

褐色菜鴨高飼效品系之選育及未來展望

張怡穎 魏良原 張惠斌 劉秀洲
行政院農業委員會畜產試驗宜蘭分所

為增加農民經營效益，畜產試驗所宜蘭分所藉選拔殘差飼料採食量建立褐色菜鴨高飼效品系，截至第六代，褐色菜鴨高飼效品系之 34~37 週齡採食量、殘差飼料採食量、飼料換蛋率及蛋產量之遺傳率分別為 0.33、0.12、0.13 及 0.32；殘差飼料採食量與採食量之遺傳相關為 0.59，顯示殘差飼料採食量之選拔確實可降低飼料採食量。而從第六代性能資料來看，試驗期平均每日採食量則少了 13 g，以飼養 3 萬隻的蛋鴨場來說，每日將可省下 5,000 元之飼料支出。此褐色菜鴨高飼效品系將可作為高飼效純系育種、與民間褐色菜鴨雜交生產商用蛋鴨之種原及高飼效之鴨蛋供應品系進行推廣。另一方面，為加速殘差飼料採食量之選拔效率，本團隊自褐色菜鴨高飼效品系及對照品系分別挑選 10 隻個體，進行全基因組重定序。再針對高飼效品系特有 SNP 應用混合雜合度分析，篩選可能與殘差飼料採食量性狀相關的區域，並對這些 SNP 所在基因進行初步註解，發現許多基因可能與生長、繁殖性能及代謝調控有關，後續將進一步進行客製化晶片分析，期達到運用基因組選種提升選拔效率之目標。

關鍵語：褐色菜鴨高飼效品系、鴨、飼料殘差採食量、全基因組重定序、單核苷酸多態性

The Selection and the Perspective of Better Feed Efficiency Brown Tsaiya

Chang Yi-Ying, Wei Liang-Yuan, Chang Wey-Peng, Liu Hsiu-Chou
I-Lan Branch, COA-LRI, Executive Yuan. R.O.C

In order to increase farmers' benefit, Ilan Branch, Livestock Research Institute has developed a duck line of Better Feed Efficiency Brown Tsaiya by selecting on residual feed consumption (RFC). Until G6, the heritability of feed consumption (FC) at 34~37 wks of age, RFC, feed efficiency and egg mass were 0.33, 0.12, 0.13 and 0.32, respectively. And the genetic correlation between RFC and FC was 0.59. The results showed that the selection on RFC does improve FC. In G6, daily average feed consumption of the RFC selected line was 13 g less than the control line, it said that a farmer raising 30,000 layers will save NTD 5,000 on feed in each day. The Better Feed Efficiency Brown Tsaiya would be promoted as pure line for breeding, hybridization with industrial Brown Tsaiya for producing commercial layers, as also, as a better feed efficiency layers for egg production. On the other hand, 10 individuals of each RFC selected and control lines were selected and their DNA were pooled for library construction and whole genome re-sequencing. The pooled heterozygosity (Hp) across the genome was also been identified, only SNPs in the regions with potentially related to RFC-selected were screened and the genes containing these SNPs were surveyed preliminarily in the mean time. And we found several genes located in the above regions may be related with RFC traits because of the association with growth, reproductive performance and metabolic regulation, or located in calcium metabolism or energy utilization pathway. In the future, the SNPs will be applied for customized SNP chip and genotyping in RFC selected and control lines for further investigation, and it's hoped to reach the goal of improving the selection efficiency.

Key Words: Better Feed Efficiency Brown Tsaiya, Duck, Residual feed consumption, Whole-genome resequencing, Single nucleotide polymorphism

一、前言

褐色菜鴨為我國唯一蛋鴨品種，具有優良產蛋性能。所產蛋除作為食蛋，更是加工蛋(皮蛋、鹹蛋)之主要來源。畜產試驗所宜蘭分所(以下稱宜蘭分所)自 1984 年由民間引進褐色菜鴨，針對體重、蛋重、蛋殼強度及產蛋數等性狀，進行系統性選拔、配種、繁殖、檢定，歷經十二代，育成體型小、蛋重大、蛋殼堅固，且年產蛋可高達 300 顆以上之褐色菜鴨畜試一號(行政院農業委員會畜產試驗所，2005)，其產蛋數在世界鴨種中數一數二。然而近年來全球各項原物料高漲，蛋鴨產業因飼料成本佔總生產成本之 60% 以上而飽受衝擊。為直接增加農民之經營效益，需針對飼料效率(Feed efficiency, FE)加以改進。

綜觀禽類飼料效率選拔的歷史，起初多只測定蛋產量與體重，藉性狀間相關反應進而改進飼料效率(Lutting, 1990)，而 1941 年由馬里蘭大學的 Dr. Byerly 提出殘差飼料採食量(residual feed consumption; RFC)的概念(Bordas and Minvielle, 1999)，其運用體重、產蛋重量、體重變化等因子於線性迴歸預測個體採食量，其值減去實際採食量得殘差飼料採食量(Koch et al., 1963; Bordas and Mérat, 1981)，低殘差飼料採食量個體即具有較佳飼料效率。由於殘差飼料採食量加入能量利用與體組成變化影響之考量，且在諸多研究皆顯示其屬中度至高度遺傳變異率，如：乳牛為 0.22 (Korver, 1988)、豬為 0.45 (Haer et al., 1993)、雞為 0.45 (Lutting, 1991)，顯示對於飼料效率選拔來說，殘差飼料採食量之選拔較前法具有更佳之選拔效率。故宜蘭分所便以褐色菜鴨畜試一號為基礎，檢定殘差飼料採食量，探討具全期代表性的檢定週齡及區間長短(劉等，2012)，本篇文章第一部分即說明選拔殘差飼料採食量建立褐色菜鴨高飼效品系之過程及截至目前選拔至第六代之結果。

然家禽殘差飼料採食量之選育流程需龐大人力、物力，且相當曠日費時。如 Bordas et al. (1992)提出，該團隊針對洛島紅雞隻進行殘差飼料採食量雙向選拔，長達十數代後，高採食量品系(R+)與低採食量品系(R-)間在 32~36 週齡之殘差飼料採食量、飼料總消耗量等性狀始呈顯著性差異。隨著各種家畜禽的基因組獲得全面或部分解序，大規模基因體研究啟動(Bai et al., 2012)，也為家畜禽選拔帶來新的可能性，目前在豬(Do et al., 2014)、肉牛(Khansefid et al., 2014)與雞(Wolc et al., 2013)等皆已將全基因組分析帶入飼料效率選拔研究。由於褐色菜鴨高飼效品系與來源對照品系間的遺傳組成差異應由殘差飼料採食量選拔造成，本文第二部分即為利用此差異進行全基因組重定序篩選與殘差飼料採食量可能相關的遺傳標記，期未來應用於基因組育種，提升褐色菜鴨高飼效品系之選拔效率，助民間進一步減低飼料成本。

二、試驗材料與方法

(一)褐色菜鴨高飼效品系選拔、遺傳參數及遺傳形質分析

1.種原來源

於 2009 年選取行政院農業委員會畜產試驗所褐色菜鴨畜試一號第 16 代公鴨 157 隻與母鴨 195 隻作為試驗用鴨群，藉殘差飼料採食量性狀選拔，改進鴨隻飼料利用效率。第零代與第一代皆根據殘差飼料採食量表型值選留種母鴨及其全同胞兄弟作為種公鴨，避開親屬關係進行繁殖；自第二代開始，依殘差飼料採食量性狀的無偏差育種價估測值選留最佳育種價估測值公、母鴨（公鴨之育種價依其系譜關係估算），繁殖試驗用鴨群，每一代並逢機繁殖對照品系。

2.選育流程與配種設計

鴨隻 0~4 週齡配合保溫燈採高床育雛，4 週齡後移入育成舍(採高床育成)，自 12 週齡移入鋼構鴨舍 (有水簾、風扇)，採個別籠飼方式飼養，每隻活動面積為 990 cm²(長 30 cm * 寬 33 cm * 高 45 cm)，母鴨約於 16 週進入產蛋期。

34~37 週齡為殘差飼料採食量檢定期間，每 3~4 天供給 700 g 蛋鴨料，並以面寬 15 cm 之特製壓克力飼料槽餵給，避免隔壁鴨隻盜食(圖 1a)。以乳頭式飲水器供應飲水，兩隻共用一個飲水乳頭。每 3 或 4 天定時測定鴨隻飼料消耗量，每天收集產蛋並秤其蛋重，檢定開始及結束各秤取鴨重 1 次。根據個體在產蛋期 (34~37 週齡)之飼料採食量、總蛋重、體重變化及檢定結束體重計算個體之殘差飼料採食量；褐色菜鴨高飼效品系與對照品系之殘差飼料採食量皆依下列方程式計算：

$$\begin{aligned} \text{RFC} &= \text{FC} - \text{pFC} \\ &= \text{FC} - [a(\text{BW})^{0.5} + b(\Delta\text{BW}) + c(\text{EM}) + d] \end{aligned}$$

其中 FC 為 34~37 週齡飼料採食量、pFC 為預測飼料採食量、BW 為檢定結束體重、 ΔBW 為體重變化、EM 為 34~37 週齡蛋產量、RFC 為殘差飼料採食量，a~d 為將 BW、 ΔBW 及 EM 三項性狀進行複迴歸後獲得之係數。

收集褐色菜鴨高飼效品系每代資料後，第零、一代根據殘差飼料採食量表型值選留較佳種鴨繁殖；第二代開始，則使用 SAS®統計軟體進行資料處理及統計分析，利用系譜之親屬關係資料經重編碼後，進行最佳線性無偏差估測值 (BLUP)之統計分析，依個體殘差飼料採食量育種價估測值，選留最佳估測值種鴨進行繁殖；對照品系則採逢機繁殖。兩品系各依前述條件挑選公鴨 10~12 隻及母鴨 40~48 隻，於 44~46 週齡進行純系配種，50~52 週齡孵化產生下一代，供繼續試驗。截至目前，選育過程共進行 6 個世代(圖 1b)。

3.遺傳形質

為評估褐色菜鴨高飼效品系於選拔過程中之遺傳變異是否變化，本試驗分別自第二與第四代之留種母鴨挑選後代 1 公 1 母，共 90 隻，

利用 11 組自菜鴨基因組 DNA 篩選之微衛星標記 (Hsiao et al., 2008) 進行分析。

(a)



(b)

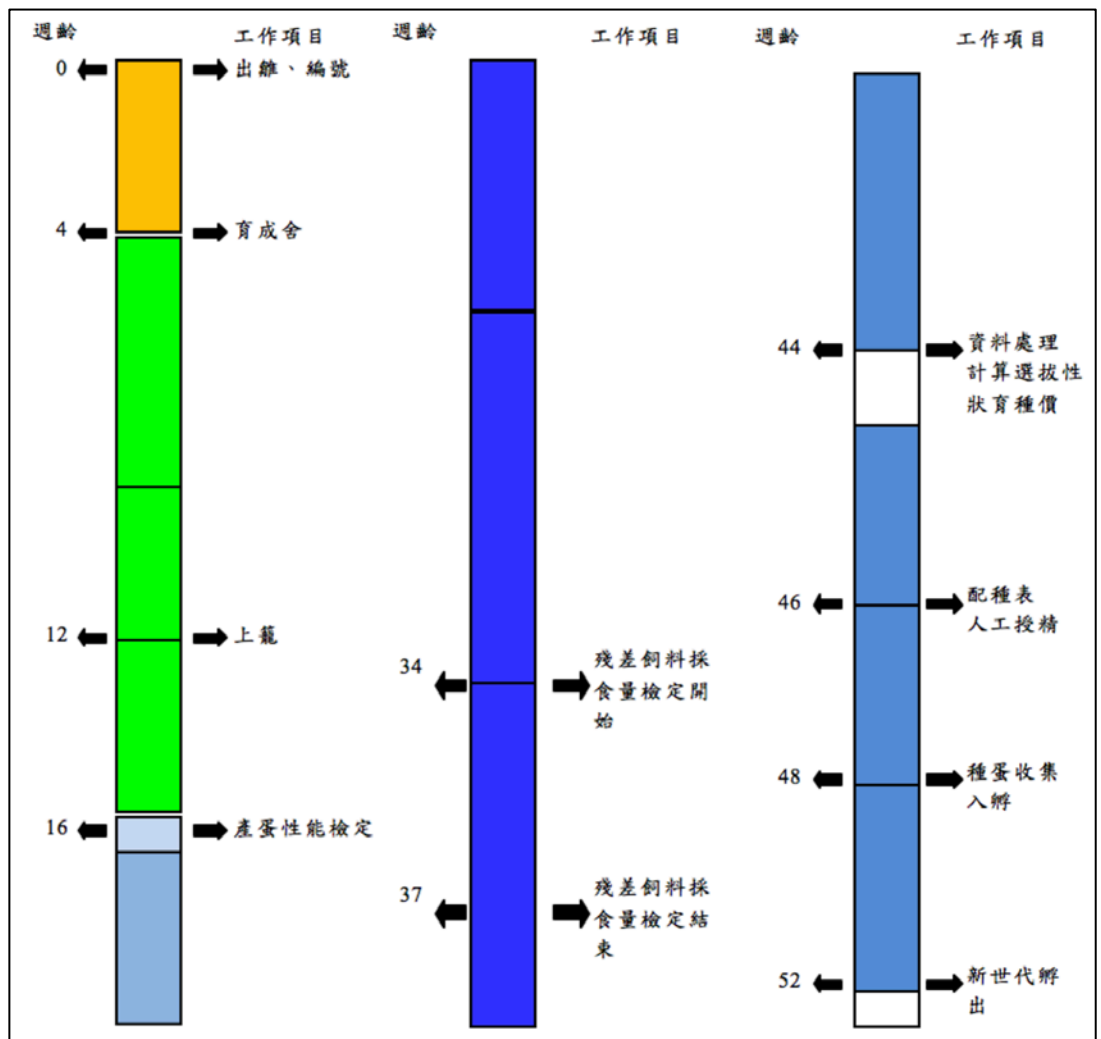


圖 1. 褐色菜鴨高飼效品系 (a) 殘差飼料採食量檢定圖示 (b) 選育試驗流程與操作項目。

(二)全基因組重定序及統計分析

1.全基因組重定序

自褐色菜鴨高飼效品系第5代之對照與選拔品系共24家族中分別剔除缺殘差飼料採食量育種價、產蛋性能資料、未抽DNA、籠號不符、40週齡或52週齡產蛋數皆小於族群平均之個體。高飼效品系挑選各家族殘差飼料採食量育種價最小者(最省飼料)3隻，並剔除育種價大於族群前25%者。對照品系則逢機挑選各家族殘差飼料採食量育種價接近0者3隻。

分別混合兩品系10隻個體之DNA，經計算當量後混合，建構DNA定序樣品文庫(library)，使用Illumina HiSeq 2500高速定序平台進行雙端高通量全基因組重定序，定序後的讀序長度為180個核苷酸。

自Ensembl Genome browser (<http://www.ensembl.org>)下載鴨(北京鴨)之全基因組序列作為參考序列。使用trimmomatic 0.33 (Bolger et al., 2014)對初始序列進行剪輯，去除序列品質錯誤率高於3.1%的片段。接著使用BWA 0.7.5a (Li and Durbin, 2010)序列回貼工具進行序列回貼，並且去除因聚合酶鏈鎖反應造成的重複定序序列。

2.尋找單核苷酸多態性(SNP)及初步註解

在尋找單核苷酸多態性之前，為了避免小片段的插入以及刪除突變在序列回貼時造成誤差，利用GATK (McKenna et al., 2010; DePristo et al., 2011; Van der Auwera et al., 2013)基因組分析工具於基因組插入以及刪除突變的區域再回貼，以得到較準確的回貼結果。接著使用Samtools (Li et al., 2009)尋找SNP，分別得到褐色菜鴨高飼效品系及對照品系相對於北京鴨參考序列間之單核苷酸多態性。為避免個體間差異造成的誤判，僅保留交替基因頻率為1，且平均定序深度50%之序列片段覆蓋度以上的單核苷酸多態性。

待高飼效、對照品系相較於北京鴨間的突變皆找出後，再進行兩品系混合基因組DNA之序列比對，找尋高飼效、對照品系特有以及兩品系共通之SNP。其中兩品系共通之SNP，視為與殘差飼料採食量選拔無關、屬褐色菜鴨畜試一號族群內正常存在之遺傳變異，予以剔除。

接著使用SnEff (Cingolani, et al., 2012)註解褐色菜鴨畜試一號兩品系各自特有的單核苷酸多態性，並且依照SNP位於基因組上的位置以及對於蛋白質轉錄之影響分類。

由於選拔會造成基因組特定區域雜合度降低，使用Popoolation2軟體(Kofler et al., 2011)及自行撰寫程式計算全基因組混合雜合度(pooled heterozygosity, Hp)，首先挑出高飼效品系低雜合度區域；另比較高飼效品系與對照品系基因組中雜合度具有差異區域，位於上述區域的SNP可視為可能與殘差飼料採食量選拔有關之SNP。

經上述雜合度分析篩選所得SNP，首先篩選出具單一基因具200個以上SNP的基因，查詢其功能，以找出在高飼效及對照品系可能

具有較大差異表現的基因；另根據其所在基因之 ensemble gene ID，彙整清單並上傳至 DAVID 資料庫(Database for Annotation, Visualization and Integrated Discovery)(Huang et al., 2009)，使用基因功能註解工具(gene function annotation tool) 分析基因功能性及可能參與機制。另由於鴨隻相關功能性註解資訊尚十分缺乏，另將同樣基因清單的基因名稱(gene name)轉換成雞的 ensemble gene ID 後上傳進行分析。

三、結果與討論

(一)褐色菜鴨高飼效品系選拔、遺傳參數及遺傳形質分析

1.選拔試驗鴨隻選拔率及近親係數

截至第六代，褐色菜鴨高飼效及對照品系共有公鴨 1,021 隻與母鴨 1,561 隻參與性能檢定，其中公鴨 161 隻與母鴨 600 隻參與配種繁殖。本品系外觀如圖 2 與圖 3 所示。自 2009 年建立本選育鴨群第零代，計算褐色菜鴨高飼效品系計算選拔強度，除第三代因供應商提供之飼料品質問題，造成該世代族群偏小，其餘世代母鴨之選拔率介於 20.8~42.1%之間，平均為 33.1%，公鴨則介於 12.7~17.1%之間，平均為 15.7%(如表 1)。

本品系經 6 代選拔之後，計算褐色菜鴨高飼效品系每世代之近親係數平均值與標準偏差，公鴨與母鴨之近親係數平均值結果相近，假設種原來源無親屬關係，則第零代、第一代與第二代之近親係數平均值均為 0，褐色菜鴨高飼效品系親代之選拔，係依高遺傳估測值之排序避開全同胞與半同胞之配種方式來進行，其近親係數適度緩慢的逐漸增加，至第六代時褐色菜鴨高飼效品系公、母鴨近親係數同為 0.083 ± 0.017 (如表 2)。

2.調查項目性能、表型相關及遺傳參數估測

依據劉等(2012)，以四週為檢定期之殘差飼料採食量與檢定全期(22~52 週齡)之表型相關達 0.90，遺傳相關則介於 0.93 至 1 之間，分析殘差飼料採食量遺傳率介於 0.3 至 0.43 之間，顯示褐色菜鴨的殘差飼料採食量性狀係可選拔者。

第六代初產日齡為 116 ± 10 日；40 週齡累積產蛋數為 144 ± 18 個；52 週齡累積產蛋數為 203 ± 28 個。第零代至第六代統計各項性能之平均值±標準偏差結果如表 3 與表 4 所示，褐色菜鴨高飼效、對照品系第六代之 FC 分別為 3859.6 ± 480.2 g、 4236.7 ± 508.3 g；pFC 分別為 4027.7 ± 262.5 g、 3965.6 ± 215.6 g；RFC 分別為 -168.1 ± 388.5 g、 271.1 ± 450.1 g；FE 分別為 2.3 ± 0.4 、 2.5 ± 0.4 ；EM 分別為 1699.2 ± 206.3 g、 1706.0 ± 166.0 g。經計算褐色菜鴨高飼效品系各項性狀表型相關，FC 與 RFC 及 EM 性狀呈極顯著正相關，與 FE 無顯著相關；而 FE 亦與 EM 呈極顯著負相關。其中 FC 與 RFC 之相關係數達 0.70，而 FE 與 EM 之相關係數則達 -0.66，其餘相關係數為低至中

度相關(如表 5)。

截至目前，共已收集 6 代資料，據以進行相關選拔效率評估。結果顯示褐色菜鴨高飼效品系之 FC、RFC、FE 及 EM 之遺傳率分別為 0.33、0.12、0.13 及 0.25。而遺傳相關之分析結果顯示，EM 則與 FC 呈高度正相關，而 RFC 與 FC 及 EM 呈中度正相關，與 FE 則呈中度負相關，顯示 RFC 選拔可間接改善 FE。FC 與 FE 呈中度負相關；而 FE 與 EM 則呈輕度負相關(如表 5)。與同以殘差飼料採食量選拔蛋禽研究相較，洛島紅雞隻在經歷長期之殘差飼料採食量雙向選拔後，高飼料採食品系(R+)與低飼料採食品系(R-)在 32~36 週齡之殘差飼料採食量及飼料總採食量等性狀呈現顯著性差異。殘差飼料採食量與總蛋重(egg mass)、產蛋數、蛋重及體重均無顯著表型相關，而與飼料採食量之遺傳相關則高達 0.5 (Bordas et al., 1992; Bordas et al., 1996)，與本品系之 0.59 相近。又如 Basso et al. (2012)建立北京鴨殘差飼料採食量檢定方法並估測其遺傳參數，其中採食量、蛋產量及殘差飼料採食量的遺傳率分別為 0.34、0.06 及 0.24，與本品系相較，採食量遺傳率幾乎相同，蛋產量低於本品系，而殘差飼料採食量則稍高於本品系。而殘差飼料採食量與採食量之遺傳相關更高達 0.89，高於本品系甚多。

劉 (2015) 後續進一步以 34 週齡開始為期 4 週的飼料採食量、總蛋重、鴨隻檢定結束體重及體重變化進行檢定，持續 6 代後，結果顯示褐色菜鴨高飼效品系與對照品系之殘差飼料採食量育種價估測值在第一至第六代平均分別為 -22.1、-62.1、-111.0、-107.8、-172.5 及 -246.0 g 與 23.0、14.6、15.1、-30.4、-58.1 及 -22.5 g，品系間育種價差異 (S-C) 則為 -45.1、-76.7、-126.1、-77.4、-114.4 及 -223.5 g(圖 4)。褐色菜鴨高飼效品系之殘差飼料採食量不論自表型值或是育種價估測值，皆較對照品系為佳。依第六代 34~37 週 (共 28 日) 殘差飼料採食量育種價估測值估算，相較於對照品系，褐色菜鴨高飼效品系每日殘差飼料採食量少達 8.0 g，試驗期平均每日採食量則少了 13 g，以飼養 3 萬隻的蛋鴨場來說，每日將可省下 5,000 元之飼料支出。可作為高飼效純系育種、與民間褐色菜鴨雜交生產商用蛋鴨之種原及高飼效之鴨蛋供應品系。

3. 遺傳形質

遺傳變異結果分別如表 6 與表 7 所示。11 組標記中共有 5 組標記在雞(*Gallus gallus*)染色體上具有直系同源基因座；於鴨(*Anas platyrhynchos*)基因組 DNA 方面，11 組標記分屬不同基因組架構(scaffold)。遺傳分析結果，褐色菜鴨對照品系與高飼效品系分別觀測到 47 與 45 個交替基因，所有微衛星標記皆具中度($0.25 \leq PIC < 0.5$)至高度多態性($PIC \geq 0.5$)，顯示此 11 組微衛星標記應可用於褐色菜鴨對照及高飼效品系之遺傳分析。分別混合兩個世代之褐色菜鴨對照品系與高飼效品系來看，兩者平均每個基因座各具有 4.3 個(2~8 個)

與 4.1 個(2~7 個)交替基因；褐色菜鴨對照品系之觀測異質度(observed heterozygosity)介於 0.191 到 0.851，平均為 0.571，高飼效品系則介於 0.233 到 0.837，平均為 0.522；而褐色菜鴨對照品系之期望異質度(expected heterozygosity)介於 0.397 到 0.771，平均為 0.642，高飼效品系則介於 0.410 到 0.705，平均為 0.588。比較褐色菜鴨對照與高飼效品系間與第二、第四代間之交替基因數、有效交替基因數、觀測異質度、期望異質度，結果顯示各項參數在兩組間或世代間皆無顯著差異。

族群結構分析方面，11 組微衛星標記在褐色菜鴨對照品系與高飼效品系之第二與第四代共 4 個次族群分析結果皆符合哈溫平衡。再依 Wright(1965)方法計算懷特氏固定指數(Wright's fixation index)近交指數 F_{IS} ，褐色菜鴨對照品系與高飼效品系之平均分別為 0.118 與 0.117，且各標記之 F_{IS} 值差異大，對照性能表現來看，顯示褐色菜鴨對照與高飼效品系均尚無嚴重近親衰退情事。另以 STRUCTURE 2.3 軟體(Pritchard et al., 2000)進行群數分布之模擬分析，設 K 為 2(圖 5)，結果顯示第二代時，褐色菜鴨對照與高飼效品系之遺傳組成大致相同；然至第四代，其分群與樣本組別來源幾乎一致，顯示褐色菜鴨對照與高飼效品系之遺傳組成已有差異。表 8 則顯示，無論是在第二代或第四代，褐色菜鴨對照與高飼效品系間之遺傳分化指數 (F_{ST}) 皆指向褐色菜鴨對照與高飼效品系間具有顯著分化 ($P < 0.05$)；然在第二代之分化程度極低 ($F_{ST} = 0.0328$)，至第四代時才有中度分化 ($F_{ST} = 0.0505$)。若將對照與高飼效品系分別來看，第二代與第四代間之分化皆不顯著，惟高飼效品系之兩世代間遺傳分化指數略高於對照品系。以上結果皆說明褐色菜鴨高飼效品系與對照品系之族群分化有隨著殘差飼料採食量選拔代數增加而有加深之現象。



圖 2.褐色菜鴨高飼效品系種公鴨(畜產試驗所楊振豐先生拍攝)。



圖 3.褐色菜鴨高飼效品系種母鴨(畜產試驗所楊振豐先生拍攝)。

表 1. 褐色菜鴨高飼效品系之族群結構

世代	孵化日期	族群	檢定隻數	留種數	選拔率(%)
第零代	11/17/2008~		M= 157	M= 20	12.7
	12/1/2008		F= 195	F= 82	42.1
第一代	4/19/2010~	選拔	M= 66	M= 10	15.2
			F= 119	F= 42	35.3
	5/3/2010	對照	M= 78	M= 11	14.1
			F= 120	F= 46	38.3
第二代	6/29/2011~	選拔	M= 70	M= 12	17.1
			F= 125	F= 26	20.8
	7/13/2011	對照	M= 83	M= 12	14.5
			F= 123	F= 61	49.6
第三代	6/25/2012~	選拔	M= 42	M= 12	28.6
			F= 46	F= 38	82.6
	7/9/2012	對照	M=84	M=12	14.3
			F= 89	F= 46	51.7
第四代	7/1/2013/~	選拔	M= 65	M= 11	16.9
			F= 104	F= 42	40.4
	7/15/2013	對照	M= 81	M= 13	16.0
			F=118	F= 46	39.0
第五代	7/4/2014~	選拔	M= 71	M= 12	16.9
			F= 136	F= 40	29.4
	7/18/2014	對照	M= 82	M= 12	14.6
			F= 144	F= 40	27.8
第六代	6/22/2015~	選拔	M= 78	M= 12	15.4
			F= 148	F= 45	30.4
	7/6/2015	對照	M= 64	M= 12	18.8
			F= 94	F= 46	48.9
合計			M= 1,021	M= 161	
			F= 1,561	F= 600	

表 2. 褐色菜鴨高飼效品系各代公鴨與母鴨平均近親係數

世代	公鴨		母鴨	
第零代	0	(N = 10)	0	(N = 121)
第一代	0	(N = 66)	0	(N = 119)
第二代	0	(N = 70)	0	(N = 125)
第三代	0.045 ± 0.015	(N = 42)	0.045 ± 0.012	(N = 46)
第四代	0.056 ± 0.033	(N = 65)	0.063 ± 0.036	(N = 104)
第五代	0.067 ± 0.027	(N = 71)	0.067 ± 0.025	(N = 136)
第六代	0.083 ± 0.017	(N = 78)	0.083 ± 0.017	(N = 148)

表3. 褐色菜鴨高飼效品系第六代性狀表型值平均、標準偏差、範圍、歪斜度及峰度 (N = 148)

性狀	平均	標準偏差	範圍	歪斜度	峰度
FC ¹	3859.6	480.2	2398.0~4993.0	-0.22	0.09
pFC ²	4027.7	262.5	2681.6~4601.6	-1.42	5.15
RFC ³	-168.1	388.5	-1241.8~1144.1	0.58	0.45
FE ⁴	2.3	0.4	1.8~4.4	2.76	10.90
EM ⁵	1699.2	206.3	672.0~2337.0	-1.51	5.70
AFE ⁶	116.1	10.0	100~144	0.63	-0.11
EN40 ⁷	145.3	18.1	53~173	-1.61	4.57
EN52 ⁸	202.5	28.4	86~255	-0.85	1.26

1: 34~37 週齡飼料採食量 (g)

2: 預測飼料採食量 (g)

3: 殘差飼料採食量 (g)

4: 飼料換蛋率

5: 34~37 週齡蛋產量 (g)

6: 初產日齡

7: 40週齡累積產蛋數

8: 52週齡累積產蛋數

表 4.褐色菜鴨高飼效及對照品系第零代到第六代五項性狀表型值平均及標準偏差

性狀	第零代	第一代		第二代		第三代		第四代		第五代		第六代	
	(N=195)	選拔 (N=119)	對照 (N=120)	選拔 (N=125)	對照 (N=123)	選拔 (N=46)	對照 (N=89)	選拔 (N=104)	對照 (N=118)	選拔 (N=136)	對照 (N=144)	選拔 (N=148)	對照 (N=94)
FC ¹	3502.7	3897.4	3865.5	3635.2	3756.6	3270.1	3074.0	3811.0	3751.9	3759.1	3892.5	3859.6	4236.7
	± 674.2	± 529.2	± 529.1	± 471.8	± 449.2	± 562.6	± 571.0	± 399.7	± 390.5	± 494.5	± 466.0	± 480.2	± 508.3
pFC ²	3507.2	3971.1	3772.0	3749.6	3645.3	3306.3	2988.0	3877.0	3699.4	3852.9	3813.0	4027.7	3965.6
	± 494.4	± 382.0	± 397.6	± 334.2	± 313.2	± 437.2	± 538.0	± 231.6	± 211.6	± 220.9	± 232.0	± 262.5	± 215.6
RFC ³	-4.5	-73.6	93.6	-114.7	111.0	-36.2	85.9	-59.6	52.6	-93.8	78.9	-168.1	271.1
	± 473.3	± 336.6	± 333.9	± 302.5	± 316.0	± 329.4	± 331.0	± 313.6	± 309.4	± 445.2	± 396.0	± 388.5	± 450.1
FE ⁴	3.1	2.9	3.3	2.7	2.8	3.2	3.2	2.3	2.4	2.4	2.6	2.3	2.5
	± 3.3	± 1.0	± 1.4	± 0.8	± 0.8	± 0.8	± 0.9	± 0.5	± 0.6	± 0.5	± 0.7	± 0.4	± 0.4
EM ⁵	1513.7	1343.0	1228.1	1422.3	1430.6	1042.8	866.0	1720.1	1629.5	1609.0	1595.0	1699.2	1706.0
	± 462.3	± 440.7	± 489.1	± 299.5	± 306.2	± 327.7	± 448.0	± 245.0	± 257.3	± 257.4	± 334.0	± 206.3	± 166.0

¹: 34~37 週齡飼料採食量 (g)

²: 預測飼料採食量(g)

³: 殘差飼料採食量(g)

⁴: 飼料換蛋率

⁵: 34~37 週齡蛋產量 (g)

表 5.褐色菜鴨高飼效品系四項性狀之遺傳率(對角線)、遺傳相關±標準機差 (對角線上方)、表型相關(對角線下方)

	FC	RFC	FE	EM
FC	0.33±0.04	0.59±0.08	-0.32±0.15	0.83±0.05
RFC	0.70**	0.12±0.05	-0.30±0.24	0.37±0.12
FE	-0.03	0.29**	0.13±0.04	-0.11±0.17
EM	0.49**	-0.04	-0.66**	0.32±0.05

** 表具極顯著差異 (P < 0.0001)

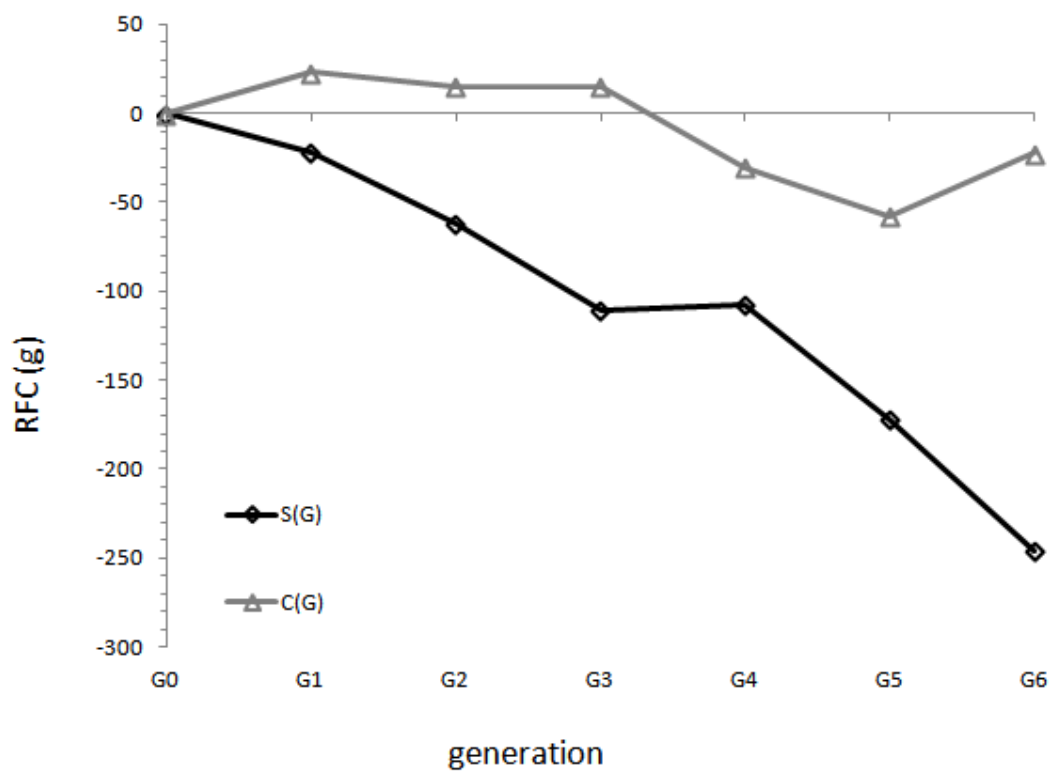


圖4.褐色菜鴨高飼效(S) 與對照品系 (C)殘差飼料採食量育種價估測值 (G)。

表 6. 應用 11 組菜鴨微衛星標記於對照品系第二代與第四代之遺傳變異

基因座	雞染色體 編號 ¹ /鴨 基因組架 構編號 ²	第二代(N = 23)							第四代(N = 24)						
		片段 大小	交替 基因 數	有效 交替 基因 數	觀測異 質度	期望異 質度	多態性 訊息含 量	族群近 交係數	片段 大小	交替 基因 數	有效交 替基因 數	觀測異 質度	期望異 質度	多態性 訊息含 量	族群近 交係數
APT001	1 / 1509	178~206	3	2.1	0.217	0.529	0.421	0.590	178~202	2	1.9	0.333	0.496	0.368	0.329
APT004	3 / 192	290~314	7	4.1	0.913	0.774	0.722	-0.180	290~314	7	3.5	0.500	0.727	0.670	0.312
APT008	NA / 358	184~196	4	3.5	0.870	0.727	0.662	-0.197	184~196	5	3.4	0.083	0.760	0.706	0.891
APT010	NA / 1199	192~212	4	3.1	0.696	0.689	0.610	-0.010	192~212	3	2.8	0.667	0.656	0.570	-0.017
APT012	2 / 5	185~205	5	3.4	0.739	0.724	0.656	-0.021	185~205	4	3.8	0.667	0.749	0.685	0.109
APT017	1 / 481	173~185	4	3.0	0.391	0.683	0.611	0.428	173~185	4	2.4	0.417	0.588	0.517	0.291
APT020	NA / 197	177~201	5	3.8	0.783	0.757	0.697	-0.034	177~201	5	4.4	0.917	0.791	0.737	-0.159
APT025	NA / 121	105~117	4	1.5	0.391	0.347	0.321	-0.127	105~117	4	1.8	0.542	0.448	0.406	-0.210
APT026	7 / 477	130~146	4	3.2	0.870	0.704	0.640	-0.236	130~146	4	4.0	0.833	0.765	0.702	-0.089
APT032	NA / 45	207~259	3	2.4	0.783	0.587	0.482	-0.334	207~259	3	2.2	0.583	0.547	0.430	-0.066
APT033	NA / 14	262~266	2	2.0	0.130	0.507	0.373	0.744	262~266	2	2.0	0.250	0.511	0.375	0.511
Average			4.1	2.9	0.617	0.639	0.563	0.057		3.9	2.9	0.527	0.640	0.561	0.173
SD			1.3	0.8	0.281	0.132	0.139	0.361		1.4	0.9	0.248	0.126	0.146	0.333

¹: 直系同源基因位於雞染色體編號

²: 直系同源基因位於鴨基因組架構編號

³: 懷特氏固定指數之族群近交係數 $F_{IS} = 1 - (\text{觀測異質度} / \text{期望異質度})$ (Wright, 1965)

表 7. 應用 11 組菜鴨微衛星標記於褐色菜鴨高飼效品系第二代與第四代之遺傳變異

基因座	雞染色體 編號 ¹ /鴨 基因組架 構編號 ²	第二代(N = 17)							第四代(N = 26)						
		片段 大小	交替 基因 數	有效 交替 基因 數	觀測異 質度	期望異 質度	多態性 訊息含 量	族群近 交係數	片段 大小	交替 基因 數	有效 交替 基因 數	觀測異 質度	期望異 質度	多態性 訊息含 量	族群近 交係數
APT001	1 / 1509	178~206	3	2.5	0.235	0.620	0.531	0.621	174~206	4	2.6	0.385	0.624	0.538	0.383
APT004	3 / 192	290~314	6	3.9	0.647	0.765	0.707	0.154	286~314	7	2.8	0.692	0.658	0.605	-0.052
APT008	NA / 358	184~196	4	2.5	0.471	0.619	0.518	0.239	184~196	5	1.8	0.154	0.489	0.439	0.685
APT010	NA / 1199	192~212	4	2.0	0.529	0.513	0.457	-0.031	192~212	4	2.4	0.577	0.597	0.541	0.034
APT012	2 / 5	185~205	4	2.7	0.588	0.651	0.561	0.097	185~205	4	2.5	0.615	0.611	0.518	-0.007
APT017	1 / 481	173~185	4	2.8	0.765	0.668	0.580	-0.145	173~185	4	2.5	0.577	0.608	0.535	0.051
APT020	NA / 197	185~201	5	2.7	0.647	0.651	0.578	0.006	185~201	5	2.8	0.615	0.655	0.579	0.061
APT025	NA / 121	105~117	4	1.4	0.353	0.316	0.285	-0.117	105~117	4	1.9	0.500	0.472	0.431	-0.059
APT026	7 / 477	130~146	4	3.1	0.824	0.693	0.620	-0.189	130~146	4	3.4	0.846	0.722	0.659	-0.172
APT032	NA / 45	207~259	2	1.9	0.647	0.487	0.361	-0.329	207~259	2	1.9	0.423	0.491	0.366	0.138
APT033	NA / 14	262~266	2	1.6	0.118	0.371	0.295	0.682	262~266	2	2.0	0.308	0.498	0.369	0.382
Average			3.8	2.5	0.529	0.578	0.499	0.090		4.1	2.4	0.517	0.584	0.507	0.131
SD			1.2	0.7	0.219	0.139	0.136	0.321		1.4	0.5	0.192	0.084	0.095	0.252

¹: 直系同源基因位於雞染色體編號

²: 直系同源基因位於鴨基因組架構編號

³: 懷特氏固定指數之族群近交係數 $F_{IS} = 1 - (\text{觀測異質度} / \text{期望異質度})$ (Wright, 1965)

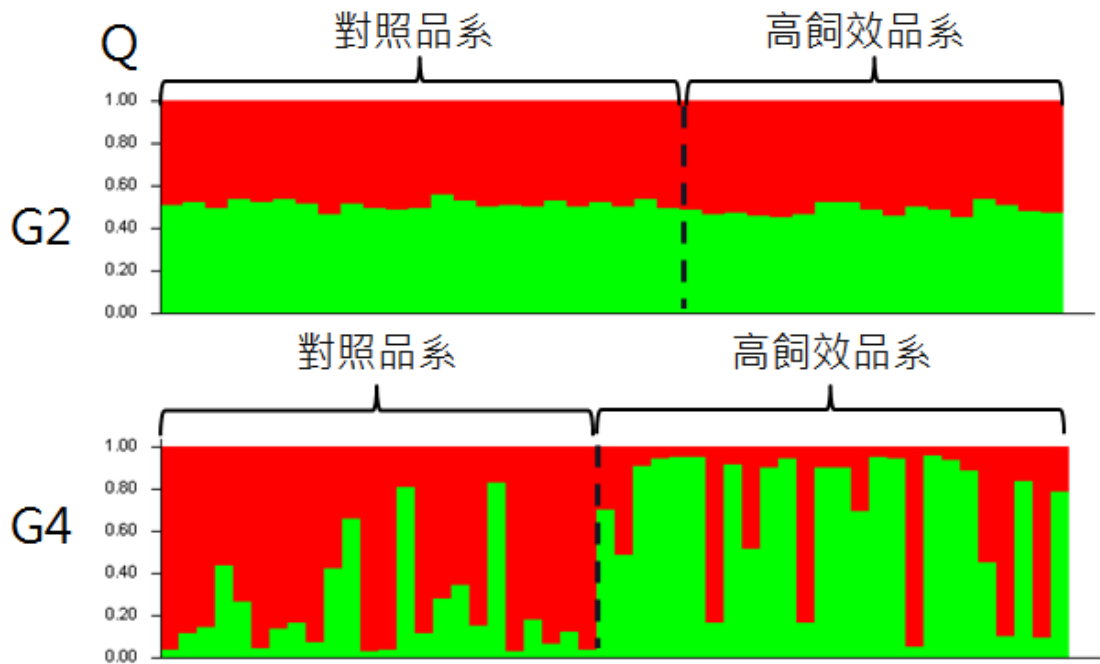


圖5. 褐色菜鴨高飼效及對照品系第二代與第四代STRUCTURE分群分析之結果。此圖可能分群數(K)設為2; Q: 個體基因源自該群集之比例, 不同群集以不同顏色表示, 縱軸每圖條代表一個體。

表8. 應用11組微衛星標記分析褐色菜鴨高飼效、對照品系第二代與第四代族群之遺傳分化指數(F_{ST} , 對角線右上)

	對照品系 第四代	高飼效品系 第二代	高飼效品系 第四代
對照品系第二代	0.0060	0.0328*	0.0641*
對照品系第四代		0.0600*	0.0505*
高飼效品系第二代			0.0219

*具有顯著分化 ($P < 0.05$)

(二)全基因組重定序及統計分析

1.全基因組重定序

經研究方法所述流程篩選後，高飼效品系與對照品系各得 33 隻個體。其產蛋相關表型值分別如表 9 及表 10；而殘差飼料採食量育種價分布則如圖 6 及圖 7。比較表與圖，可發現對照品系之殘差飼料採食量育種價主要分布於-200 至+200 的區間，主要集中於 0 附近；而高飼效品系則分布於-200 至-1,000 的區間，以-200 左右的樣本數最多。除主要希望探討殘差飼料採食量育種價估值外，其它希望維持產蛋性狀如累積產蛋數、蛋重及蛋殼強度等統計值在對照組與選拔組挑選出來的個體中，並無差異。

褐色菜鴨高飼效品系及對照品系依 DNA 質量各挑出 10 隻鴨隻個體視為一族群，來自 10 隻個體的 DNA 依莫耳當量均勻混合後，兩品系個別製作成一定序樣品文庫，利用 Illumina HiSeq 2500 高速定序平台進行雙端高通量全基因組重定序，結果如表 11。本次定序通過 cluster filter 比例平均達 91% 以上，一般需在 80% 以上；而表定序時超前或落後之 phas/prephas 比例，此為造成序列複雜化影響後續分析的主因，平均在 0.13% 以下，顯示本次定序純度高、品質優良。

進行序列回貼之前，先去除序列品質錯誤率高於 3.1% 的片段。表 12 為原始定序序列以及針對序列品質剪輯後之序列統計結果。接著將剪輯後的序列回貼至參考基因組，表 13 為剪輯後序列回貼後之平均定序深度以及參考基因組覆蓋度。兩個品系的定序序列回貼至參考序列後之參考基因組覆蓋度皆超過 96%，顯示褐色菜鴨基因組與北京鴨基因組的相似度很高，以北京鴨基因組作為參考基因組係一合適的選擇。

剪輯後的兩品系定序序列回貼至北京鴨基因組之後，分別針對兩品系之褐色菜鴨尋找相對於北京鴨之 SNP。表 10 為兩品系分別相對於北京鴨基因組之 SNP 總數量，以及兩品系相對於北京鴨基因組特有之 SNP 總數量。由表 14 可見對照品系相較於北京鴨基因組之 SNP 數較高飼效品系來得低，意即相較於高飼效品系基因組，對照品系基因組與作為參考基因組之北京鴨基因組較為相近。

兩品系共有之 SNP 被視為褐色菜鴨畜試一號族群特有之 SNP，與殘差飼料採食量性狀無關，因此在剔除兩品系共有之 SNP 後，分析兩品系各自特有的 SNP，並將其依照突變所在的位置，對於蛋白質產物的影響分類。如圖 8 所示，SNP 依照其位於基因組的位置，可分為基因間區段(intergenic region)、基因內區段(genic region)兩類。其中位於基因內區段之 SNP，則依照其位於基因的不同區域分立，可分為內含子(intron region)、非轉譯區(UTR region)以及編碼區(coding sequence region, CDS)三類。位於編碼區的核苷酸突變因可能造成蛋白質轉譯的錯誤，因此可根據其對胺基酸編碼的影響再分為兩類，同義突變(synonymous change)以及非同義突變(nonsynonymous change)。

由圖 8 所見，在褐色萊鴨高飼效品系 335,810 個特有突變中，120,327 個突變位於基因內區段，屬編碼區的有 4,796 個，其中為非同義突變者有 1,450 個。選拔及對照品系各自特有之 SNP 中，皆有 0.4% 屬於對蛋白質轉錄造成改變之非同義突變。

2. 尋找單核苷酸多態性(SNP)及初步註解

經雜合度分析，共挑選出位於高飼效品系低雜合度區域及高飼效品系與對照品系基因組中混合雜合度具有差異區域共 33,359 個 SNP，刪除 732 個位於複數基因的重複 SNP 後，共剩下 32,627 個 SNP，分別位於 2,017 個基因內區域(genic region)。

上述雜合度分析篩選之 SNP 中，單一基因具 200 個以上 SNP 的共有 14 個基因，包括 *GPC5*、*MED27*、*PATJ*、*PDE8A*、*PLCB1*、*RNF220*、*SPR*、*STAB2*、*STK10* 與 *TENM4* 等 10 個基因及 4 個在鴨尚未有功能性註解的基因。*STAB2* 被認為是清除者受體(scavenger receptor)，在小鼠可清除循環系統中的代謝廢物，在豬的全基因組關聯性研究中亦顯示其與平均日增重性狀有關(Howard et al., 2015)。*GPC5* 與肉牛殘差飼料採食量、殘差採食增重(residual intake gain, 日增重減去預估日增重，再減殘差飼料採食量)性狀有關(Serao et al, 2013)。*PDE8A* 屬 *PDE* 家族，*PDE* 家族調控細胞間 cAMP 濃度，多存在於哺乳動物卵巢及睪丸(Chen et al., 2009)，在大鼠卵巢發現 *PDE* 家族以 *PDE7B* 及 *PDE8A* 的 mRNA 表現量最高，卵巢中 cAMP 濃度不同將影響排卵或刺激初級濾泡成長(Petersen et al., 2015)，此外亦發現其影響雞隻睪丸生長及發育(Zhang et al., 2017)，顯示其與繁殖性能有關。*PLCB1* 被認為參與 GnRH 訊息傳遞路徑，且與約克夏豬至 115 公斤日齡及 30 至 100 公斤日增重有關(Meng et al., 2017)；在綿羊及山羊研究中亦發現與耐熱、黑色素生成有關(Kim et al., 2016)。在白肉雞耐熱試驗中，RNA-seq 結果顯示經熱處理白肉雞組別其肝臟中的 *RNF220* 具有較高表現量，顯示 *RNF220* 可能與耐熱、代謝調控有關(Coble et al., 2014)。*STK10* 在肉牛發現與屠宰重、肋眼面積等性狀有關(Karisa et al., 2013)。上述基因或許因與生長、繁殖性能及代謝調控有關，而間接影響殘差飼料採食量性狀。

2,017 個鴨的 ensemble gene ID 清單上傳至 DAVID 資料庫後，僅有 1,487 個可對應至資料庫，其餘 gene ID 可能尚無功能性註解，且 1,487 個 ensemble gene ID 中所對應到生物途徑(biological process)、細胞組件(cellular component)、分子功能(molecular function)項目皆少於 1/3，意即大多數基因未能在 DAVID 資料庫找到相關資訊，應與鴨基因組註解仍缺乏有關。而將同樣基因清單的基因名稱(gene name)轉換成雞的 ensemble gene ID 後上傳進行分析，找到 *HTR2B*、*ATP2A3*、*ADCY2*、*ADCY7*、*CACNA1B*、*CACNA1E*、*CACNA1H*、*ADRA1A*、*CHRM3*、*EDNRB*、*NTSR1*、*PLCB1*、*PHKA2*、*PHKB*、*PTGER3*、*PRKCA*、*PTK2B*、*SLC8A1* 及 *SLC8A3* 等基因位在 KEGG PATHWAY 鈣訊息傳遞路徑

(Calcium signaling pathway)中(圖 9);此外 *ATP1B1*、*ADCY2*、*ADCY7*、*ADRA1A*、*CREM*、*CACNB2*、*MYH15*、*MYL3*、*PIK3R5*、*PLCB1*、*PPP2R3C*、*TPM3*、*CACNG1* 及 *CACNG4* 等基因則位於心肌細胞中腎上腺素訊息傳遞路徑中(Adrenergic signaling in cardiomyocytes)。以上顯示目前篩選 SNP 中或許有與鈣離子代謝、能量利用相關標記，可能與殘差飼料採食量表現有關，值得再進一步確認。

蛋禽殘差飼料採食量屬多基因控制性狀，目前在雞亦尚未發現主效基因(Wolc et al., 2013)，而鴨相關研究則更為缺乏；加上鴨隻基因組發展較慢，可用分子標記相當有限。未來將參考 SNP 所在區域分類，應用選拔特徵、搜尋純合度降低區域、計算分化指數 F_{ST} 等方式，對目前所篩出的 SNP 排列優先順序，進行客製化晶片分析，進一步在族群中搜尋主效基因群，並實際驗證其可用性，期加速褐色菜鴨高飼效品系之選拔。

表9. 褐色菜鴨高飼效品系對照組近親係數、殘差飼料採食量育種價、產蛋相關表型敘述統計值

	IC	EBV	AFE	EN40	EN52	EW40	ES40
N	33	33	33	33	33	33	33
平均值	0.045	25.36	114	146	217	59.8	4.4
最大值	0.120	204.69	139	169	243	68.3	6.5
最小值	0.014	-143.23	95	120	152	0.0	0.0
第 10 個百分位數	0.022	-115.72	96	126	198	55.3	3.1
第 25 個百分位數	0.034	-27.12	105	134	204	58.9	4.0
第 75 個百分位數	0.056	98.94	121	157	230	65.6	5.0

IC：近親係數

EBV：殘差飼料採食量育種價估值

AFE：初產日齡(日)

EN40、EN52：40、52週齡累積產蛋數(個)

EW40：40週齡蛋重(g)

ES40：40週齡蛋殼強度(kg/cm²)

表10. 褐色菜鴨高飼效品系選拔組近親係數、殘差飼料採食量育種價、產蛋相關表型敘述統計值

	IC	EBV	AFE	EN40	EN52	EW40	ES40
N	33	33	33	33	33	33	33
平均值	0.069	-326.78	116	142	215	65.2	5.2
最大值	0.144	-171.01	152	169	244	251.8	18.3
最小值	0.030	-957.82	96	75	142	49.7	0.0
第 10 個百分位數	0.033	-410.31	103	116	185	55.1	2.6
第 25 個百分位數	0.044	-363.19	109	135	204	56.4	4.2
第 75 個百分位數	0.086	-243.09	118	155	230	63.7	6.1

IC：近親係數

EBV：殘差飼料採食量育種價

AFE：初產日齡(日)

EN40、EN52：40、52週齡累積產蛋數(個)

EW40：40週齡蛋重(g)

ES40：40週齡蛋殼強度(kg/cm²)

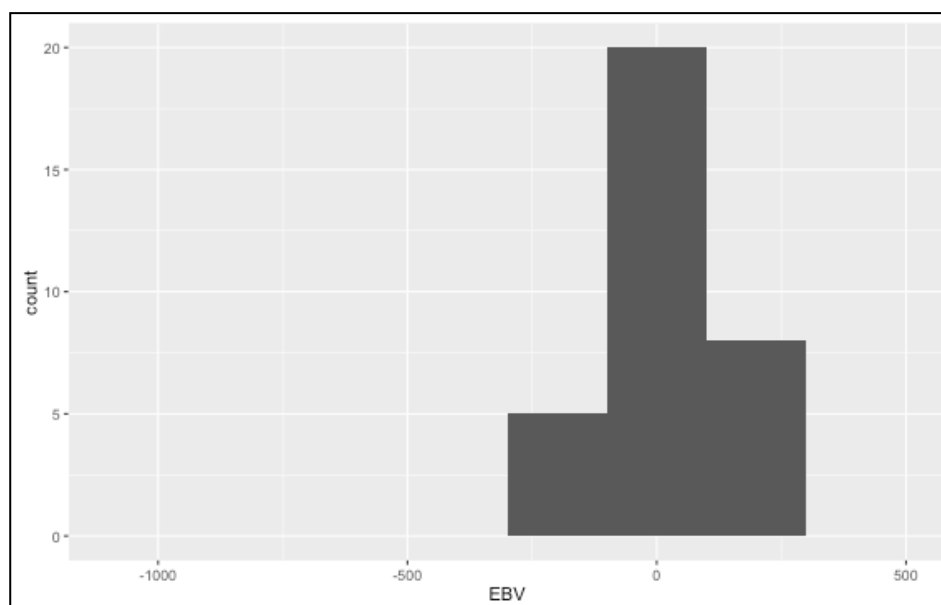


圖6. 褐色菜鴨高飼效品系對照品系33隻挑選個體之殘差飼料採食量育種價估值次數分布圖。

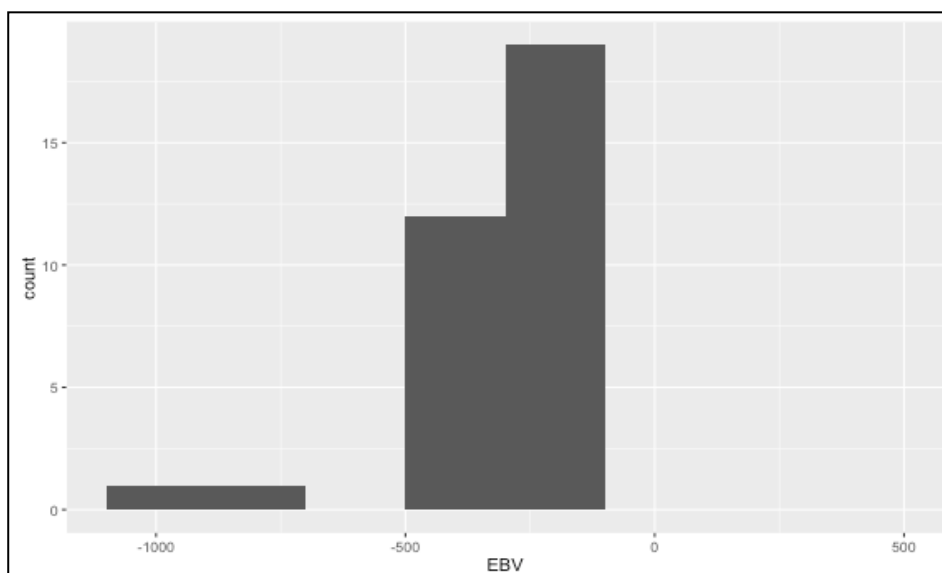


圖7. 褐色菜鴨高飼效品系選拔品系33隻挑選個體之殘差飼料採食量育種價估值次數分布圖。

表11. 兩品系褐色菜鴨於新世代高通量全基因組重定序結果

樣本	Read	% of Bases >= Q30	Yield (Mb)	# of Reads
對照品系	Read 1	86.4%	70,287	388,321,720
	Read 2	81.9%		
高飼效品系	Read 1	86.6%	70,338	388,607,758
	Read 2	82.0%		

表12. 褐色菜鴨高飼效品系及對照品系序列剪輯前後讀序對數量

	高飼效品系	對照品系
剪輯前讀序對數量	191,107,220	197,357,519
剪輯後讀序對數量	169,819,967	176,269,948

表13. 褐色菜鴨高飼效品系及對照品系剪輯後序列回貼之平均定序深度及參考基因組覆蓋度

	高飼效品系	對照品系
平均定序深度	49 倍	51 倍
參考基因組覆蓋度	96.23%	96.25%

表14. 褐色菜鴨高飼效品系及對照品系相對於北京鴨之單核苷酸多態性數量

	選拔品系	對照品系
單核苷酸多態性總數量	1,124,040	1,031,035
品系特有單核苷酸多態性總數量	335,810	242,805

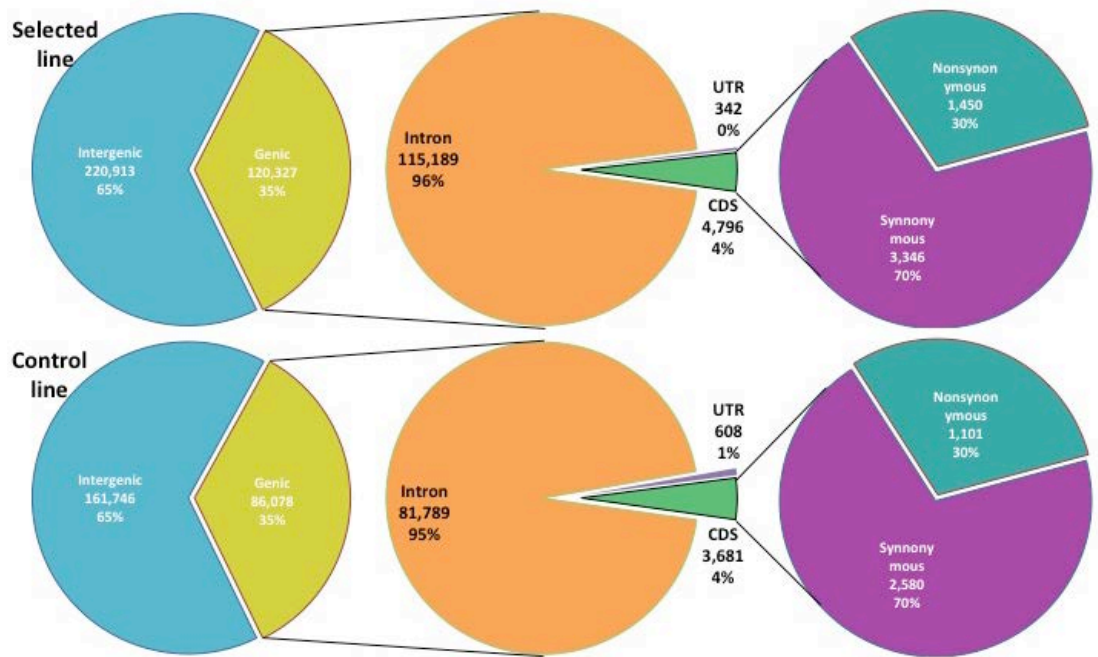


圖8. 褐色菜鴨高飼效品系(Selected line)及對照(Control line)品系特有單核苷酸多態性之分類。

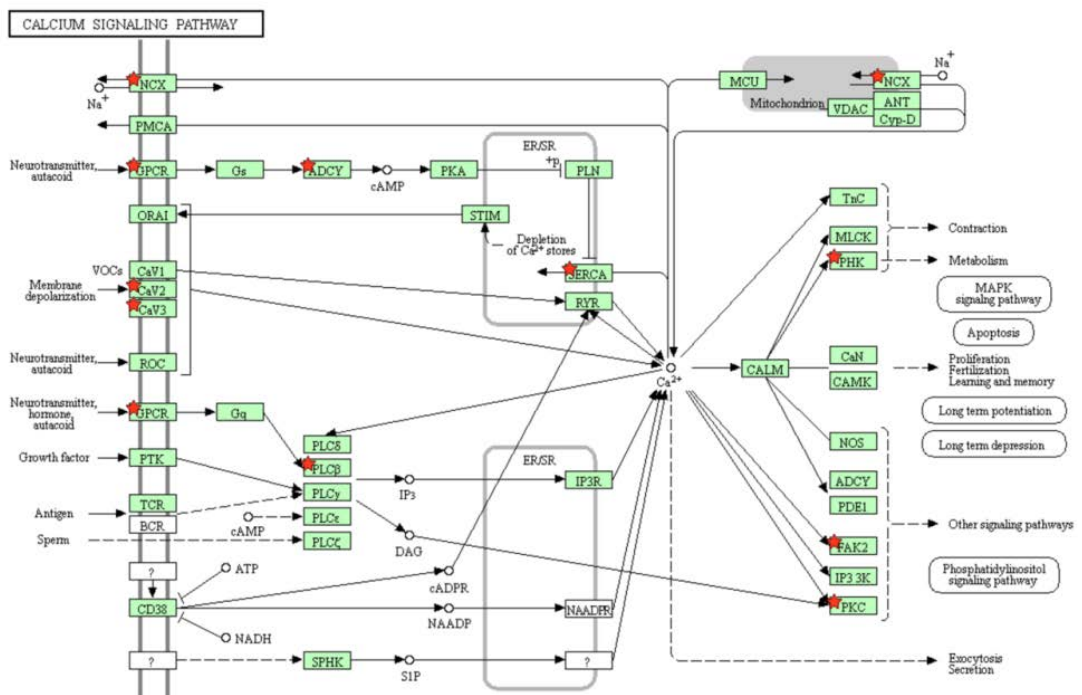


圖9. 基因清單經DAVID資料庫比對至KEGG結果，以鈣訊息傳遞路徑為例，紅色星號標示表示上傳之基因位於該基因產物中。

四、結論與建議

褐色菜鴨高飼效品系現已完成六代選拔，從第六代性能資料來看，試驗期平均每日採食量則少了 13 g，以飼養 3 萬隻的蛋鴨場來說，每日將可省下 5,000 元之飼料支出。可作為高飼效純系育種、與民間褐色菜鴨雜交生產商用蛋鴨之種原及高飼效之鴨蛋供應品系。而針對自全基因組重定序篩選獲得與殘差飼料採食量選拔可能關聯之遺傳標記，亦將進行後續客製化晶片分析，以期達到運用基因組選種提升選拔效率之目標。

五、參考文獻

- 行政院農業委員會畜產試驗所。2005。「褐色菜鴨畜試一號」鴨隻品系登記審定書。
- 劉秀洲、杜宗哲、C. Marie-Etancelin、李淵百、黃振芳、陳志峰。2012。褐色菜鴨殘差飼料採食量之遺傳參數估算。畜產研究 45(2):131-140。
- 劉秀洲。2015。種畜禽研究團隊—高飼效褐色菜鴨之選育與應用。行政院農業委員會畜產試驗所 104 年度科技計畫研究報告。
- Bai, Y., M. Sartor, and J. Cavalcoli. 2012. Current status and future perspectives for sequencing livestock genomes. *J. Anim. Sci. Biotech.* 3:8
- Basso, B., A. Bordas, F. Dubos, P. Morganx, and C. Marie-Etancelin. 2012. Feed efficiency in the laying duck: Appropriate measurements and genetic parameters. *Poult. Sci.* 91:1065-1073.
- Bolger, A. M., M. Lohse, and B. Usadel. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics* 30:2114-2120.
- Bordas, A. and F. Minvielle. 1999. Patterns of growth and feed intake in divergent lines of laying domestic fowl selected for residual feed consumption. *Poult. Sci.* 78:317-323.
- Bordas, A., and P. Mérat. 1981. Genetic variation and phenotypic correlation of food consumption of laying hens corrected for body weight and production. *Br. Poult. Sci.* 22:25-33.
- Bordas, A., M. Tixier-boichard, and P. Mérat. 1992. Direct and correlated responses to divergent selection for residual food intake in Rhode Island Red laying hens. *Br. Poult. Sci.* 33: 741-754.
- Bordas, A., P. Mérat and F. Minvielle. 1996. Heterosis in egg laying lines under divergent selection for residual feed consumption. *Poult. Sci.* 75 :20-24.
- Chen, C., J. Wickenheisser, K. G. Ewens, W. Ankener, R. S. Legro, A. Dunaif, J. M. McAllister, R. S. Spielman, and J. F. Strauss III. 2009. PDE8A genetic variation, polycystic ovary syndrome and androgen levels in women. *Mol. Hum. Reprod.* 15:459-469.
- Cingolani, P., A. Platts, L. L. Wang, M. Coon, T. Nguyen, L. Wang, S. J. Land, X. Lu, and Ruden, D. M. 2012. A program for annotating and predicting

- the effects of single nucleotide polymorphisms, SnpEff: SNPs in the genome of *Drosophila melanogaster* strain w1118; iso-2; iso-3. *Fly 6*: 1-13.
- Coble, D. J., D. Fleming, M. E. Persia, C. M. Ashwell, M. F. Rothschild, C. J. Schmidt, and S. J. Lamont. 2014. RNA-seq analysis of broiler liver transcriptome reveals novel responses to high ambient temperature. *BMC Genomics* 15:1084.
- DePristo, M. A., E. Banks, R. Poplin, K. V. Garimella, J. R. Maguire, C. Hartl, A. A. Philippakis, G. d. Angel, M. A. Rivas, M. Hanna, A. Mckenna, T. J. Fennell, A. M. Kernytsky, A. Y. Sivachenko, K. Civulskis, S. B. Gabriel, D. Altshuler, and M. J. Daly. 2011. A framework for variation discovery and genotyping using next-generation DNA sequencing data. *Nat. Genet.* 43:491-498.
- Do, D. N., T. Ostersen, A. B. Strathe, T. Mark, J. Jensen, and H. N. Kadarmideen. 2014. Genome-wide association and systems genetic analyses of residual feed intake, daily feed consumption, backfat and weight gain in pigs. *BMC Genet.* 15: 27.
- Haer, L.C. M. de, P. Luiting, and H. L. M. Aarts. 1993. Relation among individual (residual) feed intake, growth performance and feed intake pattern of growing pigs in group housing. *Livest. Prod. Sci.* 36: 233-253.
- Howard, J. T., S. Jiao, F. Tiezzi, Y. Huang, K. A. Gray, and C. Maltecca. 2015. Genome-wide association study on legendre random regression coefficients for the growth and feed intake trajectory on Duroc Boars. *BMC Genetics* 16:59.
- Hsiao, M. C., H. C. Liu, Y. C. Hsu, Y. H. Hu, S. H. Li and S. R. Lee. 2008. Isolation and characterization of microsatellite markers in Tsaiya duck. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 21: 624-627.
- Huang, D. W., B.T. Sherman, and R. A. Lempicki. 2009. Systematic and integrative analysis of large gene lists using DAVID Bioinformatics Resources. *Nature Protoc.* 4:44-57.
- Karisa, B. K., J. Thomson, Z. Wang, H. L., Bruce, G. S. Plastow, and S. S. Moore. 2013. Candidate genes and biological pathways associated with carcass quality traits in beef cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 93:295-306.
- Khansefid, M., J. E. Pryce, S. Bolormaa, S. P. Miller, Z. Wang, C. Li, and M. E. Goddard. 2014. Estimation of genomic breeding values for residual feed intake in a multi-breed cattle population. *J. Anim. Sci.* (In Press)
- Kim, E.-S., A. R. Elbeltagy, A. M. Aboul-Naga, B. Rischkowsky, B. Sayre, J. M. Mwacharo, and M. F. Rothschild. 2016. Multiple genomic signatures of selection in goats and sheep indigenous to a hot arid environment.

- Heredity 116:255-264.
- Koch, R. M., L. A. Swiger, D. Chambers, and K. E. Gregory. 1963. Efficiency of feed use in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 22:486-494.
- Kofler, R., R. V. Pandey, and C. Schlötterer. 2011. PoPoolation2: identifying differentiation between populations using sequencing of pooled DNA samples (Pool-Seq). *Bioinformatics* 27:3435-3436.
- Korver, S. 1988. Genetic aspects of feed intake and feed efficiency in dairy cattle: a review. *Prod. Sci.* 20:1-13.
- Li, H., and R. Durbin. 2010. Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 26:589-595.
- Li, H., B. Handsaker, A. Wysoker, T. Fennell, J. Ruan, N. Homer, G. Marth, G. Abecasis, R. Durbin, and 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. 2009. The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics* 25:2078-2079.
- Lutting, P. 1990. Genetic variation of energy partitioning in laying hens: causes of variation in residual feed consumption. *World's Poult. Sci. J.* 46:133-152.
- Lutting, P. and E. M. Urff. 1991. Residual feed consumption in laying hens. 2. Genetic variation and correlations. *Poult. Sci.* 70:1663-1672.
- McKenna, A., M. Hanna, E. Banks, A. Sivachenko, K. Cibulskis, A. Kernytsky, K. Garimella, D. Altshuler, S. Gabriel, M. Daly, and M. A. DePristo. 2010. The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genome Res.* 20: 1297-1303.
- Meng, Q., K. Wang, X. Liu, H. Zhou, L. Xu, Z. Wang, and M. Fang. 2017. Identification of growth trait related genes in a Yorkshire purebred pig population by genome-wide association studies. *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 30:462-469.
- Petersen, T. S., M. Stahlhut, and C. Y. Andersen. 2015. Phosphodiesterases in the rat ovary: effect of cAMP in primordial follicles. *Reproduction* 150:11-20.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Quaas, R. L., and E. J. Pollak. 1980. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing program. *J. Ani. Sci.* 51:1277-1287.
- Rubin, C. H., M. C. Zody, J. Eriksson, J. R. S. Meadows, E. Sherwood, M. T. Webster, L. Jiang, M. Ingman, T. Sharpe, S. Ka, F. Hallbook, F. Besnier, O. Carlborg, B. Bedhom, M. Tixier-Boichard, P. Jensen, P. Siegel, K. Lindblad-Toh, and L. Andersson. 2010. Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication. *Nature*

464:587-593.

- Serao, N. V., D. Gonzalez-pena, J. E. Beever, D. B. Faulkner, B. R. Southey, and S. L. Rodriguez-Zas. 2013. Single nucleotide polymorphisms and haplotypes associated with feed efficiency in beef cattle. *BMC Genetics* 14:94.
- Van der Auwera, G. A., M. Carneiro, C. Hartl, R. Poplin, G. del Angel, A. Levy-Moonshine, T. Jordan, K. Shakir, D. Roazen, J. Thibault, E. Banks, K. Garimella, D. Altshuler, S. Gabriel, and M. DePristo. 2013. From FastQ Data to High-Confidence Variant Calls: The Genome Analysis Toolkit Best Practices Pipeline. *Curr. Protoc. Bioinformatics* 43:11.10.1-11.10.33.
- Wolc, A., J. Arango, T. Jankowski, P. Settar, J. E. Fulton, N. P. O'Sullivan, R. Fernando, D. J. Garrick, and J. C. M. Dekkers. 2013. Pedigree and genomic analyses of feed consumption and residual feed intake in laying hens. *Poult. Sci.* 92:2270-2275.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395-420.
- Zhang, H., W. Na, H. Zhang, N. Wang, Z. Du, S. Wang, Z. Wang, Z. Zhang, and H. Li. 2017. TCF21 is related to testis growth and development in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.* 49:25.