

การประมาณค่าทางพันธุกรรมของลักษณะความสมบูรณ์พันธุ์ในกระเบื้องลักษณ์ Genetic Parameter of Fertility Traits of Thai Swamp Buffalo

ศรชัย คงสุข¹, เชาวลิต โชคสวัสดิ์² และอัญชลี ณ เชียงใหม่³

Sornchai Kongsook¹, Chowvalit Chocksawat² and Ancharlie Na- Chiangmai³

บทคัดย่อ

การศึกษาครั้งนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อประมาณค่าอัตราพันธุกรรม ค่าสหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมและลักษณะ pragmata ด้านความสมบูรณ์พันธุ์ได้แก่ อายุเมื่อให้ลูกตัวแรกและช่วงห่างการให้ลูกของแม่กระเบื้องลักษณ์ Restricted Maximum Likelihood (REML) ด้วยแบบทุนจำลองทางสถิติ Animal Model โดยใช้ข้อมูลของกระเบื้องที่เลี้ยงในหน่วยงานของกองบ้ำงพันธุ์สัตว์ กรมปศุสัตว์ จำนวน 8 แห่ง ตั้งแต่ ปี พ.ศ.2527 - 2546 จำนวน 2,074 ข้อมูล ผลการศึกษาพบว่า อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก เท่ากับ 49.06 ± 11.81 เดือน และช่วงห่างการให้ลูกเท่ากับ 523.90 ± 116.49 วัน ค่าอัตราพันธุกรรมมีค่าเท่ากับ 0.14 และ 0.07 สหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมและสหสัมพันธ์ของลักษณะ pragmata มีค่าเท่ากับ 0.11 และ 0.01 ของอายุเมื่อให้ลูกตัวแรกและช่วงห่างการให้ลูก ตามลำดับ

Abstract

This study was aimed to determined herabilities, genotypic and phenotypic correlation of fertility traits of Thai swamp buffalo data of age at first calving (AFC) and calving interval (CI) of buffaloes 2,074 record raised at 8 research centers of the Department of Livestock Development during year 1984-2003 were initially analysed using the Restricted Maximum Likelihood procedure (REML) to identify fixed effects and covariates. The analysis indicated that the, AFC and CI, were 49.06 ± 11.81 months and 523.90 ± 116.49 days, respectively. Heritability of both traits were 0.14 and 0.07, respectively. The genetic and phenotypic correlations between AFC and CI were 0.11 and 0.01, respectively.

¹ ศูนย์วิจัยและบำรุงพันธุ์สัตว์สุรินทร์ ต.นาบัว อ.เมือง จ.สุรินทร์ 32000

¹ Surin Livestock Research and Breeding Center, Surin Province, Thailand.

² Buriram Livestock Research and Testing Station, Buriram Province, Thailand.

² สถานีวิจัยทดสอบพันธุ์สัตว์บุรีรัมย์ อ.ปะคำ จ.บุรีรัมย์ 31220

³ กลุ่มวิจัยและพัฒนากระเบื้อง กองบำรุงพันธุ์สัตว์ กรมปศุสัตว์ พญาไท กรุงเทพ 10400

³ Buffalo Research and Development Section, Division of Animal Husbandry, Department of Livestock Development. Bangkok Thailand.

คำนำ

การพัฒนาพันธุกรรมของกระบือปลักไทย เป็นแนวทางหนึ่งในการพัฒนาเพื่อเพิ่มศักยภาพในการผลิต กระนึ่งในผู้ยอดเยี่ยมของกรมปศุสัตว์ โดยมุ่งเน้นการ พัฒนาทางด้านลักษณะการเจริญเติบโต ซึ่งเป็นลักษณะที่ มีค่าทางพันธุกรรมสูง สามารถคัดเลือกที่ตัวตัวมาใช้ในการปรับปรุงพันธุกรรมได้อย่างรวดเร็วโดยเฉพาะในพ่อพันธุ เพื่อให้ได้กระบวนการที่มีขั้นตอนและเจริญเติบโตเร็ว แต่ ลักษณะทางด้านความสมมุรรณ์พันธุ เป็นอีกลักษณะหนึ่ง ที่มีความสำคัญที่ไม่ยิ่งหย่อนไปกว่ากัน เช่น อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก (age at first calving, AFC) และช่วงห่างการให้ลูก (calving interval, CI) ลักษณะเหล่านี้เป็นลักษณะทางปริมาณ ถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ สภาพแวดล้อมมีอิทธิพลอย่างมากต่อการแสดงออกของลักษณะ ทำให้ไม่สามารถคัดเลือกสัตว์จากพันธุกรรมได้โดยตรง ซึ่งจะส่งผลให้การปรับปรุงพันธุสัตว์เป็นไปได้ช้า

ในการคัดเลือกเพื่อปรับปรุงพันธุสัตว์นั้น จะขึ้นกับวัตถุประสงค์ของการคัดเลือกซึ่งจะต้องมีการกำหนดชัดเจน เพราะจะต้องใช้วิถีทางโดยเฉพาะอย่างยิ่งลักษณะที่ต้องการเป็นไปในทิศทางที่ตรงกันข้ามกับแผนการคัดเลือกพันธุสัตว์เพื่อที่จะให้การคัดเลือกพันธุสัตว์ที่ให้ประสิทธิภาพสูงสุดจำเป็นจะต้องทราบค่าทางพันธุกรรมเช่น ค่า heritability ค่า genetic และ phenotypic correlation ระหว่างลักษณะ ของลักษณะทางการลีนพันธุเพื่อนำมาใช้ในการคัดเลือก

ดังนั้นเพื่อเป็นแนวทางในการปรับปรุงการวางแผนการจัดการเพื่อเพิ่มผลผลิตของกระนื้อปลัก การวิจัยในครั้งนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาค่าอัตราพันธุกรรมสหสัมพันธ์ ทางพันธุกรรมและลักษณะปรากฏด้านความสมมุรรณ์พันธุ ได้แก่ อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก และช่วงห่างการให้ลูกของกระนื้อปลักไทย โดยจัดปัจจัยที่เป็นกลุ่มอิทธิพลเดียวกันให้เป็นกลุ่มปัจจัยเดียว (contemporary group) ได้แก่ กลุ่มสัตว์เกิดใน ผู้การจัดการเดือน-ปี เดียวกัน จะถูกรวมในกลุ่มการจัดการเมื่อเกิด และสัตว์ที่คลอดลูกใน ผู้การจัดการ- เดือน- ปี เดียวกันจะถูกรวมในกลุ่มการจัดการเมื่อคลอดลูกตัวแรก

อุปกรณ์และวิธีการ

1. แหล่งที่มาและการเก็บบันทึกข้อมูล

ข้อมูลที่ใช้ในการศึกษาวิจัยในครั้งนี้ เป็นข้อมูล AFC และ CI จากข้อมูลพันธุประวัติของกระนื้อปลักไทยที่เลี้ยงในหน่วยงานของกองน้ำรุ่งพันธุสัตว์กรมปศุสัตว์ จำนวน 8 แห่งที่เลี้ยงกระนื้อ ได้แก่ ศูนย์วิจัยและบำรุงพันธุสัตว์ลำพญาภัต ศูนย์วิจัยและบำรุงพันธุสัตว์สุราษฎร์ธานี สถานีวิจัยทดลองพันธุสัตว์พระยา สถานีวิจัยทดลองพันธุสัตว์ศรีสะเกษ สถานีวิจัยทดลองพันธุสัตว์วนครศรีธรรมราช สถานีวิจัยทดลองพันธุสัตว์พิษณุโลก และสถานีวิจัยทดลองพันธุสัตว์วนครพนม โดยบันทึกไว้ในระบบฐานข้อมูลกระเบื้องของกองน้ำรุ่งพันธุสัตว์ จำนวน 2,074 ข้อมูล เก็บรวบรวมข้อมูลตั้งแต่ปี พ.ศ. 2527 - 2546

2. การบันทึกข้อมูล

บันทึกข้อมูลที่ต้องการศึกษา โดยจัดเก็บเป็น 2 แฟ้มข้อมูล ประกอบด้วยแฟ้มข้อมูล (data file) และ แฟ้มพันธุประวัติ (pedigree file) ดัง

2.1 แฟ้มข้อมูล (data file) ประกอบด้วย หมายเลขสัตว์ ผู้การจัดการ เดือนที่เกิด ปีที่เกิด

เดือนที่ให้ลูกตัวแรก ปีที่ให้ลูกตัวแรก อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก ช่วงห่างการให้ลูก

2.2 แฟ้มพันธุประวัติ (pedigree file) ประกอบด้วยหมายเลขสัตว์ หมายเลขพ่อพันธุ หมายเลขแม่พันธุ ปี พ.ศ. ที่สัตว์เกิด

3. การวิเคราะห์ข้อมูล

3.1 วิเคราะห์หาค่าความแปรปรวนทางพันธุกรรมของลักษณะความสมมุรรณ์พันธุ ได้แก่ อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก และช่วงห่างการให้ลูกของกระนื้อปลักไทย โดยจัดปัจจัยที่เป็นกลุ่มอิทธิพลเดียวกันให้เป็นกลุ่มปัจจัยเดียว (contemporary group) ได้แก่ กลุ่มสัตว์เกิดใน ผู้การจัดการเดือน-ปี เดียวกัน จะถูกรวมในกลุ่มการจัดการเมื่อเกิด และสัตว์ที่คลอดลูกใน ผู้การจัดการ- เดือน- ปี เดียวกันจะถูกรวมในกลุ่มการจัดการเมื่อคลอดลูกตัวแรก

3.2 การประมาณค่าองค์ประกอบความแปรปรวนทางพันธุกรรมของลักษณะโดยวิธี Restriction

Maximum Likelihood (REML) (Patterson and Thompson, 1971) โดยใช้โมเดลตัวสัตว์ (Animal model) เป็นแบบวิเคราะห์ร่วมสองลักษณะ (Duangjinda et al., 2001)

3.3 การประมาณค่าอัตราพันธุกรรม และ สหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมและลักษณะปรากฏของลักษณะ ที่ศึกษา คำนวณโดยวิธีการของ Falconer and Mackay (1996)

ผลและวิจารณ์ผลการทดลอง

1. อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก (AFC)

จากผลการศึกษาพบว่าค่า AFC เท่ากับ 49.06 ± 11.81 เดือน หรือ 4.09 ± 0.9 ปี (Table 1) ใกล้เคียงกับที่รายงานค่า AFC ของแม่กระนือที่เลี้ยงใน ศูนย์วิจัยฯ และสถานีวิจัยฯ ของกองบ้านรุ่งพันธุ์สัตว์ กรมปศุสัตว์ มีอายุการให้ลูกตัวแรกเฉลี่ยเท่ากับ 4.0 ปี (กองบ้านรุ่งพันธุ์สัตว์, 2549) และมีค่าน้อยกว่ากระนือพื้น

เมืองของฟิลิปปินส์ที่มีอายุเมื่อให้ลูกตัวแรกเท่ากับ 5.06 ปี (Morcoso and Mamud, 2006) อย่างไรก็ตาม ลักษณะ ด้านความสมบูรณ์พันธุ์ของกระนือปลักสามารถที่จะจัดการ ให้ดีขึ้นได้โดยการจัดการเลี้ยงดู การให้อาหารที่ดี ส่งผลให้ กระนือสามารถที่จะผสมพันธุ์และตั้งท้องเมื่ออายุน้อย ซึ่งทำให้อายุเมื่อให้ลูกตัวแรกของแม่กระนือลดลง

2. ช่วงห่างการให้ลูก (CI)

ผลการศึกษาพบว่า CI เฉลี่ยเท่ากับ 523.90 ± 155.54 วัน หรือ 1.43 ± 0.32 ปี (Table 1) มีค่า ใกล้เคียงกับ กุลกัทร์และคณะ (2546) รายงานว่า CI ของกระนือปลักของกรมปศุสัตว์มีค่าเท่ากับ 525.65 ± 83.37 วัน โดยผลของการศึกษาในครั้งนี้สูงกว่าค่ามาตรฐาน ที่กำหนดโดยกลุ่มวิจัยและพัฒนาระบือกองบ้านรุ่งพันธุ์สัตว์ (2549) ที่กำหนดให้ช่วงห่างของการให้ลูกไม่เกินกว่า 480 วัน ซึ่งจากผลงานวิจัยพบว่าค่าดังกล่าวยังสูงกว่ามาตรฐาน ที่กำหนด ทั้งนี้อาจเป็นผลมาจากการจัดการด้านการ ผสมพันธุ์ ที่แตกต่างกันของในแต่ละศูนย์วิจัยฯ และ สถานีวิจัยทดสอบพันธุ์สัตว์

Table 1 Average Age at first calving and Calving Interval of female Thai Swamp Buffalo

Trait	N	Mean \pm SD	Mean \pm SD (Year)
Age at first calving (Month)	2,074	49.06 ± 11.81	4.09 ± 0.9
Calving Interval (day)	2,074	523.90 ± 116.49	1.43 ± 0.32

การประมาณค่าอัตราพันธุกรรม (h^2)

ผลการวิเคราะห์พบว่า h^2 ของค่าอายุเมื่อให้ลูก ตัวแรก (AFC) เท่ากับ 0.14 (Table 2) ซึ่งหมายความ ถึงผลที่จะเกิดจากพันธุกรรมเพียง 14% หากจะคัดเลือก ลักษณะดังกล่าวจะต้องใช้เวลานาน ดังนั้นในการคัดเลือก กระนืออาจจะต้องเน้นด้านการจัดการฟาร์มเพื่อให้กระนือ ปลักแสดงผลให้ดีที่สุด ซึ่งมีค่าใกล้เคียงกับ Afifi et al. (1992) รายงานว่าค่าอัตราพันธุกรรมของลักษณะอายุ เมื่อให้ลูกตัวแรกในกระนือของประเทศไทยยิ่งไป แล้วค่าอยู่ ระหว่าง 0.0-0.25 ส่วนผลการวิเคราะห์พบว่า h^2 ของค่า

ช่วงห่างการให้ลูก (CI) เท่ากับ 0.07 (Table 2) ซึ่งมีค่า ใกล้เคียงกับ Dahama (1995) ศึกษาในกระนือของ ประเทศไทยเดียวกัน ซึ่งห่างการให้ลูกมีค่าเท่ากับ 0.07-0.08 และใกล้เคียงกับ Mahdy et al. (1999) ศึกษาในกระนืออนุ ของประเทศไทย

ค่าอัตราพันธุกรรมของลักษณะทางด้านความ สมบูรณ์พันธุ์ มีค่าอยู่ในระดับที่ดีนั้น แสดงว่าในลักษณะ ความสมบูรณ์พันธุ์ มีผลมาจากการจัดการดี ลักษณะดังกล่าว เกี่ยวข้องกับการแสดงออกของลักษณะอยู่สูง ดังนั้นใน การคัดเลือกทางพันธุกรรมผลตอบสนองจากการคัดเลือก

เป็นไปได้ช้ากว่าเมื่อเปรียบเทียบกับลักษณะที่มีค่าอัตราพันธุกรรมสูง ซึ่งแนวทางในการคัดเลือกลักษณะที่มีค่าอัตราพันธุกรรมต่ำ ควรพิจารณาใช้การคัดเลือกร่วมกับลักษณะที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจอื่นและมีอัตราพันธุกรรมสูง เช่นลักษณะทางด้านการเจริญเติบโต ในรูปดังนี้ การคัดเลือกร่วมหลายลักษณะ แต่อย่างไรก็ตามความแตกต่างของค่าอัตราพันธุกรรมที่ได้จากการศึกษาครั้งนี้ และจากหลาย ๆ การศึกษา เป็นผลลัพธ์เนื่องมาจากค่าเหล่านี้ เป็นค่าเฉลี่ยของแต่ละประชากร องค์ประกอบของความแปรปรวนและสภาพแวดล้อมของแต่ละประชากรแตกต่างกัน

สหสัมพันธ์ทางพันธุกรรม และสหสัมพันธ์ของลักษณะปรากฏ

ผลจากการศึกษาค่าสหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมทางด้านความสมบูรณ์พันธุ์ระหว่างลักษณะอายุเมื่อให้ลูก ตัวแรกและช่วงห่างการให้ลูก ของแม่กระเบื้องปลักไทย พบว่า มีค่าเท่ากับ 0.11 (Table 2) ซึ่งมีความสัมพันธ์กันไปในทางบวก

ผลการศึกษาค่าสหสัมพันธ์ของลักษณะปรากฏระหว่างลักษณะอายุเมื่อให้ลูกตัวแรกและช่วงห่างการให้ลูก

พบว่า มีค่าเท่ากับ 0.01 (Table 2) ความสัมพันธ์กันในทางบวกจากการศึกษาในครั้งนี้ พบว่าสหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมและสหสัมพันธ์ของลักษณะปรากฏ ของลักษณะความสมบูรณ์พันธุ์ของกระเบื้องปลักไทย มีความสัมพันธ์ในทางบวก ซึ่งค่าสหสัมพันธ์เป็นค่าที่จะบ่งชี้การคัดเลือกทั้งสองลักษณะไปพร้อมๆ กัน ซึ่งอาจเกิดจากการที่ยืนตำแหน่งหนึ่งมีผลในการควบคุมลักษณะมากกว่าหนึ่งลักษณะ และจากการที่ยืนหรือกลุ่มยืนที่ควบคุมลักษณะทั้งสองตำแหน่งอยู่บนโครงโน้มตัวเดียวกัน ซึ่งจากสาเหตุหลักนี้ยังจะถ่ายทอดไปด้วยกันจะแยกจากกันก็ต่อเมื่อเกิดการแลกเปลี่ยนส่วนของโครงโน้มตัวนั้น ความสัมพันธ์ร่วมของอิทธิพลจากพันธุกรรมต่อลักษณะทั้งสองอาจเป็นแบบสนับสนุนซึ่งกันและกัน กล่าวคือ การคัดเลือกเน้นในลักษณะหนึ่งจะทำให้มีผลในอีกลักษณะหนึ่งโดยอีกขั้นด้วย เช่น เมื่อมีการพัฒนาลักษณะ AFC ให้สั้นลง จะส่งผลให้ลักษณะ CI สั้นลงตามไปด้วย อย่างไรก็ตามค่าสหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมและสหสัมพันธ์ของลักษณะปรากฏมีค่าค่อนข้างต่ำ ดังนั้นในการปรับปรุงพันธุ์สัตว์นี้ ควรมีการวางแผนการจัดการทางด้านอาหาร การเลี้ยงดู เพื่อให้กระเบื้องสามารถแสดงออกเต็มที่เข้าสู่วัยเจริญพันธุ์เร็วขึ้น น่าจะช่วยลดช่วงห่างของการให้ลูกลงได้

Table 2 Heritability, Genotypic (upper diagonal) and Phenotypic (lower diagonal) correlation of Thai Swamp Buffalo

Trait	h^2	Age at first calving	Calving Interval
Age at first calving	0.14	1	0.11
Calving Interval	0.07	0.01	1

สรุป

- ลักษณะทางด้านความสมบูรณ์พันธุ์ของกระเบื้องปลักไทย อายุเมื่อให้ลูกตัวแรก มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 49.06 ± 11.81 เดือน และ ช่วงห่างของการให้ลูกมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 523.90 ± 116.49 วัน

- ค่าอัตราพันธุกรรมของลักษณะอายุเมื่อให้ลูกตัวแรก และช่วงห่างการให้ลูก มีค่าเท่ากับ 0.14 และ 0.07
- สหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมของลักษณะอายุเมื่อให้ลูกตัวแรก และช่วงห่างการให้ลูก มีค่าเท่ากับ 0.11
- สหสัมพันธ์ลักษณะปรากฏของลักษณะอายุเมื่อให้ลูกตัวแรก และช่วงห่างการให้ลูกมีค่าเท่ากับ 0.01

ข้อเสนอแนะ

จากการศึกษาค่าอัตราพันธุกรรม สหสัมพันธ์ พ่างพันธุกรรมและลักษณะปรากฏด้านความสมบูรณ์พันธุ์ ของแม่กระนือปลัก ที่ได้ในครั้งนี้มีค่าต่ำ การคัดเลือกจาก พันธุกรรมอย่างเดียวทำให้ต้องใช้เวลาในการคัดเลือกนาน ถึงเปลืองบประมาณมาก ขณะนี้หากต้องการพัฒนาเป็น ไปอย่างรวดเร็ว เพื่อเป็นแนวทางในการปรับปรุงทางด้าน การเพิ่มผลผลิตของกระนือปลักไทยให้สูงขึ้นในอนาคต จำเป็นต้องมีการพัฒนาการจัดการเดี่ยวๆ และจัดการทาง ด้านอาหารให้ตรงกับความต้องการของตัวสัตว์

กิตติกรรมประกาศ

คณะผู้ดำเนินการวิจัย ขอขอบพระคุณ
ผศ.ดร.มนต์ชัย ดวงจินดา ที่ให้ความอนุเคราะห์โปรแกรม
สำหรับ BLUPF90 PC-PACK 1.5 ในภาระวิเคราะห์
ข้อมูล และไคร์ขอยกย่องเจ้าหน้าที่ ที่รับผิดชอบการ
เดี่ยวๆ ของระบบ แม่กระน้อ แม่สาย ที่ได้ตั้งใจในการปฏิบัติ
หน้าที่ด้วยดี รวมทั้งผู้มีส่วนร่วมในโครงการศูนย์วิจัยและ
พัฒนากระนือแห่งชาติ และโครงการทดสอบสมรรถภาพ
การเจริญเติบโตของกระน้อ ซึ่งมีส่วนร่วมในการพัฒนา
และปรับปรุงพันธุกรรมกระน้อพื้นเมืองไทย ซึ่งจะเป็นประโยชน์
ต่อการปรับปรุงพันธุกรรมของกระน้อพื้นเมืองไทย ต่อไป

เอกสารอ้างอิง

- กองบ่มารุ่งพันธุ์สัตว์. 2549. เอกสารประกอบการประชุม
ปีงบประมาณ 2549 กลุ่มวิจัยและพัฒนากระน้อ
ณ ศูนย์วิจัยและบำรุงพันธุ์สัตว์สุรินทร์ วันที่ 19-
23 ธันวาคม 2548.
- กุลกิทร์ โพธิกนิษฐ์ ยวงศ์ จินดาทะจักร และนิกร
สาหายิพร. 2546. ปัจจัยที่ไม่ใช่พันธุกรรมที่มี
อิทธิพลต่อระยะห่างการให้ลูกของแม่กระน้อปลัก. รายงาน
ผลการวิจัยการปศุสัตว์ สาขาวิชาปรับปรุงพันธุ์
สัตว์และการจัดการฟาร์ม เล่ม 2 ประจำปี 2546
กรมปศุสัตว์ กระทรวงเกษตรและสหกรณ์

- Afiffi, E.A., M.H. Khalil, L.H. Bedeir and S.M.Zeidan. 1992. Genetic analysis of reproductive traits in Egyptian Buffaloes. Egyptian Journal of Animal Production. V. 29 : 139-154.
- Dahama, R.S. 1995. Genetic analysis of reproductive traits in buffaloes. Indian Journal of Dairy Science. V. 48 : 317-322.
- Duangjinda, M., I. Misztal and S. Tsurata. 2001. BLUPF90 PC- PACK 1.5 : Users.s Manual. The University of Georgia and Khon Kaen University.
- Falconer, D.S., and F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Harlow, England : Longman. 464 p.
- Mahdy, A.E., O.M. El-Shafie and M.S. Ayyat. 1999. Genetic study and sire value for some economic traits in Egyptian buffaloes. Alexandria Journal of Agricultural Research. V. 44 : 15-35.
- Morcoso, R.T., and F.V. Mamuad. 2006. Calving and milk production performance of buffaloes in Philippine Carabao Center at Central Luzon State University dairy farm. Proceedings of the 5th Asian Buffalo Congress on Social Economic Contribution of Buffalo to Rural Areas. April 18-22, 2006. Nanning, China. Vol.1

- Patterson, H.D. and R.Thomson. 1971. Recovery of inter-block information when block size are unequal. Biometrical. 58:545-554