

論文の内容の要旨

生産・環境生物学専攻
平成28年度博士課程入学
氏名 安宅 倭
指導教員名 岩田 洋 佳

論文題目 牛の未改良形質である精液性状および暑熱耐性のゲノムワイドマーカーに基づく育種価推定に関する研究

BLUP法は牛の遺伝的能力を推定する上で欠かせない手法だが、近年、DNAマイクロアレイの発達によってSNP（一塩基多型）情報が比較的簡単に計測できるようになり、本牛またはその後代から経済形質が測定されるまで、両親の平均でしか得ることができなかった子の遺伝的能力を、ゲノム関係行列を利用したBLUP(GBLUP)法によって、生まれてすぐに、より正確に把握できるようになってきている。様々な国で実用化が進むGBLUP法について、米国では、雄牛の選抜サイクルを従来の後代検定（娘牛の成績から雄牛の能力を推定）より短縮することで改良上の成果を上げており、娘牛妊娠率といった遺伝率の低い形質で従来法より有効であると報告されている。

近年ではGBLUP法の中でも、表現型値、血統、ゲノム情報といった様々な情報を一括で利用し、1つの混合モデル方程式で計算するシングルステップGBLUP(ss-GBLUP)法が盛んに研究されている。本研究では、重要性が指摘されながら遺伝率が低いなどの要因によって分析を進めることができなかった牛の経済形質のうち、種雄牛の精液性状と乳用牛の暑熱耐性について、ジョージア大学が公開しているBLUPF90ファミリープログラムを用い、将来の普及が期待されるss-GBLUP法を活用した分析と検討をおこなった。

黒毛和種およびホルスタイン種の精液性状に関する分析

凍結精液による人工授精の普及に伴い、牛の遺伝的改良は雄牛に強い選抜圧をかけることで推進され、乳量の飛躍的増加といったかたちで生産性向上に貢献してきた。しかし、近年では繁殖成績の低下といった課題にも直面している。

娘牛妊娠率は繁殖成績に係る雌側の遺伝的要因を表したものであるが、繁殖成績には精子活力といった雄側の要因も関係する。しかし、ss-GBLUP法を用いた分析は未だ行われていない。そこで、日本の主要品種であるホルスタイン種と黒毛和種種雄牛の精液性状について、ss-GBLUP法を用いて環境要因を含めた包括的分析を実施した。遺伝的パラメータの推定には平均情報行列を用いた制限付き最尤推定法を用いた。

予備分析として、1~3歳および4~6歳の2つの年齢グループ間の遺伝相関を推定したと

ころ、精液量および採取直後の活力において、精子数および凍結融解後活力よりも低い値が推定された。また凍結融解後活力を含めたモデルと含めないモデルを比較したところ、採取直後の活力の推定育種価に、凍結に供する精液の事前選抜による偏りは生じていなかった。こうした結果に加え、今後ゲノム選抜により若齢種雄牛評価値の重要性が増す事情も考慮し、若齢種雄牛の記録のみを用い、凍結融解後活力を含めたモデルにより分析を進めた。

季節的効果および飼養管理効果に対応する同期グループ効果の変化から、季節的な環境変化に対するホルスタイン種の感受性は黒毛和種よりも大きいと考えられたが、その変化は同期グループ効果全体のばらつきより小さかった。採精直後および凍結融解後活力の同期グループ効果には近年改善傾向がみられ、より良い飼養管理および凍結融解手法によって季節的な影響は緩和可能ではないかと考えられた。

黒毛和種およびホルスタイン種のすべての形質において近交退化がみられたことから、一般に推奨されているように、近交係数の高い候補種雄牛の選定は避けるべきである。精液性状による種雄牛の選定が行われていないが、遺伝的趨勢は負であった。推定された遺伝率はその他の経済的に重要な形質と同程度であった。

ss-GBLUP 法により、古典的 BLUP 法よりも正確な育種価を推定できたことから、ゲノム情報の利用は、精液性状に関する種雄牛の遺伝的効果を推定するうえでも有用であると考えられた。

ホルスタイン種の暑熱耐性に関する分析

世界的な主要品種であるホルスタイン種は産乳能力が極めて高く、寒さに強いが暑さに弱いといわれている。放牧酪農を行うオセアニアや施設整備の難しい途上国では暑さに強い品種との交雑が行われることがあるが、産乳能力は著しく低下してしまうことから、わが国をはじめとした先進国ではファンやフォガーによる対策が主であり遺伝的改良はあまり試みられていない。そうした中で豪州のグループは 2016 年、ゲノム情報を使った 2 ステップゲノミック BLUP 法による研究成果を発表し、同国は暑熱耐性による遺伝的能力評価を開始している。しかし、ss-GBLUP を用いた研究は未だ報告されていない。

本研究では暑熱指標として、先行研究で多く用いられている温度湿度指数(THI)をもちいた。この THI は、日本気象協会が発表している不快指数と同じである。農家における THI の計算には、警報注意報発令地域に従ってマッチングした気象官署の気温と湿度を用いた。また暑熱ストレスは、ストレス閾値を超えたときの乳量、乳脂量、乳タンパク量および体細胞数の変化としてとらえ、日本の遺伝的能力全国評価の変量回帰検定日モデルの相加的遺伝効果と恒久的環境効果(PE)に追加した線形回帰効果として、ss-GBLUP 法により分析した。遺伝的パラメータの推定にはギブスサンプリングを用いた。

予備分析として、豪州のグループと同様、検定日を含む 4 日前までの THI 平均値を暑熱指標とし、2015 年 11 月までに収集した初産記録のうち、遺伝子型記録を持つ牛を飼養する 233 牛群の記録を用いて ss-GBLUP 法により遺伝的パラメータを推定したところ、ギブ

スサンプリングは問題なく収束した。一般的遺伝分散に暑熱耐性の遺伝分散を加えた総合遺伝分散は総合 PE 分散より小さく、相加的遺伝効果以外の様々な個体固有の効果が暑熱耐性に影響していることが示唆された。先行研究と同様、乳量および乳成分量については一般的効果と暑熱耐性の間に負の遺伝相関が推定され、今回得られた暑熱耐性のゲノミック推定育種価(GEBV)を用いて選抜を行った場合、総合的な泌乳形質の改良に負の影響を与えることが示唆された。遺伝的改良には暑熱耐性の GEBV ではなく総合 GEBV を用いるべきであろう。

次に、2017 年 5 月までに収集された初産から 3 産の記録を使い、日本の先行研究に基づいて、乳量、乳成分量については検定日の 2~4 日前、SCS については検定日の 1~12 日前の平均 THI を暑熱指標とし、R の segmented パッケージを用いた折れ線回帰分析によって産次別にストレス閾値と 1THI 当たりの減少量を推定した。産次が進んで乳量や乳成分量が増えるに従い閾値は低くなり、1THI 当たりの生産量の減少も大きくなったことから、高泌乳群における暑熱対策の重要性が裏付けられた。

こうして推定された閾値を用い、2017 年 5 月までに収集された初産から 3 産の記録を 3 分割してまず、古典的 BLUP 法により遺伝的パラメータの推定を行った。乳脂量および乳タンパク量については、産次別に暑熱耐性の効果を推定した場合ギブスサンプリングが収束しなかったことから、産次共通の効果としたモデルで推定を行った。古典的 BLUP 法と ss-GBLUP 法で推定された分散を比較したところ、ss-GBLUP 法の一般的遺伝分散および総合遺伝率は古典的 BLUP 法より大きく、ss-GBLUP 法の一般的 PE 分散は古典的 BLUP 法より小さくなった。また産次が進むにつれて、暑熱耐性の分散は大きくなる傾向が見られた。この結果から、ss-GBLUP 法では、古典的 BLUP 法でとらえることができずに PE に含まれていた分散の一部を遺伝分散としてとらえることができたと考えられ、遺伝率が低い形質での ss-GBLUP の有用性が確認された。

さらに、2017 年 5 月までに収集された初産から 3 産の記録を用いて推定した暑熱耐性の PE および GEBV の分布を確認したところ、推定値が正、すなわち THI の増加にともなって乳量および乳成分量が増加する個体が相当存在することが明らかになった。実用化に当たってはこの問題を解決する必要がある。一般的小および総合遺伝効果による遺伝的趨勢は、日本の乳用牛全国評価と概ね同様であったが、暑熱耐性の遺伝的趨勢は乳タンパク量において若干の改善傾向が見られるものの一定の傾向は見られず、暑熱耐性の考慮により改善を図る余地があると考えられた。全種雄牛を対象に THI が閾値以下の場合と 80 の場合で上位 100 頭の入れ替わりを調べたところ、形質と産次によって 14 から 41 頭という、相当程度の順位の入替わりが見られた。この結果から、暑熱耐性の影響を考慮した総合 GEBV による選抜は有効であると考えられる。

結論

精液性状の積極的な遺伝的改良は行われていなかったが、検討したすべての形質で負の遺伝的趨勢と、近交係数の上昇による好ましくない効果がみられた。近交係数の高い雄牛の利用をなるべく避けると同時に ss-GBLUP 法による選抜を行うことにより、古典的 BLUP 法よりも効率的に、繁殖成績に関係する精子活力の向上や、負の遺伝的趨勢の緩和を効率的に実現できる可能性がある。

暑熱耐性に関する改良は、西南暖地の日本の酪農家から 20 年以上前から要請されていた課題だが、近年では、地球温暖化が顕在化すると同時に巨大な人口を抱えるアジア地域において牛乳製品的需求が増えており、酪農生産の環境への適応に関する問題としてその重要性は以前よりも高まっている。暑熱耐性の効果を含めた遺伝的パラメータの推定に成功し、おおむね、日本の全国評価や先行研究と矛盾のない結果が得られたことから、実用化に向けて検討しなければならない問題は残されているものの、暑熱耐性を考慮した ss-GBLUP 法による遺伝的能力評価は可能であると考えられる。