

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.14271

长牡蛎出肉率与壳形性状的 QTL 定位分析

仲晓晓, 李琪, 孔令锋, 于红, 郭香

中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003

摘要: 本研究以长牡蛎(*Crassostrea gigas*)F₁ 全同胞家系为作图群体, 在已构建的基于 120 个微卫星和 66 个 SNP 标记的长牡蛎性别平均连锁图谱上, 利用 PROC QTL 2.0 软件对出肉率和壳形(壳宽和壳深)性状进行 QTL 定位分析。结果表明, 共检测到 13 个相关的 QTL, 分布在 3 个连锁群上; 其中, 与出肉率相关的 4 个 QTL 定位在 1 号和 3 号连锁群上(LG1 和 LG3), 表型解释率为 0.25%~47.53%; 与壳宽相关的 3 个 QTL 定位在 10 号连锁群上(LG10), 表型解释率为 0.71%~45.39%; 与壳深相关的 6 个 QTL 也定位在 LG10, 表型解释率为 3.37%~24.78%。根据 QTL 连锁群分析和性状相关性分析结果可以推测, 出肉率与糖原含量性状以及壳宽与壳深性状分别具有相近的遗传特征, 利用与相关性状共同关联的分子标记可以同时对出肉率与糖原含量性状、壳宽与壳深性状进行遗传改良。本研究结果为今后长牡蛎相关性状候选基因克隆和分子标记辅助育种提供了参考。

关键词: 长牡蛎; QTL; 出肉率; 壳宽; 壳深

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)03-0574-06

长牡蛎(*Crassostrea gigas*), 又称太平洋牡蛎, 原产于中国、日本及韩国地区, 具有环境适应强、生长快、营养丰富等优点, 是世界上养殖范围最广、产量最高的经济贝类。据统计, 2012 年我国牡蛎养殖产量达 394 万 t^[1], 其中长牡蛎是重要的养殖种类之一^[2], 在我国海水养殖业中占有重要的地位。然而, 我国长牡蛎养殖出现生长慢、死亡率增高、出肉率低下、形态不规则等品质下降现象, 严重影响了牡蛎养殖业的发展。其主要原因是长牡蛎养殖业缺乏人工培育的具有优良性状的新品种, 生产所用亲本多来源于从未经过遗传改良的野生群体, 无法保证苗种的质量。为培育长牡蛎优良品种, 选择育种工作在美国、法国、澳大利亚等国家相继展开, 且取得了较好的进展。Langdon 等^[3]对长牡蛎混合选择的结果显示, 1 代选择后活体重平均提高 9.5%; Ward 等^[4]通过继代选育使长牡蛎的总重和产量在不同选育世代均

得到显著提高; Dégremont 等^[5]建立了夏季死亡率明显降低的长牡蛎选育系。在国内, Li 等^[6]以生长速度、壳形作为选育指标, 建立了快速生长选育系, 通过连续 6 代群体选育, 成功培育出生长性状优良的长牡蛎‘海大 1 号’新品种。

虽然长牡蛎传统选择育种工作取得了较大进展, 但是育种策略存在耗时长、劳动量大以及表型易受环境影响等问题。将分子标记辅助育种(marker-assisted selection, MAS)与传统选育方法相结合的策略, 可以大幅度提高定向选育的效率。分子标记辅助育种是一种新型的育种方式, 该技术可以通过与目标性状基因连锁的分子标记直接筛选含有目标基因型的个体, 从而突破时间限制、缩短周期, 获得可靠的结果。分子标记辅助育种的必备条件是鉴定与目标基因共分离或紧密连锁的分子标记。建立合适密度的遗传连锁图谱、进行 QTL 定位是寻找性状连锁标记的一条重

收稿日期: 2014-06-23; 修订日期: 2014-09-11.

基金项目: 国家 863 计划项目(2012AA10A405-6); 国家自然科学基金项目(31372524); 山东省自主创新专项(2013CXC80202).

作者简介: 仲晓晓(1987–), 女, 博士研究生, 主要从事贝类遗传育种研究. E-mail: zhong15966517816@163.com

通信作者: 李琪, 教授. E-mail: qili66@ouc.edu.cn

要途径。随着长牡蛎遗传图谱构建工作的开展,其 QTL 定位工作也取得一定进展。Hedgecock 等^[7]在一个 F₂ 家系里检测到 5 个与体重相关和 1 个与生长相关的 QTL; Sauvage 等^[8]利用 3 个 F₂ 家系发现了 5 个与死亡和病毒相关的 QTL; Guo 等^[9]在一个 F₁ 家系里检测到 1 个与个体大小相关, 2 个与体积有关, 1 个与性别相关的 QTL; Zhong 等^[10]在一个 F₁ 家系里检测到 2 个与糖原含量相关, 1 个与壳色素沉积相关的 QTL。长牡蛎的出肉率和壳形是决定长牡蛎市场价格的重要因素, 壳宽和壳深是反映长牡蛎壳形的重要指标。然而有关长牡蛎出肉率、壳宽和壳深性状的 QTL 定位分析至今未见报道。

本研究以长牡蛎 F₁ 全同胞家系为材料, 采用已构建的基于微卫星和 SNP 标记的性别平均连锁图谱^[10], 首次对长牡蛎的出肉率、壳宽和壳深性状进行 QTL 定位分析, 旨在为长牡蛎分子标记辅助育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 家系构建

实验选用的作图群体是一个 F₁ 全同胞家系, 母本来自于日本宫城第二代快速生长选育群体, 父本来自于中国乳山的野生群体。2008 年 5 月, 将从母本获得的卵子与从父本获得的精子进行受精。按照常规操作培育幼虫和稚贝, 在稚贝的壳高达到 2~3 mm 之后, 将其转移到扇贝笼中, 在山东威海的双岛湾进行养成。养殖海区的海水温度变化介于 8 月份的 29.5 °C 到 1 月份的 1.8 °C 之间, 平均为 15 °C。2009 年 7 月, 随机采集 83 个个体, 并测量其出肉率(鲜肉重/体重×100%)、壳宽(mm)和左壳深(mm), 用于连锁图谱构建和 QTL 定位分析。

1.2 DNA 提取

基因组 DNA 的提取参照 Li 等^[11]的方法。采用常规的蛋白酶 K 消化, 苯酚、氯仿/异戊醇抽提, 无水乙醇沉淀的方法, 提取牡蛎闭壳肌的基因组 DNA, 用 TE 缓冲液稀释至终浓度 100 ng/μL 用于以下分析。

1.3 SSR 和 SNP 分析

458 个微卫星标记被应用于作图群体的标记分析^[9], 微卫星标记的分析方法参照 Yu 等^[12]的实验方法且略作修改。320 个 SNP 标记^[10, 13-14]也被用于作图群体的标记分析。为了确保分型的准确性, SNP 分型使用高分辨率熔解曲线(high resolution melting, HRM)技术, 并采用混样的方法, 在每个样品模板 DNA 中加入 30% 纯合子个体 DNA。PCR 反应体系为 10 μL, 包括 0.25 U *Taq* DNA 聚合酶 (Takara), 10×PCR buffer, 0.2 mmol/L dNTP mix, 上下游引物各 0.2 μmol/L, 1.5 mmol/L MgCl₂, 5 μmol/L SYTO9 (Invitrogen) 和 10 ng 模板 DNA。触底 PCR 反应程序: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 变性 20 s, 68~58 °C 复性 20 s (0.5 °C/循环), 72 °C 延伸 20 s, 共 45~50 个循环; 扩增产物 95 °C 变性 1 min, 40 °C 复性 1 min。PCR 结束后, 用 LightCycler[®] 480 real-time PCR (Roche Diagnostics) 数据采集分析系统在 60~95 °C 范围内每秒采集 25 个数据点。数据分析采用 Genescanning 1.5 软件。

1.4 连锁图谱构建

利用 JoinMap®3.0^[15]作图软件进行连锁分析。将该作图家系看作一个 CP (cross-pollinated) 分离群体, 构建长牡蛎的性别平均连锁图谱。LOD(logarithm of odd)阈值为 7, 将标记划分到各连锁群组中。作图回归参数分别设置为 LOD>1.0, REC<0.2 和 jump=5, 进行标记顺序的确定。使用 Kosambi 函数, 将重组频率转换成遗传距离^[16], 连锁图谱用 MapChart 2.1^[17]进行绘制^[10]。

1.5 QTL 分析

为了避免偏分离标记对 QTL 定位分析的影响, 采用 PROC QTL 2.0 软件, 在偏分离模式下进行 QTL 定位分析^[18-19]。采用最大似然法, 在 FW(four way)模式下进行各性状的 QTL 定位, 且将性别作为协方差。在 $P<0.05$ 的条件下, 经过 1 000 次排列检验, 获得显著性阈值^[20], LOD 值大于显著性阈值处为该 QTL 的位置。QTL 的表型解释率(percentage of phenotypic variance explained, PV%)和加性遗传效应从 PROC QTL 2.0 软件的相

关模块中输出^[19]。

2 结果与分析

2.1 表型性状分析

利用 SPSS 16.0 计算 3 个性状的最大值、最小值、平均值、标准差、峰度和偏度，并作 Shapiro-Wilk 正态分布检验，以 $P>0.05$ 为符合正

态分布的判别标准。结果显示，出肉率的 P 值小于 0.05，不符合正态分布；壳宽和壳深的 P 值均大于 0.05，符合正态分布(表 1)。

对出肉率、壳宽、壳深性状的相关性分析结果表明，各性状的表型呈正相关关系，Pearson 相关系数达 0.121~0.732，尤其壳宽与壳深的相关系数达 0.732，呈极显著正相关关系^[9]。

表 1 出肉率、壳宽和壳深的正态分布检验
Tab. 1 Normal distribution tests for meat yield, shell width and shell depth, respectively

性状 trait	平均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	偏度 skewness	峰度 kurtosis	最大值 maximum	最小值 minimum	P
出肉率 meat yield	9.49±2.71	1.03	0.89	17.85	5.71	0
壳宽 shell width	19.92±3.87	0.21	-0.67	29.23	11.50	0.13
壳深 shell depth	17.48±4.19	0.38	0.24	29.64	8.99	0.24

2.2 遗传连锁图谱分析

通过软件 JoinMap3.0，对有多态性的 229 个标记(133 个微卫星和 96 个 SNP)进行连锁分析，共 186 个标记(120 个微卫星和 66 个 SNP)被定位在 11 条连锁群上，其中 10 个连锁群的标记数在 3 个以上。性别平均连锁图谱的总长度为 446.7 cM，覆盖率为 86.9%，连锁群长度从 7.4 cM 到 62.5 cM，平均距离为 2.6 cM。

2.3 QTL 定位结果

通过 PROC QTL 2.0 软件对出肉率、壳宽和壳深 3 个性状进行 QTL 定位分析，共检测到 13 个相关的 QTL (表 2)。与出肉率相关的 QTL 共检测到 4 个，分别位于 1 号和 3 号连锁群上。其中，2 个 QTL 正好和邻近分子标记(CgSNP402 和 ucdeg181)重合。QTL 位点 MY3-1 有最大的 LOD 值(3.94)，父本和母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 44.49%和 1.35%；QTL 位点 MY4-3 有最小的 LOD 值(3.69)，父本和母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 0.25%和 47.53%。

与壳宽相关的 QTL 共检测到 3 个，且都位于 10 号连锁群上。其中，有 2 个 QTL 位点正好和邻近的分子标记(cmreg143 和 ucdeg171)重合，另一个位点 SWi2-10 的临近分子标记为 CgSNP782。cmreg143 有最大的 LOD 值(3.96)，父本和母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 18.08%和 0.71%；ucdeg171 有最小的 LOD 值(3.66)，父本和

母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 11.10%和 6.14%。

与壳深相关 QTL 共检测到 6 个，且都位于 10 号连锁群上。所检测到的 6 个 QTL 都与邻近分子标记位置重合。其中，ucdeg129 有最大的 LOD 值(4.38)，父本和母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 16.62%和 5.34%；C11 有最小 LOD 值(3.64)，父本和母本等位基因在该位点的表型解释率分别是 14.97% 和 6.42%。

3 讨论

水产动物的 QTL 定位工作主要集中在生长发育和抗性等重要经济性状上^[21-23]。所有检测到的 QTL 将为后续的功能基因克隆、分子标记辅助育种等奠定坚实的基础。连锁图谱是进行 QTL 定位的基础，然而分子标记的类型又决定了连锁图谱的精度和使用效率。本研究在利用 Guo 等^[9] F₁ 家系具有多态性的 133 个微卫星标记基础上，进一步整合在该家系有多态性的 96 个 SNP 标记，构建了精确度和通用性大大提高的共显性标记的性别平均连锁图谱^[10]。由于所选的标记均为共显性标记，因此，适合用于比较基因组作图。

围绕长牡蛎出肉率、壳宽和壳深性状，本研究共检测到 13 个 QTL，主要集中在 1 号、3 号和 10 号连锁群上，其余 8 个连锁群没检测到相关的 QTL，尤其在 LG10 上共检测到 9 个与壳宽和壳深

表 2 出肉率、壳宽和壳深性状在长牡蛎 F₁ 全同胞家系中的 QTL 定位
Tab. 2 QTLs locations of meat yield, shell width and shell depth in the F₁ full-sib family of *Crassostrea gigas*

性状 trait	QTL	连锁群位置/cM linkage group position	最邻近的分子标记 位置/cM closest marker position	LOD	LOD 临界值 LOD threshold	父本加性效应表型解释率/% phenotypic variation per- centage of paternal additive effect	母本加性效应表型解释率/% phenotypic variation per- centage of maternal additive effect
出肉率 meat yield	MY1-1	1 (3.11)	CgSNP402 (3.11)	3.75	3.57	-0.44 (2.61)	-1.08 (16.00)
	MY2-1	1 (7.81)	ucdcg181 (7.81)	3.80	3.57	-0.48 (3.11)	1.09 (16.23)
	MY3-1	1 (41.65)	ucdcg201 (40.99)	3.94	3.57	2.72 (44.49)	-0.32 (1.35)
	MY4-3	3 (54.98)	ucdcg160 (54.02)	3.69	3.57	-0.16 (0.25)	2.68 (47.53)
壳宽 shell width	SWi1-10	10 (3.80)	cmrcg143 (3.80)	3.96	3.65	-1.66 (18.08)	0.34 (0.71)
	SWi2-10	10 (13.44)	CgSNP782 (14.40)	3.94	3.65	-1.18 (8.82)	-2.67 (45.39)
	SWi3-10	10 (18.64)	ucdcg171 (18.64)	3.66	3.65	1.33 (11.10)	-0.98 (6.14)
壳深 shell depth	LSD1-10	10 (3.80)	cmrcg143 (3.80)	3.97	3.59	-1.61 (14.66)	0.81 (3.37)
	LSD2-10	10 (9.61)	ucdcg129 (9.61)	4.38	3.59	-1.74 (16.62)	0.99 (5.34)
	LSD3-10	10 (14.40)	CgSNP782 (14.40)	4.01	3.59	-1.63 (14.92)	-2.16 (24.78)
	LSD4-10	10 (18.64)	ucdcg171 (18.64)	4.18	3.59	1.63 (14.23)	-0.99 (5.45)
	LSD5-10	10 (20.14)	cgE357 (20.14)	3.85	3.59	1.68 (15.03)	-0.95 (5.00)
	LSD6-10	10 (22.78)	C11 (22.78)	3.64	3.59	1.71 (14.97)	-1.09 (6.42)

相关的 QTL。这种 QTL 成簇分布的现象在中国对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*)^[24] 和大西洋鲑 (*Oncorhynchus mykiss*)^[25] 中也有报道。造成 QTL 成簇分布的原因可能有以下三个方面：(1)图谱本身的覆盖率(86.9%)和密度(标记间平均间隔为 2.6 cM)偏低；(2)聚集在同一个区间里的不同性状的几个 QTL 紧密连锁；(3)一因多效现象，通过不同的代谢途径去控制不同的性状^[26]。其中有 2 个 QTL 共定位，即控制壳宽的 QTL 位点 *SWi1-10* 和 *SWi3-10* 与控制壳深的 QTL 位点 *LSD1-10* 和 *LSD4-10* 共定位，相关性分析也显示这两个性状呈极显著正相关关系^[9]。因此，可以推断壳宽与壳深性状有相近的遗传特征，也就是说有某些基因可以同时控制这两个性状。所以，利用与壳宽和壳深性状共同关联的分子标记或许可以同时壳宽与壳深性状进行遗传改良。

本研究定位的与出肉率相关的 2 个 QTL 位于 LG1 和 LG3，与 Zhong 等^[10]检测到的与糖原含量相关的 2 个 QTL 位于相同的连锁群，且位于 LG3 上的位点分别与出肉率和糖原含量相关的 2 个 QTL 位点(MY4-3 和 GC2-3)位置邻近(相距 0.96 cM)，相

关性分析显示这两个性状是显著正相关关系^[10]。据此可以推断，出肉率与糖原含量性状有相近的遗传特征，利用与出肉率和糖原含量性状共同关联的分子标记或许可以同时这两个性状进行遗传改良。需要注意的是，与出肉率相关的 QTL 位点 MY4-3，其父本加性效应为负向效应，母本加性效应为正向效应；而与糖原含量相关的 QTL 位点 GC2-3 的父本加性效应和母本加性效应都为负向效应。对正向效应 QTL 的选择有助于该性状值的提高，而负向效应的 QTL 则不利于该性状的改良。因此，在采用与相关性性状共同关联标记对相关性性状同时进行遗传改良时，在选择正向 QTL 的同时，要注意避开负向 QTL。由于长牡蛎的雌雄个体生长速率不一致^[27-28]，因此，本研究在进行 QTL 定位时，把性别作为协方差，分别评估了各个 QTL 的父本加性效应和母本加性效应，以利于更好地指导以后的育种工作。

一般认为，效应较大的 QTL 定位结果的准确性及稳定性都是可靠的^[29]。本研究检测到与出肉率相关的 QTL 位点 MY3-1 的父本加性效应值是 2.72，表型解释率为 44.49%，QTL 位点 MY4-3

的母本加性效应值是 2.68, 表型解释率为 47.53%; 与壳宽相关的 QTL 位点 SWi2-10 的母本加性效应值是 -2.67, 表型解释率为 45.39%; 与壳深相关的 QTL 位点 LSD3-10 的母本加性效应值是 -2.16, 表型解释率为 24.78%。因此, 本研究定位的 13 个与出肉率、壳宽和壳深性状相关的 QTL, 尤其是这些效应较大的 QTL, 为今后进一步的精细定位及基因克隆奠定了基础, 为分子标记辅助育种和性状改良提供了参考资料。

参考文献:

- [1] Department of Fisheries. China Fisheries Statistic Yearbook [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013.[中国农业部渔业局. 中国渔业年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013.]
- [2] Yu R H, Li Q, Wang Z P, et al. Study on the juvenile nursery and breeding status of the Pacific oyster in northern China [J]. Scientific Fish Farming, 2008(6): 3-5. [于瑞海, 李琪, 王照萍, 等. 我国北方太平洋牡蛎育苗及养殖现状[J]. 科学养鱼, 2008(6): 3-5.]
- [3] Langdon C, Evans F, Jacobson D, et al. Yields of cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg improved after one generation of selection[J]. Aquaculture, 2003, 220(1-4): 227-244.
- [4] Ward R D, English L J, Mcgoldrick D J, et al. Genetic improvement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Australia[J]. Aquacult Res, 2000, 31(1): 35-44.
- [5] Dégremont L, Bédier E, Boudry P. Summer mortality of hatchery-produced Pacific oyster spat(*Crassostrea gigas*). II. Response to selection for survival and its influence on growth and yield[J]. Aquaculture, 2010, 299: 21-29.
- [6] Li Q, Wang Q Z, Liu S K, et al. Selection response and realized heritability for growth in three stocks of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Fish Sci, 2011, 77: 643-648.
- [7] Hedgecock D, Li G, Voigt M L. Mapping heterosis QTL in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Aquaculture, 2007, 272: 267-268.
- [8] Sauvage C, Boudry P, de Koning D J, et al. QTL for resistance to summer mortality and OsHV-1 load in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Anim Genet, 2010, 41: 390-399.
- [9] Guo X, Li Q, Wang Q Z, et al. Genetic mapping and QTL analysis of growth-related traits in the Pacific oyster[J]. Mar Biotechnol, 2012, 14: 218-226.
- [10] Zhong X X, Li Q, Guo X, et al. QTL mapping for glycogen content and shell pigmentation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* using microsatellites and SNPs[J]. Aquacult Int, 2014, 22(6): 1877-1889.
- [11] Li Q, Park C, Kijima A. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Pacific abalone, *Haliotis discus hannai*[J]. J Shellfish Res, 2002, 21: 811-815.
- [12] Yu H, Li Q. EST-SSR markers from the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. Mol Ecol Notes, 2007, 7(5): 860-862.
- [13] Zhong X X, Li Q, Yu H, et al. Development and validation of single-nucleotide polymorphism markers in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, using high-resolution melting analysis[J]. J World Aquacult Soc, 2013, 44: 455-465.
- [14] Jin Y L, Li Q, Kong L F, et al. Development, inheritance and evaluation of 55 novel single nucleotide polymorphism markers for parentage assignment in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. Genes Genom, 2014, 36: 129-141.
- [15] Van Ooijen J W, Voorrips R E. JoinMap[®] 3.0: Software for the Calculation of Genetic Linkage Maps[M]. Wageningen: Plant Research International, 2001.
- [16] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values[J]. Ann Eugen, 1944, 12: 172-175.
- [17] Voorrips R E. MapChart: software for the presentation of linkage maps and QTLs[J]. J Hered, 2002, 93: 77-78.
- [18] Xu S Z. Quantitative trait locus mapping can benefit from segregation distortion[J]. Genetics, 2008, 180: 2201-2208.
- [19] Hu Z Q, Xu S Z. PROC QTL—a SAS procedure for mapping quantitative trait loci[J]. Int J Plant Genom, 2009, 2009: 141234.
- [20] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping[J]. Genetics, 1994, 138(3): 963-971.
- [21] Zhan A B, Hu J, Hu X, et al. Construction of microsatellite-based linkage maps and identification of size-related quantitative trait loci for Zhikong scallop (*Chlamys farreri*)[J]. Anim Genet, 2009, 40: 821-831.
- [22] Li H, Liu X, Zhang G. A consensus microsatellite-based linkage map for the hermaphroditic bay scallop (*Argopecten irradians*) and its application in size-related QTL analysis[J]. PLoS ONE, 2012, 7: e46926.
- [23] Yu Z N, Guo X M. Identification and mapping of disease-resistance QTLs in the eastern oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin[J]. Aquaculture, 2006, 254: 160-170.
- [24] Liu B, Wang Q Y, Li J, et al. The analysis of mapping QTLs associated with several growth-related traits in chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2010, 41(3): 352-358.[刘博, 王清印, 李健, 等. 中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)“黄海 1 号”部分生长相关性状的 QTL 定位分析[J]. 海洋与湖沼, 2010, 41(3): 352-358.]

- [25] Reid D P, Santo 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: 166–172.
- [26] Paterson A H, Lander E S, Had J D, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms[J]. *Nature*, 1991, 335: 721–726.
- [27] Hedgecock D, Cooper K, Hershberger W, et al. Body size at harvest, sex ratio, and mantle color of pedigreed Pacific oysters(*Crassostrea gigas*) from controlled crosses[J]. *Aquaculture*, 1993, 111: 299.
- [28] Baghurst B C, Mitchell J G. Sex-specific growth and condition of the Pacific oyster(*Crassostrea gigas* Thunberg) [J]. *Aquacult Res*, 2002, 33: 1253–1263.
- [29] Fang X J, Wu W R, Tang J L. DNA Marker-Assistant Breeding In Crops[M]. Beijing: Science Press, 2001: 231–232.[方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 231–232.]

Quantitative trait locus analysis of meat yield and shell shape traits in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*

ZHONG Xiaoxiao, LI Qi, KONG Lingfeng, YU Hong, GUO Xiang

The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: The Pacific oyster(*Crassostrea gigas*) is cultured worldwide, and the meat yield and shell shape (shell width and shell depth) are two of the most important economic traits of this species. The mapping population used in this study was an F₁ full-sib family produced by mating a female parent from a second-generation strain selected for rapid growth in Japan with a male parent from a wild Chinese population. Eighty-three progeny were selected for linkage analysis in July 2009, and the meat yield, shell width, and shell depth traits were determined. The values for the shell width and shell depth traits were normally distributed, except meat yield, and these three traits were positively correlated. A genetic linkage map was constructed with 120 microsatellite and 66 single nucleotide polymorphisms (SNPs) from the F₁ full-sib family. Based on the linkage map, PROC QTL 2.0 software was selected to perform a quantitative trait locus (QTL) analysis for the meat yield and shell shape (shell width and shell depth) traits under a four-way model using the maximum-likelihood method. The results show 13 related QTLs distributed on three linkage groups (LGs). Four QTLs were associated with meat yield on LG 1 and 3 and explained 0.25%–47.53% of the phenotypic variance. Three QTLs on LG10 were related to shell width and explained 0.71%–45.39% of the phenotypic variance. Six QTLs were identified for shell depth on LG10 and explained 3.37%–24.78% of the phenotypic variance. The results of the QTL linkage group and correlation analyses suggest that meat yield and glycogen content, and shell depth and shell width may have closely related genetic characteristics, and that the traits (meat yield and glycogen content, and shell depth and shell width) could be improved simultaneously when closely linked markers are used during breeding. These results provide a useful reference for further candidate gene research and molecular marker-assisted selection in the Pacific oyster.

Key words: *Crassostrea gigas*; QTL; meat yield; shell width; shell depth

Corresponding author: LI Qi. E-mail: qili66@ouc.edu.cn