

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00786

## 白色獭兔蓝眼突变体的发现与遗传分析

庞有志, 许永飞

河南科技大学动物科技学院, 洛阳 471003

**摘要:** 文章设计了杂交、回交和全同胞交配3个实验, 对美系白色獭兔(♂)和青紫蓝肉兔(♀)杂交所产生的白色蓝眼獭兔突变体的遗传机制进行了等位性测试。结果表明, 白色獭兔蓝眼突变体是维也纳座位(*V*)发生隐性突变的结果。基因 *vv* 纯合(*vv*)对家兔基本毛色基因座(*A*、*B*、*C*、*D*、*E*)具有隐性上位作用, 无论其他毛色座位的基因型如何, 只要 *vv* 存在即可产生白色蓝眼兔。*vv* 基因型与 *rr* 基因型组合即可产生白色蓝眼獭兔。白色蓝眼獭兔突变体在我国家兔育种中是一个新发现, 其遗传机制的阐明, 对獭兔育种和生产具有重要的指导意义。

**关键词:** 獭兔; 蓝眼突变体; 杂交; 毛色; 眼色; 维也纳基因(*v*)

## Discovery and genetic analysis of blue-eyed mutant in the white rex rabbits

PANG You-Zhi, XU Yong-Fei

College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

**Abstract:** Using cross, backcross, and full-sib mating experiments, allelism test was conducted to study the genetic mechanism of blue-eyed mutant of the white rex rabbits originated from the F<sub>1</sub> generation from the cross American White rex rabbits(♂) × Chinchilla meat rabbits(♀). The study showed that the reason for the blue-eyed mutant of the white rex rabbits was a recessive mutation in *Vienna* locus. When the *V* locus was homozygous for the recessive *v* gene, it was recessive epistatic to other loci (including *A*, *B*, *C*, *D*, and *E*), which also controlled the coat color. Regardless of the genotypes in other gene loci, the rabbits appeared blue eyes and white coat color as long as the genotype *vv* occurred at the *Vienna* locus. Thus, the combination of genotype *vv* and genotype *rr* will produce the blue-eyed and the white rex rabbits. As the blue-eyed mutant of the white rex rabbits is a new finding in China's rabbit breeding program, it is significant to explain the genetic mechanism of the blue-eyed mutant for the breeding and production of rex rabbits.

**Keywords:** rex rabbit; blue-eyed mutant; cross; coat color; eye color; *Vienna* gene (*v*)

关于家兔毛色变异和遗传的研究始于 20 世纪早期, 人们通过大量的经典杂交试验澄清了家兔主要毛色座位的遗传规律<sup>[1-4]</sup>, 现已研究表明, 家兔的毛色遗传主要受 10 个基因座位制约, 包括 *A*(野鼠

色座位)、*B*(黑/棕色座位)、*C*(饱和色座位)、*D*(淡化色座位)、*E*(扩展色座位)、*En*(英国花斑色座位)、*Du*(荷兰花斑色座位)、*V*(维也纳座位)、*W*(色带宽度座位)、*Si*(银色座位)等<sup>[5,6]</sup>, 其中 *A*、*B*、*C*、*D*、*E* 为

收稿日期: 2012-10-04; 修回日期: 2013-02-06

作者简介: 庞有志, 博士, 教授, 硕士生导师, 研究方向: 动物遗传育种。E-mail: pyzh2006@126.com

网络出版时间: 2013-3-19 15:44:03

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130319.1544.003.html>

家兔的基本毛色基因座, 不同基因座位的基因突变会导致家兔不同毛色的变化, 如在 5 个基本毛色基因座位上黑色兔的基因型为  $aaB\_C\_D\_E\_$ , 蓝色兔为  $aaB\_C\_ddE\_$ , 青紫蓝兔为  $A\_B\_c^{hd}\_D\_E\_$ , 白色兔为  $\_\_\_cc\_\_\_$  等。哺乳动物的皮肤、眼睛和毛发色素的形成主要由遗传控制, 其形成的生物化学机制相似<sup>[7,8]</sup>, 研究发现人与动物的毛发和眼睛的颜色具有很大的关联性<sup>[9,10]</sup>, 家兔的毛色与眼色的关系多表现为白色兔多为红眼, 黑色兔多为黑眼, 青紫蓝兔多为蓝眼或褐眼。普通白兔的毛色与  $C$  座位发生白化基因隐性突变有关, 白化基因  $c$  纯合导致家兔毛色和眼睛的虹膜不产生色素, 眼球虹膜因缺乏色素而反射出血管的颜色, 所以白兔多为红眼睛<sup>[5,11]</sup>。在白色家兔中除常见的红色眼睛外, 还有一种较少见的蓝色眼睛即白色蓝眼兔, 这一性状往往与维也纳基因座( $V$ )发生隐性突变有关, 如维也纳白兔。在  $V$  座位有一对等位基因  $V$  和  $v$ 。 $V$  决定正常毛色, 隐性纯合体( $vv$ )表现为蓝眼白兔。基因  $v$  纯合时能限制被毛出现任何颜色并局部性地限制虹膜前壁的色素形成, 使眼球虹膜前壁细胞只在很小的区域产生少量黑色素, 在一定光线下反射出蓝色光, 从而使  $vv$  基因型的家兔具有白毛、蓝眼的特性<sup>[5]</sup>。我们在进行美系白色獭兔(红眼)与青紫蓝肉兔(蓝眼)杂交育种过程中, 在其杂交一代( $F_1$ )中发现了少量白色獭兔蓝眼突变体, 将这种突变体与美系白色獭兔杂交, 后代出现了白色、黑色与青紫蓝色獭兔, 显然白色蓝眼獭兔其毛色和眼色的遗传机制与普通白兔不同。揭示白色獭兔蓝眼突变体的遗传机制, 可为培育蓝眼白色獭兔新品种提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

本实验所用家兔均来自河南省孟州市以琳养兔专业合作社獭兔养殖基地, 包括 8 只美系白色獭兔(红眼, ♀)与 1 只白色蓝眼獭兔(♂)。白色蓝眼獭兔是由青紫蓝肉兔(蓝眼, ♂)和美系白色獭兔(红眼, ♀)杂交产生的, 饲养至性成熟后用于杂交实验。白色蓝眼獭兔的毛型与一般白色獭兔相似, 但眼睛不是红色, 而是宝石蓝色(简称蓝眼), 两者眼球颜色比较见图 1 和图 2。



图 1 白色蓝眼獭兔



图 2 普通白色獭兔(红眼)

### 1.2 方法

#### 1.2.1 杂交

将白色蓝眼獭兔公兔(标记为 I 号), 与随机选择的 8 只美系白色獭兔(红眼)(分别标记为 1、2、3、4、5、6、7、8)杂交。共设  $I \times 1$ 、 $I \times 2$ 、 $I \times 3$ 、 $I \times 4$ 、 $I \times 5$ 、 $I \times 6$ 、 $I \times 7$ 、 $I \times 8$  共 8 个杂交组合。观察记录  $F_1$  代的毛色和眼色分离情况, 提出白色蓝眼獭兔突变体遗传假设, 分析杂交亲本及其后代主要毛色和眼色座位的基因型。

#### 1.2.2 回交

白色蓝眼獭兔  $B_1$  号母兔( $I \times 1$  的后代)和白色蓝眼獭兔  $B_2$  号母兔( $I \times 2$  的后代)分别与 I 号公兔进行回交, 共设  $I \times B_1$ 、 $I \times B_2$  2 个组合。观察记录回交一代的毛色和眼色分离情况, 验证白色蓝眼獭兔突变体的遗传假设。

#### 1.2.3 全同胞交配

白色蓝眼獭兔  $C_1$  号(♂)与白色蓝眼獭兔  $C_2$  号(♀)

均为  $I \times B_1$  的后代, 白色蓝眼獭兔  $C_3$  号(♂)与白色蓝眼獭兔  $C_4$  号(♀)均为  $I \times B_2$  的后代, 共设  $C_1 \times C_2$  和  $C_3 \times C_4$  2 个全同胞交配组合。观察记录全同胞交配一代毛色和眼色的分离情况, 进一步验证白色蓝眼獭兔突变体的遗传假设。

### 1.3 试验动物管理

杂交和回交试验用兔均为单笼饲养, 交配方式是将公兔轮回放入母兔笼内, 实行自然交配; 全同胞交配实行每一组公母兔同笼饲养, 自然交配。自由饮水和采食, 饲料为河南省济源市阳光兔业科技发展有限公司生产的“金裕”牌饲料, 常规饲养管理。

### 1.4 统计分析

仔兔 1 月龄后肉眼鉴别毛色和眼色; 1 月龄前死亡的仔兔借助于解剖镜和显微镜对其毛色和眼色进行鉴别, 并进行统计, 每只母兔统计 3 胎以上产仔数记录。通过  $\chi^2$  检验对试验结果进行统计学分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 杂交试验

#### 2.1.1 维也纳基因座隐性突变的假设

杂交后代表型分布见表 1。由表 1 可以看出,  $F_1$  代出现有 3 种毛色即白色、黑色和青紫蓝色, 毛型均为力克斯毛型。不同杂交组出现的毛色并不一致,  $I \times 1$  和  $I \times 2$  组合的后代出现有白色和黑色, 在白色獭兔中有红眼和蓝眼两种类型。如果 I 号白色蓝眼獭兔(I 号公兔)是由白化基因  $c$  纯合所致, 则与 8 个白色獭兔杂交的后代在毛色上应均为白色, 而实际杂交结果并非如此, 由此可以推断 I 号公兔与普通白

色獭兔的毛色遗传机制不同, 即白色蓝眼獭兔并不是由  $C$  座位的隐性白化基因纯合所致。如果是  $C$  座位某一新的位点发生突变, 若该突变基因对白化基因( $c$ )为显性, I 号公兔与 8 个白色獭兔杂交, 后代应该有全部或二分之一的个体表现白色蓝眼性状; 若该突变基因对白化基因( $c$ )为隐性, 则杂交后代全部为白化兔(红眼), 无论突变基因对白化基因( $c$ )是显性还是隐性, 后代都不应该出现黑色兔和青紫蓝色兔, 因此, 可以排除白色蓝眼突变体是由  $C$  座位发生新的突变所致。该突变性状是否是由于  $V$  座位发生隐性突变所致需要进一步验证。本研究先假设试验中的白色蓝眼獭兔就是  $V$  座位发生隐性突变的结果,  $v$  基因纯合导致白色蓝眼出现, 并以此进一步分析。

#### 2.1.2 I 号白色獭兔蓝眼突变体的基因型分析

已知獭兔的力克斯毛型与 3 个基因座有关,  $R_1$ 、 $R_2$  和  $R_3$ , 这 3 个基因座位只要其中一个座位隐性纯合, 即可表现力克斯毛型<sup>[12]</sup>, 由表 1 可以看出, I 号白色蓝眼公兔与 1~8 号 8 个美系白色母兔杂交,  $F_1$  代全部为力克斯毛型。因此可推断 I 号公兔在 3 个  $R$  座位上的基因型与美系白色獭兔至少有一个座位是相同的即为隐性纯合体(简称  $rr$ )。由于杂交后代没有毛型上的分离, 只有毛色和眼色的不同, 且眼色与毛色存在有一定的相关性, 所以只对杂交亲本毛色的基因型进行分析。如前假设, I 号公兔在  $V$  座位上的基因型为  $vv$ , 根据家兔毛色主要基因座位的遗传规律<sup>[5]</sup>, I 号公兔在基本毛色座位上的基因型分析如下:

已知在  $A$  基因座有 3 个等位基因,  $A$  基因决定典型的野鼠色, 单根兔毛纤维有色段;  $a'$  基因使毛色为

表 1 白色蓝眼獭兔(♂)与白色红眼獭兔(♀)杂交后代表型分布

杂交组合	白色獭兔 (蓝眼)	白色獭兔 (红眼)	黑色獭兔 (黑眼)	青紫蓝獭兔 (蓝眼)
I(白色蓝眼, ♂)×1(白色红眼, ♀)	12	7	8	0
I(白色蓝眼, ♂)×2(白色红眼, ♀)	21	12	15	0
I(白色蓝眼, ♂)×3(白色红眼, ♀)	0	15	7	6
I(白色蓝眼, ♂)×4(白色红眼, ♀)	0	13	16	0
I(白色蓝眼, ♂)×5(白色红眼, ♀)	0	14	6	8
I(白色蓝眼, ♂)×6(白色红眼, ♀)	0	13	0	15
I(白色蓝眼, ♂)×7(白色红眼, ♀)	0	12	0	10
I(白色蓝眼, ♂)×8(白色红眼, ♀)	0	13	0	17

单一色的黑色或黄褐色, 颈背部三角区、腹部、眼眶和尾部下方等部位的毛色与携带 *A* 基因的家兔一样; *a* 基因为非野鼠色基因, 非野鼠色的毛纤维整根都为单一色, 基因型为 *aa* 的家兔全身为单一颜色如蓝色或黑色, 3 个等位基因的显性等级为  $A > a' > a$ 。由于  $F_1$  代出现有黑色獭兔, 故 1 号公兔在该基因座至少含有一个 *a*, 其基因型为  $\_a$ 。

在 *B* 基因座, 有 2 个等位基因 *B* 和 *b*。*B*(黑色)对 *b*(巧克力色)为显性。该座位的基因表达与 *A* 座位的基因有关, *B* 与野鼠色基因 *A* 结合(*AABB* 或 *AaBb*)会产生“黑-浅黄-黑”的颜色, 整体被毛外观呈略黑带黄的颜色, 如青紫蓝兔; *B* 与 *aa* 结合(*B\_aa*)产生单一黑色。由于在  $I \times I$  组合中  $F_1$  代中出现黑色个体, 故 1 号公兔在该座位应含有一个 *B*, 又由于 1 号白色蓝眼公兔与 6、7 和 8 号母兔的杂交后代无黑色个体出现, 因此, 1 号公兔在 *B* 座位的基因型不可能是 *BB* 纯合, 应该为 *Bb*。

在 *C* 基因座, 共有 6 个等位基因 *C*、 $c^{chd}$ 、 $c^{chm}$ 、 $c^{chl}$ 、 $c^h$  和 *c*, 其显隐性关系为  $C > c^{chd} > c^{chm} > c^{chl} > c^h > c$ , 其中  $c^{chl}$  和  $c^h$  对 *c* 为不完全显性,  $c^{chd}$ 、 $c^{chm}$ 、 $c^{chl}$  为等显性, 除 *C* 基因的作用使整个毛色成为全色外, 其余 5 个等位基因都不同程度地具有减少色素沉着的作用<sup>[12]</sup>。 $c^{chd}$  为青紫蓝或深色青紫蓝基因, 该基因还会影响到眼睛的颜色使家兔产生蓝眼。 $c^{chm}$  为中度青紫蓝基因,  $c^{chl}$  为紫貂色基因或浅青紫蓝色基因。与  $c^{chd}$  不同的是,  $c^{chl}$  基因使家兔产生茶褐色眼睛。 $c^h$  是控制喜马拉雅型的白化基因, 它将色素限制在身体末端, 并对温度较敏感, 家兔除了鼻端、耳、足和尾端有色素沉着以外, 其他都为白色, 称为喜马拉雅白化。*c* 是白化基因, 该基因纯合时, 能阻止其他毛色基因座位(如 *A*、*B*、*D* 和 *E*)基因的表达, 被毛表现为全白色。喜马拉雅白化( $c^h$ )和白化(*c*)基因纯合时家兔的眼睛为红宝石颜色即红眼睛。由于 1 号公兔与 1~8 号母兔的杂交后代中都产生了白色红眼獭兔后代, 说明其 *C* 位点上应当存在 *c*, 又由于其后代还存在黑色和青紫蓝色个体, 说明 1 号公兔并非 *cc* 纯合体。且 1 号白色蓝眼公兔由青紫蓝肉兔和白色獭兔杂交产生, 其 *C* 位点应当含有  $C^{chd}$  基因, 因此 1 号公兔在 *C* 位点的基因型应为  $C^{chd}c$ 。

在 *D* 基因座, 有 *D* 和 *d* 两个基因。*D* 决定全色的深度, *d* 具有淡化色素的作用, 由于 *D* 对 *d* 为显性,

基因型为 *DD* 和 *Dd* 的家兔表现正常的全色, 产生棕色眼睛。当 *d* 基因纯合时使色素淡化。*d* 基因与 *a* 基因纯合(*aadd*)会产生蓝色兔。*d* 基因也影响到家兔眼睛的颜色, 产生灰-蓝色眼睛。由表 1 可以看出, 由于  $F_1$  代出现青紫蓝色个体, 故可以推断 1 号兔中必然含有一个 *d*, 基因型应为  $\_d$ 。

在 *E* 基因座, 该座位的等位基因有 5 个:  $E^D$ 、 $E^s$ 、*E*、 $e^j$  和 *e*, 显性等级为  $E^D > E^s > E > e^j > e$ , 其中  $E^D$  对  $E^s$ ,  $E^s$  对 *E* 为部分显性。*E* 为野生型基因, 决定野鼠色,  $E^D$  基因使黑色素扩散, 加深野鼠色毛中段的颜色, 使整个被毛呈钢灰色。 $E^s$  的作用与  $E^D$  相似, 但作用较  $E^D$  弱, 产生浅钢灰色被毛。 $E^j$  与野鼠色基因一起产生黄、黑相间的毛纤维, 形成黄黑相间的虎斑型毛色。*e* 为非黑色素扩展基因, 与 *C* 基因座位的基因和一些修饰基因一起共同决定毛色, 纯合时能去除毛纤维上所有或多数黑色素, 产生黄色、橘色或白色被毛, 腹部白色。与 *B* 基因座分析类似, 该基因座的基因型应为  $E^D e$ 。

根据上述分析, 可以初步推断 1 号白色蓝眼公兔在基本毛色座位上的基因型为  $\_aBbC^{ch}c\_dE^D e$ , 如前假设, 如 1 号白色蓝眼公兔在 *V* 座位上为隐性纯合即 *vv*, 则在这 6 个座位上的白色蓝眼公兔的基因型为  $\_aBbC^{chd}c\_dE^D evv$ 。

### 2.1.3 1~8 号白色母兔的基因型分析

由表 1 可知,  $I \times I$  组合后代有白色蓝眼獭兔、白色红眼獭兔、黑色獭兔 3 种类型。白色蓝眼獭兔的出现说明 1 号母兔在 *V* 座位为 *Vv* 杂合体。黑色个体的出现说明 1 号母兔 *A* 位点为  $\_a$ , 而 *B* 和 *E* 位点不论基因型如何, 与 1 号公兔杂交都可以产生黑色后代。由于未出现青紫蓝个体, 所以 1 号母兔在 *D* 座位的基因型应为 *DD*。故 1 号母兔在 *A*、*B*、*C*、*D*、*E*、*V* 座位的基因型为  $\_a\_ccDD\_Vv$ 。

$I \times 2$  组合的后代出现的类型与  $I \times 1$  组相同。可以推断 2 号母兔的基因型与 1 号相同, 其 *V* 座位的基因型为 *Vv*, *A* 位点为  $\_a$ , *B*、*E* 座位基因型无限制。

至于 3、4、5、6、7、8 号母兔, 在 *C* 座位上的基因型为 *cc*, 由于它们与 1 号公兔杂交, 后代都出现了白色红眼獭兔和有色獭兔, 其中 3 号和 5 号母兔的后代出现有黑色獭兔和青紫蓝獭兔, 4 号母兔后代出现有黑色獭兔, 6、7、8 号母兔出现青紫蓝獭兔。



由于杂交后代没有出现蓝眼白兔,可以排除后代在  $V$  座位上隐性纯合的可能,即后代无论是有色兔还是白色红眼兔在该座位的基因型都是杂合体  $Vv$ ,因此可以推断 3~8 号母兔在  $V$  座位上都是显性纯合体即  $VV$ 。由于其他基本毛色座位与白色蓝眼突变性状无关,在此不再具体分析。

#### 2.1.4 $B_1$ 、 $B_2$ 号白色蓝眼獭兔的基因型及 $C$ 和 $V$ 座位互作关系分析

$B_1$ 、 $B_2$  号蓝眼白色獭兔分别来自  $I \times 1$  组和  $I \times 2$  组,1 号公兔的基因型为  $aBbC^{chd}c_dE^D evv$ ,1 号和 2 号母兔基因型都为  $a\_ccDD\_Vv$ 。根据自由组合定律, $B_1$ 、 $B_2$  号白色蓝眼獭兔的可能基因型有很多种。按照上述假设,如果蓝眼白兔在  $V$  座位上的基因型为  $vv$ ,那么其表型的出现应该只与  $v$  基因隐性纯合有关,与其它毛色基因座( $A$ 、 $B$ 、 $C$ 、 $D$ 、 $E$ )的基因型没有关系,而白色个体的出现只与  $V$  和  $C$  座位有关。因此,1 号公兔与 1、2 号母兔杂交, $F_1$  代白色被毛出现的必要条件是  $V$  和  $C$  两个座位至少一个出现隐性纯合。当  $V$  和  $C$  两个座位处于显性和杂合状态时, $F_1$  代会出现有色兔。1 号公兔与 1 号和 2 号母兔杂交,理论上  $F_1$  代会出现有色兔、白色红眼兔和白色蓝眼兔 3 种表型(图 3),其比例为 1:1:2。从实际杂交结果可以看出(表 1), $I \times 1$  组和  $I \times 2$  组的后代只有黑色兔、白色红眼兔和白色蓝眼兔 3 种类型,经  $\chi^2$  检验,实际杂交结果与预期的比例吻合( $P > 0.05$ ,  $\chi^2$  值 1.0234)。

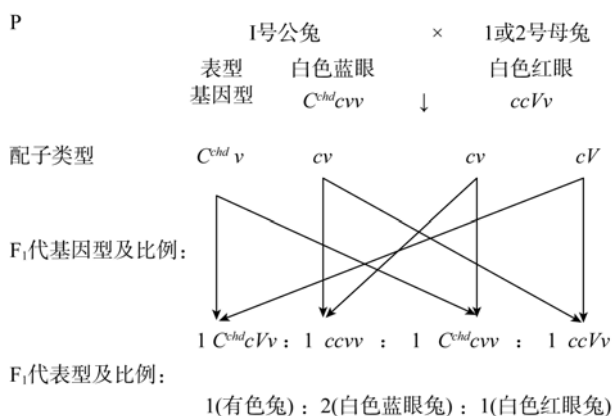


图 3  $B_1$ 、 $B_2$  号白色獭兔蓝眼的遗传机制

这验证了蓝眼白兔的出现只与  $V$  基因座的  $v$  基因隐性纯合有关。 $B_1$ 、 $B_2$  白色蓝眼母兔即是来自  $F_1$

的白色蓝眼兔群体, $B_1$ 、 $B_2$  的基因型可能是  $C^{chd}cvv$  或  $ccvv$ ,不管  $C$  座位上的基因型如何, $v$  基因纯合对  $C$  基因座具有隐性上位作用,这进一步验证了  $v$  基因纯合对家兔毛色的主要座位( $A$ 、 $B$ 、 $C$ 、 $D$ 、 $E$ )为隐性上位。

杂交后代中出现白色红眼兔和有色兔是因为这类兔在  $V$  座位处于杂合状态,由于  $V$  决定正常毛色且对  $v$  为显性,所以表现了各自的表型特征,其中白色红眼的出现是由于白化基因  $c$  纯合所致。有色兔中只出现了黑色兔,可能与该类兔在  $A$  座位( $a$  决定单一色)、 $B$  座位( $B$  决定黑色)和  $D$  座位( $D$  决定全色的深度)的基因型有关,如基因型可能为  $aaB\_D\_$  等。由图 3 可以看出,白色红眼和白色蓝眼的毛色形成的遗传机制不同,前者是由于  $C$  座位白化基因  $c$  的纯合效应, $cc$  纯合对  $V$  座位在显性( $VV$ )和杂合( $Vv$ )状态下为隐性上位,而后者则是由于  $V$  座位  $v$  基因的纯合效应, $v$  基因纯合对  $C$  座位(显性纯合、隐性纯合和杂合)为隐性上位。可以看出, $C$  座位和  $V$  座位基因互作关系(隐性上位)发生变化也是白色红眼兔与白色蓝眼兔形成的重要遗传背景。

$I \times 1$  组和  $I \times 2$  组杂交后代以及其他杂交组的后代,不管毛色和基因型如何,其毛型均为力克斯毛,表明  $V$  座位和  $C$  座位以及其他毛色座位的基因型与毛型( $rr$ )无关。

#### 2.2 回交试验

回交后代表型见表 2。根据上述分析,1 号公兔、 $B_1$ 、 $B_2$  号白色蓝眼母兔在  $V$  座位上的基因型均为隐性纯合即  $vv$ , $B_1$ 、 $B_2$  与 1 号公兔回交,理论上基因型全部为  $vv$ ,表型为白色蓝眼。

从表 2 可以看出, $I \times B_1$  回交后代 11 个子女全为白色獭兔蓝眼性状,控制白色蓝眼这种性状的基因型为杂合子的概率为  $(1/2)^{11} \approx 0.05\%$ ,其为隐性纯合子的概率高达 99.95%, $I \times B_2$  回交组合后代 13 个子女也全为白毛蓝眼獭兔,控制白毛蓝眼这种性状的基因型为杂合子的概率为  $(1/2)^{13} \approx 0.01\%$ ,其为隐性纯合子的概率高达 99.99%。两个回交组合控制白毛蓝眼性状为隐性纯合体的概率都在 99% 以上,可以推断,1 号白色蓝眼公兔及其后代  $B_1$ 、 $B_2$  在  $V$  座位的基因型都是隐性纯合体。回交结果进一步验证了 1 号公兔白色蓝眼为  $V$  座位隐性突变纯合所致的假设。

白色蓝眼性状前者是指被毛颜色, 后者是指眼睛颜色, 从回交结果看, 作为两个性状始终没有分离过, 作为同一性状稳定遗传, 只要  $V$  座位隐性纯合( $vv$ )即出现白色蓝眼性状, 表明这两个性状是同一基因突变导致的一因多效。另外, 经  $\chi^2$  检验, 白色蓝眼性状在两性中的分布无显著差异( $P>0.05$ ), 这也验证了  $V$  座位常染色体遗传的特点。

### 2.3 全同胞交配试验

全同胞交配后代表型见表 3。

从表 3 可以看出,  $C_1 \times C_2$  全同胞后代 18 个子女以及  $C_3 \times C_4$  全同胞后代的 21 个子女全为白色蓝眼性状。两全同胞组合控制白色蓝眼性状的基因型为隐性纯合体的概率均在 99% 以上。所有全同胞后代没有出现白色被毛和蓝色眼睛两性性状分离的情况, 两性性状作为同一性状一起稳定遗传, 且经  $\chi^2$  检验, 白色蓝眼性状在两性分布上无显著差异( $P>0.05$ )。全同胞结果进一步证实 I 号公兔白色蓝眼性状由  $V$  座位隐性突变所致, 白色蓝眼性状是  $V$  座位发生隐性突变导致的一因多效。

## 3 讨论

### 3.1 白色蓝眼獭兔由维也纳基因 $V$ 隐性突变所致

家兔的眼色有褐色、灰色、红色、蓝色等多种, 但有色眼睛存在于有色兔中, 白兔多为红眼睛。一般情况下, 家兔白色被毛的出现是因为  $C$  座位上白化基因  $c$  纯合的结果, 本研究发现的白色蓝眼獭兔, 其眼球颜色为蓝色, 与一般白色獭兔明显不同。本研究证实, 白色蓝眼獭兔是由维也纳基因座发生隐性突变所致,  $V$  座位上隐性基因纯合( $vv$ )可产生白色蓝眼兔。

表 2 回交后代表型分布

回交组合	回交后代数	白色蓝眼数	$\chi^2$ 值
I(白色蓝眼, ♂) × B <sub>1</sub> (白色蓝眼, ♀)	11	11(5♂, 6♀)	0.0909
I(白色蓝眼, ♂) × B <sub>2</sub> (白色蓝眼, ♀)	13	13(6♂, 7♀)	0.0770
合计	24	24(11♂, 13♀)	0.1667

表 3 全同胞交配后代表型分布

全同胞组合	全同胞后代数	白色蓝眼数	$\chi^2$ 值
$C_1$ (白色蓝眼, ♂) × $C_2$ (白色蓝眼, ♀)	18	18(7♂, 11♀)	0.8889
$C_3$ (白色蓝眼, ♂) × $C_4$ (白色蓝眼, ♀)	21	21(12♂, 9♀)	0.4286
合计	39	39(19♂, 20♀)	0.0256

目前关于家兔眼色遗传的研究较少, 已知与家兔眼球颜色有关的毛色基因座有  $D$  座位、 $C$  座位和  $V$  座位, 这些座位上的基因型不同往往涉及到眼睛颜色的变化<sup>[5]</sup>。如  $D$  座位, 基因型  $DD$  和  $Dd$  的家兔表现正常的全色, 产生棕色眼睛,  $dd$  会产生灰蓝色眼睛, 但这类有色眼睛只存在于有色兔中。由于  $C$  座位上白化基因作用所形成的白兔是红眼睛而不是蓝眼睛, 显然本研究发现的白色蓝眼獭兔不是  $D$  座位上  $d$  基因作用的结果, 也不是  $C$  座位白化基因  $c$  作用的结果。在家兔中有一种蓝眼白化体, 该突变体是由  $C$  座位上发生隐性突变( $c^a$ )的结果, 突变基因为白化基因的等位基因<sup>[13]</sup>, 本研究发现的白色蓝眼獭兔与蓝眼白化兔的遗传机制不同。

在  $C$  座位除  $c$  和  $c^h$  两个基因可使白兔(或喜马拉雅白兔)出现红色眼睛外, 还有 3 个等位基因  $C^{chd}$ 、 $C^{chm}$  和  $C^{chl}$  与家兔眼色的形成有一定关系。 $C^{chl}$  是浅青紫蓝色基因, 可使兔子的眼睛变为茶褐色,  $C^{chd}$  基因为深色青紫蓝色基因, 使兔子产生蓝色眼睛<sup>[12]</sup>。青紫蓝兔的蓝眼与本研究发现的白色蓝眼獭兔的眼色相似, 但是它们形成的遗传机制不同。当  $C$  座位存在  $C^{chd}$  基因时( $C^{chd}$ ), 只有在  $V$  座位为显性或杂合状态下( $V$ ), 家兔才会出现青紫蓝色被毛和蓝色眼睛, 这种情况下蓝色眼睛主要是  $C$  座位上  $C^{chd}$  基因作用的结果; 当  $V$  座位隐性纯合时( $vv$ ), 不管  $C$  座位上甚至其他主要毛色座位上的基因型如何, 家兔就会产生白色被毛和蓝色眼睛, 这种情况下蓝色眼睛的出现主要是  $V$  座位上  $v$  基因作用的结果。

Castle 最早报道维也纳白兔的遗传特性<sup>[14-15]</sup>, 最初认为维也纳白兔是  $C$  座位发生隐性突变的结果。现在认为维也纳白兔是由另一独立的维也纳基因座( $V$ )发生隐性突变所致。且该座位在杂合状态下,

$V$ 对 $v$ 为不完全显性,具有该基因型的兔表现为白鼻或白脚的有色兔<sup>[6]</sup>。而本研究没有发现该座位存在有不完全显性现象。根据本研究推测,参与杂交的青紫蓝肉兔以及 I 号公兔与 1、2 号母兔杂交所生的有色(黑色)兔都是  $Vv$  杂合体(图 3),但试验过程中没有发现白鼻和白脚的有色兔。根据本研究,该座位的突变基因  $v$  与  $V$  应该是完全显隐性关系,与已报道的不完全显性关系并不一致。本研究发现的隐性突变是否是维也纳座位上的一个新的突变,这涉及到该座位基因的复等位关系问题,有关问题还有待于进一步研究。

本研究发现,在青紫蓝兔肉兔和美系白色獭兔品种中  $V$  基因座位都存在有隐性突变( $v$ )的现象,事实上这种突变在不少家兔品种中都有发现,只是在生产中人们容易把这种白色蓝眼个体忽略而已。目前在宠物市场上很容易见到白色蓝眼的宠物兔,这些个体很可能就是来自一些品种的维也纳基因突变。

### 3.2 $v$ 基因的隐性上位作用和一因多效性

根据本研究结果,可以推测  $v$  基因对于毛色的主要座位( $A$ 、 $B$ 、 $C$ 、 $D$ 、 $E$ )具有隐性上位作用。一般情况下, $C$  基因座位  $cc$  纯合对其他毛色基因座表现为隐性上位作用,无论其它座位上的基因型如何,只要  $cc$  纯合就表现红眼白兔。本研究发现,当  $V$  座位出现隐性纯合  $vv$  时, $C$  座位和  $V$  座位的隐性上位关系会发生变化,即当  $V$  座位为显性纯合( $VV$ )或杂合( $Vv$ )时, $cc$  对  $V$  座位为隐性上位;但  $V$  座位为隐性纯合时, $vv$  对  $C$  座位又为隐性上位,这是家兔毛色基因座位互作关系的一个新发现,这一发现丰富了遗传学中基因互作关系的内容,具有重要的遗传学意义。本研究发现无论是 I 号白色蓝眼獭兔,还是通过回交或同胞交配得到的蓝眼白兔,其白色被毛和蓝色眼睛虽然一个是被毛性状一个是眼色性状,但两者总是作为同时出现的性状而稳定遗传,不论控制毛色的其他座位的基因型如何,在  $V$  座位只要有  $vv$  纯合,具有  $vv$  基因型的家兔就同时具有了白色被毛和蓝色眼睛的表型特征。从基因的效应上来看,白色蓝眼性状是  $v$  基因一因多效性的表现。因此白色蓝眼性状既是一个毛色性状也是一个眼色性状。

### 3.3 白色蓝眼獭兔新品种的培育

维也纳兔具有白色蓝眼特征,但其毛型是普通毛

型,目前我国尚未引入这个品种。本研究发现,白色蓝眼獭兔的毛型与正常的白色獭兔毛型相同即为力克斯毛型,说明  $vv$  基因型不影响家兔的毛型。白色蓝眼獭兔是美系白色獭兔和青紫蓝獭兔杂交的后代,这种突变体在我国獭兔育种中是一个新发现,其遗传机制的阐明,对獭兔育种和生产具有重要的指导意义。由于我国尚未引进维也纳白兔, $v$  基因数量相对稀有,通过有意识地积累和利用自然突变,将现有的少量突变体,通过一定程度的近交(回交或同胞交配),固定  $vv$  型个体,即可培育出白色蓝眼獭兔新品种。

### 参考文献(References):

- [1] Castle WE. Color varieties of the rabbit and of other rodents: their origin and inheritance. *Science*, 1907, 26(661): 287–291. DOI
- [2] Punnett RC. Inheritance of coat-colour in rabbits. *J Genet*, 1912, 2(3): 221–238. DOI
- [3] Punnett RC. Further experiments on the inheritance of coat-colour in rabbits. *J Genet*, 1915, 5(1): 37–50. DOI
- [4] Castle WE. Genetics of the Japanese rabbit. *J Genet*, 1924, 14(2): 225–229. DOI
- [5] 徐汉涛, 杭榴玉. 高效益养兔法. 北京: 中国农业出版社, 1997: 76–80. DOI
- [6] 常洪. 动物遗传资源学. 北京: 科学出版社, 2009: 254–256. DOI
- [7] Barsh G, Cotsarelis G. How hair gets its pigment. *Cell*, 2007, 130(5): 779–781. DOI
- [8] Hofreiter M, Schöneberg T. The genetic and evolutionary basis of colour variation in vertebrates. *Cell Mol Life Sci*, 2010, 67(15): 2591–2603. DOI
- [9] Eiberg H, Mohr J. Assignment of genes coding for brown eye colour (BEY2) and brown hair colour (HCL3) on chromosome 15q. *Euro J Hum Genet*, 1996, 4(4): 237–241. DOI
- [10] Mengel-From J, Wong TH, Morling N, Rees JL, Jackson IJ. Genetic determinants of hair and eye colours in the Scottish and Danish populations. *BMC Genet*, 2009, 10: 88. DOI
- [11] Choudhury BP. Visual cortex in the albino rabbit. *Exp Brain Res*, 1987, 66(3): 565–571. DOI
- [12] Hutt FB, Rasmusen A. Animal genetics. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1982: 59–249. DOI
- [13] Turner P, Robinson R, Dyet CE. Blue-eyed albino: A new albino allele in the domestic cat. *Genetica*, 1981, 56(1): 71–73. DOI
- [14] Castle WE. Genetics of the Vienna white rabbit. *Science*, 1922, 55(1419): 269–270. DOI
- [15] Castle WE. Genetics of the Vienna white rabbit II. *Science*, 1922, 55(1425): 429–430. DOI