

# 控制近交和世代离散情况下多性状、多 QTL 的最优化选择

唐国庆, 李学伟\*, 朱 砾, 李明洲, 帅素容

(四川农业大学动物科技学院, 雅安 625014)

**摘要:** 在世代离散的情形下, 应用计算机随机模拟技术研究当候选个体的遗传贡献和施加给 QTL 的相对权重一起被最优化时, 使用多性状、多 QTL 信息的 QTL 优化选择所能获得的潜在的额外遗传优势。用一个实际育种猪群的参数进行模拟, 选择是直接针对窝产活仔数和达 100 kg 日龄进行, 每个性状都有 2 个不同效应大小的 QTL 正在和相应的多基因一起分离。将优化 QTL 选择与标准 QTL 选择和常规 BLUP 选择进行比较发现, 综合了遗传贡献优化和 QTL 相对权重优化的 QTL 优化选择在固定的近交速率下能增加更多的遗传反应, 同时避免了短期和长期选择反应之间的矛盾。

**关键词:** QTL; 最优化; 近交

中图分类号: S813.1; Q348

文献标识码: A

文章编号: 0366-6964(2009)07-0971-07

## The Optimal Multiple Traits Selection for Multiple QTL with Discrete Generation and Control of Inbreeding

TANG Guo-qing, LI Xue-wei\*, ZHU Li, LI Ming-zhou, SHUAI Su-rong

(College of Animal Science and Technology, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China)

**Abstract:** In a discrete generation population, the potential extra genetic gain was studied while the genetic contribution of candidate and the relative weight given to QTL were optimized using the random computer simulation. In a simulated example of practical breeding population for pig, the number born alive (NBA) and days to 100 kg (D100) were selected, two QTLs of each trait were segregating together with polygenes across multiple generations. When compared with standard QTL or conventional BLUP selection, QTL optimized selection combined optimization for weights given to QTL and contributions of candidates substantially increased more selection response at a fixed rate of inbreeding, and avoided the conflict between short term and long term response.

**Key words:** QTL; optimization; inbreeding

在过去的 10 多年里, 随着分子遗传学及分子生物学技术的快速发展, 几个影响猪经济数量性状的主基因或候选基因已经被识别, 包括 RYR1 和 RN 主基因, 产仔数候选基因(ESR、PRLR、RBP4), 生长肥育候选基因(MC4R), 肉质候选基因(H-FABP、

A-FABP), 抗病候选基因(FUT1、SLA、NRAMP) 和毛色候选基因(KIT、MC1R), 同时还发现大量与 QTL 连锁的遗传标记<sup>[1-3]</sup>。将这些主基因或遗传标记信息纳入遗传改良程序, 为育种者提高数量性状选择的准确率提供了机会<sup>[4-5]</sup>。在选择方案中使用

收稿日期: 2008-04-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(30771534); 四川农业大学青年科技创新基金项目(00232600); 四川农业大学动物科技学院青年科技创新基金项目(00220109)

作者简介: 唐国庆(1976-), 男, 重庆渝北人, 博士, 讲师, 主要从事动物遗传育种研究, E-mail: tyq003@163.com

\* 通讯作者: 李学伟, E-mail: lixuewei9125@126.com

QTL 信息的一般方法 (SQS) 是基于 1 个简单选择指数:  $I = \alpha + EBV^{[6]}$ , 这里,  $\alpha$  是个体 QTL 的估计育种值,  $EBV$  是个体多基因效应的估计育种值。Gibson<sup>[7]</sup> 利用计算机模拟调查了该方法的选择效率, 结果显示, 虽然 SQS 能够最大化短期选择反应, 但是在长期选择上比常规选择产生更低的选择反应。另外一些学者也发现类似的结果<sup>[8-9]</sup>。Dekkers<sup>[10]</sup> 和 Chakraborty 等<sup>[11]</sup> 应用多阶段系统优化理论发展出了 1 个优化 QTL 和多基因相对权重的优化模型, 解决了 SQS 存在的长期反应损失问题, 能够在多个世代内最大化选择反应。Tang 和 Li<sup>[12-13]</sup> 等将 Chakraborty 等<sup>[11]</sup> 的优化模型推广到多个性状带有多个 QTL 信息的情形。

近年来, 一些学者在世代离散的情形下提出了一些约束近交的动态选择方法, 并在一定近交速率下获得最大的选择进展<sup>[14-17]</sup>。这些动态选择方法都是利用二次规划方法将近交速率限制在某一给定范围, 并优化当前代对后代的遗传贡献, 从而最大化遗传进展。我们可以将相对权重的优化模型和约束近交的动态选择方法结合起来进一步增加选择反应<sup>[18]</sup>。因此, 本研究的目的是将 Tang 和 Li<sup>[12]</sup> 扩展的多性状、多 QTL 优化模型和 Meuwissen<sup>[15]</sup> 提出的动态选择规则结合起来在世代离散群体中控制近交, 最大化遗传进展。

## 1 材料与方法

### 1.1 育种群体的模拟

使用计算机随机模拟育种群体。模拟育种方案的具体参数见表 1。这是 1 个猪育种核心群的 QTL 选择方案, 对窝产活仔数 (NBA) 和达 100 kg 日龄 (D100) 2 个性状进行选择。基础群个体的 QTL 基因型根据初始增效等位基因频率  $p$  利用  $u(0, 1)$  均匀分布随机数发生器随机抽取确定。基础群个体遗传值按模型:  $a_i = u_i + q_i$  进行计算, 这里, 多基因效应  $u_i$  根据  $N(0, \sigma_u^2)$  随机抽样产生; QTL 的基因型值  $q_i$  则根据其基因型确定, 考虑加性效应模型, QTL 的增效、减效和杂合基因型的基因型值可表示

为  $\sqrt{\frac{\sigma_q^2}{2p(1-p)}}$ 、 $-\sqrt{\frac{\sigma_q^2}{2p(1-p)}}$  和  $0^{[19]}$ ,  $\sigma_q^2$  为 QTL 解释的遗传方差。NBA 表型值按模型:  $y_i = \mu + a_i + e_i$  计算产生。这里,  $\mu$  是平均值,  $a_i$  是个体加性遗传值,  $e_i$  是残差效应。因为是在世代离散的群体中进行模拟, 所以为了进一步简化模型, 在上面的模型

中未考虑场一年一季效应、胎次效应和永久性环境效应。D100 表型值按模型:  $y_{ijk} = \mu + s_i + l_j + a_{ijk} + e_{ijk}$  计算, 这里,  $s_i$  是性别效应,  $l_j$  是窝效应,  $a_{ijk}$  是个体加性遗传效应,  $e_{ijk}$  表示残差效应。这里, 未考虑场一年一季效应。窝效应和残差效应根据相应的效应方差按  $N(0, \sigma^2)$  随机抽样产生; 性别效应按表 1 确定的固定效应值计算。非基础群个体的 QTL 基因型通过等概率随机抽取父亲或母亲的 2 个 QTL 等位基因产生。多基因效应则根据:  $u_i = \frac{1}{2}u_s + \frac{1}{2}u_d + m_i$  计算获得, 这里,  $u_s$  和  $u_d$  分别表示个体父亲和母亲的多基因效应值,  $m_i$  表示孟德尔抽样, 服从  $N(0, \sigma_m^2)$  分布, 其中  $\sigma_m^2 = 0.5\sigma_u^2(1 - 0.5(F_s + F_d))$ ,  $F_s$  和  $F_d$  分别是父亲和母亲的近交系数。非基础群个体的表型记录的计算参照基础群个体进行。模拟过程中要注意的是窝产活仔数只有母畜有记录, 而达 100 kg 日龄所有个体都有记录。

### 1.2 育种值估计方法

本研究考虑了 3 种育种值估计方法: 常规 BLUP 选择、标准 QTL 选择和优化 QTL 选择。

1.2.1 常规 BLUP 选择 (CBLUPS) 不使用 QTL 信息, 遗传评估完全基于表型和系谱信息。个体  $i$  的总  $EBV$  (包括 QTL 和多基因) 通过标准 BLUP 法获得, 并使用总加性遗传方差 ( $\sigma_q^2 + \sigma_u^2$ ) 和未用 QTL 效应值校正的表型值。在这样的情形下, 估计育种值为:

$$EBV_i = \hat{g}_i \quad (1)$$

这里,  $\hat{g}_i$  表示个体育种值。

如果有多个数量性状, 则用经济权重进行综合。因此, 模拟群体的选择标准为:

$$I = w_{NBA}EBV_{NBA} + w_{D100}EBV_{D100} \quad (2)$$

这里,  $w_{NBA}$  和  $w_{D100}$  分别为 NBA 和 D100 的经济权重。

1.2.2 标准 QTL 选择 (SQS) 选择直接针对 QTL, 假设所有个体的 QTL 基因型已知, 且 QTL 基因型值完全知道, 没有误差。在这样的情形下, 选择标准为:

$$EBV_i = \hat{u}_i + q_i \quad (3)$$

这里,  $q_i$  表示所有 QTL (基于等位基因替代效应) 的育种值之和, 在每个 QTL 有 2 个等位基因的条件下, 增效、减效和杂合 QTL 基因型的育种值分别为  $2(1-p)a$ 、 $-2pa$  和  $[(1-p) - p]a^{[18]}$ 。每代所有 QTL 增效等位基因频率都被更新, 并获得相应的

$q_i$ 。 $\hat{u}_i$  表示个体  $i$  的多基因估计育种值,该值使用多基因方差( $\sigma_a^2$ )和用 QTL 效应值校正的表型值

( $y'_i = y_i - q_i$ ),通过标准 BLUP 法获得。如果有多个数量性状,则按公式(2)进行计算。

表 1 猪核心群育种方案的育种参数

Table 1 Parameters of the pig nucleus breeding schemes

基础群大小(公猪和母猪)	♂ 5 000 ♀ 5 000
Size of base population	
种公猪群体大小	20
Size of boar population	
种母猪群体大小	100
Size of sow population	
评估性状及表型标准差(括号内)	NBA (2.5) 和 D100 (16.7 d)
Traits evaluated and SD (in parenthesis)	
性状经济权重	NBA :11.3 和 D100: -0.7
Economic weight of trait	
性别效应值(公猪和母猪 2 个水平)	D100: -7 和 7(d)
Value of sex effect (male and female)	
NBA 遗传和残余方差占表型方差的比例	0.1 和 0.9
Proportion of genetic and residual variance of NBA relative to phenotypic variance	
D100 遗传、窝效应和残余方差占表型方差的比例	0.3、0.26 和 0.44
Proportion of genetic, litter and residual variance of D100 relative to phenotypic variance	
NBA 和 D100 的 QTL 初始有利等位基因频率	0.15(QTL1)和 0.15(QTL2)
Initial QTL favorable allele frequency of NBA and D100	
NBA 和 D100 的 QTL 方差占遗传方差的比例	15%(QTL1)和 10%(QTL2)
Proportion of QTL variance of NBA and D100 relative to genetic variance	

1.2.3 优化 QTL 选择 2 种优化目标被考虑:

(1)最大化终端代的累积反应(OTQS);(2)最大化整个规划期累积贴现反应和(OCDQS)。选择标准为:

$$EBV_i = \hat{u}_i + \lambda q_i \quad (4)$$

这里, $\lambda$  表示赋予 QTL 的最适宜相对权重。根据 Dekkers 和 van Arendonk<sup>[10]</sup>的理论,基因型间的标准正态分布截点的差异可转化为基因型值间的差异,因此有:

$$\theta_k - \theta_{ref} = (X_{ref} - X_k)\sigma \quad (5)$$

这里, $\theta$  和  $X$  分别表示基因型均值和标准正态分布截点; $k$  表示第  $k$  种基因型; $ref$  表示参考基因型。该差异量化了每种基因型相对于参考基因型赋予

QTL 的相对权重( $\lambda q_i$ )。选择标准为:

$$EBV_i = \hat{u}_i + \theta_{ref} + (X_{ref} - X_k)\sigma \quad (6)$$

这里, $\hat{u}_i$  表示个体  $i$  的多基因估计育种值,计算方法与标准 QTL 选择相同。 $X$  根据 Tang 和 Li<sup>[12]</sup>描述的多性状、多 QTL 优化方法进行计算。如果有多个数量性状,则按公式(2)进行计算。

### 1.3 动态选择

实际育种方案中,育种工作者希望每头母畜都参加配种,且遗传贡献相同,只优化公畜的数目及其遗传贡献。这就要求母畜数及其遗传贡献事先确定,其选择方法采用标准的 BLUP 截断选择。公畜的遗传贡献按照 Meuwissen<sup>[15]</sup>介绍的某些个体遗传贡献固定的剖分公式进行优化:

$$c_S = \mathbf{A}_{SS}^{-1}(\mathbf{EBV}_S - 2\lambda_0 \mathbf{A}_{SD} \mathbf{c}_D - \boldsymbol{\lambda}) / 2\lambda_0 \quad (7)$$

$$\lambda = (\mathbf{I}' \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{I})^{-1} [\mathbf{I}' \mathbf{A}_{SS}^{-1} (\mathbf{EBV}_S - 2\lambda_0 \mathbf{A}_{SD} \mathbf{c}_D - \lambda_0)] \quad (8)$$

$$\lambda_0^2 = \frac{1/4 [\mathbf{EBV}'_S \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{EBV}_S - (\mathbf{EBV}'_S \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{I})^2 / \mathbf{I}' \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{I}]}{C_t - \mathbf{c}'_D (\mathbf{A}_{DD} - \mathbf{A}_{DS} \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{A}_{SD}) \mathbf{c}_D - (\mathbf{I}' \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{A}_{SD} \mathbf{c}_D + 0.5)^2 / \mathbf{I}' \mathbf{A}_{SS}^{-1} \mathbf{I}} \quad (9)$$

这里,  $c_s$  表示所有可能的雄性候选个体的最适宜遗传贡献向量;  $A_{SS}$ 、 $A_{SD}$  和  $A_{DD}$  分别表示雄性个体与雄性个体、雄性个体与雌性个体和雌性个体与雌性个体之间的那部分加性遗传相关矩阵;  $c_D$  表示已知的母畜个体遗传贡献向量;  $EBV_s$  表示所有雄性候选个体估计育种值向量;  $\mathbf{1}$  表示元素全部为 1, 大小为候选雄性个体数的单位向量;  $\lambda_0$  和  $\lambda$  表示引入的拉格朗日乘子;  $C_t$  表示  $t$  代的平均近交系数。

为了比较动态选择规则的选择效果, 截断选择方案也被模拟。动态选择和截断选择都实施 15 代。每头母猪都参与配种, 与之交配的公猪在截断选择下是随机选择, 而在动态选择下是根据其最适宜遗传贡献的大小抽样产生(根据概率利用均匀分布抽样产生)。后代的公母比例为 1:1。在模拟研究中考虑动态选择保持与截断选择每代平均近交速率相同的近交速率。因此, 在模拟过程中首先执行标准截断选择, 然后动态选择将每代近交速率约束为相应截断选择的每代平均近交速率。所有模拟方案的

模拟重复数为 100 次。

## 2 结果

### 2.1 遗传进展比较

表 2 列出了 CBLUPS、SQS、OTQS 和 OCDQS 在标准截断选择和动态选择下 15 个世代群体 NBA 和 D100 的平均综合遗传值。从表中可以看出, 与 Tang 和 Li<sup>[12]</sup> 描述的结果一样, OTQS 和 OCDQS 在截断选择下都获得比 CBLUPS 更高的终端累积反应, 而 SQS 不如 CBLUPS。动态选择相对于截断选择能明显提高 4 种选择策略的遗传反应, SQS 的相对优势最大(终端代累积反应动态选择相对于截断选择的相对优势为 17.74%), 其次是 OCDQS (15.35%) 和 OTQS (14.29%), 最小的是 CBLUPS (8.61%)。OTQS 和 OCDQS 在动态选择下比在标准截断选择下获得更大的选择反应。这说明将优化 QTL 与多基因间权重和优化候选个体的遗传贡献结合起来, 确实能进一步增加总选择反应。如果考虑所有世代的累积贴现和, 则 SQS、OTQS 和

表 2 CBLUPS、SQS、OTQS 和 OCDQS 在标准截断选择和动态选择下的 15 代 NBA 和 D100 的平均综合遗传值

Table 2 Aggregate genetic means of NBA and D100 over 15 generations on standard truncation selection or dynamic selection for CBLUPS, SQS, OTQS, and OCDQS

$t$	标准截断选择 Standard truncation selection				动态选择 Dynamic selection			
	CBLUPS	SQS <sup>a</sup>	OTQS <sup>a</sup>	OCDQS <sup>a</sup>	CBLUPS	SQS <sup>a</sup>	OTQS <sup>a</sup>	OCDQS <sup>a</sup>
1	-15.055	0.000	0.000	0.000	-14.778	0.000	0.000	0.000
2	-10.275	6.298	1.444	4.303	-10.248	6.645	1.546	6.113
3	-4.929	11.420	2.426	9.688	-5.144	12.225	3.933	11.261
4	-0.260	16.120	4.191	15.206	0.081	17.830	7.165	17.643
5	5.095	17.844	6.088	17.992	5.400	19.823	9.620	20.703
6	10.817	15.727	7.105	16.744	11.288	17.578	11.200	18.975
7	15.881	13.026	8.816	14.264	15.745	16.455	13.067	17.886
8	20.825	9.997	9.035	11.623	20.494	14.525	13.234	15.769
9	25.038	7.780	9.365	9.420	25.595	11.667	12.845	13.290
10	28.583	5.956	9.075	7.915	30.001	10.079	11.626	11.588
11	32.001	4.280	7.892	6.223	33.519	9.205	11.344	11.042
12	36.183	2.077	5.835	4.138	37.492	7.686	10.389	9.734
13	39.854	0.403	4.806	2.403	41.010	6.471	9.619	8.006
14	42.686	-0.462	4.282	1.687	45.726	3.990	7.440	6.002
15	45.754	-1.486	2.791	0.666	49.693	2.429	5.788	3.853
$\Sigma^b$	193.707	63.497	38.519	65.987	195.989	83.304	58.631	86.475

a. 表中 SQS、OTQS 和 OCDQS 相应项的值被表示为与 CBLUPS 相应项的离差值; b. 最后一行为相应选择策略的群体平均遗传值的累积贴现和

a. The corresponding items for SQS, OTQS and OCDQS are deviation value from the corresponding items of CBLUPS; b. The values of last row is sum of cumulative discounted response for CBLUPS, SQS, OTQS and OCDQS

OCDQS 都要优于 CBLUPS, OCDQS 产生最大的累积贴现反应和, 而 OTQS 产生最大的终端累积反应。

图 1 显示了 CBLUPS、SQS、OTQS 和 OCDQS 在标准截断选择和动态选择下的基于 NBA 和 D100 综合育种值的多基因和 QTL 组分的 15 个世代的累积进展。从图中可以看出, 动态选择相对于截断

选择所获得的额外进展优势主要来自于多基因组分。图 1a 中的 4 种选择策略的动态选择和截断选择的多基因反应之间的差异都很大, 而图 1b 中 SQS 和 OCDQS 在动态选择和截断选择下的 QTL 反应差异很小, CBLUPS 和 OTQS 则表现出动态选择下的 QTL 累积反应不如截断选择。

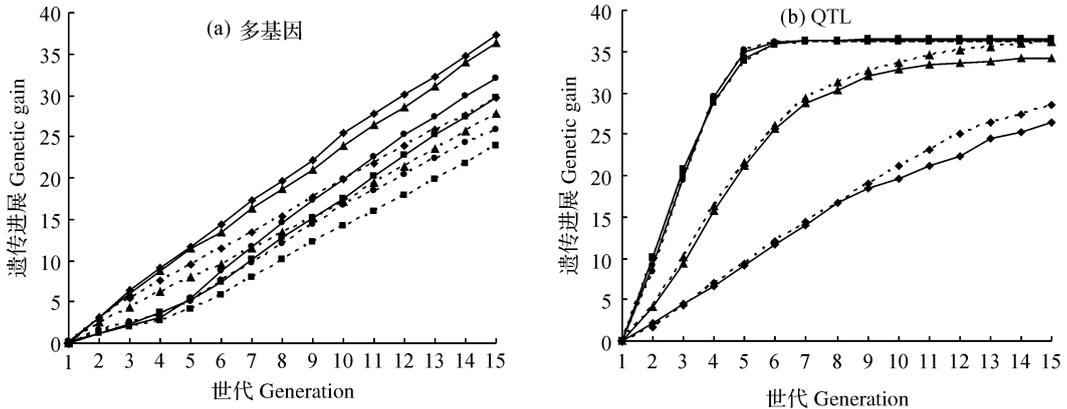


图 1 常规 BLUP 选择(◆)、标准 QTL 选择(■)、优化终端 QTL 选择(▲)和优化累积贴现 QTL 选择(●)在标准截断选择(- - -)和动态选择(---)下的基于 NBA 和 D100 综合育种值的多基因(a)和 QTL(b)组分的累积进展

Fig. 1 Cumulative gains of polygenic (a) and QTL (b) based on the aggregate breeding value of NBA and D100 on standard truncation selection (- - -) or dynamic selection (---) for CBLUPS (◆), SQS(■), OTQS(▲), and OCDQS(●)

## 2.2 选择强度

图 2 显示了 CBLUPS、SQS、OTQS 和 OCDQS 在标准截断选择和动态选择下的 NBA 和 D100 的 QTL 和多基因的选择强度随 QTL 增效等位基因频率变化的趋势。从图中可以看出, 动态选择相对于截断选择使 4 种选择策略的 QTL 选择强度出现更大的波动变化, 总体表现比截断选择的选择强度要小(第 1 个世代除外)。NBA 的多基因选择强度在各选择策略中差异较大, 且出现不同程度的波动。CBLUPS 对 D100 的多基因施加的选择强度最大, 其次是 OTQS 和 OCDQS, 最小的是 SQS。动态选择明显增加了各选择策略对 D100 多基因组分的选择强度。

## 3 讨论

模拟结果证实, 当候选个体的遗传贡献和施加给 QTL 的相对权重一起被最优化时, 确实能获得更多的额外遗传进展, 而且模拟结果显示这些遗传进展能在长期选择中保持。不管是 OTQS 还是 OCDQS, 动态选择都比相应的截断选择获得更大的

遗传反应, 更为重要的是, 这些额外的遗传进展并没有导致近交的增加, 因为动态选择是以相应截断选择的近交速率进行优化的。这些额外遗传优势的大部分是通过最优化候选个体的遗传贡献来产生的, 但是, QTL 和多基因间相对权重的最优化对避免长期选择反应的损失问题有更大的作用。

模拟结果显示, SQS 在动态选择下获得最大的相对优势(相对于截断选择), 其次是 OCDQS 和 OTQS, 最小的是 CBLUPS, 而且, 这些额外的相对优势主要来源于多基因组分(图 1, 图 2)。这说明动态选择在一定程度上有缓解长期选择反应损失的能力。众所周知, SQS 会产生长期反应损失问题。而造成该损失的原因是在选择早期, SQS 赋予 QTL 更高的选择强度, 相应地减少了多基因的选择强度, 最终造成早期多基因反应损失。这种损失在一个无限位点模型的有限群体中不能在后期选择中完全补偿回来, 因为选择强度和选择反应之间是一种非线性关系。根据 Villanueva 等<sup>[18]</sup>的解释, 动态选择在定义最适宜的贡献过程中, 尽力做到: (1) 在观察到的信息基础上使候选个体对下一代的遗传贡献等于

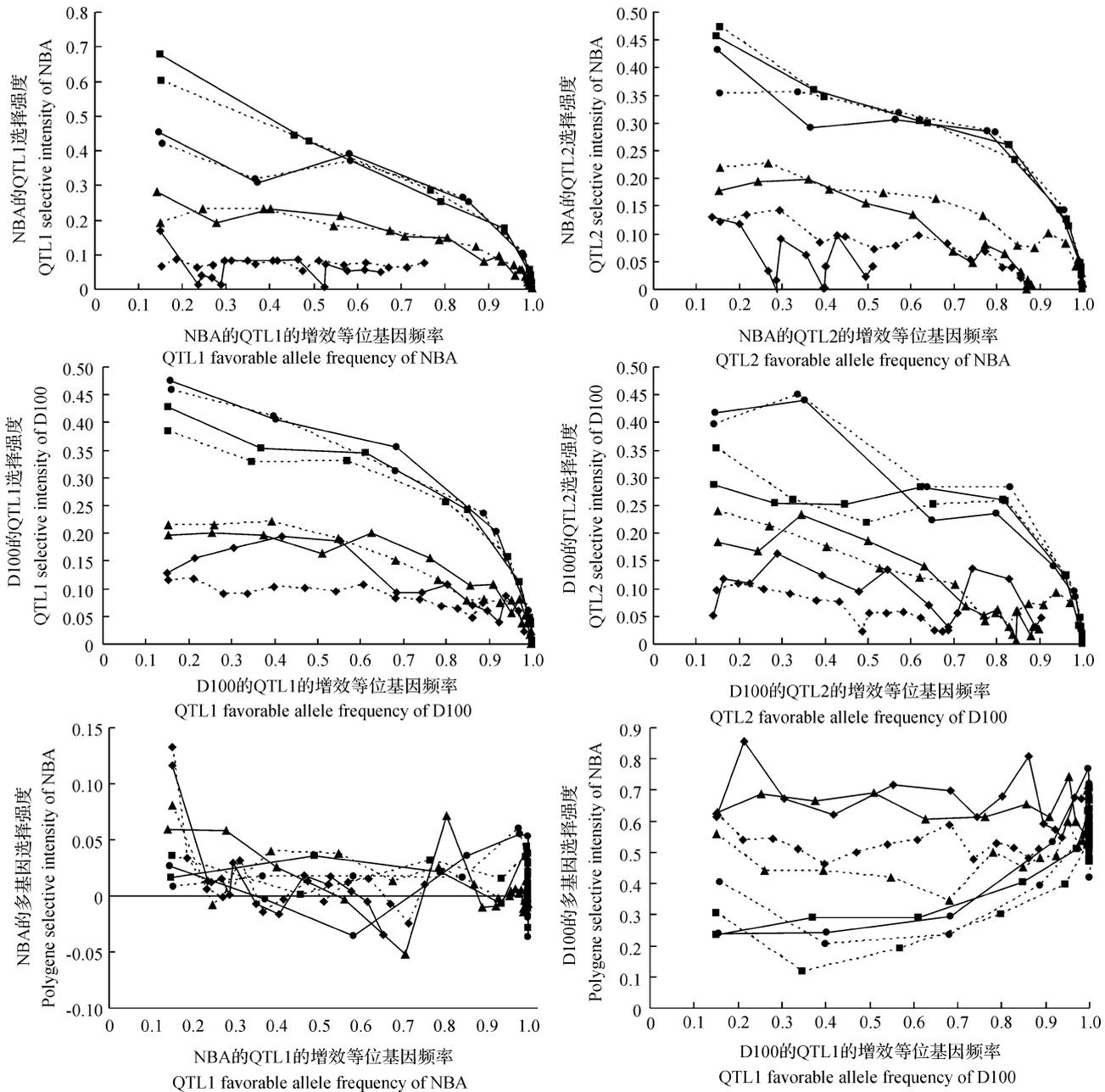


图 2 常规 BLUP 选择(◆)、标准 QTL 选择(■)、优化终端 QTL 选择(▲)和优化累积贴现 QTL 选择(●)在标准截断选择( - - -)和动态选择(——)下的 NBA 和 D100 的 QTL 和多基因的选择强度随 QTL 增效等位基因频率的变化趋势  
 Fig. 2 Selection intensities on QTL and polygenes of NBA and D100 in relation to the frequency of the favorable QTL allele on truncation selection ( - - -) or dynamic selection (——) for CBLUPS (◆), SQS (■), OTQS (▲), and OCDQS (●)

其期望的长期贡献;(2)使用估计的孟德尔抽样项作为选择标准,而不是育种值。因此,在每个世代的选择过程中,一个可观的选择压将会被施加到家系内,而家系间的选择压将会被保持到最小。当一个家系有高的 QTL 增效等位基因频率时,家系内将会损失很少或不损失多基因选择强度,而如果一个家系有低的 QTL 增效等位基因频率,将会损失多基因选择强度。因此,在 QTL 增效等位基因固定过程

中,动态选择在选择后期(QTL 增效等位基因频率比较高的时期)表现出 QTL 增效等位基因与更大的多基因优越性的一种正相关。另外,从图 2 中可以看出,SQS 在选择开始时 QTL 增效等位基因的频率很低,所以动态选择下施加到 D100 的多基因选择强度不如截断选择,但是随着 QTL 增效等位基因频率的增加,动态选择下施加到 D100 上的多基因选择强度都要高于截断选择。动态选择下

SQS 的 QTL 增效等位基因频率在早期迅速达到固定,所以,在动态选择下,早期多基因选择反应损失较低,最终在整个规划期产生更多的多基因反应。而 OTQS 本身就在一定程度上避免了早期多基因反应的损失,通过动态选择增加多基因反应的能力就比较有限。CBLUPS 本身不存在早期多基因反应损失,所以通过动态选择增加选择反应的相对优势是最低的。

本优化的实施步骤为:首先,使用多性状、多 QTL 信息的 QTL 相对权重优化模型获得各 QTL 基因型在整个规划期、每个世代最适宜的 QTL 基因型育种值。这个优化过程是假设所有候选个体有固定的遗传贡献(即截断选择)和常量的多基因遗传方差的基础上进行的;然后,采用 Meuwissen 等<sup>[15]</sup>描述的候选个体遗传贡献的优化模型对所有候选个体的遗传贡献进行最优化。从优化步骤中可以看出,2 个优化模块并不是同时进行的。如果同时优化 QTL 相对权重和候选个体的遗传贡献,可以期望标准 QTL 选择在短期和长期选择上都获得更多的遗传优势,但是,整个最优化过程将会变得更加复杂,需要借助模拟退火算法或遗传算法才能加以解决。

#### 参考文献:

[ 1 ] BIDANEL J P, ROTHSCHILD M F. Current status of quantitative trait locus mapping in pigs [J]. *Pigs News and Information*, 2002, 23(2): 40-53.

[ 2 ] ROTHSCHILD M F. Advances in pig genomics and functional gene discovery [J]. *Comp Funct Genom*, 2003, 4:266-270.

[ 3 ] ROTHSCHILD M F, HU Z L, JIANG Z H. Advances in QTL mapping in pigs[J]. *Int J Biol Sci*, 2007, 3:192-197.

[ 4 ] DEKKERS J C M, HOSPITAL F. The use of molecular genetics in improvement of agricultural populations [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3(1):22-32.

[ 5 ] DEKKERS J C M. Commercial application of marker- and gene-assisted selection in livestock and: strategies and lessons [J]. *J Anim Sci*, 2004, 82(E. Suppl.): E313-E328.

[ 6 ] SOLLER M. The use of loci associated with quantitative effects in dairy cattle improvement [J]. *Anim Prod*, 1978, 27:133-139.

[ 7 ] GIBSON J P. Short-term gain at the expense of long-

term response with selection of identified loci [A]. In: Proc. 5th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod. Guelph, University of Guelph, 1994: 201-204.

[ 8 ] RUANE J, COLLEAU J J. Marker assisted selection for genetic improvement of animal populations when a single QTL is marked [J]. *Genet Res*, 1995, 66(1): 71-83.

[ 9 ] PONG-WONG R, WOOLLIAMS J A. Response to mass selection when an identified major gene is segregating [J]. *Genet Sel Evol*, 1998, 30(3):313-337.

[10] DEKKERS J C M, VAN ARENDONK J A M. Optimizing selection for quantitative traits with information on an identified locus in outbred populations [J]. *Genet Res*, 1998, 71(3):257-275.

[11] CHAKRABORTY R, MOREAU L, DEKKERS J C M. A method to optimize selection on multiple identified quantitative trait loci [J]. *Genet Sel Evol*, 2002, 34(2):145-170.

[12] TANG G Q, LI X W. Optimal multiple trait selection for multiple linked quantitative trait loci [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(3):220-229.

[13] 唐国庆, 李学伟. 公母畜间有不同的年龄组数目条件下控制近交最大化选择反应[J]. *畜牧兽医学报*, 2006, 37(3):209-215.

[14] WRAY N R, GODDARD M E. Increasing long-term response to selection [J]. *Genet Sel Evol*, 1994, 26: 431-451.

[15] MEUWISSEN T H E. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding [J]. *J Anim Sci*, 1997, 75:934-940.

[16] GRUNDY B, VILLANUEVA B, WOOLLIAMS J A. Dynamic selection procedures for constrained inbreeding and their consequences for pedigree development [J]. *Genet Res*, 1998, 72:159-168.

[17] VILLANUEVA B, PONG-WONG R, WOOLLIAMS J A. Marker assisted selection with optimized contributions of the candidates to selection [J]. *Genet Sel Evol*, 2002,34: 679-703.

[18] 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]. *J Anim Sci*, 2004, 82: 1305-1314.

[19] FALONER D S, MACKAY T F C. Introduction to Quantitative Genetics [M]. Harlow, Longman, 1996.