

张晋华,张莉.奶山羊遗传育种现状与发展趋势[J].江苏农业科学,2020,48(14):17-24.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.14.004

奶山羊遗传育种现状与发展趋势

张晋华,张莉

(中国农业科学院北京畜牧兽医研究所,北京 100193)

摘要:奶山羊是重要的经济草食家畜,在我国农业生产、生活中有着十分重要的地位,当前已成为开展精准扶贫和实施乡村振兴战略的适宜畜种,因此,研究和发奶山羊的遗传育种具有积极意义。本文主要综述了奶山羊的遗传资源概况、育种研究进展、繁殖技术和育种发展趋势等。尤其详细地介绍了奶山羊育种现状、育种方法的变革及新的育种技术,并对与奶山羊主要经济性状相关的分子标记及功能基因挖掘研究进行梳理与概述,探讨了同期发情、人工授精、体外胚胎生产等现代繁育技术在奶山羊产业中的应用,并展望了奶山羊育种的未来发展趋势。

关键词:奶山羊;育种研究;功能基因;发展趋势

中图分类号:S827.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)14-0017-08

奶山羊(*Capra hircus*)是一种小型反刍动物,作为第一个被人类驯化的传统家畜品种^[1],具有饲养成本低、占地面积小、适应能力强、分布广泛等特点。奶山羊主要分布在经济发展相对落后的贫困地区,是农牧民的主要经济来源,因此,具有良好的养殖前景,对推动国民经济发展具有重要的意义^[2]。其次,奶山羊产品也具有较高的经济价值,山羊奶营养丰富,与牛奶相比,其脂肪球较小,更容易消化且致敏性低。山羊奶含有较高的钙、镁和磷,是人乳的优质替代品之一^[3-5]。山羊奶还具有药用价值,通过润心肺、治疗虚劳、补养精气等,显

著提高身体素质和降低疾病的发生^[6]。同时奶山羊肉质鲜美,富含高蛋白和低饱和脂肪,是深受人们喜爱的绿色健康食品^[7]。

相比奶牛、生猪、家禽和肉羊等家畜,奶山羊群体数量小,育种研究起步较晚,育种基础十分薄弱,主要表现在优良种羊匮乏、种羊登记与生产性能覆盖度低、育种方法落后等,由于相应的基础性研究也较少,导致奶山羊遗传进展十分缓慢。因此,加强对奶山羊育种基础研究,探索先进实用的育种技术,对促进奶山羊产业发展非常重要^[8]。

之前的研究中,育种人员通过传统的动物育种学和数量遗传学对奶山羊开展育种研究,并培育出一些优良的奶山羊品种。近年来,随着分子生物学、分子遗传学和生物信息学等学科的发展,奶山羊育种由过去的表型选择发展到分子标记辅助选择,甚至基因组育种技术和设备的进步提高了育种的精确性,加速了奶山羊的育种进程,并为进一步挖掘奶山羊重要经济性状的分子标记和功能基因

收稿日期:2019-09-07

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(编号:Y2018YJ23);农业农村部财政项目农产品质量安全监管专项。

作者简介:张晋华(1995—),女,山西吕梁人,硕士研究生,主要从事羊遗传育种方向的研究。E-mail:3115973462@qq.com。

通信作者:张莉,研究员,博士生导师,主要从事羊遗传育种、资源与生产方面的研究。E-mail:zhangli07@caas.cn。

[43] 忽雪琦,李东阳,严加坤,等.干旱胁迫下外源茉莉酸甲酯对玉米幼苗根系吸水的影响[J].植物生理学报,2018,54(6):991-998.

[44] 刘燕敏,周海燕,王康,等.植物对非生物胁迫的响应机制研究[J].安徽农业科学,2018,46(16):35-37,62.

[45] 牛亚利,赵芊,张肖晗,等.赤霉素信号在非生物胁迫中的作用及其调控机制研究进展[J].生物技术通报,2015,31(10):31-37.

[46] 田晓艳,刘延吉,郭迎春.盐胁迫对NHC牧草Na⁺、K⁺、Pro、可溶性糖及可溶性蛋白的影响[J].草业科学,2008,25(10):34-38.

[47] 薛腾笑,任子蓓,任士福. NaCl 胁迫对美国金钟连翘生理特性的影响[J].江苏农业科学,2018,46(11):104-108.

[48] 尤超,沈虹,张营营,等.油桃生理特性对水分胁迫的响应[J].江苏农业科学,2018,46(16):98-101.

[49] 李学孚,倪智敏,吴月燕,等.盐胁迫对‘鄞红’葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响[J].生态学报,2015,35(13):4436-4444.

[50] 韩光明,蓝家祥,陈全求,等.高温对棉花生殖生长及其生理生化过程的影响[J].棉花科学,2018,40(3):12-17.

[51] 黄伟超,范宇博,王泳超.低温胁迫对玉米幼苗抗氧化系统及渗透调节物质的影响[J].中国农学通报,2018,34(24):6-12.

提供可能^[9]。本研究对奶山羊的生产特点、mt DNA 序列多态性、微卫星标记和功能基因等育种技术现状和同期发情、人工授精和体外胚胎生产等繁殖技术现状进行综述,并对奶山羊育种研究进行展望。

1 奶山羊遗传资源概况

1.1 奶山羊的类型与分布

我国是奶山羊养羊大国之一,拥有较多的奶山羊培育品种,其中有 5 个奶山羊品种:关中奶山羊、崂山奶山羊、文登奶山羊、雅安奶山羊、萨能奶山羊收录于《中国畜禽遗传资源志:羊志》中^[10]。关中奶山羊主要分布在陕西省境内,由西北农林科技大学和陕西省各基地县畜牧技术部门共同培育,该品种以西农萨能羊为父本,当地低产奶山羊为母本,通过杂交并经过长期有计划选育形成。关中奶山羊泌乳力高,产奶量为 684.4 kg,产羔率为 188.0%,成年公羊、母羊体高分别为 87.2、75.0 cm,体质量分别为 66.5、56.4 kg^[11]。崂山奶山羊主要分布在山东省境内,由青岛市崂山区农牧局、山东农业大学共同培育,通过引进萨能奶山羊和吐根堡奶山羊,与当地山羊级进杂交培育而成。崂山奶山羊产奶量高,第三胎产奶量达 613.8 kg,产羔率为 170.0%,成年公羊、母羊体高分别为 85.7、70.6 cm,体质量分别为 76.4、45.2 kg^[12]。文登奶山羊由山东省文登市畜牧兽医技术服务中心、山东农业大学共同培育,该品种由萨能奶山羊与当地山羊杂交培育而成,是乳肉兼用型品种,其产奶量可达 833.0 kg,产羔率高达 203.0%,成年公羊、母羊体高分别为 82.6、73.4 cm,体质量分别为 80.5、56.5 kg^[13]。雅安奶山羊主要分布于四川省雅安市,由四川农业大学和雅安市西城区畜牧局培育,通过萨能奶山羊不断改良本地山羊而形成,该品种属乳肉兼用型,产奶量为 691.7 kg,产羔率为 186.3%,成年公羊和母羊体高分别为 83.2、68.7 cm,体质量分别为 92.0、48.8 kg^[14]。萨能奶山羊是引进品种,原产于瑞士,是一个高产奶山羊品种,产乳量最多可达 1 200.0 kg,产羔率为 200.0%,成年公羊和母羊体高分别为 80.0、70.0 cm,体质量分别为 50.0、40.0 kg^[10]。

1.2 奶山羊的养殖量

2017 年全球奶山羊养殖数量估计为 2.18 亿只,与过去 10 年相比,世界奶山羊种群增加了近 22.00%,其中亚洲占世界奶山羊数量的 52.00%、

非洲占 39.00%、欧洲占 5.00%、美洲占 4.00% 和大洋洲占 <1.00%^[15-16]。2018 年,我国奶山羊养殖数量约为 0.14 亿只,占我国山羊总数的 8.75%^[17]。奶山羊养殖数量不断上涨的主要因素是奶山羊产奶多、繁殖速度快、所需饲料少、成本低、对环境的污染小、抗病性能强、养殖效益高等优势^[18]。

2 奶山羊遗传育种研究进展

通过对羊遗传育种方面发表论文数量的分析统计,排在前 4 位的国家由高到低排序分别是美国、英国、中国、澳大利亚,但是我国近 10 年论文数量超越美、英、西班牙近 5 年论文总量,上升至第 3 位^[19]。奶山羊的研究主要集中在奶山羊的生长性状^[20]、繁殖性状^[21]、产奶性状^[22]、不同品种的遗传多样性及起源^[23]、品种资源的保护和利用^[24]方面。

2.1 奶山羊生产性能研究

2.1.1 产奶性能 奶山羊品种不同,其产奶量、泌乳周期以及乳中各成分含量有很大差异。从品种方面看,萨能奶山羊的泌乳周期最长,持续泌乳可达 300 d,雅安奶山羊 278 d,文登奶山羊 255 d,关中奶山羊 254 d,崂山奶山羊的泌乳周期相对较短,只有 240 d^[10]。在产羔数和胎次方面,奶山羊产双羔时的日产奶量极显著高于产单羔时的日产奶量,奶山羊产多羔时的总产奶量高于产单羔时的总产奶量^[25-26]。在产 3 胎的奶山羊中,发现随着产胎次数的增加日产奶量有增加趋势,日产奶量以产 3 胎的奶山羊为最高,极显著高于产 1 胎的奶山羊^[27]。在表型方面,有角奶山羊的平均日产奶量极显著高于无角奶山羊的日产奶量^[25]。在年龄方面,成年以前产奶量与年龄增长为正相关,成年以后产奶量与年龄呈负相关^[28]。在乳房形状方面,研究发现乳房体积与质量和产奶量呈正相关,乳头长度和奶流率之间及恒定长度或恒定直径下测量的乳头表面和剩余奶之间呈正相关^[29]。在环境因素方面,改变原有环境确实会对产奶量产生负面影响,且产羔季节对总产奶量和日产奶量有显著影响^[30],在冬天产羔比在春天产羔的奶山羊产生更多的山羊奶^[31]。在不同泌乳时期,泌乳时间延长,则山羊奶中的各种成分随泌乳时间的延长而出现先下降后上升的趋势,乳中乳糖含量则正相反^[32]。

2.1.2 产肉性能 奶山羊主要用于产奶,但是利用奶山羊公羔和淘汰母羊等进行羊肉生产的前景广阔,可以显著提高奶山羊的综合生产效益^[33]。研究

表明,山羊肉中胆固醇含量显著低于其他肉类,去除卵巢可以有效提高母羔羊的产肉性能^[34]。在品种改良方面,关中奶山羊与波尔山羊分级杂交后代的山羊肉具有高含量的蛋白质,低脂肪和胆固醇水平,在脂肪酸组成方面优于关中奶山羊^[35]。在奶山羊雄性育肥方面,日粮中补充共轭亚油酸(CLA)可以增加肌肉和脂肪中 CLA 的含量并改善羊肉的质量^[36]。

2.2 奶山羊遗传多样性研究

2.2.1 线粒体 DNA(mt DNA) 研究

细胞色素 b (cytochrome b, Cy tb) 是线粒体的一个氧化磷酸化系统Ⅲ蛋白复合体的组成部分,由线粒体基因组 Cy tb 基因编码^[37]。我国对 18 个本地品种进行 mtDNA 序列多态性分析表明,我国本地山羊中有 4 个 mtDNA 谱系(A-D),其中谱系 A 占优势,谱系 B 中等,谱系 C 和 D 处于低频^[38]。在对我国古代山羊的线粒体 DNA(mt DNA)控制区域的 289 bp 片段的研究分析中,揭示了我国家养山羊的多个母系起源,发现了 3 个 mt DNA 谱系 A、B 和 D;通过对共享序列的分析,发现内蒙古古代山羊与我国现代山羊的遗传基因密切相关,表明内蒙古古代山羊对我国现代山羊有遗传贡献^[39]。我国奶山羊的系统地理结构比其他国内山羊弱,群体历史至少发生了 1 次种群扩张事件^[40]。分析我国 13 个品种山羊的完整 mt DNA-D 环序列,发现 13 个山羊种群的地理结构较弱,表明山羊种群在历史进程中的广泛运输导致了较高的基因流^[41]。国外研究分析了来自 5 个不同品种的山羊的 mtDNA,证实单倍群 A 全球分布广泛和具有多样性^[42]。

2.2.2 微卫星标记研究

利用微卫星标记揭示山羊不同品种间的遗传变异,国内外已经进行了诸多报道。Bosman 等利用微卫星标记对萨能奶山羊、阿尔卑斯奶山羊、吐根堡奶山羊进行基因分型,发现在群体中有轻微的群体分化^[43];法国卡尼德地区的山羊品种和巴西东北部英国高山山羊品种尽管表型相似但具有远距离遗传特征^[44]。El-Sayed 等用 10 个微卫星分子标记(SSR)对埃及西部沙漠的 El-Farafra 和 Siwa 绿洲的 2 个本地山羊种群进行基因型分型,表明这 2 个地区的山羊种群之间的遗传分化水平较低^[45]。Murital 等用 29 个微卫星标记来评估 3 个尼日利亚山羊品种的遗传多样性和关系,结构分析的图形显示尼日利亚山羊来自与南非和欧洲品种不同的共同祖先^[46]。Wang 等利用 15 个多态微卫星标记分析了我国 6 个奶山羊品种的遗

传结构和系统发育关系,结果表明我国本土发育的奶山羊品种具有丰富的遗传多样性^[47];然而,这些品种表现出较低的繁殖程度和较高的群体混合度,具有一定程度的近亲繁殖和亚群内近交系数(FIS>0)。在对群体遗传分化和系统发育树拓扑结构的分析中发现,我国本土发育的奶山羊品种亚群间存在中等的遗传分化状态;但本地发达的品种共享一个共同的祖先,即来自欧洲的萨能奶山羊,因此文登奶山羊与崂山奶山羊之间存在密切的遗传关系,关中奶山羊和西农萨能奶山羊也有密切的亲缘关系,这与其形成历史和地理分布一致^[47]。利用微卫星标记在我国中西部 7 个山羊品种中的研究表明,关中奶山羊的遗传变异程度相对较小,并且西农萨能奶山羊和关中奶山羊聚为一类^[48]。长江沿岸 16 个山羊种群的微卫星标记研究表明这些群体具有高度多样性和遗传种群聚集,地理分布分散^[49]。此外,Song 等对波尔山羊和西农萨能山羊 6 个微卫星位点的多态性进行研究分析,表明这些微卫星位点存在遗传多态性^[50]。

2.3 奶山羊重要经济性状功能基因研究

2.3.1 生长性状相关基因

目前发现与奶山羊生长性状显著相关的基因有 *IGF-IR*、*GH*、*ATBF1*、*GDF9*、*KDM6A*、*IGF-1*、*GHR*、*IGFBP-3*、*MSTN*、*GHRHR*、*STAT3*、*SCD*、*DGAT-2* 等。Luo 等利用 PCR-SSCP 方法和测序技术在西农萨能奶山羊和关中奶山羊的 *IGF-IR* 基因的 R8 和 R9 基因座上鉴定出 2 个 SNPs,同时在 R9 基因座中发现了 C1C1、C1T1 和 T1T1 3 种基因型,在关中奶山羊中 C1C1 和 T1T1 基因型的体高显著高于 C1T1 基因型,C1C1 基因型个体体长比 T1T1 基因型个体的长;在萨能奶山羊中 T1T1 和 C1T1 基因型的个体的体高高于 C1C1 基因型^[51]。An 等通过基因与性状的关联分析,发现山羊 *GH* 基因的 SNP 位点对生长性状有显著影响,表明 *GH* 基因可以作为山羊生长性状的候选基因^[52]。Zhang 等研究表明,*ATBF1* 基因的 SNP2、SNP5、SNP6 和 SNP7 基因座分别与山羊的生长相关性性状显著相关^[53]。Wang 等在 *GDF9* 基因的 30 个调控区域内发现了 1 个新的 12-bp 插入/缺失(indel),发现其与山羊的生长性状具有显著相关性^[54]。Wang 等发现,*KDM6A* 基因中的 16 bp 缺失突变与山羊生长相关性性状显著相关,*KDM6A* 基因的 II 基因型山羊的体质量显著高于 ID 和 DD 基因型^[55]。Sharma 等研究表明,*IGF-1* 基

因的 2 个 SNPs、*GHR* 基因的 1 个 SNP 和 *IGFBP-3* 基因的 1 个 SNP 与不同年龄的 Sirohi 山羊体质量显著相关;*GHR* 基因的 1 个 SNP 与 Jamunapari 山羊出生时的体质量相关^[56]。An 等发现,*MSTN* 基因可能与山羊生长性状相关^[57]。Liu 等在研究奶山羊生长激素释放激素受体 (*GHRHR*) 基因遗传变异时,发现该基因的 P3 基因型与关中奶山羊的体长、体高、胸围之间存在显著相关性;在西农萨能奶山羊群体中,该基因型在身高和体长方面存在显著差异^[58]。Jia 等发现,信号转导和转录激活因子 3 (*STAT3*) 基因的 1 个 SNP 基因座或 2 个或 3 个基因座组合的基因型与一些生长性状之间存在正相关,表明 *STAT3* 基因的表达与山羊生长性状有关^[59]。Chen 等在关中奶山羊和西农萨能奶山羊种群中研究发现,*SCD* 基因的基因型 CC 个体在冠中和体长方面显著高于基因型 BC 个体,*DCN* 基因的 XX 基因型的个体明显高于 XY 基因型的个体 ($P < 0.05$)^[60]。Fang 等利用 PCR-SSCP 和 DNA 测序技术筛选了 3 个品种 (波尔山羊、中国徐淮白山羊和中国海门山羊) 299 只山羊 *DGAT-2* 基因的遗传变异,在 *DGAT-2* 基因的外显子 3 显示出多态性,发现 *DGAT-2* 基因的 AA 基因型个体显著高于 AB 基因型个体^[61]。

2.3.2 产奶性状相关基因 *CSN1S1* 基因编码 $\alpha s1$ 酪蛋白是反刍动物奶中的钙敏感蛋白之一。研究表明,*CSN1S1* 基因在山羊中有 17 个共显性等位基因,其中等位基因 A、B1、B2、B3、B4、C、H、M 和 L 与奶中高含量的 *CSN1S1* 相关,等位基因 E 和 I 与奶中中等含量的 *CSN1S1* 相关 (约 1.1 g/L),等位基因 D、F 和 G 与奶中低含量的 *CSN1S1* 相关 (0.6 g/L),而等位基因 N、O1、O2 与奶中 *CSN1S1* 的缺失相关 (0g/L)^[62-63];*CSN1S1* 基因的外显子 12 的缺失,影响羊奶中 $\alpha s1$ -酪蛋白的含量、凝固特性和奶酪品质^[64-65]。*DGAT1* 基因编码酰基辅酶 A, *DGAT1* 基因中鉴定多态性 (K232A) 是甘油三酯合成中的关键酶并且对乳脂百分比和其他产奶特性具有强烈影响^[66]。Martin 等对法国奶山羊产奶性状的基因组扫描发现,*DGAT1* 基因中 2 个新的外显子 R251L 和 R396W 突变,这些突变降低了乳脂含量^[67]。Evrih 等研究发现,*MTHFR* 基因编码的蛋白质是叶酸代谢途径中的催化剂,具有调节体内的高半胱氨酸水平的作用^[68]。An 等在关中奶山羊和西农萨能奶山羊中检测到 *MTHFR* 基因有 14 个多态性,关联分析发现 g. 1951C > T 和 g. 4800G > A 位

点的突变对山羊奶中乳蛋白含量有显著影响^[69]。Hou 等研究表明,在关中奶山羊 *MTHFR* 基因 3'UTR 中 2 个新的 SNPs (g. 2244A > G 和 g. 2264A > G) 的纯合单倍型 A-G 与 GD 山羊的产奶量和乳蛋白水平显著相关^[70]。此外,Zhao 等在西农萨能奶山羊中研究发现,配对样同源域转录因子 1 (*PITX1*) 基因的甲基化率在高平均乳产量组中比低平均乳产量组低,泌乳期的甲基化程度低^[71]。Hou 等研究发现,*PRLR* 基因的 g. 62130C > T SNP 位点与西农萨能奶山羊和关中奶山羊的产奶性状显著相关^[72]。

2.3.3 繁殖性状相关基因 *FSH β* 基因编码的卵泡刺激素 (FSH) 是垂体前叶分泌的一种糖蛋白,对卵泡的发育起促进作用^[73]。An 等以西农萨能奶山羊和波尔山羊为研究对象,利用 PCR-SSCP 技术检测 *FSH β* 基因外显子 2 的单核苷酸多态性,发现 *FSH β* 基因外显子 2 (P2) 中有 1 个多态性基因座,该基因座具有 3 种基因型 EE、EF 和 FF;在西农萨能奶山羊中,EE 基因型在第 1 至第 4 胎和平均胎次中具有比 EF 和 FF 基因型显著更高的窝产仔数;EF 基因型在第 2 胎和平均胎次中具有比 FF 基因型显著更高的窝产仔数;在波尔山羊中,EE 基因型在第 2 至第 4 胎和平均胎次中具有比 EF 和 FF 基因型显著更高的窝产仔数;EF 基因型在平均胎次中具有比 FF 基因型显著更高的窝产仔数,表明 *FSH β* 基因的 EE 基因型可以作为这 2 个品种产仔数的有利标记基因型^[74]。*BMP-15* 基因位于 X 染色体上,在母羊排卵率和卵母细胞质量方面发挥重要作用,Abdel-Rahman 等利用 PCR-SSCP 技术在盎格鲁-努比亚山羊中发现 *BMP-15* 基因 (140-bp) 具有 3 种不同的基因型 BB、BM 和 MM,其中 BB 基因型的产仔数小于其他基因型,表明 *BMP-15* 基因可能是用于山羊产仔数的标记辅助选择 (MAS) 的进一步应用的强候选基因^[75]。*PDGFRB* 基因是与繁殖相关的候选基因,具有调节生殖细胞 (迁移和增殖) 和细胞周期的作用,Yang 等发现,*PDGFRB* 基因在双羔母羊的卵巢组织中的表达比单羔母羊高,基因型插入/缺失的个体具有比基因型插入/插入更大的产仔数,这些结果表明 *PDGFRB* 基因与山羊的生育能力有关,可作为山羊遗传育种期间的标记辅助选择^[76]。此外,Yang 等在 *GHR* 基因的内含子 1 中发现了 1 个新的 14 bp 重复缺失,它编码生长激素受体 1,并发现与山羊的生长性状和第 1 胎产仔数显著相关^[77]。Zhang 等研究表明,拷贝数变异

(CNV)可能会导致崂山奶山羊的产仔数增加^[78]。

3 奶山羊繁殖技术研究

3.1 同期发情

同期发情是指使用外源激素人为地调控群体母畜的生殖生理周期进程,使其在特定的时间内集中发情的一项动物繁殖技术^[79-80]。同期发情已被广泛用于诱导发情期奶山羊的周期性并使发情同步,导致均匀的生殖时间和哺乳期^[81]。Sumeldan 等对山羊同步发情方法进行比较发现,HCM 法、HCM + 促性腺激素释放激素法和 CIDR 法在诱导发情导致妊娠方面效果相同,其中 HCM 方法在长期成本效率上最为实用^[82]。当奶山羊处于非繁殖季节时,使用马绒毛膜促性腺激素 eCG(200 IU)、人绒毛膜促性腺激素 hCG(250 IU)和卵泡刺激素 pFSH(20 IU)用于奶山羊的动情诱导^[83],从而缩短繁殖期的长度、白天集中分娩和提高奶山羊的繁殖性能^[84]。

3.2 人工授精技术

奶山羊是季节性繁殖动物,性成熟早,繁殖力强。运用人工授精技术可以提高优秀种公羊的利用价值、提高母羊繁殖力,同时还有助于增加经济效益。人工授精技术主要包括 3 个部分:精液的收集、精液的保存和授精。在精液收集中,常用的精液收集技术有电子射精(EE)收集、人工阴道(AV)收集等^[85-86]。在精液保存方面,哺乳动物精子对氧化损伤极其敏感,因此要用液氮或超低温冷冻方法对精子进行长期或短期保存;在冷冻保存的精液中添加精液补充剂可以提高解冻后的精液质量。常用的精液补充剂有卵磷脂、蛋黄等,研究表明,在精液稀释中使用 2% 纳米卵磷脂可改善山羊的精子冷冻存活率^[87];添加精液补充剂蛋黄能够保护精子免受冷休克的作用^[88];Chelucci 等发现,卵磷脂可以作为山羊精液冷冻保存中蛋黄的合适替代品,从而确保更高受精率和更好地防止冷冲击造成的膜损伤^[89];关于精液的保存,研究者还发现葡萄糖和丙酮酸在保持山羊精子活力方面优于乳酸^[90];用胆固醇负载的环糊精(CLC)处理可以提高山羊精子对精浆介导的损伤抵抗力,并在冷冻前 24 h 内保护精子质量^[91],液体精液在储存期间维持稳定的 pH 可以显著提高精子活力和受精潜力^[92]。在授精方面,现在常用于山羊人工授精的方法有阴道授精、宫颈授精和宫内授精^[93]。其中,天然发情和 GnRH 治疗的山羊在相隔 8 h 进行双人工授精后往往会提高怀孕

率^[94]。人工授精比自然交配的山羊的胎儿死亡率低,但利用 2 种方法出生的胎儿体质量相似;同步发情之后,自然交配比使用冷冻精液人工授精的山羊获得了更好的繁殖性能^[95]。

3.3 体外胚胎生产

体外胚胎生产技术是能快速获得优良品种、提高生产效率的 1 种方法。研究表明,体外胚胎生产(IVP)的效率为 30% ~ 40%,在家畜中转移的每个胚胎的出生率为 35% ~ 45%^[96]。体外胚胎生产(IVP)技术包括 3 个方面:卵母细胞的体外成熟(IVM)、卵母细胞(IVF)与获能精子的体外受精和胚胎的体外培养(IVC)直至胚泡阶段^[97]。近年来,山羊胚胎体外生产研究已取得很大进步,但是仍有不足^[98]。在奶山羊发情周期中,其卵泡是以波的形式生长发育的^[99],并且由 4 个卵泡波组成,分别出现在 1、4、8、13 d,间隔 3 ~ 4 d。在卵母细胞获得的过程中,穿刺技术产生的卵母细胞培养质量明显高于抽吸和切片方法获得的^[100]。在卵母细胞的培养过程中,在青春前期山羊卵母细胞达到胚泡期的卵母细胞百分比为 12%,成年后山羊为 36%^[97]。

4 未来发展趋势

由于我国奶山羊养殖方式粗放、规模化程度低,尚未形成标准化的养殖体系,综合生产效益不高。目前,国内奶山羊 70% 以上以农户散养为主,群体数量有限且不稳定,使得开展育种工作十分困难。因此,奶山羊育种还得从饲养数量相对较多的规模化羊场做起,通过建立核心群,开展种羊登记、奶山羊生产性能测定、遗传评估等工作,夯实奶山羊育种工作,这也是实现奶山羊群体遗传改良的技术基础。从国家层面上,要制定奶山羊遗传改良计划或产业发展规划,建立奶山羊良种繁育体系。除传统育种技术外,要借鉴国内外已用于其他畜种并取得良好效果的先进分子育种、基因组选择育种技术等现代育种手段。目前,本团队正在开展奶山羊遗传资源种质基础性研究工作,通过相关基因组学技术,鉴定和挖掘与奶山羊重要经济性性状相关的分子标记及功能基因,为日后奶山羊育种新材料的创制和奶山羊新品种培育奠定理论和技术基础。

参考文献:

- [1] Zenebe T, Ahmed N, Kabeta T, et al. Review on medicinal and nutritional values of goat milk[J]. Academic Journal of Nutrition,

- 2014,3(3):30–39.
- [2] 田万强,林 清,李林强,等. 中国奶山羊产业发展现状和趋势[J]. 家畜生态学报,2014,35(10):80–84.
- [3] Park Y W. Goat milk – chemistry and nutrition[M]//Handbook of milk of non – bovine mammals. John Wiley & Sons,Ltd,2017:42–83.
- [4] Stephanie C, Bárbara M G M. A 100 – Year Review: advances in goat milk research[J]. Journal of Dairy Science,2017,100(12):10026–10044.
- [5] Pal U K, Mandal P K, Rao V K, et al. Quality and utility of goat milk with special reference to India; an overview[J]. Asian Journal of Animal Sciences,2011,5(1):56–63.
- [6] 史怀平,罗 军,党立峰,等. 山羊奶的营养成分及营养价值的提高途径[J]. 黑龙江畜牧兽医,2017,60(5):118–122.
- [7] Anaeto M, Adeyeye J A, Chioma G O, et al. Goat products: meeting the challenges of human health and nutrition[J]. Agriculture & Biology Journal of America,2010,1(6):1231–1236.
- [8] 孙东晓. 我国奶牛分子育种研究现状及展望[J]. 中国畜禽种业,2008,24(5):16–17.
- [9] 杨 宁,姜 力. 动物遗传育种学科百年发展历程与研究前沿[J]. 农学报,2018,8(1):55–60.
- [10] 国家畜禽遗传资源委员会. 中国畜禽遗传资源志:羊志[M]. 北京:中国农业出版社,2011:417–440.
- [11] 李建文. 关中奶山羊培育[J]. 中国养羊,1995,15(3):5–8.
- [12] 李 桢,纪海旺,孔繁臻,等. 崂山奶山羊繁育与品种保护研究[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版),2015,32(2):96–100.
- [13] 褚建刚. 文登奶山羊品种选育[J]. 中国草食动物,2010,30(4):77–79.
- [14] 郑 铭,宁守容,刘 谦. 雅安奶山羊[J]. 中国草食动物,2000,2(5):49–50.
- [15] Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Food and Agriculture Organization of the United Nations statistical databases[DB/OL]. (2019–02–16)[2019–09–01]. <http://faostat.fao.org/>.
- [16] Miller B A, Lu C D. Current status of global dairy goat production: an overview[J]. Asian – Australasian Journal of Animal Sciences,2019,32(8):1219–1232.
- [17] 罗 军. 强化科技支撑,推动新时期奶山羊产业创新发展[J]. 中国乳业,2019(8):2–7.
- [18] 韩军定,魏志杰,张 军,等. 陕西奶山羊生产现状与发展前景[J]. 畜牧兽医杂志,2010,29(2):50–53.
- [19] 魏 珣,贾敬敦,孙康泰,等. 基于文献计量的世界家畜种业科技创新研究态势分析[J]. 中国农业科学,2015,48(13):2622–2634.
- [20] An X P, Hou J X, Wang L X, et al. Novel polymorphisms of the growth hormone gene and their effect on growth traits in Chinese goats[J]. Meat Science,2010,86(3):758–763.
- [21] García – Peniche T B, Montaldo H H, Valencia – Posadas M, et al. Breed differences over time and heritability estimates for production and reproduction traits of dairy goats in the United States[J]. Journal of Dairy Science,2012,95(5):2707–2717.
- [22] Zhao H, Wu X, Cai H, et al. Genetic variants and effects on milk traits of the caprine paired – like homeodomain transcription factor 2 (PITX2) gene in dairy goats[J]. Gene,2013,532(2):203–210.
- [23] 王桂芝,晁天乐,纪志宾,等. 运用线粒体 DNA 和微卫星标记分析中国奶山羊品种的遗传多样性[C]//2018 年全国养羊生产与学术研讨会论文集. 中国畜牧兽医学会养羊学分会,2018:1.
- [24] 曹志红,王晓燕,王 刚. 文登奶山羊品种保护措施[C]//2012 中国羊业进展论文集. 北京:中国畜牧业协会,2012:2.
- [25] 王庆增,范凌霞,程 明,等. 产羔数与山羊角对奶山羊产奶性状的影响[J]. 现代农业科技,2014,43(3):270–271.
- [26] Goonewardene L A, Okinea E, Patrick N, et al. The relationship between multiple births and milk yields in non – suckled intensively managed dairy goats[J]. Small Ruminant Research,1999,32(2):181–185.
- [27] 王春光,亓 鹏,程 明,等. 胎次、乳房炎及脂肪对奶山羊产奶性能的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医,2014,57(23):95–97.
- [28] 戈 新,李培培,王建华,等. 影响奶山羊产奶性状的主要因素[J]. 黑龙江畜牧兽医,2010,53(1):46–46.
- [29] Peris S, Caja G, Such X. Relationships between udder and milking traits in Murciano – Granadina dairy goats[J]. Small Ruminant Research,1999,33(2):171–179.
- [30] Ishag I A, Abdalla S A, Ahmed M K A. Factors affecting milk production traits of Saanen goat raised under Sudan – semi arid conditions[J]. Online Journal of Animal & Feed Research,2012,1(5):435–438.
- [31] Mourad M. Effects of month of kidding, parity and litter size on milk yield of Alpine goats in Egypt[J]. Small Ruminant Research,1992,8(1/2):41–46.
- [32] 朱江江,罗 军,孙雨婷,等. 陕西不同地区不同泌乳时期奶山羊乳成分分析[J]. 家畜生态学报,2018,39(5):52–55.
- [33] 罗 军,单翠燕,王海滨,等. 共轭亚油酸对奶山羊公羔肉用性能及肌肉和脂肪中脂肪酸组成的影响[J]. 饲料与畜牧,2011,25(1):24–28.
- [34] 王燕燕,陈福财,张 磊,等. 卵巢摘除对山羊羔产肉性能的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2013,41(3):13–18.
- [35] Ding W, Kou L, Cao B, et al. Meat quality parameters of descendants by grading hybridization of Boer goat and Guanzhong Dairy goat[J]. Meat Science,2010,84(3):323–328.
- [36] Luo J, Shan C Y, Wang H B, et al. Effects of dietary conjugated linoleic acids on meat performance and fatty acid composition in muscle and fat tissues in male kids of Guanzhong dairy goats[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition,2010,22(3):709–716.
- [37] 刘珊珊,李 钰. 哺乳动物细胞线粒体基因的转录与调控[J]. 细胞生物学杂志,2009,31(6):811–816.
- [38] Chen S Y, Su Y H, Wu S F, et al. Mitochondrial diversity and phylogeographic structure of Chinese domestic goats[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution,2005,37(3):804–814.
- [39] Han L, Yu H X, Cai D W, et al. Mitochondrial DNA analysis provides new insights into the origin of the Chinese domestic goat[J]. Small Ruminant Research,2010,90(1/2/3):41–46.
- [40] Wang G Z, Pi X S, Ji Z B, et al. Investigation of the diversity and origins of Chinese dairy goats via the mitochondrial DNA D – loop

- [J]. Journal of Animal Science, 2015, 93(3): 949–955.
- [41] Liu R Y, Lei C Z, Liu S H, et al. Genetic diversity and origin of Chinese domestic goats revealed by complete mtDNA D-loop sequence variation [J]. Asian – Australasian Journal of Animal Sciences, 2006, 20(2): 178–183.
- [42] Vacca G M, Daga C, Pazzola M, et al. D-loop sequence mitochondrial DNA variability of Sarda goat and other goat breeds and populations reared in the Mediterranean area [J]. Journal of Animal Breeding and Genetics, 2010, 127(5): 352–360.
- [43] Bosman L, van Marle – Köster E, Visser C. Genetic diversity of South African dairy goats for genetic management and improvement [J]. Small Ruminant Research, 2015, 123(2/3): 224–231.
- [44] Câmara T S, Nunes J F, Diniz F M, et al. Genetic diversity and relatedness between Canindé and British Alpine goat breeds in Northeastern Brazil accessed by microsatellite markers [J]. Genet Mol Res, 2017, 16(1): gmr16019569.
- [45] El – Sayed M A, Al – Soudy A, El Badawy A A. Microsatellite markers polymorphism between two Egyptian goat populations (*Capra hircus*) [J]. Egyptian Journal of Genetics And Cytology, 2016, 45(1): 89–103.
- [46] Murital I, Afolayan O, Bemji M N, et al. Genetic diversity and population structure of Nigerian indigenous goat using DNA microsatellite markers [J]. Archivos de Zootecnia, 2015, 64(246): 93–98.
- [47] Wang G Z, Chen S S, Chao T L, et al. Analysis of genetic diversity of Chinese dairy goats via microsatellite markers [J]. Journal of Animal Science, 2017, 95(5): 2304–2313.
- [48] 祁 昱, 罗 军, 韩雪峰, 等. 山羊品种遗传多样性的分析 [J]. 畜牧与兽医, 2008, 40(1): 8–12.
- [49] Guang – Xin E, Zhao Y J, Chen L P, et al. Genetic diversity of the Chinese goat in the littoral zone of the Yangtze River as assessed by microsatellite and mtDNA [J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(10): 5111–5123.
- [50] Song Y, Zhu G, Wang Y, et al. Studies on microsatellite markers of fecundity trait in two goat breeds [J]. Acta Veterinaria ET Zootechnica Sinica, 2008, 39(1): 16–23.
- [51] Luo J, Qin F, Deng C, et al. Polymorphisms of *IGF – IR* gene and their association with economic traits in two indigenous Chinese dairy goat breeds [J]. Gene, 2019, 695(5): 51–56.
- [52] An X P, Hou J X, Wang L X, et al. Novel polymorphisms of the growth hormone gene and their effect on growth traits in Chinese goats [J]. Meat Science, 2010, 86(3): 758–763.
- [53] Zhang X, Wu X, Jia W, et al. Novel nucleotide variations, haplotypes structure and associations with growth related traits of goat at motif – binding factor (ATBF1) gene [J]. Asian – Australasian Journal of Animal Sciences, 2015, 28(10): 1394–1406.
- [54] Wang X, Yang Q, Wang K, et al. A novel 12 – bp indel polymorphism within the *GDF9* gene is significantly associated with litter size and growth traits in goats [J]. Animal Genetics, 2017, 48(6): 735–736.
- [55] Wang K, Cui Y, Wang Z, et al. One 16 bp insertion/deletion (indel) within the *KDM6A* gene revealing strong associations with growth traits in goat [J]. Gene, 2019, 686(20): 16–20.
- [56] Sharma A, Dutt G, Sivalingam J, et al. Novel SNPs in *IGF1*, *GHR* and *IGFBP – 3* genes reveal significant association with growth traits in Indian goat breeds [J]. Small Ruminant Research, 2013, 115(1/2/3): 7–14.
- [57] An X P, Wang J G, Hou J X, et al. Polymorphism identification in the goat *MSTN* gene and association analysis with growth traits [J]. Czech Journal of Animal Science, 2011, 56(12): 529–535.
- [58] Liu Y, Lan X, Qu Y, et al. Effects of genetic variability of the dairy goat growth hormone releasing hormone receptor (*GHRHR*) gene on growth traits [J]. Molecular Biology Reports, 2011, 38(1): 539–544.
- [59] Jia W, Wu X, Li X, et al. Novel genetic variants associated with mRNA expression of signal transducer and activator of transcription 3 (*STAT3*) gene significantly affected goat growth traits [J]. Small Ruminant Research, 2015, 129: 25–36.
- [60] Chen Z, Sun J, Li Z, et al. Novel SNPs in the caprine stearoyl – CoA desaturase (*SCD*) and decorin (*DCN*) genes that are associated with growth traits in Chinese goat breeds [J]. Molecular Biology Reports, 2011, 38(5): 3121–3127.
- [61] Fang X, Zhang J, Xu H, et al. Polymorphisms of diacylglycerol acyltransferase 2 gene and their relationship with growth traits in goats [J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(2): 1801–1807.
- [62] Martin P, Ollivier – Bousquet M, Grosclaude F. Genetic polymorphism of caseins: a tool to investigate casein micelle organization [J]. International Dairy Journal, 1999, 9(3/4/5/6): 163–171.
- [63] Ramunno L, Cosenza G, Rando A, et al. Comparative analysis of gene sequence of goat CSN1S1 F and N alleles and characterization of CSN1S1 transcript variants in mammary gland [J]. Gene, 2005, 345(2): 289–299.
- [64] Björk A. Detection of mutational sites in the *CSN1S1* gene and analysis of α s1 – casein composition of the milk in Swedish goats (*Capra hircus*) [J]. Swedish University of Agricultural Sciences, 2019, 545: 1–26.
- [65] Skeie S B, Inglingstad R A, Brunborg L J, et al. The influence of the deletion in exon 12 of the gene encoding α s1 – casein (*CSN1S1*) in the milk of the Norwegian dairy goat breed on milk coagulation properties and cheese quality [J]. Small Ruminant Research, 2014, 122(1/2/3): 50–58.
- [66] Schennink A, Stoop W M, Visker M H P W, et al. DGAT1 underlies large genetic variation in milk – fat composition of dairy cows [J]. Animal Genetics, 2007, 38(5): 467–473.
- [67] Martin P, Palhière I, Maroteau C, et al. A genome scan for milk production traits in dairy goats reveals two new mutations in Dgat1 reducing milk fat content [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 1872.
- [68] Evrigh N H, Nourouzi Z, Vahedi V, et al. Genetic association between the variation of *DGATI* gene and milk production traits in khalkhali goats [J]. Agriculture and Food, 2018, 6: 188–194.
- [69] An X, Song Y, Hou J, et al. Mutations in the *MTHFR* gene and their

- associations with milk production traits in dairy goats [J]. Small Ruminant Research, 2015, 130: 76–80.
- [70] Hou J, An X, Song Y, et al. Two mutations in the caprine *MTHFR* 3'UTR regulated by microRNAs are associated with milk production traits [J]. PloS One, 2015, 10(7): e0133015.
- [71] Zhao H, Zhang S, Wu X, et al. DNA methylation pattern of the goat *PITX1* gene and its effects on milk performance [J]. Archives Animal Breeding, 2019, 62(1): 59–68.
- [72] Hou J X, Fang F, An X P, et al. Polymorphisms of *prlr* and *folr1* genes and association with milk production traits in goats [J]. Genet Mol Res, 2014, 13(13): 2555–2562.
- [73] Ijaz N, Liu G, Jiang X, et al. Genetic signature of strong recent positive selection at *FSHB* gene in goats [J]. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 2015, 52(4): 1113–1118.
- [74] An X P, Dan H A N, Hou J X, et al. Polymorphism of exon 2 of *FSHB* gene and its relationship with reproduction performance in two goat breeds [J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(6): 880–886.
- [75] Abdel – Rahman S M, Mustafa Y A, Abd E H A, et al. Polymorphism in *BPM – 15* gene and its association with litter size in Anglo – Nubian goat [J]. Biotechnology in Animal Husbandry, 2013, 29(4): 675–683.
- [76] Yang W, Yan H, Wang K, et al. Goat PDGFRB: unique mRNA expression profile in gonad and significant association between genetic variation and litter size [J]. Royal Society Open Science, 2019, 6(1): 180805.
- [77] Yang Q, Yan H, Li J, et al. A novel 14 – bp duplicated deletion within goat *GHR* gene is significantly associated with growth traits and litter size [J]. Animal Genetics, 2017, 48(4): 499–500.
- [78] Zhang R Q, Wang J J, Zhang T, et al. Copy – number variation in goat genome sequence: a comparative analysis of the different litter size trait groups [J]. Gene, 2019, 696: 40–46.
- [79] 李文杨, 刘 远, 张晓佩, 等. 山羊同期发情技术研究进展 [J]. 养殖与饲料, 2015(10): 7–9.
- [80] 王小红, 吕 峰, 顾拥建. 同期发情技术应用于海门山羊生长性能及繁殖特性研究 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(11): 135–138.
- [81] Sun S, Liu S, Luo J, et al. Effects of repeated exposure to an estrus synchronization protocol on reproductive parameters in dairy goats [J]. Canadian Journal of Animal Science, 2019, 99(3): 489–496.
- [82] Sumeldan J D, Ocampo L C, Atabay E P, et al. Comparison on the efficiency of estrus synchronization methods for artificial insemination in goats [J]. Journal of Agricultural Technology, 2015, 11(8): 2489–2497.
- [83] Fonseca J F, Souza – Fabjan J M G, Oliveira M E F, et al. Evaluation of cervical mucus and reproductive efficiency of seasonally anovular dairy goats after short – term progestagen – based estrous induction protocols with different gonadotropins [J]. Reproductive Biology, 2017, 17(4): 363–369.
- [84] Sen U, Onder H. The effect of estrus synchronization programmes on parturition time and some reproductive characteristics of Saanen goats [J]. Journal of Applied Animal Research, 2016, 44(1): 376–379.
- [85] Abril – Sánchez S, Freitas – de – Melo A, Giriboni J, et al. Sperm collection by electroejaculation in small ruminants; a review on welfare problems and alternative techniques [J]. Animal Reproduction Science, 2019, 205: 1–9.
- [86] Jiménez – Rabadán P, Soler A J, Ramón M, et al. Influence of semen collection method on sperm cryoresistance in small ruminants [J]. Animal Reproduction Science, 2016, 167: 103–108.
- [87] Nadri T, Towhidi A, Zeinoaldini S, et al. Lecithin nanoparticles enhance the cryosurvival of caprine sperm [J]. Theriogenology, 2019, 133: 38–44.
- [88] Bopape M A, Nedambale T L, Pilane C M, et al. 165 The effect of indigenous chicken egg yolk sources and temperatures on short – term preservation of south African indigenous goat semen [J]. Reproduction, Fertility and Development, 2017, 29(1): 191–191.
- [89] Chelucci S, Pasciu V, Succu S, et al. Soybean lecithin – based extender preserves spermatozoa membrane integrity and fertilizing potential during goat semen cryopreservation [J]. Theriogenology, 2015, 83(6): 1064–1074.
- [90] Qiu J H, Li Y W, Xie H L, et al. Effects of glucose metabolism pathways on sperm motility and oxidative status during long – term liquid storage of goat semen [J]. Theriogenology, 2016, 86(3): 839–849.
- [91] Salmon V M, Leclerc P, Bailey J L. Novel technical strategies to optimize cryopreservation of goat semen using cholesterol – loaded cyclodextrin [J]. Cryobiology, 2017, 74: 19–24.
- [92] Liu C H, Dong H B, Ma D L, et al. Effects of pH during liquid storage of goat semen on sperm viability and fertilizing potential [J]. Animal reproduction science, 2016, 164: 47–56.
- [93] Baldassarre H, Karatzas C N. Advanced assisted reproduction technologies (ART) in goats [J]. Animal Reproduction Science, 2004, 82–83: 255–266.
- [94] Yotov S A, Velislavova D V, Dimova L R. Pregnancy rate in Bulgarian White milk goats with natural and synchronized estrus after artificial insemination by frozen semen during breeding season [J]. Asian Pacific Journal of Reproduction, 2016, 5(2): 144–147.
- [95] Agossou D J, Koluman N. The effects of natural mating and artificial insemination using cryopreserved buck semen on reproductive performance in Alpine goats [J]. Archives Animal Breeding, 2018, 61(4): 459–461.
- [96] Hajian M, Hosseini S M, Ostadhosseini S, et al. Comparative stepwise pattern of reactive oxygen species production during *in vitro* development of fertilized and nuclear transferred goat embryos [J]. International Journal of Fertility & Sterility, 2017, 11(2): 93–98.
- [97] Paramio M T. *In vivo* and *in vitro* embryo production in goats [J]. Small Ruminant Research, 2010, 89(2/3): 144–148.
- [98] Cognié Y, Poulin N, Locatelli Y, et al. State – of – the – art production, conservation and transfer of *in – vitro* – produced embryos in small ruminants [J]. Reproduction, Fertility and Development, 2004, 16(4): 437–445.
- [99] Ginther O J, Kot K. Follicular dynamics during the ovulatory season in goats [J]. Theriogenology, 1994, 42(6): 987–1001.
- [100] John A, Joseph M, Vijayakumaran V, et al. Effect of oocyte retrieval techniques on yield and quality of caprine oocytes [J]. IOSR Journal of Agriculture and Veterinary Science, 2015, 8(4): 50–52.