

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2012.00189

镜鲤体质量和体长的 QTL 定位研究

郑先虎^{1,2}, 曹顶臣¹, 匡友谊¹, 张晓峰¹, 鲁翠云^{1,2}, 李超¹, 孙效文¹

1. 中国水产科学院 黑龙江水产研究所, 农业部淡水水产生物技术与遗传育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150070;
2. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306

摘要: 以镜鲤(*Cyprinus carpio* L.)全同胞家系为材料, 用 940 对微卫星(SSR)标记进行基因组扫描, 采用半同胞家系的分析策略对体质量(BW)和体长(SL)进行 QTL 定位分析。QTL 检测显示: 基于父系的 QTL 分析, 共检测到 8 个 QTL 区间。5 个与体质量相关的 QTL 区间中, 1 个 QTL 为 95%基因组水平(genome-wide)显著性, 位于 LG26 连锁群, 其他 4 个 QTL 均为 95%染色体水平(chromosome-wide)显著性; 3 个与体长相关的 QTL 区间与体质量的 QTL 区间重叠, 其中, 1 个 QTL 为 99%基因组水平显著性, 其余 2 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性。基于母系的 QTL 分析, 共检测到 11 个 QTL 区间。6 个与体质量相关的 QTL 区间中, 1 个 QTL 为 99%基因组水平显著性, 位于 LG26, 2 个 QTL 为 99%染色体水平显著性, 其余 3 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性; 5 个与体长相关的 QTL 中有 4 个与体质量 QTL 区间重叠, 其中, 1 个 QTL 为 99%基因组水平显著性, 1 个 QTL 为 99%染色体水平显著性, 其余 3 个 QTL 均为 95%显著性染色体水平。结果表明, 在 LG26 上, 存在着与体质量和体长都显著相关的 QTL 区间, 且均达到基因组显著性水平, 最小置信区间为 3 cM。此 QTL 结果可以应用于鲤鱼分子标记辅助育种。

关键词: 镜鲤; 连锁图谱; QTL; 体质量; 体长

中图分类号: S96

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2012)02-0189-07

育种学形成于 20 世纪 20-30 年代, 水产动物育种发展相对滞后。但伴随着遗传学理论的发展, 水产动物育种也经历了表型选择、育种值选择和基因型选择的过程^[1]。传统的选育方法为鱼类育种做出了巨大的贡献, 带来了众多养殖品种的更新。但传统的方法无法阐明由多基因控制的数量性状位点的机制, 并且选育时间长, 投入大。随着分子生物学技术的发展, 遗传育种已在多数的动、植物中过渡到对控制性状基因位点的基因型的直接选择。

鱼类育种所重视的大多数经济性状都属于数量性状, 数量性状是受多基因控制的复杂性状。对数量性状遗传基础和规律作深入研究是有效地开展鱼类育种改良工作的前提。对于养殖鱼类来

说, 生长率是重要的经济性性状, 而鱼类的体质量、体长是生长率的直接体现, 所以体质量、体长性状一直是鱼类育种的主要目标性状。关于体质量、体长等形态性状的 QTL(Quantitative Trait Loci)研究在虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[2]、大西洋鲑(*Salmo salar*)^[3]、北极嘉鱼(*Salvelinus alpinus*)^[4] 等养殖鱼类中均有报道。近年来, 鲤鱼 QTL 的研究取得了很大的进步, 在体质量、体长、体高、头长、眼径、眼间距等性状方面均有 QTL 定位报道^[5-8]。此外, 体质量的 QTL 结果已应用于鲤鱼的育种实践, 并建立了镜鲤的新品系^[9]。

但是, 在鲤鱼 QTL 研究取得进步的同时, 也受到标记类型、数量等的限制, 得到性状 QTL 区间较大, 大多数无法直接应用于育种实践。本研

收稿日期: 2011-08-26; 修订日期: 2011-09-24.

基金项目: 国家 973 计划项目(2010CB126305); 农业部 948 计划项目(2011-G12); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(201010).

作者简介: 郑先虎 (1982-), 男, 博士, 研究方向: 水产动物遗传育种. E-mail: zhengxianhu@hotmail.com

通信作者: 孙效文, 研究员, 博士生导师, 研究方向: 水产生物技术及基因组学. E-mail: sunxw2002@163.com

究以镜鲤全同胞家系为材料,用 940 个 SSR 标记构建连锁图谱,采用半同胞线性回归法对体质量和体长性状进行 QTL 定位分析,旨在对鲤鱼体质量和体长性状进行更精确的 QTL 定位,为下一步范围更小、精确性更高的精细定位奠定基础,为鲤鱼分子标记辅助育种提供依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

实验用鱼由黑龙江水产研究所松浦试验站培育。于 2009 年选取成熟的镜鲤雌性个体 40 尾,雄性个体 20 尾,用 30 对 SSR 标记对其进行遗传背景分析,根据个体亲缘关系进行配组,构建 30 个家系。本研究采用其中一个全同胞家系(含 190 尾个体)为材料,饲养 6 个月后,测量其形态学数据。

1.2 表型性状的测量

对作图群体的体质量(BW)和体长(SL)性状进行了测量和 QTL 分析,性状测量根据中华人民共和国国家标准《养殖鱼类种质检验》第 3 部分性状测定(GB/T 18654.3-2008)进行。

1.3 基因型分析

选取 940 对 SSR 标记(包括 31 对 EST-SSR)对样本进行基因型分析,除了 5 对是 David^[10]发表的 Koi 系列标记外,其余均为本实验室开发。PCR 反应体系为 10 μ L,包括 1 \times buffer(10 mmol/L Tris-HCl(pH 8.5), 50 mmol/L KCl, 1.5 mmol/L MgCl₂, 0.2 mmol/L dNTPs, 0.1% Triton X-100)7.2 μ L、上下游引物(10 μ mol/L)各 0.25 μ L、模板 DNA 1 μ L、Taq DNA 聚合酶(Promega)0.5 U, ddH₂O 补足体积。PCR 反应程序:94 $^{\circ}$ C 变性 3 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 退火温度 50~64 $^{\circ}$ C 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 共 25 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。扩增产物经 8%聚丙烯酰胺凝胶电泳和银染后进行基因分型。所有标记的基因型数据采用本实验室自行编写的软件(专利号:ZL200710144749.3)进行数据统计和格式转化。

1.4 连锁图谱的构建

采用 joinmap4.0 软件^[11]构建遗传连锁图谱,分析模型为 CP(cross pollinators),作图函数为

Kosambi 函数^[12],取 LOD 4 及最大重组率为 0.4 作为确定连锁群的阈值。绘制图谱利用软件 Mapchart2.2^[13]。

1.5 QTL 定位分析

QTL 作图采用 Haley 等^[14]建立的线性回归分析方法,用 GridQTL^[15]软件进行分析(<http://gridqtl.cap.ed.ac.uk>)。

QTL 可解释变异率的计算:

基于单个亲本基础上, QTL 解释变异率(h^2_{QTL})计算公式^[16]:

$$h^2_{QTL} = 4 [1 - (MSE_{full} / MSE_{reduced})]$$

基于父、母本共有基础上, QTL 解释变异率(h^2_{QTL})计算公式^[16]:

$$h^2_{QTL} = 2 \{ [1 - (MSE_{full} / MSE_{reduced})^{sire}] + [1 - (MSE_{full} / MSE_{reduced})^{dam}] \}$$

其中: MSE_{full} 为 QTL 平均方差, $MSE_{reduced}$ 为 QTL 平均残差。

显著性阈值的确定: 95%和 99% 染色体水平(chromosome-wide)的阈值通过每条染色体 10 000 次 Permutation 检验来确定^[17], 95% 和 99% 基因组水平(genome-wide)的阈值使用 Bonferroni 校正得到^[18]: $P_{genome-wide} = 1 - (1 - P_{chromosome-wide})^n$, 其中 n 是染色体数目。

置信区间的确定: 用 Bootstrap(10 000 次)确定 QTL 的 95%置信区间长度作为精细定位的区间^[19]。

2 结果与分析

2.1 表型性状分析

对 2 个性状数据进行正态分布检测发现,体质量的数据不符合正态分布,用 Box-cox 程序进行校正使数据符合正态分布。以 $P > 0.05$ 为是否符合正态分布的显著性阈值,结果显示在确定 $\lambda = -0.18$ 时转换后 P 值大于 0.05,符合正态分布(表 1)。对 2 个性状的 Person 相关性分析表明,体质量和体长有较强的相关性,相关系数为 0.912,达到极显著水平($P < 0.001$)。

2.2 QTL 定位分析

基于父系的 QTL 分析,检测到 5 个与体质量相关的 QTL 区间和 3 个与体长相关的 QTL,分布

表 1 测量鲤体质量、体长性状的统计
Tab.1 Description statistics of body weight and standard length for common carp

性状 traits	原始 original				转换后 transformed			
	$\bar{x} \pm SD$	<i>n</i>	偏度 skewness	峰度 kurtosis	λ	偏度 skewness	峰度 Kurtosis	<i>P</i>
BW	168.460±42.7085	190	0.551	-0.126	-0.18	0.088	-0.551	0.416
SL	16.09±1.346	190	0.119	-0.345	-	-	-	0.634

于 5 个连锁群。与体质量相关的 5 个 QTL 中, 1 个 QTL 为 95%基因组水平显著性, 位于 LG26 (HLJ2282-HLJ3673), 95%置信区间为 21~24 cM, 可解释表型变异率为 32.6%, QTL 为正向效应; 其它 4 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性, 分别位于 LG4(HLJ2744-CA670)、LG20(HLJ3811-CA787)、LG27(HLJ3939-CA1611)和 LG38(CA1757-CA676), 可解释表型变异为 12.5%~18.2%。3 个与体长相关的 QTL 均与体质量的 QTL 区间重叠, 且 95%置信区间基本相同。其中, 1 个 QTL 为 99% 基因

组水平显著性, 位于 LG26, 可解释表型变异率达到 40.9%, QTL 为负向效应; 其余 2 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性, 位于 LG4 和 LG20, 可解释表型变异分别为 19.8%和 18.4%。

基于母系的 QTL 分析, 检测到 6 个与体质量相关的 QTL 区间和 5 个与体长相关的 QTL, 分布于 7 个连锁群。6 个与体质量相关的 QTL, 其中, 1 个 QTL 为 99%基因组水平显著性, 且位于 LG26 (CA1950-HLJ3673), 95%置信区间为 6~23 cM, 可解释表型变异率为 37.6%, QTL 为负向效应; 2 个

表 2 GridQTL 分析结果
Tab.2 QTL analysis by GridQTL

性状 trait	连锁群 LG	标记范围 marker region	父系 <i>F</i> 值 Sire <i>F</i> ratio	母系 <i>F</i> 值 Dam <i>F</i> ratio	QTL 效应 (标准误) QTL effect estimate (SE)	可解释变异率 /% estimated PVE	95%置信区间 /cM 95% confidence interval
BW	26	HLJ2282-HLJ3673 (S)	16.68***	19.5****	0.0156 (0.0038) (S)	32.6 (S)	21-24 (S)
		CA1950-HLJ3673 (D)			-0.0118 (0.0027) (D)	37.6 (D)	
	38	CA1757-CA676(S)	8.49*	9.12*	-0.0078 (0.0027)(S)	35.1 (P)	7-24 (D)
		CA1639-CA676(D)			0.0103 (0.0034)(D)	17.6(S)	
	4	HLJ2744-CA670	8.79*		0.0080 (0.0027)	18.8(D)	5-29(S)
	20	HLJ3811-CA787	7.95*		-0.0074 (0.0026)	18.2(P)	2-30(D)
	27	HLJ3939-CA1611	6.21*		-0.0069 (0.0028)	18.2(P)	
	5	CA1876-HLJ2570		15.17**	0.0101 (0.0026)	18.2	4-79
	9	CA809-HLJE418		8.26*	-0.0092 (0.0032)	16.3	2-40
35	HLJ3346-CA2245		7.73*	-0.0075 (0.0027)	12.5	9-63	
45	CA213-HLJ1944		10.21**	0.0089 (0.0279)	30.1	42-51	
SL	26	HLJ2282-HLJ3673 (S)	21.41****	20.62****	-1.2783 (0.2763) (S)	40.9 (S)	21-24 (S)
		CA1950-HLJ3673 (D)			0.8988 (0.1979) (D)	39.5 (D)	
	4	HLJ2744-CA670	9.76*		-0.6501 (0.2081)	40.2 (P)	5-24 (D)
	20	HLJ3811-CA787	9.08*		0.5801 (0.1925)	19.8	3-79
	1	HLJ758-CA1765		8.2*	-0.5891 (0.2057)	18.4	4-40
	5	HLJ2121-HLJ3654		8.95*	-0.5786 (0.1934)	16.7	0-64
	35	HLJ3346-CA2245		9.48**	0.6029 (0.1958)	18.2	25-58
	38	CA1639-CA676		8.44*	-0.6299 (0.2168)	19.2	7-36
					17.2	1-31	

注: “****”表示 99%基因组水平阈值; “***”表示 95%基因组水平阈值; “**”表示 99%染色体水平阈值; “*”表示 95%染色体水平阈值。(S)指父系基础上; (D)指母系基础上; (P)指父、母共有基础上。

Note: “****” means 99% genome-wide significant threshold; “***” means 95% genome-wide significant threshold; “**” means 99% chromosome-wide significant threshold; “*” means 95% chromosome-wide significant threshold. (S) means sire-based; (D) means dam-based; (P) means parent-based.

QTL 为 99%染色体水平显著性, 位于 LG5(CA 1876-HLJ2570)和 LG45(CA213-HLJ1944), 可解释表型变异率分别为 30.1%和 20.7%; 其余 3 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性, 位于 LG9(CA 809-HLJE418)、LG35(HLJ3346-CA2245)和 LG38 (CA1639-CA676), 可解释表型变异为 15.7%~18.8%。5 个与体长相关的 QTL 中有 4 个与体质量的 QTL 区间重叠, 其中 1 个 QTL 为 99%基因组水平显著性, 位于 LG26 (CA1950-HLJ3673), 95%置信区间为 4~23 cM, 可解释表型变异率为 39.5%, QTL 为正向效应; 1 个 QTL 为 99%染色体水平显著性, 位于 LG35(HLJ3346-CA2245), 可解释表型变异率为 19.2%; 其余 3 个 QTL 均为 95%染色体水平显著性, 位于 LG1(HLJ758-CA1765)、LG5(HLJ2121-HLJ3654)和 LG38(CA1639-CA676), 可解释表型变异为 16.7%~19.2%。

上述结果可知, 在 LG26 上存在着与体质量和体长都显著相关的 QTL, 且基于父系和母系的分析均达到基因组水平的显著性, 可解释表型变异率分别为 35.1%和 40.2%。而且, 在基于父系分析时, 体质量和体长 QTL 的 95%的置信区间仅为 3 cM, 此外, 基于父系和母系的分析基础上, LG38 上也存在着与体质量相关 QTL, 但都为 5% 染色体水平显著性, 可解释表型变异率为 18.2%。

3 讨论

GridQTL 软件主要采用回归区间定位方法 (Regression Interval Mapping)对群体进行 QTL 定位分析, 由于该软件计算简单, 应用方便而被广泛使用, 特别适用于远交群体 QTL 作图。本研究采用半同胞群体的设计模型, F 临界值为 10 000 次 permutation 检验的阈值, 采用 QTL 位置的 95%置信区间长度作为精细定位的区间。对镜鲤体质量和体长进行 QTL 定位分析, 基于父系和母系分析基础上, 共检测到 11 个与体质量相关的 QTL, 8 个与体长相关的 QTL, 分布于 10 个连锁群上。其中在 LG26、LG38 上含有父母共有 QTL。目前, 体质量、体长性状 QTL 报道主要有: 张研等^[5]以大头鲤/荷包红鲤抗寒品系的重组自交群体, 检测到 2 个影响体长的主效 QTL 区间; 刘继红等^[7]利用雌核发育群体, 检测到 2 个与体质量相关的 QTL 和 2 个与体长相关的 QTL; 储志远等^[7]以回交群体, 检测到 3 个与体质量极显著相关的标记和 5 个体长显著相关的标记; 王宣朋等^[20]以鲤 F_2 群体为材料, 找到与体质量相关的微卫星标记 8 个。本研究选取了上述文献报道中与体质量、体长显著相关的微卫星标记 35 个, 其中, 25 个能稳定扩增且发生连锁。本研究结果中, 位于 LG27 (HLJ3939-CA1611)与体质量相关的 QTL 区间与

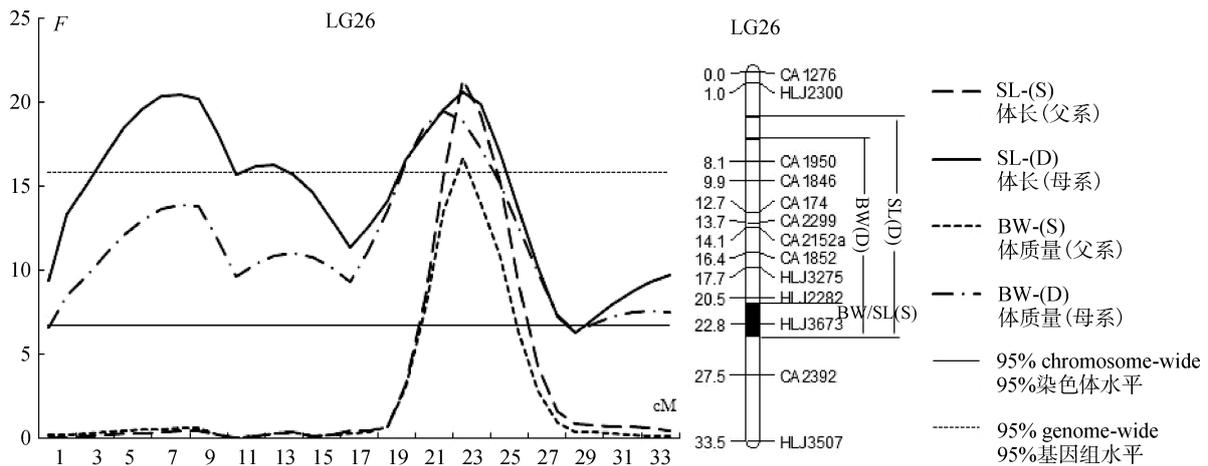


图 1 体质量、体长性状 QTL 区间在 LG26 上相对位置和 F 值检验曲线

x 轴代表图谱位置以 cM 表示, y 轴表示 F 值。

Fig. 1 Analysis of body weight (BW) and standard length (SL) traits on LG26.

The x -axis indicates the relative position in the linkage map (cM), and the y -axis represents the F -ratio.

刘继红等^[7]得出的与体质量和体长相相关的 QTL 区间重叠, 但大部分标记未能找到相同的 QTL 区间。本研究采用的是远交群体, 与上述研究中群体类型均不同, 且家系遗传背景也不同, QTL-标记的连锁相随家系的不同而不同, 会导致 QTL 重组、交换不一致; 定位群体的亲本在体质量和体长性状上的差异程度不同也会导致无多态性的 QTL 无法检测到; 同时, 群体大小、标记密度等的差异也会影响到 QTL 定位的灵敏度。彭茂民等^[21]利用不同遗传背景下两个不同类型的群体对水稻剑叶形态的 QTL 研究表明, 两个群体的 QTL 定位结果无论是总体的数量、分布在染色体上的范围, 还是具体的 QTL 位置, 各个 QTL 的贡献率和加性效应都有比较明显的差异。赵芳明等^[22]在水稻重要性状 QTL 的鉴定及稳定性分析中指出, 水稻的大多数 QTL 具有不稳定性, 不同研究者对同一性状的 QTL 研究结果存在较大差异。上述结论还可能说明控制性状的主效基因是不固定的, 在不同类型群体或家系中是变化的, 不稳定的。

基因仅仅是性状表现的遗传基础, 它与性状的关系并非是“一一对应”的, 基因作用往往是多效的^[23]。许多研究表明, 相关性状的 QTL 常位于相同或相邻的染色体区段^[24-25]。本研究发现, 影响体质量和体长的大多数 QTL 位于相同的标记或置信区间内, 体长的 7 个 QTL 区间有 6 个与体质量 QTL 区间基本一致(除了 LG1), 这与体质量和体长有较高的相关性有关, 2 个性状相关系数为 0.912, 达到极显著水平($P < 0.001$)。Xiao 等^[26]发现 3 个控制水稻粒重的 QTL 分别与 3 个控制粒数的 QTL 定位于相同的区域; 王宣朋等^[20]得出与体质量和体厚都显著相关的标记 14 个, 而两性状的相关系数为 0.896。性状相关的 QTL 位于相同或相邻的染色体区域, 主要原因一般认为是控制相关性状的基因紧密连锁或一因多效^[25]。同一区段内的基因之间的关系不同研究者得出的结果不尽相同, 有的呈正相关^[26], 有的呈负相关^[25], 本研究中的定位于相同区域上的 QTL 多数是成负相关的, 要弄清基因间的关系, 需要对其 QTL 区间进行精细定位, 找出与性状相关的候选基因,

分析其调控网络来确定基因间互作关系。育种中, 利用这些 QTL 紧密连锁的标记进行辅助选择时, 可以同时多个性状进行改良, 进行聚合育种, 达到事半功倍的效果。

鲤雌雄重组率存在差异, Zhang 等^[27]报道雌雄重组率之比约为 2 : 1, 本研究构建的连锁图谱, 雌雄重组率也得到相近的比例, 所以本研究采用两步分析法进行 QTL 分析, 先基于父系基础上, 因为雄性重组率低, 每个连锁群的标记少有更大的检测效率^[28], 然后在母系分析基础上再检测存在 QTL。这种两步分析方法已成功应用于大西洋鲑^[29]、鳄鱼(*Crocodylus porosus*)^[30]等 QTL 研究中。初步定位到的 QTL 只说明染色体上的某个区域可能存在控制数量性状的基因, 并不能明确基因的具体基因组位置, 通常为 10~30 cM^[31]。本研究得出的 19 个 QTL, 置信区间范围为 3~76 cM, 其中小于 10 cM 有 3 个, 小于 30 cM 有 10 个。因此, 大部分 QTL 还达不到指导标记辅助育种的要求。本研究用 LG26 与斑马鱼基因组比较, 发现其对应于与斑马鱼的第 18 号染色体, 5 个标记与斑马鱼基因组呈线性关系, 其中 3 cM 的 QTL 区间对应于斑马鱼 NW_001877869 和 NW_003040523 之间, 通过计算 10 cM 的区间对应于斑马鱼的基因组 10 799 056 bp, 因此, 在鲤鱼中, 1 cM 约为 1 000 kb。我们还发现 10 cM 的区间在斑马鱼基因组中存在 50 多个基因, 所以要想确定控制体质量和体长的候选基因存在还需要进一步缩小区间范围。

动物基因组研究的主要目标之一是为了解生产性状的遗传基础及其贡献率变化。QTL 定位是鉴定控制重要经济性状基因的第一步, 为了寻找控制某个性状的主基因, 可以先用全基因组扫描的方法定位出一个大致 QTL 区间, 再进行精细作图和位置克隆, 最后确定主基因。因此, 我们下一步工作就是加大 QTL 区间标记的密度进行精确定位和基因筛查。将 QTL 定位到一个更小、更精确的区间, 然后, 利用鲤鱼全基因组信息, 同时分析在该区间的具有相关生理功能的基因的遗传效应, 最后初步确定相应的候选基因。

参考文献:

- [1] 孙效文. 鱼类分子育种[M]. 北京: 海洋出版社, 2010.
- [2] O'Malley K, Sakamoto T, Danzmann R, et al. Quantitative trait Loci for spawning date and body weight in rainbow trout: testing for conserved effects across ancestrally duplicated chromosomes[J]. *J Hered*, 2003, 94(4):273-284.
- [3] Reid D, Szanto A, Glebe B, et al. QTL for body weight and condition factor in Atlantic salmon (*Salmo salar*): comparative analysis with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)[J]. *Heredity*, 2004, 94(2): 166-172.
- [4] Moghadam H K, Poissant J, Fotherby H, et al. Quantitative trait loci for body weight, condition factor and age at sexual maturation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): comparative analysis with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. *Mol Genet Genomics*, 2007, 277(6): 647-661.
- [5] 张研, 梁利群, 常玉梅, 等. 鲤鱼体长性状的 QTL 定位及其遗传效应分析[J]. *遗传*, 2007, 29(10): 1243-1248.
- [6] 刘继红, 张研, 常玉梅, 等. 鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)头长、眼径、眼间距 QTL 的定位[J]. *遗传*, 2009, 31(5): 508-514.
- [7] 刘继红, 张研, 常玉梅, 等. 鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)体重和体长 QTL 的定位[J]. *广东海洋大学学报*, 2009, 29(4): 19-24.
- [8] 杨晶, 张晓峰, 储志远, 等. 鲤的微卫星标记与体质量、体长、体高和吻长的相关分析[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(4): 721-730.
- [9] 孙效文, 鲁翠云, 曹顶臣, 等. 镜鲤体重相关分子标记与优良子代的筛选和培育[J]. *水产学报*, 2009, 33(2): 177-181.
- [10] David L, Rajasekaran P, Fang J, et al. Polymorphism in ornamental and common carp strains (*Cyprinus carpio* L.) as revealed by AFLP analysis and a new set of microsatellite markers[J]. *Mol Genet Genomics*, 2001, 266(3): 353-362.
- [11] Van Ooijen J W. JoinMap®4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations[M]. Wageningen: Kyazma B V. 2006.
- [12] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values[J]. *Ann Eugen*, 1944, 12(1):172-175.
- [13] Voorrips R E. MapChart: Software for the Graphical Presentation of Linkage Maps and QTLs[J]. *J Hered*, 2002, 93(1):77-78.
- [14] Haley C S, Knott S A, Elsen J M. Mapping quantitative trait loci in crosses between outbred lines using least squares[J]. *Genetics*, 1994, 136:1195-1207.
- [15] Seaton G, Hernandez J, Grunchev J A, et al. A Grid Portal for QTL Mapping of Compute Intensive Datasets[A]. *Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Belo Horizonte, Brazil, August 13-18, 2006.
- [16] Knott, S A, Elsen J M, Haley C S. Methods for multiple-marker mapping of quantitative trait loci in half-sib populations[J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(1-2): 71-80.
- [17] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping[J]. *Genetics*, 1994, 138(3): 963-971.
- [18] Knott S A, Marklund L, Haley C S, et al. Multiple marker mapping of quantitative trait loci in a cross between outbred wild boar and large white pigs[J]. *Genetics*, 1998, 149(2): 1069-1080.
- [19] Darvasi A, Soller M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location[J]. *Behavior Genetics*, 1997, 27(3):125-132.
- [20] 王宣朋, 张晓峰, 李文升, 等. 利用 SSR、EST-SSR、SNP 标记对鲤食物转化率、体厚、体质量 3 种性状的分析[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(3): 565-573.
- [21] 彭茂民, 杨国华, 张菁晶, 等. 不同遗传背景下水稻剑叶形态性状的 QTL 分析[J]. *中国水稻科学*, 2007, 21 (3) : 247-252.
- [22] 赵芳明, 朱海涛, 丁效华, 等. 基于 SSSL 的水稻重要性状 QTL 的鉴定及稳定性分析[J]. *中国农业科学*, 2007, 40 (3): 447-456.
- [23] 盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [24] 叶少平, 张启军, 李杰勤, 等. 用矮矮 64S/日本晴 F₂ 群体对水稻 6 个农艺性状的 QTL 定位[J]. *中国水稻科学*, 2007, 21(1): 39-43.
- [25] 李仕贵, 马玉清, 何平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2002, 28(4):546-550.
- [26] Xiao J, Li J, Yuan L, et al. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross[J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(2):230-244.
- [27] Zhang Y, Xu P, Lu C, et al. Genetic linkage mapping and analysis of muscle fiber-related QTLs in common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Mar Biotechnol*, 2010, 13(3):376-392.
- [28] Hayes B J, Gjuvslund A, Omholt S. Power of QTL mapping

- experiments in commercial Atlantic salmon populations, exploiting linkage and linkage disequilibrium and effect of limited recombination in males[J]. *Heredity*, 2006, 97(1): 19–26.
- [29] Houston R D, Haley C S, Hamilton A, et al. Major quantitative trait loci affect resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Genetics*, 2008, 178(2): 1109–1115.
- [30] Miles L, Isberg S, Thomson P, et al. QTL mapping for two commercial traits in farmed saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*) [J]. *Anim Genet*, 2010, 41(2): 142–149.
- [31] Tanksley S D: Mapping polygenes[J]. *Annu Rev Genet*, 1993, 27(1): 205–233.

Quantitative trait loci analysis for body weight and standard length in mirror carp

ZHENG Xianhu^{1,2}, CAO Dingchen¹, KUANG Youyi¹, ZHANG Xiaofeng¹, LU Cuiyun^{1,2}, LI Chao¹, SUN Xiaowen¹

1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Sciences, Harbin 150070, China;
2. College of Fisheries and Life science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201206, China

Abstract: Body weight and standard length traits are complex and important economic traits, and are also targets for selective animal breeding. Our objective was to identify QTL associated with body weight (BW) and standard length (SL) traits. We conducted a whole genome scan on 190 progeny from a full-sib family using 940 microsatellite markers. We conducted half-sib mapping using GridQTL software. We obtained 8 QTL distributed across 5 linkage groups (LG) during sire-based QTL analysis. For BW, 5 QTL were identified, of which 1 QTL occurred at the 95% genome-wide level, and was located at LG26. The remaining 4 QTL were at the 95% chromosome-wide level, explaining 12.5%–32.6% of phenotypic variance. For SL, 3 QTL overlapped with the BW QTL intervals. One QTL was identified at the 99% genome-wide level, and 2 QTL were at the 95% chromosome-wide level, explaining 18.4%–40.9% of phenotypic variance. During dam-based QTL analysis, we identified 11 QTL that were distributed across 7 LGs. Six QTL were associated with BW, of which one was at the 99% genome-wide level and was also located at LG26. Two QTL were identified at the 99% chromosome-wide level, leaving 3 QTL at the 95% chromosome-wide level, accounting for 15.7%–37.6% of phenotypic variance. For SL, 5 QTL were identified, of which 4 were the same marker or had a similar confidence interval with BW. Among these, 1 QTL was identified at the 99% genome-wide level, 1 QTL was at the 99% chromosome-wide level, and 3 QTL were at the 95% chromosome-wide level, explaining 16.7%–39.5% of phenotypic variance. Our results suggest that the most significant QTL maps to LG26 and is significant at the genome-wide level in both the sire and the dam-based analyses. The minimum confidence interval was only 3 cM, which can be used during molecular marker assisted selection (MAS) in mirror carp. Our results provide a useful reference for further candidate gene research and MAS in mirror carp.

Key words: mirror carp (*Cyprinus carpio* L.); genetic linkage map; QTL; body weight; standard length;

Corresponding author: XUN Xiaowen. E-mail: sunxw2002@163.com