

Variance and Covariance Heterogeneity of Weight of Young Simmental Bulls Expressed over Time

Miroslav KAPŠ
Marijan POSAVI
Nikola STIPIĆ

SUMMARY

Genetic and environmental variances and covariances and associated genetic parameters were estimated for weight of young Simmental bulls expressed over time. Heterogeneity over time was analyzed using covariance functions. Data utilized in the study consisted of weight records of 779 young bulls measured at the age of 6, 9 and 12 months. Accounting for the pedigree there were 2215 animals. Variances and covariances were estimated by REML from a multivariate animal model with interaction season x year defined as a fixed effect. Variances and covariances were also explained using covariance functions. Heritability estimates were 0.08, 0.21 and 0.23 for the ages of 6, 9 and 12 months, respectively. Curvilinear changes in additive genetic and environmental variances and covariances were detected and they are explained by quadratic functions. Between any two age points, additive genetic correlations are larger than environmental correlations. This explains that the animal with high capacity of growth shows its potential during the whole growth period. Detected variance and covariance heterogeneity leads to conclusion that a multivariate model or a covariance function must be used to explain variability of trajectory variables in order to correctly estimate genetic parameters.

KEY WORDS

genetic parameters, growth, heterogeneity, cattle

Animal Sciences Department
Faculty of Agriculture, University of Zagreb
Svetošimunska 25, 10000 Zagreb, Croatia
E-mail: mkaps@agr.hr

Received: January 18, 2002

Heterogenost varijance i kovarijance težine mladih simentalških bikova u različitoj dobi

Miroslav KAPŠ
Marijan POSAVI
Nikola STIPIĆ

SAŽETAK

Cilj ovog rada bio je procjena komponenti varijance i kovarijance težine mladih simentalških bikova u različitoj dobi uz uvažavanje heterogenosti varijance i kovarijance upotrebom funkcije kovarijance. Analizirane su težine 779 bičića u dobi od 6, 9 i 12 mjeseci, rođenih između 1974 i 1995 godine. Zajedno sa jedinkama iz rodoslovlja, u analizu je bilo uključeno ukupno 2215 životinja. Aditivne genetske i okolišne varijance i kovarijance procijenjene su REML metodom koristeći multivarijantni 'animal' model, u kojem je interakcija sezona x godina bila definirana kao fiksni utjecaj. Varijance i kovarijance protumačene su i pomoću funkcije kovarijance. Procjene heritabiliteta su bile 0.08, 0.21 i 0.23 za težinu u dobi od 6, 9 i 12 mjeseci. Krivolinijska promjena aditivnih genetskih i okolišnih varijanci i kovarijanci u vremenu koja je objašnjena kvadratnom prostornom funkcijom. Između različitih dobi aditivne genetske korelacije bile su veće nego okolišne, što jasno pokazuje da će životinja većeg kapaciteta za rast imati veći prirast u cijelom tom razdoblju. Utvrđena heterogenost varijanci i kovarijanci navodi na zaključak da multivarijantni model i funkcija kovarijance bolje objašnjavaju varijabilnost podataka tijekom vremena pa je i procjena genetskih parametara točnija.

KLJUČNE RIJEČI

genetski parametri, rast, heterogenost kovarijance, govedo

Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
Svetošimunska 25, 10000 Zagreb, Hrvatska
E-mail: mkaps@agr.hr

Primljeno: 18. siječnja 2002.

ZAHVALA

Autori se zahvaljuju Stanici za Performance test - Varaždin za ustupljene podatke bez kojih ovaj rad ne bi bio moguć.

UVOD

Proučavanje rasta životinje uključuje niz mjerenja životinje u različitoj dobi. Takva mjerenja možemo smatrati ponovljenim mjerenjima, ali moramo imati na umu da između mjerenja u različitoj dobi postoji komplicirana struktura kovarijance. Obično se varijanca povećava sa povećanjem dobi životinje, a korelacija između mjerenja je manja što je vrijeme između mjerenja veće. Dakle, pojavljuje se heterogenost kovarijance i varijance u odnosu na dob životinja. Obični model sa ponavljanjima (engl. repeatability model) pretpostavlja da je genetska korelacija između ponovljenih mjerenja na istoj životinji jednaka jedan i radi svoje jednostavnosti često se upotrebljava. Ovim modelom obično se procjenjuju tri komponente varijance: aditivna genetska varijanca, stalna okolišna varijanca i promjenljiva okolišna varijanca. Model koji definira mjerenja u vremenu kao različite varijable (multivarijantni model) mnogo je točniji jer uključuje različite varijance i kovarijance po mjerenjima. Međutim, primjena takvog modela je komplicirana zbog velikog broja parametara koje treba procijeniti. Osim toga, multivarijantni model ne pretpostavlja neprekidnost u vremenu (Van der Werf i sur., 1998). Zbog navedenih poteškoća nastoji se pojednostavniti model definiranjem pravilnosti po kojima se varijance i kovarijance mijenjaju u vremenu. Jedan od načina je primjena funkcije kovarijance (Kirkpatrick i sur. 1990). Funkcija kovarijance omogućuje procjenu kovarijance između bilo koje dvije dobi unutar promatranog dobnog intervala. Funkciju kovarijance moguće je odrediti iz procijenjenih varijanci kovarijanci iz multivarijantnog modela ili direktno iz podataka, upotrebom regresije sa slučajnim koeficijentima (Meyer, 1997). Međutim, često dostupna količina podataka (količina informacija), pogotovo za male populacije, nije dovoljna za procjenu direktno iz podataka.

Kako je poznavanje strukture varijance i kovarijance važno za donošenje korektnih zaključaka u vrednovanju životinja, cilj ovog rada je bila procjena aditivne genetske i okolišne varijance i kovarijance težine mladih simentalskih bikova u različitoj dobi. Nadalje, željeli smo analizirati heterogenost varijance i kovarijance upotrebom funkcije kovarijance.

MATERIJAL I METODE

Heterogenost varijanci i kovarijanci analizirana je na podacima težine 779 simentalskih mladih bikova iz Stanice za performance test Varaždin oteljenih između 1974 i 1995 godine. Ovi mladi bikovi su potomci bikovskih majki i očeva iz planskog parenja prema nacionalnom uzgojnom programu za simentalsko govedo. U testnu stanicu bičiči su došli u prosječnoj dobi od dva mjeseca i prosječnoj težini od 130 kg

(Mikulčić i Nazansky, 1995), ali pravi test počeo je u dobi od četiri mjeseca. Kroz cijelo razdoblje testa bičiči su držani u pojedinačnim boksovima i hranjeni sijenom po volji i koncentratom. Koncentrati su davani dva puta dnevno, a količina se postepeno povećavala od 4 kg na početku testa do 8 kg na kraju. Test za rast počinje u dobi od četiri mjeseca i završava u dobi od 12 mjeseci. U ovom radu uzeta su mjerenja u dobi od 6, 9 i 12 mjeseci. U analizu su uključeni samo oni bičiči čija mjerenja su bila u rasponu od ± 5 dana od dobi 6, 9 i 12 mjeseci. Uključivši rodoslovlje ukupno je bilo 2215 životinja.

Za procjenu aditivnih genetskih i okolišnih varijanci i kovarijanci primijenjeni su obični model sa ponovljenim mjerenjima (engl. repeatability model) i multivarijantni model. Običan model sa ponovljenim mjerenjima je univarijantni model koji pretpostavlja istu aditivnu genetsku varijancu tijekom cijelog promatranog razdoblja rasta. Nadalje, aditivne genetske kovarijance između dobi na istoj životinji su iste i jednake su aditivnoj varijanci, tj. aditivna genetska korelacija između težina u različitoj dobi je jednaka jedan. Okolišna varijanca se dijeli na stalnu i promjenjivu. Stalna okolišna varijanca je varijanca između životinja koja nije protumačena aditivnom genetskom varijancom. Promjenljiva okolišna varijanca je neprotumačena varijabilnost između mjerenja. Za procjenu parametara upotrijebljen je slijedeći model sa ponavljanjima:

$$y = X\beta + Z_a a + Z_{pe} p_e + e$$

gdje je y vektor mjerenja težine u dobi 6, 9 i 12 mjeseci; β je vektor fiksnih utjecaja sezona x godina; X je matrica oblika koja povezuje opažanja sa parametrima β , a je vektor slučajnih utjecaja životinje u dobi 6, 9 i 12 mjeseci; Z_a je matrica oblika koja povezuje opažanja sa parametrima a ; p_e je vektor stalnih okolišnih utjecaja; Z_{pe} je matrica oblika koja povezuje opažanja sa parametrima p_e ; e je vektor slučajnih utjecaja okoline. Model ima slijedeće pretpostavke i svojstva:

Očekivanja:

$$E[y] = X\beta, E[a] = 0, E[p_e] = 0 \text{ i } E[e] = 0$$

Varijance i kovarijance:

$$\begin{aligned} \text{Var}[y] &= Z_a A Z_a' \sigma_a^2 + Z_{pe} Z_{pe}' \sigma_{pe}^2 + I \sigma_e^2, \\ \text{Var}[a] &= A \sigma_a^2, \text{Var}[p_e] = I \sigma_{pe}^2 \text{ i} \\ \text{Var}[e] &= I \sigma_e^2 \end{aligned}$$

Ovdje je σ_a^2 aditivna genetska varijanca; σ_{pe}^2 je stalna okolišna varijanca; σ_e^2 je okolišna varijanca; I je jedinična matrica.

Varijance i kovarijance su također procijenjene pomoću multivarijantnog modela u kojem se svaka dob smatra posebnom zavisnom varijablom. Takav model također možemo smatrati modelom sa ponavljanjima.

Međutim, za razliku od univarijatnog modela sa ponavljanjem ovdje je heterogenost varijance i kovarijance definirana u najopćenitijem obliku, tj. kao različita varijanca i različita kovarijanca između dobi (Wolfinger, 1996). Korišten je slijedeći model:

$$y = X\beta + Za + e$$

gdje su:

$$y = \begin{bmatrix} y_6 \\ y_9 \\ y_{12} \end{bmatrix} \quad X = \begin{bmatrix} X_6 & 0 & 0 \\ 0 & X_9 & 0 \\ 0 & 0 & X_{12} \end{bmatrix} \quad \beta = \begin{bmatrix} \beta_6 \\ \beta_9 \\ \beta_{12} \end{bmatrix}$$

$$Z = \begin{bmatrix} Z_6 & 0 & 0 \\ 0 & Z_9 & 0 \\ 0 & 0 & Z_{12} \end{bmatrix} \quad a = \begin{bmatrix} a_6 \\ a_9 \\ a_{12} \end{bmatrix} \quad e = \begin{bmatrix} e_6 \\ e_9 \\ e_{12} \end{bmatrix}$$

Dalje, y_6 , y_9 i y_{12} su vektori mjerenja težine u dobi 6, 9 i 12 mjeseci; β_6 , β_9 i β_{12} su vektori parametara fiksnih utjecaja sezona x godina u dobi 6, 9 i 12 mjeseci; a_6 , a_9 i a_{12} su vektori slučajnih utjecaja životinje u dobi 6, 9 i 12 mjeseci; e_6 , e_9 i e_{12} su vektori slučajnih utjecaja okoline u dobi od 6, 9 i 12 mjeseci; X_6 , X_9 i X_{12} su matrice oblika koje povezuje opažanja sa parametrima β_6 , β_9 i β_{12} ; Z_6 , Z_9 i Z_{12} su matrice oblika koja povezuje opažanja sa parametrima a_6 , a_9 i a_{12} .

Model ima slijedeće pretpostavke i svojstva:

Očekivanja:

$$E[y] = X\beta, \quad E[a] = 0 \text{ i } E[e] = 0$$

Varijance i kovarijance:

$$\text{Var}[y] = Z(G \otimes A)Z' + R, \quad \text{Var}[a] = G \otimes A \text{ i} \\ \text{Var}[e] = R$$

Ovdje je G matrica aditivnih genetskih varijanci i kovarijanci između mjerenja težina u različitoj dobi; A je matrica srodnosti između životinja; R je matrica okolišnih varijanci i kovarijanci između mjerenja u različitoj dobi; I je jedinična matrica; \otimes je oznaka za Kroneckerov umnožak.

Usporedba običnog modela sa ponovljenim mjerenjima i multivarijatnog modela napravljena je usporedbom njihovih logaritma najveće vjerodostojnosti (logL, engl. log-likelihood).

Promjene varijance i kovarijance protumačene su i upotrebom funkcije kovarijance (Kirkpatrick i sur., 1990). U ovom slučaju matrica aditivnih genetskih kovarijanci opažanja između dobi je:

$$G = (\sigma_{aij})_{m \times m}$$

Ovdje je σ_{aij} aditivna genetska kovarijanca između mjerenja u dobi t_i i t_j ; m je broj mjerenja po jedinki u m dobi. Također je $\sigma_{aai} = \sigma_{ai}^2$ aditivna genetska varijanca za mjerenja u dobi t_i . Matrica G se može prikazati kao funkcija kovarijance izrazom:

$$G = XTX'$$

gdje je

$$X = \begin{bmatrix} 1 & t_1 & t_1^2 & \dots & t_1^{m-1} \\ 1 & t_2 & t_2^2 & \dots & t_2^{m-1} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & t_m & t_m^2 & \dots & t_m^{m-1} \end{bmatrix}$$

matrica polinoma dobi t_i ;

T je matrica sa koeficijentima funkcije kovarijance. Ukoliko je matrica G poznata ili procijenjena iz multivarijatnog modela, matrica T se izračunava iz formule:

$$T = X^{-1}G(X')^{-1}$$

Općenito, kovarijanca između bilo koje dvije dobi t_i i t_j je polinom:

$$\sigma_{aij} = \begin{bmatrix} 1 & t_i & t_i^2 & \dots & t_i^{m-1} \end{bmatrix} T \begin{bmatrix} 1 \\ t_j \\ t_j^2 \\ \dots \\ t_j^{m-1} \end{bmatrix}$$

Uz upotrebu polinoma izmjerenih dobi, korišteni su i normalizirani Legendre ortogonalni polinomi (Kirkpatrick i sur., 1990). Funkcije kovarijance na temelju Legendre polinoma i na temelju izmjerenih dobi daju iste procjene kovarijanci, ali normalizirani ortogonalni polinomi omogućuju lakšu provjeru i odvajanje definiranih utjecaja u modelu. To pogotovo vrijedi za složenije modele. Iako bilo koji normalizirani ortogonalni polinomi mogu poslužiti toj svrsi, u ovom radu su korišteni Legendre polinomi, jer je njihove koeficijente relativno lako izračunati. Legendre polinomi su:

$$P_0(x) = 1$$

$$P_1(x) = x$$

i općenito

$$P_{n+1}(x) = \frac{(2n+1)xP_n(x) - nP_{n-1}(x)}{n+1}$$

Ove vrijednosti su normalizirane na slijedeći način:

$$\lambda_n(x) = P_n(x) \sqrt{\frac{2n+1}{2}}$$

Da bi se procjena još pojednostavila, dob je standardizirana na vrijednosti od -1 do 1, jer je tada analiza kovarijance oslobođena utjecaja širine promatranog intervala dobi ili utjecaja različitih mjernih vremenskih jedinica. Standardizirana dob je:

$$q_i = 2 \left(\frac{t_i - t_{\min}}{t_{\max} - t_{\min}} \right) - 1$$

Gdje su t_{\min} i t_{\max} najmanja i najveća dob analiziranih životinja. Upotrebom Legendre polinoma na standardiziranu dob moguće je objektivno uspoređivati varijabilnost različitih varijabli i različite

skale mjerenja dobi. Također su računске operacije s matricama preciznije. Ako je M matrica polinoma standardiziranih dobi:

$$M = \begin{bmatrix} 1 & q_1 & q_1^2 & \dots & q_1^{m-1} \\ 1 & q_2 & q_2^2 & \dots & q_2^{m-1} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & q_m & q_m^2 & \dots & q_m^{m-1} \end{bmatrix}$$

matrica kovarijance G može se izraziti preko funkcije kovarijance:

$$G = M\Lambda H\Lambda M'$$

gdje je H matrica koeficijenata funkcije kovarijanci na standardiziranu dob; Λ je matrica koeficijenata Legendre polinoma. Ukoliko je matrica G poznata tada je:

$$H = (M\Lambda)^{-1}G[(M\Lambda)']^{-1}$$

Koeficijenti funkcije kovarijance za izmjerene dobi mogu se također dobiti i iz matrica M i Λ :

$$T = X^{-1}M\Lambda H\Lambda M'(X')^{-1}$$

Praktična vrijednost funkcije kovarijance je mogućnost procjene kovarijance bilo koje dvije dobi, čak i one za koje nisu izmjereni podaci. Ovdje je funkcija kovarijance polinom $(m-1)$ stupnja, ali se funkcija kovarijance može prikazati i polinomom manjeg stupnja, odnosno procjenjuje se regresija za matricu G . Tada je matrica T dimenzija manjih od m , zavisno od stupnja regresije. Označimo li takvu reduciranu matricu kao T_R tada je:

$$T_R = (X'_R X_R)^{-1} X'_R G X (X'_R X_R)^{-1}$$

Procijenjena matrica kovarijance je opet:

$$\tilde{G} = X_R T_R X'_R$$

Valjanost reduciranog modela, odnosno valjanost funkcije kovarijance manjeg stupnja polinoma može se i formalno statistički provjeriti koristeći hi-kvadrat raspodjelu sa odgovarajućim stupnjevima slobode. Hi-kvadrat je jednostavno:

$$\chi^2 = \sum_i \sum_j (g_{ij} - \tilde{g}_{ij})^2$$

sa stupnjevima slobode jednakim broju procijenjenih parametara. Ovdje su g_{ij} i \tilde{g}_{ij} procjene kovarijanci u dobi t_i i t_j za puni i reducirani model.

Daljnja analiza kovarijanci između različitih dobi može se napraviti izračunavanjem karakterističnih vrijednosti matrice koeficijenta funkcije kovarijanci H , tj. matrice koeficijenata na temelju Legendre polinoma i standardizirane dobi (Kirkpatrick i sur., 1990). Relativna veličina pojedine karakteristične vrijednosti znači i veću važnost pripadajućeg koeficijenta funkcije u opisu varijabilnosti između dobi.

Opisna statistika izračunata je procedurom MEANS (SAS, 1990). Varijance i kovarijance procijenjene su AIREML metodom (Average Information Restricted

Maximum Likelihood, Gilmour i sur. 1995), koristeći program ASREML (Gilmour i sur., 1999). Procjena funkcije kovarijance i njezina analiza napravljena je upotrebom procedure IML (SAS, 1990).

REZULTATI I RASPRAVA

Opisna statistika težine mladih simentalških bikova u dobi od 6, 9 i 12 mjeseci prikazana je u tablici 1. Već iz opisne statistike vidljivo je povećanje standardne devijacije s povećanjem težine. Nasuprot tome koeficijent varijacije se smanjuje. Dakle, povećanjem dobi može se primijetiti povećanje apsolutne varijabilnosti i smanjenje relativne varijabilnosti.

Tablica 2. prikazuje procjene varijanci iz običnog modela sa ponavljanjima, a tablice 3 i 4 prikazuju aditivne genetske i okolišne varijance i kovarijance procijenjene multivarijatnim modelom. Kako za aditivne genetske tako i za okolišne kovarijance može se primijetiti povećanje varijanci sa povećanjem dobi. Kovarijance se smanjuju kako se povećava vremenski razmak između dobi kod mjerenja. U tablicama 2 i 5 prikazani su heritabiliteti i genetske korelacije težina

Tablica 1. Opisna statistika težina mladih simentalških bikova (n = 779)

Table 1. Descriptive statistics for weight of young Simmental bulls (n = 779)

Dob, mj Age, mo	Prosjeak, kg Mean, kg	Std. dev, kg	CV(%) ^a
6	280.4	27.7	9.9
9	425.6	31.6	7.4
12	574.9	35.4	6.2

^a koeficijent varijacije (coefficient of variation)

Tablica 2. Genetski i okolišni parametri težine mladih simentalških bikova iz običnog modela sa ponovljenim mjerenjima

Table 2. Genetic and environmental parameters for weight of young Simmental bulls from the repeatability model

Parameter	
Aditivna genetska varijanca Additive genetic variance	143.0 ± 71.0
Stalna okolišna varijanca Permanent environmental variance	490.6 ± 68.4
Promjenjiva okolišna varijanca Temporary environmental variance	251.2 ± 9.5
Heritabilitet Heritability	0.28 ± 0.02

mladih bikova procijenjene običnim modelom sa ponavljanjima i multivarijatnim modelom.

U ranijem istraživanju na istoj populaciji Kapš i sur. (2000) su primjenom univarijatnog modela bez

Tablica 3. Aditivne genetske varijance i kovarijance težine mladih simentalških bikova
Table 3. Additive genetic variances and covariances for weight of young Simmental bulls

Dob, mj Age, mo	6	9	12
6	49.4 ± 52.7		
9	88.2 ± 60.95	177.2 ± 83.0	
12	91.5 ± 66.0	185.3 ± 88.7	273.3 ± 115.0

Tablica 4. Okolišne varijance i kovarijance težine mladih simentalških bikova
Table 4. Environmental variances and covariances for weight of young Simmental bulls

Dob, mj Age, mo	6	9	12
6	604.4 ± 57.8		
9	499.9 ± 61.6	654.0 ± 79.1	
12	449.9 ± 66.4	580.9 ± 83.6	896.7 ± 108.5

Tablica 5. Heritabiliteti (podebljani brojevi) aditivne genetske korelacije (kosi brojevi) i okolišne korelacije (normalni brojevi) za težine mladih simentalških bikova
Table 5. Heritabilities (bold numbers), additive genetic correlations (italic numbers) and environmental correlations (normal numbers) for weight of young Simmental bulls

Dob, mj Age, mo	6	9	12
6	0.08 ± 0.08	0.80 ± 0.03	0.61 ± 0.05
9	<i>0.94 ± 0.17</i>	0.21 ± 0.10	0.76 ± 0.03
12	<i>0.79 ± 0.26</i>	<i>0.84 ± 0.10</i>	0.23 ± 0.09

ponavljanja dobili znatno veće aditivne genetske i okolišne varijance, ali niže heritabilitete nego što je dobiveno u ovom istraživanju. Za težine u dobi od 205 i 365 dana procijenili su aditivne genetske varijance od 183.57 i 290.17, okolišne varijance od 499.44 i 1127.28, a heritabilitete od 0.17 i 0.20. Heritabilitet za težinu procijenjen običnim modelom sa ponavljanjem iznosio je u ovom istraživanju 0.28 (tablica 2.), što je nešto niže od procjena heritabiliteta za rast Simentalskih bičića u Švicarskoj (Schleppi i sur., 1994) ili u Njemačkoj (Wenzler, 1986; Averdunk, 1988).

Radi utvrđivanja prikladnosti modela uspoređeni su logaritmi najveće vjerodostojnosti (logL) za procijenjene parametre običnog modela sa ponovljenim mjerenjima i multivarijatnog modela. Za obični model sa ponovljenim mjerenjima logL = -7856.27, a za multivarijatni model logL = -7709.45. Kako je logL multivarijatnog modela veći za 146.82 može se reći da multivarijatni model više odgovara podacima.

Za prikaz funkcije kovarijance treba definirati matricu polinoma dobi (\mathbf{X}), koja je u našem slučaju:

$$\mathbf{X} = \begin{bmatrix} 1 & 6 & 36 \\ 1 & 9 & 81 \\ 1 & 12 & 144 \end{bmatrix}$$

Iz tablice 3. vidljivo je da je matrica aditivne genetske kovarijance:

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 49.4 & 88.2 & 91.5 \\ 88.2 & 177.2 & 185.3 \\ 91.5 & 185.3 & 273.3 \end{bmatrix}$$

Matrica sa koeficijentima funkcije kovarijance je:

$$\mathbf{T} = \mathbf{X}^{-1}\mathbf{G}(\mathbf{X}')^{-1} = \begin{bmatrix} 1511.9 & -413.4 & 23.2 \\ -413.4 & 114.5 & -6.4 \\ 23.2 & -8.0 & 0.4 \end{bmatrix}$$

Tako je funkcija aditivne genetske kovarijance za dvije dobi t_i i t_j :

$$\sigma_{\text{ajj}} = \begin{bmatrix} 1 & t_i & t_i^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1511.9 & -413.4 & 23.2 \\ -413.4 & 114.5 & -6.4 \\ 23.2 & -8.0 & 0.4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ t_j \\ t_j^2 \end{bmatrix}$$

Na primjer, za dob od 10 i 11 mjeseci aditivna genetska kovarijanca je:

$$\sigma_{\text{ajj}} = \begin{bmatrix} 1 & 10 & 100 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1511.9 & -413.4 & 23.2 \\ -413.4 & 114.5 & -6.4 \\ 23.2 & -8.0 & 0.4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 11 \\ 121 \end{bmatrix} = 214.2$$

Za funkciju okolišnih kovarijanca matrica \mathbf{T} je:

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} 12007.5 & -2738.1 & 149.9 \\ -2738.1 & 667.0 & -37.3 \\ 149.9 & -37.3 & 2.1 \end{bmatrix}$$

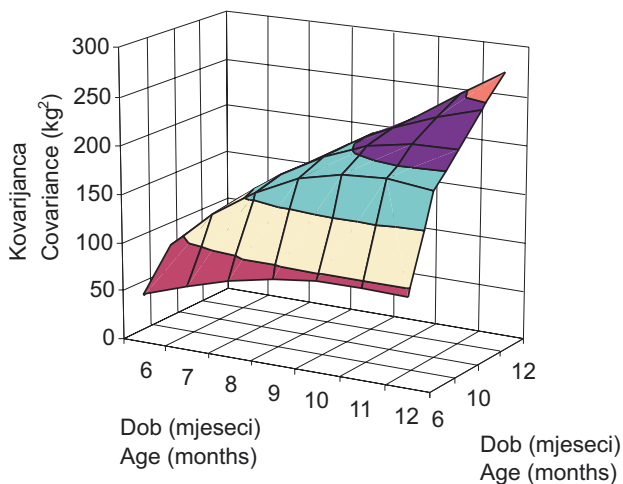
Funkcija okolišne varijance je:

$$\sigma_{\text{eij}} = \begin{bmatrix} 1 & t_i & t_i^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 12007.5 & -2738.1 & 149.9 \\ -2738.1 & 667.0 & -37.3 \\ 149.9 & -37.3 & 2.1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ t_j \\ t_j^2 \end{bmatrix}$$

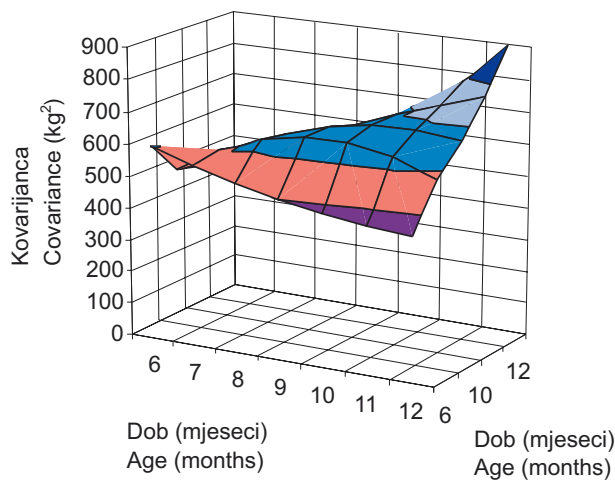
Na primjer, procijenjena okolišna kovarijanca između težina u dobi od 11 i 12 mjeseci je:

$$\sigma_{\text{eij}} = \begin{bmatrix} 1 & 10 & 100 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 12007.5 & -2738.1 & 149.9 \\ -2738.1 & 667.0 & -37.3 \\ 149.9 & -37.3 & 2.1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 11 \\ 121 \end{bmatrix} = 680.6$$

Na slikama 1. i 2. mogu se vidjeti grafički prikazi funkcija aditivnih genetskih i okolišnih kovarijanca. Funkcije kovarijance su izračunate kao kvadratne prostorne funkcije. Ukoliko se želi provjeriti da li je možda u opisu kovarijanca dostatna samo linearna komponenta funkcije, koristit će se polinom prvog stupnja koji definira ravnu plohu kao prikaz funkcije kovarijance. Za tu svrhu definira se reducirana matrica \mathbf{X} :



Slika 1. Funkcija aditivne genetske kovarijance
Figure 1. Additive genetic covariance function



Slika 2. Funkcija okolišne kovarijance
Figure 1. Environmental covariance function

$$X_R = \begin{bmatrix} 1 & 6 \\ 1 & 9 \\ 1 & 12 \end{bmatrix}$$

Reducirana matrica T_R je:

$$T_R = (X'_R X_R)^{-1} X'_R G X_R X'_R X_R^{-1} = \begin{bmatrix} 130.2 & -17.1 \\ -17.1 & 3.9 \end{bmatrix}$$

Procijenjena matrica aditivne genetske kovarijance je:

$$\tilde{G} = X_R T_R X'_R = \begin{bmatrix} 64.6 & 83.2 & 101.7 \\ 83.2 & 136.6 & 190.1 \\ 101.7 & 190.1 & 278.6 \end{bmatrix}$$

Hi kvadrat provjera adekvatnosti linearne funkcije, u ovom slučaju uz tri stupnja slobode, je:

$$\chi^2 = \sum_i \sum_j (g_{ij} - \tilde{g}_{ij})^2 = 2056.5$$

Kako je vrijednost χ^2 velika, slijedi zaključak da linearan model funkcije kovarijance nije dostatan za opis promjene kovarijanci u različitoj dobi. Isto tako, ako se promatra procijenjena matrica okolišnih kovarijanci linearnom funkcijom, koja je:

$$\tilde{E} = \begin{bmatrix} 605.5 & 517.4 & 429.3 \\ 517.4 & 579.6 & 641.8 \\ 429.3 & 641.8 & 854.4 \end{bmatrix}$$

dobije se $\chi^2 = 11770.0$ uz tri stupnja slobode, na temelju kojeg se također može reći da linearna funkcija nije dostatna u opisu okolišnih kovarijanci.

Relativna važnost konstante, linearnog ili kvadratnog dijela funkcije kovarijance određena je također upotrebom karakterističnih vrijednosti matrice koeficijenata koja koristi Legendre polinome na standardiziranu dob. Za izračunavanje matrice koeficijenata H , prvo treba definirati standardiziranu dob, q_i :

Dob (t_i)	6	9	12
Standardizirana dob (q_i)	-1	0	1

Matrica polinoma standardiziranih dobi je:

$$M = \begin{bmatrix} 1 & -1 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 \end{bmatrix}$$

Matrica koeficijenata normaliziranih Legendre polinoma je:

$$\Lambda = \begin{bmatrix} 0.7071 & 0 & -0.7906 \\ 0 & 1.2247 & 0 \\ 0 & 0 & 2.3717 \end{bmatrix}$$

Matrica koeficijenata funkcije aditivnih genetskih kovarijanci je:

$$H = (M\Lambda)^{-1} G [(M\Lambda)]^{-1} = \begin{bmatrix} 307.2 & 58.9 & -18.1 \\ 58.9 & 23.3 & 2.6 \\ -18.1 & 263 & 5.4 \end{bmatrix}$$

Matrica koeficijenata funkcije okolišnih kovarijanci je:

$$H = (M\Lambda)^{-1} G [(M\Lambda)]^{-1} = \begin{bmatrix} 1195.1 & 59.3 & -33.3 \\ 59.3 & 100.2 & 11.2 \\ -33.3 & 11.2 & 30.8 \end{bmatrix}$$

Pripadajuće karakteristične vrijednosti H matrice i relativna veličina izražena u postocima su prikazane u tablici 6. Vidljiva je najveća relativna važnost konstante u funkcijama kovarijance (95.2% za aditivnu genetsku i 90.4% za okolišnu funkciju). Manje su važne, ali ipak potrebne linearna i kvadratna komponenta funkcije. To potvrđuje da su mjerenja u različitoj dobi u jakoj korelaciji, ali da se povezanost smanjuje što su mjerenja udaljenija u vremenu.

Ovaj rad potvrđuje potrebu korištenja funkcije kovarijance za procjenu genetskih parametara za

Tablica 6. Karakteristične vrijednosti matrice koeficijenta aditivne genetske i okolišne funkcije kovarijance
 Table 6. Eigenvalues of coefficient matrix of additive genetic and environmental covariance functions

Aditivne genetske- Additive genetic		Okolišne - Environmental	
Karakteristične vrijednosti -Eigenvalues	%	Karakteristične vrijednosti - Eigenvalues	%
319.9	95.2	1199.2	90.4
15.0	4.5	99.4	7.5
1.0	0.0	27.5	2.1

svojstva rasta, zbog heterogenosti (ko)varijanci koja se javlja tijekom rasta. Funkcija kovarijance naročito je korisna ukoliko želimo procijeniti kovarijance i korelacije između dobi za koje nema mjerenja. Kaps i sur. (2000) naglašavaju da je genetsko vrednovanje rasta i sazrijevanja životinja mnogo točnije ukoliko se umjesto analize pojedinih točaka koriste funkcije promjena u vremenu. Problemi koji se mogu javiti kod upotrebe funkcije kovarijanci su veća odstupanja procijene kovarijanci u promatranim graničnim dobima (Meyer, 1999). To se može dogoditi prilikom procjena malih populacija, tj. malom broju podataka, ili ukoliko se koristi polinom većeg stupnja. Iako su u ovom radu korištene samo tri vremenske točke, na slikama 1 i 2 mogu se uočiti 'repovi' funkcije kod dobi od 6 i 12 mjeseci.

ZAKLJUČAK

Povećanjem dobi utvrđeno je povećanje aditivnih genetskih i okolišnih varijanci i smanjenje kovarijanci težine mladih bikova između dobi od 6 do 12 mjeseci. U isto vrijeme relativna varijabilnost se smanjuje porastom dobi. Procijenjeni heritabiliteti su nešto manji nego u drugim populacijama Simentalca. Promatrajući opažanja između dviju dobi, može se vidjeti da su aditivne genetske korelacije jače nego okolišne, što jasno pokazuje da će životinja većeg kapaciteta za rast imati veći prirast u cijelom tom razdoblju. No isto tako, što su mjerenja na istoj životinji vremenski udaljenija, aditivna genetska korelacija se smanjuje, što potvrđuje mišljenje da različiti geni djeluju na rast u različitoj dobi. Utvrđena heterogenost varijanci i kovarijanci navodi na zaključak da multivarijantni model i funkcija kovarijance bolje objašnjavaju varijabilnost podataka tijekom vremena nego univarijantni modeli, pa je i procjena genetskih parametara točnija. Također, procjena funkcije kovarijance omogućuje kontinuiranu procjenu genetskih parametara. Primjena funkcija kovarijanci omogućuje jednostavniju i jeftiniju organizaciju performance testa kao i mogućnost provođenja testa rasta za mlade bikove na individualnim gospodarstvima jer nije potrebno mjeriti životinje u istoj dobi.

LITERATURA

- Averdunk, G., G. Saurer, A. Gottschalk, B. Woodward i R. Schlueber. 1988. Eigenleistungpruefung von Bullen – wie aussagekraeftig. *Der Tierzuechter* 40:104-106.
- Gilmour, A. R., R. Thompson, i B. R. Cullis. 1995. Average Information REML, an efficient algorithm for variance parameter estimation in linear models. *Biometrics* 51:1440-1450.
- Gilmour, A. R., R. Thompson B. R. Cullis, and S. J. Welham. 1999. ASREML Reference manual. NSW Agriculture Biometric Bulletin No. 3.
- Kaps, M., W.O. Herring, and W.R. Lamberson. 2000. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 78:1436-1442.
- Kapš, M., M. Posavi, N. Stipić, and B. Mikulić. 2000. Genetic evaluation of semen and growth traits of young Simmental bulls in performance test. *Agric. Conspec. Sci.* 65:15-20.
- Kirkpatrick, M., D. Lofsvold, i M. Bulmer. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124:979-993.
- Meyer, K. 1997. An "average information" restricted maximum likelihood algorithm for estimating reduced rank genetic covariance matrices or covariance functions for animal models with equal design matrices. *Genet. Sel. Evol.* 29:97-116.
- Meyer, K. 1998. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Select. Evol.* 30:221-240.
- Meyer, K. 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. *J. Anim. Breed. Genet.* 116:181-205.
- Mikulić B, and Nazansky V. (1995). Značaj performance testa za izgradnju genetske osnovice bikova u korištenju. 20. Obljetnica rada stanice za performance test, Zbornik radova, Varaždin.
- SAS. 1990. SAS® Procedures Guide, Version 6, Third Edition. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Schlepi, Y., A. Hofer, R. L. Quaas, F. Schmitz i N. Kuenzi. 1994. Relationship between own performance test and progeny test for beef production traits in Swiss dual purpose cattle. *Livest. Prod. Sci.* 39:173-181.
- Wenzler, J.G. 1986. Eigenleistungpruefung mit BLUP-Methode. Jetzt auch auf Fleischleistung bei bullen. *Der Tierzuechter* 38:418-419.

Wolfinger, R.D. 1996. Heterogenous variance-covariance structures for repeated measures. *J. Agric. Biol. Envir. Stat.* 1:205-230.

Van der Werf, J.H.J., M.E. Goddard, i K. Meyer. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *J. Dairy Sci.* 81:3300-3308.

acs67_03