

水产动物遗传连锁图谱构建和 QTL 研究现状

Progress on genetic linkage maps and quantitative trait locations of aquatic animals

叶 华^{1,2}, 王志勇²

(1. 湖南农业大学 动物科技学院, 湖南 长沙 410128; 2. 集美大学 水产学院 福建省高校水产科学技术与食品安全重点实验室, 福建 厦门 361021)

中图分类号: Q75

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2011)01-0105-06

水产养殖业是农业领域中发展较快的一个分支,然而随着水产养殖业快速的发展,许多养殖种类经过多年的繁殖和人工养殖带来的负面效应也日趋显现,如性成熟过快、个体小型化、品质(肉质)下降、抗逆性下降,病害日益频繁等养殖性状严重衰退的现象。这迫切需要对水产养殖动物进行选育和遗传改良,培育出优质高产抗逆的优良品种。传统的选择是在个体表型性状及系谱信息基础上借助适当的统计工具而进行的。然而与经济价值相关的性状多为数量性状,传统的方法难以做到准确选择,因而进展往往较慢或不稳定,有些性状(如肉质)无法直接对入选个体进行测量,无法进行直接选择。未来的遗传改良要更多地依赖于各种分子生物学手段,如构建高密度的遗传连锁图谱,开发控制重要经济性状基因的标记,开展标记辅助选育,以提高育种效率。随着分子标记技术发展和各国对水产动物基因组研究投入的增加,构建遗传连锁图谱的水产动物种类和图谱密度在不断增加,QTL (quantitative trait loci, 简称 QTL)定位也相继展开,自 1997 至 2006 年,有近 17 种海淡水养殖动物的遗传连锁图谱被公布^[1],而至 2010 年,则有近 30 种水产养殖动物的遗传连锁图谱被公布。

1 遗传连锁图谱的构建及研究现状

1.1 遗传连锁图谱的构建

遗传连锁图谱(genetic linkage map)是指以遗传距离表示基因组内基因以及专一的多态性 DNA 标记相对位置的图谱,它是对基因组进行系统性研究的

基础,也是动植物遗传育种的依据。遗传连锁图谱构建过程包括:(1)选择合适的作图群体和合适的作图标记。作图群体包括 F_1 , F_2 , F_3 , F_4 , BC (Backcross)群体,三交群体,重组近交系(recombination inbred lines, 简称 RIL)和双单倍体(double haploid, 简称 DH)。其中应用非常广泛的是回交群体、DH 群体和 F_2 群体。作图群体的选择要根据作图目标、不同物种创建作图群体的难易程度及对图谱分辨率的要求而定,一般在构建高密度的遗传连锁图谱时优先选择 F_2 群体。遗传标记经历了形态标记、细胞学标记和生化标记之后,发展到今天的分子标记阶段。常用于作图的分子标记主要有 RFLP (restriction fragment length polymorphism, 简称 RFLP)、RAPD (random amplification polymorphism DNA, 简称 RAPD)、AFLP (amplified fragment length polymorphism, 简称 AFLP)、SSR (simple sequence repeat, 简称 SSR)和 SNP (single nucleotide polymorphism, 简称 SNP)等,应用最多的是 AFLP 标记和 SSR 标记。SSR 标记因为含量丰富、多态性高、片段较小、在基因组中均匀分布以及呈共显性遗传等特性,已经被广泛运用于水产动物遗传连锁图谱构建和 QTL 定位研究中。目前,来自功能基因和 EST (expressed sequence tags, 简称 EST)中的 SSR I 型标记倍受研究者的青睐。SNP 标记因为为双等位型标记,具有同一个位点多

收稿日期: 2010-04-07; 修回日期: 2010-11-06

基金项目: 国家 863 计划项目(2006AA10A405); 国家自然科学基金(No: 30771663); 集美大学创新团队科研基金(2006A001)资助

作者简介: 叶华(1981-), 女, 四川广元人, 博士研究生, 主要从事水产动物遗传育种与生物技术研究, 电话: 0592-6183816, E-mail: yhlh2000@126.com; 王志勇, 通信作者, 教授, 博士生导师, E-mail: zywang@jmu.edu.cn

态性低而全基因组多态性又极其丰富的特点,并且还具有遗传稳定和分析简单等优点,是继微卫星标记之后最为高效的标记,将会被广泛用于水产动物遗传连锁图谱构建中;(2)分离标记的连锁分析及图谱的构建。通常各种 DNA 标记基因型的表现形式是电泳带型或峰型,将带型或峰型数字化是 DNA 标记分离数据进行数学处理的关键。两点或多点测验是遗传连锁图谱构建的基本程序,如果要对大量标记之间的连锁关系进行统计分析,就必须借助于计算机软件。目前在水产生物连锁图谱构建中常用的作图软件有:CRIMAP、JOINMAP、MAPMAKER、MAPMANAGER、LINKMFEX 等,遗传分析软件的相关信息可通过数据库 http://www.animalgenome.org/cgi-bin/util/sw_index 获得。

1.2 遗传连锁图谱研究现状

迄今,农业经济作物如水稻、玉米、高粱、大豆、番茄和猪、牛、鸡等畜禽已经构建了比较完善的遗传连锁图,使一些有重要价值的基因得以定位和克隆,使育种工作取得突破性进展^[2]。

与在陆生动物及植物基因组图谱方面已取得的结果相比,对鱼类的研究起步较晚,直到 20 世纪 80 年代初期才有人利用虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的雌核发育后代进行基因与着丝点间连锁关系的研究^[3]。作为脊椎动物发育模型的斑马鱼(*Danio rerio*)其遗传连锁图谱构建工作开始于 1994 年,Postlethwait 等^[4]用 RAPD 标记和 SSR 标记构建了具 29 个连锁群的斑马鱼的第一张遗传图谱。随后多种分子标记如 SSCP(单链构象多态)、微卫星、STS、EST、SSLP 等定位到斑马鱼遗传连锁图谱上^[5]。Shimoda 等^[6]将 2000 个微卫星定位于斑马鱼的遗传连锁图谱中,使得斑马鱼遗传连锁图谱的分辨率高达 1.2 厘摩,大大提高了斑马鱼遗传连锁图谱的饱和度。另外,青鳉(*Oryzias latipes*)也被看作是一种很好的遗传学研究模型,青鳉遗传连锁图谱的研究不如斑马鱼深入,虽然发现多个与基因紧密连锁的分子标记,但是其图谱饱和度较低^[7]。

自 1997 年美国农业部启动 5 种水产经济动物基因组的研究工作以来,挪威、丹麦、英国、日本、法国和加拿大等国家也陆续开展了水产动物的基因组研究。而基因组研究的基础是遗传连锁图谱的构建,到 2009 年,在水产经济动物中约有近 30 种淡水养殖种类遗传连锁图被公布(表 1),其中世界性的养殖

种类如大西洋鲑鱼(*Salmo salar*)、虹鳟、罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)、斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)等都已获得高分辨率的图谱,足以进行经济数量性状定位,重要功能基因的克隆和分子标记辅助选育也已相继展开。

中国水产科学研究院于 1999 年启动了鲤(*Cyprinus carpio*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)和珠母贝(*Pinctada martensii*) 3 种水产养殖动物的遗传连锁图谱计划。2000 年,中国黑龙江水产研究所的孙效文^[25]利用黑龙江鲤(*C. carpio haematopterus*)和柏氏鲤(*C. pellegrini*)的杂交 F₂ 构建遗传连锁图谱。随后,大黄鱼^[27]、长牡蛎^[38]、栉孔扇贝^[40]、海湾扇贝^[41]、皱纹盘鲍^[42]、白鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)^[44]和中国明对虾^[45]等的遗传连锁图谱也相继发表。

2 QTL 定位方法及研究现状

2.1 QTL 定位方法

水产动物多数重要经济性状为数量性状,目前,水产动物中常用的 QTL 定位分析软件有 MAPQTL、QTL MAPPER、WINDOWS QTL CARTOGRAPHER、QTL EXPRESS、MANAGER QTX 等。QTL 定位的方法有:单标记作图法、区间作图法、复合区间作图法和多区间作图法。

单标记法每次定位只考虑一个标记座位,根据分离群中标记基因型与数量性状平均值的差异来确定该标记所在区域有无 QTL 存在,通常通过方差分析来检验标记基因型之间数量性状平均值的差异显著性。单标记分析法不能确切估算 QTL 的位置,具有检测效率低和易出现假阳性等缺点。

区间作图法(interval mapping, 简称 IM)是借助完整的分子标记连锁图谱,以一元回归模型和正态混合分布的极大似然函数为基础,计算基因组的各个位置上 QTL 存在和不存在的似然函数的比值的对数(LOD 值)。该方法结果直观,能估算 QTL 的大致位置,但当一个性状在同一条染色体上存在多个 QTL 时,其估计的位置和效应就会出现偏差,产生“幻影”QTL。

复合区间作图法(composite interval mapping, 简称 CIM)是在 IM 上发展而来,它将多元回归分析同极大似然法相结合,在一个区间内分析 QTL 时,把检测区间以外标记的效应值考虑到模型中以控制遗

表 1 水产动物连锁图谱进展情况

Tab. 1 Current status of linkage maps in aquaculture species

作图种类	作图群体	标记类型	标记数量	参考文献
有鳍鱼				
鲑鳟鱼类				
虹鳟	双单倍体	AFLP, SSR, genes	1359	[8]
	双单倍体	SSR, SNP	903	[9]
	回交	SSR, AFLP, genes	1439	[10]
大西洋鲑	远交	AFLP, SSR	527	[11]
	回交	SSR, genes	64	[12]
鳟鱼(<i>Salmo trutta</i>)	回交	SSR, genes	302	[13]
北极红点鲑(<i>Salvelinus alpinus</i>)	回交	SSR, AFLP, genes	327	[14]
罗非鱼				
尼罗罗非鱼(<i>Oreochromis niloticus</i>)	双单倍体	AFLP, SSR	174	[15]
尼罗罗非鱼×奥尼罗非鱼×莫桑比克罗非鱼 (<i>O. niloticus</i> × <i>O. aureus</i> × <i>O. mossambicus</i>)	种间三重杂交	AFLP, SSR	292	[16]
尼罗罗非鱼×奥尼罗非鱼(<i>O. niloticus</i> × <i>O. aureus</i>)	种间 F ₂ 互交	SSR, genes	552	[17]
鲶鱼				
斑点叉尾鲶	远交	SSR, genes	293	[18]
	种间杂交	EST-SSR, SNP	331	[19]
斑点叉尾鲶×蓝叉尾鲶 (<i>Ictalurus punctatus</i> × <i>I. furcatus</i>)	回交	AFLP	506	[20]
胡子鲶(<i>Clarias macrocephalus</i>)	单倍体	AFLP	146	[21]
其他鱼类				
日本牙鲆(<i>Paralichthys olivaceus</i>)	种间杂交	AFLP, SSR	463	[22]
欧洲海鲈(<i>Dicentrarchus labrax</i>)	远交	SSR, genes	174	[23]
香鱼(<i>Plecoglossus altivelis</i>)	种间杂交	AFLP, SSR	195	[24]
鲤×柏氏鲤(<i>Cyprinus carpio</i> × <i>C. pellegrini</i>)	种间双单倍体	SSR, genes, RAPD	272	[25]
五条鲷×蓝背鲷 (<i>Seriola quinqueradiata</i> × <i>S. lalandi</i>)	种间杂种	SSR	200	[26]
大黄鱼	杂交 F ₁	AFLP, SSR	344	[27]
鲷鱼(<i>Astatotilapia burtoni</i>)	杂交 F ₂	SSR	208	[28]
大菱鲆(<i>Scophthalmus maximus</i>)	单倍体	SSR	242	[29]
尖吻鲈(<i>Lates calcarifer</i>)	两个半同胞家系	SSR	240	[30]
对虾				
斑节对虾(<i>Penaeus monodon</i>)	远交	AFLP	673	[31]
日本对虾(<i>Penaeus japonicus</i>)	远交	AFLP	246	[32]
	远交	AFLP	401	[33]
南美白对虾(<i>Penaeus vannamei</i>)	远交	AFLP	394	[34]
中国明对虾(<i>Penaeus chinensis</i>)	群体间杂交	AFLP	231~241	[35]
软体动物				
美洲牡蛎(<i>Crassostrea virginica</i>)	远交	AFLP, SSR, genes	133~158	[36]
长牡蛎(<i>Crassostrea gigas</i>)	品系间双杂交	SSR	102	[37]
	回交	AFLP, SSR	230	[38]
栉孔扇贝(<i>Chlamys farreri</i>)	群体间杂交	AFLP	545	[39]
	群体间杂交	AFLP	503	[40]
海湾扇贝(<i>Argopecten irradians</i>)	杂交 F ₁	SSR	167	[41]
皱纹盘鲍(<i>Haliotis discus hannai</i>)	群体间杂交	AFLP, RAPD, SSR	384	[42]
其他				
海胆(光棘球海胆×中间球海胆) (<i>Strongylocentrotus nudus</i> × <i>S. intermedius</i>)	种间杂交	AFLP	324~339	[43]

传背景效应。1998年Zhu等^[46]提出了基于混合线性模型的复合区间作图法,可定位QTL的上位性和基因型×环境的互作效应的QTL,更加完善了复合区间作图法。目前该方法被普遍认为是同时标定多个QTL更有效、更精确的方法。

多区间作图(multiple interval mapping, 简称MIM)是利用Cockerham模型将QTL作图模型扩展到多重QTLs模型,同时利用多个标记区间进行多个QTL作图。该方法待估算的参数多,计算量非常大。

2.2 QTL定位研究现状

QTL定位是以一定饱和度的遗传连锁图谱为基础,通过连锁分析确定数量性状位点,即QTL在图谱上的位置与特定标记之间的遗传距离。由于水产动物遗传图谱的分辨率低,每个连锁群上的标记较少,水产动物QTL研究不够深入,有关水产动物的QTL研究在罗非鱼、虹鳟、叉尾鲷、牙鲆和鲤鱼等进行较多。在罗非鱼上研究较多的性状有生长速度、性别决定、低温耐性以及抗病性等,其中已成功将与抗寒性状相关的QTL位点定位到23号连锁群上^[47]。也定位了11个与性别决定通路有关的基因标记,并且*Dax1*同时进入两个连锁群LG16和LG21^[48]。在鲑科鱼类上已定位了生长速度、病害及寄生虫抗性、温度上限、发育速度、雄性早熟、产卵日期以及其他有关选择育种或者进化的一些性状。在虹鳟鱼上已经对耐高温、产卵季节、胚胎发育速率等性状进行了定位研究^[49],另外还分别找到两个与传染性胰腺坏死病(infectious pancreatic necrosis, 简称IPN)抗性以及两个与传染性造血细胞坏死病(infectious hematopoietic necrosis, 简称IHN)抗性有关的QTL^[50]。Houston等^[51]将多数与IPN相关的QTL定位到21号连锁群上。在斑点叉尾鲷上定位了与饲料转化效率相关的QTL,还发现数个标记与抗肠道细菌病(enteric septicemia of catfish, 简称ESC)性状相连锁^[52]。在牙鲆上找到一个与淋巴囊肿病抗性(lymphocystis disease, 简称LCD)相关的QTL,利用该分子标记辅助,选择抗病基因纯合体作为亲本与不具有该抗病基因但生长迅速的商业品系杂交,培育出的后代对LCD具有抗病力,已经应用到商业化生产^[53]。在鲤鱼上,Sun等^[25]将一个与抗寒性状相连锁的随机扩增长度多态性标记(RAPD)定位到第5号连锁群上。

3 展望

目前,水产养殖动物的遗传连锁图谱分辨率还较低,除鲑鳟等少数种外,连锁群上的标记数量还较少,难以进行QTL的精确定位。分子标记的快速发展将推动水产生物高密度遗传连锁图谱的构建,在高密度遗传连锁图谱基础上进行的QTL定位和MAS将在水产养殖动物遗传改良中发挥重要的作用,也将推动水产养殖持续、快速和健康发展。

参考文献:

- [1] 常玉梅,孙效文. 水产养殖动物遗传连锁图谱及QTL定位研究进展[J]. 动物学研究, 2006, 27(5): 533-540.
- [2] 岳志芹,孔杰,戴继勋. 水产动物遗传连锁图谱的研究现状及应用展望[J]. 遗传, 2004, 26(1): 97-102.
- [3] Tompson D, Scott A P. An analysis recombination data in gynogenetic diploid rainbow trout[J]. Heredity, 1984, 53: 441-452.
- [4] Postlethwait J H, Johnson S L, Midson C N, et al. A genetic linkage map for the zebrafish[J]. Science, 1994, 264: 699-703.
- [5] 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[J]. Genome Res, 1999, 9: 334-347.
- [6] Shimoda N, Knapik E W, Ziniti J, et al. Zebrafish genetic map with 2000 microsatellite markers[J]. Genomics, 1999, 58: 219-232.
- [7] Kimura T, Yoshida K, Shimada A, et al. Genetic linkage map of medaka with polymerase chain reaction length polymorphisms[J]. Gene, 2005, 363: 24-31.
- [8] Nichols K M, Young W P, Danzmann R G, et al. A consolidated linkage map for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Anim Genet, 2003, 34: 102-115.
- [9] Guyomard R, Mauger S, Kamila T C, et al. A type I and type II microsatellite linkage map of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with presumptive coverage of all chromosome arms[J]. BMC Genomics, 2006, 7: 302-315.
- [10] Danzmann R G, Cairney M, Davidson W S, et al. A comparative analysis of the rainbow trout genome with 2 other species of fish (Arctic charr and Atlantic salmon) within the tetraploid derivative salmonidae family (subfamily: Salmoninae)[J]. Genome, 2005, 48: 1 037-1 051.
- [11] Moen T, Hoyheim B, Munck H, et al. A linkage map of

- Atlantic salmon (*Salmo salar*) reveals an uncommonly large difference in recombination rate between the sexes[J]. *Anim Genet*, 2004, 35: 81-92.
- [12] Gilbey J, Verspoor E, McLay A, et al. A microsatellite linkage map for Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. *Anim Genet*, 2004, 35: 98-105.
- [13] Gharbi K, Gautier A, Danzmann R G, et al. A linkage map for brown trout (*Salmo trutta*): chromosome homeologies and comparative genome organization with other salmonid fish[J]. *Genetics*, 2006, 172: 2 405-2 419.
- [14] Woram R A, McGowan C, Stout J A, et al. A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents[J]. *Genome*, 2004, 47: 304-315.
- [15] Kocher T D, Lee W, Sobolewska H, et al. A genetic linkage map of a cichlid fish, the tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. *Genetics*, 1998, 148: 1 225-1 232.
- [16] Agresti J J, Seki S, Cnaaani A, et al. Breeding new strains of tilapia: development of an artificial center of origin and linkage map based on AFLP and microsatellite loci[J]. *Aquaculture*, 2000, 185: 43-56.
- [17] Lee B Y, Lee W J, Streelman J T, et al. A second generation genetic linkage map of tilapia (*Oreochromis* spp.)[J]. *Genetics*, 2005, 170: 237-244.
- [18] Waldbieser G C, Bosworth B G, Nonneman D J, et al. A microsatellite-based genetic linkage map for channel catfish, *Ictalurus punctatus*[J]. *Genetics*, 2001, 158: 727-734.
- [19] Kucuktas H, Wang S, Li P, et al. Construction of genetic linkage maps and comparative genome analysis of catfish using gene-associated markers[J]. *Genetics*, 2009, DOI: 108.098855.
- [20] Liu Z, Karsi A, Li P, et al. An AFLP-based genetic linkage map of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) constructed by using an interspecific hybrid resource family[J]. *Genetics*, 2003, 165: 687-694.
- [21] Poompuang S, Na-Nakorn U. A preliminary genetic map of walking catfish (*Clarias macrocephalus*)[J]. *Aquaculture*, 2004, 232: 195-203.
- [22] Coimbra M R, Kobayashi K, Koretsugu O, et al. A genetic linkage map of the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*[J]. *Aquaculture*, 2003, 220: 203-218.
- [23] Chistiakov D A, Hellemans B, Haley C S, et al. A microsatellite linkage map of the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L.[J]. *Genetics*, 2005, 170: 1 821-1 826.
- [24] Watanabe T, Fujita H, Yamasaki K, et al. Preliminary study on linkage mapping based on microsatellite DNA and AFLP markers using homozygous clonal fish in ayu (*Plecoglossus altivelis*)[J]. *Mar Biotechnol*, 2004, 61: 327-334.
- [25] 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: 165-172.
- [26] Ohara E, Nishimura T, Nagakura Y, et al. Genetic linkage maps of two yellowtails (*Seriola quinqueradiata* and *Seriola lalandi*)[J]. *Aquaculture*, 2005, 244: 41-48.
- [27] Ning Y, Liu X D, Wang Z Y, et al. A genetic map of large yellow croaker *Pseudosciaena crocea*[J]. *Aquaculture*, 2007, 264(1): 16-26.
- [28] Sanetra M, and Meyer A. A microsatellite-based genetic linkage map of the cichlid fish, *Astatotilapia burtoni* and a comparison of genetic architectures among rapidly speciating cichlids[J]. *Genetics*, 2009, 182: 387-397.
- [29] Bouza C, Hermida M, Pardo B G, et al. A microsatellite genetic map of the turbot (*Scophthalmus maximus*)[J]. *Genetics*, 2007, 177: 2 457-2 467.
- [30] Wang C, Zhu Z, Lo L, et al. A microsatellite linkage map of barramundi, *Lates calcarifer*[J]. *Genetics*, 2007, 175: 907-915.
- [31] Wilson K, Li Y T, Whan V, et al. Genetic mapping of the black tiger shrimp *Penaeus monodon* with amplified fragment length polymorphism[J]. *Aquaculture*, 2002, 204: 297-309.
- [32] Moore S S, Whan V, Davis G P, et al. The development and application of genetic markers for the kuruma prawn *Penaeus japonicas*[J]. *Aquaculture*, 1999, 173: 19-32.
- [33] Li Y, Byrne K, Miggiano E, et al. Genetic mapping of the kuruma prawn *Penaeus japonicus* using AFLP markers[J]. *Aquaculture*, 2003, 219: 143-156.
- [34] Perez F, Erazo C, Zhinaula M, et al. A sex-specific linkage map of the white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* based on AFLP markers[J]. *Aquaculture*, 2004, 242: 105-118.
- [35] Li Z X, Li J, Wang Q Y, et al. AFLP-based genetic linkage map of marine shrimp *Penaeus (Fenneropenaeus) chinensis* [J]. *Aquaculture*, 2006, 261: 463-472.
- [36] Yu Z, Guo X. Genetic linkage map of the eastern oyster

- Crassostrea virginica* Gmelin[J]. Biol Bull, 2003, 204: 327-338.
- [37] Hubert S, Hedgecock D. Linkage maps of microsatellite DNA markers for the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Genetics, 2004, 168: 351-362.
- [38] Li L, Guo X M. A primary linkage map for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* with AFLP marks[J]. J Shellfish Res, 2002, 21(1): 433.
- [39] Li L, Xiang J H, Liu X, et al. Construction of AFLP-based genetic linkage map for zhikong scallop, *Chlamys farreri* Jones et Preston and mapping of sex-linked markers[J]. Aquaculture, 2005, 245: 63-73.
- [40] Wang L L, Song L S, Chang Y Q, et al. A preliminary genetic map of zhikong scallop (*Chlamys farreri* Jones et Preston 1904)[J]. Aquaculture Res, 2005, 36: 643-653.
- [41] 李宏俊. 海湾扇贝微卫星标记的开发及遗传连锁图谱的构建[D]. 北京: 中国科学院, 2009.
- [42] Liu X D, Liu X, Guo X M, et al. A preliminary genetic linkage map of the pacific abalone *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Mar Biotechnol, 2006, 8: 386-397.
- [43] Zhou Z C, Bao Z M, Dong Y, et al. AFLP linkage map of sea urchin constructed using an interspecific cross between *Strongylocentrotus nudus* (Venus) and *S. intermedius* (Mars)[J]. Aquaculture, 2006, 259: 56-65.
- [44] 葛芹玉. 白鲢与团头鲂遗传连锁图谱的构建[D]. 南京: 南京农业大学, 2002.
- [45] 王伟继, 孔杰, 董世瑞, 等. 中国明对虾 AFLP 分子标记遗传连锁图谱的构建[J]. 动物学报, 2006, 52 (3): 575-584.
- [46] Zhu J, Weir B S. Mixed model approaches for genetic analysis of quantitative traits [C]// Chen Lansun, Ruan S G, Zhu Jun . Advanced Topics in Biomathematics proceedings of international conference on mathematical biology. Singapore: World Scientific Publishing Company, 1998: 321-330.
- [47] Cnaani A, Hallerman M, Ron E M, et al. Detection of a chromosomal region with two quantitative trait loci, affecting cold tolerance and fish size, in an F₂ tilapia hybrid [J]. Aquaculture, 2003, 223: 117-128.
- [48] Shirak A, Seroussi E, Cnaani A, et al. Amh and dmrta2 genes map to tilapia (*Oreochromis* spp.) linkage group 23 within QTL regions for sex determination[J]. Genetics, 2006, 174: 1 573-1 581.
- [49] O'Malley K G, Sakamoto T, Danzmann R G, et al. Quantitative trait loci for spawning date and body weight in rainbow trout: testing for conserved effects across ancestrally duplicated chromosomes[J]. J Heredity, 2003, 94(4): 273-284.
- [50] Ozaki A, Sakamoto T, Khoo S, et al. Quantitative trait loci (QTLs) associated with resistance/susceptibility of infectious pancreatic necrosis (IPN) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Mol Genet Genomics, 2001, 265: 23-31.
- [51] Houston R D, Gheyas A, Hamilton A, et al. Detection and confirmation of a major QTL affecting resistance to infectious pancreatic necrosis (IPN) in Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. Dev Biol (Basel), 2008, 132: 199-204.
- [52] 赫崇波, 周遵春, 刘卫东. 斑点叉尾鲷的基因组研究[J]. 水产科学, 2005, 24 (1): 38-40.
- [53] Kanako F, Osamu H, Kazumitsu H, et al. Marker-assisted breeding of a lymphocystis disease-resistant Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. Aquaculture, 2007, 272: 291-295.

(本文编辑: 谭雪静)