

## 次世代育種における育種集団サイズと近交弱勢の影響

### Influences of breeding population size and inbreeding depression on advanced generation tree breeding

高橋誠<sup>\*1</sup>

Makoto TAKAHASHI<sup>\*1</sup>

\* 1 森林総合研究所林木育種センター

Forest Tree Breeding Center (FTBC), Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), Hitachi 319-1301

**要旨：**次世代育種を着実かつ効率的に推進するために、育種集団サイズが遺伝的獲得量や近交弱勢の程度に及ぼす影響について、シミュレーションにより検討した。育種集団シミュレーションにおいて、遺伝的獲得量については相加的遺伝子の振る舞いにより、近交弱勢については、弱有害遺伝子の振る舞いにより検討した。各世代における選抜個体数を 10, 20, 50, 100, 200, 500 個体と変化させ、各選抜個体数の設定について、10 世代までのシミュレーションを 20 反復行った。遺伝的獲得量は、選抜個体数 50 個体の時に最大となり、その後は選抜個体数の増加とともに減少した。この結果から選抜個体数の他に家系内における選抜強度も遺伝的獲得量に影響することが明らかとなった。また、当初の予想とは異なり、選抜個体数が 10 個体の場合であっても、弱有害遺伝子の固定による遺伝的獲得量の減少は顕著ではなかった。この点については、さらに検討が必要であると考えられる。

**キーワード：**スギ、次世代育種、シミュレーション研究、選抜個体数

**Abstract:** The influences of breeding population size on the genetic gain and the degree of inbreeding depression was examined by simulation study in order to drive forward the advanced generation tree breeding steadily and efficiently. The genetic gain was evaluated by the behavior of additive loci, and the degree of inbreeding depression by the behavior of deleterious loci in the breeding population simulation. The number of selected individuals ( $n$ ) was set at 10, 20, 50, 100, 200, and 500, and ten generation simulation was replicated 20 times for each setting. The genetic gain was reached its maximum when  $n$  was 50, and thereafter it decreased with  $n$ . This result showed the selection intensity within each families also affect the genetic gain other than the  $n$  does. Apart from the beforehand expectation, the decrease of genetic gain by the fixation of deleterious alleles was unexpectedly small, even if the  $n$  was 10. Further investigation will be necessary as to the inbreeding depression.

**Keywords:** *Cryptomeria japonica*, advanced generation breeding, simulation study, number of selected individuals

#### I はじめに

昭和 32 年にスタートした精英樹選抜育種事業によりスギ、ヒノキ等の主要育種対象樹種については、約 9,000 本の精英樹が選抜され、それらを育種素材として成長や材質、気象害抵抗性等を改良形質とした育種が推進された。精英樹育種事業の開始から約 60 年が経過し、現在第一世代精英樹の系統評価は概ね終了し、第一世代精英樹の中で成長等のランキングが上位の精英樹クローン間での人工交配家系の創出とそれら人工交配苗等による育種集団林（第二世代精英樹選抜のための検定林）の設定が進められている。また、初期に設定された育種集団林からの第二世代精英樹の選抜が開始され、関東育種基本区においては 75 の第二世代精英樹がすでに選抜されている（平成 25 年度末現在）。今後も、第二世代精英樹選抜

は継続される計画であるが、今後次世代育種を効率的、かつ着実に推進する観点から、育種の推進体制が育種の改良効果（遺伝的獲得量）に及ぼす影響を理解しておく必要がある。

林木育種は、検定（系統評価）、選抜、交配のサイクルを繰り返すことによって目的とする形質を改良しようとする循環システムと捉えることができる。また、遺伝的多様性という観点からは、目的形質に関する遺伝子においては優良な遺伝子に変異を固定することが望ましいが、変動する環境への適応性という観点からは、目的とする遺伝子以外については多様性を維持していることが望ましい。育種集団のサイズをどのようにするか、また交配後代間での血縁管理をどうするかは、次世代育種を推進する上で重要な問題である（2）。

集団遺伝学の理論からは、集団サイズが小さい場合、遺伝的浮動の働きにより対立遺伝子の固定が起こりやすいことが知られている(1)。弱有害遺伝子の固定が累積的に進めば、その悪影響が顕在化し、近交弱勢を引き起こすことにもなる。このため、どのような育種集団サイズでこの循環サイクルを回していくかによって、改良効果は異なってくることが予想される。

改良効果のことだけを考えれば、育種集団サイズを大きくすることが望ましいと考えられるが、実際の育種の推進にあたっては、その分多くのコストと労力が必要となる。林木育種事業を推進する場合、有限のスタッフと予算の中で実行することを考えれば、遺伝変異の保持とコスト省力化の狭間で最適規模の育種集団サイズが存在すると考えられる。一定の育種手法が中期的(10世代程度)にみてどの程度有効であるかについて、これまで研究された事例はほとんどない。そこで、本稿ではシミュレーション研究により、中期的にみて望ましい育種集団サイズはどの程度か、またそれにはどのような因子が関与するかについて検討した。

## II 方法

**1. 育種集団シミュレーションの枠組み** 本シミュレーションでは、仮想の形質を想定し、その形質に関与する200の相加的遺伝子座と200の弱有害遺伝子を設定した。各遺伝子は2対立遺伝子から成り、相加的遺伝子では一方の対立遺伝子は任意のプラスの値、他方はゼロの値をもち、各個体の遺伝子型値はその個体が有する対立遺伝子の値の和となる。弱有害遺伝子では、一方の対立遺伝子はマイナスの値( $-a$ )を持ち、他方の値はゼロの値を持つが、マイナスの効果は、マイナスの効果を持つ対立遺伝子のホモ接合の時にのみ表われる( $-2a$ )。各遺伝子座の効果と相加的遺伝子座における対立遺伝子頻度は、シミュレーションの最初にランダムに設定した。弱有害遺伝子の対立遺伝子頻度の初期値は集団遺伝学における弱有害遺伝子の平衡頻度( $\sqrt{u/s}$ ;  $u$ は突然変異率で、ここでは $10^5$ とした。 $s$ は弱有害遺伝子の選択係数)とした(HARTL and CLARK (1))。最初に1,000個体の遺伝子型を生成し、各個体の遺伝子型値とその分散を算出した。遺伝子型値の分散と遺伝率(本研究では0.3に固定)から環境分散(誤差分散)を算出し、それに見合った環境誤差を各個体の遺伝子型値に加算し、表現型値とした。各個体の表現型値でソートし、上位から $n$ 個体を選抜し、次世代の交配親とした( $n$ は選抜個体数)。交配親間で乱数によりランダム交配を行い、後代個体を生成した。本研究では、全体を通じて後代集団のサイズは

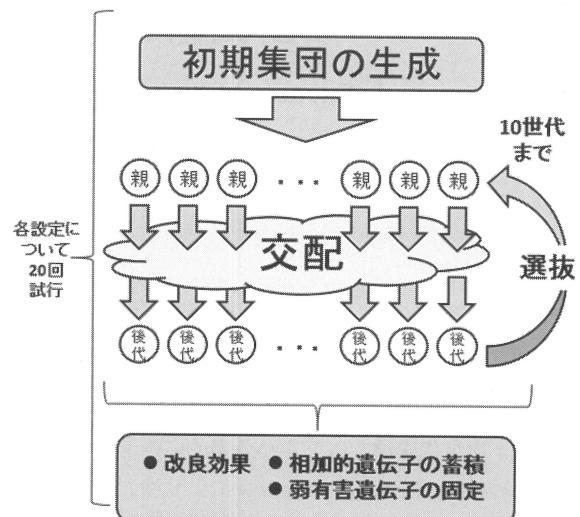


図-1. シミュレーションの枠組み

Fig.1 Framework of the simulation

1,000個体で一定とした。交配では、すべての遺伝子座について親のどちらか一方の対立遺伝子を後代に引き継ぐが、どちらの遺伝子を引き継ぐかは乱数により決定した。各後代における遺伝子型が決定した後、遺伝子型値の算出、誤差分散の加算、表現型値の算出を行い、以後世代数が10世代になるまでシミュレーションを継続する(図-1)。本シミュレーションでは、選抜個体数( $n$ )を10, 20, 50, 100, 200, 500に変化させ、選抜個体数が遺伝的獲得量や相加的遺伝子並びに弱有害遺伝子の遺伝子頻度に及ぼす影響について検討した。各 $n$ について10世代のシミュレーションを20回反復した。後代集団のサイズを1,000個体で固定したのは、実際の育種事業を推進する場合に一定のコストで事業を推進することを擬しての設定である。

**2. シミュレーション結果のモニタリング** シミュレーション結果を解析するために、各世代における各個体の遺伝子型値、表現型値、各遺伝子座における対立遺伝子頻度を記録した。

## III 結果と考察

**1. 異なる選抜個体数における10世代後の改良効果** 選抜個体数( $n$ )を10から500まで変化させたシミュレーションを実行した時の10世代後の遺伝子型値の分布を図-2に示す。各グラフは20回の反復をプールして示している。 $n$ が500の時、各反復のグラフはほぼ正規分布を示しているが、 $n$ が減少するに従い、正規分布とは異なってきてている。図-3に $n$ が10個体の場合の10世代後の20の各反復における分布を示した。これを見る

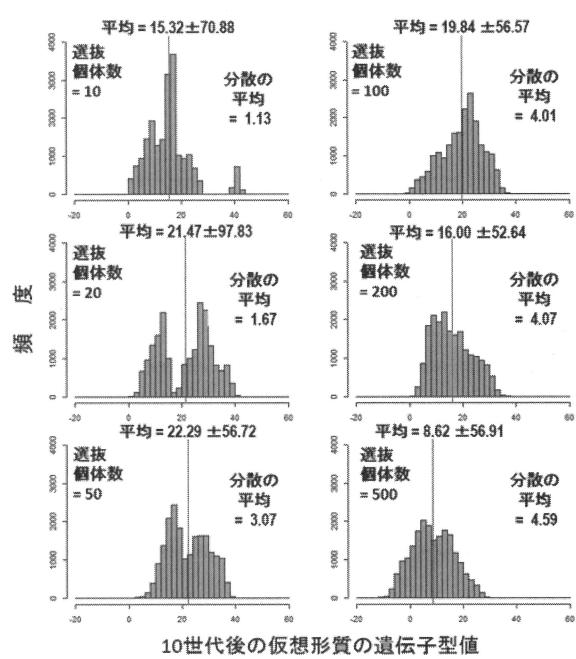


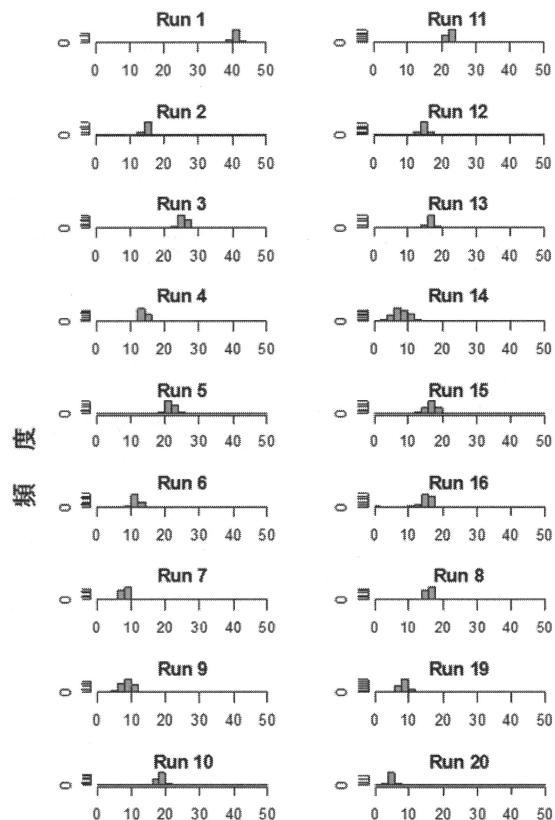
図-2. 10 世代後の遺伝子型値の分布  
図中の縦線は分布の平均値

Fig.2 Genotypic value distribution after ten generations.

Vertical line denotes distribution mean.

と、各反復内においては遺伝子型値の分布はほぼ正規分布となっているが、ランごとに結果が大きく異なっていることを示した。これは小集団化により後代集団での変異幅が狭くなってしまい（分散の平均値が小さい）、反復間での遺伝的浮動の効果が顕著で集団サイズが小さい場合、偶然性に左右されて改良の良否は大きく異なることを示唆している。また、図-2の各グラフに分布の平均値を示しているが、平均値は  $n$  が 10 から 50 までは  $n$  の増加に伴い 10 世代後の遺伝子型値の平均は増大していたが、それ以降は  $n$  の増大に伴う平均の変化は減少に転じている。これは、当初遺伝的獲得量には選抜個体数が影響すると思っていたが、それ以外にも遺伝的獲得量に影響する要因があることを示している。 $n$  が 10 個体の場合、各交配親当たりの後代個体数 ( $n_p$  とする ;  $n_p = 1000/n$ ) は 100 個体、 $n$  が 50 個体の場合には  $n_p$  は 20、 $n$  が 500 個体の場合には  $n_p$  は 2 となっている（図-2）。遺伝的改良の場合には、 $n$  が重要なのは明白だが、 $n_p$  も影響していることが考えられる。 $n_p$  の増加は、家系内の選抜強度を高めることを意味する。 $n$  と  $n_p$  の間にトレードオフがあり、これら 2 要因間の関係を最適化することも育種の効率化のために重要であると考えられる。

## 2. 相加的遺伝子の効果と 10 世代後の対立遺伝子頻度の関係 選抜個体数 ( $n$ ) を 10 から 500 まで変化さ



## 10世代後の仮想形質の遺伝子型値

図-3. 選抜個体数 10 個体の場合の 10 世代後の 20 の反復における遺伝子型値の分布

Fig.3 Genotypic value distribution of 20 replications after ten generations in case of ten individuals selected.

せたシミュレーションを実行した時の 10 世代後の相加的遺伝子座における対立遺伝子頻度を、相加的遺伝子の効果との関係において検討した（図-4）。グラフの縦軸は対立遺伝子頻度で上限の 1.0 では相加的対立遺伝子（プラスの効果を有する対立遺伝子）が固定したことを、下限の 0.0 では消失したことを意味し、中間ではもう一方の対立遺伝子と共に存し、変異が保たれていることを示している。選抜個体数 ( $n$ ) が 10 個体では、固定・消失した遺伝子座が多く、変異が保たれている座数は少ないことが分かる。 $n$  が増大するに伴い、変異が保たれている座の数は増大している。横軸は相加的遺伝子の効果を現しており、グラフ中で点の位置が右に行くほどプラスの効果が大きい対立遺伝子であることを示している。図中の直線は対立遺伝子の効果と頻度との回帰直線となっており、傾きが大きくなるほど効果の大きい相加的遺伝子が固定している（改良が上手くいっている）ことを意味している。回帰直線の傾きは  $n$  が 50 の時に最大となり、それより  $n$  が増大するとむしろ傾きは減少し、さきほど

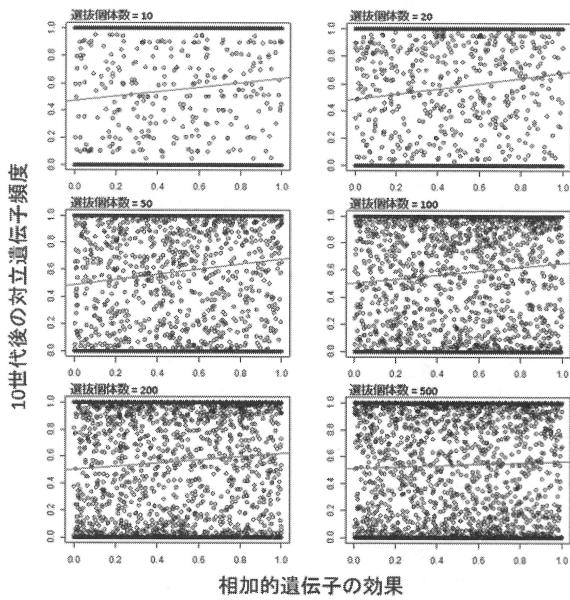


図-4. 10世代後の相加的遺伝子の効果と対立遺伝子頻度の関係

Fig.4 Relationship between allele effect and the frequency at additive loci after ten generations

と同様に  $n=50$  で相加的遺伝子の固定が最もうまくいっていることを示している。 $n=500$  では変異が保たれている座数が多いが、それは一方で効果の大きい相加的遺伝子を捉えることができていないということでもある。

3. 弱有害遺伝子の効果と 10 世代後の対立遺伝子頻度の関係 選抜個体数 ( $n$ ) が 10 や 20 等の小集団の場合、遺伝的浮動により、育種の観点から見た場合に意図せぬ弱有害遺伝子の固定(対立遺伝子頻度が 1.0 となる)が生じるリスクが考えられる。10 世代後の弱有害遺伝子の頻度を先ほどの相加的遺伝子の場合と同様に、遺伝子の効果(マイナスの効果)との関係で示した(図-5)。今回のシミュレーションでは弱有害遺伝子数が 200 という多くの座数としており、また  $n$  が 10 個体という小さい育種集団サイズの設定も試しているため、このような設定では多くの弱有害遺伝子が固定するのではないかと当初想定していた。しかし、いくつかの遺伝子での固定はみられるものの、遺伝子の固定はほとんど認められなかった。交配はランダム交配としているとはいえ、育種集団サイズの小さい集団においても弱有害遺伝子の固定がほとんど見られないのは意外な結果と言える。

#### IV おわりに

育種集団をシミュレーションすることにより、後代集団サイズを一定(1,000 個体)とした場合、選抜個体数

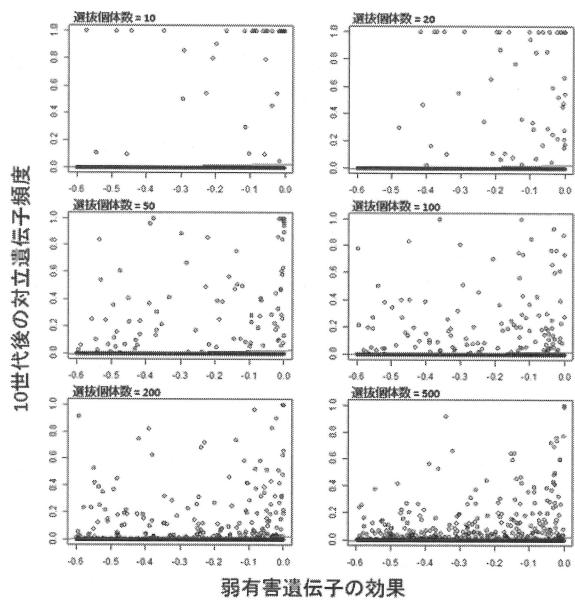


図-5. 10 世代後の弱有害遺伝子の効果と対立遺伝子頻度の関係

Fig.5 Relationship between allele effect and the frequency at deleterious loci after ten generations

が遺伝的改良効果や近交弱勢に対してどのような影響を及ぼすかについて検討した。選抜個体数が少ない場合、10 世代後の結果は、20 回の反復によって結果は大きく異なり、着実な育種の推進には 50 個体以上の選抜個体数が必要であろうと考えられた。このように選抜個体数は改良効果に影響を与えるが、その一方で家系当たりの個体数(これは家系から優良な 1 個体を選抜する場合の選抜強度に影響する)も改良効果に影響すると考えられた。今回は後代個体数を一定とした設定のもとでシミュレーションを試みたが、選抜強度を一定とした場合のシミュレーションについても今後検討する必要がある。また、今回の結果からは弱有害遺伝子の育種に対するマイナスの効果は顕著とならなかつたが、これについては実際の交配実験の結果等との比較も含めて今後さらに検討する必要があるものと考えられる。

#### 引用文献

- (1) HARTL, D. L. and CLARK, A. G. (1997) Principles of population genetics, Third edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA : 542pp
- (2) WHITE, T. L., HODGE, G. R., and POWELL, G. L. (1993) An advanced-generation tree improvement plan for Slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genet.* 42: 359-371