

年龄结构对群体近交遗传漂变的作用*

王金良 邱 怀

(西北农业大学畜牧系, 陕西杨陵·712100)

摘 要 将 Leslie 年龄结构矩阵加上控制项(人工淘汰)引入家畜保种群, 创建了世代重叠群体的计算机模拟保种模型, 并用该模型模拟了年龄结构对秦川牛群近交及基因丢失概率的影响。研究发现, 各种家系后代供量方差及世代间隔因群体年龄结构的改变而变化; 母牛年龄结构对群体近交及遗传漂变有极显著影响, 延长母牛使用年限既可增大世代间隔, 又可降低公牛女儿供量方差, 从而增强了保种效果。相较而言, 公牛年龄结构的影响不明显。

关键词 Leslie 矩阵, 世代重叠群体, 近交, 遗传漂变, 保种, 计算机模拟 自交

中图分类号 S813.1, O242.1, S126

世界范围内家畜遗传资源的危机已引起人们的普遍关注。然而, 对于保种这一特殊的应用小群体遗传学问题, 至今尚未成熟的理论法则可资遵循。已有的保种研究结果多以世代离散群体为对象, 对于世代重叠的家畜群体不尽适用。据 Hill 研究^[1], 对世代重叠群体, 即使个体死亡纯属随机, 存活个体间无繁殖力差异, 近交速率仍高于期望值; 当死亡呈指数分布时, 近交速率几乎比理论值高3倍^[2]。近来, 有人研究了世代重叠群体的近交有效规模、方差有效规模^[3,4]及短期内的近交过程^[5,6], 但未见有关年龄结构对保种群体遗传漂变的报道。本文以秦川牛为对象, 探讨公、母牛年龄结构对群体近交及遗传漂变的影响。

1 材料与方 法

1.1 材 料

以陕西省秦川牛场秦川牛保种群1965~1990年期间所有系谱记录为材料, 统计秦川牛年龄特异存活率及年龄特异繁殖率。

1.2 群体动态模型

以扩展 Leslie 矩阵模型为基础, 加进人工控制项(淘汰), 得到如下群体发展模型:

$$N_{t+1} = LN_t - C$$

其中 L 为 Leslie 矩阵, 其元素为群体年龄特异存活率及繁殖率; C 为控制项, 若设 i 龄公牛和母牛的淘汰数分别为 C_m^i 和 C_f^i , 则有

$$C = (C_f^1 C_f^2 \dots C_f^m C_m^1 C_m^2 \dots C_m^m)$$

N_{t+1} 和 N_t 分别为 $t+1$ 和 t 年时的群体结构。首先将群体分为公牛群(M)和母牛群(F), 然后以1岁为单位, 将公牛群和母牛群分别划分成 m 和 n 个年龄级, m 和 n 分别为公、母牛

收稿日期: 1992-04-20.

* 国家自然科学基金资助项目。

的最大存活年龄,则有: $N_t = (F_1^t F_2^t \cdots F_n^t M_1^t M_2^t \cdots M_n^t)$

为提高保种效果,保种群的规模及结构应保持世代不变,即要求: $N_{t+1} = N_t$, 所以有: $N = LN - C$. 据此式,给定控制向量 C ,就可求得稳定的群体年龄结构。

1.3 近交系数的迭代计算

根据个体间的亲缘关系迭代计算每年所有在群个体间的共祖系数 $G_{ij}^{(t)}$, 则群体平均近交系数为 $F = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (2G_{ii} - 1)$, 其中 N 为群体规模。

1.4 基因丢失概率的计算

若基因 A 在群体中概率为 0, 则该基因丢失。若 n 次重复试验中有 m 次发生 A 基因丢失, 则该基因丢失概率计为 $P = m/n$ 。

1.5 模拟试验

设群体由 30 头公牛和 100 头母牛组成, 并稳定不变, 随机交配、随机留种, 无选择、突变、迁移的干扰; 初始基因频率为 0.1, 则其等位基本频率为 0.9; 初始群个体的近交系数及个体间共祖系数均为 0。

公母牛各取 5 种年龄结构, 构成 10 个模拟试验, 每个试验重复 250 次, 每次模拟 200 年群体平均近交系数及基因丢失概率的变化。

模拟程序用通用 FORTRAN77 写成, 伪随机数用著名的 Lewis 法产生⁽⁶⁾。

2 结果与分析

2.1 母牛年龄结构的影响

在公牛年龄结构不变时, 5 种母牛年龄结构 (表 1) 对群体平均近交系数的影响见附图。

由附图可看出, 母牛年龄结构对近交有显著影响。年龄结构从 V 到 I, 母牛群年龄级逐渐增多, 牛群平均年龄逐渐增大 (通过减少老龄母牛的淘汰), 结果导致近交明显降低。分析其原因, 发现淘汰老龄母牛, 虽然使得母牛家系后代供量方差略有下降, 但却明显增加了公牛家系女儿供量方差及协方差 (模拟试验结果见表 2); 不仅如此, 老龄母牛的淘汰还明显缩短了世代间隔。与年龄结构 V 相比, 结构 I 使得 $\sigma_{m,t}$ 降低了 3.07, 平均世代间隔却增加了 1.57 年, 从而增大了群体有效规模。

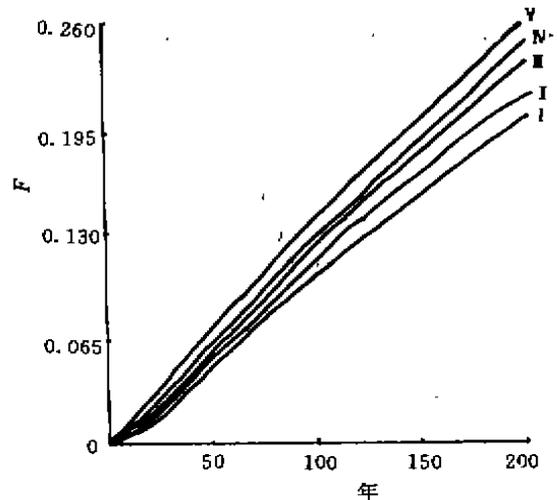


图1 母牛群5种年龄结构下的近交系数

表1 5种母牛年龄结构

结构	年 龄 级															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
I	9.9	9.3	9.2	9.1	8.8	8.1	7.4	6.5	6.1	5.7	5.1	4.5	3.6	2.8	1.9	1.1
II	10.8	10.2	10.1	10.0	9.7	8.9	8.1	7.1	6.7	6.3	5.6	5.0	0.5			
III	12.6	11.8	11.7	11.6	11.2	10.3	9.4	8.3	6.8	4.4	1.9					
IV	13.7	12.9	12.8	12.6	12.3	11.3	10.3	7.0	4.6	2.3						
V	15.9	14.9	14.8	14.6	14.2	13.1	11.9									

表2 各种家系后代供量方差及世代间隔

结 构	后代供量方差						世代间隔				
	σ_{m}^2	σ_{f}^2	$Cov_{(m,mf)}$	σ_{m}^2	σ_{f}^2	$Cov_{(fm,ff)}$	GI_{mm}	GI_{mf}	GI_{fm}	GI_{ff}	GI
I	1.24	3.61	0.45	0.44	1.22	0.09	5.64	5.62	8.22	8.27	6.94
II	1.21	4.06	0.42	0.37	1.12	0.05	5.65	5.60	7.30	7.26	6.45
III	1.21	4.80	0.52	0.32	1.06	0.01	5.62	5.62	6.39	6.26	5.97
IV	1.20	5.44	0.60	0.29	1.01	0.00	5.64	5.60	5.93	5.81	5.75
V	1.19	6.68	0.68	0.24	0.87	0.03	5.70	5.63	5.07	5.07	5.37

注: $\sigma_{m}^2, \sigma_{f}^2$ 和 $Cov_{(m,mf)}$ 分别代表公牛的儿子、女儿供量方差及儿子供量与女儿供量协方差, $\sigma_{m}^2, \sigma_{f}^2$ 和 $Cov_{(fm,ff)}$ 代表母牛的相应量, $GI_{mm}, GI_{mf}, GI_{fm}, GI_{ff}$ 和 GI 分别代表父-子、父-女、母-子、母-女4种家系世代间隔与平均世代间隔。

Hill^[9] 提出, 理想的世代重叠群体有效规模计算公式为:

$$\frac{1}{Ne} = \frac{1}{16ML} [2 + \sigma_{mm}^2 + 2(\frac{M}{F})Cov_{(mm,mf)} + (\frac{M}{F})^2 \sigma_{mf}^2] + \frac{1}{16FL} [2 + (\frac{F}{M})^2 \sigma_{fm}^2 + 2(\frac{E}{M})Cov_{(fm,ff)} + \sigma_{ff}^2]$$

其中 M, F 和 L 分别代表每年留种的公畜数、母畜数及平均世代间隔。

将表2数据代入上式, 可计算出5种母牛年龄结构下的世代有效规模 (Ne), 表3中同时列出近交系数模拟值及根据模拟值用黄金分割法^[10] 拟合公式 $F_t = 1 - (1 - 1/2Ne)^t$ 得到的 Ne 拟合值作对比。由表3可见, 5种年龄结构下近交系数及 Ne 理论值均与实际模拟结果接近, 说明 Hill 的公式是适合的。

表3 近交系数和 Ne 理论值与模拟结果的比较

结 构	Ne		200年时近交系数	
	理论值	拟合值	理论值	模拟值
I	65.58	71.68	0.1974	0.1887
II	65.38	68.49	0.2112	0.2053
III	63.82	67.11	0.2310	0.2242
IV	62.83	66.42	0.2419	0.2352
V	60.46	64.99	0.2653	0.2531

母牛年龄结构对群体基因丢失概率也有明显影响。年龄结构从 V 到 I, 群体基因丢失概率趋于减小, 不过由于模拟次数少, 误差大, 因而不象对近交的作用那么明显 (模拟结果略)。可以认为, 适当延长母牛使用年限, 既能降低群体近交又可有效地控制遗传漂变。

2.2 公牛年龄结构的影响

由于公牛年龄结构的改变,一般总伴随着各家系后代供量方差与世代间隔发生相同方向的变化(数据略),二者作用相抵结果群体年有效规模变化不大。所以公牛年龄结构对群体近交及基因丢失的影响均不如母牛明显。这与 Hill^[11], Turner and Young^[12]的结论不一致。他们认为,对于规模与年龄结构稳定的世代重叠群体,淘汰老龄公畜,加快公畜群周转,可大大提高群体年有效规模。其分析模型是以各家系后代供量的 Poisson 分布及公畜各年龄级特异存活率相等且均为100%为前提,这显然与本模拟试验不符。实际群体中公畜并非100%存活,其死亡率有年龄特异性;世代重叠群体即使实行完全随机留种,各家系后代供量也并非 Poisson 分布,且供量方差随年龄结构的改变而发生较大变化(表2)。因此,作者认为,Hill 等人的理论模型能否在保种实践中应用尚需进一步研究。

3 结 论

1)世代重叠群体各种家系后代供量方差及世代间隔均随年龄结构的改变而发生明显变化,因而年龄结构是控制群体近交与遗传漂变的重要因素。

2)延长母牛使用年限,既能增大世代间隔,又可降低公牛的女儿供量方差,从而提高了保种效果。

3)公牛年龄结构对群体近交及遗传漂变的作用均不明显。

参 考 文 献

- 1 Hill W G. Selection with overlapping generations. In: Pollak E, Kempthorne O, Baily T B *et al.* Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics. Iowa, Iowa State University Press, 1977, 367~377
- 2 Felsenstein J. Inbreeding and variance effective numbers in populations with overlapping generations. *Genetics*, 1971, 68:581~597
- 3 Emigh T H. the dynamics of finite haploid populations with overlapping generations. 1. Moments, fixation probabilities and stationary distributions. *Genetics*, 1979, 92:323~337
- 4 Emigh T H, Pollak E. Fixation probabilities and effective population numbers in haploid populations with overlapping generations. *Theoret Popul Biol*, 1979, 15:86~107
- 5 Jonson d L. Inbreeding in populations with overlapping generations. *Genetics*, 1979, 87:581~591
- 6 Choy S C, Weir B S. Exact inbreeding coefficients in populations with overlapping generations. *Genetics*, 1978, 89:591~614
- 7 Falconer D S. Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. New York: Longman, 1981, 80~83
- 8 Áverill M L, Kelton W D 著, 惠益民, 侯炳辉, 阿 良译. 模拟系统的建模与分析. 北京: 清华大学出版社, 1987, 204
- 9 Hill W G. A note on effective population size with overlapping generations. *Genetics*, 1979, 92:317~322
- 10 王金良. 四种生长曲线的一种简便拟合方法及其 Basic 程序, 计算机农业应用, 1989(2), 49~51
- 11 Hill W G. Estimation of genetic change. I. General theory and design of control populations. *Anim Bree Abst*, 1972, 40(1), 1~15
- 12 Turner H N, Young S. Quantitative genetics in sheep breeding. New York: Cornell University Press, 1969, 332

Effect of Age Structure of Inbreeding and genetic Drift in animal Populations

Wang Jinliang Qiu Huai

(Department of Animal Science of animal Northwestern Agricultural University, Yangling, Shanxi, China, 712100)

Abstract Using the Leslie matrix plus and artificial control vector (culling) in the domestic animal population, a computer simulation model of conservation in populations with overlapping generations was developed, and it was utilized to simulate the effect of age structure of the inbreeding and gene less probabilities in Qinchuan cattle conservation population. Results showed that in populations with overlapping generations, even mating and selection were purely at random, family sizes were still not in Poisson distribution, and the variance of family sizes changed with different age structures. Age structure of cow population had a significant effect on both inbreeding and genetic drift. Prolonging cow in-herdtime could increase generation interval and decrease the variance of father-daughter family sizes so that the conservation results could increase. The effect of sire age structure was relatively low.

Key words Leslie matrix, populations with overlapping generations, inbreeding, genetic drift, conservation of cow breeds, computer simulation

欢 迎 订 阅

1994年《西北农业学报》(季刊)

《西北农业学报》是西北五省(区)农业科学院和新疆青海畜牧(兽医)科学院联合主办的农牧业学术期刊。主要报道体现西北地方特色的农牧业各专业学科在基础理论研究和应用技术理论研究方面,具有创见的学术论文、领先水平的科研成果学术报告及有新意的综述等。主要读者对象是国内外农牧业科技人员,农业院校师生及高级农业技术管理和推广人员。

本刊为季刊,16开本,96页,另附进口版纸图版2~4页。国内外公开发行,邮发代号52-111,每期定价1.5元,全年6元。国外代号04380。

编辑部地址:陕西杨陵镇,陕西省农业科学院

《西北农业学报》编辑部 邮编:712100