

家畜育种规划

张沅 著

JIA CHU YU ZHONG GUI HUA

中国农业大学出版社

JIA CHU YU ZHONG GUI HUA

责任编辑:冯雪梅

封面设计:郑 川

ISBN 7-81066-337-2



9 787810 663373 >

定价:28.00 元

家畜育种规划



B1285189



中国农业大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

家畜育种规划/张沅著. —北京:中国农业
大学出版社, 2000. 12.

ISBN 7-81066-337-2/S. 263

I. 家… II. 张… III. 家畜育种-规划 IV. S813.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 09570 号

出版 中国农业大学出版社
发行
经销 新华书店
印刷 北京丰华印刷厂
版次 2000 年 12 月第 1 版
印次 2000 年 12 月第 1 次印刷
开本 32 11.5 印张 288 千字
规格 850×1168
定价 28.00 元

内容简介

本书系统地介绍了家畜育种规划的理论和方法,为了读者学习掌握这些理论,还介绍了著者近年来的研究成果,主要包括动态育种规划模型的研究,奶牛育种规划最优化方法的研究,奶牛 MOET 核心群育种规划研究,中国荷斯坦奶牛 MOET 育种体系建立与实施,以及在家畜育种中应用胚胎生物技术策略的研究等。作为与育种规划相关的基础知识,本书还安排了数量遗传学基础和家畜选择理论两部分。

本书可供从事动物遗传育种的教师、科技工作者以及研究生阅读。

前 言

1979 年底,在我第二次研究生的学习经历中,系统地修完了由我的导师吴仲贤教授亲自讲授他的巨著《统计遗传学》,开始着手学位论文研究工作。在此期间,对我国奶牛生产与育种的状况进行调研,了解了我国奶牛育种的成就,也思考了一些问题。不久,我幸运地获得了赴德国攻读博士学位的机会。

1980 年 10 月的一天,在与我后来的导师,时任欧洲动物育种协会主席的 D. Fewson 教授第一次见面时,他以日尔曼人特有的直率,未经任何客套,就单刀直入地问我:“您想在我这里完成什么选题?”。对此,我事先并没有认真地思考过。为了应急,就用很不熟练的夹杂着许多英语单词的德语,将中国动物遗传育种学研究的概况,特别是奶牛育种的状况介绍给他。并极笼统地表达了我的心愿,希望能为中国奶牛育种做一些研究,探讨将数量遗传学的理论应用到育种实践的科学方法。Fewson 教授耐心地听完了我的陈述后,直截了当地告诉我:“您的想法正好符合我们这里的一个研究领域叫 ‘Zuchtplanung’”,他怕我不懂这个德语专业术语,就再用英语说了 “breeding planning”。后来的几天里,我认真阅读他指定的文献,经过思考,我初步明白了他说的这个领域,中文应定名为“育种规划”,但当时并不理解它。于是在朦胧中,带着学习新知识,掌握新方法的期望,我踏进了家畜育种规划研究领域,转眼间已经过去了 20 年。

现在再提起对育种规划的概念、理论方法、研究进展和应用现状前景的理解,我已经比 20 年前明白多了。因为在此期间,我从事了许多育种规划的研究,在发展和推进育种规划领域方面做了些许工作。特别通过开设研究生学位课和多次全国性讲学班,督促我

一次又一次系统地学习和理解家畜育种规划的理论与方法，使我对育种规划的认识不断深化。

育种规划是一个综合性很强的领域，它结合了动物遗传育种学乃至动物科学所有学科领域的理论、方法和研究成果，又有经济学、系统工程学、信息学等学科渗透。因此，随着其他学科的发展，总有新的成果要求通过相应的育种规划，实现在生产实践中应用。所以育种规划又是一个不断发展和完善的学科领域，需要更多的青年科学工作者去完成。为此，通过本书，希望将我对这个领域的理解、体会和经验写出来，以供参考。

本书系统地介绍了家畜育种规划的理论和方法，为了便于读者学习掌握这些理论，又介绍了著者的一些研究工作，主要包括动态育种规划模型的研究，奶牛育种规划最优化方法的研究，奶牛MOET核心群育种规划和育种体系建立与实施的研究。作为与育种规划相关的基础知识，本书还安排了数量遗传学基础和家畜选择理论两部分。

仅将这本专著献给我的两位导师吴仲贤教授和D. Fewson教授，以此表达对二位导师诚挚的谢意。多年来，我始终得到了盛志廉教授、吴常信院士、彭中镇教授、熊远著院士等多位老师的指导和关注，在此表达我的感激之情。我还要感谢同窗、同事、好友张勤教授，我们相处15年间，随时随刻在学术上的交流，加深和完善了我对学科的理解。

在本书撰写过程中，中国农业大学孙东晓博士，研究生张俊、丁向东、刘会英、张豪、肖炜、俞英等付出了很大的辛劳，在此一并感谢。

由于著者水平有限，书中肯定有许多不妥和错误之处，深望同行专家与广大读者不吝赐教。

作 者

2000年11月于中国农业大学

目 录

第一章 数量遗传学基础.....	(1)
第一节 随机交配时的群体结构.....	(1)
第二节 数量性状的遗传.....	(9)
第二章 选择理论	(61)
第一节 选择反应的基本公式	(62)
第二节 影响选择反应的因素	(71)
第三节 每一世代和每一年的选择反应	(82)
第四节 相关选择反应	(85)
第五节 多性状的选择	(92)
第三章 动物育种规划最优化方法	(96)
第一节 家畜育种规划的任务	(96)
第二节 育种目标.....	(102)
第三节 遗传进展的传递.....	(118)
第四节 动物育种中的投资规划方法.....	(130)
第五节 育种投入量的计算.....	(142)
第六节 基因流动法——育种产出量的计算.....	(149)
第七节 育种规划的工作程序.....	(179)
第四章 动态育种规划模型.....	(188)
第一节 动态育种规划模型理论.....	(188)
第二节 动态模型最优化育种规划.....	(202)
第五章 奶牛育种规划.....	(228)
第一节 确定育种目标的数量化方法.....	(228)
第二节 性状边际效益的计算方法.....	(236)

MA660/12

第三节	现行育种方案的分析.....	(246)
第四节	群体结构的“最优化”育种规划.....	(259)
第五节	公牛繁育体系“最优化”育种规划.....	(270)
第六章	奶牛 MOET 育种规划	(281)
第一节	MOET 育种方案与核心群育种体系	(282)
第二节	MOET 核心群育种规划方法	(288)
第三节	奶牛 MOET 核心群“最优化”育种规划	(303)
第四节	中国荷斯坦奶牛 MOET 育种体系的建立与 实施.....	(327)
第五节	家畜育种中应用胚胎生物技术的策略.....	(338)

第一章 数量遗传学基础

第一节 随机交配时的群体结构

一、群 体

动物育种工作者的主要任务是在未来的世代中改进现有畜禽群体的遗传素质。育种学家们既不致力于个别个体的改进,也无能力改进整个畜种的遗传水平,他们的注意力主要集中在介于个体与畜种之间的“中间单位”,在遗传学上称之为“群体”(Population)。

我们将由享有一个基因库(gene pool)的个体组成的一个繁育总体定义为群体。与个体最主要的区别在于在时间上的连续性与在空间上的延展性。

从理论上说可以将一个大品种的畜禽个体划为一个群体,例如:黑白花奶牛、长白猪、来航鸡等等。然而育种中我们往往把受地理分布或受育种组织影响的畜群归为群体,例如:中国黑白花奶牛、丹麦长白猪等等。如果为了实施一个大规模的配套繁育体系而建立的许多育种系,我们也可以称之为群体。由于群体间经常交换畜种,因此实际上有时很难将某些特定的个体归到哪个群体中。尽管如此我们在本章叙述中仍是以一个界限分明的群体为单位。

在群体水平上的遗传学称为群体遗传学(population genetics),它是动物育种学最重要的科学基础。群体遗传学的研究目的是揭示可见的性状与遗传基础之间的关系。由此必须要建立潜在的种畜禽遗传水平的估计方程。在构成下一世代的过程中,基

因是通过一定的途径传递或扩散到后代中,在此过程中主要受以下几个遗传因素的影响:交配制度、选择、迁移和遗传漂变。

本节主要介绍随机交配对群体结构的影响。在研究此问题时所选用的性状都是那些可以根据表型严格划分等级的性状,例如牛的毛色。由于上述性状不同表型等级间仅是质量上的差别,故此称之为质量性状(qualitative character)。与之相对应的数量性状(quantitative character)将在下一节中讨论。

二、基因、基因型与表型

根据细胞学说原理,基因的携带者是染色体(chromosome)。农业上的各种畜禽均是双倍体,因此合子中的染色体和基因座位(locus)也都是双倍体的。一个基因所具有的不同功能的形式我们称其为等位基因(allele)。在一个群体中,某个基因座位有两个或两个以上的等位基因,我们将不同基因座位上的基因称为非等位基因。当我们考虑一个基因座位时,往往基因和等位基因是同义的。

在一个基因座位上具有相同等位基因的基因型叫作纯合型(homozygote),与此相对的,具有不同等位基因的基因型叫作杂合型(heterozygote)。

下面举几个例子加以说明:

例1:经遗传分析得知,决定短角牛毛色性状表现的是两个等位基因, R 和 r 。“ R ”是决定红毛色,而“ r ”是决定白毛色。于是在这基因座位可以出现三种情况:

- (1)两基因位点上都是 R ,即动物该座位上的基因型为“ RR ”;
- (2)两基因位点上都是 r ,即相应的基因型为“ rr ”;
- (3)一个基因位点是 R ,另一个是 r ,基因型为“ Rr ”。

以上三种基因型所对应的毛色表型分别为红色、白色和红斑点。以上三种情况见图 1-1 表示。

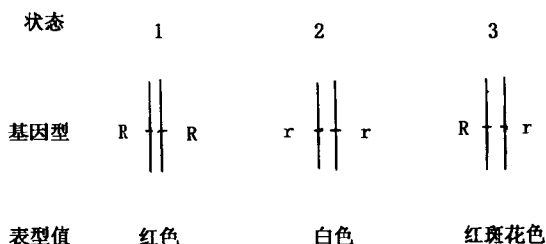


图 1-1 短角牛毛色的基因型与表型值

例 2: 有一个基因座位决定性状表现的另一个例子是荷尔斯坦牛—弗里兹安牛的毛色。同样有两个等位基因, S 和 s 。前者决定黑毛色, 后者决定红毛色。杂合型“ Ss ”同样表现为黑白花。因此两个等位基因为显隐性关系。与显性效应(dominance)相对应的是中间性基因效应(intermediate heredity)。以上考虑问题的基础是个体或家系。就全体而言, 我们更感兴趣的则是基因、基因型和表型出现的频率。如何计算和表示基因频率(gene frequency)、基因型频率(genotype frequency)可由下面关于短角牛毛色的例子中得知(见表 1-1)。

表 1-1 短角牛毛色的基因型频率与基因频率

基 因 型	RR	Rr	rr	总 计
各表型数量	n_1 70	n_2 100	n_3 30	$n_1 + n_2 + n_3 = N$ 200
基因型频率	$P = \frac{n_1}{N}$ 0.35	$H = \frac{n_2}{N}$ 0	$Q = \frac{n_3}{N}$ 0.15	$P + H + Q = 1$ 1
等位基因	R	r	总 计	
基因数目(由基因型数目计算)	$2n_1 + n_2$ 240	$2n_3 + n_2$ 160	$2N$ 400	
基因频率	$p = \frac{2n_1 + n_2}{2N}$ $= p + \frac{1}{2}H$ 0.6	$q = \frac{2n_3 + n_2}{2N}$ $= Q + \frac{1}{2}H$ 0.6	$p + q = 1$ 1	

三、基因在后代中的的传递

动物的繁殖过程包含着遗传信息向下一世代传递的过程。这一传递过程我们可以通过对群体中形成配子——形成合子两阶段中基因、基因型和表现型频率的情况加以说明。

在形成配子过程中双倍体细胞分裂为单倍体配子,这就是减数分裂(meiosis)。每个配子从每一个基因座位中得到一对等位基因的一半。这个基因传递过程可以由下面的例子加以说明:一个基因型为 Rr 的短角公牛中有一半精子带有 R 基因,另一半带有 r 基因。于是精子类型的频率各为 0.5。这头公牛与 200 头母牛交配,这 200 头母牛的基因型频率(见表 1-2)为纯合体牛(RR 和 rr 分别仅产生带有 R 基因和 r 基因的卵子),而杂合体牛则产生一半 R,一半 r。两等位基因在配子中的频率为:

$$R: 0.15 + \frac{1}{2} \times 0.30 = 0.30$$

$$r: 0.55 + \frac{1}{2} \times 0.30 = 0.70$$

表 1-2 200 头母牛的基因型频率

基因型	母牛数	基因型频率
RR	30	$30/200=0.15$
Rr	60	$60/200=0.30$
rr	110	$110/200=0.55$
合计	200	1.00

这个结果与母牛群内的基因频率是一致的。

交配中两配子结合形成新的合子或基因型。后代中各基因型的频率按照概率计算法则,应等于两种相应的配子频率之积。合子的形成以及它们的频率可由下面的“联方表”(表 1-3)描述出:

表 1-3 基因频率、基因型频率联方表

		精子	R^-	r^-
卵子	频率		0.5	0.5
	R	0.3	RR 0.15	Rr 0.15
	r	0.7	rR 0.35	rr 0.35

后代中三种基因型的频率分别是：

$$P=0.15; H=0.15+0.35=0.50; Q=0.35$$

后代中的基因频率为：

$$p=0.15+\frac{1}{2}\times 0.50=0.40; q=0.35+\frac{1}{2}\times 0.50=0.60$$

四、哈第——万因伯格平衡定律

在讨论一个随机交配的大群体内基因与基因型频率的规律时，我们还是从一个实例开始。海福特牛有一个群体叫波莱特—海福特牛(Polled Herefords)，这个群体最大的特征是无角性状。无角属于单基因显性遗传。

现在假设，在一个封闭的地区，通过一次性购进种畜形成了一个海福特群体。这个群体的初始状态的有角牛(II)及无角(LL 和 Ll)基因型的频率分别是：

基因型	LL	Ll	II
频 率	$P_0=0.12$	$H_0=0.56$	$Q_0=0.32$

为了构成下一代，群体内的个体相互间进行随机交配(random mating)。严格地说，随机交配是指每一个体都有相同的机会与另一性别的每一个体交配。换句话说，每个个体都没有形成特定

的基因型的优先权。

经过这样的随机交配后，下一世代的基因型组成可以计算出来。出现一定交配组合类型的概率等于这两个基因型频率之积。例如：出现♀LL×♂LL交配组合类型的概率等于 $P_o \times P_o = P_o^2$ 。由此可以计算出各种类型的频率。在这里可以应用孟德尔定律来说明后代中每种交配组合类型各基因型的频率。用这个基因型频率乘以交配组合类型频率，最后经过合并整理，就可得到下一世代中各基因型的频率了。

以上计算方法较为繁琐，下面介绍一个简便的算法，方法的基本思想是：把随机交配不是理解为基因型随机地相遇结合，而是它们的配子在全群的交配中随机地结合形成新的基因型。为此我们必须假设，所有的个体都向共同的基因库中贡献同样数量的配子，通过配子间随机结合构成了下一世代的基因型。现在还以上面使用过的海福特牛为例，先计算初始世代群体的基因频率：

$$L: P_o + \frac{1}{2}H_o = p_o = 0.12 + 0.28 = 0.40$$

$$l: Q_o + \frac{1}{2}H_o = q_o = 0.32 + 0.28 = 0.60$$

由于交配时精子与卵子是随机地来自同一群体，故此两种配子的频率是相同的。

现在就可以借助“联方表”(表 1-3)用精子和卵子所占有的基因频率相乘计算出下一世代的基因型频率(见表 1-4)。

如果以初始状态作为零世代，则一世代的基因频率为：

$$P_1 = 0.16; H_1 = 0.48; Q_1 = 0.36$$

一世代的基因频率保持不变：

$$p_1 = P_1 + \frac{1}{2}H_1 = p_o^2 + p_o q_o = p_o(p_o + q_o) = p_o$$

$$q_1 = Q_1 + \frac{1}{2}H_1 = q_0^2 + q_0p_0 = q_0(q_0 + p_0) = p_0$$

一世代的个体为了建立二世代,仍然进行随机交配,经计算发现在二世代内得到相同的基因型频率。

$$P_2 = p_1^2 = p_0^2 = 0.16 = P_1$$

$$H_2 = 2p_1q_1 = 2p_0q_0 = 0.48 = H_1$$

$$Q_2 = q_1^2 = q_0^2 = 0.36 = Q_1$$

表 1-4 下一世代基因型频率

卵子	精子	R ⁺	r ⁺
	频率	P ₀ = 0.40	Q ₀ = 0.60
R	0.4	LL	Ll
		P ₂ = p ₀ ² = 0.16	$\frac{1}{2}H_1 = p_0q_0 = 0.24$
r	0.6	ll	Ll
		H ₁ = p ₀ q ₀ = 0.24	Q ₁ = q ₀ ² = 0.36

由此看出以下各个世代只要坚持随机交配,基因型频率始终保持稳定不变。

也就是说,一个进行随机交配的群体仅经过一个世代就可以达到基因频率与基因型频率保持不变的平衡状态。

在以上计算时,实际上我们作了以下的假设:

在个体产生配子时,各基因保持了上一世代的配子相结合产生基因型的频率,即假设在世代交替过程中未发生选择(个体间在生活力与繁殖力上均无差别,不进行种畜选择)和转移(购入或售出优秀种畜)。

各种类型的交配产生的新的基因型均符合孟德尔定律,即减数分裂未出现异常现象,各基因型所提供基因与从其亲代得到的基因相同。假设为发生突变。

基因型频率的实际统计数与“联方表”(表 1-3)计算出的数值完全一致。从统计学出发只有当抽样规模(群体规模)趋近于无穷大时才能实现。

以上所介绍的内容是在 1908 年由英国数学家哈第(H. D. Hardy)和德国医生万因伯格(W. Weiberg)不约而同发表的论文中首次阐述的,因此用二人的名字命名了这个定律。

哈第一万因伯格定律

一个无穷大的群体($N \rightarrow \infty$)在不受选择、迁移和突变影响的随机交配下,可以在世代交替中实现基因频率与基因型频率保持稳定不变的平衡状态。就一个基因座位上的两个等位基因而言,仅需一个世代的随机交配即可达到平衡状态(性染色体基因以及多基因座位情况,在世代发展进程中近似达到平衡)。基因型频率按以下公式计算:

$$P = p^2 \quad H = 2pq \quad Q = q^2$$

哈第一万因伯格平衡可用图 1-2 表示:

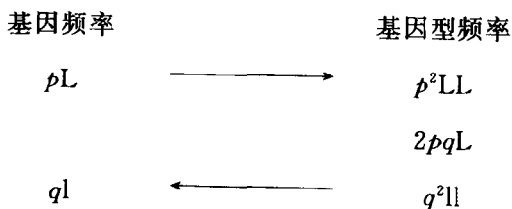


图 1-2 哈第一万因伯格平衡

当基因频率已知并且满足哈第一万因伯格平衡条件时,可从图 1-3 看出在一个群体内各基因型的频率是如何变化的。由图中可知,当两基因频率均处于中等水平时,杂合型频率处于最高水平;在平衡状态下其数值不会超过 $H = 0.5$ 。