

动物遗传标记

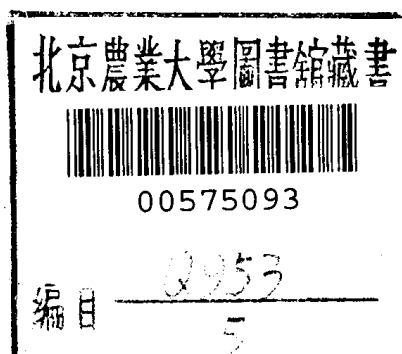
张细权 李加琪 杨关福 编著

中国农业大学出版社

动物遗传标记

张细权 李加琪 杨关福 编著

ND01/18



中国农业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

动物遗传标记/张细权等编著. —北京: 中国农业大学出版社, 1997. 9
ISBN 7-81002-868-5

I. 动… II. 张… III. 动物-遗传标记 IV. Q953

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (97) 第 14661 号

出版 中国农业大学出版社
发行 新华书店
经销 新华书店
印刷 北京丰华印刷厂印刷
版次 1997 年 9 月第 1 版
印次 1997 年 9 月第 1 次印刷
开本 1/16 12 印张 292 千字
规格 787×1092 毫米
印数 1~1050
定价: 18.00 元

中华农业科教基金资助图书

中华农业科教基金会简介

中华农业科教基金会经中国人民银行批准,民政部注册登记,于1995年12月20日成立。基金会得到国家科委、中国人民银行、民政部、农业部等部委的大力支持;得到国内外企业界、知名人士的积极响应。基金会归口农业部管理,接受中国人民银行和民政部监督。

中华农业科教基金会的宗旨是:通过广泛吸收国内外和社会各方面的资金,用以支持中国农业科教事业,补充国家主渠道对农业科技的投入,以加快实施“科教兴农”战略。

中华农业科教基金会的任务是:发展农业科教事业,推动农业科技进步,提高农业劳动者素质,促进中国农业发展和农村经济繁荣。基金会资助农业基础研究、应用研究、试验示范、成果推广和农业科教前沿重大课题的研究;资助有突出贡献和有发展潜力的中青年农业科技人才;资助优秀农业科技著作的出版;奖励在中国农业科教事业中做出重要贡献的个人。

中华农业科教基金会将根据政府制订的农村经济发展规划,定期公布资助方向。资助项目的遴选实行“公开申请,专家评审,民主公正,择优资助”原则。基金会建立严格的筹资、管理和使用制度,公正、合理、规范、科学、有效地使用农业科教基金,向捐赠者公开收支帐目,接受监督。

中华农业科教基金会热忱欢迎国内外企业、社团、各界人士向本基金会捐赠资金,本基金会可根据捐赠者的意愿,设立名人基金、专项基金等。

前 言

从 70 年代起,在吴显华教授的主持下,作者所在单位华南农业大学动物科学系(当时为华南农学院畜牧兽医系)便开始了家猪血型的研究工作。在对广东省地方品种猪血型的分类中,分出猪的 A、B、C、D、E、F 和 G 7 个血清试剂,并试制了 5 个单价血清试剂。进入 80 年代,我们陆续开展家鸡、猪、牛、兔、鸭等畜禽的血液蛋白质多态性研究,不仅搞清了华南地区尤其是广东省畜禽地方品种多态性蛋白质基因类型和基因频率分布,还对血液蛋白质多态性(生化遗传标记)在畜禽育种中的应用作了探讨,同时也发现了一些新的蛋白质多态性。目前,我们正在开展 DNA 遗传标记方面的研究。在应用 DNA 标记对畜禽品种资源遗传变异分析的同时,也开展用 DNA 标记分析畜禽主要性状以及标记与经济性状的连锁关系等。

在长期进行遗传标记研究的工作中,我们慢慢积累了大量有关这方面的资料,同时深感很有必要将其归纳整理,形成一定的系统。在我们进行上述工作过程中,国内外对畜禽遗传标记的研究也是相当活跃的。国际上先是 1964 年在欧洲成立了“欧洲家畜血型研究会”(European Society for Animal Blood Group Research, ESABR)以推动这方面的工作,后来这一学术组织成为全球性的国际学术组织(International Society for Animal Genetics, ISAG)。我们中的两位也先后成为 ISAG 的会员,并数次参加年会。我国则在 1988 年成立了“畜禽遗传标记学研究会”,并已举办了 5 次学术研讨会。正是 1993 年 10 月在广州华南农业大学召开的第四次研讨会促使我们决定将遗传标记方面的研究工作加以归纳总结。

自此我们开始了较全面的资料收集和整理,并从 1995 年动笔写作,期间得到了领导、同事以及我们的老师与学生的大力支持和配合。写作的具体分工如下:张细权负责第一、二、三、四、五和六章的初稿;杨关福负责第七章;李加琪负责第八章,并由李加琪、杨关福对全书作修改;最后由张细权、李加琪和杨关福共同定稿。另外,我们请吴显华教授审阅了全部书稿。吴常信教授为此书的出版作了大力推荐,作者谨致以衷心的感谢。

遗传标记包含的内容极为广泛,我们对此的阐述极为粗略,但我们希望能籍此抛砖引玉。

编 者

1997 年 4 月

目 录

第一章 绪论	(1)
参考文献	(2)
第二章 形态和生理遗传标记	(3)
第一节 毛色遗传标记	(3)
一、牛	(3)
二、水牛	(4)
三、猪	(4)
四、绵羊	(5)
五、山羊	(5)
六、马	(6)
七、犬	(7)
八、家禽的羽色遗传标记	(7)
第二节 形态遗传标记	(10)
一、牛	(10)
二、猪	(10)
三、绵羊	(11)
四、山羊	(12)
五、家禽	(12)
第三节 生理遗传标记	(14)
一、黄牛	(14)
二、家禽	(15)
三、猪的应激综合症	(15)
参考文献	(15)
第三章 染色体变异和染色体多态性	(17)
第一节 染色体变异	(18)
一、染色体数目变异	(18)
二、染色体的结构变异	(19)
三、正常个体的染色体畸变	(21)
第二节 染色体多态性	(22)
一、Ag-NORs 多态性	(22)
二、Y 染色体多态性	(27)
三、C 带多态性	(28)
四、染色体多脆性位点	(28)
第三节 染色体多态性研究方法学	(29)
一、动物染色体的制备	(29)
二、染色体的分带技术	(30)

三、染色体分析方法.....	(31)
参考文献.....	(32)
第四章 血型	(34)
第一节 红细胞表面抗原类型.....	(34)
一、有关概念及类型的测定.....	(34)
二、牛.....	(35)
三、水牛.....	(37)
四、猪.....	(38)
五、绵羊和山羊.....	(40)
六、马.....	(42)
七、家禽.....	(42)
八、其它动物.....	(45)
第二节 白细胞抗原型.....	(46)
一、有关主要组织相容性复合体 (MHC) 的基础知识.....	(46)
二、牛.....	(48)
三、猪.....	(52)
四、绵羊和山羊.....	(54)
五、马.....	(55)
六、家禽.....	(56)
参考文献.....	(56)
第五章 蛋白质多态性	(60)
第一节 牛的蛋白质多态性.....	(60)
一、牛.....	(60)
二、水牛.....	(67)
第二节 猪的蛋白质多态性.....	(68)
第三节 绵羊和山羊的蛋白质多态性.....	(71)
一、绵羊.....	(71)
二、山羊.....	(75)
第四节 马的蛋白质多态性.....	(76)
第五节 家禽蛋白质多态性.....	(80)
一、家鸡.....	(80)
二、家鸭和番鸭.....	(85)
三、鹅.....	(85)
四、火鸡.....	(86)
五、日本鹌鹑.....	(86)
六、珠鸡.....	(88)
七、环颈雉.....	(89)
第六节 蛋白质多态性的测定方法.....	(90)
一、样本制备.....	(90)

二、电泳分离·····	(90)
三、染色·····	(93)
四、结果分析·····	(93)
五、应用·····	(96)
参考文献·····	(96)
第六章 分子遗传标记·····	(101)
第一节 限制性片段长度多态性·····	(101)
一、RFLP 及其在生物基因组中的存在·····	(101)
二、RFLP 方法基本原理·····	(101)
三、用异源探针进行的 RFLP 分析·····	(102)
第二节 畜禽的 RFLP 分析·····	(114)
一、畜禽主要组织相容性复合体Ⅱ类基因的 RFLP·····	(114)
二、酪蛋白的 RFLP·····	(117)
三、各种蛋白质的 RFLP·····	(118)
四、一些重要质量性状的 RFLP·····	(118)
第三节 重复序列变异·····	(118)
一、高变异小卫星和 DNA 指纹图·····	(119)
二、微卫星多态性·····	(124)
第四节 随机扩增多态性 DNA (RAPD)·····	(125)
一、技术及原理·····	(125)
二、具体操作·····	(125)
三、遗传特点·····	(126)
四、应用·····	(126)
第五节 其他种类的 DNA 多态性·····	(126)
一、构像多态性·····	(126)
二、线粒体 DNA (mt DNA) 多态性·····	(128)
参考文献·····	(129)
第七章 群体变异与亲缘关系·····	(133)
第一节 遗传多样性·····	(133)
一、遗传标记与遗传多样性研究的历史·····	(133)
二、评价遗传多样性的统计方法·····	(134)
三、畜禽遗传多样性的研究·····	(135)
第二节 群体遗传结构与群体间关系·····	(138)
一、遗传多态性的概念·····	(139)
二、关于自然群体遗传变异的古典假说和平衡假说·····	(139)
三、分子水平遗传变异(遗传标记)维持机制 ——中性学说和选择学说·····	(140)
四、种群间遗传距离·····	(141)
五、畜禽种群遗传结构、变异及彼此间相互关系·····	(142)

第三节 亲缘关系确定.....	(147)
一、基本原理.....	(147)
二、排除亲子关系概率.....	(148)
三、亲子关系概率.....	(149)
四、畜禽的亲子鉴定.....	(150)
参考文献.....	(153)
第八章 基因定位与标记辅助选择.....	(157)
第一节 有关概念和方法.....	(157)
一、遗传图谱和物理图谱.....	(157)
二、遗传重组值定位.....	(157)
三、家系分析.....	(157)
四、细胞学定位.....	(158)
五、体细胞杂种定位.....	(158)
六、物理学定位.....	(159)
第二节 遗传图谱的构建.....	(159)
一、作图群体的建立.....	(160)
二、遗传图谱的构建.....	(160)
三、畜禽遗传图谱的构建.....	(165)
第三节 数量性状基因的定位.....	(167)
一、QTL 定位的基本原理	(167)
二、遗传标记的编码.....	(168)
三、数据模式.....	(168)
四、点分析.....	(168)
五、区间分析.....	(169)
六、畜禽数量性状基因的定位.....	(170)
第四节 标记辅助选择.....	(171)
一、标记辅助选择 (MAS) 概述	(171)
二、标记辅助选择的原理.....	(172)
三、候选基因法.....	(173)
四、位置遗传分析法.....	(174)
五、标记辅助渗入.....	(174)
六、利用遗传标记操纵性状基因.....	(175)
七、遗传标记应用前景.....	(175)
参考文献.....	(176)
索引.....	(178)

第一章 绪 论

任何遗传分析都是以遗传标记为基础的。19 世纪孟德尔完成的植物杂交试验所限定的性状就是遗传标记,但遗传标记这一术语却始见于本世纪 50 年代的微生物遗传研究领域。后来随着遗传学研究和育种实践的发展,遗传标记一词便愈来愈频繁地出现在各种遗传育种方面的学术刊物和书籍中。我国甚至在畜牧兽医学会上成立了畜禽遗传标记学分会,这有力地推动了我国畜禽遗传标记理论和应用工作的开展。

对遗传标记的定义及其所包含的种类,许多学者从不同的角度提出了各自的见解。

秦志锐(1984)从畜禽育种应用的角度给出了遗传标记的定义,认为遗传标记是受基因控制并可用于间接选择的各个性状,也就是所谓的附加性状或标记性状,主要包括生物化学的、生理学的、免疫学的和细胞学的几个方面。或者根据其遗传特点将它们划分为具有简单的孟德尔质量性状遗传和受微效多基因控制的数量遗传两大类,并且它们必须具备以下条件才能在家畜育种中应用:①简单的质量性状或遗传力高的数量性状;②与主要经济性状有紧密的遗传相关;③测定方法简单,重复率高;④可以在生命的早期表现出来。秦志锐的这一概念把遗传标记(genetic markers)和指示性状(indicator traits)都包含在遗传标记里面。实际上,指示性状是一类数量性状,通常指一些可以标志某些经济性状的、在代谢过程中具有调节功能的酶类或激素(Müller, 1986),它们易于准确测量,以其活性或水平(activity or level)高低度量,其中,遗传力高且与经济性状遗传相关极高的指示性状最受重视。

Suzuki 等(1981)认为遗传标记是指用作标记某一种核质、某个染色体或一个基因实验探针的等位基因,它们遵循简单的孟德尔遗传模式。Ott(1985)认为遗传标记主要包括①血细胞抗原(blood cell antigen);②血液蛋白质(blood protein);③染色体形态变异(chromosomal morphological variants);④限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphisms, RFLP)。这些都可以作为细胞核、染色体或基因的标记。King 和 Stansfield(1985)在他们合编的《遗传学词典》(Dictionary of Genetics)给遗传标记下的定义是:遗传标记是指用于标记携带个体或细胞,或者用于标记细胞核、染色体或位置探针的基因,该基因的表型表达过程易于鉴别分析。Rieger 等(1976)、Fincham(1983)等学者也从遗传学研究的角度定义遗传标记这一概念,但他们的概念实质上是一致的,即遗传标记是指一些等位基因或遗传物质,而且这些等位基因或遗传物质具有简单的遗传方式,它们以生物体上各种变异表现出来。

近年来,随着分子生物学研究方法和手段的不断进步,DNA 水平的遗传标记越来越受重视,遗传标记的内涵和外延都有所发展。但遗传标记是指一些等位基因或遗传物质,其表型易于识别且遵循简单的孟德尔式遗传这一含义仍然是正确的。根据这一定义,遗传标记主要包括:早期为遗传学主要研究内容的一些易于鉴定的形态性状(morphological characters)和生理性状(physiological characters)、50 年代中期开始研究的血型(红细胞抗原和白细胞抗原类型)等免疫性状(immunological traits)和蛋白质(酶)变异等生化性状(biochemical traits),各种类型的 DNA 变异(如 RFLP,指纹 DNA, RAPD 等)。

遗传标记常常与遗传多态性 (genetic polymorphisms) 交替使用, 但严格来说两者是有区别的。尽管两者都是指不同的遗传变异类型, 而且都遵循简单的孟德尔式遗传方式, 但是, 遗传标记总的说来属于个体的概念, 它不受频率高低的限制, 包括一些罕见的突变类型; 遗传多态性则是一个群体的概念, 它是指同时出现于同一物种群体中的两种或两种以上的变异类型, 其中最稀少的类型并不仅靠回复突变维持 (Ford, 1975)。这里, 最稀少类型的频率应达到 1% 的频率 (Harris and Hopkins, 1980)。

遗传标记在遗传分析、群体遗传学研究、基因定位、动植物育种上均有重要意义。从孟德尔的豌豆杂交试验, 到后来许多学者对孟德尔定律的大量验证分析、生化遗传的研究、微生物遗传规律的分析、遗传标记都起了重要作用。遗传标记在群体遗传学研究的意义则更为直接, 不少群体遗传学是以某一遗传标记在群体中的分布及其变化为其内容的, 而几乎所有有关群体遗传学的著作, 都有专门章节阐述遗传多态性的内容。群体中遗传多态性的产生和维持是群体遗传学研究的主要内容之一。对遗传标记在基因定位上的意义, 我们从近年发表的人的基因连锁图, 牛、猪及家鸡等畜禽的遗传连锁图中即可知遗传标记的重要性。无论是牛的连锁图, 还是猪、鸡的连锁图, 图中排列出来的都是遗传标记。在动物育种中, 遗传标记不仅用于亲缘关系 (个体和群体) 的分析和遗传资源调查, 还被用于重要经济性状的分析、标记辅助选择以及杂种优势预测等方面。

参 考 文 献

- 秦志锐, 1984. 国外畜牧学——草食家畜, 1984 (4): 1~7
- Fincham, J R S. 1983. *In Genetics*, pp. 105, pp. 129. Wright, PSG. Bristol. London. Boston
- Ford, E B. 1975. *Ecological Genetics*, 4 th Edition, Chapman and Hall, London
- Harris H et al. 1980. *The Principles of Human Biochemical Genetics*. 2nd Edition, Amsterdam, Oxford
- King, K C and Stanfield W D. 1985. *In Dictionary of Genetics*, pp. 155. Oxford Uni. Press, New York, Oxford
- Rieger, K et al. 1976. *Glossary of Genetics and Cytogenetics*, pp. 236~2. Springer—Verlag, Berlin Heidelberg, New York
- Suzuki, D T et al. 1981. *An Introduction to Genetic Analysis*. W. H. Freeman and Company, New York, San Francisco
- Ott, J. 1985. *In Analysis of Human Genetic Linkage*, pp. 13~21. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London
- Müller E. 1986. *In Exploiting New Technologies in Animal Breeding*, pp 132~139. Oxford Uni. Press, Oxford

第二章 形态和生理遗传标记

动物形态遗传标记可以作为家畜家禽群体起源、地方品种特征特性的标志，这类标记包括许多方面，主要有颜色、体形、外形等。生理遗传标记则是影响动物生长发育、代谢过程等的一些标记，如家禽羽毛的长速。

第一节 毛色遗传标记

一、牛

决定牛毛色的基因座位据认为达 20 多个（常洪，1995；Adalsteinsson et al., 1995），主要包括：

1. **红色基因座位 R** 该座位只有一个使褐色素在被毛和皮肤得以表现的基因 R，它以纯合状态存在于黄牛的所有个体中，它一般作为其他基因的下位基因。

2. **黑色基因座位 B** 该基因座位有 2 个等位基因，显性基因 B 和隐性基因 b。B 可使个体的被毛和皮肤表现为黑色，b 纯合时为非黑色。

3. **色片基因座位 S** 该基因座位有 5 个复等位基因： S^D 、 S^H 、 S^C 、S 和 s， S^D 可使个体在有色被毛的基础上，躯干部（胸或腰部）表现出一条垂直方向的白带。如法国的 Galloway 牛和我国的三河牛； S^H 可使个体的头、颈、前胸和胸底部成为白色，如 Hereford 牛； S^C 使个体的背部和腹下从前至后出现一条白斑，而躯干两侧为对称的有色毛，如奥地利的 Pinzgauer 牛和我国的三河牛；S 使个体全身表现为均一的有色毛，黑牛、黄牛和红牛都属于这一类型，我国中原黄牛和南方黄牛均属于这一类型，我国中原黄牛和南方黄牛大多数为 SS 纯合子；s 控制白斑的遗传，荷兰牛的黑白花、红白花以及我国峨边花牛中的黄白花，都是隐性纯合子 ss。上述 5 个复等位基因的等级显隐性关系为 S^D （白带） $>S^H$ （白头） $>S^C$ （白背） $>S$ （金色） $>s$ （白花）。

4. **稀释基因座位 D** 该座位存在显性基因 D 和隐性基因 d。隐性基因 d 纯合时，可使深色被毛变为浅色（如黑色变灰色、红色变黄色），显性基因则无此作用。

5. **隐性淡化基因座位 Wn** 该座位上隐性基因 wn 可使非黑色被毛淡化为乳白色，在鼻镜和眼睑有色素沉着，显性基因 Wn 可使个体成为有色牛。短角牛的乳黄色和乳白色为隐性纯合子 wn 所致，我国南阳牛的乳黄色和草白色也可能属于这种类型。

6. **显性淡化基因座位 Wp** 显性基因 Wp 有淡化非黑色皮毛的作用，隐性基因 wp 无此作用。因此，由 Wp 产生的白色称为“显性白”，上面说到的 wn 产生的白色则称为“隐性白”。

7. **黧色基因座位 Br** 隐性基因 br 能使非黑色牛的背线、鼻镜及眼睑成为深褐色或黑色，躯干和四肢有黑色斑纹，个体表现为黧牛，这种毛色在我国黄牛群体中较为多见。显性基因没有这种作用。

8. 季节性黑斑基因座位 **Bs** 隐性基因 **bs** 能使非黑色牛的被毛出现黑色斑, 这种黑斑的多少因性别、年龄、季节和营养状况而有所变化。

9. 显性黑斑基因座位 **Ps** 显性基因 **Ps** 能使非黑色牛的皮肤出现黑斑, 鼻镜、眼睑、乳房等部位尤为明显, 隐性基因 **ps** 无此作用。

10. 白斑基因座位 **In** 显性基因 **In** 能使全色牛的鼠蹊部、腹下和尾帚出现白斑, 隐性基因 **in** 没有这种作用, **In** 在荷兰牛群中出现的频率较高。

11. 白色基因座位 **Wh** 该座位只有一个使被毛和皮肤成为白色的基因 **Wh**, 所有的白色牛均以纯合子形式存在。**Wh** 与 **R** 结合, 后代表现为红沙毛; **Wh** 与 **B** 结合, 后代表现为青沙毛。

12. 晕毛基因座位 **W** 隐性基因 **w** 可使非黑色牛的被毛出现同色淡浓晕, 而显性基因 **W** 则无此作用。

13. 局部淡化基因座位 **Dp** 隐性基因 **dp** 可使同色牛在胁及四肢内侧出现淡化现象, 显性基因 **Dp** 则无此作用。

14. 扩散基因座位 **E** 和刺鼠毛色基因座位 **A** 这是在冰地牛中发现的两个基因座位, 它们决定黑色、褐色和红色 3 种毛色。座位 **E** 有 3 个基因: E^d 决定显性黑色, E^+ 决定中间型, 它使 **A** 座位上的等位基因得以表达, e 决定隐性红色。座位 **A** 有两个等位基因: A^+ 决定褐色, a 在 E^+ /一个体中纯合时表现黑色 (非刺鼠色)。**A** 座位上的等位基因仅能在 E^+ /一基因型下表达。

二、水牛

水牛的毛色遗传方式比较简单, 它主要受下面两个基因座位控制 (常洪, 1995)。

1. 决定皮肤颜色的基因座位 **B** 显性基因使皮肤表现为黑色, 同时它又是其它有色基因的上位基因, 隐性基因 **b** 纯合时则表现为白色。

2. 决定被毛颜色的基因座位 **R** 该座位受 **B** 座位中 **B** 基因的制约。当两对显性基因纯合时 (**BBRR**), 表现为黑色皮肤黑毛, 基因型为 **BBRr**, **BBrr**, **BbRR**, **BbRr**, **Bbrr** 时表现为黑色皮肤黑色毛或黑色皮肤有色毛, 基因型为 **bbRR** 或 **bbRr** 时, 表现为白色皮肤黄色或褐色毛。基因型为 **bbrr** 时, 表现为白色皮肤白色毛。

三、猪

猪的毛色类型有白色、纯黑色、棕红色以及白环带、花斑和污白毛等表现形式。猪的毛色是基因所控制的, 一般认为控制猪被毛中色素的产生和分布的基因座位有以下几个 (彭中镇, 1994; 常洪, 1995; Hanset, 1991)。

1. 色素合成强度基因座位 **C** 该座位控制色素合成的强度, 有两个等位基因 C^e 和 C^{ch} 。 C^e 为控制曼格利察猪污白毛的基因, C^{ch} 则可能在某些巴克夏猪中使其黄色变成奶油色起作用。

2. 色素生成基因座位 **B** 该座位决定产生黑色还是褐色的黑色素。有 **B** 和 **b** 两个等位基因, **B** 基因产生真黑色素, **b** 基因产生褐黑色素。

3. 色素分布部位基因座位 **A** 控制真黑色素和褐黑色素在不同部位的分布, 有 A^w 和 a 两个等位基因, A^w 使猪腹部产生淡野灰色毛 (野猪毛色), 它存在于野猪中, 对其他毛色呈显性, 但受 **I** 控制, a 控制非野灰色。

4. 色素分布相对范围基因座位 E 决定黑色(或褐色)的真黑色素与红—黄色的褐黑色素的相对伸展范围。该基因座位可能有4个等位基因: E^d 、 E 、 e^p 和 e , 其中 E^d 产生显性黑色, E 使黑色正常伸展, e^p 使黑色在局部伸展, 控制波中猪、巴克夏的六白特征的可能就是 e^p 基因, e 是隐性基因, 完全抑制黑色而使红色或金黄色充分伸展。

5. 白带基因座位 S 有 S 和 s 两个等位基因, 显性基因 S 可使有色猪的被毛出现一条宽窄不等的白色环带, 主要在肩胛部和背部, 如汉普夏猪; 隐性基因 s 则没有这种作用。

6. 基因座位 I 有两个等位基因, I 抑制色素的表达, 为显性白基因; i 为隐性基因。在家猪中, I 存在于大白猪中, 长白及其变种均为 II 纯合子, 其余品种均为 ii 纯合子。

四、绵羊

绵羊具有黑色、棕色、白色及灰色4种毛色类型, 这4种毛色类型受7个基因座位遗传决定(常洪, 1995; Adalsteinsson, 1983)。

1. A 座位 有12个等位基因, A^{wh} 决定白色或棕黄色, A^s 决定浅灰, A^g 决定灰色, A^{gg} 控制 Gotland 灰色, A^b 为獾脸, A^{bn} 决定蓝色, A^w 控制野生型, A^+ 控制刺鼠野生型, A^{sb} 为灰獾脸, A^{sw} 灰色野生型。 A^r 决定红眼罩, a 无作用。其中, A^{wh} 对其它9个基因均呈显性, A^{sb} 对 A^g 、 A^b 及 a 显性, A^{sw} 对 A^g 、 A^w 及 a 显性, a 对其他基因均呈隐性。

2. D 座位 有4个复等位基因, 分别决定着4种毛色的出现, 即 D 决定黑色, d 决定棕色, d_1 决定灰色致死, d_2 决定白色。 D 对 d 显性, 就致死作用而言, D 和 d 对 d_1 显性, d_1d_1 纯合子常因生理缺陷而死亡。但就毛色而言, d_1 对 D 与 d 均为显性, 即 Dd_1 和 dd_1 均为灰色。 D 、 d 、 d_2 三者的关系则为 $D > d > d_2$ 。

3. O 座位 显性基因 O 是黑色基因 D 的上位基因。当基因 O 存在时, 黑色基因 D 不能充分发挥作用, 被毛此时表现为淡黑色。但隐性基因 o 则无此作用。

4. G 座位 显性基因 G 可使棕色或淡黑色羊的毛梢颜色变浅, 而且有明亮光泽, 隐性基因 g 使色素在毛纤维上均匀分布。

5. E 座位 该基因座位上的一对等位基因 E 和 e 都能使被毛表现为黑色, EE 或 Ee 表现为显性黑, ee 为隐性黑, 但 E 对白色显性, e 对白色为隐性。

6. S 座位 该基因座位决定色片分布, 有3个等位基因: S 、 S^p 和 s 。 S 决定白色、 S^p 决定黑白花斑, s 决定着斑纹, 其显性等级为 S (白色) $> S^p$ (黑白花斑) $> s$ (斑纹)。

7. W 座位 有3个等位基因, 决定显性白和显性灰的出现与否。其中, W^R 决定显性灰, W 决定显性白。

此外, 还有一个 C 座位。Rowett 和 Fleet (1993) 发现 Suffolk 绵羊中的一种白化现象, 它由 C 座位上的 C^{mar} 决定, C^{mar} 为隐性基因。

五、山羊

山羊的毛色表现类型较多, 但它们主要由4个基因座位控制(常洪, 1995; Adalsteinsson et al. 1994)。

1. 决定基础毛色的基因座位 该座位有7个复等位基因, 其显隐性关系为: 白色 $>$ 棕色 $>$ 灰色 $>$ 淡栗色 $>$ 黑色 $>$ 红色 $>$ 黄褐色。

2. **黑底白斑座位** 是指黑色山羊被毛上有白斑出现的状况,除白色外,是所有其它毛色的显性上位基因。

3. **背线基因座位** 隐性基因可使羊的背部出现一条黑色背线,这种现象在成都麻羊中较为常见,而显性基因无此作用。

4. **刺鼠毛色基因座位** 该基因座位控制 10 种毛色类型,有 11 个等位基因,其中决定白色或棕黄色为顶级显性,其余 9 个等位基因呈等显性,底级隐性等位基因决定非刺鼠白色,是该座位的第 11 个等位基因。这些等位基因为:白色或棕黄色基因 A^{wt} ,黑面基因 A^{blm} ,牛黄色基因 A^{bz} ,獾面基因 A^b ,灰色基因 A^g ,浅色肚基因 A^{lb} ,瑞士标记基因 A^{bin} ,侧斑带基因 A^{ls} ,mathogany 基因 A^{mh} ,红颊基因 A^{rc} 和非刺鼠基因 A^s 。

六、马

马的毛色类型比其它畜种丰富多样,遗传方式也相对复杂,它主要受 10 个基因座位的控制(常洪,1995)。

1. **A 座位** 有 A 和 a 两个等位基因。A 能使骡毛马的毛纤维呈现出黑色和黄红色两条色带,类似刺鼠毛,a 无此作用。

2. **B 座位** 该座位有两个等位基因,即显性基因 B 和隐性基因 b,B 可使马的被毛表现为黑色,b 纯合时表现为褐色。B 座位跟 A 座位出现基因互作,两个座位的显性基因同时存在(A-B-)的情况被毛表现为骡毛,两者的隐性基因同时存在时(aabb)毛色则表现为栗毛。

3. **D 座位** 有一对等位基因 D 和 d,D 对 d 不完全显性。基因型为 DD 的个体表现为皮肤无色素的白毛,基因型为 Dd 则表现为两种毛色的中间类型,隐性纯合子 dd 则表现为有淡化现象的其它毛色。

4. **R 座位** 存在 R 和 r 两个等位基因。显性基因 R 可使个体表现为沙毛,除灰色毛外,对其它所有毛色表现为显性,隐性纯合(rr)表现为其它毛色。

5. **G 座位** 该座位控制灰毛(青毛)的遗传,其显性基因 G 不仅使个体表现为毛灰色,而且 G 是所有毛色的上位基因。

6. **E 座位** 该座位有 3 个等位基因: E^D 、E 和 e。 E^D 能够促进黑色素扩散,抑制刺鼠毛的出现,因此称为显性黑,基因 E 能促进黄色素扩散,使毛色为污黄色,基因 e 无上述两种作用。3 个等位基因的显性关系是 $E^D > E > e$ (其它毛色)。E 和 A 存在互作(Woolf, 1992)。基因型 A/-; E/- 时为月桂色; a/a; E/- 为黑色,而 A/-; e/e 或 a/a; e/e 为栗色。

7. **Lw 座位** 这是一个白色显性纯合致死基因,当白色马存在有 LwLw 基因型时通常是致死的,而存活的马都是杂合子(Lwlw)。

8. **P 座位** 为控制白斑的基因。白斑基因 P 作用于背部表现白斑时称为显性白,作用于腹部白斑时称为“隐性白”。Woolf (1989, 1990) 认为这种白斑是由复杂的遗传系统和非遗传因素决定的。而腹部及腿部白斑的表现因基因型不同而异,隐性纯合基因白斑最多,显性纯合基因型最少,杂合子介于两者之间(Woolf, 1991)。

9. **S 座位** 有两个等位基因 S 和 s。隐性基因 s 纯合时,可使单色马额部出现白彰,或者使额至鼻头出现长的白流星,显性基因存在时则不出现这种现象。

10. **Ws 座位** 这是控制白蹄的基因,隐性纯合时使单色马出现白蹄,显性基因无此作用。

以下是部分毛色的基因型组成:

白色毛 A-bbDDee

纯黑色毛 aaBBddE^D-

淡黑色 aaB-ddee

淡黄骠毛 A-B-DdE-

黑黄骠 A-B-ddE^D-

黄栗毛 aabbddE-

黑沙毛 R-aaBBddE^D-

红沙毛 R-aabbdd ee

铁灰色 G-aaBBDD E^D-

黄骠毛 (有白影、白蹄) A-B-ddEEss WsWs

最近, Sponenberg 等 (1990) 报道了马中出现豹毛色斑块类型的遗传, 这种类型的毛色由豹色、较少斑块的豹色、地毯色、带斑块的地毯色、大理石色、雪花色、冰雹状等构成, 它们均由显性基因 Lp 控制, 出现上述的差别是因为该等位基因表达的不同造成的。

七、犬

犬的毛色遗传主要受以下 10 个基因座位控制 (常洪, 1995)。

1. **A 座位** 有 3 个等位基因 A^s、a^y 和 a^t, 但其显隐性关系尚不清楚。A^s 基因使个体表现为暗灰色, a^y 使个体表现为棕黄色, a^t 使个体表现为黑褐色。

2. **B 座位** 有 B 和 b 两个等位基因, 显性基因 B 使个体毛色为黑色, 隐性基因 b 纯合时则为褐色。

3. **C 座位** 该座位有 C、C^{ch}、C^e、c 4 个等位基因, C 使个体表现为有色毛, C^{ch} 使个体表现为青紫蓝色, 它们的显隐性关系为: C>C^{ch}>C^e>c。

4. **D 座位** 有 D 和 d 两个等位基因。隐性基因 d 具有稀释毛色的作用, 即使深色变为浅色; 显性基因 D 则无此作用。

5. **E 座位** 该座位有 4 个等位基因 E、E^m、e^{br} 和 e。基因 E 使全身被毛表现为黑色, E^m 使毛色为铁黑色, e^{br} 使个体全身出现黑色条纹, e 则表现为其它有色毛。它们的显性等级为: E^m>E>e^{br}>e。

6. **S 座位** 有 4 个等位基因: S、Sⁱ、S^p 和 S^w, S 控制有色毛, Sⁱ 控制有色毛个体出现爱尔兰式小白斑, S^p 使个体全身出现不规则白斑, S^w 使白斑面积扩大至全身。这 4 个等位基因的显性等级为: S>Sⁱ>S^p>S^w。

7. **R 座位** 有 R 和 r 两个等位基因, R 对 r 不完全显性, 显性杂合子 (Rr) 通常表现为沙毛, 纯合子表现为黑色、褐色及白色。

8. **M 座位** 有 M 和 m 两个等位基因, 显性基因 M 控制白色毛上出现花色斑纹, 隐性基因 m 则无这种作用。

9. **G 座位** 显性基因 G 控制初生时的黑毛变为灰色, 隐性基因则无此作用。

10. **T 座位** 显性基因 T 可使白色犬身上出现麻布条纹或斑点, 而隐性基因 t 纯合时则不表现这种条纹。

八、家禽的羽色遗传标记

家禽的羽毛种类繁多, 但通过生物化学和组织学的分析, 羽色仅分为二种: 有色和无色羽。有色羽因色泽深浅的不同, 从淡黄色直至深黑色均有。总的来说, 家禽的羽色常见的有白色、黑色、黄色、红色、银色或金色、蓝色及横斑等类型, 上述羽色受 1 对或几对基因所控制, 这样的基因座位主要有 10 个 (常洪, 1995; 包世增, 1994; Smyth, 1990)。