

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00673

## 家禽 MHC 结构研究进展

武永淑, 韩凌霞

中国农业科学院哈尔滨兽医研究所实验动物研究室, 兽医生物技术国家重点实验室, 哈尔滨 150001

**摘要:** 禽主要组织相容性复合体(Major histocompatibility complex, MHC)的结构与禽病防控、禽免疫学、禽类遗传学研究密切相关。文章对鸡、火鸡、鹌鹑、鸭和鹅的 MHC 结构方面的研究进展进行了综述, 表明其有以下共同特点: 都有保守的 MHC 区域, 包括 MHC I 基因和 MHC II 基因及一些功能未知基因; 基因排列简单而紧凑; MHC I 基因内含子的长度都比哺乳动物小; 鸡、火鸡、鸭和鹅的 MHC I 基因组序列都有 8 个外显子和 7 个内含子, MHC II  $\beta$  基因组序列都有 6 个外显子和 5 个内含子; 鸡、火鸡和鹌鹑的 *BG* 基因结构模式相同; 都存在微卫星重复单元。但也存在种属差异: 鸡的 MHC I 基因和 MHC II 基因是双拷贝, 而鸭、鹅和鹌鹑有若干个拷贝; *BG* 基因的拷贝数及其外显子数目不同。对主要家禽 MHC 结构进行分析比较, 将有利于对禽病学及禽免疫遗传学的研究。

**关键词:** 家禽; MHC; 结构

## Advance in research of poultry major histocompatibility complex-structure

WU Yong-Shu, HAN Ling-Xia

State Key Laboratory of Veterinary Biotechnology, Division of Laboratory Animal Research of Harbin Veterinary Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150001, China

**Abstract:** The structure of poultry major histocompatibility complex(MHC) is closely associated with avian immunology and avian disease control. This review summarized the structures of poultry MHC, including chicken, turkey, duck, goose, and quail. It was suggested that there were some common characteristics among these MHCs: all of them have conservative MHC region containing *MHC I*, *MHC II*, and unknown functional genes; they are simple and contracted; the lengths of introns of *MHC I* gene are shorter than those of mammals; all have 8 exons and 7 introns in *MHC I* genes in chicken, turkey, duck, and goose; all have 6 exons and 5 introns in *MHC II* genes; the structure patterns of *BG* genes in chicken, turkey, and quail are identical; and all have microsatellite repetitive motifs. However, there are differences among species: *MHC I* and *MHC II* genes are duplicated, while there are several copies in duck, goose, and quail; and the numbers of *BG* genes are different. It will be helpful to further study avian disease and avian immunogenetics through analysing MHC structures of the major poultrys.

收稿日期: 2011-11-09; 修回日期: 2012-04-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31101800)资助

作者简介: 武永淑, 硕士研究生, 研究方向: 家禽免疫遗传学。Tel: 010-62819590; E-mail: wysh0224@gmail.com

通讯作者: 韩凌霞, 博士, 副研究员, 研究方向: 畜禽免疫遗传学。E-mail: hlxl993@126.com

**Keywords:** poultry; MHC; structure

主要组织相容性复合体(Major histocompatibility complex, MHC)是一组紧密连锁高度多态的染色体基因群,编码一组重要的与免疫相关的细胞膜糖蛋白,广泛存在于有颌脊椎动物中,与宿主的抗病性或免疫应答水平密切相关。哺乳动物的 MHC 可分为 MHC class I、MHC class II 和 MHC class III, 前两者结构相似,其编码产物参与结合、递呈抗原肽, class III 的结构和功能与 I 和 II 截然不同。

MHC I 类分子分布于所有有核细胞表面,结合和递呈内源性抗原肽供 CD8+T 细胞识别,激活细胞毒性 T 淋巴细胞,杀死转化细胞或病毒感染细胞。MHC II 类分子主要分布于抗原递呈细胞(Antigen-presenting cell, APC)表面,递呈经过处理的外源性抗原肽供 CD4+T 细胞识别,通过辅助性 T 细胞,激活抗体免疫应答。

禽MHC分子的研究始于 20 世纪 50 年代。Briles 等<sup>[1]</sup>发现鸡有血型,是由一种多态的红细胞抗原决定的,被命名为B复合物(B complex)。根据编码蛋白的不同分为BF、BL和BG等 3 个基因。BF和BL分别相当于哺乳动物的class I类和 class II类基因, BG为禽类所特有,称为class IV。

## 1 鸡(*Gallus gallus*)MHC 结构

1961 年Schierman和Nordskog<sup>[2]</sup>将鸡的B基因座定义为主要组织相容性复合体,分为 2 个区域,一个是含有典型MHC基因的BF/BL区域和决定红细胞抗原的BG区域,另一个是遗传不连锁的基因簇Y(Restriction fragment polymorphism-Y, *Rfp-Y*), Y区与核仁组织区(Nucleolus organizerregion, NOR)连接。BLA基因位于BF/BL区域 5.6 cM处<sup>[3]</sup>。2009 年Delany等<sup>[4]</sup>通过荧光原位杂交获得了红原鸡 16 号微染色体上的基因结构,全长 10~15 Mb,得到MHC-B—GC-rich region—MHC-Y—NOR的基因结构顺序, MHC-B靠近端粒。NOR与MHC-Y紧密连接, GC-rich 区域使MHC-Y与MHC-B和NOR与MHC-B相距很远,使MHC-B和MHC-Y在遗传上成为 2 个独立的区域,目前尚不清楚GC-rich区域的组成及片段大小。2010

年Solinhac等<sup>[5]</sup>构建放射性杂交(Radiation hybrid, RH)图,确定 16 号微染色体基因全长 9.5 Mb,证实 GC-rich区域是一个反向重复单元,能导致双链断裂(Double-strand break,DSB)的产生和 MHC-B 与 MHC-Y之间出现高频率的重组。

在 92 kb 的 BF/BL 核心区域共有 19 个基因,编码基因主要有 BF1、BF2、BLB1 和 BLB2, 另外典型的基因座有: B-BTN1、B-BTN2、Leu-tRNA、BG1、NKR、Lectin、TAP 相关糖蛋白(TAP-associated glycoprotein, *Tapasin*)、RING3(Mysterious nuclear serine/threonine protein kinase)、DMA、DMB1、DMB2、TAP1、TAP2、C4(Complement4)和CenpA(Histone-H3, BH3)等基因<sup>[6]</sup>。

鸡MHC I基因有 2 个拷贝,称为BF1和BF2,转录方向相反,BF2优势表达,基因组DNA全长约 2 kb,由 8 个外显子和 7 个内含子组成<sup>[7]</sup>。BF1 位于DMB2和TAP1 之间,BF2 位于TAP2和C4 之间。BL基因分为A基因和B基因,A基因即BLA,仅一个拷贝,编码 MHC II类分子的 $\alpha$ 链,无多态性<sup>[8]</sup>。B基因具有多态性,有BLB1和BLB2 2 个拷贝,其中BLB2 优势表达<sup>[9,10]</sup>,基因组DNA全长约 1.3 kb,由 6 个外显子和 5 个内含子组成。BLB1 位于C型凝集素膜蛋白基因(*Blcel*)和*Tapasin*基因之间,BLB2 位于*Tapasin*和 RING3 基因之间。

鸡 BF/BL 核心区域排列简单而紧凑,与哺乳动物相比具有以下特点:(1)基因排列简单而紧凑,比人 MHC 的 1/20 还要小,在 44 kb 中心区域(从 BLB2 到 BF2)内仅有 11 个基因,平均基因长 4.4 kb;(2)有共同存在的基因,例如典型的 II  $\beta$ 、I  $\alpha$ 、TAP、DM、RING3 和 C4,但有一些基因在 B 基因座缺失,如典型的 II A 基因、LMP、DO、C2/fB 和 III 区域的典型基因;(3)基因的排列位置不同,如鸡的 TAP 基因位于 MHC I 的侧翼, *Tapasin* 基因位于 MHC II 的侧翼;(4)仅存在于鸡 B 基因座的基因,如 BG 基因和 *Blcel* 基因。

2007 年Shiina等<sup>[11]</sup>将 92 kb 的B基因座延伸至 242 kb,共有 46 个基因,其中 32 个基因优势表达,

每个基因平均长 5.4 kb, 17 个是新基因, 位于 *TRIM39.2* 上游的有: *tRNA-Lys-2*、*HEP21*、*TRIM7.1*、*LAO*、*44G24.1*、*Bzfp1*、*Bzfp2*、*TRIM7.2*、*Bzfp3*、*Blec3*、*KIFC1*、*BG2* 和 *BG3*, 位于 *BF/BL* 区域下游的有: *C4*、*CenpA*、*CYP21* 和 *TNXB*。*BG2* 和 *BG3* 位于延伸区域上游边缘, 产生了约 128 kb 的距离, 从而使 *BG* 基因家族与 MHC I 和 MHC II 基因分开。*BG1*、*BG2* 和 *BG3* 片段长度分别为 4 266 bp、4 672 bp 和 7 747 bp, 外显子数目分别为 20、19 和 51 个以上。

与 MHC I 和 MHC II 基因结构相似、遗传独立的基因簇 MHC-Y 含有 2 个 class Ia (*YF*) 基因 (*YFV* 和 *YFVD*)、3 个 class II $\beta$  (*YLB*) 基因 (*YLBIII*、*YLBIV* 和 *YLBV*) 和 2 个血型凝集素 (*Ylec*) 基因<sup>[12]</sup>。

## 2 火鸡(*Meleagris gallopavo*)MHC 结构

火鸡从鸡中分离出来大约有 50 万年, 与鸡一样, 火鸡 MHC 区域也包括遗传独立的 MHC-B 和 MHC-Y 区域, 位于 18 号微染色体上。2011 年 Reed 等<sup>[13]</sup>利用荧光原位杂交获得火鸡 18 号微染色体的基因结构, 顺序为 MHC-B—GC-rich—MHC-Y—*NOR*, 不同的是鸡的基因都位于长臂上, 而火鸡在长臂和短臂上都有分布。2009 年 Chaves 等<sup>[14]</sup>获得了全长 197 kb 的 MHC-B 区域, 共有 34 个基因, 从 *TRIM7.2* 到 *CenpA*, 与长约 170 kb 鸡的同源区域(*TRIM7.2-CenpA*)比较, 具有以下特点: (1)增加了 3 个基因: 2 个 *BG* 基因和一个 class II *B3* 基因。增加的 *BG* 基因和 *BG1* 串联排列, 位于 *BTN2* 和 *Blec2* 之间, class II *B3* 基因和 class II *B2* 基因位于 *TAPBP* 和 *BRD2* 之间, 分别与鸡的 *BLB1* 和 *BLB2* 相似, class II *B1* 位于 *Blec1* 和 *TAPBP* 之间, 与鸡的 *BLB1* 相似; (2)*TAPBP* 的转录方向相反。2011 年 Miranda 等<sup>[15]</sup>又延伸了约 40 kb, 该区域包括 *BG4*、*BG5*、*KIFC*(Carboxyl-terminal kinesin1)、*Blec3*、*Bzfp3*、*TRIM7.2* 外显子末端和一个不完整的 *BG6* 基因, 这些基因与鸡 242 kb 的 B 基因座线性同源, *BG4* 和 *BG5* 具有和鸡 *BG* 基因及火鸡 *BG1-3* 一样的外显子组成模式。*BG* 基因的外显子数目和结构差异较大, *BG1-3* 基本相似而且相对保守, *BG1-5* 的片段长度分别为 3 655 bp、5 174 bp、3 833 bp、6 085 bp 和 7 089 bp, 外显子数目分别为 17、30、19、37 和 30。

2011 年 Chaves 等<sup>[16]</sup>证明在 MHC-B 区域以外还存在一个 class I 假基因和一个 class I 基因座, 2009 年

Chaves 等<sup>[14]</sup>通过基因组 DNA 印迹杂交得到至少一个 class II B 基因座。2011 年 Reed 等<sup>[13]</sup>得到了一个 class I 样基因座和 2 个 class II 样基因座, 发现它们分别与火鸡 MHC-B 基因座相应基因相比更接近鸡 MHC-Y 区域的相应基因, 总之火鸡 MHC-Y 区域至少含有 4 个 class I 样基因和 4 个 class II 样基因。

## 3 鸭(*Anas platyrhynchos*)MHC 结构

鸭是我国养殖量最大的水禽, 而鸭 MHC 的研究较晚。2003 年夏春等<sup>[17]</sup>获得了鸭 MHC I 基因组序列全长 2551 bp, 由 8 个外显子和 7 个内含子组成, 外显子 1~5 分别编码信号肽、 $\alpha 1$ 、 $\alpha 2$ 、 $\alpha 3$  和跨膜区, 外显子 6~8 共同编码 CY 区域。与鸡的 *BF* 基因比较, 内含子较长, 鸭的内含子 2 比鸡约长 3 倍。鸭 MHC I 的编码区序列全长 1065 bp, 编码 356 个氨基酸残基。

2004 年 Mesa 等<sup>[18]</sup>证明鸭 MHC I 优势表达的拷贝基因位于 *TAP2* 一侧, 而且 MHC I 基因的表达与 *TAP* 有关。获得 *TAP* 的两个等位基因, 核苷酸相似性高达 97%。2004 年 Moon 和 Magor<sup>[19]</sup>构建了杂合体北京鸭的基因组质粒文库, 获得了 MHC 相关基因, 但是未能确定在染色体的位置。2005 年 Moon 等<sup>[20]</sup>利用亚克隆方法获得全长约 36.8 kb 的 MHC I 区域, 基因顺序依次为 *TAP1*、*TAP2*、*UAA*、*UBA*、*UCA*、*UDA* 和 *UEA*, 其中 U(N)A 是 MHC I 基因的拷贝基因。*TAP* 与 *UAA-UEA* 的转录方向相反。5 个 MHC I 拷贝基因的序列长度基本一致, 核苷酸序列同源性介于 86.8%~90.4%。*UAA* 高度表达, *UDA* 低度表达, 其余不表达。在 36.8 kb 区域中, 基因间和内含子中存在 6 个简单的重复, 9 个长穿插核元素(Long interspersed nuclear elements, *LINES*)拷贝, 类似于鸡的 *CR1* 单元, 2 个逆转录重复单元, 类似于鸡的长末端重复序列(Long-terminal repeats, *LTRs*)。

2011 年任立明等<sup>[21]</sup>获得鸭 MHC II  $\alpha$  基因的基因组序列, 该基因仅有一个拷贝, 全长 1 431 bp, 编码 255 个氨基酸残基, 含有 4 个外显子, 依次编码信号肽、肽结合区的  $\alpha 1$  区域、免疫球蛋白样的  $\alpha 2$  区域、酸性的连结肽、疏水的跨膜区和一个较短的胞浆区尾巴, 后 3 个由外显子 4 编码。

鸭的 MHC II  $\beta$  基因位于  $\alpha$  基因的侧翼, 有 5 个拷贝基因, 离  $\alpha$  基因最近的拷贝基因与  $\alpha$  基因是头对头的相邻关系, 相距 522 bp, 在其他任何物种中都没

有发现如此短的距离,它们可能共用同一个启动子,鸭的MHC II $\alpha$ 基因与鸡相比更接近于人的DRA,尤其在肽结合区,核苷酸三维结构比较发现,它们极其相似,只是在第一个 $\beta$ 折叠与第二个 $\beta$ 折叠之间多出一个环<sup>[21]</sup>。

#### 4 鹌鹑(*Coturnix japonica*, *Coja*)MHC 结构

日本鹌鹑和鸡属于鸡形目雉科,2004年Shiina等<sup>[22]</sup>获得长约180 kb的MHC区域,从BG8到Histone共有41个基因,有15个表达基因:6个class II B基因:DGB1、DEB1、DDB1、DCB1、DBB1和DAB1;4个class I基因:D1、D2、B1和E;5个其他基因:TAPBPL、RING3、TAP1、TAP2和C4。12个认为可能表达的基因:4个class II基因:DFB1、DMA1、DMB1和DMB2;3个BG基因:BG7、BG6和BG4;4个NK基因:NK1-NK4;还有一个Lec基因。14个由于早期终止子的出现或外显子缺失认为是假基因:F、G和H等3个class I基因;BG8、BG5、BG3、BG2和BG1等5个BG基因;Lec1和Lec3-6等5个Lec基因,还有Histone基因。

Coja class I区域长约31 kb,是鸡MHC I区域的2倍,有7个class I基因座,依次为D1、F、G、H、D2、B1和E,其中F、G和H为假基因,而鸡的MHC I假基因在该区域相应位置已消失,4个编码基因:D1和D2属于不典型的class I基因,B1相当于鸡的BF1,E相当于鸡的BF2。

Class II区域全长约88 kb,共有10个基因座,依次为DGB1、DFB1、DEB1、DDB1、DCB1、DBB1、DAB1、DMA1、DMB2和DMB1。DAB1和DBB1相当于鸡的BLB2,DCB1、DDB1、DEB1和DGB1相当于鸡的BLB1。DMA1、DMB1和DMB2相当于鸡的B-MA1、B-MB2和B-MB2。

Coja有8个BG基因,BG1-8,其中BG4、BG6和BG7的外显子分别为22、15和16。通过比较Ig样区域(外显子2编码),发现BG6比BG4和BG7更接近鸡的BG基因。其余5个BG基因为假基因。Coja有6个Lec基因座,Lec1和Lec3-6为假基因,Lec2编码C样凝集素样区域。Tapasin、TAP1、TAP2和RING3等分别与鸡的对应基因相似。

与鸡的BF/BL区域相比,CojaMHC区域有如下特征:(1)基因密度比鸡的稍微高一些,平均基因4.4

kb;(2)增加了新的基因,有5个class I  $\alpha$ 基因、7个class II  $\beta$ 基因、3个class IV基因、5个C样凝集素样基因、3个DM同源基因和5个其他基因(Tapasin、RING3、TAP1、TAP2和C4);(3)缺失了一些基因,包括class I、LMP2和LMP7;(4)含有8个LINEs、CR1、17个LTRs、2个小卫星重复(QMR1和QMR2)和37个简单重复,而鸡的BF/BL区域仅有5个CR1和32个简单重复;(5)含有多个序列重组热点,而在BF/BL区域不存在<sup>[6]</sup>。

#### 5 鹅(*Ansercygnoides*)MHC 结构

鹅MHC的研究相对更少,2005年夏春等<sup>[23]</sup>首次获得鹅MHC I的cDNA序列,全长999 bp,编码333个氨基酸,基因组序列全长2489 bp,由8个外显子和7个内含子组成,外显子1和2分别编码前导肽和 $\alpha 1$ 区域,外显子3和4共同编码 $\alpha 2$ 和 $\alpha 3$ 区域,外显子5编码连结肽和跨膜区,外显子6和7共同编码胞浆区。外显子长度与鸡和鸭的相似,内含子长约1490 bp,与鸭和鸡相比,分别长4 bp和670 bp。2009年周旭等<sup>[24]</sup>从6个个体获得中国鹅(*Anser cygnoides*)5条不同的MHC II  $\beta$ 片段,全长约1162 bp,这5条片段可能来自不同的MHC II B基因座,也就是说中国鹅可能含有不止一个MHC II B基因座。2011年周旭等<sup>[25]</sup>获得中国鹅2条长分别为780 bp和783 bp的MHC II cDNA序列,分别编码259和260个氨基酸,编码区与鸡相似,同时获得全长2047 bp的基因组序列,由6个外显子和5个内含子组成。内含子比鸡的长538 bp,其中内含子1和2是鸡的2倍。2006年贾晓晖等<sup>[26]</sup>首次克隆了五龙鹅(*Wulong goose*)的MHC I基因组序列,由8个外显子和7个内含子组成。

#### 6 结 语

MHC因与免疫反应和抗病性密切相关而日益引起人们的关注。近年来,由于分子生物学研究方法和技术的提高,加快了对MHC结构和功能研究的步伐,鸡、火鸡和鹌鹑的MHC研究相对较成熟,而鸭和鹅的研究较少。本文分析比较了5种主要家禽MHC基因结构的异同点:都有保守的MHC区域,包括MHC I基因和MHC II基因及一些功能尚不清楚的基因;基因排列简单而紧凑;有优势表达和次要表达之分;MHC I基因内含子长度都比哺乳动物



的小; 鸡、火鸡、鸭和鹅的 MHC I 基因组序列都由 8 个外显子和 7 个内含子组成, 主要区别在内含子长度上, 鸭和鹅的内含子 2 是鸡的 3 倍, MHC II $\beta$  基因组序列由 6 个外显子和 5 个内含子组成; 鸡、火鸡和鹌鹑的 *BG* 基因结构模式相同; 存在简单的重复单元。但也存在明显的不同: 鸡和火鸡有 2 个 MHC I 基因, 而鸭和鹌鹑至少有 5 个拷贝; 鸡只有 2 个 MHC II  $\beta$  基因, 而鸭、火鸡、鹅和鹌鹑有若干个拷贝; 鸭的 MHC II  $\alpha$  基因与 II  $\beta$  相邻而与鸡、火鸡和鹌鹑不同; *BF/BL* 区域存在特有的微卫星重复序列; 品种间 *BG* 基因拷贝数及外显子数目存在很大差异; 鸡和火鸡 MHC 区域的染色体位置已经确定, 而其他物种还没完成染色体的定位工作。总之, 鸡与火鸡的 MHC 结构较其他物种更接近, 鸭与鹅 MHC 结构更接近。

禽类是许多病原体的自然宿主, 随着集约化养殖规模的扩大, 禽类、哺乳动物和人类的活动日益密切, 已发生多种病原体越过种属屏障造成重大生物安全危害的事件。鉴于 MHC 在免疫遗传学研究中的重要地位, 加快研究禽类 MHC 的基因结构, 对研究其在免疫学中的作用, 具有十分重要而迫切的意义。

#### 参考文献(References):

- [1] Briles WE, McGibbon WH, Irwin MR. On multiple alleles effecting cellular antigens in the chicken. *Genetics*, 1950, 35(6): 633–652. [DOI](#)
- [2] Schierman LW, Nordskog AW. Relationship of blood type to histocompatibility in chickens. *Science*, 1961, 134(3484): 1008–1009. [DOI](#)
- [3] Miller MM, Bacon LD, Hala K, Hunt HD, Ewald SJ, Kaufman J, Zoorob R, Briles WE. 2004 Nomenclature for the chicken major histocompatibility (*B* and *Y*) complex. *Immunogenetics*, 2004, 56(4): 261–279. [DOI](#)
- [4] Delany ME, Robinson CM, Goto RM, Miller MM. Architecture and organization of chicken micro chromosome 16: order of the *NOR*, *MHC-Y*, and *MHC-B* subregions. *J Hered*, 2009, 100(5): 507–514. [DOI](#)
- [5] Romain S, Sophie L, Svetlana G, Olympe C, Katia F, Florence V, Mireille M, Svetlana D, Bertrand B, Alain V, Valérie F, Frédérique P. Integrative mapping analysis of chicken microchromosome 16 organization. *BMC Genomics*, 2010, 11(1): 616. [DOI](#)
- [6] Shiina T, Hosomichi K, Hanzawa K. Comparative genomics of the poultry major histocompatibility complex. *Anim Sci J*, 2006, 77(2): 151–162. [DOI](#)
- [7] Hosomichi K, Miller MM, Goto RM, Wang YJ, Suzuki S, Kulski JK, Nishibori M, Inoko H, Hanzawa K, Shiina T. Contribution of mutation, recombination, and gene conversion to chicken MHC-*B* haplotype diversity. *J Immunol*, 2008, 181(5): 3393–3399. [DOI](#)
- [8] Salomonsen J, Marston D, Avila D, Bumstead N, Johansson B, Juul-Madsen H, Olesen GD, Riegert P, Skjødtk, Vainio O, Wiles MV, Kaufman J. The properties of the single chicken MHC classical class II  $\alpha$  chain (*B-LA*) gene indicate an ancient origin for the DR/E-like isotype of class II molecules. *Immunogenetics*, 2003, 55(9): 605–614. [DOI](#)
- [9] Pharr GT, Dodgson JB, Hunt HD, Bacon LD. Class II MHC cDNAs in 151 $\delta$  B-congenic chickens. *Immunogenetics*, 1998, 47(5): 350–354. [DOI](#)
- [10] Jacob JP, Milne S, Beck S, Kaufman J. The major and a minor class II $\beta$ -chain (*B-LB*) gene flank the *Tapasin* gene in the *B-F/B-L* region of the chicken major histocompatibility complex. *Immunogenetics*, 2000, 51(2): 138–147. [DOI](#)
- [11] Shiina T, Briles WE, Goto RM, Hosomichi K, Yanagiya K, Shimizu S, Inoko H, Miller MM. 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 Immunol*, 2007, 178(1): 7162–7172. [DOI](#)
- [12] Briles WE, Goto RM, Auffray C, Miller MM. A polymorphic system related to but genetically independent of the chicken major histocompatibility complex. *Immunogenetics*, 1993, 37(6): 408–414. [DOI](#)
- [13] Reed KM, Bauer MM, Monson MS, Benoit B, Chaves LD, O'Hare TH, Delany ME. Defining the Turkey MHC: identification of expressed class I and class II B-like genes independent of the MHC-*B*. *Immunogenetics*, 2011, 63(11): 753–771. [DOI](#)
- [14] Chaves LD, Krueth SB, Reed KM. Defining the Turkey MHC: Sequence and genes of the B Locus. *J Immunol*, 2009, 183(10): 6530–6537. [DOI](#)
- [15] Bauer MM, Reed KM. Extended sequence of the turkey MHC B-locus and sequence variation in the highly polymorphic *B-G* loci. *Immunogenetics*, 2011, 63(4): 209–221. [DOI](#)
- [16] Chaves LD, Krueth SB, Bauer MM, Reed KM. Sequence of a turkey BAC clone identifies MHC class III orthologs and supports ancient origins of immunological gene clusters. *Cytogenet Genome Res*, 2011, 132(1–2): 55–63. [DOI](#)
- [17] 夏春, 林常有, 徐广贤, 胡团军, 杨天耀. 鸭 MHC class

- I cDNA分子克隆及其多态性与基因组结构. 中国畜牧兽医学禽病学会第十二次学术研讨会论文集, 2004, 12: 839–849. [DOI](#)
- [18] Mesa CM, Thulien KJ, Moon DA, Veniamin SM, Magor KE. The dominant MHC class I gene is adjacent to the polymorphic *TAP2* gene in the duck, *Anas platyrhynchos*. *Immunogenetics*, 2004, 56(3): 192–203. [DOI](#)
- [19] Moon DA, Magor KE. Construction and characterization of a fosmid library for comparative analysis of the duck genome. *Anim Genet*, 2004, 35(5): 417–418. [DOI](#)
- [20] Moon DA, Veniamin SM, Parks-Dely JA, Magor KE. The MHC of the duck (*Anas platyrhynchos*) contains five differentially expressed class I genes. *J Immunol*, 2005, 175(10): 6702–6712. [DOI](#)
- [21] Ren LM, Yang Z, Wang T, Sun Y, Guo Y, Zhang ZD, Fei J, Bao YH, Qin T, Wang J, Huang YH, Hu XX, Zhao YF, Li N. Characterization of the MHC class II  $\alpha$ -chain gene in ducks. *Immunogenetics*, 2011, 63(10): 667–678. [DOI](#)
- [22] Shiina T, Shimizu S, Hosomichi K, Kohara S, Watanabe S, Hanzawa K, Beck S, Kulski JK, Inoko H. Comparative genomic analysis of two avian (quail and chicken) MHC regions. *J Immunol*, 2004, 172(1): 6751–6763. [DOI](#)
- [23] Xia C, Hu TJ, Yang TY, Wang L, Xu GG, Lin CY. cDNA cloning, genomic structure and expression analysis of the goose (*Anser cygnoides*) MHC class I gene. *Vet Immunol Immunopathol*, 2005, 107(3–4): 291–302. [DOI](#)
- [24] Zhou X, Li CJ, Yi KL, Liang HY, Chen L, Sun YL, Niu SL, Wu W. Patterns of variation of the major histocompatibility complex class II B loci in Chinese goose (*Anser Cygnoides*). *Immunogenetics*, 2009, 61(6): 443–450. [DOI](#)
- [25] Li CJ, Chen L, Sun YF, Liang HY, Yi KL, Sun YL, Ma YH, Li XY, Wu W, Zhou X. Molecular cloning, polymorphism and tissue distribution of the MHC class II B gene in the Chinese goose (*Anser cygnoides*). *BritPoultrySci*, 2011, 52(3): 318–327. [DOI](#)
- [26] 贾晓晖, 王宝维, 王雷, 张名爱, 吴晓平, 刘光磊, 杨志刚, 龙芳羽, 张旭晖. 五龙鹅MHC class I基因克隆及同源建模研究. *遗传*, 2006, 28(9): 1087–1092. [DOI](#)

## •综合信息•

### “2012年第一届全国发育生物学大会”将在西安召开

为促进我国发育生物学相关研究领域的广大科研人员的广泛交流与合作, 由中国细胞生物学会发育生物学分会主办, 西安第四军医大学承办的第一届全国发育生物学大会将于 2012 年 10 月 20–22 日在陕西省西安市建国饭店(西安市互助路 2 号)召开。

大会主席: 孟安明院士。

大会主题: Development, Life and Health。分会专题: (1)Fertilization, Gastrulation and Organogenesis in Development; (2)Cell Proliferation and Differentiation in Development; (3) Growth Factors and Signaling Pathways in Development; (4)Transcriptional Mechanisms during Development; (5)Epigenetic Mechanisms during Development; (6)Development and Stem Cells; (7)Development and Diseases; (8)Plant Development。

会议征文: 摘要中、英文皆可, 以附件形式投送至大会邮箱 [fyswdh@yahoo.cn](mailto:fyswdh@yahoo.cn), 请在论文题目后标注所属会议专题。征稿截止日期: 2012 年 9 月 10 日。

大会费用: 2012 年 9 月 10 日之前注册, 会员 1500 元, 非会员 1800 元, 学生会员 1000 元, 学生非会员 1300 元。

邮局汇款地址: 陕西省西安市长乐西路 169 号, 第四军医大学基础部医学遗传与发育生物学教研室(邮编 710032), 收款人: 冯蕾。请务必注明 2012 发育大会注册费、汇款人单位、姓名, 发短信至 13891948814。

会议网站: <http://genetics.fmmu.edu.cn>