.15	.29	.43	.61	.56	.57	.64
8. 摘出精巣短径	.27	.38	.30	.12	.23	.35	.54	.88	.95	.93
9. 摘出精巣サイズ	.34	.46	.38	.15	.28	.42	.77	.94	1.00	1.09
10. 摘出精巣重量	.39	.54	.46	.21	.36	.52	.85	.67	.82	1.06

1) 対角線の右上が遺伝相関、左下が表型相関。

遺伝相関の上段は枝分かれ共分散分析から求めた共分散の父母成分からの推定値、
下段は親子相関からの推定値。

度の高さであったが、13週齢時体重と19週齢時体重との間には約1.0の高い遺伝相関がみられた。マウスにおいては、3週齢時体重と6週齢時体重あるいは8週齢時体重の間には0.45~0.81の中程度ないし高めの遺伝相関があり (YoungとLegates, 1965; Eisenら, 1970; Jara-AlmonteとWhite, 1973; Eisen, 1978)、6週齢時体重と8週齢時体重との間には0.77~0.92の高い遺伝相関があつて (Eisenら, 1970; Jara-AlmonteとWhite, 1973)、本研究における相関関係と同様であつた。

生体精巣測定形質の中では、生体精巣短径が特異的な傾向を示した。生体精巣短径と他形質との間の共分散分析による遺伝相関は0.02~0.59の正の値であつたが、父息子相関による遺伝相関は、生体精巣サイズとの相関を除くと-0.31~-1.04の負の推定値が得られた。また、生体精巣サイズにおいても3週齢時体重、摘出精巣短径、摘出精巣サイズとの間の父息子相関による遺伝相関の推定値は負であつた。これは、この集団が生体精巣サイズについて選抜された群であり、親集団が選抜された個体であることが影響したものと考えられる。

生体精巣測定値と摘出精巣測定値間の遺伝相関は、長径同士では0.82、短径同士では0.02、サイズ同士では0.38であつた。長径同士に比較すると短径同士の相関係数が低いことから、生体での精巣短径の測定誤差が大きかつたことが推察された。一方、生体精巣長径、短径およびサイズと精巣重量との間には、それぞれ0.87、0.17、0.46の遺伝相関があつた。ここでも生体精巣の短径と精巣重量との遺伝相関が低いのは、生体精巣短径の測定誤差によるものと思われる。生体精巣サイズは生体の(長径)×(短径)²から求められ、測定誤差の大きい生体精巣短径の寄与する割合が大きいのにもかかわらず、精巣重量との間の遺伝相関は中程度の大きさを保つていた。

摘出した精巣の測定項目の間では、全て1.0に近い高い正の遺伝相関がみられた。

体重と生体精巣サイズとの間の遺伝相関は0.17~0.64の中程度の値であり、表型相関もやはり中程度の大きさであつた。体重と摘出精巣サイズとの間の遺伝相関と表型相関は生体精巣サイズと体重との間のそれらと似通つた値であつた。体重と精巣重量との間には0.54~0.71の中程度ないしは高い遺伝相関と0.5程度の表型相関がみられ、精巣のサイズと体重との遺伝および表型相関より

やや高い値であった。純系のデータを用いて推定した両形質間の遺伝相関と表型相関は0.93および0.77であり（第1章、表1-9）、選抜集団における推定値よりも高く推定された。マウスにおける精巣重量と体重の遺伝相関については、Islamら(1976)は0.20という低い値を推定したが、EisenとJohnson(1981)は0.60とやや高い推定値を報告した。表型相関は、マウスでは0.23~0.30 (JohnsonとEisen, 1975; EisenとJohnson, 1981)であり、本研究のゴールデンハムスターにおける遺伝相関および表型相関の推定値はこれらのマウスにおける推定値よりもやや高い値であった。

5. 雌の諸形質間の遺伝相関と表型相関

雌の諸形質間の遺伝相関と表型相関を表4-7に示した。父内での母と娘の相関による遺伝相関は、わずか4組み合わせについてだけ推定可能であった。したがって、ここでは、枝分かれ共分散分析で求めた共分散の父母成分から推定した遺伝相関と表型相関について述べる。

3週齢時体重と14週齢時体重および離乳時母体重との間の遺伝相関は0.39、0.28であり、雄における3週齢時と13週齢時および19週齢時の体重間の遺伝相関よりも低い値であった。また、これらの値はマウスにおける3週齢時体重と6週齢時体重および8週齢時体重との遺伝相関0.45~0.81 (Eisenら, 1970; HanrahanとEisen, 1974; Eisen, 1978)よりも低かった。14週齢時体重と離乳時母体重の遺伝相関は0.56であり、3週齢時体重との間の値よりも高かったが、雄やマウスにおける推定値に比べると低かった。

交配前の14週齢時体重と一腹生産頭数との間には-0.36の負の遺伝相関が推定された。一方、これらの形質間の表型相関は0.07であり、ほとんど0に近い値であった。また、14週齢時体重と一腹離乳頭数の間には遺伝的な関連性はなかったが、14週齢時体重と育成率との間には0.85の高い遺伝相関がみられた。マウスにおける一腹生産頭数と6週齢時体重あるいは8週齢時体重との遺伝相関は0.34~0.69 (Eisenら, 1970; HanrahanとEisen, 1974; Eisen, 1978)の正の値であり、今回の結果とは大きく異なっている。ゴールデンハムスターは約8週齢、体重90gから繁殖に供用できるが、高い繁殖能力を発揮させるには育成中に過肥にならないように注意する必要がある (奥木, 1972) といわれている。

表4-7. ゴールデンハムスター雌の諸形質間の遺伝相関と表型相関

形 質	1	2	3	4	5	6	7	8
1. 3週齢時体重		.39 ¹⁾ - 2)	.28	.16	.31	.29	.14	-
2. 14週齢時体重	.32		.56	-.36	-.01	.09	.85	-
3. 離乳時母体重	.26	.50		.26	.53	.61	.38	-
4. 一腹生産頭数	.07	.07	.15		1.08	1.02	.04	-
5. 一腹離乳頭数	.08	.04	.05	.63		.80	-.48	-
6. 離乳時腹総体重	.09	.04	.14	.54	.92		-.83	-
7. 育成率	.04	-.00	-.06	-.27	.52	.53		-
8. 排卵数	.07	.23	.29	.06	.02	.01	-.05	

1) 対角線の右上が遺伝相関、左下が表型相関。

遺伝相関の上段は枝分かれ共分散分析で求めた共分散の父母成分からの推定値、
下段は親子相関からの推定値。

2) 推定不能。

ところが、本研究においては14週齢に達してから繁殖に供用したため、このときの平均体重は120gを越えていた。体重が大きいことは脂肪の蓄積が多いことにつながり、これが交配前の体重と一腹産子数との間に負の遺伝相関をもたらした原因であろう。

離乳時母体重と一腹生産頭数、一腹離乳頭数、離乳時一腹総体重および育成率との遺伝相関は0.26~0.61の範囲にあり、おおむね中程度の正の値であった。ゴールデンハムスターの母は授乳中の体重の減少が激しく、平均で15%も減少した。離乳時母体重の14週齢時体重に対する比を取り、14週齢時体重との遺伝相関と表型相関を求めると、それぞれ-0.58、-0.62となった。このことは、交配前体重が大きい個体ほど体重の減少率も大きいことを意味する。つまり、離乳時母体重は過肥を脱した状態であり、この状態での体重と一腹生産頭数および一腹離乳頭数との間に正の遺伝相関がみられたことは納得できる。

排卵数と他形質との遺伝相関はほとんど推定不能であった。わずかに、14週齢時体重との間に0.65の遺伝相関が推定された。これはマウスの体重と排卵数との遺伝相関0.40(Land, 1970)にやや近い値であった。排卵数と他形質との表型相関では、14週齢および離乳時母体重との間に0.23、0.29の低い相関がみられたが、一腹産子数との間ではほとんど相関がみられなかった。

6. 雄形質と雌繁殖形質との間の表型相関と遺伝相関

雄の13週齢時体重、生体精巣サイズ、19週齢時体重、摘出精巣サイズ、精巣重量と雌の一腹生産頭数、一腹離乳頭数、排卵数との間の表型相関は表4-8のとおりであった。

母と息子平均のデータから推定した表型相関では、全ての雄形質と一腹産子数、一腹離乳頭数との間に負の関係がみられたが、排卵数と雄形質との表型相関は0.1以下の正の関係であった。父の諸形質と娘の繁殖形質との間の表型相関と父方半きょうだい平均を用いた雄形質と雌繁殖形質との表型相関は似通った推定値が得られた。雄の体重と雌の繁殖形質との間には-0.02~0.11の低いおおむね正の相関係数が推定されたが、摘出精巣サイズや精巣重量とは0.10~0.17のそれらよりは幾分高い相関係数が推定された。生体精巣サイズと雌の繁殖形質との間の相関係数は摘出精巣サイズや精巣重量と雌形質との相関よりも幾分

表4-8. ゴールデンハムスターの雄形質と雌繁殖形質との表型相関

推定方法:	雌 形 質		排卵数
	一腹生 産頭数	一腹離 乳頭数	
雄形質			
母息子平均:	(309) ¹⁾	(309)	(293)
13週齢時体重	-.22**	-.25**	.06
生体精巣サイズ	-.05	-.12*	.02
19週齢時体重	-.13*	-.20**	.11
摘出精巣サイズ	-.15**	-.16**	.01
摘出精巣重量	-.09	-.14*	.01
父娘平均:	(137)	(137)	(119)
13週齢時体重	-.00	-.02	.03
生体精巣サイズ	.03	.10	-.11
19週齢時体重	.05	.06	.07
摘出精巣サイズ	.10	.10	.12
摘出精巣重量	.14	.15	.13
半きょうだい平均:	(150)	(150)	(130)
13週齢時体重	.07	.02	.06
生体精巣サイズ	.04	.03	.09
19週齢時体重	.11	.03	.03
摘出精巣サイズ	.12	.15	.12
摘出精巣重量	.15	.17*	.10

1) () 内は自由度。

* P < .05 ** P < .01

低かった。

Schinckelら(1983)は豚について、息子の精巣重量と母の排卵数の表型相関は0.03~0.05であるとして、全きょうだい間における精巣重量と排卵数の関連よりも弱い関係にあることを示したが、ゴールデンハムスターにおいても同様の傾向であった。息子の精巣重量と母の一腹産子数については、豚では0.02~0.16の正の相関がみられたのに対し、ゴールデンハムスターにおいては負の相関であったが、いずれも低い値であった。

親子間あるいは半きょうだい間の表型相関を基に遺伝相関を推定するために表4-9の遺伝率と標準偏差を用いた。遺伝率は、本研究において推定した値の中から主に狭義の遺伝率に相当するパラメータを選んだ。父当たり母頭数および親当たり後代頭数の調和平均は表4-10のとおりであった。表4-9と表4-10のパラメータを式(4-10~12)に代入し、表4-11の遺伝相関の推定値を得た。

父娘平均の相関を用いたときと半きょうだい平均間の相関を用いたときには、やや近似した遺伝相関の推定値が得られた。唯一の例外は生体精巣サイズと排卵数との間の相関である。父娘平均を用いた場合は-1より小さい異常な負の相関であったのが、半きょうだい平均を用いたときは1に近い正の相関が得られ、まったく反対の傾向であった。

雄精巣形質と雌繁殖形質の遺伝相関では、生体精巣サイズより摘出精巣サイズおよび精巣重量の方が雌繁殖形質との間に高い相関関係を示した。一腹生産頭数と精巣重量の遺伝相関は、父娘平均からは0.46、半きょうだい平均からは0.56と推定され、ともに中程度の正の相関関係がうかがわれた。マウスの場合には、EisenとJohnson(1981)は0.60の実現遺伝相関を得ており、本実験の推定値とほぼ一致した。

本研究において、生体精巣サイズと一腹生産頭数の遺伝相関は0.13~0.18と推定された。豚においては、ToelleとRobison(1985b)がデュロック種で-0.07~0.22、ヨークシャー種で-0.11~0.76の範囲の遺伝相関を推定し、雄の精巣サイズと雌の繁殖性は正の相関関係にあると述べており、今回のゴールデンハムスターにおける相関と同じ関係であった。

父娘平均と半きょうだい平均から推定した精巣重量と排卵数の遺伝相関は

表4-9. 雄形質と雌形質との間の遺伝相関推定に用いた遺伝率と標準偏差

形質	遺伝率	標準偏差 ¹⁾
雄形質:		
13週齢時体重	.29 ²⁾	10.90
生体精巣サイズ	.30 ³⁾	.92
19週齢時体重	.42 ²⁾	12.90
摘出精巣サイズ	.28 ²⁾	.42
摘出精巣重量	.51 ²⁾	.17
雌形質:		
14週齢時体重	.20 ⁴⁾	13.19
一腹生産頭数	.39 ⁴⁾	2.43
一腹離乳頭数	.12 ⁵⁾	2.31
排卵数	.07 ⁴⁾	2.29

1) 世代と系統についてプールした推定値。

2) 父息子回帰からの推定値。

3) 実現遺伝率。

4) 母娘回帰からの推定値。

5) 枝分かれ分散分析で求めた分散の全きょうだい成分からの推定値。

表4-10. 父当たり母頭数、親当たり後代頭数の調和平均

項目	形質	
	一腹生産頭数 一腹離乳頭数	排卵数
父当たり母頭数	1.51	1.38
父当たり息子頭数	4.02	4.06
父当たり娘頭数	2.08	1.66
母当たり息子頭数	2.36	2.36
母当たり娘頭数	1.34	1.19

表4-11. ゴールデンハムスターの雄形質と雌繁殖形質との遺伝相関

推定方法:	雌形質		
	一腹生産頭数	一腹離乳頭数	排卵数
雄形質			
母息子平均:			
13週齢時体重	-.93	-1.99	.60 (.28) ¹⁾
生体精巣サイズ	-.21	-.94	.20 (.09)
19週齢時体重	-.47	-1.37	.95 (.45)
摘出精巣サイズ	-.64	-1.29	.10 (.05)
摘出精巣重量	-.30	-.89	.08 (.04)
父娘平均:			
13週齢時体重	-.00	-.16	.33 (.16)
生体精巣サイズ	.13	.77	-1.18 (-.57)
19週齢時体重	.18	.39	.63 (.31)
摘出精巣サイズ	.44	.79	1.33 (.65)
摘出精巣重量	.46	.88	1.07 (.52)
半きょうだい平均:			
13週齢時体重	.32	.17	.65 (.32)
生体精巣サイズ	.18	.25	.97 (.47)
19週齢時体重	.44	.22	.28 (.14)
摘出精巣サイズ	.56	1.26	1.33 (.65)
摘出精巣重量	.56	1.15	.88 (.43)

1) 排卵数の遺伝率は0.07とした。()内は排卵数の遺伝率をマウスでの推定値0.31(LandとFalconer, 1969)と仮定したときの遺伝相関推定値。

0.88~1.07の高い相関関係にあった。これは、選抜前の純系のデータを用いたときの両形質間の遺伝相関1.00(第1章、表1-11)に近い推定値であった。これまでに、排卵数と精巣重量との遺伝相関としては、経産マウスで0.50(Islamら,1976)、豚では0.39~0.65(Schinckelら,1983)の推定値が得られており、ゴールデンハムスターにおける推定値はこれらよりかなり高い値であった。これは、ゴールデンハムスターでは排卵数の遺伝率が0.07と低く推定されたことによるものと考えられた。ここで、ゴールデンハムスターの排卵数の遺伝率にマウスにおける推定値0.31(LandとFalconer,1969)を代入すると、精巣重量と排卵数の遺伝相関は0.43~0.52となり、マウスや豚における推定値とほぼ同じ値となった。

7. 生体精巣サイズと他の形質との実現遺伝相関

実現遺伝相関の推定に先立ち、第2章および第3章の結果を整理して、選抜実験における選抜反応、相関反応および選抜形質に対する選抜形質と相関のある形質の遺伝的回帰係数をまとめて表4-12に示した。

累積選抜反応と累積相関反応は選抜実験群の第6世代における大方向選抜群と小方向選抜群の選抜方向間差より求めた。遺伝的回帰係数は各世代の選抜方向間差を変量とし、生体精巣サイズに対する他形質の回帰係数として求めた。

表4-9と表4-12のパラメータを式(4-17、19)に代入して表4-13の実現遺伝相関を求めた。累積値による実現遺伝相関の推定値と回帰による推定値は似通っており、最終世代における選抜方向間差を用いた累積値による実現遺伝相関の推定も可能であると考えられた。

生体精巣サイズと一腹生産頭数あるいは一腹離乳頭数との間の実現遺伝相関は0.08~0.22であり、父方半きょうだい平均を用いて推定した遺伝相関0.18~0.25と近似した値であった。

生体精巣サイズと排卵数の実現遺伝相関は、排卵数の遺伝率が0.07の場合は0.57~0.63、遺伝率が0.31の場合は0.27~0.30と推定された。マウスにおける精巣重量と排卵数の実現遺伝相関0.50(Islamら,1976)は、ゴールデンハムスターの排卵数の遺伝率を0.07とみなした場合の推定値に近かった。

生体精巣サイズと雌の繁殖性との関連性においては、一腹生産頭数との相関

表4-12. ゴールデンハムスターの生体精巣サイズに対する
選抜による累積選抜反応、累積相関反応および生
体精巣サイズに対する他の形質の遺伝的回帰係数

形 質	累積選抜反応と 累積相関反応	遺伝的回帰係数
雄形質：		
生体精巣サイズ	1.77	--
13週齢時体重	8.7	5.44
19週齢時体重	11.1	7.55
摘出精巣サイズ	.52	.20
摘出精巣重量	.24	.13
雌形質：		
14週齢時体重	14.9	5.12
一腹生産頭数	.54	.43
一腹離乳頭数	.22	.34
排卵数	1.35	.69

表4-13. ゴールデンハムスターの雄生体精巣サイズと他形質
との実現遺伝相関

形 質	推 定 方 法	
	累積値 ¹⁾	回帰 ²⁾
雄形質：		
13週齢時体重	.42	.47
19週齢時体重	.38	.46
摘出精巣サイズ	.67	.45
摘出精巣重量	.56	.54
雌形質：		
14週齢時体重	.72	.44
一腹生産頭数	.10	.14
一腹離乳頭数	.08	.22
排卵数	.63 (.30) ³⁾	.57 (.27)

1) 累積相関反応に対する累積選抜反応の比からの推定値。

2) 世代毎の相関反応に対する選抜反応の回帰からの推定値。

3) 排卵数の遺伝率は0.07とした。()内は排卵数の遺伝率を
マウスにおける推定値0.31(LandとFalconer, 1969)とした
ときの遺伝相関。

よりも排卵数との相関の方が高い関係にあることが示された。このことは、第3章で述べた、一腹生産頭数よりも排卵数において相関反応が顕著であったこととよく一致した。

（以下は非常に薄い文字で印刷された文章の抜粋と思われる）

（以下は非常に薄い文字で印刷された文章の抜粋と思われる）

（以下は非常に薄い文字で印刷された文章の抜粋と思われる）

（以下は非常に薄い文字で印刷された文章の抜粋と思われる）

第5章 豚における精巣サイズと雌の繁殖性との関連性

第1節 緒言

家畜の生産効率を向上させるためには繁殖能力の改善が最も重要な課題となる。豚の繁殖能力を改善するために、これまで、一腹産子数や排卵数などの雌にのみ発現する形質に対しては数多くの選抜が試みられたが、雄の役割についてはほとんど無視されてきた。しかし、雄と雌は同じ内分泌システムに支配されており、雄の繁殖性に関する形質と雌のそれとの間には遺伝的な関連があると考えられる。このような見地から、Land(1973)は性腺刺激ホルモンの標的器官である雄の精巣重量と雌の排卵数との関連性を分析し、遺伝的相関関係があることを明らかにした。この関係を利用して、緬羊の雄の精巣サイズに対する選抜により雌の一腹産子数を改良する試みが行われた(LeeとLand, 1985)。

豚においても、雄の繁殖形質に対する選抜による雌の繁殖形質の改良の可能性についていくつか報告されている。まず、精巣サイズと精巣重量については、遺伝率が高く(Legaultら, 1980; Schinckel, 1982; Toelleら, 1984; Youngら, 1986)、選抜による改良が容易であることが示された。一方、雄の精巣形質と雌の繁殖性との関連性については、精巣サイズと排卵数および一腹産子数との間には正の遺伝相関と表型相関があり(Schinckelら, 1983; ToelleとRobison, 1985b; Youngら, 1986)、雄の精巣サイズに対する選抜により雌の一腹産子数や排卵数の改良が可能であることが示唆された。

一方、豚の繁殖性には品種により大きな差がみられる。欧米の品種のうちパークシャー種、デュロック種、ハンプシャー種はランドレース種や大ヨークシャー種に比較して一腹産子数が少なく(三上と西田, 1978)、全国平均の育成頭数は10頭以下である(昭和70年度家畜改良増殖目標より、昭和63年現在値)。これに対して、中国の太湖種の一つである梅山豚は平均産子数が14頭と欧米種に比較して多産である(Cheng, 1983)。

これまで、わが国で飼養されていた豚はほとんど欧米の品種であり、近年では交雑肥育用素豚作出のための母豚として、主として繁殖能力の高いランドレ

ース種と大ヨークシャー種の一代雑種が利用されている。しかし、最近是中国種の多産性が注目され、その遺伝子導入が検討されるようになった。

しかし、中国種は繁殖性には優れているものの、赤肉の生産性は劣ることから、その利用にあたっては欧米種との交雑利用、あるいは、合成系統の造成のための基礎集団への導入が考えられる。特に合成系統の造成においては繁殖性が重要な選抜項目と考えられるので、その選抜の対象となる形質の選択が重要となる。

本章においては、繁殖性改良のための雄の情報の利用について基礎的知見を得る目的で、若齢期の豚の精巣サイズ、精巣重量および雌の繁殖性についての品種特性を明らかにし、精巣形質と雌の繁殖形質との関連性について遺伝的パラメータを推定する。

第2節 材料および方法

1. 供試動物

実験には農林水産省畜産試験場（以下、農水省畜試と表す）、岩手県畜産試験場（以下、岩手県畜試と表す）および鹿児島県畜産試験場（以下、鹿児島県畜試と表す）で飼養されている豚を用いた。

農水省畜試では、ランドレース種（L）、大ヨークシャー種（W）、デュロック種（D）、梅山豚（M）の4品種およびランドレース種と梅山豚の間の正逆交雑種であるLM、MLについて摘出した精巢と雌の繁殖成績を調査した。精巢摘出は31～94日齢の範囲で行った。ここで、LMはランドレース種の雌と梅山豚の雄の交雑による産子を表し、MLはその逆の交雑を意味する。品種ごとの延べ分娩頭数と精巢形質を調べた雄の頭数は表5-1に示した。供試した母豚は全て場内産であるが、父豚の一部は外部からの導入豚であった。梅山豚は中国上海市から農林水産省白河種畜牧場茨城支場へ導入された雄4頭雌7頭の産子およびその後代であった。

岩手県畜試では、農林水産省農林水産技術会議の指定試験「豚の地域環境別選抜試験（第2次）」で選抜により確立した大ヨークシャー種の系統（古川、1988a）を用いた。この系統の基礎豚は英国と国内から導入したものであり、その産子を選抜の基礎集団とした。選抜の第1世代豚を2つの群に分け、第1群については産肉能力のみで選抜を行い、第2群についてはストレス抵抗性と産肉能力について選抜を行った。選抜は6世代繰り返されたが、第6世代豚とその産子の第7世代豚については、母豚の繁殖成績とともに子豚の精巢サイズを測定した。精巢サイズの測定は、ハロセンテストの際と精巢摘出直前に生体で行い、さらに、摘出した精巢についても行った。ハロセンテストは約8週齢、体重18kgで行い、精巢摘出は約9週齢、体重22kgで行った。群および世代別の供試頭数は表5-2に示した。

鹿児島県畜試においては、同場で選抜により産肉能力を改良中のバークシャー種の第5世代豚を供用し、摘出した精巢形質の測定を行った。精巢摘出は約11週齢、体重28kgで行われた。試験には39腹を供し、各腹から1頭ずつ精

表5-1. 品種特性の比較に用いた豚の頭数

品種	精巢形質			分娩記録
	父	母	供試雄	分娩雌
デュロック種	2	3	6	8
ランドレース種	2	6	14	31
梅山豚	6	9	45	11
大ヨークシャー種	2	3	18	11
LM, ML ¹⁾	2	2	11	—

1) ランドレース種と梅山豚の正逆交雑種。

表5-2. 大ヨークシャー種の精巣サイズの測定頭数

群	世代	頭数		
		父	母	供試雄
1	6	8	23	53
1	7	8	22	60
2	6	8	21	51
2	7	9	28	86

巢を摘出し、調査することとしたが、そのうち6腹については2頭の雄を調査したため用いた雄豚の合計は45頭であった。

2. 形質の測定

1) 摘出した精巢のサイズと重量

精巢摘出は各場の慣行法に基づき実施した。摘出した精巢は精巢上体と付着物を取り除いてから、長径と短径をノギスで測定し、重量は自動天秤を用いて秤量した。摘出した精巢の長径と短径から、(1-3)式により精巢サイズを求めた。精巢サイズおよび精巢重量については左右の値を平均して個体の測定値とした。精巢摘出時には同時に体重を測定し、精巢重量と精巢サイズの比体重値を算出した。

2) 生体精巢サイズ

岩手県畜試においてはハロセンテスト時と精巢摘出時に生体で精巢サイズを測定した。ハロセンテストが終了すると、麻酔がかかった状態の豚の腹を上向きにして寝かせ、両後肢の膝と足首の関節を折り曲げ腹部に押しつけて陰嚢を露出させ、左右の精巢の長径と短径を測定した。生体精巢サイズは摘出精巢サイズと同じ方法で算出し、それぞれ比体重値も求めた。

なお、ハロセンテストは約8週齢の子豚に対し、ハロセン濃度5%、酸素濃度4%の条件で5分間に互りガスを吸入させ、判定を行った。ハロセン吸入を開始した後は、麻酔がかかるのに要した時間、四肢の硬直開始時間および四肢の硬直の程度と持続時間を測定した。硬直の程度は秋田と渡辺(1984)の方法により分類し、硬直の持続時間が1分を越えたものをプラス(+)とし、30秒以上の持続が複数回観察された場合をプラスマイナス(±)とし、それ以外をマイナス(-)と判定した。プラスと判定された場合は直ちに麻酔を中止し、蘇生させた。

3) 一腹産子数

雌豚の繁殖性は一腹あたりの産子数により評価した。一腹産子数としては一腹あたりの分娩頭数、生産頭数、ほ乳開始頭数、離乳頭数を取り上げた。一腹

分娩頭数は生きて生まれた子豚、死産、黒子を含めた頭数であり、受胎頭数の指標となる。生産頭数は生きて生まれた子豚の数であり、生後死の豚も含めた頭数である。哺乳開始頭数は分娩の翌朝に生存し、個体識別を行った頭数であり、離乳頭数は母豚当たり離乳した子豚の頭数である。育成率は哺乳開始頭数に対する離乳頭数の割合を百分率で表した。

岩手県畜試と鹿児島県畜試は看護分娩であったが、農水省畜試は無看護分娩であった。また、産子の離乳時期は農水省畜試と鹿児島県畜試は4週齢であったのに対し、岩手県畜試は5週齢であった。

3. 統計分析

農水省畜試におけるランドレース種、大ヨークシャー種、デュロック種および梅山豚の比較における精巣摘出は31～94日齢の範囲で行われたので、その分布を調べ、日齢の近い31～40、53～61、73～77、85～94日齢の4つの群に分類した。それぞれの日齢による群内において、モデル(5-1)に基づき精巣形質の品種効果を分析した。ここでは、日齢による群内の頭数が3頭以上の品種を分析に供した。

$$y_{ij} = \mu + G_i + e_{ij} \quad (5-1)$$

y_{ij} : i 番目の品種の j 番目の個体の測定値

μ : 全平均

G_i : i 番目の品種の効果

e_{ij} : 残差で $N(0, \sigma_e^2)$ にしたがうと仮定する

精巣サイズと精巣重量に及ぼす日齢あるいは体重の影響をみるために、モデル(1-6および1-5)を用いて精巣形質の日齢あるいは体重に対する回帰係数の品種間差を検定した。雌の繁殖性は、5産次までの記録について、モデル(1-4)を用いて品種特性を比較した。

また、ランドレース種と梅山豚およびそれらの交雑種における精巣測定値については、品種および交雑の効果をモデル(2-1)を用いて分析した。このモデルの父品種と母品種の組み合わせにおいて、 $i = j = 1$ の場合はランドレ

ース種の、 $i = j = 2$ の場合は梅山豚のそれぞれ純粋種を表し、 $i = 1, j = 2$ ではML交雑種を、 $i = 2, j = 1$ ではLM交雑種を意味する。

遺伝パラメータの推定は若齢期における精巢形質について行った。岩手県畜試の大ヨークシャー種のデータについて、モデル(4-2)により遺伝率と遺伝相関、表型相関を推定した。

また、精巢サイズおよび精巢重量と雌繁殖性との関連性を明らかにするために、岩手県畜試の大ヨークシャー種のデータおよび鹿児島県畜試のバークシャー種のデータを分析した。大ヨークシャー種のデータはモデル(4-1)で、バークシャー種のデータはモデル(5-2)で分散分析を行い、残差の分散共分散を用いて母の繁殖形質と供試豚の形質の腹平均との相関を求めた。

$$y_{ij} = \mu + s_i + e_{ij} \quad (5-2)$$

y_{ij} : i 番目の父と交配した j 番目の母の測定値

s_i : i 番目の父の効果

e_{ij} : 残差で $N(0, \sigma_e^2)$ にしたがうと仮定する

計算には最小二乗法分散分析用コンピュータプログラムLSMLMW(Harvey, 1988)を用いた。

第3節 結果および考察

1. 豚における精巣サイズ、精巣重量および雌の繁殖性の品種特性

1) 日齢による群別の精巣形質の品種特性

ランドレース種、大ヨークシャー種、デュロック種、梅山豚の精巣摘出時測定形質の日齢による群別最小二乗平均値は表5-3のとおりであった。31～40日齢においては、体重、精巣重量、精巣サイズとも大ヨークシャー種が最も大きかったが、精巣重量と精巣サイズの比体重値においては梅山豚が大きかった。53～61日齢においては、体重では明かな品種間差がみられなかったが、精巣測定形質ではいずれも梅山豚が最も大きく、他の2品種の2倍以上の大きさであった。ランドレース種と大ヨークシャー種の間には差がみられなかった。73～77日齢では、体重は大ヨークシャー種が大きかったのに対し、精巣形質では梅山豚が大きく、比体重値では約3倍の大きさであった。85～94日齢におけるデュロック種と梅山豚の比較では、体重はデュロック種が大きかったが、精巣測定値では4倍以上、精巣測定値の比体重値では6倍以上も梅山豚が大きかった。

このように、いずれの日齢においても比体重値では梅山豚が最も大きかった。また、53日齢以降においては、梅山豚は精巣重量、精巣サイズの実測値も欧米種より大きかった。笹崎と清水(1984)は梅山豚を中国で観察した結果として、睪丸は一般に小さいと報告しているが、若齢期においては、同じ体重あるいは同じ日齢であれば梅山豚の精巣は欧米種よりも大きいことが示された。

2) 日齢および体重に対する精巣重量の回帰

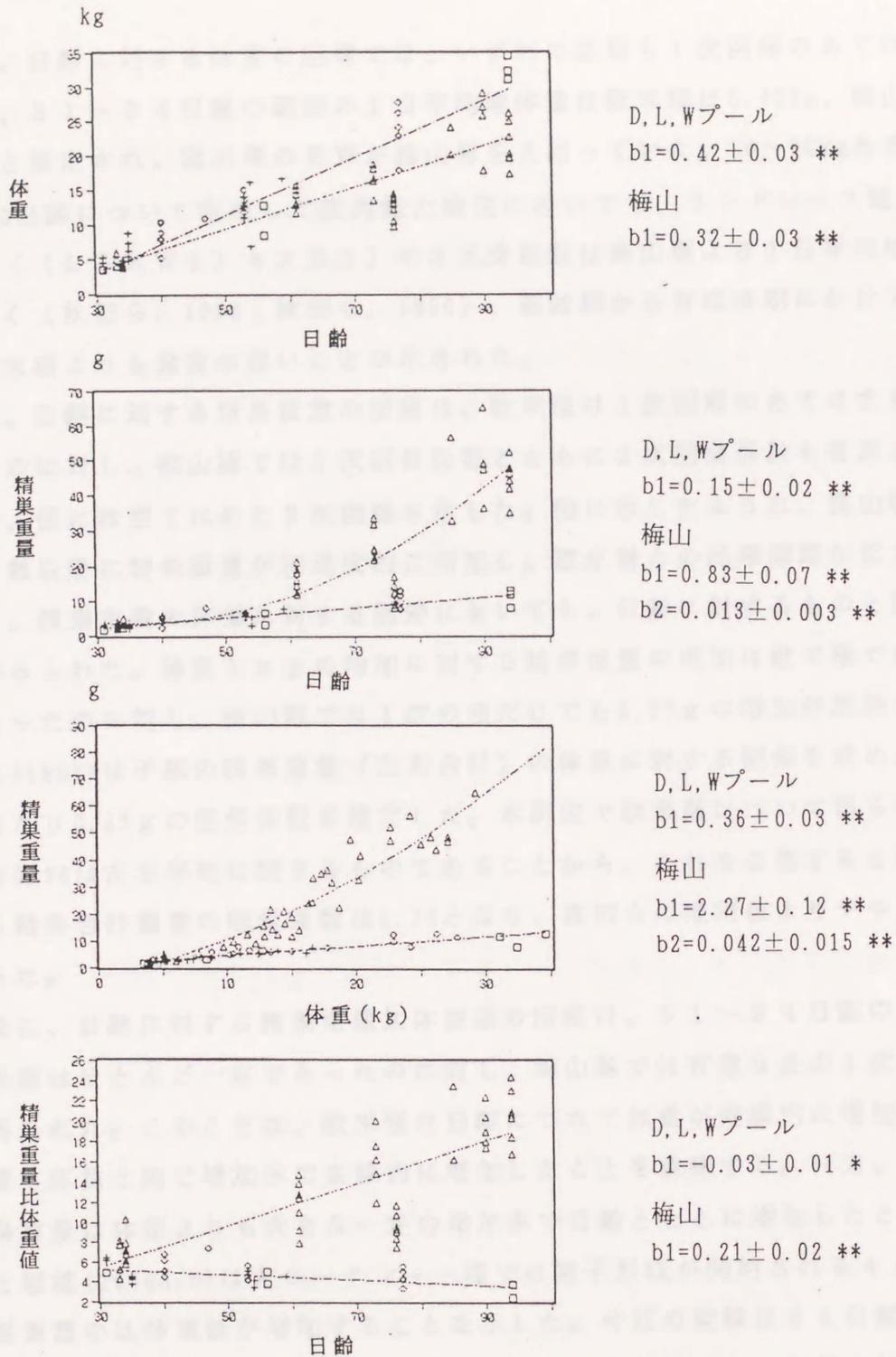
先の分析において、精巣サイズと精巣重量は同じ品種特性を示したため、ここでは精巣形質として精巣重量のみを取り上げた。

4つの日齢による群をまとめて、日齢に対する体重、日齢に対する精巣重量、体重に対する精巣重量、日齢に対する精巣重量比体重値の回帰分析を行った。いずれの回帰分析においても欧米種間では回帰係数に有意な差がみられなかったため、欧米種3品種についてはプールした回帰係数を図5-1に示した。

表5-3. 精巣摘出時測定形質の日齢による群別最小二乗平均値

(日齢区分)	品種	頭数	体重	測定形質			
				精巣重量	精巣サイズ	重量比 体重値	サイズ比 体重値
(31-40日齢)							
	ラットレース	9	6.1 b ¹⁾	2.8 b	5.6 b	47.2 b	93.3 b
	大ヨクシヤ-	6	8.4 a	4.6 a	10.0 a	54.4 b	117.7 ab
	梅山	11	4.5 c	3.2 b	6.2 b	70.0 a	135.7 a
(53-61日齢)							
	ラットレース	5	12.9	5.6 b	10.6 b	44.0 b	82.8 b
	大ヨクシヤ-	5	13.1	6.2 b	11.5 b	47.7 b	88.7 b
	梅山	7	13.9	16.2 a	28.8 a	117.2 a	208.6 a
(73-77日齢)							
	大ヨクシヤ-	6	23.6 a	10.5 b	20.9	44.4 b	88.8 b
	梅山	13	14.4 b	18.6 a	34.8	124.7 a	232.8 a
(85-94日齢)							
	デュロック	3	32.7 a	10.9 b	21.5 b	33.2 b	65.7 b
	梅山	14	23.3 b	46.5 a	94.1 a	201.2 a	406.0 a

1)異なる英文字のついている品種の平均値間に5%水準で有意差が有る。



□ : D , + : L , ◇ : W , △ : 梅山
 --- : D L W をプールした回帰 , - - - : 梅山豚の回帰

図5-1. 豚の精巣摘出時の日齢に対する体重の回帰と精巣摘出時の日齢あるいは体重に対する精巣重量およびその比体重値の分布と品種別1次回帰係数(b1)、2次回帰係数(b2)

* P < .05 ** P < .01

まず、日齢に対する体重の回帰では、いずれの品種も1次回帰のあてはまりがよく、31～94日齢の範囲の1日平均増体重は欧米種は0.42kg、梅山豚は0.32kgと推定され、欧米種の発育が梅山豚を上回っていた。30～90kgあるいは90～150日齢について実施した産肉能力検定においても、ランドレース種とLWD（ $(L♀ \times W♂) \div D♂$ ）の3元交雑豚は梅山豚より1日平均増体重が大きく（秋田ら，1988；秋田ら，1990）、若齢期から育成後期にかけて梅山豚は欧米種よりも発育が遅いことが示された。

次に、日齢に対する精巣重量の回帰は、欧米種は1次回帰のあてはまりがよかったのに対し、梅山豚では1次回帰係数とともに2次回帰係数も有意となったので、図には当てはめた2次曲線を示した。図に示したように、梅山豚では50日齢以降に精巣重量が加速度的に増加し、欧米種との品種間差が拡大した。

また、精巣重量の体重に対する回帰においても、日齢に対するものと同様の回帰がみられた。体重1kgの増加に対する精巣重量の増加は欧米種では0.36gであったのに対し、梅山豚では1次の項だけでも2.27gの増加が期待された。真田ら(1981)は子豚の精巣重量（左右合計）の体重に対する回帰を求め、体重1kgあたり0.93gの回帰係数を推定した。本研究で欧米種について得られた回帰係数0.36は左右平均に関するものであることから、これを2倍すると体重に対する精巣合計重量の回帰係数は0.72となり、真田らの推定値よりやや低い値であった。

最後に、日齢に対する精巣重量比体重値の回帰は、31～94日齢の範囲では欧米種はほとんど一定であったのに対し、梅山豚では有意な正の1次回帰係数が得られた。このことは、欧米種は日齢につれて体重が直線的に増加し、精巣重量も体重と同じ増加率で直線的に増加したことを意味する。一方、梅山豚の精巣重量は体重よりも大きな一定の増加率で日齢とともに増加したといえる。丹羽と瑞穂(1954a, b)は大ヨークシャー種では精子形成が開始される4ヶ月齢から精巣重量の比体重値が増加することを示した。今回の実験は94日齢以前になされたことから、欧米種は性腺の機能的な発達が始まる以前の状態にあったと考えられた。これに対し、梅山豚は2ヶ月齢で性成熟に達する個体もいる(Chen, 1984)ので、試験期間の早い時期から精巣の機能的な発育が行われていたものと推察された。

3) 雌の繁殖性の品種特性および精巢の品種特性との関連性

ランドレース種、大ヨークシャー種、デュロック種および梅山豚の産次の効果を除去した一腹産子数の品種別最小二乗平均値は表5-4のとおりであった。一腹当たりの分娩頭数、生産頭数、離乳頭数のいずれにおいても梅山豚が最も多く、デュロック種が最も少なかった。ランドレース種と大ヨークシャー種はその中間で、この2品種間には有意な差はみられなかった。

以上をまとめて、体重あるいは日齢で補正した精巢重量、および一腹当たりの分娩頭数、生産頭数、離乳頭数の品種効果の最小二乗推定値を標準偏差単位で図5-2に示した。体重あるいは日齢で補正した精巢重量における品種効果の大きさの順位と一腹産子数のそれには同じ傾向がみられた。すなわち、精巢に関する形質と雌の繁殖形質における品種の効果のいずれにおいてもデュロックが最も小さく、梅山豚が最も大きかった。以上のように、精巢サイズと雌の繁殖性の品種効果の順位に同じ傾向がみられたことから、これらの交雑種においては両形質間に遺伝的な関連性があるものと考えられた。

2. ランドレース種と梅山豚およびそれらの交雑種における精巢測定値について

試験に供した豚の精巢摘出日齢は、ランドレース種は53～59日齢、梅山豚は61～94日齢、LMは77～98日齢、MLは92日齢であり、品種により日齢が異なることから、データ解析には精巢サイズ、精巢重量の実測値ではなくそれぞれの比体重値を用いた。

精巢測定値における父および母の品種の効果の最小二乗推定値および品種または交雑種ごとの最小二乗平均値は表5-5に示した。この表では父方および母方の品種の効果としては梅山豚の効果を示したが、ランドレース種の効果は梅山豚の効果に負の符号をつけた値である。精巢サイズおよび精巢重量の比体重値では、父の品種効果と母の品種効果はほとんど同じ大きさであった。また、父品種と母品種との間に交互作用効果は観察されず、ランドレース種と梅山豚の交雑種はほぼ両親平均の値を示した結果、MLとLMの平均値の間には有意な差異がみられなかった。このことから、若齢期においては、交雑種の精巢サ

表5-4. 豚の一腹産子数の品種別最小二乗平均値

品 種	腹数	分娩	生産	離乳
ランドレース	31	12.7 b ¹⁾	11.0 b	9.2 b
大ヨークシャー	11	12.8 b	10.6 b	9.6 b
デュロック	8	9.6 c	7.7 c	5.8 c
梅山	11	15.4 a	13.6 a	12.0 a

1)異なる英文字のついている品種の平均値間に5%水準で有意差が有る。

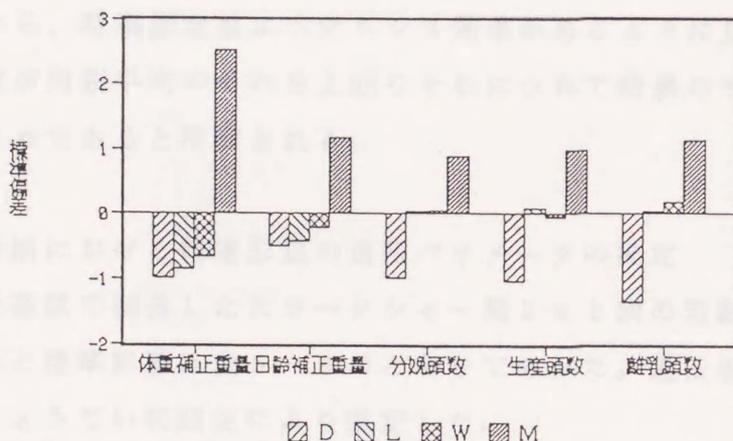


図5-2. 体重あるいは日齢について補正した豚の摘出精巣重量に関する品種効果の最小二乗平均値と、一腹産子数の品種効果の最小二乗平均値(標準偏差単位)

表5-5. ランドレース種、梅山豚とそれらの間の交雑種における精巣測定値に対する父および母の品種の効果の最小二乗推定値および品種または交雑種ごとの最小二乗平均値と標準誤差

要 因	頭数	精巣サイズ 比体重値	精巣重量 比体重値
父方および母方における梅山豚の品種効果:			
父方品種効果(梅山豚) ¹⁾		27.3 ± 9.1 **	53.8 ± 19.8 **
母方品種効果(梅山豚)		28.0 ± 9.1 **	54.4 ± 19.8 **
品種別平均値:			
ランドレース	5	44.0 ± 20.6	82.8 ± 45.0
梅山豚	34	154.6 ± 7.9	299.1 ± 17.3
M L	7	97.5 ± 23.0	198.5 ± 50.3
L M	4	96.2 ± 17.4	197.3 ± 38.0

1)ランドレース種の品種効果 = - (梅山豚の品種効果)

** P < .01

イズと精巣重量の比体重値にはヘテロシス効果はみられず、後代の能力は両親の品種が持つ相加的な遺伝子の効果によって決定されると考えられた。

Neelyら(1980)はデュロック種と大ヨークシャー種およびそれらの間の正逆交雑豚を用い、58～168日齢の間4週ごとの生体精巣の長径と短径についてヘテロシス効果を推定した。その結果、ほとんどの測定日齢において長径と短径にヘテロシス効果がみられたが、体重で補正すると有意なヘテロシス効果はみられなかった。本研究で取り上げた比体重値は体重補正とほぼ同じ効果を持つことから、精巣測定値にヘテロシス効果があるように見えても、それは交雑種の体重が両親平均のそれを上回りそれにつれて精巣のサイズや重量が大きくなったためであると推察される。

3. 若齢期における精巣形質の遺伝パラメータの推定

岩手県畜試で調査した大ヨークシャー種241頭の若齢期における精巣形質の遺伝率と標準誤差は表5-6のとおりであった。遺伝率は分散の父成分を用いた半きょうだい相関法により推定した。

体重に関する遺伝率は、生時を除き、0.69～0.91の高い推定値が得られた。ハロセンテスト時の生体精巣サイズの遺伝率推定値はやや低い値であったが、その他の精巣のサイズおよび重量のそれは0.70から0.80の高い値であった。これに対し、精巣サイズおよび重量の比体重値の遺伝率推定値はいずれも0.10以下の低い値で、中には負の値もみられた。

別に分散の父母成分から求めた遺伝率では、全般に推定値は高く、特に、体重および精巣形質の実測値の遺伝率は生時体重を除いて1.0を越える異常な値であった。分散の父成分から推定した遺伝率でも負の推定値がみられたり、また他の動物で推定されている値より一般に高い値が得られたことから、信頼しうる遺伝率の推定値を得るためにはさらにデータを蓄積していくことが必要である。

これまで、若齢期の豚の精巣サイズあるいは精巣重量の遺伝率に関する報告は少ない。Youngら(1986)は98日齢と体重36kg時に生体で精巣サイズを測定し、その遺伝率を0.12および0.11と推定した。また、154日齢と体重81kg時の生体精巣サイズの遺伝率を0.55および0.14と推定し、体重を固定する

表5-6. 大ヨークシャー種若齢期における精巢形質の遺伝率と標準誤差

形 質	遺 伝 率	標 準 誤 差
頭数	241	
生時体重	— 1)	—
5週齢時体重	.91	.32
ハロピ時体重	.83	.31
ハロピ時生体精巢サイズ	.31	.24
精巢摘出時体重	.69	.30
摘出時生体精巢サイズ	.73	.30
摘出精巢サイズ	.80	.31
精巢重量	.70	.30
ハロピ時精巢サイズ	.07	.19
比体重値		
精巢摘出時生体精巢サイズ	.03	.18
比体重値		
摘出精巢サイズ	—	—
比体重値		
精巢重量	.10	.20
比体重値		

1) 推定値が負の値となった。

表5-7. 精巢に関する形質の間の遺伝相関と表型相関

	ハロピ時生体 精巢サイズ	摘出時生体 精巢サイズ	摘出 精巢サイズ	精巢重量
実測値:				
ハロピ時生体 精巢サイズ		.72	.54	.56
摘出時生体 精巢サイズ	.63		.86	.82
摘出 精巢サイズ	.52	.75		.99
精巢重量	.56	.77	.96	
比体重値:				
ハロピ時生体 精巢サイズ		.63	.40	.40
摘出時生体 精巢サイズ	.55		.52	.39
摘出 精巢サイズ	.38	.47		.92
精巢重量	.45	.50	.88	

注) 対角線の右上は遺伝相関、左下は表型相関。

ことにより遺伝率が低下することを示した。本研究に供試した豚は、精巢摘出時で平均62日齢、平均体重21kgであり、Youngら(1986)の豚よりもさらに若齢の豚であった。このことは、妊娠、哺乳期を通じての母性効果が体重、ひいては精巢サイズになおかなり残っていることを示唆する。したがって、分散の父母成分から推定した遺伝率はこの母性効果によって異常に高い値を示したものと考えられる。

次に、精巢に関する形質の間の遺伝相関と表型相関の推定値を表5-7に示す。相関係数は実測値間と比体重値間について、それぞれ分散の父母成分から推定した。

精巢に関する形質の実測値の間では、遺伝相関は0.54~0.99、表型相関は0.52~0.96であり、共に高い相関係数が推定された。一方、精巢の形質の比体重値の間では、遺伝相関は0.39~0.92、表型相関は0.38~0.88であり、実測値間に比較してそれぞれの推定値はやや低い値であった。

生体精巢サイズについて、ハロセンテスト時の測定値と精巢摘出時の測定値との間の遺伝相関は、実測値では0.72、比体重値では0.63であった。精巢摘出はハロセンテストの約1週間後に行われたが、ハロセンテスト時と精巢摘出時では豚の状態はまったく異なっていた。つまり、ハロセンテスト時の豚は麻酔のかかった状態であり、陰嚢部は弛緩しているため精巢の固定が容易であるが、精巢摘出時には子豚の大腿部は強く緊張しており、陰嚢上から観察した精巢の形態はハロセンテスト時とは同じではなかった。そのため、生体精巢サイズについてのハロセンテスト時の測定値と精巢摘出時との遺伝相関は1よりかなり小さな値となった。

精巢摘出時の実測値については、生体精巢サイズと摘出精巢サイズとの間には、遺伝相関で0.86、表型相関で0.75の強い関連があり、また、生体精巢サイズと精巢重量との間にも、遺伝相関で0.82、表型相関で0.77のやはり強い関係がみられた。このことから、生体で測定した豚の精巢サイズは精巢重量の指標形質として利用できると考えられた。

これに対して、比体重値については、精巢摘出時の生体精巢サイズと精巢重量との遺伝相関は0.39、表型相関は0.50であり、実測値間に比較して低い値が推定された。比体重値をとることは体重に関して補正することとほぼ同じ意味

があるので、この比体重値における相関係数の低下は、実測値間の相関の一部が体重の大小に依拠していることを表すものと考えられた。

4. 子豚の若齢期の精巣に関する形質と母豚の繁殖形質との関連性について
岩手県畜試で調査した大ヨークシャー種の雄子豚241頭とその母豚94頭および鹿児島県畜試のバークシャー種の雄子豚45頭とその母豚39頭の能力の平均と標準偏差は表5-8のとおりであった。

生時体重はバークシャー種の方が大きい傾向がみられたが、これはバークシャー種の分娩頭数が大ヨークシャー種の分娩頭数より少ないためであると考えられた。大ヨークシャー種の分娩頭数は集団平均で9.9頭（豚の地域環境別選抜第2次試験、第8回報告書）であり、バークシャー種のそれよりも約1頭多かった。離乳日齢は大ヨークシャーでは5週齢、バークシャー種では4週齢であったことから、離乳時体重を直接比較することはできなかった。

また、精巣摘出日齢は大ヨークシャー種では45～87日の間であったが、バークシャー種では74～90日の範囲であり、バークシャー種の方が約18日遅かったので、精巣摘出時体重、精巣重量の値を直接比較することはできない。精巣重量の比体重値においてはバークシャー種は大ヨークシャー種よりも大きい傾向がみられた。なお、摘出精巣サイズについては、その測定方法において岩手県と鹿児島県で若干の違いがあり、鹿児島県の測定方法の方が岩手県の測定方法よりも小さい値を与えることがわかった。

雌の繁殖成績としては一腹産子数を調べたが、大ヨークシャー種では生産頭数と離乳頭数だけを調査し分娩頭数は調べなかった。いずれの品種も初産豚の成績であり、一腹当たりの生産頭数、離乳頭数とも大ヨークシャー種の方がバークシャー種より多い傾向にあった。

次に、大ヨークシャー種およびバークシャー種について母豚の一腹産子数とその雄子の諸形質の平均との表型相関係数を表5-9に示した。一腹産子数と生時体重との相関は低かったが、一腹産子数と離乳時体重との間には有意な負の相関がみられた。このことは、一腹当たりの分娩頭数あるいは生産頭数の生時体重に対する影響は小さいが、一腹当たりの育成頭数や離乳頭数の離乳時体重に対する影響は大きいことを意味する。なお、表には示していないが、大ヨ

表5-8. 岩手県の大ヨークシャー種と鹿児島県のパークシャー種の供試豚およびその母豚の能力の平均と標準偏差

形質	平均 ± 標準偏差	
	大ヨークシャー種	パークシャー種
(供試豚形質)		
頭数	241	45
生時体重	1.2 ± 0.2	1.4 ± 0.2
離乳時体重 ¹⁾	8.8 ± 1.9	6.3 ± 1.0
生体精巣サイズ ²⁾	55.9 ± 19.5	- ³⁾
摘出精巣サイズ	21.3 ± 8.2	24.0 ± 6.7
摘出精巣重量	11.9 ± 4.5	17.0 ± 4.8
生体サイズ比体重値	264.5 ± 62.0	-
摘出サイズ比体重値	98.8 ± 20.2	86.0 ± 18.1
精巣重量比体重値	55.2 ± 10.9	60.6 ± 12.3
(母豚繁殖形質)		
頭数	94	39
分娩頭数	-	8.7 ± 2.0
生産頭数	9.4 ± 2.7	8.3 ± 1.8
離乳頭数	8.6 ± 2.7	8.0 ± 1.8

1) 離乳は大ヨークシャー種では5週齢、パークシャー種では4週齢に行った。

2) 精巣に関する形質は精巣摘出時の測定値。

3) -は欠測を示す。

表5-9. 母豚の一腹産子数とその雄子の諸形質の平均値との相関係数

雄子豚の形質	母の一腹産子数		
	分娩頭数	生産頭数	離乳頭数
(岩手県大ヨークシャー種: 94腹)			
生時体重	-	.05	.06
離乳時体重	-	-.28 **	-.35 **
生体精巣サイズ比体重値 ¹⁾	-	.08	.14
摘出精巣サイズ比体重値	-	-.00	.07
摘出精巣重量比体重値	-	.09	.17
(鹿児島県パークシャー種: 39腹)			
生時体重	.07	-.00	-.03
離乳時体重	-.35 *	-.33 *	-.33 *
摘出精巣サイズ比体重値	.21	.16	.24
摘出精巣重量比体重値	.17	.12	.17

1) 精巣に関する形質は精巣摘出時の測定値。

* P < .05 ** P < .01

ークシャー種の一腹離乳頭数と精巣摘出時体重との相関係数は-0.28であり、一腹離乳頭数の影響は離乳後の産子の体重にもしばらく残っていると考えられた。

そこで、雄子豚の精巣に関する形質とその母豚の繁殖能力の関連性を調べるに当たり、雄子豚の精巣に関する形質については比体重値を用いることとした。大ヨークシャー種における雄子豚の精巣に関する形質の比体重値とその母の一腹産子数の相関係数は0.0~0.17の範囲にあったが統計的に有意ではなかった。パークシャー種におけるこの相関係数は0.12~0.24と、大ヨークシャー種よりもやや高い、正の関係を示したが、これも統計的には有意とはならなかった。一般に、100日齢を越える雄の精巣サイズと雌の一腹産子数の間にはおおむね正の相関があることが報告されている(Schinchelら, 1983; ToelleとRobison, 1985b; Youngら, 1986)。本研究においても、若齢期の雄について有意ではないが、同様の傾向がみられた。

第6章 豚における精巣サイズを考慮した繁殖性改良の育種計画の検討

第1節 緒言

養豚の長い歴史の中で、一腹産子数には常に改良が加えられてきたと考えられるが、閉鎖群における選抜実験の報告は多くない。Vangen(1981)あるいはBoletら(1989)は、それぞれ初産と2産の記録を用いて、6世代あるいは11世代の選抜を行ったが、いずれも明確な選抜反応を得るにはいたらなかった。Rutledge(1980a, b)は腹内の育成頭数を揃えた群で、初産の産子数について2世代の選抜を行ったが、明らかな結果を得る前に実験は中止された。このように、産子数に対する選抜だけでは選抜効果は上がらなかった。

一方、排卵数の多い方向へ9世代にわたり選抜を行ったところ、対照群と比較して排卵数は3.7個増加したが、一腹産子数には有意な相関反応はみられなかった(Cunninghamら, 1979)。ところが、Johnsonら(1985)はその第10世代豚を基礎豚として、一腹産子数の大方向へ6世代の選抜を行い、同じ基礎豚由来の対照群と比較して世代当たり0.16頭の選抜反応を得た。また、Nealら(1989)は排卵数と胚生存率との指数選抜(Johnsonら, 1984)により、一腹産子数で世代当たり 0.19 ± 0.14 頭という、有意ではなかったが、これまでの報告の中では最も大きな反応を得た。

さらに最近では、BennettとLeymaster(1990a, b)は排卵数と子宮容量により一腹産子数が決定されるというモデルをもとに、排卵数と子宮容量に対する選抜により一腹産子数の改良が効率よく行われることを示した。このような一腹産子数の構成要素の中で、排卵数だけに着目したとき、特別な施設や技術者を必要としないで、間接的に遺伝的な改良を行える方法がある。それは雄の精巣サイズに対する選抜である。

Land(1973)はマウスと綿羊において排卵数と精巣重量および精巣サイズの間に関連性のあることを示し、雄の精巣形質に対する選抜により雌の排卵数の改良が可能であることを示唆した。実際、マウスでは雄の精巣重量に対する選抜により雌の排卵数を改良することが可能であった(Islamら, 1976;

Wirth-DzieciolskaとMaytyniuk, 1986)。ゴールデンハムスターにおいては生体精巣サイズに対する選抜により排卵数に相関反応が生じた(第3章参照)。豚においても精巣重量と排卵数の間には遺伝的な関連性があり(Schinckelら, 1983)、精巣重量と生体精巣サイズの間には高い遺伝相関がある(第4章)ことから、生体精巣サイズに対する選抜により排卵数を増加させることが可能であると考えられる。

本章においては、BennettとLeymaster(1989)のモデルをベースに、精巣サイズ、排卵数、子宮容量によって一腹産子数が発現されるモデルを構築する。ついで、一腹産子数に対する選抜に雄の精巣サイズの情報を加味した場合の効率について検討する。

第2節 モデルの構築

1. 一腹産子数の構成要素および精巣サイズの遺伝パラメータ

選抜モデルの構築に先立ち、一腹産子数とその構成要素である排卵数、胚生存率および精巣の重量とサイズの遺伝率、並びにそれらの間の遺伝相関を文献値より推定した。

一腹産子数と呼んでいる形質の中には、妊娠中の胎児数、分娩頭数および生産頭数が含まれる。経済的には生産頭数が最も重要であるが、潜在的な能力としては胎児数が取り上げられる。しかし、胎児数の調査は技術的に困難なため、生産頭数に死産頭数と黒子の頭数を加えた分娩頭数により胎児数を推定することが多い。標準誤差をつけて報告されている遺伝率について、Harleyら(1988)の方法に準じて、標準誤差の逆数で重み付けをした荷重平均値を求めた。その結果、一腹当たりの胎児数、分娩頭数および生産頭数の遺伝率はそれぞれ0.18、0.11および0.09と推定された。

排卵数は排卵後の黄体の数を当てるが、その遺伝率の荷重平均値は0.34であった。胚の生存率に関する報告は少なく、その平均は0.16と低かった。

生体精巣サイズの遺伝率の荷重平均値は0.25であったが、測定日齢が進むにつれて遺伝率が高まる傾向がうかがわれた。また、精巣重量のそれは0.31であり、生体精巣サイズの遺伝率よりやや高かった。いずれの形質についても、標準誤差がつけられていない報告の遺伝率を加えると、その平均値はより高い値となる。

排卵数と一腹産子数との遺伝相関はばらつきが非常に大きかったが、実現遺伝相関はおよそ0.1であり、表型相関は0.2の低い正の値であった。排卵数と胚の生存率との遺伝相関はおよそ-0.5であり、表型相関は-0.3とやや低い負の値であった。胚の生存率と一腹産子数との遺伝相関の報告は少なかったが、表型相関では0.75と強い正の関係がみられた。

精巣重量と排卵数との遺伝相関はSchinkelら(1983)が0.52と報告した。このとき表型相関は0.17であった。生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関の報告はないが、一腹産子数との間には正の遺伝相関が報告されている。第5章で明ら

かにしたように、生体精巣サイズと精巣重量との間には高い遺伝相関があることから、生体精巣サイズと排卵数との間にも同程度の遺伝相関があるものと推測された。

2. 精巣サイズ、排卵数と子宮容量に基づく一腹産子数の発現モデル

BennettとLeymaster(1989)は排卵数と子宮容量により一腹産子数が発現するモデルを提案した。それによると、一腹産子数の構成要素としては、排卵数、潜在生存胚率と子宮容量がある。潜在生存胚率とは、排卵された卵が正常な胚として子宮に供給される割合である。すなわち、排卵された卵に潜在胚生存率を乗じた個数が子宮に供給される胚の数であり、この個数を潜在生存胚数と呼ぶ。しかし、子宮内に最後までとどまり、子豚として分娩される頭数は子宮容量により制限される。つまり、潜在生存胚数と子宮容量のいずれか小さい方によって、一腹産子数が決まると考える。

子宮容量の遺伝率および排卵数との関連性については、これまで実験的な報告はなされていない。BennettとLeymaster(1989)はいくつかのパラメータの組み合わせに基づくシミュレーションを行い、モデルの妥当性を検討した。その結果、排卵数の遺伝率を0.25、子宮容量の遺伝率を0.20、排卵数と子宮容量の遺伝相関を0.0とした場合、シミュレーション実験のデータから表6-1のパラメータが得られた。表6-1のパラメータはさきにレビューしたこれまでの豚の遺伝パラメータの推定値とよく一致しており、このモデルおよびパラメータは妥当なものと考えられた。

BennettとLeymaster(1990a, b)はこのモデルをもとに、一腹産子数とその構成要素について選抜方法の比較を行った。その結果、一腹産子数の改良のためには、一腹産子数に対する直接選抜よりも、排卵数と子宮容量に対する指数選抜の方が高い効率をもたらすことを示した。

本研究においては、雌の排卵数と雄の精巣重量の間に遺伝的な関連性があったので、BennettとLeymasterのモデルに雄の精巣サイズの要素を加えたモデルを考えた。精巣サイズ、排卵数、子宮容量による一腹産子数発現のモデルは図6-1のとおりである。このモデルに含まれる形質の中で測定可能な形質は、雄では精巣サイズ、雌では一腹産子数だけである。

表6-1. 排卵数と子宮容量による一腹産子数決定モデルの遺伝パラメータ
(BennettとLtymaster, 1989;1990)

形質	平均	標準偏差	遺伝率	遺伝相関と表型相関 ¹⁾			
				一腹産子数	排卵数	子宮容量	胚生存率
一腹産子数	9.3	2.6	.14	-	.63	.75	.50
排卵数	12.3	3.1	.25	.47	-	.00	-.54
子宮容量	12.0	4.2	.20	.61	.00	-	.91
胚生存率	.74	.18	.11	.74	-.22	.67	-

1)対角要素の右上は遺伝相関、左下は表型相関。

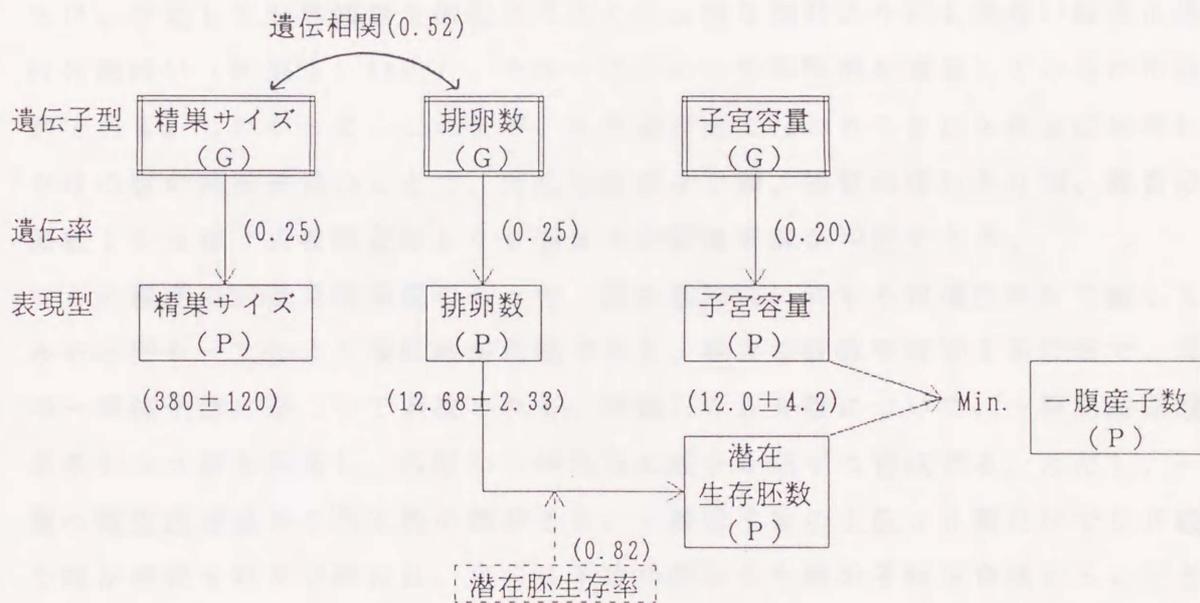


図6-1. 排卵数、子宮容量、胚生存率に基づく一腹産子数のモデル
Gは遺伝子型、Pは表現型を示す。()内は表現型の平均±標準偏差を表す。Min. はいずれか小さい方を選択することを意味する。

排卵数と子宮容量および潜在胚生存率に関するパラメータはBennettとLeymaster(1989)の値を用い、精巣サイズの遺伝率は文献値の標準誤差の逆数による荷重平均値を用いた。精巣サイズと排卵数との遺伝相関は精巣重量と排卵数との遺伝相関を代用して0.52とした。精巣サイズの平均値と標準偏差はToelleら(1984)の報告から引用した。精巣サイズと子宮容量との間には、排卵数と子宮容量との間と同じく、遺伝的な関連性はないものとみなした。また、各形質間に環境相関はないものとみなした。

3. 一腹産子数改良のための育種システムの構築

豚の系統造成においては、1群当たりの繁殖豚は雄10頭、雌50頭が一般的である(西田、1983)が、近年は雄8頭、雌32頭規模の選抜試験も行われている(古川、1988a; 花田と佐藤、1989)。ところで、実際の飼養管理においては、予定した分娩頭数を確保するために必要な頭数より約2割多い雌豚に種付けを行い(阿部ら、1981)、それらのための分娩豚房を確保しているのが通例である。したがって、これまで、各都道府県で行われてきた系統造成事業における豚の飼養規模のもとで、分娩母豚数60頭、雄育成頭数50頭、雌育成頭数150頭、去勢調査豚100頭までの飼養管理が可能である。

この程度の飼養管理規模のもとで、豚の繁殖性に対する育種計画を立案してみると図6-2のような計画が可能である。雌は育成豚を選定する段階で、母の一腹産子数に基づいて選抜される。分娩した60腹について、一腹生産頭数が多い30腹を選抜し、各腹から無作為に雌を3頭ずつ育成する。ただし、一腹の雌生産頭数が3頭未満の腹があり、一腹産子数の上位30腹だけで90頭の雌が確保されない場合は、さらに下位の腹からも雌の子豚を育成することとする。この雌90頭は選抜された雄10頭と交配させ、そのうち60頭は分娩させるが、その他の雌は妊娠の有無にかかわらず計画から除外する。上位30腹から2頭ずつを残して60頭とするが、2頭が確保できない腹があれば他の腹から補充する。

一方、雄は次の3つの選抜方法を検討した。選抜法Iでは、母の一腹生産頭数に基づいて、上位10腹から腹内で無作為に雄を1頭ずつ選抜する。選抜法IIでは、同じく母の一腹産子数の上位10腹から、それぞれ無作為に3頭ずつ

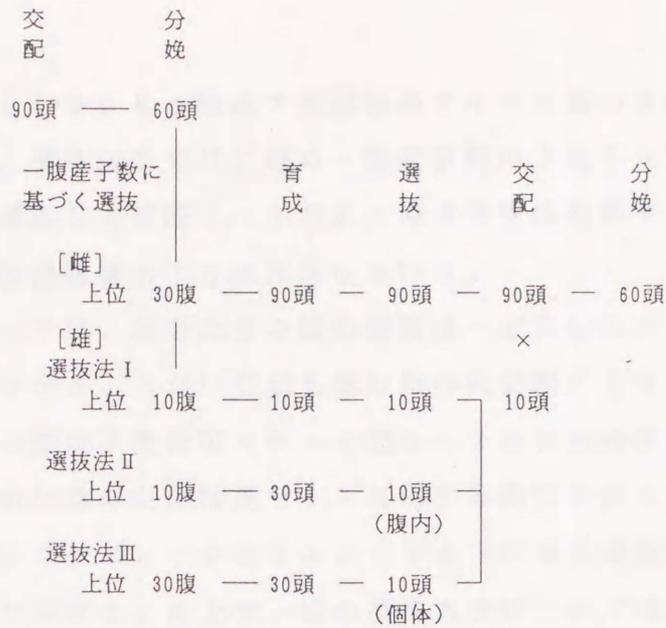


図6-2. 豚の繁殖性改良のための育種計画

表6-2. 生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量に基づく一腹産子数決定モデルの基礎集団から推定した生体精巣サイズと一腹産子数の遺伝的パラメータ

ケース	母集団の設定値		シミュレーションデータからの推定値			
	遺伝率	遺伝相関	遺伝率		精巣サイズと一腹産子数	
	精巣サイズ	精巣サイズと排卵数	精巣サイズ	一腹産子数	遺伝相関	表型相関
1	.20	.26	.21	.14	.11	.03
2	.20	.52	.21	.14	.29	.08
3	.30	.26	.33	.14	.12	.04
4	.30	.52	.33	.14	.30	.08

表6-3. 一腹産子数改良のための一腹産子数と精巣サイズを含む選抜指数式

ケース	選抜指数式の重み付け係数 ¹⁾		
	一腹産子数	精巣サイズ	補正項
1	3.71	.0222	7.34
2	3.12	.0474	3.21
3	3.64	.0268	6.26
4	2.87	.0539	3.07

1) 指数値の平均が50、標準偏差が10になるように変換した値。

選定して育成し、90kg時点で生体精巣サイズに基づき腹内において1頭ずつを選抜する。選抜法Ⅲでは、母の一腹産子数の上位30腹から腹内で無作為に1頭ずつを選定して育成し、90kg時点で生体精巣サイズと母の一腹産子数に基づく選抜指数値により個体選抜を行う。

交配にあたっては、雄当たりの雌の頭数は一定としたが、組み合わせは全きょうだい交配や半きょうだい交配も含む無作為交配とした。

図6-1の一腹産子数発現モデルと図6-2の育種計画に基づき、一腹産子数の改良のために雄の生体精巣サイズに対する選抜を行うことの有効性の検討を目的として、コンピュータシミュレーションによる選抜実験を行った。雌の選抜方法は同じ方法とした上で、雄の選抜方法については選抜法Ⅰを対照群として、生体精巣サイズに対する選抜を加えた選抜法Ⅱと選抜法Ⅲにおける一腹産子数の改良の効率を比較した。

また、生体精巣サイズのパラメータの違いによる選抜方法の有効性の差について検討した。すなわち、先に示した図6-1のモデルにおいては、生体精巣サイズの遺伝率を0.25とし、生体精巣サイズと排卵数の遺伝相関を0.52とした。そこで、パラメータの組み合わせについての検討においては、生体精巣サイズの遺伝率としては0.25を中心として、それよりやや低い0.20と、やや高い0.30を取り上げた。一方、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関は0.52と高く推定されたので、その1/2の0.26についても検討した。これらを組み合わせて次の4つの場合についてシミュレーション実験を行った。

ケース1	$h^2 = 0.20$	$r_G = 0.26$
ケース2	$h^2 = 0.20$	$r_G = 0.52$
ケース3	$h^2 = 0.30$	$r_G = 0.26$
ケース4	$h^2 = 0.30$	$r_G = 0.52$

ケース1からケース4の遺伝パラメータの各組み合わせについて、選抜法Ⅰから選抜法Ⅲの選抜実験を9世代ずつ10反復行った。各ケースごとに、排卵数、子宮容量、一腹産子数、生体精巣サイズおよび近交係数の世代数に対する回帰分析を行い、選抜法による回帰係数の違いについて検討した。ここで、回帰分析と回帰係数の差の検定にはLSMLMW (Harvey, 1988)を用いた。

4. 選抜指数式の作成

育種計画の選抜法Ⅲでは母の一腹産子数と雄の生体精巣サイズに対する指数値に基づいて選抜した。まず、ケース1からケース4のパラメータを持つ基礎集団の産子のデータを10反復ずつ3回発生させ、全きょうだい相関法により遺伝率および遺伝相関、表型相関を推定した。これらをプールした推定値は表6-2のとおりであった。

生体精巣サイズの遺伝率の推定値は、母集団のパラメータとよく一致した。無選抜集団においては、一腹産子数の遺伝率は排卵数と子宮容量のパラメータにより決定されるため、生体精巣サイズの遺伝率および生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関にかかわらず、0.14で一定であった。生体精巣サイズと一腹産子数との相関係数は生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関により決定された。生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関が0.26の場合は、一腹産子数との遺伝相関は0.12であり、表型相関は0.04であった。生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関が0.52の場合は、一腹産子数との遺伝相関は0.30であり、表型相関は0.08であった。

これらのパラメータをもとにケース1からケース4について選抜指数式を求めた。計算に用いたパラメータと求めた選抜指数式は表6-3に示した。改良形質は一腹産子数だけであり、この選抜指数式を当てはめる対象は育成雄である。ここに示した重み付け係数は選抜指数値の平均が50、標準偏差が10になるように変換した値である。なお、選抜指数式の計算には古川と小畑(1988)のプログラムを用いた。

5. シミュレーションプログラムの作成

シミュレーション実験における個体ごとの精巣サイズ、排卵数、子宮容量の育種価と表現型値はDe Roo(1987)の方法に準じて発生させた。

まず、基礎集団の個体の育種価はモデル(6-1)により作出した。

$$G_o = \sigma_g g \quad (6-1)$$

G_o : 基礎集団の個体の育種価

σ_G : 遺伝分散の平方根

g : 正規乱数

第1世代以降の、交配により生産された個体の育種価はモデル(6-2)により作出した。

$$G_I = \frac{1}{2} (G_S + G_D) + \sqrt{\frac{1}{2} CF} \sigma_G g \quad (6-2)$$

G_I : 後代の個体の育種価

G_S : 父の育種価

G_D : 母の育種価

CF : 両親の近交による遺伝分散の減少割合

σ_G : 遺伝分散の平方根

g : 正規乱数

ここで、 CF は次式から求めた。ただし、父と母の近交係数はcoancestryをもとに計算した(古川、1990a)。

$$CF = 1 - \frac{1}{2} (F_S + F_D) \quad (6-3)$$

F_S : 父の近交係数

F_D : 母の近交係数

個体の表現型値はモデル(6-4)を用いて作出した。

$$P_I = P_0 + G_I + \sigma_E e \quad (6-4)$$

P_I : 個体の表現型値

P_0 : 基礎集団の平均値

G_I : 個体の育種価

σ_E : 環境分散の平方根

e : 正規乱数

精巣サイズと排卵数には遺伝相関があることから、それぞれの育種価を作出

するためには相関のある正規乱数を用いた。母相関係数 ρ を持つ正規乱数 g_1 と g_2 は、独立な正規乱数 r_1 と r_2 を用いて次のように発生させた (古川、1988b)。

$$\begin{aligned} g_1 &= r_1 \\ g_2 &= r_1 \times \rho + r_2 \sqrt{1 - \rho^2} \end{aligned} \quad (6-5)$$

なお、正規乱数はボックス・ミュラー法を用い (古川、1987)、一様乱数はコンピュータシステムが発生する乱数を用いた。排卵数から潜在生存胚数を作成するためには二項乱数を用いた。また、一腹産子の雄と雌への分割も二項乱数を用いて行った。

シミュレーションプログラムは Quick BASIC (マイクロソフト株式会社、1989) を用いて作成した (古川、1990b)。

第3節 結果および考察

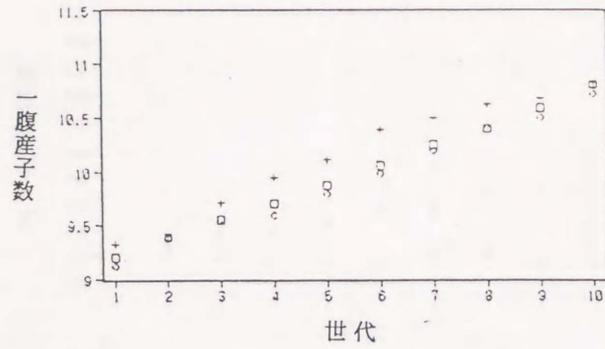
1. 一腹産子数と生体精巣サイズの世代推移

本研究におけるシミュレーション実験においては、遺伝的パラメータ4ケースと選抜法3種類の計12組み合わせについて、それぞれ10回ずつの反復実験を行った。つまり、合計120通りの基礎集団を作出した。ここで、それぞれの基礎集団を作出するにあたっては独立の乱数列を用いた。そのため、12組み合わせの基礎集団の平均はそれぞれ異なる値となった。

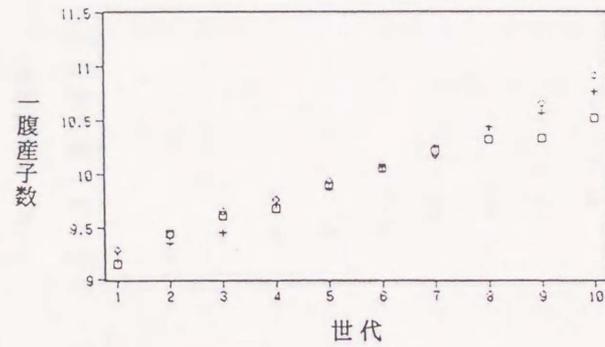
一腹産子数の、ケース1からケース4における各選抜法ごとの世代平均の推移は図6-3のとおりであった。生体精巣サイズの遺伝率0.20、排卵数との遺伝相関0.26のケース1における第10世代と第1世代の差から評価した改良量は、選抜法I~IIIについて、1.51~1.61頭の範囲にあり、選抜法による大きな違いはなかった。生体精巣サイズの遺伝率0.20、遺伝相関0.52のケース2では、選抜法I、IIおよびIIIの改良量はそれぞれ1.23、1.58および1.63頭であり、選抜法Iが小さい傾向がみられた。生体精巣サイズの遺伝率0.30、遺伝相関0.26のケース3では、各選抜法の改良量は1.37~1.46頭の範囲にあり、選抜法による差は小さかった。生体精巣サイズの遺伝率0.30、遺伝相関0.52のケース4では、選抜法I、IIおよびIIIの改良量はそれぞれ1.55、1.85および2.03頭であり、ケース2と同様に選抜法Iの改良量が小さい傾向がみられた。

一方、生体精巣サイズの世代平均の推移は図6-4の通りであった。ケース1とケース3、またケース2とケース4はそれぞれ似通った世代推移を示した。選抜法Iの改良量は、ケース1と3においてそれぞれ-1および27cm³と小さく、選抜法IIとIIIの場合、ケース1では63および49cm³、ケース3では90および80cm³となり、それぞれ同程度の改良量を示した。ケース2と4においては、選抜法IIIの改良量が112および168cm³と最も大きく、続いて選抜法IIの場合が74および114cm³と大きく、選抜法Iの改良量は41および70cm³と最も小さかった。全体として、ケース1とケース3ではケース3の方が改良量が大きく、ケース2とケース4ではケース4の方が大きな改良量を示した。つまり、生体精巣サイズの遺伝率の大きさにより生体精巣サイズの改良量の大きさが変わり、生体精巣

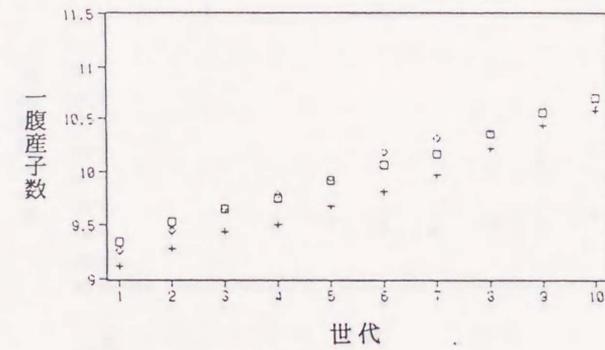
ケース 1
 $h^2=0.20$
 $r_G=0.26$



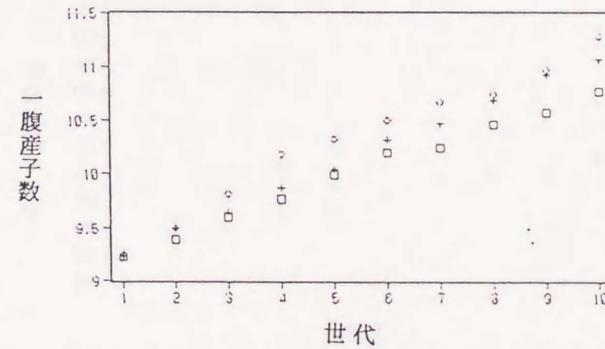
ケース 2
 $h^2=0.20$
 $r_G=0.52$



ケース 3
 $h^2=0.30$
 $r_G=0.26$



ケース 4
 $h^2=0.30$
 $r_G=0.52$

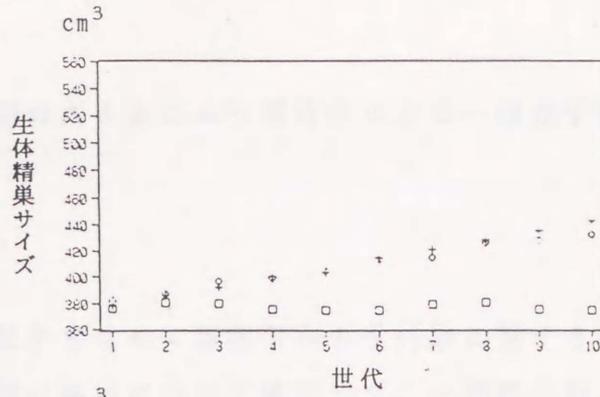


□ : 選抜法 I , + : 選抜法 II , ◇ : 選抜法 III

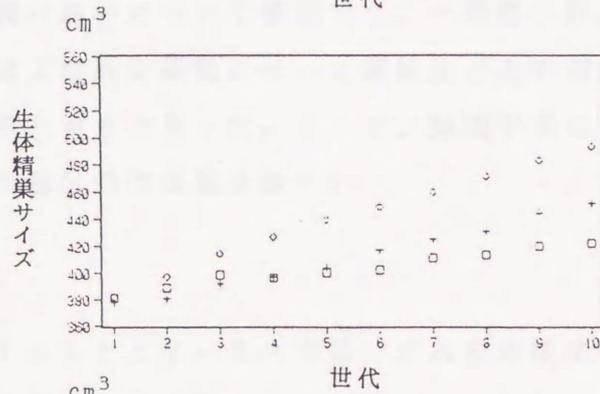
図6-3. 生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量による一腹産子数決定モデルにおける選抜法ごとの一腹産子数の世代推移

(h^2 ...生体精巣サイズの遺伝率、
 r_G ...生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関)

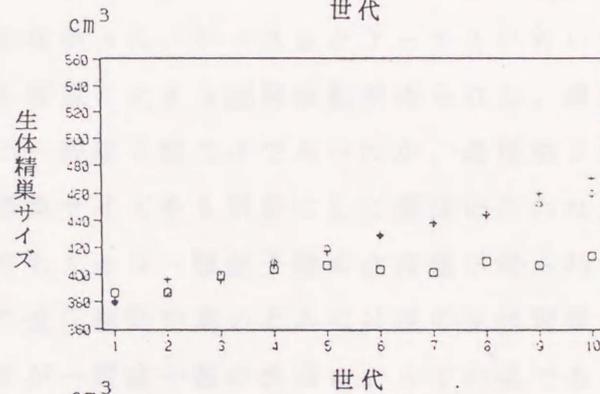
ケース 1
 $h^2=0.20$
 $r_G=0.26$



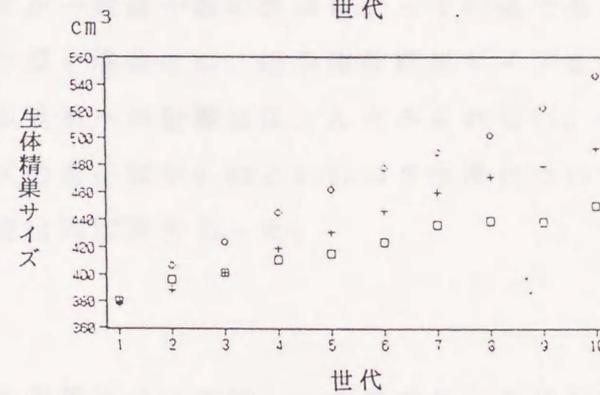
ケース 2
 $h^2=0.20$
 $r_G=0.52$



ケース 3
 $h^2=0.30$
 $r_G=0.26$



ケース 4
 $h^2=0.30$
 $r_G=0.52$



□ : 選抜法 I , + : 選抜法 II , ◇ : 選抜法 III

図 6-4 . 生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量による一腹産子数決定モデルにおける選抜法ごとの生体精巣サイズの世代推移
 (h^2 ...生体精巣サイズの遺伝率、
 r_G ...生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関)

サイズと排卵数との遺伝相関の大きさにより選抜法による一腹産子数の改良量の違いが現れた。

2. 遺伝的改良量の比較

次に、遺伝的改良量を比較するために集団平均の世代数に対する回帰分析を行い、選抜法による回帰係数の違いについて検定した。一腹産子数、生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量および近交係数について選抜法ごとの回帰係数とその差の検定結果は表6-4のとおりであった。ここで、集団平均の世代数に対する回帰係数は世代当たりの遺伝的改良量を表す。

1) 一腹産子数

一腹産子数については、ケース1とケース3ではいずれの選抜法を用いても、回帰係数に有意な差はみられなかった。ケース2とケース4においては、選抜法ⅡとⅢでは選抜法Ⅰよりも有意に大きな回帰係数が得られた。選抜法Ⅰにおいて選抜に用いた情報は母の一腹産子数だけであったが、選抜法ⅡとⅢでは母の情報に加えて、雄の生体精巣サイズをも対象にして選抜が行われた。選抜法ⅡとⅢにおいて選抜法Ⅰよりも大きな一腹産子数の改良量が得られたことは、生体精巣サイズと排卵数間の遺伝相関が高いときには雄の生体精巣サイズの情報をも加味して選抜することが一腹産子数の改良にとって有益であることを意味する。しかし、遺伝相関が低い場合には、雄の生体精巣サイズを考慮して選抜しても、一腹産子数の改良効果への影響はほとんどみられない。一方、遺伝率については生体精巣サイズの遺伝率が0.20と0.30の2水準について検討したが、選抜法による改良量の差は同程度であった。

2) 生体精巣サイズ

生体精巣サイズの遺伝的改良量については、いずれのケースにおいても選抜法による有意な差がみられた。ケース1においては、選抜法Ⅰではマイナスの回帰係数であり、有意な遺伝的改良量は得られなかったが、選抜法ⅡとⅢは同程度の有意な改良量が得られた。ケース3においては、選抜法Ⅰも有意な回帰係数を示したが、その値は選抜法ⅡとⅢよりも有意に小さかった。選抜法Ⅱと

表6-4. 選抜法ごとの一腹産子数、生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量
および近交係数の世代数に対する回帰係数の比較

遺伝パラメータ の組み合わせ	形質	選 抜 法			差の 検定
		I	II	III	
ケース1	一腹産子数	.18	.18	.17	
	生体精巣サイズ	-.2	7.0	5.6	**
	排卵数	.19	.20	.18	
	子宮容量	.23	.21	.22	
	近交係数	1.5	1.4	1.5	
ケース2	一腹産子数	.14	.18	.17	**
	生体精巣サイズ	4.3	8.5	12.2	**
	排卵数	.15	.21	.22	**
	子宮容量	.20	.19	.16	
	近交係数	1.5	1.5	1.5	
ケース3	一腹産子数	.15	.16	.16	
	生体精巣サイズ	2.6	9.7	9.1	**
	排卵数	.17	.19	.17	
	子宮容量	.16	.16	.18	
	近交係数	1.6	1.5	1.5	
ケース4	一腹産子数	.17	.21	.21	**
	生体精巣サイズ	7.3	13.0	17.4	**
	排卵数	.18	.24	.28	**
	子宮容量	.23	.23	.18	*
	近交係数	1.5	1.5	1.5	

* $P < .05$ ** $P < .01$

Ⅲにおける遺伝的改良量はほぼ同じ大きさであった。ケース2と4においては、選抜法により生体精巣サイズの遺伝的改良量に明らかな差がみられた。すなわち、この両ケースにおける改良量では選抜法Ⅲが最も大きく、選抜法Ⅰが最も小さく、選抜法Ⅱはその中間であった。

選抜法Ⅰは一腹産子数だけが選抜対象形質であったことから、この選抜法における生体精巣サイズの遺伝的改良量は排卵数を通した相関反応によって生じたものである。ケース1では、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関が小さく、生体精巣サイズの遺伝率も低かったため、生体精巣サイズにおける有意な相関反応はみられなかった。遺伝率あるいは遺伝相関がケース1よりも大きいケース2～4においても選抜法Ⅰによる生体精巣サイズでの相関反応は小さかった。

選抜法ⅡとⅢは雄の生体精巣サイズに関する情報も加味して選抜が行われたため、いずれのパラメータの組み合わせにおいても、選抜法Ⅰよりも大きな生体精巣サイズの遺伝的改良量が得られた。選抜法ⅡとⅢの間では、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関が低い場合には、生体精巣サイズの遺伝的改良量に大きな差はみられなかったが、遺伝相関が大きくなると選抜法Ⅲの方が大きな反応を示した。

3) 排卵数

排卵数の遺伝的改良量はケース1と3では一腹産子数とほぼ同じ大きさであり、ケース2と4ではそれよりもやや大きい値を示した。選抜方法による排卵数の遺伝的改良量の比較では、ケース1と3においては選抜方法による差はなかったが、ケース2と4においては選抜法ⅡとⅢは選抜法Ⅰよりも有意に大きい改良量を示した。

図6-1のモデルからも期待されるように、一腹産子数の変異は排卵数と子宮容量の変異によってもたらされる。選抜法Ⅰにおける排卵数の遺伝的改良量は一腹産子数の選抜によってもたらされた相関反応の結果である。そして、選抜法ⅡとⅢにおいて、排卵数の遺伝的改良量が選抜法Ⅰよりも大きいならば、それは雄の生体精巣サイズに対する選抜によって生じた相関反応であると考えられる。実際、排卵数の遺伝的改良量の選抜法間の差と生体精巣サイズのそれとは同じ傾向であることは、生体精巣サイズの改良により排卵数の改良量が増

加したことを裏付けている。

4) 子宮容量

子宮容量の遺伝的改良量に対する選抜法の影響は全般に少なかった。ケース1と3では、いずれの選抜法を用いても遺伝的改良量はほぼ同じであった。ケース2と4では、選抜法Ⅲは選抜法ⅠとⅡよりも子宮容量の改良量が少ない傾向にあり、ケース4においてはその差は統計的に有意($P < .05$)であった。

図6-1のモデルに基づくデータからは、表には示していないが子宮容量と一腹産子数の間に0.70の遺伝相関が推定された。子宮容量と排卵数および生体精巣サイズとの間には相関関係はないものと想定したことから、子宮容量の遺伝的变化は一腹産子数に対する選抜によって生じたものと考えられる。

選抜法Ⅰでは、母の一腹産子数に基づいて、雄は上位10腹から、それぞれ腹内は無作為に選抜された。選抜法Ⅱでは、雄は、母の記録に基づき上位10腹から3頭ずつ育成し、さらに生体精巣サイズに基づく腹内選抜を行った。ここで、精巣サイズと子宮容量との間に遺伝相関がないならば、選抜法ⅠとⅡは子宮容量について同じ選抜差を生じ、その遺伝的改良量に差がなかったものと考えられた。

選抜法Ⅲは、雄は、母の記録に基づき上位30腹から腹内で無作為に1頭が選ばれ、その後、母の一腹産子数と生体精巣サイズの選抜指数値による個体選抜が行われた。選抜指数式には一腹産子数と生体精巣サイズが含まれるが、改良形質は一腹産子数だけであるので、両形質間の遺伝相関が大きい場合には、一腹産子数に対する重みが相対的に小さくなるので、子宮容量の選抜圧も小さくなり、その結果、相関反応の低下につながったものと思われる。

5) 近交係数

近交係数の世代当たりの上昇率は1.4から1.6%の範囲にあり、遺伝パラメータや選抜方法による違いはなかった。これは、いずれの選抜法も雌の選抜方法は同じであり、雄についても腹内から1頭ずつの選抜という点では同じ選抜が行われ、交配組み合わせはまったく無作為に決めたためである。そのため、交配の中には現実の系統造成では行われぬ全きょうだい交配や半きょうだい交

配のような強い近親交配が含まれていた。一般の系統造成における世代当たりの近交係数の上昇は1%前後であるから、世代当たり1.5%の増加はやや高い値である。その原因としては、強い近親交配を避けなかったことが考えられる。雄10頭と雌60頭の繁殖集団であれば、有効な集団の大きさは34.3頭となり、無選抜、無作為交配であれば世代当たりの近交係数の増加量は1.5%と予測された。本研究では選抜された集団での計算値であったが、理想集団の予測値とほぼ一致した。

3. 効率的な選抜方法

一腹産子数の改良に当たり、雄の生体精巣サイズの情報を追加することの有効性について考察する。

本研究においては排卵数の遺伝率は0.25で一定であると想定し、生体精巣サイズの遺伝率は0.30と0.20の2水準について、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関は0.26と0.52について選抜方法の比較を行った。生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関が同じであれば、生体精巣サイズの遺伝率の違いは選抜方法による一腹産子数の遺伝的改良量の差に大きな影響を与えなかった。一方、遺伝相関に関しては、その値が0.26では選抜法による一腹産子数の遺伝的改良量に違いはみられなかったが、0.52の場合には選抜法ⅡとⅢが選抜法Ⅰを上回る改良量を示した。したがって、生体精巣サイズと排卵数との間に高い遺伝相関があれば、生体精巣サイズに対する選抜を追加することにより一腹産子数の遺伝的改良量が増加すると考えられた。

豚の生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関についての報告はないが、精巣重量と排卵数との遺伝相関としては0.52の推定値が報告されている(Schinckelら, 1983)。生体精巣サイズと精巣重量との遺伝相関は0.77と高い(第4章)ことから、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関も精巣重量と排卵数との遺伝相関と近似した値と考えられる。このことは、マウスにおける精巣重量と排卵数との遺伝相関0.50が、ゴールデンハムスターの生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関0.57とよく一致していることから推察された。したがって、本研究におけるケース2あるいはケース4の遺伝パラメータは妥当なものと考えられる。

選抜法ⅡとⅢとでは一腹産子数の遺伝的改良量には大きな違いはなかった。

しかし、生体精巣サイズの遺伝率が0.30、それと排卵数との遺伝相関が0.52のケース4においては、排卵数と子宮容量の遺伝的改良量に選抜方法による違いがみられた。排卵数の改良量では選抜法Ⅲが選抜法Ⅱよりも多く、子宮容量の改良量では選抜法Ⅱが選抜法Ⅲよりも大きかった。ケース4よりも生体精巣サイズの遺伝率が低いケース2においては、排卵数の改良量は選抜法ⅡとⅢではほぼ等しく、子宮容量の改良量ではその差は有意ではないが選抜法Ⅱの方が選抜法Ⅲよりも大きい傾向を示した。本研究で取り上げたパラメータの範囲と選抜世代数では、選抜法ⅡとⅢによる一腹産子数の遺伝的改良量はほぼ同じであったが、その構成要素をみると選抜法Ⅱの方が排卵数と子宮容量の改良量の差が小さく、バランスのよい改良が行われていた。今後さらに異なるパラメータや飼養規模などについて検討しなければならないが、実際の豚の育種計画にこれらの選抜方法を適用する場合は選抜法Ⅱが適当であると考えられた。

BennettとLeymaster(1990b)は排卵数と子宮容量により一腹産子数が決定されるモデルを用い、排卵数、子宮容量、胚生存率、一腹産子数およびそれらの組み合わせに対する選抜の効率を比較した。その結果、排卵数と子宮容量を含む指数式に基づく選抜が最も大きな遺伝的改良量をもたらし、続いて一腹産子数と排卵数に対する指数選抜による改良量が大きかった。選抜法ⅡとⅢは一腹産子数と生体精巣サイズに基づく選抜であるが、雌にのみ発現する一腹産子数の構成要素としては排卵数と一腹産子数を対象とした選抜に類似した選抜と考えることができる。BennettとLeymaster(1990b)によると、排卵数と一腹産子数を含む指数選抜に基づく一腹産子数の遺伝的改良量は、子宮容量と排卵数を含む指数選抜に基づく改良量に比べるとやや小さいものの、一腹産子数の単独形質選抜に比較すると選抜の効率は高くなる。また、排卵数や子宮容量の測定には設備や技術面での負担が大きいですが、生体精巣サイズはその負担がないという長所がある。したがって、一腹産子数を育種目標とした豚の系統造成に当たっては、生体精巣サイズを考慮した選抜計画の採用が薦められる。

第7章 総合考察

本研究においては、雄の精巣サイズと雌の一腹産子数および排卵数との関連性を明らかにし、精巣サイズに対する選抜による一腹産子数の改良の可能性を検討した。まず、実験動物のゴールデンハムスターについて雄形質と雌形質との遺伝相関を推定して、雄形質の選抜による雌形質の改良の可能性を明らかにした後、実際の選抜実験によりその選抜の有効性を確認した。この選抜手法を豚に応用するにあたり、まず、豚における精巣サイズと雌繁殖形質との関連性を明らかにし、次いで、コンピュータシミュレーションを用いた選抜実験によりその選抜の有効性を示した。本章では、これまで述べてきた結果と残された課題について考察する。

1. 雄の生体精巣サイズと雌の繁殖性との関連性

新しい育種手法や理論が考えられたとき、すぐにそれを実際の家畜の育種に適用するのはリスクが大きい。その理論を実際に家畜に適用したとき有効であるか否かについて、実験動物を用いた選抜実験により検証する必要がある。なぜなら、家畜は経済的な価値が大きく、飼育に費用がかかり、世代交代に時間がかかるため、実際の育種に不確かな理論を採用する訳にはいかないからである。家畜育種理論の実験的検証については岡田(1974)の総説に詳しいが、これまで、実験動物としては主にマウス、ショウジョウバエ、コクヌストモドキなどが用いられてきた。また、育種システムの研究のためにはコンピュータシミュレーションによる選抜実験も行われている。本研究においては、生体精巣サイズの測定に適した実験動物としてゴールデンハムスターを用いた。

ゴールデンハムスターはマウスに比較すると実験動物としての歴史は浅く、純系として確立されている系統も少ない。しかし、本研究で用いた5系統はいずれも長い間近親交配により維持されてきたものであり、遺伝的均一性は高いものと考えられた。このような系統を用いた場合、系統内においては遺伝的変異がないことから、系統間の比較により遺伝的関連性の有無を検討した。もし、系統間に差があり、雄の形質と雌の形質の系統特性に関連性がみられたならば、

これらの系統を交雑した群の後代においては、それらの形質に遺伝的変異が生じ、相関関係が明らかになると考えられた。雄の精巣重量と雌の排卵数の関連性に最初に注目したのはLand(1973)であるが、彼がその証拠として示したのは、やはり、マウスの5系統の系統特性であり、この方法による検討は妥当なものと考えられた。

一方、豚についてはマウスやゴールデンハムスターのような純系は存在しない。ランドレース種や大ヨークシャー種のような品種という分類では、品種ごとに、毛色や耳などの質的形質には斉一性があるが、量的形質については、品種内にも大きな変異がある。しかし、量的形質についても、繁殖性の優れた梅山豚、発育がよいランドレース種、脂肪が少ないハンプシャー種などの品種特性があることが知られている。そこで、若齢期の精巣重量と一腹産子数について、それぞれの品種特性を比較した。その結果、いずれの形質においても梅山豚が最も大きく、ランドレース種と大ヨークシャー種はほとんど同じであるが、デュロック種はやや小さい傾向にあることが明かとなった。このような品種特性があるならば、品種間交雑種を基礎集団とした合成系統の造成においては、雄の精巣重量は雌の繁殖性の指標として利用できると考えられた。

異なる遺伝特性を持つ系統どうしの交雑から作出された集団においては、集団内の変異をもとに雄の形質と雌の形質との間の遺伝相関を推定することが可能である。また、いずれかの形質に対する選抜実験においては、実現遺伝相関の推定も行うことができる。ゴールデンハムスターの生体精巣サイズに対する選抜系統については、父娘間および半きょうだい間の相関から、生体精巣サイズおよび精巣重量と雌の排卵数との間に、ともに高い遺伝相関が推定された。また、生体精巣サイズと排卵数との実現遺伝相関も高く、一腹産子数との遺伝相関も正の値が推定された。

豚については、大ヨークシャー種とバークシャー種の系統造成豚を材料として、去勢時に摘出された精巣重量とその去勢された個体の母の一腹産子数との間の相関係数を推定した。その結果、いずれの品種でも、低いながらも正の相関が観察された。ゴールデンハムスターにおいても推定されたように、雄の精巣重量と相関関係の高い雌の繁殖形質は排卵数であり、精巣重量と一腹産子数との相関係数はそれよりも低いのが一般的である。さらに、母息子間の相関係数は母

親の母体効果の影響により片寄った推定値となる危険性もあることから、半きょうだい間あるいは父娘間の情報も集積する必要がある。また、若齢期の精巣は生殖器官として未発達の状態にあるので、性成熟に達した雄についても調査を行う必要がある。

2. ゴールデンハムスターにおける生体精巣サイズに対する選抜実験

Islamら(1976)はマウスの精巣重量に対する大小2方向への選抜を行ったところ、選抜は有効であり、雌の排卵数において相関反応を得た。精巣重量を測定するには、マウスを屠殺しなければならないため、Islamら(1976)は選抜にあたって、あらかじめ多くの交配を行っておき、交配を終了した雄を屠殺して精巣重量を測定し、選抜基準を満たした雄と交配されていた雌を残すこととした。Islamらも指摘したように、家畜の育種計画に精巣重量を取り入れる場合に、上記のような方法を用いることは困難であり、それを生体で測定できるようにすることが重要である。

マウスでは10週齢の体重が31gであるのに対して、精巣左右合計重量は0.21gであり(Land, 1973)、これは体重の約0.7%を占めるにすぎない。一方、ゴールデンハムスターの4元交雑種では13週齢時の体重は110g、精巣左右合計重量は3.3gであり、体重に占める精巣重量の割合は約3%と大きかった。他の実験動物と比較してもゴールデンハムスターは精巣重量の比体重値が最も大きな動物である(沢崎、1979)。また、ゴールデンハムスターの陰嚢は尾部に大きく突出しており、生体においても精巣サイズを計測することができる。以上のことから、実験動物としてゴールデンハムスターを選んだ。

ゴールデンハムスターについて、生体精巣サイズをただ一つの選抜指標として6世代の選抜を行った。選抜実験は大小2方向へそれぞれ2反復行った。選抜実験においては対照群と選抜群との差から選抜の効果を評価するのが望ましい(Falconer, 1981)が、本研究では対照群を設けなかったため大小2方向の系統間の差により選抜反応を評価した。したがって、選抜反応の非対称性の検査や、選抜方向ごとの実現遺伝率の推定は行わなかった。

Falconer(1977)は選抜実験における結果の反復性が低いことから、同じ資源を活用するならば、大きな集団での反復のない選抜実験よりも、反復した小集

団の選抜実験の方が望ましいと述べた。本研究においては2つの反復を設け、それをプールして選抜の評価を行った。反復ごとの傾向はほぼ一致しており、結果の信頼性は高いものと考えられた。これに対しては、現実の育種事業では失敗は許されないため、安定した結果が得られる大きな集団が必要であるとの逆の考えもある。事実、大きな集団の選抜により鮮明な反応が表れた報告がある。JoakimsenとBaker(1977)はマウスの一腹産子数について大小2方向への選抜実験を行ったが、各系統は雄30頭と雌90頭という大きな集団であった。この実験では、世代によるふれは小さく、結果は鮮明であった。小集団による反復実験と大集団での無反復実験のいずれがよいかについては、対象とする動物の種類や利用できる集団の大きさにより判断が異なるであろう。

本研究において、雄の生体精巣サイズに対する選抜により、雌の排卵数に有意な相関反応を生じさせることができた。これは、Islamら(1976)およびWirth-DzieciolowskaとMaytyniuk(1986)のマウスにおける精巣重量に対する選抜反応と同じ結果であり、生体精巣サイズは排卵数の選抜指標として有効であることが示された。

排卵数は一腹産子数の重要な構成要素であるが、排卵数の増加は必ずしも一腹産子数の増加には結びつかない(LandとFalconer, 1969; Bradford, 1969b; Islamら, 1973; Wirth-DzieciolowskaとMaytyniuk, 1986)とされてきた。しかし、本研究においては、選抜の途中世代で、大方向選抜系統の一腹産子数が小方向選抜系統のそれを有意に上回った。また、生体精巣サイズに対する一腹産子数の遺伝的回帰係数も正であり、生体精巣サイズに対する選抜により一腹産子数においても相関反応が生じたと考えられた。

ゴールドンハムスターにおける選抜実験の結果を豚に外挿すると、豚においては精巣サイズの品種順位と一腹産子数の品種順位に関連性があり(第5章)、精巣重量と排卵数との間に遺伝相関がある(Schinckelら, 1983)ことから、雄の生体精巣サイズに対する選抜により雌の排卵数および一腹産子数の改良が可能であると考えられた。

3. 豚における雄の生体精巣サイズを考慮した雌繁殖性の育種計画

豚においては、一腹産子数への大方向選抜により、一腹産子数は変化しな

ったのに対し排卵数は増加した(Boletら, 1989)が、排卵数に対する選抜では排卵数は変化したものの一腹産子数には変化がみられなかった(Cunninghamら, 1979)と報告されている。このことはマウスにおけるLandら(1969)などの報告と一致し、一腹産子数は排卵数だけではなく、別の要因によっても制御されていることを示唆している。そこで、BennettとLeymaster(1989)は排卵数と子宮容量により一腹産子数が決定されるモデルを構築し、その妥当性を示した。

本研究においては、排卵数と精巣重量の関連性に着目し、生体精巣サイズと排卵数、子宮容量により一腹産子数が決定されるモデルを構築した。ただし、生体精巣サイズは排卵数とのみ遺伝相関を持つと仮定したため、雌形質に関する部分はBennettとLeymaster(1989)のモデルと同じ構成であった。

このモデルでは、一腹産子数は排卵数に潜在胚生存率を乗じて求めた潜在生存胚数と子宮容量の小さい方によって決定される。そのため、排卵数と一腹産子数との関係あるいは子宮容量と一腹産子数との関係は単純な線型式によっては説明できない。そこで、BennettとLeymaster(1990b)はこのモデルに基づいて世代ごとのデータを作成し、それに対する選抜を行って次世代のパラメータを計算し、さらに、そのパラメータにしたがって次世代の集団を作出するという手法により、シミュレーション実験を行った。本研究においては、生体精巣サイズ、排卵数、子宮容量について個体ごとに育種価と表現型値を持ち、選抜された個体間の交配から次世代が生産されるという手法を用いた。この手法では両親の近交係数が高まるにつれて子の遺伝分散が減少するようになっているが、育種価は常に正規分布するものとなっており、選抜の進行にともなう育種価の分布のひずみ(NishidaとAbe, 1980)は考慮しなかった。ここで行った選抜実験では、遺伝率の低い形質についてのたかだか9世代の選抜であるので、分布型のひずみによる選抜反応の減少は無視しても差し支えないものと思われた。しかし、さらに長期の選抜実験を行うならば、分布のひずみは選抜反応の予測に重要な片寄りをもたらすと考えられる。そのため、乱数発生に当たりそれを考慮した関数を利用する(西田, 1989)か、遺伝子座位を考慮したシミュレーションモデル(古川, 1983)を採用する必要がある。

BennettとLeymaster(1989)のモデルによると一腹産子数の遺伝率は0.14と推定された。これは、これまでの一腹産子数の遺伝率推定値とよく一致する。こ

のモデルを用いると、雌の一腹産子数の情報だけにに基づく選抜（選抜法Ⅰ）により一腹産子数は順調に改良された。この改良は排卵数と子宮容量の両形質が、ともに改良されることにより達成された。これは、豚で実際に行われた選抜結果と一致しないように見える。なぜならば、豚では一腹産子数に対する直接選抜によって明かな選抜反応は得られなかったからである(Vangen, 1981; Boletら, 1989)。今回のシミュレーション実験において一腹産子数の選抜反応が鮮明であった原因としては、第1に、数値実験では、現実の選抜におけるように肢蹄や体型などの他の形質に対する選抜が加わらないため、一腹産子数の選抜圧が低下することがないことが考えられる。第2には、シミュレーションに用いたパラメータと現実のパラメータとの食い違いが考えられる。すなわち、子宮容量の遺伝率および排卵数と子宮容量との遺伝相関はデータからの推定値ではなく、モデルを用いた検討で妥当であると判断された想定値を用いたからである。このことに関しては、データに基づくパラメータを推定し、それを踏まえてパラメータの想定値についても再検討する必要がある。

一腹産子数の改良のために、その構成要素に対する選抜実験も行われている(Nealら, 1989)が、実際にわが国の選抜事業に取り入れるためには、設備、労力の負担が大きく、困難と考えられる。閉鎖群育種手法を用いて一腹産子数を改良する際には、次の3つの条件を考慮する必要があることを指摘しておく。

(1) 育成期から受胎を経て分娩に至るまでの飼養環境の均一化をはかり、一腹産子数の遺伝率を向上させる。(2) 血縁個体からの情報を活用して選抜の正確度を高める。(3) 雄の生体精巣サイズなどこれまで活用されていなかった情報を用い、選抜の正確度を高める。

4. 残された課題

一腹産子数に対する選抜で明らかな反応が現れにくい原因の一つとして、この形質の遺伝率が低いことがあげられる。このような遺伝率の低い形質においては、反復して測定を行うことにより遺伝率を高めたり、情報の組み合わせにより選抜の正確度を高めることが可能である。AvalosとSmith(1987)は、一腹産子数について、個体自身の記録に血縁個体に関する情報を加えることにより、選抜の効率が高まることを示した。また、佐藤と西田(1990)は家系指数選抜に

よる繁殖性の改良の可能性を示唆し、ゴールデンハムスターを用いた選抜実験によりその有効性を明らかにした(佐藤ら、1990)。彼らは家系指数をもとに雄の選抜を行っており、第7章で示したモデルに比較すると選抜の正確度は相当に高い値であった。このような条件のもとで、雄の精巣サイズに関する情報を利用することにより、選抜の効率がどれほど向上するかについてはさらに検討する必要がある。

豚の系統造成は、最終的には系統間の交雑種を利用した肉豚生産を目的として行われている。三元交雑や四元交雑を利用する体系においては、 F_1 母豚の繁殖性はヘテロシス効果によって高められる。Bradfordら(1980)は排卵数選抜系と胚生存率選抜系の交雑により、さらに繁殖能力の高い F_1 母豚を生産することができると考え、マウスを用いてその理論を実証した。しかし、豚ではまだ理論の実証までには至っていない(Johnsonら、1985)。

わが国では、これまで、雌系といえども繁殖能力だけを改良形質として造成した系統はなく、産肉能力を主体に選抜が行われてきた。これまでに多くの系統が造成され、産肉能力に関しては一定の水準に達する系統が数多く得られたので、今後は、繁殖能力や肉質などの優れた、特徴のある系統の造成が望まれている。そして、そのような特徴のある系統の造成に当たっては、肉豚生産システムの中での系統の位置づけを明確にしなければならない。

さらに今後は、これまで選抜対象として取り上げていない形質についても経済的な評価を行い、改良の目標とすることを検討する必要がある(Tess, 1986)。精巣はそれ自体に経済的な価値はないが、本研究において、雌の繁殖性を改良する指標として利用できることが示された。今後は産肉性との関連性を考慮しながら、肉豚生産システムの中で精巣サイズに対する選抜がどのような価値を持つかについて評価を行う必要がある。

要 約

繁殖性は家畜の生産性を決定する最も重要な形質である。本研究においては、豚の雌の一腹産子数の改良に当たり、雌に対する直接選抜に加えて、雄の生体精巣サイズに対する間接選抜を行うことの有効性について検討した。まず、ゴールデンハムスターの純系の系統特性から、雌の排卵数と雄の精巣形質との間の遺伝的関連性について検討し、これら4系統間の交雑群を基礎集団として、雄の生体精巣サイズに対する大小2方向選抜を行い、精巣サイズにおける選抜反応と雌の排卵数における相関反応を引き出した。一方、豚においては、若齢期における生体精巣サイズと精巣重量との関連性、および精巣サイズと一腹産子数の関連性について検討した。これらの知見をもとに、精巣サイズ、排卵数、子宮容量による一腹産子数決定モデルを構築してシミュレーションを行い、一腹産子数の改良において、選抜形質として雄の生体精巣サイズを加えることによる改良の効率化を検討した。

1) ゴールデンハムスター雄については、19週齢時の生体精巣サイズ、摘出精巣サイズおよび精巣重量に有意な系統間差がみられ、Gc系が最も重く、C系とA系はほとんど同じ大きさであった。雌の繁殖形質では、初産後の排卵数を調査し、Gc系が最も多く、C系とA系はよく似通った値であった。このことから、雄の生体精巣サイズが大きい系統は雌の排卵数も多いと推測された。

純系の系統間変異から遺伝率と遺伝相関を推定した。精巣サイズの遺伝率は0.69~0.77で、体重の遺伝率よりも大きかった。一方、雌の排卵数の遺伝率は0.29と中程度であった。また、雄の精巣サイズと雌の採卵数との間には遺伝的な関連性のあることが示された。A、C、G、Wの4系統を用い、その四元交雑群からも遺伝率を推定した。その遺伝率は純系のデータを用いて推定した遺伝率よりも低かった。純系のデータから求めた遺伝率と交雑群のデータから求めた遺伝率をプールすると、雄の13週齢時精巣サイズの遺伝率は0.4となり、雌の採卵数のそれは0.25であった。交雑群の全きょうだい平均値間の相関をも

とに推定した精巣サイズと採卵数の遺伝相関は0.97と高かった。

2) 四元交雑群を選抜の基礎集団とし、その産子を第0世代として、生体精巣サイズに対して大小2方向に6世代の選抜をそれぞれ2反復行った。生体精巣サイズについては、選抜第1世代から有意な選抜方向間差がみられ、世代の進行とともにその差は拡大した。生体精巣サイズの実現遺伝率は第1群では0.28、第2群では0.31であり、プールすると0.29であった。19週齢時における摘出精巣サイズ、精巣重量および体重において有意な相関反応が得られ、生体精巣サイズが 1cm^3 増加すると、摘出した精巣のサイズは 0.20cm^3 、精巣重量は0.13g、体重は7.5gそれぞれ増加すると推定された。

雌の排卵数では、第1群の第3世代以降、第2群の第2世代以降、大方向選抜系が小方向選抜系のそれよりも多くなり、両群をプールすると、第5世代以降は統計的に有意な選抜方向間差がみられた。雄の生体精巣サイズと摘出精巣重量に対する雌の排卵数の遺伝的回帰係数は、第1世代から第6世代までのデータを用いた場合、 $1.6\text{個}/1\text{cm}^3$ と $1.6\text{個}/0.1\text{g}$ であり、ともに統計的に有意な回帰係数であった。一腹生産頭数は、第3世代以降、いずれの群においても大方向選抜系が小方向選抜系を上回り、第3世代と第5世代の選抜方向間差は統計的に有意であった。生体精巣サイズに対する一腹生産頭数の遺伝的回帰係数は $0.55\text{頭}/1\text{cm}^3$ であった。

雄の生体精巣サイズおよび精巣重量の遺伝率は中程度の大きさであり、選抜前に純系を用いて求めた推定値より低い値であった。雌の形質の遺伝率は全般に低く推定され、負の推定値が得られた形質もあった。一腹生産頭数では中程度の値であったが、排卵数では低い値が得られた。生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関は父娘平均と半きょうだい平均を用いると高い正の相関であった。精巣重量と一腹産子数および排卵数との間には中程度ないし高い遺伝相関が得られた。

3) ランドレース種、大ヨークシャー種、デュロック種および梅山豚について若齢期の精巣重量を調査した。31～94日齢の範囲では、日齢および体重に対する精巣重量の回帰は、欧米種間では差がなく、精巣重量は直線的に増加

したが、梅山豚では2次曲線的に増加した。精巣重量比体重値は日齢に対して、欧米種ではほぼ横ばいに推移したが、梅山豚では直線的に増加した。体重および日齢で補正した精巣重量は梅山豚が最も大きく、次いで、大ヨークシャー種、ランドレース種、デュロック種の順番であった。雌の一腹産子数および一腹離乳頭数では、梅山豚が最も多く、デュロック種が最も少なく、ランドレース種と大ヨークシャー種との間に差はなかった。

大ヨークシャー種では、およそ9週齢時における精巣重量は左右平均で12gであり、左右合計精巣重量の比体重値は0.1%であった。分散の父成分から推定した遺伝率は、精巣重量では0.70と高かったが、その比体重値では0.10と低かった。精巣摘出時の生体精巣サイズと精巣重量との間には遺伝相関0.77、表型相関0.82の強い関係がみられた。

大ヨークシャー種とパークシャー種においては、雄子豚の若齢期の精巣重量比体重値とその母の一腹産子数との間に正の表型相関係数が得られたが、その値は小さかった。

4) 精巣サイズ、排卵数と子宮容量による一腹産子数発現モデルを考え、その妥当性を検討した。排卵数と子宮容量の遺伝率をそれぞれ0.25と0.20とし、生体精巣サイズの遺伝率を0.20と0.30の2種類、生体精巣サイズと排卵数との遺伝相関を0.26と0.52の2種類を想定したとき、このモデルから作出されたシミュレーションデータの特性は実際の豚のパラメータとよく一致し、このモデルは妥当なものと考えられた。

一腹産子数発現モデルを用いて、世代当たり雄10頭、分娩雌60頭からなる閉鎖集団を構築し、3種類の雄の選抜法を比較するための選抜実験のシミュレーションプログラムを作成した。選抜法Ⅰは、母の記録に基づく家系選抜、選抜法Ⅱは、母の記録に基づく家系選抜と雄の生体精巣サイズに基づく家系内選抜の2段階選抜、選抜法Ⅲは、母の記録と個体の生体精巣サイズを含む選抜指数に基づく選抜である。いずれの場合も雌の選抜法は共通で、母の記録に基づく家系選抜とした。

遺伝パラメータの組み合わせ4種類と選抜法3種類の計12組み合わせについて、それぞれ10反復ずつ9世代の選抜を行った。生体精巣サイズと排卵数

との遺伝相関が一定であれば、精巣サイズの遺伝率の違いは、選抜方法による一腹産子数の遺伝的改良量の差に影響しなかった。遺伝相関に関しては、遺伝相関が0.26では選抜方法による遺伝的改良量の違いはなかったが、0.52の場合には選抜法ⅡとⅢが選抜法Ⅰを上回る改良量を示した。選抜法Ⅱは選抜法Ⅲに比べ、排卵数と子宮容量の改良量の差が小さく、バランスの良い改良がおこなわれていた。

謝 辞

本論文作成にあたり、懇篤なご指導とご助言をいただいた広島大学生物生産学部教授岡田育穂博士および論文とりまとめにあたり有益なご助言をいただいた同学部教授山本禎紀博士、寺田隆登博士、山本義雄博士に対して深い謝意を表します。

本研究遂行にあたり、農林水産省農業生物資源研究所遺伝資源第2部長田中弘敬博士、農林水産省畜産試験場育種部粟田 崇主任研究官、同繁殖部塩谷康生博士には多大なご協力とご助言をいただきました。育種部西田 朗博士からは論文とりまとめにあたり有益なご助言をいただきました。マレイシア農科大学教授山田行雄博士からは本研究のテーマをお与えいただき、育種部三上仁志博士からはテーマについて示唆をいただき、育種部長村松 晋博士、農業生物資源研究所遺伝資源第1部小畑太郎博士からは論文とりまとめにあたり深いご理解をいただきました。育種部動物第2管理室の職員各位にはゴールデンハムスターの飼養管理に、また、育種部動物第3管理室、岩手県畜産試験場中小家畜部、鹿児島県畜産試験場種豚改良部の職員各位には豚の管理及びデータの収集にあたり多大なご協力をいただきました。心より感謝の意を表します。

引用文献

- 阿部猛夫(1964) 選抜の方法: 畜産大事典. pp.63-84, 佐々木清綱監, 養賢堂, 東京.
- 阿部猛夫(1987) わが国豚系統の造成とその利用. 日畜会報, 58:545-562.
- 阿部猛夫, 西田 朗, 伊藤 菁, 神部昌行, 佐藤 勲, 三上仁志(1981) 豚の地域環境別選抜試験. I. 試験の設計. 日豚研誌, 18:159-166.
- 秋田富士, 神部昌行, 森 淳, 田辺亮一, 安藤四郎, 池田敏雄, 佐藤正寛, 古川 力, 西田 朗, 中井博康(1988) 飼料のエネルギー水準が梅山豚の品種特性に及ぼす影響. 1. 成長に関する諸形質からみた梅山豚の品種特性. 日豚会誌, 25:200-201.
- 秋田富士, 神部昌行, 森 淳, 田辺亮一, 安藤四郎, 池田敏雄, 佐藤正寛, 古川 力, 西田 朗, 中井博康(1990) 飼料のエネルギー水準が梅山豚の品種特性に及ぼす影響. 7. 試験終了時日齢を一定にした場合の成長に関する諸形質からみた梅山豚の品種特性. 日豚会誌, 27:98-99.
- 秋田富士, 渡辺昭三(1984) 豚のストレス感受性と肉質. 畜試年報, 23:140-154.
- Avalos, E. Smith, C. (1987) Genetic improvement of litter size in pigs. *Anim. Prod.*, 44:153-164.
- Bakker, H., Wallinga, J. H., Politiek, R. D. (1978) Reproduction and body weight of mice after long term selection for large litter size. *J. Anim. Sci.*, 46:1572-1580.
- Bates, R. O., Buchanan, D. S., Johnson, R. K., Wettemann, R. P., Fent, R. W., Hutchens, L. K. (1986) Genetic parameter estimates for reproductive traits of male and female littermate swine. *J. Anim. Sci.*, 63:377-385.
- Bayon, Y., Fuente, L. F., SanPrimitivo, F. (1988) Selection for increased and decreased total member of young born in the first three parities in mice. *Genet. Sel. Evol.*, 20:259-266.
- Becker, W. A. (1984) *Manual of quantitative genetics*. 4th ed. Academic Enterprises, Pullman, USA.
- Bennett, G. L., Leymaster, K. A. (1989) Integration rate, potential embryonic viability and uterine capacity into a model of litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, 67:1230-1241.
- Bennett, G. L., Leymaster, K. A. (1990a) Genetic implications of a simulation model of litter size in swine based on ovulation rate, potential embryonic viability and uterine capacity. I. Genetic theory. *J. Anim. Sci.*, 68:969-979.
- Bennett, G. L., Leymaster, K. A. (1990b) Genetic implications of a simulation model of litter size in swine based on ovulation rate, potential embryonic viability and uterine capacity. II. Simulated selection. *J. Anim. Sci.*, 68:980-986.
- Bichard, M., Bovey, M., Seidel, L., David, P., Towkins, C. (1983) New developments in scientific pig breeding. No. 3, Pig Improvement Company, UK.
- Bichard, M., Seidel, C. M. (1982) Selection for reproductive performance in maternal line of pigs. *Proc. 2nd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, VIII:565-569.
- Bohren, B. B., McKean, H. E., Yamada, Y. (1961) Relative efficiencies of heritability estimates based upon regression of offspring on parent. *Biometrics*, 17:481-491.
- Bolet, G., Legault, C. (1982) New aspects of genetic improvement in prolificacy in pigs. *Proc. 2nd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, V:548-567.
- Bolet, G., Ollivier, L., Dando, P. (1989) Selection for prolificacy in the pig.

- I. Results of an eleven-generation selection experiment. *Genet. Sel. Evol.*, 21: 93-106.
- Bradford, G. E. (1968) Selection for litter size in mice in the presence and absence of gonadotropin treatment. *Genetics*, 58:283-295.
- Bradford, G. E. (1969a) Growth and reproduction in mice selected for rapid body weight gain. *Genetics*, 61:499-512.
- Bradford, G. E. (1969b) Genetic control of ovulation rate and embryo survival in mice. I. Response to selection. *Genetics*, 61:905-921.
- Bradford, G. E., Barkley, M. S., Spearow, J. L. (1980) Physiological effects of selection for aspects of efficiency of reproduction. In: Selection experiments in laboratory and domestic animals. pp. 161-175, Ed. Robertson, A., CAB, Slough, UK.
- Cheng, P. L. (1983) A highly prolific breed of China - the Taihu pig. *Pig News Infor.*, 4:407-425.
- Cole, H. H. (1969) Physiological characterization of gonadotropins. In: Reproduction in domestic animals. 2nd ed. pp. 17-45, Ed. Cole, H. H., Cupps, P. T., Academic Press, New York.
- Cunningham, P. J., England, M. E., Young, L. D., Zimmerman, R. D. (1979) Selection for ovulation rate in swine: correlated response in litter size and weight. *J. Anim. Sci.*, 48:509-516.
- Dalton, D. C., Bywater, T. L. (1963) The effect of selection for litter size and litter weight at weaning in mice maintained on two diets. *Anim. Prod.*, 5:317-326.
- DeRoo, G. (1987) A stochastic model to study breeding schemes in a small pig population. *Agric. Syst.*, 25:1-25.
- Diamond, J. M. (1986) Variation in human testis size. *Nature*, 320:488-489.
- Dickerson, G. E. (1969) Techniques for research in quantitative genetics. In: Techniques and procedures in animal science research. pp. 36-79, Society of Animal Science, Q Corp., Albany, USA.
- Dickerson, G. E., Tess, M. W., Bennett, G. L. (1982) Biological models in pig improvement. *Proc. 2nd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, V:578-587.
- Eisen, E. J. (1978) Single-trait and antagonistic index selection for litter size and body weight in mice. *Genetics*, 88:781-811.
- Eisen, E. J., Johnson, B. H. (1981) Correlated responses in male reproductive traits in mice selected for litter size and body weight. *Genetics*, 99:513-524.
- Eisen, E. J., Legates, J. E. (1966) Genotype-sex interaction and the genetic correlation between the sexes for body weight in *Mus musculus*. *Genetics*, 54: 611-623.
- Eisen, E. J., Legates, J. E., Robison, O. W. (1970) Selection for 12-day litter weight in mice. *Genetics*, 64:511-532.
- Eklund, J., Bradford, G. E. (1977) Genetic analysis of a strain of mice plateaued for litter size. *Genetics*, 85:529-542.
- Falconer, D. S. (1955) Pattern of response in selection experiments with mice. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 20:178-196.
- Falconer, D. S. (1960) The genetics of litter size in mice. *J. Cell. Comp. Physiol.* 56 (Suppl. 1):153-167.

- Falconer, D. S. (1973) Replicated selection for body weight in mice. *Genet. Res.*, 22: 291-321.
- Falconer, D. S. (1977) Some results of the Edinburgh selection experiments with mice. *Proc. Int. Conf. Quant. Genet.*, Iowa State Univ., Ames, USA.
- Falconer, D. S. (1981) Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. Longman, London, UK.
- Fuente, L. F., SanPrimitivo, F. (1985) Selection for large and small litter size of the first three litters in mice. *Genet. Sel. Evol.*, 17:251-264.
- 古川 力(1983) 家畜育種における選抜法、交配法検討のためのプログラム—遺伝子座位を考慮した2形質モデル—. 農林水産研究計算センター報告, A19:65-157.
- 古川 力(1987) BASICプログラムの実際: 畜産におけるパソコン入門. pp.113-234, 小坂清巳監修, 中央畜産会, 東京.
- 古川 力(1988a) 豚新系統イワテハヤチネWの特性と利用. 畜産の研究, 42:1017-1024.
- 古川 力(1988b) BASICによる統計プログラム入門(8) 乱数-2. 獣医情報科学雑誌, 21:17-27.
- 古川 力(1990a) マレコーの近縁係数に基づく近交係数と血縁係数の計算(Ⅲ). 農林水産研究計算センター報告, A26:1-59.
- 古川 力(1990b) 豚の繁殖性選抜シミュレーションプログラム(SPSSR). 第3回農林水産試験研究におけるソフトウェア開発・利用研究会, 講要, 104-105.
- 古川 力, 小畑太郎(1988) 豚育種関係プログラム集(PPPHI). 第1回農林水産試験研究におけるソフトウェア開発・利用研究会, 講要, 122-123.
- 古川 力, 田中弘敬, 三上仁志(1980) ゴールデンハムスターの2飼育環境下での発育について. 草動研誌, 5:60-64.
- 古川 力, 田中弘敬, 塩谷康生(1981) ゴールデンハムスターにおける精巣重量及び排卵数の系統間差異. 草動研誌, 6:7-12.
- Gall, G. A. E., Kyle, W. H., Rogler, J. C., Anderson, V. L. (1967) Genetic parameters of protein metabolism and growth in mice. *Genetics*, 56:215-225.
- Haley, C. S., Avalos, E., Smith, C. (1988) Selection for litter size in the pig. *Anim. Breed. Abst.*, 56:317-332.
- 花田博文, 佐藤 勲(1989) 新系統豚ハマユウWの特性と今後の利用. 畜産の研究, 43: 37-42.
- Hanrahan, J. P., Eisen, E. J. (1974) Genetic variation in litter size and 12-day weight in mice and their relationships with post-weaning growth. *Anim. Prod.*, 19:13-23.
- Harvey, W. R. (1988) User's guide for LSMLMW PC-1 version.
- Hill, W. G. (1971) Design and efficiency of selection experiments for estimating genetic parameters. *Biometrics*, 27:293-311.
- Hill, W. G. (1972) Estimation of realized heritabilities from selection experiments. I. Divergent selection. *Biometrics*, 28:747-765.
- Hill, W. G. (1982) Genetic improvement of reproductive performance in pigs. *Pig News Infor.*, 3:137-141.
- Hill, W. G., Webb, A. J. (1982) Genetics of reproduction in the pig. In: *Controll of pig reproduction*. pp. 541-564, Ed. Cole, D. J. A., Foxcroft, G. R., Butterworth, London, UK.
- Hughes, P. E., Varley, M. A. (1980) *Reproduction in the pig*. Butterworth, London, UK.

- Hunt, S. Z., Mittwoch, U. (1987) Y-chromosomal and other factors in the development of testis size in mice. *Genet. Res.*, 50:205-211.
- 石島芳郎, 小野寺政一(1985) マウス5系統の精巣重量の左右差の比較. 畜産の研究, 39: 435-436.
- Islam, A. B. M. M., Hill, W. G., Land, R. B. (1976) Ovulation rate of lines of mice selected for testis weight. *Genet. Res.*, 27:23-32.
- Jara-Almonte, M., White, J. M. (1973) Genetic relationships among milk yield, growth, feed intake and efficiency in laboratory mice. *J. Anim. Sci.*, 37:410-416.
- Joakimsen, O., Baker, R. L. (1977) Selection for litter size in mice. *Acta Agric. Scand.*, 27:301-318.
- Johnson, B. H., Eisen, E. J. (1975) Effects of selection for post weaning gain on testicular function in mice. *Can. J. Genet. Cytol.*, 17:93-104.
- Johnson, R. K., Zimmerman, D. R., Kittock, R. J. (1984) Selection for components of reproduction in swine. *Livest. Prod. Sci.*, 11:541-558.
- Johnson, R. K., Zimmerman, D. R., Lamberson, W. R., Sasaki, S. (1985) Influencing prolificacy of sows by selection for physiological factors. *J. Reprod. Fert.*, Suppl. 33:139-149.
- 萱場猛夫, 萬田富治(1986) 草動研10年の歩み. 草動研誌, 11:3-7.
- Land, R. B. (1970) Genetic and phenotypic relationships between ovulation rate and body weight in the mouse. *Genet. Res.*, 15:171-182.
- Land, R. B. (1973) The expression of female sex limited characters in the male. *Nature*, 241:208-209.
- Land, R. B. (1976) The sensitivity of the ovulation rate of Finnish Landrace and Blackface ewe to exogenous oestrogen. *J. Reprod. Fert.*, 48:217-218.
- Land, R. B., Carr, W. R. (1975) Testis growth and plasma LH concentration following hemicastration and its relationship with female prolificacy in sheep. *J. Reprod. Fert.*, 45:495-501.
- Land, R. B., Falconer, D. S. (1969) Genetic study of ovulation in the mouse. *Genet. Res.*, 13:25-46.
- Lee, G. J., Land, R. B. (1985) Testis size and LH response to LH-RH as male criteria of female reproductive performance. In: *Genetics of reproduction in sheep*. pp. 333-341, ed. Land, R. B., Robison, D. W., Butterworths, London, UK
- Legault, C. (1985) Selection of breeds, strains and individual pig for prolificacy. *J. Reprod. Fert.*, Suppl. 33:151-166.
- Legault, C., Gruand, J. (1981) Additive and non-additive genetic effects on age and weight at puberty, ovulation rate and embryo mortality in gilts. *J. Rech. Porcine en France*, 13:247-253. From: *Anim. Breed. Abst.*, 50:93(1982).
- Lekkunen, A. (1984) Progeny testing AI boars on the basis of their daughters' farrowing results. *Acta Agric. Scand.*, 34:255-260.
- Leymaster, K. A., Christenson, R. K., Young, L. D. (1986) A biological model to measure uterine potential for litter size in swine. *Proc. 3rd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, XI:209-214.
- MacNeil, M. D., Cudiff, L. V., Dinkel, C. A., Koch, R. M. (1984) Genetic correlations among sex-limited traits in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 58:1171-1180.
- 三上仁志(1983) 繁殖能力の育種を考える. 日本の養豚, 33(10):42-47.

- 三上仁志, 西田 朗(1978) 豚. B. 育種: 畜産大事典. pp.1188-1198, 内藤元男監, 養賢堂, 東京.
- 水間 豊(1977) 粗飼料利用能力の高い実験小動物(ゴールデン・ハムスター)の選抜育種に関する研究. 昭和52年度農林水産業特別試験研究費補助金による研究報告書.
- Narayan, A. D., Rawat, S. (1986) Selection for litter size in mice. *Ind. J. Anim. Sci.*, 56: 80-84.
- Neal, S. M., Johnson, R. K., Kittok, R. J. (1989) Index selection for components of litter size in swine: response to five generations of selection. *J. Anim. Sci.*, 67:1933-1945.
- Neely, J. D., Johnson, B. H., Robison, O. W. (1980) Heterosis estimates for measures of reproduction traits in crossbred boars. *J. Anim. Sci.*, 51:1070-1077.
- 西田 朗(1983) 豚の系統造成について. 日畜学会東北支部報, 33:89-99.
- 西田 朗(1989) くりかえし選抜による改良効果の予測法. 昭和63年度畜産試験研究成績・計画概要集, 農水省畜試:15-16.
- Nishida, A., Abe, T. (1980) Non-linear heritability and asymmetrical selection responses caused by skewed distribution of breeding value in selected population. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, 51:495-500.
- 丹羽太左衛門, 瑞穂 当(1954a) 牡豚の性成熟に関する研究. II. バークシャー種について. 農技研報, G9:141-157.
- 丹羽太左衛門, 瑞穂 当(1954b) 牡豚の性成熟に関する研究. III. 大ヨークシャー種及びポランドチャイナ種について. 農技研報, G10:365-374.
- Noguera, J. L., Legault, C. (1984) Trends in productivity of sows during the last 10 years in France. *Pig News Infor.*, 5:205-212.
- 農林水産省畜産局(1988a) 家畜改良関係資料.
- 農林水産省畜産局(1988b) 家畜及び鶏の改良増殖をめぐる最近の情勢.
- 農林水産省畜産試験場(1989) 豚の地域環境別選抜第2次試験. 第8回報告書.
- 農林水産省畜産試験場(1990) 平成2年度豚閉鎖群育種研究会資料.
- 岡田育穂(1974) 家畜育種理論とその実験的検証. 日畜会報, 45:467-476.
- 岡田育穂(1982) 選抜の方法: 家畜育種学. pp. 94-126, 水間 豊, 猪 貴義, 岡田育穂, 朝倉書店, 東京.
- 奥木 実(1972) ゴールデンハムスター: 実験動物各論. pp. 92-113, 田嶋嘉雄編, 朝倉書店, 東京.
- Ollivier, L. (1982) Selection for prolificacy in the pig. *Pig News Infor.*, 3:383-388.
- 小野寺政一, 石島芳郎(1985) ゴールデンハムスターの精巣重量の左右差の検討. 畜産の研究, 39:789-790.
- Proud, C., Donovan, D., Kinsey, R., Cunningham, P. J., Zimmerman, D. R. (1976) Testicular growth in boars as influenced by selection for ovulation rate. *J. Anim. Sci.*, 42:1361-1362.
- Rutledge, J. J. (1980a) Fraternity size in swine reproduction. I. Effect on fecundity of gilts. *J. Anim. Sci.*, 51:868-870.
- Rutledge, J. J. (1980b) Fraternity size in swine reproduction. II. Genetical consequences. *J. Anim. Sci.*, 51:871-874.
- Rutledge, J. J., Eisen, E. J., Legates, J. E. (1973) An experimental evaluation of genetic correlation. *Genetics*, 75:709-726.

- 真田 武, 齊藤至是, 羽成 勤, 竹野清次(1981) ブタの精巣および精巣上体の発育について. 日豚研誌, 18:153-158.
- 笹崎龍雄, 清水英之助(1984) 中国の畜産. 養賢堂, 東京.
- 佐藤正寛, 西田 朗(1990) 豚の家系指数選抜による繁殖形質の改良の可能性. 日豚研誌, 27:36-40.
- 佐藤正寛, 西田 朗, 古川 力(1990) 多形質BLUP法によるゴールデンハムスターの繁殖性の選抜-7世代までの結果-. 草動研誌, 15:19-24.
- 沢崎 担(1979) 特性の比較: 実験動物学概論. pp.149-179, 田嶋嘉雄編, 朝倉書店, 東京.
- Schinckel, A.P. (1982) Testicular development and endocrine function of boars selected for high and low testis size. Ph.D. Thesis, Univ. of Nebraska. From: Young, L. D., Leymaster, K. A., Lunstra, D. D. (1986) Genetic variation in testicular development and its relationship to female reproductive traits in swine. J. Anim. Sci., 63:17-26.
- Schinckel, A., Johnson, R. K., Pumfrey, R. A., Zimmerman, D. R. (1983) Testicular growth in boars of different genetic lines and its relationship to reproductive performance. J. Anim. Sci., 56:1065-1076.
- Shaw, D. C., Turton, J. A. (1979) Body and organ weight: Hamster. In: Inbred and genetically defined strains of laboratory animals. Part 2. pp. 448-450, Ed. Altman, P. L., Kats, D. D. Federation of American Society for Experimental Biology, Bethesda.
- Sheridan, A. K. (1988) Agreement between estimated and realized genetic parameters. Anim. Breed. Abst., 56:877-889.
- Skjervold, H. (1979) What about the genetic improvement of litter size? Acta Agric. Scand., 21(Suppl.):176-184.
- 田中弘敬, 古川 力(1981) ゴールデンハムスターの精巣サイズ測定法について. 草動研誌, 6:13-20.
- Tess, M. W. (1986) The impact of production/marketing system on breeding objectives in swine. Proc. 3rd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., X:3-13.
- Toelle, V. D., Johnson, B. H., Robison, O. W. (1984) Genetic parameters for testes traits in swine. J. Anim. Sci., 59:967-973.
- Toelle, V. D., Robison, O. W. (1985a) Estimates of genetic correlations between testicular measurements and female reproductive traits in cattle. J. Anim. Sci., 60:89-100.
- Toelle, V. D., Robison, O. W. (1985b) Estimates of genetic relationship between testis measurements and female reproductive traits in swine. Z. Tierzuchtg. Zuchtgsbiol., 102:125-132.
- Vangen, O. (1981) Problems and possibilities for selection for fecundity in multiparous species. Pig News Infor., 3:257-263.
- Wilson, S. P., Goodale, H. D., Kyle, W. H., Godfrey, E. F. (1971) Long term selection for body weight in mice. J. Hered., 62:228-234.
- Wirth-Dzieciolowska, E., Maytyniuk, E. (1986) Indirect effects of selection for testis weight in mice on female reproductive performance. Proc. 3rd Wld. Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., XI:254-257.
- Wolfe, H. G., Barike, A., Amador, A., Vann Sickle, M., Dalterio, S., Brown, D. (1981) Testicular function in strains of mice selected for difference in

- gonadotropin-induced ovulation. *J. Endocr.*, 90:367-373.
- Wright, S. (1934) The method of path coefficients. *Ann. Math. Statist.*, 5:161-215.
- Yamada, Y. (1962) Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Jpn. J. Genet.*, 37:498-509.
- 横山 昭, 市川茂孝(1978) 繁殖とホルモン: 畜産大事典. pp.276-290, 内藤元男監, 養賢堂, 東京.
- Young, C. W., Legates, J. E. (1965) Genetic, phenotypic and maternal interrelationships of growth in mice. *Genetics*, 52:563-576.
- Young, L. D., Leymaster, K. A., Lunstra, D. D. (1986) Genetic variation in testicular development and its relationship to female reproductive traits in swine. *J. Anim. Sci.*, 63:17-26.
- Zimmerman, D. R., Cunningham, P. J. (1975) Selection for ovulation rate in swine: population, procedures and ovulation response. *J. Anim. Sci.*, 40:61-69.