乳牛の双子率に対する表型および遺伝的要因

馬場俊見¹・金子 瞳²・増田 豊²・鈴木三義²

¹ 岩手大学大学院連合農学研究科, 盛岡市 020-8550

² 帯広畜産大学, 帯広市 080-8555

(2011. 5. 23 受付, 2011. 12. 26 受理)

要 約 本研究では, 2000 年から 2007 年に北海道で分娩した 3 産までのホルスタイン種を用いて, 双子率に対する表型および遺伝的要因を調査した. 表型分析は, 産次ごとおよびすべての産次を含んだデータセットに対するロジスティック回帰分析でそれぞれ行った. 遺伝分析には閾値反復アニマルモデルを用いた. 双子は, 2004 年以降増加傾向にあった. 夏の季節の分娩は, 双子の出生リスクが高かった. 初産では, 分娩月齢が遅い個体ほど双子の出生リスクが高かった. 2 産では月齢の影響は小さく, 3 産でみとめられなかった. しかし, 産次を重ねるほど双子の出生リスクが増加した. 2 産および 3 産ではそれぞれ前産次の乳量クラス, 空胎日数クラスならびに産子の区分も有意な影響を示した. 双子率の遺伝率および反復率は, それぞれ 0.18 および 0.19 であり, 直接選抜による双子率の遺伝的改良が可能であることを示唆した.

日本畜産学会報 83 (2), 125-132, 2012

近年, 諸外国では乳牛に関する双子の出生割合の増加が報告されている (Kinsel ら 1998 ; Karlsen ら 2000 ; Silva del Río ら 2007). 一般的に, 乳牛において双子の出生は好ましくない. なぜなら双子は, 流産のリスクが高く, 生まれたとしても新生子牛の死亡リスクが高いためである (Nielen ら 1989 ; Silva del Río ら 2007). また, 異性双生児はフリーマーチンになり, 更新牛として残すことが困難になる (Kinsel ら 1998). 双子を産んだ母牛に対しても, 双子を産むことによる難産の増加, 胎盤停滞および周産期病などのリスクが高く, 結果として繁殖サイクルの遅延を招く (Fricke 2001). Beerepoot ら (1992) は, 一回の双子の妊娠が酪農家にとって, 108 ドルの経済的損失をもたらすと報告している.

Fricke (2001) の総説によると, 双子の出生に対する表型的要因として, 品種, 乳量, 受胎季節や産次が挙げられている. 遺伝的要因の調査を行った多くの研究があり (Karlsen ら 2000 ; Johanson ら 2001 ; Weller ら 2008), Weller ら (2008) は, 双子率に影響する量的形質遺伝子座を検出した. 双子に関する多くの研究が行われているものの, 国内の乳牛の双子に関して大規模なデータを用いた研究事例はない.

本研究の目的は, 双子率に関する表型的要因を調査し, その結果に基づいて遺伝的パラメータを推定することであった.

材料および方法

1. データ

分析には (社)北海道酪農検定検査協会に集積された 2000 年から 2007 年までに分娩した初産から 3 産の牛群検定記録, 繁殖記録, ならびに (社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局に集積された血統記録を用いた. はじめに, 牛群検定記録より初産, 2 産および 3 産の分娩月齢がそれぞれ 20 から 35, 32 から 50 および 44 から 65 ヶ月齢の範囲に該当し, 産次内で記録の重複がない個体を抽出した. 本研究では, 分娩時の産子数を単子あるいは双子の二値形質として分析した. 双子の判別は, 牛群検定記録内に含まれる分娩時の産子区分を示すコードにより行った. そのコードの内訳は, オスの単子, メスの単子, オスの双子, メスの双子, オス・メスの双子, 3 つ子以上, 死産, 不明であった. そこから単子あるいは双子を分娩した個体を抽出し, それらに該当しない死産や不明のコードの個体は分析から除外した. 初産, 2 産ならびに 3 産における 3 つ子以上の区分の個体の割合は, それぞれ 0.004%, 0.013% ならびに 0.012% と低かった. それゆえ本分析では, 3 つ子以上を分娩した個体も双子のカテゴリーに含んだ. Silva del Río ら (2006) は, 乳牛の双子の多くは二卵性であると報告している. したがって, 本分析では双子はすべて二卵性であると仮定した.

2. 表型分析

表型要因の調査にあたり、初産から3産までの産次ごとのデータセット、さらにそれら各産次のデータセットを組み合わせたデータセットを作成し、それぞれ分析を行った。産次ごとの分析は、産次内特有の影響要因を調査するために行い、2産および3産においては、前産次の305日乳量、空胎日数ならびに分娩した産子の状態をそれぞれ考慮した。したがって、2産および3産の個体は、前の産次の分娩記録を有することが必要であった。編集後に得られた各データセットの概要は、表1に示したとおりである。また、各分析に含んだ母数効果は、表2に示した。分析に含めた母数効果は、すべてクラス変数とした。分娩月齢は、初産および2産でそれぞれ6クラスに、3産で7クラスに分類した。分娩月および牛群サイズは、それぞれ4クラスに分類した。2産および3産で含めた前産次の影響要因に関して、空胎日数は7クラ

ス、産子の状態は3クラス、そして305日乳量は泌乳日数が305日に満たない未完成記録のクラスを含む4クラスにそれぞれ分類した。これらのクラス分けの概要は、表3に示した。分析には、SASのLOGISTICプロシジャ（SAS 2004）を用いた。各クラス効果の水準間の有意差検定は、Bonferroniの方法で有意水準を補正し行った。

3. 遺伝分析

Karlsenら（2000）は、初産と2産間の双子率の遺伝相関は0.99と報告した。Masudaら（2011）も、初産から3産間の双子率に関する遺伝相関を0.85以上と推定していることから、産次間の双子率は遺伝的に同一形質とみなした。それゆえ、遺伝的パラメータの推定は、閾値反復記録アニマルモデルで行った。事前に編集を加えたデータから、父親が明らか、かつ初産時記録を有する個体を抽出し、血統を3世代溯った。編集の結果得られた記録をもつ個体数および血統記録を含む個体数は、それ

Table 1 Number of animals in the data

Item	Parity			Total
	First	Second	Third	
Single calves	620,468	444,020	338,101	1,402,589
Twins	4,777	14,176	13,408	32,361
Twinning rate (%)	0.76	3.09	3.81	2.26

Table 2 Fixed effects included in each phenotypic analysis of twinning rate

Parity	Fixed effect
First	Calving year, Calving month, Calving age, Herd size
Second	Calving year, Calving month, Calving age, Herd size, Days open ¹ , State of calf ¹ , 305-day milk yield ¹
Third	Calving year, Calving month, Calving age, Herd size, Days open ¹ , State of calf ¹ , 305-day milk yield ¹
Whole	Calving year, Calving month, Parity, Herd size

¹ Previous parity

Table 3 Methods of classification by calving month, calving age, herd size, and days open, condition of calf calved and 305-day milk yield of previous parity

Effect	Parity	Classifying condition
Calving month	All	3-5, 6-8, 9-11, 12-2
Calving age	First	≤ 23, 24, 25, 26-27, 28-29, 30 ≤
	Second	≤ 35, 36-37, 38-39, 40-41, 42-44, 45 ≤
	Third	≤ 48, 49-50, 51-52, 53-54, 55-56, 57-59, 60 ≤
Herd size	All	≤ 29, 30-59, 60-89, 90 ≤
Days open (days)	Second, Third	≤ 80, 81-100, 101-120, 121-140, 141-160, 161-180, 181 ≤
Condition of calf calved	Second, Third	Single, Twin, Stillbirth・Unknown
305-day milk yield (kg)	Second	≤ 6,599, 6,600-9,399, 9,400 ≤, Unfinished
	Third	≤ 7,999, 8,000-11,599, 11,600 ≤, Unfinished

それ 352,528 個体および 739,335 個体であった。遺伝的パラメータの推定に用いたモデル式は、以下のとおりである。

$$I_{ijklm} = hy_i + M_j + A_k + a_l + pe_l + e_{ijklm}$$

ここで、 I_{ijklm} は双子率に関する 2 値のライアビリティー、 hy_i は牛群・分娩年の変数効果、 M_j は分娩月の母数効果、 A_k は分娩月齢の母数効果、 a_l は個体の相加的遺伝の変数効果、 pe_l は恒久的環境の変数効果、 e_{ijklm} は残差の変数効果である。表型分析の結果として、分娩月齢の効果は 2 産および 3 産で有意ではなかったが、初産次の有意な影響および産次効果の代わりとして含めることとした。上記のモデルを行列で表すと以下のようになる。

$$\mathbf{I} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z_1h} + \mathbf{Z_2a} + \mathbf{Z_3p} + \mathbf{e}$$

ここで、 $\mathbf{I}$ は双子率のライアビリティーに関するベクトル、 $\mathbf{X}$ および $\mathbf{Z}$ は母数および変数効果の計画行列、 $\mathbf{h}$, $\mathbf{a}$, $\mathbf{p}$ ならびに $\mathbf{e}$ はそれぞれ牛群・分娩年、相加的遺伝、恒久的環境ならびに残差に関する変数効果のベクトルであ

る。変数効果に対しては、以下の共分散構造を仮定した。

$$\text{Var} = \begin{bmatrix} \mathbf{h} \\ \mathbf{a} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_{hy}^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{A}\sigma_a^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_{pe}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

ここで σ_{hy}^2 , σ_a^2 , σ_{pe}^2 ならびに σ_e^2 は、それぞれ牛群・分娩年、相加的遺伝、恒久的環境ならびに残差の分散である。 $\mathbf{I}$ および $\mathbf{A}$ は、それぞれ単位行列および分子血縁行列である。分散成分の推定には、ギブスサンプリング法を実装した THRGIBBS1F90 プログラム (Tsuruta と Misztal 2006) を用いた。分析に際し、 σ_e^2 は 1 に固定した。反復回数を 150,000 回と設定し、最初の 50,000 回を burn-in として切り捨てた。分散成分の点推定値は、10 反復ごとに得た 10,000 サンプルの事後平均値とした。

結果および考察

1. 表型分析

図 1 には、各産次の双子率および 305 日乳量平均値の

Figure 1 Twinning rate (upper) and 305-day milk yield (below) by year of calving for first to third parity.

Table 4 Odds ratios and adjusted 99% confidence intervals (CI) of calving year for twinning rate calculated by each phenotypic analysis

Level	First parity		Second parity		Third parity		Whole	
	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI
2000 ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
2001	1.16 ^{ab}	0.91–1.48	0.99 ^{ab}	0.88–1.13	1.08 ^a	0.95–1.23	1.06 ^a	0.98–1.15
2002	1.12 ^{ab}	0.91–1.42	0.95 ^{ab}	0.83–1.08	1.01 ^a	0.89–1.14	1.01 ^a	0.93–1.10
2003	1.39 ^{bc}	1.11–1.75	0.89 ^{ab}	0.79–1.02	0.95 ^a	0.84–1.08	0.99 ^a	0.91–1.08
2004	1.63 ^{cd}	1.30–2.03	1.16 ^c	1.03–1.31	1.01 ^a	0.89–1.14	1.17 ^b	1.08–1.27
2005	1.71 ^d	1.37–2.12	1.35 ^d	1.20–1.51	1.22 ^b	1.07–1.37	1.37 ^{cd}	1.27–1.48
2006	1.72 ^d	1.38–2.14	1.27 ^{cd}	1.13–1.43	1.29 ^b	1.15–1.46	1.38 ^c	1.28–1.49
2007	1.57 ^{cd}	1.25–1.97	1.08 ^{abcd}	0.86–1.37	1.11 ^{ab}	0.88–1.41	1.22 ^{bd}	1.08–1.38

^{ref} Reference^{a-d} significantly different within column of each effect ($P < 0.01$)

表型的トレンドをそれぞれ示した。双子率は2004年以降増加傾向にあり、増加幅は初産より2産および3産で大きかった。305日乳量は、いずれの産次においても増加傾向にあった。表4には、各分析より推定した分娩年の双子率に対するオッズ比を示した。分娩年においては、図1でみられた傾向と同様に、初産で2003年、2産で2004年、3産で2005年から双子のリスク増加が認められた ($P < 0.01$)。

Kinselら(1998)およびSilva del Ríoら(2007)も年次に伴う双子率の増加を報告しており、本結果と一致していた。Kinselら(1998)は、乳量が双子率の増加に対する主要な要因であるとした。Karlsenら(2000)は、双子率の表型的トレンドの一部が、双子率に関する遺伝的トレンドによって説明され、双子率の年次的増加に乳量による間接選抜が影響している可能性を示唆した。本研究結果では、双子率が特に2004年以降増加しており、乳量の年次的増加と異なる推移をしていた。Masudaら(2011)は、日本の乳牛集団の双子率と初産305日乳量間の遺伝相関を0.07以下と報告した。それゆえ、わが国の乳牛の双子率の増加に対して、乳量による選抜が影響した可能性は小さいと推察される。年次に伴う双子の増加に対するその他の要因として、特定の血統の種雄牛が導入されたことが関与した可能性がある。そこで、分析データから各種雄牛について産次ごとに娘牛の双子分娩率(双子を分娩した娘牛数/単子あるいは双子を分娩した娘牛数)を算出し、種雄牛の誕生年に対する娘牛の双子分娩率の年次的変化を調査した。結果として、娘牛の双子分娩率は、いずれの産次においても年次に伴い増加傾向にあった。ここで、2産において双子のリスクが増加した2004年の分娩した個体についてみると、およそ3割が1994年が生年の種雄牛の娘牛であり、その供用数は前年に比べて4倍近く多かった。1994年に誕生した種雄牛に

関する2産の娘牛の双子分娩率は、それら以前の生年と比較して1%水準で有意あるいは増加傾向にあった。したがって、2004年2産分娩個体の父牛に、1993年以前の誕生した種雄牛と比べて、双子分娩率の高い1994年の種雄牛の供用頻度が高かったことが2004年の顕著な双子の増加をもたらしたと推察する。初産および3産で双子のリスク増加が認められた2003年および2005年の分娩個体に関しても(表4)、その年代のうち1994年が生年の種雄牛の娘牛がそれぞれ3割近く存在しており、2産と同様の理由で双子が増加したと考えられる。

表5には、2産および3産の分析に含めた前産次の情報として分娩時の産子区分、空胎日数ならびに305日乳量の効果の双子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。2産および3産に関して前産次に双子を産んだ個体は、双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。表4の年次に伴う産次ごとの分析結果から、双子の出生リスクの増加がみられた年次は、産次を重ねるにつれ1年ずつ遅れていた。これには、同一個体が異なる産次でともに双子分娩したことが影響しているかもしれない。分析データより、異なる産次でともに双子分娩した個体数を調べたところ、双子の増加が特に顕著になった2004年を境に増加傾向にあったものの、年次あたりの双子分娩の合計数に対してその数は少なかった。したがって、同一個体の双子の繰り返しよりも、双子に寄与する遺伝子を有する種雄牛の娘牛が、2003年から初産分娩を終え、その後1年ごとに産次を重ねたため、双子の出生リスクが1年遅れで増加したと推測する。Kinselら(1998)は、観測データの記述統計量に基づき、前産次に双子を出生した個体は、単子と比較して1.85倍リスクが高くなることを報告した。双子の増加には、嚢胞性卵巣による繁殖障害やそれに伴う抗生物質の投与が影響しており(Kinselら1998)、結果として次産における双子の再発を促した

乳牛の双子率に対する影響要因

可能性がある。3産では、前産の分娩が死産あるいは不明であっても双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。本分析による単子あるいは双子の判別は、酪農家の申告に基づいて行われたものである。双子を産んだとしても、どちらか一方が死亡した場合には双子とせず死産とみなすケースがありうる。それゆえ、一定数の個体がそのカテゴリーに含まれたため、リスクが高まったと考えられた。2産においては初産次の双子の出生頻度が低かったため、影響がなかったと予想される。

表6および表7には、産次ごとの分析に含めた分娩月齢グループ、そして全ての産次を含む分析で考慮した産次の効果の双子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。初産の分娩月齢では、30から35ヵ月齢の水準に対して、28から29ヵ月齢の水準以外に有意差が存在し、若い月齢の水準ほど双子の出生リスクが低かった ($P < 0.01$)。一方2産では、32から35ヵ月齢の水準で、45から50ヵ月齢を除くその他の水準より双子の出生リスクが有意に高かった ($P < 0.01$) が、初産に比べて水準間の変動は

Table 5 Odds ratios and adjusted 99% confidence intervals (CI) of condition of calf calved, days open and 305-day milk yield of previous parity for twinning rate calculated by phenotypic analysis in second and third parity

Effect	Level	Second parity		Third parity	
		Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI
Condition of calf calved	Single birth ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	Twins	2.98 ^b	2.46–3.62	2.90 ^b	2.60–3.22
	Stillbirth or Unknown	0.96 ^a	0.87–1.06	1.17 ^c	1.03–1.32
Days open	~ 79 days ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	80~100 days	1.12 ^b	1.00–1.26	1.20 ^b	1.07–1.35
	101~120 days	1.20 ^b	1.05–1.37	1.27 ^{bc}	1.12–1.45
	121~140 days	1.17 ^b	1.01–1.34	1.36 ^c	1.19–1.57
	141~160 days	1.20 ^b	1.03–1.40	1.31 ^{bc}	1.13–1.52
	161~180 days	1.15 ^{ab}	0.98–1.36	1.29 ^{bc}	1.10–1.52
	181~ days	1.19 ^b	1.04–1.37	1.18 ^{bd}	1.03–1.35
305-day milk yield ¹	1 ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	2	1.33 ^b	1.20–1.46	1.24 ^b	1.13–1.35
	3	1.82 ^c	1.63–2.04	1.66 ^c	1.47–1.87
	4	1.46 ^d	1.29–1.65	1.46 ^d	1.31–1.63

^{ref} Reference

¹ Second parity : 1-≤ 6,599 kg, 2-6,600–9,399 kg, 3-9,400 kg ≤, 4-Unfinished ; Third parity : 1-≤ 7,999 kg, 2-8,000–11,599 kg, 3-11,600 kg ≤, 4-Unfinished

^{a-d} significantly different within column of each effect ($P < 0.01$)

Table 6 Odds ratios and adjusted 99% confidence intervals (CI) of calving age group for twinning rate calculated by phenotypic analysis in each parity

First parity			Second parity			Third parity		
Calving age	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Calving age	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Calving age	Odds ratio	Adjusted 99% CI
18–23	0.65 ^a	0.55–0.77	32–35	1.13 ^a	0.99–1.29	44–48	1.00 ^a	0.88–1.15
24	0.65 ^a	0.54–0.78	36–37	0.99 ^b	0.88–1.19	49–50	0.97 ^a	0.86–1.10
25	0.68 ^a	0.57–0.81	38–39	0.95 ^b	0.85–1.07	51–52	0.97 ^a	0.86–1.10
26–27	0.74 ^{ab}	0.63–0.87	40–41	0.99 ^b	0.89–1.11	53–54	0.96 ^a	0.85–1.08
28–29	0.88 ^{bc}	0.73–1.05	42–44	0.98 ^b	0.88–1.09	55–56	0.94 ^a	0.83–1.07
30–35 ^{ref}	1.00 ^c	—	45–50 ^{ref}	1.00 ^{ab}	—	57–59	0.96 ^a	0.85–1.09
						60–65 ^{ref}	1.00 ^a	—

^{ref} Reference

^{a-c} significantly different within column of each effect ($P < 0.01$)

小さく、月齢の影響はほぼなかった。3産においては、すべての水準間に有意差がなかった。産次間に関しては、初産と比較して2および3産でそれぞれ4.17および5.23倍双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。他の研究においても、経産牛ほど双子の出生リスクは増加していた (Nielen ら 1989 ; Kinsel ら 1998 ; Karlsen ら 2000 ; Silva del Río ら 2007)。Silva del Río ら (2006) が一卵性の双子の頻度が二卵性に比べて低いことを報告しているように、多くの双子が多排卵由来であると考えられる。López-Gatius ら (2005) は、初産と比較して2産および3産で、それぞれ3.4および5.6倍の二排卵のリスクが高いことを示していた。初産の若い月齢ほど双子の出生リスクが低い背景には、多排卵の出現頻度が月齢を重ねた個体と比較して少ないことが考えられる。

表8には、分娩月グループおよび牛群サイズの子率に対するオッズ比をそれぞれ示した。分娩月グループでは、いずれの産次においても、12月から2月の水準と比較して、6月から8月の水準で双子の出生リスクが高かった ($P < 0.01$)。Silva del Río ら (2007) は、4月から6月の分娩月グループで双子の発生リスクが高く、一

方1から3月でそのリスクが低いと報告しており、本結果と概ね一致していた。Nielen ら (1989) および Karlsen ら (2000) も、本研究と同様の結果であったが、Kinsel ら (1998) の報告では受胎季節の影響はなかった。双子の出生リスクが高い6月から8月に分娩した個体は、おおよそ前年の8から10月の間に受胎した個体である。Nielen ら (1989) は、夏から秋にかけての飼料の栄養水準の変化による二排卵の増加の影響を示唆した。Karlsen ら (2000) は、光周性の変化が影響している可能性を指摘した。本結果に対しても、これらが影響を与えたと推察できる。

牛群サイズにおいて、牛群が大規模になるほど双子の出生リスクは増加する傾向があった。2産および3産では、牛群サイズが最も小さい水準と大きい水準間にそれぞれ有意差が認められた ($P < 0.01$)。全ての産次においては、いずれの水準間にも有意差が存在した ($P < 0.01$)。Nielen ら (1989) および Kinsel ら (1998) は、牛群の効果が双子率に対して有意であることを報告した。本研究では牛群ではなく牛群サイズとして統計モデルに含めたが、彼らの研究と同様に農家ごとの管理方法の違いが双子率に影響を与えている可能性がある。

空胎日数に関しては、空胎日数が79日以下の水準と比較して、2産では161から180日を除く水準、また3産においては全ての水準で有意差があり、双子のリスクが高かった (表5, $P < 0.01$)。空胎日数の延長が双子のリスクを増加させた背景には、繁殖障害に伴う治療やホルモン剤の投与が影響していると考えられる。3産では、121から140日のクラスでそのリスクが1.36倍と最も高かった。これは授精を行う方針や管理方法が産次によって異なることを暗示しているかもしれない。

305日乳量クラスでは、2産および3産とともに高乳量の水準ほど双子の出生リスクが高く、すべての水準間に有意差があった (表5, $P < 0.01$)。Nielen ら (1989) は

Table 7 Odds ratios and adjusted 99% confidence intervals of parity for twinning rate calculated from whole dataset

Parity	Odds ratio	Adjusted 99% confidence interval
First ^{ref}	1.00 ^a	—
Second	4.17 ^b	3.97–4.39
Third	5.23 ^c	4.97–5.51

^{ref} Reference

^{a–c} significantly different within column of each effect ($P < 0.01$)

Table 8 Odds ratios and adjusted 99% confidence intervals (CI) of calving month and herd size for twinning rate calculating by each phenotypic analysis

Effect	Level	First parity		Second parity		Third parity		Whole	
		Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI	Odds ratio	Adjusted 99% CI
Calving month	3–5	1.11 ^a	0.97–1.27	1.10 ^a	1.02–1.19	1.10 ^a	1.01–1.20	1.10 ^a	1.04–1.16
	6–8	1.17 ^b	1.14–1.49	1.21 ^b	1.12–1.30	1.28 ^b	1.19–1.39	1.24 ^b	1.18–1.31
	9–11	1.03 ^a	0.89–1.19	1.05 ^{ac}	0.97–1.14	1.08 ^{ac}	0.99–1.17	1.05 ^{ac}	1.00–1.11
	12–2 ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^c	—	1.00 ^c	—	1.00 ^c	—
Herd size	≤ 29 ^{ref}	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—	1.00 ^a	—
	30–59	1.09 ^a	0.97–1.23	1.04 ^a	0.97–1.12	1.08 ^b	1.01–1.16	1.09 ^b	1.04–1.14
	60–89	1.09 ^a	0.93–1.27	1.04 ^a	0.94–1.14	1.21 ^c	1.10–1.33	1.15 ^c	1.08–1.22
	90 ≤	1.13 ^a	0.98–1.30	1.18 ^b	1.08–1.28	1.29 ^c	1.18–1.41	1.27 ^d	1.21–1.35

^{ref} Reference

^{a–d} significantly different within column of each effect ($P < 0.01$)

泌乳日数 100 日までの累積乳量,そして Kinsel ら (1998) はピーク乳量の増加に対して,双子のリスクが高まることを報告した.しかし Nielen ら (1989) は,単子か双子の違いが 305 日乳量に対して影響はないとした. Fricke と Wiltbank (1999) および Lopez ら (2005) は,多排卵の個体の乳量レベルは単排卵の個体のものより高く,双子率の増加に対して影響していることを示した. Wiltbank ら (2006) は,高泌乳に伴う飼料摂取量の増加によって,ステロイド代謝を高める肝血流量が増加し,エストロゲンおよびプロゲステロン濃度の循環の減少を引き起こすことで,多排卵が起こる可能性を示唆した.本結果においても,この生理的メカニズムが,305 日乳量クラス間の双子の出生に対するリスクの相違をもたらしたと推察する.さらには,牛群サイズの結果のように,農家の乳量レベルによって管理方針が異なり,それが 305 日乳量に反映した可能性がある.305 日未完成記録の水準における双子のリスクは,高乳量の水準につづいて高かった ($P < 0.01$).この理由として,高生産の個体が一定数含まれたため,さらには妊娠前の繁殖障害や乳房炎などの疾病による治療の影響と考えられる.

2. 遺伝分析

表 9 には遺伝分析により推定した分散成分の推定値を示した.推定した牛群・分娩年の分散はかなり小さく,双子の発生に対する牛群・分娩年の同期グループの影響は小さいことが推察された.双子率の推定遺伝率は 0.18 であり,過去の報告と比べて高かった. Karlsen ら (2000) が線形サイアーモデルにより推定した初産および 2 産の遺伝率は,それぞれ 0.0078 および 0.0281 だった. Ghavi Hosseini-Zadeh ら (2009) は,閾値アニマルモデルで初産から 3 産の双子率の遺伝率をそれぞれ 0.074, 0.067 および 0.054 と推定した. Johanson ら (2001) は閾値サイアーモデルで 0.0871 の遺伝率を推定した. Ron ら (1990) は,閾値サイアーモデルおよび閾値 MGS モデルを用いて,0.10 および 0.11 の遺伝率を算出した.本研究では,反復モデルを当てはめることで,産次間の分散の違いを無視した.さらに,分析には近年のデータのみを使用した.本研究において推定された相対的に高い遺伝率は,これらに起因していることが考えられる.推定反復率は

0.19 であり,遺伝率とほぼ同値であった.恒久的環境分散が 0.006 と遺伝分散 (0.23) に比べて極めて小さく,反復の程度は遺伝要因の寄与によるものが大きい.

本研究では,双子率に対する表型のおよび遺伝的要因の調査を行った.表型分析の結果から,多くの研究報告と同様に双子は近年増加傾向にあり,双子の出生に対してさまざまな要因が複雑に影響していることが明らかになった.双子の抑制にあたり,初産では分娩月齢を早めることが有効であるものの,その他の要因について管理方法を見直すことは難しい.双子率の遺伝率は 0.18 と推定され,双子に対する遺伝的寄与がみられた.したがって,遺伝的に双子の発生を抑制することが可能であると考えられる.本研究の双子の遺伝率は,その他の繁殖や管理形質と比較しても遺伝率が高く (Abe ら 2009 ; 河原ら 2010 ; 家畜改良センター 2010),直接選抜による双子率の遺伝的改良が十分に可能な数値であると推察された. Ron ら (1990) は,双子率と難産に関する評価値間に有意な負の相関を報告しており,双子の発生の抑制が難産の低減を間接的にもたらすことも可能かもしれない.双子の増加は,乳量の遺伝的改良に伴う間接反応であることを示唆する報告 (Karlsen ら 2000 ; Ghavi Hosseini-Zadeh ら 2009) がある.一方,本研究グループの Masuda ら (2011) による調査では,初産から 3 産までの双子率と初産次 305 日乳量間にそれぞれ遺伝的関連がなかった.よって,乳量の遺伝的改良を停滞させることなく,双子を選抜できることが期待される.しかし,双子率に対する選抜を行うにあたり,他の産乳形質や体型形質などとの遺伝的関連を明らかにするなどの十分な検討が必要である.

謝 辞

本研究を遂行するに当たり,(社)北海道酪農検定検査協会,ならびに(社)日本ホルスタイン登録協会北海道支局には,分析で用いるデータを提供して頂いた.なお,本研究はグローバル COE プログラム「アニマル・グローバル・ヘルス」開拓拠点の支援を得て行われたものである.ここに記し深く感謝します.

文 献

- Abe H, Masuda Y, Suzuki M. 2009. Relationships between reproductive traits of heifers and cows and yield traits for Holsteins in Japan. *Journal of Dairy Science* **92**, 4055–4062.
- Beerepoot GMM, Dykhuizen AA, Nielen M, Schukken YH. 1992. The Economics of Naturally Occurring Twinning in Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science* **75**, 1044–1051.
- Fricke P. 2001. Review : Twinning in dairy cattle. *Professional Animal Science* **17**, 61–67.
- Fricke P, Wiltbank MC. 1999. Effect of milk production on the incidence of double ovulation in dairy cows. *Theriogenology* **52**, 1133–1143.
- Ghavi Hosseini-Zadeh N, Nejati-Javaremi A, Miraei-Ashtiani SR,

Table 9 Posterior means (standard deviation) of each parameter using a threshold repeatability animal model

Variance component ¹			Heritability	Repeatability
σ_{hy}^2	σ_a^2	σ_{pe}^2		
0.02	0.23	0.01	0.18 (0.008)	0.19 (0.008)

σ_{hy}^2 : herd-year variance

σ_a^2 : additive genetic variance

σ_{pe}^2 : permanent environment variance

¹residual variance was set to 1.00.

- Kohram H. 2009. Estimation of variance components and genetic trends for twinning rate in Holstein dairy cattle of Iran. *Journal of Dairy Science* **92**, 3411–3421.
- Johanson JM, Berger PJ, Kirkpatrick BW, Dentine MR. 2001. Twinning Rates for North American Holstein Sires. *Journal of Dairy Science* **84**, 2081–2088.
- 家畜改良センター. 2010. 乳用牛評価報告 第30号. 独立行政法人家畜改良センター, 福島県.
- Karlsen A, Ruane J, Klemetsdal G, Heringstad B. 2000. Twinning rate in Norwegian cattle : Frequency, (co)variance components, and genetic trends. *Journal of Animal Science* **78**, 15–20.
- 河原孝吉, 後藤裕作, 増田 豊, 山口 諭, 鈴木三義. 2010. ホルスタインにおける縦断2値データを使用した雌牛の受胎率に影響する遺伝的および環境的要因. 日本畜産学会報 **81**, 121–132.
- Kinsel ML, Marsh WE, Ruegg PL, Etherington WG. 1998. Risk Factors for Twinning in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* **81**, 989–993.
- Lopez H, Caraviello DZ, Satter LD, Fricke PM, Wiltbank MC. 2005. Relationship between level of milk production and multiple ovulations in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* **88**, 2783–2793.
- López-Gatius F, López-Béjar, Fenech M, Hunter RHF. 2005. Ovulation failure and double ovulation in dairy cattle : risk factors and effects. *Theriogenology* **63**, 1298–1307.
- Masuda Y, Baba T, Kaneko H, Suzuki M. 2011. Genetic analysis of twinning rate and milk yield using a multiple-trait threshold-linear model in Japanese Holsteins. *Proceedings of the 62nd Annual Meeting of the European Federation of Animal Science*, Stavanger, Norway, 17–111 (Abstract).
- Nielen M, Schukken YH, Scholl DT, Wilbrink HJ, Brand A. 1989. Twinning in dairy cattle : A study of risk factors and effects. *Theriogenology* **32**, 845–862.
- Ron M, Ezra E, Weller JL. 1990. Genetic analysis of twinning rate in Israeli Holstein cattle. *Genetics. Selection Evolution* **22**, 349–359.
- Silva del Río N, Kirkpatrick BW, Fricke PM. 2006. Observed frequency of monozygotic twinning in Holstein dairy cattle. *Theriogenology* **66**, 1292–1299.
- Silva del Río N, Stewart S, Rapnicki P, Chang YM, Fricke PM. 2007. An observational analysis twin births, calf sex ratio, and calf mortality in Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **90**, 1255–1264.
- Statistical Analysis Systems (SAS). 2004. *SAS OnlineDoc® 9.1.3*. SAS Institute, Cary, NC.
- Tsuruta S, Misztal I. 2006. THRGIBBS1F90 for estimation of variance components with threshold-linear models. *Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Belo Horizonte, Brazil, CD-ROM Communication, 27–31.
- Weller JL, Golik M, Seroussi E, Ron M, Ezra E. 2008. Detection of Quantitative Trait Loci Affecting Twinning Rate in Israeli Holsteins by the Daughter Design. *Journal of Dairy Science* **91**, 2469–2474.
- Wiltbank M, Lopez H, Sartori R, Sangsritavong S, Gumen A. 2006. Changes in reproductive physiology of lactating dairy cows due to elevated steroid metabolism. *Theriogenology* **65**, 17–29.

Phenotypic and genetic factors of twinning rate in Japanese Holsteins

Toshimi BABA¹, Hitomi KANEKO², Yutaka MASUDA² and Mitsuyoshi SUZUKI²

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

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

Corresponding : Mitsuyoshi SUZUKI (fax : +81 (0) 155–49–5414, e-mail : mit@obihiro.ac.jp)

The objective of this study was to investigate phenotypic and genetic factors of twinning rate, using records from first to third parity of Holsteins calved in Hokkaido from 2000 to 2007. Phenotypic analysis was conducted by logistic regression analysis for each parity and the whole dataset. Genetic analysis was carried out by using threshold repeatability animal model. Twinning rate of all parities tended to increase from 2004 in calving year. Summer calving was a high risk factor for twinning. The risk of twinning birth increased in the older age in first parity. The association between twinning rate and calving age was little in second parity and none in third parity. However, the risk of twinning birth increased as parity increased. For second and third parity, 305-day milk yield, days open and condition of calf in previous parity were significant factors for twinning rate. Heritability and repeatability for twinning rate were 0.18 and 0.19, respectively. This result suggests that genetic improvement of twinning rate by direct selection is feasible.

Nihon Chikusan Gakkaiho **83** (2), 125–132, 2012

Key words : genetic parameter, Holstein, phenotypic factor, twinning rate.