

北海道のホルスタイン集団において不完全な血縁を利用した近交係数の算出および産乳能力の近交退化と育種価への影響

河原孝吉・後藤裕作・萩谷功一・鈴木三義¹・曾我部道彦²

北海道ホルスタイン農業協同組合, 札幌市北区 001-8555

¹ 帯広畜産大学, 帯広市 080-8555

² 社団法人北海道酪農検定検査協会, 札幌市中央区 060-0003

(2001. 7. 18 受付, 2001. 11. 15 受理)

要約 本分析では, 一般的な方法 (RA) と VanRaden が提案した方法 (VRA) から算出した近交係数を比較検討し, 北海道のホルスタイン集団における近親交配の状況と産乳能力の近交退化および育種価への影響を調査した。近交係数は, 4,630,163 頭の血縁情報を使用し, 再帰的アルゴリズムを用いて算出した。分析では, 第1に, RA と利用可能なすべての血縁を使用した場合 (RA0), 第2に, RA を使用し, 基礎世代を 1950 年以前にした場合 (RA50), 第3として, VRA を使用し, 基礎世代を 1950 年以前にした場合 (VRA50) の3種類の近交係数を算出した。産乳量の近交退化と育種価は, 1976 から 2000 年 8 月までに乳期を終了した検定記録から推定した。アニマルモデルには, 近交退化を説明するための偏回帰を含めた。また, 両親の近交係数を使用し, メンデルアンサンプリング分散を補正した。VRA50 は, RA50 と比較し, 平均近交係数のレベルを高く推定した。RA50 と VRA50 は, 計算時間の短縮に効果があった。1960, 1970, 1980, 1990 および 2000 年生まれの子牛の平均近交係数は, VRA50 で各々 0.26, 0.56, 1.23, 1.89 および 4.18%, 種雄牛は各々 0.31, 0.43, 0.77, 1.97, および 5.14% であった。1971-1980, 1981-1990 および 1991-2000 年の各期間に生まれた子牛の年あたり近交係数平均上昇量は, 各々 0.07, 0.06 および 0.22%/年, 種雄牛は各々 0.03, 0.12 および 0.45%/年であった。RA0 は VRA50 と比較し, 近交退化量を若干低く推定した。乳量, 乳脂量, 乳タンパク質量および SNF の近交退化は, VRA50 において各々 -24.8, -0.9, -0.7 および -2.1 kg であった。RA0 と VRA50 の近交係数で補正された育種価間には, 雌牛および種雄牛ともに 0.999 以上の相関が存在した。以上から, VRA50 から算出された近交係数は, 遺伝評価や育種計画に十分利用可能なものと推察された。

日本畜産学会報, 73 (2) : 249-259, 2002

乳牛集団の特徴は, 交雑育種を行わず, 品種内の繁殖が多いこと, さらに, 種畜と実用畜を区別することなく一般農家で飼養される場合が多い。また, より精度の高い遺伝評価法の実用化と人工授精ならびに精液凍結技術の発達, 遺伝的に優れた系統内の種雄牛が集中的に供用 (交配) される可能性を増大させた。それゆえ, 乳牛は, 実用畜であっても近親交配を完全に回避することはできない。近交係数の上昇は, 遺伝分散の減少と表型的能力の平均的な低下 (近交退化) を誘発させる。遺伝分散の減少は, 全兄弟 (姉妹) 間のメンデルアンサンプリング分散の減少に起因し, 遺伝的変異を低下させる (VanRaden 1992 ; Wiggans ら 1995)。一方, 乳牛の近交

退化は, 繁殖性 (Hermas ら 1987), 産乳能力 (Hermas ら 1987 ; Miglior ら 1992 ; Short と Lawlor 1992 ; Miglior と Burnside 1995 ; Wiggans ら 1995 ; Thompson ら 2000), 長命性 (Smith ら 1998 ; Thompson ら 2000) および体型形質 (Misztal ら 1997) などで認められるとの報告がある。それゆえ, 乳牛の遺伝評価には, 近交係数を考慮したモデルを使用するのが一般的であり, 大規模集団から効率良く近交係数を推定する方法が求められる (Wiggans ら 1995)。

近交係数の計算には, 古典的な方法として, Wright の径路係数法がある。しかし, 共通祖先を多く持つ個体の近交係数を算出する場合, 径路係数法は複雑な計算作業

連絡者 : 河原孝吉 (fax : 011-726-3111, e-mail : tkawa@mb.infosnow.ne.jp)

が要求される。表計算法 (Tabular method) は、単純なアルゴリズムによって、分子血縁行列 (A, Numerator relationship matrix) を作成し、両親の分子血縁係数の 1/2 から近交係数を算出する方法であり、電子計算機用プログラムへの応用に適している (Van Vleck ら 1987)。Henderson (1976), Quaas (1976) および Golden ら (1991) は、表計算法を基礎に、近交係数を計算する方法を開発したが、この方法は分子血縁行列の逆行列 (A^{-1}) を直接的に計算することを目的にしていた。一方、Hudson ら (1982), Tier (1990), Meuwissen と Luo (1992) および Miglior ら (1992) は、近交係数の計算に再帰的 (Recursive) アルゴリズムを用い、大規模な乳牛集団であっても、電子計算機に与える負荷を軽減し、計算時間を短縮する方法を開発した。上述した方法は、両親が未知な個体の近交係数を 0 と仮定しているため、すべての個体の血縁が基礎世代まで遡れない不完全な血縁情報では、近交係数を過小に推定する可能性がある。Van Raden (1992) は、世代グループの平均近交係数を利用し、近交係数の過小推定を回避する方法 (VRA) を提案した。わが国の乳牛集団では、海外からの遺伝子導入が頻繁であり、完全な血縁情報を構築することが困難になっているため、近交係数の計算には VRA のような方法の利用が考えられる。本分析では、上述した一般的な方法 (RA, Regular inbreeding algorithm) と VRA から算出した近交係数を比較検討するとともに、北海道のホルスタイン集団における近親交配の状況および近交係数の算出方法の違いと近交係数のレベルの上昇が産乳能力の近交退化と育種価の推定に及ぼす影響について調査した。

材料および方法

本分析では、ホルスタイン種における 3 種類の血縁ファイルを使用した。第 1 のファイルは、日本ホルスタイン登録協会北海道支局が 2000 年 10 月末日までに集積した血統登録と種系登録雌牛および血統登録種雄牛の合計 4,227,508 頭の血縁情報である。登録牛の中には、海外の登録番号を持つ個体も含まれるが、これらはわが国の登録番号を持つ個体の祖先である。海外の登録番号を持つ個体は、米国、カナダ、英国、オランダ、フランス、オーストラリア、ニュージーランドおよびドイツの 8 カ国にわたっている。種系登録は、雌牛のみが対象であり、この雌牛と母牛が毛色や斑紋等でホルスタイン種の特徴を持ち、父牛がホルスタイン種の血統登録牛であることが条件となる。それゆえ、種系登録雌牛 887,955 頭の中には、母方の血縁情報が未知な個体が存在する。第 2 の

Table 1. Number of cows and bulls, and frequency (%) with unknown parents by class of birth year

Birth year	Cow		Bull	
	No.	%	No.	%
Unknown	148,936	99.7	3,285	97.1
1901 ^{a)} -1950	2,586	0.3	1,534	8.0
1951-1960	7,481	0.1	8,049	3.5
1961-1970	206,858	2.6	17,358	2.1
1971-1980	929,270	3.5	31,744	0.3
1981-1990	1,650,820	3.7	45,839	0.1
1991-2000	1,553,911	4.4	22,492	0.0
Total	4,499,862	7.0	130,301	3.1

^{a)} Minimum birth year for cow, 1897 for bull.

血縁ファイルは、北海道酪農検定検査協会が 2000 年 10 月までに集積した 2,049,123 頭の血縁情報である。この血縁情報には、1974 年から産乳能力検定を受検した雌牛および検定農家で授精を済ませ、近い将来分娩予定の未經産牛が含まれている。また、無登録雌牛は、207,220 頭 (検定雌牛中約 10.1%) が含まれている。第 3 の血縁情報は、INTERBULL (The International Bull Evaluation Service) が公表している種雄牛の国際遺伝評価ファイルから抽出した。このファイルは、米国農務省 AIPL (Animal Improvement Programs Laboratory) のインターネットホームページ (<ftp://aipl.arsusda.gov/pub/bulls/031hoff.zip>) からダウンロードしたもので、1997 年 8 月から 2000 年 8 月の期間に 11 回公表されたものを累積した種雄牛 174,659 頭の血縁情報である。分析には、米国、カナダ、オランダおよびフランスの血統登録番号を持ち、わが国のホルスタイン種と血縁関係にある 124,554 頭の種雄牛を対象にした。上述した 3 種類のファイルは、重複した個体を削除し、その結果、雌牛 4,499,862 頭、種雄牛 130,301 頭、合計 4,630,163 頭の血縁情報を抽出した。その中で、わが国の登録番号を持つ雌牛は 4,474,975 頭 (全雌牛の 99.4%)、同様に種雄牛は 12,249 頭 (全種雄牛の 9.4%) であった。各個体の血縁情報は、本牛と両親の登録番号および本牛の誕生年から構成されている。無登録雌牛は、登録番号と重複しない数値によって個体識別されている。未知な親牛は登録番号を 0 とした。表 1 には、誕生年グループ別の雌牛と種雄牛の各頭数および両親が未知な個体の比率を示した。誕生年の最小は、雌牛で 1901 年および種雄牛において 1897 年であった。誕生年が未知な個体の多くは、上述した血縁ファイルの中で親牛としてのみ出現する個体である。それゆえ、未知な

誕生年グループでは、両親が未知な個体の割合が高い（雌牛で99.7、種雄牛で97.1%）。

近交係数の計算には、Migliorら（1992）が開発した再帰的アルゴリズムを使用した。このアルゴリズムは、比較的単純であり、VRAへの応用が容易である。すべての個体は、事前に、子孫よりもその両親が先に処理できるように配列した。誕生年が未知な個体は、この個体を親牛とするのもっとも早く誕生した子の生年から4年前に生まれたものと仮定した。それゆえ、近交係数の計算は、両親が未知な個体から開始し、より後に計算される個体ほど遡る世代数が長くなる。近交係数は、3種類の方法で計算した。第1の方法では、利用可能なすべての血縁から、雌牛4,499,862頭、種雄牛130,301頭の近交係数を算出した（RA0）。第2の方法では、誕生年の未知な個体について、上述した方法で誕生年を仮定し、1951年以降に生まれた個体について、雌牛4,492,860頭、種雄牛127,024頭の近交係数を算出したが、1950年以前に生まれた個体は両親を未知とした（RA50）。第3の方法では、RA50と同様に1950年以前に生まれた個体の両親を未知とし、1951年以降に生まれた個体の近交係数を算出したが、計算方法にVRAを使用した（VRA50）。VanRaden（1992）は、ホルスタイン種のように人工授精を利用した繁殖集団では、両親が未知または既知であっても、同世代の個体であれば、平均的に遺伝的差異がないものと仮定した。それゆえ、両親が未知な個体の近交係数は、両親が既知な同世代の個体の平均近交係数に等しいものと仮定した。はじめに、RA50で算出した近交係数の中から両親が既知な個体の誕生年別平均近交係数を計算し、これを世代グループとした。1951年以降に生まれ、両親が未知な個体は、誕生年と同年の世代グループを共通祖先とし、各世代グループの平均近交係数をその個体の近交係数とした。両親が既知な個体の近交係数は、世代グループの平均近交係数によって変化するため、それらが安定するまで反復計算した。その基準は、

$$\left(\sum_{k=1}^p |F_k^p - F_k^{p-1}| \right) / p < 10^{-8} \text{ とした。ここで、} F_k^p \text{ は } n \text{ 回}$$

目反復時の個体 k の近交係数、 p は全個体数である。なお、北海道のホルスタイン集団は、近親交配の程度が他国の集団と大差がないと仮定し、国別に世代グループを設定しなかった。各個体の世代数は、両親が既知の場合を1世代とし、血縁関係が既知な祖先数から算出した。例えば、ある個体の血縁関係にある祖先が62頭の場合、世代数は $2+4+8+16+32=62$ 頭から5世代、また、55頭の場合、 $4+25/32=4.8$ 世代となる。

産乳量の近交退化と育種価は、北海道において1976

から2000年8月までに乳期を終了した305日の検定記録から推定した。乳量と乳脂量は、1,620,939頭の雌牛から得られた4,810,604記録である。同様に、乳タンパク質量は、1,239,977頭3,372,368記録および無脂固形分量（SNF）は、1,523,859頭4,379,907記録であった。乳量、乳脂量、乳タンパク質量およびSNFの平均値と標準偏差は、各々 $7,418 \text{ kg} \pm 1,818 \text{ kg}$ 、 $280 \text{ kg} \pm 72 \text{ kg}$ 、 $248 \text{ kg} \pm 56 \text{ kg}$ および $656 \text{ kg} \pm 155 \text{ kg}$ であった。分析では、以下の混合モデルを使用し、RA0とVRA50によって算出した近交係数を用いて、近交退化の推定と育種価の補正を行った。

$$y_{ijkno} = hyp_i + mpb_j + ab_k + b * inb_n + bv_n + pe_n + e_{ijkno}$$

ここで、 y_{ijkno} は各クラスに分類された乳量、乳脂量、乳タンパク質量およびSNFの305日累積記録である。 hyp_i は i 番目の牛群・年次・産次のサブクラスの母数効果である。 mpb_j は j 番目世代別分娩月齢グループ・分娩月の母数効果および ab_k は k 番目年代別分娩月齢サブグループ・分娩月の母数効果である。 mpb_j と ab_k のクラス分類は、萩谷ら（2000）の方法に従った。 inb_n は n 番目個体の近交係数（%）、 b は inb_n の偏回帰係数であり、近交係数1%あたりの退化量（近交退化）を説明している。 bv_n は n 番目個体の相対的遺伝子効果（育種価）、 pe_n は n 番目個体の恒久的環境効果および e_{ijkno} は残差を示す効果であり、これらは変量効果と仮定した。解の推定には、iterating on data と呼ばれるアルゴリズム（Schaeffer と Kennedy 1986）で間接的に解を得る Indirect approach（Misztal と Gianola 1987）を使用した。この方法は、 A^{-1} の非対角要素を無視しているため、近親交配によって生じるメンデルアンサンプリング分散の減少を説明できない。それゆえ、VanRaden（1992）およびWiggansら（1995）の方法を利用し、反復的に収束解を得る各段階で遺伝分散に対する誤差分散の比に対し、両親の近交係数を重み付けした。遺伝分散および恒久的環境分散に対する誤差分散の各比は、Suzuki と Van Vleck（1994）が推定した遺伝的パラメータ値を用いた。なお、記録を持つ個体の血縁は、前述した血縁ファイルを利用して、可能な限り遡った。

結 果

分析に使用した電子計算機は、CPU（主記憶装置）としてAlpha21264（667 MHz、記憶容量1 Gbite）を搭載したCompaq Alpha Station XP1000（Unix True64 Ver.4.0F）である。RA0は、450万頭の近交係数を推定した時点で、約46時間10分のCPU時間を要した。RA50は、同様の時点で、CPU時間は約32分に激減した。VRA50は、1回

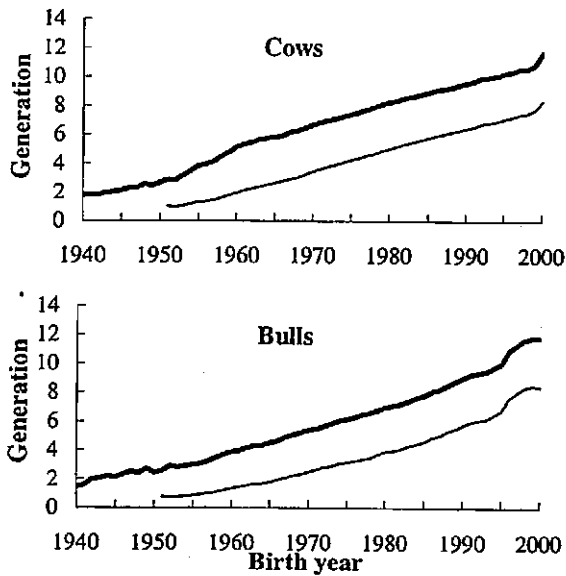


Fig. 1. Mean number of known generations for cows and bulls by birth year.
 — Animals born before 1950 were assumed to be unrelated. - - - All animals were assumed to be related with available pedigree information.

の反復で RA50 と同じ CPU 時間を要し、収束基準まで 5 回反復した。定期的に近交係数を計算すれば、前回に推定した各世代の平均近交係数を利用できるので、VRA50 を使用したとしても、1 回の反復時間で計算が可能である。図 1 には、雌牛と種雄牛の誕生年に対する平均世代数を示した。近交係数の計算時間は、世代数、すなわち家系の大きさに影響される。すべての血統を用い基礎世代を一律に設定しない場合、1960、1970、1980、1990 および 2000 年生まれの雌牛の平均世代数は、各々 5.1、6.7、8.3、9.6 および 11.6 世代、種雄牛において各々 3.9、5.4、7.0、9.0 および 11.8 世代であり、誕生年に対し、直線的な上昇を示した。世代数の最大は、雌牛と種雄牛において各々 13.2 と 12.6 世代であった。一方、1950 年以前に生まれた個体の両親を未知とし、1951 年以降に生まれた個体を対象にした場合、1960、1970、1980、1990 および 2000 年生まれの雌牛の平均世代数は、各々 1.9、3.5、5.0、6.4 および 8.3 世代、種雄牛において各々 1.3、2.5、3.9、5.7 および 8.4 世代であった。世代数の最大は、雌牛と種雄牛において各々 9.9 と 9.3 世代であった。

図 2 には、RA0、RA50 および VRA50 で算出した雌牛と種雄牛の誕生年に対する平均近交係数を示した。1960、1970、1980、1990 および 2000 年生まれの雌牛の平

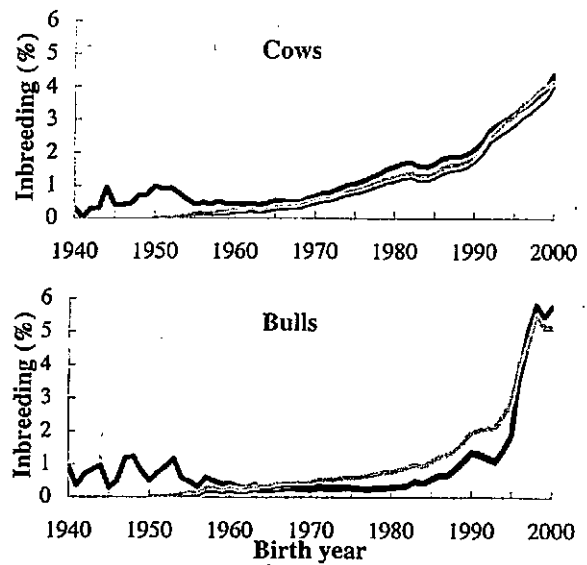


Fig. 2. Mean inbreeding coefficients for cows and bulls calculated using RA0, RA50 and VRA50 by birth year.
 — RA0: Regular algorithm, and all animals were assumed to be related with available pedigree information. - - - RA50: Regular algorithm, and animals born before 1950 were assumed to be unrelated. ····· VRA50: Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

均近交係数は、RA0 において各々 0.44、0.67、1.57、2.11 および 4.39%、種雄牛は、各々 0.41、0.27、0.32、1.39、および 5.76% であった。RA50 の場合、雌牛の平均近交係数は、同様に各々 0.17、0.43、1.11、1.71 および 4.01%、種雄牛は各々 0.16、0.17、0.24、1.28、および 5.11% であった。VRA50 の場合、雌牛の平均近交係数は、同様に各々 0.26、0.56、1.23、1.89 および 4.18%、種雄牛は、各々 0.31、0.43、0.77、1.97、および 5.15% であった。1960、1970、1980、1990 および 2000 年生まれの雌牛において、VRA50 の平均近交係数は、RA50 のそれらよりも各々 0.09、0.13、0.12、0.18 および 0.17% 高い値を示し、より近年に近づくほど RA0 の近交係数のレベルに近似する傾向が認められた。一方、種雄牛は、同様に各々 0.15、0.26、0.53、0.69 および 0.03% 高い値を示し、とくに、1970 から 1990 年代前半において、VRA50 の平均近交係数は、RA0 および RA50 と比較し、明らかに高い近交係数のレベルを示した。この現象は、外国の登録番号を持つ種雄牛において、母方の血縁情報が不完全なためであり（母牛の未知な種雄牛

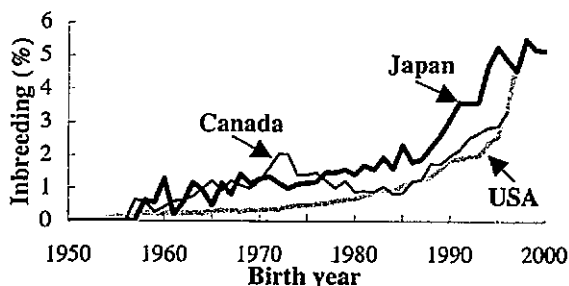


Fig. 3. Mean inbreeding coefficients of bulls calculated using VRA50 for each registered country by birth year.

VRA50: Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

の割合が74%), わが国の登録番号を持つ種雄牛のみでは大きな変化が観測されなかった。図3には、VRA50における種雄牛の平均近交係数を登録国別に誕生年に対する変化として示した。各国の種雄牛は、1985年頃から近交係数の上昇が顕著に認められた。わが国の登録番号を持つ種雄牛の平均近交係数は、1960, 1970, 1980, 1990および2000年において、各々1.29, 1.27, 1.42, 3.08および5.15%であった。オランダおよびフランスの登録番号を持つ種雄牛は、図示しなかったが、米国、カナダおよびわが国のそれらと同様に、近年、平均近交係数の上昇傾向が顕著になった。米国、カナダ、オランダ、フランスおよびわが国の登録番号を持つ種雄牛の内、1995年生まれの平均近交係数は、各々2.58, 2.88, 2.87, 2.11および5.25%であり、わが国の種雄牛の近交係数が高く推定された。

表2には、近交係数のクラス別の雌牛と種雄牛の頻度を示した。雌牛の非近交個体(近交係数0%の個体)は、RA0の17.48%からVRA50の1.37%に減少した。

一方、近交係数1.5625%以下の近交個体(近交係数が0%でない個体)の頻度は、RA0の33.44%からVRA50の53.30%に増加した。種雄牛の非近交個体は、RA0において79.46%, VRA50において4.50%であったが、近交係数1.5625%以下の近交個体の頻度は、RA0において7.09%であったものが、VRA50では79.66%に増加した。RA0の最大近交係数は、雌牛と種雄牛において各々39.5と31.8%, VRA50では各々39.3と28.1%であった。表3には、VRA50で算出した雌牛と種雄牛における年当たり近交係数の上昇量を示した。1971~1980, 1981~1990および1991~2000年の各10年間で、雌牛の年当たり平均近交係数上昇量は、各々0.07, 0.06および0.22%/

Table 2. Frequency of cows and bulls born from 1951 to 2000 by level of inbreeding coefficients calculated using RA0^{a)} and VRA50^{b)}

Inbreeding	Frequency (%)	
	RA0	VRA50
Cows		
F%=0	17.48	1.37
0<F%≤1.5625	33.44	53.30
1.5625<F%≤3.125	22.71	22.31
3.125<F%≤6.25	22.01	19.63
6.25<F%≤12.5	4.03	3.08
12.5<F%≤25	0.21	0.19
F%>25	0.12	0.12
Bulls		
F%=0	79.46	4.50
0<F%≤1.5625	7.09	79.66
1.5625<F%≤3.125	4.05	7.73
3.125<F%≤6.25	6.21	5.47
6.25<F%≤12.5	2.76	2.32
12.5<F%≤25	0.41	0.31
F%>25	0.02	0.01

^{a)} Regular algorithm, and all animals were assumed to be related with available pedigree information.

^{b)} Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

Table 3. Annual increase in inbreeding coefficients calculated using VRA50^{a)} by class of birth year

Birth year	Cow	Bull
1971-1980	0.07	0.03
1981-1990	0.06	0.12
1991-2000	0.22	0.45

^{a)} Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

年、種雄牛の場合は同様に各々0.03, 0.12および0.45%/年であった。図4には、雌牛と種雄牛の誕生年に対する各父牛と母牛の平均近交係数の変化を示した。雌牛の誕生年に対する母牛の平均近交係数は、1960から2000年の範囲において、RA0で0.18から1.43%, VRA50で0.24から1.28%まで上昇傾向を示し、両方法間による大きな差異は認められなかった。雌牛の誕生年に対する父

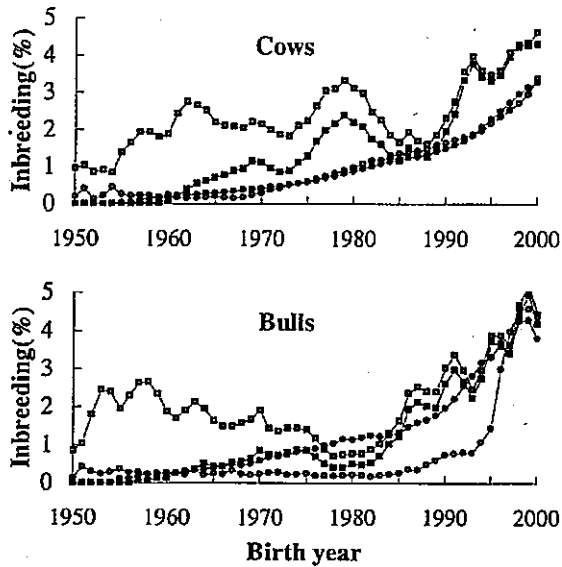


Fig. 4. Mean inbreeding coefficients of dams (each ○ and ●) and sires (each □ and ■) calculated using RA0 and VRA50 by birth year of cows and bulls. RA0: Regular algorithm, and all animals were assumed to be related with available pedigree information. VRA50: Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

牛の平均近交係数は、同様にRA0で1.87から4.63%、VRA50で0.09から4.31%まで上昇し、1980年代以降、両方法間における平均近交係数の差異が減少する傾向が認められた。種雄牛の誕生年に対する母牛の平均近交係数は、同様の範囲においてRA0で0.23から4.36%、VRA50で0.27から3.81%まで上昇傾向を示したが、1960年後半から1990年前半にかけてVRA50の近交係数のレベルが高く推移した。種雄牛の誕生年に対する父牛の平均近交係数は、同様にRA0で1.88から4.45%、VRA50で0.13から4.18%まで上昇し、1980年代から両方法間の差異が減少した。

表4には、乳量、乳脂量、乳タンパク質量およびSNFにおける近交退化を示した。乳量、乳脂量、乳タンパク質量およびSNFの近交退化量は、RA0において各々-27.0、-1.0、-0.8および-2.3kg、VRA50において各々-24.8、-0.9、-0.7および-2.1kgであった。図5には、RA0とVRA50の近交係数によって補正された乳量の育種価から推定された雌牛と種雄牛の遺伝的トレンドを示した。これらの遺伝的トレンドは、1985年生まれ

Table 4. Estimates of inbreeding depression^{a)} for milk, fat, protein and SNF yields

Trait	Inbreeding depression	
	RA0 ^{b)}	VRA50 ^{c)}
Milk	-27.0	-24.8
Fat	-1.0	-0.9
Protein	-0.8	-0.7
SNF	-2.3	-2.1

^{a)} kg/1% inbreeding. ^{b)} Regular algorithm, and all animals were assumed to be related with available pedigree information. ^{c)} Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

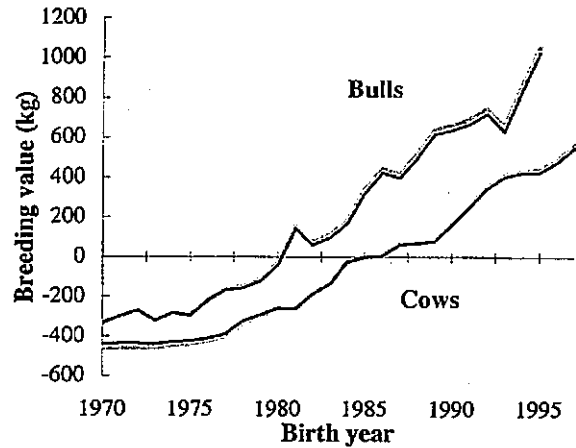


Fig. 5. Genetic trends of cows and bulls for milk yield with correct inbreeding coefficients calculated using RA0 and VRA50.

— RA0: Regular algorithm, and all animals were assumed to be related with available pedigree information. — VRA50: Algorithm proposed by VanRaden (1992), and animals born before 1950 were assumed to be unrelated.

の雌牛における平均育種価を基準に図示されている。雌牛の平均育種価は、1970、1980、1990および1997年生まれにおいて、RA0の近交係数で補正した場合、各々-461、-262、166および563kg、VRA50の近交係数で補正した場合、各々-440、-258、162および550kgであった。RA0の近交係数で補正した雌牛の平均育種価は、VRA50のそれよりも各々-21、-4、4および13kgの差異が認められた。一方、種雄牛は、RA0の近交係数

で補正した場合、1970, 1980, 1990 および 1995 年生まれにおいて、各々-334, -32, 662 および 1,054 kg, VRA50 の近交係数で補正した場合、各々-333, -41,639 および 1,028 kg の平均育種価が推定された。RA0 の近交係数で補正した種雄牛の平均育種価は、VRA50 のそれよりも各々-1, 9, 23 および 26 kg の差異が認められた。誕生年に対する平均育種価の直線回帰において推定された傾きを利用し、1970 から 1997 年までに生まれた雌牛における乳量の年当たり遺伝的改良量は、RA0 および VRA50 の各近交係数で補正した場合、各々 41 および 40 kg, 1970 から 1995 年までに生まれた種雄牛における乳量の年当たり遺伝的改良量は、各々 55 および 54 kg であった。乳脂量、乳タンパク質量および無脂固形分量の年当たり遺伝的改良量は、RA0 と VRA50 の各近交係数で補正した場合、雌牛において各々 1.8 と 1.8 kg, 1.2 と 1.1 kg および 3.6 と 3.6 kg, 種雄牛において各々 2.1 と 2.1 kg, 2.0 と 2.0 kg および 5.2 と 5.1 kg であった。

考 察

本分析で使用した雌牛の血縁記録は、未知の両親を持つ個体が少ないため、VRA50 の利用によって近交係数のレベルが顕著に上昇することはなく、RA50 と比較し、0.2% 以下の変化にすぎなかった。海外の種雄牛は、母方の血縁情報が不完全であったが、VRA50 の利用によって、近交係数の極度な過小推定を回避できることが判明した。それゆえ、VRA50 の近交係数は、輸入精液を利用した交配計画などに対し、有効に応用できるものと考察される。一方、Lutaaya ら (1999) は、VRA の使用による近交係数の過大推定を危惧している。本分析では、VRA50 の使用により、近交個体が増加する傾向を示した (表 2)。しかし、品種内において非近交個体であっても、同世代の平均近交係数を持つものと仮定することで、VRA50 は品種間交配によるヘテロシスの説明が可能であり、多品種の同時遺伝評価に利用できる (VanRaden 1992)。わが国の乳牛集団は、ホルスタイン種の飼養割合が極端に高く、品種間交配の可能性は少ないものと推察されるが、VRA50 は、上述したように血縁情報が不完全な個体に対して有効な方法であり、加えて、RA0 と同程度の近交係数のレベルが得られること、さらに RA50 と同様に計算時間の短縮効果が認められることから、利用価値があるものと推察される。

近交係数のレベルが上昇傾向にある集団では、基礎世代をより新しい誕生年に設定するほど、平均近交係数は低下する (Young と Seykora 1996)。このことは、両親の遠い共通祖先が無視されたためであり、本分析におい

て、RA0 を使用した場合、RA50 よりも生年別平均近交係数が高くなることから確認された。Miglior と Burnside (1995) は、基礎世代を 1950 年以前とし、VRA50 を使用した場合のカナダにおけるホルスタイン集団から、1960, 1970, 1980 および 1987 年生まれの雌牛の平均近交係数を各々 0.2, 0.9, 1.6 および 1.7% と推定した。米国のホルスタイン集団において、VanRaden (1992) は、1960 年以前を基礎世代とし、同様な方法で各々 0, 0.4, 1.0 および 2.0% と推定した。Short と Lawlor (1992) は、米国における利用可能なホルスタイン種の血縁情報を使用し、同様に 1.75, 1.60, 1.80 および 2.80% と推定した。Thompson ら (2000) は、米国のホルスタイン集団の近交係数が 1998 年に分娩した雌牛で 4.2% に達していることを報告した。VRA を利用した米国とカナダの雌牛における平均近交係数を比較した場合、基礎世代の設定時期を考慮すれば、米国は、近年に近づくほど、カナダよりも近交係数のレベルが高いものと推察される。また、北海道における 1960 年生まれの雌牛の平均近交係数 (0.26%) は、カナダと比較し、わずかに高いレベルを示したが、1987 年生まれの雌牛の平均近交係数は VRA50 において 1.62% であり、1960 年以降はカナダと比較し、若干低いレベルで平均近交係数が上昇しているものと推察された。

Young と Seykora (1996) は、米国のホルスタイン集団において、基礎世代の設定が 1960 年以前であれば、1970 から 1990 年生まれの範囲における年当たり平均近交係数の上昇量が有意に変化することなく、0.08 から 0.12%/年の範囲であることを示した。このことは、北海道と他国のホルスタイン集団における平均近交係数の上昇量を直接比較できることを示唆している。Miglior と Burnside (1995) は、カナダのホルスタイン集団の 1987 から 1990 年生まれの範囲において、年当たり平均近交係数の上昇を雌牛で 0.07 および種雄牛で 0.21%/年と推定した。北海道の 1981 から 1990 年における雌牛の年当たり平均近交係数上昇量は、米国の雌牛と比較すれば低いもののカナダと比較して同程度 (0.06%) であった。Thompson ら (2000) は、米国のホルスタイン雌牛において、1990 から 1998 年の範囲で 0.20%/年と推定したが、これを北海道の 1990 から 2000 年における年当たり平均近交係数上昇量 (0.22%) と比較すると、同程度であることが判明した。上述したことから、雌牛における近交係数のレベルは、米国およびカナダと比較し、低い傾向が認められるが、近年における平均近交係数上昇量は差異がないものと推察された。また、種雄牛における近交係数のレベルは、図 3 に示したように米国およびカナ

ダよりも高く推移している。表1に示したように、両親が未知な種雄牛は少ないが、母親のみが未知な種雄牛の頻度は、1951年以降に生まれた米国およびカナダの個体において80.8%、反対に、わが国の種雄牛において母親の99.8%が既知なことを考慮すれば、わが国の種雄牛における近交係数のレベルが高いと明確に言及することはできなかった。

また、英国で飼養されているホルスタイン種 (British Friesian) は、近年の北米地域からの遺伝子導入によって、1982年の0.74%から1992年の0.38%に低下したが、1997年には1.34%まで上昇したとの報告がある (Roughsedgeら1999)。北米地域における近交係数のレベルは、近年、顕著な上昇を示し、それに連動して、北海道の雌牛集団も1990年代から近交係数のレベルの上昇が顕著に認められた。北海道のホルスタイン集団は、北米地域からの遺伝子導入が継続的に行なわれていることから、この現象は、交配種雄牛が北米を由来とする特定の系統に集中化していることが原因であるものと推察される。

RA0の近交係数は、VRA50と比較し、産乳能力の近交退化量を若干高く推定する傾向を示した。乳量の記録を持つ雌牛において、非近交個体の比率は、RA0とVRA50を使用した場合、各々17.06%と1.27%であり、近交個体における近交係数のクラス別頻度も表2と類似した傾向が認められた。それゆえ、この現象は、VRA50の使用により、近交個体が増加したため、近交係数の上昇に対する産乳能力の減少量が緩慢になったものと推測される。一方、北海道において、乳牛検定事業が発足した1970年における人工授精普及率は、すでに99%に到達し、種雄牛当たり平均娘牛数が約2,500頭と供用種雄牛の集中化が認められる (社団法人北海道家畜人工授精師協会1986)。乳量の記録を持つ雌牛の内、父方および母方の血縁情報が未知な個体は、各々6.9%および11.55%存在するが、これらを含めた個体の血縁情報が十分過去に遡れるならば、上述した人工授精の普及にともなう供用種雄牛の集中化により、RA0から算出された非近交個体の比率は減少し、VRA50を使用した場合の非近交個体の比率に近似する可能性がある。その結果、産乳能力の近交退化量は、RA0とVRA50の違いによる差異が減少するものと推察される。また、海外の報告と比較すると、カナダのホルスタイン種の場合、Migliorら (1995) は、乳量における近交退化量を-24.840から-27.050 kg/%、乳脂量に関して-0.897から-0.965 kg/%および乳タンパク質量を-0.781から-0.875 kg/%の各範囲で推定した。米国のホルスタイン種では、ShortとLawlor

(1992) が乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々-22.6、-0.78および-0.85 kg/%、Wiggansら (1995) は各々-29.6、-1.08および-0.97 kg/%、さらにSmithら (1998) は-26.65、-0.86および-0.80 kg/%の近交退化量を推定した。本分析で得られた産乳能力の近交退化は、近交係数の計算方法に関わらず、海外からの報告と比較し、大きな差異は認められなかった。それゆえ、上述した点を考慮すれば、産乳能力の近交退化量は、VRA50から算出された近交係数を使用したとしても、十分な正確度を保持しながら推定できるものと推察された。本分析では、産乳量の近交退化を直線回帰で推定した。しかし、Migliorら (1992) は、ジャージー種における乳量の近交退化が直線的ではなく、近交係数25%まで漸次加速して減少するが、25%以上では減少が緩慢になることを報告した。Thompsonら (2000) は、ホルスタイン種の乳量において、近交係数2から6%の範囲で35 kg/%の近交退化量、7から10%の範囲で55 kg/%に上昇し、10%を越えると35 kg/%に戻ることを報告した。それゆえ、産乳能力の近交退化は、直線的ではないことも考えられるので、さらに詳細な分析が必要と推察された。Casanovaら (1992) およびWiggansら (1995) は、両親の近交係数が非常に高い少数の個体以外、育種価に与える影響は少ないことを指摘した。計算方法の異なる近交係数 (RA0とVRA50) で補正された育種価間には、すべての産乳形質において、雌牛および種雄牛ともに0.999以上の非常に高い相関が存在した。乳量の遺伝的トレンドは、前述したように、若干差異が認められる。しかし、産乳形質の年当たり遺伝的改良量は、RA0またはVRA50のどちらの方法で算出した近交係数を利用したとしても、ほとんど変化が認められないことから、遺伝的トレンドの差異は乳牛の育種計画に影響を及ぼすほどのものではないと推察される。以上のことから、VRA50から算出された近交係数は、北海道におけるホルスタイン集団の近親交配の状況と近交退化の現象を把握でき、さらに、産乳形質の遺伝評価に加え、選抜および交配計画に十分利用可能なものと推察された。

文 献

- Casanova L, Hagger C, Kuenzi N, Schneeberger M. 1992. Inbreeding in Swiss Braunvieh and its influence on breeding values predicted from a repeatability animal model. *Journal of Dairy Science*, 75: 1119-1126.
- Golden BL, Brinks JS, Bourdon RM. 1991. A performance programmed method for computing inbreeding coefficients from large data sets for use in mixed-model analyses. *Journal of Animal Science*, 69: 3564-3573.
- 萩谷功一・鈴木三義・山口由紀・河原孝吉・ファン アントニ

- オベレイラ. 2000. 北海道のホルスタイン集団における泌乳量に対する分娩月齢および分娩月補正の再検討. 日本畜産学会報, 71 : J12-J18.
- Henderson CR. 1976. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in the prediction of breeding values. *Biometrics*, 32 : 69-83.
- Hermas SA, Young CW, Rust JW. 1987. Effects of mild inbreeding on productive and reproductive performance of Guernsey cattle. *Journal of Dairy Science*, 70 : 712-715.
- Hudson GFS, Quaas RL, Van Vleck LD. 1982. Computer algorithm for the recursive method of calculating large numerator relationship matrices. *Journal of Dairy Science*, 65 : 2018-2022.
- Lutaaya E, Misztal I, Bertrand JK, Mabry JW. 1999. Inbreeding in populations with incomplete pedigrees. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 116 : 475-480.
- Meuwissen THE, Luo Z. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection and Evolution*, 24 : 305-313.
- Miglior F, Burnside EB. 1995. Inbreeding of Canadian Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*, 78 : 1163-1167.
- Miglior F, Burnside EB, Kennedy BW. 1995. Production traits of Holstein cattle : Estimation of nonadditive genetic variance components and inbreeding depression. *Journal of Dairy Science*, 78 : 1174-1180.
- Miglior F, Szkotnicki B, Burnside EB. 1992. Analysis of levels of inbreeding and inbreeding Depression in Jersey cattle. *Journal of Dairy Science*, 75 : 1112-1118.
- Misztal I, Gianola D. 1987. Indirect solution of mixed model equations. *Journal of Dairy Science*, 70 : 716-723.
- Misztal I, Lawlor TJ, Gengler N. 1997. Relationships among estimates of inbreeding depression, dominance and additive variance for linear traits in Holsteins. *Genetics Selection and Evolution*, 29 : 319-326.
- Quaas RL. 1976. Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrics*, 32 : 949-953.
- Roughsedge T, Brotherstone S, Visscher PM. 1999. Quantifying genetic contributions to a dairy cattle population using pedigree analysis. *Livestock Production Science*, 60 : 359-369.
- Schaeffer LR, Kennedy BW. 1986. Computing strategies for solving mixed model equations. *Journal of Dairy Science*, 69 : 575-579.
- 社団法人北海道家畜人工授精師協会. 1986. 北海道家畜人工授精40年の歩み, 27-28.
- Short TH, Lawlor TJ. 1992. Inbreeding in the U.S. Holsteins and its effect on yield and type traits. *Journal of Dairy Science*, 75 (Supplement 1) : 154 (Abstract).
- Smith LA, Cassell BG, Pearson RE. 1998. The effects of inbreeding on the lifetime performance of dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 81 : 2729-2737.
- Suzuki M, Van Vleck LD. 1994. Heritability and Repeatability for milk production traits of Japanese Holsteins from an animal model. *Journal of Dairy Science*, 77 : 583-588.
- Thompson JR, Everett RW, Hammerschmidt NL. 2000. Effects of inbreeding on production and survival in Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 83 : 1856-1864.
- Tier B. 1990. Computing inbreeding coefficients quickly. *Genetics Selection and Evolution*, 22 : 419-430.
- VanRaden PM. 1992. Accounting for inbreeding and crossbreeding in genetic evaluation of large populations. *Journal of Dairy Science*, 75 : 3136-3144.
- Van Vleck LD, Pollak EJ, Oltenacu EAB. 1987. *Genetics for the animal sciences*. 1st ed. 315-346. WH. Freeman and Company Press. New York.
- Wiggans GR, VanRaden PM, Zuurbier J. 1995. Calculation and use of inbreeding coefficients for genetic evaluation of United States dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 78 : 1584-1590.
- Young CW, Seykora AJ. 1996. Estimates of inbreeding and relationship among registered Holstein females in the United States. *Journal of Dairy Science*, 79 : 502-505.

Calculation of Inbreeding Coefficients using Incomplete Pedigrees and its Influence on Inbreeding Depression and Breeding Value for Milk Production in Hokkaido Holstein Populations of Japan

Takayoshi KAWAHARA, Yusaku GOTOH, Kouichi HAGIYA, Mitsuyoshi SUZUKI¹
and Michihiko SOGABE²

Hokkaido Holstein Agricultural Cooperation, Kita-ku, Sapporo-shi 001-8555, Japan
¹ Obihiro University Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro-shi 080-8555, Japan
² Hokkaido Dairy Cattle Milk Recording and Testing Association,
Chuo-ku, Sapporo-shi 060-0003, Japan

Corresponding : Takayoshi KAWAHARA (fax : +81 (0) 11-726-3111, e-mail : tkawa@mb.infosnow.ne.jp)

Objectives of this study were to compare the inbreeding coefficients calculated using the regular algorithm (RA) and the algorithm proposed by VanRaden (VRA) with incomplete pedigrees and to investigate the inbreeding levels and the influence on inbreeding depression and breeding values for milk production in the Hokkaido Holstein population of Japan. Pedigree information used for calculation of inbreeding coefficients was obtained from the herdbook for registered Holsteins, dairy cattle milk records for nonregistered Holsteins, and INTERBULL evaluation files for bulls in foreign countries. These pedigree data consisted of 4,499,862 cows born between 1901 and 2000 and 130,301 bulls born between 1897 and 2000. An inbreeding coefficient for each animal was calculated using the recursive algorithm of the tabular method. Inbreeding coefficients were calculated using RA0 (RA algorithm assuming that all animals are related), RA50 (RA algorithm assuming that animals born before 1950 are unrelated), and VRA50 (VRA algorithm assuming that animals born before 1950 are unrelated). The data for estimation of inbreeding depression and breeding values comprised 1,620,939 cows and 4,810,604 records for 305-d lactation milk and fat yields, 1,239,977 cows and 3,372,368 records for protein yield, and 1,523,859 cows and 4,379,907 records for SNF yield. An animal model with inbreeding coefficients calculated using RA0 and VRA50 included a linear regression on inbreeding to estimate inbreeding depression as fixed effects. To reflect the reduced variance of Mendelian sampling, the ratio of error variance to additive genetic variance was corrected with inbreeding coefficients of sires and/or dams. Average numbers of generations for cows and bulls born in 2000 were 11.6 and 11.8 when the pedigree information is available, and 8.3 and 8.4 when animals born before 1950 are unrelated, respectively. Mean inbreeding coefficients for cows and bulls born in 2000 calculated with RA50 were 4.01% and 5.11%, respectively, and they increased to 4.18% and 5.15% with VRA50. These small increases occurred due to the fact that number of animals with unknown parents was small. The CPU time required for calculation of inbreeding coefficients was less with RA50 or VRA50 than with RA0. Mean inbreeding levels calculated using VRA50 were 0.26%, 0.56%, 1.23%, 1.89%, and 5.14% for cows and 0.31%, 0.43%, 0.77%, 1.97%, and 5.15% for bulls born in 1960, 1970, 1980, 1990, and 2000, respectively. The average increases in inbreeding per year were 0.07%, 0.06%, and 0.22% for cows and 0.03%, 0.12%, and 0.45% for bulls born in the 1971-1980, 1981-1990, and 1991-2000, respectively. Estimates of inbreeding depression were -24.8 kg for milk, -0.9 kg for fat, -0.7 kg for protein, and -2.1 kg for SNF. Correlation between breeding values corrected using inbreeding coefficients calculated with RA0 and VRA50 was 0.999 or more for all traits.

However, the average breeding value corrected using inbreeding coefficients with VRA50 was slightly lower than the one with RA0. The results of this study suggest that inbreeding coefficients with VRA50 could be used to understand approximately the outline of inbreeding levels in the Hokkaido Holstein population and to apply to not only genetic evaluation but also selection and mating programs considering inbreeding depression.

Nihon Chikusan Gakkaiho, 73 (2) : 249-259, 2002

Key words : Inbreeding coefficient, Inbreeding depression, Breeding Value, Milk production, Holsteins