

北海道のホルスタイン集団における
泌乳曲線の推定ならびに体細胞スコアの
遺伝的能力評価に関する研究

令和3年
(2021)

帯広畜産大学大学院 畜産学研究科

畜産科学専攻博士後期課程

山口 諭

Study to estimate lactation curve and
genetic evaluation for somatic cell score
in Holstein population of Hokkaido

2021

YAMAGUCHI Satoshi

Doctoral Program of
Animal Science and Agriculture
Graduate School of
Animal and Veterinary Sciences and
Agriculture
Obihiro University of
Agriculture and Veterinary Medicine

目次

第 1 章	緒論	1
1.1	乳用牛における泌乳曲線の活用	1
1.2	累積生産量の推定方法	2
1.3	生乳中の体細胞数と体細胞スコア	3
1.4	体細胞スコアと乳房炎抵抗性の遺伝的能力評価	4
1.5	本研究の目的	6
第 2 章	ホルスタイン集団における最適な泌乳曲線モデルの検討	7
2.1	緒言	7
2.2	材料および方法	9
2.3	結果および考察	12
第 3 章	多形質予測法による乳期途中経過記録からの 305 日乳生産量の予測	21
3.1	緒言	21
3.2	材料および方法	23
3.3	結果および考察	28
第 4 章	北海道のホルスタイン集団における体細胞スコアの遺伝評価モデルの検討	39
4.1	緒言	39
4.2	材料および方法	40
4.3	結果	46
4.4	考察	51
第 5 章	北海道のホルスタイン集団における乳房炎発症と体細胞スコアに基づく乳房炎指示形質の遺伝的パラメータ	55
5.1	緒言	55
5.2	材料および方法	56
5.3	結果および考察	58

第 6 章	総合考察	67
6.1	泌乳曲線の活用	67
6.2	体細胞スコアと乳房炎の遺伝評価	68
Abstract		71
要約		75
謝辞		79
参考文献		81

第 1 章

緒論

1.1 乳用牛における泌乳曲線の活用

乳量は、個体の能力把握、飼料設計および繁殖管理など様々な場面で利用される重要な形質である。また、酪農家が得る乳代収入は、乳量に大きく左右されるため、これまで長い年月をかけて乳量の改良が行われてきた。その成果により、経産牛 1 頭当たりの乳量は、1985 年の 5,640kg から 2018 年には 8,636kg と飛躍的に向上した（一般社団法人 J ミルク 2019）。

乳用牛では、305 日乳量という一定期間の乳量を累積した指標が長い間評価の基準として用いられてきた。これを構成する日々の乳量の推移を泌乳曲線といい、飼養管理の指標や補正係数の作成など様々な用途で活用されている。泌乳曲線は、数式を当てはめ泌乳曲線モデルとして表現されるのが一般的であり、表型値のみでなく遺伝的能力の推移（遺伝能力曲線）の説明にも応用されている（独立行政法人家畜改良センター 2017）。

Brody ら（1923）は、泌乳の経過に伴う乳量の低下を一分子反応式（ $M_t = M_0 e^{-kt}$ 、 M_t : 乳量、 t : 分娩後月数、 M_0 および k : パラメータ）、で表現できる可能性を報告し、その後、化学反応式を組み合わせ分娩後の上昇とその後の下降を説明する式を作成した（Brody ら 1924）。一分子反応式より得られた泌乳曲線のパラメータは、分娩直後の乳量および泌乳持続性に関係することが報告されている（Gaines 1927）。その後、Wood（1967）は、ガンマ関数を用いた泌乳曲線を提唱し、そのパラメータの意味づけを行ったほか、累積乳量、ピークとなる分娩後日数およびピーク乳量を泌乳曲線を表す数式から導出した。これらの泌乳曲線は、いずれも非線形モデルであった。一方、泌乳曲線に線形モデルを当てはめた研究も行われた。Ali と Schaeffer（1987）は、Wood（1967）のガンマ関数、Nelder（1966）の逆二次多項式および 5 次の線形回帰モデルによる泌乳曲線の予測精度を比較し、線形回帰モデルが最も優れていることを報告した。また、Wilmink（1987a）は、分娩月、分娩月齢および泌乳ステージによる泌乳量の補正係数の作成に指数関数を組み込んだモデルを用い、その後、牛群の泌乳曲線の推定を

行った (Wilmlink 1987b). 近年では, パラメータ間の相関が低い直交多項式である Legendre 多項式も泌乳曲線に利用されるようになってきている.

泌乳曲線の応用例として, 産次, 分娩月齢および分娩後日数といった環境要因を補正した管理乳量 (または標準乳量) の算出がある. これにより条件の異なる個体の比較が可能となるほか, 牛群の管理指標としても利用できる (佐々木ら 2013; 佐々木ら 2015). また, 泌乳曲線は, 乳牛の変調の検出や疾病の影響を調査する目的でも利用されている. Van Bebber ら (1999) は, 予測乳量と実測乳量の差が大きい場合, 発情, 疾病および栄養バランスの乱れを示す可能性を報告した. Yamazaki ら (2009) は, 乳房疾患牛と健康牛の泌乳曲線を調査し, 乳房疾患を引き起こしやすい泌乳曲線の推移を報告した. Hostens ら (2012) は, 健康牛, 単一疾病罹患牛および複数疾病罹患牛の泌乳曲線を比較し, 乳熱が他の疾病の引き金となること, 泌乳初期に乳房炎と他の代謝病を併発すると 60 日累積乳量が低下することなどを報告した. 牛群検定時の乳成分測定結果だけでなく泌乳曲線と日々の測定乳量の関係から不調牛を検出できれば, より早期の対応が可能となり乳房炎等による損失を最小限に抑えることに繋がる.

泌乳曲線は, 飼養管理から予測情報の作成まで幅広く利用される効率的な酪農経営の基礎となる必要不可欠な情報である. 当てはまりのよい泌乳曲線の利用は, 関連する様々な情報の精度向上につながるため非常に重要である.

1.2 累積生産量の推定方法

乳用牛の選抜に利用される 305 日乳量は, 毎日の全搾乳回の乳量を測定しそれを累積するのが最も正確な算出方法であるが, 記録の収集に要するコストが莫大になるため, 定期的に収集した記録から推定するのが一般的である. 分娩後 305 日間の泌乳を完了した記録だけでなく, それに満たない経過中の記録からの予測も行われており, 経過中記録から予測された 305 日乳量を 305 日期待乳量または拡張乳量と呼び, 泌乳を完了した記録と区別している.

305 日乳量の予測および拡張手法は, これまでに様々な方法が報告されている. Kendrick (1940) は, 検定期間を検定月の日数とする Calendar Month Method (CMM) と検定日が中心となる 1 ヶ月の日数とした Centering Date Method (CDM) を比較し, 月初月末といった検定日に起因する偏りを CDM で回避できることを報告した. Sargent ら (1968) は, CDM と 検定日間隔法 (Test Interval Method; TIM) の比較を行い, CDM と TIM の精度が同程度であったこと, 毎月同日に検定することを前提とした CDM より TIM の方が検定日のスケジューリングに柔軟性があることを報告した. Shook ら (1980) は, TIM において過大推定になる分娩直後と最終検定から乳期終了まで, および過小推定となるピーク時期の偏りを補正する補正係数を報告した. また, 経過中記録の拡張について, Miller ら (1972a) は, 4 種の方法を比較し Pearson が提唱した Method P と Multiple regression (Van Vleck と Henderson,

1961a) が同程度の精度であることを報告した。また、Keown と Van Vleck (1973) は、任意の泌乳ステージまでの累積乳量から 305 日乳量へ拡張する係数を最小二乗法の解を用いて推定している (Multiplicative extension factors)。

泌乳曲線モデルの当てはめは、305 日乳量を推定する簡便な方法であり、そこから得られる毎日の日乳量の総和または式を積分することにより 305 日乳量を算出することが可能である。Schaeffer ら (1977) は、経過中の記録を 305 日乳量へ拡張する 3 種の手法を比較し、非線形の泌乳曲線モデルの予測精度が優れていることを報告した。また、Schaeffer と Jamrozik (1996) は、Henderson (1984) が示したベイズ推定を応用し、泌乳曲線モデルを用いて累積乳量を予測する多形質予測法 (Multiple-Trait Prediction ; MTP) を提案した。この手法は、事前情報を利用することで記録の少ない段階から偏りの少ない 305 日乳量の予測が可能であるほか、1 記録でもあれば泌乳曲線が得られる、様々な検定日間隔に柔軟な対応ができる、さらに、欠測形質の補完が出来るという利点がある。VanRaden (1997) は、選抜指数法を応用し MTP と同様の利点を持つ最良予測法 (Best Prediction ; BP) による 305 日乳量の予測精度を報告した。BP は、泌乳曲線を直接利用せず検定日乳量間の分散共分散および検定日乳量と 305 日乳量間の共分散関係から 305 日乳量の予測を行う手法である。この手法は、Schaeffer と Burnside (1976) によって既に Best Procedure として提案されていた。MTP と BP は、観測値 (検定日記録) の精度に重み付けが可能である点において TIM より優れている。

現在、世界で用いられている累積乳量の算出方法は、TIM が最も多く 29 組織、BP が 5 組織、MTP が 2 組織であった。また、このほかに標準泌乳曲線を用いた内挿 (Interpolation using Standard Lactation Curves ; Wilmink 1987b) が 8 組織で用いられている (Bucek ら, 2015)。我が国では累積乳量の算出に TIM を用いているが、MTP による予測精度が最も高いことを萩谷ら (2004) が報告している。現在、検定日モデルによる遺伝評価が主流になっているが、酪農家をはじめその関係者および関係機関では、乳牛の評価基準として 305 日という単位を継続して用いている。泌乳形質の 305 日乳生産量の予測は、選抜淘汰といった酪農家の意思決定に有益な情報であり、その序列だけでなく偏りの少ない予測が求められる。旧来の予測手法では、検定記録の少ない時点における偏りが大きいため、新しい 305 日乳生産量の予測手法の構築は急務である。

1.3 生乳中の体細胞数と体細胞スコア

乳中の体細胞数は、乳房内の上皮細胞、好中球、リンパ球およびマクロファージなどの総数であり衛生的乳質の指標とされている。北海道では、1980 年代に蛍光光学式体細胞数測定機による全道的な検査体制が構築され、牛群検定における個体乳の体細胞数の測定も開始された。

体細胞数は、乳房内への細菌混入などにより乳腺細胞の炎症が発生するとその反応として増加することが知られている。体細胞数と乳房炎には高い関連があり乳房の腫れ、乳汁の凝集物の混入および食欲低下など視覚的な症状を伴う場合が臨床性乳房炎、体細胞数の増加のみで視覚的な症状を伴わない場合が潜在性乳房炎である。乳中体細胞数を測定することにより、臨床症状を示さない潜在性乳房炎の識別が可能になる。乳房炎を発症すると、最悪のケースで淘汰につながるほか、治療コスト、生乳の廃棄、これらに伴う労力、乳量の低下および乳質の低下に伴う取引時のペナルティなどのさまざまな損失が発生する。このように体細胞数は、経営に直結するため酪農家の関心が非常に高い形質である。

体細胞数は、右に裾の長い分布となっており正規分布を示さないため、データ集計および分析の際に 30 万個/mL 以下の割合を目安とするなど一定の基準に占める割合や体細胞数を対数変換した体細胞スコア (SCS) がその指標として用いられている。しかし、一般に SCS よりも体細胞数の方が広く認知されているため、体細胞数をそのまま集計することも少なくない。この場合には、算術平均のほか加重平均と幾何平均が用いられることもある。牛群検定においても体細胞数と SCS の両方で集計が行われており、北海道における 2019 年の経産牛 1 頭当たり成績は、体細胞数が 203 千個/mL、SCS が 2.5 である (公益社団法人 北海道酪農検定検査協会 2020)。内田と熊野 (2016) は、平均体細胞数の国際比較を行い、2012 年における北海道のバルク乳の平均体細胞数 (194 千個/mL) がノルウェーとフィンランドに次いで低いことから、乳の品質が良好であることを報告した。一方、2015 年の北海道における SCS 5 以上の割合が 16 % に上ることから、高体細胞数牛の対応を行うことが重要であることを指摘している。乳量と SCS の関係については、山崎ら (2013) が乳量に対する SCS の効果を推定し、SCS の増加に伴い日乳量が低下することおよびその低下の程度が産次と泌乳ステージの組み合わせにより異なることを報告している。

体細胞数を低く保つためには、日々の搾乳衛生管理に加え、遺伝的改良による底支えも必要である。我が国では、バルク乳の定期検査のほか月 1 回の牛群検定における個体乳検査により、群全体および各個体の SCS を確認している。また、体細胞数を遺伝的に改良するため、牛群検定で収集したデータを用いて SCS の遺伝評価を 2003 年より実施している (Hagiya 2019)。

1.4 体細胞スコアと乳房炎抵抗性の遺伝的能力評価

乳房炎感染による乳生産への影響は古くから研究が行われてきた。Shaw と Beam (1935) は、前乳房と後乳房のそれぞれで感染分房と非感染分房の乳量を比較し、感染分房で乳量と乳脂量の減少が起こることを報告した。White ら (1937) は、2 つ以上の分房が感染すると感染分房数に応じて乳量の低下が生じることを報告した。また、乳房炎抵抗性の遺伝率は 0.27 か

ら 0.38 の値が報告されている (Lush 1950, Legates と Grinnells, 1952).

乳房炎に起因する異常乳の判定は、スクリーニングテストと体細胞数の測定により行われていた (Read ら 1969). 体細胞数の統計分析が本格的に行われるようになるのは、乳成分測定装置での計測が可能になってからである. Jones ら (1977) は、アメリカのバージニア州において体細胞数測定機器の導入後 6 ヶ月間の牛群と個体の平均体細胞数を報告した. Kennedy ら (1982) は、Sire モデルを用いて検定日 SCS の遺伝率および泌乳形質との遺伝相関を調査し、いずれも低い値であったことを報告した. Monardes ら (1983) は、平均の算出方法 (算術、幾何、調和平均および重み付け)、その算出に含む記録の範囲および乳期の長さといった様々な条件により算出した乳期平均体細胞数と SCS の遺伝率について報告した. Schutz ら (1990) は、体細胞数を SCS へ変換することにより遺伝率が上昇し選抜反応の増加が期待できることを報告した. その後、検定日モデルが遺伝評価に用いられるようになると (Ptak と Schaeffer 1993), Reents ら (1995) は、多形質母数回帰検定日アニマルモデルを用いて SCS の遺伝率と遺伝相関の推定を行い、遺伝率が産次の増加に伴い上昇すること、初産と 2 産以降で別形質とみなせることを報告した. また、Ødegård ら (2003) は、変量回帰検定日モデルに含めるサブモデルの検討結果を報告した. このように、SCS の遺伝評価は、泌乳形質と同様に統計手法の進化に伴い発展し、乳房の健全性の改良のため多くの国で実施されるようになった.

我が国においても、変量回帰検定日モデルを適用した遺伝分析が実施されており、SCS の遺伝率、SCS と泌乳および疾病形質との遺伝相関などが報告されている (三浦と鈴木 2006 ; Yamazaki ら 2013 ; Hagiya ら 2014 ; Nishiura ら 2015). また、Hagiya ら (2020) は、暑熱耐性の評価を行うにあたり SCS の温湿度指数による遺伝率を報告している. これらの報告は、いずれにおいても相加的遺伝子効果と永続的環境効果に同一のサブモデルを適用したものであるが、分散の推移を適切に説明するサブモデルの次数についてはまだ検討の余地がある. また、我が国における SCS の遺伝評価は、初産記録を対象とした反復検定日モデルであり 2 産以降が考慮されていない. 体細胞数は、加齢に伴い増加する傾向があることから、産乳に異常をきたす個体の割合も同様に高くなるものと考えられる. 複数の産次を考慮した SCS の遺伝評価手法の開発は、我が国における乳牛の健全性および衛生的乳質の確保の両面から必要である.

一方、乳房炎は、その記録の収集が難しくシステムが確立しなかったこと、乳房炎と関連のある体細胞数のデータが広く利用できるようになったこともあり遺伝評価を実施する国はわずかであった. 北欧では、臨床的な疾患を記録する全国システムが早くから確立され、遺伝評価に利用されてきた. Emanuelson (1988) は、スウェーデンで収集された記録を用いて評価対象とする乳期の期間が異なる乳房炎と SCS についての遺伝率と遺伝相関を調査し、乳房炎の遺伝率が非常に低いことおよび乳房炎と体細胞数との遺伝相関が適度に高いことを報告し

た。同様に Rupp と Boichard (1999) は、フランスのホルスタイン種において乳房炎の遺伝率が非常に低いことおよび乳房炎と平均 SCS 間の遺伝相関が高いことを報告したが、これらを同一形質とみなせないとの見解を示した。乳房炎の遺伝評価は、その遺伝率の低さから乳房炎単独でなく複数の形質を組み合わせて行われることが多い。乳房炎と一緒に分析されるのは、泌乳形質、SCS、乳房の深さといった乳器に関する形質および疾病に関する形質である (Pérez-Cabal と Charfeddine 2013; Hagiya ら 2014; Govignon-Gion ら 2016)。近年では、平均体細胞数、体細胞数の標準偏差、体細胞数がある閾値を超えたかどうかまたはその割合、ピークのパターンや日数といった体細胞代替形質を用いた研究も行われている (de Haas ら 2008; Koeck ら 2012a; Urioste ら 2010)。我が国では、酪農家のニーズが長命連産ヘシフトしつつあるが、乳房炎の遺伝分析についての研究報告は少なく、遺伝評価も実施されていない。乳房炎は、主要な除籍理由の一つに数えられており、乳牛の生涯生産性、酪農家の生産効率や経済性の向上のために遺伝的改良も必要である。

1.5 本研究の目的

本研究の目的は、乳用牛の健全性の向上を図るため、北海道内の泌乳記録を適切に表現できる泌乳曲線について検討すること、ならびに泌乳曲線を含む変量回帰モデルを使用して SCS の遺伝的能力評価モデルを構築することである。初めに第 2 章で検定日記録に泌乳曲線モデルを当てはめ、当てはまりの良さとモデルの複雑さの両面から適合性の高いモデルの検討を行った。ここでの分析結果は、次章以降で 305 日乳生産量の予測および遺伝評価を実施する際に利用する泌乳曲線選定の基礎情報とした。第 3 章では、MTP を用いて経過中の記録から表型の 305 日乳生産量を予測するにあたり、予測精度が向上する事前情報の設定について検討を行った。第 4 章では、SCS の遺伝評価を実施するにあたり、乳期内の永続的環境分散および相加的遺伝分散を適切に説明する変量回帰検定日モデルについて検討した。さらに第 5 章では、乳房炎の指示形質として体細胞数代替形質を SCS の統計量を用いて定義し、多形質モデルによる乳房炎の遺伝評価モデルを検討した。

第 2 章

ホルスタイン集団における最適な泌乳曲線モデルの検討

2.1 緒言

乳牛における泌乳曲線の形状は、産乳量と密接な関連があることから、飼養管理の改善、生乳生産の予測、生産寿命（持続性）の決定および選抜淘汰の指標に利用されてきた。それゆえ、古くから多くの泌乳曲線に関する研究が行われ、その中で、代表的な泌乳曲線としては、Wood (1967)、Wilink (1987a) および Ali と Schaeffer (1987) の各モデルがあげられる。その他としては、生物学的な見地に基づく泌乳曲線モデルの研究も認められる (Grossman と Koops 1988)。最近では、Wood のモデルのような扱い難い非線形モデルではなく (Jensen 2001)、Legendre 多項式や Spline 関数を応用した研究が盛んである。Legendre 多項式は、直交多項式であるため計算量の軽減が期待できること、次数の変更や他の泌乳曲線と組み合わせることが容易であること (Fujii と Suzuki 2006)、さらにパラメータ間の相関が低いため、より柔軟な曲線を当てはめることができるので、実測値からの偏りが小さい泌乳曲線を推定することができる。

現在の産乳能力検定は、分娩後 62 日以内に初回、その後、月 1 回（または 4 週に 1 回）の間隔で実施することを基本とし、検定日間隔法 (Test Interval Method) で乳期の累積乳量と乳成分量 (率) が推定されている。また、近年の産乳能力検定に関連する事業では、経費や労働力の軽減を推進するため、朝夕交互検定 (河原ら 2000) や検定日間隔の延長など、より簡易で効率的な検定法の導入が検討されている。したがって、泌乳曲線モデルは、様々な検定方法に対応可能なモデルを使用する必要がある。Silvestre ら (2006) は、分娩後初回検定日までの日数およびその後の各検定日間隔が多少長い場合でも、Legendre 多項式および Spline 関数を使用すれば、非常に適合性の高い泌乳曲線の推定が可能であることを指摘している。

泌乳曲線の形状は、遺伝的要因の他に牛群、産次、分娩月および分娩月齢など様々な環境要因から影響を受ける。例えば、初産の場合は、泌乳期間を通して成熟途中にあるため、2産以上の泌乳曲線と比較して泌乳持続性が明らかに優れた形状を示している (Stanton ら 1992)。また、泌乳曲線の形状は、泌乳能力の向上や環境要因の変動とともに、毎年、徐々に変化していると考えられる。このように泌乳曲線は、環境要因により多様な形状を示すことから、指標となる標準泌乳曲線も何種類かに分類して設定される場合が多い。近年、泌乳曲線は、多形質予測法などを使用して305日累積生産量を予測するために利用されるようになった (Schaeffer と Jamrozik 1996; 萩谷ら 2004)。さらに、泌乳曲線モデルは、変量 (または母数) 回帰検定日アニマルモデルの中でサブモデルとして利用されるようになり、泌乳曲線の形状を直接遺伝評価するようになった (Schaeffer と Dekkers 1994)。

泌乳曲線における適合性の判断には、数種類の当てはまりの良さの指標が用いられている。Guo と Swalve (1995) は、相関係数と平均絶対誤差を当てはまりの良さの指標とし、泌乳曲線モデルの適合性について検討を行った。Guo と Swalve (1997) は、相関係数、平均絶対誤差および累積誤差を当てはまりの良さの指標として利用し、泌乳曲線モデルの適合性について比較を行った。その結果としては、モデルの種類に関わらず初産より2産以降の方が実測データとの適合性が高い泌乳曲線を推定できることを報告した。Druet ら (2003) は、平均平方誤差、対数尤度関数 ($\ln L$)、赤池の情報量規準 (AIC) およびベイズ流情報量規準 (BIC) を用いて泌乳曲線モデルの適合性について比較を行った。その結果、平均平方誤差、 $\ln L$ および AIC を用いた場合、パラメータ数の多いものほど適合性が高いモデルとして選択される傾向を示した。一方 BIC を用いた場合は、パラメータ数に対して強いペナルティが加わり、モデルの選択にパラメータ数に依存した傾向が認められない事を報告した。さらに Druet ら (2003) は、泌乳日数毎の残差についても検討を行い、当てはまりの良さの指標だけではなく、各泌乳日数の時点に対する偏りの大きさとパラメータ数とのバランスを取ったモデルの選択を行う事を提案した。López-Romero と Carabaño (2003) は、 $\ln L$ 、AIC、BIC、平方誤差の割合、相関係数および残差分散を用いて、検定日モデルの最適なサブモデルを検討した。その結果、 $\ln L$ はモデル中のパラメータ数に依存していること、AIC はデータ数が極度に多い場合に $\ln L$ と同様の傾向を示すことから、モデルの選択指標としては BIC が最適であることを示した。Liu ら (2006) は、AIC や BIC のような数種類の当てはまりの良さの指標を組み合わせることでそれらを指数化し、モデルの選択基準に用いる試みを提案した。

このように、泌乳曲線モデルに対する適合性の検討は、様々な当てはまりの良さの指標を利用して行われている。本研究の目的は、北海道の産乳能力検定から得られた検定日の泌乳記録を使用し、乳量、乳成分量 (率) および体細胞スコア (SCS) における最適な泌乳曲線モデルの検討を行うことである。

2.2 材料および方法

データは、社団法人北海道酪農検定検査協会に集積された記録の中で、2000年1月から2003年9月の範囲に分娩したホルスタイン雌牛における初産から11産までの検定日記録である。これらの中で、泌乳日数が366日以上の検定日記録は、分析に用いなかった。また、①乳期中で異なる牛群に移動した場合、②分産から初回検定まで61日以上ある場合および③乳期の記録数が7記録以下の場合、これらの条件に一つでも該当する乳期から収集された検定日記録は、それらの乳期に含まれるすべての記録を分析に用いなかった。編集によって抽出された検定日記録数は、346,221頭の雌牛からなる5,645,976記録であった。

分析に使用した形質は、乳量、乳脂量、無脂固形分量、乳タンパク質量、乳脂率、無脂固形分量、乳タンパク質率およびSCSである。SCSは、次の式により算出した (Wiggans と Shook 1987)。

$$SCS = \log_2 \left(\frac{SCC}{100} \right) + 3$$

ここで、SCCは、体細胞数(千個/mL)である。SCSは、小数点第1位を四捨五入することで算出された0から9の範囲に分布するスコアである。スコアが0または9の両端の範囲を超えた場合は、それぞれ0または9とした。表2.1には、分析に使用した記録を産次別に分類し、各形質の平均値、標準偏差および記録数を示した。なお、5産以上の記録は、5産以上のクラスとして分類した。

表 2.1: Means, standard deviations and number of records for milk, fat, SNF, protein yields, and fat, SNF, protein contents, and SCS(somatic cell score) by parity.

Trait	Parity				
	1	2	3	4	5 or more
Milk yield (kg)	25.4 ± 6.2	29.4 ± 8.6	30.8 ± 9.3	31.0 ± 9.4	30.0 ± 9.3
Fat yield (kg)	1.01 ± 0.24	1.17 ± 0.32	1.23 ± 0.36	1.24 ± 0.37	1.18 ± 0.36
SNF yield (kg)	2.27 ± 0.53	2.60 ± 0.72	2.69 ± 0.78	2.69 ± 0.79	2.59 ± 0.78
Protein yield (kg)	0.84 ± 0.19	0.97 ± 0.24	1.00 ± 0.26	1.00 ± 0.26	0.96 ± 0.26
Fat content (%)	4.03 ± 0.64	4.07 ± 0.67	4.07 ± 0.67	4.06 ± 0.66	4.01 ± 0.65
SNF content (%)	8.97 ± 0.39	8.87 ± 0.41	8.79 ± 0.41	8.74 ± 0.41	8.67 ± 0.41
Protein content (%)	3.34 ± 0.34	3.34 ± 0.37	3.30 ± 0.37	3.28 ± 0.37	3.24 ± 0.36
SCS	2.5 ± 1.6	2.8 ± 1.7	3.0 ± 1.8	3.1 ± 1.8	3.3 ± 1.9
Records	2,122,642	1,576,590	1,013,151	528,642	404,951

表 2.2 には、本分析において、検定日記録に対して当てはまりの程度を検討した 23 種類の泌乳曲線モデル、表 2.3 には、各モデルの産次毎のパラメータ数を示した。これらのモデルには、1 次から 5 次の Legendre 多項式を用いた 5 種類のモデル (L1, L2, L3, L4 および L5)、Lidauer と Mäntysaari (1999) および Jakobsen ら (2002) が示したように、これら Legendre 多項式に Wilmlink の指数関数を加えた 5 種類のモデル (L1W, L2W, L3W, L4W および L5W)、さらに Guo と Swalve (1997) が示した対数関数および周期関数を組み合わせた 13 種類のモデルが含まれている。Wood および Wilmlink のモデルは、生物学的意味を持つ少数のパラメータで泌乳曲線を表現できる特徴がある。しかし、これらのモデルから推定された泌乳曲線は、ピーク付近ならびに季節変動を受けやすい泌乳中期において実測値との差が大きくなりやすく、標準泌乳曲線として利用する場合に、これらの変動をあらかじめ念頭に置くという不便があった。それゆえ、産次および泌乳ステージを通じて偏りがより小さい実用的な標準泌乳曲線は、生物学的意味を持つ少数のパラメータのみで描くことが困難であることから、拡張した Legendre 多項式、対数関数および周期関数などを組み合わせた若干複雑なモデルにならざるをえないものと考えられる。また、Wood のモデルは、非線形モデルであるため他のモデルと同様の扱いができないこと、線形モデルに組み込むのに不向きであること、3 次と 4 次の Wilmlink のモデルは、L1W および L2W に相当することなどの理由から、本分析では Wood および Wilmlink のモデルを分析対象から除外した。

本研究では、上述した 23 種類の泌乳曲線モデルをそれぞれサブモデルとして含む以下の母数回帰モデルを仮定した。

$$y_{ijklt} = HTD_i + CY_j + f(\beta_{kn}, D_{nt}) + e_{ijklt}$$

ここで、 y_{ijklt} は各形質における検定日記録、 HTD_i は i 番目の牛群・検定日サブクラスを示す母数効果および CY_j は j 番目分娩年の母数効果を示している。分娩年の効果は、2000 年から 2003 年まで 1 年毎に 4 クラスに分類した。 β_{kn} は、分娩月・産次内分娩月齢サブクラス k における n 次の母数回帰係数を示している。分娩月は、1 月から 12 月までの 12 クラスに分類されている。産次内分娩月齢は、初産 (18-23 ヶ月齢, 24-28 ヶ月齢および 29-40 ヶ月齢)、2 産 (30-36 ヶ月齢, 37-42 ヶ月齢および 43-52 ヶ月齢) および 3 産 (42-49 ヶ月齢, 50-56 ヶ月齢および 57-64 ヶ月齢) に関して各々 3 つの月齢区分に分類し、4 産と 5 産以上のクラスでは月齢で分類しなかった。 D_{nt} は、泌乳日数 t に関する n 次の係数である。 $f(\beta_{kn}, D_{nt})$ は、分娩月・産次内分娩月齢サブクラスの各泌乳曲線を表す関数である。また、 e_{ijklt} は、残差を示す変量効果である。分析には、SAS (2004) および BLUPF90 (Misztal ら 2002) を用いた。なお、SAS による分析において牛群・検定日サブクラスは、計算の過程で他の効果に代入 (absorption) した。

泌乳曲線モデルの選定には、AIC ($= -2\ln(L) + 2p$) と BIC ($= -2\ln(L) + p\ln(d)$) の 2 つ

表 2.2: Names, abbreviations and expressions for 23 lactation curve models

Name	Abbreviation	Expression*
Legendre polynomial 1	L1	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t)$
Legendre polynomial 2	L2	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t)$
Legendre polynomial 3	L3	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t)$
Legendre polynomial 4	L4	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t) + a_4 L_4(x_t)$
Legendre polynomial 5	L5	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t) + a_4 L_4(x_t) + a_5 L_5(x_t)$
Legendre polynomial 1 and Wilink	L1W	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 e^{-0.05t}$
Legendre polynomial 2 and Wilink	L2W	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 e^{-0.05t}$
Legendre polynomial 3 and Wilink	L3W	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t) + a_4 e^{-0.05t}$
Legendre polynomial 4 and Wilink	L4W	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t) + a_4 L_4(x_t) + a_5 e^{-0.05t}$
Legendre polynomial 5 and Wilink	L5W	$Y_t = a_0 + a_1 L_1(x_t) + a_2 L_2(x_t) + a_3 L_3(x_t) + a_4 L_4(x_t) + a_5 L_5(x_t) + a_6 e^{-0.05t}$
Logarithm-Model	LM	$Y_t = a_0 + a_1 t + \frac{a_2}{t} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{\log_{10}(t)-1}{\sigma} \right)^2}$ ($\sigma = 0.60$)
Mixed-Log-Model I	MIL1	$Y_t = a_0 + a_1 \sqrt{t} + a_2 \log(t)$
Logarithm-Model I	LM1	$Y_t = a_0 + a_1 t + a_2 \sin\left(\frac{t}{65}\right) t^2 + \frac{a_3}{t} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{\log_{10}(t)-1}{\sigma} \right)^2}$ ($\sigma = 0.60$)
Logarithm-Model II	LM2	$Y_t = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \frac{a_3}{t} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{\log_{10}(t)-1}{\sigma} \right)^2}$ ($\sigma = 0.55$)
Mixed-Log-Model IV	MIL4	$Y_t = a_0 + a_1 \sqrt{t} + a_2 \log(t) + a_3 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^2$ ($c = 65$)
Mixed-Log-Model V	MIL5	$Y_t = a_0 + a_1 \sqrt{t} + a_2 \log(t) + a_3 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t$ ($c = 70$)
Ali & Schaeffer	AS	$Y_t = a_0 + a_1 \left(\frac{t}{c}\right) + a_2 \left(\frac{t}{c}\right)^2 + a_3 \log\left(\frac{c}{t}\right) + a_4 \log^2\left(\frac{c}{t}\right)$ ($c = 305$)
Modified W-II	MW2	$Y_t = a_0 + a_1 t + a_2 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^2 + a_3 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^3 + a_4 e^{-0.055t}$ ($c = 100$)
Modified KH-I	MK1	$Y_t = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + a_4 \log(t)$
NEW5	NEW5	$Y_t = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + a_4 \sqrt{t}$
NEW6	NEW6	$Y_t = a_0 + a_1 \sqrt{t} + a_2 t + a_3 t^3 + a_4 t^{\log_{10}(t)}$
Mixed-Log-Model VI	MIL6	$Y_t = a_0 + a_1 \sqrt{t} + a_2 \log(t) + a_3 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t + a_4 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^2$ ($c = 100$)
Mixed-Log-Model VII	MIL7	$Y_t = a_0 + a_1 \log(t) + a_2 \tanh(\log_{10}(t)) t + a_3 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^2 + a_4 \sin\left(\frac{t}{c}\right) t^3$ ($c = 80$)

* : $a_0, a_1, a_2, a_3, a_4, a_5, a_6$ = parameters to be estimated in a model, t = days in milking (DIM), x_t = standardized DIM at DIM t and L_1, L_2, L_3, L_4, L_5 = Legendre polynomials functions.

表 2.3: Number of parameters for 23 lactation curve models by parity

Model	Parity				
	1	2	3	4	5 or more
L1	231,076	213,699	179,803	125,120	91,245
L2, L1W, LM and MIL1	231,112	213,735	179,839	125,132	91,257
L3, L2W, LM1, LM2, MIL4 and MIL5	231,148	213,771	179,875	125,144	91,269
L4, L3W, AS, MW2, MK1, NEW5, NEW6, MIL6 and MIL7	231,184	213,807	179,911	125,156	91,281
L5 and L4W	231,220	213,843	179,947	125,168	91,293
L5W	231,256	213,879	179,983	125,180	91,305

の情報量規準および、決定係数、平均誤差を利用した。ここで、 L は尤度関数、 p はパラメータ数および d は観測値数である。パラメータ数には、母数効果モデルであるためモデルの自由度を用いた。AIC と BIC は、対数尤度の他に各々パラメータ数およびパラメータ数と観測値数によるペナルティが考慮されている。特に、BIC は、モデル中のパラメータの複雑さとデータ数とのバランスからモデルの適合性を判断できる指標である。平均誤差は、泌乳日数 15 日毎に泌乳ステージを設定し（最終ステージのみ 20 日）、各泌乳ステージ毎に算出した。

2.3 結果および考察

表 2.4 には、乳量の検定日記録を当てはめた 23 種類の泌乳曲線モデルにおける AIC、BIC および決定係数の値を産次グループ毎に示した。AIC および BIC の値は、各々最小値からの偏差として表示した。本分析のように約 40 万から 200 万記録という膨大なデータを使用する場合において AIC は、Druet ら (2003) および López-Romero と Carabaño ら (2003) により単純にパラメータ数の多いモデルが選択される欠点が指摘されている。一方、BIC は、Strabel ら (2005) を始めとした多くの研究で用いられており、データとの適合性およびモデルの複雑さを同時に考慮できるので、最適なモデルを選定するための指標であると考えられる。それゆえ、本分析における泌乳曲線モデルの適合性の判断は、主に BIC を使用することとした。

乳量において BIC がもっとも小さい泌乳曲線モデルには、初産から 5 産以上の全グループにおいて L4W が選択された。この結果は、産次グループ毎に異なる泌乳曲線モデルを使用する必要がなく利便性および煩雑性の面からも好ましいと推察される。L4W のような Legendre 多項式に Wilmlink の指数関数を加えたモデルは、Legendre 多項式のみを用いたモデルより BIC が小さかった (L1W と L5 以外)。Guo と Swalve (1997) が示した 13 種のモデルの中では、LM2、AS の順に BIC が小さかったが、L4W および L5W より大きな値であった。ま

表 2.4: Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) and coefficient of determination (R^2) values of 23 lactation curve models for milk yield

Model	Parity 1			Parity 2			Parity 3			Parity 4			Parity 5 or more		
	AIC*	BIC*	R ²	AIC*	BIC*	R ²	AIC*	BIC*	R ²	AIC*	BIC*	R ²	AIC*	BIC*	R ²
L1	77,643	75,759	0.5650	51,482	49,370	0.6794	38,518	36,769	0.7083	20,738	20,201	0.7304	15,986	15,462	0.7267
L2	64,975	63,543	0.5676	50,064	48,394	0.6797	37,658	36,335	0.7086	20,098	19,695	0.7307	15,532	15,140	0.7270
L3	42,848	41,869	0.5721	34,683	33,454	0.6828	24,423	23,526	0.7124	12,775	12,507	0.7344	9,501	9,239	0.7310
L4	28,355	27,828	0.5751	26,605	25,817	0.6844	17,576	17,105	0.7144	8,960	8,826	0.7364	6,644	6,513	0.7329
L5	10,085	10,011	0.5787	10,844	10,499	0.6876	6,213	6,167	0.7176	2,858	2,858	0.7394	2,065	2,065	0.7360
L1W	12,361	10,929	0.5782	20,965	19,294	0.6855	14,158	12,835	0.7153	6,856	6,454	0.7374	5,170	4,777	0.7339
L2W	5,988	5,009	0.5795	7,883	6,654	0.6881	4,108	3,211	0.7181	1,948	1,679	0.7398	1,310	1,048	0.7364
L3W	3,834	3,307	0.5799	6,079	5,291	0.6885	3,180	2,709	0.7184	1,452	1,318	0.7401	1,053	922	0.7366
L4W	75	0	0.5807	346	0	0.6896	46	0	0.7193	0	0	0.7408	0	0	0.7373
L5W	0	378	0.5807	0	96	0.6897	0	380	0.7193	3	137	0.7408	7	138	0.7373
LM	6,110	4,678	0.5795	14,266	12,595	0.6868	10,054	8,731	0.7164	4,986	4,584	0.7383	3,848	3,456	0.7347
MIL1	8,233	6,801	0.5790	9,332	7,661	0.6878	5,919	4,596	0.7176	3,085	2,682	0.7393	2,429	2,036	0.7357
LM1	4,082	3,102	0.5799	8,440	7,211	0.6880	5,808	4,911	0.7176	3,048	2,780	0.7393	2,400	2,138	0.7357
LM2	2,553	1,573	0.5802	3,725	2,496	0.6889	2,541	1,644	0.7185	1,507	1,238	0.7400	1,180	918	0.7365
MIL4	6,345	5,365	0.5794	8,051	6,821	0.6881	4,926	4,028	0.7179	2,564	2,296	0.7395	1,984	1,722	0.7360
MIL5	5,141	4,162	0.5797	6,990	5,761	0.6883	4,191	3,293	0.7181	2,181	1,913	0.7397	1,683	1,421	0.7362
AS	2,465	1,938	0.5802	3,677	2,889	0.6890	2,603	2,131	0.7185	1,436	1,302	0.7401	1,096	965	0.7366
MW2	7,013	6,486	0.5793	11,205	10,418	0.6875	6,500	6,029	0.7175	3,092	2,958	0.7393	2,185	2,054	0.7359
MK1	3,656	3,129	0.5800	5,865	5,077	0.6885	3,393	2,921	0.7183	1,673	1,539	0.7400	1,250	1,119	0.7365
NEW5	6,231	5,704	0.5795	8,565	7,778	0.6880	4,914	4,442	0.7179	2,366	2,232	0.7396	1,740	1,609	0.7362
NEW6	14,191	13,664	0.5779	15,727	14,940	0.6866	9,671	9,200	0.7166	4,796	4,662	0.7384	3,488	3,358	0.7350
MIL6	5,015	4,488	0.5797	6,785	5,998	0.6884	3,948	3,476	0.7182	2,002	1,868	0.7398	1,502	1,371	0.7363
MIL7	13,897	13,370	0.5779	16,786	15,999	0.6864	10,614	10,142	0.7163	5,311	5,177	0.7382	3,894	3,763	0.7347

* : AIC and BIC are expressed as a deviation from the best value for each model.

た, LM, NEW6 および MIL7 以外のモデルは, Legendre 多項式と比較して BIC が小さい傾向を示した. 決定係数は, 各産次グループともにパラメータ数が最大である L5W で最大値を示し, パラメータ数が最小である L1 で最小値を示した. また, L1, L2, L3, L4 および L5 といった同種の泌乳曲線モデルは, パラメータ数の増加にともない決定係数が上昇する傾向が認められた. これらのことより, より複雑なモデルは, 泌乳曲線の形状に対し, 当てはまりが優れているものと推察された.

BIC より選択された L4W を用いて, 初産グループから 3 産グループにおける乳量の泌乳曲線を図 2.1 に示した (12 月分娩, 初産 24-28 ヶ月齢, 2 産 37-42 ヶ月齢, 3 産 50-56 ヶ月齢, 牛群・検定日および分娩年の効果は, 各水準の平均値を使用). 4 産以上のグループの泌乳曲線は, 3 産グループとほぼ同じ形状を示したため図示しなかった. 乳量の泌乳曲線は, 泌乳日数 40 日前後に明確なピークを持ち, 初産グループと 2 産以上のグループで異なる形状を示した. 初産グループの泌乳曲線は, 2 産以上のグループにおける泌乳曲線と比較してピーク位置が低く, ピーク後の乳量減少がなだらかであるという点で大きく異なった. また, ピーク迄の日数についても, 初産グループが 40 日より後であるのに対し, 2 産以上のグループは 40 日以前で

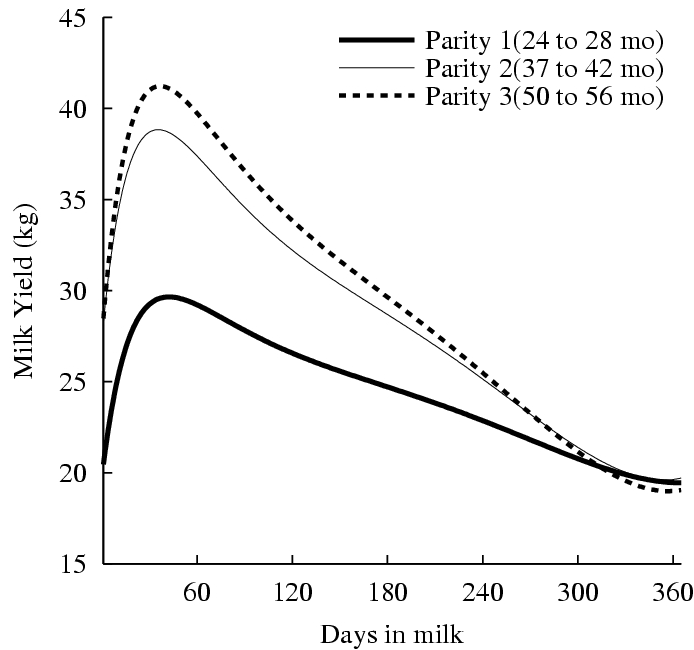


図 2.1: Lactation curves of milk yield classified by parities and ages at calving for the group of calving cows on December.

あるという特徴が存在した。分娩月による差違は、ピーク位置とピーク後の形状により特徴づけられ、冬季分娩に高いピーク位置とピーク後の変動が認められた。分娩月齢による差違は、泌乳曲線全体の底上げによるものが大きかった。このように、ピークに特徴をもつ乳量の泌乳曲線モデルに L4W が最適とされたことは、ピークまでの傾きを説明する Wilmlink の指数関数 (Wilmlink 1987a) がピークの形状を適切に説明したためと考えられた。また、曲線の形状から、標準泌乳曲線を設定する際には、少なくとも産次グループ・分娩月毎に設定する必要があるものと考えられた。

図 2.2 に初産乳量における泌乳ステージ毎の平均誤差を L4, L1W, L4W および MK1 について示した。Legendre 多項式の平均誤差には、乳期を通して周期的な変動が認められた。これらの変動は、他のモデルより大きい傾向にあり、特に泌乳初期の偏りが大きく過大推定する特徴が認められた。Guo と Swalve (1997) が示した 13 種の泌乳曲線モデルにおいても、平均誤差に周期的な変動が認められた。これら 13 種のモデルは、平均誤差の大きさに若干の差違が存在するが変動の周期は類似しており、泌乳ピーク時期、泌乳日数 225 日付近、および泌乳末期に過小推定を行う傾向が認められた。L2, L3, L4, および AS における偏差の周期的な変動は、Jamrozik ら (1997), Druet ら (2003) および Silvestre ら (2006) によっても報告されている。Legendre 多項式に Wilmlink の指数関数を加えたモデルの平均誤差は、L1W

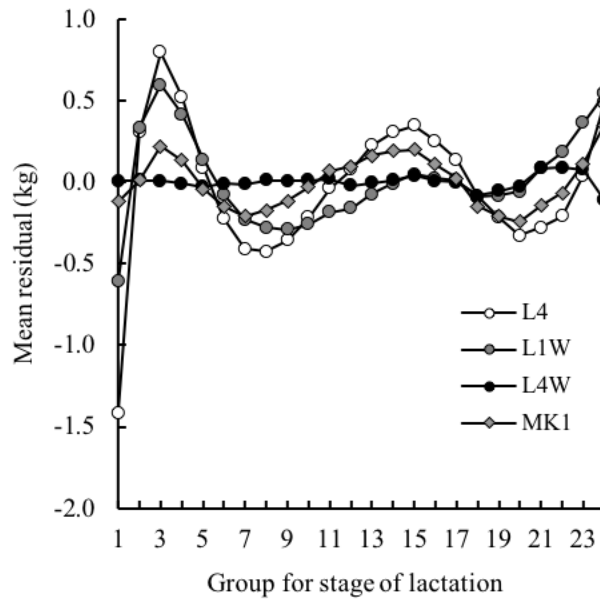


図 2.2: Mean residuals between measurements and estimates from four models for daily milk yields grouped by each stage of lactation on first parity. See Table 2. for abbreviation of each model.

から L3W まで他のモデルと同程度の周期的な変動が認められた。しかし、L4W と L5W の平均誤差は、他のモデルと比較して変動が非常に小さくなった。また、L1W から L3W までのモデルには、次数の少ないモデルほど分娩月・分娩月齢グループによる差違が泌乳中期に認められた。一方、L4W と L5W には、分娩月・分娩月齢グループによる差違が認められなかった。これは、ピーク後の変動の説明に高次の多項式が必要であったためと推察された。各々のモデルにおける平均誤差の傾向は、他の産次においても同様であった。

乳量について泌乳曲線モデルの適合性を検討した結果、L4W と L5W は、適合性が高いモデルであると推察された。両者の適合性に大きな差違が認められないことから、乳量の泌乳曲線モデルには、より簡易なモデルである L4W が適切であると考えられる。これは、BIC による判断と一致していた。Strabel ら (2005) は、低能力で、分娩後早い時期に泌乳ピークがくる特徴的な泌乳パターンを有するポーランドのホルスタイン集団について、2 次から 5 次の Legendre 多項式を使用して、検定日アニマルモデルの母数回帰に用いるサブモデルの検討を行った。その結果、2 次と 3 次はピークを正確に説明出来ないこと、4 次では泌乳初期の残差が増大することを理由に、最低 5 次の Legendre 多項式が適していることを示した。分析に用いた集団の特徴が異なるものの、本研究で 6 次の L4W を選択したことは、Strabel ら (2005)

が報告した条件を満足するものと考えられた。一方、各泌乳形質の検定日記録は、泌乳後期に近づくほど残差が増大する傾向が認められる (Jamrozik ら 1997 ; Druet ら 2003)。このような傾向は、よりパラメータ数の多いモデルを使用する場合、泌乳後期における特定の残差変動が影響して泌乳曲線に過大な柔軟性を生じさせる可能性があるため、305 日以降のデータの使用については検討が必要である。

泌乳曲線モデルの適合性については、同様の手順を用いて他の 7 形質に関しても検討を行った。表 2.5 には、乳量を含む 8 形質において、BIC を使用することで、もっとも適合性が高い泌乳曲線モデルと決定係数を産次グループ毎に示した。無脂固形分量および乳タンパク質率において、もっとも適合性の高い泌乳曲線モデルは、すべての産次グループを通じて、それぞれ L4W と L5W が選択された。その他の形質では、同一形質であっても産次グループにより、もっとも適合性の高いモデルに若干の差異が認められた。乳量、乳脂量 (3 産グループ以外)、無脂固形分量および乳成分率において、もっとも適合性が高い泌乳曲線モデルは、L4、L3W、L4W および L5W のような Legendre 多項式または Legendre 多項式に Wilmlink の指数関数が組み合わされたモデルが選択された。乳脂量の 3 産グループにおいては、MIL4 が選択されたが、次候補であった L4 との BIC の差は小さかった。一方、乳タンパク質量において初産グループでは L3 が選択されたが、2 産以上のグループでは、NEW5 と MK1 が選択された。SCS においてもっとも適合性が高い泌乳曲線モデルは、初産グループで LM1、2 産から 4 産の各グループで LM2、5 産以上のグループで LM であった。このように、乳タンパク質量と SCS に関する泌乳曲線モデルでは、その他の形質と異なり対数関数および周期関数の組み込まれたモデルが選択される傾向を示した。

図 2.3 に産次グループにより異なる種類のモデルが選択された乳脂量と乳タンパク質量の泌乳曲線を産次グループ毎に示した (表示条件は図 2.1 と同様)。乳脂量の泌乳曲線は、初産グループと 2 産以上のグループで異なる傾きを示した。また、初産、2 産および 3 産グループの泌乳曲線は、緩やかに変動する右肩下がりの形状を示したが、4 産グループと 5 産以上のグループの泌乳曲線は、泌乳初期に山型のピーク形状を示した。このような泌乳曲線の形状は、冬季分娩に多く認められ、社団法人北海道乳牛検定協会 (1989) によっても報告されている。乳タンパク質量の泌乳曲線は、初産グループと 2 産以上のグループで異なる形状を示した。初産グループの泌乳曲線は、泌乳日数 80 日付近で山型のピークを示したが、2 産以上のグループでは、泌乳日数 20 日付近で谷型のピークを示した。しかし、いずれも乳量のような明確なピークではなかった。これらのことより、形質および産次グループにより異なる種類の泌乳曲線モデルが選択された理由は、泌乳曲線の形状に由来するものと推察された。

図 2.4 に、乳脂率、無脂固形分率、乳タンパク質率および SCS の泌乳曲線を初産についてのみ示した。これら 4 形質の泌乳曲線は、SCS のピーク後の傾き以外で産次による形状に大きな差違が認められなかった。また、無脂固形分量の泌乳曲線は、乳量と同様の形状を示した

表 2.5: The optimum lactation curve models and coefficient of determination (R^2) selected by parity and trait

Trait	Optimum lactation curve model					R^2				
	Parity					Parity				
	1	2	3	4	5 or more	1	2	3	4	5 or more
Milk yield (kg)	L4W	L4W	L4W	L4W	L4W	0.5807	0.6896	0.7193	0.7408	0.7373
Fat yield (kg)	L4	L4	MIL4	L4W	L4W	0.5093	0.6006	0.6357	0.6705	0.6707
SNF yield (kg)	L4W	L4W	L4W	L4W	L4W	0.5859	0.6828	0.7110	0.7338	0.7320
Protein yield (kg)	L3	NEW5	MK1	MK1	MK1	0.5592	0.6380	0.6648	0.6925	0.6941
Fat content (%)	L4W	L4W	L4W	L3W	L3W	0.3910	0.4140	0.4288	0.4583	0.4395
SNF content (%)	L4W	L5W	L5W	L5W	L5W	0.4587	0.4576	0.4579	0.4796	0.4458
Protein content (%)	L5W	L5W	L5W	L5W	L5W	0.5697	0.5838	0.6038	0.6239	0.5987
SCS (Somatic cell score)	LM1	LM2	LM2	LM2	LM	0.2280	0.2848	0.3224	0.3662	0.3585

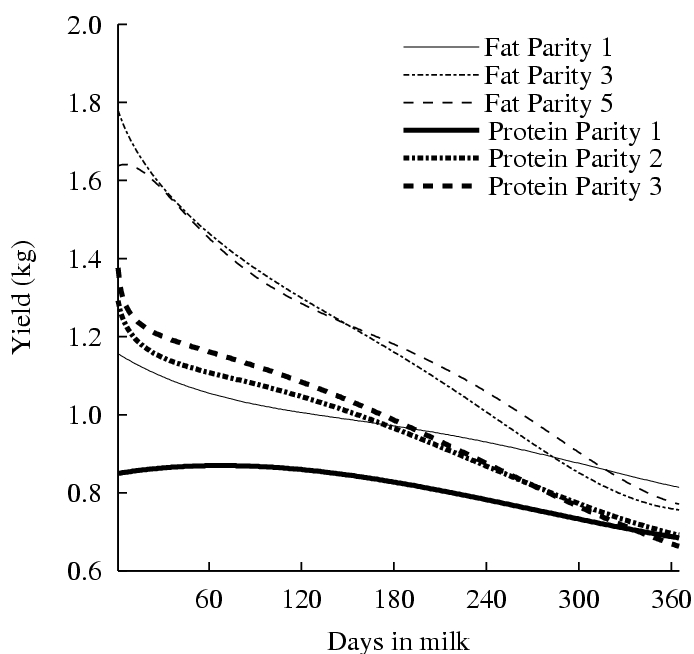


图 2.3: Lactation curves of fat and protein yield for cows calving on December by parities. Ranges for calving age on month are 24 to 28, 37 to 42 and 50 to 56 for first, second and third parity, respectively (not classified in fourth or later parity).

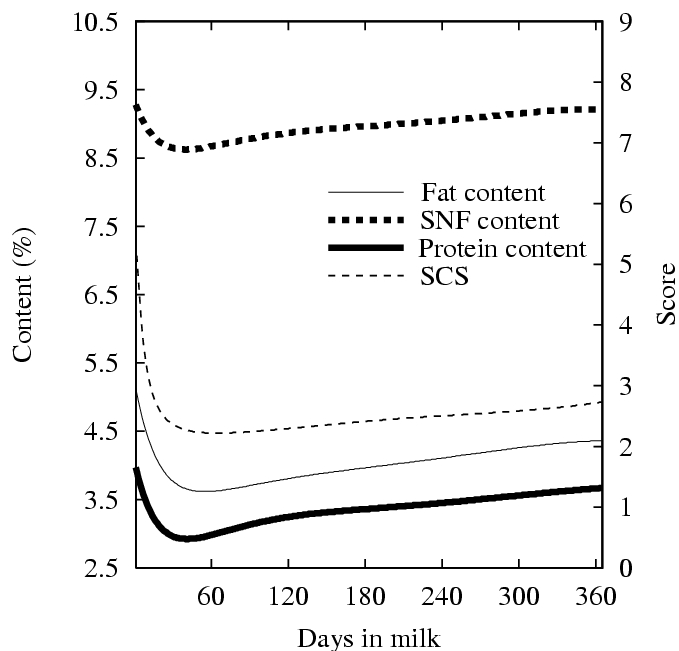


図 2.4: First parity lactation curves of fat, SNF and protein content and Somatic cell score (SCS) for cows calving in December at 24 to 28 mo of age.

表 2.6: Coefficient of determination (R^2) for fat and protein yield by parity

Trait	Model	Parity				
		1	2	3	4	5 or more
Fat yield (kg)	L4	0.5093	0.6006	0.6359	0.6704	0.6704
	L4W	0.5094	0.6007	0.6360	0.6705	0.6707
	MIL4	0.5092	0.6004	0.6357	0.6703	0.6704
Protein yield (kg)	L3	0.5592	0.6372	0.6639	0.6918	0.6935
	MK1	0.5592	0.6380	0.6648	0.6925	0.6941
	NEW5	0.5592	0.6380	0.6647	0.6925	0.6941

ため図示しなかった。これら 5 形質において産次グループを通して同じ種類の泌乳曲線モデルが選択された理由は、泌乳曲線の形状、特にピーク形状が類似しているためと考えられた。また、乳脂率、無脂固形分率および SCS において、産次グループにより次数が異なるモデルが選択された理由は、ピーク後の変動によるものと推察された。

乳量以外の 8 形質における泌乳曲線モデルの平均誤差は、乳量と同様に L4W と L5W において小さくなる傾向が認められた。BIC より選択された L4W と L5W 以外のモデルの平均誤差は、泌乳ステージにより若干の差違が存在するが L4W と同程度の値であった。また、決定

係数にも大きな差が認められなかった。これらのことより、表 2.5 に示したモデルは最適なモデルであると推察された。

表 2.6 に産次グループにより異なる種類のモデルが選択された乳脂量と乳タンパク質量の決定係数を産次別に示した（いずれかの産次グループで最適とされたモデルについてのみ示した）。形質・産次グループ内におけるモデル間の決定係数の差は、乳脂量と乳タンパク質量でそれぞれ最大 0.0003 および 0.0009 であった。乳タンパク質量の差が大きいのは、2 産以上のグループにおいて L3 の決定係数が低いためである。このことは、2 産以上のグループで L3 の平均誤差が泌乳初期に増大することに起因するものと推察された。したがって、L3 を全産次グループに当てはめることは適切でないと考えられた。しかし、乳脂量および乳タンパク質量の L3 以外のモデルについては、決定係数および平均誤差に大きな差が認められなかったことから、産次グループを通して共通のモデルを用いても問題がないものと推察された。

表 2.7 に初産グループの全 8 形質 23 モデルにおける BIC と決定係数を示した。L4W は、BIC により最多の 4 形質（乳量、無脂固形分量、乳脂率および無脂固形分率）が選択された。選択されなかった形質においても、決定係数および平均誤差から判断して当てはまりに問題がないものと考えられた。これらの傾向は、他の産次においても同様であったため、L4W は、全形質、全産次を通して適合性が高いモデルであると推察された。

泌乳曲線は、形質と産次グループにより様々な形状を示した。モデルの適合性を検討した結果、緩やかな変動を示す形状には、Legendre 多項式、ピークを持つ形状には、指数関数および対数関数を含むモデルが適しているものと推察された。また、指数関数と対数関数は、式を修正することにより適合性がさらに高まるものと考えられる。例えば、Wilmink の指数関数は、-0.05 の定数を変更することで、ピーク迄の日数の延長に対応が可能になると考えられ、対数関数は、指数関数と逆関数の関係にあるため $\log(t)$ の括弧内を変更することにより様々なピーク形状に適合させることが可能になるものと考えられた。

本研究では、泌乳能力に関連する 8 形質のそれぞれについて、もっとも適合性の高い泌乳曲線モデルを選択した。これらのモデルから推定される標準泌乳曲線は、酪農現場における効率的な生乳生産を実現するために、乳牛の飼養管理などの指標に利用することができるものと推察された。

表 2.7: Bayesian information criterion (BIC) and coefficient of determination (R^2) values of 23 lactation curve models for first parity

Model	Yield(kg) Trait				Content (%) Trait			SCS
	Milk	Fat	SNF	Protein	Fat	SNF	Protein	
L1	75,759	2,463	61,973	34,083	131,012	44,060	194,067	25,177
L2	63,543	1,829	44,443	5,741	97,983	44,432	194,070	19,768
L3	41,869	906	25,514	0	58,155	41,657	173,487	13,548
L4	27,828	0	17,109	347	30,401	28,288	110,684	6,693
L5	10,011	332	6,031	725	9,772	10,938	47,546	2,978
L1W	10,929	661	3,121	11,437	6,423	28,498	116,108	1,714
L2W	5,009	668	1,937	3,330	2,412	14,905	53,511	958
L3W	3,307	988	1,928	426	1,055	3,711	13,566	433
L4W	0	95	0	800	0	0	1,621	769
L5W	378	385	441	1,175	409	211	0	1,241
LM	4,678	1,353	832	16,922	3,661	20,814	81,202	142
BIC* MIL1	6,801	1,947	1,641	8,988	9,548	18,478	83,014	2,607
LM1	3,102	1,392	1,023	2,584	3,373	8,316	23,721	0
LM2	1,573	1,448	754	4,429	3,034	7,373	20,242	129
MIL4	5,365	51	1,849	1,497	4,570	12,171	43,892	796
MIL5	4,162	310	1,534	806	2,923	9,338	31,362	309
AS	1,938	289	1,035	1,060	2,387	1,782	1,348	434
MW2	6,486	837	2,162	2,587	2,745	16,533	58,106	1,053
MK1	3,129	1,080	1,800	402	1,624	3,047	7,856	207
NEW5	5,704	905	3,404	406	3,290	6,008	20,518	653
NEW6	13,664	595	7,614	396	11,556	17,803	64,961	2,628
MIL6	4,488	326	1,927	1,187	3,154	7,954	27,969	683
MIL7	13,370	586	6,660	1,095	10,618	20,347	73,802	2,439
R ² L1	0.5650	0.5084	0.5732	0.5518	0.3516	0.4468	0.5279	0.2184
L2	0.5676	0.5086	0.5768	0.5579	0.3617	0.4469	0.5281	0.2206
L3	0.5721	0.5090	0.5807	0.5592	0.3738	0.4477	0.5327	0.2231
L4	0.5751	0.5093	0.5824	0.5592	0.3821	0.4513	0.5465	0.2258
L5	0.5787	0.5094	0.5847	0.5593	0.3882	0.4559	0.5599	0.2273
L1W	0.5782	0.5089	0.5850	0.5567	0.3887	0.4510	0.5451	0.2272
L2W	0.5795	0.5090	0.5853	0.5585	0.3900	0.4546	0.5584	0.2277
L3W	0.5799	0.5091	0.5854	0.5592	0.3905	0.4576	0.5667	0.2280
L4W	0.5807	0.5094	0.5859	0.5593	0.3910	0.4587	0.5693	0.2281
L5W	0.5807	0.5095	0.5859	0.5593	0.3910	0.4588	0.5697	0.2281
LM	0.5795	0.5088	0.5854	0.5556	0.3895	0.4530	0.5525	0.2278
R ² MIL1	0.5790	0.5086	0.5853	0.5572	0.3878	0.4536	0.5521	0.2269
LM1	0.5799	0.5089	0.5855	0.5587	0.3897	0.4563	0.5646	0.2280
LM2	0.5802	0.5089	0.5855	0.5583	0.3898	0.4566	0.5653	0.2280
MIL4	0.5794	0.5092	0.5853	0.5589	0.3894	0.4553	0.5604	0.2277
MIL5	0.5797	0.5091	0.5854	0.5590	0.3899	0.4561	0.5630	0.2279
AS	0.5802	0.5092	0.5856	0.5591	0.3902	0.4581	0.5692	0.2280
MW2	0.5793	0.5091	0.5854	0.5588	0.3901	0.4544	0.5576	0.2278
MK1	0.5800	0.5091	0.5854	0.5592	0.3904	0.4578	0.5679	0.2281
NEW5	0.5795	0.5091	0.5851	0.5592	0.3899	0.4571	0.5653	0.2280
NEW6	0.5779	0.5092	0.5843	0.5592	0.3875	0.4540	0.5561	0.2272
MIL6	0.5797	0.5092	0.5854	0.5591	0.3899	0.4566	0.5638	0.2279
MIL7	0.5779	0.5092	0.5845	0.5591	0.3878	0.4534	0.5543	0.2273

* : BIC is expressed as a deviation from the best value for each model.

第 3 章

多形質予測法による乳期途中経過記録からの 305 日乳生産量の予測

3.1 緒言

1 乳期の泌乳能力を示す基準として、1935 年に American Dairy Science Association が推奨して以来、長期間にわたり 305 日乳生産量（分娩後 10 ヶ月間の累積産乳量）が多くの国々で利用されている（Voelker 1981；Norman ら 1985）。わが国の牛群検定事業でも例外ではなく、泌乳能力検定（以下、能力検定または検定という）で得られた検定日記録は、305 日乳生産量に加工され、検定成績や遺伝評価成績のような情報として選抜淘汰、飼養管理および酪農経営などの酪農現場で様々な活用されている。

標準的な能力検定（標準検定）では、毎月 1 回、1 日の搾乳量および採取したサンプルの乳成分率を測定する。これらの検定日記録により、305 日乳生産量を推定する（Schaeffer と Burnside 1976）。検定日間隔法（Test Interval Method；TIM）は、305 日乳生産量の推定手法の一つであり（Everett と Carter 1968；Sargent ら 1968）、1990 年代には多くの国々の能力検定で一般に用いられ、現在でもわが国を含む数ヶ国で利用されている。わが国において乳期の途中経過記録から 1 乳期の乳生産量を予測（拡張）する場合は、TIM と未知の検定期間の乳生産量を予測する Method P（MP；Miller ら 1972a）の修正法を組み合わせた手法（TIM-MP）を使用している（鈴木 1998）。305 日乳生産量への拡張は、MP の他に Modified regression（Miller ら 1972b）、Multiple regression（Van Vleck と Henderson 1961 a,b）、乗算拡張係数（Multiplicative extension factors）の利用（Keown と Van Vleck 1973；Schaeffer と Burnside 1976）、泌乳曲線モデルの応用（Wood 1967；Wilink 1987a；Congleton と Everett 1980）および経験的ベイズ法の応用（Jones 1997；Pereira ら 2001）といった手法が報告されている。Schaeffer と Jamrozik（1996）は、Wood の泌乳曲線モデルの

パラメータを推定するために経験的ベイズ法で仮定される過去の情報（事前情報）を有効に活用した多形質予測法（Multiple-Trait Prediction；MTP）を開発した。VanRaden（1997）は、泌乳曲線モデルを使用しない方法として最良予測法（Best Prediction；BP）を開発し、適切な事前情報が与えられれば、選抜指数法の考え方を応用して精度の高い乳生産量を予測できることを報告した。この手法は、Best ProcedureとしてSchaefferとBurnside（1976）により既に提案されていた。Normanら（1999）は、検定間隔の異なる様々な検定プランや多様な検定方法に対し、一貫してTIMよりもBPによる予測精度が高いことを指摘した。一方、萩谷ら（2004）は、わが国のステーションデータを用いてTIM-MP、BPおよびMTPを比較し、MTPによる305日乳量の予測精度が優れていること、さらにMTPで応用する泌乳曲線モデルはWoodよりもWilminkモデルが優れていることを報告した。MTPは、泌乳曲線を基礎にしているために毎日の乳生産量を推定できるだけでなく、形質間の分散共分散を利用しているため、乳成分の測定結果が欠落しても、ある程度の精度を維持しながら毎日の乳成分量を予測することが可能になるという利点がある（SchaefferとJamrozik 1996）。

わが国におけるMTPの実用化は、2008年11月から泌乳持続性の遺伝評価に使用するため、乳量の泌乳曲線（Wilminkモデル）を推定するために利用されたことが唯一の事例である（社団法人家畜改良事業団 2009）。わが国では、2010年から泌乳能力の遺伝評価方法として育種価の推定精度が優れた検定日モデル（PtakとSchaeffer 1993）を採用した。これにともない泌乳持続性の遺伝評価は、検定日モデルから得られる遺伝的な能力曲線を利用することとなった（社団法人家畜改良事業団 2010）。このように、世界の遺伝評価システムの変遷にしたがってわが国も検定日モデルへ移行したが、305日乳生産量という単位は、酪農家や技術者が乳牛の泌乳能力を示す慣れ親しんだ指標として、これまでと同様に継続して利用されるものと推察される。それ故、305日乳生産量の予測法の改良は重要であり、現在使用しているTIMまたはTIM-MPと比較し、検定回数が少ない早い段階からより精度の高い予測ができるMTPの実用化は重要な課題であると考えられる。しかし、わが国におけるMTPの研究は、初産乳量の泌乳曲線を推定する場合にとどまり、乳成分量や体細胞スコア（SCS）の泌乳曲線や2産以降の乳期における泌乳曲線の推定精度について、いまだに十分な調査が行われていない状況にある。

本研究の目的は、わが国の能力検定記録を使用し、途中経過記録からMTPで305日乳生産量を予測した場合の精度の検討を行うこと、事前情報の更新頻度がMTPの精度に与える影響を検討すること、および検定間隔と1日の検定回数が異なる様々な検定方法におけるMTPの精度の検討を行うことである。

3.2 材料および方法

3.2.1 データセットの編集

分析に使用したデータは、1998年1月から2005年11月に社団法人北海道酪農検定検査協会に集積されたホルスタイン種の能力検定によって月1回の間隔で検定員の立会のもとに収集された検定日記録（公式記録）から、初産から10産までの2回搾乳記録を抽出した。これらの検定日記録は、乳期中で異なる牛群に移動したものと分娩から初回検定日または各検定日の間隔が61日以上あるものについて乳期単位で削除した。検定日記録は、2004年4月末日を境に2つのデータセット（DS1とDS2）に分割し、前者は事前情報の推定、後者は検証用のデータセットとして利用した。DS1に含まれる記録は、各乳期において搾乳日数305日までに9個以上の検定日記録を持つものとし、これらの条件を満足しない場合は当該乳期に含まれるすべての検定日記録を削除した。DS2では、搾乳日数365日までに11個以上の検定日記録を持ちかつ搾乳日数305日以降に1つ以上の検定日記録があるものに制限した。これらの条件を満たさない場合は、当該乳期内のすべての検定日記録を削除した。DS1とDS2の雌牛数は、各々513,306頭と27,376頭であり、検定日の記録数は各々9,360,796記録と301,438記録であった。分析対象とした形質は、乳量、乳脂量、無脂固形分（SNF）量、乳タンパク質量およびSCSの5形質である。表3.1と表3.2には、DS1とDS2における産次と形質ごとの記録数、平均値および標準偏差を示した。

表 3.1: Number of records, means and standard deviations (SD) of test day yields for the data set 1 used to estimate prior information's parameters in each lactation

Trait	1st lactation		2nd lactation		3rd or more lactation	
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Records	3,018,952		2,340,537		4,001,307	
Milk (kg)	25.5	6.0	29.9	8.3	31.0	9.0
Fat (kg)	1.00	0.23	1.18	0.32	1.22	0.35
SNF ^{a)} (kg)	2.27	0.52	2.63	0.70	2.69	0.76
Protein (kg)	0.83	0.18	0.97	0.24	0.99	0.25
SCS ^{b)}	2.48	1.60	2.69	1.75	3.06	1.86

^{a)} SNF is a solid not fat yield, ^{b)} SCS is a somatic cell score

表 3.2: Number of records, means and standard deviations (SD) of test day and 305-day lactation yields for the data set 2 used to compare the multiple-trait prediction procedure with the test interval method in each lactation

Trait	1st lactation				2nd lactation				3rd or more lactation			
	Test day		305-day		Test day		305-day		Test day		305-day	
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Records	93,114		8,456		73,837		6,705		134,487		12,215	
Milk (kg)	26.1	6.2	8,039	1,477	29.8	8.5	9,295	1,803	30.8	9.2	9,640	1,874
Fat (kg)	1.03	0.24	315	57	1.18	0.32	368	70	1.23	0.36	385	75
SNF ^{a)} (kg)	2.32	0.53	713	132	2.63	0.71	818	158	2.68	0.77	836	163
Protein (kg)	0.86	0.19	263	49	0.98	0.24	305	58	1.00	0.26	310	60
SCS ^{b)}	2.50	1.57	-	-	2.65	1.72	-	-	3.01	1.80	-	-

^{a)} SNF is a solid not fat yield, ^{b)} SCS is a somatic cell score.

3.2.2 TIM, TIM-MP による 305 日乳生産量の推定方法

TIM による 305 日乳生産量の推定は、次の式により行った (鈴木 1998) .

$$y_{TIM} = y_1 + y_2 + y_n + y_e$$

ここで、 y_{TIM} は TIM による 305 日乳生産量、 y_1 は分娩から初回検定日までの累積乳生産量、 y_2 はピーク時の累積乳生産量、 y_n は検定日間の累積乳生産量、 y_e は搾乳日数 305 日になる前の直近の検定日から 305 日までの累積乳生産量である。本研究では、搾乳日数 305 日以降に 1 つ以上検定日記録を持つことを条件としたため乾乳時の補正を行う必要がなかった。

TIM-MP による 305 日乳生産量の予測は、次の式により行った (鈴木 1998)。

$$y_{TIM-MP} = y_{TIM} + (b_0 + b_1 \times y_{td})(305 - t)$$

ここで、 y_{TIM-MP} は TIM-MP による 305 日乳生産量、 b_0 および b_1 は係数、 y_{td} は最終検定日の検定日量、 t は搾乳日数である。また、 y_{TIM} は、TIM により計算した分娩から最終検定日までの累積乳生産量である。

3.2.3 MTP を使用した泌乳曲線の推定方法

本分析では、山口ら (2007) に基づき、わが国の乳牛集団の泌乳曲線をよく説明する Legendre 多項式と Wilmink の泌乳曲線 (Wilmink 1987a) を組み合わせた以下のモデルを利用した。

$$y = \mathbf{a}'_q \mathbf{x}_t = \sum_{n=0}^4 a_{qn} x_{nt} = a_{q0} + a_{q1} \phi_1(t) + a_{q2} \phi_2(t) + a_{q3} \phi_3(t) + a_{q4} \exp(-0.05t) \quad (3.1)$$

ここで、 $\mathbf{x}_t = [x_{0t} \ x_{1t} \ x_{2t} \ x_{3t} \ x_{4t}]' = [1 \ \phi_1(t) \ \phi_2(t) \ \phi_3(t) \ \exp(-0.05t)]'$ 、 $\phi_1(t)$ から $\phi_3(t)$ は分娩後 t 日目における 1 次から 3 次の Legendre 項、 $\exp(-0.05t)$ は Wilmink の指数項である。 $\mathbf{a}'_q = [a_{q0} \ a_{q1} \ a_{q2} \ a_{q3} \ a_{q4}]$ は、形質 q の各回帰項に対応する泌乳曲線のパラメータである。

泌乳曲線のパラメータは、ベイズ理論を応用した以下の方程式を使用して推定した (Henderson 1984)。

$$(\mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} + \mathbf{C}^{-1})\hat{\mathbf{c}} = \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} + \mathbf{C}^{-1}\mathbf{c}_0 \quad (3.2)$$

ここで、 \mathbf{y} は、当該雌牛における 5 形質の検定日記録を要素に持つ観測値ベクトルである。 $\hat{\mathbf{c}}$ は当該雌牛における 5 形質の泌乳曲線パラメータの推定値を要素に持つベクトルである ($\hat{\mathbf{c}} = [\hat{a}'_m \ \hat{a}'_f \ \hat{a}'_s \ \hat{a}'_p \ \hat{a}'_l]$)。 \mathbf{c}_0 は 5 形質の泌乳曲線パラメータを要素とする既知のベクトルである ($\mathbf{c}_0 = [a'_m \ a'_f \ a'_s \ a'_p \ a'_l]$)。ここで、 m 、 f 、 s 、 p および l は、それぞれ乳量、乳脂量、SNF 量、乳タンパク質量および SCS を表している。 \mathbf{X} は計画行列である。 \mathbf{R} は泌乳ステージに対して一様でない残差の分散共分散、 \mathbf{C} は 5 形質の泌乳曲線パラメータ間の分散共分散であり、各々既知の行列である。 \mathbf{c}_0 、 \mathbf{C} および \mathbf{R} は、既知の事前情報であり、後述する方法で DS1 から算出し、 $\hat{\mathbf{c}}$ (3.2) を DS2 から算出するのに用いた。

Schaeffer と Jamrozik (1996) は、予測誤差が増加する理由で、行列 \mathbf{C} に含まれる各パラメータ間の共分散をすべて 0 と仮定した。萩谷ら (2004) も、この報告に基づき \mathbf{C} の共分散の要素を 0 と仮定した。しかし、本研究では、Legendre 多項式の当てはめによりパラメータ間の相関が低く、予測誤差が増加する同様の現象が生じなかったため \mathbf{C} の非対角要素に共分散を与えた。

3.2.4 事前情報の設定

萩谷ら (2004) は、フィールド記録に MTP を応用する場合、様々な環境効果の影響を考慮できる事前情報を設定することが重要であると指摘している。そこで本研究では、Schaeffer

と Jamrozik (1996) が考慮した分娩季節と分娩月齢の他に牛群の環境効果を考慮した次の混合モデルを用いて産次ごとに c_0 と R を推定した.

$$y_{dijkqt} = \sum_{n=0}^4 hy_{inq}x_{nt} + \sum_{n=0}^4 CM_{jnq}x_{nt} + AG_{kq} + e_{dijkqt} \quad (3.3)$$

ここで、 y_{dijkqt} は雌牛 d 、形質 q 、牛群・分娩年グループ i 、分娩月 j 、分娩月齢グループ k および搾乳日数 t のサブクラスにおける検定日記録である。 x_{nt} は搾乳日数 t における n 番目の回帰項であり、具体的には式 3.1 の泌乳曲線である。 hy_{inq} は形質 q における i 番目の牛群・分娩年グループを示す n 次の変量回帰係数である。分娩年は、1998 から 1999 年 (CY1)、2000 から 2001 年 (CY2) および 2002 から 2003 年 (CY3) の 3 グループに分類した。 CM_{jnq} は形質 q における j 番目の分娩月を示す n 次の母数回帰係数である。 AG_{kq} は形質 q における分娩月齢グループ k の母数効果である。分娩月齢は、産次ごとに分類方法が異なるためその詳細を表 3.3 に示した。 e_{dijkqt} は残差である。残差分散は、泌乳ステージに対して非一様であると仮定して、搾乳日数 285 日まで 15 日間隔で 19 クラス、最終ステージのみ 20 日間隔とし、合計 20 の泌乳ステージグループに分けて推定した。

はじめに Gibbs Sampling 法 (GIBBS3F90 プログラム) を使用して牛群・分娩年グループと残差に関する分散共分散を推定し、その後 BLUPF90 プログラムを使用して、方程式の解 (hy_{inq} , CM_{jnq} および AG_{kq}) を推定した (Misztal ら 2002)。 c_0 は、 hy_{inq} , CM_{jnq} および AG_{kq} を利用して、産次グループ (初産, 2 産および 3 産以上) ごとに、牛群・分娩年グループ、分娩月グループ、分娩月齢グループの解より設定した。推定した残差分散共分散は、搾乳日数に対する 2 次回帰によって平滑化し、R の要素とした。C は、あらかじめ個体ごとに推定した泌乳曲線のパラメータより産次ごとに算出した。各雌牛の 305 日乳生産量は、MTP から推定したパラメータ \hat{c} を用いて予測した泌乳曲線における 1 日ごとの生産量を分娩後 305 日まで累積した値である。

事前情報は、MTP によって予測される 305 日乳生産量の精度に大きく関与している。それ故、本分析では、3 つの分娩年グループ (CY1, CY2 および CY3) に分類した牛群ごとの各事前情報を利用して 305 日乳生産量の予測精度を比較し、305 日乳生産量に対する事前情報の更新頻度の影響を調査した。この場合、第 1 グループ (CY1) の事前情報は最も古い情報であり、この事前情報を利用する場合は事前情報の更新が緩慢な状況を再現している。一方、第 3 グループ (CY3) の事前情報は最新の情報であり、より頻繁に定期的な事前情報の更新が行われている状況を再現している。

表 3.3: Groups classified by calving age in each lactation

Group	Lactation		
	1st	2nd	3rd or more
	(month)		
1	≤ 20	≤ 32	≤ 44
2	21 - 23	33 - 35	45 - 47
3	24 - 26	36 - 38	48 - 50
4	27 - 29	39 - 41	51 - 53
5	30 - 32	42 - 44	54 - 56
6	33 - 35	45 - 47	57 - 59
7	$36 \leq$	48 - 50	60 - 62
8		$51 \leq$	63 - 65
9			66 - 68
10			69 - 71
11			72 - 74
12			75 - 77
13			78 - 80
14			81 - 86
15			87 - 92
16			93 - 98
17			99 - 110
18			111 - 122
19			$123 \leq$

3.2.5 MTP を使用した 305 日乳生産量の予測精度

真の 305 日乳生産量は、分娩後 305 日までの泌乳期間の毎日、実測された搾乳量を累積することによって計算される。しかし、わが国の牛群検定事業の場合は、通常、1 ヶ月間隔で能力検定が行われるため、真の 305 日乳生産量を計算するための情報が不足している。本分析では、1 ヶ月間隔の検定 11 回の記録（305 日の完成記録）から TIM を使用して推定した値を真の 305 日乳生産量とした。萩谷ら（2004）は、両者の 305 日乳量との間に 0.99 の高い相関があることを報告しており、TIM を用いて推定した 305 日乳生産量は、真の 305 日乳生産量に代用が可能なものと考えた。

TIM-MP とは、分娩から最終検定日までの累積乳生産量を TIM により推定し、分娩後 305

日までの未知の累積乳生産量を MP の修正法を用いて予測する手法である。完成記録から TIM-MP を使用して予測した 305 日乳生産量は、TIM で推定した 305 日乳生産量と同値である。ここで、完成記録とは、分娩後 305 日までの累積乳生産量の推定に必要な検定回数が既に確保できた記録のことである。予測の精度を示す指標としては、TIM-MP または MTP によって予測した 305 日乳生産量と真の 305 日乳生産量との相関係数、偏りおよび平均平方誤差の平方根 (\sqrt{MSE}) を用いた。偏りは、305 日乳生産量の予測値と真の値との差の平均値として求めた。 \sqrt{MSE} は、真値からの誤差として求めた。なお、本分析で使用した MTP からは、305 日 SCS が同時に予測される。現在の牛群検定事業で使用されている累積 SCS は、各検定の平均値 (日平均 SCS) として計算されたものである。MTP を使用した日平均 SCS は、泌乳曲線を利用しているため値の性質が異なり、現在の手法と直接比較を行うことができないため、本分析では SCS の予測精度の検討を省略した。

305 日乳生産量の予測精度は、標準検定以外に朝夕交互 (am-pm) 検定、朝 (am) 検定および夕 (pm) 検定のような多様な検定でも調査を行った。am-pm 検定の記録は、標準検定の記録から朝または夕の検定記録を交互に抽出して作成した。分娩後第 1 回目の検定を朝または夕のいずれにするかは、乱数によって無作為に選択した。同様に、am 検定と pm 検定の記録は、それぞれ朝のみと夕のみの検定記録を抽出して作成した。各検定日の日乳量は、搾乳間隔別に設定された補正係数を利用することによって推定した (河原ら 2000)。さらに、本分析では、2 ヶ月間隔で検定員の立会のもと能力検定を行う場合も想定して、検定日記録から隔月ごとにデータを抽出した。なお、2 ヶ月間隔の検定において、分娩後第 1 回の検定を 1 ヶ月間隔の 1 回目または 2 回目のどちらを最初の検定とするかは、乱数を使用して無作為に選択した。また、検定日間隔の関係で TIM-MP より 305 日乳生産量の予測が可能でなかった記録は分析から除外した。その結果、分析に用いた乳期は、初産、2 産および 3 産以上でそれぞれ 8,199, 6,514 および 11,843 であった。

3.3 結果および考察

3.3.1 事前情報の更新頻度の影響

表 3.4 には、初産において、 MTP_{hy} の事前情報として使用する牛群・分娩年グループの分娩年グループを変更して各検定回数までの検定日乳量から予測した 305 日乳量と真の 305 日乳量との相関係数、偏りおよび \sqrt{MSE} を示した。検定回数 1 回における相関係数は、CY1, CY2 および CY3 において各々 0.721, 0.751 および 0.769 であり、より新しい分娩年グループの相関係数が高い傾向を示した。分娩年グループによる相関係数の差違は、検定回数の増加にともない減少し、検定回数 7 回程度以降からほとんど差異が認められなくなった。検定回数 1 回における偏りは、CY1, CY2 および CY3 において各々 -473kg, -295kg および -151kg と

すべて過小に予測され、その中で CY3 の偏りが最も小さかった。一方、完成記録からの 305 日乳量の偏りは、CY1, CY2 および CY3 において各々 1kg, 15kg および 24kg と過大に予測され、その中で CY3 の偏りが最も大きかった。しかし、検定回数 1 回から予測した 305 日乳量の偏りと比較すれば、分娩年グループ間の差違は非常に小さかった。次に \sqrt{MSE} は、検定回数 1 回の場合、CY1, CY2 および CY3 において各々 1,127kg, 1,020kg および 957kg であり、CY3 が最も小さかった。完成記録から予測した 305 日乳量の \sqrt{MSE} は、CY1, CY2 および CY3 において各々 108kg, 106kg および 106kg に減少した。これらの相関係数、偏りおよび \sqrt{MSE} の傾向は、2 産および 3 産以上のグループでも同様な傾向が認められた。

Schaeffer と Burnside (1976) によると、泌乳曲線の形状に關与する分散共分散行列は、事前情報を最適な状態に維持するため、1 または 2 年間隔で絶えず更新していく必要があることを報告している。また、MTP に利用する標準泌乳曲線のパラメータと分散共分散行列は、1 乳期の累積乳量や乳成分量の予測精度を維持するために毎年更新する必要があるが、残差分散共分散は経時的に大きな変動を示す可能性が低いことから、例えば 10 年程度の間隔で更新するだけでよいとする報告がある (Schaeffer と Jamrozik 1996)。本分析ではこれらの報告にしたがい、標準泌乳曲線のパラメータに関する事前情報については 3 種類の分娩年グループに分けて検証を行ったが、残差分散に関する事前情報は同一のものを使用した。

わが国の場合、乳量の遺伝的趨勢は年当たり約 100kg を維持し、乳成分量の遺伝改良も急速に進んでいる (独立行政法人家畜改良センター 2008)。さらに乳牛の飼養管理や搾乳技術も改善されつつあり、このような泌乳能力の改良や環境の急速な変化は泌乳曲線の形状を変化させる要因となる可能性が高い。本分析の結果は、より少ない検定回数から 305 日乳量を予測する場合、MTP_{hy} の事前情報はより新しいものを利用した方が予測精度の向上が期待できることを示唆した。それ故、事前情報は、より頻繁に定期的に更新することで適切な泌乳曲線を予測できるものと考えられた。

3.3.2 牛群の事前情報を考慮した MTP の精度の検討

表 3.4 と表 3.5 には、それぞれ初産および 2 産と 3 産以上において、TIM-MP と MTP_{hy} のそれぞれを使用し、各検定回数までの検定日乳量から予測した 305 日乳量と真の 305 日乳量との相関係数、偏りおよび \sqrt{MSE} を示した。ここで、表 3.5 における MTP_{hy} の推定には、事前情報として最新の分娩年グループ (CY3) から推定した牛群ごとのパラメータを c_0 として用いた。また、表 3.4 に示した MTP_{hy} の精度は、CY3 の結果を用いて検討を行った。検定回数が 4 回以下の相関係数は、いずれの産次においても MTP_{hy} が高かった。検定回数 1 回における MTP_{hy} の相関係数は、初産から 3 産において各々 0.769, 0.795 および 0.797 であり、TIM-MP における相関係数と比較して各々 0.081, 0.062 および 0.086 高かった。これらの相関係数の差異は、検定回数の増加にともない減少し、検定回数 5 から 6 回を越える頃には

表 3.4: Correlation coefficients, means of differences (bias) and roots of mean squared errors (\sqrt{MSE}) between predicted and true 305-day milk yields^{a)} by the test interval method combined modified Method P (TIM-MP) and by the multiple-trait prediction with different prior information on herd-year subclass (MTP_{hy}) classified by calving year groups (CY1, CY2 and CY3)^{b)} in first lactation.

Test (no.)	Correlation				Bias				\sqrt{MSE}			
	TIM-MP	MTP_{hy}			TIM-MP	MTP_{hy}			TIM-MP	MTP_{hy}		
		CY1	CY2	CY3		CY1	CY2	CY3		CY1	CY2	CY3
1	0.688	0.721	0.751	0.769	-987	-473	-295	-151	1,457	1,127	1,020	957
2	0.849	0.861	0.871	0.877	-553	-319	-194	-83	958	821	756	718
3	0.908	0.913	0.917	0.921	-461	-252	-159	-74	776	660	614	585
4	0.940	0.943	0.945	0.947	-348	-197	-127	-61	616	536	505	483
5	0.963	0.963	0.964	0.965	-253	-153	-98	-48	476	435	414	398
6	0.978	0.977	0.977	0.978	-190	-114	-72	-35	363	345	330	319
7	0.989	0.987	0.987	0.987	-137	-79	-46	-19	262	265	254	247
8	0.995	0.993	0.993	0.993	-88	-50	-24	-5	175	199	191	187
9	0.999	0.997	0.997	0.997	-31	-21	-2	11	86	142	137	136
305-day	1.000	0.998	0.998	0.998	0	1	15	24	0	108	106	106

^{a)} The true 305-day yields are calculated by test interval method and are based on all 11 test day records collected by the standard supervised monthly 2 x testing scheme.

^{b)} CY1 CY2 and CY3 show the calving year groups classified by the ranges of 1998 to 1999, 2000 to 2001 and 2002 to 2003 respectively

相関係数の差異がほとんど消失した。真の 305 日乳量と完成記録から予測した 305 日乳量との間には、 MTP_{hy} を使用した場合 0.998 と非常に高い相関を示した。このことは、完成記録から 305 日乳量を予測する場合、TIM と MTP との間に実用上問題となる差異がないことを示唆している。初産の第 1 回目の検定乳量から TIM-MP および MTP_{hy} を使用して予測した 305 日乳量は、真の 305 日乳量との間に各々-987kg および-151kg の偏りがあった。これら 2 種の予測法の中で MTP_{hy} の偏りは、検定 1 回から 9 回までの範囲で TIM-MP より小さい傾向を示した。完成記録から推定した 305 日乳量の偏りは、 MTP_{hy} において初産から 3 産までの各々 +24kg, +34kg および +38kg であり非常に小さかった。初産における \sqrt{MSE} は、検定 1 回目からの予測において TIM-MP および MTP_{hy} でそれぞれ 1,457kg および 957kg であり、TIM-MP と比較して MTP_{hy} による予測精度が高かった。305 日予測乳量の \sqrt{MSE} は、利用できる検定記録が増加するにしたがい減少する傾向を示し、このような傾向は 2 産および 3 産以上の記録でも同様であった。初産、2 産および 3 産以上の完成記録の \sqrt{MSE} は、 MTP_{hy} を使用した場合、各々 106kg, 127kg および 136kg に低下した。

表 3.6 には、乳脂量、SNF 量および乳タンパク質量に関して、TIM-MP および MTP_{hy} のそれぞれを使用し、各検定回数までの検定日記録から予測した 305 日乳成分量と真の 305 日

表 3.5: Correlation coefficients, means of differences (bias) and roots of mean squared errors (\sqrt{MSE}) between predicted and true 305-day milk yields^{a)} by the test interval method combined modified Method P (TIM-MP) and by the multiple-trait prediction with different prior information on herd-year subclass (MTP_{hy}) in second lactation and third or more lactation.

Test (no.)	Correlation		Bias		\sqrt{MSE}	
	TIM-MP	MTP_{hy}	TIM-MP	MTP_{hy}	TIM-MP	MTP_{hy}
2nd lactation						
1	0.733	0.795	-1,112	-134	1,659	1,104
2	0.872	0.886	-669	-81	1,113	845
3	0.919	0.923	-562	-100	909	705
4	0.945	0.947	-413	-93	722	592
5	0.967	0.965	-291	-66	547	484
6	0.980	0.978	-231	-47	426	388
7	0.990	0.987	-167	-27	306	301
8	0.996	0.993	-100	-8	194	226
9	0.999	0.997	-37	12	96	163
305-day	1.000	0.998	0	34	0	127
3rd or more lactations						
1	0.711	0.797	-1,145	-93	1,751	1,138
2	0.855	0.882	-750	-79	1,235	891
3	0.912	0.923	-630	-86	1,000	733
4	0.942	0.948	-488	-84	802	611
5	0.965	0.966	-348	-65	608	502
6	0.979	0.978	-267	-50	473	406
7	0.989	0.987	-197	-33	338	313
8	0.996	0.993	-120	-12	214	232
9	0.999	0.997	-44	12	103	169
305-day	1.000	0.998	0	38	0	136

^{a)} The true 305-day yields are calculated by test interval method and are based on all 11 test day records collected by the standard supervised monthly 2 x testing scheme.

表 3.6: Correlation coefficients between predicted and true 305-day yields^{a)} for fat, SNF (solid not fat) and protein by the test interval method combined modified Method P (TIM-MP) and by the multiple-trait prediction with different prior information on herd-year subclass (MTP_{hy}) in each lactation.

Test (no.)	Fat		SNF		Protein	
	TIM-MP	MTP_{hy}	TIM-MP	MTP_{hy}	TIM-MP	MTP_{hy}
— 1st lactation —						
1	0.678	0.784	0.675	0.789	0.658	0.800
2	0.806	0.866	0.842	0.882	0.816	0.883
3	0.878	0.908	0.902	0.923	0.879	0.922
4	0.917	0.937	0.934	0.947	0.913	0.945
5	0.950	0.958	0.960	0.964	0.945	0.963
6	0.971	0.974	0.976	0.978	0.968	0.976
7	0.985	0.985	0.988	0.987	0.983	0.986
8	0.993	0.991	0.994	0.993	0.992	0.992
9	0.998	0.995	0.998	0.997	0.997	0.997
305-day	1.000	0.997	1.000	0.998	1.000	0.998
— 2nd lactation —						
1	0.715	0.783	0.720	0.807	0.704	0.812
2	0.825	0.860	0.865	0.888	0.842	0.885
3	0.881	0.900	0.911	0.922	0.887	0.918
4	0.918	0.931	0.939	0.945	0.918	0.942
5	0.951	0.954	0.963	0.963	0.948	0.960
6	0.972	0.972	0.978	0.977	0.970	0.975
7	0.986	0.983	0.989	0.986	0.984	0.985
8	0.994	0.990	0.995	0.993	0.993	0.992
9	0.998	0.995	0.999	0.997	0.998	0.996
305-day	1.000	0.997	1.000	0.998	1.000	0.998
— 3rd or more lactations —						
1	0.701	0.792	0.697	0.811	0.668	0.818
2	0.815	0.867	0.849	0.885	0.829	0.885
3	0.877	0.906	0.905	0.922	0.883	0.920
4	0.916	0.935	0.936	0.946	0.918	0.944
5	0.950	0.957	0.961	0.964	0.948	0.962
6	0.971	0.973	0.976	0.977	0.969	0.975
7	0.985	0.984	0.988	0.987	0.985	0.986
8	0.994	0.991	0.994	0.993	0.993	0.992
9	0.998	0.995	0.997	0.997	0.998	0.997
305-day	1.000	0.997	1.000	0.998	1.000	0.998

^{a)} The true 305-day yields are calculated by test interval method and are based on all 11 test day records collected by the standard supervised monthly 2 x testing scheme

乳成分量との相関係数を産次別に示した。より少ない検定回数から予測した 305 日乳成分量は、TIM-MP と比較し、 MTP_{hy} を使用した方が真の 305 日乳成分量との間に常に高い相関を示した。検定回数 1 回から MTP_{hy} を使用して予測した 305 日乳成分量の初産から 3 産の相関係数は、乳脂量に関して各々 0.784, 0.783 および 0.792, TIM-MP における相関係数と比較して各々 0.106, 0.068 および 0.091 の差で高い傾向を示した。同様に、 MTP_{hy} を使用した場合、SNF 量における相関係数は、各々 0.789, 0.807 および 0.811 であり、TIM-MP における相関係数と比較して各々 0.114, 0.087 および 0.114 の差で高い傾向を示した。乳タンパク質量の相関係数は、 MTP_{hy} を使用した場合、同様に各々 0.800, 0.812 および 0.818 であり、TIM-MP における相関係数と比較して各々 0.142, 0.108 および 0.150 の差で高い傾向を示した。特に MTP_{hy} を使用して 305 日乳タンパク質量を予測する場合は、検定回数 1 回だけでも、産次にかかわらず真の値との間に 0.800 以上の高い相関が存在した。これら MTP_{hy} と TIM-MP における各々の相関係数の差は、検定回数が増加するにしたがい小さくなった。乳成分量において、検定回数に対する相関係数の変化は、305 日乳量を予測する場合と類似していた。ここでは、305 日乳成分量の予測精度として相関係数のみを示したが、検定回数に対する偏りや \sqrt{MSE} の傾向についても 305 日乳量を予測する場合と類似した傾向が認められた。

検定回数がより少ない段階から予測した TIM-MP の 305 日乳量は、 MTP_{hy} と比較し、明らかに大きい偏りが認められた。乳量の泌乳曲線は、分娩後急激に上昇し、40 日前後でピークに到達した後、漸次減少するような形状を示すが、分娩季節によりピーク後の変動が存在する (山口ら 2007)。 MTP_{hy} は、泌乳曲線を利用して 305 日乳量を予測する手法である。一方、MP の修正法は直線回帰を用いて検定記録が未知な期間を予測する方法である。 MTP_{hy} は、泌乳曲線を利用するため、ピークの形状 (ピークの高さ、ピークまでの上昇およびピーク後の下降傾向) に代表される搾乳日数による曲線的な推移を考慮することが可能である。さらに、牛群ごとの c_0 を利用することにより、牛群特有の推移にも対応が可能である。一方、MP の修正法は、ピークの形状やピーク後の変動といった搾乳日数による推移を考慮せず、産次・分娩月ごとに設定された係数と最終検定日の乳量および搾乳日数から直接拡張を行うため、曲線的な推移に対する柔軟性が欠如していると考えられた。それ故、TIM-MP を使用して予測した 305 日乳量は、検定回数が少ないほど偏りが著しく大きくなったものと推察された。

Schaeffer と Jamrozik (1996) および萩谷ら (2004) は MTP と TIM-MP を使用して 305 日乳量を予測し、真の 305 日乳量との相関係数から両手法の推定精度を検討した。その結果、これらの相関係数は本研究と同様に利用可能な検定回数の増加に伴い上昇したが、MTP と TIM-MP は、同じ検定回数で比較すると、これらの相関係数に顕著な差異がないとしている。前者の研究で使用した MTP の事前情報は分娩季節と分娩月齢のサブクラスで分類された情報、後者の研究ではすべてのデータから推定した一種類の情報である。本報告における MTP_{hy} は、先の 2 つの報告と比較し、より検定回数が少ない段階から精度の高い 305 日乳量

を予測できる。このことは、牛群・年次効果を考慮することで当該雌牛の飼養環境などを適切に説明できる細分化した事前情報を利用できたことが主要な原因と考えられた。また、本報告と Schaeffer と Jamrozik (1996) の研究を比較した場合、乳量のみならず乳脂量や乳タンパク質量でも同様な傾向が認められることから、305 日乳成分量を予測する場合も、より細分化した事前情報を考慮した MTP_{hy} の方が少ない検定回数の段階から一定以上の推定精度を維持するうえで有効な手法であると推察された。本報告において、検定回数が多い場合の予測精度は、 MTP_{hy} よりも TIM-MP の方がわずかながら高かった。これは、完成記録の TIM の推定値を真の値と仮定して分析を行ったことが主要な原因であると考えられた。また、 MTP_{hy} が個体の測定値の他に事前情報による修正の影響（牛群平均へ近づける）を受けることも一因として考えられた。しかし、完成記録における MTP_{hy} の 305 日推定値は、TIM-MP とほぼ 1.000 の相関があり、偏りと \sqrt{MSE} も小さいことから、その影響はわずかであり問題にならないものと推察された。これらのことから、乳期中のより少ない検定記録から 305 日乳量および乳成分量を予測する場合は、TIM-MP に比べて MTP_{hy} が優れていると推察された。

3.3.3 多様な検定方法や検定間隔の影響

am-pm, am および pm の各検定は、朝または夕のどちらか一方の搾乳のみを検定し、補正係数を利用することによって推定した検定日記録が基本となる（河原ら 2000）。それ故、これらの検定日記録は、日当たりの泌乳量に拡張された段階で、既に誤差を含んでいる。本分析では、このような誤差を伴う検定日乳量から 305 日乳量を予測する場合の精度について調査をおこなった。表 3.7 には、am-pm, am および pm から得られた各検定回数までの日当たりの初産乳量を使用し、TIM-MP と MTP_{hy} から予測した 305 日乳量と真の 305 日乳量との相関係数、偏りおよび \sqrt{MSE} を示した。検定回数が少ない段階では、TIM-MP と比較し、いずれの検定方法においても MTP_{hy} の方が高い相関を示し、偏りと \sqrt{MSE} が小さく推定され、標準検定の場合と類似した傾向を示した。am-pm, am および pm の記録から MTP_{hy} を使用して予測した 305 日乳量と真の 305 日乳量との相関係数は、検定回数 1 から 2 回において各々 0.760 から 0.864, 0.764 から 0.865 および 0.757 から 0.858 であり、標準検定の記録から TIM-MP を使用して予測した 305 日乳量（表 3.4 において 0.688 から 0.849 の相関）よりも高い相関が推定された。また、両者の相関係数は、検定回数 3 回でほとんど差異がなくなり、検定回数 4 回以上で標準検定の TIM-MP の相関が高く推定された。このような傾向は、 \sqrt{MSE} でもおおよそ同様に認められた。一方、am-pm, am および pm の記録から MTP_{hy} を使用して予測した 305 日乳量と真の 305 日乳量との偏りは、検定回数 1 から 9 回までの広い範囲において各々 -150 から 17kg, -176 から 8kg および -128 から 27kg にあり、標準検定の記録から TIM-MP を使用して予測した 305 日乳量の偏り、-987 から -31kg（表 3.4）と比較すれば、 MTP_{hy} は偏りをより小さくすることができた。それ故、am-pm, am および pm に

よって推定される検定日記録は誤差を含む記録であるが、 MTP_{hy} を使用すれば、TIM-MP より精度の高い305日乳量を予測できるものと推測された。

2ヵ月間隔で実施する検定は、上述した1ヵ月間隔で行う検定と比較し、検定回数が少ない分、より経費を節減できる検定方法と考えられる。本分析では、標準検定の他に、さらに効率的な検定と考えられる am-pm, am および pm の各検定を組み合わせ、それぞれ2ヵ月間隔で実施したと仮定し、305日乳量の予測精度がどれだけ維持できるかについても調査した。表3.8には、標準検定, am-pm, am および pm の各検定を2ヵ月間隔で実施した初産時の記録からTIM-MPと MTP_{hy} を使用して推定した305日乳量と真の305日乳量との相関係数, 偏りおよび \sqrt{MSE} を示した。2ヵ月間隔で実施した標準検定の場合、検定回数1回からTIM-MPと MTP_{hy} を使用して予測した305日乳量と真の305日乳量との相関係数, 偏りおよび \sqrt{MSE} は、各々0.754と0.815, -768kgと-125kg および1,239kgと868kgであり、 MTP_{hy} における予測の精度が高い傾向を示した。これらは、1ヵ月間隔で検定回数2回から同様に予測した場合(表3.4)の相関係数(0.849と0.877), 偏り(-553kgと-83kg)および \sqrt{MSE} (958kgと718kg)と比較し、若干精度が劣る傾向が認められた。1ヵ月間隔で検定回数2回から予測した305日乳量は、同じ2ヵ月が経過した時点の記録であっても、2回の検定が考慮されているために推定精度が高い傾向を示したものと推察された。一方、検定回数1回から予測した305日乳量では、1ヵ月間隔よりも2ヵ月間隔の方が高い精度で予測できる結果が得られた。2ヵ月間隔の検定は1ヵ月間隔の検定より、1回目の検定日が泌乳ピークに近い。それ故、2ヵ月間隔の1回目の検定は、1ヵ月間隔より泌乳曲線の高さ(生産量のレベル)を把握できるような検定日記録を含むため、1ヵ月間隔の1回目の検定と比較し、高い精度で305日乳量を予測できたものと推察された。

2ヵ月間隔で実施した am-pm の場合、検定回数1回からTIM-MPと MTP_{hy} を使用して予測した305日乳量と真の305日乳量との相関係数, 偏りおよび \sqrt{MSE} は、各々0.722と0.802, -772kgと-129kg および1,285kgと895kgと2ヵ月間隔で実施した標準検定よりも若干低い精度を示したが、傾向としては標準検定と同様に MTP_{hy} から予測した305日乳量の精度が高かった。am-pm, am および pm のように検定方法に違いがあったとしても、または2ヵ月間隔の検定を実施したとしても、検定回数が少ない段階では、TIM-MPと比較し、 MTP_{hy} を使用した方がより精度の高い305日乳量が予測できると推察された。このように MTP_{hy} から予測した305日乳生産量の精度が比較的高い傾向は2産および3産以上のグループ、さらには乳成分量でも同様に認められることから、 MTP_{hy} は産次数や形質の種類に関わらず、305日乳生産量を予測するうえで、広範囲に利用できる手法であるものと推察された。

以上のことから、MTPは、各雌牛の飼養環境を適切に説明できる事前情報を設定できれば、少ない検定回数の段階でも、より精度の高い305日乳生産量を予測できることが示唆された。また、検定事業の合理化や効率化にともない検定方法が多様化している現状において、MTP

表 3.7: Correlation coefficients, means of differences (bias) and roots of mean squared errors (\sqrt{MSE}) between predicted and true 305-day milk yields^{a)} by the test interval method combined modified Method P (TIM-MP) and by the multiple-trait prediction with different prior information on herd-year subclass (MTP_{hy}), and using monthly test day records collected by each of the three testing schemes (am-pm, am and pm)^{b)} in first lactaionn

Test (no.)	TIM-MP			MTP_{hy}		
	am-pm	am	pm	am-pm	am	pm
	Correlation					
1	0.658	0.662	0.655	0.760	0.764	0.757
2	0.819	0.819	0.815	0.864	0.865	0.858
3	0.880	0.884	0.872	0.908	0.909	0.899
4	0.920	0.920	0.907	0.938	0.936	0.925
5	0.946	0.945	0.935	0.956	0.954	0.943
6	0.966	0.961	0.956	0.971	0.967	0.958
7	0.979	0.973	0.968	0.980	0.976	0.969
8	0.987	0.981	0.976	0.987	0.982	0.975
9	0.993	0.985	0.982	0.991	0.985	0.980
305-day	0.995	0.987	0.984	0.994	0.987	0.982
	Bias					
1	-981	-1,039	-933	-150	-176	-128
2	-568	-617	-521	-91	-132	-54
3	-475	-503	-442	-84	-119	-49
4	-357	-373	-333	-70	-96	-41
5	-255	-268	-241	-53	-72	-31
6	-189	-198	-178	-36	-51	-20
7	-133	-145	-123	-17	-30	-4
8	-82	-91	-76	0	-11	9
9	-27	-35	-15	17	8	27
305-day	7	-3	19	32	22	43
	\sqrt{MSE}					
1	1,483	1,518	1,455	971	970	973
2	1,021	1,049	1,002	752	756	762
3	848	856	847	628	630	649
4	681	691	704	524	534	564
5	545	558	578	445	457	494
6	432	457	470	369	391	426
7	335	370	390	306	334	372
8	252	304	329	254	292	333
9	183	256	282	216	263	304
305-day	145	237	261	189	250	286

^{a)} The true 305-day yields are calculated by test interval method and are based on all 11 test day records collected by the standard supervised monthly 2 x testing scheme.

^{b)} am-pm, am and pm were the alternate morning and evening monthly testing, the morning monthly testing and the evening monthly testing schemes respectively.

表 3.8: Correlation coefficients, means of differences (bias) and roots of mean squared errors (\sqrt{MSE}) between predicted and true 305-day milk yields^{a)} by the test interval method combined modified Method P (TIM-MP) and by the multiple-trait prediction with different prior information on herd-year subclass (MTP_{hy}), and using bimonthly test day records collected by four testing schemes (standard, am-pm, am and pm)^{b)} in first lactaion

Test (no.)	TIM-MP		MTP_{hy}			
	standard	am-pm	standard	am-pm	am	pm
	Correlation					
1	0.754	0.722	0.815	0.802	0.806	0.799
2	0.915	0.886	0.919	0.903	0.907	0.894
3	0.961	0.942	0.958	0.945	0.945	0.933
4	0.982	0.969	0.979	0.968	0.966	0.956
305-day	0.990	0.981	0.987	0.978	0.975	0.966
	Bias					
1	-768	-772	-125	-129	-158	-105
2	-421	-428	-89	-94	-121	-72
3	-234	-235	-61	-62	-76	-49
4	-123	-121	-28	-26	-34	-17
305-day	-17	-11	3	8	2	17
	\sqrt{MSE}					
1	1,239	1,285	868	895	892	897
2	732	807	596	648	641	669
3	474	551	439	498	498	537
4	305	383	319	384	396	441
305-day	210	289	251	323	342	386

^{a)} The true 305-day yields are calculated by test interval method and are based on all 11 test day records collected by the standard supervised monthly 2 x testing scheme.

^{b)} standard, am-pm, am and pm were the standard bimonthly testing, the alternate morning and evening bimonthly testing, the morning bimonthly testing and the evening bimonthly testing schemes respectively.

は様々な検定方法によって得られた記録から、より精度の高い 305 日乳生産量の予測が可能な手法であった。さらに、MTP は、検定間隔が長いために TIM では一部分しか累積量を算出できない場合においても 305 日累積量の算出が可能であること、個体ごとの泌乳曲線を利用することにより、飼養管理をはじめ生乳生産の予測にも役立てることができると考えられることから、牛群検定への導入により酪農家が日常的に活用できる情報の充実が期待できるものと推察された。

第 4 章

北海道のホルスタイン集団における 体細胞スコアの遺伝評価モデルの 検討

4.1 緒言

乳用牛において、乳中の体細胞数の増加は、衛生的乳質面からのペナルティ、生産性の低下、治療費の発生および不本意な淘汰など様々な不利益を酪農家に与える。体細胞数は、経営と密接に関係するため酪農家にとって関心が高い形質である。このため、体細胞数を低く抑えるために飼養管理面だけでなく遺伝的改良による改善が試みられてきた。

体細胞数の分布は、右裾が長く歪んでおり、正規分布を前提とした遺伝評価方法を当てはめるのに適さない。そのため、体細胞数は、体細胞スコア (SCS:Somatic Cell Score) へ変換して遺伝評価が行われている (Da ら 1992)。わが国における SCS の遺伝評価は、初産のみの反復検定日モデルを採用しており (独立行政法人家畜改良センター 2013)、相加的遺伝分散が乳期内で一定であると仮定している。しかし、SCS の相加的遺伝分散は、乳期内で変動し、その変動を変量回帰モデルを適用することにより説明できるとする報告が数多くある (de Roos ら 2003 ; Liu ら 2003 ; Bohmanova ら 2008 ; Caccamo ら 2008)。変量回帰モデルは、回帰の回数によりパラメータが変化するが、適切なモデルの決定のために様々な回数で試行を繰り返すのは実践的ではない。van der Werf ら (1998) は、乳期をいくつかの泌乳ステージに分割し、泌乳ステージごとの分散と泌乳ステージ間の共分散を推定することが、共分散構造を含めた適切なモデルを決めるために役立つことを報告した。変量回帰モデルの適用により 1 日ごとの遺伝率が推定可能となるが、一般に公表されるのは、305 日換算した評価値である。この評価値に影響を及ぼすのは、305 日換算の遺伝率、泌乳日数間の遺伝相関および環境相関であ

る。わが国においても SCS に変量回帰モデルを適用した報告があり、いずれも相加的遺伝効果と永続的環境効果に同じ次数の変量回帰を適用しているが、そのモデルが乳期内の共分散構造を適切に捕らえているかの調査がなされていない。また、305 日換算の遺伝率についても明らかにされていない(三浦と鈴木 2006； Yamazaki ら 2013； Hagiya ら 2014)。

本研究の目的は、初産から 3 産の検定日 SCS の相加的遺伝分散の乳期内の推移を適切に説明する多項式を調査し、遺伝評価に最適な変量回帰検定日モデルを提案することおよび SCS の 305 日換算の遺伝率を推定することである。

4.2 材料および方法

4.2.1 分析データ

データは、公益社団法人北海道酪農検定検査協会に集積された泌乳能力の検定記録と一般社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局に集積された血縁記録を用いた。分析対象形質は検定日 SCS であり、次の式を用いて算出した。

$$SCS = \log_2\left(\frac{SCC}{100}\right) + 3$$

ここで、SCC は体細胞数 (千個/mL) である (Wiggans と Shook 1987)。

相加的遺伝分散の共分散構造の推定

データは、1990 年 1 月から 2011 年 8 月までの期間に集積されたホルスタイン種、父牛が既知、2 回搾乳および初産から 3 産までの記録を用いた。各産次の分娩月齢の範囲は初産において 18 ヶ月齢から 35 ヶ月齢、2 産において 30 ヶ月齢から 56 ヶ月齢、3 産において 42 ヶ月齢から 72 ヶ月齢、さらに泌乳日数は 6 日から 305 日の条件を満たす記録とした。次に、泌乳ステージ (STG) は、泌乳日数 6 日から 35 日までを STG1 とし、STG2 から STG10 まで 30 日間隔で泌乳日数をクラス分けしたものである。記録は、産次ごとに分割し、同一 STG に牛群・分娩年あたり同期牛が存在し、同一 STG に複数の記録を持つ個体については、泌乳日数の大きい記録 1 個に制限した。また、泌乳ステージの記録には欠測を許容した。分析には、産次ごとに牛群コードで無作為に各 3 つのサブセットを抽出し、合計 9 のサブセット (3 産×3) を用いた。この 9 のサブセットから構成されるデータをサブセットグループ I とした。STG の内訳および各サブセットにおける STG ごとの基礎統計量を表 4.1 へ示した。

遺伝評価に最適な変量回帰検定日モデルの検討

本分析には、1982 年 10 月から 2012 年 11 月までの期間に集積された 2 回搾乳またはそれ以上の検定記録の中で、①牛群・検定年グループ・産次のサブクラスに同期牛が含まれるこ

表 4.1: Number of records (N), means, standard deviations (SD), number of cows and number of herds for somatic cell score by STG^{a)} in subset group I

STG (Days in milk)		First lactation								
		Subset 1			Subset 2			Subset 3		
		N	Mean	SD	N	Mean	SD	N	Mean	SD
1	(6- 35)	142,366	2.6	1.6	155,473	2.6	1.6	157,278	2.6	1.6
2	(36- 65)	146,302	2.1	1.6	159,244	2.1	1.6	161,092	2.1	1.6
3	(66- 95)	144,905	2.1	1.6	157,622	2.1	1.6	159,776	2.1	1.6
4	(96-125)	143,121	2.2	1.6	155,781	2.2	1.6	157,444	2.2	1.6
5	(126-155)	141,620	2.3	1.6	154,260	2.3	1.6	156,092	2.3	1.6
6	(156-185)	140,358	2.4	1.7	152,602	2.3	1.6	154,175	2.3	1.6
7	(186-215)	138,473	2.4	1.6	150,946	2.4	1.6	152,154	2.4	1.6
8	(216-245)	136,222	2.5	1.6	148,513	2.4	1.6	149,742	2.4	1.6
9	(246-275)	130,948	2.5	1.6	143,075	2.5	1.6	144,182	2.5	1.6
10	(276-305)	109,962	2.6	1.6	119,967	2.5	1.6	121,303	2.5	1.6
Number of cows		160,845			175,811			177,374		
Number of herds		893			930			934		
STG (Days in milk)		Second lactation								
		Subset 4			Subset 5			Subset 6		
		N	Mean	SD	N	Mean	SD	N	Mean	SD
1	(6- 35)	123,702	2.4	1.8	134,480	2.3	1.8	134,948	2.3	1.8
2	(36- 65)	126,322	2.0	1.9	137,376	2.0	1.9	137,551	2.0	1.9
3	(66- 95)	125,233	2.2	1.9	135,827	2.2	1.9	136,175	2.2	1.9
4	(96-125)	123,389	2.4	1.9	134,052	2.4	1.9	133,947	2.4	1.9
5	(126-155)	121,933	2.6	1.8	132,190	2.5	1.8	132,151	2.5	1.8
6	(156-185)	120,199	2.7	1.8	130,432	2.6	1.8	130,514	2.7	1.8
7	(186-215)	118,360	2.8	1.8	128,406	2.8	1.7	128,627	2.8	1.7
8	(216-245)	115,576	3.0	1.7	125,709	2.9	1.7	125,849	2.9	1.7
9	(246-275)	110,074	3.1	1.6	119,417	3.0	1.6	119,829	3.1	1.6
10	(276-305)	91,765	3.2	1.6	99,899	3.1	1.6	100,418	3.2	1.6
Number of cows		138,804			150,980			150,967		
Number of herds		905			925			934		
STG (Days in milk)		Third lactation								
		Subset 7			Subset 8			Subset 9		
		N	Mean	SD	N	Mean	SD	N	Mean	SD
1	(6- 35)	93,678	2.6	1.9	102,177	2.6	1.9	101,901	2.6	1.9
2	(36- 65)	95,787	2.3	2.0	104,110	2.2	2.0	104,124	2.3	2.0
3	(66- 95)	94,566	2.4	2.0	102,477	2.4	2.0	102,574	2.4	2.0
4	(96-125)	92,928	2.6	2.0	100,860	2.6	1.9	100,748	2.6	2.0
5	(126-155)	91,293	2.8	1.9	99,037	2.7	1.9	99,180	2.8	1.9
6	(156-185)	89,761	3.0	1.8	97,449	2.9	1.8	97,439	2.9	1.8
7	(186-215)	88,154	3.1	1.8	95,598	3.1	1.7	95,621	3.1	1.8
8	(216-245)	85,806	3.2	1.7	93,112	3.2	1.7	93,267	3.2	1.7
9	(246-275)	80,942	3.4	1.6	88,138	3.3	1.6	88,155	3.4	1.6
10	(276-305)	67,828	3.5	1.6	73,418	3.5	1.5	73,863	3.5	1.6
Number of cows		105,734			115,086			114,504		
Number of herds		886			913			926		

^{a)}Stage of lactation classified by days in milking of parentheses.

と、②牛群・検定年グループ・産次のサブクラスに分娩後 25 日以内の記録と分娩後 240 日以降の記録を含むこと、③乳期当たり 3 記録以上あり、その内、1 記録は分娩後 62 日以内、かつ分娩後 90 日以降に 1 記録以上という条件を満たす記録を抽出した。他の条件は、サブセットグループ I と同様である。

ここで、牛群・検定年グループは、同期牛および分娩後日数の条件 (上記①と②) を確保出来ない場合に前後の年を併合することにより分類した (最大 3 年)。遺伝的パラメータの推定には、牛群ごとに無作為抽出した 3 つのサブセット (サブセットグループ II) を用いた。また、育種価の推定には、1982 年 10 月から 2013 年 2 月までの期間に集積され、サブセットグループ II と同様の条件で抽出したフルセットの記録を用いた。サブセットグループ II とフルセットの合計 4 つのデータセットの基礎統計量を表 4.2 へ示した。

表 4.2: Number of records (N), means, standard deviations (SD), number of cows and number of herds for somatic cell score by lactations or total in subset group II and fullset.

Dataset	Lactation	N	Mean	SD	No. cows	No. herds
Subset 1	First	1,834,315	2.3	1.6	198,416	1,000
	Second	1,561,085	2.6	1.8	170,800	1,002
	Third	1,186,217	2.8	1.9	130,937	999
	Total	4,581,617	2.6	1.8	220,542	1,019
Subset 2	First	1,905,811	2.3	1.6	205,963	999
	Second	1,621,388	2.6	1.8	177,135	1,008
	Third	1,230,325	2.9	1.9	135,692	1,003
	Total	4,757,524	2.6	1.8	229,603	1,014
Subset 3	First	1,847,137	2.3	1.6	199,453	997
	Second	1,571,080	2.6	1.8	171,471	1,000
	Third	1,189,550	2.8	1.9	130,963	989
	Total	4,607,767	2.5	1.8	222,235	1,015
Fullset	First	19,017,321	2.3	1.6	2,053,935	9,945
	Second	16,114,361	2.6	1.8	1,760,119	10,003
	Third	12,182,000	2.9	1.9	1,343,132	9,962
	Total	47,313,682	2.5	1.8	2,257,686	10,134

4.2.2 モデルと分析方法

相加的遺伝分散の共分散構造の推定

分析には、以下のモデルを使用した。

$$y_{sjkmn} = HY_{sj} + CM_{sk} + CAGE_{sm} + b_s(\bar{X}_s - t_{sn}) + a_{sn} + e_{sjkmn} \quad (4.1)$$

ここで、 y_{sjkmn} は、STG s 、牛群・分娩年 j 、分娩月 k 、分娩月齢グループ m 、個体 n の観測値、 HY_{sj} は、STG s 、牛群・分娩年 j の母数効果、 CM_{sk} は、STG s 、分娩月 k の母数効果、 $CAGE_{sm}$ は、STG s 、分娩月齢グループ m の母数効果、 b_s は、STG s の偏回帰係数、 \bar{X}_s は、STG s の平均泌乳日数、 t_{sn} は、STG s 、個体 n の泌乳日数、 a_{sn} は、STG s 、個体 n の相加的遺伝効果、 e_{sjkmn} は残差である。

分娩月齢グループは、初産が 20 ヶ月齢以下、2 産が 33 ヶ月齢以下および 55 ヶ月齢以上、3 産が 45 ヶ月齢以下、67 ヶ月齢と 68 ヶ月齢および 69 ヶ月齢以上を同一グループとし、それ以外を 1 ヶ月間隔としたそれぞれ合計 16, 23 および 24 のサブクラスに分類した。この分類は、以降の分析においても同様である。 \bar{X}_s は、該当する STG の泌乳日数範囲の中央値と定義し、最初の STG1 を 20.5 日、それから STG ごとに 30 日を加えることで最後の STG10 を 290.5 日とした。このモデルは、増田と鈴木 (2008) が検定日乳量の遺伝的パラメータの推定に用いたモデルを基礎とし、分娩年と分娩月の相互作用を分娩月の効果のみへと変更したものである。モデル 4.1 を行列表記すると以下のようなになる。

$$y = Xb + Zu + e \quad (4.2)$$

ここで、 y は観測値のベクトル、 b は母数効果のベクトル、 u は相加的遺伝効果のベクトル、 e は残差のベクトルおよび X と Y はそれぞれ母数効果と相加的遺伝効果の計画行列である。また、期待値と仮定した共分散構造は以下のようなになる。

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

$$\text{Var} \begin{bmatrix} u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G \otimes A & 0 \\ 0 & R \otimes I \end{bmatrix}$$

ここで、 G は相加的遺伝分散共分散行列、 R は残差分散共分散行列、 A は分子血縁行列、 I は単位行列、 \otimes は Kronecker 積である。

分散成分は、サブセットグループ I および AIREMLF90 (Misztal ら 2002) を用い、異なる 2 つの STG ごとに推定した (STG-MT 分析)。すなわち、分析では 3 つのサブセットにおい

て各々2つのSTGごとに9組の推定値が得られるので、相加的遺伝分散と残差分散は合計で27の推定値の平均値として示した。STG-MT分析で得られた相加的遺伝分散共分散行列には、4次のLegendre多項式を当てはめ、それによって推定された共分散関数は泌乳日数の経過に伴う相加的遺伝分散の推移を説明するパラメータ数を検討するために固有値分解した(増田と鈴木2008)。

遺伝評価に最適な変量回帰検定日モデルの検討

この分析では、それぞれの産次を異なる形質とみなした以下の多産次変量回帰検定日モデルを使用した。

$$y_{ijkmnop} = htdt_i + \sum_{q=0}^2 HYP_{jq}w(x)_{nopq} + \sum_{q=0}^5 CM_{kq}w(x)_{nopq} + \sum_{q=0}^1 CAGE_{mq}z(x)_{nopq} + \sum_{q=0}^{u1} pe_{noq}z(x)_{nopq} + \sum_{q=0}^{u2} a_{noq}z(x)_{nopq} + e_{ijkmnop} \quad (4.3)$$

ここで、 $y_{ijkmnop}$ は、牛群・検定日・搾乳回数 i 、牛群・検定年グループ・産次 j 、分娩月 k 、分娩月齢グループ m 、個体 n 、産次 o における p 番目の観測値、 $htdt_i$ は、牛群・検定日・搾乳回数 i の変量効果、 HYP_{jq} は、牛群・検定年グループ・産次 j の q 次の母数回帰係数、 CM_{kq} は、分娩月 k の q 次の母数回帰係数、 $CAGE_{mq}$ は、分娩月齢グループ m の q 次の母数回帰係数、 pe_{noq} は個体 n 、産次 o の永続的環境効果を説明する q 次の変量回帰係数、 a_{noq} は個体 n 、産次 o の相加的遺伝効果を説明する q 次の変量回帰係数、 $z(x)_{nopq}$ は個体 n 、産次 o の p 番目の観測値に対する泌乳日数 x における定数項を1に標準化したLegendre多項式に関する q 番目の共変量 (x の範囲は6~305)、 $w(x)_{nopq}$ は $z(x)_{nopq}$ と同様のLegendre多項式 ($q=0$ から最大次数-1まで)とWilink関数の指数部分 ($\exp(-0.05x)$: \exp は自然対数の底、 $q=$ 最大次数)を組み合わせた多項式の泌乳日数 x における q 番目の共変量、 u_1 と u_2 はそれぞれ永続的環境効果と相加的遺伝効果に適用したLegendre多項式の次数、 $e_{ijkmnop}$ は、産次内泌乳ステージで非一様な残差(産次内泌乳ステージの分類:6~35, 36~65, 66~125, 126~185, 186~275, 276~305)である。なお、モデル4.3には、増田と鈴木(2011)の報告に基づき HYP_j サブクラス内の牛群曲線を含め、山口ら(2007)の報告に基づき CM_k サブクラス内の泌乳曲線モデルを形質と産次を問わず適合性が高かった4次のLegendre多項式とWilinkの指数部分を組み合わせたモデルを用いた。このモデルを行列表記すると以下のようになる。

$$y = Hh + Xb + Wp + Zu + e \quad (4.4)$$

ここで、 h は牛群・検定日・搾乳回数の変量効果のベクトル、 p は永続的環境効果のベクトル、 H と W はそれぞれ牛群・検定日・搾乳回数と永続的環境効果の計画行列であり、他は式 4.2 と同様である。また、期待値と仮定した共分散構造は以下のようになる。

$$E \begin{bmatrix} y \\ h \\ p \\ u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$\text{Var} \begin{bmatrix} h \\ p \\ u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I\sigma_h^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P \otimes I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G \otimes A & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e_{os}}^2 \end{bmatrix}$$

$$P = \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} & P_{13} \\ P_{12} & P_{22} & P_{23} \\ P_{13} & P_{23} & P_{33} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} & G_{13} \\ G_{12} & G_{22} & G_{23} \\ G_{13} & G_{23} & G_{33} \end{bmatrix}$$

ここで、 σ_h^2 は牛群・検定日・搾乳回数分散、 $\sigma_{e_{os}}^2$ は産次内泌乳ステージ os における残差分散、 P は永続的環境分散共分散行列であり他は前述と同様である。また、 P と G は、それぞれ $(u_1 + 1) \times (u_1 + 1)$ および $(u_2 + 1) \times (u_2 + 1)$ の部分行列 $P_{d_1 d_2}$ と $G_{d_1 d_2}$ から構成される (d_1 と d_2 は部分行列を構成する産次)。

遺伝的パラメータは、サブセットグループ II に対して Gibbs Sampling 法を応用することで推定した。位置パラメータおよび分散パラメータのいずれに対しても平坦事前分布を仮定した。最初の 30,000 個のサンプルを burn-in の期間として破棄し、その後の 20,000 個のサンプルの平均値を分散成分の推定値とした。実際の計算は、GIBBS3F90 プログラム (Misztal ら 2002) を著者らが修正したソフトウェアにより行った。この修正の目的は、速度の改善であり GIBBS3F90 と同一の結果が得られるように配慮した。遺伝評価値の推定には、フルセットのデータを使用し前処理付き共役勾配法 (Tsuruta ら 2001) により計算した。

モデル 4.3 に含まれる泌乳曲線のサブモデルは、永続的環境効果に 1 次から 4 次の Legendre 多項式、相加的遺伝効果に 0 次 (反復モデル) から 1 次の Legendre 多項式を順次当てはめて作成した合計 8 種類 (4 種 \times 2 種) を用意した (以下、各々のモデルを $LP_{(u_1, u_2)}$ と表記する)。BLUP 法より推定した永続的環境効果と相加的遺伝効果の各変量回帰係数から、SCS に関する 305 日平均評価値 (それぞれ、 $\frac{\sum_{x=6}^{305} (\sum_{q=0}^{u_1} p_{e_{noq}z(x)_{nopq}})}{300}$, $\frac{\sum_{x=6}^{305} (\sum_{q=0}^{u_2} a_{noqz(x)_{nopq}})}{300}$) を産次別に求め、各モデル間の相関係数を算出した。また、各々のモデルにおける偏り $\frac{\sum (\hat{y}_{ijkmnop} - y_{ijkmnop})}{N}$ 、 N は記録数) と平均平方誤差 ($MSE = \frac{\sum (\hat{y}_{ijkmnop} - y_{ijkmnop})^2}{N}$) を STG-MT 分析と同様に定義

した STG ごとに算出し比較に用いた。なお、本分析では、計算作業のための電子計算機として 64bit Linux OS, Intel Xeon Processor X5650 2.66GHz を使用した。

4.3 結果

相加的遺伝分散の共分散構造の推定

STG-MT 分析により算出した初産、2 産および 3 産における各 STG の相加的遺伝分散、残差分散、相加的遺伝分散と残差分散の STG ごとの標準偏差、遺伝率、異なる STG 間の遺伝相関および遺伝共分散を表 4.3 へ示した。相加的遺伝分散の範囲は、初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.184 から 0.208, 0.245 から 0.276 および 0.229 から 0.275 であり、乳期内的変動が小さくほぼ一定であった。残差分散は、初産が 2.12 から 2.28 と乳期内的でほぼ一定なのに対し、2 産と 3 産はそれぞれ 1.98 から 3.03 および 1.94 から 3.34 と乳期内的変動が初産より大きく STG2 または STG3 でピークを示した後に漸次減少する推移を示した。相加的遺伝分散の STG ごとの標準偏差は、初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.004 から 0.016, 0.015 から 0.020 および 0.007 から 0.017 と非常に小さかった。同様に残差分散の STG ごとの標準偏差も初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.005 から 0.039, 0.008 から 0.034 および 0.022 から 0.040 と非常に小さかった。遺伝率の範囲は、初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.07 から 0.09, 0.08 から 0.11 および 0.07 から 0.11 と一貫して低い値が推定された。また、2 産および 3 産は、残差分散の変動を反映し STG の進行に伴い増加する傾向であった。異なる STG 間の遺伝相関は、いずれの産次においても隣り合う STG 間で最大となり、以降間隔が離れるにつれて下降し最も離れた STG10 との間で最小となった。その中で最も低い遺伝相関が推定されたのは、STG 間の間隔が最大となる STG1 と STG10 との間であり、初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.756, 0.691 および 0.720 といずれも 0.7 程度の値が推定された。このように異なる STG 間の遺伝相関は、産次を問わず一貫して高い値が推定される傾向が認められた。遺伝共分散は、遺伝相関と同様の推移を示し、STG 間の間隔が離れるにつれて小さくなる傾向を示した。

STG-MT 分析の結果は、Haile-Mariam ら (2001) が報告した初産の STG ごとの分析における遺伝率 (0.05 から 0.12) と遺伝相関 (2 回目検定と 7 回目検定で 0.70) と比較して、遺伝率が範囲内であり遺伝相関がやや高い値であった。また、諸外国で報告された一定期間の平均 SCS の遺伝率と比較すると、同程度からやや低い値が推定された (Emanuelson ら 1988 ; de Haas ら 2008 ; Windig ら 2010 ; Koeck ら 2012a)。本研究で報告した SCS における異なる STG 間の遺伝相関は、増田と鈴木 (2008) が報告した乳量のそれと比較して、2 産以降の STG 間の間隔が離れた場合において高い値であった。STG 間の遺伝相関は、泌乳日数による遺伝的能力の差異を反映する。これが 1 より小さい場合は、泌乳日数間において 1 以下の遺伝相関

表 4.3: Estimated additive genetic variances (diagonal), genetic correlations (above diagonal), genetic covariances (below diagonal), residual variances (σ_e^2), standard deviations (SD) of 27 additive genetic variances by STG, SD of 27 residual variances by STG and heritabilities (h^2) for somatic cell score estimated by STG-MT analysis.

Lac-tation	STG ^{a)}	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	σ_e^2	SD		h^2
													σ_g^2	σ_e^2	
1st	1	0.190	0.944	0.897	0.870	0.845	0.822	0.801	0.786	0.779	0.756	2.19	0.004	0.013	0.08
	2	0.190	0.200	0.982	0.963	0.953	0.936	0.919	0.910	0.889	0.879	2.18	0.007	0.019	0.08
	3	0.170	0.187	0.184	0.998	0.990	0.983	0.970	0.959	0.941	0.933	2.28	0.012	0.021	0.07
	4	0.165	0.186	0.182	0.187	0.999	0.991	0.984	0.975	0.962	0.951	2.28	0.010	0.012	0.08
	5	0.161	0.187	0.184	0.185	0.193	0.999	0.997	0.989	0.979	0.973	2.25	0.006	0.014	0.08
	6	0.159	0.184	0.184	0.187	0.191	0.197	0.999	0.993	0.986	0.978	2.25	0.016	0.025	0.08
	7	0.156	0.185	0.188	0.190	0.198	0.199	0.203	0.999	0.995	0.989	2.20	0.014	0.014	0.08
	8	0.152	0.184	0.184	0.191	0.196	0.199	0.201	0.203	0.995	0.996	2.17	0.010	0.039	0.09
	9	0.152	0.181	0.184	0.193	0.200	0.203	0.211	0.204	0.208	0.997	2.13	0.009	0.005	0.09
	10	0.145	0.176	0.177	0.185	0.194	0.196	0.205	0.199	0.206	0.200	2.12	0.007	0.027	0.09
2nd	1	0.245	0.965	0.935	0.895	0.854	0.810	0.788	0.744	0.711	0.691	2.71	0.020	0.021	0.08
	2	0.239	0.257	0.991	0.970	0.947	0.924	0.902	0.857	0.840	0.826	2.99	0.016	0.008	0.08
	3	0.234	0.252	0.257	0.994	0.977	0.966	0.943	0.910	0.897	0.873	3.03	0.019	0.020	0.08
	4	0.228	0.257	0.261	0.268	0.994	0.986	0.974	0.938	0.926	0.895	2.94	0.020	0.012	0.08
	5	0.213	0.246	0.254	0.259	0.260	0.998	0.992	0.971	0.967	0.945	2.79	0.019	0.013	0.09
	6	0.198	0.241	0.254	0.259	0.257	0.260	0.996	0.984	0.981	0.959	2.63	0.015	0.030	0.09
	7	0.200	0.241	0.256	0.273	0.275	0.271	0.276	0.995	0.991	0.976	2.44	0.018	0.034	0.10
	8	0.184	0.222	0.243	0.255	0.260	0.262	0.272	0.266	0.997	0.990	2.25	0.015	0.016	0.11
	9	0.175	0.215	0.234	0.247	0.259	0.261	0.267	0.264	0.263	0.998	2.09	0.017	0.017	0.11
	10	0.162	0.203	0.219	0.227	0.241	0.245	0.259	0.259	0.257	0.249	1.98	0.015	0.030	0.11
3rd	1	0.229	0.967	0.937	0.903	0.889	0.852	0.823	0.789	0.748	0.720	3.07	0.01	0.035	0.07
	2	0.245	0.275	0.991	0.973	0.962	0.928	0.916	0.883	0.844	0.813	3.34	0.02	0.022	0.08
	3	0.228	0.272	0.273	0.990	0.982	0.960	0.932	0.907	0.866	0.841	3.33	0.01	0.038	0.08
	4	0.214	0.264	0.259	0.255	0.995	0.986	0.971	0.945	0.917	0.895	3.18	0.02	0.030	0.07
	5	0.208	0.253	0.252	0.242	0.247	0.996	0.988	0.968	0.946	0.924	2.98	0.01	0.040	0.08
	6	0.195	0.237	0.243	0.236	0.237	0.235	0.997	0.979	0.956	0.941	2.78	0.02	0.038	0.08
	7	0.197	0.247	0.249	0.250	0.248	0.241	0.253	0.995	0.978	0.968	2.53	0.01	0.026	0.09
	8	0.187	0.230	0.241	0.239	0.237	0.230	0.241	0.241	0.996	0.983	2.32	0.01	0.033	0.09
	9	0.169	0.216	0.221	0.229	0.234	0.226	0.239	0.232	0.235	0.997	2.11	0.02	0.034	0.10
	10	0.160	0.202	0.210	0.220	0.227	0.222	0.242	0.227	0.224	0.230	1.94	0.01	0.038	0.11

^{a)} Stage of lactation (See Table 1)

を仮定できる変量回帰検定日モデルの検討が必要となる．そこで，4 次の Legendre 多項式を用いて共分散関数を推定し，その固有値分解から固有値，寄与率および固有ベクトルを算出した (表 4.4)．第一主成分の寄与率は，初産，2 産および 3 産でそれぞれ 94.9%，93.2% および 93.7% といずれの産次においても非常に大きな割合を占め，なかでも初産が高かった．累積寄与率は，第二主成分までで各産次ともに 99% 程度 (初産 99.7%，2 産 99.5%，3 産 98.9%) となり全変動の大部分を説明した．この結果は，Druet ら (2005) が初産のホルスタイン種に

ついて報告した結果 (第一主成分の寄与率 96.1 %, 第二主成分までの累積寄与率 99.6 %) と同様であり, Negussie ら (2008) が初産のエアシャー種について報告した結果 (第一主成分の寄与率 84.9 %, 第二主成分までの累積寄与率 93.9 %, 第三主成分までの累積寄与率 99.8 %) より第一主成分の寄与率が高かった. 固有ベクトルは, 初産と 2 産以上で傾向が異なり, 第一主成分の切片に対する重みが正負反対となった.

表 4.4: Eigenvalues, relative and cumulative proportions of eigenvalues and eigenvectors for first three principal components (PC) on covariance functions using fourth-order Legendre polynomials (LP) for the additive genetic (co) variance matrices estimated by STG-MT analysis

	1st Lactation			2nd Lactation			3rd Lactation		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Eigenvalues	0.187	0.009	0.001	0.244	0.016	0.001	0.231	0.013	0.002
Relative proportions, %	94.9	4.8	0.3	93.2	6.3	0.5	93.7	5.2	0.8
Cumulative proportions, %	94.9	99.7	100.0	93.2	99.5	100.0	93.7	98.9	99.8
Eigenvectors									
Intercept	0.999	-0.042	-0.018	-0.998	-0.034	-0.050	-0.998	0.001	-0.054
LP with First-order	0.034	0.930	-0.293	-0.023	0.977	-0.209	0.008	0.985	-0.075
LP with Second-order	-0.025	-0.343	-0.650	0.053	-0.202	-0.916	0.045	-0.142	-0.592
LP with Third-order	0.006	0.127	0.256	-0.010	0.052	0.154	-0.022	0.088	0.293
LP with Fourth-order	-0.015	-0.025	-0.652	0.014	-0.033	-0.302	0.027	0.048	-0.745

遺伝評価に最適な変量回帰検定日モデルの検討

図 4.1 に多産次変量回帰検定日モデル $LP_{(1,0)}$, $LP_{(2,0)}$, $LP_{(3,0)}$ および $LP_{(4,0)}$ における永続的環境分散と残差分散の和と STG-MT 分析 (表 4.3) にて推定した残差分散の泌乳日数による推移を産次×モデルごとに示した. ここで, STG-MT 分析の横軸には, 各 STG の中央に位置する日数 (20, 50…290) を用いた. 永続的環境分散と残差分散の和の推移は, STG-MT 分析の残差分散と比較して, いずれの産次においても $LP_{(1,0)}$ で全体的に異なり, $LP_{(2,0)}$ でピーク時期に異なり, $LP_{(3,0)}$ と $LP_{(4,0)}$ でほぼ同様の推移を示した. $LP_{(3,0)}$ と $LP_{(4,0)}$ における永続的環境分散と残差分散の和には, ピーク時期と泌乳初期と末期の分散の大きさに若干の差異が認められた. $LP_{(u,1)}$ の永続的環境分散と残差分散の和は, 図示していないが, いずれの次数 (u) においても $LP_{(u,0)}$ と同様の形状を示した.

図 4.2 に多産次変量回帰検定日モデル $LP_{(3,0)}$, $LP_{(4,0)}$, $LP_{(3,1)}$ および $LP_{(4,1)}$ と STG-MT 分析 (表 4.3) にて推定した相加的遺伝分散の泌乳日数による推移を産次ごとに示した. ここで, STG-MT 分析の相加的遺伝分散の横軸は, 図 4.1 と同様である. 相加的遺伝分散は, 永

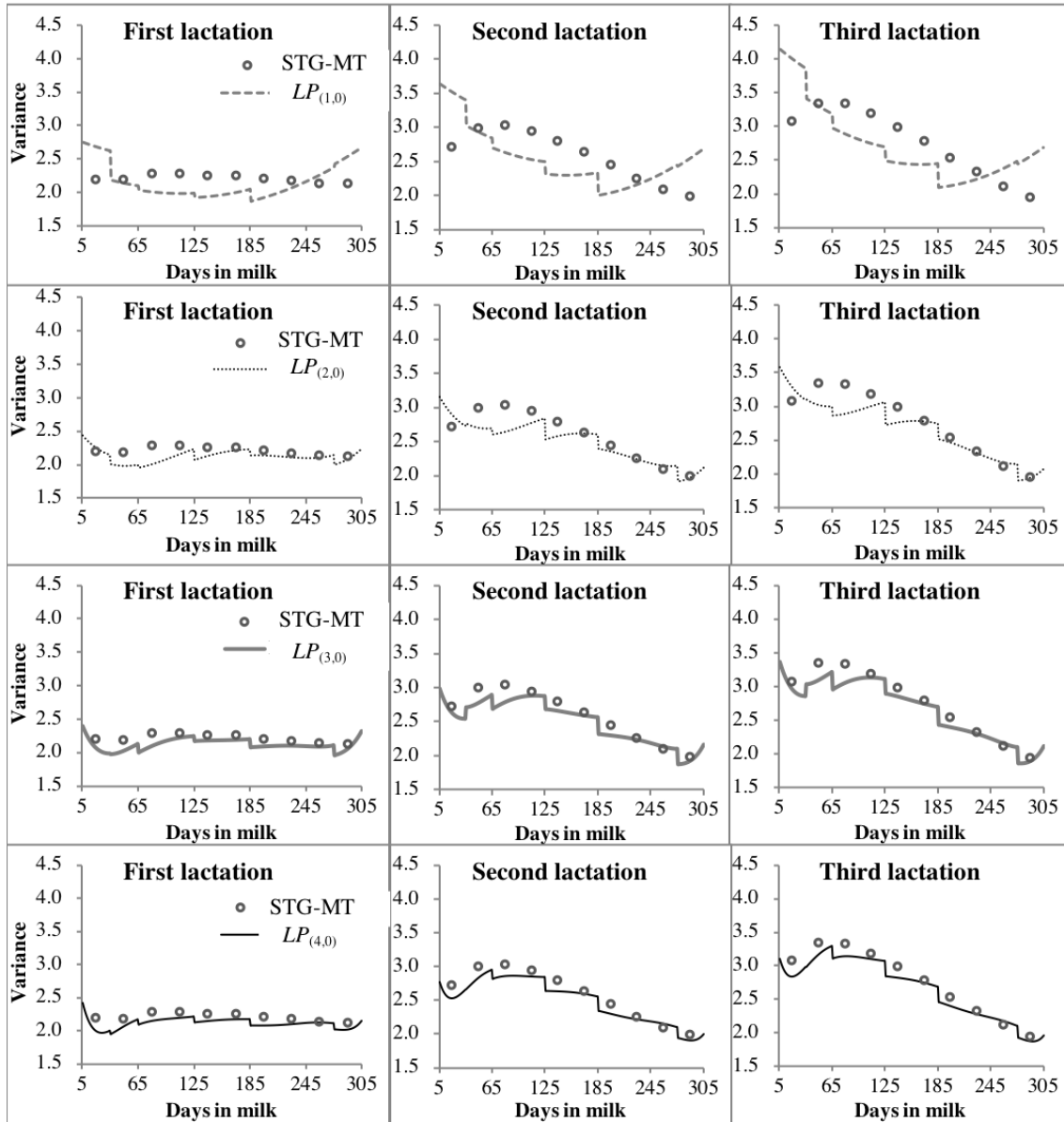


Figure 4.1: Estimated residual variances of STG-MT analysis (see table 4.3) and estimated permanent environment (PE) variances plus residual variances for somatic cell score in first, second and third lactation ($LP_{(1,0)}$ = multi-lactation random regression testday model (MLRRTDM) with Legendre polynomials (LP) of order 1 for PE and repeated for additive genetic (G); $LP_{(2,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 2 for PE and repeated for G; $LP_{(3,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 3 for PE and repeated for G; $LP_{(4,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 4 for PE and repeated for G).

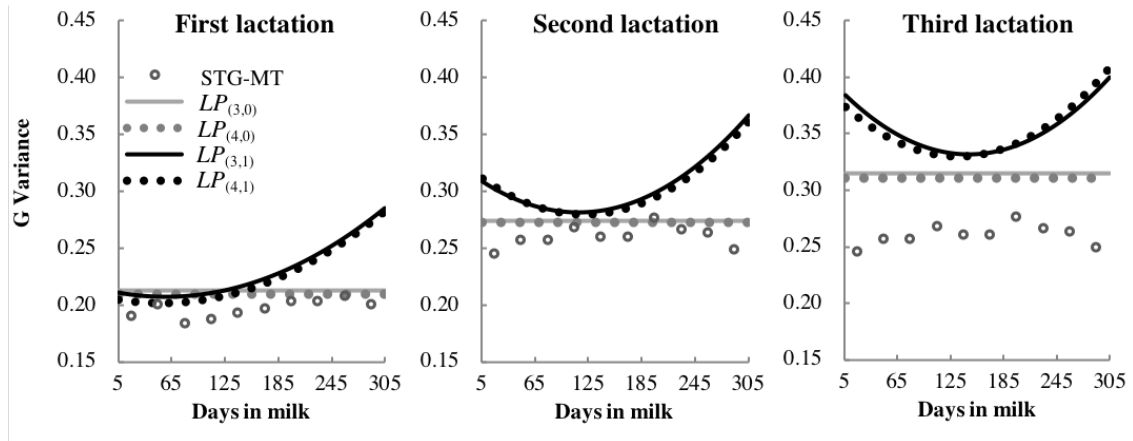


図 4.2: Estimated additive genetic (G) variances for somatic cell score in first, second and third lactation (STG-MT = STG-MT analysis see table 4.3; $LP_{(3,0)}$ = multi-lactation random regression testday model (MLRRTDM) with Legendre polynomials (LP) of order 3 for permanent environment (PE) and repeated for G; $LP_{(4,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 4 for PE and repeated for G; $LP_{(3,1)}$ = MLRRTDM with LP of order 3 for PE and LP of order 1 for G; $LP_{(4,1)}$ = MLRRTDM with LP of order 4 for PE and LP of order 1 for G).

続的環境効果の次数 ($u1$) の影響を受けなかったが、相加的遺伝効果の次数 ($u2$) により差異が認められた。 $u2 = 0$ (反復モデル) の場合、泌乳日数に対する相加的遺伝分散の変化は、STG-MT 分析と近い形状になった。また、特に 3 産において多産次変量回帰検定日モデルの相加的遺伝分散が STG-MT 分析よりも大きく推定された。

牛群・検定日・搾乳回数分散は、 $LP_{(3,0)}$ と $LP_{(4,0)}$ でそれぞれ 0.0626 および 0.0620 となり同程度の値が推定された。残差分散は、 $LP_{(3,0)}$ の初産が 0.58 から 1.06、2 産が 0.49 から 1.36 および 3 産が 0.49 から 1.46 の範囲、 $LP_{(4,0)}$ の初産が 0.62 から 1.03、2 産が 0.54 から 1.25 および 3 産が 0.53 から 1.36 の範囲となり、2 産以降で若干の差異が認められた。

表 4.5 に多産次変量回帰検定日モデル $LP_{(3,0)}$ の遺伝率を産次ごとに示した。1 日単位の遺伝率は、初産から 3 産でそれぞれ 0.08 から 0.10(平均 0.089)、0.08 から 0.12(平均 0.098) および 0.08 から 0.14(平均 0.106) の範囲であり、産次の増加および 2 産以降の泌乳日数の増加に伴う遺伝率の上昇傾向が認められた。これらは、 $LP_{(4,0)}$ においても同様であった。本研究の結果は、同じ北海道のホルスタイン集団による三浦と鈴木 (2006)、Yamazaki ら (2013) および Hagiya ら (2014) の報告と同様であった。また、日本以外の集団においても Reents ら (1995) とほとんど同じ遺伝率、また Haile-Mariam ら (2001) および Ødegård ら (2003) から

報告された遺伝率の範囲内で推定された。しかし、de Roos ら (2003) が報告した平均遺伝率 (初産から 3 産でそれぞれ 0.15, 0.22 および 0.22) より低かった。305 日換算の遺伝率は、 $LP_{(3,0)}$ および $LP_{(4,0)}$ のいずれも初産, 2 産および 3 産でそれぞれ 0.18, 0.19 および 0.20 であった。これらは、de Roos ら (2003) の報告 (0.237 から 0.305 の範囲) より低い値であった。

産次間の遺伝相関は、 $LP_{(3,0)}$ および $LP_{(4,0)}$ のいずれも初産と 2 産間が 0.90, 初産と 3 産間が 0.85 そして 2 産と 3 産間が 0.99 であり、2 産と 3 産間の遺伝相関が非常に高い値であった。これらは、de Roos ら (2003) が報告した初産と 2 産間の 0.64, 初産と 3 産間の 0.53 そして 2 産と 3 産間の 0.69 より高かったが、Druet ら (2005) および Liu ら (2003) と同程度であった。

$LP_{(3,0)}$ および $LP_{(4,0)}$ の初産から 3 産における STG ごとの残差平均 (偏り) と平均平方誤差 (MSE) をそれぞれ図 4.3 および図 4.4 に示した。偏りは、最大でも 0.02 程度の大きさであった。また、モデル間の偏りの差の絶対値は、最大でも 0.002 以下であり、非常に小さかった。MSE は、 $LP_{(4,0)}$ の方が $LP_{(3,0)}$ より小さくなる傾向があった。しかし、そのモデル間の差異は、最大でも 3 産の STG2 における 0.164 と小さかった。 $LP_{(3,0)}$ および $LP_{(4,0)}$ の相加的遺伝効果と永続的環境効果の 305 日平均評価値における異なるモデル間の積率相関係数と順位相関係数は、いずれの組み合わせにおいても 0.99 以上の非常に高い値となった。 $LP_{(3,0)}$ による評価値の計算時間は、 $LP_{(4,0)}$ の 7 割程度であった。本分析で使用したデータおよび電子計算機による計算時間は、 $LP_{(4,0)}$ の約 80 時間に対し、 $LP_{(3,0)}$ が 56 時間と短かった。

4.4 考察

本研究の STG-MT 分析より推定した相加的遺伝分散と残差分散は、STG あたり 27 個の推定値の変動が非常に小さいことから安定した値が推定されているものと推察された。固有値分解の結果、相加的遺伝分散共分散行列を共分散関数で説明するには、最大でも 1 次の Legendre 多項式で十分であると推察された。また、初産と 2 産以降で相加的遺伝効果の性質が異なることが示唆され、少なくとも初産と 2 産以上で分けて推定する必要があると考えられた。

本研究で検討した遺伝評価モデルにおいて、永続的環境分散と相加的遺伝分散 ($LP_{(u1,1)}$) は、Legendre 多項式を用いた変量回帰モデルの特徴により泌乳初期と末期の分散が大きくなったものと推察された (Bohmanova ら 2008; Zavadilová ら 2011)。また、相加的遺伝分散は、特に 3 産において STG-MT 分析より大きくなり選抜による分散の減少が軽微であったと考えられた。このことより、多産次モデルを用いることで、より正確な相加的遺伝分散の推定が可能になるものと推察された。検討した 8 種類の遺伝評価モデルの中では、 $LP_{(3,0)}$ または $LP_{(4,0)}$ が適切であると考えられた。Ødegård ら (2003) は、相加的遺伝効果に切片のみまたは 1 次の Legendre 多項式、永続的環境効果にそれより高次の多項式を当てはめた際に相加的

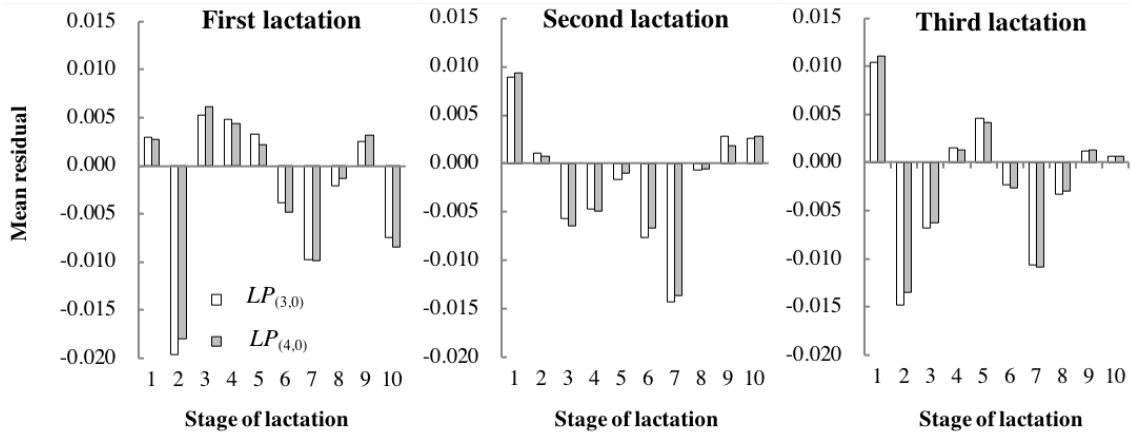


Figure 4.3: Mean residuals between measurements and estimates from two models for somatic cell score in first, second and third lactation grouped by each stage of lactation (About stage of lactation see Table 4.1. $LP_{(3,0)}$ = multi-lactation random regression testday model (MLRRTDM) with Legendre polynomials (LP) of order 3 for permanent environment (PE) and repeated for additive genetic (G); $LP_{(4,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 4 for PE and repeated for G).

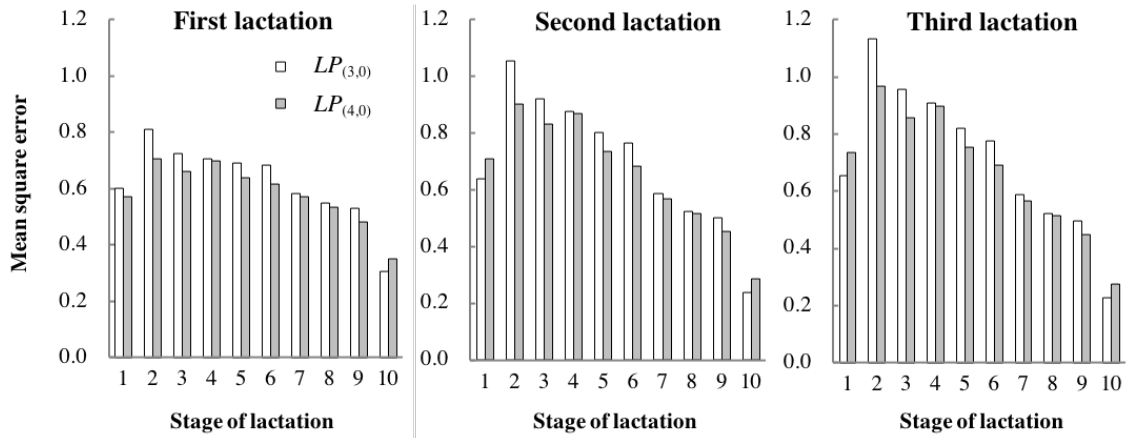


Figure 4.4: Mean square error between measurements and estimates from two models for somatic cell score in first, second and third lactation grouped by each stage of lactation (About stage of lactation see table 4.1. $LP_{(3,0)}$ = multi-lactation random regression testday model (MLRRTDM) with Legendre polynomials (LP) of order 3 for permanent environment (PE) and repeated for additive genetic (G); $LP_{(4,0)}$ = MLRRTDM with LP of order 4 for PE and repeated for G).

表 4.5: Estimated heritabilities for somatic cell score from the multi-lactation random regression testday model with Legendre polynomials of order 3 for permanent environment and repeated for additive genetic

DIM ^{a)}	Lactation		
	1st	2nd	3rd
35	0.09	0.10	0.10
65	0.09	0.08	0.09
95	0.09	0.09	0.09
125	0.08	0.09	0.09
155	0.09	0.09	0.10
185	0.09	0.09	0.10
215	0.09	0.11	0.12
245	0.09	0.11	0.12
275	0.09	0.11	0.13
305	0.08	0.11	0.13
average per day	0.09	0.10	0.11
305d	0.18	0.19	0.20

^{a)} days in milk

遺伝分散が過小推定される可能性を指摘したが、そのような傾向は本研究において認められなかった。Druet ら (2005) は、SCS の相加的遺伝効果に変量回帰検定日モデルを適用した結果、その推移がほぼ一定だったことを報告した。同様に Hagiya ら (2014) は、初産の SCS に 3 次の Legendre 多項式を適応した結果、遺伝率がほぼ一定であることを報告した。Bohmanova ら (2009) は、変量回帰検定日モデルを適用した際に、予測する泌乳日数範囲に応じてその初期と末期の分散が増大すること、分散の増大が少ないモデルは遺伝評価値の安定性が向上したことを報告した。本研究の結果によれば、STG 間の遺伝相関が高く STG ごとの相加的遺伝分散が乳期でほぼ一定と考えられることから、これらの報告は本研究の結果を支持するものである。それゆえ、北海道のホルスタイン集団を利用した SCS の遺伝評価では、相加的遺伝効果を反復モデルとして扱うのが妥当と考えられた。

永続的環境効果は、その推移から 3 次以上の Legendre 多項式の当てはめが必要であるが、高次の多項式を当てはめても推定精度に大きな差異が認められなかった。 $LP_{(3,0)}$ は、いずれの産次および STG においても不偏であり、 $LP_{(4,0)}$ の MSE との差異も小さく、305 日換算の遺伝率および産次間の遺伝相関にも $LP_{(4,0)}$ と差異が認められなかった。また、 $LP_{(4,0)}$ との

比較において $LP_{(3,0)}$ は、計算時間が大幅に短いことより、永続的環境効果に当てはめる多項式は、実用上 3 次の Legendre 多項式で十分であると考えられた。これらのことより、SCS の遺伝評価モデルは、 $LP_{(3,0)}$ が適切であると考えられた。

わが国における SCS の遺伝評価は、初産のみを対象とし、相加的遺伝効果と永続的環境効果をともに反復モデルとして扱っている (独立行政法人家畜改良センター 2013)。一般に SCS の表型の平均値は、初産で低く産次の増加 (加齢) に伴い増加していくことが知られている。これを反映し、牛群検定における乳房炎による除籍割合は、初産よりも 2 産以降で高くなっている (公益社団法人北海道酪農検定検査協会 2013)。また、SCS と長命性には密接な関係があり、高い SCS をもつ個体は淘汰されやすく長命性の低下へと繋がる (Sewalem ら 2006)。このような状況を踏まえると、SCS の遺伝評価は、初産だけでなく 2 産以降の SCS も考慮する必要があると考えられる。

本研究で提案した遺伝評価モデルは、相加的遺伝効果と永続的環境効果にそれぞれ異なる次数の多項式を当てはめることで、計算コストの縮小、過剰な次数による過度な分散の推定 (ノイズの取得) および過小な次数による誤差の増大を回避することが可能であることを明らかにした。さらに、このモデルによって推定された SCS の育種価を使用した選抜は、2 産以降の SCS の低減も考慮した遺伝的改良が可能となることから、初産のみの SCS の選抜と比べ、生涯の乳質改善を通じて長命性の間接反応が期待できるものと推察された。

第 5 章

北海道のホルスタイン集団における 乳房炎発症と体細胞スコアに基づく 乳房炎指示形質の遺伝的パラメータ

5.1 緒言

乳房炎は、乳牛の主要な疾病の一つであり、生産性の低下、治療費および労働力の増加などによる経済的損失が発生するため酪農家の関心が非常に高い形質である。乳房炎による除籍割合は、産次の増加に伴い増加する傾向が報告されており (Pinedo ら 2010; 山口ら 2015), この発症を減少させることが長命性の向上へと繋がる。

乳房炎に関する遺伝評価は、遺伝率の低さと記録収集の難しさから乳房炎指示形質と多形質分析が行われることが多い (Lassen ら 2003)。体細胞スコア (SCS) は、潜在性乳房炎に関する指示形質である。乳期における SCS の基礎統計量 (例えば平均や標準偏差) は、乳房炎と中程度から高い遺伝相関を持つことが報告されている (de Haas ら 2008; Koeck ら 2012a; Jamrozik ら 2013)。

北欧諸国の Nordic Total Merit (NTM)、カナダの Lifetime Performance Index (LPI) およびオランダとフランダースの Dutch-Flemish total merit index (NVI) には、多形質モデルにより予測された乳房炎の育種価が利用されている (Nordic Cattle Genetic Evaluation 2017; Doekes ら 2018; Martin ら 2018)。北欧諸国では、乳房炎評価の指示形質として乳期の SCS の幾何平均が用いられている。オランダとフランダースでは、指示形質として体細胞数 (SCC) の代替形質を用いた評価システムが確立されている。SCC の代替形質には、平均 SCS, 感染 (SCC がある基準を越えたかどうか), 重症度 (SCC がある基準を超えた割合) およびピークの数が含まれている。ここで、ピークの数とは乳期における SCS の突然の上昇に

基づきカウントされる。同様のシステムは、カナダにおいても平均 SCS, SCS の標準偏差および感染を用いて確立されている (Dutch/Flemish Cattle Improvement Cooperative CRV 2016; Nordic Cattle Genetic Evaluation 2017; Martin ら 2018)。また、イタリアでは、平均 SCS, SCS の標準偏差、重症度およびピークの数からなる Udder health Index が公表されている (Finocchiaro ら 2018)。

日本では、検定日反復モデルを用いて初産の SCS の遺伝評価が定期的実施されている。ここで得られる SCS の育種価の種類は平均 SCS に近い。SCS の推定育種価は初産に対して公表され、その評価値が総合指数 (NTP) の疾病繁殖成分として取り込まれる (家畜改良センター 2015)。一方、乳房炎については、牛群検定で酪農家の申告に基づき収集されているものほとんど研究が行われていない。Hagiya ら (2014) は、閾値線形変量回帰モデルを用いて初産の乳房炎の遺伝率と遺伝相関を報告した。しかし、日本のホルスタイン集団において 2 産の乳房炎および乳房炎と SCS の遺伝相関については、まだ検討がなされていない。

本研究の目的は、日本のホルスタイン集団における初産から 2 産の乳房炎の遺伝率と乳房炎と SCS 統計量間の遺伝相関を推定することおよび遺伝評価における反復モデルと多産次モデルの実用性を比較することである。

5.2 材料および方法

5.2.1 分析データ

データは、公益社団法人北海道酪農検定検査協会が収集した 1988 年 1 月から 2015 年 3 月に北海道で分娩したホルスタイン種の検定日記録である。分析には、初産から 2 産までの分娩後 305 日以内の記録、分娩月齢の範囲が初産 18 ヶ月齢から 35 ヶ月齢、2 産 30 ヶ月齢から 56 ヶ月齢、検定日の SCC 記録を分娩後 62 日以下に 1 記録以上および分娩後 155 日以下に 3 記録以上持つ乳期を用いた。また、初産または同期牛を持たない個体および SCC が 500 (千個/ml) を越える個体が存在するのに乳房炎が報告されなかった牛群年次の記録を削除した。血縁は、一般社団法人日本ホルスタイン登録協会北海道支局に集積された記録を用いた。

5.2.2 分析形質の定義

我が国の牛群検定では、乳房炎の記録を酪農家の申告により 2 つの経路で収集している。一つは毎月の検定立会時に報告される疾病コードであり、前回検定から今回検定までの間に獣医師の診断・治療を受けたものである。もう一つは、除籍時の除籍理由コードである。ここで、検定時に乳房炎が報告された牛は、検定を一時中止して記録を持たない場合が多い。本研究において、乳房炎は、疾病コードと除籍理由コードを用いて報告されたか否かの 2 値形質として

定義した。事前分析において線形モデルは、Koeck ら (2010) が報告したように閾値モデルと同等の予測精度を示し計算コストも小さかった。それ故、乳房炎を線形形質として扱った。

検定日の SCC は、次の式を用いて SCS へと変換した。

$$SCS = \log_2\left(\frac{SCC}{100}\right) + 3$$

ここで、SCC の単位は (千個/mL) である (Wiggans と Shook 1987)。本研究では、乳房炎指示形質として、SCS の統計量である分娩後 305 日までの SCS の平均 (avSCS)、標準偏差 (sdSCS) および最大値 (maxSCS) の 3 つを定義した。ここで、sdSCS と maxSCS は平均からの偏差を表す。

5.2.3 遺伝的パラメータの推定

遺伝的パラメータの推定は、4 形質 (乳房炎と 3 つの SCS 統計量) 同時に次に示す多形質アニマルモデルを用いて行った。一つは、産次の記録を反復記録とみなした 4 形質反復アニマルモデル (multi-trait repeatability; MTRP)、もう一つは、産次の記録を異なる形質とみなした 4 形質多産次アニマルモデル (multi-trait multiple-lactation; MTML) である。

MTRP モデルを行列で標記すると以下のようなになる。

$$y = Hh + Xb + Zu + Wp + e$$

ここで、 y は観測値のベクトル、 h は牛群・分娩年・産次の変量効果のベクトル、 b は分娩年月と産次内分娩月齢グループの母数効果のベクトル、 u は相加的遺伝子効果のベクトル、 p は永続的環境効果のベクトル、 e は残差であり、 H , X , Z と W は計画行列である。同様のモデルは、Koeck ら (2012a) によっても報告されている。共分散構造は以下のように仮定した。

$$Var \begin{bmatrix} h \\ u \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} H_0 \otimes I & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_0 \otimes A & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_0 \otimes I & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R_0 \otimes I \end{bmatrix}$$

ここで、 \otimes はクロネッカー積、 I は単位行列、 A は分子血縁行列である。この場合、すべての共分散行列 H_0 , G_0 , P_0 および R_0 の次数は 4 である。

MTML モデルは、 Wp を除いて MTRP モデルと同様であり次のようになる。

$$y = Hh + Xb + Zu + e$$

ここで、 y , h , b , e とそれに対応する H と X は MTRP モデルと共通である。 u には、初産と 2 産の相加的遺伝子効果が別々に含まれる。 共分散構造も MTRP モデルと同様であり次のようになる。

$$Var \begin{bmatrix} h \\ u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} H_0 \otimes I & 0 & 0 \\ 0 & G_0 \otimes A & 0 \\ 0 & 0 & R_0 \otimes I \end{bmatrix}$$

観測値は、両方のモデルで次の多形質正規分布を仮定した。 MTRP に対して、 $E(y) = Hh + Xb + Zu + Wp$, $Var(y) = H(H_0 \otimes I)H' + Z(G_0 \otimes A)Z' + W(P_0 \otimes I)W' + R_0 \otimes I$ 。 MTML に対して、 $E(y) = Hh + Xb + Zu$, $Var(y) = H(H_0 \otimes I)H' + Z(G_0 \otimes A)Z' + R_0 \otimes I$ (Wang ら 1993)。 全ての位置パラメータおよび分散パラメータに対して平坦事前分布を仮定した。 事後分布は、Wang ら (1993) により報告されている。 遺伝的パラメータの事後分布の抽出には Gibbs Sampling 法を適用し、計算には gibbs2f90 プログラム (Misztal ら 2002) を利用した。 分散成分の推定には、ソフトウェアの制限から牛群単位で無作為抽出したそれぞれ 3 つのサブセットを用いた。 各サブセット 100,000 個のサンプルのうち初めの 50,000 個のサンプルを burn-in の期間として破棄した。 Gibbs Sampling の収束判定は、トレースプロットとヒストグラムの目視確認により行った。 遺伝率と遺伝相関のサンプルは、各ラウンドにおける分散成分のサンプルを用いて計算した (5 万個の遺伝率と遺伝相関をサブセットごとに計算した)。 各サブセットにおける遺伝的パラメータの事後平均と事後標準偏差 (SD) は、5 万サンプルの平均と標準偏差として計算した。 各サブセットの事後平均と事後標準偏差は似通っていたため、それら 3 つのサブセットの平均値を最終的な事後平均と事後標準偏差として今後の分析に用いた。 それぞれのサブセットにおいて、表型記録には、少なくとも 10 万頭以上の雌牛からなる 20 万の表型値が含まれた。 そして、血縁記録には、少なくとも 35 万個体が含まれた。 各サブセットの乳房炎発症率と表型値の統計量は、フルセットと非常に似た値を示した (表 5.1, 表 5.A1, 表 5.A2)。

5.3 結果および考察

5.3.1 データの性質

表 5.1 にフルセットにおける乳房炎罹患率、avSCS, sdSCS および maxSCS の統計量を示した。 大部分の乳房炎は、検定日記録の疾病コードから取得した。 乳房炎が報告された記録のなかで、除籍理由コードのみで報告された記録の割合は、初産、2 産および合計でそれぞれ 6.6%, 10.8% および 9.0% であった。 乳房炎罹患率は、Urioste ら (2010) が報告したのと同様に初産より 2 産で高かった。 山口ら (2015) は、日本のホルスタイン集団において SCS

表 5.1: Number of herds and records, frequency of observed mastitis (Incidence %), and means and standard deviations of SCS statistics (avSCS, sdSCS and maxSCS) in the full data set

		First Lactation			Second Lactation		
		Healthy ^a	Mastitis ^b	ALL	Healthy	Mastitis	ALL
Herds		9,013	7,613	9,014	8,369	7,448	8,373
Records ^c		1,658,083	104,072	1,762,155	1,176,934	132,260	1,309,194
Incidence %				5.9			10.1
Means \pm	avSCS	2.26 \pm 1.19	2.99 \pm 1.42	2.31 \pm 1.21	2.46 \pm 1.31	3.26 \pm 1.52	2.54 \pm 1.36
standard	sdSCS	1.00 \pm 0.54	1.42 \pm 0.72	1.03 \pm 0.56	1.15 \pm 0.57	1.53 \pm 0.73	1.19 \pm 0.60
deviations	maxSCS	4.07 \pm 1.80	5.47 \pm 2.11	4.15 \pm 1.85	4.38 \pm 1.86	5.74 \pm 2.05	4.51 \pm 1.93
		ALL Lactation					
		Healthy	Mastitis	ALL			
Herds		9,013	8,091	9,014			
Records ^c		2,835,017	236,332	3,071,349			
Incidence %				7.7			
Means \pm	avSCS	2.34 \pm 1.24	3.14 \pm 1.48	2.41 \pm 1.28			
standard	sdSCS	1.06 \pm 0.56	1.48 \pm 0.73	1.10 \pm 0.58			
deviations	maxSCS	4.20 \pm 1.83	5.62 \pm 2.08	4.30 \pm 1.89			

avSCS, average somatic cell score; maxSCS, maximum somatic cell score; sdSCS, standard deviation of somatic cell score.

^a Healthy cows.

^b Cows with mastitis.

^c Same as number of cows (first and second lactation, exclude all lactation).

も初産より 2 産で高いことを報告している。初産の maxSCS は、その 22 %が分娩後 35 日以内の記録に由来し、残りはほとんど均等に他の泌乳ステージに分布していた。2 産の maxSCS は、とりわけ泌乳初期と後期に由来する記録が多かった（分娩後 35 日以内が 14 %、分娩後 246 日から 275 日が 13 %および分娩後 276 日から 305 日が 15 %）。フルセットにおいて、全産次における avSCS と sdSCS、avSCS と maxSCS および sdSCS と maxSCS 間の表型相関は、それぞれ 0.33, 0.78 および 0.76 であった。同様に、初産における表型相関は、それぞれ 0.34, 0.77 および 0.79 であった。また、2 産における表型相関は、それぞれ 0.31, 0.80 および 0.73 であった。乳房炎と SCS 統計量間の表型相関は低かった (<0.20)。

5.3.2 遺伝率と遺伝相関

MTRP および MTML により推定した乳房炎と SCS 統計量の遺伝率および遺伝相関をそれぞれ表 5.2 および表 5.3 に示した。

表 5.2: Posterior mean (SD) of heritability (diagonal) and genetic correlation (above diagonal) for mastitis and SCS statistics^a from four-traits repeatability analyses

Trait	Mastitis	avSCS	sdSCS	maxSCS
Mastitis	0.03 (0.00)	0.66 (0.04)	0.79 (0.03)	0.82 (0.02)
avSCS		0.22 (0.01)	0.44 (0.03)	0.94 (0.00)
sdSCS			0.07 (0.00)	0.70 (0.02)
maxSCS				0.14 (0.00)

^aSCS statistics are as defined in the footnote to Table 5.1.

表 5.3: Posterior mean (SD) of heritability (diagonal) and genetic correlation (above diagonal) for mastitis and SCS statistics^a from four-traits multiple-lactation analyses

Lactation	Trait	First lactation				Second lactation			
		Mastitis	avSCS	sdSCS	maxSCS	Mastitis	avSCS	sdSCS	maxSCS
First	Mastitis	0.03 (0.00)	0.54 (0.03)	0.71 (0.04)	0.72 (0.03)	0.91 (0.02)	0.58 (0.04)	0.61 (0.06)	0.69 (0.04)
	avSCS		0.21 (0.01)	0.34 (0.03)	0.93 (0.01)	0.57 (0.04)	0.92 (0.01)	0.34 (0.04)	0.84 (0.01)
	sdSCS			0.07 (0.00)	0.65 (0.02)	0.70 (0.04)	0.46 (0.03)	0.92 (0.01)	0.69 (0.02)
	maxSCS				0.13 (0.01)	0.73 (0.03)	0.90 (0.01)	0.61 (0.03)	0.93 (0.01)
	Mastitis					0.05 (0.00)	0.68 (0.03)	0.68 (0.04)	0.79 (0.03)
Second	avSCS					0.24 (0.01)	0.51 (0.03)	0.95 (0.00)	
	sdSCS						0.08 (0.01)	0.75 (0.02)	
	maxSCS							0.17 (0.01)	
	Mastitis								0.17 (0.01)

^a SCS statistics are as defined in the footnote to Table 5.1.

遺伝率

本研究における乳房炎の遺伝率は、0.03 から 0.05 の範囲であり非常に低い値が推定された。一方、SCS 統計量の遺伝率は、0.07 から 0.24 の範囲といずれのモデルにおいても乳房炎より高かった。MTRP の遺伝率は、いずれの形質においても MTML の産次別の遺伝率と似通った値が推定された。MTML における産次別の遺伝率は、Jamrozik ら (2013) と同様に産次が高くなるにつれて増加する傾向を示した。これは、SCS や泌乳持続性と同様の傾向であった (Yamazaki ら 2013 ; 山口ら 2015)。また、2 産と初産の分散比は、相加的遺伝効果で 3.0、牛群効果で 1.9 および残差効果で 1.5 であった。これらのことより、我が国のホルスタイン集団における乳房炎と SCS 統計量の遺伝的変異が初産より 2 産で大きいものと推察された。

本研究で推定した MTRP による乳房炎の低い遺伝率は、同様に産次を反復記録とした諸報告の推定値 (0.01 から 0.03) と同様であった (Luttinen と Juga 1997 ; de Haas ら 2008 ; Govignon-Gion ら 2016) 。 MTML による初産と 2 産の乳房炎の遺伝率もまた線形モデルを用いた諸報告の推定値 (0.01 から 0.03) と同様であった (Luttinen と Juga 1997 ; Carlén ら 2004 ; Windig ら 2010 ; Koeck ら 2012a ; Jamrozik ら 2013) 。 したがって、乳房炎の育種価の信頼度は低いことが示唆された。閾値モデルを適用した研究では、初産と 2 産において 0.07 から 0.08 とわずかに大きな値を示したが低い遺伝率のままであった (Koeck ら 2012b ; Urioste ら 2012) 。 Koeck ら (2010) は、線形モデルと閾値モデルの比較において、その予測精度に大きな差異がないことを報告している。それゆえに、簡便な線形モデルの使用は実用的であると推察された。

日本のホルスタイン種において反復モデルを用いた乳房炎指示形質の遺伝率はまだ報告されていない。MTRP による avSCS の遺伝率は、Luttinen と Juga (1997) および de Haas ら (2008) によって報告された 0.12 から 0.19 より高かったが Zavadilová ら (2015) が報告した値 (0.23) と同程度であった。ここで、Luttinen と Juga(1997) は、avSCS を対数変換した SCC の幾何平均と異なる定義を行いサイアモデルを適用している。avSCS 初産に対して、Carlén ら (2004)、Koeck ら (2012a) および Jamrozik ら (2013) は、我々の推定値 (0.21) より低い遺伝率 (0.11 から 0.14)、Ptak ら (2011) は同様の遺伝率 (0.20) を報告した。Carlén ら (2004) および Jamrozik ら (2013) は、avSCS 2 産においても低い遺伝率 (0.13 から 0.17) を報告した。これらの推定値は我々の結果より低かったが、各乳期で遺伝率が似通っているという共通の傾向があった。本研究における初産と 2 産の avSCS の遺伝率は、我が国の遺伝評価 (独立行政法人家畜改良センター 2015) および Hagiya ら (2014) が報告した検定日モデルにおける SCS の遺伝率 (0.06 から 0.09) より高い値であった。我々が報告した推定値は、分娩後 305 日までのすべての検定日記録に対し反復モデルを適用した我々の以前の結果 (0.18 から 0.20) と同様であり妥当な値であると推察された (山口ら 2015)。MTML による sdSCS 初産と 2 産の遺伝率は、Koeck ら (2012a)、Koeck ら (2012b) および Jamrozik ら (2013)

の 0.02 から 0.04 より高かった。maxSCS 初産の遺伝率は、Koeck ら (2012a) の 0.07 より高い値であった。

遺伝相関

乳房炎と SCS 統計量の遺伝相関は、MTRP において 0.66 から 0.82 の範囲であった (表 5.2)。とりわけ、sdSCS と maxSCS は、乳房炎との遺伝相関が avSCS より高かった。これは、平均からの偏差として表される SCS のパターンが乳房炎のより適切な指標であることを意味している。SCS の変動は、乳房内感染に関係する可能性が報告されている (Dettileux と Leroy 2000)。SCS 統計量間の遺伝相関は、MTRP において正で中程度から高い値であり、MTML における 2 産の相関と似通っていた (表 5.3)。初産における遺伝相関は、2 産と同様かわずかに低い値であった。MTML の同一形質における初産と 2 産間の遺伝相関は、いずれにおいても 0.91 以上の高い値が推定された。一方、異なる産次における異なる形質間の遺伝相関は、0.34 から 0.90 の範囲であった。同一形質における異なる産次間の高い遺伝相関は、乳期を別形質として扱う必要がないことを示唆した。また、初産の乳房炎および SCS 統計量に対する選抜は、のちの産次においても同方向の遺伝的改良が期待できるものと推察された。

本研究における乳房炎と avSCS 間の遺伝相関は 0.54 から 0.68 の範囲であり、これまでに報告された 0.48 から 0.80 の範囲内であった (Luttinen と Juga 1997; Carlén ら 2004; de Haas ら 2008; Jamrozik ら 2013)。この結果は、乳房炎が SCS と同一形質でないことを支持し、個別に遺伝評価を行う必要があることを示唆している。MTML による乳房炎初産と sdSCS 初産の遺伝相関 (0.71) は、これまでに報告された 0.51 から 0.82 の範囲内であった (Koeck ら 2012a; Koeck ら 2012b; Jamrozik ら 2013)。MTML による乳房炎 2 産と sdSCS 2 産の遺伝相関 (0.68) は、これまでの報告 (0.69) と同様であった (Jamrozik ら 2013)。sdSCS は、avSCS と同様の遺伝相関を示したことより、乳房炎の指示形質として利用出来るものと推察された。MTML による乳房炎初産と maxSCS 初産の遺伝相関 (0.72) は、Koeck ら (2012a) の 0.85 より低い値であった。本研究において maxSCS は、SCS 統計量のなかで乳房炎と最も高い遺伝相関を示した。また、avSCS との遺伝相関も非常に高かった (0.93 以上)。同一形質における初産と 2 産間の遺伝相関について、本研究で得られた乳房炎初産と乳房炎 2 産間の遺伝相関 (0.91) は、Carlén ら (2004)、Windig ら (2010)、Urioste ら (2012) および Jamrozik ら (2013) が報告した 0.59 から 0.89 より高い値であった。avSCS 初産と avSCS 2 産間の遺伝相関 (0.92) は、諸報告の 0.76 から 0.88 より高かった (Carlén ら 2004; Jamrozik ら 2013)。同様に sdSCS 初産と sdSCS 2 産間の遺伝相関 (0.92) は、諸報告の 0.60 より高かった (Jamrozik ら 2013)。これらの高い遺伝相関は、乳房炎の遺伝評価において反復モデルが実用的であることを示唆した。

本研究では、乳房炎指示形質として 3 つの SCS 統計量を用いた。これらの統計量は、いず

れも進行中の乳期における SCS のレベルと変動を要約することができる。SCS の変動の大きさと関連する sdSCS は、SCS のレベルに関連する avSCS より乳房炎との遺伝相関が高い傾向を示した。maxSCS もまた SCS の変動と関連し、乳房炎と最も高い遺伝相関を示した。さらに、avSCS と sdSCS との間にも高い遺伝相関を示した。変動と関連する 2 つの統計量 (sdSCS と maxSCS) は、乳房炎に罹患すると SCS が急激に上昇する特異的な反応を捉えられるかもしれない。maxSCS は、SCS のレベルと変動 (平均と標準偏差) 両方の性質を兼ね揃えた有益な乳房炎の指示形質であると推察された。

多くの国において、酪農家の報告に基づく健康形質の記録は、遺伝評価における唯一の観測値として牛群検定で収集されている (Martin ら 2018)。これらの記録は、定期的な遺伝評価に使用するにあたり、精査が必要であると報告されている (Martin ら 2018)。我々の研究では高 SCC が観測されたにも関わらず乳房炎報告がない牛群年次の記録を破棄したが、遺伝評価に用いる記録の精査手順の定義にはさらなる研究が必要である。

乳房炎の育種価は、遺伝率が非常に低いため信頼度が低いことが予想される。乳房炎の信頼度は、乳房炎と正で高い遺伝相関が存在する SCS 統計量と一緒に遺伝評価することで増加することが期待できる。SCS を用いた乳房炎の選抜は、乳房炎への罹患を減少させ、異なる産次においても SCS を低くそして変動を小さくするであろう。また、同一形質における初産と 2 産間の遺伝相関が 1 に近似したことから、異なる産次を異なる形質として扱う必要がないことが示唆された。

表 5.A1 Number of herds and records, percentage of observed mastitis (Incidence %), and means and standard deviations of SCS statistics for datasets used in four-traits repeatability analyses

		Lactation	Data set 1			Data set 2		
			Healthy ^a	Mastitis ^b	ALL	Healthy	Mastitis	ALL
Herds		First	694	584	694	694	587	694
		Second	634	576	634	655	574	655
		All	694	626	694	694	623	694
Records ^c		First	134,766	8,869	143,635	125,336	8,157	133,493
		Second	95,912	11,373	107,285	88,759	10,351	99,110
		All	230,678	20,242	250,920	214,095	18,508	232,603
Incidence %		First			6.2			6.1
		Second			10.6			10.4
		All			8.1			8.0
Means \pm standard deviations	avSCS	First	2.25 \pm 1.18	2.94 \pm 1.39	2.30 \pm 1.21	2.26 \pm 1.19	3.04 \pm 1.43	2.31 \pm 1.22
		Second	2.44 \pm 1.31	3.21 \pm 1.50	2.52 \pm 1.35	2.45 \pm 1.30	3.31 \pm 1.51	2.54 \pm 1.35
		All	2.33 \pm 1.24	3.09 \pm 1.46	2.39 \pm 1.27	2.34 \pm 1.24	3.19 \pm 1.48	2.41 \pm 1.28
	sdSCS	First	1.00 \pm 0.54	1.40 \pm 0.72	1.02 \pm 0.56	1.01 \pm 0.54	1.44 \pm 0.72	1.04 \pm 0.56
		Second	1.15 \pm 0.57	1.52 \pm 0.73	1.19 \pm 0.60	1.15 \pm 0.56	1.53 \pm 0.72	1.19 \pm 0.59
		All	1.06 \pm 0.56	1.47 \pm 0.73	1.10 \pm 0.58	1.07 \pm 0.55	1.49 \pm 0.72	1.10 \pm 0.58
	maxSCS	First	4.05 \pm 1.80	5.40 \pm 2.09	4.13 \pm 1.84	4.08 \pm 1.80	5.55 \pm 2.10	4.17 \pm 1.85
		Second	4.37 \pm 1.86	5.66 \pm 2.03	4.51 \pm 1.92	4.37 \pm 1.85	5.80 \pm 2.02	4.52 \pm 1.91
		All	4.18 \pm 1.83	5.55 \pm 2.06	4.29 \pm 1.89	4.20 \pm 1.82	5.69 \pm 2.06	4.32 \pm 1.89

		Lactation	Data set 3		
			Healthy	Mastitis	ALL
Herds		First	694	578	694
		Second	651	579	653
		All	694	623	694
Records ^c		First	134,207	8,136	142,343
		Second	95,216	10,216	105,432
		All	229,423	18,352	247,775
Incidence %		First			5.7
		Second			9.7
		All			7.4
Means \pm standard deviations	avSCS	First	2.28 \pm 1.19	3.01 \pm 1.45	2.32 \pm 1.22
		Second	2.47 \pm 1.31	3.25 \pm 1.53	2.55 \pm 1.35
		All	2.36 \pm 1.25	3.14 \pm 1.50	2.42 \pm 1.28
	sdSCS	First	1.00 \pm 0.54	1.42 \pm 0.75	1.03 \pm 0.56
		Second	1.16 \pm 0.57	1.54 \pm 0.77	1.19 \pm 0.60
		All	1.07 \pm 0.56	1.49 \pm 0.76	1.10 \pm 0.59
	maxSCS	First	4.08 \pm 1.80	5.45 \pm 2.14	4.16 \pm 1.85
		Second	4.40 \pm 1.87	5.73 \pm 2.08	4.53 \pm 1.93
		All	4.22 \pm 1.84	5.60 \pm 2.12	4.32 \pm 1.89

avSCS, average somatic cell score; maxSCS, maximum somatic cell score; sdSCS, standard deviation of somatic cell score.

^a Healthy cows.

^b Cows with mastitis.

^c Same as number of cows (first and second lactation, exclude all lactation).

表 5.A2 Number of herds and records, percentage of observed mastitis (Incidence %), and means and standard deviations of SCS statistics for datasets used in four-traits multiple-lactation analyses

		Lactation	Data set 1			Data set 2		
			Healthy ^a	Mastitis ^b	ALL	Healthy	Mastitis	ALL
Herds		First	601	517	601	601	485	601
		Second	567	494	568	544	477	544
Records ^c		First	113,746	6,726	120,472	111,950	6,393	118,343
		Second	81,836	8,438	90,274	78,745	8,166	86,911
Incidence %		First			5.6			5.4
		Second			9.3			9.4
Means ± standard deviations	avSCS	First	2.28 ± 1.19	3.01 ± 1.42	2.32 ± 1.22	2.22 ± 1.18	3.00 ± 1.42	2.26 ± 1.21
		Second	2.47 ± 1.32	3.29 ± 1.52	2.54 ± 1.36	2.43 ± 1.32	3.26 ± 1.53	2.51 ± 1.36
	sdSCS	First	1.00 ± 0.54	1.43 ± 0.73	1.03 ± 0.56	1.00 ± 0.53	1.41 ± 0.73	1.02 ± 0.56
		Second	1.15 ± 0.57	1.54 ± 0.74	1.19 ± 0.59	1.15 ± 0.57	1.52 ± 0.73	1.18 ± 0.60
	maxSCS	First	4.08 ± 1.79	5.50 ± 2.11	4.16 ± 1.84	4.02 ± 1.80	5.46 ± 2.11	4.10 ± 1.85
		Second	4.40 ± 1.87	5.78 ± 2.06	4.53 ± 1.93	4.36 ± 1.88	5.72 ± 2.07	4.49 ± 1.94

		Lactation	Data set 3		
			Healthy	Mastitis	ALL
Herds		First	601	516	601
		Second	566	500	566
Records ^c		First	116,100	8,453	124,553
		Second	83,515	10,247	93,762
Incidence %		First			6.8
		Second			10.9
Means ± standard deviations	avSCS	First	2.26 ± 1.17	2.97 ± 1.37	2.30 ± 1.19
		Second	2.42 ± 1.28	3.20 ± 1.46	2.51 ± 1.32
	sdSCS	First	0.99 ± 0.53	1.41 ± 0.71	1.02 ± 0.55
		Second	1.14 ± 0.56	1.52 ± 0.72	1.18 ± 0.59
	maxSCS	First	4.04 ± 1.77	5.48 ± 2.07	4.13 ± 1.83
		Second	4.32 ± 1.83	5.68 ± 2.02	4.47 ± 1.90

avSCS, average somatic cell score; maxSCS, maximum somatic cell score; sdSCS, standard deviation of somatic cell score.

^a Healthy cows.

^b Cows with mastitis.

^c Same as number of cows (first and second lactation, exclude all lactation).

第 6 章

総合考察

6.1 泌乳曲線の活用

乳用牛において泌乳曲線は、日々の飼養管理から個体の評価まで様々な目的で活用されている。第 2 章では、23 種の泌乳曲線モデルを用いて、乳量、乳脂量（率）、無脂固形分量（率）、乳タンパク質量（率）および体細胞スコア（SCS）の 8 形質に対して、適合性の高いモデルをベイズ流情報量規準（BIC）に基づき選定した。その結果、Legendre 多項式または Legendre 多項式に Wilmink の指数関数を組み合わせたモデルは、多くの形質・産次で適合性の高いモデルとして選定された。なかでも Legendre 多項式 4 次に Wilmink の指数関数を組み合わせたモデルは、形質、産次を通して汎用的に利用できるモデルであった。

第 3 章では、乳量、乳脂量、無脂固形分量、乳タンパク質量および SCS に多形質予測法（Multiple-Trait Prediction；MTP）を適用し、各形質の泌乳曲線を予測した。泌乳曲線モデルは、第 2 章で形質・産次ごとに選定したモデルではなく全形質に Legendre 多項式 3 次に Wilmink の指数関数を組み合わせたモデル（L3W）を用いた。これは、前章の分析結果において適合性が最も高いモデルと L3W の決定係数に大きな差異がないことから、全形質同じ L3W を用いても推定精度に大きな影響を及ぼすことがないものと推察したためである。同一モデルの採用は、システムの開発、運用およびデータ活用のいずれの局面においても扱いが容易となり実用性が増すことが期待される。MTP による検定記録 1 回からの 305 日乳生産量の予測において、分娩後 1 回目の検定記録より 2 回目の検定記録を用いた方が予測精度が高かった。また、第 1 章の泌乳曲線ではピークを持つ形質において Wilmink の指数関数を組み合わせたモデルが選ばれる傾向が認められた。これらのことより、泌乳曲線の予測において、ピーク時期の情報とこの時期の推移を適切に説明するモデルを利用することが適合性の向上に繋がるものと推察された。

MTP を検定現場に応用すると、検定のたびに個体の泌乳曲線が得られ、授精適期や飼料給

与量の決定といった飼養管理の参考情報として活用することができる。泌乳曲線から得られるデータは多様であり、305日の累積生産量だけでなくピークまでの傾き、泌乳持続性などを定義することで、泌乳曲線の形状を数値化することも可能である。また、グループごとに泌乳曲線のパラメータの平均をとることで、そのグループを代表する泌乳曲線の作出が可能である。例えば牛群ごと、305日乳量階層ごとおよび乳房炎報告の有無などのグループによる泌乳曲線の傾向の把握に役立てることができる。本研究では、第2章で分娩後365日まで、第3章と第4章で分娩後305日までの期間を対象に泌乳曲線を当てはめた。乳牛の評価基準として慣れ親しまれている305日間という単位は今後も引き続き用いられていくと考えられるが、近年の泌乳能力の向上と繁殖性の低下を背景に平均の分娩間隔は425日を超え、それに伴い搾乳日数も360日を超えるようになっている（河原ら2010；公益社団法人北海道酪農検定検査協会2017）、このような状況から、今後は306日を超えた分娩後日数における日乳量の予測が必要になることが予想され、その予測方法やより長い乳期に適合する泌乳曲線の検討が必要であろう。

泌乳曲線に対する多項式の当てはめは、その次数が高くなるほど精度が向上するが、高次になると計算コストが増大するほか過大な柔軟性をもち予期せぬ推移を示すこともある。このため、多項式の当てはめは、正確性とモデルの簡潔さのバランスをとることが重要である。Legendre多項式は、その次数を自由に変更できるという特徴があり、当てはめる適切な次数を検討するのに好都合である。第4章では、分散共分散行列を説明する共分散関数の推定にLegendre多項式を用い、固有値分解を通して適切な次数についての見当をつけた。このような多項式の利用は、基礎研究から現場への応用のいずれの局面においても利便性が高く労力とコストの軽減に寄与するものと考えられた。

6.2 体細胞スコアと乳房炎の遺伝評価

乳房炎に罹患すると乳量の低下、生乳の廃棄および治療にかかる費用や労力など様々な損失が発生する。また、乳房炎が治癒しないと一般的な生産寿命を全うせずに廃用せざるを得ず、育成期の費用の回収、選抜淘汰の機会損失など経営効率にも悪影響を与える。SCSは、乳房炎罹患の指標として酪農家に広く認識されており、上述の理由から検定成績のなかで非常に関心の高い項目になっている。乳量を重視した改良から長命連産を意識した改良へシフトしつつある現在において、SCSや乳房炎といった健全性形質の改良は、その遺伝率が低いものの年々関心が高まっており、遺伝的な面での下支えが求められている。

SCSと乳房炎の遺伝率は、産次の進行に伴いいずれも高くなる傾向があり、通常起こりえる産次の進行すなわち選抜に伴うに低下が認められなかった。表型的には、産次の進行に伴い乳房炎罹患個体が増加する傾向があり、その影響を受けてかSCSも産次の増加に伴い上昇す

る傾向がある。SCS と乳房炎の遺伝率の推移は、産次の進行に伴い遺伝的な個体差が増大することを示しており、この影響が表型的な変動にも表れたものと推察された。SCS および乳房炎における同一形質の初産と 2 産間の遺伝相関は、いずれも 0.90 を超える高い値であった。これは、選抜の方向性が 2 産以降になっても大きく変わらないことを意味し、SCS と乳房炎ともに初産時に得られた評価値を用いた選抜が可能であるものと推察された。ただし、低い遺伝率から信頼度が低いことが予想されるため、選抜の際には他の形質も考慮に入れるなど注意が必要である。SCS と乳房炎の遺伝的な関連は、第 5 章において推定した平均体細胞スコア (avSCS) と乳房炎の遺伝相関からその関係を知ることが出来る。両者の遺伝相関は、0.54 から 0.68 の範囲であり、同一形質とみなすことが難しいと推察した。一方で乳房炎と体細胞スコアの標準偏差 (sdSCS) および乳房炎と最大体細胞スコア (maxSCS) の遺伝相関は、それぞれ 0.68 から 0.79 および 0.72 から 0.82 であり乳房炎と avSCS より高い値が推定された。sdSCS と maxSCS は、SCS の変動を説明する形質であることから、avSCS との比較において、乳房炎との関係がより強いと推察した。これらより、SCS の遺伝評価値のみで乳房炎抵抗性の遺伝的改良を行うことは効率的でないことを示唆した。

わが国では、SCS が初産のみの反復モデルによる遺伝評価、乳房炎については遺伝評価が実施されていない。SCS に対する選抜は、産次間の遺伝相関から選抜の方向性が大きく変わることはないと考えられるが、その遺伝率から泌乳形質ほどの信頼度が確保できていないと考えられる。選抜の正確度を向上させるには、2 産以降のデータの利用について検討が必要である。その際には、初産において大きな差異が認められなかった永続的環境分散と残差分散の分娩後日数による差異について考慮が必要であろう。また、乳房炎抵抗性の改良には、SCS による間接選抜ではなく乳房炎と体細胞数の代替形質の利用が有効であると示唆されたことから、わが国における乳房炎記録の収集体制の強化および遺伝評価システムの構築が望まれる。さらに、乳房炎のような遺伝率の低い形質、疾病形質においては、一塩基多型 (SNP) 情報を用いたゲノミック評価による信頼度の向上やゲノムワイド関連解析による影響の大きい SNP の探索などが有効であると考えられる。

Abstract

Lactation curves are critical to efficient dairy management and are used widely for purposes ranging from feeding management to selection. Similarly, the somatic cell count is an indicator of mastitis and is thus directly connected to the profitability of dairy operations. An increase in somatic cell count is expected to cause lower longevity of a milking cow because of a high risk of mastitis and reduced milk production. Information obtained from lactation curves and from the indicator statistics for functional (health) traits should improve herd productivity. Hence the main objective of this paper was to estimate lactation curves and investigate methods of genetic evaluation of somatic cell score (SCS) and mastitis. I conducted the following four studies in the Holstein population of Hokkaido.

The objective of the first study was to compare the fitness of lactation curve models for milk, fat, solids non-fat (SNF) and protein yields; fat, SNF and protein contents; and SCS. Data consisted of 5,645,976 test-day records for the first to 11th lactations, obtained from 346,221 Holstein cows and collected between 2000 and 2004 by the Hokkaido Dairy Milk Recording and Testing Association. Lactation curves with the optimum fitness for each trait were selected from 23 models as follows: Legendre polynomials of orders 1 to 5 (five models: L1, L2, L3, L4, and L5); Legendre polynomials of orders 1 to 5 combined with Wilmink's exponential function (five models: L1W, L2W, L3W, L4W, and L5W); and polynomials of orders 3 to 5 combined with logarithmic or periodic functions or both (13 models). Lactation curve models were compared by using an Akaike information criterion, a Bayesian information criterion, the coefficient of determination (R^2), and the mean residual. Of these four criteria, the Bayesian information criterion was mainly used, because it accounted for not only the number of parameters but also the number of observations. The optimum lactation curve models for milk, fat and SNF yields and for fat, SNF and protein contents were selected out of any one of L4, L3W, L4W, and L5W. In contrast, the optimum lactation curves for protein yield and SCS were polynomial models

with logarithmic or periodic functions, or both. Use of the lactation curve models selected in this study would be profitable as standard lactation curves for feeding management.

The objective of the second study was to investigate the accuracy of a multiple trait prediction (MTP) procedure in predicting 305-d production using early part lactation yields. Data consisted of 9,662,234 test-day records for the first to 10th lactations, obtained from 526,603 Holstein cows and collected between 1998 and 2005 by the Hokkaido Dairy Milk Recording and Testing Association. The true 305-day production was calculated by using the test interval method (TIM) and all 11 test-day records collected every month. MTP and the TIM combined modified Method P (TIM-MP) were used to predict 305-day production. MTP with prior information for herd-year effect in each herd in which this information could appropriately explain each effect of management (MTP_{hy}) was compared for herd \times 2-year period of calving effect. Test schemes that were representative of monthly (standard, alternate a.m./p.m., a.m. or p.m.) and bimonthly (standard, alternate a.m./p.m., a.m. or p.m.) were examined to compare the accuracy of MTP and TIM in estimating lactation yield. Unlike TIM-MP, MTP_{hy} was able to predict 305-day production with high accuracy and small bias from early part-lactation yields. MTP_{hy} also maintained high accuracy when more fresh, prior information was used. MTP_{hy} remained superior even when simple testing schemes were used. Prior information needed to be subdivided and updated frequently to retain this high accuracy. Thus MTP_{hy} is a desirable method of predicting 305-day production from early part-lactation yields by using various testing intervals and schemes.

The objectives of the third study were to 1) determine the optimal genetic evaluation model of SCS by random regression modeling in the first three lactations through comparison of the additive genetic and permanent covariance structures of test-day SCS with those of a multi-trait analysis; and 2) estimate the 305-day heritabilities of SCS in Hokkaido's Holstein cows. Multi-trait analysis assuming different yield traits at different stages of lactation, as well as random regression test-day models with multi-lactation, was used in the analyses. In the random regression analysis, variance components were estimated via Legendre polynomials in days of the order of 0 (repeated) or 1 for additive genetic effects and the order of 1, 2, 3, or 4 for permanent environmental effects. The model selection criteria were bias, mean square error, and correlations of the sum of predicted additive genetic effects or sum of predicted permanent environment effects in 305 days, compared with the multi-trait results. The optimal genetic evaluation model of SCS was Legendre polynomials with an order of 0 for additive genetic effects and an order of

3 for permanent environment effects. The heritabilities of 305-day SCS were 0.18 for the first lactation, 0.19 for the second, and 0.20 for the third.

The objectives of the fourth study were to estimate the heritability of mastitis incidence and the genetic correlations between mastitis and SCS statistics, as well as to compare the viabilities of different models. I used test-day records that included mastitis incidence and SCS data collected from Holstein cows calving from 1988 to 2015 in Hokkaido, Japan. As indicators of mastitis, the average SCS (avSCS), the standard deviation of SCS (sdSCS), and the maximum SCS (maxSCS) were calculated by using test-day records up to the first 305 days in milk within a lactation. I compared a four-trait repeatability animal model (multi-trait repeatability, MTRP) with a four-trait multiple-lactation animal model (multi-trait multiple-lactation, MTML). The heritability of mastitis was equal to, or lower than, 0.05 in both models. With the MTML, the genetic correlations between lactations within the same trait were positive and close to 1. With the MTRP, the estimated genetic correlations of mastitis incidence were 0.66 with avSCS, 0.79 with sdSCS, and 0.82 with maxSCS. Multi-traits evaluation by using SCS statistics should give extra reliability to the evaluation of mastitis because of the high and positive genetic correlations among these traits.

The optimum model of the lactation curve differed depending on the combination of trait and lactation, but a model that combines a fourth-order Legendre polynomial with Wilmink's exponential function can be used for general purposes. Use of a well-fitting lactation curve model increases prediction accuracy. In contrast, the use of a general-purpose model is practical and improves convenience. In selecting a lactation curve model I need to consider the balance among accuracy, convenience, and calculation cost. Application of information from the lactation curve, such as daily yield, cumulative yield, curve shape, and breeding value, to feeding management and selection will improve herd productivity.

The high genetic correlation between first and second lactations within a trait implies that low SCS and low mastitis incidence could be selected by using breeding value in the first lactation. However, the reliability of breeding value for selection against mastitis will be low because of the low heritability of mastitis. Multi-traits evaluation that includes evaluation of an indicator of mastitis is needed to improve reliability. On the basis of the genetic correlations, SCS and mastitis were not considered to be the same trait. This result suggests that selection by the SCS statistics is more effective in genetic improvement for mastitis resistance than selection by SCS alone. The genetic evaluation

models of SCS and mastitis proposed in this study should improve selection accuracy and reduce yield losses by improving milk quality.

要約

泌乳曲線は、飼養管理から選抜淘汰まで幅広く利用される酪農経営を効率的に行うのに必要不可欠な情報である。同様に体細胞数は、乳房炎の指標ともされており、その増加により乳房炎発症リスクが高まり乳牛の長命性を低下させる可能性があるほか、乳量も低下させるため酪農家の収益性に直結する情報である。泌乳曲線から得られる情報および機能性（健康）形質を反映する指標を選抜に用いることで牛群の生産性が向上することが期待される。そこで、本論文では、北海道のホルスタイン集団における泌乳曲線の推定、体細胞スコア（SCS）と乳房炎の遺伝的能力評価方法に関する次の4つの研究を実施した。

第一の研究の目的は、乳量、乳脂量、無脂固形分量、乳タンパク質量、乳脂率、無脂固形分率、乳タンパク質率およびSCSの8形質に対し、泌乳曲線モデルの適合性を検討することである。データは、2000年から2004年に社団法人北海道酪農検定検査協会に集積されたホルスタイン種346,221頭の初産から11産までの5,645,976件の検定日記録である。適合性を検討した23種類のモデルは、1次から5次のLegendre多項式モデル（L1, L2, L3, L4およびL5）、Legendre多項式にWilinkの指数関数を加えたモデル（L1W, L2W, L3W, L4WおよびL5W）、さらに、対数関数と周期関数を組み合わせた3次から5次の13種のモデルである。泌乳曲線モデルの適合性の検討には、赤池の情報量規準（AIC）、ベイズ流情報量規準（BIC）、決定係数および平均誤差の中で、パラメータ数のみならず観測値数も考慮してモデルの適合性を判断できるBICを主に使用した。乳量、乳脂量、無脂固形分量および乳成分率における泌乳曲線は、L4, L3W, L4WおよびL5Wのモデルが高い適合性を示した。乳タンパク質量およびSCSに関して適合性が高い泌乳曲線は、対数関数および周期関数の組み込まれたモデルであった。本研究で選択された泌乳曲線を用いることにより、標準泌乳曲線として飼養管理の有益な指標として活用できる。

第二の研究の目的は、多形質予測法（Multiple-Trait Prediction；MTP）を使用して途中経過記録から305日乳生産量の予測精度を調査することである。データは、1998年から2005年に北海道で収集された526,603頭のホルスタイン種における初産から10産の9,662,234件の検定日記録である。真の305日乳生産量は、1ヵ月間隔で実施した11回の検定日記録を使用し（305日の完成記録）、検定日間隔法（TIM）からの推定値と仮定した。TIMとMethod

P の修正法を組み合わせた手法 (TIM-MP) および MTP を乳期中の記録から 305 日乳生産量を予測するために使用した。事前情報として牛群年次効果を考慮した MTP (MTP_{hy}) において、利用する牛群年次 (2 年単位) による精度の比較から事前情報の更新頻度を検討した。また、毎月 (標準, 夜朝交互, 朝のみまたは夜のみ) および隔月 (標準, 夜朝交互, 朝のみまたは夜のみ) の検定法による 305 日乳生産量の推定精度を MTP と TIM で比較した。牛群ごとの事前情報を考慮した MTP_{hy} は、TIM-MP と比較し、検定回数の少ない段階で精度が高く偏りの小さい 305 日乳生産量の予測が可能であった。 MTP_{hy} の精度は、より直近の事前情報を用いることで高くなり、簡易検定法を用いた場合においても優れていた。MTP において事前情報は、牛群ごとに細分化し、頻繁に更新することが 305 日乳生産量の予測精度を維持するのに重要であると考えられた。また、MTP は、泌乳初期のほか様々な検定方法や検定間隔の記録からもより精度の高い 305 日乳生産量の予測が可能な手法であった。

第三の研究目的は、3 産次までの検定日 SCS における乳期内の相加的遺伝分散の変動を調査し、遺伝評価に最適な検定日モデルを検討することおよび 305 日換算の遺伝率を推定することである。分散成分は、各泌乳ステージを別形質とした産次ごとの多形質分析と分娩後 305 日までの記録を用いた多産次変量回帰分析より推定した。変量回帰分析における相加的遺伝効果と永続的環境効果の分娩後日数に対する推移の説明には、それぞれ 0 次 (反復) から 1 次および 1 次から 4 次の Legendre 多項式を用いた。モデル選択の指標には、305 日平均評価値間の相関、偏りおよび平均平方誤差を用いた。相加的遺伝分散は、多形質分析の共分散行列を固有値分解した結果、最大でも 1 次の Legendre 多項式で説明が可能であった。一方、永続的環境分散は、変量回帰分析の結果、より高次の多項式の当てはめが必要であった。最終的に遺伝評価モデルは、相加的遺伝効果を反復モデルとし永続的環境効果に 3 次の Legendre 多項式を当てはめるのが実用上最適であると考えられた。305 日換算の遺伝率は、初産、2 産および 3 産でそれぞれ 0.18, 0.19 および 0.20 であった。

第四の研究目的は、乳房炎の遺伝率、乳房炎と SCS 統計量間の遺伝相関を推定し、異なるモデルの実用性について比較を行うことである。北海道の牛群検定記録のうち 1988 年から 2015 年に分娩した初産から 2 産のホルスタイン雌牛における乳房炎と SCS の検定日記録を分析に用いた。乳房炎の記録は、酪農家の申告により毎月の検定立会時に報告される疾病コードと除籍時に報告される除籍理由コードの 2 種類を用いた。本研究における乳房炎は、分娩後 305 日以内に発症したか否かの 2 値形質として定義したが線形形質として扱った。乳房炎指示形質として、平均 SCS (avSCS), SCS の標準偏差 (sdSCS) および最大 SCS (maxSCS) を定義し、分娩後 305 日までの検定日記録を用いて算出した。検討したモデルは、4 形質反復アニマルモデル (multi-trait repeatability; MTRP) と 4 形質多産次アニマルモデル (multi-trait multiple-lactation; MTML) である。乳房炎の遺伝率は、全てのモデルにおいて 0.05 以下であった。MTRP で推定された乳房炎と avSCS, sdSCS および maxSCS との遺伝相関は、

それぞれ 0.66, 0.79 および 0.82 であった。SCS 統計量と乳房炎間の高い遺伝相関から、SCS 統計量との多形質モデル評価による乳房炎の遺伝評価値の信頼度向上が期待された。また、MTML で推定された同一形質における産次間の遺伝相関が正で 1 に近似したことより、異なる産次を異なる形質として扱う必要がないことが示唆された。

泌乳曲線モデルは、形質と産次の組み合わせにより最適なモデルが異なったが、Legendre 多項式 4 次に Wilmink の指数関数を組み合わせたモデルが汎用的に利用可能なモデルであった。当てはまりの良い泌乳曲線モデルの利用は予測の精度を向上させる。一方、汎用的なモデルの利用は実用的であり利便性を向上させる。泌乳曲線モデルは、正確性、利便性および計算コストなどのバランスを考慮した選択が必要である。泌乳曲線を利用して得られる日量、累積量、形状および遺伝評価値といった情報を日々の飼養管理や選抜淘汰に活用することで牛群の生産性が向上するものと考えられた。

SCS と乳房炎は、同一形質の初産と 2 産間に高い遺伝相関が認められたことにより、いずれも初産の評価値による選抜が可能であると考えられた。しかし、乳房炎は、遺伝率が低いためその指示形質と一緒に遺伝評価を行い選抜の信頼性を向上させる必要がある。SCS と乳房炎は、遺伝相関から同一形質ではないと考えられたことより、SCS の遺伝評価のみで乳房炎抵抗性の遺伝的改良を行うことは効率的でないことが示唆された。本研究で提案した SCS と乳房炎の遺伝評価モデルは、選抜の正確性を向上させるほか乳質改善による損失の低減が間接反応として期待できるものと推察された。

謝辞

本論文の作成にあたり、帯広畜産大学生命・食料科学研究部門の萩谷功一准教授には、詳細な校閲と終始適切なお助言を賜ったほか、研究の継続にあたり有益な示唆をいただきました。同じく帯広畜産大学生命・食料科学研究部門の口田圭吾教授には、本論文の校閲のほか長きにわたり有益なお指導とお助言を賜りました。ここに厚く御礼を申し上げます。帯広畜産大学生命・食料科学研究部門の川島千帆准教授、同研究部門の後藤達彦助教には、本論文の審査において有益なお助言を賜りましたことを心より御礼申し上げます。

帯広畜産大学鈴木三義名誉教授には、大学院へ進学するきっかけを与えていただくとともに、終始丁寧なお指導を賜りましたことに深く感謝いたします。

本研究の計画、分析方法、結果の考察および論文作成まで丁寧かつ的確なお助言をいただきました北海道ホルスタイン農業協同組合登録部改良課の河原孝吉博士、後藤裕作課長および馬場俊見博士に心から感謝いたします。酪農学園大学農食環境学群の増田豊准教授には、プログラムの提供、プログラミングおよび研究内容に関する的確かつ有益なお助言により研究活動を支援いただきました。また、様々な議論を通して育種学への理解を深めることが出来ました。心からの御礼を申し上げるとともに深く感謝いたします。農研機構畜産研究部門の武田尚人博士、農研機構北海道農業研究センターの山崎武志博士には、研究活動における議論を通じて育種学の新しい視点を賜りましたことに感謝いたします。また、これまでお助言をいただきました関係機関および関係団体の皆様に感謝の意を表します。

公益社団法人北海道酪農検定検査協会の荒井義久専務、元職員の梅野英俊氏には研究業務の遂行にあたりご理解と便宜を賜ったことに感謝いたします。乳牛検定部の曾我部道彦部長、検定課の中川智史課長補佐、電算課の阿部隼人主査には、検定データの取り扱い、データの編集および分析内容の検討に多大なるご協力をいただきました。ここに深く感謝いたします。また、検定課の佐坂俊弘課長を初め職員の皆様には、普段から温かい励ましのお言葉やご支援をいただいたことに感謝いたします。

最後に、これまで支えてくれた両親、温かく応援してくれた妻、そして安らぎを与えてくれた我が子ども達に深く感謝します。

参考文献

- Ali TE, Schaeffer LR. 1987. Accounting for covariances among test day milk yields in dairy cows. *Canadian Journal of Animal Science* **67**, 637-644.
- Bohmanova J, Miglior F, Jamrozik J. 2009. Use of test-day records beyond three hundred five days for estimation of three hundred five-day breeding values for production traits and somatic cell score of Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **92**, 5314-5325.
- Bohmanova J, Miglior F, Jamrozik J, Misztal I, Sullivan PG. 2008. Comparison of random regression models with legendre polynomials and linear splines for production traits and somatic cell score of Canadian Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **91**, 3627-3638.
- Brody S, Ragsdale AC, Turner CW. 1923. The rate of decline of milk secretion with the advance of the period of lactation. *Journal of General Physiology* **5**, 441-444.
- Brody S, Turner CW, Ragsdale AC. 1924. The relation between the initial rise and the subsequent decline of milk secretion following parturition. *Journal of General Physiology* **6**, 541-545.
- Bucek P, Zottl K, Kyntäjä J, Miglior F, Leclerc H, van der Westhuizen J, Kuwan K, Lavon Y, Haase K, Trejo C, Radzio D, Oudah EZM. 2015. World-wide trends in milk-recording in cattle. *Icar Technical Series* **19**, 107-119.
- Caccamo M, Veerkamp RF, de Jong G, Pool MH, Petriglieri R, Licitra G. 2008. Variance components for test-day milk, fat, and protein yield, and somatic cell score for analyzing management information. *Journal of Dairy Science* **91**, 3268-3276.
- Carlén E, Strandberg E, Roth A. 2004. Genetic parameters for clinical mastitis, somatic cell score, and production in the first three lactations of Swedish Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **87**, 3062-3070.
- Congleton Jr. WR, Everett RW. 1980. Application of the incomplete gamma function to predict cumulative milk production. *Journal of Dairy Science* **63**, 109-119.
- Da Y, Grossman M, Misztal I, Wiggans GR. 1992. Estimation of genetic parameters for somatic cell score in Holsteins. *Journal of Dairy Science* **75**, 2265-2271.

- de Haas Y, Ouweltjes W, ten Napel J, Windig JJ, de Jong G. 2008. Alternative somatic cell count traits as mastitis indicators for genetic selection. *Journal of Dairy Science* **91**, 2501-2511.
- de Roos APW, Harbers AGF, de Jong G. 2003. Genetic parameters of test-Day somatic cell score estimated with a random regression model. *Interbull Bulletin* **31**, 97-101.
- Detilleux J, Leroy PL. 2000. Application of a mixed normal mixture model for the estimation of mastitis-related parameters. *Journal of Dairy Science* **83**, 2341-2349.
- Doekes HP, Veerkamp RF, Bijma P, Hiemstra SJ, Windig J. 2018. Value of the Dutch Holstein Friesian germplasm collection to increase genetic variability and improve genetic merit. *Journal of Dairy Science* **101**, 10022-10033.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2008. 乳用牛評価報告 第 28 号. pp.30-36. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2013. 乳用牛評価報告 第 33 号. pp.9-18. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2015. 乳用牛評価報告 第 35 号. pp.9-20. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- 独立行政法人家畜改良センター. 2017. 遺伝能力曲線 [homepage on the Internet]. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県, [cited 10 September 2020]. Available from URL: <http://www.nlbc.go.jp/kachikukairyo/iden/nyuyogyu/hyokahoho/lact.html>
- Druet T, Jaffrézic F, Boichard D, Ducrocq V. 2003. Modeling lactation curves and estimation of genetic parameters for first lactation test-day records of French Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **86**, 2480-2490.
- Druet T, Jaffrézic F, Ducrocq V. 2005. Estimation of genetic parameters for test day records of dairy traits in the first three lactations. *Genetics Selection Evolution* **37**, 257-271.
- Dutch/Flemish Cattle Improvement Cooperative CRV . 2016. Publications (E-27 Udder Health) [homepage on the Internet]. Dutch/Flemish Cattle Improvement Cooperative CRV, Arnhem, Netherlands; [cited 7 January 2019]. Available from URL: <https://www.crv4all-international.com/publications/page/5>
- Emanuelson U, Danell B, Philipsson J. 1988. Genetic parameters for clinical mastitis, somatic cell counts, and milk production estimated by multiple-trait restricted maximum likelihood. *Journal of Dairy Science* **71**, 467-476.
- Everett RW, Carter HW. 1968. Accuracy of test interval method of calculating dairy herd improvement association records. *Journal of Dairy Science* **51**, 1936-1941.
- Finocchiaro R, Visentin G, Penasa M, van Kaam JBCHM, Marusi M, Civati G, Cassandro M.

2018. Alternative use of somatic cells counts in genetic selection for mastitis resistance: A new estimated breeding value for Italian Holstein breed. *Interbull Bulletin* **53** 31-33.
- Fujii C, Suzuki M. 2006. Comparison of homogeneity and heterogeneity of residual variance using random regression test-day models for first lactation Japanese Holstein cows. *Animal Science Journal* **77**, 28-32.
- Gaines WL. 1927. Persistency of lactation in dairy cows. *University of Illinois Agricultural Experiment Station* **288**, 355-424.
- Govignon-Gion A, Dassonneville R, Baloche G, Ducrocq V. 2016. Multiple trait genetic evaluation of clinical mastitis in three dairy cattle breeds. *Animal* **10**, 558-565.
- Grossman M, Koops W J. 1988. Multiphasic analysis of lactation curves in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **71**, 1598-1608.
- Guo Z, Swalve HH. 1995. Modeling of the lactation curve as a sub-model in the evaluation of test day records. *Proceedings of the open session of the Interbull annual meeting*, Prague, Czech Republic, September 7-8, 1995. International Bull Evaluation Service Bulletin Number **11**. Department of Animal Breeding and Genetics, SLU, Uppsala, Sweden.
- Guo Z, Swalve HH. 1997. Comparison of different lactation curve sub-models in test day models. *Proceedings of the 1997 Interbull meeting*, Vienna, Austria, August 28-29, 1997. International Bull Evaluation Service Bulletin Number **16**, 75-79. Department of Animal Breeding and Genetics, SLU, Uppsala, Sweden.
- Hagiya K. 2019. Development of genetic evaluation for milk production traits of Holsteins in Japan. *Animal Science Journal* **90**, 457-461.
- 萩谷功一, 安宅 倭, 河原孝吉, 後藤裕作, 鈴木三義, 白井達夫, 渥美 正. 2004. ホルスタイン雌牛の検定日記録から乳期生産量を予測する 3 種の方法の比較. *日本畜産学会報* **75**, 345-351.
- Hagiya K, Atagi Y, Osawa T, Yamazaki T. 2020. Genetic evaluation of heat tolerance in Holstein cows in Japan. *Animal Science Journal* **91**, e13437.
- Hagiya K, Yamazaki T, Nagamine Y, Togashi K, Yamaguchi S, Gotoh Y, Kawahara T, Masuda Y, Suzuki M. 2014. Genetic correlations between production and disease traits during first lactation in Holstein cows. *Animal* **8**, 217-223.
- Haile-Mariam M, Goddard ME, Bowman PJ. 2001. Estimates of genetic parameters for daily somatic cell count of Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **84**, 1255-1264.
- Henderson CR. 1984. *Applications of linear models in animal breeding*. University of Guelph Press, Guelph, ON, Canada.
- Hostens M, Ehrlich J, Van Ranst B, Opsomer G. 2012. On-farm evaluation of the effect of metabolic diseases on the shape of the lactation curve in dairy cows through the MilkBot

- lactation model. *Journal of Dairy Science* **95**, 2988-3007.
- 一般社団法人 J ミルク. 2019. 酪農経営関連の基礎的データ [homepage on the Internet]. 一般社団法人 J ミルク, 東京, [cited 10 September 2020]. Available from URL: <https://www.j-milk.jp/gyokai/database/keiei-kiso.html>
- Jakobsen JH, Madsen P, Jensen J, Pedersen J, Christensen LG, Sorensen DA. 2002. Genetic parameters for milk production and persistency for Danish Holsteins estimated in random regression models using REML. *Journal of Dairy Science* **85**, 1607-1616.
- Jamrozik J, Kistemaker GJ, Dekkers JCM, Schaeffer LR. 1997. Comparison of possible covariates for use in a random regression model for analyses of test day yields. *Journal of Dairy Science* **80**, 2550-2556.
- Jamrozik J, Koeck A, Miglior F, Kistemaker GJ, Schenkel FS, Kelton DF, Van Doormaal BJ. 2013. Genetic and genomic evaluation of mastitis resistance in Canada. *Interbull Bulletin* **47**, 43-51.
- Jensen J. 2001. Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models. *Journal of Dairy Science* **84**, 2803-2812.
- Jones T. 1997. Empirical Bayes prediction of 305-day milk production. *Journal of Dairy Science* **80**, 1060-1075.
- Jones GM, Heald CW, Patterson WN, Robinson DE. 1977. Use of the Fossomatic somatic cell counts in a mastitis control program. *Journal of Food Protection* **40**, 490-492.
- 河原孝吉, 後藤裕作, 増田 豊, 山口 諭, 鈴木三義. 2010. ホルスタインにおける縦断 2 値データを使用した雌牛の受胎率に影響する遺伝的および環境的要因. 日本畜産学会報 **81**, 121-132.
- 河原孝吉, 曾我部道彦, 斉藤祐介, 鈴木三義. 2000. 朝または夕の産乳能力の検定記録から 1 日当たりの乳量と乳成分量を推定するための要因. 日本畜産学会報 **71**, 235-244.
- Kendrick JF. 1940. The cow tester's manual. pp.23-27. United States Government Printing Office, Washington, DC.
- Kennedy BW, Sethar MS, Moxley JE, Downey BR. 1982. Heritability of somatic cell count and its relationship with milk yield and composition in Holsteins. *Journal of Dairy Science* **65**, 843-847.
- Keown JF, Van Vleck LD. 1973. Extending lactation records in progress to 305-day equivalent. *Journal of Dairy Science* **56**, 1070-1079.
- Koeck A, Heringstad B, Egger-Danner C, Fuerst C, Fuerst-Waltl B. 2010. Comparison of different models for genetic analysis of clinical mastitis in Austrian Fleckvieh dual-purpose cows. *Journal of Dairy Science* **93**, 4351-4358.
- Koeck A, Miglior F, Kelton DF, Schenkel FS. 2012a. Alternative somatic cell count traits to im-

- prove mastitis resistance in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **95**, 432-439.
- Koeck A, Miglior F, Kelton DF, Schenkel FS. 2012b. Short communication: Genetic parameters for mastitis and its predictors in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **95**, 7363-7366.
- 公益社団法人北海道酪農検定検査協会. 2013. 平成 24 年 2012 年間検定成績 Annual Report. pp.38. 公益社団法人北海道酪農検定検査協会, 北海道.
- 公益社団法人北海道酪農検定検査協会. 2017. 平成 28 年度 (2016) 個体の 305 日間成績 Vol.41 [homepage on the Internet]. 公益社団法人北海道酪農検定検査協会, 北海道, [cited 15 September 2020]. Available from URL: <https://www.hmrt.or.jp/report>
- 公益社団法人北海道酪農検定検査協会. 2020. 2019 年 年間検定成績 [homepage on the Internet]. 公益社団法人北海道酪農検定検査協会, 北海道, [cited 10 September 2020]. Available from URL: <https://www.hmrt.or.jp/report>
- Lassen J, Hansen M, Sørensen MK, Aamand GP, Christensen LG, Madsen P. 2003. Genetic relationship between body condition score, dairy character, mastitis, and diseases other than mastitis in first-parity Danish Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **86**, 3730-3735.
- Legates JE, Grinnells. 1952. Genetic relationships in resistance to mastitis in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **35**, 829-833.
- Lidauer M, Mäntysaari EA. 1999. Multiple trait reduced rank random regression test-day model for production traits. *Interbull Bulletin* **22**, 74-80.
- Liu Z, Reinhardt F, Bünger A, Jaitner J, Reents R. 2003. Genetic evaluation of somatic cell scores using a random regression test day model for a very large dairy cattle population. *Interbull Bulletin* **31**, 88-91.
- Liu YX, Zhang J, Schaeffer LR, Yang RQ, Zhang WL. 2006. Optimal random regression models for milk production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **89**, 2233-2235.
- López-Romero P, Carabaño MJ. 2003. Comparing alternative random regression models to analyse first lactation daily milk yield data in Holstein-Friesian cattle. *Livestock Production Science* **82**, 81-96.
- Lush JL. 1950. Inheritance of susceptibility to mastitis. *Journal of Dairy Science* **33**, 121-125.
- Luttinen A, Juga J. 1997. Genetic relationships between milk yield, somatic cell count, mastitis, milkability and leakage in Finnish dairy cattle population. *Interbull Bulletin* **15**, 78-83.
- Martin P, Barkema HW, Brito LF, Narayana SG, Miglior F. 2018. Symposium review: Novel strategies to genetically improve mastitis resistance in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **101**, 2724-2736.

- 増田 豊, 鈴木三義. 2008. 乳牛の各泌乳ステージにおける検定日乳量に影響を及ぼす諸要因の検討. 日本畜産学会報 **79**, 9-18.
- 増田 豊, 鈴木三義. 2011. 乳用牛の泌乳持続性に対する遺伝評価モデルの比較. 日本畜産学会報 **82**, 297-304.
- Miller RH, Hooven Jr. NW, Smith JW, Harvey WR, Creegan ME. 1972b. Modified regression for estimating total lactation from part-lactation yields. *Journal of Dairy Science* **55**, 208-213.
- Miller RH, Pearson RE, Fohrman MH, Creegan ME. 1972a. Methods of projecting complete lactation production from part-lactation yield. *Journal of Dairy Science* **55**, 1602-1606.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee DH. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). *Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production*, Montpellier, France. CD-ROM Communication No. 28-07.
- 三浦伸也, 鈴木三義. 2006. 北海道の乳牛集団における体細胞スコアの遺伝率推定. 日本畜産学会報 **77**, 1-8.
- Monardes HG, Kennedy BW, Moxley JE. 1983. Heritabilities of measures of somatic cell count per lactation. *Journal of Dairy Science* **66**, 1707-1713.
- Negussie E, Strandén I, Mäntysaari EA. 2008. Genetic association of clinical mastitis with test-day somatic cell score and milk yield during first lactation of finnish ayrshire cows. *Journal of Dairy Science* **91**, 1189-1197.
- Nelder JA. 1966. Inverse polynomials, a useful group of multi-factor response functions. *Biometrics* **22**, 128-141.
- Nishiura A, Sasaki O, Aihara M, Takeda H, Satoh M. 2015. Genetic analysis of fat-to-protein ratio, milk yield and somatic cell score of Holstein cows in Japan in the first three lactations by using a random regression model. *Animal Science Journal* **86**, 961-969.
- Nordic Cattle Genetic Evaluation. 2017. NAV routine genetic evaluation of dairy cattle - data and genetic models. 5th edition, [homepage on the Internet]. Nordic Cattle Genetic Evaluation, Aarhus, [cited 17 September 2020]. Available from URL: <http://www.nordicebv.info/wp-content/uploads/2017/03/NAV-routine-genetic-evaluation-122016.FINAL.pdf>
- Norman HD, Dickinson FN, Wright JR. 1985. Merit of extending completed records of less than 305 days. *Journal of Dairy Science* **68**, 2646-2654.
- Norman HD, VanRaden PM, Wright JR, Clay JS. 1999. Comparison of test interval and best prediction methods for estimation of lactation yield from monthly, a.m.-p.m., and tri-monthly testing. *Journal of Dairy Science* **82**, 438-444.

- Ødegård J, Jensen J, Klemetsdal G, Madsen P, Heringstad B. 2003. Genetic analysis of somatic cell score in Norwegian cattle using random regression test-day models. *Journal of Dairy Science* **86**, 4103-4114.
- Pereira JAC, Suzuki M, Hagiya K. 2001. Prediction of 305 days milk production from early records in dairy cattle using an empirical Bayes method. *Asian-Australasian Journal of Animal Science* **14**, 1511-1515.
- Pérez-Cabal MA, Charfeddine N. 2013. Genetic relationship between clinical mastitis and several traits of interest in Spanish Holstein dairy cattle. *Interbull Bulletin* **47**, 77-81.
- Pinedo PJ, De Vries A, Webb DW. 2010. Dynamics of culling risk with disposal codes reported by dairy herd improvement dairy herds. *Journal of Dairy Science* **93**, 2250-2261.
- Ptak E, Jagusiak W, Żarnecki A, Otwinowska-Mindur A. 2011. Heritabilities and genetic correlations of lactational and daily somatic cell score with conformation traits in Polish Holstein cattle. *Czech Journal of Animal Science* **56**, 205-212.
- Ptak E, Schaeffer LR. 1993. Use of test day yields for genetic evaluation of dairy sires and cows. *Livestock Production Science* **34**, 23-34.
- Read RB, Reyes Jr AL, Bradshaw JG, Peeler JT. 1969. Evaluation of seven procedures for detection of abnormal milk due to mastitis. *Journal of Dairy Science* **52**, 1359-1367.
- Reents R, Jamrozik J, Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1995. Estimation of genetic parameters for test day records of somatic cell score. *Journal of Dairy Science* **78**, 2847-2857.
- Rupp R, Boichard D. 1999. Genetic parameters for clinical mastitis, somatic cell score, production, udder type traits, and milking ease in first lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science* **82**, 2198-2204.
- Sargent FD, Lytton VH, Wall Jr. OG. 1968. Test interval method of calculating dairy herd improvement association records. *Journal of Dairy Science* **51**, 170-179.
- 佐々木 修, 相原 光夫, 西浦 明子, 武田 尚人, 佐藤 正寛. 2013. ホルスタイン種牛群における管理指標としての標準乳量算出モデルの検討. 日本畜産学会報 **84**, 1-10.
- 佐々木 修, 相原 光夫, 西浦 明子, 武田 尚人, 佐藤 正寛. 2015. 乳量および乳成分率への環境の影響と泌乳曲線による環境要因の補正. 日本畜産学会報 **86**, 13-27.
- Schaeffer LR, Burnside EB. 1976. Estimating the shape of the lactation curve. *Canadian Journal of Animal Science* **56**, 157-170.
- Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. *The proceedings of 5th world congress on genetics applied to livestock production*, Guelph, Ontario, Canada, August, 18, 443-446, 1994.
- Schaeffer LR, Jamrozik J. 1996. Multiple-trait prediction of lactation yields for dairy cows.

- Journal of Dairy Science* **79**, 2044-2055.
- Schaeffer LR, Minder CE, Mcmillan I, Burnside EB. 1977. Nonlinear techniques for predicting 305-Day lactation production of Holsteins and Jerseys. *Journal of Dairy Science* **60**, 1636-1644.
- Schutz MM, Hansen LB, Steuernagel GR, Reneau JK. 1990. Genetic parameters for somatic cells, protein, and fat in milk of Holsteins. *Journal of Dairy Science* **73**, 494-502.
- Sewalem A, Miglior F, Kistemaker GJ, Van Doormaal BJ. 2006. Analysis of the relationship between somatic cell score and functional longevity in Canadian dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **89**, 3609-3614.
- 社団法人北海道乳牛検定協会. 1989. 乳牛の泌乳曲線. 8-33. 社団法人乳牛検定協会. 北海道.
- 社団法人家畜改良事業団. 2009. 乳用種雄牛評価成績 2008-III. pp9-13. 社団法人家畜改良事業団, 東京都.
- 社団法人家畜改良事業団. 2010. 乳用種雄牛評価成績 2009-III. pp9-10. 社団法人家畜改良事業団, 東京都.
- Shaw AO, Beam AL. 1935. The effect of mastitis upon milk production. *Journal of Dairy Science* **18**, 353-357.
- Shook GE, Johnson LP, Dickinson FN. 1980. Factors for improving accuracy of estimates of test-interval yield. *Dairy Herd Improvement Letter* **56**, 9-24.
- Silvestre AM, Petim-Batista F, Colaco J. 2006. The accuracy of seven mathematical functions in modeling dairy cattle lactation curves based on test-day records from varying sample schemes. *Journal of Dairy Science* **89**, 1813-1821.
- Stanton TL, Jones LR, Everett RW, Kachman SD. 1992. Estimating milk, fat and protein lactation curves with a test day model. *Journal of Dairy Science* **75**, 1691-1700.
- Statistical Analysis System(SAS). 2004. *SAS onlinedoc* (®)9.1.3. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Strabel T, Szyda J, Ptak E, Jamrozik J. 2005. Comparison of random regression test-day models for Polish black and white cattle. *Journal of Dairy Science* **88**, 3688-3699.
- 鈴木三義. 1998. 形質の評価および測定. 1.7 乳牛. In: 佐々木義之 (ed). 1998. 動物遺伝育種学実験法. 第1版. pp. 17-22. 朝倉書店, 東京.
- Tsuruta S, Misztal I, Strandén I. 2001. Use of the preconditioned conjugate gradient algorithm as a generic solver for mixed-model equations in animal breeding applications. *Journal of Animal Science* **79**, 1166-1172.
- 内田雅之, 熊野康隆. 2016. 北海道における原料乳の品質と今後の課題について. 乳業技術 **66**, 18-34.
- Urioste JI, Franzén J, Strandberg E. 2010. Phenotypic and genetic characterization of novel so-

- matic cell count traits from weekly or monthly observations. *Journal of Dairy Science* **93**, 5930-5941.
- Urioste JI, Franzén J, Windig JJ, Strandberg E. 2012. Genetic relationships among mastitis and alternative somatic cell count traits in the first 3 lactations of Swedish Holsteins. *Journal of Dairy Science* **95**, 3428-3434.
- Van Bebber, Reinsch N, Junge W, Kalm E. 1999. Monitoring daily milk yields with a recursive test day repeatability model (kalman filter). *Journal of Dairy Science* **82**, 2421-2429.
- van der Werf JHJ, Goddard ME, Meyer K. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *Journal of Dairy Science* **81**, 3300-3308.
- VanRaden PM. 1997. Lactation yields and accuracies computed from test day yields and (co) variances by best prediction. *Journal of Dairy Science* **80**, 3015-3022.
- Van Vleck LD, Henderson CR. 1961a. Regression factors for extending part lactation milk records. *Journal of Dairy Science* **44**, 1085-1092.
- Van Vleck LD, Henderson CR. 1961b. Extending part lactation milk records by regression ignoring herd effects. *Journal of Dairy Science* **44**, 1519-1528.
- Voelker DE. 1981. Dairy herd improvement associations. *Journal of Dairy Science* **64**, 1269-1277.
- Wang CS, Rutledge JJ, Gianola D. 1993. Marginal inferences about variance components in a mixed linear model using gibbs sampling. *Genetics Selection Evolution* **25**, 41-62.
- White GC, Couture GW, Anderson EO, Johnson RE. 1937. Chronic bovine mastitis and milk yield. *Journal of Dairy Science* **20**, 171-180.
- Wiggans GR, Shook GE. 1987. A lactation measure of somatic cell count. *Journal of Dairy Science* **70**, 2666-2672.
- Wilmink JBM. 1987a. Adjustment of test-day milk, fat, and protein yield for age, season and stage of lactation. *Livestock Production Science* **16**, 335-348.
- Wilmink JBM. 1987b. Comparison of different methods of predicting 305-day milk yield using means calculated from within-herd lactation curves. *Livestock Production Science* **17**, 1-17.
- Windig JJ, Ouweltjes W, ten Napel J, de Jong G, Veerkamp RF, de Haas Y. 2010. Combining somatic cell count traits for optimal selection against mastitis. *Journal of Dairy Science* **93**, 1690-1701.
- Wood PDP. 1967. Algebraic model of the lactation curve in cattle. *Nature* **216**, 164-165.
- 山口 諭, 河原孝吉, 後藤裕作, 増田 豊, 鈴木三義. 2007. ホルスタイン集団における最適な泌乳

- 曲線モデルの検討. 日本畜産学会報 **78**, 415-425.
- 山口 諭, 増田 豊, 中川智史, 後藤裕作, 阿部隼人, 馬場俊見, 河原孝吉, 鈴木三義. 2015. 北海道のホルスタイン集団における体細胞スコアの遺伝評価モデルの検討. 日本畜産学会報 **86**, 153-164.
- 山崎 武志, 萩谷 功一, 長嶺 慶隆, 武田 尚人, 山口 諭, 曾我部 道彦, 齊藤 祐介, 中川 智史, 富樫 研治, 鈴木 啓一. 2013. 乳用牛における泌乳ステージごとの検定日乳量に対する体細胞スコアの効果. 日本畜産学会報 **84**, 11-18.
- Yamazaki T, Hagiya K, Takeda H, Sasaki O, Yamaguchi S, Sogabe M, Saito Y, Nakagawa S, Togashi K, Suzuki K, Nagamine Y. 2013. Genetic correlations between milk production traits and somatic cell scores on test day within and across first and second lactations in Holstein cows. *Livestock Science* **152**, 120-126.
- Yamazaki T, Takeda H, Nishiura A, Togashi K. 2009. Relationship between the lactation curve and udder disease incidence in different lactation stages in first-lactation Holstein cows. *Animal Science Journal* **80**, 636-643.
- Zavadilová L, Štípková M, Šebková N, Svitáková A. 2015. Genetic analysis of clinical mastitis data for Holstein cattle in the Czech Republic. *Archives Animal Breeding* **58**, 199-204.
- Zavadilová L, Wolf J, Štípková M, Němcová E, Jamrozik J. 2011. Genetic parameters for somatic cell score in the first three lactations of Czech Holstein and Fleckvieh breeds using a random regression model. *Czech Journal of Animal Science* **56**, 251-260.