

陈博雯, 郑圣晗, 张 莘, 等. 不同鸡种 *BF1* 基因 SNP 和 Indel 比对分析[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 1087-1094.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.05.017

不同鸡种 *BF1* 基因 SNP 和 Indel 比对分析

陈博雯, 郑圣晗, 张 莘, 王统苗, 王志秀, 张 扬, 陈国宏, 常国斌
(扬州大学动物科学与技术学院, 江苏 扬州 225009)

摘要: 鸡 *BF1* 基因多态性与传染性疾病的抗性有很大关系。鸡 *BF1* 基因多态性及功能尚不清楚。本研究直接测定了 25 个鸡种 *BF1* 基因序列, 并与从 NCBI 下载的红色原鸡 *BF1* 基因进行了比较, 构建系统进化树进行分析。结果显示, 在这 25 个鸡种中共检测到了 171 个单核苷酸多态性(SNP), 其中外显子上发现了 108 个 SNP。这些外显子中 SNP 位点编码氨基酸 166 个, 其中有 58 个氨基酸发生变异, 氨基酸序列同源性高于核苷酸。外显子 4 和外显子 1 的 SNP 数量最多, 占 46% 以上, 第 5、第 6、第 7、第 8 外显子属于保守区域。核苷酸序列缺失主要发生在外显子 1 和内含子 5 上。25 个鸡种根据地理位置和气候环境大致可分为 3 大类。说明, *BF1* 基因在核苷酸多态性水平上存在较高的变异性, 为鸡抗病育种提供了基础。

关键词: 鸡 MHC; *BF1* 基因; SNP; INDEL

中图分类号: S858.31 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2018)05-1087-08

Comparative analysis of SNP and Indel of *BF1* gene in different chicken breeds

CHEN Bo-wen, ZHENG Sheng-han, ZHANG Xin, WANG Tong-miao, WANG Zhi-xiu, ZHANG Yang, CHEN Guo-hong, CHANG Guo-bin

(College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: The polymorphism of chicken *BF1* gene is closely related to the resistance of infectious diseases. The polymorphisms and function of chicken *BF1* gene have not been clarified. The sequence of *BF1* gene of 25 chicken breeds was directly determined and compared with that of the red jungle fowl *BF1* gene downloaded from NCBI, then phylogenetic trees were constructed for analysis. The results showed that 171 SNPs were found in total 25 chicken breeds, including 108 SNPs in exon. These SNPs in exons resulted in 58 amino acid variations in the 166 amino acids, the homology of amino acid was higher than that of the nucleotide. The number of SNPs in exon 4 and exon 1 was the highest, accounting for more than 46%, the exon 5, exon 6, exon 7, exon 8 belonged to the conserved region. The deletion of nucleotide sequences occurred mainly in exon 1 and intron 5. The 25 chicken species could be roughly divided into three categories based on geographical position and climate environment. In conclusion, a high variability in the level of nucleotide polymorphism was observed in

BF1 gene, which provided a basis for chicken disease resistance breeding.

Key words: chicken MHC; *BF1* gene; SNP; Indel

收稿日期: 2018-01-26

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2015BAD03B03); 江苏省六大人才高峰项目(2015-NY-019)

作者简介: 陈博雯(1993-), 女, 甘肃靖远人, 硕士研究生, 主要从事动物遗传资源育种工作。(Tel) 15705271693; (E-mail) 1061806859@qq.com

通讯作者: 常国斌, (Tel) 13665241883; (E-mail) passioncgb@163.com

主要组织相容性复合体(MHC)在所有有颌脊椎动物的免疫系统中具有重要作用^[1-3]。在鸡中,

MHC-B 区域编码经典的 I 类和 II 类分子^[4],它是最具多态性的基因组区域,主要编码参与先天和适应性免疫反应的蛋白质^[2-3],因此,该基因组区域对于机体抗病性和易感性至关重要^[5-6]。

在哺乳动物的免疫系统中,细胞毒性 T 淋巴细胞(Cytotoxic T lymphocyte, CTL)对于病毒感染以及肿瘤等疾病的免疫与治疗方面有其不可或缺的地位。当一个抗原被识别后,将被分解成若干个多肽分子。*MHC I* 类基因编码的分子与细胞表面病原体衍生的多肽链结合,使细胞表面显示出病原体,CTL 通过其细胞表面的 T 细胞受体(T cell receptor, TCR)识别呈递的抗原表位,从而对病原体细胞进行杀伤并诱导免疫应答^[6-8]。鸡 MHC 主要有 3 个亚区,即 BF(I 类)、BL(II 类)、BG(IV 类)^[9]。鸡几乎所有的细胞均表达 BF 基因, BF 抗原在 MHC 限制性抗原呈递给细胞毒性 T 细胞过程中起核心作用^[10]。大多数鸡 MHC 单倍型含有 2 个经典的 I 类基因座, *BF1* 和 *BF2*^[4-5]。且有研究结果表明, *BF1* 在靶细胞上表达的分子能够强烈抑制鸡 NK 细胞的杀伤^[11]。可见, *BF1* 在鸡体免疫应答中发挥着极为重要的作用。

鸡 MHC 位于第 16 号微小的染色体上,其中 *BF1* 基因位于 *DMB2* 和 *TAP1* 基因之间。有研究者指出,鸡马立克病的抗病性在很大程度上由基因决定^[12],而鸡 MHC 基因多态性与这种传染性疾病的遗传抗性高度相关^[13-18],所以抗病育种在疾病控制方面发挥着越来越重要的作用。由于 *BF1* 基因在其他鸡品种抗病性的研究甚少,尚不了解不同鸡种 *BF1* 基因之间的差异。本研究利用目标区域捕获测序技术对 25 个鸡品种外周血淋巴细胞(Peripheral blood leukocytes, PBLs)中 *BF1* 基因序列进行测定,分析其 SNP 位点和 Indel 位点,找出不同鸡种 *BF1* 基因序列上的差异,初步探讨 *BF1* 基因在不同鸡品种中的遗传多态性及其进化机制,也为鸡抗病育种工作的研究提供基础材料。

1 材料与方法

1.1 试验材料

采集 25 个不同鸡品种的血样,选取的 25 个鸡种分别为,来自扬州大学动物科学与技术学院遗传资源实验室的雪山鸡、青脚麻鸡、广西黄鸡、文昌鸡、溧阳鸡、太湖鸡、AA 鸡、罗斯鸡、安卡鸡、隐

性白羽肉鸡、如皋黄鸡和东乡绿壳蛋鸡,来自中国农业科学院家禽科学研究所国家地方禽种资源基因库的泰和乌骨鸡、大骨鸡、仙居鸡、北京油鸡、白耳鸡(BE)、鹿苑鸡、斗鸡、茶花鸡、固始鸡、藏鸡、狼山鸡和萧山鸡,来自云南省野生动物救护中心的红色原鸡亚种。

每个鸡种选取 10 个样本,并通过翅静脉采集血液样品 1 ml,保存在 4 ℃ 中。试验采取苯酚和氯仿从血液中提取 DNA。将同一品种 10 只鸡的混合 DNA 样品送到深圳华大基因公司进行目标序列捕获测序,选择 *Gallus_gallus*-5.0 作为参照基因组。高通量测序 DNA 样本的范围为鸡 16 号染色体,位置为 41 803~139 165,共计 97 363 bp。参考序列为红色原鸡的基因序列。GenBank 登录号为 693260。

1.2 序列分析

从测序的 DNA 序列中选择 *BF1* 基因,利用 MEGA6.06 软件对 25 个鸡种的基因序列进行比对分析,统计核苷酸突变位点,及与之相对应的氨基酸突变位点和插入位点。构建系统进化树并进行同源性分析。

2 结果与分析

2.1 NCBI 网站检索 *Gallus gallus* 的 *BF1* 基因序列

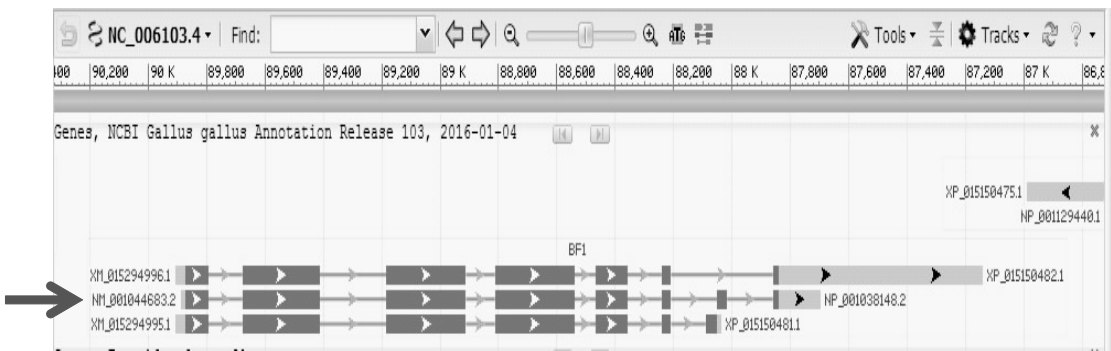
BF1 基因位于第 16 号染色体上的 87 140~89 907 位置。*BF1* 基因总长 2 768 bp,其中 CDS 区长为 1 083 bp。在 NCBI 网站上检索出 *Gallus gallus* 的 *BF1* 基因外显子和内含子情况如图 1 所示。图 1 显示 *BF1* 基因由 8 个外显子和 7 个内含子组成。

2.2 不同鸡种 *BF1* 基因的 SNP 位点和 Indel 位点分布

通过 GenBank 数据库对 8 个外显子和 7 个内含子进行鉴定,确定其相对位置。每个外显子和内含子的 SNP 数目见表 1。

与参考序列相比,25 个鸡种中 *BF1* 基因共有 171 个单核苷酸多态性。*BF1* 基因外显子中共有 108 个 SNP,突变个数明显多于内含子,说明外显子更具多态性。

由表 1 知,SNP 主要发生在外显子 1 和外显子 4 上,其中外显子 4 上有 50 个 SNP,外显子 1 次之,而外显子 5、外显子 6、外显子 7、外显子 8 上没有出现突变,说明这些外显子区域比较保守。



箭头所示部分为本研究参照序列。
图1 *BF1* 基因的外显子和内含子情况
Fig.1 Exon and intron of *BF1* gene

表 2 中的“长度”表示不同鸡种 *BF1* 基因的长度,由于 *BF1* 基因存在插入和缺失,鸡种 *BF1* 基因长度不同。通过分析发现插入和缺失主要发生在外显子 1 和内含子 5 上。从表 2 中可以看出,与原鸡序列相比,不同的 25 个鸡种 *BF1* 基因序列都有核苷酸的缺失,其中 AA 鸡、罗斯鸡和安卡鸡这些外来种发生核苷酸缺失最多,斗鸡的核苷酸缺失最多达 29 个,狼山鸡、绿壳蛋鸡和茶花鸡等地方种发生核苷酸缺失较少。大部分鸡种 *BF1* 基因在外显子 1 上都发生了较大片段的缺失,而大骨鸡和固始鸡 *BF1* 基因没有核苷酸的缺失和插入以及单核苷酸突变(表 3 和表 4),表明这 2 个鸡种在 *BF1* 基因上具有保守性。

对于 *BF1* 基因,25 个鸡种中外显子 1 上 G/C 突变发生较多,且都是非同义突变(V/L),其他都是同义突变。由表 1 知,外显子 1 的核苷酸序列发生缺失,这些缺失也导致氨基酸缺失。在外显子 2 和外显子 3 上,这些鸡种中分别有 2 个 SNP 位点为非同义突变,每个核苷酸突变导致相应的氨基酸变异。外显子 4 中 C/T 突变最多,且都是非同义突变。这些外显子中 SNP 位点编码的氨基酸有 166 个,其中有 58 个氨基酸发生了变异,表明氨基酸同源性高于核苷酸。

从表 4 中可以看出,不同鸡种 *BF1* 基因外显子 4 上有 10 个突变位点,核苷酸突变位点最多,其次是外显子 1,表明这 2 个外显子区域具有丰富的多态性。

单核苷酸多态性存在于所有种中,25 个鸡种的外显子中斗鸡数量最多,氨基酸缺失数也最多。

表 1 不同鸡种 *BF1* 基因的外显子和内含子变化统计
Table 1 The changes of exon and intron in *BF1* gene of different chicken breeds

类型	位置	长度 (bp)	碱基突变个数	单核苷酸突变百分比 (%)
外显子 1	87 174~87 252	79	35	44.30
外显子 2	87 370~87 633	264	18	6.81
外显子 3	87 863~88 135	273	5	1.83
外显子 4	88 235~88 507	273	50	18.31
外显子 5	88 581~88 688	108	0	0
外显子 6	88 806~88 838	33	0	0
外显子 7	88 998~89 030	33	0	0
外显子 8	89 188~89 207	20	0	0
内含子 1	87 253~87 369	117	13	11.11
内含子 2	87 634~87 862	229	0	0
内含子 3	88 136~88 234	99	45	45.45
内含子 4	88 508~88 580	73	0	0
内含子 5	88 689~88 805	117	1	0.85
内含子 6	88 839~88 997	159	0	0
内含子 7	89 031~89 187	157	4	2.55

2.3 *BF1* 基因的 MEGA 系统进化树分析

利用 MEGA6.06 对 25 个鸡种的 *BF1* 基因进行对比分析,选用 Construct/Test Neighbor-Joining Tree (NJ)方法构建系统进化树(图 2),Bootstrap 的值设置成 500。25 个鸡种根据其地理位置和气候环境,大致可被分为 3 大类,文昌鸡和雪山鸡等聚为一类;斗鸡、乌骨鸡和鹿苑鸡聚为一类;广西黄鸡单独为一类。上述结果表明,*BF1* 基因在进化过程中存在丰富的遗传多样性。

表 2 不同鸡种 *BF1* 基因中 Indel 分布Table 2 Indel distribution of *BF1* gene in different chicken breeds

鸡种	长度 (bp)	插入和缺失	位置	总计
	2 768			
AA 鸡	2 745	D/GGCTGCTGCGCCTGG; I/AA; D/G; D/GGCAGTGCT; D/T; D/G; D/G	87 202~87 216; 87 595~87 596; 88 147; 88 712~88 720; 89 136; 89 151; 89 187	7
安卡鸡	2 730	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/AGTGG; I/CC; D/G; D/C	87 202~87 216; 88 712~88 720; 88 724~88 728; 88 898~88 899; 89 151; 89 154	6
白耳鸡	2 741	D/GGCTGC; I/T; D/GGCAGTGCT; D/AGTGG; D/G	87 202~87 207; 87 440~87 441; 88 712~88 720; 88 724~88 729; 89 151	5
北京油鸡	2 743	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/G; D/GGCAGTGCT; D/G	87 202~87 216; 87 585; 88 712~88 720; 89 151	4
茶花鸡	2 760	D/GGCTGCTGC; D/G	87 202~87 200; 89 151	2
大骨鸡	2 760	D/GGCAGTGCT; D/A; D/G	88 712~88 720; 88 770; 89 151	3
斗鸡	2 726	D/CCTGGGGCTGCTGCGCCTGGGGCTGCTGC; I/GA; D/GGCAGTGCT; I/CC	87 197~87 225; 88 195~88 196; 88 712~88 720; 88 898~88 899	4
固始鸡	2 758	D/GGCAGTGCT; D/AGTGG; I/CC	88 712~88 720; 88 724~88 728; 88 898~88 899	3
广西黄鸡	2 743	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/A	87 202~87 216; 88 712~88 720; 88 770	3
红色原鸡	2 762	D/G; I/G; D/GGCAGTGCT	88 147; 88 195~88 196; 88 712~88 720	3
溧阳鸡	2 739	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/AGTGG	87 202~87 216; 88 712~88 720; 88 724~88 728	3
绿壳蛋鸡	2 768	D/T; D/G	89 136; 89 151	2
狼山鸡	2 753	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/G	87 202~87 216; 88 728	2
鹿苑鸡	2 739	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/AGTGG; D/G	87 202~87 216; 88 712~88 720; 88 724~88 728; 89 151	4
青脚麻鸡	2 738	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; I/CC; D/G	87 202~87 216; 88 712~88 720; 88 898~88 899; 89 151	4
如皋黄鸡	2 745	D/GGCTGCTGC; D/GGCAGTGCT; D/AGTGG; D/G	87 202~87 200; 88 712~88 720; 88 724~88 728; 89 151	4
罗斯鸡	2 746	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/G; D/GGCAGTGCT; D/A; D/T; D/G	87 202~87 216; 88 147; 88 724~88 728; 88 770; 89 136; 89 151	6
太湖鸡	2 743	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/A; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 88 770; 89 151	4
文昌鸡	2 748	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 89 151	3
乌骨鸡	2 746	D/GGCTGCTGCGCCTGG; I/C; D/GGCAGTGCT; D/A; I/CC; D/G	87 202~87 216; 88 059~88 060; 88 724~88 728; 88 770; 88 898~88 899; 89 151	6
仙居鸡	2 733	D/CCTGGGGCTGCTGCGCCTGGGGCTGCTGC; I/T; D/GGCAGTGCT; D/G	87 197~87 225; 87 440~87 441; 88 724~88 728; 88 728	4
萧山鸡	2 747	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 89 151	3
雪山鸡	2 746	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 89 151	3
隐性白羽肉鸡	2 734	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/T; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 89 136; 89 151	4
藏鸡	2 745	D/GGCTGCTGCGCCTGG; D/GGCAGTGCT; D/G	87 202~87 216; 88 724~88 728; 18 951	3

D 和 I 分别表碱基缺失和插入,/后面表示插入或缺失的碱基序列。

表 3 不同鸡种 *BFI* 基因外显子 1、2、3 上 SNP 及对应氨基酸变化Table 3 The changes of SNP and corresponding amino acid in *BFI* gene exon 1, exon 2, exon 3 of different chicken breeds

品种	外显子 1			外显子 2			外显子 3		
	单核苷酸突变	位置	氨基酸	单核苷酸突变	位置	氨基酸	单核苷酸突变	位置	氨基酸
AA 鸡	G/C	87 192	V/L	A/T	87 433	T/S			
	C/G	87 229							
安卡鸡	G/C	87 192	V/L	T/C	87 449				
	G/T;G/A	87 238;87 243							
白耳鸡	G/C	87 192	V/L						
	C/G	87 197							
	G/C;C/T	87 201;87 229							
北京油鸡	G/C	87 192	V/L						
	C/T	87 229							
茶花鸡	G/C	87 192	V/L						
大骨鸡				T/C	87 449				
斗鸡	G/C	87 192	V/L	A/T	87 433	T/S	A/G	87 950	K/E
	C/G;G/C	87 229;87 238							
固始鸡									
广西黄鸡	D/T	87 220							
红色原鸡	G/C	87 192	V/L	A/T	87 433	T/S			
溧阳鸡	G/C	87 192	V/L						
	C/G;G/A	87 229;87 243							
绿壳蛋鸡	G/C	87 192	V/L						
	C/G	87 229							
狼山鸡				A/T	87 424;	S/C,			
				A/T	87 433;	T/S			
				G/A;A/C;	87 438;87 439;				
				C/T;T/C	87 440;87 449				
鹿苑鸡	G/C	87 238		A/T	87 433	T/S			
青脚麻鸡	G/C	87 192	V/L						
如皋黄鸡				A/T	87 433	T/S			
罗斯鸡	G/C	87 192	V/L	A/T	87 424	S/C			
	C/G	87 229							
太湖鸡									
文昌鸡	G/C	87 192	V/L						
乌骨鸡	G/C;G/A	87 238;87 243		A/T	87 433	T/S	A/G	87 950	K/E
仙居鸡	G/C	87 192	V/L						
	C/G	87 229							
萧山鸡									
雪山鸡	G/C	87 192	V/L	T/A	87 373	S/T			
				A/T	87 433	T/S			
隐性白羽肉鸡	G/C	87 192	V/L	A/T	87 433	T/S			
藏鸡	G/C	87 192	V/L				A/C;G/A,	88 060;88 061;	
	C/G	87 229					T/G	88 062	

V/L 表示缬氨酸变成亮氨酸;T/S 表示苏氨酸变成丝氨酸;S/T 表示丝氨酸变成苏氨酸;K/E 表示赖氨酸变成谷氨酸。

表 4 不同鸡种 *BF1* 基因外显子 4、内含子 1 和 2 上 SNP 及对应氨基酸变化Table 4 The changes of SNP and corresponding amino acid in *BF1* gene exon 4, intron 1 and intron 2 of different chicken breeds

品种	外显子 4			内含子 1			内含子 3		
	单核苷酸突变	位置	氨基酸	单核苷酸突变	位置	氨基酸	单核苷酸突变	位置	氨基酸
AA 鸡	C/T	88 242	P/L						
安卡鸡	C/T	88 242	P/L				T/C;G/C	88 141;88 147	
	T/C;A/G	88 325;88 350					T/C	88 218	
	A/G	88 384							
	T/C	88 392	M/T						
	T/C	88 398	M/T						
	C/T	88 430	R/C						
白耳鸡	C/T	88 242	P/L	C/T	87 348		T/C	88 218	
	C/T	88 272	Q/R						
	A/G;A/G	88 350;88 384							
北京油鸡	T/C;A/G	88 325;88 350		C/T	87 361		G/A	88 161	
	A/G	88 384							
	T/C	88 392	M/T						
	T/C	88 449	L/T						
茶花鸡				G/A	87 262				
大骨鸡							G/A	88 159	
斗鸡	C/T	88 242	P/L				T/C;T/A	88 141;88 177	
	T/C	88 325					C/T	88 193	
	G/A	88 358	A/T						
	C/T	88 365	T/M						
	A/G	88 384							
	T/C	88 392	M/T						
	T/C	88 398	M/T						
	T/C	88 449	L/T						
固始鸡							T/C	88 141	
广西黄鸡	C/T	88 242	P/L				T/C;C/T	88 141;88 193	
	T/C	88 449	L/T						
红色原鸡	C/T	88 272	Q/R	C/T	87 348		C/G	88 182	
溧阳鸡	T/C	88 449	L/T				G/A;C/T	88 149;88 193	
绿壳蛋鸡				C/T	87 361		T/C;G/C	88 141;88 147	
							T/C	88 218	
狼山鸡				G/A;C/G	87 287;87 297		G/A	88 149	
鹿苑鸡	T/C	88 325		C/T	87 361		T/C;G/C	88 141;88 147	
青脚麻鸡	A/G	88 350					T/C;G/C	88 141;88 147	
	G/C	88 371	S/T				G/A;G/A	88 152;88 161	
	A/G	88 384							
	T/C	88 392	M/T						
	T/C	88 398	M/T						
	C/T	88 430	R/C						
如皋黄鸡	C/T	88 272	Q/R						
罗斯鸡	C/T	88 242	P/L	C/T	87 348		G/A	88 150	
	T/C	88 392	M/T						
	T/C	88 449	L/T						

SNP 位点的缺失可能是影响因素之一。

鸡的 MHC 多态性与疾病的抗性相关^[22],如抗马利克病(Marek's disease, MD)。依照分子拟似学说,某些个体对疾病的易感是由于病原体的抗原结构与 MHC 分子相似,致使免疫系统无法识别,不能有效攻击病原体,由于多态性的存在使这种“拟似”受到限制,从而使病原体不能在群体中大面积传播。本研究比对分析了 25 个鸡种 *BF1* 基因的序列,充分显示了鸡 *BF1* 基因丰富的多态性,它为基因改造提供了丰富的资源,为更多疾病控制提供了候选基因。因此,研究鸡 *BF1* 基因多态性对于研究鸡抗病性和易感性具有不可或缺的作用。

参考文献:

- [1] JIN Y C, HUANG L, CHEN G, et al. Comparison of Full-length Amino Acid Sequences of Chickens *BF1* and *BF2*[J]. *Scandinavian Journal of Immunology*, 2015, 82(1):92-94.
- [2] AND A L H, YEAGER M. Natural selection at major histocompatibility complex loci of vertebrates[J]. *Annual Review of Genetics*, 1998, 32(1):415-435.
- [3] KAUFMAN J F, FLAJNIK M F, PASQUIER L D. Evolution of the major histocompatibility complex[J]. *Critical Reviews in Immunology*, 1986, 10(1):295-386.
- [4] KAUFMAN J, MILNE S, GOBEL T W, et al. The chicken B locus is a minimal essential major histocompatibility complex[J]. *Nature*, 1999, 401(6756):923.
- [5] SHAW I, POWELL T J, MARSON D A, et al. Different evolutionary histories of the two classical class I genes *BF1* and *BF2* illustrate drift and selection within the stable MHC haplotypes of chickens[J]. *Journal of Immunology*, 2007, 178(9):44-52.
- [6] PZADERKA F, LONGENECKEN B M, LAW G R J, et al. The major histocompatibility complex of the chicken[J]. *Immunogenetics*, 1975, 2(1):101-130.
- [7] 张师鸿. MHC I 类分子的结构学研究及流感病毒 CD8+T 细胞表位的鉴定[D]. 北京:中国科学院大学, 2011.
- [8] FULTON J E, THACKER E L, BACON L D, et al. Functional analysis of avian class I (BFIV) glycoproteins by epitope tagging and mutagenesis *in vitro*[J]. *European Journal of Immunology*, 1995, 25(7):2069-2076.
- [9] 徐日福. 中国部分地方鸡种 MHC B-LB II、B-G 基因变异及其群体遗传结构研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2005.
- [10] 王威,勾越,金元昌,等. 鸡 *BF* 基因第 2、3 外显子序列及其多态性分析[J]. *中国生物制品学杂志*, 2017, 30(12):1269-1273.
- [11] O'NEILL A M, LIVANT E J, EALD S J. The chicken *BF1* (classical MHC class I) gene shows evidence of selection for diversity in expression and in promoter and signal peptide regions[J]. *Immunogenetics*, 2009, 61(4):289-302.
- [12] 邱莫寒. 鸡 *MHC-B-F* 基因外显子 2、3 的群体遗传结构和系统发育关系分析[D]. 雅安:四川农业大学, 2007.
- [13] JIN Y C, WEI P, WEI X X, et al. Marek's disease resistant/susceptible MHC haplotypes in Xiayan chickens identified on the basis of BLB2 PCR-RFLP and BLB2/BF2 sequence analyses[J]. *British Poultry Science*, 2010, 51(4):530.
- [14] APPS R, QI Y, CARLSON J M, et al. Influence of HLA-C Expression Level on HIV Control[J]. *Science*, 2013, 340(6128):87-91.
- [15] SUMNERS L H, COX C M, KIM S, et al. Immunological responses to *Clostridium perfringens* alpha-toxin in two genetically divergent lines of chickens as influenced by major histocompatibility complex genotype[J]. *Poult Sci*, 2012, 91(3):592-603.
- [16] VAN H A, CARTER R, BAILEY A, et al. A mechanistic basis for the co-evolution of chicken tapasin and major histocompatibility complex class I (MHC I) proteins[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2013, 288(45):32797.
- [17] GOULDER P J R, WALKER B D. HIV and HLA Class I: an evolving relationship[J]. *Immunity*, 2012, 37(3):426-440.
- [18] TROWSDALE J, KNIGHT J C. Major histocompatibility complex genomics and human disease[J]. *Annual Review of Genomics & Human Genetics*, 2013, 14(1):301.
- [19] SHIINA T, BRILES W E, GOTO R M, et al. Extended gene map reveals tripartite motif, C-type lectin, and Ig superfamily type genes within a subregion of the chicken MHC-B affecting infectious disease[J]. *Journal of Immunology*, 2007, 178(11):7162-7172.
- [20] 朱文奇,李慧芳,郭军,等. 中国斗鸡 mtDNA 遗传多样性及起源研究[J]. *畜牧兽医学报*, 2009, 40(10):1560-1563.
- [21] 李慧芳,韩威,朱云芬,等. 基于微卫星标记的 12 个地方鸡种遗传多样性保护等级分析[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2010, 38(8):8-14.
- [22] ZHANG J, CHEN Y, QI J, et al. Narrow groove and restricted anchors of MHC class I molecule BF2 * 0401 plus peptide transporter restriction can explain disease susceptibility of B4 chickens[J]. *Journal of Immunology*, 2012, 189(9):4478.

(责任编辑:陈海霞)