

ホルスタイン集団から推定された体型審査形質の相加的遺伝分散、 優性遺伝分散および近交退化量の関係

河原孝吉¹・後藤裕作¹・山口 諭²・鈴木三義³

¹ 社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局，札幌市北区 001-8555

² 社団法人北海道酪農検定検査協会，札幌市中央区 060-0003

³ 帯広畜産大学，帯広市 080-8555

(2006. 5. 25 受付, 2006. 10. 19 受理)

要 約 本分析では、ホルスタインの体型形質に関する相加的遺伝分散、優性遺伝分散および近交退化量の関連性を調査した。体型記録は、日本ホルスタイン登録協会北海道支局において1984年4月から2002年3月までの期間に体型審査を実施した244,078頭の雌牛から抽出された。使用した形質は、6の体型得点形質および16の線形式体型形質であった。分析には、母数効果として牛群・年次、泌乳ステージ、審査月齢および近交退化量、変量効果として個体、両親の組合せおよび残差が含まれた単記録モデル(SM)、さらに変量として永続的環境効果を追加した反復記録モデル(RM)を使用した。各変量効果の分散成分は、Method Rを使用して推定した。全分散に対する相加的遺伝分散の比率(狭義の牛群内遺伝率)は、SMからの推定値において5.5%(蹄の角度)から45.2%(高さ)、RMに関して5.6%(蹄の角度)から46.5%(高さ)の範囲であった。同様に優性遺伝分散の割合は、SMにおいて0.8%(蹄の角度)から7.0%(体積)、RMにおいて0.4%(蹄の角度)から6.4%(体積)の範囲で推定された。SMから推定された近交退化量は、尻の角度、後肢側望、前乳房の付着、乳房の深さおよび乳頭の配置に関して正の値(0.000/%から0.012/%)、それ以外の形質は-0.046/%(体積)から-0.001/%(後乳房の高さ)の範囲で負の値を示した。RMから推定された近交退化量は、後肢側望および後乳房の高さ以外、SMから推定された近交退化量と傾向が類似していた。相加的遺伝分散の比率と優性遺伝分散の比率との関係は有意($P<0.01$)な正、近交退化量は優性遺伝標準偏差と有意($P<0.01$)な負の関係が認められた。

日本畜産学会報 78 (1), 21-28, 2007

乳牛の遺伝評価は、一般に、相加的遺伝効果を含むアニマルモデルを基礎とし、優性遺伝効果のような非相加的遺伝効果を含んでいない。しかし、人工授精技術およびMOET育種法の普及は、中核育種集団内の同一環境において、姉妹牛を増加させるため、優性遺伝効果の一部が母牛の分散成分から分離できなくなり、推定育種価に偏りが生じる可能性がある(Cameron 1997)。このような集団から育種価を推定する場合は、推定育種価の偏りを制御できる優性遺伝モデル(dominance model)が適している。

優性遺伝分散の正確な推定には、大規模なデータが必要である。優性遺伝分散を推定する場合、相加的遺伝分散と同程度の推定精度を維持するためには、約20倍の記録数が必要である(Misztalら1997a)。今日では、複雑な統計モデルを使用して大規模データから分散成分を推定することができるMethod Rの開発(Reverterら1994)、

優性血縁行列(dominance relationship matrix)から簡単に逆行列を求めるアルゴリズムの発見(HoescheleとVanRaden 1991)および両者を応用して分散成分を推定するためのフォートランプログラムの実用化(Misztal 1997)により、ある程度の精度を保持した優性遺伝分散の推定が可能になってきた。このことは、優性遺伝効果を生じうる交配を利用することで、経済的価値のある主要な形質を対象にして両親の平均を超えるような優れた後代を生産することが可能になることを示唆している(MisztalとLawlor 1999; VaronaとMisztal 1999)。

さらに、相加的遺伝分散と優性遺伝分散の関連について注目した場合、超優性に支配されている適応度と密接な関係のある形質は、広義の遺伝率と比較し、狭義の遺伝率が著しく低い傾向にあるとされている(FalconerとMackay 1996)。このように超優性が関与している形質は、適応度が低いホモ接合体の遺伝子型頻度を減少させ

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

る方向に自然淘汰が作用することでヘテロ接合体の遺伝子型頻度が高くなるため、優性遺伝分散と比較して相加的遺伝分散が小さい傾向を示す。我が国のホルスタイン集団における体型形質の狭義の遺伝率は、37%から5%の範囲で推定され、特に肢蹄や乳房に関連する形質の中には、10%程度またはそれ以下の比較的低い狭義の遺伝率を持つ形質が存在している（河原ら 1996；萩谷ら 2002）。これら小さい相加的遺伝分散しか持たない形質の中で、比較的大きい優性遺伝分散が推定されるならば、このような体型形質に関与する遺伝子は、超優性に支配されている可能性がある。米国のホルスタイン集団から得られた結果によると、体型形質は超優性が関与している可能性が低いとする報告があるが（Misztalら 1997b）、わが国では体型形質におけるこのような分析がほとんど行われていない状況にある。

一方、河原ら（2002）および Kawahara ら（2006a）は、わが国のホルスタイン集団における 1990 年代以降の平均近交係数の顕著な上昇および産乳能力の近交退化現象について報告した。しかし、体型形質の近交退化については、わが国の体型記録から推定された報告例が少ない状況にある。また、集団遺伝学において、近交退化とは、集団の平均近交係数の上昇に比例して集団平均が低下する現象と定義されるが、その低下量は優性遺伝効果に依存することが知られている（Falconer と Mackay 1996）。

ホルスタインの体型審査は、1984 年以来、体型得点形質と線形式体型形質を併せ合計 20 形質以上もの記録を収集している（日本ホルスタイン登録協会北海道支局 2005）。個体ごとに同時に収集された多種類の体型形質は、相加的遺伝分散、優性遺伝分散および近交退化の関係を調査する場合に利用することができる。本分析における第 1 の目的は、2 種類のアニマルモデル、すなわち単記録モデル（SM；single-record model）と反復記録モデル（RM；repeatability model）を使用し、各体型形質の相加的遺伝分散、優性遺伝分散および近交退化量を推定することである。第 2 の目的は、相加的遺伝分散と優性遺伝分散の関連から、体型形質における超優性の存在について調査をおこなうことである。さらに、第 3 の目的としては、各体型形質における優性遺伝分散と近交退化量の関係を明らかにすることとした。

材料および方法

本分析では、社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積したホルスタイン登録牛の血縁記録および体型審査記録を使用した。体型審査記録は、1984 年 4 月から 2002 年 3 月までの期間に牛群審査および後代検定体型調査によって収集された記録である。これらの記録は、初産の乳期中に記録を持ち、両親が既知な雌牛であり、初産分娩が 18 から 36 ヶ月齢で審査月齢が 18 から 46 ヶ月齢の範囲の条件を満足する記録に制限した。デー

タセット I は、初産の乳期中に収集された 244,078 の体型審査記録から構成されている。初産次に複数の記録を持つ場合は、審査年月日が初産分娩年月日に近い記録を採用した。また、これらの記録には、2 頭の全姉妹牛が 3,711 組、3 頭の全姉妹牛が 208 組、4 頭の全姉妹牛が 21 組および 6 頭と 9 頭の全姉妹牛が各々 1 組存在した。データセット II は、データセット I と雌牛数が同じであるが、2 産次以上の乳期中に収集された記録が付加されているので 368,096 の体型審査記録に増加している。データセット II における雌牛当たりの記録数は、平均 1.5 記録であった。分析に使用した体型形質には、6 の体型得点形質（外貌、肢蹄、乳用牛の特質、体積、乳器および決定得点）と 16 の線形式体型形質が含まれている。体型得点形質の記録は 50 から 96、線形式体型形質の記録は 1 から 9 の範囲にスコアが分布している。各体型形質は、体型審査が開始された時期により記録数が異なり、乳頭の長さ、外貌と肢蹄および後肢後望（各々 1993、1994 および 1997 年開始）の順に記録数が減少している（表 1）。すべての体型記録は、分析の前に簡略化ベイズ法（simple bayesian method）を使用してヘテロ化分散を補正した（Weigel と Gianola 1993）。

本分析では、以下の 2 種類のアニマルモデルを使用し、体型形質別に分析をおこなった。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{W}\mathbf{f} + \mathbf{e} \quad (1)$$

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{W}\mathbf{f} + \mathbf{Z}_c\mathbf{c} + \mathbf{e} \quad (2)$$

モデル (1) は SM、モデル (2) は RM であり、それぞれデータセット I およびデータセット II を分析するために使用した。ここで、 \mathbf{y} は各体型形質の記録を示すベクトルである。 $\boldsymbol{\beta}$ は、牛群管理（牛群・審査年月日のサブクラス）、審査月齢および泌乳ステージの各効果、さらに近交係数の偏回帰係数を含む母数効果ベクトルである。 \mathbf{a} は相加的遺伝子効果（育種価）、 \mathbf{f} は個体間の遺伝子の組合せ効果、 \mathbf{c} は雌牛内反復記録の効果および \mathbf{e} は残差効果を示し、それらは変量効果ベクトルと仮定した。表 1 には、記録数と各効果の水準数を示した。 \mathbf{X} 、 \mathbf{Z} 、 \mathbf{W} および \mathbf{Z}_c は、各効果に対応する既知の計画行列である。各パラメータの期待値と分散は、以下のとおりである。

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{f} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{f} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_a^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{F}\sigma_f^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_c^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

ここで、 σ_a^2 は相加的遺伝分散、 σ_f^2 は個体間の組合せ効果の分散、 σ_c^2 は雌牛内反復記録の分散および σ_e^2 は残差分散を示している。優性遺伝分散 (σ_a^2) の 25% は σ_f^2 と等しく、 σ_c^2 の 75% はモデル (1) において σ_a^2 、モデル (2) に

体型の優性分散と近交退化の関係

Table 1 Number of records for two data sets, and levels of effects in equations for single-record and repeatability animal models

	Teat length	Appearance ; feet & legs	Rear legs rear view	The others
Data set I (single-record model)				
Records	182,017	176,025	131,408	244,078
Management groups	24,692	23,961	17,683	33,340
Cows with records	182,017	176,025	131,408	244,078
All animals including pedigree	611,533	603,449	516,505	694,133
Dominance classes	608,576	589,179	444,742	811,671
Data set II (repeatability model)				
Records	254,067	243,025	170,846	368,096
Management groups	38,642	37,241	26,254	54,279
Cows with records	182,017	176,025	131,408	244,078
All animals including pedigree	611,533	603,449	516,505	694,133
Dominance classes	608,576	589,179	444,742	811,671

において σ_e^2 (永続的環境分散) の中に含まれている。それ故、推定優性遺伝分散 ($\hat{\sigma}_a^2$) は $4\hat{\sigma}_e^2$ である。モデル (1) における推定残差分散 ($\hat{\sigma}_e^2$) は $\hat{\sigma}_e^2 - 3\hat{\sigma}_a^2$ 、モデル (2) における推定永続的環境分散 ($\hat{\sigma}_e^2$) は $\hat{\sigma}_e^2 - 3\hat{\sigma}_a^2$ から得られる。

A, F および **I** は、それぞれ相加的分子血縁行列、個体間の優性血縁行列および単位行列を示している。**F**⁻¹ は、Hoeschele と VanRaden (1991) が開発した方法で作成した。近交係数は、VanRaden (1992) が提案した方法で算出し、基礎世代は河原ら (2002) の方法に従い 1950 年以前に設定した。平均近交係数は、1982 から 2000 年生まれの雌牛において 1.63% から 4.07% まで上昇した。このような平均近交係数の上昇は、人工授精や受精卵移植技術の普及により、特定の家系における全兄弟の種雄牛が増加し、これら特定の家系の種雄牛が集中的に供用される傾向の増加に起因している (河原ら 2002)。体型記録を持つ雌牛の父牛において、全兄弟の関係にある種雄牛は 1980 年以前生れの場合 3% に過ぎなかったが、1990 年以降に誕生した種雄牛では全体の 15% が全兄弟の関係にあった。このような全兄弟の家系の増加およびそれに連動した全姉妹牛の家系の増加は、優性血縁関係にある個体の割合を増加させ、その結果、次世代の集団において近交個体を増加させる原因になる。それ故、本分析で使用したホルスタイン集団における優性血縁係数の趨勢は、平均近交係数の上昇に連動して上昇傾向にあるものと推測された。

分散成分の割合は、Misztal (1997) が開発した JAA-DOM プログラムを利用して推定した。このプログラムでは、Iteration on data (Schaeffer と Kennedy 1986) と Second-order Jacobi iteration を用いて混合モデル方程式から解を推定し、同時に Method R (Reverter ら 1994) を用いてパラメータを推定する方法が採用されている。

Method R は、部分データを使用して得られた変量効果の予測値に対して、全データを使用して得られた変量効果の予測値の回帰係数 (R 値) が 1 に収束するまで反復計算する方法であるが、本分析における R 値の収束基準は、 $R=1 \pm 0.0002$ とした。部分データは、素数を seed として与え、全データの約 50% を無作為に抽出したものであり、各形質に関して 10 回、10 種類の seed を使用して Method R のアルゴリズムを繰り返した。なお、Method R 推定値から作為交配による偏りの影響を極力避けるため、記録を持つ雌牛は、すべて両親が既知なものに制限した。Method R 推定値は、全分散に対する各変量効果の分散成分の比率を推定する方法であり、分散成分量を直接推定する方法ではない。それ故、本分析では、近交退化量と優性遺伝分散との関係を調べるために、すでに報告されている各体型形質の牛群内表型分散を使用することにした。すなわち、SM に関しては Kawahara ら (2006b)、RM に関しては鈴木 (2002) が推定した牛群内表型分散を使用し、各体型形質の優性遺伝分散を推定した。

結果および考察

表 2 には、SM から推定された各体型形質の牛群内表型分散に対する相加的遺伝分散と優性遺伝分散の比率 (各々 FAV と FDV)、FAV に対する FDV の割合、さらに近交係数 1% 当たりの退化量 (IBD/%) を示した。同様に、表 3 には、RM から推定された各体型形質の FAV、FDV、永続的環境分散の比率 (FPV)、FAV に対する FDV の割合および IBD/%) を示した。FAV は、狭義の牛群内遺伝率を示している。SM から推定された FAV は 5.5% (蹄の角度) から 45.2% (高さ)、RM から推定された FAV は 5.6% (蹄の角度) から 46.5% (高さ) の範囲に

Table 2 Means and standard deviations^{a)} of proportions of phenotypic variance attributed to additive and dominance genetic effects, ratios of dominance variance to additive variance, and means of inbreeding depression for type traits estimated by single-record model

Trait	Estimated variance (proportion of phenotypic variance)		Ratio	Inbreeding depression ^{b)}
	Additive	Dominance		
Appearance	.226 ± .011	.032 ± .013	.14	-.033
Feet & legs	.120 ± .008	.015 ± .009	.13	-.037
Dairy character	.261 ± .012	.028 ± .005	.11	-.030
Body capacity	.345 ± .006	.070 ± .008	.20	-.046
Mammary system	.133 ± .008	.032 ± .008	.24	-.029
Final score	.216 ± .010	.041 ± .005	.19	-.038
Stature	.452 ± .014	.069 ± .007	.15	-.016
Chest width	.206 ± .012	.035 ± .007	.17	-.018
Body depth	.276 ± .008	.063 ± .007	.23	-.020
Angularity	.180 ± .009	.018 ± .005	.10	-.007
Rump angle	.327 ± .006	.025 ± .007	.08	.003
Rump width	.222 ± .009	.031 ± .006	.14	-.018
Rear legs side view	.173 ± .007	.013 ± .007	.08	.004
Rear legs rear view	.090 ± .009	.022 ± .017	.24	-.008
Foot angle	.055 ± .006	.008 ± .004	.15	-.005
Fore udder attachment	.156 ± .007	.009 ± .006	.06	.000
Rear udder height	.186 ± .006	.029 ± .004	.16	-.001
Rear udder width	.161 ± .007	.022 ± .010	.14	-.018
Udder support	.157 ± .011	.013 ± .009	.08	-.004
Udder depth	.329 ± .012	.017 ± .001	.05	.012
Fore teat placement	.318 ± .011	.016 ± .005	.05	.004
Teat length	.346 ± .017	.020 ± .003	.06	-.004

^{a)} Means and standard deviation were calculated from estimates of 10 runs by method R.

^{b)} score/1% inbreeding.

あった。わが国の記録を使用し、SMから推定された体形形質のFAVは、過去にもEM-REML法およびAI-REML法を用いた推定値の報告がある(河原ら1996; 萩谷ら2002; 鈴木2002; Kawaharaら2006b)。これらの報告から得られた遺伝率は、推定方法のみならず、使用したデータが日本全国または北海道地域のいずれかの範囲であるため、厳密に本分析で推定した遺伝率と比較することはできない。しかし、各体形形質の遺伝率の傾向のみを比較した場合、過去の報告で遺伝率が比較的強く推定された乳房や蹄の角度は本分析でも低い遺伝率を示し、過去に中程度の遺伝率が推定された高さ、尻の角度および乳房の深さは本分析でも同様に中程度の遺伝率が推定され、過去の報告との間に遺伝率の類似した傾向が認められた。また、Misztalら(1997a)は、5種類のSMと6種類のRMから推定された高さのFAVを比較し、RMからのFAVはSMからのFAVよりも若干高く推定される傾向があることを報告した。本分析において、RMから推定された各体形形質のFAVは、SMからのそれと比較

し、前乳房の配置以外+0.1% (蹄の角度) から+3.4% (乳房の懸垂) の差異で若干高く推定される傾向が認められ、Misztalら(1997a)の報告と類似する傾向を示した。

FDVは、SMにおいて0.8% (蹄の角度) から7.0% (体積)、RMにおいて0.4% (蹄の角度) から6.4% (体積) の範囲で推定された。SMとRMから推定された各体形形質のFDVを比較した場合、外貌において1.1%および体の深さにおいて1.3%の差異が認められたが、その他の形質では1.0%以下の差に過ぎず、両モデル間のFDVの差異はFAVと比較し、極めてわずかであった。Misztalら(1997a)は、祖父母の情報が欠落した優性血縁行列や全姉妹牛を1組みも含まないデータを利用した場合、RMにおける優性遺伝効果と永続的環境効果が的確に分離された状態で推定できないことを指摘した。本分析で使用したデータは、前述したとおり全姉妹牛の記録を含んでいること、また、すべて血統登録牛から得られた記録であるため、祖父母の血縁が欠落した記録は含まれて

体型の優性分散と近交退化の関係

Table 3 Means and standard deviations^{a)} of proportions of phenotypic variance attributed to additive genetic, dominance genetic and permanent environmental effects, ratios of dominance variance to additive variance, and means of inbreeding depression for type traits estimated by repeatability model

Trait	Estimated variance (proportion of phenotypic variance)			Ratio	Inbreeding depression ^{b)}
	Additive	Dominance	Permanent environmental		
Appearance	.232 ± .012	.043 ± .011	.335 ± .013	.19	-.034
Feet & legs	.130 ± .012	.015 ± .007	.377 ± .015	.12	-.040
Dairy character	.270 ± .007	.031 ± .006	.232 ± .009	.11	-.034
Body capacity	.360 ± .009	.064 ± .009	.216 ± .011	.18	-.044
Mammary system	.158 ± .007	.028 ± .007	.361 ± .009	.18	-.029
Final score	.223 ± .007	.043 ± .007	.349 ± .011	.19	-.037
Stature	.465 ± .009	.060 ± .007	.101 ± .011	.13	-.014
Chest width	.207 ± .007	.035 ± .006	.105 ± .008	.17	-.016
Body depth	.288 ± .008	.050 ± .007	.107 ± .008	.17	-.019
Angularity	.185 ± .006	.015 ± .003	.078 ± .005	.08	-.007
Rump angle	.329 ± .007	.022 ± .004	.185 ± .010	.07	.004
Rump width	.239 ± .008	.026 ± .005	.115 ± .006	.11	-.015
Rear legs side view	.196 ± .011	.013 ± .003	.115 ± .008	.06	-.007
Rear legs rear view	.094 ± .011	.014 ± .008	.138 ± .011	.15	-.007
Foot angle	.056 ± .005	.004 ± .003	.061 ± .007	.06	-.006
Fore udder attachment	.177 ± .008	.015 ± .004	.143 ± .001	.09	.001
Rear udder height	.206 ± .009	.029 ± .006	.126 ± .004	.14	.000
Rear udder width	.161 ± .009	.020 ± .005	.106 ± .009	.12	-.016
Udder support	.191 ± .008	.018 ± .007	.188 ± .009	.10	-.006
Udder depth	.360 ± .010	.022 ± .007	.134 ± .010	.06	.014
Fore teat placement	.314 ± .006	.018 ± .006	.109 ± .010	.06	.003
Teat length	.370 ± .015	.017 ± .004	.118 ± .013	.05	-.003

^{a)} Means and standard deviation were calculated from estimates of 10 runs by method R.

^{b)} score/1% inbreeding.

いない。さらに、分析の結果、SMとRMのFDVの差異がほとんど認められないことから、RMからのFDVは、FPVからの確に分離されて推定できているものと推察された。

Misztalら(1997b)は、米国のホルスタイン集団における体型記録を使用し、FDVを2.2%（蹄の角度）から9.8%（体の深さ）の範囲で推定し、本分析の結果よりも若干高いFDVを報告した。優性遺伝効果は、遺伝子の組合せ（ペア）に基づく効果であり、酪農現場では両親の相性という表現で呼ばれる場合がある。このような両親の相性に基づく情報が交配時に提供されているならば、情報のない集団との間でFDVの推定値に差異が生じることが考えられる。一方、Method Rを使用した場合、FDVの推定値はモデルの中で考慮する母数効果の種類により、若干の変動が認められるとの報告がある（Misztalら1997a）。本分析では母数効果として審査月齢と泌乳ステージをモデルで考慮しているのに対し、Misztal

ら(1997b)は分娩月齢のみしか考慮していない。それ故、両者のFDVの差異は、母数効果の影響も一因と考えられた。FAVに対するFDVの割合は、SMにおいて0.05（乳房の深さ・前乳頭の配置）から0.24（乳器）の範囲、RMにおいて0.05（前乳頭の長さ）から0.19（外貌・決定得点）の範囲にあり、平均で各々0.13および0.12、すなわちFDVはFAVの約1/8に相当する大きさにすぎなかった。

図1には、各体型形質のFAVに対するFDVの分布と回帰直線を示した。表4には、各体型形質のFAVに対するFDVの各一次回帰に関する切片、傾きおよび決定係数を示した。FDVに対し超優性が関与している形質は比較的FDVが大きい一方でFAVが小さい傾向を示し、部分優性や完全優性が関与している形質はFDVと比較してFAVが大きい傾向にある。ここで、体型形質に超優性が関与しているものと仮定した場合、各体型形質のFAVに対するFDVの回帰係数は、負になることが予測され

る。実際の FDV に対する FAV の傾きは、SM および RM からの推定値に関して各々0.11と0.10であり、有意 ($P < 0.01$) な正の関係が認められたが、切片の有意性はいずれも認められなかった。また、決定係数は各々0.34と0.36にすぎなかった。本分析で推定された FDV の大きさは非常に小さく、さらに体型形質の中には極めて低い狭義の遺伝率が推定された形質も含まれているが、FAV 以上の大きさで FDV が推定された形質は認められなかった。本分析で対象とした体型形質において FDV が FAV と比較して常に小さく、さらに FDV と FAV が互いに正の関係にある場合は、超優性が関与した FDV を持つ形質が存在する可能性が低く、むしろ多くの形質は完全優性や部分優性が関与した FDV を持っていると考えられた。加えて、Misztal ら (1997b) は、本分析と類似した分析を行い、体型形質において超優性の関与を否定する結果を報告しているが、我が国におけるホルスタイン

の記録を用いた場合からも、体型形質における優性遺伝分散には超優性が関与していないものと推察された。

次に、SM から推定された IBD/% は、乳房の深さにおいて 0.012、尻の角度、後肢側望、前乳房の付着および乳頭の配置に関して 0.01 以下の正の値を示した。それら以外の形質は、 -0.046 (体積) から -0.001 (後乳房の高さ) の範囲で負の IBD/% を示した (表 2)。RM から推定された IBD/% は、後肢側望において負 (-0.007)、さらに後乳房の高さが 0.000 と推定された以外、SM から推定された IBD/% と傾向が類似した (表 3)。本分析で推定された IBD/% は、Misztal ら (1997b) の報告と比較し、若干 IBD/% が小さく推定されたものの正負の方向については類似性が認められた。体積、高さ、強さ、体の深さおよび尻の幅は IBD/% が負を示したが、このことは、体の大きさに関連する形質の集団平均が近交係数の上昇にともない、低下する方向に変化することを示唆している。また、乳房の深さと前乳房の配置の IBD/% は、正を示したが、乳房の深さの場合、スコア 9 に近似するほど乳房底面が飛節より極度に高い状態を示し、前乳房の配置の場合はスコア 9 に近づくほど極度に乳頭が内付きになることを示している。これらのことを考慮に入れば、乳房全体は近交係数の上昇にともない平均的に小さい方向に変化していることが示唆された。それ故、ホルスタインの体型形質には、体格の矮小化という近交退化現象が認められるものと推察された。

IBD/% は、測定値の偏差の平方として表される優性遺伝分散よりも、測定単位が同じ優性遺伝標準偏差 (優性遺伝分散の平方根、DSD) との関係の方がより顕著に認められることから、IBD/% と優性遺伝分散との関係については IBD/% と DSD との関係に置き換えて調査をおこなった (Misztal ら 1997b)。DSD に対する IBD/% の割合は、SM において -0.14 (肢蹄、決定得点および後乳房の幅) から 0.10 (乳房の深さ) の範囲、RM において -0.13 (後乳房の幅) から 0.14 (乳房の深さ) の範囲にあり、絶対値の平均はともに 0.07 であった。Misztal ら (1997b) は、DSD に対する IBD/% の割合を絶対値の平

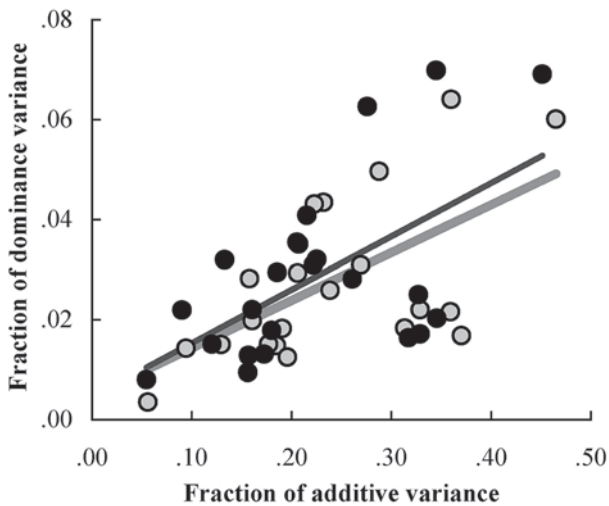


Figure 1 Distributions and linear regressions of fraction of dominance genetic variance on fraction of additive genetic variance estimated from single-record (● and —) and repeatability (○ and —) animal models for type traits.

Table 4 Linear regressions of dominance variance fraction on additive variance fraction and of dominance standard deviation on inbreeding depression

Dependent variable	Independent variable	Parameter ^{a)}	Intercept	Intercept SE	Slope	Slope SE	R ^{2b)}
Dominance variance fraction	Additive variance fraction	SM	0.46×10^{-2}	0.82×10^{-2}	0.11**	0.34×10^{-1}	0.34
		RM	0.47×10^{-2}	0.73×10^{-2}	0.10**	0.29×10^{-1}	0.36
Dominance standard deviation	Inbreeding depression	SM	0.13**	0.19×10^{-1}	-5.20^{**}	0.90	0.63
		RM	0.14**	0.26×10^{-1}	-7.45^{**}	1.22	0.66

^{a)} RM ; Parameter estimated from repeatability model, SM ; Parameter estimated from single-record model.

^{b)} Coefficient of determination. ** $P < 0.01$.

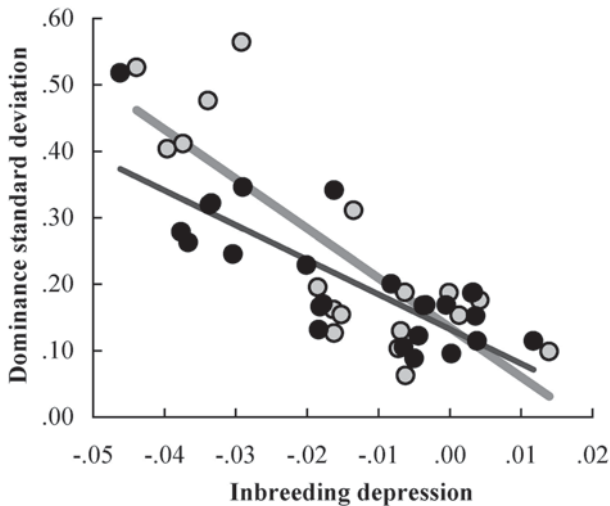


Figure 2 Distributions and linear regressions of dominance genetic standard deviation on inbreeding depression estimated from single-record (● and —) and repeatability (○ and - -) animal models for type traits.

均で0.0232と報告していることから、本分析の方が大きい割合を示した。

図2には、各体型形質のIBD/%に対するDSDの分布と回帰直線を示した。表4には、IBD/%に対するDSDの一次回帰に関する切片、傾きおよび決定係数を示した。IBD/%に対するDSDの切片は、SMとRMに関して有意性($P < 0.01$)を示し、各々0.13と0.14であった。傾きは、有意($P < 0.01$)な負の方向を示し、各々-5.20と-7.45であった。また、決定係数は0.63および0.66であった。RMから推定されたIBD/%とDSDにおける負の関係は、傾きと決定係数の大きさから、SMにおけるものより若干顕著な傾向が認められた。以上の結果から、IBD/%が顕著な形質は、DSDが比較的大きい傾向を示すことを確認することができた。一般に、近交退化は、近親交配によるホモ接合体の遺伝子型頻度の増加とヘテロ接合体の遺伝子型頻度の減少が関与している。さらに、平均値の低下、すなわち近交退化が生じる原因としては、対象とするヘテロ接合体が部分優性、完全優性および超優性のいずれかの関与により、中間値よりも偏っている必要がある。その中でも、超優性が関与している場合は、近親交配により、適応度がもっとも高いヘテロ接合体の遺伝子型頻度が減少することで、近交退化現象がもっとも顕著に生じるとされている。本分析では、FDVとFAVとの関係から体型形質に対する超優性の明確な関与が認められなかったことから、部分優性または完全優性の関与により、近交退化が生じた可能性があると推察された。

本分析で推定した優性遺伝分散は、体積、高さおよび

体の深さにおいて牛群内表型分散の5%以上を占めていたが、他の多くの形質では5%よりも低く推定された。各体型形質のFDVとFAVの間には明らかな正の関連性が認められた一方で、IBD/%とDSDの間には負の関連性が認められた。また、わが国のホルスタイン集団では、平均近交係数の急激な上昇とともに産乳能力にも近交退化現象が認められている(河原ら2002)。多くの体型形質においてIBD/%が微小であっても、実際の近交退化量は平均近交係数の上昇にともない相乗的に増大して産乳能力の低下および体型の矮小化などを顕著にもたらすことから、乳牛の経済的価値を低下させる懸念がある。それ故、これからの育種選抜計画では、選抜圧の維持や向上のみならず、近交係数の上昇を抑制する交配方法を検討する必要がある。

文 献

- Cameron ND. 1997. *Selection indices and prediction of genetic merit in animal breeding*. CAB International, Wallingford, Oxon, England.
- Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introduction to quantitative genetics*, 4th edn. Addison Wesley Longman Limited, Harlow, England.
- 萩谷功一, 鈴木三義, 河原孝吉, Pereira JAC, 土門幸男, 鶴田章吾・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.
- Hoeschele I, VanRaden PM. 1991. Rapid inversion of dominance relationship matrices for noninbred populations by including sire by dam subclass effects. *Journal of Dairy Science* **74**: 557-569.
- 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.
- Kawahara T, Gotoh Y, Suzuki M, Yamaguchi S. 2006b. Genetic evaluation of type traits for first and later lactations on Holsteins of Japan using a multiple animal model. *The Proceeding of 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Communication 01-85. August 13-18, Bero Horizonte, Brazil.
- Kawahara T, Gotoh Y, Yamaguchi S, Suzuki M. 2006a. Variance component estimates with dominance models for milk production in Holsteins of Japan using method R. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* **19**, 769-774.
- 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.
- Misztal I. 1997. Estimation of variance components with large-scale dominance models. *Journal of Dairy Science* **80**, 965-974.
- Misztal I, Lawlor TJ. 1999. Supply of genetic information - amount, format, and frequency. *Journal of Dairy Science* **82**, 1052-1060.
- Misztal I, Lawlor TJ, Fernando RL. 1997a. Dominance models with method R for stature of Holsteins. *Journal of Dairy Science* **80**, 975-978.
- Misztal I, Lawlor TJ, Gengler N. 1997b. Relationships among

- estimates of inbreeding depression, dominance and additive variance for linear traits in Holsteins. *Genetics Selection Evolution* **29**, 319–326.
- 日本ホルスタイン登録協会北海道支局. 2005. 体型審査と線形評価法. 日本ホルスタイン登録協会北海道支局. 札幌.
- Reverter A, Golden BL, Bourdon RM, Brinks JS. 1994. Method R variance components procedure : application on the simple breeding value model. *Journal of Dairy Science* **72**, 2247–2253.
- Schaeffer LR, Kennedy BW. 1986. Computing strategies for solving mixed model equations. *Journal of Dairy Science* **69**, 575–579.
- 鈴木三義. 2002. 乳用牛生涯生産性向上技術研究開発事業の実績とりまとめ. 乳用牛の総合的経済指数の研究・開発を中心とした第2回とりまとめ. 145–185. 社団法人家畜改良事業団. 東京.
- VanRaden PM. 1992. Accounting for inbreeding and crossbreeding in genetic evaluation of large populations. *Journal of Dairy Science* **75**, 3136–3144.
- Varona L, Misztal I. 1999. Production of parental dominance combinations for planned matings, methodology, and simulation results. *Journal of Dairy Science* **82**, 2186–2191.
- 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.

Relationships among Estimates of Additive Genetic Variance, Dominance Genetic Variance and Inbreeding Depression for Type Traits in Holstein Population of Japan

Takayoshi KAWAHARA¹, Yusaku GOTOH¹, Satoshi YAMAGUCHI² and Mitsuyoshi SUZUKI³

¹ Holstein Cattle Association of Japan, Hokkaido Branch, Kita, Sapporo, 001-8555, Japan

² Hokkaido Dairy Cattle Milk Recording and Testing Association, Chuo, Sapporo, 060-0004, Japan

³ Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro, 080-8555, Japan

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

The objectives were to investigate relationships among estimates of additive genetic variance, dominance genetic variance and inbreeding depression for type traits of Holsteins. The data were type records of 244,078 Holstein cows classified during the period from April 1984 to March 2002 in Hokkaido region of Japan. The traits analyzed were 6 classification and 16 linear type traits. The analyses were conducted by two mixed models ; the single-record model (SM) contained herd-year, stage of lactation, age of classification and inbreeding depression as fixed effects and additive animal and dominance parental as random effects, and the repeatability models (RM) including random permanent environmental effect. The variance fractions for random effects were estimated by method R. Estimated fractions of additive genetic variances ranged from 5.5% (foot angle) to 45.2% (stature) with the SM and 5.6% (foot angle) to 45.5% (stature) with the RM. Estimated fractions of dominance genetic variances ranged from 0.8% (foot angle) to 7.0% (body capacity) with the SM and 0.4% (foot angle) to 6.4% (body capacity) with the RM. Estimated depressions per 1% inbreeding coefficient with the SM were positive for ramp angle, rear leg side view, fore udder attachment and fore teat placement, and negative ranging from -0.046/% (body capacity) to -0.001/% (rear udder high) for other traits. Estimated inbreeding depressions from SM were similar to those from RM except for rear leg side view and rear udder high. Clear positive relationship ($P < 0.01$) was found between estimates of additive and dominance genetic variances. The estimates of inbreeding depressions had significantly ($P < 0.01$) negative relationship with the estimates of dominance genetic standard deviations.

Nihon Chikusan Gakkaiho 78 (1), 21–28, 2007

Key words : additive variance, dominance variance, Holstein, inbreeding depression, type trait.