

黒毛和種における繁殖性の遺伝的改良

平成 26 年
(2014 年)

帯広畜産大学大学院 畜産学研究科
博士後期課程 畜産衛生学専攻
前田 さくら

**Genetic improvement of fertility traits
for Japanese Black Cattle**

2014

MAEDA Sakura

Doctoral Program in Animal and Food Hygiene
GRADUATE SCHOOL OF ANIMAL HUSBANDRY
OBIHIRO UNIVERSITY OF AGRICULTURE AND
VETERINARY MEDICINE

目次

第 1 章	緒言	1
1.1	黒毛和種における繁殖性の改良	1
1.1.1	黒毛和種改良の歴史	1
1.1.2	子牛生産指数を用いた繁殖性の改良	1
1.2	死産による繁殖性の低下	2
1.2.1	死産の発生と調査状況	2
1.2.2	黒毛和種の遺伝性疾患	3
1.3	研究目的	3
第 2 章	黒毛和種の死産に対する表型的要因および近交係数の影響	5
2.1	緒言	5
2.2	材料および方法	6
2.2.1	データ	6
2.2.2	統計解析	6
2.3	結果	7
2.4	考察	8
第 3 章	黒毛和種における死産および生後直死の遺伝的趨勢	14
3.1	緒言	14
3.2	材料および方法	15
3.2.1	データ	15
3.2.2	死産と生後直死の定義	15
3.2.3	遺伝的パラメータの推定	15
3.2.4	遺伝的趨勢の調査	17
3.2.5	IARS 遺伝評価	17
3.3	結果	17
3.3.1	死亡率の表型値	17
3.3.2	遺伝率	18

3.3.3	遺伝的趨勢	18
3.3.4	IARS キャリア種雄牛の利用	18
3.4	考察	18
3.4.1	結論	20
第 4 章	IARS 異常症キャリア種雄牛の利用が枝肉格付形質および 画像解析形質へ与える影響	25
4.1	緒言	25
4.2	材料および方法	26
4.2.1	データ	26
4.2.2	枝肉格付形質	26
4.2.3	画像解析形質	26
4.2.4	統計解析	27
4.2.5	育種価推定	27
4.3	結果	28
4.3.1	キャリア種雄牛の利用頻度	28
4.3.2	交配の組み合わせごとの枝肉成績	28
4.3.3	枝肉重量の育種価比較	29
4.4	考察	29
4.4.1	結論	31
第 5 章	総合考察	35
5.1	まとめ	35
5.2	黒毛和種における繁殖性の改良	36
	謝辞	38
	引用文献	39
	ABSTRACT	47

第 1 章

緒言

1.1 黒毛和種における繁殖性の改良

1.1.1 黒毛和種改良の歴史

我が国の在来牛は，明治以降に外国種との交雑により改良が行われ，役肉用として利用されてきた。1940年代に品種として登録された黒毛和種も，同様に役肉用として利用されてきたが，1955年以降から農作業の機械化や高度経済成長による牛肉の消費ニーズの高まりにより，役用としての役割は薄くなり，肉用牛としての生産へと転換された。肉用牛としての利用へと転換したことにより，体型審査や増体を中心とした改良から産肉能力の改良へと移行した。そのため1968年に産肉能力検定（検定場方式）がはじまり，1985年にはフィールドデータに基づいた改良が開始された（佐々木 2007）。さらに1995年以降は，牛肉の輸入自由化に伴い，肉質の改良を目標として，脂肪交雑を重視した改良が行われてきた。育種改良の結果，1992年から2006年にかけて，黒毛和種繁殖雌牛の枝肉重量，ロース芯面積，脂肪交雑基準値の育種価は増加傾向を示しており，集団における遺伝的能力の向上が報告されている（全国和牛登録協会 2012）。また遺伝的評価値が利用されたことで，牛肉輸入自由化後12年の間に黒毛和種のBMS ナンバーの表型値は+1.9，枝肉重量は+24.1kg増加しており，改良による成果を上げてきた（農林水産省 2010）。

1.1.2 子牛生産指数を用いた繁殖性の改良

我が国の肉用牛飼養戸数は年々減少しており，それにともない繁殖雌牛頭数も減少傾向にある（農林水産省 2006）。また，子牛取引頭数が減少したことにより子牛価格が上昇しており，2013年には黒毛和種雄子牛の平均価格が50万円を超える水準まで高騰した（表 1-1）。そのため繁殖の効率化による黒毛和種頭数の

増加が望まれている。加えて、乳用、肉用を問わず、牛の受胎率は低下しているといわれており、実際に肉用種における初回受胎率は2002年の68.7%をピークとして、2012年には56%まで低下している（家畜改良事業団 2014）。黒毛和種の分娩間隔については、12.9ヶ月から13.4ヶ月の間で推移しており（農林水産省 2006）、延長傾向は認められないが、理想とされる1年1産を達成するためには、更なる分娩間隔の短縮が望まれる。

このような状況を受けて、黒毛和種では、繁殖性に関する改良の必要性が議論されはじめ、国の定める家畜改良増殖目標（農林水産省 2010）において、繁殖性、早熟性に関する具体的な目標値が定められた。黒毛和種は、2020年までに初産月齢を23.5ヶ月に、分娩間隔を380.2日に短縮させることを目標としており、その達成を含めた繁殖性の向上を、子牛生産指数を利用して改良する方針が決定している。子牛生産指数は、以下の様に算出され、4歳を超えた最初の分娩までの産子数を示した値である（全国和牛登録協会 2012）。

$$\text{子牛生産指数} = \frac{4 - \text{初産年齢}}{\text{分娩間隔（年）}} + 1$$

表 1-1 黒毛和種における子牛取頭数および価格の年次推移

出荷年	取引頭数（頭）			取引価格（円）		
	計	雄	雌	平均	雄	雌
2009	387,893	211,775	176,118	356,056	390,377	321,734
2010	352,143	188,147	163,996	374,404	405,016	343,792
2011	361,630	194,177	167,453	396,731	426,988	366,474
2012	361,940	194,888	167,052	409,293	443,758	374,828
2013	353,432	190,284	163,148	479,488	516,611	442,364

農畜産業振興機構（2014）より

1.2 死産による繁殖性の低下

1.2.1 死産の発生と調査状況

ホルスタイン種では、難産による空胎日数の延長や受精回数の増加傾向が認められており（Eaglen 2011）分娩難易度が4以上と評価された難産の場合、死産率が63%以上になると報告されている（河原ら 2013）。加えて、難産と死産に

は表型的，遺伝的関連性（遺伝相関が 0.5 から 0.7）があることも知られている（Meijering 1984）．したがって，黒毛和種においても，死産を原因とする母牛や産子の死産，次期妊娠の遅延，分娩間隔の延長により繁殖性の低下が予想される．また先述した子牛生産指数は，分娩間隔に影響を受ける形質であり，死産は子牛生産指数の低下により繁殖雌牛の評価を下げる要因にもなる．しかし，黒毛和種の死産に関する報告は少なく，発生状況の把握や発生要因の調査は遅れている．したがって，死産の表型的，遺伝的要因の調査を行い，黒毛和種の死産に関する改良の可能性を評価することは，繁殖性の改良に貢献すると考えられる．

1.2.2 黒毛和種の遺伝性疾患

国が定める黒毛和種の公表遺伝性疾患は，牛バンド 3 欠損症，牛第 13 因子欠損症，牛クローニン 16 欠損症，イソロイシル tRNA 合成酵素遺伝子（IARS）異常症など 7 種であり（農林水産省 2013a），これには発症時の致死性が高い疾患も含まれている．このように遺伝性疾患は死産を引き起こす要因の一つであることが広く知られており，出生した場合でも生後直死や育成期における死亡の原因となるため，キャリア牛の淘汰を含めた，原因遺伝子の排除は繁殖性の向上において重要である．しかしながら遺伝性疾患はキャリア種雄牛の利用により発症が顕在化することが多く，そのような遺伝的能力の高い種雄牛の淘汰は困難である．また原因遺伝子が産肉性に関連する遺伝子と連鎖していた場合，黒毛和種集団の遺伝的能力を低下させる可能性がある．このように，遺伝性疾患の原因遺伝子を集団から排除する場合，産肉性など他の経済形質との関連性を調査する必要がある（藤田ら 2004）．IARS 異常症は近年新たに報告された遺伝性疾患であり，発症個体は虚弱状態で出生するため，死産や生後直死の発生率を高くする可能性が高い（Hirano *et al.* 2013；農林水産省 2013a）．したがって，IARS 異常症のキャリア種雄牛が枝肉格付に与える影響の調査は，産肉性を維持した繁殖性の向上に寄与すると思われる．

1.3 研究目的

前述したとおり，死産の発生は繁殖性を低下させる要因となり得る．したがって，本研究では，死産の減少による黒毛和種の繁殖性の改良を目的として，死産に着目した研究を行った．2 章では，黒毛和種における死産の発生状況の調査および死産に影響を与える環境要因の調査を行い，3 章では，死産の遺伝的改良の可能性を調査するために，死産および生後直死に与える遺伝的影響および黒毛和種種雄牛の遺伝的趨勢を調査した．また，死産の原因となり得る IARS 異常症を

取り上げ、IARS 異常症正常種雄牛とキャリア種雄牛との比較を行った。4 章では、IARS 異常症の原因遺伝子の排除が黒毛和種集団に与える影響を調査するために、IARS 異常症キャリア種雄牛が肉質に与える影響について言及した。

第 2 章

黒毛和種の死産に対する表型的要因および 近交係数の影響

2.1 緒言

死産は産子および繁殖雌牛の死亡による収入の減少や、母体の損傷による繁殖性の低下を引き起こす。そのため、死産の発生を抑制することは個体の繁殖性および経済性の面から家畜において重要な課題である。特に黒毛和種では子牛価格平均が雄で 52 万円/頭、雌で 44 万円/頭（農畜産業振興機構 2014）と高額であることから、子牛の死亡による収入の減少は繁殖農家にとって大きな経済的損失となる。また家畜改良増殖目標（農林水産省 2010）では 1 年 1 産を理想とした繁殖性向上のため、子牛生産指数を用いて黒毛和種の繁殖性に着目した改良を目標としている。しかし、流産および死産した繁殖雌牛では、空胎日数が長くなる傾向が報告されており（岡野ら 1984）、死産が起こることで繁殖サイクルに遅れが生じて、子牛生産指数を低くする要因となる。そのため、死産は黒毛和種の繁殖性向上という点においても重要な形質である。黒毛和種とホルスタイン種との交雑種を用いた調査では、黒毛和種を交配したホルスタイン雌牛の初産分娩における死産率は 1990 年以降増加傾向にあり、2000 年以降に誕生した黒毛和種種雄牛では死産の危険性がやや高いと報告されていることから（北海道ホルスタイン農業協同組合 2013）、黒毛和種産子においても死産の増加が懸念される。また、黒毛和種では集団の近交係数が上昇しており、遺伝的多様性の低下が問題視されている（徳永ら 2011）、過度な近親交配は繁殖性を低下させることが知られており、死産率を高める要因となるかもしれない。しかし黒毛和種では、先天異常（平賀ら 1987）や出生時体重との関連性（小形ら 1995）など死産した子牛に関する報告がある一方で、獣医学的観点からなされた症例報告にとどまり、大規模な黒毛和種産子の記録を用いた死産要因の検討は行われてこなかった。そのため本章では、黒毛和種の死産に影響を与える要因の発見を目的として、黒毛

和種産子の分娩記録を用いて、産子の近交係数やその他の環境要因が死産に影響しているか調査した。

2.2 材料および方法

2.2.1 データ

十勝池田町農業協同組合が収集した 2009 年 1 月から 2012 年 2 月の黒毛和種分娩記録、(一社)北海道酪農畜産協会が集積した血統記録を用いた。収集した 3,611 頭の分娩記録のうち、受精卵移植による産子、産次数の記録が得られない産子、3 代祖まで血統を遡ることができない産子、妊娠期間が 3σ 範囲外 ($\sigma = 6.83$ 日) の産子についてはデータセットから削除した。その結果、得られた 2,878 頭の分娩記録を分析に利用した。産子の近交係数は血統記録を 5 代祖まで遡り、inbh プログラム (増田 2005) を用いて、Sargolzaei and Iwaisaki (2005) の方法にしたがい算出した。近交係数の算出に使用した総個体数は 9,273 頭であった。

また本研究においては、出生日に産子が死亡した場合を死産として定義して、1 日以上生存した個体は全て通常分娩として扱い分析を行った。

2.2.2 統計解析

各効果における死産のリスクを評価するために、ロジスティック回帰分析を行った。仮定したモデルは以下の通りである。

$$\eta = g(\mu) = \mathbf{X}\mathbf{b}, \quad g(\mu_i) = \log\left(\frac{\mu_i}{1 - \mu_i}\right)$$

この時、 \mathbf{b} は母数効果のベクトル、 \mathbf{X} は母数効果を関連付ける計画行列、 $g(\mu_i)$ は \mathbf{b} を推定するためのリンク関数であり、 μ_i は i 番目のクラスにおける死産確率を示している。母数効果は、分娩季節 (4 水準)、産子の性別 (2 水準)、双子分娩の有無 (2 水準)、母牛の産次数 (6 水準)、妊娠期間 (7 水準)、産子の近交係数 (6 水準) として、母数効果ごとにロジスティック回帰分析を行った。分娩の季節は、気象庁 (2013) が公表している十勝地方池田地点の気象データを利用して、月の平均気温が 0°C 以下の月を冬 (1-3 月, 12 月)、 0°C 以上 10°C 未満の月を春 (4, 5 月) または秋 (10, 11 月)、 10°C 以上の月を夏 (6-9 月) として分類した。妊娠期間および産子の近交係数は、連続変数ではあるが、死産率の推移が線形ではないことから (図 2-2, 2-3)、各クラスが 50 以上の記録を持つようにクラス分けを行い、母数効果として扱った。それぞれの母数効果におけるクラス分

けの詳細は表 2-2 に示した通りである。各効果内における死産に対するリスクを比較するために、オッズ比を算出した。オッズはある事象が起きた確率 (π_i) と起きなかった確率 ($1 - \pi_i$) の比であり：

$$\text{Odds} = \frac{\pi_i}{1 - \pi_i}$$

2つの条件間でオッズの比をとった値がオッズ比となる：

$$\text{Odds ratio (A vs B)} = \frac{\frac{\pi_A}{1 - \pi_A}}{\frac{\pi_B}{1 - \pi_B}}$$

本研究では、オッズ比が 1 の時、2つのクラス間で死産の起こりやすさが同程度。オッズ比が 1 より大きい時、条件 A において B より死産が起こりやすい。反対にオッズが 1 より小さい時、条件 B において A より死産が起こりやすいことを意味している。分析には SAS の LOGISTIC プロシジャ (SAS 2009) を用い、各母数効果における水準間の有意差検定は、Bonferroni 法により有意水準を補正して行った。

2.3 結果

黒毛和種の平均死産率は 2.12% であり、2009 年の 3.22% を最大として 2012 年まで死産の減少傾向が認められた (表 2-1)。また初産分娩における死産率は 3.42% と全体平均よりもやや高い値であった。過去の研究における黒毛和種の死産率は 2.4% (岡野ら 1984) と本研究の結果と同程度の値であった。また、ホルスタイン種の初産における死産率は約 10%、交雑種で約 5% (北海道ホルスタイン農業協同組合 2013) と報告されており、黒毛和種は比較的死産の少ない品種であることが示された。次に死産率ごとの農家数を図 2-1 に示した。死産が 1 度も起きていない農家が 26 戸ある一方で、死産率が 5% 以上と平均値を上回る農家も 9 戸存在した。このうち 3 戸は分娩記録の数が 20 頭未満と少ないために、1 回の死産によって死産率が高くなっていたが、死産が繰り返し観察される農家 (2~7 回) もあり、農家ごとの死産の発生率には差がみられた。

表 2-2 に各効果における死産に対するオッズ比を示した。分娩の季節に関しては、全てのクラス間でオッズ比に有意な差は無く、季節の効果は認められなかつ

た。また産子の性別に関しても、死産に対するリスクは雌雄で同程度であった。単子分娩に対する双子分娩のオッズ比は 10.66 と高い値を示し、双子分娩では単子分娩と比較して死産が起こりやすい結果となった ($P < 0.05$)。産次の効果では、初産を基準とした際に、2 産目以降のクラスでは死産のリスクが低い傾向が見られたが、オッズ比が有意に 1 と異なったのは 3-4 産目のクラスのみであった ($P < 0.05$)。妊娠期間ごとの死産率の推移では、平均妊娠期間を含むクラス (287-291 日) の死産率が 1.19% と最も低く、278 日以下のクラスで 11.5% と最も高い値であった (図 2-2)。また、ロジスティック回帰分析の結果では、妊娠期間が 287-291 日クラスを基準とした際、278 日以下のクラスと 300 日以上のクラスで死産のリスクが高く、平均妊娠期間 (289 日) との差が大きくなるほど死産のリスクが高くなっていった。特に、妊娠期間が 278 日以下のオッズ比は 10.85 (vs 287-291 日) と最も高く、妊娠期間が短すぎる時、より死産が起こりやすくなる傾向が示された。本研究における産子の平均近交係数は 4.7% と低い値であったが、20% を超える産子も数頭存在していた。クラスごとの死産率の推移では、近交係数が 15% までは、ほぼ同程度の死産率であったが、15% 以上のクラスでは死産率が 6.78% と高くなった (図 2-3)。同様に、クラス間で死産の危険性に有意な差は認められなかったものの、近交係数が 15% 以上のクラスでは死産の危険性が高い傾向にあった (3% 以下のクラスを基準とした際のオッズ比 3.15)。

表 2-1 死産率の年次推移

Year	Number of calves		Stillbirth rate (%)
	Alive	Stillbirth	
2009	901	30	3.22
2010	928	18	1.90
2011	931	13	1.38
2012	57	0	0.00

2.4 考察

Mee (2008) は、乳牛の難産において、産子の出生時体重と母牛の骨盤のサイズが影響していると報告しているが、黒毛和種の死産においても同様に、出生時体重など産子由来の要因と、母牛の繁殖能力など母牛由来の要因が考えられる。出生時体重に関して、小形ら (1995) は黒毛和種では、母体内における胎児の発育障害により産子の死亡率が高くなると報告しており、出生時体重が 20kg 以下

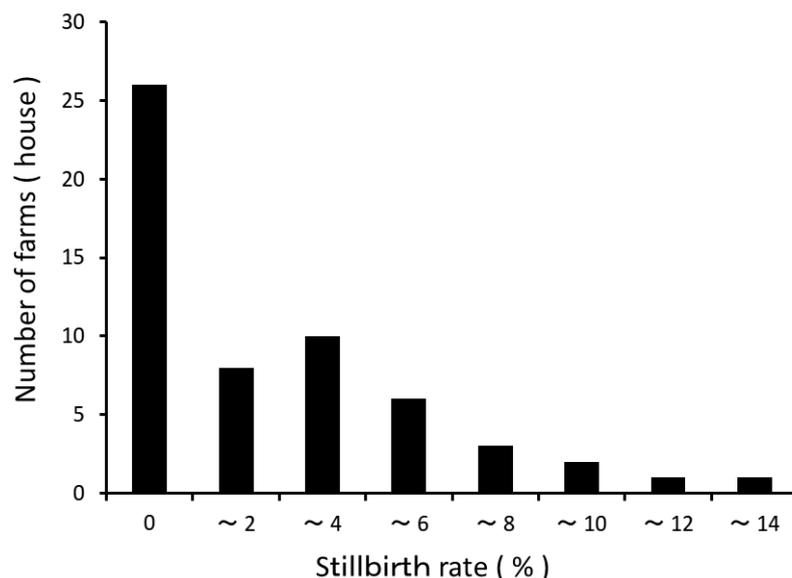


図 2-1 死産率ごとの農家戸数

の時、産子の虚弱による死産や周産期死亡の危険性が高いことを指摘している。出生時体重を軽くする要因としては、まず妊娠期間の不足が挙げられる。ホルスタイン種において、平均妊娠期間との差が大きくなるにつれて子牛の周産期死亡が増え、特に妊娠期間が短い場合に、より死亡率が高くなると報告されており（小形ら 1995；Johanson and Berger 2003；Hansen *et al.* 2004）この傾向は本研究の結果と一致していた。本研究では、特に妊娠期間が 278 日以下のクラスで死産のリスクが高いことから、妊娠期間が平均（289 日）より 11 日以上短い時は、胎児の発育が不十分である可能性が高いと推察された。母牛の産次も、産子の出生時体重に影響する要因である。品種にかかわらず、初産の死産率が高いことは、多くの研究で指摘されてきたが（Philipsson 1976a；McDermott 1990；Johanson and Berger 2003；Atashi *et al.* 2012），本研究においても初産における死産のリスクは高く、過去の研究と同様の傾向を示していた。Johanson and Berger（2003）はホルスタイン種において、初産の個体では、母牛の体重が経産牛と比較して平均 132kg 軽く、生まれた産子の出生時体重も 3.5kg 軽いことを報告しているが、初産では、母牛自体が成熟していないために、妊娠による母体への負荷が大きく、胎児の成長が不十分になるために、死産率が高くなると考えられる。本研究では、初産以降、3-4 産目で最も死産のリスクが低くなった。これは母牛が成熟することで胎児が十分に発育できるようになったこと、初産で繁殖



図 2-2 妊娠期間クラスにおける死産率の推移

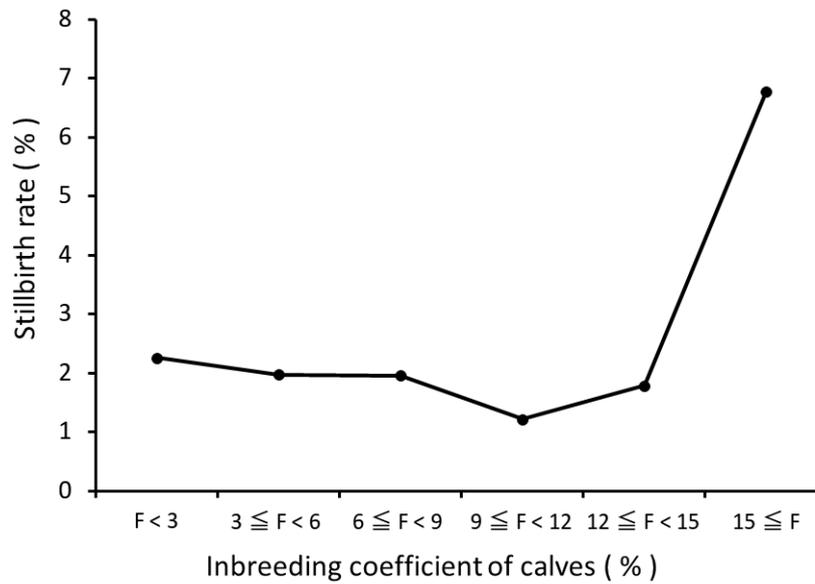


図 2-3 近交係数クラスにおける死産率の推移

成績が悪い母牛が淘汰されたことが要因として考えられる。一方で、5-6産目からは死産のリスクが増加に転じていた。黒毛和種において加齢に伴う子宮内組織の異常や子宮萎縮が報告されており（山内 1964；岡野ら 1984），このような加齢による繁殖能力の低下が死産の増加に影響しているのではないかと推察された。9産目以降のクラスでは再び死産のリスクが低下する傾向が見られた。これは繁殖能力の低下した雌牛が淘汰されていき，繁殖能力の高い雌牛が選択された結果であると考えられる。Johanson and Berger（2003）はホルスタイン種において，小形ら（1995）とは逆に，産子の出生時体重が重いほど周産期死亡が増加すると指摘しており，産子の死亡率は出生時体重が35kg以上でゆるやかに増加しはじめ，47kg以上になると急激に増加すると予測した。これは，産子の出生時体重が軽い場合，産子の未発達が原因で死産が引き起こされるが，産子の体重が重い場合，母体への負荷が大きく，分娩時の事故が増加するためである。本研究では妊娠期間が300日以上の際に死産のリスクが増加していたが，これは分娩が平均（289日）より11日以上遅延した場合，母牛が産子の成長に耐え切れない可能性が高いことを意味している。いくつかの研究では，産子が雄の場合に死産率が高くなると報告しているが（Philipsson 1976b；Ghavi *et al.* 2008），本研究では産子の性別間で死産のリスクに差は認められなかった。雄産子の死産が多くなるのは雄の出生時体重が雌よりも重いためだが，黒毛和種においても平均出生時体重は雄で39.9kg，雌で29.9kgとおおよそ10kgの差が報告されている（農業・食肉産業技術総合研究機構 2008）。しかし，Johanson and Berger（2003）は出生時体重が30kgと40kgを比較した場合，周産期死亡率の差は1%未満であると予測していることから，黒毛和種では出生時体重が40kg以下と比較的軽い品種であるため，性別が死産に影響しにくかったと考えられる。しかし，新しい年代の繁殖雌牛では枝肉重量の育種価が増加傾向にあり（Sasaki *et al.* 2006；全国和牛登録協会 2012），胸囲や体重の増加が改良目標とされていることから（農林水産省 2010），黒毛和種の体型に関する改良がより進むことで，産子の性別が死産に与える影響が強くなる可能性がある。産子が双子であった場合の死産率は，単子分娩と比べて非常に高い値であった。双子分娩では，妊娠期間が短くなり，単子分娩と比較して出生時体重は軽くなるが，母牛にかかる負担は大きいため，母牛と産子の両方の要因から死産率が急激に高くなる。本研究における双子の発生率は1.87%と低い値だが，双子産子のうち16.7%が死産，さらに7.4%のペアでは両個体とも死産であったことから，双子分娩の減少は死産率の低下に効果的であると考えられる。ホルスタイン種では双子率の推定遺伝率（0.18）および反復率（0.19）から，双子に関する遺伝的改良が可能であると報告されている（馬場ら 2012）。そのため，双子分娩を用いた繁殖雌牛の淘汰または選抜は死産を減少させる手段になると思われる。このように，出生時体重は軽すぎても重す

ぎても死産に強く影響を与えるため、胎児の発育状態の把握や出生時体重の記録は死産を減少させるための有益な情報となる。近親交配は家畜を改良する上で有効な手段であるが、一方で重度の近親交配は、近交退化を起こすことが知られており（ファルコナー 1993）、黒毛和種においても近交係数と枝肉重量、日増体量との間には負の回帰係数が報告されている（内田と山岸 1993）。本研究の結果では、産子の近交係数が 15 % 以上になる強い近親交配が行われたときに、死産のリスクが急激に高くなることから、目安として産子の近交係数が 15% 以下になるように交配することで、近親交配による死産の増加を防ぐことができると考えられた。

表 2-2 死産に対する母数効果ごとのオッズ比および 95% 信頼区間

Fixed effect	Class	n	Odds ratio	Adjusted 95% CI
Season	Spring (4-5) ^{Ref}	559	1.00	-
	Summer (6-9)	1118	0.91	0.34 - 1.80
	Autumn (10-11)	373	0.64	1.94 - 2.09
	Winter (1-3, 12)	828	0.78	0.39 - 2.16
Sex	Male ^{Ref}	1515	1.00	-
	Female	1363	1.15	0.69 - 1.91
Condition of calf calved	Single ^{Ref}	2824	1.00 ^a	-
	Twin	54	10.66 ^b	4.95 - 22.95
Parity	1 ^{Ref}	380	1.00 ^b	-
	2	388	0.59 ^{ab}	0.18 - 1.92
	3-4	722	0.28 ^a	0.08 - 0.94
	5-6	556	0.73 ^{ab}	0.27 - 2.00
	7-8	405	0.94 ^b	0.34 - 2.62
	9-	427	0.40 ^{ab}	0.11 - 1.45
Gestation length (days)	≤ 278	52	10.85 ^b	2.78 - 42.35
	279-282	219	2.75 ^{ab}	0.78 - 9.61
	283-286	587	1.44 ^a	0.47 - 4.41
	287-291 ^{Ref}	1094	1.00 ^a	-
	292-295	636	1.60 ^a	0.55 - 4.64
	296-299	238	2.89 ^{ab}	0.87 - 9.62
	300 ≤	52	8.85 ^b	2.09 - 37.47
Inbreeding coefficient of calves (%)	F < 3 ^{Ref}	1151	1.00	-
	3 ≤ F < 6	1009	0.88	0.43 - 1.90
	6 ≤ F < 9	358	0.86	0.29 - 2.61
	9 ≤ F < 12	245	0.54	0.11 - 2.61
	12 ≤ F < 15	56	0.79	0.06 - 11.12
	15 ≤ F	59	3.15	0.76 - 13.13

^{Ref} Referent for odds ratio within effect

^{a,b} Significantly different within column of each effect (P < 0.05)

第 3 章

黒毛和種における死産および生後直死の 遺伝的趨勢

3.1 緒言

前章において、黒毛和種の死産率は 2.12% であり、死産は母牛の産次、妊娠期間、双子分娩など環境の影響を強く受ける形質であるという結果が示された。一方で、死産における直接遺伝効果の遺伝率は、乳用種であるスウェディッシュ・フリージアン種では 0.07~0.076 (Philipsson 1976c), ノルウェー・レッド種では 0.07 (Heringstad *et al.* 2007), 肉用種であるシャロレー種では 0.01~0.09, ヘレフォード種では 0.03~0.06 (Eriksson *et al.* 2004) と報告されており、他品種において死産の遺伝性が示唆されてきた。また、黒毛和種種雄牛とホルスタイン種母牛から得られた交雑種（以下、交雑種）の調査では、1990 年以降に生まれた黒毛和種種雄牛において、死産の予測伝達能力 (ETA) の上昇が認められており (北海道ホルスタイン農業協同組合 2013), 黒毛和種の死産が遺伝的な影響を受けていることが報告されている。しかし、これらの値には品種ごとにばらつきがあり、黒毛和種産子の記録を用いた遺伝的な評価が望まれる。特に黒毛和種産子の記録を用いて遺伝的趨勢を調査することは、黒毛和種の繁殖性に関する改良において重要である。加えて黒毛和種では、近年 IARS 遺伝子の異常が子牛の虚弱を引き起こすことで、死産や生後直死に関与していることが報告された (Hirano *et al.* 2013)。Ogata *et al.* (1999) は生後 14 日以内に死亡した子牛のうち 59% が虚弱によるものであるとしており、子牛虚弱は黒毛和種における子牛損耗の大きな要因である。また、IARS 異常による虚弱は虚弱子牛の 20~30% であると予測されており (動物遺伝研究所 2012), IARS 異常遺伝子の淘汰による子牛死産率の減少が期待される。本章では、黒毛和種の分娩記録を用いた死産および生後直死の遺伝評価を目的として、遺伝的パラメータの推定および遺伝的趨勢を調査した。また、IARS 異常症キャリア種雄牛の利用による死

産への影響を調査するために、IARS 異常症正常種雄牛とキャリア種雄牛の育種価比較を行った。

3.2 材料および方法

3.2.1 データ

2005年から2012年の家畜改良センター肉用牛関係牧場(4牧場)および2009年から2011年の北海道池田町繁殖農家(58戸)から得られた黒毛和種の分娩記録($n=11,994$)のうち、受精卵移植の個体、妊娠期間が250日未満の個体、4産目以降の個体、3頭以上の後代を持たない種雄牛または母方祖父(MGS)を持つ個体を削除して得られた4,529頭の分娩記録を分析に用いた。遺伝分析には、家畜改良センターおよび北海道酪農畜産協会が集積した血統記録を用いて、産子の5代祖までの血統を遡り利用した。

3.2.2 死産と生後直死の定義

本研究では、死産と生後直死を以下のように定義して別形質として分析した。死産の分析では、産子が出生日に死亡した個体を死産として扱い、2日以上生存した個体は全て通常分娩とした。生後直死の分析では、出生日から3日以内に産子が死亡した場合を生後直死として扱い、4日以上生存した個体は全て通常分娩とした。

3.2.3 遺伝的パラメータの推定

死産および生後直死は2値形質であるため、正規分布している潜在的なスケールを仮定した閾値モデルを採用して、以下のモデルを当てはめた:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}_1\mathbf{h}\mathbf{y} + \mathbf{Z}_2\mathbf{s} + \mathbf{Z}_3\mathbf{mgs} + \mathbf{e}$$

この時、 \mathbf{y} は死産または生後直死のリアビリティのベクトル、 \mathbf{b} は母数効果のベクトル、 $\mathbf{h}\mathbf{y}$ は牛群×年の変量効果のベクトル、 \mathbf{s} は種雄牛の変量効果のベクトル、 \mathbf{mgs} はMGSの変量効果のベクトル、 \mathbf{X} 、 \mathbf{Z}_1 、 \mathbf{Z}_2 、 \mathbf{Z}_3 はそれぞれの効果と観測値を結合する計画行列、 \mathbf{e} は残差のベクトルを示している。母数効果には、産次(3水準)、双子分娩(2水準)、性別(2水準)、近交係数(4水準)を含めた。死産の子牛の中には奇形や食害などの理由で性別が判断できない個体が16個体

存在した，これらの個体は性別の記録のみ欠損として分析に含めた．各母数効果におけるクラス分けの詳細は表 3-1 に示した通りである．”extreme category” problem (Misztal *et al.* 1989) を回避するために，池田町の分娩記録は全て同一の牛群として扱い，牛群×年を変量効果としてモデルに含んだ．産子から 5 代祖まで血縁個体を遡り，得られた 224 頭の種雄牛を利用した．このうち記録を持つ種雄牛は 154 頭であった．変量効果に対しては，以下の分散共分散構造を仮定した．

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{hy} \\ \mathbf{s} \\ \mathbf{mgs} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_{hy}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{A}\sigma_s^2 & \mathbf{A}\sigma_{s,mgs} & 0 \\ 0 & \mathbf{A}\sigma_{s,mgs} & \mathbf{A}\sigma_{mgs}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

\mathbf{I} は単位行列， \mathbf{A} は分子血縁行列， σ_s^2 ， σ_{mgs}^2 ， $\sigma_{s,mgs}$ はそれぞれ種雄牛，MGS の分散およびその共分散， σ_e^2 は残差分散である．分散成分の推定には，THRGIBBS1F90 プログラム (Tsuruta and Misztal 2006) を用いて，ギブスサンプリング法により計算した．この時，ギブスサンプリングは 200,000 回反復して行い，burn-in は 50,000 回とした．また，得られた分散成分の推定値から，以下の式を用いて表型分散 (σ_p^2) を算出した．

$$\sigma_p^2 = \sigma_s^2 + \sigma_{s,mgs} + \sigma_{mgs}^2 + \sigma_e^2$$

推定した種雄牛分散，MGS 分散から，以下の式を用いて直接遺伝分散 (σ_D^2)，母性遺伝分散 (σ_M^2) およびその共分散 ($\sigma_{D,M}$) を算出して，直接遺伝効果と母性遺伝効果の遺伝率 (h_D^2, h_M^2) を求めた (Willham 1972) ．

$$\begin{bmatrix} \sigma_D^2 \\ \sigma_{D,M} \\ \sigma_M^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4 & 0 & 0 \\ -2 & 4 & 0 \\ 1 & -4 & 4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \sigma_s^2 \\ \sigma_{s,mgs} \\ \sigma_{mgs}^2 \end{bmatrix}$$

$$h_D^2 = \frac{\sigma_D^2}{\sigma_p^2}, \quad h_M^2 = \frac{\sigma_M^2}{\sigma_p^2}$$

3.2.4 遺伝的趨勢の調査

種雄牛の生年ごとの推定育種価（EBV）平均を利用して、遺伝的趨勢を調査した。育種価の推定には CBLUP90THR プログラム（Misztal *et al.* 2002）を用いた。CBLUP90THR プログラムで得られた EBV は、仮定した潜在的なスケール上での EBV であるため、Van Tassell *et al.*（2003）および Cole *et al.*（2007）の方法にしたがい、以下の式を用いて実際の死産率に変換した。

$$\text{Mortalityrate\%} = 1 - F[-\varepsilon + F^{-1}(1 - MR\%^*) + \bar{\varepsilon}^*]$$

この時、Mortality rate は実在スケール上の EBV、F は標準正規分布の累積分布関数、 F^{-1} はその逆関数、 ε は潜在スケール上の EBV、MR% は死亡率平均、また*はその値が集団全体の値であることを意味している。

3.2.5 IARS 遺伝評価

IARS 遺伝子異常におけるキャリア種雄牛の利用と死産、生後直死との関連性を調査するために、死産および生後直死の表型値、EBV 平均値をそれぞれ比較した。分析に用いた 224 頭の種雄牛のうち農林水産省（2013）が公表している IARS 遺伝子検査結果を持つ個体は 181 頭（正常 155 頭、キャリア 26 頭）であった。なお、平均値の比較には SAS の TTEST プロシジャを用いた（SAS 2009）。

3.3 結果

3.3.1 死亡率の表型値

死産率は 2.70%、生後直死率は 3.62% であり、死産に関しては前章で示した 2.12% と同程度の値であった。死産率の年次推移をみると、2008 年に死産（5.53%）および生後直死（7.83%）の急激な増加が認められたが、2009 年以降は再び減少に転じていた（図 3-1）。また、死産と比較して 2~3 日目に死亡した割合は低く、生後直死の個体のうち多くは出生日に死亡していることが解った。表 3-1 は、各母数効果における記録数と産子の死亡率を示している。双子分娩、近交係数は、クラス間の死亡率に産子の死亡率に影響していると考えられたが、産子の性別による死亡率の違いは認められなかった。これらの傾向は黒毛和種における過去の報告と一致していた（Uematsu *et al.* 2013）。

3.3.2 遺伝率

表 3-2 には、各形質における（共）分散成分および遺伝率を示した。どちらの形質においても、牛群×年の分散が死産では 0.11，生後直死では 0.09 と最も大きく，種雄牛と MGS の分散は 0.04 から 0.05 と同程度の値であった。死産において種雄牛と MGS では種雄牛の遺伝率が高い傾向にあり，また直接遺伝効果の遺伝率が母性遺伝効果よりも高い結果となった（0.17 vs 0.11）。同様に，生後直死においても，直接遺伝効果の方が母性遺伝効果よりも高い遺伝率を示していた（0.14 vs 0.08）。

3.3.3 遺伝的趨勢

種雄牛全体の育種価平均は死産で 2.97%（± 0.47），生後直死 3.86%（± 0.48）であり，育種価の値は種雄牛ごとにばらつきがみられた。しかし種雄牛の出生年ごとの育種価推移では，どちらの形質においても大きな遺伝的変化は認められなかった（図 3-2）。

3.3.4 IARS キャリア種雄牛の利用

IARS 異常症キャリア種雄牛の平均死産率は 1.85% と正常種雄牛の 2.78% よりも低い値であった。一方で，生後直死率ではキャリア種雄牛が 3.88% と正常種雄牛よりも高い値を示していた（表 3-3）。どちらの形質においても，平均値間に有意な差は認められなかった。しかし，生後直死率において，キャリア種雄牛の標準偏差は正常種雄牛よりも 1.5% 程度高い値を示しており，キャリア種雄牛の頭数が少ないために有意な差が出にくいと考えられた。また，育種価平均値を比較しても，死産においては正常とキャリアではそれぞれ 2.66%，2.59% と同程度の値であり，有意な差はみられなかった（表 3-4）。

3.4 考察

死産および生後直死の遺伝率はともに低く（0.07～0.17），遺伝よりも環境の影響を強く受ける形質であると言えた。黒毛和種に限らず，出生時体重は死産の発生と強い関連がある（Philipsson 1976b）。黒毛和種において，子牛の出生時体重は母性遺伝効果の遺伝率が直接遺伝効果よりも高いと言われており（Munim 2013），母性遺伝効果の影響が強い形質である。そのため，死産および生後直死においても母性遺伝効果分散が大きくなると予想されたが，直接遺伝効果分散

(0.15) は母性遺伝効果分散 (0.10) よりも大きく、遺伝率も高い傾向が見られた。本研究では、母性遺伝効果について母方祖父を用いて推定したため、母性遺伝効果が過小評価された可能性がある。また、Ramirez-Valverde *et al.* (2001) は、肉用牛の分娩難易の遺伝評価において、閾値アニマルモデルが最も育種価の精度が高くなると報告しており、今後、死産記録の更なる収集が行われれば、閾値アニマルモデルを用いた分析により、母性遺伝効果についてより精度の高い評価が可能であると思われる。遺伝的趨勢では、種雄牛の生年ごとに遺伝的な変化は認められなかった。これは、これまでの黒毛和種の改良は、死産に対して遺伝的な影響を与えていなかったことを示唆している。しかし、種雄牛ごとの育種価にはばらつきがみられたことから、僅かながら育種価の低い（遺伝的なリスクの低い）種雄牛の選抜によって死産や生後直死について改良の可能性が示唆された。交雑種の産子を利用した黒毛和種種雄牛の遺伝的趨勢では、死産率に関する ETA は 1990 年以降増加傾向を示しており（北海道ホルスタイン農業協同組合 2013）、本研究の結果と異なっていた。母牛として用いたられたホルスタイン種は死産率が高いと言われており、母牛の影響が種雄牛の評価値に影響した可能性がある。また、黒毛和種生産と交雑種生産では、供用される種雄牛が異なっており、黒毛和種で多く供用される種雄牛は、交雑種に利用されていないことも、異なる評価となった要因であると考えられた。

黒毛和種では BMS や枝肉重量など、枝肉格付形質による改良を行ってきたが、死産に関して遺伝的な変化が無いことから、死産と枝肉形質は遺伝的関連性が低いと推察される。したがって、死産の改良には、死産自体を対象とした直接選抜または他の形質を利用した間接的な選抜が必要となるであろう。妊娠期間、出生時体重、産子の近交係数などが死産のリスクを高くする要因であることが報告されており（前田ら 2014；Philipsson 1976b；Uematsu *et al.* 2013）、これらの形質と死産との遺伝的な関連性を調査することは、死産の間接的な選抜を行う上で重要であると考えられる。

また IARS 遺伝子に関して、キャリア種雄牛と正常種雄牛では、表型値および育種の平均値に有意な差が認められなかった。しかし、死産率と生後直死率の差はキャリア種雄牛では 2.27% と、正常種雄牛の 0.18% と比較して大きな値であった。これは、キャリア種雄牛から得られた産子の子牛虚弱により生後直死率が高くなったことを示唆している。今回の分析では、妊娠期間が 250 日以下の産子については記録から削除しているため、流産については考慮していないが、IARS 異常症の発症個体は死産や生後直死を起こすだけでなく、流産や胚の状態での損耗が指摘されており（動物遺伝研究所 2014）、育種価平均に差が認められなかったのは、このような損耗が記録に含まれていないためである可能性が示唆された。そのため、IARS 異常症に関しては、流産や受胎成績を含めた調査

が必要であるといえる。

3.4.1 結論

死産率は 2.70%，生後直死率は 3.62% であった。遺伝的趨勢では，1980 年から種雄牛において育種価の推移は一定であり，遺伝的な変化は認められなかった。しかし，直接遺伝効果の遺伝率は死産と生後直死でそれぞれ 0.17 および 0.14 であったことから，種雄牛の直接選抜による改良の可能性が示された。また IARS 異常症において，正常種雄牛とキャリア種雄牛との間に表型死亡率および育種価に有意な差は認められなかったが，IARS 異常症と繁殖成績との関連性を評価するためには，流産や受胎成績を含めた調査が必要である。

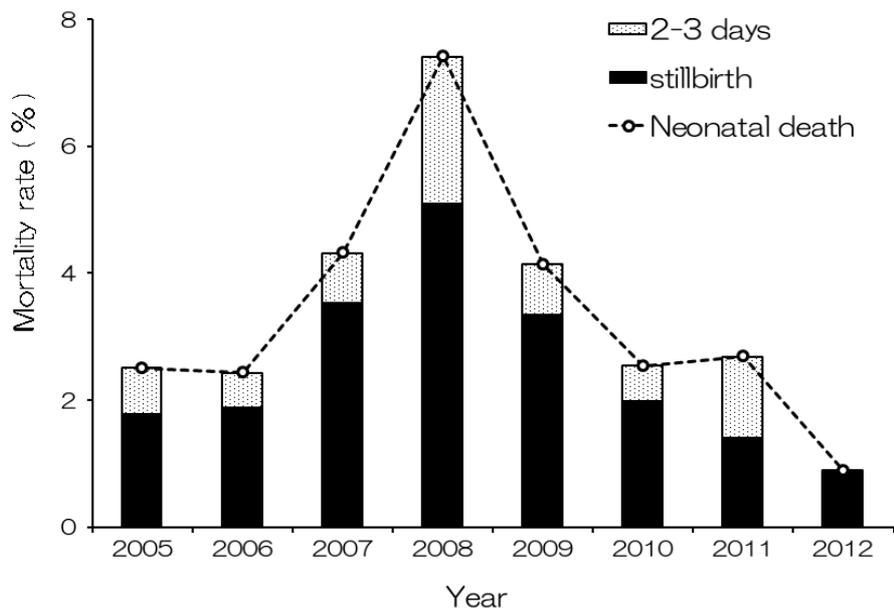


図 3-1 産子死亡率の推移

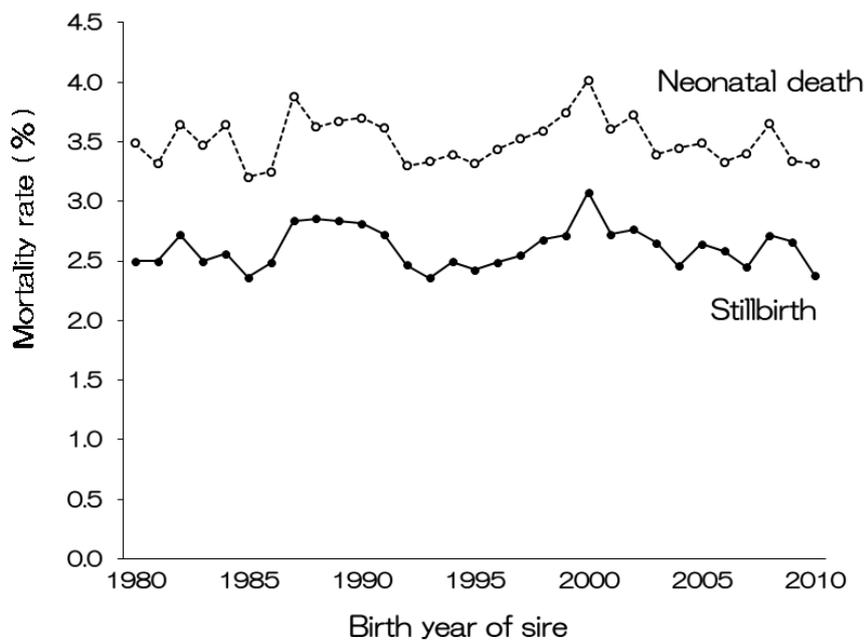


図 3-2 産子死亡の遺伝的趨勢

表 3-1 母数効果ごとの産子死亡率

Fixed effect	Class	Total	Number of calves		Mortality rate (%)	
			Stillbirth	Neonatal death	Stillbirth	Neonatal death
Parity	1	2,041	58	86	2.84	4.21
	2	1,421	35	45	2.46	3.17
	3	1,051	24	27	2.28	2.57
Condition of calf calved	Single	4,465	105	146	2.35	3.27
	Twin	48	12	12	25.00	25.00
Sex	Male	2,325	57	82	2.45	3.53
	Female	2,188	60	76	2.74	3.47
Inbreeding coefficient of calves (%)	F < 5	2,171	48	66	2.21	3.04
	5 ≤ F < 10	1,410	31	44	2.20	3.12
	10 ≤ F < 15	593	23	31	3.88	5.23
	15 ≤ F	339	15	17	4.42	5.01

表 3-2 死産と生後直死の遺伝的パラメータ

Random effect	(Co) variance			Heritability	
	Mean	SD* ¹	Median	Mean	95 % HPD* ²
Stillbirth					
Herd-Year	0.11	0.06	0.10		
Sire	0.05	0.03	0.04	0.17	0.00 - 0.37
MGS	0.04	0.03	0.03	0.14	0.00 - 0.32
Cov _{s,mgs} * ³	0.02	0.03	0.02		
Redisual	1.00	0.03	1.00		
Direct	0.20	0.14	0.18	0.17	0.00 - 0.37
Maternal	0.14	0.12	0.10	0.11	0.00 - 0.31
Cov _{D,M} * ⁴	-0.02	0.10	-0.01		
Neonatal death					
Herd-Year	0.09	0.05	0.08		
Sire	0.04	0.03	0.04	0.14	0.00 - 0.31
MGS	0.05	0.03	0.04	0.15	0.01 - 0.34
Cov _{s,mgs} * ³	0.03	0.02	0.03		
Redisual	1.00	0.03	1.00		
Direct	0.17	0.11	0.14	0.14	0.00 - 0.31
Maternal	0.10	0.09	0.07	0.08	0.00 - 0.23
Cov _{D,M} * ⁴	0.04	0.07	0.04		

*¹ Standard deviation of post-Gibbs samples

*² Highest posterior density of heritability estimations

*³ Covariance between sire and MGS

*⁴ Covariance between direct and maternal genetic effect

表 3-3 IARS 正常種雄牛およびキャリア種雄牛の産子死亡率の表型平均

IARS	n	Stillbirth (%)		Neonatal death (%)	
		Mean ±	SD*1	Mean ±	SD*1
Normal	98	2.36 ±	4.14	3.17 ±	4.87
Carrier	10	1.61 ±	1.99	3.88 ±	6.01

*1 Standard deviation of phenotypic mortality rate

表 3-4 IARS 正常種雄牛およびキャリア種雄牛の産子死亡率の育種価平均

IARS	n	Stillbirth (%)		Neonatal death (%)	
		Mean ±	SD*1	Mean ±	SD*1
Normal	155	2.66 ±	0.51	3.59 ±	0.57
Carrier	26	2.59 ±	0.29	3.56 ±	0.31

*1 Standard deviation of breeding value

第 4 章

IARS 異常症キャリア種雄牛の利用が枝肉格付形質および画像解析形質へ与える影響

4.1 緒言

子牛虚弱症候群は出生時からの起立困難，低体重といった症状を示す疾患である．前章でも述べたとおり，黒毛和種の死産について調査した Ogata *et al.* (1999) の報告では，周産期に死亡した産子の 59% が虚弱による死亡であったと報告しており，子牛虚弱症候群による子牛損耗率は全国的にも高いと予想される．そのため，黒毛和種において子牛虚弱症候群の原因が調査されてきた．その結果，8 番染色体上に存在するイソロイシル tRNA 合成酵素遺伝子 (IARS c.235G > C) の変異が子牛虚弱症候群の要因の一つであることが報告され，黒毛和種では IARS c.235G > C の変異アレル C (IARS 変異アレル) による子牛虚弱が IARS 異常症と呼ばれる遺伝性疾患として認知された (Hirano *et al.* 2013 ; 農林水産省 2013a) . そのため，IARS 変異アレルを有する個体の種雄牛登録を制限することで，IARS 変異アレルを黒毛和種集団から排除する方針が新たに定められた (全国和牛登録協会 2014) . しかし，IARS 遺伝子が存在する 8 番染色体上には，BMS ナンバーに関する QTL がマッピングされており (Takasuga *et al.* 2007) ，集団からの IARS 変異アレルの排除が枝肉に与える影響を調査する必要性が生じている．特に，黒毛和種では脂肪交雑粒子のあらさ，細かさといった脂肪交雑形状が格付や食味に影響を与えられられており，IARS 変異アレルの排除による脂肪交雑形状への影響を調査することが望ましい．口田ら (2006) および加藤ら (2014) は枝肉横断面画像を用いることで，ロース芯内の脂肪交雑形状の客観的な評価が可能であると報告している．そこで，本章では IARS 異常症キャリア種雄牛の利用が枝肉に与える影響を調査するために，枝肉格付成績に加え画像解析手法を用いて IARS 異常症キャリア種雄牛，正常牛の比較を行った．

4.2 材料および方法

4.2.1 データ

2005年から2013年に北海道内で取引された黒毛和種20,383頭のうち、格付時に瑕疵が認められた個体、枝肉重量が平均値(485.6kg)から 3σ 範囲外の個体($\sigma=54.8\text{kg}$)、出荷月齢が25ヶ月未満または33ヶ月以上の個体、記録に欠損がある個体を削除して得られた11,467頭(去勢8,363頭、雌3,104頭)の枝肉格付記録および第6-7肋骨間横断画像を用いた。また、農林水産省(2013a)が公表しているIARS異常症に係る遺伝子型検査結果を利用した。遺伝子型検査結果を有し、格付記録、画像解析形質と結合できた種雄牛は388頭(キャリア48頭、正常340頭)、母方祖父は254頭(キャリア28頭、正常226頭)であった。虚弱子牛の多くは生後10日以内に死亡すると言われており、加えて、生存した個体の発育は正常個体の30%程度に留まり、長期間飼育しても正常個体と同程度の体格まで成長することは無いとされている(高須2014)。本研究では、枝肉重量が 3σ 以下の個体を分析用のデータセットから除外しているため、分析に用いたすべての個体は、IARS異常症について正常個体またはキャリア個体であり、IARS変異アレルをホモ接合型で有する個体は含まれていないと仮定した。

4.2.2 枝肉格付形質

すべての個体の枝肉格付形質は、牛枝肉取引規格にしたがい、日本食肉格付協会の格付員によって格付された記録を利用した。使用した枝肉格付形質は枝肉重量、歩留基準値、バラの厚さ、皮下脂肪の厚さ、脂肪交雑基準(BMS)、牛肉色基準(BCS)、締まり等級、きめ等級、牛脂肪色基準(BFS)の9形質である。

4.2.3 画像解析形質

画像解析形質を算出するために、ミラー型撮影装置(HK-333;早坂理工,札幌)を用いて枝肉の6-7横断面画像を得た。これらの画像から、口田ら(2006)および口田と金井(2012)の方法にしたがい、画像解析形質を算出した。解析には専用の画像解析ソフト(BeefAnalyzer-G;CSソリューション,札幌)を利用した。本研究で用いた画像解析形質は、ロース芯面積、脂肪面積割合、あらさ指数、あらさ指数1-10、最大あらさ指数、新細かさ指数、ロース芯短径長径比、ロース芯複雑さ、筋肉平均輝度の9形質である。

4.2.4 統計解析

種雄牛と母方祖父の遺伝子型の交配組み合わせを、キャリア種雄牛×キャリア母方祖父（キャリア牛同士）、キャリア種雄牛×正常母方祖父（キャリア×正常）、正常種雄牛×キャリア母方祖父（正常×キャリア）、正常種雄牛×正常母方祖父（正常牛同士）の4つに分類した。この組み合わせによる枝肉への影響を調査するために、交配の組み合わせ（4水準）を母数効果、出荷月齢（25 32 ヶ月）を共変量として含めた分散分析を行い、各形質における交配様式ごとの最小二乗平均値を算出した。分析には、SAS の GLM プロシジャを用いて、Tukey-Kramer 法により多重比較を行った（SAS 2009）。

4.2.5 育種価推定

IARS キャリア牛は枝肉重量が軽くなる傾向があると報告されている（Hirano *et al.* 2013）。そのため、上記に示した枝肉格付記録のうち、5代祖までの血統記録が得られた2005年から2010年の8,422頭（去勢6,122頭、雌2,300頭）を利用して、種雄牛の枝肉重量について育種価を推定した。育種価の推定には、以下に示した単形質アニマルモデルを当てはめた。

$$y_{ijklm} = Y_i + M_j + S_k + F_l + \beta(A_{ijklm} - \bar{A}) + a_{ijklm} + e_{ijklm}$$

ここで、 y_{ijklm} は個体 $ijklm$ の観測値、 Y_i は市場開催年の母数効果（6水準）、 M_j は市場開催月の母数効果（12水準）、 S_k は性別の母数効果（2水準）、 F_l は肥育農家の母数効果（188水準）、 β は屠畜月齢に対する1次の偏回帰係数、 A_{ijklm} は個体の屠畜月齢、 \bar{A} は屠畜月齢の全体平均、 a_{ijklm} は個体 $ijklm$ に関する相加的遺伝効果（変量効果）、 e_{ijklm} は残差の変量効果である。分散共分散成分の推定および育種価の予測には、AIREMLF90 および BLUPF90 プログラム（Misztal *et al.* 2002）を使用した。その際、記録を持つ個体から5世代祖まで遡り、育種価の推定に利用した総個体数は31,784頭となった。また、以下の式を用いて育種価の正確度を算出した。

$$r_i = \sqrt{1 - \frac{PEV_i}{1 + F_i \sigma_a^2}}$$

ここで、 r_i は i 番目の個体の育種価の正確度、 PEV_i は i 番目の個体の育種価の予測誤差分散、 F_i は i 番目の個体の近交係数、 σ_a^2 は相加的遺伝分散である。また、IARS 異常症の正常種雄牛とキャリア種雄牛の育種価比較には、正確度が 0.4 以上ある個体のみを抽出した後に、以下の式を用いて補正した育種価の加重平均を用いた。

$$WA_i(kg) = \frac{\sum_{i=1}^n (CW_i \times \text{Number of calves}_i)}{\text{sum of calves}}$$

この時、 WA_i は i 番目の種雄牛における枝肉重量の育種価の加重平均、 n は種雄牛数、 CW_i は i 番目の種雄牛の枝肉重量の育種価、 $\text{Number of calves}_i$ は i 番目の種雄牛の産子数、 sum of calves は IARS キャリア牛、正常牛ごとの総産子数を示している。なお、加重平均は産子の性別ごとに算出した。

4.3 結果

4.3.1 キャリア種雄牛の利用頻度

各年における交配の組み合わせごとの出現頻度を図 4-1 に示した。キャリア牛同士の交配はどの年においても 3% 未満と低い頻度であった。また、キャリアの種雄牛または母方祖父の利用頻度は減少傾向が認められるものの、黒毛和種の子牛生産において 20%~40% の割合でキャリア種雄牛が利用されていた。

4.3.2 交配の組み合わせごとの枝肉成績

表 4-1 に去勢牛における交配の組み合わせごとの最小二乗平均値を示した。キャリア牛同士の交配では、筋肉平均輝度が 102.57 と高い値を示しており、正常同士の交配 (99.74) と比較して肉色が明るいことが示された。同様に、肉色の評価値である BCS においても、キャリア牛同士の交配では 3.61 と正常同士の 3.76 と比較してやや小さい値であり、肉色が明るいことを示していた。また、BMS ナンバー、脂肪面積割合、新細かさ指数では、キャリア牛同士と正常牛同士の交配間に、有意な差は認められず、IARS キャリア種雄牛の利用による脂肪交雑量への影響は認められなかった。脂肪交雑量は同程度であったものの、脂肪交雑粒子のあらさを示す、あらさ指数、あらさ指数 1-10、最大あらさ指数の 3 形質では、正常牛同士の交配で有意に高い値であった。これは、正常牛同士の交配では、キャリア牛同士の交配よりもあらい脂肪交雑粒子が入りやすいことを示唆している。歩留に関係する形質については、キャリア牛同士の交配は枝肉重量で

444.11 kg, バラの厚さでは 7.49 cm, ロース芯面積では 56.87 cm² と最も低い値を示しており, 皮下脂肪の厚さでは 2.46 cm と最も高い値を示していた. このことから, キャリア牛同士の交配による産子は歩留に劣る結果となった. 去勢牛と同様に, 雌牛における最小二乗平均値を表 4-2 に示した. 雌牛においても, キャリア牛同士の交配では, 枝肉重量やロース芯面積が低い値であり, 歩留に劣る傾向が認められたが, 去勢牛よりもその差は小さかった. 脂肪交雑形状に関する形質においては, キャリア牛同士の交配時にあらさ指数では 17.43%, あらさ指数 1-10 では 13.71%, 最大あらさ指数では 4.88% と正常牛同士の交配 (それぞれ 17.25%, 13.27%, 4.58%) よりも高い値を示しており, 去勢牛とは異なる結果となった. 一方で, 新細かさ指数は 73.57 と正常牛同士 (75.80) よりも低い値であり, これは去勢牛と同様の結果であった. また, 去勢牛ではキャリア牛同士の交配で, 肉色が明るくなる傾向が示されたが, 雌牛では 4 つの交配様式において, 筋肉平均輝度は 96.15~96.87 であり, 肉色に差は認められなかった.

4.3.3 枝肉重量の育種価比較

キャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配間で, 最も大きな差が見られた枝肉重量について, 育種価の加重平均を比較した (表 4-3). キャリア種雄牛集団の育種価の加重平均は去勢牛では 2.96 kg, 雌牛では 8.34 kg であり, 正常牛の 22.94 kg および 18.00 kg と比較して低い値を示していた. また, 図 2 には育種価ごとの種雄牛頭数を示した. 育種価が 50 kg を超える種雄牛は IARS 正常牛のみで認められ, キャリア種雄牛集団は正常種雄牛集団と比較して, 枝肉重量の育種価が低いことが示された.

4.4 考察

キャリア牛同士の交配では, 去勢牛の BMS ナンバー, 脂肪面積割合の値は低い傾向が示されたが, 正常牛同士の交配と有意な差は認められなかった. この結果は Hirano *et al.* (2013) の報告と一致していた. 脂肪交雑形状のあらさに関する形質では, 去勢牛において, 正常牛同士の交配時にあらさ指数が 1% 程度高いことが示された. 浜崎ら (2009) は BMS ナンバーに影響を与える要因の調査において, 脂肪面積割合が 40% 以上の枝肉では, ロース芯内のあらい脂肪交雑粒子は BMS ナンバーを下げる要因になると報告しており, あらさ指数は低い方が望ましい. 一方で, あらさ指数は脂肪交雑量が多いほど高くなりやすい形質である (大澤ら 1984). そのため, 正常同士の交配で去勢牛のあらさ指数が高い値となったのは, 脂肪面積割合が相対的に高いことが要因であると考えられる.

また、正常×キャリアの交配ではロース芯内の細かい脂肪交雑粒子の評価値である新細かさ指数が去勢牛で 76.55、雌牛で 73.59 とキャリア×正常（78.35 および 76.70）、正常牛同士（78.09 および 75.80）の交配よりも低い値であった。したがって、脂肪面積割合および新細かさ指数との関係性を考慮すると、正常×キャリアの交配時に、よりあらい脂肪が入りやすいと考えられた。肉色に関しては、去勢牛の筋肉平均輝度に差がみられた。しかし、BCS ナンバーは 3.59 から 3.76 であり、格付において BCS ナンバーが 3 から 5 の枝肉はかなり良い（5 等級）と判定されるため、筋肉平均輝度の差は格付の上では問題無い差であるといえる。

本研究の結果において、交配の組み合わせの中で大きな差が認められたのは去勢牛の枝肉重量であった。Hirano *et al.* (2013) は IARS 異常症キャリア個体と正常個体の格付成績を比較した結果、キャリア個体では枝肉重量がおよそ 15 kg 軽く、歩留に劣る傾向があると報告しており、これは本研究の結果と一致していた。しかし、本研究ではその差が顕著であり、去勢牛における枝肉重量の最小二乗平均値ではキャリア牛同士と正常同士の交配との間に 27 kg の差が見られた。この差は、キャリア種雄牛の育種価の加重平均が 2.96 kg と正常種雄牛（22.94 kg）に比べて低い値であったことが大きな要因であると考えられる。また、雌牛ではキャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配における枝肉重量の差は 6 kg であり、去勢牛と比較してその差は小さかった。これは、雌牛におけるキャリア種雄牛の育種価加重平均が 8.34 kg と、去勢牛の 2.96 kg よりも高い値であったことが要因のひとつであると考えられる。これらの結果は、IARS 変異アレルを持つ相対的に枝肉重量の軽い血統集団が選抜されてきたことを示唆している。また、黒毛和種の 8 番染色体上には、枝肉重量に関する QTL の存在が報告されていることから（中村ら 2011；Nishimura *et al.* 2012）、本研究において、キャリア牛同士と正常牛同士の枝肉重量の値に育種価だけでは説明できないほど大きな差が認められた理由として、IARS 遺伝子が周辺領域にある枝肉重量に関連した QTL と連鎖している可能性が考えられた。もし IARS 遺伝子と枝肉重量に関する遺伝子が連鎖しているならば、IARS 変異アレルの排除により間接的に枝肉重量の選抜が行われ、枝肉重量の改良につながると期待できる。また、本研究で利用できた IARS 遺伝子型情報は、種雄牛と母方祖父の遺伝子型のみであり、すべての交配の組み合わせにおいて、IARS 変異アレルを持つ個体が存在する可能性が残されていた。そのため、IARS 変異アレルの枝肉への影響をより正確な評価を行うためには、産子の遺伝子型の判定が必要である。

4.4.1 結論

以上の結果より，脂肪交雑に関する形質において，IARS 異常症キャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配から得られた肉質の評価値は同程度であった．今後 IARS 変異アレルの排除が進むと，黒毛和種集団は段階的に正常×キャリアと正常同士の交配から得られた個体が混在した集団へ移行し，最終的には正常同士のみの集団となる．すなわち，集団から IARS 変異アレルの排除を進めたとしても，現状と同程度の肉質を維持できると期待される．加えて，本研究で使用した黒毛和種集団においては，キャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配から得られた去勢牛産子の間には，枝肉重量の最小二乗平均値に 27 kg の差が認められた．このことから，IARS 変異アレルの排除により，肉質を維持したまま歩留を向上できる可能性が示唆された．

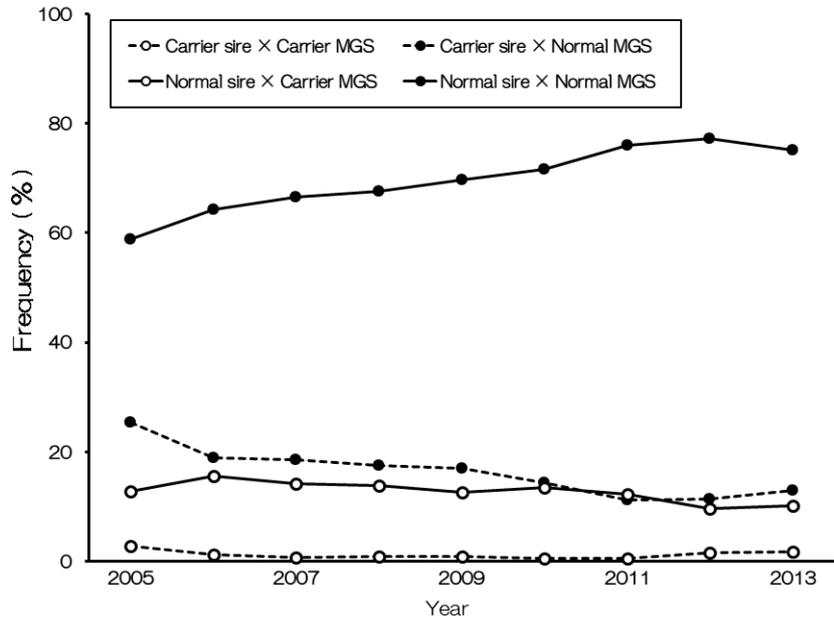


図 4-1 IARS キャリア種雄牛，キャリア母方祖父の利用頻度

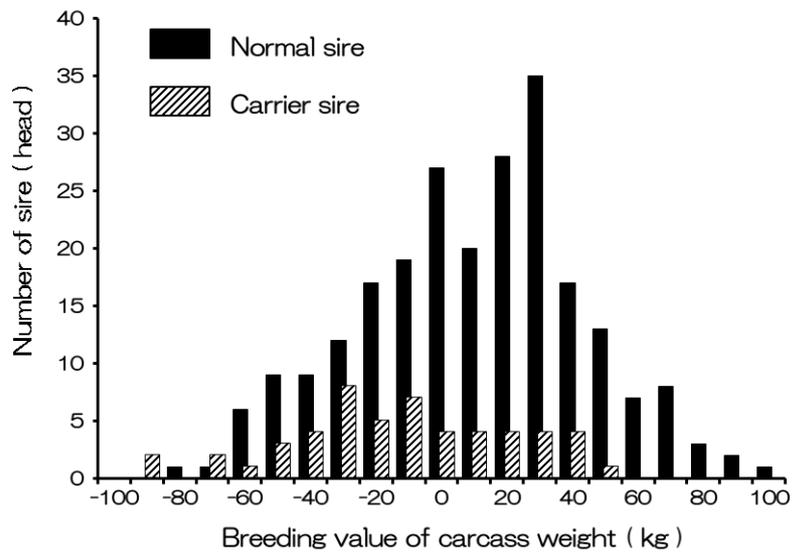


図 4-2 IARS 正常種雄牛とキャリア種雄牛の育種価頻度

表 4-1 去勢牛における IARS 交配様式ごとの枝肉格付形質および画像解析形質の最小二乗平均値

traits	Mating pattern (Sire × MGS)			
	C × C	C × N	N × C	N × N
Number of observation	93	1,275	1,038	5,957
Carcass grading trait				
Carcass weight (kg)	444.11 ^c	467.94 ^b	469.18 ^{ab}	471.11 ^a
Yeild score	74.11 ^{abc}	74.09 ^c	74.23 ^b	74.33 ^a
Rib thickness (cm)	7.49 ^c	7.73 ^b	7.76 ^b	7.85 ^a
Subcutaneous fat thicness (cm)	2.46 ^b	2.40 ^b	2.23 ^a	2.26 ^a
Beef marbling standard (BMS)	5.79 ^{ab}	6.00 ^a	5.68 ^b	6.00 ^a
Beef color standard (BCS)	3.61 ^a	3.59 ^a	3.74 ^b	3.76 ^b
Firmness grade	3.65 ^{ab}	3.78 ^a	3.61 ^b	3.74 ^a
Texture grade	3.99 ^{ab}	4.04 ^a	3.90 ^b	4.03 ^a
Beef fat standard (BFS)	3.00	2.98	2.98	2.98
Image analysis trait				
Ribeye area (cm ²)	56.87 ^c	58.23 ^{bc}	58.50 ^b	59.23 ^a
Marbling area percentage (%)	47.11 ^{ab}	48.05 ^b	47.47 ^b	48.53 ^a
Coarseness index of marbling (%)	15.77 ^a	16.39 ^a	16.99 ^b	16.98 ^b
Coarseness index of marbling 1-10 (%)	11.56 ^a	11.99 ^a	12.60 ^b	12.53 ^b
Coarseness index of the largest marbling (%)	3.80 ^{ab}	3.82 ^a	4.11 ^b	4.11 ^b
New fineness index of marbling	77.09 ^{ab}	78.35 ^a	76.55 ^b	78.09 ^a
Minor-major axis ratio	0.66 ^a	0.65 ^{ab}	0.67 ^b	0.68 ^c
Complexity of rib eye shape	1.097	1.103	1.102	1.102
Average luminance of lean	102.57 ^a	101.22 ^a	99.05 ^b	99.74 ^c

a,b,c Significant difference among each IARS mating pattern within traits (P < 0.05)

表 4-2 雌牛における IARS 交配様式ごとの枝肉格付形質および画像解析形質の最小二乗平均値

traits	Mating pattern (Sire × MGS)			
	C × C	C × N	N × C	N × N
Number of observation	36	478	401	2,189
Carcass grading trait				
Carcass weight (kg)	422.36 <i>ab</i>	425.1 <i>b</i>	432.69 <i>a</i>	428.55 <i>ab</i>
Yeild score	73.83	74.16	74.11	74.19
Rib thickness (cm)	7.68	7.66	7.70	7.72
Subcutaneous fat thicness (cm)	2.91	2.72	2.71	2.69
Beef marbling standard (BMS)	5.46 <i>ab</i>	5.43 <i>ab</i>	5.20 <i>b</i>	5.49 <i>a</i>
Beef color standard (BCS)	3.88 <i>ab</i>	3.82 <i>b</i>	3.88 <i>ab</i>	3.93 <i>a</i>
Firmness grade	3.43 <i>ab</i>	3.45 <i>ab</i>	3.35 <i>b</i>	3.45 <i>a</i>
Texture grade	3.79	3.84	3.75	3.81
Beef fat standard (BFS)	3.03	2.99	3.00	3.00
Image analysis trait				
Ribeye area (cm ²)	55.64	57.77	57.62	58.08
Marbling area percentage (%)	46.72 <i>ab</i>	45.88 <i>ab</i>	45.33 <i>b</i>	46.49 <i>a</i>
Coarseness index of marbling (%)	17.43 <i>ab</i>	16.15 <i>a</i>	17.56 <i>b</i>	17.25 <i>b</i>
Coarseness index of marbling 1-10 (%)	13.71 <i>a</i>	12.25 <i>b</i>	13.67 <i>a</i>	13.27 <i>a</i>
Coarseness index of the largest marbling (%)	4.88 <i>ab</i>	4.07 <i>a</i>	4.62 <i>b</i>	4.58 <i>b</i>
New fineness index of marbling	73.57 <i>abc</i>	76.70 <i>a</i>	73.59 <i>b</i>	75.80 <i>a</i>
Minor-major axis ratio	0.66	0.65 <i>c</i>	0.66 <i>b</i>	0.67 <i>a</i>
Complexity of rib eye shape	1.100	1.100	1.100	1.101
Average luminance of lean	96.70	96.87	96.15	96.37

a,b,c Significant difference among each IARS mating pattern within traits (P < 0.05)

表 4-3 枝肉重量の育種価の加重平均

IARS abnormality	Number of sires (head)		Number of calves (head)		Number of calves weighted average of breeding values* ¹ (kg)	
	Steer* ²	Heifer	Steer	Heifer	Steer	Heifer
Normal	141	126	6,191	2,207	22.94	18.00
Carrier	28	24	1,313	491	2.96	8.34

*¹ Average of carcass weight BVs were weighted number of calves

*² Sex of calves

第 5 章

総合考察

5.1 まとめ

本研究では、黒毛和種の繁殖性の改良を目的として、死産に着目した調査を実施した。2章では、死産の発生状況とロジスティック回帰分析による環境要因のリスク評価を行い、その結果、北海道における死産の平均発生率は2.12%とホルスタイン種と比較して低い値であることがわかった。またリスク評価では、農家ごとに死産の発生率に違いがみられ、飼養環境や分娩時の扱いが死産の発生に影響を与えていると考えられた。加えて双子分娩、産次、妊娠期間、近交係数が死産に影響を与えており、特に双子分娩では、単子分娩と比較した際のオッズ比が10.66と高い値を示し、死産に強く影響していると推察された。母牛の産次数では、3-4産目のクラスで死産のリスクが低く（初産と比較した際のオッズ比0.28）、妊娠期間は、平均妊娠期間（289日）よりも11日以上妊娠期間が短いまたは長い時に死産のリスクが高くなった。また、産子の近交係数は15%以上になると死産のリスクが高い結果となった。このような環境要因に対するリスク評価は、生産現場において死産のリスクが高い分娩を予測または回避することが可能になるため、有用な情報になり得ると期待する。

3章では、黒毛和種の分娩記録を用いて、死産および生後直死の遺伝的パラメータの推定および遺伝的趨勢の調査を行うことで、黒毛和種における死産の遺伝的改良の可能性について言及した。また、IARS異常症キャリア種雄牛の利用による死産への影響を調査するために、IARS異常症正常種雄牛とキャリア種雄牛の育種価を比較した。遺伝的趨勢では、1980年から種雄牛において育種価の推移は一定であり、遺伝的な変化は認められなかった。しかし、直接遺伝効果の遺伝率は死産と生後直死でそれぞれ0.17および0.14であったことから、種雄牛の直接選抜による改良の可能性が示された。またIARS異常症の正常種雄牛とキャリア種雄牛との比較では、表型死亡率（死産2.36% vs 1.61%、生後直死3.17% vs

3.88%) および育種価 (死産 2.66% vs 2.59%, 生後直死 3.59% vs 3.56%) の平均値間に有意な差は認められなかった。しかし, IARS 異常症を発症した個体は, 胚死亡による損耗の可能性が高く, IARS 異常症と繁殖成績との関連性を評価するためには, 流産や受胎成績を含めた調査が必要であると考えられた。

4 章では, 死産や生後直死の原因となる IARS 異常症に着目して, キャリア種雄牛の利用が枝肉に与える影響を調査について報告した。IARS 異常症キャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配から得られた脂肪面積割合 (47.11% vs 48.53%), 新細かさ指数 (77.09 vs 78.09) の値に有意な差は認められず, IARS 変異アレルによる脂肪交雑量および脂肪交雑形状への影響は小さいと思われた。一方で, キャリア牛同士の交配と正常牛同士の交配から得られた去勢牛産子の間には, 枝肉重量の最小二乗平均値に 27kg の差が認められた。このことから, IARS 変異アレルの排除により, 肉質を維持したまま歩留を向上できる可能性が示唆された。

5.2 黒毛和種における繁殖性の改良

黒毛和種産子の分娩記録を利用した分析の結果, 死産の遺伝率は 0.17 であり, 遺伝的な改良は, 十分に可能であると推察された。しかし, 表型スケールにおける遺伝率は, 潜在的スケールの遺伝率よりも低くなることや, 黒毛和種では死産の発生率が 3% 程度と低い水準であったことから, 死産よりも遺伝率の高い形質を利用した間接選抜が望ましいと考えられた。そのためには, 分娩間隔や子牛生産指数, 初産月齢など他の繁殖形質との遺伝的関連性を調査していく必要がある。また, 受精卵移植の産子は, 卵子を提供した母牛と産子を出産した代理母の効果が含まれるため, 分析が複雑になるという問題や, 複数卵移植により双子率が高くなる傾向があることから, 人工授精から得られた産子と同一の分析に含むことが困難であった。そのため本研究ではすべての分析において受精卵移植の個体はデータセットから除外した。しかし, 1990 年には約 20,000 頭であった体内受精卵移植頭数は, 2010 年には約 62,000 頭にまで増加しており (農林水産省 2013b), 今後も増加が予想されるため, 受精卵移植個体の死産調査は, 遺伝的評価値の精度の向上ならびに繁殖性の改良に役立つと思われる。

牛の育種におけるゲノム情報の利用は, Bishop *et al.* (1994) によってウシの遺伝子連鎖地図が発表されたことにはじまり, マーカー地図が高密度になることで現実味を帯びてきた。そして, Meuwissen *et al.* (2001) が高密度遺伝子マーカー地図と遺伝子型判定技術を利用したゲノム育種価の有用性を報告したことにより, 実用化に向けての研究が取り組まれ始めた。黒毛和種においても, すでに遺伝子マーカーとしてのマイクロサテライトや SNP の探索が行われてお

り，枝肉重量，脂肪交雑など枝肉格付形質に関連する QTL も報告されている (Mizoguchi *et al.* 2005 ; Takasuga *et al.* 2007 ; 畜産技術協会 2009 ; Nishimura *et al.* 2012) . 加えて，繁殖性に関しても遺伝子領域の探索が既にはじまっており，今後はゲノム情報と繁殖性との関連性の調査が一層重要となるだろう.

繁殖性の向上は，黒毛和種の頭数を増加させるためにも重要な課題である．また子牛の供給と価格を安定させることは，繁殖農家，肥育農家の利益と経営の安定につながると考えられる．本研究の結果が繁殖性向上の一助となり，黒毛和種産業に寄与することを期待する．

謝辞

本論文の執筆にあたり，帯広畜産大学畜産衛生学研究部門の口田圭吾教授，宮本明夫教授，耕野拓一准教授，清水隆准教授ならびに臨床獣医学研究部門の松井基純准教授には多大なるご指導を賜りましたことを感謝いたします。また，研究を行うにあたり数々の助言を賜りました帯広畜産大学畜産生命科学研究部門の鈴木三義教授，博士前期課程の頃より，統計学，育種学について丁寧なご指導を賜りましたジョージア大学の増田豊博士（元帯広畜産大学生命科学研究部門助教），インターンシップを受け入れていただき，ご指導賜りましたゲルフ大学のラリー・シェファー名誉教授に拝謝いたします。

分娩記録，枝肉格付記録，血統記録など貴重なデータをご提供いただき，本研究の実現にご協力を賜りました，十勝池田町農業協同組合の古川勇一氏，米川武氏ならびに北海道池田町繁殖農家の皆様，独立行政法人 家畜改良センターならびに宮崎牧場，鳥取牧場，奥羽牧場，十勝牧場，公益社団法人 日本食肉格付協会，一般社団法人 北海道酪農畜産協会の関係各位に厚く御礼申し上げます。特に家畜改良センター改良部の細野真彦氏，井上慶一氏には，研究を遂行するにあたり，格別のご支援，多くの有益なご助言を賜りました。重ねて御礼申し上げます。

本研究を支援していただいた，家畜育種学研究室の皆様には感謝いたします。特に中橋良信博士，馬場俊見博士には研究の立案から執筆に至るまで，ご指導をいただきました。ここに御礼申し上げます。

最後に，9年間にわたる遊学に対して寛大なご理解を賜り，支援し続けていただいた家族に心より感謝いたします。

引用文献

Atashi H, Zamiri MJ, Sayadnejad MB. 2012. The effect of maternal inbreeding on incidence of twinning, dystocia and stillbirth in Holstein cows of Iran. *Iranian Journal of Veterinary Research* **13**,93–99.

馬場俊見, 金子 瞳, 増田 豊, 鈴木三義. 2012. 乳牛の双子率に対する表型および遺伝的要因. 日本畜産学会報 **83**,125–132.

Bishop MD, Kappes SM, Keele JW, Stone RT, Sunden SLF, Hawkins GA, Toldo SS, Fries R, Grosz MD, Yoo J, Beattie CW. 1994. A genetic linkage map for cattle. *Genetics* **136**,619–639.

畜産技術協会. 2009. ウシゲノム有効活用促進事業（牛有用ゲノム等探索・知的財産化事業）実施報告書. pp.2-31. 畜産技術協会, 東京.

Cole JB, Wiggans GR, VanRaden PM. 2007. Genetic evaluation of stillbirth in United States Holsteins using a sire-maternal grandsire threshold model. *Journal of Dairy Science* **90**,2480–2488.

動物遺伝研究所. 2012. 2011（平成 23）年度の動き. 動物遺伝研究所年報 **19**,8–9.

動物遺伝研究所. 2014. 平成 25 年度研究成果. 動物遺伝研究所年報 **21**,10–11.

Eaglen S, Coffey MP, Woolliams JA, Mrode R, Wall E. 2011. Phenotypic effects of calving ease on the subsequent fertility and milk production of dam and calf in UK Holstein-Friesian heifers. *Journal of Dairy Science* **94**,5413–5423.

Eriksson S, Nasholm A, Johansson K, Philipsson J. 2004. Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first

and later parities. *Journal of Animal Science* **82**,375–383.

ファルコナー DS. 1993. 量的遺伝学入門 (原書第3版). 田中善三, 野村哲郎 (訳). 蒼樹書房, 東京.

藤田達男, 伊藤雅之, 佐藤 亘, 倉原貴美, 三宅 武, 志賀一穂, 佐々木義之. 2004. 黒毛和種におけるウシモリブデン補酵素 (MCSU) 欠損症遺伝子型と産肉成績との関連性の解析. *動物遺伝育種研究* **32**,11–16.

Ghavi Hossein-Zadeh N, Nejati-Javaremi A, Miraei-Ashtiani SR, Kohram H. 2008. An Observational Analysis of Twin Births, Calf Stillbirth, Calf Sex Ratio, and Abortion in Iranian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **91**,4198–4205.

浜崎陽子, 中橋良信, 村澤七月, 口田圭吾. 2009. 画像解析による黒毛和種および黒毛和種×ホルスタイン種における BMS ナンバーの評価に影響を与える要因の調査. *日本畜産学会報* **80**,333–340.

Hansen M, Lund MS, Pedersen J, Christensen LG. 2004. Gestation length in Danish Holsteins has weak genetic associations with stillbirth, calving difficulty, and calf size. *Livestock Production Science* **94**,23–33.

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.

平賀武夫, 阿部光雄, 岩佐憲二. 1987. 過去 11 年間に北海道で観察されたウシの先天異常に関する形態学的研究. *酪農学園大学紀要* **12**,257–268.

Hirano T, Kobayashi N, Matsushashi T, Watanabe D, Watanabe T, Takasuga A, Sugimoto M, Sugimoto Y. 2013. Mapping and Exome Sequencing Identifies a Mutation in the IARS Gene as the Cause of Hereditary Perinatal Weak Calf Syndrome. *PLOS ONE*, DOI: 10.1371/journal.pone.0064036

平野 貴, 高須賀晶子, 半澤 恵, 杉本喜憲. 2013. 黒毛和種遺伝性虚弱子牛症候群の原因となる IARS 遺伝子型と産肉成績. *動物遺伝育種研究* **41**,3–6.

北海道ホルスタイン農業協同組合. 2013. [homepage on the Internet]. 北海道ホルスタイン農業協同組合, 北海道. [cited 20 August 2013] Available from URL : http://www.holstein.or.jp/hhac/kairyobv_review.pdf

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.

家畜改良事業団. 2014. 受胎調査成績 [homepage on the Internet]. 家畜改良事業団, 東京 [cited 11 November 2014]. Available from URL: <http://liaj.or.jp/giken/gijutsubu/seieki/jyutai.htm>

加藤啓介, 前田さくら, 口田圭吾. 2014. 黒毛和種における胸最長筋内脂肪交雑粒子の細かさに関する遺伝的パラメータの推定. 日本畜産学会報 **85**,21–26.

河原孝吉, 後藤裕作, 馬場俊見, 山口 諭, 鈴木三義. 2013. ホルスタインの泌乳量, 繁殖性, 死産および経済的効果に対する分娩難易の影響. 日本畜産学会報 **84**,309–317.

気象庁. 2013. 気象統計情報. [homepage on the Internet]. 気象庁, 東京. [cited 20 August 2013] Available from URL : <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>

口田圭吾, 金井俊男. 2012. 食肉の脂肪交雑の評価方法. 特願 2012-217934.

口田圭吾, 大澤剛史, 堀 武司, 小高仁重, 丸山 新. 2006. 画像解析による牛枝肉横断面の評価とその遺伝. 動物遺伝育種研究 **34**,45–52.

前田さくら, 古川勇一, 米川 武, 口田圭吾. 2014. 北海道産黒毛和種の死産に対する表型的要因および近交係数の影響. 日本畜産学会報 **85**,27–32.

増田 豊. 2005. 動物の遺伝・育種学と統計学. [homepage on the Internet]. 帯広畜産大学, 北海道. [cited 20 August 2013] Available from URL : http://www.obihiro.ac.jp/~suzukim/masuda/software_inbcoef.html

McDermott JJ, Allen OB, Martin SW, Alves DM. 1990. Patterns of stillbirth

- and dystocia in Ontario cow-calf herds. *Canadian Journal of Veterinary Research* **56**,47–55.
- Mee JF. 2008. Prevalence and risk factors for dystocia in dairy cattle: A review. *The Veterinary Journal* **176**,93–101.
- Meijering A. 1984. Dystocia and stillbirth in cattle - A review of causes, relations and implications. *Livestock Production Science* **11**,143–177.
- Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME. 2001. Prediction of Total Genetic Value Using Genome-Wide Dense Marker Maps. *Genetics* **157**,1819–1829.
- Misztal I, Gianola D, Foulley JL. 1989. 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 DH. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). *Proceedings of 7th World Congress on Genetic Applied Livestock Production, Montpellier, France. CD-ROM Communication* ,28–7.
- Mizoguchi Y, Watanabe T, Fujinaka K, Iwamoto E, Sugimoto Y. 2005. Mapping of quantitative trait loci for carcass traits in a Japanese Black (Wagyu) cattle population. *Animal Genetics* **37**,51–54.
- Munim T, Oikawa T, Ibi T, Kunieda T. 2013. Genetic relationship of body measurement traits at early age with carcass traits in Japanese Black cattle. *Animal Science Journal* **84**,206–212.
- 中村亮一, 長谷川清寿, 坂本洋一, 岡崎尚之, 遠藤 治. 2011. カスタム 3K SNP チップを用いた黒毛和種父方半きょうだい家系の QTL 解析. 島根県立畜産技術センター研究報告 **42**,1–6.
- Nishimura S, Watanabe T, Mizoshita K, Tatsuda K, Fujita T, Watanabe N, Sugimoto Y, Takasuga A. 2012. Genome-wide association study identified three major QTL for carcass weight including the PLAG1-CHCHD7 QTN for stature in Japanese Black cattle. *BMC Genetics* **13**, DOI: 10.1186/1471-2156-13-40

農畜産業振興機構. 2014. [homepage on the Internet]. 農畜産業振興機構, 東京. [cited 21 November 2014] Available from URL : http://www.alic.go.jp/n-koushi/niku03_000053.html

農業・食肉産業技術総合研究機構. 2008. 日本飼養標準・肉用牛 (2008 年版). pp.194-197. 中央畜産会, 東京.

農林水産省. 2010. 家畜改良増殖目標. pp.10-18. 農林水産省, 東京.

農林水産省. 2006. 家畜生産, 家畜及び鶏の改良増殖をめぐる情勢 [homepage on the Internet]. 農林水産省, 東京. [cited 21 November 2014] Available from URL : http://www.maff.go.jp/j/chikusan/sinko/lin/l_katiku/zyosei/index.html

農林水産省. 2013a. 家畜生産, 遺伝性疾患関連情報 [homepage on the Internet]. 農林水産省, 東京. [cited 13 August 2014] Available from URL : http://www.maff.go.jp/j/chikusan/sinko/lin/l_katiku/index.html

農林水産省. 2013b. 家畜生産, 新技術関連情報, 牛受精卵移植実施状況 [homepage on the Internet]. 農林水産省, 東京. [cited 24 November 2014] Available from URL : http://www.maff.go.jp/j/chikusan/sinko/lin/l_katiku/pdf/h24.gaiyou.pdf

小形芳美, 阿部浩之, 三澤 隆, 高橋浩吉, 伴 顕, 加藤敏英, 酒井淳一. 1995. 黒毛和種子牛における周産期脂肪の原因と出生時体重. *Journal of Reproduction and Development* **41**,77-81.

Ogata Y, Nakao T, Takahashi K, Abe H, Misawa T, Urushiyama Y, Sakai J. 1999. Intrauterine growth retardation as a cause of perinatal mortality in Japanese black beef calves. *Journal of Veterinary Medicine Series A* **46**,327-334.

岡野 彰, 島田和宏, 居在家義昭, 大石孝雄. 1984. 黒毛和種雌牛の生涯的な繁殖能力. 日本畜産学会報 **55**,458-464.

大澤剛史, 口田圭吾, 加藤貴之, 鈴木三義, 三好俊三. 2004. 黒毛和種枝肉横断面の画像解析形質ならびに枝肉形質に関する遺伝的パラメータの推定. 日本畜産

学会報 **75**,11–16.

Philipsson J. 1976a. Studies on Calving Difficulty, Stillbirth and Associated Factors in Swedish Cattle Breeds. I. General Introduction and Breed Averages. *Acta Agriculturae Scandinavica* **26**,151–164.

Philipsson J. 1976b. Studies on Calving Difficulty, Stillbirth and Associated Factors in Swedish Cattle Breeds. . Effects of Non-genetic Factors. *Acta Agriculturae Scandinavica* **26**,165–174.

Philipsson J. 1976c. Studies on Calving Difficulty, Stillbirth and Associated Factors in Swedish Cattle Breeds. III. Genetic Parameters. *Acta Agriculturae Scandinavica* **26**,211–220.

Ramirez-Valverde R, Misztal I, Bertrand JK. 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. *Animal Science Journal* **76**,401–406.

Sargolzaei M, Iwaisaki H. 2005. Comparison of four direct algorithms for computing inbreeding coefficients. *Journal of Animal Science* **79**,333–338.

SAS. 2009. SAS/STAT(R) 9.2 User's Guide, 2nd edn. pp. 3255-3474,pp7384-7451. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA.

Sasaki Y, Miyake T, Gaillard C, Oguni T, Matsumoto M, Ito M, Kurahara T, Sasae Y, Fujinaka K, Ohtagaki S, Dougo T. 2006. Comparison of genetic gains per year for carcass traits among breeding programs in the Japanese Brown and the Japanese Black cattle. *Journal of Animal Science* **84**,317–323.

佐々木義之. 2007. 和牛はわが国固有の遺伝資源. 今井裕 (編集), 家畜生産の新たな挑戦 pp 18-43. 第1版. 京都大学学術出版会, 京都.

高須正規. 2014. 新生子疾患, 虚弱子牛症候群. 家畜感染症学会 (編集), 子牛の医学 pp 389-392. 第1版. 緑書房, 東京.

Takasuga A, Watanabe T, Mizoguchi Y, Hirano T, Ihara N, Takano A, Yok-

- ouchi K, Fujikawa A, Chiba K, Kobayashi N, Tatsuda K, Oe T, Fukrukawa-Kuroiwa M, Nishimura-Abe A, Fujita T, Inoue K, Mizoshita K, Ogino A, Sugimoto Y. 2007. Identification of bovine QTL for growth and carcass traits in Japanese Black cattle by replication and identical-by-descent mapping. *Mammalian Genome* **18**,125–136.
- 徳永忠昭, 下村麻衣, 石田孝史, 原田 宏. 2011. 黒毛和種繁殖雌牛集団における近交係数の年次推移と超音波測定による産肉形質の遺伝的趨勢. 日本暖地畜産学会報 **54**,23–31.
- Tsuruta S, Misztal I. 2006. THRGIBBS1F90 for estimation of variance components with threshold and linear models. *Proceedings of 8th World Congress on Genetic Applied Livestock Production, Belo Horizonte, Brazil, CD-ROM Communication*, 27–31.
- 内田 宏, 山岸敏宏. 1993. 黒毛和種の子牛市場成績, 体各部位測定値および肥育成績に及ぼす近親交配の影響. 日本畜産学会報 **64**,819–825.
- Uematsu M, Sasaki Y, Kitahara G, Sameshima H, Osawa T. 2013. Risk factors for stillbirth and dystocia in Japanese Black cattle. *The Veterinary Journal* **198**,212–216.
- Van Tassell CP, Wiggans GR, Misztal I. 1993. Implementation of a Sire-Maternal Grandsire Model for Evaluation of Calving Ease in the United States. *Journal of Dairy Science* **86**,3366–3373.
- Willham RL. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Science* **35**,1288–1293.
- 山内昭二. 1964. 老牛の卵管および子宮の組織学的研究. 日本獣医学雑誌 **26**,107–114.
- 全国和牛登録協会. 2012. 育種価評価の現状. 和牛 **261**,8–22.
- 全国和牛登録協会. 2014. 遺伝的不良形質の排除, 発現の抑制に係わる規程 [homepage on the Internet]. 全国和牛登録協会, 京都 [cited 1 August 2014].

Available from URL: <http://cgi3.zwtk.or.jp/wp/wp-content/uploads/2009/08/furyo.pdf>

ABSTRACT

The purpose of studies was genetic improvement of fertility traits for Japanese Black Cattle. In the chapter 2, the purpose of study was to investigate the effect of inbreeding and other phenotypic factor for stillbirth in Japanese Black cattle. We used 2,878 calving records from January 2009 to February 2012 in Hokkaido and their pedigree records. Analysis was conducted by logistic regression analysis with fixed effects (season, sex, twin, parity, gestation length, inbreeding coefficient of calf). Average stillbirth rate was 2.12%. From logistic regression analysis, twin, parity, gestation length and inbreeding affect stillbirth. Especially, odds ratio of twinning birth is high (vs. single birth is 10.66). For the effect of parity, class of 3th-4th parity is low risk of stillbirth (vs. 1st parity is 0.28). Risk of stillbirth become high when gestation length is less or more than 11 days from average (289 days). Also calves have over 15% inbreeding coefficient, stillbirth risk increase.

In the chapter 3, the aims of study were genetic evaluation of stillbirth and neonatal death using calving records of Japanese Black cattle and evaluation of the effect of the isoleucyl-tRNA synthetase (IARS) gene mutation on stillbirth and neonatal death. Breeding values of stillbirths and neonatal deaths were compared between IARS carrier and normal sires. Calving records of Japanese Black cattle (n = 4,513) were collected from four breeding stations (Hokkaido, Aomori, Tottori and Miyazaki) of the National Livestock Breeding Center and 58 farms in Ikeda town, Hokkaido between 2009 and 2012. For genetic evaluation the threshold sire MGS model was adopted, including parity, twinning birth, sex, and inbreeding coefficients of calves as fixed effects and herd-year, sire, and maternal grandsire as random effects. The phenotypic stillbirth rate was 2.70% and the neonatal death rate was 3.62%. Average breeding values of sires were relatively constant from 1980 to 2010 and the genetic capacity for stillbirth and neonatal death was unchanged in the Japanese Black population. However, the heritabilities of the direct genetic effect of stillbirth and neonatal death were 0.16 and 0.13, respectively, suggesting that stillbirths and neonatal death may be reduced by direct selection of sires. On com-

paring IARS-mutated carrier and normal sires, there was no significant difference between average phenotypic mortality rates (stillbirth 2.36% vs. 1.61%, neonatal death 3.17% vs. 3.88%) and breeding values (stillbirth 2.66% vs. 2.59%, neonatal death 3.59% vs. 3.56%). However, studies of more misbirth and conception records are required for accurate evaluation of the association between the IARS mutation and reproductive ability in Japanese Black cattle.

The IARS muted gene is responsible for weak calf syndrome in Japanese Black cattle. In the chapter 4, carcass grading traits and image analysis traits were analysed to investigate the effects of the use of an IARS abnormality carrier sire on carcass yield and meat quality. Carcass grading and image analysis records of Japanese Black cattle were collected between 2005 and 2013 (n=11,467) in Hokkaido. Mating patterns were classified according to genotype combinations of sire and maternal grand sire (MGS). There were four different mating patterns: carrier sire and carrier MGS (C×C), carrier sire and normal MGS (C×N), normal sire and carrier MGS (N×C), normal sire and normal MGS (N×N). Least square means of each mating pattern were calculated for all carcass grading and image analysis traits. Comparisons of traits for meat quality, BMS number, marbling area percentage and new fineness index of marbling showed no significant difference between C×C (5.79, 47.11%, 77.09) and N×N (6.00, 48.53%, 78.09) in steers. Therefore, it is supposed that the IARS mutated gene may have little influence on meat quality of Japanese Black cattle. In addition, carcass weight of C×C was lighter than that of N×N by 27kg in steers. This result suggests that the exclusion of the IARS mutated gene will improve carcass yield without negative impacts on meat quality.