

わが国の乳用種の経済形質に関する
遺伝評価値の精度向上に対する研究

2012. 3

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)

馬場 俊見

目次

第1章 緒論	1
1.1 わが国の酪農の変遷	1
1.2 わが国の遺伝評価に関する動向	2
1.3 乳牛の遺伝評価のこれから	3
1.4 本研究の目的	5
第2章 乳牛の飼養形態間および種雄牛の国籍間における遺伝と環境の交互作用	6
2.1 緒言	6
2.2 材料および方法	7
2.3 結果および考察	9
第3章 乳牛の双子率に対する表型および遺伝的要因	16
3.1 緒論	16
3.2 材料および方法	16
3.3 結果および考察	19
第4章 初産および2産牛に関する分娩形質と妊娠期間の間の遺伝的関連	29
4.1 緒言	29
4.2 材料および方法	29
4.3 結果および考察	34
第5章 初産分娩形質と初産前後の繁殖形質間の遺伝相関の推定	47
5.1 緒言	47
5.2 材料および方法	47
5.3 結果および考察	48
第6章 選抜指数による分娩難易の効率的な改良の検討	53
6.1 緒言	53
6.2 材料および方法	53
6.3 結果および考察	56

要約	63
謝辞	66
参考文献	67

第1章

緒論

1.1 わが国の酪農の変遷

1.1.1 生産量と飼養環境

国内のホルスタイン種における1頭あたりの乳生産量は、年々増加しており、近年では初産次において305日乳量が10,000kgを超える個体も珍しくない。乳量の増加背景には、飼料の質や飼養管理技術の向上もさることながら、遺伝的改良による寄与が大きい。家畜改良センター(2010a)の報告によると、乳量の遺伝的改良量は、年あたり100kg近く増加している。現在の改良量を引き続き維持した改良目標が掲げられており(農林水産省2010a)、個体あたりの泌乳レベルは今後も上昇していくだろう。

平成21年畜産統計(農林水産省2010b)によると、酪農家数および飼養頭数はともに減少傾向にある。しかし、一農家あたりの飼養頭数は増加しており、酪農家の大規模化が起きている。一方で、放牧を実施する酪農家は、2004年から2010年にかけて全国および北海道とともに増加傾向にある。放牧は、飼料および労働のコストの削減につながることで、さらに乳牛の健康および環境への配慮という点から関心が高まっていると考えられる。放牧や飼料給与のデータの充実化は、飼料効率性の向上を図るためのひとつの課題として挙げられているが(農林水産省2010a)、多様な飼養環境下において乳牛が遺伝的能力を発揮できるように努めていく必要がある。

1.1.2 種雄牛

後代検定システムを介した優良種雄牛の輩出は、生産量の増加に裏付けられるように大きな成功を収めている。後代検定システムの成り立ちは古く、1969年にステーション方式で開始された。その後、1984年から牛群検定に加入する酪農家に候補種雄牛の精液を配布し検定を行う、フィールド方式に切り替わった。評価方法も時代とともに、より正確なモデルが取り入れられ、管理形質など一部の形質を除き、各形質の遺伝評価にはアニマルモデルが採用されている(家畜改良センター2010)。また、1996年より種雄牛の選抜は、総合指数(Nippon Total Profit: NTP)で行われるようになった。NTPはその時代の改良方針に伴い、指数に対する重みや含むべき形質について見直しが行われているが、NTPによる種雄牛の選抜が一貫として行われている。

2003年にはインターブル(International Bull Evaluation Service: Interbull)へ参加し、国内外の種雄牛の能力の比較が容易にできるようになった。この国際評価において、国内種雄牛の遺伝的能力は酪農先進国の種雄牛に、匹敵することが証明され

たものの、輸入精液を利用する酪農家は現在まで増加傾向にある(馬場ら 2011)。多くの海外種雄牛は日本国内における娘牛数が少ないため、それらの遺伝評価値は国内の環境で信頼性が欠ける可能性が高くなる。こうした中での輸入精液の増加は、酪農家のニーズが多様化していることを示すものである。日本の遺伝評価システムにおいては、酪農家のニーズを的確に捉え、種雄牛の選択幅の拡充を図るなど変革が求められている。

1.2 わが国の遺伝評価に関する動向

1.2.1 検定日モデルの採用

分散成分の推定技術の進歩、ならびにコンピュータの性能の向上も相まって、より複雑なモデルによる遺伝評価が可能になった。Schaeffer と Dekkers(1994) は、検定日記録への変量回帰モデルの応用を提案した。この技法は、現在多くの国々の遺伝評価で採用され、検定日記録以外にも体型形質や繁殖性、生存分析、遺伝と環境の交互作用など多方面において応用されている (Schaeffer 2004)。国内の産乳形質に関する評価方法も、2010年に乳期モデルからこの技法を利用した検定日モデルへと移行した。変量回帰検定日モデルのメリットは、雌牛ごとの泌乳曲線を考慮できる点にある(家畜改良センター 2010a)。さらに、泌乳日数が305日に満たない個体も分析に含めることが可能であり、同期牛の確保の点から有利になる。

変量回帰検定日モデルによる遺伝評価の副産物として、個々の遺伝的泌乳持続性を得ることができる。この泌乳持続性の平準化は、飼料コストの削減、繁殖性の向上ならびに疾病の抑制が期待されており、わが国の改良目標に盛り込まれている(農林水産省 2010a)。しかし、増田と鈴木(2011)は、現在の日本の遺伝評価モデルでは泌乳持続性の評価値に偏りが生じることを示した。検定日モデルを実装して間もないが、解決すべき課題が存在している。

1.2.2 繁殖性の悪化に対する取り組み

遺伝的泌乳能力は年々上昇傾向にあるものの、繁殖性の悪化が懸念されている。河原ら(2010)は、北海道の乳牛集団における受胎率の表型的および遺伝的トレンドがともに低下していることを報告している。Kadarmideenら(2000)やAbeら(2009)など多くの研究報告によって、乳量と繁殖形質間に遺伝的に好ましい関連が存在しないことが明らかになっている。この事実は、泌乳を重視した改良が弊害となり、繁殖性の減退につながったことを暗示する。繁殖形質に関する遺伝的寄与は総じて低い、多数の国が改良方針に含めている。インターブルが公表している繁殖性の国際遺伝評価値には、18ヶ国が参加している(Interbull 2011)。

繁殖性の悪化に対する日本の取り組みとして、2011年に(社)日本ホルスタイン登録協会は、長命連産効果の指数を開発した(家畜改良事業団 2011)。この指数は、日本が改良目標として掲げる従来のNTPと異なり、泌乳能力の遺伝的改良に重点を置くものではなく、生産寿命を高め、かつ空胎日数の短縮を目的としている。繁殖性の

悪化の抑制策として、酪農家が種雄牛選定の際に活用されることが期待されている。

1.2.3 ゲノム情報の応用

Meuwissen ら (2001) は、シミュレーションにより高密度マーカーから予測した育種価 (GEBV) が、真の育種価とかなり高い相関があることを報告した。その後乳牛の高密度 SNP マーカーによるジェノタイプングコストが改善し、この方法の応用が現実味を帯びることになる。現在までに、多くの研究者によって、実データおよびシミュレーションデータを用いて、その精度や評価法について検証が進められている。Legarra ら (2009) はワンステップによるゲノム評価値の算出法を提案した。VanRaden ら (2011) は、繁殖性に対して致死効果のあるハプロタイプを発見した。繁殖性、疾病あるいは難産などの遺伝率が低い形質に対して、ゲノム情報によるアプローチが有効であることを示すものである。

この技術を乳牛の後代検定システムに応用すれば、早期の段階で候補種雄牛の能力の予測が可能となり、種雄牛の選抜に掛かる育種費用を削減することができる。すなわち、世代間隔の短縮により遺伝的改良速度の向上にもつながる (Hayes ら 2009)。Scheaffer (2006) は、従来の後代検定方式と比較したところ、種雄牛の生成に必要な経費は 92% 削減し、遺伝的改良量も 2 倍に増加することを報告している。諸外国では、ゲノム評価値の算出がすでに行われている (Interbull 2011)。日本はゲノム評価に慎重な姿勢を示しているが、2011 年 7 月の段階でまだ数が少ないものの 2,236 頭の雄牛のジェノタイプングが完了している (Interbull 2011)。今後国内の乳牛育種システムに対して、ゲノム情報が活用される可能性は高い。

1.3 乳牛の遺伝評価のこれから

飼養環境の多様化は、各酪農家によって種雄牛に求める嗜好性や選定基準が必ずしも一意ではないことにつながる。多様な環境下においても、選定された種雄牛が遺伝的能力を十分に発揮できるように、国内の遺伝評価システムを構築することが重要である。そして、酪農家のさまざまな方針に沿えるように、種雄牛の選択幅の拡充を図ることが求められている。特に現状においては、繁殖性や飼料効率性に対する取り組みからもわかるように、乳生産による経済的利益の向上とは異なる側面から、経済的コストの低減を目的とした改良情報の提供が今後の課題として考えられる。これらの点を踏まえて、以下の 2 点について検討が必要である。

1.3.1 遺伝評価値の安定性

選定された種雄牛は、いかなる環境下においても能力を十分に発揮することが、酪農家の経済利益を高めるために求められる。しかしながら、飼養環境が変わることで、遺伝子型が異なる反応を示すことがある。この現象は、遺伝と環境の交互作用として知られている (Falconer と Mackay 1996)。乳牛育種の分野では、遺伝と環境の交互作用に関する研究が古くから継続的に行われてきた。研究は、異なる飼養形態

間 (Weigel ら 1998; Boettcher ら 2003; Kearney ら 2004; Horan ら 2005; Fahey ら 2007) や国間 (Cienfuegos-Rivas ら 1999; Costa ら 2000; Fikse ら 2003; Stanberg ら 2009) など多岐にわたる。近年では、暑熱ストレスに対する遺伝的研究が行われている (Ravagnolo と Misztal 2000; Oseni ら 2004)。

遺伝と環境の交互作用は、日本においても例外ではなく、大きな問題である。先に述べた飼養環境以外にもおいても、海外種雄牛を日本の環境で供用された場合にもみられる。インターブルの公表値では、日本とアメリカ間の種雄牛の泌乳形質に関する遺伝相関は 0.8 程度であり (家畜改良センター 2010b)、輸入精液が必ずしも国内の環境下で適していない可能性を示唆している。国内の研究として、和田ら (1991) が地域と種雄牛の交互作用について検証を行っているが、いまだ十分な検討は行われてこなかった。ゲノム育種価の応用によって、輸入精液の利用にさらなる拍車がかかる可能性がある。日本の遺伝評価値の安定性の証明、さらには国内の遺伝資源の有用性を図るためにも、遺伝と環境の交互作用の有無は明らかにされるべきである。

1.3.2 遺伝評価形質の充実化

先に述べたとおり、安定した酪農経営の寄与に対して、繁殖性や疾病など酪農家の経済的コストの低減が求められている。安定した生産量および繁殖サイクルを構築するためには、分娩時の事故を減らすことが重要である。現在、管理形質として気質、搾乳性ならびに分娩難易 (難産) の遺伝評価が行われ、2011 年より死産の遺伝評価に追加された。以降、雌牛の分娩に関わる難産や死産といった形質を分娩形質と称する。

難産は生産量の減少、次産の繁殖性の減退をもたらす、母体の生存に影響する (Hickey ら 2007)。また、産子に対しても死産の増加を誘発する (Heins ら 2006)。Dematawewa と Berger (1997) は、難産の発生が酪農家の収益を減少させると報告している。また死産は、難産と密接な関連が存在することが明らかになっている (Meyer ら 2001a)。また、双子分娩も、難産の誘発そして周産期病のリスクを増加をもたらすといわれている (Fricke 2001)。分娩形質は、酪農家の経済的損失を左右する重要な形質であるといえる。

難産および死産の遺伝率は、ともに 0.1 を下回る値である (家畜改良事業団 2011)。これらの難産および死産の分娩形質は、牛群検定記録から得られるものであり、酪農家の自己申告によってスコア付けされている。このことから、家畜改良センターは酪農家が種雄牛を選定する際の補助情報として利用することを推奨している。難産のホルスタイン種の国際評価に 12 ヶ国が参加しており (Interbull 2011)、経済的に重要な位置づけであることは明らかである。したがって、分娩形質について詳細な検証が行われずに、分娩形質の利用性について結論づけることは尚早である。特に、わが国では未經産牛に難産回避を目的として肉専用種の黒毛和種種雄牛を交配相手とする慣習が存在する。誕生した交雑種は、肉用として売却されるため、世代交代の停滞

をもたらすことになる。分娩形質に関する精度の向上が可能であれば、安定した酪農生産にもたらす寄与は大きい。

1.4 本研究の目的

本研究では、北海道のホルスタイン種雌牛集団に関する牛群検定記録を用いて、遺伝評価値の精度向上を主たる目的とし、先に列挙した2点について検証を行った。まず第2章では、酪農の飼養形態と供用された種雄牛の原産国について、遺伝と環境の相互作用の観点から、遺伝評価値の安定性を検証した。第3章以降では、分娩形質の遺伝評価値の充実化を図ることを目指した。第3章では、これまで検討が行われてこなかった分娩形質のひとつである、双子分娩について表型および遺伝に関する影響要因の調査を行った。第4章では、分娩形質と妊娠期間の間の遺伝的関連、そして分娩形質の遺伝的トレンドについて調査した。第5章では、分娩および繁殖形質間の遺伝的関連を明らかにした。第6章では、選抜指数による分娩形質の効率的な改良の可能性について検討を行った。

第2章

乳牛の飼養形態間および種雄牛の国籍間における遺伝と環境の交互作用

2.1 緒言

わが国の乳牛は、主として舎飼いおよび放牧の2つの飼養形態の環境下で飼育されており、近年では飼料および労働コストの削減や乳牛の健康に対する配慮から、放牧酪農に対する関心が高まっている。しかし、わが国の遺伝評価では、飼養形態の違いを考慮していない(家畜改良事業団 2009)。仮に、利用される種雄牛が双方の飼養環境下の娘牛に同様の遺伝的能力を伝達しない場合、遺伝と環境の交互作用が生じていることを意味する。飼養環境下での遺伝と環境の交互作用について多くの研究(Weigelら 1999; Boettcherら 2003; Kearneyら 2004; Horanら 2005)が行われている。Weigelら(1999)、Boettcherら(2003)およびKearneyら(2004)の研究によると、飼養環境下の違いを考慮するほどに遺伝と環境の交互作用の存在が大きいものではないと結論付けている。Horanら(2005)は、生産形質に関して3系統のホルスタイン種および飼養形態間に交互作用があることを示した。わが国では、和田ら(1991)が地域と種雄牛の交互作用について研究を行った程度であり、異なる飼養環境下での遺伝と環境の交互作用に関する報告はない。

わが国では、インターブル(INTERBULL web site, <http://www-interbull.slu.se/>)への参加により、国際評価値を利用することで国内外の種雄牛の能力を容易に比較ができるようになった。結果として、幅広い種雄牛の選定が可能となり、近年では海外種雄牛の精液利用が増加傾向にある(農林水産省 2005)。Costaら(2000)およびCienfuegos-Rivasら(1999)は、ブラジルおよびアメリカ、メキシコおよびアメリカ間のホルスタイン集団において、それぞれ遺伝と環境の交互作用が存在することを明らかにした。わが国で利用される海外精液は、アメリカおよびカナダの種雄牛が主であり、わが国においても同様の傾向がみられる可能性がある。

Weigelら(1999)によると、遺伝と環境の交互作用は異なる環境間での表型的能力のスケーリング効果(scaling effect)、または個体の遺伝的順位の変化の2つに分類される。ここで、スケーリング効果とは、例えば2つの異なる環境下で種雄牛の順位は同じであるが、一方の環境で他方の環境と比較して娘牛の能力が高くなる時に生じる現象として説明される(Faheyら 2007)。スケーリング効果は、日本の乳牛集団から得られた表型記録に対して、種雄牛評価値を当てはめることで、調査することが可能である。また遺伝的順位の変化に対しては、遺伝相関からその程度を明らかにできる。したがって本研究の目的は、1) 舎飼いおよび放牧の飼養形態間、そして国内

および海外種雄牛間について生産能力に対するスケーリング効果が存在するかを調査し、2) 舎飼いおよび放牧の飼養形態間で遺伝相関を算出し、遺伝と環境の交互作用が生じているか検証することであった。種雄牛の国籍間に関しては、遺伝相関の算出のために諸外国のデータが要求されるため、本分析ではスケーリング効果のみを調査した。

2.2 材料および方法

表 2.1 飼養形態および種雄牛の国籍別のデータ数

飼養形態	記録数	種雄牛の国籍	記録数
放牧	86,142	日本	436,083
舎飼い	159,696	アメリカ	43,676
不明	262,898	カナダ	19,979
		その他 ¹⁾	8,998
合計1	508,736	合計	508,736

¹⁾ フランスおよびオランダ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会が集積した牛群検定記録、(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、(独)家畜改良センターによって分析され、(社)家畜改良事業団が公表した2008年度の種雄牛評価値である。牛群検定記録から誕生年が1990年から2003年の初産個体を抽出した。分析の対象形質は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量の305日記録であり、これら全ての記録を有する個体を分析に利用した。抽出した個体は、牛群間の移動がない、父親が明らか、初産の分娩時月齢が18以上35ヵ月齢以下、牛群・分娩年のサブクラスあたり最低1頭の同期牛が存在することの全ての条件を満たすことが要求された。さらに、上記の編集後に得られたデータは、種雄牛評価値の乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関する評価値を1/2することで算出した予測伝達能力値(PTA)と組み合わせた。飼養形態の判別には、大橋(2005,未発表)が行ったアンケートデータを利用した。回答のあった農家は舎飼いおよび放牧に分類し、回答のない農家も不明として扱った。また、アンケート調査自体への参加がなかった農家も不明のクラスに含めた。種雄牛の国籍の判別は、牛群検定記録の項目に含まれる当該個体の父牛の国籍コードで行った。父牛が日本、アメリカならびにカナダの国籍をもつ娘牛は、本データのうちおよそ98%と相当数を占めていた。それゆえ、それ以外の国はひとまとめにし、そこにはフランスおよびオランダの国籍が含まれていた。データ編集の結果得られた記録数は、表2.1に示した。また表2.2には、分娩年グループごとに各種雄牛の国籍に占める記録数を示した。

表 2.2 分娩年グループにおける種雄牛の国籍ごとの個体数

分娩年グループ	日本	アメリカ	カナダ	その他 ¹⁾
1993 ~ 1997	163,262	4,224	2,594	0
1998 ~ 2001	152,211	18,613	8,810	1,894
2001 ~ 2005	120,610	20,839	8,575	7,104

¹⁾ フランスおよびオランダ

生産形質のスケーリング効果の存在を調査するために、Weigel ら (1999)、Boettcher ら (2003) ならびに Kearney ら (2004) と同様の手法を用いた。異なる飼養形態あるいは種雄牛の国籍間の PTA の回帰係数の有意な違いは、スケーリング効果が存在することを意味する。その効果を考慮したモデル式は以下のとおりである。

$$y_{ijklm} = \mu + HY_i + MY_j + A_k + \beta_c PTA_1 + e_{ijklm}$$

ここで、 y_{ijklm} は乳量、乳脂量または乳タンパク質量の 305 日記録、 μ は全体平均、 HY_i は牛群・分娩年の母数効果、 MY_j は分娩年月の母数効果、 A_k は分娩時月齢の母数効果、 β_c は飼養形態（放牧、パドックまたは不明）または父牛の国籍コード（日本、アメリカ、カナダまたはその他）に対応した個体の父牛の予測伝達能力値 (PTA) の回帰係数、 e_{ijklm} は残差効果である。最小二乗分析を行う際に、飼養形態または父牛の国籍コードのそれぞれのクラスでデータの分割は行わなかった。これらの効果は HY_i の母数効果と交絡している可能性があり、それゆえ回帰係数の推定値に偏りが生じるかもしれない。しかし事前分析において、飼養形態または父牛の国籍コードのそれぞれのクラスでデータの分割を行い推定した回帰係数は、本分析の方法による推定値と同様の結果であり交絡の影響はほとんどないと推察された。それゆえ、データの分割は行わなかった。各種雄牛の PTA が真の値であり、正確に伝達していると仮定したとき、回帰係数 β の値は 1 になることが期待される (Boettcher ら 2003)。推定した回帰係数の 1 との有意な差は、スケーリング効果が存在しているとみなした。最小二乗分析を行う際に、飼養形態または種雄牛の国籍のそれぞれのクラスでデータの分割は行わなかった。飼養形態あるいは種雄牛の国籍が、牛群・分娩年の効果と交絡している場合、回帰係数の推定値に偏りが生じるだろう。そのため、事前分析として、飼養形態あるいは種雄牛の国籍ごとのクラスでそれぞれデータを分け、それぞれに対して上記のモデルを当てはめて最小二乗分析を行った。この予備分析の結果は、全てのデータを同時に用いた場合の結果と同様であり、それゆえデータを分割する必要はないと判断した。最小二乗分析は SAS の GLM プロシジャを用い、計算量の減少のために HY_i を absorb 変数として扱い、解を算出した (SAS 2004)。

飼養形態間の遺伝相関を推定するために、3 つの飼養形態間で同一形質をそれぞれ別形質とみなして、3 形質アニマルモデルを当てはめた。用いたモデル式は以下のと

おりである。

$$y_{ijklmnt} = \mu + HY_i + MY_j + A_k + a_{it} + e_{ijklmn}$$

ここで、 $y_{ijklmnt}$ は、各飼養形態における乳量、乳脂量または乳タンパク質量の 305 日記録であり、 a_{it} は飼養形態 t (放牧、パドックまたは不明) における相加的遺伝の変量効果であり、その他の効果は前述の効果と同様である。行列式で示すと以下のようになる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

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} は変量効果のベクトル、 \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。変量効果の期待値および分散は、それぞれ次のように仮定した。

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

ただし、 $\mathbf{G} = \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_0$ および $\mathbf{R} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{R}_0$ と仮定した。ここで、 \mathbf{A} は分子血縁行列、 \otimes はクロネッカー (Kronecker) 積、 \mathbf{G}_0 および \mathbf{R}_0 はそれぞれ 3×3 の残差共分散行列である。 \mathbf{R}_0 の共分散はゼロと仮定した。

遺伝分析では、記録を有する個体から 3 世代まで遡った血統記録を利用した。血統を遡った結果、記録を有する個体を含めた総個体数は 956,465 個体であった。分散成分の推定には、ギブスサンプリング (gibbs sampling) 法による計算を行う GIBBS2F90 プログラム (Misztal ら 2002) を利用した。 \mathbf{b} 、 \mathbf{u} および分散成分の全てに対して一様事前分布を仮定し、条件付き分布として位置パラメータに正規分布、分散パラメータに逆ウィシャート分布を仮定した (López-Romero ら 2003)。反復回数および burn-in をそれぞれ 10 万および 2 万回と設定し、burn-in 後の 8 万回の 10 間隔ごとに得た 8,000 サンプルの平均値を分散成分の推定値とみなした。

2.3 結果および考察

飼養形態および種雄牛の国籍に関する各生産形質の基礎統計量を、それぞれ表 2.3 および表 2.4 に示した。放牧形態では全ての生産形質に対して平均値は低く、一方舎飼いは高い傾向があった。放牧での平均値が低くなる結果は、Weigel ら (1999)、Boettcher ら (2003) ならびに Kearney ら (2004) の結果と同様であった。不明のクラスには、放牧および舎飼いの飼養形態の農家が混在していると推察され、それゆえ結果として放牧および舎飼いの中間の値を示した可能性がある。種雄牛の国籍に関しては、日本で最も低い平均値であり、乳量においては唯一 8,000kg を下回る値

であった (7,690 ± 1,429kg)。乳脂量および乳タンパク質量に関しても、平均値は同様の低い傾向がみられた (300 ± 57 および 250 ± 46kg)。その他の国籍をもつ父牛に対する各形質の平均値は、アメリカおよびカナダのそれよりもわずかに高い傾向があった。日本以外のクラスに対して平均値が高かった要因として、表 2.2 に示したように、海外種雄牛を父とする娘牛は近年に多いため、それ以前の記録も多く含む日本の国籍と異なり、平均値が高かったと考えられる。さらには、海外精液の利用が比較的生産レベルの高い酪農家で行われていたために、結果としてそれらの平均値が高い傾向があったと推察される。

表 2.3 各飼養形態における生産形質の平均値および標準偏差

形質	放牧	舎飼い	不明
乳量 (kg)	7,382 ± 1,413	7,982 ± 1,447	7,763 ± 1,443
乳脂量 (kg)	286 ± 56	312 ± 57	303 ± 57
乳タンパク質量 (kg)	239 ± 46	261 ± 47	253 ± 47

表 2.4 日本、アメリカ、カナダならびにその他の種雄牛コードにおける生産形質の平均値と標準偏差

形質	日本	アメリカ	カナダ	その他 ¹⁾
乳量 (kg)	7,690 ± 1,429	8,246 ± 1,543	8,145 ± 1,405	8,346 ± 1,532
乳脂量 (kg)	300 ± 57	316 ± 58	320 ± 54	333 ± 59
乳タンパク質量 (kg)	250 ± 46	268 ± 50	267 ± 45	280 ± 50

1) フランスおよびオランダ

飼養形態および種雄牛の国籍における父牛の PTA に関する基礎統計量を、それぞれ表 2.5 および表 2.6 に示した。飼養形態間に関して、父牛の PTA の平均値はほぼ同値であるが、わずかに放牧の飼養形態で高い値の傾向にあった。種雄牛の国籍に関する父牛の PTA の平均値では、日本およびカナダと比較してアメリカとその他のクラスで高い傾向にあり、日本およびカナダのそれらは類似した値であった。カナダの種雄牛の PTA 平均値の低い結果は、河原ら (2004) が報告しているように、輸入精液の利用が生産面以外の体型などの改良に特に重点を置いた可能性を示唆しているかもしれない。

表 2.5 放牧、舎飼いならびにその他の飼養形態における生産形質に関する種雄牛の PTA の平均値と標準偏差

形質	放牧	舎飼い	不明
乳量 (kg)	86 ± 348	72 ± 358	67 ± 362
乳脂量 (kg)	1.2 ± 10.7	0.6 ± 11.2	0.4 ± 11.3
乳タンパク質量 (kg)	1.9 ± 9.5	1.5 ± 9.9	1.3 ± 9.9

表 2.6 日本, アメリカ, カナダならびにその他の種雄牛コードにおける生産形質に関する種雄牛の PTA の平均値と標準偏差

形質	日本	アメリカ	カナダ	その他 ¹⁾
乳量 (kg)	31 ± 374	199 ± 310	26 ± 271	244 ± 302
乳脂量 (kg)	-0.7 ± 11.8	3.2 ± 9.0	0.8 ± 9.4	13.8 ± 8.7
乳タンパク質量 (kg)	0.3 ± 10.3	4.4 ± 8.1	0.5 ± 7.2	12.9 ± 5.4

¹⁾ フランスおよびオランダ

各飼養形態における父牛の PTA に対する生産形質の回帰係数とその標準誤差を表 2.7 に示した。放牧の形態に関する回帰係数は 0.83 ~ 0.89 であり, 有意なスケールリング効果が認められた ($P < 0.001$)。一方, 舎飼いに関する回帰係数の推定値は 0.98 ~ 1.04 であり, 乳タンパク質量のみに有意差があった ($P < 0.01$) が, 放牧に比べて 1 に近い値であった。不明のクラスでは 0.95 ~ 0.99 であり, 乳量および乳脂量で有意差が存在した ($P < 0.001$)。これらの結果から, 国内の遺伝評価から得られる遺伝評価値は, 放牧より舎飼いの飼養形態を反映していることが示唆された。不明のクラスでは, 前述したように放牧と舎飼いの飼養形態の農家が混在していると考えられ, 平均値の結果と同様に, 回帰係数の推定値は放牧および舎飼いの間に位置したと推察される。Boettcher ら (2003) の研究では, 放牧と舎飼い間において, 舎飼いでより高い回帰係数の推定値を算出する点で本結果と一致したが, 1 を大きく超える値でスケールリング効果が舎飼いに存在することを示した。Kearney ら (2004) は, 放牧牛群に対するスケールリング効果の存在を明らかにし, Weigel ら (1999) も放牧牛群の乳脂肪量にスケールリング効果があることを報告している。Kearney ら (2004) および Weigel ら (1999) の報告は, 本研究の結果を支持するものであった。

表 2.7 飼養形態, 舎飼いならびに不明の飼養形態における生産形質に関する種雄牛の PTA の回帰係数と標準誤差 (括弧内)

形質	放牧	舎飼い	不明
乳量	0.83** (0.018)	0.99 (0.013)	0.96** (0.010)
乳脂量	0.89** (0.018)	0.98 (0.012)	0.95** (0.010)
乳タンパク質量	0.86** (0.020)	1.04* (0.015)	0.99 (0.011)

* 1 からの有意差 ($P < 0.01$)

** 1 からの有意差 ($P < 0.001$)

表 2.8 には, 各飼養形態下における生産形質の遺伝率と飼養形態間で同一形質を別形質とみなして推定した遺伝相関を示した。各飼養形態に関する乳量, 乳脂量

ならびに乳タンパク質量の遺伝率は、それぞれ 0.39 ~ 0.42, 0.36 ~ 0.38 ならびに 0.31 ~ 0.34 であった。それぞれの遺伝率は、藤田と鈴木 (2006) および阿部ら (2008) の報告より高かったが、萩谷ら (2002) と類似した値であった。放牧より舎飼いにおいて遺伝率が高く、Boettcher ら (2003) の結果と一致した。しかし、Fahey ら (2007) の報告では、牛群内分散の補正の有無に関わらず、放牧および舎飼いの遺伝率の違いに一貫した傾向がなかった。本分析において乳量の表型分散の大きさは放牧、舎飼いならびに不明のクラスで、それぞれ 96.9×10^2 , 117.2×10^2 ならびに $121.7 \times 10^2 \text{ kg}^2$ の順に大きくなり、この順位は乳脂量および乳タンパク質量に関しても同様であった。Kearney ら (2004) の報告によると、放牧および無作為抽出した対照区間では、生産形質の表型分散は放牧で小さく、遺伝率も低かった。Boettcher ら (2003) は、舎飼いのスケーリング効果に対して、遺伝分散と遺伝率の違いが一因となった可能性を示唆している。本研究や Boettcher ら (2003) および Kearney ら (2004) が示した分散成分のスケールの違いは、De Veer と Van Vleck (1987) が指摘したように飼養形態間の生産レベルが異なることによって生じたと考えられる。そして、飼養形態間の分散成分のスケールの違いは、牛群内分散が異なることを示唆する。したがって、本研究における放牧に顕著なスケーリング効果には、放牧の生産レベルが低く、牛群内分散が小さいことがひとつの影響要因であったと推察される。

飼養形態間における遺伝相関は、各組み合わせで 0.98 ~ 0.99 とほぼ 1 であった。それゆえ、飼養形態間で遺伝的順位の変化は生じていないと推察された。Boettcher ら (2003) は、同様の方法で産乳形質に対して 0.88 ~ 0.96 の総じて高い遺伝相関を推定し、乳脂量および乳タンパク質率に有意な遺伝と環境の交互作用を検出した。Weigel ら (1999) および Kearney ら (2004) は、放牧および無作為抽出した対照区間で、それぞれ 0.88 ~ 0.99 および 0.88 ~ 0.91 の遺伝相関を推定した。本結果は、これらの報告より遺伝相関がわずかに高い結果であったが、飼養形態間に遺伝と環境の交互作用が生じていないという点においては、一致する見解であった。したがって、種雄牛の遺伝評価において飼養形態の違いを考慮する必要はないと推察される。

表 2.8 飼養形態における生産形質の遺伝率, 遺伝相関ならびに事後標準偏差 (括弧内)

形質	h^2			遺伝相関		
	放牧	舎飼い	不明	放牧 × 舎飼い	放牧 × 不明	不明 × 舎飼い
乳量	0.39 (0.010)	0.42 (0.007)	0.40 (0.006)	0.99 (0.003)	0.99 (0.002)	0.99 (0.001)
乳脂量	0.36 (0.007)	0.38 (0.007)	0.36 (0.006)	0.98 (0.010)	0.98 (0.009)	0.99 (0.003)
乳タンパク質量	0.31 (0.009)	0.34 (0.007)	0.32 (0.006)	0.98 (0.015)	0.98 (0.012)	0.99 (0.005)

表 2.9 種雄牛の国籍における種雄牛の PTA の生産形質の回帰係数と標準誤差 (括弧内)

形質	日本	アメリカ	カナダ	その他 ¹⁾
乳量	0.92** (0.008)	1.06* (0.017)	0.86** (0.034)	1.07* (0.026)
乳脂量	0.94** (0.007)	1.10** (0.025)	0.84** (0.033)	1.07** (0.024)
乳タンパク質量	0.95** (0.010)	1.16** (0.020)	1.01 (0.039)	1.10** (0.025)

1) フランスおよびオランダ

* 1 からの有意差 ($P < 0.01$)

** 1 からの有意差 ($P < 0.001$)

表 2.9 は、父牛の PTA に対する生産形質の回帰係数を種雄牛の国籍ごとに示した。日本およびカナダの国籍に関して回帰係数は、それぞれ 0.92 ~ 0.95 および 0.84 ~ 1.01 であり、カナダの乳タンパク質量を除き 1 より有意に低かった ($P < 0.001$)。一方、アメリカおよびその他の国籍に関しては、それぞれ 1.06 ~ 1.16 および 1.07 ~ 1.10 と 1 より高い推定値であり、その他の乳脂量以外に有意差が存在した ($P < 0.001$ または $P < 0.01$)。それゆえ、海外種雄牛は日本の環境において、スケーリング効果による遺伝と環境の交互作用が生じていると考えられた。父牛が日本の国籍コードを有する個体に関しては、国内のデータであるにも関わらず、スケーリング効果が確認された。本研究は、北海道の初産記録に限定したデータを用いているが、一方国内の遺伝評価では、5 産までの全国の記録を利用している (家畜改良事業団 2009)。それゆえ、本分析で用いた国内の種雄牛評価値は、反復記録モデルで算出されたものである (家畜改良事業団 2009)。さらに、本研究では表型値に対して補正を行っていないが、国の評価では産乳形質に対して、Meuwissen ら (1996) の方法を適用し、非一様な表型分散の補正を行っている。データの構成やモデルの違いは、日本の国籍コードに対してスケーリング効果をもたらしたひとつの要因の可能性があるだろう。本分析において海外種雄牛は概してスケーリング効果が確認された。前述のとおり、海外種雄牛の娘牛は総じて平均値が高く (表 2.4)、生産レベルが高い酪農家で飼養されている傾向が推察された。したがって、そのような偏ったデータ構造が、結果としてスケーリング効果に影響を及ぼした可能性がある。アメリカおよびその他のクラスの回帰係数は 1 より高いが、カナダでは乳量および乳脂量で 1 より低かった。これには、データ構造の点に加えて、父牛の PTA の平均値がカナダの国籍でアメリカおよびその他のクラスより低い傾向があった (表 2.6) ことに起因しているかもしれない。

国間の遺伝相関の推定には諸外国のデータが必要であり、本研究においては検討されなかった。インタープルの採用値によると、305 日生産形質に関する国内と海外

種雄牛間の遺伝相関は 0.9 程度と高い値である (家畜改良センター 2008) が、検定日モデルの採用後は 0.85 ~ 0.88 と低下している (家畜改良センター 2010b)。現在の MACE (多形質国籍間評価) 法では、各参加国の遺伝評価システムの違いを考慮しておらず (Fikse ら 2003)、推定値には偏りが含まれ、過大推定し得るかもしれない。したがって、農林水産省 (2005) による報告や表 2.2 で示したように、今後も国内での海外種雄牛の利用が増加傾向にあるならば、諸外国のデータの利用も含めて検討していく必要があると推察される。

以上の結果から、飼養形態および種雄牛の国籍においてスケーリング効果が存在し、ある種の遺伝と環境の交互作用が確認された。しかし、飼養形態間の遺伝相関はほぼ 1 であり、飼養形態間で遺伝的順位の変化はみられず、遺伝評価において飼養形態の違いを考慮する必要はないと判断された。一般的にスケーリング効果は、非一様な分散の補正によって対応される (Weigel ら 1999; Bryant ら 2005) が、環境間で遺伝的順位の変化が生じる場合には、ある環境の遺伝評価値が他方の環境に対して偏った遺伝評価値になり得る。したがって、本研究で行われなかった国間での遺伝的順位の変化については、調査を進めていく必要があり、今後の課題として挙げられるだろう。

第3章

乳牛の双子率に対する表型および遺伝的要因

3.1 緒論

近年、諸外国では乳牛に関する双子の出生割合の増加が報告されている (Kinsel ら 1998; Karlsen ら 2000; Silva del Río ら 2007). 一般的に、乳牛において双子の出生は好ましくない。なぜなら双子は、流産のリスクが高く、生まれたとしても新生子牛の死亡リスクが高いためである (Nielen ら 1989; Silva del Río ら 2007). また、異性双生児はフリーマーチンになり、更新牛として残すことが困難になる (Kinsel ら 1998). 双子を産んだ母牛に対しても、双子を産むことによる難産の増加、胎盤停滞および周産期病などのリスクが高く、結果として繁殖サイクルの遅延を招く (Fricke 2001). Beerepoot ら (1992) は、一回の双子の妊娠が酪農家にとって、108 ドルの経済的損失をもたらすと報告している。

Fricke(2001) の総説によると、双子の出生に対する表型的要因として、品種、乳量、受胎季節や産次が挙げられている。遺伝的要因の調査を行った多くの研究があり (Karlsen ら 2000; Johanson ら 2001; Weller ら 2008), Weller ら (2008) は、双子率に影響する量的形質遺伝子座を検出した。双子に関する多くの研究が行われているものの、国内の乳牛の双子に関して大規模なデータを用いた研究事例はない。

本研究の目的は、双子率に関する表型的要因を調査し、その結果に基づいて遺伝的パラメータを推定することであった。

3.2 材料および方法

3.2.1 データ

分析には (社) 北海道酪農検定検査協会に集積された 2000 年から 2007 年までに分娩した初産から 3 産の牛群検定記録、繁殖記録、ならびに (社) 日本ホルスタイン登録協会北海道支局に集積された血統記録を用いた。はじめに、牛群検定記録より初産、2 産および 3 産の分娩月齢がそれぞれ 20 から 35, 32 から 50 および 44 から 65 ヶ月齢の範囲に該当し、産次内で記録の重複がない個体を抽出した。本研究では、分娩時の産子数を単子あるいは双子の二値形質として分析した。双子の判別は、牛群検定記録内に含まれる分娩時の産子区分を示すコードにより行った。そのコードの内訳は、オスの単子、メスの単子、オスの双子、メスの双子、オス・メスの双子、3 子以上、死産、不明であった。そこから単子あるいは双子を分娩した個体を抽出し、それらに該当しない死産や不明のコードの個体は分析から除外した。初産、2 産なら

びに3産における3つ子以上の区分の個体の割合は、それぞれ0.004%、0.013%ならびに0.012%と低かった。それゆえ本分析では、3つ子以上を分娩した個体も双子のカテゴリーに含んだ。Silva del Ríoら(2006)は、乳牛の双子の多くは二卵性であると報告している。したがって、本分析では双子はすべて二卵性であると仮定した。

3.2.2 表型分析

表 3.1 分析に用いた個体数

項目	産次			合計
	初産	2産	3産	
単子	620,468	444,020	338,101	1,42,589
双子	4,777	14,176	13,408	32,361
双子率	0.76 %	3.09 %	3.81 %	2.26 %

表型要因の調査にあたり、初産から3産までの産次ごとのデータセット、さらにそれら各産次のデータセットを組み合わせたデータセットを作成し、それぞれ分析を行った。産次ごとの分析は、産次内特有の影響要因を調査するために行い、2産および3産においては、前産次の305日乳量、空胎日数ならびに分娩した産子の状態をそれぞれ考慮した。したがって、2産および3産の個体は、前の産次の分娩記録を有することが必要であった。編集後に得られた各データセットの概要は、表3.1に示したとおりである。また、各分析に含んだ母数効果は、表3.2に示した。分析に含めた母数効果は、すべてクラス変数とした。分娩月齢は、初産および2産でそれぞれ6クラスに、3産で7クラスに分類した。分娩月および牛群サイズは、それぞれ4クラスに分類した。2産および3産で含めた前産次の影響要因に関して、空胎日数は7クラス、産子の状態は3クラス、そして305日乳量は泌乳日数が305日に満たない未完成記録のクラスを含む4クラスにそれぞれ分類した。これらのクラス分けの概要は、表3.3に示した。分析には、SASのLOGISTICプロシジャ(SAS 2004)を用いた。各クラス効果の水準間の有意差検定は、Bonferroniの方法で有意水準を補正し行った。

表 3.2 双子率の各表型分析で考慮した母数効果

産次	母数効果
初産	分娩年, 分娩月, 分娩月齢, 牛群サイズ
2産	分娩年, 分娩月, 分娩月齢, 牛群サイズ, 空胎日数 ¹ , 産子の状態 ¹ , 305日乳量 ¹
3産	分娩年, 分娩月, 分娩月齢, 牛群サイズ, 空胎日数 ¹ , 産子の状態 ¹ , 305日乳量 ¹
全産次	分娩年, 分娩月, 産次, 牛群サイズ

¹ 前産次

表 3.3 分娩月, 分娩月齢, 牛群サイズならびに前の産次の情報として考慮した空胎日数, 分娩した産子の状態, 305 日乳量の分類方法

効果	産次	分類条件
分娩月	全て	3-5, 6-8, 9-11, 12-2
分娩月齢	初産	≤ 23, 24,25, 26-27, 28-29, 30
	2産	≤ 35, 36-37, 38-39, 40-41, 42-44, 45≤
	3産	≤ 48, 49-50, 51-52, 53-54, 55-56, 57-59, 60≤
牛群サイズ	全て	≤ 29, 30-59, 60-89, 90≤
空胎日数 (日)	2産, 3産	≤ 80,81-100, 101-120, 121-140, 141-160, 161-180, 181 ≤
分娩した産子の状態	2産, 3産	単子, 双子, 死産・不明
305 日乳量 (kg)	2産	≤6,599, 6,600-9,399, 9,400≤, 未完成
	3産	≤7,999, 8,000-11,599, 11,600≤, 未完成

3.2.3 遺伝分析

Karlsen ら (2000) は, 初産と 2 産間の双子率の遺伝相関は 0.99 と報告した. Masuda ら (2011) も, 初産から 3 産間の双子率に関する遺伝相関を 0.85 以上と推定していることから, 産次間の双子率は遺伝的に同一形質とみなした. それゆえ, 遺伝的パラメータの推定は, 閾値反復記録アニマルモデルで行った. 事前に編集を加えたデータから, 父親が明らか, かつ初産時記録を有する個体を抽出し, 血統を 3 世代溯った. 編集の結果得られた記録をもつ個体数および血統記録を含む個体数は, それぞれ 352,528 個体および 739,335 個体であった. 遺伝的パラメータの推定に用いたモデル式は, 以下のとおりである.

$$l_{ijklm} = hy_i + M_j + A_k + a_l + pe_l + e_{ijklm}$$

ここで, l_{ijklm} は双子率に関する 2 値のライアビリティー, hy_i は牛群・分娩年の変量効果, M_j は分娩月の母数効果, A_k は分娩月齢の母数効果, a_l は個体の相加的遺伝の変量効果, pe_l は恒久的環境の変量効果, e_{ijklm} は残差の変量効果である. 表型分析の結果として, 分娩月齢の効果は 2 産および 3 産で有意ではなかったが, 初産次の有意な影響および産次効果の代わりとして含めることとした. 上記のモデルを行列で表すと以下のようになる.

$$l = Xb + Z_1h + Z_2a + Z_3p + e$$

ここで, l は双子率のライアビリティーに関するベクトル, X および Z は母数および変量効果の計画行列, h , a , p ならびに e はそれぞれ牛群・分娩年, 相加的遺伝, 恒久的環境ならびに残差に関する変量効果のベクトルである. 変量効果に対して

は、以下の共分散構造を仮定した。

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{h} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_{hy}^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{A}\sigma_a^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_{pe}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

ここで σ_{hy}^2 , σ_a^2 , σ_{pe}^2 ならびに σ_e^2 は、それぞれ牛群・分娩年, 相加的遺伝, 恒久的環境ならびに残差の分散である。I および A は、それぞれ単位行列および分子血縁行列である。分散成分の推定には、ギブスサンプリング法を実装した THRGIBBS1F90 プログラム (Tsuruta と Misztal 2006) を用いた。分析に際し、 σ_e^2 は 1 に固定した。反復回数を 150,000 回と設定し、最初の 50,000 回を burn-in として切り捨てた。分散成分の点推定値は、10 反復ごとに得た 10,000 サンプルの事後平均値とした。

3.3 結果および考察

3.3.1 表型分析

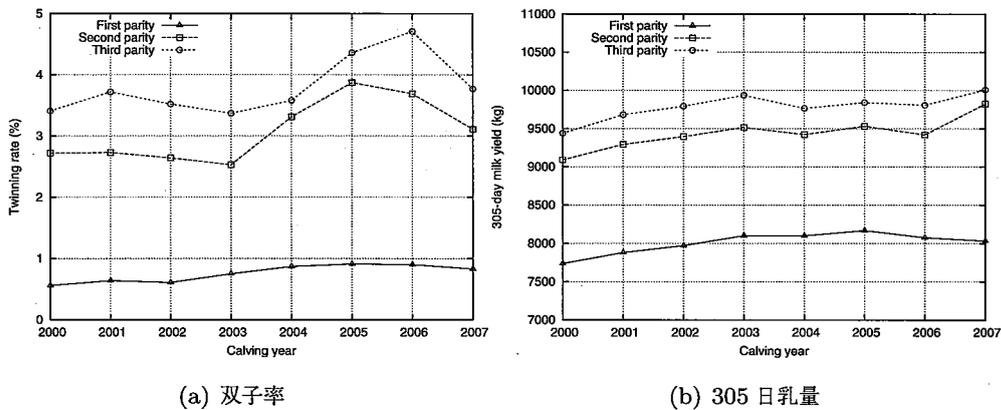


図 3.1 双子率および 305 日乳量の表型的トレンド

図 3.1 には、各産次の双子率および 305 日乳量平均値の表型的トレンドをそれぞれ示した。双子率は 2004 年以降増加傾向にあり、増加幅は初産より 2 産および 3 産で大きかった。305 日乳量は、いずれの産次においても増加傾向にあった。表 3.4 には、各分析より推定した分娩年の双子率に対するオッズ比を示した。分娩年においては、図 3.1 でみられた傾向と同様に、初産で 2003 年、2 産で 2004 年、3 産で 2005 年から双子のリスク増加が認められた ($P < 0.01$)。Kinsel ら (1998) および Silva del Río ら (2007) も年次に伴う双子率の増加を報告しており、本結果と一致していた。Kinsel ら (1998) は、乳量が双子率の増加に対する主要な要因であるとした。Karlsen ら (2000) は、双子率の表型的トレンドの一部が、双子率に関する遺伝的トレンドによって説明され、双子率の年次的増加に乳量による間接選抜が影響している可能性を示唆した。本研究の結果では、双子率が特に 2004 年以降増加しており、乳量の年次的増加と異なる推移をしていた。Masuda ら (2011) は、日本の乳牛集団の双子率と初産 305 日乳量間の遺伝相関を 0.07 以下と報告した。それゆえ、わが国の

乳牛の双子率の増加に対して、乳量による選抜が影響した可能性は小さいと推察される。年次に伴う双子の増加に対するその他の要因として、特定の血統の種雄牛が導入されたことが関与した可能性がある。そこで、分析データから各種種雄牛について産次ごとに娘牛の双子分娩率(双子を分娩した娘牛数/単子あるいは双子を分娩した娘牛数)を算出し、種雄牛の誕生年に対する娘牛の双子分娩率の年次的変化を調査した。結果として、娘牛の双子分娩率は、いずれの産次においても年次に伴い増加傾向にあった。ここで、2産において双子のリスクが増加した2004年の分娩した個体についてみると、およそ3割が1994年が生年の種雄牛の娘牛であり、その供用数は前年に比べて4倍近く多かった。1994年に誕生した種雄牛に関する2産の娘牛の双子分娩率は、それら以前の生年と比較して1%水準で有意あるいは増加傾向にあった。したがって、2004年2産分娩個体の父牛に、1993年以前の誕生した種雄牛と比べて、双子分娩率の高い1994年の種雄牛の供用頻度が高かったことが2004年の顕著な双子の増加をもたらしたと推察する。初産および3産で双子のリスク増加が認められた2003年および2005年の分娩個体についても(表3.4)、その年代のうち1994年が生年の種雄牛の娘牛がそれぞれ3割近く存在しており、2産と同様の理由で双子が増加したと考えられる。

表3.5には、2産および3産の分析に含めた前産次の情報として分娩時の産子区分、空胎日数ならびに305日乳量の効果の双子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。2産および3産に関して前産次に双子を産んだ個体は、双子の出生リスクが高かった($P < 0.01$)。Kinselら(1998)は、観測データの記述統計量に基づき、前産次に双子を出生した個体は、単子と比較して1.85倍リスクが高くなることを報告した。双子の増加には、嚢胞性卵巣による繁殖障害やそれに伴う抗生物質の投与が影響しており(Kinselら1998)、結果として次産における双子の再発を促した可能性がある。3産では、前産の分娩が死産あるいは不明であっても双子の出生リスクが高かった($P < 0.01$)。本分析による単子あるいは双子の判別は、酪農家の申告に基づいて行われたものである。双子を産んだとしても、どちらか一方が死亡した場合には双子とせず死産とみなすケースがありうる。それゆえ、一定数の個体はそのカテゴリーに含まれたため、リスクが高まったと考えられた。2産においては初産次の双子の出生頻度が低かったため、影響がなかったと予想される。表4の年次に伴う産次ごとの分析結果から、双子の出生リスクの増加がみられた年次は、産次を重ねるにつれ1年ずつ遅れていた。これには、同一個体が異なる産次でともに双子分娩したことが影響しているかもしれない。分析データより、異なる産次でともに双子分娩した個体数を調べたところ、双子の増加が特に顕著になった2004年を境に増加傾向にあったものの、年次あたりの双子分娩の合計数に対してその数は少なかった。したがって、同一個体の双子の繰り返しよりも、双子に寄与する遺伝子を有する種雄牛の娘牛が、2003年から初産分娩を終え、その後1年ごとに産次を重ねたため、双子の出生リスクが1年遅れで増加したと推測する。

表 3.4 各表型分析による双子率に関する分娩年のオッズ比および調整 99% 信頼区間 (CI)

分娩年	初産		2産		3産		全産次	
	オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI
2000 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
2001	1.16 ^{ab}	0.91-1.48	0.99 ^{ab}	0.91-1.48	0.99 ^a	0.91-1.48	1.06 ^a	0.98-1.15
2002	1.12 ^{ab}	0.91-1.42	0.95 ^{ab}	0.91-1.42	0.95 ^a	0.91-1.42	1.01 ^{ac}	0.93-1.10
2003	1.39 ^{bc}	1.11-1.75	0.89 ^{ab}	1.11-1.75	0.89 ^a	1.11-1.75	0.99 ^a	0.91-1.08
2004	1.63 ^{cd}	1.30-2.03	1.16 ^c	1.30-2.03	1.16 ^a	1.30-2.03	1.17 ^a	1.08-1.27
2005	1.71 ^d	1.37-2.12	1.35 ^d	1.37-2.12	1.35 ^b	1.37-2.12	1.37 ^b	1.27-1.48
2006	1.72 ^d	1.38-2.14	1.27 ^{cd}	1.38-2.14	1.27 ^b	1.38-2.14	1.38 ^c	1.28-1.49
2007	1.57 ^{cd}	1.25-1.97	1.08 ^{abcd}	1.25-1.97	1.08 ^{ab}	1.25-1.97	1.22 ^d	1.08-1.38

Ref 基準

^{a-d} 各効果の列内の異なる肩文字間に有意差あり ($P < 0.01$)

表 3.5 2産および3産の表型分析による双子率に関する前産次の分娩した産子の状態、空胎日数ならびに305日乳量に関するオッズ比および調整99%信頼区間(CI)

効果	水準	2産		3産	
		オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI
分娩した産子の状態	単子 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	双子	2.98 ^b	2.46-3.62	2.90 ^b	2.60-3.22
	死産または不明	0.96 ^a	0.87-1.06	1.17 ^c	1.03-1.32
空胎日数	~79日 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	80~100日	1.12 ^b	1.00-1.26	1.20 ^b	1.07-1.35
	101~120日	1.20 ^b	1.05-1.37	1.27 ^{bc}	1.12-1.45
	121~140日	1.17 ^b	1.01-1.34	1.36 ^c	1.19-1.57
	141~160日	1.20 ^b	1.03-1.40	1.31 ^{bc}	1.13-1.52
	161~180日	1.15 ^{ab}	0.98-1.36	1.29 ^{bc}	1.10-1.52
	181~日	1.19 ^b	1.04-1.37	1.18 ^{bd}	1.03-1.35
305日乳量 ¹	1 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	2	1.33 ^b	1.20-1.46	1.24 ^b	1.13-1.35
	3	1.82 ^c	1.63-2.04	1.66 ^c	1.47-1.87
	4	1.46 ^d	1.29-1.65	1.46 ^d	1.31-1.63

Ref 基準

^{a-d} 各効果の列内の異なる肩文字間に有意差あり ($P < 0.01$)

¹ 2産 1: $\leq 6,599\text{kg}$, 2: $6,600-9,399\text{kg}$, 3: $9,400\text{kg} \leq$, 4: 未完成, 3産 1: $\leq 7,999\text{kg}$, 2: $8,000-11,599\text{kg}$, 3: $11,600\text{kg} \leq$, 4: 未完成

表 3.6 および表 3.7 には、産次ごとの分析に含めた分娩月齢グループ、そして全ての産次を含む分析で考慮した産次の効果の双子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。初産の分娩月齢では、30 から 35 ヶ月齢の水準に対して、28 から 29 ヶ月齢の水準以外に有意差が存在し、若い月齢の水準ほど双子の出生リスクが低かった ($P < 0.01$)。一方 2 産では、32 から 35 ヶ月齢の水準で、45 から 50 ヶ月齢を除くその他の水準より双子の出生リスクが有意に高かった ($P < 0.01$) が、初産に比べて水準間の変動は小さく、月齢の影響はほぼなかった。3 産においては、全ての水準間に有意差がなかった。産次間に関しては、初産と比較して 2 および 3 産でそれぞれ 4.17 および 5.23 倍双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。他の研究においても、経産牛ほど双子の出生リスクは増加していた (Nielen ら 1989; Kinsel ら 1998; Karlsen ら 2000; Silva del Río ら 2007)。Silva del Río ら (2006) が一卵性の双子の頻度が二卵性に比べて低いことを報告しているように、多くの双子が多排卵由来であると考えられる。López-Gatius ら (2005) は、初産と比較して 2 産および 3 産で、それぞれ 3.4 および 5.6 倍の二排卵のリスクが高いことを示していた。初産の若い月齢ほど双子の出生リスクが低い背景には、多排卵の出現頻度が月齢を重ねた個体と比較して少ないことが考えられる。

表 3.6 各産次の表型分析による双子率に関する分娩月齢グループのオッズ比および調整 99% 信頼区間 (CI)

初産			2産			3産		
分娩月齢	オッズ比	調整 99% CI	分娩月齢	オッズ比	調整 99% CI	分娩月齢	オッズ比	調整 99% CI
18-23	0.65 ^a	0.55-0.77	32-35	1.13 ^a	0.99-1.29	44-48	1.00 ^a	0.88-1.15
24	0.65 ^a	0.54-0.78	36-37	0.99 ^b	0.88-1.19	49-50	0.97 ^a	0.86-1.10
25	0.68 ^a	0.57-0.81	38-39	0.95 ^b	0.85-1.07	51-52	0.97 ^a	0.86-1.10
26-27	0.74 ^{ab}	0.63-0.87	40-41	0.99 ^b	0.89-1.11	53-54	0.96 ^a	0.85-1.08
28-29	0.88 ^{bc}	0.73-1.05	42-44	0.98 ^b	0.88-1.09	55-56	0.94 ^a	0.83-1.07
30-35 ^{Ref}	1.00 ^c	—	45-50 ^{Ref}	1.00 ^{ab}	—	57-59	0.96 ^a	0.85-1.09
						60-65 ^{Ref}	1.00 ^a	—

Ref 基準

^{a-c} 各効果の列内の異なる肩文字間に有意差あり ($P < 0.01$)

表 3.7 全ての産次を含むデータセットから計算した双子率に関する産次のオッズ比および調整 99% 信頼区間 (CI)

産次	オッズ比	調整 99% 信頼区間
初産 ^{Ref}	1.00 ^a	—
2産	4.17 ^b	3.97-4.39
3産	5.23 ^c	4.97-5.51

^{Ref} 基準

^{a-c} 各効果の列内の異なる肩文字間に有意差あり ($P < 0.01$)

表 3.8 には、分娩月グループおよび牛群サイズの双子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。分娩月グループでは、いずれの産次においても、12月から2月の水準と比較して、6月から8月の水準で双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。Silva del Río ら (2007) は、4月から6月の分娩月グループで双子の発生リスクが高く、一方1から3月でそのリスクが低いと報告しており、本結果と概ね一致していた。Nielen ら (1989) および Karlsen ら (2000) も、本研究と同様の結果であったが、Kinsel ら (1998) の報告では受胎した季節の影響はなかった。双子の出生リスクが高い6月から8月に分娩した個体は、おおよそ前年の8から10月の間に受胎した個体である。Nielen ら (1989) は、夏から秋にかけての飼料の栄養水準の変化による二排卵の増加の影響を示唆した。Karlsen ら (2000) は、光周性の変化が影響している可能性を指摘した。本結果に対しても、これらが影響を与えたと推察できる。

牛群サイズにおいて、牛群が大規模になるほど双子の出生リスクは増加する傾向があった。2産および3産では、牛群サイズが最も小さい水準と大きい水準間にそれぞれ有意差が認められた ($P < 0.01$)。全ての産次においては、いずれの水準間にも有意差が存在した ($P < 0.01$)。Nielen ら (1989) および Kinsel ら (1998) は、牛群の効果が双子率に対して有意であることを報告した。本研究では牛群ではなく牛群サイズとして統計モデルに含めたが、彼らの研究と同様に農家ごとの管理方法の違いが双子率に影響を与えている可能性がある。

空胎日数に関しては、空胎日数が79日以下の水準と比較して、2産では161から180日を除く水準、また3産においては全ての水準で有意差があり、双子のリスクが高かった (表 3.5, $P < 0.01$)。空胎日数の延長が双子のリスクを増加させた背景には、繁殖障害に伴う治療やホルモン剤の投与が影響していると考えられる。3産では、121から140日のクラスでそのリスクが1.36倍と最も高かった。これは授精を行う方針や管理方法が産次によって異なることを暗示しているかもしれない。

305日乳量クラスでは、2産および3産でともに高乳量の水準ほど双子の出生リスクが高く、全ての水準間に有意差があった (表 3.5, $P < 0.01$)。Nielen ら (1989) は泌乳日数100日までの累積乳量、そして Kinsel ら (1998) はピーク乳量の増加に対

して、双子のリスクが高まることを報告した。しかしNielenら(1989)は、単子か双子の違いが305日乳量に対して影響はないとした。FrickeとWiltbank(1999)およびLopezら(2005)は、多排卵の個体の乳量レベルは単排卵の個体のものより高く、双子率の増加に対して影響していることを示した。Wiltbankら(2006)は、高泌乳に伴う飼料摂取量の増加によって、ステロイド代謝を高める肝血流量が増加し、エストロゲンおよびプロジェステロン濃度の循環の減少を引き起こすことで、多排卵が起こる可能性を示唆した。本結果においても、この生理的メカニズムが、305日乳量クラス間の双子の出生に対するリスクの相違をもたらしたと推察する。さらには、牛群サイズの結果のように、農家の乳量レベルによって管理方針が異なり、それが305日乳量に反映した可能性がある。305日未完成記録の水準における双子のリスクは、高乳量の水準につづいて高かった($P < 0.01$)。この理由として、高生産の個体が一定数含んだため、さらには妊娠前の繁殖障害や乳房炎などの疾病による治療の影響と考えられる。

表 3.8 各表型分析による双子率に関する分娩月および牛群サイズのオッズ比および調整 99% 信頼区間 (CI)

効果	水準	初産		2産		3産		全産次	
		オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI	オッズ比	調整 99% CI
分娩月	3-5	1.11 ^a	0.97-1.27	1.10 ^a	1.02-1.19	1.10 ^a	1.01-1.20	1.10 ^a	1.04-1.16
	6-8	1.17 ^b	1.14-1.49	1.21 ^b	1.12-1.30	1.28 ^b	1.19-1.39	1.24 ^b	1.18-1.31
	9-11	1.03 ^a	0.89-1.19	1.05 ^{ac}	0.97-1.14	1.08 ^{ac}	0.99-1.17	1.05 ^{ac}	1.00-1.11
	12-2 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^c	—	1.00 ^c	—	1.00 ^c	—
牛群サイズ	≤29 ^{Ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	30-59	1.09 ^a	0.97-1.23	1.04 ^a	0.97-1.12	1.08 ^b	1.01-1.16	1.09 ^b	1.04-1.14
	60-89	1.09 ^a	0.93-1.27	1.04 ^a	0.94-1.14	1.21 ^c	1.10-1.33	1.15 ^c	1.08-1.22
	90≤	1.13 ^a	0.98-1.30	1.18 ^b	1.08-1.28	1.29 ^c	1.18-1.41	1.27 ^d	1.21-1.35

Ref 基準

^{a-d} 各効果の列内の異なる肩文字間に有意差あり ($P < 0.01$)

3.3.2 遺伝分析

表 3.9 閾値反復アニマルモデルによる各パラメータの事後平均 (括弧は事後標準偏差)

分散成分 ¹			遺伝率	反復率
σ_{hy}^2	σ_a^2	σ_{pe}^2		
0.02	0.23	0.01	0.18(0.008)	0.19(0.008)

σ_{hy}^2 : 牛群年次の分散

σ_a^2 : 相加的遺伝分散

σ_{pe}^2 : 恒久的環境分散

¹ 残差分散は 1.00 に固定した

表 3.9 には遺伝分析により推定した分散成分の推定値を示した。推定した牛群・分娩年の分散はかなり小さく、双子の発生に対する牛群・分娩年の同期グループの影響は小さいことが推察された。双子率の推定遺伝率は 0.18 であり、過去の報告と比べて高かった。Karlsen ら (2000) が線形サイアーモデルにより推定した初産および 2 産の遺伝率は、それぞれ 0.0078 および 0.0281 だった。Ghavi Hossein-Zadeh ら (2009) は、閾値アニマルモデルで初産から 3 産の双子率の遺伝率をそれぞれ 0.074、0.067 および 0.054 と推定した。Johanson ら (2001) は閾値サイアーモデルで 0.0871 の遺伝率を推定した。Ron ら (1990) は、閾値サイアーモデルおよび閾値 MGS モデルを用いて、0.10 および 0.11 の遺伝率を算出した。本研究では、反復モデルを当てはめることで、産次間の分散の違いを無視した。さらに、分析には近年のデータのみを使用した。本研究において推定された相対的に高い遺伝率は、これらに起因していることが考えられる。推定反復率は 0.19 であり、遺伝率とほぼ同値であった。恒久的環境分散が 0.006 と遺伝分散 (0.23) に比べて極めて小さく、反復の程度は遺伝要因の寄与によるものが大きい。

本研究では、双子率に対する表型的および遺伝的要因の調査を行った。表型分析の結果から、多くの研究報告と同様に双子は近年増加傾向にあり、双子の出生に対してさまざまな要因が複雑に影響していることが明らかになった。双子の抑制にあたり、初産では分娩月齢を早めることが有効であるものの、その他の要因について管理方法を見直すことは難しい。双子率の遺伝率は 0.18 と推定され、双子に対する遺伝的寄与がみられた。したがって、遺伝的に双子の発生を抑制することが可能であると考えられる。本研究の双子の遺伝率は、その他の繁殖や管理形質と比較しても遺伝率が高く (Abe ら 2009; 河原ら 2010; 家畜改良センター 2010a), 直接選抜による双子率の遺伝的改良が十分に可能な数値であると推察された。Ron ら (1990) は、双子率と難産に関する評価値間に有意な負の相関を報告しており、双子の発生の抑制が難産の低減を間接的にもたらすことも可能かもしれない。双子の増加は、乳量の遺伝的改良に伴う間接反応であることを示唆する報告 (Karlsen ら 2000; Ghavi Hossein-Zadeh

ら 2009) がある。一方、本研究グループの Masuda ら (2011) による調査では、初産から 3 産までの双子率と初産次 305 日乳量間にそれぞれ遺伝的関連がなかった。よって、乳量の遺伝的改良を停滞させることなく、双子を選抜できることが期待される。しかし、双子率に対する選抜を行うにあたり、他の産乳形質や体型形質などとの遺伝的関連を明らかにするなどの十分な検討が必要である。

第4章

初産および2産牛に関する分娩形質と妊娠期間の間の遺伝的関連

4.1 緒言

難産は生産量の減少、母体の次産における繁殖性の減退をもたらし、生存にも大きく影響する (Hickey ら 2007). また、産子に対しても死産の増加を誘発する (Heins ら 2006). Meyer ら (2001a) が、初産牛および経産牛に対して難産が死産の増加の大きな影響要因であることを報告しているように、難産と死産には密接な関連が存在する。また、双子分娩は、難産および死産のリスクを高める (Fricke 2001; Ettema と Santos 2004). 日本では、難産および死産に関する遺伝評価を行っているが、双子を含めた分娩形質間の遺伝的関連は明らかになっていない。

難産や死産の遺伝率は、ともに 0.1 以下と低い (家畜改良事業団 2011) ため、遺伝評価値の信頼度は低い。遺伝的関連のある形質が存在すれば、多形質評価が評価値の精度を向上させる有用な手段になりうる。Varona ら (1999) は、生時体重と分娩難易の多形質モデルは、分娩難易の単形質モデルより平均平方誤差が小さいことを報告した。López de Maturana ら (2009) は、分娩難易を単形質評価、または妊娠期間とともに二形質評価した場合の予測精度の比較を行った。Hansen ら (2004a) および Jamrozik ら (2005) は、分娩形質、仔牛の大きさならびに妊娠期間における遺伝的関連を調査した。Jamrozik ら (2005) は、子牛の大きさおよび妊娠期間の遺伝率が高いため、分娩および繁殖形質との多形質モデルにそれらを組み込むことを結論付けている。

本章の目的は、北海道のホルスタイン種に関する初産および2産の雌牛記録を用いて、難産、死産ならびに双子の分娩形質と妊娠期間の間の遺伝的関連を明らかにすることだった。さらに、分娩形質については、遺伝的トレンドを調査した。

4.2 材料および方法

4.2.1 データとデータ編集方法

分析に際し、(社)北海道酪農検定検査協会が集積した牛群検定記録および繁殖記録、(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を用いた。本分析では、1990年から2008年に分娩した初産および2産個体を用いた。まずそれらの個体から、誕生日および分娩日が明らかであり、同一産次内で重複して記録を持たず、さらに産子の父親が明らかであることの条件をすべて満たす個体を抽出した。分娩月齢は、初産および2産で18から35および27から53ヵ月齢の範囲に該当する

個体を分析に用いた (家畜改良センター 2010a).

産子の父親は、繁殖記録に含まれる最終授精の種雄牛略号および血統記録を用いて特定した。わが国では、難産回避を目的に、未經産牛の交配相手に黒毛和種種雄牛を利用することがある。産子の父親が黒毛和種種雄牛のデータも分析に含めることは、同期グループの確保および母方祖父牛の記録数の増加において利点になると考えられる。それゆえ初産次の分析では、産子の父親が黒毛和種の個体も分析に含めることとした。2産においては、黒毛和種種雄牛を父親とする記録数は、産子の父親が明らかな記録の1%程度であったため分析から除外した。

本研究で用いた難産、死産ならびに双子の分娩形質は、いずれも2値データとして分析を行った。牛群検定記録の分娩難易スコアは、5段階のスコアであり、1: 自然分娩、2: ごく軽い分娩介助、3: 2から3人を必要とした助産、4: 数人を必要とした難産、5: 外科処置または母牛死亡、と定義される。本分析では、分娩難易スコアが3以上を難産をとし、2以下を安産とした (家畜改良センター 2010a)。双子および死産の判別には、牛群検定記録内に含まれる産子の性別コードを用いた。このコードには、双子や死産以外に産子の性別を示す情報も含む。このコードは、1個体あたり1コードのみ割り振られ、双子とされた個体に死産のコードが割り振られることはない。それゆえ、双子および死産間の遺伝相関の推定は不可能であったため、同一産次のこれらの形質間の関連は種雄牛の育種価のみ比較した。双子の分類は、第3章と同様の方法で行った。死産の分析では死産と単子分娩した個体のみ分析に利用し、双子や3つ子は除外した。

妊娠期間は、最終授精日と分娩日の日数の差とした。特定された妊娠期間より、初産および2産ともに授精回数が明らかな個体を抽出した。初産については、初回授精月齢が8から25ヵ月齢の範囲に該当する個体を分析に用いた。2産では、初回授精日数が21日から200日の範囲、さらに空胎日数が21日以上個体を抽出した。妊娠期間は、連続形質として分析した。

4.2.2 統計モデル

初めに単形質モデルによりそれぞれ遺伝率を推定し、つぎに産次および分析対象形質の組み合わせの二形質モデルにより遺伝相関を推定した。表4.1には、各産次の単形質分析、および同一産次間の二形質分析で用いた記録数を示した。同一産次における分娩形質および妊娠期間の組み合わせの二形質分析では、妊娠期間に欠測を許容した。初産の難産、死産ならびに妊娠期間における交雑種の産子の数は、それぞれ202,329、212,591ならびに189,897頭と記録数に対して3割程度占めていた。表4.2には、異なる産次の二形質分析で用いた記録数を示した。この分析では、初産記録を有する個体を抽出し、2産次記録に対して欠測を許容した。異なる産次の二形質分析では、初産記録を有する個体を抽出し、2産次記録に対して欠測を許容した。

表 4.1 初産 (上三角) および 2 産 (下三角) に関する単形質分析¹ および二形質分析で用いた記録数 (対角)²

形質	CD	SB	TR	GL
難産 (CD)	771,964 980,714	819,282	777,156	771,964 (567,855)
死産 (SB)	1,022,614	819,282 1,022,614		819,282 (582,713)
双子率 (TR)	1,008,856		784,721 1,088,856	777,156 (548,791)
妊娠期間 (GL)	980,714 (886,567)	1,022,614 (917,193)	1,088,856 (911,660)	580,265 939,889

¹ 上: 初産, 下: 2 産

² 括弧内は妊娠期間の記録を有する個体数

表 4.2 初産および 2 産間の二形質分析に用いた個体数^{1,2}

形質	CD1	SB1	TR1	GL1
難産 (CD2)	706,347 (513,042)	749,784 (541,676)	711,004 (516,202)	529,270 (379,349)
死産 (SB2)	728,710 (535,225)	774,421 (566,143)	733,540 (538,559)	547,025 (396,965)
双子率 (TR2)	721,866 (528,439)	766,142 (557,911)	726,811 (531,884)	536,633 (390,785)
妊娠期間 (GL2)	744,221 (511,458)	790,775 (540,863)	749,333 (514,778)	558,530 (383,142)

¹ 括弧内は 2 産の記録を有する個体数

² CD; 難産, SB; 死産, TR; 双子, GL; 妊娠期間, 1; 初産, 2; 2 産

初産形質における単形質モデルはそれぞれ次のとおりである。

$$l_{ijklmno} = hy_i + A_j + M_k + G_l + B_m + s_n + mgs_o + e_{ijklmno} \quad (\text{初産難産})$$

$$l_{ijklmno} = hy_i + A_j + M_k + S_l + M_m + s_n + mgs_o + e_{ijklmno} \quad (\text{初産死産})$$

$$l_{ijklm} = h_i + A_j + M_k + Y_l + mgs_m + e_{ijklm} \quad (\text{初産双子率})$$

$$y_{ijklmn} = HY_i + A_j + MY_k + B_l + s_m + mgs_n + e_{ijklmn} \quad (\text{初産妊娠期間})$$

ここで, l は各分娩形質のライアビリティのベクトル, y は妊娠期間の観測値のベクトル, hy および HY はそれぞれ牛群分娩年の変数および母数効果のベクトルである。 A は分娩月齢グループ, M は分娩月, MY は分娩年月, G は性別, B は産子の父親の品種, S は産子の父親の誕生年グループならびに M は産子の母方祖父の誕生年グループに関する母数効果のベクトルである。 h は牛群の変数効果, s および mgs は産子の父親および産子の母方祖父の変数効果のベクトルである。 死産においては, 品種の効果を産子の父親の誕生年として含めた。 双子は, 乳牛における双子の多くが二卵

性であると報告されている (Silva del Río ら 2006). それゆえ, 産子の父親の効果 s は分析に含めなかった. また, 初産の双子率の分析に, 牛群-分娩年を要因として考慮することは, 双子の発生頻度が少ないため困難だった. それゆえ, 牛群の効果としてモデルに含めた. 2産の統計モデルは, 以下のとおりになる.

$$l_{ijklmn} = hy_i + A_j + M_k + S_l + s_m + mgs_n + e_{ijklmn} \quad (2 \text{ 産難産})$$

$$l_{ijklm} = hy_i + A_j + M_k + s_l + mgs_m + e_{ijklm} \quad (2 \text{ 産死産})$$

$$l_{ijkl} = hy_i + A_j + M_k + mgs_l + e_{ijkl} \quad (2 \text{ 産双子率})$$

$$y_{ijklmn} = HY_i + A_j + MY_k + s_m + mgs_n + e_{ijklmn} \quad (2 \text{ 産妊娠期間})$$

ここで, それぞれの効果は初産次と同様である. 各統計モデルを行列式で表すと以下のとおりである.

$$y = Xb + Wh + Z_1s + Z_2mgs + e$$

ここで y は, 分娩形質に関するライアビリティ, または妊娠期間に関する観測値である. b は母数効果に関するベクトル, h は牛群あるいは牛群分娩年の変量効果に関するベクトル, s は産子の父親の変量効果に関するベクトル, mgs は産子の母方祖父の変量効果に関するベクトルおよび e は残差の変量効果のベクトルである. X , W , Z_1 ならびに Z_2 はそれぞれの効果のベクトルに対応する既知の計画行列である. h は, extreme values の問題を解消するために, 妊娠期間を除く閾値形質において変量効果として含めた (Misztal ら 1988). 変量効果の分散成分は, 次の共分散構造を仮定した.

$$\text{var} \begin{bmatrix} h \\ a \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I \otimes \sigma_h^2 & 0 & 0 \\ 0 & G \otimes A & 0 \\ 0 & 0 & I \otimes \sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

ここで, I は単位行列, G は遺伝分散共分散行列, A は分子血縁行列, σ_h^2 はそれぞれ牛群または牛群分娩年の分散, σ_e^2 は残差分散である. 初産の難産, 死産および妊娠期間では, 産子の父親の遺伝分散はホルスタイン種および黒毛和種で非一様と仮定した. 初産の遺伝分散共分散構造 G は, 以下のよう仮定した.

$$G = \begin{bmatrix} \sigma_{sH}^2 & 0 & \sigma_{sH,mgs} \\ 0 & \sigma_{sJB}^2 & 0 \\ \sigma_{sH,mgs} & 0 & \sigma_{mgs}^2 \end{bmatrix}$$

ここで, σ_{sH}^2 および σ_{sJB}^2 は, それぞれホルスタイン種および黒毛和種の産子の父親の遺伝分散, σ_{mgs}^2 は母方祖父の遺伝分散であり, $\sigma_{sH,mgs}$ はホルスタイン種の産子の父親および母方祖父間の共分散である. また 2産で仮定した遺伝分散共分散行列は, 産子の父親としての黒毛和種雄牛の効果 σ_{sJB}^2 を除いた 2×2 の行列になる. 推定した遺伝分散より, Willham(1972) が示した方法を用いて直接および母方分散

を算出した。

$$\begin{bmatrix} \sigma_{D_H}^2 \\ \sigma_{D_{JB}}^2 \\ \sigma_{D_H, M} \\ \sigma_M^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ -2 & 0 & 4 & 0 \\ 1 & 0 & -4 & 4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \sigma_{s_H}^2 \\ \sigma_{s_{JB}}^2 \\ \sigma_{s_H, mgs} \\ \sigma_{mgs}^2 \end{bmatrix}$$

産子の父親の効果を考慮していない双子の母性遺伝分散は、相加的遺伝分散と等しくなる (Jamrozik ら 2005)。ここで、 $\sigma_{D_H}^2$ および $\sigma_{D_{JB}}^2$ は、それぞれホルスタイン種および黒毛和種の直接遺伝分散、 σ_M^2 は母性遺伝分散であり、 $\sigma_{D_H, M}$ は、ホルスタイン種に関する共分散である。ホルスタイン種および黒毛和種に関する直接遺伝率 ($h_{D_H}^2$ および $h_{D_{JB}}^2$)、ならびに母性遺伝率 h_M^2 は、それぞれ次式で推定した。

$$h_{D_{H \text{ or } JB}}^2 = \frac{\sigma_D^2}{\sigma_p^2}, \quad h_M^2 = \frac{\sigma_M^2}{\sigma_p^2}$$

ここで、 σ_p^2 は表型分散である。表型分散は、 $\sigma_p^2 = \sigma_h^2 + \sigma_{s_H}^2 + \sigma_{s_{JB}}^2 + \sigma_{mgs}^2 + \sigma_e^2$ と表すことができ、 $\sigma_{s_H}^2$ および $\sigma_{s_{JB}}^2$ は、形質によって含まない。

同一産次の難産および死産または双子の二形質分析では、データの構造上難産に対して性別の影響要因をモデルに含めることができなかった。その他の二形質分析では、単形質分析と同様の影響要因を考慮した。形質間のホルスタイン種に関する直接および母性間の遺伝共分散は次式により算出した (Kriese ら 1991)。

$$\begin{bmatrix} \sigma_{D_{H1}, D_{H2}} \\ \sigma_{D_{H1}, M_2} \\ \sigma_{M_1, D_{H2}} \\ \sigma_{M_1, M_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -2 & 0 & 4 & 0 & 0 \\ -2 & 0 & 0 & 4 & 0 \\ 1 & 0 & -2 & -2 & 4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \sigma_{s_{H1}, s_{H2}} \\ \sigma_{s_{H1}, mgs_2} \\ \sigma_{mgs_1, s_{H2}} \\ \sigma_{mgs_1, mgs_2} \end{bmatrix}$$

ここで、下付きの数字は、二形質分析を行った1つめおよび2つめの形質を示す。初産次の難産、死産ならびに妊娠期間間における産子の父牛として黒毛和種種雄牛の直接遺伝共分散は、 $\sigma_{s_{H1}, s_{H2}}$ の算出式と同様になる。二形質分析では各残差分散間に共分散が存在することとした。また、同一産次の二形質分析においても、共通の管理グループの変量効果を含む形質では、共分散の存在を仮定した。それ以外の組み合わせの二形質分析では、管理グループ間の共分散はゼロとした。

ホルスタイン種に関して血統をできる限り遡り、黒毛和種の両親は不明として扱った。分散成分の推定は、妊娠期間の単形質分析に関して GIBBS1F90 プログラム、初産および2産が妊娠期間の二形質分析では GIBBS2F90 プログラムを用いた (Misztal ら 2002)。それ以外の単形質および二形質分析では、THRGIBBS1F90 プログラム (Tsuruta と Misztal 2006) をそれぞれ利用した。分析に際し、閾値形質の残差分散は1に固定した。いずれの形質においても、反復回数および burn-in はそれぞれ20万回および5万回とし、10反復ごとの15,000 サンプルの平均値を分散成分の点推定値とした。

4.2.3 育種価および遺伝的トレンドの推定

単形質分析により推定した遺伝的パラメータを用いて、育種価を算出した。分析で考慮したモデルは、難産の形質で産子の父親および母方祖父の誕生年区分の効果を含めたが、その他の形質は単形質分析に含めた母数効果と同様であった。育種価の推定は、分娩形質について CBLUP90THR プログラム、妊娠期間について BLUPF90 プログラムをそれぞれ用いた (Misztal ら 2002)。CBLUP90THR プログラムは、閾値-線形の組み合わせの二形質分析に対応したプログラムであるが、単形質分析を行うために、便宜上線形形質の列に一意的な数字を当てはめて分析した。各形質について育種価をそれぞれ算出後、産子の父親および母方祖父について産子数が 50 頭以上有する種雄牛をそれぞれ抽出した。抽出した種雄牛の各形質に関する育種価について、ピアソンの積率相関を SAS の CORR プロシジャで算出した (SAS 2004)。

次に、各分娩形質の産子の父親および母方祖父について、遺伝的トレンドをそれぞれ推定した。分娩形質の育種価は、潜在的スケールから表型的スケールに尺度変換した。産子の父親および母方祖父に関しては、2000 年および 1997 年の生年をそれぞれ基準年とした。難産および死産に含めた産子の父親および母方祖父の誕生年グループの母数効果は、各種雄牛の育種価に加算した。各形質に関する母数効果の解の平均値を尺度変換の際に加えた。

4.3 結果および考察

4.3.1 基礎統計量

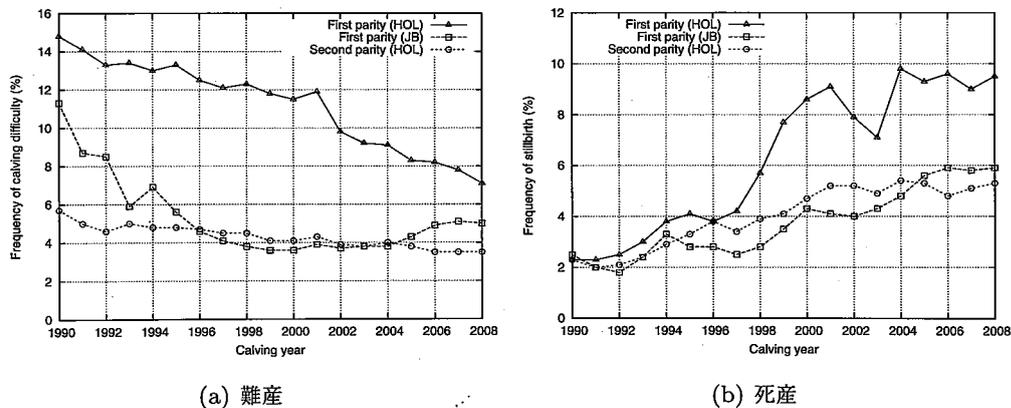


図 4.2 難産および死産の表型的トレンド (HOL: ホルスタイン種, JB: 黒毛和種)

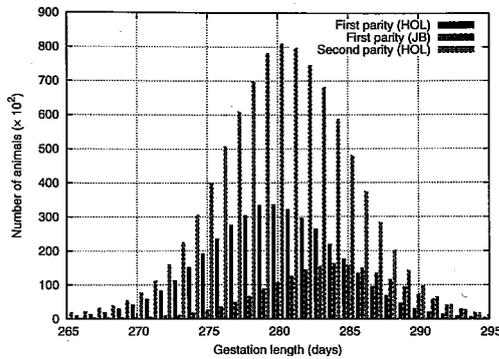
図 4.2 には、単形質分析のデータセットにおける難産 (a) および死産 (b) の年次推移を示した。初産において、産子の父親がホルスタイン種における難産の発生頻度は、減少傾向にあった。産子の父親が黒毛和種においても、減少傾向にあるものの、2004 年を境にわずかに増加している。2 産においては、ほとんど変動がみられないが、わずかに減少傾向にあった。データセット全体における、初産における難

産の割合は、産子の父親がホルスタイン種 (11.5%) より黒毛和種 (4.4%) で低い。Kawahara ら (2010) の報告は、本結果と一致した。また、2産におけるホルスタイン種の難産の発生割合は、4.3% だった。各国の難産の定義は、国によって異なるため (Zaborski ら 2009)、数値の比較は単純ではない。しかしながら Hansen ら (2004b) は難産の頻度が減少傾向にあることを報告している。また初産の難産は、2産に比べて多い傾向があり、過去の研究報告と一致していた (Steinbock ら 2003; Jamrozik ら 2005; Heringstad ら 2007)。

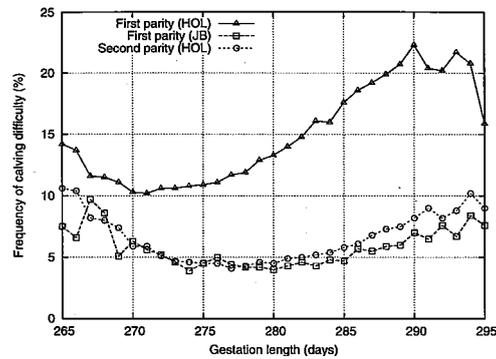
死産は、産次および産子の父親の品種を問わず、年次的に増加傾向にあった。データ全体における初産の死産率の割合は、ホルスタイン種および黒毛和種でそれぞれ 6.1% および 4.8% だった。また 2産における死産の割合は、4.1% だった。初産の結果は、Kawahara ら (2010) の結果と一致した。Meyer ら (2001a)、Steinbock ら (2003) ならびに Heringstad ら (2007) は、本研究と同様に初産より 2産で低くなる傾向を示した。Meyer ら (2001a) および Hansen ら (2004b) は、本研究と同様に死産の増加を報告したが、Heringstad ら (2007) の報告では年次変化はなかった。

双子の年次推移については、第 3 章で示したため本章では示さなかった。その結果と同様に、初産で 2003 年、2産で 2004 年を境に増加がみられた。また、双子の発生頻度に関しても、初産 (0.7%) より 2産 (4.8%) と、第 3 章の結果と同様だった。

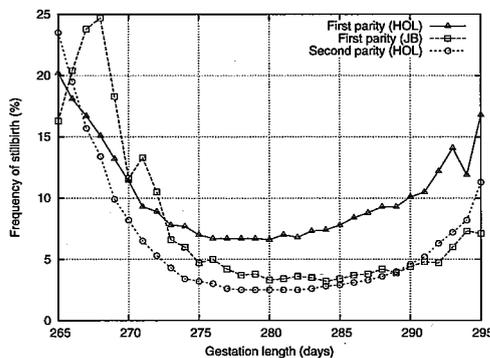
図 4.3 には、初産の産子の父親がホルスタイン種および黒毛和種、さらに 2産の妊娠期間の分布をそれぞれ示した。初産および 2産のホルスタイン種における妊娠期間の平均値は、ともに 280 ± 4.8 日であり、分布は正規分布に近似していた。黒毛和種においては 284 ± 4.9 日であり、左裾の長い形状をしていた。ホルスタイン純粋種に関する妊娠期間の平均値は、Hansen ら (2004a)、Jamrozik ら (2005)、Norman ら (2009) ならびに López de Maturana ら (2009) と類似していた。また、黒毛和種純粋種に関する妊娠期間の平均値は、本研究の黒毛和種交雑種に関する値とほぼ同様の値だった (Oyama ら 2004; Ibi ら 2008)。難産 (b) および死産 (c) の発生頻度は、妊娠期間が短いまたは長いと高くなる傾向がみられた。Johanson と Beger (2003) および Hansen ら (2004a) が示した妊娠期間に対する死産の推移は、本結果と同様だった。Meyer ら (2001a) は、死産と妊娠期間に 1 次関係にあることを示し、妊娠期間が短いほど死産のリスクが高いことを示している。双子分娩 (d) は、妊娠期間が短いほどその数が多かった。この結果は、Norman ら (2009) の結果と一致していた。



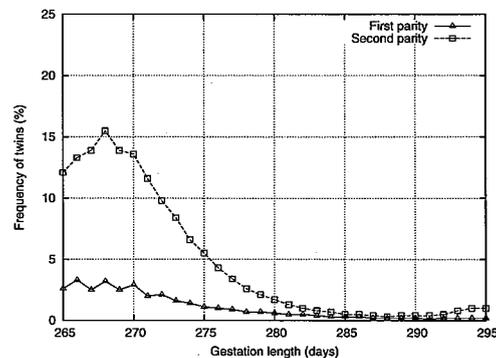
(a) 妊娠期間の分布



(b) 難産



(c) 死産



(d) 双子

図 4.3 妊娠期間の分布および妊娠期間にわたる各分娩形質の出現頻度の推移 (HOL: ホルスタイン種, JB: 黒毛和種)

4.3.2 遺伝率

単形質分析で推定した遺伝的パラメータの推定値を表 4.3 に示した。初産および 2 産の難産率に関する直接遺伝率は、それぞれ 0.05 および 0.03、母性遺伝率はそれぞれ 0.03 および 0.02 だった。本研究の推定値は、国内のデータを用いて推定した他の文献値と一致した (Kawahara ら 2010; 家畜改良事業団 2011)。諸外国の報告では、難産の直接遺伝率は初産および 2 産でそれぞれ 0.08 から 0.17、および 0.07 から 0.08 の範囲にあった (Steinbock ら 2003; Hansen ら 2004a; Jamrozik ら 2005; Heringstad ら 2007; Hickey ら 2007)。さらに、母性遺伝率は、初産で 0.04 から 0.14、2 産で 0.04 から 0.06 だった (Steinbock ら 2003; Hansen ら 2004a; Jamrozik ら 2005; Heringstad ら 2007; Hickey ら 2007)。アメリカの分娩難易スコアは、日本と同様に 5 段階であるが、スコアの定義に違いがみられる (Zaborski ら 2009)。Hansen ら (2004a) が用いたデンマークホルスタイン集団の分娩難易スコアは、4 段階のスコアであった。スコアの定義の違いが、諸外国の報告と比べて低い遺伝率をもたらした可能性がある。

産子の父牛が黒毛和種に関する直接遺伝率は、初産次で 0.12 だった。Kawahara ら (2010) は、黒毛和種種雄牛の遺伝率を 0.1 と推定しており、本結果と同様の値を示した。黒毛和種純粋種の分娩難易に関する研究報告は、見つけることができなかった。本研究の結果は、難産回避を目的として利用される黒毛和種種雄牛の中に遺伝的に難産を起こす可能性のある種雄牛が存在することを示唆する。図 4.2 で示したが、産子の父親として黒毛和種を交配した場合、難産の頻度はホルスタイン種に比べて低いが、2004 年を境にわずかに増加傾向にある。これには、近年になって分娩難易のスコア付けを酪農家が厳格に行っていることも考えられるが、黒毛和種種雄牛の大型化に起因した可能性も存在する。仮に大型化が起きているとすれば、ホルスタイン種雌牛に対する黒毛和種種雄牛の難産の遺伝評価値は、ホルスタイン種に限らず黒毛和種雌牛に対しても難産回避のひとつの指標として活用できるかもしれない。

初産の死産の直接および母性遺伝率の推定値は、初産でそれぞれ 0.09 および 0.11 であり、2 産においてはそれぞれ 0.03 および 0.02 だった。初産牛の死産率に関する直接および母性遺伝率は、それぞれ 0.01 から 0.12、および 0.02 から 0.13 と推定されている (Meyer ら 2001b; Steinbock ら 2003; Hansen ら 2004a; Jamrozik ら 2005; Heringstad ら 2007)。また、Cole ら (2007a) は複数産次を含めた記録で推定した直接および母性遺伝率を、それぞれ 0.03 および 0.06 と報告した。2 産以降の産次に関する直接および母性遺伝率は、それぞれ 0.01 から 0.04、および 0.02 から 0.03 と報告されている (Meyer ら 2001b; Steinbock ら 2003; Jamrozik ら 2005)。本研究における初産および 2 産の直接および母性遺伝率は、いずれもこれらの報告と類似した値だった。しかし、初産次の遺伝率は、家畜改良事業団 (2011) の公表値に比べて高かった。これには、本研究で用いたデータが北海道のみの限定された記録であることが影響していると考えられる。その根拠として、北海道のホルスタイン集団を用いた Kawahara ら (2010) の推定値と一致している。また、黒毛和種に関する死産の直接遺伝率は 0.09 だった。これについても、Kawahara ら (2010) の報告と一致している。

双子の遺伝率は初産および 2 産で、それぞれ 0.13 および 0.15 だった。過去の報告では、初産の遺伝率は、それぞれ 0.01 から 0.12 (Ron ら 1990; Karlsen ら 2000; Johanson ら 2001; Ghavi Hossein-Zadeh ら 2009; Masuda ら 2011) と報告されている。また、第 3 章で用いた初産から 3 産までの反復閾値アニマルモデルでは、双子率の遺伝率が 0.19 だった。本研究の初産次に関する遺伝率の推定値は、これらの結果よりわずかに高かった。2 産次の遺伝率は、Ghavi Hossein-Zadeh ら (2009) および Masuda ら (2011) がそれぞれ 0.07 および 0.15 と報告しており、Masuda ら (2011) の結果は本研究と一致した。

妊娠期間の初産および 2 産に関する直接遺伝率は、それぞれ 0.43 および 0.48 であり、母性遺伝率は 0.05 および 0.06 であった。Hansen ら (2004a)、Jamrozik ら (2005) および Norman ら (2009) は、直接遺伝率および母性遺伝率をそれぞれ 0.31

から 0.47 および 0.07 から 0.13 と推定した。Jamrozik ら (2005) および Norman ら (2009) は、経産牛に関するそれらの推定値を 0.27 から 0.33 および 0.09 から 0.12 とそれぞれ推定した。本研究の推定値は、これらの報告と同様の値であったものの、直接および母性遺伝率がともに 2 産で高くなる傾向がみられた。これには、初産記録が 2 産に比べてかなり少ないことが影響しているかもしれない。また、初産次における産子の父親が黒毛和種雄牛の場合の直接遺伝率は、0.47 だった。Oyama(2011) の総説によると、黒毛和種集団の妊娠期間における直接遺伝率は、0.27 から 0.53 と過去に報告されており、本研究の推定値はこれらの範囲にあった。ホルスタイン種と同様に黒毛和種雄牛の直接遺伝率は高く、妊娠期間への遺伝的寄与が示唆された。

4.3.3 遺伝相関

表 4.4 には、初産および 2 産に関する直接および母性効果に関する遺伝相関を示した。同一産次の直接効果間および母性効果間の遺伝相関は、それぞれ 0.21 から 0.56、ならびに -0.08 から 0.69 の範囲にあった。形質間のそれらの遺伝的関連は、産次を問わずほぼ同様であった。難産および死産の直接効果間および母性効果間の遺伝相関は、初産および 2 産でともにそれぞれ中程度の値だった。Steinbock ら (2003)、Hansen ら (2004a) ならびに Heringstad ら (2007) は、それらの直接効果間および母性効果間に中程度から高い相関を報告しており、本研究と同様であった。一方、Jamrozik ら (2005) の報告では、難産および死産の直接効果間に弱い負の関連があった。同一産次の難産と死産による二形質分析では、データの構造上の問題で、難産に対する影響要因として性別の効果を考慮できなかった。この結果として、これらの形質間の遺伝相関に偏りをもたらした可能性があるだろう。難産および妊娠期間の直接効果間の遺伝的関連は、Hansen ら (2004a)、Jamrozik ら (2005) ならびに López de Maturana ら (2009) が示したように強い相関はみられなかった。これは、死産と妊娠期間の間でも同様だった (Hansen ら 2004a; Jamrozik ら 2005)。Hansen ら (2004a) は、妊娠期間は難産および死産と遺伝的関連は弱いため、難産および死産の多形質評価への実装は利点にならないとした。López de Maturana ら (2009) は、難産と妊娠期間による多形質評価が、単形質評価に比べて予測能力の向上につながることを報告している。本結果においても、強い遺伝相関が見込めなかったことから多形質評価への妊娠期間の応用は難しいと考える。

黒毛和種雄牛における難産および死産の直接効果間の遺伝相関は、 0.83 ± 0.055 と高かった。黒毛和種雄牛と交配して誕生した仔牛は、ホルスタイン種雄牛純粋種に比べて難産の割合が表型的に低い傾向がある (図 4.2)。黒毛和種雄牛を交配した個体の分娩管理が甘くなり、分娩を見落とすことで結果的に死産につながるケースが存在するかもしれない。そのような場合に難産とみなされることで、遺伝相関が高くなる可能性がある。また難産および死産の妊娠期間に対する直接遺伝相関は、それぞれ 0.27 ± 0.093 および 0.12 ± 0.111 であり、ホルスタイン種におけるそれらの遺

伝的関連より弱く、事後標準偏差も大きかった。本分析では、黒毛和種雄牛の血統を考慮しなかった。未經産牛に対する黒毛和種雄牛の交配が多いことから、黒毛和種雄牛の血統の考慮が、より正確な値を算出する上で今後必要であると考えられる。

初産および2産の難産の直接効果間および母性効果間の遺伝相関の推定値は、それぞれ0.90および0.87と高かった。Jamrozikら(2005)およびWiggansら(2008)の報告に比べて、直接効果間の遺伝相関が高く、母性効果間の推定値ではほぼ同値だった。2産における難産の発生頻度は、初産次と比べて低い(図4.2)が、産子の父牛および母体の父牛の双方において、初産で遺伝的に難産のリスクを高める個体は、2産においても同様に難産のリスクを高めることを意味する。Wiggansら(2008)は、産次で別形質とした多産次評価が評価値の正確度の増加につながることを示している。死産の直接効果間および母性効果間の遺伝相関は、それぞれ0.63および0.74であり中程度の遺伝的関連があった。死産の産次間の遺伝相関は、Jamrozikら(2005)が直接効果間および母性効果間でそれぞれ0.38および0.31と報告している。一方Wiggansら(2008)は、本研究に近似した値を報告した(直接効果間0.83;母性効果間0.74)。Steinbockら(2003)は、初産および2産に関する死産の育種価を用いて、産次間の遺伝相関を推定した。彼らの報告では、産子の父牛について0.45、母方祖父について0.48だった。諸外国の報告においても、産次間の死産の遺伝相関には、値に相違がみられる。ただし本研究の推定値は、死産に起因する遺伝要因が産次によって異なる可能性を示唆している。妊娠期間の産次間の直接および母性効果に関する遺伝相関は、それぞれ0.99および0.90と高く、遺伝的に同一形質であることが示唆された。Jamrozikら(2005)は、直接遺伝相関が0.64と本研究に比べて低い値であるが、母性遺伝相関は本研究と0.90と同値だった。双子に関して、産次間の母性効果間の遺伝相関は0.93であり、Karlsenら(2000)およびMasudaら(2011)の報告と同様に高い値だった。この結果より、初産の双子の発生頻度は2産に比べて低いものの(図4.2)、遺伝的に同一形質であるといえる。

形質間の直接効果および母性効果間の遺伝相関は、 -0.18 から 0.20 の範囲にあり遺伝的関連はほぼなかった。難産、死産ならびに妊娠期間に関する直接および母性効果間の遺伝相関について、過去に低い値が報告されている(Hansenら2004a; Heringstadら2007; López de Maturanaら2009)。その中で、同一形質に関する直接効果および母性効果間の遺伝相関は、初産で -0.18 から 0.07 、2産で -0.11 から 0.04 だった。難産および死産の直接および母性効果間の遺伝相関は、それぞれ文献値と類似した値であった(Steinbockら2003; Wiggansら2003; Hansenら2004a; Heringstadら2007; López de Maturanaら2009)。したがって、分娩形質や妊娠期間の直接効果による選抜が、母性効果に対して与える影響は小さいといえる。

表 4.3 単形質遺伝分析による難産, 双子率, 死産ならびに妊娠期間に関する遺伝的パラメータ¹

産次	形質	$\sigma_{h_y}^2$	$\sigma_{D_H}^2$	$\sigma_{D_{JB}}^2$	σ_M^2	$\sigma_{D_{H,M}}$	σ_e^2	$h_{D_H}^2$	$h_{D_{JB}}^2$	h_M^2
初産	難産	1.35	0.13	0.30	0.06	0.01	1.00	0.05 (0.005)	0.12 (0.020)	0.03 (0.003)
	死産	0.11	0.11	0.11	0.14	-0.02	1.00	0.09 (0.009)	0.09 (0.019)	0.11 (0.010)
	双子率	0.03	—	—	0.13	—	1.00	—	—	0.13 (0.015)
	妊娠期間 ²	—	0.11	0.12	0.01	-0.01	0.19	0.43 (0.019)	0.47 (0.044)	0.05 (0.004)
2産	難産	1.07	0.08	—	0.04	0.00	1.00	0.03 (0.004)	—	0.02 (0.003)
	死産	0.06	0.04	—	0.02	0.01	1.00	0.03 (0.003)	—	0.02 (0.003)
	双子率	0.03	—	—	0.16	—	1.00	—	—	0.15 (0.011)
	妊娠期間 ²	—	0.11	—	0.13	-0.00	0.19	0.48 (0.012)	—	0.06 (0.004)

¹ 括弧内は事後標準偏差² 分散成分は 10^2 で除した

表 4.4 難産 (CD), 双子率 (TR), 死産 (SB) ならびに妊娠期間 (GL) に関する直接効果および母性効果の遺伝相関¹

	DSB1	DGL1	DCD2	DSB2	DGL2	MCD1	MTR1	MSB1	MGL1	MCD2	MTR2	MSB2	MGL2
DCD1	0.56 _{0.049}	0.37 _{0.044}	0.90 _{0.032}	0.50 _{0.084}	0.42 _{0.042}	0.07 _{0.079}	0.01 _{0.084}	-0.03 _{0.064}	0.14 _{0.064}	0.09 _{0.092}	-0.05 _{0.068}	0.20 _{0.102}	-0.05 _{0.067}
DSB1		0.21 _{0.048}	0.45 _{0.074}	0.63 _{0.068}	0.19 _{0.049}	-0.05 _{0.069}	—	-0.18 _{0.062}	-0.10 _{0.061}	0.03 _{0.101}	0.05 _{0.068}	-0.01 _{0.093}	-0.03 _{0.062}
DGL1			0.39 _{0.066}	0.18 _{0.078}	0.99 _{0.002}	0.11 _{0.065}	0.06 _{0.062}	-0.03 _{0.048}	-0.17 _{0.043}	0.07 _{0.078}	0.07 _{0.056}	0.12 _{0.084}	-0.07 _{0.041}
DCD2				0.66 _{0.052}	0.43 _{0.045}	-0.04 _{0.082}	-0.01 _{0.094}	0.08 _{0.076}	-0.02 _{0.084}	-0.02 _{0.087}	0.03 _{0.066}	0.10 _{0.084}	-0.04 _{0.063}
DSB2					0.21 _{0.054}	-0.05 _{0.099}	0.03 _{0.103}	-0.02 _{0.084}	-0.01 _{0.095}	-0.02 _{0.094}	—	0.04 _{0.094}	0.02 _{0.067}
DGL2						0.08 _{0.059}	0.01 _{0.059}	0.01 _{0.046}	-0.15 _{0.038}	0.11 _{0.061}	-0.05 _{0.042}	0.15 _{0.063}	-0.11 _{0.035}
MCD1							0.09 _{0.084}	0.72 _{0.041}	0.11 _{0.071}	0.87 _{0.042}	-0.11 _{0.074}	0.50 _{0.010}	0.24 _{0.067}
MTR1								—	0.03 _{0.071}	-0.01 _{0.107}	0.93 _{0.025}	0.35 _{0.110}	-0.11 _{0.075}
MSB1									-0.05 _{0.057}	0.48 _{0.080}	-0.02 _{0.063}	0.74 _{0.051}	0.04 _{0.059}
MGL1										0.25 _{0.085}	0.00 _{0.068}	-0.08 _{0.097}	0.90 _{0.017}
MCD2											0.15 _{0.076}	0.69 _{0.060}	0.22 _{0.007}
MTR2												—	-0.08 _{0.052}
MSB2													-0.07 _{0.075}

¹ 下付きの添え字は、事後標準偏差

D; 直接効果, M; 母性, 1; 初産, 2; 2産

4.3.4 育種価間の相関

表 4.5 には、初産および 2 産における分娩形質および妊娠期間に関する産子の父親および母方祖父の育種価の統計量を示した。産子の父親および母方祖父ともに、初産および 2 産で大きな変化はみられなかったが、標準偏差が小さくなっていた。これには、死産の遺伝率が初産に比べて 2 産で低いことが影響していると推察する。

表 4.5 父牛 (Sire) および母方祖父牛 (MGS) の初産および 2 産における分娩形質および妊娠期間に関する育種価の要約統計量

産次	形質	効果	平均	SD	中央値	最小値	最大値
初産	難産	Sire	0.01	0.12	0.02	-0.55	0.36
		MGS	0.02	0.10	0.03	-0.27	0.37
	死産	Sire	0.05	0.15	-0.17	-0.34	0.63
		MGS	-0.00	0.13	-0.03	-0.34	0.66
	双子率	MGS	-0.01	0.14	-0.08	-0.43	0.54
	妊娠期間	Sire	-0.21	1.64	-1.24	-5.26	4.92
MGS		0.00	0.83	-1.43	-2.58	2.22	
2 産	難産	Sire	-0.00	0.09	-0.07	-0.29	0.40
		MGS	-0.00	0.07	-0.04	-0.25	0.35
	死産	Sire	0.01	0.05	-0.02	-0.17	0.21
		MGS	0.02	0.06	-0.03	-0.13	0.26
	双子率	MGS	-0.01	0.16	-0.19	-0.47	0.51
	妊娠期間	Sire	0.34	1.63	-0.35	-4.57	5.88
MGS		0.25	0.87	-0.81	-2.40	3.09	

¹ 父牛の数は初産および 2 産でそれぞれ 646 および 757 頭

² 母方祖父牛の数は初産および 2 産でそれぞれ 757 および 868 頭

表 4.6 および表 4.7 には、初産および 2 産の産子の父親および母方祖父に関する分娩形質と妊娠期間の育種価間の積率相関をそれぞれ示した。相関は、遺伝相関に比べて総じて低く推定された。妊娠期間に対する難産および死産の育種価の関連において、Hansen ら (2004a) は同様の関係を示していた。Meyer ら (2001b) は、産子の父牛と母方祖父間の死産の育種価間の相関を算出し、遺伝相関より低い値だった。この現象に対して、Meyer ら (2001b) は後代数が異なるため、育種価間の相関と遺伝相関が変動することを示唆した。本分析で育種価の算出に用いたデータは、遺伝相関 (表 4.4) の推定に用いたデータ数と異なるため、その影響は考えられる。さらに、初産における死産の育種価の分布は、右裾が長かった。これも、低い相関の一因になっているかもしれない。また、結果として示していないが、Hansen ら (2004a) と同じく難産および死産は妊娠期間と育種価において 1 次の関係にあった。

遺伝相関と一致していないことが考えられるが、同一産次間の死産と双子率間の相関は、初産および 2 産でそれぞれ 0.01 および 0.31 であり (表 4.7)、2 産において、

弱い相関が確認された。同一産次における死産と難産には、遺伝的関連の存在を示唆するものであり、双子分娩が増加傾向にあるならば、他の分娩形質に比べて遺伝率が高いことから改良方針に含めるべきである。そのためには、データの構造上の問題を解決し、遺伝相関を明らかにすることが望まれる。

表 4.6 初産 (上三角) および 2 産 (下三角) における産子の父牛に関する難産, 死産ならびに妊娠期間の育種価の積率相関¹

形質	CD	SB	GL
難産 (CD)		0.13	0.31
死産 (SB)	0.43		0.02
妊娠期間 (GL)	0.39	0.19	

¹ 父牛の数は初産および 2 産でそれぞれ 646 および 757 頭

表 4.7 初産 (上三角) および 2 産 (下三角) における母方祖父牛に関する難産, 死産, 双子率ならびに妊娠期間の育種価の積率相関¹

形質	CD	SB	TR	GL
難産 (CD)		-0.03	-0.07	0.31
死産 (SB)	0.25		0.01	0.08
双子率 (TR)	-0.01	0.31		-0.07
妊娠期間 (GL)	0.27	0.06	-0.10	

¹ 母方祖父牛の数は初産および 2 産でそれぞれ 757 および 868 頭

4.3.5 分娩形質の遺伝的トレンド

図 4.4 には、産子の父牛に関する難産 (図 4.4a) および死産 (図 4.4b) の遺伝的トレンドを示した。難産に関しては、初産で減少傾向にあるものの、2 産においては変動がほとんどみられなかった。難産の遺伝的トレンドは、図 4.2 に示した表型的トレンドと同様の傾向だった。一方、死産の遺伝的トレンドは、増加幅は小さいが初産および 2 産ともに増加傾向にあった。表型的にも同様に増加傾向にあり (図 4.2)、遺伝的な寄与が存在することが示していた。難産の遺伝的トレンドは、減少傾向にあるが、難産と死産の間の直接効果に正の遺伝相関 (初産: 0.56, 2 産: 0.66) が存在するため、死産と同様に今後も注意を払われるべきである。本分析では、近交係数の影響を考慮できなかった。Adamec ら (2006) および González-Recio ら (2007) は、難産および死産に対する近交退化の影響について報告を行っている。Adamec ら (2006) は、近交係数の 1% につき、難産の確率が産子が雄で 0.42%、雌で 0.30% 増加する

ことを報告している。また、死産も 0.25% 程度増加することを報告している。妊娠率に対しても、近交係数の影響が明らかになっている (González-Recio ら 2007; 河原 2010)。したがって、分娩形質への近交係数の影響について検証を行う必要があると推察する。

産子の母方祖父の遺伝的トレンドを図 4.5 に示した。初産の難産 (図 4.5a) は、変動は小さいがわずかに減少傾向にあった。死産 (図 4.5b) は、産子の父牛のトレンドと同様に増加していた。双子 (図 4.5c) は、初産における推移は双子の発生頻度も少ないため変動がほとんどみられなかったが、2 産においては 1994 年を境にわずかに増加していた。3 章で行った双子率の表型的要因の調査では、2 産では 2004 年より双子分娩の増加が認められている。2004 年に 2 産分娩した個体の父牛は、1994 年が生年の種雄牛が多い。これは、年次に伴う双子の増加に対して種雄牛が関与していることを示している。

諸外国の報告によると、Heringstad ら (2007) は、難産に関する産子の父牛の遺伝的トレンドが本研究と同様に減少傾向にあることを報告している。一方、Van Tassell ら (2003) および Hansen ら (2004b) は、遺伝的トレンドの悪化を示した。母性効果に関しては、ほぼ平坦であり一貫した傾向はなかった (Van Tassell ら 2003; Hansen ら 2004b; Heringstad ら 2007)。死産については、Hansen ら (2004b) が産子の父牛について増加傾向にあることを示しているが、母方祖父あるいは母性効果に関する年次的変化はみられなかった (Meyer ら 2001b; Hansen ら 2004b; Cole ら 2007a; Heringstad ら 2007)。また、Karlsen ら (2000) は、本研究と同様に 2 産の双子に関する遺伝的トレンドの増加を報告している。

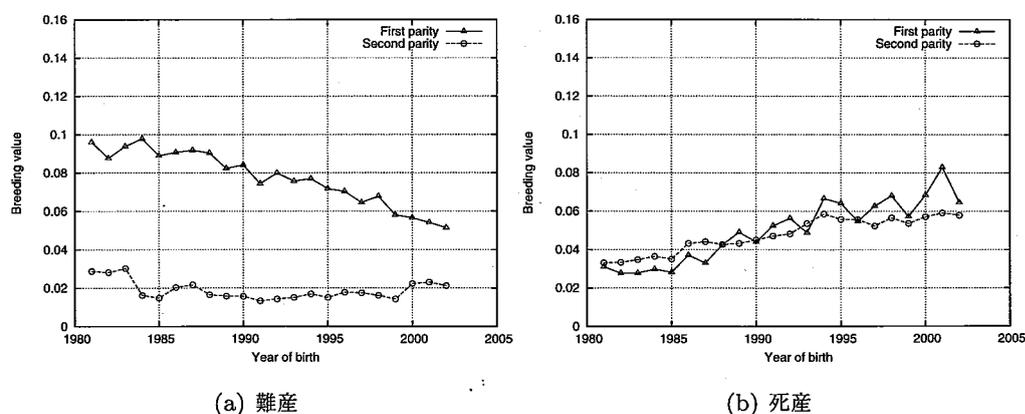
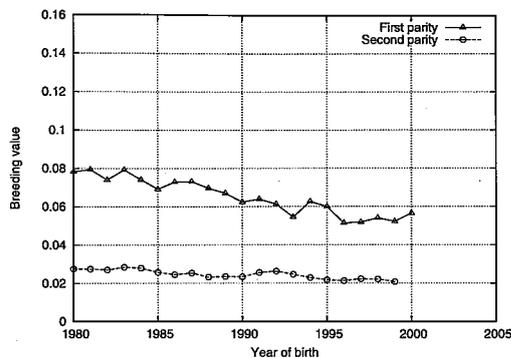
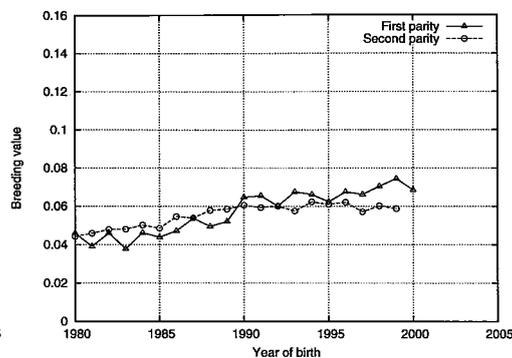


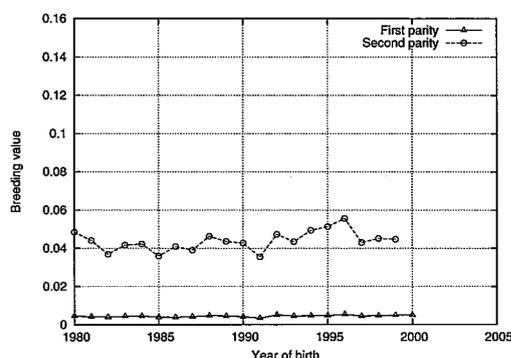
図 4.4 産子の父牛の遺伝的トレンド



(a) 難産



(b) 死産



(c) 双子

図 4.5 母方祖父牛の遺伝的トレンド

4.3.6 結論

本章で考慮した形質の直接効果間には、産次を問わずいずれも正の関連がみられた。母性効果間に関しても、難産および死産間に中程度の正の関連があり、難産と妊娠期間の間にもわずかな相関があった。妊娠期間の直接遺伝率は高く、改良を行いやすい。図 4.3 でみられたように、難産および死産の発生に対して、最適な妊娠期間が存在する。妊娠期間を遺伝的に延長あるいは短縮する種雄牛の利用を回避することは、これらの事象の発生に対する抑制につながることを期待される (Norman ら 2011)。これらの正の相関は、難産や死産の遺伝的抑制を行う上で好条件である。したがって、妊娠期間は、経済的に重要なひとつの形質になりうる。

双子率はいずれの形質とも遺伝的関連はほぼみられなかったが、2産における種雄牛の育種価に弱い関連があった。死産および双子率の遺伝的トレンドは増加傾向にあることから、より詳細な検証が必要である。これは難産と死産においても、同様である。

データの都合上、同一産次に関する難産と死産および双子間の二形質モデルでは、難産に関して単形質モデルと同様のモデルを構築できなかった。また、同一産次の死

産および双子間の遺伝相関も同様の理由で推定できなかった。データ集積方法の改善は、より正確な遺伝評価につながる。また、表 4.1 で示したように、初産次記録は 2 産次に比べて少なかった。これは、未經産繁殖記録の集積数が少ないためである。分娩形質および繁殖形質の評価をより正確にするためには、Abe ら (2009) が指摘しているように、未經産記録の集積率の増加もまた解決すべき課題である。

第5章

初産分娩形質と初産前後の繁殖形質間の遺伝相関の推定

5.1 緒言

長い空胎日数や低い受胎率などのような悪い繁殖成績は、淘汰の危険性を高める。Bascom と Young(1998) は、そのような繁殖性が淘汰の主要な理由であるとしている。難産は、繁殖性の悪化をもたらすひとつの主要な因子である (河原ら 2010)。López de Maturana ら (2007b) の報告では、難産である個体は安産のものと比較して、淘汰リスクは 18% 増大していた。難産の発生は機能的長命性を短縮し、酪農家の経済的損失は大きい。Dematawewa と Berger(1995) は、難産の発生による平均コストは、未経産および経産牛でそれぞれ 29\$ および 10\$ 程度としている。

経済性に影響する機能的形質として、繁殖および分娩形質をともに考慮することが望ましい手段になりうる。分娩および繁殖形質間の遺伝的関連の調査は、Kadarmideen ら (2000)、Muir ら (2004) ならびに Jamrozik ら (2005) が行っているが、わが国においては行われていなかった。そこで、本章では分娩形質と繁殖形質間の遺伝相関の推定を目的としている。

5.2 材料および方法

分析に利用したデータは、第4章と同じ編集条件によって得られたデータであった。本章では、初産分娩形質に対する、分娩前後の繁殖形質との遺伝的関連を調査した。未経産繁殖形質として、初回授精月齢と初回授精受胎率を用いた。初回授精月齢の8~9ヵ月齢は同じ月齢とみなした。初産の繁殖形質として、空胎日数、初回授精日数ならびに初回授精受胎率を用いた。初回授精受胎率は、二値形質とし、その他の形質は連続形質とみなした。未経産繁殖形質ならびに初産繁殖形質の遺伝的関連の調査では、それぞれの繁殖形質に対して欠測を許容した。また、管理グループに少なくとも1頭の同期牛が存在することを条件に加えた。

未経産繁殖形質について用いたモデルは以下のとおりである。

$$l_{ijklm} = hf_{y_i} + FA_j + FYM_k + mgs_1 + e_{ijklm} \quad (\text{未経産初回授精受胎率})$$

$$y_{ijkl} = HFY_i + FYM_j + mgs_k + e_{ijkl} \quad (\text{未経産初回授精時月齢})$$

ここで、 l_{ijklm} および y_{ijkl} は、それぞれ初回受胎率のライアビリティーおよび初回授精時月齢の観測値である。 hf_{y_i} および HFY_i は、それぞれ牛群-初回授精年の変量および母数効果である。 FA_j は初回授精時月齢、 $FYM_{j(k)}$ は初回授精年月の母数効果、 mgs_1 は、母方祖父牛の相加的遺伝の変量効果であり、 e は残差の変量効果である。初

産繁殖形質の分析モデルは以下のとおりである。

$$l_{ijklm} = hy_i + A_j + MY_k + mgs_l + e_{ijklm} \quad (\text{初産初回授精受胎率})$$

$$y_{ijklm} = HY_i + A_j + MY_k + mgs_l + e_{ijklm} \quad (\text{初産授精日数})$$

$$y_{ijklm} = HY_i + A_j + MY_k + mgs_l + e_{ijklm} \quad (\text{初産空胎日数})$$

ここで、 HY_i は牛群分娩年、 A_j は分娩月齢、 MY_k は分娩年月の母数効果である。未経産および初産繁殖形質の分析モデルは、二値形質のみ管理グループを変量効果として扱っている点、そして分析モデルが母牛の父親を考慮したサイアーモデルであることを除いて、Abeら(2009)が示したモデルと同じである。分析対象の分娩形質と繁殖形質の組み合わせにより、2形質分析を行い、遺伝的パラメータの推定を行った。分析に用いたデータ数は、表5.1に示した。

表 5.1 各分娩形質と繁殖記録の組み合わせによるデータ数¹

形質	繁殖記録	
	未経産	初産
初産難産	761,495 (558,654)	753,280 (517,373)
初産死産	809,086 (602,632)	799,480 (546,526)
初産双子率	766,735 (562,916)	758,349 (520,666)
初産妊娠期間	574,063 (558,654)	566,646 (388,392)

¹ 括弧内の数値は、欠測記録のない個体数

分散成分の推定は、GIBBS2F90(Misztalら2002)およびTHRGIBBS1F90プログラム(TsurutaとMisztal2006)をそれぞれ利用した。閾値形質の残差分散は、1に固定した。反復回数、burn-inならびにサンプルの取得間隔は、第4章と同様に設定した。

5.3 結果および考察

分析データの基礎統計量は、表5.2に示した。初回授精受胎率は、初産より未経産牛で高かった。集団の平均値は、Abeら(2009)の報告とほぼ同様の値であった。双子分娩をした個体は単子分娩に比べて、未経産次の初回授精受胎率が10%低かった。初産次の双子分娩の頻度が低いことから断定はできないが、受胎が遅れた個体には、ホルモン剤による排卵処置を行っている可能性が考えられる。難産、死産ならびに双子分娩のいずれかに該当する個体は、次回の繁殖成績は悪化傾向にあった。表型的数値で見ると、死産における初回受胎率は単子分娩のものと比較して、6%減少しており、繁殖性の悪化に対して死産が大きなインパクトを有することが考えられる。実際、河原ら(2010)の報告では、死産および双子分娩は、次産の受胎率の低下をもたらす影響因子であった。

表5.3には、未経産および初産の繁殖形質の遺伝的パラメータを示した。各分娩形質との2形質分析により推定された遺伝率は、いずれにおいても同様の値だった。

したがって、難産との2形質分析で推定された遺伝的パラメータを代表値として示した。また、各分娩形質の遺伝率は、第4章と同様の数値(第4章)であったためここでは示さない。未経産繁殖記録に関して、初回授精受胎率および初回授精時月齢の遺伝率は、それぞれ0.02および0.53だった。初回授精受胎率の遺伝率は、Abeら(2009)と一致していた。初回授精時月齢は0.53と高かったが、この値に対して、Jamrozikら(2005)およびAbeら(2009)は、初回授精日齢についてそれぞれ0.13と低い値を報告している。この遺伝率の差は、対象形質を月齢として扱ったことや、管理グループを母数効果として含めたことが影響しているかもしれない。また、分析に用いたデータでは、特に若い月齢において極端に個体数が少なかった。データの構造上の問題により、遺伝率が過大推定された可能性も存在する。また初産次分娩時月齢について、藤田と鈴木(2004)および阿部ら(2008)は、それぞれ0.12および0.22と推定している。初産の繁殖形質では、0.03から0.05と低い値が推定された。国内の繁殖形質の遺伝率は、この分析値と同様に低い値が報告されている(阿部ら2008; Abeら2009; 河原ら2010)。本分析では、母体の父牛を考慮したサイアーモデルで遺伝的パラメータを推定したが、モデルによる影響はないだろう。しかし、本分析におけるサイアーモデルの採用は、あくまで分娩形質との遺伝相関を推定するために、便宜上行われたものであり、繁殖形質に関しては他の研究と同様にアニマルモデルの利用が推奨される。

表 5.2 各繁殖形質の平均値と標準偏差 (括弧内)

産次	形質	分娩形質					
		難産		死産		双子	
		安産	難産	単子	死産	単子	双子
未経産	初回授精受胎率 (%)	68	70	69	68	69	59
	初回授精時月齢 (ヵ月齢)	16.2 (2.5)	16.2 (2.3)	16.2 (2.4)	15.8 (2.5)	16.2 (2.5)	16.2 (2.5)
初産	初回授精受胎率 (%)	50	48	50	44	50	46
	空胎日数 (日)	124 (70)	129 (72)	125 (70)	134 (76)	125 (70)	135 (75)
	初回授精日数 (日)	81.3 (30.1)	83.2 (30.1)	81.5 (30.1)	82.3 (30.2)	81.5 (30.1)	85.9 (30.1)

表 5.3 各繁殖形質の分散成分と推定遺伝率¹

産次	形質	σ_h^2	σ_{mgs}^2	σ_e^2	h^2
未経産	初回授精受胎率	0.02	0.01	1.00	0.02 (0.002)
	初回授精時月齢	—	0.41	2.72	0.53 (0.019)
初産	初回授精受胎率	0.07	0.01	1.00	0.03 (0.003)
	空胎日数 ²	—	0.05	4.53	0.05 (0.004)
	初回授精日数 ³	—	0.09	7.39	0.05 (0.004)

¹ 括弧内の数値は事後標準偏差

² 分散成分は、 10^4 で除した

³ 分散成分は、 10^3 で除した

表 5.4 には各分娩形質と、未経産および初産繁殖形質に関する、母性効果間ならびに直接効果・母性効果間の遺伝相関を示した。分娩形質と繁殖形質の母性効果間の遺伝相関は、未経産において -0.22 から 0.25 、初産において -0.21 から 0.23 の範囲にあり、強い遺伝的関連はみられなかった。未経産および初産繁殖形質は、未経産の初回授精時月齢と難産を除き、概して好ましい関連だった。初回授精時月齢については、難産との間にわずかであるが正の遺伝相関がみられた (0.25)。Muir ら (2004) は、初回授精時日齢と難産間に -0.35 の遺伝相関を報告しており、本分析と反する結果だった。Jamrozik ら (2005) の報告によると、初回授精時日齢と難産間の遺伝相関はみられなかった。先に述べたとおり、初回授精時月齢の遺伝率が過大に推定された可能性があることから、遺伝相関に対しても推定値に偏りをもたらした可能性は否定できない。本研究の推定値が真であるならば、難産を減らす上で初回授精時月齢は遺伝率が高いことから、ひとつの有用な指標になると考えられるが、初回授精時月齢については、再度検証を行う必要があると推察する。しかしながら Abe ら (2009) は、未経産牛の初回授精時日齢の改良は、成熟性が関与することを示唆しており、容易ではないかもしれない。

未経産繁殖形質の母性効果と分娩形質の直接効果間に関する遺伝相関は、難産および初回授精時月齢間で 0.42 と推定され、その他の組み合わせでは小さかった ($-0.12 \sim 0.03$)。難産と初回授精時月齢間には、母性効果間と同様に好ましくない関連が存在したが、前述と同様に偏りが存在する可能性がある。初産繁殖形質の母性効果と分娩形質間の遺伝相関は低かった ($-0.17 \sim 0.15$) もの、母性効果間の遺伝的関連と同様に好ましい関連が存在した。Jamrozik ら (2005) の報告によると、難産および死産は、授精回数に対してそれぞれわずかな正および負の遺伝相関を推定している。また Muir ら (2004) は、初回授精後 56 日のノンリターン率および分娩間隔は、難産と中程度の正の関連があることを報告している。Kadarmideen ら (2000) の報告では、繁殖形質と難産に遺伝的関連はみられなかった。産子の父牛そして母方祖父牛が同一の種雄牛あるいは、近親個体が供用される確率はほぼ皆無であると考えられ

るため、直接効果と母性効果間の関連についてはそれほど重要視する部分ではない。

分娩形質は分娩後の繁殖形質との関連性を注視する必要があるが、初産繁殖形質の遺伝率は、いずれも過去の報告と同様に低いものであった。各分娩形質は分娩後の繁殖形質と強い関連は存在しなかったが、その関連は好ましいものであった。これは分娩形質による選抜が、繁殖性の悪化につながらないことを示唆している。そこで次章では、分娩形質の遺伝的改良が可能か検証を行った。

表 5.4 初産分娩形質に対する未経産および初産繁殖形質の遺伝相関¹

産次	形質	母性-母性遺伝相関			母性-直接遺伝相関	
		難産	死産	双子率	難産	死産
未経産	初回授精受胎率	-0.04 (0.084)	-0.04 (0.067)	-0.22 (0.084)	-0.12 (0.077)	-0.12 (0.072)
	初回授精時月齢	0.25 (0.074)	-0.07 (0.061)	-0.11 (0.087)	0.42 (0.047)	0.03 (0.061)
初産	初回授精受胎率	-0.12 (0.076)	-0.21 (0.063)	-0.09 (0.080)	-0.17 (0.072)	-0.15 (0.069)
	空胎日数	0.10 (0.071)	0.23 (0.057)	0.10 (0.075)	0.15 (0.069)	0.11 (0.063)
	初回授精日数	0.07 (0.071)	0.08 (0.060)	0.01 (0.075)	0.11 (0.069)	0.04 (0.063)

¹ 括弧内の数値は事後標準偏差

第 6 章

選抜指数による分娩難易の効率的な改良の検討

6.1 緒言

第 3 章および第 4 章で示したように、分娩形質の遺伝率は概して低く、遺伝的寄与は少ない。しかしながら、分娩形質を選抜指数に含める国は、少なくない (Interbull 2011)。繁殖性の遺伝評価を行う国も現在 18 ヶ国存在し、繁殖性や分娩形質の機能的形質の改良は、重要な位置づけにあるといえる。第 5 章の結果より、難産を主とした分娩形質の遺伝的改良は、繁殖性に対して負の影響をもたらすことはほぼないと考えられる。わが国においては、2011 年に長命連産性の選抜指数を開発したが、分娩形質を考慮しなかった。分娩形質間には、好ましい遺伝的関連が存在し (第 4 章)、合成指数とすることが、分娩形質の改良の点から適しているかもしれない。

本章では、第 4 章の結果を用いて、分娩難易に関する指数を構築した場合に期待される遺伝的改良量の予測と複数形質を含めることの有効性を検証した。Dekkers(1994) は、分娩難易の経済的重要性を評価した。Cole ら (2007b) は、分娩形質に関して経済的価値に基づく選抜指数を開発しているが、分娩形質について、その経済価値の算出は乳生産量に比べて単純ではなく、明瞭化することは難しい。そこで、Yamada ら (1975) や Itoh と Yamada(1988) による、改良目標を設定した希望改良量に基づいて選抜指数を作成することとした。

6.2 材料および方法

6.2.1 希望改良量に基づく選抜指数

Itoh と Yamada(1988) は、理論的観点から相対経済的価値に基づいた選抜指数は理想的であるが、改良目標を設定した希望改良量に基づく選抜指数の構築が実践的観点から役に立つとしている。Yamada ら (1975) の方法を示すと以下のとおりである。

$$I = \mathbf{b}'\mathbf{x}$$

ここで、 I は選抜指数、 \mathbf{x} は $n \times 1$ の表現型値のベクトル、 \mathbf{b} は $n \times 1$ の指数の係数になる。

$$\mathbf{b} = (\mathbf{G}'\mathbf{R})^{-1}\mathbf{Q}$$

ここで、 \mathbf{Q} は改良目標、 \mathbf{G} は n 個の選抜基準および改良目的の m 個の形質間の $n \times m$ の遺伝分散共分散行列である。 \mathbf{R} は、 $n \times n$ で表される Wright の血縁係数で

ある。期待される遺伝的改良量 $E(\Delta G)$ は、

$$E(\Delta G) = \frac{i}{\sigma_I} \mathbf{G}'\mathbf{R}\mathbf{b}$$

となる。ここで、 i は選抜強度、 σ_I は選抜指数の標準偏差である。標準偏差 σ_I は、次式により求めることができる。

$$\sigma_I = \sqrt{\mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b}}$$

ここで \mathbf{P} は、 $n \times n$ の表現型値の分散共分散行列である。改良目標 \mathbf{Q} が q 世代後に達成されるとすると、

$$\mathbf{Q} = q \left(\frac{i}{\sigma_I} \right) \mathbf{G}'\mathbf{R}\mathbf{b}$$

が成り立つ。

また、 $n < m$ のとき、 $\mathbf{G}'\mathbf{R}$ の正則性が成り立たないため、その場合は以下の式により \mathbf{b} を算出する。

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

次に遺伝的価値の予測精度値の正確度は、次式により計算できる (Cameron 1997)。

$$r_{IH} = \sqrt{\frac{\mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b}}{\mathbf{a}'\mathbf{C}\mathbf{a}}}$$

ここで、 $\mathbf{a}'\mathbf{C}\mathbf{a}$ は選抜目標形質の分散であり、 \mathbf{a} は $n \times 1$ の選抜目標形質に関する経済価値のベクトル、 \mathbf{C} は $n \times n$ の選抜目標形質の遺伝分散共分散行列である。 \mathbf{a} は、 $\mathbf{P}\mathbf{b} = \mathbf{G}\mathbf{a}$ の関係性から、

$$\mathbf{a} = \mathbf{G}^{-1}\mathbf{P}\mathbf{b}$$

である。 \mathbf{G} が正則行列ではない場合には、

$$\mathbf{a} = [\mathbf{G}'\mathbf{R}\mathbf{G}]^{-1}\mathbf{G}'\mathbf{R}\mathbf{P}\mathbf{b}$$

で算出した。

6.2.2 選抜指数に当てはめた形質

いま、難産の発生割合を 8% とする。そして、 $q = 1$ および $i = 1$ の仮定下で、改良目標 \mathbf{Q} を以下のように設定した。

$$\begin{aligned} \mathbf{Q}'_1 &= [-0.15\%] && \text{(産子の父親)} \\ \mathbf{Q}'_2 &= [-0.08\% \quad -0.07\%] && \text{(産子の父親および母方祖父)} \end{aligned}$$

本分析で用いた \mathbf{P} および \mathbf{G} には、二値の閾値分析によって得られた潜在値スケールの値を含んでいた。そのため、 \mathbf{Q}_1 および \mathbf{Q}_2 を観測値スケールからそれぞれ尺度

変換し、尺度変換後の改良目標に対して計算した。ここで、潜在値スケールへの尺度変換後の改良目標を Q_{lia} と定義する。そして、前節の手順に沿って計算した後、次式により観測値スケールに再変換し、 ΔG を求めた。

$$\Delta G = \Phi(\Delta G_{lia} + \mu) - \Phi(\mu)$$

ここで、 Φ は標準正規累積分布関数、 ΔG_{lia} は潜在値スケールの遺伝的改良量、そして μ は潜在値スケールの難産発生割合 (8%) である。

本分析において改良目標とした形質は、難産のみとしたが、難産および他の分娩形質間には、正の遺伝相関が存在したため (第 4 章)、難産の抑制により、死産や双子も減少していくことが期待される。選抜基準形質は、難産、死産ならびに妊娠期間を考慮した。双子については、同一産次における死産との間の遺伝相関の算出が不可能であったことから、選抜基準形質に含めなかった。難産の改良に対する選抜基準形質の有効性を検討するために、5つの選抜指数を作成した。各選抜指数に含めた形質は、表 6.1 に示したとおりである。

表 6.1 各選抜指数に含めた選抜対象形質¹

選抜指数	選抜指数に含めた形質
SI1S	SCD
SI1SM	SCD, MCD
SI2	SCD, MCD, SSB, MSB
SI3	SCD, MCD, SGL, MGL
SI4	SCD, MCD, SSB, MSB, SGL, MGL

¹ S; 産子の父牛, M; 母方祖父牛, CD; 難産, SB; 死産, GL; 妊娠期間

分析に用いた \mathbf{P} および \mathbf{V} は、それぞれ次の値である。利用した表型分散共分散行列 \mathbf{P} および遺伝分散共分散行列 \mathbf{V} は、ともに第 4 章の二形質モデルで推定した値である。 \mathbf{P} および \mathbf{V} は、1 列目より順に難産 (産子の父牛)、難産 (母方祖父牛)、死産 (産子の父牛)、死産 (母方祖父牛)、妊娠期間 (産子の父牛) そして妊娠期間 (母方祖父牛) である。

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 2.307 & 2.276 & 0.689 & 0.680 & 0.769 & 0.727 \\ & 2.301 & 0.682 & 0.693 & 0.669 & 0.710 \\ & & 1.178 & 1.150 & 0.009 & -0.019 \\ & & & 1.185 & -0.031 & -0.046 \\ & Sym. & & & 25.255 & 0.224 \\ & & & & & 23.295 \end{bmatrix}$$

$$V = \begin{bmatrix} 0.030 & 0.016 & 0.015 & 0.007 & 0.113 & 0.071 \\ & 0.024 & 0.007 & 0.020 & 0.078 & 0.054 \\ & & 0.027 & 0.008 & 0.060 & 0.032 \\ & & & 0.035 & 0.020 & 0.005 \\ & Sym. & & & 2.851 & 0.013 \\ & & & & & 0.899 \end{bmatrix}$$

例えば、 Q_1 の目標に対する、選抜指数 SI1(表 6.1) については、 P_1 、 G_1 ならびに C_1 は以下のようなになる。

$$P_1 = \begin{bmatrix} 2.307 & 2.276 \\ 2.276 & 2.301 \end{bmatrix}, \quad G_1 = \begin{bmatrix} \frac{V_{1,1}}{2} & \frac{V_{1,2}}{4} \\ \frac{V_{2,1}}{4} & \frac{V_{2,2}}{4} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.015 & 0.004 \\ 0.004 & 0.006 \end{bmatrix}$$

$$C_1 = \begin{bmatrix} 0.007 & 0.004 \\ 0.004 & 0.005 \end{bmatrix}$$

本研究で考慮した各選抜指数と、分娩形質および妊娠期間との関連性を、スピアマンの順位相関により調査した。x には、産子を 50 頭以上有する種雄牛の育種価を用いた。相関係数の計算は、SAS の CORR プロシジャにて行った (SAS 2004)。

6.3 結果および考察

6.3.1 各選抜指数により得られる遺伝的改良量

表 6.2 2つの改良目標に対して計算された各選抜指数により期待される遺伝的改良量

改良目標	選抜指数	選抜目標形質 ¹	σ_I^2	r_{IH}	ΔG_{lia}	ΔG	1世代後
Q_1	SI1S	SCD	1.02	0.003	-0.048	-0.069%	-0.15%
	SI1SM	SCD	0.21	0.076	-0.048	-0.069%	-0.15%
	SI2	SCD	0.21	0.079	-0.049	-0.070%	-0.15%
	SI3	SCD	0.21	0.078	-0.049	-0.070%	-0.15%
	SI4	SCD	0.21	0.080	-0.049	-0.071%	-0.15%
Q_2	SI1SM	SCD	1.27	0.001	-0.054	-0.001%	-0.08%
		MCD			-0.047	-0.001%	-0.07%
	SI2	SCD	0.58	0.003	-0.054	-0.001%	-0.08%
		MCD			-0.047	-0.001%	-0.07%
	SI3	SCD	0.73	0.002	-0.054	-0.001%	-0.08%
		MCD			-0.047	-0.001%	-0.07%
	SI4	SCD	0.48	0.005	-0.054	-0.002%	-0.08%
		MCD			-0.047	-0.001%	-0.07%

¹ S; 産子の父牛, M; 母方祖父牛, CD; 難産

表 6.2 には、設定した 2 つの改良目標において考慮した各選抜指数により期待される遺伝的改良量を示した。改良目標形質を初産難産の産子の父牛とした場合 (Q_1) の ΔG は、-0.069 から -0.071% の範囲にあり、一方で、父牛および母方祖父を牛改良目標形質 (Q_2) では、父牛および母方祖父牛について、それぞれ -0.001% から

-0.002% だった。各選抜において、難産の劇的な遺伝的改良量の獲得は期待できなかったが、選抜指数 SI2 および SI3 は、SI1 と比べて r_{IH} および ΔG をわずかに増加した。したがって、難産の遺伝的改良を行う場合には、難産と遺伝的関連が存在する形質を含むことは、選抜の効率の向上に寄与することが示唆された。また Q_1 における SI1S と SI1SM には、 r_{IH} に 0.073 の差があった。この 2 つの選抜指数の違いは、難産に関する母方祖父牛を選抜対象形質として考慮しているか否かである。Balcerzak ら (1989) は、母性効果を含めることで難産の選抜の正確度が向上することを示している。本分析では純粋な母性効果として考慮していないが、彼らと同様の理由で正確度が向上したと考えられる。 Q_1 における ΔG は、-0.069 から -0.071% であった。 $i = 1$ と仮定しているが 2 倍の選抜強度とすると、概ね 1 世代で改良目標 (Q_1) が達成できるだろう。López de Maturana ら (2007a) の報告では、難産の 10 年後の遺伝的改良量は、-0.19% であった。Dekkers (1994) も、同様の低い選抜反応を報告している。

表 6.3 には、2 つの改良目標における、選抜目標形質の寄与率と含めた選抜対象形質の寄与率を示した。 Q_1 の改良目標に対しては、SI1S が他の 4 つの選抜指数と比較して選抜目標形質の寄与率は小さかった。この理由は、先に述べたとおり難産の母方祖父牛を考慮していないことにあるだろう。また、選抜対象形質の寄与率は難産に関する部分で最も大きな寄与を占めていた。 Q_2 では、選抜目標形質の寄与率は Q_1 と比べて低く、選抜目標形質は難産に関して低いものであった。選抜対象形質の寄与率の低さは、選抜指数に対して含める利点にならないことを示唆し、 Q_1 においては、妊娠期間は指数に含める必要性は小さい。

表 6.4 には、 Q_1 および Q_2 の改良目標に対する、各選抜指数ならびに各形質に関する育種価間の順位相関を示した。 Q_1 における選抜指数間の相関は、それぞれ 0.85 から 0.91 と高い値であったのに対し、 Q_2 では、-0.04 から 0.93 と、各指数間にはばらつきがみられた。 Q_1 においては、改良目標が難産に関する産子の父牛であることから、いずれの指数においても、その育種価を反映した。また、 Q_1 の死産に関する育種価の相関には、それほど強い順位相関が存在しなかった。本研究においては、単形質モデルで推定した育種価を利用している。難産と死産に関する育種価間の相関は、遺伝相関と比較して低かった。多形質分析により算出した育種価の利用は、本結果と異なる結果をもたらす可能性がある。 Q_2 においては、各選抜指数において、概して負の相関がみられた。 Q_1 とは、異なり SI1SM を除く選抜指数は、難産に関する形質における相関はそれほど強くなかった。SI2 および SI4 では、いずれも産子の父牛の死産と最も順位相関が強かった。それゆえ、選抜指数間の相関も高かった。SI3 は、妊娠期間を大きく反映した指数であった。妊娠期間は、遺伝率も高いことから、直接選抜も可能な形質である。しかし妊娠期間は、最適値が存在する形質であるため、極度な妊娠期間の増加や減少は回避されるべきである。今回の難産などの遺伝的改良の指標として利用する場合には、妊娠期間に対して何らかの制限を加える必要

があるだろう。制限の付加は、正確度や改良量の減少をもたらすかもしれない。

本研究では、希望改良量に基づく選抜指数法により、難産の改良の可能性および効率性について検証した。難産の遺伝率が低いことから、大きな遺伝的改良は見込めなかった。2つの改良目標に対して、選抜対象形質としての寄与が小さい形質も存在したが、難産単独で改良を行うより、遺伝的関連の存在する形質を含めることで、わずかながらも選抜の効率が増すことが確認された。また、指数の係数 (b) の重みづけと改良目標によって、形質間の相関は変わってくるだろう。さらに本分析では、いずれの形質においても母性効果として考慮は行わず、多形質で推定した育種価も利用しなかった。これらの点については、今後検討が必要な部分である。

表 6.3 2つの改良目標に対して計算された各選抜指数により期待される遺伝的改良量¹

改良目標	選抜指数	選抜目標形質		選抜対象形質寄与率					
		選抜目標形質	寄与率	SCD	MCD	SSB	MSB	SGL	MGL
Q ₁	SI1S	SCD	-0.06	1.00	—	—	—	—	—
	SI1SM	SCD	-0.28	0.95	0.79	—	—	—	—
	SI2	SCD	-0.28	0.51	0.48	0.01	0.01	—	—
	SI3	SCD	-0.28	0.75	0.70	—	—	0.01	0.00
	SI4	SCD	-0.28	0.47	0.45	0.01	0.01	0.01	0.00
Q ₂	SI1SM	SCD	-0.02	0.01	0.07	—	—	—	—
		MCD	-0.02	—	—	—	—	—	—
	SI2	SCD	-0.05	0.17	0.13	0.38	0.45	—	—
		MCD	-0.05	—	—	—	—	—	—
	SI3	SCD	-0.04	0.00	0.01	—	—	0.30	0.08
		MCD	-0.04	—	—	—	—	—	—
	SI4	SCD	-0.07	0.08	0.07	0.24	0.29	0.12	0.04
		MCD	-0.06	—	—	—	—	—	—

¹ S; 産子の父牛, M; 母方祖父牛, CD; 難産, SB; 死産, GL; 妊娠期間

表 6.4 2つの改良目標に対して計算された各選抜指数と難産 (CD), 死産 (SB) ならびに妊娠期間 (GL) の育種価間の順位相関¹

改良目標	選抜指数	SI1S	SI1SM	SI2	SI3	SI4	SCD	MCD	SSB	MSB	SGL	MGL
Q ₁	SI1S	—	0.54	0.58	0.58	0.62	-1.00	-0.70	0.14	-0.02	-0.38	-0.34
	SI1SM	0.54	—	0.92	0.99	0.91	-0.54	0.22	0.21	-0.09	-0.16	-0.10
	SI2	0.58	0.92	—	0.92	0.99	-0.58	0.11	-0.09	0.15	-0.17	-0.10
	SI3	0.58	0.99	0.92	—	0.93	-0.58	0.18	0.20	-0.10	-0.29	-0.21
	SI4	0.62	0.91	0.99	0.93	—	-0.62	0.06	-0.10	0.14	-0.31	-0.22
Q ₂	SI1SM	—	—	-0.23	0.44	-0.12	-0.81	-0.98	-0.32	0.02	-0.34	-0.31
	SI2	—	-0.23	—	-0.04	0.93	-0.08	0.32	0.73	-0.52	-0.03	-0.05
	SI3	—	0.44	-0.05	—	0.26	-0.39	-0.43	-0.14	-0.05	-0.97	-0.86
	SI4	—	-0.12	0.93	0.26	—	-0.18	0.21	0.70	-0.44	-0.34	-0.33

¹ 種雄牛数は 578 頭, S; 産子の父牛, M; 母方祖父牛

6.3.2 わが国の遺伝評価システムへの分娩形質の指数としての応用

難産の遺伝的改良による抑制は、改良速度が遅く、指数の正確度も低いことから難しいものがある。しかしながら、多くの国々が難産や死産を指数に含める現状は、分娩形質がもたらす経済的損失への配慮によるものである。Dekkers(1994) および López de Maturana ら (2007a) は、難産の選抜により期待される遺伝的改良量は、本研究と同様に低かったが、分娩難易の事象に対して配慮を行う生産者がいるため、考慮すべきであると結論づけている。日本においても、分娩形質は少なからず、酪農家や人工授精師が種雄牛を選定するひとつの基準として利用されており、その関心は高いと考える。López de Maturana ら (2007a) の報告では、選抜目標への難産の付加による、乳生産形質の改良に与える影響はなかった。これは、難産の遺伝率が低いこと、さらに乳生産形質および難産間の遺伝的関連がほとんど存在しないためである (López de Maturana ら 2007a)。他の研究報告でも、遺伝相関は低く (Kadarmideen ら 2000; Muir ら 2004)、わが国においても難産と乳生産形質との関連は低いことが予想される。産乳形質以外の形質との関連も注視する必要があるが、難産を選抜指標に含めることは悪影響をもたらさないだろう。

難産単独で改良を行うより、産子の父牛および母方祖父牛、ともに選抜対象形質として考慮することで、改良の効率性がわずかに増し、好ましいと考えられた。現在、日本の遺伝評価では、難産および死産の産子の父牛および母方祖父牛の双方に関して、それぞれ遺伝評価値を公表している。酪農家が種雄牛を選定する際に、重要視するものは産子の父牛の情報であり、指数により集約化することでより簡易な指標となるだろう。さらに、死産や妊娠期間を選抜指数に加えることで改良の効率性がわずかに増した。アメリカの分娩能力指数 (Calving Ability Index) には、難産および死産が含まれる (Cole ら 2007b)。その他の国においても、難産および死産を組み合わせた指数の構築がみられる (Cole ら 2007b)。死産は、難産と遺伝相関があるため (第4章)、指数の構築は合理的であると考えられる。難産および死産を合成した指数を構築する際には、それらの形質間の遺伝相関が必要になる。現状の分娩難易の遺伝評価モデルでは、同一産次に関する難産と死産間の遺伝相関は推定できない。これは、牛群検定記録の集積データの構造上の問題によるものである。現存の評価モデルを採用する場合には、集積方法の見直しが行われなければならない。第4章で難産と死産の二形質分析により推定した遺伝的パラメータの値は、単形質モデルによる推定値と変わらなかった。それゆえ便宜的なモデルの変更は、問題にならないと推察するが、データの問題は同一産次の双子率と死産間の調査不可の所以でもあり、より正確な記録の収集のために何らかの対策は講じる必要があるだろう。また、本分析では、経産時の分娩難易を考慮しなかった。経産牛の難産の頻度は低いものの、初産難産と遺伝的関連が存在する (第4章)。これは、死産においても同様である。後代検定済みの新しい種雄牛は、初産次記録に対する産子の父牛の記録が少ないため、経産牛の記録

の利用も選択肢に入れるべきだろう。

本章では、分娩形質の選抜指数を構築する上で、複数の形質を含むことの有効性を確認することをひとつの目的とした。それゆえ、相対的経済的重みづけ値の算出は、本章の結果において影響を及ぼす部分ではなかった。難産や死産などの経済的損失の算出には、生産性や繁殖性、母体または産子の死亡、ならびに診療費などを考慮しなければならない。分娩難易は、そのスコアによって酪農家の損失額が大きく変化するため、正確な経済的重みづけ値の算出は難しい。しかし、わが国においては、経済的観点からの研究報告はみられず、検討を要する部分であろう。分娩事象による経済的損失が明らかとなれば、より明確な指標として活用されることが期待される。

要約

わが国における酪農は、飼養形態の多様化や海外種雄牛の供用増加など、目まぐるしい変化が生じている。その中で供用される種雄牛は、いかなる環境下においても遺伝的能力を十分に発揮することが、酪農家の収益を損なわないために重要である。さらに近年では、乳量以外の形質に対する関心が注がれるようになり、分娩や繁殖形質の機能的形質がその経済的観点から世界的に重要視されている。しかし、わが国においては分娩形質の遺伝率の低さゆえに、十分な検討が行われてこなかった。本研究では、わが国の遺伝評価値の精度向上を主たる目的とし、遺伝と環境の交互作用の側面からの遺伝評価値の安定性の調査、さらに分娩形質に関する遺伝評価形質の充実化を図った。本研究に用いた分析データは、いずれの研究においても(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種に関する牛群検定記録と繁殖記録、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。

乳牛の飼養形態間および種雄牛の国籍間における遺伝と環境の交互作用

北海道のホルスタイン初産個体の生産形質に関して、飼養形態間および種雄牛の国籍間における遺伝と環境の交互作用を調査した。まず、表型値に対する父牛の予測伝達能力の回帰係数を推定し、スケーリング効果の有無を調べた。次に、飼養形態のみにおいて、各飼養形態の同一形質を別形質とみなし、アニマルモデルにより遺伝相関を推定した。飼養形態には放牧、舎飼いならびに不明、そして種雄牛の国籍は日本、アメリカ、カナダおよびその他に分類した。放牧では、顕著なスケーリング効果が確認された。種雄牛の国籍に関して回帰係数は、アメリカおよびその他で1を超え、カナダでは乳タンパク質量以外で有意に1を下回った。日本では、0.92~0.95であった。飼養形態間の遺伝相関は、各組み合わせで0.98~0.99と高かった。放牧でスケーリング効果があったが、遺伝相関の結果は、飼養形態の違いを現状の遺伝評価で考慮する必要がないことが明らかになった。

乳牛の双子率に対する表型および遺伝的要因

2000年から2007年に分娩した3産までのホルスタイン種を用いて、双子率に対する表型および遺伝的要因を調査した。表型分析は、産次ごとおよび全ての産次を含んだデータセットに対するロジスティック回帰分析でそれぞれ行った。遺伝分析には閾値反復アニマルモデルを用いた。双子は、2004年以降増加傾向にあり、夏の季節の分娩は、双子の出生リスクを高めた。産次を重ねるほど、双子の出生リスクは高かった。双子率の遺伝率および反復率は、それぞれ0.18および0.19であり、直接選抜による双子率の改良が可能である。

分娩形質と妊娠期間との遺伝的関連

初産および2産次における分娩形質と妊娠期間における遺伝的関連を調査した。分娩形質には、分娩難易(難産)、死産ならびに双子率を用い、いずれも二値形質とした。妊娠期間は、分娩日から最終授精日までの日数の差とし、連続形質として扱った。遺伝的パラメータの推定は、難産、死産ならびに妊娠期間に関して、産子の父親および母方祖父を考慮した Sire-MGS モデルを適用し、双子は MGS のみ考慮した。遺伝率および遺伝相関は、それぞれ単形質分析および各形質の組み合わせによる2形質分析で推定した。分娩形質に関する直接および母性遺伝率は、それぞれ0.03から0.09、および0.02から0.15の範囲にあった。妊娠期間の遺伝率は、いずれの産次においても、直接遺伝率で0.4を超え、母性遺伝率は0.1以下だった。初産および2産に関する同一形質の直接効果間および母性効果間の遺伝相関は、それぞれ0.66から0.99、ならびに0.74から0.93の範囲にあった。異なる形質に関する直接効果間の遺伝相関は、いずれも正であり(0.21から0.66)、母性効果においては正あるいは弱い負の関連が存在した(-0.11から0.72)。直接効果と母性効果の間の遺伝相関は、-0.18から0.20と関連が弱かった。分析形質間の遺伝相関は、概して正であり、分娩形質の遺伝的改良を行う上で好条件であった。

初産分娩形質と初産前後の繁殖形質間の遺伝相関の推定

初産次の難産、死産ならびに双子率に関する分娩形質と繁殖形質間の遺伝的関連を調査した。初産分娩前の未経産繁殖形質として、初回授精受胎率および初回授精時月齢を、初産分娩後の初産繁殖形質には初回授精受胎率、初回授精日数ならびに空胎日数を分析にそれぞれ用いた。遺伝的パラメータの推定は、分娩形質と繁殖形質の組み合わせによる二形質モデルで行った。繁殖形質の遺伝率は、未経産繁殖形質の初回授精時月齢で0.53と高い値が推定されたものの、他の繁殖形質は、0.02から0.05と低かった。分娩形質と繁殖形質間の遺伝相関は、未経産繁殖形質において-0.22から0.42、初産繁殖形質において-0.21から0.23であり、強い関連はなかった。しかしながら、分娩形質と繁殖形質間には概して好ましい遺伝的関係が存在した。

選抜指数による分娩難易の効率的な改良の検討

難産の効率的な遺伝的改良の可能性を、希望改良量に基づく選抜指数により調査した。産子の父牛のみ、および産子の父牛と母方祖父牛の難産の抑制を目的として、2つの改良目標を設定した。難産、死産ならびに妊娠期間の組み合わせについて、合計5つの選抜指数を構築した。遺伝的改良量は、産子の父牛のみの改良目標で-0.069%から-0.071%、産子の父牛および母方祖父牛を改良目標とした場合で、-0.001%から-0.002%であり劇的な改良は期待できなかった。また、考慮した各選抜指数に関する遺伝的価値の予測精度値の正確度も低いものの、選抜指数に含める形質が多いほど、わずかに改善がみられた。特に難産を改良目標とする場合には、産子の父牛およ

び母方祖父牛の双方を含めることが望ましいと考えられた。現在、わが国の遺伝評価では難産および死産のそれぞれについて、評価値として公表しているが、指数による評価は少なからず精度の向上が期待でき、ひとつの集約値として公表することはより簡易かつ有用な情報になると期待される。

謝辞

本研究の遂行および本論文の作成に当たり、帯広畜産大学畜産生命科学研究部門の鈴木三義教授には、研究の細部にわたって終始的確なご指導および丁寧なご校閲を賜りました。ここに記し、深謝の意を表します。弘前大学農学生命科学部の鈴木裕之教授、岩手大学農学部の松原和衛准教授ならびに帯広畜産大学畜産生命科学研究部門の河合正人准教授におきましては、ご校閲と有益な助言を賜りましたことを心より御礼申し上げます。帯広畜産大学畜産生命科学研究部門の増田豊助教には、丁寧なご指導を終始いただきました。また、帯広畜産大学畜産衛生学研究部門の口田圭吾教授には、多岐にわたり有益な助言をいただきました。ここに記し、深く御礼申し上げます。

本研究は、グローバル COE プログラム「アニマル・グローバル・ヘルス」開拓拠点のご支援により、遂行することができました。ご支援いただいたことに感謝し、深く御礼申し上げます。

本研究の遂行にあたり、社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局ならびに社団法人北海道酪農検定検査協会の関係者の方々には、貴重な記録を分析データとして提供していただきました。特に、社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局の後藤裕作氏には、研究を進める上で多大なる便宜を図っていただきました。関係者各位の皆様にご心より感謝し、ここに厚く御礼申し上げます。

研究室の先輩、同窓生、大学院生ならびに学部生諸氏には、日常の議論を通して多くの激励をいただきました。特に、学部時代より同期の帯広畜産大学畜産衛生学専攻博士課程後期3年の中橋良信君には、お互いの研究について意見交換することで、研究に対する意欲をいただきました。ここに記し、心より御礼申し上げます。

参考文献

- 阿部隼人, 増田 豊, 鈴木三義. 2008. 北海道のホルスタイン種における初産分娩月齢と繁殖ならびに生産形質との遺伝的関連. *日本畜産学会報* **79**, 203-209.
- Abe H, Masuda Y, Suzuki M. 2009. Relationships between reproductive traits of heifers and cows and yield traits for Holsteins in Japan. *Journal of Dairy Science* **92**, 4055-4062.
- Adamec V, Cassell BG, Smith EP, Pearson RE. 2007. Effects of inbreeding in the dam on dystocia and stillbirths in US Holsteins. *Journal of Dairy Science* **89**, 307-314.
- 馬場俊見, 清水知佳, 橋本優子, 増田 豊, 鈴木三義. 2011. 乳牛の飼養形態間および種雄牛の国籍間における遺伝と環境の交互作用. *日本畜産学会報* **82**, 1-7.
- Balcerzak KM, Freeman AE, Willham RL. 1989. Selection for the direct and maternal genetic effects for dystocia in Holsteins. *Journal of Dairy Science* **72**, 1273-1279.
- Bascom SS, Young AJ. 1998. A summary of the reasons why farmers cull cows. *Journal of Dairy Science* **81**, 2299-2305.
- Beerepoot GMM, Dykhuizen AA, Nielen M, Schukken YH. 1992. The Economics of Naturally Occurring Twinning in Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science* **75**, 1044-1051.
- Boettcher PJ, Fatehi J, Schutz MM. 2003. Genotype x environment interactions in conventional versus pasture-based dairies in Canada. *Journal of Dairy Science* **86**, 383-404.
- Bryant J, López-Villalobos N, Holmes C, Pryce J. 2005. Simulation modelling of dairy cattle performance based on knowledge of genotype, environment and genotype by environment interactions: Current Status. *Agricultural. Systems* **86**, 121-143.
- Cameron ND. 1997. Selection indices and prediction of genetic merit in animal breeding. CAB international, Wallingford.
- Cienfuegos-Rivas EG, Oltenacu PA, Blake RW, Schwager SJ, Castillo-Juarez H, Ruiz FJ. 1999. Interaction between milk yield of Holstein cows in Mexico and the United States. *Journal of Dairy Science* **82**, 2218-2223.
- Costa CN, Blake RW, Pollak EJ, Oltenacu PA, Quaas RL, Searle SR. 2000. Genetic analysis of Holstein cattle populations in Brazil and the United States. *Journal of Dairy Science* **83**, 2963-2974.
- Cole JB, Wiggans GR, VanRaden PM. 2007a. Genetic evaluation of stillbirth in United States Holsteins using a sire-maternal grandsire threshold

- model. *Journal of Dairy Science* **90**, 2480-2488.
- Cole JB, Wiggans GR, VanRaden PM, Miller RH. 2007b. Stillbirth (co)variance components for a sire-maternal grandsire threshold model and development of a calving ability index for sire selection. *Journal of Dairy Science* **90**, 2489-2496.
- Dekkers JCM. 1994. Optimal breeding strategies for calving ease. *Journal of Dairy Science* **77**, 3441-3453.
- Dematawewa CMB, Berger PJ. 1997. Effect of dystocia on yield, fertility, and cow losses and an economic evaluation of dystocia scores for Holsteins. *Journal of Dairy Science* **80**, 754-761.
- De Veer JC, Van Vleck LD. 1987. Genetic parameters for first lactation milk yields at three levels of herd production. *Journal of Dairy Science* **70**, 1434-1441.
- Ettema JF, Santos JEP. 2004. Impact of age at calving on lactation, reproduction, health, and income in first-parity Holsteins on commercial farms. *Journal of Dairy Science* **87**, 2730-2742.
- Fahey AG, Schutz MM, Lofgren DL, Scinckel AP, Stewart TS. 2007. Genotype by environment interaction for production traits while accounting for heteroscedasticity. *Journal of Dairy Science* **90**, 3889-3899.
- Falconer DS, Mackay TFC, 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Ed 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- Fikse WF, Rekaya R, Weigel KA. 2003. Genotype X environment interaction for milk production in Guernsey cattle. *Journal of Dairy Science* **86**, 1821-1827.
- Fricke P, Wiltbank MC. 1999. Effect of milk production on the incidence of double ovulation in dairy cows. *Theriogenology* **52**, 1044-1051.
- Fricke P. 2001. Review: Twinning in dairy cattle. *Professional Animal Science* **17**, 61-67.
- 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.
- Ghavi Hossein-Zadeh N, Nejati-Javaremi A, Miraei-Ashtiani SR, Kohram H. 2009. Estimation of variance components and genetic trends for twinning rate in Holstein dairy cattle of Iran. *Journal of Dairy Science* **92**, 3411-3421.
- González-Recio O, López de Maturana E, Gutiérrez JP. 2007. Inbreeding depression on female fertility and calving ease in Spanish dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **90**, 5744-5752.

- 萩谷功一, 鈴木三義, 河原孝吉, Pereira JAC, 土門幸男, 鶴田彰吾, Misztal I. 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.
- Hansen M, Lund MS, Pedersen J, Christensen LG. 2004a. Gestation length in Danish Holsteins has weak genetic associations with stillbirth, calving difficulty, and calf size. *Livestock Production Science* **91**, 23-33.
- Hansen M, Misztal I, Lund MS, Pedersen J, Christensen LG. 2004b. Undesired phenotypic and genetic trend for stillbirth in Danish Holsteins. *Journal of Dairy Science* **87**, 1477-1486.
- Hayes BJ, Bowman PJ, Chamberlain AJ, Goddard ME. 2009. Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *Journal of Dairy Science* **92**, 433-443.
- Heins BJ, Hansen LB, Seykora AJ. 2006. Calving difficulty and stillbirths of pure Holsteins versus crossbreds of Holstein with Normande, Montbeliarde, and Scandinavian red. *Journal of Dairy Science* **89**, 2805-2810.
- Heringstad B, Chang YM, Svendsen M, Gianola D. 2007. Genetic analysis of calving difficulty and stillbirth in Norwegian Red Cows. *Journal of Dairy Science* **90**, 3500-3507.
- Hickey JM, Keane MG, Kenny DA, Cromie AR, Amer PR, Veerkamp RF. 2007. Heterogeneity of genetic parameters for calving difficulty in Holstein heifers in Ireland. *Journal of Dairy Science* **90**, 3900-3908.
- Horan B, Dillon P, Faverdin P, Delaby L, Buckley F, Rath M. 2005. The interaction of strain of Holstein-Friesian cows and pasture-based feed systems on milk yield, body weight, and body condition score. *Journal of Dairy Science* **88**, 1231-1243.
- Ibi T, Kahi AK, Hirooka H. 2008. Genetic parameters for gestation length and the relationship with birth weight and carcass traits in Japanese black cattle. *Animal Science Journal* **79**, 297-302.
- International Bull Evaluation Service. (INTERBULL). 2011. International Bull Evaluation Service, Department of Animal Breeding and Genetics SLU, Uppsala, Sweden; [cited 17 December 2011]. Available from URL: <http://www-interbull.org>.
- Itoh Y, Yamada Y. 1988. Selection indices for desired relative genetic gains with inequality constraints. *Theoretical and Applied Genetics* **75**, 731-735.
- Jamrozik J, Fatehi J, Kistemaker GJ, Schaeffer LR. 2005. Estimates of genetic parameters for Canadian Holstein female reproduction traits. *Journal of Dairy Science* **88**, 2199-2208.

- Johanson JM, Berger PJ, Kirkpatrick BW, Dentine MR. 2001. Twinning Rates for North American Holstein Sires. *Journal of Dairy Science* **84**, 2081-2088.
- Johanson JM, Berger PJ. 2003. Birth weight as a predictor of calving Ease and perinatal mortality in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science* **86**, 3745-3755.
- Kadarmideen HN, Thompson R, Simm G. 2000. Linear and threshold model genetic parameters for diseases, fertility and milk production in dairy cattle. *Animal Science* **71**, 411-419.
- 家畜改良事業団. 2009. 乳用種雄牛評価成績 2010年1月. 社団法人家畜改良事業団, 東京都.
- 家畜改良事業団. 2011. 乳用種雄牛評価成績 2011年8月. 社団法人家畜改良事業団, 東京都.
- 家畜改良センター. 2008. 乳用牛評価報告 第28号. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- 家畜改良センター. 2010a. 乳用牛評価報告 第30号. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- 家畜改良センター. 2010b. トピックスと概要 (インターブル). [webpage on the Internet]. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県; [cited 18 June 2010]. Available from URL:http://www.nlbc.go.jp/pdf/iden/topic101_IB2.pdf
- Karlsen A, Ruane J, Klemetsdal G, Heringstad B. 2000. Twinning rate in Norwegian cattle: Frequency, (co)variance components, and genetic trends. *Journal of Animal Science* **78**, 15-20.
- 河原孝吉, 後藤裕作, 萩谷功一, 山口 諭, 鈴木三義. 2004. 北海道のホルスタイン雌牛集団において産乳形質の年当たり遺伝的改良量に影響を及ぼす遺伝選抜差と世代間隔. *日本畜産学会報* **75**, 1-10.
- 河原孝吉, 後藤裕作, 増田 豊, 山口 諭, 鈴木三義. 2010. ホルスタインにおける縦断2値データを使用した雌牛の受胎率に影響する遺伝的および環境的要因. *日本畜産学会報* **81**, 121-132.
- Kawahara T, Gotoh Y, Suzuki M, Yamaguchi S. 2010. Genetic evaluation of calving traits for Holstein and Japanese black (Wagyu) bulls including purebred and F1 crossbred calvings with Holsteins heifers. *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production Leipzig, Germany, Communication 0230*, PP1-07.
- Kearney JF, Schutz MM, Boettcher PJ, Weigel KA. 2004. Genotype × environment interaction for grazing versus confinement. I. Production traits. *Journal of Dairy Science* **87**, 501-509.

- Kinsel ML, Marsh WE, Ruegg PL, Etherington WG. 1998. Risk Factors for Twinning in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* **81**, 989-993.
- Kriese LA, Bertrand JK, Benyshek LL. 1991. Age adjustment factors heritabilities and genetic correlations for scrotal circumference and related growth traits in Hereford and Brangus cattle. *Journal of Animal Science* **69**, 478-489.
- Legarra A, Aguilar I, Misztal I. 2009. A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *Journal of Dairy Science* **92**, 4656-4663.
- Lopez H, Caraviello DZ, Satter LD, Fricke PM, Wiltbank MC. 2005. Relationship between level of milk production and multiple ovulations in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* **88**, 2783-2793.
- López de Maturana EL, Ugarte E, Komen J, Van Arendonk AM. 2007a. Consequences of selection for yield traits on calving ease performance. *Journal of Dairy Science* **90**, 2497-2505.
- López de Maturana EL, Ugarte E, González-Recio. 2007b. Impact of calving ease on functional longevity and herd amortization costs in Basque Holsteins using survival analysis. *Journal of Dairy Science* **90**, 4451-4457.
- López de Maturana EL, Gianola D, Rosa GJM, Weigel KA. 2009. Predictive ability of models for calving difficulty in US Holsteins. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **126**, 179-188.
- López-Gatius F, López-Béjar, Fenech M, Hunter RHF. 2005. Ovulation failure and double ovulation in dairy cattle: risk factors and effects. *Theriogenology* **63**, 1298-1307.
- López-Romero P, Rekaya R, Carabano MJ. 2003. Assessment of homogeneity vs. heterogeneity of residual variance in random regression test-day models in a Bayesian analysis. *Journal of Dairy Science* **86**, 3374-3385.
- 増田豊, 鈴木三義. 2011. 乳用牛の泌乳持続性に対する遺伝評価モデルの比較. 日本畜産学会報 **82**, 297-304.
- Masuda Y, Baba T, Kaneko H, Suzuki M. 2011. Genetic analysis of twinning rate and milk yield using a multiple-trait threshold-linear model in Japanese Holsteins. *Proceedings of the 62nd annual meeting of the European Federation of Animal Science* Stavanger, Norway, 17-111(Abstract).
- 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, Hayes BJ, Goddard ME. 2001. Prediction of total genetic

- value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* **157**, 1819-1829.
- Meyer CL, Berger PJ, Thompson JR, Sattler CG. 2001a. Phenotypic trends in incidence of stillbirth for Holsteins in the United States *Journal of Dairy Science* **84**, 515-523.
- Meyer CL, Berger PJ, Thompson JR, Sattler CG. 2001b. Genetic evaluation of Holstein sires and maternal grandsires in the United States for perinatal survival. *Journal of Dairy Science* **84**, 1246-1254.
- Misztal I, Gianola D, Foulley JL. 1988. Computing aspects of a nonlinear method of sire evaluation for categorical data. *Journal of Dairy Science* **72**, 1557-1568.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee D. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). *Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production* Montpellier, France, CD-ROM Communication, **28**, 07.
- 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.
- Nielen M, Schukken YH, Scholl DT, Wilbrink HJ, Brand A. 1989. Twinning in dairy cattle: A study of risk factors and effects. *Theriogenology* **32**, 845-862.
- Norman HD, Wright JR, Kuhn MT, Hubbard SM, Cole JB, VanRaden PM. 2009. Genetic and environmental factors that affect gestation length in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **92**, 2259-2269.
- Norman HD, Wright JR, Miller RH. 2011. Potential consequences of selection to change gestation length on performance of Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **94**, 1005-1010.
- 農林水産省. 2005. 家畜改良増殖推進検討会報告書 (平成 17 年 10 月) [webpage on the Internet]. 農林水産省, 東京, [cited 17 August 2010]. Available from URL:http://www.maff.go.jp/j/chikusan/gijutu/lin/l_katiku/katiku_kentokai/pdf/h1710_hokoku.pdf
- 農林水産省. 2010a. 家畜改良増殖目標 (平成 22 年 7 月) [webpage on the Internet]. 農林水産省, 東京, [cited 17 December 2011]. Available from URL:http://www.maff.go.jp/j/chikusan/sinko/lin/l_katiku/pdf/katiku_kairyō.pdf
- 農林水産省. 2010b. 畜産統計調査 [webpage on the Internet]. 農林水産省, 東京, [cited 17 December 2011]. Available from URL:<http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/tikusan/index.html>

- Oseni S, Misztal S, Tsuruta S, Rekaya R. 2004. Genetic components of days open under heat stress. *Journal of Dairy Science* **87**, 3022-3028.
- Oyama K, Katsuta T, Anada K, Mukai F. 2004. Genetic parameters for reproductive performance of breeding cows and carcass traits of fattening animals in Japanese Black (Wagyu) cattle. *Animal Science* **78**, 195-201.
- Ravagnolo O, Misztal I. 2000. Genetic component of heat stress in dairy cattle, parameter estimation. *Journal of Dairy Science* **83**, 2126-2130.
- Ron M, Ezra E, Weller JI. 1990. Genetic analysis of twinning rate in Israeli Holstein cattle. *Genetics. Selection Evolution* **86**, 35-45.
- Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* Guelph, Ontario, Canada **18**, 182-185.
- Schaeffer LR. 2004. Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science* **22**, 349-359.
- Schaeffer LR. 2006. Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **123**, 218-223.
- Silva del Río N, Kirkpatrick BW, Fricke PM. 2006. Observed frequency of monozygotic twinning in Holstein dairy cattle. *Theriogenology* **66**, 1292-1299.
- Silva del Río N, Stewart S, Rapnicki P, Chang YM, Fricke PM. 2007. An observational analysis twin births, calf sex ratio, and calf mortality in Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **83**, 1255-1264.
- Statistical Analysis Systems (SAS). 2004. SAS OnlineDocR 9.1.3. SAS Institute, Cary, NC.
- Stanberg E, Brotherstone S, Wall E, Coffey MP. 2009. Genotype by environment interaction for first-lactation female fertility traits in UK dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **92**, 3437-3446.
- Steinbock L, Nasholm A, Berglund B, Johansson K, Philipsson J. 2003. Genetic effects on stillbirth and calving difficulty in Swedish Holsteins at first and second calving. *Journal of Dairy Science* **86**, 2228-2235.
- Tsuruta S, Misztal I. 2006. THRGIBBS1F90 for estimation of variance components with threshold-linear models. *Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* Belo Horizonte, Brazil, CD-ROM Communication, **27-31**
- VanRaden PM, Olson KM, Null DJ, Hutchison JL. 2011. Harmful recessive effects on fertility detected by absence of homozygous haplotypes.

- Journal of Dairy Science* **94**, 6153-6161.
- Van Tassell CP, Wiggans GR, Misztal I. 2003. Implementation of a sire-maternal grandsire model for evaluation of calving ease in the United states. *Journal of Dairy Science* **86**, 3366-3373.
- Varona L, Misztal I, Bertland JK. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation. *Journal of Animal Science* **77**, 1994-2002.
- 和田康彦, 建部 晃, 松本成生, 横内圀生. 1991. ホルスタイン種の種雄牛評価に及ぼす地域と種雄牛の交互作用の影響. 日本畜産学会報 **62**, 63-68.
- Weigel KA, Kriegel T, Pohlman AL. 1999. Genetic analysis of dairy cattle production traits in a management intensive rotational grazing environment. *Journal of Dairy Science* **82**, 191-195.
- Weller JI, Golik M, Seroussi E, Ron M, Ezra E. 2001. Detection of Quantitative Trait Loci Affecting Twinning Rate in Israeli Holsteins by the Daughter Design. *Journal of Dairy Science* **91**, 2469-2474.
- Wiggans GR, Misztal I, Van Tassell CP. 2003. Calving ease (co)variance components for a sire-maternal grandsire threshold model. *Journal of Dairy Science* **86**, 1845-1848.
- Wiggans GR, Cole JB, Thornton LLM. 2008. Multiparity evaluation of calving ease and stillbirth with separate genetic effects by parity. *Journal of Dairy Science* **91**, 3173-3178.
- Willham RL. 1972. The role of maternal effects in animal breeding; III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Science* **35**, 1288-1292.
- Wiltbank M, Lopez H, Sartori R, Sangsritavong S, Gumen A. 2006. Changes in reproductive physiology of lactating dairy cows due to elevated steroid metabolism. *Theriogenology* **65**, 17-29.
- Yamada Y, Yokouchi K, Nishida A. 1975. Selection index when genetic gains of individual traits are of primary concern. *The Japanese Journal of genetics* **50**, 33-41.
- Zaborski D, Grzesiak W, Szatkowska I, Dybus A, Muszynska M, Jedrezejczak M. 2009. Review: Factors affecting dystocia in cattle. *Reproduction in Domestic Animals* **44**, 540-551.