

猪主要经济性状的基因组选择研究

彭 潇^{1,2}, 尹立林^{1,2}, 梅全顺^{1,2}, 王海燕^{1,2}, 刘小磊^{1,2},
朱猛进^{1,2}, 李新云^{1,2}, 付亮亮^{1,2*}, 赵书红^{1,2*}

(1. 华中农业大学, 农业动物遗传育种与繁殖教育部重点实验室, 武汉 430070;

2. 生猪健康养殖协同创新中心, 武汉 430070)

摘要: 旨在系统比较 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 等 8 种方法对猪重要经济性状基因组选择的准确性。本研究以本实验室收集的 2 585 头大白猪达 100 kg 日龄、达 100 kg 背膘厚和母猪乳头数 3 个性状为分析对象, 结合猪 50K 基因芯片分型数据, 以加性模型为基础, 利用 5 倍交叉验证比较 8 种方法的基因组选择准确性。研究发现, 基因组选择的准确性与不同性状估计遗传力呈正相关。交叉验证结果表明, 预测准确性最高的性状为达 100 kg 日龄, 但不同方法在不同性状中表现并不完全相同, 在达 100 kg 日龄和达 100 kg 背膘厚中 SSGBLUP 基因组预测准确性均为最高, 而在母猪乳头数中 BayesA 的基因组预测准确性最高。综上表明, 对小样本开展基因组预测时, 中、高等遗传力性状可以选择 SSGBLUP 方法, 低等遗传力性状可以选择 BayesA 方法。如何优化和选择一种广泛适用于所有性状的方法, 可能是未来研究的方向。

关键词: 猪; 基因组选择; 遗传力; 准确性

中图分类号: S114; S828.2

文献标志码: A

文章编号: 0366-6964(2019)02-0439-07

A Study of Genome Selection Based on the Porcine Major Economic Traits

PENG Xiao^{1,2}, YIN Lilin^{1,2}, MEI Quanshun^{1,2}, WANG Haiyan^{1,2}, LIU Xiaolei^{1,2},
ZHU Mengjin^{1,2}, LI Xinyun^{1,2}, FU Liangliang^{1,2*}, ZHAO Shuhong^{1,2*}

(1. *Key Laboratory of Agricultural Animal Genetics, Breeding and Reproduction of Ministry of Education, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;*

2. *The Cooperative Innovation Center for Sustainable Pig Production, Wuhan 430070, China*)

Abstract: This study aimed to systematically compare the accuracy of genomic selection for important economic traits in pigs by using 8 models including GBLUP, SSGBLUP, BayesA, BayesB, BayesC, BayesLASSO, BSLMM and BayesR. The data of age at 100 kg, backfat thickness at 100 kg and teat numbers were collected from 2 585 Yorkshire sows and all the individuals were genotyped by using PorcineSNP50K Beadchip. The accuracy of genomic selection for the 8 models were compared by a 5-fold cross-validation procedure based on additive model. The results demonstrated that the accuracy of genomic selection were positively correlated with the calculated heritabilities of different traits. The cross-validation analysis indicated that the prediction accuracy of age at 100 kg was the highest among the 3 different traits, but different models performed dissimilarly in different traits. The prediction accuracy of SSGBLUP was the highest for both age at 100 kg and backfat thickness at 100 kg, and the prediction accuracy of BayesA was the highest for

收稿日期: 2018-07-19

基金项目: 国家生猪产业技术体系项目(CARS-35); 国家自然科学基金地区国际重大合作项目(CGIAR31361140365); 国家自然科学基金(31672391); 华中农业大学大北农青年学者提升专项资助项目(2017DBN019)

作者简介: 彭 潇(1993-), 男, 硕士, 山东临沂人, 主要从事动物遗传育种研究, E-mail: pengxiao0201@163.com

* 通信作者: 付亮亮, 主要从事小鼠和猪功能基因组研究, E-mail: fuliangliang2011@163.com; 赵书红, 主要从事动物基因组与育种研究, E-mail: shzhao@mail.hzau.edu.cn

teat numbers. In conclusion, SSGBLUP model can be used for the traits with moderate and high heritabilities when conducting genomic prediction for small sample size and BayesA is suitable to the traits with low heritability. How to optimize and select a model that is applicable to all traits may be a research direction in the future.

Key words: pig; genomic selection; heritability; accuracy

动物育种是一种从遗传上不断改进动物群体重要性状来提高经济效益的技术和方法,其主要问题就是遗传优良个体选择的准确性^[1]。数量遗传学(quantitative genetics)是研究群体数量性状的一门学科,其方法主要是将遗传学和统计学相结合^[2]。遗传参数估计是数量遗传学中重要的内容之一,相当于方差或者协方差组分的估计,基本遗传参数遗传力等对指导动物育种有着重要的意义^[3],而估计遗传参数目前应用比较广泛的是极大似然法(ML)^[4]、限制性极大似然法(REML)^[5]和最小方差二次无偏估计法(MIVQUE)^[6]等。

在猪的育种中,育种的主要目标性状是生长、繁殖、肉质和胴体等性状,但是受遗传和非遗传因素影响广泛,所以种猪的遗传评估显得尤为重要^[7]。遗传评估的首要内容是估计候选个体重要性状的育种值(breeding value)。在二十世纪七八十年代,Henderson^[8]提出了最佳线性无偏估计法(best linear unbiased prediction, BLUP),该方法被广泛用于动物育种实践中。随着分子数量遗传学的出现和发展,动物育种在传统育种方法的基础上衍生出了分子标记辅助育种。2001年,Meuwisen等^[9]提出了全基因组选择,主要是利用覆盖全基因组的标记将染色体分成大量的片段,然后通过标记基因型结合表型信息估计每个染色体片段的效应,最后利用个体所携带的标记信息,估计个体全基因组育种值并进行选择。全基因组选择的概念提出后,Vanraden^[10]阐述了如何构建全基因组亲缘关系矩阵,并替换基于系谱构建的亲缘关系矩阵,然后,用混合线性模型来估计育种值,称之为GBLUP。Aguilar等^[11]提出将传统的分子血缘矩阵和全基因组标记构建的亲缘关系矩阵合并,构建成H矩阵替换系谱构建的亲缘关系矩阵,用于估计育种值,这种方法被称为一步法。Meuwisen等^[9]最早提出了两种贝叶斯方法,在这基础上标记效应的先验假设不断改进,产生了一系列的贝叶斯方法:BayesA^[9]、BayesB^[12]、BayesC^[13]、BayesC_π^[14]、BayesR^[15]、BayesLASSO^[16]和BSLMM^[17]等。

2011年,Clark等^[18]用模拟数据研究发现,性状遗传力为0.3左右并受少量QTL控制时,BayesB预测的准确性明显优于GBLUP;Christensen等^[19]于2011年用一步法对杜洛克猪的日增重和饲料转化效率两种性状进行遗传评估,结果优于GBLUP;2015年,Do等^[20]用GBLUP、BayesA、BayesB和BayesLASSO预测杜洛克猪日增重和背膘厚的准确性,研究显示,BayesA的准确性比较好。影响模型预测准确性的因素有很多^[21-22],如SNP的数量、QTL效应的分布、表型及基因型信息和遗传力等^[23],但不同目标性状中预测方法的准确性存在差异。

全基因组选择的优势主要在于提高育种值估计准确性、增加年遗传进展、降低成本等,这将对中国种猪的遗传改良发挥巨大的推动作用^[24]。本研究针对不同的育种目标性状,基于不同假设的统计方法计算育种值估计准确性,为筛选合适的选择方法,制定合理的选育策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验猪群

原始数据来自湖南某种猪场2015-2016年的育种记录,测定母猪有2585头,品种全部为大白猪,体重测定从30~100kg,达100kg时进行活体背膘厚测定,系谱、测定批次、性别信息完整。利用Excel 2010对记录数据进行预处理,剔除表型缺失值、重复数据,校正及标准化,保留样品含量足够的性状,最后纳入分析的性状包括达100kg日龄(AGE100)、达100kg背膘厚(BT100)和母猪乳头数(TN)3个性状。大白种猪的系谱及数据信息见表1。

1.2 基因组SNPs数据的获得与处理

试验猪群的SNPs数据由GeneSeek公司猪50K芯片(Illumina Porcine 50K SNP)测定。用磁珠法从试验猪群采集的耳组织提取全基因组DNA,经检测合格,送交公司完成基因分型,获得原始数据。利用Plink软件对基因型数据进行质量控制。

表 1 达 100 kg 日龄、达 100 kg 背膘厚和乳头数的描述性统计量

Table 1 Descriptive statistics for the age and backfat thickness at 100 kg and teat numbers

性状 Trait	达 100 kg 日龄/d AGE100	达 100 kg 背膘厚/mm BT100	乳头数 TN
个体数 Number of animals	2 585	2 585	2 585
基因型个体数 Number of genotyped animals	573	573	573
父系个体数 Number of sire	174	174	174
母系个体数 Number of sow	1 491	1 491	1 491
最大值 Maximum	203.2	22.57	16
最小值 Minimum	110.0	6.81	11
平均值 Mean	157.2	12.91	14
标准差 Standard deviation	9.67	1.62	0.79
变异系数/% Coefficient of variation	6.15	12.59	5.63

质量控制标准设定为基因型缺失率 10% 以下, 检出率(call rate)90% 以上, 最小等位基因频率(MAF)3% 以上, 哈迪温伯格平衡检验(HWE)为 1×10^{-6} , 最后将获得的 573 个个体和 48 317 个有效 SNPs 用于基因组选择分析。

1.3 基因组选择中的经典模型与假设

1.3.1 BLUP 模型:

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

其中, y 为表型值向量, b 是固定效应向量, μ 是随机效应向量, e 是随机残差效应向量, X 和 Z 分别为对应固定效应和随机效应的设计矩阵。GBLUP 将传统 BLUP 由系谱构建的分子血缘矩阵(A 矩阵)替换为全基因组标记构建的亲缘关系矩阵(G 矩阵)^[10]。SSGBLUP 是利用全基因组标记信息和系谱信息构建的个体间关系矩阵(H 矩阵)代替 A 矩阵^[11], 其核心是构建 H 矩阵的逆矩阵, 构造如下:

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \omega(G_a^{-1} - A_{22}^{-1}) \end{bmatrix}$$

其中, $G_a = \alpha G + \beta A$, A 的下标 2 表示进行基因

分型的个体。

1.3.2 贝叶斯模型:

$$y = Xb + \sum_{i=1}^m Z_i g_i + e$$

其中, y 为表型值向量, X 为固定效应设计矩阵, b 为固定效应向量, Z_i 为第 i 个位点基因型向量(0, 1, 2), g_i 为第 i 个位点估计效应值, e 为残差向量。

1.3.3 基因组选择方法的假设

在全基因组选择中, GBLUP 和 SSGBLUP 假设标记的效应服从正态分布; BayesA 假设所有 SNP 位点都有效应; BayesB 假设少部分标记位点有效应, 大部分染色体片段效应值为 0, 无效应的位点比例为 π ; BayesLASSO 假设标记的效应服从拉普拉斯(Laplace)分布, 拉普拉斯分布等价于方差服从指数分布的正态分布; BayesC、BSLMM (Bayesian sparse linear mixed model) 和 BayesR 都假设标记效应的先验服从混合分布。全基因组选择模型及具体假设见表 2。

表 2 各种全基因组选择的方法及效应分布^[16]Table 2 Different genomic selection methods and effect distributions^[16]

方法 Method	所有标记的效应的假设分布 Assumed distribution of effect	所有标记的效应分布公式 Formula of effect distribution
BLUP	normal	$\beta_i \sim N(0, \sigma_a^2)$
BayesA	t	$\beta_i \sim t(0, \nu, \sigma_a^2)$
BayesB	point-t	$\beta_i \sim \pi t(0, \nu, \sigma_a^2) + (1 - \pi)\delta_0$
BayesC	t mixture	$\beta_i \sim \pi t(0, \nu, \sigma_a^2) + (1 - \pi)t(0, \nu, 0.01\sigma_a^2)$
BayesLASSO	double exponential	$\beta_i \sim DE(0, \theta)$
BSLMM	normal mixture	$\beta_i \sim \pi N(0, \sigma_a^2 + \sigma_b^2) + (1 - \pi)N(0, \sigma_b^2)$
BayesR	point-normal mixture	$\beta_i \sim \pi_1 N(0, \sigma_a^2) + \pi_2 N(0, 0.1\sigma_a^2) + \pi_3 N(0, 0.01\sigma_a^2) + (1 - \pi_1 - \pi_2 - \pi_3)\delta_0$

β 表示标记的效应; DE 表示双指数分布; ν 表示自由度; π 表示比例参数; δ_0 表示为 0

β is effect of marker; DE denotes double exponential distribution; ν is the degree of freedom parameter; π is the scale parameter; δ_0 denotes a point mass at zero

1.4 基因组选择的分析工具

基因组选择的交叉验证(cross-validation)选择 5-倍交叉验证, 先将分型个体作为样本随机等分成 5 份, 然后依次将每一份样本作为测试集, 剩余 4 份作为训练集, 循环 5 次, 使每份样本轮流充当一次测试集, 用估计的 GEBV 和 y_c 的相关性来确定预测的准确性(r)。 y_c 为动物个体随机效应和残差校正后的表型数据($y_c = \hat{g} + \hat{e}$), 最后用相关系数的平均值作为预测准确性的评估指标。

单独地, SSGBLUP 利用所有个体的表型信息、系谱信息和分型个体的基因型信息, 剔除测试集的表型信息, 估计其 GEBV, 再依次循环 5 次, 确定预测的准确性。其中, A_{22} 矩阵的对角线元素和非对角线元素的均值分别是 1.001 4 和 0.028 5, G 矩阵的对角线元素和非对角线元素的均值分别为 0.988 6 和 -0.001 7。参数设置 ω 为 0.95, α 为 0.98, β 为 0.03。

2 结果

2.1 不同亲缘关系大白猪主要性状遗传力的估计

达 100 kg 日龄、达 100 kg 背膘厚和乳头数的描述性统计量见表 1。分别由系谱亲缘关系构建的传统加性血缘关系矩阵和基因组 SNPs 信息构建的遗传关系矩阵, 建立混合线性模型, 用平均信息约束最大似然法(average information restricted maximum likelihood, AIRESML)估计遗传方差和剩余

方差, 通过加性遗传方差占总方差的比例估计各性状的遗传力。由全基因组亲缘关系矩阵估计 AGE100、BT100 和 TN 的遗传力和标准误分别为 0.340(0.078)、0.318(0.078)和 0.140(0.071), 均低于利用传统加性血缘关系矩阵估计 AGE100、BT100 和 TN 的遗传力和标准误 0.584(0.124)、0.416(0.112)和 0.176(0.093)。AGE100 的遗传力最高, BT100 次之, TN 的遗传力最低。TN 性状属于低遗传力性状, AGE100 和 BT100 性状的遗传力估计值均达到中、高等遗传力水平。各性状遗传力和标准误估计结果见表 3。

2.2 大白猪重要性状基因组选择不同模型比较

2.2.1 针对大白猪达 100 kg 日龄的基因组选择交叉验证 通过进行 5-倍交叉验证, 使用 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 对 AGE100 开展基因组预测, 用 GEBV 和 y_c 的相关性来确定预测的准确性, 结果如表 4 所示, AGE100 的准确性分别是 0.342 1、0.361 5、0.329 8、0.332 6、0.322 9、0.327 5、0.327 6 和 0.330 7。从结果中可以看出, 在 AGE100 中估计个体育种值的准确性 SSGBLUP 最高, GBLUP、BayesB、BayesR、BayesA、BSLMM 和 BayesLASSO 次之, BayesC 最低。

2.2.2 针对大白猪达 100 kg 背膘厚的基因组选择交叉验证 通过进行 5-倍交叉验证, 使用 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、

表 3 各性状遗传力估计结果

Table 3 Results of heritability estimation for each trait

性状 Trait	遗传力(标准误) Heritability(SE)	
	系谱亲缘关系 Pedigree relationship	全基因组亲缘关系 Genomic relationship
	AGE100	0.584(0.124)
BT100	0.416(0.112)	0.318(0.078)
TN	0.176(0.093)	0.140(0.071)

BSLMM 和 BayesR 对 BT100 开展基因组预测,用 GEBV 和 y_c 的相关性来确定预测的准确性,结果如表 4 所示,BT100 的准确性分别是 0.272 4、0.336 4、0.318 5、0.327 9、0.331 9、0.320 3、0.325 4 和 0.321 5。从结果中可以看出,在 BT100 中估计个体育种值的准确性 SSGBLUP 最高,BayesC、BayesB、BSLMM、BayesR、BayesLASSO 和 BayesA 次之,准确性最低的是 GBLUP。

2.2.3 针对大白母猪乳头数的基因组选择交叉验证 通过进行 5-倍交叉验证,使用 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 对 TN 开展基因组预测,用 GEBV 和 y_c 的相关性来确定预测的准确性,结果如表 4 所示。TN 的准确性分别是 0.132 3、0.095 5、0.135 1、0.120 4、0.124 4、0.122 9、0.126 0 和 0.132 8。从结果中可以看出,在 TN 中估计 GEBV 的准确性 BayesA 最高,BayesR、GBLUP、BSLMM、BayesC、BayesLASSO 和 BayesB 次之,SSGBLUP 准确性最低。

2.2.4 8 种方法基因组预测效果的比较 对照各遗传力估计值与不同基因组选择模型的预测准确性,可以发现,GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 8 种方法的预测准确性大致表现出与 AGE100、BT100 和 TN 3 种性状遗传力成正比关系。从不同假设的方法来看,在 AGE100 和 BT100 中,SSGBLUP 基因组预测准确性均为最高,在 AGE100 中,GBLUP 和 BayesB 的基因组预测准确性次于 SSGBLUP,而在 BT100 中 BayesC 和 BayesB 的基因组预测准确性次于 SSGBLUP;在 TN 中,BayesA 的基因组预测准确性最高,BayesR 和 GBLUP 的基因组预测准确

性次于 BayesA(表 4)。

表 4 各性状基于不同方法的交叉验证分析结果

Table 4 Results of cross-validation based on different methods for each trait

方法 Method	达 100 kg 日龄 AGE100	达 100 kg 背膘厚 BT100	乳头数 TN
GBLUP	0.342 1	0.272 4	0.132 3
SSGBLUP	0.361 5	0.336 4	0.095 5
BayesA	0.329 8	0.318 5	0.135 1
BayesB	0.332 6	0.327 9	0.120 4
BayesC	0.322 9	0.331 9	0.124 4
BayesLASSO	0.327 5	0.320 3	0.122 9
BSLMM	0.327 6	0.325 4	0.126 0
BayesR	0.330 7	0.321 5	0.132 8

3 讨 论

本研究系统地探讨了基于不同前提假设模型用于猪 3 种不同遗传结构性状基因组选择的相关问题。首先,本研究通过拟合广义线性模型(GLM)对固定效应进行显著性检验,选取显著固定效应校正模型,进而估计不同目标性状遗传力。虽然遗传力估计受标记数量与密度、群体大小及数据记录等因素的影响,本研究分析的对象是已经存在的真实数据集,这些因素均已无法探讨,但数据集中年份、胎次、初生重、日龄及结测体重等因素可作为模型固定效应影响遗传力估计^[25],本研究中估计 AGE100 和 TN 的遗传力略高于相关研究^[26-27],而 BT100 遗传力估计结果略低于相关研究^[26,28]。利用传统加性血缘关系和全基因组亲缘关系估计的遗传力存在差异,原因可能是全基因组亲缘关系矩阵比传统的估计育种值所用的系谱亲缘关系矩阵更真实的反映个体间的遗传关系^[10]。有研究证明,可能由于共同的环境组分使基于系谱亲缘关系的动物模型估计遗传力有较大偏差,过高的估计遗传方差^[29]。本研究中,AGE100 和 TN 遗传力估计结果中利用全基因组亲缘关系矩阵与相关研究更为接近^[26,28],也说明了在猪中估计不同性状时利用基于全基因组标记构建遗传关系矩阵的动物模型可能更加适合。

本研究重点探讨了 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 8 种不同方法对目标性状基因组预测的适用性。发现基因组选择的准确性与性状遗传力估计值呈正相

关,8种方法预测准确性最高的性状是 AGE100,准确性最低的是 TN。考虑目标性状的遗传结构时,对中、高等性状计算基因组估计育种值时 SSGBLUP 有较高的价值,其充分利用了没有进行基因分型个体的系谱信息和基因分型个体的基因型信息^[30],提高了参考群体的数量;BayesB 表现比较稳定可能有较高的选择价值,BayesB 认为大部分(π)标记无效应,只有少部分($1-\pi$)标记具有效应,这小部分标记的条件后验分布采用 t 分布^[9],研究 QTLMAS 的数据表明,BayesB 比 GBLUP、LASSO 和 BayesA 估计个体基因组育种值的准确性要高^[31];在群体数量较小的情况下,GBLUP 计算基因组估计育种值的准确性显然没有想象的低^[32];由于 GBLUP 和 BayesC 在中、高等遗传力性状中表现并不稳定,特定性状可以考虑 GBLUP 和 BayesC。在低等遗传力性状中,首选 BayesA 计算性状的 GEBV 可能有更高的价值。GBLUP 提出的假设是标记位点信息具有相同的先验分布方差,并且服从正态分布,可能不符合生物学和实际情况,BayesR 由于将标记的效应分布分成了不同的梯度^[15],服从含有正态分布的混合分布,而 BayesA 假设服从 t 分布,因此服从 t 分布假设的模型适用于低等遗传力性状的能力可能更强。综合来看,对于基因组预测方法的选择,可能没有绝对的标准,最适的预测方法要考虑目标性状的遗传结构。

本研究计算估计育种值的准确性都在 0.35 以下,准确性偏低^[33-34],且用交叉验证计算每次的准确性不稳定,原因可能是全基因组选择的群体数量较小、抽样误差较大。所以,开展基因组选择时需要综合考虑遗传结构、样本含量以及交叉验证倍数等因素。

4 结论

本研究用 GBLUP、SSGBLUP、BayesA、BayesB、BayesC、BayesLASSO、BSLMM 和 BayesR 8 种方法对大白猪达 100 kg 日龄、达 100 kg 背膘厚和母猪乳头数 3 种性状进行了基因组选择分析。研究发现,性状遗传力对基因组选择的准确性有重要影响,无论用哪种方法,基因组选择准确性最高的是 AGE100,准确性最低的是 TN。在对小样本开展基因组预测时,中、高等遗传力性状可以选择 SSGBLUP,低等遗传力性状可以选择 BayesA,没有适用于所有性状的最优方法。本研究为中国猪育种开展基因组选择提供了重要的参考信息。

参考文献(References):

- [1] HILL W G. Applications of population genetics to animal breeding, from wright, fisher and lush to genomic prediction[J]. *Genetics*, 2014, 196(1): 1-16.
- [2] WALSH B. Quantitative genetics, version 3. 0: where have we gone since 1987 and where are we headed? [J]. *Genetica*, 2009, 136(2): 213-223.
- [3] SOBCZY-SKA M, BLICHARSKI T. Phenotypic and genetic variation in longevity of Polish Landrace sows [J]. *J Anim Breed Gene*, 2015, 132(4): 318-327.
- [4] HARTLEY H O, RAO J N K. Maximum-likelihood estimation for the mixed analysis of variance model [J]. *Biometrika*, 1967, 54(1-2): 93-108.
- [5] MEYER K. Restricted Maximum Likelihood to estimate variance components for mixed models with two random factors [J]. *Genet Sel Evol*, 1987, 19(1): 49-68.
- [6] BASELGA M, CAMACHO J. MIVQUE estimation of genetic parameters for traits of dam and young traits in a prolific species [J]. *J Anim Breed Genet*, 1993, 110(1-6): 253-263.
- [7] 张勤,丁向东,陈瑶生.种猪遗传评估技术研发与评估系统应用[J].中国畜牧杂志,2015,51(8):61-65,84.
ZHANG Q, DING X D, CHEN Y S. Development and application of swine genetic evaluation system in China [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2015, 51(8): 61-65, 84. (in Chinese)
- [8] HENDERSON C R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model [J]. *Biometrics*, 1975, 31(2): 423-447.
- [9] MEUWISSEN T H, HAYES B J, GODDARD M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps [J]. *Genetics*, 2001, 157(4): 1819-1829.
- [10] VANRADEN P M. Efficient methods to compute genomic predictions [J]. *J Dairy Sci*, 2008, 91(11): 4414-4423.
- [11] AGUILAR I, MISZTAL I, JOHNSON D L, et al. Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score [J]. *J Dairy Sci*, 2010, 93(2): 743-752.
- [12] VERBYLA K L, HAYES B J, BOWMAN P J, et al. Accuracy of genomic selection using stochastic search variable selection in Australian Holstein Friesian dairy cattle [J]. *Genet Res (Camb)*, 2009, 91(5): 307-311.

- [13] VERBYLA K L, BOWMAN P J, HAYES B J, et al. Sensitivity of genomic selection to using different prior distributions[J]. *BMC Proc*, 2010, 4(Suppl 1): S5.
- [14] HABIER D, FERNANDO R L, KIZILKAYA K, et al. Extension of the bayesian alphabet for genomic selection[J]. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12(1): 186.
- [15] MOSER G, LEE S H, HAYES B J, et al. Simultaneous discovery, estimation and prediction analysis of complex traits using a bayesian mixture model[J]. *PLoS Genet*, 2015, 11(4): e1004969.
- [16] DE LOS CAMPOS G, NAYA H, GIANOLA D, et al. Predicting quantitative traits with regression models for dense molecular markers and pedigree[J]. *Genetics*, 2009, 182(1): 375-385.
- [17] ZHOU X, CARBONETTA P, STEPHENS M. Polygenic modeling with bayesian sparse linear mixed models[J]. *PLoS Genet*, 2013, 9(2): e1003264.
- [18] CLARK S A, HICKEY J M, VAN DER WERF J H J. Different models of genetic variation and their effect on genomic evaluation[J]. *Genet Sel Evol*, 2011, 43(1): 18.
- [19] CHRISTENSEN O F, MADSEN P, NIELSEN B, et al. Single-step methods for genomic evaluation in pigs [J]. *Animal*, 2012, 6(10): 1565-1571.
- [20] DO D N, JANSS L L G, JENSEN J, et al. SNP annotation-based whole genomic prediction and selection: an application to feed efficiency and its component traits in pigs [J]. *J Anim Sci*, 2015, 93(5): 2056-2063.
- [21] 王延晖, 朱 波, 李俊雅. 基于显性模型的基因组选择中贝叶斯方法研究[J]. 畜牧兽医学报, 2017, 48(1): 60-67.
WANG Y H, ZHU B, LI J Y. Bayesian models including dominant effects for genomic selection[J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2017, 48(1): 60-67. (in Chinese)
- [22] ZHONG S Q, DEKKERS J C M, FERNANDO R L, et al. Factors affecting accuracy from genomic selection in populations derived from multiple inbred lines: a Barley case study [J]. *Genetics*, 2009, 182(1): 355-364.
- [23] HAYES B J, BOWMAN P J, CHAMBERLAIN A J, et al. Invited review: genomic selection in dairy cattle: progress and challenges[J]. *J Dairy Sci*, 2009, 92(2): 433-443.
- [24] 王 晨, 秦 珂, 薛 明, 等. 全基因组选择在猪育种中的应用[J]. 畜牧兽医学报, 2016, 47(1): 1-9.
WANG C, QIN K, XUE M, et al. Application of genomic selection in swine breeding [J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2016, 47(1): 1-9. (in Chinese)
- [25] TOMIYAMA M, KANETANI T, TATSUKAWA Y, et al. Genetic parameters for preweaning and early growth traits in Berkshire pigs when creep feeding is used[J]. *J Anim Sci*, 2010, 88(3): 879-884.
- [26] LI X W, KENNEDY B W. Genetic parameters for growth rate and backfat in Canadian Yorkshire, Landrace, Duroc, and Hampshire pigs [J]. *J Anim Sci*, 1994, 72(6): 1450-1454.
- [27] 张锁宇, 邱小田, 丁向东, 等. 利用关联组估计中国大白、长白及杜洛克猪繁殖性状的遗传参数[J]. 畜牧兽医学报, 2016, 47(3): 429-438.
ZHANG S Y, QIU X T, DING X D, et al. Estimation of genetic parameters by connecting groups for reproductive traits of Yorkshire, Landrace and Duroc pigs in China [J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2016, 47(3): 429-438. (in Chinese)
- [28] BRYNER S M, MABRY J W, BERTRAND J K, et al. Estimation of direct and maternal heritability and genetic correlation for backfat and growth rate in swine using data from centrally tested Yorkshire boars [J]. *J Anim Sci*, 1992, 70(6): 1755-1759.
- [29] ØDEGÅRD J, MEUWISSEN T H E. Estimation of heritability from limited family data using genome-wide identity-by-descent sharing [J]. *Genet Sel Evol*, 2012, 44(1): 16.
- [30] LEGARRA A, AGUILAR I, MISZTAL I. A relationship matrix including full pedigree and genomic information [J]. *J Dairy Sci*, 2009, 92(9): 4656-4663.
- [31] NADAF J, RIGGIO V, YU T P, et al. Effect of the prior distribution of SNP effects on the estimation of total breeding value [J]. *BMC Proc*, 2012, 6(Suppl 2): S6.
- [32] DONG L S, XIAO S J, WANG Q R, et al. Comparative analysis of the GBLUP, emBayesB, and GWAS algorithms to predict genetic values in large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 460.
- [33] MOSER G, KHATKAR M S, HAYES B J, et al. Accuracy of direct genomic values in Holstein bulls and cows using subsets of SNP markers [J]. *Genet Sel Evol*, 2010, 42(1): 37.
- [34] MEUWISSEN T H E, ODEGARD J, ANDERSEN-RANBERG I, et al. On the distance of genetic relationships and the accuracy of genomic prediction in pig breeding [J]. *Genet Sel Evol*, 2014, 46(1): 49.