

基因组选择在猪杂交育种中的应用

杨岸奇^{1,2,3}, 陈斌^{1,3}, 冉茂良^{1,3}, 杨广民², 曾诚²

1. 湖南农业大学动物科学技术学院, 长沙 410128
2. 湖南美可达生物资源股份有限公司, 长沙 410331
3. 畜禽遗传改良湖南省重点实验室, 长沙 410128

摘要: 基因组选择是指在全基因组范围内通过基因组中大量的标记信息估计出个体全基因组范围的育种值, 可进一步提升育种效率和准确性, 目前在猪纯繁育种中得到广泛应用。但有研究表明, 现有的基因组选择方法在猪杂交育种上的应用效果并不理想, 在跨群体条件下预测准确性极低。杂交作为养猪业中最为广泛的育种手段之一, 通过结合基因组选择理论进一步提升猪的生产性能, 具有重要的经济和研究价值。本文综述了基因组选择的发展及其在猪育种中的应用现状, 并结合国内外猪杂交育种的方式, 分析了目前基因组选择方法在猪杂交育种应用方面的不足, 旨在为未来基因组选择在猪杂交育种中的合理应用提供参考。

关键词: 基因组选择; 猪; 杂交育种; 统计模型

The application of genomic selection in pig cross breeding

Anqi Yang^{1,2,3}, Bin Chen^{1,3}, Maoliang Ran^{1,3}, Guangmin Yang², Cheng Zeng²

1. College of Animal Science & Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China
2. Hunan Micolta Bioresource Inc, Changsha 410331, China
3. Hunan Provincial Key Laboratory for Genetic Improvement of Domestic Animal, Changsha 410128, China

Abstract: Genomic selection is a form of marker-assisted selection in which genetic markers covering the entire genome are used so that all quantitative trait loci are in linkage disequilibrium with at least one marker. Genomic selection improves the efficiency and accuracy of breeding and it is widely used in purebred breeding across many animal species. However, some studies indicate that the accuracy of genome selection in cross breeding needs to be improved, especially in cross population. As one of the most extensive breeding methods employed in the swine industry, cross breeding has significant, potential research and economic value to further improve its performance by combining with genomic selection. In this review, we summarize the application of genomic selection in pigs, and elucidate the genomic selection deficiencies

收稿日期: 2019-08-28; 修回日期: 2020-02-08

基金项目: 国家重点研发计划项目(编号: 2017YFD0501504, 2016YFD0501308)和国家现代农业产业技术体系建设专项资金(编号: CARS-36)
基金资助[Supported by the National Key Research and Development (Nos. 2017YFD0501504, 2016YFD0501308) and Special Fund for the Industrial Technology System Construction of Modern Agriculture (No. CARS-36)]

作者简介: 杨岸奇, 博士研究生, 研究方向: 猪遗传育种。E-mail: yanganqi90@126.com

通讯作者: 陈斌, 教授, 博士生导师, 研究方向: 猪遗传育种。E-mail: chenbin7586@126.com

冉茂良, 博士, 研究方向: 猪遗传育种。E-mail: ranmaoliang0903@126.com

DOI: 10.16288/j.ycz.19-253

网络出版时间: 2020/2/17 17:00

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20200214.1640.001.html>

in breeding hybrid pigs. This review will also provide valuable insights for the future application and improvement of genomic selection in pig cross breeding.

Keywords: genomic selection; swine; cross breeding; statistical genetics

动物育种学是以遗传学理论为基础,以经济养殖动物为研究对象,综合多种学科与技术以提升动物生产性能 and 经济效益的一门应用学科。总体而言,动物育种主要有两种途径——纯繁育种和杂交育种。随着分子生物学相关技术的发展与计算机科学的广泛应用,更多的遗传信息被发掘且对信息的利用效率有了质的飞跃,动物育种从仅利用表型数据的传统选种选育方法发展为利用遗传信息结合表型数据的基因组选择法(genomic selection, GS)^[1,2]。动物因产生经济效益的方式不同而导致育种途径不完全一致,研究认为基因组选择准确性受研究对象的群体结构、生产方式和技术手段的影响^[3]。目前,基因组选择在奶牛中已有较为深入的研究和广泛应用^[4,5],奶牛经济效益主要来自对纯种产奶性能的筛选。猪作为国内外重要的食用动物且猪肉的供应绝大部分来源于杂交后代^[6],因此将基因组选择应用于猪杂交育种以提升商品猪的性能还需要进行深入探讨。中国作为养猪大国,拥有全球最大的猪肉产品消费市场,为提升猪的生产性能和养猪产业的核心竞争力,目前基因组选择已初步应用于我国良种猪纯繁育种及地方猪改良并卓有成效^[7,8]。杂交作为猪育种的重要手段之一,通过合理地筛选亲本组合,杂交后代可表现出杂种优势。杂种优势是不同品种杂交后, F_1 代生产性能高于亲本,但这种优势无法通过 F_1 代互相交配而稳定遗传。针对杂种优势,研究人员分别提出显性假说、超显性假说等以解释这种特殊的遗传现象^[9],同时也有研究对精确利用杂种优势提出参考意见并对在杂交育种中偏向于利用遗传加性效应的研究方法提出质疑^[10]。目前杂种优势分子层面的作用机制尚未彻底明确,只能从多个角度进行阐述并加以分析^[11],在宏观层面仅限于对不同品种杂交后代进行配合力分析而选出最优杂交组合。充分利用现有的基因组信息,以统计学方法为指导,精准预测后进行人工干预动物繁育,从而实现获得更具经济效益的动物品种是动物育种的发展方向^[12]。

基因组选择是目前最强有力的育种手段,随着分子生物学与统计学的发展,基因芯片费用逐步降低,科研人员越来越重视基因组选择在种用动物上的应用,但基因组选择在猪杂交育种中对杂种优势的利用报道偏少。因此,本文主要综述了基因组选择的发展现状和目前基因组选择在猪育种上的最新研究成果,以期基因组选择在猪杂交育种中的应用提供参考。

1 基因组选择在猪育种中的发展现状

1.1 分子生物学技术与基因组选择的发展

20 世纪 90 年代, Fujii 等^[13]首次使用标记辅助选择鉴定出与猪应激及屠宰后肉质相关的氟烷基因,该方法效率高、对隐性基因型进行筛查可以避免后代出现猪恶性高温综合征(malignant hyperthermia syndrom)等优点,使标记辅助选择(marker assisted selection, MAS)在猪育种上的研究范围逐步扩大。但猪的经济性状以数量性状为主^[14], Rothschild 等^[15]将猪第一个可用的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)用于改良其繁殖性状时,发现该 QTL 对总产仔数表型方差的影响仅占 12%,该结果证明早期遗传学家提出的微效多基因假说的合理性,同时间接说明利用标记辅助选择提高动物经济性状的方法适用性不强。基于标记辅助选择存在的优势与不足,科研人员综合标记辅助选择法与最佳线性无偏预测方法(best linear unbiased prediction, BLUP),将所鉴定的不同基因型根据其遗传特性融入 BLUP 法中,将不同基因型设定为半随机效应^[16],用于估算个体估计育种值(estimated breeding value, EBV)。分子生物学技术与数量遗传学方法的结合使用对基因组选择方法的提出有着重要影响。早期研究以与性状显著相关的基因为重点研究对象,但随着单核苷酸序列多态性(single nucleotide polymorphisms, SNP)基因分型技术的发展与应用,更多

功能未知的基因型被发现, 将大量功能暂未明确的基因用于动物育种成为新的研究方向。Meuwissen等^[17]提出利用贝叶斯方法关联所有标记, 基于足够的标记密度, 该方法可以有效估计各基因型的效应, 并提出以基因型与EBV关联的全基因组估计育种值(genomic estimated breeding value, GEBV), 这标志着基因组选择开始应用于动物育种。基因组选择方法可以充分利用遗传信息, 提高基因信息利用水平^[18], 从而使育种效率及基因育种值计算的准确性得到极大提高^[19]。

1.2 统计方法与基因组选择

基因组选择的迅速发展得益于科研人员对动物基因测序、SNPs 功能鉴定和数量遗传学的深入研究。随着高通量测序费用下降及数量遗传学理论的发展, 等位基因效应评估准确性也逐步提升^[20]。方法的准确性与可靠性是基因组选择应用于动物育种的核心, 因此根据信息来源准确快速计算动物估计育种值是目前基因组选择的研究热点之一。

基因组选择是通过构造参考群, 根据参考群体的 SNPs 信息并关联其性状表型值, 对候选群体进行选种选育。基因组选择的优点在于可节约传统育种中性能测定所消耗的人力、物力和时间, 只需对刚出生的后代遗传信息进行检测分析, 结合参考群体表型信息计算 GEBV, 从而决定对待选动物是否留种。迄今为止, 在基因组选择中广泛使用的计算方法为基因组最佳线性无偏预测法(genomic best linear unbiased prediction, GBLUP), 该方法的统计模型与传统 BLUP 法无差异, GBLUP 法假设各 SNP 的方差一致, 仅需将传统 BLUP 法中的 A 矩阵替换为 G 矩阵。G 矩阵的构建方法由 Vanraden 提出, 在基因组选择中应用最为广泛, 优点在于运算速度快、充分利用个体间的遗传差异信息、降低孟德尔抽样所引起的偏差^[21], 与传统 BLUP 法相比, GBLUP 法大多数情况下的预测准确性更高^[22]。除 GBLUP 法外, 科研人员还开发了基于贝叶斯方法的基因组选择其他算法, 如 Bayes-A、Bayes-B、Bayes-Lasso 和 Bayes C π 等^[23-26]。在数理统计中, 贝叶斯学派对事件概率引入先验概率的概念, 认为所有事件发生前均有主观认知, 通过主观认知构造先验分布, 而后通过事

件发生获得后验分布, 再根据后验分布进行相关的计算。与 GBLUP 法不同, 贝叶斯方法基于等位基因方差的前提假设不一致, 即等位基因频率和基因型效应方差不完全具有固定的分布^[27]。频率学派与贝叶斯学派在现代统计学发展与应用中, 不同情况下均可以对事件获得精准地预测和结果分析, 因此基因组选择中算法的选择也只能根据数据的实际情况加以调整计算, 不存在一种算法在任何条件下都适用^[28]。虽然基因组选择的理论研究在不断深入和完善, 但由于投资回报率、记录完整性及群体规模等问题, 基因组选择的扩大应用仍存在阻力。而一步法(single step procedure)的提出从一定程度上克服了由于动物经济价值和群体相对较小等方面的应用难题^[29,30], 可以将没有进行基因分型的动物纳入遗传评估模型进而指导动物育种^[31]。在获取动物表型信息与基因信息后, 需要适时调整算法或模型, 且研究人员仍需依照统计学原理继续开发新算法以解决新的问题。此外, 部分科研人员开始尝试以基因组选择为基础, 综合多组学信息进行猪的育种研究^[32], 该方向可能将会成为下一阶段猪育种研究热点。

1.3 基因组选择在猪重要经济性状的应用

在猪育种中, 基因组选择应用最广的性状为繁殖性状、生长性状和胴体性状。较高的繁殖性能可以保证猪种在市场竞争中获得更多效益, 同时可以减少母猪淘汰率, 节约养殖成本。传统的 BLUP 育种方法提升繁殖性状主要通过增加其选择权重, 而对 EBV 相近的后备猪, 优先选留亲本繁殖性能较高的个体。相反, 基因组选择可以更好地利用基因型信息, 并有效控制群体近交程度^[17,33]。但基因组选择在猪繁殖性状上仍受到诸多因素影响, 如不同的外部环境、统计模型、群体结构和不同群体之间的基因同源性等。基因组选择在猪繁殖性状上的主要研究结果见表 1。

猪的繁殖性状属于低遗传力性状和限性性状, 受环境因素影响较大, 计算结果的准确性和遗传进展的加快程度不尽相同。相反, 遗传力较高的生长性状和胴体性状因其易于测定且可从半同胞或全同胞中获得更为丰富的信息, 所以传统 BLUP 和基因组选择的预测结果相比繁殖性状更为准确。基因组选择在猪较高遗传力性状中的主要成果见表 2。

表 1 基因组选择在猪繁殖性状方面的研究

Table 1 Genomic selection studies on maternal traits in pigs

主要研究性状	主要结论	文献来源
总产仔数($h^2=0.16$); 流产率($h^2=0.16$)	两种性状 GEBV 和 EBV 估计值的平均准确性分别为 0.82、0.83; 当不断有高胎次母猪作为研究对象时基因组选择准确性分别降低至 0.33~0.65 范围内。	[34]
窝总产仔数	利用一步法计算的母猪基因育种值准确性为 0.28~0.49, 传统 BLUP 的育种值准确性为 0.22; 公猪无显著差异。	[35]
窝总产仔数	GEBV 值计算准确性比养殖公司宣称的计算结果准确性高 20%。	[36]
总产仔数(不同群体 h^2 分别为 0.21, 0.14, 0.19)	表型值的实际值与预测值的平均相关性总是高于传统方法, 杂交群体高 0.26, 纯繁群体高 0.15~0.22。	[37]
繁殖阶段总产仔数, 窝总产仔数, 死亡率	对比一步法、GBLUP、传统 BLUP 法等预测结果发现: 一步法、GBLUP 法预测准确性平均为 0.171 和 0.209, BLUP 法准确性平均为 0.091。	[38]
总产仔数	与传统方法比, 一步法使结果准确性提升 19% 且认为基因组选择的准确性高于传统的系谱指数和育种值选种, 且低遗传力性状提高幅度最大。	[39]

表 2 基因组选择在生长性状与肉质性状方面的研究结果

Table 2 Genomic selection studies on performance and carcass trait

主要研究性状	主要结论	文献来源
生长速度、背膘厚度、肉品质、 饲料利用率、肌肉脂肪含量	GBLUP 提升遗传进展, 减少近交系数。基因组选择比传统选择方法对性状的遗传进展提升 27%~33%。候选群体中只有亲缘关系和表型值明确的条件下, 基因组选择对遗传改良速度的增加效果不明显。	[40]
平均日增重、背膘厚	利用基因组选择和 RRBLUP 法对性状的遗传进展有很大促进作用。利用高密度芯片可以降低连锁不平衡对性状的影响。	[41]
采食量、平均日增重、背膘厚、 肌肉厚度、肌肉脂肪含量	使用 Bayes-A 法, 无论高密度芯片和低密度芯片对基因进行分析都不能使 GEBV 值获得较高准确性。	[42]
日采食量、平均日增重、 背膘厚	日采食量、平均日增重、背膘厚 GEBV 准确性分别为 0.508~0.531、0.506~0.532、0.308~0.362。	[43]
宰后 45 min 猪体温度和 眼肌 pH 值	相比于 RRBLUP、Bayes-A 和 Bayes-B 等模型, 异方差统计模型可增强 GEBV 的准确性, 但准确性提高幅度较小。	[44]

2 猪杂交育种现状与基因组选择

杂交育种是猪育种的重要方法, 但对比纯繁育种, 基因组选择在猪杂交育种的研究深度有所欠缺。根据育种原则和市场需求, 猪群分布一般为金字塔结构: 顶层为原种代猪场, 中间为父母代扩繁猪场, 底层为商品代猪场, 优良基因从顶层传递至底层而后提供肉产品至消费市场。遗传进展的提升是在原种代纯繁育种过程中获得, 扩繁场与商品猪场完成传递, 有研究认为仅依赖于不同群体的表型数据指导杂交育种会导致纯种猪所获遗传进展在商品代中有所衰退, 因而在杂交育种中需要新的技术手段加强遗传进展传递效率^[45,46]。

2.1 基因组选择在良种猪杂交育种的应用

在养猪业中, 主要的杂交方式包括二元杂交、三元杂交、双杂交、回交和轮回杂交等, 其中以三元杂交(杜洛克♂×长白猪♂×大白猪♀)应用最为广泛。Xiang 等^[47]对 Christensen 等^[48]提出的一步法加以改进, 采用非线性模型作为主要的统计模型, 对长白猪与大白猪双列杂交及其后代的总产仔数性状进行分析, 结果表明改进的一步法在杂交育种遗传评估中有较高的准确率, 长白猪、大白猪与杂交后代在总产仔数性状上的遗传相关约为 0.57~0.78, 认为利用非线性模型结合基因组选择理论进行杂交育种, 可以有效提高预测准确性。André 等^[49]利用基因组信息计算多群体、不同性状(初次受精日龄、总产仔

数、初生窝重、窝内仔猪体重变异等) GEBV, 以纯种猪建立参考群, 对纯繁和杂交后代性状 GEBV 进行预测并分析其准确性, 结果表明纯种后代性状 GEBV 准确性为 0.21~0.72, 而杂交后代 GEBV 计算结果准确性有所下降, 约为 0.18~0.67; 而对转群后代进行跨群体预测时, 预测结果与真实表型数据相比, 初次受精日龄和总产仔数 GEBV 的预测准确性极低, 其他性状准确率较低且与传统方法预测结果差异不显著, 该研究认为虽然根据基因信息可以提高猪育种中的预测准确性, 但在某些条件下利用系谱信息进行预测仍有较高的准确率, 这主要由性状与群体特性所决定。上述研究表明, 目前的研究手段和方法可能对猪杂交育种信息的综合利用还不够全面, 有待今后科研人员提供新的思路或算法以期进一步提高基因组选择在杂交育种预测方面的准确率。

2.2 我国地方猪杂交育种与基因组选择

2.2.1 地方猪配套系杂交

地方猪杂交育种目的不仅限于提升其生产性能, 同时还可以有效地对珍稀地方猪种起到遗传资源保护作用。很多地方猪种的经济效益与投资回报率与良种猪相比劣势较大, 在市场竞争中被边缘化, 而造成部分地方猪群体规模大量缩减。然而, 地方猪遗传资源的保护需要足够的群体规模作支撑, 因此扩大群体必须提升市场认可程度和养殖场对地方猪的饲养意愿, 而以基因组选择方法指导地方猪杂交育种可以更为有效地保证后代具有地方猪和与之杂交品种双方的优良特性。2019年7月, 湘沙配套系正式通过国家遗传资源委员会认定, 开创了地方猪保护新模式^[50]。该配套系采用沙子岭猪做为第一母本, 巴克夏猪作为第二父本, 大白猪作为终端父本进行杂交育种, 将地方猪肉质优良和“洋猪”快速生长等特性较好地传递给商品代, 其原理与三元杂交一致。国内对基因组选择在地方猪配套系杂交育种上的应用还处于空白状态, 目前对于猪杂交育种的研究主要集中在利用不同品种进行杂交, 测定后代生产性能并计算不同组合的配合力以筛选杂交最优组合或基因型与杂交后代性状的关联分析等。国外基因组选择在猪杂交育种方面的应用以科研为主, 相对高昂的费用只有纯繁育种才能带来可观回报,

因而种猪企业偏向于将基因组选择用于纯繁育种。国内地方猪配套系杂交育种的研究深度有待加强, 性能测定的规范性有所欠缺, 基因组选择应用至配套系杂交所需费用使养殖场望而却步, 并且研究表明湘沙配套系杂交后代很难出现生产性能均高于亲本的现象^[51]。结合 André 等^[49]研究结果, 基因组选择对跨群体杂交后代性能的预测准确性存在与传统方法无差异的可能, 可以推断基因组选择应用于地方猪配套系生产还需解决预测准确性不够和投资回报率低的问题。

2.2.2 地方猪杂交形成新品种

以地方猪为核心的配套系生产模式既能改善地方猪生产性能偏低的问题, 又能保留地方猪优良特性, 是兼顾市场与遗传资源保护的重要举措, 但地方猪遗传资源的杂交利用并非仅限于此。湘村黑猪作为湖南省首个通过国家品种审定的新品种, 是以桃源黑猪为母本、杜洛克为父本, 通过导入杂交的方式培育而成。这种杂交方式对地方猪资源保护力度较前者虽有所降低, 但在新品种形成后对群体的改良可参照纯繁育种方式进行, 所以后期的育种工作效率会显著提升。体型、毛色的一致性是新品种通过审定的基本要素, 传统的选育方法耗时长、效率低, 因此通过基因组选择加快杂交后代的体貌性状同质化速度, 对于节约选育成本和缩短育成时间具有重要意义。汪超^[52]利用基因组选择对通城猪杂交后代的毛色遗传规律进行研究, 通过构建杜洛克猪×通城猪回交群体及大白猪×通城猪 F₂ 群体, 测定毛色所占体表覆盖面积且将毛色性状定性为数量性状, 结果表明 *MITF* 和 *EDNRB* 这两个基因可能是控制中国花猪毛色的两个主效基因; 此外, 在毛色筛选区域发现与繁殖相关的基因。虽然该研究并非针对新品种形成, 但其将毛色作为数量性状进行研究的思路为基因组选择应用至新品种形成提供新方向, 间接说明了通过基因组选择可以使杂交后代的体貌性状更快地趋于稳定, 以达到国家畜禽遗传资源委员会对新品种认定的基本要求。

3 结语与展望

猪杂交育种在国外良种猪杂交与地方猪杂交上

有差异,与植物杂交育种有着更明显的区别,虽然有大量杂交育种的研究成果为未来精确利用杂种优势作参考,但目前还没有完整的模型能对杂交过程进行很好的诠释^[53,54]。考虑到养殖成本和实际操作难度,地方猪杂交育种大部分以不完全双列杂交筛选亲本组合,且传统的杂交育种方法无法利用基因等分子水平上的信息,导致杂种优势不能被完全体现和合理利用。与传统方法相比,基因组选择在猪纯繁育种方面对育种值计算准确性有不同程度的提高^[32],而猪杂交育种的分子机制更为复杂导致所包含的信息无法被现有的研究手段充分利用,因此将猪纯繁育种的基因组选择方法套用至杂交育种效果并不理想^[49]。考虑到目前基因组选择的算法在杂交育种上的局限性,将神经网络等新算法结合基因组选择理论指导杂交育种,以提升计算机运算效率和结果准确性,也为基因组选择合理应用至杂交育种提供新的改进思路^[55,56]。目前育种程序的选择可以通过使用表型(表型选择)、谱系关系(育种值选择)或分子标记(标记辅助选择或基因组选择)来完成,但所有这些方法都属于截断选择,即淘汰所有 GEBV/EBV 低于某选择阈值的个体,然后用选留的个体来繁育下一代,且侧重于亲代配种前的最佳性能。这些技术手段能显著提高选择反应,但因此提高了亲属间联合选择的概率,进而导致近交速率(ΔF)的增加。近年来,基因组选配(genomic mating, GM)作为另一种基因组选择的方法被提出,它侧重于选配而不是截断选择,其使用估计育种值、风险预测(有用性)和亲本之间亲缘系数来优化配种^[57]。因而基因组选配作为一种可利用大量信息的新型育种工具,可为育种者设计和管理育种方案提供参考,在猪杂交育种中也可以适当使用。基因组选择在猪杂交育种中的应用仅考虑基因加性效应会造成信息浪费且预测结果准确性不理想,应从模型、算法及信息使用率等方面合理优化,进而提升基因组选择猪杂交育种上的适用性。

参考文献(References):

- [1] Goddard ME, Hayes BJ. Genomic selection. *J Anim Breed Genet*, 2007, 124(6): 323–330. [DOI]
- [2] Li HD, Bao ZM, Sun XW. Genomic selection and its application. *Hereditas(Beijing)*, 2011, 33(12): 1308–1316. 李恒德, 包振民, 孙效文. 基因组选择及其应用. *遗传*, 2011, 33(12): 1308–1316. [DOI]
- [3] Toosi A, Fernando RL, Dekkers JC. Genomic selection in admixed and crossbred populations. *J Anim Sci*, 2010, 88(1): 32–46. [DOI]
- [4] Berry DP, Kearney F, Harris BL. Genomic selection in Ireland. *Interbull Bull*, 2009, 39: 29–29. [DOI]
- [5] VanRaden PM, Van Tassell CP, Wiggans GR, Sonstegard TS, Schnabel RD, Taylor JF, Schenkel FS. Invited review: reliability of genomic predictions for North American Holstein bulls. *J Dairy Sci*, 2009, 92(1): 16–24. [DOI]
- [6] Tao ZY, Xue PP, Zhang XY, Sui J, Chen J, Zhao B, Wu ZL, Hu JH. Research progress on the technology of swine crossbreeding. *J Dom Anim Ecol*, 2019, 40(4): 81–84. 陶泽宇, 薛盼盼, 张潇筠, 隋洁, 陈剑, 赵博, 吴忠利, 胡建宏. 猪杂交改良研究进展. *家畜生态学报*, 2019, 40(4): 81–84. [DOI]
- [7] Yang SB, Li XL, Li K, Fan B, Tang ZL. A genome-wide scan for signatures of selection in Chinese indigenous and commercial pig breeds. *BMC Genet*, 2014, 15: 7. [DOI]
- [8] Chen L, Tian SL, Jin L, Guo ZY, Zhu D, Lan J, Che TD, Tang QZ, Chen SQ, Zhang L, Zhang TH, Liu ZH, Wang JY, Li MZ. Genome-wide analysis reveals selection for Chinese Rongchang pigs. *Front Agr Sci Eng*, 2017, 4(3): 319–326. [DOI]
- [9] Goff SA. A unifying theory for general multigenic heterosis: energy efficiency, protein metabolism, and implications for molecular breeding. *New Phytol*, 2011, 189(4): 923–937. [DOI]
- [10] Peter V, Ricardo PW, Colin W, Chris H. Impact of biotechnology on (cross) breeding programmes in pigs. *Livest Prod Sci*, 2000, 65(1–2): 57–70. [DOI]
- [11] Chen ZJ. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nat Rev Genet*, 2013, 14(7): 471–482. [DOI]
- [12] Wellmann R. Optimum contribution selection for animal breeding and conservation: the R package optiSel. *BMC Bioinformatics*, 2019, 20(1): 25. [DOI]
- [13] Fujii J, Otsu K, Zorzato F, de Leon S, Khanna VK, Weiler JE, O'Brien PJ, MacLennan DH. Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. *Science*, 1991, 253(5018): 448–451. [DOI]
- [14] Geldermann H. Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers I. Methods. *Theor Appl Genet*, 1975, 46(7): 319–330. [DOI]
- [15] Rothschild M, Jacobson C, Vaske D, Tuggle C, Wang L,

- Short T, Eckardt G, Sasaki S, Vincent A, McLaren D, Southwood O, van der Steen H, Mileham A, Plastow G. The estrogen receptor locus is associated with a major gene influencing litter size in pigs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(1): 201–205. [DOI]
- [16] Tsuruta S, Misztal I, Strandén I. Use of the preconditioned conjugate gradient algorithm as a generic solver for mixed-model equations in animal breeding applications. *J Anim Sci*, 2001, 79(5): 1166–1172. [DOI]
- [17] Meuwissen TH, Hayes BJ, Goddard ME. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 2001, 157(4): 1819–1829. [DOI]
- [18] Ernst CW, Steibel JP. Molecular advances in QTL discovery and application in pig breeding. *Trends Genet*, 2013, 29(4): 215–224. [DOI]
- [19] Hayes BJ, Bowman PJ, Chamberlain AJ, Goddard ME. Invited review: Genomic selection in dairy cattle: progress and challenges. *J Dairy Sci*, 2009, 92(2): 433–443. [DOI]
- [20] Yin LL, Ma YL, Xiang T, Zhu MJ, Yu M, Li XY, Liu XL, Zhao SH. The progress and prospect of genomic selection models. *Acta Veter Zoot Sin*, 2019, 50(2): 233–242.
尹立林, 马云龙, 项韬, 朱猛进, 余梅, 李新云, 刘小磊, 赵书红. 全基因组选择模型研究进展及展望. 畜牧兽医学报, 2019, 50(2): 233–242. [DOI]
- [21] VanRaden PM. Efficient methods to compute genomic predictions. *J Dairy Sci*, 2008, 91(11): 4414–4423. [DOI]
- [22] Misztal I, Legarra A. Invited review: efficient computation strategies in genomic selection. *Animal*, 2017, 11(5): 731–736. [DOI]
- [23] Calus MPL. Genomic breeding value prediction: methods and procedures. *Animal*, 2010, 4(2): 157–164. [DOI]
- [24] Gianola D, de los Campos G, Hill WG, Manfredi E, Fernando R. Additive genetic variability and the Bayesian alphabet. *Genetics*, 2009, 183(1): 347–363. [DOI]
- [25] Yi NJ, Xu SZ. Bayesian LASSO for quantitative trait loci mapping. *Genetics*, 2008, 179(2): 1045–1055. [DOI]
- [26] Habier D, Fernando RL, Kizilkaya K, Garrick DJ. Extension of the Bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12(1): 186. [DOI]
- [27] Wang CL, Ding XD, Liu JF, Yin ZJ, Zhang Q. Bayesian methods for genomic breeding value estimation. *Hereditas(Beijing)*, 2014, 36(2): 111–118.
王重龙, 丁向东, 刘剑锋, 殷宗俊, 张勤. 基因组育种值估计的贝叶斯方法研究进展. 遗传, 2014, 36(2): 111–118. [DOI]
- [28] Wray NR, Wijmenga C, Sullivan PF, Yang J, Visscher PM. Common disease is more complex than implied by the core gene omnigenic model. *Cell*, 2018, 173(7): 1573–1580. [DOI]
- [29] Legarra A, Aguilar I, Misztal I. A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *J Dairy Sci*, 2009, 92(9): 4656–4663. [DOI]
- [30] Aguilar I, Misztal I, Johnson DL, Legarra A, Tsuruta S, Lawlor TJ. Hot topic: A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *J Dairy Sci*, 2010, 93(2): 743–752. [DOI]
- [31] Tan C, Bian C, Yang D, Li N, Wu ZF, Hu XX. Application of genomic selection in farm animal breeding. *Hereditas(Beijing)*, 2017, 39(11): 1033–1045.
谈成, 边成, 杨达, 李宁, 吴珍芳, 胡晓湘. 基因组选择技术在农业动物育种中的应用. 遗传, 2017, 39(11): 1033–1045. [DOI]
- [32] Samore AB, Fontanesi L. Genomic selection in pigs: state of the art and perspectives. *Italian J Anim Sci*, 2016, 15(2): 211–232. [DOI]
- [33] Sonesson AK, Gjerde B, Meuwissen THE. Truncation selection for BLUP-EBV and phenotypic values in fish breeding schemes. *Aquaculture*, 2005, 243(1–4): 61–68. [DOI]
- [34] Cleveland MA, Davis SF, Garrick DJ, Deeb JN. Prediction of genomic breeding values in a commercial pig population. *Proc 9th WCGALP*, 2010, 266. [DOI]
- [35] Forni S, Aguilar I, Misztal I. Different genomic relationship matrices for single-step analysis using phenotypic, pedigree and genomic information. *Genet Sel Evol*, 2011, 43(1): 1. [DOI]
- [36] Jafarikia M, Sullivan B. Genomics tools for improving health and production performance of Canadian Pigs. *Proc 10th WCGALP*, 2014, 611–618. [DOI]
- [37] Tusell L, Pérez-Rodríguez P, Forni S, Wu XL, Gianola D. Genome-enabled methods for predicting litter size in pigs: a comparison. *Animal*, 2013, 7(11): 1739–1749. [DOI]
- [38] Guo X, Christensen OF, Ostensen T, Wang Y, Lund MS, Su G. Improving genetic evaluation of litter size and piglet mortality for both genotyped and nongenotyped individuals using a single-step method. *J Anim Sci*, 2015, 93(2): 503–512. [DOI]
- [39] Zhang JX, Tang SQ, Song HL, GAO H, Jiang Y, Jiang YF, Mi SR, Meng QL, Yu Fan, Xiao W, Yun P, Zhang Q, Ding XD. Joint genomic selection of Yorkshire in Beijing. *Sci Agr Sin*, 2019, 52(12): 2161–2170.
张金鑫, 唐韶青, 宋海亮, 高虹, 蒋尧, 江一凡, 弥世荣, 孟庆利, 于凡, 肖炜, 云鹏, 张勤, 丁向东. 北京地区大

- 白猪基因组联合育种研究. 中国农业科学, 2019, 52(12): 2161–2170. [DOI]
- [40] Tribout T, Larzul C, Phocas F. Efficiency of genomic selection in a purebred pig male line. *J Anim Sci*, 2012, 90(12): 4164–4176. [DOI]
- [41] Akanno EC, Schenkel FS, Sargolzaei M, Friendship RM, Robinson JAB. Opportunities for genome-wide selection for pig breeding in developing countries. *J Anim Sci*, 2013, 91(10): 4617–4627. [DOI]
- [42] Jiao S, Maltecca K, Gray KA, Cassady JP. Feed intake, average daily gain, feed efficiency, and real-time ultrasound traits in Duroc pigs: II. Genomewide association. *J Anim Sci*, 2014, 92(7): 2846–2860. [DOI]
- [43] Do DN, Janss LLG, Jensen J, Kadarmi HN. SNP annotation-based whole genomic prediction and selection: an application to feed efficiency and its component traits in pigs. *J Animal Sci*, 2015, 93(5): 2056–2063. [DOI]
- [44] Ou Z, Tempelman RJ, Steibel JP, Ernst CW, Bates RO, Bello NM. Genomic prediction accounting for residual heteroskedasticity. *G3 (Bethesda)*, 2015, 6(1): 1–13. [DOI]
- [45] Tribout T, Bidanel JP, Phocas F, Schwob S, Guillaume F, Larzul C. La sélection génomique: principe et perspectives d'utilisation pour l'amélioration des populations porcines. *J Rec Porc Fr*, 2011: 13–25. [DOI]
- [46] Dekkers JCM. Marker-assisted selection for commercial crossbred performance. *J Anim Sci*, 2007, 85(9): 2104–2114. [DOI]
- [47] Xiang T, Nielsen B, Su G, Legarra A, Christensen OF. Application of single-step genomic evaluation for crossbred performance in pig. *J Anim Sci*, 2016, 94(3): 936–948. [DOI]
- [48] Christensen OF, Madsen P, Nielsen B, Su G. Genomic evaluation of both purebred and crossbred performances. *Genet Sel Evol*, 2014, 46(1): 23. [DOI]
- [49] Hidalgo AM, Bastiaansen JWM, Lopes MS, Harlizius B, Groenen MAM, Koning DJD. Accuracy of predicted genomic breeding values in purebred and crossbred pigs. *G3 (Bethesda)*, 2015, 5(8): 1575–1583. [DOI]
- [50] Zhang SW. Creating a new method of local famous pig breeding & Xiangsha pig synthetic line was approving. *Hunan Daily*, 2019-7-7(2).
张尚武. 开创地方名猪保种新模式 湘沙猪配套系通过专家现场评审. 湖南日报, 2019-7-7(2). [DOI]
- [51] Wu MS, Liu TM, Peng YL, Chen B, Zuo XH, Luo QH, Xiang YJ, Tang GQ, Liu W, Li L. Experiment on two-way cross of Shazilin pig with Berkshire and Hampshire. *Acta Ecol Anim Dom*, 2011, 32(3): 22–24, 108.
吴买生, 刘天明, 彭英林, 陈斌, 左晓红, 罗强华, 向拥军, 唐国其, 刘伟, 李论. 沙子岭猪与巴克夏、汉普夏猪的二元杂交试验. 家畜生态学报, 2011, 32(3): 22–24, 108. [DOI]
- [52] Wang C. Inheritance of two-end black colour and genome-wide analysis of selective regions in Tongcheng pigs [Dissertation]. Huazhong Agricultural University, 2014.
汪超. 通城猪两头乌毛色遗传规律研究及其全基因组选择区域分析[学位论文]. 华中农业大学, 2014. [DOI]
- [53] Veroneze R, Bastiaansen JWM, Knol EF, Guimarães SEF, Silva FF, Harlizius BB, Lopes MS, Lopes PS. Linkage disequilibrium patterns and persistence of phase in purebred and crossbred pig (*Sus scrofa*) populations. *BMC Genet*, 2014, 15(1): 126. [DOI]
- [54] Birchler JA, Yao H, Chudalayandi S, Vaiman D, Veitia RA. Heterosis. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2105–2112. [DOI]
- [55] Pérez-Rodríguez P, Gianola D, Weigel KA, Rosa G.J., Crossa J. Technical Note: An R package for fitting Bayesian regularized neural networks with applications in animal breeding. *J Anim Sci*, 2013, 91(8): 3522–3531. [DOI]
- [56] Özdesmi U, Tan CO, Özdesmi, SL, Robertson RJ. Generalizability of artificial neural network models in ecological applications: Predicting nest occurrence and breeding success of the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Ecol Mod*, 2006, 195(1): 94–104. [DOI]
- [57] Akdemir D, Sánchez JI. Efficient breeding by genomic mating. *Front Genet*, 2016, 7: 210. [DOI]

(责任编辑: 李明洲)