

美国近年禽类遗传研究

——一些动态介述 (1979-1980)

〈附参考文献选译九篇〉

钟秉伟

广东省汕头地区科技情报研究所编

一九八二年一月

编者说明

汕头地区农学院副院长钟秉伟同志翻译的《美国近年禽类遗传学研究》及九篇文献选译，简述了美国近一、二年来禽类遗传的研究动态，对遗传学、育种学以及一般生物学工作者都有一定参考价值。

目 录

《美国近年禽类遗传研究 ——

一些动态介述》-----钟秉伟

≈≈≈ 参 考 文 献 选 译 ≈≈≈

一、白翅——一个使鸡致死的羽毛白化突变

二、红头日本鹑的一种羽色突变

三、鸡的性染色体和常染色体易位

四、露丝鹑和皇帝鹑之间染色体的同源性

(以下为节译)

五、火鸡胚软骨营养障碍的初步鉴定

六、鸟类进化遗传研究

——美洲鸡禽和啮齿类分子进化的比较研究

七、以字母为顺序的家鸡基因表(汇编)

八、鸡脊柱侧凸的遗传研究

九、母鸡：一个自发性出生后期皮肤和视觉黑白素缺乏症
典型

美国近年禽类遗传研究

——一些动态介述 (1979~1981)

钟秉伟

突变、包括基因突变和染色体畸变，是产生新的遗传基础的最基本方式，也是生物进化的源泉。通过突变的研究、探讨遗传规律是遗传学科的一个重要方法。

家畜、家禽以及人类等高等脊椎动物，由于体大而复杂，生殖系被较完善保护，通过人工诱变不仅受限制，实际也有困难，因而大多以自然（自发）突变为研究对象，以期达到利用的目的。并在此基础上，进一步在真核生物中，特别是高等动物中，从细胞水平以至分子水平上，探讨生物进化的微观证据，为拓展细胞分类学和分子分类学创造条件。

本文介绍美国近年开展禽（鸟）类有关突变遗传研究的一些动态，包括查清并报导某些禽类的基因突变和染色体畸变，它们的遗传基础，以及在1977年汇编了近三十年来在家鸡中查明的260多个位点的等位基因所有这些，对于高等动物突变的遗传基础及其表型变异提供了一系列新的证据。在材料选择与实验方法方面很多也值得参攷。

据美刊《遗传杂志》等报导，在家鸡中，继1967年Washburn和Sguth等人发现并介绍的鸡的部分羽毛白化突变之后，七十年代又查明白翅鸡的致死性显性突变，而前者则是非致死性的常染色体隐性突变。近年还在母鸡中发现一个自发性出生后皮肤和视觉黑色素缺乏症典型，而且查明它受多个常染色体基因控制。此外，通过对鸡一个高度近亲系的遗传分析，报导了鸡的脊柱侧凸是牵涉了三个常染色体的隐性基因。

在日本鸡（Japanese quail）中，也发现一个前未报导的红头羽色突变，是常染色体隐性突变基因。并指明在

遗传上与连锁基因有牵连。

在染色体数目和结构上的变异，1946年 Sney 曾报导鼠类中有关染色体位置的变异，五十年代继续报导了鼠类及家鸡中的位置突变体；七十年代则大量报导了鼠类和家鸡的位置（缺失等）突变体和三体；人类和家畜中的牛、猪、羊的位置突变体续有报导。本文介绍的是家鸡中一个性染色体（Z）与常染色体位置突变体，着重对单杂合和双杂合体公鸡所生的染色体互补体进行了研究。

在野生禽类中，通过对二个鹅类野生种杂交后代的核型比较，查明有亲缘关系之间的染色体位置产生重排列是物种形成过程部分不育的一个障碍。1980年还报导：在美洲鸣禽和啮齿类之间进行了旦白质分子进化方面的比较研究。

在火鸡中，初步鉴定了一种常染色体隐性基因致死突变，即软骨营养障碍症（Chondrodystrophy），（1973，宾夕法尼亚大学 J. T. Stout 和 E. G. Buss）。

研究的材料和方法

在材料与方法上，上述突变都来自自然突变，

并以自然突变体为亲本，进行一系列的遗传性杂交，高度近亲交配或进行选择试验：

在鸡的致死性羽毛突变中，作者自1962年起就从一只杂种母鸡（褐色来航×黄色奥平顿的F₁）同一只杂种公鸡（褐色来航×黄色婆罗门F₁）杂交中，获得二只白翅鸡，此后，便以这个特征为标记进行一系列的杂交和选择，如通过正反测定是否为性连锁基因，通过分析分离比鉴定显性或隐性遗传以及是否有致死效应等。

在火鸡中，通过二只已知带软骨营养障碍症的隐性基因杂合子（Ch/ch）公鸡交配，所得受精卵孵化到第6天起就逐日破卵取胚固定（于Bouin氏液），直至第25天，然后作与常胚与突变胚比较并统计分析。

又如鸡的红头突变也是作者于1977年在美国路易斯安那

洲大学孵出的雏鸡中首次发现的，开始只有一只红头突变体雌鸡和二只雄鸡，只知是黄羽突变体与野生型群配而得，并以性连锁的隐性突变分离，与浅色基因 a 和 D 有关，由此把发现的原始雌鸡与雄鸡配对，随后进行一系列杂交、回交和测交，得到数量较多的红头鸡以供遗传分析研究，从而摸清了红头突变是常染色体隐性遗传，确定其基因符号为 r ，并测得在纯合情况下，对白色和黄色基因都是上位。

在鸡脊柱侧凸的遗传研究中，先是在一个棘突发育正常的高度近系中，以二只 F_2 同 F_1 的雄体和雌体回交，利用射线造影，观察 12 周龄以上的后代小鸡脊柱侧凸的表现，从而查明了在近系交配中，鸡的脊柱侧凸有很高的发生率。

另一种方法是在自然突变系中有目的进行选择试验。例如在母鸡一个表现皮肤黑色素缺乏的突变系中通过选择建立有关突变性状的不同群体，然后观察黑色素缺乏与暗眼缺陷，甲状腺机能减退以及黑羽基因 E 的存在与羽毛黑色素缺乏病发生率之间的关联。

细胞遗传学分析：核型鉴定与核型比较

基因突变和染色体畸变都改变遗传基础。为此，研究的方法就必须进行细胞的核型制备，鉴定和比较。如对 Z ——常染色体易位体的研究，对象是二种易位突变体——单杂合和双杂合公鸡所生精子及其受精胚胎的细胞染色体制备，以便对减数分裂过程进行染色体的结构和数目的鉴定和分析，特别是对异核型亲本交配所生胚胎的染色体分析，从而摸清易位产生了携带染色体互补体精子，出现一定频率的胚胎染色体不平衡状况和小胚现象，导致了受精能力降低，早期死胎或胚胎期严重受阻和致弱等。这与鼠类易位突变体出现的胚胎发育严重受阻的现象相类似。

核型与染色体制备：进行细胞遗传学分析须制备染色体。如制备孵化 16 ~ 18 小时鸡胚细胞分裂中期的材料以作镜检。

空和比较，并按一定程序进行统计分析。在制备此类不同染色体互补体的精子及其所生胚胎的细胞时，须用已知核型的不同亲本公鸡与同一母本配对（人工授精），然后收集受精卵并孵育，按规定孵化时间（如16~18小时）取胚胎制备，并作形态大小的测量。

在鉴定二种野生鹅 *Anser rossii* 和 *Anser caragicus* 染色体组的同源性时，核型材料制备是取自羽基的髓质部分和血细胞培养，雏变期则采自分离的睾丸组织。并采用G-带（姬姆萨带）染色处理与作染色体的形态测量。

不同动物分子进化的比较研究：

通过测定蛋白质分化以便进行分子进化方面的比较研究。1980年，美国J. C. Avise报导：利用标准电泳程序测定不同种属动物的蛋白质分化图式，并作比较，从而找到了蛋白质分化在鸣禽类中（代表12个属的28个物种中）具十分恒定的图式，与其他动物相比，显示了鸣禽类的遗传距离要小得多，肯定了鸣禽类的物种形成的时间是相当近代的。细胞分类学之后，提供了分子分类学研究的例证。

查清事实综合

综上所述，近年陆续查清禽类突变及其遗传基础。进化等有关的如下事实：

第一、禽类中，家鸡存在一个白翅的致死性白化突变，属常染色体显性遗传，基因符号为 v_w ，纯合时（ WW ）致死（造成胚胎期死亡），杂合则致死并延长出壳时间达17小时，突变鸡至出壳后生活期中死亡率比正常鸡大两倍。

母鸡突变系中存在一个自发性出生后皮肤黑色素缺乏症，它伴有发生率很高的瞎眼以及发生率较低的羽毛脱落的皮肤黑色素缺乏症和甲状腺机能减退症，而且查明瞎眼是黑色素缺

乏综合症的最严重表现。此症影响两个性别的个体。对白斑病和几种与黑色素有关的眼病，母系表现为一种有研究价值的动物典型。

第二、驯养的日本鹌中，存在一个红头的常染色体隐性突变，基因为 r_h ，纯合时对其他白羽和黄色羽为上位基因，表型表现由常染色体组成的遗传基因决定，但性连锁基因 al^D 对它的充分显色起修饰的作用。

第三、已知染色体异位杂合体（即异核型个体 HTK）在高等动物中表现繁殖性能降低，特别是胚胎发育受阻，具体表现为：使人类流产率提高；在鼠和猪中使幼鼠和仔猪的高重减轻；在家禽中则导致受精卵孵化率降低等。在对二种——常染色体易位的单、双杂合体公鸡所生及排出的精子的染色体互补体进行研究的结果表明：某单向异位杂合体公鸡所生胚胎中约 70% 死胎或染色体不平衡而导致发育严重受阻。

第四、在大鸡中，通过早期胚胎（孵化第 6 至第 25 天）比较分析，初步鉴定了一种常染色体隐性致死突变基因，称软骨营养障碍症，其表型效应（可见性状）包含一个短而加厚的附支骨骼，即喙形肢及喙形象。

此外，另有报导在一个软骨营养障碍症家系中鉴定一个 16~17 天的致死因子。

第五、在鸡的近亲交配系中，查明后代小鸡畸形发生率可达 89%，且受常染色体隐性基因控制。

第六、经过 1977 年“突变命名和基因符号”专题会议，鉴于国际间近年在一些新领域如血型遗传、免疫遗传、生化遗传、内源性肿瘤病毒等方面开展了广泛的研究，特别是在家禽中发现了许多新的基因（遗传基础），在协议确立一套命名原则之后，为统一命名以区别不同位点的基因，1980 年公布了按字母顺序汇编 260 多个鸡等位基因表。

第七、在野生禽类中，由于地理隔离形成的二种野生鸡：露脊鸡 *Anser rossii* 和皇帝鸡 *Anser canagicus*

的杂交后代 F_1 中，发现生殖和发育方面存在适合性，暗示染色体组同源的可能性，通过核型比较，查清了由于染色体易位重排使第一和第三染色体中，每个都携带一个同源节段，从而指明：在因隔离形成新物种的过程中，引起杂种后代部分不育的障碍可能是由于染色体易位产生重排列的结果。

此外，在鸡类中，首次报导含一个大染色体的能活三倍（染色体1的三倍），通常，带这样大量染色质的三倍生物是不能正常发育的，小鸡中的能活三倍都是含较小的染色体。

通过物种内及物种间染色体组的相同与相异研究还能阐明染色体的进化。而核型分析可作为物种亲缘关系的依据，即细胞分类学方面的重要证据。

通过电泳测定蛋白质的分化，在鸡不同物种中以及用鸡与鸭类（企鹅）作分子进化的比较研究。查明在美洲森林

鸡中，蛋白质的进化表现降低了速度，并论断：若蛋白质时经常普遍证实可以指示生物所属的进化时间，那么在缺乏充分化石记载资料时，可用蛋白质分化鉴定物种分化形成的时间。

(1981年11月)

参考文献选译

一. 《白翅——一个使鸡致死的羽色白化突变》

Palph. G. Somes, Jr.

作者于1962年将一只杂种母鸡(褐色来航 $\times$ 暗黄色奥平顿的F₁)同一只杂种公鸡(褐色来航 $\times$ 暗黄色婆罗门的F₁)杂交, 孵得二只异常的雄雏, 这二只小鸡, 除了主翅羽和主翼羽上因大量缺少褐色素而使羽色变白以外, 其他部位的羽毛都呈现了金色哥伦比亚型品种的一般颜色。此后, 便以此特征为标志, 把这种个体归入白翅类型。本文目的在于介绍这种白翅突变及其遗传, 并指定其基因符号为w/w。

情况介绍

雏鸡: —

白翅基因使金色哥伦比亚型鸡的羽色发生了不同的变异, 有的除头部以外, 褐色素的抑制极端完全, 有的则表现较为轻度即只有翅羽上的褐色素受到抑制(见图1: 上行左面图)。看来, 头部色素从不受该基因的影响, 但身体其他部位的羽毛则按一定顺序依次减少了色素的沉积: 首先, 该基因表现对翅羽色素的抑制作用极端, 其次是体侧和尾部, 最后才是背部(头部除外), 表现为对该基因的最完全的反应。图1所示的是对二个杂交系215只突变型雏鸡按其绒羽变异等级进行分类的情况, 计2级占47%, 3级占31%, 4级占14%, 5级占8%。

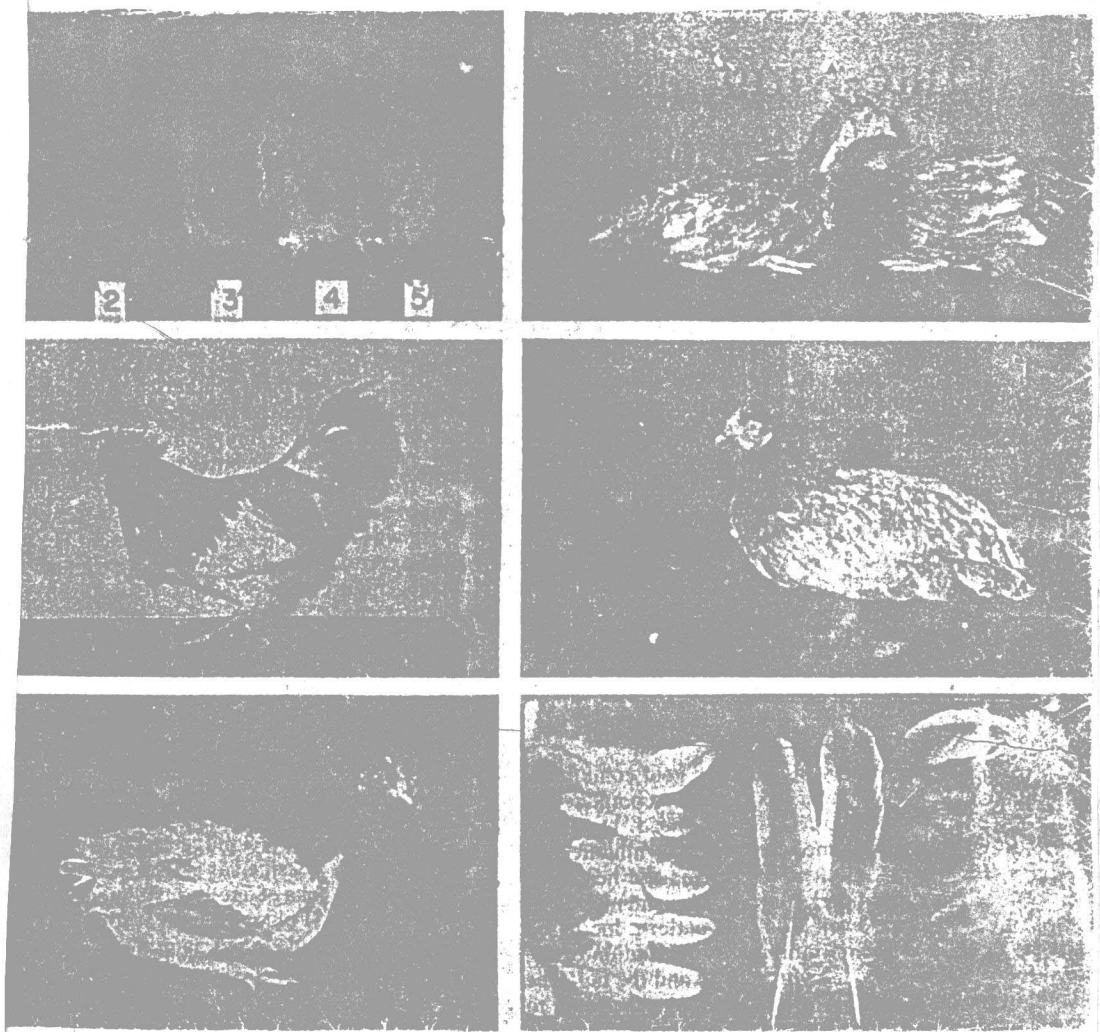


图1 — 白翅鹑突变体。左上角——1日龄雏鸡；
1级为正常雏鸡，2—5级为色素抑制逐渐增
加的突变雏鸡；右上角——小鸡突变体；中行
左——成年突变雄鸡；中行右和底行左——成
年突变雌鸡；底行右——突变鸡的羽毛。

小鸡：—

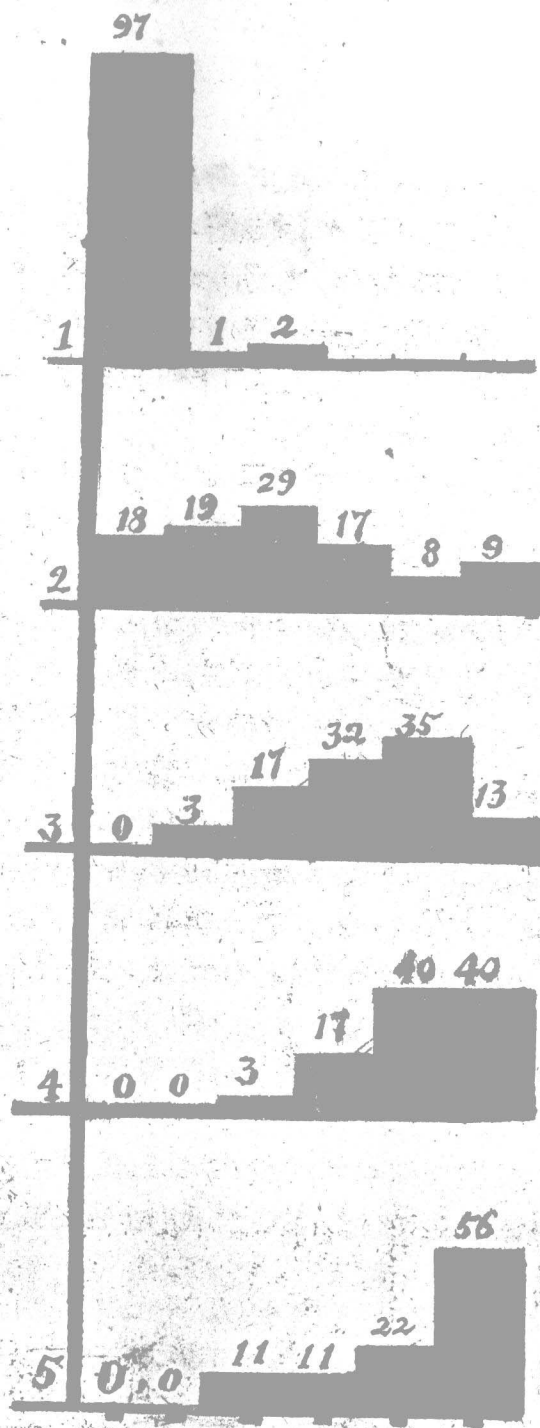
幼龄期小鸡表现了不同程度的羽毛白化，通常是公鸡比母鸡出现较多的白羽（见图1上行右图）。小鸡在此龄期白化的表现差异相当大，该特征的较弱表现是色素抑制只局限于主翼羽和主尾羽上，有些表现出相当多的色素抑制，有些则局限于一根主翼羽上有约 $1/4$ 吋长度的抑制。至于该特征表现较强的小鸡则在许多体羽也出现白化。

在雏鸡的绒羽和小鸡的幼羽之间，白化的表现在程度上相当接近。图2显示了这种关系。在图1中显示的是绒羽的等级，而幼羽的等级则反映于主翼羽白化的数量上，当白化的主翼羽逐渐变多时，相应地就会有更多的白化体羽。小鸡期无白羽的定为1级，6级则有很多白羽。图2资料也指明1日龄雏鸡的突变程度也有可能得以精确的区分，见于某些出壳时被判别为无突变的雏鸡，当活至八周龄时，实际也只有3%出现突变特征。而出壳时被归入3、4或5级的雏鸡则全部于八周龄时表现突变；小鸡期羽毛白化的强度随着雏鸡期羽色级别的增加而增强。被判为2级的雏鸡，发生错误归类的数量常最大，且进入小鸡期以后其白化表现的变动幅度也最宽，虽然在牠们当中，低羽级的小鸡仍占多数。大约有18%的雏鸡在后来被归入正常类型。

成鸡：—

在成鸡的白化突变中，公鸡的白化程度常要比母鸡大得多。开始，当公鸡的体部、颈部和背部的羽毛色素充分沉积时，其白化只局限于翅羽（见图1中行右图），而在一小部分公鸡中，也出现一些体羽的色素含量有所减少的情况。大多数母鸡只在某些主翼羽上表现有少量褐色素的抑制，偶也有个别能象公鸡那样长出许多白羽，由于对该基因表现得较充分的个体进行选择，使公鸡有更多羽毛受到影响，因而目前有些公鸡除颈羽外表现了完全的白色，然而尾羽和主翼羽的常黑色素则不受这个基因的影响，现在在母鸡中很容易看到这个特征，很多母鸡体羽产生了部分白化（见图1中行右图）。而有的除了颈羽

绒羽等级



小鸡羽毛等级

图2 — 雏鸡绒羽和小鸡羽毛色素表型的关系，在此两个阶段，1级表示基因表现微弱；2—5级表示基因表现程度的增加。

外其他羽毛出现了完全的褐色素抑制（图1底行左图）。

此基因的表现会随时间发生明显的变化，这一点反映了可能由于某些有助于抑制的修饰基因的完全删除（图1底行右图）所示的单条羽毛褐色素的抑制。单条羽毛边缘区的色素常较中轴区受到较强的抑制。

遗传研究

遗传性杂交

对白化突变遗传方式进行测定的资料来源是由一系列的杂交获得的，即用二个黑尾红鸡（金色哥伦比亚型）祖先：新汉县鸡和洛岛红鸡；二个黑羽 EE 品种：普利茅斯花洛克和杂色贺当斯（Mottled Houdans）；以及 Washburn 和 Smyth 曾报导过的那种部分羽毛白化突变鸡进行杂交测定。

第一组的遗传资料列入表1，原始的二只突变公鸡都与金色哥伦比亚型母鸡配对，在随后的数年中都继续作这个类型的杂交，并进行正反交（第一类杂交）。所有这类杂交经常按羽毛白化特征分离，并未发现此特征牵涉有任何性连锁的迹象。因而这类杂交的结果表明突变鸡是常染色体显性基因的杂合体，然而其分离比则表现异常，即接近于2:1的比率，超过了此类杂交特有的1:1的分离比。

当第一类杂交后代的母鸡长大后，它们也与突变的公鸡配对（第二类杂交）。这类杂合体之间的配对同样按此特征分离，但此时的分离比更加接近1:1，而非按这种配对类型的特有分离比作3:1分离。

从下述杂交中，可以推测这个基因具有致死作用的可能性。因为，到现在为止，尚未有经鉴定确认是突变的纯种公鸡或母鸡；因而曾试图用突变鸡×突变鸡的配对，从所得的14只公鸡中去找是否有这个基因的纯合体。虽曾推测其中可能有4~5只是纯合体。但测定结果14只公鸡全部是杂合体。根据这个测定以及前面的分离比情况似乎表明这个基因当纯合时

是致死的。

突变鸡也曾与纯黑色E基因的纯合体鸡杂交，但其后代未发现色素产生白化的任何征象，即杂交所得后代全部是黑色，这就明显地表明这个引起白化的基因对于E基因来说是下位基因，它只能对褐色色素表现其抑制作用，但不能对常黑色素型色素起作用。

Washburn 和 Smyth 报导过的突变是一种常染色体非致死性的隐性突变，其表型有几方面表现与白翅鸡相似。为了测定这二种突变是否由同一位点的等位基因控制，作者采用白翅母鸡与二只 Washburn 和 Smyth 所报导的部分羽毛白化突变的纯合体公鸡交配。从这个杂交的F₁代分离出白化和非白化二种雏鸡是由于白翅基因 (Ww) 的表现。所有非白化雏鸡对于 Washburn 和 Smyth 基因来说也都是杂合体。F₁代鸡中的白化雏鸡是具有两种特征的双重杂合体，由它们配对而产生 F₂代鸡，现将所得资料列入表 II。若这些基因是等位基因则应没有有色雏鸡，相反，若牵涉的是二个隔开的位点，则可预期有 25% 的有色雏鸡。实际观察的结果是 27.6% 的有色鸡，这表明二种羽毛色素特征相互间并无遗传上的关联。

推迟孵出期：——

从未孵出且须置孵化盘中再多孵一些时间以及最后出壳的雏鸡中突变型常占很高比例的情况来看，可以推测白翅基因同时也使孵化期延长。为测定是否带有这种基因的雏鸡其出壳期延长。进行了一个试验，即把所有新孵出的雏鸡从孵化盘迁出并在六十八小时的出壳期内按每四小时归类。二个试验所得资料很相似，综合概括于图3和图4，从资料中可见突变雏鸡较正常雏鸡十分明显地推迟了开始出壳的时间。正常雏鸡有50%在进入出壳期十七小时内孵出，而突变雏鸡则在进入出壳期三十四小时后其出壳数仍不足50%；很明显，这种基因能阻碍雏鸡的发育，使它们出壳的时间总共约推迟近十七个小时。然而，从图4可见突变鸡与正常鸡的孵化率却大致相同。

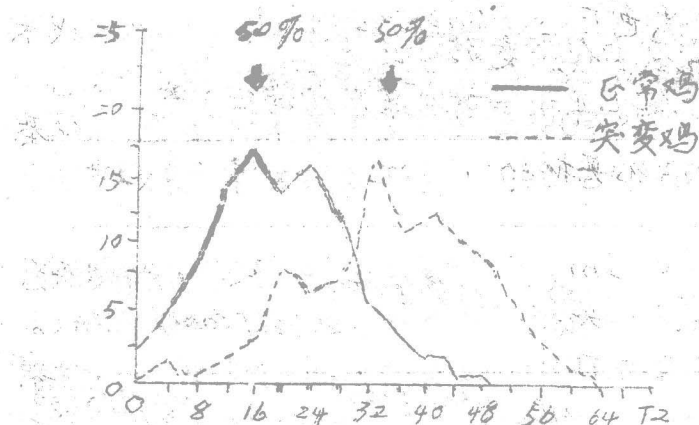


图 3

以每4小时为间隔，正常鸡与突变鸡出壳时间比较。

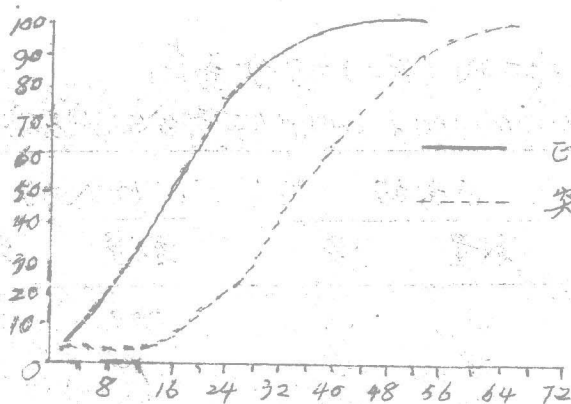


图 4

正常鸡与突变鸡孵出时间的累计比较。