

DOI: 10.1360/yc-007-1475

## 绵羊 3 号染色体的遗传连锁图谱构建及 QTL 定位

周明亮, 吴登俊, 张翔宇

四川农业大学动物科技学院, 雅安 625014

**摘要:** 以四川凉山半细毛羊资源群体为研究对象, 选取位于绵羊 3 号染色体上的 9 个微卫星标记, 构建遗传连锁图谱, 用 QTLEXPRESS 软件对影响绵羊生长发育的 5 个性状进行 QTL 定位分析。结果显示: (1) 9 个微卫星标记的平均多态信息含量和平均群体杂合度分别为 0.606 (0.378~0.738)、0.650 (0.404~0.766); (2) 连锁图谱总长为 339.8 cM, 标记平均间距为 42.5 cM, 略长于国际主要绵羊作图组织构建的图谱; (3) QTLEXPRESS 分析表明, 检测到影响羔羊断奶重、断奶日增重和成年体重的 3 个 QTL, 分别位于 99 cM、219 cM、273 cM 处, 影响断奶日增重和成年体重的 QTL 都达到显著水平, 而影响羔羊断奶重的 QTL 未达到显著水平。

**关键词:** 凉山半细毛羊; 遗传连锁图谱; QTL; 微卫星标记

## Construction of genetic linkage map and QTL detection of chromosome 3 in sheep

ZHOU Ming-Liang, WU Deng-Jun, ZHANG Xiang-Yu

College of Animal Sci-Technology, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

**Abstract:** Based on the reference family of Sichuan liangshan semi-fine sheep, the genetic linkage map was constructed by Crimap 2.4 software, which was used to detect the QTLs for growth traits by QTLEXPRESS with nine microsatellite markers located on chromosome 3 in sheep. The results indicated that: (1) the mean of the polymorphic information content was 0.606 (0.378–0.738), and the mean heterozygosity was 0.650 (0.404–0.766); (2) the length of the linkage map was 339.8 cM, which was longer than the length of map built by the international major drawing organization for sheep with the average distance of markers of 42.5 cM; (3) The QTLs for weaning weight, weaning daily gain, and 2.5 year weight were detected at 99 cM, 219 cM, 273 cM, respectively. The effect of QTLs on weaning daily gain trait and 2.5 year weight trait were significant, except for weaning weight trait.

**Keywords:** liangshan semi-fine wool sheep; genetic linkage map; QTL; microsatellite marker

数量性状基因座(Quantitative Trait Loci, QTL)是影响数量性状的一个染色体片段, 对某一数量性状有一定决定作用的单个基因或微效多基因簇。随着 20 世纪 90 年代初畜禽基因组计划的开展, 国外学者对绵羊的重要经济性状的数量性状基因座进行了一系列的研究。Walling 等<sup>[1]</sup>利用 Suffolk 和 Texel 公

羊组成的商业参考群体, 扫描了 9 条染色体, 检测到影响 8 周龄体重、超声波扫描体重、超声波扫描第 3 腰椎肌肉厚度和脂肪厚度、用体重校正过的肌肉厚度(MusWT)和脂肪厚度(FatWT)等 6 个性状的 18 个 QTL; McRae 等<sup>[2]</sup>检测了英国 Charollais 绵羊群体的生长性状与胴体性状的 QTL, 半同胞分析发现

收稿日期: 2007-05-23; 修回日期: 2007-06-25

基金项目: 德国联邦科技与教育部(BMBF)资助(编号: CHN 00316)[Supported by The BMBF of Germany(No.CHN 00316)]

作者简介: 周明亮(1978-), 男, 重庆合川人, 在读博士, 专业方向: 分子遗传与动物育种。E-mail: zhou760302@163.com

通讯作者: 吴登俊(1956-), 男, 四川名山, 教授, 博士生导师, 研究方向: 动物分子遗传育种。Tel: 0835-2885848;

E-mail: wdengjun@sicau.edu.cn

2 个 QTL, 方差组分分析检测到 7 个 QTL; Karamichou 等<sup>[3]</sup>利用英国的 Scottish Blackface 绵羊群体的两个品系(瘦肉型和脂肪型), 扫描了 7 条染色体, 检测到影响脂肪组成含量的 21 个 QTL; Henry 等<sup>[4]</sup>利用新西兰羊毛品质表型差异较大的 Merino 和 Romney 杂交的回交群体, 扫描了 26 条染色体, 仅发现一个 QTL 与羊毛纤维直径相关; Ponz 等<sup>[5]</sup>用 40 个微卫星标记扫描 INRA401 群体的 20 条染色体, 扫描长度为 600 cM, 在 Chr3、Chr7、Chr25 上检测到影响毛纤维长度的 QTL, 在 Chr6、Chr25 上检测到影响毛纤维直径的 QTL, 在 Chr4、Chr7、Chr25 上检测到影响毛纤维直径变异系数的 QTL; Diez-Tascon 等<sup>[6]</sup>采用女儿设计, 在西班牙 Churra 绵羊群体的 6 号染色体上检测到影响产奶性状的 QTL; Moreno 等<sup>[7]</sup>在 INRA401 群体中, 研究了抗沙门氏菌病的 QTL, 研究的性状包括特殊的 IgM 和 IgG 抗体、体重下降、脾脏重、脾脏可育沙门氏菌量等; Beraldi 等<sup>[8]</sup>利用 251 个标记, 对 Soay 绵羊的体表虱蝇数、粪便圆线虫数和粪便双孢子球虫数等 3 个性状进行 QTL 检测, 发现在 Chr3 和 ChrX 上存在影响粪便双孢子球虫数的建议连锁基因座。

国内关于绵羊数量性状基因座定位的研究还未见相关报道, 本研究以凉山半细毛羊参考群体为研究对象, 利用位于绵羊 3 号染色体 9 个微卫星标记, 对影响绵羊生长发育的 QTL 进行定位, 为凉山半细毛羊群体的分子水平研究提供依据, 从而逐步挖掘影响绵羊的一些具有重要经济性状 QTL, 最终促进绵羊标记辅助选择(MAS)育种的实现。

## 1 材料和方法

### 1.1 DNA 样品与性状资料

试验群体来自四川凉山半细毛原种场(四川省凉山州布拖县)1997~2001 年度出生的羔羊及父母代个体, 包含 8 个父系半同胞家系共 308 个个体, 各家系的试验编号及个体数为: 186 家系 20 只, 187 家系 21 只, 188 家系 46 只, 189 家系 15 只, 190 家系 46 只, 191 家系 83 只, 192 家系 49 只, 999 家系 28 只。用剪耳钳在绵羊耳缘处剪下一黄豆大的组织块, 用采样盒带回实验室于 -20℃ 的冰箱中保存备用。

收集了 1997~2005 年的表型性状资料, 包括羔羊初生重(Birth weight, BW)、羔羊断奶重(Weaning weight, WW)、断奶日增重(Weaning daily gain,

WDG)、育成体重(1.5-year weight, 1.5-YW)及成年体重(2.5-year weight, 2.5-YW)等 5 个体重性状。

### 1.2 DNA 提取

取灭过菌的剪刀剪取小米粒大小的耳组织样品放入 1.5 mL 消毒离心管; 加入 DNA 提取液 Lysis-buffer K 200  $\mu$ L; 加入浓度为 20 mg/mL 的蛋白酶 K 8  $\mu$ L; 混匀后, 56℃ 恒温振荡 3~4 h; 取出离心管, 轻轻振荡 20~30 s 后, 置于 60℃ 水浴 30 min, 使蛋白酶 K 失活, 14,000 转/min 离心 10 min, 取 100~150 mL 上清液保存于 -20℃ 冰箱备用。

### 1.3 引物设计

根据已发表的绵羊基因组连锁图谱和绵羊与牛的 QTL 定位的研究成果, 从 GENE BANK 中选取了绵羊 1、2、3 和 9 号染色体上的 65 个微卫星标记, 设计的引物在德国 MWG-Biotech AG 公司合成, 上游引物用 3 种荧光染料(FAM、TET 和 HEX)标记, 经单一 PCR 和多重 PCR 反应优化选择后, 选择了多重 PCR 扩增效果较好的 45 个标记为实验所用。本试验选择了 3 号染色体上的 9 个微卫星标记, 进行遗传连锁图谱构建及 QTL 定位分析, 标记序列见表 1。

### 1.4 PCR 扩增与检测

单一 PCR 扩增反应体系: 10 $\times$ PCR buffer(含 MgCl<sub>2</sub> 15 mmol/L)1.5  $\mu$ L; 4 $\times$ dNTPs(2.5 mmol/L) 1.5  $\mu$ L; Primers(10 pmol/ $\mu$ L each) 0.5  $\mu$ L; Template DNA(1.19  $\mu$ g/ $\mu$ L)2  $\mu$ L; Taq DNA polymerase (2 U/ $\mu$ L) 0.5  $\mu$ L; 加去离子水调整为 15  $\mu$ L。

PCR 反应条件: 94℃ 预变性 2 min, 然后进入如下循环: (94℃ 40 s, 55℃ 50 s, 72℃ 50 s) $\times$ 35; 循环结束后 72℃ 延伸 5 min, 4℃ 保存。

多重 PCR 反应所加的引物量因不同的组合而不同, dNTPs 的量视引物多少做相应调整, 多重与单一 PCR 扩增所用 PCR 反应条件相同。PCR 产物用 1.5% 的琼脂糖凝胶电泳检测。

### 1.5 ABI310 检测

将去离子甲酰胺(HiDi)和内标 TAMRA-500 的混合液 12  $\mu$ L 加入 ABI310 上样专用的 0.5 mL EP 管, 取多重 PCR 扩增产物 3  $\mu$ L, 总体积为 15  $\mu$ L; 95℃ 变性 5 min, 加冰冷却; 用 ABI310 遗传分析仪进行检测, 收集电泳图谱信息图像。基因分型采用 Genotyper 2.0 软件, 判定等位基因大小并读出数据。

表 1 9 个微卫星标记位点的标记引物序列

Table 1 The primer sequences of the nine microsatellite markers

标记位点 Locus	上游引物 Forward primer (5' 3')	下游引物 Reverse primer(5' 3')
<i>BMS1350</i>	F: GTGTAATCGGAAAATGCCAA	R: ACTGTTGGGAGAATCACATTTC
<i>OARCP0034</i>	F: AGATGCTGCATGCAAATACA	R: TGTTACAGGATATTAGTCACACACA
<i>BMS1048</i>	F: CCAACGGGTTAAAAGCACTG	R: TTCCTGTTCCTTCCTCATCTG
<i>RM150</i>	F: TGGTTACCTGTCTGTCCTTGC	R: TCCTCTGCCTAACCTTCCTG
<i>ILSTS0049</i>	F: TGGTGTGCTGAAAAGGAAAGC	R: TTGGCTGCTAAAAACACTGC
<i>ILSTS22</i>	F: AGTGCCACTGGTGTGAGTCTT	R: TGGAAAAGGAAATGGCACTC
<i>BMC1009</i>	F: GCACCAGCAGAGAGGACATT	R: ACCGGCTATTGTCCATCTTG
<i>BMS1248</i>	F: TGTAGCCTTTTGTGCCGAAT	R: AAGACACACTCACCAACATGAGA
<i>BM2830</i>	F: AATGGGCGTATAAACACAGATG	R: TGAGTCCTGTACCATCAG

## 1.6 微卫星分析

多态信息含量与群体杂合度采用以下公式计算:

$$PIC=1-\sum_{i=1}^n P_i^2-\sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n 2P_i^2 P_j^2 =$$

$$2 \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n P_i^2 P_j^2 (1-P_i P_j)$$

$$H=1-\sum_{i=1}^n P_i^2$$

式中  $n$  为等位基因数,  $P_i$  为第  $i$  个等位基因的频率,  $P_j$  为第  $j$  个等位基因的频率, 多态信息含量及群体杂合度的计算由 Cervus2.0 软件完成。

## 1.7 连锁图谱构建

应用Crimap2.4<sup>[9]</sup>构建遗传连锁图, 根据使用说明编写系谱数据库保存为 .gen 文件, 在 DOS 状态下运行程序, 运行 prepare 命令, 产生 4 个文件: .par, .dat, .joc 和 .ord, 运行 Build 子程序构建连锁群框架, 然后用 ALL 命令确定标记顺序, 再运行 Fixed 子程序确定标记间的距离, 最后用 Flips 命令检验连锁图的质量。

## 1.8 QTL 定位

QTLEXPRESS 的 QTL 作图主要采用 Haley 等建立的线性模型回归法分析, 直接在 internet 网上运行 (<http://qtl.cap.ed.ac.uk>), QTLEXPRESS 半同胞分析的数学模型<sup>[10]</sup>:

$$Y_{ij}=a_i+b_i X_{ij}+e_{ij}$$

式中:  $Y_{ij}$  为公羊  $i$  的第  $j$  个后代的表型值,  $a_i$  为家系  $i$  的平均效应值,  $b_i$  为家系  $i$  内假定 QTL 的效应,  $X_{ij}$  为后代  $j$  遗传公羊  $i$  的第一个配子的概率,  $e_{ij}$  是残差效应。

## 2 结果与分析

### 2.1 扩增产物的检测

ABI310 遗传分析仪对 PCR 扩增片段进行全自动检测, 部分结果见图 1。

### 2.2 标记信息

9 个微卫星标记的等位基因、等位基因频率和基因型频率见表 2, 以 2~5 个优势等位基因为主, 稀有等位基因频率较低, 突变位点相对较少或者还未在群体中扩散, 群体在遗传结构上比较稳定。群体杂合度和多态信息含量见表 3, 共检测有 3~9 个等位基因, 杂合度处于 0.404~0.766 之间, 平均杂合度为 0.650, 多态信息含量为 0.378~0.738, 平均多态信息含量为 0.606。根据 Botstein 等<sup>[11]</sup>提出的衡量基因变异程度高低的多态信息含量指标: 当  $PIC > 0.5$  时, 该基因座为高度多态信息基因座, 当  $PIC < 0.25$  时, 该基因座为低度多态信息基因座, 当  $PIC$  为 0.25~0.5 时, 该基因座为中度多态信息基因座。试验选择的 9 个微卫星标记中有 3 个为中度多态标记, 其他 6 个标记均为高度多态标记。

### 2.3 构建连锁图谱

构建的两性平均遗传连锁图谱结果见表 4。图谱的长度为 339.8 cM, 平均标记间距为 42.5 cM, 标记 *BMS1350*~*OARCP0034*、*BMS1248*~*BM2830* 的间距较大, 分别为 63.4 cM、66.2 cM, 标记 *ILSTS22*~*BMC1009* 间的间距最小, 为 9.1 cM。表 5 为凉山半细毛羊(LSSWS)3 号染色体的连锁图谱与国际几个绵羊作图组织构建的连锁图谱的比较: 标记顺序一致, 主要的差异在于标记间距与连锁图谱的长度。比美国肉畜中心 USDA-MARC 所公布的遗

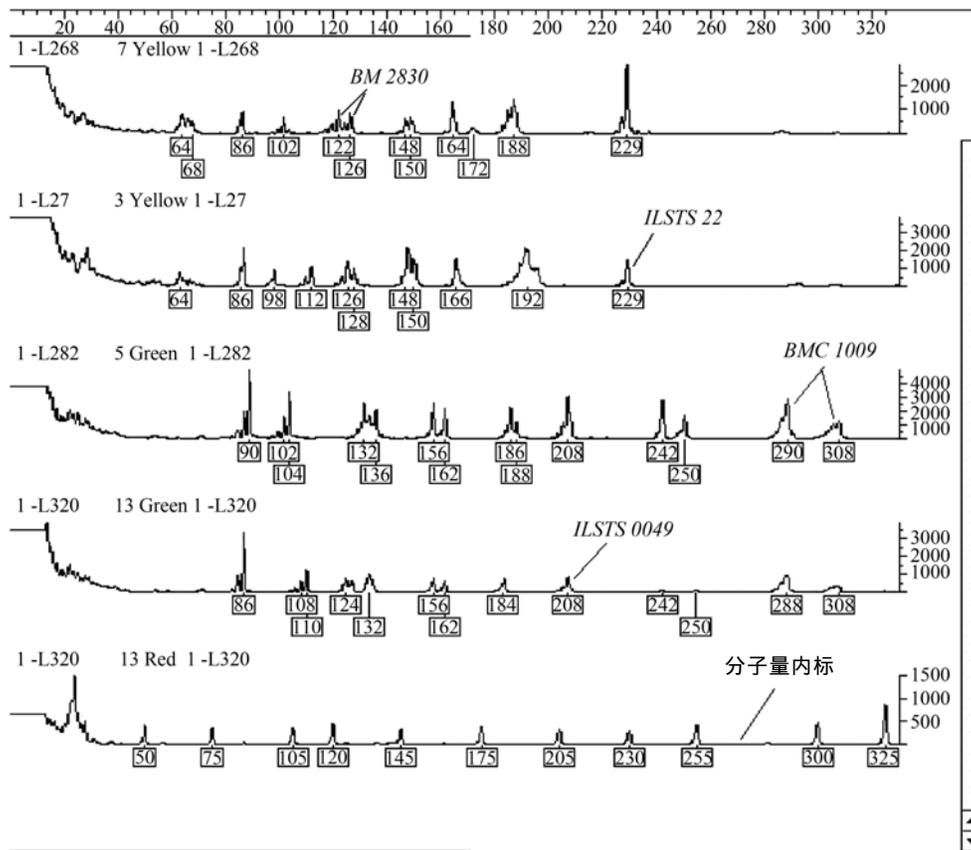


图 1 部分微卫星标记全自动检测结果  
Fig. 1 Automatic sequencing of microsatellite markers

表 2 9 个微卫星位点的等位基因频率  
Table 2 Allele frequency of the nine microsatellite markers

基因座 Locus	等位基因(等位基因频率) Allele(Frequency)
<i>BMS1350</i>	116(0.0678), 122(0.0256), 124(0.3462), 126(0.4139), 128(0.0568), 130(0.0403), 132(0.0165), 134(0.0092), 136(0.0238)
<i>OARCP0034</i>	76(0.1916), 78(0.1055), 80(0.1169), 82(0.0244), 84(0.3734), 86(0.1883)
<i>BMS1048</i>	96(0.0572), 98(0.7436), 104(0.0212), 106(0.1483), 108(0.0212), 110(0.0064), 116(0.0021)
<i>RM150</i>	130(0.3105), 132(0.0343), 144(0.3725), 146(0.0359), 148(0.1846), 150(0.0572), 158(0.0033), 168(0.0016)
<i>ILSTS0049</i>	198(0.0113), 200(0.2168), 204(0.0728), 206(0.3317), 208(0.3592), 210(0.0049), 216(0.0032)
<i>ILSTS22</i>	229(0.7346), 233(0.1327), 237(0.1327)
<i>BMC1009</i>	282(0.0016), 286(0.1100), 288(0.4013), 290(0.0615), 292(0.1197), 294(0.0728), 296(0.0421), 308(0.1909)
<i>BMS1248</i>	135(0.0082), 137(0.0033), 141(0.0410), 143(0.3230), 145(0.5738), 147(0.0393), 149(0.0115)
<i>BM2830</i>	116(0.2971), 118(0.0032), 120(0.3003), 122(0.1769), 124(0.1575), 126(0.0649)

传连锁图谱长了 46.5 cM, 标记间距增加了 6.28 cM; 与罗斯林研究所公布的 SM4.2 增加了 50.1 cM, 标记间距增加了 5.82 cM; 与澳大利亚 CSIRO 最新公布(2006 年 6 月, Version 4.6)的图谱增加了 60.3 cM, 标记间距增加了 7.6 cM。对于差异的分析, 主要是

选择对家系个体具有较大的影响, 优秀种公畜繁殖的后代较多, 提供了较大的遗传信息, 而一般的种公畜利用相对较少, 家系的个体偏少, 提供的遗传信息相对较弱, 不可避免地影响了构建的遗传图谱; 公畜基因型存在部分纯合子也是一个主要的因素,

表 3 9 个微卫星标记位点的多态信息表

Table 3 Polymorphism information of the nine microsatellite markers

基因座 Locus	个体 N	杂合子 Hets	纯合子 Homs	杂合度 H	多态信息含量 PIC	零等位基因频率 Null frequency
<i>BMS1350</i>	273	137	136	0.712	0.667	+0.1700
<i>OARCP0034</i>	308	247	61	0.760	0.724	-0.0264
<i>BMS1048</i>	236	100	136	0.404	0.378	-0.0055
<i>RM150</i>	306	221	85	0.739	0.695	-0.0050
<i>ILSTS0049</i>	308	210	98	0.712	0.657	+0.0169
<i>ILSTS22</i>	308	125	183	0.426	0.386	+0.0241
<i>BMC1009</i>	308	237	71	0.766	0.738	-0.0038
<i>BMS1248</i>	305	129	176	0.566	0.492	+0.1435
<i>BM2830</i>	308	226	82	0.761	0.719	+0.0184

表 4 凉山半细毛羊第 3 号染色体遗传连锁图谱

Table 4 Linkage map on 3 chromosome in Liangshan semi-fine wool sheep

基因座 Locus	重组率 Recombination rate	标记间距 Marker distance (cM)	标记位置 Position (cM)	有信息减数分裂数 Informative meiosis
<i>BMS1350</i>			0.0	109
	0.43	63.4		
<i>OARCP0034</i>			63.4	168
	0.37	46.6		
<i>BMS1048</i>			110.0	63
	0.29	33.3		
<i>RM150</i>			143.3	140
	0.28	32.1		
<i>ILSTS0049</i>			175.4	140
	0.35	42.9		
<i>ILSTS22</i>			218.3	63
	0.09	9.1		
<i>BMC1009</i>			227.4	151
	0.36	46.2		
<i>BMS1248</i>			273.6	134
	0.43	66.2		
<i>BM2830</i>			339.8	142

表 5 几种国际绵羊图谱与凉山半细毛羊图谱的比较

Table 5 Comparison of the main international maps with LSSWS

基因座 Locus	LSSWS (cM)	USDA-MARC (cM)	CSIRO (cM)	ROSLIN-SM4.2 (cM)
<i>BMS1350</i>	0	0	0	0
<i>OARCP0034</i>	63.4	25.7	31.2	34.3
<i>BMS1048</i>	110	53.4	62.9	67.6
<i>RM150</i>	143.3	81.5	80.8	86
<i>ILSTS0049</i>	175.4	104.7	99.1	104.2
<i>ILSTS22</i>	218.3	192.3	180.8	187.1
<i>BMC1009</i>	227.4	197.6	184.7	191.6
<i>BMS1248</i>	273.6	257.7	241.9	251.2
<i>BM2830</i>	339.8	293.3	279.5	289.7

如公畜在某一位点上为纯合子,在这个家系中的遗传信息量将减弱,一般情况下,在构建遗传连锁图谱或 QTL 定位都尽可能的选择杂合子,充分利用每个半同胞家系的遗传信息,但都不能完全避免纯合子基因型的出现,或多或少会对试验产生影响;不同的资源参考群体构建的图谱也存在差异,表 5 的比较充分说明了这点。

## 2.4 QTL 定位

QTLEXPRESS 是应用回归法进行 QTL 定位分析,分析结果见表 6。在 192 家系中,在 99 cM 处检测到影

响羔羊断奶重的 QTL,位于标记 *OARCP0034-BMS1048* 之间,但 F 检验尚未达到显著水平 ( $F=1.49$ ,  $F_{0.05}=1.81$ ),距 *BMS1048* 标记 11 cM; 在 192 家系中,在 219 cM 处检测到影响羔羊断奶日增重的 QTL,位于标记 *ILSTS22-BMC1009* 之间,距 *ILSTS22* 标记 0.7 cM,距 *BMC1009* 标记 8.4 cM,该 QTL 达到显著水平 ( $F=2.49$ ,  $F_{0.05}=1.84$ ,  $F_{0.01}=4.02$ ); 在 188 家系中,在 273 cM 处检测到影响育成体重的 QTL,位于标记 *BMC1009~BMS1248* 之间,距 *BMS1248* 标记 0.6 cM,达到极显著水平 ( $F=2.51$ ,  $F_{0.05}=1.89$ ,  $F_{0.01}=2.48$ )。图 2、图 3 和图 4 为 QTLEXPRESS 软件定位不同性状的结果图。

表 6 QTLEXPRESS 的分析结果  
Table 6 QTL analysis by QTLEXPRESS

性状 Traits	家系 Families	标记区间 Marker interval	位置 Position	QTL 效应 QTL Effect	标准误 Std err	似然值 LR	F 值 F	F 检验阈值(0.95~0.99) Threshold (0.95~0.99)
WW	192	<i>OARCP0034-BMS1048</i>	99 cM	22.67	15.62	9.73	1.49	1.81~2.57
WDG	192	<i>ILSTS22-BMC1009</i>	219 cM	0.72	1.11	14.96	2.49	1.84~4.02
2.5-YW	188	<i>BMC1009-BM1248</i>	273 cM	32.18	28.63	15.04	2.51	1.89~2.48

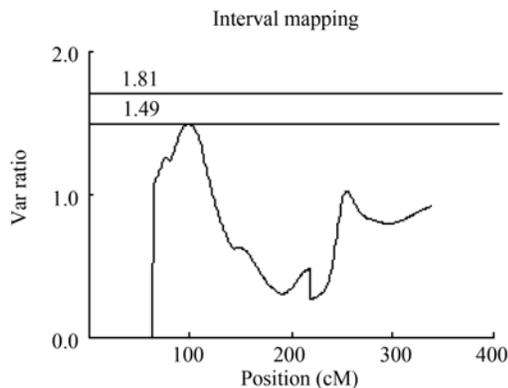


图 2 192 家系断奶重 QTL Express 分析结果  
Fig. 2 QTL for weaning weight trait in 192 families by QTLEXPRESS

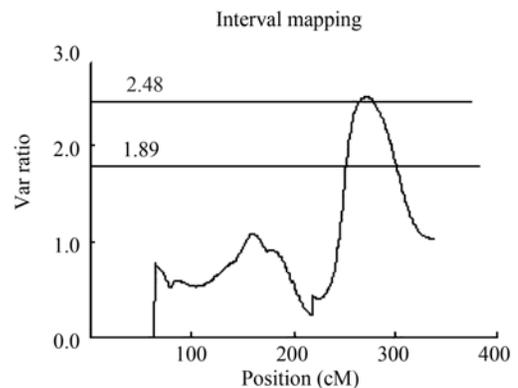


图 4 188 家系成年体重 QTLEXPRESS 分析结果  
Fig. 4 QTL for 2.5-year weight trait in 188 families by QTLEXPRESS

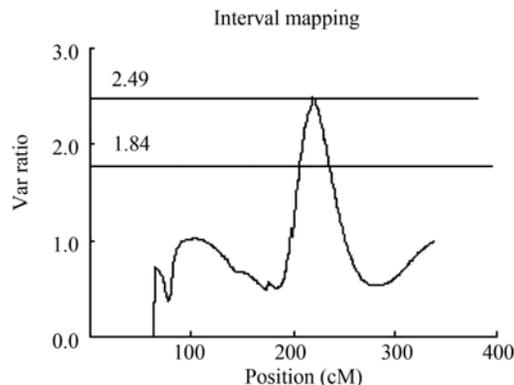


图 3 192 家系断奶日增重 QTLEXPRESS 分析结果  
Fig. 3 QTL for weaning daily gain trait in 192 families by QTLEXPRESS

## 3 讨论

### 3.1 资源家系

资源参考家系是遗传连锁图谱构建和 QTL 定位的前提条件,不同的物种采用不同的方式构建资源参考家系。动物资源参考家系的构建有别于植物的构建方式,一般采用全同胞家系、半同胞家系和混合家系等来尽可能地获得群体的最大信息。近年来,绵羊数量性状位点的定位多采用半同胞家系,并取得了较好的定位效果。由于大家畜建群的世代间隔长、花费大以及成果的转换等问题,一些研究者开

始思索利用商业群体来进行 QTL 定位, 如果 QTL 定位成功, 就可以直接将已定位的位点用于绵羊育种中的标记辅助选择育种, 可很好地进行成果转换。

凉山半细毛羊资源参考家系是多品种复杂杂交选育而形成, 在选育的过程中引进了新疆细毛羊、边区莱斯特羊和林肯羊等优良品种进行改良, 具有产毛量高、羊毛品质好、生长速度快和较强的产肉性能等特点。目前, 已收集了该群体 13 个父系半同胞家系的 1997~2006 年耳组织样品与表型生产资料, 基于该群体和微卫星标记, 在绵羊的遗传连锁图谱构建<sup>[12]</sup>、标记与性状的关联分析<sup>[13]</sup>、亲权鉴定<sup>[14]</sup>等方面取得了较好的成绩。本试验利用该资源群体的 8 个父系半同胞家系, 旨在初步对绵羊 3 号染色体上影响生长性状的数量位点进行检测, 在群体设计上具有一定的科学性。

### 3.2 连锁图谱

绵羊的遗传连锁图谱构建开始于 20 世纪 90 年代早期, Crawford 等<sup>[15]</sup>发表了绵羊的第一张遗传连锁图谱, 图谱以微卫星标记为主, 利用了 9 个 3 代全同胞家系, 图谱总长 2 070 cM。随后, 大量的分子标记的出现, 高密度的图谱成为必然的趋势, 也是 QTL 定位的必然需要; de Gortari 等<sup>[16]</sup>报道了具有更高分辨率的绵羊基因组第 2 代遗传连锁图, 图中有 519 个标记, 其中 504 个微卫星标记, 常染色体遗传连锁图总长 3 063 cM, X 染色体长度 127 cM, 总长度 3 190 cM, 标记间平均间距 6.4 cM; Maddox 等<sup>[17]</sup>发表了绵羊第 3 代遗传连锁图, 新的图谱在原来的基础上又增加了 550 个标记, 其中 1 069 个标记定位到了 1 062 个位点上, 常染色体上遗传连锁图长 3 500 cM, X 染色体长 132 cM, 标记平均间距 3.4 cM, 标记间的最大距离是 32.5 cM。到 2006 年 6 月, CSIRO 公布的绵羊基因组连锁图谱 Version 4.6 共有 1 374 个标记, 两性平均图谱总长 3 580 cM。国内的绵羊连锁图谱远远落后于国际水平, 构建的图谱只是绵羊的部分染色体, 而且精度还处于低密度的水平上。本次试验主要是初步扫描影响生长发育性状的 QTL 位点, 选择了较少的标记, 构建的图谱属于低密度的连锁图谱。

### 3.3 QTL 定位

QTLExpress 软件是基于网络用户界面的在线 QTL 定位平台, 主要用于远交群体数量性状位点分析的软件, 采用回归区间定位方法(Regression In-

terval Mapping)对半同胞资源群体结构的资料进行 QTL 定位分析。在模型中, 将回归系数表示为未知 QTL 参数的函数, 未考虑 QTL 的加性效应与显性效应, 对于处理复杂系谱资料具有一定困难。但由于该软件计算简单、应用方便而被广泛使用。本研究中, 采用半同胞群体试验设计, 对影响生长发育的 5 个体重性状进行 QTL 定位分析, 共检测到 3 个 QTL。影响断奶日增重(WDG)的 QTL 定位在 9.1 cM 的区间范围内, 而影响断奶重(WDG)与成年体重(2.5-YW)的 QTL 定位在较大的区间范围内, 尽管定位的 QTL 的分辨率相对较低(大于 20 cM), 但随着定位区间内的标记增加, 以及家系内样本扩大, 将实现绵羊经济性状 QTL 的精确定位。

近年来, 绵羊经济性状的数量性状基因座的定位取得了一定的成效, 但在 3 号染色体上还未发现影响生长发育性状的 QTL。此次研究首次在绵羊 3 号染色体上检测到影响生长性状的 QTL。后续工作将利用现有的研究, 把复杂系谱的群体设计和 QTL 定位的新的方法纳入考虑, 在定位区间内进行验证以及数量性状基因座的精确定位。

### 参考文献(References):

- [1] Walling GA, Visscher PM, Wilson AD, McTeir BL, Simm G, Bishop SC. Mapping of quantitative trait loci for growth and carcass traits in commercial sheep population. *J Anim Sci*, 2004, 82(8): 2234-2245.
- [2] McRae AF, Bishop SC, Walling GA, Wilson AD, Visscher PM. Mapping of multiple quantitative trait loci for growth and carcass traits in a complex commercial sheep pedigree. *Anim Sci*, 2005, 80(2): 135-141. [\[DOI\]](#)
- [3] Karamichou E, Richardson RI, Nute GR, Gibson KP, Bishop SC. Genetic analyses and quantitative trait loci detection, using a partial genome scan, for intramuscular fatty acid composition in Scottish Blackface sheep. *J Anim Sci*, 2006, 84(12): 3228-3238. [\[DOI\]](#)
- [4] Henry HM, Dodds KG, Wuliji T, Jenkins ZA, Beattie AE, Montgomery GM. A genome screen for QTL for wool traits in a merino × romeny backcross flock. *Proc 6th World Cong Genet Appl Livest Prod*, 1998, 26: 433-436.
- [5] Ponz R, Moreno C, Allain D, Elsen JM, Lantier F, Lantier I, Brunel JC, Pérez-Enciso M. Assessment of genetic variation explained by markers for wool traits in sheep via a segment mapping approach. *Mammalian Genome*, 2001, 12(7): 569-572. [\[DOI\]](#)
- [6] Diez-Tascon C, Bayon Y. Mapping quantitative trait loci for milk production traits on ovine chromosome 6. *Dairy Res*, 2001, 68(3): 389-397. [\[DOI\]](#)

- [7] Moreno CR, Lantier F, Berthon P, Gautier-Bouchardon AV, Boivin R, Lantier I, Brunel JC, Weisbecker JL, François D, Bouix A, Elsen JM. Genetic parameters for resistance to the *Salmonella abortusovis* vaccinal strain Rv6 in sheep. *Genet Sel Evol*, 2003, 35(2): 199–217. [DOI](#)
- [8] Beraldi D, McRae AF, Gratten J, Pilkington JG, Slate J, Visscher PM, Pemberton JM. Quantitative trait loci (QTL) mapping of resistance to strongyles and coccidia in the free-living Soay sheep (*Ovis aries*). *Intl J Parasitol*, 2007, 37(1): 121–129. [DOI](#)
- [9] Green P, Falls K, Crooks S. CRIMAP (version 2.4). Washington University School of Medicine, St. Louis, 1990.
- [10] Knott SA, Elsen JM, Haley CS. Methods for multiple-marker mapping of quantitative trait loci in half-sib populations. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(1): 71–80. [DOI](#)
- [11] Botstein D, White RL, Skolnick M, Davis RW. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Human Genet*, 1980, 32(3): 314–331.
- [12] ZHANG Ming-Ya, WU Deng-Jun. A linkage map of microsatellite on chromosome 1 in liangshan semi-wool sheep. *Hereditas (Beijing)*, 2005, 27(4): 575–578.  
张明亚, 吴登俊. 凉山半细毛羊 1 号染色体微卫星遗传连锁图谱的构建. *遗传*, 2005, 27(4): 575–578.
- [13] WANG Gao-Fu, WU Deng-Jun. Correlation analysis of microsatellite DNA markers with wool traits in Liangshan semi-fine wool sheep. *Hereditas(Beijing)*, 2006, 28(12): 1505–1512.  
王高富, 吴登俊. 凉山半细毛羊微卫星标记与羊毛性状的相关分析. *遗传*, 2006, 28(12): 1505–1512.
- [14] GAO Ai-Bao, WU Deng-Jun. Microsatellite markers for paternity testing of Liangshan semi-fine wool sheep. *Hereditas(Beijing)*, 2005, 27(1): 85–90.  
高爱保, 吴登俊. 利用微卫星标记进行凉山半细毛羊亲权鉴定的研究. *遗传*, 2005, 27(1): 85–90.
- [15] Crawford AM, Dodds KG, Ede AJ, Pierson CA, Montgomery GW, Garmonsway HG, Beattie AE, Davies K, Maddox JF, Kappes SW. An autosomal genetic linkage map of the sheep genome. *Genetics*, 1995, 140(2): 703–724.
- [16] de Gortari MJ, Freking BA, Cuthbertson RP, Kappes SM, Keele JW, Stone RT, Leymaster KA, Dodds KG, Crawford AM, Beattie CW. A second-generation linkage map of the sheep genome. *Mammalian Genome*, 1998, 9(3): 204–209. [DOI](#)
- [17] Maddox JF, Davies KP, Crawford AM, Hulme DJ, Vaiman D, Cribeu EP, Freking BA, Beh KJ, Cockett NE, Kang N, Riffkin CD, Drinkwater R, Moore SS, Dodds KG, Lumsden JM, van Stijn TC, Phua SH, Adelson DL, Burkin HR, Broom JE, Buitkamp J, Cambridge L, Cushwa WT, Gerard E, Galloway SM, Harrison B, Hawken RJ, Hiendleder S, Henry HM, Medrano JF, Paterson KA, Schibler L, Stone RT, Hest BV. An enhanced linkage map of the sheep genome comprising more than 1 000 loci. *Genome Res*, 2001, 11(7): 1275–1289. [DOI](#)

## 科学出版社科学出版中心生命科学分社 2007 年精品书回顾

《基因IX》(原版书, 生命科学名著)

(美) Benjamin Lewin 著 978-7-03-018298-2 定价: 390 元 2007 年 6 月出版

几十年来, Benjamin Lewin 的经典著作《基因》系列在分子生物学和分子遗传学方面为教育界提供了最前沿的研究内容, 包括基因结构、测序、组织和表达。第9版具有崭新的设计理念和当代美编风格, 同时版面编排新颖, 使学生能够更加专注地阅读各单独专题。全书通篇内容都作了彻底的更新, 包括新增的“表现遗传学效应”一章。事实必将证明, 《基因IX》是业已出版的最前沿、最全面和最适合学生阅读 of 分子生物学著作。

李振声论文选集

李家洋 主编 978-7-03-018527-3/Q.1822 定价: 98.00 2007 年 3 月出版

本论文集收集了李振声从事科研工作50多年来, 在小麦-长穗偃麦草远缘杂交育种、植物细胞染色体工程、小麦育种新方法探索和宏观农业论述4个研究方向所发表的研究论文60余篇。

发育的原理(原书第三版)

(英) L. 沃尔珀特等 编著 丁小燕等 译 978-7-03-019447-3/Q.1896 ¥98.00 2007 年 8 月 30 日出版

本书是牛津大学出版社出版的 *Principles of Development* 的导读版。涉及的学科是生命科学的核心学科之一, 是一本具有国际水平的优秀参考书。本书主编是一名优秀的发育生物学家, 英国皇家科学院院士。本书的其他编者都是各自领域的权威学者, 至今仍活跃在科研第一线。因此本书学术水平高, 具有权威性和前沿性。

本书对于本科生和研究生以及对发育生物学有兴趣的科研人员都有重要的参考价值。

欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免邮费)

邮购地址: 北京东黄城根北街 16 号 科学出版社 科学出版中心 生命科学分社

邮编: 100717 联系人: 阮芯 联系电话: 010-64034622(带传真)

更多精彩图书请登陆网站 <http://www.lifescience.com.cn>, 欢迎致电索要书目