〔ミニレビュー〕

和牛の選抜基準 －外貌から遺伝子へ－

佐々木義之

京都大学名誉教授、ビッグ研究所（株）

Selection criterion for Wagyu cattle －visual judging to gene diagnosis－

Yoshiyuki SASAKI

Emeritus Professor of Kyoto University, BIG Institute Co. Ltd.

1．はじめに

一般に、選抜とは選抜基準により望ましい個体と望ましくない個体とを判別し、望ましい個体を保留し、それらに後代を生産させる一方、望ましくない個体は淘汰することであるが、そのねらいは当該集団における遺伝的改良を図ることである。1世代当たりの遺伝的改良量（ΔG）は式（1）に示すように選抜強度（i）と遺伝標準偏差（σ_A）と選抜基準の正確度（ρ_{AI}）との積で表される（Falconer と Mackay 1996a；佐々木 1994a）。

$$\Delta G = i\ \sigma_A\ \rho_{IA} \quad \cdot\cdot\cdot \quad (1)$$

ところが、遺伝標準偏差は対象集団における遺伝的変異の大きさを示し、遺伝的変異がなければ育種をすすめることができない。したがって、遺伝的変異がないか少ない場合には遺伝的変異を創り出した後に育種をすすめることになる。いずれにしても、対象集団が決まれば遺伝標準偏差は決まってくる。一方、選抜強度と正確度は諸々の条件によって大きく変化する。選抜強度は選抜個体数の選抜対象個体数に対する割合すなわち選抜率に依存し、選抜率が低ければ低いほど選抜強度は強くなり、遺伝的改良量が大きくなる。したがって、集団を維持するのに必要な選抜個体数が決まれば、できるだけ多くの選抜対象個体から選抜する必要がある。選抜対象個体を多くするためには、評価しやすい選抜基準であることが望ましい。他方、選抜の正確度は用いる選抜基準がどれだけ正確に遺伝的能力を反映しているかの尺度であり、選抜基準によって大きい違いがある。このように、二つのファクターは選抜基準に密接に関連している。言い換えれば、どのような選抜基準を用いるかが選抜育種の要であると言っても過言でない。

そこで、わが国の肉牛においても、選抜基準を中心に技術革新が進められ、過去40年間に著しい発展を遂げてきた。30年くらい前までは外貌などの測定しやすい形質が用いられ、つぎに能力検定などにより得られる生産形質情報、さらに育種価情報を用いるようになり、近年は生産形質を支配している遺伝子と強く連鎖しているDNAマーカー型あるいは責任遺伝子自体の遺伝子型を用いるところに近づいてきている。

2．外貌審査

家畜の改良は多くの場合外貌審査に端を発している（Harrison ら 1940；Yapp 1959；Beeson ら 1970）。これはそれぞれの家畜種やそれぞれの地域の家畜について、用途に応じて理想体型を定め、その理想体型に個々の家畜がどの程度かなったものであるかを審査するものである。より理想体型に近い個体に高得点を与えることによって改良が図られた。和牛の場合も同様であった（羽部 1968；上坂 1979）が、わが国の和牛に特徴的な点は被毛、皮膚、角質、角色、蹄などを資質と称して、この改良に力点が置かれたことである。そのねらいは役牛として飼育された時代はそれ自身の改良にあったが、肉牛となってからは肉質改良の手掛かりとすることにあった。

外貌審査は生体のまま手軽に評価することができるため、多数の個体について評価し、選抜対象個体数を大きくすることが非常に容易であるという利点がある。したがって、選抜強度（i_I）を強くすることができる。しかし、資質をはじめ外貌形質（I）が産肉性（T）選抜の拠り所となる、すなわち選抜指標として有効で

連絡先：佐々木義之、ビッグ研究所（株）
〒520-0865　大津市南郷2丁目36の6
(e-mail: sasaki@kra.biglobe.ne.jp)

表1. 資質形質と肉質形質との間の表型および遺伝相関係数

肉質形質	資質形質			
	被毛	皮膚	角の質と色	骨の太さ
	表型相関			
脂肪交雑	0.06	0.03	0.04	0.00
肉のきめ・しまり	0.02	−0.04	0.01	−0.03
	遺伝相関			
脂肪交雑	0.33 ± .17[a]	0.05 ± 0.19	−0.18 ± 0.23	0.34 ± 0.21
肉のきめ・しまり	0.14 ± .16	−0.02 ± 0.17	−0.02 ± 0.20	−0.16 ± 0.19

注）[a]：標準誤差を示す　　（祝前ら, 1984）

あるためには、式(2)からも分かるようにそれら自身の遺伝率(h_I^2)が高く、しかもそれらと産肉性形質との間の遺伝相関係数($\rho_{A_{IT}}$)が高くなければならない(Falconer と Mackay 1996b；佐々木 1994a)。

$$\Delta G_{T.I} = i_I\ \sigma_{AT}\ h_I\ \rho_{A_{IT}} \quad \cdot\cdot\cdot \quad (2)$$

この点に関して、(社)全国和牛登録協会が昭和51年から56年にかけて実施した産肉能力検定間接法の検定息牛1,086頭に関する外貌記載法審査の記録を用いて、検討が行われた。その結果、多くの資質形質の遺伝率は中程度ないしはやや高めであった(佐々木ら1976b)が、資質形質と肉質形質との間の遺伝相関係数は、表1に示すごとく多くの場合0.0に近く、高いものでも0.3程度と低かった。したがって、式(2)からも分かるように資質形質についての選抜強度i_Iを高めても肉質の遺伝的改良量$\Delta G_{T.I}$は大きくならない。このことから、資質形質が肉質の選抜指標となり得ないことが明らかになった(祝前ら1984)。

3. 検定場方式での能力検定

肉牛における重要な生産形質である枝肉形質は、屠殺しなければ測定することができないし、屠殺してしまうと枝肉形質がいくら優れていることが分かっても後代を生産するすなわち選抜することはできない。そこで、枝肉形質については、選抜対象個体の後代の枝肉形質記録から、その個体すなわち選抜対象個体の能力を評価する後代検定が行われるようになった。和牛においても、昭和43年から、後代検定を取り込んだ種雄牛産肉能力検定法が実施され、種雄牛の選抜を中心に改良が、進められるようになった(上坂1966；羽部1968；高橋 1985；(社)全国和牛登録協会1989)。その概要は、図1に示すように、基幹種雄牛と優良雌牛群とを計画交配して生まれた雄子牛を道県が買い上げ、増体能力や飼料利用性について能力検定を実施する直接法(直接検定)と、肉質などの枝肉形質は屠殺しないと測定できないので、直接検定で選ばれた雄牛を

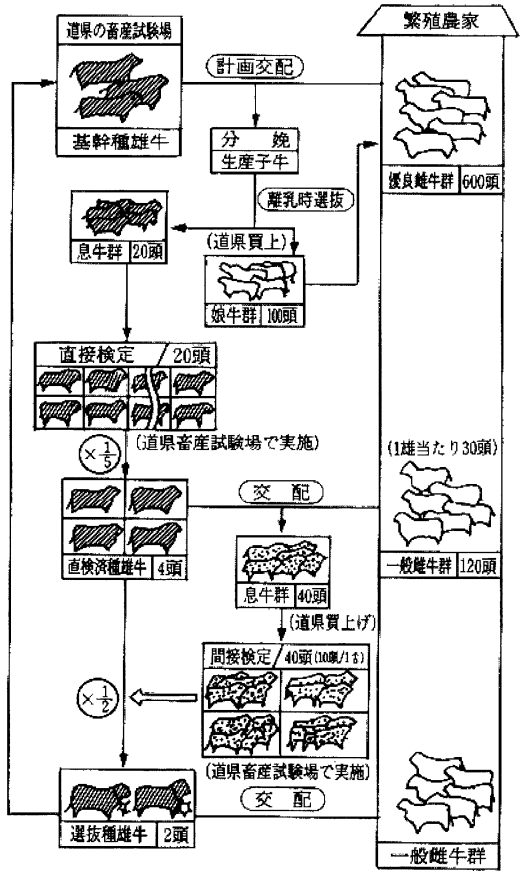


図1. 検定場方式の産肉能力検定システムの概略

一般の雌牛群に試験交配し、生まれた息牛を道県が買い上げて検定場で肥育し、それら肥育牛の枝肉形質記録から、この検定雄牛の能力を評価する後代検定、いわゆる間接法（間接検定）からなっていた。これらはいずれも、検定牛を一定の施設に集め、定められた検定用飼料を一定期間与え、一定の飼養管理の下で行われる検定場方式であった。これは環境効果を揃えることによって、表現型値の差が遺伝的能力すなわち育種価の差に近づくようにする検定である。すなわち、式(3)において環境効果（e）がどの個体に対しても大きく異ならなければ、表現型値（Y）に見られる差がその個体のもつ育種価（A）の差を反映することは容易に想像できる。

$$Y = \mu + A + e \quad \cdots \quad (3)$$

ただし、μは集団平均である。

検定開始後22年が経過した平成2年に、全国で検定を受けた黒毛和種の種雄牛候補は直接法で440頭、間接法で92頭となり、頭数の上では定着しているかに見えた。この間に得られた検定成績をもとに、検定期間など検定方法の妥当性（上坂と並河1970；佐々木と祝前1979；Sasakiら1982）、産肉性形質に関する遺伝的パラメータの推定（熊崎と佐々木1972；Mukaiら1977；熊崎と原田1978；Sasakiら1982；楊ら1985；Lejukoleら1993；同左1995；三宅ら1998）、検定前飼養環境の影響（山根1965）、遺伝的能力評価法（佐々木と祝前1980；野村ら1986；SasakiとHenderson 1986；佐々木ら1987）について検討を行ってきた。しかし、脂肪交雑評点、格付等級、ロース芯面積などの間接検定成績が選抜後の生産現場での肥育牛成績と必ずしもパラレルになっていなかった（及川1989）。さらに、検定場方式であるために多くの経費、施設、労力を要し、しかも県単位で実施されているという制約もあり、その実効をあげることが難しかった。

直接検定牛における発育および飼料利用性の遺伝的趨勢を推定してみると、表2に示すように望ましい方向の遺伝的趨勢が得られた県は365日齢補正体重で3県、粗飼料摂取率で1県、TDN要求率で4県にすぎなかった。実際、ある県の直接検定牛について、年度ごとのDGおよび終了時体重に関する検定成績を単純平均で見ると、年々向上しているように見えたが、この変化を遺伝的趨勢と環境変化に分けてみると、変化の大部分が環境変化であって、遺伝的趨勢はほんの僅かしか認められていなかった（佐々木1986）。また、ある県で肉質の点で優秀な種雄牛が作出され全国的に名声を博しても、その種雄牛に匹敵するかあるいはそれを凌駕する後継種雄牛は容易に作出されなかった。事実、最も多くの間接検定を実施してきた鹿児島県においても、検定開始後15年間にわたって脂肪交雑の改良が全くすすんでいなかったことが示されている（向井1994）。

それらの理由はいろいろ考えられる（熊崎1978；佐々木1982；同左1986）が、その中で最も基本的かつ重要な点は次の二つであったと筆者は考える。先ず、

表2. 産肉能力検定直接法の検定牛における発育および飼料利用性の遺伝的趨勢

県集団	365日齢補正体重	粗飼料摂取率	TDN要求率
a	0.669 ± 0.24 **	0.003 ± 0.01	−0.004 ± 0.00 *
b	−0.260 ± 0.18	0.011 ± 0.01	−0.001 ± 0.00
c	−0.668 ± 0.34 *	−0.010 ± 0.04	0.007 ± 0.00 *
d	0.783 ± 0.35 *	0.023 ± 0.04	−0.003 ± 0.00
e	0.260 ± 0.34	0.014 ± 0.00 **	0.001 ± 0.00
f	1.321 ± 0.23 **	−0.144 ± 0.02 **	−0.004 ± 0.00 **
g	0.228 ± 0.26	0.014 ± 0.01	−0.000 ± 0.00
h	0.201 ± 0.21	−0.003 ± 0.01	−0.007 ± 0.00 **
i	0.555 ± 0.39	−0.065 ± 0.03 *	−0.005 ± 0.00 **
j	−0.308 ± 0.36	0.004 ± 0.01	0.001 ± 0.00
k	−0.970 ± 0.28 **	0.008 ± 0.02	0.005 ± 0.00 **

* P < .05, ** P < .01

雌牛の産肉性とくに肉質については、生体のままでは測定することができないし、また一度に生産できる子どもの数が少ないので後代検定をすることもできないために、雌牛の産肉性に関する遺伝的能力の評価が難しいことである。このため、種雄牛候補を作るための計画交配において母牛が、血統や外貌では選ばれていたが、産肉性の遺伝的能力評価ができていなかったことである。二つ目は、これら若雄牛の産肉能力検定は、生産現場とは異なる検定場で、一定の飼養条件下に検定され、当該年度内に実施された検定雄牛間でのみ比較され、選抜されていた。このために、若雄牛とすでに生産現場で高い評価を得ている種雄牛との間、あるいは後者の種雄牛間で、遺伝的能力についての比較ができるシステムになっていなかったことである。

これらの能力検定を始め、和牛の改良は従来道府県単位で実施されてきた。その結果、道府県間の産肉能力に大きな格差が生じていた。これを是正し、和牛の高位平準化を図る目的で、農林水産省の指導のもと(社)家畜改良事業団が1980年度より肉用牛産肉能力平準化促進事業を開始した。この事業は、全国から選ばれた種雄牛候補の後代息牛を一堂に集めて集合間接検定をしたこと、それら息牛を各牛房にランダム配置し、半きょうだい間の環境相関をなくしたこと、さらに集合検定により選ばれた種雄牛が広く全国的に供用されたことなどの点で、画期的であった(高橋 1985; 望月 2000)。

4. フィールド方式の育種価評価

一方、わが国の昭和50年代の状況は、昭和48年10月に勃発した中東戦争に端を発した石油ショックをきっかけに、量よりも質を重視する方向に動いていた。肉牛産業においても例外ではなく、肉質重視の方向に大きく舵を切っていた。さらに、米国を中心とする諸外国の牛肉輸入自由化への圧力が高まる中、低価格の牛肉輸入量が、昭和45年には3.3万トンにすぎなかったものが、昭和50年には9.1万トン、昭和55年には17.2万トンと急速に増加し、肉牛産業は危機的状況にあった。このような状況の中で、和牛の産肉性、とくに肉質の改良が喫緊の課題となっていた。

しかし、従来の外貌審査や検定場方式の能力検定は前述のようにいろいろと問題点を抱えていた。そこで、肥育農家から枝肉市場に出荷されてくる肥育牛の枝肉形質記録すなわちフィールドデータを利用した種牛評価に着目した(井上と中津 1968; 佐々木ら 1976a)。これらの肥育牛は、生産現場で飼育されている繁殖雌牛と種雄牛との間に生まれた子牛が、子牛市場を経て肥育農家にわたり、そこで肥育されたものである。したがって、これらのフィールドデータを利用すれば、それらの父である種雄牛と母である繁殖雌牛の遺伝的能力評価すなわち育種価評価ができるのではないかと考えた。これがフィールド方式の育種価評価の考え方である。

a) 可能性の検討

そこで、フィールドデータとして滋賀県大中の湖農協、山形県遊佐農協、大分県畜産試験場および鹿児島県畜産試験場で収集していた肥育牛の枝肉記録を使わせてもらって、それらの父牛の遺伝的能力評価ができるかどうかについて検討した。その結果、肥育農家、月齢、出荷年次など環境要因の影響を統計的方法によって適切に取り除くと、表3に示すように枝肉形質に関する遺伝率が0.3～0.4に推定され、遺伝的能力評価ができることが明らかになった(佐々木ら 1986b)。これを裏付ける結果が、橋口ら(1982)、福原ら(1986;

表3. フィールド記録にもとづく枝肉形質に関する遺伝率推定値

	遺伝率 ± 標準誤差			
データソース	枝肉重量	枝肉歩留	脂肪交雑	格　付
大中の湖農協	0.40 ± 0.16	−	0.30 ± 0.14	0.23 ± 0.13
遊佐農協	0.33 ± 0.11	0.45 ± 0.13	0.37 ± 0.11	0.34 ± 0.11
大分県	0.23 ± 0.05	0.32 ± 0.09	−	0.21 ± 0.05
鹿児島県	0.19 ± 0.04	0.25 ± 0.05	0.24 ± 0.05	−

(佐々木ら, 1986b)

1989）およびOikawaとKyan（1986）により黒毛和種について、また熊崎と芝田（1984）により熊本系褐毛和種について得られた。

育種価評価を実施するに当たってまず、フィールドデータの収集体制を整える必要があった。大分県や熊本県においては、全国に先駆けてフィールドデータ収集体制の整備に取り組み、レコーディングシステムを確立した（岩倉1988；松本1994）。その中で、コンピュータ処理に適した記録方式の確立、記録やコンピュータ入力の際に生じる誤りを最小限に抑えるエラーチェックのシステム化、さらに農家、市場関係者、農業団体などの理解と協力を得るための取り組みを進めた。その結果、繁殖農家から子牛が子牛市場に上場された時点で子牛市場データが集められ、その後子牛が肥育農家に買い取られ、肥育された後枝肉市場に出荷された時点で枝肉記録が収集されるようになった。データ収集センターで、これらのデータが個体確認・整理され、データ処理センターに送られ、ここでデータベースが構築されて、育種価評価に利用されるシステムになっている。

本システムが確立された結果、大分県および熊本県では定期的にフィールドデータが収集されるようになり、現在枝肉記録が前者で62,000件、後者で58,000件蓄積されるに至っている。平成3年度から（社）全国和牛登録協会でも産肉性のフィールドデータの収集に取り組み、平成12年度までに全国42道府県から681,634件の肥育牛記録が収集されるに至っている（（社）全国和牛登録協会2001）。

一方、枝肉市場に出荷された肥育牛は種々の肥育農家で肥育されたものであるので、給与された飼料も、肥育期間も、さらに出荷時日齢も違っている。また、これらの肥育素牛が繁殖経営農家で生産される時、交配に用いる種雄牛に対して何らかの選抜が働いている。さらに和牛の場合、種雄牛間にはもちろん雌牛間あるいは種雄牛と雌牛間の血縁関係が比較的高い。これらの点を克服して、偏りのない、正確度の高い育種価の得られる種牛評価法が求められた。

それまで世界的に利用されてきた種畜評価法には同期比較法（RobertsonとRendel 1954）、同群比較法（群仲間比較法）（Hendersonら1954；Heidhuesら1961）、修正同期比較法（Dickinsonら1974）、累積差法（Bar-AnanとSacks 1974；Dempfle 1976）、最良線形不偏予測量すなわちBLUP法（Henderson 1973）などがあった。同期比較法と同群比較法（群仲間比較法）は人工授精技術の普及と相まって、乳牛の改良に画期的な成果をもたらした。その結果、それらの評価法の前提が成り立たなくなり、修正同期比較法や累積差法が考案された。しかし、これらは計算が非常に複雑で、一般に普及するには問題があった。その点、BLUP法は極めて論理的であり、混合モデル方程式を解くことによって、線形関数の中では最も正確で、偏りのない育種価の予測値が得られ方法であり、コンピュータの性能の向上・普及と相まって、世界的に注目され始めていた（Henderson 1973；同左1984；佐々木2007）。

そこで、BLUP法を和牛集団の産肉性に関する育種価評価に適用する際に考慮するべき点について、種々の検討が行われた。実際の枝肉記録やシミュレーションデータを用いて、分子血縁係数行列を考慮したBLUP法が優れていること（佐々木1982；ItohとSasaki 1983；佐々木ら1986a；和田ら1987）、産肉性に関する種雄牛評価には母方祖父モデルがよいこと（伊藤と佐々木1985；三宅ら1995）などを明らかにした。また、熊崎と芝田（1985a；1985b）は単一形質モデルのBLUP法と複数形質モデルのそれとの比較を試みている。

一方、評価モデルに取り込むべき環境要因（佐々木と佐々江1988；Wadaら1993；和田ら1994）、モデルに取り込む要因として肥育農家が必須であること（佐々木と守屋1994）、その肥育農家の規模が種雄牛評価に影響すること（長嶺ら1986）、適切な評価には2代祖までの血統が必要であること（守屋ら1994；MukaiとIshida 1991）などが明らかにされた。また、肥育牛の終了時日齢の影響（長嶺ら1988）や環境要因内の後代数が少ない場合のモデル（Oikawaら1993；OikawaとSato 1996；同左1997）などについての検討などが行なわれた。さらに、後代数の少ない雌牛の評価に体測定値などの情報を利用することによって、枝肉形質に関する予測育種価の正確度を高めることができるとしている（岡西ら1993）。

b）有効性の実証

このように、BLUP法をわが国の肉牛における育種価評価に当てはめるためのモデル、考慮すべき環境要因、取り込むべき血統情報などが明らかにされた。しかし、わが国においては、肥育農家の規模が小さく、またそれら肥育牛が出荷される枝肉市場の規模も小さい。さらに、種雄牛当たりの交配頭数も少ない。このような小規模条件下にも、BLUP法が種雄牛評価法として有効かどうかを検討しておく必要があった。この点について、肉牛の場合同一の種牛が多年次にわたって複数の後代を生産していることを利用したユニーク

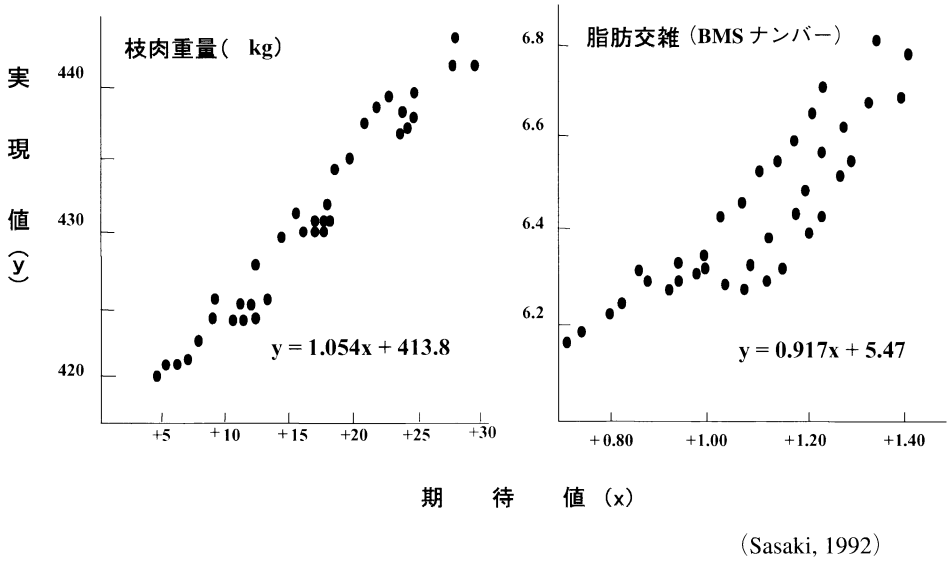
なアプローチで検討を行った。すなわち、長年にわたって収集・蓄積されたフィールドデータを収集年次により前半と後半の二つのデータセットに分け、前半の記録を用いてBLUP法による種雄牛評価を行い、評価された種雄牛がそれ以後に生産した後代牛の後半の記録(実現値)と比較した。理論的に、育種価が正確で、偏りが無く、十分な数の後代が得られるならば、実現値の期待値への回帰は直線であり、回帰係数は1になるはずである。

枝肉重量および脂肪交雑についての実現値を期待値に対してプロットしたのが図2である。図2から分かるように、明らかに右上がりの傾向を示し、ほぼ直線的であった。そこで、実現値の期待値への回帰直線を求めた。いずれの形質についても、回帰係数は1と有意に異なることはなかった。このことは、BLUP法により予測された育種価が偏りのないことを示唆している。このように、フィールドデータを用いたBLUP法による種雄牛評価がわが国のような小規模条件下にも有効であることが明らかになった(Sasaki 1992)。

c) 改良への成果

このように、フィールドデータを用いたBLUP法により、生産現場で供用されているすべての種雄牛と繁殖雌牛の育種価評価ができるようになった。また、これらの種雄牛および雌牛が育種価に基づいて序列付けされるようになった。そこで、得られた育種価情報を肉牛改良の現場に活かすために、それらの情報を普及するシステムが大分県や熊本県で確立された。その概要は、データ処理センターで得られた育種価情報を種雄牛については、種雄牛評価成績として公表している(松本 1994; 伊藤 1999)。その中で、種雄牛ごとに血統情報などと共に、育種価の良し悪しが視覚的に判断できるように示されている。一方、雌牛については個体ごとに育種価の情報、さらに当該雌牛にいろいろの種雄牛を交配した場合に期待される子牛の能力や近交係数などを算出して示している(松本 1994; 伊藤 1999)。これらを参考にして、農家自身が交配種雄牛を選択・決定することができるシステムになった。雌牛情報は個人情報であるので、公表するのではなく、市町村の機関や団体を通じて、個々の農家に配布するようになった。

そこで、繁殖農家では育種価を判断基準として、交配雄牛の選択、能力の低い雌牛の淘汰並びに更新雌牛の選抜を行うようになった。一方、種雄牛作出体系については、育種価を利用することによって初めて、遺伝的能力の点で最優秀の種雄牛に、最優秀の雌牛を計画交配することができるようになった。これによって生まれた種雄牛候補を、既存の種雄牛とも比較しながら選抜することによって、後継種雄牛を選抜する体系を、熊本県でも大分県でも全県的な取り組みの中で構



(Sasaki, 1992)

図2. 選抜群の平均期待値と後代牛群の平均実現値との散布図

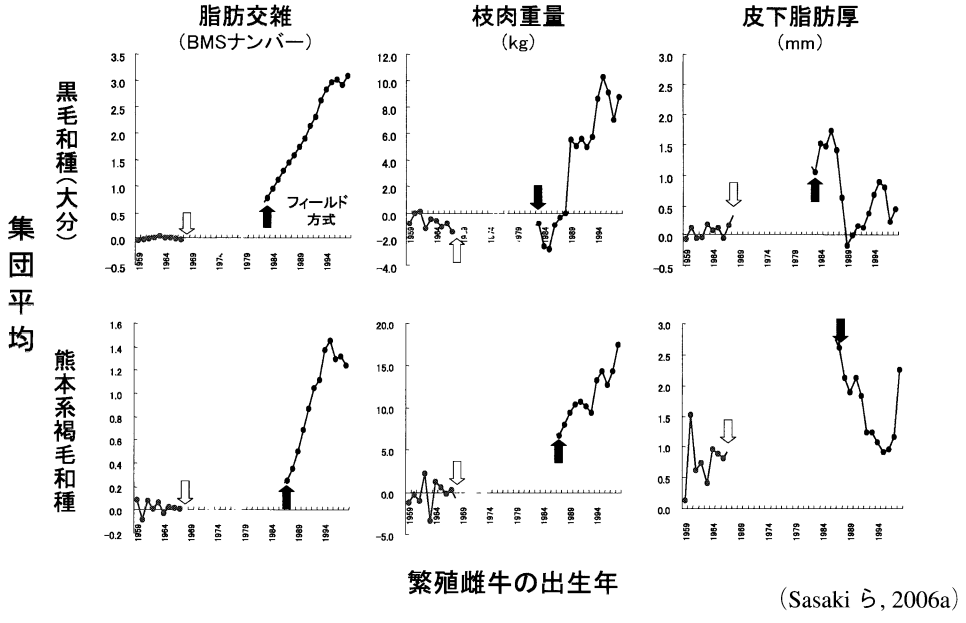


図 3. 枝肉形質に関する遺伝的趨勢

築してきた(松本 1994; 伊藤 1999)。

このようなフィールド方式の肉牛改良システムが採用されるようになって、早い県では既に 20 年余りが過ぎようとしている。そこで、このシステムが肉牛の産肉性に関する改良にどのように貢献しているかを検証した。大分県および熊本県における枝肉形質に関する遺伝的改良の結果を示したのが図 3 である。横軸は雌牛の出生年で、出生年ごとにその年に生まれた雌牛の育種価の平均値を縦軸に示した。したがって、このグラフが集団平均の変化傾向すなわち遺伝的趨勢を示していて、大分県の黒毛和種集団における脂肪交雑についてみると、検定場方式の産肉能力検定が始まるまでは全く変化がなく、その後少し上昇傾向を示し、フィールド方式が始まってからは急速に改良が進んでいることが分かった。熊本県の褐毛和種でも同様の結果になっていた。また、枝肉重量についても、皮下脂肪厚についても、同じようにフィールド方式開始後急速に改良が進んでいた(Sasaki ら 2006a)。兵庫県においては脂肪交雑について遺伝的改良が進んでいることが確かめられた(道後ら 1993; Sasaki ら 2006a)。

そこで、大分県における年当たりの遺伝的改良量を算出してみると図 4 のようになり、フィールド方式開始後枝肉重量は 0.98 kg、脂肪交雑が 0.18 BMS ナンバーとなっていた。この区分の遺伝的改良量は、いずれの形質についてもそれ以前の区分とは有意な差となっていた($P < 0.05$)。熊本系褐毛和種についても同様であった。白井ら(1996)も熊本系褐毛和種について、雌牛育種価の出生年への回帰の効果が日齢枝肉重量、ロース芯面積、脂肪交雑などにおいて高度に有意であっ

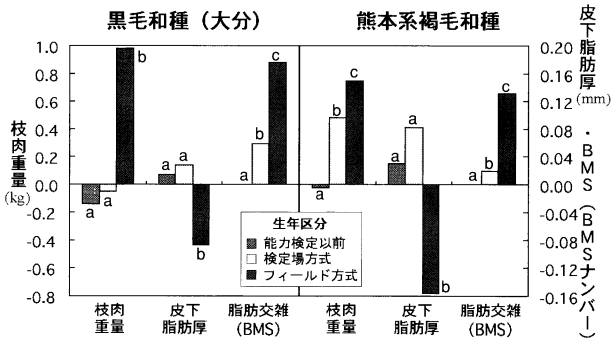


図 4. 改良システム間での年当たりの遺伝的改良量の比較 a, b, c; 同じ肩文字を持たない生年区分平均値間の差が有意 ($P < 0.05$)

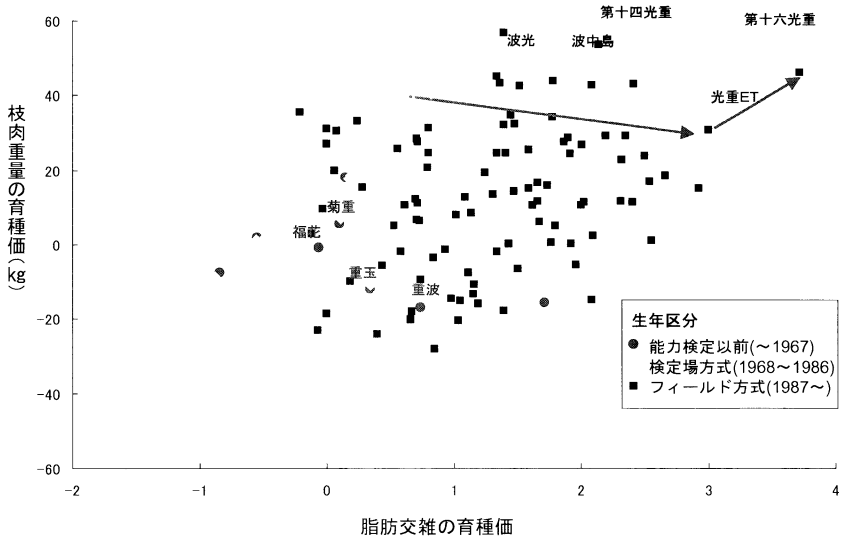


図 5.　熊本系褐毛和種種雄牛の枝肉重量と脂肪交雑に関する予測育種価の散布図

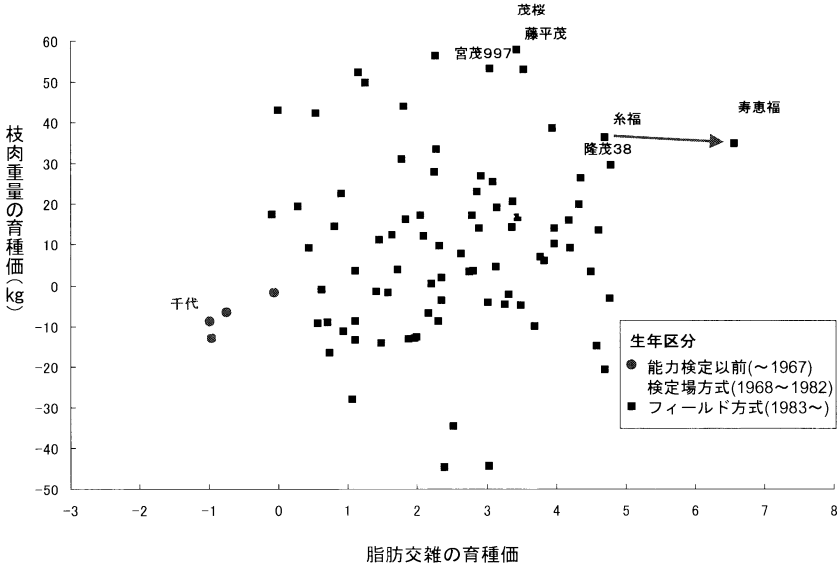


図 6.　黒毛和種（大分）種雄牛の枝肉重量と脂肪交雑に関する予測育種価の散布図

たことを明らかにしている。特に、BLUP 法による育種価評価を始めた 1987 年以降、脂肪交雑、皮下脂肪厚、ロース芯面積の改良が顕著に進んでいることが分かった。

一方、種雄牛の作出についてみると、図 5 は熊本系褐毛和種で得られた結果であるが、横軸には脂肪交雑に関する育種価を、縦軸には枝肉重量に関する育種価をとり、これまでに生産された種雄牛の育種価をプロットしてある。したがって、右上にいくほど、質量共に優れた種雄牛であることになる。丸が能力検定開始以前、菱が検定場方式の時代、四角がフィールド方式開始後を示しているので、段々とより優秀な種雄牛が

作出されていることが分かる。とくに、種雄牛「第二光丸」に最初の育種価評価で最優秀の雌牛を計画交配して、脂肪交雑の点で非常に優れた種雄牛「光重ET」を作出し、さらにその「光重ET」を凌駕する種雄牛「第十六光重」を作出することに成功している。

図6は大分県黒毛和種について得られた結果であるが、熊本県の場合と同様にフィールド方式の採用により種雄牛の改良が進んでいるが、とくに脂肪交雑の点で非常に優れたダントツトップの種雄牛「糸福」をはるかに超える種雄牛「寿恵福」の計画的作出に成功している。このように、その時代を代表する最優秀の種雄牛を凌駕する後継種雄牛を計画的に作出したことは、和牛改良史上画期的な成果であると考えている。

5．遺伝子診断

a）DNA 診断の意義

育種価に基づいて、ある雄牛をある雌牛に交配した場合、それらの後代の育種価は両親の育種価の和の1/2と期待される（Falconer と Mackay 1996c）。期待されるという育種学的な意味は、それらの後代が多数得られたとして、それらの育種価の平均値が両親の育種価の和の1/2になるということである。いま、脂肪交雑の育種価が3.2である雄牛と2.8である雌牛とを交配した場合、それらの間に生まれる後代の育種価は$(3.2+2.8)\times 1/2=3.0$と期待される。一方、それら後代の中には、期待値よりずっと高い育種価をもつ個体Aや逆にずっと低い育種価をもつ個体Cが生まれる。多くの後代は期待値に近い育種価をもつ個体Bである。このように、同じ両親から生まれる後代でもそれぞれ異なる育種価を受け継いでいる。この現象は分離と呼ばれ、この現象を利用することによって、最優秀の先代種雄牛を凌駕する後継種雄牛を作出することができる（佐々木 1994b）。

しかし、計画交配によって生まれた雄牛が、Aであるか、Cであるか、あるいはBであるかは、その雄牛の能力検定が終了した後でないと分からない。とくに産肉性については後代検定が終わらないと分からないので、その選抜に多くの経費と長い年月を要する。ところが、当該生産形質を支配している遺伝子あるいはそれと強く連鎖している遺伝子マーカーが分かれば、生まれたすぐ、あるいは胚の段階でも、遺伝子型あるいは遺伝子マーカー型から遺伝的能力を診断するDNA 診断によって、選抜することができる（動物遺伝育種シンポジウム組織委員会 2000；Georges 2001；Dekkers 2004）。そのようなDNA 診断のメリットは、肉牛のような世代間隔が長く、しかも個々の個体の価値が高い大家畜では特に大きい。

量的形質の発現を支配する量的形質遺伝子座（QTL）の染色体上での位置や遺伝効果を推定することをQTL解析（鵜飼 2000）と呼び、これによって肉牛についてもいろいろな生産形質について多数のQTL領域が検出されている（三宅ら 2004；Mizoshita ら 2004；Mizoguchi ら 2005；Takasuga ら 2007）。そこで、それらの領域にある遺伝子マーカーを手掛かりに生産形質の選抜を行うことができる。このように、遺伝子マーカーを手掛かりに行う選抜をマーカーアシスト選抜（MAS）という（動物遺伝育種シンポジウム組織委員会 2000；Georges 2001；Dekkers 2004）。

一言でMASといっても、すべての検出されたQTLに対して同じ程度の利用価値があるとは限らない。MASには、QTLの情報がどの程度正確に把えられているかによって、三つの段階がある（Georges 2001）。まず、MAS ⅠはQTLが余り近くないマーカーで位置づけられている段階である。これは通常のQTLマッピングの結果を用いる場合である。この段階では、QTLとマーカーとの関連は当該家系にのみ当てはまり、他の家系のMASに利用するには再度解析を仕直す必要がある。また、組換えが起こる可能性も高い。つぎに、MAS ⅡはQTLが連鎖不平衡マッピングなどにより精細に位置づけられた段階であり、マーカーハプロタイプとQTLとの関連は家系を越えて集団に共通するので、MASへの利用が一層有効なものとなる。最後のMAS ⅢはQTLの責任遺伝子が同定された段階であり、関与する責任遺伝子座の遺伝子型により生産能力を遺伝子診断することができる。したがって、家系はもちろん品種も越えて適用することができる。その意味で、究極のMASとも言え、DNA 診断の最終的な目標となる。

b）脂肪交雑責任遺伝子の同定

量的形質の遺伝子診断にはその責任遺伝子を同定することが先決である。そこで、著者らはわが国の肉牛で最も重要な経済形質である脂肪交雑の責任遺伝子を同定することに取り組んだ。その戦略として、mRNAの発現量に差のある遺伝子を探索していくことにした（図7）。

その際、第一に重要なポイントは発現量を比較する個体間の脂肪交雑形成能力が可能な限り異なっていることである。そこで、脂肪交雑形成能力が極めて高いことがフィールド方式の育種価評価で判明している黒

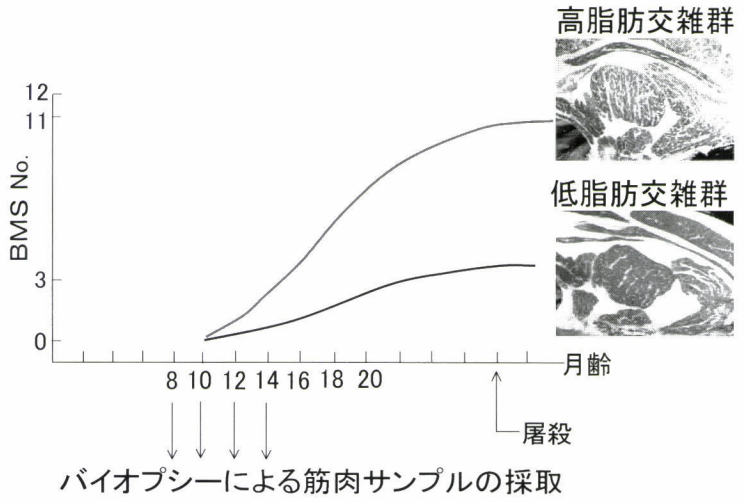


図 7. mRNA 発現量の差に基づく脂肪交雑責任遺伝子同定の戦略

毛和種種雄牛「糸福号」由来の体細胞クローン牛とその能力が極めて低いホルスタイン種牛の間で、mRNA の発現量を比較した。第二に重要な点は形質の発現に関連して mRNA が発現する時期および場所で比較する必要がある。そこで、和牛で脂肪交雑形成が始まるとされている 10 ヶ月齢（山崎 1993）前後の 8、10、12 および 14 ヶ月齢の時期に、最長筋組織をバイオプシーによりサンプリングすることとした。さらに、第三の点としてマイクロアレイなどの整備ができていない段階で多数の遺伝子の発現量が比較できる方法として、ディファレンシャルディスプレイ（DD）法（Liang と Pardee 1992；Ito ら 1994；永田ら 2002）を用いた。

その結果、DD 法に 90 種類のプライマーペアを利用することで、ゲル上に検出された 2,114 個のバンドのうち、74 個（このうち三つのバンドについては二つの遺伝子が重なっていた）において発現パターンが異なっていることを明らかにした。これら 77 個の遺伝子の塩基配列を決定し、さらにホモロジー検索を行うことにより、ヒトなどで機能が既知となっている 35 個の遺伝子と未知である 42 個の遺伝子を明らかにした。既知遺伝子についてはリアルタイム PCR により発現パターンを確認するとともに機能面から選択することで、35 個の中から五つの遺伝子（*BTG2*、*EDG1*、*TTN*、*VAPA*（その後の解析で *XM611598* であることが分かった）および *WBP2*）を脂肪交雑責任遺伝子の候補として選んだ（Sasaki ら 2006b）。

これらのうち四つの候補遺伝子（*BTG2*、*EDG1*、*XM611598* および *WBP2*）について、クローニングおよび塩基配列の決定、並びにデータベースの検索を行うことによりウシゲノム構造を明らかにした。さらに、ゲノム構造に基づき、エキソンおよびプロモーター領域（約 2kb）をカバーするプライマーの設計を行い、PCR ダイレクトシーケンスによる高脂肪交雑能力牛と低脂肪交雑能力牛間のゲノム塩基配列の比較を行ったところ、*EDG1*（5'非翻訳領域の +166bp と 3'非翻訳領域の +3,698bp）、*XM611598*（プロモーター領域の −1,723bp、翻訳領域の +524bp、3'非翻訳領域の +1,192bp）、および *WBP2*（プロモーター領域の −72bp と −1,702bp）に一塩基多型（SNP）が検出された。

これらの SNP と脂肪交雑との関連性を、フィールド方式での育種価評価により育種価が推定されている黒毛和種種雄牛「糸福」とその後代雄牛 17 頭について、遺伝子型間で脂肪交雑に関する育種価を比較したところ、*EDG1* のみにおいて比較的大きい差が認められた。そこで、*EDG1* において検出された SNP（一方を *G* 対立遺伝子、他方を *A* 対立遺伝子とする）については、頭数を増やして 63 頭の種雄牛について脂肪交雑に関する育種価との相関解析を行った結果、第 1 エキソン内の +166bp における SNP の遺伝子型間の変動が 5 % 有意水準に近かった。また、脂肪交雑の育種価上位 20 頭と下位 20 頭との間で、遺伝子頻度に有意な差が認められ（$P < 0.01$）、*G* 対立遺伝子頻度は上位群で高い

ことが分かった。これらの結果から、*G* 対立遺伝子が脂肪交雑形成に対してプラスに働いていることが示唆された。

しかし、63 頭の種雄牛は色々な系統に属しており、SNP と脂肪交雑との間の相関が集団の構造化（Sham ら 2002）と関連していることが考えられたので、*EDG1* 遺伝子に関してヘテロ型の種雄牛の後代肥育牛を用いて相関解析を行った。種雄牛「糸福号」を父に持つ種雄牛 4 頭の後代肥育牛 283 頭の脂肪交雑および皮下脂肪厚の育種価について、遺伝子型を母数効果、種雄牛を変量効果とするモデルで最小二乗分散分析を行ったところ、脂肪交雑についてのみ遺伝子型間の変動が有意であった（$P < 0.05$）（表 4）。また、脂肪交雑の育種価にもとづき上位 85 頭と下位 85 頭における遺伝子型頻度および遺伝子頻度の独立性検定を行ったところ、後者では有意性が認められた（$P < 0.05$）（表 5）。以上の結果から、*G* 対立遺伝子が脂肪交雑形成に対してプラスの効果をもっていることが示された（Sasaki ら 2006c）。

EDG1 の +166bp における SNP は、PCR-RFLP 分析法により簡便に遺伝子型判定を行うことができ、検体としては、被毛、血液、皮膚等の生物体の一部を使用することができる。こうして、当 SNP の遺伝子型判定を種牛、肥育牛に適用していくことで、肉用牛産業に多大な貢献が期待される。

ここで用いた戦略（図 7）では、脂肪交雑形成にかかわる責任遺伝子の多くに網がかけられていると考えられるので、今後、得られた *EDG1* 以外の候補遺伝子における SNP の検出、相関解析、さらには 42 個の未知遺伝子についての解析をすすめることによって、第 2、第 3 の脂肪交雑責任遺伝子を同定することができると考えている。未知遺伝子についてはすべて RH マッピングされている（Yamada ら 2006）ので、既に報告され

表 4.　半きょうだい肥育牛を用いた脂肪交雑と皮下脂肪厚に関する最小二乗分散分析による *EDG1* 遺伝子との相関解析

最小二乗分散分析表

変動因	自由度	脂肪交雑 平均平方	脂肪交雑 P 値	皮下脂肪厚 平均平方	皮下脂肪厚 P 値
遺伝子型	2	2.62	0.049	17.9	0.30
種雄牛	3	4.27	0.002	813.1	0.0001
誤差	277	0.86		14.8	

遺伝子型ごとの最小二乗平均値

遺伝子型	頭数	脂肪交雑（BMS No.）	皮下脂肪厚（mm）
GG	84	2.39 [a]	−0.80 [a]
GA	138	2.30 [a,b]	−0.29 [a]
AA	61	2.10 [b]	−1.50 [a]

[a,b]：同じ肩文字をもたない同列の平均値間の差が有意（$p < 0.05$）

表 5.　半きょうだい肥育牛を用いた独立性検定による *EDG1* 遺伝子との相関解析（脂肪交雑）

遺伝子型頻度

群	遺伝子型 *GG*	*GA*	*AA*	計
上位	29	44	12	85
下位	23	38	24	85
計	52	82	36	170

χ^2 検定　：P = 0.077

遺伝子頻度

群	対立遺伝子 *G*	*A*	計
上位	102	68	170
下位	84	86	170
計	186	154	340

χ^2 検定　：P = 0.0499

ている脂肪交雑QTL領域（三宅ら2004；Mizoshitaら2004；Mizoguchiら2005；Takasuga 2007）に相当するものなどを重点的に探索する予定である。

c）将来展望

今回同定された*EDG1*遺伝子だけでなく、いくつかの脂肪交雑責任遺伝子が同定され、それらの遺伝子型判定によって脂肪交雑に関する遺伝的変異のかなりの部分が把えられるようになると、脂肪交雑形成能力の高い個体とそうでない個体を遺伝子診断によって判定することができる。

いま、ある量的形質の発現を支配する多数の責任遺伝子のうち、Q_1遺伝子座からQ_5遺伝子座までの責任遺伝子が、図8に模式的に示すように同定されたと考えてみよう。Q_1遺伝子座は最も大きい効果をもったQTLで、遺伝子の作用は相加的である。次に大きい効果のQ_2はQ_3との間にエピスタシスがある。すなわち、Q_3遺伝子座の遺伝子型がQ_3Q_3あるいはQ_3q_3の場合にのみQ_2遺伝子座は発現する。Q_3、Q_4と段々効果の小さいQTLがあり、Q_3は部分優性で、Q_4は完全優性、さらにQ_5は超優性など種々の優性効果を示す。その他に、多数のポリジーン（Q_6～Q_n）があると考えられるが、これらポリジーンについて個々に同定することは容易でない。

従来の統計遺伝学的育種では確率論的予測が中心になっている。育種価に基づいて後代の能力を予測するということは、前述したように、すべての後代がそれだけの遺伝的能力をもっているはずであるという期待値を予測している。しかし、実際に個々の後代は異なる遺伝的能力をもっている。今後、遺伝子診断を取り込むことによって、これを決定論的予測に変えることができるのではないかと考えられる。たとえば、図8におけるQ_1遺伝子座において、Q_1q_1の父とQ_1q_1の母との間に生まれた後代について、Q_1遺伝子型を判定することによって、個々の後代におけるQ_1により説明される遺伝的能力を決定論的に知ることができる。

さらに、従来エピスタシスはないものと仮定され、実際の育種では余り顧みられることはなかった。しかし、ある一つの形質を多数の遺伝子座が支配する以上、それらの遺伝子座間に相互作用はあると考えるのが妥当である（Carlborg と Haley 2004）。実際、分子生物学的手法の進展によって遺伝子の作用がDNAの変異として把えられるようになり、量的形質に関与するエピスタシス偏差が明らかになりつつある。図9はニワト

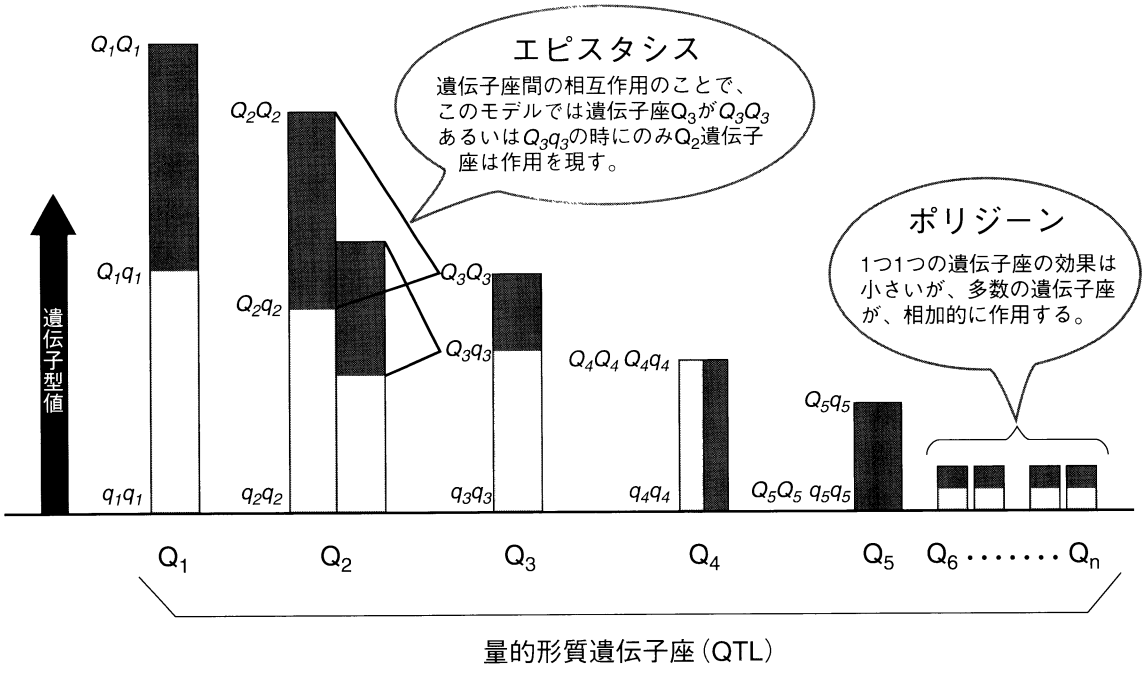
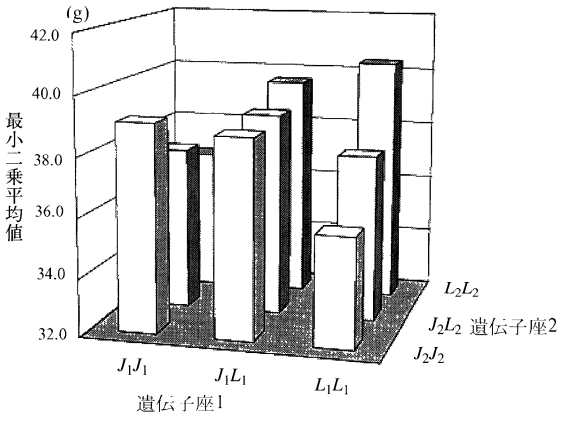


図8.　量的形質の発現を支配する遺伝子座とそれらの作用モデル



(Carlborgら, 2003)

図 9. ニワトリの孵化時体重に対するエピスタシス効果 遺伝子座 1 は 1 番染色体の 337cM の位置に、遺伝子座 2 は 14 番染色体の 11cM の位置にある二つの QTL である。両遺伝子座において、それぞれ二つの対立遺伝子 J と L とがある。

リの孵化時体重に関する 2 遺伝子座間にみられたエピスタシス効果の一例である (Carlborg ら 2003)。この例では、遺伝子座 1 が J_1J_1 遺伝子型の時には遺伝子座 2 における遺伝子の作用は J_2 が L_2 に対してプラスに働くのに対して、遺伝子座 1 が L_1L_1 遺伝子型の時には逆に L_2 が J_2 に対してプラスに働いている。

いま、図 8 に示されているように Q_2 の遺伝子座と Q_3 の遺伝子座との間にはエピスタシスが存在する場合、従来の統計遺伝学的育種においては望ましい遺伝子型の個体を正確に選抜することは難しい。ところが、遺伝子診断が可能となれば、遺伝子型 $Q_3q_3Q_2q_2$ の個体と $Q_3q_3Q_2q_2$ の個体との間で交配し、生まれた後代について遺伝子座 Q_3 については Q_3Q_3 のものを選び、さらに Q_2 遺伝子座について Q_2Q_2 を選ぶことによって、最も遺伝的能力の高い遺伝子型の個体を正確に選抜することができることになる。

そこで、脂肪交雑について遺伝子診断が可能になると、和牛生産にどのように利用できるかについて考えてみよう。まず、最初に考えられるのが肥育への応用である。わが国では脂肪交雑が枝肉価格決定の最重要因子であるために、肥育農家は脂肪交雑のよく入った牛肉の生産を目指して種々の取り組みを進めている。しかし、脂肪交雑に関する遺伝的能力をもっていない素牛にいくら高エネルギー飼料を給与し、長期間肥育しても、十分脂肪交雑を入れることは難しい。そこで、肥育開始前に、脂肪交雑に関する遺伝子診断を行い、それらの能力に合った肥育計画を立てることができれば、効率的な牛肉生産をすすめる上で非常に望ましい。

肥育への利用はすでに同定されている *EDG1* 遺伝子だけについても応用が可能である。この遺伝子の対立遺伝子について両ホモ型間の、脂肪交雑に関する BMS ナンバーの差は 0.3 と推定されている (表 4)。いま、BMS ナンバーが 1.0 だけ上がると枝肉単価が 100 円上がると仮定すると、*EDG1* 遺伝子について *GG* 型のものを選べば、*AA* 型のものに比べて、枝肉価格で約 13,500 円の増加となる (枝肉重量を 450 kg と仮定)。素牛を選ぶだけで、1 頭ごとにこれだけの差が生じることの意義は大きい。ただ問題になるのは、素牛購入の時点で *EDG1* 遺伝子型の判定ができていないことである。その意味で、今後遺伝子型判定の簡便化、迅速化が求められる。

もう一つの利用が育種改良への応用である。脂肪交雑など屠殺しないと測定できない形質について、生体のまま、しかも生育のごく初期の段階で遺伝的能力を判定できることは肉牛改良関係者の悲願であった。いま、まさにその扉が開かれようとしている。

遺伝子診断が可能となることの育種への第一のメリットは、従来和牛改良の最大のネックとなっていた雌牛の遺伝的能力評価が容易かつ正確になることである。これによって、雌牛側からの選抜が種雄牛候補生産のための雌牛選びだけでなく、更新用雌牛生産にも適用することができるようになる。特に、肉質の点で黒毛和種に及ばないとされている褐毛和種や日本短角種の改良に大きく貢献すると期待される。

さらに、種雄牛選抜についても、計画交配により生まれた産子について、それが前述した A であるか、B であるか、あるいは C であるかを、生まれたすぐにあるいは胚の段階でも判定でき、能力検定を受ける雄牛を予備的に選抜することが可能となる。これによって、能力検定を行う候補雄牛の頭数を大幅に減少させることができる。

しかし、量的形質に関する遺伝子診断を育種改良に利用することについてはいまひとつ慎重を要する。量的形質は多数の遺伝子座にある遺伝子の支配を受けているので、遺伝子型判定が可能となった遺伝子については望ましい遺伝子型でなくても、同定されていない遺伝子座の遺伝子が非常に望ましいものであるかもしれない。にもかかわらず、同定された一部の遺伝子のみについて選抜を進めると、他の遺伝子座にある望ましい遺伝子を淘汰してしまう危険性がある。そのよう

な意味から、育種への本格的利用には遺伝子診断により遺伝分散のかなりの部分を捉えることができるほど多くの責任遺伝子が同定される必要がある。その場合でも、すべての責任遺伝子を同定することは不可能に近いと考えられるので、それら同定されていない遺伝子座にある遺伝子の相加的遺伝子効果と責任遺伝子型の効果とを取り込んだ混合遺伝モデルにより、総合的に評価するべきであると著者は考える。

6. まとめ

家畜、特に肉牛の育種に関する技術はこの40年間に急速に発展してきた。それらの、実際面への応用に関しては、現在フィールド方式の育種価評価はほぼ全国的に行きわたっているが、その育種価情報を利用した肉牛改良システムの普及は今後の課題のようである。量的形質に関する遺伝子診断については、今漸くトンネル工事で言えば、導坑が完成した段階に相当し、分子育種の光明が射してきている段階のようである。今後、このトンネルを完成させるためには、先に本誌主張記事（佐々木2006）でも述べたように、統計遺伝学分野と分子遺伝学分野とが益々連携を計っていくことが肝要かと思われる。

引用文献

Bar-Anan R, Sacks JM. 1974. Sire evaluation and estimation of genetic gain in Israeli dairy herds. Animal Production, 18: 59–66.

Beeson WM, Hunsley RE, Nordby JE. 1970. Livestock Judging and Evaluation: A Hand Book for the Student. Interstate Printers Publishers Inc., Danville, IL.

Carlborg Ö, Haley CS. 2004. Epistasis: too often neglected in complex trait studies?. Nature Reviews Genetics, 5: 618–625.

Carlborg Ö, Kerje S, Schütz K, Jacobsson L, Jensen P, Andersson L. 2003. A global search reveals epistatic interaction between QTL for early growth in the chicken. Genome Research, 13: 413–421.

Dekkers JCM. 2004. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons. Journal of Animal Science, 82: E313–E328.

Dempfle L. 1976. A note on the properties of the cumulative difference method for sire evaluation. Animal Production, 23: 121–124.

Dickinson FN, Norman HD, Keown JF, Waite LG. 1974. Revisions to USDA methodology for sire summaries and cow indexes. Journal of Dairy Science, 57: 977–984.

動物遺伝育種シンポジウム組織委員会編. 2000. 家畜ゲノム解析と新たな家畜育種戦略. シュプリンガー・フェアラーク東京. 東京.

Falconer DS, Mackay TFC. 1996a & b & c. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edition. (a) 13 Selection : II. Information from relatives; (b) 19 Correlated Characters; (c) 7 Values and Means. Longman Group Ltd.. England.

福原利一・柳橋　眞・守屋和幸・原田　宏・横山文泰・松尾　繁. 1986. 生産現場の情報に基づく宮崎牛の育種に関する研究. 第1報　産肉形質に関する遺伝的パラメーターの推定. 宮崎大学農学部研究報告, 33: 85–93.

福原利一・守屋和幸・原田　宏. 1989. 新牛枝肉取引規格の歩留等級形質に関する遺伝的パラメータの推定と種雄牛評価. 日本畜産学会報, 60: 1128–1134.

Georges M. 2001. Recent progress in livestock genomics and potential impact on breeding programs. Theriogenology, 55: 15–21.

羽部義孝編. 1968. 肉用種和牛全講. 養賢堂. 東京.

Harrison ES, Strohmeyer HAJr, Carpenter JTJr. 1940. Judging Dairy Cattle. John Wiley & Sons Inc., New York, NY.

橋口　勉・前田芳實・鹿島　学・田之上悠石・山路正則. 1982. 黒毛和種種雄牛の産肉能力評価に関する現場後代検定の試み. 日本畜産学会報, 53: 656–663.

Heidhues T, vanVleck LD, Henderson CR. 1961. Actual and expected accuracy of sire proofs under the New York system of sampling bulls. Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie, 75: 323–330.

Henderson CR. 1973. Sire evaluation and genetic trends. In Proceeding of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr.Jay L.Lush, PP10–41. A.S.A.S. and A.D.S.A. Champaign, Illinois.

Henderson CR. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph. Guelph, Ontario, Canada.

Henderson CR, Carter HW, Godfrey JT. 1954. Use of the contemporary herd average in appraising progeny tests of dairy bulls. Journal of Animal Science, 13: 959 (Abstr.).

井上　良・中津　篤. 1968. 産肉能力の現場検定に関する研究. I. 肥育地、産地別に計算したheritability. 日本畜産学会関西支部報, 51: 12–13.

伊藤雅之. 1999. 大分県における遺伝的産肉能力評価値を利用した種雄牛造成. 畜産技術, 534: 36–40.

Ito T, Kito K, Adati N, Mitsui Y, Hagiwara H, Sakaki Y. 1994. Fluorescent differential display: arbitrarily primed RT-PCR fingerprinting on an automated DNA sequencer. FEBS Letter, 351: 231–236.

Itoh Y, Sasaki Y. 1983. Comparison of accuracies of sire evaluation methods by simulation. In:Proceedings of the Vth World Conference on Animal Production, 2: 45–46.

伊藤要二・佐々木義之. 1985. 枝肉市場成績を用いた種雄牛評価に対する母方祖父の影響. 日本畜産学会報, 56(8): 619–623.

祝前博明・野村哲郎・佐々木義之・並河　澄. 1984. 黒毛和種における外貌および枝肉記載形質の遺伝性について. 和牛誌, 34(4): 56–65.

岩倉哲雄. 1988. 肉用牛（黒毛和種）育種改良への枝肉データーの応用. 畜産技術, 396: 5–8.

熊崎一雄. 1978. 西日本における肉用牛の改良と将来の展望. 西日本畜産学会報, 21: 1–6.

熊崎一雄・原田　宏. 1978. 黒毛和種種雄牛の産肉能力直接検定成績に及ぼす遺伝と環境の効果. 日本畜産学会報, 49: 486–493.

熊崎一雄・佐々木義之. 1972. 黒毛和種の産肉能力に関する遺伝的分析. 日本畜産学会報, 43: 366–373.

熊崎一雄・芝田　猛. 1984. 和牛の優良系統造成に関する基礎的研究. Ⅲ. 褐毛和種の産肉形質を支配する遺伝的要因. 九州東海大学農学部紀要, 3: 23–30.

熊崎一雄・芝田　猛. 1985a. 和牛の優良系統造成に関する基礎的研究. Ⅳ. BLUP法による褐毛和種産肉形質に対する種雄牛評価. 九州東海大学農学部紀要, 4: 35–41.

熊崎一雄・芝田　猛. 1985b. 和牛の優良系統造成に関する基礎的研究. V. 複数形質BLUP法による褐色和種の増体および枝肉形質に対する種雄牛評価. 九州東海大学農学部紀要, 4: 43–48.

Lejukole HY, Sakuma R, Moriya K, Sasaki Y. 1993. Restricted maximum likelihood estimation of heritabilities for growth and feed utilization traits in Japanese Black using performance-test records. Animal Science and Technology (Jpn.), 64(7): 659–668.

Lejukole HY, Moriya K, Sasaki Y. 1995. Estimation of genetic and environmental correlations among growth and feed utilization traits using REML in Japanese Black cattle. Animal Science and Technology (Jpn.), 66(4): 313–322.

Liang P, Pardee AB. 1992. Differential display of eukaryotic messenger RNA by means of the polymerase chain reaction. Science, 257: 967–970.

松本道夫. 1994. 種牛の遺伝能力評価システムによる肉牛改良の実践. 畜産の研究, 48: 139–143.

三宅　武・守屋和幸・佐々木義之. 1995. BLUP法による屠肉性に関する種雄牛評価のための最適モデルの選択. 日本畜産学会報, 66(3): 259–266.

三宅　武・劉　慶遂・守屋和幸・佐々木義之・犬飼史郎・山田清一・西田　清・小野寺　勉・伊藤盛徳・桜庭記与士. 1998. 日本短角種の発育性および飼料利用性に関する遺伝率並びに遺伝および環境相関のREML推定. 肉用牛研究会報, 66: 48–51.

三宅　武・山田宜永・佐々木義之. 2004. 家畜におけるQTL解析法の現状と課題. 動物遺伝育種研究, 32(1): 43–52.

Mizoguchi Y, Watanabe T, Fujinaka K, Iwamoto E, Sugimoto Y. 2005. Mapping of quantitative trait loci for carcass traits in a Japanese Black (Wagyu) cattle population. Animal Genetics, 37: 51–54.

Mizoshita K, Watanabe T, Hayashi H, Kubota C, Yamakuchi H, Todoroki J, Sugimoto Y. 2004. Quantitative trait loci analysis for growth and carcass traits in a half-sib family of purebred Japanese Black(Wagyu) cattle. Journal of Animal Science, 82: 3415–3420.

守屋和幸・道後泰治・佐々木義之. 1994. 黒毛和種の基礎集団並びに現集団における屠肉性に関する遺伝率のREML推定. 日本畜産学会報, 65(8): 720–725.

望月寛正. 2000. 6.1.7 肉牛（日本・肉用牛産肉能力平準化促進事業）. In: 家畜ゲノム解析と新たな家畜育種戦略（動物遺伝育種シンポジウム組織委員会編）. 469–471. シュプリンガー・フェアラーク東京. 東京.

向井文雄. 1994. 黒毛和種の産肉形質の選抜法ならびに遺伝的評価に関する研究. 日本畜産学会報, 65: 890–905.

Mukai F, Ishida T. 1991. Accuracy of genetic evaluation using animal model when generations traced back are

limited. Animal Science Technology(Jpn.), 62: 1015–1021.

Mukai F, Sasaki Y, Namikawa K. 1977. Estimates of genetic parameters for growth and carcass traits in Japanese Black cattle. Memoirs of the College of Agricuture, Kyoto University, 109: 1–14.

長嶺慶隆・林　孝・西田　朗. 1986. 肥育農家の規模による種雄牛評価のちがい. 日本畜産学会報, 57: 575–580.

長嶺慶隆・林　孝・佐藤　博. 1988. 産子の屠殺日齢が種雄牛の評価に及ぼす影響. 日本畜産学会報, 59: 585–589.

永田幸洋・揖斐隆之・谷口幸雄・山田宜永・佐々木義之. 2002. 遺伝子発現量の多サンプル間での比較のためのディファレンシャルディスプレイ法に関する検討. 動物遺伝育種研究, 30(1): 11–18.

野村哲郎・祝前博明・小川　彰・伊藤要二・佐々木義之. 1986. 和牛産肉能力検定間接法における交配の無作為性に関する検討. 日本畜産学会報, 57(6): 491–496.

及川卓郎. 1989. フィールド記録による種雄牛評価成績と間接検定成績の比較. 日本畜産学会報, 60: 1057–1059.

Oikawa T, Kyan K. 1986. Examination of sire X environment interaction and estimate of genetic parameters for the carcass traits of Japanese Black steers. Japanese Journal of Zootechnical Science, 57: 916–924.

Oikawa T, Sato K. 1996. Study on animal model prediction for a data set with small herd effect. Animal Science Technology(Jpn.), 67: 755–763.

Oikawa T, Sato K. 1997. Treating small herds as fixed or random in an animal model. Journal of Animal Breeding and Genetics. 114: 177–183.

Oikawa T, Sato K, Kawamoto Y. 1993. A study of models for the genetic evaluation of sires using data for small progeny size under varied environmental effects. Animal Science Technology (Jpn.), 64(12): 1141–1148.

岡西　剛・向井文雄・吉村豊信. 1993. 繁殖雌牛の体測定値を利用したアニマルモデルBLUP法による枝肉形質の育種価予測値の正確度. 日本畜産学会報, 64: 896–903.

Robertson A, Rendel JM. 1954. The performance of heifers got by artificial insemination. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 44: 184–192.

佐々木義之. 1982. 和牛の改良と種牛評価. 日本畜産学会報, 53(9): 585–604.

佐々木義之. 1986. わが国における肉用牛(和牛)育種の未来像. 畜産の研究, 40: 135–143.

Sasaki Y. 1992. The effectiveness of the best linear unbiased prediction of beef sires using field data collected from small farms. Journal of Animal Science, 70(11): 3317–3321.

佐々木義之. 1994a&b. 動物の遺伝と育種. (a) 5.4.a 遺伝的改良量の予測 127–135; (b) 6.3.b 計画交配. 154–157. 朝倉書店. 東京.

佐々木義之. 2006. 主張「大同団結を！」. 動物遺伝育種研究, 34: 3.

佐々木義之編著. 2007. 変量効果の推定とBLUP法. 京都大学学術出版会. 京都.

Sasaki Y, Henderson CR. 1986. Best linear unbiased prediction with the reduced animal model: an application to evaluation of performance-tested males. Journal of Animal Science., 63: 1384–1388.

佐々木義之・祝前博明. 1979. 和牛産肉能力検定直接法の検定成績に及ぼす検定期間の影響ならびにその補正. 和牛誌, 30(3): 1–6.

佐々木義之・祝前博明. 1980. BLUP法による増体率および飼料利用性に関する黒毛和種種雄牛の育種価推定. 日本畜産学会報, 51(2): 93–99.

佐々木義之・守屋和幸. 1994. フィールド記録に基づく肉用種種雄牛評価における肥育農家および枝肉市場情報の必要性. 日本畜産学会報, 65(3): 265–270.

佐々木義之・佐々江洋太郎. 1988. フィールド記録を用いたBLUP法による肉用種種雄牛評価のためのモデルの検討. 日本畜産学会報, 59(1): 23–30.

佐々木義之・江藤啓一郎・向井文雄・並河　澄. 1976a. 生産・肥育地帯での肉牛成績による種雄牛の産肉能力に対する現場後代検定の可能性. 日本畜産学会報, 47(6): 354–358.

佐々木義之・祝前博明・向井文雄・並河　澄. 1976b. 黒毛和種若雌牛における半姉妹相関法による外貌記載形質の遺伝性. 日本畜産学会報, 47(6): 371–377.

Sasaki Y, Iwaisaki H, Masuno T, Asoh S. 1982. Interaction of sire x length of testing period and estimation of genetic parameters for performance testing traits of Japanese Black bulls. Journal of

Animal Science, 55(4): 771–779.

佐々木義之・伊藤要二・高崎　充. 1986a. フィールドの産肉能力記録に基づく各種種雄牛評価法間の比較. 日本畜産学会報, 57(2): 120–125.

佐々木義之・佐々江洋太郎・内山正二・林田雅夫・祝前博明・伊藤要二・元日田　融・伊藤雅之・高崎充. 1986b. フィールド記録に基づく黒毛和種の産肉性形質に関する遺伝率, 表型ならびに遺伝相関係数の推定. 肉用牛研究会報, 41: 21–27.

佐々木義之・山田和人・野村哲郎. 1987. BLUP法による能力検定個体の評価における正確度の向上と計算の効率化. 日本畜産学会報, 58(4): 293–300.

Sasaki Y, Miyake T, Gaillard C, Oguni T, Matsumoto M, Ito M, Kurahara T, Sasae Y, Fujinaka K, Ohtagaki S, Dougo T. 2006a. Comparison of genetic gains per year for carcass traits among breeding programs in the Japanese Brown and the Japanese Black cattle. Journal of Animal Science, 84(2): 317–323.

Sasaki Y, Nagai K, Nagata Y, Doronbekov K, Nishimura S, Yoshioka S, Fujita T, Shiga K, Miyake T, Taniguchi Y, Yamada T. 2006b. Exploration of genes showing intramuscular fat deposition-associated expression changes in *Musculus longissimus* muscle. Animal Genetics, 37(1): 40–46.

Sasaki Y, Yamada T, Miyake, T. 2006c. Quantitative and molecular genetic approaches for the improvement of carcass traits in the Wagyu cattle. In Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 13–01. Belo Horizonte. MG. Brazil.

Sham P, Bader JS, Craig I, O'Donovan M, Owen M. 2002. DNA pooling: a tool for large-scale association studies. Nature Reviews Genetics, 3: 862–871.

白井達夫・長嶺慶隆・安宅　倭・長野満美子・池内豊. 1996. 褐毛和種の枝肉形質における遺伝的パラメータとその遺伝的趨勢の推定. 日本畜産学会報, 67: 1095–1100.

高橋　潔. 1985. 和牛の育種改良に対する国の施策. 畜産の研究, 39:137–143.

Takasuga A, Watanabe T, Mizoguchi Y, Hirano T, Ihara N, Takano A, Yokouchi K, Fujikawa A, Chiba K, Kobayashi N, Tatsuda K, Oe T, Furukawa-Kuroiwa M, Nishimura-Abe A, Fujita T, Inoue K, Mizoshita K, Ogino A, Sugimoto Y. 2007. Identification of bovine QTL for growth and carcass traits in Japanese Black cattle by replication and identical-by-descent mapping. Mammalian Genome, 18: 125–136.

道後泰治・鳥飼善朗・藤中邦則. 1993. 肉用種繁殖雌牛のフィールド記録を用いた産肉能力の評価. 兵庫県中央農業技術研究センター報告（畜産）, 29: 13–20.

上坂章次. 1966. 和牛産肉能力検定法の確立. 畜産の研究, 20: 783–787.

上坂章次編著. 1979. 新編和牛大成. 養賢堂. 東京.

上坂章次・並河　澄. 1970. 和牛産肉能力検定法（間接法）の改正について. 肉用牛研究会報, 11: 2–6.

鵜飼保雄. 2000. ゲノムレベルの遺伝解析　MAPとQTL. （財）東京大学出版会. 東京.

和田康彦・塩見雅史・松川　正. 1987. 黒毛和種の現場後代検定成績に対する反復BLUP法の適用. 日本畜産学会報, 58: 374–380.

Wada Y, Takebe A, Kashiwagi N, Abe T. 1993. Selection of fixed effects in sire evaluation models using Akaike's Bayesian information criterion. Animal Science Technology (Jpn.), 64: 678–685.

和田康彦・吉臭　努・池内　豊・山本幸造・柏木宣久・小畑太郎. 1994. 赤池のベイズ型情報量基準を用いた肉用牛種畜評価におけるアニマルモデルの利用. 日本畜産学会報, 65: 1127–1133.

Yamada T, Taniguchi Y, Nishimura S, Yoshioka S, Takasuga A, Sugimoto Y, Sasaki Y. 2006. Radiation hybrid mapping of bovine genes showing intramuscular fat deposition-associated expression changes in *Musculus longissimus* muscle. Animal Genetics, 37(2): 184–185.

山根道資. 1965. 種雄牛の産肉能力直接検定の実施とその問題点. 和牛誌, 16(2): 59–63.

山崎敏雄. 1993. 肉牛の産肉生理と肥育様式. 畜産システム研究会報, 9: 9–28.

楊　茂成・向井文雄・佐々木義之. 1985. 黒毛和種産肉能力検定間接法の成績に関する遺伝率および遺伝ならびに表型相関係数の推定. 日本畜産学会報, 56(3): 193–198.

Yapp WW. 1959. Dairy Cattle Judging and Selection. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY.

（社）全国和牛登録協会編. 1989. 和牛登録必携（平成元年度改訂版）. （社）全国和牛登録協会. 京都.

（社）全国和牛登録協会. 2001. 育種価評価の現状. 和牛誌, 217: 48–56.