



现代生物育种技术在羊育种中的应用研究

冯娜¹, 刘小东¹, 张冬冬¹, 李鑫¹, 柯小琴², 李宜璇³

(1. 榆林市羊产业发展中心, 陕西榆林 719000; 2. 宝鸡市职业技术学院, 陕西宝鸡 721000;
3. 渭南市富平县宫里镇人民政府, 陕西渭南 714000)

摘要: 优良畜禽种质资源是国家可持续发展的物质基础, 是社会发展的基本保障。我国拥有非常丰富的羊种资源, 这些珍贵的种质资源为羊遗传育种提供了充足的物质基础。为了获得更加优良的羊种, 亟须利用生物技术进一步完善我国的羊育种体系。本文主要介绍了胚胎工程、基因工程和分子工程 3 种现代生物工程技术, 并总结了近年来它们在羊育种中的应用研究以及存在的问题, 现代生物育种技术为培育羊优良品种开辟了新的技术途径, 同时为我国种羊养殖业的快速发展提供一定的资源保障。

关键词: 羊; 育种技术; 应用研究

[中图分类号] S813.2 [文献标志码] A [文章编号] 1004-6704(2024)-06-0097-06

Application of Modern Biological Breeding Technology in Sheep Breeding

FENG Na¹, LIU Xiaodong¹, ZHANG Dongdong¹, LI Xin¹, KE Xiaojin², LI Yixuan³

(1. Sheep Industry Development Center of Yulin City, Yulin, Shaanxi 719000, China; 2. Baoji Vocational and Technical College, Baoji, Shaanxi 721000, China; 3. Gongli Town People's Government Fuping County, Weinan, Shaanxi 714000, China)

Abstract: Excellent livestock and poultry germplasm resources are the material basis of sustainable development of the country and the basic guarantee of social development. China has very rich sheep breed resources, these precious germplasm resources for sheep genetic breeding provided sufficient material basis. In order to obtain more excellent sheep breeds, it is urgent to use biotechnology to further improve the sheep breeding system in China. This paper mainly introduces the concept of embryo engineering, genetic engineering and molecular engineering, and summarizes their application research and existing problems in sheep breeding in recent years, which provides a new technical way for breeding excellent sheep breeds and provides certain resource guarantee for the rapid development of China's sheep breeding industry.

Key words: sheep; breeding technology; applied research

如果说羊种是羊养殖业的“芯片”, 羊种资源则是“芯片”中的“芯片”, 没有种质资源, 优良品种选育将成为无源之水, 无本之木。我国虽有丰富的羊种资源, 但对优良羊种资源的开发和技术创新还远远不够, 对羊繁殖性状、生长性状、羊乳和羊肉品质等的研究都较浅薄。随着现代生物技术的发展, 相关研究表明, 利用现代生物育种技术, 对进一步提高羊毛、羊绒和羊肉产量等具有十分重要的意义。本文

主要介绍了胚胎工程、基因工程和分子工程 3 种现代生物工程技术, 旨在为我国羊养殖种业的产业化发展提供参考依据。

1 现代生物工程技术

1.1 胚胎工程技术

胚胎工程是指对动物早期胚胎或配子所进行的多重显微操作和处理技术, 包括体外受精、胚胎移植和胚胎干细胞培养等技术。经过处理后获得的胚胎, 还需移植到雌性动物体内进而生产后代^[1]。该技术在一定程度上可提高动物的繁殖水平, 减少动

物育种年限,方便保存优良遗传资源。体外受精也被称为胚胎的体外生产,与超数排卵相结合后,通过胚胎移植,能使品种优良的母畜得到更多后代,从而进一步提高育种水平、加快良种繁殖速度,该技术尤其是对羊这种间隔较长的单胎动物具有更重要的应用价值^[2]。目前,MOET 技术(体外受精、超数排卵、胚胎移植)在我国规模化养殖场中得到了普遍应用,为养殖场改良羊生产群,进一步提高良种数量提供了一种好技术。但是,在实践过程中,受多方面因素的影响,羊种的胚胎移植成功率并不是很高,同时操作开销相对较高,因此 MOET 技术还需进一步提升。

1.2 基因工程技术

基因工程是指利用生物技术手段对动物的基因进行操作进而达到特定目的的技术,常见的基因工程包括转基因和基因编辑等技术^[3]。其中,转基因是把外源基因导入目标动物的基因组并使其表达的技术,一般用于生产具有特定性状的模型,而基因编辑是通过修改基因组的特定位点实现对基因表达水平的调节,一般用于特定基因的功能研究。

1.3 分子工程技术

分子标记技术是指一种可遗传的、能够被定位和识别的 DNA 序列,一般由某个基因或者某段核苷酸序列的某几个核苷酸发生突变产生,具有准确性、多态性等优点。目前应用比较广泛的分子标记

主要包括微卫星标记、单核苷酸多态性、插入缺失标记和数量性状基因座。其中,微卫星标记的应用比较广泛,单核苷酸多态性的检测相对比较便捷,插入缺失标记则基因组分布广泛、稳定性好,同时准确率高,数量性状基因座被公认是进一步确定数量性状基因在染色体上位置的有效方法。

2 现代生物育种技术

2.1 胚胎干细胞育种

胚胎干细胞具有发育的全能性,一般来说,传统育种系统从羊体内配子发生到胎儿出生的时间跨度需要几个月以上,这很大程度上降低了羊的育种效率,从而也减慢了羊种遗传改良的进程,而使用干细胞育种可在体外诱导生殖细胞从而完成整个配子的生成过程^[4]。羊的遗传育种是一个漫长而复杂的过程,胚胎干细胞育种可以提高优良母羊后代数量、缩短世代间隔。总之,胚胎干细胞育种自发现以来,从首次获得羊“类胚胎干细胞”、任何羊干细胞样品中都没发现畸胎瘤、为解决羊不孕问题带来前景、为羊胚胎干细胞多能性和早期发育提供见解以及提高羊遗传育种进程。从整个研究流程表明(表 1),随着研究的不断进行,高质量且稳定的羊干细胞系会成功建立,进而为我国羊育种研究奠定一定的基础。

表 1 胚胎工程技术在羊育种中的应用

Table 1 Application of embryo engineering technology in sheep breeding

年份	研究内容	作用
2011 年	从山羊胚胎外胚层建立 gESC,体外分化为外胚层细胞,移植到免疫缺陷小鼠后形成畸胎瘤	首次获得羊“类胚胎干细胞” ^[5]
2018 年	把胚胎的绵羊干细胞样细胞集落,并植入母羊的骨软骨缺损中,对植入同种异体胚胎干细胞样细胞的非免疫抑制同种异体成年绵羊畸胎瘤的发生进行评估	任何羊干细胞样品中都没发现畸胎瘤 ^[6]
2020 年	同骨形态发生蛋白-4 和反式维甲酸,把山羊假定胚胎干细胞分化成原始生殖细胞和卵母细胞样细胞	为解决羊不孕问题带来前景 ^[7]
2020 年	使用添加 FGF2 和 tankyrase/Wnt 抑制剂(IWR1)的无血清培养基,可以从绵羊囊胚中得到 sESC	为羊胚胎干细胞多能性和早期发育提供见解 ^[8]
2021 年	将干细胞技术与胚胎移植技术相结合,率先建立动物干细胞育种技术	提高羊遗传育种进程 ^[9]

2.2 基因编辑育种

基因编辑技术是指通过对靶基因进行特异性编辑(敲除、突变、敲入等),进而达到修饰或者改变基因功能的目的,最后影响细胞、器官、个体生理特性的一种技术。基因编辑技术共经历了三代,锌指核酸酶、转录激活样效应因子核酸酶和规律成簇间隔短回文重复序列/相关蛋白(CRISPR/Cas9),第三代技术的操作方式和编辑效率明显优于前两代,且

其构建简单、通用性强、发展空间大、特异性强、编辑率高、安全性更能得到保障^[10]。作为目前最有效的基因组编辑技术,CRISPR/Cas9 系统(图 1)一经提出,为准确快速改良我国地方羊生长慢、繁殖率低等性状提供了工具,大量研究结果表明,CRISPR/Cas9 技术可以提高羊肉品质、提高羊绒品质、改造羊乳研究和提高羊的生产性能(表 2),为羊的精准育种提供一定的基础。

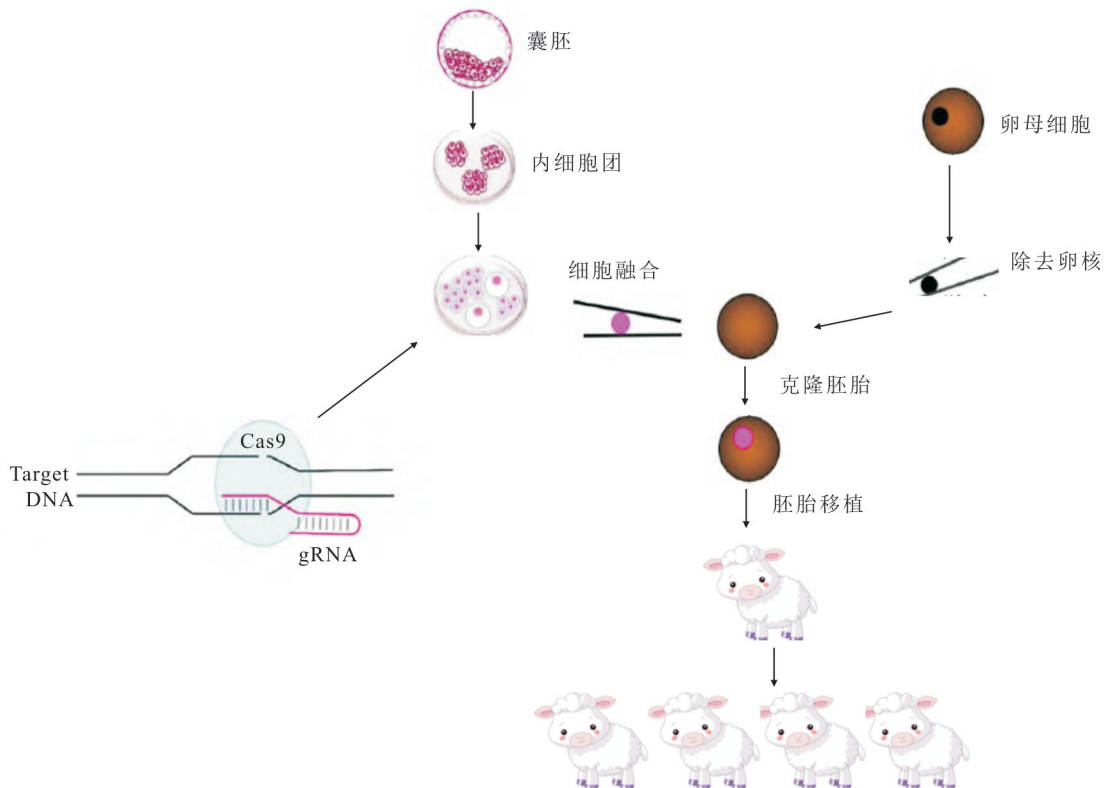


图 1 利用 CRISPR/Cas9 技术生产基因编辑羊

Fig. 1 Production of gene-edited sheep using CRISPR/Cas9 technology

表 2 CRISPR/Cas9 系统在羊育种中的应用

Table 2 Application of CRISPR/Cas9 system in sheep breeding

年份	研究内容	作用
2015	利用 CRISPR/Cas9 系统和受精卵显微注射, 获得 MSTN 基因敲除的绵羊, 这些绵羊体重显著增加	
2019	利用 CRISPR/Cas9 系统研究了乙酰 CoA 酰基转移酶 2 在绵羊脂肪细胞分化中的作用	提高羊肉品质 ^[11-13]
2020	利用 CRISPR/Cas9 系统删除滩羊 MSTN 基因组片段, 获得的 MSTN 基因敲除的滩羊体重显著增加	
2017	利用 CRISPR/Cas9 系统编辑中国美利奴细毛羊的 FGF5 基因 (FGF5 基因对毛发生长有抑制作用, 突变此基因可促进毛发生长), 发现基因编辑羊的毛绒长度显著长于对照组	提高羊绒品质 ^[14-16]
2018	利用 CRISPR/Cas9 系统发现 EDAR 基因靶向的绒山羊毛囊异常	
2019	利用 CRISPR/Cas9 系统, 敲入 Tβ4 基因的山羊产绒量显著增加 (Tβ4: 用于激活毛囊干细胞的分化)	
2017	β-乳球蛋白 (β-lactoglobulin, BLG): 一种致敏原, 可引起人体过敏反应。利用 CRISPR/Cas9 系统成功获得 BLG 基因敲除的山羊, 发现羊奶中 BLG 蛋白不表达	
2017	利用 CRISPR/Cas9 系统在山羊的 BLG 基因位点敲入人乳铁蛋白的互补 DNA 序列, 在保证羊奶营养价值的同时又可羊奶的过敏性	改造羊乳研究 ^[17-19]
2019	利用 CRISPR/Cas9 系统对 Socs2 进行编辑, 获得的基因编辑羊产奶量明显高于野生型羔羊	
2015	利用基因编辑对绵羊 GH 基因位点突变, 发现其可作为甘肃高山细毛羊生长候选基因	提高羊生产性能 ^[20-21]
2021	通过基因编辑技术对山羊 GDF9 基因位点突变, 发现其可影响萨福克羊的产羔数	

2.3 分子标记辅助选择和全基因组选择育种

分子育种主要是把分子遗传理论和数量遗传学理论相结合,运用 DNA 重组技术,对动物待改良性状进行遗传学分析,进而快速高效的选育优良品种的方法。分子育种主要有两种技术,分子标记辅助选择和全基因组选择,该技术能够缩短世代间隔、提高育种准确性、减少生产成本,快速、定向、高效地选

育新品种^[22]。总而言之,大量试验结果表明,分子育种的产生开创了新的育种模式,利用该技术,不但提高了羊育种效率,而且提高了羊生长性状、提高羊肉类品质、提高羊繁殖性状以及提高羊绒毛品质(表 3),极大地推动了羊育种的发展进程,为培育羊优良品种提供了新的技术途径。

表 3 分子工程技术在羊育种中的应用

Table 3 Application of molecular engineering technology in sheep breeding

年份	研究内容	作用
2019	利用分子育种技术对山羊 POU1F1 基因进行 SNP 分型,发现其会影响山羊体长等生长性状	
2020	运用全基因组测序技术发现 Baluchi 绵羊 MTPN 基因参与骨骼肌生长调节	提高羊生长性状 ^[23-25]
2021	利用分子育种技术对不同绵羊品种 PLAG1 基因进行 SNP 分型,发现其与绵羊提高等 15 个生长性状显著相关	
2020	CAPN1 基因和 CAPN2 基因与德国美利奴羊肌肉脂肪含量明显相关	
2021	对 46 只澳大利亚波尔山羊进行全基因组测序,发现 30 个候选基因与肌肉发育直接相关	提高羊肉类品质 ^[26-28]
2022	把蒙古羊和小尾寒羊杂交品种与小尾寒羊进行转录组学分析,发现 30 个与肉质相关的基因	
2018	通过分子育种技术对来自不同地理位置的中国家羊和澳大利亚羊 HIRA 基因进行 SNP 分型,发现其可显著影响绵羊产仔数	提高羊繁殖性状 ^[29-31]
2021	利用分子育种技术发现 AHRA 基因与澳洲白绵羊的产仔数显著相关	
2021	通过 DNA 分子标记,发现 LLGL1A 基因与陕北白绒山羊的产仔数极显著相关	
2021	对高山美利奴绵羊、中国美利奴绵羊等四种不同细毛绵羊进行测序,利用分子育种技术,检测到 30 个与羊毛性状相关的候选基因	提高羊绒毛品质 ^[32-33]
2022	以 21 个品种的绵羊群体为研究对象,利用测序技术,发现了 4 个与毛发形成相关的候选基因	

3 现代生物技术在育种应用中存在的问题

3.1 胚胎工程技术在育种应用中存在的问题

相对于传统育种技术,胚胎干细胞育种具备明显优势。但是,该技术在应用中存在最严峻的一个技术难题:目前尚未成功建立起高质量且稳定的胚胎干细胞系。在育种技术研究中,干细胞在基础试验研究和畜禽育种应用中均具有不可替代的作用,相信未来随着深入的探索与研究,会逐渐成功建立各种畜禽的干细胞系,从而为畜禽育种研究开辟新的领域。

3.2 基因工程技术在育种应用中存在的问题

基因编辑技术的出现是现代分子生物技术的一次质的飞跃,该技术使得畜禽育种更加精准、高效、安全。但是该技术也面临一些挑战:第一,目前基因

编辑产物尚停留在实验室阶段,大量获得的遗传数据并未应用到育种中,相关技术风险并未完全验证;第二,人们对基因编辑产物的接受应用程度相对较低;第三,国家关于基因编辑的相关监管制度尚未完善。CRISPR/Cas9 系统作为目前最有效的基因组编辑技术,被广泛应用于物种基因组的改造和修饰。但目前该系统主要存在的问题是脱靶效应、PAM 序列的局限性和外源基因的定点插入效率问题^[34]。所以未来基因编辑技术的研究方向主要是试验中降低脱靶效率,进一步提高其稳定性、精准性和特异性,将理论实验数据逐渐应用到实践中,同时积极宣传普及有关基因编辑产物的相关信息,最后督促政府完善有关基因编辑的相关监管制度。

3.3 分子工程技术在育种应用中存在的问题

随着分子工程技术的高速发展,大大提高了畜

禽育种的效率与准确性,但不可否认的是其同样面临着一系列问题:第一,分子育种技术与方案需要进一步完善;第二,我国种业还处于转变阶段,自主研发能力不足,与发达国家存在一定差距;第三,相关监督管理体系和法律法规尚未完善。因此,在之后的试验研究中,需积极完善相关分子工程畜禽育种方案,紧跟技术前沿,弥补自主研发的不足之处,最后积极督促政府完善相关分子工程育种技术的监督管理体系和法律法规,进而拓宽我国育种新领域。

4 总 结

综上所述,羊产业的发展与优质的羊种质资源息息相关,品种资源是羊育种的珍贵素材,而传统育种技术时间长且过程复杂,同时深受多效基因、无法测量和遗传力低等不可控因素影响,对育种造成很大困扰。随着胚胎工程、基因工程和分子工程等现代生物技术的发展,不但可以提高优良母羊后代数量、缩短世代间隔、提高样育种效率,还可以提高羊肉品质、提高羊绒品质、改造羊乳研究、提高羊繁殖性状和提高羊的生产性能,极大的推动了羊育种的发展进程,为培育羊优良品种提供了新的技术途径。当然,这些育种技术也相对存在着一定的问题,首先,大多研究成果停留在实验室阶段,未成功应用到羊育种研究中。其次,我国自主研发技术能力相对不足,理论完美的育种技术亟须进一步推进完善。最后,我国对相关监督管理体系和法律法规尚未完善。综上所述,相信在不久的将来,随着羊育种体系的不断完善,这些现代生物育种技术必将成为改良羊育种的核心,同时给畜禽育种领域带来更加深远的影响。

参考文献:

- [1] 邢生炎,黄永震,吕世杰,等. 生物育种技术及其在畜禽育种中的应用研究进展 [J]. 中国畜牧杂志, 2024, 60(3):57-65.
XING SH Y, HUANG Y ZH, LÜ SH J, et al. Research progress on biological breeding technology and its application in livestock and poultry breeding [J]. Chinese Journal of Animal Science, 2024, 60(3):57-65.
- [2] 申茂欣,刘玉静,夏 娜,等. 利用基因组选择加快动物遗传育种的探讨 [J]. 中国动物保健, 2023, 25(7):75-76.
- [3] 李诚兰,郭婷婷,岳耀敬. 基因组选择及其在羊育种中的应用研究进展 [J]. 中国畜牧兽医, 2023, 50(2):616-625.
LI CH L, GUO T T, YUE Y J. Research advances on genomic selection and its application in sheep breeding [J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2023, 50(2):616-625.
- [4] 王梓玥,孙嘉媛,金妙函,等. 干细胞在牛羊遗传改良中的应用研究进展 [J]. 中国畜牧杂志, 2024, 60(1), 66-73.
WANG Z Y, SUN J Y, JIN M H, et al. Research progress on the application of stem cells and their genetic improvement of cattle and sheep [J]. Chinese Journal of Animal Science, 2024, 60(1), 66-73.
- [5] BEHBOODI E, BONDAREVA A, BEGIN I, et al. Establishment of goat embryonic stem cells from *in vivo* produced blastocyst-stage embryos [J]. Molecular Reproduction and Development, 2011, 78(3):202-211.
- [6] PILICHI S, ROCCA S, DATTENA M, et al. Sheep embryonic stem-like cells engrafted into sheep femoral condyle osteochondral defects: 4-year follow-up [J]. BMC Veterinary Research, 2018, 14(1):213.
- [7] MALIK H N, SINGHAL D K, SAINI S, et al. Derivation of oocyte-like cells from putative embryonic stem cells and parthenogenetically activated into blastocysts in goat [J]. Scientific Reports, 2020, 10:10086.
- [8] VILARINO M, ALBA SOTO D, SOLEDAD BOGLIOTTI Y, et al. Derivation of sheep embryonic stem cells under optimized conditions [J]. Reproduction, 2020, 160(5):761-772.
- [9] 国务院. 国务院关于 2002 年度国家科学技术奖励的决定 [J]. 陕西省人民政府公报, 2003(6):12.
- [10] 史玉洁,李 芳,王 昕. CRISPR 技术应用于山羊和绵羊育种的研究进展 [J]. 中国畜牧杂志, 2022, 58(4):16-21.
SHI Y J, LI F, WANG X. Research progress on application of CRISPR in goat and sheep breeding [J]. Chinese Journal of Animal Science, 2022, 58(4):16-21.
- [11] CRISPO M, MULET A P, TESSON L, et al. Efficient generation of myostatin knock-out sheep using CRISPR/Cas9 technology and microinjection into zygotes [J]. PLoS One, 2015, 10(8):e0136690.
- [12] ZHANG Y N, WANG Y J, WANG X Y, et al. Acetyl-coenzyme A acyltransferase 2 promote the differentiation of sheep precursor adipocytes into adipocytes [J]. Journal of Cellular Biochemistry, 2019, 120(5):8021-8031.
- [13] DING Y, ZHOU S W, DING Q, et al. The CRISPR/Cas9 induces large genomic fragment deletions of MSTN and phenotypic changes in sheep [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(4):1065-1073.
- [14] LI W R, LIU C X, ZHANG X M, et al. CRISPR/Cas9-mediated loss of FGF5 function increases wool staple length in sheep [J]. The FEBS Journal, 2017, 284(17):2764-2773.

- [15] HAO F, YAN W, LI X C, et al. Generation of Cashmere goats carrying an *EDAR* gene mutant using CRISPR-Cas9-mediated genome editing [J]. International Journal of Biological Sciences, 2018, 14 (4): 427-436.
- [16] LI X C, HAO F, HU X, et al. Generation of T β 4 knock-in Cashmere goat using CRISPR/Cas9[J]. International Journal of Biological Sciences, 2019, 15 (8): 1 743-1 754.
- [17] ZHOU W J, WAN Y J, GUO R H, et al. Generation of beta-lactoglobulin knock-out goats using CRISPR/Cas9 [J]. PLoS One, 2017, 12(10): e0186 056.
- [18] 周文君, 郭日红, 邓明田, 等. RS-1 提高 CRISPR-Cas9 系统介导的人乳铁蛋白基因敲入效率[J]. 生物工程学报, 2017, 33(8): 1 224-1 234.
- ZHOU W J, GUO R H, DENG M T, et al. RS-1 enhanced the efficiency of CRISPR-Cas9 mediated knock-in of human lactoferrin[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2017, 33(8): 1 224-1 234.
- [19] ZHOU S W, CAI B, HE C, et al. Programmable base editing of the sheep genome revealed No genome-wide off-target mutations[J]. Frontiers in Genetics, 2019, 10: 215.
- [20] 张恩宇, 罗玉柱, 李少斌, 等. 甘肃高山细毛羊及其杂种羊 GH 基因第 3 内含子多态性与生长性状的相关性 [J]. 华北农学报, 2015, 30(5): 71-76.
- ZHANG E Y, LUO Y ZH, LI SH B, et al. Correlation ship investigation of GH gene intron 3 polymorphism with growth traits in Gansu alpine merino and cross-bred sheep[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(5): 71-76.
- [21] 冯东青. 萨福克羊繁殖性能及 GDF9 基因研究[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2021.
- [22] 陈晓敏, 李沂霖, 何炜诺, 等. 分子标记技术在山羊育种中的研究进展[J]. 中国草食动物科学, 2023, 43(6): 45-51.
- CHEN X M, LI Y L, HE W N, et al. Research progress of molecular marker technology in goat breeding[J]. China Herbivore Science, 2023, 43(6): 45-51.
- [23] 林月霞, 吕玉华, 廖荣荣. 分子技术在山羊育种中的研究进展[J]. 上海农业学报, 2022, 38(3): 1-6.
- LIN Y X, LÜ Y H, LIAO R R. Research progress of molecular technology in goat and sheep breeding[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2022, 38(3): 1-6.
- [24] 杨 韩, 张阳海, 王 敏, 等. 陕北白绒山羊 POU1F1 基因 3'-UTR 多态性及其与生长性状的相关分析[J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(7): 1 224-1 232.
- YANG H, ZHANG Y H, WANG M, et al. Polymorphisms of 3'-UTR of POU1F1 gene and its association with growth traits in shaanbei white Cashmere goats (*Capra hircus*) [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2019, 27(7): 1 224-1 232.
- [25] PASANDIDEH M, GHOLIZADEH M, RAHIMI-MIANJI G. A genome-wide association study revealed five SNPs affecting 8-month weight in sheep [J]. Animal Genetics, 2020, 51(6): 973-976.
- [26] PAN Y, WANG M, WU H, et al. Indel mutations of sheep *PLAG1* gene and their associations with growth traits [J]. Animal Biotechnology, 2022, 33 (7): 1 459-1 465.
- [27] 刘学峰, 李信涛, 佟桂芝, 等. 羊肌肉脂肪含量分子标记及其在肉羊品种培育中的应用 [J]. 黑龙江动物繁殖, 2020, 28(1): 23-25.
- LIU X F, LI X T, TONG G ZH, et al. Molecular markers of fat content in sheep muscle and its application in breeding sheep [J]. Heilongjiang Journal of Animal Reproduction, 2020, 28(1): 23-25.
- [28] YANG B G, YUAN Y, ZHOU D K, et al. Genome-wide selection signal analysis of Australian Boer goat reveals artificial selection imprinting on candidate genes related to muscle development [J]. Animal Genetics, 2021, 52(4): 550-555.
- [29] 刘 暖. 山羊 *LLGL1* 和 *LLGL2* 基因启动子区活性鉴定及遗传变异与产羔数关联分析[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [30] ZHOU M, PAN Z Y, CAO X H, et al. Single nucleotide polymorphisms in the *HIRA* gene affect litter size in small tail Han sheep [J]. Animals, 2018, 8(5): 71.
- [31] REN H Y, TANG Q, XUE T, et al. A 24-bp indel within the sheep *AHR* gene is associated with litter size [J]. Animal Biotechnology, 2022, 33 (7): 1 533-1 538.
- [32] LIU N, CUI W B, CHEN M Y, et al. A 21-bp indel within the *LLGL1* gene is significantly associated with litter size in goat [J]. Animal Biotechnology, 2021, 32 (2): 213-218.
- [33] ZHAO H C, GUO T T, LU Z K, et al. Genome-wide association studies detects candidate genes for wool traits by re-sequencing in Chinese fine-wool sheep [J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 127.
- [34] 雷志惠, 张利平, 赵洪昌, 等. 全基因组选择信号揭示绵羊毛囊发育及脱毛性状相关的候选基因 [J]. 畜牧兽医学报, 2022, 53(2): 381-390.
- LEI ZH H, ZHANG L P, ZHAO H CH, et al. Genome-wide selection signals reveal candidate genes associated with the sheep of hair follicle development and depilation traits [J]. Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica, 2022, 53(2): 381-390.