

한우암소의 유전체육종가 추정 및 정확도 분석

신은경¹ · 이승환² · 윤두학^{1*}¹경북대학교 생태환경대학 축산BT학과, ²충남대학교 농업생명과학대학 동물자원학과

접수일(2017년 9월 22일), 수정일(2018년 2월 6일), 게재확정일(2018년 3월 5일)

Accuracy of Genomic Estimated Breeding Value with Hanwoo Cows in the Commercial Farms

Eun Gyeong Shin¹ · Seung Hwan Lee² · Duhak Yoon^{1*}¹Department of Animal Science & Biotechnology, Kyungpook National University, Sangju, 37224, Korea²Division of Animal & Dairy Science, Chungnam National University, Daejeon, 34134, Korea

Received: SEP. 22. 2017, Revised: FEB. 6. 2018, Accepted: MAR. 5. 2018

초록

본 연구는 우리나라 일반 농가에서 사육중인 한우 암소 348두의 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에 대하여 EBV(Estimated Breeding Value) 및 GEBV(Genomic Estimated Breeding Value)의 정확도를 비교하였다. EBV 분석은 한우 암소 348두의 혈통정보와 농협경제지주 한우개량사업소의 당대검정우 및 후대검정우의 혈통정보 및 표현형정보를 이용하여 혈연계수행렬(Numeric Relation Matrix, NRM)을 구축하여 BLUP(Best Linear Unbiased Prediction) 방법으로 분석하였다. GEBV 분석은 표현형정보와 유전체정보가 있는 후대검정우 3,820두를 참조집단으로 이용하여 한우 암소 348두의 SNP 50K 정보와 유전체 혈연 행렬(Genetic Relationship Matrix, GRM)을 구축하여 GBLUP(Genomic Best Linear Unbiased Prediction) 방법으로 분석하였다. 그 결과, 한우 암소 348두에 대한 EBV 및 GEBV의 정확도 차이는 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에서 GEBV의 정확도가 각각 22.90%, 11.14%, 12.28% 및 8.69% 증가됨을 보였다. 이러한 결과는 유전체 선발 시 육종가 추정의 정확도 증가를 볼 수 있을 것으로 기대되며, 이는 유전체선발을 위한 기초자료로써 활용될 수 있을 것으로 판단된다.

검색어 - 단일염기다형성, 정확도, 한우 암소, GBLUP

ABSTRACT

Genomic selection can also be used the breeding values for non-phenotypic animals, predicted from a large number of single nucleotide polymorphism(SNP) marker across the whole genome. This study was conducted to compare the accuracy of estimated breeding values(EBV) and genomic estimated breeding value(GEBV) for Carcass traits of 348 Hanwoo cows. The carcass traits considered in this study were carcass weight(CW), eye muscle area(EMA), backfat thickness(BF), and marbling score(MS9). The EBV analysis was performed using the best linear unbiased prediction(BLUP) method by constructed a numeric relationship matrix(NRM) using the pedigree information of 348 cows, with pedigree and phenotype data of the candidate bulls and their steers in the National Breeding Program. The GEBV analysis was performed genomic best linear unbiased prediction(GBLUP) method by constructing a genomic relationship matrix(GRM) using SNP 50K information of 348 cows, and phenotype and genomic data of 3,820 steers as the reference population. As the results, the differences in accuracies of two estimated breeding

*Corresponding author: Duhak Yoon

Tel: +82-54-530-1227

Fax: +82-54-530-1229

E-mail: dhyoon@knu.ac.kr

values for CW, EMA, BFT, and MS traits for 348 cows showed that the accuracies of GEBV were increased by 22.90%, 11.14%, 12.28%, and 8.69%, respectively. The results of this study suggest that GBLUP method for Hanwoo cows could be able to improve the accuracy of the estimated breeding value, and it also could be used as a basic data for genomic selection.

Key words - Accuracy, GBLUP, Hanwoo cow, SNP

서론

가축에 있어서 경제적으로 중요한 양적형질(Quantitative Traits)에 대한 개량은 선발(Selection)을 통해 이루어져 왔다(Dekkers & Hospital, 2002). 전통적인 선발은 개체 및 혈연관계에 있는 개체의 표현형 정보에 기반하여 Henderson(1984)의 BLUP(Best Linear Unbiased Prediction)방법을 통해 추정육종가(Estimated Breeding Value; EBV)를 계산하여 이루어지며, 이는 유전적 개량에 막대한 기여를 해왔다(Hayes & Goddard, 2001; Dekkers & Hospital, 2002). 그러나, BLUP을 이용한 유전능력 평가는 형제(Sibling)간의 유전적 변이를 계산하지는 못하므로 혈연관계가 있는 개체의 동시 선발이 일어날 수 있다(Wray & Thompson, 1990; Heffner et al., 2009). 따라서, EBV를 통한 선발은 장기적으로 보았을 때 혈연관계가 있는 개체들의 선발로 인하여 유효집단 크기의 감소로 인한 근친교배율의 증가 및 유전적 변이의 감소가 나타나 유전적 개량량의 정체 현상이 나타날 수 있다(Quinton et al., 1992).

우리나라 한우 개량은 1980년대부터 당대검정 및 후대검정을 통한 유전능력평가를 실시하여 유전적으로 우수한 보증씨수소(Korean Proven Bull; KPN) 선발을 시작하고 이의 정액을 전국의 암소에 인공수정을 통해 이루어지고 있으며(Kim et al., 2014), 이러한 한우 개량체계는 동일한 보증씨수소를 사용했음에도 불구하고 암소에 따라 후대의 도체성적에 차이가 나타나면서 암소 개량에 대한 관심이 높아지고 있다(Park et al., 2011). 그러나, 유전능력평가

를 통한 암소 선발은 후대(progeny)의 도체성적을 얻기까지 오랜 기간이 소요된다는 점 등으로 농가차원에서 암소에 대한 능력검정은 거의 이루어지고 있지 않는 실정이다.

지난 수십 년 동안 가축의 생산형질에 영향을 미치는 유전자 및 유전좌위 확인은 분자 유전학의 실질적 진보를 가져왔다(Andersson, 2001). 이는, 가축의 경제형질에 영향을 주는 유전자들 또는 유전체 영역을 이용한 직접적인 선발인 마커도움선발(Marker assisted selection; MAS)이 가능해 졌으며(Dekkers & Hospital, 2002), 이에 대한 많은 연구가 이루어졌다. 그러나, 가축에서 MAS의 적용은 표현형의 전체 분산의 일부분만을 설명 할 수 있어 성공적으로 이루어 지지지는 못하였다(Sellner et al., 2007; Van Eenennaam et al., 2007). 이후, 인간 및 가축에 대한 전장유전체에 대한 해독이 완료되면서, 소의 경우 200만개 이상의 단일염기다형성(Single Nucleotide Polymorphism; SNP)이 발견되었으며, 전장유전체 유전마커(genome-wide genetic marker)의 발굴 및 개발로 이를 선발에 이용하고자 하는 연구가 진행되어 오고 있다. 전장유전체에 대한 정보 확보가 가능해 지면서 고밀도의 대용량 SNP Chip(50K 및 777K)이 개발되고 SNP 마커를 이용한 전장유전체연관분석(Genome Wide Association Study; GWAS) 및 유전체육종가 추정(GEBV) 연구가 이뤄졌다(Lee et al., 2015). Meuwissen et al. (2001)은 유전체 선발(Genomic Selection; GS) 이론을 제시하였으며, 유전체정보를 이용하여 개체의 유전능력을 평가할 경우 전통적인 BLUP 방법

보다 유전능력을 정확하게 예측 할 수 있다고 보고하였다. GS를 위한 통계적 방법은 무한소모형 (Infinitesimal Model)에 기반을 둔 GBLUP 방법이 있으며, 혈연행렬(Numerator Relationship Matrix; NRM) 대신 유전체혈연행렬(Genomic Relationship Matrix; GRM)을 이용하여 GEBV를 추정한다(Garrick, 2007; VanRaden, 2007; Zhang, 2007). 실제 낙농 선진국인 네덜란드 및 캐나다 등은 홀스타인 젓소의 종모우를 선발하기 위해 유전체 선발을 이용하고 있으며(De Roos, 2009), 미국 앵거스 3,750두의 16개 형질에 대한 육종가 및 유전체육종가 분석결과 유전체육종가의 정확도가 증가되었다고 보고되었다(Saatchi et al., 2011). 한우 축군의 연구결과를 살펴보면, Lee et al.(2012)와 Lee et al.(2013)이 한우 후대검정우에 대하여 EBV와 GEBV의 정확도 분석 시 GEBV의 정확도가 EBV에 비해 증가되었다고 보고되었다. 따라서, 본 연구에서는 BLUP 및 GBLUP 방법을 이용하여 우리나라의 일반농가에서 사육하고 있는 한우 암소 348두에 대해 NRM 및 GRM을 이용한 BLUP 및 GBLUP 방법으로 도체형질(도체중, 등심단면적, 등지방두께, 근내지방도)에 대한 EBV 및 GEBV를 분석하고, 이들을 비교 분석하여 한우 암소의 유전체 선발체계 구축을 위해 수행하였다.

재료 및 방법

1 분석 자료

우리나라 특정지역 한우 농가에서 사육중인 암소 348두의 혈액과 개체식별번호를 확보하였다. EBV 분석은 한우 당대검정우 및 후대검정우 23~61차 총 16,734두의 도체중(Carcass weight; CW), 배최장 근단면적(Eye Muscle Area; EMA), 등지방두께(Backfat hickness; BF) 및 근내지방도(Marbling Score; MS9)에 대한 표현형정보를 농협경제지주 한우개량사업소에서 제공받아 이용하였다. 혈통 자료는 (사)한국종축개량협회에서 제공받았으며, 표현형정보를 가진 후대검정우 및 암소 348두의

혈통을 4세대 추적하여 animal, sire 및 dam으로 정렬하고, 분석의 용이성을 위해 Pedigree viewer, version 4.0(Brian Kinghorn, University of New England, Armidale, Australia) 프로그램을 이용하여 리넘버링(Renumbering)을 실시하였다. 그 결과, 총 59,246두에 대한 개체별 일련번호가 생성되어 분석에 이용하였다.

GEBV 분석은 한우 암소 348두의 유전체 정보와 표현형정보 및 유전체정보를 가지고 있는 한우 후대검정우 및 당대검정우 3,820두를 참조집단으로 이용하였다. 한우 암소 348두의 유전자형 분석을 위한 시료는 경정맥에서 채혈하여 Genome Nucleic Acid Purification Kit(MagExtractor, Toyobo CO., LTD. Osaka, Japan)으로 200ng/ul 이상의 고농도, 고순도의 DNA를 준비하였다. SNP 유전자형 분석에는 Illumina Bovine SNP50K Bead Chip version 3(Illumina, SanDiego, CA, USA)을 이용하였으며, SNPs에 대한 품질평가는 PLINK 1.9 프로그램을 이용하여 Minor allele frequency(MAF)가 1% 미만, monomorphic SNP, Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE) 10^{-3} 미만, Missing proportion(MSP)가 10% 이상인 데이터는 사전에 제거하였다. 최종적으로 38,623개의 SNP를 이용하였다.

2 통계분석

2.1 육종가 추정

각 형질에 대한 육종가를 추정하기 위하여 다음과 같이 혼합 선형 모형을 이용하였다(Henderson, 1975).

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

y 는 도체형질의 관측치 벡터, X 는 고정효과(출생년도·월, 도축시연령 및 검정차수)에 대한 벡터, β 는 고정효과에 대한 추정치 벡터, Z 는 개체에 대한 임의효과 벡터, u 는 개체에 대한 추정치 벡터, e 는 임의 오차 벡터이고, $E(y)=X\beta$, $Var(u)=G=A\sigma_a^2$, $Var(e)=R=I\sigma_e^2$, $Cov(u, e)=0$ 으로 가정하여 $Var(y)=V=ZGZ'+R$ 가 된다. 여기서, A 는 혈통에 근거한 개체간의 혈연관계행렬(Numerator Relationship Matrix;

NRM)이며, σ^2_a 는 상가적 유전분산, σ^2_e 는 임의오차 분산이다. 위의 혼합모형방정식을 ASReml 4.1(Gilmour et al., 2015)를 이용하여 개체들의 각 형질 별 육종가를 추정하였다.

2.2 유전체육종가 추정

본 연구에서는 Yang et al.(2011)이 개발한 GCTA (Genome-wide Complex Trait Analysis) 프로그램을 이용하여 GRM을 구축하였다. GRM을 이용하여 각 형질에 대한 개체들의 유전체 육종가를 추정하기 위하여 기존의 전통 BLUP방법의 혼합모형 정규방정식에서 기존의 가계를 이용한 NRM에서 GRM으로 바꾼 통계 모형식은 기존과 동일하며 다음과 같다.

$$y = Xb+Z\mu+e$$

여기서, Y는 표현형 자료로 이루어진 벡터, X는 b에 대한 계수 행렬, b는 고정효과에 대한 추정치 벡터, Z는 μ 에 대한 계수 행렬, μ 는 임의효과에 대한 추정치 벡터, E는 잔차 에러에 대한 벡터이다. 위의 혼합모형방정식을 ASReml 4.1(Gilmour et al., 2015)를 이용하여 개체들의 각 형질 별 유전체육종가를 추정하였다.

3 정확도 추정

추정된 육종가 및 유전체육종가의 정확도 추정은 ASReml 분석결과에서 보여진 각 육종가의 예측오차분산(Prediction Error Variance; PEV)과 추정된

전체 상가적유전효과를 이용하여 아래의 계산식을 통해 분석하였다.

$$r = \sqrt{1-(PEV/\sigma^2_A)}$$

여기서, r은 예측된 육종가의 정확도, PEV는 예측된 육종가의 예측오차분산, σ^2_A 는 상가적 유전분산이다.

결과 및 고찰

한우 암소 348두의 육종가 추정을 위해 사용된 표현형자료는 도체중, 등심단면적, 등지방두께, 근내지방도의 성적을 가지고 있는 한우 후대검정우 총 16,734두로 기초통계량은 Table 1과 같다. 후대검정우의 도축시 월령은 평균 24개월로 도체중, 등심단면적, 등지방두께, 근내지방도의 평균 및 표준편차는 각각 $342.7 \pm 45.5\text{kg}$, $78.8 \pm 9.2\text{cm}^2$, $8.6 \pm 3.7\text{mm}$, $3.3 \pm 1.6\text{점(score)}$ 으로 분석되었다.

유전체 육종가 추정을 위하여 사용된 참조집단 3,820두의 평균 도축 월령은 24개월로 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및근내지방도의 평균 및 표준편차는 각각 $360.3 \pm 40.3\text{kg}$, $81.2 \pm 9.1\text{cm}^2$, $8.9 \pm 3.7\text{mm}$, $3.3 \pm 1.6\text{점(score)}$ 으로 Table 2와 같다. Lee et al.(2013)은 한우 후대검정우 45~50차 882두에 대한 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도의 기초통계

Table 1. Descriptive statistics of traits for 16,734 performance and progeny-tested steers

Traits	Mean	SD	Min.	Max.	CV
CW	342.7	45.5	158	518	13.3
EMA	78.8	9.2	22	123	11.7
BF	8.6	3.7	1	35	42.9
MS9	3.3	1.6	1	9	48.6

CW: Carcass weight, EMA: Eye muscle area, BF: Backfat thickness, MS9: Marbling score, SD: Standard deviation, CV: coefficient of variation.

Table 2. Descriptive statistics of traits for 3,820 reference population

Traits	Mean	SD	Min.	Max.	CV
CW	360.3	40.3	158	518	11.2
EMA	81.2	9.1	22	123	11.2
BF	8.9	3.7	1	35	41.7
MS9	3.3	1.6	1	9	47.6

CW: Carcass weight, EMA: Eye muscle area, BF: Backfat thickness, MS9: Marbling score, SD: Standard deviation, CV: coefficient of variation.

량 분석 결과, 각각 $361.35 \pm 38.84\text{kg}$, $83.90 \pm 8.52\text{cm}^2$, $8.29 \pm 3.36\text{mm}$ 및 3.19 ± 1.47 점으로 본 연구와 비슷한 경향을 보였으며, Hwang et al.(2008)은 한우 후대검정우 23차에서 40차까지 2,791두의 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도는 각각 $321.01 \pm 41.89\text{kg}$, $75.72 \pm 8.19\text{cm}^2$, $8.27 \pm 3.69\text{mm}$ 및 2.91 ± 1.63 점으로 나타나 본 연구 결과보다 다소 낮게 분석되었다. 본 연구의 기초통계량 분석 결과에서 등지방두께와 근내지방도에서 변동계수(Coefficient of variation; CV)가 다른 도체형질들에 비해 높게 나타났으며, 이는 Choi et al.(2006)이 후대검정우 1,800여두의 도체형질 분석 결과에서도 등지방두께와 근내지방도의 CV가 42.3%와 56.0%으로 나타나 본 연구와 유사하게 나타났다. 이러한 결과는 두 형질이 다른 형질과 다르게 측정 부위에 따라 편차가 크게 나타나는 형질로 나타난 결과로 보인다(Choi et al., 2006).

BLUP을 이용한 도체형질에 대한 유전력은 한우 암소 348두의 혈통정보와 한우 당대검정우 및 후대검정우의 혈통정보 및 표현형정보를 이용하여 혈연

관계행렬(NRM)을 생성하여 총 59,246두로 분석되었으며, 그 결과는 Table 3와 같다. 유전분산은 도체중 453.501, 등심단면적 30.929, 등지방두께는 5.685, 근내지방도 1.442로 추정되었으며, 잔차 분산의 경우 각각 807.070, 39.037, 6.190 및 1.039로 나타났다. 유전력을 살펴보면 도체중에서 0.360, 등심단면적에서 0.442, 등지방두께에서 0.479, 근내지방도에서 0.581로 유전력이 중도에서 고도로 나타났다.

국내의 연구결과를 살펴보면, Yoon et al.(2002)는 한우 후대검정우 1,262두의 도체형질에 대한 유전력 분석 결과 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에서 각각 0.31, 0.27, 0.35 및 0.48로 나타났으며, Roh et al.(2004)은 한우 후대검정우 1,536두를 이용하여 도체형질에 대한 유전력 분석 결과 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에서 각각 0.28, 0.35, 0.39 및 0.51로 본 연구결과보다 낮게 나타났다. Choi et al.(2006)는 한우 후대검정우 대상으로 분석한 도체형질에 대한 유전력은 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방

Table 3. Estimates of variance components and heritability for CW, EMA, BFT, MS9 using BLUP analysis

	CW	EMA	BF	MS9
Genetic (co)variance	453.501	30.929	5.685	1.442
Residual (co)variance	807.070	39.037	6.190	1.039
Heritability	0.360	0.442	0.479	0.581

CW: Carcass weight, EMA: Eye muscle area, BF: Backfat thickness, MS9: Marbling score.

Table 4. Estimates of variance components and heritability for CW, EMA, BF, MS9 using GBLUP analysis

	CW	EMA	BF	MS9
Genetic (co)variance	740.043	29.929	5.595	0.975
Residual (co)variance	683.539	42.486	6.819	1.274
Heritability	0.520	0.413	0.451	0.434

CW: Carcass weight, EMA: Eye muscle area, BF: Backfat thickness, MS9: Marbling score.

도에서 각각 0.32, 0.33, 0.51 및 0.50으로 나타나 등지방두께를 제외하고 본 연구결과보다 낮게 분석되었다. 한우 암소 348두와 참조집단 3,820두의 총 4,168두에 대한 유전체 관계 행렬(GRM)을 생성하고, GBLUP방법으로 유전력을 추정된 결과는 Table 4와 같다. 유전력은 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도 각각 0.520, 0.413, 0.451 및 0.434로 나타났다. 이는 Cho(2013)가 46~51차 후보씨수소 및 후대검정우 총 1,004두에 대하여 GRM을 구축하고 등심단면적, 등지방두께, 근내지방도의 유전력 분석 결과보다 높게 나타났다. 본 연구결과 BLUP과 GBLUP 분석 시 각 형질에 대한 유전력을 비교해볼 때 GBLUP에서 도체중에 대한 유전력이 상대적으로 높게 나타난 반면, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에서는 낮게 나타난 결과를 보였다. 이는, 혈연관계 구축 시 사용된 집단의 차이와 크기 등으로 달라진 것으로 보이며, 또한 통계 분석의 차이로 인하여 GBLUP에서는 유전체정보를 바탕으로 혈연관계를 계산하므로, 동일한 혈연을 가진 개체간에도 변이를 볼 수 있어 나타난 결과로 사료된다(Cho, 2013; Miar et al., 2013).

Table 5는 한우 암소 348두에 대하여 BLUP과 GLBUP 방법간 추정된 육종가의 정확도를 나타내었다. BLUP을 이용하여 추정 육종가의 정확도는 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에서 각각 0.441, 0.458, 0.464 및 0.472로 나타났으며, GBLUP을 이용한 유전체육종가의 정확도는 0.542, 0.509, 0.521 및 0.513으로 각각 나타났다. 이는 BLUP을 이용하여 추정된 육종가의 정확도보다 GBLUP을 이용하여 추정된 유전체 육종가의 정확도

가 8.69~22.90% 증가함을 볼 수 있었다. 육종가의 정확도는 참조집단의 크기, 형질의 유전력 등의 요인들에 영향을 받으며(Hayes & Goddard, 2008; Goddard, 2009), 본 연구결과에서도 형질의 유전력이 높은 형질에서는 정확도가 다른 형질에 비해 높게 나타나는 결과를 보였다. Lee et al.(2012)은 농협 한우개량사업소 후대검정우 556두의 도체중, 등심단면적, 등지방두께 및 근내지방도에 대하여 BLUP과 GBLUP의 정확도 비교 결과, 2.3%~3.2% 증가함을 보였으며, Lee et al.(2013)은 후대검정우 534두에 대해 정확도가 0.7~2.1% 수준으로 증가하여 본 연구결과보다는 다소 낮게 증가된 경향을 보였으며, 이는 시험축과 참조집단이 모두 후대검정우로 이루어져 혈연관계가 잘 구축되어 있어 육종가의 정확도가 높게 나타난 결과로 보여진다(Forni et al., 2011).

본 연구결과, 국가단위의 잘 관리된 후대검정사업의 축군이 아닌 일반한우사육농가의 암소를 대상으

Table 5. Average accuracies of breeding value for carcass traits using BLUP and GBLUP with 348 Hanwoo cows

Traits	BLUP	GBLUP
CW	0.441	0.542
EMA	0.458	0.509
BF	0.464	0.521
MS9	0.472	0.513

CW: Carcass weight, EMA: Eye muscle area, BF: Backfat thickness, MS9: Marbling score.

로 유전체 정보를 이용하여 유전체육종가 추정 시, 혈통오류에 대한 교정과 더욱이 상대적으로 낮았던 육종가가 정확도에서 증가되는 것을 볼 수 있었다. 이러한 결과는 일반한우농가에서 어려워하는 표현형 정보가 없는 개체, 특히 암소에 대하여 조기 선발을 가능케 하여, 불필요한 암소 사육두수의 증가를 완화하고, 사료비 등의 생산비 절감의 효과와 한우 가격의 안정화를 도모할 수 있을 뿐만 아니라, 적절한 보증씨수소와의 교배계획으로 유전적 개량량의 증대를 기대할 수 있을 것으로 사료된다. 하지만 이번 연구에서는 분석된 암소두수가 비교적 많지 않으므로 일반 농가 암소의 유전체선발 시스템을 구축하기 위해 참조집단의 크기 증가와 형질에 따른 분석모형의 개발을 위한 지속적인 연구가 필요할 것으로 사료된다.

감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 차세대 바이오그린21사업(PJ01110101)의 지원에 이루어진 것이며, 연구비 지원에 감사 드립니다. 표현형 및 유전체 정보, 혈통 정보를 제공해 주신 농협경제지주 한우개량사업소와 한국종축개량협회에 깊은 감사를 드립니다.

References

- Andersson L. 2001. Genetic dissection of phenotypic diversity in farm animals. *Nat. Rev. Genet.* 2: 130-138.
- Cho CI. 2013. Accuracy of breeding value prediction and genetic gain of carcass traits in Hanwoo breeding population through application of genomic selection technology. Ph.D. Thesis. Hankyong National University. Anseong. Korea.
- Choi TJ, Kim SD, Agapita JS and Baik DH. 2006. Genetic parameter estimation on the growth and carcass traits in Hanwoo(Korean Cattle). *J. Anim. Sci. & Technol.* 48: 759-766.
- De Roos A, Schrooten C, Mullaart E, Van der Beek S, De Jong G and Voskamp W. 2009. Genomic selection at CRV. *Interbull Bul.* 39: 47-50.
- Dekkers JC and Hospital F. 2002. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nat. Rev. Genet.* 3: 22-32.
- Forni S, Aguilar I and Misztal I. 2011. Different genomic relationship matrices for single-step analysis using phenotypic, pedigree and genomic information. *Genet. Sel. Evol.* 43: 1-7.
- Garrick D. 2007. Equivalent mixed model equations for genomic selection. *J. Anim. Sci.* 85: 376.
- Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Welham SJ and Thompson R. 2015. ASReml user guide release 4.1 structural specification. VSN Int. Ltd. Hemel Hempstead. UK.
- Goddard ME. 2009. Genomic selection: Prediction of accuracy and maximisation of long term response. *Genetica.* 136: 245-257.
- Hayes BJ and Goddard ME. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics.* 157: 1819-1829.
- Hayes BJ and Goddard ME. 2008. Prediction of breeding values using marker-derived relationship matrices. *J. Anim. Sci.* 86: 2089-2092.
- Heffner EL, Sorrells ME and Jannink JL. 2009. Genomic selection for crop improvement. *Crop. Sci.* 49: 1-12.
- Henderson CR. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics.* 31: 423-447.
- Henderson CR. 1984. Applications of linear models in animal breeding. University of Guelph. Guelph. Ontario. Canada.
- Hwang JM, Kim SD, Choy YH, Yoon HB and Park CJ. 2008. Genetic parameter estimation of carcass

- traits of Hanwoo steers. *J. Anim. Sci. & Technol.* 50: 613-620.
- Kim NS, Lee JJ, Dang CK, Jung YH and Cheon HJ. 2014. Prospect and retrospect on improvement of Hanwoo(Korean cattle) for 50 Years. *Bulletin. Anim. Bio.* 6: 1-13.
- Lee SH, Cho YM, Lee JH and Oh SJ. 2015. Implementation of genomic selection in Hanwoo breeding program. *J. Agric. Life Sci.* 42: 397-406.
- Lee SH, Kim HC, Lim DJ, Dang CG, Cho YM, Kim SD, Lee HK, LEE JH, Yang BS, Oh SJ and Hong SK. 2012. Prediction of genomic breeding values of carcass traits using whole genome SNP data in Hanwoo(Korean cattle). *J. Agric. Life Sci.* 39: 357-364.
- Lee SS, Lee SH, Choi TJ, Choy YH, Cho KH, Choi YL, Cho YM, Kim NS and Lee JJ. 2013. Estimation of the Accuracy of Genomic Breeding Value in Hanwoo(Korean Cattle). *J. Anim. Sci. & Technol.* 55: 13-18.
- Meuwissen TH, Hayes BJ and Goddard ME. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics.* 157: 1819-1829.
- Miar Y, Plastow GS, Bruce HL, Moore SS, Durunna ON, Nkrumah JD and Wang Z. 2013. Estimation of genetic and phenotypic parameters for ultrasound and carcass merit traits in crossbred beef cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 94: 273-280.
- Park SR, Lee SK, Lee KS, Shin YS, Song YH and Lee SJ. 2011. Analysis of reproduction and breeding status in Gangwon east area. *Ann. Anim. Resour. Sci.* 22: 1-5.
- Quinton M, Smith C and Goddard M. 1992. Comparison of selection methods at the same level of inbreeding. *J. Anim. Sci.* 70: 1060-1067.
- Roh SH, Kim BW, Kim HS, Min HS, Yoon HB, Lee DH, Jeon JT and Lee JG. 2004. Comparison between REML and Bayesian via gibbs sampling algorithm with a mixed animal model to estimate genetic parameters for carcass traits in Hanwoo(Korean native cattle). *J. Anim. Sci. & Technol.* 46: 719-728.
- Saatchi M, McClure MC, McKay SD, Rolf MM, Kim JW, Decker JE, Taxis TM, Chapple RH, Ramey HR, Northcutt SL, Bauck S, Woodward B, Dekkers JC, Fernando RL, Schnabel RD, Garrick DJ and Taylor JF. 2011. Accuracies of genomic breeding values in American Angus beef cattle using K-means clustering for cross-validation. *Genet. Sel. Evol.* 43: 40-56.
- Sellner EM, Kim JW, McClure MC, Taylor KH, Schnabel RD and Taylor JF. 2007. Board-invited review: applications of genomic information in livestock. *J. Aim. Sci.* 85: 3148-3158.
- Van Eenennaam AL, Li J, Thallman RM, Quaas RL, Dikeman ME, Gill CA, Franke DE and Thomas MG. 2007. Validation of commercial DNA tests for quantitative beef quality traits. *J. Anim. Sci.* 85: 891-900.
- Van Raden PM. 2007. Genomic measures of relationship and inbreeding. *Interbull Bull.* 37: 33-36.
- Wray NR and Thompson R. 1990. Prediction of rates of inbreeding in selected populations. *Genet. Res.* 55: 41-54.
- Yang J, Lee SH, Goddard ME and Visscher PM. 2011. GCTA: A tool for genome-wide complex trait analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 88: 76-82.
- Yoon HB, Kim SD, Na SH, Chang UM, Lee HK, Jeon GJ and Lee DH. 2002. Estimation of genetic parameters for carcass traits in Hanwoo steer. *J. Anim. Sci. & Technol.* 44: 383-390.
- Zhang Z, Todhunter RJ, Buckler ES and Van Vleck LD. 2007. Technical note: Use of marker-based relationships with multiple-trait derivative-free restricted maximal likelihood. *J. Anim. Sci.* 85: 881-885.