

Mieszany model oceny wartości hodowlanej w programach genetycznego doskonalenia drobiu mięsnego

Stanisław Węzyk¹, Andrzej Szewczyk¹, Jan Jankowski², Tomasz Szwaczkowski³

¹*Instytut Zootechniki, 32-083 Balice k. Krakowa,*

²*Uniwersytet Warmińsko-Mazurski, ul. Oczapowskiego 5, 10-719 Olsztyn*

³*Akademia Rolnicza, ul. Wołyńska 33, 60-637 Poznań*

Słowa kluczowe: model zwierzęcia, wartość hodowlana, drób mięsny,
indeks selekcyjny

Wstęp

Metody genetycznego doskonalenia zwierząt gospodarskich, a w tym i drobiu, stosowano już wiele wieków przed odkryciem praw Mendla o dziedziczeniu cech, jak również przed sformułowaniem przez Sir Rolanda Fishera w 1918 r. modelu wpływu genów na cechy ilościowe. Można zatem przyjąć, że genetyczna ewolucja zwierząt rozpoczęła się równocześnie z procesem ich udomowienia.

Metody selekcji, w których wykorzystuje się genetykę populacji i teorię genetyki ilościowej, zostały po raz pierwszy zastosowane w latach trzydziestych XX w., a następnie rozwinięte w latach pięćdziesiątych przez Lusha. Praktyczne wykorzystanie zjawiska wariacji ilościowej i genetycznej w odniesieniu do cech poligenicznych uwzględnia addytywne działanie genów.

Selekcję na podstawie wartości hodowlanej ptaków stosuje się w stadach zarodowych, stanowiących zamknięte populacje (rody lub linie). Cel hodowlany osiąga się natomiast w stadach towarowych, uzyskiwanych w wyniku krzyżowania rodów na poziomie prarodziców lub rodziców. Selekcjonowane populacje doskonalone są w zależności od ich pozycji w programie krzyżowania jako rody męskie i żeńskie oraz ojcowskie i mateczne. Ujednolicone warunki utrzymania ptaków ograniczają różnicujący wpływ warunków środowiskowych. Stosunkowo krótki (poniżej 1 roku) u drobiu odstęp czasu między pokoleniami umożliwia szybki postęp hodowlany. Do dodatkowych czynników sprzyjających intensywnej hodowli i produkcji należy zaliczyć ogromną zdolność rozrodczą, skuteczność sztucznych

lęgów, wysoki wskaźnik zapłodnienia odpowiednio przechowywanych jaj wylęgowych, możliwość stymulowania dojrzałości płciowej, identyfikację płci piskląt, wrażliwość na stymulację świetlną w okresie nieśności, dużą zdolność adaptacyjną do zmian żywienia i warunków chowu. Nienakładające się na siebie pokolenia i łatwość indywidualnego mierzenia cech produkcyjnych ptaków ułatwiają przewidywanie wartości hodowlanej. Duże znaczenie odgrywa także duża liczebność grup pełnego, a szczególnie półrodzeństwa.

W hodowli drobiu interesuje nas wydajność objętych selekcją osobników względnie ich potomstwa w kolejnym pokoleniu. W wypadku kur nieśnych i mięsnych oraz kaczek uwaga hodowcy koncentruje się na wydajności potomstwa. Jedynie w odniesieniu do gęsi i indyków, gdzie odstęp między pokoleniami wynosi więcej niż 1 rok, ważna jest także użytkowość ptaków w kolejnych latach. Wiele uwagi poświęca się również statystycznym modelom służącym do oszacowania przewidywanej wydajności potomstwa. W stadzie ptaki, względnie grupy pełnego i półrodzeństwa, można uszeregować pod względem wartości hodowlanej od najwyższej do najniższej. W najprostszym wypadku postęp genetyczny można wyrazić jako:

$$\Delta G = iR_{HI} \sigma_H$$

gdzie: i oznacza intensywność selekcji, która zależy głównie od liczby wyselekcjonowanych osobników z ocenianego stada;

σ_H jest miarą wariacji genetycznej, na którą hodowca zwykle nie ma wpływu; R_{HI} jest miarą korelacji między rzeczywistą a oszacowaną wartością hodowlaną. Wartość współczynnika korelacji kształtuje się w zależności od zastosowanej statystycznej procedury.

W zarodowej hodowli drobiu dysponuje się zwykle głębokimi na kilka pokoleń rodowodami oraz więcej niż jednym wynikiem użytkowości ptaka (co najmniej 5 cech). Samce i samice, mimo że odchowywane i utrzymywane są w tych samych warunkach środowiskowych, pochodzą jednak z różnych lęgów i dla wyrównania uzyskanych wyników niezbędne jest wykorzystywanie odpowiednich procedur statystycznych.

W przeciwieństwie do gatunków zwierząt objętych sztucznym unasienianiem, u drobiu występują, mimo stosowania poligamicznych kojarzeń, mniejsze dysproporcje między genetycznym oddziaływaniem na potomstwo obu rodziców, a szczególnie ojca.

We współczesnych programach hodowli drobiu mięsnego najczęściej stosuje się selekcję następczą, gdzie po selekcji na cechy reprodukcyjne prowadzi się ją na cechy wzrostu. Kompleksowa ocena wielu cech umożliwia przewyciężenie ujemnych wpływów selekcji oraz przeciwdziała hamowaniu postępu genetycznego. W genetycznej ocenie, oszacowanie macierzy wariacji wymaga zastosowania metod typu ANOVA, które mogą zmienić w istotny sposób uzyskiwane wyniki. Gdy analiza obejmuje wszystkie dane niezbędne do podjęcia selekcyjnych decyzji, to metoda pochod-

nych cząstkowych funkcji najwyższej wiarygodności (REML — Restricted Maximum Likelihood), wykorzystana w osobniczym modelu zwierzęcia (IAM — Individual Animal Model), łagodzi niekorzystne odchylenie selekcyjne [32], komplikując jednak procedury obliczeniowe. Szybki rozwój technik komputerowych oraz metod matematycznych dotyczących stosowanych algorytmów powodują, że przy objęciu obliczeniami dużej liczby ptaków, IAM-REML staje się bardzo przydatną metodą w rozwiązywaniu niektórych ww. problemów [25].

Procedury statystyczne w szacowaniu parametrów wartości hodowlanej drobiu mięsnego

W szacowaniu genetycznych parametrów masy ciała (MMC) młodych kur mięsnych oraz cech związanych z reprodukcją Koerhuis i McKay [25] zastosowali metodę IAM-REML zgodnie z następującym modelem liniowym:

$$Y_{ijklm} = \mu + SEX_i + HW_j + AGE_k + a_l + p_m + e_{ijklm} \quad (1)$$

gdzie: Y_{ijklm} — obserwowana wartość fenotypowa osobnika,

μ — średnia dla populacji,

SEX_i — stały efekt płci,

HW_j — stały efekt j -tego tygodnia lęgu ($j = 1, 2, \dots, 304$),

AGE_k — stały efekt k -tej klasy wiekowej matki ($k = 1, 2, \dots, 7$),

a_l — losowy addytywny efekt genetyczny osobnika l ,

p_m — losowy efekt środowiska matki m ,

e_{ijklm} — błąd losowy.

Model zastosowany dla cech reprodukcyjnych był identyczny z pominięciem efektu płci, natomiast liczba tygodni lęgowych była tu mniejsza ($j_{MAX} = 284$).

W dalszych obliczeniach można zastosować następujące metody analizy:

Równanie (1) przyjmuje ogólny zapis macierzowy (2), a cechami są masa ciała oraz produkcja jaj:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \mathbf{y}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}_1 & 0 \\ 0 & \mathbf{X}_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{b}_1 \\ \mathbf{b}_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{a1} & 0 & \mathbf{Z}_{p1} & 0 \\ 0 & \mathbf{Z}_{a2} & 0 & \mathbf{Z}_{p2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_1 \\ \mathbf{a}_2 \\ \mathbf{p}_1 \\ \mathbf{p}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{e}_1 \\ \mathbf{e}_2 \end{bmatrix} \quad (2)$$

gdzie: dla cech i ($i = 1, 2$) \mathbf{y}_i jest wektorem obserwacji; \mathbf{b}_i jest wektorem efektów stałych, \mathbf{a}_i jest wektorem losowych addytywnych wartości genetycznych, \mathbf{p}_i jest wektorem losowych efektów środowiska matki, natomiast \mathbf{e}_i wektorem losowych błędów. \mathbf{X}_i , \mathbf{X}_{ai} , \mathbf{Z}_{pi} są macierzami incydencji dla odpowiednich efektów stałych i losowych.

Z założenia przyjęto następującą strukturę wariancji:

$$\mathbf{V} \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \mathbf{V} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_1 \\ \mathbf{a}_2 \\ \mathbf{p}_1 \\ \mathbf{p}_2 \\ \mathbf{e}_1 \\ \mathbf{e}_2 \end{bmatrix} = \left[\begin{array}{cccc|cc} \mathbf{A}\sigma_{a1}^2 & \mathbf{A}\sigma_{a12} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \mathbf{A}\sigma_{a12} & \mathbf{A}\sigma_{a2}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{I}_1\sigma_{p1}^2 & \mathbf{B}\sigma_{p12}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{B}_a\sigma_{p12} & \mathbf{I}_2\sigma_{p1}^2 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & 0 & \mathbf{I}_1\sigma_{e1}^2 & \mathbf{C}\sigma_{e12} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \mathbf{C}\sigma_{e12} & \mathbf{I}_2\sigma_{e2}^2 \end{array} \right] = \\
 = \left[\begin{array}{ccc|c} \mathbf{A} \oplus \mathbf{G} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{P} & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & \mathbf{R} & 0 \end{array} \right] = \begin{bmatrix} \mathbf{T} & 0 \\ 0 & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{V} \left(\mathbf{y} = \begin{bmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \mathbf{y}_2 \end{bmatrix} \right) = \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{a1} & 0 & \mathbf{Z}_{p1} & 0 \\ 0 & \mathbf{Z}_{a2} & 0 & \mathbf{Z}_{p2} \end{bmatrix} \mathbf{T} \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{a1} & 0 & \mathbf{Z}_{p1} & 0 \\ 0 & \mathbf{Z}_{a1} & 0 & \mathbf{Z}_{p2} \end{bmatrix} + \mathbf{R} = \mathbf{Z}\mathbf{T}\mathbf{Z}' + \mathbf{R}$$

gdzie: $\sigma_{a1}^2, \sigma_{p1}^2, \sigma_{e1}^2$ — wariancja genetyczna addytywna, wariancja środowiska matki oraz wariancja dla błędu dla cechy i ,
 $\sigma_{a12}^2, \sigma_{p12}^2, \sigma_{e12}^2$ — kowariancje dla cech 1 i 2.

\mathbf{A} — macierz spokrewnień,

\mathbf{I} — macierz jednostkowa,

\mathbf{B} — macierz incydencji dla relacji masa ciała, produkcja jaj,

\oplus — iloczyn tensorowy.

Ocena tych wariancji i kowariancji przy zastosowaniu procedury REML stanowi problem maksymalizacji w przestrzeni dziewięciowymiarowej. W celu uproszczenia procesu obliczeniowego, Thompson i in. [45] zaproponowali skalowanie i transformację modeli. Dwa skorelowane efekty błędu w macierzy \mathbf{R} zostały reparametryzowane na dwa niezależne efekty (σ_{e1}^{*2} i σ_{e2}^{*2}) poprzez wprowadzenie dodatkowego efektu (σ_b^2) wspólnego dla obu cech:

$$\sigma_{e1}^2 = \sigma_{e1}^{*2} + a^2 \sigma_b^2$$

$$\sigma_{e12}^2 = ab \sigma_b^2$$

$$\sigma_{e_2}^2 = \sigma_{e_1}^{*2} + b^2 \sigma_b^2$$

gdzie: $a (= \sigma_{e_1}^{*2})$ i $b (= \sigma_{e_2}^{*2})$ są czynnikami skalującymi.

Następnie stosuje się algorytm analizy jednozmiennej dla określenia wiarygodności [27].

Po przeskalowaniu \mathbf{G} i \mathbf{P} na \mathbf{G}_s i \mathbf{P}_s odpowiednio wg zasady $\mathbf{G}_s = s\mathbf{G}s$ i $\mathbf{P}_s = s\mathbf{P}s$, gdzie:

$$s = \begin{bmatrix} 1/\sigma_{e_1}^{*2} & 0 \\ 0 & \sigma_{e_2}^{*2} \end{bmatrix}$$

uzyskuje się oceny $\sigma_{e_1}^{*2}$ i $\sigma_{e_2}^{*2}$ z pochodnych cząstkowych logarytmu funkcji wiarygodności ($\log L$), a wykorzystując \mathbf{G}_s , \mathbf{P}_s i σ_b^2 , redukuje się problem z 7 do 9 wymiarów. Z kolei wartości $\log L$ znajduje się bezpośrednio jako pochodne cząstkowe.

Zanim dla MMM (mixed model matrix) zastosuje się metodę eliminacji Gaussa, macierz współczynników dla układu równań mieszanych oraz wektor prawych stron porządkuje się, zgodnie z zasadą wielokrotnego minimalnego stopnia. Maksimum $\log L$ określa się metodą SIMPLEX (Downhill Simplex). Dla przebiegów początkowych stosuje się wielkość progową, przyjmując 10^{-3} jako 0 operacyjne dla elementów poza przekątną w MMM, natomiast stopień zbieżności procesu ustala się tak, by wariancja $\log L$ była mniejsza niż 10^{-2} . W ten sposób wielowymiarową powierzchnię wiarygodności można „zeskanować”, oszczędzając ponad 60% czasu na obliczenia.

Parametry uzyskane jako maksimum procesu aproksymacji wykorzystuje się w przebiegu końcowym, w którym za 0 przyjęto 10^{-8} , a poziom zbieżności ustalono jako 10^{-5} .

Przybliżona dwustopniowa procedura jest pewna i czasooszczędna, szczególnie w wypadku mało trafnego początkowego doboru wartości startowych. Oszacowanie błędu odziedziczalności oraz wariancji środowiskowej i genetycznej Koerhuis i McKay [24] oparli na rozwinięciu w szereg Taylora w otoczeniu maksimum funkcji $\log L$. Błędy oszacowania dla korelacji genetycznych i środowiskowych przybliżyła się w sposób podany przez Robertsona [38]. Z oceny przeprowadzonej na podstawie dwuzmiennej analizy dla JBWT oraz dla indywidualnie ocenianej nieśności w przeliczeniu na średni stan kur i dziennego tempa nieśności, dojrzałości płciowej oraz masy jaja uzyskuje się dane dla komponentów wariancji i parametrów MMC, w postaci średniej arytmetycznej.

Koerhuis i McKay [24], przedstawiając ocenę opartą na wielozmiennym modelu, dla ilustracji równania (2) oraz struktury wariancji i kowariancji, przyjęli założenie o równości macierzy incydencji (tj. $\mathbf{X}_1 = \mathbf{X}_2$, $\mathbf{Z}_{a1} = \mathbf{Z}_{a2}$, $\mathbf{Z}_{p1} = \mathbf{Z}_{p2}$) dla cech y_1 i y_2 . W celu zredukowania obliczeń jedynie do szacowania komponentów wariancji, Thompson i Hill [45] zaproponowali ciąg analiz jednozmiennych, opartych na transformacji:

$$\mathbf{z} = \mathbf{H}_o \mathbf{y} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_1 + y_2 \end{bmatrix}$$

dla określenia \mathbf{G} i \mathbf{P} (vide wyżej) oraz macierzy kowariancji dla błędu \mathbf{E} . Elementy kowariancji w macierzach \mathbf{G} , \mathbf{P} i \mathbf{E} uzyskano, stosując wzór:

$$\text{cov}(y_1, y_2) = 0,5 [\text{var}(y_1 + y_2) - \text{var}(y_1) - \text{var}(y_2)]$$

Autorzy zastosowali również transformację kanoniczną \mathbf{T} , redukującą \mathbf{G} , \mathbf{P} oraz \mathbf{E} do postaci diagonalnej jednostkowej.

Transformację odwrotną zmiennych kanonicznych do skali pierwotnej powtarza się, aż \mathbf{T} da przybliżone nieskorelowane zmienne kanoniczne. Opisany algorytm zastosowano także dla cech reprodukcyjnych, tj. nieśności, tempa nieśności, dojrzałości płciowej i masy jaja, w czterozmiennej analizie, składającej się z 10 oddzielnych analiz jednozmiennych. Kryterium zbieżności 10^{-6} przyjęto na skali kanonicznej i oryginalnej, z poprzednią lokalizacją maksimum $\log L$.

Proces iteracyjny prowadzony jest, aż wartości bezwzględne korelacji w skali kanonicznej stają się mniejsze niż 10^{-4} , co osiągnięto po 15 rundach iteracji. Jak wykazał test, po wydłużeniu procesu iteracyjnego różnice w wielkości wariancji i kowariancji były minimalne. Jednozmienną ocenę wariancji dla MMC oraz cech reprodukcyjnych Koerhuis i McKay [24] przeprowadzili dla porównania wyników dwu- i wielozmiennej analizy. Podobnie uzyskali wartość maksimum $\log L$, przyjmując zbieżność procesu jako 10^{-8} .

W ocenie wartości hodowlanej drobiu, obok wyżej wymienionych udogodnień, mają miejsce również pewne utrudnienia, takie jak występowanie dodatkowych spokrewnień (innych niż rodzice - potomstwo) oraz wpływy nieaddytywne. Obu tych elementów nie można zidentyfikować w klasycznym modelu ojca i matki i dlatego mogą być one źródłem obciążeń dokonywanych ocen [49].

Poza wariancją genetyczną, intensywnością selekcji i odstępem między pokoleniami, największy wpływ na wielkość uzyskiwanego postępu hodowlanego ma dokładność oceny wartości genetycznej lub hodowlanej osobnika [52]. W związku z tym należy korzystać z możliwie jak największej ilości dostępnych źródeł informacji, głównie w celu zwiększenia dokładności oceny efektów addytywnych. Wariancja genetyczna jest warunkowana genetyczną strukturą populacji i w praktyce jest zwykle niezależna od hodowcy. Z kolei intensywność selekcji i odstęp między pokoleniami determinowane są zdolnością reprodukcyjną osobników. Stąd też i w tym wypadku bezpośredni wpływ selekcionera jest ograniczony. Jedynym zatem stymulatorem postępu genetycznego, kontrolowanym przez hodowcę, jest dokładność oceny wartości hodowlanej, odpowiadająca sumie wszystkich przeciętnych efektów genów.

Zakłada się, że mierzalne cechy ilościowe drobiu (liczba zniesionych jaj i potomstwa, tempo wzrostu, wykorzystanie paszy, wydajność rzeźna) są determinowane nie-

znany genami, umiejscowionymi w poszczególnych locusach oraz wpływem środowiska. Zsumowany efekt działania czynników genetycznych i środowiskowych można przedstawić prostym wzorem:

$$P = G + E$$

gdzie P stanowi wartość fenotypową, G — genetyczną, a E — środowiskową.

Wariancja P wyraża się wzorem:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + 2\text{cov}(G, E)$$

Zakładając, że $\text{cov}(G, E) = 0$, to

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 = \sigma_E^2$$

Gdy wystąpi interakcja genotyp \times środowisko, sumujące działanie obu czynników nie będzie przebiegało tak prosto. W wypadku cech ilościowych mierzone są tylko fenotypy. Zgodnie z modelem Fishera, w każdym loci następuje zsumowanie indywidualnych efektów addytywnych i dominujących oraz wpływów interakcji między locusami (epistaza). Umożliwia to przewidywanie przenoszenia addytywnych efektów z jednego pokolenia na drugie.

Selekcjonując na podstawie addytywnych efektów, określa się ww. wartość hodowlaną ptaka, mierzoną podwójnym fenotypowym odchyleniem od średniej potomstwa pochodzącego po jednym ojcu i od średniej populacji. W związku z tym, że nie ma praktycznej możliwości porównania średniej potomstwa ze średnią całej populacji, należy rozwiązać problem szacowania addytywnej genetycznej wartości (wartości hodowlanej) na podstawie fenotypów.

Ogólny wzór na ocenę wartości hodowlanej można zapisać następująco:

$$G_x = P + b_{G/P} (P_x - P)$$

gdzie: G_x — wartość genotypowa ocenianego osobnika,

P — średnia fenotypowa wartość cechy w stadzie,

P_x — fenotyp ocenianego osobnika,

$b_{G/P}$ — współczynnik regresji genotypu na fenotyp (w tym wypadku h^2).

Przytoczone wyżej argumenty sugerują konieczność przeprowadzania korekt metodycznych, umożliwiających wykorzystanie w większym stopniu istniejących źródeł informacji, a przede wszystkim zwiększenia dokładności oceny wartości hodowlanej (efektów addytywnych) osobników. Postępująca od kilku dziesięcioleci ewolucja metod hodowlanych w kierunku wczesnej i dokładnej oceny zwierząt wykreowała procedury statystyczne pozwalające na osiąganie dobrych rezultatów. Realizacja ich napotka jednak przejściowe trudności związane z ograniczonymi możliwościami pamięci operacyjnej komputerów. Precyzja uzyskanych wyników zależy od zgodności przyjętego modelu ze stanem faktycznym (rzeczywistymi źródłami zmienności cech) i od dokładności indywidualnej oceny użyteczności osobników.

W drugiej połowie XX wieku powszechnie zaczęto w konwencjonalnych programach hodowlanych dla drobiu stosować selekcyjne indeksy, które wykorzystywały tylko jedno źródło informacji o genotypie osobnika, np. jego użytkowość własną. Przykładem może być indeks selekcyjny opracowany przez Hazela [15].

$$I = P_1 h_1^2 w_1 + P_2 h_2^2 w_2 + \dots + P_n h_n^2 w_n$$

gdzie: I — indeks selekcyjny,

P_i — fenotypy poszczególnych cech,

h_i^2 — współczynniki odziedziczalności cech,

w_i — waga ekonomiczna cechy i .

Ogólnie przyjmuje się, że indeks stanowi nadwyżkę oszacowanego genotypu ptaka nad średnim, całkowitym genotypem stada. Fenotypowe wartości cech, użyte w indeksie selekcyjnym, winny być przedstawione w jednostkach porównywalnych, np. w jednostkach standardowego odchylenia. Przy tworzeniu indeksu selekcyjnego najważniejszą sprawą jest poprawność oszacowania poszczególnych współczynników regresji β_i , które szacuje się na podstawie korelacji między poszczególnymi źródłami informacji a całkowitym genotypem według wzoru:

$$b_i = \beta_i \frac{\sigma_{GT}}{\sigma_I}$$

Dla poprawnego oszacowania współczynników β_i konieczna jest znajomość macierzy współczynników korelacji między poszczególnymi źródłami informacji oraz wartości liczbowych wektora współczynników regresji wielokrotnej (b_i) między poszczególnymi źródłami informacji a całkowitym genotypem.

Opracowanie indeksu selekcyjnego wymaga oszacowania takich danych jak:

- wariacje fenotypowe poszczególnych cech: $S_{Px}^2, \sigma_{Py}^2, \sigma_{Pz}^2$;
- wariacje genetyczne poszczególnych cech: $S_{Gx}^2, \sigma_{Gy}^2, \sigma_{Gz}^2$;
- kowariancje genetyczne między cechami: $\sigma_{GxGy}^2, \sigma_{GxGz}^2, \sigma_{GyGz}^2$;
- współczynniki odziedziczalności: h_x^2, h_y^2, h_z^2 ;
- współczynniki korelacji genetycznych między cechami: $r_{GxGy}, r_{GxGz}, r_{GyGz}$;
- współczynniki korelacji genetycznych między członkami pełnego rodzeństwa: t_{xx}, t_{yy}, t_{zz} ;
- współczynniki korelacji fenotypowych między członkami półrodzeństwa: T_{xx}, T_{yy}, T_{zz} ;
- współczynniki korelacji fenotypowych między cechami objętymi selekcją;
- ustalenie dla cech wag ekonomicznych.

Teoria indeksu selekcyjnego rozwijała się poprzez wprowadzanie takich modyfikacji, jak „klasyczny”, „optymalny” i „zredukowany” indeks selekcyjny [15, 21, 50], w wyniku czego osiągnięto znaczny postęp genetyczny i produkcyjny w większości

doskonalonych cech. Na przykład okres odchowu kurcząt brojlerów skrócono z 56 do 35 dni, w ciągu których ptaki osiągają ponad 2 kg masy ciała przy wykorzystaniu 1,80 kg paszy na 1 kg przyrostu masy ciała. W latach 1970–1999 masa ciała towarowych indorów i indyczek (w ustalonym wieku) zwiększyła się o odpowiednio 6,7 i 2,7 kg, a wykorzystanie paszy poprawiło się o 0,49 i 0,71 kg na 1 kg przyrostu masy ciała. Również istotnie zwiększono w wypadku gęsi liczbę wyprodukowanych jaj wylęgowych (z 32 do 64 szt.) oraz przyspieszono tempo wzrostu.

W związku z rozwojem w ostatnich dwudziestu latach metod statystycznych i obliczeniowych technik komputerowych pojawiły się nowe możliwości oceny wartości hodowlanej zwierząt gospodarskich. Największe zainteresowanie budzi metoda BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) [17], a szczególnie jej rozwinięcie dokonane przez Quaasa i Pollaka [36], czyli tzw. model zwierzęcia (AM — Animal Model) oraz inne modele, oparte na zasadzie największej wiarygodności.

Najlepsza liniowa nieobciążona predykcja wraz z modelem zwierzęcia (BLUP-AM) — rozważania ogólne

Model zwierzęcia (AM) umożliwia wykorzystanie informacji o użytkowości ocenianego osobnika, jego przodków oraz krewnych bocznych (rodzeństwa, półrodzeństwa). Cennym walorem jest również możliwość oceny hodowlanej wszystkich osobników objętych obliczeniami, jak i tych, które nie zostały poddane obserwacjom. Metoda ta pozwala na uwzględnienie w modelu czynników środowiskowych i genetycznych, wywierających wpływ na zmienność cech/y. BLUP-AM stosowany jest w coraz większym stopniu w ocenie wartości hodowlanej bydła mlecznego i trzody chlewnej. Jego dotychczasowe zastosowanie w hodowli drobiu ma niewielki zakres. Aplikacja AM do hodowli drobiu była przedmiotem rozważań Pribil i Pribilovej [34], Haggera [13] oraz Wężyka i Szwaczkowskiego [52]. Przyczyną mniejszego zainteresowania hodowców drobiu tą metodą są wysokie koszty obliczeń, mała zmienność środowiskowa i specyfika programów genetycznego doskonalenia drobiu, ukierunkowana głównie na uzyskiwanie tzw. efektów krzyżowania (heterozji). Przy ograniczonej zmienności środowiskowej cech drobiu objętych selekcją najczęściej uwzględnianym w ocenie stałym efektem modelu jest termin lęgu oraz pokolenie.

Teorię BLUP, zaproponowaną po raz pierwszy przez Hendersona w 1949 roku do opisanie oszacowanych genetycznych i środowiskowych trendów u bydła, konsekwentnie doskonalono w następnych latach. Określenie „model zwierzęcia” wprowadzili Quaas i Pollak [36]. Ogólnie rzecz biorąc, wdrożenie tej metody warunkowane jest zainteresowaniem hodowcy oraz ograniczeniami wynikającymi ze stosowania technik komputerowych (pojemność i możliwości operacyjne pamięci). W ostatnich latach ogromnie jednak rozwinęły się techniki komputerowe w odniesieniu tak do zbioru,

przetwarzania, jak i analizowania ogromnych ilości danych (np. przy AM można wyróżnić poszczególne efekty genetyczne, rozwiązać układy nierównych macierzy).

Głównymi zaletami BLUP-AM są wysoki poziom dokładności ocen wartości hodowlanej (lub genetycznej) oraz wszechstronność jego zastosowania w porównaniu z tzw. klasycznym indeksem selekcyjnym, obejmującym jedynie informacje o niektórych znanych krewnych i dającym mniej dokładne szacunki stałych efektów środowiskowych. Według Buddiger i Albers [5], powodzenie w selekcji indyków zależy w dużej mierze od statystycznej metody, zastosowanej w oszacowaniach wartości hodowlanej. W wypadku doskonalenia nieśności, powodzenie stanowi 30% wartości indeksu selekcyjnego, dla metody BLUP-AM 60%, a przy zastosowaniu metod biotechnologii 100%, natomiast w odniesieniu do masy ciała wartości te kształtują się odpowiednio: 45%, 70% i 100%.

Zastosowanie BLUP-AM w ocenie wartości hodowlanej drobiu

Ocena wartości hodowlanej na podstawie modelu zwierzęcia opiera się na następującym mieszanym modelu liniowym:

$$\underline{y} = \underline{X}\underline{b} + \underline{Z}\underline{a} + \underline{e}$$

gdzie: \underline{y} — wektor obserwacji o wymiarach $n \times 1$ (n jest liczbą obserwowanych osobników; przy założeniu: 1 osobnik = 1 obserwacja);

\underline{b} — wektor nieznanymi efektów stałych o wymiarach $p \times 1$ (p — liczba poziomów wszystkich uwzględnionych efektów stałych);

\underline{a} — wektor nieznanymi genetycznych efektów addytywnych o wymiarach $q \times 1$ (q jest liczbą ocenianych osobników);

\underline{e} — wektor nieznanymi błędów losowych o wymiarach $n \times 1$;

\underline{X} — macierz incydencji o wymiarach $n \times p$;

\underline{Z} — macierz incydencji o wymiarach $n \times q$.

Założenia modelu:

$$\mathbf{E} \begin{bmatrix} \underline{y} \\ \underline{a} \\ \underline{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{Xb} \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{V} \begin{bmatrix} \underline{y} \\ \underline{a} \\ \underline{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{ZAZ}'\sigma_{\alpha}^2 + \mathbf{R} & \underline{ZA}\sigma_{\alpha}^2 & \mathbf{R} \\ \underline{AZ}'\sigma_{\alpha}^2 & \mathbf{A}\sigma_{\alpha}^2 & 0 \\ \mathbf{R}' & 0 & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{R} = \sigma_{\epsilon}^2 \mathbf{I}$$

gdzie: \mathbf{A} jest macierzą addytywnych spokrewnień między ocenianymi osobnikami.

Zasady konstrukcji tej macierzy podane zostały przez Kennedy'ego [22]. Wartości σ_a^2 i σ_e^2 są komponentami wariancji genetycznej addytywnej i wariancji błędu.

Komponenty te uzyskuje się również opierając się na modelu zwierzęcia. Metodyczne podobieństwo otrzymywania komponentów wariancji, stałych estymatorów i predyktorów addytywnych efektów genetycznych stwarza możliwość jednokrotnego wykonywania pewnych etapów obu operacji.

Rozwiązując następujący układ mieszanych równań [22], można uzyskać predyktory addytywnych efektów genetycznych:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R} - \mathbf{1}\mathbf{R} & \mathbf{X}'\mathbf{R} - \mathbf{1}\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{A}^{-1}\lambda \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \underline{\mathbf{b}} \\ \underline{\mathbf{a}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\underline{\mathbf{y}} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\underline{\mathbf{y}} \end{bmatrix}$$

gdzie: $\lambda = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$.

Przy dużej liczbie ocenianych osobników, konwencjonalne rozwiązanie podanego układu równań napotyka poważne bariery numeryczne. Jedną z nich jest uzyskanie odwrotnej macierzy spokrewnień addytywnych. Obliczeniowych komplikacji związanych z odwracaniem macierzy o dużych wymiarach można uniknąć, obliczając bezpośrednio elementy macierzy odwrotnej [16, 19]. Do niedawna poważną przeszkodą było też uzyskiwanie ocen składowych wektorów $\underline{\mathbf{b}}$ i $\underline{\mathbf{a}}$.

Obecnie znanych jest już wiele procedur iteracyjnych umożliwiających rozwiązanie układu równań bez konieczności odwracania macierzy „lewych stron”. Dokładność ostatecznego wyniku i czas obliczeń zależne są od zastosowanej metody iteracyjnej oraz od przyjętych parametrów iteracyjnych [29]. Czynnikiem ograniczającym skalę trudności numerycznych jest też absorpcja tych części równań, które wiążą się ze stałymi efektami. W praktyce estymatory niektórych stałych efektów nie zawsze mają znaczenie. Absorpcja prowadzi do zmniejszenia się rozmiarów „macierzy lewych stron”.

Jednym ze sposobów redukowania rozmiarów macierzy układu równań mieszanych jest zastąpienie obserwacji poszczególnych ptaków średnimi grup pełnego rodzeństwa. Prowadzi to wprawdzie do zamaskowania informacji o indywidualnej fenotypowej zmienności osobniczej, lecz „straty” z tego powodu są nieznaczące. Zastosowanie zaproponowanej metody, oprócz zmniejszenia rozmiarów macierzy i skrócenia czasu obliczeń, pozwala także na ocenę grup osobników, szczególnie tam gdzie nie można dokonać indywidualnego pomiaru cech. Argumentem przemawiającym za stosowaniem tej procedury jest fakt relatywnie częstego prowadzenia u drobiu selekcji rodzinowej.

Opierając się na przedstawionych procedurach, można dokonać analizy jednocechowej, tj. oceniać wartość hodowlaną osobników na podstawie jednej lub kilku cech. W jednocechowej ocenie na podstawie modelu zwierzęcia konieczna jest również znajomość addytywnych genetycznych kowariancji i kowariancji błędów losowych między cechami.

Z konfrontacji wyżej przedstawionych teoretycznych rozwiązań problemu oceny wartości hodowlanej drobiu wynika, że wdrożenie najnowszych osiągnięć do praktycznej hodowli może mieć dosyć ograniczony zakres. Ta konkluzja skłania do podejmowania wysiłków zmierzających do optymalizacji algorytmów obliczeniowych i przystosowania ich do lokalnych warunków. Działania te winny objąć także estymacje parametrów genetycznych jako integralnych elementów oceny wartości hodowlanej. Badania porównawcze prowadzone przez Beaumont [1] nad estymacją współczynników odziedziczalności na podstawie metody I Hendersona [16] i metody największej wiarygodności z ograniczeniem — REML [32] wykazały duże rozbieżności w wynikach uzyskanych obiema metodami. Z kolei Brodacki i in. [4] uzyskali zbliżone wartości współczynników h^2 u kur rasy Sussex, oszacowane analizą wariancji zgodnie z metodą I i III Hendersona, które jednak znacznie różniły się od oszacowanych metodą REML. Uzyskane przez tych autorów wyniki nie potwierdziły tezy Wężyka i Szewczyka [51], że im wyższa jest odziedziczalność, tym większa jest zgodność jej wartości szacowanych różnymi metodami. Częstą przyczyną zróżnicowania ocen h^2 , otrzymywanych z analizy grup pełnego rodzeństwa, jest także typ komponentu wariancji (ojcowski lub mateczny), na podstawie którego dokonuje się oceny [25, 26, 51]. W cytowanych pracach współczynniki odziedziczalności cech użytkowych kur, uzyskiwane z komponentu ojcowskiego, były znacznie niższe w porównaniu z h^2 otrzymywani z komponentu matecznego. Różnice te wynikają z obciążenia estymatorów, co się wiąże zarówno z niedoskonałością metodyczną, jak i występującą interakcją w obrębie par genów (dominacja) oraz między parami genów (epistaza), a także może być skutkiem specyficznych wpływów matecznych [25]. Zastosowanie modelu zwierzęcia eliminuje ww. obciążenia, gdyż w analizie uwzględniany jest genotyp ojca, matki i innych spokrewnionych osobników. Metoda ta umożliwia także identyfikację poszczególnych komponentów wariancji genetycznej. Na zróżnicowanie wyników ocen parametrów genetycznych ma duży wpływ ilość dostępnych informacji rodowodowych.

Uzasadnione jest zatem dążenie do przeorientowania modelu dotychczasowej oceny wartości użytkowej drobiu, koncentrującej się głównie na cechach, będących finalnym produktem, tj. na liczbie i średniej masie zniesionych jaj, masie ciała itp. Wyniki badań przeprowadzonych na kurach mięsnych [12, 31], na indykach [14], na gęsiach [39] i na kaczkach [40] świadczą o możliwościach prowadzenia selekcji drobiu mięsnego pod względem takich cech, jak: ilość pobranej paszy, jej strawność, intensywność przemian metabolicznych, czy wskaźniki związane z kosztami paszy i odpornością na choroby. Objęcie wymienionych cech oceną wartości hodowlanej przyczyni się do nadania jej bardziej ekonomicznego wymiaru, co powinno wpłynąć na wzrost zainteresowania hodowców prezentowaną metodą.

Zastosowanie BLUP-AM nie sprowadza się jednak tylko do predykcji genetycznych efektów addytywnych i ewentualnie efektów stałych. Zakres aplikacji tej metody jest znacznie szerszy i obejmuje także predykcję efektów dominacyjnych i epista-

tycznych. Badania przeprowadzone na populacjach kur [11] i indyków [9] wykazały, że dominacyjne lub epistatyczne działanie genów może być istotnym źródłem zmienności cech użytkowych. Do ujawnienia efektów nieaddytywnych genów, utożsamianych z heterozją, dochodzi najczęściej u mieszańców pochodzących z krzyżowania różnych ras lub odległych genetycznie linii.

Predykcja efektów genetycznych oparta jest na następującym modelu liniowym [22]:

$$\underline{y} = \underline{X}\underline{b} + \underline{Z}\underline{a} + \underline{Z}\underline{d} + \underline{Z}\underline{q}_1 + \underline{Z}\underline{q}_2 + \dots + \underline{Z}\underline{q}_j + \underline{e}$$

gdzie: \underline{y} — wektor o wymiarach $n \times 1$,

\underline{X} , \underline{Z} — znane macierze incydencji o wymiarach odpowiednio $n \times p$ i $n \times q$,

\underline{b} — wektor nieznanych efektów stałych o wymiarach $p \times 1$,

\underline{a} — wektor nieznanych genetycznych efektów addytywnych o wymiarach $p \times q$,

\underline{d} — wektor nieznanych genetycznych efektów dominacyjnych o wymiarach $p \times q$,

\underline{q}_j — wektory nieznanych genetycznych efektów epistatycznych o wymiarach $\bar{q} \times 1$ ($j = 1, 2, \dots, t$); każdy z wektorów odpowiada efektowi epistatycznemu jednej kombinacji interakcji między parami genów — addytywna*addytywna, addytywna*dominacyjna, dominacyjna*dominacyjna itd.,

\underline{e} — wektor nieznanych błędów losowych o wymiarach $n \times 1$.

Możliwości zastosowania modelu zwierzęcia w hodowli drobiu wykraczają znacznie poza przedstawione tu kwestie. Odnosi się to zwłaszcza do estymacji efektów genetycznych związanych z wprowadzeniem do hodowli drobiu takich technik, jak klonowanie, mapowanie czy transfery genów [22]. Zagadnienia te pozostają jednak jeszcze w znacznej odległości od praktyki, a zasadniczą podstawą prowadzonych prac hodowlanych jest teoria genetyki ilościowej.

Modelowanie i transformacja danych

Wykorzystanie liniowego modelu do opisanie zmienności cech jest jednym z ważnych czynników determinujących dokładność jego oszacowania i predykcję. Kształtowanie stałych efektów w liniowym modelu drobiu mięsnego jest podobne jak u innych gatunków zwierząt gospodarskich. Gdy obliczenia dotyczą tylko jednego pokolenia, włącza się zwykle stały efekt lęgu, natomiast gdy oceną objęte są osobniki z większej liczby pokoleń, wówczas uwzględniany jest często efekt roku.

Jednym z podstawowych założeń metody szacowania parametru i predykcji opartym na modelach liniowych jest normalny rozkład pozostałego efektu wektora. Normalność rozkładu jest często związana z innym założeniem tej metody, tj. jednorodnością grup (podklas) wariancji, addytywnością modelu, liniowością genetycznej regresji i odziedziczalności. Niestety, te założenia nie odnoszą się zazwyczaj do nieśności [23, 24] oraz dojrzałości płciowej i masy ciała kur [42, 43]. Cechy te charaktery-

zują się najczęściej skośnym rozkładem, prowadząc do błędnych oszacowań genetycznych parametrów (rosną szacowane błędy zmienności), a w konsekwencji do zmniejszenia efektywności BLUP-AM. W celu uzyskania zmiennych spełniających założenie addytywnego liniowego modelu z normalnymi błędami i jednorodnymi błędami wariancji zaleca się stosowanie [42, 43] transformacji Boxa-Coxa [2].

Szacowanie komponentów wariancji

Znanych jest wiele metod (i algorytmów) stosowanych w szacowaniu komponentów wariacji przy wykorzystaniu modelu zwierzęcia. Większość z nich opracowano jeszcze w latach siedemdziesiątych XX w. dla niezerównoważonych danych z wykorzystaniem ogólnych modeli liniowych. Przede wszystkim obejmują one metodę REML (restricted maximum likelihood), przedstawioną przez Patterson i Thompson [32], oraz dwie dodatkowe metody MINIQUE (minimum norm quadratic unbiased estimation) i MIVQUE (minimum variance quadratic unbiased estimation), opisane przez Rao [37]. Szerokie wykorzystanie tych metod warunkowane jest jednak posiadaniem stosunkowo dużej bazy komputerowej. W konsekwencji zarysowała się tendencja dla stosowania w oszacowaniach innych statystycznych metod, takich jak niezmienniki przekształceń, nieobciążoność, najmniejszy średni kwadrat błędu i zgodności. Wcześniej opracowano łatwiejsze numeryczne algorytmy. W literaturze znane są niektóre metody (REML) służące do zredukowania wymogów obliczeniowych, np. metoda Henderson IV [20], procedura oczekiwanej pseudowartości [41] i procedura „tilde-hat” [48]. Ponadto opisano wiele alternatywnych numerycznych algorytmów opartych na zasadzie ograniczonej największej wiarygodności, np. algorytm Hendersona [16], algorytm maksymalizacji nadziei matematycznej [8] oraz algorytm DFREML (derivative-free algorithm), przedstawiony przez Graser i in. [10]. Te nowe rozwiązania w szacowaniu komponentów wariancji zwiększyły ogromnie dokładność analiz i znalazły zastosowanie w skomplikowanych modelach zwierzęcych. Więcej szczegółów dotyczących typów modelu zwierzęcia przedstawili Henderson [20] i Kennedy [22]. Obecnie algorytm DFREML jest często stosowany do analizy dużych zbiorów danych zwierząt gospodarskich [27, 52].

Zastosowanie REML, a w konsekwencji i BLUP-AM nie było łatwe pod względem obliczeniowym aż do opracowania metody odwracania macierzy addytywnych spokrewnień (A^{-1}). Henderson [18] i Quaas [36] pierwsi opisali procedury uzyskiwania odwróconych dużych macierzy spokrewnień. Użycie nowych algorytmów REML wraz z modelem zwierzęcia pozwala na bardziej precyzyjny opis poszczególnych komponentów genetycznej zmienności cech produkcyjnych drobiu. Oszacowania nieaddytywnej genetycznej wariancji dokonuje się wg Wei i Van der Werf [49] w trzech przypadkach:

— przy nieobciążonym oszacowaniu odziedziczalności w wąskim sensie,

- dla bardziej precyzyjnej predykcji addytywnych efektów,
- gdy wykorzystuje się efekty dominacji i epistazy w krzyżowaniu lub w specjalnej strategii kojarzenia.

Zarówno oszacowanie nieaddytywnej genetycznej wariancji, jak i predykcji odpowiednich genetycznych efektów wymaga odwracania nieaddytywnych macierzy spokrewnień. Obecnie znane są już takie procedury.

Wielu autorów opisuje stosunkowo duży wpływ matki na cechy produkcyjne kur tak nieśnych, jak i mięsnych [24, 25] kaczek [40], gęsi [39] i indyków [14].

Przewidywanie genetycznych efektów

Predyktory losowych genetycznych efektów i oszacowania stałych efektów uzyskuje się przez rozwiązanie mieszanego modelu równań (MME — mixed model equations), przedstawionego przez Hendersona [14]. Rozwiązanie równań pociąga za sobą pokonanie wielu numerycznych barier, takich jak uzyskiwanie jednej lub więcej odwróconej macierzy spokrewnień oraz odwrócenie macierzy lewych stron w MME. Problemy związane z odwracaniem licznika macierzy spokrewnień zostały już omówione. Wymiary macierzy lewych stron zależą od liczby osobników objętych analizą, liczby zmiennych towarzyszących oraz liczby poziomów efektów stałych. Znalezienie odwróconej macierzy lewych stron praktycznie jest niemożliwe. Dlatego dla rozwiązania MME elementy wektora nieznanymi stałymi parametrami i nieznanymi losowymi (genetycznymi) efektami uzyskuje się w wyniku zastosowania procedur iteracyjnych podanych przez Misztala i in. [23]. Ponadto wielkość macierzy może być zmniejszona przez redukcję niektórych efektów stałych czynników o wielu poziomach (gdy rozwiązania dla tych efektów nie są ważne z praktycznego punktu widzenia). Dokładność końcowych wyników i niezbędny czas na wykonanie obliczeń zależą od założonych parametrów iteracji i zastosowanej iteracyjnej procedury [23].

Liczba analizowanych stałych efektów u drobiu jest mniejsza niż u bydła. Dlatego wielkość macierzy lewych stron jest głównie determinowana przez liczbę rekordów ocenianych osobników i liczbę predykowanych typów genetycznych efektów (bezpośrednio addytywne, bezpośrednio dominujące, mateczne addytywne itp.). Współczesna metodologia może być stosowana w postaci jednocechowej lub wielocechowej analizy. Podstawy predykcji na podstawie wielocechowego modelu zwierzęcia opisali Thompson i Meyer [46]. Do predykcji efektów w takim modelu konieczna jest znajomość oszacowanych odpowiednich i resztkowych kowariancji, co oczywiście zwiększa wymagania obliczeniowe w odniesieniu do szacowania genetycznych parametrów. Według Pollak i in. [33], w selekcjonowanej populacji wielocechowa genetyczna ocena może być konieczna do pokonania niepożądanego selekcyjnego odchylenia i zahamowania postępu genetycznego w niepożądanym kierunku. Należy również podkreślić, że wielocechowa analiza BLUP umożliwi większą

dokładność oceny wartości hodowlanej skorelowanych cech, przy ograniczonej informacji o cesze lub nawet przy braku takich informacji oraz gdy badane cechy są oceniane w różnych warunkach środowiskowych. Wielocehową ocenę BLUP-AM w ocenie wartości hodowlanej drobiu stosowali Hagger [13]; Wężyk i Szewczyk [51], Szwaczkowski i in. [42], Szwaczkowski i Wężyk [43], Koerhuis i McKay [24], Brodacki i in. [3].

Dostępne zestawy programów komputerowych

Obecnie dostępnych jest wiele programów komputerowych, wykorzystujących metody mieszanego modelu, które mogą być z powodzeniem wykorzystywane w hodowli wszystkich gatunków i typów użytkowych drobiu i innych zwierząt [52]. Większość z tych programów jest zorientowana na poszczególne gatunki zwierząt, w tym głównie na bydło mleczne i mięsne, z tym że wszystkie są oparte na modelach zwierzęcia ze stałymi i losowymi hierarchicznymi oraz krzyżowo klasyfikowanymi efektami i zmiennymi towarzyszącymi. Zasadniczo każdy z nich może być wykorzystany jako model mieszany do oszacowania stałych efektów i addytywnych genetycznych predyktorów oraz oszacowania genetycznych parametrów przy zastosowaniu REML. Poza tym, w wypadku pojawienia się bardziej skomplikowanych problemów, programy różnią się pod względem ograniczeń i udogodnień (wielkość danych, testowanie hipotez w mieszanym modelu równań). Niektóre pakiety są obecnie wykorzystywane w hodowli zwierząt, jak np. DFREML, MTDFREML, PEST (do predykcji i szacowania efektów) oraz VCE (do szacowania komponentów wariancji), ABTK, JAA/MTC, DMU. Wszystkie z nich (z wyjątkiem MTDFREML, który jest napisany dla PC/DOS) pracują pod kontrolą systemu UNIX.

Dyskusja

Ogólnie można stwierdzić, że zalety najlepszej nieobciążonej predykcji (BLUP) wraz z modelem zwierzęcia, w odniesieniu do różnych klasycznych metod oceny wartości hodowlanej zwierząt gospodarskich, zostały potwierdzone symulacyjnymi i empirycznymi badaniami [52]. Morris i Pollott [30], porównując wyniki selekcji opartej na trzech metodach oceny wartości hodowlanej, tj. BLUP, indeksie selekcyjnym i fenotypie, obejmującym trzy cechy: MMC, udział (%) mięśni piersiowych i tempo nieśności, stwierdzili, że stosując BLUP, można w towarowej hodowli zwiększyć reakcję na selekcję w porównaniu z selekcyjnym indeksem (SI), szczególnie w wypadku cech o niskim h^2 oraz gdy dysponuje się niewielką liczbą ptaków z ocenioną użytkowością. Wartości hodowlane, oszacowane metodą BLUP na podstawie indywidualnych fenotypów,

typowych danych, były znacznie niżej skorelowane z wartościami hodowlanymi, oszacowanymi SI. Najwyższe korelacje uzyskane między wartościami SI a BLUP wskazują na wzrost dokładności w wyniku włączenia dodatkowych informacji o spokrewnionych osobnikach.

Danbaro i in. [6], w wyniku badań nad zastosowaniem metody REML w szacowaniu parametrów genetycznych kur mięsnych, uznali również zasadność wykorzystania w selekcji wartości hodowlanej oszacowanej przy zastosowaniu BLUP-AM, gdy odziedziczalność cech masy ciała ptaków kształtuje się na niskim i średnim poziomie.

Mielenz i in. [28] wykazali, że stopień przewagi BLUP nad SI zależy od struktury programu hodowlanego i strategii kojarzeń w stadzie. Porównując te dwie metody, w symulowanych populacjach uwzględniono także skumulowaną reakcję na selekcję oraz średni współczynnik inbredu. Wyniki uzyskane przez Wężyka i Szewczyka [51] wskazują u kur nieśnych na wysoką zgodność w rankingach wyników uzyskanych z AM i SI. Podobne wyniki uzyskali także Szwaczkowski i in. [43]. Jednakże gdy analizuje się tylko grupy najlepszych rodzin, zestawionych na podstawie oceny BLUP, współczynnik korelacji rangowej waha się od +0,41 do +0,50. Różnice w rankingach są często związane z wielkością współczynnika h^2 . Na podstawie badań symulacyjnych, Jeyaruban i in. [21] stwierdzili, że wzrost odziedziczalności cechy wpływa na wysoką zgodność między rankingami BLUP-AM a SI. Wraz ze wzrostem wartości współczynnika h^2 mniejszy nacisk kładzie się na produktywność spokrewnionych osobników, a większy na własne wyniki produkcyjne ptaka i stąd można oczekiwać większej zgodności między BLUP a SI. W wypadku cech o niskiej odziedziczalności, takich jak zapłodnienie i wylęgowość, zastosowanie BLUP zwiększa reakcje na selekcję o 5%, a stopień inbredu o około 15% w porównaniu z procedurami wykorzystującymi rodzinowy SE. Natomiast w odniesieniu do cech charakteryzujących się wysoką odziedziczalnością, jak np. masa jaja lub masa ciała ptaka, użycie metody BLUP zwiększa reakcję na selekcję o 2%, a inbredu o 9%. Wzrost poziomu inbredu może spowodować obniżenie wydajności cech reprodukcyjnych i produkcyjnych. Depresja inbredowa u drobiu nie jest szczególnie dotkliwa ze względu na krótki okres użytkowania reprodukcyjnego ptaków oraz ze względu na swoistą hierarchiczną strukturę hodowli.

Oczekiwany zysk z zastosowania modelu zwierzęcia w porównaniu z SI zależy częściowo od kosztów wdrożenia do praktyki tej nowej metody, a szczególnie od kosztów poniesionych na sprzęt komputerowy, programy i same obliczenia. Należy jednak zaznaczyć, że wydatki związane z obliczeniami można zmniejszyć, stosując tzw. zredukowany model zwierzęcia [35], względnie wykorzystując uproszczone procedury szacowania komponentów wariancji, obejmując obliczeniami średnie grup pełnego rodzeństwa (lub pełne rodzeństwo \times stały efekt). Wszystkie te argumenty należy rozważyć przy podejmowaniu decyzji o wprowadzeniu modelu zwierzęcia do programów hodowli drobiu.

Ocena wartości genetycznej drobiu wiąże się z szacowaniem genetycznych parametrów. Najczęściej w ocenie wartości hodowlanej drobiu stosowany jest indeks selekcyjny Hendersona [16] z dalszymi rozwinięciami, natomiast BLUP, jako model liniowy wraz z metodą REML, stosowany jest zwykle do szacowania komponentów wariancji. Metoda REML góruje nad metodami Hendersona, szczególnie w wypadku niskiej h^2 cech. Należy jeszcze podkreślić, że oszacowane konwencjonalnymi metodami obciążone wartości mogą wynikać tak z samej selekcji [1], jak i pomijania spokrewnień między osobnikami (przodkowie i krewni bocznych linii). Tych wszystkich niedogodności można uniknąć, stosując REML-AM.

Według Dempfle i Grundl [7], podstawowe różnice między bardzo tradycyjnymi metodami hodowlanymi stosowanymi w przeszłości a współczesnymi metodami, kształtowanymi pod wpływem osiągnięć naukowych, polegają na zrozumieniu tego, co jest lepsze: czy osobnik o wysokiej wartości fenotypowej, czy też osobnik lepszej wartości genetycznej lub hodowlanej. Ocena osobnika na podstawie klasycznego SI opiera się na fenotypowych wartościach z założeniem typowego modelu poligenicznego dziedziczenia cech (bardzo duża liczba loci z brakiem sprzężeń w procesie segregacji). Zgodnie ze stanem współczesnej wiedzy o genetycznych podstawach dziedziczenia cech drobiu założenie to wydaje się wątpliwe.

Identyfikacja genów o dużych efektach zmusza do dokonania rewizji modelu poligenicznego dziedziczenia, a w konsekwencji także realizowanych strategii hodowlanych. Ocena wartości genetycznej osobnika składa się z dwu elementów, tj. wpływu genu głównego, traktowanego jako stałego efektu w modelu liniowym, i poligenicznego efektu, traktowanego jako losowy. Taki model genetycznej determinacji cechy określa się jako mieszany lub kombinowany. Dlatego genetyczne doskonalenie populacji wymaga znajomości genetycznych markerów, służących do wykrywania głównych genotypów (i ich częstotliwości) u osobników, jak i oszacowania efektów genów głównych oraz predyktorów efektów poligenicznych.

Zastosowanie w hodowli drobiu transferu genów i tworzenie chimer będzie wymagało udoskonalonych metod oceny wartości genetycznej. Niewątpliwie wprowadzenie nowych technik skomplikuje proces determinowania wartości genetycznej. Model zwierzęcia, po dokonaniu niektórych modyfikacji, pozostanie prawdopodobnie najbardziej skutecznym sposobem indywidualnej oceny ptaka [22, 52].

Powyższe rozważania nie dążą do rozwiązania dylematu związanego z dokonaniem wyboru między BLUP-AM a SI, ponieważ najlepsze liniowe, nieobciążone predyktory (BLUP) są zwykle używane do konstruowania selekcyjnych indeksów tak u dużych zwierząt gospodarskich, jak i u drobiu. Zasadnicze różnice między bardziej lub mniej tradycyjnym typem SI (optymalny, klasyczny zredukowany) polegają na objęciu obliczeniami różnych źródeł informacji, tj. poszczególnych osobników, grup pełnego i półrodzeństwa, wartości fenotypowych lub genetycznych. Porównania ocen wartości hodowlanej, uzyskanych na podstawie tradycyjnego SI i BLUP-AM, nie zawsze prowadzą do tych samych wniosków. Wydaje się, że rozwój nowych technik reprodukcji i inżynierii genetycznej wpłynie na zastosowanie BLUP-AM do opracowania strategii hodowli różnych gatunków i typów użytkowych drobiu.

Literatura

- [1] Beaumont C. 1991. Comparison of Henderson method I and Restricted Maximum Likelihood estimation of genetic parameters of reproductive traits. *Poult. Sci.* 70: 1462–1468.
- [2] Box G.E.P., Cox D.R. 1964. An analysis of transformations. *J. Royal Statistical Soc. Series B* 26: 211–243.
- [3] Brodacki A., Zięba G., Wężyk S. 1996. Comparison of estimation methods of laying hens performance traits. *Rocz. Nauk. Zoot.* 23: 87–94.
- [4] Brodacki A., Wężyk S. 1993. Principles of creation and utilization of selection indices in poultry breeding. Results of Poultry Performance Evaluation. Ed. Institute of Animal Prod., Kraków, v. 22: 135–154.
- [5] Buddiger N., Albers G. 2000. Future trend in turkey breeding. *Zootechnica International* 23(2): 24–29.
- [6] Danbaro G., Oyama K., Mukai F., Tsuji S., Tateishi T., Mae M. 1995. Heritabilities and genetic correlations from a selection experiment in broiler breeders using restricted maximum likelihood. *Japanese Poult. Sci.* 32(4): 257–266.
- [7] Dempfle L., Grundl E. 1988. Identification of superior animals and their use in improvement programmes. *Advances in Animal Breeding*, Pudoc Wageningen: 56–72.
- [8] Demster A.P., Larod N.M., Rubin R.B. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. of the Royal Statistical Society Series B* 39: 1–22.
- [9] Emmerson D.A., Anthony N.B., Nestor K.E. 1991. Genetics of growth and reproduction in the turkey. II. Evidence of non-additive genetic variation. *Poult. Sci.* 70: 1084–1091.
- [10] Graser H.U., Smith S.P., Tier B. 1987. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by restricted maximum likelihood. *J. Animal Sci.* 64: 1362–1370.
- [11] Hagger C. 1986. Genetic effect estimated from cross and backcrosses of two related lines of White Leghorn chickens. *J. Anim. Breed. Genet.* 106: 241–248.
- [12] Hagger C. 1991. Phenotypic and genetic effects on feed intake of laying hens in different years. *Poult. Sci.* 70(3): 434–439.
- [13] Hagger C. 1992. Two generations of selection on restricted best linear unbiased prediction breeding values for income minus feed cost in laying hens. *J. of Animal Sci.* 70: 2045–2052.
- [14] Havenstein G.B., Toelle V.D., Nestor K.E., Bacon W.L. 1988. Estimates of genetic parameters in turkeys. 2. Body weight and carcass characteristics. *Poult. Sci.* 67: 1388–1399.
- [15] Hazel L.N. 1953. The genetic basis for constructing selection indices. *Genetics* 28: 476–490.
- [16] Henderson C.R. 1973. Sire evaluation and genetics trends. W: Proc. of Animal Breeding and Genetic Symposium in Honour of Dr Jay Lush, American Society: 10–41.
- [17] Henderson C.R. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics* 31: 423–447.
- [18] Henderson C.R. 1976. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding value. *Biometric* 32: 69–83.
- [19] Henderson C.R. 1980. A simple method for unbiased estimation of variance components in mixed model. *J. Animal Sci.* 51 (Suppl. 2): 119.
- [20] Henderson C.R. 1988. Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models. *J. Dairy Sci.* 71 (Suppl. 2): 1–6.

- [21] Jeyaruban M.G., Gibson J.P., Gowe R.S. 1995. Comparison of index selection and best linear unbiased prediction for simulated layer poultry data. *Poult. Sci.* 74: 1566–1576.
- [22] Kennedy B.W. 1989. Animal Model BLUP. Trinity College, Dublin: ss. 46.
- [23] Koerhuis A.N.M. 1996. Non-normality egg production distributions in poultry and the effects of outlier elimination and transformation on size curvilinearity of heritability. *Livestock Production Sci.* 45: 69–85.
- [24] Koerhuis A.N.M., McKay J.C. 1996. Restricted maximum likelihood estimation of genetic parameters for egg production traits in relation to juvenile body weight in broiler chickens. *Livestock Production Sci.* 46: 117–127.
- [25] Koerhuis A.N.M., McKay J.C., Hill W.G., Thompson R. 1997. A genetic analysis of egg quality traits and their maternal influence on offspring-parental regression of juvenile body weight performance in broiler chickens. *Livestock Production Sci.* 49: 203–215.
- [26] Malik S., Varna S.K., Gupta U.D. 1991. Genetic association of growth, production and feed efficiency traits in IWH strain of White Leghorn. *Ind. Anim. Sci.* 61: 215–217.
- [27] Meyer K. 1989. Restricted maximum likelihood to estimate variance components for animal model with several random effects using a derivate-free algorithm. *Genetics, Selection, Evolution* 21: 317–340.
- [28] Mielenz N., Groeneveld E., Muller J., Spilke J. 1994. Simultaneous estimation of variance and covariances using REML and Henderson 3 in selected population of White Leghorn. *British Poult. Sci.* 35: 669–676.
- [29] Misztal I., Gianola D., Schaeffer L.R. 1987. Extrapolation and convergence criteria with Jacobi and Gauss-Seidel iteration in animal models. *J. Dairy Sci.* 70: 2577–2584.
- [30] Morris A.J., Pollott G.E. 1997. Comparison of selection based on phenotype, selection index and best linear unbiased prediction using data from closed broiler line. *British Poult. Sci.* 38: 249–254.
- [31] Nordskog A.W., Hou Y.H., Singh H., Chang S. 1991. Selecting for efficiency of egg production using food-consumption records in layer-type chickens. *Brit. Poult. Sci.* 32(1): 87–101.
- [32] Patterson H.D., Thomson R. 1971. Recovery in inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58: 545–555.
- [33] Pollak E.J., Werf J. van der, Quaas R.L. 1984. Selection bias and multiple trait evaluation. *J. Animal Sci.* 52: 267–264.
- [34] Pribil J., Pribilova J. 1991. The use of BLUP method for the construction of selection indexes in egg laying poultry. *Scientia Agriculturae. Bohemoslovaca* 23: 135–144.
- [35] Quaas R.L. 1976. Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrix* 32: 949–953.
- [36] Quaas R.L., Pollak E.J. 1980. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. *J. Anim. Sci.* 51: 1277–1287.
- [37] Rao C.R. 1971. Minimum variance quadratic unbiased estimation of variance components. *J. Multivariate Analysis* 1: 445–456.
- [38] Robertson A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometric* 15: 285–289.
- [39] Rosiński A. 2000. Analysis of direct and correlated effects of selection in two goose strains. Ed. Agricultural University, Poznań 309: 107.

- [40] Rouvier R., Guy G., Rousselot-Pailley, Poujardieu B. 1994. Genetic parameters from factorial cross breeding in two duck strains (*Anas Platyrhynchos*) Brown Tsaiya and Pekin, for growth and fatty liver traits. *British Poult. Sci.* 35: 509–517.
- [41] Shaeffer L.R. 1986. Pseudo expectation approach to variance component estimation. *J. Dairy Science* 69: 2894–2889.
- [42] Szwaczkowski T., Wężyk S. 1994. Estimation of the heritability of performance traits in laying hens by Animal Model-Reml. *Rocz. Nauk. Zoot.* 21(1–2): 33–39.
- [43] Szwaczkowski T., Wężyk S., Cywa-Benko K. 1997. Animal models vs classical selection index in the breeding value estimation of laying hens. *Animal Sci. Papers and Reports* 15: 47–53.
- [44] Szwaczkowski T., Wężyk S. 1995. Genetic and phenotypic correlations between the productivity traits in laying hens estimated by REML-Animal Model for different transformed data-sets. *Rocz. Nauk. Zoot.* 22(1): 67–72.
- [45] Thompson R., Hill 1990. Univariate REML analyses for mulvariate data with the animal model. Proc. 4th World. Congr. Genet. Livest. Prod. Edinburgh, UK: 231–246.
- [46] Thompson R., Meyer K. 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multitrait selection. *Livestock Production Science* 15: 299–313.
- [47] Thompson R., Crump R.E., Juga J., Visscher P.M. 1995. Estimating variances for bivariate animal model using scaling and transformation. *Genet. Sel. Evol.* 27: 33–42.
- [48] Van Raden P.M., Hoeschele I. 1991. Rapid inversion of additive by additive relationship matrices by including sire-dam combination effects. *J. Dairy Sci.* 74: 570–579.
- [49] Wei M., van der Werf J.H.J. 1993. Animal model estimation of additive and dominance variance in egg production traits of poultry. *J. Anim.Sci.* 71: 57–63.
- [50] Wężyk S. 1978. System SELECT dla stad zarodowych drobiu. Wyniki Prac Bad. Zakładu Hod. Drobiu. Wyd. Instytut Zootechniki, Kraków7: 7–18.
- [51] Wężyk S., Szewczyk A. 1993. An attempt of applying the animal model in estimating the breeding value of laying hens. *Rocz. Nauk. Zoot.* 20(2): 39–49.
- [52] Wężyk S., Szwaczkowski T. 1997. Application of mixed model methodology in breeding strategies for laying fowl. *World's Poult. Sci. J.* 53(4): 325–336.

Application of mixed model methodology to estimation of breeding value in the genetics improvement programs of meat type birds

Key words: animal model, breeding value, broiler poultry, selection index

Summary

Evaluation of the breeding value of poultry includes the results of performance and progeny testing. In pedigree flocks of egg-laying and meat-type hens and ducks, the breeder's attention is focused on the performance of progeny, parents, grandparents and collateral relatives (full- and half-sibs). In the case of geese and turkeys, where birds of different age are kept in the same flock, the evaluation includes also the

reproductive performance in first, second and third seasons of reproductive utilization. Much attention has been paid to statistical models for estimation of progeny value.

Modern meat-type poultry breeding programs generally have a sequential structure in which evaluation of growth traits and slaughter value in the first stage is followed by the evaluation of reproductive traits after the birds have attained the sexual maturity. Multiple trait genetic evaluation makes it possible to overcome selection bias and prevents the depression of the genetic progress in the population. In genetic evaluation, the estimating of variance matrices requires the use of ANOVA-type procedures which may yield heavily biased results. When an analysis includes all the necessary data for making selection decisions, the Restricted Maximum Likelihood (REML) method applied in the Individual Animal Model (IAM) can alleviate an undesirable selection bias. This method is very useful when the computations involve large numbers of birds.

The paper discusses basic statistical procedures used for estimating the breeding value of meat-type poultry, with special regard to the BLUP-AM model; the ways of estimating genetic variance components and of predicting genetic effects; and the advantages and disadvantages of the methods for estimating the breeding value of poultry.