

第4章 生涯生産量の遺伝的パラメータの推定

4-1 緒言

混合モデルを用いて個体の育種価を推定する場合、正確な遺伝的パラメータが必要とされる。これまでも、日本国内の乳用牛における生産量、体型形質および長命性に関する遺伝的パラメータについて多くの報告がなされてきた(河原ら, 1994; 河原ら, 1996; Suzuki ら, 1994; 和田ら, 1996)。生涯生産量については、米国のホルスタイン種における Smith ら(1999)によって最近の研究が報告されたが、日本国内において生涯生産に関する報告はない。

初産記録は、一般に24ヶ月齢前後から開始される。ホルスタイン種における泌乳記録および体型審査記録は、初産分娩が開始された後に収集され、その多くが2産以降も継続して記録されている。遺伝評価を行う場合、泌乳期当たり最大305日として記録に含め、泌乳記録に対して少なくとも5回、つまり150日程度の泌乳期間が必要とされる。実際には、記録が収集された後、データの加工および計算に数ヶ月の期間を要する。したがって、雌牛が誕生してその遺伝評価値が推定されるまでに少なくとも30ヶ月以上の期間が必要となる。生涯生産量は、経済的に重要な形質であると考えられるが、記録の収集に初産分娩後に数年間という長期間を要する。それ故に、世代間隔が遺伝的改良の重要な要素であることを考慮すると、生涯生産量に関する選抜は、間接選抜に頼らざるを得ない。

日本国内の種雄牛の選抜には、一般に、初産記録による遺伝評価値から計算できる選抜指数が用いられている。その指数は、泌乳記録に加えて長命性を説明する体型形質を考慮し、より長期間にわたって高泌乳を維持するために重み付けられたものである(社団法人家畜改良事業団, 1995)。さらに、生涯生産量と初産形質との遺伝的関連性が明らかになり、生涯生産量の遺伝的評価の利用が可

能になれば、酪農家における収益を効果的に高める選抜が可能となるであろう。

本章では、生涯生産量に関する遺伝的パラメータの推定および他の初産形質間との遺伝的関連性について分析することを目的とした。

4.2 材料および方法

データは、1975年から1999年にわたり社団法人北海道酪農検定検査協会に集積された乳検定記録、社団法人日本ホルスタイン登録協会に集積された体型審査記録およびそれらの血統記録を用いた。乳検定記録は、各産次について分娩後305日までの乳量、乳脂量、無脂固形分量(以下、SNF量とする)および乳蛋白量の合計が記録され、搾乳日数が305日に満たない場合、搾乳が行われた時点までの合計である。長命性に関する形質としては、在群期間(以下、HLとする)および生産期間(以下、PLとする)を用いた。HL48およびHL84は、初産分娩後48ヶ月および84ヶ月時点において在群している場合、各時点までの日数である。それぞれの時点までに淘汰された個体は、除籍(淘汰)までの日数とした。PL48およびPL84は、初産分娩後48ヶ月および84ヶ月の時点において在群している場合、各時点までの搾乳日数の合計である。その時点までに淘汰された個体は、除籍までの搾乳日数の合計を示した。ただし、分娩後305日を超えて搾乳日数がある場合、搾乳日数を305日として合計した。生涯生産量に関する形質としては、PL48(84)の期間内に生産した乳量、乳脂量、SNF量および乳蛋白量の合計とし、それぞれPL48(84)乳量、PL48(84)乳脂量、PL48(84)SNF量およびPL48(84)乳蛋白量とした。搾乳期間中に初産分娩後48あるいは84ヶ月の時点をかえた場合、その時点までの乳量の近似値をWoodの泌乳曲線を泌乳レベルに応じて補正して推定し、合計に含めた。乳量の近似値を推定するために用いたWoodのモデルを以下に示した。

$$y_n = an^be^{-cn}$$

ここで、

y_n ; 分娩後 n 日目の乳生産量、

a ; 泌乳レベルに関連して曲線を上下に移動するパラメータ、

b ; 最高日乳量日までの乳量の増加を示すパラメータ、

c ; 最高日乳量日以降の乳量の減少を示すパラメータ,

e ; 自然対数の底である.

パラメータ b および c は, 600 頭以上ホルスタン種から集積された毎日の泌乳記録(データの詳細は, Pereira(1999)を参照)から推定し, それぞれ, 0.12628 および 0.003466672 とした. パラメータ a は, 分娩後 305 日間の総乳量レベルに基づいて個体ごとに補正して推定に用いた.

HL84 および PL84 に関する形質は, 初産分娩後, 84 ヶ月の期間を要するため, すべての形質に対し, 1991 年までに初産分娩した個体からの記録のみを分析の対象とした.

分析には, 初産次における泌乳記録 4 形質(乳量, 乳脂量, SNF 量および乳蛋白量), 体型に関して, 3 つの審査得点形質(乳用牛の特質, 体積, 乳器)および線形 14 形質(高さ, 強さ, 体の深さ, 鋭角性, 尻の角度, 尻の幅, 後肢側望, 蹄の角度, 前乳房の付着, 後乳房の高さ, 後乳房の幅, 乳房の懸垂, 乳房の深さおよび前乳頭の配置), 長命性に関する 4 形質(HL48, HL84, PL48 および PL84)および生涯生産量に関する 8 形質(PL48 乳量, PL48 乳脂量, PL48SNF 量, PL48 乳蛋白量, PL84 乳量, PL84 乳脂量, PL84SNF 量および PL84 乳蛋白量)を用いた. 以上の形質合計 33 形質を同時に考慮し, EM-REML 法を用いた多形質モデルによって分析した(Misztal, 1995). 用いたプログラムで多形質を同時に扱うためには, 前の第 1 章で論述したように正準変換を採用した. それ故に, 多形質を同時に分析することができたが, 欠測値および形質ごとのモデルの違いを考慮できないことになる. そこで, すべての形質において欠測がない 58,352 記録のみを採用し, それらの血縁において登場する個体を含めた血縁記録には, 132,096 個体が含まれた. また, 各形質を同じモデルによって分析するには, 第 2 章で論述した補正方法を用いて牛群・年次を除く他の母数効果をあらかじめ補正した. 分析に用いたモデルを以下に示した.

$$y_{t,ij} = HY_{t,i} + u_{t,j} + e_{t,ij}$$

ここで、

$y_{t,ij}$; 形質 t に関する個体 j の観測値,

$HY_{t,i}$; i 番目の牛群・年次 ($i=1\sim 5,288$),

$u_{t,j}$; 個体 j の相加的遺伝子効果 ($j=1\sim 132,096$),

$e_{t,ij}$; 残差である.

個体の父牛または母牛が不明の場合、不明の両親の平均育種価を仮定した遺伝グループに割りあて、血縁行列に含めた(Quaas, 1988).

4-3 結果および考察

4-3-1 初産および生涯生産形質の遺伝率の推定値

各形質の遺伝率, 遺伝分散および環境分散の推定値を表 4-1 に示した. 本研究において推定された初産次の乳量, 乳脂量, SNF 量および乳蛋白量の遺伝率は, それぞれ, 0.41, 0.39, 0.38 および 0.37 であった. この値は, Suzuki ら(2000) によって Method R を用いて推定された初産次の乳量の 0.40, 乳脂量の 0.37 および乳蛋白量の 0.32 に近似した. しかしながら, Suzuki ら(1994)が REML 法を用いて北海道内のホルスタイン種について推定した乳量, 乳脂量, SNF 量および乳蛋白量の遺伝率は, それぞれ, 0.30, 0.30, 0.27 および 0.26 とより小さな値であった. このことは, 本研究では, 用いた記録が初産に限られたことによると推察した. また, 各形質における遺伝分散および残差分散も本研究において高い値が推定されたが, このことは, 本研究の分析に搾乳日数 240 日に満たない記録を含めたことに起因した現象であると推察された.

体型各形質の遺伝率は, 蹄の角度に関する 0.07 から高さに関する 0.33 までの範囲で推定された. これらの推定値は, 社団法人日本ホルスタイン登録協会から得られた体型記録を用いて推定した河原ら(1996), 鈴木ら(1996), 和田ら(1996)および萩谷ら(2000)による値と近似した.

Vollema(1998)の総説では, HL の遺伝率が, 0.03 から 0.13 の範囲で報告されており, 用いた記録数に基づく重み付け平均は, 0.08 であるとした. 同様に, PL の遺伝率は, 0.04 から 0.15 の範囲で推定され, その重み付け平均は, 0.10 であると報告した. 本研究において推定された遺伝率は, HL に関して, 48 ヶ月および 84 ヶ月で, それぞれ, 0.11 および 0.13 であり, PL に関して, それぞれ, 0.10 および 0.13 であった. これらの値は, 他の報告に比較して相対的に高い推定値である. このことは, 他の報告の多くがサイアーモデルを用いたのに対し, 本研究では, アニマルモデルを採用したことに起因した結果であると推

察された。

生涯生産量に関する遺伝率は、48 ヶ月および 84 ヶ月のいずれの形質においても 0.15 から 0.16 の範囲で推定された。これらの値は、北米のホルスタインの記録を用いた Smith ら(1998)による 0.12 から 0.13 の推定値より僅かに高い値であった。

期間を示す HL および PL の遺伝率より生涯生産量各形質に関する遺伝率が高い推定値を示したことから、生涯生産量が、HL および PL よりも効果的な改良が可能な形質であることが示唆された。

表4-1. 各形質の遺伝率, 遺伝分散および環境分散の推定値

	遺伝率	遺伝分散	残差分散
初産			
乳量	.41	627,642	885,478
乳脂量	.39	816	1,260
SNF量 ¹⁾	.38	4,189	6,786
乳蛋白量	.37	479	827
審査得点形質			
乳用牛の特質	.21	0.36	1.37
体積	.21	0.76	2.80
乳器	.09	0.21	2.05
線形式体型形質			
高さ	.33	13.07	26.02
強さ	.17	2.86	14.13
体の深さ	.25	3.51	10.46
鋭角性	.17	1.46	6.96
尻の角度	.28	3.94	10.21
尻の幅	.20	2.85	11.29
後肢側望	.16	2.61	13.43
蹄の角度	.07	0.92	11.52
前乳房の付着	.11	1.64	13.42
後乳房の高さ	.14	2.11	12.73
後乳房の幅	.16	2.00	10.18
乳房の懸垂	.12	2.29	17.21
乳房の深さ	.28	3.38	8.52
前乳頭の配置	.24	4.20	13.41
初産分娩後48ヶ月			
HL ²⁾	.11	15,448	130,859
PL ³⁾	.10	9,533	82,321
乳量	.15	14,595,752	81,480,662
乳脂量	.16	22,656	116,531
SNF量 ¹⁾	.15	107,687	610,722
乳蛋白量	.15	14,110	79,658
初産分娩後84ヶ月			
HL ²⁾	.13	59,570	389,522
PL ³⁾	.13	30,665	214,433
乳量	.15	38,374,147	216,058,075
乳脂量	.16	57,921	310,796
SNF量 ¹⁾	.15	286,125	1,605,044
乳蛋白量	.15	37,964	209,854

¹⁾無脂固形分量 ²⁾在群期間 ³⁾生産期間

4-3-2 初産次の生産量および生涯生産形質間の遺伝相関

初産における生産形質および生涯生産形質間の遺伝相関係数を表 4-2 に示した。初産および 48 ヶ月における生産量間の遺伝相関は、乳量、乳脂量、SNF 量および乳蛋白量について、それぞれ、0.69, 0.74, 0.68 および 0.68 であった。同様に、初産および 84 ヶ月における生産量間の遺伝相関は、それぞれ、0.53, 0.61, 0.53 および 0.54 であった。いずれの生産量においても、仮定した期間の増加に伴って初産との遺伝相関が低下した。これは、初産次の生産量が生涯生産量に含まれていることから、仮定した期間の長期化に伴って、生涯生産量に対する初産乳量の割合が低下することに起因した現象であると推察された。初産分娩後 48 ヶ月の時点では、全体の約 50%の個体が在群していたのに対し、初産分娩後 84 ヶ月齢では、全体の 10%程度にとどまっていることから、さらに長期間の生産量を仮定した場合にも初産次の生産量との間の遺伝相関が大きく異なる可能性はないと判断される。

表4-2. 初産における生産形質および生涯生産形質間の遺伝相関係数

生涯 初産	初産分娩後48ヶ月				初産分娩後84ヶ月			
	乳量	乳脂量	SNF量 ¹⁾	乳蛋白量	乳量	乳脂量	SNF量 ¹⁾	乳蛋白量
乳量	.69	.47	.64	.57	.53	.37	.49	.44
乳脂量	.60	.74	.61	.63	.49	.61	.50	.51
SNF量 ¹⁾	.70	.53	.68	.63	.55	.43	.53	.49
乳蛋白量	.68	.59	.68	.68	.54	.48	.54	.54

¹⁾無脂固形分量

4-3-3 初産次の体型形質および生涯生産形質間の遺伝相関

HL48(84)または PL48(84)と体型形質間との遺伝相関係数を表 4-3 に示した。期間を示す形質は、乳用牛のサイズに関連する形質である体積、高さ、強さ、体の深さおよび尻の幅との間に負の相関関係(-0.09 から-0.30)を示した。それらに対し、乳房の深さなど乳房の形状を表わす形質との間には正の相関関係が認められた。従来から、HL または PL と強さおよび体の深さの間に負の相関関係が存在することが知られ(Boldman ら, 1992; Harris ら, 1992; 河原ら, 1996; Roger ら, 1989; Short ら, 1992; Suzuki ら, 1996), 乳房の深さととの間に正の相関係数が存在することが報告されている(Roger ら(1989); Short ら(1992); Boldman ら(1992); Suzuki(1996); 河原ら(1996))。本研究の結果は、それらの報告と一致した。

初産乳量, PL48 乳量および PL84 乳量と体型形質間との遺伝相関係数を表 4-4 に示した。乳用牛のサイズに関連する形質である体積、高さ、強さ、体の深さおよび尻の幅と、初産乳量との間に遺伝相関が小さく推定された(0.00 から 0.08)が、PL48 乳量および PL84 乳量との間には負の遺伝相関係数(-0.14 から-0.30)が推定された。Hansen ら(1999)は、30 年にわたってホルスタイン種の体のサイズに対する選抜実験を行い、その結果、産次ごとの生産量には、体の小さな個体と体の大きな個体との間に有意な差がないことを報告した。さらに、体の小さな個体が体の大きな個体よりも生産期間が有意に長いことを報告した。これらのことより、生涯乳量は、各産次の乳量の低下より、むしろ体のサイズに伴う生産期間あるいは連産性の低下によって減少したことが推察された。前乳房の付着および乳房の深さは、初産乳量との間に負の遺伝相関係数(-0.03 および -0.21)が推定されたにもかかわらず、PL48 乳量との間には正の遺伝相関係数(0.09 および 0.02)が推定された。さらに、PL84 乳量との間には比較的高い相関係数(0.22 および 0.20)が推定された。また、他の生産形質についても同様の傾

向が認められた。Ruppら(2000)は、前乳房の付着および乳房の深さのスコアと体細胞数および乳房炎との間に負の遺伝相関関係が存在することを報告した。それ故に、これらの形質のスコアが低い個体は、初産次に高い生産量が期待できるが、乳房炎および体細胞数の増加をもたらし、長期にわたって高い生産量を維持することが難しいと判断され、結果的に生涯生産量を低下させることが推察された。生涯生産形質の記録を得るまでに長い期間を必要とするために、生涯生産量を増加させる目的で選抜を行う場合には、初産次の産乳および体型形質に基づく間接選抜に依存する。その場合、産乳能力のみでなく、前乳房の付着および乳房の深さを重要視する必要があるであろう。

なお、分析に用いた33形質相互間の表型および遺伝相関係数は、付表4-1に示してある。

表4-3. 在群期間(HL48およびHL84)または生産期間(PL48
およびPL84)および体型形質間の遺伝相関係数

体型形質	初産分娩後48ヶ月		初産分娩後84ヶ月	
	在群期間	生産期間	在群期間	生産期間
審査得点形質				
乳用牛の特質	0.16	0.12	0.09	0.06
体積	-0.20	-0.24	-0.28	-0.30
乳器	0.40	0.35	0.37	0.33
線形式体型形質				
高さ	-0.09	-0.12	-0.12	-0.13
強さ	-0.21	-0.24	-0.27	-0.29
体の深さ	-0.19	-0.24	-0.27	-0.30
鋭角性	0.23	0.18	0.16	0.12
尻の角度	0.13	0.14	0.12	0.13
尻の幅	-0.17	-0.18	-0.20	-0.20
後肢側望	-0.03	0.00	-0.06	-0.04
蹄の角度	-0.11	-0.12	-0.11	-0.12
前乳房の付着	0.26	0.23	0.34	0.31
後乳房の高さ	0.26	0.23	0.21	0.19
後乳房の幅	0.19	0.14	0.11	0.07
乳房の懸垂	0.18	0.16	0.21	0.18
乳房の深さ	0.25	0.27	0.35	0.37
前乳頭の配置	0.03	0.01	0.02	0.01

表4-4. 初産, 48ヶ月および84ヶ月における乳量
および体型形質間の遺伝相関係数

体型形質	初産	乳量(初産後)	
		48ヶ月	84ヶ月
審査得点形質			
乳用牛の特質	0.19	0.16	0.09
体積	0.06	-0.23	-0.30
乳器	0.19	0.31	0.31
線形式体型形質			
高さ	0.02	-0.14	-0.15
強さ	0.02	-0.24	-0.29
体の深さ	0.08	-0.17	-0.26
鋭角性	0.19	0.27	0.20
尻の角度	0.04	0.16	0.15
尻の幅	0.00	-0.20	-0.22
後肢側望	0.03	0.01	-0.02
蹄の角度	0.00	-0.14	-0.14
前乳房の付着	-0.03	0.09	0.21
後乳房の高さ	0.12	0.25	0.22
後乳房の幅	0.22	0.29	0.18
乳房の懸垂	0.12	0.23	0.24
乳房の深さ	-0.21	0.02	0.20
前乳頭の配置	-0.01	-0.02	-0.02

4-4 要約

生涯生産量に関する遺伝的パラメータの推定および初産形質間との遺伝的関連について分析した。データは、1975年から1999年に社団法人北海道酪農検定検査協会で集積された乳検定記録、社団法人日本ホルスタイン登録協会に集積された体型審査記録およびそれらの血統記録を用いた。生涯生産に関する形質は、PL48(84)の期間内に生産した総乳量、総乳脂量、総SNF量および総乳蛋白量(それぞれPL48(84)乳量、PL48(84)乳脂量、PL48(84)SNF量およびPL48(84)乳蛋白量)である。分析には、初産次における泌乳記録4形質(乳量、乳脂量、SNF量および乳蛋白量)、体型に関して、3つの審査得点形質(乳用牛の特質、体積、乳器)および線形14形質(高さ、強さ、体の深さ、鋭角性、尻の角度、尻の幅、後肢側望、蹄の角度、前乳房の付着、後乳房の高さ、後乳房の幅、乳房の懸垂、乳房の深さおよび前乳頭の配置)、長命性4形質(HL48、HL84、PL48およびPL84)および生涯生産8形質(PL48乳量、PL48乳脂量、PL48SNF量、PL48乳蛋白量、PL84乳量、PL84乳脂量、PL84SNF量およびPL84乳蛋白量)を含め、それら合計33形質を同時に考慮し、EM-REML法を用いた多形質モデルによって遺伝的パラメータを推定した。生涯生産量に関する遺伝率は、48ヶ月および84ヶ月のいずれの形質においても0.15から0.16の範囲で推定された。初産および84ヶ月における生産量間の遺伝相関は、乳量、乳脂量、SNF量および乳蛋白量について、それぞれ、0.53、0.61、0.53および0.54であった。乳用牛のサイズに関連する形質である体積、高さ、強さ、体の深さおよび尻の幅は、初産乳量との間の遺伝相関が小さかった(0.00から0.08)が、PL48乳量およびPL84乳量との間に負の遺伝相関係数(-0.14から-0.30)が推定された。前乳房の付着および乳房の深さは、初産乳量との間に負の遺伝相関(-0.03および-0.21)が推定されたが、PL48乳量との間に正の遺伝相関係数(0.09および0.02)が推定され、さらに、PL84乳量との間に比較的高い値(0.22および0.20)が推定

された。これらのことより、生涯生産量を増加させる目的で選抜を行う場合、産乳能力のみでなく、前乳房の付着および乳房の深さを重要視する必要があると判断された。

付表4-1. 各形質間の遺伝相関(上三角)および表型相関(下三角)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33			
1 初産乳量	.73	.98	.91	.19	-.12	.10	-.09	-.15	.02	.36	.14	-.14	.04	-.15	-.20	.17	.38	.23	-.38	.01	.36	.29	.69	.64	.47	.57	.28	.22	.53	.37	.49	.44				
2 初産乳脂肪量	.84	.78	.83	.19	-.15	.15	-.11	-.21	-.01	.36	.07	-.19	.19	-.17	-.04	.22	.33	.26	-.24	.06	.46	.39	.60	.74	.61	.63	.39	.33	.49	.61	.50	.51				
3 初産SNF量 ¹⁾	.99	.86	.96	.20	-.13	.13	-.13	-.17	.00	.37	.13	-.15	.07	-.14	-.17	.18	.37	.27	-.35	.03	.40	.33	.70	.53	.68	.63	.32	.27	.55	.43	.53	.49				
4 初産蛋白量	.95	.89	.98	.22	-.12	.16	-.08	-.16	-.01	.38	.09	-.14	.09	-.13	-.16	.19	.37	.28	-.32	.06	.42	.36	.68	.59	.68	.68	.35	.30	.54	.48	.54	.54				
5 乳用牛の特質	.19	.19	.20	.19	.69	.68	.76	.67	.70	.96	-.05	.47	-.11	.21	.14	.44	.48	.25	.08	.19	.16	.12	.16	.14	.16	.16	.16	.09	.06	.09	.09	.10	.10			
6 体格	.06	.07	.07	.57	.53	.82	.99	.97	.53	-.10	.82	-.12	.41	.08	.20	.43	-.02	-.05	.04	-.20	-.24	-.23	-.24	-.24	-.23	-.28	-.30	-.30	-.30	-.30	-.30	-.29	-.29	-.29		
7 乳器	.19	.19	.19	.47	.36	.53	.50	.49	.60	.19	.63	.52	.71	.37	.39	.41	.40	.35	.31	.32	.33	.37	.33	.31	.32	.32	.33	.31	.32	.32	.32	.33	.33			
8 高さ	.02	.02	.03	.03	.49	.69	.24	.84	.75	.61	-.01	.76	-.19	.23	.14	.23	.26	.06	.31	.08	-.09	-.12	-.14	-.15	-.14	-.13	-.12	-.13	-.15	-.16	-.15	-.14	-.14			
9 強さ	.02	.02	.03	.03	.47	.80	.25	.70	.95	.51	-.10	.83	-.13	.40	.10	.16	.39	-.04	.00	.01	-.21	-.24	-.24	-.28	-.26	-.25	-.27	-.29	-.29	-.31	-.30	-.29	-.29			
10 体の深さ	.08	.08	.08	.08	.46	.76	.23	.62	.80	.59	-.11	.75	-.13	.39	.05	.20	.48	.03	-.16	.02	-.19	-.24	-.17	-.19	-.18	-.18	-.18	-.27	-.30	-.26	-.26	-.26	-.26			
11 鋭角性	.19	.18	.19	.18	.59	.22	.26	.25	.21	.30	.01	.31	-.05	.12	.10	.46	.48	.33	-.02	.18	.23	.18	.27	.26	.27	.27	.16	.12	.20	.19	.20	.20	.20			
12 尻の角度	.04	.02	.04	.03	.07	.18	-.01	.18	-.19	.11	-.02	.10	-.10	-.17	-.22	.16	-.15	-.07	-.14	.13	.14	.14	.16	.11	.14	.12	.12	.13	.15	.11	.13	.12	.12			
13 尻の幅	.00	.01	.01	.02	.34	.66	.21	.57	.66	.60	.10	.10	-.02	.34	.18	.17	.29	-.03	-.12	-.05	-.17	-.18	-.20	-.23	-.21	-.19	-.20	-.20	-.22	-.23	-.22	-.21	-.21	-.21		
14 後肢側望	.03	.04	.03	.03	.03	.00	-.02	-.04	-.01	.01	.04	-.04	.00	-.13	-.12	.02	-.15	.07	-.03	.13	.03	.00	.01	.09	.03	.04	.06	-.04	-.02	.05	.00	.00	.00			
15 蹄の角度	.00	.00	.00	.00	.12	.20	.10	.16	.19	.16	.04	.02	.18	.00	.10	-.05	.11	.00	-.04	.12	-.11	-.12	-.14	-.15	-.13	-.12	-.11	-.12	-.14	-.16	-.14	-.13	-.13	-.13		
16 前乳房の付着	-.03	-.01	-.03	-.02	.15	.08	.41	.05	.06	.04	.12	-.06	.07	-.04	.06	.15	.29	.07	.68	.29	.26	.23	.09	.19	.11	.12	.12	.34	.31	.21	.28	.23	.23	.23		
17 後乳房の高さ	.12	.12	.12	.11	.24	.07	.33	.06	.02	.04	.23	.04	.00	.02	.03	.20	.56	.27	.06	.09	.26	.23	.25	.27	.26	.25	.21	.19	.22	.24	.23	.23	.23	.23		
18 後乳房の幅	.22	.19	.22	.22	.28	.27	.39	.17	.24	.26	.20	-.01	.24	.08	.19	.31	.31	.17	.24	.19	.14	.14	.29	.24	.27	.26	.11	.07	.18	.15	.17	.16	.16	.16		
19 乳房の懸垂	.12	.12	.13	.13	.13	.00	.31	-.04	-.04	.00	.14	-.07	-.03	.02	.01	.14	.19	.21	.05	.23	.18	.16	.23	.22	.22	.25	.25	.21	.18	.24	.23	.26	.25	.25	.25	
20 乳房の深さ	-.21	-.17	-.20	-.19	.01	-.07	.14	.10	-.05	-.12	-.01	-.04	-.02	-.02	-.01	.26	.11	-.06	.14	.17	.25	.27	.02	.10	.05	.07	.35	.37	.20	.24	.21	.23	.23	.23		
21 前乳頭の配置	-.01	.00	-.01	.11	.08	.21	.07	-.07	-.04	.05	-.03	-.04	.04	.03	.15	.10	.10	.13	.14	.14	.03	.01	-.02	.02	.00	.01	.02	.01	-.02	.01	-.02	.01	-.01	.00	.00	
22 HL48 ²⁾	.26	.27	.27	.28	.08	.00	.14	.00	-.01	-.02	.05	.01	-.01	.00	.01	.06	.06	.07	.08	.06	.03	.99	.90	.91	.92	.93	.98	.97	.95	.95	.96	.96	.96	.96	.96	
23 PL48 ³⁾	.24	.25	.25	.25	.07	.01	.13	-.01	-.02	-.03	.04	.01	-.02	.00	.00	.06	.05	.06	.07	.06	.02	.93	.87	.88	.90	.91	.97	.98	.93	.93	.94	.94	.95	.95	.95	
24 PL48乳量 ⁴⁾	.41	.36	.41	.40	.11	.02	.16	.00	.00	.08	.03	-.01	.01	.01	.05	.09	.11	.08	.01	.01	.90	.95	.95	.95	.95	.86	.84	.97	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	
25 PL48乳脂肪量 ⁵⁾	.34	.42	.36	.37	.11	.02	.16	.00	-.01	.00	.09	.02	-.01	.02	.00	.06	.09	.10	.08	.02	.90	.94	.97	.91	.93	.88	.85	.88	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	
26 PL48SNF量 ⁶⁾	.39	.37	.41	.40	.11	.02	.16	.00	.00	.08	.03	-.01	.01	.01	.05	.09	.10	.08	.01	.02	.90	.95	1.00	.98	.98	.98	.89	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	
27 PL48乳蛋白量 ⁷⁾	.37	.37	.39	.40	.11	.02	.16	.00	.00	.08	.02	.00	.01	.01	.05	.08	.10	.08	.01	.02	.90	.96	.99	.98	1.00	.99	.98	.88	.88	.88	.88	.88	.88	.88	.88	
28 HL84 ²⁾	.21	.23	.22	.23	.06	-.02	.14	-.01	-.03	-.04	.04	.01	-.02	.01	.00	.07	.06	.05	.08	.09	.03	.89	.84	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83	.83
29 PL84 ³⁾	.19	.21	.21	.21	.05	-.03	.13	-.02	-.04	-.05	.04	.01	-.03	.00	.00	.07	.06	.05	.07	.09	.03	.84	.90	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87	.87
30 PL84乳量 ⁴⁾	.31	.29	.32	.31	.08	-.01	.15	-.01	-.02	-.03	.06	.02	-.02	.00	.00	.06	.08	.08	.08	.05	.02	.82	.86	.90	.88	.90	.88	.90	.88	.90	.88	.90	.88	.90	.88	.90
31 PL84乳脂肪量 ⁵⁾	.27	.33	.28	.29	.08	-.01	.15	-.01	-.03	-.03	.06	.02	-.02	.00	.00	.06	.08	.08	.08	.08	.02	.81	.86	.88	.90	.88	.89	.89	.89	.89	.89	.89	.89	.89	.89	.89
32 PL84SNF量 ⁶⁾	.30	.29	.31	.31	.08	-.01	.15	-.01	-.02	-.03	.06	.02	-.02	.00	.00	.06	.08	.08	.08	.06	.02	.82	.86	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90
33 PL84乳蛋白量 ⁷⁾	.29	.30	.30	.31	.08	-.01	.15	-.01	-.02	-.03	.06	.02	-.02	.00	.00	.07	.08	.08	.08	.06	.02	.82	.86	.89	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90	.89	.90

¹⁾無脂固形分量

²⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの在群期間

³⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの生産期間

⁴⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの生産期間の総乳量

⁵⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの生産期間の総乳脂肪量

⁶⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの生産期間の総無脂固形分量

⁷⁾初産分娩後48(84)ヶ月までの生産期間の総乳蛋白量

第5章 生産性に対する近親交配の影響

5-1 緒言

人工授精技術および受精卵移植技術の普及は、優れた個体をより広く利用することを可能とした。これらの技術および後代検定の利用によって、乳用牛の泌乳期当たりの産乳形質における遺伝的能力が飛躍的に向上した。遺伝的に優れた種畜の集中利用は、短期間に産乳能力の遺伝的向上をもたらすことになるが、同時に近親交配（以下、近交と略す）による近交退化現象を誘発する懸念を増加させる(Young, 1984)。近交は、あらゆる集団においてさまざまな程度で存在し、遺伝子のホモ化を促して遺伝的変異、生産能力、繁殖あるいは健康のための抵抗力を減少させる。近交に対する関心は、選抜に伴う平均近交係数の推移、生産量の低下についての調査および近交退化による経済的な損失を避ける最良の方法を模索することである (Villanueva ら, 1994; Nakamura ら, 1997)。Smith ら(1999)は、近交の効果が年齢に伴って累積され、生涯生産に対する効果が泌乳期ごとの生産量に対する効果よりも大きいことを報告した。彼らは、また、近交退化量の推定値が母数モデルとアニマルモデルにおいて異なることを示した。VanRaden ら(1999)は、将来の近交係数を考慮した場合、乳量に関する遺伝的トレンドが6%減少するだろうと予測した。

本章では、乳用牛の生涯生産を表わす形質を定義した上で、1) 乳用牛における近交係数の推移の調査、2) 近交退化を推定するモデルにおいて個体の育種価を考慮する必要性についての検討、3) 近交が各産次の生産性、長命性および生涯生産に及ぼす影響について推定することを目的とした。

5-2 材料および方法

データは、社団法人北海道酪農検定検査協会で1975年から1999年に集積された乳検定記録および2,737,646個体からなる血統記録を用いた。各データセットにおける要因の水準数およびそれらの個体数を表5-1に示した。乳検定記録は、各産次について分娩後305日まで乳量、乳脂量、無脂固形分量(以下、SNF量とする)および乳蛋白量の合計が記録され、搾乳日数が305日に満たない場合、搾乳が行われた時点までの合計である。近交係数は、可能な限り世代をさかのぼって計算し、誕生年に対する推移を調査した。また、近交退化を推定するモデルにおいて、個体の育種価を考慮する必要性を検討するため、選抜によって泌乳レベルが異なるデータである1980年代および1990年代の2つの泌乳記録サブセットを作成した。各サブセットにおける近交退化量を推定するために用いたアニマルモデルを以下に示した。

$$y_{ijkl} = HY_i + S_j + A_k + bF_{ijkl} + u_l + e_{ijkl}$$

ここで、

y_{ijkl} ; 個体 l の観測値,

HY_i ; i 番目の牛群・年次,

S_j ; j 番目の分娩月,

A_k ; k 番目の分娩月齢グループ,

b ; 近交退化を表わす回帰係数,

F_{ijkl} ; i 番目の牛群・年次, j 番目の分娩月, k 番目の分娩月齢における個体 l の近交係数(%),

u_l ; 個体 l の相加的遺伝子効果,

e_{ijkl} ; 残差である。

分娩月齢グループは、23区分とし、それらを表5-2に示した。近交による遺伝分散の偏りは、第3章に示した方法を用いて補正した。また、個体の父牛または母牛が不明の場合、不明の両親の平均育種価を仮定した遺伝グループに割りあて、血縁行列に

含めた(Quaas, 1988). 母数モデルについては, 上記のモデルの右辺から, 個体の相
加的遺伝子効果の項を除外したものをを用いた. モデルにおいて個体の育種価を考慮
する必要性についての検討した後, 初産, 2産および3産における乳量, 乳脂量, SNF
量および乳蛋白量について, 同様に, 上記のモデルを用いて分析した.

長命性および生涯生産量に関する形質は, 第4章と同様に定義し, 長命性につい
て, 在群期間(以下, HL とする)および生産期間(以下, PL とする)を用い, 生涯生産量
について, PL48(84)乳量, PL48(84)乳脂量, PL48(84)SNF 量および PL48(84)乳蛋白
量として表わした.

近交退化量を推定するために用いたモデルは,

$$y_{ij} = HY_i + bF_{ij} + u_j + e_{ij}$$

ここで,

y_{ij} ; 個体 j の観測値,

HY_i ; i 番目の牛群・年次,

b ; 近交退化を表わす回帰係数,

F_{ij} ; i 番目の牛群・年次における個体 j の近交係数(%),

u_j ; 個体 j の相加的遺伝子効果,

e_{ij} ; 残差である.

産次ごとの分析と同様に, 両親の近交係数を考慮して近交による遺伝分散の偏りを補
正した. 遺伝率および分散比は, 産次別の泌乳記録について, 日本国内の泌乳記録
に対して Method R を用いた推定値(Suzuki ら, 2000)を使用し, 長命性および生涯生
産量について, 上記と同様のモデルを用いた REML 法による推定値を使用した. それ
らの遺伝率および分散比を表 5-3 に示した.

表5-1. 各データセットにおける要因の水準数および記録数

	初産	2産	3産	長命性および 生涯生産量	1980年代	1990年代
牛群・年次グループ	136,783 (85,103)	133,127 (89,659)	122,702 (87,619)	98,122 (46,444)	70,320 (-)	53,213 (-)
分娩月	12 (12)	12 (12)	12 (12)	- (-)	12 (-)	12 (-)
分娩月齢グループ	13 (13)	17 (17)	11 (11)	- (-)	10 (-)	13 (-)
記録数	730,497 (517,019)	683,401 (514,399)	547,467 (427,399)	463,931 (250,462)	327,448 (-)	361,634 (-)

(-)内は無脂固形分量および乳蛋白量について示した。

表5-2. 分娩月齢グループ

グループ 分娩月齢

1	20-23
2	24
3	25
4	26
5	27
6	28
7	29
8	30-31
9	32-33
10	34-35
11	36-37
12	38-39
13	40-41
14	42-43
15	44-45
16	46-47
17	48-50
18	51-53
19	54-59
20	60-65
21	66-71
22	72-83
23	84-

表5-3. 分析に用いた遺伝率および分散比¹⁾

形質	初産		2産		3産		48ヶ月		84ヶ月	
	遺伝率	分散比	遺伝率	分散比	遺伝率	分散比	遺伝率	分散比	遺伝率	分散比
HL ²⁾	-	-	-	-	-	-	.11	7.81	.14	6.09
PL ³⁾	-	-	-	-	-	-	.11	8.20	.13	6.70
乳量	.40	1.51	.32	2.14	.31	2.22	.16	5.44	.15	5.47
乳脂量	.37	1.72	.31	2.27	.29	2.47	.16	5.07	.16	5.26
SNF量	.37	2.13	.30	2.50	.28	2.76	.15	5.51	.16	5.39
乳蛋白量	.32	1.73	.29	2.33	.27	2.56	.15	5.67	.15	5.61

¹⁾残差分散 / 遺伝分散 ²⁾在群期間 ³⁾生産期間

5-3 結果および考察

5-3-1 近交係数の推移

全個体に対して近交個体の占める割合の誕生日別の推移を図 5-1 に示した。ここで、近交個体とは、近交係数がゼロでない個体である。近交個体数は、1970 年から 1985 年にかけて急激に増加し、1995 年に誕生した雌個体では、98%が近交個体であった。種雄牛において、近交個体の割合が雌と比較して低く推移したことは、多くの種雄牛が海外から導入された個体であったため、その血縁の判明率が低下したことによると推察された。また、1970 年代において、近交係数をもつ個体数が少ないことも同様に、誕生日の古い個体ほど血縁の判明率が低下したことによると推察される。すべての個体を含めて算出した平均近交係数の推移を図 5-2 に示した。種雄牛の平均近交係数は、後代検定事業の実施により種雄牛頭数が年間 185 頭前後に限定されていることから、頭数の少なさのために変動したが、年代の進行に伴って増加する傾向が認められた。調査の最終年である 1993 年に誕生した種雄牛の平均近交係数は、2.0%であった。雌牛の平均近交係数は、一貫して増加し、特に、1990 年代において急激な増加が認められ、1995 年に誕生した雌個体の平均近交係数は、2.4%に達した。この値は、Miglior ら(1995)によって推定されたカナダのホルスタイン種における 1990 年の推定値に近似し、Short ら(1992a)による米国の同種における 1990 年の推定値(種雄牛について 3.5%、雌牛について 3.2%)より僅かに低い値であった。また、本研究における個体の近交係数の最大値は、38.4%であり、北米において Short ら(1992a)が報告した値と近似した。このように、日本国内において北米と同程度の近交係数が推定されたことは、日本国内で用いられている種雄牛の由来が、主として北米からの導入に依存していることによる現象であると推察された。

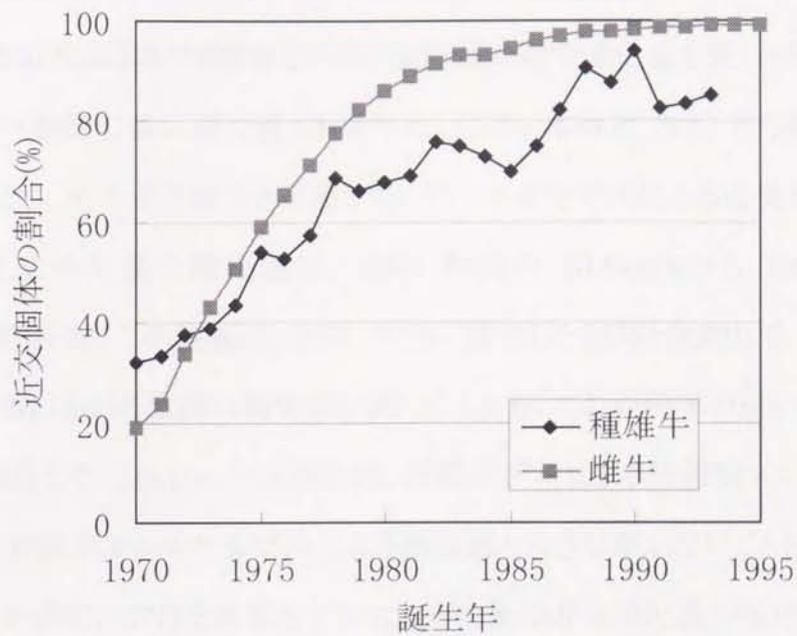


図5-1. 全個体に対して近交係数をもつ個体の占める割合の誕生年別の推移

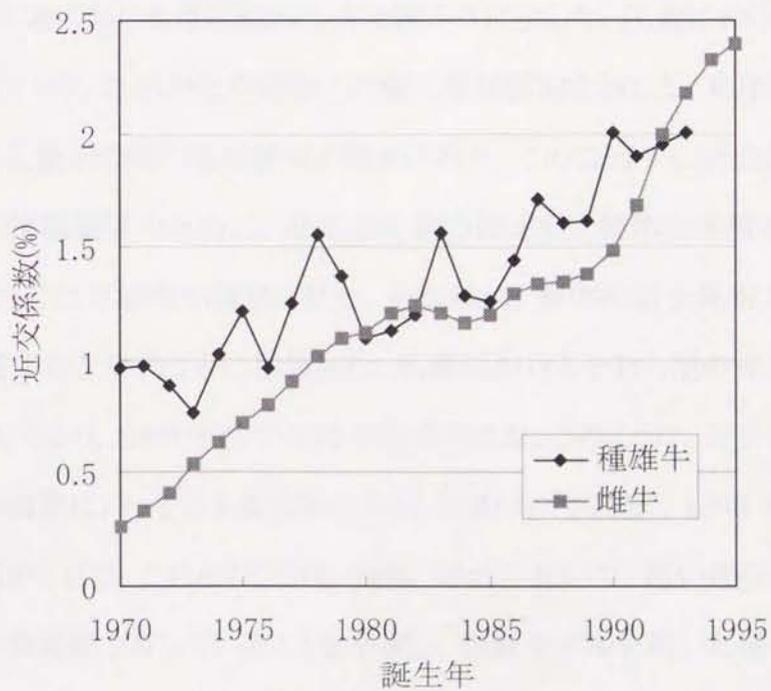


図5-2. 誕生年に対する近交係数の推移

5-3-2 近交退化を推定するモデルにおいて個体の育種価を考慮する必要性

1980年代および1990年代の2つのサブセットから、母数およびアニマルモデルによって推定された近交係数1%増加当たりの初産記録の近交退化量を表5-4に示した。近交退化は、一般的に負の値で現されるため、以下、本研究では、その絶対値が増す場合、増加とし、その逆を減少と記述する。アニマルモデルによる近交1%増加当たりの乳量の近交退化量の推定値は、1980年代の-20.8kg/%から1990年代の-30.5kg/%に増加した。この差異は、1980年代に誕生した個体と比較して、1990年代に誕生した個体における血縁の判明率が高いことから、この判明率の違いに起因したものであると推察した。Migliorら(1995)は、母数モデルによる体細胞スコアに関する近交退化の推定値がアニマルモデルによる推定値と大きな差がないことを報告した。しかしながら、本研究における母数モデルによる乳量の近交退化量の推定値は、先述したように、1990年代の血縁の判明率が1980年代よりも高いにもかかわらず、1980年代の-32.5kg/%から1990年代の-15.4kg/%に減少した。乳脂量についても同様の傾向が認められた。これらのことから、近交と個体の育種価との関連について検討する必要がある。そこで、乳量における遺伝的トレンドを図5-3に示した。乳量における遺伝的トレンドは、図5-2に示した平均近交係数と同様に増加傾向を示した。乳脂量における遺伝的トレンドも乳量と同様に増加傾向が認められた。このことから、近交係数と推定育種価間の正の相関関係のために、近交退化量の推定値と個体の育種価の推定値との間に交絡が生じた可能性が推察された。それ故に、個体の近交係数および推定育種価間の相関係数を年代ごとに推定した。乳量におけるそれら間の相関係数は、1980年代で0.06であり、1990年代で0.20が推定された。このように、近交係数と推定育種価間の相関係数は、いずれも正であったが、1980年代に低く、1990年代に比較的高い相関が認められた。これらのことは、1990年代において、高い近交係数をもつ個体が若干高い育種価を有していたことを示唆し、母数モデルを用いた場合、近交退化量が個体の育種価によって相殺され、実際よりも低い近交退化量が推定されうるこ

とが推察された。遺伝的トレンドの上昇と近交係数の増加が同時に起こり、それらの中に相関が生じた場合、母数モデルでは、遺伝的トレンドの影響を完全に分離することができないため、近交退化の効果を正確に推定するためには、個体の効果を考慮することが望ましいと判断した。

表5-4. 母数およびアニマルモデルによって推定された近交係数
1% 増加あたりの初産記録の近交退化量

データセット	近交退化量推定値(kg/%)	
	母数モデル	アニマルモデル
1980年代		
乳量	-32.5	-20.8
乳脂量	-1.20	-0.78
1990年代		
乳量	-15.4	-30.5
乳脂量	-1.12	-1.15

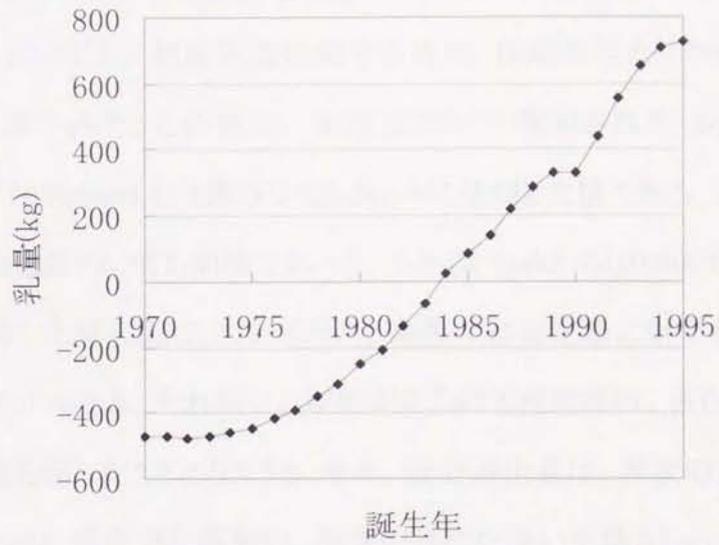


図5-3. 乳量における遺伝的トレンド

5-3-3 近交が各産次の生産性, 長命性および生涯生産量に及ぼす影響

初産, 2産, 3産, 初産分娩後48ヶ月あるいは84ヶ月までの長命性および生涯生産における近交退化量に対する近交退化量をアニマルモデルによって推定し, その推定値を表5-5に示した. 初産乳量に対する近交1%増加当たりの近交退化量は, $-26.9\text{kg}/\%$ が推定された. この値は, 北米において推定されたSmithら(1998)の $-26.7\text{kg}/\%$ およびWiggansら(1995)の $-29.6\text{kg}/\%$ に近似した値である. このことは, 乳脂量および乳蛋白量についても同様であった. しかし, Smithら(1998)の推定値は, 初産記録を成牛換算した値を基にしているため, 実際の初産記録に対するよりも過大に推定したことが明らかである. それ故に, 本研究における推定値は, 彼らの推定値より大きい近交退化量を示したことになる. また, 近交退化量は, 産次の進行に伴って増加した. このことより, 近交退化現象は, 産次の進行に伴い累積される可能性がある.

HL84およびPL84に対する近交退化量は, -10.3 および -8.5 日/ $\%$ であった. この値は, HL48およびPL48に対する近交退化量の2倍に相当し, Smithら(1998)らによるPLの -6.0 日と比較してより大きい推定値であった. さらに, 彼らは, 生涯生産量に対する近交の影響が, 産次にわたって累積され, 生涯乳量の近交退化量が $-177.2\text{kg}/\%$ と推定されたことを報告した. 本研究におけるPL84乳量の近交退化量の推定値($-308.3\text{kg}/\%$)は, 彼らの推定値と比較した場合, より大きな値であった. 初産における乳量の近交退化量 $26.9\text{kg}/\%$ は, 平均的な乳量の観測値である $5,973\text{kg}$ の 0.45% に相当する. いっぽう, PL84乳量の近交退化量 $308.3\text{kg}/\%$ は, 平均観測値である $28,618\text{kg}$ の 1.08% に相当することとなった. 他の形質についても同様の結果を示したことから, 近交退化は, 雌牛の加齢に伴って累積されると推定され, 生涯生産に対してより大きな影響を及ぼすことを明示しているものであろう. すなわち, PL84におけるその効果は, 初産における生産量のおよそ2倍以上に相当した. 一般に, 半きょうだい交配が行われた場合, 12.5% の近交を生じる. このような交配によって生産された雌牛は, 人工授精が普及して以来, 偶発的に生じる機会が多く, ホルスタイン集団に数多く存在してい

ると推察される。この 12.5%の近交係数をもつ個体の場合、PL84 乳量の近交退化量は、3,854kg であり、初産の平均乳量の 65%に相当することとなりうる。このように高い近交係数をもつ個体を保有することは、酪農経営を行う上で大きな損失をもたらすであろう。

表5-5. 各産次、初産分娩後48ヶ月あるいは84ヶ月までの長命性
および生涯生産に対する近交退化量の推定値

形質	初産	2産	3産	48ヶ月	84ヶ月
HL ¹ (日/%)	-	-	-	-4.4	-10.3
PL ² (日/%)	-	-	-	-4.2	-8.5
乳量(kg/%)	-26.9	-34.2	-36.6	-171.7	-308.3
乳脂量(kg/%)	-0.99	-1.29	-1.38	-6.5	-11.8
SNF量(kg/%)	-2.48	-3.07	-3.39	-15.2	-26.4
乳蛋白量(kg/%)	-0.86	-1.11	-1.20	-5.5	-9.5

¹)在群期間 ²)生産期間

5-4 要約

本章では、乳用牛の生涯生産を表わす形質を定義した上で、1) ホルスタイン集団における近交係数の推移の調査、2) 近交退化を推定するモデルに個体の育種価を考慮する必要性の検討、3) 近親交配が各産次の生産性、長命性および生涯生産に及ぼす影響について検討した。データは、社団法人北海道酪農検定検査協会で1975年から1999年に集積された乳検定記録および2,737,646個体からなる血統記録を用いた。近親交配は、可能な限り世代を溯って計算した。生産性に対する近親交配の影響は、血縁行列において両親の近交係数を考慮し、さらに、個体の近交係数を回帰としてモデルに含めることにより推定した。近交係数をもつ個体は、1970年から1985年にかけて急激に増加し、1995年に誕生した雌個体における近交個体の割合は、全体の98%であった。平均近交係数も同様に増加し、1995年に誕生した雌個体における近交係数は、2.4%に達した。近交退化を推定する場合、遺伝的トレンドの上昇と近交係数の増加が同時に起こり、それらの間に相関が生じた状態での母数モデルでは、遺伝的トレンドの影響を完全に分離することが出来ないことが判明した。それ故に、近交退化現象を正確に推定するためには、個体の効果を考慮することが望ましいであろう。近交退化は、産次の進行に伴い累積されるため、生涯生産により大きな影響をもたらすことが推察された。すなわち、初産分娩後84ヶ月の期間におけるその効果は、初産乳量に対するそれのおよそ2倍以上に相当した。