

长白-蓝塘猪资源群第 6 号染色体的 QTL 检测

李加琪¹, 张 豪¹, 刘小红², 高 萍¹, 王 艸¹, 吴秋豪², 张细权¹, 陈瑶生¹

(¹ 华南农业大学动物科学学院, 广州 510642; ² 广东省畜牧技术推广总站, 广州 510500)

摘要: 以国外猪种长白猪和华南地区优良地方猪种蓝塘猪为亲本, 建立了用于 QTL 定位研究的 F_2 资源群。应用 6 号染色体上的 7 个微卫星遗传标记和 USDA-MARC 2.6 公、母猪平均遗传连锁图谱, 采用区间定位方法进行基因组扫描。结果表明, 在 38~41 cM 间发现影响猪胴体 A 点膘厚的 QTL, 达到染色体极显著水平 ($P < 0.01$), 该 QTL 与 MN007 标记紧密连锁, 其加性方差解释 F_2 表型方差的比例为 5.90%。60~65 cM 间发现影响猪胴体瘦肉率的 QTL, 达到染色体极显著水平 ($P < 0.01$), 该 QTL 与 MN003 标记紧密连锁; 在该座位还检测到染色体水平显著 ($P < 0.05$) 的影响皮脂率的 QTL, 其加性方差解释 F_2 表型方差的比例分别为 18.44% 和 3.75%; 另外, 还在该座位检测到单一位置水平极显著 ($P < 0.01$) 的影响胴体瘦肉量的 QTL。在 70~75 cM 间同时检测到影响肉色值和大理石纹的 QTL, 达到染色体极显著水平 ($P < 0.01$), 这 2 个 QTLs 与 MN13 标记紧密连锁, 其加性方差解释 F_2 表型方差的比例分别为 14.05% 和 1.77%。

关键词: 猪; QTL 定位; 资源群; 微卫星 DNA

S828 A

QTL Detection on Chromosome 6 in Landrace-Lantang Pig Resource Population

LI Jia-qi¹, ZHANG Hao¹, LIU Xiao-hong², GAO Ping¹, WANG Chong¹, WU Qiu-hao²,
ZHANG Xi-quan¹, CHEN Yao-sheng¹

(¹ College of Animal Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642;

² Guangdong Livestock Extension Services, Guangzhou 510500)

Abstract: A resource population constructed by F_2 design with Landrace and Chinese indigenous Lantang pigs was used in this study. Seven microsatellite DNA markers on chromosome 6 and USDA-MARC 2.6 pig genetic linkage map were used for interval QTL mapping. The results revealed that at the position of 38~41 cM there was a chromosome-wide highly significant QTL affecting carcass backfat A thickness ($P < 0.01$), which was closely linked with MN007 and the ratio of QTL additive variance to F_2 phenotypic variance was 5.90%. At the position of 60~65 cM there were two chromosome-wide significant QTLs affecting carcass lean percentage ($P < 0.01$) and skin and fat percentage ($P < 0.05$), which were closely linked with MN003 and the ratio of QTL additive variance to F_2 phenotypic variance were 18.44% and 3.75% respectively. At the same position, there was a single-point QTL also closely linked with MN003 and highly significantly ($P < 0.01$) affecting carcass lean. In addition, there were two chromosome-wide highly significant ($P < 0.01$) QTLs affecting meat color and marbling, which were closely linked with MN13 at the position of 70~75 cM and the ratio of QTL additive variance to F_2 phenotypic variance were 14.05% and 1.77% respectively.

Key words: Pig; QTL mapping; Resource population; Microsatellite DNA marker

数量性状是由少数效应较大的主基因或数量性状座位(QTL)和许多效应很小的多基因控制的^[1]。

在 DNA 遗传标记发现以前, 人们利用形态标记或者血液学标记, 偶尔可以发现和某些标记连锁的

收稿日期: 2003-03-31

基金项目: 国家重点基础研究规划“973”资助项目(C2000016104)、国家自然科学基金资助项目(39800103)和广东省自然科学基金资助项目(980153)

作者简介: 李加琪(1965-)男, 福建武平人, 副教授, 博士, 主要从事动物遗传育种研究, Tel: 020-85280277; E-mail: jqli@scau.edu.cn。陈瑶生为通讯作者, Tel: 020-85283519; E-mail: yschen@scau.edu.cn

QTL^[2]。随着DNA标记的发现,以及基因组学等学科的发展,以微卫星DNA标记为主的猪连锁图谱构建已取得很大进展^[3],因而通过这一饱和连锁图可以系统地进行猪QTL定位。进行QTL定位的主要方法有候选基因法和基因组扫描等2种。候选基因法主要根据生理生化知识选择所要研究的功能基因作为遗传标记,通过观察功能基因不同基因型的表型差异来判断是否存在QTL,这种方法简单、快速,并且一般不需要建立资源群,因而在QTL定位中的应用很广,但其前提是所研究的功能基因结构要有深入的了解与认识,而且不能肯定不同基因型的表型值差异是否是由与该功能基因连锁的其它QTL所造成的。基因组扫描法则主要利用散在分布于整个基因组的DNA标记,通过差异比较大的猪种间杂交,建立资源群的途径^[4],对资源群个体进行DNA标记定型和表型值测定,在此基础上用2个相邻的DNA标记,采用适当的统计学方法进行QTL的区间定位,它比利用单个标记的QTL定位效率更高^[5]。

最早利用DNA标记进行猪基因组扫描寻找QTL的研究首先由Andersson等^[6]完成,他们利用欧洲野公猪与大白猪建立的资源群体,在4号染色体上的S0175微卫星标记附近找到影响脂肪率和背膘厚的QTL,可解释表型变异的20%。此后,应用微卫星DNA标记进行基因组扫描定位猪QTL的研究陆续有所报道,并在几乎所有染色体上都发现有影响猪经济性状的QTL^[6-12]。

已有的研究结果表明,猪的第6号染色体有许多重要的基因,如钙离子通道基因(CRC1),心脏脂肪酸结合蛋白基因(H-FABP),存在影响猪生长速度、肉质和免疫反应等性状的QTL^[13]。因此,本研究利用我国华南地区优良地方品种蓝塘猪和外来猪种长白猪为亲本,建立了猪经济性状QTL定位的资源群体(LL-SCAU),利用微卫星标记对猪第6号染色体存在的QTL进行基因组扫描定位,为将来的标记辅助选择和基因位置克隆提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验动物

长白×蓝塘猪资源群体采用F₂设计,长白猪为高度选育的猪种,生长速度快,胴体瘦肉率高,蓝塘猪的生长速度慢,胴体瘦肉率低,但肉质好。资源群所有个体饲养于广东省东莞板岭原种猪场,按常规饲养方法饲养,营养水平保持一致,F₂公猪在出生后24 h内阉割。测定的F₂代个体为216头,测定性状包括

生长性状、胴体组成性状和肉质性状等,其中系水力为取倒数第3~4肋间背最长肌约10 g,加压35 kg持续10 min,压后肉样重与压前肉样重的比值,再乘以100%,其余性状的测定按照常规方法测定。

1.2 基因组DNA提取及微卫星标记测定

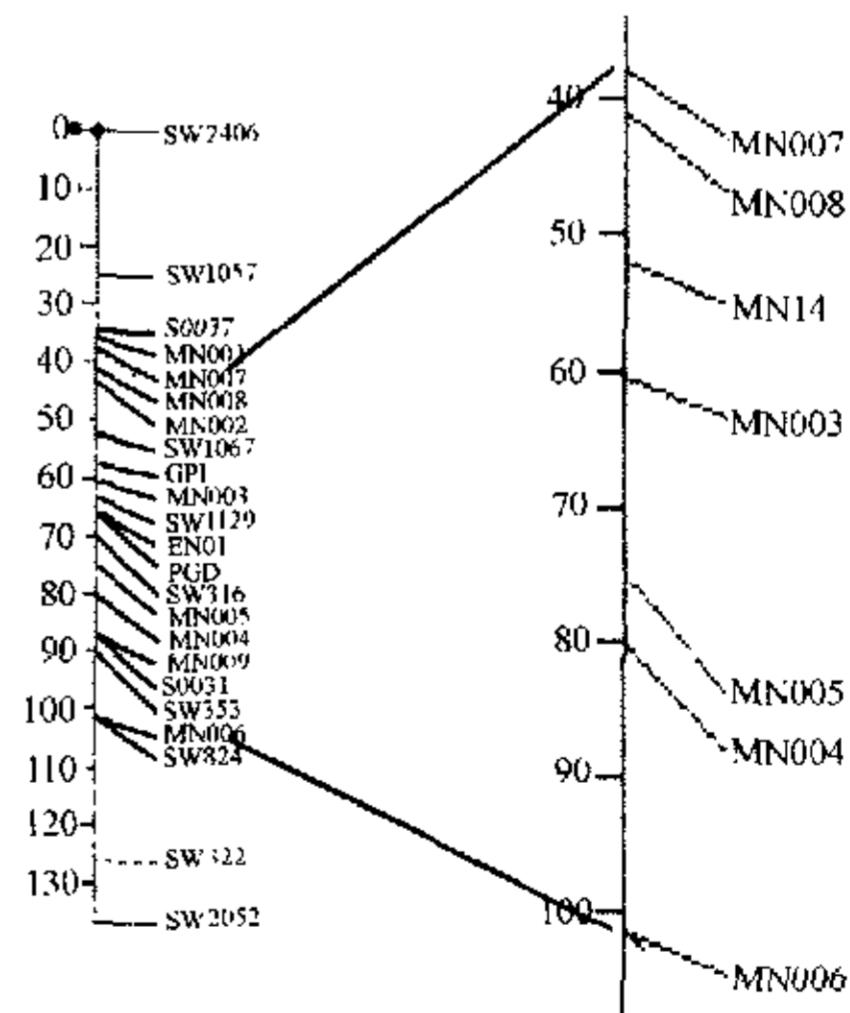
猪只屠宰时接取血样,加2%EDTA抗凝保存,参照文献[14]的方法,利用苯酚抽提、乙醇沉淀的方法,提取猪全血基因组DNA,DNA样品4℃冷藏保存。根据已有的猪第6号染色体的连锁图谱(USDA-MARC 2.6, <http://www.thearkdb.org/browser?species=pig>),选择7个遗传标记,其连锁图谱如图1,参照文献[15~17]的方法合成引物,检测猪6号染色体上的7个微卫星标记的多态性,遗传标记在WAVE[®]核苷酸片段分析系统上进行定型(表1)。

1.3 QTL区间定位分析

假定亲本的QTL为纯合子,但QTL等位基因不同,利用Haley的回归法^[18],应用USDA-MARC 2.6版猪遗传连锁图谱上标明的第6号染色体标记的图距进行QTL区间定位分析。采用单QTL模型,所应用的模型为:

$$Y_{ijklm} = \mu + S_i + b_j + Ca_k A + Cd_l D + rCov_w + e_{ijklm}$$

式中:Y_{ijklm}为性状观察值,μ为总体均值,S_i为性别效应,b_j为批次效应,Ca_k为加性组分回归系数,Cd_l为显性组分回归系数,r为协变量的回归系数,e_{ijklm}为误差,A和D分别为加性和显性效应,Cov_w为协变量,即猪的屠宰体重。



SW1067的位置与MN14相同^[16]

The position of SW1067 is the same as MN14^[16]

图1 本研究所用的遗传连锁图

Fig.1 The genetic linkage map used in this research

表 1 遗传标记

Table 1 Genetic markers

遗传标记 Genetic markers	上游引物(5'→3') Forward primers	下游引物(5'→3') Reverse primers	等位基因数 Allele number	片段大小(bp) Length of fragment
MN003	TAACCATGAACGACCTGG	GCGTGATATGTGTTTACTGTC	3	145~149
MN004	CAGTAGCCAGGATGGAA	TTTAATGCCCGTAATACTC	5	148~165
MN005	AACTGCCGTGAGTTACATT	CAGGCTGTGACCCATTAC	4	190~202
MN006	CTCTCATTAGACAATAGAGGGC	CAAAACTCCTACGTGCTTATC	4	178~194
MN007	ACCAGTTCCAAGGGACTC	TCTCTGTGATCTCACCTGTG	4	118~133
MN008	GATCTATTAAATTCAAATCTAA	CGAAGTTGTACCTTTGACTC	5	120~134
MN14	CCTAGGCAGGCACCTCAG	AGCAGCTCCCCCTCTC	3	156~166

1.4 QTL 加性方差解释 F_2 表型方差比例的计算

利用以下的公式计算由 QTL 加性方差(σ_{QTL}^2)解释 F_2 表型方差(σ_Y^2)的比例(h_Q^2)^[19,20]:

$$h_Q^2(\%) = \frac{\sigma_{QTL}^2}{\sigma_Y^2} \times 100\% = \frac{a^2}{2\sigma_Y^2} \times 100\%$$

2 结果与分析

2.1 生长性状

表 2 列出的是达单一位置水平显著(single-position, SP)以上的结果, 染色体水平(chromosome-wide, CW)达到显著的只有体高 1 个性状, 其余性状如日增重等均未达到显著水平。

2.2 胴体组成性状

表 3 列出 6 号染色体基因组扫描检测猪胴体性状 QTL 的结果。肾重达到 SP 显著水平($P < 0.05$),

屠宰率、肺重、胴体斜长、胴体平均背膘厚、胴体瘦肉量等性状达到 SP 极显著水平($P < 0.01$)。胴体 B 和 C 点背膘厚、皮脂率和骨率均达到 CW 显著水平($P < 0.05$), 瘦肉率和胴体 A 点背膘厚达到 CW 极显著水平($P < 0.01$)。

2.3 肉质性状

肉质性状的 QTL 检测结果见表 4, 在 35 cM 处检测到影响大理石纹的 QTL, 达到 CW 显著水平($P < 0.05$), 肌内脂肪含量达到 SP 极显著水平($P < 0.01$), 肉色值和 pH₁ 达到 SP 显著水平($P < 0.05$)。图 2 所示的是大理石纹 QTL 定位的 F 值及显著性达 5% 的域值大小, 以及该研究所选标记在 USDA-MARC 猪遗传连锁图上位置, 图 3 所示的是不同染色体区域的加性效应和显性效应。

表 2 生长性状的 QTL 定位¹⁾

Table 2 QTL mapping of growth traits

性状 Traits	QTL 位置 QTL location(cM)	F 值 F value	似然率 Likelihood ratio	LOD score	显著性水平 Significance		加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	$h_Q^2(\%)$
					SP	CW			
体高 Body height	19	4.08	7.96	1.73	* *	*	$1.28 \pm 0.47^{2)}$	-0.87 ± 0.73	18.81
胸宽 Chest width	40	3.40	6.64	1.44	* *	-	-0.41 ± 0.30	1.33 ± 0.57	3.99
胸围 Chest circumference	13	3.82	7.47	1.62	* *	-	0.05 ± 0.58	-2.25 ± 0.81	0.00

¹⁾ SP: 单一位置水平, CW: 染色体水平; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$ 。下同。²⁾ 标准误, 下同。

SP: single-position, CW: chromosome-wide; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. The same as below; ²⁾ Standard error. The same as below.

3 讨论

3.1 生长性状的 QTL 定位

由于生长性状是养猪生产中最重要的一类经济性状, 因此, QTL 定位的研究报道很多^[7,8,12,21~23]。Bidanel 等^[7]通过梅山猪和大白猪杂交产生的 F_2 资

源群, 利用遗传标记对性状的回归分析发现, 在 6 号染色体上与本研究所选择的遗传标记的区域内可能存在多个影响断奶后日增重的 QTL, 利用全同胞和半同胞模型时, 发现在第 6 号染色体上与本研究所选择的遗传标记的区域内存在影响早期猪体重的 QTL, 其它研究未能在第 6 号染色体上发现影响

表3 脊体组成性状的QTL定位

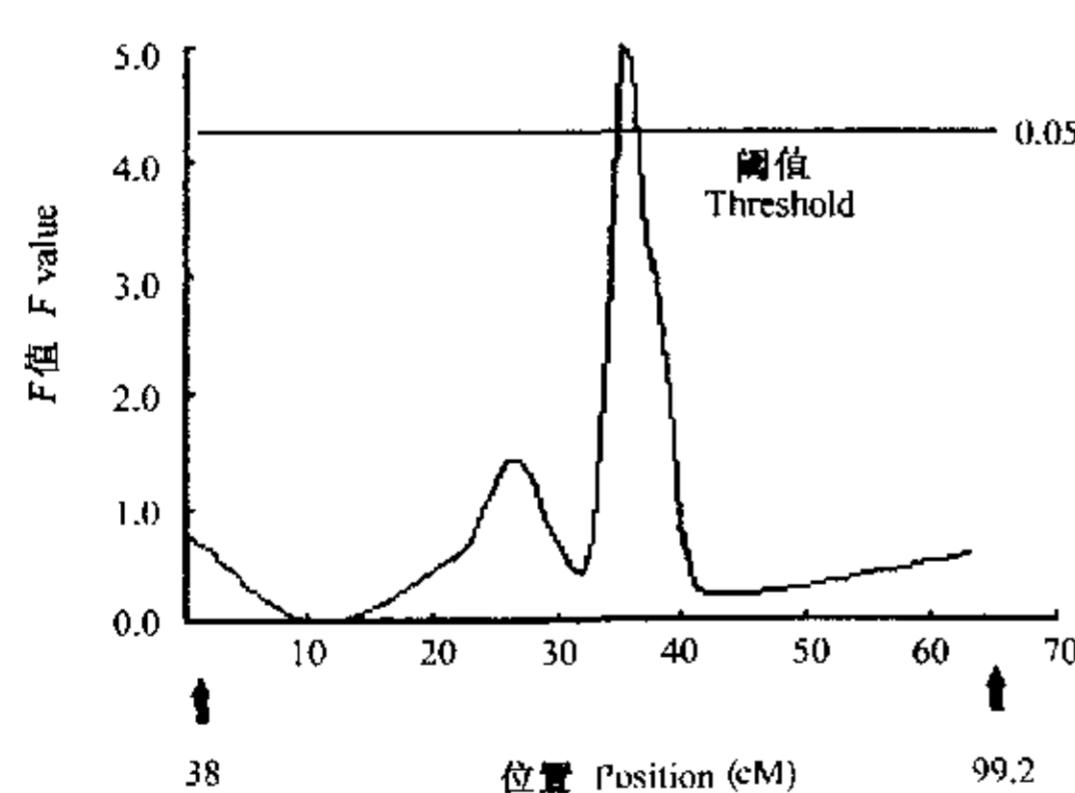
Table 3 QTL mapping of carcass composition traits

性状 Traits	QTL 位置 QTL location (cM)	F 值 F value	似然率 Likelihood ratio	LOD score	显著性水平 Significance		加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	h^2_{θ} (%)
					SP	CW			
屠宰率 Dressing percentage	7	4.10	7.97	1.73	**	-	0.26 ± 0.43	- 1.96 ± 0.69	1.10
肺重 Lung weight	26	3.98	7.75	1.68	**	-	- 0.04 ± 0.03	0.17 ± 0.06	0.36
肾重 Kidney weight	34	2.73	5.36	1.17	*	-	- 0.02 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.46
胴体斜长 Carcass length	8	4.13	8.04	1.75	**	-	1.61 ± 0.66	1.19 ± 1.05	22.0
胴体 A 点膘厚 Carcass backfat A	2	6.10	11.72	2.55	**	**	- 0.31 ± 0.11	- 0.24 ± 0.16	5.90
胴体 B 点膘厚 Carcass backfat B	7	5.23	10.11	2.20	**	*	- 0.27 ± 0.11	- 0.30 ± 0.17	4.56
胴体 C 点膘厚 Carcass backfat C	5	7.43	14.15	3.07	**	*	- 0.30 ± 0.10	- 0.35 ± 0.17	5.65
胴体平均膘厚 Average carcass backfat	5	7.46	14.20	3.08	**	-	- 0.30 ± 0.10	- 0.30 ± 0.16	6.04
胴体瘦肉量 Carcass lean	24	4.93	9.54	2.07	**	-	- 0.22 ± 0.18	0.97 ± 0.32	0.53
瘦肉率 Lean percentage	24	9.61	18.05	3.92	**	**	- 1.27 ± 0.52	3.47 ± 0.88	18.44
皮脂率 Skin & fat percentage	24	5.61	10.81	2.35	**	*	0.65 ± 0.69	- 3.97 ± 1.20	3.75
骨率 Bone percentage	8	4.81	9.31	2.02	**	*	0.87 ± 0.32	0.54 ± 0.51	16.58

表4 肉质性状的QTL定位

Table 4 QTL mapping of meat quality traits

性状 Traits	QTL 位置 QTL location (cM)	F 值 F value	似然率 Likelihood ratio	LOD score	显著性水平 Significance		加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	h^2_{θ} (%)
					SP	CW			
肉色值 Meat color	33	2.05	4.02	0.87	*	-	1.01 ± 1.90	- 6.15 ± 3.18	14.05
pH ₁	41	2.19	4.32	0.94	*	-	- 0.02 ± 0.05	- 0.19 ± 0.09	0.05
大理石纹 Marbling	35	5.00	9.66	2.10	**	*	- 0.11 ± 0.05	0.30 ± 0.11	1.77
肌内脂肪含量 Intramuscular fat content	6	3.45	6.71	1.46	**	-	- 0.12 ± 0.17	- 0.65 ± 0.26	0.71



†相当于USDA-MARC 2.6版猪遗传连锁图上的位置
Corresponding to the position of USDA-MARC 2.6 linkage map

图2 SSC6上大理石纹的QTL区间定位
Fig.2 Interval mapping of marbling on SSC6

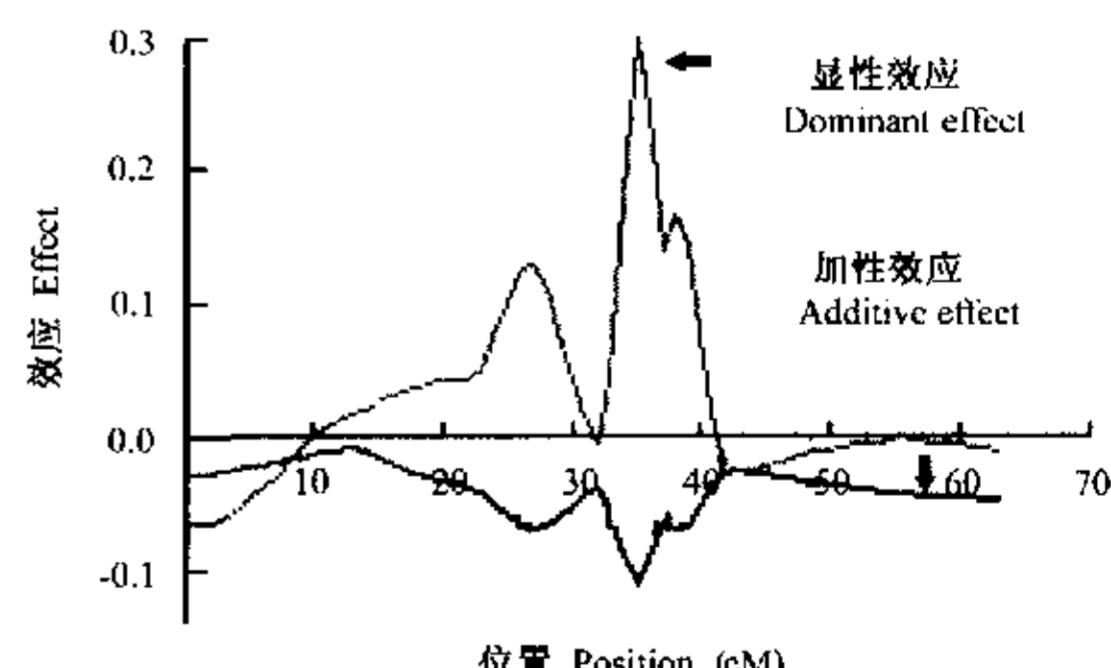


图3 SSC6上肌肉大理石纹QTL的加性和显性效应
Fig.3 Additive and dominant QTL effect of marbling on SSC6

猪生长速度的QTL。本研究也未在第6号染色体上发现与生长速度有关的QTL。这些研究结果不同的原因,主要可能是由于利用的资源群不同,使QTL在各资源群内的分离完全相同所造成的,当然,笔者

所选用遗传标记的覆盖范围有限也可能是原因之一。本研究结果表明,在猪的第6号染色体上极有可能存在影响猪体高的QTL,不但达到了染色体显著水平,而且其方差解释表型方差的比例高达18.81%,该QTL位于MN14与MN003之间,相当于USDA-MARC 2.6公、母猪平均连锁图谱的57 cM处,该位置附近有许多影响营养代谢的基因,如6-磷酸葡萄糖脱氢酶(6-PGD)、烯醇化酶1(ENO1)等,因此,该QTL极有可能是这些基因共同作用的结果。

3.2 胴体组成性状的QTL定位

本研究在24 cM处检测到影响瘦肉率和皮脂率的QTL,分别达到CW极显著和显著水平,在该位置同时还可能存在影响胴体瘦肉量(SP极显著)的QTL,相当于USDA-MARC 2.6公、母猪平均连锁图谱的62 cM,位于标记MN003和SW316之间,它们都为超显性遗传。Knott等^[12]在该区域检测到一个影响与上述性状有关的腹脂率QTL。该区域附近含有丰富的功能基因,如瘦蛋白受体(LEPR)、激素敏感脂肪酶(LIPE)等影响胴体组成的主基因都在该区域附近。因为胴体瘦肉率是猪育种工作中的一个主选性状,而本研究检测出的可能存在的QTL方差解释表型方差高达18.44%,因此,有必要对这一区域进行深入研究,以缩小QTL的置信区间,为未来的标记辅助选择和基因位置克隆奠定基础。本研究胴体组成性状QTL定位的另一个重要结果是在8 cM处检测到影响骨率的QTL,尽管该QTL仅达到CW显著,但是,它的加性效应、显性效应和QTL方差解释表型方差的比例都比较高,说明它对骨率的影响可能较大,因此,值得对该区域进一步研究。

由表3可见,在2~7 cM处检测到的影响胴体背膘厚的QTL与Bidanel等^[7]检测到的影响胴体背膘厚QTL的位置相近。Malek等^[21]和Óvilo等^[20]在猪第6号染色体也检测到了影响猪活体膘厚的QTL,但QTL的位置不在本研究选择的DNA标记范围之内。

本研究在第6号染色体上还检测到可能影响屠宰率、肺重、肾重和胴体长度的QTL,由于对这些性状研究的报告不多,而且本研究的结果只达到SP极显著或显著,因此,在第6号染色体上是否真正存在影响这些性状的QTL有待进一步研究。

3.3 肉质性状的QTL定位

猪第6号染色体上存在多个影响肌内脂肪含量的QTL^[7,11,20]。本研究也在6 cM处检测到可能影响肌内脂肪含量的QTL,其位置与de Koning等^[11]检

出的位于SSC6的2个QTL中的1个相近。另外,本研究还发现可能存在影响pH₁的QTL,与Lee等^[24]的位置相近,但显著性水平比上述报道的低,可能是由于猪群规模不够大所致。此外,本研究在35 cM处还发现影响大理石纹的QTL,达到染色体显著水平($P < 0.05$),该区域在USDA-MARC 2.6公、母猪平均连锁图谱的70~75 cM间,RYRI、LIPE及H-FABP等影响脂肪代谢的基因位于这一区域。从QTL方差解释表型方差的大小看,可能存在的影响肉色值的QTL,虽然达到的显著性水平比较低,但是,其QTL方差解释表型方差的比例达14.05%,值得进一步研究。

总之,本研究检测到许多影响猪胴体组成和肉质性状的QTL,这些结果表明,在猪的第6号染色体上,存在丰富的影响猪胴体组成和肉质性状的QTL,有必要在继续扩大资源群规模的基础上,对该染色体相应区域的QTL进一步精细定位。

致谢:感谢同事施振旦博士与广东省板岭原种猪场李岩先生、王敬军先生和吴同山先生对本研究所给予的帮助和支持。

References

- [1] Shrimpton A E, Robertson A. The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*. II. Distribution of third chromosome bristle effects within chromosome sections. *Genetics*, 1988, 118: 445~459.
- [2] Juneja R K, Vögeli P. Biochemical genetics. In: Rothschild M. F., Ruvinsky A, eds. *Genetics of Swine*. New York: CAB International, 1998: 105~134.
- [3] Gellin J, Brown S, Graves J A M, Rothschild M, Schook L, Womack J, Yerle M. Comparative gene mapping workshop: Progress in agriculturally important animals. *Mammalian Genome*, 2000, 1: 140~144.
- [4] Hayes B, Goddard M E. The distribution of the effects on genes affecting quantitative traits in livestock. *Genetics Selection Evolution*, 2001, 33: 209~229.
- [5] Lander E S, Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 1989, 121: 185~199.
- [6] Andersson L, Haley C S, Ellegren H, Knott S A, Johansson M, Andersson K, Andersson-Eklund L, Edfors-Ljaja I, Fredholm M, Hansson I, Häkansson J, Lundström K. Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. *Science*, 1994, 263: 1771~1774.
- [7] Bidanel J P, Milan D, Iannuccelli N, Amigues Y, Boscher M Y, Bourgeois F, Caritez J C, Cruaud J, Le Roy P, Lagant H, Quintanilla R, Renard C, Gellin J, Ollivier L, Chevalet C. Detection of

- quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. *Genetics Selection Evolution*, 2001, 33:289-309.
- [8] Casas-Carillo E, Prill-Adams A, Price S G, Clutter A C, Kirkpatrick B W. Mapping genomic regions associated with growth rate in pigs. *Journal of Animal Science*, 1997, 75:2 047-2 053.
- [9] Darvasi A, Weinre B A, Minke V, Weller J L, Soller M. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map position using a saturated genetic map. *Genetics*, 1993, 134: 943-951.
- [10] de Koning D J, Janss L L G, Rattink A P, van Oers P A M, de Vries B J, Groenen M A M, van der Poel J J, de Groot P N, Brascamp E W, van Arendonk J A M. Detection of quantitative trait loci for backfat thickness and intramuscular fat content in pigs (*Sus scrofa*). *Genetics*, 1999, 152: 1 679-1 690.
- [11] de Koning D J, Rattink A P, Harlizius B, van Arendonk J A M, Brascamp E W, Groenen M A M. Genome-wide scan for body composition in pigs reveals important role of imprinting. *PNAS*, 2000, 97:7 947-7 950.
- [12] Knott S A, Marklund L, Haley C S, Andersson K, Davies W, Ellegren H, Fredholm M, Hansson I, Hoyheim B, Lundström K, Moller M, Andersson L. Multiple marker mapping of quantitative trait loci in a cross between outbred wild boar and Large White pigs. *Genetics*, 1998, 149:1 069-1 080.
- [13] Rothschild M F, Plastow G S. Advances in pig genomics and industry applications. *AgBiotechNet*, 1999, 1:1-8.
- [14] 萨姆布鲁克 J, 弗里奇 E F, 曼尼阿蒂斯 T. 分子克隆实验指南(第二版). 北京:科学出版社, 1993.
- Sambrook J, Fritsch E F, Maniatis T. *Molecular Cloning*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989.
- [15] Robic A, Parrou J L, Yerle M, Coureau A, Dalens M, Milan D, Gellin J. Pig microsatellites isolated from cosmids revealing polymorphism and localized on chromosomes. *Animal Genetics*, 1995, 26:1-6.
- [16] Zhao F, Ambady S, Ponce de Leon F A, Miller L M, Lunney J K, Grimm D R, Schook L B, Louis C F. Microsatellite markers from a microdissected swine chromosome 6 genomic library. *Animal Genetics*, 1999, 30:251-255.
- [17] Ambady S, Mendiola J R, Louis C F, Janzen M A, Schook L B, Buoen L, Lunney J K, Grimm D R, Ponce de Leon F A, Leon F A P de. Development and use of a microdissected swine chromosome 6 DNA library. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 1997, 76:27-33.
- [18] Haley C S, Knott S A, Eisen J M. Mapping quantitative trait loci in a crosses between outbred lines using flanking markers. *Heredity*, 1994, 69:315-324.
- [19] Falconer D S, Mackay T F C. *Introduction to quantitative genetics*. 4th edition. Longman, Harlow, UK, 1996.
- [20] Óvilo C, Pérez-Enciso M, Barragan C, Rodríguez C, Oliver M A, Toro M A, Noguera J L. A QTL for intramuscular fat and backfat thickness is located on porcine chromosome 6. *Mammalian Genome*, 2000, 11:344-346.
- [21] Malek M, Dekkers J C M, Lee H K, Baas T J, Rothschild M F. A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. I. Growth and body composition. *Mammalian Genome*, 2001, 12:630-636.
- [22] Paszek A A, Wilkie P J, Flickinger G H, Rohrer G A, Alexander L J, Beattie C W, Schook L B. Interval mapping of growth in divergent swine cross. *Mammalian Genome*, 1999, 10: 117-122.
- [23] Su Y H, Xiong Y Z, Zhang Q, Jiang S W, Lei M G, YU L, Zheng R, Deng C Y. Detection of quantitative trait loci for growth in Large White × Meishan intercross. *Acta Genetica Sinica*, 2002, 29:607-611.
- [24] Lee H K, Lee S S, Cheong I J, Kim T H, Park E Y, Cho B W, Jeon G J. Detection of imprinted quantitative trait loci affecting growth and meat quality in Korean native pigs. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France, 2002, 32:781-784.

(责任编辑 林鉴非)