

家养动物的毛色形成与遗传进化机制

杨广礼

(商丘师范学院 生命科学学院, 河南 商丘 476000)

摘要: 动物毛色是研究其表型遗传和进化机制的模型之一。相比于其野生祖先, 家养动物被毛表型具有更丰富的多样性, 这种表型差异主要由遗传、进化和选择引起。综述了动物的驯化历史、人工选择和潜在的遗传因素对动物毛色变异的影响, 为阐明家养动物毛色变异类型与其野生祖先多样性差异存在的潜在原因以及动物毛色形成的遗传进化机制提供参考。

关键词: 家养动物; 毛色; 遗传进化机制; 人工选择

中图分类号: S813.1 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2013)12-0020-04

Genetics and Evolutionary Mechanisms for Domestic Animal Coat Color

YANG Guang-li

(Department of Life Sciences, Shangqiu Normal University, Shangqiu 476000, China)

Abstract: Animal coat color is a powerful model for studying the genetic mechanisms that determine phenotype. Most domestic animals, in contrast to their wild ancestors, are often characterized by a huge variability of coat color phenotypes. This variability results from genetics, evolution and artificial selection. In this review, we focus on the animals domesticating history, artificial selection and underlying genetic causes that have resulted in the observed increase of color variation in domestic animals compared to their wild ancestors, so as to understand the genetic and evolutionary mechanisms of animal coloration.

Key words: domestic animals; coat color; genetic and evolutionary mechanisms; artificial selection

动物毛色是研究其表型遗传和进化机制的模型之一^[1]。而动物毛色多样性的形成是动物驯化的结果。动物驯化过程中, 基因发生的突变、选择育种、动物适应性、隔离和遗传漂变是造成动物多样性的原动力^[2]。动物的驯化也是人工选择的过程, 而且动物的人工选择速度比较快, 通常是直接选择^[3]。尽管许多进化研究已在野生动物中开展, 但与野生动物相比, 家养动物进化研究具有 2 个方面的优势: 家养动物的谱系、遗传模式比较清楚, 样品获得不受限制, 许多品种近交引起的基因变异对动物表型起着主要作用; 家养动物的一些表型特征如毛色性状,

使其成为有研究价值的动物模型。动物毛色形成的遗传变异和进化机制研究, 主要集中在家养动物^[3]。

家养动物具有丰富的表型变异, 但在其野生祖先中发现得比较少^[3]。野生动物在被毛表型上通常比较一致, 而家养动物在毛色和被毛模式上具有较大的变异性。这是因为动物进化过程中, 只有少部分野生个体成为家养动物的始祖, 且动物的遗传变异在早期动物驯养过程中发挥的作用往往是非常有限的^[3]。为了解这些差异, 需对不同的研究结果进行综合分析, 如动物育种、古动物学、分子生物学以及毛色基因突变的多基因效应等。为此, 综述了动

收稿日期: 2013-06-24

基金项目: 河南省科技攻关项目(12B230011); 河南省基础与前沿项目(132300410398); 商丘师范学院青年自然科学基金项目(2010QN19); 青年骨干教师资助计划项目

作者简介: 杨广礼(1976-), 男, 甘肃景泰人, 副教授, 博士, 主要从事动物遗传育种与功能基因研究。

E-mail: guangliyang@163.com

物驯化史、动物人工选择、毛色形成的潜在遗传因素等造成的动物被毛表型差异,为阐明动物毛色形成的遗传和进化机制提供参考。

1 动物驯化历史

动物驯化起始于新石器时期,与人类社会从狩猎向农业转变密不可分。不同物种间的差别在于驯化的时间和地点有所不同。对于大多数家养物种,它们的祖先是相互独立的,至于家养动物祖先的起源数(1 个或多个起源)、起源地和起源时间仍存在一定的争论性。对动物的毛色或肤色进行研究,有助于阐明其起源^[4]。尽管一些物种具有多个驯化起源地,但大多数驯化的物种,只有极少数同时存在进化的母系和进化的父系^[5-6],且这些研究结果表明,驯化物种的地理扩张很可能是从有限的驯养中心发生。驯化物种的线粒体 DNA 具有遗传多样性(除了驯养的马),但 Y 染色体上的变异很少发生^[7-11]。

现代家养动物品种的遗传多样性,常常会通过动物个体间的近交而逐渐减少。这种遗传多样性的降低,并非始于小群体个体的生殖隔离,而是从它们的祖先开始被驯化时就已经发生。因此,驯化的动物很可能受到了遗传瓶颈的影响。动物驯化后,驯化的物种往往会离开它们的驯化起源地,到其他不同的气候、地理环境下生活,这些新的地理环境也包括强有力的人工选择,驯化动物为了适应新的居住地,最终造成自身有利等位基因变异的固定。在新石器时代,由于人类群体数量较小,许多驯化的家畜群体也比较小,所以驯化的家养动物之间的基因交流程度比较低。

随着驯化动物数量的逐渐增加,与人类活动密切相关的绵羊、山羊、牛、马、犬和猪等家养动物,逐渐分化成了很多品种。在马的驯化历史过程中,最初驯化的目的是为了提供肉食和奶^[12],后来变成运输工具等其他用途。这些表型上的选择转变是在其选择过程中,人类针对其专门的用途进行选择而改变其遗传性能所形成的。这些被驯化的动物具有很长的驯化历史,而很多现代培育的品种时间比较短。如今纯种个体的选择,往往只是为了少数几个生产性能性状的提高,而有时只为单个特有的表型性状进行选择。驯化动物最重要的表型特征之一是被毛表型的巨大变异,也是动物育种规划中影响最大的性状。现代的许多家养动物品种被毛类型是固定的,有时品种的名字就以被毛类型来命名。因此,驯化动物毛色与其野生祖先毛色之间存在着密切相关的遗传进化关系。对这种关系的研究是当前生物微

进化中适应性表型变异研究的热点,通常具有可明确阐明的分子与遗传基础,可以追溯其发生发展的过程,有规律可循,也是生物学领域关注的焦点。

2 动物的人工选择

家养动物一些突出的表型是人类有规律选择的结果。动物品种形成过程中,被毛表型起着重要作用^[13-14]。但在早期,人类对动物被毛表型形成的原因知之甚少。从古 DNA 研究的事实和美索不达米亚时期的历史记载可以看出,人类在很早时期已经开始进行动物毛色表型的选择。此外,在人工选择过程中,常把实用性及经济价值作为考虑的重要因素,有时也会考虑到宗教原因^[15]。

野生动物的驯化要花费几个世代的选择育种时间。最初是对动物进行驯服,使得动物放松对人类的恐惧,服从人类的命令。许多野生动物对人类具有危险性,不能与人类进行和平相处。因此,早期的动物育种学家圈养动物的目的是为了减少野生动物的攻击性^[16]。随着野生动物攻击性的降低,动物对人类恐惧性减少也是所选的性状。但是,要达到驯化野生动物成为家养动物的目的,必须进行有规律的驯服。

相比于驯服,动物驯养是一个相当复杂的过程。因为驯养涉及到物种驯养过程中有益表型性状直接选择下的遗传改良问题。这个选择也涉及到很多表型性状和自身潜在遗传基因及基因型的固定。在一些野生动物中,如狐狸、貂和老鼠的驯服试验,经过很少几代的驯化,就能产生无意识的毛色变异^[17-19]。动物的驯服与其毛色表型变异之间的关系并不清楚。研究^[20]发现,在小鼠驯服试验过程中,引起了小鼠的白色斑块变异表型,但是基因突变引起的小鼠白色斑块表型与驯服的数量性状座位之间的相关性仍不清楚。尽管在鼠的驯养试验中未发现相关性,在其他实例中发现,小鼠毛色和行为表型之间很可能存在联系,如突变影响基因的受体功能,可能直接与毛色和行为相关。假定苍白色被毛和低攻击性之间存在相关性,通过肾上腺素和二羟苯丙氨酸普遍合成路径进行验证,结果表明,行为和毛色表型之间无相关性^[21]。

不同被毛表型的出现有可能是育种过程中随机产生的副产品。许多洞穴壁画上展示出了很多动物斑块表型,说明其野生祖先也具有不同颜色^[22]。古 DNA 研究表明,野生动物的被毛表型变异优于家养动物。新的被毛表型很可能产生于小的驯化群体(近交引起的遗传漂变),驯化动物在人类的保护下

以及新环境的选择下,被毛的选择性限制得以解除,同时新的毛色表型在驯养动物中出现。多数毛色变异是以 1 个或几个仅仅与被毛相关的基因突变为基础。被毛表型的遗传表现很可能在几个世代内或经过 2 个世代有目的育种后才能出现。因此,人类介入的正向选择产生了不同的被毛表型,后来就形成了许多不同的品种,导致了当今家养动物中存在很多固定毛色类型。值得一提的是,驯养动物在人类精心选育照顾下生存,减少了自然选择机会。但是,驯养动物的表型,有时也与致病性基因效应存在连锁性,往往也是由动物育种的正向选择引起的。例如,几类毛色表型在自然条件下选择存在不利的一面(如白色表型伪装被毛的缺少,白色表型狗的耳聋,纯合型豹型斑点马的夜盲症等)^[23-25]。

3 动物毛色形成的潜在遗传因素

在自然条件下,许多被毛相关基因受到超纯选择。目前,对野生动物被毛相关基因的研究主要集中在刺鼠信号蛋白(agouti signalling protein, *ASIP*)基因和黑色素皮质激素受体基因 1(*melanocortin receptor 1*, *MC1R*)基因^[26-28]。野生动物毛色形成的潜在分子机制模式尚不清楚。这主要是因为研究投入较少,且研究样本的获得比较困难。尽管多数研究已经在家养动物中开展,但其研究成果并不适用于野生动物。被毛的确定是几个基因相互作用的过程,许多毛色相关的基因和其等位基因具有上位效应。如白化毛色与其他毛色相关基因的等位基因无任何协同作用,因为皮肤里面缺少黑色素细胞。因此,纯白色基因(如 *EDNRB*、*EDN3*、*KIT*、*KITL* 和 *MITF*)有一个超纯表型。相同情况下,一个白化的白色表型是由一个非功能的酪氨酸酶(*TYR*)等位基因引起,但是这个等位基因的效应,其他基因不能补偿,因为无色素的合成。相比之下,功能性的黑色素细胞产生黑色素的过程中,在许多不同的路径被修饰。而 *MC1R*/配体系统主要决定着被毛色,其他毛色基因的影响包括提高和降低色素含量,也能修饰基础性毛色。近年来,潜在影响动物背部色素沉着基因的研究也取得了很大进展^[29-30]。总之,哺乳动物的毛色遗传往往受到单基因或多基因影响,被毛色类型主要取决于不同色素在时空和地域上的分布。

4 小结

影响动物毛色变异的因素很多,尤其是有关毛色基因的突变,引起色素形成调控通路的改变。但

这些基因突变在野生物种群体中出现较少,而在驯化的野生动物中,通过人工选择使得它们在后代群体内得到固定和出现频率增加。因此,人工选择在现代家养动物表型巨大变异中起着主要作用。而动物毛色表型的选择也起始于动物的驯化,导致相关毛色基因突变等位基因频率显著增加。这些基因影响着色素的形成等过程。相似的被毛类型在不同的物种内出现可能是由很少的保守基因引起,且不同的基因可能在一个物种或不同的物种内以及不同个体间具有相似的被毛类型。因此,任何动物毛色表型的分类均具有潜在的不同毛色变异的遗传基础。

参考文献:

- [1] Hubbard J K, Uy J A C, Hauber M E, *et al.* Vertebrate pigmentation: From underlying genes to adaptive function[J]. *Trends Genet*, 2010, 26(5): 232-239.
- [2] Groeneveld L F, Lenstra J A, Eding H, *et al.* Genetic diversity in farm animals a review[J]. *Animal Genetics*, 2010, 41(Suppl. 1): 6-31.
- [3] Cieslak M, Reissmann M, Hofreiter M, *et al.* Colours of domestication[J]. *Bio Rev*, 2011, 86(4): 885-899.
- [4] Eriksson J, Larson G, Gunnarsson U, *et al.* Identification of the yellow skin gene reveals a hybrid origin of the domestic chicken[J]. *PLoS Genet*, 2008, 4(2): e1000010.
- [5] Wallner B, Piumi F, Brem G, *et al.* Isolation of Y chromosome-specific microsatellites in the horse and cross-species amplification in the genus *Equus*[J]. *J Hered*, 2004, 95(2): 158-164.
- [6] Ginja C, Telo Da Gama L, Penedo M C T. Y chromosome haplotype analysis in Portuguese cattle breeds using SNPs and STRs[J]. *J Hered*, 2009, 100(2): 148-157.
- [7] Vilà C, Leonard J A, Götherström A, *et al.* Widespread origins of domestic horse lineages[J]. *Science*, 2001, 291: 474-477.
- [8] Jansen T, Forster P, Levine M A, *et al.* Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(16): 10905-10910.
- [9] Cieslak M, Pruvost M, Benecke N, *et al.* Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses[J]. *PLoS ONE*, 2010, 5(12): e15311.
- [10] Lindgren G, Backström N, Swinburne J, *et al.* Limited number of patrilineages in horse domestication[J]. *Nat Genet*, 2004, 36(4): 335-336.
- [11] Ling Y, Ma Y, Guan W, *et al.* Identification of y chromosome genetic variations in Chinese indigenous horse breeds[J]. *J Hered*, 2010, 101(5): 639-643.

- [12] Outram A K, Stear N A, Bendrey R, *et al.* The earliest horse harnessing and milking[J]. *Science*, 2009, 323: 1332-1335.
- [13] Klungland H, Vage D I. Pigmentary switches in domestic animal species[J]. *Ann NY Acad Sci*, 2003, 994:331-338.
- [14] Schmutz S M, Berryere T G. Genes affecting coat colour and pattern in domestic dogs: A review[J]. *Anim Genet*, 2007, 38(6): 539-549.
- [15] Icken W, Kalm J B E. Analysis of auction data for horses and influence factors on pricing [J]. *Züchtungskunde*, 2007, 79(2): 111-118.
- [16] Kukekova A V, Trut L N, Chase K, *et al.* Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees[J]. *Behav Genet*, 2008, 38(2): 185-194.
- [17] Trut L N. Early canid domestication: The farm-fox experiment[J]. *Am Sci*, 1999, 87(2): 160-169.
- [18] Trut L N, Ruvinsky A, Sampson J. The genetics of the dog, experimental studies in early canid domestication[M]. New York: CABI Publishing, 2001: 15-41.
- [19] Prasolova L A, Os'kina I N, Plyusnina I Z. Maternal methyl supplements affect the phenotypic variation of the agouti gene in the offspring of rats with different behavioral types[J]. *Russ J Genet*, 2009, 45(2): 587-592.
- [20] Albert F W, Carlborg Ö, Plyusnina I, *et al.* Genetic architecture of tameness in a rat model of animal domestication[J]. *Genetics*, 2009, 182(2): 541-554.
- [21] Keeler C, Mellinger T, Fromm E. Melanin, adrenalin and the legacy of fear[J]. *J Hered*, 1970, 61(2): 81-88.
- [22] Ludwig A, Pruvost M, Reissmann M, *et al.* Coat color variation at the beginning of horse domestication[J]. *Science*, 2009, 324: 485.
- [23] Stritzel S, Wöhlke A, Distel O. A role of the microphthalmia-associated transcription factor in congenital sensorineural deafness and eye pigmentation in Dalmatian dogs[J]. *J Anim Breed Genet*, 2009, 126(1): 59-62.
- [24] Santchi E M, Purdy A K, Valberg S J, *et al.* Endothelin receptor B polymorphism associated with lethal white foal syndrome in horses[J]. *Mamm Genome*, 1998, 9(4): 306-309.
- [25] Philipp U, Hamann H, Mecklenburg L, *et al.* Polymorphisms within the canine MLPH gene are associated with diluted coat color in dogs[J]. *BMC Genet*, 2005(6): 34-48.
- [26] Anderson T M, Von Holdt B M, Candille S I, *et al.* Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves[J]. *Science*, 2009, 323: 1339-1343.
- [27] Kingsley E P, Manceau M, Wiley C D, *et al.* Melanism in *Peromyscus* is caused by independent mutations in *Agouti*[J]. *PLoS ONE*, 2009, 4(7): e6435.
- [28] Linnen C R, Kingsley E P, Jensen J D, *et al.* On the origin and spread of an adaptive allele in deer mice [J]. *Science*, 2009, 325: 1095-1098.
- [29] Candille S I, Van Raansdonk C D, Chen C, *et al.* Dorsoventral patterning of the mouse coat by *Tbx15*[J]. *PLoS Biol*, 2004, 2(1): e3.
- [30] Nadeau N J, Minvielle F, Ito S. Characterization of Japanese quail yellow as a genomic deletion upstream of the avian homolog of the mammalian *ASIP* (agouti) gene[J]. *Genetics*, 2008, 178(2): 777-786.