

镜鲤多家系体长和体质量 QTL 定位分析

郑先虎¹, 匡友谊¹, 吕伟华², 曹顶臣¹, 冬方¹, 孙效文^{1*}

(1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 淡水鱼类育种国家地方联合工程实验室, 黑龙江 哈尔滨 150070;

2. 东北农业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 为了克服单个家系数量性状位点(QTL)检测效率低、假阳性高等缺点, 实验利用 250 对微卫星(SSR)标记对镜鲤 8 个全同胞家系的 522 尾子代进行基因组扫描, 采用半同胞家系的分析策略对镜鲤体长(SL)和体质量(BW)性状进行 QTL 分析。结果显示, 基于父系的 QTL 分析, 共检测到 4 个 QTL 区间, 其中, 3 个体长的 QTL 中, 1 个为 95% 基因组水平(genome-wide)显著性, 位于 LG24, 可解释表型变异率为 20.3%; 其余 2 个均为 95% 染色体水平(chromosome-wide)显著性, 分别位于 LG6 和 LG30, 可解释表型变异率分别为 11.9% 和 11.6%。1 个体质量的 QTL 达到 99% 基因组水平, 位于 LG24, 可解释表型变异率达到 38.3%, 且与体长 QTL 区间重叠。基于母系的 QTL 分析, 共检测到 8 个 QTL 区间, 其中, 5 个体长的 QTL 中, 1 个为 99% 染色体水平, 位于 LG8, 可解释表型变异率为 16.6%; 其余 4 个均为 95% 染色体水平, 分别位于 LG24、LG30、LG31 和 LG45, 可解释表型变异率为 9.6%~14.2%, 且位于 LG24 和 LG30 上的 QTL 为父母本共有; 3 个体质量的 QTL 均与体长 QTL 区间重叠, 1 个为 95% 染色体水平, 位于 LG24, 其余 2 个均为 99% 染色体水平, 位于 LG30 和 LG45, 可解释表型变异率分别为 14.1% 和 13.6%。进一步分析发现, 位于 LG24 上的体长和体质量 QTL 区间重叠且均为父母本共有, 体质量的 3 个 QTL 均与体长 QTL 存在重叠区域且呈现成簇分布的特点。本研究结果不仅可以为鲤分子育种提供更可靠的标记, 而且为家系和品种间 QTL 变异规律的探索提供基础数据。

关键词: 镜鲤; 多家系; 体长; 体质量; QTL

中图分类号: Q 348; S 965.1

文献标志码: A

鲤 (*Cyprinus carpio*) 属 鲤 形 目 (Cypriniformes), 鲤科 (Cyprinidae)。鲤作为世界性的养殖鱼类, 也是我国重要的大宗淡水养殖种之一。目前, 我国已选育出包括荷包红鲤、兴国红鲤、建鲤、松浦镜鲤、松浦鲤等十几个鲤养殖品种, 丰富了鲤养殖产业的良种需求, 大大促进了我国淡水渔业的持续健康发展。先前的品种培育主要依靠传统育种手段, 如选择育种、杂交育种等。随着基因资源的逐步挖掘, 传统育种的瓶颈日益显现, 如由于生殖隔离的限制, 很难利用近缘或远缘种的基因资源对水产动物进行遗传改良。因此, 新品种选育困难程度不断提高。分子标记辅助育种 (marker-

assisted selection, MAS) 作为一项新兴的育种技术, 利用分子标记能实现对基因型的直接选择, 更快地富集优势基因型, 从而能有效提高目标性状改良的效率和准确性, 再结合传统的选育技术, 可以大大提高育种效率和选择强度^[1]。

近年来, 随着鲤基因组资源的迅速挖掘, 性状相关标记筛选及 QTL 定位研究也取得了较快的进展, 大大促进了鲤分子育种的发展。在形态性状方面, 郑先虎等^[2-3] 利用 SSR 和 SNP 标记构建镜鲤遗传图谱, 并对体长 (SL) 和体质量 (BW) 等性状进行 QTL 分析和遗传效应评估, 获得了 15 个体长 QTL 和 11 个体质量 QTL。吕伟华等^[4] 对一种杂

收稿日期: 2014-04-24 修回日期: 2014-06-23

资助项目: 国家“八六三”高技术研究发展计划(2011AA100402); 中央级公益性科研院所基本业务费专项(HSY201303); 农业部引进项目(2011-G12)

通信作者: 孙效文, E-mail: sunxw2002@163.com

交鲤 F_2 的 92 尾个体进行了 4 种经济性状的 QTL 分析,获得了 17 个体长、体厚、体高和体质量 QTL。Jin 等^[5] 利用鲤 F_1 的 68 尾个体为材料进行连锁图谱构建和 QTL 定位研究,获得了 5 个眼径 QTL 和 9 个眼间距 QTL。此外,体质量相关标记已用于育种实践。孙效文等^[6] 利用与体质量紧密连锁标记,进行体质量优势基因型的优化配组,建立了镜鲤的新品系,同时,利用体长 QTL 标记指导长型镜鲤的选育,目前已培育至 F_3 ,平均体长 QTL 富集比例较选育前提高了 116.46%。鲤分子育种取得稳步发展的同时,发现鲤 QTL 定位研究也存在一定的不足,即鲤先前的 QTL 均局限于单个群体,而且个体数较少(46~190 尾),往往会导致其检测效率和可信度不高。Zheng 等^[7] 研究也表明,鲤生长性状的 QTL 在家系间和群体间是不固定的,存在一定的变异规律^[7]。因此,有必要开展多家系 QTL 定位及比较研究,深入探索 QTL 变异规律。本实验利用镜鲤 8 个家系 522 尾子代对体长和体质量进行 QTL 定位,以提高 QTL 检测效率,其结果可为镜鲤体长和体质量的分子育种研究提供更可靠的分子标记,也可用于不同家系间 QTL 的比较研究。

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 年选取性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,根据个体间亲缘关系进行配组,构建 30 个家系。进行同池养殖以消除环境、饲料等影响。饲养 2 年,从 30 个家系随机挑选 991 尾子代,选用本实验室自行开发的 20 对多态性较高的 SSR 标记对亲本及子代进行基因型分析,用 Cervus 3.0 软件^[8] 进行亲子鉴定分析,置信区间设置为 95%。依据亲子鉴定结果区分家系,选用个体数较多的 8 个家系共 522 尾子代作为实验材料^[9]。

1.2 表型性状的测量

体长和体质量性状测量根据中华人民共和国国家标准《养殖鱼类种质检测》第 3 部分性状测定(GB/T 18654.3-2008)进行。

1.3 基因型检测

选取 250 对 SSR 标记对样本进行基因型分析,“HLJ”为本实验室开发,“CAFS”为中国水产科学研究院生物技术中心开发。PCR 过程参考

Zhang 等^[10],反应体系为 15 μ L,包括 1 \times PCR buffer,0.15 mmol/L $MgCl_2$,0.2 mmol/L dNTPs,0.15 pmol 正向嵌合引物,6 pmol 反向引物,0.15 pmol 荧光标记的通用引物及 0.5 U *Taq* 酶(Fermentas, Vilnius, Lithuania),20~50 ng 模板 DNA,ddH₂O 补足体积。PCR 反应程序:94 $^{\circ}C$ 预变性 5 min;94 $^{\circ}C$ 变性 30 s,56 $^{\circ}C$ 退火 45 s,72 $^{\circ}C$ 延伸 45 s,30 个循环;94 $^{\circ}C$ 变性 30 s,53 $^{\circ}C$ 退火 45 s,72 $^{\circ}C$ 延伸 45 s,10 个循环;72 $^{\circ}C$ 延伸 10 min,4 $^{\circ}C$ 保存。毛细管电泳样本制备和检测:各取 0.7 μ L 的四色荧光 PCR 产物,5.9 μ L 的 Hi-DiTM 甲酰胺和 0.1 μ L LIZ-500,制备成电泳混合样。将混合样 95 $^{\circ}C$ 变性 5 min,立即放置于冰上冷却 5 min。然后于 3130XL 分析仪(Applied Biosystems)上进行毛细管电泳,电泳结果利用 GeneScan 和 GeneMapper4.0 软件进行图像收集 and 数据分析。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:ZL200710144749.3)进行数据统计和格式转化。

1.4 连锁图谱的构建

采用 Cri-map ver 2.4 构建连锁图谱。将标记按连锁群进行划分,根据使用说明编写系谱数据保存为 .gen 文件,运行 prepare 命令,产生调用文件,用 twopoint 命令计算 2 标记 LOD 值,以 $LOD > 3.0$ 为阈值确定标记是否连锁,运行 Build 子程序构建连锁群框架,用 flips2 命令验证标记顺序,直到似然率对数值最大,用 built 命令确定图谱顺序和距离。绘制图谱利用软件 Mapchart 2.2^[11]。

1.5 QTL 定位分析

采用 Haley 等^[12] 建立的最小二乘线性模型回归分析,利用 GridQTL^[13] 软件进行 QTL 区间作图分析。

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_{QTL}^2)计算公式^[14]:

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

基于父、母本共有基础上,QTL 解释变异率(h_{QTL}^2)计算公式^[14]:

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

式中: 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^[15], 95% 和 99% 基因组水平 (genome-wide) 的阈值使用 Bonferroni 校正得到^[16]:

$P_{\text{genome-wide}} = 1 - (1 - P_{\text{chromosome-wide}})^n$, 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% 置信区间长度作为定位的区间^[17]。

2 结果与分析

2.1 表型性状正态分布检验

对 2 个性状数据进行正态分布检测发现, 体质量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, $\lambda = 0.5$ 时, 转换后参数 $P > 0.05$, 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 0.917, 达到极显著水平($P < 0.01$)。

2.2 QTL 定位分析

本实验选取的 250 对 SSR 标记均能稳定扩增, 最终构建的连锁图谱包含 233 个标记, 分布于 47 个连锁群中, 图谱长度为 3 131.5 cM, 连锁群长度范围为 20.2 ~ 136.5 cM, 平均标记间隔为 16.8 cM。

基于父系的 QTL 分析, 检测到 3 个与体长相关的 QTL 区间和 1 个与体质量相关的 QTL, 分布于 3 个连锁群。与体长相关的 3 个 QTL 中, 1 个 QTL 为 95% 基因组水平显著性, 位于 LG24 (HLJ3754-HLJE511), 置信区间为 30 ~ 56 cM, 可解释表型变异率为 20.3%; 其余 2 个 QTL 均为 95% 染色体水平显著性, 分别位于 LG6 (HLJ3356-2439) 和 LG30 (HLJ2170-CAFS873), 可解释表型变异率分别为 11.9% 和 11.6%。1 个与体质量相关的 QTL 为 99% 基因组水平显著性, 位于 LG24 (HLJ3754-HLJE511), 置信区间为 27 ~ 56 cM, 并与体长 QTL 区间重叠, 可解释表型变异率为 38.3% (表 2, 图 1)。

表 1 体长、体质量正态分布检验结果

Tab. 1 The confidence tests result of standard length and body weight for mirror carp

性状 traits	原始参数 original data				转换后参数 transformed data		
	平均值 ± 标准差 mean ± SD	偏度 skewness	峰度 kurtosis	λ	偏度 skewness	峰度 kurtosis	P
体长/cm SL	27.85 ± 3.77	-0.187	-0.181	-	-	-	0.112
体质量/g BW	581.88 ± 219.91	0.324	-0.253	0.5	-0.001	-0.378	0.332

表 2 GridQTL 分析结果

Tab. 2 QTL results analyzed by GridQTL

性状 traits	连锁群 LG	标记范围 marker region	父系 F 值 sire F ratio	母系 F 值 dam F ratio	可解释表型变异率/% estimated PVE	95% 置信区间/cM 95% confidence interval
SL	6	HLJ3356-HLJ2439	2.92*		11.9%	50 ~ 136
		HLJ2150-HLJ3278		3.72**	16.6%	8 ~ 51
	24	HLJ3754-HLJE511 (S, D)	4.36◆	2.55*	20.3% (S)	30 ~ 56 (S)
					9.7% (D)	1 ~ 56 (D)
					15.0% (P)	
	30	HLJ2170-CAFS873 (S) HLJ2170-CAFS1568 (D)	2.87*	3.1*	11.6% (S)	30 ~ 127 (S)
12.9% (D)					10 ~ 76 (D)	
31	HLJ2190-HLJ3471		2.55*	9.6%	20 ~ 83	
45	HLJ2645-HLJ3140		3.35*	14.4%	31 ~ 100	
BW	24	HLJ3754-HLJE511 (S) HLJ3754-HLJE511 (D)	7.75◆◆	2.78*	38.3% (S)	27 ~ 56 (S)
					10.8% (D)	0 ~ 56 (D)
	30	HLJ2170-HLJ2303			24.6% (P)	
					14.1%	4 ~ 100
45	HLJ2645-HLJ3140		3.25**	13.7%	21 ~ 100	

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) 父系基础上; (D) 母系基础上; (P) 父、母共有基础上

Notes: ◆◆ 99% genome-wide significant threshold, ◆ 95% genome-wide significant threshold, ** 99% chromosome-wide significant threshold, * 95% chromosome-wide significant threshold; (S) : sired-based; (D) : dam-based; (P) : parent-based

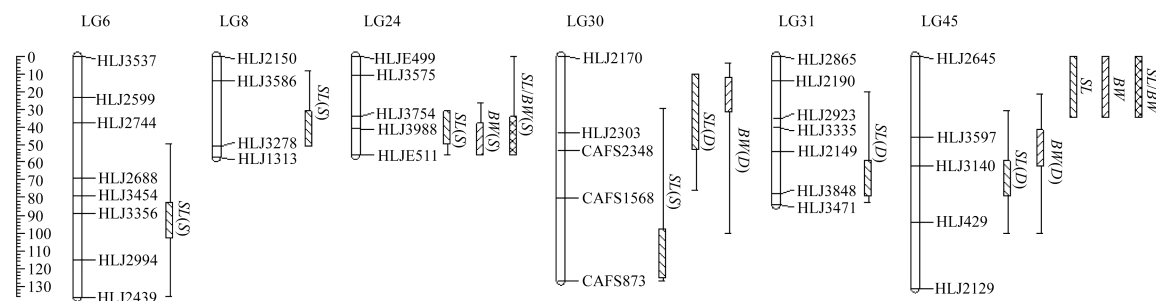


图1 体长(SL)和体质量(BW)性状在6个连锁群上的相对位置

柱形中不同填充图案代表不同性状

Fig. 1 QTL position for standard length (SL) and body weight (BW) on six linkage groups of common carp

Different filling sharps indicates different traits

基于母系的 QTL 分析,检测到 5 个与体长相关的 QTL 区间和 3 个与体质量相关的 QTL,分布于 5 个连锁群。5 个与体长相关的 QTL 中,1 个 QTL 为 99% 染色体水平显著性,位于 LG8 (HLJ2150-HLJ3278),可解释表型变异率为 16.6%。其余 4 个 QTL 均为 95% 染色体水平显著性,位于 LG24 (HLJ3754-HLJE511)、LG30 (HLJ2170-CAFS1568)、LG31 (HLJ2190-HLJ3471)、LG45 (HLJ2645-HLJ3140),可解释表型变异率 9.6%~14.2%。3 个与体质量相关的 QTL 均与体长的 QTL 区间重叠,其中 2 个 QTL 为 99% 染色体水平显著性,位于 LG30 (HLJ2170-HLJ2303) 和 LG45 (HLJ2645-HLJ3140),可解释表型变异率为 14.1% 和 13.6%;1 个为 95% 染色体水平显著性,位于 LG24 (HLJ3754-HLJE511) 可解释表型变异率为 10.8% (表 2,图 1)。

由上述结果可知,位于 LG24 上的体长和体质量 QTL 区间重叠且均为父母本共有,体质量的 3 个 QTL 均与体长 QTL 存在重叠区域且呈现成簇分布的特点(图 2)。

3 讨论

QTL 定位的目的是弄清数量性状受多少 QTL 的控制,然后确定其在染色体上的位置,并估计出对性状的贡献率,从而才能进行 QTL 的精细定位和图位克隆。通常的做法是先通过基因组扫描,将与性状相关的 QTL 锁定到几条染色体上,一般为 10~30 cM 或者更大的区间,然后采用大样本或不同类型群体和高分辨率的分子标记 (SSR、SNP 等) 对这些染色体的 QTL 区间进行加密,进而开展 QTL 精细定位,可以把 QTL 缩小到

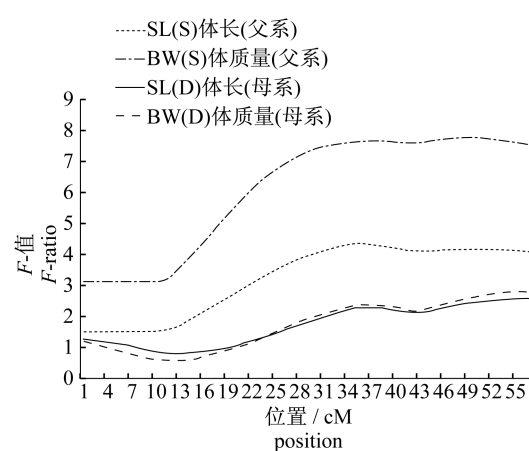


图2 体长(SL)和体质量(BW)性状 QTL 在 LG24 上 F 值检验曲线

x 轴代表图谱位置及 cM 表示,y 轴表示 F 值

Fig. 2 The F ratio profile for standard length (SL) and body weight (BW) traits based on dam- (D) and sire-based (S) analysis on LG24

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

1~5 cM 甚至更小^[18-19],以实现候选基因的筛选和功能验证,进而为分子育种提供紧密连锁的标记。为了节省时间和成本,本实验先在 Zhang 等^[10]构建的高密度图谱连锁群上均匀选取 3~8 个标记用于 8 个家系的基因分型,构建低密度图谱,进而对体长和体质量性状进行初步的 QTL 定位,了解该遗传背景群体中体长和体质量大致的 QTL 数量及在鲤染色体上的分布情况,再采用 30 个家系预留的亲本构建 F₂ 家系对这些初级的 QTL 进行精细定位,以期找到性状相关的候选基因或主效基因。

为了提高标记利用率、QTL 定位效率和准确

性,本实验从 2 方面考虑:①用于构建高密度图谱的家系源自 30 个家系中的 1 个,因为相近遗传背景,从而大大提高了标记多态性的机率。选取的 250 个标记在 8 个家系中均能得到稳定扩增,其中 245 个标记在至少 1 个家系中具有多态,85 个标记在 8 个家系中均有多态,181 个标记在 7 个家系中均有多态,192 个标记在 6 个家系中均有多态。②采用多家系作图,进行 QTL 定位。适当增加标记密度可以增加 QTL 标记的重组事件次数,但 Rodolphe 等^[20]研究表明,过分加大标记密度并不能提高连锁分析的准确性,反而可能会产生推断误差。对于本实验来说,初级 QTL 定位没有必要通过加大标记密度来提高重组事件发生概率,而可以通过选用多个家系和大样本来实现这一目的。对于远交群体,QTL 标记的连锁相随家系不同而不同,标记在 1 个家系中最多检测出 4 个等位基因,而在多个家系中就可能检测出较多的等位基因,提高了标记的信息含量,从而通过标记信息判断重组事件的准确性高,这样就提高了 QTL 定位的准确性,在同等检测效力下,精度比单个家系高。

本研究 QTL 结果与 Zheng 等^[7]的鲤体长和体质量的 QTL 区间进行比较分析,没有找到相同的 QTL 区间或与性状显著相关的标记。Zheng 等^[7]对不同遗传背景的 3 个鲤品种的 14 个家系进行体长 QTL 分析时发现,主效 QTL 在家系间有明显差别,表现出不同家系间一些主效 QTL 的有和无。在大部分标记相同的情况下,4 个镜鲤家系的 67 个主效 QTL 中仅有 1 个 QTL 为 3 个家系共享,2 个家系间共享 QTL 为 14 个,未发现 4 个家系共享的 QTL。而且,家系间的贡献率差异较大,一个家系中的主效基因在另一个家系中可能是微效甚至无效,表明在家系间确实存在不同的主效基因。同时,几乎找不到一个基因座对所有家系和所有个体都有正效应^[1,7]。对大西洋鲑(*Salmo salar*)体质量、体长等生长性状的 QTL 研究也有相似结果,不同品种在同一生长性状有 18 和 64 个主效 QTL^[21-23];且不同家系间共享 QTL 比较少,如 Guierrez 等^[24]报道 5 个家系只有 1 个共享的体质量 QTL。本研究认为原因可能是:①QTL 定位易受实验条件影响,如图谱标记密度、群体规模和 QTL 效应等,导致在一条染色体上或一个区间上定位的 QTL 位置与真实位置

并不能达到完全一致,从而在不同研究中定位的 QTL(即使是同一个位点)存在位置差异;②由于亲本的遗传背景差异,造成标记多态性、重组率等的变化,从而导致标记遗传距离和 QTL 的差异;③主效基因、微效基因、无效基因间可能存在相互转化的特征。因此,在育种实践中应尽量保持 QTL 定位的群体与利用 QTL 定位结果进行育种的群体在遗传背景上的一致,或者 QTL 结果只在特定的某些群体或家系中加以应用。

参考文献:

- [1] Sun X W. Molecular breeding of fish [M]. Beijing: Ocean Press, 2010: 1 - 14. [孙效文. 鱼类分子育种学. 北京:海洋出版社, 2010: 1 - 14.]
- [2] 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 (Beijing), 2011, 33 (12): 1366 - 1373. [郑先虎, 匡友谊, 鲁翠云, 等. 镜鲤体长、体高、体厚性状的 QTL 定位分析. 遗传, 2011, 33 (12): 1366 - 1373.]
- [3] 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. 中国水产科学, 2012, 19(2): 189 - 195.]
- [4] Lv W H, Kuang Y Y, Zheng X H, et al. Quantitative trait locus analysis of four economic traits in one kind of common carp [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(2): 161 - 167. [吕伟华, 匡友谊, 郑先虎, 等. 一种杂交鲤四种经济性状的 QTL 定位分析. 水产学报, 2013, 37(2): 161 - 167.]
- [5] Jin S B, Zhang X F, Jia Z Y, et al. Genetic linkage mapping and genetic analysis of QTL related to eye cross and eye diameter in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using microsatellites and SNPs [J]. Aquaculture, 2012, 358 - 359: 176 - 182.
- [6] Sun X W, Lu C Y, Cao D C, et al. Molecular markers associated with body weight of mirror carp and selection and raising of progenies [J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33 (2): 177 - 181. [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. 水产学报, 2009, 33 (2): 177 - 181.]
- [7] Zheng X H, Kuang Y Y, Lv W H, et al. A consensus linkage map of common carp (*Cyprinus carpio* L.) to

- compare the distribution and variation of QTLs associated with growth traits[J]. *Science China Life Sciences*, 2013, 56(4): 351 – 359.
- [8] Kalinowski S T, Taper M L, Marshall T C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment[J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(5): 1099 – 1106.
- [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. [郑先虎. 鲤连锁图谱及生长、肉质性状 QTL 定位研究. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [10] Zhang X F, Zhang Y, Zheng X H, *et al.* A consensus linkage map provides insights on genome character and evolution in common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Marine Biotechnology*, 2013, 15(3): 275 – 312.
- [11] Voorrips R E. MapChart; software for the graphical presentation of linkage maps and QTL [J]. *Journal of Heredity*, 2002, 93(1): 77 – 78.
- [12] 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(3): 1195 – 1207.
- [13] Seaton G, Hernandez J, Grunchev J A, *et al.* GRIDQTL: a grid portal for QTL mapping of compute intensive datasets [C]. Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Belo Horizonte, Brazil, 2006.
- [14] Knott S A, Elsen J M, Haley C S. Methods for multiple-marker mapping of quantitative trait loci in half-sib populations [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93(1–2): 71 – 80.
- [15] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping [J]. *Genetic*, 1994, 138(3): 963 – 971.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] Hetzel D J S. The use of reference families for genome mapping in domestic livestock [M] // Schook L B, Lein H A, McLaren D G. *Gene mapping: strategies, techniques and applications*. New York: Marcel Dekker, 1991: 51 – 64.
- [19] Riquet J, Coppieters W, Cambisano N, *et al.* Fine-mapping of quantitative trait loci by identity by descent in outbred populations: application to milk production in dairy cattle [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 1999, 96(16): 9252 – 9257.
- [20] Rodolphe F, Lefort M. Multi-marker model for detecting chromosomal segments displaying QTL activity [J]. *Genetics*, 1993, 134(4): 1277 – 1288.
- [21] Küttner E, Moghadam H K, Skúlason S, *et al.* Genetic architecture of body weight, condition factor and age of sexual maturation in Icelandic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2011, 286(1): 67 – 79.
- [22] McClelland E K, Naish K A. Quantitative trait locus analysis of hatch timing, weight, length and growth rate in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* [J]. *Heredity*, 2010, 105(6): 562 – 573.
- [23] Sauvage C, Vagner M, Derôme N, *et al.* Coding gene SNP mapping reveals QTL linked to growth and stress response in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) [J]. *Genes Genomes Genetics*, 2012, 2(6): 707 – 720.
- [24] Guierrez A P, Lubieniecki K P, Davidson E A, *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci (QTL) for body-weight in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using a 6.5 K SNP array [J]. *Aquaculture*, 2012, 358 – 359: 61 – 70.

Quantitative trait loci analysis for standard length and body weight in multi-families of mirror carp (*Cyprinus carpio*)

ZHENG Xianhu¹, KUANG Youyi¹, LV Weihua², CAO Dingchen¹, DONG Fang¹, SUN Xiaowen^{1*}

(1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, National Local Joint Engineering Laboratory for Freshwater Fish Breeding, Harbin 150070, China;

2. College of Life Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Common carp (*Cyprinus carpio*) is one of the most widespread freshwater teleost species in the world. It has been cultured as an important food fish worldwide, especially in China, for several thousand years. In the past decade, much research efforts have been made for the molecular breeding of common carp including development of polymorphic markers, linkage mapping, and quantitative trait loci (QTL) analysis. However, QTL researches of common carp have been limited by single family and small population size. Considering the ability to detect and identify QTL in single family is often limited and has obtained false positive locus. We conducted a whole genome scan on 522 progeny from 8 full-sib families using 250 microsatellites selected from high density genetic linkage map of common carp constructed by our lab. The genetic maps were constructed by use of the Cri-map program with genotypes of 8 families, and genetic distances were estimated by use of the Kosambi map function. A total of 233 markers were organized to 47 linkage groups and the linkage maps covered a genetic distance of 3 131.5 cM, with the average interval for markers within linkage group of 16.8 cM. The linkage map could be used for primary QTL analysis. QTL identification of standard length (SL) and body weight (BW) traits was carried out using half-sib mapping strategies by GridQTL software. We obtained 4 QTL distributed across 3 linkage groups (LG) during sire-based QTL analysis. For SL, 3 QTL were identified, of which 1 QTL occurred at the 95% genome-wide level, and was located on LG24, accounting for 20.3% of phenotype variation. The remaining 2 QTL were at the 95% chromosome-wide level, explaining 11.9% (LG6) and 11.6% (LG30), respectively. For BW, 1 QTL was identified at 99% genome-wide level, explaining 38.3% of phenotypic variance and overlapped with the SL QTL intervals on LG24. During dam-based QTL analysis, we identified 8 QTL that were distributed across 5 LGs. Five QTL were associated with SL, of which one was at 99% chromosome-wide level and located at LG8. The other 4 QTL were at the 95% chromosome-wide level, accounting for 9.6% – 20.3% of phenotypic variance. QTLs on LG24 and LG30 were significant both the sire and the dam-based analysis. For BW, three QTL were detected and have a similar confidence interval with SL at LG24, LG30 and LG45. Among these, 2 QTL were identified at the 99% chromosome-wide level, and 1 QTL at the 95% chromosome-wide level, explaining 10.8% – 14.1% of phenotypic variance. The results showed that the most significant QTLs for SL and BW were located on LG24 and common to both sire and dam. The results of this study not only can supply more reliable markers for molecular breeding of common carp, but also provide reference data for exploring regularity of QTL variation among different populations and families.

Key words: *Cyprinus carpio*; multi-family; standard length; body weight; QTL

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