

Animal welfare, etológia és tartástechnológia



Animal welfare, ethology and housing systems

Volume 4

Issue 2

Különszám

Gödöllő
2008



A SZAPORASÁG GENETIKAI ALAPJAI EMLŐS HÁZIÁLLATOKBAN (IRODALMI ÁTTEKINTÉS)

Zöldág László

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Állattenyésztési, Takarmányozási és Laborállat-tudományi Intézet, Állattenyésztési és Genetikai Osztály
1078 Budapest, István u. 2.
Zoldag.Laszlo@aotk.szie.hu

Összefoglalás

A Szerző az emlős háziállatokban feltárt fontosabb genetikai hátterű szaporasági géneket és markereket ismerteti. A lóban, elsősorban egyes telivér kancavonalakban öröklődő ikerellés a lótenyésztésben nem kívánatos kóros jellegnek minősül. A szarvasmarha ikerellése a húsmarha előállításban gazdaságilag hatékony értékmérő lehet. Az ovulációs rátára végzett szelekció ezért eredményes, és a módszerrel az állományok ikerellési gyakorisága akár 35%-ra is növelhető. Szarvasmarhában, több kromoszómán is (BTA1, BTA5, BTA7, BTA9, BTA10, BTA11, BTA12, BTA15, BTA19, BTA23), génműködések (IGF1 lokusz polimorf alléljai) és mikroszatellitákat lokalizáltak az ikerovulációval és a szaporasággal kapcsolatban. Juhokban az iker és a többes ellésekért autoszomális (6-os kromoszómán) és X-hez kötött öröklődésű nagyhatású polimorf génmutációk (BMP15, BMPR-1B) a felelősek. A szaporasági géneket eredményesen alkalmazzák az új szapora juhtípusok és fajták előállításában. Sertésben az alomszám sokgénés mennyiségi jelleg, amelyre a gyenge öröklődhetőség miatt a szelekció csak kis hatékonysággal működik. A sertés számos kromoszómáján a nagyobb alomszámmal összefüggésben több DNS-markert (SSC4, SSC8, SSC13, SSC15) és nagyhatású szaporasági gént (ösztrogén-ESR, prolaktin-PRLR, GnRHR receptor, eritropoetin lokuszokat, SSC1, SSC16) mutattak ki.

Kulcsszavak: Ikerellés, szaporaság, háziállatok, szaporasági gén, reprodukciós marker

Genetic aspects of prolificacy in mammalian domestic animals

Abstract

The most significant major genes and markers of prolificacy are reviewed in mammalian domestic animals. Twinning in horse breeding, occurring mainly in several thoroughbred broodmare lines, seems to be of hereditary nature and is regarded as an undesired pathological trait. Economically the twinning in beef production might be an efficient characteristic. Therefore, selection for ovulation rate is successful, and using this method the population frequency of twinning may be increased up to 35% as well. In cattle several major genes (polymorphic alleles of IGF1 locus) and DNA markers were localized related to twin ovulation and prolificacy on several chromosomes (BTA1, BTA5, BTA7, BTA9, BTA10, BTA11, BTA12, BTA15, BTA19, BTA23). In sheep autosomal (6. chromosome) and X-linked polymorphic major gene mutations (BMP15, BMPR-1B) are responsible for higher twinning rate and multiple births. Fecundity genes are successfully used in breeding of new prolific sheep breeds and types. Litter size of sows is a typical quantitative trait inherited by numerous genes for which the selection has only a poor response due to its low heritability. On numerous porcine chromosomes several DNA-markers (SSC4, SSC8, SSC13, SSC15) and prolificacy major genes (estrogen-ESR and prolaktin-PRLR, GnRHR receptor, erythropoietin loci, SSC1, SSC16) were located in association for higher litter size.

Keywords: twinning, prolificacy, domestic animals, prolificacy gene, reproduction marker



Irodalmi áttekintés

A szaporaság jellemzően *nőivar által meghatározott*, de hímek által is örökített mennyiségi jelleg, öröklődhetőségi értéke a legtöbb fajban közismerten alacsony. A hústermelési értékmérők a szaporasággal általában negatív korrelációban állnak.

Az utóbbi évek kutatásai a szaporaság genetikai alapjainak meghatározottsága tekintetében, egyes háziállatokban nagyhatású szaporasági géneket, másokban sokgénés DNS alapú markereket (QTL-eket) tártak fel, amelyekre végzett szelekció a gyorsabb genetikai előrehaladás lehetőségét kínálja.

A ló ikervemhessége

Az *ikervemhesség és -elés* a telivér, a quarterhorse, más melegvérű és félvér lófajták, és nagyon ritkán a pónik, valamint hidegvérű lovak tenyésztésének napjainkban is reális gondja, jelentős pre- és perinatális veszteséget okozó *genetikai terheltség*. A jellemzően unipara lóban az ikerelés egyértelműen nemkívánatos, kóros tulajdonság. Kivételesnek minősülő esetekben (10–30%-ban) az ikercsikókat a kanca kihordhatja, legtöbbször azonban az ikervemhesség szabályos vemhességként észrevétlen marad és csak a vetélés ill. a koraellés hívja fel rá a figyelmet. A kihordott és megszületett ikercsikók kis hányada életben maradhat, fölnevelhető, sőt több éves kort is elérhetnek és akár tréningbe is foghatók, versenypályán azonban jelentős eredményt csak kivételesen érhetnek el. Azon ritka esetekben, amikor mindkét csikó élve megszületik, többnyire mindkettő alulfejlett, össztömegük alig haladja meg a normális csikóét és az ikerk egyike vagy mindkettő, az ellést követően rövid időn belül rendszerint elpusztul.

A legtöbb ikervemhességi hajlamot mutató kanca genetikai és verseny- ill. sportteljesítmény alapján értékesnek tekinthető, ezért a legtöbb tenyésztő legalább egyszer egy kiugró csikót szeretne tőle nyerni. Így magától értetődő a hajlamot hordozó gének megőrzése és fenntartása a telivér állományokban. A telivértenyésztés hazájában, Newmarketben (Anglia) nagyon magas, 7,2%-os az ikervemhességi arány. A világ legnagyobb telivértenyésztői közé tartozó Ausztráliában 7,8%-os ikerellést írtak le, Lengyelországban 3,3%, Németországban 2,5%-os a gyakoriság. Magyarországon a volt Szenttamási Ménesben az ikerelés 4%-os gyakorisággal jelentkezett és az összes vetéléseken belül 23 % volt az ikervetélések aránya (Zöldág és mtsai, 2001). A kanca aszinkron vagy szinkronzajló kettős ovulációból produkál különpetéjű ikreket (Cassady és mtsai, 2001).



Csak mintegy minden ötödik ikerovuláció ismerhető fel később ikervemhesség, vagy ikermagzatok vetélése, esetleg ellése formájában. A genetikai lehetőség már a vemhesség kezdetén, közvetlenül a megtermékenyülés körüli és az intrauterin migráció időszakában közel egyötödére csökken (Ginter, 1989).

A *kimérizmus* és a *freemartinizmus* az ikercsikóknál nem jellemző. A genetikai hajlam mellett az ikervemhesség *környezeti tényezőkkel, főleg takarmányozási és anyai hatásokkal* (intrauterin táplálással, méhkapacitással), és életkorral is összefügg. Ezek közül a legnagyobb szerepe a kanca minőségi takarmányozásának (plusz energia, flushing) van. A lótenyésztők alkalmazzák a flushing jótékony hatását, így egyben esélyt adnak a tulajdonságot genetikailag hordozó kancáknak az ikerovuláció és az ikervemhesség kialakulására.

Az ikervemhesség kancacsaládokon belüli öröklődése pedigre-diagrammok vizsgálata alapján nagyon jól nyomon követhető, DNS-markereit napjainkban sem ismerjük. Ellene, értékes kancáknál, genetikai (szelekciós) és nem genetikai módszerekkel (szaporodásbiológiai gondozással, abortáltatással, embriólezúzással) eredményesen védekezhetünk.

A szarvasmarha ikervemhessége

A szarvasmarha ritka (1-4% közötti) ikerellését *számos környezeti tényező* (elsősorban takarmányozási, klimatikus és szezonális) *befolyásolja*. Tavaszi és őszi hónapokban ill. a kor előrehaladtával és a laktációk számának növekedésével gyakoribb az ikerellés, az üszők 1%-os ikerellése, az idősebb teheneknél akár a 10%-ot is elérheti. A legtöbb ikerborjú kettős és többes ovulációból származó különpetéjű iker. A spontán embriófeleződésből adódó egypetéjű klónikrek szarvasmarhában is ritkák, arányuk 10% alatt marad (Cady és Van Vleck, 1978, Gregory és mtsai, 1977, Gregory és mtsai, 1990). A nagy tejtermelés (felfokozott anyagcsere, minőségi takarmányozás, fokozott ösztadiol és FSH termelődés) és az ikerellés között szignifikáns összefüggést állapítottak meg (Fricke és Wiltbank, 1999, Komisarek és Dorynek, 1996, Wiltbank és mtsai, 2000). Az ikerborjak több mint 90%-ában kimérizmus, a különmeműeknél *freemartinizmus* jelentkezik (Kovács, 1996).

Az ikervemhesség a tejtermelő állományokban nem kívánatos, míg a hústermelő állományokban sok helyütt üdvözölt tulajdonság, mivel a *hústermelés hatékonyságát* mintegy 24%-kal *növelheti*.

Az ikerellés *számos hátránnyal is jár*, ezek: a gyakoribb nehézellés, az éretlen *magzatburok visszatartása és a méhgyulladás*, a magasabb elléskörüli *borjúelhullás*, az elhúzódó méhinvolúció, üresen állás, *szerviz periódus* és a későbbi *újrafogamzás*.



Az ikerborjak gyakran, mintegy hét nappal korábban jönnek a világra (*koraellés*), ezért *gyengébb életképességűek* (tüdejük éretlen), *kisebbs* és csak nagyobb gondossággal nevelhetők fel. Az ikerborjakat hordó tehenek hajlamosabbak a spontán abortuszra is (Gregory és mtsai, 1977, 1900, 1996).

Az ikerellések aránya húsmarhában *szelekcióval* 1-4%-ról akár 20-25%-ra is növelhető. Szoros (0,75–1,0 közötti) korrelációt mutattak ki az ikerovulációs hajlam és az ikerellések között, az ovulációs ráta ezért alkalmazható az üszők és az üszőutódaiban többes ovulációt hozó tenyészbikák tenyészértékének a meghatározásában. (ikerellés h^2 : 0,01–0,09; ovulációs szám h^2 : 0,34–0,38).

A húsmarhák ovulációs rátára végzett indirekt szelekciójával évi 2%-kal növelhető az ikerellések aránya és húsz év után elérheti ill., meghaladhatja a 35%-ot (Cady és Van vleek, 1978, Gregory és mtsai, 1977, 1900, Van Vleck és mtsai, 1991).

DNS-markerek kimutatása és az ezekre alapozott szelekció (MAS) növelheti a genetikai előrehaladást. A szarvasmarha ikerellésének (ovulációs rátájának) QTL-jeit több kromoszómán (BTA1, BTA5, BTA7, BTA9, BTA10, BTA11, BTA12, BTA15, BTA19, BTA23) is kimutatták ki. Érdekesnek a növekedési hormon egyik közvetítője, a polimorf IGF1 (insulin-like growth factor, somatomedin C) és receptorainak (IGFBP-1, -2, -4, -5, IGF-binding protein) szerepe (Blattman és mtsai, 1996, Kirkpatrick és mtsai, 2000, Komisarek és Dorynek, 1996, Liens és mtsai, 2000, Echterkamp és mtsai, 1990). Az IGF szintézise és szekréciója a növekedési hormon és receptorának kapcsolódásával expresszáldik, pl. a petefészek tüszőiben (téka- és granulózasejtjeiben) és a sárgatestekben. Az IGF1 lokuszát a szarvasmarhában a BTA5-ös kromoszómán mutatták ki. Napjainkban igazolták, hogy szarvasmarhában, juhban és sertésben, a petefészekben zajló tüszőfejlődést és atréziát egy a növekedési hormonból (STH) és receptorából (STHR) ill. az IGF és BMP (bone morphogenetic protein) polimorf növekedési faktorokból álló összetett génműködési rendszer irányítja (<http://ovary.stanford.edu/4>). Az IGF1 a granulózasejtek osztódását és a szteroidok (ösztrogének, progeszteron) bioszintézisét serkenti, a BMP géncsalád és receptora pedig az érett tüsző- és ovulációs számot növelik. Az *ikerellő húsmarha* előállítása napjaink egyik legjelentősebb genetikai és állattenyésztési teljesítményét jelentheti.

A juh iker- és többes ellése

Juhfajták keresztezéseiben (iker- és többes ellő populációkban, többnyire helyi fajtákban) több mendeli öröklést mutató *domináns* szaporasági gént is kimutattak, ezek molekuláris szinten is feltárták. Hatásukat a granulózasejtekben zajló inhibin- és a 17-béta-ösztradiol-szintézis elnyújtásával (mitózis szabályozásával), az FSH termelés elhúzóásával, ill. többszörös tüszőnövekedés és repedés serkentésével, közvetetten fejtik ki.



A többszörös tüszőrepedés gyakorlatilag bárányalom születését eredményezi, mivel a juh méhe több magzat kihordására is alkalmas. (Davis, 2005, Davis és mtsai, 1982, 1991, Galloway és mtsai, 2000, Hanrahan és mtsai, 2004, Souza és Mac Dougal, 2001, Wilson és mtsai, 2001).

Autoszomális szaporasági gén (fekunditás booroola, FecB, BMP-receptor, BMPR-1B, OOA6). A FecB^B gén autoszomális domináns öröklődéséről fenotípusos szinten az ausztrál merinó juhajtában a Booroola farm alomadatai alapján már 1980-ban beszámoltak (Davis és mtsai, 1982, 1991). A szapora merinó anyák gyakran 2–5-ös báránymot is világra hoznak, a bárányok súlya, számuktól függően kisebb (1,5–2,5 kg) és vitalitásuk is gyengébb, ezért felnevelésük nagyobb technológiai fegyelmet igényel. A gént ma már molekuláris módszerekkel, közvetlen géntesztel is vizsgálják.

A heterozigóta jerekben az ovulációs ráta növekedésével ivarzásonként plusz másfél petesejt leválása és ellésenként plusz egy bárány várható. A homozigóták mintegy három extra petesejtet és másfél extra bárányt hoznak (pozitív dózishatás). A génhatást az indiai garole (bengáli törpe) és a szapora jávai merinóban is kimutatták.

X-kromoszómához kötött szaporasági gén (FecX, BMP15, vagy GDF9B, growth differentiation factor). Szapora romney juhajtától származó inverdale állományban (FecX¹) figyeltek fel először a különleges szaporaságra, ahol a heterozigóták szaporák (mintegy 0,6-tal több bárány), a homozigóták a tüszőfejlődés teljes blokkolásával, negatív dózishatás miatt terméketlenek és ovarialis meddőek (10, 18). Más ír és új-zélandi juhajták (ír belclare és galway, új-zélandi inverdale, romney és hanna) szaporaságának és ikerelési hajlamának vizsgálatakor kiderült, hogy az X-hez kötött BMP15 génnek a FecX¹ mellett, további alternatív mutánsai (FecX^B FecX^G FecX^H allélek) is léteznek, amelyek hasonló módon fejtik ki hatásukat. A BMP15-ös génre kezdetben 80-90%-ban megbízható markerteszteket, majd 100%-os pontosságú közvetlen DNS-teszteket dolgoztak ki. A mutáns allélek kombinációi alapján a „kettős heterozigóták” is meddőek. A BMP15-ös és a BMPR-1B génkombinációjú, két eltérő génhelyen valódi kettős heterozigóta anyajuhok viszont nagyon jó szaporaságot, négy fölötti ovulációs számot mutatnak (Davis, 2005, Hanrahan és mtsai, 2004).

További különleges mutáns a szapora coopworth ill. a woodland fajában megtalált mutáció, a FecX2^W gén, amely anyai *genomiális imprintinget* (géninaktiválódást, géncsendesítést) mutat és a szaporaság (kb. 0,25-tel több bárány) csak a gént átörökítő kosok jerke utódaiban mutatkozik meg. A kos homozigóta jerkeutódai is szaporábbak (nem meddőek), mivel az allélek bevérsődésük szerint eltérőek (Davis és mtsai, 2001).



Szapora juhajtókban további szaporasági géneket is kimutattak, pl. a thoca izlandi juhban (FecI^L), a lacaune francia húsjuh változatban (FecL^L), az olkuska lengyel és a belle-ile francia fajtában. Ezek közül egyik-másik azonos lehet a fentiek valamelyikével, de az is lehetséges, hogy általuk újabb szaporasági géneket ismerhetünk meg (Davis, 2005).

Napjainkban, a fenti gének bevitelével, több országban alakítanak ki szapora juhállományokat. Leggyakrabban génhordozó (keletfríz és booroola merinó) kosokkal végeznek cseppvér-keresztezéseket, a szaporaság már az F₁ heterozigóta jerkeállományban megmutatkozik.

A sertés szaporasága és alomszáma

Jó szaporaságú lapály és nagy fehér fajtókban, alomszámra végzett direkt szelekcióval elérhető évi genetikai előrehaladás a legtöbb vizsgálat szerint gyenge (0,03–0,06 malac/alom). Az ilyen jellegeknél a molekuláris markerszelekció (MAS) növelheti a hatékonyságot.

A szaporasággal és az alomszámmal összefüggésben a különféle kromoszómákon (SSC1, SSC4, SSC8, SSC13, SSC15, SSC16) azonosítottak mikroszatellita-markerral vizsgálható QTL-eket (Nezer és mtsai, 1999, Rathje és mtsai, 1997, Rohrer és mtsai, 1999), az ismertebbek:

Ösztrogénreceptorgen (ESR, SSC1): alomszám növelhetőségével összefüggésben, az eddigi vizsgálatok szerint, átlagosan +0,21 malactöbbletet jelenthet. A meishan és a különféle nagy fehér és lapály fajtók keresztezéseiben a szerzők nagyon szélsőséges, 0,4–2,3 közötti plusz malac/alom eredményekről számoltak be (Drogemuller és mtsai, 1998, Short és mtsai, 1997).

Prolaktinreceptorgen (PRLR): szignifikánsan növeli a megszületett malacsámot, additív genetikai hatása +0,1 – 0,8 malac. Alomszámra gyakorolt hatása ellentmondásos, a nagy szórást -0,15 és +1,8 közötti többletmalac/alom értékben adják meg a koca ismétlődő alomszámainak vizsgálatával (Short és mtsai, 1997, Van Rens és mtsai, 2000).

Retinolkötő fehérje4 (RBP4): A vemhesség fennmaradásáért felelős, a retinol szállításával és kiegyenlítésével befolyásolja a génátírást, a sejtosztódást és differenciálódást (Rothschild és mtsai, 2000).

Osteopontin (OPN): Az ovulációs ráta QTL-je, az alomnagyság egyik nagyobb hatású génje, de jól ismert tumormarker is. Sertésekben javítja az in vitro fertilizáció eredményességét is (Monaco és mtsai, 2007).

Hemopoetin: A méhkapacitásért felelős, a méh malacbefogadó és tápláló génműködése.



A fenti szaporasági markerek a különféle sertésfajtákban (meishan, nagy fehér, yorkshire, lapály) és ezek keresztezéseiben mind a mai napig nem hoztak megnyugtató eredményt és hatékonyan nem is alkalmazhatók a nagyobb alomszámú és ugyanakkor jó húsminőséget és jó takarmányhasznosulást mutató sertésvonalak előállításában. Az almok eltéréseit, a nutritív tényezők mellett, a nagyobb ovulációs szám, az eltérő mértékű embrionális veszteség (atrófia), a nagyobb számú beágyazódott embrió, a jobb embrió túlélés, a nagyobb méhkapacitás, vagy akár az eltérő és hatékony placentaméret is okozhatják (Wilkie és mtsai, 1999, Wilson és mtsai, 1999). A szaporasági gének léte és az ezekre végzett indirekt markerszelekció hatékonysága sertésben még nem eléggé egyértelmű, és napjaink tenyésztői gyakorlatában eredményesen nem is alkalmazható.

Irodalomjegyzék

- Blattman A.N., Kirkpatrick B.W. és mtsai (1996): A search for quantitative trait loci for ovulation rate in cattle. *Anim. Genet.*, 27. 157–162.
- Cady R.A., Van vleek L.D. (1978): Factors affecting twinning and effects of twinning in Holstein dairy cattle. *J. Anim. Sci.*, 46. 950–956.
- Cassady J.P., Johnson R.K. és mtsai (2001): Identification of quantitative trait loci affecting reproduction in pigs. *J. Anim. Sci.*, 79. 623–633.
- Davis, G.H. (2005): Major genes affecting ovulation rate in sheep. *Genet. Sel. Evol.*, 37. 11–23.
- Davis G.H., Montgomery G.W. és mtsai (1982): Segregation of a major gene influencing fecundity in progeny of Booroola sheep. *N. Z. J. Agric. Res.*, 25. 525–529.
- Davis G.H., McEwan J.C. és mtsai (1991): Evidence for the presence of a major gene influencing ovulation rate on the X-chromosome of sheep. *Biol. Reprod.*, 44. 620–624.
- Davis G.H., Dodds K.G. és mtsai (2001): Evidence that an imprinted gene on the X chromosome increases ovulation rate in sheep. *Biol. Reprod.*, 64. 216–221.
- Davis G.H., Galloway S.M. és mtsai (2002). DNA tests in prolific sheep from eight countries provide new evidence on origin of the Booroola (FecB) mutation. *Biol. Reprod.*, 66. 1869–1874.
- Drogemuller C., Thieven U., Harlizius B. (1998): An Aval and a MspIA11 polymorphism at the porcine estrogen receptor I(ESR) gene. *Anim. Genet.*, 28. 59.



- Echternkamp S.E., Gregory K.E. és mtsai* (1990): Twinning in cattle: II. Genetic and environmental effects on ovulation rate in puberal heifers and postpartum cows and the effects of ovulation rate on embryonic survival. *J. Anim. Sci.*, 68. 1877–1888.
- Echternkamp S.E., Spicer L.J. és mtsai* (1990): Concentrations of insulin-like growth factor-I in blood and ovarian follicular fluid of cattle selected for twins. *Biol. Reprod.*, 43. 8–14.
- Fricke P.M., Wiltbank M.C.* (1999): Effect of milk production on the incidence of double ovulation in dairy cows. *Theriogenology*, 52. 1133–1143.
- Galloway S.M., McNatty K.P. és mtsai* (2000): Mutations in an oocyte-derived growth factor gene (BMP15) cause increased ovulation rate and infertility in a dosage-sensitive manner. *Nat. Genet.*, 25. 279–283.
- Ginther, O. J.* (1989): Twin embryos in mares I: from ovulation to fixation. *Equine Vet. J.*, 21. 166–170.
- Ginther, O. J.* (1989): Twin embryos in mares II: post fixation embryo reduction. *Equine Vet. J.*, 21. 171–174.
- Gregory K.E., Bennett G.L. és mtsai* (1977): Genetic and environmental parameters for ovulation rate, twinning rate, and weight traits in a cattle population selected for twinning. *J. Anim. Sci.*, 75. 1213–1222.
- Gregory K.E., Echternkamp S.E., Cundiff L.V.* (1996): Effects of twinning on dystocia, calf survival, calf growth, carcass traits, and cow productivity. *J. Anim. Sci.*, 74. 1223–1233.
- Gregory K.E., Echternkamp S.E. és mtsai* (1990): Twinning in cattle: I. Foundation animals and genetic and environmental effects on twinning rate. *J. Anim. Sci.*, 68. 1867–1876.
- Gregory K.E., Echternkamp S.E. és mtsai* (1990): Twinning in cattle: III. Effects of twinning on dystocia, reproductive traits, calf survival, calf growth and cow productivity. *J. Anim. Sci.*, 68. 3133–3144.
- Hanrahan, J.P., Gregan, S.M. és mtsai* (2004): Mutations in the genes for oocyte derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovulation rate and sterility in Cambridge and Belclare sheep (*Ovis aries*). *Biol. Reprod.*, 70. 900–909.
- Kirkpatrick B.W., Byla B.M., Gregory K.E.* (2000): Mapping quantitative trait loci for bovine ovulation rate. *Mamm. Genome*, 11. 136–139.
- Komisarek, J., Dorynek, Z.* (1996): Genetic aspects of twinning in cattle. *J. Appl. Genet.*, 2002 43. 55–68.
- Kovács A.* (1996): Chromosome investigations of bulls in Hungary. *Arch. Zootec.*, 45. 195–197.
- Liens S., Karlsten A. és mtsai* (2000): A primary screen of the bovine genome for quantitative trait loci affecting twinning rate. *Mamm. Genome*, 11. 877–882.
- Maijala, K., Osva, A.* (1990): Genetic correlations of twinning frequency with other economic traits in dairy cattle. *J. Anim. Breed. Genet.*, 107. 7–15.



- Monaco, E., Lima, A. és mtsai (2007): Osteopontin gene expression in immature and mature swine cumulus cells and oocytes (abs). *J. Anim. Sci.*, 85. 529.
- Nezer C., Moreau L. és mtsai (1999): An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the IGF2 locus in pigs. *Nat. Genet.*, 21. 155–156.
- Rathje T.A., Rohrer G.A., Johnson R.K. (1997): Evidence of quantitative trait loci affecting ovulation rate in pigs. *J. Anim. Sci.*, 75. 1486–1494.
- Rohrer G.A., Ford J.J. és mtsai (1999): Identification of quantitative trait loci affecting female reproductive traits in a multigenerational Meishan-White composite swine population. *J. Anim. Sci.*, 77. 1385–1391.
- Rothschild M.F., Messer L. és mtsai (2000): Investigation of the retinol-binding protein 4 (RBP4) as a candidate gene for increased litter size in pigs. *Mamm. Genome*, 11. 75–77.
- Short T.H., Rothschild M.F. és mtsai (1997): Effect of the estrogen receptor locus on reproduction and production traits in four commercial pig lines. *J. Anim. Sci.*, 75. 3138–3142.
- Souza C.J., Mac Dougal C. (2001): The Booroola (FecB) phenotype is associated with a mutation in the bone morphogenetic receptor type 1 B (BMPRII) gene. *J. Endocrinol.*, 169. 1–6.
- Te Pas, M.F.W. (2004): Candidate genes for meat production and meat quality – the MRF genes. *Anim. Sci. Papers and Reports*, 22. 115–118.
- Van Rens B.T., Hazeleger W., Van Der Lende T. (2000): Perioovulatory hormone profiles and components of litter size in gilts with different estrogen receptor (ESR) genotypes. *Theriogenology*, 53. 1357–1387.
- Van Vleck L.D., Gregory K., Echternkamp S.E. (1991): Ovulation rate and twinning rate in cattle: heritability and genetic correlation. *J. Anim. Sci.*, 69. 3213–3219.
- Wilkie P.J., Paszek A.A. és mtsai (1999): A genomic scan of porcine reproductive traits reveals possible quantitative trait loci (QTL's) for number of corpora lutea. *Mamm. Genome*, 10. 573–578.
- Wilson M.E., Biensen M.J., Ford S.P. (1999): Novel insight in the control of litter size in pigs, using placental efficiency as a selection tool. *J. Anim. Sci.*, 77. 1654–1658.
- Wilson, T., Wu Xi-Yang és mtsai (2001): 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. *Biol. Reprod.*, 65. 1225–125.
- Wiltbank M.C., Fricke P.M. és mtsai (2000): Mechanisms that prevent and produce double ovulations in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 83. 2998–3007.
- Zöldág L., Partali CS., Eszes F. (2001): Angol telivér kancák ikervemhességének megelőzési lehetőségei. *Magy. Állatorv. Lapja*, 123. 360–365.