

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.14293

镜鲤与建鲤生长性状共享 QTL 标记及优势基因型

鲁翠云^{1,3}, 顾颖¹, 李超¹, 郑先虎¹, 程磊¹, 曹顶臣¹, 俞菊华², 何立川¹, 孙效文¹

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: 本研究以 1 个镜鲤(*Cyprinus carpio* L.)全同胞家系(190 个个体)构建的微卫星遗传图谱(992 个标记)为基础, 从体重、体长、体高和体厚的 QTL 区间内发掘了 54 个标记, 其与性状具有显著相关性, 进而通过对不同基因型性状间的比较, 筛选出 83 个优势基因型。在此基础上, 用 54 个镜鲤 QTL 标记分析了建鲤(*Cyprinus carpio* var. *jian*)作图群体, 其中 40 个标记在建鲤中表现出多态性, 比例为 74.07%; 相关性分析结果显示, 其中 22 个标记与建鲤家系的体重、体长、体高或体厚性状具有显著相关性($P < 0.05$), 占多态标记的 55.00%; 镜鲤与建鲤共享的 22 个 QTL 标记中, 18 个标记与至少 1 个相同的性状具有显著相关性($P < 0.05$), 从中筛选出建鲤性状具有优势的基因型 30 个, 可用于指导建鲤的选育。品种间共享 QTL 的发掘能够扩展 QTL 标记的使用空间, 减少新品种重新构建图谱进行 QTL 标记定位的工作量和成本。

关键词: 镜鲤; 建鲤; 共享 QTL; 优势基因型

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)03-0371-16

镜鲤(*Cyprinus carpio* L.)是德国等欧洲国家的主要鱼类养殖品种之一, 自 20 世纪 80 年代引入我国后, 经过几十年的系统选育和杂交选育, 逐渐形成了适合我国池塘养殖条件的德国镜鲤选育系(*Cyprinus carpio* var. *mirror*)、松浦镜鲤(*Cyprinus carpio* var. *songpu mirror*)及松浦红镜鲤(*Cyprinus carpio* var. *songpu red mirror*)等水产新品种, 具有生长快、品质优、肉厚等优点, 耐低氧能力、养殖和越冬成活率均较原种明显提高, 适于我国大部分地区尤其是三北地区养殖。建鲤(*Cyprinus carpio* var. *jian*)是以荷包红鲤(*Cyprinus carpio* var. *wuyuanensis*)和元江鲤(*Cyprinus carpio* var. *yuankiang*)为杂交亲本, 经定向选育, 培育出来的水产新品种, 其子代的遗传稳定性达到 99%

以上, 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。在此基础上, 又培育出了津新鲤(水产新品种编号: GS-01-003-2006)、福瑞鲤(水产新品种编号: GS01-003-2010)等水产新品种, 在我国鲤养殖的主产区占有相当大的比重。松浦镜鲤和福瑞鲤在内蒙古地区几个主要养殖鲤品种的生长对比实验中分列前两位^[1]。

近几年, 以镜鲤为代表积累了大量与主要经济性状相关的 QTL, 涉及体重、体长、体高、体厚、头长^[2-6]等生长性状, 以及酶类和肉质性状^[7-10]等, 筛选的 QTL 达上千个之多(www.carpbase.org), 而相对来说在其他鲤品种筛选的 QTL 资源则非常有限。由于镜鲤与建鲤的遗传背景差异较大, 生长速度和体型也有很大不同, 在将镜鲤中筛选

收稿日期: 2014-07-11; 修订日期: 2014-10-09.

基金项目: 国家 863 计划项目(2011AA100402-5); 农业部 948 计划项目(2011-G12); 中央公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2014A05CG01).

作者简介: 鲁翠云(1980-), 女, 博士, 专业方向为鱼类遗传育种与繁殖. E-mail: xtley_123@163.com

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

的 QTL 应用于建鲤育种之前, 还需要进行验证, 筛选适用于建鲤的共享 QTL 标记。尽管顾颖等^[11]构建了建鲤的遗传图谱, 定位了部分影响体重、体长、体高及体厚的 QTL 区间, 但是由于图谱的密度较低, 多数 QTL 区间在 20 cM 以上, QTL 峰值没有紧密连锁的标记, 或 QTL 侧翼标记由于离峰值较远而对性状的贡献不显著, 所以可用于指导育种的标记较少。然而 QTL 区间所在连锁群的同源性比对结果显示, 部分 QTL 区间在建鲤与镜鲤中具有相似性^[11], 这个结果为镜鲤和建鲤共享 QTL 标记的筛选提供了参考。本研究以密度较高的镜鲤微卫星遗传图谱(992 个标记)为基础^[8], 选取影响体重、体长、体高和体厚的 QTL 区间的峰值和侧翼标记 89 个。在评估这些标记对镜鲤生长性状贡献的同时, 进一步评估了其与建鲤生长性状的相关性, 筛选品种间共享 QTL 标记及优势基因型, 一方面拓展 QTL 标记的应用空间和应用价值, 另一方面以微卫星标记为主鉴定部分适用于建鲤的 QTL 标记, 为开展建鲤分子育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验家系

镜鲤实验家系取自黑龙江水产研究所松浦试验站, 选取个体间遗传距离为 0.5~0.7 且表型差异较大的一对亲本构建家系, 于池塘饲养 6 个月后, 随机取样 190 尾测量生长性状的表型值^[6]。建鲤实验家系取自中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 依据亲本间遗传距离构建 10 个家系于池塘混养, 用 30 个微卫星标记对随机取样的 647 尾进行亲权鉴定^[11], 选取其中 1 个家系(94 尾)作为实验家系^[12], 测量生长性状的表型值。体重(BW)、体长(SL)、体高(BH)和体厚(BT)表型值的测定依据《养殖鱼类种质检验》(GB/T 18654.3—2008)进行。

1.2 镜鲤 QTL 标记的选择

以镜鲤实验家系构建的遗传连锁图谱含有 992 个微卫星标记^[8], 用此图谱定位了体重、体长、体高和体厚 4 个生长性状的 QTL 区间(详细

数据未列出), 选择位于 QTL 区间峰值和侧翼的标记 89 个, 筛选出与性状显著相关的 QTL 标记 54 个。用此 54 个 QTL 标记分析建鲤实验家系, 筛选与建鲤性状显著相关的共享 QTL 标记。镜鲤 QTL 区间及标记在连锁群上的位置见图 1。

1.3 DNA 提取及 PCR 扩增

剪取部分鳍条组织, 用有机抽提法提取基因组 DNA, 具体步骤参见《分子克隆实验指南》^[13]。PCR 反应体系为 15 μ L, 包括: 10 mmol/L Tris-Cl (pH 8.0)、50 mmol/L KCl、1.5 mmol/L $MgCl_2$ 、200 μ mol/L dNTP 和 0.3 μ mol/L 微卫星上、下游引物, 以及 1 U *Taq* DNA 聚合酶和 100 ng DNA 模板。反应程序为 94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 56 $^{\circ}$ C 复性 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 25 个循环; 最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。扩增产物用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测, 0.1% 硝酸银染色显带, 用 Gel-Pro Analyzer 4.5 软件分析电泳条带的大小。

1.4 数据处理

用 SPSS 19.0 软件对实验家系性状的表型值进行正态分布检验及相关性检验, 再用 GLM 模型进行标记与性状的相关性分析, 模型如下: $y=u+g_i+e$, 其中 y 为性状, u 为群体均值, g_i 为第 i 个基因型的效应, e 为残差。采用 Permutation 检验确定基因型效应的显著性水平(10 000 次), 对检测到的与性状显著相关的微卫星标记, 用 Duncan 多重比较分析基因型均值之间的差异。以某标记的某基因型的表型均值显著高于其他基因型的表型均值, 并高于总体均值为优势基因型作为判定标准, 鉴别具有性状优势的基因型。

2 结果与分析

2.1 性状分析

用 SPSS 19.0 对镜鲤和建鲤群体的体重、体长、体高和体厚表型值进行统计分析, 发现 4 个性状都显示出连续变异的特点, 是典型的数量性状。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; Pearson 相关性检验 2

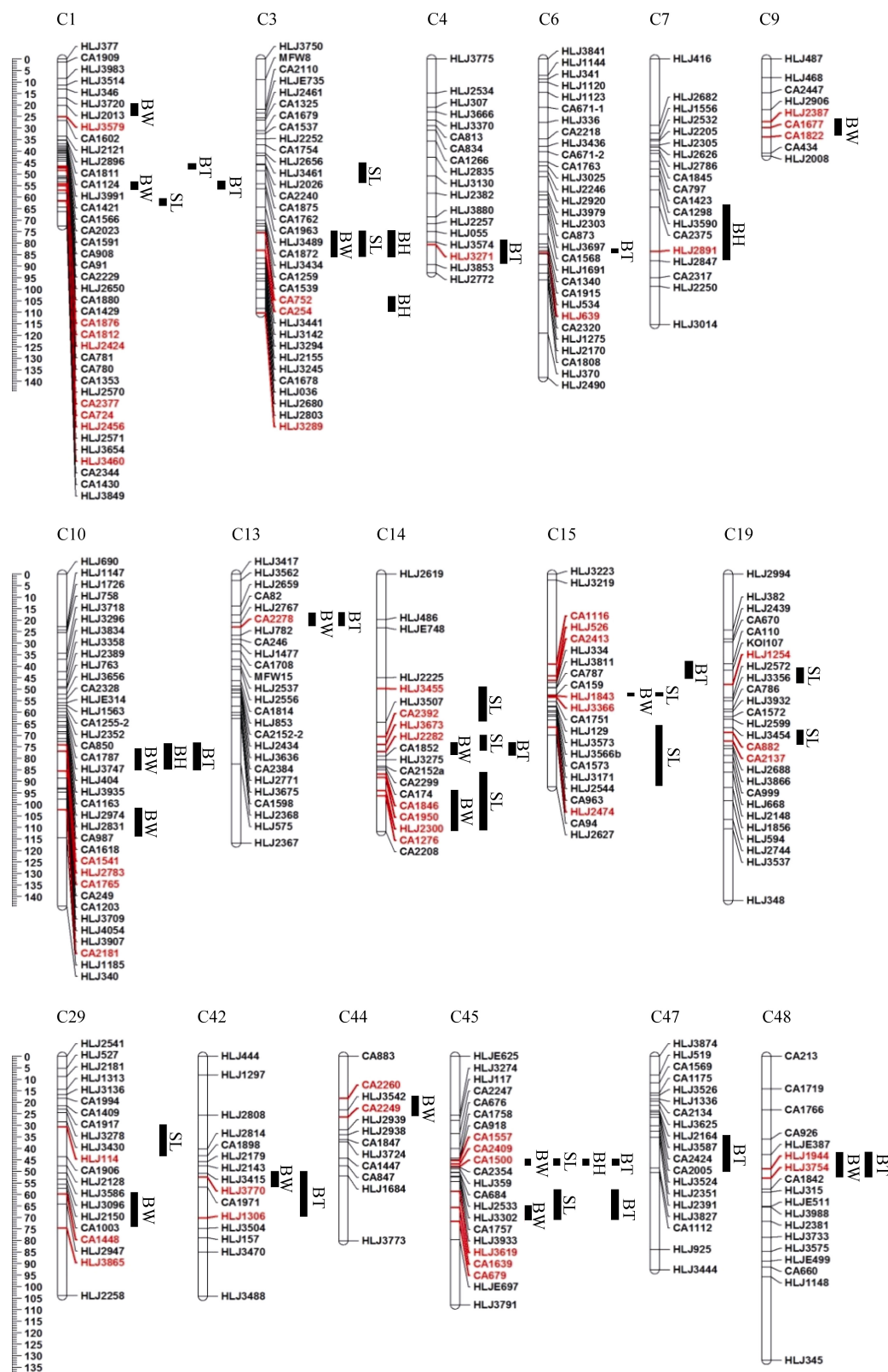


图 1 镜鲤体重(BW)、体长(SL)、体高(BH)和体厚(BT)4个性状的 QTL 区间及与性状显著相关的标记
红色字体表示性状显著相关的标记。

Fig. 1 Position of QTL intervals and markers associated with body weight (BW), body length (SL), body height (BH), and body thickness (BT) in mirror carp

The markers in red on linkage groups are significantly associated with growth traits.

个群体 4 个生长性状间的相关程度, 结果显示, 与镜鲤体重相关性最大的性状是体高($r=0.970$), 而与建鲤体重相关性最大的性状是体长($r=0.759$), 符合镜鲤体型偏高而建鲤体型偏长的特点。详细统计数据见表 1。

2.2 镜鲤与建鲤共享 QTL 标记筛选

用镜鲤一个全同胞家系构建了含有 992 个微卫星标记的遗传连锁图谱^[8], 用此图谱将影响体重、体长、体高和体厚的 QTL 区间定位在 17 个连锁群上(详细数据未列出)(图 1)。选取 QTL 区间峰值及侧翼标记 89 个, 筛选出 54 个 QTL 标记与性状具有显著相关性($P<0.05$)(图 1, 表 2), 其中 CA724、HLJ3460、CA254 等 24 个标记与体重、

体长、体高和体厚显著相关, HLJ2282、CA1950、HLJ2300 和 CA1639 与 4 个性状的相关性均达到极显著水平($P<0.01$); HLJ2891、HLJ2387、CA1677 等 5 个标记与体重、体长和体高显著相关($P<0.05$); CA1876、CA1812、HLJ3271 等 6 个标记与体重、体高和体厚显著相关($P<0.05$); HLJ3579、HLJ3673 和 CA2413 与体重和体长显著相关($P<0.05$); CA1448 和 CA679 与体重和体高显著相关($P<0.05$); HLJ526 与体重和体厚显著相关($P<0.05$); HLJ1306 与体高和体厚显著相关($P<0.05$); HLJ2424、CA2377、HLJ2456 等 12 个标记分别与 1 个性状具有显著相关性($P<0.05$)。

表 1 镜鲤和建鲤体重、体长、体高和体厚性状测量结果及性状间的相关系数
Tab. 1 Measurement results and phenotypic correlation coefficients among body weight, body length, body height, and body thickness of *Cyprinus carpio* L. and *C. carpio* var. *jian*

品种 strain	性状 trait	平均值 $\bar{x} \pm SD$	偏度 skewness	峰度 kurtosis	最大值 maximum	最小值 minimum	P	相关系数 correlation coefficient			
								体重 body weight	体长 body length	体高 body height	
镜鲤 <i>C. car-</i> <i>pio</i> L.	体重/g body weight	168.46±42.71	0.551	-0.126	297.00	88.90	0.056				
	体长/cm body length	16.09±1.34	0.119	-0.345	19.90	12.73	0.634	0.912**			
	体高/cm body height	6.85±0.85	0.198	-0.339	8.74	5.58	0.235	0.970**	0.853**		
	体厚/cm body thickness	3.53±0.32	0.576	0.309	4.49	2.80	0.073	0.856**	0.700**	0.869**	
建鲤 <i>C. car-</i> <i>pio</i> var. <i>jian</i>	体重/g body weight	624.74±71.86	0.325	-0.359	792.30	469.70	0.132				
	体长/cm body length	27.42±1.05	0.080	-0.320	29.80	24.80	0.773	0.759**			
	体高/cm body height	8.84±0.51	0.260	-0.490	9.90	5.90	0.100	0.483**	0.393**		
	体厚/cm body thickness	5.26±0.27	0.090	-0.730	5.80	4.80	0.065	0.698**	0.663**	0.514**	

注: **表示性状间相关性极显著($P<0.01$).
Note: **denotes extremely significant correlation among growth traits ($P<0.01$).

分析镜鲤 54 个 QTL 标记与建鲤家系 4 个生长性状的相关性, 54 个标记在建鲤家系中均扩增出清晰、稳定的 DNA 条带, 其中 40 个标记表现出多态性, 多态比例为 74.07%; 相关性分析结果显示, 其中 22 个标记与建鲤家系的体重、体长、体高或体厚性状具有显著相关性, 占多态标记的 55.00%(表 2)。22 个标记中, HLJ3271 与建鲤体重、体长、体高和体厚 4 个性状具有显著相关性, 其中与体重、体高和体厚的相关性达到极显著水平($P<0.01$); HLJ3865 与体重、体高和体厚具有显著相关性, 其中与体高和体厚的相关性达到极显著水平($P<0.01$); HLJ3579、HLJ2424、HLJ2456 等 6

个标记分别与 2 个性状具有显著相关性($P<0.05$); CA2377、CA724、CA1541 等 14 个标记分别与 1 个性状具有显著相关性($P<0.05$)。

镜鲤和建鲤共享的 22 个 QTL 标记中, 18 个标记在 2 个品种中表现出与至少 1 个相同性状有显著相关性($P<0.01$)(表 2)。HLJ3579、HLJ3271、CA1677 等 7 个标记同时与体重显著相关; HLJ3579、CA724、CA1541 等 6 个标记同时与体长显著相关; HLJ3271、CA1677、CA1846 等 8 个标记同时与体高显著相关; HLJ2424、HLJ3271 和 CA2249 3 个标记同时与体厚显著相关。CA1677、CA2249、HLJ3366 和 HLJ3579 4 个标记分别与镜

表 2 基于 GLM 模型的 permutation 检验表现为与性状显著相关的标记
 Tab. 2 The markers associated significantly with traits by permutation test based on GLM model

连锁群 linkage group	QTL 标记 QTL marker	GenBank 登录号 accession no.	镜鲤 mirror carp				建鲤 Jian carp			
			体重 body weight	体长 body length	体高 body height	体厚 body thickness	体重 body weight	体长 body length	体高 body height	体厚 body thickness
C1	HLJ3579	JN687044	*	*			*	*		
	CA1876	JN687306	*		*	**	/	/	/	/
	CA1812	/	*		*	*	/	/	/	/
	HLJ2424	/				*			*	*
	CA2377	/				*		*		
	CA724	JN687425	**	*	**	**		*		
	HLJ2456	/				*		*	*	
	HLJ3460	JN687012	*	*	*	*	/	/	/	/
C3	CA752	JN687430			*					
	CA254	/	*	**	*	*	/	/	/	/
	HLJ3289	/	*	*	*	*	/	/	/	/
C4	HLJ3271	JN686976	*		*	*	**	*	**	**
C6	HLJ639	JN687178				*				
C7	HLJ2891	JN686924	*	*	*					
C9	HLJ2387	JF764869	*	*	*					
	CA1677	JN687273	*	*	*		*		*	
	CA1822	JN687296	*	*	*		/	/	/	/
	CA1541	JN687249	*	*	*	*		*		
	HLJ2783	JN686908	*	*	*	*				
C10	CA1765	JN687289	**	*	**	*	/	/	/	/
	CA2181	JN687346	*		*	*				
	CA2278	/	*	*	*	*				
	HLJ3455	/	*	**	*	**	/	/	/	/
C14	CA2392	JN687395				*	/	/	/	/
	HLJ3673	/	*	*			/	/	/	/
	HLJ2282	/	**	**	**	**				
	CA1846	JN687301	*	**	*	**			*	
	CA1950	JN687318	**	**	**	**			*	
	HLJ2300	JF764854	**	**	**	**				
	CA1276	/	*	*	*	*			*	
	CA1116	JN687201	*	*	*					
C15	HLJ526	FJ418838	*			**	/	/	/	/
	CA2413	/	*	*			*			
	HLJ1843	JN686808	**	**	*	*	/	/	/	/
	HLJ3366	JN686990	*	**	*	*	*	*		
	HLJ2474	JF764878		*					*	
	HLJ1254	EU861347		*						
	CA882	JN687449	*	*	*	*	/	/	/	/
C19	CA2137	JN687339	*	*	*	*	*			
	HLJ114	/		*			*			
	CA1448	JN687236	*		*					
C29	HLJ3865	JN687120			*		*		**	**

续表 2 tab. 2 continued

连锁群 linkage group	QTL 标记 QTL marker	GenBank 登录号	镜鲤 mirror carp				建鲤 Jian carp			
		accession No.	体重 body weight	体长 body length	体高 body height	体厚 body thickness	体重 body weight	体长 body length	体高 body height	体厚 body thickness
C42	HLJ3770	/	*	*	**	*				
	HLJ1306	JF764912			*	*				
C44	CA2260	JN687365	*		*	*				
	CA2249	JN687362	*		*	*	*			*
C45	CA1557	JN687251	*	*	*	**		*		
	CA2409	JN687396	**	*	**	**			*	
	CA1500	JN687239	**	*	**	**				
	HLJ3619	/				*	/	/	/	/
	CA1639	JN687268	**	**	**	**			*	
	CA679	/	*		**					
C48	HLJ1944	JN686812	*	*	*	**		*		
	HLJ3754	JN687088				*				

注: *表示标记与性状显著相关($P<0.05$), **表示标记与性状极显著相关($P<0.01$), / 表示无多态性, 空白表示与性状不相关。
Note: *denotes the marker significant associated with the trait ($P<0.05$). **denotes the marker extremely significant associated with the trait ($P<0.01$). / denotes the marker is mono-polymorphic in the family. The blank denotes no correlation between the marker and the trait.

鲤和建鲤的 2 个相同性状具有显著相关性 ($P<0.05$); HLJ3271 同时与 3 个相同性状具有显著相关性($P<0.05$), 但是没有发现同时与 2 个品种的 4 个性状具有显著相关性的标记。

2.3 性状优势基因型的筛选

以某标记的某基因型表型均值显著高于其他基因型的表型均值, 并高于总体均值为优势基因型的判定标准。通过对不同基因型对应的生长性状进行多重比较(Duncan 法), 在镜鲤和建鲤中发掘具有性状优势的基因型。等位基因按片段从大到小用 A、B、C 和 D 表示。

从与镜鲤 4 个生长性状显著相关的 54 个微卫星标记中获得 83 个性状优势基因型, 包括 28 个纯合基因型 (33.74%) 和 55 个杂合基因型 (66.26%)。CA1812、HLJ2424、HLJ2456 等 17 个标记的纯合基因型 AA 或 BB 个体的性状均值显著高于杂合基因型 AB 个体的性状均值, 纯合基因型对性状具有显著的正面影响, 占 31.48%; HLJ3579、CA1876 和 CA724 等 27 个标记的杂合基因型个体的均值显著高于纯合基因型个体的均值, 杂合基因型对性状具有显著的正面影响, 占 50.00%; CA2377、HLJ639 和 HLJ3455 等 10 个标

记以优势等位基因形成的纯合个体和杂合个体同时具有性状优势, 优势等位基因对性状起正面影响, 占 18.52%(表 3)。

从与建鲤 4 个生长性状显著相关的 22 个微卫星标记中获得 30 个性状优势基因型, 包括 3 个纯合基因型(10.00%)和 27 个杂合基因型(90.00%)。HLJ2424 和 CA2409 的纯合基因型 AA 或 BB 个体的性状均值显著高于杂合基因型 AB 个体的性状均值, 纯合基因型对性状具有显著的正面影响, 占 9.09%; HLJ3579、CA2377 和 CA724 等 19 个标记的杂合基因型个体的均值显著高于纯合基因型个体的均值, 杂合基因型对性状具有显著的正面影响, 占 86.36%; CA1639 以优势等位基因形成的纯合个体和杂合个体同时具有性状优势, 优势等位基因对性状起正面影响, 占 4.55%(表 4)。

3 讨论

3.1 镜鲤与建鲤共享 QTL 标记筛选

与鲤性状相关分子标记的筛选始于 20 世纪 90 年代^[14-15]。2004 年, Sun 等^[16]绘制了鲤的第一个遗传连锁图谱, 并将与抗寒性状相关的一个 RAPD 标记(5N1451c)定位在第 5 连锁群。近十年

表 3 54 个微卫星标记在镜鲤家系不同基因型个体中 4 个生长性状的平均值和多重比较

Tab. 3 Means and multiple comparisons of body weight, body length, body height, and body thickness with different genotypes in 54 microsatellite markers in *Cyprinus carpio* L. $\bar{x} \pm SD$

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
HLJ3579	AA	42	159.58±35.53 ^a	15.92±1.17 ^{ab}			A
	AB ^A	43	177.65±39.92 ^b	16.31±1.10 ^{ab}			
	AC ^A	51	178.44±47.94 ^b	16.40±1.45 ^b			
	BC	54	159.55±42.30 ^a	15.78±1.47 ^a			
CA1876	AA	49	161.00±39.55 ^{ab}		6.78±0.60 ^a	3.44±0.28 ^a	C
	AB	48	159.92±44.38 ^a		6.76±0.68 ^a	3.46±0.30 ^a	
	AC ^A	47	179.16±44.55 ^b		7.08±0.66 ^b	3.62±0.34 ^b	
	BC ^A	46	174.98±42.37 ^{ab}		7.02±0.63 ^{ab}	3.61±0.32 ^b	
CA1812	AA	49	160.27±39.45 ^a		6.78±0.60 ^a	3.44±0.28 ^a	B
	AB	92	167.73±43.08 ^{ab}		6.89±0.66 ^{ab}	3.53±0.32 ^{ab}	
	BB ^A	49	178.84±44.39 ^b		7.08±0.66 ^b	3.62±0.33 ^b	
HLJ2424	AA	49				3.45±0.29 ^a	B
	AB	94				3.53±0.32 ^{ab}	
	BB ^A	47				3.60±0.31 ^b	
CA2377	AA ^A	51				3.64±0.34 ^b	A
	AB ^A	90				3.61±0.32 ^b	
	BB	49				3.45±0.26 ^a	
CA724	AA	49	159.91±39.32 ^a	15.94±1.26 ^{ab}	6.76±0.58 ^{ab}	3.44±0.28 ^b	C
	AB	49	155.74±41.07 ^a	15.72±1.37 ^a	6.70±0.64 ^a	3.45±0.30 ^b	
	AC ^A	47	175.58±43.73 ^{ab}	16.33±1.46 ^b	7.03±0.67 ^b	3.59±0.32 ^a	
	BC ^A	45	185.36±44.09 ^b	16.44±1.28 ^b	7.19±0.64 ^b	3.65±0.33 ^a	
HLJ2456	AA ^A	53				3.59±0.28 ^b	A
	AB	95				3.52±0.32 ^{ab}	
	BB	42				3.46±0.33 ^a	
HLJ3460	AA ^A	90	176.31±44.13	16.34±1.35	7.03±0.66	3.58±0.34	A
	AB	100	161.39±40.31	15.86±1.31	6.80±0.61	3.48±0.29	
CA752	AA	43			6.78±0.70 ^{ab}		A
	AB	50			6.91±0.58 ^{ab}		
	AC ^A	55			7.04±0.72 ^b		
	BC	42			6.61±0.50 ^a		
CA254	AA	49	154.06±43.42 ^a	15.58±1.33 ^a	6.71±0.65 ^a	3.44±0.35 ^a	B
	AB ^A	92	176.80±44.59 ^b	16.37±1.39 ^b	7.02±0.69 ^b	3.57±0.31 ^b	
	BB	49	164.13±35.81 ^{ab}	15.95±1.19 ^{ab}	6.86±0.56 ^{ab}	3.52±0.28 ^{ab}	
HLJ3289	AA	50	164.04±41.32 ^a	15.96±1.32 ^a	6.84±0.62 ^a	3.49±0.30 ^a	A/B
	AB ^A	88	182.38±50.47 ^b	16.49±1.53 ^b	7.10±0.76 ^b	3.62±0.36 ^b	
	BB	52	163.70±35.36 ^a	15.95±1.17 ^a	6.86±0.56 ^a	3.51±0.28 ^a	
HLJ3271	AC ^A	6	208.35±83.63 ^b		7.42±0.64 ^b	3.84±0.66 ^b	A
	AD ^A	46	172.93±39.29 ^{ab}		7.01±0.59 ^b	3.60±0.30 ^{ab}	
	BC	87	169.35±41.45 ^a		6.93±0.64 ^{ab}	3.53±0.30 ^a	
	BD	51	159.32±43.47 ^a		6.75±0.65 ^a	3.44±0.30 ^a	

续表 3 tab. 3 continued

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
HLJ639	AA ^A	34				3.59±0.36 ^{ab}	A
	AB ^A	61				3.61±0.30 ^b	
	AC	43				3.47±0.32 ^a	
	BC	52				3.46±0.28 ^a	
HLJ2891	AA	47	165.50±45.59 ^{ab}	16.11±1.38 ^{ab}	6.84±0.70 ^{ab}		B
	AB	48	164.96±42.70 ^{ab}	15.98±1.43 ^{ab}	6.89±0.64 ^{ab}		
	AC	50	156.56±39.34 ^a	15.62±1.32 ^a	6.72±0.64 ^a		
	BC ^A	45	179.28±37.66 ^b	16.43±1.07 ^b	7.09±0.55 ^b		
HLJ2387	AC ^A	55	179.54±44.07 ^b	16.42±1.25 ^b	7.08±0.62 ^b		C
	AD	40	169.59±43.32 ^{ab}	16.04±1.45 ^{ab}	6.92±0.63 ^{ab}		
	BC ^A	46	169.02±41.45 ^{ab}	16.14±1.43 ^{ab}	6.94±0.61 ^{ab}		
	BD	49	155.96±38.54 ^a	15.73±1.21 ^a	6.71±0.65 ^a		
CA1677	AA ^A	96	173.80±43.76	16.27±1.37	7.01±0.64		A
	AB	94	162.91±41.56	15.91±1.32	6.81±0.65		
CA1822	AA	94	164.23±42.10	15.92±1.37	6.85±0.65		B
	AB ^A	96	176.07±41.77	16.32±1.27	7.04±0.62		
CA1541	AA ^A	99	175.38±46.74	16.27±1.44	7.02±0.68	3.57±0.33	A
	AB	91	160.14±35.78	15.88±1.17	6.79±0.58	3.48±0.30	
HLJ2783	AC ^A	51	182.49±43.87 ^b	16.50±1.20 ^b	7.11±0.64 ^b	3.61±0.33 ^b	C
	AD	47	157.96±35.12 ^a	15.79±1.24 ^a	6.78±0.56 ^a	3.50±0.31 ^{ab}	
	BC	38	167.99±40.58 ^{ab}	16.11±1.28 ^{ab}	6.92±0.64 ^{ab}	3.52±0.29 ^{ab}	
	BD	54	160.65±37.10 ^a	15.83±1.32 ^a	6.79±0.57 ^a	3.46±0.27 ^a	
CA1765	AA ^A	90	178.19±47.40	16.35±1.41	7.06±0.70	3.58±0.34	A
	AB	100	160.22±36.88	15.85±1.26	6.79±0.58	3.48±0.29	
CA2181	AA	100	163.09±40.08		6.83±0.62	3.49±0.29	B
	AB ^A	90	175.06±45.14		7.01±0.67	3.58±0.34	
CA2278	AA ^A	42	179.17±45.57 ^b	16.37±1.33 ^b	7.07±0.68 ^b	3.63±0.33 ^b	A
	AB	88	159.60±39.16 ^a	15.85±1.23 ^a	6.79±0.60 ^a	3.46±0.31 ^a	
	BB ^A	60	173.96±43.69 ^{ab}	16.24±1.48 ^{ab}	6.97±0.66 ^{ab}	3.56±0.29 ^{ab}	
HLJ3455	AA ^A	42	173.57±40.46 ^{ab}	16.28±1.16 ^{ab}	7.02±0.64 ^{ab}	3.61±0.33 ^b	A
	AB ^A	51	178.55±42.58 ^b	16.50±1.37 ^b	7.05±0.64 ^b	3.61±0.31 ^b	
	BB	97	160.62±42.73 ^a	15.77±1.34 ^a	6.79±0.64 ^a	3.45±0.30 ^a	
CA2392	AA ^A	40				3.58±0.34 ^b	A
	AB ^A	48				3.55±0.31 ^{ab}	
	AC	51				3.43±0.26 ^a	
	BC	51				3.47±0.28 ^{ab}	
HLJ3673	AA	51	162.71±43.86 ^a	15.81±1.38 ^a			B
	AB	100	166.73±42.71 ^{ab}	16.03±1.41 ^{ab}			
	BB ^A	39	183.48±39.19 ^b	16.71±1.14 ^b			
HLJ2282	AA	54	152.86±32.77 ^a	15.64±1.19 ^a	6.68±0.54 ^a	3.41±0.23 ^a	B
	AB ^A	90	170.44±44.07 ^{ab}	16.08±1.33 ^{ab}	6.95±0.66 ^{ab}	3.56±0.32 ^{ab}	
	BB ^A	46	179.62±44.94 ^b	16.46±1.39 ^b	7.09±0.67 ^b	3.60±0.35 ^b	

续表 3 tab. 3 continued

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
CA1846	AC ^A	45	178.55±41.40 ^{ab}	16.46±1.36 ^b	7.06±0.62 ^b	3.61±0.31 ^b	C
	AD	48	161.44±44.89 ^{ab}	15.78±1.35 ^a	6.80±0.67 ^{ab}	3.49±0.31 ^{ab}	
	BC ^A	42	180.47±46.93 ^b	16.56±1.39 ^b	7.09±0.72 ^b	3.62±0.35 ^b	
	BD	55	158.08±36.49 ^a	15.72±1.18 ^a	6.76±0.56 ^a	3.43±0.26 ^a	
CA1950	AA	47	158.73±43.55 ^a	15.71±1.30 ^a	6.76±0.66 ^a	3.47±0.30 ^a	C
	AB	50	156.13±36.02 ^a	15.66±1.16 ^a	6.73±0.54 ^a	3.42±0.24 ^a	
	AC ^A	43	184.21±44.56 ^b	16.58±1.33 ^b	7.14±0.67 ^b	3.63±0.35 ^b	
	BC ^A	50	177.33±44.24 ^b	16.48±1.40 ^b	7.06±0.70 ^b	3.62±0.35 ^b	
HLJ2300	AA	100	159.46±39.21	15.78±1.22	6.78±0.59	3.46±0.27	B
	AB ^A	90	179.04±44.56	16.46±1.38	7.07±0.68	3.60±0.35	
CA1276	AA ^A	38	180.06±39.10 ^b	16.46±1.21 ^b	7.12±0.61 ^b	3.62±0.34 ^b	A
	AB	105	168.01±41.42 ^{ab}	16.10±1.38 ^{ab}	6.89±0.63 ^{ab}	3.51±0.30 ^{ab}	
	BB	47	158.36±43.33 ^a	15.73±1.26 ^a	6.77±0.64 ^a	3.48±0.30 ^a	
CA1116	AA ^A	96	174.95±45.65	16.28±1.40	6.99±0.71		A
	AB	94	161.90±38.43	15.89±1.26	6.83±0.57		
HLJ526	AA ^A	38	171.37±37.76 ^{ab}			3.58±0.27 ^{ab}	A
	AB	53	162.13±41.46 ^a			3.45±0.27 ^a	
	AC ^A	46	180.61±42.44 ^b			3.65±0.31 ^b	
	BC	53	160.89±45.11 ^a			3.46±0.36 ^a	
CA2413	AA ^A	54	174.89±45.15 ^b	16.43±1.38 ^b			A
	AB ^A	46	175.22±45.30 ^b	16.21±1.29 ^{ab}			
	BB	90	160.40±38.94 ^a	15.80±1.31 ^a			
HLJ1843	AA ^A	97	177.21±44.33	16.39±1.30	7.03±0.68	3.58±0.36	A
	AB	93	159.78±39.11	15.79±1.33	6.80±0.58	3.48±0.25	
HLJ3366	AA	92	160.80±38.77	15.82±1.30	6.82±0.57	3.49±0.25	B
	AB ^A	98	175.85±44.96	16.34±1.33	7.00±0.69	3.57±0.36	
HLJ2474	AA ^A	50		16.34±1.48 ^b			A
	AB ^A	88		16.16±1.26 ^b			
	BB	52		15.66±1.30 ^a			
HLJ1254	AA	57		15.94±1.41 ^a			B
	AB ^A	42		16.17±1.28 ^{ab}			
	AC	48		15.76±1.26 ^a			
	BC ^A	43		16.55±1.33 ^b			
CA882	AC	58	164.67±44.76 ^{ab}	15.93±1.37 ^a	6.84±0.72 ^{ab}	3.52±0.32 ^{ab}	B
	AD	46	157.67±34.70 ^a	15.72±1.22 ^a	6.78±0.54 ^a	3.44±0.28 ^a	
	BC ^A	42	182.30±42.62 ^b	16.54±1.29 ^b	7.11±0.56 ^b	3.61±0.33 ^b	
	BD ^A	44	173.03±45.14 ^{ab}	16.28±1.38 ^{ab}	6.97±0.69 ^{ab}	3.57±0.31 ^{ab}	
CA2137	AC	43	152.55±32.58 ^a	15.50±1.08 ^a	6.70±0.54 ^a	3.40±0.27 ^a	B/D
	AD ^A	44	177.59±41.42 ^b	16.39±1.14 ^b	7.06±0.58 ^b	3.58±0.34 ^b	
	BC ^A	44	171.80±47.28 ^b	16.24±1.50 ^b	6.94±0.71 ^b	3.57±0.32 ^b	
	BD	59	167.07±43.60 ^{ab}	16.08±1.44 ^b	6.87±0.69 ^{ab}	3.52±0.31 ^{ab}	
HLJ114	AC	45		16.10±1.17 ^{ab}			D
	AD	44		15.99±1.15 ^{ab}			
	BC	52		15.80±1.38 ^a			
	BD ^A	49		16.49±1.42 ^b			
CA1448	AC ^A	41	175.52±38.52 ^{ab}		7.00±0.58 ^{ab}		D
	AD	46	163.57±45.20 ^{ab}		6.86±0.68 ^{ab}		
	BC	52	156.32±37.11 ^a		6.70±0.60 ^a		
	BD ^A	51	178.70±46.60 ^b		7.06±0.68 ^b		

续表 3 tab. 3 continued

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
HLJ3865	AA [△]	50			6.98±0.60 ^b		C
	AB	47			6.50±0.50 ^a		
	AC	40			6.81±0.62 ^{ab}		
	BC [△]	53			7.00±0.70 ^b		
HLJ3770	AC	35	147.62±40.16 ^a	15.48±1.48 ^a	6.59±0.63 ^a	3.39±0.27 ^a	D
	AD [△]	61	173.93±41.40 ^b	16.22±1.34 ^b	7.04±0.60 ^b	3.56±0.29 ^{ab}	
	BC	53	170.03±42.72 ^b	16.15±1.28 ^b	6.91±0.66 ^{ab}	3.52±0.31 ^{ab}	
	BD [△]	41	176.09±42.61 ^b	16.31±1.20 ^b	7.00±0.65 ^b	3.61±0.37 ^b	
HLJ1306	AA	45			6.73±0.71 ^a	3.42±0.29 ^a	A
	AB [△]	46			7.07±0.61 ^b	3.62±0.33 ^b	
	AC [△]	50			6.99±0.60 ^{ab}	3.56±0.28 ^b	
	BC	49			6.88±0.62 ^{ab}	3.52±0.32 ^{ab}	
CA2260	AA [△]	41	184.42±42.01 ^b		7.14±0.65 ^b	3.64±0.33 ^b	A
	AB	50	160.41±42.25 ^a		6.77±0.62 ^a	3.45±0.30 ^a	
	AC [△]	43	174.11±47.01 ^{ab}		7.00±0.70 ^{ab}	3.57±0.36 ^{ab}	
	BC	56	164.46±36.75 ^a		6.87±0.57 ^{ab}	3.51±0.26 ^{ab}	
CA2249	AC	49	165.16±36.24 ^{ab}		7.00±0.58 ^{ab}	3.50±0.26 ^{ab}	B
	AD	44	156.51±39.73 ^a		6.73±0.59 ^a	3.45±0.28 ^a	
	BC [△]	52	174.15±48.32 ^{ab}		7.00±0.72 ^{ab}	3.57±0.36 ^{ab}	
	BD [△]	45	181.84±44.28 ^b		7.08±0.69 ^b	3.62±0.35 ^b	
CA1557	AA [△]	91	176.56±44.81	16.29±1.32	7.04±0.69	3.60±0.35	A
	AB	99	160.85±40.64	15.87±1.34	6.80±0.61	3.47±0.29	
CA2409	AA [△]	88	178.40±43.27	16.32±1.31	7.08±0.66	3.61±0.33	A
	AB	102	159.60±40.92	15.88±1.36	6.76±0.61	3.45±0.28	
CA1500	AA [△]	91	178.90±45.28	16.33±1.32	7.08±0.69	3.62±0.35	A
	AB	99	159.87±38.30	15.89±1.34	6.77±0.57	3.46±0.26	
HLJ3619	AA	47				3.56±0.28 ^{ab}	B
	AB	104				3.48±0.32 ^a	
	BB [△]	39				3.66±0.32 ^b	
CA1639	AC	54	151.73±34.63 ^a	15.59±1.20 ^a	6.64±0.54 ^a	3.36±0.24 ^a	B/D
	AD [△]	50	178.49±43.32 ^b	16.42±1.32 ^b	7.06±0.63 ^b	3.62±0.30 ^b	
	BC [△]	35	176.24±38.87 ^b	16.24±1.16 ^b	7.07±0.60 ^b	3.62±0.31 ^b	
	BD [△]	51	175.82±47.94 ^b	16.30±1.50 ^b	7.03±0.72 ^b	3.59±0.34 ^b	
CA679	AA [△]	53	179.75±42.08 ^b		7.11±0.63 ^b		A
	AB	90	159.74±43.37 ^a		6.76±0.68 ^a		
	BB	47	168.68±39.69 ^{ab}		6.94±0.54 ^{ab}		
HLJ1944	AA	41	152.14±39.81 ^a	15.68±1.41 ^a	6.64±0.57 ^a	3.36±0.27 ^a	C
	AB	49	163.53±35.46 ^{ab}	15.98±1.25 ^{ab}	6.88±0.56 ^{ab}	3.50±0.26 ^b	
	AC [△]	46	178.81±48.46 ^b	16.28±1.40 ^b	7.04±0.76 ^b	3.60±0.36 ^b	
	BC [△]	54	176.98±42.38 ^b	16.34±1.28 ^b	7.04±0.62 ^b	3.62±0.31 ^b	
HLJ3754	AA	37				3.39±0.32 ^a	C
	AB	49				3.52±0.29 ^b	
	AC [△]	52				3.59±0.31 ^b	
	BC [△]	52				3.55±0.31 ^b	

注: 同一列标有不同上标字母的数值间差异显著($P<0.05$); 标有上标[△]的基因型为该标记的优势基因型。

Note: Values with different superscripts in the same column are significantly different($P<0.05$). The genotype with superscript of triangle is the preferred genotype with traits.

表 4 22 个微卫星标记在建鲤家系不同基因型个体中 4 个生长性状的平均值和多重比较

Tab. 4 Means and multiple comparisons of body weight, body length, body height, and body thickness with different genotypes in 22 microsatellite markers in *Cyprinus carpio* var. *jian* $\bar{x} \pm SD$

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
HLJ3579	AC ^Δ	22	631.73±68.84 ^{ab}	27.71±1.11 ^b			A/D
	AD ^Δ	17	640.32±67.57 ^b	27.72±0.92 ^b			
	BC	22	591.79±56.41 ^a	26.85±0.82 ^a			
	BD ^Δ	33	635.14±81.50 ^{ab}	27.45±1.10 ^{ab}			
HLJ2424	AB	39			8.71±0.60	5.18±0.28	B
	BB ^Δ	55			8.94±0.41	5.32±0.25	
CA2377	AA	55		27.21±1.05			B
	AB ^Δ	39		27.71±1.00			
CA724	AB ^Δ	19		27.66±1.16 ^b			A
	AC ^Δ	18		27.74±0.91 ^b			
	BD	18		27.07±1.19 ^a			
	CD	39		27.30±0.96 ^{ab}			
HLJ2456	AB	39		27.32±0.96 ^{ab}	8.94±0.45 ^b		B
	AC	19		27.07±1.15 ^a	8.85±0.42 ^{ab}		
	BC ^Δ	19		27.83±1.01 ^b	8.87±0.36 ^{ab}		
	CC	17		27.56±1.10 ^{ab}	8.58±0.76 ^a		
HLJ3271	AB	26	588.53±47.46 ^a	26.85±0.95 ^a	8.65±0.28 ^a	5.08±0.21 ^a	C/D
	AC	22	626.14±57.50 ^{ab}	27.48±1.08 ^{ab}	8.91±0.31 ^{ab}	5.30±0.25 ^{ab}	
	BD	22	611.73±65.78 ^{ab}	27.29±0.84 ^{ab}	8.81±0.36 ^{ab}	5.28±0.25 ^{ab}	
	CD ^Δ	24	665.48±86.98 ^b	27.86±1.13 ^b	9.12±0.51 ^b	5.37±0.30 ^b	
CA1677	AB	43	613.84±66.09		8.75±0.58		C
	BC ^Δ	51	634.14±76.32		8.92±0.43		
CA1541	AB ^Δ	19		27.49±1.28 ^{ab}			B
	AC	24		27.06±1.07 ^a			
	BC ^Δ	19		27.76±0.92 ^b			
	CC	32		27.39±0.89 ^{ab}			
CA1846	AC ^Δ	18			8.92±0.40 ^b		C
	AD	26			8.62±0.69 ^a		
	BC ^Δ	19			8.94±0.33 ^b		
	BD ^Δ	31			8.93±0.42 ^b		
CA1950	AA	28			8.91±0.44 ^{ab}		A/C
	AB	25			8.62±0.70 ^a		
	AC ^Δ	22			8.97±0.32 ^b		
	BC	19			8.90±0.40 ^{ab}		
CA1276	AB ^Δ	49			8.94±0.42		A
	BB	45			8.76±0.60		
CA2413	AB ^Δ	46	641.42±73.32				A
	BB	48	608.87±68.10				
HLJ3366	AA	25	578.53±59.22 ^a	26.93±0.90 ^a			B
	AB ^Δ	24	637.09±67.85 ^b	27.68±1.01 ^b			
	AC	23	638.62±81.88 ^b	27.36±1.22 ^{ab}			
	BC ^Δ	22	648.94±64.15 ^b	27.72±0.98 ^b			

续表 4 tab. 4 continued

标记 marker	基因型 genotype	个体数 number	体重/g body weight	体长/cm body length	体高/cm body height	体厚/cm body thickness	优势等位基因 preferred allele
HLJ2474	AA	26			8.82±0.40 ^{ab}		A
	AB ^Δ	48			8.91±0.40 ^b		
	BB	20			8.58±0.78 ^a		
CA2137	BC ^Δ	46	635.94±80.43				B
	AC	48	614.68±62.68				
HLJ114	AB ^Δ	24	650.90±80.68 ^b				A/B
	AD	15	626.11±66.01 ^{ab}				
	BC	22	627.65±73.59 ^{ab}				
	CD	33	603.83±63.41 ^a				
HLJ3865	AC	23	614.54±70.34 ^{ab}		8.72±0.37 ^a	5.18±0.24 ^a	A/D
	AD ^Δ	28	649.22±84.01 ^b		9.11±0.45 ^b	5.42±0.25 ^b	
	BC	19	603.13±54.64 ^a		8.71±0.32 ^a	5.17±0.27 ^a	
	BD	24	623.04±66.60 ^{ab}		8.75±0.68 ^a	5.24±0.27 ^a	
CA2249	AB	29	611.99±79.50 ^{ab}			5.22±0.27 ^{ab}	B
	AC	20	637.08±69.16 ^{ab}			5.33±0.26 ^{ab}	
	BD ^Δ	20	655.92±75.72 ^b			5.40±0.26 ^b	
	CD	25	606.06±54.80 ^a			5.16±0.25 ^a	
CA1557	BC	56		27.26±1.11			A
	AC ^Δ	38		27.61±0.94			
CA2409	AA ^Δ	37			8.96±0.41		A
	AB	57			8.77±0.55		
CA1639	AA ^Δ	27			8.91±0.39 ^{ab}		A
	AB	24			8.64±0.69 ^a		
	AC ^Δ	24			8.96±0.41 ^b		
	BC	19			8.86±0.46 ^{ab}		
HLJ1944	AA	49		27.26±1.10			B
	AB ^Δ	45		27.59±0.98			

注：同一列标有不同上标字母的数值间差异显著($P<0.05$)；标有上标^Δ的基因型为该标记的优势基因型。
Note: Values with different superscripts in the same column are significantly different ($P<0.05$). The genotype with superscript of triangle is the preferred genotype with traits.

来，鲤 QTL 资源的发掘取得了长足的进步，尤其近几年以镜鲤为代表品种，积累了各种性状的 QTL 有上千个之多(www.carpbase.org)。相对而言，建鲤作为我国第一批选育的优良品种，其 QTL 资源的发掘较为有限，主要集中在从肌肉生长抑制素(myostatin, *MSTN*)基因^[17]、胰岛素样生长因子(Insulin-like growth factor, *IGF*)相关基因^[18-19]及生长激素(growth hormone, *GH*)相关基因^[20-21]等功能基因序列中发掘与增重相关的 SNP 标记，而性状相关微卫星标记及其他标记资源则较少^[22-23]。

以微卫星标记为主的 QTL 资源在指导育种中

能够准确追踪优势等位基因及基因型在亲子传代中的频率分布，在子代中有意识地富集优势等位基因及基因型；另外，微卫星标记既可用高通量的毛细管电泳分析，又可用普通的平板电泳分析，这一特点使其适于不同研究条件的科研及育种工作者，在育种实践中较 SNP 标记具有更广泛的适用性。尽管已经建立了建鲤的遗传图谱并发掘了部分生长性状的 QTL 区间^[11]，但是由于 QTL 区间中可用于指导育种的、对性状有显著贡献的标记非常少。鉴于建鲤中 58.8%的 QTL 区间与镜鲤的 QTL 区间在同源连锁群中的位置相重叠或相

邻近^[11], 本研究将发掘的镜鲤 QTL 标记用于建鲤的标记-性状的关联分析, 结果 74.07% 的镜鲤 QTL 标记在建鲤家系中表现出多态性, 高于随机选用标记的多态比例(41.84%)^[11]; 从 40 个多态标记中筛选出了 22 个与生长性状显著相关的标记, 其中与体重、体长、体高和体厚显著相关的标记数分别为 9 个、9 个、11 个和 4 个, 所占比例分别为 22.50%、22.50%、27.50% 和 10.00%, 这一筛选效率远远高于顾颖等^[24](体长 4.28%、体高 7.14% 和体厚 5.71%)、杨晶等^[25](体重 4.62%、体长 4.62% 和体高 4.62%) 及吕伟华等^[26](体重 4.67%、体长 4.67%、体高 3.00% 和体厚 4.67%) 随机选择标记在其他杂交鲤种质的筛选效率, 同时也高于邢新梅等^[27](体长 7.00%、体高 3.00% 和体厚 6.00%) 和王宣朋等^[5](体重 5.53% 和体厚 7.17%) 用随机选择的标记在镜鲤两个样本库的筛选效率。可见, 在同等标记量和工作量的情况下, 从一个品种的 QTL 标记中筛选另一个品种共享的 QTL 标记, 一方面拓展了原有 QTL 标记的使用范围, 另一方面能够在短期内获得指导另一个品种配组的 QTL, 无需对新品种重复筛选标记和构建图谱, 大大减轻了工作量, 节约了成本。另外, 共享的 22 个 QTL 标记中, 18 个标记在镜鲤和建鲤中表现出与至少 1 个相同性状的显著相关性 ($P < 0.05$), 同时与体重、体长、体高或体厚显著相关的标记数分别为 7 个、6 个、8 个和 3 个。一方面表明体重、体长、体高和体厚的遗传力较高; 另一方面也表明这些标记在鲤中较为保守。而同时在 2 个及 2 个以上性状表现出一致性的 5 个 QTL 标记(CA1677、CA2249、HLJ3366 和 HLJ3579、HLJ3271) 更应该优先应用于镜鲤和建鲤的分子育种。

3.2 镜鲤与建鲤优势基因型的分析及应用

分子标记指导育种归根结底是要获取对性状有正面影响的等位基因或基因型, 通过设计育种使后代中富集优势等位基因或基因型。研究表明, 具有性状优势等位基因的标记所形成的不同基因型对性状的影响也不同。例如, 以 OmyRGT41TUF-130bp 作为虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*) 抗传染性胰脏坏死病(infectious pancreatic necrosis, IPN) 标记

构建的家系中, 杂合体的抗病力(平均累计死亡率 58.7%) 要强于纯合体(平均累积死亡率为 80.7%)^[28]。可见并不是一味地富集优势等位基因就能起到好的选育效果, 还要考虑不同基因型对性状的贡献率。本研究利用 54 个与镜鲤生长性状显著相关的标记发掘了 83 个优势基因型, 其中杂合优势基因型比例(66.26%) 高于纯合优势基因型(33.74%)。在 54 个标记中, HLJ3579、CA1876 和 CA724 等 27 个标记以杂合基因型具有性状优势, 占 50%; CA1812、HLJ2424 和 HLJ2456 等 17 个标记以纯合基因型具有性状优势, 占 31.48%; CA2377、HLJ639 和 HLJ3455 等 10 个标记以优势等位基因形成的纯合个体和杂合个体同时具有性状优势, 占 18.52%。在建鲤中, 从 22 个生长性状相关标记中发掘了 30 个性状优势基因型, 包括 27 个杂合基因型(90.00%) 和 3 个纯合基因型(10.00%), 86.36% 的标记以杂合基因型具有优势。以上结果表明, 优势等位基因所形成的杂合子具有性状优势的几率较大。在实际生产中, 对于某个 QTL 标记而言, 依据微卫星标记符合孟德尔遗传规律的特点, 分别生产和选择具有纯合基因型的亲本(AA 和 BB), 形成 AA 系和 BB 系, 通过两系杂交生产出具有优势基因型的子代, 结合表型选择, 能够达到快速富集优势基因型的目的。

3.3 不同品种间共享 QTL 的重要性

发掘 QTL 的最终目的是为了应用于分子标记辅助育种实践。适用于分子育种操作的 QTL 不仅要求分子标记与目标基因紧密连锁, 而且要求标记的实用性强、重复性好, 能够经济、简便地检测大量个体; 同时, 在不同遗传背景下选择有效的标记更是研究者的首选。与其他鱼类相比, 鲤种内具有非常多的自然变异, 在体色上既有常见的青灰色, 又有以“江西三红”为代表的红色, 瓯江彩鲤(*Cyprinus carpio* var. *color*) 的彩色; 在鳞被上既有常见的全鳞, 又有以镜鲤为代表的框鳞、散鳞及无鳞; 在体型上既有常见的长型, 又有以荷包红鲤为代表的荷包型, 还有德国镜鲤的高背型; 在抗逆方面, 既有高寒地区的黑龙江野鲤(*Cyprinus carpio* var. *haematopterus*), 又有极不耐

寒的柏氏鲤(*Cyprinus pellegrini pellegrini* Tchang)。在品种培育过程中,通过杂交选育又产生了众多的人工变异。这些品种的遗传背景差异巨大,很难将在一个品种中获得的 QTL 标记直接用于另一个品种;对每一个品种都进行细致的遗传作图和 QTL 鉴定显然是不可能的,也将造成巨大的浪费。因此,以现有 QTL 标记为基础,发掘的不同品种间共享 QTL 标记将是分子育种中可用的重要资源。

参考文献:

- [1] Gao J, Peng B C, Zheng S P. Growth contrast experiment on culture of fingerling in several common carp varieties[J]. Scientific Fish Farming, 2012, (12): 83–84.[高杰, 彭本初, 郑水平. 几种鲤鱼品种鱼种阶段生长对比试验[J]. 科学养鱼, 2012, (12): 83–84.]
- [2] Wang X P, Zhang X F, Li W S, et al. Mapping and genetic effect analysis of quantitative trait loci related to head length, body height, and body thickness of common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(11): 1645–1655.[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.]
- [3] Zheng X H, Kuang Y Y, Lu C Y, et al. Quantitative trait locus analysis of standard length, body depth and body thickness in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Hereditas, 2011, 33(12): 1366–1373.[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.]
- [4] Zhang T Q, Zhang X F, Tan Z J, et al. Mapping and genetic effect analysis of quantitative trait loci related to body length in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Hereditas, 2011, 33(11): 1245–1250.[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.]
- [5] Wang X P, Zhang X F, Li W S, et al. Analysis of feed conversion ratio, body weight, body thickness traits of common carp (*Cyprinus carpio* L.) using SSR, EST-SSR, SNP markers[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(3): 565–573.[王宣朋, 张晓峰, 李文升, 等. 利用 SSR、EST-SSR、SNP 标记对鲤鱼食物转化率、体厚、体质量 3 种性状的分析[J]. 中国水产科学, 2011, 18(3): 565–573.]
- [6] Zheng X H, Cao D C, Kuang Y Y, et al. Quantitative trait loci analysis for body weight and standard length in mirror carp[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2012, 19(2): 189–195.[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.]
- [7] Yin S, Yu Q, Zheng X H, et al. Quantitative trait loci analysis for activity of acid phosphatase and alkaline phosphatase in mirror carp[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(3): 351–357.[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.]
- [8] Xu Y, Zhang X, Zheng X, et al. Studies on quantitative trait loci related to superoxide dismutase in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Aquacult Res, 2013, 44(12): 1860–1871.
- [9] Zheng X H. Genetic linkage map and QTL analysis of growth-related and meat quality traits in common carp[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012: 62–94.[郑先虎. 鲤连锁图谱及生长、肉质性状 QTL 定位研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012: 62–94.]
- [10] Wu J, Zheng X H, Kuang Y Y, et al. Correlation analysis of microsatellite DNA markers related to muscular quality traits in mirror carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2013, 26(6): 13–18.[吴景, 郑先虎, 匡友谊, 等. 镜鲤肌肉品质性状的微卫星标记分析[J]. 水产学杂志, 2013, 26(6): 13–18.]
- [11] Gu Y, Lu C Y, Zhang X F, et al. QTL for growth traits in Jian carp and inferred homologies in mirror carp[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(6): 1148–1156.[顾颖, 鲁翠云, 张晓峰, 等. 建鲤生长性状 QTL 区间及其与镜鲤同源性比对[J]. 中国水产科学, 2013, 20(6): 1148–1156.]
- [12] Gu Y, Li C, Lu C Y, et al. Microsatellite markers for parentage identification in Jian carp (*Cyprinus carpio* var. Jian)[J]. Hereditas, 2012, 34(11): 1447–1455.[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.]
- [13] Sambrook J, Russell D W. Molecular cloning: A laboratory manual[M]. 3rd ed (volume 1). Huang P T, et al, translation. Beijing: Science Press, 2009: 463–471.[萨姆布鲁克 J, 拉塞尔 D W. 分子克隆实验指南[M]. 第 3 版(上册). 黄培堂, 等, 译. 北京: 科学出版社, 2009: 463–471.]
- [14] Liang L Q, Sun X W, Shen J B, et al. RAPD analysis for the character of cold-tolerance of the common carp[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1997, 4(3): 89–91.[梁利群, 孙效文, 沈俊宝, 等. 鲤鱼抗寒性状的 RAPD 分析[J]. 中国水产科学, 1997, 4(3): 89–91.]
- [15] Liang L Q, Sun X W, Yan X C. RAPD analysis of the genomic change in red common carp (K)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(1): 6–9.[梁利群, 孙效文, 闫学春. RAPD 技术分析荷包红鲤抗寒品系与亲本的基因组变化[J]. 中国水产科学, 1998, 5(1): 6–9.]

- [16] 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): 165–172.
- [17] Yu J H, Li H X, Tang Y K, et al. Isolation and expression of myostatin (*MSTN*) genes, and their polymorphism correlations with body form and average daily gain in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2010, 18(6): 1062–1072.[俞菊华, 李红霞, 唐永凯, 等. 建鲤生长抑制素基因(*MSTN*)的分离、表达及多态性与体型、平均日增重相关性研究[J]. *农业生物技术学报*, 2010, 18(6): 1062–1072.]
- [18] Li H X, Liu N N, Pu T N, et al. SNPs identification and the correlation analysis with weight gain of *IGF-Ia* in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2012, 21(1): 7–13.[李红霞, 刘楠楠, 浦天宁, 等. 建鲤 *IGF-Ia* 基因的 SNPs 位点筛选及其与增重的相关性分析[J]. *上海海洋大学学报*, 2012, 21(1): 7–13.]
- [19] Wei K P, Yu J H, Li H X, et al. Isolation of *IGFBP3* gene and SNPs associated with body weight gain in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2012, 47(1): 96–104.[魏可鹏, 俞菊华, 李红霞, 等. 建鲤 *IGFBP3* 基因多态性对生长的影响[J]. *动物学杂志*, 2012, 47(1): 96–104.]
- [20] Tao W J, Ma L J, Ruan R X, et al. SNP loci associated with weight gain on growth hormone receptor genes in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, 35(4): 622–629.[陶文静, 马龙俊, 阮瑞霞, 等. 建鲤 *GHR* 基因多态性及与增重相关的 SNP 位点的筛选[J]. *水生生物学报*, 2011, 35(4): 622–629.]
- [21] Yu J H, Li H X, Li J L, et al. Characterization of growth hormone secretagogue receptor 1 (*GHS-R1*) genes and weight gain associated SNP loci in *Cyprinus carpio* var. *jian*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, 19(3): 390–398.[俞菊华, 李红霞, 李建林, 等. 建鲤生长激素分泌素受体 1 基因的特性及其与增重相关 SNP 位点的筛选[J]. *中国水产科学*, 2012, 19(3): 390–398.]
- [22] Su S Y, Dong Z J, Qu J Q, et al. Microsatellite-based genetic diversity of 2 × 2 full diallel cross of Jian carp and Huanghe carp and related body weight correlation[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(5): 1032–1042.[苏胜彦, 董在杰, 曲疆奇, 等. 建鲤、黄河鲤杂交后代微卫星标记多态性及其与体质量的关联性[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(5): 1032–1042.]
- [23] Dong Z J, Qu J Q, Yuan X H, et al. Screening of TRAP markers associated with body weight and body length in an improved strain of common carp (*Cyprinus carpio*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(4): 801–808.[董在杰, 曲疆奇, 袁新华, 等. 鲤改良品系与体质量、体长性状相关的 TRAP 标记筛选[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(4): 801–808.]
- [24] Gu Y, Cao D C, Zhang Y, et al. Screening of ESR-SSRs markers related to growth traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2009, 16(1): 15–22.[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.]
- [25] Yang J, Zhang X F, Chu Z Y, et al. Correlation analysis of microsatellite markers with body weight, length, height and upper jaw length wensize of common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(4): 721–730.[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.]
- [26] Lv W H, Zhao Y F, Kuang Y Y, et al. Analysis on four economical traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) by microsatellite markers[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2011, 24(4): 43–49.[吕伟华, 赵元凤, 匡友谊, 等. 鲤四种经济性状的微卫星标记分析[J]. *水产学杂志*, 2011, 24(4): 43–49.]
- [27] Xing X M, Zhang Y, Xu P, et al. Correlation analysis between microsatellite markers and body-shape traits in *Cyprinus carpio* L.[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(5): 965–982.[邢新梅, 张研, 徐鹏, 等. 镜鲤微卫星标记与体形性状的关联分析[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(5): 965–982.]
- [28] Sun X W. *Molecular Breeding in Fish*[M]. Beijing: China Ocean Press, 2010: 188–194. [孙效文. *鱼类分子育种学*[M]. 北京: 海洋出版社, 2010: 188–194.]

Analysis of shared QTLs and preferred genotypes between mirror carp and Jian carp

LU Cuiyun^{1,3}, GU Ying¹, LI Chao¹, ZHENG Xianhu¹, CHENG Lei¹, CAO Dingchen¹, YU Juhua², HE Lichuan¹, SUN Xiaowen¹

1. Heilongjiang Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery 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: Common carp (*Cyprinus carpio* L.) is an important economic fish species with very rich resources, which have been used to develop many carp varieties in China. Because of the significant differences in the genetic background among varieties, quantitative trait loci (QTLs) detected from one variety are difficult to use directly in another variety. In addition, it is impossible to construct a genetic map and detect QTL markers affecting important traits in every variety. Thus, it is a good selection strategy to verify QTLs in one variety and identify shared QTL markers. The methods will save time and money and can be used to detect QTLs quickly in different varieties. Mirror carp (*Cyprinus carpio* L.) and Jian carp (*Cyprinus carpio* var. *jian*) are two important Chinese aquaculture varieties that play an important role in selective breeding. Significant differences in body shape, growth rate, and growth scale have been found between Jian carp and mirror carp. Thousands of QTLs affecting important traits have been detected recently in different mirror carp panels. However, the number of Jian carp QTLs is very limited. In this study, 89 microsatellite markers were selected to identify markers associated with mirror carp traits. These markers were located at overlaps or flanks of QTL interval peaks affecting body weight, standard length, body height, and body thickness based on a genetic map containing 992 microsatellite markers. As a result, 54 QTL markers and 83 preferred genotypes were identified by assessing the contribution of different genotypes on traits. In addition, a mapping population containing 94 Jian carp was analyzed using these 54 QTL markers. Forty markers were polymorphic in Jian carp, with a percentage of 74.07%, which was higher than that of randomly selected markers. Correlation analysis results indicated that 22 markers were shared QTLs between mirror carp and Jian carp, and 18 of the shared markers were significantly correlated with the same trait in the two carp. Thirty preferred genotypes were detected in Jian carp, which will be useful for a marker-associated selection breeding program. The QTLs shared between strains can be used to reduce the effort and cost of QTL mapping in new common carp varieties.

Key words: *Cyprinus carpio* L.; *Cyprinus carpio* var. *jian*; shared QTL; preferred genotype

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