

### 3 周龄蛋鸡体质量性连锁遗传效应分析

郭军, 曲亮, 窦套存, 沈曼曼, 胡玉萍, 王克华\*

(江苏省家禽科学研究所, 江苏 扬州 225125)

**摘要:** 以白菜航鸡、绿壳蛋鸡为亲本, 构建  $F_2$  资源群体, 进行蛋鸡早期体质量遗传评估。结果表明: Z 染色体基因对蛋鸡早期体质量加性遗传方差有贡献; 遗传模型固定效应包括品种、世代及近交系数; 蛋鸡  $F_2$  分离群体 3 周龄体质量遗传力为  $0.52 \pm 0.03$ , 其中 Z 染色体遗传力为  $0.07 \pm 0.02$ 。蛋鸡早期体质量遗传评估时应考虑性染色体连锁遗传效应的影响; 3 周龄蛋鸡体质量属于中等偏高遗传力性状, 可通过个体选育获取遗传进展。

**关键词:** 鸡; 遗传力; 性连锁效应; 混合模型方程组; 限制最大似然法

中图分类号: S831.2

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2018)06-0645-05

### Effects of sex linkage genetic variances on chick's body weight at third week age

GUO Jun, QU Liang, DOU Taocun, SHEN Manman, HU Yuping, WANG Kehua\*

(Jiangsu Institute of Poultry Science, Yangzhou, Jiangsu 225125, China)

**Abstract:** To understand the genetic parameters for early body weight of hens, we used White leghorn reciprocal crossing with the blue eggshell hens to generate  $F_2$  population and then performed genetic analysis. The results showed genes on Z chromosome contributed to the genetic additive variances of early body weight. The fix effects included breed, generation and inbreeding coefficients. The heritability on body weight at the age of 3 week in  $F_2$  population was  $0.52 \pm 0.03$ , and  $0.07 \pm 0.02$  contributed from Z chromosome. Our study indicated that genetic evaluation on the early body weight should include the sex linkage effect. The heritability estimates were moderate to high for the body weight at the third week. For further study, it is better to select individual culture.

**Keywords:** chicken; heritability; sex linkage effect; mixed model equations; REML

性染色体基因对畜禽生长、发育及生殖等生命史性状有着重要调控作用。预测育种值通常只考虑常染色体遗传关系, 忽略了性染色体对加性遗传方差的贡献<sup>[1]</sup>。鸡的 Z 染色体长度为 82.3 Mb, 容纳了一些养禽生产上有着重要应用价值的基因, 如与鸡的矮小性状有关的 *dw* 基因<sup>[2-3]</sup>、与羽毛生长速度有关的催乳素受体基因<sup>[4]</sup>、与横斑羽有关的 *CDKN2A* 基因<sup>[5]</sup>、与金银羽有关的 *SLC45A2* 基因<sup>[6]</sup>等。果蝇等模式生物研究结果<sup>[7-9]</sup>表明, 主导性别分化的遗传因素位于性染色体上。BOA-AMPONSEM 等<sup>[10]</sup>

以白菜航鸡双向选择系为试验材料, 通过正反交以及回交试验, 发现 4 周龄鸡体质量以及脾脏质量受性连锁遗传效应影响。BRUNSON 等<sup>[11]</sup>以新汉普夏与 Oklabar 鸡进行双列杂交, 结果表明, 10 周龄鸡体质量和胸角受性染色体连锁遗传效应影响。BRIGGS<sup>[12]</sup>以 Fayoumi 鸡与横斑洛克-洛岛红杂交合成正反交以及回交, 有效消除母体效应及杂交优势的影响, 结果表明, Z 染色体影响鸡早期体质量, W 染色体对早期体质量没有贡献。蛋鸡早期体质量与产蛋性能整齐度存在关联, 也与饲料消耗有关,

收稿日期: 2018-04-28

修回日期: 2018-08-31

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-40-K01); 江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(16)1008)

作者简介: 郭军(1971—), 男, 黑龙江牡丹江人, 博士, 副研究员, 主要从事家禽数量遗传学研究, guojun.yz@gmail.com; \*通信作者, 王克华, 博士, 研究员, 主要从事家禽育种学研究, sqbreeding@126.com

因此,3 周龄体质量可列入蛋鸡遗传改良的主选性状<sup>[13-14]</sup>。国内外学者已通过不同的遗传学试验来评估性染色体连锁遗传效应,但少见以动物模型评估性染色体加性遗传方差占比。尽管 FERNANDO 和 GROSSMAN<sup>[15]</sup>建立了性染色体遗传关系矩阵,但尚未用到畜禽育种生产。本研究中,以正反交组建蛋鸡 F<sub>2</sub> 资源群体,采用分子矩阵和 Z 染色体遗传关系矩阵分析加性遗传方差组分,旨在为地方鸡种遗传评估及选育提供支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验鸡

2011 年 8 月,以东乡绿壳蛋鸡、白菜航鸡为亲本,依照 F<sub>2</sub> 设计,组建正反交资源群体。2012 年 4 月, F<sub>1</sub> 代雏鸡 1 581 只,其中正交群体(绿壳蛋鸡×白菜航鸡)552 只鸡。2013 年 1 月,以 49 只 F<sub>1</sub> 代公鸡、639 只 F<sub>1</sub> 代母鸡繁殖 F<sub>2</sub> 群体, F<sub>2</sub> 代雏鸡 3 749 只,其中 1 744 只母鸡。F<sub>2</sub> 代出雏时不淘汰弱雏,育雏期、育成期尽量保证生活力较弱个体能够存活。试验鸡只单笼饲养,单独戴翅号。笼具为 3 层阶梯式。试验鸡饲喂常规饲料(粗蛋白占 16.5%,饲料代谢能为 11 511 kJ/kg)。机械化喂料、清粪。每世代第 3 周称体质量。资源群体相关信息参见文献[16]。

### 1.2 统计方法

原始数据共有 5 538 条,去除性别不明个体记录 302 条,去除翅号相同但体质量不同记录 18 条,去除极端值记录(3 倍标准差之外)29 条,剩余 5 189 条。应用 SPSS Statistics 21 进行独立样本 *t* 检验,分析 F<sub>1</sub> 母鸡正反交群体早期体质量差异和分析世代、近交系数对体质量的影响,确定进入固定效应的因素。以 R 软件包 ggplot2 绘制箱线图<sup>[17]</sup>。应用 Wombat 以个体动物模型剖分 3 周龄体质量表型方差,估计其遗传力<sup>[18]</sup>。蛋鸡 3 周龄体质量可用 3 个模型表达。

常染色体遗传模型 I,  $y_i = \beta_0 + X\beta_i + Aa_i + \varepsilon_i$ ; 常染色体和 Z 染色体遗传模型 II,  $y_i = \beta_0 + X\beta_i + Aa_i + Zd_i + \varepsilon_i$ ;

模型 II 基础上,个体近交系数作为协变量 III,  $y_i = \beta_0 + X\beta_i + Aa_i + Zd_i + \varepsilon_i$ ,  $COV = F_{i0}$ 。

其中:  $y_i$  为第  $i$  只鸡体质量;  $\beta_0$  为斜率;  $\beta_i$  为固定效应;  $a_i$  是常染色体加性遗传效应;  $d_i$  是 Z 染色体加性遗传效应;  $X$ 、 $A$ 、 $Z$  分别为固定效应、常染色体加性遗传效应、Z 染色体加性遗传效应的指示矩阵;  $COV$  为协变量,  $F_i$  为个体近交系数;  $\varepsilon_i$  是残差效应。

A 矩阵也称为分子矩阵,其逆矩阵可以通过系谱计算得出<sup>[19-20]</sup>。计算 Z 染色体关系矩阵的逆矩阵需要系谱和性别信息<sup>[15]</sup>。Z 染色体遗传关系矩阵由 R 软件包 animalINLA 求逆<sup>[21]</sup>。依据资源群体系谱数据,由 Endog V4.8 计算获得个体近交系数<sup>[22]</sup>。Z 染色体与常染色体传递方式不同,雌性个体仅接受其父亲的 Z 染色体,因而,雌性个体 Z 染色体遗传方差仅有雄性个体的一半。遗传力计算公式参见文献[1]。

## 2 结果与分析

### 2.1 3 周龄蛋鸡体质量表型值

亲代东乡绿壳蛋鸡平均体质量为(102.10±14.52) g,白菜航鸡平均体质量为(151.92±16.32) g, F<sub>1</sub> 代平均体质量为(135.13±20.85) g, F<sub>2</sub> 代平均体质量为(144.93±18.86) g。各世代 3 周龄体质量中位数、四分位数及数据对称性见图 1。亲本、F<sub>1</sub> 代与 F<sub>2</sub> 代 3 周龄体质量平均值的差异有统计学意义( $P < 0.01$ ),遗传模型固定效应宜包含品种及批次效应。F<sub>1</sub> 代母体效应通过 F<sub>1</sub> 代公鸡正交组(父本为绿壳蛋鸡,母本为白菜航鸡)与反交组体质量差值获得。2 组体质量平均值的差异有统计学意义( $P < 0.001$ ),方差齐性相等,正交组体质量比反交组的高 17.817 g。F<sub>1</sub> 代正交组母鸡去除母体效应后与反交组相比较,正交组体质量比反交组的高 2.15 g,方差齐性不等,2 组平均值的差异有统计学意义( $P < 0.05$ )。正反交试验统计结果表明,Z 染色体遗传效应影响蛋鸡 3 周龄体质量。

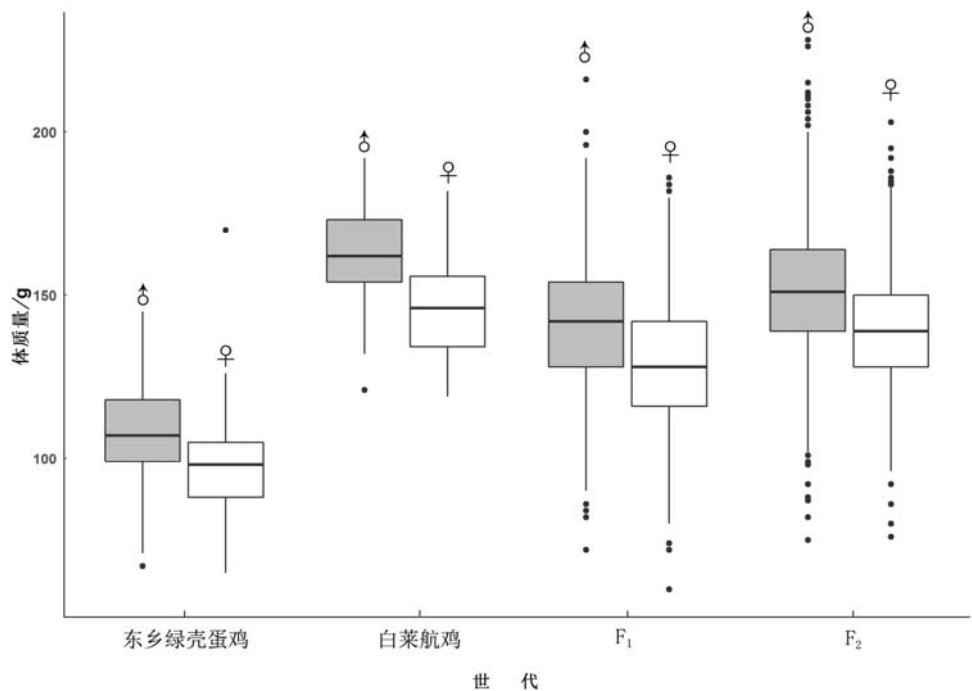


图1 东乡绿壳蛋鸡与白莱航鸡资源群体3周龄体质量箱线图

Fig.1 Boxplot on the body weight at the age of 3-week old for Dongxiang Blue shelled chickens crossbred with White leghorn

2.2 3 周龄蛋鸡的遗传力

资源群体 3 个世代 3 周龄体质量遗传模型比较见表 1。模型 II 没有考虑近交系数对加性遗传方差的影响。由表 1 可知，模型 II 对应的 *AIC*、*BIC* 比模型 III 的高，表明模型 III 更接近于真模型。3 个模型中，模型 I 剖分的加性遗传方差最高，模型 I 的残差也最高(表 2)。模型 II、III 所剖分的性连锁遗传方差来源于残差和常染色体加性遗传方差。模型 III 估计的 3 周龄蛋鸡体质量遗传力最高。

表1 遗传评估模型比较

Table 1 The model comparison based on AIC and BIC			
模型	最大似然值对数	AIC	BIC
I	-17 408.87	34 821.74	34 834.846
II	-20 931.70	41 869.41	41 889.070
III	-20 913.33	41 832.65	41 852.310

表2 3周龄蛋鸡体质量方差组分及遗传力

Table 2 Variance components and heritability on body weight at 3 weeks in layer				
模型	加性遗传方差	性连锁遗传方差	残差	遗传力
I	164.14±15.70		198.59±9.36	0.45±0.03
II	146.08±14.44	40.45±6.69	166.26±8.30	0.51±0.03
III	146.30±14.49	40.57±6.70	165.93±8.32	0.52±0.03

3 结论与讨论

除了 *dw* 基因之外，鸡 Z 染色体上还存在其他一些影响早期体质量的遗传座位。HOCKING 等<sup>[23]</sup>以白莱航鸡与罗斯 308 肉鸡杂交建立分离群体，分析鸡早期生长性状及羽毛发育性状，在 Z 染色体 127 cM 附近检测到与 3 周龄体质量显著关联的 QTL。PODISI 等<sup>[24]</sup>以微卫星为标记，分析罗斯林研究所肉鸡-蛋鸡资源群体体质量、Gompertz 参数与标记连锁关系，Z 染色体 127 cM 检测 3 周龄体质量 QTL、119 cM 检测 6 周龄体质量 QTL、117 cM 检测 12 周龄体质量 QTL。近来，LIEN 等<sup>[25]</sup>以台湾地方鸡种与洛岛红鸡组建 F<sub>2</sub> 资源群体，以 60 K 基因芯片进行基因分型，经过全基因组连锁分析和关联分析，在 Z 染色体前列腺素 E 受体 4 附近检测到与鸡早期体质量、胫长相关的基因组水平显著性遗传座位。以上研究从基因水平表明鸡 Z 染色体存在影响早期体质量的分子标记，本研究结果与其互为印证。

鸡的早期体质量属于中等遗传力性状。本研究结果高于 BEGLI 等<sup>[26]</sup>、ROVADOSCKI 等<sup>[27]</sup>、MOGHADAM 等<sup>[28]</sup>和低于 DRUYAN 等<sup>[29]</sup>的研究结果。DRUYAN 等报告的遗传力标准误为 0.20，本研究结果也在其置信区间内。本研究获得的遗传力高

于其他团队研究结果,可能与所用试验素材为  $F_2$  分离群体有关,也可能与遗传模型加入 Z 染色体遗传关系矩阵有关。残差值大小也是模型选择标准之一。残差包括环境方差、未拆分的上位性方差和显性方差,育种实践中多选用残差值较小的遗传模型。基于残差值标准,模型 III 为本研究首选模型。

本研究中,将 Z 染色体遗传关系矩阵整合到动物模型,针对绿壳蛋鸡-白莱航鸡  $F_2$  分离群体 3 周龄体质量开展遗传评估。结果表明:世代、亲代品种以及近交系数对蛋鸡早期体质量有重要影响,如果遗传模型固定效应不考虑这些因素,遗传力估值将出现偏差;遗传模型加入 Z 染色体遗传关系矩阵后,残差减小,遗传力估计值升高,每世代将获得更多遗传进展;蛋鸡早期体质量属于中等偏高遗传力性状,宜选用个体选育获取遗传进展。遗传模型考虑到性连锁遗传效应后,虽然增加了性别识别工序、增多计算量,但将会获得更多遗传收益,有利于蛋鸡早期体质量的选择。随着计算技术迅猛发展以及雏鸡性别识别技术日益完善,越来越多的家禽遗传评估工作将会考虑到性别连锁效应。

#### 参考文献:

- [1] LARSEN C T, HOLAND A M, JENSEN H, et al. On estimation and identifiability issues of sex-linked inheritance with a case study of pigmentation in Swiss barn owl (*Tyto alba*) [J]. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(9): 1555-1566.
- [2] 王克华, 郭军, 龚套存. 鸡性连锁矮小基因研究与应用[J]. *吉林农业科学*, 2013, 38(1): 44-49.
- [3] BURNSIDE J, LIOU S S, COGBURN L A. Molecular cloning of the chicken growth hormone receptor complementary deoxyribonucleic acid: mutation of the gene in sex-linked dwarf chickens[J]. *Endocrinology*, 1991, 128(6): 3183-3192.
- [4] ELFERINK M G, VALL E A A, JUNGIERUS A P, et al. Partial duplication of the *PRLR* and *SPEF2* genes at the late feathering locus in chicken[J]. *BMC Genomics*, 2008, 9: 391.
- [5] HELLSTRÖM A R, SUNDSTRÖM E, GUNNARSSON U, et al. Sex-linked barring in chickens is controlled by the *CDKN2A/B* tumour suppressor locus[J]. *Pigment Cell and Melanoma Research*, 2010, 23(4): 521-530.
- [6] GUNNARSSON U, HELLSTRÖM A R, TIXIER-BOICHARD M, et al. Mutations in *SLC45A2* cause plumage color variation in chicken and Japanese quail[J]. *Genetics*, 2007, 175(2): 867-877.
- [7] BADYAEV A V, HILL G E. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34(1): 27-49.
- [8] PARISI M, NUTTALL R, NAIMAN D, et al. Paucity of genes on the *Drosophila* X chromosome showing male-biased expression[J]. *Science*, 2003, 299: 697-700.
- [9] SÆTRE G P, BORGE T, LINDROOS K, et al. Sex chromosome evolution and speciation in *Ficedula* flycatchers[J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2003, 270: 53-59.
- [10] BOA-AMPONSEM K, LARSEN C T, DUNNINGTON E A, et al. Mode of inheritance of unselected traits in lines of chickens selected for high or low antibody response to sheep red blood cells 1. resistance to marble spleen disease virus and juvenile body weight[J]. *Poultry Science*, 1998, 77(8): 1073-1080.
- [11] BRUNSON C C, GODFREY G F, GOODMAN B L. Types of gene action in the inheritance of ten-week body weight and breast angle in broilers[J]. *Poultry science*, 1956, 35(3): 524-532.
- [12] BRIGGS D M. Influence of sex chromosomes and maternal effects on production traits in the fowl[D]. Ames: Iowa State University, 1971.
- [13] RENEMA R A, RUSTAD M E, ROBINSON F E. Implications of changes to commercial broiler and broiler breeder body weight targets over the past 30 years[J]. *World's Poultry Science Journal*, 2007, 63(3): 457-472.
- [14] ARTHUR J A, ALBERS G A A. Industrial perspective on problems and issues associated with poultry breeding[M]//MUIR W M, AGGREY S E. *Poultry Genetics, Breeding and Biotechnology*. Wallingford: CABI Publishing, 2003: 1-12.
- [15] FERNANDO R L, GROSSMAN M. Genetic evaluation with autosomal and X-chromosomal inheritance[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 80(1): 75-80.
- [16] 郭军, 王克华, 曲亮, 等. 应用随机回归模型分析蛋鸡蛋黄质量遗传参数[J]. *南京农业大学学报*, 2016, 39(1): 145-149.
- [17] WICKHAM H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*[M]. 2nd ed. Springer, 2016.
- [18] MEYER K. WOMBAT-A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML)[J]. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2007, 8(11): 815-821.
- [19] HENDERSON C R. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values[J]. *Biometrics*, 1976, 32(1): 69-83.

- [20] QUAAS R L . Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix[J]. *Biometrics* , 1976 , 32(4) : 949–953 .
- [21] HOLLAND A M , STEINSLAND I , MARTINO S , et al . Animal models and integrated nested laplace approximations[J] . *Genes Genomes Genetics* , 2013 , 3(8) : 1241–1251 .
- [22] GUTIRREZ J P , GOYACHE F . A note on *ENDOG* : a computer program for analysing pedigree information [J]. *Journal of Animal Breeding and Genetics* , 2005 , 122(3) : 172–176 .
- [23] HOCKING P M , MORRICE D M , LAW A S , et al . Many quantitative trait loci for feather growth in an F2 broiler×layer cross collocate with body weight loci[J] . *British Poultry Science* , 2012 , 53(2) : 162–167 .
- [24] PODISI B K , KNOTT S A , BURTON D W , et al . Comparative analysis of quantitative trait loci for body weight , growth rate and growth curve parameters from 3 to 72 weeks of age in female chickens of a broiler–layer cross[J] . *BMC Genetics* , 2013 , 14(1) : 22 .
- [25] LIEN C Y , TIXIER–BOICHARD M , WU S W , et al . Detection of QTL for traits related to adaptation to sub-optimal climatic conditions in chickens[J] . *Genetics Selection Evolution* , 2017 , 49 : 39 .
- [26] BEGLI H E , TORSHIZI R V , MASOUDI A A , et al . Longitudinal analysis of body weight , feed intake and residual feed intake in F2 chickens [J] . *Livestock Science* , 2016 , 184 : 28–34 .
- [27] ROVADOSCKI G A , PETRINI J , RAMIREZ–DIAZ J , et al . Genetic parameters for growth characteristics of free–range chickens under univariate random regression models [J] . *Poultry science* , 2016 , 95(9) : 1989–1998 .
- [28] MOGHADAM H K , MCMILLAN I , CHAMBERS J R , et al . Heritability of sudden death syndrome and its associated correlations to ascites and body weight in broilers [J] . *British Poultry Science* , 2005 , 46(1) : 54–57 .
- [29] DRUYAN S , SHLOSBERG A , CAHANER A . Evaluation of growth rate , body weight , heart rate , and blood parameters as potential indicators for selection against susceptibility to the ascites syndrome in young broilers[J] . *Poultry Science* , 2007 , 86(4) : 621–629 .

责任编辑: 邹慧玲  
英文编辑: 柳 正