

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

増田 豊¹・鈴木三義²

¹ 岩手大学大学院連合農学研究科, 盛岡市 020-8550

² 帯広畜産大学, 帯広市 080-8555

(2007. 4. 18 受付, 2007. 10. 25 受理)

要 約 乳牛の各泌乳ステージにおける検定日乳量に関して, 環境効果の大きさおよび遺伝的パラメータを推定し, 各要因の泌乳パターンへの寄与について調査した. データは(社)北海道酪農検定検査協会により1989年1月から2006年7月までに集積された初産および2産牛からの検定日記録, ならびに日本ホルスタイン登録協会北海道支局が保持する血縁情報であった. 泌乳ステージは分娩後6日から30日間隔で設定した. 牛群・分娩年は乳期を通して泌乳量の変動を最も説明したが, 分娩月齢および分娩年月による変動は相対的に小さかった. 遺伝率は初産において0.19から0.35, 2産において0.12から0.29の範囲にあった. 牛群・分娩年および分娩年月による泌乳曲線を説明するには, 高次の多項式関数が必要であった. 相加的遺伝曲線を説明するには, 両産次とも2次のLegendre多項式で十分であったが, 泌乳パターンは産次によって異なることが示された.

日本畜産学会報 79 (1), 9-18, 2008

毎月1回の牛群検定において測定された検定日乳量は, 分娩後305日までの累積乳量(以下, 305日乳量と略す)を推定するために利用される. 305日乳量は乳生産能力の指標として重視され, わが国において遺伝評価に使用されている. 近年, 305日乳量の推定法として多形質予測法(SchaefferとJamrozik 1996)が提案され, 従来の方法よりも推定精度が高いことが明らかとなった(萩谷ら2004). また, 305日乳量の代わりに検定日記録を遺伝評価に利用する検定日モデル(PtakとSchaeffer 1993)が提案され, 多数の国が採用してきている(Togashiら2004). 多形質予測法と検定日モデルに共通する特長は, 検定日乳量の推移を説明する泌乳曲線を考慮することにより, 各個体に固有の泌乳パターンを得ることができる点にある. そのため, 新たな泌乳能力の指標として泌乳パターンに注目した研究が多数報告されている. Muirら(2004)およびHarderら(2006)は, 泌乳パターンと繁殖ならびに疾病形質の間に遺伝的関連が存在することを示唆した. TogashiとLin(2003, 2006)は, 泌乳曲線の形状を遺伝的に改善するための選抜指数を提案した. カナダおよび欧州の一部では, すでに乳用牛の泌乳持続性に関する遺伝評価値を公表している(Kistemaker 2003). 今後, わが国において乳用牛の泌乳形質に関する統計的分析を遂行するにあたり, 検定日記録を直接用いる機会が増加することは確実である.

検定日乳量に影響を及ぼす環境要因として, 牛群, 産次, 分娩月齢, 分娩月, 空胎期間などが知られている. これらの効果の大きさは, 各々の泌乳ステージにおいて異なる(Danell 1990)ため, それらの寄与の総和である標準泌乳曲線も, 環境要因ごとに異なるパターンを示す. わが国においても, 産次および分娩季節により, 標準泌乳曲線が多様なパターンを示すことが報告されている(鈴木と光本 1976; 城内ら 1987)が, 個々の検定日記録における環境要因の影響を推定した報告は少ない. 萩谷ら(2004)は, 種々の環境効果と検定日記録との関連を明確にすることが重要であるとした.

SchaefferとDekkers(1994)が提案した変量回帰検定日モデルは, 育種価を泌乳曲線として予測する遺伝評価法である(Togashiら2004). このモデルにおいて, 変量回帰に当てはめる関数(サブモデル)が適切でない場合, 推定される分散成分に偏りが生じ, 予測育種価の正確度も低下する(JamrozikとSchaeffer 1997; Poolら2000). Poolら(2000)は, 変量回帰検定日モデルから推定された遺伝的パラメータと各泌乳ステージを異なる形質と見なした多形質分析からの結果を比較検討し, サブモデルとして利用すべき関数について報告した. Pereira(2002)およびFujiiとSuzuki(2006)は, いずれもわが国のホルスタイン集団に対して変量回帰検定日モデルによる遺伝的パラメータの推定を行ったが, 多形質モデルによる結

連絡者: 増田 豊 (fax: 0155-49-5414, e-mail: s15274@st.obihiro.ac.jp)

果との比較は行っていない。

本研究の目的は、北海道の初産または2産のホルスタイン牛から得られた検定日記録について、1) 影響を及ぼす環境要因について検討を行い、2) 遺伝的パラメータを推定し、3) 各環境および育種価に関する泌乳曲線を説明するための関数について検討することである。

材料および方法

1. データ

分析に用いたデータは、(社)北海道酪農検定検査協会により1989年1月から2006年7月までに集積された初産および2産のホルスタイン雌牛に関する乳量の検定日記録、ならびに(社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局が集積した血統記録である。検定日記録は、泌乳日数が6日から335日までの範囲にあるものを用いた。さらに、初回検定が分娩後45日以内に行われ、かつ、当該泌乳期における最終検定日が泌乳日数270日以降に存在する雌牛、分娩月齢が初産において20から35ヵ月齢、2産において35から50ヵ月齢である雌牛、父牛が明らかである雌牛の記録のみを抽出した。また、牛群検定への加入期間が120ヵ月未満の牛群、または検定日あたりの平均搾乳牛が2頭以下の牛群に関する記録は除外した。データは、検定時の泌乳ステージに応じて分割された。泌乳ステージは、泌乳6日から35日までをステージ1とし、306日から335日のステージ11まで30日間隔で定義した。ある雌牛の記録が同一泌乳ステージに2個以上含まれた場合は、泌乳日数の最も早い記録のみを採用した。ゆえに、いずれの泌乳ステージにおいても、雌牛

あたりの記録数は0または1となった。最終的に作成された22個のデータセットについて、その概略を表1に示した。以降の分析は、各産次における各々の泌乳ステージを異なる形質とみなして実行した。

2. 環境要因の検討

環境要因が泌乳量の変動をどの程度説明するかを明らかにするために、それぞれの泌乳ステージについて、以下の数学モデルにより最小二乗分散分析法を行った。

$$y_{ijklm} = \mu + HY_i + A_j + M_k + AM_{jk} + MY_l + b(\bar{x}_s - t_m) + e_{ijklm} \quad (1)$$

ここで、

y_{ijklm} : 個体 m の検定日乳量

μ : 全体平均

HY_i : 牛群・分娩年 i の効果

A_j : 分娩月齢 j の効果

M_k : 分娩月 k の効果

AM_{jk} : 分娩月齢と分娩月の相互作用

MY_l : 分娩年月の効果

b_l : 偏回帰係数

\bar{x}_s : 当該ステージ s における平均泌乳日数

t_m : 検定時の分娩後日数

e_{ijklm} : 残差効果

である。 \bar{x}_s は、 $(s-1) \times 30 + 20$ と定義した。分娩月齢は、初産において22ヵ月以下ならびに33ヵ月以上、2産において35ヵ月以下、45以上46ヵ月以下ならびに47ヵ月以上をそれぞれ同一月齢とみなした。Panderら(1992)は、モデルに牛群・検定日効果を含めることにより、残差の変動が有意に減少することを示した。しかし、本研

Table 1 Descriptions for full data sets of test day milk yields (kg)

Stage of lactation	Days in milk	First lactation			Second lactation		
		N	Mean	SD	N	Mean	SD
1	6-35	773,942	27.1	5.6	577,412	35.5	7.3
2	36-65	794,884	28.8	5.7	590,441	36.6	7.4
3	66-95	795,863	27.7	5.7	591,003	34.2	7.2
4	96-125	793,691	26.5	5.6	589,767	31.9	6.9
5	126-155	794,286	25.4	5.5	589,752	30.0	6.6
6	156-185	795,191	24.5	5.5	590,086	28.3	6.4
7	186-215	793,803	23.7	5.4	590,892	26.7	6.2
8	216-245	793,899	22.8	5.4	590,642	25.0	6.1
9	246-275	793,701	21.7	5.4	589,883	22.9	6.1
10	276-305	762,238	20.4	5.5	566,260	20.6	6.3
11	306-335	528,167	19.7	5.5	387,719	19.6	6.2
Total number of levels							
Cows			849,349			630,978	
Herds			6,746			6,499	
Herd-Year of calving			93,408			90,174	

究では副次級あたりの記録数を十分に確保する目的から、同期グループとして牛群・分娩年を含めるものとした。

本分析に用いた記録数は極めて多いため、含めた効果が統計的に有意であっても、実際の変動は小さいことが予想された。そこで、各効果に対する偏決定係数（以下、 R_p^2 値と略す）を計算し、その値を比較することとした。 R_p^2 値は、全ての効果を含む完全モデルによる平方和と、ある効果を除いた縮小モデルによる平方和の差（リダクション）を、完全モデルからの総平方和との比として表した数値である。この値が大きいほど、モデルの変動をよく説明する効果であると解釈できる。

以上の分析には、SAS (2003) の GLM プロシジャを利用した。計算量を減少させるため、 $\mu + HY_i$ の効果を方程式に吸収させた。 HY_i に対する R_p^2 値は、上記の方法に従って計算した。

3. 遺伝的パラメータの推定

最小二乗分析の結果をふまえ、母数効果として牛群・分娩年、分娩月齢、分娩年月および偏回帰係数を含む単形質アニマルモデルにより分散成分の推定を行った。分析に用いた線形モデルは、行列を用いて以下のように表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e} \quad (2)$$

ここで \mathbf{y} は観察値のベクトル、 \mathbf{b} は母数効果のベクトル、 \mathbf{u} は相加的遺伝効果のベクトル、 \mathbf{e} は残差のベクトル、 \mathbf{X} および \mathbf{Z} は計画行列である。 \mathbf{y} の分散は $\mathbf{ZGZ}' + \mathbf{R}$ であり、 $\mathbf{G} = \mathbf{A}\sigma_a^2$ および $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2$ であると仮定した。ここで \mathbf{A} は分子血縁行列、 σ_a^2 は相加的遺伝分散、 σ_e^2 は残差分散である。

さらに、泌乳ステージ間の相関関係を調査するため、同時に2つの泌乳ステージを考慮する2形質分析を繰り返し実行した。各泌乳ステージについて、単形質分析と同様の数学モデルを仮定した。2形質モデルの一般的表記は、式(2)と同様の形式となる。ただし \mathbf{y} の分散に関して $\mathbf{G} = \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_0$ および $\mathbf{R} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{R}_0$ であると仮定した。ここで、 \otimes は Kronecker 積、 \mathbf{G}_0 および \mathbf{R}_0 はそれぞれ遺伝および残差共分散行列である。

コンピュータの主記憶容量の限界により、すべての記録を用いた分析は可能ではなかった。ゆえに、各泌乳ステージに対して、単形質分析について少なくとも10万記録、2形質分析について最低5万記録に達するまで牛群番号を無作為に抽出し、それらの牛群に含まれる個体を含むサブセットを作成して分析に使用した。2形質分析に用いたサブセットは、欠測値を含んでいた。

いずれの分析においても、記録をもつ個体から3世代まで遡った血統記録を使用した。分散成分の推定には、AIREMLF90 プログラム (Misztal ら 2002) を使用した。収束時の AI 行列を利用して、遺伝率ならびに遺伝相関に対する標準誤差も計算した (Druet ら 2003)。

4. 泌乳曲線の適用

環境効果に対する最良線形不偏推定量 (BLUE) は、分散成分の推定に用いたモデルに全体平均を加えた単形質アニマルモデルにより推定した。この分析には、表1に示したデータセットおよび最大で3世代まで遡った血統記録を使用した。分散比は、直前の単形質分析から得た値を使用した。

ある泌乳ステージ s における牛群分娩年、分娩月齢、分娩年月に対して、得られた BLUE と各効果の最初の副次級に関する BLUE との偏差を計算し、一意な解を得た。全体平均に対する解は、BLUE そのものとした。泌乳ステージの進行に伴う解の推移を平滑化することにより、各々の環境効果に対する平均泌乳曲線を得ることができた。各々の解は泌乳日数 \bar{x}_s において観察された記録であるとみなし、10種の異なる線形関数をそれぞれ当てはめた。使用した関数は、1次から5次までの Legendre 多項式 (それぞれ L1 から L5 と略す)、L1 から L4 にそれぞれ Wilink (1987) の項 $\exp(-0.05\bar{x}_s)$ を加えた多項式 (それぞれ L1W から L4W と略す)、Ali と Schaeffer (1987) の関数 (AS と略す) である。Legendre 多項式は、各係数に $\sqrt{2}$ を乗じて定数項を1 (すなわち切片) としたもの (Gengler ら 1999) を使用した。 k 次の Legendre 多項式は、定数項を含めると $k+1$ 個のパラメータを含む関数であり、泌乳日数6日から335日までの範囲を考慮した。平滑化には、各々の水準から枝分かれする重回帰モデルを利用し、算出された決定係数により当てはまりの良さを検討した。

育種価曲線の説明に必要なパラメータ数を検討するため、多形質モデルから得た遺伝共分散行列に4次の Legendre 多項式 (L4) を適用して共分散関数 (Kirkpatrick ら 1990) を推定した。この共分散関数は、変量回帰モデルにおいて相加的遺伝効果にL4関数を当てはめたモデルからの遺伝共分散成分と本質的には同じ (Meyer と Hill 1997) である。はじめに、Meyer ら (1989) にならい、単形質分析から推定された分散成分、および多形質モデルから推定された相関係数から、遺伝および残差共分散行列 (それぞれ \mathbf{G}_1 および \mathbf{R}_1 とする) を構成した。算出された \mathbf{G}_1 は正定符号ではなかったため、'bending' 法 (Hayes と Hill 1981) により、 \mathbf{G}_1 の固有値がすべて正となるように \mathbf{R}_1 を用いて修正した。修正後の \mathbf{G}_1 に対し、各ステージの平均泌乳日数に相当するL4関数の共変量を含む行列 Φ を用いて共分散関数を計算した。共分散関数の範囲は、泌乳日数6日から335日までとした。 Φ は 11×5 の行列であるが、その一部を以下に示す。

$$\Phi = \begin{bmatrix} 1.000 & -1.585 & 1.690 & -1.434 & 0.904 \\ 1.000 & -1.269 & 0.682 & 0.307 & -1.133 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 1.000 & 1.258 & 0.652 & -0.347 & -1.157 \\ 1.000 & 1.574 & 1.652 & 1.358 & 0.787 \end{bmatrix}$$

共分散関数の推定値 $\hat{\mathbf{C}}$ は、以下の式から得られる (Tijani ら 1999)。

$$\hat{\mathbf{C}} = (\Phi' \Phi)^{-1} \Phi' \mathbf{G}_i \Phi (\Phi' \Phi)^{-1}$$

最後に、 $\hat{\mathbf{C}}$ に関する固有値と固有ベクトルを計算したが、これは主成分分析を実施することと等価である (Meyer と Kirkpatrick 2005)。各固有値の寄与率および固有ベクトルの重みから、この共分散関数に対して寄与の大きい Legendre 多項式の係数を調査した。

結 果

1. 環境要因の検討

各泌乳ステージにおける検定日乳量について、種々の環境要因に対する R_p^2 値を百分率として表 2 に示した。モデルに含めた効果は、ほとんどが高度に有意であった ($P < 0.01$)。モデル全体が説明する変動は、初産において 43% から 52%、2 産において 41% から 57% の範囲にあった。これらの結果は、諸外国における報告 (Auran 1973 ; Danell 1982 ; Meyer ら 1989 ; Pander ら 1992) の範囲にあった。いずれの産次についても、分娩直後および泌乳後期において、モデルで説明できる変動が小さくなった。

最も変動を説明した要因は牛群・分娩年であり、その R_p^2 値は初産および 2 産においてそれぞれ 31% から 44%、30% から 49% の範囲にあった。分娩直後の偏回帰係数に対する R_p^2 値は大きく、この時期における泌乳量の急激な増加を反映した。それ以外の要因は、いずれのス

テージにおいても小さな変動しか説明しなかった。分娩月齢と分娩月に対する R_p^2 値は、泌乳のピークに相当するステージ 2 および 3 において最も高く、その後は減少した。Auran (1973) の報告と同様に、分娩月齢と分娩月の相互作用による変動は小さかった。これ以降の分析では分娩月と分娩年の相互作用を考慮したが、分娩月の効果がより変動を説明した。

2. 遺伝的パラメータの推定

各泌乳ステージの検定日乳量に関する各分散成分と遺伝率の推定値を表 3 に示した。遺伝率推定値の標準誤差は、いずれも 0.001 未満であった。遺伝率は、初産において 0.193 から 0.345、2 産において 0.115 から 0.285 の範囲にあり、いずれのステージにおいても 2 産において一貫して低い値が推定された。分散成分の比較から、2 産における遺伝率の低下は、残差分散の増大に関連することが示唆された。いずれの産次においても、遺伝分散は分娩直後において最も低く、ステージ 7 から 9 付近まで増加し、その後は減少した。一方で残差分散は、遺伝分散と正反対の推移を示すことが認められた。結果として、遺伝分散が最大または残差分散が最小となるステージにおいて、遺伝率も最大となった。

各泌乳ステージに対する検定日乳量間の遺伝ならびに表型相関の推定値を、初産および 2 産に関して表 4 および表 5 にそれぞれ示した。遺伝相関推定値に対する標準誤差は、初産および 2 産に対してそれぞれ 0.030 未満および 0.035 未満であった。遺伝相関ならびに表型相関は、すべて正の値であった。遺伝相関は、隣接するス

Table 2 Partial R_p^2 values (%) due to each effect in least squares analyses

Lactation	Source ^{b)}	Stage of lactation ^{a)}										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
First	model	43.08	46.72	50.25	51.41	51.58	51.26	50.83	50.30	49.38	47.25	48.30
	HY	31.62	39.84	42.08	43.08	42.98	42.32	41.35	40.31	38.71	36.51	38.32
	A	1.62	1.86	1.57	1.20	0.96	0.77	0.63	0.54	0.46	0.38	0.32
	AM	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
	M	0.37	0.80	0.99	0.88	0.77	0.71	0.71	0.76	0.77	0.70	0.63
	MY	0.07	0.08	0.09	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.05	0.05	0.06
	<i>b</i>	6.49	0.08	0.38	0.28	0.19	0.18	0.16	0.21	0.41	0.16	0.07
Second	model	49.00	55.02	56.91	56.00	54.25	52.10	49.93	47.60	45.02	41.88	44.35
	HY	40.13	47.81	48.58	47.86	45.99	43.70	41.00	37.87	34.05	30.88	34.44
	A	1.46	1.85	1.73	1.40	1.18	1.01	0.92	0.85	0.82	0.78	0.60
	AM	0.04	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
	M	1.10	1.97	2.18	1.88	1.56	1.30	1.02	0.87	0.87	1.00	1.06
	MY	0.12	0.12	0.10	0.10	0.08	0.08	0.08	0.07	0.06	0.07	0.07
	<i>b</i>	4.39	0.49	0.82	0.59	0.49	0.47	0.49	0.62	0.97	0.31	0.14

^{a)} See Table 1. ^{b)} model : total model, HY : herd-year of calving, A : age of calving, AM : age-month of calving, M : month of calving, MY : month-year of calving, *b* : partial regression coefficient.

検定日乳量に影響を及ぼす要因

Table 3 Estimated additive genetic and residual variances and heritabilities for test day milk yields

Stage of lactation ^{a)}	First lactation			Second lactation		
	σ_a^2	σ_e^2	h^2	σ_a^2	σ_e^2	h^2
1	4.08	17.04	0.193	3.79	29.22	0.115
2	5.33	15.41	0.257	4.80	25.49	0.158
3	5.61	13.87	0.288	5.73	22.01	0.206
4	5.61	12.91	0.303	5.82	20.34	0.222
5	5.81	12.21	0.322	6.30	19.29	0.246
6	5.77	12.11	0.323	6.16	18.75	0.247
7	6.07	11.68	0.342	7.04	17.68	0.285
8	6.00	11.56	0.342	7.04	17.89	0.282
9	6.16	11.69	0.345	7.15	18.90	0.275
10	5.77	13.32	0.302	7.37	21.58	0.255
11	5.32	14.44	0.269	6.59	21.89	0.231

^{a)} See Table 1.

σ_a^2 : additive genetic variances ; σ_e^2 : residual variances ; h^2 : heritabilities.

Table 4 Estimated genetic and phenotypic correlations for test day milk yields in first lactation

	Stage of lactation ^{a)}										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		0.96	0.88	0.85	0.82	0.78	0.76	0.75	0.70	0.67	0.66
2	0.65		0.97	0.95	0.94	0.90	0.88	0.85	0.84	0.81	0.77
3	0.56	0.72		0.99	0.98	0.96	0.94	0.93	0.91	0.87	0.82
4	0.51	0.66	0.73		1.00	0.98	0.97	0.96	0.95	0.92	0.88
5	0.48	0.62	0.69	0.74		0.99	0.99	0.98	0.96	0.94	0.91
6	0.45	0.58	0.65	0.70	0.75		1.00	0.99	0.98	0.94	0.91
7	0.43	0.55	0.62	0.66	0.71	0.76		1.00	0.99	0.97	0.94
8	0.41	0.53	0.59	0.64	0.67	0.72	0.77		1.00	0.98	0.96
9	0.38	0.49	0.55	0.59	0.63	0.67	0.71	0.77		0.99	0.98
10	0.33	0.44	0.48	0.53	0.56	0.60	0.64	0.70	0.76		0.99
11	0.29	0.38	0.43	0.46	0.50	0.53	0.58	0.62	0.68	0.77	

^{a)} See Table 1.

above diagonal : genetic correlations ; below diagonal : phenotypic correlations.

ステージ間において両産次ともほぼ1であり、ステージが離れるにつれて低くなるのが認められた。この減少の程度は、2産においてより顕著であった。ステージ1と他のステージとの遺伝相関は相対的に低かった。最も離れたステージ11との遺伝相関は、初産および2産においてそれぞれ0.66および0.37であった。表型相関は、遺伝相関より低い値が推定された。ステージの距離と表型相関の低下との関連は、遺伝相関と類似した傾向を示した。

推定された遺伝的パラメータは、諸外国において多形質モデル (Meyerら1989 ; Panderら1992 ; Poolら2000)

および変量回帰モデル (Druetら2003 ; De Rootsら2004) を用いた分析による文献値の範囲にあった。わが国では初産牛に対し、変量回帰検定日モデルからの遺伝率 (Fujii と Suzuki 2006) ならびに遺伝相関 (Togashi と Lin 2006) に関する報告があり、分娩後300日までの結果に関して、いずれも本研究と同様の値が推定されている。しかしながら、Fujii と Suzuki (2006) は、分娩後300日以降において遺伝分散が上昇することを示唆し、本研究とは反する傾向を報告している。

3. 泌乳曲線の適用

表6には、各環境効果の推定値に複数の泌乳曲線関数

Table 5 Estimated genetic and phenotypic correlations for test day milk yields in second lactation

	Stage of lactation ^{a)}										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		0.93	0.86	0.78	0.69	0.69	0.63	0.57	0.45	0.39	0.37
2	0.62		0.98	0.94	0.87	0.84	0.78	0.72	0.61	0.53	0.51
3	0.52	0.68		0.99	0.95	0.92	0.87	0.84	0.74	0.69	0.63
4	0.46	0.61	0.70		0.98	0.97	0.94	0.89	0.83	0.74	0.71
5	0.42	0.56	0.64	0.72		1.00	0.98	0.96	0.91	0.84	0.81
6	0.38	0.52	0.60	0.67	0.74		0.99	0.98	0.95	0.89	0.86
7	0.35	0.47	0.55	0.62	0.69	0.76		0.99	0.96	0.91	0.88
8	0.31	0.43	0.50	0.57	0.64	0.71	0.77		0.99	0.97	0.93
9	0.27	0.37	0.44	0.51	0.58	0.64	0.71	0.79		0.98	0.96
10	0.21	0.30	0.36	0.42	0.48	0.54	0.61	0.69	0.79		0.99
11	0.18	0.25	0.31	0.36	0.42	0.47	0.54	0.60	0.69	0.81	

^{a)} See Table 1.

above diagonal : genetic correlations ; below diagonal : phenotypic correlations.

Table 6 Coefficients of determination^{a)} for ten regression models fitted to the constant estimates for fixed effects^{b)}

Number of parameters	Function ^{c)}	First lactation				Second lactation			
		μ	HY	A	MY	μ	HY	A	MY
2	L1	95.5	89.2	98.7	67.1	98.6	76.8	97.8	59.3
3	L1W	99.4	92.2	98.8	76.4	99.5	79.5	98.0	72.8
	L2	97.1	92.7	98.9	88.7	98.8	83.7	98.2	88.2
4	L2W	99.5	94.2	99.9	91.4	99.7	89.1	99.7	91.1
	L3	98.1	94.4	99.4	91.7	99.2	93.1	98.7	91.6
5	L3W	99.7	95.7	99.9	95.3	99.7	94.6	99.9	94.6
	L4	98.9	95.7	99.8	97.0	99.4	94.8	99.9	96.9
	AS	99.9	95.5	99.9	93.9	99.8	94.1	99.8	93.4
6	L4W	99.9	96.6	99.9	97.5	99.9	95.7	99.9	97.8
	L5	99.8	96.7	99.9	97.5	99.9	95.7	99.9	97.5

^{a)} Showed as percentage (%). ^{b)} μ : general mean ; HY : herd-year of calving ; A : age of calving ; MY : month-year of calving. ^{c)} L_n : n -th order Legendre polynomials ; L_nW : n -th order Legendre polynomials with $\exp(-0.05t)$ where t is days in milk ; AS : Ali and Schaeffer function.

を当てはめた場合の決定係数 (%) を示した。いずれの産次においても、牛群・分娩年および分娩年月効果の推移を十分に説明するためには、多くのパラメータが必要であった。これらの効果と比較して、全体平均および分娩月齢の効果は、より少ないパラメータ数で十分な当てはまりを示した。すなわち、各分娩月齢における泌乳曲線のパターンには大きな差異がないことが推察された。全体平均を除く各効果に関して、当てはめる関数に関係なく、2産において決定係数が低下する傾向にあった。このことは、泌乳曲線の形状は、同じ要因であっても産次ごとに異なることを示唆している。推定値の平滑化

を行う限りでは、Wilminkの項を含む関数およびAliとSchaeffer関数は、決定係数の向上に寄与しなかった。

多形質モデルから得られた共分散関数に関して、各主成分の寄与率 (%) および対応する固有ベクトルを表7に示した。初産および2産において、第1主成分に関する寄与率はそれぞれ91.9% および84.4% と極めて大きく、最初の3個までの主成分に対する累積寄与率はそれぞれ99.3% および98.5% であった。第1主成分に対応する固有ベクトルに関して、最大の寄与は切片に関係するものであり、その他の回帰係数からの寄与はほとんど無かった。同様に、第2および第3主成分に関して、それ

検定日乳量に影響を及ぼす要因

Table 7 Eigenvalues and eigenvectors of covariance functions using 4th-order Legendre polynomials for additive genetic covariance matrices estimated from multiple trait analyses

First lactation					Second lactation				
Eigenvalues ^{a)}									
5.302 (91.9)	0.340 (5.9)	0.084 (1.5)	0.034 (0.6)	0.013 (0.2)	5.633 (84.4)	0.800 (12.0)	0.140 (2.1)	0.060 (0.9)	0.038 (0.6)
Eigenvectors									
0.995	0.046	-0.078	0.017	-0.028	0.987	0.111	-0.113	0.013	-0.019
0.058	-0.984	0.164	-0.027	-0.008	0.110	-0.991	0.000	0.071	0.003
0.075	0.166	0.944	-0.215	0.172	0.115	-0.007	0.936	-0.285	0.172
-0.013	0.035	0.259	0.507	-0.821	-0.012	-0.060	-0.333	-0.844	0.416
0.009	-0.012	0.092	0.834	0.544	0.004	0.035	-0.028	0.448	0.893

^{a)} Proportions (%) are in parentheses.

それ1次および2次の回帰係数が最も寄与した。これらの結果は、いずれの産次についても育種価の推移および変動を説明するためには、少なくとも2次のLegendre多項式が必要であることを示している。初産牛に関する同様の報告はKirkpatrickら(1994)、Poolら(2000)、FujiiとSuzuki(2006)、TogashiとLin(2006)に見られる。第1主成分の寄与率は、初産から2産にかけて約7%減少したのに対し、第2主成分に関して約5%増加した。一方で固有ベクトルの値には産次間の変化がほとんど無かったことから、産次によって育種価の泌乳曲線に関する性質が異なることが示唆された。

考 察

検定日記録は各個体に対して繰り返し測定されるが、泌乳ステージの進行に伴って平均および分散が変化することから、経時測定データ(longitudinal data)として扱われる。一般に、longitudinal dataに関する統計分析を適切に行うには、観察値に関連する既知の要因について、その変化を時間の関数(すなわち回帰)としてモデルに含めることが推奨される(Mrode 2005)。しかしながら、北海道で集積された大規模な検定日記録について、種々の環境要因の影響を調査した報告は少なく、2産次における遺伝的パラメータの推定はほとんど行われてこなかった。本研究で明らかとなった結果は、検定日乳量をlongitudinal dataとみなす分析、すなわち多形質予測法および変量回帰検定日モデルによる分析を実行する際に、最適な数学モデルの構築を行うための基礎的な情報になると考えられる。

本研究では、すべての泌乳ステージに対して共通のモデルを使用した。分産直後において残差分散が顕著に大きく推定された(表2, 3)。この結果は、他の多くの報告と一致した(Danell 1982; Meyerら1989; Rekayaら1999; 萩谷ら2004)。これは、各個体の分産直後の泌乳量に強く関連する要因、すなわち分産直前の栄養状態お

よび分産直後のボディコンディション等の情報がモデルに含まれないことによる(Rekayaら1999)。泌乳末期において残差分散の増加が観察された原因として、本研究では妊娠(あるいは空胎)による泌乳量の減少を考慮していないことが考えられる。一般に、妊娠の進行に伴って日乳量は減少する(Druetら2003)。現在、北海道では牛群検定の際に各雌牛の受精情報を集積している(社団法人北海道酪農検定検査協会2000)ことから、今後それらの情報を活用し、妊娠または空胎期間が検定日乳量に及ぼす影響について調査する必要がある。

検定日乳量に影響を及ぼす主な環境要因として、いずれの産次に対しても牛群・分産年、分産月齢、分産年月が示唆された(表2)。分産月齢と分産月の相互作用は、わずかな変動しか説明しないことが明らかとなった。萩谷ら(2000)は、305日乳量において、この相互作用が存在することを報告した。各泌乳ステージの泌乳量に対し、分産月齢と分産月がほぼ独立に異なる大きさに寄与するため、その累積量には相互作用として反映すると推察される。

共通の環境要因グループに対する標準泌乳曲線は、個々の要因に関連した泌乳曲線へと分割できる。本研究では、それぞれの産次において、前述した3つの環境要因が標準泌乳曲線の形状に寄与すると推察された。各分産月齢に対する泌乳曲線間には形状に大きな差異がないことが推察され、Wilmink(1987)の報告と一致した。分産年月の各水準に対する泌乳曲線の説明に多くのパラメータが必要であったことは、北海道において分産季節により泌乳曲線が二峰性を示す現象(鈴木と光本1976; 城内ら1987)を反映していると推察される。分産年月と同様に、牛群・分産年に対する泌乳曲線も複雑な形状を示したことから、各泌乳ステージに対する飼養管理レベルは牛群によって大きく異なると考えられる。

同期グループには、牛群・分産年の効果を考慮した。Meyerら(1989)およびPanderら(1992)は、各泌乳ス

テージに対して牛群・検定日の効果を含めることにより、残差分散が有意に減少することを示した。本研究で使用した各泌乳ステージに関するデータについて、牛群・分娩年あたりの平均記録数は初産において10、2産において7を下回っていた。より細かな同期グループを設定すると、副次級あたりの頭数が確保できず、分散成分の推定値に偏りが生じる可能性がある (Meyerら1989)。この理由から、検定日記録に対する牛群・検定日の効果は、泌乳ステージごとの分析に含めることは適切ではない。しかし、検定日モデルにおいては牛群・検定日あたり一定の頭数が確保できることから、むしろ考慮することが望ましい。乳用牛の遺伝評価に検定日モデルを採用している国の大部分は、数学モデルの中に同期グループの母数効果として牛群・検定日をクラス変数として含めている。この効果は、その検定日に搾乳された雌牛に対して、当該日に特有の牛群内環境効果を説明するものであるが、各個体の泌乳ステージの違いを考慮していない。ゆえに牛群・検定日の効果は、各牛群の乳生産レベルを説明することは可能であるが、牛群に固有の泌乳曲線パターンを説明することはできない。さらに、わが国では検定日あたりの搾乳頭数が少ない小規模な牛群も多数存在し、前述の問題が発生する可能性が高い。これらの問題を回避するため、牛群・検定日を変数効果とし、さらに各々の牛群・分娩年に回帰を適用することが提案されている (De Rootsら2004; Strabelら2005)。De Rootsら (2004) は、変数回帰モデルに牛群ごとの泌乳曲線を含めない場合に、牛群効果と遺伝効果が交絡し、結果として遺伝分散が過大推定されることを示した。本研究で明らかとなったように、わが国における牛群固有の泌乳パターンは複雑かつ多様であるため、検定日モデルにおいても牛群曲線を高次の回帰として含める必要がある。FujiiとSuzuki (2006) は、泌乳末期に遺伝分散が上昇する結果を報告したが、この一因として牛群曲線を考慮しなかったことが挙げられる。国内で集積された検定日記録に対し、これらの効果を含む検定日モデルを適用した報告はほとんどない。今後、わが国の乳牛集団に対して適切な検定日モデルを設定するためには、同期グループの効果をどのように数学モデルに含めるかについて検討する必要がある。

本研究において推定された遺伝率、遺伝相関ならびに表型相関は、産次による差異が観察された。共分散関数に対する主成分と固有ベクトルから、育種価の泌乳曲線として、産次に関係なく最低でも2次のLegendre多項式が必要であることが示唆された。Kirkpatrickら (1994) およびTogashiとLin (2006) が示したように、共分散関数の第1および第2主成分はそれぞれ乳期の累積乳量および泌乳持続性の遺伝的変動に関連している。初産から2産にかけて第2主成分の寄与率が増加した (表7) ことから、育種価曲線の形状は2産において、より多様であ

ることが推察される。すなわち、各産次における検定日乳量は、互いに異なる形質として扱うことが適切であると推察される。わが国の乳用牛に関して、Pereira (2002) は3産までの検定日記録を反復記録として遺伝的パラメータの推定を行ったが、各産次に対する多形質分析はほとんど行われていない。今後は、複数産次を多形質として考慮した変数回帰検定日モデルに関して検討する必要がある。

謝 辞

検定日記録および血縁情報の利用にあたり、(社)北海道酪農検定検査協会ならびに(社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局には、多大なる便宜を受けた。なお、本研究は(社)畜産技術協会「カウコンフォートに配慮した飼養管理方式の確立に関する調査」の助成により遂行されたものである。ここに記して深く感謝する。

文 献

- Ali TE, Schaeffer LR. 1987. Accounting for covariances among test-days milk yield in dairy cows. *Canadian Journal of Animal Science* **67**, 637-644.
- Auran T. 1973. Studies on monthly and cumulative monthly milk yield records I. the effect of age, month of calving, herd and length of first test period. *Acta Agriculturae Scandinavica* **23**, 189-199.
- Danell B. 1982. Studies on lactation yield and individual test-day yields of swedish dairy cows I. environmental influence and development of adjustment factors. *Acta Agriculturae Scandinavica* **32**, 65-81.
- Danell B. 1990. Genetic aspects of different parts of lactation. *Proceedings of the fourth world congress on genetics applied to livestock production*, Edinburgh, **14**, 114-117.
- De Roots APW, Harbers AGF, De Jong G. 2004. Random herd curves in a test-day model for milk, fat, and protein production of dairy cattle in The Netherlands. *Journal of Dairy Science* **87**, 2693-2701.
- Druet T, Jaffrézic F, Boichard D, Ducrocq V. 2003. Modelling lactation curves and estimation of genetic parameters for first lactation test-day records of French Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **86**, 2480-2490.
- Fujii C, Suzuki M. 2006. Comparison of homogeneity of residual variance using random regression test-day models for first lactation Japanese Holstein cows. *Animal Science Journal* **77**, 28-32.
- Gengler N, Tijani A, Wiggans GR, Misztal I. 1999. Estimation of (co) variance function coefficients for test day yield with a expectation-maximization restricted maximum likelihood algorithm. *Journal of Dairy Science* **82**, 1849-1872.
- 萩谷功一, 安宅 倭, 河原孝吉, 後藤裕作, 鈴木三義, 白井達夫, 瀧美 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.
- 萩谷功一, 鈴木三義, 山口由紀, 河原孝吉, ファン アントニオペレイラ. 2000. 北海道のホルスタイン集団における泌乳量に対する分娩月齢および分娩月補正の再検討. *日本畜産学会報* **71**, J12-J18.

検定日乳量に影響を及ぼす要因

- Harder B, Bennowitz J, Hinrichs D, Kalm E. 2006. Genetic parameters for health traits and their relationship to different persistency traits in German Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **89**, 3202–3212.
- Hayes JF, Hill WG. 1981. Modification of estimates of parameters in the construction of genetic selection indices ('bending'). *Biometrics* **37**, 483–493.
- Jamrozik J, Schaeffer LR. 1997. Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science* **80**, 762–770.
- 城内 仁, 鈴木三義, 光本孝次. 1987. 北海道の牛群検定における部分泌乳記録の拡張に関する再検討. *日本畜産学会報* **58**, 997–1003.
- Kirkpatrick M, Hill WG, Thompson R. 1994. Estimating the covariance structure of traits during growth and aging, illustrated with lactation in dairy cattle. *Genetic Research* **64**, 57–69.
- Kirkpatrick M, Lofsvold D, Bulmer M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* **12**, 979–993.
- Kistemaker GJ. 2003. Comparison of persistency definitions in random regression test day models. *International Bull Evaluation Service Bulletin* **30**, 96–98.
- Meyer K, Graser H-U, Hammond K. 1989. Estimates of genetic parameters for first lactation test day production of Australian black and white cows. *Livestock Production Science* **21**, 177–199.
- Meyer K, Hill WG. 1997. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or 'repeated' records by restricted maximum likelihood. *Livestock Production Science* **47**, 185–200.
- Meyer K, Kirkpatrick M. 2005. Restricted maximum likelihood estimation of genetic principal components and smoothed covariance matrices. *Genetics Selection Evolution* **37**, 1–30.
- 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.
- Mrode RA. 2005. *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values*. 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Muir BL, Fatehi J, Schaeffer LR. 2004. Genetic relationships between persistency and reproductive performance in first-lactation Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science* **87**, 3029–3037.
- Pander BL, Hill WG, Thompson R. 1992. Genetic parameters of test day records of British Holstein-Friesian heifers. *Animal Production* **55**, 11–21.
- Pereira JAC. 2002. Studies on alternative system for evaluations in dairy cattle using test day records in different test day model. 博士論文. 岩手大学, 盛岡.
- Pool MH, Janss LLG, Meuwissen THE. 2000. Genetic parameters of Legendre polynomials for first parity lactation curves. *Journal of Dairy Science* **83**, 2640–2649.
- Ptak E, Schaeffer LR. 1993. Use of test day yields for genetic evaluation of dairy sires and cows. *Livestock Production Science* **34**, 23–34.
- Rekaya R, Carabaño MJ, Toro MA. 1999. Use of test day yields for the genetic evaluation of production traits in Holstein-Friesian cattle. *Livestock Production Science* **57**, 203–217.
- Statistical Analysis Systems (SAS). 2003. *SAS OnlineDoc® 9.1*. SAS Institute, Cary, NC.
- Schaeffer LR, Dekkers JCM. 1994. Random regression in animal models for test-day production in dairy cattle. *Proceedings of the 5th world congress on genetics applied to livestock production*, Guelph, Ontario, Canada **18**, 182–185.
- Schaeffer LR, Jamrozik J. 1996. Multiple-trait prediction of lactation yields for dairy cows. *Journal of Dairy Science* **79**, 2044–2055.
- 社団法人北海道酪農検定検査協会. 2000. 検定ハンドブック. 社団法人北海道酪農検定検査協会, 札幌.
- 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, 光本孝次. 1976. 搾乳量フィールドデータの部分記録の拡張における産次と季節の効果. *日本畜産学会報* **47**, 632–638.
- Tijani A, Wiggans GR, Van Tassell CP, Philpot JC, Gengler N. 1999. Use of (co) variance functions to describe (co) variances for test day yield. *Journal of Dairy Science* **82**, 226–240.
- Togashi K, Lin CY. 2003. Modifying the lactation curve to improve lactation milk and persistency. *Journal of Dairy Science* **86**, 1487–1493.
- Togashi K, Lin CY. 2006. Selection for milk production and persistency using eigenvectors of the random regression coefficient matrix. *Journal of Dairy Science* **89**, 4866–4873.
- Togashi K, Lin CY, Yokouchi K. 2004. Overview of genetic evaluation in dairy cattle. *Animal Science Journal* **75**, 275–284.
- Wilmink JBM. 1987. Adjustment of test-day milk, fat and protein yield for age, season and stage of lactation. *Livestock Production Science* **16**, 335–348.

Investigation of genetic and environmental factors for test day milk yields on each stage of lactation for holstein cattle in Hokkaido

Yutaka MASUDA¹ and Mitsuyoshi SUZUKI²

¹ United Graduate School of Agricultural Sciences, Iwate University, Morioka 020-8550, Japan

² Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro 080-8555, Japan

Corresponding : Yutaka MASUDA (fax : +81 (0) 155-49-5414, e-mail : s15274@st.obihiro.ac.jp)

The objectives of this paper were to estimate the influence of environmental factors and genetic parameters on test day milk yields on each stage of lactation and to investigate the contribution of these effects to pattern of lactation curve for dairy cattle in Hokkaido. Data included 8,419,665 and 6,253,857 test day records from 849,349 and 630,978 Holstein cows calving between 1989 and 2006 collected by Hokkaido Dairy Milk Recording and Testing Association for first and second lactation, respectively. The pedigree information was provided by Holstein Cattle Association, Hokkaido Branch. Stages of lactation were defined at 30 days intervals from 6 day in milk. Herd-year of calving accounted for 30 to 49 percent of total sum of squares. However, age of calving and month-year of calving explained a relatively small variation. Heritability estimates ranged from 0.19 to 0.35 and 0.12 to 0.29 for first and second lactation, respectively. Lactation curves nested within herd-year and year-month of calving needed higher order polynomials. Eigenvalues and eigenvectors for additive genetic covariance functions showed that second order Legendre polynomials were enough to account for describing variability for additive genetic curve in each lactation but pattern of the curve differed by parity.

Nihon Chikusan Gakkaiho 79 (1), 9-18, 2008

Key words : environmental effect, genetic parameter, lactation curve, test day milk yield.