

OCENJEVANJE PARAMETROV KRIŽANJA ZA VELIKOST GNEZDA PRI PRAŠIČIH *

Betka LOGAR ^{a)†} in Milena KOVAČ ^{b)}

^{a)} Univ. v Ljubljani, Biotehniška fak., Odd. za zootehniko, Groblje 3, SI-1230 Domžale, Slovenija, mag.

e-pošta: betka.logar@kis-h2.si.

^{b)} Isti naslov, izr.prof., dr., mag.

[†] Sedaj Kmetijski inštitut Slovenije, Odd. za živinorejo, Hacquetova 17, SI-1000 Ljubljana, Slovenija.

Delo je prispelo 22. marca 2001, sprejeto 03. maja 2001.

Received March 22, 2001, accepted May 03, 2001.

IZVLEČEK

V raziskavo je bilo vključenih 46 960 prasitev pri svinjah pasme švedska landrace (SL) in large white (LW) ter F1 križankah teh pasem, liniji 12 (SL x LW) in liniji 21 (LW x SL). S ponovljivostnim modelom živali smo analizirali število rojenih in število živorojenih pujskov od prve do šeste zaporedne prasiatve. Razliko med posameznimi genotipi smo obravnavali v obliki parametrov križanj. Proučevali smo maternalne komponente: aditivni maternalni vpliv, maternalni heterozis in aditivni vpliv stare matere, ki so bile obravnavane kot neodvisne spremenljivke. Prispevek aditivnega maternalnega vpliva k razliki med pasmama (SL-LW) je bil večji za število živorojenih (0,36) kot za število rojenih pujskov (0,09). Oceni maternalnega heterozisa, ki pojasnjujeta odstopanje linij od povprečja pasem, sta za število rojenih pujskov 0,69 in 0,72 za število živorojenih pujskov v gnezdu. Razlika med linijama (SL x LW-LW x SL) je zanemarljiva (0,06 za rojene in -0,03 za živorojene pujske).

Ključne besede: prašiči / reprodukcija / velikost gnezda / parametri križanja / model živali

ESTIMATION OF CROSSBREEDING PARAMETERS FOR LITTER SIZE IN PIGS [†]

ABSTRACT

In the research 46 960 parities of Swedish Landrace (SL), Large White (LW), and both F1 sows, line 12 (SL x LW) and line 21 (LW x SL) were included. With repeatability animal model the number of piglets born (PB) and the number of piglets born alive (PBA) in the first six litters were analyzed. The differences between genotypes were estimated by crossbreeding parameters. Maternal components were studied: additive maternal and additive grandmaternal effect as well as a maternal heterosis, all treated as independent variables. The contribution of additive maternal effect to the breed differences (SL-LW) was larger for PBA (0.36) than for PB (0.09). The estimated deviation of the F1 crossbreeds from the mid parental value (maternal heterosis effect) was 0.69 and 0.72, for PB and PBA, respectively. The additive grandmaternal effect which expresses the differences between crossbreeds (SL x LW-LW x SL) is negligible (0.06 for PB and -0.03 for PBA).

Keywords: pigs / reproduction / litter size / crossbreeding parameters / animal model

* Prispevek je del magistrskega dela (zagovor 19. aprila 2000), mentorica izr. prof. dr. Milena Kovač.

[†] This paper is a part of a master of science thesis (justification April 19, 2000), supervisor assoc.prof. Milena Kovač, Ph.D.

UVOD

Med pasmami prašičev obstajajo razlike v velikosti gnezda ob rojstvu. Te razlike pogosto obravnavamo v povezavi s proučevanjem križanj. Pri križanju aditivne učinke genov dopolnjujejo neaditivni. Ti učinki se kažejo kot heterozis, ki je v kvantitativni genetiki pogosto označen kot odstopanje potomcev od povprečja staršev zaradi delovanja dominance in epistaze. Heterozis pričakujemo zlasti pri lastnostih z nizko heritabiliteto, torej tudi pri velikosti gnezda pri prašičih, kjer je prispevek neaditivnih genetskih učinkov od 5 do 25 % (Gordon, 1997), odvisno od genetskih razlik med pasmami, uporabljenimi pri križanju. Individualni heterozis za velikost gnezda ob rojstvu (križanci so pujski) presega 0,2 pujska na gnezdo (Silva in sod., 1996; Rothschild in Bidanel, 1998). Pujski križanci imajo večjo preživitveno sposobnost tudi po rojstvu. Ta prednost narašča od rojstva do odstavitve (Gaugler in sod., 1984; Blasco, 1995; Rothschild in Bidanel, 1998). Kadar svinjke križanke uporabimo za reprodukcijo, pa se kaže ti. maternalni heterozis, ki je za velikost gnezda ob rojstvu od 0,6 do 0,7 pujska, vpliv maternalnega heterozisa na mere velikosti gnezda po rojstvu pa je še večji (Rothschild in Bidanel, 1998).

V raziskavah Šalehar in sod. (1973) in Šalehar (1987) navajajo, da se heterozis za število živorojenih pujskov spreminja s starostjo svinj oziroma z zaporedno prasiatvijo. V študiji Game in Johnsona (1993) se heterozis za velikost gnezda z zaporedno prasiatvijo ni bistveno spreminjal. Velikost gnezda je pri zaporednih prasiatvah podobno naraščala v vseh genetskih skupinah.

Namen preskusov in študij križanj je predvsem vrednotenje različnih genetskih komponent, iz česar lahko utemeljimo uporabnost posamezne sheme križanja. Za vrednotenje križanj se poslužujemo ti. genetskih modelov. Ti vključujejo parametre križanja, s katerimi poskušamo pojasniti učinek križanja. Genetski modeli, ki jih opisujejo Kinghorn (1980), Kinghorn (1982), Mather in Jinks (1982), Hill (1982), so primerni zlasti za teoretične študije. Med seboj se razlikujejo v opredelitvi in/ali številu parametrov. Parametri v teh modelih običajno temeljijo na pričakovanih frekvencah genov in največkrat obravnavajo delovanje genov le na dveh lokusih. Tem dokaj zapletenim genetskim modelom so osnova modeli, ki jih je razvil Dickerson (1969 in 1973). Študije križanj v živinoreji (Bidanel in sod., 1989; Gama in Johnson, 1993; Teodoro in sod., 1996) izhajajo prav iz Dickersonove opredelitve heterozisa.

V prispevku želimo predstaviti osnove ocenjevanja parametrov križanja po Dickersonu in hkrati uporabiti to metodo na primeru dvopasemskega križanja za lastnost velikost gnezda pri prašičih.

OCENJEVANJE PARAMETROV KRIŽANJA

Parametre križanja po Dickersonu lahko ocenimo s podatki za različne genotipe (genetske skupine), ki jih predstavljajo izhodiščne pasme in različni križanci. Koeficienti uporabljeni za ocenjevanje individualnega, maternalnega, lahko tudi paternalnega heterozisa, pogosto temeljijo na stopnji heterozigotnosti ocenjevanega genotipa. Poleg koeficientov, ki ustrezajo prispevku genov posameznega genotipa, se poslužujemo tudi relativnih vrednosti. Parametri, prikazani v preglednici 1, temeljijo na pričakovanih relativnih vrednostih posameznih genotipov, vključenih v križanje. Individualni genetski vpliv (α_i) za pasmo A predstavlja relativno vrednost za potomce z genotipom A. Podobno velja za maternalni (α_m) in genetski vpliv starih mater (α_{sm}), kjer pričakovano relativno vrednost narekuje genotip mater oziroma starih mater. Individualni heterozis (δ_i) pričakujemo takrat, ko sta starša pripadnika različnih genetskih skupin. Če sta genotipa staršev povsem različna, pri potomcih pričakujemo največjo stopnjo heterozigotnosti oziroma heterozis. Podobno velja za maternalni heterozis (δ_m), pri čemer nas zanima stopnja heterozigotnosti genotipa matere. Učinek heterozisa se v zaporednih generacijah križancev spreminja. Ne pojavlja se pri vseh križanjih in ni vedno prisoten v vseh oblikah. Pri tropasemskih

križanjih poleg zmanjšanja heterozisa lahko pričakujemo tudi manjšo proizvodnost zaradi rekombinacij (r).

Preglednica 1. Pričakovane relativne vrednosti za aditivni genetski vpliv (α), vpliv heterozisa (δ) ter vpliv izgub zaradi rekombinacij (r) glede na genotip potomcev (i), mater (m) in starih mater (sm) po Dickerson-u (1969)

Table 1. Expected relative values for additive genetic effects (α), effect of heterosis (δ) and recombination loss effect (r) depends of genotype of offspring's (i), mothers (m) and grandmothers (sm) according to Dickerson (1969)

Genotip Genotype	Parameteri/Parameters					
	Aditivni vplivi / Additive effects			Heterozis Heterosis		Epistaza Epistasis
	α_i	α_m	α_{sm}	δ_i	δ_m	r_i
A	A	A	A			
B	B	B	B			
AB*	(A + B)/2	B	B	AB		
BA	(A + B)/2	A	A	AB		
CA	(C + A)/2	A	A	CA		
DA	(D + A)/2	A	A	DA		
(CD)A	(C + D + 2A)/4	A	A	(CA + DA)/2		CD/2
C(AB)	(2C + A + B)/4	(A + B)/2	B	(CA + CB)/2	AB	AB/2
C(BA)	(2C + A + B)/4	(A + B)/2	A	(CA + CB)/2	AB	AB/2

* = najprej je podan genotip očeta / genotype of father given first

Preglednica 2. Koeficienti za aditivne genetske vplive (α) ter vplive heterozisa (δ) na velikost gnezda pri prašičih na individualnem, maternalnem ter na ravni starih mater

Table 2. The coefficients for additive genetic (α) and heterosis effect (δ) on litter size in pigs on the individual, maternal and grandmaternal level

Genotip staršev Genotyp of parents		Individualni vpliv Individual effect		Maternalni vpliv Maternal effect		Vpliv starih mater Grandmaternal effect	
Merjasec Boar	Svinja Sow	α	δ	α	δ	α	δ
A	A	-1,0	0,0	-1,0	0,0	-1,0	0,0
A	AB*	-0,5	0,5	0,0	1,0	1,0	0,0
A	BA	-0,5	0,5	0,0	1,0	-1,0	0,0
A	B	0,0	1,0	1,0	0,0	1,0	0,0

* = najprej je podan genotip očeta / genotype of father given first

Preskuse oziroma študije križanj izvajamo predvsem z namenom, da bi proučili genetske mehanizme, prisotne pri različnih kombinacijah križanja. V ta namen je potrebno preskus križanj načrtovati tako, da so posamezne genetske komponente variabilnosti ocenljive. Torej potrebujemo podatke za genetske skupine (čiste pasme in križance), ki nam omogočajo ocenljivost genetskih komponent. Poskušajmo si razložiti pomembnost načrtovanega preskusa križanj na primeru maternalnih komponent parametrov križanja za velikost gnezda (preglednica 2). Za oceno razlik med pasmama svinj (aditivni maternalni vpliv) potrebujemo podatke za velikost gnezda pri genotipu A in B. Za oceno maternalnega heterozisa (odstopanje

križancev od povprečja pasem) potrebujemo tudi meritve na svinjah križankah. Pri preskusu križanja pasem A in B v F1 generaciji dobimo tako svinje genotipa AB kot genotipa BA. Za oceno razlik med tema genotipoma (aditivni genetski vpliv starih mater) potrebujemo meritve velikosti gnezda pri obeh genotipih (AB in BA). Podobne so zahteve za ocenjevanje komponent parametrov križanja pri potomcih. Za posamezne genetske vplive na velikost gnezda smo v preglednici 2 uporabili pričakovane relativne vrednosti. Za aditivni vpliv genotipa A smo uporabili koeficient $-1,0$ in za genotip B koeficient $1,0$, za popolno heterozigotnost (heterozis) pa koeficient $1,0$.

Preskusi križanj običajno potekajo več let. Na začetku imamo izhodiščne pasme, kasneje pa še križance F1 in drugih generacij. V dobrem načrtu križanj naj bi bila opazovanja sočasno porazdeljena v vse genetske skupine. Tako dobimo strukturo podatkov, ki omogoča dobro oceno genetskih parametrov in okoliških sistematskih vplivov.

STATISTIČNE METODE ZA VREDNOTENJE PARAMETROV KRIŽANJ

V analizah eksperimentov križanj najpogosteje zasledimo ocenjevanje parametrov križanja po (splošni) metodi najmanjših kvadratov. Parametre križanja ocenjujemo na podlagi multiple regresije fenotipskih vrednosti opazovanj na relativne vrednosti posameznih komponent genetskega modela ali delež genov, ki jih prispevajo posamezni genotipi. V statistični model so parametri križanja vključeni kot neodvisne spremenljivke. Le redko je v to analizo vključena tudi matrika sorodstva znotraj in med genetskimi skupinami. Zaradi zanemarjanja sorodstva so dobljene ocene manj zanesljive in pristranske (Komender in Hoeschele, 1989; Soelkner in James, 1990). V model so poleg parametrov križanja lahko vključeni tudi drugi sistematski vplivi: sezona, krma ipd. Običajno analize ne vključujejo interakcij med parametri križanja in ostalimi sistematskimi vplivi. Ocenjevanje parametrov križanja je lahko neposredno iz podatkov ali dvostopenjsko, ko na prvi stopnji ocenimo srednje vrednosti posameznih genetskih skupin, na drugi stopnji pa potem s pomočjo ocenljivih funkcij ocenimo parametre križanja.

Za sistematske vplive dobimo enake rezultate tudi po metodi mešanega modela. Po tej metodi so v model poleg parametrov križanja in ostalih sistematskih vplivov vključeni tudi naključni vplivi: aditivni genetski vpliv, dominanca ipd. V poskusih križanj z več generacijami sorodstvo omogoča, da so tudi opazovanja na starših vključena v analizo proizvodnosti potomcev. Tudi po metodi mešanega modela parametre križanja lahko ocenimo v dveh stopnjah ali direktno iz podatkov. Primer linearnega modela živali, s katerim ocenjujemo tudi srednje vrednosti genetskih skupin, vključenih v križanje, lahko v matrični obliki zapišemo z enačbo 1 (Komender in Hoeschele, 1989):

$$\mathbf{y} = \mathbf{Q}\mathbf{f} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{e} \quad [1]$$

kjer vektor opazovanj označuje \mathbf{y} , \mathbf{f} je vektor parametrov za srednje vrednosti genetskih skupin, $\boldsymbol{\beta}$ vektor parametrov za ostale sistematske vplive, \mathbf{a} vektor parametrov za naključni genetski vpliv s pričakovano vrednostjo $E(\mathbf{a}) = \mathbf{0}$ in varianco $\text{var}(\mathbf{a}) = \mathbf{G} = \mathbf{A}\sigma_a^2$, \mathbf{e} je vektor naključnih napak s pričakovano vrednostjo $E(\mathbf{e}) = \mathbf{0}$ in varianco $\text{var}(\mathbf{e}) = \mathbf{I}\sigma_e^2$. Hkrati velja, da je kovarianca $\text{cov}(\mathbf{e}, \mathbf{a}^*) = \mathbf{0}$. Matrike \mathbf{Q} , \mathbf{X} in \mathbf{Z} so pripadajoče matrike dogodkov. Ocenjevanju pričakovanih vrednosti genetskih skupin na prvi stopnji sledi ocenjevanje parametrov križanja z ocenljivimi funkcijami iz ocen, dobljenih na prvi stopnji.

Pri ocenjevanju parametrov križanja direktno iz podatkov statistični model v matrični obliki lahko zapišemo z enačbo 2, kjer so v vektorju $\boldsymbol{\beta}$ združeni parametri križanja in parametri za ostale sistematske vplive.

$$y = X\beta + Za + e \quad [2]$$

V ti. neaditivnem modelu živali (Henderson, 1985), ki vključuje tako aditivne kot neaditivne genetske kovariance med opazovanji, **a** predstavlja vektor vseh genetskih vplivov (total genetic merits). Komender in Hoeschele (1989) sta primerjala ocenjevanje parametrov križanja s sistematskim modelom in štirimi mešanimi modeli: model očeta z zanemarjenim sorodstvom, model očeta s sorodstvom, model oče-mati z zanemarjenim sorodstvom in model živali z vključenim sorodstvom. Kot najboljšega ocenjujeta model živali, s katerim sta dobila najmanjše standardne napake ocen. Pomen uporabe modela živali je še večji pri analizi neuravnoteženih preskusov in podatkov iz proizvodnje.

MATERIAL IN METODE DE LA

Podatke za raziskavo smo zajeli iz podatkovne zbirke nacionalnega selekcijskega programa za prašiče za farmo Nemščak. Kot lastnosti smo obravnavali dve meri velikosti gnezda ob rojstvu: število rojenih pujskov in število živorojenih pujskov. V raziskavo smo vključili štiri genotipe, pasmi švedska landrace (SL) in large white (LW) ter F1 križanke teh pasem, linijo 12 (SL x LW) in linijo 21 (LW x SL). Zajeli smo obdobje od začetka leta 1993 do konca leta 1998. Skupaj smo obravnavali 46 960 prasitev pri 14 961 svinjah omenjenih štirih genotipov. Število svinj nekaterih genotipov je bilo pri višjih zaporednih prasiatvah majhno, zato smo v analize vključili podatke od prve do šeste zaporedne prasiatve.

Posameznih podatkov, ki so bistveno odstopali od povprečja, nismo vključili v raziskavo. Poleg gnezd neznanega merjasca smo izločili prasiatve, pred katerimi je bil poodstavitveni premor podaljšan nad 127 dni oziroma doba med prasiatvama podaljšana nad 250 dni. Izločili smo tudi tista gnezda, kjer je bila doba med prasiatvama krajša od 125 dni. Hkrati smo vključili le mladice, stare od 290 do 430 dni. Merjasce z manj kot 10 gnezd smo združili v eno skupino.

Preglednica 3. Število gnezd, povprečja in fenotipski standardni odkloni za število rojenih pujskov (PR), število živorojenih pujskov (PŽ), dolžino predhodne laktacije (PL), poodstavitveni premor (PP) in starost ob prvi prasiatvi po genotipih in skupaj

Table 3. Number of litters, averages and phenotypic standard deviations for number of piglets born (PB), number of piglets born alive (PBA), age at first farrowing, previous lactation length (PL) and weaning to conception interval (WCI)

Genotip svinje Genotype of sow	Prasitev Parity	PR PB	PŽ PBA	Mladice / Gilts	Stare svinje / Sows	
				Starost (dni) Age (days)	PL (dni) PL (days)	PP (dni) WCI (days)
SL	18 629	9,96 ± 2,96	9,53 ± 2,97	346 ± 30	25,57 ± 4,71	18,82 ± 22,74
SL x LW*	21 456	10,84 ± 2,95	10,33 ± 2,93	349 ± 31	26,20 ± 4,17	16,33 ± 20,32
LW x SL	1 927	10,58 ± 2,85	10,21 ± 2,81	342 ± 28	25,76 ± 4,12	16,36 ± 21,03
LW	4 948	9,92 ± 2,97	9,39 ± 3,02	357 ± 32	25,88 ± 4,88	16,21 ± 20,56
Skupaj / Total	46 960	10,38 ± 2,99	9,91 ± 2,98	348 ± 31	25,91 ± 4,47	17,28 ± 21,37

SL = švedska landrace / Swedish Landrace; LW = large white / Large White

* = najprej je podan genotip matere / genotype of mother given first

Osnovne statistike za velikost gnezda in ostale proučevane vplive po genotipih so prikazane v preglednici 3. Svinje so v povprečju prasile 10,38 pujskov, 9,91 pujskov je bilo živorojenih. Največ prasitev je pri svinjah pasme švedska landrace in liniji 12. Prasitev svinj pasme large white in linije 21 je bilo precej manj. Razlike med križankami so večje kot med pasmama. Tako

je pri liniji 12 0,26 rojenih in 0,12 živorojenih pujskov na gnezdo več kot pri liniji 21. Križanke so prasile vsaj pol pujska na gnezdo več kot svinje pasem švedska landrace oziroma large white. V analize smo vključili mladice, ki so bile ob prvi pravitvi v povprečju stare 348 dni. Svinje large white so bile ob prvi pravitvi najmanj osem dni starejše kot svinje ostalih genotipov. Pujske so v povprečju odstavljali pri starosti 26 dni. Med genotipi skoraj ni razlik v dolžini predhodne laktacije, saj je dolžina laktacije oziroma odstavljanje pujskov odvisno predvsem od tehnologije na farmi. Svinje, katerih gnezda smo proučevali, so bile po odstavitvi uspešno pripuščene 17,28 dni po odstavitvi. Z daljšim poodstavitvenim premorom, 2,6 dni več kot pasma large white, izstopa pasma švedska landrace.

Za pripust so na farmi uporabljali merjasce pasem švedska landrace, large white, pietrain, nemška landrace in linije 54. V analizo smo vključili 312 merjascev. Vpliv okolja ob pripustu na kasnejšo velikost gnezda smo opisali s sezono pripusta, ki smo jo opisali z mesečnimi dekadami. Svinje so bile pripuščene v 217 dekadah.

Statistični model

Pri ocenjevanju parametrov križanja smo se omejili le na splošne kombinacijske sposobnosti, ki jih razberemo iz sistematskega dela modela. Razliko med posameznimi genotipi smo opisali s sistematskimi genetskimi vplivi, in sicer smo proučevali le maternalne komponente. Čeprav v praksi te parametre odstranijo posredno kar z vplivom genotipa, smo v naši raziskavi uporabili neposredno model z genetskimi vplivi (parametri križanja). Glede na prisotnost genotipov smo se odločili, da bomo v obdelavo vključili naslednje tri komponente:

- aditivni maternalni vpliv – pojasnjuje razliko med pasmama svinje,
- maternalni heterozis – pojasnjuje odstopanje linij (križancev) od povprečja pasem, in
- aditivni vpliv stare matere za pojasnjenje razlike med linijama.

Preglednica 4. Koeficienti za posamezne parametre križanja
Table 4. Coefficients for the particular crossbreeding parameters

Genotip svinje Gentype of sow	Parameter križanja / Crossbreeding parameter		
	Aditivni maternalni Additive maternal	Maternalni heterozis Maternal heterosis	Aditivni v. stare matere Additive grandmaternal
SL	1,0	0,0	1,0
SL x LW*	0,5	1,0	1,0
LW x SL	0,5	1,0	0,0
LW	0,0	0,0	0,0

SL = švedska landrace / Swedish Landrace; LW = large white / Large White

* = najprej je podan genotip matere / genotype of mother given first

Za vrednotenje posameznih genetskih komponent pri dani strukturi podatkov po genotipih smo uporabili relativne vrednosti (preglednica 4). Za aditivni vpliv pasme švedska landrace smo uporabili koeficient 1,0 in za pasmo large white koeficient 0,0. Tako smo dobili odstopanje pasme švedska landrace od pasme large white. Pri križankah pričakujemo, da bodo rezultati na sredini med čistima pasmama, kar označuje koeficient za aditivni maternalni vpliv 0,5. Stare matere svinj švedska landrace in linije 12 so pasme švedska landrace, ki smo ji že pripisali pričakovano relativno vrednost za aditivni vpliv 1,0. Tako je koeficient za aditivni vpliv stare matere pri svinjah švedska landrace in liniji 12 tudi enak 1,0. Podobno, ker so stare matere pasme large white, je koeficient za ta vpliv pri svinjah linije 21 in large white 0,0. Popolno heterozigotnost (heterozis) pri križankah, torej pri liniji 12 in liniji 21, pa označuje koeficient

1,0. Tako imamo tri neznane parametre, pri štirih prisotnih genotipih pa so tudi samo trije ocenljivi. Izkoristili smo vse možne informacije pri tem sistemu križanja.

Statistična analiza je temeljila na metodi mešanega modela (Henderson, 1973). S programom PEST (Groeneveld in Kovač, 1990) smo z analizo po metodi mešanega modela poleg napovedi za naključne vplive dobili tudi ocene za parametre križanja in druge sistematske vplive.

Vplivi na velikost gnezda pri mladica in pri starih svinjah so različni. Vendar smo zaradi specifičnega načina priprave podatkov velikost gnezda pri mladica in pri starih svinjah analizirali z enim statističnim modelom, a ti dve lastnosti hkrati obravnavali različno. Torej smo uporabili enolastnostno analizo.

V statistični model smo kot sistematske vplive vključili:

- za mladice starost ob prvi prasitvi (x_1) kot kvadratno regresijo s koeficientoma b_1 in b_2 ,
- za stare svinje dolžino predhodne laktacije (x_2) in podstavitveni premor (x_3) kot linearni regresiji s koeficientoma b_3 in b_4 ,
- za vse svinje kot neodvisne spremenljivke sistematske genetske vplive: aditivni maternalni vpliv (x_4), maternalni heterozis (x_5) in aditivni vpliv stare matere (x_6) s koeficienti α , δ , φ ,
- kot sistematske vplive z razredi pa: zaporedno prasitev (P_i), merjasca kot očeta gnezda (M_j) ter sezono pripusta (S_k) kot interakcijo dekada-mesec-letno,
- kot naključna vpliva smo vključili aditivni genetski vpliv (a_m) ter vpliv permanentnega okolja svinje (p_m). Celoten model v skalarni obliki lahko zapišemo z enačbo 3.

$$y_{ijkm} = P_i + M_j + S_k + b_1 x_{1km} + b_2 x_{1km}^2 + b_3 x_{2ikm} + b_4 x_{3ikm} + \alpha x_{4m} + \delta x_{5m} + \varphi x_{6m} + p_m + a_m + e_{ijkm} \quad [3]$$

Uporabljeni model živali, ki ga pogosto imenujejo tudi ponovljivostni model, v matrični obliki lahko zapišemo enostavno z enačbo 4, kjer je \mathbf{y} vektor opazovanj, $\boldsymbol{\beta}$ vektor neznanih parametrov in \mathbf{X} matrika dogodkov za sistematske vplive, \mathbf{u} vektor parametrov ter \mathbf{Z} matrika dogodkov za naključne vplive, \mathbf{e} pa je vektor ostankov.

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e} \quad [4]$$

Predpostavili smo v enačbi 5 prikazano strukturo pričakovanih vrednosti in v enačbah 6 do 9 prikazano strukturo kovarianc. Pri tem je \mathbf{G} matrika kovarianc za naključne vplive in \mathbf{R} matrika kovarianc za ostanek. V vektor \mathbf{u} sta vključena aditivni genetski vpliv (\mathbf{a}), pogosto imenovan kar "žival" ter naključni okoliški vpliv permanentno okolje svinje (\mathbf{p}). Predpostavljamo, da med genetskimi in drugimi naključnimi vplivi ni kovarianc. Hkrati predpostavljamo, da so ostanki za lastnosti, merjene na različnih živalih, nekorelirani.

$$E(\mathbf{y}) = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}; E(\mathbf{u}) = \mathbf{0}; E(\mathbf{e}) = \mathbf{0} \quad [5]$$

$$\text{Var}(\mathbf{y}) = \mathbf{V} = \mathbf{Z}\mathbf{G}\mathbf{Z}' + \mathbf{R} \quad [6]$$

$$\mathbf{G} = \text{Var}(\mathbf{u}) = \begin{bmatrix} \text{Var}(\mathbf{p}) & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \text{Var}(\mathbf{a}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_p^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{A}\sigma_a^2 \end{bmatrix} \quad [7]$$

$$\mathbf{R} = \text{Var}(\mathbf{e}) \quad [8]$$

$$\text{cov}(\mathbf{u}, \mathbf{e}') = \mathbf{0}; \text{cov}(\mathbf{a}, \mathbf{p}') = \mathbf{0} \quad [9]$$

REZULTATI IN RAZPRAVA

Z analizo po metodi mešanega modela smo poleg najboljših linearnih nepristranskih napovedi za naključne vplive v modelu (BLUP) dobili tudi najboljše nepristranske ocene za parametre križanja in druge sistematske vplive (BLUE). Vpliv genotipa svinje smo v analizo vključili v obliki parametrov križanja, s katerimi smo želeli pojasniti razlike v velikosti gnezda pri svinjah dveh pasem in F1 križankah teh pasem.

Parametre križanja smo ocenili s parcialnimi regresijskimi koeficienti za število rojenih oziroma število živorojenih pujskov na posamezne vplive (preglednica 5). Svinje pasme švedska landrace so prasile le 0,091 pujska več kot svinje pasme large white, medtem ko je aditivni maternalni vpliv za število živorojenih pujskov precej večji (0,36 živorojenega pujska). Razliki med pasmama lahko razberemo že iz fenotipskih povprečij (0,04 rojenega pujska in 0,14 živorojenega pujska, preglednica 3), vendar sta oceni genetskega parametra, ki ju ocenjuje, večji. Eden izmed vzrokov prednosti svinj švedska landrace v primerjavi s svinjami large white je tudi nižja starost svinj tega genotipa ob prvi prasiatvi. Razliko med pasmama za število živorojenih pujskov povečuje tudi večji delež mrtvorojenih pujskov pri large white pasmi. Tudi v predhodni raziskavi Logarjeve in Kovačeve (1998) so bile svinje švedska landrace boljše od svinj large white, vendar se oceni lastnosti toliko ne razlikujeta. Velikost gnezda je pri križankah večja kot pri svinjah čistih pasem. Oceni maternalnega heterozisa za število rojenih pujskov 0,69 in za število živorojenih pujskov v gnezdu 0,72 sta v skladu z navedbami Rothschilda in Bidanela (1998), kjer se te ocene pri križanju modernih pasem prašičev najpogosteje gibljejo med 0,6 in 0,7. Razlika med linijama – ocena za aditivni vpliv stare matere (preglednica 5) je neznatna, višja je za število rojenih (0,064) kot za število živorojenih pujskov (–0,025). Odstopanje fenotipskih povprečij je večje (preglednica 3), vendar so bile mladice linije 21 ob prvi prasiatvi v povprečju teden dni mlajše kot mladice linije 12.

Preglednica 5. Ocene parametrov križanja
Table 5. Estimates of crossbreeding parameters

Vplivi / Effects	Rojeni pujski Piglets born	Živorojeni pujski Piglets born alive
Aditivni maternalni / Additive maternal	0,091	0,36
Maternalni heterozis / Maternal heterosis	0,69	0,72
Aditivni v. stare matere / Additive grandmaternal	0,064	–0,025

Ocene parametrov križanja (preglednica 5) kažejo, da so si križanke pri velikosti gnezda ob rojstvu enakovredne. Na podlagi dobljenih rezultatov bi obe shemi križanja lahko izvajali enakovredno, saj je edina razlika v manjših gnezdih pri large white svinjah. Hkrati bi na ta način odpravili probleme, značilne za majhne populacije, predvsem naraščajoči inbriding.

Razliko med obema shemama križanja si ponazorimo še shematsko (preglednica 6). Kot izhodišče smo vzeli čredo s 1200 čistopasemskimi plemenskimi svinjami. Razlika med pasmama (preglednica 5) je 0,36 živorojenega pujska na gnezdo. Pri 10 živorojenih pujskih na gnezdo pri pasmi švedska landrace dobimo torej 9,64 živorojenih pujskov pri pasmi large white. V čredi, v kateri bi bili obe shemi križanj enako zastopani (shema 2), bi zaradi manjših gnezd pri pasmi large white dobili 144 živorojenih pujskov manj kot v čredi, ki bi proizvajala le križanke linije 12 (shema 1). Proizvajanje samo križank linije 21 po shemi 3 pa tudi ne bi bilo smiselno. Glede na obstoječe stanje je za to shemo že izhodiščno razmerje neugodno, po tej shemi bi dobili tudi najmanj pujskov. Razmerje obeh pasem po shemi 3 je neugodno tudi za selekcijo. Za odločitev o enakovredni zastopanosti obeh genotipov v selekcijskem programu bi seveda morali

proučiti vsaj še velikost gnezda ob odstavitvi. To pa bi zahtevalo prekinitev prestavljanja pujskov pri plemenskih svinjah v času preskusa.

Preglednica 6. Učinkovitost posamezne sheme križanja na primeru števila živorojenih pujskov (PŽ)

Table 6. Effectiveness of particular crossbreed scheme on the example of number of piglets born alive (PBA)

Shema Scheme	Križanke Crossbreeds	Čiste pasme / Pure breeds		
		SL (10,00 PŽ gnezdo ⁻¹) (10.00 PBA litter ⁻¹)	LW (9,64 PŽ gnezdo ⁻¹) (9.64 PBA litter ⁻¹)	Vseh PŽ Total PBA
1	Linija 12 / Line 12	1 000 svinj / sows	200 svinj / sows	11 928
2	½ linija 12 + ½ linija 21 ½ line 12 + ½ line 21	600 svinj / sows	600 svinj / sows	11 784
3	Linija 21 / Line 21	200 svinj / sows	1 000 svinj / sows	11 640

SKLEPI

V analizo smo vključili tudi gnezda svinj križank. Tako smo razliko med genotipi pri ustrezni strukturi podatkov po genotipih lahko ocenili v obliki sistematskih genetskih parametrov. Pogosto pa želenih genetskih parametrov ni mogoče oceniti po modelu, ki je teoretično možen. Vzrok je lahko v pomanjkanju podatkov za oceno posameznega parametra, napakah pri zbiranju podatkov, računalniških omejitvah itn. V praksi, ko ni na voljo vseh potrebnih kombinacij parjenja za temeljito proučitev posameznih vplivov, običajno zasledimo enostavno vključitev vpliva genotipa v model. V tem primeru ne moremo vedno analizirati posameznih genetskih virov variabilnosti.

Na osnovi podatkov za pasmi švedska landrace in large white smo tako lahko ocenili razliko med tema pasmama. Meritve na križankah so osnova za vrednotenje heterozisa kot odstopanje križank od čistopasemskih svinj. Prisotnost obeh kombinacij izhodiščnih pasem (linije 12 in linije 21) v podatkih pa nam omogoča tudi oceno razlike med linijama (križankami). Svinje pasme švedska landrace so prasile le 0,091 pujska več kot svinje pasme large white, medtem ko je razlika med pasmama ali aditivni maternalni vpliv za število živorojenih pujskov precej večja (0,36 živorojenega pujska). Ocena maternalnega heterozisa, ki pojasnjuje odstopanje linij od povprečja pasem, je za število rojenih pujskov 0,69 in za število živorojenih pujskov v gnezdu 0,72. Razliki med linijama, ki ju pojasnjuje aditivni vpliv stare matere, sta zanemarljivi, in sicer 0,06 za rojene in -0,03 za živorojene pujske. Rezultati nakazujejo, da je razlika med obema shemama križanja za velikost gnezda ob rojstvu le v manjših gnezdih pri large white svinjah.

SUMMARY

When the structure of data is suitable, the differences between genotypes can be estimated in terms of fixed genetic parameters. For the estimation of this so called crossbreeding parameters and also for the explanation of the differences between genotypes beside coefficients which correspond the contribution of genes of particular genotypes we can use also relative values. The aim of our study was to present the basis of estimation of the crossbreeding parameters and to apply this method on the example of two-breed crossing for the litter size in pigs. Total 46 960 litters of four genotypes: Swedish Landrace (SL), Large White (LW), and both F1 sows, line 12 (SL x LW) and line 21 (LW x SL) were included. Two litter traits – the number of piglets born

(PB) and the number of piglets born alive (PBA) in the first sixth litters were analyzed. The analysis was based on a mixed model methodology. In the univariate analysis the repeatability animal model was used. The differences between genotypes were therefore estimated by maternal components of crossbreeding parameters: additive maternal and additive grandmaternal effect as well as maternal heterosis, all treated as linear independent variables. In addition, service boar, parity and season of insemination were included in the model as fixed effects. Age at first farrowing (squared) for gilts and lactation length and weaning to conception interval for sows were included as fixed independent variables. Additive genetic effect and permanent environmental effect of the sow were considered in the random part of the model. Additive maternal effect or contribution of additive maternal effect to the breed differences (SL-LW) was estimated to 0.091 for NB while the difference is much greater in NBA (0.36). The estimated deviation of the F1 from the mid parental value (maternal heterosis effect) was 0.69 and 0.72, for PB and PBA, respectively. The additive grandmaternal effect which expresses the differences between crossbreeds (SL x LW-LW x SL) was negligible (0.06 for NB and -0.03 for NBA). The results indicate that the difference between both crossbreeding schemes for litter size at birth is only in smaller litters in Large White sows.

ZAHVALA

Farmi Nemščak se najlepše zahvaljujemo za zaupane podatke.

VIRI

- Bidanel, J.P./ Caritey, J.C./ Lagault, C. Estimation of crossbreeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds: I. Reproductive performance. *Genetic Selection Evolution*, 21(1989), 507–526.
- Blasco, A./ Bidanel, J.P./ Haley, C.S. Genetics and neonatal survival. V: *The neonatal pig* (ur.: Valery, M.A.). Leeds, University of Leeds, 1995, 17–38.
- Dickerson, G.E. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Animal Breeding Abstracts*, 37(1969), 191–202.
- Dickerson, G.E. Inbreeding and heterosis. V: *Proceedings of the animal breeding genetics symposium in honour of dr. Jay L. Lush, Blacksburg, 1972-07-29*. Urbana, American Society of Animal Science and the American Dairy Science Association, 1973, 54–77.
- Gama, L.L.T./ Johnson, R.K. Changes in ovulation rate, uterine capacity, uterine dimensions and parity effects with selection for litter size in swine. *Journal of Animal Science*, 71(1993), 608–617.
- Gaugler, H.R./ Buchanan, D.S./ Hintz, R.L./ Johnson, R.K. Sow productivity comparisons for four breeds of swine: purebred and crossbred litters. *Journal of Animal Science*, 59(1984)4, 941–947.
- Gordon, I. *Controlled reproduction in pigs*. Oxon, CAB International, 1997, 247 str.
- Groeneveld, E./ Kovač, M. A generalized computing procedure for setting up and solving mixed linear models. *Journal of Dairy Science*, 73(1990), 513–531.
- Henderson, C.R. Sire evaluation and genetic trends. V: *Proceedings of the animal breeding genetics symposium in honour of dr. Jay L. Lush, Blacksburg, 1972-07-29*. Urbana, American Society of Animal Science and the American Dairy Science Association, 1973, 10–28.
- Hill, W.G. Dominance and epistasis as components of heterosis. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 99(1982), 161–168.
- Kinghorn, B. The expression of 'recombination loss' in quantitative traits. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 97(1980), 138–143.
- Kinghorn, B. Genetic effects in crossbreeding: I. Models of merit. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 99(1982), 59–68.
- Komender, P./ Hoeschele, I. Use of mixed-model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. *Livestock Production Science*, 21(1989), 101–113.
- Logar, B./ Kovač, M. Estimation of crossbreeding parameters for litter size in pigs. 49th Annual meeting of the EAAP, Varšava, 1998-08-24/27, 1998, 4 str.
- Mather, K./ Jinks, J.L. *Biometrical genetics*. 3. izd. London, Chapman and Hall, 1982, 396 str.
- Rothschild, M.J./ Bidanel, J.P. *Biology and genetics of reproduction*. V: *The genetics of the pig* (ur.: Ruvinsky, M.J./ Rothschild, A.). Oxon, CAB International, 1998, 313–343.

- Silva, M.A./ Sancevero, A.B./ Oliveira Alves, R.G./ Oliveira, A.I.G./ Lopes, P.S./ Almeida Torres Junior, R. Effect of type of cross on litter size and litter weight of purebred and crossbred swine. *Brazilian Journal of Genetics*, 19(1996), 249–258.
- Soelkner, J./ James, J.W. Optimum design of crossbreeding experiments: I. A basic sequential procedure. *Journal of animal breeding and genetics*, 107(1990), 61–67.
- Šalehar, A./ Čandek, A./ Zagožen, F. Die Untersuchungen über Fruchtbarkeit der Sauen bei Rassenkreuzungen. 24th Annual meeting of the EAAP, Dunaj, 1973-09-23/26, 1973, 10 str.
- Šalehar, A. Prispevek k proučitvi heterozisa pri lastnostih plodnosti prašičev. *Zbornik Biotehniške fakultete Univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani, Kmetijstvo (Živinoreja)*, 50(1987), 81–93.
- Teodoro, R.L./ Madalena, F E./ Smith, C. The value of F1 *Bos taurus* – *Bos indicus* embryos for milk production in poor environments. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 113(1996), 471–481.