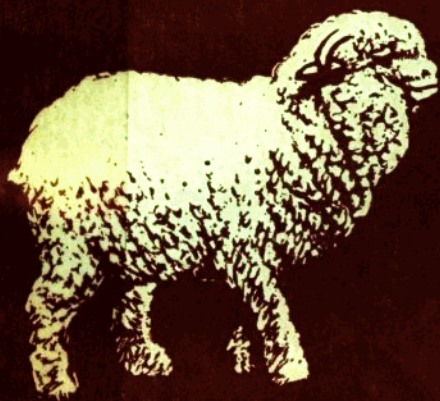


jian li za jiao zhong ban xi mao

yang yang ye de yi chuan xue ji chu



建立杂交种

半细毛养羊业的遗传学基础

建立杂交种半细毛养羊业 的遗传学基础

[苏] Г. А. 斯塔坎等著

魏怀方 译

游彦俊 校
赵有璋

甘肃人民出版社

内 容 简 介

这是一本研究肉毛兼用杂交养羊业遗传原理和遗传现象的专门性著作。内容介绍苏联畜牧科学工作者 Г. А. Станан 等人的研究成果, 阐述了绵羊经济有益性状的遗传特征, 以及预测各品种杂交组合效果的方法。全书共分七章。第一章概述了数量遗传学原理; 第二章介绍苏联建立杂交种半细毛养羊业的研究工作简史; 第三、四、五、六章介绍杂交绵羊的皮肤组织学构造、产毛力、产肉力、产奶力、生活力、繁殖力等主要性状的遗传规律, 以及品种选配和亲本选配对后代生产性能的影响; 第七章介绍杂交绵羊生物化学指标的遗传特点及其规律性。所引资料较为全面细致, 内容丰富新颖。可供家畜遗传育种工作者、绵羊改良工作者, 农业院校畜牧系、综合大学生物系师生等阅读参考。

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ КРОССБРЕДНОГО ОВЦЕВОДСТВА (В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Ответственный редактор: д-р биол
наук, проф. Г. А. Станан

Авторы: Г. А. Станан, А. А. Соснин,
Е. К. Минина, Д. А. Багашвили

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» 1976

建立杂交种半细毛养羊业的遗传学基础

[苏] Г. А. 斯塔坎等著

魏怀方 译

甘肃人民出版社出版

(兰州庆阳路230号)

甘肃省新华书店发行 兰州新华印刷厂印刷

开本787×1092毫米 1/32 印张6.75 字数143,000

1980年2月第1版 1980年2月第1次印刷

印数: 1—2,000

书号: 16096·65 定价: 0.56元

前 言

鉴于当前国际市场上，对珍贵的半细毛（杂交毛）和高级羔羊肉的需求日益增长，许多养羊业发达的国家，愈加重视杂交养羊业的发展。近年来，我国相继从英国、澳大利亚、新西兰等国引进了不少优良的半细毛羊品种，正在开展各种杂交试验工作，以期发展我国的半细毛养羊业。本书介绍作者在苏联西西伯利亚的环境条件下，从事建立杂交型肉毛兼用绵羊的工作中，对绵羊遗传原理的大量研究工作。阐明了绵羊经济有益性状的遗传特征，以及如何预测各品种杂交组合的效果。书中引证了大量有价值的资料，也提出了一些经验教训。这对我们正在进行的半细毛羊杂交试验和绵羊改良工作无疑是有启示和帮助的，这就是我们不厌其详地翻译这本书的动机。

本书在翻译过程中，游彦俊、赵有璋同志承担了繁重的校对工作，游彦俊同志并译出了第一章。中国农业科学院兰州畜牧研究所邓诗品同志以及甘肃农业大学有关专业教师魏元忠、潘光炎、那森、葛文化等同志曾给予宝贵的帮助，在此一并表示衷心的感谢。因限于本人水平，译文不当之处在所难免，热切希望读者批评指正。

译 者

一九七九年六月

目 录

第一章	数量性状的遗传特点	(1)
	绵羊经济有益性状遗传的研究情况	(15)
第二章	苏联建立杂交种半细毛养羊业 的研究工作简史	(24)
第三章	一些生物学重要性状遗传的实验研究	(42)
	活重的遗传	(46)
	杂交种绵羊的肉用品质	(66)
	亲本品种及其杂种后代的产奶力、繁殖力和生活力 的遗传	(70)
	杂交种绵羊的外形特点	(74)
第四章	某些皮肤组织学构造的遗传	(83)
	皮肤总厚度的遗传	(86)
	毛囊密度的遗传	(94)
	毛群大小的遗传	(104)
第五章	羊毛生产性能的遗传	(110)
	羊毛长度的遗传	(110)
	羊毛细度的遗传	(127)
	净毛量的遗传	(140)
	总净毛量的遗传	(147)
	杂交种绵羊的产毛力	(149)

第六章	品种和亲本选配对培育杂交种	
	绵羊的作用	(152)
	亲代品种和亲本选配对后代被毛细度的影响	(160)
	品种和亲本选配对后代羊毛长度的影响	(166)
	按照产毛量选配	(174)
第七章	利用血液中多种形态酶和蛋白质作为	
	建立杂交种绵羊时的遗传标志	(182)
结 语		(191)

第一章 数量性状的遗传特点

绵羊和其它家畜一样，一部分性状是质量性状，另一部分是数量性状。属于质量性状的如卡拉库尔羊的被毛颜色（黑的、灰的、金褐色的等等），泊列考斯羊和其它一些品种绵羊的有角、无角。数量性状包括活重、早熟性、产毛量和羊毛特性（长度、毛纤维直径、密度）等等。

质量性状由一些单一的基因，或一对基因，或两对等位基因简单的互作决定。在这种情况下，畜群中的这些性状呈不连续变异。换句话说，根据该性状的表型特点，其个体属于两组中的一组；而在不完全显性的情况下，属于三组中的一组。此时，当我们讲遗传的单性杂种特点时，指的是为某一性状杂交的亲本，在一个位点的等位基因是不同的。至于影响该性状形成的位点总数，用遗传分析的方法在目前尚不可能查明。如果质量性状的发育是较为简单的孟德尔原理，那么性状遗传的规律性，对预见各种杂交效果和制定选种一育种方案，都具有决定性的意义。Б. И. 瓦辛（1933）在闭合羊群中，根据毛色对灰色卡拉库尔羊进行异质选配的育种方案，便是其中的一例。大家知道，Б. И. 瓦辛（1933）和Я. Л. 格列姆勃茨基（1935）已确定，灰色卡拉库尔的灰色基因，在纯合子状态时，对消化器官的机能同时发生影响，使羔羊不能充分消化粗饲料，断奶以后便逐渐死亡。而当对灰色绵羊进行异质选配时，死亡现象未曾出现。在绵羊的选

种中，利用个别性状遗传规律，还有另外一例也很有说服力，这就是泊列考斯羊的无角和隐睾性。Я. Л. 格列姆勃茨基（1941）指出，泊列考斯羊所具有的无角性，常常与隐睾性结合在一起。他们的研究证明，隐睾性的隐性基因和无角性的显性基因紧密地结合在一起。于是，Я. Л. 格列姆勃茨基便根据这些性状的遗传规律，制订了亲本选配方案，在泊列考斯羊的选种工作中卓有成效。对无角公羊用有角基的母羊选配，对有角的公羊用无角基的母羊选配，这种选配方法，成功地使隐睾公羊由20—25%减少到1.5—2.0%。

数量性状的发育，是由许许多多基因决定的。其中一些基因对，能够独立遗传，另一些基因对的作用则交织在一起，一些是根据加性方式起作用，另一些则制约着等位和非等位的互作。数量性状在很大程度上，受生活条件的影响。基因和所有基因型，同环境相互作用的复杂过程，使家畜群体性状有很高的表型变异，而这就大大加重了对数量性状分析的困难。

十九世纪初，遗传学家中广泛流传的观点是，数量性状的遗传并不受孟德尔法则的制约。由于不能进行精确的分离，所以人们认为，这种遗传另外、有一种什么样的机制。但是，在1909—1910年尼尔逊—埃尔进行了研究，同时还培育了小麦和燕麦新品种，他得出结论，认为数量性状的遗传也服从于孟德尔分离法则，只是这种分离因为有大量的基因参加和基因的互作而变得复杂化了。

为了阐明数量性状遗传的特性，提出了加性效应的非等位基因原理。非等位基因正如 П. Ф. 罗吉茨基（1974）所

指出的那样，其基本前提如下：

1) 基因是非显性的，也就是某种非等位基因的杂合子，处于两个纯合子的中间状态。

2) 基因的作用力彼此相等。

3) 几种基因的作用是加性的。

4) 参与分离的基因对越多，与原来亲本表型相似的个体数量，在 F_1 和 F_2 中也就越少。

5) 后代中数量性状的基因型频率，与牛顿二项式定理 $(a+b)^n$ 的系数一致，这里 n 表示参与分离的基因对的数量（Рокицкий, 1974）。

随着参与性状发育的基因对数量的增加，群体中的表型分布越来越近于连续性。

如果在非等位基因的遗传中，第二代个体性状的变异，超出杂交亲本的表型变异范围，这则是由于某些非等位基因是显性或部分显性的，或者是它们具有等位之间的互作。比如，品聂特（Пеннет）和比利（Бэйли），将小体型的银白色的赛泊拉特（себрайт）母鸡，与汉堡（Гамбургская）品种公鸡杂交，研究其活重遗传时发现，在 F_2 中活重变异很大，有比汉堡更大的个体，也有比赛泊拉特还小的个体。为了说明这种分离，他们提出了这样的设想，认为杂种活重的差别，是由四对基因决定的。他们认为赛泊拉特的遗传公式为 $aabbccDD$ ，而体型较大的汉堡鸡的遗传公式则为 $AABBCCdd$ ，在他们的试验中，第一代杂种的平均活重与汉堡相似，所以作者们认为，其中某些基因是显性的或部分显性的。皮兹（Пиз）用兔子也获得了相同的结果。

总之，在非等位基因研究中所观察到的这种偏离标准的现象，引起了人们对它更深入的研究和补充。其主要论点是，有些基因可能具有不同程度的显性，直至超显性；某些非等位基因的作用彼此不相等；以及某些基因的总效应不仅仅是简单的加性，而且还可能由于基因间互作的不同形式的影响，而变得更为复杂。在有些情况下，一些基因可以抑制另一些基因的作用，或者相反的加强它的作用。所有这一切，都会影响到第二代（ F_2 ）的分离。此外，每一个个体又要受到外界环境多种因素的影响。所有这一切就决定了群体中性状表型的变异。

数量性状遗传的研究基础，是由英国的科学家马泽尔（Мазер）奠定的，他试图把控制数量性状发育的基因，分成“主要基因”，或称为强效基因，它们在某种性状的形成中起主要作用；其它的基因则是主要基因的陪衬，只能起加强或削弱它们的作用，马泽尔把这些基因叫作“多基因”或微效基因。

在主要基因和多基因之间，有各种过渡现象，而基因型结构的任何变化，又都会给数量性状的作用以影响（Mather, 1943）。

随着对基因作用认识的逐步深入，已知每种基因都有自己的分泌物，可能是酶，也可能是酶的一部分，它可以和其它基因的分泌物相互作用。这些分泌物能刺激或者抑制细胞的生长，并通过多种途径影响有机体的整体发育。显然，基因的分泌物能使某些器官分化，个别性状的形成则要受多种基因的影响（多基因）。因此，目前在遗传学上已经形成关于经济有益性状的多基因遗传概念。在多基因遗传时，由于

参与的基因数量众多，又因它们之间相互作用关系复杂，所以，不可能将影响家畜某些性状的某种个别基因效果，单独区分开来。由于表型变异的连续性，不可能用改变基因频率及基因型频率的方法，来直接了解群体遗传结构的变化，就象对质量性状所作到的那样。为了鉴定群体的这些性状，采用通常使用的统计参数：平均数（ $\bar{X}$ ），标准差（ σ ），变量（ σ^2 ）。采用这种方法，就可以对杂种一代（ F_1 ），二代（ F_2 ），三代（ F_3 ）等的亲本型作出评价，同时也可评价一代个体同其原始亲本（ F_{B1} 和 F_{B2} ）分别回交的亲本型。个别家畜的鉴定，通过将其与该性状的群体平均值比较来进行。上述参数使我们有可能确定数量性状遗传的一般规律，并通过一定的遗传模型来解释它（Рокницкий, 1974）。

费雪（Fisher, 1918）和赖特（Wright, 1923）研究和评价了评价群体数量性状遗传结构的另一种方法，力图弄清基因型和环境能在多大程度上，决定群体数量性状的多样性。这样，群体遗传学所研究的关于数量性状的遗传变异，环境变异和表型变异，以及它们对不同性状的不同比例，就显得极为重要，这对育种也有重大作用。

遗传统计分析方法，使我们有可能客观地分析性状遗传变异在每个畜群和品系的变异总体中占有多大的比例。这个比例叫作遗传指标，对数量性状的育种很有意义。遗传指标可用于评价群体的遗传结构，帮助查明选种的效果，确定好的育种方法。此外，和育种的其它参数结合起来，还可用来预测育种结果。

确定遗传力的理论和方法，主要是由费雪和赖特制定的，拉什（Лаш）把它应用于家畜，又使它得到了进一步

的发展。苏联科学家中，研究这一理论和方法的有M. B. 依格纳齐耶夫（1933），П. Ф. 罗吉茨基（1964，1974），H. A. 普洛欣斯基（1964），З. С. 尼科罗（1965），З. С. 尼科罗等（1968）。

对遗传力的评价，是根据费雪和赖特所提出的群体表型变异形成的理论模型。费雪的模型分析，等位基因所决定的性状公式是 $\Phi = I + \varepsilon$ ，这里 Φ ， I ， ε ——分别表示表型偏差，基因型偏差和环境偏差。假设 $I r / s = 0$ ，那么就有可能将表型变量分解成它的组成部分：

$$\sigma^2 = \sigma_r^2 + \sigma_\varepsilon^2 \text{ 和 } \sigma_r^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_j^2,$$

其中 σ_A^2 ， σ_D^2 ， σ_j^2 ，是分别由基因加性效应，基因等位互作（不同类型的显性）和基因j的非等位互作（上位性）所引起的偏差参数。

另一个评价遗传力的模型是赖特的系数图表，这在拉什（Lush, 1941）和З. С. 尼科罗（1965）的著作中，有详尽的描述。但是，无论是费雪的模式，还是赖特和З. С. 尼科罗的图表，只有当群体符合下述条件时才适用：1) 群体应该足够大，以便排除近亲繁殖；2) 群体应根据哈尔季——维因别尔格的法则，处在均衡状态；3) 性状应是加性遗传；4) 应该排除基因型同环境的相互作用。

用来评价遗传力的赖特系数图表法，在苏联文献中已阐述多次，在此从略。

З. С. 尼科罗根据费雪提出的基本原理和赖特的系数法，制订了亲本与后代表型相关的详细图表，同时也考虑到了亲本和后代的遗传公式（Никоро, 1965）。公式（详见

• 图 1)。

$$T\phi_{\Pi}/\phi_P = C_1 h_1 \cdot a_1 b_1 \cdot C_3 h_3 \text{ 或 } C^2 h^2 \cdot ab = T\phi_P/\phi_{\Pi}$$

如果能符合其要求，尼科罗和赖特的公式可提供相同的遗传结果，即 $h^2 = C^2 h^2$ 。拉什又将遗传分为两类：广义遗传和狭义遗传。广义遗传 $h^2 = \sigma_v^2 / \sigma_{\phi}^2$ ，狭义遗传时 $h^2 =$

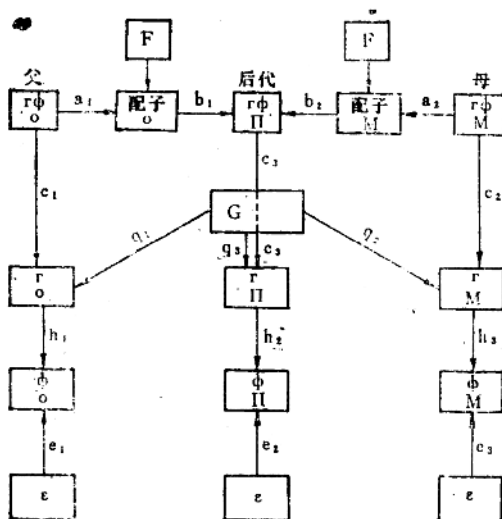


图 1 接连几代之间的相关关系

$\Gamma\Phi$ —— 基因型公式； Γ —— 基因型； Φ —— 表型；

O —— 父亲； M —— 母亲； II —— 后代；

a, b, c, e... —— 途径系数； F —— 由成熟分裂规律决定的在配子形成中的偶然性； q —— 等位和非等位基因互作

对个体基因型的影响； E —— 外界环境对个体表型的影响

σ_A^2 / σ_v^2 , σ_v^2 ——表示遗传总变量, σ_A^2 ——只表示变量

中取决于只有加性效应基因的那一部分变量。在狭义遗传的指标中, 不考虑等位互作(显性)和非等位的互作(上位性)。

在确定 h^2 值之前, 应先计算亲本和后代的相关系数或回归系数, 也就是 $r_{p/n}$ 和 $b_{p/n}$, 或者是计算半同胞之间的等级内相关系数, 计算结果 h^2 可能是 $h^2 = 2I_{p/n}$ 和 $h^2 = 4I_w$ 。

目前, 关于细毛羊和半细毛羊产毛力和产肉力的基本性状的遗传, 已经积累了大量的资料(Morley, 1951; Rae, 1956; Bosman, 1958; Стакан, Соскип, 1965; Turner, Joung, 1969; Буйлов, Андруцкий, 1973)。

性状	遗传力
初生活重	0.28—0.61
断奶活重	0.06—0.34
12月龄活重	0.16—0.40
15月龄活重	0.15—0.64
原毛量	0.10—0.66
净毛量	0.20—0.62
毛纤维平均直径	0.20—0.50
毛丛长度	0.21—0.67
毛纤维真实长度	0.15—0.52
一厘米 ² 皮肤上的毛纤维密度	0.4—0.6
一厘米 ² 皮肤上的毛囊数	0.6—0.8
初级毛囊和次级毛囊的比例	0.6—0.8
颈部和体躯上的皮肤皱褶	0.28—0.56
多胎性	0.1—0.15

许多研究人员认为, 对绵羊生产特性遗传资料的这种分

析是有实际价值的。因为，如果某一个性状的遗传力超过30%，那么，表型育种(外形和生产力)工作将是有效率的；而遗传力低(低于30%)，则意味着对育种性状变异起主要作用的是环境条件，它掩盖了遗传差异。通常认为，遗传力高于0.5就是高指标。

遗传力值不可能是绝对正确的，重要的是其比较值——高值、中值或者低值。因为，这有助于判断群体的遗传结构，也有助于为了获得最好的效果，对育种工作的方法实行有效的选择。

畜群某一性状遗传指标高，则证明选种是有效率的，即遗传力越高，表型选种工作就越有可能从优良的家畜获得优良的后代。如果遗传力低，则表型选种就不能充分地适应鉴定家畜的遗传实质。因此，在这种畜群中，优良母羊与公羊表型选配时，后代品质不一定总是向着选种的方向发展变化，或者这种变化极为缓慢和微不足道。

如果遗传力低，估价家畜种用价值的方法。是通过对后代品质鉴定来查明其遗传特性(Стакан, 1965)。此外，遗传指标与其它参数并用，还可以用来预报数量性状育种的成效。我们作了阿尔泰品种(Соскин, Стакан, 1969; Соскин, Одинцов, 1969)产毛量选种工作的预报；其它人还作了吉尔吉斯细毛羊品种(Алагушев, 1973)，澳大利亚美利奴羊(Turner, Young, 1969)的同样预报。

畜群的遗传结构，能影响遗传指标的大小，这是指和育种工作有联系的遗传同质程度。遗传同质程度增加，遗传力就自然减小，遗传力的高指标，往往出现在育种的初级阶段，在这样的畜群中，群体育种是有效的。以后，由于育种

学家都自然地力图获得更加一致的更高产的畜群，把一些较差的个体淘汰，所以，遗传差异就会逐渐缩小，这在长期育种的畜群中，表现得尤为明显。

遗传力的大小，也取决于家畜生长发育所处的生活条件。饲养水平、气候因素的变化，对每一代的性状变异，都会给予一定的影响。其中一些有助于生产性能的发育，另一些则相反的起抑制作用，而畜群作为一个整体才表现环境变异。由于这种变异，表型变量所测定的性状表型的总体多样性，有可能增加，也有可能减少。与此同时，外界因素则可影响表型变异中由基因型多样性决定的那一部分，即决定遗传力。有利的发育环境中，性状得到更好的发挥，在有机体生命活动适宜的条件下，生产力性状能获得更好的发育。若外界环境条件对家畜正常生命活动不利，生产性能的基因型变异便不能充分发挥出来，使变异减弱。我们(Стакин等，1964，1969；Стакин，Соскин，1965)曾对阿尔泰边区的“苏维埃国家”育种场的阿尔泰品种绵羊进行了观察，分析了在优良条件下和贫乏条件下饲养的半同胞小公羊的活重资料。在饲养良好的畜群中，试验结束时的平均活重为48.5公斤，遗传力为0.35。饲养条件差的小公羊，平均活重仅为44公斤，其遗传力为0.17，只是前者的一半。同时发现，来源于不同种畜的(显然，基因型也不相同)后代，对不同的饲养条件有不同反应。一些种畜的后代，饲养条件好时体型大，另一些种畜的后代，饲养条件差时体型也较大。可以认为，某些公羊的后代，在丰富饲养时，饲料报酬能力高。

当然，在贫乏饲养情况下，生产性能高的个体，不能充分发挥其遗传性，而表现出比遗传学上低生产性能的个体更

差，因为其正常发育需要更好的营养。

值得注意的是，根据以贫乏饲养的后代活重判断，没有一只种公羊起到了增加活重的作用。但是，在优良的饲养条件下，种公羊的基因型，表现得非常明显：11个种羊当中，有三个的后代比其它羊有较大的活重（ $P=0.99$ ）。可见，这是基因型 and 环境的互作表现，也就是说，对同样的条件，不同的基因型有不同的反映。大家知道，这样的互作有时可导致种畜价值的改变和等级的改变。

因此，改变环境条件、特别是饲养条件时，对家畜进行评价和选种，常常会产生对家畜遗传价值的错误看法。在饲养贫乏的畜群中，常常会把在优良饲养条件下可成为良畜的个体，当作生产性能低劣的个体而淘汰。

只有当环境条件最适宜遗传特性和生产特性发挥、而且一直保持稳定时，对大多数经济有益性状的选种工作才是有成效的。这在Л. А. 瓦西里耶娃（1969）的著作中，表现得极为明显，她多年来在两个奶用种畜场——鄂木斯克省的“鄂木斯克”国营农场和阿尔泰边区的“特罗依茨基”国营农场，根据育种记录的材料，研究了选种遗传参数。对材料的分析表明，“特罗依茨基”国营农场，有几年饲养水平忽高忽低，不但直接影响了奶牛的产奶量，而且也影响了育种的遗传指标，这是对外界因素反应敏感的性状。正如她指出的那样，对产奶力要添加修正系数，但因各年度的饲养条件不同，这对所研究的性状在畜群中真正的基因型多样性，仍然无济于事。饲养水平的急剧变化，引起基因型 and 环境的互作，这是用任何修正系数也改正不了的。在这种情况下测定遗传系数，就可出现各种偏差。