

遗传图谱及其在主要水产动物的研究进展*

NEW APPROACHES TO THE GENETIC PATTERN STUDY ON SOME ANIMALS IN AQUACULTURE

李莉^{1,2} 郭希明^{1,3}

(¹ 中国科学院海洋研究所开放室 青岛 266071)

(² 中国科学院研究生院 北京 100039)

(³ Rutgers University, Port Norris, NJ 08349, USA)

中图分类号 Q3-02;Q343.2+41 文献标识码 A 文章编号 1000-2003(2003)11-0014-06

水产养殖业是农业经济的一个重要部分。目前大多数水产动物的捕捞量已经超出了可持续发展的限量。与其它农作物相比,水产动物的家养化过程要远远落后。大部分品种的养殖还是依赖野生种群。很多品种很少或根本没有选育。近些年一些养殖品种流行病的爆发和大规模死亡都说明了对水产动物进行选育和遗传改良的迫切性和必要性。传统的选育非常缓慢,而且具有不确定性,未来的遗传改良要更多的依赖于各种分子生物学手段,例如筛选和建立有效的遗传标记,构建遗传图谱。遗传图谱是基因或分子标记在染色体上的线性排列,遗传连锁图谱的构建是以基因或遗传标记的重组交换为基础。遗传图谱的建立,为基因定位,特别是一些重要经济性状和数量性状位点(QTL)定位,以至最终克隆这些基因提供了基础,这将最终推动生物的标记辅助选育(MAS)和遗传改良。构建遗传连锁图谱一般要经过创建作图群体,筛选分离标记和遗传标记连锁分析三个步骤。本文主要对遗传连锁图谱的构建和主要水产动物连锁图谱的最新研究进展进行综述。

1 遗传图谱的构建

1.1 创建作图群体

要构建生物的遗传连锁图谱,首先要创建作图

群体。创建作图群体的过程本质上是通过减数分离,使得目的基因或标记位点产生分离。作图群体有很多种,但是在创建过程中要根据作图目的,图谱分辨率的要求以及不同物种创建作图群体的难易程度而定。每种作图群体都有其优缺点。杂交 F_1 群体,回交群体, F_2 群体,重组近交系,双单倍体等都是常用的作图群体。

1.1.1 回交群体 F_1 子代和一亲本回交,就能产生 F_2 回交群体。理论上 F_2 回交群体亲本的两对同源染色体分别只有一条产生了重组,所以往往存在着很强的连锁不平衡现象。回交群体在动物和植物中应用都非常广泛。Li等^[1]利用一回交家系,构建了太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)的遗传连锁图谱。

1.1.2 F_2 群体 F_1 代个体自交或近交所产生的群体为 F_2 群体。用于产生 F_2 代群体的 F_1 代一般是

* 国家杰出青年基金资助项目 39825121 号;美国 NJCST 资助项目 00-2042-007-20 号。

第一作者:李莉,出生于 1976 年,博士生。E-mail: xiaosair@yahoo.com

收稿日期:2003-04-29;修回日期:2003-06-04

两个纯合近交系的杂交后代,因此 F_2 作图群体经常被应用于比较容易得到近交系的物种。 F_2 代群体的作图信息量最大,是回交群体的两倍,而且因为 F_2 群体含有亲本所有可能的等位基因组合,所以是应用非常广泛的作图群体。很多高密度的遗传连锁图谱都是以 F_2 为作图群体,例如,Haanstra 等^[2]以 F_2 为作图群体,构建了西红柿的高密度 RFLP - AFLP 遗传连锁图谱。在动物中,例如在斑马鱼中^[3-5], F_2 群体也是应用很广泛的作图群体。

1.1.3 重组近交系 重组近交系一般应用于生活周期比较短的一些动物和植物。对于鼠类这些不能自交的物种,通过子 F_2 代同胞个体的多代近交可以得到纯合体;对于能够自花传粉的植物,通过子后代的自交可以较快的得到纯合体。另外植物界的“单种株系”(single - seed descent)也是一种经常被用来创建重组近交系的方法。重组近交系虽然重组信息是 F_2 群体的两倍,但是由于其是纯合体,所以其作图信息量仍然和 F_2 群体相同。利用重组近交系已经在很多重要的农作物^[6-8]和哺乳动物的模式动物,例如小鼠^[9]中构建了遗传连锁图谱。

1.1.4 单倍体和双单倍体 对于生活周期较长的生物,单倍体和双单倍体的应用可以大大缩短创

建作图群体的周期。动物获得单倍体一般是通过雌核或雄核发育。水生动物特别是鱼类,由于人工雌核或雄核发育的成功运用,使得单倍体的应用相当广泛^[10-13]。雌核或雄核发育结合一些使染色体加倍的遗传操作,如热休克法^[15,14],可以获得双单倍体。双单倍体的最大优点在于其能够发育为成体,使得用来作图的 DNA 量可以加大,而不象单倍体个体只能发育几个小时或几天,DNA 量非常有限。单倍体个体还有一个弱点就是只能局限于 DNA 水平的多态性标记,不能对表型性状基因进行定位。植物双单倍体的获得是来自于花粉的植株染色体加倍^[15,16]。双单倍体所携带的遗传信息和 F_2 回交群体相同,但双单倍体都是纯合体,能够产生大量的遗传结构相同的个体。所以不同于回交群体和 F_2 群体,双单倍体是一种“取之不竭”的作图群体,从而保证了可进行重复实验和实验材料在不同研究者之间分享。这样可以使得相同基因型的信息能够得到有效的积累。

1.1.5 杂交 F_1 群体 对于大部分的水生生物而言较难获得近交系,另一个方面,水生动物的自然群体往往有很高的多态性。所以两个亲缘关系较远的个体杂交产生的 F_1 群体完全能够满足大部分水生动物作图的需要。Yu 等^[17]利用杂交 F_1 群体为作图群

表 1 不同作图群体的特点

作图群体	个体的有效配子数	每个配子中的重组事件	每个位点可能的基因型	创建群体所需代数
重组近交系	1	2n	2	6 ~ 8
F_2 群体	2	n	3	2
回交群体	1	n	2	2
双单倍体	1	n	2	2
单倍体	1	n	2	2

体,构建了美洲牡蛎 (*Cnssostrea virginica*) 的遗传连锁图谱。总之,要根据不同的目的来选择不同的作图群体。如果对于一个物种初始构建连锁图谱,回交群体或 F_2 群体是首选作图群体。因为这两种作图群体有着很强的连锁不平衡性,所以能够检测到分布很广的标记。要解决一个高密度的遗传连锁图中紧密连锁标记的排序问题,最好选用自交群体。研究非常复杂和受不同环境影响下的表型,重组近交群体能够允许重复试验,减少非遗传因素的影响,是一种很好的作图群体。各种作图群体的特性列于表 1,各种作图群体的关系见图 1。

1.2 用于作图的遗传标记

构建遗传连锁图谱的第二步是筛选分离的遗传

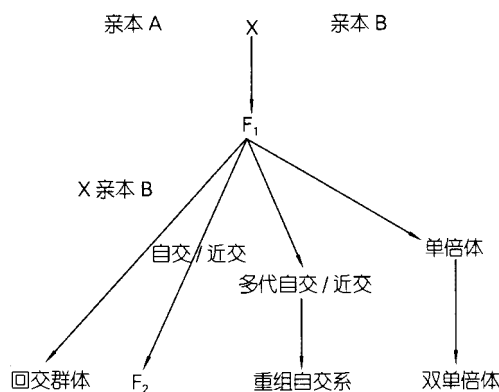


图 1 各种作图群体的关系

标记,遗传标记是指可追踪染色体、染色体的某一片段、某个基因座位在家系中传递的任何一种遗传特性。有用的遗传标记应该是取材方便,按照孟德尔方式遗传,同时又是多态的。用于遗传作图的标记主要有形态标记、生化标记和分子标记。遗传标记如果能够说明某一个体的一对等位基因中的哪一个传给了子代中的哪一个,则这个遗传标记就是有信息的标记。一种理想的遗传标记应该具备以下几个特点:(1)多态性高;(2)呈共显性遗传;(3)容易检测;(4)重复性好,可靠性高;(5)在基因组中分布均匀。

对于遗传标记的类型及其特点,已经有较多综述报道^[18-20]。概括的说,这些遗传标记除了传统的表型性状标记、同工酶标记外,目前主要应用分子标记来构建生物的遗传连锁图谱。应用最多的分子标记是 RFLP, RAPD, AFLP, 微卫星标记和 Type I 标记。RFLP 标记稳定性高,呈共显性遗传,但是操作烦琐;RAPD 标记操作简单,但是结果稳定性差,而且呈显性遗传,不能区分纯合子和杂合子;AFLP 标记重复性好,能同时检测多个位点,所以可以快速地增加图谱标记密度和图谱覆盖率,但是它的缺点也是呈显性遗传;微卫星标记是最好的作图标记,多态性丰富,共显性遗传,但是建立微卫星花费较大。功能基因、EST、SNP 等 Type I 标记,在不同的家系,物种之间具有高度的保守性,可以用来进行比较作图,已经越来越多的受到重视。分离标记的筛选要根据作图群体的类型,标记的显、隐性特点以及要构建图谱的类型(雄性图谱,雌性图谱和性别平均图谱)来确定。

1.3 遗传标记的连锁分析

筛选得到一定数量的分离标记以后,下一步工作就是对所有的分离标记进行连锁分析。所有利用遗传标记来构建连锁图谱的过程都是基于两点测验和三点测验。连锁的检测本质上是对分离的成对基因或标记的重组值进行统计。重组值 = [重组配子数 / (重组配子数 + 亲组合配子数)] × 100%。所以重组值最大为 50%。遗传学规定:两个基因(遗传标记)重组值为 1%时,它们之间的遗传距离单位为 1 厘摩 (centi Morgan)。相应的,染色体上两点之间的最大遗传距离为 50 厘摩。但是由于这两点可能会发生多次交换,使得遗传图上两点之间的距离可能会大于 50 厘摩。在实际作图过程中,对数优势比 (Logarithm of the Odds) 是确定两个遗传标记是否连锁的重要指标。对数优势比是似然比 (likelihood ratio) 以 10 为底的对数。根据两个非此即彼的假设,计算数据的整体似然数 (overall likelihood),以确定两个基因座位或是按一定的重组率而相互连锁的可能性,或是不连锁的可

能性,这两种可能性之比,是基因座位之间实际上为连锁的可能性,这个比率的以 10 作底的对数就是对数优势比。对数优势比值为 0,说明连锁假设与不连锁假设的可能性是相等的。对数优势比值为正,有利于连锁,对数优势比值为负,表示有一定重组率的连锁。对数优势比 = 3 时,连锁的概率为 95%。根据图谱上标记之间的关系具有可传递性,即,如果 A 基因与 B 连锁,B 基因与 C 连锁,则 A 基因与 C 基因连锁;如果 A 基因与 B 基因连锁,B 基因与 C 基因不连锁,那么 A 基因与 C 也不连锁,可以确定所有相连锁的标记。如果要比较几十甚至上百个标记产生的数据,需要进行大量的统计分析,必须借助于计算机软件。目前应用最广泛的作图软件有 MAPMAKER/ EXP^[21] 和 JOINMAP^[22]。

根据作图群体的性质,遗传标记的筛选方式,可以分别绘制雌性遗传连锁图谱、雄性遗传连锁图谱和性别平均连锁图谱。顾名思义,雌性遗传连锁图谱是根据母本的减数分裂过程而创建的连锁图谱,雄性图谱是根据父本的减数分裂过程而创建的遗传连锁图谱。性别平均图谱是同时取两种性别不同图距的平均值构建的连锁图。

2 主要水产动物遗传图谱的研究进展

美国农业部 1997 年确定了包括鲶鱼、鳊鱼、罗非鱼、对虾和牡蛎 5 种水产动物的基因组计划。其目标主要有 3 个:(1)发展和建立重要水产动物的中密度遗传连锁图谱;(2)定位重要的经济性状基因;(3)比较基因组作图。经过几年的发展,已经有了一系列的成果。斑马鱼和青鳉作为模式动物,基因组作图的工作也进展较快。

2.1 斑马鱼

斑马鱼 (*Danio rerio*) 因其生活周期短 (1~3 个月),体积小,产卵量大以及胚胎在体外发育而且透明容易观察等很多优点而成为发育生物学、进化生物学和分子遗传学研究的极好模式动物。水生生物中构建遗传连锁图谱的工作在斑马鱼起步最早,研究也是最系统。我们将已经发表的斑马鱼的 12 个遗传图谱总结于表 2。Streisinger 等^[23]首次研究了斑马鱼体色突变基因的连锁关系和基因-着丝粒作图。1998 年,Postlethwait 和他领导的研究小组^[10]在 Science 杂志上发表了斑马鱼的第一个分子连锁图谱。利用基于单倍体的集群分离分析法 (Haploid-Based Bulk-Segregant Analysis),这个图谱定位了 9 个突变基因。1998 年,Postlethwait 等^[24]又创建了一个以克隆基因、RAPD、微卫星和突变标记为标记的综合遗传连锁图

谱,特别是通过 144 个基因的定位,发现斑马鱼和小鼠、人类基因存在着广泛的同线性 (synteny),揭开了斑马鱼比较基因组作图的序幕。Gates 等^[13]利用 217 个 SSLP 标记,157 个基因,通过比较作图发现 134 个人类基因,152 个小鼠的基因可能和斑马鱼基因同源。而且有 18 对斑马鱼基因,一对斑马鱼基因同时和哺乳动物的一个基因同源,据推测这可能在鱼类和哺乳动物祖先发生分化后,硬骨鱼基因组加倍造成的。

Kelley 等^[5]以通过热休克得来的双单倍体为作图群体,利用已经发表的 593 个 SSLP 标记,129 个基因标记和 642 个新筛选的 Type I 标记(基因和 EST)构建了斑马鱼的遗传连锁图谱。斑马鱼 25 条染色体的着丝粒也都被已经确认^[4, 25, 26]。Woods 等^[27]利用 2 119 个遗传标记,其中有 691 个新定位的基因和 EST 标记构建了斑马鱼的遗传连锁图谱,新发现了 139 个斑马鱼和人类染色体的同线区。Postlethwait 等^[28]通过斑马鱼

表 2 已经报道的 12 个斑马鱼遗传图谱总结

序号	作者	标记类型	作图群体	图谱性质
1	Postlethwait 等 ^[10]	RAPD,微卫星	单倍体	雌性图谱
2	Knapik 等 ^[3]	SSLP	F ₂	性别平均图谱
3	Knapik 等 ^[4]	SSLP	F ₂	性别平均图谱
4	Johnson 等 ^[25]	-	单倍体	雌性图谱
5	Postlethwait 等 ^[24]	基因, RAPD, SSLP	单倍体	雌性图谱
6	Gates 等 ^[13]	基因, SSLP and EST	单倍体	雌性图谱
7	Shimoda ^[26]	SSLP	F ₂	性别平均图谱
8	Kelley 等 ^[5]	基因, EST, SSLP	双单倍体	雌性图谱
9	Woods 等 ^[27]	EST, 基因, SSLP	双单倍体	雌性图谱
10	Barbazuk 等 ^[46]	基因 and EST	单倍体	雌性图谱
11	Postlethwait 等 ^[28]	基因 and EST	单倍体	雌性图谱
12	Singer 等 ^[12]	SSLP	单倍体	雌性图谱

和四足动物的比较基因组发现,哺乳动物间的易位比倒位现象发生要频繁。斑马鱼和人类的基因组相比较,存在大量的重复片段,而且发现斑马鱼的一条染色体同时和人类的几条染色体同源的现象,所有这些,都为阐释脊椎动物的进化机制提供了有力的证据。Singer 等^[12]对雄性、雌性和性别平均遗传连锁图谱进行了系统的比较,雄性的遗传重组值要远远的小于雌性。另外已经有超过 2 000 个微卫星定位在斑马鱼的遗传连锁图谱中去^[4, 26],使得斑马鱼遗传连锁图谱的分辨率高达 1.2 厘摩,这样很多突变都在定位克隆的距离之内。

2.2 青鳉

青鳉 (*Oryzias latipes*),其体积小,生活周期短,生育能力强,卵透明等特征,使得其在发育生物学和遗传学研究中成为继斑马鱼之后一个重要的脊椎动物模型。Aida 等^[29]发现雄性决定因子和控制类胡萝卜素在黄色素细胞分布的基因连锁而第一次描绘了青鳉的遗传连锁图谱。Wada 等^[30]利用 161 个 RAPD 标记,3 个色素模式位点,5 个同工酶和 1 个性别决定因子,构建了青鳉的第一个多位点分子遗传连锁图谱。Ohtsuka 等^[31]等以 RAPD,STS,功能基因为作图标记构建了青鳉的连锁图谱。这个图谱的主要贡献在于其检

测到了两个和 Da 基因紧密连锁的分子标记,而且通过与斑马鱼、人类比较作图,鉴定出了 4 个同线区。Naruse 等^[32]利用 633 个标记构建了一个包括 AFLP, RAPD, IRS (internal repeat sequence), EST, STS 和表型基因多种标记在内的遗传连锁图谱。这个遗传连锁图谱虽然比 Wada 等的标记更多,覆盖率更大,但是图谱的总长度由 2480 厘摩降至 1354.5 厘摩。连锁群数也由 28 个降至 24 个(青鳉的单倍体有 24 个染色体)。通过比较作图发现,两个连锁群和斑马鱼有同线性。通过这个连锁图谱还发现青鳉的雄性染色体有着很小的重组值。

2.3 罗非鱼

罗非鱼起源于热带非洲地区,是 70 种鱼类的总称。Kocher 等^[11]发表了尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 的第一个遗传连锁图,其中包括 112 个 AFLP 标记和 62 个微卫星标记。在这之前,罗非鱼很少有基因被定位, Hussain 等^[33]定位了 6 个同工酶位点,性别决定因子和 2 个控制颜色的位点。随后, Lee 等^[34]利用微卫星标记将泌乳刺激素 (prolactin) 基因定位到罗非鱼的基因组中去。Agresti 等^[35]以 AFLP 和微卫星为标记,构建了罗非鱼的雌性和雄性两个遗传连锁图谱。

而且,这两个遗传连锁图谱和 Kocheer 等^[11]的图谱三者进行了初步比较,找到了 4 个同线区 (syntenic region)。

2.4 虹鳟

虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 属于鲑科,是一种重要的食用和观赏鱼,也是研究基因组沿四倍体化进化的重要模式动物。鲑科鱼的第一个遗传连锁图谱是由 54 个同工酶位点组成,但是只有很少的位点是某个种特有的,所以实用性很低。Young 等^[14]以雄核发育的双单倍体虹鳟为作图群体,利用 476 个标记构建了一个较为详细的连锁图谱。标记类型包括 AFLP 标记, VNTR (variable number of tandem repeat) 标记, SINE (small interspersed nuclear element) 标记和 SSR 标记。Sakamoto 等^[136]以 3 个回交家系为作图群体,用 191 个微卫星标记, 3 个 RAPD 标记, 7 个 ESMP (expressed sequenced marker polymorphisms) 标记和 7 个同工酶标记,得到了 29 个连锁群。通过雌雄图谱同源区域的比较发现,除了少部分同源区,大部分雌性的重组率要大于雄性的重组率。整体雌雄重组率之比为 3.25:1。

2.5 鲟

鲟科鱼类用来构建遗传作图的遗传标记有很多报道,包括 RAPDs^[37], AFLPs^[38, 39], 微卫星标记, ESTs^[40]。但是已经发表的图谱只有 Waldbieser 等^[41]利用微卫星标记构建了斑点叉尾鲟 (channel catfish) (*Ictalurus punctatus*) 的遗传连锁图谱。这张图谱包括 263 个位点 (19 个 Type I 标记, 243 个 Type II 标记, 2 个 EST 标记)。

2.6 对虾 (shrimp)

对虾的遗传图谱的构建工作相对落后,标记数量和种类与庞大的对虾基因组相比明显偏少。对虾科建立微卫星位点比较困难,目前已经发表的遗传图谱仅限于 AFLP 标记。Moore 等^[42]建立了 246 个日本对虾 (*Penaeus japonicus*) AFLP 标记,但是只有 129 个标记被定位在 44 个连锁群,估计覆盖整个基因组的 57% 左右。最近, Li 等^[43]又分别将 217 个和 215 个 AFLP 标记定位到了日本对虾雌性和雄性连锁图谱中。两个图谱分别有 43 个和 31 个连锁群。这个图谱的亮点是第一次将性别相关的标记定位到了雌虾连锁图谱中,对于研究对虾的性别决定机理具有重要的意义。在斑节对虾 (*Penaeus monodon*), Wilson 等^[44]利用 23 个 AFLP 引物组合,筛选得到 116 个在 3 个家系中共有的 AFLP 标记,构建了一个包括 20 个连锁群,图距为 1412 厘摩的连锁图谱。由于很难建立家系,中国对虾

(*Penaeus chinensis*) 至今没有遗传图谱报道。

2.7 牡蛎

牡蛎的基因组作图方面的工作在 Guo^[1, 17]和 Hedgecock^[45]领导的两个实验室起步最早。美洲牡蛎^[17]雄性图谱有 114 个标记,雌性图谱有 84 个标记。除 AFLP 标记外,这两个图谱还有少量的微卫星标记和 Type I 标记。太平洋牡蛎已经定位了 215 个 AFLP 标记^[1],另外还定位了 13 个微卫星标记和性别决定因子 (Li, 未发表数据)。Hedgecock^[45]主要是利用 100 个微卫星构建了太平洋牡蛎的遗传连锁图谱。

3 水产动物作图趋势以及合理的作图策略

遗传连锁图谱主要有 4 个生物学功能:(1) 定位克隆;(2) QTL 分析;(3) 比较基因组作图;(4) 标记辅助选育 (MAS)。连锁图谱的应用价值主要决定于图谱的密度和标记类型。高密度连锁图谱是实现其生物学功能的基础。随着各种生物基因组作图工作的不断推进,很多工作需要不同实验室共同协作完成。资源共享可以避免大量的重复劳动。微卫星标记在种群内不同的群体间具有很好的兼容性,一个位点有很多等位基因,所以为同一群体雌、雄图谱之间,种内不同群体之间比较和整合起到了很好桥梁作用。微卫星标记无疑是最理想的作图标记,但是它的建立,需要创建相应的文库和进行大规模测序,其造价不是每个实验室所能企及的。另外,遗传图谱不仅要在同种不同家系和群体间进行比较,而且需要在不同物种间进行比较基因作图,这就要求图谱应该包括 EST、功能基因等在不同物种间具有保守性的 Type I 标记。

最好的作图策略应该是各种标记相结合:快速筛选大量的 AFLP 标记以提高遗传图谱的标记密度和图谱的饱和度;用微卫星标记作为锚定位点,用于种内不同群体和家系之间的比较和整合;EST、功能基因等 Type I 标记的定位,会使得图谱在不同物种之间进行比较基因组作图,在研究生物的进化,发现新的基因方面具有重要的作用。

参考文献

- 1 Li L, Guo X. A primary linkage map for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* with AFLP markers. *Journal of Shellfish Research*, 2002, 21(1): 433
- 2 Haanstra J, Wye C, Verbakel H, et al. An integrated high-density RFLP-AFLP map of tomato based on two *Lycopersicon esculentum*, *L. peruvianum* F₂ populations. *Theor Appl*

- Genet, 1999, 9:254 - 271
- 3 Knapik E W, Goodman A, Atkinson O S, et al. A reference cross DNA panel for zebrafish (*Danio rerio*) anchored with simple sequence length polymorphisms. *Development*, 1996, 123:451 - 460
 - 4 Knapik E W, Goodman A, Ekker M, et al. A microsatellite genetic linkage map for zebrafish (*Danio rerio*). *Nat Genet*, 1998, 18(4):338 - 343
 - 5 Kelly P D, Chu F, Woods L G, et al. Genetic linkage mapping of zebrafish genes and ESTs. *Genome Research*, 2000, 10:558 - 567
 - 6 Burr B, Burr F A. Recombinant inbreds for molecular mapping in maize: theoretical and practical considerations. *Trends Genet*, 1991, 7(2):55 - 60
 - 7 Tahir M, Muehlbauer F J. Gene mapping in lentil with recombinant inbred lines. *J Hered*, 1994, 85:306 - 310
 - 8 Keim P, Schupp J M, Travis S E, et al. A high density - soybean genetic map based upon AFLP markers. *Crop Sci*, 1997, 37:537 - 543
 - 9 Silver L M. *Mouse Genetics: Concepts and Application*. New York: Oxford University Press, 1995.67 - 69
 - 10 Postlethwait J H, Johnson S L, Mcdon C N, et al. A genetic linkage map for the zebrafish. *Science*, 1994, 264:699 - 703
 - 11 Koehler T D, Lee W, Sobolewska H, et al. A genetic linkage map of a cichlid fish, the tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Genetics*, 1998, 148:1 225 - 1 232
 - 12 Singer A, Perlman H, Yan Y, et al. Sex - specific recombination rates in zebrafish (*Danio rerio*). *Genetics*, 2002, 160:649 - 657
 - 13 Gates M A, KIM L, Egan E S, et al. A genetic linkage map for zebrafish: comparative analysis and localization of genes and expressed sequences. *Genome Res*, 1999, 9: 334 - 347
 - 14 Young W P, Wheeler P A, Coryell V H, et al. A detailed linkage map of rainbow trout produced using doubled haploids. *Genetics*, 1998, 148:1 - 13
 - 15 Waugh R, Bonar N, Baird E, et al. Homology of AFLP products in three mapping population of barley. *Mol Gen Genet*, 1997, 255:311 - 321
 - 16 Costa J M, Corey A, Hayes P M, et al. Molecular mapping of the Oregon wofe barley: a phenotypically polymorphic doubled - haploid population. *Theor Appl Genet*, 2001, 103:415 - 424
 - 17 Yu Z, Guo X. A basic AFLP linkage map for the eastern oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Journal of Shellfish Research*, 2002, 21 (1):382
 - 18 童金苟, 朱嘉濠, 吴清江. 鱼类和水生动物基因组作图研究的现状及前景. *水产学报*, 2000(3):270 - 278
 - 19 邱芳, 伏健民, 金德敏, 等. 遗传多样性的分子检测. *生物多样性*, 1998, 6(2):143 - 150
 - 20 张德水, 陈受宜. DNA分子标记基因组作图及其在植物遗传育种上的应用. *生物技术通报*, 1998(5):15 - 22
 - 21 Lander E S, Green P, Abrahamson J, et al. MAPMAKER, an interactive computer package for constructing primary genetic linkage map of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1:174 - 180
 - 22 Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package - JOINMAP. *Plant J*, 1993 (3): 739 - 744
 - 23 Streisinger G, Singer J, Walker C, et al. Segregation analysis and gene - centromere distance in zebrafish. *Science*, 1986, 112:311 - 319
 - 24 Postlethwait J H, Yan Y, Gates M A, et al. Vertebrate genome evolution and the zebrafish gene map. *Nat Genet*, 1998, 18:345 - 349
 - 25 Johnson S L, Gates M A, Johnson M, et al. Centromere - linkage analysis and consolidation the zebrafish genetic map. *Genetics*, 1996, 142:1 277 - 1 288
 - 26 Shimoda N, Knapik E W, Ziniti J, et al. Zebrafish genetic map with 2000 microsatellite markers. *Genomics*, 1999, 58:219 - 232
 - 27 Woods I G, Kelley P D, Chu F, et al. A comparative map of the zebrafish genome. *Genom Res*, 2000, 10:1 903 - 1 914
 - 28 Postlethwait J, Woods I G, Ngo - Hazelett P, et al. Zebrafish comparative genomics and the origins of vertebrate chromosomes. *Genome Research*, 2000, 10:1890 - 1903
 - 29 Aida T. On the inheritance of color in a fresh - water fish *Apocheilichthys latipes* Temmick and Schlegel, with special reference to sex - linked inheritance. *Genetics*, 1921, 6:554 - 573
 - 30 Wada H, Naruse K, Shimada A, et al. Genetic linkage map of a fish, the Japanese medaka *Oryzias latipes*. *Mol Mar Biol Biotech*, 1995. 4(3):269 - 274
 - 31 Ohtsuka M, Makino S, Yoda K, et al. Construction of a linkage map of the medaka (*Oryzias latipes*) and mapping of the Da mutant locus defective in dorsoventral patterning. *Genome Res*, 1999(9): 1 277 - 1 287
 - 32 Naruse K, Fukamachi S, Mtani H, et al. A detailed linkage map of Medaka, *Oryzias latipes*. comparative genomics and genome evolution. *Genetics*, 2000, 154: 1 773 - 1 784
 - 33 Hussain M G, McAndrew B J, Penman D J, et al, Estimating gene - centromere recombination frequencies in gynogenetic diploids of *Oreochromis niloticus* L., using allzymes, skin colour and a putative sex - determining locus (SDS - 2). London: Chapman and Hall, 1994.

(下转 第 29 页)

(上接第 19 页)

- 34 Lee W J, Kocher T D. Microsatellite mapping of the prolactin locus in the tilapia genome. *Animal Genetics*, 1998, 29:698 - 699
- 35 Agresti J J, Seki S, Cnaani A, et al. Breeding new strains of tilapia: development of an artificial center of origin and linkage map based on AFLP and microsatellite loci. *Aquaculture*, 2000, 185:43 - 56
- 36 Sakamoto T, Danzmann R G, Gharbi K, et al. A microsatellite linkage map of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) characterized by large sex-specific differences in recombination rates. *Genetics*, 2000, 155:1331 - 1345
- 37 Liu Z, Li P, Argue B J, et al. Inheritance of RAPD markers in channel catfish (*Ictalurus punctatus*), blue catfish (*I. fuscatus*), and their F₁, F₂ and backcross hybrids. *Animal Genetics*, 1998, 29:58 - 62
- 38 Liu Z, Nichols A, Li P, et al. Inheritance and usefulness of AFLP markers in channel catfish (*Ictalurus Punctatus*), blue catfish (*I. fuscatus*) and their F₁, F₂, and backcross hybrids. *Mol Gen Genet*, 1998, 258:260 - 268
- 39 Liu Z, Li P, Kucuktas H, et al. Development of Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP) markers suitable for genetic linkage mapping of catfish. *Trans American Fish Soc*, 1999, 128:317 - 327
- 40 Liu Z, Karsi A, Dunham R A. Development of polymorphic EST markers suitable for genetic linkage mapping of catfish. *Mar Biotechnol*, 1999, 1:437 - 447
- 41 Waldbieser G C, Bosworth B G, Nonneman, D J, et al. A microsatellite-based genetic linkage map for channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Genetics*, 2001, 158:727 - 734
- 42 Moore S S, Whan V, Davis G P, et al. The development and application of genetic markers for the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Aquaculture*, 1999, 173:19 - 32
- 43 Li Y, Byrne K, Mggiano E, et al. Genetic mapping of the kuruma prawn *Penaeus japonicus* using AFLP markers. *Aquaculture*, 2003, 219:143 - 156
- 44 Wilson K, Li Y, Whan V, et al. Genetic mapping of the black tiger shrimp *Penaeus monodon* with a amplified fragment length polymorphism. *Aquaculture*, 2002, 204:297 - 309
- 45 Hedgecock D, Hubert S, Li G, et al. A genetic linkage map of 100 microsatellite markers for the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Shellfish Research*, 2002, 21(1):381
- 46 Barbazuk W B I, Korf C, Kadavi J, et al. The syntenic relationship of the zebrafish and human genomes. *Genome Res*, 2000, 10:1351 - 1358

(本文编辑:刘珊珊)