

林甸鸡玫瑰冠、鱼腥味和矮小性状的遗传基础分析*

邱家维^{1,2,3}, 王志鹏^{1,2,3}, 张元良^{1,2,3}, 冷 丽^{1,2,3}, 李玉茂^{1,2,3}, 栾 鹏^{1,2,3}, 李 辉^{1,2,3**}

(1.农业部鸡遗传育种重点实验室, 黑龙江哈尔滨 150030 ;

2.黑龙江省普通高等学校动物遗传育种与繁殖重点实验室, 黑龙江哈尔滨 150030 ;

3.东北农业大学动物科学技术学院, 黑龙江哈尔滨 150030)

摘 要 :试验研究了影响玫瑰冠性状、鱼腥昧性状和矮小性状的 *MNR2*、*FMO3* 和 *GHR* 基因突变位点在林甸鸡群中的分布情况。通过 PCR 对分别影响林甸鸡玫瑰冠性状、鱼腥昧性状和矮小性状的 *MNR2* 和 *GHR* 基因突变位点进行分型,发现林甸鸡群玫瑰冠个体为 *MNR2*-RS 型,林甸鸡群中存在鱼腥昧易感基因 *FMO3* 基因 c.984A>T 变异位点,25.4%鸡只携带 T 等位基因,其中 TT 基因型频率为 4.3%,AT 基因型频率 42.2%,没有检测到影响矮小性状 *GHR* 基因第 10 外显子和 3'UTR 区 1.7 kb 缺失(c.1744_3516 del)突变位点。通过追溯试验群体的系谱结构,发现影响林甸鸡玫瑰冠型的 *MNR2* 基因、鱼腥昧性状的 *FMO3* 基因和矮小性状的 *GHR* 基因的突变位点在上下代传递过程中与先前报道结果一致。

关键词 林甸鸡 ;*MNR2* 基因 ;*FMO3* 基因 ;*GHR* 基因

中图分类号 S831.2 文献标识码 :A 文章编号 :1004-6364(2015)14-07-06

Genetic Analysis on the Rose-comb, Fishy Taint and Dwarf Traits in Lindian Chicken Population*

QIU Jiawei^{1,2,3}, WANG Zhipeng^{1,2,3}, ZHANG Yuanliang^{1,2,3}, LENG Li^{1,2,3},

LI Yumao^{1,2,3}, LUAN Peng^{1,2,3}, LI Hui^{1,2,3**}

(1.Key Laboratory of Chicken Genetics and Breeding,

Ministry of Agriculture, Harbin, Heilongjiang 150030 ;

2.Key Laboratory of Animal Genetics, Breeding and Reproduction,
Education Department of Heilongjiang Province, Harbin, Heilongjiang 150030 ;

3.College of Animal Science and Technology,
Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030)

Abstract :The rose-comb, fishy taint and dwarf traits are genetically controlled by three different genes homeodomain

收稿日期 2015-04-08

修回日期 2015-05-14

*基金项目 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-42) ;

黑龙江省 两大平原 改革试验农业重点项目(2014) ;黑龙江省
畜禽良种化工程项目(2011-2012) ;黑龙江省高等学校科技创
新团队建设项目(2010td02)

**通讯作者 E-mail :lihui@neau.edu.cn

protein (*MNR2*), flavin containing monooxygenase 3 (*FMO3*) and growth hormone receptor (*GHR*), respectively. The aim of this study was to evaluate the allele frequency distribution of these three genes in Lindian chicken population, respectively. The genotypes of *MNR2*, *FMO3* and *GHR* genes were checked directly by PCR, which showed that all birds with the rose-comb phenotype were of the RS genotype for *MNR2* gene. The *FMO3* genotype was detected by PCR and electrophoresis. The results showed that 25.4% of Lindian chickens had the c.984A>T mutation for *FMO3* gene, where genotypes TT and AT accounted for 4.3% and 42.2%, respectively. And the 1.7 kb deletion mutations (c.1744_3516 del) was not detected in 10th exon and 3'UTR of *GHR* gene affected dwarf traits. By tracing the pedigree relationship of all experimental birds, it was proved that the alleles of *MNR2*, *FMO3* and *GHR* genes were transmitted consistently with previously reported results.

Key words Lindian chicken; *MNR2* gene; *FMO3* gene; *GHR* gene

林甸鸡是收录于《中国家禽品种志》和《中国畜禽遗传资源志·家禽志》及国家级畜禽遗传资源保护名录的一个主产于黑龙江省林甸县(北纬46°44'~47°29'、东经124°18'~125°21')的地方鸡种。单冠居多,少数个体为玫瑰冠,喙、胫多呈青色,少数呈黑色或褐色,胫较细,少数有胫羽,肉品质好。林甸鸡是在我国北方地区寒冷气候条件下,经长期选择形成的优良地方鸡种,具有抗高寒特性^[1]。

鸡的玫瑰冠性状、鱼腥味性状和矮小性状均属于由少数基因决定的质量性状。研究发现,鸡玫瑰冠表型是由于鸡7号染色体同源异型结构域蛋白基因(Homeodomain protein *MNR2*)由21.81 Mb倒置到16.50 Mb位置上(c.16_499_781_23_881_392inv),从而使得该基因在胚胎期第6~7天错误表达,导致冠型为玫瑰冠^[2]。鸡蛋鱼腥味是由于蛋黄里面的三甲胺(TMA)累积增加造成^[3], Honkatukia等^[4]发现在鸡8号染色体上含黄素单氧化酶基因(Flavin-containing monooxygenase, *FMO3*)第7外显子上存在一个错义突变SNP位点(c.984A>T),该位点与蛋黄中的TMA含量显著相关,鸡伴性矮小性状是由于生长激素受体基因(*GHR*)上存在突变所导致,在*GHR*基因上存在4个影响伴性矮小表型的突变位点,分别是第5外显子T-C取代(c.335T>C)^[5]、第5外显子和第6内含子交界T-C取代(c.354T>C)^[6,7]、第7外显子G-T取代(c.679G>T)^[8]以及第10外显子和3'UTR区1.7 kb缺失(c.1744_3516 del)^[9,10], Ouyang等^[11]研究了上述4个突变位点在11个矮小鸡种(包括3个中国地方鸡种,8个培育品种)的分布情况,发现有7个矮小鸡品种(品系)的全部个体存在c.1744_3516 del突变位点,2个矮小鸡品种(品系)的全部个体存在

c.354T>C突变位点。

本研究检测了影响玫瑰冠性状*MNR2*的c.16_499_781_23_881_392inv,鱼腥味性状*FMO3*的c.984A>T和矮小性状*GHR*的c.1744_3516 del突变位点在林甸鸡中的分布特点及其遗传规律,以期为林甸鸡保种及新品系培育提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验群体

选择黑龙江省林甸鸡原种场2011~2013年3个世代共857只林甸鸡的基因组用于基因型检测。其中2011世代326个个体,2012世代323个个体,2013世代208个个体。

选取丝羽乌骨鸡*MNR2*-RR型玫瑰冠个体基因组(中国农业大学胡晓湘教授馈赠)、北京油鸡*FMO3*-TT型鱼腥味个体基因组(北京市农林科学院刘华贵研究员馈赠)、中国农业大学矮小型蛋鸡*GHR*-dw纯合子(dw dw或dw-)个体基因组(中国农业大学邓学梅教授馈赠)、华南农业大学矮小型303系*GHR*-dw纯合子(dw dw或dw-)个体基因组(华南农业大学张细权教授馈赠)各3只,分别作为玫瑰冠性状、鱼腥味性状和矮小性状基因检测的阳性对照。

1.2 血样采集和DNA提取

翅下静脉采血,EDTANa₂抗凝,标准酚-氯仿法提取基因组DNA,采用0.8%琼脂糖凝胶电泳检测DNA质量,Eppendorf D30测定DNA浓度,并调浓度至50 ng/μL,4℃储存备用。

1.3 引物设计

参照冯春刚^[12]、陈强等^[13]和曾华等^[14]分别报道的*MNR2*、*FMO3*和*GHR*基因的引物序列合成相关引物。所有引物均由上海英骏公司合成。

1.4 PCR扩增

1.4.1 影响MNR2基因的PCR反应体系

用10.0 μL反应体系完成PCR扩增试验,该体系包括1.0 U Taq DNA聚合酶、1.0 μL 10×buffer、50 ng模板DNA、3条引物各3.0 pmol、4种dNTP各2.0 μmol,按照如下程序进行PCR扩增:94℃预变性5 min;94℃ 30 s、适宜退火温度30 s、72℃ 30 s,共计35个循环;72℃延伸10 min。PCR扩增产物4℃保存待用。1.5%琼脂糖凝胶电泳直接检测PCR产物,确定基因型。

1.4.2 影响FMO3基因的PCR反应体系及酶切体系

用20.0 μL反应体系完成PCR扩增试验,该体系包括1.0 U Taq DNA聚合酶、2.0 μL 10×buffer、50~100 ng模板DNA、上下游引物各6.0 pmol、4种dNTP各4.0 μmol,按照如下程序进行PCR扩增:94℃预变性5 min;94℃ 30 s、适宜退火温度30 s、72℃ 45 s,共计35个循环;72℃延伸10 min。PCR扩增产物4℃保存待用。

用10.0 μL反应体系完成酶切试验,该体系包括5.0 U Bsr I限制性内切酶、1.0 μL Bsr I Buffer、8.8 μL PCR扩增产物;65℃水浴2 h后,2.0%琼脂糖凝胶电泳检测酶切结果,确定基因型。

1.4.3 影响GHR基因的PCR反应体系

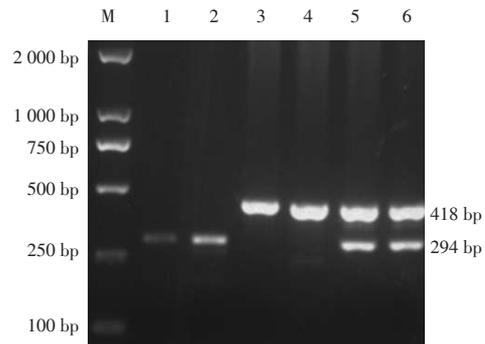
用10.0 μL反应体系完成PCR扩增试验,该体系包括1.0 U Taq DNA聚合酶、1.0 μL 10×buffer、50 ng模板DNA、3条引物各3.0 pmol、4种dNTP各2.0 μmol,按照如下程序进行PCR扩增:94℃预变性5 min;94℃ 30 s、适宜退火温度30 s、72℃ 30 s,共计35个循环;72℃延伸10 min,PCR产物4℃保存待用。1.5%琼脂糖凝胶电泳直接检测PCR产物,确定基因型。

2 结果

2.1 影响林甸鸡玫瑰冠性状的MNR2基因等位基因检测

本研究采样的林甸鸡群中共有47只玫瑰冠型鸡,其余鸡均为单冠。随机选取40只单冠鸡与47只玫瑰冠型鸡用于基因型检测。MNR2基因PCR产物检测结果见图1,其中仅有418 bp条带者为玫瑰冠纯合子,记为RR型,个体冠型为玫瑰冠;显示418 bp和294 bp两条带者为玫瑰冠杂合子,记为RS型,个体冠型为玫瑰冠;仅有294 bp条

带者为单冠纯合子,记为SS型,个体冠型为单冠。图1中RR型的个体全部为阳性对照丝羽乌骨鸡MNR2-RR型个体。在林甸鸡群中,47只表现为玫瑰冠个体的基因型全部为MNR2-RS;40只单冠个体的基因型全部为MNR2-SS。从携带MNR2-RR型丝羽乌骨鸡、MNR2-SS型和MNR2-RS型林甸鸡中分别随机抽取2只,对每只鸡的MNR2基因的PCR扩增产物不同片段回收测序,结果正确。



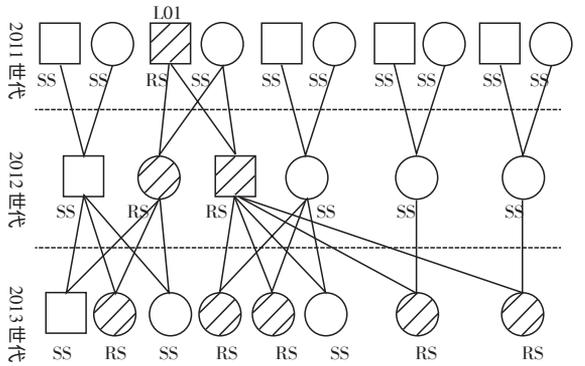
注:M:DL2000 Marker;1、2:SS型(林甸鸡);3、4:RR型(阳性对照,丝羽乌骨鸡);5、6:RS型(林甸鸡)

图1 林甸鸡MNR2各基因型个体的PCR扩增结果

在本研究所用的林甸鸡群体中,2011世代共有6只玫瑰冠公鸡被组家系配种,2012世代和2013世代总计36只玫瑰冠个体全部为这些公鸡的后代。图2为林甸鸡MNR2等位基因(R或S)在L01公鸡家系的遗传传递情况。在2011世代,L01公鸡(RS型)与SS型母鸡交配,所测后代(2012世代)基因型为RS型;在2012世代,L01的后代公鸡(RS型)与多只SS型母鸡(亲本全部为SS型)交配,所测后代(2013世代)基因型为RS型或SS型;在2012世代,L01的后代母鸡(RS型)与SS型公鸡(亲本全部为SS型)交配,所测后代(2013世代)基因型为RS型或SS型。其余5个公鸡家系的MNR2等位基因传递情况类似。综上所述,这6个公鸡家系的MNR2等位基因遗传规律与冯春刚^[12]、王哲鹏等^[15]研究结果一致。

2.2 影响林甸鸡鱼腥味性状的FMO3基因等位基因检测

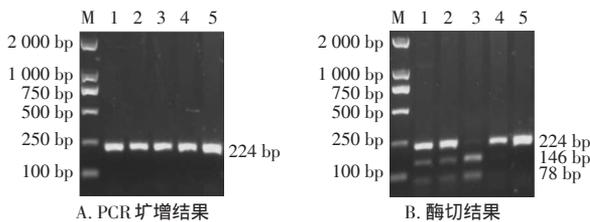
对试验群体的857只林甸鸡进行FMO3等位基因型检测,结果见图3A。Bsr I酶切检测结果见图3B,其中224 bp单条带者为TT型个体,呈现224 bp、146 bp和78 bp 3条带者为AT型个体,具有146 bp、78 bp两条带者为AA型个体。图3B中



注:圆形为母鸡,方形为公鸡,圆形和方形里面含有斜线表示该个体冠型为玫瑰冠,空白表示该个体冠型为单冠,字母表示该个体的基因型。

图2 林甸鸡MNR2等位基因在L01公鸡家系遗传传递

TT型(第4泳道)为阳性对照北京油鸡FMO3-TT型个体。检测结果显示林甸鸡中存在影响鱼腥味的FMO3基因的变异位点c.984A>T。在试验群体中,FMO3-TT型个体共有37只,占4.3%;AT型个体共有362只,占42.2%;AA型个体共有458只,占53.4%;T等位基因频率为25.4%,A等位基因频率为74.6%。从携带FMO3-TT型、FMO3-AT型和FMO3-AA型林甸鸡中分别随机抽取2只,对每只鸡的FMO3基因PCR扩增产物不同片段回收测序,结果正确。

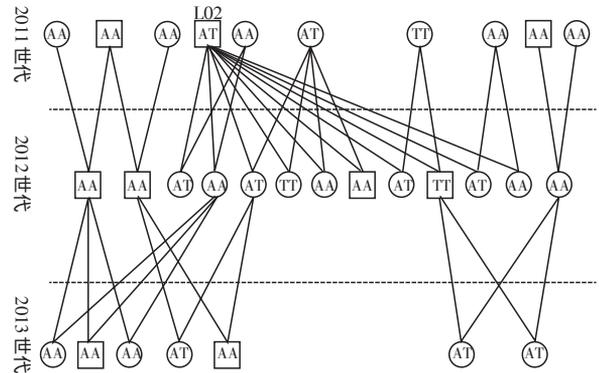


注:M:DL2000 Marker;1、2:AT型(林甸鸡);3:AA型(林甸鸡);4:TT型(阳性对照,北京油鸡);5:TT型(林甸鸡)

图3 林甸鸡FMO3各基因型个体PCR扩增及酶切结果

本研究所用林甸鸡群体中,2011世代携带FMO3-T等位基因的鸡共131只,其中公鸡46只,母鸡85只;2012世代和2013世代携带FMO3-T等位基因的鸡共268只,这些鸡全部是2011世代携带FMO3-T等位基因个体的后代。图4为林甸鸡FMO3等位基因(A或T)在L02公鸡家系的遗传传递情况。在2011世代,L02公鸡(AT型)分别与AA、AT和TT型母鸡交配,其中与AA型母鸡交配所测后代(2012世代)个体的基因型为AA或AT型,与AT型母鸡交配所测后代(2012世代)个

体的基因型为AA或AT或TT,与TT型母鸡交配所测后代(2012世代)个体的基因型为AT或TT。在2012世代,L02公鸡的留种后代(AA或AT或TT)与AA型个体(亲本全部为AA型)交配,所测后代个体的基因型为AA或AT。其余家系FMO3等位基因的传递情况类似。FMO3等位基因的遗传规律和陈强等^[13]、王晓亮等^[16]研究结果一致。



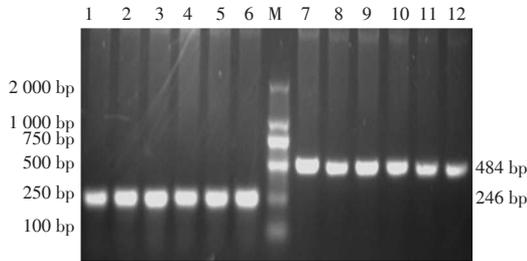
注:圆形为母鸡,方形为公鸡,圆形和方形里面的字母表示该个体的基因型。

图4 林甸鸡FMO3等位基因在L02公鸡家系遗传传递

2.3 影响林甸鸡矮小性状GHR基因等位基因检测
对试验群体的857只林甸鸡进行GHR基因等位基因型检测,结果见图5。其中,显示246 bp单条带者为矮小型纯合子(dw dw或dw-),具484 bp单条带者为正常型纯合子(DWDW或DW-)。检测结果表明林甸鸡试验群体不存在GHR基因c.1744_3516 del的突变位点,857只鸡全部为正常型纯合子。其中352只公鸡全部为GHR-DWDW型;505只母鸡全部为GHR-DW-型。从携带GHR-dwdw农大3号矮小型蛋鸡和携带GHR-DWDW型林甸鸡中分别随机抽取2只,对每只鸡的GHR基因PCR扩增产物不同片段回收测序,结果正确。

3 讨论

林甸鸡是我国北方地区,特别是东北地区的一个优良地方品种,具有特定的外貌特征,其肉质好、抗高寒。对于林甸鸡特色基因的挖掘研究,将为林甸鸡保种及选育开发提供科学依据与参考。本研究利用已经成熟的分子标记,分别检测了林甸鸡群中影响玫瑰冠性状、鱼腥性状和矮小性状的MNR2、FMO3和GHR基因等位基因的分布情况,以便为林甸鸡后期的育种提供参考。



注 :M. DL2000 Marker ;1~3. 公鸡 dwdw 型(阳性对照, 中国农业大学矮小型蛋鸡) ;4~6. 母鸡 dw-型(阳性对照, 中国农业大学矮小型蛋鸡) ;7~9. 公鸡 DWDW 型(林甸鸡) ;10~12. 母鸡 DW-型(林甸鸡)

图5 林甸鸡 *GHR* 基因 PCR 扩增结果

本研究利用冯春刚等^[12]等提出的方法检测了林甸鸡 *MNR2* 基因等位基因型, 结果表明所检测的林甸鸡玫瑰冠个体全部为 *MNR2-RS* 基因型。冯春刚等^[12]和王哲鹏等^[15]也利用该方法检测了中国地方鸡种的玫瑰冠型鸡只的 *MNR2* 基因的变异情况。在中国地方鸡种中, 略阳鸡中玫瑰冠个体数量较少, 1 500 只略阳鸡中表型为玫瑰冠的鸡有 17 只, 基因型为 *MNR2-RS* 型^[15]。Imsland 等^[2]检测了 7 只边鸡玫瑰冠个体, 发现基因型为 *MNR2-RS* 型。林甸鸡中的 *MNR2* 基因等位基因分布情况与上述两个地方鸡种相似。冯春刚^[12]检测了丝羽乌骨鸡、金湖乌骨鸡、快大乌鸡和固原鸡 4 个地方鸡种的玫瑰冠鸡只, 结果表明都存在 *MNR2-R* 等位基因, RR 型个体约占 15.4%~42.6%。综合上述结果来看, 中国地方鸡种中表现为玫瑰冠的鸡只携带 *MNR2-R* 等位基因, 该等位基因在各品种间分布存在差异。

在本研究中, 通过追溯试验群体的系谱关系, 发现针对冠型存在如下 3 种交配方式: *MNR2-RS* 型公鸡(玫瑰冠)与 -SS 型母鸡(单冠)交配、*MNR2-SS* 型公鸡(单冠)与 -RS 型母鸡(玫瑰冠)交配、*MNR2-SS* 型公鸡(单冠)与 -SS 型母鸡(单冠)交配。系谱分析结果表明, 没有出现 *MNR2-RS* 型公鸡(玫瑰冠)与 -RS 型母鸡(玫瑰冠)组合方式, 这也是本群体中没有检测到 RR 型个体的原因。本研究检查了 *MNR2* 等位基因在所有 6 个公鸡家系 3 个世代的遗传规律, 发现 2012 世代和 2013 世代的玫瑰冠个体(携带 R 等位基因)全部来源于 2011 世代的 6 只公鸡(基因型为 RS), 等位基因的遗传规律和冯春刚^[12]、王哲鹏等^[15]研究结果一致。

本研究发现林甸鸡中存在影响鱼腥味的

FMO3 基因的变异位点 c.984A>T, T 等位基因频率为 25.4%, TT 基因型频率为 4.2%, AT 基因型频率为 42.3%。王晓亮等^[13]和陈强等^[16]利用同样的分子诊断方法对中国几个地方鸡种 *FMO3* 基因的该变异位点进行了检测, 发现北京油鸡、溧阳鸡、太湖鸡等鸡种都携带 *FMO3* 基因 c.984A>T 变异位点^[16], T 等位基因频率为 16.3%~23.5%, TT 基因型频率为 3.2%~8.8%, AT 基因型频率为 17.4%~29.4%; 东乡绿壳蛋鸡的基因型全部为 *FMO3-AA* 型^[13]。综合上述结果, 许多中国地方鸡种具有 *FMO3* 基因 c.984A>T 变异位点, T 等位基因频率在各品种间分布存在差异。

在本研究中, 通过追溯试验群体的系谱关系, 发现针对鱼腥味存在如下 8 种交配方式: *FMO3* 基因 AA 型公母鸡交配、*FMO3-AA* 型公鸡与 -AT 型母鸡交配、*FMO3-AA* 型公鸡与 -TT 型母鸡交配、*FMO3-AT* 型公鸡与 -AA 型母鸡交配、*FMO3-AT* 型公鸡与 -AT 型母鸡交配、*FMO3-AT* 型公鸡与 -TT 型母鸡交配、*FMO3-TT* 型公鸡与 -AA 型母鸡交配、*FMO3-TT* 型公鸡与 AT 型母鸡交配。系谱分析结果表明, 没有出现 *FMO3-TT* 型公母鸡组合方式。本研究检查了 *FMO3* 等位基因在连续 3 个世代的遗传传递规律, 发现 2012 世代和 2013 世代携带 *FMO3* 基因 c.984A>T 变异位点的个体全部来源于 2011 世代的 46 只公鸡(AT 或 TT 型)和 85 只母鸡(AT 或 TT 型), 等位基因的遗传规律与陈强等^[13]、王晓亮等^[16]研究结果一致。

本研究利用曾华等^[14]提出的方法检测发现林甸鸡不存在影响矮小性状的 *GHR* c.1744_3516 del 突变位点, 所检测的林甸公鸡全为 DWDW 基因型, 母鸡全为 DW-基因型。在后续研究中将继续检测 *GHR* 上其余 3 个突变位点。迄今为止, 影响矮小性状的 *dw* 基因是已知的唯一对鸡体健康无害, 而对人类有利的隐性突变基因。宁中华等^[17]将 *dw* 基因引入中型褐壳蛋鸡, 发现成年体重下降 22%, 开产日龄提前 3.3 d, 整个产蛋期产蛋减少 9%, 40 周龄平均蛋重减小 3%, 饲料利用率提高 22%, 综合经济效益比同期饲养的褐壳蛋鸡提高。舒鼎铭等^[18]将 *dw* 基因导入清远麻鸡中, 其开产日龄提前, 300 日龄蛋重差异不显著, 64 周龄入舍产蛋量得到极显著提高。在正常型鸡中引入 *dw* 基因选育新的矮小鸡品系, 可以有目的针对正

常体型鸡的繁殖性能、耗料量、产蛋性能等诸多性状进行改良^[19]。我国研究者将 *dw* 基因引入蛋鸡和黄羽鸡品系中,育成了许多蛋鸡和黄羽肉鸡配套系,如农大3号矮小型蛋鸡、康达尔132黄鸡、温氏黄鸡、江村黄鸡、岭南黄鸡、墟岗黄鸡、新广黄鸡等^[20]。如果林甸鸡 *GHR* 基因不存在突变位点,在需要时,可以考虑将 *dw* 基因导入,培育林甸鸡的矮小型品系以提高林甸鸡生产性能。

4 结 论

林甸鸡玫瑰冠个体基因型全部为 *MNR2*-*RS* 型,该基因在林甸鸡群中的遗传规律和先前报道一致;林甸鸡中有 25.4% 鸡只携带 *FMO3*-*T* 等位基因,其中 *TT* 型鸡占 4.3%,*AT* 型鸡占 42.2%,该基因在林甸鸡群中的遗传规律和先前报道一致;在林甸鸡中没有检测到影响矮小性状 *GHR* 第 10 外显子和 3' UTR 区 1.7 kb 缺失(c.1744_3516 del)的突变位点,所有公鸡携带 *DWDW* 基因型,所有母鸡携带 *DW*-基因型。

致谢:衷心感谢中国农业大学胡晓湘教授、北京市农林科学院刘华贵研究员和初芹副研究员、中国农业大学邓学梅教授、华南农业大学张细权教授提供阳性对照个体的基因组。

参考文献:

- 1 国家畜禽遗传资源委员会. 中国畜禽遗传资源志[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 391.
- 2 Imsland F, Feng C, Boije H, et al. The Rose-comb mutation in chickens constitutes a structural rearrangement causing both altered comb morphology and defective sperm motility[J]. *PLoS Genet* 2012, 8(6): e1002775.
- 3 Hobson-Frohock A, Land D G, Griffiths N M, et al. Letter: Egg taints: association with trimethylamine[J]. *Nature*, 1973, 243(5405): 304-305.
- 4 Honkatukia M, Reese K, Preisinger R, et al. Fishy taint in chicken eggs is associated with a substitution within a conserved motif of the *FMO3* gene[J]. *Genomics* 2005, 86(2): 225-232.
- 5 Hull K L, Marsh J A, Harvey S. A missense mutation in the *GHR* gene of Cornell sex-linked dwarf chickens does not abolish serum GH binding[J]. *J Endocrinol*, 1999, 161(3): 495-501.
- 6 Tanaka M, Hayashida Y, Wakita M, et al. Expression of aberrantly spliced growth hormone receptor mRNA in the sex-linked

- dwarf chicken Gifu 20[J]. *Growth Regul*, 1995, 5(4): 218-223.
- 7 Huang N, Cogburn L A, Agarwal S K, et al. Overexpression of a truncated growth hormone receptor in the sex-linked dwarf chicken: evidence for a splice mutation[J]. *Mol Endocrinol*, 1993, 7(11): 1391-1398.
- 8 Duriez B, Sobrier M L, Duquesnoy P, et al. A naturally occurring growth hormone receptor mutation: *in vivo* and *in vitro* evidence for the functional importance of the WS motif common to all members of the cytokine receptor superfamily[J]. *Mol Endocrinol*, 1993, 7(6): 806-814.
- 9 Agarwal S K, Cogburn L A, Burnside J. Dysfunctional growth hormone receptor in a strain of sex-linked dwarf chicken: evidence for a mutation in the intracellular domain[J]. *J Endocrinol*, 1994, 142(3): 427-434.
- 10 肖璐, 李宁, 戴茹娟, 等. 性连锁矮小鸡(*dwdw*)生长激素受体(*cGHR*)基因突变的精确定位[J]. *农业生物技术学报*, 1996, 2: 74-78.
- 11 Ouyang J, Xie L, Nie Q, et al. The effects of different sex-linked dwarf variations on Chinese native chickens[J]. *Journal of Integrative Agriculture* 2012, 11(9): 1500-1508.
- 12 冯春刚. 影响鸡玫瑰冠和丝羽性状的基因定位及其功能研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2012.
- 13 陈强, 杨帆, 白春艳, 等. 绿壳蛋鸡 *FMO3* 基因多态性 PCR-RFLP 检测方法研究[J]. *中国家禽*, 2010, 21: 9-13.
- 14 曾华. 鸡生长激素受体基因变异与矮小表型的关系[D]. 广州: 华南农业大学, 2003.
- 15 王哲鹏, 陈晓, 蒋志强, 等. 略阳乌鸡绿壳蛋、玫瑰冠、乌皮性状遗传基础分析[J]. *中国畜牧杂志*, 2014, 50(15): 6-9.
- 16 王晓亮, 徐桂云, 郑江霞, 等. 中国 11 个地方鸡种中鱼腥敏感基因 *FMO3* 基因型频率分布研究[J]. *畜牧兽医学报*, 2010, 11: 1497-1501.
- 17 宁中华, 吴常信. 矮小型褐壳蛋鸡育种的理论与实践[J]. *当代畜牧*, 1995, 5: 2-3.
- 18 舒鼎铭, 杨纯芬, 周中华, 等. 矮小型基因(*dw*)对地方鸡种繁殖性能的影响[J]. *中国畜牧杂志*, 1999, 6: 15-16.
- 19 宋政, 孙晓先, 牛俊伟, 等. 鸡性连锁矮小基因的研究进展及在家禽工业中应用现状[J]. *饲料博览*, 2014, 10: 8-12.
- 20 赵河山. 矮小型基因(*dw*)在鸡育种和生产中应用的回顾与展望——兼谈快长型优质肉用种鸡企业生存与发展的策略[J]. *中国家禽*, 2005, 27(21): 5-8.

