

中国西门塔尔牛肉用群体重要经济性状遗传参数估计

牛红¹, 宝金山², 吴洋¹, 朱波¹, 张文刚¹, 夏江威¹, 宋禹昕¹,
郭鹏¹, 徐凌洋¹, 陈燕¹, 高雪¹, 张路培¹, 高会江¹, 李俊雅^{1*}

(1. 中国农业科学院北京畜牧兽医研究所, 北京 100193; 2. 锡林郭勒盟乌拉盖管理区兽医局, 乌拉盖 026321)

摘要: 本研究旨在对出生于 2008—2013 年的中国西门塔尔牛肉用群体的重要经济性状进行遗传参数和方差组分估计, 该群体大小为 2 939 头。采用非求导约束最大似然法估计遗传力、遗传相关和方差组分。结果显示, 初生重、断奶重、出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率的遗传力估计值分别为 0.48、0.44、0.43、0.38、0.31、0.39。其中, 初生重和断奶重的遗传相关估计结果为 0.57, 出栏重和胴体重的遗传相关为 0.94, 屠宰率和净肉率的遗传相关为 0.89。该群体的生长和屠宰相关性状均属于中高遗传力性状, 且性状之间具有较高的遗传相关。本研究对中国西门塔尔牛肉用群体重要经济性状的遗传参数做了系统评估分析, 为将来制定育种方案和遗传评估奠定基础。

关键词: 中国西门塔尔牛肉用群体; 非求导约束最大似然法; 方差组分; 遗传参数

中图分类号: S823; S813.3

文献标志码: A

文章编号: 0366-6964(2016)09-1817-07

Estimation of Genetic Parameters for Economic Important Traits in Chinese Simmental Beef Cattle

NIU Hong¹, BAO Jin-shan², WU Yang¹, ZHU Bo¹, ZHANG Wen-gang¹, XIA Jiang-wei¹, SONG Yu-xin¹,
GUO Peng¹, XU Ling-yang¹, CHEN Yan¹, GAO Xue¹, ZHANG Lu-pei¹, GAO Hui-jiang¹, LI Jun-ya^{1*}

(1. *Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;*

2. *Veterinary Bureau of Ulgai Precinct in Xilin Gol League, Ulgai 026321, China*)

Abstract: This experiment was conducted to estimate the variance component and genetic parameters including heritability and genetic correlation for economic important traits of 2 939 Simmental beef cattle that were born between 2008 and 2013. These parameters were estimated using derivative-free restricted maximum likelihood method. We found that the estimation of heritability for birth weight, weaning weight, marketing weight, carcass weight, dressing percentage and meat percentage were 0.48, 0.44, 0.43, 0.38, 0.31 and 0.39, respectively. Furthermore, the genetic correlation between birth weight and weaning weight, marketing weight and carcass weight, dressing percentage and meat percentage were 0.57, 0.94 and 0.89, respectively. The heritabilities of these development traits and carcass traits in Chinese Simmental beef cattle population belong to medium and high heritability, and these traits had high genetic correlation values. Our study conducted the system analysis on genetic parameters of important economic traits in Chinese Simmental beef cattle. And the results lay the foundation for further breeding scheme and genetic evaluation.

Key words: Chinese Simmental beef cattle population; derivative-free restricted maximum likelihood; variance component; genetic parameters

收稿日期: 2016-01-22

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划(2011BAD28B04); 国家自然科学基金(31372294); 国家高技术研究发展计划(2013AA102505-4)

作者简介: 牛红(1990-), 女, 吉林公主岭人, 硕士生, 主要从事分子数量遗传学研究, Tel: 010-62818176, E-mail: nhnh0304@126.com

* 通信作者: 李俊雅, 研究员, E-mail: JL1@iascaas.net.cn

家畜育种的主要目的是不断改进畜群遗传品质,提高个体生产性能,培育新的品种或品系。然而,一个育种方案的制定必须以准确、可靠的遗传参数为前提^[1-2]。同时,家畜重要经济性状的遗传评估也为确定选种方法,预测选种效果,制定选择指数以及进行间接选种提供重要依据^[2]。中国西门塔尔牛于 2001 通过国家畜禽品种资源委员会牛品种审定委员会的审定,成为中国牛培育品种中的一个新品种。它适应性好,抗病力强,耐粗饲,分布范围广,在我国多种生态条件下均能表现出良好的生产性能^[3]。由于其良好的生产性能,育种工作者对中国西门塔尔牛进行大量的基础性研究工作。汪春乾等^[4]估计中国西门塔尔牛生长性状(出生重、断奶重、周岁重、18 月龄重和成年体重)的遗传参数为 0.11~0.47,周岁重与 18 月龄重、成年母牛体重间的遗传相关分别为 0.84 和 0.64。范大有等^[5]估计了中国西门塔尔牛次级性状和生产性状共 19 个性状的遗传参数为 0.07~0.41,其中泌乳速度与使用年限和整体评分有较高的遗传相关,分别为 0.87 和 0.61。近年来,随着冷配技术的不断实施,基础母牛数量的不断增加,中国西门塔尔牛肉用群体已具备一定规模。

为提高育种工作效率,加快遗传进展,以及为今后制定具体育种方案提供依据,本研究应用非约束最大似然法^[6-7]对内蒙古乌拉盖管理区的中国西门塔尔牛肉用群体的重要经济性状进行了遗传参数估计。

1 材料与方法

1.1 材料

试验动物为出生于内蒙古锡林郭勒盟乌拉盖管理区的中国西门塔尔牛肉用群体,该群体自 2008 年开始建立并记录数据。初生重和断奶重为实时测定,其中初生重数据记录 2 939 头,断奶重数据记录 2 910 头。为了便于其他数据的测量和采集,将 5~9 月龄的西门塔尔牛运送至北京金维福仁清真食品有限公司肉牛养殖场,在该场期间按照统一的饲养管理方法集中育肥,每 3 个月测量一次体尺和体重数据。当饲养至 18~24 月龄时进行分批屠宰分割,根据中华人民共和国国家标准(GB/T 27643-2011)测量收集出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率性状数据。从 2008 年到 2013 年共收集 1 302 头个体表型数据,其中有个体系谱记录的为 1 086 头。

1.2 影响因素统计

影响因素的校正可以降低数据资料的不平衡性,提高估计的准确性。本研究中考虑的影响因素为母亲年龄、性别、出生年和季节效应、出生场效应,除此之外,出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率还把进场重和育肥天数作为协变量。试验动物群体中母亲年龄在 9 岁和 9 岁以上数量较少,因此,将 9 岁和 9 岁以上的个体当作同一水平。根据乌拉盖地区的牧户所在区域的分布,将出生场效应划分为 5 个场,分别命名为 1、2、3、4、5 场。

表 1 为 1 302 头西门塔尔牛的出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率性状的各影响因素不同水平的观察个数。而初生重和断奶重与其他 4 个性状的影响因素一样,只是不同水平的观察个数不同。

1.3 影响因素显著性检验

影响因素的处理和显著性检验是通过 R 程序中的 GLM 进行分析,采用的模型是一般线性模型(General linear model)。如下所示: $y_{ijklmn} = u + da_i + sex_j + year_k + season_l + farm_m + enter\ weight + fatten\ day + e_{ijklmn}$ (1)

其中, y_{ijklmn} 是性状表型值, u 为群体均值, da_i 是母亲年龄效应, sex_j 是性别效应, $year_k$ 是犊牛出生年效应, $season_l$ 是犊牛出生季节效应, $farm_m$ 是犊牛出生场效应, $enter\ weight$ 是进场重协变量, $fatten\ day$ 是育肥天数协变量, e_{ijklmn} 是随机残差。在初生重和断奶重影响因素显著性检验分析模型中,不包括进场重和育肥天数协变量,而出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率影响因素的显著性检验分析模型中则包括进场重和育肥天数协变量。总之,对于表型性状的校正,要把显著的影响因素加入到校正模型中,而不显著的影响因素要去掉。

1.4 遗传参数估计

遗传参数估计模型:

$$y = 1_n u + Zg + e \quad (2)$$

其中, y 为校正的表型向量; 1_n 是 n 个值为 1 的列向量; u 为均值; Z 为随机效应育种值的结构矩阵; g 为个体育种值向量; e 为随机误差向量。该模型的期望和方差:

$$E(y) = u, E(g) = 0, E(e) = 0 \quad (3)$$

$$V(g) = G, V(e) = R, V(y) = ZGZ' + R \quad (4)$$

其中, $E(y)$, $E(g)$ 和 $E(e)$ 分别为表型向量、个体育种值向量和随机误差向量的期望, $V(g)$, $V(e)$ 和 $V(y)$ 分别为个体育种值向量、随机误差向量和表型

表 1 出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率性状影响因素不同水平的观察个数

Table 1 The number of observations at different levels of influencing factors in marketing weight, carcass weight, dressing percentage and meat percentage

出生年 Year of birth		出生季 Season of birth		出生场 Farm of birth		母亲年龄 Age of dam		性别 Sex	
水平 Level	观察值个数 N	水平 Level	观察值个数 N	水平 Level	观察值个数 N	水平 Level	观察值个数 N	水平 Level	观察值个数 N
2008	135	1	305	1	135	2	55	公	1 196
2009	286	2	296	2	655	3	165	母	106
2010	243	3	346	3	188	4	164		
2011	296	4	355	4	103	5	356		
2012	255			5	221	6	236		
2013	87					7	100		
						8	158		
						9~12	68		

其中出生年单位为年;出生季 1、2、3、4 指代春季、夏季、秋季、冬季;母亲年龄单位为岁

The unit of born year is the number of year;The unit of born season 1,2,3,4 means spring, summer, autumn and winter, respectively;The unit of age of dam is the age

向量的方差, G 为遗传方差结构矩阵, R 为随机误差方差结构矩阵, Z' 为矩阵 Z 的转置矩阵。

方程组:

$$\begin{bmatrix} 1_n'1_n & 1_n'Z \\ Z'1_n & Z'Z + A^{-1}\sigma_e^2/\sigma_a^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u \\ g \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1_n'y \\ Z'y \end{bmatrix} \quad (5)$$

其中, A 为分子血缘相关矩阵, σ_a^2 是加性遗传方差, σ_e^2 是残差方差。用 MTDFREML 程序包^[8] 进行方差组分的估计,迭代的收敛标准设置为 10^{-6} 。根据方差组分估计的结果带入公式(6)、(7)和(8)来得到遗传力及遗传相关和表型相关的估计结果。

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2} \quad (6)$$

$$r_A = \frac{Cov(a_1, a_2)}{\sqrt{\sigma_{a_1}^2 \sigma_{a_2}^2}} \quad (7)$$

$$r_P = \frac{Cov(p_1, p_2)}{\sqrt{\sigma_{p_1}^2 \sigma_{p_2}^2}} \quad (8)$$

其中, h^2 为遗传力, r_A 为遗传相关, r_P 为表型相关, a_1, a_2 为两性状的育种值, p_1, p_2 为两性状的表型值。

2 结 果

2.1 主要性状的基本统计量

表 2 列出了各性状的均值、标准差和变异系数,

从表 2 中可以看出,初生重、断奶重、出栏重和胴体重的均值分别为 39.98、183.22、508.73 和 274.02,该群体的屠宰率和净肉率平均值为 53.74% 和 45.72%。这些与体重和屠宰性状相关的群体平均值相对于国内外的其他品种均处于较高的水平。但体重相关性状的变异系数为 13.74%~24.59%,显示出这些性状在不同的场、年、季、性别等不同环境效应条件下有较大的波动。而屠宰率和净肉率的变异系数均在 10% 以下,表现出相对的稳定性。图 1 为各个性状表型值每年均值的变化图。

2.2 影响因素的显著性结果

如表 3 中所示,通过显著性检验可以得知,母亲年龄效应对初生重和断奶重性状影响极显著($P < 0.01$),对出栏重影响显著($P < 0.05$),而对胴体重、屠宰率和净肉率影响不显著。性别效应对出栏重性状影响极显著($P < 0.01$),对其他性状影响均为显著($P < 0.05$)。出生场效应、年效应和季节效应对不同性状有不同的影响。进场重对出栏重性状影响为极显著,对胴体重、屠宰率和净肉率性状影响均为显著,而育肥天数对出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率性状影响均为极显著。因此,在校正固定效应的时候,把显著的因素加入到模型进行校正,而不显著的因素去掉。

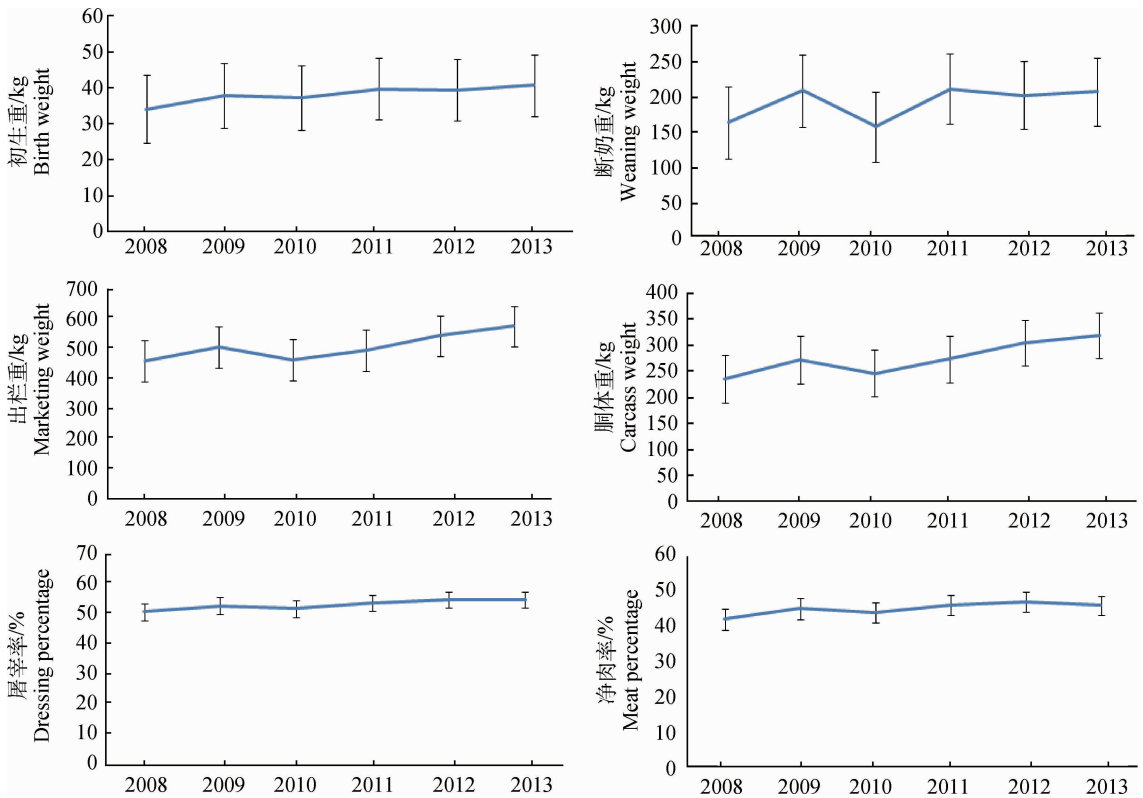


图 1 重要经济性状不同年份的平均表型值变化图

Fig. 1 The mean value of important economic traits for each year

表 2 重要经济性状的表型基本统计量

Table 2 Summary of important economic traits

性状 Trait	记录个数 Number	均值 Mean	标准差 Standard error	变异系数 Variable coefficient
初生重/kg Birth weight	2 939	39.98	9.83	24.59
断奶重/kg Weaning weight	2 910	183.22	38.88	24.49
出栏重/kg Marketing weight	1 302	508.73	69.91	13.74
胴体重/kg Carcass weight	1 302	274.02	44.89	16.38
屠宰率/% Dressing percentage	1 302	53.74	2.84	5.29
净肉率/% Meat percentage	1 302	45.72	2.94	6.44

利用邓肯多重比较研究固定效应中的两个影响因素(场效应和年效应)对初生重、断奶重、出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率的影响,见表 4,可以看出,除初生重和出栏重不随场的变化而变化外($P > 0.05$),断奶重、胴体重、屠宰率和净肉率 4 个性状均呈现随场效应显著变化的趋势($P < 0.05$),而 6 个性状均呈现随年效应显著变化的趋势($P < 0.05$)。

2.3 主要性状的遗传参数估计

各性状的方差组分估计结果见表 5。将表中的

方差组分估计值带入相应的遗传力计算公式,便可以得出遗传力 h^2 的估计结果。从表中可以看出,中国西门塔尔牛肉用群体的生长和屠宰相关性状的遗传力均属于中高遗传力(0.31~0.48)。

初生重、断奶重、出栏重、胴体重、屠宰率和净肉率的遗传相关和表型相关的估计结果见表 6。从表中我们可以看出初生重和断奶重、出栏重和胴体重、屠宰率和净肉率之间均呈现出较高的遗传相关和表型相关。

表 3 不同性状影响因素的显著性检验结果(P 值)

Table 3 Significance test results of factors affecting different traits

性状 Trait	母亲年龄 Dam	性别 Sex	场 Farm	年 Year	季节 Season	进场重 Enter weight	育肥天数 Fatten day
初生重 Birth weight	0.003**	0.018*	0.052	0.018*	0.026*	—	—
断奶重 Weaning weight	0.001**	0.024*	0.003**	0.043*	0.014*	—	—
出栏重 Marketing weight	0.044*	0.007**	0.058	0.006**	0.027*	0.002**	0.001**
胴体重 Carcass weight	0.058	0.012*	0.023*	0.005**	0.044*	0.017*	0.004**
屠宰率 Dressing percentage	0.068	0.041*	0.016*	0.014*	0.035*	0.026*	0.002**
净肉率 Meat percentage	0.072	0.038*	0.028*	0.026*	0.039*	0.014*	0.005**

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

表 4 不同性状主要影响因素(场效应和年效应)的多重比较

Table 4 Multiple comparison of the major influence factors (farm and year) for different traits

因素 Factor	初生重/kg Birth weight	断奶重/kg Weaning weight	出栏重/kg Marketing weight	胴体重/kg Carcass weight	屠宰率/% Dressing percentage	净肉率/% Meat percentage	
场效应 Farm	1	37.28 ^a	174.84 ^a	505.33 ^a	316.79 ^a	56.26 ^a	47.49 ^a
	2	37.88 ^a	188.35 ^{ac}	501.54 ^a	268.71 ^b	53.47 ^b	45.51 ^b
	3	37.54 ^a	212.84 ^b	509.86 ^a	257.06 ^b	52.55 ^c	44.60 ^c
	4	37.65 ^a	212.50 ^b	508.09 ^a	296.16 ^c	54.91 ^d	46.94 ^{ad}
	5	37.72 ^a	197.35 ^{bc}	504.63 ^a	288.33 ^c	54.61 ^d	46.51 ^d
年效应 Year	2008	34.01 ^a	153.32 ^a	460.38 ^a	231.71 ^a	50.31 ^a	41.23 ^a
	2009	37.64 ^b	207.57 ^b	508.25 ^b	269.65 ^b	52.26 ^b	44.05 ^b
	2010	37.02 ^b	155.76 ^a	465.94 ^a	243.76 ^a	53.02 ^b	45.32 ^c
	2011	39.57 ^c	209.32 ^b	496.76 ^b	270.83 ^b	54.43 ^c	46.17 ^c
	2012	39.22 ^c	201.39 ^b	547.46 ^c	302.62 ^c	54.61 ^c	46.33 ^c
	2013	40.51 ^d	205.75 ^b	578.49 ^d	315.93 ^d	55.15 ^c	47.43 ^d

各影响因素中同一列数值右肩的不同大写字母表示差异显著($P < 0.05$)The letters on numerical right shoulder in the same line for different influence factors indicate significant difference ($P < 0.05$)

表 5 重要经济性状的遗传参数估计

Table 5 Genetic parameters of important economic traits

性状 Trait	表型方差 σ_p^2	加性方差 σ_a^2	残差方差 σ_e^2	遗传 h^2
初生重 Birth weight	73.43	35.45	37.98	0.48
断奶重 Weaning weight	1 485.97	646.47	839.49	0.44
出栏重 Marketing weight	1 895.36	806.66	1 088.70	0.43
胴体重 Carcass weight	709.38	269.37	440.01	0.38
屠宰率 Dressing percentage	5.92	1.81	4.21	0.31
净肉率 Meat percentage	6.23	2.42	3.81	0.39

表 6 重要经济性状两两间的遗传相关估计

Table 6 Genetic correlation among important economic traits

性状 Trait	初生重 Birth weight	断奶重 Weaning weight	出栏重 Marketing weight	胴体重 Carcass weight	屠宰率 Dressing percentage	净肉率 Meat percentage
初生重 Birth weight	1	0.57	0.04	0.04	0.01	0.03
断奶重 Weaning weight	0.55	1	0.13	0.11	-0.04	-0.06
出栏重 Marketing weight	0.26	0.52	1	0.94	0.23	0.20
胴体重 Carcass weight	0.24	0.50	0.92	1	0.52	0.45
屠宰率 Dressing percentage	0.09	0.23	0.38	0.62	1	0.89
净肉率 Meat percentage	0.08	0.28	0.44	0.64	0.75	1

其中上三角为遗传相关,下三角为表型相关

Genetic correlations are given above the diagonal and phenotypic correlations below the diagonal

3 讨论

西门塔尔牛以其优良的乳肉特性和良好的适应性逐渐成为我国地方黄牛杂交改良的首选品种。近年来,随着人们生活水平的提高,对牛肉的需求量正在逐年增加^[3,9]。由于西门塔尔牛具有生长速度快、耐粗饲、繁殖力强等特性,这使得中国西门塔尔牛肉用群体的建立显得十分必要。人们可以立足已建立的中国西门塔尔牛基因组选择肉用参考群体的基础上,完善肉牛的育种技术和建立全基因组选择技术平台,开展肉牛全基因组选择、新基因发掘和功能解析等方面的研究^[10-11],提供使肉牛种业可持续发展的技术支撑平台,并培育我国自主的肉用西门塔尔牛新品系,摆脱我国肉牛种业依赖进口的局面,为全国肉牛进一步遗传改良提供借鉴和参考。

遗传参数的估计因世代、畜群结构、畜群饲养管理及参数估计时所采用方法的不同,结果也有所差异。本研究采用非求导约束最大似然法估计了中国西门塔尔牛肉用群体的生长和屠宰性状的遗传力,均属于中高遗传力性状,所估计的遗传力均处于文献报道的范围之内^[12-13]。对于初生重遗传力估计值,K. D. Bullock 等^[14]估计的海福特牛的遗传力为 0.49,R. Alenda^[15]估计安格斯牛的遗传力为 0.46,M. G. Jeyaruban 等^[16]估计澳大利亚西门塔尔牛的遗传力为 0.36。国内对于西门塔尔牛群体初生重的遗传力估计值为 0.32^[4]。断奶重则反映肉牛早期生长状况,Winder^[17]估计安格斯牛断奶重的遗传力为 0.39,L. L. Benyshek^[18]估计的西门塔尔牛群体的断奶重遗传力为 0.34,D. J. Garrick 等^[19]运用多性状模型得出西门塔尔牛公犊、母犊遗传力分别

为 0.32 和 0.39,均与本研究相近。在出栏重和胴体重遗传参数的报道中,R. L. Baker^[20]估计海福特群体的成年牛体重遗传力为 0.38,F. Mukai 等^[21]在日本和牛群体中估计的胴体重遗传力为 0.39。屠宰率和净肉率的相关报道中,L. L. Benyshek^[13]和 C. A. Morris 等^[22]估计群体的遗传力均为 0.31。以上报道均说明本研究对于该群体的遗传参数估计结果与国内外报道较为一致。

本研究估计的西门塔尔牛的初生重和断奶重遗传相关为 0.57,小于 M. B. Long 等^[23]报道的海福特牛初生重和断奶重的遗传相关值 0.64。同时本研究估计的出栏重和胴体重的遗传相关为 0.94,与 D. M. Marshall^[24]报道的海福特牛出栏重和胴体重遗传相关 0.93 相一致。而屠宰率和净肉率的遗传相关,国外未见相关报道。本研究中所估计的遗传参数与国外相比,其差异可能与数据量和估计方法有关。在育种工作中,若两个性状有较高的遗传相关,选择其中一个性状的同时会间接地改进和提高另一性状的选择效果。因此,遗传参数的估计在肉牛生产中具有较高实用价值,对进行下一步的基因组选择研究和肉牛新品种或新品系的培育有重要意义。

4 结论

中国西门塔尔牛肉用群体初生重和断奶重的遗传力分别为 0.48 和 0.44,出栏重和胴体重的遗传力分别为 0.43 和 0.38,屠宰率和净肉率的遗传力分别为 0.31 和 0.39,这些性状的遗传力均为中等偏上水平。初生重和断奶重、出栏重和胴体重、屠宰率和净肉率之间遗传相关分别为 0.57、0.94 和 0.89。本研究首次对中国西门塔尔牛肉用群体重要

经济性状的遗传参数做了系统评估分析,为将来制定育种方案和遗传评估奠定基础。

参考文献 (References):

- [1] AKESSON M, BENSCH S, HASSELQUIST D, et al. Estimating heritabilities and genetic correlations: comparing the 'animal model' with parent-offspring regression using data from a natural population[J]. *PLoS One*, 2008, 3(3): e1739.
- [2] KRUIK L E. Estimating genetic parameters in natural populations using the "animal model"[J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2004, 359(1446): 873-900.
- [3] 方晓敏, 许尚忠, 张英汉. 我国新的牛种资源——中国西门塔尔牛[J]. 黄牛杂志, 2002, 28(5): 67-69.
FANG X M, XU S Z, ZHANG Y H. A new cattle resources in our country-Chinese Simmental cattle[J]. *Journal of Yellow Cattle Science*, 2002, 28(5): 67-69. (in Chinese)
- [4] 汪春乾, 许尚忠, 陈宏权, 等. 中国西门塔尔牛生长性状遗传参数估计[J]. 安徽农业大学学报, 2004, 31(4): 417-420.
WANG C Q, XU S Z, CHEN H Q, et al. Estimating parameters growth traits of Chinese Simmental[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2004, 31(4): 417-420. (in Chinese)
- [5] 范大有, 许尚忠, 李俊雅, 等. 中国西门塔尔牛次级性状与生产性状的遗传统计分析[J]. 畜牧兽医学报, 2008, 39(8): 1025-1032.
FANG D Y, XU S Z, LI J Y, et al. Genetic and statistical analysis between production traits and secondary traits in Chinese Simmental[J]. *Acta Veterinariae Zootechnica Sinica*, 2008, 39(8): 1025-1032. (in Chinese)
- [6] HENDERSON C R, QUAAS R L. Multiple trait evaluation using relatives records[J]. *J Anim Sci*, 1976, 43(6): 1188-1197.
- [7] ZHANG L C, NING Z H, XU G Y, et al. Heritabilities and genetic and phenotypic correlations of egg quality traits in brown-egg dwarf layers[J]. *Poult Sci*, 2005, 84(8): 1209-1213.
- [8] VAN VLECK L D, BOLDMAN K. A manual for use of MTDFREML[M]. USDA:ARS, 1993.
- [9] 霍灵光, 田 露, 张越杰. 中国牛肉需求量中长期预测分析[J]. 中国畜牧杂志, 2010, 46(2): 43-47.
HUO L G, TIAN L, ZHANG Y J. Chinese beef demand in the long-term prediction analysis[J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2010, 46(2): 43-47. (in Chinese)
- [10] WU Y, FAN H Z, WANG Y H, et al. Genome-wide association studies using haplotypes and individual SNPs in Simmental cattle[J]. *PLoS One*, 2014, 9(10): e109330.
- [11] ZHU M, ZHU B, WANG Y H, et al. Linkage disequilibrium estimation of chinese beef simmental cattle using high-density SNP panels[J]. *Asian-Australas J Anim Sci*, 2013, 26(6): 772-779.
- [12] KAUSE A, MIKKOLA L, STRANDEN I, et al. Genetic parameters for carcass weight, conformation and fat in five beef cattle breeds[J]. *Animal*, 2015, 9(1): 35-42.
- [13] BENYSHEK L L. Heritabilities for growth and carcass traits estimated from data on Hereford under commercial conditions[J]. *J Anim Sci*, 1981, 53(1): 49-56.
- [14] BULLOCK K D, BERTRAND J K, BENYSHEK L L. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford cattle[J]. *J Anim Sci*, 1993, 71(7): 1737-1741.
- [15] ALEND A R. Genetic parameters and consequences of selection for growth traits in a beef herd selected for yearling weight[J]. *J Anim Sci*, 1987, 64(2): 366-372.
- [16] JEYARUBAN M G, JOHNSTON D J, TIER B, et al. Genetic parameters for calving difficulty using complex genetic models in five beef breeds in Australia[J]. *Anim Prod Sci*, 2016, 56(5): 927-933.
- [17] WINDER. Relationships among factors associated with mothering ability in beef cattle[J]. *J Anim Sci*, 1990, 18(3): 938-946.
- [18] BENYSHEK L L. Estimating heritability of Hereford cow weight[J]. *J Anim Sci*, 1973, 36(1): 854-861.
- [19] GARRICK D J, POLLAK E J, QUAAS R L, et al. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves[J]. *J Anim Sci*, 1989, 67(10): 2515-2528.
- [20] BAKER R L. Results of selection for yearling or 18-month weight in Angus and Hereford cattle[J]. *Livest Prod Sci*, 1991, 29(4): 277-296.
- [21] MUKAI F, OYAMA K, KOHNO S. Genetic relationships between performance test traits and field carcass traits in Japanese Black cattle[J]. *Livest Prod Sci*, 1995, 44(3): 199-205.
- [22] MORRIS C A, CULLEN N G, MCCALL D G. Genetic and phenotypic relationships among carcass measurements in beef cattle[J]. *N Z J Agr Res*, 1999, 42(4): 415-421.
- [23] LONG M B, MARSHAL D M. Relationship of Beef sire birth weight and weaning weight expected progeny differences to actual performance of crossbred offspring[J]. *Cattle*, 1994, 10: 31-35.
- [24] MARSHALL D M. Genetic parameters for carcass traits in beef cattle[J]. *Cattle*, 1993, 8: 28-34.