

非破壊変形に対する選抜による卵殻強度の遺伝的改良に関する研究

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): nondestructive deformation, eggshell strength, selection, hatchability, broken egg 作成者: 葦澤, 圭二郎 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00002197

非破壊変形に対する選抜による卵殻強度の遺伝的改良に関する研究

菑澤圭二郎

家畜育種増殖研究チーム

要 約

卵用鶏では卵殻強度の低下による破卵の増加が問題になっており、卵殻強度の遺伝的改良が望まれている。非破壊変形は卵殻形質の1つで、卵を非破壊で測定できるという利点がある。そこで本研究では、卵殻強度の遺伝的改良における、非破壊変形に対する選抜の有用性を明らかにすることを目的とした。

1. 白色レグホーンを用いて、非破壊変形に対する大（弱系）及び小（強系）方向への2方向選抜実験を10世代にわたって行った。選抜形質である非破壊変形は、強系、弱系ともに選抜に伴い選抜反応が認められ、第1世代では強系が $59.9 \pm 10.4 \mu\text{m}/\text{kg}$ 、弱系が $64.7 \pm 11.8 \mu\text{m}/\text{kg}$ だったが、第10世代では強系が $51.9 \pm 6.2 \mu\text{m}/\text{kg}$ 、弱系が $100.6 \pm 13.4 \mu\text{m}/\text{kg}$ となった。選抜反応は強系の方が小さく、強弱2系統間で非対称な反応を示した。破壊強度は、第1世代では強系が $2.95 \pm 0.45\text{kg}$ 、弱系が $2.77 \pm 0.45\text{kg}$ だったが、第10世代では強系が $3.75 \pm 0.46\text{kg}$ 、弱系が $2.17 \pm 0.34\text{kg}$ となった。このことから非破壊変形を指標とした選抜によって、卵殻強度の改良が可能であることが示された。また非破壊変形の実現遺伝率は、強系では0.16、弱系では0.38と推定され、強弱2系統間で非対称な値を示した。

2. 他の卵殻諸形質及び産卵能力における間接選抜反応は以下の通りであった。卵重は強系、弱系ともに選抜に伴い減少し、弱系の方がその傾向が著しかった。卵殻厚は、選抜によって強系は卵殻が厚く、弱系は卵殻が薄くなった。卵殻重は、強系ではほぼ一定の値で推移したが、弱系では直線的に減少した。卵殻卵重比は、強系では増加する傾向を示したが、弱系では減少する傾向を示し、卵殻厚とよく似た推移を示した。初産日齢は、強系が遅くなる傾向を示したが、弱系は早くなる傾向を示した。短期産卵率は、弱系では一定の水準で推移したが、強系ではほぼ直線的に低下した。長期産卵率は、短期産卵率とよく似た推移を示した。したがって非破壊変形の小方向への選抜により、卵殻厚や卵殻卵重比は増加し、卵重や産卵率は低下することが明らかとなった。また弱系では破卵の出現率が高くなり、また軟卵の割合が高く、卵殻強度の低下が確認された。

3. 卵殻諸形質の遺伝率は0.22～0.48と推定され、非破壊変形と破壊強度、卵殻卵重比は弱系の方がやや高かった。また産卵能力形質では、0.19～0.41と推定され、強系の方が高い値が推定された。卵重と卵形係数では両系とも0.5～0.6の高い値が推定された。非破壊変形と卵殻諸形質の間には、高い負の遺伝相関が推定され、特に卵殻卵重比と卵殻厚との相関が高く、非破壊変形は遺伝的には卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大きいことが示された。非破壊変形と産卵率との遺伝相関は、強系が弱系よりも高い正の値が推定された。また他の卵殻諸形質と産卵率の間には、負の遺伝相関が推定され、強系の方が弱系よりも高かった。一方、非破壊変形及び破壊強度と卵重との遺伝相関には系統間で差がみられ、卵殻強度と卵重との相関関係において強系と弱系で違いがあると推定された。選抜指数法を用いて卵殻形質の情報を取り入れて卵重や産卵率を低下させずに破壊強度を改良する場合、取り入れる卵殻形質としては卵殻卵重比が最も効率が良く、次いで非破壊変形、卵殻厚の順と推定されたが、破壊強度を用いる場合の効率には及ばなかった。

4. 対受精卵孵化率は世代の推移に伴い、強系がしだいに高くなるのに対し弱系は70%付近で推移した。したがって非破壊変形の小方向への選抜が、孵化率を向上させる効果があることが示された。また強系の発生中止卵の出現率が、孵卵初期および孵化直前の両方の時期で選抜に伴い低下し、特に孵化直前時期に選抜の影響が強く現れていた。非破壊変形の小方向への選抜は2週間以上の長期保存卵の孵化率を改善する効果があった。しかし個々の受精卵の非破壊変形の大きさと孵化率には一定の傾向は認められなかった。長期保存した受精卵の孵化率に非破壊変形が関係することから、受精卵のパッキングによる長期保存の孵化率に及ぼす影響を調べたところ、3～5週間保存における孵化率の向上がみられ、6週間保存でも孵化例が得られた。パッキング保存では卵重は減少しなかった。したがって保存中の卵重の減少を抑えることが孵化率を改善することが示唆され、このことが強系の孵化率の向上の一因と考えられた。このように卵殻は胚の培養器として重要なものであり、また卵殻強度の強い系統の卵の方が保存容器としても培養器としても優れていることが示された。そこでこうした卵殻の特性を利用して、ウズラ初期胚を強系のニワトリの卵殻を用いて培養し孵化させることを試みた。3つの方法で培養したところ、3つの方法とも孵化例が得られ孵化率は11.4～17.6%であった。これによってニワトリ卵殻を用いてウズラ胚を放卵直後の発生初期の段階から孵化まで培養できること、また孵化において卵殻が重要であることを示した。

5. 卵形成において子宮部への移行時間は強系の方がわずかに早かった。また子宮部滞留時間は強系の方が長かった。したがって卵殻強度と子宮部滞留時間の間に関連のあることが示唆された。卵管の長さは弱系の方が長かったが、卵殻を形成する子宮部の割合は強系が弱系よりも大きかった。これらの結果から、非破壊変形に対する選抜が、卵形成における子宮部滞留時間と卵管における子宮部の割合に影響を与えることが明らかとなり、子宮部における卵殻形成が卵殻強度と大きく関連することが示された。

以上の結果をまとめると、非破壊変形に対する大小2方向への選抜実験によって、非破壊変形の大系統（弱系）と小系統（強系）を作出することに成功し、選抜の効果を確認した。そして破壊強度における間接選抜反応から、非破壊変形の小方向への選抜は卵殻強度を遺伝的に改良することを明らかにした。また非破壊変形の小方向への選抜が、卵重や産卵率を低下させることが明らかとなった。また非破壊変形は、破壊強度よりは劣るものの、その他の卵殻形質と同程度の改良効率であることを明らかにした。さらに非破壊変形の小方向への選抜は長期保存卵の孵化率を改善することを明らかにした。非破壊変形に対する選抜は、卵形成における子宮部滞留時間と、卵管における子宮部の割合に影響を与えることが明らかとなった。

以上のことから、卵殻強度の遺伝的改良において、非破壊変形は有用な形質であることが明らかとなった。

キーワード：非破壊変形、卵殻強度、選抜、孵化率、破卵

緒 言

近年養鶏産業においては、経済効率の高い鶏卵生産をめざして、ニワトリの産卵能力の向上と、飼養技術の改善が行われてきた。特に卵用鶏の育種では、まず産卵率の改良に重点が置かれ、次いで卵重の改良にも重点が置かれるようになり、多産で大卵の方向に改良が進んだ。その結果、鶏卵の生産効率は著しく向上したが、その一方で卵殻質の低下を招き、それによる破卵の増加が問題になってきた^{3,41,50}。破卵は殻付き鶏卵としての商品価値をなくすとともに、他の正常卵への汚染をひきおこすなど、経済的な損失をもたらす。

破卵による損失について、Andersonら²⁾はイギリスで生産される卵のうち、6.7%が破卵などの卵殻不良卵であると推定し、Roland⁹⁷⁾はアメリカでは生産卵の6.4%が卵殻不良卵であると推定している。Hamiltonら⁴¹⁾は、これらの数値をもとに生産卵のうち6～8%の卵が卵殻不良卵となると推定している。この数値は養鶏場から消費者までの流通段階も含んでいる。

破卵は産卵時から消費者までのあらゆる段階で起こるが、卵の格付けや洗卵などを行うGPセンターでの発生が多く、この段階の発生率については1～11%という値が報告されている^{11,41,111)}。また産卵時の破卵の割合については、3.5～6.1%という値が報告されてい

る^{11,41,97)}。Roland⁹⁸⁾は、養鶏業者を対象とした調査を行い、鶏舎の時点で生産卵の7.7%が卵殻不良卵で、その後GPセンターでさらに5.16%の卵が破卵になると推定し、消費者段階までの損失卵の割合は全体で13～20%にのぼると推定した。また損失額も採卵鶏1羽当たり1.32～2ドルと推算した。この推定に基づく、本来産卵率が90%のニワトリでも、鶏舎の時点では破卵の発生のない産卵率が83%のニワトリと同じと評価されてしまう。現在は卵用鶏における産卵率の改良が限界に近づきつつあり、産卵率の向上があまり期待できなくなっている。そのため破卵の発生が少なくなることは、経済的効果が大きい。

Carter²¹⁾は、破卵は外から卵殻に加わる圧力に対して、卵殻構造を支える力の方が弱い場合に生じるとしている。この卵殻構造を支える力が卵殻強度である。したがって卵殻強度の大きい卵ほど卵が割れにくく、破卵になりにくいことになる。そのため、卵殻強度を遺伝的に改善して、破卵の発生を防止することが望まれるようになった。

卵殻強度を遺伝的に改良するためには、まず卵殻強度を評価するのに、どのような形質を指標として用いるかが問題となる。そしてその形質が遺伝的変異を持ち、選抜による改良ができるものでなければならない。これまで卵殻強度の指標として取り上げられた卵殻形質には、卵殻厚^{115,116)}、卵殻重¹¹⁴⁾、卵殻卵重比¹¹⁸⁾、卵比重¹¹⁸⁾、破壊強度¹⁴⁾、非破壊変形¹⁰⁰⁾、単位表面積当たりの卵殻重^{118,137)}などがある。またシミュレーター³³⁾や衝撃テスト^{13,119,138)}による破卵の発生率を指標とした研究も報告されている。

破壊強度は卵(卵殻)に直接荷重して卵殻が壊れた時の荷重の大きさのことで、卵殻構造を支える力という意味での卵殻強度に最も近い形質である。この形質の測定法は1955年にBrooksら¹⁴⁾によって初めて報告され、その後測定精度や測定速度が改善され、一般にも普及している。しかしこの方法は、卵殻卵重比や卵殻厚と同じように、卵を破壊しないと測定できないという欠点がある。

これに対し、卵比重は卵殻厚との相関が高く、卵を非破壊的に測定できるという利点があるが、直接卵殻強度を評価する指標というわけではない。また温度の影響や気室の大きさによる影響が指摘されている¹²⁹⁾。そこで非破壊で測定できる卵殻強度ということで非破壊変形という形質が考え出された。卵殻強度を非破壊で測定することは、測定卵の経済的価値を損なわずにすむ点で、コ

ストのかかる実際の育種改良の場では、経済的メリットが大きい。

非破壊変形は、1962年に卵殻質の新しい測定法として、SchoorlとBoersma¹⁰⁰⁾によって初めて紹介された。この測定法は、一定の荷重を卵(卵殻)にかけた時の卵の変形量を測定するものである。しかし当初の測定器は精度の上で問題があった¹³²⁾。すなわち変形大きさが0.1mm以下と小さく、これをダイヤルゲージで測定するため精度の上で誤差が大きく、また操作も難しかった。そのため卵殻強度の指標としての評価も、高い報告^{95,100,137)}と低い報告¹⁰²⁾に分かれた。その後、Voiseyら^{127,128,130,132)}によって改良が加えられ、精度の高い破壊強度測定器と非破壊変形測定器が開発され、非破壊変形が卵殻強度の指標として適していることが報告された^{42,131,134)}。

このようにいろいろな形質が卵殻強度の指標として検討され、これを用いた選抜実験も試みられるようになった。選抜実験では、卵の比重^{36,62,68,120,121)}、卵殻厚^{110,121)}、卵殻卵重比¹⁸⁾、破壊強度²⁶⁾、非破壊変形^{83,120,121)}、破卵率³³⁾などの形質が、単一もしくは組み合わせて、卵殻強度の指標として用いられた。これらの選抜実験の多くは、選抜対象形質に選抜による効果がみられたと報告している。しかし選抜世代は5世代以下のものがほとんどで、長期にわたる選抜実験の報告例はなかった。

これらの形質の中で、非破壊変形を卵殻強度の指標とした選抜実験では、Pevznerら⁸³⁾はSchoorlとBoersmaの方法で非破壊変形を測定しており、産卵率も改良目標に加えていたが、非破壊変形の選抜による変動は一定でなかったと報告している。またVan Tijen¹²¹⁾は、非破壊変形の他に卵殻厚と卵比重を組み合わせて卵殻強度の指標としており、測定もSchoorlとBoersmaの方法で行っていたが、選抜による改良効果がみられたと報告している。したがって複数の形質が選抜の指標とされており、非破壊変形だけを指標とした単一形質の選抜実験は行われていない。また非破壊変形の測定も、Voiseyらの改良型を使ったものではなく、選抜による改良効果も報告によって異なっていた。そのため、選抜における卵殻強度の指標としての非破壊変形の有用性については明らかではない。また非破壊変形に対する選抜が、経済形質である卵重や産卵性に及ぼす影響も明らかではない。

そこで本研究では、卵殻強度の改良における非破壊変形の有用性、及び経済形質との関連性について検討をおこなった。まず第1章において、Voiseyらの開発した測定器による非破壊変形を選抜形質として、10世代に

わたり大小2方向への選抜実験を行い、選抜の効果を検討したので、その結果について述べる。その結果、非破壊変形の大系統（弱系）と小系統（強系）を作出することに成功し、選抜の効果を確認した。また破壊強度における間接選抜反応から、卵殻強度の改良効果を明らかにした。そこで第2章では、非破壊変形に対する選抜が、他の卵殻形質や卵重や産卵率などの経済形質に及ぼす影響について検討した結果について述べる。その結果、非破壊変形の小方向への選抜（強系）が、卵重や産卵率を低下させることを明らかにした。このような経済形質の低下は、実際の育種改良の場では大きな問題となるため、第3章において、非破壊変形を卵殻強度の指標とした場合の改良効率について、種々の条件を設定して検討した結果について述べる。その結果非破壊変形は、破壊強度よりは劣るものの、その他の卵殻形質と同程度の改良効率であることを明らかにした。ここで実際の育種では孵化率はコマースの鶏を生産する上で重要な経済形質であり、さらに卵殻が胚の発生場所として重要な役割を果たすことから、第4章では非破壊変形に対する選抜の孵化率に及ぼす影響について述べる。また孵化における卵殻の重要性について、胚培養実験を行った結果を述べる。また卵殻形成と卵殻強度の関係について明らかにするために、第5章において、選抜実験で作出された選抜系統の卵形成における特徴について調べた結果について述べる。

第1章 非破壊変形に対する大小2方向選抜実験における直接選抜反応と破壊強度における相関反応

1.1 緒言

破卵は外部からの圧力に、卵殻構造が耐えられなくなった場合に生じる。破卵は殻付き鶏卵としての商品価値をなくすため、養鶏経営においては最も大きな経済的損失をもたらす^{41,50}。これを補うためには、生産性をあげる方法と損失を減らす方法の2つの方法がある。しかし産卵能力が限界に近づきつつある現在、産卵能力の急激な改良は難しくなっている。そのため卵殻強度を改善して、破卵の発生を防止する試みが行われるようになった。

これまで卵殻強度の遺伝的改良をめざして、多くの選抜実験が試みられた。これらの選抜実験では、卵比重^{62,68,121}、卵殻厚¹²¹、卵殻卵重比¹⁸、破壊強度²⁶、非破壊変形^{83,121}、破卵率³³などの形質が、単一もしくは

組み合わせて、卵殻強度の指標として用いられた。

このうち、卵比重と非破壊変形は卵殻強度を非破壊的に測定する方法である。しかし、非破壊変形の測定については測定精度や測定機器の面で十分なものがなく、非破壊変形だけを指標とした単一形質の選抜実験は行われなかった。その後、Voiseyらは卵殻強度測定法に関する一連の研究から、精度の面で従来のものよりすぐれた破壊強度測定器と非破壊変形測定器を開発し、これらが卵殻強度の指標として適していると報告した^{42,131,134}。しかしながら、選抜における卵殻強度の指標としての、非破壊変形の有用性については明らかでない。

そこで第1章では、Voiseyらの開発した測定器による非破壊変形を選抜形質として、10世代にわたり大小2方向への選抜実験を行い、非破壊変形の大系統（弱系）と小系統（強系）の作出を試み、非破壊変形における選抜の効果を検討した。また破壊強度における間接選抜反応から、卵殻強度に対する改良効果を明らかにすることとした。

1.2 選抜実験計画

供試動物

選抜実験の基礎集団は農林水産省岡崎種畜牧場（現家畜改良センター岡崎牧場）で保有されている白色レグホーン種のG2系統を用いた。G2系統は岡崎種畜牧場の保有する系統の中では、卵重は大きくないが産卵率が高いのが特徴である。

選抜方法

選抜実験においては、後述の非破壊変形を選抜基準とした。非破壊変形では数値が小さいほど、卵殻強度が強いとされている^{42,131,134}。この非破壊変形に対して大小2方向への選抜を行い、大方向への選抜系統を弱系、小方向への選抜系統を強系とした。羽数は両系統それぞれ成鶏時の雌で320羽とした。雌は個体記録に基づき選抜した。雄は、全きょうだい雌の平均値の集団平均からの偏差に、重みづけ係数 k で加重した値に基づいて選抜した。重みづけ係数 k は $k = n / (2 + (n - 1)h^2)$ の式より求めた³⁰。ここで n は全きょうだい雌の数、 h^2 は遺伝率を表し、 $h^2 = 0.3$ と仮定した。選抜羽数は両系統とも雄10羽、雌80羽とした。選抜は1年1世代として10世代行い、その間の卵殻強度の変化を調査した。ただし1回目の選抜においては、非破壊変形の測定装置が未完成であったため、破壊強度を選抜基準として選抜を行った。

卵殻強度の測定

卵殻強度の指標として非破壊変形と破壊強度を取り上げ、産卵のピークを過ぎた36～38週齢時に測定を行い、選抜のデータとした。なおこの週齢は時期としては盛夏を過ぎた9月にあたる。測定期間中に産卵された3個について、非破壊変形と破壊強度を測り、その平均値を雌個体のデータとした。測定は産卵後24時間以内に行った。

非破壊変形は卵殻強度測定器（インテスコ製）を用いて測定した。この測定器は、Voiseyらの開発した測定器と同じ原理に基づいて製作されたものである。すなわち横にした卵の短軸方向に、クロスヘッドの移動速度10mm/minで卵に圧力を加え、その荷重値が1.1kgとなった時点の、クロスヘッドが卵に接触してからの移動距離を電気的に検出するもので、この移動距離を変形量とした。この変形量を荷重値で割って、荷重1kgあたりに換算した値を非破壊変形とした。

また破壊強度は、破壊強度測定装置（インテスコ製）を用い、横にした卵の短軸方向にクロスヘッドの移動速度を50mm/minとして加圧し、卵が割れた時の最大荷重を測定した。

交配と飼養管理

選抜個体の交配は人工授精で行い、全きょうだい及び半きょうだい間を避けた無作為交配とした。種卵は貯卵室（温度14℃、相対湿度85%）に保存し、保存期間は最大3週間とした。採取した種卵はすべて孵卵に供した。孵化は毎世代12月15日前後とした。孵化したヒナのうち、雌はすべての個体を、また雄は各母家系あたり2羽ずつを無作為に選んで育成した。17週齢時に雄は各母家系あたり1羽を無作為に選び、雌は育成集団から無作為に320羽を選んだ。

ヒナは4週齢までは育雛器で、その後17週齢までペンケージで雌雄別に群飼で育成した。点灯は15L（15時間明期）：9D（9時間暗期）とした。17週齢で開放鶏舎に移動し、雌は個体毎にケージで、雄は2羽ずつ雄用ケージで飼育した。点灯は育成時と同じ15L：9Dとした。換気は自然換気のみで、温度コントロールはしなかった。飼料及び水は自由摂取とした。飼料の組成は表1に示した。その他の飼養管理は畜産試験場の慣行によった。

1.3 非破壊変形と破壊強度の関係

非破壊変形の測定器の完成が基礎世代の選抜時に間に合わなかったため、選抜第1世代において、卵殻強度の

表1. 給与飼料の組成

成分	割合 (%)
トウモロコシ	56.3
マイロ	9.0
大豆粕	7.0
魚粕	7.0
フスマ	5.0
脱脂米ぬか	2.3
アルファルファミール (乾)	2.0
コーングルテンミール	1.8
リン酸カルシウム	1.2
炭酸カルシウム	7.1
食塩	0.2
動物性油脂	1.0
ビタミンB添加物	0.1
代謝エネルギー (Mcal/kg)	2.82
粗タンパク質 (%)	16.25
カルシウム (%)	3.57
有効リン (%)	0.77

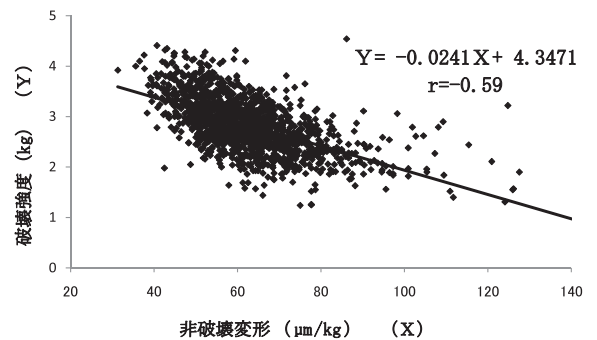


図1. 第1世代における非破壊変形と破壊強度の関係

非破壊測定法としての非破壊変形と破壊強度との関係について検討した。

材料と方法

用いた鶏は選抜第1世代の強弱両系統の雌584羽で、36週齢時に産卵された1455個の卵について、破壊強度と非破壊変形の測定を行った。測定方法は選抜実験計画のところで述べたとおりである。

結果

非破壊変形と破壊強度の分布を図1に示した。卵殻強度を直接表現する形質と考えられる破壊強度と非破壊変

形の間には、 -0.59 と負の相関が認められた。このことは破壊強度が大きい卵つまり卵殻強度が強い卵は、非破壊変形が小さいことを意味する。

また非破壊変形 (X) に対する破壊強度 (Y) の一次回帰を求めたところ、

$$Y = (-0.024)X + 4.348$$

となり、有意な一次回帰 ($P < 0.01$) が得られた。

Voisey ら¹³¹⁾ は形質間の相関係数として破壊強度と非破壊変形との間で -0.73 、破壊強度と卵殻厚との間では 0.64 と報告している。また Potts ら⁸⁶⁾ の報告では、5種類のコマーシャル鶏で求めた形質間の相関係数は、破壊強度と非破壊変形との間で $-0.78 \sim -0.93$ 、破壊強度と卵殻厚との間では $0.64 \sim 0.83$ であった。また Hunton⁴⁹⁾ の報告では、破壊強度と非破壊変形との間で -0.71 、破壊強度と卵殻厚との間では 0.67 、また非破壊変形と卵殻厚との間では -0.78 であった。さらに Voisey ら¹³³⁾ は非破壊変形測定時の加圧を 0.5kg とした場合、破壊強度と非破壊変形との間の相関係数は -0.62 、破壊強度と卵殻厚との間では 0.69 、破壊強度と卵殻重との間では 0.46 、破壊強度と卵殻卵重比との間では 0.64 と報告している。Voisey ら¹²⁸⁾ は破壊強度と非破壊変形との相関係数を卵のサイズ別に求めたところ、 $-0.52 \sim -0.76$ であったと報告している。いずれの報告も非破壊変形と破壊強度との間には、高い負の相関のあることを示している。また相関の大きさも卵殻厚や卵殻卵重比などと破壊強度との相関と同じくらいであると報告している。

本実験の結果からは破壊強度と非破壊変形との間では、同様の傾向が示された。また相関の大きさもこれまでの報告の範囲内であったが、やや低い値であった。この差は本実験で使用した非破壊変形測定器の測定条件などの違いによる影響も考えられる。しかしながら個々の卵の卵殻強度を評価しようとする場合、非破壊変形は卵殻厚や卵殻重、卵殻卵重比と同じ程度有効な特性値であると考えられ、以後の選抜実験においても引き続き選抜対象形質とした。

1.4 非破壊変形にみられた直接選抜反応と破壊強度における相関反応

非破壊変形に対する10世代にわたる大小2方向選抜実験のデータをもとに、非破壊変形における直接選抜反応と、破壊強度における相関反応を評価し、選抜の効果を検討した。

材料と方法

選抜実験

非破壊変形を卵殻強度の指標とした2方向選抜実験の概要は1.2で述べたとおりである。

データの分析と実現遺伝率の推定

データの分析にはHarveyの最小二乗分散分析プログラムLSML76⁴⁵⁾を用いた。

実現遺伝率は累積選抜差に対する累積選抜反応の回帰によって推定した³⁰⁾。なお各世代の選抜差は、雄側と雌側から求めた選抜差を平均して求めた。雌の選抜差は自分の記録の集団平均からの偏差に、次世代に残した子ども数で重み付けして求めた。雄の選抜差は、全きょうだいの雌の記録に重み付けして求めた値をもとに、雌と同様にして求めた。

結果

選抜反応

世代の経過に伴う非破壊変形の推移を図2に示した。選抜形質である非破壊変形では、強系、弱系ともに世代の経過に伴い選抜反応が認められ、第10世代では強系が $51.9 \pm 6.2 \mu\text{m/kg}$ 、弱系が $100.6 \pm 13.4 \mu\text{m/kg}$ となった。しかし反応の程度は系統によって異なった。すなわち強系の反応はあまり大きくなく、第7世代以降では一定の方向を示さなかった。一方弱系は第7世代まで安定して増加し、第8世代以降はさらに大きな増加を示した。その結果大小2方向への選抜は非対称な反応を示した。標準偏差は強系が世代の経過とともに小さくなるのに対し、弱系は一時小さくなったが第8世代以降はやや大きくなった。また世代ごとの系統平均値の最小二乗推定値間の差と分散分析の結果を表2に示した。第1世代から系統間に有意な差が認められ、第2世代以降はその差が広がり、第8世代以降さらに差が大きくなる傾向が認められた。

世代の経過に伴う破壊強度の推移を図3に示した。破壊強度は世代の経過に伴い、強系、弱系ともに明らかな相関反応がみられた。強系は第2世代までは基礎世代とほぼ同じであったが、第3世代以降は増加する傾向を示した。弱系は第4世代までは大きな変動を示さなかったが、第5世代以降明らかな減少傾向を示した。したがって系統間差は世代の経過とともに大きくなった(表2)。また強系の場合、非破壊変形では第5世代以降に選抜反応があまり大きくなかったが、破壊強度では増加を示した。その結果第10世代では強系が $3.75 \pm 0.46\text{kg}$ 、弱系

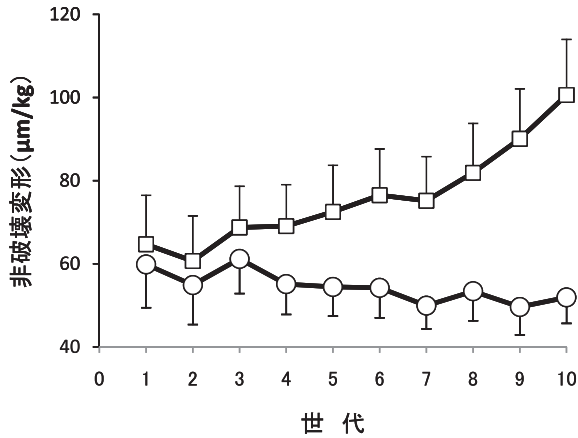


図2. 選抜に伴う強系 (□) 及び弱系 (○) における非破壊変形の推移。
各点は世代毎の平均値を、各縦線はその標準偏差を表す。

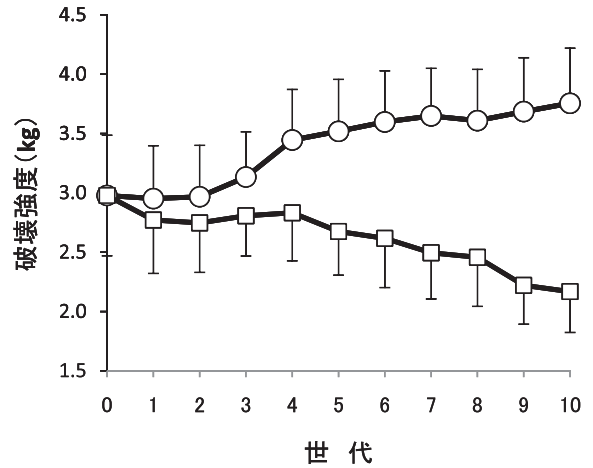


図3. 選抜に伴う強系 (□) 及び弱系 (○) における破壊強度の推移。
各点は世代毎の平均値を、各縦線はその標準偏差を表す。

表2. 非破壊変形および破壊強度の世代別の系統間差

	世 代									
	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅	G ₆	G ₇	G ₈	G ₉	G ₁₀
非破壊変形										
系統間差の最小二乗推定値										
弱系 - 強系 (μm/kg)	4.83	5.78	7.55	13.95	18.06	22.26	25.22	28.97	40.46	48.69
系統間差の有意性	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
破壊強度										
系統間差の最小二乗推定値										
強系 - 弱系 (kg)	0.18	0.22	0.32	0.61	0.84	0.98	1.15	1.15	1.46	1.59
系統間差の有意性	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**

** : P<0.01 有意水準 1 % で有意差あり

が $2.17 \pm 0.34\text{kg}$ となった。したがって非破壊変形を指標とした選抜によって、卵殻強度の改善が可能であることが示された。

非破壊変形と破壊強度の個体分布

非破壊変形に基づく個体分布について、世代の経過に伴う推移を図4に示した。強系の場合、第1世代では $40 \sim 100 \mu\text{m/kg}$ の範囲に分布していたが、世代が進むにつれて、非破壊変形の小さい方に分布の範囲が狭まり、分布の尖りが高くなった。その結果第10世代の分布は $40 \sim 70 \mu\text{m/kg}$ の範囲になった。一方弱系の場合、第1世代では強系と同じく $40 \sim 100 \mu\text{m/kg}$ の範囲に分布していたが、世代が進むにつれて、分布全体が非破壊変形の大きい方に移動し、分布の幅も第10世代では $70 \sim 140 \mu\text{m/kg}$ に広がって、分布のピークが低くなった。

破壊強度に基づく個体分布について、世代の経過に伴

う推移を図5に示した。強系の場合、第1世代では $2 \sim 4\text{kg}$ の範囲に分布していたが、世代が進むにつれて、破壊強度の大きい方に分布が移動した。その結果第10世代では $3 \sim 5\text{kg}$ の範囲に分布し、その形はあまり変化しなかった。一方弱系の場合、第1世代では強系と同じく $2 \sim 4\text{kg}$ の範囲に分布していたが、世代が進むにつれて、分布全体が破壊強度の小さい方に移動し、分布の幅が第10世代では $1.6 \sim 3.0\text{kg}$ とやや狭まった。

非破壊変形の実現遺伝率

非破壊変形の選抜差と選抜反応を表3に示した。強系の選抜差は世代の経過とともに小さくなる傾向を示した。これに対して弱系は多少の変動はあるものの、平均選抜差はしだいに大きくなった。その結果第10世代までの累積選抜差は弱系が強系の約1.6倍となった。

非破壊変形の実現遺伝率の推定値は、累積選抜差に対

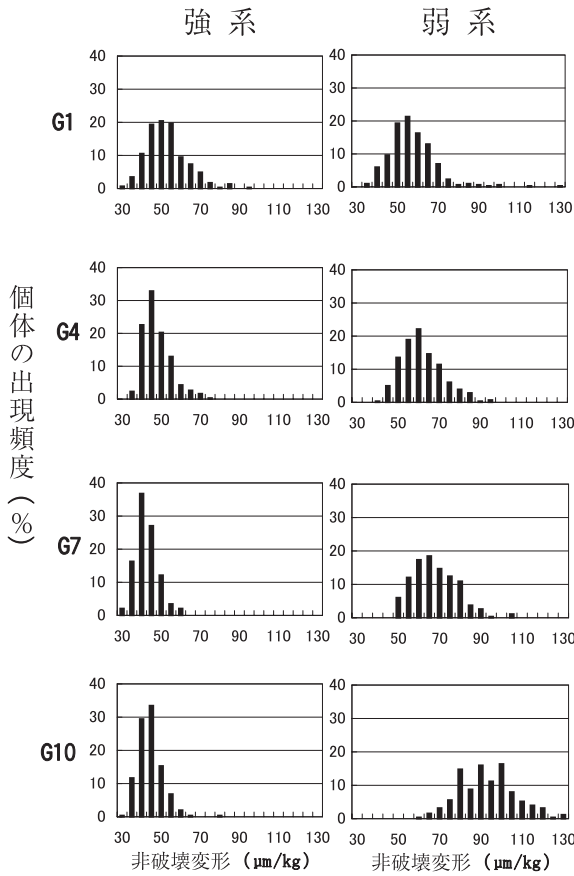


図4. 強系及び弱系における非破壊変形に基づく個体分布の世代推移

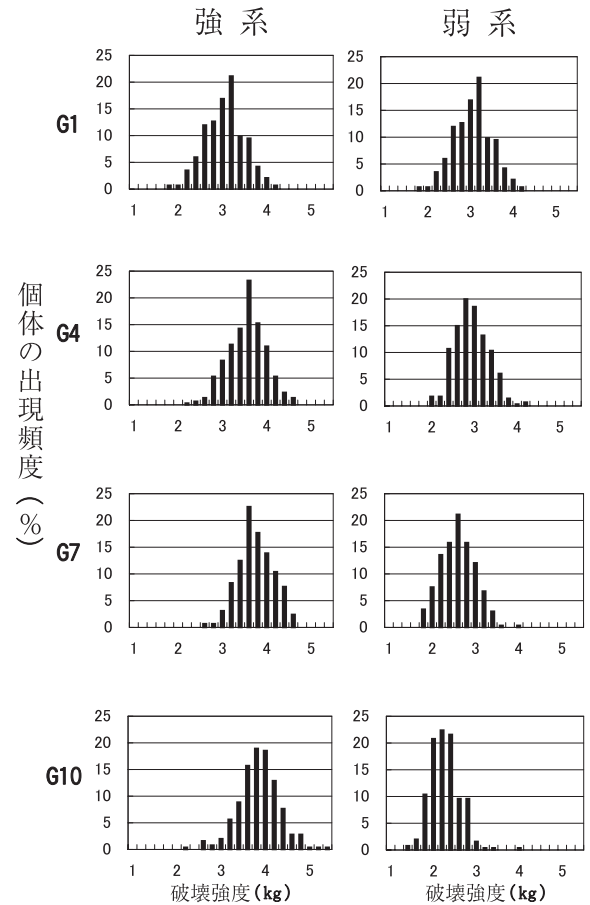


図5. 強系及び弱系における破壊強度に基づく個体分布の世代推移

表3. 非破壊変形の各世代における選抜差と選抜反応

世代	選抜差 (μm/kg)				選抜反応 (μm/kg)	
	雌	雄	平均	累積	反応	累積
強系						
G ₁	9.61	7.21	8.41	8.41	4.98	4.98
G ₂	9.43	6.54	7.98	16.39	-6.30	-1.32
G ₃	8.21	6.83	7.52	23.91	6.08	4.76
G ₄	6.61	4.92	5.76	29.67	0.67	5.43
G ₅	7.62	5.38	6.50	36.17	0.21	5.63
G ₆	5.09	4.17	4.63	40.80	4.30	9.93
G ₇	6.18	4.29	5.24	46.04	-3.46	6.47
G ₈	7.23	5.62	6.43	52.47	3.78	10.25
G ₉	6.34	2.42	4.38	56.85	-2.30	7.95
	実現遺伝率				0.16	
弱系						
G ₁	9.56	9.21	9.39	9.39	-4.02	-4.02
G ₂	13.28	5.86	9.57	18.96	8.07	4.04
G ₃	10.22	9.89	10.05	29.01	0.32	4.36
G ₄	12.11	5.91	9.01	38.02	3.44	7.80
G ₅	12.93	7.06	9.99	48.01	3.99	11.79
G ₆	8.98	8.51	8.74	56.76	-1.33	10.46
G ₇	12.30	10.03	11.17	67.92	6.74	17.20
G ₈	13.11	10.66	11.89	79.81	8.18	25.38
G ₉	13.63	11.82	12.73	92.54	10.53	35.91
	実現遺伝率				0.38	

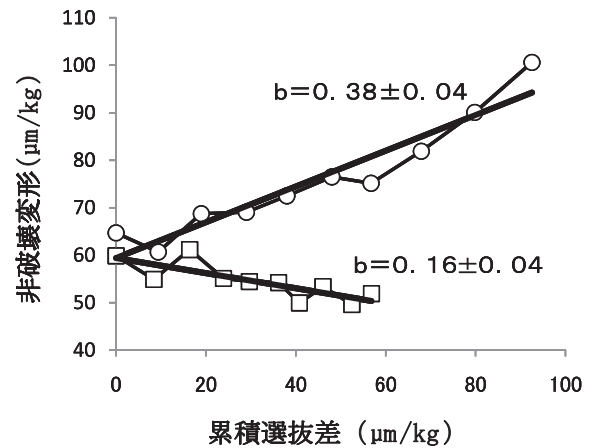


図6. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における非破壊変形の直接選抜反応と累積選抜差に対する回帰

する選抜反応の回帰から求め、強系では0.16、弱系では0.38であった (図6)。

1.5 考察

今回の選抜実験で、非破壊変形の大小2方向への選抜

により、明らかな選抜反応が認められた。卵殻強度の遺伝的改良については、これまで多くの研究者が選抜実験を試み、非破壊変形を選抜形質に使っている報告もある。Van Tijen¹²¹⁾は、非破壊変形と卵殻厚と比重からなる卵殻質指数を選抜指標として、卵殻質指数が高くなる方向への4世代選抜を行い、非破壊変形は小さくなったと報告した。Pevznerら⁸³⁾は、白色レグホーン種2系統について、非破壊変形と産卵率を選抜指標に、非破壊変形は小さく、産卵率は高くなる方向へ3世代選抜を行ったが、非破壊変形が減少しない系統があり、破卵の発生にも改善が見られなかった。しかしいずれも非破壊変形を含む複数形質の選抜であるため、非破壊変形に対する選抜の効果を正確には反映していない。特にPevznerら⁸³⁾の場合は産卵率との関係が関与しているものと考えられる。これに対し、今回の選抜実験は非破壊変形のみを対象とした単一形質の選抜であり、非破壊変形が選抜によって変化する形質であることを示すことができた。

Combら²⁶⁾は破壊強度を指標にして強弱2方向へ2世代選抜を行い、破壊強度が強系で3.45kg、弱系で3.04kgになったと報告した。本実験では第2世代の破壊強度は強系が2.96kg、弱系が2.74kgであり、系統間の差はやや小さいが有意であり、その後世代の経過とともに系統間差は広がった。したがって卵殻強度の選抜の指標として非破壊変形が十分利用できると考えられた。ただし第2世代における系統間の差がCombら²⁶⁾ほど大きくなかったが、これは直接選抜と間接選抜の違いによるものと考えられた。またVoiseyら¹³¹⁾は非破壊変形と破壊強度との間に非線形の関係があり、破壊強度を推定する指

標として非破壊変形を用いる場合は、二次もしくは対数変換することにより推定精度が上がるという報告している。

非破壊変形に対する2方向への選抜により非対称な選抜反応がみられた。このことは選抜が進むにつれて、系統により非破壊変形の個体分布の形が変化してきたことと関連していると考えられる。非対称な選抜反応の原因の1つとして、非破壊変形の形質としての特性があると考えられた。まず、Falconer³⁰⁾が指摘した尺度効果(Scale effects)の影響がある。すなわち、今回の選抜実験では非破壊変形の平均値が大きくなるにつれて標準偏差も大きくなった。また第10世代での非破壊変形の変動係数は強系が12.0%、弱系が13.3%とあまり差がなかった(表4)。次に世代の経過とともに、強系における分布の幅が狭くなったが、非破壊変形では40 $\mu\text{m}/\text{kg}$ より小さい値を示す個体は少なく、このあたりに非破壊変形の測定値としての下限があると考えられた。Van Tijen¹²¹⁾の選抜実験においても、非破壊変形の測定条件は異なるものの、同様の結果が報告されている。

本実験の結果から、非破壊変形を指標とした選抜によって、卵殻強度を改良できることが示された。しかし非破壊変形を実際のニワトリの選抜育種へ応用するためには、経済形質である卵重や産卵率などとの関連性を明らかにする必要がある。また非破壊変形を指標とした選抜が破卵の出現率にどう影響するのか、明らかにする必要がある。

1.6 小括

非破壊変形を卵殻強度の指標とした場合の卵殻質の改良の可能性を検討するために、非破壊変形に対する大(弱

表4. 非破壊変形の各世代の平均値、標準偏差と変動係数

世 代	強 系			弱 系		
	平均	標準偏差	変動係数	平均	標準偏差	変動係数
	$\mu\text{m}/\text{kg}$	$\mu\text{m}/\text{kg}$	%	$\mu\text{m}/\text{kg}$	$\mu\text{m}/\text{kg}$	%
G ₁	59.86 a	10.41	17.39	64.69 b	11.79	18.22
G ₂	54.88 a	9.49	17.29	60.67 b	10.86	17.90
G ₃	61.18 a	8.35	13.64	68.73 b	9.93	14.45
G ₄	55.10 a	7.29	13.24	69.05 b	9.99	14.47
G ₅	54.43 a	7.01	12.88	72.49 b	11.23	15.49
G ₆	54.22 a	7.22	13.31	76.48 b	11.15	14.58
G ₇	49.93 a	5.59	11.19	75.15 b	10.63	14.15
G ₈	53.39 a	7.07	13.25	81.89 b	11.89	14.52
G ₉	49.61 a	6.69	13.49	90.07 b	12.01	13.33
G ₁₀	51.91 a	6.24	12.01	100.60 b	13.39	13.31

a,b：同一世代で異符号間に有意差あり (P<0.01)

系)及び小(強系)方向への2方向選抜実験を10世代にわたって行い、非破壊変形の選抜反応と破壊強度への影響について調べた。選抜形質である非破壊変形は、強系、弱系ともに世代の経過に伴い選抜反応が認められ、第10世代では強系が $51.9 \pm 6.2 \mu\text{m/kg}$ 、弱系が $100.6 \pm 13.4 \mu\text{m/kg}$ となった。しかし選抜反応は強系の方が小さく、強弱2系統間で非対称な反応を示した。破壊強度については、非破壊変形に対する選抜反応が小さかった強系においても、安定した増加を示し、その結果第10世代では強系が $3.75 \pm 0.46\text{kg}$ 、弱系が $2.17 \pm 0.34\text{kg}$ となった。このことから非破壊変形を指標とした選抜によって、卵殻強度の改良が可能であることが示された。また非破壊変形の実現遺伝率は、強系では0.16、弱系では0.38と推定され、強弱2系統間で非対称な値を示した。

第2章 非破壊変形に対する大小2方向選抜実験における間接選抜反応

2.1 緒言

ある量的形質に対して選抜を行うと、その形質以外の形質にも種々の影響が現れる。このような関係を明らかにすることは、実際の選抜育種の上では重要である。

選抜実験における形質間の関係については、ニワトリでは産卵数と卵重との間で負の相関関係があることが知られている^{4,28,85)}。最近の報告でも、産卵数に対する選抜を行うと、卵重や卵殻諸形質が低下することが観察されている⁷²⁾。また卵殻形質を対象とした選抜実験では、卵重や産卵率あるいは選抜形質以外の卵殻形質における相関反応が報告されている^{18,26,33,62,83,96,121)}。その多くが、選抜形質以外の卵殻形質にかなり高い相関反応がみられたことを報告している。それに対し卵重や産卵率における相関反応はあまり高くなく、また報告による違いがみられた。非破壊変形についても Pevzner ら⁸³⁾や Van Tijen ら¹²¹⁾が種々の形質との相関反応を報告しているが、非破壊変形のみを対象とした単一形質の選抜実験ではない。そのため非破壊変形に対する選抜による影響を正確に反映しているとはいえない。したがって非破壊変形を対象とした単一形質の選抜実験を行うことによって、種々の形質との相関反応を明らかにする必要がある。

卵殻強度の選抜は、遺伝的に卵殻強度を強くして破卵の出現を減らすことが、大きな目的である。したがって破卵の出現率を指標に、選抜実験の成果を評価することは重要である。しかしながら、これまでいろいろな卵殻形質を指標に行われてきた卵殻強度の選抜実験では、こ

の面からの検討がほとんどなされていない。選抜系統の破卵の出現率を検討したものとしては、シミュレーターによる破卵の発生率を直接選抜指標とした Garwood ら³³⁾を別にすると、卵比重を選抜指標とした McPhee ら⁶²⁾の報告や、3つの卵殻形質について単一形質の2方向選抜実験を行った Hartmann ら⁴⁴⁾の報告がある。両者とも破卵の出現率に選抜効果がみられたと報告している。

破卵の出現率と卵殻強度との一般的な関係については、多くの報告がある。Tyler ら¹¹⁶⁾は、単位面積当たりの卵殻重と破卵の出現率に、負の相関関係を認め指数関数による回帰式を求めている。Bowman ら¹³⁾は、卵殻厚との間に -0.84 の高い負の相関を報告した。Wells¹³⁷⁾は卵比重や単位面積当たりの卵殻重を卵殻強度の指標として取り上げ、いずれも破卵の出現率と $-0.73 \sim -0.77$ の高い負の相関関係にあると報告した。Holder ら⁴⁸⁾も卵比重は破卵のなりやすさの指標として優れていると報告した。Strong¹⁰⁷⁾は、卵比重と卵殻卵重比は破卵の出現率と $-0.85 \sim -0.88$ と高い負の相関関係にあるが、破壊強度は -0.16 と低かったと報告した。Thompson ら¹¹¹⁾や Grunder ら⁴⁰⁾は、破壊強度や卵比重、卵殻卵重比と破卵の出現率には $+0.3 \sim 0.5$ の正の相関を、また非破壊変形と破卵の出現率には $-0.31 \sim -0.35$ の負の相関を報告した。このように破卵の出現率と卵殻強度の指標として使われる形質との間には、相関の大きさには違いがあるものの、相関関係が認められる。そこで、今回の非破壊変形を選抜形質とした10世代にわたる大小2方向への選抜実験について、卵殻強度に対する改良効果を破卵の出現率を指標に検討することは重要である。

以上のことから第2章では、第1章で述べた非破壊変形に対する10世代にわたる大小2方向への選抜実験のデータを用いて、非破壊変形と他の卵殻諸形質及び経済形質である卵重や産卵能力との遺伝的関連性について検討する。また実際の改良効果について破卵の出現率を指標に検討する。

2.2 卵殻諸形質と産卵能力における間接選抜反応

非破壊変形を選抜形質とした、10世代にわたる大小2方向への選抜実験のデータを用いて、選抜による卵殻諸形質及び卵重や産卵能力にみられた相関反応を明らかにし、非破壊変形との遺伝的関連性について検討する。

材料と方法

供試動物と選抜実験

非破壊変形に対する大小2方向選抜実験の概要については第1章で述べたとおりである。すなわち農林水産省岡崎種畜牧場（現家畜改良センター岡崎牧場）由来の白色レグホーン種のG2系統のニワトリを用いて、非破壊変形に対して大小2方向へ選抜を行い、大方向を弱系、小方向を強系とした。羽数は両系統それぞれ成鶏時の雌で320羽とした。雌は個体記録に基づき選抜した。雄は全きょうだい雌の平均値の集団平均からの差に、重みづけをした値に基づいて選抜した。選抜羽数は両系統とも雄10羽、雌80羽とした。選抜は10世代行い、その間の卵形質、産卵性などの変化について調査した。ただし1回目の選抜においては、非破壊変形の測定装置が未完成であったため、破壊強度を選抜基準として選抜を行った。

卵形質と産卵能力の測定

卵形質として取り上げた形質は、卵重、卵殻厚、卵殻重、卵殻卵重比、卵形係数である。産卵性としては初産日齢、産卵率を取り上げた。

卵形質の測定は、産卵のピークを過ぎた36～38週齢時に、破壊強度と非破壊変形の測定と同時に行った。期間中に産卵された3個の卵について測定を行い、その平均値を雌個体のデータとした。測定は産卵後24時間以内に行った。

卵殻厚は赤道部の卵殻の卵殻膜を除いて、リニアゲージ（小野測器製）を用いて測定した。卵殻重は割卵後水洗し、100℃で1時間乾燥した後に測定した。卵形係数

は長径に対する短径の比率を百分率で表したもので、卵形測定器（富士平工業製）で測定した卵の長径と短径の値から求めた。卵殻卵重比は卵重に対する卵殻重の比率を百分率で表したものである。

また産卵能力については、個体毎の産卵記録をもとに、初産日齢、短期産卵率（181～270日齢）、長期産卵率（181～370日齢）を調査した。

データの分析

データの分析にはHarveyの最小二乗分散分析プログラムLSML76⁴⁵⁾を用いた。

結果

卵形質及び産卵能力における間接選抜反応

世代の経過に伴う卵形質の推移を図7～14に示した。また強弱2系統間の各形質における系統間差の推移を表5に示した。

1. 卵重（図7）

卵重は強系、弱系ともに第4世代を除き、世代の経過に伴い減少する傾向を示し、弱系の方がその傾向が著しかった。また系統間の差は第1世代から有意であったが、世代によって変動がみられ、一定の傾向は見られなかった。

2. 卵殻厚（図8）

卵殻厚は、強系では第2世代以降、世代の経過に伴い増加する傾向が見られた。一方弱系では第1世代でやや減少してから第4世代まではあまり変化しなかったが、第4世代以降は減少する傾向を示し、特に第7世代以降は直線的に減少した。その結果非破壊変形に対する選抜

表5. 選抜における各世代の卵殻諸形質と産卵能力の系統間差（最小二乗推定値）

世代	卵重	非破壊変形	破壊強度	卵殻厚	卵殻重	卵形係数	卵殻卵重比	初産日齢	短期産卵率	長期産卵率
	g	μm/kg	kg	μm	g	%	%	日	%	%
G ₁	1.03 **	4.83 **	0.18 **	11.7 **	0.21 **	0.40 *	0.23 **	1.5 *	0.21	0.22
G ₂	1.79 **	5.78 **	0.22 **	13.7 **	0.31 **	0.46 *	0.27 **	1.4	1.78 *	1.18
G ₃	2.32 **	7.55 **	0.32 **	16.2 **	0.42 **	0.49 *	0.42 **	2.3 **	3.46 *	3.95 *
G ₄	1.81 **	13.95 **	0.61 **	32.2 **	0.63 **	0.54 **	0.83 **	3.6 **	5.07 **	6.18 **
G ₅	2.11 **	18.06 **	0.84 **	41.0 **	0.80 **	0.77 **	1.11 **	3.5 **	9.06 **	10.51 **
G ₆	1.85 **	22.26 **	0.98 **	49.4 **	0.90 **	0.16	1.35 **	7.8 **	10.70 **	10.81 **
G ₇	1.70 **	25.22 **	1.15 **	60.9 **	1.06 **	0.06	1.66 **	13.3 **	12.74 **	13.64 **
G ₈	1.57 **	28.97 **	1.15 **	59.1 **	1.03 **	0.19	1.68 **	14.8 **	12.91 **	14.29 **
G ₉	3.59 **	40.46 **	1.46 **	88.7 **	1.57 **	0.28	2.36 **	19.4 **	13.26 **	15.29 **
G ₁₀	2.55 **	48.69 **	1.59 **	99.5 **	1.63 **	0.30	2.72 **	19.1 **	15.02 **	15.47 **

**：有意水準1%で有意差あり
*：有意水準5%で有意差あり

によって、強系は卵殻が厚く、弱系は卵殻が薄くなった。また系統間の差は第1世代から有意であり、世代の経過に伴って差が広がる傾向を示した。

3. 卵殻重 (図9)

卵殻重は、強系では第3世代まではほとんど変化せず、第4世代にやや増加して以降はほぼ一定の値で推移した。一方弱系は第4世代を除き、世代の経過に伴い直線的に減少する傾向を示した。その結果、系統間差は第1世代から有意であり、世代の経過に伴って差が広がる傾向を示した。

4. 卵殻卵重比 (図10)

卵殻卵重比は、強系では第8世代を除き世代の経過に伴って増加する傾向を示した。一方弱系では第1世代で少し減少し、それ以後第4世代までは一定の値で推移したが、第4世代以降は減少する傾向を示し、特に第7世代以降は直線的に減少した。卵殻卵重比の推移は卵殻厚における推移とよく似ていた。また系統間の差は第1世代から有意であり、世代の経過に伴って差が広がる傾向を示した。

5. 卵形係数 (図11)

卵形係数は、強系、弱系とも第1世代で増加したが、それ以後はほぼ一定の値で推移した。系統間差は第1世代から第5世代までは有意な差が認められ、わずかながら差が広がる傾向を見せたが、第6世代以降は差が認められなくなった。したがって両系統ともほぼ同じ推移を示した。

6. 初産日齢 (図12)

初産日齢は、第3世代までは強系、弱系とも大きな変

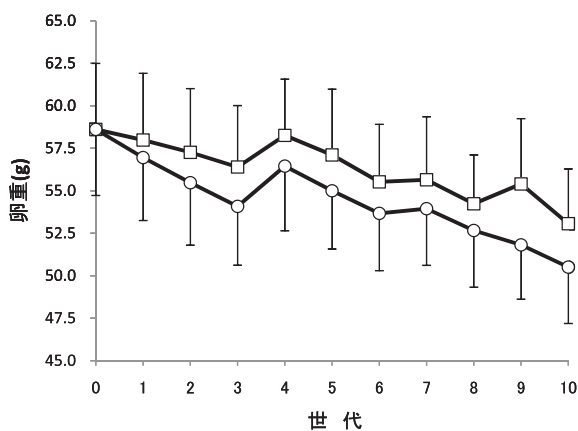


図7. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における卵重の推移。
各点は世代ごとの平均値を、各縦線は標準偏差の大きさを表す。

化は見せなかった。しかし強系は第4世代から遅くなる傾向を示し、第7世代以降は一定の水準で推移した。また弱系は第4世代から第7世代まで値が変動したが、第7世代以降は早くなる傾向を示した。系統間の差は第3世代から有意な差が認められ、世代の経過に伴い徐々に広がる傾向を示し、第9世代以降はさらに大きく広がった。

7. 短期産卵率 (181 ~ 270 日齢) (図13)

短期産卵率は、弱系では第4世代までは一定の値で推移し、第5世代で少し高くなって以降はほぼ一定の水準で推移した。一方強系では第1世代から多少の変動はあるものの直線的に低下した。系統間差は第2世代から有意な差が認められ、世代の経過に伴って広がる傾向を示した。

8. 長期産卵率 (181 ~ 370 日齢) (図14)

長期産卵率は、短期産卵率とよく似た推移を示した。すなわち弱系では、第5世代以降は85%台で安定して推移し、強系では第1世代から世代の経過に伴って直線的に低下した。系統間差は第3世代から有意な差が認められ、世代の経過に伴って差が広がった。

世代数に対する回帰係数

世代の経過に伴う反応の傾向をみるために、調査した形質について系統ごとの世代数に対する回帰係数を求めた (表6)。調査した形質のうち、卵重と卵形係数の場合を除いて、回帰係数の符号が系統間で異なり、非破壊変形に対する選抜の方向によって反応が異なることを示した。このうち卵殻卵重比の回帰係数は、系統間で符号

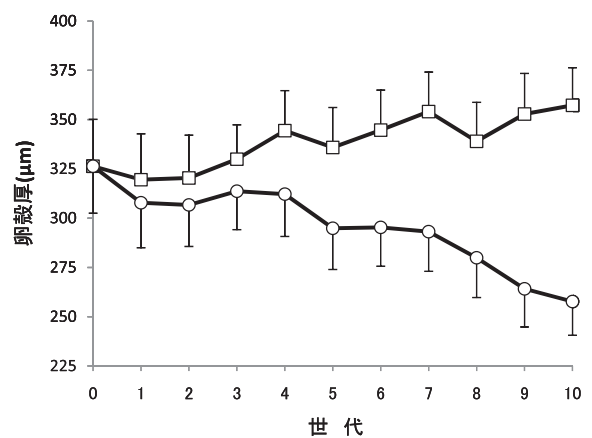


図8. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における卵殻厚の推移。
各点は世代ごとの平均値を、各縦線は標準偏差の大きさを表す。

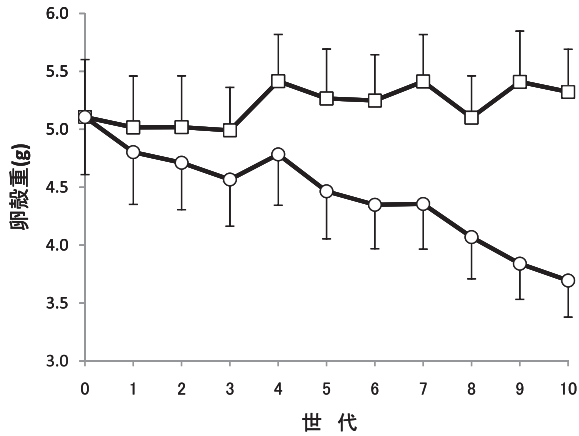


図 9. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における卵殻重の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

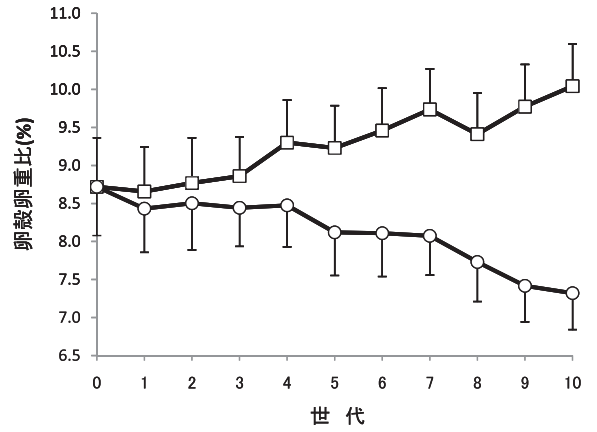


図 10. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における卵殻卵重比の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

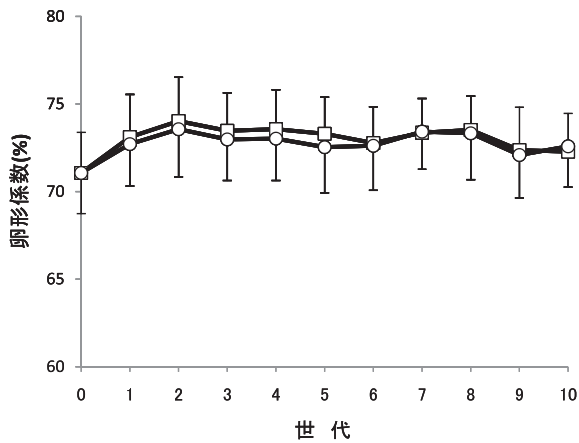


図 11. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における卵形係数の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

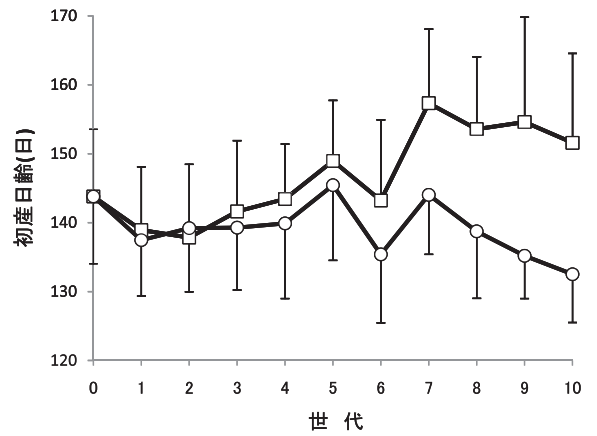


図 12. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における初産日齢の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

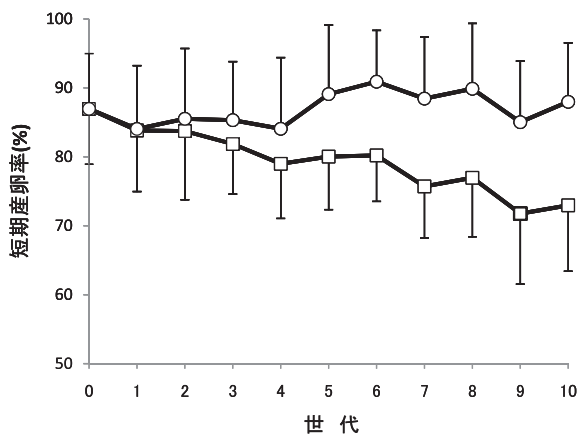


図 13. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における短期産卵率の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

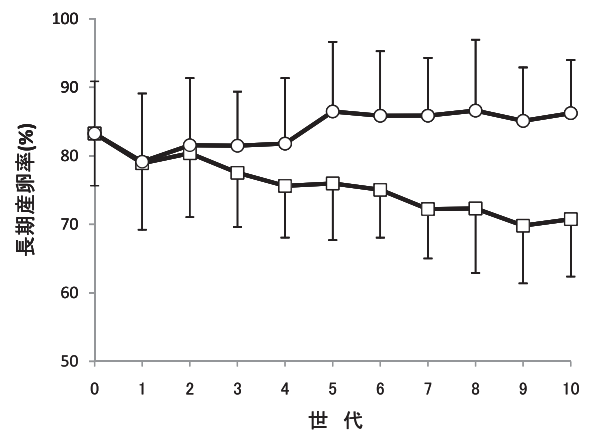


図 14. 選抜に伴う強系 (□) および弱系 (○) における長期産卵率の推移.
各点は世代ごとの平均値を, 各縦線は標準偏差の大きさを表す。

表6. 系統別の最小二乗平均値の世代数に対する回帰係数

形質	強系			弱系		
	回帰係数	標準誤差	R ²	回帰係数	標準誤差	R ²
卵重	-0.467 **	0.079	0.796	-0.660 **	0.089	0.861
非破壊変形	-0.989 **	0.264	0.636	3.740 **	0.494	0.877
破壊強度	0.090 **	0.010	0.892	-0.072 **	0.009	0.879
卵殻厚	3.565 **	0.629	0.781	-5.966 **	0.768	0.870
卵殻重	0.032 *	0.013	0.406	-0.125 **	0.012	0.921
卵形係数	0.005	0.083	0.000	0.044	0.069	0.043
卵殻卵重比	0.136 **	0.014	0.909	-0.132 **	0.015	0.898
初産日齢	1.636 **	0.393	0.659	-0.562	0.359	0.214
短期産卵率	-1.360 **	0.137	0.917	0.320	0.216	0.197
長期産卵率	-1.221 **	0.109	0.933	0.606 **	0.165	0.600

** : 有意水準 1% で有意

* : 有意水準 5% で有意

表7. 主要形質間の表型相関

形質	破壊強度	卵重	卵殻厚	卵殻重	卵殻卵重比	初産日齢	短期産卵率	長期産卵率
非破壊変形	-0.69	0.06	-0.79	-0.60	-0.85	-0.07	0.07	0.09
	-0.72	-0.07	-0.82	-0.70	-0.87	-0.05	0.04	0.01
破壊強度		0.05	0.68	0.56	0.67	0.20	-0.11	-0.09
		0.17	0.71	0.66	0.71	0.11	-0.14	-0.12
卵重			0.19	0.66	-0.20	0.14	-0.12	-0.10
			0.25	0.66	-0.07	0.16	-0.11	-0.14
卵殻厚				0.80	0.84	0.13	-0.12	-0.12
				0.84	0.88	0.09	-0.11	-0.09
卵殻重					0.59	0.18	-0.16	-0.15
					0.70	0.15	-0.13	-0.13
卵殻卵重比						0.08	-0.08	-0.09
						0.04	-0.07	-0.03
初産日齢							-0.12	-0.06
							-0.07	-0.06
短期産卵率								0.78
								0.75

G₁ ~ G₁₀ 世代を系統ごとにプール。上段が強系，下段が弱系

は異なるが大きさはほとんど同じで、反応が対称であることが示された。これに対し世代推移が卵殻卵重比と似ていた卵殻厚の場合は、回帰係数の大きさが弱系の方が大きく、反応が非対称であることが示され、この傾向は卵殻重においてさらに顕著であった。一方、弱系の初産日齢と短期産卵率では有意な回帰係数は得られなかったが、初産日齢、短期産卵率、長期産卵率とも強系の回帰係数の方が大きく、反応が非対称であることが示された。

非破壊変形と卵形質及び産卵能力との相関

卵形質及び産卵能力形質間の相関を表7に示した。

卵重と非破壊変形との相関係数は、強系、弱系それぞれ + 0.06, - 0.07 と、非常に小さい値を示し、系統によって符号が異なるが、相関はほとんどないことが示された。これに対し卵殻厚、卵殻重及び卵殻卵重比などの卵殻関連形質の場合は、強系、弱系とも - 0.60 ~ - 0.87 の範囲で、かなり高い負の相関を示した。特に卵殻卵重比は強系で - 0.85, 弱系で - 0.87 と最も高い負の相関を示し、卵殻厚もほぼ同じであった。卵殻重はそれらよりやや低い値を示した。またいずれの形質においても系統間の差はほとんどなく、卵殻重において弱系の方が強系よりも少し高い値を示した程度である。破壊強度の場合は、

強系、弱系それぞれ - 0.69, - 0.72 と卵殻関連形質と同様にかなり高い負の相関を示したが、卵殻卵重比や卵殻厚よりも低い相関であった。初産日齢、短期産卵率、長期産卵率の非破壊変形との相関係数はいずれも - 0.07 ~ + 0.09 と非常に小さく、相関がほとんどなかった。

その他の形質間の相関

非破壊変形以外の卵殻関連形質間にはかなり高い正の相関がみられ、特に卵殻厚と卵殻卵重比の相関は、強系が + 0.84, 弱系が + 0.88 と、形質間の中で最も高い正の相関を示した。

産卵能力関連の形質では、長期産卵率と短期産卵率の間で高い相関が見られる他は、- 0.16 ~ + 0.20 の範囲で特に高い相関はみられなかった。また短期及び長期産卵率と卵重との相関は、それぞれ強系では - 0.12 と - 0.10, 弱系では - 0.11 と - 0.14 で、いずれも負の低い相関を示した。

2.3 破卵の出現率を指標とした選抜効果の検討

卵殻強度に対する選抜は、遺伝的に卵殻を強くして破卵の出現を減らすことが、大きな目的である。したがって破卵の出現率を指標に、選抜実験の成果を評価することは重要である。

ここでは非破壊変形を選抜形質とした 10 世代にわたる大小 2 方向への選抜実験における、卵殻強度に対する改良効果を、選抜第 3 世代と第 7 世代の時に、破卵の出現率を指標に検討した。

材料と方法

選抜第 3 世代と第 7 世代のニワトリについて、定期的には検卵を行い破卵と軟卵の出現状況を調査した。調査期間は 180 ~ 370 日齢の間で、第 3 世代では週に 1 回、第 7 世代では 2 週に 1 回調査を行った。調査は鶏舎で集卵直後の卵について、透視法により行った。

結果

選抜第 3 世代と第 7 世代における破卵及び軟卵の出現状況を表 8 に示した。

破卵出現率は、強系では第 3 世代と第 7 世代の破卵出現率が、0.68% と 0.83% で差が認められなかった。一方弱系では第 3 世代ですでに 1.1% と強系よりも高く、第 7 世代ではさらに高くなって 3.5% となり、強系との差が大きくなった。

軟卵出現率は、第 3 世代では系統間で差がみられ、弱

表 8. 主要形質間の表型相関

世代	系統	正常卵数 個	破卵数 (出現率)		軟卵数 (出現率)	
			個	(%)	個	(%)
G3	強系	5932	41	0.68 *	77	1.27 **
	弱系	6056	70	1.11	197	3.12
G4	強系	2607	22	0.83 **	19	0.72 **
	弱系	2852	106	3.52	52	1.73

** : 有意水準 1 % で有意差あり

* : 有意水準 5 % で有意差あり

系の方が高かった。第 7 世代でも同様の結果だったが、出現率は低くなった。

以上の結果から、非破壊変形に対する 2 方向選抜において、大方向への選抜 (弱系) によって破卵の出現率が增加すること、また軟卵の割合が高いことが示され、卵殻の強度が低下することが確認できた。一方小方向への選抜 (強系) では、第 3 世代と第 7 世代で破卵出現率は変化しなかったが、選抜第 3 世代までの間に、すでにある程度の改善があったことは、系統間に差が認められたことから明らかである。したがって弱系との破卵出現率の差は明らかであり、非破壊変形に対する選抜による効果が確認された。

2.4 考察

非破壊変形と卵殻形質及び卵重との関係

本実験で取り上げた卵形質の中で、非破壊変形と最も関係があるのは卵殻卵重比と卵殻厚であった。卵殻卵重比は卵の大きさと卵殻重の比であり、間接的に卵の単位表面積あたりの卵殻重の大きさを示していると考えられる。一方卵殻厚は卵殻の密度に差がないとすれば、厚い方が卵の単位表面積あたりの卵殻重は重くなる。今回の選抜実験では、卵殻厚は強系では厚くなり、弱系では薄くなった。したがって卵殻の厚さが非破壊変形に強く影響することが示された。

また強系では卵殻重があまり増加しなかった。一方非破壊変形に対する小方向への選抜は、卵殻厚を厚くし、卵殻卵重比を上げる方向に作用することが示されている。そのため強系では相対的に卵が小さくなる方向に作用したと考えられ、このことが卵重の減少として現れたと考えられる。

しかしながら卵重は重要な経済形質であり、卵殻強度の選抜によってどう影響されるかは大きな問題である。

これまで行われてきた卵殻強度に関する選抜実験の報告では、卵重と卵殻強度の関係は一定ではない。たとえば2方向選抜における系統間差では、Bussら¹⁸⁾は、卵殻卵重比の大方向への選抜系統の方が小方向への選抜系統より、卵殻厚が厚く、卵重が大きいと報告している。本実験でも系統間差でみた場合、非破壊変形の小方向へ選抜した強系の方が、大方向へ選抜した弱系よりも卵殻厚が厚く、卵殻卵重比と卵重が大きくて、Bussらの結果と同じであった。一方Combsら²⁶⁾は破壊強度に対する2方向選抜で、破壊強度の小方向へ選抜した方が、卵殻厚が薄く、卵重が大きいと報告している。Garwoodら³³⁾の報告では、実験に用いた6系統において、破卵率に対する2方向選抜を行った結果、破卵率の高い方がすべて卵殻厚が薄かったが、卵重は系統によって反応が異なった。McPheeら⁶²⁾は卵比重の高い方への選抜を行い、対照群より卵重が小さいと報告している。卵比重、破壊強度、非破壊変形の3つの卵殻形質について、それぞれ3世代にわたり、大小2方向選抜実験を行ったHartmannら⁴⁴⁾は、選抜対象形質によって卵重の変化が異なり、破壊強度と非破壊変形の場合は強方向への選抜系統の方が卵重が小さくなり、卵比重の場合は大方向（強方向）への選抜の方が卵重が大きくなったと報告している。しかしいずれの報告も世代の経過に伴う卵重の変化については不明である。これについては、Pevznerら⁸³⁾は2系統のニワトリで非破壊変形の小さい方向への選抜を3世代行い、2系統とも非破壊変形は減少し、卵重は同じか大きくなったと報告しているのに対し、Van Tijenら¹²¹⁾の実験では、2系統のニワトリで卵殻質指数を指標に卵殻強度の強い方へ4世代選抜したところ、非破壊変形は減少して卵殻厚は厚くなり卵重は同じかやや小さくなっており、本実験の結果と一致する傾向を示した。

このように卵重については、卵殻強度に関する選抜による反応が必ずしも一定ではない。その原因としては、選抜対象形質の違いも考えられるが、選抜実験を複数の系統で行ったGarwoodら³³⁾やPevznerら⁸³⁾、VanTijenら¹²¹⁾の報告では、系統によって反応の方向や程度が異なっており、品種や系統の違いが影響していることも考えられる。一方卵殻厚については、選抜対象形質の違いにかかわらず、卵殻強度の強い方が厚い。したがって卵殻の厚さが卵殻強度に強く影響することが示された。

非破壊変形と産卵能力の関係

種々の卵殻形質を用いた選抜実験において、産卵

率と卵殻強度との関係について報告されている。Van Tijen¹²¹⁾は非破壊変形を卵殻強度の指標に用いた選抜で、産卵率に低下傾向のあることを報告している。これに対しBussらの選抜実験¹⁰⁶⁾では、卵殻卵重比の高低2系統間に産卵率の差はみられなかったと報告している。またMcPheeら⁶²⁾も、選抜によって作出した卵比重の高系統と対照群の間に産卵率の差はみられなかったと報告している。Hartmannら⁴⁴⁾は、選抜対象形質が破壊強度と非破壊変形の場合は世代によって一定の傾向がみられず、また卵比重の場合は大方向（強方向）への選抜の方がわずかに産卵率が高い程度で、いずれにしても顕著な傾向は認められなかったと報告している。またRodda⁹⁶⁾は卵殻厚と産卵率の関係は鶏種によって異なると報告している。したがってこれらの報告からは、卵殻強度に対する選抜によって、産卵率がどのように影響を受けるのかは、明確ではない。

本選抜実験では、強系において卵重と負の相関関係にあるといわれる産卵率が、世代の経過とともに低下した。この結果は、本実験と同じ非破壊変形を指標に取り入れたVan Tijen¹²¹⁾の結果と一致した。このことは、卵殻強度の指標として、卵比重や卵殻卵重比、卵殻厚といった卵殻形質を使った場合と、今回の実験のように非破壊変形を使った場合で、反応が異なる可能性があることを示唆している。

また本実験では、選抜形質である非破壊変形と産卵率の相関が、強系、弱系とも+0.01～0.09と非常に小さく、2つの形質間にはあまり関係がないという結果が得られた。すなわち、選抜実験の相関反応としては、世代数に対する回帰でも、かなり顕著な傾向をみせたのにもかかわらず、相関としては小さいということである。この原因の1つとして、今回求めた相関が表型相関であることが考えられる。すなわち表型は遺伝と環境の2つの影響を受ける。そのため環境による種々の影響によって、遺伝的な傾向が明確でなくなることがある。この場合、選抜の影響を明確にするには、遺伝相関を求める必要があり、これについては第3章でさらに検討する。

強系における卵殻強度の改善効果

本実験では、強系において破卵出現率の減少がみられず、具体的な卵殻強度の改善は確認できなかった。これは強系の破卵出現率の値が、1%以下の非常に小さい値で、改良効果が数値として表れにくいことが原因していると考えられる。また本実験における調査は、鶏舎において集卵前の卵を対象に行っており、卵どうし

の接触がまだない状態である。したがってその後の集卵、流通段階における破卵については調査していないが、さらに破卵の出現率が高くなることは、これまでの報告^{11,41,97,98,111,112)}から十分に考えられる。また弱系との破卵出現率の差は明らかであり、非破壊変形に対する小方向への選抜によって、卵殻強度は改善されていると考えられる。

McPheeら⁶²⁾の報告では、5世代にわたる卵比重の高方向への選抜の結果、対照群との間で破卵及び軟卵の出現率に差がみられたとしている。卵比重、破壊強度、非破壊変形の3つの卵殻形質について、それぞれ3世代大小2方向選抜実験を行ったHartmannら⁴⁴⁾も、選抜系統間で破卵の出現率に差を認めたと報告している。したがって破卵の出現率に対する選抜効果は、比較的早い世代に現れるのではないかと考えられる。

軟卵の発生と卵殻強度

弱系では軟卵の出現率が高かった。同様の結果を、McPheeら⁶²⁾が報告している。彼らは、卵比重の高低2系統で破卵及び軟卵の出現率に差がみられ、低系統の方が高かったと報告し、これは卵比重に対する選抜が卵殻沈着効率に影響したためであると考察している。しかしこれ以外の選抜実験では、軟卵の発生について言及しているものはなかった。軟卵は、卵形成のうち排卵から卵殻膜形成までは正常過程を経た後に、子宮部に滞留することなく、体外に放出された卵のことをいう⁵¹⁾。軟卵が産卵されるメカニズムは明らかではないが、子宮部の卵殻線分泌液のリン酸濃度との関連が指摘されている^{76,77)}。すなわち卵殻沈着過程の終わる時期に、リン酸濃度が高くなって卵殻沈着が終了する現象がみられ、リン酸濃度の上昇が卵殻沈着の終了をうながすと考えられている。このリン酸濃度の上昇が卵形成と同調していない場合、もしくは卵が子宮部に到達した後の早い段階でおきた場合、卵殻の形成が不十分なまま卵が軟卵の形で体外に放出されると考えられる。したがって生理的な調節が正常に機能していない可能性がある。一般に産卵開始直後の時期に軟卵の発生が多いこともこれを裏付けていると考えられる。

またこの現象は卵殻の薄い卵の産生とも関連があると考えられる。すなわち軟卵の出現率の高い弱系の産生する卵は、卵殻厚が強系に比べ明らかに薄い。McPheeら⁶²⁾の考察もこのような考えに基づいていると思われる。

2.5 小括

非破壊変形に対する10世代にわたる大小2方向選抜において、非破壊変形と同時に測定した卵殻諸形質のデータと、個体ごとの産卵データをもとに、非破壊変形と他の卵殻諸形質との関連性、及び経済形質である卵重や産卵能力との関連性について検討した。また実際の改良効果について、破卵の出現率を指標に検討した。

卵重は、非破壊変形の小方向への選抜系統である強系と、大方向への選抜系統である弱系ともに、世代の経過とともに減少し、弱系の方がその傾向が著しかった。卵殻厚は、強系では増加する傾向が見られたが、弱系では第4世代以降は減少する傾向を示し、第7世代以降は直線的に減少した。その結果非破壊変形に対する選抜によって、強系は卵殻が厚く、弱系は卵殻が薄くなった。卵殻重は、強系ではほぼ一定の値で推移したが、弱系では直線的に減少した。卵殻卵重比は、強系では増加する傾向を示したが、弱系では減少する傾向を示し、卵殻厚とよく似た推移を示した。初産日齢は、強系が遅くなる傾向を示したが、弱系は早くなる傾向を示した。短期産卵率は、弱系では一定の水準で推移したが、強系ではほぼ直線的に産卵率は低下した。長期産卵率は、短期産卵率とよく似た推移を示した。したがって非破壊変形の小方向への選抜によって、卵殻厚や卵殻卵重比は増加し、卵重や産卵率は低下することが明らかとなった。形質間の相関では、非破壊変形と卵殻厚や卵殻卵重比との相関が高かった。

また非破壊変形に対する選抜の破卵防止に対する効果を、第3世代と第7世代で検討した。破卵の出現率は、強系では世代間の差がなかったが、弱系では第3世代で1.1%と強系の0.68%よりも高く、第7世代では3.5%とさらに高くなった。軟卵の出現率は両世代とも弱系の方が高かった。その結果、弱系では破卵の出現率が高くなり、また軟卵の割合が高く、卵殻強度の低下が確認された。一方強系では、破卵の出現率の減少は確認できなかったが、弱系との差は明らかであり、非破壊変形を指標とした卵殻強度の選抜が、破卵や軟卵の出現率に影響を与えることが示された。

第3章 各形質の遺伝パラメータの推定と卵殻強度改良のための選抜方法の検討

3.1 緒言

量的形質に対する選抜を行う場合、遺伝的改良量を推定するにはその形質の遺伝率が必要である。また卵用鶏

の育種改良を行う種鶏会社では、複数の形質を改良の対象とするのが一般的で、その場合選抜による相関反応や各形質の遺伝的改良量を予測するためには、形質間の遺伝的な関係を表す遺伝相関のデータが必要である。この遺伝パラメータを推定するには主として分散分析法、親子回帰法、選抜実験による方法の3つの方法がある¹⁴⁰⁾。

卵殻質の遺伝パラメータ推定に関しては数多くの報告がある。1970年以前の研究成果については、Kinney⁵⁶⁾が総説として報告しているが、卵殻強度を含む卵殻諸形質の遺伝率については、たとえば卵比重は0.35、卵殻厚は0.27～0.38と、ほとんどの形質が0.3～0.5の中程度の値を示し、0.2以下の形質はなかった。卵比重の遺伝率としては、Johnsonら⁵⁴⁾は、鶏種や測定時期で0.21～0.60の間で変動したと報告し、Morris⁶⁵⁾は0.25～0.35という値を報告し、Nagaiら⁶⁸⁾は0.29～0.44であったと報告している。またFarnsworthら³¹⁾は卵殻厚の遺伝率を0.27と報告した。このように卵比重や卵殻厚など、卵殻質の指標として古くから使われている形質については、報告も多いが、比較的新しく指標として開発された非破壊変形の遺伝率については、Van Tijenら¹²⁴⁾が0.35～0.40と推定し、Pottsら⁸⁷⁾が0.18～0.38と推定している程度で報告が少なく、最近になってGrunderら⁴⁰⁾が0.10～0.26という値を報告している。また破壊強度の遺伝率についても報告例は少なく、Van Tijenら¹²⁴⁾の調査では、0.34～0.52と中程度の値が報告されており、その後Grunderら⁴⁰⁾が0.21～0.33と中程度の値を報告している。またこれらの多くは分散分析法や親子回帰法によって推定されている。

しかしながら、卵殻形質に対する実際の選抜実験のデータをもとに、遺伝パラメータの推定を行った報告は少なかった。1970年代に入ってから、ようやく報告例がみられるようになり、まずRodda⁹⁶⁾は卵殻厚に対する選抜実験から、卵殻厚の遺伝率が鶏種と測定時期によって0.07～0.57の範囲で変動すると報告した。その後Pevznerら⁸³⁾は、非破壊変形と産卵率を対象とした選抜実験の結果から、非破壊変形の遺伝率は0.32～0.45の範囲であると報告した。またVan Tijen¹²³⁾は卵殻質に対する選抜実験¹²⁰⁾から遺伝率を推定し、非破壊変形は0.15～0.44、卵殻厚は0.18～0.56、卵比重は0.18～0.54であったと報告している。Garwoodら³³⁾はシミュレータによる破卵出現率について選抜し、その遺伝率を0.48と推定した。

また遺伝相関についても報告は少ない。Jaffe⁵³⁾は卵比重は産卵率、卵重との遺伝相関が0.15以下と小さい

と報告したのをはじめ、Van Tijenら¹²⁴⁾が卵重と非破壊変形の遺伝相関を、Goweら³⁶⁾が卵比重と初産日齢、産卵率、卵重との遺伝相関を、またRodda⁹⁶⁾が卵殻厚と卵比重、産卵率、卵重との遺伝相関を報告し、その後PottsとWashburn⁸⁷⁾が卵殻諸形質と卵重について、またGrunderら^{37,40)}が卵重も含めた卵殻諸形質間の遺伝相関を報告している。しかしながら選抜実験データに基づく多形質間の遺伝パラメータ推定の報告はなく、この点を明らかにする必要がある。

育種の面からニワトリの量的形質を改良する方法としては、個体の能力を選抜によって改良する方法と、品種あるいは系統間の交雑によるヘテロシス効果を利用する方法がある。卵殻質の遺伝的な改良方法についても、選抜による改良方法^{68,69)}と、品種あるいは系統間のヘテロシス効果を利用する方法¹²²⁾が検討されているが、非破壊変形を卵殻形質に取り上げた検討は、まだ十分には行われていない。

ヘテロシス効果を利用する方法については、対象形質や用いる品種や系統の組合せによって効果が異なる。一般にヘテロシス効果は、繁殖性や強健性などの形質に対して発現し、品質に関わる形質では小さいといわれている⁵²⁾。卵殻質に関するヘテロシス効果についての報告は少ない。Van Tijen¹²²⁾は白色レグホーンとロードアイランドレッドの2鶏種について、産卵能力選抜系と卵殻質選抜系の2系統を作出し、これら4系統を用いた交雑試験を行ない、ヘテロシス効果を検討した。その中では卵殻形質として卵殻厚、卵比重、非破壊変形について検討しているが、顕著なヘテロシス効果はみられなかったと報告している。またFairfullの総説²⁹⁾でも、卵比重についてはヘテロシス効果はないとしている。Pevznerら⁸³⁾は非破壊変形について選抜した系統を用いて交雑試験を行い、破卵の発生率におけるヘテロシス効果を検討したが、両親平均よりも低くなったものの、低い方の両親を下回ることはなかった。これらの結果は卵殻形質にはヘテロシス効果があまり期待できないことを示唆している。

一方選抜による改良については、Nagaiら^{68,69)}は卵比重が選抜による改良が可能な形質であると報告したのをはじめ、緒論で述べたようにいくつかの選抜実験が報告されており、改良が可能であることが示されている。また本選抜実験においても、卵殻強度の指標の1つである非破壊変形のみを選抜対象形質として、大小2方向への選抜を行った。その結果、非破壊変形の大系統(弱系)と小系統(強系)を作出することに成功し、選抜の効果

を確認した。また小方向への選抜群である強系では、卵重の減少と産卵率の低下が相関反応として現れ、また大方向への選抜群である弱系でも、産卵率は高くなったが卵重は低下した。このうち卵殻強度が改善される方向である強系において、このような生産形質の低下が認められたことは、経済性が重視される卵用鶏の育種を考える場合、好ましいことではない。

実際の卵用鶏育種の場合では、産卵率と卵重は最も重要な経済形質であり、これに体重、初産日齢、卵殻強度なども考慮した総合的な能力について選抜が行われている。そこで卵殻強度の改良目標に破壊強度を取り上げ、その情報形質として非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比を用いた場合の選抜効率について明らかにし、さらに実際の育種の場面を想定して、卵重と産卵率を改良対象形質として加えた場合の選抜効率について明らかにすることにした。

そこで第3章では、第1章及び第2章で述べた、非破壊変形に対する大小2方向選抜実験のデータに基づき、遺伝パラメータの推定を行い、さらにその遺伝パラメータを用いて、卵殻強度の改良のための選抜方法の検討を行う。

3.2 各形質の遺伝パラメータの推定

卵殻強度の選抜による遺伝的改良量やその他の形質に及ぼす相関反応を予測するため、非破壊変形に対する大小2方向選抜実験のデータに基づき、卵殻諸形質及び産卵能力形質の遺伝率と、これら各形質間の表型相関と遺伝相関の推定を行なった。

材料及び方法

非破壊変形に対する大（弱系）及び小（強系）方向への2方向選抜実験を10世代にわたって行った。第1世代から第10世代までの強系2832羽、弱系2743羽のデータを、それぞれの系統ごとに、世代の効果をプールして遺伝パラメータを推定した。

対象とした形質は、卵重、非破壊変形、破壊強度、卵殻厚、卵殻重、卵殻卵重比、卵形係数、初産日齢、短期産卵率（181～270日齢）、長期産卵率（181～370日齢）の10形質である。このうち各個体の卵重をはじめとする卵殻関連形質のデータは、3個の卵の平均である。

これらの形質について遺伝率と、各形質間の表型相関と遺伝相関を、枝分かれ分散分析法⁶⁾により推定した。すなわちすべてのデータについて、次のモデルAを用いて父の分散成分、母の分散成分及び残差成分を算出し、

遺伝パラメータを推定した。

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + s_{ij} + d_{ijk} + e_{ijkl} \quad (\text{モデルA})$$

Y_{ijkl} : 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l番目の個体の測定値

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番目の父の効果

d_{ijk} : i番目の世代内のj番目の父と交配したk番目の母の効果

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

分散成分の期待値 σ_s^2 と σ_d^2 は、それぞれ父の分散成分、母の分散成分であり、ともに遺伝分散の1/4の推定値である。 σ_e^2 は全きょうだい内の分散である。遺伝率は次式を用いて推定した⁶⁾。

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

また形質間の共分散成分も、分散成分と同じモデルA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⁶⁾。

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

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

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 : 全きょうだい内の共分散成分

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

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

$\sigma_{e(1)}^2, \sigma_{e(2)}^2$: 形質1あるいは2の全きょうだい内分散。

計算にはHarveyの最小二乗法分散分析用コンピュータプログラムLSMLMW⁴⁵⁾を用いた。

結果

各形質の遺伝率

強系及び弱系における各形質の遺伝率を表9に示した。卵殻および卵殻強度関連形質の遺伝率は0.22～0.48と中程度の値が推定された。遺伝率推定値の標準誤差は、0.03～0.05の範囲にあり、ここで推定された遺伝率の正確度は高いと考えられた。

非破壊変形の遺伝率推定値は強系が 0.24 ± 0.04 、弱系が 0.30 ± 0.04 と弱系がやや高く推定された。第1章において推定した非破壊変形の実現遺伝率は、強系が0.16、弱系が0.38であり、弱系の方が高い値であった。3種類の遺伝率推定法の中では、実現遺伝率は狭義の遺伝率と同義であり、最も正確な推定値と考えられる⁴³⁾。今回の枝分かれ分散分析法により推定した遺伝率は、実現遺伝率とよく似通った値であり、標準誤差も小さいことから、精度の高い推定値と考えられる。また、これらの値はこれまでの報告^{40,83,87,123,124)}の0.10～0.45の範囲内にあり、非破壊変形の遺伝率は中程度の大きさと推察された。また選抜の際に、雄の能力を評価するのに重みづけ係数を用いたが、この係数を算出する時に仮定した非破壊変形の遺伝率は0.3であった。今回推定した値は、それとほぼ一致する結果となった。

破壊強度の遺伝率は強系が 0.22 ± 0.04 、弱系が 0.32 ± 0.04 と弱系の方が高めに推定された。これらの推定値は非破壊変形の遺伝率とほぼ同じ値であった。これまで破壊強度の遺伝率は報告例が少なく、最近になってGrunderら⁴⁰⁾が0.21～0.33という報告をしている。今回の推定値は標準誤差も小さく、精度の高い推定値と考えられた。またGrunderら⁴⁰⁾の推定値と同様の値を示しており、破壊強度の遺伝率は0.2～0.3の中程度の遺

伝率であると推察された。

他の卵殻関連形質では、卵殻卵重比の遺伝率は強系が 0.29 ± 0.04 、弱系が 0.36 ± 0.04 と推定され、非破壊変形や破壊強度とほぼ同様の傾向を示したが、卵殻厚と卵殻重では、強系、弱系それぞれ 0.32 ± 0.04 と 0.35 ± 0.04 、 0.48 ± 0.04 と 0.47 ± 0.04 とほぼ同じ値が推定された。卵殻厚の遺伝率は、これまで $0.27 \sim 0.38$ ⁵⁶⁾や $0.18 \sim 0.56$ ¹²³⁾といった値が報告されており、今回の推定値はこれらとよく一致した値であった。

産卵能力形質の遺伝率は、初産日齢が強系で 0.54 ± 0.04 、弱系で 0.41 ± 0.04 とやや高く、短期産卵率(181～270日齢)は強系で 0.26 ± 0.04 、弱系で 0.19 ± 0.03 、長期産卵率(181～370日齢)は強系で 0.40 ± 0.04 、弱系で 0.29 ± 0.04 であり、いずれにおいても、強系の方が高い値が推定された。卵重と卵形係数については両系とも0.5～0.6の高い値が推定された。産卵能力の遺伝率はこれまで数多く報告されており、内藤(1975)の調査では、卵重は0.3～0.8、初産日齢は0.2～0.6、産卵率は0.1～0.4、また卵形係数については0.3～0.7¹²⁴⁾とまとめられている。今回得られた推定値は、従来の報告とほぼ一致していた。

各形質間の遺伝相関と表型相関

分散分析法により推定した遺伝相関と表型相関を、表10(強系)及び表11(弱系)に示した。

形質間の遺伝相関については、まず非破壊変形と卵殻関連形質の遺伝相関では、強系及び弱系とも-0.52以上の高い負の相関が推定され、形質の中では卵殻卵重比の間が-0.92と最も負の相関が高く、ついで卵殻厚が-0.81～-0.86、破壊強度が-0.7、卵殻重が-0.6の順であった。したがって非破壊変形は遺伝的には卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大きいことが示された。

非破壊変形と産卵率の間の遺伝相関は、強系が0.48～0.52と、弱系の0.22～0.25よりも高い正の値が推定された。また他の卵殻関連形質と産卵率との間には、-0.21～-0.48と負の遺伝相関が推定され、強系の方が弱系よりも相関係数は高かった。Grunderら³⁷⁾は、非破壊変形と産卵率の間の遺伝相関について、0.11～0.34と推定し、他の卵殻関連形質と産卵率との間の遺伝相関についても、-0.09～-0.42と負の遺伝相関を報告しており、本実験では両系統ともこれとほぼ一致する結果が得られた。

非破壊変形と卵重の間の遺伝相関は、強系ではゼロに近い正の値が推定されたのに対し、弱系では-0.1と値

表9. 強系および弱系の主要形質の遺伝率

形質	強系		弱系	
	遺伝率	標準誤差	遺伝率	標準誤差
卵重	0.60	0.05	0.59	0.05
卵形係数	0.50	0.04	0.54	0.05
卵殻厚	0.32	0.04	0.35	0.04
卵殻重	0.48	0.04	0.47	0.04
卵殻卵重比	0.29	0.04	0.36	0.04
破壊強度	0.22	0.04	0.32	0.04
非破壊変形	0.24	0.04	0.30	0.04
初産日齢	0.54	0.04	0.41	0.04
短期産卵率	0.26	0.04	0.19	0.03
長期産卵率	0.40	0.04	0.29	0.04

G₁～G₁₀世代を系統ごとにプール。

表 10. 強系の主要形質間の表型相関と遺伝相関

形質	卵重	卵形係数	卵殻厚	卵殻重	卵殻卵重比	破壊強度	非破壊変形	初産日齢	短期産卵率	長期産卵率
卵重	-0.21	0.38	0.82	-0.18	0.00	0.02	0.26	-0.11	-0.09
卵形係数	-0.06	-0.22	-0.25	-0.09	0.29	0.03	0.15	0.27	0.22
卵殻厚	0.19	-0.08	0.83	0.81	0.64	-0.81	0.22	-0.48	-0.41
卵殻重	0.66	-0.08	0.80	0.41	0.43	-0.52	0.31	-0.36	-0.32
卵殻卵重比	-0.20	-0.04	0.84	0.59	0.77	-0.92	0.10	-0.42	-0.39
破壊強度	0.05	0.29	0.68	0.56	0.67	-0.78	0.25	-0.43	-0.42
非破壊変形	0.06	-0.05	-0.79	-0.60	-0.85	-0.69	-0.19	0.52	0.48
初産日齢	0.14	0.16	0.13	0.18	0.08	0.20	-0.07	-0.09	-0.11
短期産卵率	-0.12	0.19	-0.12	-0.16	-0.08	-0.11	0.07	-0.12	0.93
長期産卵率	-0.10	0.18	-0.13	-0.15	-0.09	-0.09	0.09	-0.06	0.78

G₁ ~ G₁₀ 世代をプール。対角要素の下側が表型相関，上側が遺伝相関

表 11. 弱系の主要形質間の表型相関と遺伝相関

形質	卵重	卵形係数	卵殻厚	卵殻重	卵殻卵重比	破壊強度	非破壊変形	初産日齢	短期産卵率	長期産卵率
卵重	0.24	0.35	0.76	-0.06	0.36	-0.10	0.33	-0.15	-0.19
卵形係数	0.06	-0.02	0.12	-0.10	0.36	-0.12	0.23	0.25	0.13
卵殻厚	0.25	-0.08	0.85	0.87	0.77	-0.86	0.28	-0.35	-0.31
卵殻重	0.66	-0.01	0.84	0.60	0.73	-0.68	0.38	-0.31	-0.28
卵殻卵重比	-0.07	-0.07	0.88	0.70	0.67	-0.92	0.16	-0.29	-0.21
破壊強度	0.17	0.26	0.71	0.66	0.71	-0.71	0.29	-0.34	-0.37
非破壊変形	-0.07	-0.06	-0.82	-0.70	-0.87	-0.72	-0.19	0.25	0.22
初産日齢	0.16	0.14	0.10	0.15	0.04	0.11	-0.05	0.06	-0.02
短期産卵率	-0.11	0.14	-0.11	-0.13	-0.07	-0.14	0.04	-0.07	0.94
長期産卵率	-0.15	0.12	-0.09	-0.13	-0.03	-0.12	0.01	-0.06	0.75

G₁ ~ G₁₀ 世代をプール。対角要素の下側が表型相関，上側が遺伝相関

は小さいものの負の相関関係を示した。また破壊強度と卵重の間の遺伝相関においては、強系ではほぼゼロに近い値が推定されたのに対し、弱系では + 0.36 と正の相関関係を示した。このように卵殻強度を示す形質では、卵重との相関関係において強系と弱系で違いがあると推定された。また卵殻強度と卵重との遺伝相関は小さいことが推察された。

一方形質間の表型相関では、遺伝相関と類似の傾向を示したが、系統間の大きな差は認められなかった。

3.3 卵殻強度改良のための選抜方法の検討

卵殻強度の遺伝的な改良方法として選抜による方法がある。しかし非破壊変形を卵殻形質に取り上げた検討は、まだ十分には行われていない。

本研究において作出した非破壊変形の小方向への選抜群である強系では、卵重の減少と産卵率の低下が相関反

応として現れたが、このような生産形質の低下は、卵用鶏の育種を考える場合、好ましいことではない。

そこでまず卵殻強度の改良目標に破壊強度を取り上げ、その情報形質として非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比を用いた場合の選抜効率について検討し、次に実際の育種の場面を想定して、卵重と産卵率を改良対象形質として加えた場合について検討した。

材料及び方法

選抜指数法

複数形質の改良には選抜指数法が用いられる。選抜指数法では次の選抜指数式のように、各形質の情報 X_i に重みづけ係数 b_i をかけて選抜指数値 I を求め、この指数値 I に基づいて選抜を行う。

$$I = b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_nX_n$$

選抜指数式の重みづけ係数を推定する方法には、選抜に

際してそれぞれの形質に与えられる相対経済価値があらかじめわかっている場合⁴⁶⁾と、それらの経済的な重要度はわかっていないが、明確な改良目標を持つ場合¹⁴²⁾とによって、2通りの作成法がある。ここでは卵殻強度の経済的評価が困難なことから、選抜反応の予測には、Yamada ら¹⁴²⁾の改良目標に基づく選抜指数法を用いた。選抜指数の一般化については、横内ら^{143,144)}が報告している。まず相対経済価値に基づく選抜指数法においては、選抜指数 I の重みづけ係数ベクトル **b** は、次の正規方程式から求められる^{1,145)}。

$$Xb = RGa$$

ここで

X：情報分散共分散行列

G：遺伝分散共分散行列

R：血縁係数行列

a：相対経済価値のベクトル

これを **b** について解くと、

$$b = X^{-1}RGa$$

となり、選抜指数の重みづけ係数を求めることができる。

この時、各形質の世代あたりの遺伝的改良量の期待値 ΔG_i のベクトル ΔG は次式によって与えられる。

$$\Delta G = (i_1 / \sigma_1) Gb$$

これはさらに、血縁情報を入れると

$$\Delta G = (i_1 / \sigma_1) G' Rb$$

この式の i_1 は指数の標準化された選抜差（選抜群の平均と全体の平均との差を標準偏差 σ_1 で除した値）である。

さて、ここで改良目標は改良しようとする形質の目標値と現在の水準との差とし、これを **Q** ベクトルとする。

$$Q = q[\Delta G_{1-1}, \Delta G_{2-1}, \dots, \Delta G_{m-1}]$$

ベクトルの要素 ΔG_{i-1} は形質 *i* に生ずる 1 世代あたり

の間接選抜による相関反応で、*q* は目標達成までの所要世代数である。いま各形質に生ずる間接選抜反応のベクトルを ΔG で示すと、

$$Q = q \Delta G$$

となる。

したがって

$$Q = i_1 q G' Rb / \sigma_1$$

さらに

$$Q = G' Rb$$

となる。この関係に着目し、あらかじめ改良目標ベクトル **Q** がわかっている場合の選抜指数式の作成法が開発された¹⁴²⁾。

改良目標に基づく選抜指数法における重みづけ係数のベクトル **b** は次式によって計算される。

$$b = [G' R]^{-1} Q$$

世代あたりの改良量は、

$$\Delta G = (i_1 / \sigma_1) G' Rb$$

によって求められる。

目標達成までの所要世代数 *q* は、

$$q = \sigma_1 / i_1$$

によって求められ、所要世代数が少ないほど選抜指数の効率が高いことを意味する。

選抜指数式の計算

選抜指数式の計算には、古川ら³²⁾のプログラムを用いた。選抜指数の作成に用いたパラメータは表 12 に示した。このうち形質の平均値は第 1 世代における強系と弱系の中間値を用い、その他のパラメータは前節で推定した強系のパラメータを用いた。

表 12. 選抜指数法による選抜反応の予測に用いた遺伝パラメータ

形質	平均	標準偏差	遺伝率	遺伝相関と表型相関 ¹⁾								
				卵重	卵殻厚	卵殻重	卵殻卵重比	破壊強度	非破壊変形	初産日齢	短期産卵率	長期産卵率
卵重 (g)	57.5	3.9	0.60	0.38	0.82	-0.18	0.00	0.02	0.26	-0.11	-0.09
卵殻厚 (μm)	310	23	0.32	0.19	0.83	0.81	0.64	-0.81	0.22	-0.48	-0.41
卵殻重 (g)	4.90	0.44	0.48	0.66	0.80	0.41	0.43	-0.52	0.31	-0.36	-0.32
卵殻卵重比 (%)	8.50	0.58	0.29	-0.20	0.84	0.59	0.77	-0.92	0.10	-0.42	-0.39
破壊強度 (kg)	2.80	0.45	0.22	0.05	0.68	0.56	0.67	-0.78	0.25	-0.43	-0.42
非破壊変形 (μm/kg)	62.5	10.4	0.24	0.06	-0.79	-0.60	-0.85	-0.69	-0.19	0.52	0.48
初産日齢 (日)	138.0	9.2	0.54	0.14	0.13	0.18	0.08	0.20	-0.07	-0.09	-0.11
短期産卵率 (%)	84.0	8.9	0.26	-0.12	-0.12	-0.16	-0.08	-0.11	0.07	-0.12	0.93
長期産卵率 (%)	79.0	9.7	0.40	-0.10	-0.13	-0.15	-0.09	-0.09	0.09	-0.06	0.78

1) 対角要素の右上が遺伝相関、左下が表型相関

表 13. 選抜指数法により破壊強度を +1 σ 改良する場合の改良量
—情報形質として卵殻形質のみを用いる場合

形質	所要世代数	世代あたり改良量			目標到達時の改良量		
		卵重 (g)	短期産卵率 (%)	長期産卵率 (%)	卵重 (g)	短期産卵率 (%)	長期産卵率 (%)
非破壊変形	5.58	-0.03	-1.16	-1.44	-0.17	-6.45	-8.05
卵殻厚	5.89	0.65	-1.23	-1.42	3.83	-7.26	-8.38
卵殻卵重比	5.14	-0.29	-1.03	-1.29	-1.51	-5.28	-6.62
破壊強度	4.55	0.00	-0.92	-1.21	0.00	-4.16	-5.50

選抜指数の条件設定と検討事項

選抜指数に取り上げる情報形質の検討にあたり、破壊強度を改良の対象形質とし、これを1標準偏差プラスの方向に改良することを改良目標とした。まず選抜指数に取り上げる情報形質として、卵殻形質のみを用いた場合の選抜効率と、これに卵重、短期産卵率(181～270日齢)、長期産卵率(181～370日齢)の3形質を情報形質に加えた場合を検討し、さらに卵殻形質として複数形質を用いた場合についても検討した。なおここで取り上げた卵殻形質は、非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比、破壊強度である。

次に、改良目標として破壊強度を1標準偏差プラスの方向に改良するとともに、短期及び長期産卵率と卵重を変化させないという制限を加えた場合について検討した。ここでは情報形質として卵殻形質と卵重、短期産卵率(181～270日齢)、長期産卵率(181～370日齢)を用いた。また卵殻形質として複数の形質を用いた場合についても検討した。

なお改良目標を設定する際に、対象形質の平均値を変化させない場合は、改良目標を0とした。また選抜はすべて個体自身の情報を用いることとし、選抜率は雄、雌とも1標準偏差(約38%)と仮定した。選抜効率の比較は目標達成までの所要世代数を用いた。

結果

1. 破壊強度を改良目標とし、情報形質として卵殻形質のみを用いた場合

情報形質として単一形質を用いた場合の所要世代数と産卵形質の改良量を表13に示した。

非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比の3つの形質の中では、所要世代数では卵殻卵重比が5.14世代と最も効率が良く、次いで非破壊変形の5.58世代、卵殻厚の5.89世代の順であった。また形質間の差は小さかった。しかしいずれの形質も、破壊強度を直接卵殻強度の情報とし

て用いた場合の4.55世代より早くなることはできなかった。また経済形質への影響をみると、卵重に対しては卵殻厚がプラスの方向に作用するのに対し、非破壊変形と卵殻卵重比はマイナスの方向に作用し、破壊強度では変化しないというように形質によって異なる反応を示した。しかしながら産卵率に対しては破壊強度も含めて、4つの形質ともマイナスに作用した。またその程度を長期産卵率でみると、卵殻厚が最も大きく-8.38%、次いで非破壊変形が-8.05%、卵殻卵重比が-6.62%で、破壊強度が最も小さく-5.50%と予測された。その結果、単一形質で選抜を行う場合、選抜効率の上でもまた生産形質に及ぼす影響からみても、破壊強度が最もすぐれていると考えられた。また非破壊変形は、選抜効率は卵殻卵重比より劣るが、卵重に対する影響が小さいので、選抜対象形質として実用的であると考えられた。

2. 情報形質として卵重、短期産卵率及び長期産卵率を加えた場合

卵重、短期産卵率及び長期産卵率を情報形質として加えた場合の所要世代数と産卵形質の改良量を表14に示した。

改良対象形質は破壊強度に固定したまま、情報形質として、経済形質である卵重と、短期及び長期産卵率の3形質を加えた場合は、破壊強度を+1 σ 改良するのに、いずれの形質も単一形質の場合よりも0.5～1世代選抜効率が良くなって、4.08～4.92世代となった。また形質間の差も小さくなった。しかし単一形質の場合と同様に、非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比が4.47～4.92世代であるのに比べ、破壊強度は4.08世代と最も選抜効率がよかった。経済形質では、卵重については破壊強度以外の3形質がプラスに作用し、破壊強度はマイナスに作用した。しかし変化量は目標到達時で-0.5～0.63gと小さく、卵重に対する影響は小さい結果となった。これに対し、産卵率については4形質ともマイナスに作用

し、その変化量も長期産卵率で -11.06 ~ -15.28% と、情報形質が卵殻形質のみの場合の 1.8 ~ 2 倍となった。したがって経済形質を情報形質に加えると、選抜効率は良くなるが産卵率を大幅に低下させる結果となり、改良対象形質を単一形質にすることは、実用的には問題のあることが示唆された。

3. 情報形質として用いる卵殻形質を複数にした場合

2 の条件に加えて情報形質として用いる卵殻形質を複数にした場合の、所要世代数と産卵形質の改良量を表 15 に示した。

情報形質として用いる卵殻形質を複数にすると、わず

かながら所要世代数が小さくなり、選抜効率が良くなる。しかし破壊強度以外の 3 つの形質を取り入れても 4.42 世代かかり、2 の条件における破壊強度の所要世代数 4.08 世代より早くなることはできなかった。また破壊強度に他の卵殻形質を加えても 3.93 ~ 4.07 世代かかる。したがって破壊強度にさらに他の卵殻形質の情報を加えても、選抜効率はあまり改善されないことが示された。また破壊強度が情報形質に入っていると、卵重に対してはマイナスに作用することが示され、また産卵率に対しては卵殻 4 形質をどう組み合わせてもマイナスに作用することが示された。

表 14. 選抜指数法により破壊強度を +1 σ 改良する場合の改良量
—卵重, 短期産卵率, 長期産卵率の情報を加えた場合

形質	所要 世代数	世代あたり改良量			目標到達時の改良量		
		卵重 (g)	短期 産卵率 (%)	長期 産卵率 (%)	卵重 (g)	短期 産卵率 (%)	長期 産卵率 (%)
非破壊変形	4.76	0.05	-2.34	-3.18	0.25	-11.13	-15.12
卵殻厚	4.92	0.13	-2.34	-3.11	0.63	-11.51	-15.28
卵殻卵重比	4.47	0.12	-2.18	-2.96	0.53	-9.73	-13.23
破壊強度	4.08	-0.13	-1.93	-2.72	-0.52	-7.86	-11.06

表 15. 選抜指数法により破壊強度を +1 σ 改良する場合の改良量
—情報形質に用いる卵殻形質が複数の場合¹⁾

形質	所要 世代数	世代あたり改良量			目標到達時の改良量		
		卵重 (g)	短期 産卵率 (%)	長期 産卵率 (%)	卵重 (g)	短期 産卵率 (%)	長期 産卵率 (%)
2 形質の場合							
変形+厚 ²⁾	4.92	0.13	-2.34	-3.11	0.63	-11.51	-15.28
変形+比	4.47	0.12	-2.18	-2.96	0.53	-9.73	-13.23
変形+破	4.08	-0.13	-1.93	-2.72	-0.52	-7.86	-11.06
厚+比	4.76	0.05	-2.34	-3.18	0.25	-11.13	-15.12
厚+破	4.92	0.13	-2.34	-3.11	0.63	-11.51	-15.28
比+破	4.47	0.12	-2.18	-2.96	0.53	-9.73	-13.23
3 形質の場合							
変形+厚+比	4.76	0.05	-2.34	-3.18	0.25	-11.13	-15.12
変形+厚+破	4.92	0.13	-2.34	-3.11	0.63	-11.51	-15.28
変形+比+破	4.47	0.12	-2.18	-2.96	0.53	-9.73	-13.23
厚+比+破	4.08	-0.13	-1.93	-2.72	-0.52	-7.86	-11.06
4 形質の場合							
変形+厚+比+破	4.76	0.05	-2.34	-3.18	0.25	-11.13	-15.12

1) 情報形質として卵殻形質の他に、卵重、短期産卵率、長期産卵率を用いる。

2) 変形：非破壊変形、厚：卵殻厚、比：卵殻卵重比、破：破壊強度

4. 改良目標として短期及び長期産卵率と卵重を変化させない制限を加えた場合

実際の育種の場合を想定して、改良目標として短期及び長期産卵率と卵重を変化させないことを加えた場合の所要世代数は表 16 の通りであった。所要世代数は 1 の条件の場合より 1～3 世代長くなって選抜効率は悪くなった。また卵殻形質間の差は大きくなり、破壊強度が最も所要世代数が少なく 5.76 世代、次いで卵殻卵重比の 7.16 世代、非破壊変形の 8.57 世代、卵殻厚の 9.19 世代の順であった。卵殻形質を複数にして情報量を増やした場合、破壊強度以外の 3 形質では、どの組合せでも選抜効率は若干良くなるが、破壊強度のみを卵殻形質として用いる場合の 5.76 世代より早くなることはなかった。また破壊強度との組合せでは、卵殻卵重比と卵殻厚の情報を加えると 5.41 世代となり、少し選抜効率が良くなったが、大きな改善はみられなかった。

表 16. 選抜指数法により、産卵率と卵重を一定とし、破壊強度を +1 σ 改良する場合の所要世代数¹⁾

形質	所要世代数
情報形質に用いる卵殻形質が1つ	
非破壊変形	8.57
卵殻厚	9.19
卵殻卵重比	7.16
破壊強度	5.76
情報形質に用いる卵殻形質が複数 ²⁾	
2 形質の場合	
変形 + 厚	8.46
変形 + 比	7.14
変形 + 破	5.76
厚 + 比	6.77
厚 + 破	5.75
比 + 破	5.71
3 形質の場合	
変形 + 厚 + 比	6.77
変形 + 厚 + 破	5.56
変形 + 比 + 破	5.75
厚 + 比 + 破	5.41
4 形質の場合	
変形 + 厚 + 比 + 破	5.34

- 1) 情報形質として卵殻形質の他に、卵重、短期産卵率、長期産卵率を用いる。
- 2) 変形：非破壊変形、厚：卵殻厚、比：卵殻卵重比、破：破壊強度

3.4 考察

非破壊変形の遺伝率推定値

本実験で推定された非破壊変形の遺伝率は、分散分析法により推定した遺伝率および実現遺伝率のいずれにおいても、弱系の推定値の方が強系の推定値よりも大きかった。このことは図 6 のように、弱系の選抜反応が強系のそれよりも大きいことによっても裏付けられている。一般に閉鎖群での選抜実験では世代が進むにつれて、遺伝子の固定により遺伝分散が減少して遺伝率が小さくなる¹⁵⁾。ところが図 4 にみられるように、非破壊変形に対する大小 2 方向選抜では、世代が進むにつれて、強系ではばらつきの幅が減少し分布の尖りが高くなったのに対し、弱系ではそのような傾向は認められなかった。

本実験における非破壊変形の表型分散と遺伝分散および遺伝率推定値の、世代の経過に伴う推移を表 17 に示した。非破壊変形の表型分散は、強系の場合、第 4 世代までは急激に減少したが、第 5 世代以降は減少傾向が鈍くなった。一方弱系の場合は第 3 世代までは減少する傾向を示したが、第 5 世代以降は同じかやや増加する傾向を示した。その結果第 10 世代では強系の分散の値が弱系の 5 分の 1 になった。また非破壊変形の遺伝分散は、強系の場合は世代に伴い少しずつ減少する傾向を示した。一方弱系の場合は第 5 世代までは減少する傾向を示したが、第 6 世代以降は増加する傾向を示した。

これは非破壊変形という形質の持つ特性に起因すると考えられた。すなわち選抜により測定値が大きくなり、それに伴って尺度効果 (Scale effects)³⁰⁾ により遺伝分散も大きくなるが、強系は測定値の幅に限られ、遺伝分散が小さくなったと考えられた。このことから強系の場合、遺伝分散の減少とともに選抜による改良が難しくなると考えられるが、表型分散の減少の方が大きいため、推定される遺伝率の値は遺伝分散の推移と連動していなかった。一方弱系の場合は、選抜が進んだ第 5 世代以降も遺伝分散の減少は見られず、まだ選抜効果が期待されることが示唆された。

次に本実験で推定した卵殻諸形質及び産卵能力形質の遺伝率は、従来の報告とよく一致していた。一般に分散分析法から推定した遺伝分散には、優性偏差、上位性効果および母性効果が含まれるため、これを用いて推定した遺伝率はやや大きくなる傾向がある¹⁴⁰⁾。しかし推定した遺伝率は従来の報告とほぼ一致していた。これはニワトリは卵生であり、母性効果が小さいと考えられること、また推定に用いたデータが、強系 2832 羽、弱系 2743 羽と多かったことによるものと考えられた。

表 17. 非破壊変形における表型分散, 分散成分 (父間および母間), 遺伝分散, 環境分散および遺伝率の世代に伴う推移

世 代	σ^2_p	σ^2_s	σ^2_D	V_G	V_E	h^2_s	h^2_D	h^2_{SD}
強系								
G ₁	109.08	5.19	2.31	15.00	101.58	0.19	0.08	0.14
G ₂	91.23	8.05	14.36	44.83	68.82	0.35	0.63	0.49
G ₃	70.25	5.05	5.50	21.08	59.71	0.29	0.31	0.30
G ₄	53.53	2.89	2.50	10.78	48.14	0.22	0.19	0.20
G ₅	49.55	2.57	7.41	19.95	39.58	0.21	0.60	0.40
G ₆	53.82	5.07	⋯⋯	10.14	48.76	0.38	⋯⋯	0.19
G ₇	31.72	2.38	⋯⋯	4.76	29.34	0.30	⋯⋯	0.15
G ₈	50.59	5.48	1.14	13.24	43.97	0.43	0.09	0.26
G ₉	48.25	0.95	⋯⋯	1.89	47.31	0.08	⋯⋯	0.04
G ₁₀	39.13	1.91	4.36	12.22	32.86	0.20	0.45	0.32
弱系								
G ₁	139.62	4.07	12.35	32.85	123.19	0.11	0.35	0.24
G ₂	118.36	2.70	9.09	23.57	106.57	0.09	0.31	0.20
G ₃	99.59	7.59	10.75	36.70	81.24	0.31	0.43	0.37
G ₄	100.27	3.42	5.73	18.30	91.12	0.14	0.23	0.18
G ₅	127.02	3.06	⋯⋯	6.13	123.96	0.10	⋯⋯	0.05
G ₆	126.33	17.15	17.30	68.89	91.89	0.54	0.55	0.55
G ₇	114.06	8.82	7.78	33.21	97.46	0.31	0.27	0.29
G ₈	142.36	8.35	7.57	31.85	126.43	0.23	0.21	0.22
G ₉	146.09	17.35	13.68	62.06	115.07	0.48	0.37	0.42
G ₁₀	181.51	19.68	23.33	86.01	138.50	0.43	0.51	0.47

非破壊変形と卵殻関連形質の関係

本実験では非破壊変形は遺伝的には卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大きいことが示された。Grunderら⁴⁰⁾は、非破壊変形と卵殻関連形質の遺伝相関について、卵殻卵重比の $-0.56 \sim -0.99$ 、破壊強度が $-0.57 \sim -1.02$ 、卵殻重が $-0.50 \sim -0.74$ と報告しており、卵殻厚の推定に使われる単位表面積あたりの卵殻重との遺伝相関も $-0.62 \sim -0.98$ と本実験と一致していた。したがって非破壊変形は遺伝的には卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大きいことが示唆された。

卵殻強度と卵重の関係

本実験では非破壊変形と卵重の間の遺伝相関は、強系では $+0.02$ 、また弱系では -0.1 と非常に小さかった。また破壊強度と卵重の間の遺伝相関も強系ではほとんど相関がみられず、弱系では $+0.36$ と正の弱い相関関係を示した。非破壊変形と卵重の遺伝相関についてはVan Tijenら¹²⁴⁾が $0.02 \sim 0.05$ 、またGrunderら⁴⁰⁾が $-0.21 \sim +0.13$ と推定したように、非破壊変形と卵重の間の

遺伝相関は小さいものと推察された。またPottsら⁸⁶⁾の推定では、 $-0.29 \sim -0.57$ と比較的高い遺伝相関だったが、表型相関は $-0.04 \sim 0.06$ と小さかった。破壊強度と卵重の遺伝相関については、Grunderら⁴⁰⁾が $0.04 \sim 0.22$ と推定しており、小さいと考えられる。このように卵殻強度と卵重との遺伝相関は小さいことが推察された。

卵殻強度改良のための選抜方法

本実験の結果から、破壊強度だけを改良目標とする選抜は、生産性、特に産卵率の低下をもたらす、実用的ではないことが示唆された。たとえ選抜の情報として産卵率の情報を加えても、改良目標が破壊強度だけでは生産性は低下する。そのため、卵殻強度と生産形質を組み合わせた改良目標の設定が不可欠である。

これまで卵殻形質を含む複数形質の選抜実験としては、Pevznerら⁸³⁾が非破壊変形と産卵率を、またVan Tijen¹²¹⁾は非破壊変形、卵殻厚、卵比重を組み合わせた卵殻質指数で行った例がある。Pevznerら⁸³⁾は、2系

統を用いたが1つは産卵数が増え、非破壊変形は小さく
なったが、もう1つは産卵数が減って、非破壊変形は大
きくなり、一定の選抜反応ではなかったと報告している。

また Van Tijen¹²¹⁾ は非破壊変形をはじめ卵殻厚、卵比
重を使って考案した卵殻質指数を用いており、卵殻関連
形質に改善効果が認められたと報告している。いずれの
報告も選抜指数を用いていない。

ここでは卵重、産卵率については現状を維持しながら、
卵殻強度を改良する育種計画について検討した。破壊強
度を卵殻強度の指標として考えると、やはり破壊強度を
選抜指数の情報形質として用いた場合、選抜効率が最も
良かった。非破壊変形は破壊強度との遺伝相関が -0.78
と高かったが、選抜効率は破壊強度の67%にすぎなか
った。また破壊強度と他の卵殻形質を組み合わせた場合
は、破壊強度だけの場合に比べて、2形質では0~1%、
3形質では0.2~6%、4形質すべて組み合わせた場合
は7.3%改善されたにすぎない。非破壊変形以外の卵殻
形質はいずれも卵を割らないと測定できない。したがっ
て測定上は破壊強度と同時に測定できることから、破壊
強度と組合せて卵殻形質の情報として用いることができ
る。しかしすでに述べたように、それによって改良の効
率がそれほど向上するわけではない。一方の非破壊変形
は非破壊で測定できるため、割卵する必要はなく、非破
壊変形だけで卵殻強度の指標にする可能性が高いと考え
られる。非破壊変形は単一形質としては卵殻厚より選抜
の効率が良いが、破壊強度や卵殻卵重比よりは劣る。非
破壊変形が破壊強度にまさるのは、測定による卵の損失
がないことによる経済的メリットであると考えられる。
したがって今後測定器や測定方法の改良が進めば、非破
壊変形はさらに実用的形質となると考えられる。以上の
ことから現在の実用的な育種においては、破壊強度と産
卵性を選抜指数の情報として用いる選抜法が、最も効率
的な育種計画であると推察された。

3.5 小括

非破壊変形に対する大小2方向選抜実験のデータをも
とに、分散共分散分析法により遺伝パラメータを推定し
た。非破壊変形をはじめとして破壊強度及び卵殻諸形質
の遺伝率は0.22~0.48と中程度の値が推定され、非破
壊変形と破壊強度、卵殻卵重比は弱系の方がやや高かつ
た。また産卵能力形質では、0.19~0.41と中程度の遺
伝率が推定され、強系の方が高い値が推定された。卵重
と卵形係数では両系とも0.5~0.6の高い値が推定され
た。

形質間の遺伝相関については、非破壊変形と卵殻諸形
質との遺伝相関は、強系及び弱系とも高い負の相関が推
定され、特に卵殻卵重比と卵殻厚との相関が高く、非破
壊変形は遺伝的には卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大き
いことが示された。非破壊変形と産卵率との遺伝相関は、
強系が弱系よりも高い正の値が推定された。また他の卵
殻諸形質と産卵率との間には、負の遺伝相関が推定され、
強系の方が弱系よりも高かった。非破壊変形及び破壊強
度と卵重との遺伝相関には系統間で差がみられ、卵殻強
度と卵重との相関関係において強系と弱系で違いがある
と推定された。

これらの遺伝パラメータの値をもとに、卵重や産卵率
が低下しないように考慮した場合の卵殻強度の改良効率
を、破壊強度を改良形質として選抜指数法を用いて検討
した。卵殻強度の情報として非破壊変形、卵殻厚、卵殻
卵重比の3つの形質について検討したところ、破壊強度
を改良する場合の予測では卵殻卵重比が最も効率が良
く、次いで非破壊変形、卵殻厚の順であった。しかし破
壊強度を直接卵殻強度の情報として用いた場合の効率を
上回ることはできなかった。

第4章 卵殻強度と孵化の関係

4.1 緒言

卵殻は、食品としての卵を保持する保存容器である一
方、生物学的には、受精卵の孵化における胚発生の場所
を形成し、胚を保護するという非常に重要な役割を持っ
ている。また発生中の胚への無機物の供給源としても機
能している^{24,55,104)}。したがって卵殻強度の強弱は、卵殻
の持つ発生中の胚を保護するという役割に影響すること
が考えられる。

卵殻強度と孵化率の関係については古くから関心が持
たれており、非破壊で測定できる卵比重が、卵殻厚の推
定法として利用されてきた。Mussehl⁶⁷⁾ や Munro⁶⁶⁾
はニワトリで、Payne⁸¹⁾ はシチメンチョウで、卵比
重と孵化率との間には正の相関があると報告している。
これに対し Phillips⁸⁴⁾ は、シチメンチョウを使って
卵比重と孵化率にはそのような相関はないと報告し意見
が分かれた。その後 Coleman²⁵⁾ や McDaniel⁶¹⁾ の
研究によって、卵比重の低い卵は孵化率が低く相関関係
があるが、卵比重の高い卵では孵化率との相関が小さく
なることを明らかにした。しかしながらその他の卵殻強
度の指標については、受精卵自体を非破壊で測定するこ
とができないため、検討されていない。また非破壊形質

である非破壊変形についても、孵化率との関係を検討した報告はほとんどなく、Hartmannら⁴⁴⁾やGrunderら³⁷⁾が報告を行った程度で、非破壊変形と孵化との関係についてはまだ明らかではない。また個々の受精卵について、その非破壊変形の大きさと孵化の関係を検討した報告もなく、この点からの検討を行うことで卵殻強度と孵化の関係を明らかにすることができると考えられた。

また卵比重と孵化率に相関があることはすでに述べたが、孵化率を向上させる要因については、孵卵前の保存の状態と孵卵環境とに分けて考えることができる。

これまで孵化に関しては多くの研究がなされてきた。孵卵環境については、養鶏産業の発展に伴い大規模養鶏が行われるようになって、大量のヒナを供給する必要がでてきたことから、孵卵作業の機械化を進める上で詳細な検討がなされ今日に至っている。そこで得られた成果について、Lundy⁶⁰⁾が総説としてまとめている。それによれば、孵化率を左右する要因として、温度、湿度、転卵操作、卵の置き方、震動、気圧、光、酸素濃度、炭酸ガス濃度などを上げている。このうち特に温度と湿度については、水分蒸散による卵重の減少に影響し、このことが孵化率に影響すると述べている。これを卵殻の側からみた場合は、卵殻を通して水分が失われることであり、卵殻強度と卵殻厚との関係からも、孵化との関連が考えられる。

また孵卵前の保存の状態についても、種卵の保存の面から孵化率向上のための検討がなされている。たとえば保存の最適温度範囲は多くの報告から10～15℃とされている^{20,64,78,88,103)}。またProudfoot^{92,93)}は、鋭端を上にして保存した方が孵化率が良いと報告している。さらに保存期間中の予備加温^{7,59,90,94)}や転卵⁹⁰⁾などによる孵化率の向上が試みられ、ある程度の効果が認められている。こうした試みのうち、保存温度や卵の置き方などは、保存中の水分蒸発や炭酸ガスの蒸散の抑制と関連していると考えられている。

そこでこのような観点から、合成樹脂製の袋を使って受精卵を密閉する方法が試みられた。Proudfoot^{88,89,90,91,93)}やBecker⁵⁾、Beckerら⁸⁾、Bowman¹²⁾、Gowe³⁵⁾、Warrenら¹³⁵⁾、Gordonら³⁴⁾などはクライオバック（ポリ塩化ビニリデンシート）を使って保存を行い、孵化率が改善されたと報告している。しかし保存中の卵重減少については明らかでない。卵殻質と孵化率との関係では、Colemanら²⁵⁾やMcDanielら⁶¹⁾の研究によって、卵比重の低い卵は孵化率が低く相関関係があること、ま

た保存中の卵重の減少と卵比重には負の相関があることから、水分蒸発と孵化率に関連のあることを示唆している。またMcPheeら⁶²⁾は卵比重の高い系統は保存中の卵重減少が小さいと報告している。したがって保存中の卵重減少の抑制効果が孵化率を改善する可能性が考えられた。

また冒頭に述べたように、卵殻は受精卵の孵化において、胚発生の場所を形成し、胚を保護するという非常に重要な役割を持っている。最近のバイオテクノロジー研究の発展に伴い、鳥類においても胚操作技術の開発が望まれてきた。これまでは、卵殻を使わない無卵殻培養を中心に胚培養が試みられてきたが、孵化までは到達できなかった。そのため胚操作した胚を培養し孵化させることができず、胚の培養技術の開発が特に望まれていた。そこで、胚の培養器としての卵殻に着目し、卵殻を用いた胚の培養技術の開発が行われるようになった。卵殻をニワトリ胚の培養器として最初に利用したのはKinutaniら⁵⁷⁾で、窓開け法によって孵卵1.5日のニワトリ胚に、ウズラ胚の神経管を移植して神経管キメラ胚を作出し、それを孵化させることに成功している。またRowlettら⁹⁹⁾は、卵殻を用いた汎用性のある培養技術を考案した。さらに1988年にイギリスのPerry⁸²⁾は、ニワトリ卵殻を培養器として用いることにより、初期胚（1細胞期）から孵化までの培養に成功し、その後Naitoら⁷¹⁾によって培養法が改良されている。ニワトリ以外の家禽類では、ウズラについて培養が試みられてきた。Onoら⁸⁰⁾は、孵卵2.5日のウズラ胚をニワトリ卵殻に移して培養し、孵化に成功した。またOnoら^{79,80)}はウズラの卵殻外培養も試みたが、孵化には成功していない。また丹ら¹⁰⁹⁾は、窓開け法によって、ウズラ胚にニワトリ胚の神経管を移植して作ったキメラ胚を、孵化させることに成功した。しかしいずれの場合も1～3日間孵卵して発生が進んだ受精卵を用いた培養であり、放卵直後の胚盤葉期の初期胚からニワトリ卵殻を用いて培養を試みた例はみられない。

本章では、卵殻強度の強弱が孵化に及ぼす影響および胚発生における卵殻の重要性を明らかにすることとした。そのためまず10世代にわたる非破壊変形に対する大小2方向選抜における孵化率の推移から、孵化率に対する選抜の影響を明かにし、次いで受精卵自体の非破壊変形の大きさと孵化の関係について検討した。一方受精卵の長期保存性との関連から、卵殻強度との関連について検討した。さらに家禽胚の孵化における卵殻の重要性について、ウズラ胚の培養実験により明らかにすること

とした。

4.2 選抜に伴う孵化率の変化

非破壊変形に対する10世代にわたる大小2方向選抜実験における、系統ごとの孵化率の推移を比較することにより、孵化率に対する選抜の影響を明らかにしようとした。

材料と方法

供試動物と調査項目

非破壊変形に対する大小2方向への選抜実験の概要は、第1章で述べたとおりである。この選抜実験において、選抜した雌から後代を得る時の孵化記録を分析に用いた。調査した項目は対受精卵孵化率、卵の保存期間別の対受精卵孵化率、発生中止卵の数とその出現時期である。

交配及び孵化作業

交配時期は毎世代11月から12月とし、12月15日前後に孵化させるようにした。交配の組合せは両系統とも選抜された雄10羽と雌80羽について、雄1羽に対し雌8羽ずつを無作為に交配した。なおこの際全きょうだい、半きょうだいでどうしの交配を避けるようにした。交配方法は人工授精で、1週間に1回行った。種卵は貯卵室(温度14℃、相対湿度85%)に保存し、保存期間は最大3週間とした。採取した種卵はすべて孵化に供した。

孵卵は大型の立体孵卵器で17日目まで鈍端部を上にして転卵しながら行い、18日目に専用の大型発生器に移して発生させた。温度管理等は畜産試験場の慣行に従って行った。

検卵は孵卵期間中に2回、検卵器を用いた透視法で行い、1回目を孵卵5日目に、2回目を18日目に行って、無精卵と発生中止卵を取り除いた。

雛は22日目に発生したものを孵化したものとし、この時点で発生しなかったものはすべて死籠もり卵とした。

結果および考察

対受精卵孵化率の推移

世代の経過に伴う対受精卵孵化率(以下孵化率と略)の推移を図15に示した。第1世代では強系が68.3%、弱系が67.5%とほとんど差がなかったが、第2世代以降多少の上下はあるものの、世代の経過に伴い、強系がしだいに孵化率が上がっていくのに対し、弱系は70%付

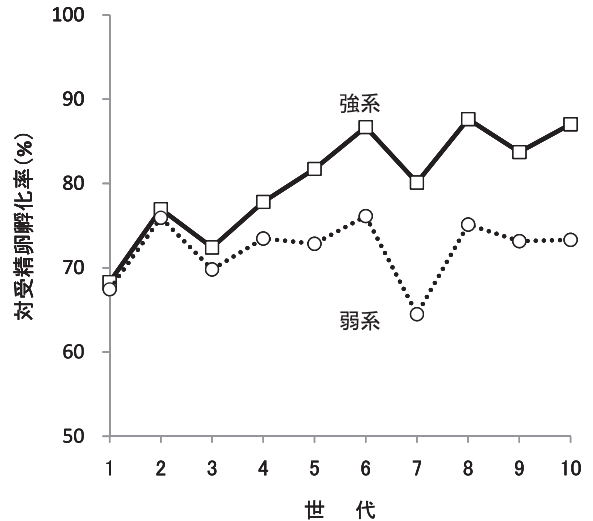


図15. 世代の経過に伴う対受精卵孵化率の推移

近で推移した。そのためしだいに系統間の差は大きくなり、第10世代では強系が87.0%、弱系が73.3%となった。その結果、強系は選抜当初に比べ10%以上孵化率が改善された。このことは非破壊変形の小方向への選抜が、孵化率を向上させる効果があることを示唆した。

非破壊変形と孵化率の関係については、Hartmannら⁴⁴⁾の2方向選抜実験でも、非破壊変形の小方向の系統の方が孵化率が高いことが認められ、またGrunderら³⁷⁾の報告でも、非破壊変形と孵化率は、 $-0.17 \sim -0.42$ と負の遺伝相関が推定されており、本研究と同様の結果を得ている。したがって非破壊変形と孵化率には遺伝的に負の相関関係があることが示唆された。

発生中止卵の孵卵時間別の出現状況

世代の経過に伴う発生中止卵の孵卵時間別の出現状況の推移を図16に示した。

孵卵5日目までの発生中止卵の割合は、第5世代まではあまり差がなかったが、第6世代から差がみられるようになった。特に強系の発生中止卵の割合が低くなる傾向を見せた。孵卵6日目から18日目までの発生中止卵の割合は、両系統とも5%以下と低かったが、常に弱系の方が高い値を示し、第9世代以降やや高くなる傾向を見せた。孵卵19日目以降の発生中止卵の割合は、弱系が10~15%の間を推移しているのに対し、強系は徐々に下がっていく傾向を示した。

対受精卵孵化率において系統により差がみられたが、時期的には孵卵初期と孵化直前の両方の時期で選抜による影響がでていると考えられた。またその効果は強系の方で中止卵の出現率の低下として現れており、特に孵化

直前の中止卵の減少により強くでていると考えられる。その原因として、孵化直前の死亡は尿膜呼吸から胚呼吸に変わる時期の死亡で、卵殻強度の改善が卵殻の気孔を介した水分調整やガス交換の改善につながったのではないかと推定された。一方弱系では強系で見られたような顕著な変化は見られなかった。

保存期間の影響

保存期間を0～1週間、1～2週間、2～3週間の3つに分けた時の、世代の経過に伴う孵化率の推移を図17に示した。

0～1週間の保存では、両系統とも80～90%の間で推移し、大きな変化は見られなかった。また系統間の差もあまりなかったが、常に強系の方がやや高い孵化率を示した。1～2週間の保存では弱系が80%前後で推移しているのに対し、強系は第1世代では弱系よりも低かったが、世代の経過とともに徐々に高くなり、第10世代では89.9%と約13%高くなった。その結果、系統間の

差も徐々に広がる傾向を見せた。2～3週間の保存では弱系が40～65%の範囲で上下しているのに対し、強系は第5世代以降著しく上昇し、80%台の高い孵化率を示した。その結果、第5世代以降常に10～20%強系が弱系より高い孵化率を示した。

長期保存卵における孵卵初期と孵化直前の発生中止卵の出現状況

強系において、孵卵初期と孵化直前の発生中止卵が、選抜に伴って少なくなることを前に述べた。そこで2～3週間の長期保存卵について、孵卵初期と孵化直前の発生中止卵の出現状況の世代の経過に伴う推移を調査した(図18)。

孵卵5日目までの発生中止卵の割合は、両系統とも世代の経過とともに低くなる傾向を示した。系統間では第6世代以降強系の方が低くなった。孵卵19日目以降の発生中止卵の割合は、弱系が15～25%の間を推移しているのに対し、強系は徐々に下がっていく傾向を示した。

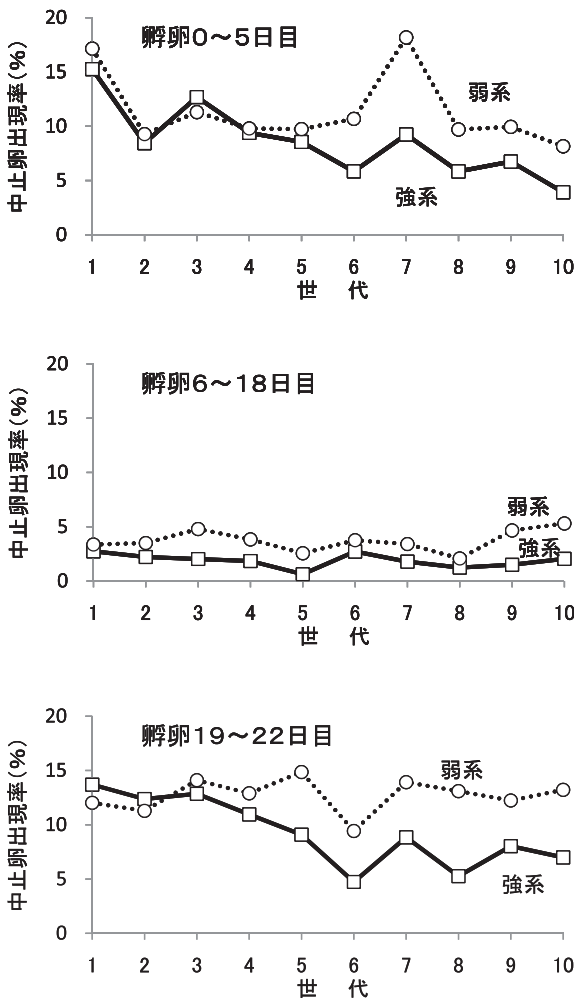


図16. 世代の経過に伴う孵卵時間別の発生中止卵の出現率の推移

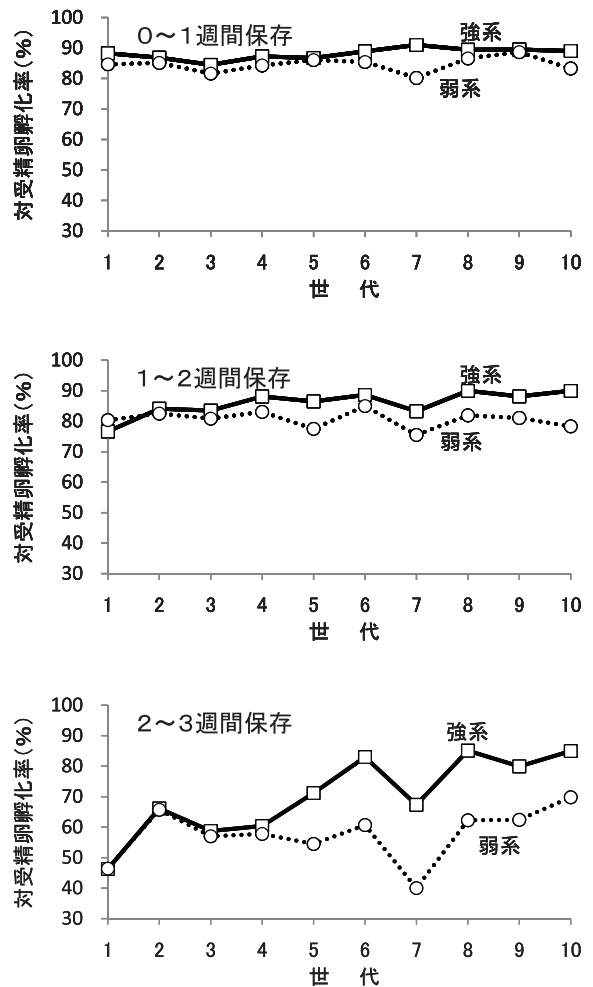


図17. 世代の経過に伴う保存期間別の対受精卵孵化率の推移

その結果第5世代以降は強系の発生中止卵の出現率は、常に弱系の半分以下と非常に低い値を示した。この推移は、孵卵時間別でみた全体の発生中止卵の出現率の推移の動向と、非常によく一致していた。

したがって長期保存卵における、強系における孵化率の改善は、孵卵初期と孵化直前の両方の時期で、発生中止卵の出現率が低下したことによることが明らかとなった。さらにその効果は孵化直前の時期の方がやや大きいように思われた。また孵化直前の発生中止卵の出現率は、選抜実験の早い段階で系統間に差がみられた。孵卵初期の発生中止卵の出現率は、選抜第6世代以降に系統間に差がみられるようになった。

McDaniel ら⁶¹⁾は、卵殻強度が弱いとされる卵比重の小さい卵は、孵卵7日前までの胚死亡率が高いと報告している。本実験においても、弱系の孵卵初期の発生中止率が強系よりも高く、その傾向は認められた。しかし弱系内では、孵卵後期の発生中止率の方が孵卵初期よりも高い傾向がみられた。

McDaniel ら⁶¹⁾は、卵比重の低い受精卵の早期胚死亡率が高い理由について、保存および孵卵中の水分蒸発に

よる卵重減少が大きいことによると考察している。したがって卵殻の水分保持機能が孵化率に影響することが考えられた。

以上のことから非破壊変形の小方向への選抜では、保存期間が長くなるにつれて孵化率に改善効果が見られるようになり、2週間以上の長期保存した受精卵の孵化率を改善する効果が最も大きいことが示された。すでに保存中の水分蒸発と孵化率に関連があることが報告されている^{25,61)}ことから、非破壊変形の小方向への選抜によって卵殻の水分保持機能が高まり、受精卵の発生能の維持期間が長くなったものと推察された。そしてこのことが強系全体の孵化率を向上させている原因と考えられた。一方非破壊変形の大方向への選抜では顕著な傾向はみられなかった。

4.3 非破壊変形の大きさと孵化率の関係

卵殻強度と孵化率の関係については、非破壊で測定できる卵比重について多くの研究がなされてきた。その結果、卵比重の低い卵は孵化率が低く相関関係があることが明らかになった。しかしながら同じ非破壊変形である非破壊変形については、孵化率との関係を検討した報告は少なく、個々の受精卵について、その非破壊変形の大きさと孵化の関係を検討した報告はない。本実験では、この点からの検討を行うことで卵殻強度と孵化率の関係を明らかにしようとした。

材料と方法

非破壊変形に対する大小2方向選抜実験における、第8世代の孵化の時の受精卵2250個（強系1044個、弱系1206個）を調査に用いた。種卵（受精卵）の保存期間は最長で3週間であった。これらの受精卵について孵卵開始日の前日に非破壊変形を測定した。非破壊変形は選抜実験と同様に卵殻強度測定器（インテスコ製）を用いて測定した。孵卵開始後、個々の受精卵について孵化の状況を調査した。調査した項目は対受精卵孵化率、卵の保存期間別の対受精卵孵化率、発生中止卵の数とその出現時期である。なお種卵の保存方法、孵卵操作及び検卵方法は前節で述べたとおりである。

結果および考察

非破壊変形の大きさと対受精卵孵化率の関係

第8世代における対受精卵孵化率は強系が87.6%、弱系が75.1%であった。また受精卵の非破壊変形の平均

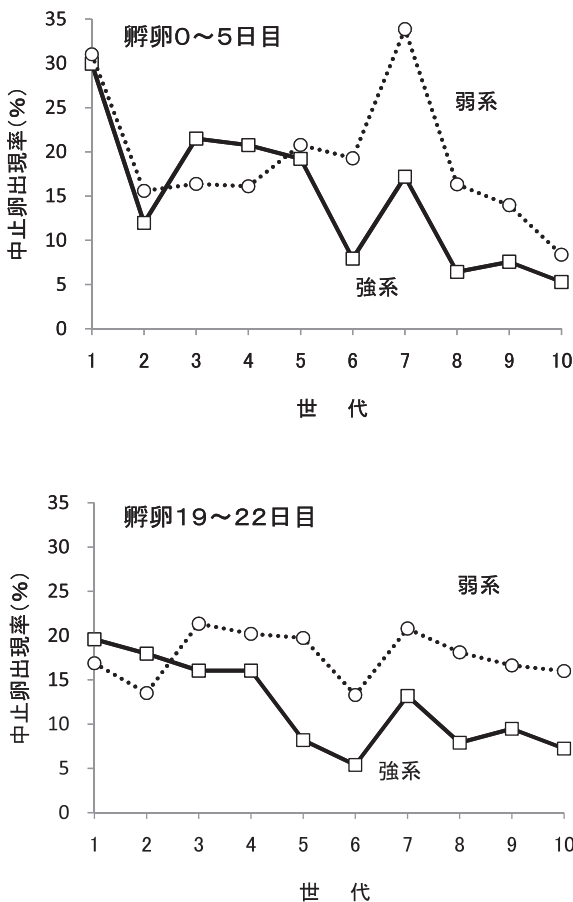


図 18. 2週間以上の保存卵における発生中止卵の出現率の選抜に伴う推移

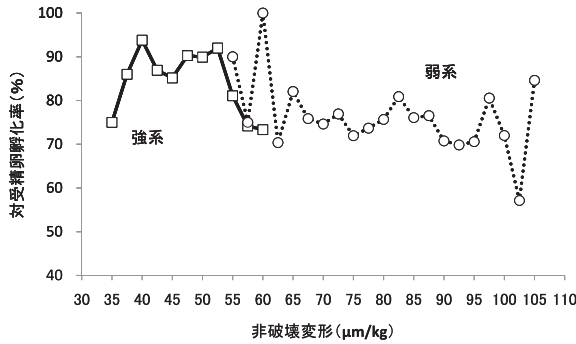


図 19. 強系 (□) および弱系 (○) における非破壊変形の大きさと対受精卵孵化率の関係

は強系が $47.9 \pm 6.9 \mu\text{m/kg}$, 弱系が $82.9 \pm 12.6 \mu\text{m/kg}$ であった。これらの受精卵を非破壊変形の大きさで $2.5 \mu\text{m/kg}$ 毎の区に分けて, サンプル数が 10 個以上のものについて系統別に孵化率を求め, 非破壊変形の大きさと孵化率の関係について検討した。その結果は図 19 の通りであり, 強系と弱系とでは $60 \mu\text{m/kg}$ 付近を境に分布が分かれた。

強系の受精卵は $37.5 \sim 62.5 \mu\text{m/kg}$ に分布した。孵化率は $40 \sim 55 \mu\text{m/kg}$ では 85% 以上の高い値で推移したが, $57.5 \mu\text{m/kg}$ 以上では非破壊変形が大きくなるにつれて急激に低下した。一方非破壊変形が最も小さい $37.5 \mu\text{m/kg}$ の区では, 孵化率 72% に低下した。そのため非破壊変形と孵化率の間に一定の傾向は見いだせなかった。弱系の受精卵は $57.5 \sim 107.5 \mu\text{m/kg}$ の広い範囲に分布した。孵化率は, $57.5 \sim 62.5 \mu\text{m/kg}$ では 90% 以上の区もみられたが, $65 \mu\text{m/kg}$ 以上では $70 \sim 85\%$ の範囲で推移した。そのため強系同様, 非破壊変形と孵化率の間に一定の傾向は見いだせなかった。

McDaniel ら⁶¹⁾ は, 卵比重が 1.080 より低い卵では, 卵比重が小さいほど孵化率が低くなり, 相関関係が認められるが, 卵比重が 1.080 より高い卵では, 孵化率との相関が小さいと報告している。このことは卵殻形質と孵化率の関係は, ある一定の水準以下に卵殻形質がなると相関が認められるようになる可能性を示唆している。今回の実験では選抜第 8 世代の孵化の時に実施していることから, 選抜によって非破壊変形が, 孵化率の間に相関関係が認められる範囲よりも大小それぞれの方向に大きく移動してしまった可能性も考えられる。

保存期間の影響

保存期間を 0～1 週間, 1～2 週間, 2～3 週間の 3 つに分けた時の, 非破壊変形と孵化率の関係を図 20 に示した。

0～1 週間では, 強系では非破壊変形の大きい方で孵化率の低い区がみられ, また弱系では $70 \sim 80 \mu\text{m/kg}$ と $95 \sim 97.5 \mu\text{m/kg}$ で孵化率の低い区がみられた。そのため両系とも, 弱いながらも非破壊変形が大きくなるにつれて, 孵化率が低くなる傾向がみられた。1～2 週間の貯卵では, 強系及び弱系とも区によって孵化率がかなり上下したが, ほぼ同じ水準で推移しており, 非破壊変形の大きさとの関連性はなかった。これに対し 2～3 週間の貯卵では, 弱系の場合孵化率がかなり低くなって $40 \sim 70\%$ の範囲で上下した。また非破壊変形の大きさでみると, $92.5 \mu\text{m/kg}$ 以上の区では 50% 台で, $92.5 \mu\text{m/kg}$ 以下の区に比べ低い傾向をみせたが, 非破壊変形の大きさによる顕著な変化はみられなかった。また強系では非破壊変形が $50 \mu\text{m/kg}$ 以下では 80% 以上の高い孵化率を示したが, $55 \sim 60 \mu\text{m/kg}$ の範囲で孵化率の急激な低下がみられた。

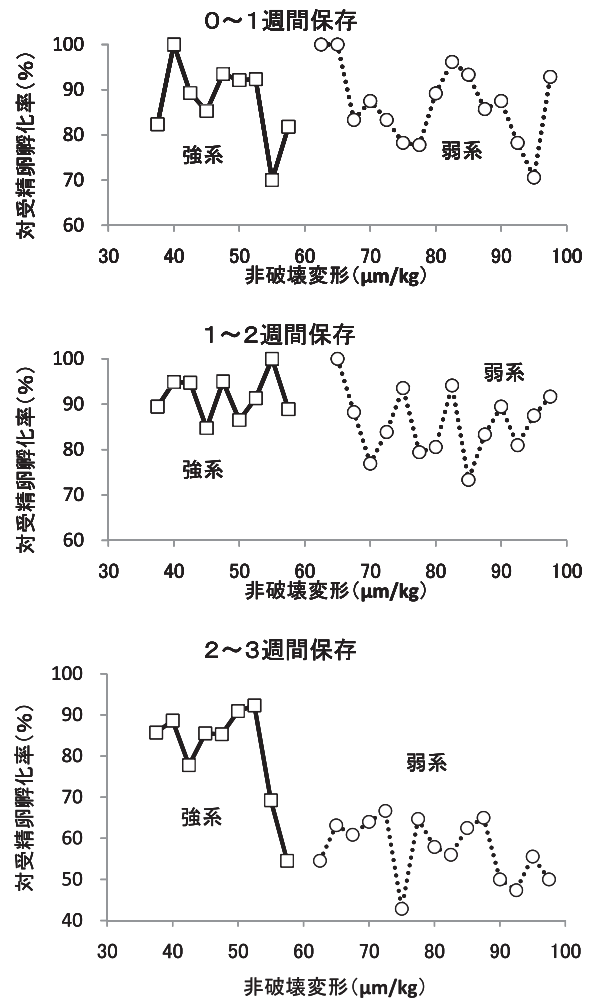


図 20. 保存期間別の非破壊変形の大きさと対受精卵孵化率の関係

4.4 パッキングによるニワトリ受精卵の長期保存

前節において、非破壊変形の小方向への選抜（強系）によって孵化率が改善され、特に長期保存における改善による効果が大いことを述べた。この受精卵の発生能の長期保存性は何によってもたらされたのであろうか。

これまでの研究から、保存中の水分蒸発や炭酸ガスの蒸散の抑制と関連していると考えられた。そこでこのような観点から、合成樹脂製の袋を使って受精卵を密閉保存し、孵化率を改善する試みがなされた^{5,8,12,34,35,88,89,90,91,93,135}。その結果孵化率は改善されたと報告されているが、保存中の卵重減少については明らかでない。

一方卵殻質と孵化率との関係では、卵殻強度の指標として使われている卵比重について、卵比重の低い卵は孵化率が低く相関関係があることが報告され、また保存中の卵重の減少と卵比重には負の相関があること、卵比重の高い系統は保存中の卵重減少が小さいことが報告されている^{25,61,62}。

そこで本実験では、パッキング保存による卵重減少の抑制効果と孵化率の関係について検討し、非破壊変形の小方向への選抜による受精卵の長期保存性の原因を明らかにしようとした。

材料及び方法

供試鶏は、白色レグホーン種（シューバー系）の雌26羽で、この鶏が56～68週齢時に産卵した卵を実験に用いた。交配方法は62週齢までは、13羽ずつ2群の単雄交配で、63週以後は人工授精とした。なお、今回は供試鶏の個体別のサンプリングは行わず、採取した卵をランダムに試験区に割り当てた。これらの卵について午後集卵したものを、その日にうちにパッキング処理した。

パッキングに使用した袋（包材）は、ポリ塩化ビニリデンで被覆したポリエチレン袋（クライオバックと同種のプラスチック）で、厚さは50 μm である。この材質の特徴は水蒸気透過率が $7\text{g}/\text{m}^2 \cdot 24\text{hr}$ 、酸素透過率が $6 \sim 10\text{ml}/\text{m}^2 \cdot \text{atm} \cdot 24\text{hr}$ と非常に低いという点にある。この袋に種卵を1個ずつ入れて、アスピレーターで中の空気を抜き、なるべく袋と卵が密着するようにして封入した。保存期間として2, 3, 4, 5, 6, 8, 12週間の7区を設けた。対象としてパッキングをしない区を設け、保存期間として2週間から6週間までの5区を設定した。卵は保冷庫を用いて10 $^{\circ}\text{C}$ で保存した（湿度は無制御）。また、卵は鋭端部を上にして保存した^{92,93}。なお、パッキング処理区、対照区とも各保存期間の受精卵が50個

以上になるようにした。

孵化は通常の方法（孵卵温度37.6 $^{\circ}\text{C}$ 、湿度60%前後）で行い、7日目、12日目、18日目に透視法による検卵を行った。この検卵で7日目に発生中止と判断した卵については割卵して、肉眼で発生が認められなかったものは無精卵とした。

保存開始と孵化開始時に卵重を測定し、卵重減少量を求めた。なお、今回用いた卵の保存開始時の重さは各保存期間毎の平均でみると67.8g～70.8gであった。

結果および考察

対受精卵孵化率の推移

保存期間にともなう対受精卵の孵化率の推移を図21に示した。それぞれの保存期間における孵化率は2週間保存で処理区が77.4%、対照区が98.2%、以下3週間保存で82%と68.5%、4週間保存で66.7%と42.3%、5週間保存で32.2%と15.1%、6週間保存で10.0%と3.9%であった。処理区の8週間保存と12週間保存では、孵化例はなかった。処理区の4週間保存までの孵化率はこれまでの報告例とほぼ同じであった。両区とも保存期間が長くなるにつれて孵化率が低下するが、3週間以上の保存では処理区の方が孵化率が高く、4週間保存と5週間保存では5%水準で有意差が認められた。このことからパッキング処理による効果は5週間までは十分にあることが示された。しかしながら、パッキングをしても孵化率の低下は抑えられずいったん低下が始まれば低下の速さは、対照区とほとんど差がなかった。そのため結果的には孵化率の低下を1週間程度遅らせた形となった。このことからパッキングによって受精卵の保存期間を1～2週間長くすることは可能であることが示された。

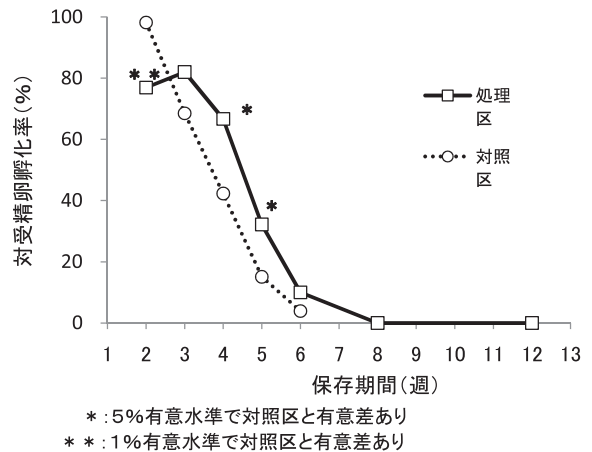


図21. 保存期間に伴う対受精卵孵化率の推移

保存中の卵重減少

保存にともなう卵重の推移を、保存開始時の卵重に対する孵化開始時の卵重の割合として図22に示した。対照区は保存期間が長くなるにつれて、ほぼ直線的に卵重が減少するが、処理区は保存期間が長くなっても、ほとんど卵重の減少はみられなかった。卵重の減少は卵内の水分が気孔を通じて失われることによるので、処理によって水分の消失をほぼ完全に抑えることができたと考えられる。

Davisら²⁷⁾は未受精卵をクライオバックでパッキング処理した場合の卵重の減少は6週間で0.4gと報告しているが、本実験では6週間で0.06g（保存開始時の0.09%）、12週間で0.11g（保存開始時の0.16%）と非常に少なかった。これは卵と包材を密着させたためと考えられる。

しかしながら、孵化卵と発生中止卵の間には、保存中の卵重減少に差は認められなかった。これらのことから6週間以上の保存の場合、水分の消失は孵化率を左右

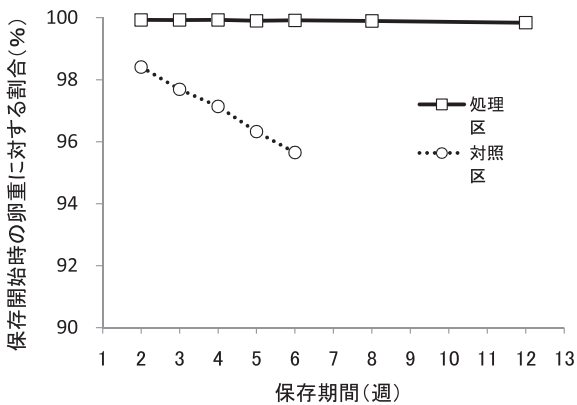


図22. 保存期間に伴う卵重の減少

する大きな要因ではない可能性がある。

Davisら²⁷⁾は同じく未受精卵のpHやハウユニットについても測定し、pHについては無処理区では2週間で8.0から9.0に上昇するのに対し、クライオバックを使った場合は6週間で7.8から8.1までしか上昇せず、またハウユニットは無処理ほどではないが保存とともに低下する傾向がみられたと報告している。このことはクライオバックを使った場合、二酸化炭素の蒸散は抑制されるが、濃厚卵白の水様化はやはり起きていることを示している。本実験では受精卵を用いているが、保存にともなうpHやハウユニットの変化は受精卵と未受精卵とともに同じ傾向にあると考えられる。もし濃厚卵白が孵化に対して重要な役割を果たしているならば、その構造がくずれれることを意味するハウユニットの低下は、孵化率の低下につながることになる。したがって、濃厚卵白も孵化率を左右する要因の一つとして考慮する必要があると考えられる。

保存期間と発生中止時期の関係

発生中止卵の内容を表18に示した。処理区、対照区とも保存期間が長くなるにつれて、1回目（7日目）の検卵での発生中止の割合、つまり初期胚の死亡率が高くなる傾向がみられた。一方死籠もり卵でみると、孵化率で差が認められた4週間と5週間保存では、対照区の方が高い傾向がみられた。しかしながら6週間以上の保存では、死亡胚のほとんどが、発生初期の段階であった。

保存期間と孵化所要日数

卵の孵化に要した日数について表19に示した。通常

表18. 保存期間にともなう発生中止卵の出現状況

処理	孵卵日数 (日)	保存期間 (週)						
		2	3	4	5	6	8	12
パッキング 処理区		個	個	個	個	個	個	個
	1～7	5	2	11	32	38	49	61
	8～12	0	1	3	5	4	1	0
	死籠もり	7	6	3	3	2	0	0
	孵化	40	41	34	19	5	0	0
対照区	1～7	0	5	20	29	43
	8～12	0	0	3	4	3
	13～18	0	1	0	1	0
	死籠もり	1	11	7	11	3
	孵化	54	37	22	8	2

表 19. 保存期間にともなう孵化所要日数の推移

処理	孵卵日数 (日)	保存期間 (週)						
		2	3	4	5	6	8	12
		個	個	個	個	個	個	個
パッキング 処理区	21	2	15	4				
	22	35	36	22	11	1		
	23	3		8	8	3		
	24					1		
	計	40	41	34	19	5	0	0
対照区	21	33	11	5		
	22	21	24	16	7	1
	23		2		1	1
	24			1		
	計	54	37	22	8	2

の場合孵化に要する日数は21日であるが、いずれの区も保存期間が長くなるにつれて、孵化に要する日数が増える傾向がみられた。また、4週間以上の保存では、処理区の方が対照区に比べて孵化に23日以上要した卵が多かった。これは同時期の対照区で死籠もり卵が多い点と考えあわせると、処理をしなければ死籠もりになる卵が、日数は要するとはいえ、パッキングによって孵化まで到達するようになるという考え方もできる。

一方2週間保存でみると、処理区の方は、ほとんどの卵が22日で孵化しており、23日かかった例もみられるのに比べ、対照区は21日で孵化したものが半分以上を占めた。孵化率でも2週間保存では対照区の方が高かったことを考えあわせると、パッキング処理そのものか、またはパッキング処理技術上の何らかの問題が、短い保存期間での孵化率及び孵化日数に影響を及ぼす可能性が示唆された。

パッキング処理の効果

以上のことから、プラスチックを使ったパッキング処理による受精卵の保存は、孵化率の低下の開始時期を1週間程度遅らせる効果があり、保存の限界は6週間前後であることが示された。またパッキング処理の最も大きな効果は水分の蒸発による卵重の減少を抑えることであり、実際に12週間保存した受精卵でも卵重の低下は0.2%以下で、その効果を確認できた。したがって卵重減少の抑制が受精卵の発生能の長期保存性を改善する要因の1つであることが示唆された。しかし、水分を保持しても保存期間が長くなるにつれて孵化率は低下する。この場合、卵重の減少以外の要因が影響することが考えられる。

先に、非破壊変形に対する小方向選抜（強系）により、種卵としての長期保存性が改善され、その原因として水分の保持機能が高まったものと推察した。今回の実験により、パッキング処理で人工的に水分保持機能を高めることにより、種卵としての長期保存性が改善されることが示された。しかしパッキング処理では、卵が密閉され呼吸などの生体膜としての機能は抑制されると考えられる。一方卵殻自体を強化することは、生体膜としての機能は損なわれることなく、水分保持機能を改善させることとなり、胚の培養器としての機能が強化されると推察された。したがって種卵の孵化率向上の手段として、卵殻質を強化することは重要であると考えられた。

4.5 ニワトリ卵殻を用いたウズラ初期胚の培養

鳥類における胚の培養は、卵殻を使わない無卵殻培養を中心に試みられてきたが、孵化までは到達できなかった。孵化まで可能な胚の培養技術の開発が特に望まれていた。

一方、前節までに明らかにしてきたように、卵殻は胚の培養器として重要なものであり、卵殻強度の強い系統の卵の方が、孵化率が高く、したがって培養器としても優れていることを示した。この卵殻をニワトリ胚の培養器として、1988年にイギリスのPerry⁸²⁾は、初期胚(1細胞期)から孵化までの培養に成功し、その後Naito⁷¹⁾によって培養法が改良されている。

ウズラにおいてもニワトリ卵殻を用いた培養が試みられ、孵化例が報告されている^{80,109)}。しかしいずれの場合も1~3日間孵卵して発生が進んだ受精卵を用いた培養であり、放卵直後の胚盤葉期の初期胚から培養を試み

た例はみられない。

そこで本研究ではウズラについて、放卵直後の初期胚（胚盤葉期）を、ニワトリ卵殻を利用した培養を行い、孵化させることを試みた。

材料と方法

供試したウズラ受精卵は、当场で飼養している 12 ~ 19 週齢のウズラから得た。培養器には、ニワトリの白色レグホーン種（強系）の卵重が 45 ~ 55 g の比較的小さい卵の鈍端部に、工作用の電気ドリルで直径約 3 cm の穴をあけたものを用いた。培養は、孵化の可能性をさぐるために、Perry⁸²⁾ および Naito⁷¹⁾ のニワトリ受精卵の培養法を参考に、以下の 3 つの方法（図 23）で行い、その結果を比較検討した。

方法 1

産卵直後のウズラ受精卵の表面を 70% アルコールで消毒後、卵を割って、内容物を全部培養器のニワトリ卵殻に移した。次に卵殻の開口部を台所用ラップ（ワンラップ - 十条特殊紙器，ポリエチレン製，以下ラップ）で密封した後，38℃，湿度 60% で角度 45 度で 1 時間に 1 回転しながら 14 日間培養した。その後孵化までの約 5 日間は孵化に備えて転卵を停止して培養した。この間に胚の膜が乾いてきたら，呼吸を助けるために注射針で

ラップに穴を開けた。さらに孵化直前にはラップを取り除き，代わりにプラスチックシャーレをかぶせた。

方法 2

方法 1 と同様にして，産卵直後のウズラ受精卵の内容物を，ニワトリ卵殻に移した。これにさらに約 1ml のニワトリ水様性卵白を添加した後，ラップで密封した。そのあとは方法 1 と同じ方法で培養した。

方法 3

Perry⁸²⁾ および Naito⁷¹⁾ のニワトリ受精卵の培養法のシステム II を応用して，ウズラ受精卵を培養した。まず培養器として用いるニワトリ卵殻に，ニワトリ水様性卵白を約 30ml 入れた。次に産卵直後のウズラ受精卵の表面を 70% アルコールで消毒後，卵を割って卵白を取り除き，卵黄だけをニワトリ卵殻に移した。さらにニ

表 20. 3種類の培養方法における生存率の推移

培養日数	方法 1	方法 2	方法 3
	(N=51)	(N=52)	(N=44)
	%	%	%
1	96.1	100.0	100.0
2	94.1	96.2	100.0
3	92.2	88.5	100.0
4	92.2	86.5	95.5
5	90.2	80.8	86.4
6	84.3	75.0	86.4
7	84.3	73.1	86.4
8	78.4	71.2	84.1
9	78.4	71.2	84.1
10	76.5	71.2	84.1
11	76.5	71.2	81.8
12	76.5	69.2	81.8
13	76.5	67.3	81.8
14	70.6	63.5	81.8
15	64.7	61.5	81.8
16	54.8	50.0	81.8
17	39.2	25.0	50.0
18	19.6	13.5	15.9
19	17.6	13.5	11.4
孵化率	17.6 (9羽孵化)	13.5 (7羽孵化)	11.4 (5羽孵化)
奇形胚数 (奇形胚出現率)	12 (23.5%)	13 (25.0%)	0 (0.0%)

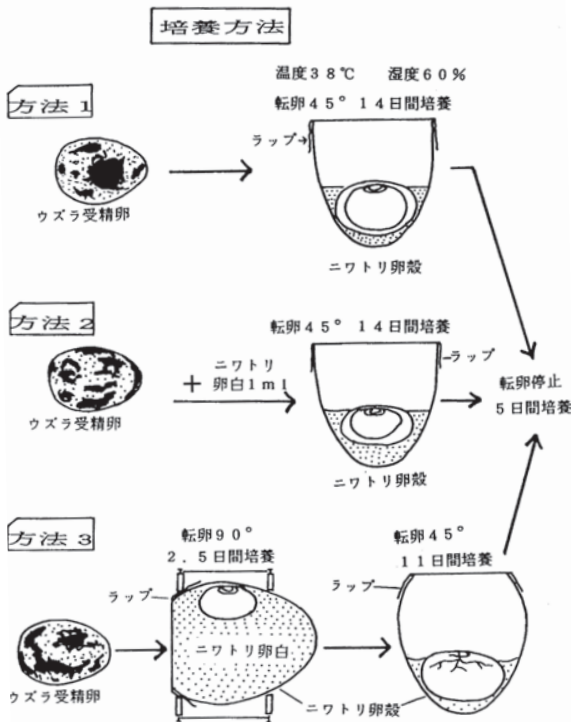


図 23. ウズラ初期胚の培養方法

表 21. 3種類の培養方法により孵化したヒナの特徴 (平均値 ± 標準偏差)

培養方法	孵化数	卵重 (g)	培養器卵 (g)	孵化時体 (g)	第3趾長 (mm)	孵化時体重割合 ¹⁾ (%)
方法1	9	10.5 ± 0.2	50.2 ± 1.0	6.3 ± 0.8	13.2 ± 1.1	60.3 ± 3.3
方法2	7	10.6 ± 0.2	51.2 ± 1.7	6.9 ± 0.4	13.0 ± 1.1	64.4 ± 7.2
方法3	5	11.1 ± 0.2	51.1 ± 2.2	6.6 ± 1.0	12.8 ± 0.8	59.2 ± 9.8

1) 孵化時体重割合 = 孵化時体重 × 100 / 卵重

ワトリ水様性卵白を加えて満たした後、ラップで開口部を密閉し、プラスチックリングと輪ゴムで保定した。これを38℃、湿度60%で角度90度で1時間に1回転卵しながら2.5日間培養した。培養後ラップをはずし、卵殻内の卵白が約8mlになるよう注射筒で余分な卵白を吸い取った。次にラップで再び密封し、38℃、湿度60%で角度45度で1時間に1回転卵しながら11日間培養した。その後孵化までの5日間は方法1と同様にした。

以上の実験操作のうち、細菌などによる汚染を避けるため、受精卵の移し換えはクリーンベンチ内で行い、また培養に用いた孵卵器は内部を逆性石鹼液で消毒して培養に供した。3つの方法の結果は、生存率の推移、孵化率、胚の成長、奇形出現率を指標として比較した。

結果

胚の生存率の推移と孵化率

3つの方法によって、ウズラ胚の培養を行ったが、どの方法によっても孵化させることができた。培養にともなう胚の生存率の推移を表20に示した。

方法1では培養8日まで生存率が徐々に低下して78.4%になり、以後13日までは安定した生存性が認められた。しかし14日から急激に低下し、18～19日にかけて培養した51例から9例が孵化し、孵化率は17.6%であった。

方法2も方法1と類似した生存率の推移を示した。ただし、培養5日までの生存率の低下が大きく、培養8日では71.2%となり、実施した3つの方法のうちで最も低率であった。最終的には培養した52例から7例が孵化し、孵化率は13.5%であった。

方法3では培養3日までは死亡胚はなく、卵白の抜き取りをおこなったあとの4～5日に死亡する胚がみられ、5日の生存率は86.4%であった。それ以後16日までは生存率が80%台で推移し、16日の生存率は81.8%で他の2つの方法よりも20%以上高かった。しかし17日以降急激な生存率の低下が生じ、培養した44例のうち5

例が孵化し、孵化率は11.4%となり、3つの方法の中では最も低い成績となった。

3つの方法を比較してみると、共に14日以降に死亡胚の急激な増加がみられた。特に方法3における17～18日の死亡胚が多かった。この時期での死亡胚は卵黄を体内に引き込めない状態のままの死亡胚が多く認められた。

したがってニワトリ卵殻を用いて、ウズラ胚を胚盤葉期から孵化まで培養することが可能であることが示された。

孵化したヒナの特徴

孵化したヒナの特徴を表21に示した。ヒナの平均体重には、培養方法間に統計的な有意差は認められなかった (P > 0.05)。培養直前のウズラ卵重に対するヒナの体重の割合は、方法2がわずかに高いが3つの方法の間で有意差はみられなかった (P > 0.05)。また、孵化したヒナのうち、方法1で3例、方法2で5例、方法3で3例が、脚部に何らかの運動障害を示し、そのほとんどが孵化後2週間以内に死亡した。この期間に死亡しなかったヒナはすべて性成熟に達するまで成長した。

奇形胚の出現率

培養6日以降の奇形の出現率を表22に示した。方法1が23.5%、方法2が25.0%であるのに対し、方法3では出現が観察されなかった。奇形の症例は、大部分は脳または眼の形成不全で、その他の形態異常は見られなかった。こうした奇形胚はほとんど培養途中で死亡した

表 22. 培養6日目以降に出現した奇形の種類と出現数

奇形の種類	方法1	方法2	方法3
頭蓋閉鎖不全	3	0	0
無眼	5	9	0
片眼	3	4	0
無眼・頭蓋閉鎖不全	1	0	0
計	12	13	0

表 23. 培養 16 日目以降の死亡胚の体重と第3趾長 (平均値 ± 標準偏差)

培養方法	形質	胚の死亡時期		
		16日目	17日目	18日目
方法1	胚体重 (g)	3.74 ± 0.56 (3)	4.29 ± 1.39 (10)	5.53 ± 0.79 (10)
	第3趾長 (mm)	10.2 ± 1.3	10.9 ± 1.4	12.3 ± 1.0
方法2	胚体重 (g)	3.64 ± 0.56 (6)	4.55 ± 0.95 (15)	6.63 ± 1.43 (4)
	第3趾長 (mm)	9.4 ± 1.3	10.8 ± 1.2	12.5 ± 0.9
方法3	胚体重 (g)		6.87 ± 1.69 (14)	7.20 ± 1.44(15)
	第3趾長 (mm)		11.9 ± 1.2	12.1 ± 1.4

() 内数字はサンプル数

が、方法2で1例だけ片眼のヒナが孵化した(孵化翌日に死亡)。

死亡胚の体重と第3趾長

3つの方法とも培養途中で死亡した胚の50%以上が、培養16日目以降の死亡であった。表23に孵化直前の培養16日目以降の死亡胚の平均体重と第3趾長を示した。このうち17～18日に死亡した胚の体重は、方法3が最も重く、ついで方法2、方法1の順であった。方法3の培養において、この2日間に死亡した胚の体重は、ともに方法1より有意に重かった($P < 0.01$)。方法3の培養における18日の死亡胚の平均体重は孵化したヒナのそれよりも重かった。また第3趾長は3つの方法ともほとんど同じであったが、18日の死亡胚では孵化したヒナよりも長い傾向がみられた。

考察

ウズラ胚の培養は、Onoら⁸⁰⁾によって、ニワトリ卵殻を用いた培養により初めて孵化に成功したが、培養開始が2.5日間の正常孵卵後で、発生がある程度進んだ段階からの培養であり、しかも孵化率は3%と低率であった。

本実験では放卵直後のウズラ受精卵から培養を試み、孵化させることに成功した。放卵直後のウズラ受精卵は、明域と暗域による明瞭なリングが形成され、発生の段階としては胚盤葉期にあたり、ウズラ胚を胚盤葉期から孵化まで培養することが可能であることが示された。

本実験では、Perry⁸²⁾のニワトリ胚の培養と同様に転卵を行った。転卵の効果について、Rowlettら⁹⁰⁾やTullettら¹¹³⁾は、漿尿膜の発達を促進し、栄養の吸収を良くして、胚の成長と孵化に良い影響を与えると報告している。本実験の結果もこれを支持するものと考えられる。

Shanawany¹⁰¹⁾は孵化したヒナの体重の、もとのウズラ卵重に対する比率について55.2～76.0%と報告しているが、本実験では3つの方法ともこの範囲に含まれたが、低い方の値に近いものであった。

3つの培養方法を比較した場合、方法3は16日までの生存率が80%台と高く、また発生途中で奇形の出現がまったくみられなかったことから、初期の胚発生にはよい影響を与えていると考えられる。その理由としては、転卵角度が大きかったことと、培養初期の段階で卵内容物が空気から完全に遮断されていたためと考えられる。しかし孵化率が3つの方法の中で最も低かった点については、孵化直前に死亡した胚の体重が重いことから、水分調整がうまくいかなかったためではないかと考えられる。本実験では培養3日に行った卵白抜取りの際に、卵殻内の卵白の残量を8mlにしたが、これが少し多すぎたことによる影響ではないかと思われる。また添加した卵白は、ウズラの卵白ではなくニワトリの卵白であり、そのため免疫的な影響の可能性も考えられる。

方法1は最も操作が簡単で、卵黄に濃厚卵白を付けたままニワトリ卵殻に移して培養しても孵化させることができ、孵化率も最も高い結果となった。方法1は方法3に比べ培養初期の空気との遮断が不十分で、そのことが孵化にも影響するのではないかと予想されたが、奇形が多かった点を除けば、生存率は高率であった。その理由は卵黄が濃厚卵白に完全に覆われていたため、胚盤部が空気からある程度遮断されたことによるのではないかと推察される。

方法2は水分補正を考慮してニワトリ卵白を添加したのであるが、その効果は見られなかった。ただし程度は小さいが、方法3よりは孵化直前に死亡した胚の体重が、方法1に比べやや重い傾向がみられた。これも方法3の場合と同様に、卵殻内の卵白の量による影響と考えられる。

方法1と2では奇形の出現がみられたが、その奇形の多くが眼の形成異常であった。眼の形成は培養6日頃までには、ある程度終了することから、培養初期の転卵が眼の形成に影響することが考えられる。

培養17日に死亡した胚の第3趾長をみると、方法3は方法1と2に比べ第3趾長が長く、胚の発育が進んでいることが示された。また培養18日の死亡胚の第3趾長は、3つの方法とも12mm以上になっており、孵化までには到達しなかったものの、胚が順調に成長してきたと考えられる。したがって卵殻を用いた培養によって胚の発育は通常の孵卵の状態に近くなることが示唆された。

ニワトリではすでに未分割の受精卵から孵化までの一貫した培養法が開発されており、キメラの作製⁷³⁾や遺伝子導入⁸²⁾の研究に利用されている。本研究によって、ウズラにおいてもニワトリ卵殻を用いて、胚盤葉期からの培養が可能であることが示され、卵殻が小さな家禽であっても、異種の大型卵殻を利用することによって胚の培養ができる可能性が示された。

4.6 小括

非破壊変形に対する10世代にわたる大小2方向選抜実験の結果から、非破壊変形と孵化率の関係について検討した。対受精卵孵化率は世代の推移に伴い、強系がしだいに高くなるのに対し、弱系は70%付近で推移し、系統間の差がしだいにひろがった。したがって非破壊変形の小方向(強系)への選抜が、孵化率を向上させる効果があることを示唆した。また強系の発生中止卵の出現率が、孵卵初期と孵化直前の両方の時期で、選抜に伴い低下し、特に孵化直前時期に選抜の影響が強く現れていた。また2～3週間の長期保存の場合、強系は第5世代以降著しく孵化率が上昇し、80%台の高い値を示した。したがって非破壊変形の小方向への選抜は、2週間以上の長期保存した受精卵の孵化率を改善する効果があることが示された。

個々の受精卵の非破壊変形の大きさと孵化率の関係を、第8世代の孵化の時に検討した。その結果、系統間には孵化率のレベルに差がみられたが、系統内では一定の水準で推移しており、非破壊変形の大きさと孵化率には、はっきりとした傾向はみられなかった。保存期間の影響も検討したが、2週間以上の長期保存の場合、系統間の差はみられたが、系統内では非破壊変形の大きさによる変化はみられなかった。

受精卵の長期保存に伴う孵化率の変化に卵殻質が関係

することから、受精卵のパッキングによる長期保存の孵化率に及ぼす影響を調べた。その結果、パッキングによって3～5週間保存における孵化率の向上がみられ、6週間保存でも孵化率が得られた。したがって保存中の水分蒸散による卵重の減少を抑えることが、孵化率の改善に関連のあることが示され、このことが強系における孵化率の向上の一因と考えられた。

次に卵殻質が孵化に影響を与えることから、胚の培養器としての卵殻の重要性を検討するために、ニワトリ卵殻を培養器に用いて、胚盤葉期のウズラ初期胚を培養し、孵化させることを試みた。強系のニワトリ卵殻を用いて、3つの方法で培養を行った。その結果3つの方法とも孵化率が得られ、孵化率は11.4～17.6%であった。これによってウズラ胚を、ニワトリ卵殻を用いて放卵直後の発生初期の段階から孵化まで培養できることが示され、孵化における卵殻の重要性を確認することができた。

第5章 選抜鶏の卵形成における特徴

5.1 緒言

ニワトリの卵形成は、卵巣において卵黄が作られ、排卵後卵管内で卵白、卵殻膜、卵殻が形成されて完成する。卵管は機能や組織学的な違いから、卵巣に近い部位から順に、漏斗部、膨大部(卵白形成部位)、峡部(卵殻膜形成部位)、子宮部(卵殻形成部位)、膣部に分かれる⁵²⁾。このため、各卵質成分の量や質に形成部位の影響があると考えられる。

その中では、産卵率の観点から卵形成と卵管内での卵の滞留時間の関係について研究されてきた。Warrenら¹³⁶⁾は、連産内の放卵後の次の卵の排卵から放卵までの卵管各部位の時間を調査した。その結果、放卵から次の卵の排卵まで31分、排卵から漏斗部が卵を包み始めるまで3分、漏斗部が卵を包み込むまでが13分、漏斗部18分、膨大部2時間54分、峡部1時間14分、子宮部と膣部で20時間40分と推定し、卵は卵管通過時間の約82%を子宮部で過ごすことを明らかにした。

最近の報告ではMelekら⁶³⁾は通常照明下では、放卵から次の卵の排卵まで24分、排卵から漏斗部が卵を包み込むまでが7分、漏斗部から峡部まで5時間9分、子宮部で19時間46分と推定した。Naitoら⁷⁰⁾も通常照明下では、放卵から次の卵の排卵まで25分、排卵から峡部まで4時間43分、子宮部で19時間24分と推定した。いずれの報告も卵は卵管内通過時間の約80%を子宮部で滞留することが示され、放卵間隔の変動は子宮部内滞

留時間の変動によることが大きいと報告している。また Naito ら⁷⁰⁾ は、放卵間隔が短く子宮部内滞留時間の短い系統の方が、卵殻強度が弱い傾向のあることを報告した。

卵殻質と子宮部内滞留時間の関係については、Berg¹⁰⁾ は、卵殻厚と放卵間隔の関係を調べ、放卵間隔が長いほど卵殻厚が厚くなると報告した。Burmester ら¹⁶⁾ や Talbot ら¹⁰⁸⁾ は、子宮部内で卵が吸水膨張した後の時間と卵殻沈着量との間に相関があり、一定の割合で卵殻沈着量が増加すると報告している。一方 Buss らは、卵殻卵重比に対する選抜実験¹⁸⁾ で作出した厚卵殻系と薄卵殻系を用いて、卵殻沈着に関する研究を行なった結果、厚卵殻系と薄卵殻系の間で、放卵間隔や子宮部滞留時間に差はなく、したがって卵殻卵重比の差は卵殻沈着速度の差によると推定した^{17,106)}。また Combs ら²⁶⁾ も、破壊強度の大小2系統間で子宮部滞留時間に差はなかったと報告している。

そこで非破壊変形を選抜形質とした大小2方向への選抜実験で作出した、非破壊変形の大系統(弱系)と小系統(強系)を用いて、卵殻強度と卵形成時間の関係について明らかにすることにした。またこれまで卵殻強度と卵管形状との関係についての報告はほとんどないため、同じ系統を用いて形態学的な側面からの研究を試みた。

5.2 選抜鶏の卵形成時間の特徴

卵殻は卵管の子宮部で形成される。したがって卵管子宮部での卵殻形成と卵殻強度には何らかの関係があると推定される。そこで、非破壊変形を選抜形質とした大小2方向への選抜実験で作出した、非破壊変形の大系統(弱系)と小系統(強系)について、卵形成時間を比較し、その特徴から卵殻強度と卵形成時間の関係について明らかにしようとした。

材料及び方法

実験に用いた鶏は、非破壊変形に対する選抜実験の第9世代、及び第10世代の鶏で、64～68週齢時に調査を行った。

まず第9世代の鶏を用いて、放卵から次の排卵までの時間と、子宮部への到達時間を調査した。調査は Naito ら⁷⁰⁾ の方法により行った。すなわち放卵から次の排卵までの時間を推定するために、強系では放卵後10、20、30、40、60、80分に、また弱系は20、30、40、60、80分に、各区10羽ずつをと殺し、排卵の有無と排卵していた場合は卵の位置を調査した。次に子宮部への到達時間を推定するために、放卵後300、320、330、340、

350、360、370、380分に、強系では各区7羽、弱系では各区8羽ずつをと殺し、直ちに開腹して卵管内の卵の位置を調査した。と殺は翼下静脈よりペントバルビタールナトリウム(ネンブタール注射液、大日本製薬)を1羽あたり100～150mg注射することによって行った。と殺後放卵から次の排卵までの時間及び子宮部への到達時間の推定はプロビット分析¹⁴⁶⁾の中央有効値によって推定した。

次に第10世代の鶏を用いて卵の子宮部における滞留時間を推定した。子宮部における滞留時間は、平均放卵間隔から子宮部への平均到達時間を差し引くことにより算出した。平均放卵間隔は実験開始前28日間の放卵時刻の記録より個体ごとに算出した。放卵時刻は各系統から40羽ずつを無作為に選び、産卵時刻自動記録装置の設置してある個体ケージで飼育し調査した。子宮部への到達時間は放卵後300、330、360分後に両系統とも各区10羽ずつをと殺し、卵管内の卵の位置を記録して、第9世代の時と同様にしてプロビット分析より推定した。

なお調査鶏は原則として連産している個体で、調査日の午前中に放卵のみられた個体を選定した。

結果

第9世代における調査結果を表24に示した。弱系では放卵後40分ですべての排卵が確認され、放卵後60分には卵管内に卵が取り込まれていた。これに対し強系では、やや遅れて放卵後60分にすべての排卵が認められ、また卵管内への卵の取り込みも放卵後80分と弱系より時間がかかった。また子宮部への到達時間では、弱系では放卵後320分で初めて卵が子宮部へ到達した個体が観察されたが、強系では放卵後300分ですでに子宮部へ到達した個体が観察され、その後の時間区でも子宮部到達個体の割合が弱系よりも高く、放卵後380分ではすべての個体で卵が子宮部に完全に取り込まれていた。

これらのデータをもとに推定した放卵から次の排卵までの時間と、子宮部への到達時間を表26に示した。放卵から次の排卵までの推定時間は弱系の方が8分早いにもかかわらず、子宮部到達推定時間は強系の方が18分早かった。その結果排卵から子宮部に至る時間は強系の方が26分短かった。また強系は弱系よりも産卵率が低く、平均放卵間隔が長いと推察されることから、その後の子宮部での滞留時間は強系の方が長くなると推察された。

次に第10世代における調査結果を表25に示した。第9世代の時と同様に、弱系では放卵後300分では卵が子

表 24. 放卵後の時間と卵管内の卵の位置 (第9世代時)

孵卵日数 (日)	放卵後の時間 (分)													
	10	20	30	40	60	80	300	320	330	340	350	360	370	380
	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽	羽
弱系														
調査羽数	10	9	10	10	10	10	8	8	9	8	8	8	7	8
卵胞	9	3	2											
体腔	1	4	4	3										
卵の位置														
漏斗部		2	4	7	1	1								
膨大部					9	9								
峡部							8	5	7	6		2	1	
峡部-子宮部								2	1	2	3	4	1	1
子宮部								1	1		5	2	5	7
強系														
調査羽数		7	10	11	10	10	6	7	5	8	6	7	6	7
卵胞		5	4	1										
体腔		2	4	4	2									
卵の位置														
漏斗部			2	6	3	1								
膨大部					5	9								
峡部							4	5	1	3	2	1		
峡部-子宮部							1	1	1	1	1		1	
子宮部							1	1	3	4	3	6	5	7

表 25. 放卵後の時間と卵管内の卵の位置 (第10世代時)

	放卵後の時間 (分)	弱系			強系		
		300	330	360	300	330	360
		羽	羽	羽	羽	羽	羽
卵の位置	調査羽数	8	10	10	8	11	10
	峡部	8	6		7	4	
	峡部-子宮部		1	1	1	1	
	子宮部		3	9		6	10

表 26. 放卵から次の排卵までの時間と卵の卵管内通過時間

	第9世代		第10世代	
	強系	弱系	強系	弱系
	時間:分	時間:分	時間:分	時間:分
放卵から次の排卵までの時間 (A)	0:26 (48) ¹⁾	0:18 (48)		
放卵から次の卵の子宮部到達までの時間 (B)	5:30 (52)	5:48 (64)	5:25 (29)	5:33 (28)
平均放卵間隔 (C)			27:12 (18)	25:38 (20)
排卵から子宮部到達までの時間 (B-A)	5:04	5:30		
子宮部滞留時間 (C-B)			21:47	20:05

1) カッコ内の数字は推定に使用した羽数

宮部に到達した個体は認められず、放卵後 360 分でもまだ子宮部に到達していない個体が認められた。これに対し強系では、放卵後 300 分で卵が子宮部への移行を始めた個体が観察され、放卵後 360 分ではすべての個体の卵が子宮部に到達していた。

このデータをもとに推定した子宮部到達時間と、個体ごとの産卵時刻記録から求めた平均放卵間隔、及び子宮部滞留時間を表 26 に示した。卵の子宮部到達時間は第 9 世代の時と同様に強系の方が弱系に比べ 8 分早く推定された。一方平均放卵間隔は強系の方が 1 時間 34 分長かった。その結果子宮部での滞留時間は強系の方が 1 時間 42 分長く推定された。

以上の結果から、非破壊変形に対する大小 2 方向選抜が、卵の卵管子宮部における滞留時間に影響することが示された。このことは卵殻形成部位である卵管子宮部での卵の滞留時間の差と、卵殻強度や卵殻質の差との間に関連のあることを示唆している。

5.3 選抜鶏の卵管形状の特徴

非破壊変形に対する大小 2 方向選抜によって作出された強弱 2 系統間には、卵殻強度と産卵率に大きな差が認められた。卵管は卵形成器官であることから、選抜による卵管形状への影響を明らかにしようとした。

材料及び方法

調査には第 9 世代の雌の鶏を用いた。70～72 週齢時に強弱各系統から 15 羽ずつを無作為に選び、体重測定後と殺し、直ちに開腹して卵管を摘出した。と殺は翼下静脈よりペントバルビタールナトリウム（ネンプタール

注射液、大日本製薬）を 1 羽あたり 100～150mg 注射することによって行った。摘出した卵管は、腹膜によって折りたたまれた状態になっているので、この腹膜をできるかぎり取り除いてまっすぐになるようにした。測定項目は卵管の全長、膨大部長、峡部長、子宮部長、及び子宮部の重量である。なお漏斗部については先端部の特定が難しいため、膨大部開始位置から子宮部端までを卵管の全長とした。膨大部と峡部の境界は、明瞭な境界線により判定した^{51,136}。また峡部と子宮部の境界は、内部のひだ状組織を子宮部の先端として判定した。長さを測定した後に子宮部分を切り取り、ガーゼで軽く表面の水分を吸収してから重量を測定した。なお臍部は切り離して測定した。

結果

調査結果を表 27 に示した。卵管全体（膨大部入口から子宮部端）の長さは、弱系の方が有意に長く、強系の 1.1 倍の長さであった。部位別では膨大部と峡部が弱系の方が有意に長かった。このことは卵形成時間の調査で排卵から子宮部に至る時間が強系の方が短いことと関連していると考えられた。子宮部の長さには有意差は認められなかったが、強系の方が大きい値を示した。一方、各部位の卵管全体に対する割合で見ると、膨大部では差がなかったのに対して、峡部と子宮部では有意差が認められ、弱系は強系よりも峡部の割合が大きく、子宮部の割合は小さいことが示された。また子宮部の重さも強系よりも弱系の方が小さかった。したがって強系の方が卵管全体の長さは短いものの、卵殻を形成する子宮部の割合が大きいことが示された。このことから、非破壊変形に対す

表 27. 第 9 世代における卵管各部位の長さとう子重量 (平均値 ± 標準偏差)

	強系	弱系	有意差
羽数 (羽)	15	15	
体重 (g)	1720 ± 115	1658 ± 176	
卵管の長さ			
全長 (cm)	50.6 ± 3.3	55.0 ± 3.5	**
膨大部 (cm)	31.5 ± 2.7	34.5 ± 2.5	**
峡部 (cm)	9.8 ± 1.0	11.6 ± 1.3	**
子宮部 (cm)	9.3 ± 0.9	8.8 ± 1.5	
卵管各部位の割合 (対全長)			
膨大部 (%)	62.2 ± 2.4	62.8 ± 2.2	
峡部 (%)	19.3 ± 1.4	21.1 ± 1.8	**
子宮部 (%)	18.5 ± 1.8	16.1 ± 2.6	**
子宮重量 (g)	14.8 ± 1.8	12.8 ± 1.4	**

**：有意水準 1% で系統間に有意差あり

る大小2方向選抜が、卵管形状に対して影響を与えたことが示された。

5.4 考察

卵殻強度と放卵間隔

放卵間隔は産卵率と関係があり、一般に放卵間隔が短いほど産卵率は高くなる⁴⁷⁾。つまり産卵率の差が大きい場合、放卵間隔にも差があると推定される。

種々の卵殻形質を用いた選抜実験において、産卵率と卵殻強度との関係について報告されているが、Van Tijen¹²¹⁾は卵殻強度の改善によって産卵率に低下傾向のあることを報告している。これに対しMcpheeら⁶²⁾は、選抜によって作出した卵比重の高系統と対照群の間に産卵率の差はみられなかったと報告している。Combsら²⁶⁾も、破壊強度の大小2系統間で産卵率に差はなかったと報告している。Hartmannら⁴⁴⁾は、選抜対象形質が破壊強度と非破壊変形の場合は世代によって一定の傾向がみられず、また卵比重の場合は大方向（強方向）への選抜の方がわずかに産卵率が高い程度で、いずれにしても顕著な傾向は認められなかったと報告している。これらの報告から卵殻強度に対する選抜による、産卵率に対する影響は大きなものではなく、したがって放卵間隔の差もあまり大きくないことになる。

これを裏付けるように、実際に放卵間隔を調査したBussらは、卵殻卵重比に対する選抜実験¹⁸⁾で作出した厚卵殻系と薄卵殻系の間で、放卵間隔に差はなかったと報告している¹⁰⁶⁾。またCombsら²⁶⁾も、破壊強度の大小2系統間で放卵間隔に差はなかったと報告している。

しかしながら本実験では、非破壊変形に対する大小2方向への選抜によって作出した系統間で、放卵間隔に1時間30分の差がみられ、強系の方が長くなり、これらの報告とまったく異なる結果が得られた。この原因については、今回の結果からは十分に解明することはできなかったが、1つには選抜対象形質の違いによる影響が考えられる。また報告の多くが、選抜世代が5世代までで、本実験のような10世代にわたる長期選抜実験ではないことも原因している可能性がある。すなわち本実験においても、強弱2系統間に産卵率の差がみられたのは第3世代以降であり、選抜世代が少ない段階では産卵率に差がみられない可能性がある。

選抜系統ではないが、Berg¹⁰⁾は放卵間隔が長くなるほど卵殻厚が厚くなると報告した。このことは、第2章、第3章で明らかにしたように、非破壊変形と卵殻厚には負の高い相関が認められていることから、放卵間隔が長

くなるにつれて、卵殻厚が厚く、非破壊変形が小さくなっていくと考えることができる。Choiら²²⁾は、放卵間隔の長い卵の方が卵殻沈着量が多くなると報告した。また放卵間隔が長くなるクラッチ最終卵について、それまでの卵に比べ卵殻厚が厚くなる傾向¹¹⁸⁾や、卵比重が大きくなる傾向⁹⁾が報告されており、本実験結果と類似の傾向を示した。したがって放卵間隔と卵殻強度には関係があると考えられる。

卵殻強度と子宮部滞留時間

Burmesterら¹⁶⁾やTalbotら¹⁰⁸⁾は、子宮部内で卵が吸水膨張した後の時間と卵殻沈着量との間に相関があり、一定の割合で卵殻沈着量が増加すると報告している。このことは子宮部滞留時間が卵殻沈着量と卵殻強度に影響する可能性のあることを示している。本実験結果でも強系の方が1時間42分も子宮部滞留時間が長く、子宮部滞留時間と卵殻強度との関連が示唆された。

これに対して、Bussらは厚卵殻系と薄卵殻系の間で、放卵間隔や子宮部滞留時間に差はなく、したがって卵殻卵重比の差は卵殻沈着速度の差によるとしている^{19,106)}。またCombsら²⁶⁾も、破壊強度の大小2系統間で子宮部滞留時間に差はなかったと報告している。これらの報告は、子宮部への移行時間を触診法によって判定しているため、複数個体のデータを得ることができる点で信頼性が高い。しかし有意差はなかったものの、Stoutら¹⁰⁶⁾は子宮部滞留時間は厚卵殻系が27分長く推定されている。またCombsら²⁶⁾も有意差はなかったが、強系の方が子宮部滞留時間が0.4時間（24分）長く推定されている。これら2つの実験は選抜世代が3世代までの結果であり、有意差はないものの強卵殻系の方が滞留時間が長く推定されている。したがって卵殻強度と子宮部滞留時間に関連がないと断定することはできないと考えられる。

一方、子宮部滞留時間の差だけで卵殻強度の差を説明することはできない。なぜなら第2章に示した卵殻重の推移からも分かるように、本実験の強系では選抜実験の後半では卵殻重が余り変化していない。その一方で産卵率は低下しているため、子宮部滞留時間も長くなっている可能性がある。したがって子宮部滞留時間が長くなるほどには、卵殻蓄積量が増えていないことになり、矛盾してしまう。本実験では、Bussら^{19,106)}の指摘する卵殻沈着速度については本実験では測定していないため、この点をさらに解明する必要があると思われる。

いずれにしても卵形成過程においては、子宮部滞留時

間だけが卵殻強度に関連するわけではなく、卵殻沈着速度や、その他のもっと複合した要因が関係していることが考えられる。

卵管形状の系統間差

本実験結果から、非破壊変形に対する大小2方向選抜が、卵管形状に対して影響を与えたことが示された。

卵管全長にみられた系統間差は、卵形成において卵殻形成に関係するのが卵管子宮部であることから、卵殻強度との関連よりも、産卵能力との関連で考えた方が良いと思われる。

部位別の長さで強系の方が膨大部と峽部が短かったが、このことは卵形成時間の調査で排卵から子宮部に至る時間が、強系の方が短いことと関連していると考えられる。すなわちこれまでの研究^{16,136)}から、卵の卵管内通過速度はあまり変わらないといわれており、子宮部までの卵管の長さが短い方が相対的に時間が短くなる可能性がある。

本実験では、強系の方が卵殻形成器官である子宮部の割合が大きく、子宮部重量も重かった。また外見上も組織が良く発達しているように見えた。このことは卵殻形成機能との関係や卵の大きさとの関係が考えられる。本実験では卵殻形成機能との関連については検討していないが、卵の大きさについては、卵重は強系の方が重く、卵重から卵殻重を差し引いた卵内容重も強系の方が大きい(表28)。したがって子宮部の大きさもその分大きい可能性がある。

これまで卵殻強度と卵管形状についての報告はほとんどないが、Cipera²³⁾は卵比重の小さいニワトリより卵比重の大きいニワトリの方が、卵管に卵が存在しない時は

卵管重量(乾重)が重い、卵管に卵がある場合はほとんど差がなく、また子宮部の重さもほとんど差がなかったと報告している。本実験では、卵管全体では弱系の方が長かったが、子宮部の重量(湿重)は強系の方が重かった。これは強系及び弱系が長期選抜実験によって作出された系統であることや、測定法の違い、また卵の大きさなどが影響していると思われる。

選抜鶏の利用

本実験では、非破壊変形に対する大小2方向選抜によって作出された強弱2系統について、卵形成における特徴を明らかにすることで、卵殻強度と卵の子宮部滞留時間に関連のあることや、選抜によって子宮部の卵管に占める割合が変わることを示すことができた。

このように同一集団から選抜によって作出された卵殻強度に差のある系統を使うことで、卵殻形成に関する種々の生理機構を解明することができると考えられる。これまでもBussらのグループは、卵殻卵重比に対する選抜で作出した厚卵殻系と薄卵殻系¹⁸⁾を使って、子宮部における卵殻沈着機構やカルシウム代謝の研究を行い、成果を上げている^{17,19,38,39,58,106,139)}。またCombsらのグループは、破壊強度に対する選抜で作出した強弱2系統を用いて、卵殻強度と卵殻構造の関係や、カルシウムやリンの代謝について報告している^{26,125,126)}。

またこのような選抜系統は、卵殻形成に関わる形質以外の遺伝的な差異が少ないと考えられることから、DNAレベルでの差異を検索することで、ニワトリにおける卵殻形成にかかわる遺伝子の解明に利用することができると思われる。

しかしながら、これまで多くの卵殻強度に対する選抜

表28. 卵殻強度に対する選抜における各世代の卵重、卵殻重、卵内容重推定値の推移

世代	強系			弱系		
	卵重 (g)	卵殻重 (g)	卵内容重 (g)	卵重 (g)	卵殻重 (g)	卵内容重 (g)
G ₀	58.61	5.11	53.50	58.61	5.11	53.50
G ₁	57.98	5.02	52.96	56.95	4.80	52.15
G ₂	57.26	5.02	52.24	55.47	4.71	50.76
G ₃	56.40	4.99	51.41	54.08	4.57	49.51
G ₄	58.26	5.42	52.82	56.45	4.78	51.67
G ₅	57.11	5.27	51.84	55.00	4.46	50.54
G ₆	55.52	5.25	50.27	53.67	4.35	49.32
G ₇	55.64	5.41	50.23	53.94	4.36	49.58
G ₈	54.23	5.10	49.13	52.66	4.07	48.59
G ₉	55.40	5.41	49.99	51.81	3.84	47.97
G ₁₀	53.06	5.32	47.74	50.50	3.70	46.80

実験が試みられてきたにもかかわらず、現在卵殻強度に特徴を持つ選抜系統は、非常に少ない。Somes の編集した「家禽遺伝資源の国際登録」¹⁰⁵⁾の中でも、卵殻強度選抜系統としては217系統中1系統(強弱2系統)しかない。本選抜実験によって作出された強弱2系統は、遺伝資源の上でも貴重であり、現在は農林水産省の農林水産ジーンバンクに登録されている⁷⁵⁾。したがって今後は選抜鶏の卵殻強度における特性を利用し、遺伝子レベルでの研究を進めるなど、まだ解明の進んでいない卵殻形成に関わる遺伝子を明らかにしていく必要があると考えられる。

5.5 小括

非破壊変形に対する選抜によって、卵殻厚と卵殻卵重比が、卵殻強度に大きく関わることが明らかになったので、選抜鶏の卵形成における特徴を調査した。

まず第9世代の鶏で推定した子宮部への移行時間は、強系の方がわずかに早かった。また第10世代の鶏で推定した子宮部滞留時間は、強系の方が長いことが示された。したがって非破壊変形に対する大小2方向選抜が、卵の卵管子宮部における滞留時間に影響することが示された。また卵殻形成部位である卵管子宮部での卵の滞留時間の差と、卵殻強度や卵殻質の差との間に関連のあることを示唆した。

次に卵管形状への選抜の影響を第9世代の雌の鶏を用いて調査した。卵管長は弱系の方が長く、部位別では膨大部と峡部が長かった。一方、各部位の卵管全体に対する割合で見ると、弱系は強系よりも峡部の割合が大きく、子宮部の割合は小さかった。また子宮部の重さも強系よりも弱系の方が小さかった。したがって強系の方が卵管の長さは短いものの、卵殻を形成する子宮部の割合が大きいことが示された。このことから、非破壊変形に対する大小2方向選抜が、卵管形状に対して影響を与えたことが示された。

総 括

近年、卵用鶏の産卵能力は著しく向上したが、その一方で卵殻質の低下による破卵の増加が問題になってきた。破卵は多大な経済的損失をもたらすため、卵殻強度の改善による破卵の発生防止が望まれるようになった。これまで卵殻強度の遺伝的改良をめざして、多くの選抜実験が試みられた。これらの選抜実験では、卵比重、卵殻重、卵殻厚、卵殻卵重比、破壊強度、非破壊変形、破

卵率などの形質が卵殻強度の指標として用いられた。このうち、卵比重と非破壊変形は卵を割らずに測定する方法で、測定による経済的損失がない点で優れている。しかし非破壊変形については、当初精度の面で問題があり単一形質の選抜実験は行われなかった。その後非破壊変形測定器の改良がなされたことから、卵殻強度の遺伝的改良における、非破壊変形に対する選抜の有用性を明らかにする必要がでてきた。

本研究では、この非破壊変形に対して、10世代にわたり大小2方向への選抜実験を行い、卵殻強度の改良における非破壊変形の有用性について検討した。また非破壊変形と他の卵殻諸形質や産卵能力との関連性について明らかにした。ついでこれらの知見をもとに、実際の選抜育種の場における、非破壊変形に対する選抜による卵殻強度の改良効率について予測した。次に卵殻強度の改良が孵化率に及ぼす影響について検討し、卵殻を利用した家禽胚の培養法の開発を試みた。最後に、選抜系統の卵形成における特徴から、卵形成と卵殻強度の関係について検討した。

1. 非破壊変形に対する選抜による卵殻強度の改良の可能性

非破壊変形に対する大(弱系)及び小(強系)方向への2方向選抜実験を10世代にわたって行い、非破壊変形の選抜反応と破壊強度への影響について調べた。

選抜形質である非破壊変形は、強系、弱系ともに選抜に伴い選抜反応が認められ、第10世代では強系が $51.9 \pm 6.2 \mu\text{m}/\text{kg}$ 、弱系が $100.6 \pm 13.4 \mu\text{m}/\text{kg}$ となった(図2)。しかし選抜反応は強系の方が小さく、強弱2系統間で非対称な反応を示した。破壊強度については、非破壊変形に対する選抜反応が小さかった強系においても、安定した増加を示し、その結果第10世代では強系が $3.75 \pm 0.46\text{kg}$ 、弱系が $2.17 \pm 0.34\text{kg}$ となった(図3)。

このことから非破壊変形を指標とした選抜によって、卵殻強度の改良が可能であることが示された。また非破壊変形の実現遺伝率は、強系では0.16、弱系では0.38と推定され、強弱2系統間で非対称な値を示した(図6)。

2. 非破壊変形と他の卵殻諸形質及び産卵能力との関連性

選抜において、非破壊変形と同時に測定した卵殻諸形質のデータと、個体ごとの産卵データをもとに、非破壊変形と他の卵殻諸形質との関連性、及び経済形質である卵重や産卵能力との関連性について検討した。

卵重は強系、弱系ともに減少し、弱系の方がその傾向が著しかった(図7)。卵殻厚は、強系では増加する傾向が見られたが、弱系では減少する傾向を示し、選抜によって強系は卵殻が厚く、弱系は卵殻が薄くなった(図8)。卵殻重は、強系ではほぼ一定の値で推移したが、弱系では直線的に減少した(図9)。卵殻卵重比は、強系では増加する傾向を示したが、弱系では減少する傾向を示すなど、卵殻厚とよく似た推移を示した(図10)。初産日齢は、強系が遅くなる傾向を示したが、弱系は早くなる傾向を示した(図12)。短期産卵率は、弱系では一定の水準で推移したが、強系ではほぼ直線的に産卵率は低下した(図13)。長期産卵率は、短期産卵率とよく似た推移を示した(図14)。したがって非破壊変形への選抜によって、卵殻諸形質及び卵重や産卵能力に相関反応のあることが示された。特に非破壊変形の小方向への選抜では、卵殻厚や卵殻卵重比は増加し、卵重や産卵率は低下することが明らかとなった。

また破卵防止における選抜の効果を、第3世代と第7世代で検討したところ、破卵の出現率は、強系では両世代とも1%以下で差は認められなかったが、弱系では第3世代で1.1%と強系よりも高く、第7世代では3.5%とさらに高くなった。また両世代とも軟卵の出現率は弱系の方が高かった。したがって弱系では破卵の出現率が高くなり、また軟卵の割合が高く、卵殻強度の低下が確認された。一方強系では、破卵の出現率の減少は確認できなかったが、弱系との差は明らかであり、非破壊変形に対する選抜が、破卵や軟卵の出現率に影響を与え、卵殻強度に影響することが示された(表8)。

3. 非破壊変形を卵殻強度の指標とした場合の選抜方法の検討

そこで選抜実験で得られたデータをもとに遺伝パラメータを求め、卵殻強度の遺伝的改良のための選抜法を検討した。

非破壊変形をはじめとして破壊強度及び卵殻諸形質の遺伝率は0.22～0.48と中程度の値が推定され、非破壊変形と破壊強度、卵殻卵重比は弱系の方がやや高かった。また産卵能力形質では、0.19～0.41と中程度の遺伝率が推定され、強系の方が高い値が推定された。卵重と卵形係数では両系とも0.5～0.6の高い値が推定された(表9)。

形質間の遺伝相関については、非破壊変形と卵殻諸形質との遺伝相関は、高い負の相関が推定され、特に卵殻卵重比と卵殻厚との相関が高く、非破壊変形は遺伝的に

は卵殻卵重比や卵殻厚との関係が大きいことが示された。非破壊変形と産卵率との遺伝相関は、強系が弱系よりも高い正の値が推定された。また他の卵殻諸形質と産卵率との間には、負の遺伝相関が推定され、強系の方が弱系よりも高かった。非破壊変形及び破壊強度と卵重との遺伝相関には系統間で差がみられ、卵殻強度と卵重との相関関係において強系と弱系で違いがあると推定された(表10, 表11)。

これらの遺伝パラメータをもとに、卵重や産卵率が低下しないように考慮した場合の卵殻強度及び卵殻諸形質の改良量を、選抜指数法を用いて予測した。卵殻強度の情報として非破壊変形、卵殻厚、卵殻卵重比の3つの形質について検討したところ、破壊強度を改良する場合の予測では卵殻卵重比が最も効率が良く、次いで非破壊変形、卵殻厚の順であった。しかし破壊強度を直接卵殻強度の情報として用いた場合の効率を上回ることはできなかった(表16)。

4. 卵殻強度と孵化の関係

また卵殻は、食品としての卵を保持する保存容器である一方、受精卵の孵化において胚発生の場所を形成し、胚を保護する役割を持っていることから、卵殻強度と孵化の関係について、非破壊変形に対する選抜実験の結果を中心に検討した。

対受精卵孵化率は世代の推移に伴い、強系がしだいに高くなるのに対し、弱系は70%付近で推移し、系統間の差がしだいにひろがった。したがって非破壊変形の小方向への選抜が、孵化率を向上させる効果があることが示された(図15)。また強系の発生中止卵の出現率が、孵卵初期と孵化直前の両方の時期で、選抜に伴い低下し、特に孵化直前時期に選抜の影響が強く現れていた(図16)。また2～3週間の長期保存卵の場合、強系においては孵化率が改善され、80%台の高い値を示したことから、非破壊変形の小方向への選抜は、2週間以上の長期保存卵の孵化率を改善する効果があることが示された(図17)。

しかし個々の受精卵の非破壊変形の大きさと孵化率の関係について、第8世代の孵化時に検討したが、系統間に差は認められたが、非破壊変形の大きさと孵化率には、一定の傾向は認められなかった(図19)。

長期保存卵の孵化率に非破壊変形が関係することから、受精卵のパッキングによる長期保存の孵化率に及ぼす影響を調べたところ、3～5週間保存における孵化率の向上がみられ、6週間保存でも孵化例が得られた(図

21)。したがってパッキングにより保存中の卵重の減少を抑えることが、孵化率の改善に関連のあることが示され、このことが強系の孵化率の向上の一因と考えられた。

このように卵殻は胚の培養器として重要なものであり、卵殻強度の強い系統の卵の方が、保存容器としても、また培養器としても優れていることが示された。

そこでこうした卵殻の特性を利用して、ウズラ初期胚をニワトリ卵殻を用いて培養し孵化させることを試みた。強系のニワトリ卵殻を用いて3つの方法で、培養を行ったところ、3つの方法とも孵化例が得られ、孵化率は11.4～17.6%であった(表20)。これによってウズラ胚をニワトリ卵殻を用いて、放卵直後の発生初期の段階から孵化まで培養できることが示され、孵化における卵殻の重要性を確認した。

5. 選抜鶏の卵形成に見られた特徴

非破壊変形に対する選抜実験から、卵殻厚と卵殻卵重比が、卵殻強度に大きく関わるようになったので、選抜鶏の卵形成における特徴を調査した。

まず第9世代の鶏で推定した子宮部への移行時間は、強系の方がわずかに早かった。また第10世代の鶏で推定した子宮部滞留時間は、強系の方が長いことが示された。したがって卵殻強度と子宮部滞留時間の間に関連のあることが示唆された(表26)。次に卵管形状への選抜の影響を第9世代の鶏を用いて調査した。その結果卵管長は弱系の方が長かった。各部位の卵管全体に対する割合では、弱系は強系よりも子宮部の割合は小さかった。したがって強系の方が卵管の長さは短いものの、卵殻を形成する子宮部の割合が大きいことが示された(表27)。これらの結果から、非破壊変形に対する選抜が、卵形成における子宮部滞留時間と、卵管における子宮部の割合に影響を与えることが明らかとなり、子宮部における卵殻形成が卵殻強度と大きく関連することが示された。

本研究では、卵殻強度の改良における非破壊変形の有用性、及び経済形質との関連性について、非破壊変形に対する大小2方向への選抜実験を行い検討した。

その結果、非破壊変形の大き系統(弱系)と小系統(強系)を作出することに成功し、選抜の効果を確認した。そして破壊強度における間接選抜反応から、卵殻強度の改良効果を明らかにした。また非破壊変形の小方向への選抜が、卵重や産卵率を低下させることが明らかとなった。このような経済形質の低下は、実際の育種改良の場

では大きな問題となるため、非破壊変形を卵殻強度の指標とした場合の改良効率について、種々の条件を設定して検討した。その結果非破壊変形は、破壊強度よりは劣るものの、その他の卵殻形質と同程度の改良効率であることを明らかにした。また卵殻は孵化において重要な役割を果たしており、実際の育種でも孵化率は重要な経済形質である。これについても、非破壊変形の小方向への選抜は孵化率を改善し、特に長期保存卵の孵化率を改善することを明らかにした。

以上のことから、卵殻強度の遺伝的改良において、非破壊変形は有用な形質であることが明らかとなった。

謝 辞

本論文をとりまとめるにあたり多大の御指導と多くの御助言をいただきました。東北大学農学部扇元敬司教授(現日本獣医生命科学大学客員教授)に深甚の謝意を表します。また、多くの御助言をいただきました。山岸敏宏教授(現名誉教授)、菅原和夫教授(現名誉教授)に深甚の謝意を表します。

本研究のとりまとめにあたり多大の御指導をいただきました。東北大学農学部中井裕助教授(現教授)に深く感謝いたします。

本研究の開始にあたって多くの御助言をいただき、また、遂行しとりまとめるまで多大の御指導と御激励をいただきました。社団法人畜産技術協会附属動物遺伝学研究所、小宮山鐵朗所長(前農林水産省畜産試験場長、現全日本家禽協会会長)に深く感謝いたします。

本研究を遂行しとりまとめるにあたり、多大の御協力と御助言をいただきました農林水産省畜産試験場育種部内藤充主任研究官(現農業生物資源研究所主任研究員)、ならびに多大の御協力と御指導をいただきました農林水産省農業生物資源研究所大石孝雄遺伝資源第2部長(現東京農業大学教授)に深く感謝いたします。

本研究のとりまとめにあたり多大の御指導と御激励をいただきました宇都宮大学農学部村松晋前教授に深く感謝いたします。

本研究のとりまとめにあたり、研究環境を整えていただき、また多大なる御指導と御助言をいただきました。農林水産省農業生物資源研究所古川力動物探索評価研究チーム長(現九州沖縄農業研究センター研究管理監)、農林水産省畜産試験場武田尚人主任研究官(現北海道農業研究センター主任研究員)に深く感謝いたします。

本研究のとりまとめにあたり御指導御協力をいただき

ました, 農林水産省農業生物資源研究所居家義昭動物保存研究チーム長 (現岩手大学獣医学部教授), 高橋秀彰研究員 (現畜産草地研究所主任研究員), 菊地和弘研究員 (現農業生物資源研究所主任研究員) に深謝します。

本研究で使用した鶏の飼養管理に御協力いただいた大塚茂前農林水産省畜産試験場動物第2管理室長をはじめ, 農林水産省畜産試験場動物第2管理室 (現畜産草地研究所業務第2科) の皆様に厚く感謝いたします。

引用文献

- 1) 阿部猛夫・横内圀生 (1975). 選抜指数作成における血縁個体群の記録の利用について, 日本家禽学会誌, 12, 247-248.
- 2) Anderson, G.B. and Carter, T.C. (1976). The hen's egg, Shell crackage at impact on a heavy, stiff body and factors that affect it, *British Poultry Science*, 17, 613-626.
- 3) Anderson, G.B., Carter, T.C. and Jones, R.M. (1970). Some factors affecting the incidence of cracks in hen's egg shells, *British Poultry Science*, 11, 103-116.
- 4) Ayyagari, V., Mohapara, S.C., Renganathan, P., Johri, D.C., Thiagasundaram, D. and Panda, B.K. (1982). Cross performance as influenced by selection in pure lines, *British Poultry Science*, 23, 469-479.
- 5) Becker, W.A. (1964). The storage of White Leghorn hatching eggs in plastic bags, *Poultry Science*, 43, 1109-1112.
- 6) Becker, W.A. (1984). *Manual of quantitative genetics*. 4th ed., Academic Enterprises, Pullman, USA
- 7) Becker, W.A. and Bearnse, G.E. (1958). Pre-incubation warming and hatchability of chicken eggs, *Poultry Science*, 37, 944-948.
- 8) Becker, W.A., Spencer, J.V. and Swartwood, J.L. (1967). Hatchability of eggs held in plastic bags two temperatures, *Poultry Science*, 46, 311-314.
- 9) Belyavin, C.G., Boorman, K.N. and Volynchook, J. (1987). Egg quality in individual birds, In *Egg Quality-Current Problems and Recent Advances*, *Poultry Science Symposium Series 20*, (Ed. R.G. Wells and C.G. Belyavin), 105-121, Butterworths, London, UK
- 10) Berg, L.R. (1945). The relationship of clutch position and time interval between eggs to eggshell quality, *Poultry Science*, 24, 555-563.
- 11) Berry, J.G. (1976). Extending egg shell damage survey results into the field, *Poultry Science*, 55, 758-761.
- 12) Bowman, J.C. (1966). Storage of hatching eggs : An experiment on alternative methods of storing chicken hatching eggs, *British Poultry Science*, 7, 219-225.
- 13) Bowman, J.C. and Challender, N.I. (1963). Egg shell strength. A comparison of two laboratory tests and field results, *British Poultry Science*, 4, 103-116.
- 14) Brooks, J. and Hale, H.P. (1955). Strength of the shell of the hen's egg, *Nature*, 175, 848-849.
- 15) Bulmer, M. G. (1971). The effect of selection on genetic variability, *American Naturalist*, 105, 201-211.
- 16) Burmester, B.R., Scott, H.M. and Card, L.E. (1939). Rate of eggshell formation in the hen, *Proceedings of the 7th World's Poultry Congress*, 99-101.
- 17) Buss, E.G. and Guyer, R.B. (1981). A comparison of thick and thin egg shell lines of chickens for net absorption of calcium, *Proceeding 1st European Symposium on the quality of eggs*, 239-249, Spelderholt Institute for Poultry Research
- 18) Buss, E.G., Leach Jr., R.M. and Stout, J.T. (1977). Eggshell quality for chickens in selected lines, F1's and F2's, *Poultry Science*, 56, 1699-1700.
- 19) Buss, E.G., Merkur, P. and Guyer, R.B. (1980). Urinary excretion of calcium in the presence or absence of shell formation by chickens producing thick or thin shells, *Poultry Science*, 59, 885-887.
- 20) Byng, A.L. and Nash, D. (1962) The effects of storage on hatchability, *British Poultry Science*, 3, 81-87.
- 21) Carter, T.C. (1970). Why do egg shells crack?, *World's Poultry Science Journal*, 26, 549-561.
- 22) Choi, J.H., Miles, R.D., Arafa, A.S. and Harms, R.H. (1981). The influence of oviposition time on egg weight, shell quality, and blood phosphorus, *Poultry Science*, 60, 824-828.
- 23) Ciperia, J.D. (1980). Comparison of oviductal tissues isolated at various stages of shell formation from hens producing high or low quality egg shells, *Poultry Science*, 59, 2787-2792.

- 24) Coleman, J.R., Dewitt, S.M., Batt, P. and Terepka, A.R. (1970). Electron probe analysis of calcium distribution during active transport in chick chorioallantoic membrane, *Experimental Cell Research*, 63, 216-220.
- 25) Coleman, M.A. and McDaniel, G.R. (1975). The effect of light and specific gravity on embryo weight and embryonic mortality, *Poultry Science*, 54, 1415-1421.
- 26) Combs Jr, G.F., Parsons, A.H. and Ross, M.B. (1979). Calcium homeostasis in pullets of two lines selected for differences in eggshell strength, *Poultry Science*, 58, 1250-1256.
- 27) Davis, G.T. and Beeckler, A.F. (1962). Plastic packaging of eggs, 1. Methods of packaging, *Poultry Science*, 41, 391-397.
- 28) Emsley, A., Dickerson, G.E. and Kashyap, T.S. (1977). Genetic parameters in progeny-test selection for field performance of strain-cross layers, *Poultry Science*, 56, 121-146.
- 29) Fairfull, R.W. (1990). Heterosis. In *Poultry Breeding and Genetics*(Ed. R.D. Crawford), 913-933, Elsevier, New York, USA
- 30) Falconer, D.S. (1981). *Introduction to Quantitative Genetics*, 2nd ed., Longman, London & New York
- 31) Farnsworth, G.M. and Nordskog, A.W. (1955). Breeding for egg quality. 3. Genetic differences in shell characteristics and other egg quality factors, *Poultry Science*, 34, 16-26.
- 32) 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, 講演要旨, 122-123.
- 33) Garwood, V.A., Lowe, P.C. and Haugh, C.G. (1979). Method for improving eggshell strength by selection, *British Poultry Science*, 20, 289-295.
- 34) Gordon, C.D. and Siegel, H.S. (1966). Storage of pedigreed hatching eggs in cryovac, *Poultry science*, 45, 1369-1371.
- 35) Gowe, R.S. (1965). On the hatchability of chicken eggs stored in plastic bags flushed with nitrogen gas, *Poultry science*, 44, 492-495.
- 36) Gowe, R.S., Lentz, W.E. and Strain, J.H. (1973). Long-term selection for egg production in several strains of White Leghorns: Performance of selected and control strains including genetic parameters of two control strains, *Proceedings 4th European Poultry Congress*, London, England, 225-245.
- 37) Grunder, A.A., Fairfull, R.W., Hamilton, R.M.G. and Thompson, B.K. (1991). Correlations between measures of eggshell quality or percentage of intact eggs and various economic traits, *Poultry Science*, 70, 1855-1860.
- 38) Grunder, A.A., Guyer, R.b., Buss, E.G. and Clagett, C.O. (1980a), Calcium binding proteins in serum: quantitative differences between thick and thin shell lines of chickens, *Poultry Science*, 59, 880-884.
- 39) Grunder, A.A., Guyer, R.b., Buss, E.G. and Clagett C.O. (1980b). Effects of estradiol on calcium and calcium binding in serum of thick and thin shell lines of chickens, *Poultry Science*, 59, 2776-2781.
- 40) Grunder, A.A., Hamilton, R.M.G., Fairfull, R.W. and Thompson, B.K. (1989). Genetic parameters of egg shell quality traits and percentage of eggs remaining intact between oviposition and grading, *Poultry Science*, 68, 46-54.
- 41) Hamilton, R.M.G., Hollands, K.G., Voisey, P.W. and Grunder, A.A. (1979a). Relationship between egg shell quality and shell breakage and factors that affect shell breakage in the field- a review, *World's Poultry Science Journal*, 35, 177-190.
- 42) Hamilton, R.M.G., Thompson, B.K. and Voisey, P.W. (1979b). The effects of age and strain on the relationships between destructive and non-destructive measurements of eggshell strength for White Leghorn hens, *Poultry Science*, 58, 1125-1132.
- 43) Hartl, D.L. and Clark, A.G. (1988). *Principles of Population Genetics*, 2nd ed., Sinauer Associates, Massachusetts, USA.
- 44) Hartmann, W., Heil, G. and Rauch, H.W. (1981). Formation of lines differing in egg shell quality traits to investigate their relevance for the frequency of broken eggs, *Proceeding 1st European Symposium on the quality of eggs*, 271-278, Spelderholt Institute for Poultry Research
- 45) Harvey, W.R. (1977). *User's Guide for LSML 76*, Ohio State University Press. Columbus.
- 46) Hazel, L.N. (1943). The genetic basis for

- constructing selection indexes, *Genetics*, 28, 476-490.
- 47) Heywang, B.W. (1938). The time factor in egg production, *Poultry Science*, 17, 240-247.
- 48) Holder, D.P. and Bradford, M.V. (1979). Relationship of specific gravity of chicken eggs to number of cracked eggs observed and percent shell, *Poultry Science*, 58, 250-251.
- 49) Hunton, P. (1969). The measurement of egg shell strength: a comparison of four methods, *British Poultry Science*, 10, 281-289.
- 50) Hunton, P. (1982). Genetic factors affecting egg shell quality, *World's Poultry Science Journal*, 38, 75-84.
- 51) 今井 清 (1980). 産卵の生理学, 食卵の利用と科学 (佐藤 泰編著), 地球社, 東京, 1-21.
- 52) 猪 貴義 (1982). 雑種強勢の利用, 家畜育種学 (水間 豊・猪 貴義・岡田育穂共著), 朝倉書店, 東京, 139-146.
- 53) Jaffe, W.P. (1966). Egg production, body weight and egg quality characters; their heritability and the correlations between them, *British Poultry Science*, 7, 91-98.
- 54) Johnson, A.S. and Merritt, E.S. (1955). Heritability of albumen height and specific gravity of eggs from White Leghorns and Barred Rocks and the correlations of these traits with egg production, *Poultry Science*, 34, 578-587.
- 55) Johnston, P.M. and Comar, C.C. (1955). Distribution and contribution of calcium from the albumin, yolk and shell to the developing chick embryo, *American Journal of Physiology*, 183, 365-370.
- 56) Kinney, T.B.Jr. (1969). A summary of reported estimated of heritabilities and of genetic and phenotypic correlations for traits of chickens, U.S.D.A. Agricultural Handbook. No. 363.
- 57) Kinutani, M. and Le Douarin, N.M. (1985). Avian spinal cord chimeras 1. Hatching ability and posthatching survival in homo- and heterospecific chimeras, *Developmental Biology*, 111, 243-255
- 58) Koch, J., Buss, E.G. and Wideman, R.F. (1983). Blood ionic calcium responses of hens from thick- and thin-shell lines to ethyleneglycol-bis-(B-amino-ethyleter)-N,N'-tetraacetic acid injections, *Poultry Science*, 62, 172-175.
- 59) Kosin, I.L. (1956). Studies on pre-incubation warming of chicken and turkey eggs, *Poultry Science*, 35, 1384-1392.
- 60) Lundy, H. (1969). A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg, In *The Fertility and Hatchability of the Hen's Egg*. Poultry Science Symposium Series 5, (Ed. T.C. Carter and B.M. Freeman. Oliver and Boyd), 143-176, Edinburgh, UK
- 61) McDaniel, G.R., Roland, D.A. and Coleman, M.A. (1979). The effects of egg shell quality on hatchability and embryonic mortality, *Poultry Science*, 58, 10-13.
- 62) McPhee, C.P., Burton, H.W. and Fuelling, D.E. (1982). Selection for high specific gravity of eggs in a flock of Australorp hens, *British Poultry Science*, 23, 215-223.
- 63) Melek, O., Morris, T.R. and Jennings, R.C. (1973). The time factor in egg formation for hens exposed to ahemeral light-dark cycles, *British Poultry Science*, 14, 493-498.
- 64) Merritt, E.S. (1964). Pre-incubation storage effects on subsequent performance of chicken, *British Poultry Science*, 5, 67-73.
- 65) Morris, J.A. (1964). Estimates of genetic parameters relevant in selection for certain aspects of egg quality, *Australian Journal of Agricultural Research*, 15, 719-727
- 66) Munro, S.S. (1940). The relation between specific gravity of the egg and its hatching power, *Poultry Science*, 19, 357.
- 67) Mussehl, F.G. and Halbersleben, D. L. (1923). Influence of the specific gravity of hen's egg on fertility, hatching power and growth of chicks, *Journal of Agricultural Research*, 23, 717-720.
- 68) Nagai, J. and Gowe, R.S. (1969a). Genetic control of egg quality. 1. Source of variation, *British Poultry Science*, 10, 337-350.
- 69) Nagai, J. and Gowe, R.S. (1969b). Genetic control of egg quality. 2. Selection for maximum rate of improvement, *British Poultry Science*, 10, 351-358.
- 70) Naito, M., Nirasawa, K. and Oishi, T. (1990a). Duration of egg formation in hens selected for

- increased rate of lay under 23 h and 24 h light-dark cycles, *British Poultry Science*, 31, 351-358.
- 71) Naito, M., Nirasawa, K. and Oishi, T. (1990b). Development in culture of the chick embryo from fertilized ovum to hatching, *Journal of Experimental Zoology*, 254, 322-326.
- 72) Naito, M., Nirasawa, K., Oishi, T. and Komiyama, T. (1989). Selection experiment for increased egg production under 23 h and 24 h light-dark cycles in the domestic fowl, *British Poultry Science*, 30, 49-60.
- 73) Naito, M., Watanabe, M., Kinutani, M., Nirasawa, K. and Oishi, T. (1991). Production of quail-chick chimaeras by blastoderm cell transfer, *British Poultry Science*, 32, 79-86.
- 74) 内藤元男 (1975). 新編家畜育種学, 第5版, 養賢堂, 東京, 410p.
- 75) 農林水産省畜産試験場 (1990). 動物遺伝資源の特性調査成績 (1) - 農林水産省ジェーンバンク事業による動物遺伝資源の特性調査 -, 174p.
- 76) Ogasawara, T., Koga, O. and Nishiyama, H. (1974). Effect of a shell gland irritant on the secretion rate, calcium and inorganic phosphorus levels of the shell gland fluid in the laying hen, *Japanese Journal of Zootechnical Science*, 45, 668-673.
- 77) Ogasawara, T., Koga, O. and Nishiyama, H. (1975). Premature oviposition induced by intrauterine injection of phosphate solution in the laying hen, *Japanese Journal of Zootechnical Science*, 45, 668-673.
- 78) Olsen, M.W. and Haynes, S.K. (1948). The effect of different holding temperatures on the hatchability of hens' eggs, *Poultry Science*, 27, 420-426.
- 79) Ono, T. and Wakasugi, N. (1983). Development of cultured quail embryos, *Poultry Science*, 62, 532-536.
- 80) Ono, T. and Wakasugi, N. (1984). Mineral content of quail embryos cultured in mineral-rich and mineral-free conditions, *Poultry Science*, 63, 159-166.
- 81) Payne, L.F. and McDaniel, G.R. (1958). Shell thickness as related to "shuck-outs" in turkey eggs, *Poultry Science*, 37, 825-828.
- 82) Perry, M.M. (1988) A complete culture system for the chick embryo, *Nature*, 331, 70-72.
- 83) Pevzner, I.Y., Friars, G.W., Orr, H.L. and Reinhart, B.S. (1976). The use of selection and strain crossing to reduce egg shell breakage, *British Poultry Science*, 17, 185-194.
- 84) Phillips, R.E. and Williams, C.S. (1944). Relationship of specific gravity and shell appearance to the hatchability of fertile turkey eggs, *Poultry Science*, 23, 110-113.
- 85) Poggenpoel, D.G. and Erasmus, J.E. (1978). Long-term selection for increased egg production, *British Poultry Science*, 19, 111-123.
- 86) Potts, P.L. and Washburn, K.W. (1974). Shell evaluation of white and brown egg strains by deformation, breaking strength, shell thickness and specific gravity. 1. Relationship to egg characteristics, *Poultry Science*, 53, 1123-1128.
- 87) Potts, P.L. and Washburn, K.W. (1985). Genetic variation in shell strength and its relationship to egg size, *Poultry Science*, 64, 1249-1256.
- 88) Proudfoot, F.G. (1964a). The effect of plastic packaging and other treatments on hatching eggs, *Canadian Journal of Animal Science*, 44, 87-95.
- 89) Proudfoot, F.G. (1964b). The effect of nitrogen and other gases on the hatchability of eggs stored in plastic bags, *Canadian Journal of Animal Science*, 44, 120-121.
- 90) Proudfoot, F.G. (1966). Hatchability of stored chicken eggs as affected by daily turning during storage and prewarming and vacuuming eggs enclosed in plastic with nitrogen, *Canadian Journal of Animal Science*, 46, 47-50.
- 91) Proudfoot, F.G. (1967a). The effect on hatchability of shipping eggs after storage for different periods of time in a nitrogen gaseous environment, *Canadian Journal of Animal Science*, 47, 137-138.
- 92) Proudfoot, F.G. (1967b). Advance note on the hatchability of chicken eggs stored small-end-up, *Canadian Journal of Animal Science*, 47, 142-143.
- 93) Proudfoot, F.G. (1969). Effect of packing orientation, daily positional change and vibration on the hatchability of chicken eggs stored up to four weeks, *Canadian Journal of Animal Science*, 49, 29-35.
- 94) Proudfoot, F.G. (1970). The influence of different pre-incubation holding temperatures the hatchability of chicken eggs, *Poultry Science*, 49, 812-813.

- 95) Richards, J.F. and Staley, L.M. (1967). The relationships between crushing strength, deformation and other physical measurements of the hen's egg, *Poultry Science*, 46, 430-437.
- 96) Rodda, D.D. (1972). Breeding for late egg shell quality in the domestic hen, *British Poultry Science*, 13, 45-60.
- 97) Roland Sr., D.A. (1977). The extent of uncollectable eggs due to inadequate shell, *Poultry Science*, 56, 1517-1521.
- 98) Roland Sr., D.A. (1988). Research Note: Egg shell problems: Estimates of incidence and economic impact, *Poultry Science*, 67, 1801-1803.
- 99) Rowlett, K. and Simkiss, K. (1987). Explanted embryo culture: in vitro and in ovo techniques for domestic fowl, *British Poultry Science*, 28, 91-101.
- 100) Schoorl, P. and Boersma, H.Y. (1962). Research on the quality of the egg shell, *Proceedings of the 12th World's Poultry Congress*, 432-435.
- 101) Shanawany, M.M.. (1987). Hatching weight in relation to egg weight in domestic birds, *World's Poultry Science Journal*, 43, 107-115.
- 102) Shrimpton, D.H. and Hann, C.M. (1967). Shell deformation in predicting breakage due to transport and handling, *British Poultry Science*, 8, 317-320.
- 103) 芝田清吾・村田 章 (1936). 鶏卵の孵化に関する研究, *畜産試験場彙報*, 13, 1-27.
- 104) Simkiss, K. (1961). Calcium metabolism and avian reproduction, *Biological Research*, 36, 321-367.
- 105) Somes Jr., R.G. (1988). *International Registry of Poultry Genetic Stocks*, The University of Connecticut, Bulletin 476, USA
- 106) Stout, J.T. and Buss, E.G. (1980). Influence of the interval of shell deposition on eggshell quality, *Poultry Science* 59, 168-171.
- 107) Strong Jr., C.F. (1989). Relationship between several measures of shell quality and egg-breakage in a commercial processing plant, *Poultry Science* 68, 1730-1733.
- 108) Talbot, C.J. and Tyler. C. (1974). A study of the progressive deposition of shell in the shell gland of the domestic hen, *British Poultry Science*, 15, 217-224.
- 109) 丹 京子・絹谷政江 (1990). ニワトリ・ウズラ神経系キメラ-神経と免疫の可塑性-, *感染・炎症・免疫*, 20 (1) 別冊, 医薬の門社, 東京, 40-49.
- 110) Taylor, L.W. and Lerner, I.M. (1939). Inheritance of eggshell thickness in White Leghorn pullets, *Journal of Agricultural Research*, 58, 383-396
- 111) Thompson, B.K. and Hamilton, R.M.G. (1986). Relationships between laboratory measures of egg shell strength and breakage of eggs collected at a commercial grading station, *Poultry Science*, 65, 1877-1885.
- 112) Thompson, B.K., Hamilton, R.M.G. and Grunder, A.A. (1985). The Relationship between laboratory measures of egg shell strength and breakage in commercial egg washing and candling equipment, *Poultry Science*, 64, 901-909.
- 113) Tullett, S.G. and Deeming, D.C. (1987). Failure to turn eggs during incubation : Effects on embryo weight, development of the chorioallantois and absorption of albumen, *British Poultry Science*, 28, 239-243.
- 114) Tung, M.A., Staley, L.M. and Richards, J.F. (1968). Studies on egg shell strength, shell stiffness, shell quality, egg size and shape, *British Poultry Science*, 9, 221-229.
- 115) Tyler, C. (1961). Shell strength: its measurement and its relationship to other factors, *British Poultry Science*, 2, 3-19.
- 116) Tyler, C. and Geake, F.H. (1960). Studies on egg shells. XIII. Influence of individuality, breed, season and age on certain characteristics of egg shells, *Journal of Science Food Agriculture*, 11, 535-547.
- 117) Tyler, C. and Geake, F.H. (1961a). Studies on egg shells. XIV. Variation in egg weight, shell thickness and membrane thickness between eggs within a clutch, *Journal of Science Food Agriculture*, 12, 273-280.
- 118) Tyler, C. and Geake, F.H. (1961b). Studies on egg shells. XV. Critical appraisal of various methods of assessing shell thickness, *Journal of Science Food Agriculture*, 12, 281-289.
- 119) Tyler, C. and Geake, F.H. (1963). A study of various impact and crushing methods used for measuring shell strength, *British Poultry Science*, 4, 49-61.
- 120) Van Tijen, W.F. (1973). The consequences of

- selection for shell quality in poultry, *Annales de Genetique et de Selection animale*, 5, 403-410.
- 121) Van Tijen, W.F. (1977a). Shell quality in poultry as seen from the breeder's viewpoint. 1. Improvement reached after four years of selection and the effect on productivity, *Poultry Science*, 56, 1107-1114.
- 122) Van Tijen, W.F. (1977b). Shell quality in poultry as seen from the breeder's viewpoint. 2. Search for heterosis effects, *Poultry Science*, 56, 1115-1120.
- 123) Van Tijen, W.F. (1977c). Shell quality in poultry as seen from the breeder's viewpoint. 3. Heritabilities: Expected versus accomplished response, *Poultry Science*, 56, 1121-1126.
- 124) Van Tijen, W.F. and Kuit, A.R. (1970). The heritability of characteristics of egg quality, their mutual correlation and the relationship with productivity, *Archiv fur Geflugelkunde*, 34, 201-210
- 125) Van Toledo, B., Parsons, A.H. and Combs Jr., G.F. (1980). Mamillary structure as a determinant of eggshell strength, *Poultry Science*, 59, 1667.
- 126) Van Toledo, B., Parsons, A.H. and Combs Jr., G.F. (1982). Role of ultrastructure in determining eggshell strength, *Poultry Science*, 61, 569-572.
- 127) Voisey, P.W. and Hamilton, R.M.G. (1975). Behavior of egg shell under compression in relation to deformation measurements, *British Poultry Science*, 16, 461-470.
- 128) Voisey, P.W. and Hamilton, R.M.G. (1976). Factors affecting the non-destructive and destructive methods of measuring egg shell strength by the quasi-static compression test, *British Poultry Science*, 17, 103-124.
- 129) Voisey, P.W. and Hamilton, R.M.G. (1977a). Sources of error in egg specific gravity measurements by the flotation method, *Poultry Science*, 56, 1457-1462.
- 130) Voisey, P.W. and Hamilton, R.M.G. (1977b). The effect of deformation rate and other factors on the force required to fracture egg shells in measuring shell strength, *Poultry Science*, 56, 1994-2002.
- 131) Voisey, P.W., Hamilton, R.M.G. and Thompson, B.K. (1979). Laboratory measurements of eggshell strength. 2. The quasi-static compression, puncture, non-destructive deformation, and specific gravity methods applied to the same egg, *Poultry Science*, 58, 288-294.
- 132) Voisey, P.W. and Hunt, J.R. (1973). Apparatus and techniques for measuring eggshell strength and other quality factors, Engineering Specifications, 6176, Engineering Research Service. Canada Department of Agriculture, Ottawa
- 133) Voisey, P.W. and Hunt, J.R. (1976). Comparison of several eggshell characteristics with impact resistance, *Canadian Journal of Animal Science*. 56, 299-304
- 134) Voisey, P.W. and MacDonald, D.C. (1978). Laboratory measurements of eggshell strength. 2. An instrument for measuring shell strength by quasi-static compression, puncture, non-destructive deformation, *Poultry Science*, 57, 860-869.
- 135) Warren, D.C., Roff, H.A. and Long, D.E. (1965). Hatchability of eggs stored in plastic-lined egg cases, *Poultry Science*, 44, 1278-1280.
- 136) Warren, D.C. and Scott, H.M. (1935). The time factors in egg formation, *Poultry Science*, 14, 195-207.
- 137) Wells, R.G. (1967a). Egg shell strength. 1. The relationship between egg breakage in the field and certain laboratory assessments of shell strength, *British Poultry Science*, 8, 131-139.
- 138) Wells, R.G. (1967b). Egg shell strength. 2. The relationship between egg specific gravity and shell deformation and their reliability as indicators of shell strength, *British Poultry Science*, 8, 193-199.
- 139) Wideman, R.F. and Buss, E.G. (1985). Percent shell and plasma mineral concentrations in three strains of domestic fowl selected for thick or thin egg shell production, *Poultry Science*, 64, 388-395.
- 140) 山田行雄 (1978). 育種の原理, 畜産大事典 (内藤元雄監修), 養賢堂, 東京, 181-221.
- 141) 山田行雄 (1982). 閉鎖群育種法, 新編養鶏ハンドブック (田先威和夫ら編著), 養賢堂, 東京, 108-120.
- 142) Yamada, Y., Yokouchi, K. and Nishida, A. (1975). Selection index when genetic gains of individual traits are of primary concern, *Japanese Journal of Genetics*, 50, 33-41.
- 143) 横内 嗣生・阿部猛夫 (1978a). 選抜指数法の家畜育種への適用. I. 理論, 畜産試験場年報, 17,

- 95-102.
- 144) 横内圀生・阿部猛夫 (1978b). 選抜指数法の家畜育種への適用. II. 適用事例, 畜産試験場年報, 17, 103-108.
- 145) 横内圀生・山田行雄 (1973). 選抜指数作成における R マトリクスの導入, 日本家禽学会誌, 10, 151-155.
- 146) 吉田 実 (1975). 畜産を中心とする実験計画法, 養賢堂, 東京, 374-381.

Studies on Genetic Improvement of Eggshell Strength by Selection for Nondestructive Deformation

Keijiro NIRASAWA

Animal Breeding and Reproduction Research Team

Summary

Broken and cracked eggshells cause major economic losses for egg producers. Genetic improvement of eggshell strength for egg laying hens is thus needed. A nondestructive deformation is an indicator of egg shell quality, and can be measured without breaking the eggs. This study aimed to clarify the usefulness of nondestructive deformation as a selection criterion for the genetic improvement of eggshell strength.

1. A White Leghorn population was used for two-way selection to increase (weak line) or decrease (strong line) nondestructive deformation over 10 generations. The differences in nondestructive deformation between both lines became larger due to selection. Nondestructive deformation from the first to the 10th generation was changed from 64.7 ± 11.8 to 100.6 ± 13.4 $\mu\text{m}/\text{kg}$ in the weak line and from 59.9 ± 10.4 to 51.9 ± 6.2 $\mu\text{m}/\text{kg}$ in the strong line. The selection response in the strong line was smaller than in the weak line. An asymmetrical response between the two lines was observed. Breaking strength was thought to be the most reliable indicator of eggshell strength. Breaking strength was changed from 2.77 ± 0.45 to 2.17 ± 0.34 kg in the weak line and from 2.95 ± 0.45 to 3.75 ± 0.46 kg in the strong line. This indicated that the selection to decrease nondestructive deformation improved eggshell strength. Realized heritabilities for nondestructive deformation were asymmetrical with respect to the direction of selection, and were 0.16 in the strong line and 0.38 in the weak line.

2. Egg weight declined in both lines as the selection proceeded, and was smaller in the weak line than in the strong one. Shell thickness in the strong line became thick but declined in the weak line due to selection. Shell weight in the strong line generally continued to be flat, and to decrease linearly in the weak line as the selection proceeded. Percentage shell increased in the strong line and decreased in the weak line due to selection, and indicated a similar tendency to shell thickness. Age at first egg in the strong line tended to be later and in the weak line to be earlier as the selection proceeded. The rate of lay over the short term in the weak line generally continued to be flat and to decline in a linear fashion in the strong line as the selection proceeded. The rate of lay over the long term indicated a similar tendency to the rate of lay over the short term. These results demonstrated that the selection to decrease nondestructive deformation increased egg thickness and percentage shell but reduced egg weight and the rate of lay. In the weak line, the percentages of broken eggs and soft shell eggs increased. This indicated that eggshell strength in the weak line declined.

3. Heritability estimates for eggshell traits were 0.22-0.48, and those for nondestructive deformation, breaking strength and percentage shell were somewhat higher in the weak line than in the strong one. Heritability estimates for egg productivity traits were 0.19-0.41, and were higher in the strong line than in the weak line. Heritability estimates for egg weight and shape index were high (0.5-0.6) in both lines. Genetic correlations between nondestructive deformation and the other egg shell traits were negative and large, and those of nondestructive deformation with percentage shell and shell thickness were especially larger. This showed that nondestructive deformation had a genetic relationship with percentage shell and shell thickness. The genetic correlation between nondestructive deformation and rate of lay was positive and higher in the strong line than in the weak one. The genetic correlations between the other eggshell traits and rate of lay were negative

and larger in the weak line than in the strong line. However, the genetic correlations of egg weight with nondestructive deformation and breaking strength showed a different tendency between lines. When breaking strength was improved without decline of egg weight and rate of lay by the selection index method using an eggshell trait, percentage shell was estimated to be the most efficient eggshell trait, followed by nondestructive deformation and shell thickness. However, those traits were inefficient compared to breaking strength.

4. Hatchability for fertile eggs in the strong line became increasingly higher as the selection for nondestructive deformation proceeded, but remained at the 70% level in the weak line. The difference in hatchability between the strong and weak lines became gradually larger as the selection proceeded. This suggested that the selection to decrease nondestructive deformation had a good effect on hatchability. In the strong line, the percentages of early and late embryo mortality decreased with selection. Selection to decrease nondestructive deformation was effective in improving the hatchability of fertile eggs stored for more than two weeks. However, there was no definite relationship between the magnitude of nondestructive deformation and hatchability. The effect of plastic packaging on the hatchability of fertile eggs was investigated in order to clarify the relationship between nondestructive deformation and the hatchability of fertile eggs stored for more than two weeks. The hatchabilities of fertile eggs stored for 3~5weeks were improved. There were chicks hatched from fertile eggs stored for 6 weeks. The eggs in plastic bags did not lose weight. Therefore, it was suggested that the reduction in egg weight loss improved hatchability and was thought to contribute to the increasing hatchability in the strong line. Since strong eggshells are thought to be good culture vessels, an experiment was carried out to culture early embryos of Japanese quail to hatch in eggshells of the strong line. The culture was conducted using three methods. All methods had some hatching success. The rates of hatching of the cultured embryos were 11.4~17.6%. This showed that it was possible to culture early embryos of Japanese quail to hatch using chicken eggshells as the culture vessels.

5. An experiment was carried out to investigate the effect of selection for nondestructive deformation on egg formation. The interval from oviposition to entry of the next ovum into the uterus in the strong line was slightly shorter than in the weak line. Time spent by the ovum in the uterus in the strong line was longer than in the weak line. This suggests an association between eggshell strength and time spent by the ovum in the uterus. Oviduct length in the weak line was longer than in the strong line. But the proportion of the uterus in which the eggshell was formed to oviduct length in the strong line was larger than in the weak line. The results suggested that the selection for nondestructive deformation affected the time spent by the ovum in the uterus and the proportion of uterus to oviduct length, and that there was a strong relation between the eggshell formations in the uterus and eggshell strength.

The results are summarized as follows. Large (weak line) and small (strong line) nondestructive deformation lines were founded to increase or decrease nondestructive deformation by the two-way selection, and it showed the efficacy of selection. Breaking strength was increased by the selection to decrease nondestructive deformation. This showed that selection to decrease nondestructive deformation exhibited the effect of genetic improvement on eggshell strength. Selection to decrease nondestructive deformation reduced egg weight and the rate of lay. Nondestructive deformation was as effective as the other eggshell traits for genetic improvement of eggshell strength, but that it was inefficient compared to breaking strength. Selection to decrease nondestructive deformation was effective in improving the hatchability of fertile eggs stored for more than two weeks. Selection for nondestructive deformation affected the time spent by the ovum in the uterus and the proportion of uterus to oviduct length.

The above findings clarified that nondestructive deformation as a selection trait was useful for genetic improvement of eggshell strength.

Key words : nondestructive deformation, eggshell strength, selection, hatchability, broken egg