

平凉地方牛群体母系遗传背景

赵生国^① 李文彬^② 陈富国^② 李三禄^② 张长庆^① 吴建平^{①*}

① 甘肃农业大学动物科学技术学院 兰州 730070; ② 平凉红牛集团 平凉 744000

摘要: 牛(*Bos*)的驯养作为农耕文化重要内容之一,在我国历史悠久,长久以来形成的役用型逐步被肉用型所替代。为了揭示平凉地方牛群体的遗传背景,分析其是否具有生产优质牛肉的遗传基础,本研究测定了88头平凉地方牛群体 mtDNA D-loop HVS 序列,对包括平凉地方牛群体在内的我国23个地方牛群体单倍型分布及系统发生关系进行了分析。结果表明,mtDNA D-loop 高变区,在平凉地方牛群体共有52个单倍型,23个地方牛群体共有95个单倍型,这些单倍型在系统发生树和中介网络关系中分布于两个分枝,即瘤牛型和普通牛进化枝。因此,我们认为平凉地方牛群体和我国其他牛种一样,存在普通牛和瘤牛两个母系起源的遗传背景。

关键词: 平凉地方牛;线粒体 DNA D-loop;单倍型;系统发育

中图分类号: Q953 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2013)01-109-09

Maternal Genetic Background of Pingliang Native Cattle

ZHAO Sheng-Guo^① LI Wen-Bin^② CHEN Fu-Guo^②

LI San-Lu^② ZHANG Chang-Qing^① WU Jian-Ping^{①*}

① College of Animal Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;

② Red Cattle Group of Pingliang, Pingliang 744000, China

Abstract: Domestication of cattle, one of the important animal in farming culture, has a long history in China. The objectives of the study were to reveal the maternal genetic background of Pingliang native cattle and to assess its potential to be improved into a high quality beef genotype. A total of 88 Pingliang native cattle were sequenced for their mtDNA D-loop HVS region. The haplotypes and phylogenetic relationship of 23 Chinese local cattle population including Pingliang cattle were jointly analyzed. Ninety five haplotypes were identified and they distributed into two major phylogenetic groups reconstructed following phylogenetic and network analyses, representing the distinct mtDNA genomes of *Bos taurus* and *B. indicus* cattle, respectively. Pingliang native cattle was derived from these two maternal genetic backgrounds, which might have migrated and expanded into the Central China following different introductions from north and south for the taurine cattle and from south to north for the zebuine cattle. Whereas a movement from west to east was observed for both cattle genetic backgrounds, and Pingliang cattle distributed in both maternal genetic backgrounds.

Key words: Pingliang native cattle; mtDNA D-loop; Haplotype; Phylogeny

基金项目 甘肃省农业生物技术研究与开发项目(No. GNSW-2010-04, GNSW-2011-27), 国家级星火计划重点项目(No. 2008GA860014);

* 通讯作者, E-mail: wujp@gsau.edu.cn;

第一作者简介 赵生国, 男, 副教授; 研究方向: 动物遗传资源保护与利用; E-mail: zhaosg@gsau.edu.cn。

收稿日期: 2012-06-31, 修回日期: 2012-11-06

牛可能分别起源于已经灭绝的欧洲野牛的 3 个亚属,它们是 8 000 年前起源于近东和中东(西亚)的欧洲原牛(*Bos primigenius*)、9 500 年前起源于非洲东北部的非洲原牛(*B. opisthonomus*)、7 000 年前起源于印度次大陆北部的瘤原牛(*B. nomadicus*) (Wendorf et al. 1994)。最近考古学确认了一个已经灭绝的欧洲野牛化石并对其线粒体基因组全序进行了测定(Edwards et al. 2010),这一结果进一步确认了牛最早起源于欧洲,且发生过多次驯化事件(Achilli et al. 2009, Bonfiglio et al. 2010, Lari et al. 2011),驯化后分别形成了多个不同的进化方向(联合国粮食与农业组织 2007),也有人提出东亚是第 4 个驯化中心(Mannen et al. 2004)。多起源的牛驯化后经过几千年的自然选择、人工选择、遗传漂移和杂交育种,形成现在广泛利用的牛种遗传资源。

中国的黄牛包括普通牛(*B. taurus*)和瘤牛(*B. indicus*),关于中国普通牛驯化迁徙也有较多研究,认为黄牛的祖先应该与欧洲原牛同种,从发源地印度经喜马拉雅山(或青藏高原)进入(薄吾成 1993),而瘤牛的直系野生祖先是瘤原牛,发源于印度半岛,最初是从印巴次大陆向东进入中国(常洪等 1990)。也有研究认为瘤牛在古时候由阿富汗进入我国新疆(常洪等 1990)。尽管起源问题尚有争议,但上千年来随着人类农耕技术的发展传播、人口迁徙、战争和贸易等活动,黄牛、水牛(*Bubalus bubalus*)和牦牛(*B. mutus*)经过驯化和长期培育已广泛分布在各种环境和生产系统中。目前,随着社会生产力和人们生活水平的大幅度提高,役用为主的黄牛向肉用方向快速转变,但肉牛品种仍是制约肉牛业发展的关键因素。平凉地方牛群体位于具有较好肉用性能的早胜牛和秦川牛交界地区,因其较强的适应性和产肉性能已成为大力开发的主要畜种资源之一。然而由于遗传、育种和繁殖技术的快速发展与交流,许多地方牛种资源受到外来品种侵蚀而导致生产性能不稳定或下降。因此,为了调查平凉地方牛群体是否具有清晰的母系遗传背景和稳定的遗传

结构,并为肉用性能选育提供分子水平上的理论依据,本研究采用线粒体 D 环高变区序列(mtDNA D-loop hypervariable segment)作为分子标记,对平凉地方牛群体的母系遗传背景进行研究。

1 材料和方法

1.1 实验材料 本研究采集了平凉市天源农牧有限公司养殖小区 88 头平凉地方牛血液样品,血液加抗凝剂带回实验室后,参照《分子克隆实验指南》(Sambrook et al. 2002)采用常规的酚氯仿抽提法提取基因组 DNA。

1.2 实验方法 以牛 mtDNA D-loop HVS 为标记,参照已发表在 GenBank 中的黄牛核苷酸序列(Accession No. V00654)设计引物(Forward 5'-TAA GAC TCA AGG AAG AAA CTG CA-3', Reverse 5'-AGC CCA TGC TCA CAC ATA ACT-3')对 D 环进行扩增,通过聚合酶链式反应获得目的片段并采用上游和下游引物对纯化产物进行双向测序。

1.3 数据处理 用 Chromas Version 2.33 (<http://www.technelysium.com.au/chromas.html>)对原始序列进行编辑,并通过 MEGA 4.0 (<http://www.megasoftware.net>)建立数据库后用 Clustal X 软件(<http://www.igbmc.ustrasbg.fr/pub/ClustalX>)进行同源序列比对分析,采用 DnaSP 4.10.3 (<http://www.ub.es/dnasp>)和 NETWORT 4.6.0.0 (<http://www.fluxus-engineering.com>)及 MEGA 4.0 分别进行单倍型分析、系统发生树构建及中介网络关系和群体扩张分析。

2 结果与分析

对 88 头平凉地方牛 mtDNA D 环高变区长度为 460 bp 的核苷酸序列进行分析,共发现 71 个变异位点,变异率为 14.34%,根据变异位点界定了 52 个单倍型(表 1)。单倍型频率差异较大,H49 单倍型频率最高,有 11 个个体,H22、H31、H36 和 H4 频率依次降低,个体数分别为 8、7、6 和 4,还有 4 个单倍型的频率均为

表 1 平凉地方牛群体 52 个单倍型的频率及变异位点分布
Table 1 Frequency and variable sites among 52 haplotypes of Pingliang native cattle

单倍型 Haplotype	变异位点 Variant sites	频率 Frequency
	125691111111111122222222222222222233333333333333333333333344444444 6752913344666799022345555566667788899990011112222223334444445557900113455 9081802831434519157894676734613452301781245680159246782694456099178	
A1H1	GATTATGAGGTCGATTAATGATTACCTCATTATGCTGTTGTTTTTGTGTTTTTCATGTAGG-TACCC	1
A1H2-C....	4
A1H3C.....-C....	1
A1H4C.....C.....-C....	1
A1H5T.....-C....	1
A1H6C.....-C....	1
A1H7G.....C.....-C....	1
A1H8C.....-C....	1
A1H9G.....G.....C.....-C....	1
A1H10	...C.....-C...A	1
A1H11	...C.....-C....	1
A1H12C.....-C....	1
A1H13	C.....-C...T.	1
A1H14	.G.....A.....C.....-C....	1
A1H15T.....-C....	1
A1H16C.....C.....C.....-C....	1
A1H17C.....C.....C.....-C....	1
A2H1-.....G.G.....C...C.....G.-C....	1
A2H2G.....G.....C.....G.-C....	2
A2H3C.....G.....C.....G.-C....	1
A2H4G...C.....C.....G.-C....	1
A2H5G.....C.....G.-C....	8
A2H6G.....C.....G.-C....	1
A2H7A.....G.....C.....G.-C....	2
A2H8C.....G.....C...C.....G.-C....	1
A2H9A.....C.....G.-C....	1
A3H1T.G.....C.....T...G.-C....	1
A3H2	...A.....T.G.....C.....G.-C....	1
A3H3GT.....G.-C....	1
A3H4GT.....C.....G.-C....	1
A3H5C.....G.....A.....G.-C....	7
A3H6A.....C.....G.....A.....C.....G.-C....	1
A3H7G.....A...C.....G.-C....	1
A3H8G.....A.....G.-C....	2
A3H9G.....CG.....G.-C....	1
A3H10G.....G.-C....	6
A3H11	...A.....G.....G.-C....	1
A3H12G.....G.-C...T	1
A3H13G.....C.....G.-C...T	1
A3H14CG.....G.-C....	2
A3H15CG.....G.-C.T.	1
A3H16	...C.....A.....CG.....C.....G.A-C....	1
A3H17G.....CC.....G.-C....	1
A3H18G...C.....G.-C....	1
A3H19	...C.....G.....A.....T...G.-C....	1
A3H20A.....G...C.....T...G.-C.T.	1
A3H21G.....C.....G.-C....	1
BH1	.G....CGA...G.AC...T...AT...C...AT....A.C.C.CACAC.C.CC-C.GA.ACG.TT	1
BH2	.G....CGA...G.A...T...AT...C...AT....A.C.C.CACAC.C.CC-C.GA.ACG.TT	11
BH3	.G....CGA...CG..A...T...AT...C...AT....A.C.C.CACAC.C.CC-C.GA.ACG.TT	1
BH4	.G....CGA...G.A...AT...C...AT....A.C.C.CACAC.C.CC-C.GA.ACG.TT	2
BH5	.G....CGA...G....T...AT...C...T....C.C.C.CACAC.C.CC-C.GA.ACG.TT	1
总计 Total		88

圆点表示与第一个序列有相同碱基,横线表示缺失;变异位点中由上至下的数字表示变异位点的位置。

A dot indicates identity and a dash indicates a gap relative to the top sequence. Numbers at the top of the figure indicate the variable sites.

2,其余单倍型频率仅为 1。

从表 1 的特征性变异位点来看,平凉地方牛群体 52 个单倍型明显分为两个世系,即 A 世系和 B 世系。根据 A 类中各单倍型的突变特征,该世系又可分为 A1 (A1H1 ~ A1H 17)、A2 (A2H1 ~ A2H 9) 和 A3 (A3H1 ~ A3H 21) 亚世系。平凉地方牛中有 72 个个体分别在 A 世系的不同亚世系中,而仅有 16 个个体在 B 世系中。

为了深入研究平凉地方牛的母系遗传背景,对 GenBank 数据库中黄牛(普通牛, V00654)、瘤牛(L27733)及我国部分地方牛种(附录)的相应核苷酸片段进行了单倍型分析,并构建系统发生树。单倍型分析结果表明,平凉地方牛群体以外的 22 个地方牛种的 135 个个体的 mtDNA D-loop 高变区序列分布在 51 个单倍型中,其中有 9 个单倍型与平凉地方牛群体共享,分别为 A1H2、A1H10、A2H5、A3H8、A3H10、A3H12、A3H14、A3H25 和 BH2,其他 42 个单倍型根据碱基特征及平凉地方牛群体单倍型命名法,分别命名为 A1H18 ~ A1H21、A2H10 ~ A2H17、A3H22 ~ A3H44 和 BH6 ~ BH13。采用 MEGA 4.0 构建的单倍型系统发育树(图 1)形成 2 个明显的分支,即分别由 82 个 A 类单倍型和 13 个 B 类单倍型组成的 A 进化枝和 B 进化枝。该进化树以普通牛单倍型序列 V00654

和瘤牛单倍型序列 L27733 为参照(Anderson et al. 1982),可以看出这 2 个单倍型序列分布在不同的进化枝中。中介网络关系分析表明,平凉地方牛群体和中国地方牛群体有类似的网络关系结构(图 2,3),都形成了两个相对独立的放射状网络关系,即分别以瘤牛型原牛(B 单倍类)和亚洲原牛(A 单倍类)为中心的系统发育结构。在《中国牛品种志》中,把中国地方黄牛分别划分为北方、中原和南方黄牛(邱怀 1986),据此,本研究对中国地方牛群体单倍型统计发现,B 类单倍型的 68 个个体中,分布在北方地区的仅有 1 个,分布在中原和南方的分别有 33 个和 34 个;而在 A 类单倍型的 155 个个体中,分布在北方 22 个、分布在中原 104 个,分布在南方 29 个。

平凉地方牛群体及其他牛种特有单倍型数分别为 43,分别占到各自单倍型总数的 82.69%,反映出平凉地方牛群体经过长期自然选择和人工选择,已经形成了独特的遗传结构。同时,两者之间也存在 9 个共享单倍型,说明平凉地方牛群体在遗传结构上虽然具有特殊性,但与我国其他地方牛种也存在密切关系。对单倍型共享情况分析表明,除云南黄牛之外的其他牛群体与平凉地方牛都存在共享单倍型。其中与秦川牛的共享单倍型数最多,达到 5 个,说

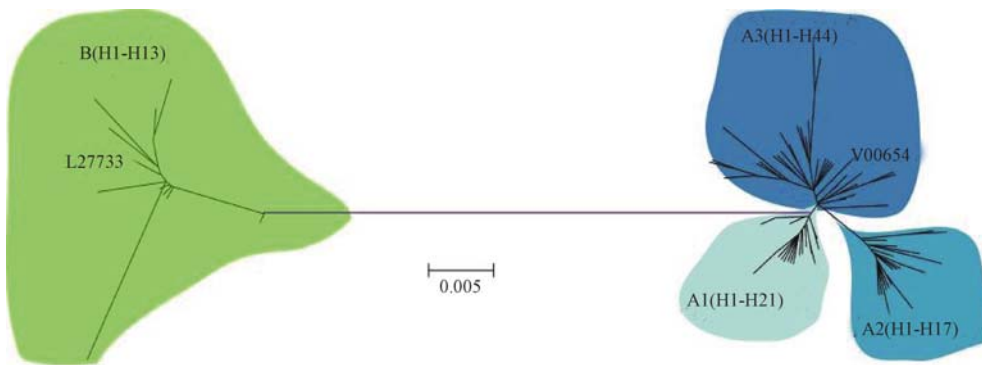


图 1 邻接法构建的中国 23 个地方牛种 95 个单倍型系统发生树

Fig. 1 The Neighbor-joining phylogenetic tree of 95 haplotypes of 23 native cattle populations in China

包括平凉地方牛群体在内的我国 23 个地方牛种 223 个个体的 95 个单倍型系统发生树形成了 2 个进化分支,平凉地方牛个体在这 2 个分支上都有分布。

A total of 95 haplotypes distributed in 223 individuals of 23 Chinese native cattle including Pingliang were originated from two clades, and Pingliang cattle were distributed in both of them.

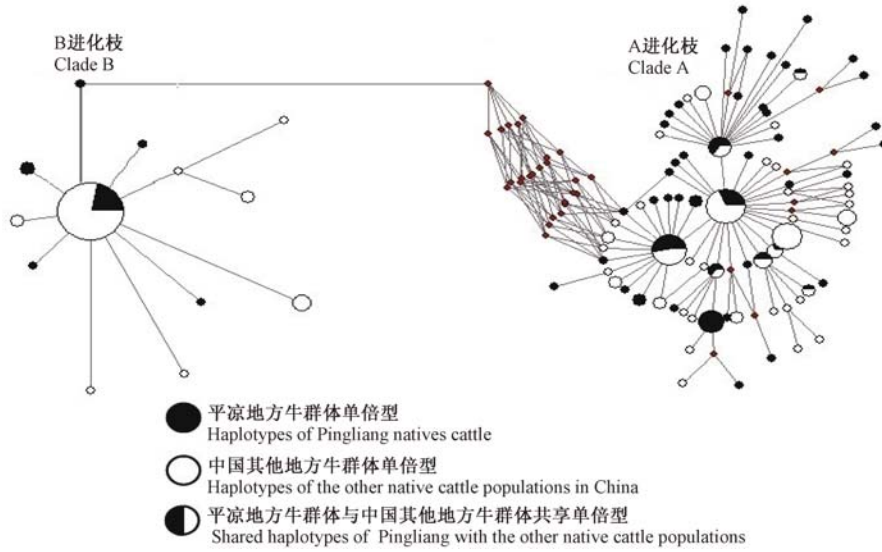


图2 平凉地方牛群体单倍型中介网络关系

Fig. 2 Haplotypes distribution of Pingliang native cattle in network profile

红色圆点为中介点。The red dots are the median vectors.

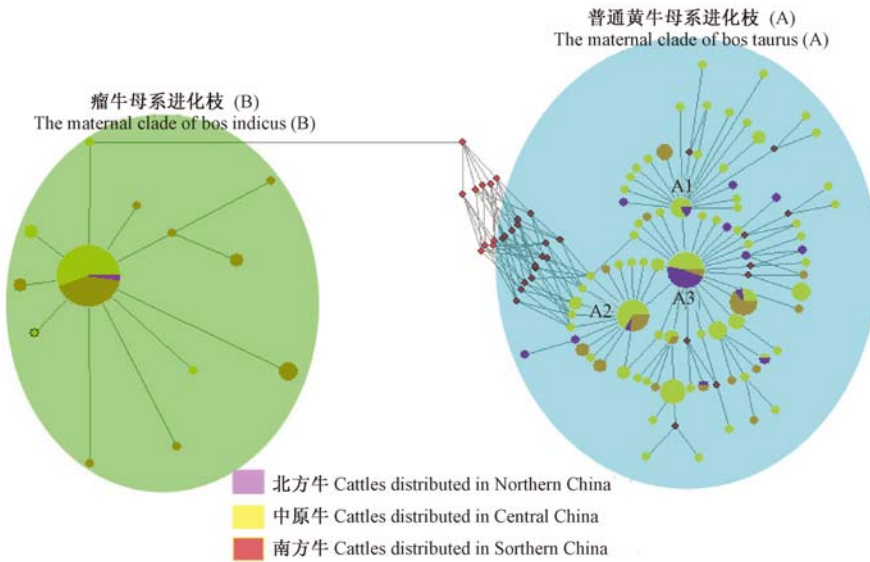


图3 中国部分地方牛种中介网络关系图

Fig. 3 The network relationship of native cattle in China

明平凉地方牛群体的形成受秦川牛的影响最大。

3 讨论

优良肉牛品种是肉牛产业的基础,我国拥有丰富的地方肉牛品种。从起源上来看,中国

黄牛有普通牛和瘤牛两个不同的起源(咎林森 2007)。也有研究认为中国地方牛种存在三个不同的母系起源,除以上两个之外,还有一个不明背景的母系起源(雷初朝 2012)。平凉地方牛在当地特殊地理环境条件下受早胜牛和陕西秦川牛血统的长期影响,此前有文献表明早胜

牛属于秦川牛类群之一(姜西安 2008),因此平凉地方牛应该也属于中原牛类群。系统发育树 2 个分支中(图 1),普通牛和瘤牛单倍型分别分布在 A 和 B 进化枝中,认为 A 进化枝是以亚洲原牛为祖先的母系进化枝,而 B 进化枝是以瘤牛型原牛为祖先的母系进化枝,说明我国部分黄牛群体仅有 2 个不同的母系起源,这与陈幼春(2001)在对中国黄牛多样性进行综合分析基础上得出的结论相同,也与张志清(2005)对中国黄牛父系遗传的研究结果一致,即中国黄牛存在普通牛和瘤牛 2 个不同的母系起源。平凉地方牛群体的 52 个单倍型中 A 类和 B 类单倍型也分别分布于普通牛和瘤牛进化枝中,这说明平凉地方牛群体的遗传背景也具有瘤牛和普通牛的混合血统,与我国中原牛类群的其他群体有相似之处。

普通牛和瘤牛分别具有不同的遗传背景且经历了不同的驯化过程(联合国粮食与农业组织 2007),其起源背景和驯化过程的差异导致了各自后裔存在不同的遗传特征和遗传多样性。本研究分析表明,我国部分地方牛种仅存

在普通牛进化枝 A 和瘤牛进化枝 B(图 3),且普通牛所在进化枝又形成了三个亚枝(A1、A2 和 A3),可能是因为它们具有较为复杂的驯化过程,其进化过程比 7 000 ~ 8 000 年前在印度河流域驯化的瘤牛(Loftus et al. 1994)时间更早,迁入我国的路程较长,迁徙过程更复杂。各亚枝单倍型所形成的典型星状结构说明它们均经历了种群扩张,从而形成并具有稳定的遗传结构,进一步支持了普通牛较瘤牛具有更丰富的遗传多样性及普通牛的多地区起源说(周艳等 2008)。

现有研究表明,普通牛主要分布在我国北方,而瘤牛主要分布早我国南方(Loftus et al. 1994, 张志清 2005, 贾善刚 2007, 周艳等 2008),本研究也说明了类似的分布特征(图 4),即瘤牛型个体集中分布在南方牛群体中,如雷州牛、云南牛、闽南牛和威宁牛等,而普通牛个体则主要分布在北方牛群体中,如哈萨克牛、延边牛、早胜牛等,且这 2 个不同起源背景的地方牛群体呈现出向中原扩张的趋势,且已发生了相互入侵的现象,包括平凉地方牛群体



图 4 黄牛和瘤牛单倍型分布图

Fig. 4 Distribution of haplotypes from *Bos taurus* and *B. indicus*

所在的中原地区是两个不同母系共存的典型区域。瘤牛型 mtDNA 单倍型在中国黄牛群体中的频率呈现自南向北由高到低的流动模式(蔡欣等 2006),而本研究首次发现普通牛的 mtDNA 单倍型则自北向南流动。mtDNA 这种流动模式的形成可能是由历史事件、地理隔离以及气候环境差异等造成的,但同时不能忽视起源地的影响。我国的普通牛可能是从西亚进入我国北方,而瘤牛则是在印度河流域驯化(Loftus et al. 1994)后,可能从云南或南方沿海进入我国,也有研究认为瘤牛可能起源我国云南(Jia et al. 2007)。本研究的结果还显示,瘤牛在进入我国后,其渗入的方式不但是向北扩散,同时也由西向东扩张,而普通牛也同时向我国南部和东部扩张;平凉地方牛群体具有普通牛和瘤牛两个遗传背景。

参 考 文 献

- Achilli A, Bonfiglio S, Olivieri A, et al. 2009. The multifaceted origin of taurine cattle reflected by the mitochondrial genome. *PLoS One*, 4(6): e5753.
- Anderson S, de Bruijn M H L, Coulson A R, et al. 1982. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA conserved features of the mammalian mitochondrial genome. *Journal of Molecular Biology*, 156(4): 683 - 717.
- Bonfiglio S, Achilli A, Olivieri A, et al. 2010. The enigmatic origin of bovine mtDNA haplogroup R: sporadic interbreeding or an independent event of *Bos primigenius* domestication in Italy? *PLoS One*, 5(12): e15760.
- Cai X, Chen H. 2006. *Bos taurus* and *Bos indicus*: the Main Ancestress of Cattle Breeds in China Revealed by mtDNA Diversity//中国遗传学会. 中国遗传学会功能基因组学研讨会论文集. 北京.
- Edwards C J, Magee D A, Park S D E, et al. 2010. A complete mitochondrial genome sequence from a mesolithic wild aurochs (*Bos primigenius*). *PLoS One*, 5(2): e9255.
- Jia S G, Chen H, Zhang G X, et al. 2007. Genetic variation of mitochondrial D-loop region and evolution analysis in some Chinese cattle breeds. *Journal of Genetics and Genomics*, 34(6): 510 - 518.
- Lai S J, Liu Y P, Liu Y X, et al. 2006. Genetic diversity and origin of Chinese cattle revealed by mtDNA D-loop sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1): 146 - 154.
- Lari M, Rizzi E, Mona S, et al. 2011. The complete mitochondrial genome of an 11, 450 - year-old aurochs (*Bos primigenius*) from central Italy. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 32.
- Loftus R T, MacHugh D E, Bradley D G, et al. 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(7): 2757 - 2761.
- Mannen H, Kohno M, Nagata Y, et al. 2004. Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(2): 539 - 544.
- Sambrook J, Russell D W. 2002. *Molecular Cloning: a Laboratory Manual*. 3rd ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 484 - 485.
- Wendorf F, Schild R. 1994. Are the early holocene cattle in the eastern sahara domestic or wild? *Evolutionary Anthropology*, 3(4): 118 - 128.
- 薄吾成. 1993. 中国家畜起源论文集. 杨陵: 天则出版社, 35.
- 蔡欣, 陈宏, 雷初朝, 等. 2006. 中国 17 个黄牛品种 mtDNA 变异特征与多态性分析. *中国生物化学与分子生物学报*, 23(8): 666 - 674.
- 常洪, 王仁波. 1990. 黄牛集团特征的形成: 中国黄牛源流考察之二//中国农业科学院畜牧研究所. 中国黄牛生态种特征及其利用方向. 北京: 中国农业出版社, 213 - 219.
- 陈幼春, 曹红鹤. 2001. 中国黄牛品种多样性及其保护. *生物多样性*, 9(3): 275 - 283.
- 贾善刚, 陈宏, 张桂香, 等. 2007. 中国部分地方黄牛品种线粒体 D-loop 区的遗传变异与进化分析. *遗传学报*, 34(6): 510 - 518.
- 姜西安, 石富刚. 2008. 早胜牛肉用性能测定报告. *中国牛业科学*, 34(6): 33 - 34.
- 雷初朝. 2002. 中国四个畜种(黄牛、水牛、牦牛、家驴)线粒体 DNA 遗传多样性研究. 西安: 西北农林科技大学博士学位论文.
- 联合国粮食与农业组织. 2007. 世界粮食与农业动物遗传资源状况. 北京: 中国农业出版社, 11.
- 邱怀. 1986. 中国牛品种志. 上海: 上海科学技术出版社.
- 咎林森. 2007. 牛生产学. 北京: 中国农业出版社.
- 张志清. 2005. 中国四个黄牛品种的父亲和母系起源研究. 西安: 西北农林科技大学硕士学位论文.
- 周艳, 陈宏, 贾善刚, 等. 2008. 中国南方部分黄牛品种 mtDNA D-loop 区的遗传变异与分类分析. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 36(5): 7 - 11.

附录 中国部分地方牛种 mtDNA D-loop 高变区序列单倍型分布及样本信息

Appendix Information and haplotypes distribution of mtDNA D-loop in partial Chinese native cattle

品种(群体) Breed(Population)	样本量 Size	单倍型分布 Distribution of haplotypes	GenBank 号 Accession No	来源 References
哈萨克牛 Hasake cattle	4	A2H5(1) A3H10(3)	DQ166049 ~ DQ166052	
延边牛 Yanbian cattle	5	A1H2(1) A3H10(1) A3H40(1) A3H41(1) A3H44(1)	DQ166058 ~ DQ166062	Cai et al.
蒙古牛 Mongolia cattle	5	A1H20(1) A3H15(1) A3H30(1) A3H42(1) BH2(1)	DQ166053 ~ DQ166057	
安西牛 Anxi cattle	9	A1H18(1) A2H10(1) A2H11(1) A3H10(5) A3H25(1)	AY902382、AY902383、 AY521076 ~ AY521082	Lai et al.
早胜牛 Zaosheng cattle	4	A2H5(1) A2H15(1) A3H32(1) A3H43(1)	DQ166063 ~ DQ166066	Cai et al.
平凉牛 Pingliang cattle	88	A1H1(1) A1H2(4) A1H3(1) A1H4 (1) A1H5(1) A1H6(1) A1H7(1) A1H8(1) A1H9(1) A1H10(1) A1H11 (1) A1H12(1) A1H13(1) A1H14(1) A1H15(1) A1H16(1) A1H17(1) A2H1(1) A2H2(2) A2H3(1) A2H4 (1) A2H5(8) A2H6(1) A2H7(2) A2H8(1) A2H9(1) A3H1(1) A3H2 (1) A3H3(1) A3H4(1) A3H5(7) A3H6(1) A3H7(1) A3H8(2) A3H9 (1) A3H10(6) A3H11(1) A3H12(1) A3H13(1) A3H14(2) A3H15(1) A3H16(1) A3H17(1) A3H18(1) A3H19(1) A3H20(1) A3H21(1) BH1 (1) BH2(11) BH3(1) BH4(2) BH5 (1)	未提交 Unpublished	本研究 This study
晋南牛 Jinnan cattle	10	A1H19(1) A2H13(2) A3H14(1) A3H25(1) A3H34(1) A3H37(1) BH2 (3)	AY902394、AY902395、 AY521100 ~ AY521102 DQ166072 ~ DQ166077	Lai et al. Cai et al.
秦川牛 Qinchuan cattle	13	A1H2(1) A1H10(1) A3H12(2) A2H16(1) A3H10(2) A3H23(1) A3H25(1) A3H37(1) A3H39(1) BH2 (2)	AY902395、AY521107 ~ AY521111	
渤海黑牛 Bohai black cattle	5	A3H14(1) A3H28(1) A3H29(1) BH2 (2)	DQ166083 ~ DQ166089	Lai et al.
鲁西黄牛 Luxi yellow cattle	5	A3H24(1) A3H26(1) BH2(3)	DQ166067 ~ DQ166071	
郟县红牛 Jiaxian red cattle	6	A3H37(2) BH2(4)	DQ166078 ~ DQ166082	Cai et al.
南阳牛 Nanyang cattle	6	A3H10(1) A3H25(1) BH2(3)	DQ166090 ~ DQ166095 DQ166101 ~ DQ166106	
皖南牛 Wannan cattle	6	A3H25(2) A3H36(1) A3H38(1) BH2 (2)	AY521121 ~ AY521126	Lai et al.
威宁牛 Weining cattle	3	A3H10(1) BH2(1) BH6(1)	DQ166114 ~ DQ166116	Cai et al.
三江牛 Sanjiang cattle	7	A2H5(1) A2H17(2) A3H22(1) A3H25(1) BH2(2)	AY902396 ~ AY902397、 AY521112 ~ AY521115	Lai et al.

续附录

品种(群体) Breed(Population)	样本量 Size	单倍型分布 Distribution of haplotypes	GenBank 号 Accession No	来源 References
西镇牛 Xizhen cattle	5	A2H12(1) A3H8(1) BH2(1) BH7(1) BH10(1)	DQ166096 ~ DQ166100	Cai et al.
巴山牛 Bashan cattle	7	A1H21(1) A2H5(1) A3H25(2) BH2 (2) BH8(1)	AY902385、AY902386、 AY521076 ~ AY521086	Lai et al.
宣汉牛 Xuanhan cattle	7	A2H12(1) A2H14(1) A3H31(1) A3H35(1) BH2(2) BH7(1)	DQ166007 ~ DQ166013	Cai et al.
云南黄牛 Yuannan yellow cattle	7	A3H27(1) BH9(2) BH12(4)	AY902400 ~ AY902403、 AY5211327 ~ AY5211329	Lai et al.
枣北牛 Zaobei cattle	9	A1H21(2) A2H5(2) A3H25(2) A3H33(1) BH2(2)	AY902404、AY902405、 AY521130 ~ AY521136	Lai et al.
闽南牛 Minnan cattle	5	A3H44(1) BH2(4)	DQ166063 ~ DQ166066 DQ166118 ~ DQ166122	Cai et al.
雷州牛 Leizhou cattle	7	BH2(5) BH11(1) BH13(1)	DQ166123 ~ DQ166127	

括号中的数字表示单倍型的频率。The number in brackets indicate the frequency of haplotypes.

(上接第 101 页)

大草莺数量稀少, 现已被 IUCN 红色名录列为“近危”等级, 但由于特殊的生活习性(行为谨慎、安静, 繁殖期外极少鸣唱), 其野外种群数量可能被低估, 尤其是多年来广东、海南的极少观测记录更说明这一点。此次大草莺在贵州分布区的新发现, 对今后其种群数量、生态分布区及分类地位的研究具有一定意义。

致谢 广西大学周放教授及海南师范大学梁伟教授审阅初稿, 并提出宝贵建议, 香港中文大学 Richard W. Lewthwaite 教授及法国观鸟爱好者 Jonathan Martinez 讨论此文, 在此一并致谢!

张 强^① 冉景丞^② 王 茂^② 邹发生^{①*}

① 广东省昆虫研究所 广州 510260; ② 贵州省茂兰国家级自然保护区管理局 荔波 55840