

# 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

河原孝吉・後藤裕作・萩谷功一・山口 諭<sup>1</sup>・鈴木三義<sup>2</sup>

北海道ホルスタイン農業協同組合，札幌市北区 001-8555

<sup>1</sup> 社団法人北海道酪農検定検査協会，札幌市中央区 060-0004

<sup>2</sup> 帯広畜産大学，帯広市 080-8555

(2003. 8. 4 受付, 2003. 10. 15 受理)

**要 約** 本分析では，ホルスタイン集団に関して，選抜の4径路の遺伝選抜差と世代間隔から産乳形質の遺伝的改良の現状と将来の予測を行った。データは，北海道において1976年1月から2001年6月までに乳期を終了した305日2回搾乳の検定記録であり，複数記録・単形質アニマルモデルを使用して育種価を推定した。乳量，乳脂量および乳タンパク質量の遺伝標準偏差 ( $\sigma_{Gm}$ ,  $\sigma_{Gf}$  および  $\sigma_{Gp}$ ) は，各々514, 18 および 12 kg と仮定した。種雄牛の父 (SB) と母 (DB) 径路の世代間隔は，最近4年間 (1993から1996年) において各々平均7.78と4.95年であった。雌牛の父 (SC) と母 (DC) 径路の世代間隔は，最近4年間 (1995から1998年) において各々平均7.98と4.49年であった。SBとDB径路の遺伝選抜差は，乳量，乳脂量および乳タンパク質量に関して，各々平均  $2.19\sigma_{Gm}$  と  $1.69\sigma_{Gm}$ ,  $2.28\sigma_{Gf}$  と  $1.85\sigma_{Gf}$  および  $2.95\sigma_{Gp}$  と  $2.14\sigma_{Gp}$  であった。SC径路の遺伝選抜差は，乳量，乳脂量および乳タンパク質量に関して各々平均  $1.57\sigma_{Gm}$ ,  $2.40\sigma_{Gf}$  および  $2.18\sigma_{Gp}$ , DC径路の遺伝選抜差は，すべての形質で  $0.10\sigma_G$  以下であった。雌牛の期待選抜反応量は，実現選抜反応量に対し，乳量，乳脂量および乳タンパク質量で各々157%, 193% および 167% 高いことが予測された。しかし，実際には，産乳形質以外にも選抜圧が加えられる可能性があるため，産乳形質の実現選抜反応量は，期待選抜反応量よりも低いと推察された。

日本畜産学会報, 75 (1): 1-10, 2004

乳用牛群検定 (検定) は，牛群全体の生産性向上と酪農経営の改善のための基礎的データを測定し，それらを活用する目的で，北海道では，1974年に開始された。河原ら (1984) は，北海道で検定が開始されてから1982年までの8年間の産乳記録において，すでに環境的要因による産乳能力の上昇量には停滞が認められ，さらなる乳量の増産には遺伝的改良が重要であることを示唆した。鈴木と光本 (1986) は，1980年代前期までの北海道における種雄牛の供用傾向から，輸入種雄牛の偏重および体型改良の指向を指摘し，種雄牛の後代検定を行い，もっとも大切な産乳能力の遺伝的改良を推進すべきことを示唆した。また，北海道では，遺伝的産乳能力の高い輸入雌牛に対し，産乳能力の低い種雄牛を交配する傾向があり，後代検定候補種雄牛を生産する際に重大な問題があることを指摘した (鈴木と光本 1987)。鶴田ら (1990) は，北海道の産乳能力における1988年までの遺伝的趨勢を推定し，種雄牛よりも雌牛の年当たり改良量が高いことを指摘し，ここでも後代検定システムの確立が必要なことを示唆した。しかし，それから10年以上が経過

し，その間，1983年から開始された凍結精液の輸入，1984年から開始されたフィールド方式の後代検定の実施，1992年からのアニマルモデルを利用した種雄牛と雌牛の同時遺伝評価および1996年から採用された総合指数 (NTP; Nippon total profit) と呼ばれる選抜指数式を利用した産乳能力重視の選抜方針により，北海道における乳牛の遺伝的改良は，1980年代までの分析結果とは，かなり状況が変化しているものと推察される。

遺伝的改良量とは，親の選抜によって生じる次世代の反応量 (選抜反応量) のことであり，これは選抜差と世代間隔によって決定する。Rendel と Robertson (1950)，赤堀と光本 (1977)，Everett (1984)，Van Tassell と Van Vleck (1991) および Burnside ら (1992) は，乳牛集団の場合，選抜の4径路によって選抜差と世代間隔が異なるため，遺伝的改良の貢献度に違いがあることを考慮し，年当たりの改良量を推定した。本分析では，北海道のホルスタイン雌牛集団および後代検定種雄牛において，産乳能力の選抜反応量に影響を及ぼす4径路の遺伝選抜差と世代間隔を推定し，遺伝的改良の現状と将来の予測に

連絡者：河原孝吉 (fax : 011-726-3135, e-mail : tkawa@mb.infosnow.ne.jp)

ついて検討した。

### 材料および方法

本分析では、北海道において1976年1月から2001年6月までに乳期を終了した305日(240日以上)2回搾乳の検定記録の中で、18ヵ月齢以上に分娩したすべての記録を使用した。なお、朝夕交互検定法によって測定された検定記録は、分析から削除された。乳量と乳脂量は雌牛1,687,142頭から得られた5,012,423記録、乳タンパク質量は1,306,174頭3,574,169記録であった。これらの記録は、牛群、分娩年、産次、牛群サイズおよび牛群レベルのサブクラス間に存在するヘテロ化分散が補正されたものである(WeigelとGianola 1993)。育種価を推定するために使用したBLUPアニマルモデルは、母数効果として、牛群・年次・産次のサブクラス、誕生年グループ別の分娩月齢グループと分娩月の交互作用、誕生年グループ別の分娩月齢サブグループおよび近交係数に対する回帰係数、変量効果として、個体の相加的遺伝子効果(育種価)と永続的環境効果を含む複数記録・単形質モデルである。ここで、分娩月齢グループと分娩月齢サブグループの分類方法は、萩谷ら(2002)の方法にしたがった。遺伝分散および永続的環境分散に対する誤差分散の各比は、SuzukiとVan Vleck(1994)が推定した遺伝率と回復率を用いた。また、遺伝分散に対する誤差分散の比は、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するために近交係数で補正した(河原ら2002)。次に、米国農務省のAIPL(Animal Improvement Programs Laboratory)のインターネットホームページからダウンロードしたファイル(ftp://aipl.arsusda.gov/pub/bulls/031hoff.zip)から外国種雄牛の育種価を抽出し、これらの育種価を上述したモデルの正規方程式に組み込んだ(河原ら2003)。なお、上述した記録と分析方法は、河原ら(2003)の報告時に使用したものと同一である。

産乳能力における国間の遺伝相関は1より小さく推定されることから(Interbull 2003)、種雄牛の国際遺伝評価には国際間比較の多形質評価(MACE; Multiple trait across country evaluation)法が一般的に利用されている(Schaeffer 1994)。一方、PowellとNorman(2000)は、1以下で推定された遺伝相関と1に近似するものと仮定した遺伝相関を使用した場合のMACE評価値を比較し、1以下で推定された遺伝相関を利用した方が正確なMACE評価値を推定できるとはいえないことを示した。WeigelとPowell(2000)は、国間の遺伝相関を1と仮定した国間の変換式を利用した方法と比較し、必ずしもMACE評価値が高い精度で推定されないことを示した。PowellとVanRaden(2002)は、世界の統一したスケール(Global scale)によって、精度の高い種雄牛の遺伝評価値を推定できることから、国間の遺伝相関を利用し、

各々の国に対応したMACE評価値をあえて推定する必要性が希薄であることを示した。著者らの調査では、実際のデータを用いた場合に、これらの現象が生じた原因を特定できるような報告をみつけることはできなかった。しかし、上述した報告結果から、国内の遺伝評価を行う際に他国の種雄牛評価値を実際に組み込む場合、必ずしも多形質モデルによって国間の遺伝相関を1以下にした方法がもっとも優れているとは言及できないこと、産乳能力における米国と日本との間には、0.9以上の高い遺伝相関が存在すること(Atagiら1999)、種雄牛のみならず160万頭以上もの雌牛に関しても同時に安定性のある遺伝評価を推定する必要があることの理由で、本分析では河原ら(2003)の方法にしたがい、Wilminkら(1986)とVan Vleck(1982)の方法を応用し、北海道の産乳記録に米国対応の国際種雄牛遺伝評価値を組み込む方法で遺伝評価を実施した。

年当たりの選抜反応量( $\Delta G_L$ )は、RendelとRobertson(1950)の選抜の4径路にしたがい、以下のように表示できる。

$$\Delta G_L = \frac{l_{SB} + l_{DB} + l_{SC} + l_{DC}}{L_{SB} + L_{DB} + L_{SC} + L_{DC}} \sigma_G \quad (1)$$

ここで、選抜の4径路とは、種雄牛の父(SB)、種雄牛の母(DB)、雌牛の父(SC)および雌牛の母(DC)の各径路である。Lは、世代間隔であり、個体と親の誕生年月日間の間隔を日数で計算し、年単位で表示した。lは、標準化遺伝選抜差であり、理論的には選抜強度と選抜の正確度( $r_{u\hat{u}}$ ; 真の育種価と推定育種価の相関係数)との積として定義される。標準化遺伝選抜差は、親と同年に生まれた雌牛の推定育種価の平均値と親の推定育種価との差を遺伝標準偏差( $\sigma_G$ )単位で表示した値であり、以下、遺伝選抜差と略すことにする。本報告では、表型値を使用した場合の選抜差という用語に対し、推定育種価を基礎にした場合の用語として、遺伝選抜差を使用した。また、各径路における種雄牛または雌牛の誕生年別の遺伝選抜差とは、子である種雄牛または雌牛の誕生年別に親の遺伝選抜差の平均値を算出したものである(Van TassellとVan Vleck 1991; Burnsideら1992)。

フィールド方式を利用したわが国の後代検定において、もっとも古い個体は1981年生まれであり、基礎世代は1980年とした。1980年生まれの記録を持つ雌牛に関して、推定育種価の標準偏差と信頼度の平均値は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量において各々388kgと57%、14kgと58%および9kgと53%であった。最良線形不偏予測(BLUP)値は、予測誤差分散が最小であり、真の育種価( $u$ )と推定育種価( $\hat{u}$ )の相関( $r_{u\hat{u}}$ )が最大になっているものと仮定されるから、 $\sigma_G$ は、 $\sqrt{\hat{\sigma}_u^2 / r_{u\hat{u}}^2}$ の式で推定することができる。ここで、 $\hat{\sigma}_u^2$ は推定育種価の標準偏差を二乗した値、 $r_{u\hat{u}}^2$ は推定育種価の信頼度である。基礎

産乳形質の遺伝選抜差と世代間隔

世代の  $\sigma_G$  は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々514, 18 および 12kg と仮定した。これらの  $\sigma_G$  は、ヘテロ化分散の補正時に使用した表型標準偏差の基準値が全データの標準偏差ではなく、牛群・年次・産次サブクラス内の表型標準偏差の平均値を基準にしたため、Suzuki と Van Vleck (1994) が推定した  $\sigma_G$  よりも小さい値であった。 $\sigma_G$  は、選抜過程を通じて徐々に変化する。とくに、選抜が極度に進んだ場合、 $\sigma_G$  が減少し、それとともに、遺伝率も減少する。それゆえ、式(1)の利用は、厳密に言えば1世代の選抜のみに対し有効と考えられるが、実際の  $\sigma_G$  は、通常わずかな変化しかしないことから、本分析では同一の式を利用することとした。なお、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関する各  $\sigma_G$  は  $\sigma_{Gm}$ ,  $\sigma_{Gf}$  および  $\sigma_{Gp}$  の記号を使用して表示した。

表1には、乳量と乳脂量の推定育種価を持つ雌牛と種雄牛の誕生年別頭数および各径路が明らかな割合を示した。世代間隔および乳量と乳脂量の遺伝選抜差の両方を算出できた個体の割合は、1980年から1996年生まれの種雄牛3,093頭中SBとDB径路で各々99.8%、雌牛1,344,054頭中SC径路で93.0%およびDC径路で88.1%であった。同様に、乳タンパク質量に関する個体の比率は、1980年以降に生まれた雌牛に関して、乳量および乳脂量とおおよそ同じ割合であった。河原ら(2003)は、母牛または父牛が各々記録または娘牛を持たない場合でも、

本分析で使用した遺伝評価法による両親平均に安定性があることを示唆しているから、両親または片親が明らかであれば、産乳記録を持つ雌牛および娘牛の記録を持つ種雄牛のすべてについて遺伝選抜差を算出した。

後代検定を受検した種雄牛は合計1,963頭であり、分析結果は、1983年生まれ以降について示した。後代検定種雄牛が占める割合は、1983年生まれにおいて4.4%にすぎなかったが、1996年生まれでは96.1%に達した。その中で、母牛が日本の登録番号を持つ個体は国内で生産された種雄牛(608頭、国産種雄牛)、母牛が外国の登録番号を持つ個体は後代検定するために海外から導入された種雄牛(1,355頭、導入種雄牛)である。後代検定された種雄牛中、国産種雄牛の占める割合は、1983年生まれにおいて81.5%であったが、1996年生まれでは23.5%に減少した。なお、後代検定種雄牛以外の種雄牛とは、後代検定開始以前は人工授精団体が独自にサンプリングした個体、近年では輸入精液による外国の個体が多くを占めている。雌牛は、父牛の登録番号にしたがい国内繋養種雄牛と輸入精液から生産されたものに分類した。国内繋養種雄牛由来とは、父牛が日本の登録番号を持つ雌牛のことであり、近年になるほど、後代検定済種雄牛が父牛の多くを占めている。輸入精液由来とは、父牛が外国の登録番号を持つ雌牛のことであり、これには輸入受精卵および生体輸入による雌牛も一部含まれるが、ほと

Table 1. Number of bulls and cows and percentage of parents<sup>a)</sup> with data usable in the calculation of generation intervals and selection differentials by birth year

Birth year	Bull no.	SB (%)	DB (%)	Cow no.	SC (%)	DC (%)
1980	118	98.3	99.2	54,358	94.2	87.1
1981	127	99.2	100.0	57,112	93.6	87.8
1982	114	100.0	100.0	60,480	93.4	87.8
1983	128	100.0	100.0	60,241	92.8	87.8
1984	141	100.0	100.0	62,341	93.0	88.5
1985	181	100.0	99.4	65,310	92.9	88.6
1986	227	100.0	100.0	74,040	92.5	88.1
1987	192	99.5	100.0	78,571	92.6	87.9
1988	251	100.0	100.0	82,493	93.3	88.4
1989	264	100.0	99.6	85,739	93.5	88.5
1990	247	99.6	99.2	84,606	93.5	88.9
1991	264	100.0	99.2	82,793	93.6	89.0
1992	202	100.0	100.0	78,706	93.6	89.1
1993	184	100.0	100.0	79,374	92.6	88.0
1994	173	100.0	100.0	79,280	92.0	87.0
1995	180	100.0	100.0	77,060	92.6	87.6
1996	100	100.0	100.0	74,249	92.3	87.5
1997				71,655	92.2	87.5
1998				35,646	92.8	88.7

<sup>a)</sup> SB : sire of bull, DB : dam of bull, SC : sire of cow, DC : dam of cow.

んどが輸入精液から生産された雌牛のことであり、輸入精液由来の雌牛は、1980年生まれ以降の全雌牛に対して5%程度しか存在しなかったが、誕生年に対して増加を示し、1998年生まれの雌牛では18%を占めるまでになった。輸入精液由来の雌牛に関する分析結果は、凍結精液の輸入可能後、雌牛数が500頭を越えた1986年生まれ以降について示した。

## 結 果

### 1. 実現選抜反応量の現状

図1には、雌牛と種雄牛の誕生年に対する乳量、乳脂量および乳タンパク質量における遺伝的趨勢を示した。各形質の遺伝的趨勢は、1980年以来、上昇する傾向を示した。表2には、遺伝標準偏差あたりの乳量、乳脂量および乳タンパク質量における種雄牛と雌牛の実現選抜反応量を示した。種雄牛の実現選抜反応量は、1980から1996年の範囲で、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々0.15  $\sigma_{Gm}$ /年、0.16  $\sigma_{Gf}$ /年および0.21  $\sigma_{Gp}$ /年であった。一方、雌牛は、1980年以降に生まれた種雄牛の影響を及ぼす1982から1998年の範囲で、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々0.12  $\sigma_{Gm}$ /年、0.16  $\sigma_{Gf}$ /年および0.16  $\sigma_{Gp}$ /年であった。種雄牛の場合、乳タンパク質量の実現選抜反応量は、乳脂量よりも高い傾向を示したが、雌牛の場合は、両形質の実現選抜反応量に差異は認められなかった。最近4年間のみに注目した場合、種雄牛の実現選抜反応量は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々0.32  $\sigma_{Gm}$ /年、0.20  $\sigma_{Gf}$ /年および0.36  $\sigma_{Gp}$ /年、一方、雌牛は、各々0.14  $\sigma_{Gm}$ /年、0.14  $\sigma_{Gf}$ /年および0.18  $\sigma_{Gp}$ /年であった。

### 2. 世代間隔の現状

図2には、種雄牛と雌牛の誕生年に対する世代間隔の変化を示した。種雄牛に関する世代間隔は、1980から1996年の範囲のSB径路において10.25から7.51年、DB径路の同様の範囲において6.30から4.95年に減少し、両径路とも世代間隔の短縮傾向が認められた。次に、後代検定済種雄牛を抽出し、これらを国産種雄牛と導入種雄牛に分類してSB径路とDB径路の世代間隔の誕生年に対する変化を図3に示した。1983年から1996年の範囲の国産種雄牛における世代間隔は、SB径路で10.00から8.34年、DB径路で7.91から6.53年まで各々減少した。同様の範囲において、導入種雄牛の世代間隔は、SB径路で9.23から7.23年、DB径路で6.67から4.34年まで各々減少した。SB径路の世代間隔は、近年、国産種雄牛と導入種雄牛の差が減少する傾向を示した。一方、DB径路は、一貫して導入種雄牛の世代間隔が短い傾向を示し、その差は1.18から2.69年の範囲であった。

雌牛に関する世代間隔は、SC径路の場合、1990年まで上昇(8.92年)を示した後、若干減少して1998年には7.69年になった(図2)。DC径路の世代間隔は、1980か

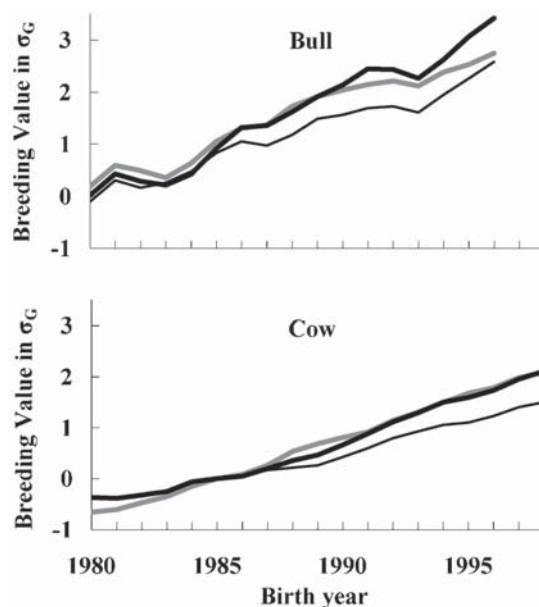


Fig. 1. Means of standardized breeding values ( $\sigma_G$ ) for milk, fat and protein yields by year of birth of bulls and cows. — Milk, — Fat, — Protein

Table 2. Annual genetic changes ( $\sigma_G$ /yr) by regression of estimated breeding values for milk, fat and protein yields on each range of birth year

	Bull	Cow
	1980-1996	1982-1998
Milk	0.15	0.12
Fat	0.16	0.16
Protein	0.21	0.16
	1993-1996	1995-1998
Milk	0.32	0.14
Fat	0.20	0.14
Protein	0.39	0.18

ら1998年の範囲で5.01から4.49年に若干減少する傾向を示した。図4には、国内繋養種雄牛と輸入精液由来の雌牛に分類し、SCとDC径路の世代間隔の変化を示した。国内繋養種雄牛由来の雌牛に関して、SC径路の世代間隔は、1982年の6.45年から1990年の8.88年まで上昇し、その後は若干ではあるが減少し、1998年において7.60年になった。同様にDC径路の世代間隔は、1980から1998年の範囲において5.01から4.48年に短縮した。一方、輸入精液由来の雌牛に関して、SC径路の世代間隔は、1986から1998年にかけて10.66から8.12年まで短縮し、国内繋養種雄牛由来の雌牛のSC径路と比較し、世代間隔の差異が減少した。同様にDC径路の



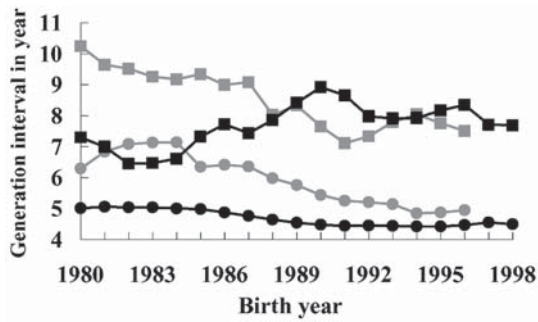


Fig. 2. Means of generation intervals (yr) for four paths of selection by year of birth of bulls and cows. ■ sire of bull, ● dam of bull, ■ sire of cow, ● dam of cow

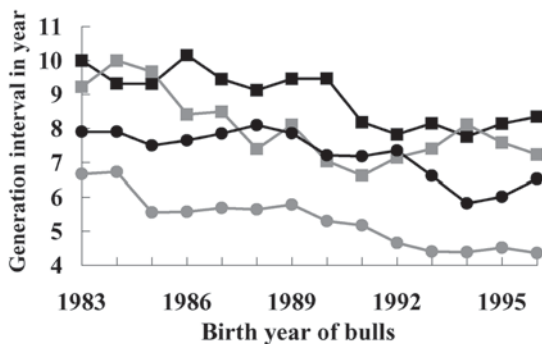


Fig. 3. Means of generation intervals (yr) for paths of sire (■) and dam (●) of domestic produced bulls and sire (□) and dam (○) of imported bulls taken into progeny test by year of birth.

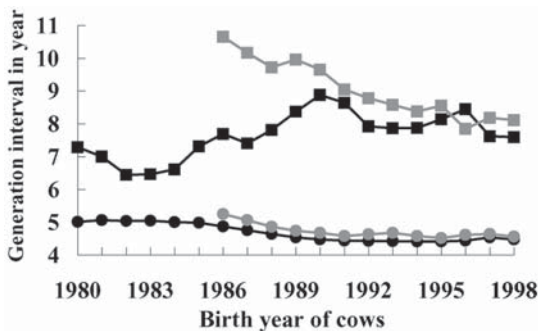


Fig. 4. Means of generation intervals (yr) for paths of sire (■) and dam (●) for cows of sires with Japanese registry number and sire (□) and dam (○) for cows of sires with foreign registry number by year of birth.

場合は、1986年から1998年にかけて5.25年から4.57年まで世代間隔が短縮した。

### 3. 遺伝選抜差の現状

図5には、種雄牛と雌牛の誕生年に対する乳量、乳脂量および乳タンパク質量の遺伝選抜差の変化を示した。

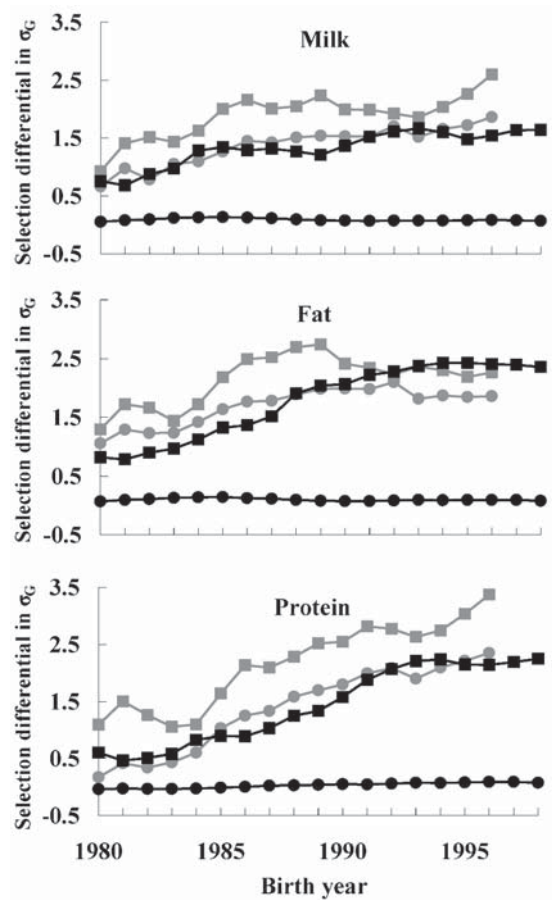


Fig. 5. Means of standardized genetic selection differentials ( $\sigma_G$ ) for four paths of selection for milk, fat and protein yields by year of birth of bulls and cows. ■ sire of bull, ● dam of bull, ■ sire of cow, ● dam of cow

種雄牛に関して、1980年から1996年の範囲におけるSB径路の遺伝選抜差は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々0.92  $\sigma_{Gm}$  から2.60  $\sigma_{Gm}$ 、1.30  $\sigma_{Gf}$  から2.26  $\sigma_{Gf}$  および1.09  $\sigma_{Gp}$  から3.75  $\sigma_{Gp}$  に上昇する傾向が認められた。DB径路の遺伝選抜差は、乳量、乳脂量および乳タンパク質量の同様の生年範囲において、各々0.66  $\sigma_{Gm}$  から1.86  $\sigma_{Gm}$ 、1.06  $\sigma_{Gf}$  から1.86  $\sigma_{Gf}$  および0.18  $\sigma_{Gp}$  から2.35  $\sigma_{Gp}$  に上昇した。1980年代におけるSBとDB径路の遺伝選抜差は、乳脂量に関してもっとも大きかったが、1985年頃から乳タンパク質量の遺伝選抜差が急激な上昇を示し、SB径路において1991年以降、DB径路において1994年以降に生まれた種雄牛から乳タンパク質量の遺伝選抜差がもっとも高くなった。

図6には、国産種雄牛と導入種雄牛に分類し、SBとDB径路の遺伝選抜差の変化を示した。国産種雄牛のSB径路において、乳量、乳脂量および乳タンパク質量の遺伝選抜差は、1983年から1996年の範囲で各々1.28  $\sigma_{Gm}$  から

2.59  $\sigma_{Gm}$ , 0.95  $\sigma_{Gf}$  から 2.69  $\sigma_{Gf}$  および 0.59  $\sigma_{Gp}$  から 3.19  $\sigma_{Gp}$ , 同様に DB 径路では各々 0.79  $\sigma_{Gm}$  から 2.32  $\sigma_{Gm}$ , 0.82  $\sigma_{Gf}$  から 2.36  $\sigma_{Gf}$ , -0.45  $\sigma_{Gp}$  から 2.49  $\sigma_{Gp}$  の範囲で変化した. 一方, 導入種雄牛における SB 径路の乳量, 乳脂量および乳タンパク質量の遺伝選抜差は, 1983 から 1996 年において各々 1.84  $\sigma_{Gm}$  から 2.83  $\sigma_{Gm}$ , 2.16  $\sigma_{Gf}$  から 2.81  $\sigma_{Gf}$  および 1.44  $\sigma_{Gp}$  から 3.46  $\sigma_{Gp}$ , 同様に DB 径路では各々 1.27  $\sigma_{Gm}$  から 1.90  $\sigma_{Gm}$ , 1.35  $\sigma_{Gf}$  から 2.20  $\sigma_{Gf}$  および 0.83  $\sigma_{Gp}$  から 2.38  $\sigma_{Gp}$  の範囲で変化した. SB 径路の遺伝選抜差は, 1980 年代において国産種雄牛よりも導入種雄牛の方が高い値を示したが, 1990 年代に入ると差異が減少した. また, 1990 年代における DB 径路の遺伝選抜差は, 国産種雄牛の急激な上昇によって導入種雄牛との差異がほとんど無くなった.

雌牛の場合, SC 径路において, 最近の誕生年 (1998 年) の遺伝選抜差は, 乳量, 乳脂量および乳タンパク質量に関して各々 1.71  $\sigma_{Gm}$ , 2.06  $\sigma_{Gf}$  および 2.25  $\sigma_{Gp}$  であった (図 5). SC の径路において, 乳量の遺伝選抜差は, 1980

年代以降, 上昇が停滞し, 1.5  $\sigma_{Gm}$  程度を維持し続けた. また, 乳脂量は 1988 年, 乳タンパク質量は 1993 年まで遺伝選抜差の上昇が認められたが, その後は上昇が停滞した. DC の径路における遺伝選抜差は, 雌牛の誕生年に対し, すべての形質で大きな変化は認められず, 1990 年代以降は 0.10  $\sigma_{Gf}$  以下の水準にすぎなかった.

図 7 には, 国内繋養種雄牛と輸入精液由来の雌牛に分類し, SC と DC 径路の遺伝選抜差の変化を示した. 1990 から 1998 年の範囲における乳量の SC 径路の遺伝選抜差は, 国内繋養種雄牛と輸入精液由来に関して各々 1.42  $\sigma_{Gm}$  から 1.75  $\sigma_{Gm}$  および 1.49  $\sigma_{Gm}$  から 1.82  $\sigma_{Gm}$  の範囲で変動した. 同様に乳脂量に関して各々 1.99  $\sigma_{Gf}$  から 2.24  $\sigma_{Gf}$  および 1.42  $\sigma_{Gf}$  から 2.32  $\sigma_{Gf}$  の範囲, 乳タンパク質量に関して 1.58  $\sigma_{Gp}$  から 2.25  $\sigma_{Gp}$  および 1.72  $\sigma_{Gp}$  から 2.40  $\sigma_{Gp}$  の範囲で変動した. 国内繋養種雄牛由来の雌牛に関して, SC 径路における乳量と乳タンパク質量の遺伝選抜差は, 輸入精液由来と比較し, 1990 年まで低い傾向が認められたが, 1991 年ころからほとんど差異が認められなくなっ

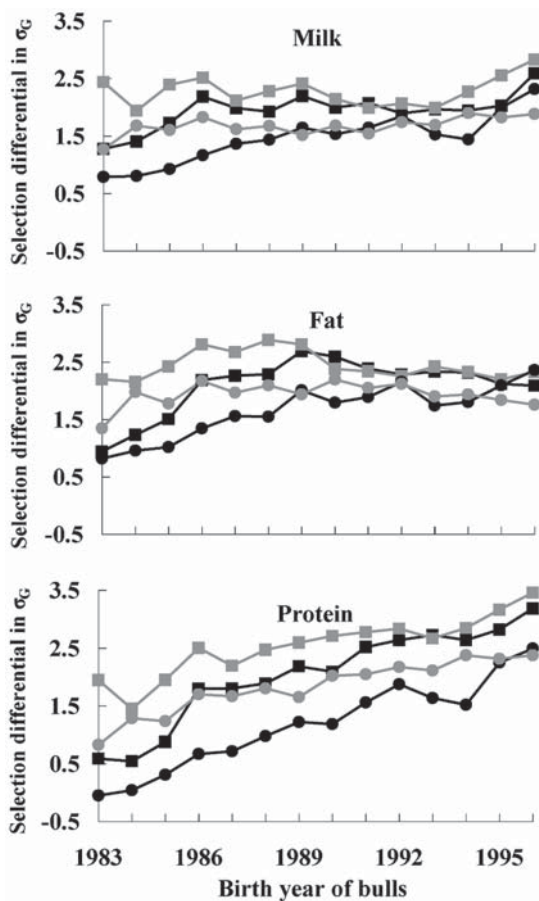


Fig. 6. Means of standardized genetic selection differentials ( $\sigma_G$ ) of milk, fat and protein yields for paths of sire (■) and dam (●) of domestic produced bulls and sire (□) and dam (○) of imported bulls taken into progeny test by year of birth.

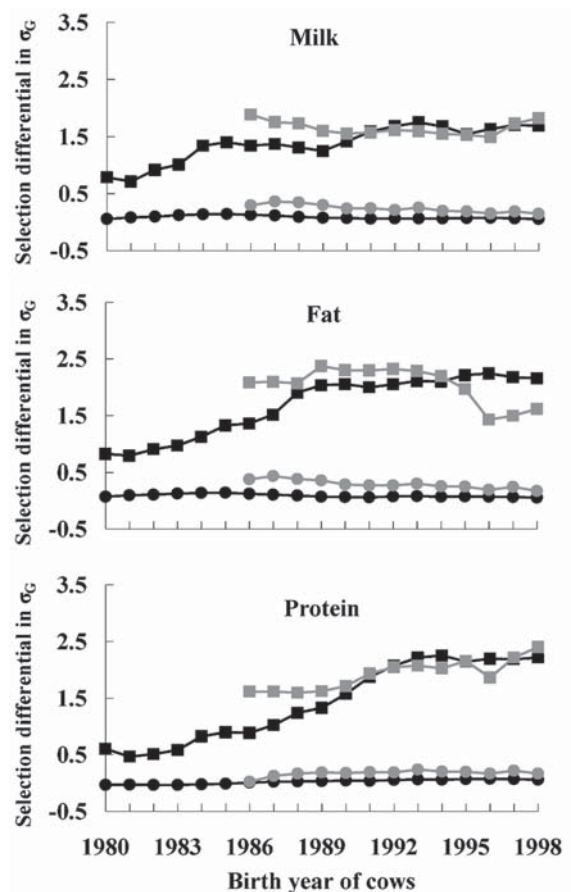


Fig. 7. Means of standardized genetic selection differentials ( $\sigma_G$ ) of milk, fat and protein yields for paths of sire (■) and dam (●) for cows of sires with Japanese registry number and sire (□) and dam (○) for cows of sires with foreign registry number by year of birth.

た。SC 径路における乳脂量の遺伝選抜差は、1995 年まで輸入精液由来が高かったが、それ以降、輸入精液由来の遺伝選抜差が急激に低下した。DC 径路の遺伝選抜差は、輸入精液由来の雌牛の方が若干高く、これは輸入精液を交配した母牛の推定育種価が平均的に若干高い傾向を示唆している。

## 考 察

### 1. 後代検定候補種雄牛を生産するための選抜

SB 径路は、遺伝的改良に対する貢献度が理論的にもっとも大きい径路である (Everett 1984)。本分析は 1980 年生まれ以降の種雄牛に関する結果しか示していないので、Van Tassell と Van Vleck (1991) が報告した米国の 1974 から 1978 年に生まれた種雄牛に関する平均世代間隔 11.0 年と直接比較することはできないが、本分析で推定した 1980 から 1996 年の範囲の世代間隔 10.25 から 7.51 年は、米国の結果よりも若干短い傾向を示した。イタリアの 1980 から 1990 年生まれの種雄牛に関する 13.53 から 8.22 年 (Burnside ら 1992) と比較し、本分析で得られた世代間隔は、同年の範囲で短い傾向を示した。また、1980 年代において、国産種雄牛の世代間隔は、導入種雄牛よりも 1 年以上も長い時期があったが、1990 年代に入ると国産種雄牛に関しても世代間隔を短縮させるための努力を示唆するような傾向が認められるようになった。SB 径路の世代間隔は、父牛の調整交配から育種価の推定まで後代検定の待機期間があるので、少なくとも理論的に 6.5 年程度は必要である。しかし、父牛の推定育種価が公表される直後に種雄牛 (息子牛) を後代検定することができるように予め種雄牛を生産しておけば、SB 径路の世代間隔はさらに 1 年程度は短縮されるものと推察される。しかし、予め生産しておく種雄牛数が多くなれば、膨大な経費が必要になり、この方法の課題と考えられる。また、これを達成するためには、娘牛のサンプリング数を増加させるための努力を行い、後代検定直後の育種価の推定精度を向上させる必要があると推察される。

SB 径路の遺伝選抜差は、乳脂量に関して  $2.0\sigma_{GI}$  から  $2.5\sigma_{GI}$  の範囲で変動しながら、おおよそ一定を維持しているが、乳タンパク質量は種雄牛の誕生年に対し、急激な上昇を示し、 $3\sigma_{GP}$  を超えるまでになった。とくに、国産種雄牛の乳タンパク質量に対する遺伝選抜差は、導入種雄牛と比較し、顕著な上昇が認められ、1996 年生まれの種雄牛に関して  $3.37\sigma_{GP}$  を達成した。サンプリング集団が正規分布し、選抜の正確度が 0.90 程度 (育種価の信頼度 81%) であると仮定した場合、選抜強度は 3.74 (=  $3.37/0.90$ ) 以上となり、0.1% 以上の非常に高い選抜率を実現したこととなる。しかし、イタリアでは、1988 年生まれの種雄牛における SB 径路で、乳タンパク質量に対して  $4.15\sigma_{GP}$  (Burnside ら 1992) の遺伝選抜差を観測し

ていることから、SB 径路はさらに強い選抜圧を実現できる潜在的可能性があるかと推察された。

DB 径路は、後代検定種雄牛を生産するための母牛に関係する径路であるから、強い選抜圧と世代間隔の短縮が求められる径路である。DB 径路の世代間隔は、1990 年生まれのイタリアの乳牛集団から得られた 3.73 年 (Burnside ら 1992) よりも長い世代間隔を示した。この原因は、国産種雄牛の DB 径路において世代間隔が長いためであるが、今後、国産種雄牛に関するこの径路の世代間隔を可能な限り短縮することが課題といえよう。

DB 径路の遺伝選抜差は、種雄牛の誕生年に対し、SB 径路のそれと類似した傾向で変動しているが、全体的に SB 径路よりも低い遺伝選抜差を維持している。乳タンパク質量における SB 径路の遺伝選抜差は、近年もっとも高く、1992 年から  $2.0\sigma_{GP}$  を超えるようになった。選抜の正確度が 0.7 程度 (育種価の信頼度 49%) であると仮定した場合、選抜強度は 2.86 (=  $2.0/0.7$ ) となり、選抜割合は 0.6% 程度になる。DB 径路の世代間隔のさらなる短縮と遺伝選抜差の向上を達成するためには、若齢 MOET や精子の雌雄判別のような繁殖技術を活用する方策がある。若齢 MOET は母牛の育種価が推定されていない時期に実施されるから、この時点では低い選抜の正確度が懸念されるが、種雄牛が後代検定を開始する 1 年間の時期には、母牛の育種価が推定されているから、この時点で再度、後代検定する種雄牛を選抜すれば、選抜反応量を向上することが期待できるものと推察される。

### 2. 更新雌牛を生産するための選抜

乳牛は、生乳生産を経済目的とした家畜であるから、分娩させ、数産次の搾乳を行う必要があり、その結果、必ず数頭の子孫が生産される。それゆえ、産乳能力の推定育種価が低い雌牛を単純に淘汰したとしても、すでに子孫が生産されている場合が多く、一般酪農家では DC 径路において世代間隔の短縮と遺伝選抜差の向上を極度に期待することは難しい。しかし、産乳能力の育種価が低い雌牛には、肉用種雄牛を計画的に交配するようにすれば、乳用雌牛としての子孫を残すことなく、牛肉生産にも貢献できる。さらに、産乳能力の育種価が高い雌牛には、繁殖性の向上および疾病と事故の予防を徹底した飼養管理を行い、可能な限り多くの更新雌牛を生産すれば、DC 径路の遺伝的貢献についても、ある程度期待できると推察される。

一方、SC 径路は、凍結精液を利用した人工授精技術の普及により、精度の高い育種価によって選抜された種雄牛の遺伝子を広範囲に供用することができるようになり、更新雌牛を生産するための重要な選抜径路となっている。現在、輸入精液由来の雌牛数の割合が上昇傾向にあるが、SC 径路の世代間隔および産乳能力の遺伝選抜差から輸入精液の優秀性を示唆するような顕著な特徴は認められなかった。それゆえ、産乳能力に限れば、SC 径



路の近年における遺伝選抜差は、後代検定済み種雄牛のみで十分維持可能であると推察された。しかし、著者らの研究によって、わが国の後代検定で生産される種雄牛と比較し、欧米各国には産乳量の遺伝的能力の高い種雄牛が多数存在することが判明していることから、輸入精液の交配は産乳能力以外の例えば体型形質等の遺伝改良を目的としている可能性があるとして推察される。SC 径路の世代間隔は、1990 年代に入り、8 年前後を維持しているが、後代検定の調整交配および遺伝評価時期の短縮により、種雄牛の待機期間を短縮することがさらに可能であり、世代間隔の短縮をもたらすものと推察される。一方、SC 径路の遺伝選抜差は、1991 年以降大きな変化を示すことなく、乳量、乳脂量および乳タンパク質量に関して各々平均  $1.6\sigma_{Gm}$ 、 $2.3\sigma_{Gr}$  および  $2.2\sigma_{Gp}$  を維持している。近年における乳脂量の遺伝選抜差は、種雄牛を生産する SB および DB 径路と比較し、むしろ SC 径路の方が高い傾向を示した。このことは、種雄牛を生産する側は乳タンパク質量に対する選抜を強化し、乳脂量に対する選抜を若干緩和している一方で、酪農家は乳タンパク質量に対する選抜のみならず乳脂量に対しても同等程度の重みで選抜を実施しているものと推察された。

### 3. 期待選抜反応量

表 3 には、最近 4 年間 (SB と DB 径路に関して 1993 から 1996 年、SC と DC 径路に関して 1995 から 1998 年) に生まれた雌牛における選抜の 4 径路の世代間隔と遺伝選抜差から推定した将来に期待される年当たり選抜反応量 (期待選抜反応量) を示した。北海道における雌牛の遺伝標準偏差あたりの期待選抜反応量は、乳量と乳脂量の各々  $0.22\sigma_{Gm}/\text{年}$  および  $0.27\sigma_{Gr}/\text{年}$  と比較し、乳タンパク質量の  $0.30\sigma_{Gp}/\text{年}$  が大きかった。雌牛の期待選抜反応量は、最近 4 年間における実現選抜反応量に対し、乳量、乳脂量および乳タンパク質量で各々 157%、193% および 167% 高くなることが予測される。一方、多くの研究 (Everett

1984; Van Tassell と Van Vleck 1991; Burnside ら 1992) では、産乳量以外の形質にも選抜圧が加わるため、期待選抜反応量よりも実現選抜反応量が低く推定されることを示唆している。わが国において推定育種価が公表されている形質としては、産乳形質の他に、体型形質、気質、搾乳性および分娩難易度が存在する。これらの形質は、各々選抜圧の違いはあるものの、酪農家にとっては、すべてが選抜の対象になりうる。また、これらの形質間には、正のみならず負の遺伝相関が存在することが報告されている。萩谷ら (2002) は、乳量および乳成分量と体の大きさ (体積、高さ、強さおよび尻の幅) との間に  $-0.08$  から  $-0.21$  の負の遺伝相関を推定した。また、乳量および乳成分量と乳房の深さとの間に  $-0.24$  から  $-0.38$  の負の遺伝相関を推定した。河原ら (1996) は、乳量および乳成分量と乳成分率との間に中程度から高い負の遺伝相関を推定した。独立行政法人家畜改良センター (2003) は、全国的能力検定雌牛において、産乳量と負の遺伝相関がある乳脂率および幾つかの体型形質の遺伝的趨勢が上昇傾向にあることを報告した。共進会に乳牛を定期的に出品する酪農家は、常に体型形質の遺伝的改良を意識した選抜を実施しているものと推察される。一方、産乳量の選抜を重視している農家であっても、近親交配を避けるための交配選抜 (Weigel 2001) や乳成分率の選抜を実施していれば、産乳量の実現選抜反応量は抑制されるものと考えられる。それ故、産乳量の今後における実現選抜反応量は、これらの要因が影響し、期待選抜反応量よりも低く推定される可能性があるものと推察された。また、わが国の乳牛集団の遺伝的改良を効率的に推進するためには、選抜の 4 径路の世代間隔および遺伝選抜差の程度を観測し、絶えず把握しておく必要があることから、今後も定期的な調査を実施する必要性があると推察された。

Table 3. Annual genetic changes ( $\sigma_G/\text{yr}$ ) expected in the future for milk, fat and protein yields estimated from genetic selection differentials ( $\sigma_G$ ) and generation intervals (yr) for four paths of selection<sup>a)</sup>

	SB	DB	SC	DC	Total	Genetic Gain
Generation interval <sup>b)</sup>	7.78	4.95	7.98	4.49	25.20	
Genetic selection differential <sup>b)</sup>						
Milk	2.19	1.69	1.57	0.08	5.53	0.22
Fat	2.28	1.85	2.40	0.09	6.62	0.27
Protein	2.95	2.14	2.18	0.09	7.36	0.30

<sup>a)</sup> SB : sire of bull, DB : dam of bull, SC : sire of cow, DC : dam of cow.

<sup>b)</sup> Means of genetic selection differential and generation interval for bulls born from 1993 to 1996 for SB and DB paths and cows born from 1995 to 1998 for SC and DC paths.



## 文 献

- 赤堀 誠・光本孝次. 1977. 乳牛集団の遺伝的改良に及ぼす育種システムの検討. 帯広畜産大学学術研究報告, 10 : 683-695.
- Atagi Y, Jansen GB, Schaeffer LR. 1999. Impact of Japanese imported semen evaluations on international bull evaluations. *International Bull Evaluation Service Bulletin*. No. 22. 52-56. Department of Animal Breeding and Genetics. SLU. Uppsala. Sweden.
- Burnside EB, Jansen GB, Civati G, Dadati E. 1992. Observed and theoretical genetic trends in a large dairy population under intensive selection. *Journal of Dairy Science*, 75 : 2242-2253.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2003. 乳用牛評価報告. 第 22 号. 独立行政法人家畜改良センター. 福島県西郷村.
- Everett RW. 1984. Impact of genetic manipulation. *Journal of Dairy Science*, 67 : 2812-2818.
- 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.
- International Bull Evaluation Service (Interbull). 2003. INTERBULL routine genetic evaluation for dairy production traits. May 2003. Online (<http://www-interbull.slu.se/eval/appen032.html>).
- 河原孝吉・後藤裕作・萩谷功一・鈴木三義・曾我部道彦. 2002. 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. 日本畜産学会報, 73 : 249-259.
- 河原孝吉・後藤裕作・萩谷功一・鈴木三義・曾我部道彦. 2003. 乳用種雄牛の国際遺伝評価値を国内の遺伝評価に利用した場合の育種価の安定性. 日本畜産学会報, 74 : 13-21.
- 河原孝吉・鈴木三義・池内 豊. 1996. ホルスタイン種牛集団における産乳と体型形質および長命性の遺伝的パラメータ. 日本畜産学会報, 67 : 463-475.
- 河原孝吉・鈴木三義・三好俊三・光本孝次. 1984. 北海道における牛群の産乳量に影響を及ぼす遺伝的並びに環境的要因について. 帯広畜産大学学術研究報告, 14 : 63-73.
- Powell RL, Norman HD. 2000. Impact of genetic correlations on accuracy of predicting future evaluations. *Journal of Dairy Science*, 83 (July). Online (<http://www.adsa.org/jds/papers/2000/online/jul1552.htm>).
- Powell RL, VanRaden PM. 2002. International dairy bull evaluations expressed on national, subglobal, and global scales. *Journal of Dairy Science*, 85 : 1863-1868.
- Rendel JM, Robertson A. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. *Journal of Genetics*, 50 : 1-8.
- Schaeffer LR. 1994. Multiple-country comparison of dairy sires. *Journal of Dairy Science*, 77 : 2671-2678.
- 鈴木三義・光本孝次. 1986. 北海道の乳用種雄牛評価における 3 種の評価モデルの比較. 日本畜産学会報, 57 : 718-725.
- 鈴木三義・光本孝次. 1987. BLUP 雌牛評価値による北海道のホルスタイン雌牛集団の特徴. 日本畜産学会報, 58 : 653-657.
- Suzuki M, Van Vleck LD. 1994. Heritability and repeatability for milk production traits of Japanese Holstein from an animal model. *Journal of Dairy Science*, 77 : 583-588.
- 鶴田彰吾・鈴木三義・光本孝次. 1990. 北海道の乳用牛群検定記録における種雄牛と雌牛の同時評価による遺伝的および環境的トレンドの推定. 日本畜産学会報, 61 : 1051-1056.
- Van Tassell CP, Van Vleck LD. 1991. Estimates of genetic selection differentials and generation intervals for four paths of selection. *Journal of Dairy Science*, 74 : 1078-1086.
- Van Vleck LD. 1982. Derivation of Henderson's method of incorporating artificial insemination sire evaluations into intraherd prediction of breeding values. *Journal of Dairy Science*, 65 : 284-286.
- Weigel KA. 2001. Controlling inbreeding in modern breeding programs. *Journal of Dairy Science*, 84 (E. Suppl.) : E177-E184.
- Weigel KA, Gianola D. 1993. A computationally simple Bayesian method for estimation of heterogeneous within-herd phenotypic variances. *Journal of Dairy Science*, 76 : 1455-1465.
- Weigel KA, Powell RL. 2000. Retrospective analysis of the accuracy of conversion equations and multiple-trait, across-country evaluations of Holstein bulls used internationally. *Journal of Dairy Science*, 83 : 1081-1088.
- Wilmink JBM, Meijering A, Engel B. 1986. Conversion of breeding values for milk from foreign populations. *Livestock Production Science*, 14 : 223-229.

## Influence of Genetic Selection Differential and Generation Interval on Actual Genetic Gain per Year for Milk Production in Hokkaido Holstein Cows in Japan

Takayoshi KAWAHARA, Yusaku GOTOH, Kouichi HAGIYA, Satoshi YAMAGUCHI<sup>1</sup> and Mitsuyoshi SUZUKI<sup>2</sup>

Hokkaido Holstein Agricultural Cooperation, Kita-ku, Sapporo-shi 001-8555, Japan

<sup>1</sup> Hokkaido Dairy Cattle Milk Recording and Testing Association, Chuo-ku, Sapporo-shi 060-0004, Japan

<sup>2</sup> Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro-shi 080-8555, Japan

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

The objectives of this study were to examine the effects of genetic selection differential (GSD) and generation interval (GI) that affect actual genetic gain per year and to predict genetic changes in the future for milk production of Hokkaido Holstein cows and progeny test bulls in Japan. The data for estimation of breeding values consisted of 305-d ( $\geq 240$ -d) records of Holstein cows that produced milk with 2 times milking from 1976 through 2001. The data included 5,012,423 records of 1,687,142 cows for milk and fat yields, and 3,574,169 records of 1,306,174 cows for protein yield. A single trait animal model with repeated records for prediction of breeding values included herd-year-parity subclass as fixed management group effects, age and month of calving within each birth year group as fixed effects, linear regression on inbreeding, random permanent environment effects of cows, random additive genetic effects of animals, and random residual effects. The GI was calculated as an interval of the birth dates between progeny and its parent and was expressed in years. The GSD was estimated as the difference between estimated breeding value (EBV) of a parent and mean EBV of cows which were contemporary with the parent. Then, GI and GSD were averaged on each birth year of progeny for four paths of selection : sires of bulls (SB), dams of bulls (DB), sires of cows (SC), and dams of cows (DC). Genetic standard deviations ( $\sigma_{Gm}$ ,  $\sigma_{Gf}$  and  $\sigma_{Gp}$ ) for milk, fat and protein yields were estimated based on the assumption that the accuracy of selection (square root of reliability) is equal to the correlation of predicted and true breeding values. The GI for SB and DB paths decreased steadily over the years and had dropped to 7.78 and 4.95 yr in the last four years (1993 through 1996), respectively. The GI for SC and DC paths were 7.98 and 4.49 yr in the last four years (1995 through 1998), respectively. The GSD for SB and DB paths were  $2.19\sigma_{Gm}$  and  $1.69\sigma_{Gm}$  for milk yield,  $2.28\sigma_{Gf}$  and  $1.85\sigma_{Gf}$  for fat yield, and  $2.95\sigma_{Gp}$  and  $2.14\sigma_{Gp}$  for protein yield in the last four years (1993 through 1996), respectively. The GSD of protein yield for SB and DB paths increased dramatically from 1985. The GSD of SB and DB paths for imported bulls taken into progeny test was higher than domestic produced bulls in the 1980's, the difference of GSD between both bulls decreased in the 1990's. The GSD for the SC path in the last four years (1995 through 1998) were  $1.57\sigma_{Gm}$  for milk yield,  $2.40\sigma_{Gf}$  for fat yield, and  $2.18\sigma_{Gp}$  for protein yield. The GSD in DC path had no large changes and were below  $0.10\sigma_G$  for all traits. The annual genetic gain expected in the future for protein yield ( $0.30\sigma_{Gp}/yr$ ) was greater than for fat and milk yields by  $+0.03\sigma_{Gf}/yr$  and  $+0.08\sigma_{Gm}/yr$ , respectively. Those expected annual genetic gains correspond to 157% for milk, 193% for fat, and 167% for protein with higher genetic progress than the actual genetic changes per year in the last four years. However, because indications of the possibility that selection on traits other than milk production have been intensified in the cow population of Hokkaido region, it was predicted that the actual genetic changes for milk production is smaller than the expected genetic changes.

*Nihon Chikusan Gakkaiho*, 75 (1) : 1-10, 2004

**Key words** : Genetic Gains, Four Paths of Selection, Selection Differential, Generation Interval, Holstein