

乳用牛の泌乳持続性に対する遺伝評価モデルの比較

増田 豊¹・鈴木三義¹

¹ 帯広畜産大学, 帯広市 080-8555

(2010. 9. 13 受付, 2011. 5. 10 受理)

要 約 本研究の目的は、乳用牛の泌乳持続性に対する遺伝評価モデルを比較することであった。泌乳持続性に関する遺伝的パラメータおよび育種価を推定するため、初産牛の検定日乳量に対して牛群に特有の母数1次回帰係数を含む(HYC)および含まない(NoHYC)変量回帰モデルを、検定日記録から得た泌乳曲線に基づく指標に対して305日乳量との二形質アニマルモデル(LM)をそれぞれ当てはめた。NoHYCにおいて、牛群特有の泌乳曲線は育種価および恒久的環境効果の両方と交絡し、結果としてその遺伝率は過大推定され、育種価には偏りが観測された。HYCとLMから得られた育種価は牛群効果と独立であったが、それらの間の積率相関係数は、8回以上検定された娘牛を20頭以上もつ種雄牛について0.85にとどまった。推定育種価の精度がより高く、305日乳量の遺伝評価も同時に実施できることから、泌乳持続性の遺伝評価モデルとしてHYCが最適であると結論づけた。

日本畜産学会報 82 (3), 297-304, 2011

わが国における新しい家畜改良増殖目標が、2010年7月に発表された(農林水産省2010)。この中に、乳用牛に対して泌乳持続性を向上させ、泌乳曲線を平準化させる方向性が新たに盛り込まれた。泌乳持続性は、ピーク乳量を維持する能力と定義され、泌乳持続性の高い個体ほど泌乳曲線は平坦になる(Gengler 1996)。泌乳持続性への興味が高まった背景には、泌乳のピーク付近における粗飼料の利用性およびストレス軽減との関連性が示唆されたことがある(SölknerとFuchs 1987; Jensen 2001)。さらに、耐病性および繁殖能力との遺伝的関連も指摘されている(Jakobsenら2003; Muirら2004)。前述の改良増殖目標において、泌乳持続性の遺伝評価値を総合指数(NTP)に組み入れることで、その改良を推進するとしている。

泌乳持続性の遺伝評価法として、主に2つの方法がある。第一に、まず検定日乳量を用いて個体ごとに表型的泌乳曲線を求めておき、そこで得た指標を表型値として遺伝評価する方法がある。第二には、変量回帰を含めた検定日モデルによる遺伝評価を行い、そこから推定した遺伝的泌乳曲線に基づいて評価値を得るものである。後者の方法は、検定日に特有の系統的効果を考慮できるため、より精度の高い遺伝評価が期待できるとされる(Jensen 2001)。事実、いくつかの国では、検定日モデルによる評価値を算出している(Kistemaker 2003)。わが国では泌乳持続性の遺伝評価法として、2009年まで前者の方法を採用していたが、2010年以降は検定日モデルへ

移行した(家畜改良センター2009)。

変量回帰検定日モデルは、泌乳形質に対する遺伝評価法として優れているが、当てはめる数学モデルによって、遺伝泌乳曲線に偏りが含まれる可能性も指摘されている(増田と鈴木2008)。De Roos(2004)は、牛群・分娩年ごとに泌乳曲線を考慮したとき、泌乳期全体にわたって遺伝分散が著しく減少することを示した。その研究では、牛群・分娩年に特有の泌乳曲線(牛群曲線)が、個体の相加的遺伝曲線と交絡する傾向にあると結論づけている。わが国で採用されている検定日モデルには、牛群曲線を含めていない(家畜改良センター2010)。もし遺伝的泌乳曲線が牛群効果と交絡することがあれば、そこから得られる泌乳持続性の評価値には偏りが含まれる結果となるだろう。

本研究の目的は、泌乳持続性に対する最善の遺伝評価モデルを提案することである。最初に3種の異なるモデルを提案し、それぞれ遺伝的パラメータと遺伝評価値を求め、最終的にその値を比較し検討することで最適なモデルを選択する。

材料および方法

1. 形質の定義

本分析において、泌乳持続性は、泌乳曲線の240日目と60日目における高さの差として定義した。この定義は、わが国において乳用牛評価に実際に利用されているものである(家畜改良センター2009)。この指標が大きいほ

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

ど、泌乳持続性が高いことを意味し、泌乳曲線は平坦になる。また、305日乳量は、泌乳6日目から305日目までの泌乳曲線の高さの合計と定義した。この305日乳量は、本分析において直接的な興味の対象ではないが、泌乳持続性との対比のために参照した。

変量回帰検定日モデルを応用したとき、305日乳量と泌乳持続性に対する育種価は、いずれも個々の遺伝的泌乳曲線から算出した。305日乳量と泌乳持続性の指標は、いずれも Legendre 多項式による変量回帰係数の線形結合として定義された。一方、あらかじめ雌牛ごとの表型的な泌乳曲線を求めたケースでは、それに基づいて両形質の観測値を得た。それらの推定育種価は、アニマルモデルによる遺伝評価を通して得た。

2. データ

分析に用いたデータは、1974年から2007年にかけて分娩した初産雌牛の、北海道における検定日乳量である。これに対し、わが国における乳用種雄牛の遺伝評価に用いるデータセットと同様の基準で編集を行った（家畜改良センター2010）。すなわち、父親の登録番号が明らかで、分娩時月齢が18から35ヵ月齢の範囲にある雌牛のみを抽出し、分娩後日数が6から305の範囲にある検定日記録のみを分析に供した。さらに、牛群・検定日・搾乳回数内に同期牛がいる雌牛の記録のみを抽出した。このデータを、検定日記録に対するフルセットとし、変量回帰モデルによる育種価の推定に用いた。

各雌牛に対する表型的泌乳曲線は、前述のフルセットに多形質予測法（SchaefferとJamrozik1996）を適用することで算出した。泌乳曲線関数として、3つのパラメータをもつ Wilmink 曲線（Wilmink1987）を当てはめた。分娩年月と分娩時月齢が同じ雌牛は、ともに共通の標準泌乳曲線をもつと仮定し、これに対する事前情報も

そのフルセットを用いて算出した。この手順により得られたデータは、表型的泌乳曲線に対するフルセットとし、遺伝評価に用いた。

分散成分の推定に当たり、計算機の処理能力に関する限界のため、より小さなデータセットを利用する必要があった。検定日記録および表型的泌乳曲線の各フルセットに対して、それぞれ100万および10万記録に達するまで牛群番号を無作為抽出し、それらに含まれる雌牛の記録を含むサブセットを作成した。各フルセットについて、それぞれ4個のサブセットを抽出した。ただし、検定日記録に対する各サブセットには、8回以上検定を受けた雌牛のみが含まれるようにした。これは、泌乳期を完了した個体に制限することで、記録が少なくなりがちな泌乳後期における遺伝的パラメータの偏りを解消するためであった（Poolら2000；PoolとMeuwissen2000）。本分析で用いたデータセットの概略を、表1に示す。

3. モデル

検定日乳量に対して以下の2種の変量回帰モデルを仮定した。

$$y_{ijlm} = HTDT_i + \sum_{q=0}^5 AM_{jq} \phi_q(x_m) + \sum_{q=0}^2 a_{iq} \phi_q(x_m) + \sum_{q=0}^2 p_{iq} \phi_q(x_m) + e_{ijlm} \quad (\text{NoHYC})$$

$$y_{ijklm} = HTDT_i + \sum_{q=0}^5 AM_{jq} \phi_q(x_m) + \beta_k \phi_1(x_m) + \sum_{q=0}^2 a_{iq} \phi_q(x_m) + \sum_{q=0}^2 p_{iq} \phi_q(x_m) + e_{ijklm} \quad (\text{HYC})$$

ここで $y_{ij(k)lm}$ は検定日乳量、 $HTDT_i$ は牛群・検定日・搾乳回数 i の母数効果、 AM_{jq} は分娩月齢・分娩月 j に対する q 次の母数回帰係数、 β_k は牛群・分娩年 k に特有の母数1次偏回帰係数、 a_{iq} と p_{iq} はそれぞれ個体 l の相加的

Table 1 Numbers of records (N), levels of herd-test-day-milking-time (HTDT) and herd-year of calving (HY), cows with records (Cows) and animals in the pedigree (Animals), and average (Avg) and SD of the observations for each dataset

	Dataset	N	HTDT	HY	Cows	Animals	305-day yield		Persistence	
							Avg (kg)	SD (kg)	Avg (kg)	SD (kg)
Test-Day Milk Records	Full	17,516,120	2,007,528	185,181	1,960,109	2,388,926	23.6	6.5		
	Subset 1	999,166	112,054	9,763	105,888	158,904	24.0	6.3		
	2	999,214	115,470	10,045	105,844	160,336	24.0	6.3		
	3	999,033	115,271	10,046	105,876	161,209	24.1	6.5		
	4	999,912	116,297	10,102	106,048	160,011	23.6	6.3		
Records by Multiple Trait Prediction	Full	2,050,014		197,144	2,043,215	2,437,681	6,887	1,611	-6.3	3.7
	Subset 1	99,845		9,459	99,845	155,214	6,938	1,619	-6.2	3.7
	2	99,849		9,119	99,849	152,105	6,931	1,626	-6.3	3.7
	3	99,786		9,133	99,786	147,751	6,950	1,635	-6.2	3.7
	4	99,589		9,303	99,589	150,673	6,976	1,660	-6.3	3.6

遺伝効果および恒久的環境効果に対する q 番目の変量回帰係数, $\phi_q(x_m)$ は m 番目の検定日記録に対する泌乳日数 x_m における Legendre 多項式 ($q = 0$ から 4 まで) および $\exp(-0.05x_m)$ ($q = 5$) に関する共変量, $e_{ij(k)lm}$ は残差である。Legendre 多項式は, Gengler ら (1999) の提案した方法で正規化した。NoHYC はわが国の乳用種雄牛の遺伝評価モデルと同様である。モデル HYC は, 牛群に特有の泌乳曲線を説明する母数回帰係数を付加したことを除き, NoHYC と同一である。これ以降, これらを単に検定日モデルと称する。

多形質予測法により算出した泌乳持続性の指標および 305 日乳量に対し, 2 形質アニマルモデルを適用し, 各形質について以下の数学モデルを仮定した。

$$y_{ijk} = HYT_i + AM_j + a_k + e_{ijk} \quad (\text{LM})$$

ここで y_{ijk} は観測値, HYT_i は牛群・分娩年 i の母数効果, AM_j は分娩月齢・分娩月 j の母数効果, a_k は個体 k に関する相加的遺伝効果 (変量効果), e_{ijk} は残差である。本論文では, 検定日モデルと対比させるため, これを乳期モデルと称する。

上記のいずれのモデルも, 以下のように行列で表記できる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e}$$

ここで \mathbf{y} は観測値のベクトル, \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{p} は恒久的環境効果のベクトル (検定日モデルのみ), \mathbf{e} は残差のベクトルであり, \mathbf{X} , \mathbf{Z} , \mathbf{W} は既知の配置行列である。 \mathbf{y} の期待値は \mathbf{Xb} であり, 分散は $\mathbf{Z}(\mathbf{G}_u \otimes \mathbf{A})\mathbf{Z}' + \mathbf{W}(\mathbf{G}_p \otimes \mathbf{I})\mathbf{W}' + \mathbf{E}$ である。ここで \mathbf{A} は分子血縁係数行列, \mathbf{I} は単位行列, \mathbf{G}_u と \mathbf{G}_p はそれぞれの変量効果に対する分散成分, \mathbf{E} は残差 (共) 分散成分, \otimes は直積演算子である。検定日モデルについて, \mathbf{G}_u と \mathbf{G}_p はともに 3×3 の行列であって, \mathbf{E} はスカラ (残差分散) である。乳期モデルでは, \mathbf{G}_p は含まれず, \mathbf{G}_u と \mathbf{E} はともに 2×2 の行列になる。検定日モデルにおいて, 各泌乳日数における分散, 日数間の共分散, および変量回帰係数の線形関数に関する分散成分は, Jamrozik と Schaeffer (1997) にならって算出した。

以前の研究から, 検定日モデルにおける残差分散は, 各泌乳ステージにおいて一定ではないことが知られている (Jamrozik と Schaeffer 1997)。しかし, 本分析では乳期を通して均一な残差分散を仮定した。この第一の理由は, わが国の遺伝評価モデルがこの仮定を採用しているためであり, 第二の理由は, 本分析の目的に限れば, 残差分散をどのように仮定しても同じ結論が得られたためである。

4. 統計的分析

最初に, 各モデルを当てはめて, それぞれ分散成分を推定した。分散成分の推定には Gibbs Sampling を適用

し, 実際の計算には GIBBS3F90 プログラム (Misztal ら 2002) を採用した。モデル内の各パラメータに対して, いずれも漠然事前分布を仮定した。事後条件付き分布は, 位置パラメータに対して多変量正規分布, 分散パラメータに対して逆 Wishart 分布となり, それぞれの分布からサンプリングを行った (Pool ら 2000)。サンプリングの最初の 5 万個を burn-in として削除した。この burn-in 後のサンプルを 10 個おきに保存し, その 5,000 個の事後平均を推定値とした。最終的な推定値は, 4 個のサブセットから得た結果の算術平均とした。

ここで得たパラメータは, 泌乳持続性および 305 日乳量に対する育種価を推定するために, 混合モデル方程式に含められた。遺伝グループは, 不明個体の子の性別, 誕生年代, 原産国に基づいて設定された。分子血縁係数行列の逆行列の構築に当たり, 各個体の近交係数を考慮した。方程式の解決には, 前処理付き共役勾配法 (Tsuruta ら 2001) を適用した。

推定育種価の検討を行うにあたり, それらについて一定以上の精度を確保すべきであった。そこで, 最初に乳期に検定日記録を 8 個以上もつ雌牛を特定し, 続けて, この条件に当てはまる検定娘牛を 20 頭以上もつ種雄牛のリストを作成した。最後に, これらのリストに含まれる個体のうち, 検定日モデルおよび乳期モデルの両方で育種価をもつ個体のみを抽出した。該当個体数は, 種雄牛および検定雌牛について, それぞれ 3,236 および 1,741,986 頭であった。これらの個体について, 各モデルから推定された育種価間の積率相関および Spearman の順位相関係数を算出した。

本分析では, 牛群内の不均一分散に対する補正は行わなかった。その理由は, この補正が種雄牛の評価値にほとんど影響しないこと, これが生産レベルに対する補正であって泌乳パターンに関するものではないこと, ならびに, この分析の目的は同一個体について異なるモデルによる育種価間の関連を調査することであり, モデルがよく当てはまっているならば, 得られる結果は補正の有無に関係なく同じであると期待されたためである。

結果および考察

1. パラメータの比較

最初に, 検定日乳量に対して 2 つの変量回帰モデルから推定された各分散成分および遺伝率の推移を図 1 に示した。残差分散の推定値は, NoHYC および HYC に対して, それぞれ 4.19 および 4.18 であった。NoHYC モデルにおいて, 遺伝分散は乳期を通して常に HYC より大きく推定され, その傾向は特に泌乳の初期と後期において顕著であった。恒久的環境分散は, 両モデルでほぼ一致していたが, NoHYC モデルにおいてわずかに低かった。遺伝率は, これらを反映し, 遺伝分散と同様に乳期を通して NoHYC モデルにおいて常に高かった。推定された

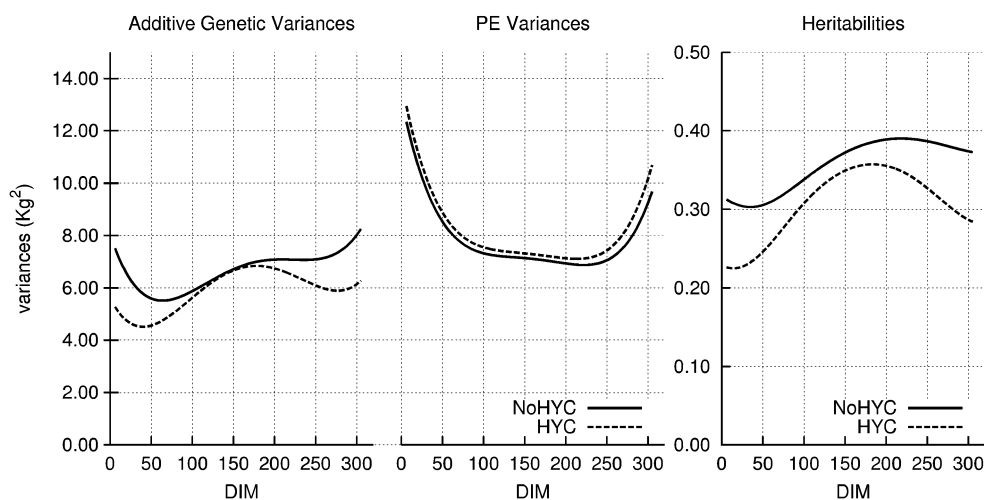


Figure 1 Estimated additive genetic variances, permanent environmental variances and heritabilities for the random regression test day models with (HYC) and without (NoHYC) herd-specific fixed lactation curves.

Table 2 Estimated genetic (upper diagonals) and phenotypic (lower diagonals) correlations for test day milk yields between specific days in milk (DIM) from the test day models without (NoHYC) or with (HYC) herd-specific lactation curves

DIM	NoHYC						HYC					
	15	60	90	150	240	300	15	60	90	150	240	300
15		0.89	0.75	0.50	0.30	0.22		0.88	0.76	0.60	0.59	0.65
60	0.73		0.97	0.83	0.62	0.41	0.71		0.98	0.90	0.85	0.73
90	0.63	0.74		0.94	0.76	0.50	0.63	0.73		0.97	0.92	0.73
150	0.46	0.65	0.72		0.91	0.65	0.48	0.66	0.73		0.96	0.73
240	0.34	0.51	0.60	0.70		0.90	0.40	0.56	0.63	0.70		0.89
300	0.31	0.38	0.42	0.50	0.70		0.39	0.44	0.46	0.51	0.69	

分散成分および遺伝率は、わが国の乳牛集団に対する先行研究において報告された値の範囲内にあった (Fujii と Suzuki 2006 ; Togashi ら 2008)。

表 2 には、乳期内の泌乳量に対する特定の泌乳日数間の遺伝および表型相関を示した。両モデルとも、推定値は常に正であり、日数が離れるほどその絶対値は小さくなった。しかし、NoHYC モデルにおいて、この減少の割合は相対的に大きかった。これらの推定値は、諸外国における変量回帰検定日モデルに関する報告 (Pool と Meuwissen 2000) および北海道における検定日乳量に対する分析結果 (増田と鈴木 2008) の範囲にあった。表型相関の推定値は、両モデルでほぼ同じであった。

305 日乳量と泌乳持続性について、3 種のモデルから推定された分散成分と遺伝率、ならびにその形質間の遺伝相関を表 3 に示した。305 日乳量に関する遺伝分散について、モデル間で明確な違いはなかったが、表型分散について、検定日モデルでより小さな値が推定され、結果として遺伝率がわずかに高くなった。これは、検定日

Table 3 Estimated genetic and phenotypic parameters^a from the test day models and the lactation model^b

		NoHYC	HYC	LM
305-day yield ^c	σ_a^2	4.70	4.66	4.58
	σ_y^2	10.49	10.49	12.07
	h^2	0.45	0.44	0.38
persistence	σ_a^2	4.86	1.69	1.23
	σ_y^2	17.54	17.35	9.83
	h^2	0.28	0.10	0.13
r_a		0.19	0.29	0.11

^a σ_a^2 : genetic variance ; σ_y^2 : phenotypic variance ; h^2 : heritability ; r_a : genetic correlation between 305-day yield and persistence

^b NoHYC : test-day model without herd-specific lactation curves ; HYC : test-day model with herd-specific lactation curves ; LM : animal model for measurements based on phenotypic lactation curves.

^c σ_a^2 and σ_y^2 were multiplied by 10^{-5}

モデルにおいて、より適切に環境効果が補正され、結果として非遺伝分散が小さくなったためであると推察される。しかしながら、その実際の差は小さかった。これらの遺伝率推定値は、検定日間隔法による初産牛の305日乳量に対する値(0.40)と同程度であった(Pereiraら2001)。一方、泌乳持続性では、両モデルの表型分散は同程度であったが、遺伝分散はNoHYCにおいてより高く推定された。これらの結果から、最終的な遺伝率はNoHYCにおいて高かった(0.28)。乳期モデルに基づく泌乳持続性指標に対する遺伝率は、初産でおおむね0.10から0.15程度であると報告されている(VanderLindeら2000;家畜改良センター2009)。変量回帰モデルにおいても、Togashiら(2008)は、初産牛に対して遺伝率が0.15であるとした。

NoHYCモデルにおいて、遺伝(共)分散は大きく推定される傾向にあり、結果として他のモデルと比較してより大きな遺伝率をもたらした。NoHYCモデルによる G_u と G_p の推定値は、

$$G_u = \begin{pmatrix} 5.22 & 0.39 & -0.51 \\ 0.39 & 1.07 & -0.13 \\ -0.51 & -0.13 & 0.34 \end{pmatrix} \text{ および}$$

$$G_p = \begin{pmatrix} 6.43 & -0.22 & -0.08 \\ -0.22 & 0.96 & -0.08 \\ -0.08 & -0.08 & 0.41 \end{pmatrix}$$

であり、HYCモデルからの結果は、

$$G_u = \begin{pmatrix} 5.18 & 0.34 & -0.50 \\ 0.34 & 0.36 & -0.09 \\ -0.50 & -0.09 & 0.35 \end{pmatrix} \text{ および}$$

$$G_p = \begin{pmatrix} 6.35 & -0.20 & -0.08 \\ -0.20 & 1.16 & -0.08 \\ -0.08 & -0.08 & 0.41 \end{pmatrix}$$

となった。この結果において、両分散成分とも1次回帰係数に対する推定値において顕著な違いがみられた。モデルに牛群曲線を含めたことが、各効果の1次回帰係数に対する分散成分の推定値に影響を及ぼしたと推察される。

2. 推定育種価の比較

前述の条件に当てはまる種雄牛および雌牛について、それぞれのモデルから推定された各育種価間の積率相関およびSpearmanの順位相関係数を表4に示した。いずれの結果も正であり、さらに積率相関と順位相関は類似した値となった。305日乳量について、各モデルから推定された育種価間には、種雄牛および雌牛の両方に対していずれも0.98以上の高い相関がみられた。すなわち、305日乳量に対する育種価は、表型値の定義およびモデルが完全に異なっても、その値および順位においてほぼ同様の結果が得られた。しかし、泌乳持続性について、育種価間の相関はより低くなった。NoHYCとHYCからの育種価間の積率相関係数は、種雄牛および雌牛に対して、それぞれ0.906および0.818であった。LMは検定日モデルとは完全に異なるが、得られた育種価は、HYCモデルからの値とより高い相関があった。以上により、泌乳持続性は、305日乳量と比較して、当てはめるモデルにより異なる育種価が算出される傾向にあることが示

Table 4 Product moment (upper diagonal) and Spearman's rank (lower diagonal) correlations between estimated breeding values for the selected sires and cows from the test day models and the lactation model^a

		305-day yield			Persistency		
		NoHYC	HYC	LM	NoHYC	HYC	LM
Sires ^b (N=3,236)	NoHYC		0.998	0.994		0.906	0.768
	HYC	0.998		0.995	0.900		0.874
	LM	0.994	0.994		0.753	0.859	
cows ^c (N=1,741,986)	NoHYC		0.996	0.983		0.818	0.668
	HYC	0.996		0.985	0.803		0.847
	LM	0.983	0.984		0.649	0.838	

^aNoHYC : test-day model without herd-specific lactation curves ; HYC : test-day model with herd-specific lactation curves ; LM : animal model for measurements based on phenotypic lactation curves.

^bwith 20 or more daughters with records

^cwith 8 or more test day records

Table 5 Correlations of estimated breeding values (EBV) and permanent environmental effect (PE) for persistency with BLUE of herd-specific persistency estimated from HYC model^a for cows with 8 or more test day records (N=1,741,986)

		NoHYC ^a	HYC ^a	LM ^a
EBV	Pearson	0.169	0.018	0.001
	Spearman	0.394	0.045	0.019
PE	Pearson	0.141	0.000	
	Spearman	0.330	-0.004	

^aNoHYC : test-day model without herd-specific lactation curves ; HYC : test-day model with herd-specific lactation curves ; LM : animal model for measurements based on phenotypic lactation curves.

唆された。

2つの検定日モデルについて、同じ変量回帰を含めていても、考慮する母数効果（すなわち牛群曲線）によって異なる評価値が算出された。すなわち、牛群曲線を考慮しない場合、その効果が育種価に流入している可能性がある。これを確かめるため、HYCモデルから推定された各牛群曲線の母数偏1次回帰係数を抽出し、定義に従って泌乳持続性の指標を算出して、これを牛群の泌乳持続性とした。続けて、前述の条件で選択した雌牛について牛群・分娩年を特定し、それに対応する牛群の泌乳持続性を割り当てた。最終的に、各モデルから得た雌牛の育種価と、その牛群の泌乳持続性との相関係数を算出した（表5）。検定日モデルに対しては、恒久的環境効果の曲線に対しても同様の相関を計算した。HYCおよびLMにおいて、牛群の泌乳持続性と育種価との間の相関はほぼゼロであったが、NoHYCにおいて低いながらも正の値が測定された。その順位相関係数が0.394であったことから、NoHYCモデルによる雌牛の泌乳持続性育種価は、泌乳持続性の高い牛群に属しているほど高い値になる。すなわち、NoHYCモデルからの育種価は、牛群曲線と独立であるとは認められず、その交絡による偏りが含まれていると推察される。恒久的環境効果にも、育種価と同様に牛群曲線との相関が認められた。検定日モデルにおいて牛群曲線を無視するとき、それらは育種価と恒久的環境効果の両方と交絡することが示唆された。

3. 総合考察

検定日乳量には、牛群の生産レベルだけでなく、その泌乳パターンも寄与する（増田と鈴木2008）。線形モデルの適用下では、これらは、それぞれ牛群ごとの切片および偏回帰係数としてモデルに含めるべきである。NoHYCにおいて、生産レベルは牛群・検定日・搾乳回数を含めることで説明できるが、泌乳パターンは無視される。牛群特有の泌乳パターンは、すべて残差に含まれることに

ならず、恒久的環境効果だけでなく相加的遺伝効果にも流入する結果となった。DeRoosら（2004）は、これは、同一牛群内に血縁関係にある雌牛が多数含まれることに関連しているとした。それら雌牛が、いずれも牛群内に共通の泌乳パターンをもつことになり、結果として遺伝効果と交絡したと推察される。モデルに牛群曲線を含めることで、それらの相加的遺伝効果ならびに恒久的環境効果との交絡を回避できたと推察される。

本分析では、牛群曲線として単に1次回帰を当てはめたが、より高次の回帰は必要だろうか。予備分析の結果、北海道の3産次までの検定日記録に対して2次以上の牛群曲線を当てはめても、モデルの当てはまりの良さや分散成分推定値に変化はみられなかった（増田 未発表）。本分析の結果でも、牛群曲線の当てはめにより変化した分散成分は、相加的遺伝分散の1次回帰の部分だけであり、他の分散成分に顕著な違いは見られなかった。以上から、牛群曲線を説明するためには、少なくとも1次回帰係数が必要であると推察される。

NoHYCモデルに、牛群・分娩年ごとの1次偏回帰係数を含めるように変更することは容易である。牛群・分娩年には複数の雌牛が含まれるので、同期牛と検定日記録の確保は困難ではない。実際に、オランダや北欧諸国などでは、泌乳量の国内遺伝評価に牛群曲線を含むモデルを採用している（International Bull Evaluation Service 2010）。

検定日モデルを用いるならば、本分析で特別に含めなかった効果の一部は、暗黙のうちに考慮される。例えば、牛群内の特定の雌牛に関して、濃厚飼料給与量の変更あるいは疾病による乳量の増減があったとしても、これは恒久的環境効果により説明できる。一方、妊娠の進行に伴う乳量の減少は、系統的な非遺伝要因であって、モデルに含める必要があるかもしれない。Bohmanovaら（2009）は、カナダの初産牛について、本分析におけるNoHYCと同様の検定日モデルと、それに空胎日数あるいは妊娠月数を含めた複数のモデルからそれぞれ泌乳持続性の遺伝評価値を算出した。その順位相関は、1個以上の検定日記録を持つ雌牛に対して最低でも0.97であった。本分析において、NoHYCとHYCから得た遺伝評価値の順位相関は、8個以上の検定日記録を持つ雌牛に対しても0.80しかなかった。集団が異なるため単純な比較は困難であるが、少なくともわが国において牛群曲線は最も優先して考慮すべき効果である。妊娠効果が評価精度にどのくらい影響するかについて調査するには、牛群曲線を含むモデルに基づく必要があるが、これは今後の課題である。

泌乳持続性に対する遺伝評価モデルに関して、牛群曲線との交絡がみられないHYCあるいはLMを採用することが望ましい。しかし、両モデルからの推定育種価が一致したとはいえ、モデルにより育種価の順位も変動

した。本分析の範囲では、泌乳持続性の遺伝評価に対して、どちらのモデルがより妥当であるか結論を下すことはできない。だが、HYCモデルには、より魅力的な特性がある。第一に、検定日モデルは、検定日に特有の効果を補正でき、適切な数学モデルを適用するならば、より正確な遺伝評価値が得られることである。第二に、305日乳量と泌乳持続性に対する育種価が同時に得られるため、定期的な遺伝評価において担当者の負担が少ないことである。第三に、泌乳持続性の定義を変更しても、再分析を行うことなしに遺伝評価値が得られることである。さらに、その定義が変量回帰係数の線形関数で表現できるならば、遺伝的パラメータも直ちに得られる。以上により、著者らは、泌乳持続性の遺伝評価に対し、牛群曲線を含む変量回帰検定日モデルを適用することが好ましいと結論づける。

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。ここに記して深く感謝する。

文 献

- Bohmanova J, Jamrozik J, Miglior F. 2009. Effect of pregnancy on production traits of Canadian Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **92**, 2947-2959.
- De Roos 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.
- 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. 1996. Persistency of lactation yields : a review. *Interbull Bulletin* **12**, 87-96.
- 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.
- International Bull Evaluation Service (Interbull). 2010. Description of National Genetic Evaluation Systems for dairy cattle traits as applied in different Interbull member countries [homepage on the Internet]. International Bull Evaluation Service, Uppsala, Sweden ; [cited 10 September 2010]. Available from URL : http://www-interbull.slu.se/national_ges_info2/framesida-ges.htm
- Jakobsen JH, Rekaya R, Jensen J, Sorensen DA, Madsen P, Gianola D, Christensen LG, Pedersen J. 2003. Bayesian estimates of covariance components between lactation curve parameters and disease liability in Danish Holstein cows. *Journal of Dairy Science* **86**, 3000-3007.
- 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.
- Jensen J. 2001. Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models. *Journal of Dairy Science* **84**, 2803-2812.
- 家畜改良センター. 2009. 乳用牛評価報告. 第29号. 平成21年12月. 家畜改良センター, 福島.
- 家畜改良センター. 2010. 泌乳形質の評価に用いるデータの範囲と評価方法 [homepage on the Internet]. 家畜改良センター, 福島 ; [cited 10 September 2010]. Available from URL : http://www.nlbc.go.jp/g_iden/nyuyou/s_koushiki.asp
- Kistemaker GJ. 2003. Comparison of persistency definitions in random regression test day models. *Interbull Bulletin* **30**, 96-98.
- 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.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel I, Auvray B, Druet T, Lee DH. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). *Proceeding of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. CD-ROM Communication, No. 28-07, Montpellier, France.
- 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.
- 農林水産省. 2010. 家畜改良増殖目標. 平成22年7月. 農林水産省, 東京.
- Pereira JAC, Suzuki M, Hagiya K, Yoshizawa T, Tsuruta S, Misztal I. 2001. Method R estimates of heritability and repeatability for milk, fat and protein yields of Japanese Holstein. *Animal Science Journal* **72**, 372-377.
- Pool MH, Janss LLG, Meuwissen THE. 2000. Genetic parameters of Legendre polynomials for first parity lactation curves. *Journal of Dairy Science* **83**, 2640-2649.
- Pool MH, Meuwissen THE. 2000. Reduction of the number of parameters needed for a polynomial random regression test day model. *Livestock Production Science* **64**, 133-145.
- Schaeffer LR, Jamrozik J. 1996. Multiple-trait prediction of lactation yields for dairy cows. *Journal of Dairy Science* **79**, 2044-2055.
- Sölkner J, Fuchs W. 1987. A comparison of different measures of persistency with special respect to variation of test-day milk yields. *Livestock Production Science* **16**, 305-319.
- Togashi K, Lin CY, Atagi Y, Hagiya K, Sato J, Nakanishi T. 2008. Genetic characteristics of Japanese Holstein cows based on multiple-lactation random regression test-day animal models. *Livestock Production Science* **114**, 194-201.
- Tsuruta S, Misztal I, Strandén I. 2001. Use of the preconditioned conjugate gradient algorithm as a genetic solver for mixed-model equations in animal breeding applications. *Journal of Animal Science* **79**, 1166-1172.
- Van der Linde R, Groen A, De Jong G. 2000. Estimation of genetic parameters for persistency of milk production in dairy cattle. *Interbull Bulletin* **25**, 113-116.
- Wilmink JBM. 1987. Adjustment of test-day milk, fat, and protein yields for age, season, and stage of lactation. *Livestock Production Science* **16**, 335-348.

Comparison of genetic evaluation models for lactation persistency

Yutaka MASUDA¹ and Mitsuyoshi SUZUKI¹

¹ Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro 080-8555, Japan

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

The objective of this study was to compare the genetic evaluation models for lactation persistency. Persistency was defined as the difference in production between 60-day and 240-day on a phenotypic or genetic lactation curve. Data were test-day milk records from first lactation cows calving from 1974 to 2007 in Hokkaido, Japan. A random regression model (NoHYC) was applied to test-day milk yields for the estimation of genetic parameters and breeding values. An alternative model (HYC) was identical to NoHYC except that HYC contained fixed linear regressions as herd-specific lactation curve. For both models, estimated breeding values (EBV) for persistency were calculated from individual genetic curves. A bivariate animal model (LM) with observed persistency and 305-day milk yield was also considered. EBV from cows with 8 or more test-day records and sires with 20 or more such daughters were selected for the comparisons. Higher heritability for persistency (0.28) was estimated for NoHYC, compared to those for HYC (0.10) and LM (0.13). Pearson's correlations among EBV from different models for sires and cows ranged from 0.768 to 0.906 and from 0.668 to 0.847, respectively. When herd curves were ignored, the heritability was overestimated and bias was observed in EBV due to the confounding of herd effects with breeding values. The random regression model with herd-specific lactation curves (HYC) was found to be the most suitable for genetic evaluation of persistency because of less biased EBV, the precise adjustment for test-day effects, and the feasibility of simultaneous evaluation with 305-day milk yield.

Nihon Chikusan Gakkaiho 82 (3), 297-304, 2011

Key words : genetic evaluation, lactation curve, lactation persistency, random regression, test-day model.