

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2013.01148

## 建鲤生长性状 QTL 区间及其与镜鲤同源性比对

顾颖<sup>1</sup>, 鲁翠云<sup>1,3</sup>, 张晓峰<sup>1</sup>, 李超<sup>1</sup>, 俞菊华<sup>2</sup>, 孙效文<sup>1</sup>

1. 中国水产科学研究院 黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070;

2. 中国水产科学研究院 淡水渔业研究中心, 江苏 无锡 214081;

3. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306

**摘要:** 以建鲤(*Cyprinus carpio* var. *jian*)F<sub>1</sub>群体的94尾个体为材料, 利用254个微卫星标记构建了建鲤的遗传图谱, 并对体长、体高和体厚性状进行了QTL定位, 共检测到17个生长相关性状QTL, 分布在10个连锁群上, 解释表型变异为10.8%~35.2%。以相同的分子标记, 构建建鲤与镜鲤(*Cyprinus carpio* L.)的比较图谱, 分析了建鲤和镜鲤群体生长性状QTL的同源性关系。结果表明, 建鲤与镜鲤图谱具有广泛的共线性或同线性关系, 建鲤每个连锁群在镜鲤图谱中均找到了对应的同源连锁群, 其中建鲤10个生长性状QTL与镜鲤13个相同性状QTL具有同源性, 同源比例高达58.8%。同时发现, 建鲤QTL置信区间相对较大, 与之同源的镜鲤QTL置信区间较小, 通常位于建鲤QTL子区间内, 定位结果更精细。此外, 建鲤与镜鲤连锁群上都存在QTL的富集区域, 而这些富集区域常常存在于同源连锁群的共线性区域, 可作为标记辅助选择的重点区域。鲤通用QTL的发掘, 为分子标记辅助育种和更进一步的精细定位打下基础。

**关键词:** 建鲤; 镜鲤; 生长性状; 共线性; 同线性; QTL

中图分类号: S96

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2013)06-1148-09

鲤(*Cyprinus carpio*)是中国最具代表性的养殖鱼类之一, 其种质资源十分丰富, 并且已利用这些资源培育出许多新的品种, 如建鲤(*Cyprinus carpio* var. *jian*)就是以荷包红鲤(*Cyprinus carpio* var. *wuyuanensis*)和元江鲤(*Cyprinus carpio* var. *yuankiang*)杂交组合的后代作为育种的基础群, 经六代选育定向培育出来的新品种, 其子代的遗传性状和稳定性达到99%以上。由于建鲤具有生长快、体型优、饲料转化率高、适应性与抗病力强等优点而深受养殖者和消费者的欢迎, 目前已成为我国鲤养殖的主导品种<sup>[1-2]</sup>。

传统的育种方法虽已为鱼类育种做出了巨大的贡献, 带来了养殖品种的更新, 但是却不能对数量性状进行有效控制, 从而降低了育种效率,

延长了育种年限。而鱼类大多数经济性状都是微效多基因控制的数量性状, 利用分子标记定位控制经济性状的QTL, 从分子水平上操作目标基因可以有效的加快育种进程。有关鲤经济性状的QTL定位已经积累了很多, 涉及体质量、体长、体高、体厚、头长<sup>[3-10]</sup>等表型性状, 以及饲料转化率、肌纤维密度、过氧化物歧化酶<sup>[11-14]</sup>等相关生理性状, 发掘了200余个QTL。尽管如此, 将这些QTL直接用于育种实践尚存在一定难度, 一方面是因为所用的遗传图谱密度普遍较低, 定位精确度有限, 很难找到与相关QTL紧密连锁的分子标记; 另一方面是由于缺乏相同的分子标记, 对不同材料中发掘的QTL之间的关系知之甚少, 在进行标记辅助育种时还需对各个群体进行分析, 这在一定程

收稿日期: 2013-02-27; 修订日期: 2013-04-18.

基金项目: 国家863计划项目(2011AA100402-5).

作者简介: 顾颖(1983-), 女, 硕士, 专业方向: 动物遗传育种与繁殖. E-mail: xiaoyezigu@tom.com

通信作者: 孙效文, 研究员, 博士生导师. E-mail: sunxw2002@163.com

度上限制了 QTL 研究结果的应用。因此通过对同一性状 QTL 在不同群体中进行比较分析, 发掘通用 QTL 区间, 并在此基础上进行精细定位及图位克隆是实现分子标记辅助育种的有效途径。鉴于研究所用的作图群体多来源于镜鲤(*Cyprinus carpio* L.)品种, 由于鲤品种间在生长速度, 体型等方面具有较大的差异, 因此在镜鲤中定位的 QTL 在建鲤或其他品种中是否适用, 还需要进行验证。本研究借鉴前人的研究结果, 构建了第一张建鲤遗传图谱, 对体长、体高及体厚性状进行 QTL 定位, 并借助相同的分子标记对建鲤与镜鲤同一性状 QTL 进行同源性比较分析, 发掘通用 QTL 位点, 旨在为进一步开展 QTL 精细定位及分子标记辅助育种提供依据, 也为比较基因组研究提供思路。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验群体及表型性状的测量

实验用鱼取自中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 2010 年 4 月选取 10 对后备亲鱼作为建鲤亲本, 利用 30 对 SSR 标记对其进行遗传背景分析, 选取亲本间遗传距离较大的个体进行一对一配组, 构建 10 个建鲤全同胞家系于池塘混养。2010 年 12 月随机取出其中的 647 尾, 经微卫星亲权鉴定, 鉴别出 9 个全同胞家系<sup>[15]</sup>, 选取其中 1 个家系(3<sup>#</sup>)的 94 尾个体作为 F<sub>1</sub> 作图群体, 并进行体长(BL)、体高(BH)和体厚(BT)的测量, 测量方法参照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)。

### 1.2 基因型分析

本研究选取 772 个 SSR 标记对样本进行多态性筛选, 用在亲本及 10 个子代个体中呈多态性且符合孟德尔分离比的标记对 F<sub>1</sub> 群体进行基因型检测, 其中 600 个 HLJ 系列标记是由本实验室开发, 235 个 CA 系列标记来源于 BAC 双末端序列库<sup>[16]</sup>, 32 个 EST-SSR 标记来自 NCBI 数据库。引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。建立 15 μL 反应体系, 包括 PCR 混合缓冲液 11 μL(10 mmol/L Tris-Cl (pH8.3), 50 mmol/L KCl, 1.5 mmol/L MgCl<sub>2</sub>, 0.01%明胶, 0.1% Tween-20, 0.1% NP-40,

dNTP 各 2 mmol/L), 上下游引物(10 μmol/L)各 0.5 μL, 模板 DNA (50 ng/μL)1μL, Taq DNA 聚合酶(Promega)1U, 补无菌水到 15 μL。PCR 反应程度为: 94℃预变性 3 min; 94℃变性 30 s, 退火 30 s (57~60℃), 72℃延伸 30 s, 25 个循环; 72℃延伸 5 min, 4℃保存。扩增产物在 8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳中分离, 硝酸银染色。用 Gel-Pro Analyzer 4.5 软件判读基因型, 确定等位基因大小。

### 1.3 遗传图谱构建及 QTL 分析

统计子代分离比及亲本类型符合以下预期模式的标记用于构建连锁图谱: 1:1(ab×aa 或 aa×ab); 1:2:1(ab×ab); 1:1:1:1(ab×ac 或 ab×cd)。建立亲本及分离群体的基因型数据库, 采用自编的标记数据转换软件(专利号: ZL200710144749.3)将 0、1 矩阵转化为 JoinMap 格式。运行 JoinMap4.0 软件<sup>[17]</sup>, 在“CP”作图模型下, 取 LOD 值等于 4.0, 最大重组率 0.4 构建连锁群, 利用 Kosambi 函数将重组率换算成图距(cM)。QTL 定位采用区间作图法(interval mapping), 借助 MapQTL5.0<sup>[18]</sup>软件对遗传图谱进行扫描, 以 LOD 值 2.0 作为初始阈值, 确定 QTL 数目及其在连锁群上的位置。并通过置换检测(permutation test)确定 QTL 的真实性, 重复抽样 1 000 次, 显著水平定为 0.05。

### 1.4 镜鲤 QTL 定位数据及同源性比较

镜鲤采自黑龙江水产研究所松浦试验站, 于 2009 年选取成熟的镜鲤雌性个体 40 尾, 雄性个体 20 尾, 根据个体间亲缘关系进行配组, 构建 30 个家系, 选取其中一个全同胞家系(190 尾个体)为材料, 饲养 6 个月后, 测量其形态学数据。Xu 等<sup>[13]</sup>利用该镜鲤 F<sub>1</sub> 群体构建了包含 992 个 SSR 标记的高密度遗传连锁图谱, 该图谱由 51 个连锁群组成, 编号为 C1~C51, 总长度 5 183.9 cM, 平均图距 5.226 cM, 每个连锁群由 5~41 个标记组成。在此基础上对体长、体高和体厚等性状进行了 QTL 定位, 以 LOD 值 2.0 作为阈值, 分别得到 13 个、5 个和 16 个 QTL(待发表), 本研究以相同的 SSR 标记为桥梁, 建立建鲤与镜鲤遗传图谱的共线性关系, 对同一性状 QTL 进行同源性比较。采用

Mapchart 2.0 软件绘制比较图谱及 QTL 分布图。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型分析

对体长、体高和体厚性状表型值进行统计分

析,发现所有性状都显示出连续变异的特点,是典型的数量性状。如表 1 所示,各性状在  $F_1$  表现出不同程度的分离,变异系数为 0.04~0.06。Shapiro-Wilk 正态分布检验显示,各性状  $P$  值均大于 0.05,符合正态分布,可以进行 QTL 定位的研究。

表 1 建鲤生长性状正态分布检测  
Tab.1 Test of normal distribution for growth traits in *Cyprinus carpio* var. *jian*

性状 trait	$\bar{x} \pm SD$	偏度 skewness	峰度 kurtosis	变幅 RV	变异系数 CV	$P$
体长 BL/cm	27.42±1.05	0.08	-0.32	24.8~29.8	0.04	0.773
体高 BH/cm	8.84±0.51	0.26	-0.49	8.0~9.9	0.06	0.1
体厚 BT/cm	5.26±0.27	0.09	-0.73	4.8~5.8	0.05	0.065

### 2.2 标记多态性分析及遗传图谱构建

经过筛选,772 对鲤 SSR 引物中共有 323 对引物在建鲤分析家系中呈现多态性,多态比例为 41.84%,其中 HLJ 及 CA 系列引物的多态性较高,分别为 42.77%、41.28%,HLJE 多态性最低,为 31.25%。可用于连锁分析的有 260 对引物,共产生 265 个位点,其中 5 对引物检测到 2 个多态位点。

采用 JoinMap4.0 软件对 265 个多态位点进行遗传连锁分析,其中 11 个标记未发生连锁,其余 254 个标记(CA 系列 80 个,HLJ 系列 164 个,HLJE 系列 10 个)组成 44 个连锁群,分别命名为 LG1~LG44。连锁图谱总长度为 1 381.592 cM,标记间平均距离为 6.58 cM。每个连锁群上的标记数为 2~12 个,连锁群的长度 0~107.224 cM。该图谱与镜鲤连锁图谱有 198 个相同标记。

### 2.3 QTL 定位分析

在建鲤 3 种生长性状的 QTL 分析中,共检测到 17 个 QTL 分布于 10 个连锁群上,包括 4 个体长、6 个体高及 7 个体厚 QTL(表 2)。与体长相关的 4 个 QTL 中,BL-14-1 的 LOD 值最大,为 3.17,解释表型变异 16.9%,距离最近的标记 CA2117 为 2.242 cM。其余 3 个 QTL 位点分别位于 LG29、LG30 和 LG40 上,LOD 值为 2.39~2.76,解释表型变异为 11.9%~12.8%,且分别和标记 CA1591、HLJ3486、HLJ1134-2(HLJ1132-2)共分离。与体高相关的 6 个 QTL 中,BH-20-1 的 LOD 值最大,为 5.07,解释表型变异为 34.7%,且与

最近标记 HLJ3880 距离为 4.0 cM。该位点可能为一主效 QTL。其余 5 个 QTL 位点 LOD 值为 2.26~3.57,解释表型变异为 14.7%~35.2%,且 BH-21-1、BH-36-1 分别与标记 HLJ2599、CA1115 共分离。与体厚相关的 7 个 QTL 中,BT-10-1 及 BT-36-1 的 LOD 值较大,为 4.06、4.28,解释表型变异 18.6%、18.9%,且分别与标记 HLJ3311 及 HLJ3759 共分离,可能为主效 QTL。其余 5 个 QTL 的 LOD 值均小于 3.5,解释表型变异为 10.8%~19.7%,且 BT-40-1 和标记 HLJ11342 (HLJ1132-2)共分离。

在部分连锁群上存在相关性状 QTL 的重叠区间。如在连锁群 LG14 及 LG40 上都存在着 3 种性状 QTL 的重叠区间,又如连锁群 LG29 上存在体长和体厚两个性状的重叠区间,LG20 及 LG36 存在体高和体厚的重叠区间,产生 QTL 重叠现象的原因可能是一个基因控制多个性状,即一因多效,也可能是控制不同性状的基因存在紧密连锁关系。

### 2.4 建鲤与镜鲤 QTL 同源性比较

利用相同的分子标记构建建鲤与镜鲤的比较图谱,找到了建鲤和镜鲤标记水平的共线性或同线性关系,建鲤 44 个连锁群在镜鲤图谱中均找到了同源连锁群,其中 43 对同源连锁群含有两个或两个以上相同的标记,只有 LG25 与镜鲤 C5 仅含有一个共同的标记。在比较图谱基础上对体长、体高和体厚性状的 QTL 定位结果进行比较,发现

同一性状 QTL 具有高度的同源性。本研究共定位了 17 个生长相关性状 QTL, 其中 10 个与镜鲤相同性状所定位的 13 个 QTL 具有同源性, 同源性比例高达 58.8%(图 1, 表 3)。

体长 QTL 同源比对结果表明, 在建鲤连锁群 LG14 上定位了 1 个体长 QTL, 与之同源的镜鲤连锁群 C28 上定位了 2 个体长 QTL, 其中建鲤体长 QTL BL-14-1 区间较大, 位于 CA2263~CA2369,

表 2 建鲤生长性状 QTL 分析  
Tab.2 Analysis of QTL for growth traits in *Cyprinus carpio* var. *jian*

性状 trait	位点 QTL	连锁群 LG	位置/cM position	标记 marker	LOD	解释表型变异/% variation
体长 BL	BL-14-1	LG14	42.196	CA2263~CA2369	3.17	16.9
	BL-29-1	LG29	1.657	CA1591	2.76	12.8
	BL-30-1	LG30	0	HLJ3486	2.55	11.9
	BL-40-1	LG40	12.040	HLJ1134-2(HLJ1132-2)	2.39	12.4
体高 BH	BH-14-1	LG14	22	HLJ614~HLJ3134	3.57	35.2
	BH-20-1	LG20	14.919	CA1266~HLJ2772	5.07	34.7
	BH-21-1	LG21	19.966	HLJ2599	2.26	17.3
	BH-36-1	LG36	8.016	CA1115	3.84	17.2
	BH-40-1	LG40	11	CA2447~HLJ468	2.99	16.1
	BH-41-1	LG41	16	HLJ1320~HLJ2642	2.55	14.7
体厚 BT	BT-5-1	LG5	13	HLJ797~CA2424	2.75	16.0
	BT-10-1	LG10	55.064	HLJ3311	4.06	18.6
	BT-14-1	LG14	24	HLJ614~CA2263	2.14	19.7
	BT-20-1	LG20	13.919	CA1266~HLJ3544	3.37	19.2
	BT-29-1	LG29	19.077	CA1124~HLJ2571	2.0	10.8
	BT-36-1	LG36	3.599	HLJ3759	4.28	18.9
	BT-40-1	LG40	12.040	HLJ1134-2(HLJ1132-2)	2.60	13.9

表 3 建鲤与镜鲤 QTL 同源性比对  
Tab.3 Comparative homologies QTL between *C. carpio* var. *jian* and *C. carpio* L.

性状 trait	建鲤 <i>C. carpio</i> var. <i>jian</i>				镜鲤 <i>C. carpio</i> L.			
	位点 QTL	连锁群 LG	LOD	标记 marker	位点 QTL	连锁群 LG	LOD	标记 marker
体长 BL	BL-14-1	LG14	3.17	CA2263~CA2369	BL'-28-1	C28	2.85	HLJ515~CA2263
					BL'-28-2	C28	2.11	CA2263~HLJ2873
	BL-29-1	LG29	2.76	CA1591	BL'-1-1	C1	2.12	HLJ3654~CA2344
	BL-30-1	LG30	2.55	HLJ3486	BL'-51-1	C51	2.0	HLJ3486~HLJ391
体高 BH	BH-14-1	LG14	3.57	HLJ614~HLJ3134	BH'-28-1	C28	3.25	HLJ515~CA2263
	BH-36-1	LG36	3.84	CA1115	BH'-38-1	C38	2.4	HLJ3407~HLJ3508
体厚 BT	BT-5-1	LG5	2.75	HLJ797~CA2424	BT'-47-1	C47	2.36	HLJ2391~CA1112
	BT-10-1	LG10	4.06	HLJ3311	BT'-30-1	C30	3.26	HLJ1985~HLJ1202
					BT'-30-2	C30	2.8	HLJ1202~HLJ3939
					BT'-30-3	C30	2.58	HLJ3939~HLJ3833
	BT-14-1	LG14	2.14	HLJ614~CA2263	BT'-28-1	C28	3.0	HLJ515~CA2263
	BT-20-1	LG20	3.37	CA1266~HLJ3544	BT'-4-1	C4	2.32	HLJ3574~HLJ3853
	BT-29-1	LG29	2.0	CA1124~HLJ2571	BT'-1-1	C1	3.29	CA1429~HLJ2456

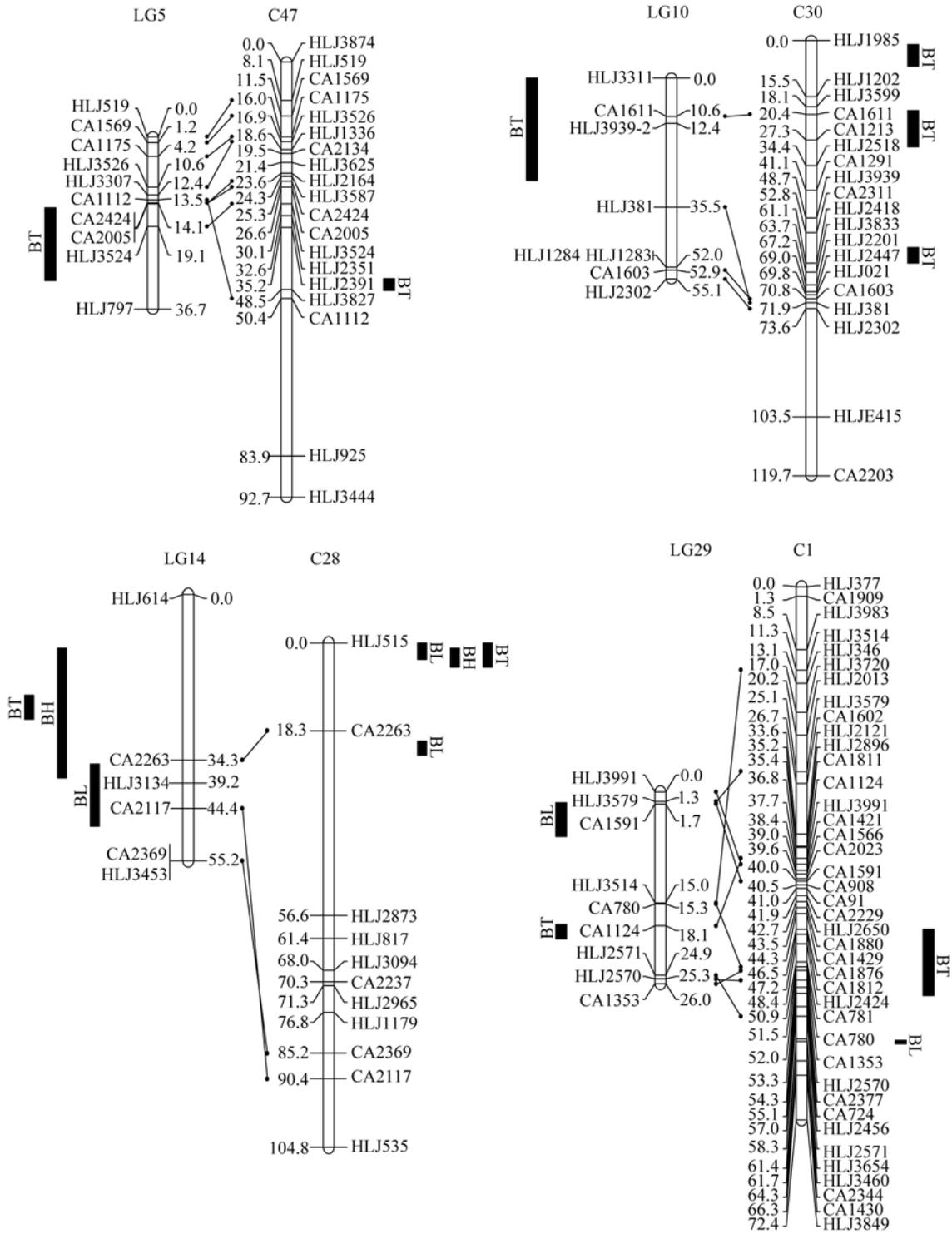


图 1 建鲤与镜鲤生长性状 QTL 同源性比较(待续)

“LG”表示建鲤连锁群，“C”表示镜鲤连锁群。

Fig.1 Comparative homologies of QTL for growth traits of *C. carpio* var. *jian* and *C. carpio* L. (be continued)

“LG” means linkage group of Jian carp. “C” means linkage group of mirror carp.

(续图 1 Fig. 1 continue)

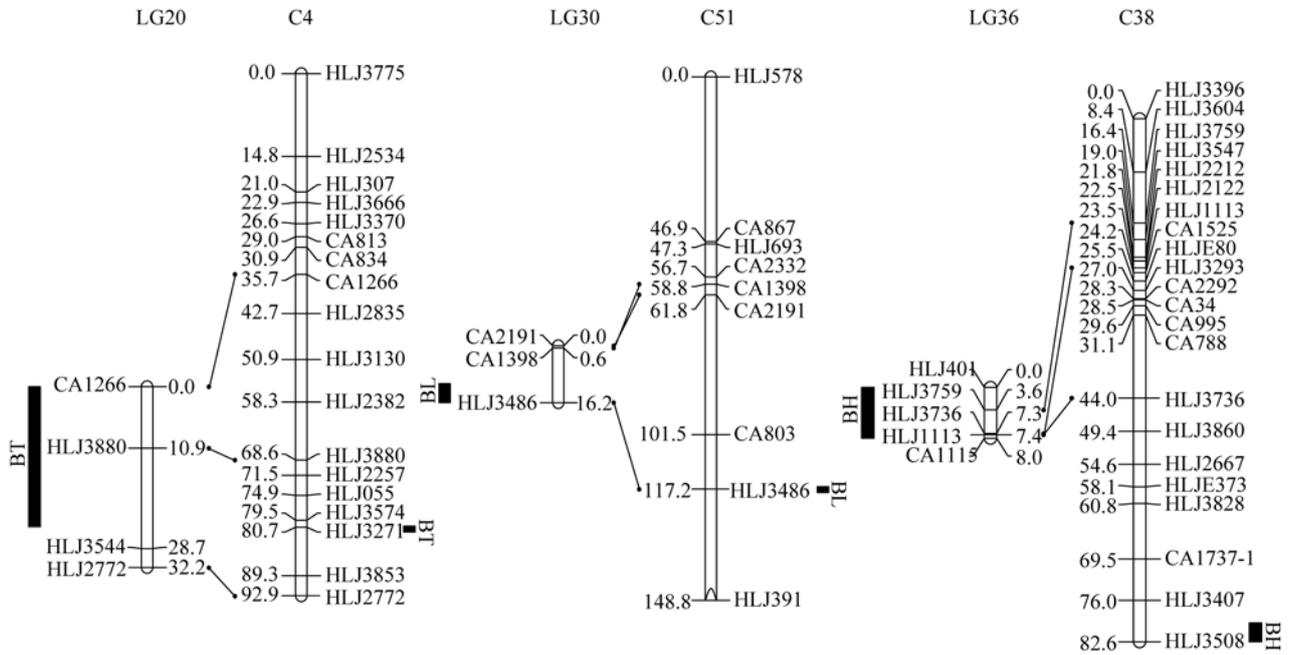


图 1 建鲤与镜鲤生长性状 QTL 同源性比较

“LG”表示建鲤连锁群,“C”表示镜鲤连锁群.

Fig.1 Comparative homologies of QTL for growth traits of *C. carpio* var. *jian* and *C. carpio* L.

“LG” means linkage group of Jian carp. “C” means linkage group of mirror carp.

而镜鲤 QTL BL'-28-2 在其子区间 CA2263~HLJ2873 内, 由于镜鲤连锁图谱密度明显高于建鲤, 因此定位结果更精细; 在建鲤 LG29 及与之同源的镜鲤 C1 上分别定位了 1 个体长 QTL; 另外, 建鲤 LG30 与镜鲤 C51 具有同线性关系, 在同源的 2 个区段分别定位了 1 个体长 QTL, 并且均与标记 HLJ3486 共分离。

体高 QTL 比对结果表明, 建鲤 LG14 及与之同源的镜鲤 C28 上分别定位了 1 个体高 QTL, 其中建鲤 BH-14-1 部分区间与镜鲤 BH'-28-1 均位于标记 CA2263 的同侧, 且图距较近, 认为是同源 QTL; 另外建鲤 LG36 及与之同源的镜鲤 C38 上分别定位了 1 个体高 QTL。

体厚 QTL 同源性分析表明, 建鲤 LG5 与镜鲤 C47 具有共线性关系, 在同源的 2 个区段分别定位了 1 个体厚 QTL; 建鲤 LG10 与镜鲤 C30 具有共线性关系, 在 LG10 上定位了 1 个体厚 QTL, C30 上与之同源区段定位了 3 个体厚 QTL; 在建鲤 LG14 及镜鲤 C28 的同源区段上分别定位了 1 个体厚 QTL; 建鲤 LG20 与镜鲤 C4 具有共线性关

系, 在同源的 2 个区段分别定位了 1 个体厚 QTL, 其中 BT-20-1 的区间较大, 而 BT'-4-1 在其子区间内, 定位结果更精细; 在建鲤 LG29 及与之同源的镜鲤 C1 上分别定位了 1 个体厚 QTL。

此外, 控制不同生长性状的 QTL 往往成簇分布在建鲤与镜鲤连锁群的同源区域, 形成 QTL 富集区。如建鲤 LG14 上同时定位了体长、体高和体厚 3 种生长性状 QTL, 而在与其同源的镜鲤 C28 上也同时定位了这 3 种生长性状 QTL; 建鲤 LG29 上定位了体长、体厚 2 种性状 QTL, 而在与其同源的镜鲤 C1 上同时定位了体长、体高和体厚 3 种性状 QTL。

### 3 讨论

#### 3.1 微卫星标记

遗传连锁图谱的构建是遗传学研究的重要内容。目前已经发表了近十张鲤遗传连锁图谱<sup>[7, 9, 12-13, 19-23]</sup>, 但早期的遗传图谱密度较低, 且多采用多态性及稳定性较差的 AFLP 和 RAPD 等显性标记, 不能进行不同种群间的比较基因组研究, 因此在图谱构建

及标记辅助育种中存在不利因素。而 SSR 标记具有共显性、多态性丰富、稳定性好、作图信息量大等优点,且在近缘物种间具有很好的兼容性,能够进行不同群体或不同品种间的基因组比较作图及 QTL 比较研究,被认为是当前最理想的作图标记。本研究鉴定了 772 个镜鲤遗传图谱上的微卫星标记,有 323 个在建鲤中稳定扩增并呈现多态性,多态比例为 41.84%。由于这些标记是从已经构建的几张镜鲤遗传图谱上挑选的多态性好且符合孟德尔分离比的标记,因此在建鲤中表现出较高的多态性。而已往的研究表明,鲤微卫星引物在鲤基因组中的多态比例为 40%~70%<sup>[9-10, 24]</sup>,本研究结果与之相似,说明微卫星标记在品种间具有较高的通用性。该图谱与镜鲤图谱含有 198 个相同的微卫星标记,这些相同的标记在比较图谱及 QTL 比较定位中起到桥梁作用。

### 3.2 遗传连锁图谱

建鲤的染色体数和已报道过的鲤一致,单倍体含 50 条染色体<sup>[25]</sup>,因此理想的图谱连锁群数应为 50 个。本研究构建了第一张建鲤遗传图谱,该图谱由 44 个连锁群组成(包括三联体和连锁对),少于建鲤染色体数,说明用于作图的标记数目较少,导致部分染色体没有被标记覆盖到。此外,标记数目较少还使得连锁群内部可能存在大的间隔,从而使一个连锁群被分割成两个或多个小的连锁群,导致图谱密度较低。如本研究所用镜鲤图谱<sup>[13]</sup>即由 51 个连锁群组成,说明至少有一个连锁群被分割成两个连锁群。本研究构建的图谱有多个区域存在超过 30 cM 的较大间隙,从 QTL 定位的准确性来讲,还须增加标记数目同时结合其他类型的标记填充图谱间隙,增加图谱饱和度。

根据相同的分子标记构建建鲤与镜鲤的比较图谱,发现建鲤和镜鲤连锁群在标记顺序上大部分是呈共线性排列,即同源连锁群上的标记及其排列顺序均是保守的,同时也存在标记间的重排现象,个别标记间相对顺序有变化,即同线性排列<sup>[26]</sup>,这种现象在其他近缘物种比较基因组中是经常出现的,推测可能与染色体片段的插入和转位等有关,也可能和不同的作图群体有关,如群

体类型、样本大小都可导致标记位置的不同。每个建鲤连锁群在镜鲤图谱中均找到了唯一对应的同源连锁群,其中 43 对同源连锁群含有两个或两个以上相同的标记,只有 LG25 与镜鲤 C5 仅含有一个共同的标记。由于建鲤和镜鲤图谱共有的标记数目较少,仅有 198 个相同的 SSR 标记,因此为了得到更好的共线性关系及 50 对同源连锁群的一一对应,还需增加相同的分子标记构建较高密度图谱。同时标记间的共线性或同线性排列及同源连锁群的对应也为下一步寻找同源 QTL 奠定了基础。

### 3.3 建鲤生长性状 QTL 发掘

对于鲤体长、体高和体厚性状 QTL 区间不同研究者利用不同的群体已经积累了很多,但是多数采用镜鲤群体,鉴于品种选育过程中侧重点不同,且品种间的差异导致 QTL 既有共性也有差异,因此有必要发掘建鲤 QTL 及其紧密连锁的分子标记。本研究利用区间作图法,以 95%染色体水平显著性确定 LOD 阈值,找到了控制体长、体高和体厚性状共 17 个 QTL 区间及 8 个共分离的分子标记,解释表型变异均在 10%以上,其中 2 个控制体高 QTL 的解释表型变异超过 30%,认为是主效区间。并且这些 QTL 在连锁群上出现了集中分布的现象,如在连锁群 LG14、LG20、LG29、LG36 及 LG40 上均存在不同性状 QTL 重叠区间,形成 QTL 富集区域,产生这种现象的原因可能是一个基因控制多个性状,即一因多效,也可能是控制不同性状的基因存在紧密连锁关系。同时这些 QTL 富集区域也为相关基因的克隆及分子标记辅助选择提供了有利的条件。

### 3.4 QTL 同源性比较

比较基因组学的研究表明近缘物种间染色体标记水平具有广泛的共线性,同样许多数量性状 QTL 在近缘物种中也具有共线性。水产动物比较 QTL 研究相对滞后,主要集中在几种鲑科鱼类的研究,对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、大西洋鲑(*Salmo salar*)和北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)3 种鲑科鱼的比较研究表明,体质量、肥满度和性成熟年龄的部分 QTL 具有同源性<sup>[27-28]</sup>。Ildiko 等<sup>[29]</sup>将已知的虹鳟最高耐寒温度 QTL 在北极红点鲑中进行同源性验证,通过比较 QTL 作图发现 2 个同源性的

QTL。虽然鲤 QTL 定位已经积累了很多,但是由于研究所用的遗传图谱间缺乏相同的分子标记,很难将不同群体定位的 QTL 结果进行详细比较。本研究利用相同的分子标记构建了建鲤与镜鲤的比较图谱,找到了建鲤和镜鲤标记水平的共线性关系,在此基础上发现建鲤 10 个生长性状 QTL 与镜鲤 13 个相同性状 QTL 具有同源性,比例高达 58.8%。

同源性分析表明,建鲤 QTL 置信区间相对较大,与之同源的镜鲤 QTL 区间较小,通常位于建鲤 QTL 子区间内,定位结果更精细。原因是建鲤图谱密度低,标记间距离大,因此 QTL 跨度较大,而镜鲤连锁群上标记密度相对较高,同源标记间插入了许多标记,从而缩小了 QTL 置信区间,但是他们均分布在同源标记区间内,认为是同源 QTL。此外还发现控制两个群体两个以上性状的 QTL 区间常常发生重叠或部分重叠,即两个群体的 QTL 富集区域也具有同源性,这些区域可能是富含基因的区域,也可能是进化过程的保守区域。在这些重叠区间内发掘可靠的分子标记,可以一次将多个优良性状的控制基因转移至同一品种中,从而加快品种改良进程,提高标记辅助选择(marker assistant selection, MAS)的效率。

本研究是基于比较遗传图谱基础上的 QTL 比对,鉴于图谱的不完整性及共同的标记数目有限,因此这种比对是粗犷的,随着基因组测序工作的完成,可以将不同材料构建的遗传图谱和全基因组序列进行共线性比较,建立连锁群与染色体的对应关系,在此基础上寻找不同种群或不同遗传背景下的通用 QTL 并确定其在染色体上的位置,通过几个种群间的比对,进一步缩小 QTL 的置信区间,并根据全基因组信息在该区域内发掘生长相关的基因,对基因进行筛查,最后确定候选基因。本研究发掘了 17 个建鲤生长相关性状 QTL,其中 10 个与镜鲤相同性状 QTL 具有同源性,同源性比例较高,一方面说明 QTL 定位结果比较准确,同时也为 MAS 育种积累了标记,另一方面说明 QTL 在品种间相对保守,因此可以通过已知的 QTL 信息推测未知品种的 QTL,同时这些保守的 QTL 为在鲤不同品种间的育种应用提供了便利。

#### 参考文献:

- [1] 张建森,孙小异. 建鲤新品系的选育[J]. 水产学报, 2007, 31(3): 287-292.
- [2] 盛东峰,郭翠红. 建鲤苗种体长与体重关系数学模型的构建[J]. 周口师范学院学报, 2009, 26(5): 90-92.
- [3] 顾颖,曹顶臣,张研,等. 鲤与生长性状相关的 EST-SSRs 标记筛选[J]. 中国水产科学, 2009, 16(1): 15-22.
- [4] 李文升,刘翠,张晓峰,等. 镜鲤体重的 QTL 定位[J]. 基因组学与应用生物学, 2011, 30(4): 316-324.
- [5] 郑先虎,曹顶臣,匡友谊,等. 镜鲤体质量和体长的 QTL 定位研究[J]. 中国水产科学, 2012, 19(2): 189-195.
- [6] 张天奇,张晓峰,谭照君,等. 镜鲤体长性状的 QTL 定位分析[J]. 遗传, 2011, 33(11): 1245-1250.
- [7] 郑先虎,匡友谊,鲁翠云,等. 镜鲤体长、体高、体厚性状 QTL 定位分析[J]. 遗传, 2011, 33(12): 1366-1373.
- [8] 王宣朋,张晓峰,李文升,等. 鲤头长、体厚、体高性状的 QTL 定位及遗传效应分析[J]. 水产学报, 2010, 34(11): 1645-1655.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 王宣朋,张晓峰,李文升,等. 鲤饲料转化率性状的 QTL 定位及遗传效应分析[J]. 水生生物学报, 2012, 36(2): 177-196.
- [12] Zhang Y, Xu P, Lu C Y, et al. Genetic linkage mapping and analysis of muscle fiber-related QTLs in common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Mar Biotechnol, 2011, 13(3): 376-392.
- [13] Xu Y L, Zhang X F, Zheng X H, et al. Studies on quantitative trait loci related to superoxide dismutase in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Aqu Res, doi: 10.1111/j.1365-2109.2012.03191.x.
- [14] 尹森,于倩,郑先虎,等. 镜鲤碱性磷酸酶和酸性磷酸酶 QTL 定位分析[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(3): 351-357.
- [15] 顾颖,李超,鲁翠云,等. 建鲤(*Cyprinus carpio* var. Jian) 微卫星 DNA 亲权鉴定[J]. 遗传, 2012, 34(11): 1447-1455.
- [16] Li Y, Xu P, Zhao Z X, et al. Construction and characterization of the BAC library for common carp *Cyprinus carpio* L. and establishment of microsynteny with zebrafish *Danio rerio*[J]. Mar Biotech, 2011, 13(4): 706-712.
- [17] Van Ooijen J W. JoinMap®4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations[M]. Wageningen: Kyazma BV, 2006.
- [18] Van Ooijen J W, Boer M P, Jansen R C, et al. MapQTL5.0: software for the calculation of QTL positions on genetic maps[M]. Wageningen: Plant Research International, 2002.
- [19] Sun X W, Liang L Q. A genetic linkage map of common carp

- (*Cyprinus carpio* L.) and mapping of a locus associated with cold tolerance[J]. *Aquaculture*, 2004, 238(1-4): 165-172.
- [20] Cheng L, Liu L, Yu X, et al. A linkage map of common carp (*Cyprinus carpio*) based on AFLP and microsatellite markers[J]. *Anim Genet*, 2009, 41(2): 191-198.
- [21] Zheng X H, Kuang Y Y, Zhang X F, et al. A genetic linkage map and comparative genome analysis of common carp (*Cyprinus carpio* L.) using microsatellites and SNPs[J]. *Mol Genet Genomics*, 2011, 286(3-4): 261-277.
- [22] 王宣朋, 孙效文, 李文升, 等. 鲤遗传连锁图谱的构建[J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(5): 641-648.
- [23] 王军, 王成辉, 刘豪, 等. 鲤正、反交 F<sub>2</sub> 群体的 AFLP 遗传图谱构建及其 QTL 定位[J]. *中国农业科技导报*, 2010, 12(1): 92-99.
- [24] 鲁翠云, 毛瑞鑫, 李鸥, 等. 鲤鱼三、四核苷酸重复微卫星座位的筛选及特征分析[J]. *农业生物技术学报*, 2009, 17(6): 979-987.
- [25] 毛海涛, 薛淑霞, 耿绪云, 等. 天津地区养殖白鲢 *Hypophthalmichthys molitrix* (Cuvier et Valenciennes)、建鲤 (*Cyprinus carpio* var. *jian*) 染色体核型(karyotype)调查与分析[J]. *现代渔业信息*, 2007, 22(10): 8-10.
- [26] Chagné D, Brown G, Lalanne C, et al. Comparative genome and QTL mapping between maritime and loblolly pines[J]. *Mol Breed*, 2003, 12: 185-195.
- [27] 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.
- [28] Reid D P, 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*, 2005, 94(2): 166-172.
- [29] Somorjai I M, Danzmann R G, Ferguson M M. Distribution of temperature tolerance quantitative trait loci in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and inferred homologies in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Genetics*, 2003, 165(3): 1443-1456.

## QTL for growth traits in Jian carp and inferred homologies in mirror carp

GU Ying<sup>1</sup>, LU Cuiyun<sup>1,3</sup>, ZHANG Xiaofeng<sup>1</sup>, LI Chao<sup>1</sup>, YU Juhua<sup>2</sup>, SUN Xiaowen<sup>1</sup>

1. Heilongjiang Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Sciences, Harbin 150070, China;

2. Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;

3. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** We used an F<sub>1</sub> population consisting of 94 individuals to construct a linkage map for Jian carp (*Cyprinus carpio* var. *jian*) using 254 microsatellite markers. We identified 17 quantitative trait loci for body length, body height, and body thickness on 10 linkage groups (LG), which explained 10.8%–35.2% of the phenotypic variance. Comparative mapping between Jian carp and mirror carp (*Cyprinus carpio* L.) was used to assess the homology of quantitative trait loci for growth traits based on the same markers. A comparative analysis revealed extensive synteny or collinearity between the two varieties and each Jian carp LG showed homology towards a single mirror carp LG, sharing two or more loci with mirror carp LG in most cases. Ten QTLs for growth traits in Jian carp were conserved compared with 13 QTL for the same traits in mirror carp, accounting for 58.8% of the total. The QTL confidence interval in mirror carp was more precise than the homologous interval in Jian carp, which was generally contained within the QTL interval in Jian carp. Of note, we observed QTL rich regions on the LG in Jian carp and mirror carp, where QTL affecting different traits were generally clustered. The orthologous rich regions between the two varieties may represent “hot spots” for marker assisted selection. The detection of consensus QTL provides a basis for marker assisted breeding and fine mapping in carp.

**Key words:** *Cyprinus carpio* var. *jian*; mirror carp; growth traits; synteny; collinearity; QTL

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