

中国绵羊起源、进化和遗传多样性研究进展

赵永欣^{1,2}, 李孟华¹

1. 中国科学院动物研究所, 动物生态与保护生物学院重点实验室, 北京 100101;
2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 中国地方绵羊品种资源丰富, 部分品种具有繁殖力高、毛皮品质好、多角、多乳头、大尾脂、抗逆性强等独特性状, 这些遗传资源引起了学者们对其进行深入研究的兴趣, 但目前仍然存在绵羊起源问题的争议, 缺乏对我国绵羊的遗传多样性进行全面系统研究等问题。本文综述了绵羊起源、品种分化等方面的研究进展, 并从父系、母系、常染色体分子标记等不同层面介绍了中国绵羊遗传多样性的研究概况, 为中国绵羊遗传资源的保护和利用、绵羊新品种(系)的培育以及我国绵羊产业良性发展提供参考。

关键词: 绵羊; 起源; 进化; 扩散; 遗传多样性

Research advances on the origin, evolution and genetic diversity of Chinese native sheep breeds

Yongxin Zhao^{1,2}, Menghua Li¹

1. CAS Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: China has a rich resource of native sheep breeds, some of which possess specific traits such as prolificacy, excellent lamb pelts, multiple horns, fat tails and strong stress resistance. All these have been the focus of research. However, there is still a controversy about the origin of sheep breeds and a lack of comprehensive and systematic studies on genetic diversity of Chinese native sheep. In this review, we summarize recent research advances on the origin, evolution and genetic diversity of Chinese native sheep breeds based on paternal, maternal, and autosomal markers. This review will provide useful information for the conservation and utilization of sheep genetic resources, breeding of new sheep breeds and the sustainable development of Chinese sheep industry.

Keywords: sheep; origin; evolution; dispersal; genetic diversity

绵羊是最早被驯化的家养动物之一^[1], 在人类发展历史中发挥着重要的经济及文化作用, 不仅是人类重要的食物和附属产品(如肉、毛、皮、奶)来源,

还是人类农耕文明传播的重要组成部分^[2]。绵羊的起源、进化和扩散受到人类活动的影响, 其丰富的品种资源是绵羊适应不同生态环境和满足人类生产

收稿日期: 2017-03-24; 修回日期: 2017-07-27

作者简介: 赵永欣, 博士研究生, 研究方向: 群体遗传学。E-mail: zhaoyongxin@ioz.ac.cn

通讯作者: 李孟华, 博士生导师, 研究员, 研究方向: 绵羊种质资源与功能组学研究。E-mail: menghua.li@ioz.ac.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.17-102

网络出版时间: 2017/9/22 11:17:52

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20170922.1117.002.html>

需求的长期自然和人工选择的结果。因此, 研究绵羊的起源、进化和扩散不仅有助于认识其品种形成历史, 也有助于从畜禽驯化角度反映人类的文明传播、多元文化形成历史。本文综述了近年来绵羊起源、进化及中国绵羊遗传多样性研究所取得的进展, 以期为中国绵羊遗传资源保护和利用提供借鉴, 为绵羊的遗传育种提供参考。

1 中国绵羊的起源

1.1 野生祖先

绵羊在动物分类学上属偶蹄目(Artiodactyla)、洞角科(Bovidae)、羊亚科(Capovinae)、绵羊属(*Ovis*)^[3]。绵羊的野生近缘种有 7 个物种^[4](表 1), 而绵羊起源于何种野羊一直存在争议。一般认为分布于亚欧大陆的亚洲摩弗伦羊(*Ovis gmelinii*)、盘羊(*Ovis ammon*)和阿尔卡尔羊(*Ovis vignei*)与家绵羊血缘关系最近^[3], 其中亚洲摩弗伦羊被认为最有可能是家养绵羊的祖先^[5-7]。虽然只有亚洲、欧洲摩弗伦羊和家养绵羊的染色体数目一致, 但亚洲摩弗伦羊和盘羊与家养绵羊之间不存在生殖隔离, 可与其杂交产生后代, 野生绵羊间也可以通过杂交产生染色体数目为中间型的后代, 导致家养绵羊起源问题更加复杂^[8,9]。

关于中国绵羊野生祖先的问题已在多个学科领

域开展了研究。基于考古学、解剖形态学方面的研究, 冯维祺^[10]发现分布于内蒙古的蒙古羊与青海的藏羊在头型、角型和体形外貌上存在差异, 推断中国绵羊的起源可追溯到阿尔卡尔羊和盘羊。Dodson 等^[11]扩增了在中国出土的(放射性碳龄在 4700~1570BCE)绵羊骨骼样品的 78 bp 核苷酸序列, 与家养绵羊及野羊亚洲摩弗伦羊、阿尔卡尔羊和盘羊线粒体序列比对, 结果显示 100% 一致, 推测这 3 种野羊可能是家养绵羊的祖先。基于分子生物学方面的研究, Lv 等^[12]对欧亚大陆绵羊线粒体基因组全序列进行了系统发生关系分析, 结果表明亚洲、欧洲摩弗伦与家养绵羊关系紧密, 聚为一支, 而阿尔卡尔羊、盘羊和加拿大盘羊(*Ovis canadensis*)分离于家养绵羊, 聚类为 3 个独立的分支, 表明相较于其他野羊, 家养绵羊与亚洲、欧洲摩弗伦羊关系更近。王慧华^[13]整合重测序和世界绵羊芯片数据, 进行群体遗传结构分析, 结果发现家养绵羊特别是西方绵羊的遗传背景和生活在新疆地区的马可波罗盘羊(*Ovis ammon polii*)相似, 而和大角羊(*Ovis canadensis*)、薄角羊(*Ovis dalli*)、野生盘羊(*Ovis aries vignei* 和 *Ovis ammon*)背景较远, 亚洲摩弗伦羊、欧洲摩弗伦羊和撒丁岛摩弗伦羊(*Ovis musimon*)是他们之间的过渡群体, 推测家养绵羊可能起源于生活在帕米尔高原的马可波罗盘羊, 而不是摩弗伦羊。

表 1 绵羊的野生近缘种

Table 1 The wild relatives of domestic sheep

中文名	英文名	拉丁学名		分布地区	染色体数目
		Nadler 等(1973) ^[14]	Festa-Bianchet (2000) ^[4]		
羴羊(也称盘羊、阿尔卡尔羊、阿尔嘎里羊)	Agarli	<i>Ovis ammon</i>	<i>Ovis ammon</i>	分布于中亚山区, 包括阿尔泰山(Altai)、天山(Tien shan)、喜马拉雅山(Himalayas)、帕米尔高原(Pamirs)和西藏高原(Tibet)	56
阿尔卡尔羊(也称乌利阿尔羊、东方盘羊)	Urial	<i>Ovis vignei</i>	<i>Ovis vignei</i>	分布于盘羊分布区的西部, 从伊朗的东北部到阿富汗斯坦、印度的西北部地区	58
亚洲摩弗伦羊	Asiatic Mouflon	<i>Ovis orientalis</i>	<i>Ovis gmelinii</i>	分布于阿尔卡尔羊的西部地区, 可能是家养绵羊及欧洲摩弗伦羊的祖先	54
欧洲摩弗伦羊	European Mouflon	<i>Ovis musimon</i>	<i>Ovis orientalis musimon</i>	分布于欧洲, 主要在撒丁岛(Sardinia)和科西嘉岛(Corsica)	54
加拿大盘羊	Bighorn	<i>Ovis canadensis</i>	<i>Ovis canadensis</i>	分布于北美洲	52
雪羊	Snow sheep	<i>Ovis nivicola</i>	<i>Ovis nivicola</i>	分布于西伯利亚	52
大白羊	Thinhorn	<i>Ovis dalli</i>	<i>Ovis dalli</i>	分布于阿拉斯加	54

注: 内容参考文献[15]修改。

以上研究结论的不同凸显了利用单一研究手段研究绵羊起源问题的局限性。因此,为了准确的探究家养绵羊的起源问题,需要合理采用多种研究方法,发挥各种研究方法的优点,以期结论提供充分的证据;同时在样本选择方面,需要在空间尺度上扩大样本的覆盖范围,兼顾不同地区的家养绵羊和野羊样本,在时间尺度上兼顾现代绵羊和古代绵羊 DNA 样本,力求较为全面的包含多个时间尺度的样本,以期较为直接和有效的探索绵羊的起源问题。

1.2 起源地和起源时间

早期有学者推测家养绵羊在 0.8~1.1 万年前的新月沃地驯化自亚洲摩弗伦羊^[16]。近几十年大量古生物学、分子遗传学的研究改进了人们对绵羊起源和扩散区域的认识^[1,17-23]。Peters 等^[24]通过分析绵羊形态改变和种群历史动态,揭示绵羊可能在大约 1.05~1.1 万年前或更早的时候在伊朗的扎格罗斯(Zagros)北部到安纳托利亚(Anatolia)东南部的连续地带被驯化。Rezaei 等^[7]基于线粒体和核基因组序列重构了绵羊属物种间系统发生关系,结果支持绵羊属的亚洲起源论。以绵羊基因组逆转录病毒为标记对绵羊起源进化的研究,也提示了家养绵羊可能由西南亚开始向世界扩张^[1]。而王慧华^[13]整合重测序和世界绵羊芯片数据,分析结果支持绵羊的双驯化中心,即存在西方中心和中东/中国中心。

在考古学研究方面,伊朗和伊拉克边境地区的扎格罗斯山发现了现存最早的绵羊化石,可将绵羊的驯化上溯至 11 000 年前的中石器时代末期^[3]。在中国的考古证据中,有学者认为中国绵羊遗存最早的记录可追溯到大约 5000~7000 年前,虽然在有限的新石器时代遗址发现了零星的绵羊骨骼、牙齿的碎片,但是由于样品保存差以及缺乏形态数据使得动物考古学家很难判断这些遗存是否属于家羊^[25]。Dodson 等^[11]认为从内蒙古石虎山遗址出土的放射性碳龄约为 5700 年的绵羊骨骼,是迄今东亚地区发现的最古老的绵羊遗骸。在中国北方(内蒙古、甘肃、青海和宁夏)还出土了较多的青铜器时代(1500~2500 年前)的绵羊遗存(骨骼、角)^[25,26],这些考古发现不仅有助于解释绵羊的驯化扩散历史,也在一定程度上反应了当时人类的生存状态及迁徙历史。例如,

青铜器时代,青海地区是羌人的活动区域,而羌族文化与绵羊的关系源远流长。Yuan 等^[27]认为中国中原地区的绵羊可能是由于文化的传播,大致在公元前 2500 至公元前 2000 年从其他地域引进。蔡大伟等^[28]对我国新疆、内蒙、青海、山西、河南境内 7 个考古点出土的古代绵羊遗骸(距今约 2500~4000 年)从分子考古学方面展开研究,结果揭示了中国古代的绵羊不仅时间跨度存在遗传连续性,而且地理分布上表现出相同类型的绵羊在不同地区都有饲养,暗示在古代中国存在发达的绵羊饲养业和比较普遍的人类交流。王慧华^[13]研究表明,西方绵羊品种明显有中国绵羊基因渗入的痕迹,推测最有可能的原因是受到历史上成吉思汗远征^[29]和丝绸之路贸易路线^[30]的影响,反映了人类活动使得绵羊群体间基因渗入现象更为普遍。

1.3 扩散路线

家畜的扩散路线相较于南北方向更倾向于沿着东西方向发展,是由于相同纬度具有同一的日长和季节性,及相似的气候、生境和疾病等因素,更利于家畜适应扩散地的新环境^[31]。一般的观点认为,绵羊在新月沃地驯化后向东西两个方向扩散至欧洲与亚洲^[12],但在具体的扩散路线与时间等方面存在较大争议。在欧洲可能存在两次扩散:第一次扩散是伴随着农耕文化从中东沿地中海沿岸扩散至欧洲;第二次扩散是伴随着游牧民族的扩张经由高加索北部扩散至欧洲地区^[1,32]。现有研究表明,绵羊扩散至亚洲,尤其是东亚和南亚,时间晚于扩散至欧洲。Lv 等^[12]通过分析欧亚绵羊线粒体序列,初步描绘绵羊在亚洲的扩散路线,认为绵羊在大约 4.5~6.8 千年前经由不同的路线多次从中东驯化中心经高加索和中亚扩散至中国的北部、西南部和印度次大陆。绵羊向东迁移过程中包括两条主要的路线:一条是沿着中亚草原带扩散至蒙古高原,并以蒙古高原作为一个转运中心,进一步向南扩散,进入中国各地区,并进一步通过中国西南地区渗入至印度北部地区;另一条是从驯化中直接扩散至印度次大陆。

中国的养羊历史超过 5000 年^[25],现今绵羊的分布特点是:从北到南,从多到少,向南逐渐减小了密度,从内陆到沿海逐渐减少了分布数量^[33],但具

体的扩散路线仍在探索中。对中原和北方地区考古遗址的动物考古研究发现: 家养绵羊在大概公元前 3600 年至公元前 3000 年期间主要分布在西北的甘肃和青海一带; 而中原地区几乎没有发现公元前 2500 年前的绵羊骨骼的遗址, 公元前 2500 年以后绵羊骨骼遗址变得相当普遍, 暗示了绵羊在中国境内从西向东的扩散路线^[27]。谢成侠^[34]也认为中国绵羊经历了西域羊种东移和北羊南迁的历史。古代的丝绸之路贸易路线也是绵羊扩散和输送的一条重要通道。据记载, 脂尾羊于唐高宗永徽二年(公元 651 年)经丝绸之路由中亚引入我国^[35]。王慧华^[13]推测西方绵羊品种有中国绵羊基因渗入的原因可能是受到丝绸之路的影响。贾志刚^[36]认为长安-泗口-扬州是唐朝时将羊由多羊地区向无羊和少羊地区输送的一条运输线。

2 中国绵羊的进化

绵羊扩散到世界上的不同地区, 对人类社会有着深远的影响, 不仅为人类提供了稳定可靠的食物来源, 推动了人类生活方式的转变, 而且在人类社会变迁和历史文化发展过程中发挥了重要作用。Chessa 等^[1]利用内源性逆转录病毒作为分子标记研究家养绵羊的历史, 发现家养绵羊的进化主要经历了两个阶段: 第一阶段, 人类以获取肉食来源为目的的培育了一些肉用古老品种, 如摩弗伦羊(Mouflon)、奥尼克羊(Orkney)、索艾羊(Soay)、诺地卡短尾羊(Nordic short-tailed sheep); 第二阶段, 人类以获取羊毛等副产品为目的, 选育了更多的现代品种。

事实上, 绵羊在长期的进化过程中受到了自然和人工双重选择, 使家养绵羊与野生祖先在形态结构、生殖发育和行为等方面产生了明显差异, 家养绵羊不同品种间也产生了丰富多样的表型。中国拥有丰富的绵羊品种资源, 登记在册的 42 个地方绵羊品种拥有丰富的表型和优异的经济性状, 如繁殖力高、产毛皮性好、肉质好、抗逆性强等^[3]。对绵羊进化形成的多样性表型的选择信号及功能基因的挖掘成为研究热点。近年来涌现出大量关于中国绵羊不同表型、经济性状的研究, 涉及的性状包括: 羊角(角的有无^[37,38], 多角^[39,40]等)、尾脂^[41~43]、羊毛(羊毛纤维直径、长度、卷曲^[44,45]以及毛色^[46,47]等)、

生长发育^[48,49]、繁殖^[50~52]、产肉量^[53]和肉质^[54]等。选择信号的检测方法主要有: 基于群体分化的检测方法, 包括 F_{st} 检验、LSBL (lineage-specific-branch-length) 和 d_i ; 基于位点频率谱的检测方法, 包括 Tajima's D 检验、 H_p 检验等; 基于连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)和单倍型的检测方法, 主要有单倍型纯合度(extended haplotype homozygosity, EHH)、扩展单倍型纯合度(cross population extended haplotype homozygosity, XP-EHH)和单倍型积分值(integrated haplotype score, iHS)检验等^[55]。基因功能验证的方法主要有基因敲除技术、基因诱捕技术、生物芯片技术、基因过表达技术及 RNA 干扰技术等^[56]。

我国地方绵羊品种分布广泛, 从气候干旱的西北部沙漠地区到气候湿润的中东部地区, 从高海拔的青藏高原到海拔较低的东部地区均有分布, 因而人们对绵羊进化研究的关注点不仅仅停留在表型性状, 对绵羊在极端环境适应性的研究也日趋火热。Lv 等^[57]通过分析 32 个生存在全球不同环境的古老地方绵羊品种的 50K 芯片数据, 检测到 230 个由于环境选择压力受到选择的 SNP。Yang 等^[58]通过分析 21 个中国地方绵羊品种的全基因组序列信息, 利用比较基因组分析方法对绵羊在极端环境(高海拔和干旱地区)的适应机制进行探讨, 检测到一系列绵羊适应高原和沙漠环境的候选基因和信号通路。王慧华^[13]利用全基因组扫描对中国不同海拔的 7 个绵羊品种进行基因分型, 基于遗传分化指数(F_{st})和杂交群体扩展单倍型纯合子(XP-EHH)方法检测了西藏绵羊的正向选择区域和与高海拔缺氧有关的候选基因。

3 中国绵羊的遗传多样性

遗传多样性体现在不同种群及个体之间基因组的差异, 是生物进化、适应环境的基础, 品种内的遗传多样性越丰富, 该物种适应环境变化的能力就越强, 杂交育种潜力也就越大。绵羊遗传多样性的研究不仅对于了解绵羊的起源、进化、迁移、品种分化及绵羊的遗传育种具有重要意义, 还可以为生物多样性保护、生物资源可持续利用提供依据。遗传多样性的研究方法随着生命科学各领域的发展, 已从传统的形态标记、染色体标记以及生化标记等

发展到分子水平遗传标记的研究。传统研究方法受基因表达和环境共同影响,相比之下分子标记可以直接反映核酸水平的遗传变异。利用不同分子标记对中国绵羊遗传多样性进行研究所取得的主要成果见表 2。

3.1 基于常染色体分子标记研究进展

DNA 分子标记能够直接反映生物种群或个体

间基因组 DNA 的差异,其发展经历了 3 个主要阶段:第一代分子标记包括限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)标记等;第二代包括微卫星(microsatellites)标记等;第三代包括单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记等。目前 SNP 的检测方法大致可以分为两类:一类是基于凝胶电泳技术的传统检测方法,如

表 2 近年来中国绵羊遗传多样性研究汇总(2014 年至今)

Table 2 Summary of recent studies on genetic diversity of Chinese sheep since 2014

分子标记	年份	研究品种	研究内容(遗传多样性方面)	参考文献
mtDNA D-loop	2014	滩羊、小尾寒羊、蒙古羊	多态信息含量、品种间遗传距离	[59]
mtDNA D-loop	2014	贾洛、红原、欧拉 3 个藏系绵羊群体、新疆细毛羊、阿勒泰羊	核苷酸多样性、单倍型多样性、平均核苷酸差异数、Tajima'D 中性检验、NJ 树	[60]
mtDNA D-loop	2014	多浪羊	平均核苷酸差异数、核苷酸多样性、系统发育分析、Tajima'D 中性检验、Fu 和 Li 氏检验统计量	[61]
mtDNA Cyt b	2014	滩羊、小尾寒羊、蒙古羊	Cyt b 基因多态性检测、序列分析	[62]
Y 染色体微卫星 SRYM18、SNP 位点 oY1 和 oY2	2014	59 个北部欧亚大陆的绵羊品种	等位基因频率、单倍型多样性	[63]
微卫星	2014	哈萨克羊、巴什拜羊、湖羊、中国美利奴羊、特克赛尔、道赛特、萨福克	群体杂合度、多态信息含量、群体间遗传距离、NJ 树	[64]
微卫星	2014	小尾寒羊、湖羊、杜泊羊、无角陶赛特、特克塞尔羊	多态信息含量、有效等位基因数、等位基因频率、基因杂合度	[65]
微卫星	2014	以中国美利奴羊超细品系、中国美利奴羊(新疆型)、新吉细毛羊、甘肃高山细毛羊、敖汉细毛羊、青海细毛羊和甘肃高山细毛羊超细品系为研究对象,凉山半细毛羊和湖羊作为参照对象	杂合度、多态信息含量、等位基因丰富度、群体间遗传距离、遗传分化系数、基因分化系数、系统发生关系、主成分分析、群体结构分析	[66]
mtDNA D-loop	2015	同羊、汉中绵羊、岷县黑裘皮羊、兰州大尾羊、洼地绵羊、大尾寒羊、太行裘皮羊、广灵大尾羊、湖羊、豫西脂尾羊、无角陶赛特羊、萨福克羊	平均核苷酸差异数、Tajima'D 中性检验、品种间遗传距离、NJ 树	[67]
mtDNA D-loop	2015	青海地区山谷型、欧拉型、高原型和青海黑藏羊 8 个群体	单倍型多样性、核苷酸多样性、群体间分化程度、群体间平均净遗传距离、系统发生关系	[68]
mtDNA D-loop	2015	塔什库尔干羊、哈萨克羊、和田羊、巴什拜羊、阿勒泰羊、哈萨克斯坦羊、摩弗伦羊(musimon)、乌利尔羊(urials)、盘羊(argali)	NJ 树、品种间遗传距离	[69]
mtDNA D-loop 和 mtDNA 完整序列	2015	42 个来自阿塞拜疆、摩尔多瓦、塞尔维亚、乌克兰、俄罗斯、哈萨克斯坦、波兰、芬兰、中国、英国的地方品种和采自哈萨克斯坦的 <i>O. orientalis</i> 和 <i>O. vignei</i> 的完整线粒体序列,以及 51 个采自东部欧亚大陆的绵羊品种的 mtDNA D-loop 序列	替换个数和比例、转换和颠换的比例、核苷酸多样性、单倍型多样性、群体间分化程度、系统发生关系	[12]

续表

分子标记	年份	研究品种	研究内容(遗传多样性方面)	参考文献
Y 染色体微卫星 SRYM18、SNP 位点 oY1	2015	11 个采自中国的绵羊品种	等位基因频率、单倍型多样性	[70]
微卫星	2015	策勒黑羊、巴音布鲁克羊、藏羊、阿勒泰羊、巴什拜羊和多浪羊	等位基因频率、群体杂合度、多态信息含量、有效等位基因数、系统进化树	[71]
Illumina SNP50 BeadChip 基因分型和全基因组重测序	2015	10 个中国地方绵羊品种的芯片数据; 37 个中国地方品种、5 个西方肉用品种及 1 个野羊品种的全基因组重测序数据	期望杂合度、观察杂合度、SNP 多态性、近交系数、主成分分析、群体结构、邻近树	[13]
Illumina SNP50 BeadChip 基因分型	2015	10 个中国地方绵羊品种的芯片数据	期望杂合度、观察杂合度、SNP 多态性、近交系数、主成分分析、群体结构、邻近树	[43]
mtDNA D-loop	2016	12 个不同生态型藏羊	NJ 树	[72]
mtDNA D-loop	2016	凉山半细毛羊、萨福克贾洛杂交类群、布拖类群、贾洛类群、凉山本地类群、红原本地类群 6 个群体	核苷酸多样性、单倍型多样性、群体间遗传距离	[73]
mtDNA Cyt <i>b</i>	2016	迪庆绵羊、巴音布鲁克羊、兰州大尾羊、腾冲绵羊、昭通绵羊、贵德黑裘皮绵羊、西藏绵羊、同羊、无角陶赛特羊、萨福克羊	核苷酸多样性、单倍型多样性、NJ 树	[74]
mtDNA Cyt <i>b</i>	2016	山谷型互助县藏系绵羊、高原型祁连县藏系绵羊	单倍型多样性、核苷酸多样性、种群间平均净遗传距离	[75]
mtDNA Cyt <i>b</i>	2016	多浪羊、哈萨克羊、盘羊、柯尔克孜羊	核苷酸多样性、单倍型多样性、平均核苷酸差异数、NJ 树	[76]
mtDNA Cyt <i>b</i>	2016	哈萨克羊、卡拉库尔羊、蒙古羊、和田羊、柯尔克孜羊、阿勒泰羊、麦盖提羊、巴什拜羊、哈密羊	核苷酸多样性、单倍型多样性、平均核苷酸差异数、遗传结构分析	[77]
微卫星	2016	小尾寒羊、兰州大尾羊、岷县黑裘皮羊、哈萨克羊、贵德黑裘皮羊、泗水绵羊	期望杂合度、观察杂合度、多态信息含量、Hardy-Weinberg 平衡检测、近交系数、群体遗传结构、主成分分析	[78]
微卫星	2016	甘肃高山细毛羊、呼伦贝尔羊、昭通绵羊、滩羊、乌珠穆沁羊、小尾寒羊	多态信息含量、杂合度、Hardy-Weinberg 平衡检测、近交系数、遗传距离、UPGMA 聚类、主成分分析	[79]
Illumina SNP50 BeadChip 基因分型	2016	西藏、青海、四川藏羊、迪庆羊、多浪羊、哈萨克羊、罗布羊、大尾寒羊、同羊、湖羊、乌珠穆沁羊 11 个地方绵羊品种	主成分分析、STRUCTURE、NJ 树	[80]
全基因组重测序	2016	21 个地方绵羊品种	纯合子区段、连锁不平衡、核苷酸多样性、主成分分析、群体结构、NJ 树	[58]
微卫星和 <i>DRA</i> 基因序列	2017	藏羊、泗水裘皮羊、小尾寒羊	多态信息含量、平均等位基因数、期望杂合度、观察杂合度、Hardy-Weinberg 平衡检测、近交系数; 单倍型多样性、单倍型数、核苷酸多样性、Tajima's 检验、Fu's 检验	[81]

酶切扩增多态性序列(cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS)、单链构象多态性(single strand conformation polymorphism, SSCP)等;另一类检测方法具有高通量、自动化程度较高的特点,如直接测序、DNA 芯片等^[82]。近年来高通量技术高速发展,芯片和新一代测序技术在畜禽遗传多样性和遗传育种研究方面的应用日趋广泛。利用第三代分子标记如 SNP 芯片、拷贝数变异(copy number variation, CNV)、全基因组重测序方法对中国绵羊开展的研究取得了重要的进展。

3.1.1 SNP 芯片分子标记

单核苷酸多态性标记(SNP)指基因组单个核苷酸的变异,由基因组 DNA 中某一特定核苷酸位置上单个碱基的插入、缺失、颠换或者转换而产生的 DNA 序列的多态性,且每种等位基因在群体中的频率不小于 1%^[83]。SNP 标记具有分布广、密度高、突变率低、易检测、分析方法简单易开发、且数据库完备等特点^[84],在遗传分析中得到广泛应用。Wei 等^[41]应用 Illumina Ovine SNP50 Genotyping Bead-Chip 芯片分型数据对 10 个中国地方绵羊群体进行群体遗传学分析,种群结构(STRUCTURE)和邻近树(NJ-tree)分析结果都显示来自中国北方的蒙古系绵羊和哈萨克系绵羊聚为一组,来自中国西南的藏系绵羊聚为一组,因而建议中国地方绵羊可以分为两个遗传群:瘦尾型(藏系绵羊)和肥尾型(蒙古系绵羊和哈萨克系绵羊)群体。袁泽湖等^[80]利用乌珠穆沁羊、同羊、湖羊、罗布羊、多浪羊、大尾寒羊、哈萨克羊、迪庆羊以及青海、四川、西藏的藏羊共 11 个中国地方绵羊品种的 Illumina Ovine SNP50 芯片数据,进行了群体间遗传多样性及种群结构分析,结果表明乌珠穆沁羊除与罗布羊有间接遗传关系以外,与其他蒙古系绵羊均有直接遗传关系;不同地区的藏系绵羊间存在分化趋势,但分化并不严重;研究还认为这 11 个地方绵羊群体由蒙古-哈萨克系和藏系 2 个遗传背景组成,这与 Wei 等^[43]的研究结果一致。王慧华^[13]利用芯片对 10 个中国地方绵羊品种进行基因分型,运用 4 个遗传指标(近交系数: F ; 多态性: P_n ; 期望/观察杂合度: He/H_o)评估品种内的遗传多样性水平,结果显示每个种群的多态性位点均

超过 92%, 10 个种群中多浪羊的杂合度值最低,哈萨克羊的近交系数最低(0.0358)。

3.1.2 拷贝数变异分子标记

拷贝数变异(CNV)是指 1 kb 到数兆大小的 DNA 片段的重复、插入、缺失和复杂多位点的变异。刘佳森等^[85,86]利用 Illumina Ovine SNP50K BesdChip 芯片对绵羊基因组进行分型,借助 PennCNV 软件和 CNVpartition 软件检测拷贝数变异在绵羊基因组的分布特征,首次构建了基于 SNP 分型数据的绵羊全基因组 CNV 图谱。研究显示,基因组 CNV 是导致一些表型变异的主要原因,因而 CNV 多用于性状遗传差异的研究。Ma 等^[87]利用 Illumina Ovine SNP 50K BesdChip 芯片对 8 个绵羊品种(包括商业品种和中国培育品系)进行研究,共挖掘了 111 个 CNV 区域(CNVRs),并对部分 CNVRs 进行了功能分析和验证。刘佳森等^[88]利用 Illumina Ovine SNP 50K BesdChip 芯片对 71 只苏尼特绵羊基因组进行 CNV 检测,共检测到 134 个 CNVRs,功能分析和基因注释结果显示,这些基因与感官知觉、识别等环境应答有关。Zhu 等^[89]利用 Illumina Ovine SNP 600K BeadChip 高密度芯片检测 3 个不同尾型(脂尾、脂臀、瘦尾)的中国地方绵羊品种的全基因组范围的 CNV,揭示了 3 种尾型绵羊的基因组结构变异。

3.1.3 全基因组重测序

全基因组重测序是在已知某物种参考基因组序列的基础上对不同的个体或群体进行基因组测序并进行差异分析,具有信息全面、精确、高效等优点,而且随着生物信息学技术和高通量测序技术的发展使得全基因组重测序的成本越来越低,分析也日益完善,从而在探究物种的进化规律、筛选功能基因方面得到了广泛应用^[55]。2014 年, Jiang 等^[90]对一公一母两只特赛尔绵羊(Texel sheep)进行了 150×深度的测序,分析并公布了绵羊参考基因组和转录组,为绵羊全基因组重测序的实现提供了基础。Yang 等^[58]使用 77 只中国地方绵羊全基因组重测序(除 2 只绵羊有效测序深度为 42×外,其余 75 只平均测序深度为 5×)数据,检测其基因组变异及连锁不平衡模式,结果显示,中国北方和东部的绵羊品种相较于来自

青藏高原、云贵高原的品种具有较高的基因组多样性($\theta\pi$), 较少的纯合区段(regions of homozygosity, ROHs)数目和较小的平均纯合区段长度, 以及较大的有效群体大小(effective population sizes, N_e)和较低水平的连锁不平衡(linkage disequilibrium), 表明中国北方和东部绵羊品种具有较高的遗传多样性。王慧华^[13]选取 37 个中国地方绵羊品种、5 个西方肉用品种及 1 个野生品种进行重测序(每个样本获得至少 5×的数据), 统计每个品种的变异程度, 发现驯化群体间差异不大, 群体内以蒙古羊群体变异度最小。侯成林^[91]对蒙古羊进行了平均测序深度 40×以上的全基因组测序, 并利用比较基因组杂交(comparative genome hybridization, CGH)芯片技术构建了蒙古羊、哈萨克羊、藏羊、湖羊和杜泊羊的拷贝数变异多样性图谱, 通过功能注释和代谢通路分析, 发现蒙古羊和藏羊基因组中血红蛋白基因存在拷贝数扩张, 可能与两种绵羊长期在高原低氧环境中的适应性有关。

3.2 母系遗传标记线粒体基因组(mtDNA)

相较于核基因组分子标记, 线粒体基因组(mtDNA)因其无重组、高突变率、多拷贝、母系遗传、多态性丰富等特点, 被认为是探究动物群体遗传多样性和追踪家养动物起源的有效分子标记。绵羊线粒体序列具有丰富的多态性, 目前已经确定绵羊存在 5 个母系单倍型群(A、B、C、D 和 E), 且具有特定的地理分布模式, 暗示绵羊多母系起源及多次独立驯化^[92-96]。近年来利用 mtDNA 序列探究中国绵羊遗传多样性获得了丰硕的结果, 从研究内容来看, 既有调查中国绵羊群体间遗传多样性的研究^[97,98], 也有探究绵羊起源与系统发育的研究^[94,99-103]。如包鹏甲等^[97]调查了包括甘肃滩羊在内的 5 个中国绵羊 mtDNA 遗传多样性, 认为这 5 个绵羊群体的 mtDNA 遗传多样性均较贫乏, 应该保护其遗传资源。Guo 等^[94]对分布在中国新疆、西藏、内蒙古、陕西、河南和江苏的 6 个地方绵羊品种的线粒体控制区序列进行分析, 首次发现中国绵羊存在 C 单倍群。Zhao 等^[103]分析了中国 7 个地区的 16 个地方绵羊品种的线粒体 D-loop 区序列, 发现除了中国西南部山区的绵羊群体只有 A 和 B 单倍群外, 其他地区的绵羊群体均有 A、B、C 单倍群, 并且不同地区间的地方绵

羊品种间的谱系地理结构较弱, 推测可能是人类迁移、贸易及绵羊频繁运输导致了长期以来不同地区间绵羊群体的基因流。

基于绵羊线粒体基因组的研究从样品覆盖范围看, 既有对单一品种的遗传多样性分析^[104,105], 也有对某一地区、全国范围甚至欧亚大陆范围的绵羊品种^[12,101,103,106]以及对具有共同性状的不同品种的遗传多样性研究^[107,108], 还有对中国境内的野生绵羊^[109]以及古代绵羊样本^[25,26,28,110]的系统发育及遗传多样性的研究。Guan 等^[106]分析了中国西南地区的 5 个地方绵羊品种的线粒体序列, 系统进化分析表明西藏地区的 3 个绵羊群体有 A、B、C 共 3 个单倍型群, 而云南地区的 2 个绵羊群体只有 A、B 单倍群, 该结果也得到验证^[101,103], 而且西藏绵羊遗传多样性高于云南绵羊。Lv 等^[112]利用欧亚绵羊线粒体控制区序列数据分析了线粒体变异的地理模式, 发现亚洲绵羊线粒体总的遗传变异性最高值出现在中国蒙古高原地区, 单倍群 A 和 B 的核苷酸多样性最高值在印度次大陆, 而单倍群 C 的核苷酸多样性最高值在中国北方地区。Zhao 等^[107]分析了具有大脂尾性状的 3 个中国绵羊品种的系统发生关系, 发现其都与蒙古羊关系紧密。赵倩君等^[108]对普通家养绵羊与多角绵羊的亲缘关系进行研究, 发现多角绵羊与家养绵羊聚在一起, 而与野生绵羊的亲缘关系较远。Wu 等^[109]以家养绵羊线粒体序列做为外群, 对分布在中国和乌兹别克斯坦的野生绵羊羴羊(*O. ammon*)的 7 个假定亚种和家养绵羊线粒体 D-loop 区序列进行比较分析, 系统发生树结果揭示羴羊起源于西亚, 经中亚高原地带向东南扩散到中国。Cai 等^[25,26,28,110]对中国不同时期的古代绵羊样本进行了一系列的线粒体基因组研究, 从分子水平探讨距今 4000 年来中国古代绵羊母系遗传结构的变化。距今 4000 年前大量 A 单倍群和少量 B 单倍群的绵羊被当时的居民驯养; 之后的 1500 年, B 单倍群绵羊的规模开始增加, 同时 C 单倍群绵羊加入到中国绵羊群体中; 从 2500 年前到现在, 除了极少量的 D 和 E 单倍群绵羊注入中国绵羊基因池外, 中国绵羊的母系遗传结构基本保持稳定。

3.3 父系遗传标记 Y 染色体

Y 染色体分子遗传标记一般是指 Y 染色体上非

重组区的标记,具有遵循父系遗传(父子相传)、不与 X 染色体重组、突变率比 mtDNA 低等特点,是进化事件的忠实记录者^[111],可以反映父系对驯化哺乳动物基因池的贡献。MSY(man-specific region)区段中的 SRY(sex determining region on Y chromosome)是哺乳动物 Y 染色体上特有的雄性基因,该基因上的 SNP 标记和微卫星标记可用于人和家畜动物的起源、驯化和遗传多样性的研究^[63,112]。Zhang 等^[113]利用 2 个 Y-SNP 标记研究了 18 个中国绵羊品种和 2 个伊朗绵羊品种的 Y 染色体遗传多样性,统计了 SRY 基因的单倍型频率及各绵羊品种的地理分布情况,仅在新疆和田绵羊和宁夏滩羊中发现 1 个新 SNP,而在其他绵羊品种中没有发现,推测原因可能是这两个绵羊品种有野生盘羊基因渗入。Zhang 等^[114]研究了 59 个分布于亚欧大陆北部的家养公绵羊间 Y 染色体的遗传变异,观测到群体内的遗传变异比较低,说明在长期的绵羊育种实践中,所用到的雄性绵羊个体数较少,导致 Y 染色体遗传多样性比较低。另外,该研究还观测到 SNPs 和单倍型分布具有区域性的特点,而且基因交流只发生在有限的地理区域,例如中国西北和东部的绵羊群体中 Y 染色体单倍型频率特点是 H6 单倍型为主要单倍型,也存在少量的 H4 和 H8 单倍型,推测这种单倍型分布特点可能与蒙古帝国的征伐战争有关。Wang 等^[70]分析了中国 11 个绵羊品种的 Y 染色体单倍型,观测到中国绵羊群体存在 7 个已报道单倍型(H4、H5、H6、H7、H8、H9 和 H12),及作者首次报道的 2 个新单倍型(Ha 和 Hb)。

位于 Y 染色体短臂上的 ZNF(zinc finger, Y-linked)基因也可作为绵羊系统进化的遗传标记^[115]。熊勇等^[116]利用 PCR 方法扩增了藏系绵羊 ZFX/ZFY 基因片段并测序,将测序的 ZFX/ZFY 基因片段与摩弗伦羊、马等 6 种哺乳动物的 ZFX/ZFY 基因序列进行了序列相似性比较,结果表明在进化过程中 ZFY 基因比 ZFX 基因更活跃,系统进化树结果显示藏系绵羊与摩弗伦羊的亲缘关系最近。

3.4 遗传资源保护

我国绵羊遗传资源不仅数量丰富,而且具有优良的生产性能。保护绵羊遗传资源及其多样性可以

为畜牧业可持续发展奠定种质基础,也能为满足未来市场需求储备遗传资源和基因库。但由于外来品种的引入,品种间杂交频繁发生,使得部分地方品种遗传背景丢失而失去品种特性。据马月辉^[117]2002 年的统计数据显示,在我国 17 个省 72 个绵山羊品种中,受严重威胁的绵羊品种有 1 个(兰州大尾羊),受较大威胁的绵羊品种有 2 个(汉中绵羊、青海黑藏羊),还有部分绵羊品种受不同程度的威胁,因而有必要加强我国绵羊遗传资源的保护意识,并采取相应的保护措施。当前畜禽遗传资源保种方法主要有:活体保种,包括原产地保种和异地保种;冷冻保种,主要有精液冷冻保存和胚胎冷冻保存;新生物技术保种,如 DNA 文库保种、卵母细胞冷冻保种、体外受精、胚胎克隆、体细胞克隆、胚胎干细胞冷冻保存、胚胎性别鉴定及分子标记辅助保种等^[118]。早在 2006 年我国就建成了世界最大的畜禽遗传资源体细胞库,构建了 6 种野生动物以及包括岷县黑裘皮羊在内的部分重要或濒危畜禽品种的体细胞库^[102]。赵倩君^[102]应用边际多样方法分析了 24 个中国地方绵羊品种(群体)的边际多样性、品种贡献率、保护潜力和灭绝概率,确定了这些品种的优先保护次序和保护资金优化分配方案。

4 结语与展望

近年来绵羊起源、进化及中国绵羊遗传多样性方面的研究,为中国地方绵羊品种的选育及开发利用提供了科学依据,对揭示中国地方绵羊品种种质特性、遗传资源保护具有重大意义,然而笔者认为这类研究尚存在以下几方面不足,有待探究。首先,现有对中国绵羊遗传多样性的研究尽管使用了父系、母系及常染色体不同的分子标记,但由于分子标记类型不同、绵羊种群不同等因素,使得多数研究结果缺乏可比性。其次,对于绵羊起源驯化问题的研究,要么只关注现代绵羊样本,要么只关注古代绵羊样本,缺乏二者的综合分析,同时存在野生绵羊样本数量和品种少的问题,使得对绵羊驯化研究的证据不够充分。最后,绵羊 Y 染色体分子标记较少,影响基于 Y 染色体分子标记探究绵羊父系遗传多样性及起源等问题的探究。由此,在今后的研究中建议从以下几个方面开展研究:(1)尽量结合多种分子

标记; (2) 加大样本覆盖范围的广度, 并在研究中综合分析现代、古代家养绵羊以及野生绵羊样本数据; (3) 利用现在先进的测序技术对 mtDNA、Y 染色体和古 DNA 样本进行大规模的数据挖掘; (4) 数据分析可采用能够较大可能的揭示真实进化历史的假设-检验的方法(如模型分析等)。

参考文献(References):

- [1] Chessa B, Pereira F, Arnaud F, Amorim A, Goyache F, Mainland I, Kao RR, Pemberton JM, Beraldi D, Stear MJ, Alberti A, Pittau M, Iannuzzi L, Banabazi MH, Kazwala RR, Zhang YP, Arranz JJ, Ali BA, Wang ZL, Uzun M, Dione MM, Olsaker I, Holm LE, Saarma U, Ahmad S, Marzanov N, Eythorsdottir E, Holland MJ, Ajmone-Marsan P, Bruford MW, Kantanen J, Spencer TE, Palmarini M. Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science*, 2009, 324(5926): 532–536. [DOI]
- [2] Li J, Zhang YP. Advances in research of the origin and domestication of domestic animals. *Biodivers Sci*, 2009, 17(4): 319–329.
李晶, 张亚平. 家养动物的起源与驯化研究进展. *生物多样性*, 2009, 17(4): 319–329. [DOI]
- [3] China National Commission of Animal Genetic Resources. *Animal Genetic Resources in China—Sheep and Goats*. Beijing: China Agriculture Press; 2011: 2–151.
国家畜禽遗传资源委员会. *中国畜禽遗传资源志—羊志*. 北京: 中国农业出版社, 2011: 2–151. [DOI]
- [4] Festa-Bianchet M. A summary of discussion on the taxonomy of mountain ungulates and its conservation implications. Workshop on Caprinae taxonomy. Ankara: Universite de Sherbrooke Website, 2000. [DOI]
- [5] Hiendleder S, Kaupe B, Wassmuth R, Janke A. Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proc Roy Soc B: Biol Sci*, 2002, 269(1494): 893–904. [DOI]
- [6] Bruford MW, Townsend SJ. Mitochondrial DNA diversity in modern sheep: Implications for domestication. In: Zeder MA, Bradley DG, Emshwiller E, Smith BD, eds. *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*. California, USA: University of California Press, 2006: 306–316. [DOI]
- [7] Rezaei HR, Naderi S, Chintauan-Marquier IC, Taberlet P, Virk AT, Naghash HR, Rioux D, Kaboli M, Pompanon F. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 54(2): 315–326. [DOI]
- [8] 张丽娟, 叶绍辉. 中国绵羊起源与分化研究进展. 见: 中国畜牧兽医学会养羊学分会全国养羊生产与学术研讨会论文集. 银川: 中国畜牧兽医学会, 2010, 93–96. [DOI]
- [9] Jueken A, Kumunisihan J, Hamiti H, Yiming S, Xi SY, Du M, Hailati, Tuersenhali, Ayinuer. Study on hybridization of wild argali and Bashibai sheep. *Xinjiang Agric Sci*, 2007, 44(5): 702–705.
决肯·阿尼瓦什, 库木尼斯汗·加汗, 哈密提·哈凯莫夫, 依明·苏来曼, 席述宇, 杜曼, 海拉提, 吐尔森哈里, 阿依努尔. 野生盘羊与巴什拜羊的杂交研究. *新疆农业科学*, 2007, 44(5): 702–705. [DOI]
- [10] 冯维祺. 我国古代绵羊品种形成初考. *农业考古*, 1991, (3): 338–345. [DOI]
- [11] Dodson J, Dodson E, Banati R, Li XQ, Atahan P, Hu SM, Middleton RJ, Zhou XY, Nan S. Oldest directly dated remains of sheep in China. *Sci Rep*, 2014, 4: 7170. [DOI]
- [12] Lv FH, Peng WF, Yang J, Zhao YX, Li WR, Liu MJ, Ma YH, Zhao QJ, Yang GL, Wang F, Li JQ, Liu YG, Shen ZQ, Zhao SG, Hehua E, Gorkhali NA, Farhad Vahidi SM, Muladno M, Naqvi AN, Tabell J, Iso-Touru T, Bruford MW, Kantanen J, Han JL, Li MH. Mitogenomic meta-analysis identifies two phases of migration in the history of eastern Eurasian sheep. *Mol Biol Evol*, 2015, 32(10): 2515–2533. [DOI]
- [13] Wang HH. Genome-wide analysis reveals population structure and selection in Chinese indigenous sheep breeds [Dissertation]. Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015.
王慧华. 中国地方绵羊群体结构分析及基因组选择痕迹挖掘[学位论文]. 中国农业科学院, 2015. [DOI]
- [14] Nadler CF, Hoffmann RS, Woolf A. G-band patterns as chromosomal markers, and the interpretation of chromosomal evolution in wild sheep (*Ovis*). *Experientia*, 1973, 29(1): 117–119. [DOI]
- [15] Piper L, Ruvinsky A. *The genetics of sheep*. Wallingford: CABI Publishing, 1997, 626. [DOI]
- [16] Ryder ML. Sheep. In: Mason IL, ed. *Evolution of Domesticated Animals*. New York: Longman, 1984: 63–85. [DOI]
- [17] Hiendleder S, Mainz K, Plante Y, Lewalski H. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources:

- no evidence for contributions from urial and argali sheep. *J Hered*, 1998, 89(2): 113–120. [DOI]
- [18] Pedrosa S, Uzun M, Arranz JJ, Gutiérrez-Gil B, San Primitivo F, Bayón Y. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proc Roy Soc Lond B: Biol Sci*, 2005, 272(1577): 2211–2217. [DOI]
- [19] Meadows JR, Hanotte O, Drögemüller C, Calvo J, Godfrey R, Coltman D, Maddox JF, Marzanov N, Kantanen J, Kijas JW. Globally dispersed Y chromosomal haplotypes in wild and domestic sheep. *Anim Genet*, 2016, 37(5): 444–453. [DOI]
- [20] Meadows JRS, Kijas JW. Re-sequencing regions of the ovine Y chromosome in domestic and wild sheep reveals novel paternal haplotypes. *Anim Genet*, 2009, 40(1): 119–123. [DOI]
- [21] Kijas JW, Townley D, Dalrymple BP, Heaton MP, Maddox JF, McGrath A, Wilson P, Ingersoll RG, McCulloch R, McWilliam S, Tang D, McEwan J, Cockett N, Hutton Oddy V, Nicholas FW, Raadsma H. A genome wide survey of SNP variation reveals the genetic structure of sheep breeds. *PLoS One*, 2009, 4(3): e4668. [DOI]
- [22] Kijas JW, Lenstra JA, Hayes B, Boitard S, Porto Neto LR, San Cristobal M, Servin B, McCulloch R, Whan V, Gietzen K, Paiva S, Barendse W, Ciani E, Raadsma H, McEwan J, Dalrymple B. Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection. *PLoS Biol*, 2012, 10(2): e1001258. [DOI]
- [23] Demirci S, Baştanlar EK, Dağtaş ND, Pişkin E, Engin A, Özer F, Yüncü E, Doğan ŞA, Togan İ. Mitochondrial DNA diversity of modern, ancient and wild sheep (*Ovis gmelinii anatolica*) from Turkey: new insights on the evolutionary history of sheep. *PLoS One*, 2013, 8(12): e81952. [DOI]
- [24] Peters KE, Walters CC, Moldovan JM. The Biomarker Guide, Volume 2: Biomarkers and Isotopes in Petroleum Exploration and Earth History. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. [DOI]
- [25] Cai DW, Tang ZW, Yu HX, Han L, Ren XY, Zhao XB, Zhu H, Zhou H. Early history of Chinese domestic sheep indicated by ancient DNA analysis of Bronze Age individuals. *J Archaeol Sci*, 2011, 38(4): 896–902. [DOI]
- [26] Cai DW, Han L, Zhang XL, Zhou H, Zhu H. DNA analysis of archaeological sheep remains from China. *J Archaeol Sci*, 2007, 34(9): 1347–1355. [DOI]
- [27] 袁婧, 黄蕴平, 杨梦菲, 杨杰, 吕鹏, 陶洋. 公元前 2500 年~公元前 1500 年中原地区动物考古学研究—以陶寺、王城岗、新砦和二里头遗址为例. 见: 中国社会科学院考古研究所考古科技中心编. 科技考古 (第二辑), 北京: 科学出版社, 2007, 12–34. [DOI]
- [28] Cai DW, Tang ZY, Chen QJ, Han L, Zhou H. Molecular archaeological study on the origin of Chinese domestic sheep. *Res China's Front Archaeol*, 2010, (1): 291–300. 蔡大伟, 汤卓炜, 陈全家, 韩璐, 周慧. 中国绵羊起源的分子考古学研究. *边疆考古研究*, 2010, (1): 291–300. [DOI]
- [29] Juvaini AM. Genghis Khan: the history of the world-conqueror. Boyle JA, Trans. Manchester: Manchester University Press, 1997. [DOI]
- [30] Beckwith CI. Empires of the silk road: a history of central Eurasia from the Bronze Age to the present, Princeton: Princeton University Press, 2009. [DOI]
- [31] Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 2002, 418 (6898): 700–707. [DOI]
- [32] Tapio M, Marzanov N, Ozerov M, Cinkulov M, Gonzalez G, Kiselyova T, Murawski M, Viinalass H, Kantanen J. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas. *Mol Biol Evol*, 2006, 23(9): 1776–1783. [DOI]
- [33] 张松蔭. 我国绵羊的生态生理的地域分布. *浙江农业科学*, 1962, 8(6): 275–279. [DOI]
- [34] 谢成侠. 中国养牛羊史. 北京: 农业出版社, 1985. [DOI]
- [35] Nie XH. A study on the animal husbandry economy in the tang dynasty and the five dynasties[Dissertation]. Xiamen University, 2004. 乜小红. 唐五代畜牧经济研究[学位论文]. 厦门大学, 2004. [DOI]
- [36] Jia ZG. Study on sheep husbandry in tang dynasty. *Agric Hist China*, 2002, 21(1): 47–54. 贾志刚. 唐代羊业研究. *中国农史*, 2002, 21(1): 47–54. [DOI]
- [37] Zhao FP, Wei CH, Zhang L, Liu JS, Wang GK, Zeng T, Du LX. A genome scan of recent positive selection signatures in three sheep populations. *J Integr Agric*, 2016, 15(1): 162–174. [DOI]
- [38] Wang XL, Zhou GX, Li Q, Zhao DF, Chen YL. Discovery of SNPs in *RXFP2* related to horn types in sheep. *Small Rumin Res*, 2014, 116(2–3): 133–136. [DOI]
- [39] Ren X, Yang GL, Peng WF, Zhao YX, Zhang M, Chen

- ZH, Wu FA, Kantanen J, Shen M, Li MH. A genome-wide association study identifies a genomic region for the polycerate phenotype in sheep (*Ovis aries*). *Sci Rep*, 2016, 6: 21111. [DOI]
- [40] He XH, Zhou ZK, Pu YB, Chen XF, Ma YH, Jiang L. Mapping the four-horned locus and testing the polled locus in three Chinese sheep breeds. *Anim Genet*, 2016, 47(5): 623–627. [DOI]
- [41] Gan SQ, Shen M, Li H, Liang YW, Yang JQ, Gao L, Lou SR, Wang XH. Polymorphism of the 60149273th loci on X chromosome among fat tail and thin tail breeds and its gene mapping. *Sci Agric Sinica*, 2013, 46(22): 4791–4799.
甘尚权, 沈敏, 李欢, 梁耀伟, 杨井泉, 高磊, 刘守仁, 王新华. X 染色体 60149273 位点在脂尾(臀)和瘦尾绵羊品种中的多态性及其基因定位. *中国农业科学*, 2013, 46(22): 4791–4799. [DOI]
- [42] Han JL. Comparative proteomics exploring the biological mechanism of large adipose accumulated in tail or rump of fat-tailed sheep[Dissertation]. Chinese Academy of Agriculture Science, 2016.
韩吉龙. 脂尾型绵羊尾部脂肪富集的蛋白质组学研究[学位论文]. 中国农业科学院, 2016. [DOI]
- [43] Wei CH, Wang HH, Liu G, Wu MM, Cao JX, Liu Z, Liu RZ, Zhao FP, Zhang L, Lu J, Liu CS, Du LX. Genome-wide analysis reveals population structure and selection in Chinese indigenous sheep breeds. *BMC Genomics*, 2015, 16: 194. [DOI]
- [44] Wang ZP, Zhang H, Yang H, Wang SZ, Rong EG, Pei WY, Li H, Wang N. Genome-wide association study for wool production traits in a Chinese Merino sheep population. *PLoS One*, 2014, 9(9): e107101. [DOI]
- [45] Kang XL. Transcriptome study on the molecular mechanism of curly coat phenotype in Chinese Tan sheep [Dissertation]. China Agricultural University, 2013.
康晓龙. 基于转录组学滩羊卷曲被毛形成的分子机制研究[学位论文]. 中国农业大学, 2013. [DOI]
- [46] Li HT, Zeng XC, Zhang WX, Zhao HX, Hui WQ, Liu G, Luo Y, Ban Q, Zhao ZS, Jia B. Analysis of the relationship between polymorphism/mRNA expression levels of *MC1R* and *ASIP* and coat color phenotype in Kazakh sheep. *Acta Vet Et Zootech Sin*, 2013, 44(3): 366–375.
李洪涛, 曾献存, 张文祥, 赵海璇, 惠文巧, 刘钢, 罗燕, 班谦, 赵宗胜, 贾斌. 哈萨克绵羊 *MC1R* 和 *ASIP* 基因多态性及表达量与被毛颜色表型相关性的研究. *畜牧兽医学报*, 2013, 44(3): 366–375. [DOI]
- [47] Ma SH, Li YN, He XY, Wang HD, Yang L, Dong CS. POMC expression and localization in sheep skin with different coat color. *Sci Agric Sinica*, 2015, 48(9): 1818–1824.
马淑慧, 李亚楠, 赫晓燕, 王海东, 杨磊, 董常生. POMC 在不同毛色绵羊皮肤中的表达与定位. *中国农业科学*, 2015, 48(9): 1818–1824. [DOI]
- [48] Zhang L, Ma XM, Xuan JL, Wang HH, Yuan ZH, Wu MM, Liu RZ, Zhu CY, Wei CH, Zhao FP, Du LX. Identification of *MEF2B* and *TRHDE* gene polymorphisms related to growth traits in a new Ujumqin Sheep population. *PLoS One*, 2016, 11(7): e0159504. [DOI]
- [49] Ma XM, Guan L, Xuan JL, Wang HH, Yuan ZH, Wu MM, Liu RZ, Zhu CY, Wei CH, Zhao FP, Du LX, Zhang L. Effect of polymorphisms in the *CAMKMT* gene on growth traits in Ujumqin Sheep. *Anim Genet*, 2016, 47(5): 618–622. [DOI]
- [50] Zhu ZS. Study of BMPR-IB gene as candidate gene for prolificacy in Hu sheep and optimization of molecular detection methods for it[Dissertation]. Northwest A&F University, 2016.
祝振硕. 湖羊多胎性状候选基因 BMPR-IB 多态性研究及检测技术优化[学位论文]. 西北农林科技大学, 2016. [DOI]
- [51] Li GL. Polymorphism analysis of several functional genes which relates to sheep's reproductive traits [Dissertation]. Shihezi University, 2008.
李广录. 绵羊繁殖性状相关的几个功能基因的多态性分析[学位论文]. 石河子大学, 2008. [DOI]
- [52] Zhang J, Zhang LP, Lian ZX, Wu JP, Wang XR, Zhang ZJ. Study of PGR-exon 4 as a candidate gene for fecundity in Small Tail Han sheep. *China Anim Husb Vet Med*, 2008, 35(10): 50–53.
张娟, 张利平, 连正兴, 吴建平, 王欣荣, 张子军. 孕酮受体基因外显子 4 作为小尾寒羊多胎候选基因的研究. *中国畜牧兽医*, 2008, 35(10): 50–53. [DOI]
- [53] Tian J. Effects of *MyoG*, *H-FABP*, *LPL* genes on meat production and meat quality in two Xinjiang sheep breeds[Dissertation]. Xinjiang Agricultural University, 2014.
田佳. *MyoG*、*H-FABP*、*LPL* 基因对新疆两个地方绵羊品种产肉量及肉质的影响[学位论文]. 新疆农业大学, 2014. [DOI]
- [54] Qiao Y, Huang ZG, Li QF, Liu ZS, Hao CL, Shi GQ, Dai R, Xie Z. Developmental changes of the *FAS* and *HSL* mRNA expression and their effects on the content of intramuscular fat in Kazak and Xinjiang sheep. *J Genet Genomics*, 2007, 34(10): 909–917. [DOI]

- [55] Pan ZY, He XY, Wang XY, Guo XF, Cao XH, Hu WP, Di R, Liu QY, Chu MX. Selection signature in domesticated animals. *Hereditas (Beijing)*, 2016, 38(12): 1069–1078.
潘章源, 贺小云, 王翔宇, 郭晓飞, 曹晓涵, 胡文萍, 狄冉, 刘秋月, 储明星. 家养动物选择信号研究进展. *遗传*, 2016, 38(12): 1069–1078. [DOI]
- [56] Yang SH. Genetic effects analysis and functional verification of *TRIB3* and *SAA* associated with milk production traits in Chinese Holstein [Dissertation]. China Agricultural University, 2015.
杨少华. 中国荷斯坦牛 *TRIB3* 和 *SAA* 家族基因对产奶性状的遗传效应分析及功能验证[学位论文]. 中国农业大学, 2015. [DOI]
- [57] Lv FH, Agha S, Kantanen J, Colli L, Stucki S, Kijas JW, Joost S, Li MH, Marsan PA. Adaptations to climate-mediated selective pressures in sheep. *Mol Biol Evol*, 2014, 31(12): 3324–3343. [DOI]
- [58] Yang J, Li WR, Lv FH, He SG, Tian SL, Peng WF, Sun YW, Zhao YX, Tu XL, Zhang M, Xie XL, Wang YT, Li JQ, Liu YG, Shen ZQ, Wang F, Liu GJ, Lu HF, Kantanen J, Han JL, Li MH, Liu MJ. Whole-genome sequencing of native sheep provides insights into rapid adaptations to extreme environments. *Mol Biol Evol*, 2016, 33(10): 2576–2592. [DOI]
- [59] 马丽娜, 马青, 马小明, 杨炜迪, 李颖康. 宁夏地方绵羊品种 mtDNA D-loop 环序列遗传多样性与起源研究. *黑龙江畜牧兽医*, 2014, (1): 57–59. [DOI]
- [60] Wang KH, Jin H, Jiang L, He XF, Yu JG, Jiang XS, Xu YO. Phylogeny evolution of Tibetan sheep and Xinjiang fine-wool sheep, Aletai sheep based on the analysis of mtDNA *D-loop* gene sequences. *China Anim Husb Vet Med*, 2014, 41(1): 160–166.
王康环, 金红, 蒋利, 何孝凡, 於建国, 蒋小松, 徐亚欧. 藏系绵羊、新疆细毛羊及阿勒泰羊 mtDNA D-loop 基因序列分析及系统进化研究. *中国畜牧兽医*, 2014, 41(1): 160–166. [DOI]
- [61] Wang SF, Li J, Wang YT. Genetic diversity and phylogeny analysis of Duolang sheep based on mitochondrial DNA-loop variation. *Curr Biotechnol*, 2014, 4(6): 429–434.
王世锋, 李静, 王玉涛. 多浪羊 mtDNA D-loop 区遗传多样性及系统发育分析. *生物技术进展*, 2014, 4(6): 429–434. [DOI]
- [62] 马丽娜, 马青, 李颖康. 宁夏滩羊 mtDNA Cyt b 基因遗传多样性分析. *黑龙江畜牧兽医*, 2014, (3): 66–67. [DOI]
- [63] Dulik MC, Osipova LP, Schurr TG. Y-chromosome variation in Altaian Kazakhs reveals a common paternal gene pool for Kazakhs and the influence of Mongolian expansions. *PLoS One*, 2011, 6(3): e17548. [DOI]
- [64] Yue YR, Yuan XH, Zhou L, Chen YE, Ma RL, Gao JF. Genetic diversity of microsatellite in MHC region among seven sheep breeds in Xinjiang. *J Shihezi Univ (Nat Sci)*, 2014, 32(4): 438–443.
岳远瑞, 袁晓航, 周路, 陈月娥, 马润林, 高剑峰. 新疆 7 个绵羊品种 MHC 区段微卫星遗传多样性的分析. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2014, 32(4): 438–443. [DOI]
- [65] Wang YL, Li JX, Mao DG, Wang HL, Li YX, Qian Y, Meng CH, Cao SX. Analysis of genetic diversity on microsatellite in six sheep breeds. *China Anim Husb Vet Med*, 2014, 41(4): 174–179.
王亚磊, 李静心, 茆达干, 王慧利, 李隐侠, 钱勇, 孟春花, 曹少先. 6 个绵羊品种微卫星多样性分析. *中国畜牧兽医*, 2014, 41(4): 174–179. [DOI]
- [66] Yang M. Genetic diversity analysis of fine wool sheep populations based on microsatellite markers [Dissertation]. Gansu Agricultural University, 2014.
杨敏. 中国细毛羊群体遗传多样性分析[学位论文]. 甘肃农业大学, 2014. [DOI]
- [67] Han X, Liu CS, Liu G, Zhao CJ, Meng F. Study on genetic diversity of D-loop region of mitochondrial DNA of domestic sheep in China. *Chin J Anim Sci*, 2015, 51(7): 10–15.
韩旭, 刘丑生, 刘刚, 赵春江, 孟飞. 中国地方绵羊线粒体 DNA D-loop 区遗传多样性研究. *中国畜牧杂志*, 2015, 51(7): 10–15. [DOI]
- [68] Chao Y, Mao XR, Lei LY, Qi SR, Wang ZY, Zhang JX, Qi DL. Genetic structure and diversity of Tibetan sheep in Qinghai province inferred from mitochondrial DNA D-loop sequence. *Acta Ecol Anim Dom*, 2015, 36(10): 16–21.
晁燕, 毛学荣, 雷良煜, 祁世荣, 王志有, 张军霞, 祁得林. 藏系绵羊 mtDNA 遗传结构及多样性研究. *家畜生态学报*, 2015, 36(10): 16–21. [DOI]
- [69] Wang SF, Xie F, Zhan JL, Wang YT, Zhang XY. mtDNA D-loop-based on phylogenetic study of Xinjiang local sheep breeds to wild sheep. *Acta Ecol Anim Dom*, 2015, 36(2): 12–15, 53.
王世锋, 谢芳, 詹建立, 王玉涛, 张秀英. 基于 mtDNA D-loop 区序列的野绵羊与新疆地方绵羊的系统发育研究. *家畜生态学报*, 2015, 36(2): 12–15, 53. [DOI]

- [70] Wang YT, Xu L, Yan W, Li SB, Wang JQ, Liu X, Hu J, Luo YZ. Y chromosomal haplotype characteristics of domestic sheep (*Ovis aries*) in China. *Gene*, 2015, 565(2): 242–245. [DOI]
- [71] Zhang YH, Wang LM, Wang CH, Zhao XW, Ding XP, Zhou P. Microsatellite analysis of the genetic diversity in six sheep breeds in Xinjiang. *J Shihezi Univ (Nat Sci)*, 2015, 33(5): 558–562.
张烨华, 王立民, 王聪慧, 赵兴旺, 丁新平, 周平. 6 个绵羊品种微卫星多态性分析. 石河子大学学报(自然科学版), 2015, 33(5): 558–562. [DOI]
- [72] Guangxin E, Zhao YJ, Na RS, Ma YH, Zhang JH, Chen LP, Qiu XY, Zhao ZQ, Sun YW, Wu X, Huang YF. Meta-analysis evidence of maternal lineages in Chinese Tibetan sheep using mtDNA D-loop panel. *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapp, Seq, Anal*, 2017, 28(4): 579–583. [DOI]
- [73] Qi P. The application of mtDNA D-loop sequence polymorphism in searching for sheep genetic resources in Sichuan province[Dissertation]. Sichuan Agricultural University, 2016.
亓鹏. 利用 mtDNA D-Loop 序列多态性挖掘四川绵羊遗传资源[学位论文]. 四川农业大学, 2016. [DOI]
- [74] Liu G, Du L, Lu J, Feng HY, Han X, He L, Ha F, Liu CS. The genetic diversity and phylogenetic relationship among Chinese main indigenous sheep (*Ovis aries*) in southwest regions based on *Cytb* gene. *J Agric Biotechnol*, 2016, 24(5): 678–688.
刘刚, 杜玲, 陆健, 冯海永, 韩旭, 何丽, 哈福, 刘丑生. 中国西南地区主要地方绵羊 *Cytb* 基因遗传多样性及系统进化的研究. 农业生物技术学报, 2016, 24(5): 678–688. [DOI]
- [75] 晁燕, 祁世荣, 张延生. 青海藏系绵羊高原型与山谷型类群的遗传多样性和分化研究. 黑龙江畜牧兽医, 2016, (11): 102–104. [DOI]
- [76] Wang SF, Cai JQ, Shao XJ, Wang YT, Zhan JL, Zhang XY. Phylogenetic study based on the *cytb* gene of *O. a. poloi* and Xinjiang local sheep. *Biotechnology*, 2016, 26(1): 48–52.
王世锋, 蔡佳麒, 沙晓娟, 王玉涛, 詹建立, 张秀英. 基于 *cytb* 基因分析帕米尔盘羊和新疆地方家绵羊的系统发育. 生物技术, 2016, 26(1): 48–52. [DOI]
- [77] Ning LQ, Gulnar H, Mahmut H. Genetic diversity and origin of Xinjiang domestic sheep (*Ovis aries*) analyzed by *Cytb* gene. *Southwest China J Agric Sci*, 2016, 29(12): 3001–3008.
宁礼群, 古丽娜·艾山, 马合木提·哈力克. 新疆地方绵羊 *Cytb* 基因遗传多样性与起源研究. 西南农业学报, 2016, 29(12): 3001–3008. [DOI]
- [78] Qiu XY, Huang YF, Zhao YJ, Na RS. Microsatellite analysis of six Chinese indigenous sheep breeds. *China Anim Husb Vet Med*, 2016, 43(4): 1024–1031.
邱小宇, 黄勇富, 赵永聚, 娜日苏. 中国 6 个地方绵羊品种的微卫星分析. 中国畜牧兽医, 2016, 43(4): 1024–1031. [DOI]
- [79] Chen LP, Huang YF, Zhao YJ, E GX, Na RS. The genetic diversity of six Chinese sheep breeds by six microsatellite markers. *Biotechnol Bull*, 2016, 32(5): 91–98.
陈李鹏, 黄勇富, 赵永聚, 俄广鑫, 娜日苏. 采用 6 个微卫星位点研究 6 个绵羊品种遗传多样性. 生物技术通报, 2016, 32(5): 91–98. [DOI]
- [80] Yuan ZH, Wang HH, Hu SJ, Zhu CY, Zhao FP, Zhang L, Du LX, Wei CH. Population structure analysis of Chinese indigenous sheep by 50K chip data. *Acta Vet Et Zootech Sin*, 2016, 47(5): 899–908.
袁泽湖, 王慧华, 胡师金, 朱才业, 赵福平, 张莉, 杜立新, 魏彩虹. 利用 50K 芯片数据分析中国 11 个地方绵羊群体的遗传结构. 畜牧兽医学报, 2016, 47(5): 899–908. [DOI]
- [81] E GX, Huang YF, Zhao YJ, He JN. Genetic diversity of three Chinese native sheep breeds. *Russ J Genet*, 2017, 53(1): 118–127. [DOI]
- [82] Xu JL, Wang Y, Hou M, Li Q. Progression detection methods of SNP. *Mol Plant Breed*, 2015, 13(2): 475–482.
许家磊, 王宇, 后猛, 李强. SNP 检测方法的研究进展. 分子植物育种, 2015, 13(2): 475–482. [DOI]
- [83] Vignal A, Milan D, SanCristobal M, Eggen A. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genet Sel Evol*, 2002, 34(3): 275–305. [DOI]
- [84] Wang XL, Ma YZ, Bou S. Progress in detection methods of single nucleotide polymorphism. *Biotechnol Bull*, 2006, (6): 64–67.
王晓玲, 马玉珍, 旭日干. 单核苷酸多态性检测技术的研究进展. 生物技术通报, 2006, (6): 64–67. [DOI]
- [85] Liu JS. Genome wide CNV association with partial traits in sheep[Dissertation]. Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012.
刘佳森. 绵羊全基因组 CNV 与部分性状的关联分析[学位论文]. 中国农业科学院, 2012. [DOI]
- [86] Liu JS, Zhang L, Xu LY, Ren HX, Lu J, Zhang XN, Zhang SF, Zhou XL, Wei CH, Zhao FP, Du LX. Analy-

- sis of copy number variations in the sheep genome using 50K SNP BeadChip array. *BMC Genomics*, 2013, 14: 229. [DOI]
- [87] Ma YJ, Zhang QW, Lu ZH, Zhao XX, Zhang Y. Analysis of copy number variations by SNP50 BeadChip array in Chinese sheep. *Genomics*, 2015, 106(5): 295–300. [DOI]
- [88] Liu JS, Zhang L, Li YH, Zhao FP, Wei CH, Du LX. Genomic characteristics of copy number variations in Sunite sheep. *China Anim Husb Vet Med*, 2013, 40(10): 173–178.
刘佳森, 张莉, 李蕴华, 赵福平, 魏彩虹, 杜立新. 苏尼特羊拷贝数变异的基因组分布特征研究. *中国畜牧兽医*, 2013, 40(10): 173–178. [DOI]
- [89] Zhu CY, Fan HY, Yuan ZH, Hu SJ, Ma XM, Xuan JL, Wang HW, Zhang L, Wei CH, Zhang Q, Zhao FP, Du LX. Genome-wide detection of CNVs in Chinese indigenous sheep with different types of tails using ovine high-density 600K SNP arrays. *Sci Rep*, 2016, 6: 27822. [DOI]
- [90] Jiang Y, Xie M, Chen WB, Talbot R, Maddox JF, Faraut T, Wu CH, Muzny DM, Li YX, Zhang WG, Stanton JA, Brauning R, Barris WC, Hourlier T, Aken BL, Searle SMJ, Adelson DL, Bian C, Cam GR, Chen YL, Cheng SF, DeSilva U, Dixon K, Dong Y, Fan GY, Franklin IR, Fu SY, Fuentes-Utrilla P, Guan R, Highland MA, Holder ME, Huang GD, Ingham AB, Jhangiani SN, Kalra D, Kovar CL, Lee SL, Liu WQ, Liu X, Lu CX, Lv T, Mathew T, McWilliam S, Menzies M, Pan SK, Robelin D, Servin B, Townley D, Wang WL, Wei B, White SN, Yang XH, Ye C, Yue YJ, Zeng P, Zhou Q, Hansen JB, Kristiansen K, Gibbs RA, Flicek P, Warkup CC, Jones HE, Oddy VH, Nicholas FW, McEwan JC, Kijas JW, Wang J, Worley KC, Archibald AL, Cockett N, Xu X, Wang W, Dalrymple BP. The sheep genome illuminates biology of the rumen and lipid metabolism. *Science*, 2014, 344(6188): 1168–1173. [DOI]
- [91] Hou CL. Preliminary assembly of Mongolian sheep genome and transcriptome analyses of cold tolerance in Mongolian sheep [Dissertation]. Inner Mongolia Agricultural University, 2014.
侯成林. 蒙古羊全基因组测序及基于转录组分析的抗寒性状遗传基础研究[学位论文]. 内蒙古农业大学, 2014. [DOI]
- [92] Wood NJ, Phua SH. Variation in the control region sequence of the sheep mitochondrial genome. *Anim Genet*, 1996, 27(1): 25–33. [DOI]
- [93] Hiendleder S, Lewalski H, Wassmuth R, Janke A. The complete mitochondrial DNA sequence of the domestic sheep (*Ovis aries*) and comparison with the other major ovine haplotype. *J Mol Evol*, 1998, 47(4): 441–448. [DOI]
- [94] Guo J, Du LX, Ma YH, Guan WJ, Li HB, Zhao QJ, Li X, Rao SQ. A novel maternal lineage revealed in sheep (*Ovis aries*). *Anim Genet*, 2005, 36(4): 331–336. [DOI]
- [95] Meadows JRS, Cemal I, Karaca O, Gootwine E, Kijas JW. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of the Near East. *Genetics*, 2007, 175(3): 1371–1379. [DOI]
- [96] Singh S, Kumar S Jr, Kolte AP, Kumar S. Extensive variation and sub-structuring in lineage A mtDNA in Indian sheep: genetic evidence for domestication of sheep in India. *PLoS One*, 2013, 8(11): e77858. [DOI]
- [97] Bao PJ, Luo YZ, Cheng SR, Zeng YF. Analysis on genetic diversity of mtDNA D-loop in five Chinese sheep populations. *Acta Ecol Anim Domast*, 2008, 29(6): 17–21.
包鹏甲, 罗玉柱, 成述儒, 曾玉峰. 中国五个绵羊群体 mtDNA D—环遗传多样性研究. *家畜生态学报*, 2008, 29(6): 17–21. [DOI]
- [98] Cheng SR, Han JL, Hanotte O, Luo YZ. Genetic diversity of Chinese domestic sheep using mitochondrial DNA D-loop. *J Gansu Agric Univ*, 2005, 40(4): 440–447.
成述儒, 韩建林, Hanotte O, 罗玉柱. 中国绵羊群体 mtDNA D-Loop 的遗传多样性分析. *甘肃农业大学学报*, 2005, 40(4): 440–447. [DOI]
- [99] Chen SY, Duan ZY, Sha T, Xiangyu JG, Wu SF, Zhang YP. Origin, genetic diversity, and population structure of Chinese domestic sheep. *Gene*, 2006, 376(2): 216–223. [DOI]
- [100] Wang X, Ma YH, Chen H. Analysis of the genetic diversity and the phylogenetic evolution of Chinese sheep based on Cyt *b* gene sequences. *Acta Genet Sinica*, 2006, 33(12): 1081–1086. [DOI]
- [101] Wang X, Ma YH, Chen H, Guan WJ. Genetic and phylogenetic studies of Chinese native sheep breeds (*Ovis aries*) based on mtDNA D-loop sequences. *Small Rumin Res*, 2007, 72(2–3): 232–236. [DOI]
- [102] Zhao QJ. Origin, genetic diversity and conservation of Chinese sheep populations [Dissertation]. Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2007.
赵倩君. 中国部分绵羊群体的起源、遗传多样性及保护研究[学位论文]. 中国农业科学院, 2007. [DOI]

- [103] Zhao EH, Yu Q, Zhang NY, Kong DY, Zhao YJ. Mitochondrial DNA diversity and the origin of Chinese indigenous sheep. *Trop Anim Health Prod*, 2013, 45(8): 1715–1722. [DOI]
- [104] Li DY, Li JY, Yang JT, Zang RX, Li ZZ, Yan JP, Wu CL. Sequence and polymorphism analysis of mtDNA D-loop and Cytb region of Lanzhou fat tailed sheep. *J Trad Chin Vet Med*, 2011, 13(5): 14–17.
李栋元, 李景云, 杨具田, 臧荣鑫, 李贞子, 严建鹏, 武春丽. 兰州大尾羊 mtDNA D-loop 和 Cytb 区序列分析与多态性研究. *中兽医医药杂志*, 2011, 13(5): 14–17. [DOI]
- [105] Cheng J, Wang Y, Fu CX, Xie D, Fei DP, Wu JB. Genetic diversity of Tibetan sheep (*Jialuo population*) using mitochondrial DNA D-loop. *J Southwest Univ National (Nat Sci Ed)*, 2008, 34(5): 949–954.
程鉴, 王永, 傅昌秀, 谢德, 费道平, 吴锦波. 草地藏系绵羊贾洛类群 mtDNA D-loop 区遗传多样性的研究. *西南民族大学学报(自然科学版)*, 2008, 34(5): 949–954. [DOI]
- [106] Guan S, He XH, Pu YB, Ye SH, Guan WJ, Ma YH. Study on mtDNA genetic diversity and phylogeny evolution of 5 indigenous sheep populations in Southwest China. *Acta Vet Et Zootech Sin*, 2007, 38(3): 219–224.
管松, 何晓红, 浦亚斌, 叶绍辉, 关伟军, 马月辉. 中国西南地区 5 个地方绵羊群体 mtDNA 遗传多样性及系统进化研究. *畜牧兽医学报*, 2007, 38(3): 219–224. [DOI]
- [107] Zhao YJ, Zhao EH, Zhang NY, Duan CW. Mitochondrial DNA diversity, origin, and phylogenetic relationships of three Chinese large-fat-tailed sheep breeds. *Trop Anim Health Prod*, 2011, 43(7): 1405–1410. [DOI]
- [108] Zhao QJ, Guan WJ, Qiao HY, Meng XR, Han JL, Li XC, He XH, Pu YB, Ma YH. Phylogenetics of domestic sheep and multi-horned sheep based on cytb gene. *Sci Agric Sinica*, 2010, 43(14): 3005–3011.
赵倩君, 关伟军, 乔海云, 孟详人, 韩建林, 李向臣, 何晓红, 浦亚斌, 马月辉. 基于 cytb 基因探讨家绵羊和多角绵羊的系统发育. *中国农业科学*, 2010, 43(14): 3005–3011. [DOI]
- [109] Wu CH, Zhang YP, Bunch TD, Wang S, Wang W. Mitochondrial control region sequence variation within the argali wild sheep (*Ovis ammon*): evolution and conservation relevance. *Mammalia*, 2003, 67(1): 109–118. [DOI]
- [110] Xu SY, Chen HP, Dang RH, Lan XY, Chen H, Lei CZ. Research progress on molecular genetic diversity of livestock Y chromosome. *Acta Ecol Anim Dom*, 2014, 35(2): 1–5.
徐舒远, 陈和平, 党瑞华, 蓝贤勇, 陈宏, 雷初朝. 家畜 Y 染色体分子遗传多样性研究进展. *家畜生态学报*, 2014, 35(2): 1–5. [DOI]
- [111] Han L. Mitochondrial DNA analysis of sheep and goats from the eastern Zhou period cemeteries in Inner Mongolia [Dissertation]. Jilin University, 2010.
韩璐. 内蒙古东周时期绵羊和山羊的线粒体 DNA 研究[学位论文]. 吉林大学, 2010. [DOI]
- [112] Ginja C, Da Gama LT, Penedo MCT. Y chromosome haplotype analysis in Portuguese cattle breeds using SNPs and STRs. *J Hered*, 2009, 100(2): 148–157. [DOI]
- [113] Zhang G, Vahidi SM, Ma YH, Han JL. Limited polymorphisms of two Y-chromosomal SNPs in Chinese and Iranian sheep. *Anim Genet*, 2012, 43(4): 479–480. [DOI]
- [114] Zhang M, Peng WF, Yang GL, Lv FH, Liu MJ, Li WR, Liu YG, Li JQ, Wang F, Shen ZQ, Zhao SG, Hehua E, Marzanov N, Murawski M, Kantanen J, Li MH. Y chromosome haplotype diversity of domestic sheep (*Ovis aries*) in northern Eurasia. *Anim Genet*, 2014, 45(6): 903–907. [DOI]
- [115] Xie YL, Qin F, Li WH, Li FD, Yue XP. Review on identification of ovine Y-chromosome genes and their application in sheep paternal origin research. *Acta Ecol Anim Dom*, 2017, 38(1): 7–12.
谢云龙, 秦芳, 李万宏, 李发弟, 乐祥鹏. 绵羊 Y 染色体基因鉴定及其与父系起源的研究进展. *家畜生态学报*, 2017, 38(1): 7–12. [DOI]
- [116] Xiong Y, Xv YO. Evolution analysis the Tibetan sheep ZFX/ZFY gene fragment. *Biotechnology*, 2010, 20(6): 1–5.
熊勇, 徐亚欧. 藏系绵羊 ZFX/ZFY 基因片段进化分析. *生物技术*, 2010, 20(6): 1–5. [DOI]
- [117] Ma YH, Chen YC, Feng WQ, Wang DY. Germplasm of Chinese domestic animals and their conservation. *Rev China Agric Sci Technol*, 2002, 4(3): 37–42.
马月辉, 陈幼春, 冯维祺, 王端云. 中国家养动物种质资源及其保护. *中国农业科技导报*, 2002, 4(3): 37–42. [DOI]
- [118] Zhang Y. Analysis of genetic diversity and population structure of some Chinese domestic duck breeds [Dissertation]. Yangzhou University, 2014.
张扬. 我国部分地方鸭品种遗传多样性与群体结构分析[学位论文]. 扬州大学, 2014. [DOI]