

## 绵羊微卫星 *OarJL36* 和 *FecB* 基因的多态及连锁分析

储明星<sup>1</sup>, 张宝云<sup>2</sup>, 王凭青<sup>2</sup>, 方丽<sup>1</sup>, 狄冉<sup>1</sup>, 马月辉<sup>1</sup>, 李奎<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院北京畜牧兽医研究所/农业部畜禽遗传资源与利用重点开放实验室, 北京 100193; <sup>2</sup>重庆大学生物工程学院, 重庆 400030)

**摘要:** 【目的】阐明微卫星座位 *OarJL36* 与小尾寒羊高繁殖力主效基因 *FecB* 之间的连锁关系, 为绵羊高繁殖力的标记辅助选择提供依据。【方法】分析与 *FecB* 基因最紧密连锁的微卫星座位 *OarJL36* 在高繁殖力绵羊品种(小尾寒羊和湖羊)与低繁殖力绵羊品种(特克塞尔和多赛特)中的遗传多态性, 探讨该微卫星与小尾寒羊 *FecB* 基因的连锁不平衡关系。【结果】高繁殖力小尾寒羊和湖羊在骨形态发生蛋白受体 IB (bone morphogenetic protein receptor IB, *BMPR-IB*) 基因编码序列第 746 位碱基处发生了与 Booroola Merino 绵羊相同的 *FecB* 突变 (A746G), 低繁殖力特克塞尔和多赛特绵羊则未发生这种突变; 小尾寒羊 *BB*、*B+*、*++* 型频率分别为 0.500、0.386 和 0.114, 湖羊 *BB*、*B+*、*++* 型频率分别为 0.800、0.200 和 0.000; 微卫星座位 *OarJL36* 在 4 个绵羊品种 463 个个体中共检测到 10 个等位基因和 31 种基因型, 最小等位基因为 160 bp, 最大等位基因为 200 bp; 182 bp 等位基因在小尾寒羊 ( $n = 308$ ) 和湖羊 ( $n = 60$ ) 中处于优势等位基因, 频率分别为 0.696 和 0.925, 在特克塞尔 ( $n = 47$ ) 和多赛特绵羊 ( $n = 48$ ) 中的频率分别为 0.085 和 0.125, 在 *BB* 型小尾寒羊 ( $n = 154$ ) 和 *BB* 型湖羊 ( $n = 48$ ) 中该等位基因频率更高, 分别为 0.916 和 0.938, 而在 *++* 型小尾寒羊 ( $n = 35$ ) 中的频率为 0.129; *OarJL36* 在小尾寒羊、湖羊、特克塞尔、多赛特以及 *BB*、*B+*、*++* 型小尾寒羊和 *BB*、*B+* 型湖羊中的多态信息含量分别为 0.475、0.139、0.661、0.768、0.152、0.588、0.843、0.115 和 0.212; 连锁不平衡分析显示小尾寒羊 *FecB* 基因 *B* 等位基因与 *OarJL36* 微卫星座位 182 bp 等位基因之间存在较强的连锁关系, 但仍有一定的重组 ( $D' = 0.614$ ), 而 *+* 等位基因与 *OarJL36* 微卫星座位上的 160、192、196、200 bp 等位基因完全连锁 ( $D' = 1.000$ )。【结论】*OarJL36* 微卫星座位 182 bp 等位基因与小尾寒羊 *FecB* 基因 *B* 等位基因之间存在较强的连锁关系, 是与小尾寒羊多羔主效基因紧密连锁的一个遗传标记。

**关键词:** 绵羊; 繁殖力; *FecB* 基因; *OarJL36*; 连锁不平衡

## Polymorphic and Linkage Analysis of Microsatellite *OarJL36* and *FecB* Gene in Sheep

CHU Ming-xing<sup>1</sup>, ZHANG Bao-yun<sup>2</sup>, WANG Ping-qing<sup>2</sup>, FANG Li<sup>1</sup>, DI Ran<sup>1</sup>, MA Yue-hui<sup>1</sup>, LI Kui<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Key Laboratory of Farm Animal Genetic Resources and Utilization, Ministry of Agriculture; Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193; <sup>2</sup>Bioengineering College, Chongqing University, Chongqing 400030)

**Abstract:** 【Objective】 The objectives of the present study were to elucidate the linkage relationship between microsatellite locus *OarJL36* and *FecB* gene of Small Tail Han sheep and to provide a scientific basis for marker-assisted selection for high prolificacy in sheep. 【Method】 Genetic polymorphisms of microsatellite locus *OarJL36* which was the closest linked marker to the ovine prolificacy major gene *FecB* were detected in high fecundity sheep breeds (Small Tail Han and Hu sheep) and low fecundity sheep breeds (Texel and Dorset). The linkage disequilibrium between microsatellite locus *OarJL36* and *FecB* gene of Small Tail Han sheep was also analyzed. 【Result】 There was a same *FecB* mutation (A746G) of *BMPR-IB* gene in both Small Tail Han and Hu sheep as that in Booroola Merino ewes. The same mutation did not exist in both Texel and Dorset sheep. The frequency of *BB*, *B+*

收稿日期: 2008-08-18; 接受日期: 2008-11-13

基金项目: 国家科技基础条件平台建设计划 (2005DKA21101)、国家现代农业产业技术体系建设专项资金(农科教发[2008]10号)、国家“973”计划 (2006CB102105)、国家“863”计划 (2002AA211081、2005AA211080)、国家科技支撑计划 (2008BADB2B01、2006BAD01A11、2006BAD13B08)、国家自然科学基金项目 (30140004、30300248)、北京市科委科技计划 (D07050550000701、Y0705003041131)

作者简介: 储明星 (1968—), 男, 安徽贵池人, 研究员, 博士, 研究方向为分子数量遗传学。E-mail: mxchu@263.net

and ++ genotype was 0.500, 0.386 and 0.114 in Small Tail Han sheep, and was 0.800, 0.200 and 0.000 in Hu sheep, respectively. Ten alleles and 31 genotypes were detected at *OarJL36* in 463 individuals from four sheep breeds, in which 160 bp was the shortest allele and 200 bp was the longest allele. The 182 bp was the predominant allele in Small Tail Han (n=308) and Hu sheep (n=60), of which frequency was 0.696 and 0.925, but 0.085 and 0.125 in Texel (n=47) and Dorset (n=48). Especially, the 182 bp allele frequency was 0.915 and 0.938 in *BB* genotype group from Small Tail Han and Hu sheep, but 0.129 in ++ genotype group from Small Tail Han sheep. The polymorphism information content (PIC) was 0.475, 0.139, 0.661, 0.768, 0.153, 0.588, 0.843, 0.116 and 0.212 in Small Tail Han, Hu, Texel, Dorset, *BB* group from Small Tail Han, *B+* group from Small Tail Han, ++ group from Small Tail Han, *BB* group from Hu sheep, *B+* group from Hu sheep, respectively. In Small Tail Han sheep, linkage analysis indicated that there were fervent linkage disequilibrium as well as certain recombination between 182 bp allele of microsatellite locus *OarJL36* and *B* allele of *FecB* gene ( $D'=0.614$ ), and complete linkage between 160 bp, 192 bp, 196 bp, 200 bp alleles of microsatellite *OarJL36* and + allele of *FecB* gene ( $D'=1.000$ ). 【Conclusion】 These results preliminarily showed that 182 bp allele of microsatellite locus *OarJL36* is a genetic marker closely linked to *B* allele of the prolificacy major gene *FecB* in Small Tail Han sheep.

Key words: sheep; prolificacy; *FecB* gene; *OarJL36*; linkage disequilibrium

## 0 引言

【研究意义】家畜产仔(羔)数是经济价值十分巨大的数量性状。对绵羊产羔数的选择不仅受性别和年龄的限制,而且绵羊产羔数是遗传力很低的数量性状,其遗传力只有 0.1 左右<sup>[1-4]</sup>,难以用常规育种技术改良产羔数性状。标记辅助选择能够通过影响选择的时间、选择的强度以及准确性而极大提高这类低遗传力性状的选择功效,而找到与这些数量性状基因座相连锁的分子遗传标记,则是实现标记辅助选择的先决条件。【前人研究进展】布鲁拉美利奴(Booroola Merino)绵羊携带高排卵数和高产羔数的一个常染色体突变<sup>[5-6]</sup>。Booroola 基因是在绵羊中识别出的第一个高繁殖力主效基因,已被绵羊和山羊遗传命名委员会定名为 *FecB* (即  $Fec=fecundity$ ,  $B=Booroola$ )。高繁殖力 *FecB* 基因定位到绵羊 6 号染色体上对应于人染色体 4q22-23 的区间,骨形态发生蛋白受体 IB (bone morphogenetic protein receptor IB, *BMPR-IB*) 基因位于该区间<sup>[7]</sup>。Booroola 绵羊 *BMPR-IB* 基因高度保守的胞内激酶信号区域发生了 A746G 突变,导致所编码的 249 位氨基酸由谷氨酰胺(Q)变成了精氨酸(R)。研究表明该突变与 Booroola 母羊的高繁殖力密切相关<sup>[7-9]</sup>。*FecB<sup>B</sup>* 即 *BMPR-IB* 基因的 746G 或 249R, *FecB<sup>+</sup>* 即 *BMPR-IB* 基因的 746A 或 249Q。2 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝的携带者用 *FecB<sup>B</sup>/FecB<sup>B</sup>* 表示,简记为 *BB*; 1 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝的携带者用 *FecB<sup>B</sup>/FecB<sup>+</sup>* 表示,简记为 *B+*; 非携带者用 *FecB<sup>+</sup>/FecB<sup>+</sup>* 表示,简记为 ++。*FecB* 基因效应对排卵数是加性的,对产羔数是部分显性的。1 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝增加排卵数 1.3~1.6 枚,2 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝增加 2.7~3.0 枚;携带 1 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝的母羊产羔数增

加 0.9~1.2 只,携带 2 个 *FecB<sup>B</sup>* 拷贝的母羊产羔数增加 1.1~1.7 只<sup>[5-6,10-11]</sup>。*FecB* 突变(A746G 或 Q249R)存在于 Booroola Merino 绵羊(澳大利亚)<sup>[7-9]</sup>、Garole 绵羊(印度)<sup>[12]</sup>、Javanese 绵羊(印度尼西亚)<sup>[12]</sup>、小尾寒羊(中国)<sup>[13-19]</sup>和湖羊(中国)<sup>[14,16-17,20-22]</sup>中。研究证明 *OarJL36* 是与 *FecB* 最紧密连锁的微星座位<sup>[9]</sup>。目前 *OarJL36* 与 *FecB* 基因之间的连锁关系鲜有报道。【本研究切入点】小尾寒羊和湖羊都具有常年发情、性早熟和多羔特性,是中国独特的遗传资源,山东小尾寒羊平均产活羔数 2.61 只,湖羊平均产活羔数 2.29 只<sup>[23]</sup>。多赛特羊平均产活羔数 1.45 只,特克塞尔羊平均产活羔数 1.41 只<sup>[24]</sup>。本研究以小尾寒羊、湖羊、特克塞尔和多赛特为研究对象,分析 *OarJL36* 与 *FecB* 基因的连锁关系。【拟解决的关键问题】分析 *OarJL36* 在不同绵羊品种以及同一品种不同 *FecB* 基因型中的遗传多态性,探讨该微卫星与 *FecB* 基因的连锁关系,为绵羊高繁殖力的标记辅助选择提供依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

1.1.1 DNA 制备 308 只小尾寒羊母羊血样采自山东省嘉祥县种羊场、北京市门头沟区种羊场、北京市昌平区北京盛世富民清真食品有限责任公司、北京市顺义区北京奥鑫牧业有限公司、北京市顺义区北京高特牧业有限公司; 60 只湖羊母羊血样采自浙江省余杭湖羊场; 48 只多赛特和 47 只特克塞尔母羊血样均采自北京高特牧业有限公司。每只颈静脉采血 10 ml,柠檬酸葡萄糖抗凝, -20℃ 冻存。用酚氯仿抽提法提取基因组 DNA,溶于 TE buffer (10 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl

(pH 8.0), 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA (pH 8.0), 4℃保存。

1.1.2 主要试剂 限制性内切酶 *Ava* II、*Taq* DNA 聚合酶、dNTPs、pGEM-T Easy 载体、DNA 片段回收纯化试剂盒、质粒提取纯化试剂盒等均购自北京天根生物技术有限公司。

## 1.2 试验方法

1.2.1 *FecB* 基因的检测与分型 按照文献[19], 采用 PCR-RFLP 方法检测 *FecB* 基因型。

1.2.2 微卫星分析 从 NCBI 的 STS 数据库(UniSTS 登录号: 279531) 获得微卫星 *OarJL36* 的引物序列, Forward: 5'-GATCAAACAGGCAAAGTAAG-3'; Reverse: 5'-GAGTCTCCTACATTGGCAGG-3'。引物由上海英骏生物技术有限公司合成。PCR 扩增体系为 25 μl, 包括: 5 μmol·L<sup>-1</sup> 上下游引物各 1.0 μl; 10×PCR 缓冲液 2.5 μl; 200 μmol·L<sup>-1</sup> dNTPs 2.5 μl; 2.0 U·μl<sup>-1</sup> *Taq* DNA 聚合酶 0.5 μl; 50 ng·μl<sup>-1</sup> DNA 模板 3.0 μl; 20 mmol·L<sup>-1</sup> Mg<sup>2+</sup> 1.5 μl, 其余用超纯水补齐。PCR 扩增条件: 95℃预变性 7 min; 94℃变性 30 s, 58℃退火 30 s, 72℃延伸 15 s, 共 32 个循环; 最后 72℃延伸 10 min; 4℃保存。产物用 1.5%琼脂糖凝胶电泳检测。

取 PCR 产物 5 μl 经 12%聚丙烯酰胺凝胶电泳, 银染显色。DNA Marker 标准对照物为 pBR322/*Msp* I。显影后用凝胶成像系统 AlphaImager™ 2200 and 1220 Documentation and Analysis Systems (Alpha Innotech Corporation, San Leandro, CA, USA) 对图片进行分析, 判断个体基因型, 等位基因的大小根据克隆测序确定。

1.2.3 克隆测序 微卫星分析后取不同基因型个体的 PCR 产物用 DNA 片段快速纯化回收试剂盒纯化, 回收后的 DNA 片段用 pGEM-T Easy 载体连接, 并转化大肠杆菌 (*Escherichia coli*) TOP10 菌株, PCR 鉴定后在 ABI3730 测序仪上测序, 测序反应由北京诺赛基因组研究中心有限公司完成。为消除测序误差, 每种基因型至少测序 3 次以保证序列的正确性。

## 1.3 统计分析

1.3.1 遗传参数的计算 微卫星标记呈等显性遗传, 基因型频率和等位基因频率及等位基因数 ( $N$ ) 可根据电泳图谱统计得到, 多态信息含量 ( $PIC$ )、遗传杂合度 ( $h$ ) 和有效等位基因数 ( $E$ ) 是根据其等位基因频率来计算的, 公式如下:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2 - \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n 2P_i P_j; \quad h = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2;$$

$$E = 1 / \sum_{i=1}^n P_i^2$$

其中  $P_i$  和  $P_j$  分别为第  $i$  个和第  $j$  个等位基因的频率,  $n$  为等位基因数。

1.3.2 连锁不平衡分析 用 Arlequin 3.1 软件分析 *FecB* 基因与 *OarJL36* 微卫星座位在小尾寒羊中的连锁不平衡 (linkage disequilibrium, LD) 关系。标准化的连锁不平衡系数  $D'$  和相关系数  $r^2$  的计算公式如下[25]:

$$D' = \frac{D}{D_{\max}}$$

其中,  $D = p_{ij} - p_i p_j$ ; 当  $D \geq 0$  时,  $D_{\max} = \min[p_i p_j, (1 - p_i)(1 - p_j)]$ ; 当  $D < 0$  时,  $D_{\max} = \min[(1 - p_i) p_j, p_i (1 - p_j)]$ ;

$$r^2 = \frac{D^2}{p_i (1 - p_i) p_j (1 - p_j)}$$

其中  $p_i$  表示 *FecB* 基因第  $i$  个等位基因的频率,  $p_j$  表示 *OarJL36* 座位第  $j$  个等位基因的频率,  $p_{ij}$  表示同时携带 *FecB* 基因第  $i$  个等位基因和 *OarJL36* 座位第  $j$  个等位基因的单倍型频率。 $D'$  的取值范围在  $-1 \sim 1$  之间,  $D' = 1$  时, 2 个位点之间没有重组发生, 即 2 个位点处于“完全连锁不平衡” (complete LD); 当  $D'$  为  $0.5 \sim 1$ , 表示 LD 程度较高;  $D'$  为负值, 表明 2 位点处于连锁不稳定状态或某种选择劣势。 $r^2$  的取值范围在  $0 \sim 1$  之间, 其数值表示 1 个位点可反映另 1 位点信息量的程度, 在某种程度上可看作  $D'$  的补充,  $r^2 = 1$  称为“完全连锁不平衡” (perfect LD), 这时只观察 1 个标记即可提供另 1 个标记的全部信息;  $r^2 > 1/3$ , 认为是“最小的有用连锁不平衡”值。

## 2 结果与分析

### 2.1 *FecB* 基因的检测与分型

对小尾寒羊、湖羊、特克塞尔和多赛特绵羊 *FecB* 基因型检测, 计算不同绵羊品种的基因型频率和等位基因频率, 结果见表 1。小尾寒羊有 3 种基因型 ( $BB$ 、 $B+$  和  $++$ ), 湖羊有 2 种基因型 ( $BB$  和  $B+$ ), 特克塞尔和多赛特绵羊都只有  $++$  型。高繁殖力小尾寒羊  $B$  等位基因频率为 0.693,  $+$  等位基因频率为 0.307; 高繁殖力湖羊  $B$  等位基因频率为 0.900,  $+$  等位基因频率为 0.100; 低繁殖力特克塞尔和多赛特绵羊品种  $B$  等位基因频率均为 0,  $+$  等位基因频率均为 1。显示 *FecB* 基因  $B$  等位基因仅存在于小尾寒羊和湖羊这 2 个高繁殖力品种中。

### 2.2 微卫星 *OarJL36* 的 PCR 扩增

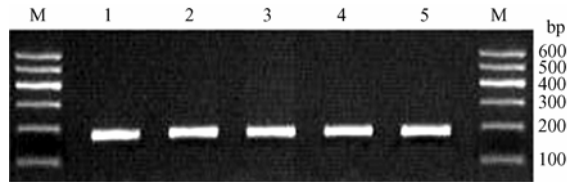
表 1 4 个绵羊品种 *FecB* 基因的等位基因频率和基因型频率

Table 1 Allele and genotype frequencies of *FecB* gene in four sheep breeds

品种 Breed	数量 No.	等位基因频率 Allele frequency		基因型频率 Genotype frequency		
		<i>B</i>	+	<i>BB</i>	<i>B+</i>	++
小尾寒羊 Small Tail Han sheep	308	0.693	0.307	0.500(154)	0.386(119)	0.114(35)
湖羊 Hu sheep	60	0.900	0.100	0.800(48)	0.200(12)	0.000(0)
特克塞尔 Texel sheep	47	0	1	0(0)	0(0)	1(47)
多赛特羊 Dorset sheep	48	0	1	0(0)	0(0)	1(48)

括号内的数字是基因型的个体数 The numbers in the brackets are the individuals that belong to the respective genotypes

*OarJL36* 微卫星座位 PCR 扩增获得特异性产物, 片段长度在 160~200 bp 之间, 无非特异性扩增条带, 可直接进行微卫星分析. 扩增结果见图 1.



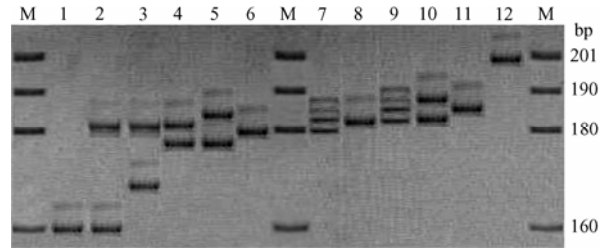
1~5: 微卫星座位 *OarJL36* 的 PCR 产物; M: 600 bp DNA marker  
1-5: PCR products of microsatellite *OarJL36*; M: 600 bp DNA marker

图 1 绵羊 *OarJL36* 微卫星座位的 PCR 产物

Fig. 1 PCR products of microsatellite *OarJL36* in sheep

2.3 微卫星 *OarJL36* 的多态性分析

绵羊 *OarJL36* 微卫星座位的主要基因型见图 2。电泳条带清晰, 分型清楚, 可用于基因型分析. 微卫星座位 *OarJL36* 在 4 个绵羊品种中的扩增结果见表 2,



1: 160 bp/160 bp; 2: 160 bp/182 bp; 3: 172 bp/182 bp; 4: 178 bp/182 bp; 5: 178 bp/184 bp; 6: 180 bp/180 bp; 7: 180 bp/182 bp; 8: 182 bp/182 bp; 9: 182 bp/184 bp; 10: 182 bp/186 bp; 11: 184 bp/184 bp; 12: 200 bp/200 bp; M: pBR322/*Msp* I

图 2 绵羊 *OarJL36* 微卫星座位的主要基因型

Fig. 2 The main genotypes of microsatellite *OarJL36* in sheep

*OarJL36* 在这 4 个绵羊品种中的遗传参数见表 3。

由表 2 可见, 在小尾寒羊、湖羊、特克塞尔和多赛特 4 个绵羊品种 463 个个体中共检测到 10 个等位基因和 31 种基因型, 等位基因片段大小 160~200 bp。其中在 308 只小尾寒羊中共检测到 10 个等位基因和

表 2 微卫星座位 *OarJL36* 在 4 个绵羊品种中的扩增

Table 2 Amplification of microsatellite *OarJL36* in four sheep breeds

品种 Breed	基因型(频率) Genotype (frequency)	等位基因 (频率) Allele (frequency)
小尾寒羊 Small Tail Han sheep (n = 308)	160/160(0.003), 160/178(0.003), 160/180(0.003), 160/182(0.036), 160/184(0.010), 172/172(0.010), 172/182(0.013), 172/184(0.006), 172/186(0.006), 178/178(0.003), 178/182(0.063), 178/184(0.024), 178/192(0.003), 178/196(0.003), 180/180(0.013), 180/182(0.140), 180/184(0.010), 180/192(0.003), 182/182(0.519), 182/184(0.088), 182/186(0.013), 182/200(0.003), 184/184(0.016), 184/186(0.003), 184/196(0.003), 200/200(0.003)	160 bp(0.029), 172 bp(0.023), 178 bp(0.050), 180 bp(0.091), 182 bp(0.696), 184 bp(0.089), 186 bp(0.011), 192 bp(0.003), 196 bp(0.003), 200 bp(0.005)
湖羊 Hu sheep (n = 60)	172/182(0.033), 180/182(0.050), 182/182(0.850), 182/184(0.067)	172 bp(0.017), 180 bp(0.025), 182 bp(0.925), 184 bp(0.033)
特克塞尔 Texel sheep (n = 47)	178/180(0.170), 178/184(0.021), 178/186(0.021), 180/180(0.255), 180/184(0.043), 180/186(0.149), 182/182(0.064), 182/184(0.043), 184/184(0.043), 186/186(0.191)	178 bp(0.106), 180 bp(0.436), 182 bp(0.085), 184 bp(0.096), 186 bp(0.277)
多赛特 Dorset sheep (n = 48)	172/172(0.083), 172/180(0.042), 172/184(0.042), 172/186(0.083), 178/178(0.270), 178/186(0.063), 180/180(0.021), 182/182(0.083), 182/184(0.042), 182/186(0.042), 184/184(0.125), 184/186(0.021), 186/186(0.083)	172 bp(0.167), 178 bp(0.302), 180 bp(0.042), 182 bp(0.125), 184 bp(0.177), 186 bp(0.187)

表 3 微卫星座位 *OarJL36* 在 4 个绵羊品种中的遗传参数  
Table 3 Genetic parameters of microsatellite *OarJL36* in four sheep breeds

品种 Breed	个体数 No.	遗传参数 Genetic parameter			
		<i>PIC</i>	<i>h</i>	<i>N</i>	<i>E</i>
小尾寒羊 Small Tail Han sheep	308	0.475	0.495	10	1.982
湖羊 Hu sheep	60	0.139	0.142	4	1.166
特克赛塞尔 Texel sheep	47	0.661	0.705	5	3.396
多赛特 Dorset sheep	48	0.768	0.797	6	4.931

26 种基因型, 182 bp/182 bp 基因型频率最高为 0.519, 182 bp 等位基因频率最高为 0.696, 其它等位基因频率分布在 0.003 到 0.091 的范围内; 在 60 只湖羊中共检测到 4 个等位基因和 4 种基因型, 182 bp/182 bp 基因型频率最高为 0.850, 182 bp 等位基因频率最高为 0.925, 其余 3 个等位基因的频率分布在 0.017 到 0.033 的范围内; 在 47 只特克赛塞尔绵羊中共检测到 5 个等位基因和 10 种基因型, 180 bp/180 bp 基因型频率(0.255)略高于其它基因型, 180 bp 等位基因频率最高为 0.436, 其它等位基因频率分布在 0.085 到 0.277 的范围内; 在 48 只多赛特绵羊中共检测到 6 个等位基因和

13 种基因型, 178 bp/178 bp 基因型频率(0.270)略高于其它基因型, 178 bp 等位基因频率最高为 0.302, 其它等位基因频率分布在 0.042 到 0.187 的范围内。结果显示 *OarJL36* 座位 182 bp/182 bp 基因型和 182 bp 等位基因在高繁殖力品种小尾寒羊和湖羊中均为优势基因型和优势等位基因, 而在低繁殖力品种特克赛尔和多赛特中没有呈现出这种优势。

由表 3 可见, 该微卫星标记在低繁殖力的特克赛尔和多赛特母羊中均为高度多态, 在高繁殖力的小尾寒羊和湖羊中分别表现为中度多态和低度多态。特克赛尔和多赛特的有效等位基因数与实际等位基因数比较接近, 说明各等位基因在这 2 个低繁殖力品种中分布较为均匀, 而小尾寒羊和湖羊中有效等位基因数与实际等位基因数差异较大, 表明该座位等位基因在这 2 个品种中分布极不平衡。

结合 *FecB* 基因分型结果, 将小尾寒羊分为 *BB*、*B+* 和 *++* 型 3 个群体, 将湖羊分为 *BB* 和 *B+* 型 2 个群体, 表 4 为微卫星座位 *OarJL36* 在这几个群体中基因型及等位基因的分布情况, 表 5 为 *OarJL36* 在不同 *FecB* 基因型的小尾寒羊和湖羊群体中的遗传参数。

由表 4 可见, 在 154 只小尾寒羊 *BB* 型群体中,

表 4 微卫星座位 *OarJL36* 在不同 *FecB* 基因型小尾寒羊和湖羊中的扩增

Table 4 Amplification of microsatellite *OarJL36* in different genotypes of *FecB* in Small Tail Han and Hu sheep

品种 Breed	<i>FecB</i> 基因型 Genotype of <i>FecB</i>	基因型(频率) Genotype (frequency)	等位基因(频率) Allele (frequency)
小尾寒羊 Small Tail Han sheep	<i>BB</i> (n = 154)	172/182(0.014), 172/184(0.006), 178/182(0.006), 180/182(0.032), 182/182(0.838), 182/184(0.104)	172 bp(0.010), 178 bp(0.003), 180 bp(0.016), 182 bp(0.916), 184 bp(0.055)
	<i>B+</i> (n = 119)	160/182(0.076), 160/184(0.008), 172/172(0.017), 172/182(0.017), 172/184(0.008), 178/182(0.143), 178/184(0.025), 180/182(0.311), 180/184(0.017), 182/182(0.252), 182/184(0.084), 182/186(0.025), 184/184(0.017)	160 bp(0.042), 172 bp(0.029), 178 bp(0.084), 180 bp(0.164), 182 bp(0.580), 184 bp(0.088), 186 bp(0.013)
	<i>++</i> (n = 35)	160/160(0.029), 160/178(0.029), 160/180(0.029), 160/182(0.056), 160/184(0.056), 172/172(0.029), 172/186(0.056), 178/178(0.029), 178/182(0.029), 178/184(0.112), 178/192(0.029), 178/196(0.029), 180/180(0.112), 180/182(0.029), 180/184(0.029), 180/192(0.029), 182/182(0.029), 182/184(0.029), 182/186(0.029), 182/200(0.029), 184/184(0.086), 184/186(0.029), 184/196(0.029), 200/200(0.029)	160 bp(0.114), 172 bp(0.057), 178 bp(0.143), 180 bp(0.171), 182 bp(0.129), 184 bp(0.229), 186 bp(0.057), 192 bp(0.029), 196 bp(0.029), 200 bp(0.042)
湖羊 Hu sheep	<i>BB</i> (n = 48)	180/182(0.063), 182/182(0.875), 182/184(0.062)	180 bp(0.031), 182 bp(0.938), 184 bp(0.031)
	<i>B+</i> (n = 12)	172/182(0.167), 182/182(0.750), 182/184(0.083)	172 bp(0.083), 182 bp(0.875), 184 bp(0.042)

仅检测到 6 种基因型和 5 个等位基因, 且 182 bp/182 bp 基因型频率最高为 0.838, 182 bp 的等位基因频率高达 0.916, 说明该等位基因在该群体中是优势等位基因。在 35 只 *++* 型群体中却检测到了 24 种基因型和 10 个

等位基因, 各等位基因分布较均匀, 频率分布在 0.029 到 0.229 范围内。在 48 只 *BB* 型湖羊中共检测到 3 种基因型和 3 个等位基因, 182 bp/182 bp 基因型频率最高为 0.875, 182 bp 等位基因频率达到 0.938, 也在该

群体中占绝对优势。在 12 只 B+型湖羊中检测到 3 种基因型和 3 个等位基因,182 bp 等位基因频率为 0.875, 高于 B+型小尾寒羊 (0.580), 这可能是由于 *OarJL36* 座位在湖羊中的多态信息含量比较低或样本量较少造成的。结果显示, *OarJL36* 座位 182 bp/182 bp 基因型和 182 bp 等位基因在小尾寒羊 BB 群体和湖羊 BB 群体中都处于绝对优势, 而在小尾寒羊 ++ 群体中各基因型和各等位基因分布较均匀。

由表 5 可见, 小尾寒羊 BB 型群体中多态信息含

量极低, 为低度多态, 有效等位基因数与实际等位基因数差异较大, 说明该座位在这一群体中分布极不平衡; 而在小尾寒羊 ++ 型群体中, 多态信息含量高达 0.843, 为高度多态, 有效等位基因数与实际等位基因数也比较接近, 说明该座位在这一群体中分布较为均匀, 遗传变异程度较高。在湖羊中也表现出类似的规律, 但由于该座位在湖羊中的多态信息含量本身较低, 且没有 ++ 型群体, 因此没有在小尾寒羊中表现得那么突出。

表 5 微卫星座位 *OarJL36* 在不同 *Fec<sup>B</sup>* 基因型小尾寒羊和湖羊中的遗传参数

Table 5 Genetic parameters of microsatellite *OarJL36* in different genotypes of *Fec<sup>B</sup>* in Small Tail Han and Hu sheep

品种 Breed	<i>Fec<sup>B</sup></i> 基因型 Genotype of <i>Fec<sup>B</sup></i>	个体数 No.	遗传参数 Genetic parameter			
			<i>PIC</i>	<i>h</i>	<i>N</i>	<i>E</i>
小尾寒羊 Small Tail Han sheep	BB	154	0.152	0.158	5	1.187
	B+	119	0.588	0.619	7	2.626
	++	35	0.843	0.858	10	7.057
湖羊 Hu sheep	BB	48	0.115	0.118	3	1.134
	B+	12	0.212	0.226	3	1.292

2.4 微卫星 *OarJL36* 的序列分析

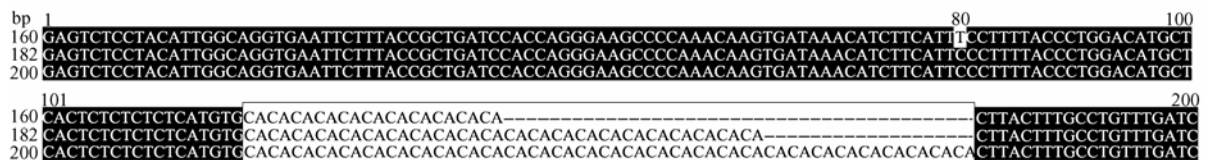
通过克隆测序, 获得绵羊 *OarJL36* 微卫星座位 10 个等位基因的序列, 图 3 为最小等位基因 (160 bp)、最大等位基因 (200 bp) 以及频率最高的等位基因 (182 bp) 的序列。

由图 3 可见, 该座位是 1 个二核苷酸 (CA) 重复的完全微卫星座位, CA 重复单元的重复数从 11~31。在该座位 160 bp 等位基因 80 bp 处发现 1 个 C→T 的突变, 而在其它等位基因中都没有发现这样的突变, 这可能是由于这一突变仅与 160 bp 等位基因存在连锁关系。同源性分析显示绵羊与牛 (GenBank 登录号: NW\_001495147) 该微卫星座位侧翼序列的同源性达 87.7%, 说明该座位在这 2 个物种间具有很高的保守

性。绵羊 *BMPR-IB* 基因 (GenBank 登录号: NM\_001009431) 与牛 *BMPR-IB* 基因 (GenBank 登录号: NM\_001105328) 编码序列的同源性高达 98.2%, 说明该基因在这 2 个物种中高度保守, 因此用牛 *BMPR-IB* 基因全序列可以在一定程度上反映绵羊 *FecB* 基因与 *OarJL36* 微卫星座位的物理距离。牛 *OarJL36* 微卫星座位位于其 6 号染色体 *BMPR-IB* 基因第 4 内含子, 绵羊 *FecB* 基因对应于牛 *BMPR-IB* 基因的第 9 外显子处, 两位点的物理图距约为 20 kb。

2.5 微卫星座位 *OarJL36* 与 *FecB* 基因的连锁不平衡分析

小尾寒羊 *FecB* 基因与微卫星 *OarJL36* 各等位基因间标准化的连锁不平衡系数 *D'* 和相关系数 *r<sup>2</sup>* 及 *P* 值见表 6。



■: 侧翼序列; □: 重复单元; -: 核苷酸缺失; 数字表示核苷酸位置  
 ■: Flanking sequences; □: Repeated units; -: The deleted nucleotide sequences; Numbers denote the positions of nucleotides

图 3 绵羊 *OarJL36* 微卫星座位部分等位基因的 DNA 序列

Fig. 3 DNA sequence of several alleles of microsatellite *OarJL36* in sheep

表 6 小尾寒羊 *FecB* 基因与 *OarJL36* 微卫星座位连锁不平衡参数  $D'(r^2)$  及  $P$  值Table 6 Linkage disequilibrium parameters  $D'(r^2)$  between *FecB* gene and microsatellite *OarJL36* and  $P$  values in Small Tail Han sheep

	160 bp	172 bp	178 bp	180 bp	182 bp	184 bp	186 bp	192 bp	196 bp	200 bp
B	-1.000 (0.068) $P=0.000$ N=0	-0.485 (0.012) $P=0.006$ N=5	-0.954 (0.109) $P=0.000$ N=1	-0.871 (0.172) $P=0.000$ N=5	0.614 (0.372) $P=0.000$ N=377	-0.038 (0.000) $P=0.658$ N=36	-0.382 (0.004) $P=0.127$ N=3	-1.000 (0.007) $P=0.033$ N=0	-1.000 (0.007) $P=0.033$ N=0	-1.000 (0.011) $P=0.009$ N=0
+	1.000 (0.068) $P=0.000$ N=18	0.485 (0.012) $P=0.006$ N=9	0.954 (0.109) $P=0.000$ N=30	0.871 (0.172) $P=0.000$ N=51	-0.614 (0.372) $P=0.000$ N=52	0.038 (0.000) $P=0.658$ N=18	0.382 (0.004) $P=0.127$ N=4	1.000 (0.007) $P=0.033$ N=2	1.000 (0.007) $P=0.033$ N=2	1.000 (0.011) $P=0.009$ N=3

N 为单倍型的数目 N is the number of haplotype

*FecB* 基因 B 等位基因与 *OarJL36* 微卫星座位 182 bp 等位基因标准化的连锁不平衡系数  $D'=0.614$ ,  $r^2=0.372$ , 呈现较强的连锁不平衡,  $\chi^2$  值为 228.9,  $P=0.000$ , 极显著。而 B 等位基因与 *OarJL36* 微卫星座位其余等位基因的  $D'$  都呈现负值, 说明处于连锁不稳定状态或某种选择劣势。而 *OarJL36* 微卫星座位上的 160、192、196、200 bp 等位基因与 *FecB* 基因+等位基因间的标准化连锁不平衡系数都为 1.000, 说明这些等位基因与+等位基因完全连锁。

### 3 讨论

微卫星座位 *OarJL36* 的 182 bp 等位基因在小尾寒羊 ( $n=308$ )、湖羊 ( $n=60$ )、特克塞尔 ( $n=47$ ) 和多赛特绵羊 ( $n=48$ ) 中的频率分别为 0.696、0.925、0.085 和 0.125, *FecB* 的 B 等位基因频率则分别为 0.693、0.900、0 和 0。可见 182 bp 等位基因频率在不同品种中存在差异的主要原因是这 4 个绵羊品种携带的 B 等位基因频率不同, 与样本数量也有一定关系, 值得增加绵羊品种数、扩大样本数作进一步分析。

作为绵羊第 1 个高繁殖力主效基因, *FecB* 基因首先在澳大利亚 Booroola Merino 绵羊中被发现。Montgomery 等<sup>[26]</sup>发现 *FecB* 基因与微卫星座位 *OarAE101* 和 *OarHH55* 紧密连锁, 遗传距离分别为 13 和 20 cM。Montgomery 等<sup>[27]</sup>采用连锁分析法将 *FecB* 基因定位到 *OarAE101* 和 EGF(表皮生长因子)/IF(补体因子 1) 之间的区域, 趋向于绵羊 6 号染色体的着丝粒。Lord 等<sup>[28]</sup>通过在 EGF 和微卫星标记 *OarAE101* 之间加入 2 个微卫星座位 *McM53* 和 *OarJL1A* 以及 1 个基因座位着丝粒自身抗原 E (CENPE), 进一步将 *FecB* 基因精确定位在绵羊 6 号染色体着丝粒区的微卫星标记 *OarAE101* 和 *BM1329* 之间一个 10 cM 区间内。Mulsant 等<sup>[7]</sup>将 *FecB* 基因定位于该区域微卫星座位

471U 和 300U 之间小于 1 cM 的区间内, 而座位 *BMS2508* 和 *LSCV043* 位于 *FecB* 基因区域两端最近的标记, 遗传距离分别为 1.5 和 2.3 cM。Wilson 等<sup>[9]</sup>将 Booroola 绵羊半同胞家系、回交家系和国际定位作图羊群的 6 号染色体标记数据合并起来, 使用多态的微卫星和已知的基因标记, 将 *FecB* 基因定位到绵羊 6 号染色体的一个狭窄区域内 6q23-q31(大约 1.64 cM), 与人染色体 4q21-q25 同线性, 而从 QTL 定位资料和单倍型分析来看, 微卫星座位 *OarJL36* 是与 *FecB* 最紧密连锁的标记, 并且 *OarJL36* 与 *FecB* 之间没有重组。殷子惠等<sup>[18]</sup>首先在小尾寒羊中分析了 *FecB* 基因与微卫星标记 *OarJL36* 的连锁关系, 结果显示 *FecB* 基因 B 等位基因与 *OarJL36* 仍然存在重组, 但其研究群体仅为 72 只 BB 型的小尾寒羊, 具有一定的局限性。本试验以 308 只小尾寒羊作为主要对象, 研究微卫星座位 *OarJL36* 在 BB、B+ 和 ++ 群体中的分布, 结果显示在小尾寒羊 BB 型群体中有 83.8% 的个体其 *OarJL36* 基因型是 182 bp/182 bp, 有 15.6% 的个体携带 1 个 182 bp 等位基因, 还有 0.6% 不携带 182 bp 等位基因。而在小尾寒羊 ++ 型群体中也有 2.9% 的个体其 *OarJL36* 基因型为 182 bp/182 bp, 有 20.1% 的个体携带 1 个 182 bp 等位基因, 而 77.0% 不携带 182 bp 等位基因, 结合连锁不平衡分析, 小尾寒羊微卫星座位 *OarJL36* 与 *FecB* 基因连锁关系紧密, 但并不像 Booroola 绵羊那样完全连锁, 仍然表现出一定的重组, 这可能是由于微卫星座位 *OarJL36* 在不同绵羊品种中的分布差异引起的。在不同的绵羊品种中该微卫星座位的遗传多态性存在一定的差异, 在本次研究的 4 个绵羊品种中也有所体现。

### 4 结论

微卫星座位 *OarJL36* 的 182 bp 等位基因与小尾寒

羊高繁殖力主效基因 *FecB* 的 *B* 等位基因之间存在较强的连锁关系, 但仍存在一定程度的重组。182 bp 等位基因是与小尾寒羊多羔主效基因紧密连锁的一个遗传标记, 对于绵羊高繁殖力的标记辅助选择具有重要的应用价值。

## References

- [1] 胡锦涛, 白莲清, 张泉福, 戴旭明. 湖羊繁殖与羔皮性状遗传参数和表型参数的研究. 浙江农业大学学报, 1992, 18(1): 39-43.  
Hu J P, Bai L Q, Zhang Q F, Dai X M. Studies on genetic and phenotypic parameters of the prolificacy and lambskin traits in Taihu Sheep. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1992, 18(1): 39-43. (in Chinese)
- [2] Davis G H, Morris C A, Dodds K G. Genetic studies of prolificacy in New Zealand sheep. *Animal Science*, 1998, 67: 289-297.
- [3] Fogarty N M. Genetic parameters for live weight, fat and muscle measurements, wool production and reproduction in sheep: a review. *Animal Breeding Abstracts*, 1995, 63(3): 101-143.
- [4] Casellas J, Caja G, Ferret A, Piedrafito J. Analysis of litter size and days to lambing in the Ripollasa ewe. II. Estimation of variance components and response to phenotypic selection on litter size. *Journal of Animal Science*, 2007, 85: 625-631.
- [5] Davis G H, Montgomery G W, Allison A J, Kelly R W, Bray A R. Segregation of a major gene influencing fecundity in progeny of Booroola sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1982, 25: 525-529.
- [6] Piper L R, Bindon B M. The Booroola Merino and the performance of medium non-Peppin crosses at Armidale. In: *The Booroola Merino* (ed. by Piper L R, Bindon B M and Nethery R D), CSIRO, Melbourne, Australia. 1982: 9-20.
- [7] Mulsant P, Lecerf F, Fabre S, Schibler L, Monget P, Laneluc I, Pisselet C, Riquet J, Monniaux D, Callebaut I, Cribiu E, Thimonier J, Teyssier J, Bodin L, Cognie Y, Chitour N, Elsen J M. Mutation in bone morphogenetic protein receptor-IB is associated with increased ovulation rate in Booroola Merino ewes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, 98: 5104-5109.
- [8] Souza C J H, MacDougall C, Campbell B K, McNeilly A S, Baird D T. The Booroola (FecB) phenotype is associated with a mutation in the bone morphogenetic receptor type 1B (BMPR-IB) gene. *Journal of Endocrinology*, 2001, 169(2): R1-R6.
- [9] Wilson T, Wu X Y, Juengel J L, Ross I K, Lumsden J M, Lord E A, Dodds K G, Walling G A, McEwan J C, O'Connell A R, McNatty K P, Montgomery G W. Highly prolific Booroola sheep have a mutation in the intracellular kinase domain of bone morphogenetic protein IB receptor (ALK-6) that is expressed in both oocytes and granulosa cells. *Biology of Reproduction*, 2001, 64: 1225-1235.
- [10] Piper L R, Bindon B M, Davis G H. The single gene inheritance of the high litter size of the Booroola Merino. In: *Genetics of Reproduction in Sheep* (ed. by Land R B and Robinson D W), Butterworths, London, UK. 1985: 115-125.
- [11] Bindon B M. Biology of the Booroola Merino sheep. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1984, 37(3): 163-189.
- [12] Davis G H, Galloway S M, Ross I K, Gregan S M, Ward J. DNA tests in prolific sheep from eight countries provide new evidence on origin of the Booroola (FecB) mutation. *Biology of Reproduction*, 2002, 66: 1869-1874.
- [13] 柳淑芳, 姜运良, 杜立新. BMPR-IB 和 BMP15 基因作为小尾寒羊多胎性能候选基因的研究. 遗传学报, 2003, 30: 755-760.  
Liu S F, Jiang Y L, Du L X. Studies of BMPR-IB and BMP15 as candidate genes for fecundity in Little Tailed Han sheep. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30: 755-760. (in Chinese)
- [14] 王根林, 毛鑫智, Davis G H, 赵宗胜, 张利军, 曾永庆. DNA 分析发现我国湖羊和小尾寒羊存在 Booroola (FecB)多胎基因. 南京农业大学学报, 2003, 26(1): 104-106.  
Wang G L, Mao X Z, Davis G H, Zhao Z S, Zhang L J, Zeng Y Q. DNA tests in Hu sheep and Han sheep (small tail) showed the existence of Booroola (FecB) mutation. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2003, 26(1): 104-106. (in Chinese)
- [15] Jia C L, Li N, Zhao X B, Zhu X P, Jia Z H. Association of single nucleotide polymorphisms in exon 6 region of BMPR-IB gene with litter size traits in sheep. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2005, 18: 1375-1378.
- [16] 闫亚东, 储明星, 曾勇庆, 方 丽, 叶素成, 王利民, 国庆坤, 韩代勤, 张兆新, 王西筠, 张新珍. 小尾寒羊和湖羊高繁殖力候选基因 BMPR-IB 的研究. 农业生物技术学报, 2005, 13(1): 66-71.  
Yan Y D, Chu M X, Zeng Y Q, Fang L, Ye S C, Wang L M, Guo Q K, Han D Q, Zhang Z X, Wang X J, Zhang X Z. Study on bone morphogenetic protein receptor IB as a candidate gene for prolificacy in Small Tailed Han sheep and Hu sheep. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2005, 13(1): 66-71. (in Chinese)
- [17] Davis G H, Balakrishnan L, Ross I K, Wilson T, Galloway S M. Investigation of the Booroola (FecB) and Inverdale (FecX<sup>1</sup>) mutations in 21 prolific breeds and strains of sheep sampled in 13 countries. *Animal Reproduction Science*, 2006, 92(1-2): 87-96.
- [18] 殷子惠, 姜运良, 樊新忠, 王 玉, 唐辉, 岳永生. 小尾寒羊 BMPR- I B 基因的多态性、效应及连锁分析. 畜牧兽医学报, 2006,

- 37: 510-513.
- Yin Z H, Jiang Y L, Fan X Z, Wang Y, Tang H, Yue Y S. Polymorphism, effect and linkage analysis of BMPR-IB gene in Small Tailed Han sheep. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2006, 37: 510-513. (in Chinese)
- [19] Chu M X, Liu Z H, Jiao C L, He Y Q, Fang L, Ye S C, Chen G H, Wang J Y. Mutations in BMPR-IB and BMP-15 genes are associated with litter size in Small Tailed Han sheep (*Ovis aries*). *Journal of Animal Science*, 2007, 85: 598-603.
- [20] 王启贵, 钟发刚, 李 辉, 王新华, 刘守仁, 陈晓军. 绵羊 BMPR-IB 基因多态性与其产羔数的相关研究. *草食家畜*, 2003, (2): 20-23.
- Wang Q G, Zhong F G, Li H, Wang X H, Liu S R, Chen X J. The polymorphism of BMPR-IB gene associated with litter size in sheep. *Grass-feeding Livestock*, 2003, (2): 20-23. (in Chinese)
- [21] 王启贵, 钟发刚, 李 辉, 王新华, 刘守仁, 陈晓军, 甘尚泉. 绵羊产羔性状主效基因检测研究. *遗传*, 2005, 27 (1): 80-84.
- Wang Q G, Zhong F G, Li H, Wang X H, Liu S R, Chen X J, Gan S Q. Detection on major gene on litter size in sheep. *Hereditas*, 2005, 27 (1): 80-84. (in Chinese)
- [22] Guan F, Liu S R, Shi G Q, Ai J T, Mao D G, Yang L G. Polymorphism of *FecB* gene in nine sheep breeds or strains and its effects on litter size, lamb growth and development. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(2): 117-124.
- [23] 《中国羊品种志》编写组. 中国羊品种志. 上海: 上海科学技术出版社, 1989, 50-52: 55-58.
- The Editorial Section of "The Sheep and Goat Breeds in China". *The Sheep and Goat Breeds in China*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1989: 50-52, 55-58. (in Chinese)
- [24] Casas E, Freking B A, Leymaster K A. Evaluation of Dorset, Finnsheep, Romanov, Texel, and Montadale breeds of sheep: II. Reproduction of F<sub>1</sub> ewes in fall mating seasons. *Journal of Animal Science*, 2004, 82: 1280-1289.
- [25] Pritchard J K, Przeworski M. Linkage disequilibrium in humans : models and data. *American Journal of Human Genetics*, 2001, 69(1): 1214.
- [26] Montgomery G W, Crawford A M, Penty J M, Dodds K G, Ede A J, Henry H M, Pierson C A, Lord E A, Galloway S M, Schmack A E, Sise J A, Swarbrick P A, Hanrahan V, Buchanan F C, Hill D F. The ovine Booroola fecundity gene (*FecB*) is linked to markers from a region of human chromosome 4q. *Nature Genetics*, 1993, 4: 410-414.
- [27] Montgomery G W, Lord E A, Penty J M, Dodds K G, Broad T E, Cambridge L M, Sunden S L F, Stone R T, Crawford A M. The Booroola fecundity (*FecB*) gene maps to sheep chromosome 6. *Genomics*, 1994, 22(1): 148-153.
- [28] Lord E A, Davis G H, Dodds K G, Henry H M, Lumsden J M, Montgomery G W. Identification of Booroola carriers using microsatellite markers. *Wool Technology and Sheep Breeding*, 1998, 46: 245-249.

(责任编辑 高 雨, 林鉴非)