中国黄牛孟德尔性状基因频率估计的研究*

刘小林¹ 张慧林² 耿社民¹

(1 西北农业大学动物科学系, 陕西杨陵 712100)

(2 咸阳市秦都区畜牧兽医站, 陕西咸阳 712000)

摘要 系统阐述了中国黄牛传统的育种体制, 分析了中国黄牛育种史中, 显隐性完全的孟德尔性状的研究现状及基因频率计算方法和存在的问题。根据 Hardy-Weinberg 定律和中国黄牛育种体系特点, 提出了研究黄牛品种资源孟德尔性状基因频率计算的理论公式及其各种情况下的计算方法。

关键词 中国黄牛, 品种资源, 孟德尔性状, 基因频率

中图分类号 Q347, S823.812

黄牛孟德尔性状的研究是我国黄牛种质资源研究的重要方面。目前, 有关黄牛孟德尔性状的遗传、育种研究, 已从毛色、形态特征、致死、半致死性状、生理性状深入到了生化性状、血液蛋白位点及 DNA 多态性的领域。有关有显、隐性关系的孟德尔性状基因频率估计, 常洪等^[1,2]提出“中心产区系统随机整群抽样方法”, 给出了以“系统随机整群抽样”基因频率为基础的总体估计公式, 显示了该抽样方法和估计结果的高效性。前人^[3~7]对中国黄牛大部分主要品种的种质资源进行了广泛的研究, 取得了大量可喜的成就。然而, 在计算孟德尔性状显隐性完全的基因频率时, 一般以无选择的平衡群体(或公母具有相同选择方式的群体)对待, 用隐性类型的表型比例的平方根来计算隐性基因频率。由于尚无可靠的理论计算依据, 只能以“近似”的方法计算, 在应用中受到限制。为此, 本文利用遗传学原理, 对中国黄牛在特定育种方式下的基因频率计算进行了理论探讨, 推导出黄牛群体基因频率计算公式。

1 中国黄牛育种体制

纵观中国黄牛育种历史和繁殖交配制度可以知道, 一般黄牛繁殖群体, 仅选择少数体大强健的理想公牛个体留种, 其余均去势作役用, 母牛则凡是适繁个体, 不分优劣, 均用于繁殖(个别时期的个别品种记载有淘汰不良母牛个体的现象例外)。这种崇尚繁殖的习惯, 目前仍然被保持。长期以来, 我国黄牛各品种均沿袭这种选种选配方式, 形成了一套独特的中国黄牛育种体制。目前, 仅在特定育种机构和组织措施的个别品种的核心群(品种的一部分), 淘汰部分不理想母牛。我国黄牛育种方式的历史客观性, 明显区别于其他各国的家牛育种。就单个位点孟德尔性状而言, 显隐性完全时, 显性纯合子和杂合子不能区分, 在有不同选择的牛群中, 基因频率抽样调查, 常因选择而使群体各世代不能处于同一状

收稿日期: 1994-11-18

* 国家自然科学基金资助项目

态,造成基因频率计算上的困难。

2 基因频率计算的理论探讨

2.1 一般黄牛群体基因频率的计算

一般黄牛群体,每个世代对公牛进行表型选择,母牛不作任何选择,则杂合子和显性纯合子无法区分,就留种的两类公牛个体与母牛交配而言,仍然是随机的。根据 Hardy-Weinberg 定律^[8]可知,尽管每个世代都对公牛选择而打破平衡,但每个世代都在新的条件下随机交配,重新建立新的平衡。

设原始群体某性状的等位基因为 A 和 a,它们的频率分别为 p_0 和 q_0 ,三种基因型为 AA, Aa 和 aa,基因型频率分别为 D_0, H_0 和 R_0 ,则有 $D_0 = p_0^2, H_0 = 2p_0q_0, R_0 = q_0^2$ 。

经选择后公牛群体仅有 AA 和 Aa 为留种个体,所以

$$q_s = \frac{1}{2}H'_0 = \frac{1}{2} \frac{2p_0q_0}{2p_0q_0 + p_0^2} = \frac{q_0}{1 + q_0}$$

由于母牛不作任何选择,

所以 $q_{\bar{s}} = q_0$

留种的公牛群体和母牛群体相交配,下一代的基因频率为

$$\begin{aligned} q_1 &= \frac{1}{2}H_1 + R_1 \\ &= \frac{1}{2}(p_s \cdot q_{\bar{s}} + q_s \cdot p_{\bar{s}}) + q_s q_{\bar{s}} \\ &= \frac{1}{2}(q_s + q_{\bar{s}}) \\ &= \frac{q_0}{1 + q_0} \left(1 + \frac{1}{2}q_0\right) \end{aligned}$$

同理 $q_2 = \frac{q_1}{1 + q_1} \left(1 + \frac{1}{2}q_{(n-1)}\right)$

⋮
⋮

$$q_n = \frac{q_{(n-1)}}{1 + q_{(n-1)}} \left(1 + \frac{1}{2}q_{(n-1)}\right)$$

当在任一世代,从一个普通牛群随机抽样,得到一个样本关于黄牛某性状的两种表型比例即显性类型比例($D_n + H_n$)和隐生类型比例(R_n)时,可用公式

$$R_{(n)} = q_{(n-1)s} \times q_{(n-1)\bar{s}}$$

即 $R_{(n)} = \frac{q_{(n-1)}}{1 + q_{(n-1)}} \times q_{(n-1)}$

从而得 $q_{(n-1)}^2 - R_{(n)}q_{(n-1)} - R_{(n)} = 0$

$$q_{(n-1)} = [R_{(n)} \pm \sqrt{R_{(n)}^2 + 4R_{(n)}}]/2$$

进而得 $q_{(n)} = \frac{q_{(n-1)}}{1 + q_{(n-1)}} \left(1 + \frac{q_{(n-1)}}{2}\right)$

例:某黄牛群体历代淘汰黄毛色个体而选留红毛色个体公牛留种(红色 D $\xrightarrow{\text{显性}}$ 黄色 d, 稀释基因), 母牛不作任何选择。现在牛群黄色个体占 7%。请求出黄毛色(稀释)基因频率。解

$$\begin{aligned} \text{由于 } q_{(n-1)} &= [R_{(n)} \pm \sqrt{R_{(n)}^2 + 4R_{(n)}}] / 2 = (0.07 \pm \sqrt{0.07^2 + 4 \times 0.07}) / 2 \\ \therefore q_{(n-1)} &= (0.07 + 0.5338) / 2 = 0.3019 \\ \therefore q_{(n)} &= q_{(n-1)} / [1 + q_{(n-1)}] (1 + q_{(n-1)}) / 2 \\ &= [0.3019 / (1 + 0.3019)] [(1 + 0.3019) / 2] \\ &= 0.2669 \end{aligned}$$

该黄牛群体稀释基因频率为 0.2669。

2.2 公母均淘汰隐性类型的基因频率计算^[9]

当黄牛品种有育种组织和技术措施的核心群体, 两性均淘汰不理想的隐性类型时, 留种的公、母畜中杂合子和显性纯合子无法区分, 交配仍然是随机的。每代选择, 打破原来群体平衡, 在随机交配条件下又建立新的平衡。

设 原始群体基因 A 和 a 的频率为 p_0 和 q_0 , 三种基因型 AA、Aa、aa 的频率分别为 D_0, H_0, R_0 , 公母两性群体均淘汰隐性类型时, 留种群体仅有 AA 和 Aa 两类基因型的个体, 且不能区分, 故留种群体就该位点而言, 交配仍然是随机的。根据 Hardy-Weinberg 定律可知, 下一代牛群处于新的平衡状态。每个世代都进行选择, 但又是随机交配, 则各个世代在新的条件下, 建立新的平衡。这个过程可简单表示为

$$(AA, Aa, aa) \xrightarrow{p_0, q_0} (D_0, H_0, R_0) \xrightarrow{\text{选择}} (AA, Aa) \xrightarrow{p'_0, q'_0} (D'_0, H'_0) \xrightarrow{\text{随机交配}} (AA, Aa, aa) \xrightarrow{p_1, q_1} (D_1, H_1, R_1) \xrightarrow{\text{选择}} (AA, Aa) \dots$$

那么

$$\begin{aligned} P_0^2 &= D_0, & 2p_0q_0 &= H_0, & q_0^2 &= R_0 \\ q_0 &= \frac{1}{2} H_0 = \frac{1}{2} \frac{2p_0q_0}{p_0^2 + 2p_0q_0} = \frac{q_0}{1 + q_0} \\ q_0 &= q'_0 = \frac{q_0}{1 + q_0} \end{aligned}$$

同理

$$\begin{aligned} q_2 &= \frac{q_1}{1 + q_1} = \frac{q_0}{1 + 2q_0} \\ &\vdots \\ &\vdots \\ q_n &= \frac{q_{(n-1)}}{1 + q_{(n-1)}} = \frac{q_0}{1 + nq_0} \end{aligned}$$

由于每代选择后的留种群体随机交配,

所以

$$\begin{aligned} R_1 &= q_{0\delta}' \cdot q_{0\text{♀}}' = q_1 \cdot q_1 = q_1^2 \\ R_2 &= q_2^2 \\ &\vdots \\ &\vdots \\ R_n &= q_n^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \text{且} && R_1 \neq R_2 \neq \dots \neq R_n \\ & \therefore && q_1 \neq q_2 \neq \dots \neq q_n \end{aligned}$$

由此可知,在核心群体两性均屡代选择显性类型留种的情况下,基因频率可由以下两种方法求得。

1)在大群体随机交配情况下,可根据每代建立新的群体平衡的理论,直接可根据随机抽样调查所得的隐性类型比例 R ,求得基因频率,

$$\text{即} \quad q = R$$

2)已知某世代的基因频率 q_0 及经过选择的世代数 n ,可计算出 n 代选择后的基因频率^[10]

$$q_n = \frac{q_0}{1 + nq_0}$$

为应用方便,本文给出了已知世代的基因频率 q_0 ,选育世代数 n 及第 n 代的基因频率 q_n 的关系值(见附表)。

附表 各世代基因频率值变化表

n	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
1	0.0909	0.1667	0.2308	0.2857	0.3333	0.3750	0.4118	0.4444	0.4737
2	0.0833	0.1429	0.1875	0.2222	0.2500	0.2727	0.2917	0.3077	0.3214
3	0.0769	0.1250	0.1579	0.1818	0.2000	0.2143	0.2258	0.2353	0.2432
4	0.0714	0.1111	0.1364	0.1538	0.1667	0.1765	0.1842	0.1905	0.1957
5	0.0667	0.1000	0.1200	0.1333	0.1429	0.1500	0.1556	0.1600	0.1636
6	0.0625	0.0909	0.1071	0.1176	0.1250	0.1304	0.1346	0.1374	0.1406
7	0.0588	0.0833	0.0967	0.1053	0.1111	0.1154	0.1186	0.1212	0.1233
8	0.0555	0.0769	0.0888	0.0952	0.1000	0.1034	0.1061	0.1081	0.1098
9	0.0526	0.0714	0.0811	0.0869	0.0909	0.0938	0.0959	0.0976	0.0989
10	0.0500	0.0667	0.0750	0.0800	0.0833	0.0857	0.0875	0.0889	0.0900
11	0.0476	0.0625	0.0698	0.0741	0.0769	0.0789	0.0805	0.0816	0.0836
12	0.0455	0.0588	0.0652	0.0690	0.0714	0.0732	0.0745	0.0755	0.0763
13	0.0435	0.0555	0.0612	0.0645	0.0667	0.0682	0.0693	0.0702	0.0709
14	0.0417	0.0526	0.0577	0.0606	0.0625	0.0638	0.0648	0.0656	0.0662
15	0.0400	0.0500	0.0545	0.0571	0.0588	0.0600	0.0608	0.0615	0.0621
20	0.0330	0.0400	0.0429	0.0444	0.0455	0.0462	0.0467	0.0471	0.0474

3 结果与讨论

1)本文根据 Hardy-Weinberg 定律要点^[8]“任何一个大群体,无论其基因频率如何,只要经过一代随机交配,一对常染色体基因频率就达到平衡”,利用家畜育种选择理论,提出了中国黄牛孟德尔性状基因频率计算方法。

2)根据中国黄牛传统育种体制和中国劳动群众崇尚耕牛繁殖的特点,以及我国黄牛群体一般只对公牛选择而不淘汰母牛的客观事实,提出了在此种条件下,孟德尔性状基因频率的计算公式,弥补了前人^[3~7]一般以隐性类型比例的平方根估计基因频率的缺陷。

3)中国固有黄牛各品种,选育提高是最根本的育种方法,仅对种公牛选择而对母牛不作任何选择具有普遍性,个别时期的小范围对母牛也进行选择 and 淘汰也是偶然的和局部

的,建立合乎客观实际、具有普遍指导意义的计算公式是必要的。本文既提出了一般情况下的计算公式,也提出了特殊条件下的计算方法和计算公式,应用中按育种体制选择合适的计算公式。

4)随着中国黄牛品种资源保护、评价和开发利用研究的不断深入,黄牛育种水平迅速提高,传统的育种体制会逐渐改进,各种新的育种制度会广泛应用,建立新育种体制下的基因频率计算公式是这一研究领域的发展方向。

5)黄牛群体基因频率抽样调查中,个体间有世代重叠,是影响计算结果准确性的因素之一。牛群个体间的血缘交差是个体间断代的根本困难,尚无解决的办法。

参 考 文 献

- 1 常洪,耿社民,武彬等.中国黄牛品种遗传检测抽样方法的研究.黄牛杂志,1989(3):1~6
- 2 常洪,耿社民,武彬等.中国黄牛品种基因频率抽样估计效率的研究.西北农业大学学报,1989(3):30~37
- 3 常洪,耿社民,武彬等.中国黄牛品种遗传检测抽样方法的研究(续).黄牛杂志,1989(4):1~5
- 4 陈幼春,常洪.编制中国牛种体型外貌调查提纲的探讨.中国黄牛,1987(3):75~77
- 5 常洪,耿社民,武彬等.秦川牛抽样遗传检测报告.西北农业大学学报,1990(4):57~62
- 6 邱怀,巨智勇,阎世诚等.安西牛种质特性研究.黄牛杂志,1989(1):27~30
- 7 耿社民,常洪,武彬等.西镇牛种质特性研究.黄牛杂志,1991(1):28~30
- 8 郭平仲编著.群体遗传学导论.北京:农业出版社,1993,17~21
- 9 张慧林,刘小林.秦川牛选育方法的探讨.黄牛杂志 1991(4):14~16
- 10 常洪,黄泽荣著.黄牛育种.北京:环境科学出版社,1988.81~82

Estimating of Gene Frequency on Mendelian Characters of Chinese Yellow Cattle

Liu Xiaolin¹ Zhang Huiling² Gen Shemin¹

(1 Department of Animal Science, Northwestern Agricultural University, Yangling, Shaanxi, 712100)

(2 Animal Husbandry and Veterinary Station of Qindu District, Xianyang, Shaanxi, 712000)

Abstract This paper has made a systematic description of the traditional breeding systems of Chinese Yellow Cattle, analyzed the current situation, gene frequency calculation methods and the existing problems in the research of mendelian characters with complete dominance-recessive in the breeding history of Chinese Yellow Cattle, and also put forward a new theoretical formula for estimating gene frequency of Mendelian characters of yellow cattle group based on Hardy-Weinberg principle and the breeding system characteristics of Chinese Yellow Cattle, and the calculation method under various conditions.

Key words Chinese Yellow Cattle, variety resources, Mendelian characters, gene frequency