

検定日記録に変量回帰モデルを利用した  
乳用牛の乳生産量に対する  
遺伝評価法に関する研究

2008

岩手大学大学院  
連合農学研究科  
生物生産科学専攻  
(帯広畜産大学)

増田 豊

# 目次

第 1 章	緒論	1
1.1	産乳量の遺伝評価における検定日記録の活用	1
1.2	遺伝評価における変量回帰モデルの応用	2
1.3	成熟性に対する遺伝評価法	2
1.4	わが国の乳牛集団に対する乳生産形質の遺伝評価法	3
1.5	本研究の目的	4
第 2 章	検定日モデルによる遺伝評価法	5
2.1	発展と実用化の歴史的概説	5
2.1.1	乳期モデルにおける検定日記録の利用	5
2.1.2	本格的な検定日モデルの提案	5
2.1.3	変量回帰分析を応用した検定日モデル	6
2.1.4	検定日モデルの利点と欠点	7
2.2	検定日モデルの理論的基礎	7
2.2.1	基本的な構成	7
2.2.2	共分散構造	8
2.2.3	遺伝評価値の計算	9
2.2.4	遺伝的パラメータの推定	10
2.2.5	変量回帰検定日モデルに付随する問題	11
2.3	成熟度を考慮する検定日モデル	13
2.3.1	複数乳期の変量回帰検定日モデル	13
2.3.2	産次と分娩後日数に基づく 2 次元モデル	14
2.3.3	月齢に基づく成熟モデル	16
第 3 章	検定日乳量に影響を及ぼす諸要因の検討	18
3.1	緒言	18
3.2	材料および方法	19
3.2.1	データ	19
3.2.2	環境要因の検討	20

3.2.3	遺伝的パラメータの推定 . . . . .	21
3.2.4	泌乳曲線の適用 . . . . .	22
3.3	結果 . . . . .	23
3.3.1	環境要因の検討 . . . . .	23
3.3.2	遺伝的パラメータの推定 . . . . .	25
3.3.3	泌乳曲線の適用 . . . . .	28
3.4	考察 . . . . .	28
<b>第 4 章</b>	<b>変量回帰検定日モデルによる泌乳量に対する遺伝的パラメータの推定</b>	<b>32</b>
4.1	緒言 . . . . .	32
4.2	材料および方法 . . . . .	33
4.2.1	データ . . . . .	33
4.2.2	モデル . . . . .	33
4.2.3	分散成分の推定 . . . . .	35
4.3	結果 . . . . .	35
4.4	考察 . . . . .	40
<b>第 5 章</b>	<b>検定日記録を利用した成熟モデルによる遺伝的パラメータの推定</b>	<b>43</b>
5.1	緒言 . . . . .	43
5.2	材料および方法 . . . . .	44
5.2.1	データ . . . . .	44
5.2.2	モデル . . . . .	45
5.2.3	特定の検定時月齢における遺伝率 . . . . .	46
5.2.4	分散成分の推定 . . . . .	47
5.3	結果および考察 . . . . .	47
5.3.1	各検定時月齢における遺伝的パラメータの推定値 . . . . .	47
5.3.2	遺伝相関の推定値 . . . . .	52
5.3.3	固有値による解釈 . . . . .	52
<b>第 6 章</b>	<b>成熟度の指標</b>	<b>55</b>
6.1	緒言 . . . . .	55
6.2	材料および方法 . . . . .	55
6.2.1	生産量に対する指標 . . . . .	55
6.2.2	成熟度に対する指標 . . . . .	56
6.2.3	遺伝的パラメータ . . . . .	57
6.2.4	泌乳期内の恒久的環境共分散 . . . . .	57
6.2.5	遺伝率と遺伝相関 . . . . .	58
6.3	結果および考察 . . . . .	58

6.3.1	遺伝率	58
6.3.2	遺伝相関	59
<b>第7章</b>	<b>遺伝的泌乳成熟曲線の予測</b>	<b>62</b>
7.1	緒言	62
7.2	材料および方法	63
7.2.1	データ	63
7.2.2	モデル	63
7.2.3	計算技法	64
7.2.4	遺伝評価値の計算	65
7.3	結果および考察	65
7.3.1	成熟曲線の实例	65
7.3.2	遺伝評価値間の相関	66
7.3.3	成熟曲線の遺伝的趨勢	67
<b>第8章</b>	<b>成熟度と在群期間の遺伝的関連</b>	<b>73</b>
8.1	緒言	73
8.2	材料および方法	74
8.2.1	データ	74
8.2.2	モデル	74
8.2.3	成熟度との相関	74
8.3	結果および考察	75
	<b>要約</b>	<b>78</b>
	<b>謝辞</b>	<b>81</b>
	<b>参考文献</b>	<b>82</b>

# 第1章

## 緒論

### 1.1 産乳量の遺伝評価における検定日記録の活用

乳用雌牛の産乳能力は、伝統的に分娩後 305 日間の合計乳量（以下、305 日乳量と略す）として表現されてきた。305 日乳量は、American Dairy Science Association が 1935 年に推奨した指標であり (Norman ら 1985)、それ以降、世界各国で共通に使用されている。ところが、実際に雌牛の泌乳量を毎日測定することは、現実的ではない。現行の牛群検定制度において、通常、各個体の日乳量は月に 1 度の頻度で測定されている。結果として、305 日乳量は、10 個程度の検定日記録から推定されることとなる。

推定 305 日乳量は、産乳形質の遺伝評価に長らく用いられており、乳期モデルと呼ばれている。この遺伝評価モデルには、明らかな問題点が存在する。主な短所として、1) 遺伝評価モデルにおいて、検定日固有の環境効果を考慮できないこと、2) 305 日乳量の推定精度が、あらゆる検定方式および搾乳回数に対して良好であるとは限らないこと、3) 乳期中の個体について、利用可能な検定日記録から 305 日生産量への拡張が必要であることが指摘されていた (Jamrozik と Scafeffer 1997, Swalve 2000)。これらは、いずれも遺伝評価値に偏りを生じる原因である。

検定日モデルは、305 日乳量の代わりに検定日記録を直接使用する遺伝評価法であり、前述の問題を回避することが可能である。この遺伝評価モデルの性質や方法論に関して、Swalve (2000) および Jensen (2001) の総説が詳しい。検定日モデルは、各個体に固有の泌乳曲線を説明することができるため、泌乳持続性など、泌乳パターンに関する育種価が容易に得られる (Jamrozik ら 1998, 増田 2005)。泌乳パターンに関して、繁殖性ならびに疾病との間に遺伝的関連が存在するとの報告 (Muir ら 2004, Harder ら 2006) もあり、有用な付加情報として注目されている。検定日モデルは、乳期モデルと比較して扱うべき記録数が十倍以上になるため、計算コストの増加が実用化の足かせになると懸念されていた。現在では、計算機の能力が劇的に向上したことにより、この懸念は解消されつつある。事実、2007 年時点において、すでに 10 か国以上が国内遺伝評価に検定日モデルを採用している (International Bull Evaluation Service 2007)。それらの全てが、後述する変

量回帰検定日モデルである。乳期モデルを採用している国においても多数の研究報告があり、今後、変量回帰検定日モデルへの移行が急速に進行することは確実である。

## 1.2 遺伝評価における変量回帰モデルの応用

変量回帰モデルは、経時測定データについて、変量効果を時間に対する回帰として数学モデルに含めた分析法であり、Henderson (1982) および Laird と Ware (1982) によって提案された。家畜育種の文脈においては、泌乳量や成長形質などに応用され、相加的遺伝効果に対する変量回帰を含むモデルが一般的である。Schaeffer (2004) は、家畜育種における変量回帰モデルの応用に関して、さまざまな実例を総説している。

Schaeffer と Dekkers (1994) は、検定日モデルに変量回帰を含めることを提案した。変量回帰検定日モデルは、平均泌乳曲線および各個体に固有の泌乳曲線の両方を含む。これらの泌乳曲線は、しばしばサブモデルと呼ばれる。最適なサブモデルを決定するために、多くの研究が行われてきた。初期の研究の多くは、サブモデルとして泌乳曲線関数を採用していたが、現在では、直交多項式を用いることが多い (Schaeffer 2004)。最適なサブモデルは、国または研究単位によって異なっており、その検討は現在も継続している。

変量回帰検定日モデルにおいて、各個体の遺伝評価値は、分娩後日数に対する回帰係数として計算される。すなわち、分娩後の特定の時点における育種価を求めることが可能である。これにより、各日数における育種価を単に加減算することにより、乳期生産量および泌乳持続性の遺伝評価値を算出できる。各分散成分は分娩後日数に対する関数として計算されるため、乳期生産量および泌乳持続性に対しても、遺伝率の推定が可能である。

## 1.3 成熟性に対する遺伝評価法

乳用牛の305日乳量は、70から80か月齢付近まで加齢に伴って増加し、それ以降は減少に転じることが知られている (Lush と Shrode 1950)。泌乳量に対する平均的な成熟曲線は、月齢補正係数を作成する過程において明らかとなっている (Miller と Henderson 1968, 鈴木ら 1983, 萩谷ら 1999)。しかし、産乳能力に関する遺伝的改良の見地からは、以下の2つの理由により、むしろ各個体の遺伝的成熟曲線に興味がある。

第1に、もし産次の進行につれて育種価が大きく変化するならば、遺伝評価値が不安定になる可能性が生じることである。これは、特に反復乳期モデル下における懸念である。最近では Norman ら (2005) が、米国のホルスタイン集団において、成熟性を考慮するモデルは遺伝評価の正確度を向上させると報告した。彼らは、各産次を異なる形質と見なした多形質分析からの遺伝評価値を使用した。第2に、成熟性が生涯生産能力あるいは長命性に関連していると期待できるからである。長命性は、産乳能力および体型形質が遺伝的に寄与する総合形質であり、在群期間あるいは生産期間などとして観察される。Neuenschwander ら (2005) は、スイスのホルスタイン牛に対して、成熟度と生産期間と

の遺伝的関連を調査した。大橋（2007）は、わが国の乳牛集団に対して、成熟度と在群期間の遺伝的関連性について検討した。

これらの報告は、いずれも305日乳量に基づく分析の結果である。305日乳量には、前述の問題が存在するため、検定日記録を利用することが理想である。しかしながら、検定日記録を用いて成熟度の遺伝的能力を推定する試みは、ほとんど行われていない。問題点は、ある時点において測定された検定日記録が、泌乳期内の分娩後日数および検定時月齢の、両方の時間の影響を受けることである。分娩後日数効果は泌乳曲線として、月齢効果は成熟曲線としてモデル化することが可能である。これは変量回帰検定日モデルの簡潔な拡張として実現可能であり、有望な分析方法になると期待される。

## 1.4 わが国の乳牛集団に対する乳生産形質の遺伝評価法

わが国では、乳用牛の産乳形質について、1992年に反復記録アニマルモデルBLUP法を採用した（農林水産省家畜改良センター1993）。それ以来、この乳期モデルにはいくつかの改善が加えられたものの、大幅な修正なしに現在でも利用されている。ジャージー種の泌乳諸形質ならびにホルスタイン種の体細胞スコアに関してのみ、母数回帰のみを含む検定日モデルを採用している。わが国の乳用牛評価の変遷と評価モデルは、独立行政法人家畜改良センターの乳用牛評価報告（2006）に詳しい。

ホルスタイン種の泌乳形質に対する検定日モデルの研究は、2002年以降に文献に登場する（山口2002, Pereira 2002, 藤井2004, 増田2005, 富樫ら2005, FujiiとSuzuki 2006）。これらの研究は、いずれも検定日モデルを用いて遺伝的パラメータを推定している。一部の研究は、変量回帰に当てはめる共変量の検討を行っているが、母数効果も含めたモデル全体の比較・検討を行った研究はない。De Rootsら（2004）ならびにStrabelら（2005）が示したように、当てはめる数学モデルが適切でない場合、変量回帰検定日モデルから得られた遺伝的パラメータの推定値に偏りが生じる。合理的な検定日モデルを導くには、検定日乳量そのものに寄与する要因について、詳細に検討する必要がある。

さらに、わが国の採用する反復記録モデルは、産次間の遺伝相関を1と仮定しているため、泌乳の成熟性を考慮することはできない。検定日モデルを利用する諸外国は、ほぼ例外なく、移行と同時に複数産次モデルを採用している（International Bull Evaluation Service 2007）。わが国の乳牛集団に関する泌乳成熟性に対する研究は少なく、遺伝的パラメータが未知であるばかりか、最適な数学モデルも提案されておらず、体型形質や長命性形質等の遺伝的関連性も不明なままである。

わが国は2003年にインターブルへ参加するに至り、各国の種雄牛を同一の基準で比較できるようになった。一方で、わが国は独自の後代検定システムを構築しているため、国内で選抜された種雄牛は、わが国の飼養環境においてよく能力を発揮することが期待される。国際競争にさらされる状況下において、生産者にとって国内種雄牛が第一の候補たりえるには、遺伝評価値の信頼度を高めるばかりでなく、従来では知り得なかった情報を付

加することである。そのためには、変量回帰検定日モデルに基づく遺伝能力評価法の実用化が急務である。

## 1.5 本研究の目的

本研究の目的は、乳用牛の乳生産形質に対して検定日記録と変量回帰モデルを利用し、わが国の乳牛集団に最適な遺伝評価モデルを構築することである。まず最初に、泌乳期内の乳量の推移を説明する変量回帰検定日モデルを構築する。続いて、そのモデルに、月齢に伴う乳量の増加を表す成熟曲線を加え、成熟度の遺伝評価が可能なモデルについて検討する。本研究では、乳生産形質として一貫して乳量のみを分析の対象とする。

本研究の構成は以下の通りである：第2章において、検定日モデルに関する総説を述べた後、新たに成熟度を説明するモデルを提案した。続く第3章において、検定日乳量に影響を及ぼす諸要因を明らかにした。この分析で得られた知見は、検定日記録に基づく分析を遂行する上で基礎的な情報となる。第4章では、2種の変量回帰検定日モデルを用いて遺伝的パラメータの推定を行い、最適なモデルを提案した。第5章では、前出の検定日モデルを拡張し、成熟度に関する遺伝的パラメータを推定した。この章において、恒久的環境効果に対する過程が異なる3種のモデルを提案し、最適なモデルを決定した。第6章では、生産量および成熟度の指標を提案し、それら間の遺伝的パラメータを計算した。第7章において、アニマルモデルBLUP法により実際に遺伝的成熟曲線を推定し、成熟度の遺伝的趨勢を調査した。第8章では、在群期間と成熟度の遺伝的関連について調査した。



## 第 2 章

# 検定日モデルによる遺伝評価法

本章では、最初に、検定日モデルに関する発展と実用化の歴史について述べ、続いて、その理論的基礎と諸問題を概説する。最後に、検定日モデルを拡張し、加齢に伴う泌乳の成熟度に対する遺伝評価を可能とするモデル（以下、成熟モデルと略す）を提案する。

### 2.1 発展と実用化の歴史的概説

#### 2.1.1 乳期モデルにおける検定日記録の利用

乳用牛の泌乳能力は、伝統的に分娩後 305 日間の合計乳量として表され、検定日記録は 305 日乳量を推定するために利用されていた (Sargent ら 1968)。305 日乳量に基づく遺伝能力評価法は、乳期モデルとして知られている。検定日記録に関する分析の主目的は、月齢および分娩季節等に関する補正係数を構成することにあつた (Searle 1961, Van Vleck と Henderson 1961, Auran 1973, Danell 1982, Wilmink 1987)。この補正係数は、より正確な 305 日乳量を推定することを目的としていた。

Swalve (2000) によると、オーストラリアでは 1984 年に、検定日記録に対する補正を実施した後に 305 日乳量を推定し、乳期モデルによる遺伝評価を行う方式が採用されたという。その著者は、これを *two-step test day model* と称し、検定日モデルとしての最初の実装例として参照した。このモデルは、その後、ニュージーランドとアメリカ合衆国北東部において採用された。

#### 2.1.2 本格的な検定日モデルの提案

Ptak と Schaeffer (1993) は、泌乳期内の検定日乳量を反復記録とみなし、平均泌乳曲線を母数回帰として含むアニマルモデルを提案した。彼らが提案した手法は、未補正の検定日記録を直接用いるものであり、後に母数回帰検定日モデルと名付けられた (Swalve 2000)。その著者らは、検定日モデルが乳期モデルに対して優れていることを強調し、より正確な遺伝評価が可能であることを示唆した。母数回帰検定日モデルは、1996 年にカ

表 2-1. Interbull 加盟国における変量回帰検定日モデルの採用状況

国 (地域)	形質・産次	変量効果 <sup>1</sup>			
		HTD	HY	AG	PE
Belgium (Walloon)	3 形質 × 3 産 (多産次)	—	3	3	3
Canada	4 形質 × 3 産 (多産次)	—	—	4	4
Czech	1 形質 × 3 産 (多産次)	—	—	N/A	N/A
D-F-S <sup>a</sup>	3 形質 × 3 産 (多産次)	1	—	N/A	N/A
G-A-L <sup>b</sup>	1 形質 × 3 産 (多産次)	—	—	3	3
Israel	1 形質 × 5 産 (反復)	—	—	N/A	N/A
Italy	4 形質 × 3 産 (多産次)	—	—	4	4
N-B-L <sup>c</sup>	1 形質 × 3 産 (多産次)	—	5	5	5
New Zealand	3 形質 × 4 産 (多産次)	—	—	3	3
Poland	1 形質 × 3 産 (多産次)	—	—	3	3
United Kingdom	1 形質 × 3 産 (多産次)	2	—	3	3

N/A: 詳細が不明

<sup>1</sup> 各効果 (HTD: 牛群・検定日, HY: 牛群・分娩年, AG: 相加的遺伝効果, PE: 恒久的環境効果) に対し, 産次ごとに当てはめるパラメータ数

<sup>a</sup> Denmark, Finland および Sweden

<sup>b</sup> Germany, Austria および Luxemburg

<sup>c</sup> Netherlands, Belgium (Flemish) および Luxemburg

ナダとドイツにおいて, 体細胞数スコアの遺伝評価に採用された (Swalve 1998)。わが国における体細胞数スコアの遺伝評価も, このモデルに基づいて実施されている (家畜改良センター 2006)。

### 2.1.3 変量回帰分析を応用した検定日モデル

Schaeffer と Dekkers (1994) は, 育種価を変量回帰 (Henderson 1982, Laird と Ware 1982) として含む検定日モデルを提案した。Jamrozik と Schaeffer (1997) は最初に変量回帰検定日モデルを応用し, カナダにおけるホルスタイン初産牛の泌乳量に対して遺伝的パラメータの推定を行った。その後, カナダは 1999 年に泌乳形質の国内遺伝評価法として, 世界で初めて変量回帰検定日モデルを採用した (Schaeffer ら 2000)。

表 2-1 は, 主な Interbull 加盟国および地域における変量回帰検定日モデルの採用状況をまとめたものである (International Bull Evaluation Service 2007)。フランス (Druet ら 2003) およびアメリカ合衆国 (鶴田彰吾 2007, University of Georgia, 私信) も, 将来的に変量回帰モデルを採用することを決定している。このモデルは, 現時点において最も正確度の高い遺伝評価法であることから, 世界的に採用が進むことは確実である。

## 2.1.4 検定日モデルの利点と欠点

検定日モデルの利点と欠点は、乳期モデルとの比較において数多く指摘されている (Jamrozik と Schaeffer 1997, Misztal ら 2000, Pool と Meuwissen 2000, Swalve 2000, Jensen 2001)。主な利点は、1) 数学モデルにおいて検定日の効果を考慮できること、2) 検定間隔および検定回数の異なる雌牛を同時に分析できること、3) 各個体に対する泌乳曲線の差異を説明できることである。最初の項目は、環境要因に対する補正がより正確になることを意味し、予測育種価の正確度の向上に寄与する。また、上記の1と2は、多様な検定様式 (AMPM 検定、1 または 2 か月おきの検定、自動搾乳システムによる検定等) からの記録を直ちに利用できる可能性を示唆する。さらに、泌乳途中までしか記録をもたない雌牛に関して、305 日乳量への“拡張”をせずとも、その記録を直接的に遺伝評価に利用できることを意味する。最後の点について、育種価を泌乳曲線として考慮することから、泌乳持続性などの泌乳パターンに対する遺伝評価値を得ることができる。

一方で、欠点として、1) 記録数が 10 倍以上に増加すること、2) より複雑な数学モデルを当てはめなければならないことが挙げられる。これらは、データ管理の手間が増加し、さらに、遺伝的パラメータの推定ならびに遺伝評価値の算出に時間がかかることを意味する。しかし、いずれの問題も、計算機の性能向上によって克服可能である。Pereira (2002) が予想したように、計算機の能力は年を追うごとに改善しており、複雑なモデルを扱うに足りるようになってきている。ある種の検定日モデルは、すでに複数の国において公式の遺伝評価法として採用されており、上記の欠点はもはや克服されたといえる。

## 2.2 検定日モデルの理論的基礎

本節では、特に断らない限り、乳用牛の特定の産次における検定日乳量のみを考慮する。

### 2.2.1 基本的な構成

乳用雌牛の泌乳量は、1 か月に 1 度の検定日において測定される。健康な雌牛は、分娩後 300 日以上にわたって泌乳を継続するため、各個体あたり 1 泌乳期につき 10 個以上の検定日記録を有することとなる。検定日記録は、分娩後日数に沿って採取される経時的測定データであるため、その分析の際には、時間の効果を考慮しなければならない。

検定日乳量を従属変数とする線形混合モデルは、一般に以下のように表記できる。

$$y_{ijkl} = F_i + f_j(x) + a_k(x) + p_k(x) + e_{ijkl} \quad (2.1)$$

ここで  $y_{ijkl}$  は検定日乳量、 $F_i$  は時間と独立な母数効果、 $f_j(x)$  は分娩後日数  $x$  に対する線形回帰であり、環境グループ  $j$  に共通な母数効果、 $a_k(x)$  および  $p_k(x)$  は、それぞれ個体  $k$  に関する相加的遺伝効果および恒久的環境効果の線形回帰 (変量効果)、 $e_{ijkl}$  は残差であ

る。これは基本的なモデルであり、追加の変量効果を含めてもよい。

検定日モデルの主な特長は、検定日固有の環境効果を説明することができるため、より正確な遺伝評価が可能になる点にある (Ptak と Schaeffer 1993)。数多くの先行研究において、牛群 × 検定日の効果は、時間に独立なクラス変数として数学モデルに含められている (Swalve 2000, Jensen 2001)。

$f_j(x)$  は、時間に伴う泌乳量の平均的推移 (すなわち平均泌乳曲線) を意味する。換言すると、この効果は、平均泌乳曲線の形状が特定の環境グループ (たとえば分娩時の季節、月齢、牛群) によって異なるという事実を説明するものである。実際には、平均曲線には複数の環境要因が寄与するため、これらを適切に考慮するモデルを当てはめる必要がある。Ptak と Schaeffer (1993) および Jamrozik と Schaeffer (1997) は、環境グループとして、各母数効果の相互作用クラスを使用した。このモデルは、平均曲線をよく説明するが、パラメータ過剰になりやすい。もし各環境効果間に有意な相互作用がないと仮定すると、平均曲線は、単に  $n$  個の環境グループによる泌乳曲線に分割できる。すなわち、

$$f_j(x) = f_1(x) + \dots + f_n(x) \quad (2.2)$$

である。このモデルは、Druet ら (2003) および増田 (2005) によって使用された。

変量効果に対して切片 (定数項) のみを考慮するとき、その効果は時間に依らず一定の寄与をもたらすこととなる。これは古典的な反復記録モデルであり、母数回帰検定日モデルとして参照されることもある (Swalve 2000, 山口 2002)。変量効果を分娩後日数に対する回帰として含むモデルは、変量回帰検定日モデルとして知られている。変量回帰分析は、泌乳量以外の量的形質に対しても応用されている。この分析法の家畜育種分野における応用について、Schaeffer (2004) の総説が詳しい。

## 2.2.2 共分散構造

乳量は典型的な生物学的観測値であり、多変量正規分布に従うと仮定できる。モデル (2.1) に対して、その期待値および分散は以下のように表記できる。

$$E(y_{ijkl}) = F_i + f_j(x) \quad (2.3)$$

$$\begin{aligned} \text{var}(y_{ijkl}) &= \text{var}[a_k(x)] + \text{var}[p_k(x)] + \text{var}[e_{ijkl}] \\ &= \mathcal{G}(x_1, x_2) + \mathcal{P}(x_1, x_2) + \mathcal{E}(x_1, x_2) \end{aligned} \quad (2.4)$$

ここで  $\mathcal{G}$ 、 $\mathcal{P}$  および  $\mathcal{E}$  は、それぞれ相加的遺伝効果、恒久的環境効果および残差に関する共分散関数 (Kirkpatrick と Heckman 1989, Kirkpatrick ら 1990) である。共分散関数は、2つの時点  $x_1$  および  $x_2$  に関する共分散成分を、 $x_1 = x_2$  においては単に分散を返す時間依存型の関数である。

残差共分散関数は、しばしば以下のように仮定される。

$$\mathcal{E}(x_1, x_2) = 0 \quad \forall x_1 \neq x_2 \quad (2.5)$$

また、変量回帰検定モデルにおいて、時間区分ごとに異なる残差共分散関数を仮定することが多い。たとえば、Jamrozik と Schaeffer (1997) は分散成分の推定において、分娩後 305 日までを任意個のステージに分割し、残差分散が各ステージ内において一定であり、ステージ間の共分散はゼロであると仮定した。この仮定は、それ以降の多くの研究において用いられている。

分散成分に関する仮定は、行列表記を用いるとより簡潔に表現できる。個体  $k$  の相加的遺伝効果に対する  $p$  個の回帰係数を含むベクトルを  $\mathbf{a}_k$  とし、対応する共変量を含む行列を  $\Phi$  とすると、 $a_k(x) = \Phi \mathbf{a}_k$  であり、その共分散は、

$$\text{var}(\Phi \mathbf{a}_k) = \Phi \mathbf{G}_0 \Phi' \quad (2.6)$$

である。ここで  $\mathbf{G}_0$  は変量回帰係数に対する共分散行列であり、 $p \times p$  の対称行列である。明らかに、 $\mathbf{G}_0$  は共分散関数の係数を含む行列である (Meyer と Hill 1997)。恒久的環境効果に対する共分散関数も、同様の形式となる。

## 2.2.3 遺伝評価値の計算

線形混合モデル (2.1) は、行列を用いて以下のように表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{W}\mathbf{p} + \mathbf{e} \quad (2.7)$$

ここで  $\mathbf{y}$  は検定日乳量のベクトル、 $\mathbf{b}$  は母数効果のベクトル、 $\mathbf{u}$  および  $\mathbf{p}$  はそれぞれ相加的遺伝効果および恒久的環境効果に対する変量回帰係数のベクトル、 $\mathbf{e}$  は残差のベクトル、 $\mathbf{X}$ 、 $\mathbf{Z}$ 、 $\mathbf{W}$  は各効果と観測値を関連づける計画行列である。 $\mathbf{y}$  は多変量正規分布をなすと仮定する。期待値と共分散構造は、以下のように仮定する。

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\mathbf{b} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{および} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = E \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{Z}\mathbf{G} & \mathbf{W}\mathbf{P} & \mathbf{R} \\ \mathbf{G}\mathbf{Z}' & \mathbf{G} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{P}\mathbf{W}' & \mathbf{0} & \mathbf{P} & \mathbf{0} \\ \mathbf{R} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix} \quad (2.8)$$

ただし  $\mathbf{V} = \mathbf{Z}\mathbf{G}\mathbf{Z}' + \mathbf{W}\mathbf{P}\mathbf{W}' + \mathbf{R}$ 、 $\mathbf{G} = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A}$ 、 $\mathbf{P} = \mathbf{P}_0 \otimes \mathbf{I}$  である。ここで  $\mathbf{G}_0$  および  $\mathbf{P}_0$  はそれぞれ相加的遺伝効果および恒久的環境効果の変量回帰係数に対する共分散行列、 $\mathbf{A}$  は分子血縁係数行列、 $\otimes$  は Kronecker 積 (Searle 1982) の演算子である。残差共分散に関して、しばしば  $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2$  と仮定される。これは、泌乳ステージ  $s$  に対して残差分散が異なることを表す。

線形混合モデルに個体の相加的遺伝効果を含む数学モデルは、家畜育種の文脈において、アニマルモデルとして参照される。このモデルにおいて、各個体の相加的遺伝効果は、最良線形不偏予測値 (BLUP) として予測される。分散成分が既知であるとき、母数効果に対する最良線形不偏推定量 (BLUE) ならびに変量効果に対する BLUP は、以下の

混合モデル方程式の解として与えられる (Henderson 1984)。

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}_0^{-1} \otimes \mathbf{A}^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} + \mathbf{P}_0^{-1} \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{u}} \\ \hat{\mathbf{p}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix} \quad (2.9)$$

この方程式において、 $\mathbf{A}^{-1}$  は個体番号のリストから容易に構築できる (Henderson 1976, Quaas 1976)。

各個体の育種価は、回帰係数として予測される。個体  $k$  に対する相加的遺伝回帰係数の BLUP 解を含むベクトルを  $\hat{\mathbf{a}}_k$ 、各分娩後日数に対応する共変量を含む行列を  $\Phi$  とすると、各時点における予測育種価を含むベクトル  $\tilde{\mathbf{a}}_k$  は以下の式から得られる。

$$\tilde{\mathbf{a}}_k = \Phi \hat{\mathbf{a}}_k$$

各時点の予測育種価に対する線形関数は、重み付けベクトル  $\mathbf{w}$  を用いて、 $\mathbf{w}'\tilde{\mathbf{a}}_k$  から得られる (Jamrozik ら 1997)。泌乳期の合計乳量に対する育種価を得るには、 $\mathbf{w} = \mathbf{1}$  とすればよい。ここで  $\mathbf{1}$  は、すべての要素に 1 を含むベクトルである。

## 2.2.4 遺伝的パラメータの推定

混合モデル方程式から BLUP 解を得るためには、分散成分が既知でなければならない。通常、この値は未知であるため、あらかじめ推定しておく必要がある。家畜育種分野では、線形混合モデル仮定下における分散成分の推定方法として、制限付き最尤法 (REML 法; Patterson と Thompson 1971) および Gibbs Sampling (Geman と Geman 1984) が頻繁に利用されている。変量回帰を含むモデルは、推定すべきパラメータ数が多いため、REML 法を用いると収束が困難になりやすい。当該モデル下では、Gibbs Sampling による分析が主流である。この手法の家畜育種分野への応用について、Wang ら (1993) および Sorensen (1997) が詳しい。

モデル (2.7) と共分散構造 (2.8) を仮定する。得られた分散成分推定値に対し、各分娩後日数間の共分散行列は、いずれも式 (2.6) から計算できる。すなわち、

$$\hat{\mathbf{G}}^* = \Phi \hat{\mathbf{G}}_0 \Phi' \quad (2.10)$$

$$\hat{\mathbf{P}}^* = \Phi \hat{\mathbf{P}}_0 \Phi' \quad (2.11)$$

である。また、これに対応する残差共分散行列は

$$\hat{\mathbf{R}}^* = \text{diag} \left\{ \hat{\sigma}_{e_s}^2 \right\} \quad (2.12)$$

である。ここで  $s$  は特定の分娩後日数に対応する泌乳ステージ番号を意味する。これらの結果を用いると、表型共分散行列  $\hat{\mathbf{V}}^*$  は  $\hat{\mathbf{G}}^* + \hat{\mathbf{P}}^* + \hat{\mathbf{R}}^*$  として計算できる。

ある分娩後日数  $d$  における遺伝率推定値  $\hat{h}_{(d)}^2$  は、各共分散行列の該当する対角要素か

ら、以下のように計算できる。

$$\hat{h}_{(d)}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{a(d)}^2}{\hat{\sigma}_{a(d)}^2 + \hat{\sigma}_{p(d)}^2 + \sigma_{e(d)}^2} \quad (2.13)$$

ここで  $\hat{\sigma}_{a(d)}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{p(d)}^2$  および  $\hat{\sigma}_{e(d)}^2$  は、それぞれある分娩後日数  $d$  における相加的遺伝分散、恒久的環境分散および遺伝分散の推定値である。各分娩後日数における表型値の線形関数  $\mathbf{w}$  に対する遺伝率は、前述の共分散行列から容易に得られる (Jamrozik と Schaeffer 1997)。

$$h^2 = \frac{\mathbf{w}'\hat{\mathbf{G}}^*\mathbf{w}}{\mathbf{w}'\hat{\mathbf{V}}^*\mathbf{w}} \quad (2.14)$$

同様に、ある 2 つの線形関数  $\mathbf{v}$  および  $\mathbf{w}$  間の遺伝相関 ( $r_g$ ) は、以下のように得られる。

$$r_g = \frac{\mathbf{v}'\hat{\mathbf{G}}^*\mathbf{w}}{\sqrt{\mathbf{v}'\hat{\mathbf{G}}^*\mathbf{v}}\sqrt{\mathbf{w}'\hat{\mathbf{G}}^*\mathbf{w}}} \quad (2.15)$$

表型相関は、 $\hat{\mathbf{G}}^*$  が  $\hat{\mathbf{V}}^*$  に置き換わることを除き、上式と同様に計算できる。

## 2.2.5 変量回帰検定日モデルに付随する問題

### 分散成分推定値の偏り

Jamrozik と Schaeffer (1997) および Kettunen ら (1998) は、泌乳初期および泌乳末期において極端に高い遺伝率が推定され、各時点間の遺伝相関も生物学的に期待できない値が推定されることを報告した。彼らのモデルは、恒久的環境効果に対して変量回帰を当てはめなかったため、その効果と相加的遺伝効果が交絡していた可能性がある。Olori ら (1999) および Kettunen ら (2000) は、恒久的環境効果に対しても変量回帰を当てはめることにより、合理的な遺伝率が推定されることを実証した。

Van der Werf ら (1998), Meyer (1998), Pool と Meuwissen (2000), De Roots ら (2003) は、変量回帰分析からの分散成分推定値に偏りが生じる理由について議論した。彼らの結論は、1) 各変量効果に対して、共分散構造を説明できるに足るモデルを仮定すること、2) 数学モデルに含めるべき母数効果と変量効果を注意深く選択すること、3) 記録が疎になる区間において偏りが顕著になる点に注意すべきであること、である。上記の 2 について、含めるべき効果に関して数多くの提案があり、すでに変量回帰検定日モデルを採用している国においても未だ研究が継続している。

### 回帰に当てはめる関数の選択

回帰を含む検定日モデルにおいて、泌乳曲線を説明するための関数は、しばしばサブモデルと呼ばれる。変量回帰検定日モデルを応用するためには、母数効果と変量効果のそれぞれに対してサブモデルを決定する必要がある。

母数効果に対するサブモデルとして、分娩後日数に対するクラス変数 (Pool ら 2000)、線形の泌乳曲線関数 (Jamrozik と Schaeffer 1997, Rekaya ら 1999)、直交多項式 (Olori ら 1999, Strabel と Misztal 1999)、スプライン曲線 (White ら 1999, Druet ら 2003) が用いられてきた。

変量効果について、初期の研究においてはサブモデルとして泌乳曲線関数を使用していたが、分散成分の推定がしばしば困難になる問題を抱えていた (Strabel ら 2003)。Olori ら (1999) および Kettunen ら (2000) は、恒久的環境効果に対して直交多項式を用いることが好ましいことを示した。直交多項式は係数間の相関が低く、パラメータの推定に対して頑健な傾向にある (Schaeffer 2004)。最近では、直交多項式として Legendre 多項式が多用されている。これは、Kirkpatrick ら (1990) が、共分散関数の記述に Legendre 多項式を応用したことに端を発している。

変量回帰に Legendre 多項式を当てはめる際の最大の問題は、どの次数が最適なのか、ということである。これを明らかにするために、各泌乳ステージを異なる形質と見なす多形質モデルからの結果との比較 (Pool ら 2000)、共分散関数の係数行列に対する固有値の比較 (López-Romero と Carabaño 2003)、情報量規準によるモデル選択 (Druet ら 2003, López-Romero と Carabaño 2003, 増田 2005) などが検討されてきた。これらの研究からは、相加的遺伝曲線は 2 次ないしは 4 次の多項式回帰で十分に説明できるが、恒久的環境効果に対してより多くのパラメータが必要であることが明らかとなっている。しかしながら、対象となる乳牛集団によって最適なパラメータ数が異なるため、決定的な結論は得られていない。

### 混合モデル方程式の解決

アニマルモデルにおける育種価の予測値は、混合モデル方程式 (2.9) の BLUP 解として得られる。この方程式の係数行列は疎であることが知られており、実用上は厳密な解を得る必要がないことから、反復解法を用いることが妥当である。ところが、この方程式は極めて巨大なため、標準的な計算環境において計算機の主記憶領域に納めることができない。

Schaeffer と Kennedy (1986) および Misztal と Gianola (1987) は、方程式を明示的に構築することなく解を得る方法を示した。彼らの方法は、外部記憶装置上に保存しておいたデータと血縁情報を読み込んで方程式の一部分のみを構成し、読み込みが終了すると同時に当該反復が完了するものであった。この手法は、当初、indirect approach と名付けられたが、現在では“iteration on data” (IOD) として参照される。この手法は、プログラミングが容易であることと、代入 (absorption) に基づく旧来の手法よりも処理時間が短縮されたことから、家畜育種の分野において広く利用されてきた。彼らの提案した IOD 技法は、Gauss-Seidel 法、Jacobi 法あるいは逐次過剰緩和 (SOR) 法をはじめとする定常反復法と組み合わせたものであった (Misztal と Gianola 1987)。これらの反復法は収束が遅いため、検定日モデルにおいて構成される巨大な方程式を解決するには不適當であった。さ



らに、変量回帰係数を含むモデルに対しては、複雑なアルゴリズムを利用する必要があった (Jamrozik と Schaeffer 2000)。

Lidauer ら (1999) および Strandén と Lidauer (1999) は、前処理つき共役勾配法 (PCG) と IOD 技法を組み合わせることが可能であることを示した。PCG は、前述の定常反復法よりも収束が早いうえ、プログラミングが極めて容易であることが知られている (Strandén と Lidauer 1999, Tsuruta ら 2001)。また、前処理過程を工夫することにより、収束を早めることが可能である (Strandén ら 2002)。PCG の応用により、混合モデル方程式の解決に関する問題は、完全に解消されたといえる。

## 2.3 成熟度を考慮する検定日モデル

### 2.3.1 複数乳期の変量回帰検定日モデル

#### モデルの概要

表 2-1 に示したように、変量回帰検定日モデルを国内遺伝評価に採用する国のほぼすべてが、各乳期を異なる形質と見なすモデル (以下、多産次モデルと略す) を採用している。多産次モデルは、各泌乳期においてモデル (2.1) を当てはめた多形質分析である。相加的遺伝効果および恒久的環境効果に対する変量回帰も各産次ごとに設定するが、通常、それらの間には共分散が存在すると仮定する。たとえば、3 産次までの多産次モデルにおいて、ある個体  $k$  の初産、2 産および 3 産の泌乳量に対する相加的遺伝回帰係数を含むベクトルを、それぞれ  $\mathbf{a}_{k1}$ 、 $\mathbf{a}_{k2}$  および  $\mathbf{a}_{k3}$  と表記する。これらの次元は異なっても良いが、実際の応用においては次元を統一することが多い。これらを連結したベクトルを  $\mathbf{a}_k$  とすると、その共分散  $\mathbf{G}_0$  は、

$$\mathbf{G}_0 = \text{var}(\mathbf{a}_k) = \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_{k1} \\ \mathbf{a}_{k2} \\ \mathbf{a}_{k3} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_1 & \mathbf{G}_{12} & \mathbf{G}_{13} \\ \mathbf{G}_{21} & \mathbf{G}_2 & \mathbf{G}_{23} \\ \mathbf{G}_{31} & \mathbf{G}_{32} & \mathbf{G}_3 \end{bmatrix} \quad (2.16)$$

と表記できる。一般に、 $n$  産までを考慮し、分娩後日数に対して  $p$  個のパラメータを含む線形回帰を当てはめたとすると、 $\mathbf{a}_k$  の次元は  $np$  となる。恒久的環境効果と残差も、同様の仮定を行うことにより、多産次モデルに拡張することができる。

多産次モデルにおいても、分散成分が既知であれば、単産次の場合と同様の混合モデル方程式 (2.9) を解くことにより、相加的遺伝曲線の BLUP 解を得ることができる。ある雌牛の特定の泌乳期における記録が欠測であっても、既知の共分散構造を当てはめることにより、当該泌乳期における遺伝評価値を予測することができる。

#### モデルの特徴

多産次モデルは、変量回帰検定日モデルに対する自然な拡張であり、分析者と酪農家の両者にとって理解しやすい分析法である。しかし、このモデルを用いて成熟度の遺伝的能

表 2-2. 各産次の分娩時月齢に関する基礎統計量<sup>1</sup>

産次数	雌牛数	平均	SD	歪度	尖度 <sup>2</sup>	順序統計量		
						5% 点	中央値	95% 点
1	1,254,041	26.5	2.9	0.70	0.42	22	26	32
2	1,002,059	39.9	4.0	0.97	1.94	35	39	47
3	738,913	53.2	4.8	0.99	1.86	47	52	62
4	503,031	66.3	5.5	0.94	1.45	59	65	76
5	308,048	79.0	5.8	0.65	0.26	71	78	90

<sup>1</sup> 北海道において 1975 年から 2005 年までに分娩した雌牛のうち、分娩月齢が 20 から 100 の範囲にあり、最終検定日が 270 日以降にあるものを対象とした。

<sup>2</sup> 0 に近いほど正規分布に近い分布をなす。

力を予測するには、少なくとも 2 つの欠点が存在する。

第 1 の欠点は、最大の問題点であるが、パラメータ数が極めて多くなることである。これは分散成分の推定を困難にするだけでなく、混合モデル方程式の解決に多くの時間を割り当てる必要を生じさせる。したがって、実用上、多くの産次を同時に考慮することができず、変量回帰に当てはめる多項式の次数も節約しなければならない。

第 2 の欠点は、成熟段階を説明するために、不連続な区分（すなわち産次数）を用いていることである。各産次における分娩時月齢の基礎統計量を、表 2-2 に示した。この表から、同一産次内に異なる月齢の個体が混在していること、そして、後の産次になるほど産次数と月齢の対応が曖昧になることが明らかである。この理由は、分娩時月齢が前産次における受胎の成否に依存していることから、産次を重ねるほどその結果が累積されるためである。

### 2.3.2 産次と分娩後日数に基づく 2 次元モデル

多産次モデルの欠点は、各産次を異なる形質として扱うため、パラメータ数が多くなりすぎることであった。この問題を解決する一つの可能性は、産次数を共変量と見なし、産次内（分娩後日数）と産次間（産次数）に関する 2 つの時間変量に対する変量回帰モデルを利用することである。これは、多次元変量回帰検定日モデルとして知られている (Jensen 2001)。この場合は、2 次元変量回帰検定日モデル（これ以降、2 次元モデルと略す）である。分娩後日数と産次数を含む 2 次元モデルは、Guo ら (2002) および Yang ら (2005) によって応用されている。さらに、このモデルにおいて、産次数以外の共変量として、牛群の生産レベル (Veerkamp と Goddard 1998)、暑熱指数 (Ravagnolo と Misztal 2000)、バルク乳中の体細胞数 (Calus ら 2005) を含めた研究がある。

## 完全モデルの概要

検定日モデル (2.1) は、分娩後日数  $x$  に加え、産次数の共変量  $t$  を追加することにより、以下のように拡張される。

$$y_{ijkl} = F_i + f_j(x, t) + a_k(x, t) + p_k(x, t) + e_{ijkl} \quad (2.17)$$

ただし、

$$f_j(x, t) = f_j(x)f_j(t) \quad (2.18)$$

$$a_k(x, t) = a_k(x)a_k(t) \quad (2.19)$$

$$p_k(x, t) = p_k(x)p_k(t) \quad (2.20)$$

であり、これらの演算は tensor 積である (Meyer 2005)。ここで  $f_j(x)$ ,  $a_k(x)$ ,  $p_k(x)$  は分娩後日数に対する線形回帰であり、 $f_j(t)$ ,  $a_k(t)$ ,  $p_k(t)$  は産次数に対する線形回帰である (Yang ら 2005)。たとえば、相加的遺伝効果に関して  $a_k(x) = \Phi \mathbf{a}_{k;x}$  および  $a_k(t) = \Psi \mathbf{a}_{k;t}$  と表記すると、式 (2.19) は、以下のように表現できる。

$$\begin{aligned} a_k(x, t) &= (\Phi \mathbf{a}_{k;x}) \otimes (\Psi \mathbf{a}_{k;t}) \\ &= (\Phi \otimes \Psi) (\mathbf{a}_{k;x} \otimes \mathbf{a}_{k;t}) \\ &= \Theta \mathbf{a}_k \end{aligned}$$

ここで  $\otimes$  は Kronecker 積の演算子である。上式において、分娩後日数に対して  $p$  個、産次数に対して  $q$  個のパラメータを含む線形回帰を当てはめたとすると、 $\mathbf{a}_k$  の次元は  $pq$  となる。その他の効果に関しても、上式のように行列で表記することが可能である。

ここで示したモデルは、2次元の完全モデルであり、共変量間の全ての相互作用を含む。Yang ら (2005) は、このモデルを用いて、中華人民共和国の Simmental 牛に対する泌乳量の遺伝的パラメータを推定した。

## 相互作用を無視するモデルの概要

完全モデルは、共変量間の相互作用を含むため、パラメータ節約の視点からは支持できない。この相互作用を無視するならば、より簡潔な縮約モデルとなる。このことは、完全モデル (2.17) において、以下のように仮定したものと同値である。

$$f_j(x, t) = f_j(x) + f_j(t) \quad (2.21)$$

$$a_k(x, t) = a_k(x) + a_k(t) \quad (2.22)$$

$$p_k(x, t) = p_k(x) + p_k(t) \quad (2.23)$$

この仮定において、相加的遺伝効果に関する行列表記は、以下のようになる。

$$\begin{aligned} a_k(x, t) &= \Phi \mathbf{a}_{k;x} + \Psi \mathbf{a}_{k;t} \\ &= \begin{bmatrix} \Phi & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \Psi \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_{k;x} \\ \mathbf{a}_{k;t} \end{bmatrix} \\ &= \Theta_r \mathbf{a}_k \end{aligned}$$

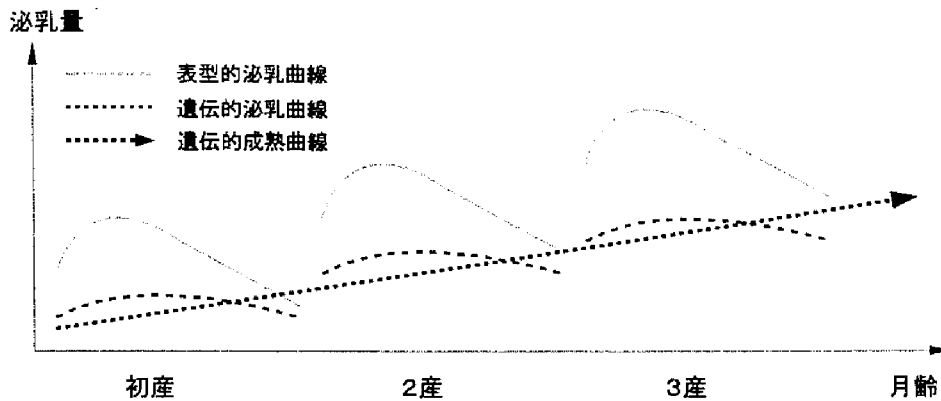


図 2-1. 遺伝的成熟曲線を考慮するモデルの模式図

分娩後日数に対して  $p$  個、産次数に対して  $q$  個のパラメータを含む線形回帰を当てはめたとすると、 $\mathbf{a}_k$  の次元は  $p+q$  となる。Guo ら (2002) は、305 日乳量に対してこのモデルを当てはめ、遺伝的パラメータの推定を行った。

実際には、さらに簡潔なモデルを導くことができる。 $\mathbf{a}_k$  の分散は、

$$\text{var}(\mathbf{a}_k) = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_x & \mathbf{G}_{xI} \\ \mathbf{G}_{Ix} & \mathbf{G}_I \end{bmatrix}$$

である。もし共分散成分が、 $\mathbf{G}_{xI} = \mathbf{G}_{Ix} = \mathbf{0}$  であると仮定するならば、このモデルは最小モデルになる。

縮約モデルは、パラメータの節約が期待できる半面、産次によって産次内分散成分が変化する事実 (De Roots ら 2004, 増田と鈴木 2008) が説明できない。もし遺伝評価に縮約モデルを利用するならば、この不正確な仮定が、実用的な意味において許容できるかどうかを精査しなければならない。すなわち、種雄牛の順位付けの変化、改良効率の減少の予測、成熟度に対する遺伝評価値の精度に関する検討を要する。

### モデルの特徴

多産次モデルと比較して、2次元モデルの長所は、含めるべき産次数に実用上の制約がないことである。しかし、成熟度の基準が産次であることに差異はなく、前述の問題は残されたままである。

## 2.3.3 月齢に基づく成熟モデル

### 成熟モデルの概要

生物の成熟は、月齢に伴って徐々に進行するものであり、その生命現象をモデル化することが理想である。産次に基づく成熟度の推定は、305 日合計乳量に対しては妥当であるかもしれない。しかしながら、検定日モデルは、1 日あたり泌乳量を対象とする分析であ

る。日乳量は2つの時間効果、すなわち産次内の分娩後日数と月齢の両方の影響を受けるため、理想的な検定日モデルには、これらの両方を共変量として含むべきである。本研究では、これ以降、この変量回帰検定日モデルを成熟モデルとして参照する。

成熟モデルの模式図を、図 2-1 に示した。これは、式 (2.17) の  $t$  を月齢とする他は、前述の2次元モデルと同様である。すなわち、産次内の分娩後日数に対する回帰（泌乳曲線）と月齢に対する回帰（成熟曲線）の両方を含む。また、2つの共変量間の相互作用を無視することにより、縮約化することができる。縮約モデルには、月齢に伴う産次内共分散の推移がうまく説明できない問題があるが、少なくとも離散的な変数である産次に基づく縮約モデルよりも、共分散成分をよく説明するであろう。

### 本研究で検討した成熟モデル

本分析では、日乳量に対する相加的遺伝効果について、泌乳期内の遺伝的泌乳曲線を無視し、成熟曲線のみで表現できると仮定したモデルについて検討した。増田と鈴木 (2008) は、2産までの泌乳曲線に関する遺伝的変異の大部分が、パターン（形状）よりもレベル（高さ）にあることを示唆した。成熟曲線は、各月齢時点における生産レベルをよく説明することができる。さらに、このモデルは、遺伝的泌乳曲線による泌乳持続性が、単に成熟曲線を反映するという仮説に基づいている。

検定日記録に対して成熟モデルを応用した先行研究には、下山 (2006) がある。彼は、日本のホルスタイン牛に対して、縮約成熟モデルを用いて泌乳量の遺伝的パラメータの推定を行った。その研究によると、初産次において、2つの共変量の相関が極めて高くなり、結果として推定値の誤差が増大する結果となった。また、泌乳曲線と成熟曲線の両方に対して Wood 曲線 (Wood 1967) を当てはめたことも、推定値の計算を困難にした原因であった。本研究では、回帰曲線として直交多項式を応用し、さらにパラメータを減少させることによって、この問題を回避する。

## 第3章

# 検定日乳量に影響を及ぼす諸要因の検討

### 3.1 緒言

毎月1回の牛群検定において測定された検定日乳量は、分娩後305日までの累積乳量（以下、305日乳量と略す）を推定するために利用される。305日乳量は乳生産能力の指標として重視され、わが国において遺伝評価に使用されている。近年、305日乳量の推定法として多形質予測法（SchaefferとJamrozik 1996）が提案され、従来の方法よりも推定精度が高いことが明らかとなった（萩谷ら 2004）。また、305日乳量の代わりに検定日記録を遺伝評価に利用する検定日モデル（PtakとSchaeffer 1993）が提案され、多数の国が採用してきている（Togashiら 2004）。多形質予測法と検定日モデルに共通する特長は、検定日乳量の推移を説明する泌乳曲線を考慮することにより、各個体に固有の泌乳パターンを得ることができる点にある。そのため、新たな泌乳能力の指標として泌乳パターンに注目した研究が多数報告されている。Muirら（2004）およびHarderら（2006）は、泌乳パターンと繁殖ならびに疾病形質の間に遺伝的関連が存在することを示唆した。TogashiとLin（2003, 2006）は、泌乳曲線の形状を遺伝的に改善するための選抜指数を提案した。カナダおよび欧州の一部では、すでに乳用牛の泌乳持続性に関する遺伝評価値を公表している（Kistemaker 2003）。今後、わが国において乳用牛の泌乳形質に関する統計的分析を遂行するにあたり、検定日記録を直接用いる機会が増加することは確実である。

検定日乳量に影響を及ぼす環境要因として、牛群、産次、分娩月齢、分娩月、空胎期間などが知られている。これらの効果の大きさは、各々の泌乳ステージにおいて異なる（Danell 1990）ため、それらの寄与の総和である標準泌乳曲線も、環境要因ごとに異なるパターンを示す。わが国においても、産次および分娩季節により、標準泌乳曲線が多様なパターンを示すことが報告されている（鈴木と光本 1976；城内ら 1987）が、個々の検定日記録における環境要因の影響を推定した報告は少ない。萩谷ら（2004）は、種々の環境効果と検定日記録との関連を明確にすることが重要であるとした。

Schaeffer と Dekkers (1994) が提案した変量回帰検定日モデルは、育種価を泌乳曲線として予測する遺伝評価法である (Togashi ら 2004)。このモデルにおいて、変量回帰に当てはめる関数 (サブモデル) が適切でない場合、推定される分散成分に偏りが生じ、予測育種価の正確度も低下する (Jamrozik と Schaeffer 1997 ; Pool ら 2000)。Pool ら (2000) は、変量回帰検定日モデルから推定された遺伝的パラメータと各泌乳ステージを異なる形質と見なした多形質分析からの結果を比較検討し、サブモデルとして利用すべき関数について報告した。Pereira (2002) および Fujii と Suzuki (2006) は、いずれもわが国のホルスタイン集団に対して変量回帰検定日モデルによる遺伝的パラメータの推定を行ったが、多形質モデルによる結果との比較は行っていない。

本研究の目的は、北海道の初産または 2 産のホルスタイン牛から得られた検定日記録について、1) 影響を及ぼす環境要因について検討を行い、2) 遺伝的パラメータを推定し、3) 各環境および育種価に関する泌乳曲線を説明するための関数について検討することである。

## 3.2 材料および方法

### 3.2.1 データ

分析に用いたデータは、(社) 北海道酪農検定検査協会により 1989 年 1 月から 2006 年 7 月までに集積された初産および 2 産のホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録、ならびに (社) 日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。検定日記録は、泌乳日数が 6 日から 335 日までの範囲にあるものを用いた。さらに、初回検定が分娩後 45 日以内に行われ、かつ、当該泌乳期における最終検定日が泌乳日数 270 日以降に存在する雌牛、分娩月齢が初産において 20 から 35 ヶ月齢、2 産において 35 から 50 ヶ月齢である雌牛、父牛が明らかである雌牛の記録のみを抽出した。また、牛群検定への加入期間が 120 ヶ月未満の牛群、または検定日あたりの平均搾乳牛が 2 頭以下の牛群に関する記録は除外した。データは、検定時の泌乳ステージに応じて分割された。泌乳ステージは、泌乳 6 日から 35 日までをステージ 1 とし、306 日から 335 日のステージ 11 まで 30 日間隔で定義した。ある雌牛の記録が同一泌乳ステージに 2 個以上含まれた場合は、泌乳日数の最も早い記録のみを採用した。ゆえに、いずれの泌乳ステージにおいても、雌牛あたりの記録数は 0 または 1 となった。最終的に作成された 22 個のデータセットについて、その概略を表 3-1 に示した。以降の分析は、各産次における各々の泌乳ステージを異なる形質とみなして実行した。

表 3-1. 検定日乳量に関する全データセットの概略

泌乳ステージ	泌乳日数	初産			2産		
		N	平均	SD	N	平均	SD
1	6-35	773,942	27.1	5.6	577,412	35.5	7.3
2	36-65	794,884	28.8	5.7	590,441	36.6	7.4
3	66-95	795,863	27.7	5.7	591,003	34.2	7.2
4	96-125	793,691	26.5	5.6	589,767	31.9	6.9
5	126-155	794,286	25.4	5.5	589,752	30.0	6.6
6	156-185	795,191	24.5	5.5	590,086	28.3	6.4
7	186-215	793,803	23.7	5.4	590,892	26.7	6.2
8	216-245	793,899	22.8	5.4	590,642	25.0	6.1
9	246-275	793,701	21.7	5.4	589,883	22.9	6.1
10	276-305	762,238	20.4	5.5	566,260	20.6	6.3
11	306-335	528,167	19.7	5.5	387,719	19.6	6.2
雌牛数		849,349			630,978		
牛群数		6,746			6,499		
牛群・分娩年の水準数		93,408			90,174		

### 3.2.2 環境要因の検討

環境要因が泌乳量の変動をどの程度説明するかを明らかにするために、それぞれの泌乳ステージについて、以下の数学モデルにより最小二乗分散分析法を行った。

$$y_{ijklm} = \mu + HY_i + A_j + M_k + AM_{jk} + MY_l + b(\bar{x}_s - t_m) + e_{ijklm} \quad (3.1)$$

ここで、

- $y_{ijklm}$  : 個体  $m$  の検定日乳量
- $\mu$  : 全体平均
- $HY_i$  : 牛群・分娩年  $i$  の効果
- $A_j$  : 分娩月齢  $j$  の効果
- $M_k$  : 分娩月  $k$  の効果
- $AM_{jk}$  : 分娩月齢と分娩月の相互作用
- $MY_l$  : 分娩年月の効果
- $b_l$  : 偏回帰係数
- $\bar{x}_s$  : 当該ステージ  $s$  における平均泌乳日数
- $t_m$  : 検定時の分娩後日数



$e_{ijklm}$  : 残差効果

である。 $\bar{x}_s$  は、 $(s-1) \times 30 + 20$  と定義した。分娩月齢は、初産において 22 カ月以下ならびに 33 カ月以上、2 産において 35 カ月以下、45 以上 46 カ月以下ならびに 47 カ月以上をそれぞれ同一月齢とみなした。Pander ら (1992) は、モデルに牛群・検定日効果を含めることにより、残差の変動が有意に減少することを示した。しかし、本研究では副次級あたりの記録数を十分に確保する目的から、同期グループとして牛群・分娩年を含めるものとした。

本分析に用いた記録数は極めて多いため、含めた効果が統計的に有意であっても、実際の変動は小さいことが予想された。そこで、各効果に対する偏決定係数（以下、 $R_p^2$  値と略す）を計算し、その値を比較することとした。 $R_p^2$  値は、全ての効果を含む完全モデルによる平方和と、ある効果を除いた縮小モデルによる平方和の差（リダクション）を、完全モデルからの総平方和との比として表した数値である（Searle 1971）。この値が大きいほど、モデルの変動をよく説明する効果であると解釈できる。

以上の分析には、SAS (2003) の GLM プロシジャを利用した。計算量を減少させるため、 $\mu + HY_i$  の効果を方程式に吸収させた。 $HY_i$  に対する  $R_p^2$  値は、上記の方法に従って計算した。

### 3.2.3 遺伝的パラメータの推定

#### モデル

最小二乗分析の結果をふまえ、母数効果として牛群・分娩年、分娩月齢、分娩年月および偏回帰係数を含む単形質アニマルモデルにより分散成分の推定を行った。分析に用いた線形混合モデルは、行列を用いて以下のように表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e} \quad (3.2)$$

ここで、 $\mathbf{y}$  は観察値のベクトル、 $\mathbf{b}$  は母数効果のベクトル、 $\mathbf{u}$  は相加的遺伝効果のベクトル、 $\mathbf{e}$  は残差のベクトル、 $\mathbf{X}$  および  $\mathbf{Z}$  は計画行列である。各ランダム変数に対して、以下の期待値および（共）分散を仮定した。

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{Xb} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{ZG} & \mathbf{R} \\ \mathbf{GZ}' & \mathbf{G} & \mathbf{0} \\ \mathbf{R} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix} \quad (3.3)$$

ここで  $\mathbf{G} = \mathbf{A}\sigma_a^2$ 、 $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2$ 、 $\mathbf{A}$  は分子血縁行列、 $\sigma_a^2$  は相加的遺伝分散、 $\sigma_e^2$  は残差分散である。 $\mathbf{y}$ 、 $\mathbf{u}$ 、 $\mathbf{e}$  は、いずれも多変量正規分布に従うと仮定した。

さらに、泌乳ステージ間の相関関係を調査するため、同時に 2 つの泌乳ステージを考慮する 2 形質分析を繰り返し実行した。各泌乳ステージについて、単形質分析と同様の数学モデルを仮定した。2 形質モデルの一般的表記は、式 (3.2) と同様の形式となる。ただし、 $\mathbf{y}$  の分散に関して  $\mathbf{G} = \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_0$  および  $\mathbf{R} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{R}_0$  であると仮定した。ここで、 $\otimes$  は Kronecker 積、 $\mathbf{G}_0$  および  $\mathbf{R}_0$  はそれぞれ遺伝および残差共分散行列である。

## サブセット

コンピュータの主記憶容量の限界により、すべての記録を用いた分析は可能ではなかった。ゆえに、各泌乳ステージに対して、単形質分析について少なくとも10万記録、2形質分析について最低5万記録に達するまで牛群番号を無作為に抽出し、それらの牛群に含まれる個体を含むサブセットを作成して分析に使用した。2形質分析に用いたサブセットは、欠測値を含んでいた。いずれの分析においても、記録をもつ個体から3世代まで遡った血統記録を使用した。

## 統計的手法

分散成分の推定には、制限付き最尤法 (REML; Patterson と Thompson 1971) を利用した。最尤法 (ML) が観測値  $y$  を直接分析に使用するのに対し、REML は観測値の線形結合  $K'y$  に基づく最尤法である。ここで  $K'$  は、前出の線形混合モデル (3.2) において  $K'X = 0$  を満たすものとする。分散成分の REML 推定量は、ML 推定量と同様の漸近的性質を持ち、さらに母数効果の推定による自由度の減少を考慮しているため、特に残差分散において偏りのない推定値が得られる (Searle ら 1992)。

実際の計算には、AIREMLF90 プログラム (Misztal ら 2002) を使用した。これは、Jensen ら (1996) が記述した AI 行列の計算手順を実装したソフトウェアである。さらに、収束時の AI 行列を利用して、遺伝率ならびに遺伝相関に対する標準誤差も計算した (Druet ら 2003)。

### 3.2.4 泌乳曲線の適用

環境効果に対する最良線形不偏推定量 (BLUE) は、分散成分の推定に用いたモデルに全体平均を加えた単形質アニマルモデルにより推定した。この分析には、表 3-1 に示したデータセットおよび最大で3世代まで遡った血統記録を使用した。分散比は、直前の単形質分析から得た値を使用した。

ある泌乳ステージ  $s$  における牛群分娩年、分娩月齢、分娩年月に対して、得られた BLUE と各効果の最初の副次級に関する BLUE との偏差を計算し、一意な解を得た。全体平均に対する解は、BLUE そのものとした。泌乳ステージの進行に伴う解の推移を平滑化することにより、各々の環境効果に対する平均泌乳曲線を得ることができる。各々の解は泌乳日数  $\bar{x}_s$  において観察された記録であるとみなし、10種の異なる線形関数をそれぞれ当てはめた。使用した関数は、1次から5次までの Legendre 多項式 (それぞれ L1 から L5 と略す)、L1 から L4 にそれぞれ Wilink (1987) の項  $\exp(-0.05\bar{x}_s)$  を加えた多項式 (それぞれ L1W から L4W と略す)、Ali と Schaeffer (1987) の関数 (AS と略す) である。Legendre 多項式は、各係数に  $\sqrt{2}$  を乗じて定数項を 1 (すなわち切片) としたもの (Gengler ら 1999) を使用した。 $k$  次の Legendre 多項式は、定数項を含めると  $k+1$  個の

パラメータを含む関数であり、泌乳日数 6 日から 335 日までの範囲を考慮した。平滑化には、各々の水準から枝分かれする重回帰モデルを利用し、算出された決定係数により当てはまりの良さを検討した。

育種価曲線の説明に必要なパラメータ数を検討するため、多形質モデルから得た遺伝共分散行列に 4 次の Legendre 多項式 (L4) を適用して共分散関数 (Kirkpatrick ら 1990) を推定した。この共分散関数は、変量回帰モデルにおいて相加的遺伝効果に L4 関数を当てはめたモデルからの遺伝共分散成分と本質的には同じ (Meyer と Hill 1997) である。はじめに、Meyer ら (1989) にならい、単形質分析から推定された分散成分、および多形質モデルから推定された相関係数から、遺伝および残差共分散行列 (それぞれ  $G_1$  および  $R_1$  とする) を構成した。算出された  $G_1$  は正定符号ではなかったため、'bending' 法 (Hayes と Hill 1981) により、 $G_1$  の固有値がすべて正となるように  $R_1$  を用いて修正した。修正後の  $G_1$  に対し、各ステージの平均泌乳日数に相当する L4 関数の共変量を含む行列  $\Phi$  を用いて共分散関数を計算した。共分散関数の範囲は、泌乳日数 6 日から 335 日までとした。 $\Phi$  は  $11 \times 5$  の行列であるが、その一部を以下に示す。

$$\Phi = \begin{bmatrix} 1.000 & -1.585 & 1.690 & -1.434 & 0.904 \\ 1.000 & -1.269 & 0.682 & 0.307 & -1.133 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 1.000 & 1.258 & 0.652 & -0.347 & -1.157 \\ 1.000 & 1.574 & 1.652 & 1.358 & 0.787 \end{bmatrix}$$

共分散関数の推定値  $\hat{C}$  は、以下の式から得られる (Tijani ら 1999)。

$$\hat{C} = (\Phi' \Phi)^{-1} \Phi' G_1 \Phi (\Phi' \Phi)^{-1}$$

最後に、 $\hat{C}$  に関する固有値と固有ベクトルを計算したが、これは主成分分析を実施することと等価である (Meyer と Kirkpatrick 2005)。各固有値の寄与率および固有ベクトルの重みから、この共分散関数に対して寄与の大きい Legendre 多項式の係数を調査した。

### 3.3 結果

#### 3.3.1 環境要因の検討

各泌乳ステージにおける検定日乳量について、種々の環境要因に対する  $R_p^2$  値を百分率として表 3-2 に示した。モデルに含めた効果は、ほとんどが高度に有意であった ( $P < 0.01$ )。モデル全体が説明する変動は、初産において 43% から 52%、2 産において 41% から 57% の範囲にあった。これらの結果は、諸外国における報告 (Auran 1973 ; Danell 1982 ; Meyer ら 1989 ; Pander ら 1992) の範囲にあった。いずれの産次についても、分娩直後および泌乳後期において、モデルで説明できる変動が小さくなった。

最も変動を説明した要因は牛群・分娩年であり、その  $R_p^2$  値は初産および 2 産においてそれぞれ 31% から 44%、30% から 49% の範囲にあった。分娩直後の偏回帰係数に対す

表 3-2. 最小二乗分析における各効果による  $R_p^2$  値 (%)

産次	変動因 <sup>b</sup>	泌乳ステージ <sup>a</sup>										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
初産	モデル	43.08	46.72	50.25	51.41	51.58	51.26	50.83	50.30	49.38	47.25	48.30
	HY	31.62	39.84	42.08	43.08	42.98	42.32	41.35	40.31	38.71	36.51	38.32
	A	1.62	1.86	1.57	1.20	0.96	0.77	0.63	0.54	0.46	0.38	0.32
	AM	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
	M	0.37	0.80	0.99	0.88	0.77	0.71	0.71	0.76	0.77	0.70	0.63
	MY	0.07	0.08	0.09	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.05	0.05	0.06
	<i>b</i>	6.49	0.08	0.38	0.28	0.19	0.18	0.16	0.21	0.41	0.16	0.07
2産	モデル	49.00	55.02	56.91	56.00	54.25	52.10	49.93	47.60	45.02	41.88	44.35
	HY	40.13	47.81	48.58	47.86	45.99	43.70	41.00	37.87	34.05	30.88	34.44
	A	1.46	1.85	1.73	1.40	1.18	1.01	0.92	0.85	0.82	0.78	0.60
	AM	0.04	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
	M	1.10	1.97	2.18	1.88	1.56	1.30	1.02	0.87	0.87	1.00	1.06
	MY	0.12	0.12	0.10	0.10	0.08	0.08	0.08	0.07	0.06	0.07	0.07
	<i>b</i>	4.39	0.49	0.82	0.59	0.49	0.47	0.49	0.62	0.97	0.31	0.14

<sup>a</sup> 表 3-1 を参照<sup>b</sup> モデル：モデル全体，HY：牛群・分娩年，A：分娩月齢，AM：分娩月齢・分娩月，M：分娩月，MY：分娩年月，*b*：偏回帰係数

表 3-3. 検定日乳量に対する相加的遺伝分散, 残差分散および遺伝率の推定値

泌乳ステージ <sup>a</sup>	初産 <sup>b</sup>			2産 <sup>b</sup>		
	$\sigma_a^2$	$\sigma_e^2$	$h^2$	$\sigma_a^2$	$\sigma_e^2$	$h^2$
1	4.08	17.04	0.193	3.79	29.22	0.115
2	5.33	15.41	0.257	4.80	25.49	0.158
3	5.61	13.87	0.288	5.73	22.01	0.206
4	5.61	12.91	0.303	5.82	20.34	0.222
5	5.81	12.21	0.322	6.30	19.29	0.246
6	5.77	12.11	0.323	6.16	18.75	0.247
7	6.07	11.68	0.342	7.04	17.68	0.285
8	6.00	11.56	0.342	7.04	17.89	0.282
9	6.16	11.69	0.345	7.15	18.90	0.275
10	5.77	13.32	0.302	7.37	21.58	0.255
11	5.32	14.44	0.269	6.59	21.89	0.231

<sup>a</sup> 表 3-1 を参照

<sup>b</sup>  $\sigma_a^2$ : 相加的遺伝分散,  $\sigma_e^2$ : 残差分散,  $h^2$ : 遺伝率

る  $R_p^2$  は大きく, この時期における泌乳量の急激な増加を反映した。それ以外の要因は, いずれのステージにおいても小さな変動しか説明しなかった。分娩月齢と分娩月に対する  $R_p^2$  値は, 泌乳のピークに相当するステージ 2 および 3 において最も高く, その後は減少した。Auran (1973) の報告と同様に, 分娩月齢と分娩月の相互作用による変動は小さかった。これ以降の分析では分娩月と分娩年の相互作用を考慮したが, 分娩月の効果がより変動を説明した。

### 3.3.2 遺伝的パラメータの推定

各泌乳ステージの検定日乳量に関する各分散成分と遺伝率の推定値を表 3-3 に示した。遺伝率推定値の標準誤差は, いずれも 0.001 未満であった。遺伝率は, 初産において 0.193 から 0.345, 2産において 0.115 から 0.285 の範囲にあり, いずれのステージにおいても 2産において一貫して低い値が推定された。分散成分の比較から, 2産における遺伝率の低下は, 残差分散の増大に関連することが示唆された。いずれの産次においても, 遺伝分散は分娩直後において最も低く, ステージ 7 から 9 付近まで増加し, その後は減少した。一方で残差分散は, 遺伝分散と正反対の推移を示すことが認められた。結果として, 遺伝分散が最大または残差分散が最小となるステージにおいて, 遺伝率も最大となった。

各泌乳ステージに対する検定日乳量間の遺伝ならびに表型相関の推定値を, 初産および 2産に関して表 3-4 および表 3-5 にそれぞれ示した。遺伝相関推定値に対する標準誤差

表 3-4. 初産の検定日記録に対する遺伝（上三角）ならびに表型（下三角）相関係数

		泌乳ステージ <sup>a</sup>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		0.96	0.88	0.85	0.82	0.78	0.76	0.75	0.70	0.67	0.66
2	0.65		0.97	0.95	0.94	0.90	0.88	0.85	0.84	0.81	0.77
3	0.56	0.72		0.99	0.98	0.96	0.94	0.93	0.91	0.87	0.82
4	0.51	0.66	0.73		1.00	0.98	0.97	0.96	0.95	0.92	0.88
5	0.48	0.62	0.69	0.74		0.99	0.99	0.98	0.96	0.94	0.91
6	0.45	0.58	0.65	0.70	0.75		1.00	0.99	0.98	0.94	0.91
7	0.43	0.55	0.62	0.66	0.71	0.76		1.00	0.99	0.97	0.94
8	0.41	0.53	0.59	0.64	0.67	0.72	0.77		1.00	0.98	0.96
9	0.38	0.49	0.55	0.59	0.63	0.67	0.71	0.77		0.99	0.98
10	0.33	0.44	0.48	0.53	0.56	0.60	0.64	0.70	0.76		0.99
11	0.29	0.38	0.43	0.46	0.50	0.53	0.58	0.62	0.68	0.77	

<sup>a</sup> 表 3-1 を参照

表 3-5. 2産の検定日記録に対する遺伝（上三角）ならびに表型（下三角）相関係数

		泌乳ステージ <sup>a</sup>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		0.93	0.86	0.78	0.69	0.69	0.63	0.57	0.45	0.39	0.37
2	0.62		0.98	0.94	0.87	0.84	0.78	0.72	0.61	0.53	0.51
3	0.52	0.68		0.99	0.95	0.92	0.87	0.84	0.74	0.69	0.63
4	0.46	0.61	0.70		0.98	0.97	0.94	0.89	0.83	0.74	0.71
5	0.42	0.56	0.64	0.72		1.00	0.98	0.96	0.91	0.84	0.81
6	0.38	0.52	0.60	0.67	0.74		0.99	0.98	0.95	0.89	0.86
7	0.35	0.47	0.55	0.62	0.69	0.76		0.99	0.96	0.91	0.88
8	0.31	0.43	0.50	0.57	0.64	0.71	0.77		0.99	0.97	0.93
9	0.27	0.37	0.44	0.51	0.58	0.64	0.71	0.79		0.98	0.96
10	0.21	0.30	0.36	0.42	0.48	0.54	0.61	0.69	0.79		0.99
11	0.18	0.25	0.31	0.36	0.42	0.47	0.54	0.60	0.69	0.81	

<sup>a</sup> 表 3-1 を参照

表 3-6. 母数効果の推定値に当てはめた 10 の回帰モデルに対する決定係数

パラメータ数	モデル <sup>c</sup>	初産 <sup>a,b</sup>				2 産 <sup>a,b</sup>			
		$\mu$	HY	A	MY	$\mu$	HY	A	MY
2	L1	95.5	89.2	98.7	67.1	98.6	76.8	97.8	59.3
3	L1W	99.4	92.2	98.8	76.4	99.5	79.5	98.0	72.8
	L2	97.1	92.7	98.9	88.7	98.8	83.7	98.2	88.2
4	L2W	99.5	94.2	99.9	91.4	99.7	89.1	99.7	91.1
	L3	98.1	94.4	99.4	91.7	99.2	93.1	98.7	91.6
5	L3W	99.7	95.7	99.9	95.3	99.7	94.6	99.9	94.6
	L4	98.9	95.7	99.8	97.0	99.4	94.8	99.9	96.9
6	AS	99.9	95.5	99.9	93.9	99.8	94.1	99.8	93.4
	L4W	99.9	96.6	99.9	97.5	99.9	95.7	99.9	97.8
	L5	99.8	96.7	99.9	97.5	99.9	95.7	99.9	97.5

<sup>a</sup> 百分率 (%) で表記した

<sup>b</sup>  $\mu$ : 全体平均, HY: 牛群・分娩年, A: 分娩月齢, MY: 分娩年月

<sup>c</sup> Ln:  $n$  次の Legendre 多項式, LnW:  $n$  次の Legendre 多項式に  $\exp(-0.05t)$  を加えた関数 ( $t$  は泌乳日数), AS: Ali と Schaeffer (1989) の関数

は、初産および 2 産に対してそれぞれ 0.030 未満および 0.035 未満であった。遺伝相関ならびに表型相関は、すべて正の値であった。遺伝相関は、隣接するステージ間において両産次ともほぼ 1 であり、ステージが離れるにつれて低くなった。この減少の程度は、2 産においてより顕著であった。ステージ 1 と他のステージとの遺伝相関は相対的に低かった。最も離れたステージ I1 との遺伝相関は、初産および 2 産においてそれぞれ 0.66 および 0.37 であった。表型相関は、遺伝相関より低い値が推定された。ステージの距離と表型相関の低下との関連は、遺伝相関と類似した傾向を示した。

推定された遺伝的パラメータは、諸外国において多形質モデル (Meyer ら 1989 ; Pander ら 1992 ; Pool ら 2000) および変量回帰モデル (Druet ら 2003 ; De Roots ら 2004) を用いた分析による文献値の範囲にあった。わが国では初産牛に対し、変量回帰検定日モデルからの遺伝率 (Fujii と Suzuki 2006) ならびに遺伝相関 (Togashi と Lin 2006) に関する報告があり、分娩後 300 日までの結果に関して、いずれも本研究と同様の値が推定されている。しかしながら、Fujii と Suzuki (2006) は、分娩後 300 日以降において遺伝分散が上昇することを示唆し、本研究とは反する傾向を報告している。

### 3.3.3 泌乳曲線の適用

表 3-6 には、各環境効果の推定値に複数の泌乳曲線関数を当てはめた場合の決定係数 (%) を示した。いずれの産次においても、牛群・分娩年および分娩年月効果の推移を十分に説明するためには、多くのパラメータが必要であった。これらの効果と比較して、全体平均および分娩月齢の効果は、より少ないパラメータ数で十分な当てはまりを示した。すなわち、各分娩月齢における泌乳曲線のパターンには大きな差異がないと推察された。全体平均を除く各効果に関して、当てはめる関数に関係なく、2 産において決定係数が低下する傾向にあった。このことは、泌乳曲線の形状は、同じ要因であっても産次ごとに異なることを示唆している。推定値の平滑化を行う限りでは、Wilmink の項を含む関数および Ali と Schaeffer 関数は、決定係数の向上に寄与しなかった。

多形質モデルから得られた共分散関数に関して、各主成分の寄与率 (%) および対応する固有ベクトルを表 3-7 に示した。初産および 2 産において、第 1 主成分に関する寄与率はそれぞれ 91.9% および 84.4% と極めて大きく、最初の 3 個までの主成分に対する累積寄与率はそれぞれ 99.3% および 98.5% であった。第 1 主成分に対応する固有ベクトルに関して、最大の寄与は切片に関係するものであり、その他の回帰係数からの寄与はほとんど無かった。同様に、第 2 および第 3 主成分に関して、それぞれ 1 次および 2 次の回帰係数が最も寄与した。これらの結果は、いずれの産次についても育種価の推移および変動を説明するためには、少なくとも 2 次の Legendre 多項式が必要であることを示している。初産牛に関する同様の報告は Kirkpatrick ら (1994), Pool ら (2000), Fujii と Suzuki (2006), Togashi と Lin (2006) に見られる。第 1 主成分の寄与率は、初産から 2 産にかけて約 7% 減少したのに対し、第 2 主成分に関して約 5% 増加した。一方で固有ベクトルの値には産次間の変化がほとんど無かったことから、産次によって育種価の泌乳曲線に関する性質が異なることが示唆された。

## 3.4 考察

検定日記録は各個体に対して繰り返し測定されるが、泌乳ステージの進行に伴って平均および分散が変化することから、経時測定データ (longitudinal data) として扱われる。一般に、longitudinal data に関する統計分析を適切に行うには、観察値に関連する既知の要因について、その変化を時間の関数 (すなわち回帰) としてモデルに含めることが推奨される (Mrode 2005)。しかしながら、北海道で集積された大規模な検定日記録について、種々の環境要因の影響を調査した報告は少なく、2 産次における遺伝的パラメータの推定はほとんど行われてこなかった。本研究で明らかとなった結果は、検定日乳量を longitudinal data とみなす分析、すなわち多形質予測法および変量回帰検定日モデルによる分析を実行する際に、最適な数学モデルの構築を行うための基礎的な情報になると考え



表 3-7. 多形質モデルから推定された相加的遺伝共分散行列に対する 4 次の Legendre 多項式を用いた共分散関数の固有値と固有ベクトル

	初産					2 産				
固有値 <sup>a</sup>										
5.302	0.340	0.084	0.034	0.013	5.633	0.800	0.140	0.060	0.038	
(91.9)	(5.9)	(1.5)	(0.6)	(0.2)	(84.4)	(12.0)	(2.1)	(0.9)	(0.6)	
固有ベクトル										
0.995	0.046	-0.078	0.017	-0.028	0.987	0.111	-0.113	0.013	-0.019	
0.058	-0.984	0.164	-0.027	-0.008	0.110	-0.991	0.000	0.071	0.003	
0.075	0.166	0.944	-0.215	0.172	0.115	-0.007	0.936	-0.285	0.172	
-0.013	0.035	0.259	0.507	-0.821	-0.012	-0.060	-0.333	-0.844	0.416	
0.009	-0.012	0.092	0.834	0.544	0.004	0.035	-0.028	0.448	0.893	

<sup>a</sup> 括弧内は寄与率 (%) である

られる。

本研究では、すべての泌乳ステージに対して共通のモデルを使用した。分娩直後において残差分散が顕著に大きく推定された(表2, 3)。この結果は、他の多くの報告と一致した(Danell 1982; Meyerら1989; Rekayaら1999, 萩谷ら2004)。これは、各個体の分娩直後の泌乳量に強く関連する要因、すなわち分娩直前の栄養状態および分娩直後のボディコンディション等の情報がモデルに含まれないことによる(Rekayaら1999)。泌乳末期において残差分散の増加が観察された原因として、本研究では妊娠(あるいは空胎)による泌乳量の減少を考慮していないことが考えられる。一般に、妊娠の進行に伴って日乳量は減少する(Druetら2003)。現在、北海道では牛群検定の際に各雌牛の授精情報を集積している(社団法人北海道酪農検定検査協会2000)ことから、今後それらの情報を活用し、妊娠または空胎期間が検定日乳量に及ぼす影響について調査する必要がある。

検定日乳量に影響を及ぼす主な環境要因として、いずれの産次に対しても牛群・分娩年、分娩月齢、分娩年月が示唆された(表2)。分娩月齢と分娩月の相互作用は、わずかな変動しか説明しないことが明らかとなった。萩谷ら(2000)は、305日乳量において、この相互作用が存在することを報告した。各泌乳ステージの泌乳量に対し、分娩月齢と分娩月がほぼ独立に異なる大きさを寄与するため、その累積量には相互作用として反映すると推察される。

共通の環境要因グループに対する標準泌乳曲線は、個々の要因に関連した泌乳曲線へと分割できる。本研究では、それぞれの産次において、前述した3つの環境要因が標準泌乳曲線の形状に寄与すると推察された。各分娩月齢に対する泌乳曲線間には形状に大きな差異がないと推察され、Wilmink(1987)の報告と一致した。分娩年月の各水準に対する泌乳曲線の説明に多くのパラメータが必要であったことは、北海道において分娩季節により泌乳曲線が二峰性を示す現象(鈴木と光本1976; 城内ら1987)を反映していると推察される。分娩年月と同様に、牛群・分娩年に対する泌乳曲線も複雑な形状を示したことから、各泌乳ステージに対する飼養管理レベルは牛群によって大きく異なると思われる。

同期グループには、牛群・分娩年の効果を考慮した。Meyerら(1989)およびPanderら(1992)は、各泌乳ステージに対して牛群・検定日の効果を含めることにより、残差分散が有意に減少することを示した。本研究で使用した各泌乳ステージに関するデータについて、牛群・分娩年あたりの平均記録数は初産において10、2産において7を下回っていた。より細かな同期グループを設定すると、副次級あたりの頭数が確保できず、分散成分の推定値に偏りが生じる可能性がある(Meyerら1989)。この理由から、検定日記録に対する牛群・検定日の効果は、泌乳ステージごとの分析に含めることは適切ではない。しかし、検定日モデルにおいては牛群・検定日あたり一定の頭数が確保できることから、むしろ考慮することが望ましい。乳用牛の遺伝評価に検定日モデルを採用している国の大部分は、数学モデルの中に同期グループの母数効果として牛群・検定日をクラス変数として含めている。この効果は、その検定日に搾乳された雌牛に対して、当該日に特有の牛群内環境効果を説明するものであるが、各個体の泌乳ステージの違いを考慮していない。ゆえ

に牛群・検定日の効果は、各牛群の乳生産レベルを説明することは可能であるが、牛群に固有の泌乳曲線パターンを説明することはできない。さらに、わが国では検定日あたりの搾乳頭数が少ない小規模な牛群も多数存在し、前述の問題が発生する可能性が高い。これらの問題を回避するため、牛群・検定日を変量効果とし、さらに各々の牛群・分娩年に回帰を適用することが提案されている (De Roots ら 2004 ; Strabel ら 2005)。De Roots ら (2004) は、変量回帰モデルに牛群ごとの泌乳曲線を含めない場合に、牛群効果と遺伝効果が交絡し、結果として遺伝分散が過大推定されることを示した。本研究で明らかとなったように、わが国における牛群固有の泌乳パターンは複雑かつ多様であるため、検定日モデルにおいても牛群曲線を高次の回帰として含める必要がある。Fujii と Suzuki (2006) は、泌乳末期に遺伝分散が上昇する結果を報告したが、この一因として牛群曲線を考慮しなかったことが挙げられる。国内で集積された検定日記録に対し、これらの効果を含む検定日モデルを適用した報告はほとんどない。今後、わが国の乳牛集団に対して適切な検定日モデルを設定するためには、同期グループの効果をどのように数学モデルに含めるかについて検討する必要がある。

本研究において推定された遺伝率、遺伝相関ならびに表型相関に対し、産次による差異が観察された。共分散関数に対する主成分と固有ベクトルから、育種価の泌乳曲線として、産次に関係なく最低でも 2 次の Legendre 多項式が必要であることが示唆された。Kirkpatrick ら (1994) および Togashi と Lin (2006) が示したように、共分散関数の第 1 および第 2 主成分はそれぞれ乳期の累積乳量および泌乳持続性の遺伝的変動に関連している。初産から 2 産にかけて第 2 主成分の寄与率が増加した (表 7) ことから、育種価曲線の形状は 2 産において、より多様であると推察される。すなわち、各産次における検定日乳量は、互いに異なる形質として扱うことが適切であると推察される。わが国の乳用牛に関して、Pereira (2002) は 3 産までの検定日記録を反復記録として遺伝的パラメータの推定を行ったが、各産次に対する多形質分析はほとんど行われていない。今後は、複数産次を多形質として考慮した変量回帰検定日モデルに関して検討する必要がある。

## 第4章

# 変量回帰検定日モデルによる泌乳量 に対する遺伝的パラメータの推定

### 4.1 緒言

乳用牛の泌乳形質に関する遺伝評価法として、従来の305日合計乳量の代わりに検定日記録を用いる検定日モデルが提案されている (Ptak と Schaeffer 1993)。変量回帰を含めた検定日モデル (Schaeffer と Dekkers 1994) は統計学的に優れた方法であり、数々の好ましい長所をもつことが知られている (Jensen 2001 ; Togashi ら 2004)。そのため、2006年までに10か国以上が国内遺伝評価に変量回帰検定日モデルを採用しており (International Bull Evaluation Service 2007)、その他の国においても移行に向けて研究が行われている。わが国では、体細胞スコアに対して検定日モデルによる遺伝評価を実施しており (家畜改良センター 2006)、乳生産形質へ応用した研究も報告されている (Pereira 2002 ; Fujii と Suzuki 2006)。

検定日モデルを採用する大部分の国では、その数学モデルに同期グループの母数効果として牛群・検定日 (HTD ; herd-test day) のクラス変数を含めている。これは、検定日に固有な一時的環境効果を補正するものである (Jensen 2001)。しかしながら、わが国の乳牛集団に対して検定日モデルを当てはめる場合に、母数クラス変数としてHTDを含めると、いくつかの問題が発生する可能性がある。第一に、わが国では搾乳頭数が少ない小規模牛群が多数存在するため、副次級あたり記録数が十分に確保できず、母数効果の推定値に偏りが生じることである (Mayeres ら 2002 ; Strabel ら 2005)。第二の問題は、HTD内に泌乳ステージの異なる複数の雌牛が含まれることである。すなわち、当該検定日における乳生産レベルは説明できるが、牛群ごとの泌乳曲線の差異は考慮されない。増田と鈴木 (2008) は、北海道における各牛群の泌乳パターンには著しい変異が存在することを示唆し、検定日モデルにおいてこの効果を考慮するべきであるとした。

これらの欠点を解消するため、De Roots ら (2004) および Strabel ら (2005) は、HTDを変量効果とし、さらに牛群・分娩年グループごとの泌乳曲線 (以下、牛群曲線とする)

をモデルに含めることを提案した。De Roots ら (2004) および Gengler ら (2004) は、牛群曲線が表型分散の一部を説明することを示し、検定日モデルにおいて各牛群の泌乳曲線を考慮することを推奨した。Pool と Meuwissen (2000) は、少ないパラメータ数で表型共分散を適切に説明するためには、不均一な牛群内分散 (Meuwissen ら 1996) を補正することが有効であることを示唆した。彼らは De Roots ら (2004) と同様にオランダの牛群を対象としたが、牛群曲線を考慮しなかった。牛群曲線を含めたモデルを使用することにより、牛群内分散の影響を軽減させることが可能であるかもしれない。一方、わが国では牛群曲線を含めた検定日モデルによる遺伝的パラメータの推定は行われていない。

本研究の目的は、北海道の初産検定日乳量について、牛群ごとの泌乳曲線を含む、あるいは含まない変量回帰検定日モデルから推定された遺伝的パラメータを比較することである。

## 4.2 材料および方法

### 4.2.1 データ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会により 1989 年 1 月から 2006 年 7 月までに集積された初産のホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録、ならびに (社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。検定日記録は、泌乳日数が 6 日から 305 日までの範囲にあるものを用いた。さらに、初回検定が分娩後 45 日以内に行われ、かつ、当該泌乳期における最終検定日が泌乳日数 270 日以降に存在する雌牛、分娩月齢が 20 から 35 か月齢である雌牛、父牛が明らかである雌牛の記録のみを抽出した。また、牛群検定への加入期間が 120 か月未満の牛群、または検定日あたりの平均搾乳牛が 2 頭以下の牛群に関する記録は除外した。

コンピュータの主記憶容量の限界により、すべての記録を用いた分析は可能ではなかった。ゆえに、少なくとも 10 万記録に達するまで牛群番号を無作為に抽出し、それらの牛群に含まれる個体を含むサブセットを作成して分析に使用した。そのサブセットについて、概略を表 4-1 に示した。血縁情報は、記録をもつ雌牛から最大 3 世代までさかのぼったものを使用した。

### 4.2.2 モデル

増田と鈴木 (2008) は、牛群・分娩年、分娩月齢、分娩年月効果が検定日乳量に影響する環境要因であることを示した。ゆえに本研究において用いる数学モデルには、これらの効果から枝分かれする回帰係数を含めるものとした。以下の 2 種のモデルから、それぞれ遺伝的パラメータを推定した。

表 4-1. 分析に使用したデータセットの概略

観察値数	101,929
記録をもつ雌牛数	10,498
血縁個体数	23,000
牛群・検定日の水準数	14,028
牛群・分娩年の水準数	1,166
検定日乳量に対する基礎統計量	
平均値 (kg)	25.2
標準偏差 (kg)	6.18

$$y_{ijklm} = HTD_i + \sum_{p=0}^2 A_{jp} w_p + \sum_{p=0}^4 MY_{kp} z_p + \sum_{p=0}^q a_{lp} z_p + \sum_{p=0}^q p_{lp} z_p + e_{ijklm} \quad (\text{HTD})$$

$$y_{ijklmn} = htd_i + \sum_{p=0}^2 A_{jp} w_p + \sum_{p=0}^4 MY_{kp} z_p + \sum_{p=0}^q a_{lp} z_p + \sum_{p=0}^q p_{lp} z_p + \sum_{p=0}^4 HY_m z_p + e_{ijklmn} \quad (\text{HYC})$$

ここで  $y_{ijklm(n)}$  は検定日乳量,  $HTD_i$  および  $htd_i$  は牛群・検定日の母数および変量効果,  $A_j$  は分娩月齢グループの母数回帰係数,  $MY_k$  は分娩年月の母数回帰係数,  $a_{lp}$  および  $p_{lp}$  はそれぞれ相加的遺伝効果および恒久的環境効果に対する  $p$  次の変量回帰係数,  $HY_m$  は牛群分娩年の母数回帰係数,  $e_{ijklm(n)}$  は残差である。  $w_p$  および  $z_p$  は, それぞれ Wilmink 関数 (Wilmink 1987) および定数項を 1 に標準化した Legendre 多項式 (Gengler ら 1999) の  $p$  番目の共変量である。  $q$  は変量回帰に当てはめる Legendre 多項式の次数であり, 両モデルに対して 3 または 4 とした。分娩月齢グループは, 22 か月齢以下および 33 か月齢以上をそれぞれ同一月齢と見なし, 1 か月齢ごとに設定した。いずれのモデルも, 行列を用いて以下のように表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{Hh} + \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e}$$

ここで  $\mathbf{y}$ ,  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{u}$ ,  $\mathbf{p}$ ,  $\mathbf{e}$  は, それぞれ観察値, 牛群・検定日の変量効果, 母数効果, 相加的遺伝効果, 恒久的環境効果, 残差のベクトルであり,  $\mathbf{H}$ ,  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$ ,  $\mathbf{W}$  はいずれも計画行列である。  $\mathbf{Hh}$  は, モデル HYC においてのみ考慮される。このモデルにおいて, 以下の共分散構造を仮定した。

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{h} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_h^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{G} \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{P} \otimes \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2(s) \end{bmatrix}$$

ここで  $\otimes$  は Kronecker 積,  $\mathbf{I}$  は単位行列,  $\mathbf{A}$  は分子血縁行列,  $\mathbf{G}$  および  $\mathbf{P}$  はそれぞれ相加的遺伝効果および恒久的環境効果の変量回帰係数に対する  $(q+1) \times (q+1)$  の共分散行

列、 $\sigma_e^2(s)$  はステージ  $s$  における残差分散である。本研究では、分娩後日数を 30 日ごとに区切って 10 のステージを設定し、各ステージ間では残差分散が異なると仮定した。

分散成分の推定値  $\hat{\mathbf{G}}$  および  $\hat{\mathbf{P}}$  は共分散関数 (Meyer と Hill 1997) であるため、各分娩後日数に関する共分散成分は、以下の式に基づいて計算した (Kirkpatrick ら 1990)。

$$\begin{aligned}\hat{\mathbf{G}}^* &= \Phi \hat{\mathbf{G}} \Phi' \\ \hat{\mathbf{P}}^* &= \Phi \hat{\mathbf{P}} \Phi'\end{aligned}$$

ここで  $\hat{\mathbf{G}}^*$  および  $\hat{\mathbf{P}}^*$  は、分娩後 6 日から 305 日までに関する相加的遺伝および恒久的環境共分散行列 (いずれも  $300 \times 300$ ) であり、 $\Phi$  は  $q$  次の標準化した Legendre 多項式に関する共変量を含む  $300 \times (q+1)$  の行列である。これらの分散成分に基づき、各分娩後日数における遺伝率ならびに各日数間の遺伝および表型相関を計算し、モデル間で比較を行った。さらに、各共分散関数に対する固有値と固有ベクトルを計算した。共分散関数の固有値と固有ベクトルは、その変動に寄与する要因を表し、変動を説明するために必要なパラメータ数を決定する指標にもなる (Kirkpatrick ら 1994 ; López-Romero と Carabaño 2003 ; 増田と鈴木 2008)。

推定された遺伝的パラメータが妥当かどうかを判断するため、各泌乳ステージの乳量を異なる形質と見なした多形質分析 (増田と鈴木 2008) からの結果を引用して比較した。この分析における泌乳ステージは、変量回帰モデルにおける残差分散の区分と同一であった。多形質分析の詳細は増田と鈴木 (2008) を参照のこと。

本研究では、305 日累積乳量 (305 日乳量) および泌乳持続性に関する遺伝率と、それらの間の遺伝および表型相関も比較した。305 日乳量は分娩後 6 日から 305 日までの乳量の合計、泌乳持続性は分娩後 280 日目の乳量から 60 日目の乳量を減じた値と定義した。これらの形質に対する (共) 分散成分は、変量回帰分析から得られた分散成分の線形関数として計算した (Jamrozik と Schaeffer 1997)。

### 4.2.3 分散成分の推定

各モデルに対する分散成分は、Gibbs Sampling によって推定した。各分散成分について、最初の 5 万サンプルを burn-in として捨て、それ以降の 10 万サンプルを 10 個おきに採取し、それらの平均値を推定値とした。分散成分の推定には、Misztal ら (2002) の GIBBS3F90 プログラムを使用した。

## 4.3 結果

各変量回帰モデルから推定された残差分散を図 4.2.3 に示した。残差分散は、いずれのモデルにおいても泌乳開始直後において最も高く、泌乳ステージを経るにつれて徐々に減少した。変量回帰の次数 ( $q$ ) が等しい場合、HTD ならびに HYC モデルから推定された残差分散は、いずれのステージにおいてもほぼ一致した。同期グループの定義に関わ

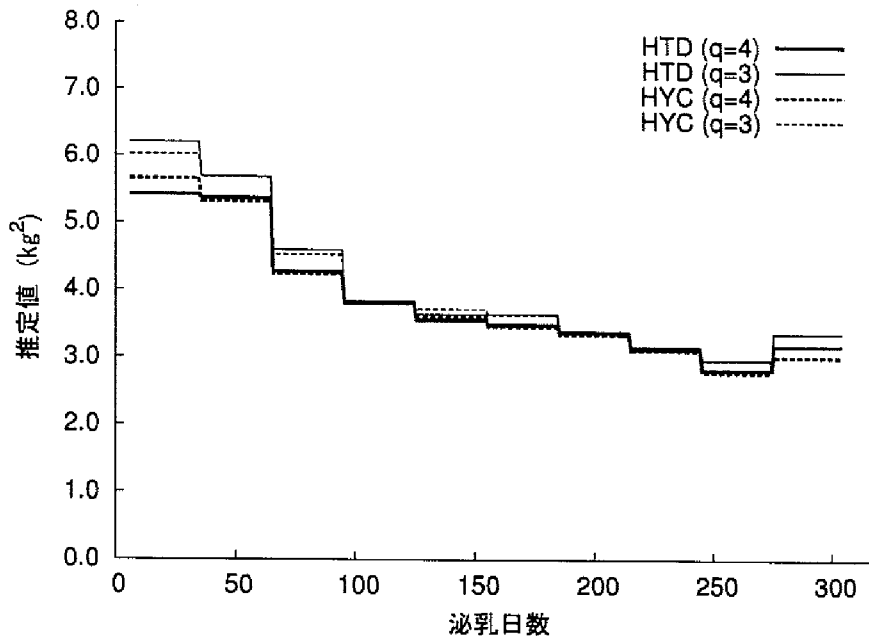


図 4-1. 3 次 ( $q = 3$ ) または 4 次 ( $q = 4$ ) の Legendre 多項式を当てはめた HTD ならびに HYC モデルおよび多形質分析 (MT) からの残差分散推定値

らず、次数  $q$  の高いモデルほど残差分散の推定値は低くなった。この傾向は、ステージ 3 (分娩後 96 日) までの泌乳前半において顕著であったが、その差は最大でも  $1\text{kg}^2$  未満にすぎなかった。

図 4.3 には、各モデルから推定された相加的遺伝分散ならびに恒久的環境分散と残差分散の和 (以下、環境分散と略する) を示した。残差分散の推定値と同様に、変量回帰の次数による結果の差異は小さいことが明らかとなった。HTD モデルからの環境分散は、分娩後 50 日以降において、HYC モデルによる推定値よりも一貫してわずかに低かった。その一方で、HTD モデルから推定された相加的遺伝分散は、乳期を通して HYC モデルからの推定値よりも高かった。環境分散に関して、両モデルとも泌乳初期において最も高く、分娩後 280 日付近まで緩やかに減少し、泌乳末期において急激な上昇傾向を示した。相加的遺伝分散は、HTD モデルにおいて泌乳開始直後に高い値が推定されたが、分娩後 50 日以降は、いずれの変量回帰モデルに対してもほぼ平坦である点において一致していた。多形質モデルから推定された分散成分は、いずれも HYC からの結果とほぼ一致していた。

図 4.3 には遺伝率の推定値を示した。分散成分の推定結果から予想されたように、Legendre 多項式の差異が遺伝率に及ぼす影響はほとんど観察されなかった。両モデルとも、遺伝率は泌乳開始直後において最も低く、分娩後 260 日付近の最大値にかけて緩やかに上昇し、その後は減少した。遺伝率が最大値になる分娩後日数は、環境分散が最も低くなる時点と一致した。分散成分の推定値を反映し、HTD モデルにおいて一貫して高い遺伝率が推定された。多形質分析から得られた遺伝率は、泌乳ステージ 2 と 3 を除き、HYC



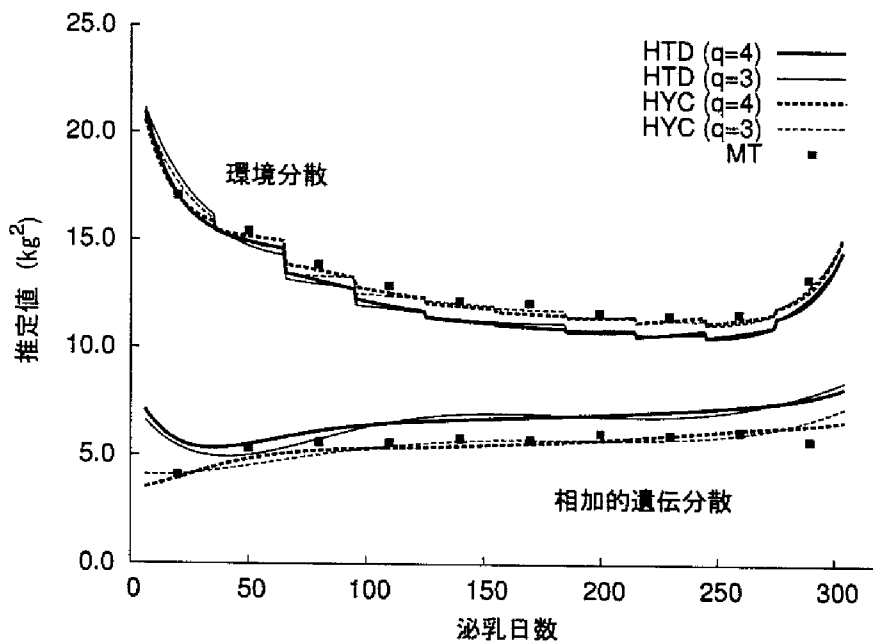


図 4-2. 3 次 ( $q=3$ ) または 4 次 ( $q=4$ ) の Legendre 多項式を当てはめた HTD ならびに HYC モデルおよび多形質分析 (MT) からの相加的遺伝分散 (下) および環境分散 (上; 恒久的環境分散と残差分散の和)

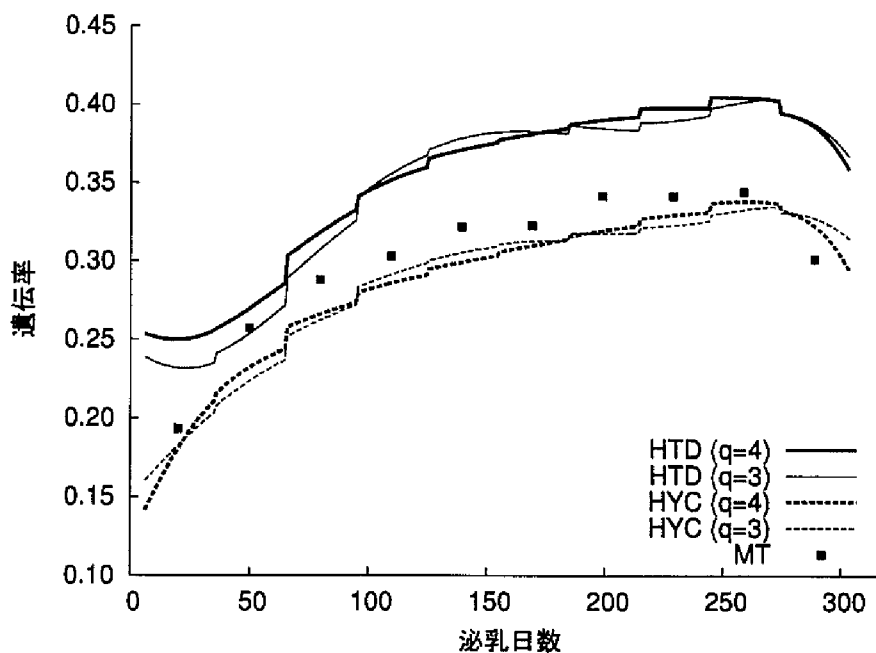


図 4-3. 3 次 ( $q=3$ ) または 4 次 ( $q=4$ ) の Legendre 多項式を当てはめた HTD ならびに HYC モデルおよび多形質分析 (MT) からの遺伝率推定値

表 4-2. 変量効果に 3 次の Legendre 多項式を当てはめた HTD モデルから推定された、特定の分娩後日数間の遺伝（上三角）ならびに表型（下三角）相関係数

	泌乳日数									
	20	50	80	110	140	170	200	230	260	290
20		0.89	0.70	0.56	0.47	0.42	0.40	0.40	0.42	0.45
50	0.66		0.95	0.88	0.81	0.76	0.72	0.69	0.67	0.67
80	0.57	0.70		0.98	0.95	0.91	0.87	0.83	0.79	0.77
110	0.50	0.67	0.76		0.99	0.97	0.94	0.90	0.85	0.81
140	0.45	0.63	0.73	0.79		0.99	0.97	0.94	0.89	0.86
170	0.41	0.58	0.69	0.76	0.79		0.99	0.97	0.93	0.90
200	0.39	0.54	0.65	0.72	0.77	0.79		0.99	0.97	0.94
230	0.37	0.50	0.60	0.67	0.73	0.77	0.80		0.99	0.98
260	0.35	0.47	0.56	0.63	0.68	0.73	0.77	0.81		1.00
290	0.31	0.43	0.51	0.56	0.60	0.64	0.69	0.74	0.80	

モデルからの結果により近かった。

表 4-2 および表 4-3 には、それぞれ HTD および HYC モデル（いずれも  $q = 3$ ）から推定された、特定の泌乳日数間の遺伝および表型相関係数を示した。ここで考慮した日数は、各泌乳ステージにおける平均泌乳日数である。HTD モデルから得られた遺伝相関は、HYC モデルの結果よりも低い傾向を示した。一方で、表型相関の推定値は、両モデルとも同様の値となった。HYC モデルからのパラメータは、多形質分析により得られた結果（増田と鈴木 2008）と同様であった。

各モデルから推定された共分散成分ならびに遺伝的パラメータは、いずれも過去の報告の範囲内にあった（Brotherstone ら 2000；Druet ら 2003；De Roots ら 2004；Fujii と Suzuki 2006）。遺伝率に関する報告は、0.1 から 0.3 までの範囲（Rekaya ら 1999；Brotherstone ら 2000；Druet ら 2003；De Roots ら 2004）あるいは 0.2 から 0.5 の範囲（Pool ら 2000；Jakobsen ら 2002；López-Romero と Carabaño 2003）にあり、本研究によるいずれのモデルからの結果もその範囲内にあった。

各モデルから推定された相加的遺伝共分散ならびに恒久的環境共分散行列に対する固有値と固有ベクトルを、それぞれ表 4-4 および表 4-5 に示した。以前の研究から、第 1 固有値は乳期の総生産量を、第 2 および第 3 固有値は泌乳持続性または泌乳パターンを意味すると解釈できる（Kirkpatrick ら 1994）。また、 $q$  番目の固有値の寄与率は、それぞれ  $q-1$  次のパラメータの寄与の程度を表す（López-Romero と Carabaño 2003；増田と鈴木 2008）。相加的遺伝共分散において、HTD モデルは HYC モデルと比較して第 1 固有値の寄与率が相対的に低く、第 2 ならびに第 3 固有値の寄与率が高かった。最初の 2 つの寄

表 4-3. 変量効果に 3 次の Legendre 多項式を当てはめた HYC モデルから推定された、特定の分娩後日数間の遺伝（上三角）ならびに表型（下三角）相関係数

	泌乳日数									
	20	50	80	110	140	170	200	230	260	290
20		0.96	0.89	0.81	0.75	0.70	0.67	0.65	0.66	0.68
50	0.67		0.98	0.94	0.90	0.87	0.85	0.83	0.83	0.83
80	0.61	0.71		0.99	0.97	0.95	0.93	0.92	0.91	0.90
110	0.55	0.68	0.76		0.99	0.98	0.97	0.96	0.95	0.94
140	0.50	0.64	0.73	0.78		1.00	0.99	0.98	0.97	0.96
170	0.47	0.60	0.69	0.75	0.78		1.00	0.99	0.98	0.97
200	0.45	0.56	0.65	0.72	0.76	0.79		1.00	0.99	0.98
230	0.43	0.53	0.61	0.68	0.73	0.77	0.80		1.00	0.99
260	0.40	0.50	0.57	0.63	0.68	0.73	0.77	0.81		1.00
290	0.36	0.46	0.53	0.58	0.61	0.65	0.69	0.74	0.80	

表 4-4. 変量効果に 3 次の Legendre 多項式を当てはめた HTD ならびに HYC モデルから推定された相加的遺伝共分散行列に対する固有値および固有ベクトル

	HTD モデル				HYC モデル			
固有値 <sup>a</sup>	85.95	10.18	3.87	0.00	93.13	5.99	0.84	0.04
固有ベクトル								
$\lambda_0$	0.99	-0.16	-0.05	0.04	0.99	-0.11	0.01	-0.04
$\lambda_1$	0.13	0.92	-0.37	-0.09	0.10	0.92	0.37	-0.00
$\lambda_2$	-0.09	-0.37	-0.88	-0.28	-0.05	-0.37	0.93	0.02
$\lambda_3$	0.05	0.01	0.29	-0.96	0.04	0.00	-0.02	1.00

<sup>a</sup> 固有値は寄与率 (%) として表記した

与率の合計は、HTD モデルにおいて 96.13% であったが、HYC モデルにおいて 99.12% までを占め、2 つの特性値が変動のほぼすべてを説明した。その一方で、固有ベクトルにはモデル間に顕著な差は観察されなかった。以上の結果から、HTD モデルにおいて、育種価の泌乳パターンに関する変異がより大きいため 2 次の多項式が必要だが、HYC モデルにおいて育種価の変動を説明するには 1 次の多項式で十分であることが示された。恒久的環境共分散に対する固有値および固有ベクトルは、両モデルにおいてほぼ同様の値となった。すなわち、いずれのモデルにおいても、変動に寄与する要因の重みは同程度であり、変量回帰に対して 3 次の多項式が必要であることが示された。

表 4-5. 変量効果に 3 次の Legendre 多項式を当てはめた HTD ならびに HYC モデルから推定された恒久的環境共分散行列に対する固有値および固有ベクトル

	HTD モデル				HYC モデル			
固有値 <sup>a</sup>	78.67	13.95	4.85	2.53	77.73	14.25	5.59	2.42
固有ベクトル								
$\lambda_0$	1.00	-0.05	0.03	-0.01	1.00	-0.03	0.05	-0.01
$\lambda_1$	-0.05	-1.00	0.07	0.01	-0.03	-1.00	0.04	-0.03
$\lambda_2$	-0.03	0.07	0.98	-0.19	-0.05	0.04	0.98	-0.18
$\lambda_3$	-0.00	-0.02	-0.19	-0.98	0.00	0.03	-0.18	-0.98

<sup>a</sup> 固有値は寄与率 (%) として表記した

表 4-6. HTD および HYC モデルから推定された 305 日乳量と泌乳持続性の遺伝率 (対角要素) および遺伝 (上三角) ならびに表型 (下三角) 相関係数

形質	HTD モデル		HYC モデル	
	1	2	1	2
1 305 日乳量	<b>0.45</b>	0.36	<b>0.42</b>	0.33
2 泌乳持続性	0.09	<b>0.14</b>	0.07	<b>0.07</b>

変量回帰モデル ( $q = 3$ ) から推定した分散成分を使用して、間接的に計算した 305 日合計乳量および泌乳持続性に対する遺伝的パラメータを表 4-6 に示した。305 日乳量の遺伝率はいずれも 0.4 をわずかに上回り、Pereira ら (2001) が 305 日累計乳量から推定した値 (0.40) と同程度であった。泌乳持続性の遺伝率は HTD モデルにおいて 0.14 であり、これは諸外国における報告の範囲内にあった (Jamrozik ら 1998 ; Van der Linde ら 2000 ; Jakobsen ら 2002) が、HYC モデルから推定した遺伝率はその半分であった。

#### 4.4 考察

推定された遺伝的パラメータの比較から、本研究で考慮したいずれのモデルについても、変量回帰に当てはめる Legendre 多項式の次数は 3 次 (すなわち、切片を含めて 4 個のパラメータをもつ多項式) で十分であることが示唆された。固有値と固有ベクトルの値から、相加的遺伝効果の変動を説明するには、より低い次数でも十分であった。この現象について、Pool ら (2000) および López-Romero と Carabaño (2003) も同様の報告をしている。

多形質モデルからの推定値は、一貫して HYC モデルによる結果と類似していた。当てはめた数学モデルに相違があるため、多形質モデルに近いパラメータを推定したモデルが

必ずしも最善とは限らない。しかしながら、Van der Werf ら (1998) は、多形質分析が特定の時点における (共) 分散を得るための直接的で頑健な方法であり、その推定値が参考値として利用できることを結論づけた。Rekaya ら (1999) および Pool ら (2000) は、変量回帰モデルを比較する際に多形質モデルからの結果を参照し、より近い結果をもたらすモデルを採択した。

本研究では、HYC モデルにおいて相加的遺伝分散が泌乳期を通してより低く、その減少した部分が恒久的環境分散に移行した。De Roots ら (2004) も、オランダの牛群において同様の結果を報告した。また、HTD モデルでは、相加的遺伝分散が泌乳初期において極端に高く推定された。変量回帰検定日モデルでは、数学モデルに適切な効果が含まれない場合、泌乳初期と後期における相加的遺伝分散が過大推定されることが報告されている (Van der Werf ら 1998)。ゆえに、HTD モデルは適切ではない可能性があるものと推察された。

相加的遺伝効果に関して、HTD モデルは HYC モデルと比較して第 2 および第 3 固有値の寄与率が高かった。すなわち、HTD モデルでは、遺伝的泌乳曲線のパターンがより多様であるかのように推定されている。そのため、このモデルでは結果として泌乳初期と後期間の遺伝相関が相対的に低く、泌乳持続性の遺伝率が強く推定された。一方で恒久的環境共分散に対する固有値と固有ベクトルについて、モデル間の差異は観察されなかった。以上の結果から、変量回帰モデルに牛群曲線を含めない場合、牛群効果と相加的遺伝効果が交絡するものと推察された。ゆえに、北海道の乳用牛に対する変量回帰検定日モデルには、牛群曲線を含めることが必要である。

牛群曲線と相加的遺伝効果の交絡について、De Roots ら (2004) は、母牛とその娘牛が同一の牛群で飼養されているが、アニマルモデルでは牛群効果と遺伝効果を分離することが難しいためであるとした。前述したように、相加的遺伝効果は泌乳期の両端において他の効果と交絡しやすいが、本研究では、全泌乳期にわたって交絡が認められた。これは、いずれの泌乳ステージにおいても、牛群効果が検定日乳量に対する変動を最も説明する要因であり、その推移に関して変異が大きいためである (増田と鈴木 2008)。また、泌乳後期において、HTD および HYC の両モデルともに相加的遺伝分散が若干増加する傾向が認められた。この現象は、本研究において妊娠 (あるいは空胎日数) の効果を考慮していないためであると推察される。

諸外国では、本研究における HTD モデルと同等の検定日モデルを用いた研究がほとんどであるが、得られた遺伝的パラメータの多くは、本研究の HYC モデルからの結果とほぼ同じであった。これは、地域によっては牛群曲線の変異が小さいため、あるいは乳牛集団の遺伝的構成が異なるためである。すなわち、わが国独自の適切な検定日モデルを検討する必要があることを意味するものである。

現在、検定日モデルを採用している大部分の国では、各産次を異なる形質とみなす多産次モデルを採用している (International Bull Evaluation Service 2007)。わが国でも検定日乳量に関する遺伝的パラメータは産次によって異なる (増田と鈴木 2008) ことから、多産

次モデルを採用することが好ましい。その際には、牛群曲線を当てはめる同期グループについて検討する必要がある。本研究では、牛群・分娩年（1年ごと）の母数効果を同期グループとした。しかし、もし産次別に同期グループ効果を定義するならば、副次級あたりの記録数を確保するために、分娩年の区切りを広くする、あるいは牛群曲線を変量回帰にする必要がある。De Roots ら（2004）および Gengler ら（2004）は、牛群・分娩年を2年区切りとし、さらに牛群曲線を変量効果としてモデルに含めた。De Roots ら（2004）は3産までの多産次モデルにおいて、牛群曲線と各変量効果にいずれも4次の Legendre 多項式を当てはめたため、推定すべきパラメータ数が極めて多くなった。Strabel ら（2005）は、ポーランドの乳牛集団に対して、本研究と同様に母数牛群曲線を含むモデルから遺伝的パラメータを推定した。わが国においても、牛群曲線を説明するには比較的多くのパラメータを必要とする（増田と鈴木 2008）。したがって、これを母数回帰として扱うことが、計算負荷を減少させる意味において好ましい。母数効果として牛群曲線を含むモデルは、現在わが国で乳用牛の泌乳形質に対して用いられている遺伝評価モデル（家畜改良センター 2006）と類似した環境要因を含むため、その推定値の解釈が容易である。今後は、多産次モデルにおける最適なモデルを検討し、遺伝的パラメータを推定する必要がある。

泌乳形質に対する遺伝評価を実施する際には、牛群内表型分散が不均一であることが問題になる。これは推定育種価の偏りをもたらす原因となるため、種々の補正方法が提案されており、検定日モデルにも応用されている。Pool と Meuwissen（2000）は、Meuwissen ら（1996）を用いて牛群内分散を補正することにより、変量回帰モデルに当てはめる多項式の次数を減少させても表型共分散構造を適切に説明できるとした。彼らのモデルには牛群曲線が含まれておらず、相加的遺伝効果と交絡していた可能性が高い。この状況下では牛群内分散の不均一性がさらに高まったと考えられ、結果として、その補正によって交絡の影響が軽減したものと推察される。しかしながら、牛群曲線を含むモデルが不均一性の増大を抑制する可能性があるにしても、補正が必要であることに変わりがない。Gengler ら（2004）は、牛群曲線を考慮したモデルであっても、なお牛群内分散の不均一性が存在することを明らかにした。彼らは牛群内分散が不均一になる効果として、副次級あたり記録数、泌乳ステージ、生産レベル、搾乳頻度、年次を挙げ、複数の要因が独立に影響することを示唆した。したがって、推定したパラメータに基づいて遺伝評価を実施する前に、牛群内分散の補正法について検討を行う必要がある。

## 第5章

# 検定日記録を利用した成熟モデルによる遺伝的パラメータの推定

### 5.1 緒言

従来、泌乳成熟性の遺伝評価に関する大部分の研究は、305日合計乳量に対して各産次を異なる形質として分析するものであった (Hargrove 1974, Cassell と McDaniel 1983, Norman ら 2005)。この手法の利点は、主に実用面にある。すなわち、既存の遺伝評価モデルをわずかに拡張するのみで達成でき、モデルが比較的単純で分析にかかる計算コストが低い。この多形質モデルの簡潔な拡張として、各産次の育種価を平滑化する目的で変量回帰モデルを用いた研究もある。Guo ら (2002) は、産次数を共変量と見なす変量回帰モデルを提案した。Wiggans と VanRaden (2004) も、同様のモデルによる分析を行っている。さらに、Guo ら (2002) および Yang ら (2005) は、乾乳時期が異なる雌牛からの拡張 305日乳量について、産次数ならびに乾乳時日数の2つの共変量を含む多次元変量回帰モデルを応用した。

これらの分析の問題は、産次に基づいて成熟性を定義していることである。一般に乳牛では、特に後の産次において、2頭の雌牛が同一の月齢であっても同じ産次である可能性は低い。この問題の回避策は、数学モデルにおいて、各要因を月齢に対する回帰として含めることである。相加的遺伝効果ならびに恒久的環境効果は、いずれも変量回帰としてモデルに含められる。Masuda と Suzuki (2006) と大橋 (2007) は、わが国の乳牛集団において、305日乳量の分娩時月齢に対する変量回帰を含むモデルを応用し、遺伝的パラメータを推定した。

より理想的なモデルは、305日乳量の代わりに検定日記録を用いることである。著者は、第2章において、泌乳成熟度の遺伝評価を実施するために検定日モデルを拡張し、これを成熟モデルと称した。このモデルを用いると、産次内の泌乳曲線と月齢に対する成熟曲線を分離して推定することが可能である。以前の章において提案した簡潔な成熟モデルでは、相加的遺伝効果に対して成熟曲線のみを考慮することにより、分散成分の推定が容

表 5-1. データセットの概略

	データセット	
	1	2
記録数	1,011,634	1,002,019
雌牛数	39,954	39,307
血縁個体数	66,428	64,799
牛群数	219	225
牛群・検定日数	120,075	123,349

表 5-2. 各データセットに対する検定日乳量の基礎統計量

産次数	データセット 1			データセット 2		
	記録数	平均 (kg)	SD (kg)	記録数	平均 (kg)	SD (kg)
1	336,093	24.2	6.1	331,849	24.2	6.1
2	267,839	28.5	8.5	264,664	28.4	8.5
3	196,819	29.9	9.2	194,455	29.8	9.1
4	132,071	30.2	9.4	132,258	30.1	9.3
5	78,812	29.9	9.3	78,793	29.9	9.2
全体	1,011,634	27.7	8.5	1,002,019	27.6	8.5

易になるものと期待される。しかしながら、恒久的環境効果に対して、泌乳曲線と成熟曲線のどちらを含むべきかは、明らかとなっていない。本章の目的は、恒久的環境効果に対する仮定の異なる複数のモデルを用いて、それぞれ泌乳量に対する成熟曲線に関する遺伝的パラメータを推定することである。

## 5.2 材料および方法

### 5.2.1 データ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会により 1985 年 1 月から 2005 年 12 月までに集積された初産から 5 産までのホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録、ならびに (社) 日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。検定日記録は、泌乳日数が 6 日から 305 日までの範囲にあるものを用いた。さらに、初回検定が分娩後 45 日以内に行われ、かつ、当該泌乳期における最終検定日が泌乳日数 270 日以降に存在する雌牛、分娩月齢が 20 から 35 か月齢である雌牛、父牛が明らかである雌牛の記録のみを抽出した。

コンピュータの主記憶容量の限界により、すべての記録を用いた分析は可能ではなかつ



た。ゆえに、少なくとも 100 万記録に達するまで牛群番号を無作為に抽出し、それらの牛群に含まれる個体を含むサブセットを作成した。サブセットは独立に 2 つ作成し、それぞれを分析に使用した。各サブセットについて、概略および基礎統計量を表 5-1 および 5-2 に示した。血縁情報は、記録をもつ雌牛から最大 3 世代までさかのぼったものを使用した。

## 5.2.2 モデル

第 2 章におけるモデル (2.17) に基づき、相加的遺伝効果に対する成熟曲線のみを考慮する変量回帰モデルを当てはめた。モデルには、第 3 および 4 章において有意もしくは有用であると判断した効果を含めた。

$$\begin{aligned}
 y_{ijklmnop} = & \sum_{q=0}^4 HY_{iq}w_q + \sum_{q=0}^4 MC_{jq}\phi_q(x) + A_k + \sum_{q=0}^3 MY_{lq}x_q \\
 & + HTD_m + \sum_{q=0}^3 a_{nq}\phi_q(t) + p_o(x,t) + e_{ijklmnop}
 \end{aligned} \tag{5.1}$$

ここで、

- $y_{ijklmnop}$  : 検定日乳量
- $HY_{iq}$  : 牛群・分娩年グループ・産次ごとの DIM に対する母数回帰係数
- $MC_{jq}$  : 分娩月・産次ごとの DIM に対する母数回帰係数
- $A_k$  : 分娩時月齢の母数効果
- $MY_{lq}$  : 分娩年月ごとの検定時月齢に対する母数回帰係数
- $HTD_m$  : 牛群・検定日・産次の変量効果
- $a_{nq}$  : 相加的遺伝効果の検定時月齢に対する変量回帰係数
- $e_{ijklmnop}$  : 残差

であり、 $p_o(x,t)$  は恒久的環境効果に対する変量回帰である。分娩年グループは 2 年区切りとして設定した。また、3 産以降を同一産次とみなした。共変量は、

- $\phi_q(x)$  : 検定時の分娩後日数  $x$  に関する  $q$  次の Legendre 多項式に関する項
- $\phi_q(t)$  : 検定時月齢  $t$  に関する  $q$  次の Legendre 多項式に関する項
- $w_q$  :  $q \leq 3$  および  $q = 4$  に対して、それぞれ  $\phi_q(x)$  および  $\exp(-0.05x)$
- $x_q$  :  $q \leq 2$  および  $q = 3$  に対して、それぞれ  $\phi_q(t)$  および  $\ln(t)$

である。いずれの Legendre 多項式も、Gengler ら (1999) にならって、切片を 1 に標準化した。産次内の平均泌乳曲線をよく説明するために、山口ら (2007) の報告に基づき、牛群ごとに Legendre 多項式と Wilmink (1987) の泌乳曲線を組み合わせた関数を当てはめた。平均成熟曲線は、305 日乳量に対する平均成熟曲線を推定した萩谷ら (2000) に基づき、多項式および自然対数項を含む関数を使用した。また、検定時月齢は、検定時日齢  $\div$  30.5

により計算し、小数点以下を切り捨てた整数として定義した。

本分析では、 $p_o(x, t)$  に対して以下の3種の仮定を行った。

$$\sum_{q=0}^3 p_{oq} \phi_q(t) \quad (\text{モデル A})$$

$$\sum_{q=0}^3 p_{oqr} \phi_q(x) \quad (\text{モデル B})$$

$$\sum_{q=0}^3 p_{oq} \phi_q(t) + \sum_{q=0}^3 p_{oqr} \phi_q(x) \quad (\text{モデル C})$$

ここで添え字  $r$  は産次数 ( $r = 1, 2, 3, 4, 5$ ) である。すなわち、モデル A, B および C は、それぞれ恒久的環境効果に対する成熟曲線、泌乳曲線、およびその両方を含む。モデル C において、 $p_{oq}$  と  $p_{oqr}$  間の共分散はゼロであると仮定した。

このモデルは、行列を用いて以下のように表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Hh} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e} \quad (5.2)$$

ここで  $\mathbf{y}$ ,  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{u}$ ,  $\mathbf{p}$ ,  $\mathbf{e}$  は、それぞれ観察値、母数効果、牛群・検定日・産次効果、相加的遺伝効果、恒久的環境効果、残差のベクトルであり、 $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{H}$ ,  $\mathbf{Z}$ ,  $\mathbf{W}$  はいずれも計画行列である。このモデルにおいて、以下の共分散構造を仮定した。

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{h} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_h^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{P}_0 \otimes \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

ただし、 $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^{2(s)}$  である。ここで  $\otimes$  は Kronecker 積、 $\mathbf{I}$  は単位行列、 $\mathbf{A}$  は分子血縁行列、 $\mathbf{G}_0$  および  $\mathbf{P}_0$  はそれぞれ相加的遺伝効果および恒久的環境効果の変量回帰係数に対する共分散行列、 $\sigma_e^{2(s)}$  はグループ  $s$  における残差分散である。本研究では、残差分散はグループ内で一定であると仮定した。グループは、初産、2産および3産以降の3つの産次区分に対し、それぞれ分娩後65日以前および66日以降の2つの泌乳ステージを考慮したため、合計6つを設定した。それぞれの産次において、各ステージからの推定値に対してそれぞれ60および240の重みをつけた加重平均を計算した。この重みは、各ステージに含まれる泌乳日数である。

### 5.2.3 特定の検定時月齢における遺伝率

本分析で用いた成熟モデルには産次区分を含むため、検定時の月齢に対する絶対的な遺伝率は定義できない。本分析では、産次と特定の検定月齢を関連づけることにより、便宜的に遺伝率を推定した。最初に、ある検定時月齢  $t$  における表型分散  $\hat{\sigma}_{y(t)}^2$  を、以下の式から推定した。

$$\hat{\sigma}_{y(t)}^2 = \hat{\sigma}_{a(t)}^2 + \hat{\sigma}_{pe(t)}^2 + \hat{\sigma}_{pe(x)}^2 + \hat{\sigma}_{e(x)}^2 \quad (5.3)$$

表 5-3. 各産次・泌乳ステージ<sup>a</sup>における残差分散の推定値<sup>b</sup>

産次	モデル A			モデル B			モデル C		
	1	2	平均 <sup>c</sup>	1	2	平均 <sup>c</sup>	1	2	平均 <sup>c</sup>
1	6.8	4.7	5.1	4.7	3.2	3.5	4.7	3.2	3.5
2	17.5	8.4	10.2	8.0	4.6	5.3	8.1	4.6	5.3
3-5	22.3	10.1	12.6	10.6	5.6	6.6	10.6	5.6	6.6

<sup>a</sup> 泌乳ステージ区分 1:泌乳日数 6 日以降 65 日まで, 区分 2:泌乳日数 66 日以降 305 日まで

<sup>b</sup> 各サブセットから推定された結果の平均値 (kg<sup>2</sup>)

<sup>c</sup> 各ステージに含まれる日数を重みとする加重平均

ここで  $\hat{\sigma}_{a(t)}^2$  および  $\hat{\sigma}_{pe(t)}^2$  は, それぞれ検定時月齢  $t$  における相加的遺伝分散および恒久的環境分散,  $\bar{\sigma}_{pe(x)}^2$  は産次内の恒久的環境分散に対する平均値,  $\bar{\sigma}_{e(x)}^2$  は各産次内の残差分散に関する加重平均である。本分析では, 初産, 2 産, 3 産以降が, それぞれ 20 から 30, 31 から 45, 46 から 100 か月齢に相当すると見なし, 加算すべき残差分散の値を決定した。最終的に, ある検定時月齢  $t$  における遺伝率推定値  $\hat{h}_{(t)}^2$  は, 以下の式から計算した。

$$\hat{h}_{(t)}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{a(t)}^2}{\hat{\sigma}_{y(t)}^2} \quad (5.4)$$

残差分散は月齢に対して連続していないので, 表型分散ならびに遺伝率も不連続な推移を示す。

## 5.2.4 分散成分の推定

各モデルに対する分散成分は, Gibbs Sampling によって推定した。各分散成分について, 最初の 3 万サンプルを burn-in として捨て, それ以降の 7 万サンプルを 10 個おきに採取し, それらの平均値を推定値とした。分散成分の推定には, Misztal ら (2002) の GIBBS3F90 プログラムを使用した。各サブセットから得られた推定値は, ほぼ同一であったため, 最終的なパラメータは, それらの平均値とした。

## 5.3 結果および考察

### 5.3.1 各検定時月齢における遺伝的パラメータの推定値

本分析において推定された分散成分は, すべて章末の表 5-A に示した。表 5-3 には, 残差分散の推定値と加重平均を示した。残差分散推定値は, いずれのモデルにおいても, 各産次内の泌乳初期グループにおいて高く, 第 4 章において得られた結果と同様であった。産次が進行するにつれて残差分散が大きくなる現象は, De Roots ら (2004) も報告している。モデル B と C からの結果はほぼ同一であったが, モデル A からの推定値は, 他の

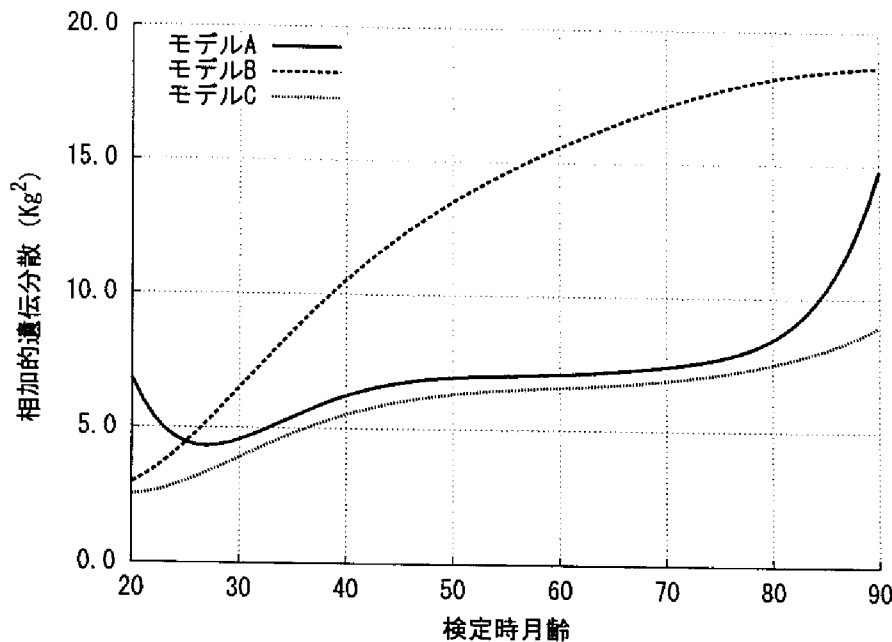


図 5-1. 恒久的環境効果の仮定が異なる各モデルから推定された相加的遺伝分散の検定時月齢に対する推移（モデル A：成熟曲線，モデル B：泌乳曲線，モデル C：両方を含む）

モデルからの値よりも最大で約 2 倍程度も大きかった。この傾向は、牛群・検定日・産次に関する分散に対しても観察された。

図 5-1 には、各モデルから推定された相加的遺伝分散の検定日月齢に対する推移を示した。モデル B からの推定値は、25 か月齢時において、他のモデルからの結果と同程度であった。その後、検定時月齢とともに単調に増加し、80 か月齢時における値は、他のモデルによる推定値と比較して、2 倍以上も過大推定される結果となった。モデル A と C は、30 か月齢時から 80 か月齢時にかけて、同程度の値が推定された。しかし、モデル A からの分散成分推定値は、月齢の両端において極端に上昇した。

恒久的環境効果に対する成熟曲線を含むモデル A と C において、その分散成分の推移を図 5-2 に示した。モデル C からの推定値は、20 か月齢時にはほぼゼロであり、その後 80 か月齢付近まで緩やかに上昇した。モデル A による推定値は、モデル C からのそれよりも常に 2 倍以上も大きく、相加的遺伝分散と同様に、月齢の両端において極めて大きな値が推定された。

泌乳曲線として恒久的環境効果を当てはめたモデル B と C において、その分散成分推定値の分娩後日数に対する推移を図 5-3 に示した。両モデルから推定された値は、ほぼ同一であった。産次内平均値は、モデル B および C に対して、それぞれ 10.6 および 10.2 であった。分娩直後および泌乳後期において推定値が上昇する傾向は、本研究の検定日モデルから推定された結果（第 4 章）と類似していた。

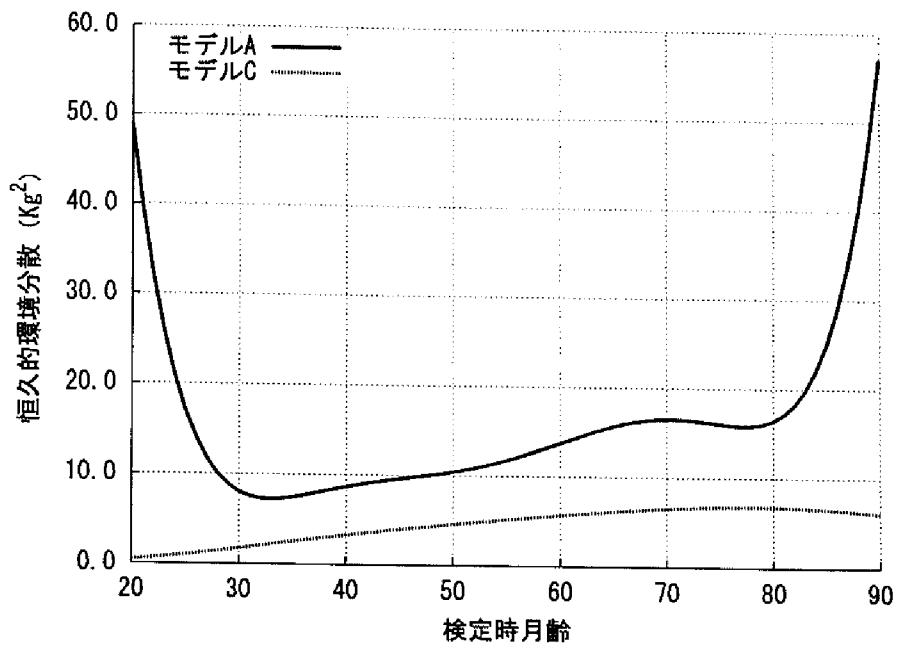


図 5-2. 恒久的環境効果の仮定が異なる各モデルから推定された恒久的環境分散の検定時月齢に対する推移（モデル A：成熟曲線，モデル C：成長曲線と泌乳曲線の両方を含む）

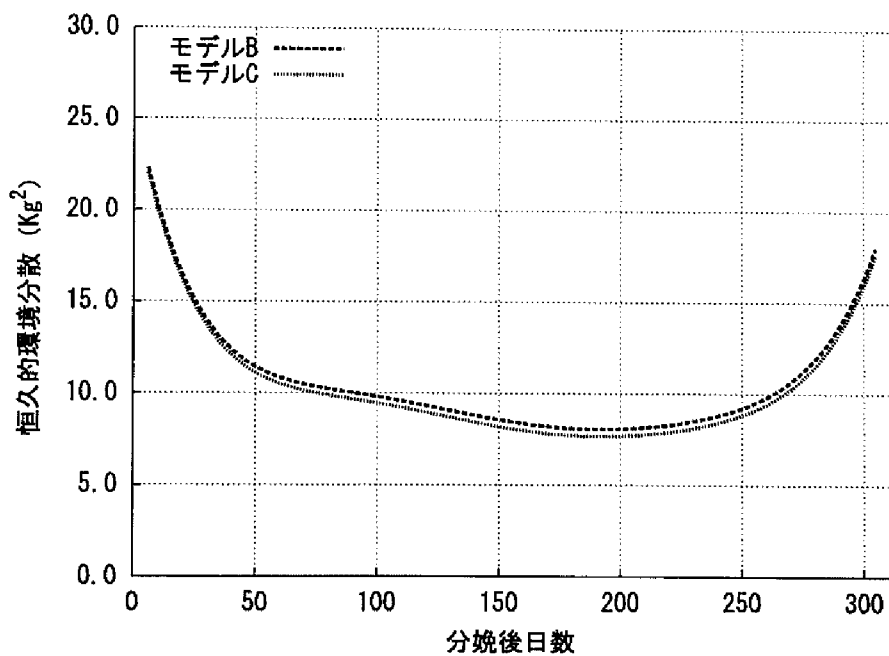


図 5-3. 恒久的環境効果の仮定が異なる各モデルから推定された相加的遺伝分散の分娩後日数に対する推移（モデル B：泌乳曲線，モデル C：成長曲線と泌乳曲線の両方を含む）

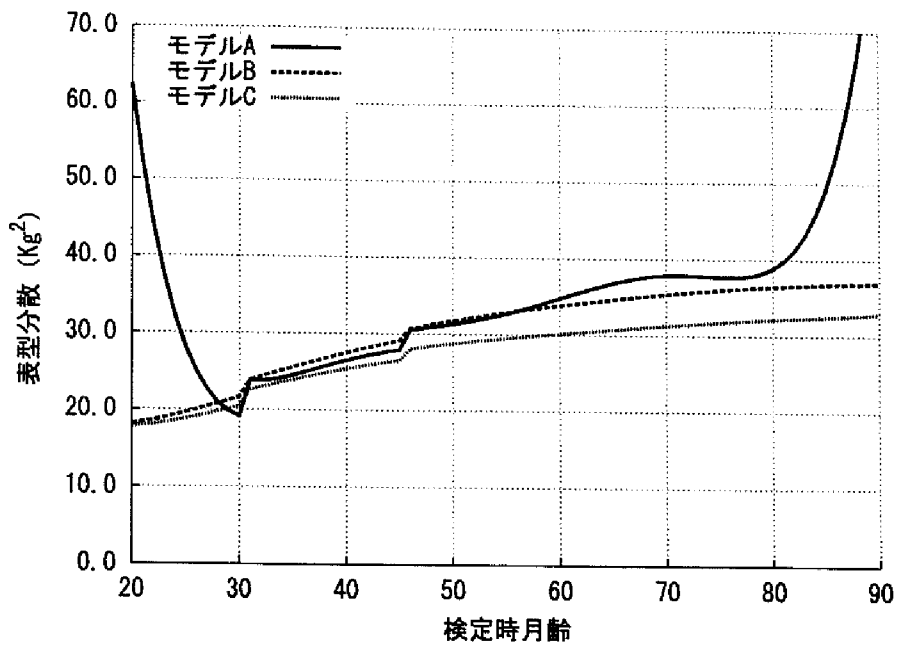


図 5-4. 恒久的環境効果の仮定が異なる各モデルから推定された表型分散の検定時月齢に対する推移 (モデル A: 成熟曲線, モデル B: 泌乳曲線, モデル C: 両方を含む)

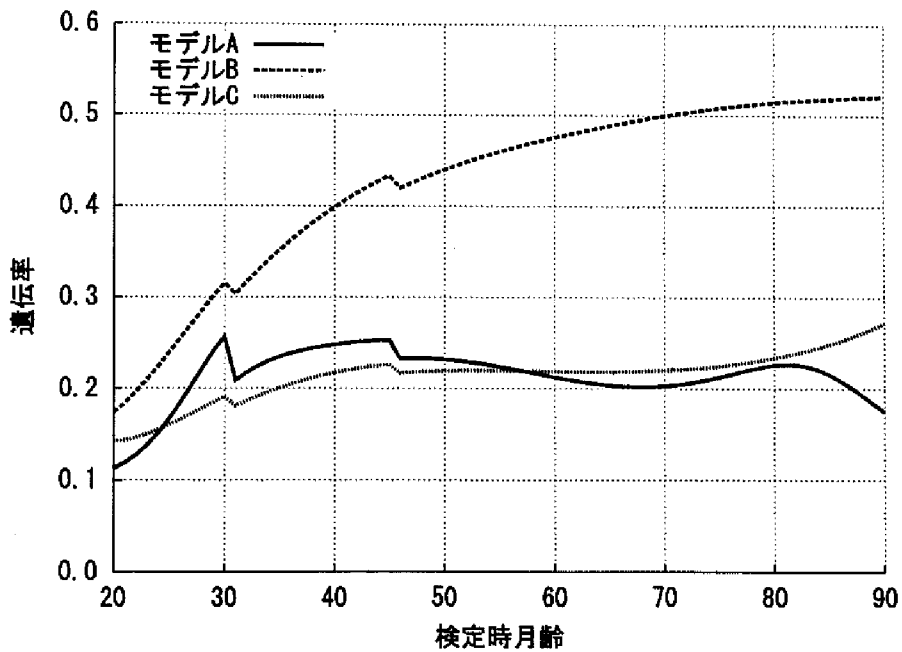


図 5-5. 恒久的環境効果の仮定が異なる各モデルから推定された遺伝率の検定時月齢に対する推移 (モデル A: 成熟曲線, モデル B: 泌乳曲線, モデル C: 両方を含む)

表 5-4. モデル C から推定された各検定時月齢間の遺伝相関係数

	検定時月齢					
	35	45	55	65	75	85
25	0.93	0.86	0.80	0.74	0.68	0.64
35		0.98	0.95	0.89	0.83	0.80
45			0.99	0.95	0.90	0.88
55				0.99	0.96	0.94
65					0.99	0.98
75						0.99

各モデルから推定された表型分散および遺伝率の推移を図 5-4 および 5-5 に示した。すべてのモデルに対し、表型分散は、30 から 80 か月齢時にかけてほぼ同一であった。推定遺伝率は、モデル A と C について 0.1 から 0.3 の範囲においてほぼ一定であるのに対し、モデル B に関して、40 か月齢において 0.4 を超え、月齢の進行とともに徐々に増加した。

モデル A について、時間軸の両端における極端に高い表型分散は、相加的遺伝および恒久的環境分散の推移を反映したものである。表型分散が極端に高くなることは不自然であり、他のモデルからの結果にはその傾向が現れていないことから、その時点におけるモデルの当てはまりの悪さを反映したものと推察される。Van der Werf ら (1998) および López-Romero と Carabaño (2003) は、検定日モデルによる分析において、恒久的環境効果の泌乳曲線を説明するには多くのパラメータが必要であるとした。このパラメータを省略したモデル A は、分散成分の偏りを招いたことから、成熟度を説明するモデルとしては不適切である。

モデル B について、モデル C とほぼ同一の表型分散が推定されたが、遺伝率は 2 倍以上も高くなった。両モデルにおいて、相加的遺伝分散以外の分散成分推定値は一致していた。これらの結果は、モデル B において、相加的遺伝ならびに恒久的環境効果による成熟曲線が交絡し、相加的遺伝分散が過大推定されたことを示唆する。De Roots ら (2004) および Togashi ら (2007) は、多産次検定日モデルによる分散成分の推定を行い、泌乳期内の恒久的環境分散が産次の進行とともに上昇する傾向を示した。モデル B において、月齢に対する推移が許容されたのは相加的遺伝効果のみであったため、本来ならば分離すべきであった恒久的環境効果が吸収されたものと推察される。

以上から、検定日記録を用いた妥当な成熟モデルには、恒久的環境効果に対して泌乳曲線と成熟曲線の両方を含むべきであると結論する。したがって、これ以降は、モデル C からの結果のみを考察する。

表 5-5. 相加的遺伝効果の共分散関数に対する固有値と固有ベクトル

固有値 <sup>a</sup>	92.03	6.09	1.12	0.75
対応する固有ベクトルの要素				
$\lambda_0$	0.98	0.19	-0.05	-0.08
$\lambda_1$	0.20	-0.97	0.13	0.01
$\lambda_2$	-0.05	0.05	0.54	-0.84
$\lambda_3$	0.07	0.13	0.83	0.54

<sup>a</sup> 固有値は、寄与率 (%) として表記している

### 5.3.2 遺伝相関の推定値

モデル C から推定された遺伝相関はすべて正であり、最も離れた 20 と 100 か月齢間の遺伝相関は 0.35 であった。特定の検定時月齢間の検定日乳量に対する遺伝相関推定値を表 5-4 に示した。遺伝相関は、月齢が離れるにつれて徐々に減少する傾向にあった。この減少の程度は、初産時相当の 25 か月齢とそれ以降の月齢間で大きかった。本分析の結果は 1 日乳量に対する結果であるが、直接比較可能な結果は文献には見つからなかった。Norman ら (2005) は、各乳期の合計乳量間の遺伝相関について、多産次検定日モデルからの結果に関する文献値をまとめた。その報告によると、遺伝相関は、初産と 2 産、初産と 3 産、および 2 産と 3 産との間において、それぞれ 0.77 から 0.98, 0.68 から 0.94, および 0.83 から 0.99 の範囲にあり、いずれも初産との遺伝相関が相対的に低かった。複数産次を考慮した乳期モデルからの遺伝相関も、この報告を支持するものであった (Cassell と McDaniel 1983, Swalve と Van Vleck 1987)。Masuda と Suzuki (2006) は、305 日乳量の分娩時月齢に対する変量回帰を含むモデルを用いて、ある産次数に相当する月齢間の遺伝相関を推定した。彼らの結果も、Norman ら (2005) の示した文献値の範囲内であった。日乳量と乳期合計乳量との違いがあるにもかかわらず、泌乳量に対する月齢間の遺伝相関は、類似する傾向を示した。

### 5.3.3 固有値による解釈

モデル C から推定された相加的遺伝共分散関数に対する固有値ならびに対応する固有ベクトルは、表 5-5 に示してある。変量回帰分析における固有値と固有ベクトルの解釈は、第 3 および 4 章を参照のこと。最初の 2 つの固有値に対する寄与率は 98% を超え、変動の大部分を説明した。これらに対応する固有ベクトルは、それぞれ切片および 1 次回帰係数に対して極めて大きな重みを含んでいる。すなわち、遺伝的成熟曲線の変動を説明するには、1 次式で充分である。



固有値および固有ベクトルの値は、通常の検定日モデルからの結果と類似していた（第4章）。第4章における固有値の解釈を、本章の成熟モデルに置き換えると、第1および第2固有値は、それぞれ成熟曲線の高さと同きを説明する因子である。成熟曲線の高さと同きは、それぞれ切片と1次回帰係数と深く関係しており、それぞれ生涯生産量と成熟度の指標となり得る。ゆえに、これらの形質に対する遺伝評価値として、回帰係数そのもの、あるいは各主成分に対する総合特性値が利用可能であろう。

表 5-A. 各モデルから推定された分散成分の推定値<sup>a</sup>

効果	モデル A				モデル B				モデル C			
牛群・検定日・産次	1.4226				1.0886				1.0892			
相加的遺伝効果 (成熟曲線)	6.9063	1.9253	0.1667	0.9931	11.9620	2.4333	-1.4394	0.1689	5.8235	1.0871	-0.2976	0.3942
	1.9253	1.5394	0.3027	0.7285	2.4333	1.5333	-0.0821	-0.1324	1.0871	0.6135	-0.0757	0.0340
	0.1667	0.3027	0.4436	0.3553	-1.4394	-0.0821	0.3177	-0.0264	-0.2976	-0.0757	0.0736	-0.0067
	0.9931	0.7285	0.3553	0.5932	0.1689	-0.1324	-0.0264	0.1196	0.3942	0.0340	-0.0067	0.0987
恒久的環境効果 (成熟曲線)	7.9694	4.7397	3.1226	1.6954					3.4972	0.7163	-0.7747	-0.2392
	4.7397	9.4182	7.1136	4.6843					0.7163	0.7724	0.1122	-0.1954
	3.1226	7.1136	10.1725	4.6874					-0.7747	0.1122	0.3333	0.0135
	1.6954	4.6843	4.6874	5.8479					-0.2392	-0.1954	0.0135	0.0664
恒久的環境効果 (泌乳曲線)					6.3451	-0.3014	-0.3870	0.1073	5.9872	-0.3154	-0.3782	0.1061
					-0.3014	2.8797	-0.0086	-0.0480	-0.3154	2.8732	-0.0094	-0.0479
					-0.3870	-0.0086	0.9824	-0.1348	-0.3782	-0.0094	0.9821	-0.1348
					0.1073	-0.0480	-0.1348	0.3459	0.1061	-0.0479	-0.1348	0.3460
残差 <sup>b</sup>												
初産・ステージ 1	6.7778				4.6608				4.6601			
初産・ステージ 2	4.7132				3.2045				3.2044			
2産・ステージ 1	17.4650				8.0844				8.0840			
2産・ステージ 2	8.3849				4.5917				4.5916			
3産以降・ステージ 1	22.3105				10.6290				10.6285			
3産以降・ステージ 2	10.1140				5.5758				5.5752			

<sup>a</sup> 2つのデータセットからの推定値の単純平均<sup>b</sup> 泌乳ステージ 1:泌乳日数 6 日以降 65 日まで, 2:泌乳日数 66 日以降 305 日まで

## 第 6 章

# 成熟度の指標

### 6.1 緒言

生物の平均的な成長は、Brody 曲線をはじめとする非線形の成長曲線関数としてモデル化されている (Brown ら 1976)。成熟度の指標は、その関数に含まれるパラメータとして容易に表現される。しかし、非線形成長曲線は体重形質のモデル化には適するが、加齢に伴う泌乳量の変化に対しては適していない。産次に基づく遺伝評価モデルにおいて、成熟度は、初産と後の産次に対する乳期乳量間の差として定義されることが多い (Cassell と McDaniel 1983)。成熟モデルは、育種価を線形回帰係数として予測するため、成熟度を定量的に表現するには、簡易な指標を定義する必要がある。

多項式回帰を用いた育種価曲線からの有効な指標について、泌乳持続性に関する議論が参考になる。Gengler (1996) は、泌乳持続性はピーク乳量を維持する能力であり、その指標が生産レベルと独立であることが望ましいと述べた。Kistemaker (2003) および増田 (2005) は、変量回帰係数の線形関数として表現できる指標について検討し、各指標間の遺伝相関および総乳量との遺伝的関連について検討した。成熟曲線に基づく泌乳成熟性の定義については、大橋 (2007) の提案があるが、よく調査されていない。

本章における分析の目的は、生産量および成熟度に関する複数の指標を提案し、それらの間の遺伝相関ならびに遺伝率を調査することである。本分析では、各個体に対する遺伝成熟曲線を予測することなく、遺伝的パラメータを通して成熟度の性質を議論する。また、本分析で考慮する指標は、計算の容易さから、相加的遺伝回帰係数の線形関数に限る。

### 6.2 材料および方法

#### 6.2.1 生産量に対する指標

初産から 5 産までの各産次における合計乳量 (それぞれ A1, A2, A3, A4, A5 とする) は、平均分娩月齢から 1 か月おきに抽出した 10 個の成熟曲線の高さの総和であると定義した。各産次に対する平均分娩月齢は、それぞれ 24, 38, 50, 64, 78 か月齢と仮定

した。この分娩月齢は、わが国の乳用雌牛に対する平均的な分娩月齢（第2章）よりも早い。最近の雌牛に対しては妥当な値である。生涯合計乳量（T）は、24から84か月齢までの範囲において、産次ごとの合計乳量と同様の手順により算出した。事前分析により、抽出の間隔を狭めても最終的な結論は変わらなかった。また、相加的遺伝回帰係数の切片（ $a_0$ ）を、総生産量に関する単純な指標とした。

## 6.2.2 成熟度に対する指標

本研究では、成熟度を“加齢に伴う産乳量の増加量または増加速度の程度”と定義する。以下に提案する遺伝的成熟度の指標は、育種価の回帰係数に対する線形関数であり、連続量として表現される。いずれの指標も、その値が大きいほど、成熟度が“高い”ことを意味する。すなわち、月齢に伴う泌乳量の増加量または割合が大きいことを反映する。

### 生産量の差

最も単純で解釈が容易な成熟度の指標は、ある2つの月齢時における生産量の差である。本分析では、3産と初産および5産と初産における合計乳量の差（すなわち  $A_3 - A_1$  および  $A_5 - A_1$ ）を考慮し、それぞれ  $A_{3-1}$  および  $A_{5-1}$  とした。さらに、50および84か月齢と24か月齢における成熟曲線の高さの差を、それぞれ  $P_{50-24}$  および  $P_{84-24}$  とした。

### 1次回帰係数

第5章において、相加的遺伝回帰係数の共分散行列に対する固有値の解釈から、その1次回帰係数は成熟度の指標となり得ることが明らかとなった。実際に、変量回帰に Legendre 多項式を当てはめた検定日モデルにおいて、その1次回帰係数が泌乳持続性の指標として利用されることがある（Jamrozikら2002）。この回帰係数は、固定した2つの時点における曲線の高さの差を意味し、ある範囲における成熟速度の指標となり得る（増田2005）。

### 第2主成分得点

相加的遺伝回帰係数の共分散行列に対する第2主成分は、成熟性を表すことが期待される（第5章）。ゆえに、対応する固有ベクトルを重みとする主成分得点は、成熟度の指標として利用可能である。この指標の計算に使用した固有ベクトル  $u_2$  を以下に示す。

$$u_2 = \begin{bmatrix} -0.19 & 0.97 & -0.05 & -0.13 \end{bmatrix}'$$

個体  $k$  の相加的遺伝回帰係数を含むベクトルを  $a_k$  とするとき、その主成分得点は  $PC2 = u_2' a_k$  と計算できる。この指標は、統計学的に厳密で好ましい性質を持つと考えられる。一方で、その絶対値が意味する生物学的な特徴については未知であるため、解釈は容易ではない。

## VanRaden の指標

VanRaden (1998) は、泌乳持続性について、分娩後の各時点における泌乳量（または育種価）に対する線形関数のうち、総生産量との遺伝相関が完全にゼロとなる指標を提案した。彼は、ある分娩後日数を境界として泌乳期を前後に分け、泌乳前期と後期の総量の差を持続性とした。本分析では、これを成熟度に応用する。

個体  $k$  の相加的遺伝回帰係数を含むベクトルを  $\mathbf{a}_k$ 、20 から 100 か月齢まで 1 か月おきの共変量を含む行列を  $\Phi$  とするとき、各月齢における育種価は  $\hat{\mathbf{a}}_k = \Phi \mathbf{a}_k$  から計算できる。さらに、 $\text{var}(\hat{\mathbf{a}}_k) = \mathbf{G}^*$  とする。ある範囲において 1 の重みを含む線形関数を  $\mathbf{v}$  とすると、その期間における合計量の育種価は  $\mathbf{v}'\hat{\mathbf{a}}_k$  である。 $\mathbf{t}$  は、 $\mathbf{v}$  と同じ次元であり、20 から 100 までの整数を順に含むベクトルとする。このとき、成熟性の指標を表す線形関数は、 $\mathbf{q} = \mathbf{t} - t_0\mathbf{v}$  と表記できる (VanRaden 1998)。ここで  $t_0$  は、生涯を二分する境界点を表す定数である。この  $\mathbf{q}$  は、境界点よりも前には負の、後には正の重みを含み、さらに、境界点から離れるほど、その重みの絶対値は大きくなる。成熟度および合計量に対する育種価間の共分散は、

$$\begin{aligned}\text{cov}(\mathbf{q}'\hat{\mathbf{a}}_k, \mathbf{v}'\hat{\mathbf{a}}_k) &= \mathbf{q}'\mathbf{G}^*\mathbf{v} \\ &= (\mathbf{t}' - t_0\mathbf{v}')\mathbf{G}^*\mathbf{v} \\ &= \mathbf{t}'\mathbf{G}^*\mathbf{v} - t_0\mathbf{v}'\mathbf{G}^*\mathbf{v}\end{aligned}$$

となる。この共分散をゼロとおくと  $t_0$  に関する方程式となり、その解は以下のように求めることができる。

$$t_0 = \frac{\mathbf{t}'\mathbf{G}^*\mathbf{v}}{\mathbf{v}'\mathbf{G}^*\mathbf{v}}$$

本分析では、 $\mathbf{v}$  を 24 から 84 か月齢までの合計量を求めるように設定した結果、 $t_0$  は 56.1 となった。これを用いた指標は  $\mathbf{V} = \mathbf{q}'\hat{\mathbf{a}}_k$  から計算した。

この成熟度の指標は、総生産量と遺伝的に独立であることが理論的に保証されている。しかし、その絶対値には直接的な意味はないため、個体間の比較における目安として有用である。

## 6.2.3 遺伝的パラメータ

## 6.2.4 泌乳期内の恒久的環境共分散

第 2 章において述べたように、ある時点の表型値および育種価に対する線形関数について、その遺伝的パラメータは容易に計算することができる。成熟度に対する遺伝的パラメータの算出には、前章のモデル C から推定された分散成分を用いた。モデル C は、産次内の恒久的環境共分散を含むため、これを各月齢間の環境共分散として割り当てなければならない。これは、以下の手順に沿って便宜的に対応づけた。産次内の恒久的環境回帰

係数に対する共分散行列を  $\mathbf{P}_0$ , 分娩後 6 から 305 までに対応する Legendre 多項式の共変量を含む行列を  $\Phi$  とする。このとき, 各分娩後日数に対する共分散行列は,  $\Phi\mathbf{P}_0\Phi'$  として得られ, その相関行列は  $\mathcal{R}_x = \{r_{ij}\}$  である。  $n$  ( $1 \leq n \leq 9$ ) か月離れた月齢間の産次内恒久的環境相関  $\bar{r}_n$  は,  $\mathcal{R}_x$  に対して,  $i-j = 30n$  を満たす要素の平均値として推定した。ただし,  $n = 0$  および  $n \geq 10$  に対する  $\bar{r}_n$  の値は, それぞれ 1 および 0 である。以上の計算により, 20 から 100 か月齢までの各月齢間の恒久的環境相関を含む行列  $\mathcal{R}_r = \{\bar{r}_{ij}\}$  を以下のように構成した。

$$\bar{r}_{ij} = \bar{r}_n \quad \text{ただし} \quad n = |i-j|$$

これは帯行列となる。最終的な共分散行列  $\mathbf{V}_w$  の, 全ての対角要素は乳期内の平均恒久的環境分散 (10.2) とし, 非対角要素は  $\mathcal{R}_r$  から計算した。

## 6.2.5 遺伝率と遺伝相関

表型値の線形関数に対する遺伝率, ならびに線形関数間の遺伝相関は, 第 2 章の式により算出した。しかしながら,  $a_0$ ,  $a_1$  および PC2 は, 相加的遺伝回帰係数を時間の共変量で展開することなく利用しているため, その表型分散を得ることができない。ゆえに, これらの指標に関する遺伝率は計算しなかった。一方, 遺伝相関は, 全ての指標に関して算出した。

## 6.3 結果および考察

### 6.3.1 遺伝率

各生産形質ならびに成熟度の指標に対する遺伝率を表 6-1 に示した。産次内の合計乳量に対する遺伝率は, いずれも 0.3 以上の中程度の値であった。この値は, 初産において 0.30 と相対的に低く, 2 産以上においてほぼ一定 (0.34 から 0.36) となった。わが国の乳牛集団に対する 305 日乳量の遺伝率は, いずれも初産において 0.40 近辺の値となり, 産次の進行とともに徐々に減少する傾向が報告されている (Pereira ら 2002, 萩谷ら 2002, Masuda と Suzuki 2006, 大橋 2007)。また, 検定日モデルからの結果も, 初産において 0.40 に近い値が推定されている (第 4 章)。本研究では, 泌乳曲線と成熟曲線の両方に対して恒久的環境効果を考慮した。ところが, 初産次においては 2 つの共変量間の相関が高いうえ, 初産記録しか持たない雌牛も含まれるため, 特に成熟曲線を適切に分離することが困難であろう。初産において推定されたやや低い遺伝率は, 成熟曲線に対する恒久的環境分散が過大に推定されたものと推察される。しかしながら, 各産次に対する遺伝率はよく類似しており, 生物学的にも妥当な範囲に含まれていることから, 予測育種価の偏りに及ぼす影響は小さいと考えられる。

生涯合計乳量に関する遺伝率は, 極めて高い値 (0.53) となった。本分析における生涯

表 6-1. 生産量および成熟度に対する遺伝率

生産量 <sup>a</sup>	遺伝率	成熟度 <sup>b</sup>	遺伝率
A1	0.30	A <sub>3-1</sub>	0.09
A2	0.35	A <sub>5-1</sub>	0.17
A3	0.35	P <sub>50-24</sub>	0.25
A4	0.34	P <sub>84-24</sub>	0.08
A5	0.36	V	0.16
T	0.51		

<sup>a</sup> A1, A2, A3, A4, A5 : それぞれ初産から 5 産までの各産次に相当する月齢区間における合計乳量 ; T : 24 から 84 か月齢までの合計乳量

<sup>b</sup> A<sub>3-1</sub>, A<sub>5-1</sub> : それぞれ 3 産および 5 産合計乳量と初産合計乳量の差 ; P<sub>50-24</sub>, P<sub>84-24</sub> : 50 および 84 か月齢と 24 か月齢における成熟曲線の高さの差 ; V : VanRaden の式による成熟度

合計乳量は、84 か月齢まで絶え間なく生産するという仮定における見込みの量であることに留意すべきである。実際には、淘汰および分娩による生産の中断が頻繁に発生するため、この指標は表型値に反映しにくい。萩谷ら (2002) は、淘汰および分娩間隔を考慮した実際の生涯合計乳量について、0.15 という低い遺伝率を報告している。

成熟度の遺伝率は、0.08 から 0.25 の範囲にあり、その定義によって遺伝的変異の割合が大きく異なった。各産次の 305 日乳量間の差に基づく成熟度の遺伝率は、0.10 近辺の値が報告されており、本研究の A<sub>3-1</sub> と同等であった (Hargrove 1974, Neuenschwander ら 2005, 大橋 2007)

### 6.3.2 遺伝相関

各生産量および成熟度間の遺伝相関を、表 6-2 に示した。各生産量間の遺伝相関は、いずれも 0.73 から 1.00 の範囲にあり、非常に高かった。しかし、初産とそれ以降の産次における合計乳量との相関は相対的に低かった。同様の傾向は、前章において推定した 2 時点間の遺伝相関においても示されたほか、305 日乳量および検定日モデルに基づく分析において多数報告されている (Cassell と McDaniel 1983, Swalve と Van Vleck 1987, Norman 2005)。

成熟度間の遺伝相関は、いずれも正であったが、0.39 から 0.98 までの広い範囲に分布した。特に、2 値の差をとる指標 (A<sub>3-1</sub>, A<sub>5-1</sub>, P<sub>50-24</sub>, P<sub>84-24</sub>) において、その相互の遺伝相関が高くなる傾向にあった。1 次回帰係数  $a_1$  は、それらの指標との遺伝相関が高かったが、これは、 $a_1$  が本質的に成熟曲線の高さの差を意味することによる (増田 2005)。一方、PC2 および V には、他の成熟度との間に中程度から高い正の相関が存在したが、前述の指標間よりも低い傾向にあった。

2 値の差をとる成熟度の指標について、生産量と高い正の相関が推定され、初産よりも後の産次における生産量と強い遺伝的関連が存在した。その理由として、この指標は、成熟後の生産レベルに強く依存しているためであると考えられる。すなわち、初産乳量と後の産次の乳量間には高い遺伝相関が存在しているが、成熟時の泌乳量に対する遺伝分散は若齢時よりも大きいため（第 5 章）、加齢後における遺伝的能力の向上が起きやすいからである。PC2 および V は、いずれも若齢時および成熟時の合計量に対して、それぞれ負および正の遺伝相関が推定された。この理由として、各時点の生産量に対する重みの符号が遺伝相関に反映されたものと推察される。総生産量との遺伝相関は、PC2 および V に対してほぼゼロであったが、その他の指標については中程度から高い相関が推定された。

Gengler (1996) は、泌乳持続性に対する指標について、乳期合計乳量と独立であることが好ましいと主張し、多数の研究者らに支持された (Jamrozik ら 1998, Jakobsen ら 2002, Kistemaker 2003, Cole と VanRaden 2006)。しかしながら、この主張は、成熟性の指標に対しては当てはまるとは限らない。持続性の育種価は、産乳量に対する遺伝評価の副産物として計算される値であり、乳期を終了した多数の雌牛の記録に基づいて推定される。ゆえに、産乳量および持続性に対する遺伝評価値は、同程度の正確度を持つため、それぞれ生産レベルおよび泌乳パターンの改善に対する選抜の指標として利用することが可能である。一方、成熟度に対する精度の高い遺伝評価値を得るには、長命性形質と同様に、記録を収集するまでに長い年月が必要である。目下のところ、成熟度は、選抜の指標としてよりも、長命性や頑健性などの機能的形質との遺伝的関連を調査する目的に利用することが有効である。本分析において提案した成熟度の指標は、いずれも、ある時点における産乳量と高い相関をもつことが明らかとなった。ゆえに、各指標は、目的に応じて使い分けべきである。たとえば、単に各種雄牛の成熟度を比較する際には、分かりやすさの点から、単に 2 値の差をとる指標がよい。一方で、他の形質との遺伝的関連を調査する目的には、その記録が収集された時期の生産量と遺伝相関の低い指標を用いるべきであろう。

本分析の結果は、初産乳量に基づく長年の選抜が、どのような相関反応を引き起こすかを暗示している。初産合計乳量に対する選抜は、生涯を通した泌乳能力を向上させる。その遺伝的改良量は、初産よりも後の産次における総乳量に対して大きく、結果として成熟度の変化をもたらす。この仮説を実証するには、実際にアニマルモデル BLUP 法による遺伝評価を行い、成熟度に対する遺伝的趨勢を調査する必要がある。もし成熟度にトレンドが生じているならば、より正確な遺伝評価値を得るために、成熟性を考慮した評価モデルを採用すべきである。



表 6-2. 各生産量<sup>a</sup> および成熟度<sup>b</sup> 間の遺伝相関

	生産量							成熟度						
	A1	A2	A3	A4	A5	T	$a_0$	$A_{3-1}$	$A_{5-1}$	$P_{50-24}$	$P_{84-24}$	$a_1$	PC2	V
A1	1.00	0.94	0.88	0.79	0.73	0.90	0.87	0.28	0.07	0.41	0.17	0.11	-0.52	-0.42
A2		1.00	0.98	0.92	0.87	0.98	0.97	0.57	0.33	0.69	0.45	0.37	-0.28	-0.19
A3			1.00	0.98	0.94	1.00	0.99	0.70	0.50	0.78	0.60	0.52	-0.11	0.00
A4				1.00	0.99	0.98	0.98	0.79	0.66	0.81	0.72	0.66	0.08	0.20
A5					1.00	0.95	0.96	0.82	0.74	0.81	0.80	0.76	0.20	0.31
T						1.00	1.00	0.67	0.49	0.74	0.58	0.52	-0.11	0.00
$a_0$							1.00	0.70	0.54	0.76	0.63	0.58	-0.05	0.05
$A_{3-1}$								1.00	0.91	0.96	0.96	0.89	0.56	0.64
$A_{5-1}$									1.00	0.78	0.98	0.98	0.80	0.86
$P_{50-24}$										1.00	0.87	0.79	0.39	0.44
$P_{84-24}$											1.00	0.98	0.73	0.78
$a_1$												1.00	0.79	0.81
PC2													1.00	0.96
V														1.00

<sup>a</sup> A1, A2, A3, A4, A5 : それぞれ初産から 5 産までの各産次に相当する月齢区間における合計乳量 ; T : 24 から 84 か月齢までの合計乳量,  $a_0$  : 変量回帰係数の定数項

<sup>b</sup>  $A_{3-1}$ ,  $A_{5-1}$  : それぞれ 3 産および 5 産合計乳量と初産合計乳量の差 ;  $P_{50-24}$ ,  $P_{84-24}$  : 50 および 84 か月齢と 24 か月齢における成熟曲線の高さの差 ;  $a_1$  : 変量回帰の 1 次回帰係数 ; PC2 : 第 2 主成分得点 ; V : VanRaden の式による成熟度

## 第7章

# 遺伝的泌乳成熟曲線の予測

### 7.1 緒言

乳用牛の泌乳能力に対する遺伝能力評価は、長らく反復記録の乳期モデルに基づいて実施されてきた。世代間隔を短縮して改良効率を高める目的から、候補種雄牛の選抜には、その娘牛の初産次乳量のみを利用した遺伝評価値が利用されている。初産記録に基づく選抜は、相関反応を通して生涯乳量の向上が期待できる半面、予期しない早熟化をもたらす可能性がある。さらに、産次間の遺伝相関は実際には1よりも低いため、泌乳の成熟性に対して遺伝的変異が存在する可能性がある。もし、成熟度に対する遺伝的趨勢が明確になれば、遺伝評価において成熟性を考慮する必要が生じる。Normanら(2005)は、泌乳成熟度を考慮することにより、種雄牛の遺伝評価値の揺らぎを減少させると述べた。

本研究において提案した成熟モデルは、変量回帰検定日モデルの簡潔な拡張であり、各個体の遺伝的成熟曲線を予測することが可能である。遺伝的成熟曲線を用いることにより、生涯乳生産量、成熟性、ある産次における合計乳量の遺伝評価値を計算することができる。成熟モデルによる合計乳量の遺伝評価値は、従来の乳期モデルから推定した値よりも精度が高いことが期待できる。これまでの研究から、これら2つのモデルは利用するデータと数学モデルが全く異なるが、各モデルから得られた遺伝評価値間には強い正の相関関係が存在することが明らかとなっている(Jamrozikら1997, Schaefferら2000, Lidauerら2000, Pereiraら2002)。Pereira(2002)は、当てはまりの悪いモデルを採用すると、その相関が著しく減少することも示唆した。この相関係数は、成熟曲線に対する推定精度の簡易な目安となるであろう。

本章における研究の目的は、成熟モデルを用いて日乳量に対する各個体の遺伝的成熟曲線を予測したうえで、1) 成熟曲線から305日乳量の遺伝評価値を算出し、その値と乳期モデルからの育種価を比較すること、2) 種雄牛の成熟曲線および成熟度に対する遺伝的趨勢を調査することである。

## 7.2 材料および方法

### 7.2.1 データ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会により1975年1月から2005年12月までに集積された初産から5産までのホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録、ならびに(社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。検定日記録は、泌乳日数が6日から305日までの範囲にあるものを用いた。さらに、初回検定が分娩後45日以内に行われ、かつ、当該泌乳期における最終検定日が泌乳日数270日以降に存在する雌牛、分娩月齢が20から35か月齢である雌牛、父牛が明らかである雌牛の記録のみを抽出した。牛群・分娩年・産次グループを2年ごとに区切って同期グループとし、その中に雌牛が2頭以上存在することを必須の条件とした。産次グループにおいて、3産以上を同一のグループに割り当てた。

また305日乳量は、(社)北海道酪農検定検査協会により1975年1月から2005年12月までに集積された初産から5産までのホルスタイン雌牛に関する公式記録を使用した。(独)家畜改良センター(2007)が実施している乳用種雄牛評価法にならい、初産分娩月齢が20から35の範囲にあり、父親が明らかで、牛群・分娩年・産次グループ内に同期牛が存在する雌牛の記録のみを分析に供した。さらに、初産牛のみを抽出したデータセットも作成した。

いずれの分析にも、記録が採用された検定雌牛から3世代祖先までの2,065,164頭に関する血統情報を抽出して使用した。最終的なデータセットには、1,594,707頭の検定雌牛からの42,134,381の検定日乳量を含んだ。

### 7.2.2 モデル

成熟モデルによる育種価の予測には、第5章において記述したモデルCを当てはめた単形質アニマルモデルを利用し、分散成分は、同章において推定された値を使用した。解くべき混合モデル方程式は、第5章の表記を用いると、以下のように記述できる(Henderson 1984)。

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}H & X'R^{-1}Z & X'R^{-1}W \\ H'R^{-1}X & H'R^{-1}H + I\sigma_h^{-2} & H'R^{-1}Z & H'R^{-1}W \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}H & Z'R^{-1}Z + G_0^{-1} \otimes A^{-1} & Z'R^{-1}W \\ W'R^{-1}X & W'R^{-1}H & W'R^{-1}Z & W'R^{-1}W + P_0^{-1} \otimes I \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{h} \\ \hat{u} \\ \hat{p} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ H'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \\ W'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

また、305日乳量に対する育種価を予測するための数学モデルは、わが国の遺伝評価モデルに準じた(家畜改良センター2007)。

$$y_{ijklmn} = HYP_i + MY_j + A_k + u_l + p_m + e_{ijklmn}$$

ここで  $y_{ijklmn}$  は 305 日乳量,  $HYP_i$  は牛群・分娩年・産次の母数効果,  $MY_j$  は分娩月・分娩年の母数効果,  $A_k$  は分娩時月齢の母数効果,  $u_l$  は個体の育種価,  $p_m$  は恒久的環境効果,  $e_{ijklmn}$  は残差である。これは単形質の反復記録アニマルモデルである (以下, 反復記録乳期モデルとする)。初産記録のみを含むデータセットに対しては, 上記の恒久的環境効果を含まない単形質アニマルモデルを当てはめた (以下, 初産乳期モデルとする)。混合モデル方程式に含めた分散比は, 牛群内分散を補正しないモデルから推定された値を使用した (家畜改良センター 2004, 萩谷ら 2002)。すなわち反復記録モデルに対して  $\sigma_e^2/\sigma_a^2 = 1.4212$  および  $\sigma_e^2/\sigma_p^2 = 2.3500$  であり, 単形質モデルに対して  $\sigma_e^2/\sigma_a^2 = 1.4108$  である。ここで,  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_p^2$ ,  $\sigma_e^2$  は, それぞれ相加的遺伝分散, 恒久的環境分散, 残差分散である。

泌乳形質に対する遺伝評価において, 牛群内分散を補正することがある (Meuwissen ら 1996)。この補正は, 母牛の育種価を順位付けする際には重要であるが, 種雄牛の順位にはほとんど関係がない (Robert-Granié ら 1999)。本分析では, 種雄牛の結果のみを抽出して分析に使用したため, 牛群内分散の補正は行わなかった。

いずれのモデルに対しても, 混合モデル方程式に含めるべき分子血縁行列の逆行列の計算には, 近交係数を考慮する Quaas (1976) の方法を使用した。近交係数の計算には, Meuwissen と Luo (1992) のアルゴリズムの修正法 (Sargolzaei と Iwaisaki 2004) を使用した。不明な両親に対しては, その子の誕生年グループ (1970 年以前, 1971 年から 1975 年, 1976 年から 1980 年, 1981 年から 1985 年, 1986 年から 1990 年, 1990 年以降) および不明個体の性別に基づき, 遺伝グループ (Quaas 1988) を割り当てた。

### 7.2.3 計算技法

本章では, 混合モデル方程式を解くための反復解法として PCG 法を採用し, iteration on data 技法と組み合わせて使用した (第 2 章)。PCG 法のアルゴリズムは, Shewchuk (1994, Appendix B.3) によって記述されている。本分析ではプログラミングの簡便のため, 係数行列の対角要素のみを含む行列を前処理行列とした。これは Jacobi PCG 法として知られている。

混合モデル方程式  $\mathbf{Ax} = \mathbf{b}$  に対して, 収束基準値  $C_r$  は, 以下の式から計算した。

$$C_r = \frac{\|\mathbf{b} - \mathbf{Ax}\|^2}{\|\mathbf{b}\|^2}$$

ここで  $\mathbf{x}$  は, 当該反復回数における解であり,  $\|\mathbf{b}\|$  は  $\sqrt{\mathbf{b}'\mathbf{b}}$  である。本分析では,  $C_r$  が  $10^{-12}$  を下回るまで反復を繰り返した。

## 7.2.4 遺伝評価値の計算

予測育種価の精度を保つため、一定数以上の検定娘牛をもつ種雄牛の成熟曲線のみを抽出して分析に供した。最初の1産、3産、5産以前の全産次において、検定娘牛を50頭以上もつ種雄牛グループをそれぞれSG1, SG2, SG3とした。後者のグループほど高産次の娘牛が含まれるため、成熟時における遺伝評価値の精度がより高いであろう。各グループに含まれる種雄牛頭数は、それぞれ1114, 960および668頭であった。これ以降の分析は、各種雄牛グループに対して別個に実施した。

成熟モデルにおいて、初産から5産までの各産次における合計乳量の遺伝評価値（それぞれA1, A2, A3, A4, A5とする）は、ある月齢範囲において1か月おきに抽出した成熟曲線の高さの総和であると定義した。各産次における月齢の範囲は、それぞれ24から33, 38から47, 50から59, 64から73, 78から87か月齢であると仮定した。生涯合計乳量（T）は、24から84か月齢までの範囲において、産次ごとの合計乳量と同様の手順により算出した。相加的遺伝効果に対する変量回帰の切片及び1次の回帰係数（それぞれ $a_0$ および $a_1$ とする）は、それぞれ総乳量と成熟度に関する簡易な指標として考慮した。乳期モデルによる遺伝評価値は、初産記録および反復記録乳期モデルから予測された育種価（それぞれL1およびL5とする）とした。最終的に、それらの間の積率およびSpearmanの順位相関係数を計算した。

遺伝的成熟曲線の遺伝的趨勢を明らかにするため、種雄牛を誕生年ごとに分類し、各グループ内において平均曲線を算出した。ただし、1969年以前に誕生した種雄牛は、基礎個体とみなして同一の誕生年グループに割り当てた。ある誕生年群における平均曲線は、基礎個体群の平均曲線（遺伝ベース）からの偏差として表現した。その平均曲線から、特定時点における曲線の高さおよび成熟度に関する統計量を算出し、そのトレンドを調査した。

## 7.3 結果および考察

### 7.3.1 成熟曲線の実例

考察に先立ち、遺伝的成熟曲線の実例を示す。図7-1は、SG3グループに属し、1984年に誕生した3頭の種雄牛に関する成熟曲線を図示したものである。成熟曲線に対する回帰係数は、遺伝ベースからの偏差として算出した。よく知られた月齢と泌乳量の表型的関係は、60から80か月齢をピークとする泌乳曲線様の軌跡である（Freeman 1973）。本分析の遺伝的成熟曲線は育種価の性質を有しているため、各時点における遺伝能力は平均（ゼロまたは遺伝ベース）からの偏差として表される。ゆえに、表型的曲線と異なる形状になることも珍しくない。

図7-1において、種雄牛Aは典型的な早熟型である。その娘牛は、初産において平均よ

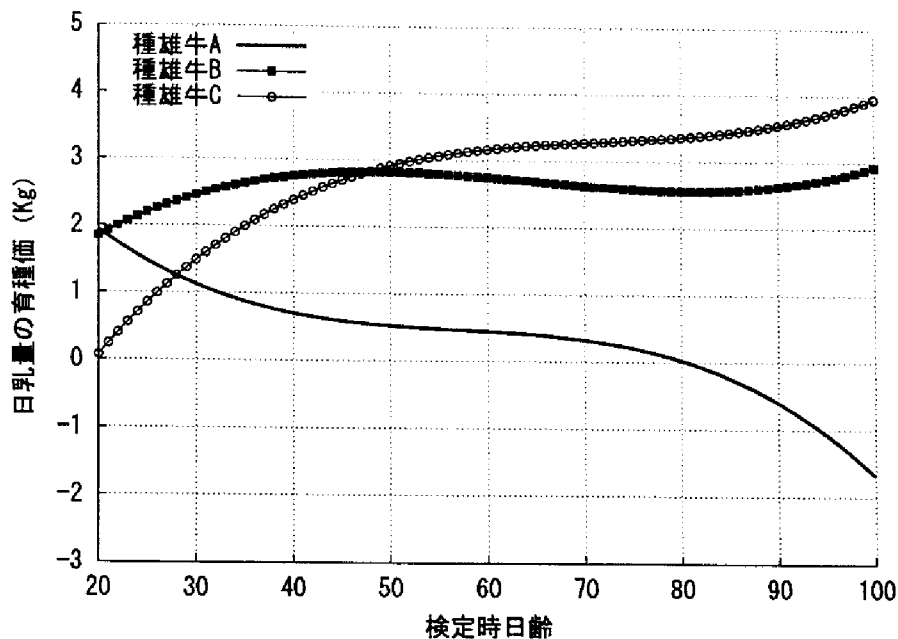


図 7-1. 1984 年に誕生した 3 頭の種雄牛に対する成熟曲線の実例

りも多くの乳生産が期待できるが、後の産次においては平均的な生産能力に留まる。同様に、種雄牛 B および C は、それぞれ生涯を通して、および後の産次において平均以上の乳生産が期待できる。平均乳量は、産次の進行につれて増加する。ゆえに、たとえ遺伝的に早熟型の個体であっても、見かけの生産量は加齢とともに増加する可能性があることに注意すべきである。

### 7.3.2 遺伝評価値間の相関

成熟および乳期モデルからの遺伝評価値間の相関を表 7-1 に示した。推定された相関係数は、いずれも正の値となり、大部分が 0.9 以上の極めて高い値となった。いずれの種雄牛グループにおいても、積率相関と順位相関はほぼ同一の値となった。ゆえに、今後は、特に断らない限り積率相関係数のみを考慮する。各評価値間の相関は、成熟後の娘牛をもつ種雄牛グループほど高くなる傾向にあった。この傾向は、特に乳期モデルからの育种価 (L1 および L5) ならびに成熟度 ( $a_1$ ) との相関係数について顕著であった。しかしながら、差の絶対値は最大でも 0.08 であり、解釈が異なるほどの明確な差は存在しなかった。

いずれの種雄牛グループにおいても、初産乳期モデルによる予測育种価 (L1) は、成熟モデルによる初産合計量 (A1) と高い相関 (0.95 または 0.96) を示したが、加齢が進むにつれて相関は徐々に低くなった。一方、反復記録乳期モデル (L5) に関して、2 産 (A2) および 3 産 (A3) の評価値との相関が高くなった。過去の多数の研究から、変量回帰検定日モデルから推定された乳期合計量の遺伝評価値は、乳期モデルによる予測育种価と 0.9 以

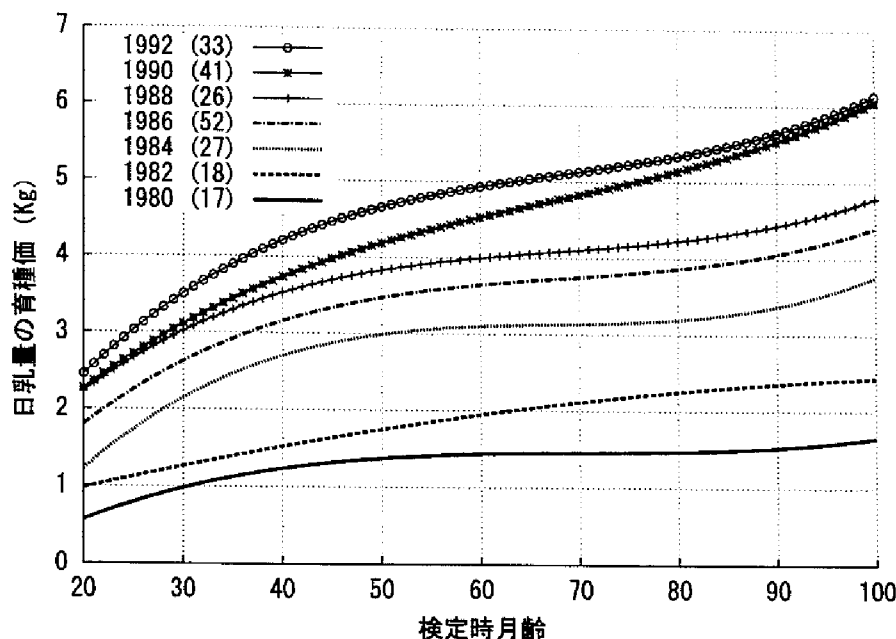


図 7-2. 特定の誕生年における平均遺伝的成熟曲線（かっこ内は該当する種雄牛数）

上の高い相関をもつことが知られている（Jamrozik ら 1997, Schaeffer ら 2000, Lidauer ら 2000, Pereira ら 2002）。本分析の結果は、これらの報告と合致した。この事実は、成熟モデルが最も精度の高い遺伝評価モデルであることの直接の証拠にはならないが、少なくとも乳生産能力に関する合理的な遺伝評価値を与えることを示唆するものである。

各泌乳量間の相関係数は、第 6 章において分散成分から算出した遺伝相関とよく一致した。しかしながら、1 次回帰係数 ( $a_1$ ) と生産量との間には、遺伝的パラメータよりも高い相関が存在した。すなわち、乳量レベルだけでなく成熟度も高いものが、影響力のある種雄牛として利用されてきたと推察される。

### 7.3.3 成熟曲線の遺伝的趨勢

それぞれの種雄牛グループについて、各誕生年における遺伝的成熟曲線の平均回帰係数を、章末の表 7-A に示した。各誕生年において、種雄牛グループ間の平均曲線は類似しており、実際の差はわずかであると判断した。ゆえに、これ以降は、成熟曲線の推定精度が高いと推測されるグループ SG3 からの結果のみを考察する。

特定の誕生年に対する平均遺伝成熟曲線を図 7-2 に示した。成熟曲線は、1980 年以降において上にシフトする傾向にあった。特に 1984 年を契機に、平均泌乳量と成熟速度に関する遺伝的改良量が増大した。この理由として、泌乳量に対する種雄牛の選抜が的確に実行された結果であると推察される。この年に誕生した種雄牛は、MGS モデル BLUP 法による全国的な遺伝評価事業の開始直後における候補牛であった（家畜改良センター

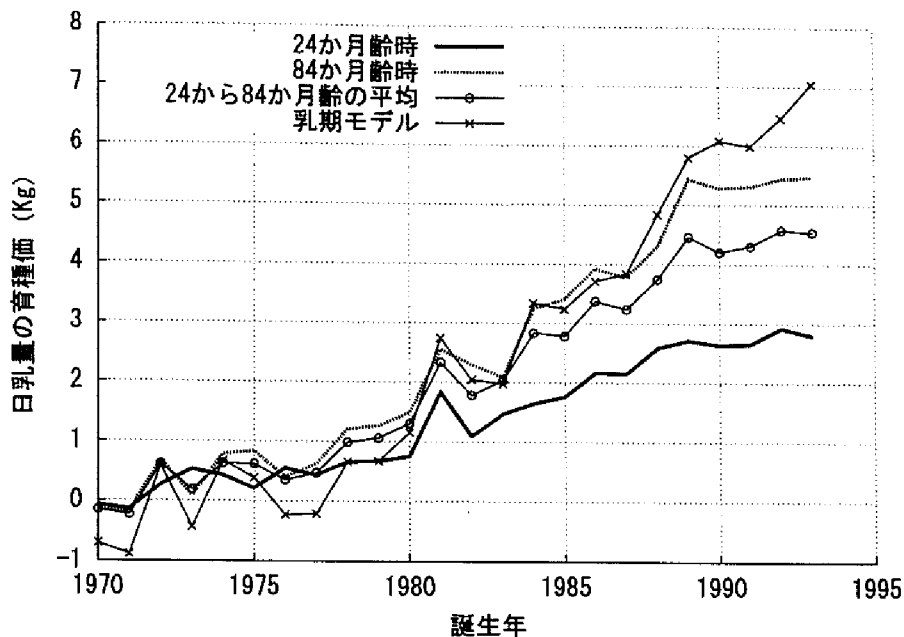


図 7-3. 種雄牛グループ SG3 における日乳量の育種価に対する遺伝的趨勢

1993)。

各誕生年の平均曲線に対する 24, 84 か月齢時の高さ, および 24 から 84 か月齢までの平均の高さ (生涯の平均生産能力) に関するトレンドを図 7-3 に示した。この図には, 参考のために, 反復記録乳期モデルから推定された育種価を 305 で除した値も含めている。いずれの値も, 年次の進行とともに右肩上がりの推移を示した。乳期モデルによるトレンドは, 公式の乳用牛遺伝評価による結果とほぼ一致していた (家畜改良センター 2007)。84 か月齢における成熟曲線の高さのトレンドは, 1984 年以降, 24 か月齢のそれと比較して, より急激な上昇を示した。これは, 24 と 84 か月齢間の能力差が広がってきていることを表し, 成熟度にも遺伝的トレンドが存在することを意味している。生涯の平均生産能力および乳期モデルからの育種価は, ともに上向きのトレンドであるが, いずれも成熟時のトレンドにより近かった。この理由は, これらの値が, 後の産次における遺伝能力とより高い関連をもつためである (表 7-1)。

1983 年以降の各誕生年の平均曲線に対する 24, 84 か月齢時の高さ, その差ならびに比を表 7-2 に示した。図 7-3 から明らかなように, 2 つの月齢における平均育種価間の差は広がってきており, 成熟度の遺伝的トレンドが明確に示された。成熟度が向上してきていることは, 表 7-A における  $a_1$  の値からも明らかである。平均育種価の比は, 1984 年以降は 2.0 近辺で推移しており, 成熟による泌乳能力の伸び率が一定であることを意味している。

大橋 (2007) は, 305 日乳量に対して分娩月齢を共変量とする成熟モデルを用いて, 成熟度の遺伝的趨勢を調査した。彼は, 成熟度の指標を, 遺伝成熟曲線の 50 および 25 か月



齢における高さの差と定義した。彼の報告によると、年を追うごとにピークは早まり、生産レベルも向上したが、成熟度は減少していた。また、25 か月齢分娩時の育種価と成熟度の評価値間の相関は  $-0.38$  であった。それらの成熟度に関する結果は、本研究で得られた値とは異なるものである。しかしながら、その研究は 305 日乳量に基づいており、モデルが異なるため、直接の比較は出来ない。月齢に対する回帰を含めた成熟性の変量回帰分析は、広く実施されてはおらず、今後の知見の積み重ねが必要である。

以上の結果から、成熟度に遺伝的トレンドが存在することが明らかとなった。前章において予想したように、これは初産の泌乳量に対する選抜の相関反応である。現在、わが国において実施されている反復記録モデルは、各個体の成熟度を無視しているが、生産レベルに対して妥当な遺伝評価値を生み出す。しかしながら、成熟度を無視することは、初産以降の記録を含めた場合に、種雄牛の遺伝評価値が変動する可能性をもたらす (Norman ら 2005)。産次あるいは月齢に基づく成熟モデルを採用することにより、より安定した遺伝評価値を得ることが可能になる。検定日モデルを用いた成熟モデルには、本研究において利用した 2 次元変量回帰モデルのほか、世界的に主流となりつつある多産次の検定日モデルがある。今後、合理的な遺伝評価法の選定を行う前に、各候補モデルに対する詳細な分析を行う必要がある。

表 7-1. 各種雄牛グループにおける各遺伝評価値間の積率（上側）ならびに Spearman の順位相関（下側）<sup>a</sup>

種雄牛群 <sup>b</sup>	遺伝評価値 <sup>c</sup>										
	L1	L5	T	A1	A2	A3	A4	A5	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	
SG1	L1		0.96	0.93	0.95	0.94	0.92	0.89	0.86	0.92	0.53
	L5	0.96		0.92	0.90	0.91	0.91	0.90	0.89	0.92	0.62
	T	0.93	0.92		0.93	0.99	1.00	0.99	0.97	1.00	0.72
	A1	0.95	0.90	0.93		0.95	0.92	0.88	0.85	0.92	0.46
	A2	0.94	0.91	0.99	0.95		0.99	0.96	0.93	0.98	0.64
	A3	0.92	0.91	1.00	0.91	0.99		0.99	0.97	0.99	0.72
	A4	0.89	0.90	0.99	0.88	0.96	0.99		0.99	0.99	0.80
	A5	0.87	0.89	0.97	0.85	0.94	0.97	0.99		0.98	0.85
	a <sub>0</sub>	0.92	0.92	1.00	0.92	0.98	0.99	0.99	0.98		0.76
	a <sub>1</sub>	0.55	0.63	0.73	0.48	0.66	0.73	0.80	0.85	0.76	
SG2	L1		0.96	0.94	0.96	0.96	0.93	0.91	0.88	0.93	0.55
	L5	0.96		0.95	0.91	0.94	0.94	0.93	0.91	0.94	0.65
	T	0.94	0.94		0.93	0.99	1.00	0.99	0.97	1.00	0.73
	A1	0.96	0.91	0.93		0.95	0.92	0.88	0.85	0.92	0.46
	A2	0.96	0.93	0.99	0.95		0.99	0.96	0.93	0.98	0.64
	A3	0.94	0.94	1.00	0.92	0.99		0.99	0.97	0.99	0.73
	A4	0.91	0.93	0.99	0.88	0.96	0.99		0.99	0.99	0.80
	A5	0.88	0.92	0.97	0.85	0.93	0.97	0.99		0.98	0.85
	a <sub>0</sub>	0.93	0.94	1.00	0.92	0.98	0.99	0.99	0.98		0.76
	a <sub>1</sub>	0.57	0.67	0.73	0.48	0.66	0.73	0.80	0.85	0.77	
SG3	L1		0.96	0.95	0.96	0.96	0.94	0.92	0.89	0.94	0.57
	L5	0.96		0.96	0.91	0.95	0.95	0.95	0.94	0.96	0.70
	T	0.95	0.96		0.93	0.99	1.00	0.99	0.98	1.00	0.73
	A1	0.96	0.90	0.93		0.94	0.91	0.89	0.85	0.92	0.47
	A2	0.96	0.95	0.99	0.94		0.99	0.97	0.94	0.98	0.67
	A3	0.94	0.95	1.00	0.91	0.99		0.99	0.97	0.99	0.74
	A4	0.92	0.95	0.99	0.89	0.97	0.99		0.99	0.99	0.80
	A5	0.90	0.94	0.98	0.86	0.95	0.97	0.99		0.99	0.85
	a <sub>0</sub>	0.94	0.96	1.00	0.92	0.98	0.99	0.99	0.99		0.77
	a <sub>1</sub>	0.59	0.71	0.74	0.48	0.68	0.74	0.80	0.85	0.77	

<sup>a</sup> いずれの相関係数も、帰無仮説  $H_0: \rho = 0$  に対して高度に有意 ( $P < 0.0001$ )

<sup>b</sup> 初産 (SG1; 1,114 頭), 3 産まで (SG2; 960 頭) および 5 産まで (SG3; 668 頭) の全産次において、検定雌牛を 50 頭以上もつ種雄牛に関する統計量

<sup>c</sup> L1: 乳期モデルによる初産乳量の育種価, L5: 反復記録乳期モデルによる育種価, T: 24 から 84 か月齢までの合計量, A1, A2, A3, A4, A5: それぞれ初産から 5 産における乳期合計量, a<sub>0</sub>, a<sub>1</sub>: それぞれ相対的遺伝変量回帰係数の切片と 1 次回帰係数

表 7-2. 種雄牛グループ SG3 における 24 および 84 か月齢時の  
日乳量に対する平均育種価とその差および比の遺伝的趨勢

誕生年	個体数	日乳量の平均育種価に対する統計量 <sup>a</sup>			
		P <sub>24</sub>	P <sub>84</sub>	P <sub>84</sub> -P <sub>24</sub>	P <sub>84</sub> /P <sub>24</sub>
1983	19	1.47	2.09	0.62	1.4
1984	27	1.65	3.25	1.60	2.0
1985	38	1.76	3.41	1.65	1.9
1986	52	2.17	3.93	1.76	1.8
1987	24	2.16	3.78	1.62	1.8
1988	26	2.59	4.30	1.71	1.7
1989	32	2.72	5.44	2.73	2.0
1990	41	2.64	5.29	2.65	2.0
1991	49	2.66	5.31	2.65	2.0
1992	33	2.93	5.45	2.52	1.9
1993	10	2.80	5.47	2.67	2.0

<sup>a</sup> P<sub>24</sub>, P<sub>84</sub>: それぞれ 24, 84 か月齢時の平均曲線に対する高さ

表 7-A. 各種雄牛グループ<sup>a</sup>における誕生年ごとの遺伝成熟曲線の回帰係数の平均値<sup>b</sup>

誕生年	SG1				SG2				SG3						
	N	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	N	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	N	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>
1969年以前	106	-0.541	-0.162	0.163	0.057	89	-0.544	-0.142	0.162	0.052	82	-0.497	-0.116	0.157	0.050
1970	13	-0.038	0.088	0.067	0.015	12	-0.069	0.034	0.058	0.027	12	-0.116	0.008	0.063	0.029
1971	12	-0.160	0.057	0.047	-0.008	12	-0.157	0.037	0.047	-0.004	12	-0.204	0.011	0.053	-0.002
1972	19	0.678	0.172	-0.055	0.066	19	0.680	0.152	-0.055	0.071	19	0.634	0.126	-0.049	0.073
1973	21	0.148	-0.088	0.026	-0.101	20	0.139	-0.099	0.028	-0.093	17	0.153	-0.154	0.005	-0.103
1974	26	0.847	0.227	-0.014	0.009	26	0.850	0.207	-0.014	0.013	24	0.665	0.127	-0.008	0.020
1975	22	0.701	0.279	-0.017	0.039	21	0.529	0.210	-0.016	0.036	19	0.664	0.216	-0.031	0.054
1976	20	0.416	-0.010	0.045	-0.040	19	0.361	-0.018	0.057	-0.041	17	0.378	-0.011	0.072	-0.033
1977	28	0.712	0.214	0.054	0.006	27	0.610	0.166	0.063	0.004	22	0.530	0.106	0.068	0.029
1978	26	0.995	0.221	-0.031	0.004	26	0.998	0.201	-0.031	0.008	25	1.027	0.191	-0.034	0.017
1979	30	1.180	0.240	-0.124	-0.023	29	1.224	0.217	-0.131	-0.016	20	1.062	0.169	-0.111	-0.041
1980	25	1.266	0.272	-0.119	0.043	25	1.269	0.252	-0.119	0.048	17	1.327	0.220	-0.096	0.063
1981	32	2.323	0.276	-0.119	0.020	32	2.325	0.256	-0.119	0.024	27	2.359	0.219	-0.093	0.024
1982	23	1.789	0.487	-0.040	-0.018	22	1.809	0.462	-0.047	-0.005	18	1.869	0.422	-0.072	-0.000
1983	30	2.394	0.317	-0.184	0.106	25	2.162	0.233	-0.144	0.086	19	2.025	0.150	-0.138	0.084
1984	31	2.842	0.539	-0.158	0.133	30	2.850	0.516	-0.172	0.138	27	2.900	0.493	-0.181	0.157
1985	47	2.946	0.629	-0.145	0.032	45	2.938	0.591	-0.138	0.036	38	2.876	0.553	-0.135	0.032
1986	66	3.533	0.644	-0.169	0.106	61	3.504	0.593	-0.172	0.118	52	3.466	0.569	-0.161	0.120
1987	34	3.327	0.570	-0.195	0.086	33	3.338	0.551	-0.181	0.091	24	3.315	0.518	-0.173	0.061
1988	41	3.731	0.633	-0.139	0.099	36	3.923	0.633	-0.153	0.103	26	3.839	0.560	-0.145	0.117
1989	47	4.507	0.898	-0.177	0.141	39	4.589	0.919	-0.189	0.143	32	4.632	0.920	-0.196	0.133
1990	61	4.514	0.929	-0.135	0.127	58	4.565	0.927	-0.139	0.130	41	4.411	0.944	-0.110	0.098
1991	73	4.549	0.959	-0.131	0.128	66	4.571	0.944	-0.112	0.124	49	4.500	0.927	-0.131	0.148
1992	52	4.514	0.816	-0.174	0.110	47	4.598	0.811	-0.182	0.122	33	4.725	0.843	-0.189	0.145
1993	31	5.006	0.920	-0.336	0.173	25	4.755	0.941	-0.304	0.141	10	4.674	0.871	-0.251	0.092
1994	62	4.945	0.903	-0.191	0.182	53	5.062	0.912	-0.194	0.189	6	4.649	0.646	-0.078	0.244
1995	64	5.296	0.992	-0.228	0.220	52	5.498	0.990	-0.248	0.226					
1996	44	5.138	0.825	-0.140	0.205	11	5.629	1.099	-0.227	0.288					
1997	26	5.874	1.032	-0.270	0.183										
1999	2	1.682	0.026	0.375	-0.143										

注) 1969年以前に誕生した種雄牛群に関する平均曲線からの偏差として表示した

<sup>a</sup> 初産 (SG1; 1,114 頭), 3産まで (SG2; 960 頭) および 5産まで (SG3; 668 頭) の全産次において, 検定雌牛を 50 頭以上もつ種雄牛に関する統計量

<sup>b</sup> 定数項を 1 に標準化した 3 次の Legendre 多項式 (Gengler ら 1999) に対する回帰係数

## 第 8 章

# 成熟度と在群期間の遺伝的関連

### 8.1 緒言

乳用牛の長命性を高める方向への選抜は、健康、生産、繁殖性の改善につながることを期待され、酪農家の収益を増加させることになる (Weigel ら 1998)。長命性形質のうち、在群期間は、雌牛の過排卵処置等による分娩間隔の長期化の影響を受けにくいことから、その指標として適切である (萩谷ら 2005)。在群期間は、表型値の収集に長い年月がかかるだけでなく、遺伝率が非常に低いため、この形質に対する直接選抜は非効率である (河原 1998, 萩谷 2001)。一方、在群期間と初産の泌乳形質ならびに体型形質との間に遺伝相関が存在することから、早期の情報に基づく間接選抜が有効であると期待される。

在群期間と産乳能力との間に、低から中程度の正の遺伝相関が存在するという多数の報告がある (河原 1998, 萩谷 2001, 藤田と鈴木 2006)。これらの研究は、主に初産の泌乳形質を対象としている。その理由として、間接選抜において世代間隔の短縮をはかること、初産と後の産次の乳量間には高い遺伝相関があること、淘汰直前の産次には健康上の問題で低乳量になる可能性が存在することが挙げられる (Short と Lawlor 1992, 萩谷ら 2002)。Neuenschwander ら (2005) は、305 日乳量に基づく成熟度を定義し、その指標が長命性と遺伝的関連を持つことを示唆した。本研究で提案した成熟モデルは、成熟度を自由に定義でき、さらに生涯生産能力に対する理想的な遺伝評価値を算出することができる。

本章における研究の目的は、成熟度と在群期間との遺伝的関連を明らかにすることである。なお、成熟度に対する評価するためのモデルが複雑であり、在群期間との多形質分析が困難であった。したがって、本分析では、各モデルによる遺伝評価値間の相関を計算することで遺伝的関連を調査した。

## 8.2 材料および方法

### 8.2.1 データ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会により1975年1月から2006年7月までに集積された初産から5産までのホルスタイン雌牛に関する牛群検定記録、ならびに(社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。在群期間は、萩谷ら(2005)に倣い、除籍までに牛群に滞在した期間の長さとして定義した。ただし、5産次以降に除籍された個体は、5産の乳期終了時の月齢を、5産次以前に除籍された個体は、除籍時月齢または84か月齢のいずれか短い方の値を採用した(萩谷ら2005)。在群期間は、表型値が観測されるまで84か月間を要するため、1999年7月までに初産分娩した1,321,658頭からの記録のみを使用した。血縁情報は、検定娘牛から最大で3世代までさかのぼった1,735,334頭の記録を使用した。

成熟度の計算に使用した予測育種価曲線は、第7章において推定したものである。予測育種価の推定に用いたアニマルモデルは、第7章を参照のこと。

### 8.2.2 モデル

在群期間に対する育種価は、以下の単形質アニマルモデルより推定した(萩谷ら2005)。

$$y_{ijk} = HY_i + A_j + u_k + e_{ijk}$$

ここで $y_{ijk}$ は在群期間、 $HY_i$ は牛群・初産分娩年の母数効果、 $A_j$ は初産分娩月齢の母数効果、 $u_k$ は相加的遺伝効果、 $e_{ijk}$ は残差である。混合モデル方程式に含めた遺伝率は、萩谷ら(2005)が推定した値(0.08)を使用した。遺伝グループは、遺伝成熟曲線の推定の場合と同じ手順で設定した(第7章)。

本分析における観測値は、5産終了時または84か月齢までの打ち切りを含む、生存時間に関する記録である。このような記録に対して、生存時間解析を応用することが理想である。しかしながら、萩谷ら(2005)は、多数の研究者らが、生存時間分析よりも線形モデルによる分析に利点が多いことを報告しているとし、線形混合モデルを採用した。ゆえに、本研究でも線形モデルによる分析を遂行した。

### 8.2.3 成熟度との相関

第7章において設定した3つの種雄牛グループについて、それぞれ成熟度と在群期間に対する遺伝評価値間の積率およびSpearmanの順位相関を計算した。事前分析の結果、在群期間との各相関係数は、各グループ間における実質的な差は観察されなかった。ゆえに、最も育種価の精度が高いと考えられるSG3(5産までの全産次に、それぞれ50頭以上の検定娘牛をもつ種雄牛)に属する662個体に対する結果のみを示した。

本分析で考慮した遺伝評価値は、初産および5産までの305日乳量に対する乳期モデルによる推定育種価（それぞれL1およびL5とする）、初産から5産までの各産次に相当する月齢区間における合計乳量（それぞれA1, A2, A3, A4, A5とする）、24から84か月齢までの合計乳量（T）、5産および3産合計乳量と初産合計乳量の差（それぞれ $A_{5-1}$ および $A_{3-1}$ とする）、相加的遺伝効果に対する変量回帰係数の1次回帰係数（ $a_1$ ）、相加的遺伝回帰係数に対する第2主成分得点（PC2）、VanRaden（1998）による成熟度の指標（V）である。それぞれの評価値に関する定義および計算手順は、第6および7章を参照のこと。

### 8.3 結果および考察

各生産量、成熟度および在群期間の遺伝評価値間の積率およびSpearmanの順位相関係数を表8-1に示した。積率相関と順位相関は、ほぼ同一の結果を示したため、これ以降は積率相関係数について議論する。生産量間の相関は、第7章において示した結果とほぼ同一であった。同様に、成熟度間の相関も、分散成分から推定した遺伝相関（第6章）と類似した結果となった。生産量と成熟度間の相関は、その大部分が、遺伝的パラメータとして推定した遺伝相関よりもかなり高い正の相関を示した。両者間には、中程度の正の遺伝相関が存在していることから、種雄牛の乳生産量に対する強い選抜を通して、成熟度の高いものが間接的に選ばれてきたためであると推察される。成熟度の指標のうち、PC2およびVと生産量との相関は、相対的に低い正の値であった。

在群期間と諸形質の遺伝評価値間の相関は、いずれも正の値となった。最も高い相関は、反復記録乳期モデルによる遺伝評価値（L5）であり、初産乳期モデルによる評価値が続いた（L1）。成熟モデルから推定された各産次内乳量および生涯乳量との相関は、いずれも0.6付近の高い正の値を示した。在群期間と乳生産量との遺伝相関は、河原（1998）の総説によると、これまでに0.27から0.79まで、広い範囲の値が推定されている。わが国の乳牛集団において、在群期間と初産乳量との間の遺伝相関について、河原ら（1996）がサイアモデルを用いて0.6以上の高い遺伝相関を報告したが、アニマルモデルを用いた萩谷ら（2002）および藤田と鈴木（2006）は、それぞれ0.30付近および0.14という低い値を示した。これらの報告に基づくと、本分析の積率相関は遺伝相関とみなすには高すぎる値である。この現象は、種雄牛に対する選抜の影響を反映したものであると推察される。

在群期間と成熟度の指標との相関は、生産量との値より低かった。2点間の差に関する指標について、中程度の正の相関が推定されたが、これは成熟性よりも生産量を反映したものであると推察される。一方、生産量と遺伝的に独立な指標であるPC2およびVとの相関は、最も低い正の値（0.19および0.23）に留まった。さらに、これらの指標も生産量との間に低い正の相関が存在するため、生産量の影響を分離できない。他の研究において、Neuenschwanderら（2005）は、スイスのホルスタイン牛に対して、成熟度と生産期間との間に、正の相関が存在することを示唆したが、その値は非常に低かった。大橋

(2007) は、特定の分娩月齢における 305 日乳量の値は在群期間と遺伝的関連をもつが、成熟度との相関はほぼゼロであることを報告した。いずれも、成熟度と長命性との間の低い遺伝相関を示唆している。以上の結果は、在群期間に関して、成熟度よりも生産レベルとの間により強い遺伝的関連が存在することを意味するものである。

本分析において、成熟度と在群期間との遺伝的関連は明確にならなかった。その一因は、特定の種雄牛における遺伝評価値間の相関を計算したことにある。理想的には 2 形質分析を応用して、遺伝的パラメータを直接推定することが好ましい。本研究で提案した成熟モデルは、近年の計算機で扱うことが比較的容易であり、2 形質分析も可能である。この分析モデルは、泌乳の成熟性と、在群期間以外の長命性形質、体型形質、繁殖形質および健康形質との遺伝的関連を調査するための合理的な手法となるであろう。



表 8-1. 各生産量<sup>a</sup>, 成熟度<sup>b</sup>および在群期間 (HL) の遺伝評価値間の積率 (上側) および Spearman の順位 (下側) 相関

	生産量								成熟度					在群期間
	L1	L5	A1	A2	A3	A4	A5	T	A <sub>5-1</sub>	A <sub>3-1</sub>	a <sub>1</sub>	PC2	V	HL
L1		0.96	0.96	0.96	0.94	0.92	0.90	0.95	0.58	0.63	0.58	0.02	0.06	0.67
L5	0.96		0.91	0.95	0.95	0.95	0.94	0.96	0.71	0.74	0.71	0.19	0.25	0.73
A1	0.96	0.90		0.94	0.91	0.88	0.85	0.93	0.48	0.52	0.48	-0.11	-0.06	0.57
A2	0.96	0.95	0.94		0.99	0.97	0.94	0.99	0.68	0.76	0.68	0.11	0.17	0.60
A3	0.94	0.95	0.91	0.99		0.99	0.97	1.00	0.75	0.82	0.74	0.21	0.27	0.61
A4	0.91	0.95	0.89	0.97	0.99		0.99	0.99	0.81	0.83	0.80	0.29	0.37	0.62
A5	0.89	0.94	0.86	0.95	0.97	0.99		0.98	0.85	0.84	0.85	0.37	0.43	0.62
T	0.95	0.96	0.93	0.99	1.00	0.99	0.98		0.74	0.79	0.73	0.22	0.28	0.62
A <sub>5-1</sub>	0.57	0.71	0.46	0.67	0.75	0.82	0.86	0.74		0.93	0.99	0.80	0.84	0.50
A <sub>3-1</sub>	0.63	0.73	0.52	0.76	0.82	0.84	0.85	0.79	0.92		0.90	0.62	0.68	0.48
a <sub>1</sub>	0.57	0.70	0.46	0.67	0.74	0.80	0.85	0.73	0.99	0.90		0.82	0.82	0.49
PC2	0.02	0.20	-0.11	0.12	0.22	0.32	0.41	0.20	0.77	0.60	0.79		0.95	0.19
V	0.06	0.26	-0.06	0.17	0.29	0.39	0.46	0.26	0.81	0.66	0.79	0.95		0.23
HL	0.65	0.73	0.56	0.60	0.61	0.62	0.62	0.61	0.52	0.50	0.51	0.20	0.23	

<sup>a</sup> L1, L5: それぞれ初産のみおよび5産までの記録を用いた乳期モデルからの305日乳量の育種価, A1, A2, A3, A4, A5: それぞれ初産から5産までの各産次に相当する月齢区間における合計乳量; T: 24から84か月齢までの合計乳量

<sup>b</sup> A<sub>5-1</sub>, A<sub>3-1</sub>: それぞれ5産および3産合計乳量と初産合計乳量の差; a<sub>1</sub>: 変量回帰の1次回帰係数; PC2: 第2主成分得点; V: VanRadenの式による成熟度

## 要約

わが国において、乳用牛の産乳能力に対する遺伝評価には、分娩後 305 日間の合計乳量に基づく反復記録アニマルモデルが採用されている。このモデルは簡潔ではあるが、泌乳期内の環境要因を十分に説明できず、加齢に伴う遺伝的能力の推移を考慮していない。この問題は、305 日乳量の代わりに検定日記録を使用し、さらに複数の産次を考慮することによって解消することが可能である。変量回帰分析を含む遺伝評価法（変量回帰検定日モデル）は、より正確な遺伝評価値を得ることができるという理由から、各国において採用が進んでいる。本研究の目的は、わが国の乳牛集団に最適な変量回帰検定日モデルを構築することであった。さらに、これを拡張し、各個体に対する泌乳量の成熟度を説明するモデルについても検討した。本研究の各分析において用いたデータは、いずれも（社）北海道酪農検定検査協会が集積した北海道のホルスタイン牛に関する検定日記録、ならびに（社）日本ホルスタイン登録協会が保持する血縁記録である。

### 検定日乳量に影響を及ぼす諸要因の検討

乳牛の各泌乳ステージにおける検定日乳量に関して、環境効果の大きさおよび遺伝的パラメータを推定し、各要因の泌乳パターンへの寄与について調査した。データは、1989 年 1 月から 2006 年 7 月までに集積された初産および 2 産牛からの検定日記録であった。泌乳ステージは分娩後 6 日から 30 日間隔で設定した。牛群・分娩年は乳期を通して泌乳量の変動を最も説明したが、分娩月齢および分娩年月による変動は相対的に小さかった。遺伝率は初産において 0.19 から 0.35、2 産において 0.12 から 0.29 の範囲にあった。牛群・分娩年および分娩年月による泌乳曲線を説明するには、高次の多項式関数が必要であった。相加的遺伝曲線を説明するには、両産次とも 2 次の Legendre 多項式で十分であったが、泌乳パターンは産次によって異なることが示された。

### 変量回帰検定日モデルによる泌乳量に対する遺伝的パラメータの推定

牛群に固有の泌乳曲線を含む、または含まない変量回帰検定日モデルから推定された遺伝的パラメータを比較した。データは、北海道において 1989 年 1 月から 2006 年 7 月ま

でに分娩した 10,498 頭の初産のホルスタイン雌牛に関する 101,929 の検定日記録であった。牛群・検定日を母数効果とする HTD モデルと、牛群・検定日を変量効果とし、さらに牛群・分娩年に対する母数回帰を含めた HYC モデルの 2 つの統計モデルを用いた。両モデルとも、相加的遺伝および恒久的環境効果に対して 3 次または 4 次の Legendre 多項式を当てはめた。分散成分の推定には Gibbs Sampling を使用した。推定値には次数間の差は認められなかった。牛群曲線を含めないモデルから推定された相加的遺伝共分散に関して、牛群効果との交絡が示唆された。北海道の牛群に対して検定日モデルによる遺伝評価を行う際には、牛群ごとの泌乳曲線を考慮する必要があるものと推察された。

## 泌乳成熟性を考慮した検定日モデルによる遺伝的パラメータの推定

変量回帰検定日モデルを拡張した 3 種のモデルから、泌乳の成熟性に関する遺伝的パラメータをそれぞれ推定し、最適なモデルを決定した。データは、1985 年 1 月から 2005 年 12 月までに集積された初産から 5 産までのホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録である。恒久的環境効果に対して、泌乳時月齢に対する変量回帰のみを含むモデル (A)、泌乳期内の泌乳日数に対する変量回帰を含むモデル (B)、両方の回帰を含むモデル (C) の 3 つの数学モデルを仮定し、それぞれ遺伝的パラメータを推定した。いずれのモデルにも、各泌乳期内の牛群泌乳曲線および加齢に伴う泌乳量の推移を説明する母数回帰を含めた。相加的遺伝効果には、泌乳時月齢に対する 3 次の Legendre 多項式を当てはめた。分散成分の推定には Gibbs Sampling を使用した。泌乳期内の分散成分は、当該泌乳期における平均的な月齢において推定されたものとみなした。モデル A および C について、検定時の月齢に対する遺伝率は 30 から 80 か月齢にかけてほぼ一定であり、その値はおおむね 0.20 から 0.25 の範囲にあった。一方、モデル B により推定された遺伝率は相対的に高く、加齢に伴って 0.30 から 0.50 まで上昇した。各月齢間の遺伝相関は、モデル B と C において常に正の値が推定され、月齢が離れるにつれて減少する傾向にあったが、モデル A においては一貫した傾向が観察されず、負の値も推定された。以上の結果から、泌乳の成熟性に対して偏りのない遺伝的パラメータを得るには、恒久的環境効果に関して泌乳日数および月齢に対する変量回帰を含める必要があると推察された。

## 泌乳成熟曲線に対する遺伝評価値の算出

変量回帰検定日モデルを拡張した遺伝評価モデルにより、加齢に伴う日乳量の遺伝的成熟曲線を推定し、泌乳成熟性に対する遺伝的趨勢を調査した。データは、1975 年から 2005 年までに分娩した 1,594,707 頭の雌牛からの 42,134,381 の検定日記録であった。本分析の推定値のうち、検定娘牛を 50 頭以上もつ種雄牛の予測育種価のみを抽出して分析に供した。24 から 84 か月齢までの累積育種価と、乳期モデルから推定された育種価との

積率相関係数および Spearman の順位相関係数はいずれも 0.95 であった。遺伝的成熟曲線は、年次の進行とともに上にシフトし、加えて成熟速度が加速する傾向にあった。24 か月齢時に対する 84 か月齢時の泌乳量の差も、年代とともに上昇しており、成熟時の泌乳量が増加していることが認められた。本分析の結果は、成熟性を考慮する検定日モデルが従来の乳期モデルの代替となる可能性を示唆した。さらに、泌乳の成熟度に遺伝的トレンドが認められたことから、遺伝評価モデルにおいて成熟性を考慮することが合理的であることが示された。

## 泌乳量の成熟度と在群期間との遺伝的関連

泌乳量の遺伝的成熟曲線から成熟度に対する複数の指標（総合育種価）を算出し、それらと在群期間との遺伝的関連を調査した。成熟度として、3 産および 5 産と初産相当月齢との乳量の差 ( $A_{3-1}$  および  $A_{5-1}$ )、遺伝成熟曲線の 1 次回帰係数 ( $a_1$ )、各月齢の泌乳量に対する線形関数で、若齢時には負の、成熟後には正の重みを含むもの ( $V$ )、相加的遺伝共分散行列の第 2 主成分に基づく総合特性値 (PC2) を考慮した。 $A_{3-1}$ 、 $A_{5-1}$ 、 $a_1$ 、 $V$ 、PC2 の各指標と生涯生産乳量との遺伝相関は、それぞれ 0.67, 0.49, 0.52, 0.00, -0.11 であった。泌乳レベルと独立であることから、本研究では  $V$  と PC2 について分析を実行した。在群期間の育種価との相関係数は、 $V$  および PC2 に対してそれぞれ 0.23 および 0.19 であった。一方で、生涯生産量の育種価との相関係数は、両指標に対してそれぞれ 0.28 および 0.22 であった。在群期間と生涯生産量の育種価間の相関は 0.60 であり、他の報告よりも高かった。本分析の結果から、長命性に対して成熟度よりも乳生産レベルの遺伝的寄与が大きいことが推察された。

# 謝辞

本研究を実施する機会を与えて頂くとともに、その過程において主指導教官として細部にわたって終始的確なご教示、ご指導をいただき、さらに本論文の作成に当たり、詳細な校閲を賜った帯広畜産大学食料生産科学講座の鈴木三義教授に深く感謝を捧げます。その家畜育種学ならびに統計学における深い知識と経験は、学部生であった私に学問への興味を抱かせ、研究を志す動機となりました。また、本論文の作成に当たり、丁寧な校閲と有益なご指導を賜った岩手大学農学部の高橋壽太郎教授、帯広畜産大学の姜興起教授、ならびに山形大学農学部の萱場猛夫教授に心より感謝致します。帯広畜産大学食料生産科学講座の三好俊三教授、および大学院畜産衛生学専攻家畜生産衛生学講座の口田圭吾教授からは、多方面にわたる有益な助言をいただきました。ここに厚く御礼申し上げます。

(社)北海道酪農検定検査協会および関係者各位には、北海道の牛群検定記録の使用に当たり多大なる便宜を図っていただいたことを、ここに深く感謝いたします。(社)北海道ホルスタイン農業協同組合および関係者各位には、ホルスタイン牛の血縁情報の提供に当たり多大なる便宜を図っていただいたことを、ここに深く感謝いたします。

帯広畜産大学大学院の院生ならびに学部生諸氏と交わした多くの議論は、私在家畜育種学への理解を深める原動力となりました。岩手大学大学院連合農学研究科の大澤剛史君は、同期として、また、同じウシの育種を専門とする者として、私の研究に対して意見してくれました。帯広畜産大学大学院の阿部隼人君は、本論文の校正に協力してくれました。帯広畜産大学畜産学部の同窓諸君からは、多くの激励をいただき、それが私の研究活動を継続する動機付けとなりました。(社)北海道酪農検定検査協会の山口論君は、乳用牛の育種改良に関する有意義な議論を通して、私に新しい発想を生み出す機会を与えてくれました。さらに、帯広畜産大学大学院博士後期課程の浜崎陽子さん、ならびに帯広畜産大学大学院の大宮寛子さんとの交流によって、研究生活がより充実したものになりました。そして、博士過程在籍中に知り合った学外の知己達には、終始あたたかい励ましを頂き、常に私の精神的支柱となってくれました。皆様の励ましをなくして、この研究を達成することはできませんでした。ここに記し、深く感謝いたします。

最後に、本論文を執筆するに当たり、常に心の支えとなってくれた両親、祖母、亡き祖父に深く感謝し、この論文を捧げます。

## 参考文献

- Ali TE, Schaeffer LR. 1987. Accounting for covariances among test-days milk yield in dairy cows. *Canadian Journal of Animal Science* **67**, 637–644.
- Auran T. 1973. Studies on monthly and cumulative monthly milk yield records I. the effect of age, month of calving, herd and length of first test period. *Acta Agriculturae Scandinavica* **23**, 189–199.
- Brown JE, Fitzhugh HA, Jr., Cartwright TC. 1976. A Comparison of Nonlinear Models for Describing Weight-Age Relationships in Cattle. *Journal of Animal Science* **42**, 810–818.
- Calus MPL, Janss LLG, Veerkamp RF. 2006. Genotype by environment interaction for somatic cell score across bulk milk somatic cell count and days in milk. *Journal of Dairy Science* **89**, 4846–4857.
- Cassell BG, McDaniel BT. 1983. Use of later records in dairy sire evaluation: a review. *Journal of Dairy Science* **66**, 1–10.
- Cole JB, VanRaden PM. 2006. Genetic evaluation and best prediction of lactation persistency. *Journal of Dairy Science* **89**, 2722–2728.
- Danell B. 1982. Studies on lactation yield and individual test-day yields of Swedish dairy cows I. environmental influence and development of adjustment factors. *Acta Agriculturae Scandinavica* **32**, 65–81.
- Danell B. 1990. Genetic aspects of different parts of lactation. *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Edinburgh, **14**, 114–117.
- De Roots APW, Harbers AGF, De Jong G. 2004. Random herd curves in a test-day model for milk, fat, and protein production of dairy cattle in The Netherlands. *Journal of Dairy Science* **87**, 2693–2701.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2006. 乳用牛評価報告. 第 26 号. 独立行政法人家畜改良センター. 福島県.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2007. 乳用牛評価報告. 第 27 号. 独立行政法人家畜改良センター. 福島県.
- Druet T, Jaffrézic F, Boichard D, Ducrocq V. 2003. Modeling lactation curves and estima-

- tion of genetic parameters for first lactation test-day records of French Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **86**, 2480–2490.
- Freeman AE. 1973. Age adjustment of production records: history and basic problems. *Journal of Dairy Science* **56**, 941–946.
- 藤井千恵. 2004. 乳用牛における変量回帰検定日モデルを用いた残差分散の非一様性の検討. 修士論文. 帯広畜産大学.
- Fujii C, Suzuki M. 2006. Comparison of homogeneity of residual variance using random regression test-day models for first lactation Japanese Holstein cows. *Animal Science Journal* **77**, 28–32.
- 藤田千賀子・鈴木三義. 2006. 乳牛の在群期間の遺伝率ならびに産乳, 体型および繁殖形質との関連. 日本畜産学会報 **77**, 9–15.
- Geman S, Geman D. 1984. Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* **6**, 721–741.
- Gengler N. 1996. Persistency of lactation yields: a review. *Interbull Bulletin* **12**, 87–96.
- Gengler N, Tijani A, Wiggans GR, Misztal I. 1999. Estimation of (co)variance function coefficients for test day yield with a expectation-maximization restricted maximum likelihood algorithm. *Journal of Dairy Science* **82**, 1849–1872.
- Gengler N, Wiggans GR, Gillon A. 2004. Estimated heterogeneity of phenotypic variance of test-day yield with a structural variance model. *Journal of Dairy Science* **87**, 1908–1916.
- Gilmour AR, Thompson R, Cullis BR. 1995. Average information REML: An efficient algorithm for variance parameter estimation in linear mixed models. *Biometrics* **51**, 1440–1450.
- Guo Z, Lund MS, Madsen P, Korsgaard I, Jensen J. 2002. Genetic parameter estimation for milk yield over multiple parities and various lengths of lactation in Danish Jerseys by random regression models. *Journal of Dairy Science* **85**, 1596–1606.
- 萩谷功一. 2001. 乳用牛における生涯生産性の遺伝的改良に関する研究. 博士論文. 岩手大学.
- 萩谷功一・鈴木三義・河原孝吉・Juan Antonio C. Pereira・土門幸男・鶴田彰吾・Ignacy Misztal. 2002. ホルスタイン集団における生涯産乳形質および初産形質に関する遺伝率と遺伝相関の推定. 日本畜産学会報 **73**, 1–8.
- 萩谷功一・安宅 倭・河原孝吉・後藤裕作・鈴木三義・白井達夫・渥美 正. 2004. ホルスタイン雌牛の検定日記録から乳期生産量を予測する3種の方法の比較. 日本畜産学会報 **75**, 345–351.
- 萩谷功一・安宅 倭・白井達夫・鈴木三義・河原孝吉. 2005. わが国のホルスタイン種における在群性に関する遺伝的趨勢の予測. 日本畜産学会報 **76**, 159–165.

- 萩谷功一・鈴木三義・山口由紀・河原孝吉・ファンアントニオペレイラ. 2000. 北海道のホルスタイン集団における泌乳量に対する分娩月齢および分娩月補正の再検討. *日本畜産学会報* **71**, J12-J18.
- Harder B, Bennewitz J, Hinrichs D, Kalm E. 2006. Genetic parameters for health traits and their relationship to different persistency traits in German Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **89**, 3202-3212.
- Hargrove GL. 1974. Rate of maturity of dairy females. *Journal of Dairy Science* **57**, 328-331.
- Hayes JF, Hill WG. 1981. Modification of estimates of parameters in the construction of genetic selection indices ('bending'). *Biometrics* **37**, 483-493.
- Henderson CR. 1976. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding value. *Biometrics* **32**, 69-83.
- Henderson CR. 1984. *Applications of Linear Models in Animal Breeding*. University of Guelph.
- Henderson Jr. CR. 1982. Analysis of covariance in the mixed model: higher level, nonhomogeneous, and random regressions. *Biometrics* **38**, 623-640.
- International Bull Evaluation Service (INTERBULL). 2007. National GES information [Homepage on the Internet]. Interbull Centre, Dept. Animal Breeding and Genetics SLU, Uppsala, Sweden; [cited 20 December 2007]. Available from URL : [http://www-interbull.slu.se/national\\_ges\\_info2/framesida-ges.htm](http://www-interbull.slu.se/national_ges_info2/framesida-ges.htm)
- Jakobsen JH, Madsen P, Jensen P, Pedersen J, Christensen LG, Sorensen DA. 2002. Genetic parameters for milk production and persistency for Danish Holsteins estimated in random regression models using REML. *Journal of Dairy Science* **85**, 1607-1616.
- Jamrozik J, Schaeffer LR. 1997. Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science* **80**, 762-770.
- Jamrozik J, Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1997. Genetic evaluation of dairy cattle using test day yields and random regression model. *Journal of Dairy Science* **80**, 1217-1226.
- Jamrozik J, Schaeffer LR. 2000. Comparison of two computing algorithms for solving mixed model equations for multiple trait random regression test day models. *Livestock Production Science* **67**, 143-153.
- Jamrozik J, Schaeffer LR, Weigel KA. 2002. Genetic Evaluation of Bulls and Cows with Single- and Multiple-Country Test-Day Models. *Journal of Dairy Science* **85**, 1617-1622.
- Jamrozik J, Jansen G, Schaeffer LR, Liu Z. 1998. Analysis of persistency of lactation calculated from a random regression test day model. *Interbull Bulletin* **17**, 64-69.
- Jensen J. 2001. Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models. *Journal of Dairy*



- Science* **84**, 2803–2812.
- Jensen J, Mantysäari A, Madsen P, Thompson R. 1996–97. Residual maximum likelihood estimation of (co)variance components in multivariate mixed linear models using average information. *Journal of Indian Society of Agricultural Statistics* **49**, 215–236.
- Johnson DL, Thompson R. 1995. Restricted maximum likelihood estimation of variance components for univariate animal models using sparse matrix techniques and average information. *Journal of Dairy Science* **78**, 449–456.
- 城内 仁・鈴木三義・光本孝次. 1987. 北海道の牛群検定における部分泌乳記録の拡張に関する再検討. *日本畜産学会報* **58**, 997–1003.
- 河原孝吉. 1998. 乳牛の育種における体型審査形質および長命性の利用. *北海道畜産学会報* **40**, 1–8.
- 河原孝吉・鈴木三義・池内 豊. 1996. ホルスタイン種牛集団における産乳と体型形質および長命性の遺伝的パラメータ. *日本畜産学会報* **67**, 463–475.
- Kettunen A, Mäntysaari EA, Strandén I, Pösö J, Lidauer M. 1998. Estimation of genetic parameter for first lactation test day milk production using random regression models. *Proceedings of 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Armidale, Australia. **23**, 307–310.
- Kettunen A, Mäntysaari EA, Pösö J. 2000. Estimation of genetic parameters for daily milk yield of primiparous Ayrshire cows by random regression test-day models. *Livestock Production Science* **66**, 251–261.
- Kirkpatrick M, Heckman N. 1989. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *Journal of Mathematical Biology* **27**, 429–450.
- Kirkpatrick M, Hill WG, Thompson R. 1994. Estimating the covariance structure of traits during growth and aging, illustrated with lactation in dairy cattle. *Genetic Research* **64**, 57–69.
- Kirkpatrick M, Lofsvold D, Bulmer M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* **124**, 979–993.
- Kistemaker GJ. 2003. Comparison of persistency definitions in random regression test day models. *Interbull Bulletin*, 30 : 96–98.
- Laird NM, Ware JH. 1982. Random effects models for longitudinal data. *Biometrics* **38**, 963–974.
- Lidauer M, Mäntysaari EA, Strandén I, Pösö J. 2000. Multiple-trait random regression test-day model for all lactations. *Interbull Bulletin* **25**, 81–86.
- Lidauer M, Strandén I, Mäntysaari EA, Pösö J, Kettunen A. Solving large test-day models by iteration on data and preconditioned conjugate gradient. *Journal of Dairy Science* **82**, 2788–2796.

- López-Romero P, Carabaño MJ. 2003. Comparing alternative random regression models to analyse first lactation daily milk yield data in Holstein-Friesian cattle. *Livestock Production Science* **82**, 81–96.
- Madden DE, Lush JL, McGilliard LD. 1955. Relations between parts of lactations and producing ability of Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **38**, 1264–1271.
- Madsen P, Jensen J, Thompson R. 1994. Estimation of (co)variance components by REML in multivariate mixed linear models using average of observed and expected information. *Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, Ontario, Canada. **22**, 19–22.
- 増田 豊. 2005. 乳用牛における変量回帰検定モデルによる泌乳持続性に関する分析. 修士論文. 帯広畜産大学.
- Masuda Y, Suzuki M. 2006. Estimation of genetic parameters for maturity of lactation in Japanese Holsteins. *Journal of Dairy Science* **89**, Suppl. 1, 17.
- 増田 豊・鈴木三義. 2008. 乳牛の各泌乳ステージにおける検定日乳量に影響を及ぼす諸要因の検討. *日本畜産学会報* **79**, 9–18.
- Mayeres P, Stoll J, Reents R, Gengler N. 2002. Alternative modeling of fixed effects in test day models to increase their usefulness for management decisions. *Interbull Bulletin* **29**, 128–132.
- Meuwissen THE, De Jong G, Engel B. 1996. Joint estimation of breeding values and heterogeneous variances of large data files. *Journal of Dairy Science* **79**, 310–316.
- Meuwissen THE, Luo Z. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution* **24**, 305–313.
- Meyer K. 1984. Estimates of genetic parameters for milk and fat yield for the first three lactations in British Friesian cows. *Animal Production* **38**, 313–322.
- Meyer K, Graser H-U, Hammond K. 1989. Estimates of genetic parameters for first lactation test day production of Australian Black and White cows. *Livestock Production Science* **21**, 177–199.
- Meyer K, Hill WG. 1997. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or 'repeated' records by restricted maximum likelihood. *Livestock Production Science* **47**, 185–200.
- Meyer K. 1998. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genetics Selection Evolution* **30**, 221–240.
- Meyer K, Kirkpatrick M. 2005. Restricted maximum likelihood estimation of genetic principal components and smoothed covariance matrices. *Genetics Selection Evolution* **37**, 1–30.
- Misztal I, Gianola D. 1987. Indirect solution of mixed model equations. *Journal of Dairy Science* **70**, 716–723.

- Misztal I, Strabel T, Jamrozik J, Mäntysaari EA, Meuwissen THE. 2000. Strategies for estimating the parameters needed for different test-day models. *Journal of Dairy Science* **83**, 1125–1134.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee DH. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France. CD-ROM Communication No. 28-07.
- Mrode RA. 2005. *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values*. 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Muir BL, Fatehi J, Schaeffer LR. 2004. Genetic relationships between persistency and reproductive performance in first-lactation Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **87**, 3029–3037.
- Muir BL, Kistemaker GJ, Jamrozik J, Canavesi F. 2007. Genetic parameters for a multiple-trait multiple-lactation random regression test-day model in Italian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **90**, 1564–1574.
- 大橋真吾. 2007. 乳用牛の305日記録を用いた変量回帰モデルによる成熟性に関する分析. 修士論文. 帯広畜産大学.
- Neuenschwander T, Kadarmideen HN, Wegmann S, De Haas Y. 2005. Genetics of parity-dependant production increase and its relationship with health, fertility, longevity, and conformation in Swiss Holsteins. *Journal of Dairy Science* **88**, 1540–1551.
- 農林水産省家畜改良センター. 1993. 乳用牛評価報告. 第1号. 農林水産省家畜改良センター. 福島県.
- Norman HD, Dickinson FN, Wright JR. 1985. Merit of extending completed records of less than 305 days. *Journal of Dairy Science* **68**, 2646–2654.
- Norman HD, Wright JR, Powell RL, VanRaden PM. Impact of maturity rate of daughters on genetic ranking of Holstein bulls. *Journal of Dairy Science* **88**, 3337–3345.
- Olori VE, Hill WG, McGuirk BJ, Brotherstone S. 1999. Estimating variance components for test day milk records by restricted maximum likelihood with a random regression animal model. *Livestock Production Science* **61**, 53–63.
- Pander BL, Hill WG, Thompson R. 1992. Genetic parameters of test day records of British Holstein-Friesian heifers. *Animal Production* **55**, 11–21.
- Patterson HD, Thompson R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* **58**, 545–554.
- Pereira JAC. 2002. Studies on alternative system for evaluations in dairy cattle using test day records in different test day model. 博士論文. 岩手大学.
- Pool MH, Janss LLG, Meuwissen THE. 2000. Genetic parameters of Legendre polynomials for first parity lactation curves. *Journal of Dairy Science* **83**, 2640–2649.
- Pool MH, Meuwissen THE. 2000. Reduction of the number of parameters needed for a

- polynomial random regression test day model. *Livestock Production Science* **64**, 133–145.
- Ptak E, Schaeffer LR. 1993. Use of test day yields for genetic evaluation of dairy sires and cows. *Livestock Production Science* **34**, 23–34.
- Quaas RL. 1976. Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrics* **32**, 949–953.
- Quaas RL. 1988. Additive genetic model with groups and relationships. *Journal of Dairy Science* **71**, 1338–1345.
- Rekaya R, Carabaño MJ, Toro MA. 1999. Use of test day yields for the genetic evaluation of production traits in Holstein-Friesian cattle. *Livestock Production Science* **57**, 203–217.
- Robert-Granié C, Bonaïti B, Boichard D, Barbat A. 1999. Accounting for variance heterogeneity in French dairy cattle genetic evaluation. *Livestock Production Science* **60**, 343–357.
- Sargent FD, Lytton VH, Wall OG Jr. 1968. Test interval method of calculating dairy herd improvement association records. *Journal of Dairy Science* **51**, 170–179.
- Sargolzaei M, Iwaisaki H. 2004. An efficient algorithm for computing inbreeding coefficients in large populations. *Japanese Journal of Biometrics* **25**, 25–36.
- SAS Institute Inc. 2003. *SAS OnlineDoc® 9.1*. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Schaeffer LR, Kennedy BW. 1986. Computing strategies for solving mixed model equations. *Journal of Dairy Science* **69**, 575–579.
- Schaeffer LR, Jamrozik J, Kistemaker GJ, and Van Doormaal J. 2000. Experience with a test-day model. *Journal of Dairy Science* **83**, 1135–1144.
- Schaeffer LR. 2004. Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science* **86**, 35–45.
- Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1994 Random regression in animal models for test-day production in dairy cattle. *Proceedings of 5th world congress on genetics applied to livestock production*. Guelph, Ontario, Canada. **18**, 182–185.
- Schaeffer LR, Jamrozik J. 1996. Multiple-trait prediction of lactation yields for dairy cows. *Journal of Dairy Science* **79**, 2044–2055.
- Searle SR. 1961. Part lactations. I. age-correction factors for monthly milk fat yields. *Journal of Dairy Science* **44**, 104–114.
- Searle SR. 1971. *Linear Models*. John Wiley & Sons, New York.
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE. 1992. *Variance Components*. Wiley & Sons. New York. United States.
- 社団法人北海道酪農検定検査協会. 2000. 検定ハンドブック. 社団法人北海道酪農検定検査協会. 札幌.
- Shewchuk JL. 1994. *An Introduction to the Conjugate Gradient Method Without the Ago-*

- nizing Pain. Carnegie Mellon University. United States.
- 下山裕太. 2006. 乳牛の泌乳における成熟度の推定. 卒業論文. 帯広畜産大学.
- Short TH, Lawlor TJ. 1992. Genetic parameters of conformation traits, milk yield, and herd life in Holsteins. *Journal of Dairy Science* **75**, 1987–1998.
- Sorensen D. 1997. *Gibbs sampling in quantitative genetics*. Internal Report No.82. 1996. Danish Institute of Animal Science, Denmark.
- Strabel T, Misztal I. 1999. Genetic parameters for first and second lactation milk yields of Polish Black and White cattle with random regression test-day models. *Journal of Dairy Science* **82**, 2805–2810.
- Strabel T, Szyda J, Ptak E, Jamrozik J. 2005. Comparison of random regression test-day models for Polish Black and White cattle. *Journal of Dairy Science* **88**, 3688–3699.
- Strandén I, Lidauer M. 1999. Solving large mixed linear models using preconditioned conjugate gradient iteration. *Journal of Dairy Science* **82**, 2779–2787.
- Strandén I, Tsuruta S, Misztal I. 2002. Simple preconditioners for the conjugate gradient method: experience with test day models. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **119**, 166–174.
- 鈴木三義・光本孝次. 1976. 搾乳量フィールドデータの部分記録の拡張における産次と季節の効果. 日本畜産学会報 **47**, 632–638.
- Swalve HH. 2000. Theoretical basis and computational methods for different test-day genetic evaluation methods. *Journal of Dairy Science* **83**, 1115–1124.
- Swalve HH, Van Vleck LD. 1987. Estimation of genetic (co) variances for milk yield in first three lactations using an animal model and restricted maximum likelihood. *Journal of Dairy Science* **70**, 842–849.
- Tijani A, Wiggans GR, Van Tassell CP, Philpot JC, Gengler N. 1999. Use of (co)variance functions to describe (co)variances for test day yield. *Journal of Dairy Science* **82**, 226–240.
- 富樫研治・安宅倭・佐藤淳子・白井達夫・山崎武志・武田尚人. 2005. 泌乳ステージ乳量選抜指数による 305 日乳量と泌乳曲線への選抜反応. 畜産の研究. **59** : 877–881.
- Togashi K, Lin CY. 2003. Modifying the lactation curve to improve lactation milk and persistency. *Journal of Dairy Science* **86**, 1487–1493.
- Togashi K, Lin CY, Yokouchi K. 2004. Overview of genetic evaluation in dairy cattle. *Animal Science Journal* **75**, 275–284.
- Togashi K, Lin CY. 2006. Selection for milk production and persistency using eigenvectors of the random regression coefficient matrix. *Journal of Dairy Science* **89**, 4866–4873.
- Togashi K, Lin CY, Atagi Y, Hagiya K, Sato J, Nakanishi T. 2007. Genetic characteristics of Japanese Holstein cows based on multiple-lactation random regression test-day animal models. *Livestock Science In Press*, Corrected Proof, Available online 9 August 2007.

- Tsuruta S, Misztal I, Strandén I. 2001. Use of the preconditioned conjugate gradient algorithm as a genetic solver for mixed-model equations in animal breeding applications. *Journal of Animal Science* **79**, 1166–1172.
- Van der Linde R, Groen A, De Jong G. 2000. Estimation of genetic parameters for persistency of milk production in dairy cattle. *Interbull Bulletin* **25**, 113–116.
- Van der Werf JHJ, Goddard ME, Meyer K. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *Journal of Dairy Science* **81** 3300–3308.
- VanRaden PM. 1998. Best prediction of lactation yield and persistency. *Proceedings of 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Armidale, Australia **23**, 347–350.
- Van Vleck LD, Henderson CR. 1961. Ratio factors for adjusting monthly test-day data for age and season of calving and ratio factors for extending part lactation records. *Journal of Dairy Science* **44**, 1093–1102.
- Veerkamp RF, Goddard ME. 1998. Covariance functions across herd production levels for test day records on milk, fat, and protein yields. *Journal of Dairy Science* **81**, 1690–1701.
- Wang CS, Rutledge JJ, Gianola D. 1993. Marginal inferences about variance components in a mixed linear model using Gibbs sampling. *Genetics Selection Evolution* **25**, 41–62.
- Weigel KA, Lawlor TJ, Jr., Vanraden PM, and Wiggans GR. Use of linear type and production data to supplement early predicted transmitting abilities for productive life. *Journal of Dairy Science* **81**, 2040–2044.
- White IMS, Thompson R, Brotherstone S. 1999. Genetic and environmental smoothing of lactation curves with cubic splines. *Journal of Dairy Science* **82**, 632–638.
- Wiggans GR, VanRaden PM. 2004. Accounting for differences in rate of maturity in yield evaluations. *Journal of Dairy Science* **87** (Suppl. 1), 412.
- Wilmink JBM. 1987. Adjustment of test-day milk, fat and protein yield for age, season and stage of lactation. *Livestock Production Science* **16**, 335–348.
- Wood PDP. 1967. Algebraic model of the lactation curve in cattle. *Nature* **216**, 164–165.
- 山口 諭. 2002. 検定日モデルによる乳牛の遺伝的能力評価及び環境要因の検討. 修士論文. 帯広畜産大学.
- 山口 諭・河原孝吉・後藤裕作・増田 豊・鈴木三義. 2007. ホルスタイン集団における最適な泌乳曲線モデルの検討. 日本畜産学会報 **78**, 415–426.
- Yang RQ, Ren HY, Schaeffer LR, Xu SZ. 2005. Estimation of genetic parameters for lactational milk yields using two-dimensional random regressions on parities and days in milk in Chinese Simmental cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **122**, 49–55.