

BLUP法在良种细毛羊杂种群应用总结

刘松元 杨德新 柳楠 李冀钊

(吉林省农业科学院畜牧研究所)

白崇友 杨成山 杨永庆

(吉林省查干花种畜场)

摘要

本文报道了吉林省良种细毛羊各育种阶段BLUP选种的方法和结果。在如何估计杂种群遗传力、如何处理杂种群含血量不纯一性、对非限性性状资料的合并、父母两系公畜同时估计、合并前期后裔测验资料等问题，作者结合实际需要进行了有关方法的探索。各种公羊的BLUP育种值与后裔测验结果以及育种实践相当吻合，说明BLUP法在杂交育种领域有着重要的应用价值。

前言

良种细毛羊是我国杂交育成的新品种，在杂交阶段属于非同源的遗传群体，不能直接应用综合指数法选种，因此引入BLUP法。该方法从70年代开始广泛应用于国外奶牛育种中。在国内，俞渭江等、陈幼春、陈健秋曾著文介绍，张勤首次在奶牛选种中应用。

杂种群性状遗传力估计

杂种群的遗传参数无现成资料可供借鉴，因此估计遗传力是杂种群BLUP选种的一项必要的准备工作。

一、材料与方法

材料：吉林省查干花种畜场的母羊原为波尔华斯羊，该品种毛长较长，羊毛细度偏粗，净毛量较低，1972年开始引进澳美公羊进行改良性杂交而后固定。育种大体分为三个阶段：前期（1972～1975年）平均含澳血27%，中期（1976～1979年）平均含澳血41%，后期（1980～1984）平均含澳血65%。

方法：取父系半同胞资料，采用Harvey（1960）提出的最小二乘分析方差组分估计法，数学模型为：

$$Y_{ijk} = \mu + D_i + S_j + A_k B_1 + H_k B_2 + F_k B_3 + e_{ijk} \dots \dots (1)$$

式中 Y_{ijk} ……第*i*年*j*公羊*k*号女儿2.5岁时记录成绩

μ ……群体均值 D_i ……第*i*年效应

S_j ……第*j*号种公羊随机遗传效应

本文承许为全，闻长相，马宁、金冒勋等老师指导，谨致谢意。

A_k ……k号母羊的澳美血含量百分率

B_1 ……澳美品种效应 H_k ……一代杂种的杂合效应

F_k ……k号母羊的近交系数

B₃……当近交系数达100%时的近交效应

最小二乘矩阵方程为：

$$\left(\begin{array}{ccc} X'X & X'W & X'Z \\ W'X & W'W & W'Z \\ Z'X & Z'W & Z'Z \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} \hat{h} \\ \hat{S} \\ \hat{B} \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c} X'Y \\ W'Y \\ Z'Y \end{array} \right) \quad \dots \dots \dots \quad (2)$$

式中 $\hat{h} \cong \mu$, D_i $\hat{B} \cong B_1, B_2, B_3$

遗传力的估计公式为：

$$h^2 = \frac{\hat{\sigma}_s^2}{0.25\hat{\sigma}_s^2 + (0.25 - r_{NS})\hat{\sigma}_s^2}$$

其中 \bar{r}_{NS} 为公畜间加权平均亲缘系数

$$r_{NS} = \sum_i \sum_j (r_{ij} N_i N_j) / \sum_i \sum_j (N_i N_j)$$

N_i , N_j 分别为*i*, *j*公畜的子女数

二、结果分析

按公式(1)、(2),对育种前期(1973~1975年生)和育种后期(1980~1982年生)母羊资料进行最小二乘分析,结果如表1

表1 不同阶段小麦三聚分析结果

时期	效应分类	毛长	污毛量	体重	细度
育种前期	品种	-1.1132*	1.1939 ^Δ	-1.8978	-3.2753**
	杂交	-0.8462	0.0401	-0.8739	0.0822
	近交	-0.8626	2.4887*	-2.7630	-1.1150 ^Δ
育种后期	品种	-0.3118	-0.1783	1.0856	0.0278
	杂交	0.1450	0.0543	0.1950	-0.0141
	近交	0.1304	-0.6486	-2.5889	-0.7190

**极显著 *显著 △接近显著 ($P < 0.10$)

由表 1 可见：

(一) 在育种前期品种效应绝对值较大,毛长、细度分别为显著或极显著,污毛量接近显著。到育种后期,各种效应绝对值变小,均不显著。说明种群遗传类型已基本统一,横交固定工作已基本完成。

(二) 育种前、后期的杂交效应均不显著, 说明主要经济性状值受非加性效应影响不大, 选择改良可望有效。

(三) 在育种前期、污毛量、细度的近交影响分别呈极显著或接近显著, 其他性状影响不显著; 在育种后期近交效应均不显著, 这可能由于育种后期的平均近交程度不高, 而且近交经过选择, 不一定反映近交实际影响。

由上述资料估计遗传力, 结果如表2。

表2 不同阶段遗传力

性 状	育种前期	育种后期
毛 长	0.3545 ± 0.1207**	0.008 ± 0.006
污毛量	0.01	0.3781 ± 0.1277**
体 重	0.2458 ± 0.0871**	0.1935 ± 0.0701*
细 度	0.2149 ± 0.1609**	0.001

*显著 **极显著

种公羊多性状BLUP育种值估计

一、数学模型

忽略不显著的非加性效应时为:

$$Y_{mijk} = \mu_m + D_{mi} + 2 \sum_{j=1}^J r_{jk} S_{mj} + A_{mk} B_{mi} + T_m + e_{mijk} \dots \quad (3)$$

式中 m ……性状代号

T_m …… m 号性状的性别(♂)效应

r_{jk} …… j 号公畜与 k 号个体(记录)的亲缘相关

其余符号与(1)式相同

模型中的 S_i 一般指父系公畜, 如果同时包括母系公畜例如外祖父时, 为满足机误方差纯量化乘以 t 倍。 $t = (1 - h^2/4) / (1 - \sum_{j=1}^J r_{jk}^2 h^2)$

设有1, 2两性状, 其BLUP方程如下:

$$\begin{bmatrix} 0_{11} & 0_{12} \\ 0_{21} & 0_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \end{bmatrix} \dots \quad (4)$$

$$\text{式中 } \theta_{11} = \frac{1}{k_1} \begin{pmatrix} X_1' X_1 & X_1' W_1 & X_1' Z_1 \\ W_1' X_1 & W_1' W_1 + k_1 g^{11} R^{-1} + N_1 & W_1' Z_1 \\ Z_1' X_1 & Z_1' W_1 & Z_1' Z_1 \end{pmatrix}$$

$$\theta_{12} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & g^{12} R^{-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\beta_1 = \begin{pmatrix} \hat{h}_1 \\ \hat{S}_1 \\ \hat{B}_1 \end{pmatrix} \quad \phi_1 = \frac{1}{k_1} \begin{pmatrix} X_1' Y_1 \\ W_1' Y_1 + \lambda_1 \\ Z_1' Y_1 \end{pmatrix}$$

$$k_1 = \sigma_{e1}^2 = (1 - h_1^2/4) \sigma_{\epsilon_1}^2$$

R^{-1} 为种畜间亲缘相关矩阵。

g^{11} 、 g^{12} 、 g^{22} 为性状 1，2 的遗传协方差矩阵逆阵元素。

$\sigma_{p_1}^2$ 为 1 号性状的表型方差，不包括固定因子方差， $\sigma_p^2 = (\text{公畜平方和} + \text{误差平方和}) \div \text{自由度}$ 。

N_i 为对角线矩阵，该矩阵的第 j 个对角线元素是第 j 个公畜过去后裔测定时女儿头数 (n_{ij})。对应的 Y 列元素 Y_{ij} 添加的 $\lambda_{ij} = (4/h^2 + n_{ij} - 1) \hat{S}_{ij}$ ， \hat{S}_{ij} 是过去鉴定时第 j 个公畜评定成绩。

余类推。

解方程，求出 $\hat{\beta}$ ，公畜育种值计算公式为：

$$\hat{P} \hat{B} V_{mi} = \mu_m + 2S_{mi} + A_{mi}B_{mi} + T_m$$

二、基本参数

标准差取最小二乘分析时剩余标准差，遗传力同表 2，遗传相关引自内部资料，经济权系数以标准差为单位，如表 3。

表3 基本参数

性 状	标 准 差		遗 传 力		经 济 权 系 数		遗 传 相 关			
	前 期	后 期	前 期	后 期	前 期	后 期	毛 长	污 毛 量	体 重	细 度
毛 长	0.88	—	0.35	—	10	—	1	0.0241	0.1042	0.8141
污 毛 量	1.11	1.11	0.01	0.37	45	60	1	0.1515	-0.3471	
体 重	3.02	3.23	0.25	0.19	25	40	1		0.3386	
细 度	0.94	—	0.21	—	-20	—	1			

三、育种前期种公羊BLUP育种值

统计1973~1975年母羊2.5岁时资料，按公式(4)求出17头种公羊BLUP育种值，如表 4。

表4 种公羊的BLUP复合育种值(1)

羊 号	澳 血 含 量 (%)	女 儿 数	毛 长 (cm)	污 毛 量 (千 克)	体 重 (千 克)	细 度 (μ)	综 合 育 种 值
1 70005	0	2	10.0426	17.92131	90.807	23.4747	91
2 51	0	5	10.17002	17.94467	91.68539	23.57874	93
3 55	0	21	10.43133	17.96196	91.5571	23.71158	93
4 73	0	17	9.683481	17.83798	88.85017	23.26533	87
5 129	0	19	10.68791	17.87071	90.71097	23.9233	88
6 30625	50	4	9.978066	19.04859	91.9403	22.98608	116
7 649	100	279	9.623542	20.16507	92.30354	22.30414	140
8 70085	0	5	10.09455	17.8853	90.37523	23.5302	88
9 84335	0	14	10.01069	17.91441	90.26579	23.40501	89
10 809	0	7	10.27509	17.86678	91.50508	23.8558	90
11 71547	75	15	9.778009	19.6017	90.71542	22.50194	124
12 1057	0	6	9.72208	17.90837	90.23537	23.22054	89
13 71883	0	12	9.979901	17.93654	89.56074	23.24973	88
14 77	0	42	9.60903	18.04036	92.14711	23.05048	98
15 1723	50	8	9.78836	18.97749	91.19621	22.95657	112
16 1503	50	8	10.42573	19.00272	92.25984	23.42279	115
17 1737	50	19	10.13267	19.0245	93.04445	23.3091	117

由表4可见:

(一) 从毛量和细度看, 澳美649号最好; 二代杂种71547号次之; 一代杂种1737、1503、1723和625号又次之; 波尔华斯羊较差。

(二) 从毛长看, 129、55、1503、809号等较好。

(三) 从体重看, 一代杂种、649和77号偏高。

(四) 按经济加权后的综合育种值评定时, 649号最高, 以下顺次为71547、1737、625、1503、1723号; 129和73号最差。649号不仅本身成绩优异, 而且其三个儿子1737、1503和1723号均名列前矛, 说明649号公羊有稳定的遗传性。

四、育种后期种公羊BLUP育种值

由表2可见, 育种后期毛长和细度已达育种目标, 遗传力趋于零, 继续选择改良意义不大, 因此只考虑毛量和体重两性状。统计1979~1982年资料, 按公式(4)求出33头种公羊BLUP育种值, 如表5。

由表5可见:

(一) 33头公羊中以90029和81007号最好, 综合育种值超过100, 其次是233、5371和70065号等, 综合育种值在90以上, 而以10183、20185号等较差。

(二) 从家系来看, 以233号为最好, 不仅本身育种值高, 而且其儿子名列第一、第二, 其兄弟5371号育种值也高。

(三) 649号公羊在育种前期育种值居全群之首, 而后期降至中等水平, 这说明选择有效, 使后来者居上, 育种进展较快。

讨 论

一、估计遗传力是应用现代数量遗传学方法的前提, 分离出品种、杂合、近交等固定遗传效应是测定杂种群遗传力的关键。遗传力估计得是否准确对育种值估计影响很大, 由于随机遗传效应与品种效应互为消长, 遗传力过大过小, 可使育种值秩位颠倒。杂种群性状遗传力可能趋于零, 这说明实际畜群遗传差异主要来自于固定遗传效应, 公畜个体间随机遗传效应可以忽略不计。

二、环境干扰是估计育种值的主要障碍, 良种细毛羊采用后裔测验, 每头公羊与配

表5 种公羊的BLUP复合育种值(2)

	羊 号	女 儿 数	污毛量 (千克)	体 重 (千克)	综 合 育 种 值
1	6 13	13	17.56738	73.53388	90.1
2	0 138	10	17.15757	74.03075	88.49
3	0 180	37	16.50149	72.67305	83.82
4	6 233	202	17.99468	77.32421	96.96
5	5 371	298	17.88861	77.22238	96.26999
6	0 645	9	18.09794	78.57632	99.01999
7	01611	232	15.97486	76.78783	85.41001
8	50521	5	17.27634	70.69356	85.12
9	60049	39	16.93195	74.42218	87.74
10	70065	35	17.9976	78.15619	97.97
11	70147	85	18.06424	77.97238	98.11
12	70213	104	17.11824	74.49742	88.83999
13	70427	14	15.74918	74.59163	81.56
14	70475	10	17.92368	80.17033	99.99
15	81007	11	20.22942	79.7508	111.94
16	81413	42	15.76845	76.28187	83.69
17	0 427	13	16.6713	76.76939	89.15
18	01141	9	16.28145	77.63402	88.08
19	01189	0	15.77027	74.15317	81.14
20	0 654	0	13.10868	69.5395	61.23
21	91239	0	15.77651	72.17101	78.8
22	2 57	0	16.29973	70.94535	80.15
23	10363	0	16.22284	71.14193	79.97
24	0 649	0	16.65063	70.92797	82.03
25	90551	0	17.03569	76.78699	91.14
26	90029	0	20.30953	80.64046	113.44
27	10183	0	13.13341	67.05862	58.39
28	10509	0	15.89237	71.892	79.09
29	20185	0	13.34446	75.51641	69.68
30	20603	0	17.18475	73.95546	88.54
31	30307	0	14.32202	72.43404	71.26
32	31179	0	16.14417	71.2985	79.74
33	1 333	0	16.2255	71.21145	80.07

同龄同群母羊50头，取女儿1.5岁时平均成绩，方法是可靠的，但它要求随机取样，分布均衡且有较大样本，测定的公羊头数因之受到局限。本文采用BLUP法分析了50头公羊的2.5岁女儿资料，尽管次级样本含量不等，头数较少，育种后期还有14头青年公羊缺乏数据，但分析结果与大样本后裔测定结果相当吻合，说明BLUP法预测的准确度相当高。

三、估计效率取决于信息量大小和优化程度。常规采用三期淘汰法，即幼龄时按双亲、育成时按本身、成年时按后裔选留，这样可能漏掉资料不均衡的优秀个体。BLUP法则是综合多种亲属遗传信息进行最优无偏估计，成倍地扩大了选种范围，提高了选择强度和准确度，从而实现了改良效率的最大化。

四、从理论上讲多性状BLUP法准确度最高，但往往遇到微机功能不够用，杂种群遗传相关和经济权系数估计不准，性状不均衡与工艺要求的矛盾等问题。因此在杂交育种实践中不妨采用单性状BLUP法和按育种指标独立淘汰相结合的方法。

五、各种畜的估计效率的计算也是十分重要的工作，只有估计育种值高，而且与真值的相关也大时才能肯定其育种价值。由于篇幅所限未予分析。

六、本文BLUP的数学模型有以下几个特点：

- (一) 增加了性别效应，因为绵羊的经济性状一般不是限性性状。
- (二) 品种效应以含血量的方式反映在模型中。
- (三) 杂合效应、近交效应只看作固定效应，不作随机效应处理。
- (四) Henderson提出合并公畜后裔测定资料的混合模型方程，本文结合实际情况做了如下修改[见公式(3)]：

1. N 和 λ 矩阵的对角线元素均不乘以 $(1 - r) / (1 - \frac{1}{4}h^2)$ ，因为本模型中只利用一次记录。由于微机功能所限，在处理多产次资料时，应化为一次记录。其校正系数为 $(1 - h^2/4) / [(1 - t) + L_i(r - h^2/4)]$ ，式中 L_i 为 j 母畜记录次数（推导从略）。

2. 女儿数未被4除，因为本文中估计公畜效应（遗传传递力），而非育种值。

(五) 查干花羊群有些公羊是通过女儿实现遗传传递的，因此某些观察值含父亲、外祖父等多公畜效应，同时带来机误方差的非纯一性，本文据此设计数学模型，推导了机误方差纯量化校正公式。

参 考 文 献

- [1] Harvey, W.R., 1975. U.S. Dept. Agri. Publ. No. ARSH-4.
- [2] Henderson, C.R., 1959. Biometrics. 15: 192~218.
- [3] Henderson, C.R., 1976. Biometrics. 32: 69~83.
- [4] Henderson, C.R., 1985. J. Anim. Sci. 60(1): 111~117.
- [5] 佐佐木义之, 1981. 日畜会报, 53: 596~601。
- [6] 吴仲贤, 1977, 统计遗传学, 232~239, 科学出版社。
- [7] 张勤, 1985, 北京农业大学, 研究生毕业论文。
- [8] 俞渭江等, 1984, 中国农业科学, №.5。
- [9] 陈幼春, 1985, 国外畜牧科技, №2, 3。
- [10] 陈健秋, 1985, 中国畜牧杂志, №2.

APPLIED SUMMATION OF BLUP IN CROSSED-FLOCK OF FINE-BREED FINE-WOOL SHEEP

Liu Songyuan, Yang Dexin, Liu Nan, Li Jizhao

(Academy of Jilin Agricultural Scince, Institute
of Animal Husbandry)

Bai Chongyou, Yang Chengshan, Yang Yongqing

(Chaganhua Breeding Stock Farm of Jilin Province)

Summary

This paper reports the BLUP selecting method and its results in each breeding stage of fine-breed fine-wool sheep in Jilin. Based on the practical needs the author investigated into the methods of the following questions such as: to estimate heritability in crossed-flock, to handle unidentity of improved breed in blood percentages, to combine the data of unlimited sex trait, simultaneously to estimate BV for sires of dam's and sire's lines, to combine earlier stage data of progeny testing. It is found that the BLUP breeding value of each sire and the results in progeny testing and breeding practice are quite identical. It shows that the BLUP method has important applicable value in cross-breeding domain.