

不同动物模型对安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计的比较分析

冯小芳¹ 蒋秋斐² 封元² 王瑜² 母童¹ 黎明³ 陈亚飞¹

王影¹ 蔡正云¹ 张娟¹ 顾亚玲^{1*}

(1. 宁夏大学 农学院, 银川 750021;

2. 宁夏畜牧工作站, 银川 750001;

3. 宁夏海原县九彩乡人民政府, 宁夏 海原 755200)

摘要 旨在分析不同动物模型对宁夏地区安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计的影响, 筛选出估计生长性状遗传参数的最佳动物模型。本研究使用包含或剔除母体遗传效应、母体永久环境效应及母体与直接遗传效应之间是否存在协方差来区分6种动物模型, 借助DMU软件的DMU_AI模块, 利用约束最大似然法(AI-REML)估计安格斯牛周岁生长性状的遗传参数。利用赤池信息准则(AIC)和似然比检验(LRT)来确定最佳动物模型。结果表明: 1)在不考虑母体效应的模型中(模型1), 周岁体重、体高、体长和胸围的直接遗传力分别为 0.59 ± 0.02 、 0.52 ± 0.03 、 0.20 ± 0.04 和 0.52 ± 0.03 ; 2)在考虑母体加性遗传效应及其与直接加性遗传效应的协方差模型中(模型4), 直接遗传力和母体效应的遗传力升高, 总遗传力值降低; 3)模型4估计的周岁体重、体高、体长和胸围的直接遗传力分别为 0.77 ± 0.01 、 0.73 ± 0.03 、 0.33 ± 0.04 和 0.70 ± 0.03 , 母体效应遗传力分别为 0.50 ± 0.05 、 0.51 ± 0.05 、 0.10 ± 0.04 和 0.23 ± 0.04 , 总遗传力分别为 0.16 ± 0.06 、 0.12 ± 0.05 、 0.11 ± 0.01 和 0.32 ± 0.01 。综上, 基于本研究发现模型4对安格斯牛周岁生长性状的遗传参数估计效果最佳, 为宁夏地区安格斯牛核心群的选育提高提供理论依据。

关键词 安格斯牛; 生长性状; 动物模型; 遗传参数; 母体遗传效应

中图分类号 S823.8

文章编号 1007-4333(2022)09-0072-11

文献标志码 A

Comparison analysis of genetic parameter estimation of Angus cattle's one-year-old growth traits by different animal models

FENG Xiaofang¹, JIANG Qiufei², FENG Yuan², WANG Yu², MU Tong¹, LI Ming³, CHEN Yafei¹,

WANG Ying¹, CAI Zhengyun¹, ZHANG Juan¹, GU Yaling^{1*}

(1. School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China;

2. Animal Husbandry Extension Station, Yinchuan 750001, China;

3. Ningxia Haiyuan County Jiucai Township People's Government, Haiyuan 755200, China)

Abstract To analyze the effects of different animal models on the estimation of genetic parameters of growth traits of one-year-old growth traits of Angus cattle in Ningxia, and to identify the best animal model for estimating genetic parameters of growth traits, six animal models were distinguished by the inclusion or exclusion of maternal genetic effects, maternal permanent environmental effects and the presence or absence of covariance between maternal and direct genetic effects in the study. The constrained maximum likelihood method (AI-REML) with the help of the DMU_AI module of DMU software was used to estimate genetic parameters for the one-year-old growth traits of Angus cattle. The Akaike information criterion (AIC) and likelihood ratio test (LRT) were used to determine the best animal model for

收稿日期: 2021-03-20

基金项目: 宁夏自然科学基金项目(2021AAC03005)

第一作者: 冯小芳, 博士研究生, E-mail: xiaofangf@yeah.net

通讯作者: 顾亚玲, 教授, 主要从事动物遗传育种与繁殖研究, E-mail: guyaling@sina.com

each growth trait. The results showed that: 1) For the model without maternal effects (model 1), the direct heritability of body weight, body height, body length and chest circumference were 0.59 ± 0.02 , 0.52 ± 0.03 , 0.20 ± 0.04 , and 0.52 ± 0.03 , respectively; 2) For the model of considering maternal additive heritability effects and covariance with direct additive heritability effects (model 4), the values of direct heritability and maternal effects heritability increased, and the total heritability decreased; 3) The direct heritability of body weight, body height, body length and chest circumference estimated by model 4 were 0.77 ± 0.01 , 0.73 ± 0.03 , 0.33 ± 0.04 and 0.70 ± 0.03 , respectively, and the maternal effects heritability was 0.50 ± 0.05 , 0.51 ± 0.05 , 0.10 ± 0.04 and 0.23 ± 0.04 , respectively, and the total heritability was 0.16 ± 0.06 , 0.12 ± 0.05 , 0.11 ± 0.01 and 0.32 ± 0.01 . In conclusion, it was found that model 4 was the best for estimating genetic parameters for growth traits of one-year-old growth traits of Angus cattle, which can provide the theoretical basis for the breeding and improvement of Angus core group in Ningxia.

Keywords Angus cattle; growth traits; animal models; genetic parameters; maternal effects

周岁生长发育性状是衡量肉牛经济价值的一类重要指标,周岁体重和体尺性状不仅能够反映出肉牛的生长发育状况,也能作为判断小母牛初配时间的依据,因为小母牛初配前较高的周岁体重和良好的体况储存营养和能量的能力较瘦弱的母牛强,在小母牛排卵期间便可调动这些能量,起到代谢缓冲的作用。肉牛生长发育性状的选择是肉牛育种计划中最重要的一项内容,而准确估计肉牛生长性状的遗传参数是科学制定育种方案的前提。

目前,研究肉牛生长发育性状使用较多的模型是简单的直接加性遗传效应模型,因为该模型考虑了全部的亲缘关系,估计的残差方差最小,且该模型估计的遗传力属于狭义遗传力,遗传具有稳定性,不会随着世代的增加和环境的变化而大幅度波动。朱波等^[1]利用该模型估计了西门塔尔牛初生、6、12、18和24月龄重遗传力值分别为0.44、0.42、0.35、0.38和0.46;董刚辉等^[2]利用此模型估计了三河牛成母牛体重、体高和体斜长等15个生长发育性状的遗传参数估计值;周振勇等^[3]利用简单动物模型估计出新疆褐牛各阶段体重和体尺性状属于中等遗传力。在肉牛生长性状的选择中,除考虑系统环境效应外,同时也应考虑直接加性遗传效应、母体遗传效应和永久性环境效应的影响^[4]。尤其考虑母体遗传效应在肉牛选择中的影响,特别是在直接加性遗传效应和母体遗传效应之间存在对立关系的情况下,模型中忽略母体遗传效应时会导致对总遗传力的高估。Sanad等^[5]估计弗里西亚牛的泌乳期、产奶量和空怀天数等性状时,认为模型中包含母体遗传效应及其与个体遗传效应的协方差比简单的动物加性效应模型对数据具有更好的拟合效果。Rumph等^[6]对海福特牛不同季节性成熟体重进行遗传参数估计时,认为包括母体遗传和母体永久性环境效应,

以及直接遗传和直接永久性环境效应的模型最符合遗传参数估计。Ulutas等^[7]从只有直接加性效应的模型到还包括加性母体效应、母体永久环境效应以及直接加性效应和母体加性效应之间的协方差模型获得威尔士黑牛断奶前(100 d)和断奶后(300 d)体重的遗传力估计值,根据似然比检验发现100 d体重最合适的模型是具有直接加性效应和母体加性效应的模型,300 d体重只有直接加性效应的模型是最合适的。Kamprasert等^[8]用单变量和多变量的4种动物模型对婆罗门牛出生、200、400和600 d生长发育性状进行方差组分估计,发现断奶前性状受母畜遗传和永久环境效应影响,400和600 d性状最适模型为只有直接加性效应的模型。因此,通过选择合理的模型是提高遗传参数估计准确性的重要手段。一般来说,动物模型被认为是广泛应用的首选模型^[9],该模型能够充分利用数据集中的所有亲缘关系,被分为直接遗传效应、母体遗传效应和母体永久环境效应模型^[10-11]。

宁夏地区近年来引进大量的黑安格斯牛,这些牛很快适应了宁夏地区特有的生长环境,目前安格斯牛已经成为宁夏地区肉牛发展的重要基础。因此,需要一个合适的育种方案来进行遗传改良,选择一种最优的动物模型来估计遗传参数对于育种改良的遗传选择进展是至关重要的一步。本研究采用包括环境效应和遗传效应在内的6种动物模型估计安格斯牛周岁生长发育性状的遗传参数,旨在探讨母体效应对各研究性状的影响,同时通过比较不同模型估计的方差组分和遗传参数间的差异,筛选出最佳估计模型来提高遗传参数估计的准确性,有助于宁夏地区安格斯牛育种计划的进一步实施^[12],以期宁夏地区安格斯牛核心群选育和制定科学合理的选种选配方案提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 数据收集与整理

本研究收集 2014—2020 年宁夏地区 6 个安格斯牛核心群选育场的安格斯牛周岁生产性能测定记录和系谱资料,其中周岁生产性能测定记录包括公母牛体重(Body weight, BW)、体高(Body height,

BH)、体长(Body length, BL)和胸围(Chest girth, CG),对原始数据记录进行预处理,剔除父号和母号记录缺失和 inaccurate 记录、表型值异常和在平均值 ± 3 倍标准差($\bar{X} \pm 3SD$)之外的记录后,最终得到的数据集包含来自 29 头公牛和 1 641 头母牛后代的 3 065 条记录数据用于遗传参数估计,数据的具体描述性统计见表 1。

表 1 安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计数据描述性统计结果

Table 1 Results of descriptive statistics for data on estimated genetic parameters for growth traits at the age of one year in Angus cattle

性状 Trait	数据量 Amount of data	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV	最大值 Max	最小值 Min
BW	3 065	307.01	55.93	18.22	419.00	201.00
BH	3 065	114.35	8.32	7.28	139.00	96.00
BL	3 065	127.56	13.67	10.71	200.00	103.00
CG	3 065	154.56	16.97	10.98	203.00	116.00

注:BW:体重;BH:体高;BL:体长;CG:胸围。下同。

Note: BW: body weight; BH: body height; BL: body length; CG: chest girth. The same below.

1.2 参数估计模型

采用六种单性状动物模型估计安格斯牛生长性状的遗传参数,所有模型都包含直接加性遗传效应,这是模型 1 中唯一的随机效应;模型 2 包括母体永久环境效应;模型 3 包括母体遗传效应;模型 4 与模型 3 相同,但直接加性遗传效应和母体遗传效应之间存在协方差;模型 5 包括母体遗传效应和母体永久环境效应;模型 6 与模型 5 相同,但在直接加性遗传效应和母体遗传效应之间存在协方差。每个性状的模型如下:

$$\text{模型 1: } y = Xb + Z_1a + e$$

$$\text{模型 2: } y = Xb + Z_1a + Z_3c + e$$

$$\text{模型 3: } y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \quad \sigma_{a,m} = 0$$

$$\text{模型 4: } y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \quad \sigma_{a,m} \neq 0$$

$$\text{模型 5: } y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e \quad \sigma_{a,m} = 0$$

$$\text{模型 6: } y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e \quad \sigma_{a,m} \neq 0$$

式中: y 为各性状的观测值向量; b 为固定效应向量(场年效应:6 个饲养场和 7 个出生年度共 14 个效应水平;年季效应:7 个出生年度和 4 个季节共计 28 个效应水平;性别效应:公畜和母畜 2 个效应水平); a 、 m 、 c 和 e 分别为直接加性遗传效应向量、母体遗传效应向量、母体永久环境效应向量和残差效应向量; X 、 Z_1 、 Z_2 和 Z_3 分别为固定效应、直接加性遗传

效应、母体遗传效应和母体永久环境效应的结构矩阵。

总遗传力根据以下公式计算:

$$h_T^2 = (\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{a,m}) / \sigma_p^2 [13]$$

式中: $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{a,m} + \sigma_c^2 + \sigma_e^2$, h_T^2 为总遗传力, σ_a^2 为直接加性遗传方差, σ_m^2 为母体加性遗传方差, $\sigma_{a,m}$ 为直接遗传效应和母体遗传效应之间的协方差, σ_c^2 为母体永久环境方差, σ_e^2 为残差方差, σ_p^2 为表型方差。

1.3 固定效应显著性检验

利用 SAS 9.2 统计分析软件的 GLM 过程,分析场-年效应、年-季效应和性别效应对周岁体重(BW)、体高(BH)、体长(BL)和胸围(CG)的显著性检验,检验结果见表 2。

1.4 不同模型间的比较方法

评价具有嵌套关系的不同动物模型采用赤池信息准则(AIC)和似然比(LR)检验进行遗传参数估计效果检验,从而确定安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计的最优动物模型。AIC 的计算公式为

$$AIC = 2k - 2\ln(L_{\text{Max}}) \quad (1)$$

式中: L_{Max} 为最大似然函数值, k 为需要估计的参数个数。增加模型中参数个数能够提高拟合的优度,但易造成过度拟合,所以 AIC 在奖励拟合优度(由似

表 2 生长发育性状固定效应显著性检验结果 (F 值)Table 2 Results of fixed effects significance tests for growth and developmental traits (F value)

性状 Traits	场-年 Farm-year	年-季 Year-season	性别 Gender
BW	207.62***	42.71***	23.30***
BH	292.15***	34.33***	5.86**
BL	142.36***	29.28***	21.10***
CG	68.88***	50.36***	12.90**

Note: *** : $P < 0.0001$; ** : $P < 0.01$.

然函数评估)的同时会惩罚一个估计参数数量递增函数。给定数据的一组候选模型中首选模型是 AIC 值最小的模型^[14]。判断是否可以简化模型 I 为模型 II 的标准,用似然比检验(LRT):

$$LR = -2 \ln \frac{(L_{\text{Max}} | \text{模型 I})}{(L_{\text{Max}} | \text{模型 II})} = [-2 \ln(L_{\text{Max}} | \text{模型 I})] - [-2 \ln(L_{\text{Max}} | \text{模型 II})] \quad (2)$$

式中:LR 为似然比值, L_{Max} 模型 I 和 L_{Max} 模型 II 分别为 2 个不同模型下的最大似然函数值,模型 I 是模型 II 的子模型,LR 近似服从卡方分布,自由度为两模型估计参数个数之差,然后根据卡方分布临界值表判断模型差异是否显著,如果差异显著,说明增加的参数对该性状具有显著影响,否则没有^[15]。

2 结果与分析

2.1 不同动物模型对安格斯牛生长性状方差组分的估计

2.1.1 不同动物模型对周岁体重方差组分和遗传参数估计

不同模型估计的安格斯牛周岁体重方差组分和遗传参数见表 3,在不考虑直接加性遗传效应与母体遗传效应间协方差的 4 个模型中,模型 1 估计的 h_a^2 (0.59 ± 0.02) 均高于模型 2、3 和 5,且模型 2、3 和 5 估计的 h_c^2 相同,均为 0.48。在有协方差的模型 4 和模型 6 中, h_a^2 和 h_m^2 的估计值增加且两模型估计的 h_a^2 和 h_m^2 结果相同,分别为 0.77 ± 0.01 和 0.50 ± 0.05 。 c^2 估计值较低,估计值范围在 $0.00 \pm 0.01 \sim 0.17 \pm 0.01$ 。 h_f^2 在不同模型中估计结果差别较明显,其中估计值最大的模型是模型 1,为 0.59 ± 0.02 ,最小的模型是考虑了协方差的模型 4 和模型 6,估计值均为

0.16 ± 0.06 。

2.1.2 不同动物模型对周岁体高方差组分和遗传参数估计

不同模型估计安格斯牛周岁体高的方差组分和遗传参数详见表 4, h_a^2 的估计值范围在 $0.42 \pm 0.02 \sim 0.73 \pm 0.03$, h_m^2 的估计值范围为 $0.04 \pm 0.08 \sim 0.51 \pm 0.05$,其中, h_a^2 和 h_m^2 估计结果最大的模型均为考虑了直接加性遗传效应和母体遗传效应协方差的模型 4 和模型 6,在不考虑此协方差的其他模型中,模型 1 估计的 h_a^2 (0.52 ± 0.03) 高于模型 2、3 和 5。模型 2、5 和 6 估计的 c^2 均较低,变化范围为 $0.00 \pm 0.01 \sim 0.16 \pm 0.01$ 。 h_f^2 的估计值范围为 $0.12 \pm 0.05 \sim 0.52 \pm 0.03$,估计结果最大的模型是将动物本身作为唯一随机效应的模型 1,估计值最小的模型是考虑了协方差的模型 4 和模型 6。

2.1.3 不同动物模型对周岁体长方差组分和遗传参数估计

不同模型估计安格斯牛周岁体长的方差组分和遗传参数详见表 5,在不考虑直接遗传效应与母体遗传效应间协方差的模型 1、2、3 和 5 中, h_a^2 和 h_f^2 的估计值均相同,为 0.20,当考虑此协方差时, h_a^2 的估计值增加,模型 4 和模型 6 均增加到 0.33 ± 0.04 ,此时 h_f^2 估计值下降,模型 4 和模型 6 均减小到 0.11, h_m^2 的估计值在不考虑协方差的模型中为零,在考虑协方差的模型中估计值为 0.10,考虑了母体永久环境效应的模型中,对 σ_e^2 和 c^2 的估计值均为零。

2.1.4 不同动物模型对周岁胸围方差组分和遗传参数估计

不同模型估计安格斯牛周岁胸围的方差组分和遗传参数详见表 6, h_a^2 的估计值范围在 $0.49 \pm 0.02 \sim 0.70 \pm 0.07$, h_m^2 的估计值范围为 $0.04 \pm 0.01 \sim$

表 5 不同动物模型估计的周岁体长方差组分和遗传参数

Table 5 Variance components and genetic parameters of body length at the age of one year estimated by different animal models

模型 Model	σ_a^2	σ_m^2	$\sigma_{a,m}$	σ_c^2	σ_e^2	σ_p^2	$h_a^2 \pm SE$	$h_m^2 \pm SE$	$C^2 \pm SE$	$h_T^2 \pm SE$	$r_{a,m}$
1	33.65			138.60	172.25	0.20±0.04	0.20±0.04			0.20±0.04	
2	33.65	0.00		138.60	172.25	0.20±0.02	0.20±0.02	0.00±0.01		0.20±0.02	
3	33.65	0.00		138.60	172.25	0.20±0.02	0.00±0.02			0.20±0.01	
4	58.29	17.72	-32.14	131.98	175.85	0.33±0.04	0.10±0.04			0.11±0.01	-0.99
5	33.65	0.00		138.60	172.25	0.20±0.03	0.00±0.06	0.00±0.06		0.20±0.01	
6	57.75	17.27	-31.58	132.26	175.69	0.33±0.04	0.10±0.01	0.00±0.06		0.11±0.02	-0.99

表 6 不同动物模型估计的周岁胸围方差组分和遗传参数

Table 6 Variance components and genetic parameters of chest girth at the age of one year estimated by different animal models

模型 Model	σ_a^2	σ_m^2	$\sigma_{a,m}$	σ_c^2	σ_e^2	σ_p^2	$h_a^2 \pm SE$	$h_m^2 \pm SE$	$C^2 \pm SE$	$h_T^2 \pm SE$	$r_{a,m}$
1	123.49			112.12	235.61	0.52±0.03	0.52±0.03			0.52±0.03	
2	115.79	8.59		110.05	234.43	0.49±0.02	0.49±0.02	0.04±0.01		0.49±0.02	
3	115.20	9.24		109.98	234.42	0.49±0.02	0.04±0.01			0.51±0.00	
4	170.10	55.17	-80.06	97.95	243.16	0.70±0.03	0.23±0.04			0.32±0.01	-0.83
5	115.17	9.13		109.97	234.42	0.49±0.02	0.04±0.03	0.00±0.04		0.51±0.05	
6	170.10	55.17	-80.06	97.95	243.16	0.70±0.07	0.23±0.01	0.00±0.08		0.32±0.02	-0.85

0.23±0.04,其中, h_a^2 和 h_m^2 估计结果最大的模型均为考虑了直接加性遗传效应和母体遗传效应协方差的模型4和模型6,在不考虑此协方差的其他模型中,模型1估计的 h_a^2 (0.52±0.03)高于模型2、3和5的估计值。模型2、5和6估计的 C^2 均较低,变化范围为0.00±0.04~0.04±0.01。 h_f^2 的估计值范围为0.32±0.01~0.52±0.03,估计结果最大的模型是将动物本身作为唯一随机效应的模型1,估计值最小的模型是考虑了协方差的模型4和模型6。

2.2 不同动物模型间的比较

2.2.1 赤池信息准则(AIC)比较不同动物模型

不同动物模型的-2lnL值和AIC值列于表7,通过比较不同动物模型AIC信息标准值,发现模型4对于安格斯牛周岁体重、体高、体长和胸围的AIC值均比其他模型低,表明模型4对安格斯牛周岁生长性状的遗传参数估计效果最佳。

2.2.2 似然比检验(LRT)比较不同动物模型

不同动物模型卡方检验结果列于表8,结果显示,对于周岁体重和体高,模型1与其他模型的卡方检验差异极显著($P<0.01$),模型2与模型4和6以及模型3与模型4和6卡方检验差异均极显著($P<0.01$),模型2和模型3分别与模型5卡方检验差异均不显著($P>0.05$),模型6与模型4的卡方检验差异不显著($P>0.05$),与模型5差异极显著($P<0.01$)。对于周岁体长和胸围,模型4和模型6均与模型1、2和3卡方检验差异极显著($P<0.01$),模型6与模型5也存在极显著差异($P<0.01$),其余模型间差异均不显著($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 不同动物模型估计效果的比较

不同遗传参数估计模型中,随机效应对安格斯牛周岁体重、体高、体长和胸围的影响比较相似,母体永久环境效应(模型2)、母体加性遗传效应(模型3)以及母体永久环境和母体遗传效应同时相加(模型5)的拟合模型AIC值比较一致,且模型间的卡方检验没有显著差异($P>0.05$),但母体遗传效应及其与个体直接加性遗传效应的协方差(模型4)相加时导致AIC值降低,该模型与模型6相比差异不显著($P>0.05$),表明安格斯牛生长性状遗传参数估计的最佳模型为模型4,这些性状受加性遗传效应和母体遗传效应及其协方差的影响很大。不同性状的遗传力估计值取决于拟合的模型,用模型2、3和

5估计的安格斯牛周岁体重、体高和胸围的个体加性遗传效应值近似相同,体重的估计值均为0.48,体高的估计值在0.42±0.02~0.43±0.02,胸围的估计值均为0.49±0.02,但将动物本身作为唯一随机效应的模型1,比模型2、3和5对个体加性遗传效应的估计值要高,同样的,根据模型1,估计不同品种牛体重的遗传力值也很高^[16-17]。在不考虑个体与母体加性遗传效应的协方差模型中,周岁体重、体高、体长和胸围的直接遗传力和母体效应遗传力估计值较低,但在有此协方差的模型中,估计值增加。Shokrollahi等^[18]利用有协方差的模型估计所研究性状的遗传参数时,也出现了估计值增加的情况,认为这可能是由于直接加性遗传效应与母体遗传效应之间的负相关所影响。

3.2 不同动物模型对周岁生长性状遗传参数的估计

在本研究中,周岁体重的直接遗传力估计值范围为0.48±0.01~0.77±0.01,不同群体的安格斯牛周岁体重遗传力也存在一定差异性,Robinson^[19]估计的安格斯牛周岁体重的直接遗传力0.24;Rafael等^[20]和Meyer等^[21]估计安格斯牛周岁体重的遗传力分别为0.27和0.50。本研究周岁体重母体遗传力范围为0.11±0.09~0.50±0.05,对周岁体重的影响较大,是否是由于断奶较迟或母体效应对断奶应激效应作用的结果有待进一步研究。且周岁体重直接-母体效应的遗传相关($r_{a,m}$)为-0.92,结合Meyer^[22]对初生重、断奶重和周岁重直接-母体效应遗传相关估计值(分别为0.06、-0.29和-0.65)可以看出母体效应对犊牛的影响可持续到周岁重。其他品种牛周岁重的直接遗传力和母体遗传力估计在文献中也有很多报道,取值范围也很大,文献中报道的周岁重遗传力估计值范围为0.16~0.73^[23]。Pelicioni等^[24]估计古泽拉特牛直接遗传力在0.02~0.16,呈中低值,母体遗传力估计略高(0.00~0.24);Diop等^[25]估计的戈布拉牛周岁体重的直接遗传力和母体遗传力的估计值分别为0.24和0.21;Barros等^[26]估计内洛尔黄牛周岁体重直接遗传力为0.54,母体遗传力估计值很低,接近于零;Fernando等^[27]利用多性状动物模型分析得到12月龄体重直接遗传力估计值为0.29,母体遗传力为0.02;在本研究最佳模型中,周岁体重的直接遗传力为0.77±0.01,本研究的高遗传力估计值与Lopes等^[28]用贝叶斯方法估计的内洛尔黄牛周岁重遗传力值接近(0.72)。高于用简单动物模型估计

表 7 不同动物模型 $-2\ln L$ 值和 AIC 信息标准值
Table 7 $-2\ln L$ values and AIC information standard values for different animal models

模型 Model	参数个数 Number of parameters	BW		BH		BL		CG	
		$-2\ln L$	AIC	$-2\ln L$	AIC	$-2\ln L$	AIC	$-2\ln L$	AIC
1	2	21 589.88	21 593.88	11 558.01	11 562.01	15 565.69	15 569.69	15 944.43	15 948.43
2	3	21 557.40	21 563.40	11 528.69	11 534.69	15 565.69	15 571.69	15 942.97	15 948.97
3	3	21 556.16	21 562.16	11 530.15	11 536.15	15 565.69	15 571.69	15 942.21	15 948.21
4	4	21 480.39	21 488.39	11 458.22	11 466.22	15 549.87	15 557.87	15 913.91	15 921.91
5	4	21 555.83	21 563.83	11 528.51	11 536.51	15 565.69	15 573.69	15 942.21	15 950.21
6	5	21 480.39	21 490.39	11 458.22	11 468.22	15 553.16	15 563.16	15 913.91	15 923.91

表 8 不同动物模型卡方检验分析

Table 8 Cardinality test analysis of different animal models

模型 Model	2 : 1	3 : 1	4 : 1	5 : 1	6 : 1	4 : 2	5 : 2	6 : 2	4 : 3	5 : 3	6 : 3	6 : 4	6 : 5
BW	32.48***	33.72***	109.49***	34.05***	109.49***	77.01***	1.57	77.01***	75.77***	0.33	75.77***	0.00	75.44***
BH	29.32***	27.86***	99.79***	29.51***	99.79***	70.47***	0.18	70.47***	71.94***	1.65	71.94***	0.00	70.29***
BL	0.00	0.00	15.82**	0.00	12.53**	15.82***	0.00	12.53***	15.82***	0.00	12.53***	3.28	12.53***
CG	1.45	2.22	30.52***	2.22	30.52***	29.07***	0.77	29.07***	28.30***	0.00	28.30***	0.00	28.30***

注: BW: 体重; BH: 体高; BL: 体长; CG: 胸围; 表中数字 1、2、3、4、5 和 6 分别代表模型 1、模型 2、模型 3、模型 4、模型 5 和模型 6。***: $P < 0.0001$; **: $P < 0.01$; ns: $P > 0.05$

Note: BW: Body weight; BH: Body height; BL: Body length; CG: Chest girth; The numbers 1, 2, 3, 4, 5 and 6 in the table represent model 1, model 2, model 3, model 4, model 5 and model 6, respectively.

的泰国婆罗门牛周岁体重遗传力(0.20 ± 0.02)^[29]、比利时蓝牛13月龄体重遗传力(0.51)^[30]和内洛尔牛周岁体重遗传力估计值(0.37 ± 0.03)^[31]。由表4~表6可知,安格斯牛周岁体高、体长和胸围的直接遗传力分别为 $0.42 \pm 0.02 \sim 0.73 \pm 0.03$ 、 $0.20 \pm 0.02 \sim 0.33 \pm 0.04$ 和 $0.49 \pm 0.02 \sim 0.70 \pm 0.07$,母体遗传力分别为 $0.04 \pm 0.08 \sim 0.51 \pm 0.05$ 、 $0.00 \pm 0.02 \sim 0.10 \pm 0.04$ 和 $0.04 \pm 0.01 \sim 0.23 \pm 0.04$ 。在其他肉牛品种中,对体高、体长和胸围的遗传力估计也有相关报道,汪聪勇等^[32]估计了夏南牛周岁体高、体长和胸围的遗传力估计值分别为0.57、0.49和0.39。周桂珍等^[33]估计西门塔尔牛体高、体长和胸围的遗传力估计值分别为0.67、0.67和0.56。Kamprasert等^[8]估计出婆罗门牛400日龄体长和胸围的遗传力估计值分别为0.48和0.36。Supriyantono等^[34]估计的周岁巴厘牛体高、体长和胸围的遗传力估计值分别为0.41、0.38和0.40。本研究和其他学者研究表明,周岁生长发育性状是中等偏高遗传力的性状。综上所述,不同的研究得出不同结果的可能原因是使用的品种不同,不同的饲养环境条件以及不同的拟合模型,在大多数的动物模型中忽略了母体遗传效应及其与直接加性遗传效应的协方差,也有可能是该地区安格斯牛群体刚进入选择阶段,选择强度较低,导致遗传基础一致性较差,即 σ_a^2 增大,遗传力相应的增高。

3.3 不同动物模型对周岁生长性状遗传参数估计的影响

本研究中,在考虑母体效应而不考虑母体遗传效应与加性遗传效应的协方差时(模型2、3和5),与只考虑直接加性遗传效应时(模型1)降低了直接遗传力的估计值。因为在不考虑母体效应的情况下,母体方差的一部分将包括在加性遗传方差的估计中。因此,包含母体效应将具有降低直接遗传力估计值的效果。当同时考虑母体遗传效应及其与直接加性遗传效应的协方差时(模型4和6),直接遗传力和母体遗传力值增加,总遗传力值降低明显。这可能与直接加性遗传效应与母体遗传效应间呈较强的负相关有关,表明母体遗传效应对安格斯牛生长性状的影响是负效应,即生长较快的母牛不一定有好的母性能力。因此在生长性状遗传参数估计时,需要考虑母体遗传效应。体重、体高、体长和胸围的总遗传力估计值范围分别为 $0.16 \pm 0.05 \sim 0.59 \pm 0.02$ 、 $0.12 \pm 0.03 \sim 0.52 \pm 0.03$ 、 $0.11 \pm 0.01 \sim 0.20 \pm$

0.04 和 $0.32 \pm 0.01 \sim 0.52 \pm 0.03$,总遗传力代表了基于表型值估计选择反应的均值,估计可能受到所使用的品种、模型和数据大小的影响^[35],在只考虑直接加性遗传效应而不考虑其他效应影响的模型中,总遗传力的估计值最高,母体效应及其与个体加性遗传效应的协方差都具有降低总遗传力估计值的影响。本研究不同动物模型中,母体永久环境效应估计值很低,甚至为零,表明该效应对总遗传力估计结果影响较小,Gemeda等^[36]将母体永久环境方差归因于母体的子宫状况,与母体的子宫容量、母性的行为和妊娠晚期的饲喂有关,母性行为很可能反映了母体的生育能力。本研究通过研究不同动物模型的方差组分和遗传参数间的差异性,筛选安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计的最佳动物模型,以期安格斯牛群体的育种方案优化,选育提高以及科学选种提供科学依据。

4 结论

通过比较不同动物模型,确定模型4为宁夏地区安格斯牛周岁生长性状遗传参数估计的最佳模型,该模型考虑了母体遗传效应及其与直接加性遗传效应之间负的协方差对周岁生长性状的影响在安格斯牛选择中都需考虑。模型中母体永久环境效应估计值很低,该部分效应对性状的表型影响较小,且可能随着世代的增加而消失,故该部分效应对周岁生长性状的影响可忽略。

参考文献 References

- [1] 朱波,李姣,汪聪勇,徐凌洋,陈燕,高雪,张路培,高会江,李俊雅.我国肉用西门塔尔牛群体生长发育性状遗传参数估计及其遗传进展[J].畜牧兽医学报,2020,51(8):1833-1844
Zhu B, Li J, Wang C Y, Xu L Y, Chen Y, Gao X, Zhang L P, Gao H J, Li J Y. Genetic parameter and genetic gain estimation for growth and development traits in Chinese Simmental beef cattle[J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2020, 51(8): 1833-1844 (in Chinese)
- [2] 董刚辉,张旭,王雅春,吴宏军,刘爱荣,张毅,王东升,崔久辉,袁鹏,姜立鑫,周磊,赵健.三河牛成年母牛体尺体重性状遗传参数估计[J].畜牧兽医学报,2017,48(10):1843-1854
Dong G H, Zhang X, Wang Y C, Wu H J, Liu A R, Zhang Y, Wang D S, Cui J H, Yuan P, Jiang L X, Zhou L, Zhao J. Genetic parameter estimation of body size and weight of adult Sanhe cows[J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2017, 48(10): 1843-1854 (in Chinese)

- [3] 周振勇, 李红波, 闫向民, 张金山, 杜玮, 张杨. 新疆褐牛主要经济性状的遗传参数估计[J]. 中国农学通报, 2015, 31(2): 8-12
Zhou Z Y, Li H B, Yan X M, Zhang J S, Du W, Zhang Y. Genetic parameter estimation of Xinjiang brown cattle's main economic characters[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(2): 8-12 (in Chinese).
- [4] Vostry L, Pýibyl J, Veselá Z, Jakubec V. Selection of a suitable data set and model for the estimation of genetic parameters of the weaning weight in beef cattle[J]. *Archives Animal Breeding*, 2007, 50(6): 562-574
- [5] Sanad S S, Gharib M G. Estimation of genetic parameters for some productive and reproductive traits with six different models for Friesian cattle raised in Egypt [J]. *Egyptian Journal of Agricultural Research*, 2017, 95(3): 1311-1323
- [6] Rumph J M, Koch R M, Gregory K E, Cundiff L V, van Vleck L D. Comparison of models for estimation of genetic parameters for mature weight of Hereford cattle[J]. *Journal of Animal Science*, 2002, 80(3): 583-590
- [7] Ulutaş Z, Dewi I A, Saatçi M. Six different models for estimation of genetic parameters and breeding values for pre-weaning and post-weaning weights in suckler cattle [J]. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science*, 2001, 25(2): 179-184
- [8] Kamprasert N, Duijvesteijn N, van der Werf J H J. Estimation of genetic parameters for BW and body measurements in Brahman cattle[J]. *Animal*, 2019, 13(8): 1576-1582
- [9] Dadi H L, Schoeman S J, Jordaan G F. Estimation of (co) variance components and genetic parameters of growth traits in beef cattle[J]. *Journal of Applied Animal Research*, 2004, 26(2): 77-82
- [10] Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle[J]. *Livestock Production Science*, 1992, 31(3/4): 179-204
- [11] Schoeman S J, Jordaan G. Multitrait estimation of direct and maternal (co) variances for growth and efficiency traits in a multibreed beef cattle herd[J]. *South African Journal of Animal Science*, 1999, 29(3): 124-136
- [12] Assan N. Impact of maternal effects on ranking of animal models in genetic parameter estimation for 18-month weight in tuli cattle of Zimbabwe [J]. *Scientific Journal of Animal Science*, 2012, 1(1): 1-6
- [13] Willham R L. The role of maternal effects in animal breeding: III. biometrical aspects of maternal effects in animals [J]. *Journal of Animal Science*, 1972, 35(6): 1288-1293
- [14] 乔国艳, 袁超, 郭婷婷, 刘建斌, 岳耀敬, 牛春娥, 孙晓萍, 李文辉, 杨博辉. 不同数据结构和动物模型对高山美利奴羊经济性状遗传参数估计的比较[J]. 中国畜牧兽医, 2020, 47(2): 531-543
Qiao G Y, Yuan C, Guo T T, Liu J B, Yue Y J, Niu C E, Sun X P, Li W H, Yang B H. Comparison of different data structures and animal models for genetic parameter estimation of economic traits of alpine merion sheep [J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2020, 47(2): 531-543 (in Chinese)
- [15] 张剑搏, 袁超, 岳耀敬, 郭健, 牛春娥, 王喜军, 王丽娟, 吕会芹, 杨博辉. 不同动物模型对高山美利奴羊早期生长性状遗传参数估计的比较[J]. 中国农业科学, 2018, 51(6): 1202-1212
Zhang J B, Yuan C, Yue Y J, Guo J, Niu C E, Wang X J, Wang L J, Lv H Q, Yang B H. Comparison and analysis of genetic parameters estimation of early growth traits of Alpine Merino sheep by different animal models [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(6): 1202-1212 (in Chinese)
- [16] Abera H, Abegaz S, Mekasha Y. Genetic parameter estimates of pre-weaning weight of Horro (Zebu) and their crosses with Holstein Friesian and Jersey cattle breeds in Ethiopia [J]. *International Journal of Livestock Production*, 2011, 2(6): 84-91
- [17] Sahin A, Ulutaş Z, Yilmaz Adkinson A, Adkinson R W. Estimates of phenotypic and genetic parameters for birth weight of Brown Swiss calves in Turkey using an animal model [J]. *Tropical Animal Health and Production*, 2012, 44(5): 1027-1034
- [18] Shokrollahi B, Baneh H. (Co)variance components and genetic parameters for growth traits in Arabi sheep using different animal models[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(1): 305-314
- [19] Robinson D L. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle[J]. *Livestock Production Science*, 1996, 45(1): 1-11
- [20] Alenda R, Martin T G. Genetic parameters and consequences of selection for growth traits in a beef herd selected for yearling weight[J]. *Journal of Animal Science*, 1987, 64(2): 366-372
- [21] Meyer K, Hammond K, Parnell P F, MacKinnon M J, Sivarajasingam S. Estimates of heritability and repeatability for reproductive traits in Australian beef cattle[J]. *Livestock Production Science*, 1990, 25(1/2): 15-30
- [22] Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle[J]. *Livestock Production Science*, 1992, 31(3/4): 179-204
- [23] Mohiuddin G. Estimates of genetic and phenotypic parameters of some performance traits in beef cattle[J]. *Animal Breeding Abstracts*, 1993, 61: 495-522
- [24] Pelicioni L C, Queiroz S A D, Albuquerque L G D. Estimates of genetic parameters for body weights of guzerat cattle[C]. In: *7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 2002, 19-23
- [25] Diop M, van Vleck L D. Estimates of genetic parameters for growth traits of Gobra cattle[J]. *Animal Science*, 1998, 66(2): 349-355

- [26] Barros I, Mota R R, Silva L, Filho R M, Carneiro P L D S. Genetic parameters estimation of growth in Polled Nellore cattle via random regression models[J]. *Livestock Research for Rural Development*, 2017, 29(12): 1-9
- [27] Baldi F, de Alencar M M, de Albuquerque L G. Estimativas de parâmetros genéticos para características de crescimento em bovinos da raça Canchim utilizando modelos de dimensão finita [J]. *Revista Brasileira De Zootecnia*, 2010, 39(11): 2409-2417
- [28] Lopes F B, Magnabosco C U, Paulini F, da Silva M C, Miyagi E S, Lôbo R B. Genetic analysis of growth traits in polled nellore cattle raised on pasture in tropical region using Bayesian approaches[J]. *PLoS One*, 2013, 8(9): e75423
- [29] Juahom A, Leepaijit Y, Nakavisut S. Estimation of genetic parameters of grey brahman cattle in thailand environment [C]. In: *The 17th Asian-Australasian Association of Animal Production Societies Animal Science Congres*, 2016: 1559-1562
- [30] Gengler N, Seutin C, Boonen F, van Vleck L D. Estimation of genetic parameters for growth, feed consumption, and conformation traits for double-muscled Belgian blue bulls performance-tested in Belgium[J]. *Journal of Animal Science*, 1995, 73(11): 3269-3273
- [31] Boligon A A, Silva J A V, Sesana R C, Sesana J C, Junqueira J B, Albuquerque L G. Estimation of genetic parameters for body weights, scrotal circumference, and testicular volume measured at different ages in Nellore cattle1[J]. *Journal of Animal Science*, 2010, 88(4): 1215-1219
- [32] 汪聪勇, 高腾云, 祁兴磊, 李鹏飞, 茹宝瑞, 王之保. 夏南牛核心群母牛部分生长性状遗传参数的估计[J]. *西南大学学报:自然科学版*, 2010, 32(4): 41-45
Wang C Y, Gao T Y, Qi X L, Li P F, Ru B R, Wang Z B. Estimation of genetic parameters for growth traits of nucleus breeding of Xianan cattle [J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2010, 32(4): 41-45 (in Chinese)
- [33] 周桂珍, 魏趁, 张晓雪, 管潇萌, 赵雄, 彭箫, 黄锡霞, 马光辉. 用DMU软件估计西门塔尔母牛主要经济性状的遗传参数[J]. *中国畜牧杂志*, 2018, 54(6): 43-46
Zhou G Z, Wei C, Zhang X X, Guan X M, Zhao X, Peng X, Huang X X, Ma G H. Estimation of genetic parameters of main economic characters of Simmental cattle by DMU software[J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2018, 54(6): 43-46 (in Chinese)
- [34] Supriyantono A, Tomiyama M, Suzuki K. Estimation of (co) variance components and genetic parameter of withers height, chest girth and body length of Bali cattle using animal model [J]. *International Journal of Molecular Zoology*, 2012, 2(5): 45-50
- [35] Solomon A, Gameda D. Genetic and environmental trends in growth performance of a flock of Horro sheep[J]. *Ethiopian Journal of Animal Production*, 2002, 2(1): 49-58
- [36] Gameda D, Schoeman S J S, Cloete W P, Jordaan F P. Genetic parameters for early growth traits in a Merino lambs estimated using multitrait analysis [J]. *Ethiopian Journal of Animal Production*, 2003, 3(1): 1-11

责任编辑: 秦梅