



鳙30日龄生长性状的遗传参数

朱文彬^{1,2}, 傅建军², 王兰梅², 张利德³, 刘其根¹, 董在杰^{1,2*}

(1. 上海海洋大学, 水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306;

2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心,

农业农村部淡水渔业与种质资源利用重点实验室, 江苏 无锡 214081;

3. 苏州市未来水产养殖场, 江苏 苏州 215002)

摘要: 为了研究鳙早期生长性状的遗传改良潜力, 利用2个亲本群体进行群体繁殖(组1)和人工授精(组2)实验, 并分别采集672尾30日龄鱼苗, 用于开展对早期生长性状的遗传分析。通过微卫星标记分别鉴定了其中628和660尾个体的亲本来源, 并依此获取群体双列杂交的信息; 亲本对应子代贡献率存在极显著差异。在2个繁殖组中, 体质量和体长在家系间均存在极显著差异; 在组2中, 体质量和体长在交配设计间均存在显著差异。此外, 杂交组合的2个生长性状均呈现出中亲杂种优势(0.39%~7.64%), 其特殊配合力也均为正值(0.01~0.02)。基于动物模型和限制性最大似然法, 鳙30日龄体质量和体长的遗传力估值分别为0.47和0.49, 且均达到极显著水平。体质量和体长间存在极显著的遗传相关和表型相关, 分别为0.89和0.83。研究表明, 通过家系构建和群体杂交, 可以获得具有生长优势的鳙鱼苗; 鳙30日龄生长性状具有较高选育潜力, 而亲本对子代贡献的不平衡现象在选育过程中需要引起重视。

关键词: 鳙; 生长性状; 杂种优势; 配合力; 遗传力

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

鳙(*Hypophthalmichthys nobilis*)自然分布于中国长江和珠江流域, 具有悠久的养殖历史, 是中国重要的大宗淡水鱼养殖对象^[1]。目前, 鳙的全球年产量超过350万t, 在世界渔业中占有重要的经济地位^[2]。但是, 由于其自然生境的破坏、污染和过度捕捞等原因, 鳙的自然资源量和遗传多样性均呈不同程度的下降^[3-4]。鳙人工繁殖技术的突破, 为其养殖生产提供了充分的苗种供给, 但是其亲本来源依然主要依靠对野生资源(原种)的利用, 目前还缺乏可供推广的人工选育品种。在实践中, 苗种场在保种和选种过程中缺乏科学的育种规划, 难以维持个体的系谱

信息, 会造成有效群体小、近交积累等问题, 养殖苗种在生长、抗病力等性状方面表现出降低的趋势^[5]。因此, 在水域生态环境保护工作受到高度重视的时代背景下, 开展鳙等重要养殖对象的遗传改良和品种选育工作, 能减少对其自然种质资源的依赖并提高养殖生产的良种覆盖率, 是实现鱼类自然资源有效保护和渔业可持续发展的重要途径。

在传统的群体和家系选育中, 通常也涉及一些种群间杂交(cross breeding)。杂交育种通过利用杂交子一代(F_1)在生产或抗逆性能上呈现的杂种优势(heterosis)来实现, 既可用于生产实践

收稿日期: 2019-09-24 修回日期: 2019-12-23

资助项目: 江苏省基础研究计划(BK20160205); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-45-05)

通信作者: 董在杰, E-mail: dongzaijie@ffrc.cn

提高经济收益,也可以为后续选育提供更丰富的遗传变异和种质基础^[6]。如在鲤(*Cyprinus carpio*)^[7]、团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)^[8]、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[9]和尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)^[10]等鱼类遗传育种中均涉及群体或品系间的杂种优势利用,并通过杂种优势和配合力(combining ability)来衡量和评估特定交配设计的育种效果。群体选择作为常用选育方法,主要基于目标性状表型数据进行逐代选留,在许多条件下可获得较快的遗传进展。然而,鱼类怀卵量较大,群体繁殖中普遍存在亲本贡献不平衡的现象^[11-14]。因此,群体选择不考虑选留个体的亲缘关系,难以平衡亲本(或家系)在子代群体中的贡献率,选择进程中容易造成有效群体的降低,从而导致选育后期面临近交衰退的风险^[15]。家系选育作为另一种常用的鱼类选育方法,通过控制家系数量和维持子代系谱关系,在逐代交配设计中可以有效规避近交风险。在实践中,对家系材料可以采用早期分池培育,并在一定规格进行物理标记后再混养,这常用于鲤^[7]和尼罗罗非鱼^[10]等的选育工作。对于一些个体更大的鱼,通过人工配组构建大量家系的难度较大。目前,基于分子标记的亲缘鉴定技术越来越多地应用到鱼类育种工作中,为家系构建提供了有效的技术支持。在基于家系或个体的选择过程中,通常利用估算育种值(estimated breeding value, EBV)和遗传力(heritability)等参数作为选择依据和评估选择效果的参考。

长期以来,研究人员针对鳊的遗传改良研究进行了大量的实践探索,包括种间杂交^[16]、单倍体诱导^[17]和雌核发育^[18]等。近年来,基于分子标记的鳊群体遗传变异^[4]、亲子鉴定^[14]、遗传连锁图^[19]和QTL(quantitative trait locus)定位^[20]等研究,为其种质改良和育种设计提供了更多数据参考和辅助手段。然而,鳊具有个体大、繁殖周期长、产卵量大等特点,开展家系选育或群体选育,都需要长期且大量的经费投入。因此,鳊的人工选育进程缓慢,目前尚无获批良种并推广应用。为了探索鳊早期生长性状的改良潜力和有效方法,本研究基于鳊2个长江原种群体(石首和扬州)开展人工繁殖,通过亲子鉴定技术构建系谱信息,并开展亲本贡献差异、家系和交配组合对应子代早期生长差异、杂种优势、配合力和遗传力等遗传参数估计等分析,以期为

<http://www.scxuebao.cn>

鳊制定选育方案提供数据支持和参考。

1 材料与amp;方法

1.1 实验材料

2016年5月,从石首(SS)和扬州(YZ)国家级原种场引进的亲本中挑选出年龄一致、个体相当的48尾亲本(24尾雌鱼、24尾雄鱼),在苏州市未来水产养殖场开展鳊的人工繁殖,对亲本分别剪取鳍条并利用无水乙醇固定保存(4℃)。实验分2组开展,包括人工催产后群体繁殖组(组1)和群体间交配设计的人工授精组(组2)。群体繁殖组包括12尾雌鱼和12尾雄鱼,其中16尾(雌鱼Dam01~Dam08、雄鱼Sire01~Sire08)来自石首群体,8尾(雌鱼Dam09~Dam12、雄鱼Sire09~Sire12)来自扬州群体。人工授精组的亲本配对采用部分因子设计^[15],并结合群体间双列杂交设计(表1),对获得的受精卵采用烧杯等量处理,其中3尾亲本未获得成熟卵子。针对2个繁殖组获得的受精卵和鱼苗依次采用独立孵化池和池塘进行分开孵化和培育。鱼苗饲养密度约为150尾/m²,早期通过泼洒豆浆肥水培育,在15 d后投喂少量颗粒饵料进行补充。

1.2 数据采集

2016年6月,在鱼苗孵化30 d后(俗称“夏花”)分别对2个繁殖组进行随机采样并测量。为便于后期样本整理(96的倍数),每组分别采集672尾鱼苗,共计1 344尾。分别采用电子天平(精确到0.01 g)和游标卡尺(精确到0.002 cm)进行称重和测量,记录每尾鱼苗的体质量(body weight, BW, g)和体长(standard length, SL, cm)数据。随后,剪取鳍条并利用无水乙醇固定保存(4℃)。

1.3 基因组DNA提取及亲子鉴定

对收集的鳊亲本和子代的鳍条组织使用传统苯酚—氯仿法进行基因组DNA的提取,并利用1%琼脂糖凝胶电泳检测完整性,基于NanoDrop紫外分光光度计(Thermo,德国)检测的浓度。将DNA稀释至20~50 ng/μL,冻存于-20℃备用。

针对所有个体的基因组DNA样本,基于10个微卫星标记的等位基因型信息,分别对两个繁殖组的亲本和子代进行亲子鉴定^[14],整理对应家系及其亲本的群体来源信息,利用R程序(<http://www.R-project.org/>)将亲本对应子代数进行制图。

表 1 鳙人工授精配组设计方案
Tab. 1 Mating design of artificial breeding group of *H. nobilis*

| 雄鱼 male | | 雌鱼 female | | | | | | | | | | | |
|------------|--------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 扬州 YZ | | | | | 石首 SS | | | | | | |
| | | Dam13 | Dam14 | Dam15 | Dam16 | Dam17 | Dam18 | Dam19 | Dam20 | Dam21 | Dam22 | Dam23 | Dam24 |
| 扬州 YZ | Sire13 | √ | √ | | | | | | | | | | |
| | Sire14 | | √ | √ | | | | | | | | | |
| | Sire15 | √ | | √ | | | | | | | | | |
| 石首 SS | Sire16 | | | | √ | √ | | | | | | | |
| | Sire17 | | | | | √ | √ | | | | | | |
| | Sire18 | | | | √ | | √ | | | | | | |
| 扬州 YZ | Sire19 | | | | | | √ | √ | | | | | |
| | Sire20 | | | | | | | √ | √ | | | | |
| | Sire21 | | | | | | √ | | √ | | | | |
| 石首 SS | Sire22 | | | | | | | | | √ | √ | | |
| | Sire23 | | | | | | | | | | √ | √ | |
| | Sire24 | | | | | | | | | √ | | √ | |

1.4 数据分析和遗传参数估算

利用SPSS 22软件(IBM, 美国)对各亲本(半同胞家系)及亲本对(全同胞家系)子代数进行卡方检验; 对生长性状数据进行描述性统计和正态分布检验, 并对全同胞家系及群体交配组合间子代生长性状进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和多重比较。

在Excel软件中计算群体杂交组合的杂种优势:

$$\text{中亲杂种优势 } H_M(\%) = (F_I - MP) / MP \times 100\%$$

$$\text{超亲杂种优势 } H_B(\%) = (F_I - BP) / BP \times 100\%$$

式中, F_I 为杂交组合子一代某生长性状的平均值, MP 为双亲某生长性状的平均值, BP 为优势亲本某性状的平均值。

利用ASReml软件(VSN, 英国)进行方差组分分解和遗传参数估算, 并利用似然比(likelihood ratio, LR)检验方差组分的显著性。采用混合线性模型(mixed linear model)和限制性最大似然法(restricted maximum, REML)估算生长性状的配合力。统计模型:

$$Y_{ijkl} = u + f_i + D_j + S_k + DS_{jk} + e_{ijkl}$$

式中, Y_{ijkl} 是子代某性状的观测值, u 是总体均值, f_i 为第*i*个环境条件的固定效应(繁殖组), D_j 为第*j*个母本群体的一般配合力, S_k 为第*k*个父本群体的一般配合力, DS_{jk} 为第*j*个母本群体与第*k*个

父本群体交配组合的特殊配合力, e_{ijkl} 为随机残差。

基于动物模型(animal model)并采用限制性最大似然法估算遗传力(h^2)、遗传相关(r_G)和表型相关(r_P)。数学模型:

$$Y_{ijk} = u + f_i + m_j + \alpha_{jk} + e_{ijk}$$

式中, Y_{ijk} 为子代某性状的观测值, u 为总体均值, f_i 为第*i*个环境的固定效应(繁殖组), m_j 为第*j*个母本的母本效应, α_{jk} 为第*j*个母本的第*k*个子代的加性效应, e_{ijk} 为随机残差。式中, 个体加性效应估值即为BLUP(best linear unbiased prediction)育种值。

为了便于分别展示各组信息, 在构建育种值与表型值相关性散点图时, 对个体育种值加上整体均值和对应繁殖组效应值进行校正, 该方法对线性相关方程的常数项(截距)有影响, 但不改变统计关系和显著性。

遗传力、遗传相关和表型相关计算公式:

$$h^2 = \sigma_a^2 / \sigma_P^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_e^2)$$

$$r_{G(xy)} = \sigma_{G(xy)} / [\sigma_{G(x)} \times \sigma_{G(y)}]$$

$$r_{P(xy)} = \sigma_{P(xy)} / [\sigma_{P(x)} \times \sigma_{P(y)}]$$

式中, σ_a^2 为个体加性方差组分, σ_p^2 为表型方差组分, σ_m^2 为母性方差组分, σ_e^2 为残差组分; $r_{G(xy)}$ 和 $r_{P(xy)}$ 分别表示X和Y染色体性状间的遗传和表型相关, $\sigma_{G(xy)}$ 和 $\sigma_{P(xy)}$ 分别代表X和Y染色体

性状间的遗传和表型协方差组分, $\sigma_{G(x)}$ 和 $\sigma_{P(x)}$ 分别代表X染色体性状的遗传和表型方差组分的标准差, $\sigma_{G(y)}$ 和 $\sigma_{P(y)}$ 分别代表Y染色体性状的遗传和表型方差组分的标准差。根据遗传参数估值及标准误, 对其进行显著性t检验, 具体参照傅建军等^[21]所述。

2 结果

2.1 亲子鉴定及生长性状描述性统计

经亲子鉴定, 两个繁殖组分别获得628尾

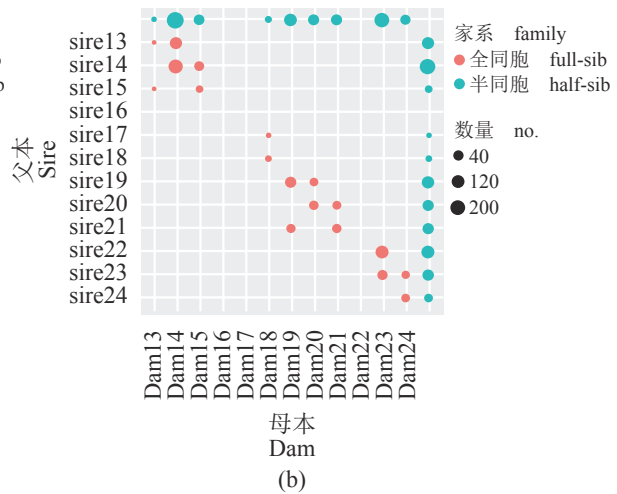
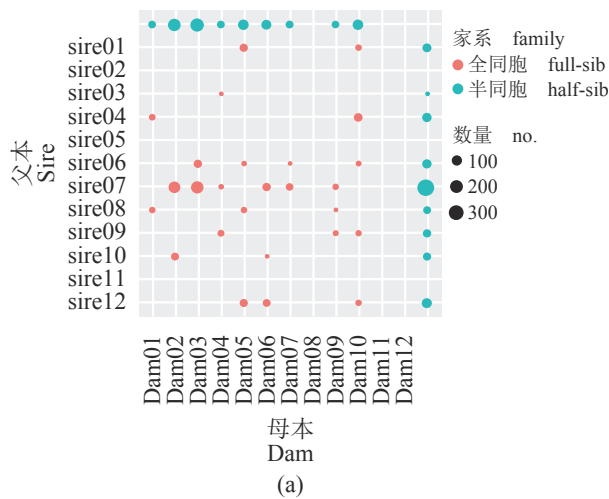


图1 鳙群体繁殖组(a)和人工授精组(b)的子代分布

Fig. 1 Offspring distribution of mass spawning (a) and artificial fertilization (b) in *H. nobilis*

对获得系谱信息个体的30日龄鳙的生长性状进行描述性统计。2个繁殖组子代的生长性状存在极显著差异($P<0.01$), 体质量的变异系数(19.30%~25.51%)均大于体长变异系数(6.86%~8.66%)(表2), 体质量和体长间存在极显著的幂相关($P<0.01$, 图2)。

2.2 不同家系及交配设计的子代生长性状统计分析

对鳙30日龄生长性状进行统计, 单因素方差分析发现, 两繁殖组内家系对两个生长性状均存在极显著的影响($P<0.01$); 多重比较显示, 两繁殖组内部分家系(尾数>3)间的生长性状存在显著差异($P<0.05$, 图3)。

分别对两个繁殖组内不同交配设计子代进行30日龄生长性状的均值比较, 单因素方差分析结果显示, 组1中不同交配设计对两个生长性状影响不显著($P>0.05$), 而组2中不同交配设计对两个生长性状均有显著影响($P<0.05$)(表3)。

(93.45%)和660尾(98.21%)有效的鉴定结果。根据亲子鉴定结果, 分析在人工催产的群体繁殖情况下(图1-a), 存在1尾雌鱼(或雄鱼)与多尾雄鱼(或雌鱼)配对或进行多次交配的繁殖行为, 也存在部分个体未参与繁殖(3尾雌鱼和3尾雄鱼)。而按照交配设计开展的人工授精组(图1-b), 所有获得鉴定的个体均符合交配设计方案。分别对2个繁殖组的父母本(半同胞家系)和亲本对(全同胞家系)对应的子代数进行卡方检验, 发现亲本(或家系)对子代的贡献存在极显著差异($P<0.01$)。

分别对两个繁殖组内杂交子代30日龄鳙生长性状的杂种优势(中亲优势、超亲优势)进行计算, 结果显示组1内杂交子代的2个生长性状均存在中亲优势, 而组2内杂交子代的两个生长性状均存在中亲优势和超亲优势(表4)。

对两个繁殖组所有子代30日龄生长性状,

表2 鳙30日龄生长性状描述性统计

Tab. 2 Descriptive statistics of 30 days growth traits in *H. nobilis*

| 性状 trait | 分组 group | 尾数 no. | 平均值±标准差 mean±SD | 变异系数/% CV |
|----------|----------|--------|-----------------|-----------|
| 体质量/g BW | 组1 | 628 | 2.43±0.47 | 19.30 |
| | 组2 | 660 | 0.57±0.15 | 25.51 |
| 体长/cm SL | 组1 | 628 | 4.89±0.34 | 6.86 |
| | 组2 | 660 | 3.18±0.28 | 8.66 |

注: BW和SL分别代表体质量和体长, 下同
Notes: BW and SL represent body weight and standard length, respectively, the same below

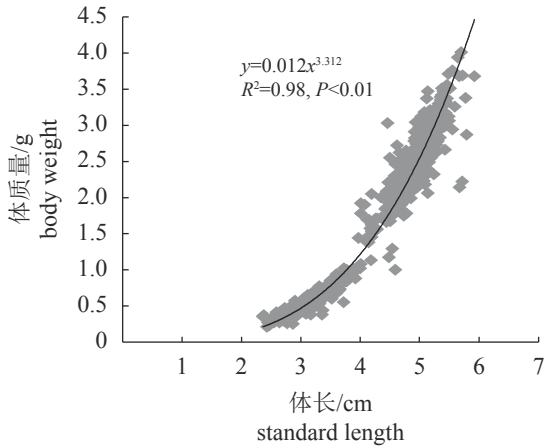


图2 鳙30日龄体质量和体长的幂相关图

Fig. 2 Power correlation plot of body weight and standard length at 30 days in *H. nobilis*

基于混合模型估算配合力, 结果显示亲本群体来源的一般配合力不显著($P>0.05$), 方差组分主要来自特殊配合力, 且两个杂交组合在两个生长性状上均表现为正值, 优于非杂交组合(表5)。

2.3 鳙30日龄生长性状遗传参数估算

基于亲子鉴定系谱关系, 利用动物模型和REML算法进行方差组分割分, 对鳙30日龄体质量和体长的遗传力、遗传相关和表型相关进行估算(表6)。分析发现母本效应不显著($P>0.05$), 体质量和体长的遗传力估值分别为0.47和0.49, 两性状间遗传相关和表型相关分别为0.89和0.83, 所有遗传参数估值均达极显著水平($P<0.01$)。

线性相关分析显示, 鳙30日龄生长性状的表型值与育种值间均存在极显著的正相关($P<$

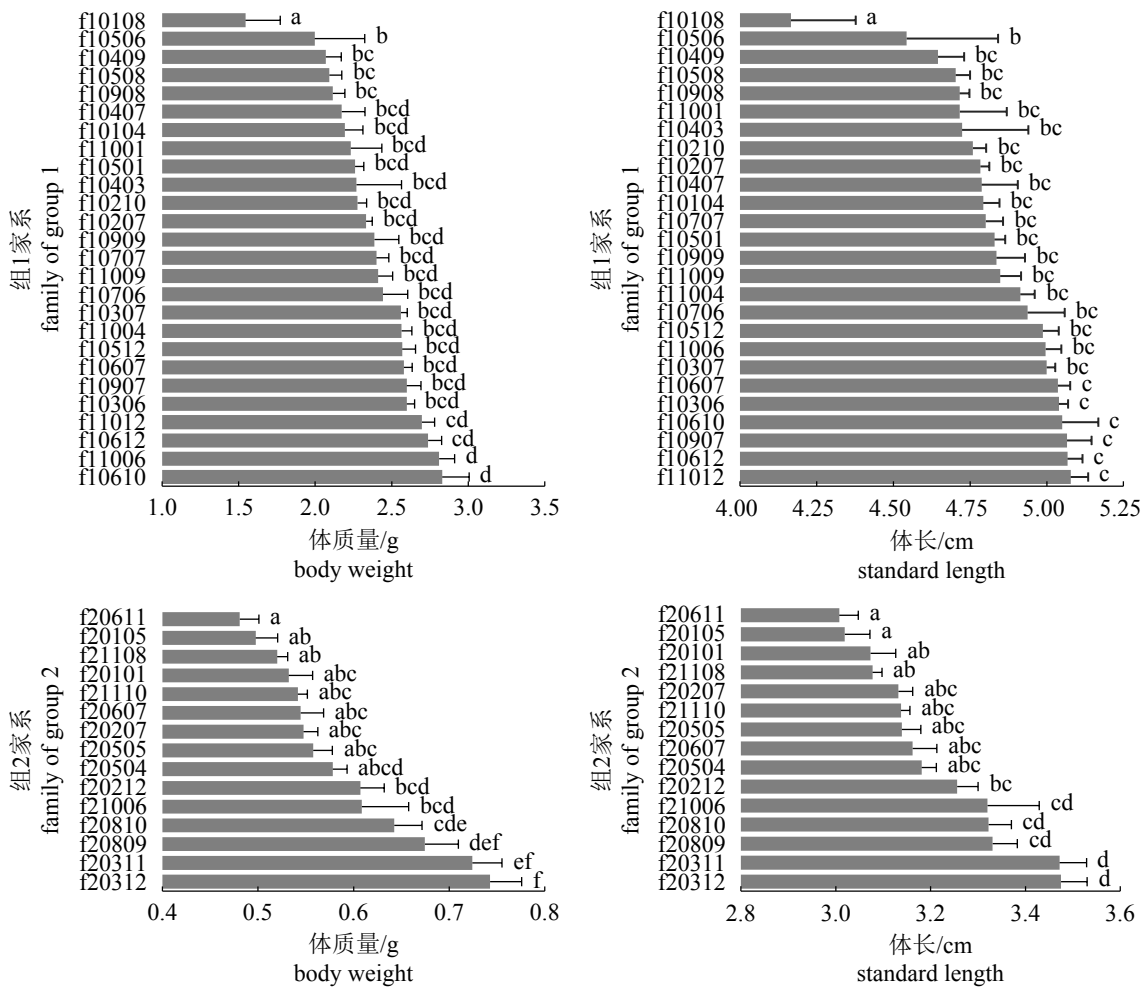


图3 鳙家系子代30日龄生长性状比较

图中不同字母表示差异显著($P<0.05$)

Fig. 3 Comparison of growth traits among different families at 30 days in *H. nobilis*

There are significant differences without same letters ($P<0.05$)

表 3 鳙群体交配设计子代30日龄生长性状的方差分析和比较

Tab. 3 Variance analysis and comparison results of 30 days growth traits of offspring from different mating designs in *H. nobilis* populations

| 分组 group | 参数 parameter | 交配设计 mating design | | | | 显著性 Sig. |
|-------------|-----------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-------------|
| | | SS×SS | YZ×YZ | SS×YZ | YZ×SS | |
| 组1 | 尾数 no. | 424 | 29 | 102 | 73 | |
| | 体质量/g BW | 2.41±0.47 | 2.51±0.36 | 2.47±0.47 | 2.51±0.47 | 0.169 |
| | 体长/cm SL | 4.88±0.35 | 4.93±0.24 | 4.90±0.30 | 4.90±0.34 | 0.758 |
| 组2 | 尾数 no. | 185 | 259 | 207 | 9 | |
| | 体质量/g BW | 0.56±0.14 ^a | 0.56±0.13 ^a | 0.60±0.17 ^b | 0.60±0.12 ^{ab} | 0.012 |
| | 体长/cm SL | 3.14±0.29 ^a | 3.16±0.23 ^a | 3.23±0.30 ^b | 3.29±0.26 ^{ab} | 0.003 |

注：同行上标不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

Notes: different superscript letters in the same row mean significant differences (P < 0.05); SS and YZ refers Shishou and Yangzhou population, respectively

表 4 鳙群体杂交组合子代30日龄生长性状的杂种优势分析

Tab. 4 Heterosis of 30 days growth traits of crossbreeding designs in *H. nobilis* populations %

| 分组 group | 性状 trait | 中亲优势 MP heterosis | | 超亲优势 BP heterosis | |
|-------------|-------------|----------------------|-------|----------------------|-------|
| | | SS×YZ | YZ×SS | SS×YZ | YZ×SS |
| 组1 | 体质量 BW | 2.41 | 4.17 | -1.66 | 0.04 |
| | 体长 SL | 0.39 | 0.43 | -0.66 | -0.62 |
| 组2 | 体质量 BW | 7.14 | 7.64 | 6.91 | 7.41 |
| | 体长 SL | 2.51 | 4.39 | 2.29 | 4.16 |

表 5 鳙群体交配设计子代30日龄生长性状的特殊配合力

Tab. 5 Special combining abilities of 30 days growth traits of mating designs in *H. nobilis* populations

| 交配设计 mating design | 特殊配合力 special combining ability | |
|-----------------------|------------------------------------|-------|
| | 体质量 BW | 体长 SL |
| SS×SS | -0.03 | -0.02 |
| SS×YZ | 0.02 | 0.02 |
| YZ×SS | 0.02 | 0.01 |
| YZ×YZ | -0.01 | -0.01 |

0.01)。其中，体质量表型值与育种值的决定系数(R²)为0.61~0.68，体长表型值与育种值的决定系数(R²)为0.65~0.68(图4)。

3 讨论

该研究基于微卫星分子标记的亲系鉴定结

表 6 鳙30日龄生长性状遗传力(对角线, 粗体)、遗传相关(对角线上)和表型相关(对角线下)的估算结果(估值±标准误)

Tab. 6 Estimates of heritability (diagonal, bold), genetic correlation (above diagonal) and phenotypic correlation (below diagonal) of 30 days growth traits in *H. nobilis* (estimate ± SE)

| 性状 trait | 体质量 BW | 体长 SL |
|-------------|--------------------|--------------------|
| 体质量 BW | 0.47±0.11** | 0.89±0.05** |
| 体长 SL | 0.83±0.02** | 0.49±0.11** |

注：**表示极显著性水平(P<0.01)

Notes: ** means extreme significance (P<0.01)

果，发现鳙亲本对子代的贡献率存在极显著差异，推测与怀卵量和子代存活率等差异相关^[13]。类似的研究结果也在其他鱼类中普遍存在，在实施群体选择或繁殖场逐代选留的过程中，存在繁殖后代遗传多样性和有效群体数量降低等问题^[11-12, 22-23]。因此，鳙的选育工作中需要考虑亲本对子代贡献率不平衡的问题，可以利用亲系鉴定获得系谱关系，通过控制家系数量和家系内个体数，尽量避免逐代选留中有效群体数量降低和近交程度升高的风险。

在生产实践中，30日龄左右是鱼苗销售和养殖的重要阶段，通常也是可供筛选的较小规格。针对鳙等鱼类具有亲本个体大、繁殖周期长和怀卵量大的特点，尽早实施个体选留，能有效降低选育成本。该研究发现鳙30日龄体质量和体长的幂相关指数接近3，与其他鱼类相似^[24-25]，认为该时期属匀速生长型，这为早期筛选的时

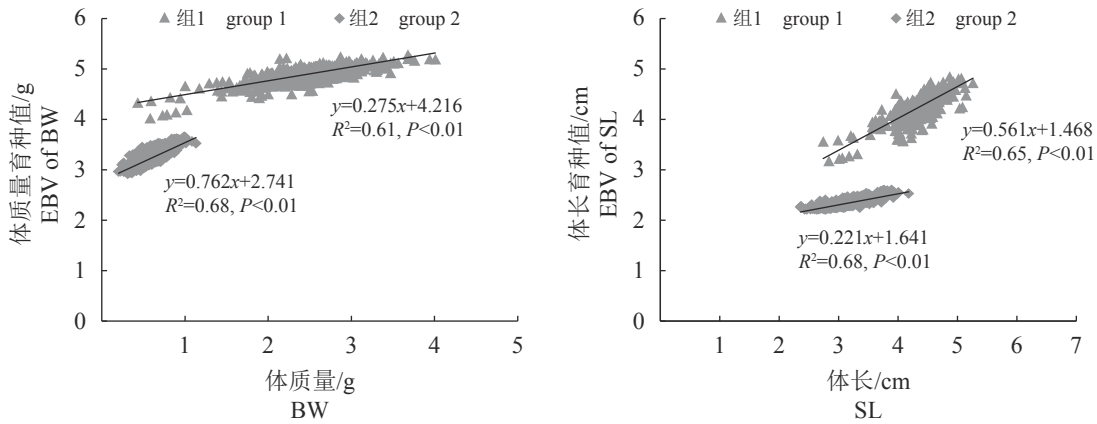


图 4 鳙30日龄生长性状表型值与育种值的线性相关图

Fig. 4 Linear correlation plot of EBV and growth traits at 30 days in *H. nobilis*

间确定提供更大空间。此外, 目标性状的选择, 也是制定育种方案的重要组成部分。该研究发现, 两个生长性状间存在极高的决定系数($R^2=0.98$), 据此可以依靠某一性状实现对另一性状的间接选择。相对于体质量, 影响体长等尺度性状测量误差的因素更少, 如摄食情况、体表水分和鱼体跳动等都会给体质量的测量带来不便。就鳙早期阶段而言, 认为利用尺度性状进行筛选具有更高的可操作性。实验中鳙两个繁殖组的早期生长数据呈现极显著差异, 这与池塘条件差异密切相关, 因此在基于表型数据进行选择的过程中, 需要考虑繁殖批次和养殖环境等因素进行分批选留。

通过构建家系或特定交配设计来获得具有生长优势的子代, 可以直接用于生产或作为选育基础, 这是开展家系选育^[26]或配套系选育^[27]等工作基础。受限于开展鳙规模化人工授精的难度、以及缺乏适用于小规格鱼体的物理标记等因素, 在早期阶段(30日龄)开展鳙的规模化家系选育, 存在较大实施难度。因此, 在实践中可以利用系谱信息, 对子代具有生长优势的亲本进行选留并用于实践, 不失为一种备选路线。本研究利用长江流域中上游(石首)和下游(扬州)两个原种群体进行人工繁殖, 根据杂种优势和配合力分析, 发现两个杂交组合在生长性能上均表现出一定的优势。因此, 认为这两个杂交组合可以直接用于生产实践, 或作为选育基础群, 为后续的育种提供遗传基础。研究中发现亲本群体一般配合力效应在早期生长性状中无统计学意义, 类似结果在尼罗罗非鱼^[28]、虹鳟^[29]和凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)^[30]的群体中

也有发现。分析可能与鳙具有半洄游的生活习性有关^[31], 其较强的洄游能力可能会在一定程度上降低群体间的种质差异。

经济性状遗传参数估计是开展遗传育种的一项基础工作, 是制定和评价具体育种方案的重要参考, 育种值也常被当作选种和配种的重要依据^[15]。遗传力的估值因群体材料、性状阶段和统计模型等的差异而不同^[32-37]。在对许多鱼类的遗传研究中, 发现生长性状具有中等或高等遗传力^[13, 21, 35-39]; 但在对鲤^[7]、尼罗罗非鱼^[32]、红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)^[40]和俄罗斯鲟(*Acipenser gueldenstaedtii*)^[41]等研究中发现, 生长性状具有较低遗传力。本研究中鳙早期体质量和体长具有中等遗传力, 推测与亲本群体的原种来源有关, 未经过人工选育的群体有利于保持个体间较大的遗传差异; 同时也表明该育种材料具有较高的选育潜力, 可以通过个体选择实现较理想的遗传获得。在一些鱼类育种工作中, 家系群体在早期阶段通常采用独立培育的方法, 这会提高非加性效应(母本效应和共同环境效应等)对遗传力估计的影响^[32-33, 42-44]。本研究中未发现具有统计学意义的母本效应, 在对草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)^[13, 36]、鲤^[45]和亚洲鲈(*Lates calcarifer*)^[34]等的研究中也类似发现, 分析可能与人工繁殖中亲本规格相近、产卵时间集中和鱼苗同池培育等有关。本研究发现体质量和体长间具有高度的遗传相关和表型相关, 且性状表型值与育种值间存在较高的决定系数, 类似结果也在上述相关研究中普遍存在。结合前文的论述, 认为基于对鳙早期体长的表型选择能有效实现对体质量的间接选择, 并取得较好的遗

传获得；而早期阶段鱼体规格较小，很难进行物理标记，更不便于进行鳍条采样等工作。因此，在基于早期生长性状开展选留的基础上，可以在培养鱼体到更大规格后，再结合物理标记和亲子鉴定技术，进一步平衡亲本(或家系)在选留群体中的贡献率。

参考文献:

- [1] Orban L, Wu Q J. Cyprinids[M]//Kocher T D, Kole C. Genome mapping and genomics in fishes and aquatic animals. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2008: 45-83.
- [2] FAO. The state of world fisheries and aquaculture. Meeting the sustainable development goals[M]. Rome: FAO, 2018.
- [3] Chen D Q, Li S J, Wang K. Enhancement and conservation of inland fisheries resources in China[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 93(4): 531-545.
- [4] 张敏莹, 刘凯, 徐东坡, 等. 长江下游鳊放流群体和天然捕捞群体遗传多样性的微卫星分析[J]. *江西农业大学学报*, 2013, 35(3): 579-586.
- Zhang M Y, Liu K, Xu D P, *et al.* Analysis of genetic diversity in populations released for stock enhancement and population caught in natural water of bighead carp in the lower reaches of the Yangtze River using microsatellite markers[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2013, 35(3): 579-586(in Chinese).
- [5] 刘绍平, 邱顺林, 陈大庆, 等. 长江水系四大家鱼种质资源的保护和合理利用[J]. *长江流域资源与环境*, 1997, 6(2): 127-131.
- Liu S P, Qiu S L, Chen D Q, *et al.* Protection and rational utilization of the germplasm resources of the four major Chinese carps in the Yangtze River system[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Valley*, 1997, 6(2): 127-131(in Chinese).
- [6] Gjedrem T. Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: a personal opinion review[J]. *Aquaculture*, 2012, 344-349: 12-22.
- [7] Dong Z J, Nguyen N H, Zhu W B. Genetic evaluation of a selective breeding program for common carp *Cyprinus carpio* conducted from 2004 to 2014[J]. *BMC Genetics*, 2015, 16: 94.
- [8] Luo W, Zeng C, Yi S K, *et al.* Heterosis and combining ability evaluation for growth traits of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) when crossbreeding three strains[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(9): 857-864.
- [9] 王悦玲, 谷伟, 王炳谦, 等. 虹鳟生长性状的随机回归分析[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(6): 1216-1226.
- Wang Y L, Gu W, Wang B Q, *et al.* Random regression analysis for growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(6): 1216-1226(in Chinese).
- [10] 李灵玲, 董在杰, 苏胜彦, 等. 吉富罗非鱼家系选育3代后形态性状变异及其对体质量的影响[J]. *水产学报*, 2012, 36(4): 489-496.
- Li L L, Dong Z J, Su S Y, *et al.* Morphological variation and mathematical analysis of effects of morphological traits on body-weight of GIFT tilapia after 3 generations of breeding[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(4): 489-496(in Chinese).
- [11] Brown R C, Woolliams J A, McAndrew B J. Factors influencing effective population size in commercial populations of gilthead seabream, *Sparus aurata*[J]. *Aquaculture*, 2005, 247(1-4): 219-225.
- [12] Loughnan S R, Domingos J A, Smith-Keune C, *et al.* Broodstock contribution after mass spawning and size grading in barramundi (*Lates calcarifer*, Bloch)[J]. *Aquaculture*, 2013, 404-405: 136-149.
- [13] Fu J J, Shen Y B, Xu X Y, *et al.* Genetic parameter estimates for growth of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, at 10 and 18 months of age[J]. *Aquaculture*, 2016, 450: 342-348.
- [14] 张丹, 傅建军, 张利德, 等. 鳊基于10个微卫星标记的亲子鉴定分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2019, 38(7): 2949-2957.
- Zhang D, Fu J J, Zhang L D, *et al.* The parentage analysis of bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) based on ten microsatellite markers[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2019, 38(7): 2949-2957(in Chinese).
- [15] Gjedrem T. Selection and breeding programs in aquaculture[M]. Dordrecht: Springer, 2005.
- [16] 林志春, 高振仪. 鳊、鲢杂交种的形态学研究[J]. *水产学报*, 1965, 2(4): 35-46.
- Lin Z C, Gao Z Y. Morphological studies of the hybrids of *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1965, 2(4): 35-46(in Chinese).

- [17] 叶玉珍, 吴清江. 鳙人工单倍体育种研究初报[J]. *水生生物学报*, 2003, 27(1): 106-107.
Ye Y Z, Wu Q J. Preliminary studies on artificial haploid breeding of bighead carp[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, 27(1): 106-107(in Chinese).
- [18] 孙远东, 袁志栋, 谭树华, 等. 人工诱导湘云金鳙雌核发育的研究[J]. *水产学报*, 2015, 39(1): 8-15.
Sun Y D, Yuan Z D, Tan S H, et al. Induction of gynogenesis in red bighead carp (*Aristichthys nobilis* var. *red*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(1): 8-15(in Chinese).
- [19] Zhu C, Tong J, Yu X, et al. A second-generation genetic linkage map for bighead carp (*Aristichthys nobilis*) based on microsatellite markers[J]. *Animal Genetics*, 2014, 45(5): 699-708.
- [20] Liu H Y, Fu B D, Pang M X, et al. QTL fine mapping and identification of candidate genes for growth-related traits in bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*)[J]. *Aquaculture*, 2016, 465: 134-143.
- [21] 傅建军, 张猛, 沈玉帮, 等. 草鱼幼鱼生长性状和肌肉成分的遗传参数估计[J]. *水产学报*, 2015, 39(12): 1780-1787.
Fu J J, Zhang M, Shen Y B, et al. Genetic parameter estimates of growth traits and flesh components in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(12): 1780-1787(in Chinese).
- [22] Frost L A, Evans B S, Jerry D R. Loss of genetic diversity due to hatchery culture practices in barramundi (*Lates calcarifer*)[J]. *Aquaculture*, 2006, 261(3): 1056-1064.
- [23] Borrell Y J, Gallego V, García-Fernández C, et al. Assessment of parental contributions to fast- and slow-growing progenies in the sea bream *Sparus aurata* L. using a new multiplex PCR[J]. *Aquaculture*, 2011, 314(1-4): 58-65.
- [24] 宋文, 祝东梅, 王艺舟, 等. 梁子湖团头鲂的年龄和生长特征[J]. *大连海洋大学学报*, 2014, 29(1): 11-16.
Song W, Zhu D M, Wang Y Z, et al. Age and growth characteristics of bluntnose black bream *Megalobrama amblycephala* in Liangzi Lake[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2014, 29(1): 11-16(in Chinese).
- [25] 郭弘艺, 魏凯, 唐文乔, 等. 长江靖江段沿岸似鳊生长及种群参数估算[J]. *长江流域资源与环境*, 2017, 26(9): 1369-1377.
Guo H Y, Wei K, Tang W Q, et al. Estimation of growth and population parameters of *Pseudobrama simoni* (Bleeker) at Jingjiang section of the Yangtze River[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2017, 26(9): 1369-1377(in Chinese).
- [26] 户国, 谷伟, 王鹏, 等. 电子标记辅助虹鳟家系建立及快速生长家系筛选[J]. *中国水产科学*, 2012, 19(1): 77-83.
Hu G, Gu W, Wang P, et al. PIT marker assisted family establishment in rainbow trout and rapid growth families screening[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, 19(1): 77-83(in Chinese).
- [27] 毕详, 项松平, 王剑, 等. 瓯江彩鲤配套选育系繁殖性状的配合力测定与杂交优势分析[J]. *中国水产科学*, 2012, 19(5): 775-783.
Bi X, Xiang S P, Wang J, et al. Combining ability and heterosis analysis for reproductive traits of complete set selection lines in Oujiang color common carp, *Cyprinus carpio* var. *color*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, 19(5): 775-783(in Chinese).
- [28] 林明雪, 杨洁, 岳武成, 等. “吉富”系列罗非鱼生长性状的配合力、杂种优势与遗传相关分析[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(2): 1-6.
Lin M X, Yang J, Yue W C, et al. Analysis of combining ability, heterosis and genetic correlation on growth traits of GIFT tilapia[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(2): 1-6(in Chinese).
- [29] Wang B Q, Gu W, Gao H J, et al. Longitudinal genetic analysis for growth traits in the complete diallel cross of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture*, 2014, 430: 173-178.
- [30] 王浩, 罗坤, 栾生, 等. 凡纳滨对虾多个引进群体的杂交配合力分析[J]. *水产学报*, 2013, 37(4): 489-495.
Wang H, Luo K, Luan S, et al. Combining ability of hybrid generation from the introduced populations of *Litopenaeus vannamei*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(4): 489-495(in Chinese).
- [31] Ru H J, Liu X Q. River-lake migration of fishes in the Dongting Lake area of the Yangtze floodplain[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2013, 29(3): 594-601.
- [32] Bentsen H B, Gjerde B, Nguyen N H, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: genetic parameters for body weight at harvest in Nile tilapia (*Oreochromis*

- niloticus*) during five generations of testing in multiple environments[J]. *Aquaculture*, 2012, 338-341: 56-65.
- [33] Gjerde B, Mahapatra K D, Reddy P V G K, *et al.* Genetic parameters for growth and survival in rohu carp (*Labeo rohita*)[J]. *Aquaculture*, 2019, 503: 381-388.
- [34] Ye B Q, Wan Z Y, Wang L, *et al.* Heritability of growth traits in the Asian seabass (*Lates calcarifer*)[J]. *Aquaculture and Fisheries*, 2017, 2(3): 112-118.
- [35] Leeds T D, Vallejo R L, Weber G M, *et al.* Response to five generations of selection for growth performance traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture*, 2016, 465: 341-351.
- [36] Fu J J, Shen Y B, Xu X Y, *et al.* Genetic parameter estimates and genotype by environment interaction analyses for early growth traits in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. *Aquaculture International*, 2015, 23(6): 1427-1441.
- [37] Gheyas A A, Woolliams J A, Taggart J B, *et al.* Heritability estimation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) harvest traits using microsatellite based parentage assignment[J]. *Aquaculture*, 2009, 294(3-4): 187-193.
- [38] Luo W, Zeng C, Deng W, *et al.* Genetic parameter estimates for growth-related traits of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*) using microsatellite-based pedigree[J]. *Aquaculture Research*, 2014, 45(11): 1881-1888.
- [39] Garber A F, Amini F, Gezan S A, *et al.* Genetic and phenotypic evaluation of harvest traits from a comprehensive commercial Atlantic salmon, *Salmo salar* L., broodstock program[J]. *Aquaculture*, 2019, 503: 242-253.
- [40] 刘永新, 周勤, 张红涛, 等. 基于标记系谱的红鳍东方鲷生长性状遗传分析[J]. 水产学报, 2017, 41(1): 21-30.
- Liu Y X, Zhou Q, Zhang H T, *et al.* Genetic analysis of redfin puffer (*Takifugu rubripes*) for growth traits by using a marker-based pedigree[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(1): 21-30(in Chinese).
- [41] 罗坤, 夏永涛, 王斌, 等. 俄罗斯鲟早期生长性状遗传参数的估计[J]. 中国水产科学, 2015, 22(3): 426-432.
- Luo K, Xia Y T, Wang B, *et al.* Estimates of genetic growth trait parameters during early development of *Acipenser gueldenstaedtii*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(3): 426-432(in Chinese).
- [42] 曾聪, 曹小娟, 高泽霞, 等. 团头鲂生长性状的遗传力和育种值估计[J]. 华中农业大学学报, 2014, 33(2): 89-95.
- Zeng C, Cao X J, Gao Z X, *et al.* Estimations of heritabilities and breeding values for growth traits in *Megalobrama amblycephala*[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2014, 33(2): 89-95(in Chinese).
- [43] 姜鹏, 韩林强, 白俊杰, 等. 草鱼生长性状的遗传参数和育种值估计[J]. 中国水产科学, 2018, 25(1): 18-95.
- Jiang P, Han L Q, Bai J J, *et al.* Estimation of genetic parameters and breeding values for growth traits in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(1): 18-95(in Chinese).
- [44] Li Y Z, Zhang B, Yang Y M, *et al.* Estimation of genetic parameters for juvenile growth performance traits in olive flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. *Aquaculture and Fisheries*, 2019, 4(2): 48-52.
- [45] Ninh N H, Ponzoni R W, Nguyen N H, *et al.* A comparison of communal and separate rearing of families in selective breeding of common carp (*Cyprinus carpio*): estimation of genetic parameters[J]. *Aquaculture*, 2011, 322-323: 39-46.

Genetic parameter analyses of growth traits at 30 days post-hatching in bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*)

ZHU Wenbin^{1,2}, FU Jianjun², WANG Lanmei², ZHANG Lide³, LIU Qigen¹, DONG Zaijie^{1,2*}

(1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Freshwater Fisheries Research Center of Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;

3. Suzhou Weilai Aquaculture Farm, Suzhou 215002, China)

Abstract: The aim of this study was to estimate the genetic improvement potential of early growth traits in bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*). The practices of mass spawning (group 1) and artificial insemination (group 2) were carried out using two populations of *H. nobilis*, and 672 fries at 30 dph (days post-hatching) were collected from each group, that were used for the further analyses of early growth traits. Based on microsatellite markers, total of 628 and 660 individuals from group 1 and group 2, respectively, were assigned with unambiguous pedigrees and reconstructed with population diallel cross combinations. Extremely significant unequal parental contributions were detected in both groups. The extremely significant differences in BW (body weight) and SL (standard length) were detected among families in both groups, and the significant differences in BW and SL were detected among diallel cross combinations in group 2. Furthermore, the positive values in mid-parent heterosis (0.39%–7.64%) and special combining ability (SCA) (0.01–0.02) of two growth traits were detected in the hybridized combinations. Based on the animal model and restricted maximum likelihood (REML) algorithm, the heritability estimates of BW and SL in *H. nobilis* (30 dph) were calculated at 0.47 and 0.49, respectively. The extremely significant genetic and phenotypic correlations were found between BW and SL, with 0.89 and 0.83, respectively. The results indicated that the early growth traits of *H. nobilis* could be improved through family construction, cross breeding and selective breeding, but the unequal parental contribution should be taken into account in practical breeding programs.

Key words: *Hypophthalmichthys nobilis*; growth trait; heterosis; combining ability; heritability

Corresponding author: DONG Zaijie. E-mail: dongzaijie@ffrc.cn

Funding projects: Natural Science Foundation of Jiangsu Province (CN) (BK20160205); China Agriculture Research System (CARS-45-05)