黒毛和種雄牛における ロバートソン型転座と繁殖能力の関連

似鳥和子 三宅陽一* 立野裕幸¹⁾ 金田義宏²⁾

岩手大学・農学部, ¹⁾旭川医科大学・生物学教室, ²⁾東京農工大学・農学部

要 約 黒毛和種の種雄牛および種雄牛候補牛計119頭を対象に、染色体分析を実施し、系統における転座保有牛の分布、繁殖能力に及ぼす影響について検討した。染色体分析の結果、雄牛119頭のうち10頭(8.4%)に1/29型(6頭)と7/21型(4頭)の2種類の染色体転座が認められた。系統別にみると5系統中3系統(C系、D系、E系)に転座保有牛の分布が認められ、転座型において、C系、D系では1/29型、D系、E系では7/21型が認められた。1/29型転座を保有する雄牛1頭と正常核型を示す雄牛4頭の精液性状を調べた結果、転座保有牛と正常牛との間に差異は認められなかった。また、試験交配時の受胎率を調べたところ、正常牛群で平均62.5%、転座保有牛では44.1%であり、 χ^2 検定の結果、両群間に有意な差($P<0.05$)が認められた。さらに転座保有牛と正常牛の精子の染色体分析を行った結果、不均衡な核型を持つ精子が正常牛では認められなかったのに対し、転座保有牛では114個中5個(4.4%)に認められた。また構造異常精子が正常牛で144個中22個(15.2%)に認められたのに対し、転座保有牛では114個中34個(29.8%)に認められ、 χ^2 検定の結果、両群間に有意な差($P<0.01$)が認められた。以上の結果より、黒毛和種雄牛では、1/29型と7/21型の2種類のロバートソン型転座が広く分布していることが認められた。また各系統での転座保有牛の分布には偏りがみられ、黒毛和種の転座の起源は特定の系統に由来することが考えられた。繁殖能力に及ぼす影響については、精液性状、精子形成に異常が認められていないものの、受胎率の低下が明らかなことから、その原因は転座保有牛に不均衡型や構造異常を示す精子が高率に発生していることに関連していると思われる。

——キーワード: 黒毛和種、雄牛、染色体転座、繁殖性

東北家畜臨床研誌 19 (1): 18-24, 1996

ABSTRACT The relationship between Robertsonian translocation and fertility in the herd of Japanese Black bulls.

Kazuko Nitadori, Y-I. Miyake*, H. Tateno¹⁾, Y. Kaneda²⁾ (Faculty of Agriculture, Iwate University, ¹⁾Department of Biological Sciences, Asahikawa Medical College, ²⁾Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology)

To study the relationship between Robertsonian translocation and fertility in the herd of Japanese Black bulls, the cytogenetical survey was carried out on the 119 bulls. Ten bulls (8.4%) showed the 2 types of Robertsonian translocation; 1/29 translocation (6 bulls) and 7/21 translocation (4 bulls). Translocation carrier bulls were derived from 3 strains (C-E) out of 5 strains (A-E) in Japan, showing 1/29 translocation only in C strain, both types of translocation in D strain, and 7/21 translocation only in E strain. The semen quality in a bull with 1/29 translocation did not differ from those in the 4 bulls with normal karyotype. The conception rate (44.1% in average) in bulls with translocation was significantly different from those (62.5% in average) in normal bulls ($p<0.05$). As a result of the sperm chromosome study using an interspecific *in vitro* fertilization system with zona-free hamster oocytes, the incidence of chromosomally unbalanced spermatozoa was 4.4% (5/114 sperms) in a translocation carrier bull. The incidences of structurally abnormal spermatozoa were 29.8% (34/114 sperms) in a translocation carrier bull, and were higher than those of 15.2% (22/144 sperms) in normal bulls with a significant difference ($p<0.01$). From the results obtained, it seemed that 2 types of Robertsonian translocation are widely spread in the herd of Japanese Black bulls and may be derived from the fixed strains. And it was estimated that the cause of low fertility in translocation carrier bulls may be correlated with a high incidence of unbalanced and structurally abnormal sperms.

——Key Words: chromosome translocation, fertility, bull, Japanese Black

Tohoku J. Vet. Clin. 19 (1): 18-24, 1996

Received: 2 April 1996 / Accepted: 15 May 1996

*Correspondence to: Y-I. Miyake, Laboratory of Theriogenology, Department of Veterinary Medicine, Faculty of Agriculture, Iwate University, Morioka 020, Japan.
(〒020 盛岡市上田3-18-8 Ⅱ: 0196-21-6236)

緒 言

家畜の繁殖や発育などを阻害し、生産性を低下させる要因の1つとしてロバートソン型転座の発生が数多く報告 [5、11、21、29、36] されている。このようなロバートソン型転座は親から子へ約2分の1の確率で遺伝するため [1、2、7、15、20、28]、種雄牛がこれを保有していると、染色体転座は次世代に急速に拡散していくことが知られている [4]。

日本固有の品種である黒毛和種牛におけるロバートソン型転座の発生は、榊田ら [23] が7/21型転座を発見して以来、7/21型転座 [13、25、27] と1/29型転座 [13、22、25] の2種類の転座があることが報告されている。日本における転座の保有率は、種雄牛を対象によく調べていて、日本短角種で0%、ホルスタイン種で2.8%であるのに対し、黒毛和種では10.5%と高いことが報告 [25] されている。これらのことから、黒毛和種においてロバートソン型転座は広く分布しているものと思われる。

このような染色体転座を保有する個体では、不均衡な配偶子が形成されるため、たとえ受精しても受精卵または胚の段階で死滅し、結果として受胎率の低下を引き起こしているのではないかと考えられる。スウェーデン赤雌牛では転座が繁殖成績の低下、すなわち初回授精でのノンリターン率や受胎率の低下などと相関があることが報告 [7-9、30] されている。また、黒毛和種の雌牛でも、転座により繁殖成績の低下がみられたという報告 [31] がある。

一方、ロバートソン型転座を保有する雄牛では、繁殖能力に対する影響は少ないのではないかと考えられている。これまで研究されてきた外国種の雄牛では、染色体転座保有牛の交尾行動、精液性状、精子形成能などは、正常な核型を示す個体と差異は認められなかったと報告 [3、6、20] されている。しかし、外国種での報告は、交尾行動、精液性状、精子形成能において優れた成績を示すことを条件に選抜された種雄牛でのみ調査されたため、染色体転座の保有と繁殖能力との間に有意な相関がみられなかった結果になったと思われる。また、黒毛和種の雄牛における転座の保有と受胎成績の関連についてはよくわかっていないことが多い。

そこで本研究では、黒毛和種の雄牛（種雄牛、種雄牛候補牛）を対象に、染色体の転座保有の状況をはじめとして、精液性状、受胎率、精子の染色体分析などについての調査を行い、雄牛における染色体転座と繁殖能力との関連について検討した。

材料および方法

1. 黒毛和種の種雄牛および候補牛の染色体分析

黒毛和種雄牛における染色体転座の保有率を知る目的で、種雄牛44頭（A 1～44）、間接検定牛48頭（B 1～48）、直接検定牛20頭（C 1～20）、すでに選抜からはずれていた雄牛7頭（D 1～7）の計119頭を対象に、常法 [24] にしたがって染色体標本作製して染色体分析を行った。

2. 系統の調査

染色体転座保有牛の分布において系統間に差があるか調べるために、前述の染色体を分析した供試牛119頭について、全国和牛登録協会の登録書をもとにして系統調査を行った。

3. 精液性状および繁殖成績の調査

黒毛和種雄牛における染色体転座と繁殖能力との関連を知る目的で、染色体分析を行った間接検定中の雄牛48頭のうち、1/29型の染色体転座保有牛1頭（B 1）と、正常核型保有の4頭（B 2～5）の精液性状と受胎成績を調べた。精液性状の調査は精液採取時の日齢、精液量、pH、精子数、活力、生存率、奇形率の項目について、受胎成績の調査は交配頭数、受胎頭数、受胎率の項目について調査した。

4. 精子の染色体分析

染色体転座を保有する雄牛（B 1）と正常核型を示す雄牛（B 2）の精子とゴールデンハムスターの卵子の体外受精法を応用したウシ精子染色体の直接分析法 [35] により、精子の染色体分析を行った。

結 果

1. 黒毛和種の種雄牛および候補牛の染色体分析結果

種雄牛44頭（A 1～44）、間接検定牛48頭（B 1～48）、直接検定牛20頭（C 1～20）およびすでに選抜から外れていた雄牛7頭（D 1～7）、4群計119頭を対象に行った染色体分析の結果は、表1に示すとおりである。

4群の119頭中109頭（91.6%）は60、XYの正常の核型を示し、10頭（8.4%）が転座型を示した。牛群別に転座型の保有率を検討したところ、種雄牛では44頭中1/29型転座をヘテロで保有するものは2頭（4.5%）、7/21型転座をヘテロで保有するものが4頭（9.1%）に認められた。間接検定牛では48頭中1/29型転座をヘテロで保有するものが1頭（2.1%）に認められた。直接検定牛では20頭中1/29型転座をヘテロで保有するものが3頭（15.0%）に認められた。その他のすでに選抜からもれた7頭はすべて正常核型を示した。結局、1/29型

表1. 黒毛和種雄牛における転座保有率

群	検査 頭数	正常牛	転座 保有率	転座型		転座保有 率 (%)
				1/29	7/21	
種 雄 牛	44	38	6	2	4	13.6
間接検定牛	48	47	1	1	0	2.1
直接検定牛	20	17	3	3	0	15.0
そ の 他	7	7	0	0	0	0
計	119	109	10	6	4	8.4

転座をヘテロで保有する (59, XY, t (1q, 29q)) ものが6頭 (5.0%)、7/21型転座をヘテロで保有する (59, XY, t (7q, 21q)) ものが4頭 (3.4%) に認められた。

2. 系統別の調査結果

染色体分析を行った119頭について系統別に調査した結果は、表2に示すとおりである。

表2. 系統における転座保有率の比較

系 統	検査 頭数	正常牛	転座 保有牛	転座型		転座保有 率 (%)
				1/29	7/21	
A 系	1	1	0	0	0	0
B 系	13	13	0	0	0	0
C 系	19	18	1	1	0	5.3
D 系	82	75	7	5	2	8.5
E 系	4	2	2	0	2	50.0
計	119	109	10	6	4	8.4

5系統のうち、A系 (1頭)、B系 (13頭) の2系統では転座の分布がみられなかった。C系では、19頭中1頭 (5.3%) に1/29型転座、D系では82頭中7頭 (8.5%) に転座が認められ、そのうち5頭 (6.1%) は1/29型転座、2頭 (2.4%) は7/21型転座を示した。E

系では4頭中2頭 (50.0%) に7/21型転座が認められた。

3. 精液性状および繁殖成績の調査結果

1/29型転座を保有する間接検定牛B1と、正常核型を示すB2～5の4頭における精液性状を調べた結果、精液量、精子数、生存率、奇形率、活力の5項目の検査成績において、転座保有牛と正常牛群間に有意差は認められなかった。また、試験交配の受胎率を調べたところ、転座牛 (B1) で44.1%、正常牛 (B2～5) では57.7～66.3、平均62.5%であり、 χ^2 検定の結果、転座保有牛の受胎率は正常牛のそれに比べて有意 ($P < 0.05$) に低かった。

4. 精子の染色体分析結果

1) 精子の染色体分析の結果は、表3に示すとおりである。

正常牛 (B2) では、精子145個中30,X、30,Yの正常核型が144個 (99.3%)、染色体不分離による高倍数体 (31,YY) が1個 (0.7%) に認められた。また染色体切断などの構造異常が、22個 (15.2%) に認められた。一方、転座保有牛 (B1) では、精子144個中正常核型が54個 (47.4%)、転座染色体を含む均衡型 (29,X,t、

図1

表3. 黒毛和種雄牛における精子の染色体分析

分離タイプ	核 型	正 常 牛 (B2)		転座保有牛 (B1)	
		分析した精子数	(%)	分析した精子数	(%)
交互分離	正 常	30, X	70 (48.3)	24 (21.1)	
		30, Y	74 (51.0)	30 (26.3)	
	計	144	(99.3)	54	(47.4)
	均 衡	29, X, t	0	25 (21.9)	
隣接分離		29, Y, t	0	30 (26.3)	
	計	0		55 (48.2)	
	不 均 衡	30, X, t	0	2 (1.8)	
不 分 離		30, Y, t	0	3 (2.6)	
	計	0		5 (4.4)	
高倍数体	31, YY	1 (0.7)		0	
	計	145		114	
そ の 他	構造異常	22 (15.2)		34 (29.8)	

表4. 構造異常精子の出現頻度

分離タイプ	核 型	正常牛 (B 2)	転座保有牛 (B 1)
交 互 分 離	正 常	22/144* (15.2)**	19/54 (35.2)
	均 衡	0	19/55 (23.6)
隣 接 分 離	不 均 衡	0	2/5 (40.0)

* 分析した精子数

** 構造異常精子数/分析した精子数 (%)

29,Y,t) が55個 (48.2%)、転座染色体と1番または29番染色体を1本多く持つ不均衡型 (30,X、30,Y) (図1) が5個 (4.4%) に認められた。また構造異常精子が34個 (29.8%) に認められ、その出現率は χ^2 検定の結果、転座保有牛 (B 1) では、正常牛 (B 2) のそれと比べて有意 ($P < 0.01$) に高かった。

2) 異なる核型の精子における構造異常の出現頻度は表4に示すとおりである。

構造異常は正常牛 (B 2) では正常核型精子にのみに出現し、その頻度は15.2% (144個中22個) であった。転座保有牛 (B 1) では、正常核型精子で54個中19個 (35.2%)、均衡型精子で55個中19個 (23.6%)、不均衡型精子で5個中2個 (40.0%) に出現したが、転座染色体の有無と構造異常の出現において相関性は認められなかった。

考 察

本試験の結果、黒毛和種雄牛119頭中10頭 (8.4%) に1/29型 (5.0%) と7/21型 (3.4%) の染色体転座が認められたが、これと従来の報告 [14、23、25、27] を加味して考えると、黒毛和種における転座保有率は他品種に比べて高く、しかも何世代にも渡って国内で広く分布していると考えられる。また、転座保有率は牛群間で大きな差異があり、間接検定牛で保有率が低く、選抜からもれた牛では転座保有牛は認められなかった。わが国では肉牛の場合、種雄牛の選抜は繁殖能力よりむしろ肉質を重視する傾向がある。すなわち、直接検定では増体重、飼料摂取率の項目について、間接検定では試験交配により得た次世代の産肉能力について検討し選抜するシステムとなっているため、選抜基準は繁殖能力をとくに重視する乳牛などと比較して異なっている。そのため、種雄牛の選抜結果と転座保有の有無には関連性が認められなかったのではないかと考えられた。

本試験で、系統における転座保有の分布を調べたところ、転座の起源は特定の系統に由来していることが窺われた。わが国では黒毛和種の改良・造成にあたり、1900

年から日本にヨーロッパからSimmental種、Ayrshire種、Brown Swiss種が導入され、これと国内の在来種が交配されている [26]。これらのうち、Simmental種とBrown Swiss種には1/29型転座の存在が報告 [10] されている。とくに、1/29型転座の分布が認められたC系およびD系に、Brown Swiss種が導入されていたという報告 [26] があることから、黒毛和種における1/29型転座はBrown Swiss種を介して持ち込まれたものと思われる。一方、7/21型転座については黒毛和種でのみ報告されていることから、この転座の起源は黒毛和種にあるものと思われる。しかし、黒毛和種の基礎牛となった在来種の見島牛では、7/21型転座は認められなかったという報告 [12] がある。また、7/21型転座ではC-Band分染法により二動原体型を示していることから、7/21型転座は近年になって黒毛和種に発生したのではないかと考えられている [12]。今回の試験では検査対象のデータ数が不足であったため、系統により転座保有率に差異がみられたとも考えられるので、今後、現存の保有率に系統間での有意差の有無を検定するためには、各系統から母集団として600頭を確保することが望まれる。

精子の染色体分析の結果、正常牛の1頭では正常核型が99.3%、染色体不分離による高倍数体が0.7%の精子に認められ、正常種雄牛での異数体精子の自然発生率 ($1.1 \pm 0.6\%$) [34] と差異はなかった。これに対し、転座保有牛では、正常核型と均衡核型の割合がほぼ1:1となり、さらに正常牛ではみられなかった不均衡型が4.4%の精子に認められた。Tatenòら [34] は、7/21型転座を保有する黒毛和種の種雄牛について精子の染色体分析を行い、不均衡型が2.7%の精子に認められたと報告している。また、精子の染色体分析の結果、染色体切断や染色体交換などの構造異常が高い頻度で認められた。構造異常精子の出現率は、正常牛で15.2%、転座保有牛では29.8%であり、両群間に有意な差が認められた。このような構造異常精子が出現する理由として次のような3つの仮説が考えられる。

① 1/29型転座雄牛では、構造異常染色体を示す精子が正常牛と比べて高い頻度で形成されている。

② 動原体部の連結や交換が多いことから、ハムスター卵子の中ではウシ精子染色体動原体部（ヘテロクロマチン領域）のプロタミンがヒストンタンパクへ置換されず、DNA複製時に異常が起きている可能性がある。

③ ゴールデンハムスター卵の中には異種精子のDNAを認識する機構があり、それによってDNAが切断され、染色体異常が形成されている可能性がある。

この①の仮説において、転座染色体の存在が構造異常を引き起こす直接的原因となっているかどうかを知るために、核型別の構造異常染色体の出現率を調べた。その結果、出現率にバラツキがみられ、構造異常と転座染色体の間に一定の関連性は認められなかった。しかし、転座保有牛における構造異常精子の出現率は正常牛のそれに比べ約2倍の高頻度であることから、構造異常の原因として転座染色体の影響がないとは断定出来ない。おそらく、染色体の動原体部で異常融合がみられるロバートソン型転座を保有する個体では、②の仮説のようにDNA複製時に異常が起こっている可能性があると考えられる。そのため今後他の1/29型転座を保有する個体の精子の染色体分析との比較を行い、構造異常が転座染色体と関連しているのか、それとも個体差によるのかを調べる必要がある。さらに、この構造異常が②と③の仮説のように異種間の体外受精により引き起こされたものであるかどうかを調べるために、同種における体外受精法により得た胚の染色体標本作製し、正確な核型分析を行う必要があると思われる。

ところで、雄牛における転座の繁殖能力に及ぼす影響を知る目的で、精液性状について検討したが、検査の各項目において正常な核型を有する牛群と転座を保有する牛群の間に有意差は認められなかった。このことから、染色体転座ならびに不均衡型や構造異常を示す精子の形成は、その個体の精液性状に悪影響を及ぼしているとは思われなかった。しかしながら、試験交配による受胎率を調査したところ、転座保有牛の受胎率は44.1%であり正常牛群の62.5%ならびにわが国の黒毛和種雄牛における平均受胎率（66.8%）[17]と比較して有意に低いことが認められた。DyrendahlとGustavsson [3] は、1/29型転座保有牛では、交尾行動、精液性状に異常は認められないが、ノンリターン率が低く、不妊による雌牛の淘汰率が高いなどの繁殖能力の低下がみられたと報告している。またKingら [18]、Schmutzら [32] は、1/29型転座を保有する個体では、造精機能に異常は認

められないが、不均衡な配偶子による胚の早期死滅が高頻度（5.3～20.5%）に起こることによる受胎成績の低下が認められたと報告している。本試験の結果は、これらの報告とよく一致するものであった。しかし、本試験での転座保有牛の受胎率の低下は、不均衡な配偶子の形成によって引き起こされたものであることと、併せて構造異常精子の発生によるものと考えられた。おそらく、構造異常をもつ精子はたとえ卵核内に侵入しても前核同士との接合が起こらない、または接合しても次世代の分裂時に異常が起こることにより受胎率の低下をきたすのではないかと考えられる。染色体転座が構造異常精子の発生にどの程度関与しているかは明らかでないが、染色体異常精子の形成を招来し、受胎率の低下に関連している可能性が示唆された。

ところで、種雄牛が染色体転座を保有していると、転座は次世代以降に約2分の1の確率で遺伝し、急速にその子孫に染色体転座を広めるため、娘牛群での繁殖性の低下とそれに起因する経済的損失をもたらす原因となることが考えられる。そのようなことから、オーストラリア、スウェーデン、ノルウェー、イギリス、フランス、ハンガリーやドイツなどのヨーロッパ各国では、染色体転座による経済的損失を防ぐために、種雄牛の染色体分析を実施したり、他の国からの転座保有種雄牛やその精液の輸入を禁止している [10、16]。スウェーデンでは、人工授精に供用する雄牛に染色体異常が認められれば殺処理している。その結果、転座を保有する牛が年々減少するのに比例して雌牛のノンリターン率は年々増加していることが報告 [10] されている。従って、わが国においても種雄牛選抜時に染色体検査を実施し、転座保有種雄牛を供用しないことが望ましいと思われる。

一方、今回調査した種雄牛では、その肉質に関する遺伝的素因が非常に高く評価されていて、その精液の需要は多い。これらの種雄牛が肉質に関する優良な遺伝形質を実際に保有している場合、それが転座と相関がある可能性がないことは否定できない。もし肉牛の肉質に関する優良な遺伝形質と染色体転座に相関が認められれば、染色体転座は畜産経営にとって、望ましい遺伝的素因となる。このようなことから、転座保有牛を全て淘汰することが染色体転座に対する根本的な解決ではないものと思われる。

以上のことから、染色体転座が黒毛和種の雄牛において繁殖能力の低下を招来している可能性が示唆され、日本でも染色体転座に対する対処の方法を早急に確立する必要があると思われる。しかし、黒毛和種の場合、染色

体異常による繁殖能力への弊害よりむしろ肉質に対する遺伝的素因を重視する傾向があるため、諸外国と同様な対処は難しいと思われる。ゆえに、わが国の黒毛和種牛における染色体転座の繁殖能力や肉質に及ぼす遺伝的素因に関する研究は、より組織的、より広範囲にわたって行われることが必要な時期に到達しているものと思われ、早急に染色体転座の生体の遺伝的素因に対する影響を解明し、日本独自の対処の方法をみいだしていくことが必要である。

引用文献

1. Amrud, J. (1969) : Centric fusion of chromosomes in Norwegian Red cattle (NRF). *Hereditas* 62: 293-302.
2. Blazak, W. F. & Eldridge, F. E. (1977) : A Robertsonian translocation and its effect upon fertility in Brown Swiss Cattle. *J. Dairy Sci.* 60: 1133-1142.
3. Dyrendahl, I. & Gustavsson, I. (1979): Sexual functions, semen characteristics and fertility of bulls carrying the 1/29 chromosome translocation. *Hereditas* 90: 281-289.
4. Eldridge, F. E. (1975) : High frequency of a Robertsonian translocation in a herd of British White cattle. *Vet. Rec.* 96: 71-73.
5. Eldridge, F. E (1985) : Cytogenetics of Livestock. AVI Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut, 123.
6. Gary, F., Concordet, D., Berland, H. M., Berthelot, X. & Darre, R. (1991) : Does the 1/29 robertsonian translocation affect the fertility of Blonde D'Aquitaine breed bull? *Theriogenology* 36: 419-424.
7. Gustavsson, I. (1969) : Cytogenetics, distribution and phenotypic effects of a translocation in Swedish cattle. *Hereditas* 63: 68-169.
8. Gustavsson, I. (1971) : Culling rates in daughters of sires with a translocation of centric fusion type. *Hereditas* 67: 65-74.
9. Gustavsson, I. (1971) : Chromosomes of repeat-breeder heifers. *Hereditas* 68: 331-332.
10. Gustavsson, I. (1979) : Distribution and effects of the 1/29 Robertsonian translocation in cattle. *J. Dairy Sci.* 62: 825-835.
11. Gustavsson, I. & Rockborn, G. (1964) : Chromosome abnormality in three cases of lymphatic Leukaemia in cattle. *Nature* 203: 990.
12. Hanada, H. (1994) : Robertsonian Translocation and Its Effect on Fertility in Japanese Black cattle. *JARQ.* 28: 206-211.
13. Hanada, H., Muramatsu, S., Abe, T. & Fukushima, T. (1981) : Robertsonian chromosome polymorphism found in a local herd of the Japanese Black cattle. *Ann. Genet. Sel. Anim.* 13: 205-211.
14. 花田、長嶺、樋口、村松、福島 (1991) : 黒毛和種におけるロバートソン型転座個体の出現頻度と繁殖性、日畜会報 62: 540-545.
15. Harvey, M. J. A. (1972) : Chromosome abnormalities of cattle in Britain. *Vet. Rec.* 91: 630.
16. Harvey M. J. A. (1976) : Veterinary cytogenetics. *Vet. Rec.* 98: 479-481.
17. 家畜改良事業団 (1994) : 平成5年受胎調査成績、42-43.
18. King, W. A., Linares, T. & Gustavsson, I. (1981) : Cytogenetics of preimplantation embryos sired by bulls heterozygous for 1/29 translocation. *Hereditas* 94: 219-224.
19. Kovacs, A. (1689) : Application of cytogenetics to cattle breeding improvement. In Clive, R.E. & Halnan, I. Cytogenetics of animals. C·A·B International, Oxon, 221-234.
20. Logue, D. N. & Harvey, N. J. A. (1978) : Meiosis and spermatogenesis in bulls heterozygous for presumptive 1 / 29 Robertsonian translocation. *J. Reprod. Fert.* 54: 159-165.
21. Long, S. E. (1985) : Centric fusion translocation in cattle: A review. *Vet. Rec.* 116: 516-518.
22. 榊田、塩谷、福原 (1980) : 黒毛和種における染色体のロバートソン型転座、日畜会報 51: 26-32.
23. 榊田、高橋、副島、和田 (1978) : 黒毛和種牛種雄牛およびその子牛に認められた染色体のCentric

24. 三宅 (1991) : 誰でも、どこでも、いつでもできる！
「染色体標本作製用キット」の考案、獣畜新報 47:
141-142.
25. 三宅、金田 (1991) : 乳牛および肉用種雄牛におけ
る染色体の分析—染色体転座の保有率、転座保有種
雄牛の受胎率および精液性状、東北家畜臨研誌
14: 91-92.
26. 並河 (1978) : 肉牛、内藤元男監修、pp. 1113-1114
畜産大事典、養賢堂、東京.
27. 岡本、吉沢、村松 (1981) : 黒毛和種牛におけるロ
バートソン型転座染色体について、宇都宮大農報
11: 423-432.
28. Pollock, D. L. & Bowman, J. C. (1974) : A
Robertsonian translocation in British
Friesian cattle. J. Reprod. Fert. 40: 423-432.
29. Rangel-Figueiredo, T. & Iannuzzi, L. (1993)
: Frequency and distribution of rob(1;29) in
three Portuguese cattle breeds. Hereditas
119: 233-237.
30. Refsdal, A. O. (1976) : Low fertility in bulls
with 1/29 translocation. Acta Vet. Scand.
17: 190-195.
31. 坂本、三宅、岡田、金田 (1996) : 黒毛和種雌牛の
繁殖効率に及ぼすロバートソン型転座の影響、東北
家畜臨研誌 19: 10-17.
32. Schmutz, S. M., Moker, J. S., Barth, A. D.
& Mapletoft, R.J. (1991) : Embryonic loss
in superovulated cattle caused by the 1;29
Robertsonian translocation. Theriogenology
35: 705-714.
33. Swartz, H. A. & Vogt, D. W. (1983) :
Chromosome abnormalities as a cause of
reproductive in heifers. J. Hered. 74: 320-324.
34. Tateno, H., Miyake, Y-I., Mori, H.,
Kamiguchi, Y. & Mikamo, K. (1994) :
Sperm chromosome study of two bulls het-
erozygous for different Robertsonian
translocation. Hereditas 120: 7-11.
35. 立野、上口、島田、美甘 (1986) : 異種間体外受精
法の応用 (1、2). 遺伝 40.
36. Wilson, T. D. (1990) : Identification of the
1/29 Robertsonian translocation chromo-
some in British Friesian cattle. Vet. Rec.