

Threshold linear estimation of genetic parameters for farrowing mortality, litter size and test performance of Large White sows [J]. J Anim Sci 2005, 83: 499—506

[16] MUR W M, SCHNCKEL A. Incorporation of competitive effects in breeding programs to improve productivity and animal well being [A]. 7 th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France, Communication No 14—07 [C]. 2002

[17] ARANGO J, MISZTAL J, TSURUTA S, et al. Estimation of variance components including competitive effects of Large White growing gilts [J]. J Anim Sci 2005, 83: 1 241—1 246

[18] ARANGO J, MISZTAL J, TSURUTA S, et al. Study of codes of disposal at different parities of Large White sows using a linear censored model [J]. J Anim Sci 2005

[19] DUCROCQ V, SÖIKNER J. The Survival Kit: a Fortran package for the analysis of survival data [A]. Proc. 5 th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production [C]. 1994, 2 251—2 252

[20] HOLM L H. Quantitative genetic analysis of survival: linear Gaussian and ordered categorical traits [D]. Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark, 2004

[21] TSURUTA S, MISZTAL J, LAWLOR T J. Genetic correlations among production, body size, udder and productive life traits over time in Holsteins [J]. J Dairy Sci 2004, 87: 1 457—1 468

[22] TSURUTA S, MISZTAL J, LAWLOR T J. Current day's prediction of a changing trait: productive life of US Holsteins [J]. J Dairy Sci 2005, 88: 1 156—1 165

[23] DUCROCQ V. An improved model for the French genetic evaluation of dairy bulls on length of productive life of their daughters [J]. Anim Sci 2005, 80(3): 249—257.

(Edited by CHAI Yan)

译文

数量遗传学方法应用于国家猪育种计划

Ignacy MISZTAL

(University of Georgia, Athens, GA 30605 USA)

摘要: 利用 BLUP对猪进行遗传选择非常成功. 不过, 由于对猪生长和产活仔数的高度选择降低了适应性, 削弱了个体在不良环境下的应变能力. 此外, 还面临包括纯种 (育种群) 和杂种 (商品群) 间的遗传差异, 以及这些群体所处环境差异等方面的挑战. 目前, 成功的遗传改良需要利用金字塔育种体系中的所有群体的综合信息, 包括不同性状的多性状模型, 如分类性状和生存性状, 以及可以处理各种大批量数据为基础的复杂模型. 在乔治亚大学已经开展了多个猪遗传改良计划研究, 这些研究所用的软件称为 BGP90系列软件.

关键词: 数量遗传学; 育种软件; 国家猪育种计划

长期以来, 对核心群纯种猪进行评估的性状包括生长性状、肉质性状和繁殖性状, 如生长速度、背膘厚和窝初生活仔猪数等^[1]. BLUP把所有性状当作线性来处理, 而且假定它们服从正态分布. 金字塔下层的个体是不进行评定的, 这时假定几乎所有的核心群选择进展都传递到了商品群. 利用这种方式评估基本上是成功的, 因为所有性状都得到了改良. 猪育种中最常用的软件可能是 PEST^[2]. 这种软件可

以利用多性状 BLUP模型处理大量数据. 随后, 评估时增加了其他的性状, 比如, 与肉质有关的性状. 还有, 可以利用与主要性状相关联的 QTL信息^[3]. 众所周知大规模利用标记的组织是 PIC集团. 因为遗传评定的性状数量增加了, 以及结合了遗传标记的信息, 计算比以前更为复杂, 因此性状和标记数据是分组进行分析的. 最近, 人们开始怀疑, 无论是传统方法还是增加

分子标记,只在核心群进行选种对于商品群是否足够。在 Smithfield 公司 (Culbertson 个人通讯, 2004),随着生长速度和仔猪数量增加,死亡率上升、肉质下降、母猪使用年限降低,对疾病也变得敏感,这是商品猪场的生产环境不如核心群猪场 (Rothschild 个人通讯, 2004)。在丹麦所看到的情况同样支持这一观点 (Berg 个人通讯, 2004)。他们发现,由于丹麦商品群和核心群的环境相似,因此商品群的遗传进展与核心群的遗传进展十分接近。不过,利用法国的一个实验数据分析的结果却十分有趣,他们利用冷冻精液技术将 1977 年和 1998 年出生的公猪精液进行配种,结果表明这些青年公猪的女儿总产仔数可以提高 1.6 头,但产活仔数却只提高了 0.4 头。

有许多原因可以造成核心群的遗传进展不能完全传递到商品群中。第一,核心群和商品群的环境可能不一样,这里所说的环境不仅包括地理位置,也包括管理、饲养方式、饲养员素质和原料周转速度,因此通常不是在商品猪生产的环境条件下进行猪的选育,尤其是对于那些在核心群不重要和未选择,但对于商品群却可能很重要的性状。第二,商品猪一般是三元或者多元杂种,纯种和杂种中显性效应和上位效应的相关可能不高,而且可能是相反的^[4]。在肉牛或奶牛中,性能差异大的品种之间杂交后生产性能很好,而其他的杂交则不然^[5-9]。这可能是由于重组造成的。据估计,纯种和杂种的生产性能之间的相关为 0.20~0.99 之间^[7-8]。

猪育种中有些问题可能是只选择部分主要性状而忽略了其他性状,特别是低遗传力性状。Waij等^[9]的资料显示,由于主要对生产性状进行选择,导致一些主要品种的适应性下降。根据他们的研究结果,由于动物的选择目标是往高生产性能的选择,因而导致越来越少的“能量”用于“适应性”,当应付生存环境的改变需要较多“能量”而又不能获得时,生产性能最高的动物可能会死亡或者生产性能反而较低。

Eitan 和 Solter^[10]的肉鸡实验显示,遗传上“改良的”动物需要较好的生存环境。在过去 50 年里,肉鸡的屠宰日龄从 120 d 下降到 40 d 平均饲料转化率大幅度提高。可是,这一结果的代价是繁殖性能下降,不同性别的性成熟不同,对疾病的抵抗力下降。这些新出现的问题可通过人工光照,增加种公鸡数量,日粮中添加抗生素等管理措施进行改善。在不良环境中,“现代”鸡的生产性能不能很好地发挥。

Napel^[11]指出,应该培育较健壮的猪,使这些猪在各种不同的外部变化环境中,其生产性能都能正

常发挥。有人提出了选择这种猪的理论^[12]。可是,与在特殊环境下选择的“特殊”基因型的猪相比,“健壮”基因型的猪的生产性能可能不高。

1 有经济效益种猪的选择

如果选择的目标是商品猪的经济效益,则要满足下面的条件: (1) 遗传评估需要包括目前所有经济上重要的性状,如死亡率、疾病发生率和存活率。(2) 遗传评估也需要在商品群中进行。(3) 纯种选择的条件应该与商品群相似,否则,基因型应该足够多样,以适应不同的环境。

后面两条是相关的,如果商品群和核心群动物的饲养条件不同,则商品群个体和纯种个体性状的遗传相关会降低。

要知道上述不同条件,需要收集大量数据,应该包括金字塔育种结构中不同水平的数据,可能的话还应包括不同环境的数据。还有,要分析如此复杂的数据资料,需要新的统计工具,这些统计方法应能对各种不同情况下的多性状进行评估,即使某些性状不服从正态分布,或是经过校验的,这些方法还应该能够估计纯种和各种杂种之间的差异。

2 乔治亚大学的研究现状

在进行遗传分析和遗传评定需要有适当的分析软件。通常情况下,我们要用到 2 类软件。第一类用于开发研究和参数估计,这类软件一般只能处理数据量小的情况。另一类用于遗传评定,它可以处理的数据量大,但却不太适宜参数估计。当需要建立新的模型时,很重要的一方面就是软件要容易修改,通常只有提供了源代码的软件才能修改。根据对软件的设计情况,在软件修改方面可能分为容易、较难、甚至不能修改等 3 个层次。大型的软件分析系统如 SAS 不适合用作遗传分析。

2.1 BGF90 软件包

称为 BGF90 或 BIUPF90 的软件包是乔治亚大学 (UGA) 开发的系列软件,可以用于动物育种研究和遗传评估。开发该软件的目的是提供大量的模型用于分析大批量的数据和遗传评定,使用简单,易于修改,计算效率较高 (Miształ 1999, Miształ 等, 2002)。多数软件可免费用于研究目的,可以在 <http://nce.ads.uga.edu/~ignacy> 下载。为了能够适应最新的研究计划,该软件不断进行修改,这样,可满足 UGA 的科学家和其他同行新的需要。目前该软件可以满足许多特殊的要求。例如,对于常规分析来说, AIREMI 速度快、精确性好。可是,有时需要分

析的性状遗传力低, 性状间存在高的遗传相关, 这时 AIREMI 就不能进行正常分析. 而速度较慢的 EMREMI 则能够得到结果. 如果性状太多或者数据量太大, 通常情况下 REMI 方法不能进行正常分析, 这时, 可以应用基于 Gibbs 抽样的贝叶斯方法.

针对数据量特别大的情况, 如需要估计非加性效应, REMI 和贝叶斯方法的计算代价都太高. 这时可以用 R 方法来计算, 只是结果的标准误差高一些. BGF90 的独特之处是所有程序的参数文件都是一致的, 而且可以对数据利用迭代计算, 因此可以处理大量的数据资料, 附录中列出了该软件更详细的信息.

2.2 乔治亚大学有关猪育种的研究和应用

本节着重说明在 UGA 应用的新评定方法, 特别讨论与分析方法有关的几个问题.

2.2.1 纯种群和杂种群的联合评定 Lo 等^[4]提出了可以同时分析纯种和杂种的理论, 包括杂种 F_1 回交群, F_2 等, 其分析模型很复杂. 然而, 当只有纯种和 F_1 时, 分析模型简化成只包括终端杂交数据^[13]. 这时, 每种纯种都有自己本身的加性效应, 杂种有 2 个亲本品系. 另外, 可以拟合显性效应. 该方法可以估计各纯种之间和 F_1 的遗传相关, 并且能够在各品种或 F_1 的每个亲本效应的方差不同情况下使用. 设计的软件应该能够处理模型中包括多性状加性效应和显性效应的情况, BIUPF90 可以满足这些要求. 在 Lutaay 等^[7]的研究中, 把这个模型应用到长白猪 (品种 A) 和大白猪 (品种 B), 纯种和杂种的遗传相关 (ρ) 在全期日增质量 (即: 日增重) 分别为 0.99 (A—C) 和 0.62 (B—C), 在背膘厚分别为 0.30 (A—C) 和 0.70 (B—C). 因此, 品种 A 传递到 F_1 的主要是日增质量, 而品种 B 传递的主要为背膘厚. 在 Lutaay 等^[14]的研究中, 分别单独用纯种成绩和包括纯种和 F_1 成绩 2 种情况进行了个体遗传评估. 评估的排序结果非常类似, 这是因为纯种数据很少. 这 2 个研究结果均表明, 需要收集除了纯种以外的数据. 由于商品猪一般是三元杂交, 因此, 需要开发可以同时估计纯种和包括 F_1 在内的其他杂种的方法.

2.2.2 初生仔猪死亡的遗传分析 因为仔猪的死亡率越来越高, 人们不禁要问, 这个现象是否与对生长速度和繁殖力的选择有关. Arango 等^[15]研究了大白母猪的死胎率、总产仔数和性能测定结果的遗传参数. 因为初生仔猪死亡的分布不是正态分布, 该性状当作分类性状处理, 分析时用的是阈性状模型, 其他性状按正态分布处理. 结果证实对背膘厚和生长速度的高度选择使仔猪初生死亡率升高. 为了研究仔猪死亡与存活在不同胎次是遗传上相似, 他们

对另一个包括 6 个性状的模型进行了分析: 3 个胎次的死亡仔猪数作为分类性状, 3 个胎次的产活仔猪数作为线性性状. 利用阈性状模型对分类性状的分析考虑了不同时间和猪场的差异, 从而能够更切合实际地估计选择遗传进展. 所有的分析都由 THRG-IBBSF90 完成.

2.2.3 个体竞争效应的估计 核心群的遗传进展无法传递到商品群的一个原因, 可能是竞争力效应的结果. 在商品猪生产的环境下, 猪舍中猪只的密度较高. 对生长速度的选择结果, 可能是最强壮的中选. 限饲时, 这些猪可能会强化自己在群体中的优势地位, 造成同一圈其他猪只的生长受到阻碍. 这样, 同一圈的平均生产性能不佳. Mui 和 Schinckel^[16]提出了可以评定常规和竞争 (或合作) 效应的理论. 好的猪应该定义为自己本身生长快而又不影响其他猪的生长. Arango 等^[17]利用这一模型研究了大白后备母猪测定期的平均日增质量, 该模型不仅包括有每只猪本身的成绩, 还包括同一圈中其他猪的成绩, 每圈中猪的数量不等, 最多达到 16 头, 模型中包括 16 个加性效应. 另外, 不同圈大小的竞争效应加权重值也不同. 用 BIUPF90, REMLF90 和 GIBBSF90 软件不需要修改就可以分析竞争效应. 对于太大的猪圈, 竞争效应的估计误差很大. 如果猪圈较小, 并且对竞争效应模型进行适当改进, 则可能提高估计的准确度. Mui 和 Schinckel 所用的模型假定竞争效应服从正态分布. 事实上, 这些效应应该属于分类变量; 竞争力最强的猪最有可能占有优势地位, 而其余的猪则处于被动地位. 目前这方面的深入研究正在继续进行.

2.2.4 母猪淘汰分析 母猪现在的使用年限较以前为短. 有多种原因可造成母猪淘汰, 问题是这些原因是否在遗传上是独立的, 还是由于适应性整体下降造成的. Arango 等^[18]将 40 多个因素归纳为繁殖疾病等 3 大类, 提出了 3 个性状: 由于繁殖障碍造成淘汰的胎次 (R), 由于疾病造成淘汰的胎次 (D), 由于其他原因造成淘汰的胎次 (O). 只要其中一个原因, 母猪就被淘汰, 因此每头母猪只记录有 1 个性状. 可是, 如果 1 头母猪由于某种原因被淘汰, 表明该母猪不是因其他原因被淘汰, 但事实上也可能会由于其他原因而稍后被淘汰. 例如, 如果 1 头母猪因为有病, 在第 3 胎时被淘汰, 说明这头母猪没有在第 1~2 胎因为其他原因被淘汰, 但是, 可能会在第 3 胎 (由于疾病被淘汰) 或以后由于其他原因被淘汰. 因此, 只观察到 1 个性状, 其他 2 个为诊断性状:

$$R \geq 3, D = 3, O \geq 3$$

即使诊断性状没有观察值,也可以利用诊断性状的信息提高估计结果的准确性。这样做的另外一个好处是可以估计遗传相关。在 Arang^[18]的研究中,应用的是多性状程序 GIBBS₂F90 该程序经过修改后可以考虑诊断性状,最新的程序称为 GIBBS₃90 估计结果表明,性状间的遗传相关较高,说明导致母猪淘汰的原因一般为适应性下降所造成。

一般地,像使用年限这样的性状最好是用生存分析^[19]。该模型考虑了每单位时间淘汰的可能性,本身就考虑了诊断性状。可是,该生存模型用于多性状模型或包含动物个体效应的模型分析还不太容易,除非数据量较小^[20]。

2.2.5 随时间变化遗传参数的改变 在绝大多数的遗传评定体系中,假定遗传参数不随时间变化而改变,即遗传方差和遗传相关是不变的。Tsunata^等^[21-22]分析了黑白花奶牛的 25 个性状,所用的程序是 GIBBS₂F90 该程序可以分析很多性状。在 20 年的时间里,许多遗传参数变化较大,有一些遗传相关由正变为负。20 年前,年龄最大的个体产奶量高,身高也较高。而现在,年龄较大的个体则较矮,产奶量也不一定是最高的,但是繁殖力好。这是因为过去多年的选择使生产母牛的体高超过了最佳的高度。另外,高产奶量的选择也使奶牛繁殖力变差,健康问题一般也较多。

环境随时发生变化,这些变化使一些性状变得更加重要,另一些性状的重要性却下降。比如,随着农场规模的扩大,每头动物受到的关心越来越少,随之而来的健康问题可能不能及时检测出来,动物发情难于发现,这些问题使免疫力及繁殖力的重要性上升。

由于遗传参数随时间变化而变化,因此,对现有个体进行遗传评定时,时间较久的数据价值就较低,

因此遗传评估模型中需要考虑时间这个校正因素。如果不进行特殊的试验,可能意识不到要进行这方面的校正。比如,许多奶牛品种用 Interbull (<http://www.interbull.org>) 进行全球性的遗传评定。该组织把各个国家的数据结合起来,进行单一国家内与所有国家间的遗传评估,为保证每个国家的评估质量,Interbull 要求对这些评估进行多次检查核实。如果没有对复杂的时间因素进行校正,许多国家的数据在一起的评定就无法通过检查核实。如果没有对目前进行的选择进行最佳评价,对遗传趋势的估计经常会减半甚至为零^[23]。

3 建议

如果本地的生产环境与引进国的相同,引进品系是合理的。否则,需要有适应本地生产环境的遗传选择计划。性状记录应该包括主要的重要经济性状,重点为那些在本地限制生产力的性状。所记录的性状应该用特定的模型进行分析,模型要充分考虑性状的复杂性。选择之前要研究了解目前要解决的主要问题、对分析模型的修改、并提出新的遗传评定方法。

致谢 真心感谢 John Mabry 对本文的审阅。

附录

表 1 列出了乔治亚大学可用于数量遗传、分子遗传学和遗传评估分析的计算机程序。所有的程序都是用 FORTRAN95 写成的。多数程序是在称为 BLUPF90 的 BLUP 程序基础上修改而成的。这些程序的设计方法在“动物育种的计算方法”课程讲义中有详细的说明,在 UGA 的课程编号为 ADSC 820Q 本课程由 I Misztal 在五大洲讲授过。多数程序可在 <http://nce.ads.uga.edu/~ignacy/newprograms.htm> 下载。

表 1 计算机程序

类型 ¹⁾	程序名	描 述	功 能
	BLUPF90	利用多性状模型计算 BLUP 育种值; 可以有丢失性状, 不同性状的模型不同	矩阵贮存在内存中; 通过迭代或稀疏矩阵分解的方法求解; 适合于小到中型的数据量
	REMLF90	通过 EM REML 进行方差组分估计	收敛慢, 但可靠; 使用于初值大的随机回归分析, 初值太低时不适合。
I	AIREMLF90	利用 AIREML 进行方差组分估计	通常情况下收敛速度比 REMLF90 快很多; 有些模型不太可靠
	AIREMLRES	与前同, 但是可以考虑残差的异质性	由 T Dnie 编写
	QXPAK	同时分析多基因和 QTI 效应	由 M Perez-Enciso 编写
	CBLUP90	求解二元线性阈模型	不计算出阈值

续表 1

类型 ¹⁾	程序名	描 述	功 能
I	CBLUP ₉₀ THR	可分析多性状模型, 有一个分类性状	计算出阈值
	GIBBS ₉₀	利用贝叶斯法和 Gibbs 抽样进行方差组分估计; 分块抽样	每个循环产生新的矩阵, 计算简单但是收敛很慢
	GIBBS ₁ F ₉₀	如前, 经过修改已提高速度	只建立矩阵 1 次; 比 GIBBS ₉₀ 快得多, 尤其是多性状时
	GIBBS ₂ F ₉₀	如前, 不过增加了相关效应的联合抽样	母体效应和随机效应快速混合回归模型
	GIBBS ₃ F ₉₀	如前, 可计算残差方差的异质性	
	POSTGIBBS ₉₀	根据 GIBBS 程序的分析结果, 进行图解分析	图形版本只适用于 Linux 操作系统
II	MRF ₉₀	利用 R 方法进行方差组分估计	由 T Druet 编写; 可求解非常大的数据集
III	THRGIBBS ₉₀	可进行任何数量的分类性状和线性性状分析; 贝叶斯方法	由 D K Lee 编写; 是对 GIBBS ₂ F ₉₀ 的改写
	THRGIBBS ₁ F ₉₀	上述程序的简化版	由 S Tsuruta 编写; 与上述程序相比, 非常容易校正, 但是没有上述程序的所有功能
	GIBBS _{CF} ₉₀	多性状线性诊断模型的方差组分估计	由 J Arango 编写
	RENUM ₉₀	对动物个体效应和大数据集重新编号	支持多重加性效应, 可删除不必要的系谱, 网上只提供单阈模型程序
IV	BLUP ₉₀ DD	与 BLUPF ₉₀ 相似, 可以求解非常大的数据集	由 S Tsuruta 编写
	CBLUP ₉₀ DD	与 CBLUP ₉₀ THR 相似, 可以求解非常大的数据集	
	ACCF ₉₀	在数据集非常大时, 可计算多性状模型的近似精确性	支持母体效应

1) 类型 I 为网上可下载的程序; 类型 II 为作者可提供的程序; 类型 III 为正在编写的程序; 类型 IV 为在有研究协议时可以提供的程序

参数卡文件例子 (程序见原文)

参考文献 (见原文)

【译者 张 豪; 责任编辑 柴 焰】