

鶏における増体性の QTL のマッピング

龍田 健* · 藤中邦則* · 山崎宗延*

要 約

「ひょうご味どり」の作出に用いた薩摩鶏雄の増体性に関する量的形質座 (QTL) 解析を行うため、薩摩鶏雄と白色レグホーン雌各 1 羽、これらから作られた F₁ の雄 2 羽と雌 10 羽及び F₁ 同士の交配によって得られた F₂ 雄 129 羽、雌 103 羽の計 246 羽を実験家系とした。F₂ は 3 回に分け孵化し、232 羽の 13 週齢時の体重を測定した。マイクロサテライトマーカー (マーカー) 244 個について、親世代に用いた薩摩鶏及び白色レグホーン各 1 羽の DNA 型判定を行い、有効であった 72 マーカーを用いて QTL 解析を行った。また、実験家系とは別に飼育した薩摩鶏雄 52 羽の 13 週齢時の体重を測定し、連鎖解析の結果 QTL と近かったマーカーの DNA 型判定を行い、アリアル (対立座位) と体重とを比較した。

- 1 F₂ の平均体重は雄雌とも各孵化回数間に有意差はなく、実験家系として有効であった。
- 2 型判定に用いた 244 のマーカーのうち利用できるものは 19 の常染色体上の 72 マーカーであった。薩摩鶏のヘテロ率は 37.2%、白色レグホーンは 39.9% であった。
- 3 QTL 解析の結果、13 週齢の体重は第 1 番染色体の 122.8cM において LOD スコア値 (連鎖の度合いを示す値、3 以上で有意な連鎖となる) が最も高い値を示し、その値は 5.16 であった。利用したマーカーの中でこの部分に近いマーカーは ADL19 及び ADL192 であった。
- 4 薩摩鶏雄 52 羽の ADL19 の DNA 型は 3 つのアリアルがあり、すべてホモ型であった。大半は 1 つのアリアルで占められていたが、アリアルにより体重に差がある傾向がみられた (P=0.062)。
- 5 ADL19 は増体性と連鎖していると思われる、これによるマーカーアシスト選抜の可能性が示唆された。

Genetic Mapping of the QTL Affect on Body Weight in Chickens

Ken TATSUDA, Kuninori FUJINAKA and Toshinobu YAMASAKI

Summary

An indigenous chicken line, Satsumadori, is characterized by slow growth and highly variable body weight. We have carried out linkage analysis on chicken growth traits using a resource population between a Satsumadori male and a White Leghorn female, comprising 232 F₂. We chose 72 microsatellite loci among 244 loci publicly available of 19 autosomal linkage groups, in terms of their utilities and locations.

- (1) There was no significant difference in body weight among the differently-hatched groups, so this family is suitable for linkage analysis.
- (2) 72 markers were available for linkage analysis in this family. Heterozygosity of Satsumadori was 37.2% and heterozygosity of White Leghorn was 39.9%.
- (3) A QTL affecting body weight at 13 weeks was mapped at 122.8 cM on chromosome 1 (LOD score = 5.16). The closest loci were ADL19 and ADL192.
- (4) In 52 Satsumadori males we found three alleles of ADL19, and allele associated body weight differences were observed at 13 weeks of age.
- (5) ADL19 will be applicable to marker-assisted selection for body weight in Satsumadori-crossed commercial populations.

キーワード: 鶏, QTL, マイクロサテライト, 発育

1999 年 8 月 30 日受理

* 中央農業技術センター

緒言

近年、家畜の経済形質や疾病に関する DNA 育種手法の研究が多くなされている。マイクロサテライトなどのマーカーが数多く開発され、連鎖地図へのマッピングが盛んに行われている^{2-14, 17, 19-22, 25-28}。また、実験家系を作りこれらのマーカーと形質や疾病との連鎖解析が進められている。Georges ら¹⁶)は乳牛において乳量に影響を及ぼす量的形質座(以下 QTL という)が第1, 第6, 第9, 第10及び第20番染色体にあるとし、Andersson ら¹⁾は豚の成長, 小腸長, 脂肪蓄積に影響を及ぼす QTL が第4番染色体にあるとしている。鶏については, Groenen ら¹⁸⁾はブロイラーの48日齢時の体重の QTL は第1番染色体にあるとし, van Kaam ら³¹⁾はブロイラーの飼料摂取量の QTL が第1番染色体にあるとし, Vallejo ら²⁹⁾はマレット病について, 4つの QTL があつたと報告している。

一方, 兵庫県の特産鶏「ひょうご味どり」は薩摩鶏雄と名古屋種雌との二元交配鶏「兵庫」に劣性白色プリマスロックを交配した三元交配鶏である。このうち薩摩鶏は日本の在来種であり, 増体のばらつきが大きい。このため, 「兵庫」及び「ひょうご味どり」の増体性において薩摩鶏と同様の傾向がみられる。「ひょうご味どり」の生産性向上を図るため, 薩摩鶏雄の増体性に関する QTL 解析を行った。

材料及び方法

1 供試鶏

薩摩鶏雄と白色レグホーン雌各1羽から作られた F₁ の雄2羽と雌10羽及び F₁ 同士の交配によって得られた F₂ 雄129羽, 雌103羽の計246羽を実験家系とした。

2 F₂ の飼育期間

- 1群 1996年11月6日から1997年2月5日までの91日間
- 2群 1996年11月27日から1997年2月26日までの91日間
- 3群 1996年12月17日から1997年3月19日までの91日間

3 飼育方法

F₂ は幼雛用ケージにおいて28日齢まで飼育した後, 育雛用ケージにおいて91日齢まで飼育した。給与飼料は28日齢までは種鶏幼雛用(CP19.0%, ME2, 900kcal/kg), 以降種鶏中大雛用(CP14.5%, ME2, 750kcal/kg)の市販飼料を不断給餌し, 点灯は行わなかった。

4 増体能力検定

各群の13週齢の体重を測定した。

5 薩摩鶏雄

実験家系とは別に, 薩摩鶏雄52羽を同様に飼育し, 13週齢時の体重を測定した。

6 DNA サンプル

実験家系の全246羽より個体ごとに採血し, それぞれそのうちの40 μ l を PBS (-)160 μ l で希釈し200 μ l としたのから QIAamp Blood Kit を用いて DNA を抽出した。平均 DNA 濃度は167 μ g/ml であり, すべて20 μ g/ml に調整した。

7 マイクロサテライトマーカー

Chicken Genome Project ホームページ (<http://poultry.mph.msu.edu/>) で公開されている244個のプライマー: Comprehensive Mapping Kit #1 (120 primer pairs)^{4, 6, 7, 10, 11, 20-22, 25} 及び Comprehensive Mapping Kit #2 (124 primer pairs)^{4, 6, 7, 10-12, 20-22, 25} を利用した。

8 PCR (Polymerase Chain Reactions)

PCR 反応液 16.5 μ l は, 20ng の DNA サンプル, 50mM の KCl, 10mM の Tris-HCl (pH 8.3), 1.5mM の MgCl₂, 200 μ M の4つの dNTPs, 0.5U の Ampli Taq Gold DNA polymerase, 5p mol のプライマーペアの組成で調整した。PCR 条件は, はじめに予備変性 95 $^{\circ}$ C/9分, 次に, 変性 94 $^{\circ}$ C/30秒, プライマーごとに設定したアニーリング(核酸を熱して1本鎖にした後徐々に冷却して再び2本鎖にすること)温度(43~60 $^{\circ}$ C)/1分を43サイクル行い, 最後に, 伸長 60 $^{\circ}$ C/10分で行った。

9 電気泳動及び DNA 型判定

プライマーは PCR 生成物の長さや蛍光色によっていくつかのグループに分けられた。電気泳動はポリアクリルアミドゲル(36cm)をシークエンサー(ABI 373S)に11時間かけ, Genescan 及び Genotyper のソフトウェアを用いて解析を行った。

10 QTL 解析

QTL 解析は MAPMAKER/QTL²³⁾ により行った。各染色体上のマーカーの位置及びマーカー間の距離はロスリン研究所ホームページ上の East Lancing¹⁵⁾ のマップ (<http://www.ri.bbsrc.ac.uk/cgi-bin/mapviewer?species=chicken>) を参照した。

結果

1 F₂ の体重

3回に分けて孵化させた F₂ の13週齢における体重と標準偏差を表1に示した。雌雄とも各群の間に有意差はなかった。雌雄間の体重差の補正は雄の体重の平均値を雌の体重の平均値で引いた値を雌の体重にプラスすることによって行った。補正後の体重の平均値は1,694g, 標準偏差は186, 最高値は2,217g, 最低値は820gであった。

2 マーカーの情報

薩摩鶏及び白色レグホーンにおけるマーカーの情報を図1に示した。利用した244のマーカーには蛍光色ないし

表1 F₂の13週齢における体重

性	羽数、体重 (g)	孵化 1	孵化 2	孵化 3	計
雄	羽 数	53	48	28	129
	体重平均値±標準偏差	1,682 ± 232	1,742 ± 165	1,634 ± 155	1,694 ± 197
	最高値	2,100	2,080	1,930	2,100
	最低値	820	1,350	1,310	820
雌	羽 数	43	23	37	103
	体重平均値±標準偏差	1,368 ± 212	1,308 ± 151	1,375 ± 135	1,357 ± 175
	最高値	1,880	1,600	1,620	1,880
	最低値	700	990	1,070	700
雌雄 (補正)	羽 数	96	71	65	232
	体重平均値±標準偏差	1,692 ± 222	1,710 ± 166	1,678 ± 148	1,694 ± 186
	最高値	2,217	2,080	1,957	2,217
	最低値	820	1,327	1,310	820

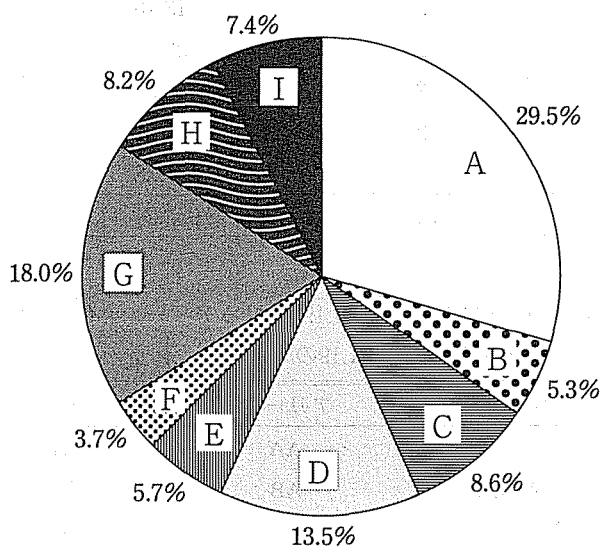


図1 マーカーの情報

各マーカー (A ~ I) の 244 マーカーに対する割合

- A: 薩摩鶏, 白色レグホーン及びF₂のDNA型が判明しQTL解析に利用したもの (72マーカー)
- B: 薩摩鶏, 白色レグホーン及びF₂のDNA型が判明したがQTL解析に利用しなかったもの (13)
- C: 薩摩鶏及び白色レグホーンのDNA型が判明したがF₂においてPCR増幅しなかったもの (21)
- D: 薩摩鶏及び白色レグホーンのDNA型が同じであったもの (33)
- E: 薩摩鶏においてPCR増幅しなかったもの (14)
- F: 白色レグホーンにおいてPCR増幅しなかったもの (9)
- G: 薩摩鶏及び白色レグホーンともPCR増幅しなかったもの (44)
- H: 蛍光色が付いていなかったもの (20)
- I: 蛍光色が付いておらずPCR温度が不明であったもの (18)

表2 QTL解析に利用したリンケージグループとマーカー

リンケージグループ	マーカーの数	ゲノムカバレッジ(cM)	平均間隔(cM)
第1染色体	13	394.80	30.37
第2染色体	9	460.04	51.12
第3染色体	5	287.13	57.43
第4染色体	5	111.62	22.32
第5染色体	6	167.24	27.87
第6染色体	4	44.99	11.25
第7染色体	2	112.89	56.45
第8染色体	4	50.13	12.53
E27	2	5.80	2.90
E29	3	29.65	9.88
E30	2	32.60	16.30
E31	2	79.96	39.98
E35	2	23.58	11.79
E36	2	118.37	59.19
E41	2	13.18	6.59
E46	2	22.77	11.39
E47	2	13.59	6.80
E48	2	14.52	7.26
E53	3	71.38	23.79
計	72	2,054.24	28.53

表3 F₂のADL19及びADL192におけるアリアルと体重の関係、
薩摩鶏雄52羽のADL19のアリアルと体重の関係

鶏	マーカー	アリアル	羽数	体重(g)
F ₂	ADL 19	AA	24	1,578 ^c
		AB	70	1,673 ^b
		BB	52	1,759 ^a
	ADL192	AA	109	1,652 ^b
		AB	54	1,736 ^a
		BB	10	1,792 ^a
薩摩 鶏雄 52羽	ADL 19	AA	39	1,802
		CC	9	1,658
		DD	4	1,915

同じ鶏及び同じマーカー内で異符号間に有意差あり (P < 0.01)

PCR温度が不明なものが38あった。PCRを行ったが増幅せず、薩摩鶏、白色レグホーン及び両者ともにDNA型が特定できなかったものがそれぞれ14、9及び44あった。PCRで増幅できたが薩摩鶏及び白色レグホーンのDNA型が同じものが33あった。これら計138マーカーは利用で

きないものとした。薩摩鶏のヘテロ率は37.2%、同じく白色レグホーンは39.9%であった。利用した206マーカーにはADL(Avian Disease and Oncology Laboratory, Michigan State University, East Lansing, MI)マーカー(149個)及びMCW(Microsatellite Chicken Wageningen,

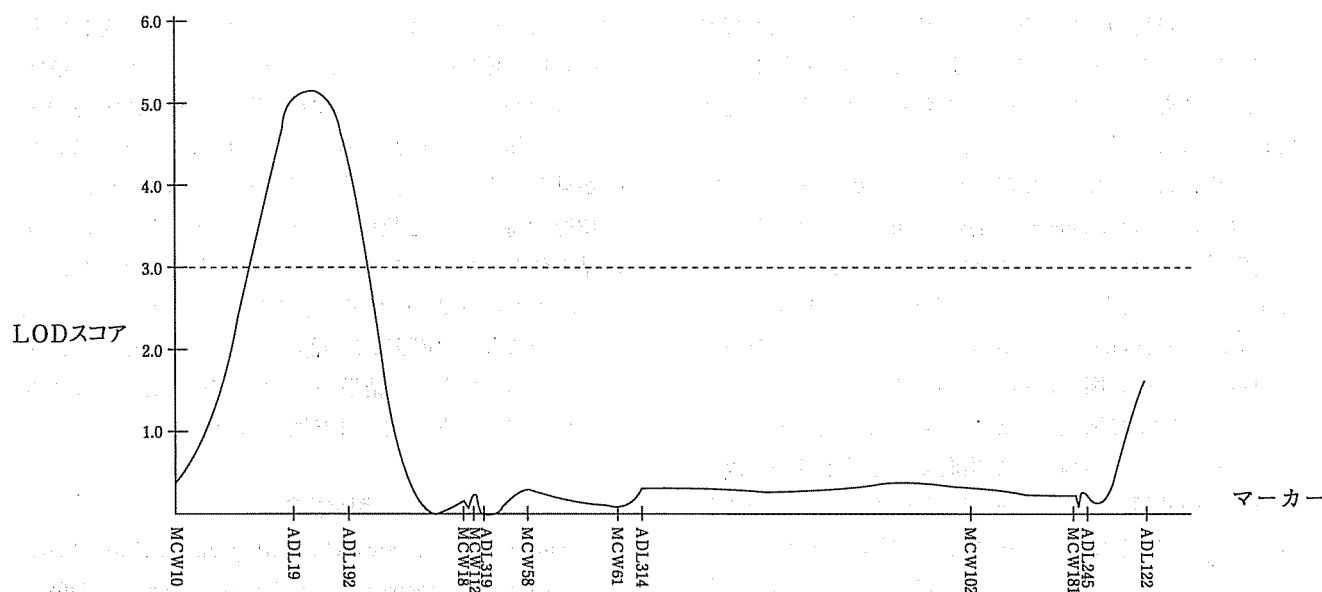


図2 第1染色体における LOD スコア値

The Netherlands) マーカー (57個) の2種類のマーカーがあった。両者を比較すると、206マーカーのうち薩摩鶏において利用できないと判断されたマーカーは、ADL マーカーでは35.6%であったのに対し MCW マーカーでは8.8%であった。白色レグホーンにおいては同様に ADL マーカーでは32.2%であり MCW マーカーでは8.8%であった。また、型判定ができたもののうちヘテロであったマーカーの割合は薩摩鶏32.3%、白色レグホーンは38.6%であり MCW マーカーにおいては同じく46.2%、42.3%であった。利用可能であると判断された106のマーカーの中には F₂ で PCR ができなかったなどの理由で21のマーカーが利用できないことが判明した。また、リンケージグループに1つしかマーカーがない場合このマーカーは使用しなかった。全く同じ位置に表示された複数のマーカーがあった場合、1つのみを解析に用いた。このため最終的には19のリンケージグループの72マーカーを用いて QTL 解析を行った (表2)。

3 QTL 解析

F₂ の DNA 型と13週齢における体重との連鎖解析の結果、1つの QTL が見つけられた。第1番染色体の ADL19 と ADL192の間23.5cM で ADL19から6.0cM の位置 (第1番染色体の122.8cM の位置) において LOD スコア値が最も高い値を示した。LOD スコア値は5.16で、利用したマーカーの中でこの部分に近いマーカーは ADL19及び ADL192であった (図2)。

4 ADL19及び ADL192のアリールによる体重への効果、薩摩鶏雄52羽の ADL19のアリールによる体重への効果

F₂ の ADL19及び ADL192のアリールと体重との関係を表3に示した。ADL19は薩摩鶏が AA 型、白色レグホーンが BB 型であった。BB 型が AA 型及び AB 型に対して、AB 型が AA 型に対して有意に重かった ($P < 0.01$)。ADL192は薩摩鶏が AA 型、白色レグホーンが AB 型であった。AB 型及び BB 型が AA 型に対して有意に重かった ($P < 0.01$)。実験家系とは別に飼育した薩摩鶏雄52羽の13週齢時の体重と QTL と最も近かった ADL19のアリールとの関係を表3に示した。ADL192については多型は見られず、すべて同一のホモ型であった。ADL19は3つのアリールがあり、すべてホモ型であった (AA 型、CC 型、DD 型)。大半は1つのアリールで占められていたが、アリールにより体重に差がある傾向がみられ ($P=0.062$)、DD 型が AA 型及び CC 型に対して、AA 型が CC 型に対して重かった。

考 察

QTL 解析においては目的とする形質の環境要因による影響をできる限り抑えることが重要であるが、解析に用いる家系の個体数は一般に数百以上と多い。このため、一組の親から F₂ を作る場合など全個体を一度に管理することはできず、何度かに分けて飼育しなければならない。このとき、飼育場所、季節等の環境要因が形質に影響を及ぼすことがあり、飼育に必要な面積が広く、世代交代の長い大家畜ほどその影響を受けやすい。その点で、鶏は短期間で多くの家系を作ることができ、同じ条件で管理しやすく連鎖解析に有利である。Crooijmans¹²⁾らは鶏は世代が短く大きな全兄弟家系を作りやすいため、

マッピング技術のための優秀なモデルになると述べており、Vallejoら²⁹⁾も同様のことを述べている。本試験においても、各群の平均体重の間に有意差は認められず連鎖解析のために有効なデータとなった。

マーカーについては供試した206マーカーのうちADLマーカーはEast Lansing reference population¹⁵⁾といわれる赤色野鶏と白色レグホーンのバッククロスにより作られた実験家系から開発されたものであり、MCWマーカーはCompton reference population³⁾といわれる系統の異なる白色レグホーン同士のバッククロスにより作られたものである。PCRで増幅しなかったものなど型判定ができなかったマーカーの割合は雌雄間では差は小さかったが、マーカーの種類により4倍程度の差があった。このことは、マーカーは各家系により同条件ではPCRの難易に差があることを示唆している。型判定ができたもののうちヘテロであったマーカーの割合はMCWマーカーがADLマーカーを上回った。ヘテロ率が高いことは親から後世代へのマーカーの遺伝様式が判明しやすいという利点がある。これらのことから、本家系においてはADLマーカーよりもMCWマーカーの方がより有用性が高かった。さらに、MCWマーカーについてはCrooijmansら¹³⁾による新しいマーカーの報告もあり、今後連鎖解析に有効であると思われる。

QTL解析の結果、LODスコア値は5.16と高い値を示した。LOD score thresholdはLanderとBotstein²⁴⁾により導かれており、LOD scoreが3以上で有意な連鎖である。これによると、本試験のLOD score 5.16はかなり強い連鎖であると考えられる。Groenenら¹⁸⁾はブロイラーの48日齢時の体重のQTLは第1番染色体の220cMにあるとし、van Kaamら³¹⁾は有意な連鎖ではないが、ブロイラーの48日齢時体重のQTLは240cMに、発育のQTLは235cMにあるとしている。鶏種、日齢、参照した実験家系などが違うため本試験の結果と直接比較することはできないが、鶏の発育に関するQTLは第1番染色体にあるようである。

本試験では、既存のマーカーキットを利用したが、予想に反し解析に用いることができないマーカーが多かった。その結果、全ゲノムをカバーするには至らず、マーカー間の距離が長い部分も見られた。本試験でカバーした部分以外にもQTLがある可能性も考えられるが、これまでの研究から発育性に関するQTLはいずれもゲノム上の1カ所においてのみ見つけられている^{18,30,31)}。van Kaamら³⁰⁾は発育性に関しては一つのQTLが影響を及ぼしている可能性があるとして述べている。また、本試験においてQTLが見つけれられたマーカー間の距離は23.5cMと比較的短かった。これらのことから、本試験では解析に

利用したマーカーは少なかったが、幸運にも発育に関するQTLの位置をとらえていたと思われる。実際にQTLと最も近かったマーカー、ADL19及びADL192のF₂のアリールと体重とを比較するとアリールにより体重に有意差が見られた。また、薩摩鶏雄52羽のADL19のDNA型と13週齢時の体重を比較すると、1つのアリールに偏りは見られたものの、アリールにより体重差が見られ、特にDD型の体重はCC型の体重の15%増の重さとなった。これらのことは、実際にこの部分に発育のQTLが存在することを示しており、結果から、マーカーADL19によるマーカーアシスト選抜の可能性が示唆された。

引用文献

- (1) Andersson L., Haley C.S., Ellegren H., Knott S.A., Johansson M., Andersson K., Andersson-Eklund L., Edfors-Lilja I., Fredholm M., Hansson I., Hakansson J. and Lundstrom K. (1994): Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs: *Science* **263**, 1771-1774
- (2) Bishop M.D., Kappes S.M., Keele J.W., Stone R.T., Sunden S.L.F., Hawkins G.A., Toldo S.S., Fries R., Grosz M.D., Yoo J. and Beattie C.W. (1994): A genetic linkage map for the cattle: *Genetics* **136**, 619-639
- (3) Bumstead N. and Palyga J. (1992): A preliminary linkage map of the chicken genome: *Genomics* **13**, 690-697
- (4) Burt D.W. (1994): Mapping the chicken ACTA2 locus using heteroduplex polymorphisms: *Anim. Genet.* **25**, 199
- (5) Burt D.W., Bumstead N., Bitgood J.J., Ponce De Leon F.A. and Crittenden L.B. (1995): Chicken genome mapping a new era in avian genetics: *Tig* May **11**, 190-194
- (6) Cheng H.H. and Crittenden L.B. (1994): Microsatellite markers for genetic Mapping in the chicken: *Poult. Sci.* **73**, 539-546
- (7) Cheng H.H., Levin I., Vallejo R.L., Khatib H., Dodgson J.B., Crittenden L.B. and Hillel J. (1995): Development of a genetic map of the chicken with markers of high utility: *Poult. Sci.* **74**, 1855-1874
- (8) Cheng H.H. (1997): Mapping the chicken genome: *Poult. Sci.* **76**, 1101-1107
- (9) Crooijmans R.P.M.A., van Kampen A.J.A., van der Poel J.J. and Groenen M.A.M. (1993): Highly polymorphic microsatellite markers in poultry: *Anim. Genet.* **24**, 441-443
- (10) Crooijmans R.P.M.A., van Kampen A.J.A., van der Poel J.J. and Groenen M.A.M. (1994): New microsatellite markers on the linkage map of the chicken genome: *J. Hered.* **85**, 410-413

- (1) Crooijmans R.P.M.A., van der Poel J.J. and Groenen M.A.M.(1995) : Functional genes mapped on the chicken genome : *Anim.Genet.* **26**,73-78
- (2) Crooijmans R.P.M.A., Van Oers P.A.M., Strijk J.A., van der Poel J.J. and Groenen M.A.M.(1996) : Preliminary linkage map of the chicken (*Gallus domesticus*) genome based on microsatellite markers:77 new markers mapped : *Poult.Sci* **75**,746-754
- (3) Crooijmans R.P.M.A., Dijkhof R.J.M., van der Poel J.J. and Groenen M.A.M.(1997) : New microsatellite markers in chicken optimized for automated fluorescent genotyping : *Anim.Genet.* **28**,427-437
- (4) Crawford A.M., Dodds K.G., Ede A.J., Pierson C.A., Montgomery G.W., Garmonsway H.G., Beattie A.E., Davies K., Maddox J.F., Kappes S.W., Stone R.T., Nguyen T.C., Penty J.M., Lord E.A., Broom J.E., Buitkamp J., Schwaiger W., Epplen J.T., Matthew P., Matthews M.E., Hulme D.J., Beh K.J., McGraw R.A. and Beattie C.(1995) : An autosomal genetic linkage map of the sheep genome : *Genetics* **140**, 703-724
- (5) Crittenden L.B., Provencher L., Santangelo L., Levin I., Abplanalp H., Briles R.W., Briles W.E. and Dodgson J.B.(1993) : Characterization of a Red Jungle Fowl by White Leghorn backcross reference population for molecular mapping of the chicken genome : *Poult.Sci.* **72**,334-348
- (6) Georges M., Nielsen D., Mackinnon M., Mishra A., Okimoto R., Pasquino A.T., Sargeant L.S., Sorensen A., Steele M.R., Zhao X., Womack J.E. and Hoeschele I.(1995) : Mapping quantitative trait loci controlling milk production in dairy cattle by exploiting progeny testing : *Genetics* **139**,907-920
- (7) Gibbs M., Dawson D.A., McCamley C., Wardle A.F., Armour J.A.L. and Burke T.(1997) : Chicken microsatellite markers isolated from libraries enriched for simple tandem repeats : *Anim.Genet.* **28**,401-417
- (8) Groenen M.A.M., Crooijmans R.P.M.A., Veenendaal T., Van Kaam J.B.C.H., Vereijken A.L.J., van Arendonk J.A.M. and van der Poel J.J. (1997) : QTL mapping in chicken using a three generation full sib family structure of an extreme broiler \times broiler cross : *Anim. Biotech.* **8**,41-46
- (9) Groenen M.A.M., Crooijmans R.P.M.A., Veenendaal A., Cheng H.H., Siwek M. and van der Poel J.J.(1998) : A comprehensive microsatellite linkage map of the chicken genome : *Genomics* **49**,265-274
- (20) Khatib H., Genislav E., Crittenden L.B., Bumstead N. and Soller M.(1993) : Sequence-tagged microsatellite sites as markers in chicken reference and resource populations : *Anim.Genet.* **24**,355-362
- (21) Khatib H. and Soller M.(1993) : Mononucleotide repeat polymorphism at the GGY locus in chicken : *Anim.Genet.* **24**,397
- (22) Khatib H., Genislav E. and Soller M.(1994) : Chicken microsatellites at the HJERELA and HJ 106 loci : *Anim.Genet.* **25**,55
- (23) Lander E.S., Green P., Abrahamson J., Barlow A., Daly M.J., Lincoln S.E. and Newburg L.(1987) : MAPMAKER an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations : *Genomics* **1**,174-181
- (24) Lander E.S. and Botstein D.(1989) : Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps : *Genetics* **121**,185-199
- (25) Levin I., Santangelo L., Cheng H.H., Crittenden L.B. and Dodgson J.B.(1994) : An autosomal genetic linkage map of the chicken : *J.Hered.* **85**,79-85
- (26) Levin I., Cheng H.H., Baxter-Jones C. and Hillel J.(1995) : Turkey microsatellite DNA loci amplified by chicken-specific primers : *Anim. Genet.* **26**,107-110
- (27) Marklund L., Johansson Moller M., H Φ yheim B., Davis W., Fredholm M., Juneja R.K., Mariani P., Coppieters W., Ellegren H. and Andersson L. (1996) : A comprehensive linkage map of the pig based on a Wild Pig-Large White intercross : *Anim.Genet.* **27**,255-269
- (28) Smith E.J., Lyons L.A., Cheng H.H. and Suchyta S.P. (1997) : Comparative mapping of the chicken genome using the East Lansing reference population : *Poult.Sci.* **76**,743-747
- (29) Vallejo R.L., Bacon L.D., Liu H.C., Witter R.L., Groenen M.A.M., Hillel J. and Cheng H.H. (1998) : Genetic mapping of quantitative trait loci affecting susceptibility to Marek's disease virus induced tumors in F2 intercross chickens : *Genetics* **148**,349-360
- (30) van Kaam J.B.C.H.M., van Arendonk J.A.M., Groenen M.A.M., Bovenhuis H., Vereijken A.L.J., Crooijmans R.P.M.A., van der Poel J.J. and Veenendaal A.(1998) : Whole genome scan for quantitative trait loci affecting body weight in chickens using a three generation design : *Livest.Prod.Sci.* **54**,133-150
- (31) van Kaam J.B.C.H.M., Groenen M.A.M., Bovenhuis

H., Veenendaal A., Vereijken A.L.J. and van Arendonk J.A.M.(1999): Whole genome scan in chickens for quantitative trait loci affecting growth and feed efficiency: *Poult.Sci.* 78,15-23