

三个牙鲆育种群体亲本效应及遗传参数估计

田永胜¹, 徐田军^{1,2}, 陈松林^{1*}, 邓寒¹, 王磊^{1,2}, 季相山^{1,3}, 宓浩¹, 武鹏飞^{1,4}

(1. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 山东 青岛 266071; 2. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 200090; 3. 山东农业大学 动物科技学院, 山东 泰安 271018; 4. 中国海洋大学 生命科学院, 山东 青岛 266003)

摘要: 针对牙鲆(*Paralichthys olivaceus*) 养殖品种生长速度变慢、抗病力降低这一问题。近年来构建了牙鲆抗病群体(RS)、日本群体(JS)和黄海群体(YS)3 个育种群体, 开展牙鲆选择育种, 建立了 63 个家系, 收集了所有家系 5 328 尾鱼苗的体长和体重数据。借助线形混合模型(Linear mixed model)、“加性-显性”模型、约束极大似然法(REML)及最佳线性无偏预测(BLUP)分别估计亲本效应值、体重和体长遗传力和遗传相关、父母本效应和杂交效应。预测结果显示, 其中父本 130, 141, 146, 170, 218, 229, 303 和 308 随机效应达到了极显著效应水平($P < 0.01$), 父本 112, 122, 141, 190, 212 达到显著水平($P < 0.05$), 所有母本体重随机效应达到了极显著水平($P < 0.01$); 体长和体重两性状的加性、显性、表型和基因型相关分量都达到极显著水平($P < 0.01$), 体长和体重的加性方差比率均大于显性方差比率, 可见两性状的遗传效应主要取决于基因的加性效应。体长的总遗传效应率为 31.20%, 体重的总遗传效应率为 33.58%, 体长和体重的随机方差比率分别达到 68.80% 和 66.41%, 说明养殖环境等因素对牙鲆体长和体重的影响较大, 同时说明在牙鲆选择育种中消除环境影响极为重要。体长和体重的狭义遗传率分别为 0.199 和 0.256($P < 0.01$), 广义遗传率分别为 0.312 和 0.336($P < 0.01$), 牙鲆在以上两性状上属于中等遗传力, 通过选择育种可取得较大的遗传进展。对 3 个牙鲆育种群体杂交随机效应估计结果显示, 抗病群体和黄海群体在体长和体重两性状上加性随机效应显著($P < 0.05$); 抗病群体分别与日本群体、黄海群体杂交, 其后代表现出显性随机效应达到 0.10 的水平($P < 0.10$), 黄海群体自交、日本群体和黄海群体杂交随机效应不显著($P > 0.05$), 因此在杂交组配中选择抗病群体与其他两个群体交配可取得较好的效果。

关键词: 牙鲆(*Paralichthys olivaceus*); 随机效应; 遗传相关; 遗传力

中图分类号: S917.4

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2009)06-0119-10

1 引言

牙鲆(*Paralichthys olivaceus*) 是一种冷、温水性、底栖的海产名贵经济鱼类。在太平洋西岸主要分布

在我国渤海、黄海和东海沿岸, 以及日本和朝鲜半岛沿岸, 是这些国家主要的养殖和捕捞鱼类, 同时也是人工选育优良品种的主要对象。我国牙鲆的养殖始于 20 世纪 50 年代, 20 世纪 90 年代后发展成为工厂

收稿日期: 2009-06-10; 修订日期: 2009-09-26。

基金项目: “863” 高新技术研究发展计划(2006A A10A404); 国家科技支撑计划(2006BAD01A12011); 农业科技成果转化资金项目(2007GB2C600174)和山东省泰山学者建设工程专项资助。

作者简介: 田永胜(1964—), 男, 甘肃省会宁县人, 副研究员, 博士, 从事专业: 鱼类生物技术, 研究方向: 鱼类低温生物学及遗传育种。E-mail: tianys@ysfri.ac.cn

* 通讯作者: 陈松林(1960—), 男, 研究员, 博士, 研究方向: 水产生物技术。Tel: 053285844606; E-mail: chensl@ysfri.ac.cn

化、池塘和网箱养殖的主要品种,国内牙鲆年产鱼苗产量约在 3 000 万尾,在海水鱼类养殖中占有重要地位。但是随着人工集约化养殖、多代近亲繁殖及养殖环境的演变,牙鲆抗逆力明显下降,表现在生长速度、抗病力降低,在苗种培育和养殖中白化病、肠道白浊、鳃弧菌病、淋巴囊肿病、纤毛虫感染等疾病频繁发生,使牙鲆苗种养成率较低,养殖品种退化,养殖效益降低。因此利用牙鲆不同地理群体及人工筛选的抗病群体进行家系的建立和选育,培育生长速度快、抗病力强的牙鲆养殖新品种,对于牙鲆种质的恢复、提高养殖产品质量及经济效益具有重要的意义。

在牙鲆育种方面,日本在雌核发育和全雌育种技术研究中取得了重要进展^[1],国内对山东近海野生牙鲆和养殖牙鲆的遗传多样性进行了比较,表明养殖群体的遗传变异明显低于野生群体^[2];利用微卫星标记和 AFLP 技术对牙鲆养殖群体和野生群体的遗传结构进行评价,同样也表明养殖群体的遗传多样性具有一定程度的下降^[3-4],可见对牙鲆养殖品种进行选育,提高遗传杂合度对于改良牙鲆品种具有重要的作用。从 2003 年开始中国水产科学研究院黄海水产研究所通过人工选择的途径建立了中国牙鲆抗病繁殖群体,收集了黄海野生牙鲆群体,并从日本引进了牙鲆种群^[5],为牙鲆的选择育种奠定了基础。2007 年利用以上 3 个牙鲆种群建立了 63 个家系^[5],为牙鲆种群遗传参数的估计积累了大量的数据。遗传参数估计对于鱼类育种具有重要的指导作用,在养殖鱼类方面报道了鲤 (*Cyprinus carpio*)^[6-7]、大西洋鲑 *Salmo salar*^[8]、虹鳟 *Salmo gairdneri*^[9]、罗非鱼 *Oreochromis sp.*^[10]、银大麻哈鱼 *Oncorhynchus kisutch*^[11] 等鱼类不同性状遗传参数的研究,为以上鱼类育种提供了一定的科学依据,加快了遗传育种的进程。对于牙鲆的选择育种及遗传参数估计在国内还未有报导,本文首次利用 63 个牙鲆半同胞和全同胞家系资料,对 3 个牙鲆群体中父母本遗传随机效应、体长和体重方差分量、协方差分量、遗传相关分量、遗传力及不同繁殖群体交配的随机效应等遗传参数进行了估计。

2 材料和方法

2.1 牙鲆家系的建立

牙鲆家系的建立按照本实验室建立的方法进行^[5]。利用收集和培育的抗病牙鲆(RS)、日本牙鲆(JS)和黄海牙鲆(YS) 3 个牙鲆群体,其中包含抗病

牙鲆雄鱼 14 尾、雌鱼 19 尾,日本牙鲆雄鱼 4 尾、雌鱼 8 尾,黄海牙鲆雄鱼 4 尾、雌鱼 2 尾。父、母本间交配方式采用简单多系相互交配法^[12],在人工受精中除采用现场采集的牙鲆新鲜精液外,同时利用海水鱼类精子冷冻技术^[13],在液氮中冷冻保存 3 个牙鲆群体雄鱼的精子,辅助牙鲆家系建立。利用以上 3 个牙鲆种群共建立牙鲆半同胞和全同胞家系 63 个,其中包含父本内半同胞家系组 14 个,母本半同胞家系组 12 个。

2.2 牙鲆家系培育及数据采集

牙鲆受精卵的孵化和鱼苗的培育在 3 m³ 的水缸中进行,保持常流水,孵化水温保持在 15.2~17 °C,鱼苗培育水温 17~25 °C,鱼苗的饲养和疾病的防治参照《海水鱼类养殖理论与技术》中“牙鲆养殖技术”^[14]。

每缸放入牙鲆受精卵 20 mL,初孵仔鱼约 15 000 尾,培育至 60 d 标准化至 2 000 尾/缸,培育至 80 天从每缸中随机抽取 100~200 尾标记,共计 10 354 尾,标记后集中养殖在 30 L 的水池中,同时抽样测定其体长和体重。集中培育 230 d 左右,对所有鱼苗体长(从吻端到尾鳍末端)和体重 2 个生长指标进行测量,共测量鱼苗 5 328 尾。

2.3 遗传参数估计方法

利用 63 个牙鲆家系体长和体重数据,采用线性混合模型(linear mixed mode)对牙鲆 3 个种群及父母本效应进行估计,利用约束极大似然法(restricted maximum likelihood REML)对体长、体重的方差组分进行估计,在估计模型中包含了父本效应。固定效应估计方法采用广义最小二乘法(GLS),随机效应预测方法采用最佳线性无偏预测(best linear unbiased prediction, BLUP)。另外利用“加性-显性”模型对体长和体重遗传力进行估计。数据利用 SAS(V8.2) 软件中的一般线性分析模型进行处理。线性混合模型^[15]如下:

$$y = Xb + Zu + e,$$

式中, y 为所有观察值构成的向量; b 为所有固定效应构成的向量; X 为固定效应的关联矩阵; u 为所有随机效应构成的向量; Z 为随机效应的关联矩阵; e 为所有随机误差构成的向量。

“加性-显性”模型^[16]如下:

$$y = 1\mu + U_A e_A + U_{DeD} + e_e,$$

式中, y 为所有观察值构成的向量,常数向量 1 是系数为常数 1 的向量; μ 是群体平均数; e_A 是加性效应向

量; U_A 是加性效应向量关联矩阵; e_D 是显性效应向量; U_D 是显性效应向量关联矩阵; e_e 是随机效应向量。

3 结果

3.1 父母本随机效应预测结果

依据所有家系体长和体重测量值, 利用 Henderson

法对父、母本体长和体重的遗传方差进行分析(表 1, 2), 结果显示母本遗传方差在体长和体重两个生长指标都无显著性差异($P > 0.05$), 而父本的遗传方差在两个生长指标上都具有显著性差异($P < 0.05$)。

表 1 Henderson 法对体长的方差分析结果

| 因子 | 自由度 | 平方和 | 均方 | F | P |
|----|-----|-------|------|------|------|
| 母本 | 25 | 25.14 | 1.01 | 0.86 | 0.64 |
| 父本 | 18 | 52.72 | 2.93 | 2.51 | 0.04 |
| 残差 | 16 | 18.66 | 1.17 | | |

表 2 Henderson 法对体重的方差分析结果

| 因子 | 自由度 | 平方和 | 均方 | F | P |
|----|-----|----------|--------|------|------|
| 母本 | 25 | 1 894.44 | 75.78 | 0.83 | 0.67 |
| 父本 | 18 | 4 538.76 | 252.15 | 2.77 | 0.02 |
| 残差 | 16 | 1 455.93 | 90.99 | | |

3 个牙鲈群体中所有父母本遗传随机效应预测结果列于表 3, 29 个母本的体长遗传随机效应值在 $(-0.31 \pm 1.19) - (0.39 \pm 1.18)$, 无显著性差异($P > 0.05$)。22 个父本的体长遗传随机效应值在 $(-1.27 \pm 0.38) - (1.98 \pm 0.61)$, 父本 141, 229, 303 在体长具有极显著的遗传效应($P < 0.01$), 父本 90 和 212 达到了显著的遗传效应($P < 0.05$)。所有母本体重随机效应在 $(-2.97 \pm 34.29) - (4.08 \pm$

44.76), 全部达到了极显著水平($P < 0.01$), 说明母本对后代的体重影响相当显著, 其中母本 107, 124, 134, 182, 204 和 222 的体重遗传效应值较高, 达到 $(1.13 \pm 9.95) - (4.08 \pm 44.76)$ 。父本体重随机效应在 $(-11.01 \pm 3.77) - (18.86 \pm 8.30)$, 其中父本 112, 141 和 122 的体重遗传效应达到显著性水平($P < 0.05$), 父本 130, 146, 170, 218 和 308 的体重遗传效应达到了极显著水平($P < 0.01$)。

表 3 3 个牙鲈育种群体母本、父本的随机效应预测、标准误及相应 P 值

| 父母本 | 体长预测 | | 体重预测 | |
|--------|-------------------|------|--------------------------------|------|
| | E \pm S. E. | P | E \pm S. E. | P |
| 母本 107 | 0.14 \pm 0.37 | 0.86 | 1.47 \pm 9.68 ^④ | 0.00 |
| 母本 115 | -0.09 \pm 0.25 | 0.88 | -0.46 \pm 3.19 ^④ | 0.00 |
| 母本 124 | 0.39 \pm 1.18 | 0.58 | 4.08 \pm 44.76 ^④ | 0.00 |
| 母本 127 | 0.004 \pm 0.27 | 0.73 | -0.34 \pm 4.39 ^④ | 0.00 |
| 母本 128 | -0.31 \pm 1.19 | 0.53 | -2.97 \pm 34.29 ^④ | 0.00 |
| 母本 131 | 0.07 \pm 0.19 | 0.72 | 0.32 \pm 6.85 ^④ | 0.00 |
| 母本 132 | -0.15 \pm 0.40 | 0.85 | -1.27 \pm 11.41 ^④ | 0.00 |
| 母本 134 | 0.04 \pm 0.39 | 0.72 | 1.13 \pm 9.95 ^④ | 0.00 |
| 母本 144 | -0.14 \pm 0.44 | 0.86 | -1.03 \pm 5.71 ^④ | 0.00 |
| 母本 51 | -0.10 \pm 0.25 | 0.89 | -0.82 \pm 6.51 ^④ | 0.00 |
| 母本 165 | 0.0004 \pm 0.03 | 0.57 | -0.07 \pm 0.39 ^④ | 0.00 |

续表 3

| 父母本 | 体长预测 | | 体重预测 | |
|--------|----------------------------|------|-----------------------------|------|
| | E ± S. E. | P | E ± S. E. | P |
| 母本 174 | 0.02 ± 0.06 | 0.99 | 0.33 ± 2.10 ^④ | 0.00 |
| 母本 175 | - 0.05 ± 0.17 | 0.77 | - 0.55 ± 3.12 ^④ | 0.00 |
| 母本 182 | 0.28 ± 0.65 | 0.94 | 2.54 ± 20.16 ^④ | 0.00 |
| 母本 186 | - 0.25 ± 0.78 | 0.96 | - 2.09 ± 12.30 ^④ | 0.00 |
| 母本 188 | 0.10 ± 0.23 | 0.78 | 0.82 ± 6.31 ^④ | 0.00 |
| 母本 191 | 0.02 ± 0.05 | 0.89 | - 0.25 ± 1.87 ^④ | 0.00 |
| 母本 192 | 0.09 ± 0.30 | 0.75 | 0.75 ± 4.71 ^④ | 0.00 |
| 母本 194 | - 0.11 ± 0.34 | 0.84 | - 0.92 ± 5.42 ^④ | 0.00 |
| 母本 202 | - 0.02 ± 0.08 | 0.93 | - 0.69 ± 4.12 ^④ | 0.00 |
| 母本 204 | 0.13 ± 0.42 | 0.83 | 1.58 ± 9.33 ^④ | 0.00 |
| 母本 205 | 0.07 ± 0.19 | 0.90 | 0.51 ± 2.82 ^④ | 0.00 |
| 母本 206 | 0.03 ± 0.09 | 0.86 | 0.38 ± 2.12 ^④ | 0.00 |
| 母本 211 | - 0.30 ± 0.73 | 0.82 | - 2.96 ± 24.40 ^④ | 0.00 |
| 母本 215 | 0.05 ± 0.17 | 0.82 | 0.41 ± 2.59 ^④ | 0.00 |
| 母本 221 | 0.0004 ± 0.06 | 0.88 | - 0.31 ± 2.35 ^④ | 0.00 |
| 母本 222 | 0.15 ± 0.48 | 0.82 | 1.38 ± 7.68 ^④ | 0.00 |
| 母本 301 | 0.01 ± 0.08 | 0.75 | - 0.32 ± 1.62 ^④ | 0.00 |
| 母本 302 | - 0.09 ± 0.25 | 0.87 | - 0.67 ± 4.23 ^④ | 0.00 |
| 父本 109 | - 0.73 ± 0.55 | 0.11 | - 6.29 ± 4.05 | 0.09 |
| 父本 112 | 0.78 ± 0.91 | 0.15 | 7.72 ± 9.20 ¹ | 0.05 |
| 父本 113 | 0.72 ± 0.85 | 0.16 | 6.11 ± 7.45 | 0.06 |
| 父本 122 | - 0.37 ± 0.59 | 0.53 | - 2.04 ± 5.80 ¹ | 0.04 |
| 父本 130 | 0.04 ± 0.23 | 0.83 | - 0.89 ± 2.54 ^④ | 0.00 |
| 父本 133 | 0.30 ± 0.32 | 0.15 | 3.08 ± 4.08 | 0.05 |
| 父本 138 | - 0.66 ± 0.66 | 0.18 | - 6.218 ± 6.48 | 0.23 |
| 父本 141 | 1.04 ± 0.38 ^④ | 0.00 | 10.468 ± 4.04 ¹ | 0.03 |
| 父本 146 | - 0.14 ± 0.27 | 0.77 | - 1.92 ± 2.65 ^④ | 0.00 |
| 父本 152 | 0.02 ± 0.42 | 0.99 | - 0.20 ± 4.86 | 0.26 |
| 父本 156 | 0.46 ± 0.50 | 0.11 | 3.523 ± 3.89 | 0.12 |
| 父本 170 | - 0.41 ± 0.55 | 0.21 | - 4.40 ± 6.91 ^④ | 0.00 |
| 父本 187 | 0.19 ± 0.23 | 0.15 | 2.66 ± 3.01 | 0.07 |
| 父本 190 | - 0.88 ± 0.41 ¹ | 0.01 | - 9.39 ± 4.03 | 0.22 |
| 父本 207 | - 0.12 ± 0.27 | 0.50 | - 1.05 ± 3.08 | 0.51 |
| 父本 212 | 0.96 ± 0.53 ¹ | 0.04 | 10.08 ± 4.82 | 0.85 |
| 父本 218 | - 0.38 ± 0.27 | 0.12 | - 3.91 ± 3.14 ^④ | 0.00 |
| 父本 229 | 1.98 ± 0.61 ^④ | 0.00 | 18.86 ± 8.30 | 0.14 |
| 父本 303 | - 1.27 ± 0.38 ^④ | 0.00 | - 11.01 ± 3.77 | 0.44 |
| 父本 306 | - 1.03 ± 1.17 | 0.12 | - 8.71 ± 9.73 | 0.12 |
| 父本 307 | - 0.37 ± 1.29 | 0.85 | - 4.03 ± 12.87 | 0.32 |
| 父本 308 | - 0.15 ± 0.38 | 0.20 | - 2.45 ± 6.52 ^④ | 0.00 |

注: ¹ P < 0.05; ^④ P < 0.01。

3.2 遗传相关预测结果

体长和体重协方差分量及遗传相关分量分析结果显示, 加性和显性协方差分量未达到显著性水平 ($P > 0.05$), 其随机误差达到了极显著水平 ($P < 0.01$), 环境对体长和体重的影响显著。其表现型协方差分量达到极显著水平 ($P < 0.01$), 基因型协方

差分量未达到显著水平 ($P > 0.05$)。但其加性、显性、表现型和基因型遗传相关分量都达到极显著水平 ($P < 0.01$) (表 4), 而且显性和基因遗传相关分量达到 1, 说明体长和体重在加性、显性遗传效应及基因型和表现型上都密切相关, 基因型相关稍大于表现型相关。

表 4 体长与体重协方差、遗传相关分量(标准误)及 P 值

| | 协方差分量 $Cov \pm S. E.$ | P | 遗传相关分量 $Cov \pm S. E.$ | P |
|-----|-------------------------------|------|------------------------------|------|
| 加性 | 4.78 \pm 2.88 | 0.10 | 0.99 ¹ \pm 0.09 | 0.00 |
| 显性 | 2.11 \pm 1.68 | 0.21 | 1.00 ¹ \pm 0.11 | 0.00 |
| 机误 | 14.07 ¹ \pm 2.95 | 0.00 | 0.98 ¹ \pm 0.07 | 0.00 |
| 表现型 | 20.96 ¹ \pm 4.59 | 0.00 | 0.99 ¹ \pm 0.15 | 0.00 |
| 基因型 | 6.89 \pm 10.27 | 0.50 | 1.00 ¹ \pm 0.34 | 0.00 |

注: ¹ $P < 0.01$ 。

3.3 遗传力估计结果

通过“加-显性”模型对牙鲈家系体长和体重遗传力估计结果显示(表 5), 其加性、显性、表型方差分量都达到了极显著性水平 ($P < 0.01$), 方差分量比率也达到极显著水平 ($P < 0.01$)。体长和体重的加性方差比率均大于显性方差比率, 反映出体长和体重的遗传效应主要取决于基因的加性效应。体长的总遗传效应率为 31.20%, 体重的总遗传效应率

为 33.58%, 体长和体重的随机方差比率分别达到 68.80% 和 66.41%, 说明养殖环境等因素对牙鲈体长和体重的影响大于遗传因素的影响, 同时说明在鱼类品种选育中消除环境影响极为重要。体长和体重的狭义遗传力分别为 0.20 和 0.26, 广义遗传力分别为 0.31 和 0.34, 广义遗传力大于狭义遗传力, 进一步说明养殖环境因子对体长和体重具有一定的影响。

表 5 利用“加-显性”模型对牙鲈家系体长和体重方差分量、方差分量比率及遗传力估计结果

| | 体长 | | 体重 | |
|-------|------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| | 方差分量 $Var \pm S. E.$ | 方差分量比率 (Var/V_p) $\pm S. E.$ | 方差分量 $Var \pm S. E.$ | 方差分量比率 (Var/V_p) $\pm S. E.$ |
| 加性 | 0.46 ¹ \pm 0.09 | 0.20 ¹ \pm 0.04 | 50.00 ¹ \pm 10.31 | 0.26 ¹ \pm 0.04 |
| 显性 | 0.26 ¹ \pm 0.08 | 0.11 ¹ \pm 0.03 | 15.65 ¹ \pm 4.64 | 0.08 ¹ \pm 0.032 |
| 机误 | 1.59 ¹ \pm 0.32 | 0.69 ¹ \pm 0.05 | 129.84 ¹ \pm 26.76 | 0.66 ¹ \pm 0.05 |
| 表型 | 2.31 ¹ \pm 0.57 | | 195.49 ¹ \pm 47.62 | |
| 狭义遗传力 | | 0.20 ¹ \pm 0.04 | | 0.26 ¹ \pm 0.04 |
| 广义遗传力 | | 0.31 ¹ \pm 0.05 | | 0.34 ¹ \pm 0.053 |

注: ¹ $P < 0.01$

3.4 3个牙鲈育种群体杂交遗传随机效应预测结果

抗病牙鲈和黄海牙鲈在体长和体重两性状上的加性随机效应达到显著性水平 ($P < 0.05$), 日本牙鲈体长和体重加性随机效应不明显 ($P > 0.05$)。在体长和体重两个性状上, 抗病牙鲈分别与日本牙鲈、黄海牙鲈杂交后代的显性随机效应具有一定的显著性, 达到了 0.10 水平 ($P < 0.10$), 黄海牙鲈自交后

代表现出不显著的随机效应 ($P > 0.05$), 日本牙鲈和黄海牙鲈杂交也表现出不显著的随机效应 ($P > 0.05$)。体重和固定效应大于体长固定效应(表 6)。通过 3 个牙鲈育种群体杂交后代随机效应预测值可以看出利用抗病牙鲈分别与日本牙鲈和黄海牙鲈杂交其后代在体长和体重上的显性效应较明显。

表 6 3 个牙鲆育种群体杂交后代体长和体重遗传随机效应值预测

| 3 个群体基因型值 | 体长 | 体重 |
|----------------|--------------------------|--------------------------|
| 加性随机效应(±S. E.) | | |
| A_{RS} | 0.47 ^④ ±0.18 | 5.23 ^④ ±2.05 |
| A_{JS} | 0.08±0.15 | -0.02±0.12 |
| A_{YS} | -0.48 ^④ ±0.19 | -4.75 ^④ ±1.58 |
| 显性随机效应(±S. E.) | | |
| D_{YS^*YS} | -0.07±0.13 | -0.40±1.55 |
| D_{RS^*JS} | 0.59 ¹ ±0.32 | 4.52 ¹ ±2.44 |
| D_{RS^*YS} | -0.64 ¹ ±0.35 | -5.05 ¹ ±2.66 |
| D_{JS^*YS} | 0.13±0.15 | 0.93±0.99 |
| 固定效应 | 17.82 | 52.44 |

注: A_{RS} , 抗病牙鲆群体体长/体重的加性效应值; A_{JS} , 日本牙鲆群体体长/体重的加性效应值; A_{YS} , 黄海牙鲆群体体长/体重的加性效应值; D_{YS^*YS} , 黄海牙鲆群体内自交后代体长/体重的显性效应值; D_{RS^*JS} , 抗病牙鲆群体与日本群体杂交后代中体长/体重的显性效应值; D_{RS^*YS} , 抗病牙鲆群体与黄海牙鲆群体杂交后代中体长/体重的显性效应值; D_{JS^*YS} , 日本群体与黄海牙鲆群体杂交后代中体长/体重的显性效应值;
¹ $P < 0.10$, ^④ $P < 0.05$, ^{④④} $P < 0.01$ 。

4 讨论

选择育种(selective breeding)是根据育种目标,在现有育种材料内将出现自然变异的类型,经比较鉴定,通过多种选择方法,选优去劣,选出优良的变异个体,培育新品种的方法^[12]。利用数量性状选择是选择育种的方法之一,遗传学理论认为基因型值和表型值之间存在数量相关关系,因此数量遗传学发展了丰富的数量遗传估计模型和方法。Fisher (1918)最早提出了数量性状遗传的“加性-显性遗传模型”^[17],为数量遗传模型的建立奠定了基础。1953年Henderson提出了3种适用于非均衡资料的方差组分估计法——Henderson方法,1971年Patterson和Thompson正式提出约束极大似然法(Restricted Maximum Likelihood, REML)用于遗传方差组分估计,国内外的大量研究证明,REML方法是目前动物育种中遗传参数估计比较理想的方法^[18],应用动物模型REML法对金华猪生长性状遗传参数进行了估计^[19]。在鱼类和虾类遗传育种研究中,利用动物模型估计了银大麻哈鱼 *Oncorhynchus kisutch*^[20-21]、虹鳟 *Oncorhynchus mykiss*^[22-23]、尼罗罗非鱼 *Oreochromis niloticus*^[24]、斑节对虾 *Penaeus monodon*^[25]和南美白对虾 *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*^[26]体长和体重等性状的遗传参数。在本研究中我们应用混合动物模型、加性-显性模型、约束极大似然法(REML)、广义最小二乘法(GLS)和最佳线性无偏预测(BLUP)方法相结合对3个牙鲆育种群体繁殖

后代的体长和体重性状加性和显性方差组分、协方差组分、遗传相关和遗传力等遗传参数进行了估计。

父母本遗传随机效应预测有利于了解亲本在杂种后代性状表现中的作用大小及亲本品种潜在育种价值,对于家系建立中父母本选配及鱼类品种改良提供依据。通过对抗病牙鲆、日本牙鲆和黄海牙鲆3个育种群体的29个母本和22个父本随机遗传效应的预测,所有母本的体重遗传随机效应都达极显著水平($P < 0.01$),说明所利用牙鲆母本在家系后代遗传选择中都具有显著的作用,而父本只有8尾鱼的体重遗传随机效应达到显著($P < 0.05$)或极显著水平($P < 0.01$),说明父本在家系后代遗传选择中所起的作用不如母本显著。母本的体长随机效应都未达显著水平($P > 0.05$),说明在母本的选择上以体重性状为主。通过体长、体重随机效应预测显示,在今后家系建立中可重点选择父本122,130,141,146,170,190,212,218,229,303,308号11个父本进行杂交育种。

性状间的相关性是选择改良性状时的一个重要参数,由于基因连锁和基因多效性的存在,生物体各个性状间存在着不同程度的相关性。因此在选择育种实践中,有的性状可通过直接选择获得成效,而有的性状可通过与它相关性较高性状的选育来达到间接选育的目的^[27]。利用多变量动物模型(multivariate animal model)对虹鳟不同日龄体重之间、体重与各种繁殖性状(卵径、卵量、卵体积、产后重)之间的遗传相关系数进行了估计,不同年龄体重相关系数均显著大于零,在(0.24±0.09)(168d)一

(0.93 ± 0.02) (336 和 364 d) 之间。252 d 之前的体重与繁殖性状不存在显著性相关 ($P > 0.05$), 但在 (252~364 d) 的体重与繁殖性状极显著相关 ($P < 0.01$)^[22]。日龄 80 d 大菱鲂体长和体重相关系数为 0.88, 体重和全长相关系数为 0.95, 全长和体长相关系数为 0.99 ($P < 0.01$)^[28]。230 d 牙鲈体长和体重在加性、显性、表现型和基因型上都体现为极显著遗传正相关 ($P < 0.01$), 基因型相关和显性相关都达到极显著的水平, 其相应相关系数大于大菱鲈等以上鱼类的相关系数。说明牙鲈体长和体重两性状是密切相关的, 通过体长的选择可达到对体重的选择的目的, 反之亦然。

通过性状方差组分可以对某一性状广义遗传力和狭义遗传力进行估计, 来判断在性状表现上遗传作用和环境作用的大小。Mart nez 等利用银大麻哈鱼纯种群体连续 4 年的初孵仔鱼体重, 分别采用加性动物模型、加性- 全同胞效应、加性- 母性效应、加性- 母性及协方差、加性- 母性- 全同胞效应、加性- 母性- 全同胞效应及协方差 6 种数量模型对方差组分和遗传力进行估计, 偶(奇) 年份的表型方差分别为 1.77~0.96(0.91~1.14), 随机方差为 0.40~0.74(0.14~0.53), 加性方差为 0.99~1.56(0.22~1.00), 全同胞效应方差为 0.12~0.14(0.14~0.16), 母性效应方差为 0.03~0.32(0.02~0.18), 遗传力为 0.50~0.80(0.24~0.88), 母本遗传力为 0.02~0.18(0.02~0.18)^[21]。Neira 等利用动物模型及最佳线性无偏预测 (BLUP) 估计了银大麻哈鱼在体重性状上的选择响应和近交衰退方面的遗传进展, 其商业体重的狭义遗传力在奇、偶年份的群体中分别为 0.39 ± 0.03 和 0.40 ± 0.04 ^[11]。Elvingson 和 Johansson 利用单性状和多性状动物模型估计了虹鳟混合群体的遗传力, 遗传力随着体长和体重的增加而增加, 多性状动物模型估计的遗传力在 0.28~0.74^[23]。Eknath 等为了选择养殖优良品种, 利用混合动物模型对不同养殖群体尼罗罗非鱼的遗传参数及遗传进展进行了估计, 不同养殖环境下体重的遗传力变化在 0.12~0.56 之间。体重方差组分在不同全同胞家系之间存在着显著性差异, 分别占总体重方差组分的 8%~16%。结果说明通过选择育种对体重进行选育是有效的^[23]。Maluwa 等利用最小二乘法和育种值估计对 *Oreochromis shiranus* 商业体重的选择响应进行了研究, 其 F1、F2、F3 代的遗传力分别为 $0.31 \pm$

0.09 , 0.31 ± 0.10 , 0.35 ± 0.11 , 属于中等遗传力^[29]。鲤鱼 5 个雌核发育系生长到 13 个月的体长和体重遗传力分别为 0.50 和 0.58^[30]。用单性状动物模型估计大菱鲂体长、存活率和白化率遗传力分别为 0.20, 0.07 和 0.02^[31]。养殖斑节对虾产卵日期、卵量、无节幼体数量、孵化率的遗传力分别为: 0.47 ± 0.15 , 0.41 ± 0.18 , 0.27 ± 0.16 和 0.18 ± 0.16 ^[25]。在多种养殖环境下, 利用单性状动物模型估计南美白对虾体重遗传力为 $(0.24 \pm 0.14) - (0.35 \pm 0.18)$; 多性状动物模型估计遗传力为 $(0.37 \pm 0.06) - (0.45 \pm 0.09)$ ^[26]。“黄海 1 号”中国对虾 3 月龄和 4 月龄体长的狭义遗传力估计值分别在 0.46~0.53 和 0.44~0.48 之间^[32]。性状遗传力的高低是确定性状选育方法的主要依据之一, 一般认为高遗传力 ($h^2 > 0.4$) 性状适合用于个体或群体表型选择法进行选种, 低遗传力 ($h^2 < 0.2$) 性状适合用于家系选择或家系内选择^[33], 具有 0.2 以上遗传力值的性状就有选择效果^[12]。牙鲈体长和体重的加性、显性、表型方差都达到了极显著水平 ($P < 0.01$), 相应方差分量明显大于银大麻哈鱼, 同时说明牙鲈体长和体重不但明显受到基因的调控, 而且环境对其也存在着较大的影响。牙鲈体长和体重的狭义遗传率分别为 0.20 和 0.26, 广义遗传率分别为 0.31 和 0.34, 进一步说明环境对于牙鲈体长和体重的影响不可忽视。不同鱼、虾类遗传力不同, 利用不同线性模型在不同环境下进行遗传力估计也不同, 从以上水产动物体长、体重遗传力分析可以看出, 其遗传力基本都为中等或偏高遗传力, 牙鲈体长遗传力与大菱鲈相近, 体重遗传力低于银大麻哈鱼、虹鳟和鲤鱼, 与尼罗罗非鱼和南美白对虾相近, 属于中等遗传力。因此认为在牙鲈选择育种中利用体长和体重性状进行遗传选择可以取得较快的遗传进展, 同时说明采用不同地理种群牙鲈大量建立家系, 借助数量遗传学方法对亲本及后代的遗传性状进行选择, 是牙鲈新品种培育的一条可行途径。

利用 Henderson 提出的混合线性模型方程组及最佳线性无偏预测 (Blup) 法, 可以预测动物杂交参数的固定效应及随机效应。经过对动物模型 Blup 法估计育种值的效率进行过探讨, 普遍认为相对于传统的选择指数法, 能显著地提高育种进展速度, 特别是对低遗传力和限性性状其效果更明显^[18]。利用 Blup 法对银大麻哈鱼繁殖性状的固定效应和随机效应进行了预测^[20], 筛选了肉牛最佳杂

交组合^[34]。本研究利用 63 个全同胞家系体长和体重数据, 对抗病牙鲆、日本牙鲆和黄海牙鲆 3 个育种群体互相杂交的固定效应和随机效应进行了预测,

结果说明在家系建立中以抗病牙鲆分别与日本牙鲆和黄海牙鲆进行杂交组配, 其后代生长性状较好。

参考文献:

- [1] YAMAMOTO E. Studies on sex-manipulation and production of cloned populations in hirame, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schligitl) [J]. *Aquaculture*, 1995, 173: 235—246.
- [2] 尤锋, 王可玲, 相建海, 等. 山东近海褐牙鲆自然与养殖群体生化遗传结构及其遗传变异的比较分析 [J]. *海洋与湖沼*, 2001, 32(5): 512—518.
- [3] LIU Y G, CHEN S L, LI B F. Assessing the genetic structure of three Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) stocks by microsatellite markers [J]. *Aquaculture*, 2005, 243: 103—111.
- [4] LIU Y G, CHEN S L, LI B F, et al. Analysis of genetic variation in selected stocks of hatchery flounder, *Paralichthys olivaceus*, using AFLP markers [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2005, 33: 993—1005.
- [5] 陈松林, 田永胜, 徐田军, 等. 牙鲆抗病群体和家系的建立及其生长和抗病性能初步测定 [J]. *水产学报*, 2008, 32(5): 665—672.
- [6] VANDEPUTTE M. Selective breeding of quantitative traits in the common carp (*Cyprinus carpio*): a review [J]. *Aquatic Living Resources*, 2003, 16: 399—407.
- [7] KOCOUR M, MAUGER S, RODINA M, et al. Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L) using a molecular pedigree [J]. *Aquaculture*, 2007, 270: 43—50.
- [8] GJERDE B, KORSVOLL S A. Realized selection differentials for growth rate and early sexual maturity in Atlantic salmon [J]. *Aquaculture Europe*, 1999, 99: 73—74.
- [9] GALL G A E, BAKAR Y, FAMULA T. Estimating genetic change from selection [J]. *Aquaculture*, 1993, 111: 75—88.
- [10] GALL G A E, BAKAR Y. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: An analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia [J]. *Aquaculture*, 2002, 212: 93—113.
- [11] NEIRA R, DIAZ N F, GALL G A E, et al. Genetic improvement in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): iv. Selection response and inbreeding depression on harvest weight [J]. *Aquaculture*, 2006: 257: 9—17.
- [12] 范兆廷. 水产动物育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005, 58—68.
- [13] 陈松林, 季相山. 鱼类精子冷冻保存的实用化方法: 中国, ZL200410035461.9 [P]. 2004-07-27.
- [14] 雷霖霖. 海水鱼类养殖理论与技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 482—523.
- [15] 张勤. 动物遗传育种中的计算方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 3—11.
- [16] 朱军. 遗传模型分析方法 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 58—87.
- [17] 翟虎渠, 王健康. 应用数量遗传 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2007: 1—250.
- [18] 杨泽明, 熊远著, 喻传洲. 影响猪遗传评估效果的主要因素研究 [J]. *华中农业大学学报*, 2001, 20(6): 598—602.
- [19] 谢保胜, 徐宁迎. 应用动物模型 REML 法估计金华猪生长性状遗传参数 [J]. *畜牧兽医*, 2003, 35(2): 6—9.
- [20] NEIRA R, DIAZ N F, GALL G A E, et al. Genetic improvement in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): ⑤ Selection response for early spawning date [J]. *Aquaculture*, 2006, 257: 1—8.
- [21] MARTINEZ V, NEIRA R, GALL G A E. Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. *Aquaculture*, 1999, 180: 223—236.
- [22] SU G S, LILJEDAHL L E, GALL G A E. Genetic correlations between body weight at different ages and with reproductive traits in rainbow trout [J]. *Aquaculture*, 2002, 213: 85—94.
- [23] ELVINGSON P, JOHANSSON K. Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age [J]. *Aquaculture*, 1993, 118: 191—204.
- [24] EKNATH A E, BENTSEN H B, PONZONI R W, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: Composition and genetic parameters of a synthetic base population of *Oreochromis niloticus* for selective breeding [J]. *Aquaculture*, 2007, 273: 1—14.
- [25] MACBETH M, KENWAY M, SALMON M, et al. Heritability of reproductive traits and genetic correlations with growth in the black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks [J]. *Aquaculture*, 2007, 270: 51—56.
- [26] CASTILLO-JUÁREZ H, CASARES J C G, CAMPOS-MONTES G, et al. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models [J]. *Aquaculture*, 2007, 273: 42—49.
- [27] 李思发, 王成辉, 刘志国, 等. 三种红鲤生长性状的杂种优势与遗传相关分析 [J]. *水产学报*, 2006, 30(2): 175—180.

- [28] 张庆文,张天扬,孔杰,等. 大菱鲆生长性状在不同生长发育阶段的相关分析[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 57—61.
- [29] MALUWA O A, GJERDE B. Response to selection for harvest body weight of *Oreochromis shiranus* [J]. Aquaculture, 2007, 273: 33—44.
- [30] BONGERS A B J, BOVENHUIS H, VAN STOKKOM A C, et al. Distribution of genetic variance in gynogenetic or androgenetic families [J]. Aquaculture, 1997, 153: 225—238.
- [31] 张庆文,孔杰,栾生,等. 大菱鲆 25 日龄 3 个经济性状的遗传参数评估[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 53—56.
- [32] 黄付友,何玉英,李健,等. “黄海 1 号”中国对虾体长遗传力的估计[J]. 中国海洋大学学报, 2008, 38(2): 269—274.
- [33] 赵存发,高佃平,李金泉,等. 内蒙古白绒山羊体重性状遗传力的估计[J]. 内蒙古畜牧科学, 1999, 4: 12—15.
- [34] 孙少华,桑润滋,贾青,等. 用动物模型分析和筛选肉牛最优杂交组合的研究[J]. 草食家畜, 1999, 104(3): 10—13.

Parent effects and estimation of genetic parameters for three Japanese flounder breeding populations

TIAN Yong-sheng¹, XU Tian-jun^{1,2}, CHEN Song-lin¹, DENG Han¹, WANG Lei^{1,2},
JI Xiang-shan^{1,3}, DING Hao^{1,2}, WU Peng-fei^{1,4}

(1. Key Laboratory of Ministry of Agriculture for Sustainable Utilization of Marine Fishery Resources, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Shanghai Ocean University, Shanghai 200090, China; 3. Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; 4. Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: The Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) is one of the most important species for the coastal fisheries and mariculture in China. However, in recent years, the Japanese flounder aquaculture has many problems such as disease, growth rate depression etc. due to neglect systemic breeding research. In recent years, through three methods such as artificial selection, introduction of fine stocks from Japanese and collection of local wild stocks, we have established gradually disease-resistant stock (RS), Japanese stock (JS) and Huang hai (Yellow) Sea stock (YS) as broodstocks. Subsequently, we constructed 63 half and full-sib families. After 230 days of growth, in total 5 328 individuals from these families were randomly captured to measure their body length and body weight. Based on these data, we estimated parents' random effect for each family using Linear mixed model. At the same time, we estimated the heritability and correlation coefficient between body weight and body length using Restricted Maximum Likelihood method (REML) based on additive-dominance model. Simultaneously, the parents' effect and hybrid effect were estimated using BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) method. According to the estimated results of parents' random effect, the effect value for male 130, 141, 146, 170, 218, 229, 303 and 308 has reached a significant level of random effect ($P < 0.01$), and male parent 112, 122, 141, 190, and 212 has reached a significant level of random effect ($P < 0.05$). While the effect value for all female parents has reached a significant level of random effect ($P < 0.01$). The results of genetic correlations for body length and body weight showed that four components such as additive, dominant, phenotype and genotype have been to achieve significant level ($P < 0.01$). The results of estimated heritability showed that the additive variance ratio of body length and body weight was bigger than that of dominant variance, which suggested that the genetic effect of body length and body weight depends largely on the additive effect of genes. The total genetic effect of body length and body weight was 31.20% and 33.58%, respectively, and the random variance of body weight and body length was 68.80% and 66.41%, respectively. These findings sug-

gested that environmental factors have great impacts on body length and body weight of Japanese flounder, so the elimination of the environmental factors was important in the process of breeding. The narrow sense heritability of body length and body weight was 0.199 and 0.256 ($P < 0.01$), respectively, and the broad sense heritability of body length and body weight was 0.312 and 0.336 ($P < 0.01$), respectively. The heritability of body length and body weight was moderate, which indicated that selection for the two growth traits would result in greater genetic improvement. RS showed positive additive effect ($P < 0.05$) on body length and body weight, however, YS showed negative additive effect ($P < 0.05$) on body length and body weight. The hybrids between RS and JS showed positive additive random effect ($P < 0.10$), and the hybrids between RS and YS showed negative additive random effect ($P < 0.10$), however, the random effects of the offspring of RS and the hybrids between JS and YS were not significant ($P > 0.05$). Therefore, RS hybridized with the other two stocks (JS and YS) could obtain good result in selective breeding of Japanese flounder.

Key words: Japanese flounder; *Paralichthys olivaceus*; random effect; genetic correlation; heritability