

鸡肝重和颜色的全基因组连锁分析

孙艳发^{1,2}, 赵桂苹², 刘冉冉², 郑麦青², 刘丽², 李鹏², 文杰^{2*}

(1. 龙岩学院生命科学学院, 龙岩 364012; 2. 中国农业科学院北京畜牧兽医研究所, 北京 100193)

摘要: 旨在揭示鸡肝重和颜色的遗传基础和分子机制, 本研究以中国农业科学院(CAAS)鸡 F2 资源群体和遗传图谱为基础, 测定 300 只 F2 代个体 93 日龄的肝重、肝率以及肝颜色亮度值(L*)、红度值(a*)、黄度值(b*), 进行这些性状的全基因组连锁分析。结果表明, 本研究共检测到影响肝重和颜色 5 个性状的 11 个 QTLs, 解释了这些性状 3.39%~6.43% 的表型变异; 在 GGA5 上 22 cM、GGA12 上 56 cM 和 GGA15 上 1 cM 共检测到影响肝重和肝率 3 个 QTLs; 在 6 条染色体上共检测到 8 个影响肝颜色的 QTLs。其中 GGA15 上的 2 个 QTLs, 14 cM 区间(16~30 cM)影响鸡肝 L* 和 b*; GGA1 上的 2 个 QTLs, 6 cM 区间(81~87 cM)影响肝颜色 a* 和 b*。这些 QTLs 的发现为鸡肝重和颜色的精细定位和分子标记辅助选择奠定基础。

关键词: 鸡; 肝重; 肝颜色; 全基因连锁分析

中图分类号: S831.2

文献标志码: A

文章编号: 0366-6964(2015)11-2104-07

Genome-wide Linkage Analysis for Liver Weight and Color in Chicken

SUN Yan-fa^{1,2}, ZHAO Gui-ping², LIU Ran-ran², ZHENG Mai-qing², LIU Li², LI Peng², WEN Jie^{2*}

(1. College of Life Science, Longyan University, Longyan 364012, China;

2. Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: To reveal the genetic basis and molecular mechanism of liver weight and color in chicken, 5 traits, including liver weight, percentage of liver weight to carcass weight and liver color (lightness L*, redness a* and yellowness b*) were measured from 300 93-day-old F2 generation chickens from Chinese Academy of Agricultural Sciences(CAAS) chicken F2 resource population. Genome-wide linkage analysis for the liver weight and color traits were performed on the basis of the CAAS chicken F2 resource population and genetic linkage map. The results of the present study showed that 11 quantitative trait loci(QTLs) for 5 traits were found, which explained 3.39%-6.43% of the phenotypic variation. A total of 3 QTLs on 3 chicken(*Gallus gallus*) chromosomes, at 22 cM on chicken chromosome 5(GGA5), 56 cM on GGA12 and 1 cM on GGA15, for liver weight and the percentage of liver weight to carcass weight were identified. A total of 8 QTLs for liver color were found on 6 chicken chromosomes. Two interesting QTL regions for liver color were found, one region spanned 14 cM(16-30 cM) on GGA15 containing 2 QTLs for the chicken liver L* and b*, and the other region spanned 6 cM(81-87 cM) on GGA1 containing 2 QTLs for the chicken liver a* and b*. The present study provides the basis for further fine mapping and molecular marker-assisted selection for liver weight and color traits in chicken.

Key words: chicken; liver weight; liver color; genome-wide linkage analysis

肝作为家禽代谢、免疫的重要器官,参与蛋白质、碳水化合物、脂肪代谢等各种生理生化反应^[1]。肝的形态特征如重量和颜色,与其功能存在着密切的联系。肝重与体重^[2-3]、肥胖程度^[4]等密切相关。家禽患脂肪肝综合征^[5]、日粮营养物质缺乏^[6]以及禁食^[7]等因素都会引起肝颜色改变。肝重和颜色也受遗传因素的影响^[8-9]。因此,揭示家禽肝重和颜色的遗传基础对于研究其形态和功能的关系具有重要的意义。研究人员将影响肝重的 19 个数量性状基因位点(Quantitative trait loci, QTLs)分别定位在鸡的 14 条染色体上,包括 1~4、6~8、10、12、15、18、21、24 和 Z 染色体^[10-16]。影响肝率的 10 个 QTLs 分布在鸡的 8 条染色体上,包括 1、4~7、9、10 和 26 号染色体^[13]。D. Wright 等使用白来航和红色原鸡 F2 杂交群体和两种模型将影响肝颜色的 QTL 分别定位在鸡 4 号染色体 222 和 225 cM 处^[12]。上述研究使用微卫星标记通过连锁分析或使用单基因关联分析获得影响鸡肝重和颜色的 QTLs,不能全面解析这些性状的遗传基础。

因此,本研究以先前构建的中国农业科学院(CAAS)鸡 F2 资源群体和遗传连锁图谱为基础,通过对鸡肝重和颜色进行全基因组连锁分析,鉴定影响它们的 QTLs 或功能基因,为进一步解析鸡肝形态结构特征的分子机制奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验群体

本研究使用由中国农业科学院北京畜牧兽医研究所家禽遗传育种研究室建立的 CAAS 鸡 F2 资源群体^[17-19]进行肝重和颜色的全基因组连锁分析。该群体亲本为中国地方鸡品种北京油鸡和美国科宝公司白羽肉鸡。北京油鸡和科宝肉鸡按照公母比 1:3,正反交配产生两组 F1 代,每组 F1 代群体内避免半同胞横交,产生 F2 代。CAAS 鸡 F2 群体各世代保持相同的营养水平和管理方式,饲养于中国农业科学院北京畜牧兽医研究所北京油鸡保种鸡场^[17-19]。

1.2 遗传图谱

本研究使用 Y. Sun 等构建的 CASS 鸡 F2 遗传连锁图谱^[18]。三代个体翅静脉进行采血,ACD(柠檬酸钠 1.32%(M/V),柠檬酸 0.48%(M/V)和葡萄糖 1.47%(M/V))抗凝,血液样本-20℃保存,用于基因组 DNA 的提取。使用常规的酚-氯仿

法提取血液中的基因组 DNA(gDNA),溶于 TE 溶液中,将质量合格的样品稀释至 50~75 ng·μL⁻¹,送加拿大 DNA LandMarks 公司,使用 Illumina 公司的鸡 60 K SNP 分型芯片进行基因分型。SNP 分型结果进行质量控制后,剩余 42 585 个 SNPs 用于遗传图谱的构建。遗传连锁图谱使用 CRI-MAP(2.503a, run in a 64-bit Unix system)软件,利用 CAAS 鸡 F2 资源群体中的 6 个正交家系中的 19 个半同胞家系(其中 F0 代有 6 只北京油鸡公鸡和 12 只科宝肉鸡母鸡, F1 代有 5 只公鸡和 20 只母鸡, F2 代包括 148 公鸡和 152 只母鸡)和 42 585 个 SNPs 进行构建,方法详见参考文献^[19-20]。构建后遗传连锁图谱总长度为 3 040.8 cM,重组率为 2.9 cM·Mb⁻¹^[21]。

1.3 性状测定

本研究测定了 CAAS 资源群体 F2 代 300 只鸡的肝表型性状,包括公鸡 148 只,母鸡 152 只。93 日龄时对 F2 代个体进行屠宰,取出肝,称取肝重(Liver weight, LiW),并以胴体重为标准计算肝率(Percentage of liver weight to carcass weight, LiP)。肝表面颜色采用 CIELAB 体系进行测定。测定时,每个肝样本选取 2 个区域,测定不同区域的亮度(L*)、红色(a*)和黄色(b*)值,最后求平均值。

1.4 统计分析

使用 SAS8.0 统计软件(SAS Institute Inc., Cary, N. C., USA)中的 MEANS 过程对性状表型数据进行描述性统计分析,使用 CORR 过程进行性状间的相关性分析。为了消除连锁不平衡造成的样本遗传相关估计的偏差,利用 Plink V1.07 软件^[22]筛选出 6 518 个独立的 SNPs 用于连锁分析^[21]。利用 web 基础的 GridQTL 软件^[23]进行性状和独立 SNPs 标记全基因组连锁分析。选用最小二乘回归模型使用 10 000 次迭代运算检测 5%和 1%染色体显著性的 QTL^[24]。所用模型:

$$Y = \mu + family + batch + sex + (body\ weight) + C_a a + C_d d + e$$

其中, Y 为性状的表型值; μ 为性状的最小二乘均值; family、batch、sex 为影响性状的固定效应,即家系效应、批次效应和性别效应; body weight 为影响性状的协变量,分析肝重时,以胴体重为协变量; a 和 d 为加性效应和显性效应, C_a 和 C_d 为加性效应和显性效应系数; e 为残差效应。

2 结果

2.1 表型性状的描述性统计

肝重和颜色的描述性统计以及性状间的相关性分析见表 1 和表 2。由表 1 可知,肝重和肝颜色 5 个性状的变异比较大,它们的变异系数为 10.77%~

32.46%。由表 2 可知,肝重和肝率之间呈高度正相关(相关系数 $r^2 = 0.61, P < 0.001$),与肝表面颜色 a^* 之间呈低度正相关(相关系数 $r^2 = 0.13, P < 0.05$)。肝表面颜色 L^* 与 a^* 之间呈低度正相关($r^2 = 0.17, P < 0.01$),与 b^* 之间呈中度正相关($r^2 = 0.57, P < 0.001$)。

表 1 肝重和颜色的描述性统计

Table 1 Descriptive statistics of liver weight and color

性状 Trait	例数 N	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数/% C. V.	最小值 Min	最大值 Max
肝重/g Liver weight	282	44.88	10.04	22.37	23.20	71.33
肝率/% Liver percentage	282	2.07	0.67	32.46	1.30	4.49
亮度值 L^* Brightness	245	34.37	3.70	10.77	26.56	46.89
红度值 a^* Redness	241	15.11	2.33	15.39	9.48	20.68
黄度值 b^* Yellowness	244	8.08	2.56	31.62	2.21	15.27

表 2 肝重和颜色性状间的相关性

Table 2 Correlation between liver weight and color

	肝重/g Liver weight	肝率/% Liver percentage	亮度值 L^* Brightness	红度值 a^* Redness	黄度值 b^* Yellowness
肝重/g Liver weight	1				
肝率/% Liver percentage	0.61***	1			
亮度值 L^* Brightness	-0.00	-0.09	1		
红度值 a^* Redness	0.13*	0.01	0.17**	1	
黄度值 b^* Yellowness	-0.12	0.00	0.57***	0.07	1

*. $P < 0.05$; **. $P < 0.01$; ***. $P < 0.001$

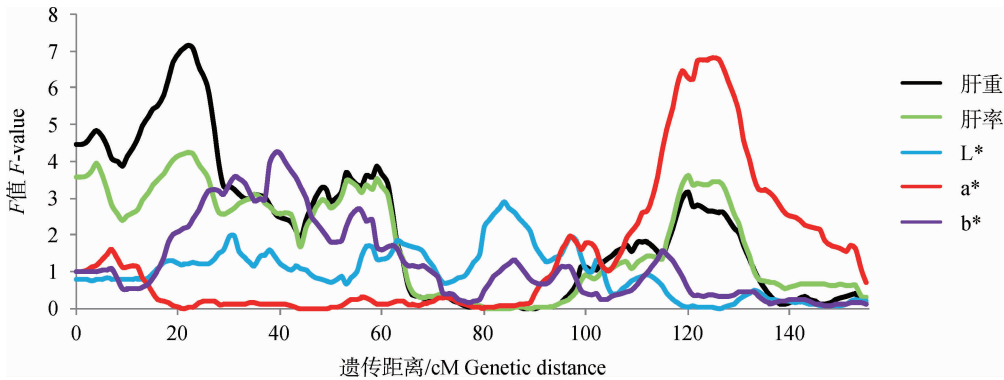


图 1 鸡 5 号染色体肝重和颜色的全基因组连锁分析图

Fig. 1 Plot of the genome-wide linkage analysis for the liver weight and color on GGA5 in chicken

2.2 鸡肝重和颜色的全基因组连锁分析

肝重和颜色的全基因组连锁分析结果见表 3 和

图 1(部分图省略)。由表 3 可知,共检测到影响肝重和颜色 5 个性状的 11 个 QTLs,这些 QTLs 解释

了 3.39%~6.43% 的表型变异。其中在 3 条染色体上共检测到 3 个影响肝重的 QTLs。影响肝重的 QTLs 位于鸡 5 号染色体(GGA5)22 cM 处(图 1), 达到 5% 染色体显著水平。在 GGA12 上 56 cM 处和 GGA25 上 1 cM 处, 检测到影响肝率的 2 个 QTLs, 分别达到 5% 和 1% 染色体显著水平。

本研究在 6 条染色体上共检测到 8 个影响肝颜色的 QTLs。影响肝颜色 L* 的 2 个 QTLs 达到 5% 染色体水平显著, 分别位于 GGA15 和 GGA28

上 30 cM 和 48 cM 处。影响肝颜色 a* 的 4 个 QTLs 分别位于 GGA1 上 87 cM、GGA5 上 125 cM (图 1)、GGA18 上 21 cM 处和 GGA26 上 4 cM 处。其中 GGA18 上 21 cM 处的 QTL 达到了 1% 染色体显著水平, 解释了 5.09% 的表型变异。影响肝 b* 的 2 个 QTL 分别位于 GGA1 和 GGA15 上 81 和 16 cM 处, 分别达到了 5% 和 1% 染色体显著水平, 解释了 6.35% 和 5.13% 的表型变异。

表 3 肝重和颜色的全基因组连锁分析

Table 3 Results of the genome-wide linkage analysis for the liver weight and color

性状 Trait	染色体 Chromosome	遗传距离/cM Position	置信区间/cM Confidence interval	F 值 F-ratio
肝重/g Liver weight	GGA5	22	3.0~128.0	7.17*
肝率/% Liver percentage	GGA12	56	8.0~62.0	5.88*
肝率/% Liver percentage	GGA25	1	0.0~58.0	7.36**
亮度值 L* Brightness	GGA15	30	5.0~53.0	5.23*
亮度值 L* Brightness	GGA28	48	1.0~48.0	5.13*
红度值 a* Redness	GGA1	87	86.0~401.0	8.94*
红度值 a* Redness	GGA5	125	7.0~130.0	6.84*
红度值 a* Redness	GGA18	21	10.0~48.0	7.19**
红度值 a* Redness	GGA26	4	1.0~47.0	5.91*
黄度值 b* Yellowness	GGA1	81	69.0~437.0	8.93*
黄度值 b* Yellowness	GGA15	16	2.0~42.0	7.32**

性状 Trait	染色体 Chromosome	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominance effect	PV/%
肝重/g Liver weight	GGA5	-2.99 ± 0.84	1.58 ± 1.25	4.37
肝率/% Liver percentage	GGA12	-0.09 ± 0.06	0.26 ± 0.08	3.46
肝率/% Liver percentage	GGA25	-0.16 ± 0.06	0.26 ± 0.09	4.48
亮度值 L* Brightness	GGA15	0.88 ± 0.33	0.92 ± 0.51	3.48
亮度值 L* Brightness	GGA28	-0.75 ± 0.32	-1.08 ± 0.50	3.39
红度值 a* Redness	GGA1	0.81 ± 0.21	-0.58 ± 0.29	6.43
红度值 a* Redness	GGA5	0.69 ± 0.20	-0.28 ± 0.30	4.83
红度值 a* Redness	GGA18	0.28 ± 0.19	1.03 ± 0.30	5.09
红度值 a* Redness	GGA26	-0.42 ± 0.20	-0.78 ± 0.31	4.08
黄度值 b* Yellowness	GGA1	0.83 ± 0.24	-0.87 ± 0.34	6.35
黄度值 b* Yellowness	GGA15	0.81 ± 0.22	-0.42 ± 0.35	5.13

*. 5% 染色体显著水平; **. 1% 染色体显著水平; PV. QTL 解释表型方差的百分比

*. 5% chromosome-wide significance; **. 1% chromosome-wide significance; PV. QTL explain the ratio of phenotypic variation

3 讨论

本研究中,CAAS鸡F2资源群体中5个肝重和颜色性状的变异比较大,变异系数为10.77%~31.62%,说明性状处于分离状态,有利于这些性状的QTLs定位。此外,肝重和肝率、肝重与肝颜色 a^* 、肝颜色 L^* 与 a^* 和 b^* 存在从低度到高度的正相关,说明这些性状间可能具有相同的遗传基础。

本研究共检测到3个影响鸡肝重的QTLs,其中1个影响肝重的QTL位于GGA5上22 cM处。通过AnimalQTLdb数据库^[25]检索发现,GGA5上并没有影响鸡肝重的QTLs,但在5号染色体22 cM附近发现多个影响鸡体重的QTLs^[26]。通过检索UCSC鸡基因组数据库发现,该QTL峰值处于人输入蛋白7(Importin 7, IPO7)基因所在的基因组位置。IPO7基因编码蛋白为大约20个潜在的Ran靶蛋白中的一员,该基因与人的高血压和血压密切相关^[27],未见该基因与肝重的功能研究。另外2个影响鸡肝率的QTLs分别位于鸡GGA12上56 cM处和GGA15上1 cM。在GGA12上25.9 cM处存在影响鸡肝重的QTL^[12],同时在44~65 cM范围内存在影响鸡体重的QTL^[28-29]。可见,GGA12上发现的这个QTL为影响鸡肝率的QTL。该QTL峰值位于人膜关联的鸟苷酸激酶WW和PDZ结构域包含蛋白1异构体(Membrane-associated guanylate kinase WW and PDZ domain-containing protein 1 isoform, MAGI1)基因所在的基因组位置。该基因编码蛋白在黏附连接的稳定性以及侵袭力和转移抑制方法具有重要作用,其与肝癌的诊断密切相关^[30]。本研究在GGA15上1 cM处发现影响鸡肝率的QTL与5~49 cM较大的范围内存在影响鸡肝重和体重的QTLs^[10,31]相距不远。本研究检测到的3个QTLs以及相关基因并未在先前的研究中有报告,它们可能是影响肝重和肝率的新的QTLs和候选基因。

先前的研究中只在4号染色体上发现了1个影响鸡肝颜色的QTL^[12]。本研究共发现8个新的影响肝颜色的QTLs。其中在GGA15上14 cM区间(16~30 cM)存在影响肝颜色 L^* 和 b^* 的2个QTLs。由于这2个QTLs距离比较近,而且表型性状间存在中等的正相关,因此,GGA15上14 cM区间为影响鸡肝颜色重要的QTL。GGA1上6 cM区间(81~87 cM)存在影响肝颜色 a^* 和 b^* 的

QTLs,这个QTL距离不远(94~118 cM)存在影响鸡肝重的QTL^[12],由于肝重与肝颜色 a^* 存在低度的正相关,所以这区间可能为影响鸡肝颜色重要的QTL区间。GGA5上影响鸡肝 a^* 的QTL位于125 cM处,该QTL与影响肝率的QTL约7 cM^[13],且位于影响鸡体重的QTL内^[32]。GGA18上21 cM处影响肝颜色 a^* 的QTL也位于影响鸡体重的QTLs内^[29,33]。由于鸡体重与肝重、肝重与 a^* 存在正相关,这些QTLs可能也影响鸡肝颜色。

4 结论

本研究共检测到影响肝重和颜色的5个性状的11个QTLs,解释了这些性状3.39%~6.43%的表型变异;在GGA5上22 cM、GGA12上56 cM和GGA15上1 cM共检测到影响肝重和肝率的3个QTLs;在6条染色体上共检测到8个影响肝颜色的QTLs。其中GGA15上的2个QTLs,14 cM区间(16~30 cM)影响鸡肝 L^* 和 b^* ;GGA1上的2个QTLs,6 cM区间(81~87 cM)影响肝颜色 a^* 和 b^* 。

参考文献(References):

- [1] 岳颖. 不同基因型肉仔鸡肝脏蛋白组学研究[D]. 北京:中国农业科学院,2013.
YUE Y. Proteomic analysis on different genotype broilers liver[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013. (in Chinese)
- [2] VAUTHEY J N, ABDALLA E K, DOHERTY D A, et al. Body surface area and body weight predict total liver volume in Western adults[J]. *Liver Transpl*, 2002, 8(3): 233-240.
- [3] TRUANT S, OBERLIN O, SERGENT G, et al. Remnant liver volume to body weight ratio $\geq 0.5\%$: a new cut-off to estimate postoperative risks after extended resection in noncirrhotic liver[J]. *J Am Coll Surg*, 2007, 204(1): 22-33.
- [4] 杨爱君, 崔雁, 叶卉初, 等. 营养性肥胖动物模型的建立[J]. 临床和实验医学杂志, 2005, 4(3): 156-157.
YANG A J, CUI Y, YE H C, et al. The establishment of the diet-induced obesity animal model[J]. *Journal of Clinical and Experimental Medicine*, 2005, 4(3): 156-157. (in Chinese)
- [5] 刘建国, 陈亮, 王宗元, 等. 鸡脂肪肝综合症病例主要内脏器官病理学观察[J]. 广东农业科学, 2010, 37(9): 156-157.
LIU J G, CHEN L, WANG Z Y, et al. Pathomorphol-

- ogy observation for fatty liver hemorrhagic syndrome in laying hens. [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2010, 37(9):156-157. (in Chinese)
- [6] 文杰, 王和民. 日粮烟酸水平对产蛋鸡生产性能及脂肪代谢的影响[J]. *营养学报*, 1993, 15(2):200-206.
- WEN J, WANG H M. Effect of niacin on egg production and lipid metabolism of laying hens[J]. *Acta Nutrimenta Sinica*, 1993, 15(2):200-206. (in Chinese)
- [7] TRAMPEL D, SELL J, AHN D, et al. Preharvest feed withdrawal affects liver lipid and liver color in broiler chickens[J]. *Poult Sci*, 2005, 84(1):137-142.
- [8] GJERDE B, GJEDREM T. Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout[J]. *Aquaculture*, 1984, 36(1):97-110.
- [9] DOUAIRE M, LE FUR N, EL KHADIR-MOUNIER C, et al. Identifying genes involved in the variability of genetic fatness in the growing chicken[J]. *Poult Sci*, 1992, 71(11):1911-1920.
- [10] NAVARRO P, VISSCHER P, KNOTT S, et al. Mapping of quantitative trait loci affecting organ weights and blood variables in a broiler layer cross [J]. *Br Poult Sci*, 2005, 46(4):430-442.
- [11] NONES K, LEDUR M, RUY D, et al. Mapping QTLs on chicken chromosome 1 for performance and carcass traits in a broiler \times layer cross [J]. *Anim Genet*, 2006, 37(2):95-100.
- [12] WRIGHT D, KERJE S, LUNDSTRÖM K, et al. Quantitative trait loci analysis of egg and meat production traits in a Red Jungle fowl \times White Leghorn cross[J]. *Anim Genet*, 2006, 37(6):529-534.
- [13] ZHOU H, DEEB N, EVOCK-CLOVER C, et al. Genome-wide linkage analysis to identify chromosomal regions affecting phenotypic traits in the chicken. II. Body composition[J]. *Poult Sci*, 2006, 85(10):1712-1721.
- [14] D'ANDRÉ HIRWA C, YAN W, WALLACE P, et al. Effects of the thyroid hormone responsive spot 14a gene on chicken growth and fat traits[J]. *Poult Sci*, 2010, 89(9):1981-1991.
- [15] HAN R, WEI Y, KANG X, et al. Novel SNPs in the PRDM16 gene and their associations with performance traits in chickens[J]. *Mol Biol Rep*, 2012, 39(3):3153-3160.
- [16] LI S, CHEN W, KANG X, et al. Distinct tissue expression profiles of chicken Lpin1- α/β isoforms and the effect of the variation on muscle fiber traits[J]. *Gene*, 2013, 515(2):281-290.
- [17] 孙艳发, 刘冉冉, 郑麦青, 等. 鸡胫长和胫围的全基因组关联分析[J]. *畜牧兽医学报*, 2013, 44(3):358-365.
- SUN Y F, LIU R R, ZHENG M Q, et al. Genome-wide association study for shank length and shank girth in chicken[J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2013, 44(3):358-365. (in Chinese)
- [18] SUN Y, ZHAO G, LIU R, et al. The identification of 14 new genes for meat quality traits in chicken using a genome-wide association study [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14(1):458.
- [19] GROENEN M A, WAHLBERG P, FOGLIO M, et al. A high-density SNP-based linkage map of the chicken genome reveals sequence features correlated with recombination rate[J]. *Genome Res*, 2009, 19(3):510-519.
- [20] ELFERINK M G, VAN AS P, VEENENDAAL T, et al. Regional differences in recombination hotspots between two chicken populations[J]. *BMC Genet*, 2010, 11:11.
- [21] SUN Y, LIU R, ZHAO G, et al. Genome-wide linkage analysis and association study identifies loci for polydactyly in chickens[J]. *G3: Genes Genomes Genetics*, 2014, 4(6):1167-1172.
- [22] PURCELL S, NEALE B, TODD-BROWN K, et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses [J]. *Am J Hum Genet*, 2007, 81(3):559-575.
- [23] SEATON G, HERNANDEZ J, GRUNCHEC J A, et al. GridQTL: a grid portal for QTL mapping of compute intensive datasets [C]. Belo Horizonte Brazil: Proceedings of the 8th world congress on genetics applied to livestock production 2006, 2006:13-18.
- [24] CHURCHILL G A, DOERGE R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping [J]. *Genetics*, 1994, 138(3):963-971.
- [25] HU Z L, FRITZ E R, REECY J M. Animal QTLdb: a livestock QTL database tool set for positional QTL information mining and beyond [J]. *Nucleic Acids Res*, 2007, 35(Database issue):604-609.
- [26] WANG S, HU X, WANG Z, et al. Quantitative trait loci associated with body weight and abdominal fat traits on chicken chromosomes 3, 5 and 7 [J]. *Genet Mol Res*, 2012, 11(11):956-965.
- [27] ADEYEMO A, GERRY N, CHEN G, et al. A ge-

- nome-wide association study of hypertension and blood pressure in African Americans[J]. *PLoS Genet*, 2009,5(7):e1000564.
- [28] MELISSA A, PATRICIA Y, DIANE E. Identification of quantitative trait loci associated with bone traits and body weight in an F2 resource population of chickens[J]. *Genet Sel Evol*, 2005,37:677-698.
- [29] AMBO M, MOURA A, LEDUR M, et al. Quantitative trait loci for performance traits in a broiler × layer cross[J]. *Anim Genet*, 2009,40(2):200-208.
- [30] ZHANG G, LIU T, WANG Z. Down regulation of MAGI1 associates with poor prognosis of hepatocellular carcinoma[J]. *J Invest Surg*, 2012,25(2):93-99.
- [31] PODISI B K, KNOTT S A, BURT D W, et al. Comparative analysis of quantitative trait loci for body weight, growth rate and growth curve parameters from 3 to 72 weeks of age in female chickens of a broiler-layer cross[J]. *BMC Genet*, 2013,14(1):22.
- [32] JACOBSSON L, PARK H B, WAHLBERG P, et al. Many QTLs with minor additive effects are associated with a large difference in growth between two selection lines in chickens[J]. *Genet Res*, 2005,86(2):115-125.
- [33] CARLBORG Ö, KERJE S, SCHÜTZ K, et al. A global search reveals epistatic interaction between QTL for early growth in the chicken[J]. *Genome Res*, 2003,13(3):413-421.

(编辑 郭云雁)