

网络出版时间:2016-04-07 09:00

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.05.002

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160407.0900.004.html>

基于随机回归模型的如皋黄鸡产蛋数遗传参数分析

郭 军,王克华,曲 亮,沈曼曼,窦套存,胡玉萍

(江苏省家禽科学研究所育种中心,江苏 扬州 225125)

【摘 要】 **【目的】**应用随机回归模型分析如皋黄鸡产蛋数的方差组分和遗传参数。**【方法】**收集 2009—2012 年如皋黄鸡的生产记录,包括 9 298 只蛋鸡的 46 327 条月产蛋记录。应用随机回归模型分析时将 Legendre 多项式嵌入加性遗传效应、永久环境效应以及固定效应,各产蛋月以不同的残差效应处理。加性遗传与永久环境效应分别以 1~4 阶 Legendre 多项式评估,以 AIC、BIC 以及残差值选择最优模型。利用 WOMBAT 软件以平均信息约束最大似然法(AIREML)分析表型方差组分。**【结果】**如皋黄鸡月产蛋数遗传力为 0.05~0.32;开产第 2 月产蛋数遗传力最低,第 1~2 月的产蛋数遗传力在 0.1 以下,第 3~7 月产蛋数遗传力为 0.20~0.32;如皋黄鸡第 1 个月产蛋数与其他月份产蛋数遗传相关系数较低,相邻产蛋月遗传相关系数较高。**【结论】**如皋黄鸡产蛋数遗传力较低;随机回归模型适用于地方鸡产蛋数遗传参数估算。

【关键词】 如皋黄鸡;遗传力;随机回归模型;遗传相关;产蛋数

【中图分类号】 S831.2

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2016)05-0008-05

Estimation of genetic parameters for egg production of Rugao Yellow Chicken with random regression

GUO Jun, WANG Ke-hua, QU Liang, SHEN Man-man, DOU Tao-cun, HU Yu-ping

(Jiangsu Institute of Poultry Science, Yangzhou, Jiangsu 225125, China)

Abstract: **【Objective】** The goal of this study was to estimate variance components and genetic parameters for egg production of Rugao Yellow Chicken with random regression model (RRM). **【Method】** Egg production data of Rugao Yellow Chicken were collected from 2009 to 2012 with a total of 46 327 monthly records corresponding to 9 298 hens. With RRM, Several Legendre polynomials were embedded in RRM to estimate the fixed, direct genetic and permanent environment effects. The residual was grouped into 7 variance levels for each month. One to four order polynomials were used to evaluate the direct additive genetic, permanent environment effects and fixed effects. Models were evaluated using AIC, BIC and residual values. Covariance components were also estimated using AIREML method with WOMBAT software. **【Result】** The heritability of monthly egg numbers of Rugao Yellow Chicken ranged from 0.05 to 0.32. The lowest heritability of egg production emerged at the second month. During the first two months, the heritability was lower than 0.1 while it ranged from 0.20 to 0.32 for other months. The genetic correlations between the first month and other months were low, and the correlations of neighbor months were high. **【Conclusion】** Egg production heritability of Rugao Yellow Chicken was low. Random regression model was an effective method for estimation of local chicken.

【收稿日期】 2014-09-26

【基金项目】 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-41-K02);江苏省自然科学基金(BK20131237);江苏省科技成果转化专项资金(BA2014132);江苏省三项工程项目计划(SXGG[2014]290)

【作者简介】 郭 军(1971—),男,黑龙江牡丹江人,副研究员,博士,主要从事家禽育种研究。E-mail:guojun.yz@gmail.com

【通信作者】 王克华(1964—),男,江苏泰州人,研究员,博士,主要从事家禽育种研究。E-mail:sqbreeding@126.com

Key words: Rugao Yellow Chicken; heritability; random regression; genetic correlation; egg numbers

产蛋数遗传参数对于蛋鸡育种策略制定、选择反应预测具有重要意义,提高产蛋数是蛋鸡育种的主要目标之一,因此产蛋数遗传参数是鸡遗传研究的热点。早在 20 世纪 40 年代,Lerner 等^[1-3]研究表明,单冠白来航鸡的产蛋数遗产力为 0.11~0.34,属于低遗传力性状;Blow 等^[4]研究发现,青铜火鸡产蛋数遗传力为 0.13~0.16;国内对新扬州鸡^[5]、邵伯草鸡^[6]产蛋数遗传力也有相关报道。以上分析均采用公(母)畜半同胞模型,其缺点是样本含量较小、忽略了动物个体间的亲缘关系,故导致估值过低。随着数量遗传学以及计算技术的发展,个体动物模型被引入遗传参数分析。Wei 等^[7]以白来航鸡为材料,比较了公母畜模型、加性模型以及显性模型对产蛋数遗传参数的影响;Szydłowski 等^[8]应用个体动物模型分析了白来航鸡和新汉普夏鸡的产蛋数遗传力,计算结果分别为 0.23 和 0.11,表明产蛋数遗传力受遗传背景影响;Francesch 等^[9]以多性状方差分析计算了 3 个西班牙地方鸡种开产至 39 周的产蛋数遗传力;Niknafs 等^[10]以 ASREML 程序分析了伊朗地方鸡种的产蛋数遗传力;张龙等^[11]以个体动物模型方差分析方法估算了二狼山鸡的产蛋数遗传力。以方差分析方法分析遗传力,实质是将数量性状按照分段的质量性状处理,这与产蛋数遗传学概念并不相符。近年来,随机回归方法成为分析体质量、产蛋数等动态性状的主流方法。在 2002 年,

Anang 等^[12]发表了一篇白来航鸡产蛋数研究报告,首次将随机回归分析用于产蛋数遗传参数估计;随后,Wolc 等^[13-14]采用随机回归分析法研究了洛岛红鸡、洛岛白鸡和白来航鸡的产蛋数遗传参数及育种值;Luo 等^[15]将随机回归分析方法用于肉种鸡产蛋数遗传力估计;伊朗学者 Farzin 等^[16]应用随机回归方法分析了肉鸡母系月产蛋记录;巴西学者 Venturini 等^[17]用该方法分析了白来航鸡产蛋数遗传参数。目前,虽然国内外许多学者针对蛋鸡、肉种鸡的产蛋数进行了遗传评估工作,但很少有以中国地方鸡种为试验材料分析产蛋数的遗传力和遗传相关的报道。产蛋数遗传参数受遗传背景影响很大,因此遗传选育工作不适宜借鉴其他鸡种产蛋数遗传参数。

如皋黄鸡原产于长江中下游地区,是我国优良地方鸡种资源,具有性早熟、适应能力强、肉蛋品质优良等特点。本试验以如皋黄鸡为材料,采用随机回归模型评估产蛋数性状,获取遗传参数信息,以期为进一步选育规划的制定以及个体育种值排序奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验动物

选取如皋黄鸡 2009—2012 年连续 4 代的产蛋记录进行数据整理和分析,其系谱信息和产蛋数据描述见表 1。

表 1 如皋黄鸡系谱信息和产蛋数据描述
Table 1 Pedigree information and egg production for Rugao Yellow Chicken

信息 Item	数量 Data	信息 Item	数量 Data
试验鸡数量 Number of tested chicken	9 298	母系系谱缺失个体数 No. of fowls with unknown dam	401
父系家系数 Sires	243	产蛋信息 Egg production	
母系家系数 Dams	1 480	记录数 Recorders	46 327
母系家系中有后代家系数/只 Dam families with progeny in data	1 478	最大值/(枚·只 ⁻¹ ·月 ⁻¹)Maximum	28.00
母系家系中有后代、有记录家系数/只 Dam families with records and progeny in data	1 231	最小值/(枚·只 ⁻¹ ·月 ⁻¹)Minimum	4.00
无后代个体数 No. of fowls without offspring	8 066(82.4%)	平均值/(枚·只 ⁻¹ ·月 ⁻¹)Mean	21.84
有后代个体数 No. of fowls with offspring	1 723(17.6%)	标准差 Standard deviation	4.13
父系系谱缺失个体数 No. of fowls with unknown sire	291	变异系数/% CV	18.91
双亲系谱缺失个体数 No. of fowls with both parents unknown	291		

注:试验鸡指有产蛋记录的母鸡,其总数小于有、无后代个体数相加之和,后者是指试验鸡、种公鸡与繁育 2009 世代的进入系谱记录的鸡只累加值。
Note: Tested chicken in the first row were the group of hens contributed to the dataset. Number of tested chicken was lower than the sum of the chicken with and without offspring, which included the tested chickend,cocks and the breeder of 2009 generation.

试验鸡采用三段式饲养,0~7 周为育雏阶段,8~16 周为育成阶段,17 周之后为产蛋阶段。为了降低饲养环境差异,不同世代的产蛋鸡饲养于同一栋鸡舍。动物个体单独戴翅号、单笼饲养,笼具为三层阶梯式,饲喂常规蛋鸡饲料。育成期每日光照 8 h、黑暗 16 h;产蛋期每日光照 16 h、黑暗 8 h。以风机加湿帘方式控温,机械化喂料、清粪。每代由40~60 个家系组成。

1.2 统计分析

对系谱记录及生产数据进行初步筛选,去除明显错误、重复的数据后,整理成 Excel 格式。由 SAS 8.0 软件获得月均产蛋数,去除三倍标准差之外数据。应用 SAS GLM 校正环境方差,以生产记录包含的年代、批次、开产日龄及开产日对表型值进行方差分析,确定进入固定效应的因素。然后,应用 WOMBAT 软件以 AIREML 为主体算法分析产蛋数性状的(协)方差组分、遗传力、遗传相关系数、表型相关系数以及系谱信息^[18]。所用动物模型为:

$$y_{ikl} = HY_i + \sum_{m=0}^{n_1} b_m z_{klm} + \sum_{m=0}^{n_2} a_{km} z_{klm} + \sum_{m=0}^{n_3} p_{km} z_{klm} + e_{ikl}.$$

式中: y_{ikl} 是第 l 月第 k 只鸡产蛋数, HY_i 是开产日-批次固定效应, b_m 是第 m 个固定回归系数, z_{klm} 是嵌入的 Legendre 多项式协变量, a_{km} 是加性效应第 m 个随机回归系数, p_{km} 是永久环境效应第 m 个随机回归系数, e_{ikl} 是残差效应, n_1 、 n_2 、 n_3 分别是嵌入固定效应、加性遗传以及永久环境效应 Legendre 多项式阶数。经 AIC、BIC 信息法则以及残差值比较,加

性遗传效应和永久环境效应均需嵌入 3 阶 Legendre 多项式,固定效应嵌入 2 阶 Legendre 多项式。

2 结果与分析

2.1 如皋黄鸡月均产蛋数描述

由图 1 可知,如皋黄鸡开产第 1 月产蛋数平均值较小,标准差较大;第 3 产蛋月产蛋数达到最大值,标准差较小,表明此时鸡体内环境、物质能量以及基因表达处于相对稳定状态。如皋黄鸡进入产蛋高峰的时间(27~31 周龄)与洛岛白鸡^[13]一致,而晚于白来航鸡(23~26 周龄)^[19]。表 2 表明,不同批次的如皋黄鸡产蛋数存在显著差异,这是因为批次之间的饲养管理、气温、湿度条件存在差异,导致各批鸡的月均产蛋数差异显著,因此批次差异应列入固定效应。

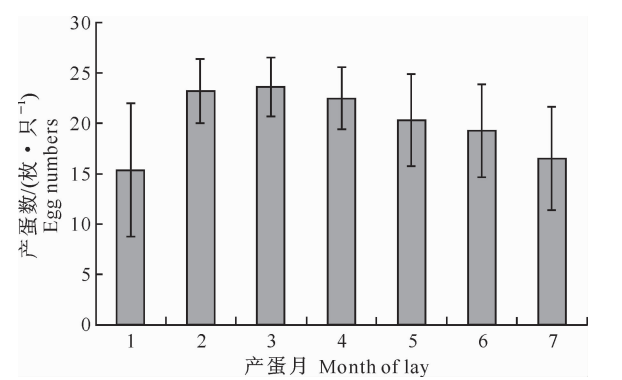


图 1 如皋黄鸡月均产蛋数

Fig. 1 Monthly egg production of Rugao Yellow Chicken

表 2 不同批次如皋黄鸡的月均产蛋数

Table 2 Mean and standard deviation of egg production for each batch of Rugao Yellow Chicken

批次 Batch	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
1	17.93±5.98 d	23.79±3.46 ab	23.46±2.9 b	22.60±3.35 d	19.96±4.86 cd	—	—
2	10.78±4.03 g	23.21±3.37 c	24.93±2.78 a	23.90±2.86 a	21.91±4.31 a	20.30±4.24 a	—
3	15.79±5.68 e	24.14±2.70 a	24.94±2.59 a	23.59±2.83 b	22.13±4.04 a	20.19±4.39 a	—
4	19.65±5.27 b	23.31±3.16 c	23.62±2.89 b	21.14±3.46 f	18.17±5.27 e	17.89±5.21 c	—
5	12.38±4.75 f	23.64±2.74 b	22.93±3.20 de	22.96±2.78 c	20.16±4.35 c	16.82±5.35 d	16.49±5.2
6	18.61±5.75 c	23.94±2.53 ab	23.07±2.96 cd	22.34±2.97 d	19.49±4.66 d	17.75±4.91 c	16.47±5.1
7	11.82±4.12 f	23.05±2.99 c	22.36±3.01 f	21.06±3.05 f	19.54±4.03 d	—	—
8	9.43±2.82 h	22.14±3.21 d	22.71±2.81 e	21.70±2.87 e	21.02±3.33 b	—	—
9	8.88±2.90 h	21.91±3.22 d	23.35±2.62 bc	22.35±2.63 d	17.41±5.27 g	19.52±3.86 b	—
10	23.20±4.10 a	24.00±3.01 ab	23.67±2.83 b	22.32±3.10 d	19.96±4.86 f	—	—

注:同列数据后标不同字母代表差异显著($P<0.05$); M1—M7 表示第 1~7 产蛋月,下同。
Note: Different letters mean significant difference ($P<0.05$). M1—M7 mean the 1—7 laying months. The same below.

2.2 如皋黄鸡月均产蛋数方差组分及遗传力

本研究以月为单位统计产蛋数,鸡只开产时间以同批 50% 个体产蛋为准,连续统计 7 个月。应用随机回归模型计算各方差组分,结果见表 3。由表 3 可知,产蛋 1~7 月残差占表型方差的比例(残差比率)依次为 64.00%,69.35%,47.49%,35.22%,50.66%,39.11%和 38.89%,以产蛋前 2 个月的残差比率较高。加性遗传方差的变化趋势与残差的基

本一致,随着产蛋月的增加而增大。如皋黄鸡永久环境方差在产蛋 1~4 月变化不大,这与不同世代饲养于同一栋鸡舍有关;而在产蛋 5~7 月永久环境方差明显增大,这与蛋鸡自身生理调节机能降低、受外界环境影响较大有关。用 3 阶 Legendre 多项式拟合的加性遗传(协)方差见表 3 和图 2。

表 3 如皋黄鸡月均产蛋数方差组分及遗传力

Table 3 Heritability and variance components for egg production of Rugao Yellow Chicken							
指标 Index	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
σ_a^2	0.75	0.60	1.99	3.83	5.78	7.58	9.01
σ_{pe}^2	2.13	2.81	3.27	3.83	5.16	8.33	14.77
σ_e^2	5.12	7.71	4.76	4.17	11.23	10.22	15.13
σ_p^2	8.00	11.12	10.02	11.83	22.18	26.13	38.91
h_a^2	0.09±0.01	0.05±0.00	0.20±0.01	0.32±0.03	0.26±0.03	0.29±0.04	0.23±0.02

注: σ_a^2 代表加性遗传方差, σ_{pe}^2 代表永久环境方差, σ_e^2 代表残差, σ_p^2 代表表型方差, h_a^2 代表遗传力。
Note: σ_a^2 . Direct genetic variance; σ_{pe}^2 . Permanent environment variance; σ_e^2 . Residual error; σ_p^2 . Phenotypic variance; h_a^2 . Heritability.

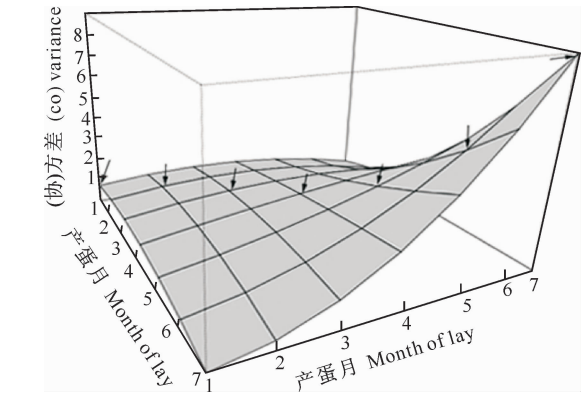


图 2 如皋黄鸡各产蛋月间遗传(协)方差估计值
各产蛋月的加性遗传方差位于协方差曲面与
对角线切面交汇处,以箭头标示

Fig. 2 Estimated genetic covariance between
egg productions at different months
The direct variance of monthly egg production lied in
diagonal section (shown as black arrows)

由表 3 可知,第 2 产蛋月的加性遗传方差略小于第 1 产蛋月,之后加性遗传方差随着产蛋月增加而增加,第 7 产蛋月加性遗传方差达到极大值。由

图 2 可看出,如皋黄鸡产蛋数加性遗传(协)方差呈马鞍型,产蛋第 1 月与第 7 月产蛋数加性遗传协方差为极小值。如皋黄鸡月产蛋数遗传力为 0.05~0.32,产蛋第 2 月比第 1 月遗传力略低,第 3~7 产蛋月的产蛋数遗传力为 0.20~0.32。遗传力变化受加性遗传方差影响,同时也与残差有关,如皋黄鸡产蛋第 7 月份的加性遗传方差最大,但是由于同时期残差也最大,导致产蛋第 7 月遗传力低于 4~6 月。

2.3 如皋黄鸡月均产蛋数遗传相关和表型相关分析

由表 4 可知,如皋黄鸡相邻产蛋月产蛋数的遗传相关系数较高。产蛋第 1 月产蛋数与第 2~6 月产蛋数遗传相关系数和表型相关系数均较低,与第 7 月产蛋数遗传相关系数为负值。如皋黄鸡第 2 产蛋月产蛋数与第 3~6 产蛋月产蛋数遗传相关系数为 0.20~0.28,与第 7 产蛋月产蛋数遗传相关系数为负值。如皋黄鸡第 3~6 产蛋月间产蛋数遗传相关系数为 0.29~0.66。

表 4 如皋黄鸡月均产蛋数遗传相关系数(左下)及表型相关系数(右上)

Table 4 Estimated values of genetic (bottom left) and phenotypic correlations (upper right) on monthly egg production of Rugao Yellow Chicken							
产蛋月 Laying month	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
M1		0.24	0.13	0.11	0.09	0.01	0.05
M2	0.18		0.35	0.28	0.21	0.18	0.16
M3	0.09	0.27		0.49	0.35	0.28	0.17
M4	0.06	0.20	0.39		0.51	0.37	0.23
M5	0.07	0.20	0.29	0.45		0.50	0.30
M6	0.05	0.28	0.62	0.65	0.66		0.51
M7	-0.11	-0.07	0.10	0.18	0.48	0.68	

3 讨 论

3.1 如皋黄鸡月均产蛋数遗传力

随机回归模型柔韧性强、获取的信息多,是分析家禽产蛋数遗传参数的理想模型。其优势包括:随机回归模型可以利用只有 1~2 条产蛋信息的个体记录;影响蛋鸡产蛋性能的因素较为复杂,多元方差分析或者单性状重复检测模型难以胜任,而随机回

归模型容错能力强、柔韧性好,可以获得稳定而可靠的结果;随机回归模型以无限维方式得出结果,与数量性状变异呈连续性分布这一理念相符。因此,随机回归模型是分析评估家禽产蛋数遗传参数的主流方法,而目前国内外此方面的研究多集中于商业化品种,较少关注地方鸡种^[15]。本研究将随机回归模型引入地方鸡种如皋黄鸡的产蛋数遗传参数分析,研究结果表明如皋黄鸡产蛋数属于低遗传力性状。如皋黄鸡产蛋数遗传力略高于 Wolc 等^[13]、Farzin 等^[20]的研究结果,低于 Anang 等^[21]、Dana 等^[22]的研究结果,与 Luo 等^[15]、Farzin 等^[16]的结果基本一致。

3.2 如皋黄鸡月均产蛋数遗传相关

不同产蛋月之间的产蛋数遗传相关系数对于制定选育策略、预测选择反应有着重要作用。如皋黄鸡第 1 个产蛋月与其他产蛋月产蛋数遗传相关系数较低,相邻产蛋月产蛋数的遗传相关系数较高。如皋黄鸡各产蛋月产蛋数遗传相关走势与白来航鸡、洛岛白鸡及洛岛红鸡^[13]一致。Nurgartningsih 等^[23]发现,开产 1~2 月产蛋数与产蛋第 4 月之后的产蛋数负相关。Luo 等^[15]发现,肉种鸡第 1 产蛋周与后续产蛋周的遗传相关系数依次递减。在开产初期,鸡内分泌器官合成、分泌的激素以促进性器官成熟的激素为主,产蛋 1~2 月后产蛋相关激素趋于稳定表达,蛋鸡进入产蛋高峰期^[24]。随着产蛋鸡群年龄的增加,疾病、环境胁迫等遗传因素影响增大,因而如皋黄鸡第 7 产蛋月产蛋数与第 1~5 产蛋月产蛋数的遗传相关系数及表型相关系数较低。

遗传参数包括遗传力、遗传相关系数等,对于育种值估计以及选择方案评估具有重要意义。本研究应用随机回归模型分析了如皋黄鸡产蛋数遗传力和遗传相关系数,结果表明开产第 2 月产蛋数遗传力最低,开产第 1 月产蛋数与其他月份产蛋数遗传相关较低,提示为了提高地方鸡种总产蛋数,应加强持续产蛋能力选育。本试验结果还表明,随机回归模型柔韧性较好,适用于地方鸡种遗传参数估算,在地方鸡种联合选育中可以考虑应用随机回归模型分析产蛋数据。

【参考文献】

[1] Lerner I M, Taylor L W. The inheritance of egg production in the domestic fowl [J]. American Naturalist, 1943, 77 (3/4): 119-132.

[2] Lerner I M, Hazel L. Population genetics of a poultry flock under artificial selection [J]. Genetics, 1947, 32(3): 325-339.

[3] Lerner I, Cruden D. The heritability of accumulative monthly and annual egg production [J]. Poultry Science, 1948, 27(1): 67-78.

[4] Blow W, Glazener E. Heritability of egg production and egg weight in Turkey [J]. Poultry Science, 1954, 33(2): 417-421.

[5] 王金玉, 黄志荣, 陈国宏, 等. 新扬州鸡产蛋性状遗传参数估测及选择指数的筛选 [J]. 江苏农学院学报, 1995(2): 65-68.

Wang J Y, Huang Z R, Chen G H, et al. Genetic parameter estimate and selection index comparison for egg production characters in new Yangzhou chickens [J]. Journal of Jiangsu Agriculture College, 1995(2): 65-68. (in Chinese)

[6] 黎寿丰, 陈宽维, 丁余荣, 等. “邵伯草鸡”母系(S2 系)主要产蛋性状的遗传参数估测 [J]. 中国家禽, 2004(17): 16-17.

Li S F, Chen K W, Ding Y R, et al. Estimate for genetic parameters of major laying characters of Shaobo Quality Chicken's Maternal Line(S2 Line) [J]. China Poultry, 2004(17): 16-17. (in Chinese)

[7] Wei M, Vanderwerf J. Animal-model estimation of additive and dominance variances in egg-production traits of poultry [J]. Journal of Animal Science, 1993, 71(1): 57-65.

[8] Szydlowski M, Szwaczkowski T. Bayesian segregation analysis of production traits in two strains of laying chickens [J]. Poultry Science, 2001, 80: 125-131.

[9] Francesch A, Estany J, Alfonso L, et al. Genetic parameters for egg number, egg weight, and eggshell color in three Catalan poultry breeds [J]. Poultry Science, 1997, 76(12): 1627-1631.

[10] Niknafs S, Nejati-Javaremi A, Mehrabani-Yeganeh H, et al. Estimation of genetic parameters for body weight and egg production traits in Mazandaran native chicken [J]. Tropical Animal Health and Production, 2012, 44(7): 1437-1443.

[11] 张 龙, 刘益平, 赵小玲, 等. 二郎山山地鸡两品系主要繁殖性状遗传参数的估计及分析 [J]. 中国家禽, 2012(14): 69-71.

Zhang L, Liu Y P, Zhao X L, et al. Estimation and analysis for genetic parameters of major reproduction characters of Erlangshan chickens [J]. China Poultry, 2012(14): 69-71. (in Chinese)

[12] Anang A, Mielenz N, Schöler L. Monthly model for genetic evaluation of laying hens; II. Random regression [J]. British Poultry Science, 2002, 43(3): 384-390.

[13] Wolc A, Szwaczkowski T. Estimation of genetic parameters for monthly egg production in laying hens based on random regression models [J]. Journal of Applied Genetics, 2009, 50 (1): 41-46.

[14] Wolc A, Arango J, Settar P, et al. Evaluation of egg production in layers using random regression models [J]. Poultry Science, 2011, 90(1): 30-34.

[15] Luo P T, Yang R Q, Yang N. Estimation of genetic parameters for cumulative egg numbers in a broiler dam line by using a random regression model [J]. Poultry Science, 2007, 86(1): 30-36.

tivity [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2012, 40(11): 7-12. (in Chinese)

[12] Fuh G, Cunningham B C, Fukunaga R, et al. Rational design of potent antagonists to the human growth hormone receptor [J]. Science, 1992, 256(5064): 1677-1680.

[13] Rowlinson S W, Yoshizato H, Barclay J L, et al. An agonist-induced conformational change in the growth hormone receptor determines the choice of signalling pathway [J]. Nature Cell Biology, 2008, 10(6): 740-747.

[14] Wan Y, Zheng Y Z, Harris J M, et al. Epitope map for a growth hormone receptor agonist monoclonal antibody, MA b 263 [J]. Molecular Endocrinology, 2003, 17(11): 2240-2250.

[15] Rapaport R, Sills I N, Green L, et al. Detection of human growth hormone receptors on IM-9 cells and peripheral blood mononuclear cell subsets by flow cytometry: Correlation with growth hormone-binding protein levels [J]. The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism, 1995, 80(9): 2612-2619.

[16] 郑鑫, 朱世成, 李家奎, 等. 猪生长激素单克隆抗体的制备及其特性 [J]. 中国兽医学报, 2005, 25(3): 293-294.
Zheng X, Zhu S C, Li J K, et al. Preparation and characterization of monoclonal antibody for porcine growth hormone [J]. Chinese Journal of Veterinary, 2005, 25(3): 293-294. (in Chinese)

[17] Waters M J, Brooks A J. Growth hormone and cell growth [J]. Endocr Dev, 2012(23): 86-95.

[18] 王鹰, 李苏宜. 生长激素受体及其生物学效应的研究进展 [J]. 肠外与肠内营养, 2007, 14(3): 183-187.
Wang Y, Li S Y. Research progresses in growth hormone receptor tumor biology effects [J]. Parenteral & Enteral Nutrition, 2007, 14(3): 183-187. (in Chinese)

[19] Candotti F, Notarangelo L, Visconti R, et al. Molecular aspects of primary immunodeficiencies: Lessons from cytokine and other signaling pathways [J]. The Journal of Clinical Investigation, 2002, 109(10): 1261-1269.

[20] Fleisher T A, Dorman S E, Anderson J A, et al. Detection of intracellular phosphorylated STAT-1 by flow cytometry [J]. Clinical Immunology, 1999, 90(3): 425-430.

[21] Brooks A J, Dai W, O'Mara M L, et al. Mechanism of activation of protein kinase JAK2 by the growth hormone receptor [J]. Science, 2014, 344(6185): 1249783.

[22] Cwirla S E, Balasubramanian P, Duffin D J, et al. Peptide agonist of the thrombopoietin receptor as potent as the natural cytokine [J]. Science, 1997, 276(5319): 1696-1699.

[23] Wang B S, Zhang R J, Bona C A, et al. Promotion of animal growth with a monoclonal anti-idiotypic specific to anti-porcine growth hormone antibody [J]. Molecular Immunology, 1994, 31(9): 651-656.

[24] Gardner M J, Morrison C A, Stevenson L Q, et al. Production of anti-idiotypic antisera to rat GH antibodies capable of binding to GH receptors and increasing body weight gain in hypophysectomized rats [J]. Journal of Endocrinology, 1990, 125(1): 53-59.

(上接第 12 页)

[16] Farzin N, Torshizi R V, Gerami A, et al. Estimates of genetic parameters for monthly egg production in a commercial female broiler line using random regression models [J]. Livestock Science, 2013, 153(1/3): 33-38.

[17] Venturini G C, Grossi D A, Ramos S B, et al. Estimation of genetic parameters for partial egg production periods by means of random regression models [J]. Genetics and Molecular Research; GMR, 2012, 11(3): 1819-1829.

[18] Meyer K. WOMBAT-A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML) [J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2007, 8(11): 815-821.

[19] Savegnago R P, Cruz V R, Ramos S B, et al. Egg production curve fitting using nonlinear models for selected and nonselected lines of White Leghorn hens [J]. Poultry Science, 2012, 91(11): 2977-2987.

[20] Farzin N, Torshizi R V, Kashan N E J, et al. Estimates of genetic parameters for monthly egg production traits in a commercial broiler female line [J]. Italian Journal of Animal Science, 2011, 10(1): e12.

[21] Anang A, Mielenz N, Schüler L. Genetic and phenotypic parameters for monthly egg production in White Leghorn hens [J]. Journal of Animal Breeding and Genetics, 2000, 117(6): 407-415.

[22] Dana N, Vander W E, van Arendonk J A. Genetic and phenotypic parameter estimates for body weights and egg production in Horro chicken of Ethiopia [J]. Tropical Animal Health and Production, 2011, 43(1): 21-28.

[23] Nurgartiningsih V, Mielenz N, Preisinger R, et al. Genetic parameters for egg production and egg weight of laying hens housed in single and group cages [J]. Archiv für Tierzucht, 2002, 45(5): 501-508.

[24] Whittow G C. Sturkie's Avian physiology [M]. Fifth Edition. Amsterdam: Academic Press, 2000: 569-596.