

通用线性模型筛选家禽生化多态遗传标记的探讨

吴晓林 施启顺 柳小春

(湖南农业大学动物科技学院, 长沙 410128)

沈乃民 李 胜

程光潮 刘坤凡

(杭州市农业科学研究所家禽室, 杭州 310001)

(中国科学院遗传研究所, 北京 100101)

摘 要 本研究首次采用线性模型估计生化基因(表)型对产蛋量相关性状的效应, 排除环境和遗传背景的差异, 检测出效应显著的3种生化基因(表)型。Akp座位F型和Es-1座位AB型的开产蛋重显著降低, 效应的遗传本质有待于深入研究确认。Tf位点对于36周龄体重的影响不属于基因多效或紧密连锁效应, 可能是距离较远基因连锁的结果, 效应随基因间连锁与交换会在品系和世代间产生较大波动; 或可能源于非控制误差。本研究还表明生化基因座位与数量性状基因位点(QTL)间的非紧密基因连锁可能大量存在, 但育种意义不大。

关键词 通用线性模型, 生化多态性, 标记辅助选择, 数量性状

Screening Biochemical Polymorphisms as Genetic Markers Applied in Marker-Assisted Selection in Poultry

Wu Xiaolin Shi Qishun Liu Xiaochun

(Faculty of Animal Science and Technology, HAU, Chnagsha 410128)

Sheng Naimin Li Sheng

(Department of Poultry Science, HAI, Hangzhou 310001)

Cheng Guangchao Liu Kunfan

(Institute of Genetics, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract The literature on associations between biochemical polymorphisms with a Mendelian basis and quantitative traits is abundant, but it is often difficult to draw conclusions from results that vary in statistical significance and that are sometimes conflicting. Linear models were found capable in estimating associated effects of biochemical genes, precluding deviations due to environmental and population differences. Three biochemical gene- or phenotypes were detected to be significantly associated with laying-related traits. F of Akp locus and AB of Es-1 locus showed large associated effects on egg weight at onset of lay as the result of pleiotropy or close linkage, or caused by heterogeneity, whereas association of BB at Tf locus with body weight at 36 weeks of age could be due to loose linkage or non-controlled errors which exhibited large variations between populations and possibly through generations. Many biochemical loci were also revealed to be occasionally associated with laying-related traits, but few of them could be of breeding importance.

Key words Generalized linear models, Biochemical polymorphisms, Marker-assisted selection, Quantitative traits

生化变异型(Biochemical variants)的遗传是基于 Beadle and Tatum(1941)提出的一个基因一个酶(或蛋白)的理论。畜禽众多生化变异型的发现大多应归功于 Smithies(1955)所完善的区带电泳方法(Zone electrophoresis); Hunter 和 Marker(1957)在区带电泳中首次应用组织化学染色技术(Histochemical staining techniques)来区分酶(酯酶)的多态性。这些通过电泳法检测出的生化变异型一般是由常染色体的共显性等位基因所决定的。1966 年报道鸡的生化多态性基因位点仅有 8 个 (Lush, 1966), 然而 20 年之后, 在家鸡血液、蛋白、蛋黄、肝、肾等组织中检出的蛋白、酶多态现象达 48 种之多(不排除基因位点重复报道的可能性), 而且新的发现时有报道 (Grunder, 1991)。如此众多的生化多态的发现, 激发了学者们对其存在理由的思索; 畜禽育种家们则尝试将这些多态信息作为改良畜禽重要经济性状的辅助选择手段。

生化多态作为遗传标记应用于畜禽遗传改良的可能性主要体现于 4 个方面: 一是生化标记基因的直接或多效应; 二是它们与要改良性状基因的连锁关系; 三是可能存在的异质结合优势; 四是它们最终的生理功能 (Braend, 1988)。标记基因(marker genes)对于数量性状的效应一般归因于基因多效性(pleiotropy)或是连锁(linkage)效应。生化多态与数量性状的关系报道很多, 包括蛋清蛋白生化多态(Buvanendran 等, 1967; Morton 等, 1965)及血液蛋白生化多态(Lowe and Washburn, 1971; Jain 等, 1980; 肖朝武, 1989)等与经济性状的关系。但由于报道的结果不一, 甚至有一定矛盾, 因此很难有确定的结论。

本研究估计了某褐壳蛋鸡的 4 个祖代群体中 4 个蛋白(酶)座位共 9 个等位基因频率, 并通过通用线性模型(GLM)估计它们对 9 个数量性状的效应, 探讨其应用于遗传改良的可能性。

1 材 料 和 方 法

测试鸡为褐壳蛋鸡育种群 A、B、C、D 系。每系有效样本数为 32~60 羽不等。从翅静脉采血 1ml, 肝素抗凝, 离心, 血浆在-15℃冰箱保存作蛋白质(酶)多态分析用。蛋白(酶)多态测定采用水平聚丙烯酰胺凝胶电泳法检测, 项目有碱性磷酸酶(AKP 和 AKP-2)、酯酶(Es-1)和转铁蛋白(Tf)共 4 个基因座位 9 个等位基因。蛋白(酶)多态性测定方法参见胡能书、万贤国 (1985)。采用 SAS 的通用线性模型(GLM)进行统计分析。数学模型如下:

$$Y_{ijklmn} = \mu + Line_i + Akp_j + Akp2_k + Es1_l + Tf_m + e_{ijklmn}$$

式中 Y_{ijklmn} 为经济性状表型值, μ 为总体均值, $Line_i$ 为品系效应, Akp_j 为 AKP 基因(表)型效应($j=1, 2$), $Akp2_k$ 为 AKP-2 基因(表)型效应($k=1, 2$), $Es1_l$ 为 Es-1 基因型效应($l=1, 2, 3, 4$), Tf_m 为 Tf 基因型效应($m=1, 2$), e_{ijklmn} 为环境离差。

2 结 果 与 分 析

2.1 基因频率

4 个生化基因座位共 9 个等位基因的基因频率计算结果见表 1。

2.2 线性模型效应方差分析与效应估计

模型效应方差分析表明品系效应除 W60 产蛋量外均达到显著水准($P < 0.05$)。生化基因座位达到显著水准的仅有 AKP(对开产蛋重效应)和 Tf(对 W36 体重效应), 其余座位的相关效应均不显著($P > 0.05$)。

根据最小二乘原理估计线性模型效应值, 列于表 2。由于系数矩阵 $X'X$ 为奇异矩阵(singular matrix), 故而采用广义逆求解(generalized inverse)正规方程(normal equations)。表 2 中模型效应值均为有偏(biased)估计。

效应达到显著水准($P < 0.05$)的生化基因(表)型有 AKP 座位的 Akp (对开产蛋重效应), Es-1 座位的 AB(对开

产蛋重效应)以及 *Tf* 座位的 BB(对 W36 体重效应), 其余基因型的效应均不显著($P > 0.05$)。 *Es-1* 座位 AB 型对开产蛋重显著效应, 说明在 ANOVA 分析为不显著的生化基因座位中不能排除存在效应显著的生化基因型的可能性(该位点其他基因型效应小)。

表 1 AKP、AKP-2、Es-1、Tf 位点的基因频率

座位	等位基因	品系			
		A	B	C	D
AKP	<i>Akp</i>	0.4117	0.2929	0.4483	0.5918
	<i>akp</i>	0.5883	0.7071	0.5517	0.4082
AKP-2	<i>Akp-2⁻</i>	0.5883	0.5590	0.5898	0.7071
	<i>Akp-2⁻</i>	0.4117	0.4110	0.4102	0.2929
Es-1	<i>Es-1^A</i>	0.0192	0.0000	0.0870	0.0278
	<i>Es-1^B</i>	0.3654	0.4062	0.2174	0.4176
	<i>Es-1^C</i>	0.6154	0.5938	0.6957	0.5556
Tf	<i>Tf^B</i>	0.6538	0.8125	0.8478	0.6944
	<i>Tf^C</i>	0.3462	0.1875	0.1522	0.3056

表 2 通用线性模型(GLM)效应估计

模型效应	开产日龄	40 周龄产蛋量	60 周龄产蛋量	开产蛋重	36 周龄蛋重	开产体重	36 周龄体重
μ	161.2*	104.58*	210.28*	47.07*	58.70*	1827.20*	1880.84*
品系							
A	-5.05*	10.24*	16.09	-1.50	1.46	-17.79	85.31
B	-4.23*	8.07*	5.15	0.41	3.00*	-51.30	36.56
C	-4.44*	6.37	-1.64	-1.83	2.20*	100.97*	111.73*
D	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AKP							
F	-1.24	-0.00	-2.61	-1.31*	-0.33	-18.68	-1.29
S	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AKP-2							
+	0.57	0.27	-0.35	-0.39	-1.02	-35.79	-40.34
-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Es-1							
AB	-4.69	12.63	-13.22	-4.64*	-3.25	-127.22	-23.19
AC	-2.52	3.64	-6.15	-0.34	0.63	-43.59	33.79
BC	0.40	-0.19	-4.58	-0.23	0.82	23.51	0.74
CC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Tf							
BB	-0.13	1.28	5.23	-0.45	-0.23	37.83	56.11*
BC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

* $P < 0.05$ 。

2.3 生化基因(表)型效应的群体间差异及其与遗传背景的互作

分群体估计了几个生化基因(表)型效应的群内变异见表 3。 *Tf* 座位 BB 型对 W36 体重的效应估值在品系间差异极大, 因此基本上可以排除该生化基因型对 W36 体帧 T 状存在基因多效/紧密连锁效应的可能性。许多位点均检出有极大的品系间变异, 说明生化位点与数量性状基因位点(QTL)间的松散的连锁或非控制误差效应可能是大量存在的, 但由于其大小和方向的不定性因而其育种价值不大。 AKP 座位 F 型和 *Es-1* 座位 AB 型对开产蛋重的效应在群体间差异较小, 上述相关效应是由于基因本身还是源于异质结合优势(Shabalina 和 Iotova, 1977)有待于深入研究确认。

本研究仅检出 *Tf* 座位在 40 周龄和 60 周龄产蛋量性状与遗传背景(品系)存在显著互作($P < 0.05$), 其它位

点与遗传背景均不存在显著的互作效应($P > 0.05$)。

表 3 生化基因(表)型对产蛋相关性状效应的群体间差异

性状	变幅	<i>Akp</i> (F)	<i>Akp</i> -2(+)	<i>Es</i> -1(AB)	<i>Es</i> -1(BC)	Tf(BB)
开产日龄	最小值	-3.96	-11.59	-9.25	-17.03	-11.32
	最大值	1.05	11.96	-4.60	3.30	1.31
	变异系数	-147.56	-2979.71	-30.03	-172.87	-158.40
40 周龄产蛋量	最小值	-3.30	-9.72	0.84	-17.02	-10.95
	最大值	6.46	4.04	20.87	5.86	7.81
	变异系数	415.36	-5128.63	108.44	-125.50	-410.17
60 周龄产蛋量	最小值	-19.36	-24.66	-95.48	-38.66	-27.83
	最大值	6.77	15.42	62.33	-7.32	30.86
	变异系数	-261.83	-2564.01	-639.15	-64.15	-7947.39
开产蛋重	最小值	-1.57	-3.27	-5.53	-5.64	-3.13
	最大值	0.45	2.20	-1.88	0.69	1.22
	变异系数	-70.27	-463.87	-54.77	-147.30	-120.18
36 周龄蛋重	最小值	-0.76	-6.42	-7.14	-8.75	-3.53
	最大值	3.96	2.78	0.95	-2.41	2.56
	变异系数	184.26	-1342.75	-91.26	-67.38	-476.31
开产体重	最小值	-80.23	-216.13	-159.28	-228.48	-75.92
	最大值	74.17	58.77	120.29	90.46	19.44
	变异系数	-401.04	-277.12	-232.66	-214.39	-227.29
36 周龄体重	最小值	-105.89	-237.93	-49.50	-203.53	-74.44
	最大值	72.44	39.09	22.08	54.78	101.53
	变异系数	2872.92	-294.55	-136.81	-110.53	1777.28

参 考 文 献

- 1 肖朝武. 家鸡血液淀粉酶多态性及其与鸡胚死亡率、孵化率关系. 中国畜牧杂志, 1988, 25(4): 3~5
- 2 吴显华等. 血液生化遗传标记在禽类建立高产品系中的理论与应用研究. 第三届全国畜禽遗传标记研讨会论文集汇编(苏州), 1992, 65~73
- 3 胡能书, 万贤国. 同工酶技术及其应用. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1988
- 4 Beadle G W, Tatum E L. Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. Proc. Nat. Acad. Sci., 1941, 27: 499~506
- 5 Braend I E. 用血型测定遗传变异性和帮助选择. 粮农组织动物生产和卫生文集, V 24: 《动物遗传资源保护与管理》, 1988, 186~199
- 6 Buvanendran V. Egg white polymorphisms and economic characters in the domestic fowl. Brit. Poultry Sci., 1967, 8: 119~130
- 7 Freeman B M, Messer L I. Genetic manipulation of the domestic fowl—a review. World's Poultry Sci. J., 1985, 41: 124~132
- 8 Grunder A A. Genetics of biochemical variants in chickens. In: Poultry Breeding and Genetics, 1991, 239~255
- 9 Hunter R L, Markert C L. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. Science, 1957, 125: 1294~1295
- 10 Jain R S, et al. Transferrin polymorphism and economic traits in White Leghorns. Indian J. Anim. Sci., 1990, 50: 970~974
- 11 Lowe K H, Washburn K W. A pleiotropic effect of a mutant haemoglobin type in chickens. Brit. Poultry Sci., 1971, 12: 235~244
- 12 Lush I E. The biochemical genetics of vertebrates except man. In: Neuberger, A., and E. L. Tatum. Frontiers of Biology., 1966, Vol. 3
- 13 Morton J R, et al. Association of blood group and protein polymorphisms with embryonic mortality in the chicken. Genetics, 1965, 51: 97~107
- 14 Shabalina A T, Iotova I T. Genetic polymorphism of blood esterase in chickens and its relation to resistance. Genet., 1977, 13: 801~825
- 15 Smithies O. Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. Biochem. J., 1955, 61: 629~641

1996-03-11 收稿, 1996-09-11 修回.