



| | |
|---------------------|---|
| Title | わが国における乳牛集団の育種計画に関する研究 |
| Author(s) | 寺脇, 良悟 |
| Degree Grantor | 北海道大学 |
| Degree Name | 博士(農学) |
| Dissertation Number | 乙第4381号 |
| Issue Date | 1993-09-30 |
| DOI | https://doi.org/10.11501/3074886 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/50000 |
| Type | doctoral thesis |
| File Information | 000000269625.pdf |



わが国における乳牛集団の
育種計画に関する研究

寺 脇 良 悟

目 次

| | |
|----------------------------|----|
| 緒 論 | 1 |
| 第 1 章 選抜径路毎の遺伝的改良効果 | 7 |
| ・ 緒 言 | 7 |
| ・ 材料および方法 | 9 |
| ・ 結 果 | 17 |
| ・ 考 察 | 31 |
| 第 2 章 遺伝的改良量に対する種畜の供用年数の影響 | 36 |
| ・ 緒 言 | 36 |
| ・ 材料および方法 | 39 |
| ・ 結 果 | 45 |
| ・ 考 察 | 63 |
| 第 3 章 遺伝的改良量に対する調整交配割合の影響 | 69 |
| ・ 緒 言 | 69 |
| ・ 材料および方法 | 71 |
| ・ 結 果 | 75 |
| ・ 考 察 | 91 |

第 4 章 外部集団からの種畜導入が遺伝的改良量にお 94

よぼす影響

・ 緒 言 94

・ 材料および方法 97

・ 結 果 104

・ 考 察 122

第 5 章 総 合 考 察 130

摘 要 140

謝 辞 142

文 献 143

緒 論

わが国乳牛集団における最初の人工授精の応用は遺伝的改良を速やかに実現するための技術としてではなく、トリコモナス症の伝播を予防することが主目的であった⁴⁴⁾。その後、人工授精技術は乳牛集団において急速に普及した。精液凍結保存技術の進展はより一層人工授精の普及を促し、今日ではほぼ乳牛の100%が凍結精液による人工授精で生産されている⁴⁴⁾。また、凍結精液による人工授精の普及は優秀な種雄牛の遺伝子を迅速にかつ広域的に伝達させ、さらに、交配に必要な種雄牛を少頭数でまかなうことを可能にした。このように、人工授精の普及は種雄牛に対する強い選抜を可能にし、乳牛集団の遺伝的改良に対する種雄牛の重要性を高めた。しかしながら、わが国乳牛の遺伝的改良は光本⁴¹⁾が総説で述べたように導入育種とよばれ、カナダや米国からの種畜の輸入に安易に依存してきた。すなわち、わが国乳牛の改良は独自の育種システムで優秀な種雄牛を生産するのではなく、輸入種畜を供用し、その遺伝子を普及する方法で主として進められてきた。

わが国乳牛改良の組織的な近代的育種事業は昭和44年度に国立の検定場を利用した乳用種雄牛後代検定事業に始まり、その後昭和46年度には家畜改良事業団の検定事業が加わって優良乳用種雄牛選抜事業に拡大された。さらに、昭和49年度からは従来実施されてきていた特定の

乳牛のみを対象とした高等登録のための検定に代わって牛群検定事業が乳用牛群改良推進事業として行なわれ、酪農家の経営改善のための情報を提供すると共に検定記録の累積によりそれを利用した種雄牛の能力評価が可能となった。昭和59年度より乳用牛群総合改良推進事業が行なわれ全国統一の乳用種雄牛評価成績³¹⁾が1989年以来公表されるに到った。この検定事業に参加している経産牛頭数は平成2年度では543,176頭でわが国乳牛集団の経産牛頭数1,285,000頭の42.3%に相当する。種雄牛能力評価事業(後代検定)に参加した若雄牛は初年度(昭和59年)45頭であったが、その数は年々増加し、平成3年度では200頭以上の参加申し込みがなされている。しかし、参加雄牛の大半は米国あるいはカナダでの契約交配で生産されたものであり、種雄牛の生産は実質上その多くをこれらの国に依存している。

この間、わが国における乳牛育種に関する研究は遺伝的パラメータの推定^{2, 60, 66)}および種雄牛や雌牛の遺伝的能力評価⁶¹⁻⁶⁵⁾に関してさかんに行なわれ、大型計算機の発達とその利用によって精度の高い能力評価が可能となった。

育種計画の第1の目的は乳牛の経済形質について当該集団の環境下に適した高い遺伝的能力をもつ種雄牛を集団内で生産し、その優秀な遺伝子を速やかに集団全体に広げることと考える。検定事業に参加している多くの雄牛が外国で生産されている現実、わが国乳牛集団で優

秀な雄牛があまり生産されていないことを示している。その上、凍結精液の輸入が昭和59年度より認められ、その輸入本数は初年度の20,507本から平成元年度の133,085本と急激に増加し6年間に約6.5倍となった。輸入精液で生産された登録雌牛は平成元年度で9,141頭にも達している。わが国乳牛集団における検定事業によって、雄牛の遺伝的能力を評価し、酪農家が優秀な種雄牛の精液を供用できるようになったが、これは外国の優秀な遺伝子をわが国乳牛集団に伝達・拡散させたが、国内での優秀な雄牛生産には必ずしも直接結びついていない。育種計画の初期において、遺伝的水準の高い外国集団からの優秀な若雄牛の導入と凍結精液の輸入は改良速度を向上させる有効な1つの手段と考えられる。ようやく全国統一の種雄牛の遺伝的評価体制が確立された現在、これをわが国乳牛集団の遺伝的改良に効率よく結びつけ、さらに、わが国乳牛集団内で優秀な種雄牛を生産し、利用することが重要である。これを実現するためには、わが国乳牛集団の実状にあった育種計画の立案が必要である。

世代間隔が長くしかも世代が重複している乳牛の育種計画の策定に当たって、あらかじめ予備実験を実施することは難しい。それに代わって、コンピュータを利用して育種計画について綿密な予測と評価を行なう方法がとられる。育種計画の評価は通常、年当り遺伝的改良量を尺度として行なわれている。RendelとRobertson⁵¹⁾は世

代が重複した集団における遺伝的改良量の推定方法を提示した。多くの育種計画に関する研究はこの推定方法を用いている。しかしながら、この方法では、年齢の異なる種畜が交配に供用され、世代が重複し、世代間隔が長い家畜集団で、毎年選抜が繰り返されると、年当りの遺伝的改良量が安定した状況での推定は可能であるが、年間で変動する選抜初期の予測に難点があった¹⁷⁾。また、一般に選抜径路によって選抜強度、交配供用開始時期および供用期間が異なり、各種畜（径路）毎の遺伝的貢献度を分離して予測できない。Hill¹⁷⁾は、選抜種畜の遺伝子が増殖や加齢によって集団内に広がっていく過程を行列表示で表し、年当り遺伝的改良量を推定する方法を展開した。また、McClintockとCunningham³⁹⁾は選抜効果の発現の時間的ずれを考慮した評価法を提示し discounted gene flow法と名付けた。他に、Searle⁵³⁾、Van Vleck⁷⁷⁾、Hinks¹⁸⁻²⁰⁾、Hill¹⁶⁾、James^{26, 27)}、HopkinsとJames²³⁻²⁵⁾、Hopkins²²⁾、Togashi et al.⁷¹⁾が遺伝的改良量の推定法に関する研究を報告している。Hill¹⁷⁾の行列表示による方法は簡潔で応用範囲が広い方法と言われており⁶⁾、このような遺伝子の流れに基づいて遺伝的改良量を推定する方法は総称してgene flow法と呼ばれている⁶⁾。

わが国においてgene flow法は肉用牛集団に関する研究に応用されている。山岸ら^{85, 86)}は開放型中核育種システムの選抜反応や近交係数に関してTogashi et

al. 71, 72) の方法を用いて研究した。清水ら^{57, 58)}は肉用牛集団内での種畜の遺伝子伝達や選抜効果の発現に対する供用年数の影響、さらには複数形質の選抜基準に関する詳細な研究を報告した。このようにわが国の肉用牛集団に関して gene flow 法を用いた育種システムに関する研究は行なわれている。他方、北海道の乳牛集団を対象とした報告があるが³⁾、わが国乳牛集団全体の育種計画を総合的に研究した報告はない。

gene flow 法は外部集団から種畜が導入される状況を適切に表現でき⁵⁶⁾、導入育種を行なっているわが国の乳牛集団には適した方法であると考えられる。ただし、各世代の選抜種畜の遺伝的優越差を動的に変化させることが gene flow 法では不可能である。このため、わが国乳牛集団の育種計画に関する研究に gene flow 法を適用するためにはこの点を解決することが重要である。

本研究では、gene flow 法を用いて仮想乳牛集団における種畜遺伝子の伝達様相や遺伝的改良量の推定を行なった。各選抜種畜に由来する遺伝子が集団内で伝達される様相を予測し、これに基づいて選抜種畜の遺伝的寄与における重要性や利用方法について検討した(第1章)。第2章および第3章では、種畜の供用年数および調整交配用雌牛頭数が乳牛集団の遺伝的改良におよぼす影響を予測し、わが国乳牛集団の育種計画における最適な供用年数および調整交配用雌牛頭数を検討した。第4章では、外部集団から種畜の導入があるとき、選抜種畜の遺伝的

優越差を動的に推定する方法を開発し、また、平均遺伝的能力も同時に推定した。そして、これらの推定値から適切な導入割合を検討した。第5章では、第1章から第4章までの結果に基づいて、今後におけるわが国乳牛集団の育種システムについて考察した。

第1章 選抜径路毎の遺伝的改良効果

緒 言

乳牛集団における遺伝的改良は、次の3つの連続した過程の反復によって遂行される¹⁹⁾。つまり、1)候補種畜の能力検定、2)検定記録に基づく遺伝的能力評価と種畜の選抜、そして、3)人工授精組織下での計画的で有効な種畜の利用(交配)である。種雄牛や雌牛の能力評価方法に関する研究は数多く行なわれており^{47, 61-65)}、わが国では、1989年から全国規模での種雄牛評価成績³¹⁾が発表され、酪農家は遺伝的能力に基づいた種雄牛の選択が可能となった。しかし、遺伝的能力の高い種雄牛の計画的な利用方法や次世代の種雄牛生産に関する研究はほとんど行なわれていない。

比較的世代間隔が長く、世代が重複しており、また、各選抜径路で選抜強度が異なる乳牛集団では、選抜効果の発現は初期には不規則でかつ選抜径路によって異なると予想される。このような状況の中で、集団の遺伝的改良に効率よく結びつく種畜の利用方法を考えるとき、選抜種畜の遺伝子が集団内に広がる過程を選抜径路毎に詳細に検討することが重要であると考えられる。RendelとRobertson⁵¹⁾は、遺伝的改良量を予測する方法を提唱した。しかし、この方法は選抜効果の早期における発現様相の不規則性を描写することができず、遺伝的改良量は

平準化された値で推定される。一方、gene flow 法は、種畜に由来する遺伝子が集団内に広がる様相を選抜径路毎に性・年齢級と時間との軸での的確に表現することができる。

本章では、わが国の乳牛集団規模を想定した仮想モデルについて、選抜種畜に由来する遺伝子の集団内での伝達過程をgene flow 法を用いて予測した。さらに、この予測に基づいて、各選抜径路の遺伝的寄与の相対的比率を推定し、遺伝的改良に対する各選抜種畜の重要性および利用方法を検討した。

材料および方法

仮想乳牛集団の構成を図1-1に示した。現在実施されている牛群検定を想定し、集団をすべての雌牛が生産形質に関する記録をもつ検定群と記録をもたない非検定群に大別した。検定群は種雄牛と雌牛およびこれらの更新用育成牛で構成される。種雄牛は同一群の雌牛と交配し、種雄候補牛（以降、若雄牛とする）と若雌牛を生産する。なお、若雄牛の生産を主目的として交配に用いる種雄牛および雌牛をそれぞれ種雄父牛および種雄母牛とする。また、若雌牛を生産する目的で用いる種雄牛および雌牛をそれぞれ検定群父牛および検定群母牛とする。よって、種雄母牛は若雄牛、若雌牛および乳生産を行ない、検定群母牛は若雌牛と乳生産を目的とする。非検定群の雌牛は、検定群の種雄牛と交配し、非検定群の若雌牛を生産する。このときに供用される検定群の種雄牛および非検定群の雌牛をそれぞれ非検定群父牛および非検定群母牛とする。非検定群では若雄牛の生産を行なわないものとする。

若雄牛は後代検定用の娘牛を生産するために、13ヶ月齢から精液採取を開始し、そのための交配をする。これらの若雄牛から生まれた娘牛が交配、分娩を経て泌乳を開始し、検定が終了し、これらの検定成績に基づいて若雄牛が選抜され検定済み種雄牛（検定群父牛および非検定群父牛）として供用を開始するのは、種雄牛が60ヶ月

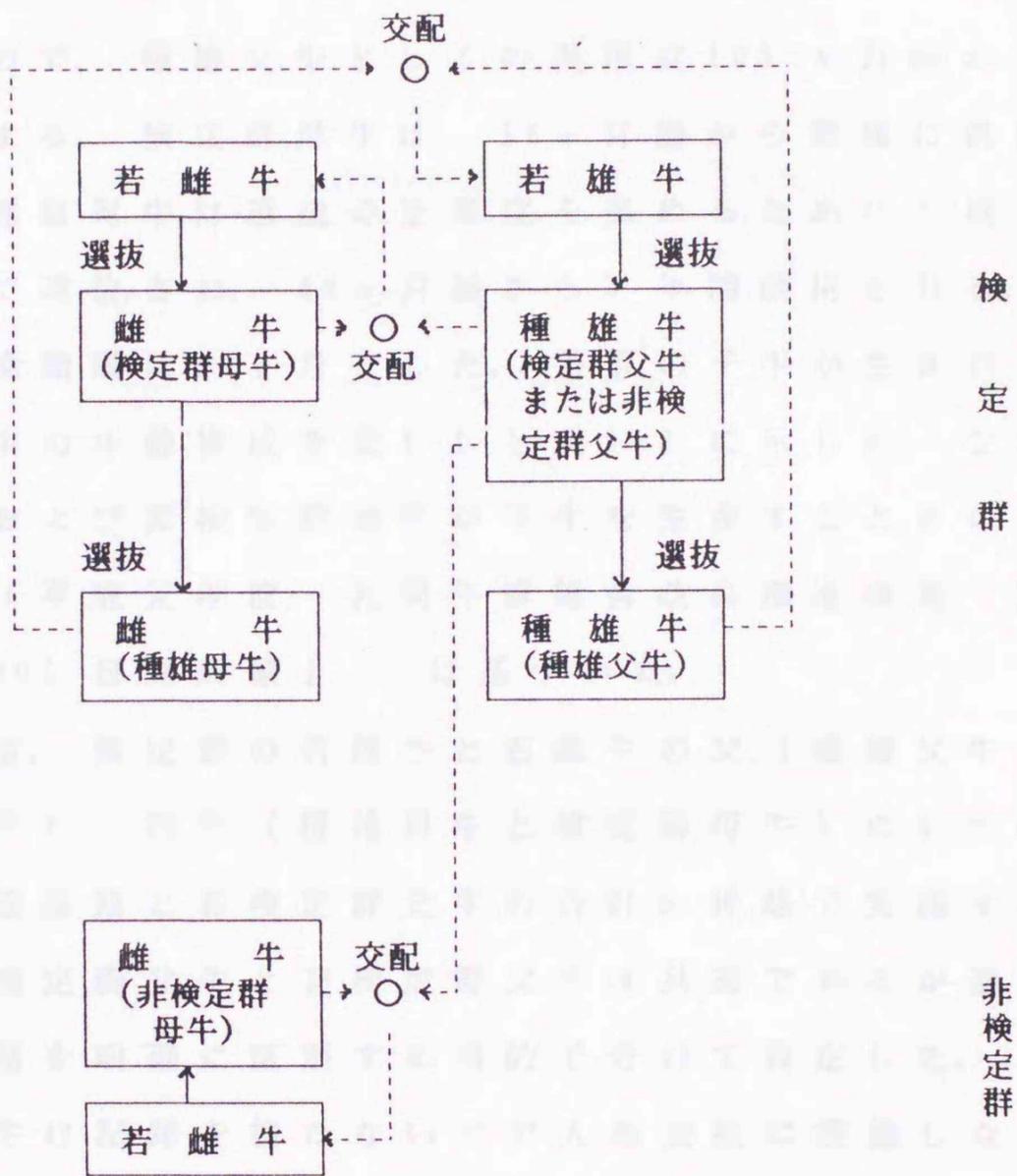


図1-1. 乳牛集団の構成、交配および選抜に関する模式図

齢のときとなる。検定群および非検定群の若雌牛生産に5年間供用される。若雄牛生産のための交配は、供用初年度の交配で生産された娘牛の泌乳記録が終了した後に行なうので、種雄父牛としての供用は108ヶ月齢から1年間とする。検定群母牛は、15ヶ月齢から繁殖に供用されて、種雄母牛は選抜の正確度を高めるために2回の泌乳記録で選抜され、48ヶ月齢から3年間供用される。雌牛の分娩間隔は12ヶ月とした。各群の子牛が生まれたときの親牛の年齢構成を表1-1と表1-2に示した。なお、検定群および非検定群母牛が子牛を生産するときの年齢分布は「平成元年度 乳用牛群総合改良推進事業 資料 個体の305日間成績」³⁰⁾に基づいた。

選抜は、検定群の若雄牛と若雌牛の父（種雄父牛と検定群父牛）、母牛（種雄母牛と検定群母牛）の4つの遺伝子伝達径路と非検定群父牛の合計5径路で実施する。なお、検定群父牛と非検定群父牛は共通であるが遺伝子伝達径路を明確に区別する目的で分けて設定した。非検定群母牛は記録を持たないので人為選抜は実施しないものとした。

選抜種畜の遺伝子が集団内に広がる様相はgene flow法を用いて推定した。選抜種畜が生まれた年次を0年次とし、1世代の選抜の結果t年後に各群・性・年齢級が選抜種畜の遺伝子を含む比率は行列を用いて以下の式で表される⁶⁾。

$$m_t = P \cdot m_{t-1} + R \cdot n_{t-1} \quad \dots \quad (1-1)$$

表1-1. 子牛の出生時における父牛の年齢分布

表1-1. 子牛の出生時における父牛の年齢分布

| 年齢（才） | 種雄父牛 | 検定群父牛 または 非検定群父牛 |
|-------|------|------------------------|
| 1 | 0.0 | 0.0 |
| 2 | 0.0 | 0.0 |
| 3 | 0.0 | 0.0 |
| 4 | 0.0 | 0.0 |
| 5 | 0.0 | 0.03 |
| 6 | 0.0 | 0.2 |
| 7 | 0.0 | 0.2 |
| 8 | 0.0 | 0.2 |
| 9 | 0.17 | 0.2 |
| 10 | 0.83 | 0.17 |

表1-2. 子牛の出生時における母牛の年齢分布

| 年齢(才) | 種雄母牛 | 検定群母牛 または 非検定群母牛 |
|-------|------|------------------------|
| 1 | 0.0 | 0.0 |
| 2 | 0.0 | 0.29 |
| 3 | 0.0 | 0.21 |
| 4 | 0.06 | 0.16 |
| 5 | 0.33 | 0.12 |
| 6 | 0.33 | 0.09 |
| 7 | 0.28 | 0.06 |
| 8 | 0.0 | 0.03 |
| 9 | 0.0 | 0.02 |
| 10 | 0.0 | 0.02 |

$$n_t = Q \cdot n_{t-1} \quad \dots \quad (1-2)$$

m は各群・性・年齢級が含む選抜種畜の遺伝子比率のベクトル、 P は各群・性・年齢級間で遺伝子の伝達比率を表すマトリックス、 n は選抜種畜の年齢構成のベクトルそして R は選抜種畜の初代の交配において、その対象径路の親子間で生殖を通しての遺伝子の伝達を示す P の一部成分を含むマトリックスである。 Q は選抜種畜の加齢に伴う遺伝子の伝達のみを表すマトリックスで、 P の 0 才年齢級の行の成分をすべて 0 としたマトリックスである。 m_t によってすべての群・性・年齢級に占める選抜種畜の遺伝子比率を推定できるが、本章では選抜の効果を検定群の 0 才雄牛および 0 才雌牛と非検定群の 0 才雌牛で評価した。さらに、同じ選抜を繰り返したときの選抜効果の発現様相を検討するため、推定した遺伝子比率を各選抜径路毎に各年次まで累積し、これを累積発現量とした。さらに、累積発現量に各選抜種畜の遺伝的優越差を乗じて期待改良量として推定した。累積発現量および期待改良量の相対比率から各選抜径路の遺伝的寄与について考察した。選抜効果が発現する対象個体群（0 才の雄牛、雌牛）における各選抜種畜の累積発現量および期待改良量の推定手順を示す。

$$C_{jt} = \sum_{i=0}^t m_{ji} \quad \dots \quad (1-3)$$

ここで、 C_{jt} : 選抜種畜（径路） j による各群・性・年齢級における t 年次までの累積発現量を

あらわすベクトル、

m_{ji} : 選抜種畜 j による、各群・性・年齢級における i 年次 m ベクトル。

$$G_{jt(z)} = h' \cdot C_{jt} \cdot S_j \quad \dots \quad (1-4)$$

ここで、 $G_{jt(z)}$: 選抜種畜 j による対象個体群 z の t 年次までの期待改良量で、これは1世代の選抜による累積期待改良量である、

h' : 対象個体群 z における各群・性・年齢級に属する発現個体の比率をあらわすベクトル、

S_j : 選抜種畜 j の遺伝的優越差。

各選抜種畜による期待改良量を総和すると対象個体群における期待改良量となる。

選抜種畜の遺伝的優越差は

$$S = i \cdot r_{AA} \cdot \sigma_G \quad \dots \quad (1-5)$$

によって推定した⁵¹⁾。

ここで、 i は選抜強度、 r_{AA} は選抜の正確度そして σ_G は遺伝標準偏差を示す。

年当り20頭の検定群父牛あるいは非検定群父牛を選抜して5年間供用するが、初年次の交配で生産された娘牛記録と後代検定時の娘牛記録に基づいて4頭を種雄父牛として選抜する。本章で仮定した各選抜種畜の選抜比率、能力評価に用いる記録数および遺伝的優越差を表1-3に示した。

表1-3. 選抜種畜の選抜比率、能力評価に用いる記録数および
遺伝的優越差

| 選抜種畜 | 選抜比率 | 娘牛記録数 あるいは 産次記録数 | 遺伝的優越差 ^a |
|--------|--------|------------------------|---------------------|
| 種雄父牛 | 0.024 | 540 | 1.634 |
| 検定群父牛 | 0.120 | 40 | 1.0 |
| 非検定群父牛 | 0.120 | 40 | 1.0 |
| 種雄母牛 | 0.0125 | 2 | 1.103 |
| 検定群母牛 | 0.5 | 0 ^b | 0.201 |

^a; 検定群父牛ならびに非検定群父牛の遺伝的優越差を基準値1.0
とした場合の相対値

^b; 父牛および母牛の記録のみを使用

結 果

種雄候補牛の若雄牛となる検定群の0才雄牛に占める各選抜種畜の遺伝子比率を図1-2に示した。種雄父牛の遺伝子は出生後9年目に初めて0才雄牛に伝達され、10年後で最も高く約41.5%であった。その後、約10年の周期で大きく上下変動を繰り返し、その振幅は年数の経過に伴って小さくなるが、50年後でも収束しなかった。検定群父牛の遺伝子も9年後に伝達され、15年後に最も高く約5.9%であった。周期は約10年であるが、振幅は比較的小さく、収束値には種雄父牛の遺伝子比率より早期に達した。種雄母牛および検定群母牛の遺伝子は比較的早期に伝達された(4年および6年)。遺伝子比率の最高値は、種雄母牛および検定群母牛に関してそれぞれ約16.5%および5.7%であった。遺伝子比率の振幅は交配に供される年数と密接に関連しており、1年間だけ供用される種雄父牛で最も振幅が大きかった。遺伝子比率の収束値は検定群の4径路の平均世代間隔の和の逆数となる¹⁷⁾(3.63%)。

検定群0才雌牛に占める各選抜種畜の遺伝子比率の年次推移を図1-3に示した。種雄父牛の遺伝子が伝達されるのは2世代後(種雄父牛-検定群父牛-若雌牛)のため、非常に遅く14年後であった。最高比率はさらに遅れ19年後で約6.3%であった。検定群父牛については5年後に遺伝子の伝達が認められ、最高比率は9年後の

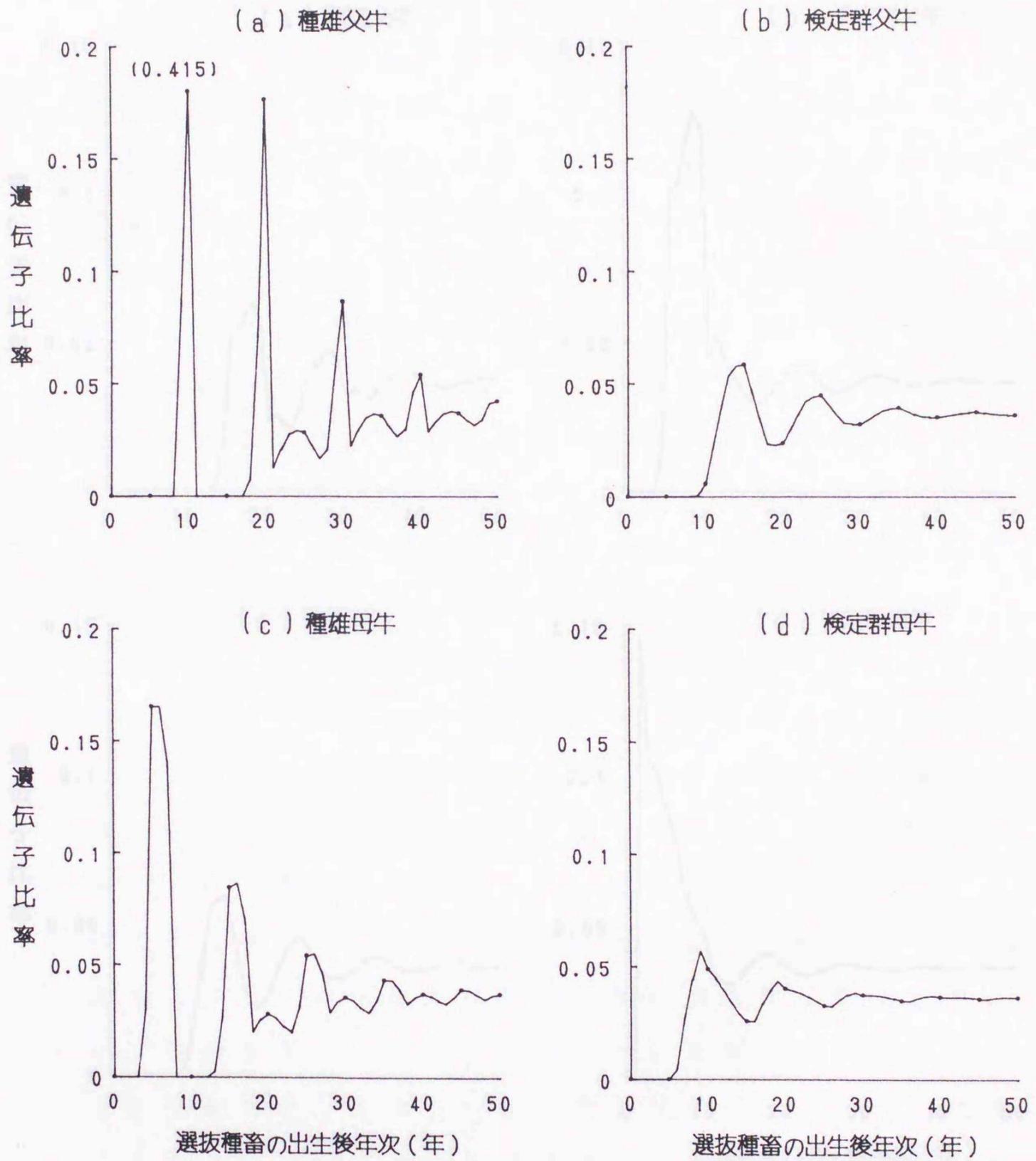


図1-2. 1世代の選抜による検定群0才雄牛に占める選抜種畜の遺伝子比率

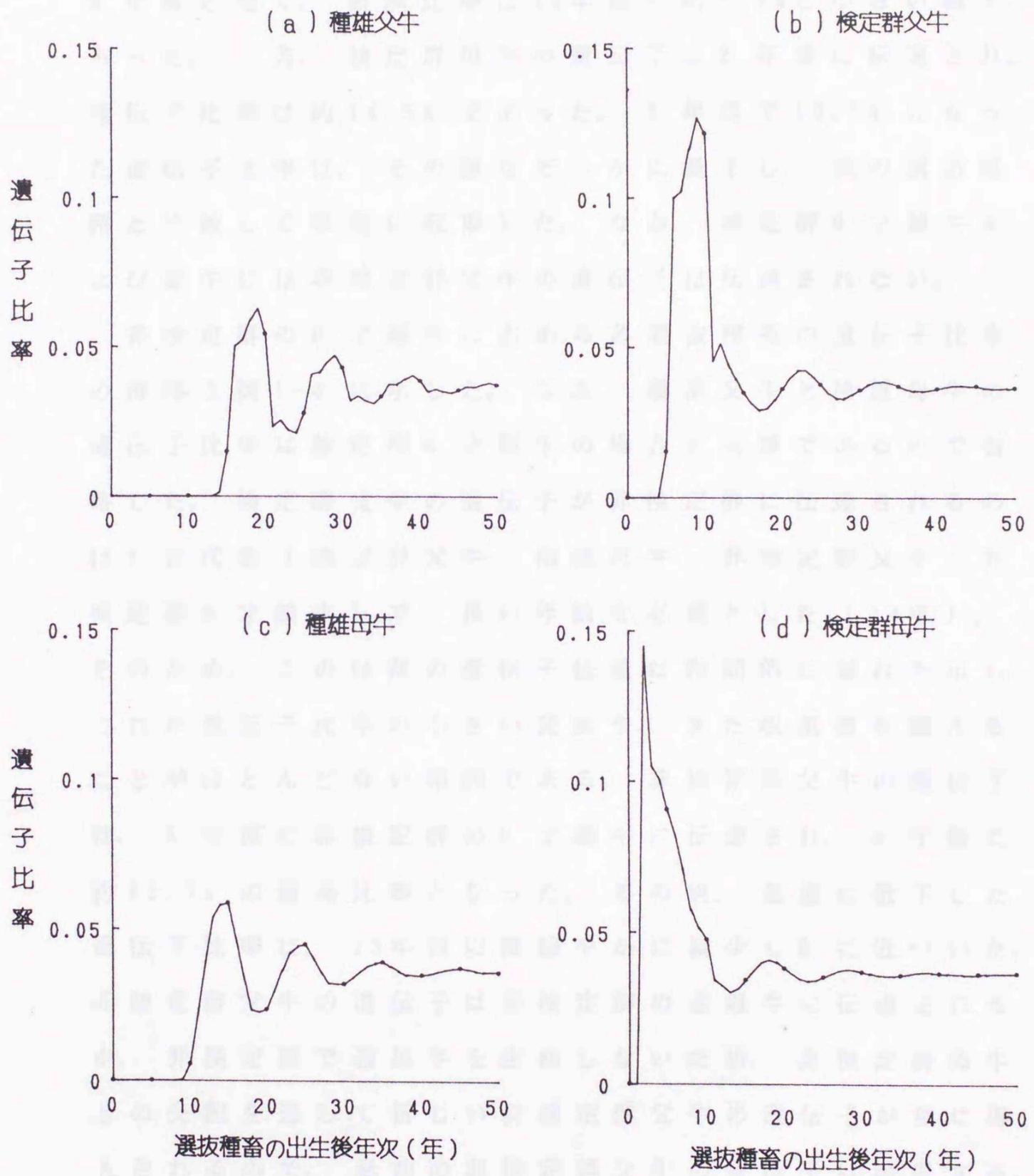


図1-3. 1世代の選抜による検定群(♀)才雌牛に占める選抜種畜の遺伝子比率

約12.7%であった。種雄母牛の遺伝子が伝達されるのは9年後と遅く、最高比率は15年後の約5.9%と小さい値であった。一方、検定群母牛の遺伝子は2年後に伝達され、遺伝子比率は約14.5%であった。3年目で10.5%になった遺伝子比率は、その後なだらかに低下し、他の選抜径路と比較して早期に収束した。なお、検定群0才雄牛および雌牛には非検定群父牛の遺伝子は伝達されない。

非検定群の0才雌牛に占める各選抜種畜の遺伝子比率の推移を図1-4に示した。なお、種雄父牛と種雄母牛の遺伝子比率は検定群0才雌牛の場合と同様であるので省略した。検定群父牛の遺伝子が非検定群に伝達されるのは3世代後（検定群父牛－種雄母牛－非検定群父牛－非検定群0才雌牛）で、長い年数を必要とした（14年）。そのため、この径路の遺伝子伝達は時間的に遅れを示し、これが遺伝子比率の小さい変動や、また収束値を越えることがほとんどない原因である。非検定群父牛の遺伝子は、5年後に非検定群の0才雌牛に伝達され、9年後に約12.7%の最高比率となった。その後、急激に低下した遺伝子比率は、13年目以降緩やかに減少し0に近づいた。非検定群父牛の遺伝子は非検定群の若雌牛に伝達されるが、非検定群で若雄牛を生産しないため、非検定群母牛との交配を通して新しい非検定群父牛の遺伝子が常に導入されるので、最初の非検定群父牛の遺伝子は消失する。検定群母牛の遺伝子比率は、検定群父牛と類似していた。

図1-2の各年次までの遺伝子比率を累積し、検定群0

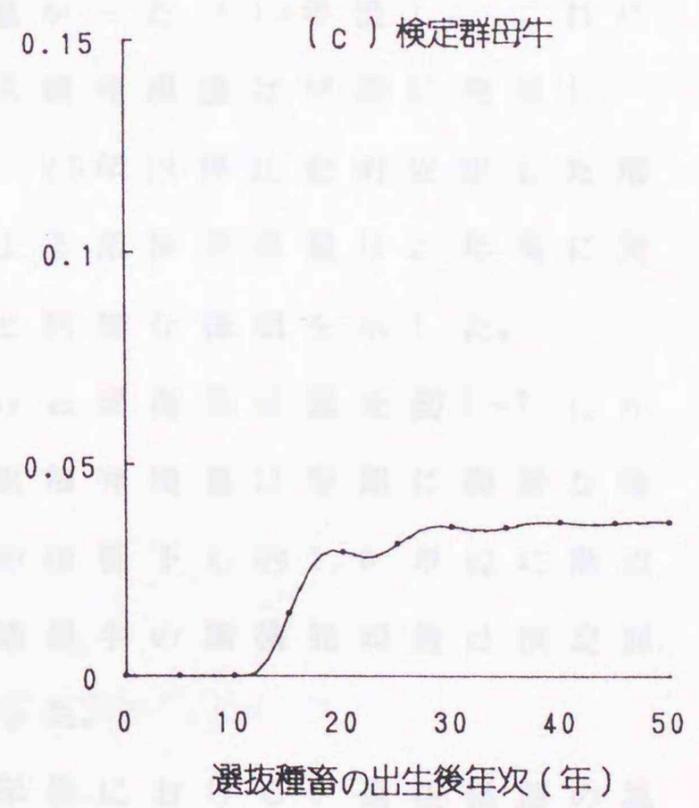
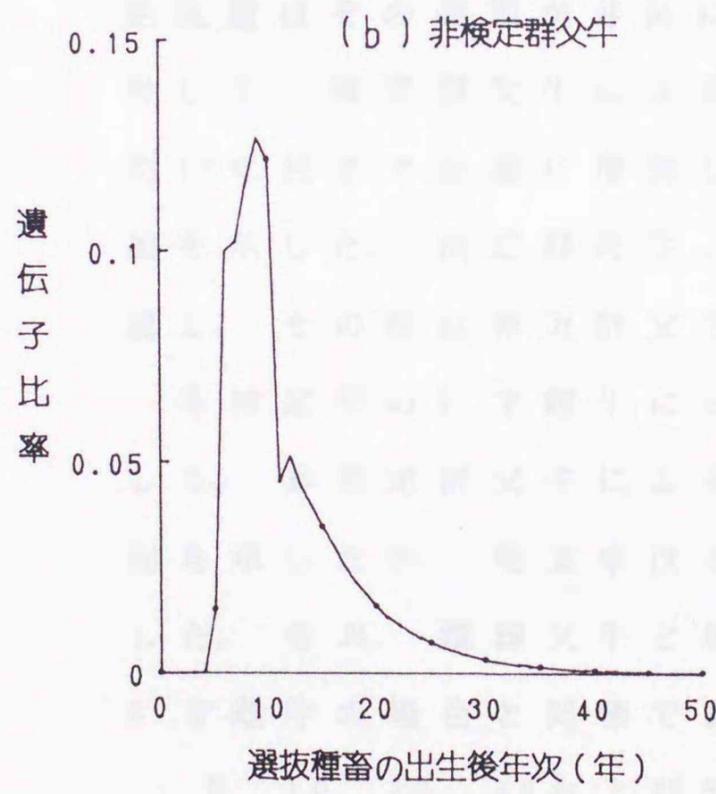
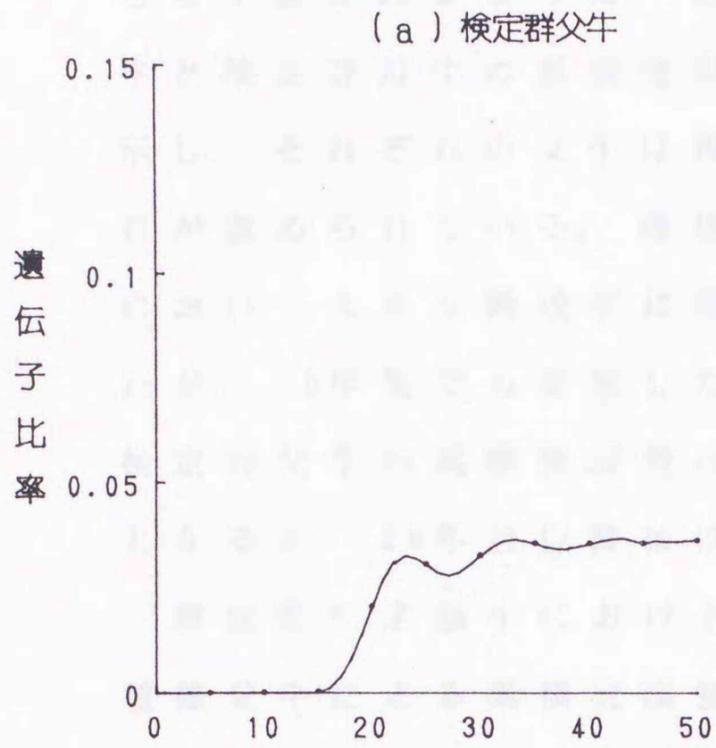


図1-4. 1世代の選抜による非検定群(♀)才雌牛に占める選抜種畜の遺伝子比率

才雄牛における累積発現量を図1-5に示した。図1-2からも予測されるように、種雄父牛と種雄母牛、検定群父牛と検定群母牛の累積発現量の年次推移は同様の様相を示し、それぞれの父牛は母牛との間に選抜効果発現の遅れが認められている。種雄父牛による累積発現量は早期において大きな階段状に増加し、徐々になめらかとなったが、50年後でも安定した増加（直線）を示さなかった。検定群父牛の累積発現量は、10年目以降若干急激な増加となるが、20年目以降はほぼ安定した増加が認められた。

検定群0才雌牛における累積発現量を図1-6に示した。種雄父牛による累積発現量は検定群の0才雄牛で認められた大きな階段状を示さなかった。種雄父牛による累積発現量はその発現が非常に遅かった（14年後）。これに対して、検定群父牛による累積発現量は早期に発現し、約10年目まで急激に増加し、25年以降比較的安定した増加を示した。検定群母牛による累積発現量は2年後に発現し、その後は検定群父牛と同様な様相を示した。

非検定群の0才雌牛における累積発現量を図1-7に示した。非検定群父牛による累積発現量は早期に顕著な増加を示したが、増加率はその後低下し約1.0単位に漸近した。なお、種雄父牛と種雄母牛の累積発現量は検定群0才雌牛の場合と同様であった。

5、10、20、30および50年後における5選抜径路の累積発現量の相対比率を図1-8に示した。選抜開始後早期において、特定の径路が大きい比率を示す。すなわち、

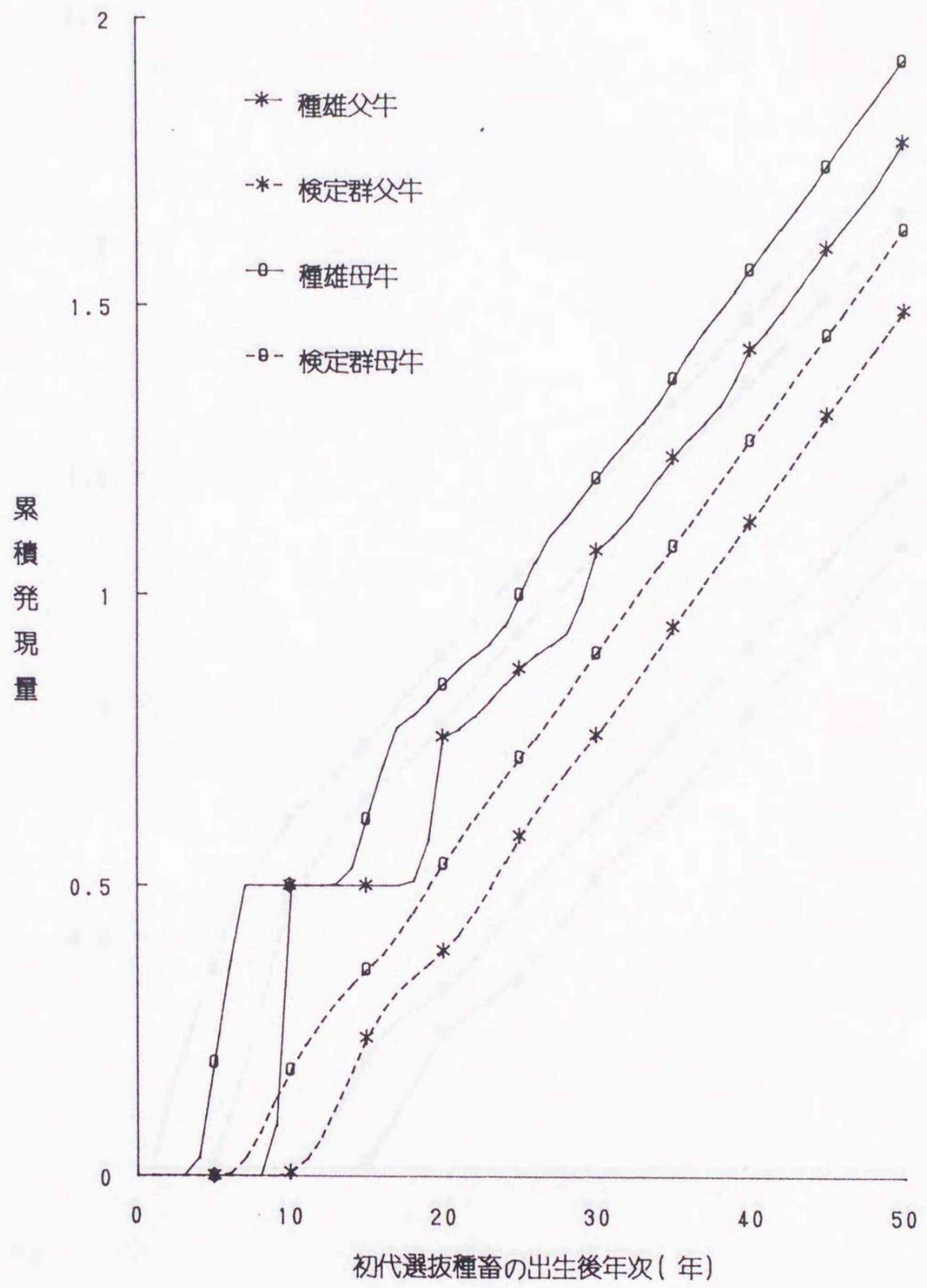


図1-5. 検定群0才雄牛における選抜種畜の累積発現量

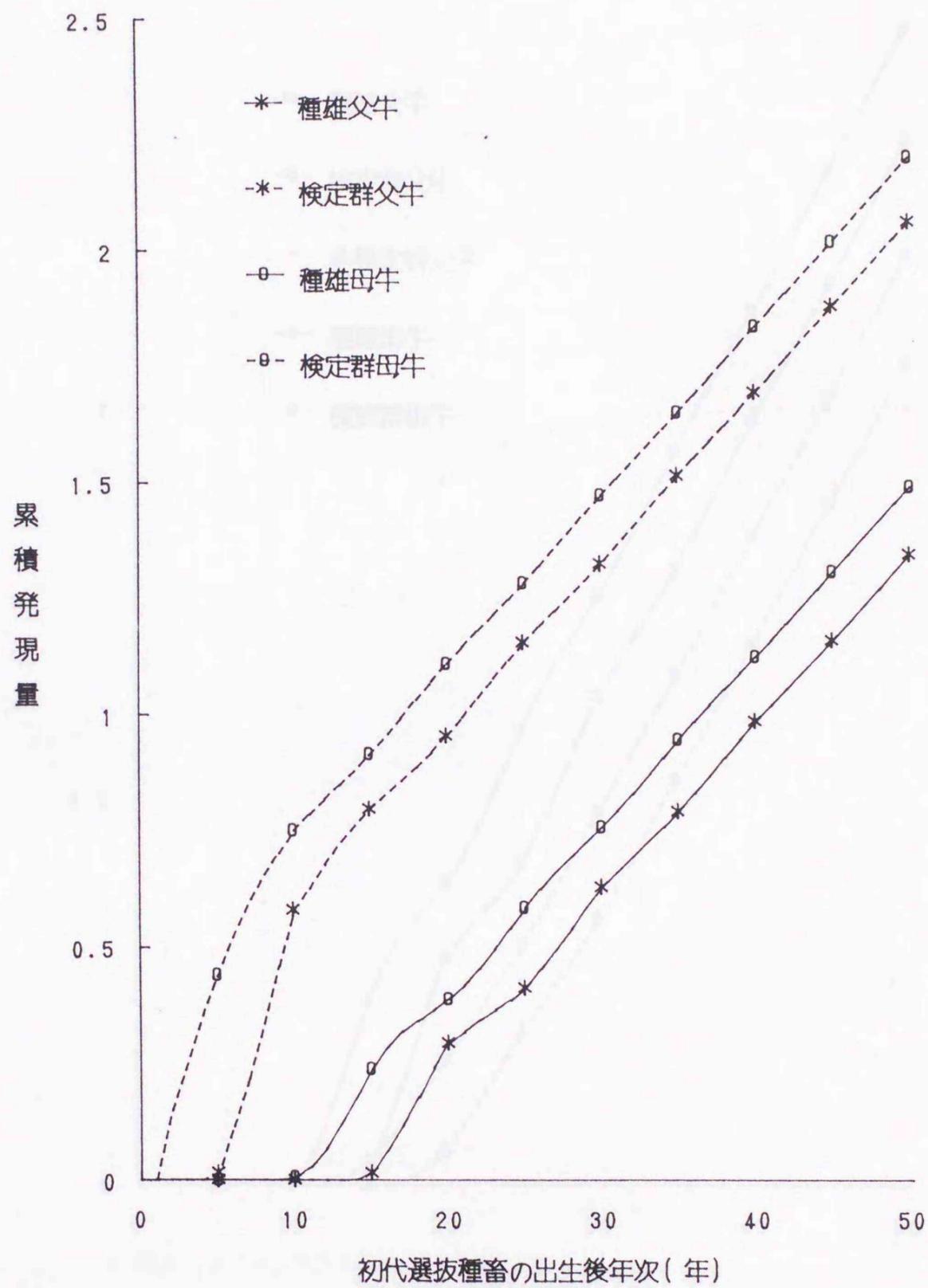


図1-6. 検定群0才雌牛における選抜種畜の累積発現量

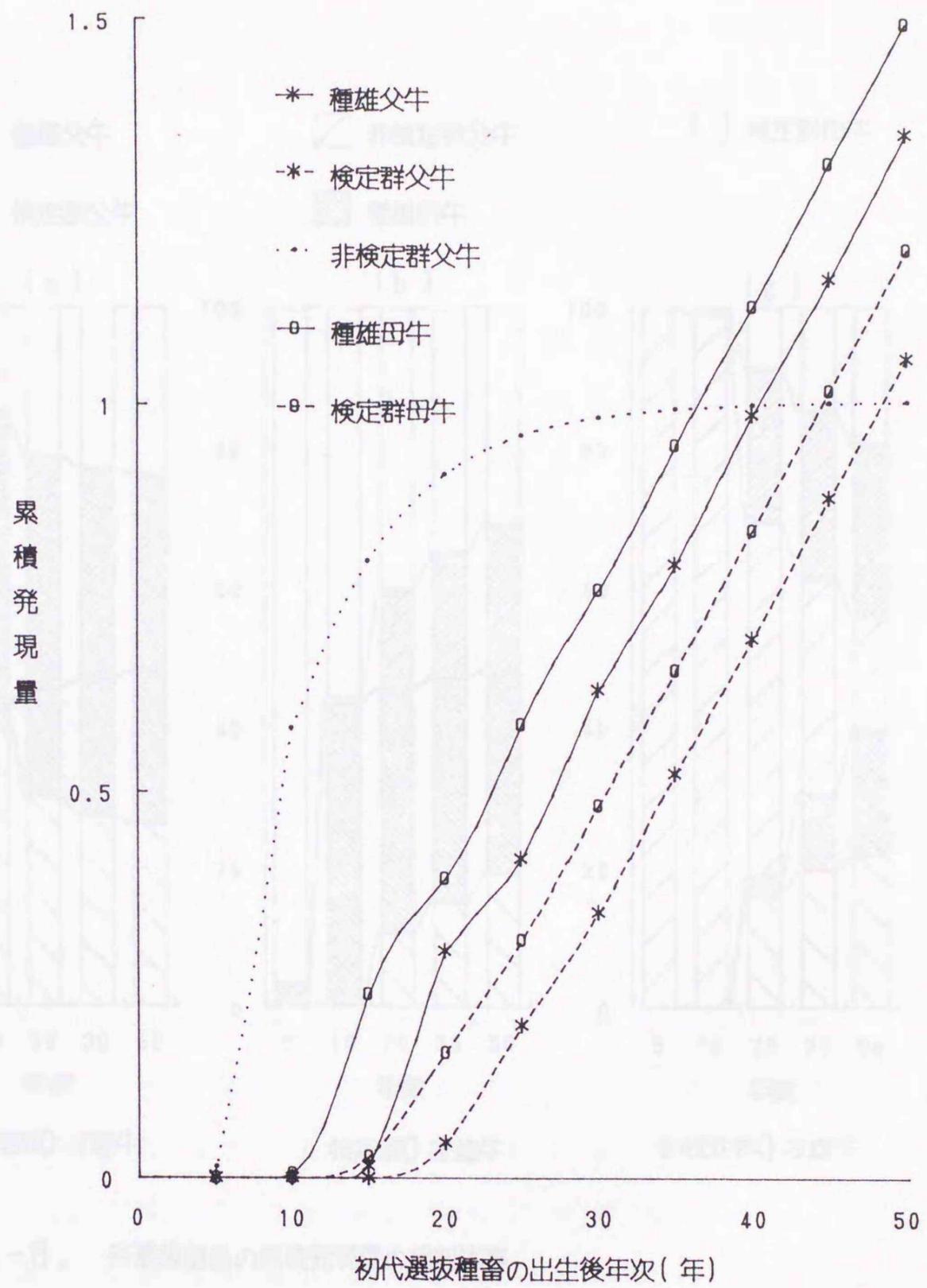


図1-7. 非検定群0才雌牛における選抜種畜の累積発現量

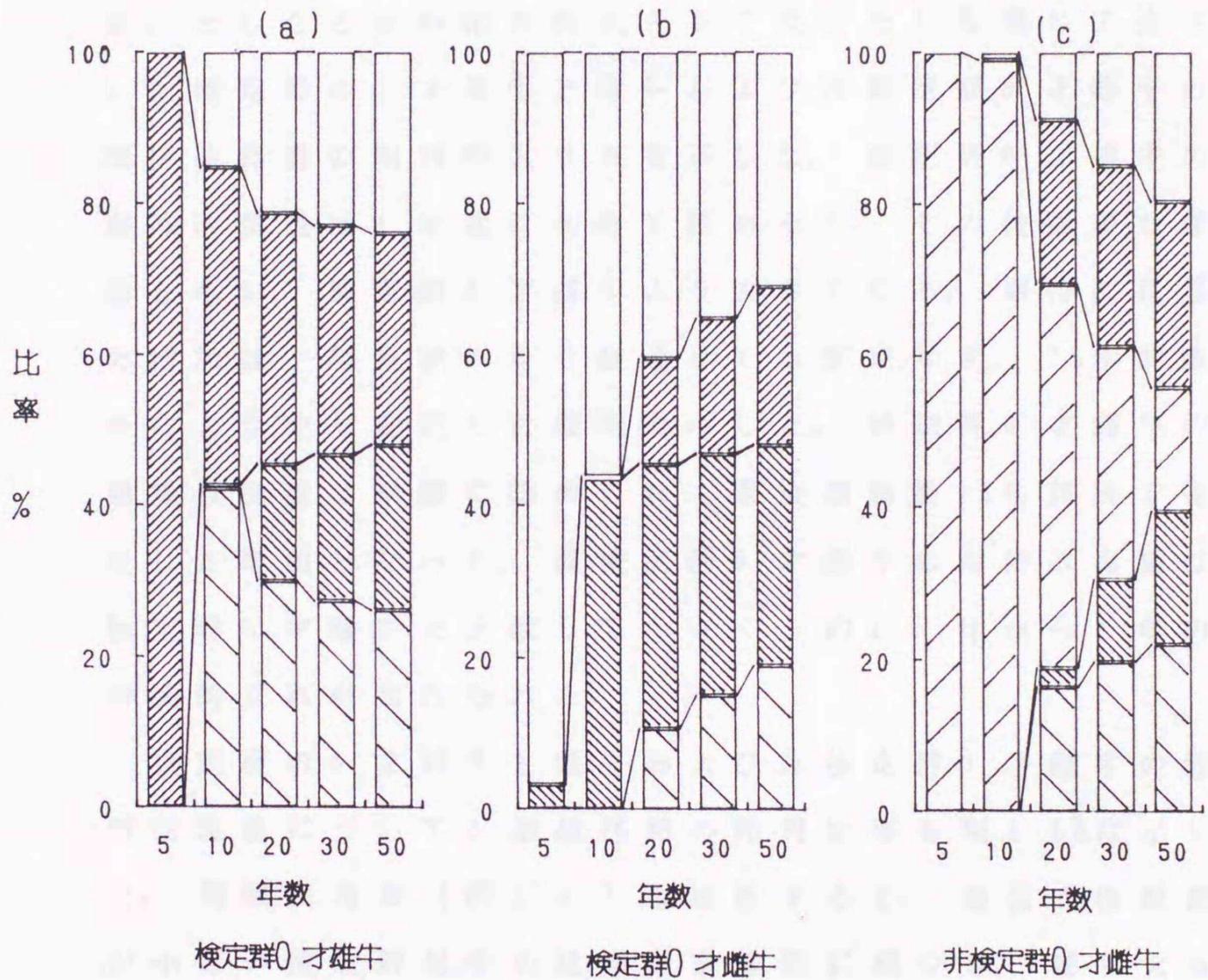
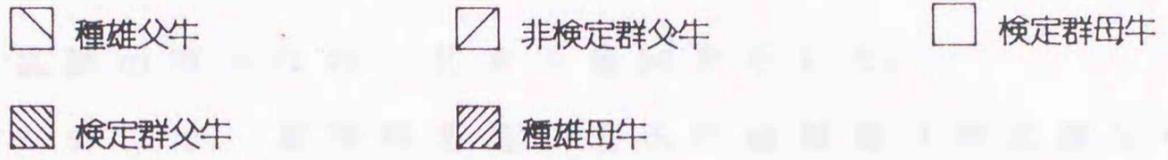


図1-8. 各選抜種畜の累積発現量の相対比率

検定群0才雄牛、同雌牛および非検定群0才雌牛に対して、それぞれ種雄母牛、検定群母牛および非検定群父牛の占める比率が特に大きい。しかし、年数の経過に伴って各径路の寄与は均一化する傾向を示した。

図1-9には、累積発現量に遺伝的優越差（検定群父牛を1としたときの相対的大きさで表した）を乗じて推定した検定群の0才雄牛と雌牛および非検定群0才雌牛の期待改良量の相対的大きさを示した。検定群0才雄牛の期待改良量は4年後に初めて認められ、その後顕著な増加を示し、検定群0才雌牛より大きくなる。期待改良量の増加は、年数がかなり経過しても安定せず、25年前後からようやく安定した増加を示した。検定群0才雌牛の期待改良量は早期に認められ、選抜開始後15年前後で安定した増加となった。非検定群0才雌牛の期待改良量は検定群0才雌牛と比較して小さく、約1.5年から2年の時間的ずれが認められた。

検定群の0才雄牛と雌牛および非検定群0才雌牛の期待改良量について5選抜径路の相対比率を図1-10に示した。累積発現量（図1-8）と比較すると、遺伝的優越差が小さい検定群母牛の比率が全体的に減少し、最も大きい遺伝的優越差をもつ種雄父牛の比率が増大した。検定群0才雄牛の選抜開始後20年と50年では種雄父牛の相対比率が最も大きく、それぞれ約46%および42%であった。選抜20年後の検定群0才雌牛では、検定群父牛の比率が最も大きい（約46%）が、50年後には、検定群父牛と種

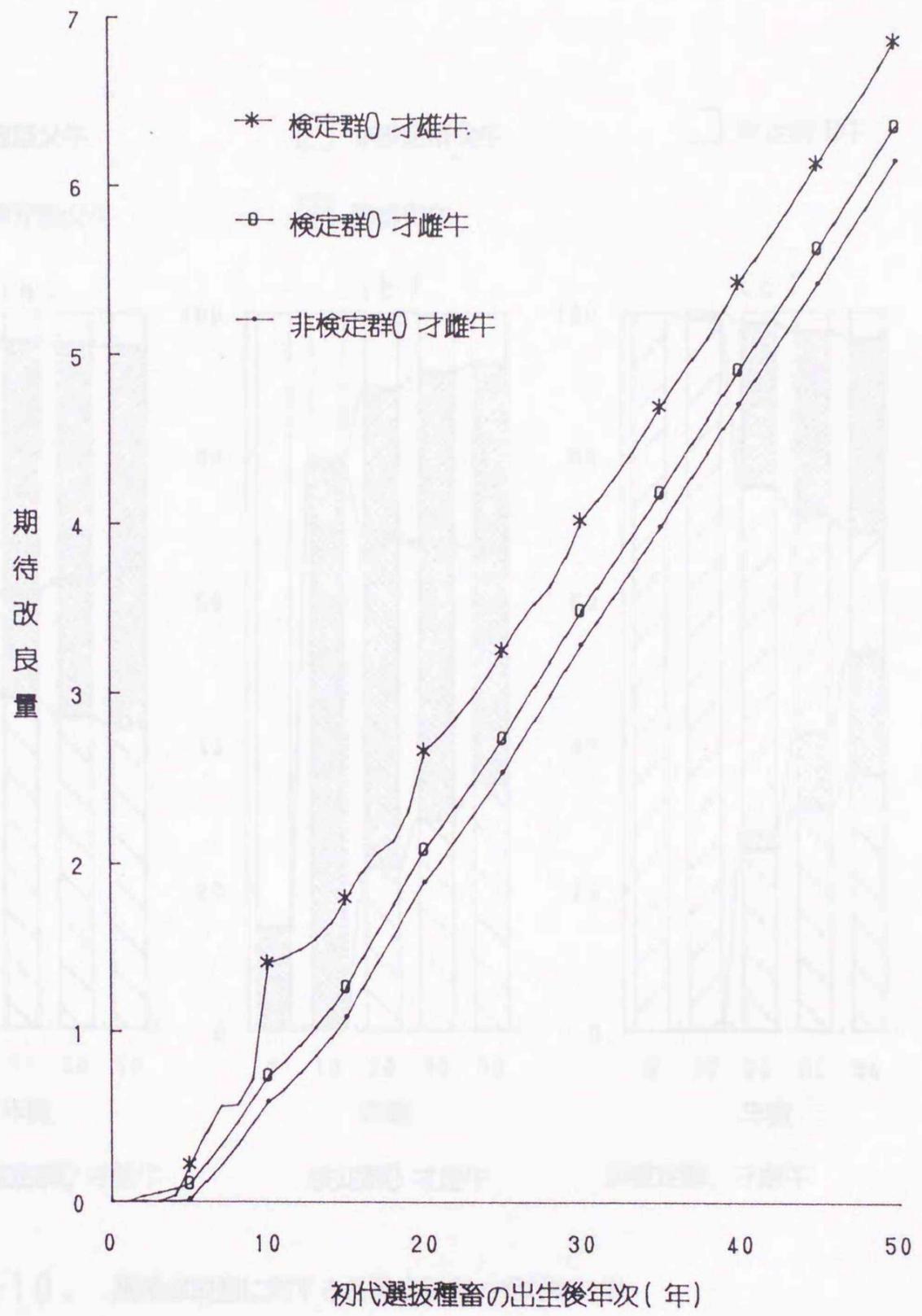


図1-9. 検定群) 才雄牛、検定群) 才雌牛および非検定群) 才雌牛における期待改良量

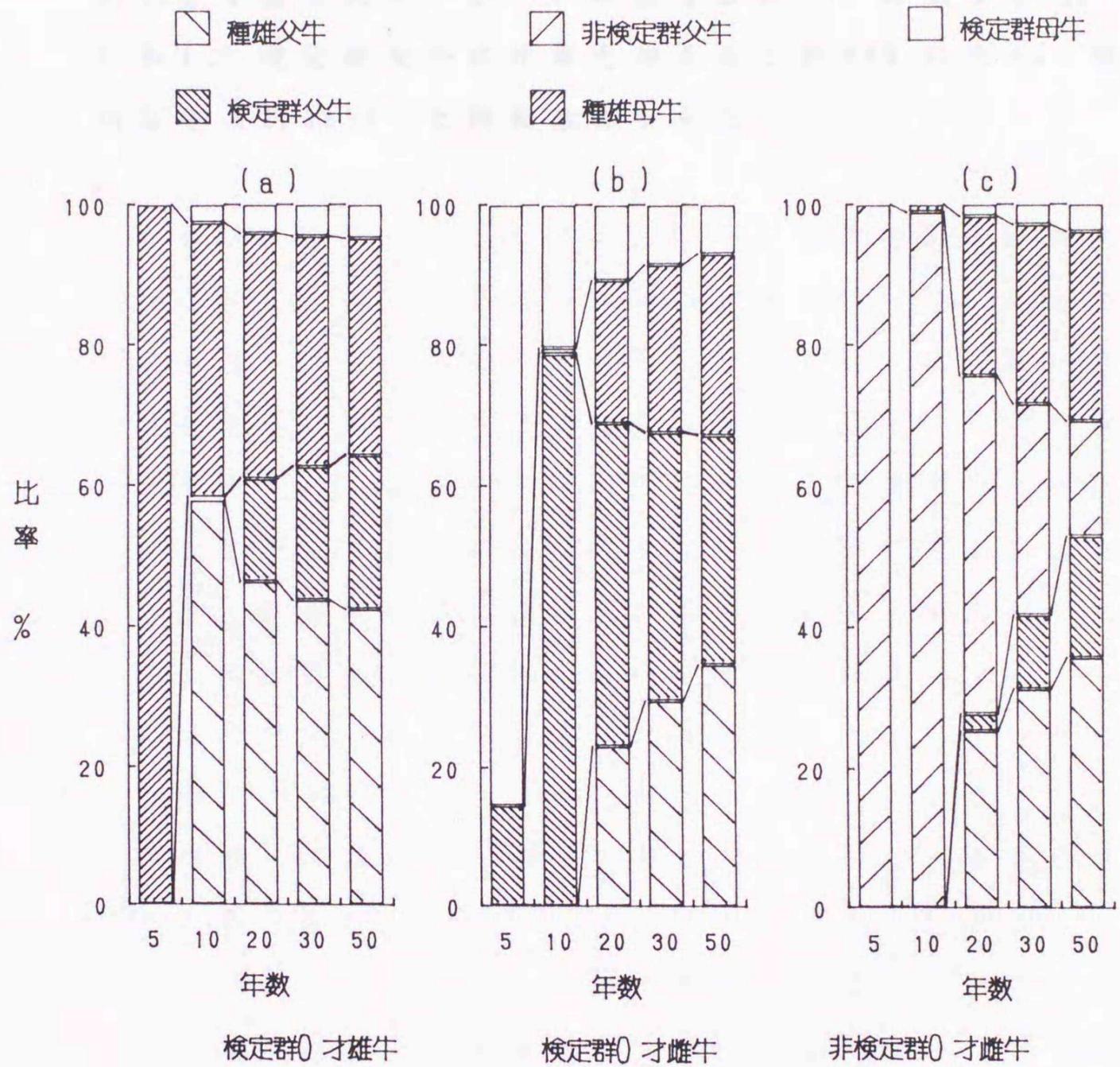


図1-10. 期待改良量に対する各選抜種畜の相對寄与率

雄父牛がほぼ同じ比率であった（約32%と35%）。20年後の非検定群0才雌牛では、非検定群父牛の比率が約48%で最も大きい。50年後では約16%に減少した。しかし、検定群父牛の比率を加えると約34%になり、種雄父牛（約36%）と同程度になった。

選抜種畜の遺伝子が集団内に伝達される様相は、径路間でそれぞれ異なることが明らかになった。例えば、検定群0才雌牛に対してはその母牛の遺伝的寄与が早期より大きく、次いでその父牛であった。これに対して、非検定群0才雌牛に対しては非検定群父牛の寄与が早期より大きく他の選抜径路の寄与の発現は遅れる。1回の選抜による種畜の遺伝子が集団の各群・性・年齢級に占める比率は、閉鎖集団では非検定群父牛を除いて一定値に収束するが、各選抜径路はその振幅や収束時期の差異に特徴を示した。振幅は供用年数が短い径路でより大きくなり、収束するのにより長い期間を要する傾向が示された。選抜種畜の遺伝子が次代で直接伝達されずいくつかの径路を通過して対象とする個体に伝達されるとき、その振幅は小さくなる。その代表的な例は、検定群父牛や検定群母牛の遺伝子が非検定群0才雌牛に伝達される場合である(図1-4)。

乳牛集団の育種において最も重要な問題は、実際に泌乳する雌牛集団における遺伝的改良である。検定群0才雌牛における累積発現量(図1-8)および期待改良量(図1-10)の比率において、検定群母牛の遺伝子伝達が最も早くそして大きいことから、この遺伝的寄与が選抜早期において大きいことは明らかである。さらに、検定群母牛の累積発現量は比較的早期に安定した増加を示す

ので（図1-6）、検定群母牛の選抜によって、安定した遺伝的改良が選抜早期から泌乳牛に現れると期待される。しかしながら、検定群母牛の期待改良量の比率は、選抜10年以降急激に小さくなる。これは、検定群（雌牛）の集団の大きさを一定に維持するために種雄牛ほど選抜強度が高められないことと、個体自身ではなく血縁個体の記録を利用した評価に基づいて選抜されるため正確度が低いことによる（表1-3）。しかしながら、大きい遺伝的優越差をもつ種畜の選抜効果が現れるまでの早期において、検定群母牛の遺伝的貢献が非常に重要であると考えられた。選抜の正確度を高める目的で、自己の初産記録を用いた検定群母牛の選抜を仮定して検定群0才雌牛の期待改良量を試算すると、本章の結果（図1-9）より選抜開始10、30および50年後でそれぞれ約27、14および9%増加した。このような選抜をすべての産次で行なえば、期待改良量はさらに大きくなると予測される。しかし、病気や事故が経産牛の淘汰理由の大部分を占める現状では、産乳形質に対する検定群母牛の選抜効果は実際上小さいと考えられる。雌畜の繁殖率向上を目的としたMOETは種雄母牛で有効に利用できるが、検定群母牛で利用したとき必ずしも経済的メリットは高くない。

検定群0才雌牛における検定群父牛の累積発現量および期待改良量とも、それらの相対比率（図1-8、1-10）は選抜開始10年以降大きくなる。また、さらに非検定群0才雌牛に対しても（図1-8、1-10）非検定群父牛（検

定群父牛と同一個体)の相対比率は大きい。これらの種雄牛は後代検定記録によって選抜され、雌牛と比較してその選抜強度や供用年数などを調整することが容易である。これらのことから、種雄牛(検定群父牛および非検定群父牛)の雌牛集団に対する遺伝的寄与は大きく、種雄牛の選抜と供用方法は乳牛集団の育種において最も重要であると考えられた。遺伝的優越差の大きさは選抜強度および選抜の正確度に左右され、これらの要因は調整交配用雌牛頭数と密接に関係している。そして、改良に影響する遺伝子の伝達速度は供用年数によって左右される。したがって、最適な育種計画を立案するとき、供用年数や調整交配用雌牛集団の大きさが遺伝的改良量におよぼす影響を詳細に検討することが重要であると考えられた。

集団の遺伝的改良が安定した25年以降では、検定群0才雌牛の期待改良量は検定群0才雄牛と平行になり、その遅れは数年である(図1-9)。つまり、安定状態では常に雄側(若雄牛)が雌側より高い遺伝的水準であることを示している。牛乳生産は雌牛で行なわれることから、雄側の高い能力を雌牛により早く伝達させ、時間的なずれを小さくする必要がある。そのために、若雄牛を早期に検定群若雌牛の生産に供用し、遺伝子をより早く雌牛群に伝達することが有効と考えられる。このことは若雄牛の後代検定に用いる調整交配用雌牛頭数と関連した重要な問題である。

検定群0才雌牛の期待改良量は非検定群0才雌牛より大きい値で推移した(図1-9)。種雄父牛および種雄母牛による累積発現量は検定群0才雌牛と非検定群0才雌牛で同様であることから(図1-6、図1-7)、その期待改良量も同じである。検定群0才雌牛における検定群父牛の累積発現量は非検定群における検定群父牛と非検定群父牛の累積発現量の和に等しいことから、期待改良量も同じである。これらのことから、検定群0才雌牛と非検定群0才雌牛の期待改良量の差異は検定群母牛の選抜効果による。

乳牛集団の遺伝的改良に対して、種雄牛の寄与が最も大きく重要であることが本章で明らかとなった。これは雌牛と比較して必要な種雄牛の数が少ないので強い選抜が可能となり、遺伝的優越差を大きくできることに因る。しかし、種雄牛の生産からその遺伝子が雌牛に伝達するまでに比較的長い時間が掛ることから、種雄牛の選抜効果の最初の発現は遅い。後代検定成績は種雄牛が5才時点で判明するが、待機期間に大量の精液を生産し、凍結精液として貯蔵することにより、必要な種雄牛は少頭数で済み、また選抜強度を低下させず、供用年数を短くできる。この方法によって、種雄牛の選抜強度を大きく、しかも雌牛への遺伝子伝達時間を短縮できる。しかし、Hinks¹⁸⁾は結果的に利用しない低能力種雄牛の凍結精液を作製する費用が嵩み、大きな問題であると指摘している。そして、種雄牛の精子造成機能の遺伝的改良の必要

性を提言している。

本章では、種雄牛の中から初年度交配によって生産された娘牛の成績に基づいて更に選抜された少数のものが若雄牛生産のための種雄父牛として用いられる場合を仮定した。後代検定のための娘牛頭数は40頭と仮定しているが、娘牛をこれ以上多くしても選抜の正確度はあまり向上しない⁷⁹⁾。そこで、種雄父牛を後代検定成績のみで選抜すれば、この径路の世代間隔が短縮され、選抜効果の発現が早まると考えられる。この方式を実行するためには、後代検定のための計画的な調整交配により検定雄牛間の偏りをできるだけ小さくし、能力評価を実質的により正確にしておくことが必要となる。

第2章 遺伝的改良量に対する種畜の供用年数の影響

緒 言

家畜集団の年（単位時間）当りの遺伝的改良量は

$$\Delta G = i \cdot r_{AA} \cdot \sigma_G / L \quad \dots \quad (2-1)$$

で表すことができ⁵¹⁾ その大きさは、選抜強度（ i ）、選抜の正確度（ r_{AA} ）、遺伝標準偏差（ σ_G ）および世代間隔（ L ）によって決定される。種雄牛や雌牛の遺伝的能力評価を正確に行なうための研究は数多く報告されており^{9, 11, 13-15, 40, 50, 73, 74, 76, 80-82)}、選抜の正確度を高める基礎的知見を提供している。これらの知見は種雄牛能力評価法に反映され、わが国では、全国規模での乳用種雄牛の評価に関する事業「乳用牛群総合改良推進事業」によって乳用種雄牛評価成績³¹⁾が1989年に初めて公表された。それ以後科学的根拠に根ざした遺伝的情報に基づいて酪農家が種雄牛を選択することが可能となった。(2-1)式から明らかかなように、選抜強度を高く、しかも世代間隔を短くすることにより年当りの遺伝的改良量は大きくなる。しかし、世代間隔は種畜の供用年数に依存し、供用年数を短縮することにより世代間隔が短縮されるが、その反面、毎年の更新牛数が多く必要となり選抜強度は小さくなる。このように、選抜強度と世代間隔は互いに関連がある。しかし、これらの要因の年当り遺伝的改良量に対する影響は直線的でなく、供用年数と選抜

強度の最適な組合せが存在する。

乳牛雌牛集団の大きさが一定に維持されているとき、1年間に必要な交配頭数（凍結精液ストロ一本数）は必然的に決定され、年間に繋養する種雄牛の頭数が決まる。若雄牛の後代検定用娘牛を生産するために計画的な交配が行なわれ、これは調整交配と一般に云われている。後代検定に用いる若雄牛当りの娘牛頭数を一定としたとき、調整交配用雌牛群の大きさが制限要因となって年間に検定できる若雄牛頭数は限られる。選抜強度を高めると、種雄牛の更新率は小さくなり、必要な精液の生産本数を確保するために供用年数を長くせざるを得ない。このように、種畜の供用年数はその集団構成の枠内で種々の要因と密接に関連しながら遺伝的改良量に影響する。第1章の結果から、雌牛に対する種雄牛（検定群父牛および非検定群父牛）の遺伝的寄与率が相対的に大きいことが明らかとなった。そして、これらの種雄牛の供用年数は比較的制御可能なことから、種雄牛の供用年数が遺伝的改良量におよぼす影響を把握しておくことは重要であると考えられる。

種畜の遺伝的評価に関する研究に比べ、交配計画をも含めた育種計画の研究は比較的少なく⁶⁾、わが国の乳牛集団についてはほとんどない。また、集団構成の違いによって最適な育種計画が異なることも考えられ、この点を明らかにすることも必要である。最適な育種計画を立案するとき、集団全体の遺伝的改良量に対する各選抜径

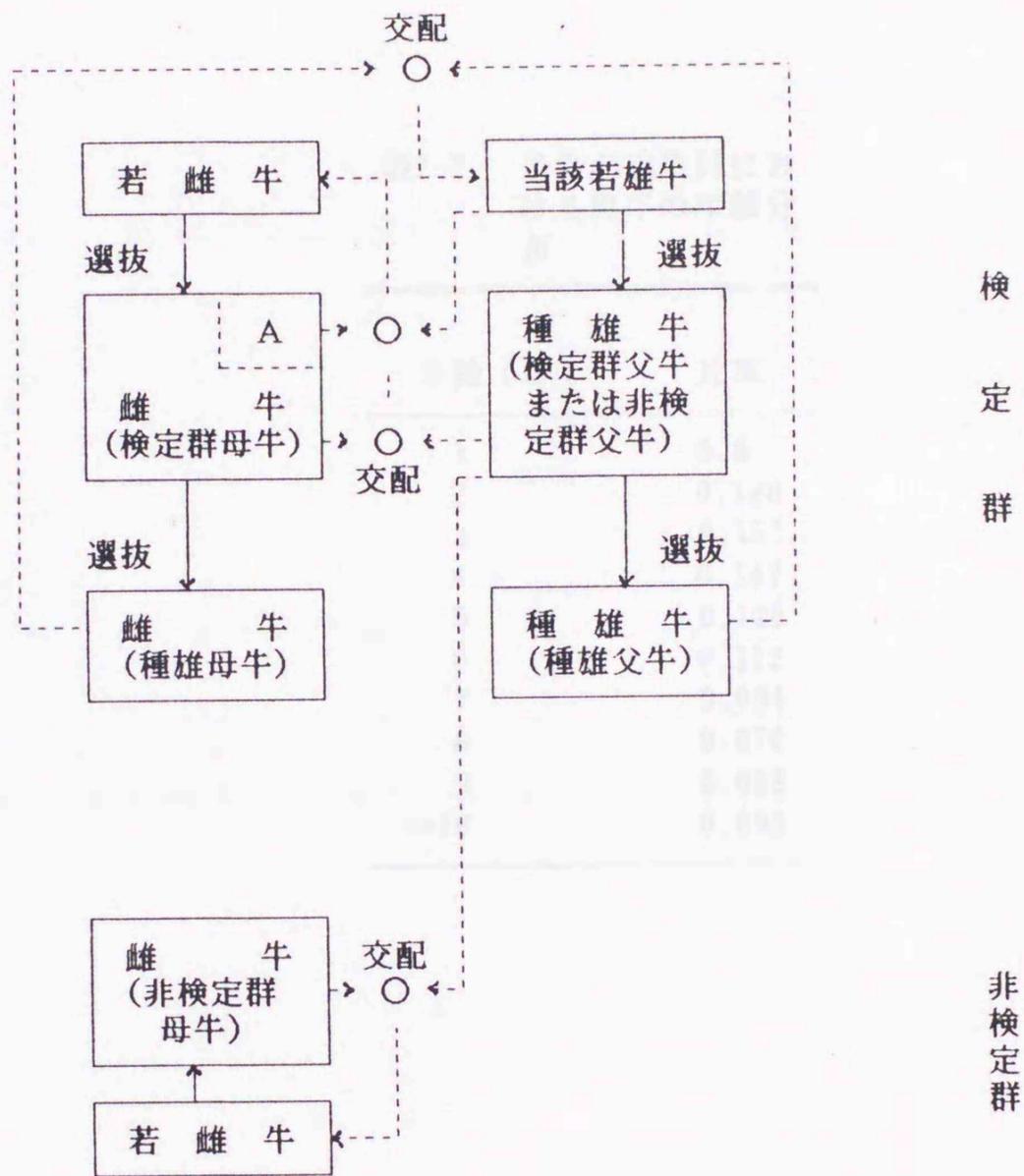
路毎の貢献度を正確に把握することが必要である。乳牛集団では、選抜効果の発現が径路毎に異なり、その発現も選抜初期では不規則であり、その結果、安定した遺伝的改良を得るためには選抜開始後かなりの時間が必要であることが第1章で明らかになった。また、各選抜種畜の選抜強度は径路により異なり、遺伝的改良に対する相対的重要性は径路毎で様々である。これらの事実から、遺伝的改良に対する各選抜径路の相対的寄与率ならびに安定した改良量が得られるまでの年数も供用年数によって変動することが推測される。

本章では、わが国の乳牛集団を想定して、種雄牛の供用年数が集団の遺伝的改良量におよぼす影響をgene flow法を用いて各選抜径路毎に予測し、わが国の乳牛集団における種雄牛の最適な供用方法について検討した。

材料および方法

集団の構成は第1章とほぼ同様であるが、検定群の雌牛集団に調整交配用雌牛群を加えた(図2-1)。ただし、種雄牛(検定群父牛および非検定群父牛)は後代の検定成績に基づいて選抜後(60ヶ月齢)1年、3年、5年、7年あるいは10年の供用期間を設定した(以降、検定群および非検定群における若雌牛の生産に使用される種雄牛の年数を供用年数とする)。検定群母牛に関する年齢構成は、Shimizu et al.の報告⁵⁵⁾に基づき母牛が分娩したときの年齢で表2-1に示した。非検定群母牛の年齢構成は検定群と同じとした。

わが国の乳牛集団は、約200万頭⁴⁶⁾であり、そのうち毎年交配(授精)を必要とする頭数は全体の約75%(150万頭)とし、受胎当り平均1.7回の授精回数に損耗率を考慮し、1年間に必要な凍結精液ストローを300万本とした。1頭の種雄牛から1年間に生産できる凍結精液ストロー本数を3万本とすれば、1年間に必要な種雄牛頭数は約100頭となる。種雄牛の供用年数を現状に近い5年を基準として1年、3年、5年、7年および10年間としたとき、毎年更新する種雄牛頭数はそれぞれ100頭、34頭、20頭、15頭および10頭となるが、若雄牛が検定群の10%を交配対象(調整交配)とするため、毎年の更新は96頭、33頭、20頭、15頭および10頭となる(表2-2)。種雄父牛の供用年数は一般種雄牛(検定群および



A:調整交配用雌牛

図2-1. 乳牛集団の構成、交配および選抜に関する模式図

表2-1. 子牛の出生時における母牛の年齢分布

| 年齢 (才) | 比率 |
|--------|-------|
| 1 | 0.0 |
| 2 | 0.128 |
| 3 | 0.157 |
| 4 | 0.147 |
| 5 | 0.130 |
| 6 | 0.112 |
| 7 | 0.094 |
| 8 | 0.076 |
| 9 | 0.059 |
| >=10 | 0.098 |

表2-2. 各選抜雄畜の選抜強度および選抜の正確度

| 選抜雄畜 | 供用年数 | 選抜頭数 | 若雄牛頭数 | 選抜強度 | 選抜の正確度 |
|------------------------|------|------|-------|-------------------------|---------------------------|
| 種雄父牛 | 1 | 20 | 166 | 1.650(1.0) ^a | 0.999(1.172) ^a |
| | 3 | 7 | 166 | 2.100(1.273) | 0.999(1.172) |
| | 5 | 4 | 166 | 2.301(1.394) | 0.999(1.172) |
| | 7 | 3 | 166 | 2.393(1.451) | 0.999(1.172) |
| | 10 | 2 | 166 | 2.513(1.523) | 0.999(1.172) |
| ----- | | | | | |
| 検定群父牛 および 非検定群父牛 | 1 | 96 | 166 | 0.669(0.406) | 0.853(1.0) |
| | 3 | 33 | 166 | 1.393(0.844) | 0.853(1.0) |
| | 5 | 20 | 166 | 1.650(1.0) | 0.853(1.0) |
| | 7 | 15 | 166 | 1.784(1.08) | 0.853(1.0) |
| | 10 | 10 | 166 | 1.959(1.187) | 0.853(1.0) |

^a; ()中は供用年数5年の検定群父牛および非検定群父牛に対する相対値

非検定群父牛)の供用年数とは無関係で、第1章の設定と同じ108ヶ月齢から1年間とした。

本章では調整交配雌牛頭数を一定とし、これを検定群の交配可能雌牛全体の10%と設定した。その頭数は検定率が40%の集団³⁰⁾で60,000頭となる。種雄牛の能力は40頭の娘牛の検定記録に基づいて評価したが、現状では1記録を確保するために9頭の調整交配用雌牛が必要なため、同時に検定できる若雄牛頭数は166頭となる。選抜は第1章と同一の5径路で行なうとした。

改良形質は産乳に関する1つの形質とし、その形質発現個体は初産泌乳期が終了する36ヶ月齢以上の検定群および非検定群雌牛とした。すなわち本章では集団全体の期待改良量を予測した。育種計画の評価はまず、1)gene flow法を用いて対象形質の発現個体に占める選抜種畜の平均遺伝子比率を各選抜径路毎に推定する。これは遺伝的優越差が1単位の種畜を1世代のみ選抜したときの遺伝的改良量に相当する。2)この平均遺伝子比率を各選抜径路毎に各年次まで累積した量を割引率0%の累積割引発現量(以降、累積発現量とする)として算出し、これら5径路の和を総累積発現量とした。3)累積発現量に種畜の遺伝的優越差を乗じて各選抜径路についての期待改良量とした。4)各選抜径路毎に推定した期待改良量の合計を総期待改良量とした。5)さらに、割引率を6%に設定した場合の期待改良量を推定した。割引率を d としたとき、累積発現量は第1章の(1-3)式を

結 果

供用年数が現状に近い5年のとき、1回の選抜による各選抜種畜の形質発現個体に占める平均遺伝子比率を図2-2に示した。なお、平均遺伝子比率は検定群ならびに非検定群の形質発現個体の頭数で重み付けした両群を合わせた平均値である。種雄父牛と種雄母牛、また検定群父牛と検定群母牛の遺伝子の伝達は同様な推移を示した。検定群母牛の遺伝子は5年後に形質発現個体に伝達され、5径路の中で最も早かった。父牛と母牛を比較すると、母牛の遺伝子はより早く形質発現個体に伝達された。また、種雄父牛および母牛の遺伝子は相対的に遅く伝達された。最も遅く形質発現個体に伝達される遺伝子は種雄父牛で14年後であった。種雄父牛および母牛の平均遺伝子比率は早期に顕著に増加し、その後、変動を繰り返しながら収束値に漸近した。検定群父牛および母牛の平均遺伝子比率も早期に増加するが、種雄父牛や母牛と比較してその値は小さい。その後、一時期減少し、再度増加しながら収束値に漸近した。非検定群父牛の平均遺伝子比率は他の径路とまったく異なった様相を示した。遺伝子は8年目に形質発現個体に伝達され、急激な増加を示した。12から13年目に平均遺伝子比率は最も高く約4.4%となった。この値は5径路中で最も高い値であった。その後、平均遺伝子比率は減少しゼロに近づいた。これは第1章で述べたように、対象種畜の遺伝子は一旦非検定

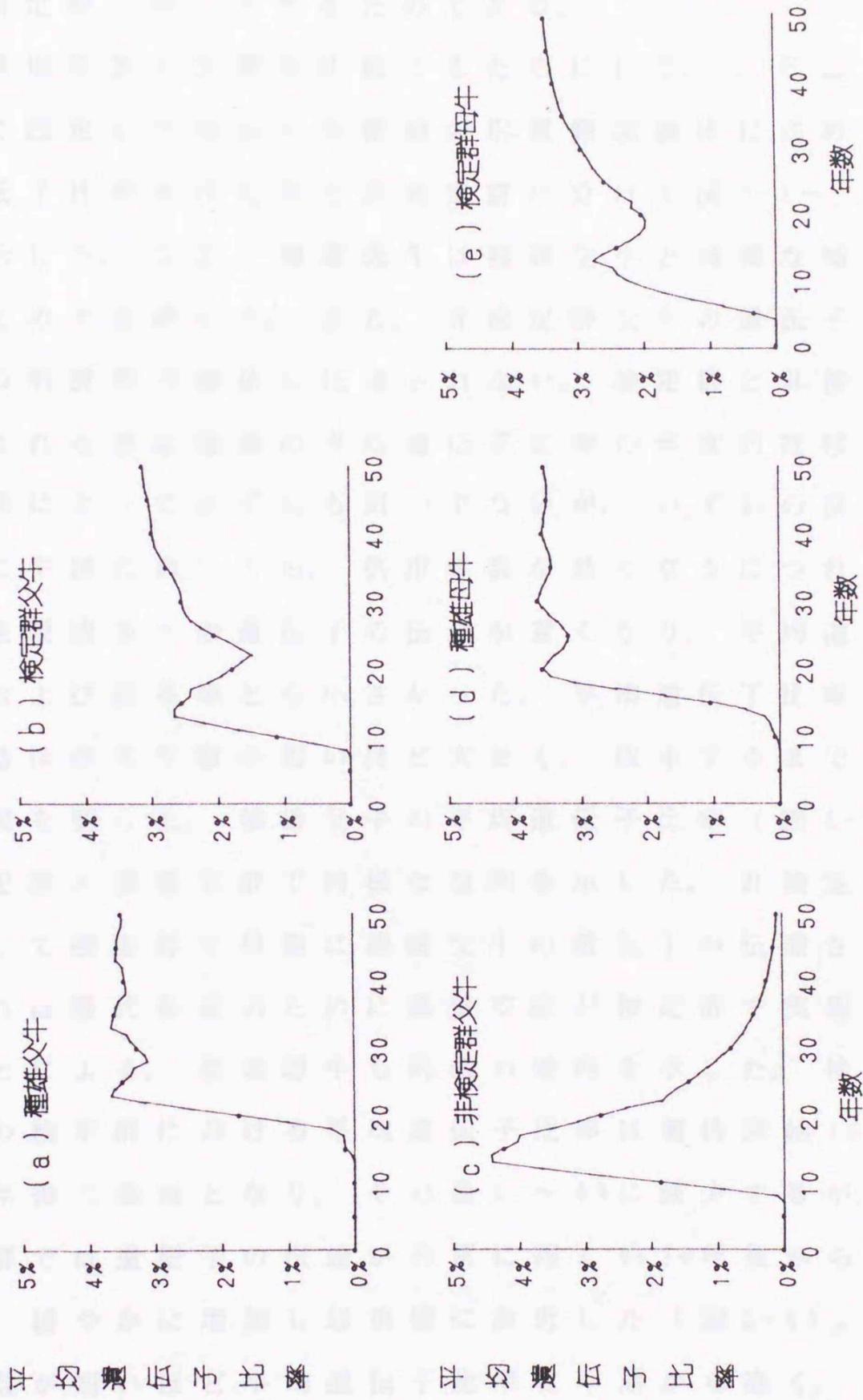


図2-2. 供用年数が5年とき形質発現個体に伝達された各選抜種番の平均遺伝子比率

群の若雌牛に継承されるが、新しい種畜の遺伝子が常に非検定群に導入されるためである。

供用年数の影響を比較するために1年、5年および10年に設定した場合の各種畜の形質発現個体に占める平均遺伝子比率を検定群と非検定群に分けて図2-3～図2-6に示した。なお、種雄母牛は種雄父牛と同様な傾向を示したので省略した。また、非検定群父牛の遺伝子は検定群の形質発現個体に伝達されない。検定群と非検定群に含まれる選抜種畜の平均遺伝子比率の年次的推移は選抜径路によって必ずしも同一でないが、いずれの径路ならばに牛群においても、供用年数が長くなるにつれて、形質発現個体への遺伝子の伝達が遅くなり、平均遺伝子比率および収束値とも小さかった。平均遺伝子比率の年間変動は供用年数が短いほど大きく、収束するまでに長い時間を要した。種雄父牛の平均遺伝子比率（図2-3）は検定群と非検定群で同様な傾向を示した。非検定群と比較して検定群で早期に種雄父牛の遺伝子が伝達されるが、これは後代検定のために調整交配が検定群で実施されることによる。種雄母牛も同様な傾向を示した。検定群父牛の検定群における平均遺伝子比率は選抜開始10年から20年後に最高となり、その後3～4%に減少するが、非検定群では遺伝子の伝達が非常に遅く約20年後から認められ、緩やかに増加し収束値に漸近した（図2-4）。供用年数が短いほど平均遺伝子比率は早期から高く、収束値も大きかった。供用年数の平均遺伝子比率に対する影響

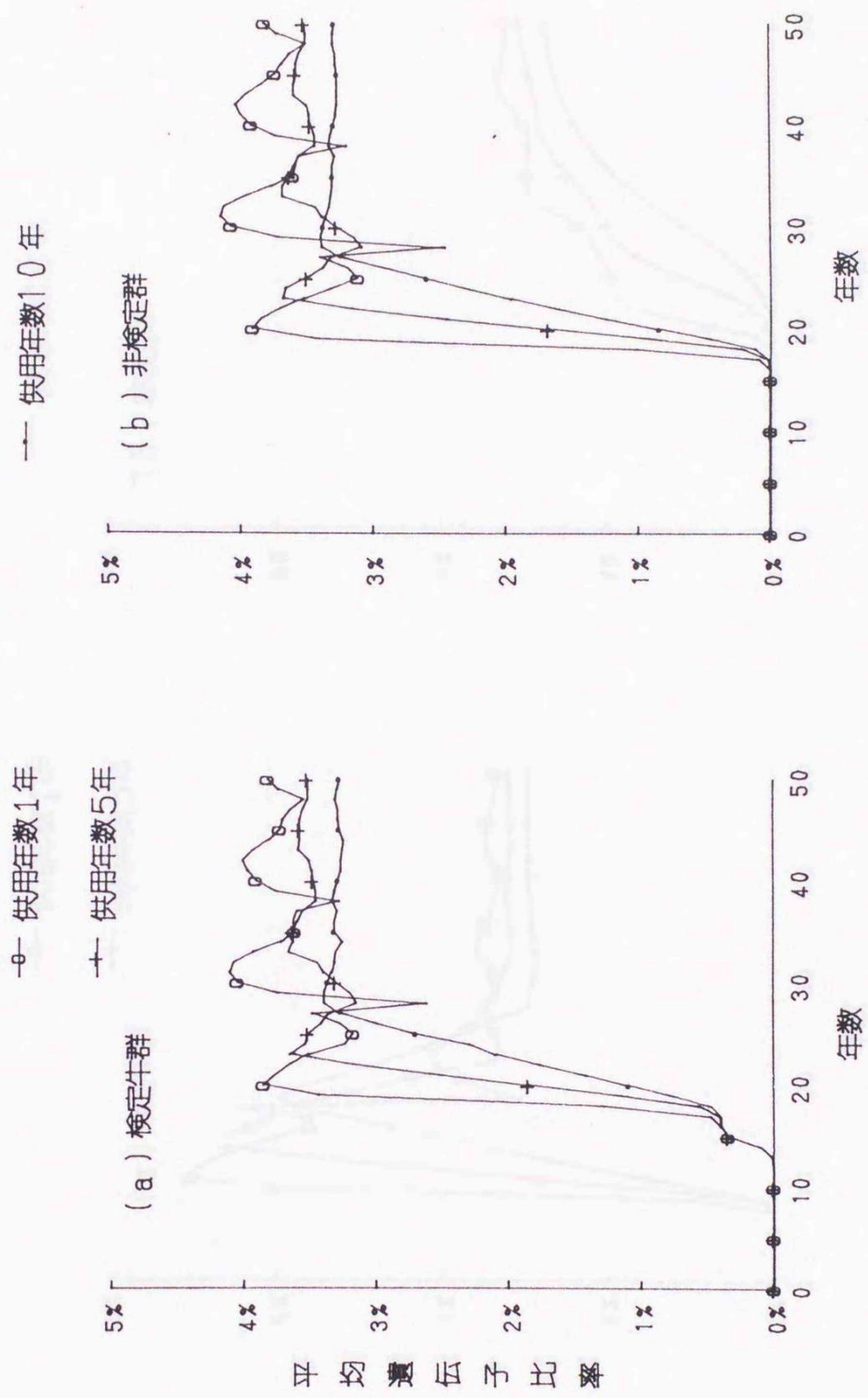


図2-3. 形質発現個体に伝達された種雄父牛の平均遺伝子比率

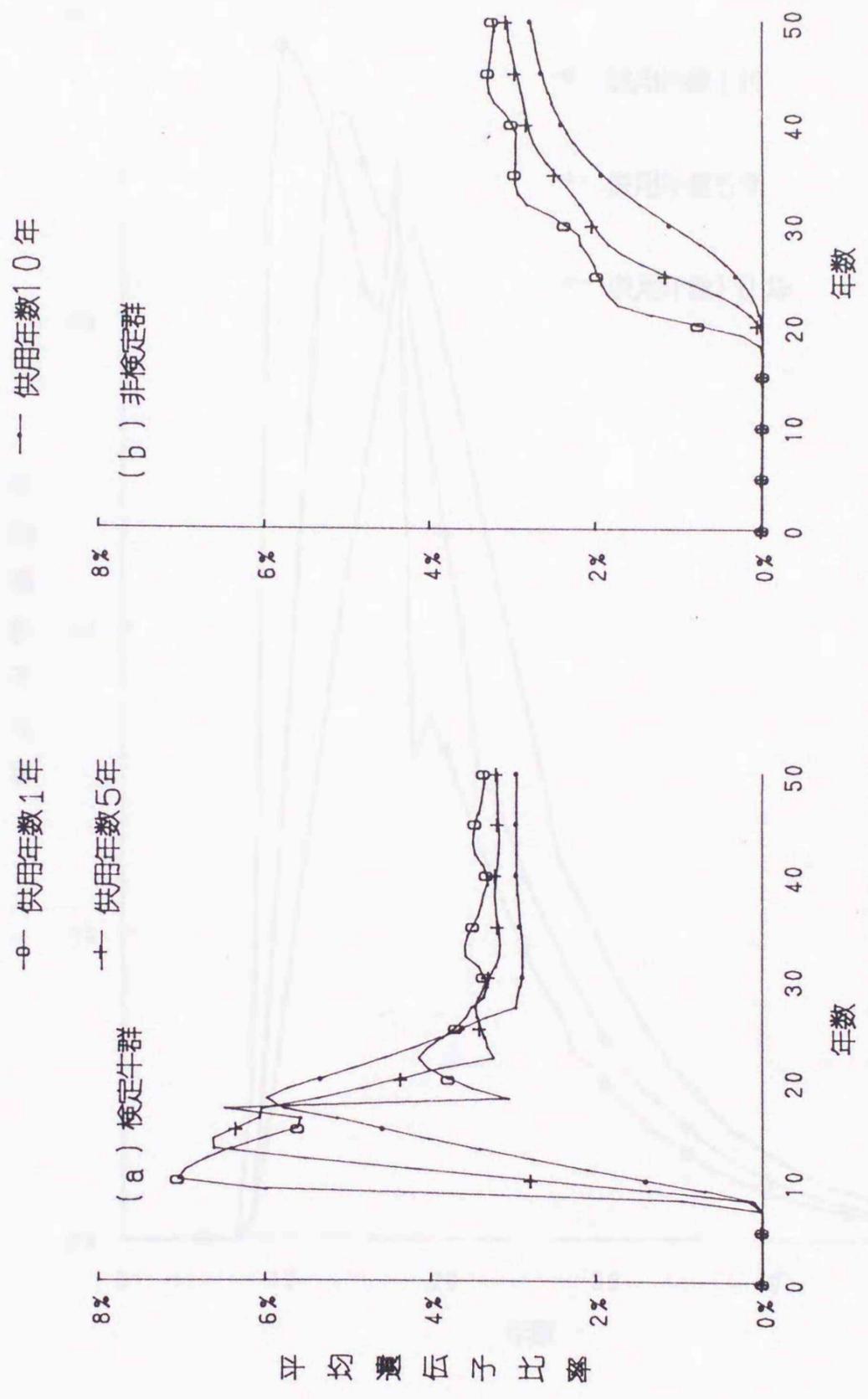


図2-4. 形質発現個体に伝達された検査群父牛の平均遺伝子比率

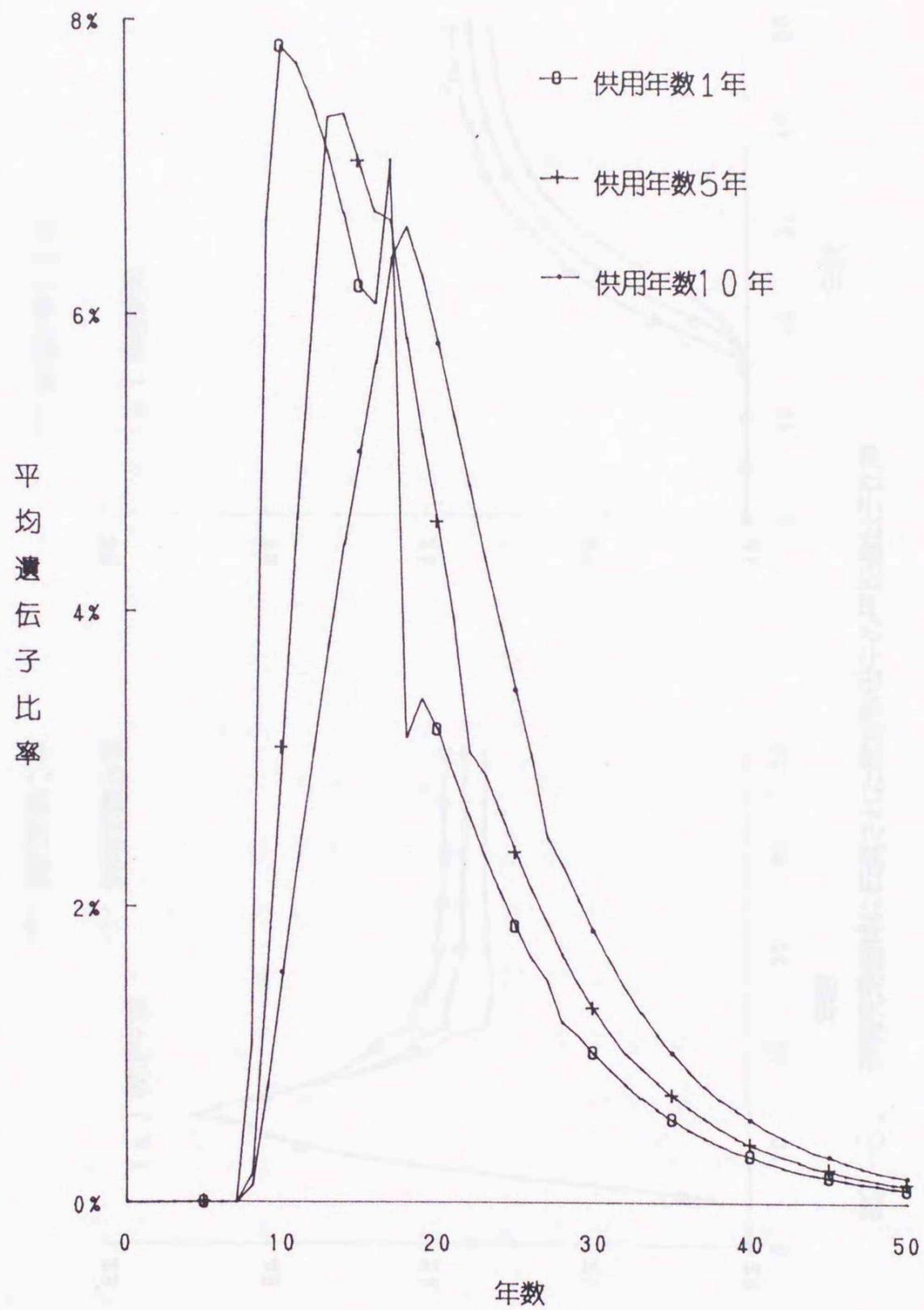


図2-5. 形質発現個体に伝達された非検定群父牛の平均遺伝子比率

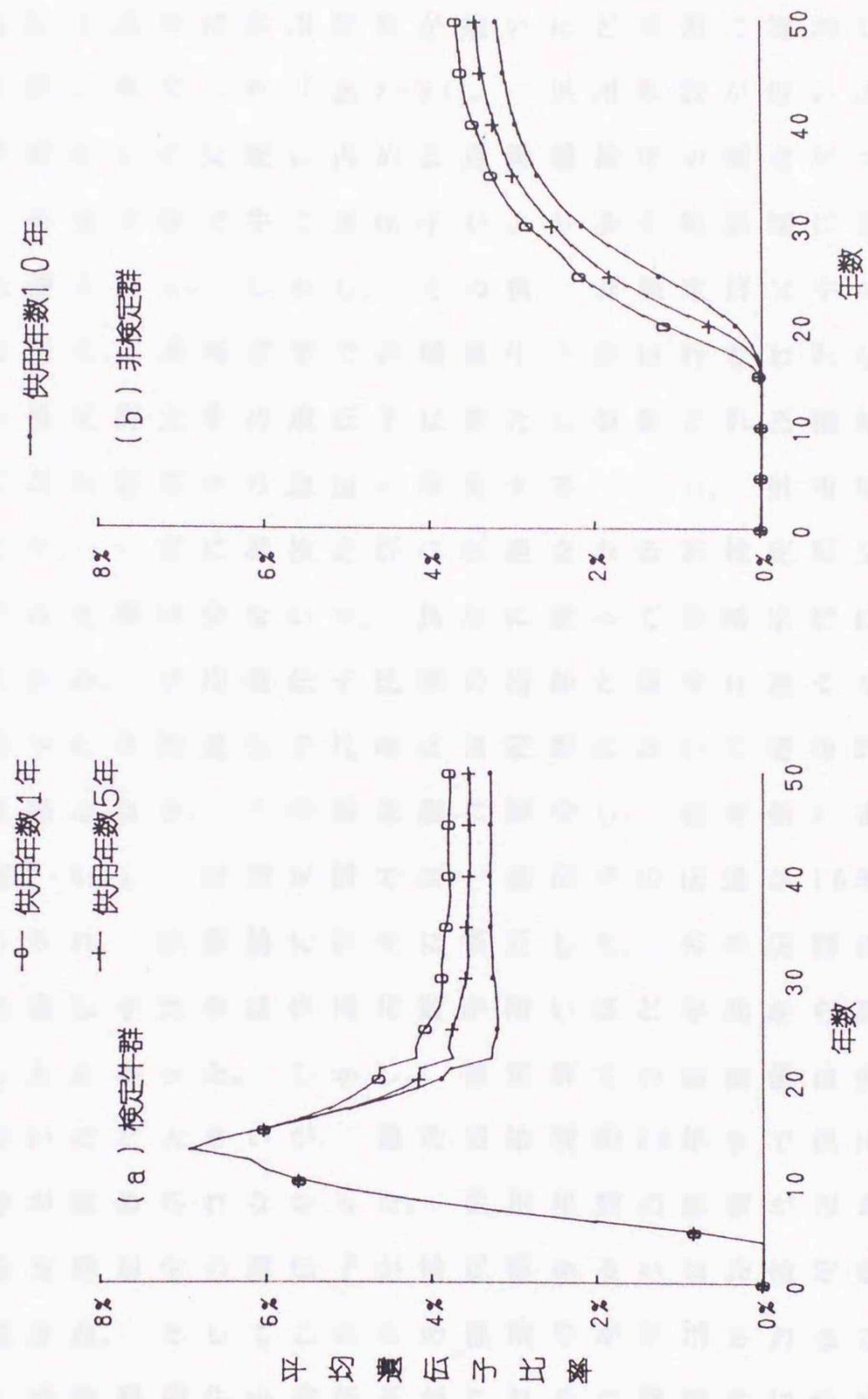


図2-6. 形質発現個体に伝達された検査群母牛の平均遺伝子比率

は検定群および非検定群で同様であった。非検定群父牛の平均遺伝子比率は供用年数が短いほど早期に増加し、そして早期に減少した（図2-5）。供用年数が短いほど、非検定群雌牛との交配に占める更新種雄牛の割合が大きいため、非検定群父牛の遺伝子がより多く短期間に非検定群に伝達される。しかし、その後、非検定群父牛の供用期間は短く、非検定群での種雄牛生産は行なわれないので、非検定群父牛の遺伝子は新たに更新された種雄牛によって非検定群から急速に消失する。一方、供用年数が長いとき、一度に非検定群に伝達される非検定群父牛の遺伝子の比率は少ないが、長期に渡って非検定群に伝達されるため、平均遺伝子比率の増加と減少は遅くなる。検定群母牛の平均遺伝子比率は検定群において選抜開始13年で最高となり、その後急激に減少し、収束値に近づいた（図2-6）。非検定群では、遺伝子の伝達が15年以降で認められ、収束値に徐々に漸近した。非検定群における平均遺伝子比率は供用年数が短いほど早期から高く、収束値も大きかった。しかし、検定群での収束値は供用年数が短いほど大きい。選抜開始後約14年まで供用年数の影響が認められなかった。供用年数の影響が現れるのは、検定群母牛の遺伝子が検定群あるいは非検定群父牛に伝達され、そしてこれらの種雄牛が供用されることに因る。検定群母牛の遺伝子がこれらの種雄牛に伝達されるまでに、多くの径路〔検定群母牛－（検定群若雌牛－種雄母牛）－（若雄牛－検定群父牛あるいは非検定群

母牛)] を經由し長い時間がかかるため、供用年数の影響は時間的に遅れて現れることに因る。非検定群への遺伝子伝達は検定群に比べ遅れるが、これも同じ理由に因る。供用年数が3年および7年のとき、選抜種畜の平均遺伝子比率はそれぞれ供用年数1年と5年および5年と10年の中間的な値であった。

各選抜径路毎の遺伝子比率を累積して累積発現量とし、供用年数を1、5および10年としたとき、5選抜径路の総累積発現量(a)および総累積発現量に対する各径路の割合(b~f)を図2-7に示した。総累積発現量は選抜開始5年目を除き、供用年数が短いほど大きくなった。しかも、年当りの増加割合は供用年数が短いほど大きく、年数の経過に伴って供用年数間の差はより大きくなる。これは、供用年数が短いほど、遺伝子がより早く形質発現個体に伝達され、選抜強度が変わらなければ改良が早まることを示している。総累積発現量に対する割合を各径路間で比較すると、選抜早期では検定群母牛および非検定群父牛の割合が他の径路より著しく高かったが年数の経過に伴い減少した。他方、種雄父牛および種雄母牛の選抜効果の発現は他の径路より遅れるが、後期になって大きく増加してくる。検定群父牛の割合は選抜開始10年から20年後で最高値となりその後一時期減少するが、再び増加傾向を示した。検定群父牛および母牛の割合は比較的早期に一定比率に収束した。種雄父牛と種雄母牛の総累積発現量に占める割合は同様な傾向を示し、供用年数が短

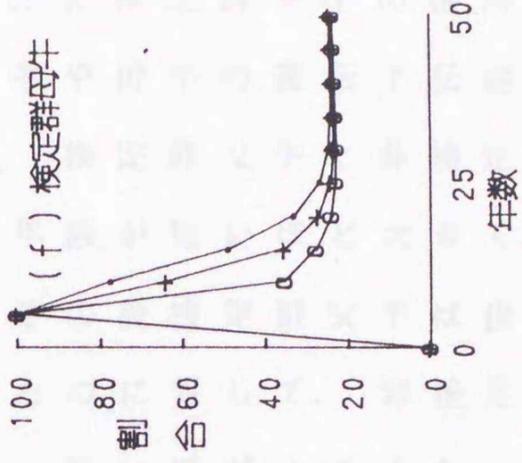
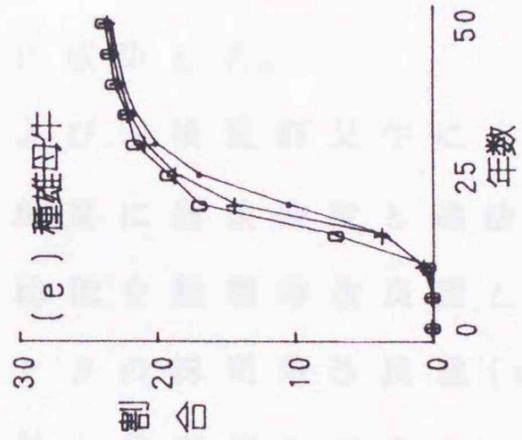
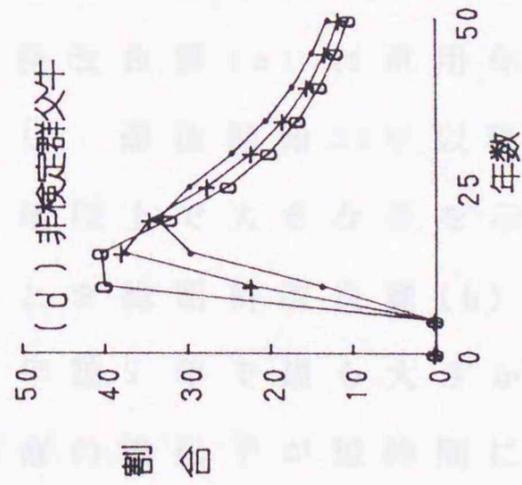
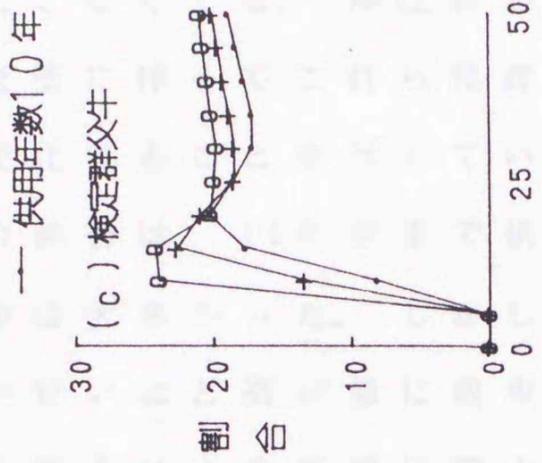
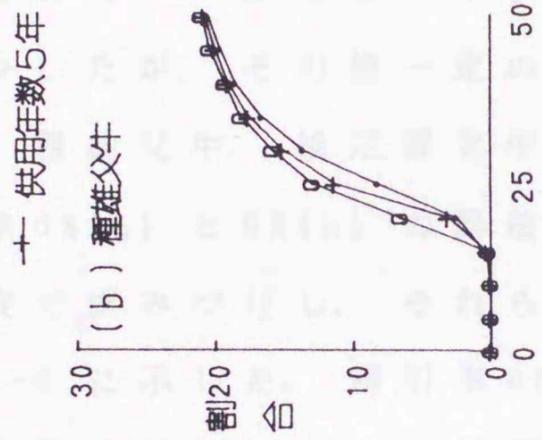
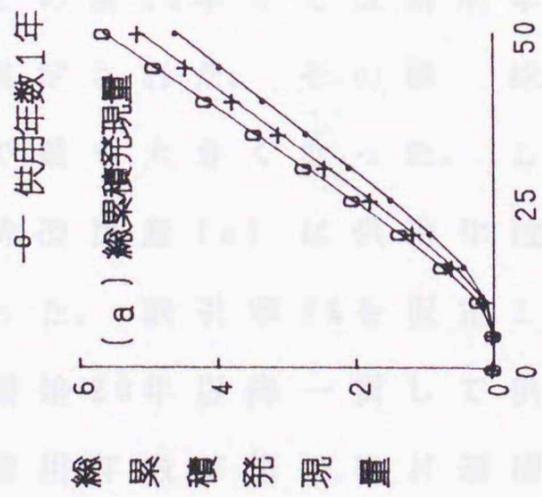


図2-7. 総累積発現量およびそれに占める各選抜種畜の割合(%)

いほど大きいのが、年次の経過に伴って供用年数による差は小さくなった。これは種雄父牛や母牛の供用年数が変化しなくても、検定群および非検定群父牛の供用年数の変更に伴ってこれら種雄父牛や母牛の遺伝子伝達速度が変化することを示している。検定群父牛と非検定群父牛の割合は、15年目まで供用年数が短いほど大きく、その差は大きかった。しかし、その後検定群父牛は供用年数が短いほど高い値に収束したのに対して、非検定群父牛の割合はより急激に減少し、短いほど小さくなった。検定群母牛の割合は5年以降供用年数が短いほど急激に減少したが、その後一定の値に収束した。

種雄父牛、検定群父牛および非検定群父牛による割引率0%(a)と6%(b)の累積発現量に選抜強度と選抜の正確度で重みづけし、それらの総和を総期待改良量として図2-8に示した。割引率0%のときの総期待改良量(a)は選抜開始後15年までは供用年数3年で最も大きかったが、その後30年までは供用年数5年で最も大きくなることが推定された。その後、総期待改良量(a)は供用年数7年で最も大きくなった。しかし、選抜開始20年以降の総期待改良量(a)は供用年数5年以上で大きな差を示さなかった。割引率6%を仮定したとき総期待改良量(b)は選抜開始20年以降一貫して供用年数5年で最も大きかった。供用年数が短いほど選抜種畜の遺伝子が短時間により大きい比率で形質発現個体に伝達され、選抜初期に比較的大きな選抜効果の発現が認められる。しかし、年次が経

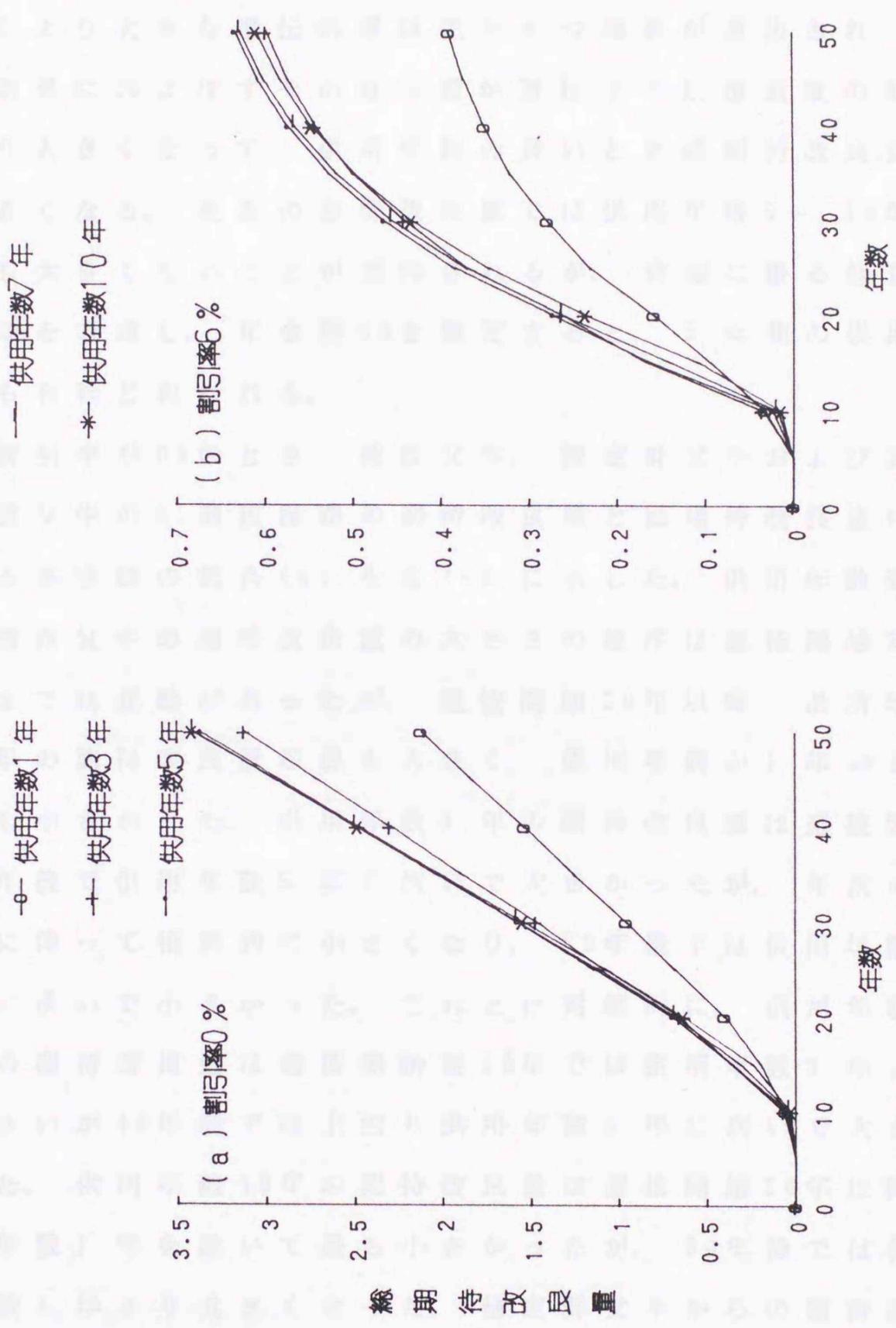


図2-8. 割引率を0%と6%にしたときの総期待改良量の推移

過するに伴って、供用年数を長くすることでより強い選抜により大きな遺伝的優越差をもつ種畜が選抜され、改良効果におよぼすその寄与量が遺伝子の伝達速度の効果より大きくなって、供用年数の長いとき総期待改良量が大きくなる。長期の期待改良量では供用年数5～10年で最も大きくなることが期待されるが、育種に掛る経費の償却を考慮し、年金利6%を仮定すると、5年間の供用が最も有利と思われる。

割引率が0%のとき、種雄父牛、検定群父牛および非検定群父牛の3選抜径路の期待改良量と総期待改良量に占める各径路の割合(%)を表2-3に示した。供用年数間での種雄父牛の期待改良量の大きさの順序は選抜開始25年後までは変動があったが、選抜開始30年以降、供用年数5年の期待改良量が最も大きく、供用年数が1年のとき最も小さかった。供用年数3年の期待改良量は選抜開始30年後で供用年数5年に次いで大きかったが、年次の経過に伴って相対的に小さくなり、50年後では供用年数1年に次いで小さかった。これとは対照的に、供用年数7年の期待改良量は選抜開始後30年では供用年数3年より小さいが40年後では上回り供用年数5年に次いで大きかった。供用年数10年の期待改良量は選抜開始30年以降供用年数1年を除いて最も小さかったが、50年後では供用年数3年より大きくなった。検定群父牛からの期待改良量は選抜早期を除いて供用年数5、7および10年で大きく、供用年数3年では若干それより小さく、供用年数1年の

表2-3. 割引率0%のとき各径路の期待改良量および総期待改良量に対する割合(%)

| 径路 年次 | 期待改良量 | | | | | 割合(%) ^a | | | | | |
|--------|-------|--------|--------|--------|--------|--------------------|------|------|------|------|------|
| | 供用年数 | | | | | 供用年数 | | | | | |
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 10 | 1 | 3 | 5 | 7 | 10 | |
| 種雄父牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 10 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 15 | 0.0021 | 0.0027 | 0.0021 | 0.0031 | 0.0032 | 1.1 | 0.7 | 0.6 | 1.0 | 1.3 |
| | 20 | 0.1055 | 0.0812 | 0.0587 | 0.0483 | 0.0405 | 26.5 | 12.4 | 8.4 | 7.1 | 6.4 |
| | 25 | 0.3096 | 0.3490 | 0.3268 | 0.2811 | 0.2169 | 45.5 | 32.3 | 28.6 | 25.1 | 20.2 |
| | 30 | 0.5083 | 0.5880 | 0.5923 | 0.5649 | 0.5085 | 53.3 | 40.1 | 37.5 | 35.8 | 32.9 |
| | 35 | 0.7370 | 0.8721 | 0.8824 | 0.8534 | 0.8038 | 58.7 | 46.1 | 43.5 | 41.9 | 39.9 |
| | 40 | 0.9483 | 1.1336 | 1.1680 | 1.1441 | 1.0983 | 61.8 | 49.4 | 47.2 | 45.9 | 44.2 |
| | 45 | 1.1765 | 1.4121 | 1.4570 | 1.4356 | 1.3893 | 64.2 | 52.1 | 49.8 | 48.6 | 47.1 |
| | 50 | 1.3915 | 1.6805 | 1.7450 | 1.7266 | 1.6822 | 65.8 | 53.9 | 51.7 | 50.6 | 49.2 |
| 検定群父牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 10 | 0.0227 | 0.0248 | 0.0172 | 0.0151 | 0.0104 | 37.5 | 37.4 | 37.5 | 37.5 | 37.5 |
| | 15 | 0.0742 | 0.1350 | 0.1343 | 0.1169 | 0.0903 | 37.1 | 37.2 | 37.3 | 37.1 | 37.0 |
| | 20 | 0.1131 | 0.2177 | 0.2410 | 0.2391 | 0.2230 | 28.4 | 33.2 | 34.6 | 35.0 | 35.2 |
| | 25 | 0.1668 | 0.3091 | 0.3276 | 0.3285 | 0.3292 | 24.5 | 28.6 | 28.7 | 29.3 | 30.7 |
| | 30 | 0.2211 | 0.4187 | 0.4491 | 0.4402 | 0.4274 | 23.2 | 28.5 | 28.4 | 27.9 | 27.7 |
| | 35 | 0.2845 | 0.5386 | 0.5812 | 0.5759 | 0.5539 | 22.7 | 28.5 | 28.6 | 28.3 | 27.5 |
| | 40 | 0.3479 | 0.6681 | 0.7272 | 0.7245 | 0.7035 | 22.7 | 29.1 | 29.4 | 29.0 | 28.3 |
| | 45 | 0.4155 | 0.8002 | 0.8777 | 0.8813 | 0.8648 | 22.7 | 29.5 | 30.0 | 29.8 | 29.3 |
| | 50 | 0.4824 | 0.9364 | 1.0326 | 1.0425 | 1.0325 | 22.8 | 30.0 | 30.6 | 30.6 | 30.2 |
| 非検定群父牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 10 | 0.0379 | 0.0414 | 0.0287 | 0.0225 | 0.0173 | 62.5 | 62.6 | 62.5 | 62.5 | 62.5 |
| | 15 | 0.1236 | 0.2249 | 0.2238 | 0.1948 | 0.1505 | 61.8 | 62.0 | 62.1 | 61.9 | 61.7 |
| | 20 | 0.1794 | 0.3565 | 0.3978 | 0.3957 | 0.3695 | 45.1 | 54.4 | 57.0 | 57.9 | 58.4 |
| | 25 | 0.2043 | 0.4233 | 0.4875 | 0.5101 | 0.5258 | 30.0 | 39.1 | 42.7 | 45.6 | 49.1 |
| | 30 | 0.2242 | 0.4608 | 0.5385 | 0.5726 | 0.6092 | 23.5 | 31.4 | 34.1 | 36.3 | 39.4 |
| | 35 | 0.2330 | 0.4813 | 0.5661 | 0.6068 | 0.6557 | 18.6 | 25.4 | 27.9 | 29.8 | 32.6 |
| | 40 | 0.2378 | 0.4926 | 0.5814 | 0.6256 | 0.6811 | 15.5 | 21.5 | 23.5 | 25.1 | 27.4 |
| | 45 | 0.2404 | 0.4988 | 0.5897 | 0.6360 | 0.6951 | 13.1 | 18.4 | 20.2 | 21.2 | 23.6 |
| | 50 | 0.2418 | 0.5023 | 0.5944 | 0.6417 | 0.7028 | 11.4 | 16.1 | 17.6 | 18.8 | 20.6 |

^a:総期待改良量に対する割合

ときでは最も小さかった。非検定群父牛からの期待改良量は選抜25年以降供用年数が長いほど大きかった。供用年数が短いとき、種雄父牛の期待改良量が総期待改良量に占める割合は年数の経過に伴って大きくなるが、供用年数が短い程より大きく、これに対して、非検定群父牛の割合はその逆の傾向であった。検定群父牛の割合は他の径路と比較して供用年数の影響が小さかった。

割引率6%のときの各期待改良量と総期待改良量に占める割合を表2-4に示した。割引率0%のときと比較して、総期待改良量に対する種雄父牛の割合は小さくなり、非検定群父牛の割合が大きくなった。これは、種雄父牛の遺伝子が形質発現個体に伝達されるまで時間が他の径路より長いいため、割引率が大きく影響することに因る。

表2-5には各選抜径路による期待改良量および総期待改良量に対する供用年数の影響を要約した。選抜開始後25年の総期待改良量は割引率0%、6%ともに供用年数5年で最も大きく推定された。種雄父牛の期待改良量は比較的短い供用年数3年で最も大きく、他方、検定群および非検定群父牛の期待改良量は割引率0%で長い供用年数(10年)、割引率6%でも5年あるいは7年と比較的長い供用年数で最大になった。選抜開始50年後の総期待改良量は割引率0%と6%でそれぞれ供用年数10年と5年で最も大きくなり、割引率による差異が認められた。各選抜径路の期待改良量は供用年数5年以上で最大となり、選抜開始後年数の経過に伴って選抜種畜の遺伝的優越差が重

表2-4. 割引率6%のとき各径路の期待改良量および総期待改良量に対する割合(%)

| 径路 | 年次 | 期待改良量 | | | | | 割合(%) ^a | | | | |
|----------------------------|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------------------|------|------|------|------|
| | | 供用年数 | | | | | 供用年数 | | | | |
| | | 1 | 3 | 5 | 7 | 10 | 1 | 3 | 5 | 7 | 10 |
| 種 雄 父 牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | 10 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | 15 | 0.0008 | 0.0010 | 0.0011 | 0.0012 | 0.0012 | 0.9 | 0.6 | 0.7 | 0.8 | 1.1 |
| | 20 | 0.0327 | 0.0252 | 0.0185 | 0.0153 | 0.0130 | 20.6 | 9.6 | 6.7 | 5.8 | 5.5 |
| | 25 | 0.0836 | 0.0918 | 0.0843 | 0.0719 | 0.0559 | 36.3 | 24.8 | 22.0 | 19.4 | 16.2 |
| | 30 | 0.1201 | 0.1361 | 0.1335 | 0.1247 | 0.1096 | 42.9 | 30.8 | 28.7 | 27.4 | 25.3 |
| | 35 | 0.1519 | 0.1753 | 0.1735 | 0.1645 | 0.1505 | 47.2 | 39.7 | 32.9 | 31.7 | 30.2 |
| | 40 | 0.1737 | 0.2025 | 0.2031 | 0.1946 | 0.1810 | 49.5 | 37.4 | 35.4 | 34.4 | 33.1 |
| | 45 | 0.1914 | 0.2239 | 0.2255 | 0.2170 | 0.2035 | 51.2 | 39.0 | 37.1 | 36.1 | 34.9 |
| | 50 | 0.2038 | 0.2395 | 0.2421 | 0.2338 | 0.2204 | 52.3 | 40.1 | 38.2 | 37.2 | 36.2 |
| 検 定 群 父 牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 10 | 0.0124 | 0.0134 | 0.0093 | 0.0072 | 0.0056 | 37.5 | 37.5 | 37.5 | 37.4 | 37.3 |
| | 15 | 0.0354 | 0.0625 | 0.0607 | 0.0522 | 0.0404 | 37.2 | 37.3 | 37.3 | 37.2 | 37.1 |
| | 20 | 0.0484 | 0.0902 | 0.0964 | 0.0931 | 0.0843 | 30.4 | 34.2 | 35.1 | 35.4 | 35.5 |
| | 25 | 0.0617 | 0.1126 | 0.1177 | 0.1153 | 0.1107 | 26.8 | 30.5 | 30.6 | 31.1 | 32.0 |
| | 30 | 0.0717 | 0.1329 | 0.1401 | 0.1359 | 0.1289 | 25.6 | 30.1 | 30.1 | 29.8 | 29.8 |
| | 35 | 0.0805 | 0.1494 | 0.1584 | 0.1546 | 0.1462 | 25.0 | 33.9 | 30.0 | 29.8 | 29.4 |
| | 40 | 0.0870 | 0.1628 | 0.1734 | 0.1699 | 0.1617 | 24.8 | 30.1 | 30.2 | 30.0 | 29.6 |
| | 45 | 0.0922 | 0.1730 | 0.1851 | 0.1820 | 0.1741 | 24.7 | 30.2 | 30.4 | 30.3 | 29.9 |
| | 50 | 0.0961 | 0.1809 | 0.1940 | 0.1913 | 0.1839 | 24.6 | 30.3 | 30.6 | 30.5 | 30.2 |
| 非 検 定 群 父 牛 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | |
| | 10 | 0.0206 | 0.0224 | 0.0156 | 0.0121 | 0.0094 | 62.5 | 62.5 | 62.5 | 62.6 | 62.7 |
| | 15 | 0.0589 | 0.1041 | 0.1011 | 0.0870 | 0.0672 | 62.0 | 62.1 | 62.0 | 62.0 | 61.8 |
| | 20 | 0.0779 | 0.1485 | 0.1595 | 0.1543 | 0.1398 | 49.0 | 56.3 | 58.1 | 58.7 | 59.0 |
| | 25 | 0.0851 | 0.1653 | 0.1820 | 0.1831 | 0.1790 | 36.9 | 44.7 | 47.4 | 49.4 | 51.8 |
| | 30 | 0.0881 | 0.1723 | 0.1916 | 0.1948 | 0.1947 | 31.5 | 39.0 | 41.2 | 42.8 | 44.9 |
| | 35 | 0.0893 | 0.1751 | 0.1955 | 0.1996 | 0.2012 | 27.8 | 39.7 | 37.1 | 38.5 | 40.4 |
| | 40 | 0.0898 | 0.1763 | 0.1971 | 0.2016 | 0.2038 | 25.6 | 32.6 | 34.4 | 35.6 | 37.3 |
| | 45 | 0.0901 | 0.1768 | 0.1977 | 0.2024 | 0.2050 | 24.1 | 30.8 | 32.5 | 33.6 | 35.2 |
| | 50 | 0.0901 | 0.1770 | 0.1980 | 0.2027 | 0.2053 | 23.1 | 29.6 | 31.2 | 32.3 | 33.7 |

^a; 総期待改良量に対する割合

表2-5. 割引率0%および6%のとき各選抜径路による期待改良量と総期待改良量に対する供用年数の影響の要約

| 時期 | 項目 | 径路 | 供用年数 | | | | |
|-----|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | | 1 | 3 | 5 | 7 | 10 |
| 25年 | 割引率0% | 種雄父牛 | < * > | > | > | | |
| | | 検定群父牛 | < | < | < | < * > | |
| | | 非検定群父牛 | < | < | < | < | < * > |
| | | 総期待改良量 | < | < * > | > | | |
| | 割引率6% | 種雄父牛 | < * > | > | > | | |
| | | 検定群父牛 | < | < * > | > | | |
| | | 非検定群父牛 | < | < | < * > | | |
| | | 総期待改良量 | < | < * > | > | | |
| 50年 | 割引率0% | 種雄父牛 | < | < * > | > | | |
| | | 検定群父牛 | < | < | < * > | | |
| | | 非検定群父牛 | < | < | < | < * > | |
| | | 総期待改良量 | < | < | < | < * > | |
| | 割引率6% | 種雄父牛 | < | < * > | > | | |
| | | 検定群父牛 | < | < * > | > | | |
| | | 非検定群父牛 | < | < | < | < * > | |
| | | 総期待改良量 | < | < * > | > | | |

*;期待改良量あるいは総期待改良量が最も大きく推定された供用年数

要性を増すことが推察される。表2-5の要約の結果から、選抜後長期間（50年）での評価では割引率の影響が認められ、割引率を考慮しない場合長い供用年数ほど総期待改良量が大きくなる傾向が認められたが、5～10年の間にはほとんど差がなく、全般的に本章の集団構成では5年間の供用年数が最適と考えられた。

考 察

肉用牛集団は中核育種方式に近い方式で育種され、交配様式に基づいて育種群、繁殖雌牛群ならびに肥育牛群などの副次集団に比較的明確に分類することが可能である^{57, 58)}。一方、乳牛検定を受けない乳牛は種雄牛の生産ならびに後代検定の調整交配に与らないので、乳牛集団は検定群と非検定群に大別される。また、乳牛群の雌牛は自らが牛乳生産をしながら次代の若雄牛ならびに後継若雌牛を生産する。種畜の世代間隔や選抜強度ならびに選抜の正確度は集団の遺伝的改良量を左右する重要な要因である。そして、これらの要因は、さらに後代検定に利用できる牛群の大きさや遺伝的な情報量に左右される。乳牛集団においては、それらの中でも検定組織への加入率が遺伝的改良量に対して非常に重要である。

乳用若雄牛（種雄候補牛）は、国内生産ならびに国外から導入され、いずれも後代検定のために調整交配用雌牛群と計画的に交配を行ない、娘牛の生産記録を用いた能力評価値に基づいて（後代検定）種雄牛として選抜される。国内生産の若雄牛は種雄牛の中でも特に優れた種雄牛（種雄父牛）と雌牛（種雄母牛）との交配で生産される。このような状況において、種雄牛（検定群ならびに非検定群父牛）の選抜と種雄父牛の選抜は厳密かつ計画的に行なわれなければならない。しかし、種雄牛と比較して、種雄母牛ならびに検定群母牛の能力評価に利用

できる情報量が少ないために選抜の正確度は一般に低い。また特に検定群母牛の選抜強度は必ずしも高くなく、さらに供用年数を意図的に操作するのは實際上困難である。そこで、本章では検定群父牛および非検定群父牛の供用年数が集団全体の遺伝的改良量におよぼす効果について検討した。種畜の供用年数は世代間隔に直接影響すると同時に毎年の種畜の更新率を通して選抜強度を左右する。このように、供用年数の変動は年当りの改良量に直接影響をおよぼす2つの要因に互いに逆の効果をおよぼす。

乳牛集団では、検定群雌牛の一部は後代検定用娘牛生産のために若雄牛と調整交配される。本章では、現在行なわれている後代検定事業の計画と同じく、検定群雌牛集団の10%を調整交配用雌牛群とした。調整交配用雌牛群の大きさは、検定できる若雄牛の頭数と選抜強度ならびに若雄牛当りの娘牛頭数と選抜の正確度に大きな影響を与え、それを通して改良量に影響する。

想定した乳牛集団では5つの選抜径路を設定した。供用年数の変更は検定群父牛と非検定群父牛の2径路であるが、実際には共通の種雄牛についてである。この種雄牛の供用年数が変わると、種雄牛が直接関与する2つの径路だけでなく、すべての選抜種畜による平均遺伝子比率が変化した(図2-3~図2-6)。平均遺伝子比率は供用年数が短いときその年間変動が大きく、安定した遺伝子比率が得られるまでに長い期間を必要とした。これは、他の報告^{57, 58)}と同様であった。検定群における平均遺伝

子比率の収束値は平均世代間隔の和の逆数に等しくなり¹⁷⁾、供用年数が1年、3年、5年、7年および10年の場合、収束値はそれぞれ0.0377、0.0364、0.0353、0.0342および0.0327であった。しかし、検定群では、後代検定用の娘牛を生産するために若雄牛との交配が10%行なわれるので、検定群父牛との交配は90%である。このため、検定群父牛による遺伝子比率の収束値は平均世代間隔から推定される値に達しなかった(図2-4)。つまり、交配によって生産される検定群若雌牛に含まれる父方遺伝子のうち10%は検定群父牛ではなく、若雄牛に由来するものである。

総累積発現量は供用年数が短いほど大きくなった(図2-7)。この傾向はすべての時点で同様であった。すなわち、各選抜種畜の遺伝的優越差が同等であるとき、種畜の供用年数を短くすれば、種畜の遺伝子が集団内により速やかに伝達され、遺伝的改良量が大きくなる。

累積発現量は1代の種畜供用による実用家畜(乳牛)への各径路を介しての遺伝的寄与の相対的大きさを示している。しかし、選抜径路の間で選抜強度あるいは選抜の正確度は必ずしも同一ではない。そこで、期待改良量で比較するために、累積発現量を選抜強度と選抜の正確度で重み付けしたとき、割引率0%の総期待改良量は供用年数5、7および10年で大きく、割引率6%の総期待改良量は供用年数が5年のとき最も大きく推定された(図2-8)。このことから、5年の供用年数が本章の集団構成におい

て最適であることが明らかとなった。各供用年数における選抜強度および選抜の正確度を表2-2に示したが、供用年数が短いとき、とくに1年のとき、検定群父牛および非検定群父牛の選抜強度は他と比べて非常に小さかった。一方、供用年数が7年および10年の場合、選抜強度は大きくなるが、総期待改良量は供用年数5年より劣っていた。これは選抜強度が大きくなる反面、実用家畜群への種畜遺伝子の伝達が遅いこと、すなわち改良効果の発現に時間がかかることによる。さらに、割引率を考慮すると、改良効果の発現の遅れは負の効果となる。本章で設定した計画では、種雄父牛による若雄牛生産は9年目以降に行なわれるが、選抜の初期に検定群父牛の供用と同時に検定群父牛を若雄牛生産にも使用すれば、種雄父牛より選抜効果は小さいが、早期に改良効果をもつ若雄牛を生産できる。現実には、検定群父牛の供用初年度の交配で生産された娘牛の泌乳記録が完了する以前に特定の検定群父牛は若雄牛生産を目的にした交配を行なっているので、実際の改良量は本章の値より大きいと考えられる。

調整交配用雌牛群を検定群雌牛の10%に設定し、毎年検定できる若雄牛頭数と交配に必要な種雄牛頭数は限定されているため、選抜圧を高めると種畜の供用年数を長くしなければならないので、選抜種畜の遺伝子が集団内に伝達される速度は遅くなる。対照的に、遺伝子の伝達速度を高めるために、供用年数を短くすると、乳牛群全

体の凍結精液の需要を満たすため多くの更新種雄牛が必要となり、選抜圧は小さくなる。選抜圧を高め、同時に供用年数を短くするためには、調整交配用雌牛群を大きくし、毎年の検定若雄牛の頭数を増加することが必要である。しかし、実施上の問題として、若雄牛や種雄牛の収容頭数には施設および経費面での制約がある。さらに、調整交配用雌牛群を大きくすることは、未検定の若雄牛を供用することに伴う危険性を検定農家により多く負担させることになり、酪農家の協力が得られ難い問題を含んでいる。

選抜強度は選抜比率が40%前後以下になると増加率が大きくなる⁴⁾。供用年数1年の検定群父牛の選抜比率は約58%であるが、種雄候補牛頭数を多くし、選抜比率を小さくできれば選抜強度はかなり大きくなる。さらに、種雄候補牛が多頭数になると選抜比率の供用年数による差が相対的に小さくなる。種々の制約があるものの、調整交配用雌牛群を大きくすれば供用年数が短い場合でもある程度の選抜強度を確保することができ、供用年数による選抜強度の差異は調整交配用雌牛群が大きくなるのに伴って小さくなる。さらに、検定群および非検定群父牛の総累積発現量に対する寄与率は供用年数が短いとき大きく(図2-7)、これらの種畜の選抜強度が確保される状況においては、供用年数をより短縮することにより期待改良量の増加が期待される。今後は調整交配用雌牛群の大きさと供用年数が遺伝的改良量におよぼす影響を

それぞれ別々ではなく同時に考慮しそれらの相互関係について検討することが重要であると考えられた。

育種計画の評価期間が25年程度であれば、いずれの割引率でも総期待改良量は供用年数5年で最も大きく推定されたので(表2-5)、割引率は重要な問題ではない。しかし、評価期間が長いとき(50年)、最大の総期待改良量を得る最適な供用年数は割引率によって異なることから(表2-5)、育種計画で適切な供用年数を検討するとき、割引率を考慮する必要が示唆された。しかし、割引率は経済情勢に影響され易く、適切な設定が非常に難しい。また、現実的な育種計画の評価期間は15年程度が適当であるという意見もあり¹⁶⁾、50年では長すぎると思われる。さらに、供用年数が5年から10年の総期待改良量は大きな差異がなく(割引率0%;3.3720~3.4175、割引率6%;0.6341~0.6096)、そして、評価期間が長期の場合、供用年数が長いほどより大きく評価される傾向にあることを考慮すれば、割引率0%の結果を最適供用年数の決定に用いても実際上の問題はないと推察された。

第3章 遺伝的改良量に対する調整交配割合の影響

緒言

現在わが国で実施されている乳用種雄牛の遺伝的評価事業「乳用牛群総合改良推進事業」では、若雄牛1頭当り検定終了娘牛の目標頭数を40頭としている。このとき、年当りの遺伝的改良量を左右する主な要因は選抜強度と世代間隔となる。前章では同時に検定できる若雄牛頭数を一定とし、世代間隔つまり種畜の供用年数が集団の遺伝的改良量におよぼす影響について検討した。その結果、種畜の供用年数を長くすれば選抜強度を高めることができるが、種畜の遺伝子の伝達が遅れ、遺伝的改良は必ずしも早まらない。逆に、供用年数を短くすると、種畜に対する選抜強度が小さくなり、供用年数1年では他の場合と比較して選抜強度が非常に小さくなり、改良速度は最も小さかった。そこで、調整交配用雌牛群の検定群雌牛集団に対する割合をさらに大きく設定し、多数の種雄候補牛を同時に検定することにより、種畜の供用年数を短くしても高い選抜強度が得られ、それぞれの供用年数で得られる選抜強度の差異が小さくなることが予測される。調整交配割合を高めることは、若雄牛すなわち未検定種雄牛の交配比率を高めることになり、検定済種雄牛より能力の低い雄牛をもより多数交配に供用することになる反面、種雄父牛、母牛の選抜効果をより早くに発現

させ、後代検定による種雄牛の選抜強度を高めることが可能になる。

本章の研究目的は、わが国の乳牛集団を想定し、調整交配割合が集団の遺伝的改良量におよぼす影響とその影響が供用年数によってどのように変化するかについて検討し、最適な調整交配割合を見出すことである。

材料および方法

想定した集団の構成は前章と同一である。種雄父牛の供用年数を1年とし、検定群父牛あるいは非検定群父牛の供用年数（以降、供用年数とする）は前章と同じく1年、3年、5年、7年および10年とした。供用開始年齢も前章と同様で60ヶ月齢とした。若雄牛の後代検定用娘牛を生産するための調整交配用雌牛群の割合（以降、調整交配割合とする）は、検定群雌牛集団の10%から100%の範囲を10%間隔で設定した。調整交配用雌牛頭数は調整交配割合が10%のとき60,000頭で、調整交配割合に比例して増加し、調整交配割合が100%のとき600,000頭となる。1頭の完全な娘牛の検定記録を得るために9頭の雌牛に交配し、若雄牛1頭当たり40の娘牛記録を必要とすると、毎年後代検定できる若雄牛頭数は表3-1に示したように調整交配割合が10%から100%に増加するのに伴って166頭から1666頭にまで変化した。供用年数と調整交配割合の各々の組合せについて、検定群父牛あるいは非検定群父牛の選抜強度を供用年数5年で調整交配割合10%のときを基準にその相対的大きさとして表3-1に示した。選抜雄畜すなわち種雄父牛、検定群父牛ならびに非検定群父牛の遺伝的優越差は表3-1の相対的選抜強度から推定した（表3-2）。したがって、本章でも期待改良量は供用年数が5年で調整交配割合が10%のときの期待改良量を基準値1とし、それに対する相対的な値で表し

表3-1. 供用年数1~10年のとき検定群および非検定群父牛の選抜比率

| 供用 年数 | 調整交配割合 (%) | | | | |
|----------|----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 |
| 1 | 96/166(0.406) ^a | 92/333(0.730) | 88/500(0.891) | 84/666(0.996) | 80/833(1.075) |
| 3 | 33/166(0.844) | 32/333(1.069) | 30/500(1.203) | 28/666(1.294) | 28/833(1.345) |
| 5 | 20/166(1.0) | 19/333(1.208) | 18/500(1.331) | 17/666(1.412) | 16/833(1.479) |
| 7 | 15/166(1.08) | 14/333(1.283) | 14/500(1.391) | 13/666(1.479) | 12/833(1.545) |
| 10 | 10/166(1.187) | 10/333(1.361) | 9/500(1.490) | 9/666(1.552) | 8/833(1.637) |
| ----- | | | | | |
| | 調整交配割合 (%) | | | | |
| | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 |
| 1 | 76/1000(1.140) | 72/1166(1.196) | 68/1333(1.245) | 64/1500(1.290) | 60/1666(1.331) |
| 3 | 26/1000(1.408) | 25/1166(1.456) | 24/1333(1.490) | 22/1500(1.530) | 21/1666(1.560) |
| 5 | 16/1000(1.516) | 15/1166(1.562) | 14/1333(1.605) | 13/1500(1.644) | 12/1666(1.682) |
| 7 | 12/1000(1.577) | 11/1166(1.637) | 11/1333(1.660) | 10/1500(1.687) | 9/1666(1.752) |
| 10 | 8/1000(1.660) | 8/1166(1.690) | 7/1333(1.742) | 7/1500(1.765) | 6/1666(1.816) |

^a; ()中は調整交配割合10%、供用年数5年を基準値1.0(選抜比率:20/166,選抜強度:1.650)としたときの選抜強度の相対値

表3-2. 選抜雄畜の遺伝的優越差^a

| 選抜雄畜 | 供用年数 | 調整交配割合(%) | | | | |
|------------------|------|-----------|-------|-------|-------|-------|
| | | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 |
| 検定群および 非検定群父牛 | 1 | 0.406 | 0.730 | 0.891 | 0.996 | 1.075 |
| | 3 | 0.844 | 1.069 | 1.203 | 1.294 | 1.345 |
| | 5 | 1.0 | 1.208 | 1.331 | 1.412 | 1.479 |
| | 7 | 1.080 | 1.283 | 1.391 | 1.479 | 1.545 |
| | 10 | 1.187 | 1.361 | 1.490 | 1.552 | 1.637 |
| 種雄父牛 | 1 | 1.172 | 1.416 | 1.560 | 1.655 | 1.733 |
| | 2 | 1.492 | 1.685 | 1.848 | 1.919 | 1.977 |
| | 5 | 1.634 | 1.807 | 1.946 | 2.012 | 2.064 |
| | 7 | 1.701 | 1.876 | 2.012 | 2.104 | 2.104 |
| | 10 | 1.785 | 1.954 | 2.103 | 2.168 | 2.217 |
| | | 調整交配割合(%) | | | | |
| | | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 |
| 検定群および 非検定群父牛 | 1 | 1.140 | 1.196 | 1.245 | 1.290 | 1.331 |
| | 3 | 1.408 | 1.456 | 1.490 | 1.530 | 1.560 |
| | 5 | 1.516 | 1.562 | 1.605 | 1.644 | 1.682 |
| | 7 | 1.577 | 1.637 | 1.660 | 1.687 | 1.752 |
| | 10 | 1.660 | 1.690 | 1.742 | 1.765 | 1.816 |
| 種雄父牛 | 1 | 1.777 | 1.831 | 1.881 | 1.927 | 1.971 |
| | 3 | 2.012 | 2.104 | 2.104 | 2.166 | 2.166 |
| | 5 | 2.104 | 2.200 | 2.226 | 2.251 | 2.280 |
| | 7 | 2.166 | 2.200 | 2.251 | 2.350 | 2.364 |
| | 10 | 2.251 | 2.294 | 2.322 | 2.350 | 2.364 |

^a; 調整交配割合10%、供用年数5年の検定群および非検定群父牛の遺伝的優越差を基準値1.0とした場合の相対値

た。

選抜の対象形質は産乳に関する1つの形質とし（遺伝率0.25、遺伝標準偏差400kg）、その形質の発現個体は36ヶ月齢以上の雌牛とした。集団の遺伝的改良量に対する調整交配割合の効果は以下の方法で検討した。1) gene flow法によって各選抜種畜の遺伝子が形質発現個体に占める遺伝子比率を各年次で推定し、これを当該年次まで累積することによって累積発現量を推定した。2) 累積発現量に選抜種畜の遺伝的優越差（表3-2）を乗じることによって各選抜種畜による相対的期待改良量を推定した。遺伝的優越差は調整交配割合および供用年数がそれぞれ10%および5年の検定群ならびに非検定群父牛の遺伝的優越差を基準値1.0とした相対値であるので、遺伝標準偏差の大きさは相対的期待改良量の算出には影響しない。なお、2)については選抜雄畜すなわち種雄父牛、検定群父牛および非検定群父牛について行ない、第2章で述べた理由から母畜については選抜しない場合を仮定した。

結 果

供用年数を5年とし、調整交配割合を10%、50%および90%としたときの各径路毎の累積発現量を図3-1に示した。若雄牛に伝達された種雄父牛および母牛の遺伝子は、調整交配によって一般供用より約4年早く形質発現個体に伝達されるが、調整交配割合が大きくなるにつれて種雄父牛および母牛の累積発現量は大きくなる。他方、検定群父牛の累積発現量は調整交配割合が大きくなるほど逆に小さくなる。これは、検定群母牛と交配する割合が調整交配割合の増加に伴って小さくなるためである。また、この径路の累積発現量の調整交配割合間の差異は他の径路と比べてより大きかった。非検定群父牛の累積発現量は、調整交配割合にまったく影響されないが、これは非検定群母牛が調整交配に利用されないためである。供用年数が5年以外でも、各選抜径路の累積発現量は異なる調整交配割合間で供用年数5年の場合と同様な変動傾向を示した。しかし、調整交配割合の違いによる各累積発現量の変化量は供用年数によって異なり、検定群父牛を除いて供用年数が長いときほど大きかった。他方、検定群父牛の累積発現量の変化量は供用年数が短いほど大きかった。

図3-2に選抜開始20年および50年後の総累積発現量を示した。総累積発現量に対する調整交配割合の影響は供用年数によって異なる傾向を示した。供用年数が1年か

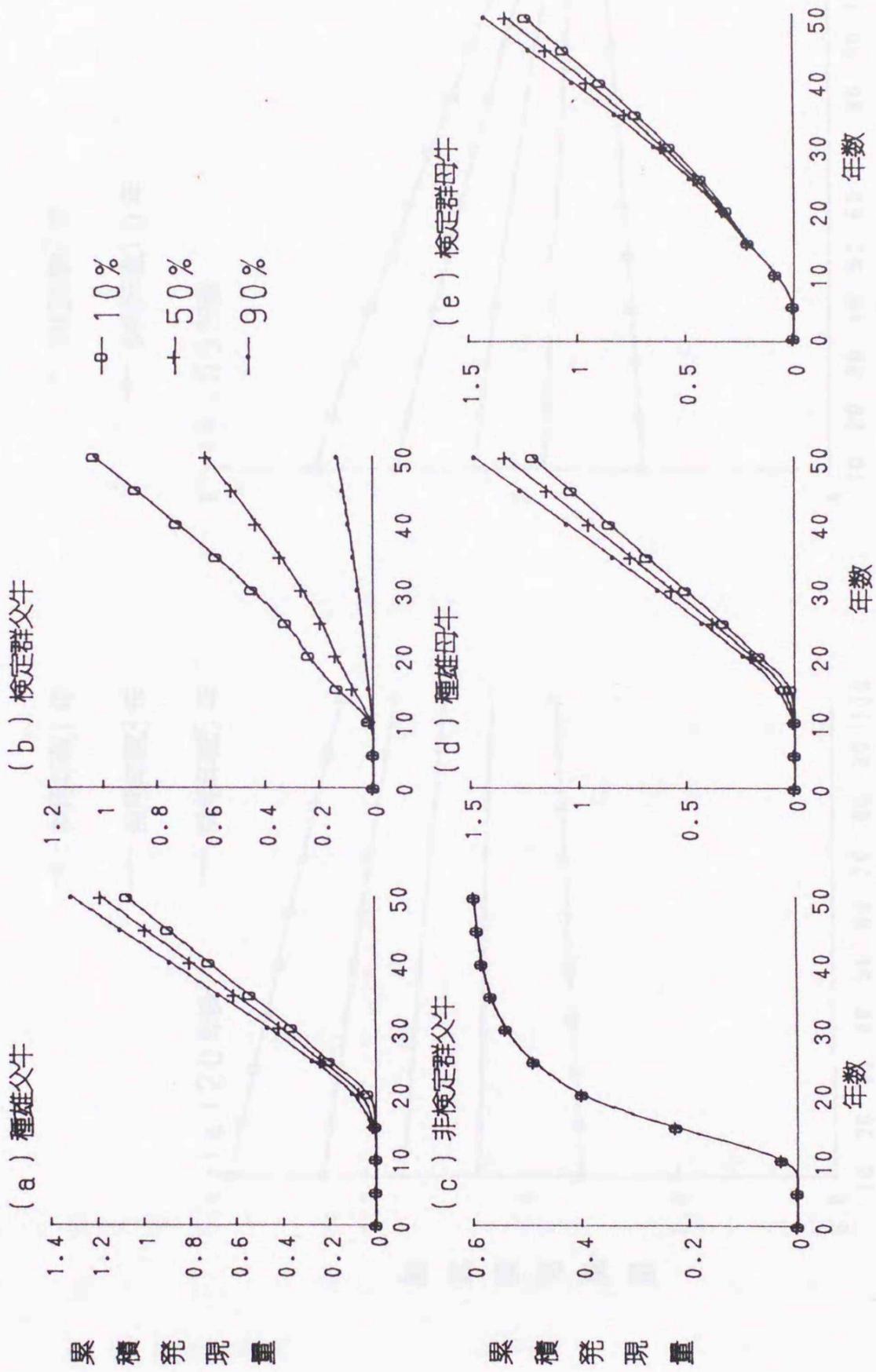


図3-1. 供用年数が5年で調整交配割合10、50、90%のときの各選抜種畜の累積発現量

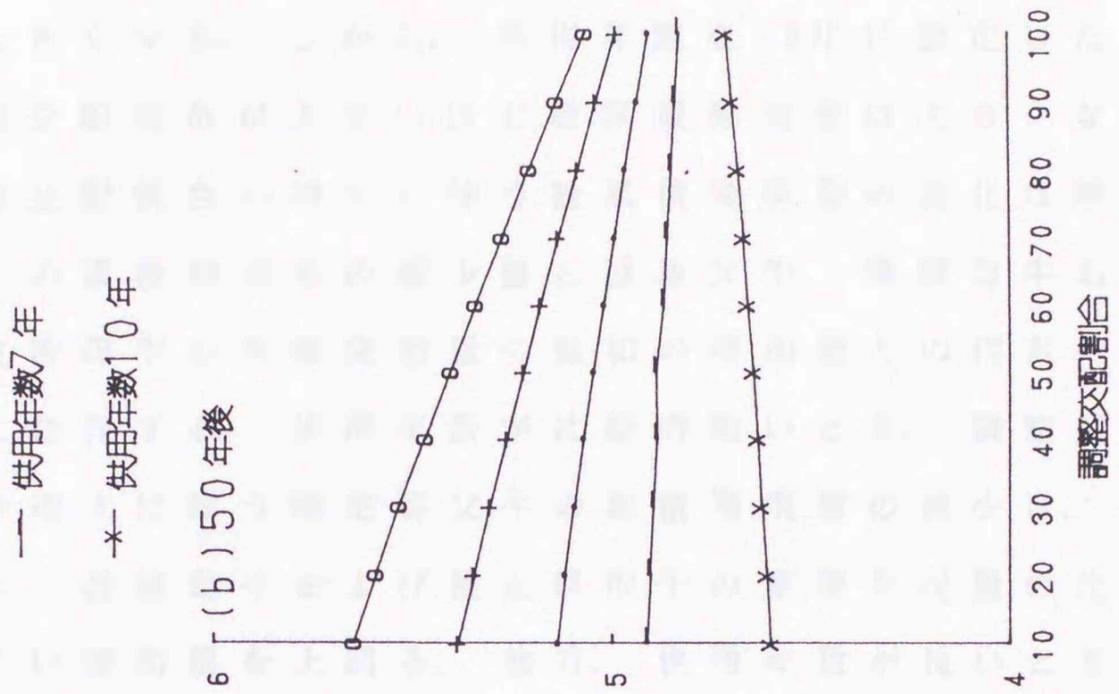
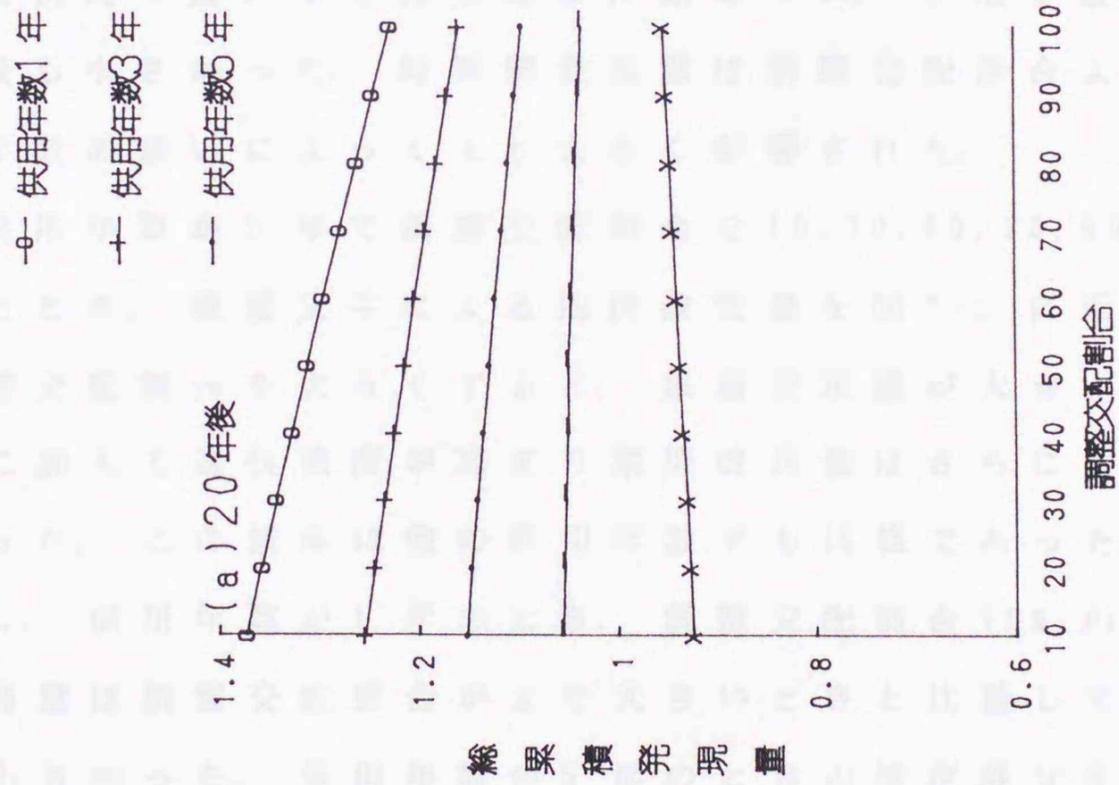


図3-2. 選抜開始20年および50年後の総累積発現量

ら7年のとき、調整交配割合が小さいほど総累積発現量は大きくなる。しかし、供用年数を10年に設定した場合、調整交配割合が大きいほど総累積発現量は大きくなった。調整交配割合の増大に伴う総累積発現量の変化は検定群父牛の累積発現量の減少量と種雄父牛、種雄母牛および検定群母牛の累積発現量の総和の増加量との相対的大きさに依存する。供用年数が比較的短いとき、調整交配割合の増大に伴う検定群父牛の累積発現量の減少は、種雄父牛、種雄母牛および検定群母牛の累積発現量の比較的小さい増加量を上回る。他方、供用年数が長いとき、逆の関係が起こると考えられる。この傾向は50年後でより顕著であった。総累積発現量に対する調整交配割合の影響は供用年数1年で最も顕著に認められ、供用年数7年で最も小さかった。総累積発現量は調整交配割合より供用年数の違いによってより大きく影響された。

供用年数が5年で調整交配割合を10, 30, 50, 70, 90%としたとき、種雄父牛による期待改良量を図3-3に示した。調整交配割合を大きくすると、累積発現量が大きくなるのに加えて選抜強度が高まり期待改良量はさらに大きくなった。この傾向は他の供用年数でも同様であった。しかし、供用年数が1年のとき、調整交配割合10%の期待改良量は調整交配割合がより大きいときと比較してかなり小さかった。供用年数が5年のときの検定群父牛選抜による期待改良量を図3-4に示した。期待改良量は調整交配割合が30%のとき最も大きく次いで10%および50%

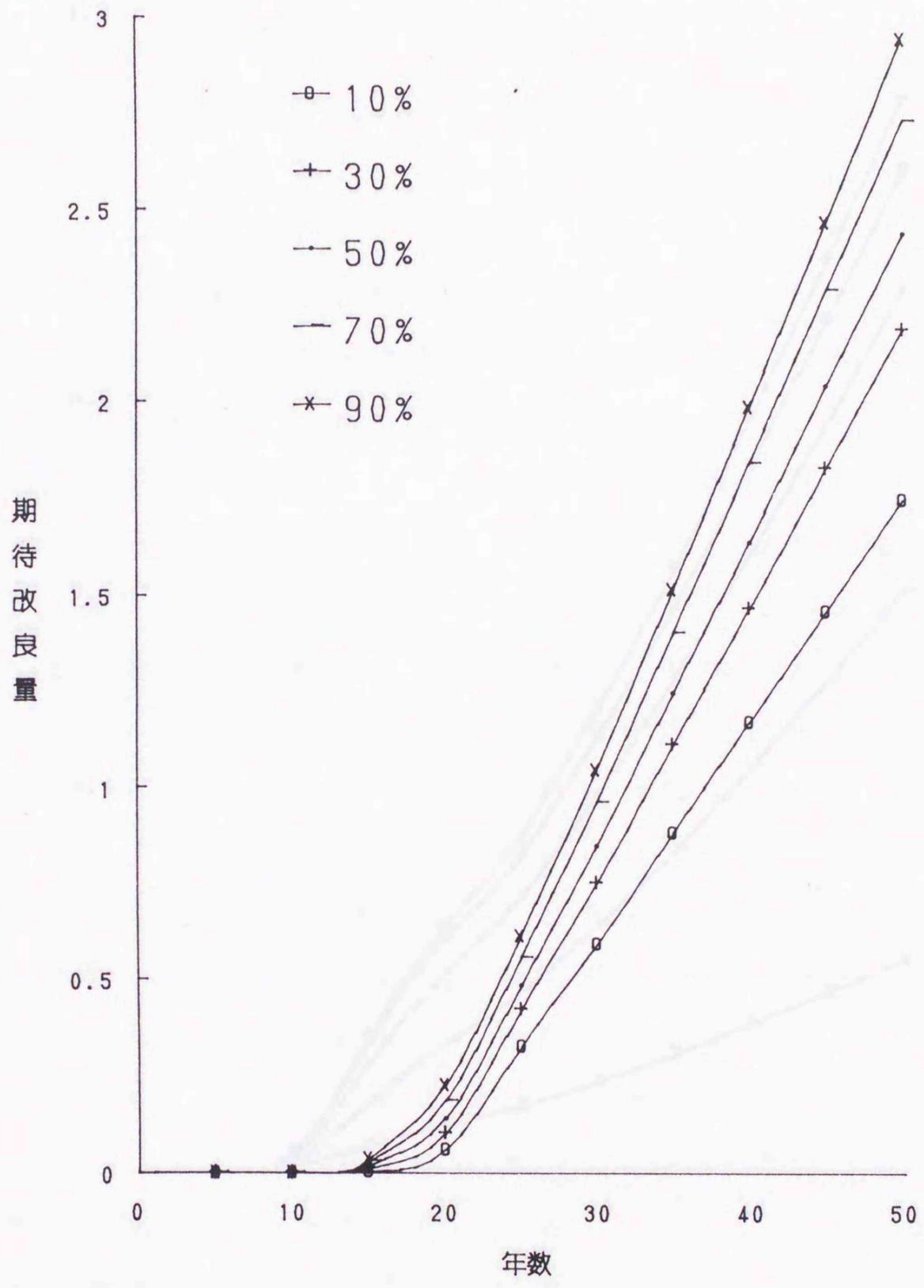


図3-3. 供用年数が5年で調整交配割合が10、30、50、70、90%のときの種雄父牛による期待改良量

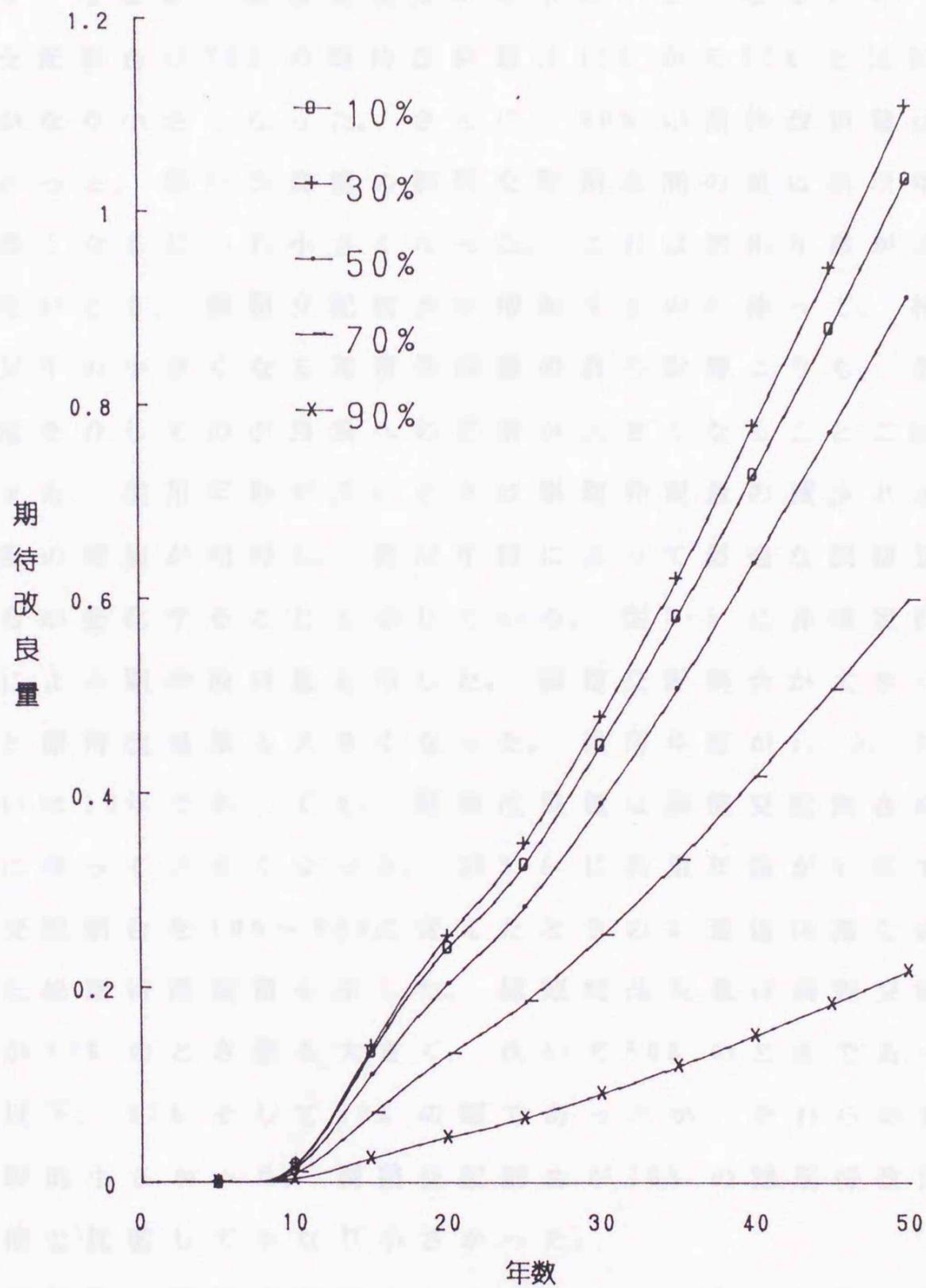


図3-4. 供用年数が5年で調整交配割合が10、30、50、70、90%のときの検定群父牛による期待改良量

の順であった。調整交配割合が大きくなると、選抜強度は大きくなるが、累積発現量が非常に小さくなるので、調整交配割合が70%の期待改良量は10%から50%と比較してかなり小さくなった。さらに、90%の期待改良量は小さかった。期待改良量の調整交配割合間の差は供用年数が長くなるにつれ小さくなった。これは供用年数が比較的短いとき、調整交配割合が増加するのに伴って、検定群父牛の小さくなる累積発現量の負の影響よりも、選抜強度を介しての改良量への効果が大きくなることに因る。また、供用年数が長いときは累積発現量の減少と選抜強度の増加が相殺し、供用年数によって最適な調整交配割合が変化することを示している。図3-5に非検定群父牛による期待改良量を示した。調整交配割合が大きくなると期待改良量も大きくなった。供用年数が1、3、7あるいは10年であっても、期待改良量は調整交配割合の増加に伴って大きくなった。図3-6に供用年数が5年で調整交配割合を10%~90%に変えたときの3選抜径路を合わせた総期待改良量を示した。総期待改良量は調整交配割合が70%のとき最も大きく、次いで50%のときであった。以下、90%そして30%の順であったが、それらの差は比較的小さかった。調整交配割合が10%の総期待改良量は他と比較してかなり小さかった。

供用年数と調整交配割合との各組合せでの選抜開始後20年と50年における総期待改良量を図3-7に示した。選抜開始後20年では、調整交配割合が50~80%の間で総期

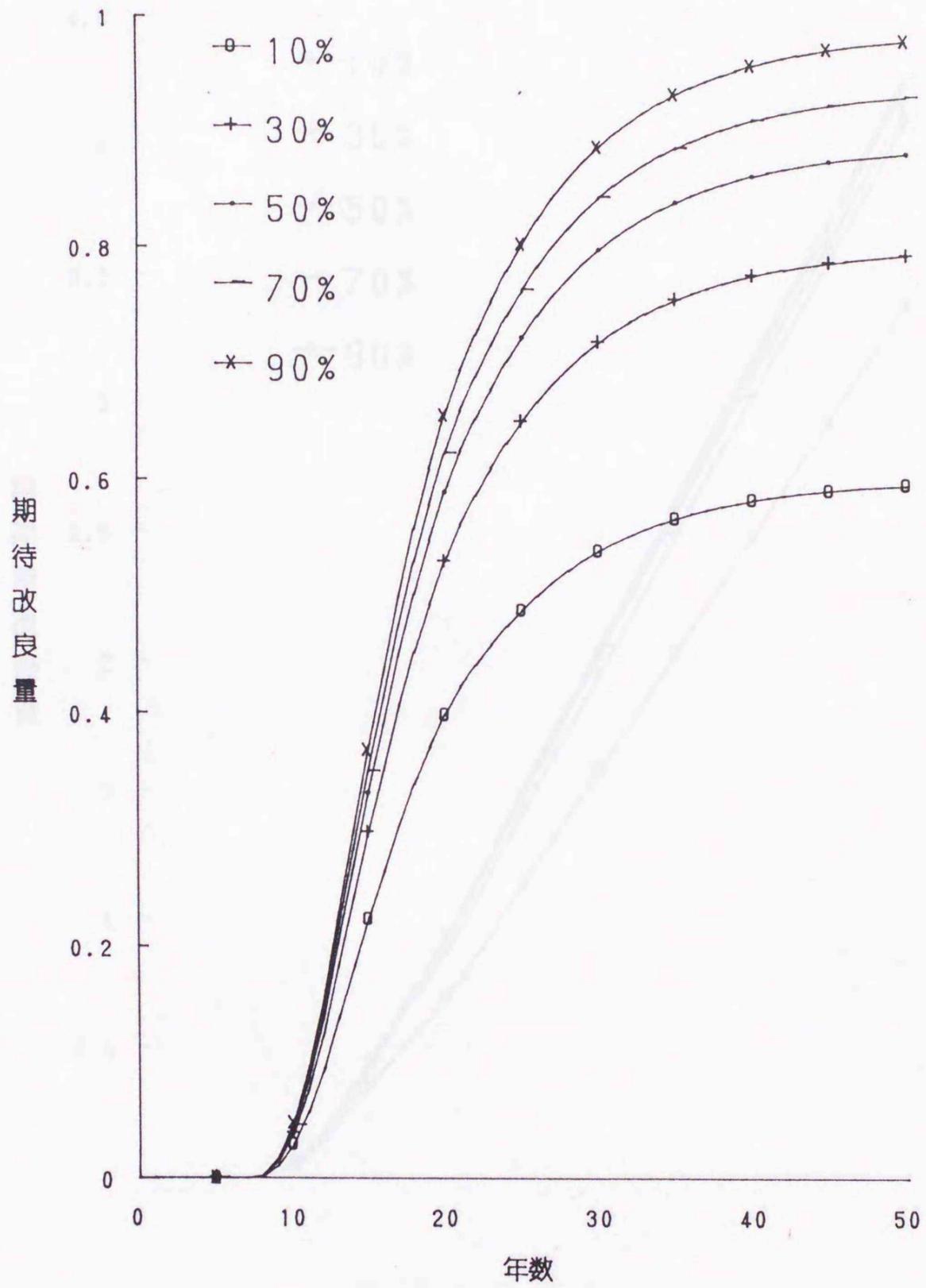


図3-5. 供用年数が5年で調整交配割合が10、30、50、70、90%のときの非検定群父牛による期待改良量

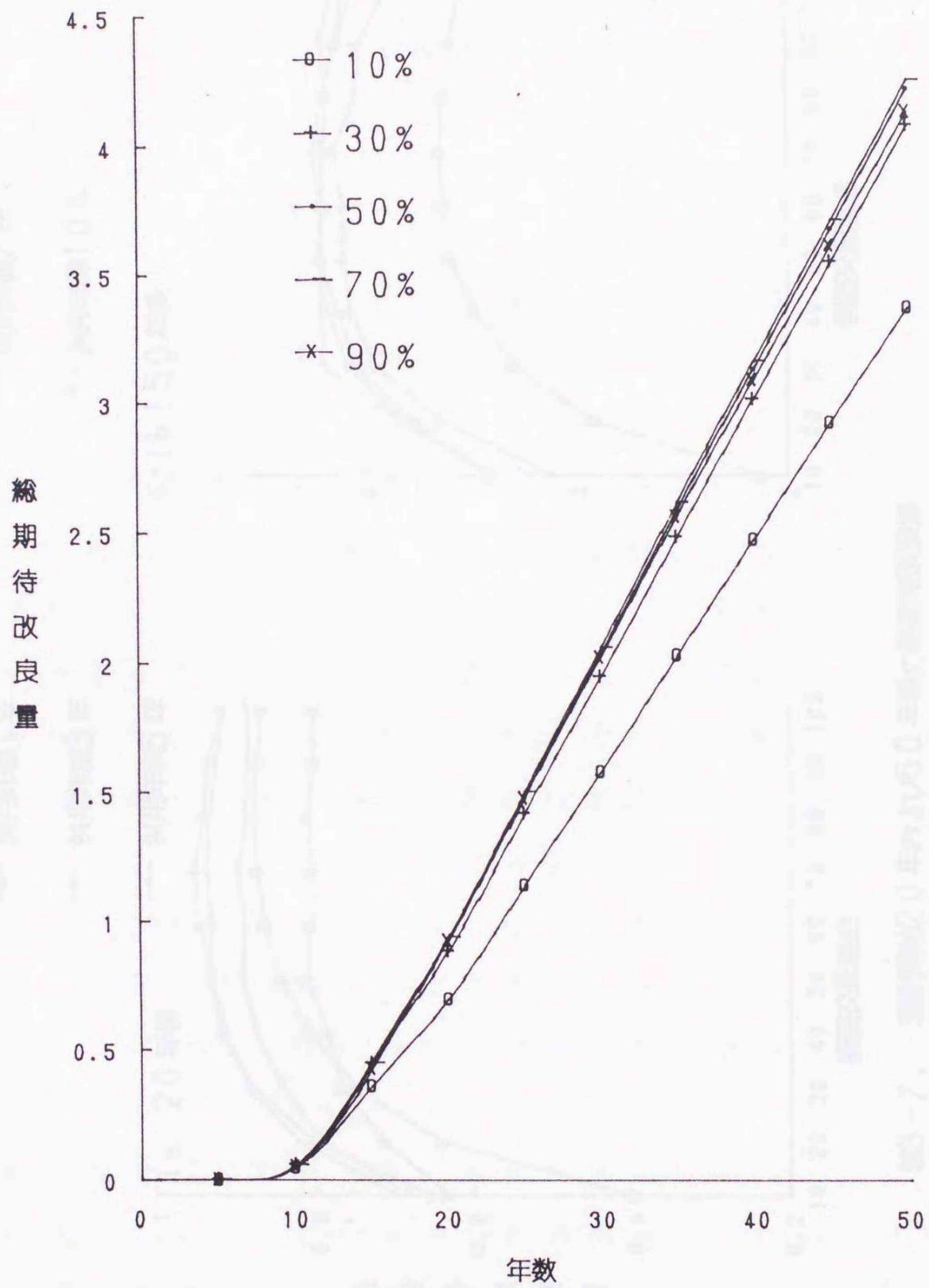
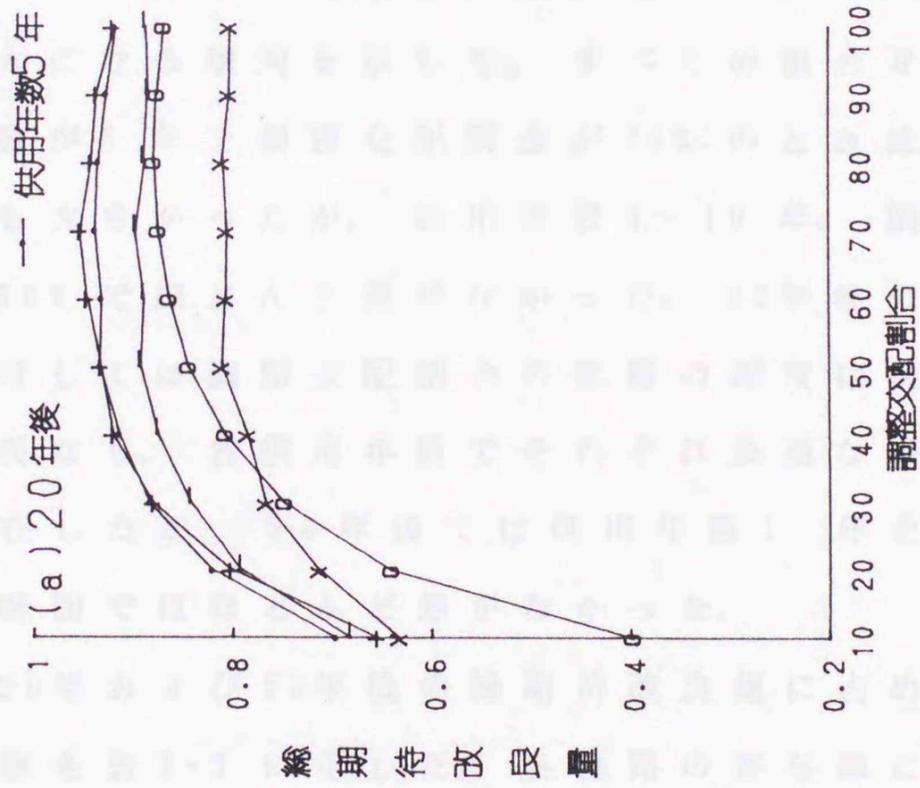


図3-6. 供用年数を5年としたときの調整交配割合別総期待改良量

○ 供用年数1年
 + 供用年数3年



— 供用年数7年
 * 供用年数10年

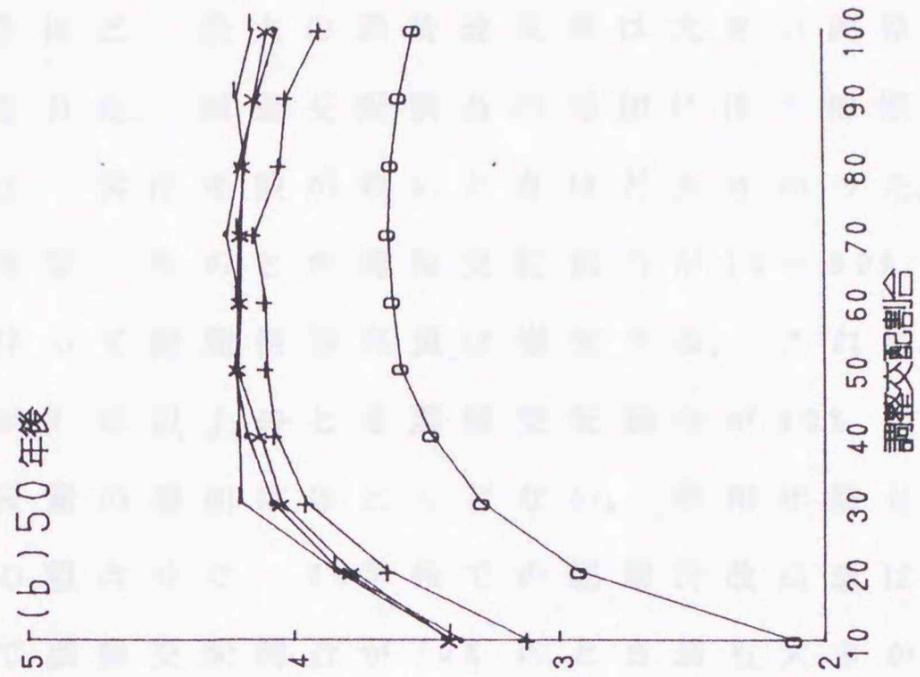


図3-7. 選抜開始20年および50年後の総期待改良量

待改良量は大きく、変動は小さかった。そして、供用年数が短いときほど、最大の期待改良量は大きい調整交配割合で期待された。調整交配割合の増加に伴う総期待改良量の変化は、供用年数が短いときほど大きかった。例えば、供用年数1年のとき調整交配割合が10～80%まで増加するに伴って総期待改良量は増加する。これに対して供用年数が3年以上のとき調整交配割合が40%以上では総期待改良量の増加はほとんどない。供用年数と調整交配割合との組合せで、20年後での総期待改良量は供用年数が3年で調整交配割合が70%のとき最も大きかった。選抜開始後50年では、各供用年数の総期待改良量は調整交配割合が50～70%でほとんど差がなく最も大きく、20年後と比較して、わずかに小さい調整交配割合で総期待改良量が最大になる傾向を示した。すべての組合せの中で、供用年数が5年で調整交配割合が70%のとき総期待改良量は最も大きかったが、供用年数3～10年、調整交配割合50～80%でほとんど差がなかった。20年後の総期待改良量に対しては調整交配割合の影響の程度は供用年数によって異なり、各供用年数でそれぞれ最適な調整交配割合が存在したが、50年後では供用年数1年を除き50～80%の範囲ではほとんど差がなかった。

選抜開始20年および50年後の総期待改良量に占める各径路の寄与率を表3-3に示した。各径路の寄与率に対する調整交配割合の影響は20年後と50年後でほぼ同様であった。検定群父牛の寄与率は調整交配割合の増加に伴っ

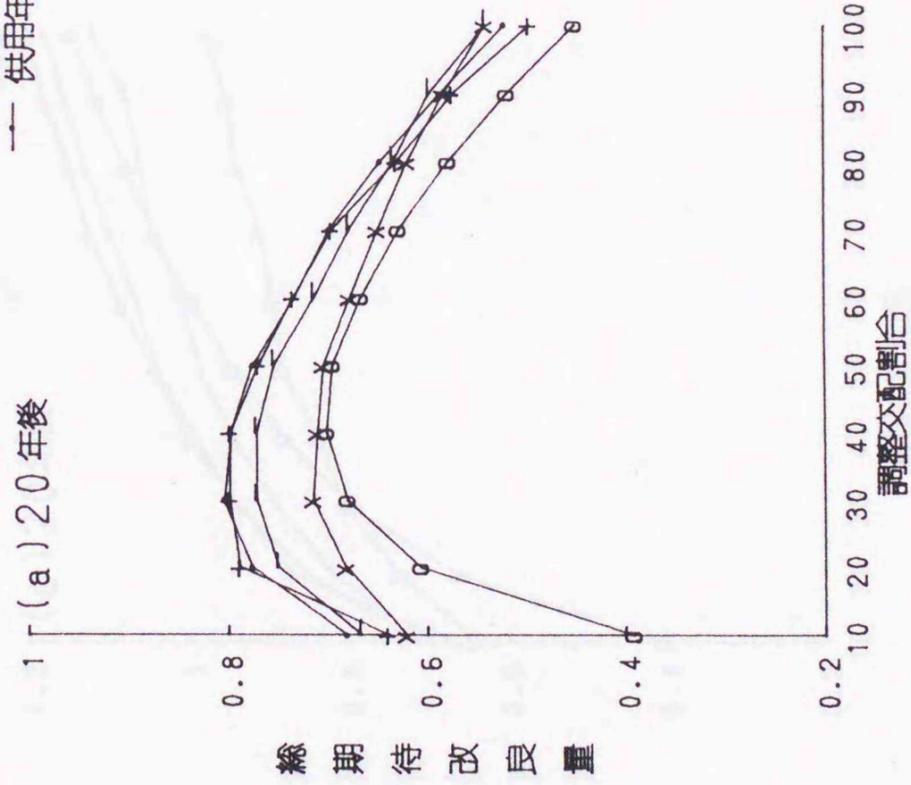
表3-3. 総期待改良量に対する各選抜径路の寄与率

| 選抜開始後 | 径路 | 供用年数 | 調整交配割合 | | | | |
|-------|--------|------|--------|------|------|------|------|
| | | | 10% | 30% | 50% | 70% | 100% |
| 20年 | 種雄父牛 | 1 | 26.5 | 21.1 | 23.2 | 26.1 | 30.0 |
| | | 3 | 12.4 | 14.4 | 17.6 | 21.6 | 26.0 |
| | | 5 | 8.4 | 11.4 | 15.0 | 19.7 | 24.3 |
| | | 7 | 7.1 | 10.8 | 14.6 | 19.2 | 25.3 |
| | | 10 | 6.4 | 10.9 | 15.6 | 21.1 | 26.8 |
| | 検定群父牛 | 1 | 28.4 | 26.3 | 20.5 | 13.5 | 4.9 |
| | | 3 | 33.2 | 27.9 | 21.4 | 13.9 | 5.0 |
| | | 5 | 34.6 | 28.9 | 21.9 | 14.0 | 5.0 |
| | | 7 | 35.0 | 28.8 | 22.1 | 13.9 | 4.9 |
| | | 10 | 35.2 | 28.6 | 21.5 | 13.5 | 4.8 |
| | 非検定群父牛 | 1 | 45.1 | 52.6 | 56.3 | 60.5 | 65.1 |
| | | 3 | 54.4 | 57.7 | 60.9 | 64.6 | 69.0 |
| | | 5 | 57.0 | 59.9 | 63.1 | 66.3 | 70.6 |
| | | 7 | 58.0 | 60.5 | 63.4 | 66.8 | 69.8 |
| | | 10 | 58.4 | 60.5 | 62.9 | 65.4 | 68.5 |
| 50年 | 種雄父牛 | 1 | 65.8 | 58.3 | 61.4 | 66.4 | 73.4 |
| | | 3 | 53.9 | 54.9 | 59.0 | 64.9 | 72.0 |
| | | 5 | 51.8 | 53.5 | 57.6 | 64.1 | 71.1 |
| | | 7 | 50.6 | 51.4 | 56.7 | 62.9 | 71.2 |
| | | 10 | 49.2 | 52.2 | 56.5 | 62.8 | 69.9 |
| | 検定群父牛 | 1 | 22.8 | 25.6 | 20.8 | 14.0 | 5.3 |
| | | 3 | 30.0 | 27.0 | 21.4 | 14.2 | 5.3 |
| | | 5 | 30.6 | 27.1 | 21.5 | 14.0 | 5.3 |
| | | 7 | 30.5 | 25.8 | 21.6 | 14.1 | 5.0 |
| | | 10 | 30.2 | 26.0 | 20.5 | 13.3 | 4.9 |
| | 非検定群父牛 | 1 | 11.4 | 16.1 | 17.8 | 19.6 | 21.4 |
| | | 3 | 16.1 | 18.1 | 19.5 | 20.9 | 22.6 |
| | | 5 | 17.6 | 19.4 | 20.8 | 21.8 | 23.6 |
| | | 7 | 18.8 | 19.7 | 21.8 | 23.1 | 23.8 |
| | | 10 | 20.6 | 21.8 | 23.0 | 23.8 | 25.2 |

て小さくなり、一方、非検定群父牛の寄与率は大きくなった。これは、検定群および非検定群父牛の選抜強度は調整交配割合の増加によって高くなることに因る。そして、検定群父牛の交配割合は調整交配割合の増加によって小さくなるが、非検定群父牛はまったく影響されないためである。種雄父牛の寄与率は供用年数が1年で調整交配割合が10%のときを除いて、調整交配割合の増大に伴って大きくなった。供用年数が1年で調整交配割合が10%のとき、種雄父牛に対する検定群父牛の遺伝的優越差の比率は0.34であった。この比率は調整交配割合が30%になると0.57と急激に大きくなり、その後調整交配割合の増大に伴ってゆるやかに大きくなった。供用年数の増加に伴うこの比率の変化も同様であった。これらのことから、供用年数が1年で調整交配割合が10%のとき、種雄父牛の寄与率が大きくなると考えられた。総期待改良量に対して最も大きい寄与率が推定された径路は選抜20年後では非検定群父牛であり、50年後では種雄父牛であった。

図3-7に示した総期待改良量は検定群と非検定群の形質発現個体数で重みづけしたものであったが、検定群および非検定群別にそれらの総期待改良量をそれぞれ図3-8および図3-9に示した。選抜開始後20年では、検定群の総期待改良量はいずれの供用年数でも調整交配割合が30~40%のとき最も大きかった。選抜開始後50年では、30~50%の調整交配割合で総期待改良量は大きかった。

○ 供用年数1年
 + 供用年数3年
 — 供用年数5年



— 供用年数7年
 * 供用年数10年

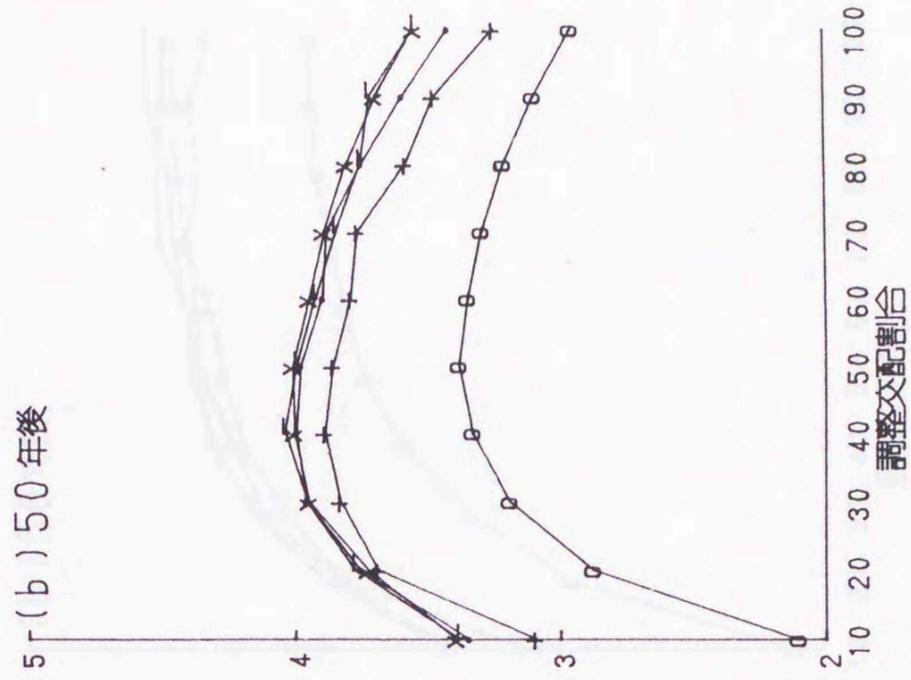
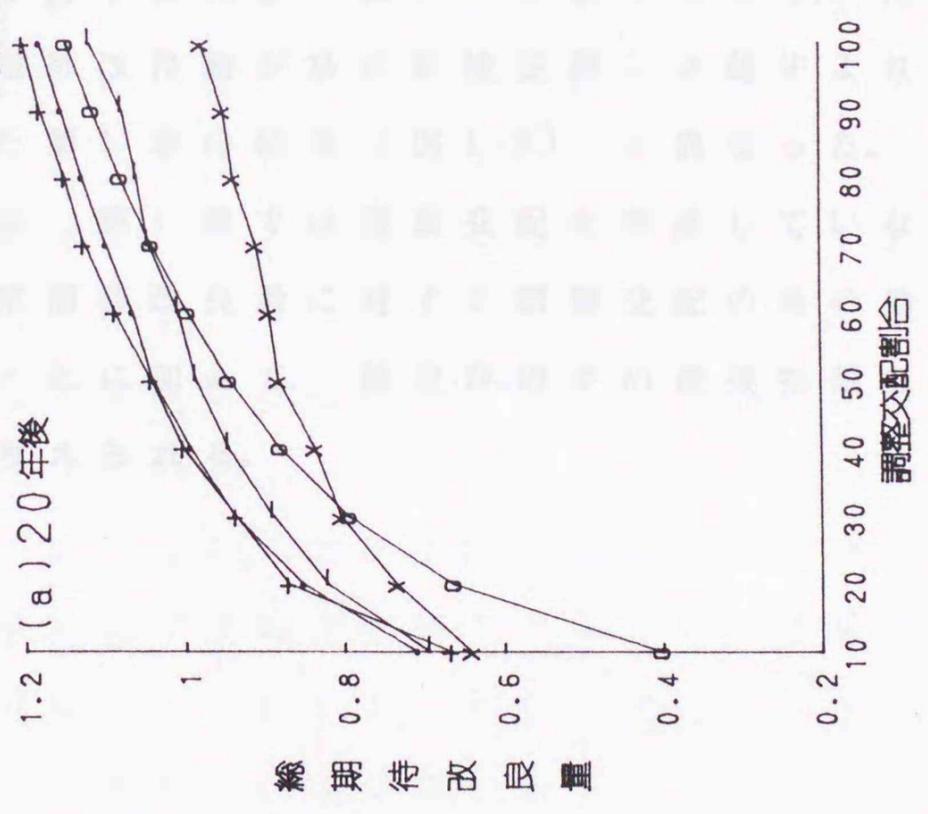


図3-8. 選抜開始20年および50年後の検定群の総期待改良量

○ 供用年数1年
 + 供用年数3年
 — 供用年数5年



— 供用年数7年
 * 供用年数10年

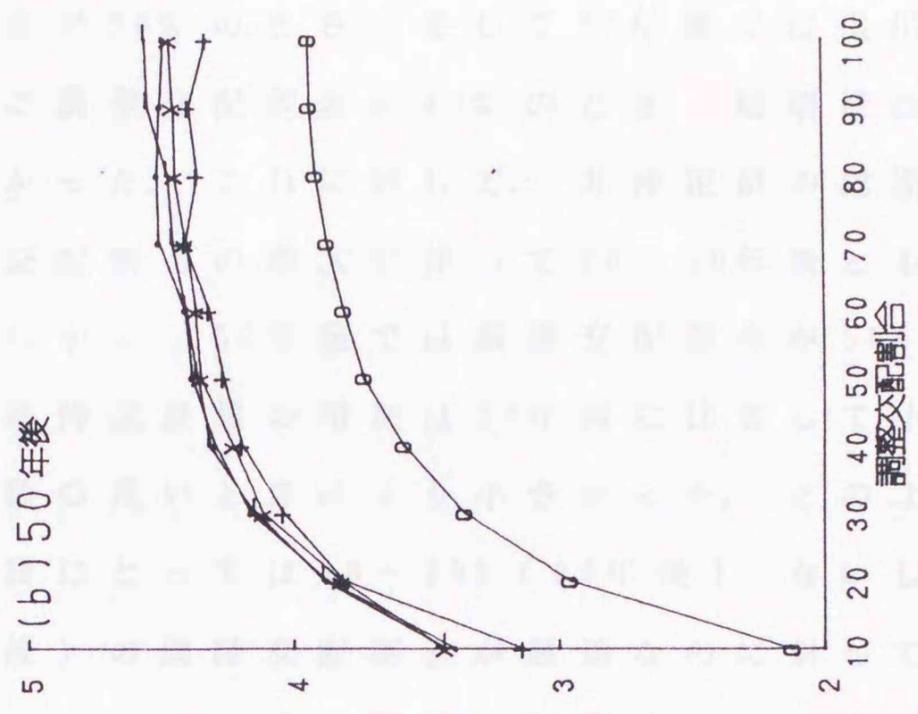


図3-9. 選抜開始20年および50年後の非検定群の総期待改良量

すべての組合せの中で、20年後では供用年数が3～5年で調整交配割合が30%のとき、そして50年後では供用年数が5～10年で調整交配割合が40%のとき、総期待改良量は最も大きかった。これに対して、非検定群の総期待改良量は調整交配割合の増大に伴って20、50年後とも大きくなった。しかし、50年後では調整交配割合が50%以上になると総期待改良量の増加は20年後に比較して小さく、特に供用年数の長いときはより小さかった。このように、検定群の改良にとっては30～40%（20年後）ないし30～50%（50年後）の調整交配割合が最適なのに対して、非検定群にとってはより高い調整交配割合ほど改良が進み、両群間で異なった。総期待改良量は全般的に非検定群（図3-9）の方が検定群（図3-8）より大きく、検定群0才雌牛の期待改良量が常に非検定群0才雌牛より大きく推定された第1章の結果（図1-9）と異なった。この結果の違いは、第1章では調整交配を考慮していないので検定群の総期待改良量に対する調整交配の負の効果が作用しないことに加えて、検定群母牛の選抜効果を仮定したためと考えられる。

考 察

種雄牛能力を後代の検定成績で評価するとき、その記録を提供する娘牛を生産するために若雄牛と交配する雌牛を検定群で準備する必要がある。これを調整交配用雌牛群としたが、本章では調整交配割合（調整交配用雌牛群の検定群雌牛集団に占める割合）が年当り遺伝的改良量におよぼす影響ならびにこれと供用年数（検定群父牛ならびに非検定群父牛の供用年数）との相互作用効果を検討した。年当り遺伝的改良量は、

$$\Delta G = i \cdot r_{AA} \cdot \sigma_G / L \quad \text{によって予測される}^{51)}。$$

本章で取り上げた要因のうち供用年数は L すなわち世代間隔に直接影響するとともに、更新する種畜の頭数を介して選抜強度 i に影響する。他方、若雄牛当りの娘牛頭数が一定のとき、調整交配割合は同時に検定できる若雄牛頭数の決定要因であるため、同時に選抜強度 i に直接的な影響をおよぼす。

総期待改良量は調整交配割合が50%から80%の範囲で最大になった（図3-7）。現在わが国乳牛集団の調整交配割合は10%弱である。調整交配割合の変化に伴う総期待改良量の増加量は調整交配割合が小さいとき大きい。特に、調整交配割合が10%から20%に変化するとき、総期待改良量はいずれの供用年数でも大きく増加した。遺伝的改良量を大きくする手段として、調整交配割合を現状よりいくらかでも大きくすることは適切であると考え

られる。調整交配割合が50%以上になると、総期待改良量の増加量は小さくなる(図3-7)。また、調整交配割合を大きくし、毎年検定する若雄牛が増加すると、これらの若雄牛を待機収容しておく施設や労力など経済面での問題点が発生すると予想される。本研究では特に若雄牛の管理維持に掛る経費について考慮していない。経済性を加味した評価は今後の課題である。

検定群と非検定群を分けて推定した総期待改良量から(図3-8、図3-9)、検定群の総期待改良量は調整交配割合が50%以下で最高となり、特に10%から30%の範囲で急激に増加した。そして、調整交配割合が50%以上では明らかに減少した。一方、非検定群の総期待改良量は調整交配割合が大きいほど大きく、特に20年後の改良量は100%になるまで明らかな増加を示した。これらのことから、50%以上に調整交配割合を拡大することは検定群の総期待改良量の増加にまったく貢献せず、非検定群の総期待改良量の増加のために検定群の調整交配用雌牛を使用している結果となることが明らかになった。調整交配割合を拡大することは、検定群農家に対して大きな負担を強いることになる。そして、非検定群農家はこの負担を担わずに強い選抜強度で選ばれた優秀な種雄牛を交配に使用できる不平等が生じる。以上の考察から、最適な調整交配割合は、検定群の総期待改良量が最も大きくなる30%から40%(図3-8)と考えられる。

遺伝的改良量を高める方策は、選抜強度と選抜の正確

度を高めることである。本章では、若雄牛当りの娘牛頭数を固定したので、調整交配割合の増大は若雄牛頭数の増加と、選抜強度を高くすることに因った。他方、若雄牛当りの娘牛頭数を増加して選抜の正確度を高めることも可能である。しかし、若雄牛当りの娘牛頭数は40頭であり、これ以上娘牛頭数を増加しても、選抜の正確度が顕著に高くなることは期待できない。

毎年検定する若雄牛が増加すると、雌牛は通常一度に一頭の子牛しか生産できないので、若雄牛を生産する種雄母牛を多く選抜しなければならない。このため、本章では考慮していないが、実際には種雄母牛の選抜強度は小さくなり、より低能力若雄牛が調整交配に使われることになる。種雄母牛の選抜強度を低下させないためには、種雄母牛が一度に数頭の雄牛を生産することが必要で、MOETを利用した若雄牛生産が考えられる。

第4章 外部集団からの種畜導入が遺伝的改良量におよぼす影響

緒言

前章までにおいて、わが国乳牛集団を外国から種畜の導入がない閉鎖集団と想定し、遺伝的改良量におよぼす種畜の供用年数や調整交配用雌牛群の大きさの効果を検討した。適切な育種計画を策定しても調整交配割合など後代検定実施上の制約条件があり、遺伝的改良量には限界がある。第3章において実施可能で最も適切と考えられた供用年数5年、調整交配割合30%のとき、乳量の遺伝標準偏差を400kgとすると、選抜後40～50年の年当り遺伝的改良量の予測量は約60kg/年であった。わが国における乳牛集団の遺伝的能力は、酪農先進諸国との間にかなりの差があると考えられており、遺伝的水準の高い集団から種畜を導入することによって前章までに考察した育種計画で期待されるよりも大きな遺伝的改良量を実現できると考える。

第2章と第3章ではわが国乳牛集団を閉鎖集団とみなして最適育種計画を検討したが、種畜導入を想定したときも同様の計画が適切であるかどうかは明らかでない。また、今日若雄牛の大半は米国やカナダからの導入牛で占められており、若雄牛に占める導入若雄牛の割合が当該集団の遺伝的改良におよぼす影響についてはまったく

研究されていない。導入若雄牛あるいは導入元集団の能力水準（初期遺伝的能力差と導入若雄牛の遺伝的趨勢）は導入元集団の育種システムに依存するものであり、これらを変更・調整することはできないが、当該集団の遺伝的改良に大きく影響すると予測される。そして、これらの影響が明らかになれば、導入元集団を選択する重要な判断基準となる。

外部集団から種畜の導入があるとき、当該集団の平均能力は年々導入元集団に近づく傾向を示すことが予測されるが、導入初期の改良効果の発現が年間で変動し導入若雄牛と国内産若雄牛の能力差に応じて選抜牛の比率と遺伝的優越差および種畜の年齢構成が年間で変動することが予測される。このような状況では、前章までに用いた種畜の年齢構成を固定したgene flow法による遺伝子の伝達様相では選抜種畜の遺伝的優越差および集団の遺伝的改良量を必ずしも的確に予測できない。そこで、gene flow法で推定した遺伝子の伝達様相を利用して、選抜種畜の遺伝的優越差を動的に推定する必要がある。

本章では、選抜種畜の遺伝的優越差を動的に推定する方法を提示し、これを用いて外部集団からの若雄牛の導入が当該集団（わが国乳牛集団）の遺伝的改良におよぼす効果を明らかにする。そのために、導入割合を中心に当該集団の調整交配割合と導入元集団の遺伝的水準（初期遺伝的能力差と導入若雄牛の遺伝的趨勢）を変化させ様々な条件下で改良効果を予測し、最大の改良量が期待

される導入割合と調整交配割合について検討した。

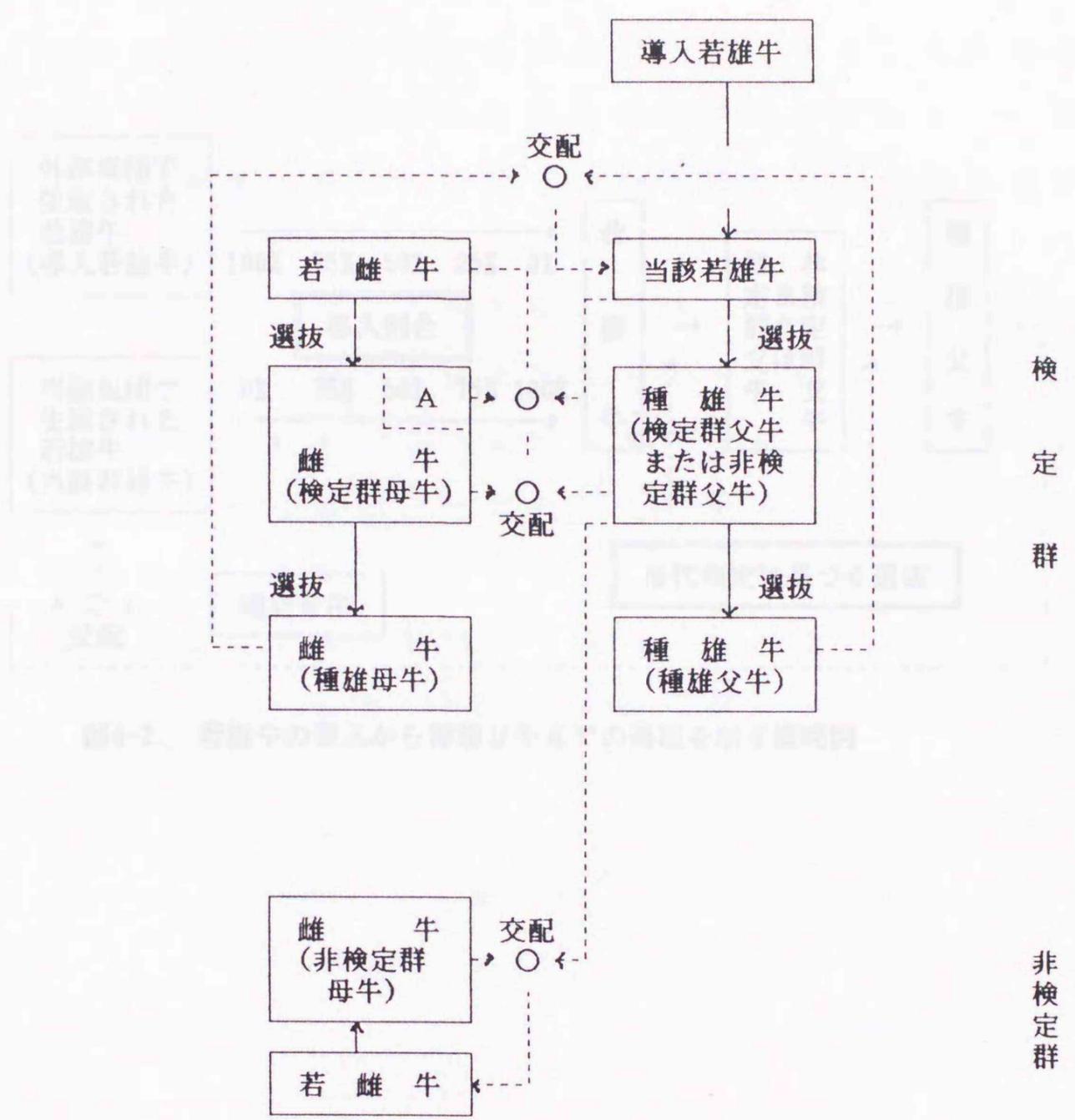
当社の牛群の構成を述べたに示した。調査の目的達成に外種交配の導入率を導くためのデータを加えた。調査中のうち外種交配の導入率に導入される個体（雄牛、雌牛）の割合（以下、導入割合とする）は、0.1、0.2、0.3、0.4、あるいは0.5とした。調整交配用個体の大きさの調整範囲中に対する比率（以下、調整交配割合とする）および調整用父牛あるいは調整用母牛の調整用母牛（調整用母牛とする）はわが国の乳牛集団を基準として調整および標準と。さらに、調整の結果からわが国の乳牛集団の育成計画で標準と考へられた調整および標準と。調整用母牛および調整用父牛は調整用母牛と調整用父牛と同一集団から導入され、調整用父牛（調整用母牛と同一集団）および調整用母牛として調整用母牛の育成計画を述べたに示した。

本調査所と協力所があるとき、遺伝効果の遺伝的効果量はPurcellとBaker¹⁾の方法を利用して算出した。この方法は遺伝効果量が遺伝的効果の異なる個体の集団内には年齢から推定されているとき、最適な調整点を算出し、最適な年齢調整点を示す。本調査の場合は、調整用母牛が2つの群からなり、導入用母牛を最も遺伝的効果が低い年齢群に調整させた。もう一方の遺伝的効果が低い群に調整用母牛で調整されたとき調整用母牛

材料および方法

当該乳牛集団の構成を図4-1に示した。前章の集団構成に外部集団から若雄牛を導入する径路を加えた。若雄牛のうち外部集団から当該集団に導入される個体（以降、導入若雄牛とする）の割合（以降、導入割合とする）は0%、25%、50%、75%あるいは100%とした。調整交配用雌牛群の大きさの検定群雌牛に対する比率（以降、調整交配割合とする）および検定群父牛あるいは非検定群父牛の供用年数（以降、供用年数とする）はわが国の乳牛集団を想定して10%および5年と、さらに、前章の結果からわが国の乳牛集団の育種計画で適切と考えられた30%および5年とした。選抜径路および年齢構成は前章とまったく同様に設定した。選抜の対象形質は産乳量とした。なお、若雄牛の一部が外部集団から導入され、検定群父牛（非検定群父牛と同一個体）および種雄父牛として選抜される過程の概略を図4-2に示した。

外部集団と能力差があるとき、選抜種畜の遺伝的優越差はDucrocqとQuaas¹⁰⁾の方法を利用して推定した。この方法は選抜候補牛が遺伝的水準の異なる複数の集団ないしは年齢群から構成されているとき、最適な切断点を推定し、最適な年齢構成を予測できる。本章の場合は、選抜候補牛が2つの群からなり、導入若雄牛を最も遺伝的水準が高い年齢群に対応させた。もう一方の遺伝的水準が低い群に当該集団で生産された0才検定群若雄牛



A: 調整交配用雌牛

図4-1. 乳牛集団の構成、交配および選抜に関する模式図

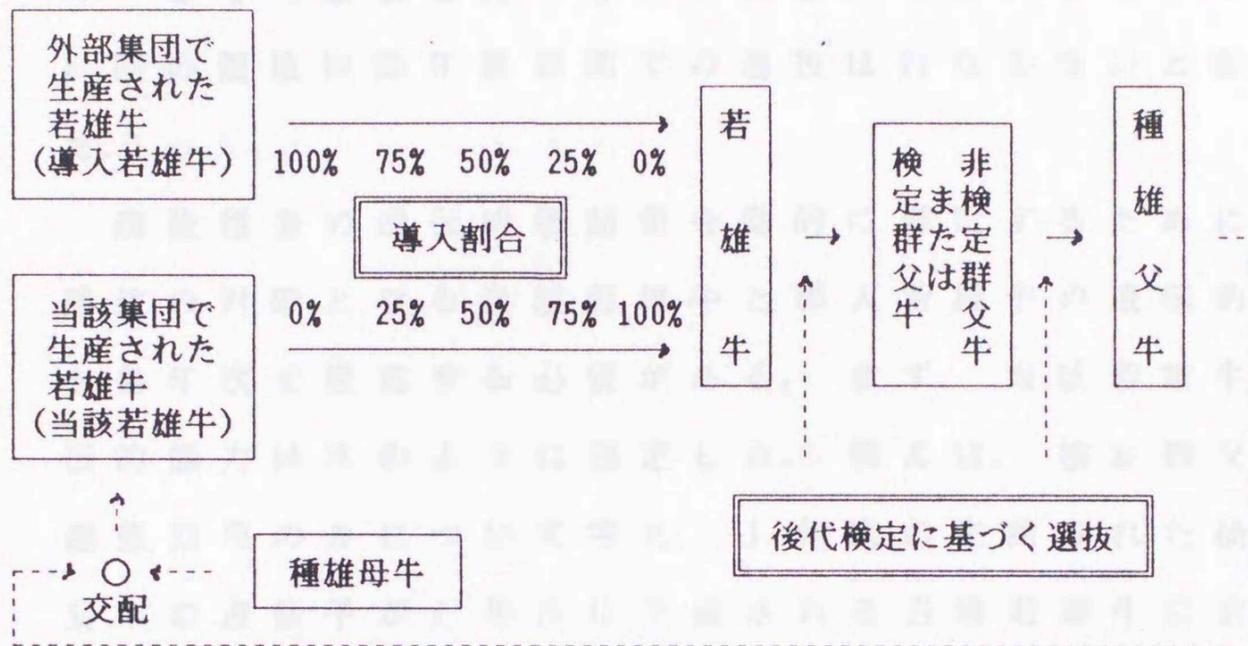


図4-2. 若雄牛の導入から種雄父牛までの過程を示す概略図

(以降、当該若雄牛とする)を対応させた。そして、育種計画で定めた選抜比率に基づいて、最適な切断点を求め、さらに選抜種畜の遺伝的優越差を推定した。なお、1回の選抜以降年齢群間での選抜は行なわないと仮定した。

選抜種畜の遺伝的優越差を動的に推定するためには、選抜の対象となる当該若雄牛と導入若雄牛の遺伝的能力を各年次で推定する必要がある。まず、当該若雄牛の遺伝的能力は次のように推定した。例えば、検定群父牛の選抜効果のみについて考え、 j 年次に生産された検定群父牛の遺伝子が i 年次に生産される当該若雄牛に含まれる比率 $M(i, j)$ をgene flow法で推定すると、 $M(i, j)$ は次のように表される。

検定群父牛の生年次(j)

| | 1 | 2 | | j |
|---------|-----|---------------|---------------|---------------|
| 当の | 1 | $M(1, 1) = 0$ | $M(1, 2) = 0$ | $M(1, j) = 0$ |
| 該生 | 2 | $M(2, 1)$ | $M(2, 2) = 0$ | $M(2, j) = 0$ |
| 若年 | 3 | . | . | . |
| 雄次 | . | . | . | . |
| 牛 | . | . | . | . |
| (i) | i | $M(i, 1)$ | . | $M(i, j) = 0$ |

($M(i, j) = 0$: $i < j$ のとき)

k 年次に生まれた当該若雄牛と導入若雄牛から選抜された検定群父牛の遺伝的優越差を $\Delta D(k)$ とすると、検定群父牛の選抜だけを考慮したときの各年次 (j 年次) の当該若雄牛の遺伝的能力は

$$G I(j) = \sum_{k=1}^{j-1} M(j, k) \cdot \Delta D(k) \quad \dots (4-1)$$

として推定される。

各群、性、年齢さらには形質発現個体などの平均遺伝的能力は当該若雄牛の $M(i, j)$ に相当する行列を用いて推定される。複数の径路で選抜されたとき、各径路毎に求めた遺伝的能力の総和となる。例えば、種雄父牛と検定群父牛の選抜および若雄牛の導入による j 年次生まれの当該若雄牛の遺伝的能力は

$$\begin{aligned} G I(j) &= \sum_{k=1}^{j-1} M(j, k) \cdot \Delta D(k) \\ &+ \sum_{k=1}^{j-1} N(j, k) \cdot \Delta H(k) \\ &+ \sum_{k=1}^{j-1} O(j, k) \cdot \Delta I(k) \quad \dots (4-2) \end{aligned}$$

となる。

$M(j, k)$ 、 $N(j, k)$ および $O(j, k)$ はそれぞれ gene flow 法で推定した検定群父牛、種雄父牛および若雄牛の遺伝子が当該若雄牛に占める比率である。また、 $\Delta D(k)$ 、 $\Delta H(k)$ および $\Delta I(k)$ はそれぞれ検定群父牛、種雄父

牛および若雄牛の遺伝的優越差である。若雄牛の遺伝子比率 $O(j, k)$ は導入若雄牛と当該若雄牛の遺伝子を含むので、 $\Delta I(k)$ は当該若雄牛に対する導入若雄牛の遺伝的差に導入比率を乗じて推定した。なお、 $GI(0)$ を 0 に設定した。

1984年から1986年に後代検定に参加し、父牛ならびに母方祖父牛が米国の登録番号をもつ若雄牛すなわち導入若雄牛の平均育種価は約1015kgであった³²⁾。北海道乳牛集団について、1984年から1986年に生まれた雌牛の平均育種価は約600kgと報告されている⁷⁵⁾。雄牛の育種価の遺伝ベースは雌牛より約200kg高いので、米国产の導入若雄牛と国内雌牛の平均遺伝的能力差は約600kg ($GE(0)$)と推測される。初年次における導入若雄牛の遺伝的能力を $GE(0)$ とすると j 年次における導入若雄牛の遺伝的能力は

$$GE(j) = GE(0) + TE \cdot j \quad \dots (4-3)$$

となる。

外国集団の遺伝的趨勢を調査した多数の報告^{7, 21, 35, 38, 49, 78)}があるが導入若雄牛の年当り遺伝的改良量(以降、遺伝的趨勢とする; TE) は60kgあるいは80kg^{7, 78)}の2水準を仮定した。また、初期遺伝的差($GE(0)$)が当該集団の遺伝的改良におよぼす影響を検討する目的で、 $GE(0)$ を400kg、600kgあるいは800kgの3水準を設定した。導入割合が変わっても導入若雄牛の能力に差がないと仮定したが、一般に導入比率が大きくなるにつれてそ

の平均能力は低下すると予測されるが、最近のMOET技術の応用によってその差は小さいと考えられるのでこの点を無視した。

各々の育種計画における年当り遺伝的改良量は比較的安定した改良が得られると予測される選抜開始後40-50年の当該若雄牛および雌牛の平均遺伝的能力の年次に対する1次回帰係数として推定した。

結 果

表4-1と表4-2に当該若雄牛および雌牛の選抜開始20年と50年後の平均遺伝的能力および選抜開始後40-50年の10年間の年当り遺伝的改良量を示した。若雄牛の導入がない導入割合0%のとき当該若雄牛および雌牛の年当り遺伝的改良量は調整交配割合10%で50.1kgおよび51.0kgであり、導入若雄牛の60kgあるいは80kgと比較して小さく、平均遺伝的能力の差は年々大きくなる。調整交配割合を30%に拡大しても、当該若雄牛および雌牛の年当り遺伝的改良量は58.2kgおよび59.6kgと調整交配割合10%と比較して大きい、仮定した外部集団の遺伝的趨勢(60kgないし80kg/年)には及ばない。

初期遺伝的差が400kg、600kgおよび800kgの当該若雄牛(a)および雌牛(b)の平均遺伝的能力の年次推移を図4-3に示した。比較対象として、初期遺伝的差が800kgで遺伝的趨勢が80kgの導入若雄牛ならびに導入しない場合の当該若雄牛(a)および雌牛(b)を示した。わが国乳牛集団について、供用年数、調整交配割合、初期遺伝的差、遺伝的趨勢および導入割合の現状の値(標準値)はそれぞれ5年、10%、600kg、80kgおよび75%と考えられるので、以降の図および表において条件の明示がない場合、これらの標準値が設定されている。表4-1と表4-2に示されているように、導入割合0%のとき当該若雄牛および雌牛の平均遺伝的能力は増加量(年当り遺伝的改良量)

表4-1. 供用年数および導入若雄牛の遺伝的趨勢を5年および60kgにしたとき当該若雄牛と雌牛の平均遺伝的能力および年当り遺伝的改良量 (kg/年)

| | | 初期 遺 伝 的 差 | | | | | | | | | |
|-----------------------|------|------------------|------------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|
| | | 400kg | | | 600kg | | | 800kg | | | |
| 調整交配割合 | 導入割合 | 20年 ^a | 50年 ^b | 改良量 ^c | 20年 | 50年 | 改良量 | 20年 | 50年 | 改良量 | |
| 当 該 若 雄 牛 | 0% | 895.2 | 2364.3 | 50.1 | 895.2 | 2364.3 | 50.1 | 895.2 | 2364.3 | 50.1 | |
| | 10% | 25% | 1211.3 | 3078.7 | 61.1 | 1365.9 | 3271.9 | 61.7 | 1527.8 | 3466.6 | 62.1 |
| | 75% | 1371.3 | 3238.3 | 60.6 | 1539.5 | 3436.6 | 60.9 | 1708.4 | 3635.1 | 61.1 | |
| | 100% | 1411.2 | 3269.4 | 60.4 | 1582.0 | 3468.6 | 60.5 | 1752.8 | 3667.8 | 60.7 | |
| 雌 牛 | 0% | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 | |
| | 30% | 25% | 1339.0 | 3274.2 | 62.9 | 1488.7 | 3461.7 | 63.5 | 1643.6 | 3651.6 | 64.0 |
| | 75% | 1461.0 | 3372.2 | 61.5 | 1621.2 | 3568.3 | 61.9 | 1782.4 | 3764.6 | 62.3 | |
| | 100% | 1492.6 | 3385.1 | 60.8 | 1655.8 | 3583.2 | 61.1 | 1819.1 | 3781.4 | 61.4 | |
| 雌 牛 | 0% | 395.3 | 1916.3 | 51.0 | 395.3 | 1916.3 | 51.0 | 395.3 | 1916.3 | 51.0 | |
| | 10% | 25% | 660.0 | 2573.3 | 61.8 | 780.2 | 2763.1 | 62.6 | 907.4 | 2955.1 | 63.3 |
| | 75% | 805.2 | 2742.0 | 61.2 | 937.7 | 2939.0 | 61.7 | 1070.5 | 3136.1 | 62.2 | |
| | 100% | 840.4 | 2775.2 | 60.9 | 974.5 | 2973.4 | 61.3 | 1108.5 | 3171.6 | 61.7 | |
| 雌 牛 | 0% | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | |
| | 30% | 25% | 787.0 | 2815.6 | 64.1 | 910.6 | 3006.8 | 65.0 | 1037.0 | 3200.8 | 65.6 |
| | 75% | 913.4 | 2952.6 | 62.8 | 1048.5 | 3163.8 | 63.6 | 1183.8 | 3375.3 | 64.3 | |
| | 100% | 949.5 | 2981.4 | 62.1 | 1088.8 | 3200.0 | 62.8 | 1228.2 | 3418.6 | 63.5 | |

a; 選抜開始後20年の平均遺伝的能力

b; 選抜開始後50年の平均遺伝的能力

c; 選抜開始後40-50年の年当り遺伝的改良量

表4-2. 供用年数および導入若雄牛の遺伝的趨勢を5年および80kgにしたとき当該若雄牛と雌牛の平均遺伝的能力および年当り遺伝的改良量 (kg/年)

| | | 初期 遺 伝 的 差 | | | | | | | | | |
|--------|------|------------------|------------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|
| | | 400kg | | | 600kg | | | 800kg | | | |
| 調整交配割合 | 導入割合 | 20年 ^a | 50年 ^b | 改良量 ^c | 20年 | 50年 | 改良量 | 20年 | 50年 | 改良量 | |
| 当該若雄牛 | 10% | 0% | 895.2 | 2364.3 | 50.1 | 895.2 | 2364.3 | 50.1 | 895.2 | 2364.3 | 50.1 |
| | | 25% | 1335.0 | 3729.0 | 79.9 | 1496.7 | 3926.9 | 80.3 | 1661.8 | 4125.1 | 80.6 |
| | | 75% | 1510.2 | 3938.7 | 80.2 | 1679.3 | 4137.7 | 80.4 | 1848.7 | 4336.7 | 80.6 |
| | | 100% | 1553.8 | 3987.0 | 80.2 | 1724.6 | 4186.2 | 80.4 | 1895.4 | 4385.4 | 80.6 |
| | 30% | 0% | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 | 1049.7 | 2754.8 | 58.2 |
| | | 25% | 1456.9 | 3881.4 | 80.3 | 1613.4 | 4078.2 | 80.6 | 1771.4 | 4275.8 | 81.2 |
| | | 75% | 1593.5 | 4045.7 | 80.5 | 1755.1 | 4243.5 | 80.6 | 1916.9 | 4441.3 | 81.2 |
| | | 100% | 1629.3 | 4085.2 | 80.5 | 1792.6 | 4283.3 | 80.8 | 1955.8 | 4481.5 | 81.1 |
| | 雌牛 | 0% | 395.3 | 1916.3 | 51.0 | 395.3 | 1916.3 | 51.0 | 395.3 | 1916.3 | 51.0 |
| | | 25% | 721.4 | 3111.3 | 79.9 | 844.6 | 3307.5 | 80.6 | 973.0 | 3504.1 | 81.1 |
| | | 75% | 874.1 | 3338.4 | 80.5 | 1006.7 | 3536.4 | 80.9 | 1139.6 | 3734.3 | 81.4 |
| | | 100% | 911.0 | 3388.6 | 80.5 | 1045.0 | 3586.8 | 81.0 | 1179.1 | 3785.0 | 81.4 |
| 牛 | 0% | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | 495.8 | 2282.3 | 59.6 | |
| | 25% | 850.1 | 3347.7 | 81.6 | 974.9 | 3548.8 | 82.3 | 1101.7 | 3750.2 | 83.0 | |
| | 75% | 987.1 | 3577.7 | 83.2 | 1122.3 | 3790.8 | 83.9 | 1257.6 | 4003.9 | 84.6 | |
| | 100% | 1027.7 | 3644.4 | 83.7 | 1167.1 | 3863.0 | 84.4 | 1306.5 | 4081.6 | 85.1 | |

a; 選抜開始後20年の平均遺伝的能力

b; 選抜開始後50年の平均遺伝的能力

c; 選抜開始後40-50年の年当り遺伝的改良量

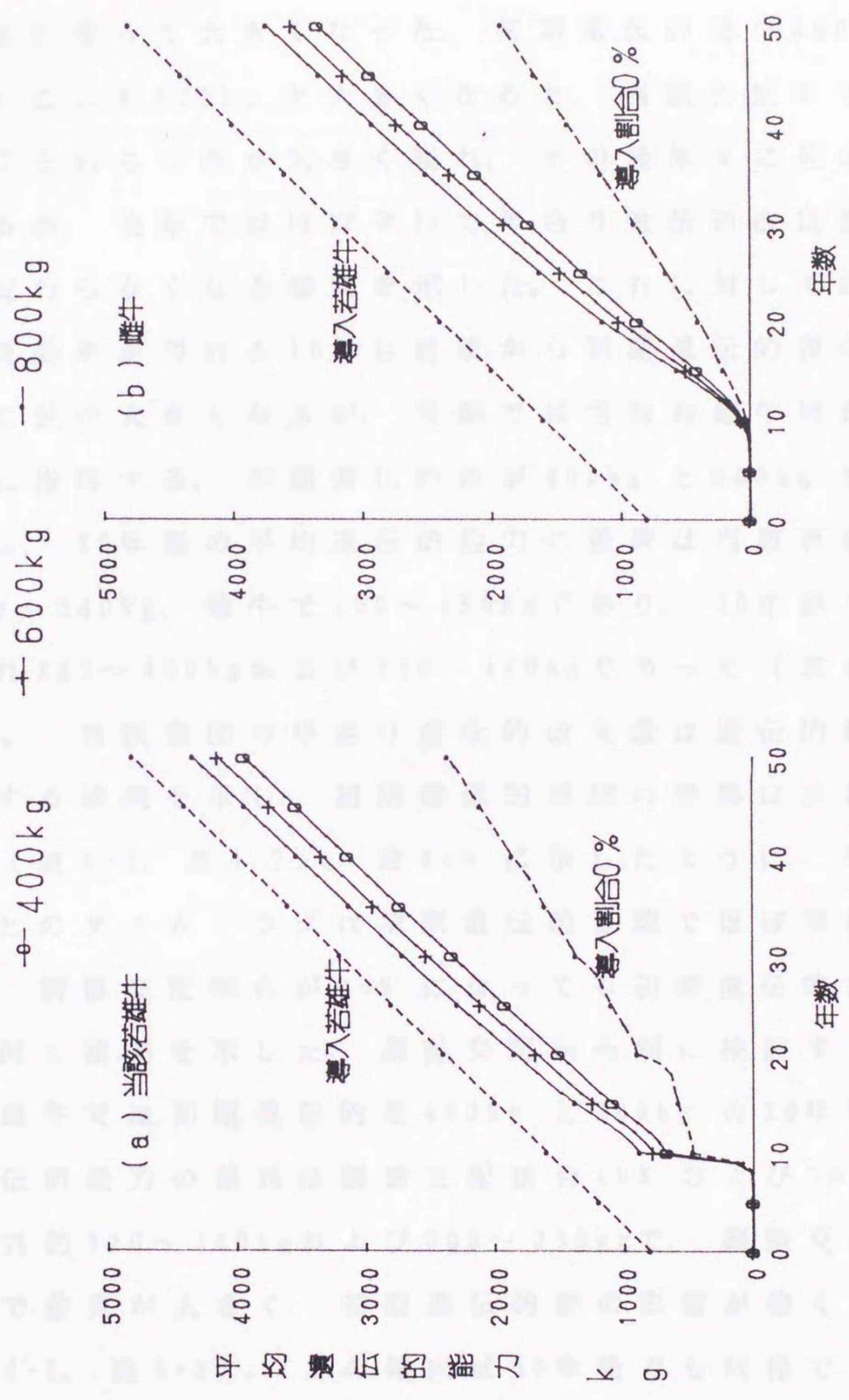


図4-3. 初期遺伝的差別の平均遺伝的能力の年次推移
 [供用年数5年、調整交配割合10%、導入割合75%、遺伝的趨勢80kg]

が小さく、当該若雄牛および雌牛と導入若雄牛との差は年次経過に伴って大きくなった。初期遺伝的差が400kgから600ないし800kgと大きくなると、当該若雄牛では10年目にそれらの差が大きく現れ、その後徐々に差が大きくなるが、後期ではほぼ平行で年当り遺伝的改良量は大きく変わらなくなる傾向を示した。これに対して雌牛では改良効果が現れる10年目前後から初期遺伝的差の間で徐々に差が大きくなるが、後期では当該若雄牛同様ほぼ平行に推移する。初期遺伝的差が400kgと800kgを比較すると、20年後の平均遺伝的能力の差異は当該若雄牛で約300~340kg、雌牛で250~280kgであり、50年後ではそれぞれ380~400kgおよび380~440kgであった(表4-1、表4-2)。当該集団の年当り遺伝的改良量は遺伝的趨勢に収束する傾向を示し、初期遺伝的差間の差異は非常に小さい(表4-1、表4-2)。表4-3に示したように、導入若雄牛とのタイム・ラグは初期遺伝的差間でほぼ同様であった。調整交配割合が30%になっても初期遺伝的差の影響は同じ傾向を示した。調整交配割合別に検討すると、当該若雄牛では初期遺伝的差400kgと800kgの20年後の平均遺伝的能力の差異は調整交配割合10%および30%でそれぞれ約320~340kgおよび300~330kgで、調整交配割合10%で差異が大きく、初期遺伝的差の影響が強く現れた(表4-1、表4-2)。この傾向は50年後でも同様であった。他方、20および50年後の雌牛の平均遺伝的能力の差異は調整交配割合10%で250~270kg、380~400kgである

表4-3. 導入若雄牛と当該若雄牛および雌牛とのタイム・ラグ（年）

| | | 初期 遺 伝 的 差 | | | | | | |
|-----------------------|----------|------------|------|-------|------|-------|------|------|
| | | 400kg | | 600kg | | 800kg | | |
| 調整交 配割合 | 導入 割合 | 遺伝的趨勢* | | 遺伝的趨勢 | | 遺伝的趨勢 | | |
| | | 60kg | 80kg | 60kg | 80kg | 60kg | 80kg | |
| 当 該 若 雄 牛 | 10% | 0% | 20.7 | 40.6 | 24.7 | 44.6 | 28.7 | 48.6 |
| | | 25% | 5.3 | 8.4 | 5.3 | 8.4 | 5.4 | 8.4 |
| | | 75% | 2.7 | 5.8 | 2.7 | 5.8 | 2.7 | 5.7 |
| | | 100% | 2.2 | 5.1 | 2.2 | 5.1 | 2.2 | 5.1 |
| | 30% | 0% | 11.1 | 28.3 | 14.5 | 31.7 | 18.0 | 35.1 |
| | | 25% | 2.0 | 6.5 | 2.2 | 6.5 | 2.3 | 6.3 |
| | | 75% | 0.5 | 4.4 | 0.5 | 4.4 | 0.6 | 4.4 |
| | | 100% | 0.2 | 3.9 | 0.3 | 3.9 | 0.3 | 3.9 |
| | 雌 牛 | 0% | 29.1 | 48.7 | 33.0 | 52.6 | 36.9 | 56.5 |
| | | 25% | 13.4 | 16.1 | 13.4 | 16.0 | 13.3 | 16.0 |
| | | 75% | 10.8 | 13.2 | 10.7 | 13.1 | 10.7 | 13.1 |
| | | 100% | 10.3 | 12.6 | 9.9 | 12.5 | 10.2 | 12.5 |
| 牛 | 0% | 18.8 | 35.5 | 22.1 | 38.9 | 25.5 | 42.2 | |
| | 25% | 9.1 | 12.9 | 9.1 | 12.8 | 9.1 | 12.6 | |
| | 75% | 7.1 | 9.9 | 6.9 | 9.6 | 6.6 | 9.4 | |
| | 100% | 6.7 | 9.0 | 6.4 | 8.7 | 6.0 | 8.4 | |

*;導入若雄牛の遺伝的趨勢

のに対して調整交配割合30%では250~280kg、390~440kgで、初期遺伝的差の影響は調整交配割合30%でより大きかった(表4-1、表4-2)。

平均遺伝的能力に対する遺伝的趨勢の影響を検討するため、表4-1と表4-2に示した平均遺伝的能力の遺伝的趨勢間の差を算出すると、選抜開始20年および50年後の当該若雄牛ではそれぞれ約120~140kg、610~720kgであり、選抜後期で差が明らかに大きくなった。雌牛についてはそれぞれ約60~80kg、530~660kgであり、選抜後期で差が大きくなる傾向は当該若雄牛と同様であった。図4-4には遺伝的趨勢を60kgおよび80kgに想定したときの当該若雄牛(a)および雌牛(b)の平均遺伝的能力の推移を示した。初期遺伝的差が600kgで遺伝的趨勢が60kgと80kgの導入若雄牛の推移も示した。当該若雄牛の平均遺伝的能力は選抜後10年で急激に増加するが遺伝的趨勢による差異は認められず、その後差異が大きくなり、図4-3の初期遺伝的差の影響と異なる様相が認められた。雌牛の平均遺伝的能力は徐々に増加するが、15年後までは明らかな遺伝的趨勢間の差異は認められなかった。これらの結果は初期遺伝的差と遺伝的趨勢が大きいほど当該集団の遺伝的水準を高くするが、初期遺伝的差の影響が比較的早期に現れるのに対して、遺伝的趨勢の影響は年数が経過してから現れることを示している。いずれの遺伝的趨勢でも当該若雄牛および雌牛の年当り遺伝的改良量は遺伝的趨勢に収束する傾向を示し、遺伝的趨勢60kg

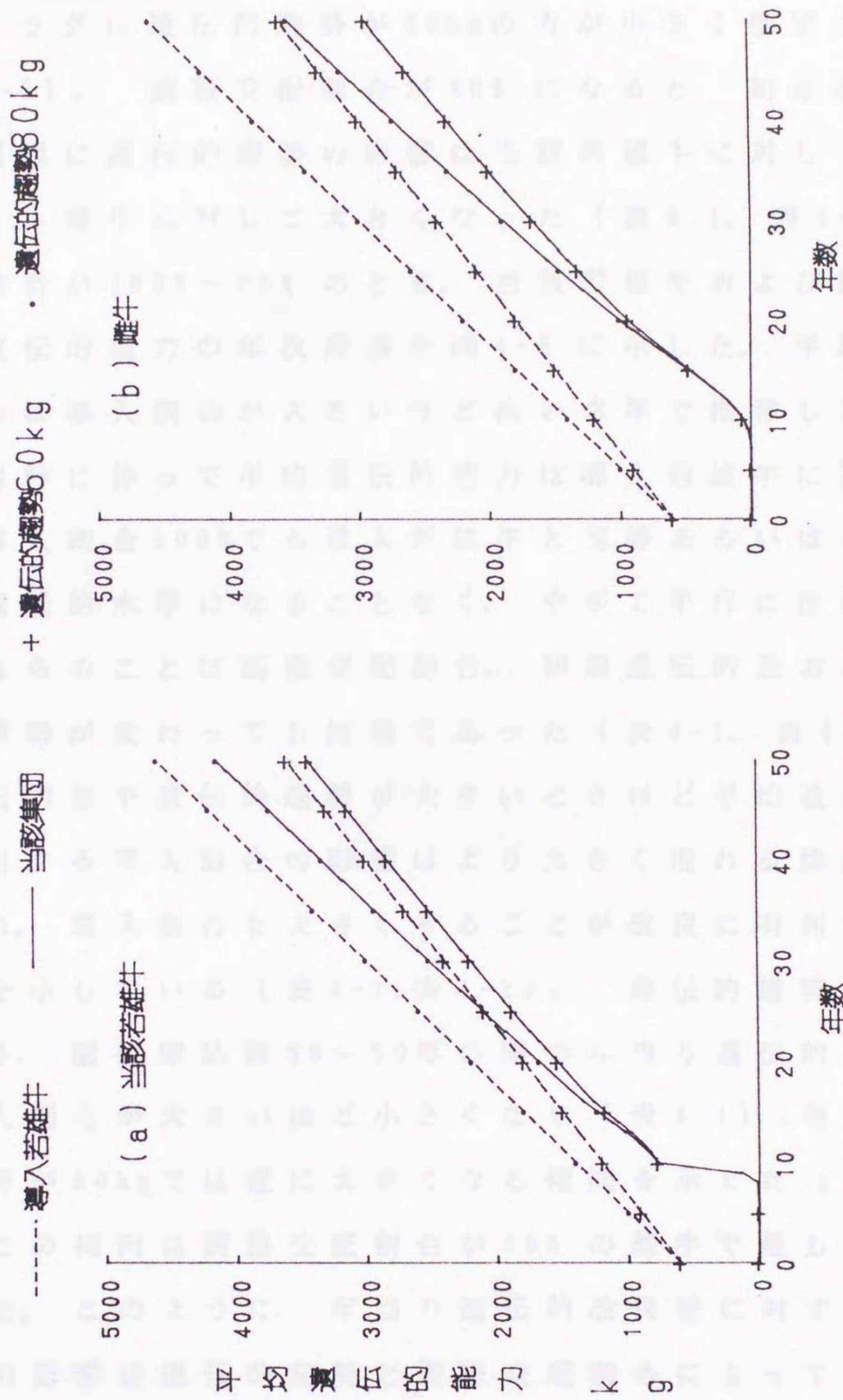


图4-4. 遺伝的趨勢別の平均遺伝的能力の年次推移

[供用年数5年、調整交配割合10%、導入割合75%、初期遺伝的差600kg]

のときに導入若雄牛により近づいて推移した。その結果、タイム・ラグは遺伝的趨勢が60kgの方が小さく推定された(表4-3)。調整交配割合が30%になると、初期遺伝的差と同様に遺伝的趨勢の影響は当該若雄牛に対して小さくなり、雌牛に対して大きくなった(表4-1、表4-2)。

導入割合が100%~25%のとき、当該若雄牛および雌牛の平均遺伝的能力の年次推移を図4-5に示した。平均遺伝的能力は導入割合が大きいほど高い水準で推移した。年次の進行に伴って平均遺伝的能力は導入若雄牛に近づくが、導入割合100%でも導入若雄牛と同等あるいはそれ以上の遺伝的水準になることなく、やがて平行に推移した。これらのことは調整交配割合、初期遺伝的差および遺伝的趨勢が変わっても同様であった(表4-1、表4-2)。初期遺伝的差や遺伝的趨勢が大きいときほど平均遺伝的能力に対する導入割合の影響はより大きく現れる傾向が認められ、導入割合を大きくすることが改良に有利であることを示している(表4-1、表4-2)。遺伝的趨勢が60kgのとき、選抜開始後40~50年の間の年当り遺伝的改良量は導入割合が大きいほど小さくなり(表4-1)、他方遺伝的趨勢が80kgでは逆に大きくなる傾向を示した(表4-2)。この傾向は調整交配割合が30%の雌牛で最も顕著に現れた。このように、年当り遺伝的改良量に対する導入割合の影響は遺伝的趨勢と調整交配割合によってその大きさは変動し、また当該若雄牛と雌牛ではその変動の様相が異なった(表4-1、表4-2)。

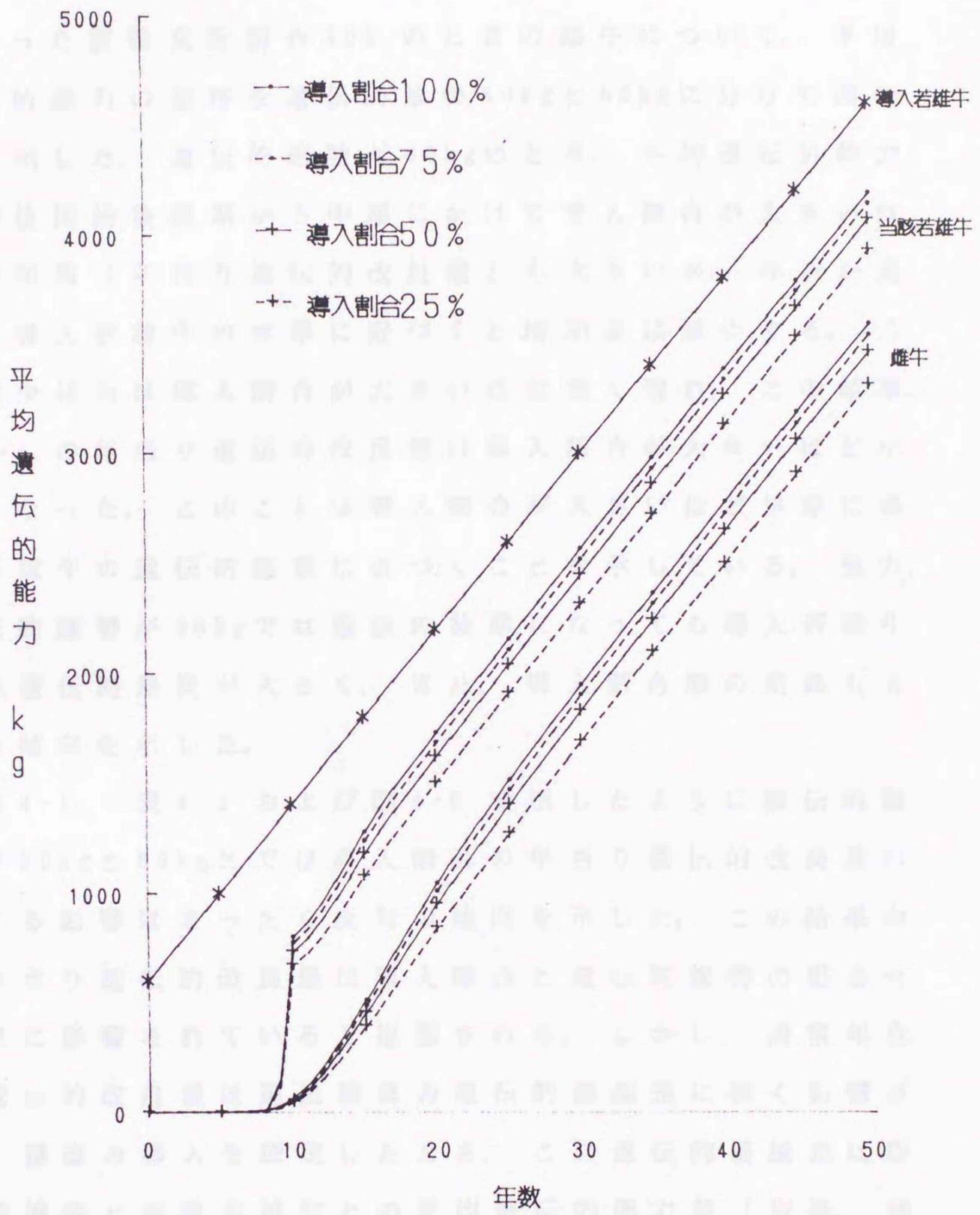


図4-5. 導入割合別に示した当該若雄牛および雌牛の平均遺伝的能力の年次推移

[供用年数5年、調整交配割合10%、初期遺伝的差600kg、遺伝的趨勢80kg]

遺伝的趨勢が60kgと80kgとで導入割合の影響の様相が異なった調整交配割合30%のときの雌牛について、平均遺伝的能力の推移を遺伝的趨勢80kgと60kgに分けて図4-6に示した。遺伝的趨勢が60kgのとき、平均遺伝的能力は選抜開始後前期から中期にかけて導入割合が大きいほど増加量（年当り遺伝的改良量）も大きいのが、年次が進んで導入若雄牛の水準に近づくと増加量は減少する。この減少傾向は導入割合が大きいほど強く現れ、この結果、表4-1の年当り遺伝的改良量は導入割合が大きいほど小さくなった。このことは導入割合が大きいほど早期に導入若雄牛の遺伝的趨勢に近づくと示している。他方、遺伝的趨勢が80kgでは選抜の後期になっても導入若雄牛との遺伝的差異が大きく、また、導入割合間の差異も大きい傾向を示した。

表4-1、表4-2および図4-6で示したように遺伝的趨勢が60kgと80kgとでは導入割合の年当り遺伝的改良量に対する影響はまったく反対の傾向を示した。この結果から年当り遺伝的改良量は導入割合と遺伝的趨勢の組合せ効果に影響されていると推測される。しかし、通常年当り遺伝的改良量は選抜種畜の遺伝的優越差に強く影響され、種畜の導入を想定したとき、この遺伝的優越差は導入若雄牛と当該若雄牛との平均遺伝的能力差（以降、遺伝的差とする）や導入割合に影響されると予測される。そこで、図4-6からの遺伝的差を横軸にそのときの種雄父牛(a)、検定群父牛(b)および若雄牛(c)の遺伝的優越

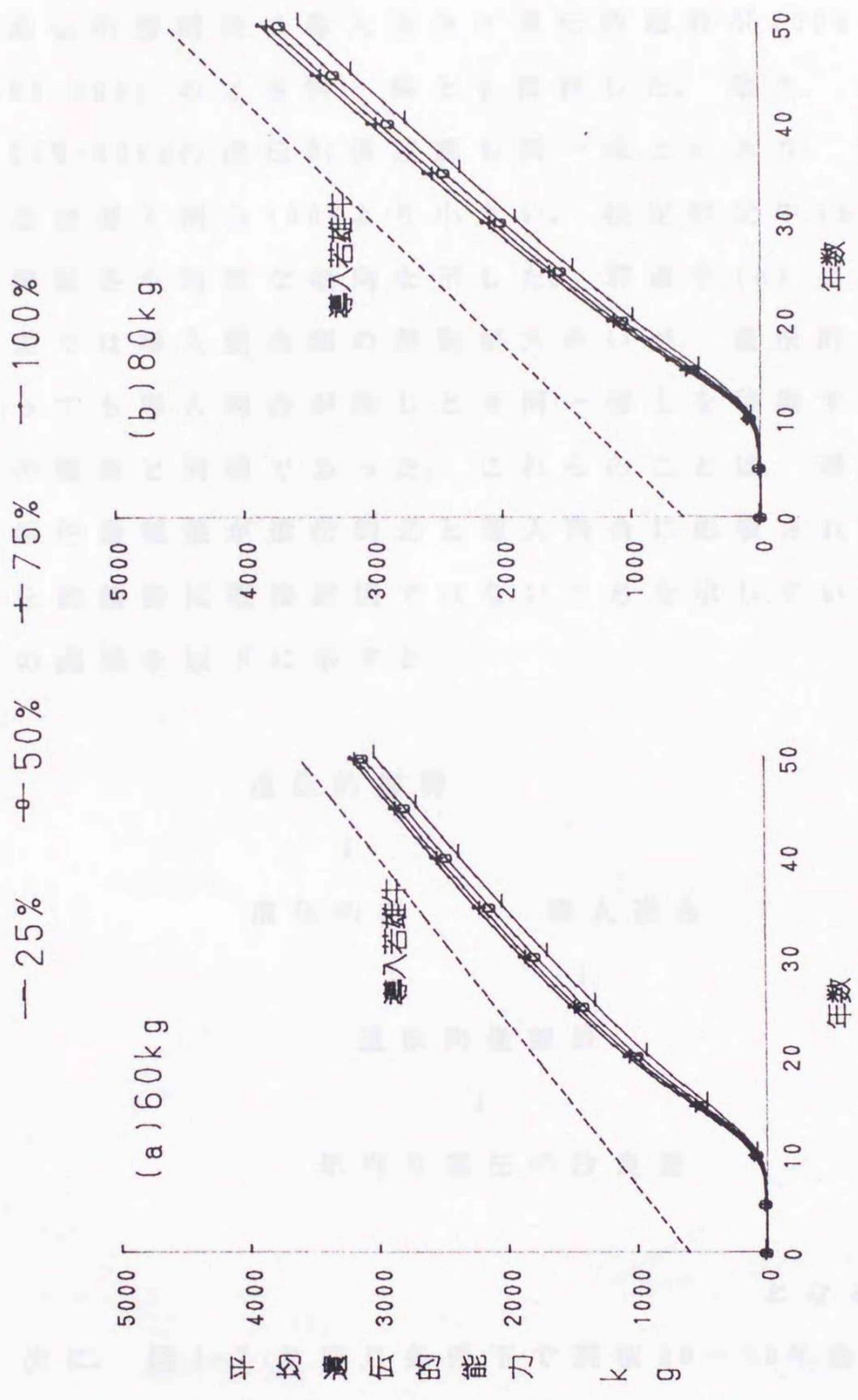


図4-6. 導入割合別に示した雌牛の平均遺伝的能力の年次推移に対する遺伝的趨勢の影響
 [供用年数5年、調整交配割合30%、初期遺伝的差600kg]

差を縦軸に表した散布図を図4-7に示した。種雄父牛(a)の遺伝的優越差は導入割合と遺伝的趨勢が100%-80kgと100%-60kgのとき同一線上を推移した。他方、25%-80kgと25%-60kgの遺伝的優越差も同一線上にあり、遺伝的優越差は導入割合100%より小さい。検定群父牛(b)の遺伝的優越差も同様な傾向を示した。若雄牛(c)の遺伝的優越差では導入割合間の差異が大きいが、遺伝的趨勢が異なっても導入割合が同じとき同一線上を移動することは他の種畜と同様であった。これらのことは、選抜種畜の遺伝的優越差が遺伝的差と導入割合に影響されており、遺伝的趨勢は直接原因ではないことを示している。これらの関係を以下に示すと、

遺伝的趨勢

↓

遺伝的差

導入割合

↓

↓

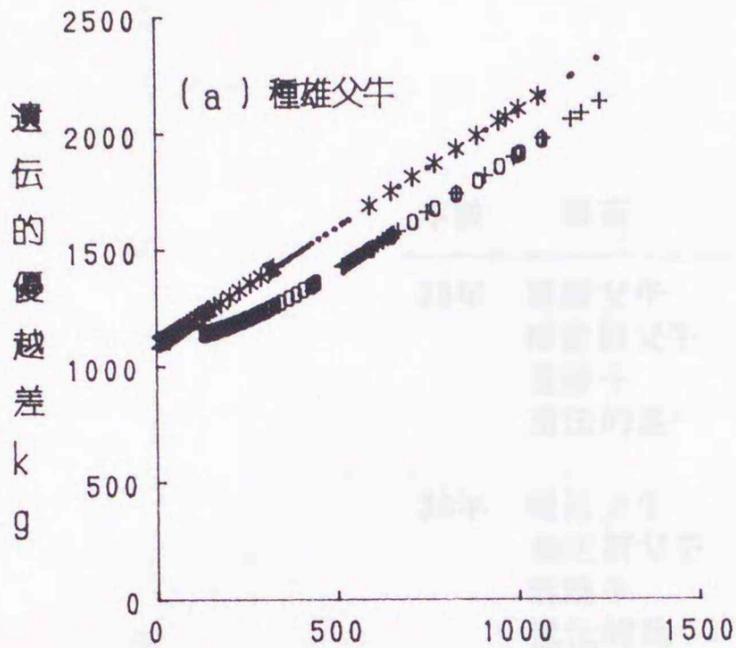
遺伝的優越差

↓

年当り遺伝的改良量

となる。

次に、図4-7と同じ条件下で選抜20~50年後の遺伝的優越差と遺伝的差を表4-4に示した。雌牛の年当り遺伝的改良量を検討するとき、各種畜の選抜効果が雌牛に発



· 100%-80kg
 + 25%-80kg
 * 100%-60kg
 ◻ 25%-60kg
 (導入割合-遺伝的趨勢)

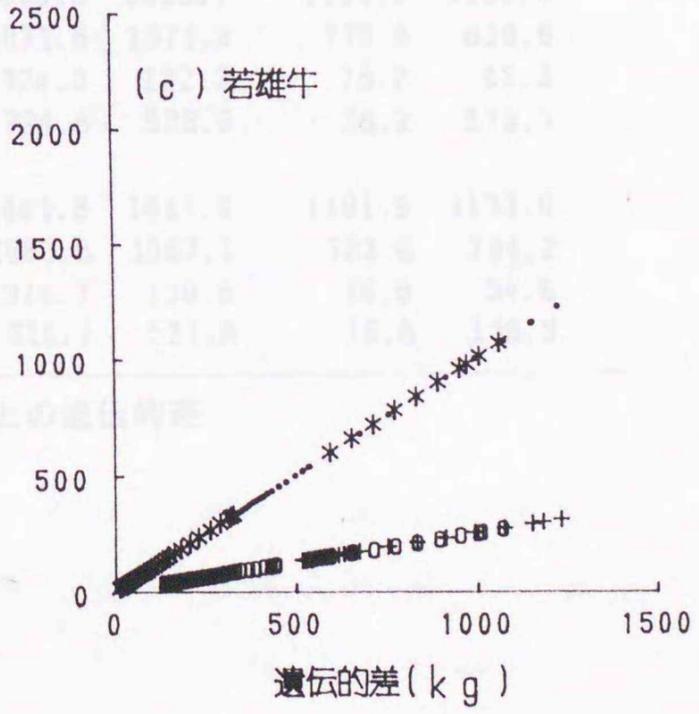
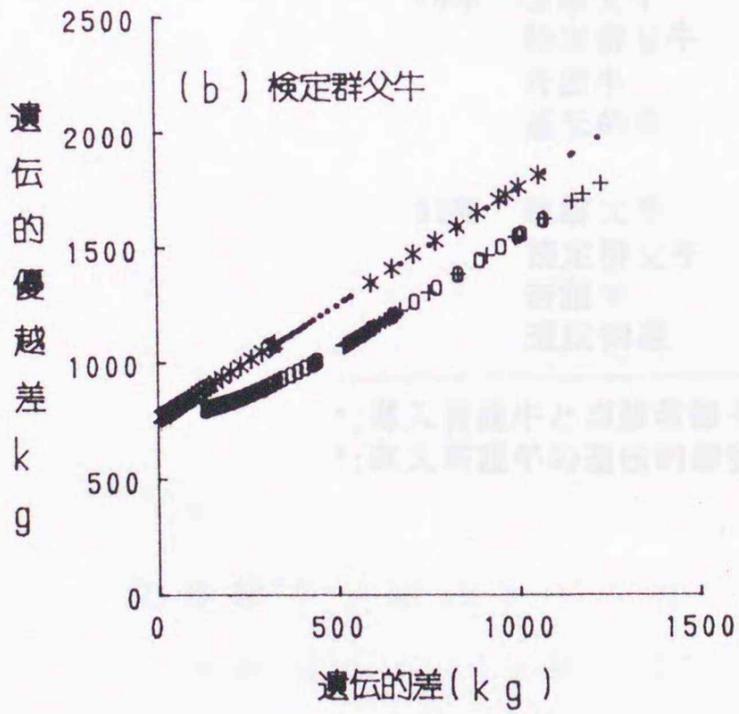


図4-7. 導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差に対する遺伝的優越差の散布図
 [供用年数5年、調整交配割合30%、初期遺伝的差600kg]

表4-4. 供用年数5年、調整交配割合30%のとき種雄父牛、検定群父牛および若雄牛の遺伝的優越差(kg)と遺伝的差^a(kg)

| | | 遺伝的趨勢 ^b | | | |
|-----|-------------------|--------------------|--------|--------|--------|
| | | 80kg | | 60kg | |
| | | 導入割合 | | 導入割合 | |
| 年数 | 種畜 | 100% | 25% | 100% | 25% |
| 20年 | 種雄父牛 | 1492.5 | 1479.9 | 1229.3 | 1238.3 |
| | 検定群父牛 | 1154.3 | 1127.6 | 891.0 | 894.1 |
| | 若雄牛 | 407.4 | 146.7 | 144.2 | 78.0 |
| | 遺伝的差 ^a | 407.4 | 586.6 | 144.2 | 311.9 |
| 30年 | 種雄父牛 | 1432.3 | 1441.8 | 1144.6 | 1184.5 |
| | 検定群父牛 | 1094.0 | 1089.8 | 806.3 | 839.1 |
| | 若雄牛 | 347.1 | 136.6 | 59.5 | 56.6 |
| | 遺伝的差 | 347.1 | 546.4 | 59.5 | 226.2 |
| 40年 | 種雄父牛 | 1409.9 | 1423.7 | 1113.3 | 1150.7 |
| | 検定群父牛 | 1071.6 | 1073.3 | 775.0 | 810.6 |
| | 若雄牛 | 324.8 | 132.2 | 28.2 | 43.3 |
| | 遺伝的差 | 324.8 | 528.6 | 28.2 | 173.3 |
| 50年 | 種雄父牛 | 1401.8 | 1417.3 | 1101.9 | 1133.6 |
| | 検定群父牛 | 1063.5 | 1067.1 | 763.6 | 794.2 |
| | 若雄牛 | 316.7 | 130.5 | 16.8 | 34.6 |
| | 遺伝的差 | 316.7 | 521.8 | 16.8 | 138.3 |

^a; 導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差

^b; 導入若雄牛の遺伝的趨勢

現するまでに掛る時間が種雄父牛、検定群父牛および若雄牛で約14年、8年および5年であることを考慮する必要がある。そこで、種雄父牛、検定群父牛および若雄牛についてそれぞれ選抜開始後20、30および40年の遺伝的優越差を25%と100%の導入割合間で比較すると、遺伝的趨勢が80kgでは導入割合100%の方が大きかった。他方、遺伝的趨勢が60kgでは逆に導入割合25%の方が遺伝的優越差は大きかった。導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差は遺伝的趨勢に関係なく導入割合が小さい(25%)方が大きかった。また、遺伝的趨勢60kgのときの導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差はかなり小さく、とくに、導入割合100%で非常に小さく、144kg~16kgであった。図4-7から、導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差が約150kg以下では導入割合100%の各種畜の遺伝的優越差は非常に小さく、導入割合25%の遺伝的優越差の最小値より小さくなる。これらのことが原因で遺伝的趨勢60kgのとき各種畜の選抜効果の発現時間を考慮した遺伝的優越差の比較では導入割合25%の方が大きく、その結果、年当り遺伝的改良量は導入割合が小さいほど大きく推定されたと考えられる。

表4-5に検定群父牛に選抜された導入若雄牛および当該若雄牛の頭数を示した。導入割合と導入若雄牛の遺伝的趨勢が小さいとき(25%、60kg)、当該若雄牛から検定群父牛に選抜される頭数は年次経過に伴って増加し、選抜開始40年後では8頭になり全体の40%になった。しかし、

表4-5. 検定群父牛として選抜される導入若雄牛および
当該若雄牛頭数

| 年次 | 導入割合 | | | |
|----|------------------|------|-----------------|------|
| | 25% | | 75% | |
| | 導入若雄牛の 遺伝的趨勢 | | 導入若雄牛の 遺伝的趨勢 | |
| | 60kg | 80kg | 60kg | 80kg |
| | 選 抜 頭 数* | | | |
| 0 | 17/3 | 17/3 | 20/0 | 20/0 |
| 5 | 20/0 | 20/0 | 20/0 | 20/0 |
| 10 | 16/4 | 19/1 | 20/0 | 20/0 |
| 15 | 15/5 | 19/1 | 19/1 | 20/0 |
| 20 | 14/6 | 18/2 | 19/1 | 20/0 |
| 30 | 13/7 | 18/2 | 18/2 | 20/0 |
| 40 | 12/8 | 18/2 | 18/2 | 20/0 |
| 50 | 12/8 | 18/2 | 18/2 | 20/0 |
| | 当該若雄牛が初めて選抜された年次 | | | |
| | 10 | 10 | 12 | - |

*; 導入若雄牛頭数 / 当該若雄牛頭数

導入割合や遺伝的趨勢が大きくなると、当該若雄牛からの選抜頭数は減少し、導入割合75%、遺伝的趨勢80kgでは選抜開始50年後まで当該若雄牛からまったく選抜されなかった。導入割合25%のとき、選抜初年次を除くと、当該若雄牛から選抜開始後10年で初めて選抜されたが、これは当該若雄牛の平均遺伝的能力が急激に高くなる時期(図4-5)と一致する。

考 察

本章では当該集団より遺伝的水準が高く、改良速度も大きい外部集団から若雄牛を導入することを想定し、導入割合を中心に調整交配割合、初期遺伝的差および導入若雄牛の遺伝的趨勢が当該集団の遺伝的改良におよぼす影響を検討した。若雄牛の導入を想定しない導入割合0%のとき、当該集団の年当り遺伝的改良量は50～60kgであり（表4-1、表4-2）、遺伝的趨勢が60kg以上の外部集団の水準に追いつくことができず、両集団の遺伝的水準差は年次経過に伴って大きくなる（図4-3）。若雄牛を外部集団から導入することにより、年当り遺伝的改良量は大きくなり、導入元集団の遺伝的趨勢に収束する傾向を示した（表4-1、表4-2）。また、遺伝的水準は導入割合0%と比較して飛躍的に向上するが、導入若雄牛に追いつくことはできない（図4-3）。

導入元集団を選択する指標として初期遺伝的差と遺伝的趨勢を取り上げた。初期遺伝的差が大きいほど当該集団の遺伝的水準は高くなり、その差は選抜開始後10年前後で明らかに認められ、その後も徐々にその差は大きくなった（図4-3）。対照的に、当該集団の遺伝的水準に対する遺伝的趨勢の影響は選抜開始後15年後でも認められない（図4-4）。しかし、その後遺伝的趨勢が大きいほど当該集団の遺伝的水準は高くなり、選抜開始20年後の遺伝的趨勢間の遺伝的水準差は当該若雄牛および雌牛

で120～140kg、60～80kgであり、50年後では610～720kg、530～660kgと年次経過に伴ってその差は顕著に大きくなった（表4-1、表4-2、図4-4）。これらの結果から、当該集団の遺伝的改良に対して遺伝的水準が高く遺伝的趨勢が大きい外部集団から若雄牛を導入することは当該集団の遺伝的改良量に重要である。すなわち、遺伝的趨勢が大きいことは遺伝的差が持続して大きくなり、そのため種畜の遺伝的優越差が大きくなることを意味する。年当り遺伝的改良量を大きくするために適した外部集団の条件として遺伝的水準が高く、当該集団との遺伝的差が大きいことが最も重要である。ただし、遺伝的評価が明らかな世代は導入若雄牛より1あるいは2世代前の場合が多く、これらの評価を直接若雄牛の導入元集団の指標に用いることは危険である。遺伝的趨勢は育種方式に基本的な変更がない限り継続するので、導入元集団の将来の能力水準の予測に有効である。導入元集団を選択するとき、外部集団の遺伝的水準と遺伝的趨勢から予測した能力水準に照らして導入若雄牛の能力を常に照合することが大切であると考えらる。

当該集団の育種計画の要因として導入割合と調整交配割合を検討した。導入割合が大きいほど当該集団の遺伝的水準は高く（図4-5）、導入割合100%と25%との差は選抜開始後20年と50年でそれぞれ150～230kg、110～330kgであった（表4-1、表4-2）。導入割合100%でも当該若雄牛の遺伝的水準は導入若雄牛に追いつくことなく、平

行に推移した。調整交配割合を10%から30%に拡大すると、当該集団の遺伝的水準は高くなるが、初期遺伝的差間や遺伝的趨勢間の差は当該若雄牛で小さくなり、雌牛で大きくなった(表4-1、表4-2)。遺伝的趨勢60kgでは導入割合の増大に伴って年当り遺伝的改良量は小さくなり、遺伝的趨勢80kgでは逆に大きくなり、これは調整交配割合30%の雌牛で最も明瞭であった(表4-1、表4-2)。図4-7や表4-4から、このことは導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差と導入割合が種畜の遺伝的優越差の大きさを左右する直接原因であり、遺伝的趨勢60kgで導入割合100%のとき導入若雄牛と当該若雄牛との遺伝的差が非常に小さくなることに因る。遺伝的趨勢が大きいことは遺伝的差を大きくすることになり、年当り遺伝的改良量も大きくなる。以上の結果から、当該集団の遺伝的改良をより大きくするためには、遺伝的差が大きい外部集団からの導入割合は大きくし(100%)、調整交配割合も大きく(30%)することが有効と考えられる。しかし、図4-5から導入割合を100%にしても当該集団の遺伝的水準は導入若雄牛に追いつかないことは明らかである。当該集団内での育種計画で導入若雄牛の遺伝的趨勢以上の年当り遺伝的改良量が期待できない限り、導入若雄牛の遺伝的水準を追い越せないと推察される。

上述のように導入元集団の遺伝的水準(初期遺伝的差と遺伝的趨勢)ならびに当該集団の育種計画の変動要因(導入割合と調整交配割合)は当該集団の年当り遺伝的

改良量を明らかに大きく左右した。これらの要因は次のように整理される。導入若雄牛と当該集団との遺伝的差が十分大きいとき（300kg以上）、図4-7から遺伝的差（ x ）に対する種畜の遺伝的優越差の関係はほぼ直線的と見なせるので、

$$\begin{aligned} A &= a_0 + a \cdot x \\ B &= b_0 + b \cdot x \\ C &= c \cdot x \end{aligned} \quad \dots (4-4)$$

と表せる。

ここで、 A 、 B 、 C は種雄父牛、検定群父牛、若雄牛の遺伝的優越差を表し、 a 、 b 、 c は当該若雄牛と導入若雄牛との遺伝的差（ x ）に対する回帰係数である。 a_0 と b_0 はそれぞれの回帰直線の切片であり、外部集団からの若雄牛導入がないときの種畜の遺伝的優越差であるが、若雄牛については0である（図4-7(C)）。本章で想定した集団の年当り遺伝的改良量（ ΔG ）はSkjervoldとLaugholz⁵⁹⁾に従って、

$$\Delta G = \frac{A + (1-y) \cdot B + y \cdot C}{L_A + (1-y) \cdot L_B + y \cdot L_C} \quad \dots (4-5)$$

と表せる。

(4-5)式に(4-4)式を代入すると、

$$\Delta G = \frac{a_0 + (1-y) \cdot b_0}{L} + \frac{a + (1-y) \cdot b + y \cdot c}{L} \cdot x \quad \dots (4-6)$$

となる。

ここで $L=L_A+(1-y)\cdot L_B+y\cdot L_C$ である。 L_A 、 L_B および L_C はそれぞれ種雄父牛、 検定群父牛および若雄牛の世代間隔であり、 y は調整交配割合である。

(4-6) 式の右辺第1項は当該集団内つまり外部集団からの導入がないとき期待される年当り遺伝的改良量であり、第2項は若雄牛導入によって期待できる部分と考えられる。(4-6) 式の右辺第1項は本章の条件下で50~60kg (表4-1、表4-2) と小さいが、選抜初期の遺伝的差(x) が大きいいため第2項は大きく、その結果、 ΔG は導入若雄牛の遺伝的趨勢より大きくなると考えられる。 ΔG が導入若雄牛の遺伝的趨勢より大きい状況が続くと導入若雄牛と当該集団の遺伝的水準が近づき、遺伝的差(x) は時間の経過に伴って小さくなり、これによって ΔG も小さくなる。そして、 ΔG が遺伝的趨勢と等しくなると導入若雄牛と当該集団の遺伝的能力は平行に推移し、遺伝的差(x) が変化しなくなる。導入割合が大きいとき図4-7で明らかのように(4-6) 式中の x の係数、その中でも c が大きいため、 x が小さい値でも ΔG は導入若雄牛の遺伝的趨勢と同等になるので、導入若雄牛により接近した状態で平行に推移すると考えられ、図4-5と一致する。導入割合が大きいとき a や b に比べて特に c が大きくなるが、これは種雄父牛と検定群父牛の大部分は導入割合にかかわらず導入若雄牛から選抜されるので(表4-5)、遺伝的差に対する遺伝的優越差の変化は導入割合にあまり影響されない。他方、すべての若雄牛(導入若

雄牛と当該若雄牛)は調整交配されるので、遺伝的優越差は導入割合に直接影響される。初期遺伝的差が異なっても第1項や x の係数は変化しないため、 ΔG が導入若雄牛の遺伝的趨勢と等しくなる x' の値は同じと考えられ、初期遺伝的差が異なってもタイム・ラグがほぼ同じである(表4-3) ことと一致する。調整交配割合(y)が10%から30%に大きくなると、第3章の表3-2で示したように種雄父牛と検定群父牛の遺伝的優越差(この場合は a_0 と b_0)も大きくなり、その結果表4-1と表4-2の導入割合0%の年当り遺伝的改良量は調整交配割合30%の方が大きくなる(調整交配割合10%:約50kg/年、調整交配割合30%:約60kg/年)。このことから、(4-6)式の右辺第1項は調整交配割合30%の方が大きいと推察される。さらに、(4-6)式の x の係数は初期遺伝的差および導入割合を標準値である600kg、75%にしたとき調整交配割合10%と30%でそれぞれ約0.114、0.119であった。これらの推定値から(4-6)式の ΔG が導入若雄牛の遺伝的趨勢と同等になるための x の値は調整交配割合30%の方が10%のときより小さいと考えられる。図4-5から導入割合が100%でも当該集団の遺伝的能力は導入若雄牛に追いつくことなく、当該集団内での育種計画で導入若雄牛の遺伝的趨勢以上の年当り遺伝的改良量が期待できなければ、導入若雄牛の水準に到達しさらに追い越すことはできないことは明らかである。(4-6)式において、もし当該集団と導入若雄牛の遺伝的水準がほぼ同じになり、遺伝的

差(x)がほとんど0になった状況では、第2項はほぼ0に等しく、 ΔG は第1項の部分だけとなる。これは若雄牛の導入がない場合と等しい。この状況で ΔG が導入若雄牛の遺伝的趨勢より大きくない限り当該集団の遺伝的水準は導入若雄牛を追い越すことはできない。以上のよう、本章の結果は(4-6)式によって簡潔に説明できる。

表4-5から導入割合75%で導入若雄牛の遺伝的趨勢80kgでは当該集団で生産された若雄牛はまったく検定群父牛として選抜されない。この条件はわが国乳牛集団の現状に近いので、この結果は国内の種雄牛生産が実質上ほとんど必要ないことを示唆している。種雄牛生産が必要なければ優秀な種雄母牛を選抜することはなく、雌牛検定の意義は低下してしまい、酪農家が検定事業へ参加する意欲を喪失することが懸念される。近年注目されている雌牛側からの育種改良にとって集団全体の雌牛の正確な遺伝的能力評価は不可欠で、検定組織の弱体化は将来の育種改良の可能性を摘み取ってしまう危険性をもつ。

本章の結果と考察から、現在実施されているわが国乳牛集団の育種計画ではたとえ調整交配割合が拡大されても米国の遺伝的水準に到達できないことが明らかにされた。若雄牛の導入がないときでも導入若雄牛の遺伝的趨勢を上回る年当り遺伝的改良量が期待できる育種計画の構築が急務であり、その実現なくして集団内での種雄牛生産の意義が失われる。わが国乳牛集団では、まず、種雄母牛の選抜が最も現実的な改善策と考えられる。本章

では種雄母牛の選抜効果を考慮していないが、第1章の試算では種雄母牛の遺伝的優越差は検定群父牛より大きかった。検定加入率の拡大と雌牛の遺伝的能力評価法の進展によって選抜強度と正確度が高い種雄母牛の選抜が実施されれば、改良速度はかなり改善されると推測される。次いで可能性の高い改善策はET技術を利用した種雄母牛の選抜強度の向上である。今日、ET技術の普及はめざましく、酪農家でも更新用雌牛生産の母牛で利用されている。後代検定システムが効率的に機能している場合、ET利用はあまり効果的でないと考えられている⁵²⁾。しかし、世代間隔と選抜強度の向上を目指した中核集団によるMOET利用や後代検定と中核集団でのMOET利用を併用する計画が提唱されており⁵²⁾、育種改良に対する効果が期待されている。これらの計画実施には新たに大きな組織作りが必要で、家畜改良センターなど既存施設の有効利用ができれば、早期実現の可能性は高まる。

これらの新しい繁殖技術の応用によって雌牛側からの育種改良が重要になると、雌牛の年齢構成が集団の改良速度に対してこれまで以上に重要な要因となるであろう。また、これらの技術の利用には人工授精より多くの費用が必要であり、今後は遺伝的改良量に関する研究だけでなく経済的な側面を加味した検討が必要だと考える。

第5章 総合考察

家畜集団では一般に親から子への遺伝子の伝達径路間で世代間隔や選抜強度が異なり、特に選抜初期においては選抜効果の発現が不規則でかつ選抜径路間で差がある(5, 17, 19, 20, 39, 48, 53, 77)。さらに、集団が単一でなく、複数の分集団から構成されるとき、それぞれの分集団での遺伝的改良量の発現に時間的ならびに量的に差が生じ、その結果集団全体に関する遺伝的改良量の推定は複雑になる⁵⁷⁾。事実、第1章では各選抜径路の発現様相は明らかに異なった。例えば、検定群母牛の選抜効果は非常に早く発現するにもかかわらず、効果は比較的小さい。他方、種雄父牛の選抜効果はかなり遅れて認められるのに、その効果は大きい。また、第2章での種畜の供用年数の検討では、供用年数の変化は直接関連する選抜径路だけでなく、すべての径路の遺伝子伝達様相に影響をおよぼした。さらに、後代検定の検定材料畜を得るための調整交配割合に関しては、集団全体の最適値は50%~80%のときであるが、検定群と非検定群をそれぞれ単独で検討すると、その最適値は異なっていた(第3章)。このように、乳牛集団の育種を考えると、各対象群について径路毎に選抜効果の発現様相や相対的重要性を詳しく検討することが大変重要であることが明らかになった。gene flow法とRendelとRobertson⁵¹⁾の方法によって推定される遺伝的改良量は、長期間の選抜を対象とし

たとき同様である¹⁷⁾が、RendelとRobertsonの方法では選抜径路毎の検討、特に選抜開始初期の不規則な発現様相の検討は困難である。西田⁴⁵⁾はgene flow法は集団の性質が選抜によって変化することを考慮していないが、現場の育種計画において使用できる実用的な方法であると述べており、本研究の結果からも、乳牛集団の育種計画の評価方法としてgene flow法は適切な方法の一つであると考えられる。

乳牛集団の育種では、第1章で明らかかなように径路によって選抜効果の発現時期が異なる。特に種雄父牛は強い選抜を加えることができ遺伝的優越差が大きいにもかかわらず、その選抜効果は年次がかなり経過してから現れるため、評価期間が短期と長期とでは育種計画の評価が異なる場合がある。評価期間を決定する基準として1)各選抜径路の発現様相が安定し、累積発現量が一定した増加を示すこと、2)集団の年当り遺伝的改良量が安定すること、3)集団の総期待改良量に対して検討している要因の影響が安定すること、換言すると、検討している要因についていくつか水準を設定し推定した総期待改良量の大きさの順序が安定することなどが考えられる。この3つの基準は評価期間を長く設定すれば達成できる。しかし、評価期間が長く遠い将来の予測となると改良目標設定の前提条件の変動要因が変化し、達成目標を修正することを余儀なくされることもある。また、社会のニーズが評価期間より短い周期で変化することも考えられ、

必要以上に評価期間を長くすることは現実的でない。わが国においても乳牛集団の選抜対象形質は長年体型あるいは産乳量であり、ほとんど変わることがなかった。しかし、今日では消費者の嗜好に対応して選抜の対象形質は脂肪率、固形分率さらにはタンパク質率と変化し、今後、比較的短い周期で変化する可能性がある。そこで、評価期間の決定基準として、4)可能な限り短期間であることが望まれる。0才雌牛における種雄父牛および母牛の選抜効果の発現様相(遺伝子比率)は、選抜開始後50年でも安定しないのに、検定群母牛の発現様相は30年以降かなり安定している(図1-3、図1-4)。また、累積発現量は20~30年後に安定した増加傾向を示している(図1-6、図1-7)。総期待改良量は閉鎖集団の場合選抜開始後20年以降ほぼ直線的に増加しており(図2-8(a)、図3-6)、集団の年当り遺伝的改良量は安定していると考えられる。しかし、種畜の導入がある場合(第4章)、導入元集団の遺伝的性質や導入元集団と当該集団の相互関係に因って、平均遺伝的能力の年次推移は異なり、閉鎖集団と同様には考えられず、選抜の後期になっても平均遺伝的能力の増加量(年当り遺伝的改良量)の安定しない場合が認められた(図4-6)。第2章において異なった供用年数で推定した総期待改良量の大きさの順序は選抜開始30年後まで変化した、その後安定した(図2-8(a))。また、種々の調整交配割合で推定した総期待改良量は選抜開始後20年以降その大きさの順序は安定していた(図3-

6)。Hill¹⁶⁾は育種計画の評価期間について、不確実なパラメータがあるとき、対象とする期間は20年ではやや長く、15年程度が適当であると述べている。しかし、本研究の結果から、選抜開始後15年では1)~3)の基準はまったく満たされていない。1)~3)の基準をすべて満足することは難しいが、上述の結果から、乳牛集団の育種計画についての評価期間として現実的には、20~30年程度が適切であると考えられた。

育種計画の立案と改善策を検討するとき、計画を構成している要因が改良量におよぼす影響の程度や様相さらには要因の変更の容易性などを考慮にいれ、各要因を総合的に評価することが大切であると考えられる。そして、これらの総合的評価に基づいて、育種効果がより大きくより早期に発現する方策を実施しなければならない。本研究では、第2章と第3章においてそれぞれ供用年数（検定群父牛ならびに非検定群父牛の供用年数）および調整交配割合が遺伝的改良量におよぼす影響を検討した。その結果、供用年数の影響が最も顕著に現れる調整交配割合10%のとき、20年後の総期待改良量は供用年数5年で最も大きく（0.697）推定され、供用年数1年で最も小さかった（0.398）（図3-6、図3-7(a)）。この差は0.299で、遺伝標準偏差を400kgとすると約120kgになる。他方、供用年数を5年に設定したとき、20年後の総期待改良量は調整交配割合70%で0.937と最も大きく、調整交配割合10%で0.697と最も小さく、その差は0.24で約96

kgであった（図3-6、図3-7(a)）。選抜開始50年後の総期待改良量の差は供用年数および調整交配割合についてそれぞれ約520kg および352kgであった。第4章では若雄牛を外部集団から導入したときのわが国乳牛集団の遺伝的改良量を予測した。実状に最も近い条件（供用年数5年、調整交配割合10%、初期遺伝的差600kg、導入若雄牛の遺伝的趨勢80kg/年）の下で外部集団からの導入がないときに比較して100%の若雄牛を導入したとき、雌牛の平均遺伝的能力は20年後および50年後でそれぞれ約650kg および1671kg高く、約2.5ないし2.0倍であった（表4-2）。以上の結果から、遺伝的水準の高い外部集団から若雄牛を導入する効果は供用年数や調整交配割合と比較して数倍大きいことが明らかである。選抜開始20年後と50年後の若雄牛導入効果は供用年数と比べて約5.4倍（650kg:120kg） および約3.2倍（1671kg:520kg）、調整交配割合との比較ではそれぞれ約6.7倍（650kg:96kg） および約4.7倍（1671kg:352kg）であった。このように、若雄牛の導入は選抜の後期より前期でより大きい効果が期待できる。これらのことから、本研究で検討した範囲内では若雄牛導入、供用年数そして調整交配割合の順で遺伝的改良量に対する影響が大きいことが明らかになった。

現在、わが国乳牛集団の供用年数、調整交配割合および導入割合の現状はそれぞれ5年、10% および75%程度と考えられている。わが国乳牛集団の現状から改善策を

考えるとき、供用年数はほぼ適切な長さで変更の必要はないと考える。最も影響が大きいと考えられた若雄牛導入の割合を現状の75%から100%にすると、雌牛の平均遺伝的能力は20年後で約38.3kg、50年後で約50.4kg増加する(表4-2)。他方、導入割合を75%に設定し、調整交配割合を現状の10%から30%に拡大すると、雌牛の平均遺伝的能力は選抜開始20および50年後で約115.6kgおよび254.4kg増加する(表4-2)。また、現状から導入割合を100%に調整交配割合を30%にすると、総期待改良量は20年後で約160.4kg、50年後で約326.6kgの増加が予測される(表4-2)。このように、今後のわが国乳牛集団の育種計画を立案するとき、調整交配割合の拡大が最も重要であることが推察される。しかし、調整交配割合の拡大には検定農家の理解が不可欠で、実際上はかなりの時間が必要で、実現には多くの困難があると思われる。第3章で調整交配割合の増加は検定群より非検定群の改良により大きく寄与する結果となったが(図3-8、図3-9)、外部集団から遺伝的水準の高い若雄牛が導入される状況では調整交配に協力することでより早い時期に能力の高い若雄牛を交配に使用できる機会を得ることができる。このことは調整交配割合の拡大のためには遺伝的に優れた若雄牛の導入が非常に大切であることを示している。そこで、改良目標を明確にし、選抜開始初期には、諸外国から改良目標に適合した優秀な若雄牛を100%導入することでわが国乳牛集団の遺伝的水準を急激に引き上げ、

この間に農家の理解を得るための努力を行ない、徐々に調整交配割合を拡大する。導入元集団とわが国乳牛集団の遺伝的水準が近づき、導入の効果が小さくなった時期には調整交配割合の集団の改良量への影響が重要になり、そのとき調整交配割合が30%程度であれば最も好ましい状況であると考えられる。

集団の遺伝的改良に対する相対的重要性は第1章の図1-10に示したように、雌牛においては種雄牛（検定群および非検定群父牛や種雄父牛）の相対比率が大きかった。第1章では閉鎖集団を仮定しており、若雄牛の導入があるとき、種雄牛の遺伝的優越差はさらに大きくなり（図4-7）、その結果、種雄牛の重要性はより一層増すと推察される。このように集団の遺伝的改良に重要である種雄牛の選抜圧を強めるために、種雄牛の精子生産能力の改良が考えられる。Hinks¹⁸⁾は人工授精組織下の乳牛集団における種雄牛の選抜に関する研究で、種雄牛に対する選抜強度を高めることが重要であり、種雄牛が一定期間内に生産できる凍結精液ストロ一本数が重要な要素であると報告している。寺脇ら⁷⁰⁾は北海道に繋養されている種雄牛の採精記録を分析し、精液性状の個体間変動が大きく、種雄牛の選抜項目として精液性状が重要であると述べた。Chandler et al.⁸⁾は精液性状に関する比較的高い遺伝率(0.21~0.81)を推定している。一方、精液性状に関する低い推定値(0.03~0.18)も報告されている⁶⁷⁾。その他、精液性状に関する分散成分や遺伝的

パラメータを推定した報告があるが(1, 12, 36, 42, 54, 68)、それらの結果は必ずしも一致していない。しかし、精液性状の個体間分散がかなり大きいことは明らかな事実であり(8, 12, 42, 54, 67, 68, 70)、しかも早期に若雄牛で発現する形質である。このことから、若雄牛の精子生産能力を種雄牛としての選抜項目に加え、集団全体の交配をより少ない頭数で賄える種雄牛を選抜することは、現在の状況をあまり変えることなく種雄牛に対する選抜強度を高めることができる方法であると考えられる。

種雄父牛の選抜強度は選抜種畜のなかで最も大きく設定でき、娘牛数を増すことによって選抜の正確度も高めることが可能である。しかし、その選抜効果の発現が非常に遅くなる最大の欠点もある。本研究では、種雄父牛の選抜は後代検定成績が公表された後の一般供用の娘牛記録も含めて行なっているため、形質発現個体での種雄父牛の選抜効果は選抜開始後14年で認められた(図2-2)。世代間隔を短縮する目的で、後代検定成績の上位種雄牛を検定終了直後から若雄牛生産に利用することが考えられる。しかし、この方法を実施するためには、より精度の高い能力評価が要求され、調整交配用雌牛との無作為な交配計画と後代検定成績の効率の高い収集が不可欠となる。もう一方で、調整交配割合が拡大されることにより、種雄父牛の遺伝子は若雄牛を経由してより多く雌牛に伝達されるので、その結果、世代間隔が短縮される。

育種計画の最終目標は当該集団の諸条件の下で高い能

力を発揮する雌牛を生産することである。その手段として育種目標に適した種畜を生産し、高能力の種畜の遺伝子を効率よく集団内に伝達することが重要であり、酪農家の改良意欲を高めるためにも集団内で種畜を生産することが必要である。しかし、外国集団とくに米国集団からの若雄牛の導入に依存した育種の現状では、わが国乳牛集団の遺伝的水準が米国と同等あるいはそれ以上になることは不可能であることが第4章の結果からも明らかにされた。また、最も大きい遺伝的改良量が期待される育種計画（供用年数5年、調整交配割合30%）を実施しても米国を凌ぐことはかなり困難であった（第4章）。これまで、遺伝的改良に対する雌畜の役割を重要視しなかったが、米国の乳牛集団と比較して小規模なわが国乳牛集団が高い遺伝的能力をもつ集団に対抗するためには母畜側からの遺伝的改良を計る必要があると考える。近年、MOET(multiple ovulation and embryotransfer)^{28, 29, 33, 34, 37, 43, 69, 83, 84} やその他の新しい技術^{43, 83} を取り入れた育種計画の研究が行なわれている。MOETなどの新しい技術は、若雄牛の遺伝的能力を従来より早期に推定できることや若雄牛を生産する種雄母牛の選抜強度を強くできる点で優れている。わが国においてもこれらの技術を利用した育種計画の立案と可能性に関する検討が今後重要であると考えられる。また、将来、わが国乳牛集団独自の育種目標が生まれ、育種目標に応じた種畜を独自に生産しなければならないとき、これら新しい技

術を組み入れた育種計画の立案が必ず必要になると考える。

この育種計画の立案の要因の要因に對する各調査結果（估計）の相対的品質、供用年数（決定型交配および非決定型交配の供用年数）と調査交配組合（決定型に對する調査交配組合の割合）の相違をあげに結果導入の効果を検討した。得られた結果は以下に要約される。

1) 各調査の調査結果の質的相違はその調査時期、年度、調査地および調査時期などがその原因となり、一時的であつた。2) 全般的には、調査改良種に對する決定型交配（本調査型交配を含む）と非決定型交配の割合が大きい。3) 多くの改良的改良に對する本調査中（非決定型交配、非決定型交配、調査型交配）の重要性が明らかになつた。4) 供用年数の変化は決定型および非決定型交配だけでなく、すべての調査の調査結果の平均値に對する平均値に比較し、調査結果および調査改良種の年次改良に影響した。5) 最も大きな改良的改良が獲得される非決定型交配は年次の改良に對して2.5倍より7年と変化したが、供用年数が5年以上の決定型改良は調査開始10年以上大きく異なる。6) 調査結果を決定した調査改良種は調査開始20年以内一貫して供用年数が5年未満も大きかつた。7) 調査開始10年以内5年後の決定型改良は調査交配組合の割合が30-50%の割合も大きかつた。8) 調査開始20年後の決定型の決定型改良は供用年数が1-3年で調査交配割合が30%のとき、5年後では供用年数が5-10年で調査

摘 要

わが国乳牛集団の遺伝的改良に対する各選抜種畜（徑路）の相対的重要性、供用年数（検定群父牛および非検定群父牛の供用年数）と調整交配割合（検定群に対する調整交配用雌牛群の割合）の影響ならびに種畜導入の影響を検討した。得られた結果は以下に要約される。

1) 各種畜の選抜効果の発現様相はその発現時期、年間変動および収束時期などがそれぞれ異なり、特徴的であった。2) 全般的には、期待改良量に対する検定群父牛（非検定群父牛を含む）と種雄父牛の相対寄与率が大きく、集団の遺伝的改良に対する種雄牛（検定群父牛、非検定群父牛、種雄父牛）の重要性が明らかになった。3) 供用年数の変化は検定群および非検定群父牛だけでなく、すべての種畜の形質発現個体における平均遺伝子比率、累積発現量および期待改良量の年次推移に影響した。4) 最も大きい総期待改良量が期待される供用年数は年次の経過に伴って3、5そして7年と変化した。供用年数5年以上の総期待改良量は選抜開始20年以降大きく異なる。5) 割引率6%を仮定した総累積発現量は選抜開始20年以降一貫して供用年数5年で最も大きかった。6) 選抜開始20年および50年後の総期待改良量は調整交配割合が概ね50～80%のとき最も大きかった。7) 選抜開始20年後の検定群の総期待改良量は供用年数が3～5年で調整交配割合が30%のとき、50年後では供用年数が5～10年で調

整交配割合が40%のとき大きかった。8)非検定群の総期待改良量は調整交配割合の拡大に伴って増加した。9)導入割合100%のとき当該集団の平均遺伝的能力は最も大きかった。10)当該集団の年当り遺伝的改良量は導入若雄牛の遺伝的趨勢に収束する傾向を示した。11)当該集団の平均遺伝的能力に対する初期遺伝的差の影響は比較的初期に現れ、導入若雄牛の遺伝的趨勢の影響は後期で顕著であった。12)遺伝的優越差に対する直接原因は遺伝的差と導入割合であった。13)初期遺伝的差や導入若雄牛の遺伝的趨勢が大きいとき、当該若雄牛が種雄牛に選抜される頭数は非常に少ない。14)当該集団の遺伝的改良に対する影響力は導入割合が最も強く、供用年数そして調整交配割合の順であった。15)現在のわが国乳牛集団の改善を考えると、調整交配割合が最も重要な要因と考えられた。16)現在の人工授精と後代検定を軸とした育種では最適な計画でも外国の高い水準に匹敵することは困難と予測された。17)短期間の能力評価や雌牛側からの改良が可能なMOETなど新しい繁殖技術を組み入れた育種計画の立案が今後必要になると考えられた。

謝 辞

終りに臨み、本論文の作成に懇篤なる指導と校閲の労をとられた清水 弘北海道大学教授に心から拝謝する。

多くの有益な助言をいただいた朝日田康司北海道大学教授ならびに上田純治北海道大学助教授に厚く謝意を表す。

本論文の作成中いつも励ましていただいた小野 齊帯広畜産大学名誉教授ならびに福井 豊帯広畜産大学教授に感謝する。

1) Huxley, H. A. Manual of quantitative genetics, Reading
for State University Press, 1975.

2) Richard, W. Disposition of genetic improvement
through a livestock industry, Anim. Prod., 13:401-411,
1971.

3) Huxford, B. B. Methods on accurate utilization of
animal breeding plans, Report B-124 Res. Inst. Natl.
Inst. "Sugarcane", Tokyo, and Yamaguchi, 1972.

4) Robert, B. G., J. G. Lee, G. Vail and H. O. Jordan. Tests
to estimate inheritance ability from sire evaluations
based on different heritages. J. Dairy Sci., 55:1513-
1518, 1972.

5) Chandler, J. H., J. H. Hines, G. A. Day and B. L. Calkins.
Experimental and genetic studies of variation for
milk yield in water buffalo milk. J. Dairy Sci.,

文 献

- 1) Abadia, D., J. S. Brinks and E. J. Carroll, Genetics of seminal traits in young beef bulls. *J. Anim. Sci.*, 42: 1552. 1976.
- 2) 阿部猛夫, ホルスタイン牛の泌乳3形質のヘリタビリティおよび表型ならびに遺伝相関について. *日畜会報*, 30:21-26. 1959.
- 3) 赤堀 誠・光本孝次, 乳牛集団の遺伝的改良に及ぼす育種システムの検討. *畜大研報*, 10:683-695. 1977.
- 4) Becker, W. A., *Manual of quantitative genetics*. Washington State University Press. 1975.
- 5) Bichard, M., Dissemination of genetic improvement through a livestock industry. *Anim. Prod.*, 13:401-411. 1971.
- 6) Brascamp, E. W., *Methods on economic optimization of animal breeding plans*. Report B-134 Res. Inst. Anim. Husb. "Schoonoord", Zeist, the Netherlands. 1978.
- 7) Cassel, B. G., K. L. Lee, G. Kroll and H. D. Norman, Trend in estimated transmitting ability from sire evaluations based on different lactations. *J. Dairy Sci.*, 69:1613-1617. 1986.
- 8) Chandler, J. E., R. W. Adkinson, G. M. Hay and R. L. Crain, Environmental and genetic sources of variation for seminal quality in mature Holstein bulls. *J. Dairy Sci.*,

- 68:1270-1279. 1985.
- 9) Dempfle, L., Comparison of several sire evaluation methods in dairy cattle breeding. *Livest. Prod. Sci.*, 4: 129-139. 1977.
 - 10) Ducrocq, V. and R.L. Quaas, Prediction of genetic response to truncation selection across generations. *J. Dairy Sci.*, 71:2543-2553. 1988.
 - 11) Everett, R.W., C.R. Henderson and C.R. Hanson, The northeast cow ETA report. *Anim. Sci. Mimeo. Series*, No. 34:1-41. 1977.
 - 12) Hafs, H.D., R.W. Bratton, C.R. Henderson and R.H. Foote, Estimation of some variance components of bovine semen criteria and their use in the design of experiments. *J. Dairy Sci.*, 41:96-104. 1958.
 - 13) Henderson, C.R., Sire evaluation and genetic trend. *Proc. of the Anim. Breeding and Genet. Symp. in Honor of Dr. J.L. Lush 10-41, ASAS and ADSA Champaign Illinois.* 1973.
 - 14) Henderson, C.R., Use of all relatives in intra herd prediction of breeding values and producing abilities. *J. Dairy Sci.*, 58:1910-1916. 1975.
 - 15) Henderson, C.R., Applications of linear models in animal breeding. 380-398. *Univ. of Guelph.* 1984.
 - 16) Hill, W.G., Investment appraisal for national breeding programs. *Anim. Prod.*, 13:37-50. 1971.
 - 17) Hill, W.G., Prediction and evaluation of response to

- selection with overlapping generations. *Anim. Prod.*, 18: 117-139. 1974.
- 18) Hinks, C. J. M., The selection of dairy bulls for artificial insemination. *Anim. Prod.*, 12:569-576. 1970.
- 19) Hinks, C. J. M., The genetic and financial consequences of selection amongst dairy bulls in artificial insemination. *Anim. Prod.*, 13:209-218. 1971.
- 20) Hinks, C. J. M., The effects of continuous sire selection on the structure and age composition of dairy cattle populations. *Anim. Prod.*, 15:103-110. 1972.
- 21) Hintz, R. L., R. W. Everett and L. D. Van Vleck, Estimation of genetic trends from cow and sire evaluations. *J. Dairy Sci.*, 61:607-613. 1978.
- 22) Hopkins, I. R., Dynamic and static selection policies when generations overlap. *Anim. Prod.*, 28:149-155. 1979.
- 23) Hopkins, I. R. and J. W. James, Some optimum selection strategies and age structures with overlapping generations. *Anim. Prod.*, 25:111-132. 1977.
- 24) Hopkins, I. R. and J. W. James, Genetic responses in the early years of selection programmes using genetic differences between generations. *Anim. Prod.*, 28:65-77. 1979.
- 25) Hopkins, I. R. and J. W. James, The effect of deviations from steady-state selection responses when generations overlap. *Anim. Prod.*, 28:139-148. 1979.

- 26) James, J.W., A note on selection differential and generation length when generations overlap. *Anim. Prod.*, 24:109-112. 1977.
- 27) James, J.W., Open nucleus breeding systems. *Anim. Prod.*, 24:287-305. 1977.
- 28) Jeon, G.J., I.L. Mao, J. Jensen and T.A. Ferris, Stochastic modeling of multiple ovulation and embryo transfer breeding schemes in small closed dairy cattle populations. *J. Dairy Sci.*, 73:1938-1944. 1990.
- 29) Juga, J. and A. Maki-tanila, Genetic change in a nucleus breeding dairy herd using embryo transfer. *Acta Agric. Scand.*, 37:511-519. 1987.
- 30) 家畜改良事業団, 乳用牛群能力検定成績のまとめ. 1989.
- 31) 家畜改良事業団, 乳用種雄牛評価成績. 1989-1. 1989.
- 32) 家畜改良事業団, 乳用種雄牛評価成績. 1991-1. 1991.
- 33) Kasonta, J.S. and G. Nitter, Efficiency of nucleus breeding schemes in dual-purpose cattle of TANZANIA. *Anim. Prod.*, 50:245-251. 1990.
- 34) Keller, D.S. and G. Teepker, Effect of variability in response to superovulation on donor cow selection differentials in nucleus breeding schemes. *J. Dairy Sci.*, 73:549-554. 1990.
- 35) Kennedy, B.W. and J.E. Moxley, Genetic trends among artificially bred Holsteins in Quebec. *J. Dairy Sci.*, 58:1871-1875. 1975.

- 36) Knights, S.A., R.L. Baker, D. Gianola and J.B. Gibb,
Estimates of heritabilities and of genetic and phenotypic correlations among growth and reproductive traits in yearling Angus bulls. *J. Anim. Sci.*, 58:887-893. 1984.
- 37) Land, R.B. and W.G. Hill, The possible use of superovulation and embryo transfer in cattle to increase response to selection. *Anim. Prod.*, 21:1-12. 1975.
- 38) Lee, K.L., A.E. Freeman and L.P. Johnson, Estimation of genetic change in the registered Holstein cattle population. *J. Dairy Sci.*, 68:2629-2638. 1985.
- 39) McClintock, A.E. and E.P. Cunningham, Selection in dual purpose cattle populations : defining the breeding objective. *Anim. Prod.*, 18:237-247. 1974.
- 40) Meyer, K. and E.B. Burnside, Joint sire and cow evaluation for conformation traits using an individual model. *J. Dairy Sci.*, 71:1034-1049. 1988.
- 41) 光本孝次, 乳牛の育種における戦略と組織. 日本畜産学会北海道支部会報, 22:5-15. 1980.
- 42) Neely, J.D., B.H. Johnson, E.U. Dillard and O.W. Robison, Genetic parameters for testes size and sperm number in Hereford bulls. *J. Anim. Sci.*, 55:1033-1040. 1982.
- 43) Nicholas, F.W. and C. Smith, Increased rates of genetic change in dairy cattle by embryo transfer and splitting.

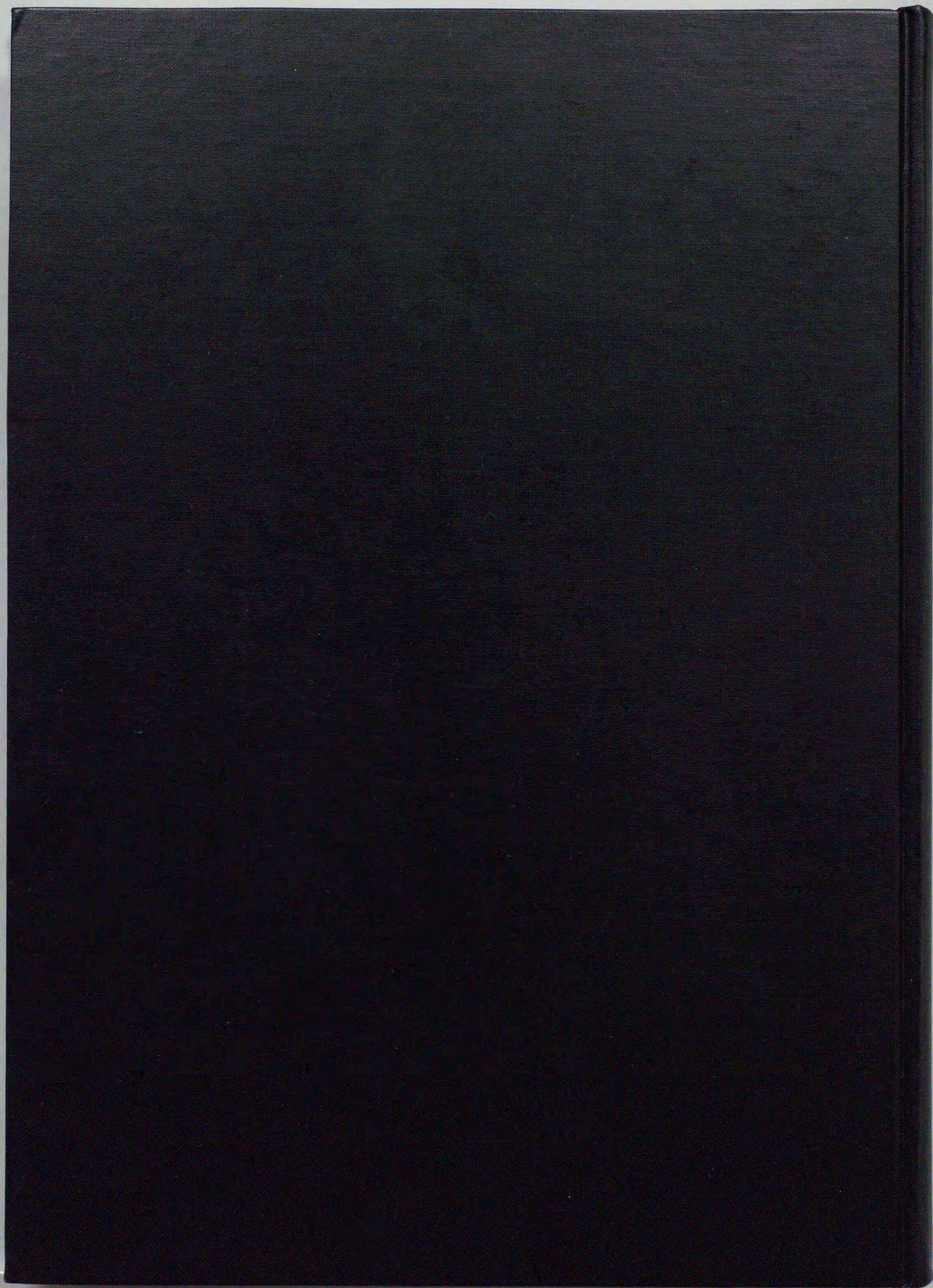
- Anim. Prod., 36:341-353. 1983.
- 44) 日本家畜人工授精師協会, 家畜人工授精講習会テキスト (家畜人工授精編). 改訂版. 358-364. 社団法人日本家畜人工授精師協会. 東京. 1989.
- 45) 西田 朗, 家畜育種における長期的な選抜の効果の予測. 日畜会報, 61:95-103. 1990.
- 46) 農林水産省統計情報部, 第64次農林水産省統計表 昭和62年～63年. 140. 1989.
- 47) 及川卓郎・山田行雄, フィールドデータ分析における不つり合型データの影響. 日畜会報, 60:364-371. 1989.
- 48) Owen, J. B., Selection of dairy bulls on half-sister records. Anim. Prod., 20:1-10. 1975.
- 49) Powell, R. L., H. D. Norman and F. N. Dickinson, Trends in breeding value and production. J. Dairy Sci., 60:1316-1326. 1977.
- 50) Quass, R. L., R. W. Everett and A. C. McClintock, Maternal grandsire model for dairy sire evaluation. J. Dairy Sci., 62:1648-1654. 1979.
- 51) Rendel, J. M. and A. Robertson, Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. Journ. of Genetics, 50:1-8. 1950.
- 52) Ruane, J., Review of the use of embryo transfer in the genetic improvement of dairy cattle. Animal Breeding Abstracts, 56:437-446. 1988.
- 53) Searle, S. R., Estimating herd improvement from selection

- programs. *J. Dairy Sci.*, 44:1103-1112. 1961.
- 54) Seidel, JR. G.E. and R.H. Foote, Variance components of semen criteria from bulls ejaculated frequently and their use in experimental design. *J. Dairy Sci.*, 56:399-405. 1973.
- 55) Shimizu, H., D. Horikita, H. Hisauchi, J. Ueda, Y. Hachinohe and Y. Terami, An analysis of age patterns of dams and their relationships with age of home-bred and foreign-bred sires in Hokkaido dairy herds. *Jpn. J. Zotech. Sci.*, 56:667-672. 1985.
- 56) 清水 弘, Discounted gene flow法と肉用牛育種計画検討への応用. *日本畜産学会北海道支部会報*, 30:27-35. 1988.
- 57) 清水 弘・山内和律・上田純治, 分集団で構成される肉用牛集団における選抜効果の発現様相と種畜供用年数の影響. *日畜会報*, 59:905-915. 1988.
- 58) 清水 弘・マリア M. ギオラ・上田純治, 肥育素牛父牛としての種雄牛の選抜基準の検討. *日畜会報*, 61:121-130. 1990.
- 59) Skjervold, H. and H.J. Langholz, Factors affecting the optimum structure of A.I. breeding in dairy cattle. *Z. Tierzuchtg. Zuchtgsbiol.*, 80:25-40. 1964.
- 60) 鈴木三義・光本孝次, 北海道の乳牛集団における遺伝的パラメーターの推定. *日畜会報*, 52:349-353. 1981.
- 61) 鈴木三義・光本孝次, 北海道のホルスタイン集団における種雄牛評価値からみた育種傾向. *日畜会報*, 53:338-343. 1982.
- 62) 鈴木三義, 北海道の牛群検定を利用した乳牛の産乳能力の育種

- に関する研究. 博士論文. 東北大学. 1985.
- 63) 鈴木三義・光本孝次, 北海道の乳用種雄牛評価における3種の評価モデルの比較. 日畜会報, 57:718-725. 1986.
- 64) 鈴木三義・光本孝次, B L U P 雌牛評価値による北海道のホルスタイン雌牛集団の特徴. 日畜会報, 58:653-657. 1987.
- 65) 鈴木三義・光本孝次・鶴田彰吾, 北海道の乳牛現場検定データによる種雄牛と雌牛の同時評価. 日畜会報, 60:755-760. 1989.
- 66) Takebe, A., The effect of imported bulls on milking characters in Japanese dairy cattle. Jap. J. Zootech. Sci., 43:524-532. 1972.
- 67) Taylor, J.F., B. Bean, C.E. Marshall and J.J. Sullivan, Genetic and environmental components of semen production traits of artificial insemination Holstein bulls. J. Dairy Sci., 68:2703-2722. 1985.
- 68) Taylor, J.F. and R.W. Everett, Estimation of variance components by the expectation-maximization algorithm for restricted maximum likelihood in a repeatability model for semen production. J. Dairy Sci., 68:2948-2953. 1985.
- 69) Teepker, G. and C. Smith, Efficiency of MOET nucleus breeding schemes in selection for traits with low heritability in dairy cattle. Anim. Prod., 50:213-219. 1990.
- 70) 寺脇良悟・上田典生・小野 齊, 北海道におけるホルスタイン種雄牛の精液性状に関する分散成分. 日畜会報, 60:192-194. 1989.

- 71) Togashi, K., H. Takeda and K. Yokouchi, Selection response in open nucleus breeding system with overlapping generation. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, 57:842-849. 1986.
- 72) Togashi, K., K. Yokouchi and H. Takeda, Inbreeding coefficients in open nucleus breeding schemes with overlapping generations. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, 58:236-244. 1987.
- 73) Thompson, R., Relationship between the cumulative difference and best linear unbiased predictor methods of evaluating bulls. *Anim. Prod.*, 23:15-24. 1976.
- 74) Thompson, R., Sire evaluation. *Biometrics*, 35:339-353. 1979.
- 75) 鶴田彰吾・鈴木三義・光本孝次, 北海道の乳用牛群検定記録における種雄牛と雌牛の同時評価による遺伝的および環境的トレンドの推定. *日畜会報*, 61:1051-1056. 1990.
- 76) Ufford, G. R., C. R. Henderson, J. F. Keown and L. D. Van Vleck, Accuracy of first lactation versus all lactation sire evaluations by best linear unbiased prediction. *J. Dairy Sci.*, 62:603-612. 1979.
- 77) Van Vleck, L. D., Sampling the young sire in artificial insemination. *J. Dairy Sci.*, 47:441-446. 1964.
- 78) Van Vleck, L. D., R. A. Westell and J. C. Schneider, Genetic change in milk yield estimated from simultaneous genetic evaluation of bulls and cows. *J. Dairy Sci.*, 69:2963-2965. 1986.

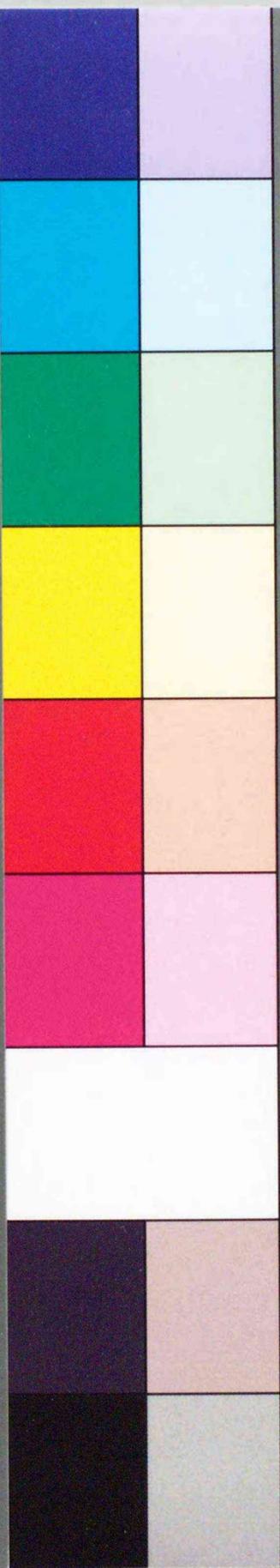
- 79) Van Vleck, L.D., E.J. Pollak and E.A.B. Oltenacu, Genetics for the animal sciences. 292-294. W.H. Freeman and Company. New York. 1987.
- 80) Westell, R.A. and L.D. Van Vleck, Simultaneous genetic evaluation of sires and cows for a large population of dairy cattle. J. Dairy Sci., 70:1006-1017. 1987.
- 81) Wiggans, G.R. and I. Misztal, Supercomputer for animal model evaluation of Ayrshire milk yield. J. Dairy Sci., 70:1906-1912. 1987.
- 82) Wiggans, G.R., I. Misztal and L.D. Van Vleck, Animal model evaluation of Ayrshire milk yield with all lactations, herd-sire interaction, and groups based on unknown parents. J. Dairy Sci., 71:1319-1329. 1988.
- 83) Woolliams, J.A., The value of cloning in MOET nucleus breeding schemes for dairy cattle. Anim. Prod., 48:31-35. 1989.
- 84) Woolliams, J.A., Modifications to MOET nucleus breeding schemes to improve rates of genetic progress and decrease rates of inbreeding in dairy cattle. Anim. Prod., 49:1-14. 1989.
- 85) 山岸敏宏・城内 仁・水間 豊, 肉用牛集団の開放型中核育種システムにおける選抜反応. 日畜会報, 60:459-466. 1989.
- 86) 山岸敏宏・城内 仁・水間 豊, 肉用牛集団の開放型中核育種システムにおける近交係数. 日畜会報, 60:1022-1027. 1989.



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19



© Kodak, 2007 TM: Kodak