

猪 4、8 和 13 染色体上肉质性状的 QTL 定位

张敬虎^{1,2}, 熊远著^{1*}, 左 波¹, 雷明刚¹, 蒋思文¹,

李凤娥¹, 郑 嵘¹, 李家连¹, 钱辉跃¹

(1. 华中农业大学畜牧兽医学院 农业部猪遗传与改良重点实验室, 武汉 430070;

2. 漳州师范学院生物科学与技术系, 漳州 363000)

摘 要: 214 头猪(180 头 F₂ 个体)组成的资源家系中, 在猪的第 4、8 和 13 染色体上共选取 23 个微卫星标记, 对 11 种肉质性状做了 QTL 定位, 这些肉质性状包括: 背最长肌肌内脂肪率(IMF)、背最长肌含水量(WM)、背最长肌系水力(WHC)、背最长肌失水率(DLR)、背最长肌 pH (pH1)、股二头肌 pH (pH2)、头半棘肌 pH (pH3)、背最长肌肉色值(MCV1)、股二头肌肉色值(MCV2)、背最长肌大理石纹评分(MMS1) 和股二头肌大理石纹评分(MMS2)。结果表明: 检测到 2 个染色体极显著水平的 QTL ($P \leq 0.01$), 它们是定位在 SSC13 上 55 cM 处的 IMF QTL, 和定位在 SSC4 上 10 cM 处的 WM QTL; 4 个染色体显著水平的 QTL ($P \leq 0.05$), 它们是 2 个 MCV2 QTL (SSC8 上 110 cM 处和 SSC13 上 70 cM 处)、1 个 MMS1 QTL (SSC8 上 185 cM 处) 和 1 个 MMS2 QTL (SSC8 上 185 cM 处)。上述 QTL 解释的表型变异从 0.16% (SSC8 上 MCV2 QTL) 到 17.84% (SSC8 上 MMS2 QTL)。

关键词: 猪; 数量性状位点(QTL); 肉质性状

中图分类号: S828.2

文献标识码: A

文章编号: 0336-6964(2007)10-1009-06

Mapping Quantitative Trait Loci Associated with Meat Quality Traits in a Pig Population on SSC 4, 8 and 13

ZHANG Jing-hu^{1,2}, XIONG Yuan-zhu^{1*}, ZUO Bo¹, LEI Ming-gang¹,

JIANG Si-wen¹, LI Feng-e¹, ZHENG Rong¹, LI Jia-lian¹, QIAN Hui-yue¹

(1. Key Laboratory of Swine Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture,

College of Animal Science and Veterinary Medicine, Huazhong Agricultural

University, Wuhan 430070, China; 2. Department of Biology Science & Technology,

Zhangzhou Normal College, Zhangzhou 363000, China)

Abstract: In this research, we have mapped 6 QTL for 11 meat quality traits, including intramuscular fat of *m. Longissimus dorsi* (IMF), water moisture in *m. Longissimus dorsi* (WM), water holding capacity of *m. Longissimus dorsi* (WHC), drip loss rate of *m. Longissimus dorsi* (DLR), meat pH of *m. Longissimus dorsi*, (pH1), meat pH of *m. Biceps femoris* (pH2), meat pH of *m. Semispinalis capitis* (pH3), meat color value of *m. Longissimus dorsi* (MCV1), meat color value of *m. Biceps femoris* (MCV2), meat marbling score of *m. Longissimus dorsi* (MMS1) and meat marbling score of *m. Biceps femoris* (MMS2), in a 214 pigs resource population including 180 F₂ individuals, using 23 microsatellite marker loci on SSC (*Sus scrofa* chromosome) 4, 8 and 13. The results indicated that two highly significant QTL ($P \leq 0.01$) for IMF (at 55 cM on SSC13) and WM (at 10 cM on SSC4) were detected, and 4 significant QTL ($P \leq 0.05$) for MCV2 (at 110 cM on SSC8 and at 70 cM on SSC13), MMS1 (at 185 cM on SSC8) and MMS2

收稿日期: 2006-10-08

基金项目: 国家“973”计划(2006CB102102); 国家自然科学基金(30500358)

作者简介: 张敬虎(1965-), 男, 湖北人, 博士, 主要从事动物分子遗传与育种研究, E-mail: jinghuzhang@163.com

* 通讯作者: 熊远著, E-mail: xiongyzh@public.wh.hb.cn, Tel: 86-27-87287390, Fax: 86-27-87394184

(at 185 cM on SSC8) were mapped. The phenotypic variances for which these QTL have accounted were range from 0.16% (QTL for MCV2) to 17.84% (QTL for MMS2).

Key words: pig; quantitative trait loci (QTL); meat quality traits

猪的肉质对于猪肉的生产和消费,有着重要的意义。在增加猪肉生产效率和瘦肉率的同时,改善猪肉品质受到普遍重视。利用微卫星标记剖析肉质性状的 QTL 位点,为猪肉肉质性状的育种选择提供新的技术支撑,是目前猪肉肉质性状遗传研究的重要内容。由于肌肉脂肪对肌肉的风味、多汁性及嫩度等肉质性状影响很大,所以是目前 QTL 定位研究中的一个热点。有关肌肉脂肪或大理石纹 QTL 定位研究,多种不同的群体定位研究的结果,表明在猪第 4、6、7 号染色体上存在相关 QTL 的证据较多,如在梅山×荷兰猪群中定位于 SSC4 和 SSC6^[1~3]、在伊比利亚×长白猪群体^[4,5] 和一个商品群体中^[6] 定位于 SSC6、梅×大群体^[7] 和梅×杜群体中^[8] 定位于 SSC7,还有本实验室在大白×梅山群体中,定位于 SSC4^[9]。也有在其它染色体上定位相关性状 QTL 的研究报道,如在巴克夏×约克夏杂交群体中,定位在 SSC1^[10]。对其它肉质性状的 QTL 定位研究,也有报道。如在巴克夏×约克夏猪群中,SSC5 和 SSC15 上的 2 个 QTL 对肌肉 pH 值有显著影响,而在 SSC12 和 SSC17 上分别检测到影响肉色的显著 QTL^[10];在伊比利亚×长白猪群体中,在 SSC3 上检测到了屠宰后 24 h pH 值的显著 QTL,

在 SSC4 和 SSC7 上检测到了血红色素和肌肉色值的 QTL^[5];而梅×杜群体中,在 SSC13 上检测到了影响肌肉水分的 QTL^[8]。

综合已有研究报道,肉质性状的 QTL 定位还存在一些定位的不足,如除在少数几条染色体上有些集中的定位外,在另外一些染色体如 SSC8 和 SSC13 上定位不多,尚有作进一步探索的必要。针对这一情况,本研究采用微卫星标记,对猪 SSC4、8 和 13 染色体上肉质性状的 QTL 做了定位研究。

1 材料和方法

1.1 群体和性状

资源家系由大梅杂交组建而成。祖代猪来自 3 头大白公猪和 8 头梅山母猪,从杂交 F₁ 代中随机选取 5 公 21 母,作为父母代,繁育出 180 头 F₂ 代试验猪群(86 头公猪和 94 头母猪,共 21 个家系)。F₂ 代试验猪群在设施条件相同的饲养猪舍中,以常规标准饲养,2003 年夏秋屠宰时测定肉质性状。依照熊远著等^[11] 关于种猪测定的原理和方法,测定相关的肉质性状,包括肌肉 pH 值、肌肉的失水率和系水力、肌肉色值、肌肉的大理石纹评分、肌肉脂肪率和含水量共 11 个肉质性状(见表 1)。

表 1 肉质性状统计分析 (n=176)

Table 1 Statistics for meat quality traits data (n=176)

性状 Traits	均值 ± 标准误 Mean ± SE	变异系数 CV	最大值 Max.	最小值 Min.
Intramuscular fat of <i>m. Longissimus dorsi</i> / %, IMF	3.754 ± 0.035	12.357	4.870	2.960
Water moisture in <i>m. Longissimus dorsi</i> / %, WM	73.708 ± 0.056	1.012	75.110	71.850
Water holding capacity of <i>m. Longissimus dorsi</i> / %, WHC	90.969 ± 0.178	2.602	93.100	73.740
Drip loss rate of <i>m. Longissimus dorsi</i> / %, DLR	6.512 ± 0.084	17.046	10.450	5.080
Meat pH of <i>m. Longissimus dorsi</i> , pH1	6.348 ± 0.027	1.112	6.640	5.830
Meat pH of <i>m. Biceps femoris</i> , pH2	6.414 ± 0.007	1.442	6.680	6.100
Meat pH of <i>m. Semispinalis capitis</i> , pH3	6.439 ± 0.006	1.308	6.640	6.150
Meat color value of <i>m. longissimus dorsi</i> , MCV1	18.923 ± 0.110	7.738	25.500	17.000
Meat color value of <i>m. biceps femoris</i> , MCV2	17.949 ± 0.051	3.791	20.000	16.500
Meat marbling score of <i>m. longissimus dorsi</i> , MMS1	3.565 ± 0.013	4.740	4.000	3.500
Meat marbling score of <i>m. biceps femoris</i> , MMS2	4.065 ± 0.013	4.157	4.500	4.000

1.2 微卫星标记和基因型分析

根据美国 USDA-MARC 公布的猪遗传连锁图谱,从猪 4、8、13 号染色体上选取 23 个微卫星标记(见表 2)。微卫星引物由美国农业部肉畜研究中心(USDA-MARC)提供。微卫星 PCR 在热循环仪

(PE-9600, USA)上完成。微卫星反应体系和 PCR 反应程序参见文献[12]。PCR 反应产物 8% PAGE 电泳, pBR322/*Msp* I Maker 为标准 DNA 对照, 银染显色。一个家系的 F_2 个体与其父母和祖代的基因型相对照读取基因型值, 避免非特异干扰。

表 2 23 个微卫星标记的位置

Table 2 Marker position of the 23 microsatellite in this research

微卫星 SSR	染色体 SSC	等位基因 Alleles	有信息减数分裂数 IM	本图谱位置 Map/cM	参考图谱位置 Map* /cM
sw489	4	3	230	0.0	8.0
sw835	4	4	316	25.6	27.1
sw2409	4	3	238	48.9	40.5
sw2454	4	2	44	69.1	51.2
s0023	4	4	265	87.5	68.0
sw1996	4	2	217	114.0	77.0
sw445	4	3	325	148.2	105.8
s0161	4	3	157	172.3	121.0
sw2410	8	3	172	0.0	-1.3
s0098	8	3	146	29.9	12.4
sw268	8	4	207	68.8	27.0
sw1037	8	4	258	102.4	44.5
sw1953	8	3	243	124.3	58.2
sw2160	8	3	266	139.8	80.1
sw1085	8	3	289	161.7	99.0
sw1980	8	4	232	197.3	126.1
sw1691	13	2	278	0.0	6.3
sw935	13	2	134	41.3	25.4
sw864	13	2	116	69.9	43.1
sw1495	13	3	232	94.9	58.0
sw520	13	3	133	123.4	74.4
sw2440	13	4	300	147.6	102.2
s0291	13	3	119	178.3	126.2

* 参考图谱位置见 <http://www.genome.iastate.edu/maps/>

IM=有信息减数分裂数 Informative Meioses, IM

1.3 统计分析方法

使用 CRIMAP 连锁图谱构建软件 (Version 2.4)^[13] 完成标记位点的连锁图谱构建。将个体基因型值以家系方式编成软件所需要的数据文件, 运行软件的 prepare、build、twopoint 等功能选项, 以 LOD 值大于等于 3 作为图谱构建的显著性阈值, 完成图谱的构建并计算出有信息减数分裂数。

QTL 区间作图用 QTL Express 软件在 Internet 网上直接运行 (<http://qtl.cap.ed.ac.uk/>) 并得到结果。采用最小二乘法线型模型回归分析实现对 QTL 位点的检测^[14], 置换试验 (permutation) 确定显著性阈值^[15]。此分析方法为 Knott 等^[16]、Ovilo 等^[4,5]、苏玉虹等^[17]、左波等^[12], 在其 QTL 定位研究中使用, 模型如下:

$$Y = \mu + sex + family + covariate + C_a a + C_d d + e$$

式中, Y : 性状的表型值; μ : 性状的最小二乘均值; $sex, family$: 影响性状的固定效应, 即性别效应和家系效应; $covariate$: 影响性状的校正变量, 肉质性状以屠宰时的日龄作为校正变量; a, d : 加性、显性效应, C_a, C_d : 加性、显性效应系数; e : 残差效应。

网络软件给出单 QTL 检测模型选项, 检测的结果包括检测目标性状 QTL 位置的厘摩 (cM) 数、QTL 的 F 检验值即 F 值、相应的似然比和 LOD 值、由完整模型 (Full) 得到的均方值、加性效应和显性效应值 (a 值和 d 值) 及它们的标准误、显示 QTL 所在图谱位置曲线图、给出显著水平 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$) 的 F 检验阈值。

QTL 的加性效应(a)定义为来自 A 系的 QTL 基因型和来自 B 系的 QTL 基因型差值的一半,即 $a = (QQ(A \text{ 系}) - qq(B \text{ 系})) / 2$, 这里的 A 系和 B 系分别是大白猪和梅山猪,所以加性效应(a)的值为正,表明来自 A 系的 QTL 等位基因效应,大于来自 B 系的 QTL 等位基因效应;另一方面,显性效应(d)定义为 QTL 杂合子基因型减去两纯合子基因型均数的差值,即 $d = Qq - 1/2(QQ + qq)$, 所以显性效应(d)的值为正,表明某 QTL 杂合子基因型值大于其纯合子均值。

依照 Ovilo 等^[4]提出的计算公式,可以估算 QTL 解释的 F_2 表型变异加性组分占总变异的百分比。其公式为: $h^2_Q = a^2 / 2\sigma^2_y$, 式中 h^2_Q 为加性效应解释表型变异占总表型变异的比, a^2 为加性效应方差, σ^2_y 为表型变异方差。

表 3 肉质性状 QTL 遗传效应和位点的研究结果

Table 3 Results of QTL positions and its genetic effects for meat quality traits

性状	染色体	定位位置	标记区间	F 值	加性效应	显性效应	表型变异%
Traits	SSC	Pos/cM	Marker interval	F-value	Additive effect	Dominant effect	Variance
IMF	4	10	sw489	5.10	-0.181 ± 0.070	-0.229 ± 0.119	Suggestive
	13	55	sw935~sw864	7.16**	-0.219 ± 0.074	-0.467 ± 0.162	13.04
WM	4	10	sw489~sw835	8.45**	0.332 ± 0.107	0.501 ± 0.182	12.50
WHC	13	25	sw1691~sw935	4.95	-0.136 ± 0.433	-2.910 ± 0.937	Suggestive
DLR	13	25	sw1691~sw935	4.96	0.123 ± 0.326	2.199 ± 0.705	Suggestive
MCV2	8	110	sw1037~sw1953	6.46*	0.036 ± 0.087	0.511 ± 0.144	0.16
	13	70	sw864	7.05*	0.280 ± 0.097	0.617 ± 0.214	9.76
MMS1	8	185	sw1085~sw1980	5.30*	-0.096 ± 0.029	-0.030 ± 0.052	17.81
MMS2	8	185	sw1085~sw1980	5.30*	-0.096 ± 0.029	-0.030 ± 0.052	17.84

*. $P < 0.05$; ** . $P < 0.01$

在 SSC13 的 sw935~sw864 标记区间,存在一个极显著水平的 IMF QTL ($P < 0.01$),其加性和显性效应均为负,加性效应解释表型变异的 13.04% (图 1 A)。同时,在 SSC4 上 sw489 位点,定位到影响 IMF 达建议水平的 QTL。肌肉水份相关性状的 QTL 定位结果表明,在 SSC4 的 sw489~sw835 标记位点,存在对 WM 有极显著影响的 QTL 位点 ($P < 0.01$) (图 1 B),该位点的加性和显性作用均为正,表明来自大白猪的等位基因和杂合子,均有利于增加肌肉水份,其中加性效应解释表型变异的 12.50%。在 SSC13 上,还检测到两个建议水平影响 WHC 和 DLR 的 QTL,均位于 sw1691~sw935 标记区间,这一位点的遗传作用,均导致降低系水力而增加失水率,其加性效应分别解释表型变异的 0.17% 和 0.25% (数值未列出),由于系水力和失水率

2 结果与分析

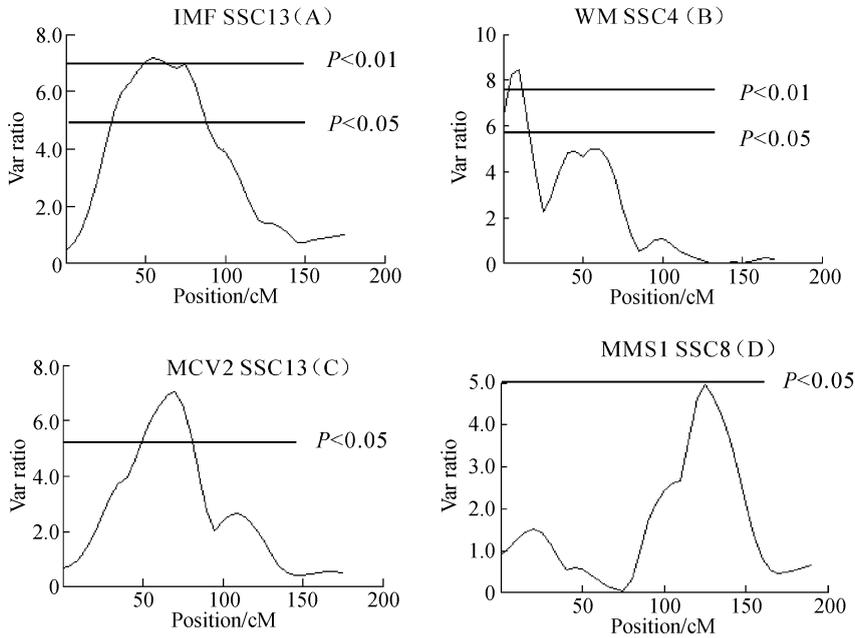
对肉质性状的描述统计分析结果见表 1。性状数据的统计分析表明, F_2 猪群的变异系数较大,这有利于性状 QTL 检测。

微卫星标记位点的连锁图谱构建结果见表 2。结果表明,微卫星标记位点的顺序与美国农业部 (USDA-MARS, <http://www.genome.iastate.edu/maps/pig>) 的综合图谱相同,但两者平均总长度和两位点间的平均长度,要比综合图谱大,这与以往苏玉虹等^[9]和左波等^[12]的研究结果是一致的。

肉质性状的 QTL 定位结果见表 3 和图 1。共检测到 6 个显著水平以上的 QTL,其中两个定位结果达染色体极显著水平;另有 3 个 QTL 达染色体建议水平。

性状的相关性,这两个 QTL,可能是同一个 QTL。

在 SSC8 和 SSC13 上,分别检测到两个显著影响 MCV2 的 QTL ($P < 0.05$),它们分别位于 sw1037~sw1953 标记区间和 sw864 标记位点(图 1 C 示 SSC13 上 MCV2 QTL),这两个 QTL 位点,对 MCV2 的加性和显性效应均为正,即来自大白猪的等位基因和杂合子,均有利于肌肉色值,加性作用分别解释表型变异的 0.16% 和 9.76%。在 SSC8 上,检测到两个显著影响 MMS1 和 MMS2 的 QTL ($P < 0.05$),均在 sw1085~sw1980 标记区间(图 1 D 示 SSC8 上 MMS1 QTL),这两个位点对 MMS1 和 MMS2 的遗传效应,加性和显性作用均为负,即来自大白猪等位基因和杂合子,减少肌肉大理石纹评分,分别解释 MMS1 和 MMS2 表型变异的 17.81% 和 17.84%。由于同一个体肌肉的大理石纹评分是



(A). 定位在 SSC13 的 IMF QTL; (B). 定位在 SSC4 的 WM QTL; (C). 定位在 SSC13 的 MCV2 QTL; (D). 定位在 SSC8 的 MMS1 QTL。横轴表示在图谱上的相对位置,纵轴表示 F 值

(A). IMF on SSC13; (B). WM on SSC4; (C). MCV2 on SCC13; (D). MMS1 on SSC8. The abscissa indicates the relative position or the linkage map. The ordinate represents the F -ratio

图 1 肉质性状 QTL 定位的部分结果

Fig. 1 Partial QTL mapping results of meat quality traits

一致的,上述两个性状在 SSC8 上的 QTL 位点,可能是同一位点。本研究没有检测到影响肌肉 pH 的 QTL 位点。

3 讨论与小结

3.1 关于肌内脂肪和水份性状的 QTL 定位

本研究中,在 SSC13 的 sw935~sw864 标记区间,检测到染色体极显著水平影响 IMF 的 QTL ($P < 0.01$),在 SSC13 上定位到 IMF QTL 的研究未见报道。在 SSC4 定位到 IMF QTL 的报道,见于 De Koning 等定位到 65 cM 处^[1]、Rattink 等定位到 69.6 cM 处^[3]、苏玉虹(定位到 112 cM 处,达到染色体极显著水平)^[9]和 Gerbens 等定位到 56 cM 处脂肪酸结合蛋白基因附近达显著水平 QTL^[18]。本研究在 SSC4 上检测到建议水平的 IMF QTL ($F = 5.1$),位于 sw489 标记位点(10 cM 处),与前者的位置都有差距。

对于水份相关性状的 QTL 定位结果,有报道表明,WM QTL 位于 SSC2、SSC6 和 SSC7^[9]以及 SSC3^[12],但在本研究中没有检测到。本研究在

SSC4 的 sw489~sw835 标记位点,检测到对 WM 有极显著影响的 QTL 位点 ($P < 0.01$),在其它研究中没有提到,可能是新定位到的 QTL。关于 MHC QTL 研究的报道,Malek 等在 SSC13 的 43 cM 处,定位到 QTL^[10],与本研究相近,本研究定位在 sw1691~sw935 标记区间,有可能与报道的是同一个 QTL。但定位的 QTL 遗传效应方向相反,可能是由于不同群体的等位基因不同的缘故。在 SSC13 上,还检测到显著影响 DLR 的 QTL,也位于 sw1691~sw935 标记区间,对于这个 QTL,未见同类报道。但这一位点的遗传作用,对 MHC 和 DLR 的加性和显性效应方向相反,由于系水力和失水率性状的相关性,这两个性状的 QTL,也可能是同一个 QTL。

3.2 关于肌肉 pH、肉色和大理石纹性状的 QTL 定位结果

本研究没有检测到肌肉 pH 有关 QTL。对 MCV QTL 定位研究的报道,见于 Oviló 等在 SSC8 上 70~99 cM 区间^[5]和 Beeckmann 等在 46.3~56.1 cM 区间^[19]、都定位到 MCV 的 QTL,其中,前

者的定位位点与本研究定位在 sw1037~sw1953 标记区间的位点很近,对本研究定位的 QTL 有支持意义。De Koning 等在 SSC13 的 70.1~79.3 cM 区间定位到影响 MCV 的 QTL^[20],此位点与本研究定位在 sw864 的位点是一致的。有报道在 SSC4 存在影响肌肉色值的 QTL^[5],但本研究没有检测到。

关于肌肉大理石纹评分 QTL 有关的研究报道,见于 Malek 等在 SSC8 的 40 cM 处定位到相关 QTL^[10],其位置与本研究定位在 sw1085~sw1980 标记区间的位置有一定的差距,其效应与本研究的效应也不相同,可能是与本研究的 QTL 不同的 QTL。

通过猪肉品质性状 QTL 定位分析,进一步认识猪肉品质性状的分子遗传基础,揭示数量性状遗传的内在本质,有利于后续研究中通过比较基因组学和生物信息学克隆分析数量性状新功能基因,并进一步将标记辅助选择育种策略,应用于猪的育种实践。

致谢:感谢美国肉畜研究中心(USDA-MARC)提供微卫星引物。感谢美国耶鲁大学(Rutgers University)的 Tara Matise 博士和 Chunsheng He 博士给予 Crimap 软件的帮助,感谢中国农业大学张沉教授和张勤教授的支持和帮助。同时感谢农业部猪遗传与改良重点实验室和畜牧工程中心老师和同学对本研究的帮助和支持。

参考文献:

[1] De Koning D J, Janss L L G, Rattink A P, *et al.* Detection of quantitative trait loci for backfat thickness and intramuscular fat content in pigs [J]. *Genetics*, 1999, 152;1 679~1 690.

[2] De Koning D J, Rattink A P, Harlizius B, *et al.* Genome-wide scan for body composition in pigs reveals important role of imprinting [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2000, 97;7 947~7 950.

[3] Rattink A P, de Koning D J, Faivre M, *et al.* Fine mapping and imprinting analysis for fatness trait QTLs in pigs [J]. *Mammalian Genome*, 2000, 11;656~661.

[4] Ovilo C, Perez-Enciso M, Barragan C, *et al.* QTL for intramuscular fat and backfat thickness is located on porcine chromosome 6 [J]. *Mammalian Genome*, 2000, 11;344~346.

[5] Ovilo C, Clop A, Noguera J L, *et al.* Quantitative trait locus mapping for meat quality traits in an Iberian x Landrace F₂ pig population [J]. *Journal of Animal Science*, 2002, 80;2 801~2 808.

[6] Grindflek E, Szyda J, Liu Z, *et al.* Detection of quantitative trait loci for meat quality in a commercial slaughterpig cross [J]. *Mammalian Genome*, 2001, 12;299~304.

[7] Bidanel J P, Rothschild M. Current status of quanti-

tative trait locus mapping in pigs [J]. *Pig News and Information*, 2002, 23(2):39N~54N.

- [8] Sato S, Oyamada Y, Atsugi K, *et al.* Quantitative trait loci analysis for growth and carcass traits in a Meishan×Duroc F₂ resource population [J]. *Journal of Animal Science*, 2003, 81;2 938~2 949.
- [9] 苏玉虹,熊远著,蒋思文,等. 大白×梅山杂交组合肉质性状的数量性状位点定位分析[J]. *遗传学报*, 2004, 31(2):132~136.
- [10] Malek M, Dekkers J C, Lee H K, *et al.* A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. II. Growth and body composition [J]. *Mammalian Genome*, 2001, 12(8):637~645.
- [11] 熊远著,邓昌彦. 种猪测定原理及方法 [M]. 北京:中国农业出版社,1999. 57~118.
- [12] 左波,熊远著,苏玉虹,等. 利用 24 个微卫星进行猪数量性状座位定位及其遗传效应分析 [J]. *畜牧兽医学报*, 2003, 34:139~146.
- [13] Green P, Falls K, Crooks S. Documentation for CRI-MAP, Version 2. 4. Washington University, School of Medicine, St. Louis, Mo, 1990.
- [14] 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;1 195~1 207.
- [15] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping [J]. *Genetics*, 1994, 138;963~971.
- [16] Knott S A, Marklund L, Haley C S, *et al.* Multiple marker mapping of quantitative trait loci in an outbred cross between wild boar and Large White pigs [J]. *Genetics*, 1998, 149;1 069~1 080.
- [17] Su Y H, Xiong Y Z, Zhang Q, *et al.* Mapping quantitative trait loci for fat deposition in carcass in pigs [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2002, 29; 681~684.
- [18] Gerbens F, Verburg F J, Van Moerkerk H T, *et al.* Associations of heart and adipocyte fatty acid-binding protein gene expression with intramuscular fat content in pigs [J]. *Journal of Animal Science*, 2001, 79 (2):347~354.
- [19] Beeckmann P, Moser G, Bartenschlager H, *et al.* Linkage and QTL mapping for Sus scrofa chromosome 8 [J]. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 2003, 120(1):66~73.
- [20] De Koning D J, Harlizius B, Rattink A P, *et al.* Detection and characterization of quantitative trait loci for meat quality traits in pigs [J]. *Journal of Animal Science*, 2001, 79;2 812~2 819.