

鸡 12 周龄体重的主基因 + 多基因混合遗传分析

王克华¹, 章元明^{2*}, 曲亮¹, 滕尚辉³, 窦套存¹

(1. 江苏省家禽科学研究所, 江苏 扬州 225003; 2. 南京农业大学 农学院, 江苏 南京 210095; 3. 贵州大学 动物科学学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 研究以仙居鸡和隐性白羽鸡为材料, 测定亲本 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 4 个世代的 12 周龄体重, 应用 4 个世代数量性状主基因 + 多基因混合遗传分析方法, 分析鸡体重遗传规律, 可为该性状的 QTL 初级与精细定位、体重的选育和分子标记辅助选择育种提供基础。结果表明: 以性别和正反交矫正后的鸡 12 周龄体重为 2 对等显性主基因 + 加性 - 显性多基因混合遗传模型, 主基因的遗传率为 0.610 4, 多基因的遗传率为 0.165 9, 且两主基因的效应相等。

关键词: 鸡; 12 周龄体重; 主基因 + 多基因混合遗传

中图分类号: S813.1 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2011)01-0123-05

Analysis of Mixed Major-gene with Polygenes Genetic Model for Chicken Body Weight at 12 Weeks Age

WANG Ke-hua¹, ZHANG Yuan-ming^{2*}, QU Liang¹,
TENG Shang-hui³, DOU Tao-cun¹

(1. Institute of Poultry Science of Jiangsu Province, Yangzhou 225003, China; 2. College of Agronomy, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. College of Animal Science, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: The inheritance for 12 weeks' weight in chicken may provide the foundation for its mechanisms, coarse and fine mapping of quantitative trait loci (QTL), breeding and marker assisted selection to body weight. Therefore, joint segregation analysis of P_1 , F_1 , P_2 and F_2 populations derived from a cross between Xianju chicken and Recessive White chicken was used to study the inheritance in this study. The individuals of the four populations mentioned above were measured for the trait. The observations between cock and hen and between the direct and reciprocal crosses were corrected. The results showed that 12 weeks' weight in chicken was controlled by two codominance major - genes with additive - dominant polygene, and the heritability was 0.610 4 for major - gene and 0.165 9 for polygenes.

Key words: chicken; body weight at 12 weeks age; mixed major - gene with polygenes inheritance

过去的几十年里, 家禽育种工作者充分利用鸡体重遗传力较高的特点, 采用常规育种方法选择肉鸡的早期生长速度, 目前, 商品肉鸡 42 日龄体重已达 2.5 kg; 随着选育程度的提高, 常规育种方法对早期

收稿日期: 2010-09-04 修回日期: 2010-12-08

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目和江苏省“333 工程”培养资金资助项目

作者简介: 王克华(1962—), 男, 研究员, 硕士, 主要从事家禽遗传育种与家禽生产学研究, E-mail: sqbreeding@126.com; * 通讯作者: 章元明, 教授, 博导, E-mail: soyzhang@njau.edu.cn.

增重的选择进展有减小的趋势。因此,近年来,人们更关注生长发育性状的分子遗传机理解析^[1-4];但目前,除了性连锁矮小基因(*Dw*)外,至今未发现控制鸡体重的其它主效基因,分子标记辅助选育效果存在不确定性。

经典数量遗传学认为,数量性状是由数目众多的微效多基因控制的,但后来的研究发现,动植物的许多性状,如奶牛产奶量^[5]、水稻株高^[6]和籽粒品质^[7]、大豆棕榈酸含量等^[8]性状,均表现为主基因和多基因的混合遗传模式。因此,盖钧镒等^[9]提出主基因+多基因混合遗传是数量性状遗传的普遍性模型,并发展了一套可以检测1对主基因(A)、2对主基因(B)、多基因(C)、1对主基因+多基因(D)等4类共17种遗传模型的分离分析方法。随后,章元明等^[10]在此基础上建立了基于IECM(iterated expectation and conditional maximization,IECM)算法的多个世代分离分析方法,进一步拓展至2对主基因+多基因(E)遗传模型的情况。IECM是基于ECM算法,将成分分布方差剖分为环境、多基因和主基因(由一阶遗传参数表示)3种方差组分,推导出CMi步骤中估计一阶分布参数、多基因方差和环境方差组分的迭代公式,有效地避免了采用EM和ECM算法的缺陷,使结果更加精确。为了研究鸡体重的遗传规律,本研究以仙居鸡和隐性白羽鸡为素材,利用极大似然法和IECM算法进行4世代联合分析,确定鸡12周龄体重的遗传模型,为该性状的QTL初级与精细定位和分子标记辅助选择提供必要基础,为优质鸡育种实践提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

利用仙居鸡(简称 P_1 ,下同)和隐性白羽鸡(简称 P_2 ,下同)为亲本及 F_1 代($P_1^{\delta} \times P_2^{\circ}$ 、 $P_2^{\delta} \times P_1^{\circ}$)和 F_2 代($(P_1^{\delta} \times P_2^{\circ})^{\delta} \times (P_1^{\delta} \times P_2^{\circ})^{\circ}$ 、 $(P_2^{\delta} \times P_1^{\circ})^{\delta} \times (P_2^{\delta} \times P_1^{\circ})^{\circ}$)群体为试验材料,称取12周龄的体重。其中 P_1 、 P_2 、 F_1 群体均为40只, F_2 群体482只。

1.2 数据前处理

数据分析前先检验亲本、 F_1 、 F_2 群体体重的性别效应及亲本正反交对 F_1 、 F_2 群体体重的影响效应;结果显示,性别间、正反交间体重差异显著,因此需要消除体重的性别效应和正反交效应,具体方法如下:性别效应:公鸡为公鸡群体平均质量-群体平均质量,母鸡为母鸡群体平均质量-群体平均质量;正反交效应:正交为正交群体平均重-群体平均质量,反交为反交群体平均重-群体平均质量;。亲本个体分离分析数据是在原数据基础上减去性别效应; F_1 、 F_2 代个体分离分析数据是在原数据基础上分别减去性别和正反交效应。

1.3 遗传分析方法

利用 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 世代的主基因+多基因混合遗传分析法进行分离分析^[11-12]。通过极大似然法和IECM算法对混合分布中的有关成分分布参数做出估计,然后通过AIC(Akaike's information criterion)值的判别和适合性检验,确定最优遗传模型,并估计主基因和多基因的效应值、方差和有关遗传参数,计算主基因及多基因的遗传率。

1.4 遗传模型简介

1对主基因遗传模型。主要包括:A-1(加性-显性模型)、A-2(加性模型);A-3(完全显性模型);A-4(负向完全显性模型)。

2对主基因遗传模型。主要包括:B-1(加性-显性-上位性模型)、B-2(加性-显性模型)、B-3(加性模型)、B-4(等加性模型)、B-5(完全显性模型)、B-6(等显性模型);多基因遗传模型,主要包括:C(加性-显性-上位性多基因遗传模型)、C-1(加性-显性多基因模型)。

1对主基因+多基因混合遗传模型。主要包括:D(1对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型)、D-1(1对加性-显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型)、D-2(1对加性主基因+加性-显性多基因模型)、D-3(1对完全显性主基因+加性-显性多基因模型)、D-4(1对负向完全显性主基因+加性-显性多基因模型)。

2对主基因+多基因混合遗传模型。主要包括:E(2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型)、E-1(2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传

模型)、E-2(2 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)、E-3(2 对加性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)、E-4(2 对等加性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)、E-5(2 对完全显性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)、E-6(2 对等显性主基因 + 加性 - 显性多基因混合遗传模型)。

2 结果与分析

2.1 12 周龄体重的次数分布

由表 1 可以看出 P_1 、 P_2 为 2 个不同生长类型的鸡种, 仙居鸡是我国的地方鸡种, 生长速度缓慢, 而隐性白羽鸡为肉鸡品种, 它们之间呈两极分布; 它们杂交后的 F_1 群体性状趋于一致, 介于两个亲本之间; F_2 群体明显体现了分离世代的特点, 非常适合进行下一步的分离分析。

表 1 仙居鸡 × 隐性白羽鸡杂交组合各群体 12 周龄体重的次数分布

Tab. 1 Frequency distributions for 12 week's weight for parents, F_1 and F_2 populations derived from the cross between Xianju and recessive white chickens

世代 Generation	体质量/g Body weight									
	774 ~ 876	877 ~ 1052	1053 ~ 1 227	1 228 ~ 1 402	1 403 ~ 1 578	1 579 ~ 1 754	1 755 ~ 1 930	1 931 ~ 2 105	2 106 ~ 2 281	2 282 以上
P_1	15	20	5							
P_2							3	12	11	14
F_1				3	14	17	6			
F_2	5	35	78	101	89	79	55	27	9	4

2.2 联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

利用亲本、 F_1 和 F_2 群体的主基因 + 多基因混合遗传分离分析方法, 研究鸡 12 周龄体重的遗传规律。表 2 为 24 个遗传模型的极大对数似然函数值及其 AIC 值, 根据 AIC 值最小原则选择较适宜的遗传模型, 从表 2 可知, E-6(两对等显性主基因 + 加性 - 显性多基因混合遗传模型) 的 AIC 值较低, 可能是较适合的遗传模型, 但最终还须通过适合性检验进一步确定最适遗传模型。

表 2 联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

Tab. 2 Genetic models and their Akaike's information criterion (AIC) values in the joint segregation analysis

模型 Model	AIC	模型 Model	AIC	模型 Model	AIC
A-1	8 637.14	B-5	8 674.03	D-4	8 495.79
A-2	8 651.20	B-6	8 672.03	E	8 487.52
A-3	8 740.25	C	8 495.75	E-1	8 481.55
A-4	8 803.62	C-1	8 493.78	E-2	8 473.99
B-1	8 504.13	D	8 483.90	E-3	8 488.00
B-2	8 504.51	D-1	8 482.05	E-4	8 486.32
B-3	8 519.70	D-2	8 495.78	E-5	8 489.99
B-4	8 517.69	D-3	8 495.79	E-6	8 468.68

2.3 遗传模型的适合性检验

如表 3 所示, 表中各列括号内的数字表示显著性检验结果, 最好的遗传模型括号内的数字均要大于 0.05。通过比较 24 个遗传模型的适合性检验(未全列出), 发现 E-6 模型的适合性较好, 仅有 2 个统计量差异显著, 因此, 可以确定 E-6 为最适遗传模型。

2.4 估计 E-6 遗传模型的遗传参数

由表 4 可知, E-6 遗传模型中 2 对主基因的加性和显性效应均为 -204.50, 即 $da = db = ha = hb = d = -204.50$, 多基因的加性效应 $[d]$ 和显性效应 $[h]$ 分别为 -268.74 和 322.25。总体方差 σ_p^2 为 101 828.17, 主基因方差 σ_{mg}^2 为 62 159.07, 主基因遗传率 61.04%, 多基因方差 σ_{pg}^2 为 16 890.56, 多基因遗传率 16.59%, 鸡 12 周龄体重的遗传以主基因为主。

表3 E-6 遗传模型的适合性检验
Tab.3 Tests for goodness-of-fit for genetic model E-6

模型 Model	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
E-6 P ₁	0.000(0.982 6)	0.312(0.576 4)	5.378(0.020 4)	0.136 6 (>0.05)	0.115 6 (>0.05)
P ₂	0.024(0.876 1)	0.001(0.975 1)	0.531(0.466 3)	0.031 0 (>0.05)	0.078 4 (>0.05)
F ₁	0.040(0.842 2)	0.528(0.467 2)	13.534(0.000 2)	0.316 2 (>0.05)	0.176 0 (>0.05)
F ₂	0.000(0.998 0)	0.007(0.933 8)	0.117(0.732 5)	0.032 0 (>0.05)	0.023 4 (>0.05)

表4 遗传模型 E-6 的遗传参数估计值
Tab.4 Estimates of genetic parameters under genetic model E-6 of 12 week age weight

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate
m	1 514.20	σ_p^2	101 828.17
$d = da = db = ha = hb$	-204.50	σ_{mg}^2	62 159.07
$[d]$	-268.74	σ_{pg}^2	16 890.56
$[h]$	322.25	σ_e^2	22 778.54
		$h_{mg}^2(\%)$	61.04
		$h_{pg}^2(\%)$	16.59

3 讨论

自从 Nilsson-Ehle 提出数量性状的多基因假说,数量遗传学和家畜育种的理论和方法都是建立在微效多基因的假说之上,即数量性状是受许多微效多基因控制并和环境效应共同决定的。由于这些基因的效应很小,我们不能对个别基因的效应进行观察和测定,但人们不断发现有些数量性状除了受微效多基因控制外,还受某一个或两个主基因控制。早在 1973 年 Elston 和 Stewart 就提出数量性状的“一对主基因和多基因”遗传模型^[13]。目前,越来越多的主基因和遗传标记被发现,并且在生产上取得了成效,因此,研究鸡体重的遗传模型可以使分子遗传标记育种更加具有针对性。

在处理来自主基因和多基因混合遗传的数据时,需要相应的鉴别主基因基因型以及确定主基因基因型的育种值等参数估计的统计方法。Famula(1986)把 Karlin 等(1979)提出的主基因指数用于动物育种数据分析,但只有当主基因的效应方差超过表型方差的 20% 时这一方法才有效^[14-15],Stricker 等^[16](1995) 提出一个回归方法,可以计算带环家系的似然函数,在计算之前不用确定系谱闭环。随着计算机的发展,可以通过反复迭代、逐步逼近的方法获得似然性最大的估计。IECM 算法是在 EM(expectation and maximization, EM)^[17]和 ECM(expectation and conditional maximization, ECM)算法的基础上发展起来的,它由 E(期望)步骤和 2 至 3 个 CM(条件极大化)步骤组成,每个 CM 步骤均采用迭代方法;ECM 具有 EM 算法的优点,但 ECM 算法估计样本似然函数中的分布参数时因成分分布不全等,致使 CM 步骤的实现较困难,IECM 算法将成分分布方差进行剖分,分解为主基因方差组分,多基因方差组分和环境方差组分,在每一 CM_i 步骤中结合迭代方法进行估计,有效地解决了 2 对主+多基因混合遗传分析的主基因存在和多基因存在的鉴定以及联合多个世代分离分析的分布参数的极大似然估计^[11]。

IECM 算法在植物上已有大量报道,广泛应用于植物数量性状的遗传模型分析,但是目前在动物上还没有应用该方法的公开报道。在本研究中,鸡 12 周龄体重的遗传模型为 E-6 模型,即两对等显性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型。两对主基因的加性和显性效应分别为 -204.50,多基因的加性和显性效应分别为 -268.74 和 322.25。由以上结果可知,主基因的加性和多基因的加性均为负向,揭示 12 周龄体重较小的亲本对后代体重的影响比较大,在育种实践中需要适当提高亲本的体重。主基因和多基因的遗传率分别为 61.04% 和 16.59%,说明鸡 12 周龄体重主要由主基因控制,主基因的遗传率与国外的报道一致^[18],比国内报道的某些鸡 12 周龄体重遗传力要高^[19-20],其原因可能是,单一世代只能分离出主基因方差,而本研究利用四个世代的分离分析数据,可以从环境方差中剖分出多基因方

差, 因此有效降低了环境误差造成的影响。

在今后的研究中, 应增加世代数量, 进一步提高遗传分析的准确性, 并以此结果指导 QTL 定位, 找到与体重性状相关联的主基因, 确定该基因是已知基因还是未知基因, 为标记辅助选择奠定基础。

参考文献:

- [1]沈华, 王金玉. 黄羽肉鸡 *IGF-1* 基因单核苷酸多态性与生长性状的相关研究[J]. 中国畜牧兽医, 2006, 33(10): 58-60.
- [2]欧阳建华, 谢亮, 刘杰, 等. 鸡 *FASN* 基因 2 个位点的多样性及其与体重、脂肪沉积性状的相关性[J]. 畜牧兽医学报, 2007, 38(1): 25-30.
- [3]张森, 石慧, 李辉. 鸡 *apoB* 基因 T123G 多态位点与生长和体组成性状的相关性研究[J]. 畜牧兽医学报, 2006, 37(12): 1264-1268.
- [4]霍明东, 王守志, 李辉. *MC4R* 基因多态性与鸡生长和体组成性状的相关研究[J]. 东北农业大学学报, 2006, 37(2): 184-189.
- [5]张勤. 主效基因及其在家畜育种中的意义[J]. 中国畜牧杂志, 1993, 29(1): 57-59.
- [6]Jiang C, Pan X, Gu M. The use of mixture models to detect effects of major genes on quantitative characters in a plant breeding experiment[J]. Genetics, 1994, 136(1): 383-394.
- [7]Kumar E S, Khush G S. Genetic analysis of waxy locus in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1987, 73(4): 481-488.
- [8]王金社, 李海旺, 赵团结, 等. 重组自交家系群体 4 对主基因加多基因混合遗传模型分离分析方法的建立[J]. 作物学报, 2010, 36(2): 191-201.
- [9]盖钧镒, 管荣展, 王建康. 植物数量性状 QTL 体系检测的遗传试验方法[J]. 世界科技研究与发展, 1999, 21(1): 34-40.
- [10]章元明, 盖钧镒. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 699-706.
- [11]盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 中国科学出版社, 2003: 170-189.
- [12]章元明, 盖钧镒, 张孟臣. 利用 $P_1 F_1 P_2$ 和 F_2 或 $F_2:3$ 世代联合的数量性状分离分析[J]. 西南农业大学学报, 2000, 22(1): 6-9.
- [13]Elston R C, Stewart J. The analysis of quantitative traits for simple genetic models from parental, F_1 and backcross data [J]. Genetics, 1973, 73(4): 695-711.
- [14]Famula T R. Identifying single gene of large effect in quantitative traits using best linear unbiased prediction [J]. J Anim Sci, 1986, 63(1): 68-76.
- [15]Karlin S, Carmelli D, Williams R. Index measures for assessing the mode of inheritance of continuously distributed traits: I. theory and justifications [J]. Theoretical Population Biology, 1979, 16(1): 81-106.
- [16]Stricker C, Fernando R L, Elston R C. An algorithm to approximate the likelihood for pedigree data with loops by cutting [J]. Theor Appl Genet, 1995, 91(6): 1054-1063.
- [17]Dempster A P, Laird X M, Rubin D B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM Algorithm [J]. J R Statist Soc B, 1977, 39(1): 1-38.
- [18]Hagger C. Genetic correlations between body weight of cocks and production traits in laying hens, and their possible use in breeding schemes [J]. Poul Sci, 1994, 73(3): 381-387.
- [19]王克华, 窦套存, 高玉时, 等. 如皋鸡生长发育规律和体尺性状研究[J]. 中国畜牧兽医, 2007, 34(6): 40-43.
- [20]王桂朝, 潘贻卉. 隐性白羽鸡体重生长规律的研究[J]. 中国家禽, 2006, 28(7): 15-18.