

王孝义, 李明丽, 严达伟, 等. 不同留种策略下基因辅助 BLUP 的选择效果[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(1): 113-118.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2017.01.018

不同留种策略下基因辅助 BLUP 的选择效果

王孝义, 李明丽, 严达伟, 兰国湘, 董新星, 苟 潇, 鲁绍雄
(云南农业大学动物科学技术学院, 云南 昆明 650201)

摘要: 为揭示基因辅助最佳线性无偏预测 (BLUP) 方法在不同留种策略下的选择效果, 在假定目标数量性状同时受 1 个双等位基因 QTL 和多基因共同控制的前提下, 模拟了在一个闭锁群体 (10 头公畜、190 头母畜) 内采用标记辅助 BLUP 连续选择 10 代的情形。选择试验共考虑了 3 种留种策略: 策略 I 仅根据个体估计育种值 (EBV) 高低留种; 策略 II 在每个公畜家系内选留 EBV 最高的 1 头公畜和 19 头母畜; 策略 III 在每个公畜家系内选留 1 头 EBV 最高的公畜, 在每个母畜家系内选留 EBV 最高的 1 头母畜。结果表明, 留种策略 I 的遗传进展 (包括 QTL 基因型值和多基因育种值进展) 最高, QTL 增效等位基因频率上升速度最快, 其次为策略 II, 策略 III 的遗传进展最低, QTL 增效等位基因频率上升最慢; 不同留种策略下的群体近交系数总体上呈现策略 I > 策略 II > 策略 III 的规律, 但策略 II 的群体近交系数与策略 III 接近且远低于策略 I。在育种实践中实施基因辅助 BLUP 选择时, 策略 II 既能保证较高的遗传进展, 又能有效控制近交, 因而不失为一种理想的留种策略。

关键词: 基因辅助 BLUP; 留种策略; 遗传进展; 近交系数; QTL 增效等位基因

中图分类号: S813.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)01-0113-06

Effects of gene-assisted BLUP under different selection strategies

WANG Xiao-yi, LI Ming-li, YAN Da-wei, LAN Guo-xiang, DONG Xin-xing, GOU Xiao, LU Shao-xiong
(College of Animal Science and Technology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: In order to reveal the effects of gene-assisted best linear unbiased prediction (GBLUP) under different selection strategies, a continuous 10 generations selection experiment was simulated in a closed population consisting of 10 sires and 190 dams by using GBLUP, assuming that the target quantitative trait was controlled by one bi-allelic quantitative traits locus (QTL) and polygenes. In the experiment, three selection strategies were involved, select breeders only according to the estimated breeding value (EBV) of candidates (i.e. strategy I), select the highest EBV of one male and 19 female breeders from each sire family (i.e. strategy II) and select the highest EBV of one male from each sire family and the

highest EBV of one female breeder from each dam family (i.e. strategy III). The results indicated that the highest genetic response (include QTL and polygene effects) and the fastest rise of frequency of QTL favorable allele would be gained by strategy I, followed by strategy II, and the lowest genetic response and the slowest rise of frequency of QTL favorable allele would be gained by strategy III; a tendency of strategy I > strategy II > strategy III was also showed on population inbreeding coefficients, but the inbreeding levels of strategy II and III were much closer and far lower than that of strategy I. The strategy II could not only gain higher genetic response, but also control

收稿日期: 2016-04-08

基金项目: 云南省高校科技创新团队支持计划项目 [云教科 (2014)22 号]; 云南省重大科技专项 (2012ZA018); 云南省现代农业生猪产业技术体系建设项目 (2016KJTX007); 云南农业大学研究生科技创新项目 (2015yk8)

作者简介: 王孝义 (1986-), 男, 河南固始人, 博士研究生, 主要从事分子数量遗传与动物育种研究。 (E-mail) wangxiaoyi0101@126.com

通讯作者: 鲁绍雄, (Tel) 0871-65220375; (E-mail) shxlu@263.net

the inbreeding effectively, which was an effective selection strategy, when GBLUP selection was implemented in practical breeding.

Key words: gene-assisted BLUP; selection strategy; genetic response; inbreeding coefficient; QTL favorable allele

基因辅助选择(Gene-assisted selection, GAS)是在准确检测目标数量性状基因座位(Quantitative trait locus, QTL)基因型的基础上,将已知 QTL 的基因型信息整合到选择方案来选择种用个体。这种选择方法操作相对简单,对 QTL 的选择准确,被认为是实施标记辅助选择(Marker-assisted selection, MAS)最理想的情形^[1]。由于畜禽大多数经济性状并非只受单个基因或少数几个基因控制,对这些性状进行选择时,不仅要考虑 QTL 的效应,还要兼顾那些未知的多基因效应。基于混合线性模型的基因辅助最佳线性无偏预测(Gene-assisted best linear unbiased prediction, GBLUP)^[2-3]是实施基因辅助选择的一种重要方法。它是将已知 QTL 的基因型值作为固定效应,将其他多基因育种值作为随机遗传效应,借助混合线性模型同时估计出个体的 QTL 基因型值和多基因育种值^[2, 4-5],进而计算出个体目标性状的估计育种值(Estimated breeding value, EBV)。相较于未考虑 QTL 基因型信息的常规 BLUP 或只考虑 QTL 基因型的基因型选择方法,基因辅助 BLUP 可同时对 QTL 和多基因效应进行有效选择,因而可望获得更大的遗传进展^[3-7]。

近年来,畜禽 QTL 定位研究的迅猛发展为应用基因辅助选择促进畜禽遗传改良奠定了坚实基础。与此同时,基因辅助选择相关技术体系的建立及选择方案优化等也就成了畜禽育种研究领域亟待解决的问题。

在畜禽遗传改良实践中,一个理想的育种方案至少应兼顾以下 2 个方面^[7-8]:(1)使目标性状获得尽可能大的遗传进展,以加快遗传改良的进程;(2)将群体近交增量控制在适宜水平,以保持适当的遗传变异和防止近交衰退。对特定的育种值估计方法而言,不同留种策略对选择的实际效果有着重要影响。有鉴于此,本研究以基因辅助 BLUP 为育种值估计方法,借助计算机模拟方法研究 3 种不同留种策略下选择所获得的 QTL 基因型值、多基因育种值和总育种值遗传进展以及群体近交系数的上升速度,为畜禽育种实际中制定和优化基因辅助选择方

案提供一定的依据。

1 材料与方法

1.1 系统假设与参数设置

假定目标数量性状的遗传受 1 个位于常染色体上的 QTL 和多基因共同控制。其中, QTL 有 Q 和 q 两个等位基因(Q 为增效基因、 q 为减效基因),且等位基因间没有显性效应($d=0$)。在选择过程中,控制目标性状的 QTL 和多基因均不发生突变,即选择所利用的遗传方差为基础群体本身具有的遗传方差。

设目标性状的表型值方差(σ_p^2)为 1,相应的加性遗传方差 $\sigma_A^2 = h^2 \sigma_p^2$ (h^2 为性状遗传力), QTL 方差 $\sigma_q^2 = R_q \sigma_A^2$ (R_q 是 QTL 方差占加性遗传方差的比例),多基因方差 $\sigma_u^2 = \sigma_A^2 - \sigma_q^2$,环境方差 $\sigma_e^2 = \sigma_p^2 - \sigma_A^2$ 。各世代育种群体规模为 200 头(10 头公畜、190 头母畜);目标性状的遗传力和 QTL 方差分别为 0.3 和 $0.25\sigma_q^2$; QTL 增效等位基因 Q 的初始频率为 0.5。育种群体完全闭锁,世代不重叠。每个世代均按照 1 头公畜配 19 头母畜的比例进行随机交配,每头母畜产生的后代数 n_0 由均匀分布 $U(6, 15)$ 随机产生,且后代的性别比例为 1:1。

在选择过程中,种用个体的留种共考虑 3 种策略。策略 I 仅依据个体估计育种值(EBV)高低留种,即在所有子代个体中选留 EBV 最高的 10 头公畜和 190 头母畜;策略 II 是以公畜家系为单位的各家系等量留种,即在每个公畜的子代中选留 EBV 最高的 1 头公畜和 19 头母畜;策略 III 为完全意义的各家系等量留种,即在每个公畜的子代中选留 1 头 EBV 最高的公畜,在每头母畜的子代中也选留 1 头 EBV 最高的母畜。

1.2 选择试验的模拟

选择试验的模拟采用 Fortran95 语言自编程序完成,共进行 10 个世代的选择,每种留种策略重复进行 50 次模拟。

1.2.1 初始群体的模拟 初始群体(0 世代)中的每个个体均为非近交个体,且彼此间无亲缘关系。个体的 QTL 等位基因利用(0~1)均匀分布随机数

发生器产生随机数序列来确定,从而进一步确定个体的 QTL 基因型。个体的性状表型值(p_i)根据模型 $p_i = g_i + s_i + q_i + u_i + e_i$ 来产生,其中 g_i 为世代效应, s_i 为性别效应, q_i 为 QTL 基因型值, u_i 为随机多基因效应, e_i 为随机环境效应。QTL 增效纯合子(QQ)、杂合子(Qq)和减效纯合子(qq)的基因型值(q_i)分别为 $\sqrt{\sigma_q^2/2p(1-p)}$ 、0 和 $-\sqrt{\sigma_q^2/2p(1-p)}$ (p 为等位基因 Q 的频率)^[9]。多基因效应和随机环境效应分别服从 $N(0, \sigma_u^2)$ 、 $N(0, \sigma_e^2)$ 分布。

1.2.2 选择过程中个体数据的模拟 在世代传递中,个体 QTL 等位基因以典型的孟德尔遗传方式由双亲传递给后代。个体 QTL 的 2 个等位基因分别随机来自公畜和母畜,并据此确定个体的 QTL 基因型。个体的性状表型值(p_i)根据模型 $p_i = g_i + s_i + q_i + 0.5(u_s + u_d) + m_i + e_i$ 来产生,其中, u_s 和 u_d 分别为公畜和母畜的多基因育种值; m_i 为个体的孟德尔抽样离差(Mendelian sampling deviation),服从 $N(0, \sigma_m^2)$ 分布,且 $\sigma_m^2 = 0.25\sigma_u^2(1-f_s) + 0.25\sigma_u^2(1-f_d)$ (f_s 和 f_d 分别为公畜和母畜的近交系数)。

1.2.3 留种个体的选择 从第 1 代起,利用基因辅助 BLUP 方法对个体的育种值进行估计,具体模型为 $y = X\beta + Zu + e$ 。其中, y 为性状表型值向量, β 为固

定效应向量(包括世代效应、性别效应和 QTL 基因型值效应), u 为个体多基因育种值向量, e 为随机环境误差向量, X 和 Z 分别为固定效应向量 β 和随机效应向量 u 的关联矩阵。

根据上述模型,参照文献[5]的方法计算出每个个体的 EBV,并按预设的群体规模和公母比例采用 3 种不同留种策略选择种用个体。个体近交系数的计算参照 Meuwissen 等的方法^[10]进行。

1.3 选择效果评价

从第 1 代开始,计算出不同留种策略下每代的总育种值、多基因育种值和 QTL 基因型值及其累积遗传进展、QTL 增效等位基因 Q 的频率及群体近交系数,求出 50 次重复模拟的平均值并进行不同留种策略选择效果的评价。

2 结果与分析

2.1 不同留种策略下的遗传进展

在采用不同留种策略实施基因辅助 BLUP 选择时,目标性状的总育种值、多基因育种值和 QTL 基因型值及其累积遗传进展都随着选择世代数的递增而逐渐升高(表 1),且 3 种留种策略所获得的遗传进展呈现“策略 I > 策略 II > 策略 III”的规律。

表 1 不同留种策略下目标性状的育种值及其累积遗传进展

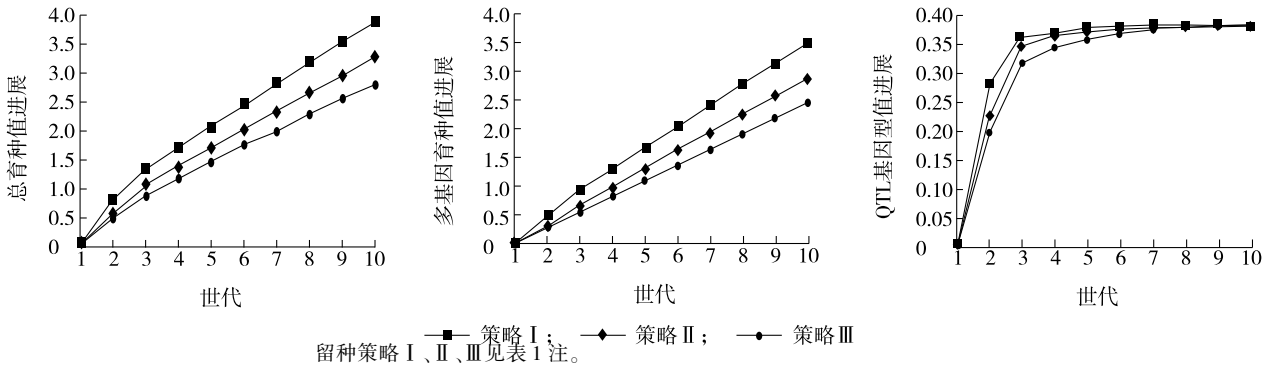
Table 1 Breeding values and their cumulative genetic responses of target trait under different selection strategies

世代	留种策略	总育种值进展		多基因育种值进展		QTL 基因型值进展	
		总育种值	累积进展	多基因育种值	累积进展	QTL 基因型值	累积进展
2	I	0.770 7±0.440 0	0.774 3	0.485 5±0.424 6	0.489 8	0.285 3±0.171 7	0.284 5
	II	0.534 6±0.497 5	0.537 8	0.306 4±0.461 4	0.310 8	0.228 2±0.208 0	0.227 1
	III	0.449 4±0.500 7	0.454 3	0.008 5±0.471 3	0.257 8	0.198 4±0.214 7	0.196 5
5	I	2.046 9±0.418 6	2.050 5	1.667 7±0.415 8	1.672 1	0.379 2±0.038 0	0.378 4
	II	1.693 3±0.441 1	1.696 5	1.318 9±0.439 0	1.323 2	0.374 4±0.042 7	0.373 2
	III	1.448 1±0.449 2	1.453 1	0.817 7±0.448 5	1.091 9	0.363 1±0.074 0	0.361 2
8	I	3.169 5±0.405 3	3.173 1	2.783 2±0.405 0	2.787 6	0.386 3±0.005 8	0.385 6
	II	2.650 7±0.426 9	2.653 9	2.267 4±0.424 5	2.271 7	0.383 3±0.014 1	0.382 2
	III	2.262 7±0.434 5	2.267 6	1.618 6±0.438 9	1.886 5	0.383 0±0.022 9	0.381 1
10	I	3.869 8±0.391 9	3.873 4	3.482 6±0.391 8	3.487 0	0.387 2±0.001 3	0.386 4
	II	3.263 7±0.428 7	3.266 9	2.877 2±0.428 7	2.881 5	0.386 5±0.004 5	0.385 4
	III	2.799 1±0.438 9	2.804 0	2.160 2±0.436 0	2.419 1	0.386 8±0.006 2	0.384 9

累积遗传进展为某一世代的育种值(或基因型值)与 0 世代育种值(或基因型值)之差。策略 I:仅根据个体估计育种值(EBV)高低留种;策略 II:在每个公畜家系内选留 EBV 最高的 1 头公畜和 19 头母畜;策略 III:在每个公畜家系内选留 1 头 EBV 最高的公畜,在每个母畜家系内选留 EBV 最高的 1 头母畜。

从图 1 可以看出,在选择过程中,总育种值和多基因育种值累积遗传进展呈现了类似的变化规律,即随着选择世代数的递增,两者均呈现了近乎线性的上升。即使到了第 10 代,仍然保持着上升的趋势。不同策略总育种值和多基因育种值的累积遗传进展差异呈现了随世代递增而增大的变化规律。相对于策略Ⅲ而言,在第 2 代时,策略Ⅰ和策略Ⅱ的总育种值累积遗传进展分别高出 0.320 0 和 0.083 5,多基因育种值累积遗传进展分别高出 0.232 0 和 0.053 0;到选择结束(第 10 代)时,总育种值累积遗传进展分别高出 1.069 4 和 0.462 9,多基因育种值累积遗传进展分别高出 1.067 9 和 0.462 4。与策略Ⅱ相比,策略Ⅰ在第 2 代和第 10 代时的总育种值累积遗传进展分别高出 0.236 5 和 0.606 5,多基因育种值累积遗传进展则分别高出 0.179 0 和 0.605 5。

就 QTL 基因型值累积遗传进展的增速(图 1)来看,在选择早期(第 3 代前)上升较快,之后(3~8 代)则逐渐变缓,选择后期(8 代以后)则大幅下降。在第 3 代时,策略Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ的 QTL 基因型值累积遗传进展分别较第 2 代提高了 29.14%、55.39% 和 62.75%,而至第 10 代时,3 种策略的 QTL 基因型值累积遗传进展则仅分别较第 8 代提高 0.21%、0.84% 和 1.00%。在选择的早、中期,不同留种策略的 QTL 基因型值累积遗传进展差异较大,后期则逐渐缩小,至选择结束时已较为接近。相对于策略Ⅲ而言,在第 2 代时,策略Ⅰ和策略Ⅱ的 QTL 基因型值累积遗传进展分别高出 0.088 0 和 0.030 6,到第 10 代时,则分别仅高出 0.001 5 和 0.000 5。从第 2 代到第 10 代,策略Ⅰ与策略Ⅱ的 QTL 基因型值累积遗传进展差值由 0.057 4 下降至 0.001 0。



2.2 不同留种策略下的 QTL 增效等位基因频率

表 2 列出了 3 种留种策略下各世代 QTL 增效等位基因的频率。从表 2 中可以看出,无论何种留种策略,随着选择世代的递增,QTL 增效等位基因频率都逐渐上升,但其上升的速度却逐渐下降。QTL 增效等位基因的频率越高,其上升的空间越小,上升

速度越慢。就不同留种策略而言,各世代 QTL 增效等位基因频率的高低顺序总体上也呈现了“策略Ⅰ>策略Ⅱ>策略Ⅲ”的规律,且随着世代的递增,彼此间的差距逐渐缩小。这从另一角度印证了前述 QTL 基因型值随选择世代递增而变化的规律。

表 2 不同留种策略下各世代的 QTL 增效等位基因频率

Table 2 Frequencies of QTL favorable allele of each generation under different selection strategies

留种策略	QTL 增效等位基因频率									
	第 1 代	第 2 代	第 3 代	第 4 代	第 5 代	第 6 代	第 7 代	第 8 代	第 9 代	第 10 代
I	0.503 2	0.868 3	0.975 4	0.979 0	0.989 5	0.994 9	0.998 8	0.998 7	0.999 0	0.999 9
II	0.501 5	0.794 6	0.957 0	0.974 9	0.983 3	0.989 9	0.993 3	0.994 8	0.997 6	0.998 9
III	0.510 1	0.756 2	0.915 3	0.951 9	0.968 7	0.980 9	0.988 3	0.994 5	0.997 5	0.999 4

留种策略Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ见表 1 注。

2.3 不同留种策略下的群体近交系数

由表 3 可见,不同留种策略下,各世代的群体近交系数也存在着明显差异。3 种留种策略中,策略 I 的群体近交系数最高,其次为策略 II,策略 III 的群

体近交系数最低。连续选择 10 代后,策略 I 的群体近交系数分别较策略 II 和策略 III 高出 89.65% 和 105.38%;与策略 III 相比,策略 II 的群体近交系数则仅高出 8.30%。

表 3 不同留种策略下各世代的群体近交系数

Table 3 Inbreeding coefficients of each generation under different selection strategies

留种策略	近交系数									
	第 1 代	第 2 代	第 3 代	第 4 代	第 5 代	第 6 代	第 7 代	第 8 代	第 9 代	第 10 代
I	0	0.030 4	0.066 1	0.085 7	0.102 7	0.119 1	0.136 0	0.151 6	0.167 8	0.183 2
II	0	0.014 5	0.027 7	0.038 0	0.047 9	0.057 9	0.067 5	0.077 6	0.087 8	0.096 6
III	0	0.013 1	0.023 2	0.032 8	0.043 0	0.052 1	0.061 6	0.070 5	0.079 6	0.089 2

留种策略 I、II、III 见表 1 注。

3 讨论

当采用不同策略进行留种时,基因辅助 BLUP 所获得的遗传进展明显不同。在 10 个世代的选择时限内,留种策略 I 的遗传进展最大,群体近交系数上升最快,其次为策略 II,策略 III 的遗传进展最小,群体近交系数上升的速度也最慢。这主要是由于不同留种策略所选留的个体遗传优势和亲缘程度不同所造成的。

在采用策略 I 进行留种时,所选留的个体是候选群体中 EBV 最高的个体,故而可获得最大的遗传进展,但由于未考虑留种个体的家系分布,中选个体会集中分布于少数 EBV 较高的家系,使得这些留种个体间的亲缘关系较近,从而加快了群体近交系数的上升。与策略 I 截然不同的是,策略 III 则是完全意义上的各家系等量留种,即每头公畜的后代必须选留 1 头 EBV 最高的公畜,每头母畜的后代也必须选留 1 头 EBV 最高的母畜,这充分考虑了留种个体的家系分布,对群体近交增量的控制最为有效,但在很大程度上牺牲了性状的遗传进展。策略 II 则兼顾了个体的 EBV 和公畜家系分布,因而可获得理想的遗传进展和适宜的近交增量。以选择结束时的第 10 代为例,策略 II 的总育种值累积遗传进展虽稍低于策略 I,却较策略 III 高出了 16.51%;群体近交系数(0.096 6)与策略 III(0.089 2)接近且远低于策略 I(0.183 2)。

从 QTL 基因型值的选择进展看,3 种留种策略中虽然总体上也以策略 I 的进展最大,但从第 4 代起,策略 II 与策略 I 所获得的 QTL 基因型值累积进

传进展就已非常接近,并继续保持着高于策略 III 的明显优势。可见,策略 II 对 QTL 基因型值的选择也是较为有效的。因此,在育种实践中实施基因辅助 BLUP 选择时,以公畜家系为单位的各家系等量留种(策略 II)既能保证较高的遗传进展,又能有效控制近交,因而不失为一种有效的留种策略。

相对于常规 BLUP,基因辅助 BLUP 选择的主要优势就在于能对已知的 QTL 或主效基因进行更为有效的选择^[4-5,11]。本研究结果显示,在实施基因辅助 BLUP 选择时,QTL 基因型值在早期世代上升较快,随着选择世代的递增,群体中的 QTL 增效等位基因将逐渐趋于固定(即基因频率接近 1),QTL 基因型值的遗传进展也将逐渐降低甚至不再提高。这与前人的研究结果^[6,12-13]是一致的。在选择过程中,如果能不断检测确认控制目标性状的“新”的 QTL,并适时整合到选择方案中,可使基因辅助 BLUP 选择保持持续的选择优势^[5-6]。亦有研究结果^[7,13-14]显示,在估计个体育种值时,结合选择进程对不同世代的 QTL 基因型值赋予适宜的相对权重,可在一定程度上延续基因辅助 BLUP 的选择优势。此外,基因辅助 BLUP 的实际选择效果还会受到目标性状遗传力、QTL 数目及效应大小、QTL 增效等位基因初始频率以及育种群体规模和结构等因素的影响^[5,7,15],在育种实践中需要结合实际予以综合考虑。

参考文献:

- [1] DEKKERS J C M. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock: strategies and lessons [J]. Journal of

- Animal Science, 2004, 82(E. Suppl): E313-E328.
- [2] KENNEDY B W, QUINTON M, VAN ARENDONK J A M. Estimation of effects of single genes on quantitative traits [J]. Journal of Animal Science, 1992, 70(7): 2000-2012.
- [3] VILLANUEVA B, PONG-WONG R, WOOLLIAMS J A. Marker assisted selection with optimised contributions of the candidates to selection [J]. Genetics Selection Evolution, 2002, 34(6): 679-704.
- [4] 王孝义,李明丽,苟 潇,等. 不同基因辅助选择方法对 QTL 的选择效率[J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2012, 27(5): 682-686.
- [5] 王孝义,李明丽,刘 刚,等. 基因型选择和基因辅助 BLUP 对不同遗传力性状的选择效果[J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2013, 28(6): 796-803.
- [6] VILLANUEVA B, PONG-WONG R, GRUNDY B, et al. Potential benefit from using an identified major gene in BLUP evaluation with truncation and optimal selection [J]. Genetics Selection Evolution, 1999, 31(2): 115-133.
- [7] VILLANUEVA B, DEKKERS J C M, WOOLLIAMS J A, et al. Maximizing genetic gain over multiple generations with quantitative trait locus selection and control of inbreeding [J]. Journal of Animal Science, 2004, 82(5): 1305-1314.
- [8] WEIGEL K A. Controlling inbreeding in modern breeding programs [J]. Journal of Dairy Science, 2001, 84(E. Suppl): E177-E184.
- [9] FALCONER D S, MACKAY T F C, FRANKHAM R. Introduction to quantitative genetics [M]. 4th ed. Harlow, England: Longman, 1996: 121-144.
- [10] MEUWISSEN T H E, LUO Z. Computing inbreeding coefficients in large populations [J]. Genetics Selection Evolution, 1992, 24(4): 305-313.
- [11] ABDEL-AZIM G, FREEMAN A E. Superiority of QTL-assisted selection in dairy cattle breeding schemes [J]. Journal of Dairy Science, 2002, 85(7): 1869-1880.
- [12] GIBSON J P. Short-term gain at the expense of long-term response with selection of identified loci [C]//University of Guelph. Proceedings of the 5th world congress on genetics applied to livestock production. Ontario, Canada: University of Guelph, 1994: 201-204.
- [13] PONG-WONG R, WOOLLIAMS J A. Response to mass selection when an identified major gene is segregating [J]. Genetics Selection Evolution, 1998, 30(4): 313-338.
- [14] DEKKERS J C M, VAN ARENDONK J A M. Optimizing selection for quantitative traits with information on an identified locus in outbred populations [J]. Genetical Research, 1998, 71(3): 257-275.
- [15] LI Y- L, ZHANG Q, CHENG Y S. Evaluation of the effect and profitability of gene-assisted selection in pig breeding system [J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2007, 8(11): 822-830.

(责任编辑:张震林)