

文章编号:1000-0615(2009)02-0182-06

应用重复力模型估计虹鳟生长性状的遗传力和育种值

王炳谦¹, 刘宗岳², 高会江², 白秀娟², 谷伟¹, 范兆廷²

(1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070;

2. 东北农业大学动物科技学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:采用单性状重复观测值动物模型(重复力模型)对中国水产科学研究院黑龙江水产研究所渤海冷水性鱼类试验站5个品系后代的4 026尾虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的生长性状(体重、体长和肥满度)进行了遗传参数和育种值的估计,并对各个性状的表型和遗传趋势进行预测。在此模型中考虑了年份-季节固定效应、父本固定效应和母本固定效应,个体的随机效应和个体永久环境效应。结果表明:该5个品系虹鳟及后代体重的遗传力为0.35,体长为0.10、肥满度为0.34。从不同评定方法的秩相关来看,用综合育种值方法与单个性状方法之间存在极显著的相关,其相关度分别为0.998, 0.877, 0.850, -0.071, -0.064和-0.13。用综合育种值对虹鳟个体的选择价值的评定和名次排列,以及与单个性状的评定名次有着一定程度上的差别。体重、体长和肥满度性状,其表型趋势与遗传趋势基本一致的品系,均可通过表型值进行选择。

关键词:虹鳟;生长性状;遗传参数;育种值;重复力模型

中图分类号:S 917

文献标识码:A

Donaldson^[1]和日本东京大学的大泉实习场^[2],从20世纪初就分别对不同的群体进行遗传选育。Donaldson经过23年的研究和选育,超级虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的产卵期由选择前的2、3月份提早到上年的11月份,2龄鱼的产卵量比选择前增加4倍,1龄鱼的体重比选择前增加1倍^[3]。张建森^[4]通过传统的杂交和现代的雌核发育技术相结合培育出生长性状优良的鲤鱼品种——建鲤。相关研究表明:在众多鱼类品种的育种实践中,许多重要的经济性状如生长速度、成熟年龄和抗病力等方面上都体现出有较强的遗传反应^[5-11]。

通过数量遗传学方法,尤其是应用现代的遗传育种理论进行选育,是鱼类育种的发展趋势。李思发等^[12]对三种红鲤进行了生长性状的杂种优势与遗传相关分析;王成辉等^[13]采用加性-显性-环境互作遗传模型对红鲤生长性状的遗传效应进行了分析。然而,在我国的水产动物育种实

践中,动物模型BLUP(最优线性无偏预测)这种在家畜和家禽育种中早已成为系统化和规范化的方法,还没有得到系统的应用。本研究在对虹鳟进行的系统选育中,应用了动物模型BLUP方法估计遗传力和育种值,并通过对遗传和表型趋势的比较,进而评价加性效应在虹鳟遗传育种中的作用。

1 材料与方法

1.1 研究群体和性状测定

试验在中国水产科学研究院黑龙江水产研究所渤海冷水性鱼类试验站进行。基础虹鳟群体建立于2001年,分别由A-渤海品系(由朝鲜品系与日本品系混群的后代)、B-丹麦品系(来自丹麦的一个品系)、C-挪威品系(来自挪威)、D-道氏品系(道氏优质虹鳟)和E-加州品系(来自美国加州)组成。

2004年12月,从各个品系中选择4⁺龄,体

收稿日期:2008-07-17 修回日期:2008-09-15

资助项目:国家科技支撑计划专题(2006BAD01A12010);黑龙江省攻关项目(GA06B203-2)

通讯作者:范兆廷, E-mail: fanzhaoting9999@yahoo.com.cn

重在 2 kg 以上的个体作为候选亲本,每一品系选出 8 组,再根据体重排序(前 3 名),采用完全双列杂交建立 75 个全同胞家系(表 1),每一个家系或对照组(自繁亲本)放入一个选育单元进行孵化及驯养,待个体平均体重达到 0.5 g 时分别

移入独自的选育缸内(每缸内 300 尾)。饲养到 300 d 时,为克服环境差异,在每个家系内选择 50 g 的个体 100 尾进行 pttag 标记(英国 Trovan 公司 ID-100 型),然后放入一个 100 m² 水道式鱼池进行同环境饲养。

表 1 5 个品系虹鳟完全双列杂交配组方式
Tab. 1 Diallel crossing patterns in five strains of rainbow trout

母本 female parent	父本 male parent				
	A	B	C	D	E
A	A1 × A1 (55)	A4 × B4 (53)	A7 × C4 (56)	A10 × D4 (56)	A13 × E4 (53)
	A2 × A2 (50)	A5 × B5 (56)	A8 × C5 (55)	A11 × D5 (52)	A14 × E5 (54)
	A3 × A3 (54)	A6 × B6 (50)	A9 × C6 (53)	A12 × D6 (53)	A15 × E6 (55)
B	B4 × A4 (54)	B1 × B1 (50)	B7 × C7 (56)	B10 × D7 (53)	B13 × E7 (53)
	B5 × A5 (54)	B2 × B2 (58)	B8 × C8 (55)	B11 × D8 (52)	B14 × E8 (54)
	B6 × A6 (53)	B3 × B3 (53)	B9 × C9 (50)	B12 × D9 (53)	B15 × E9 (53)
C	C4 × A7 (56)	C7 × B7 (53)	C1 × C1 (55)	C10 × D10 (52)	C13 × E10 (53)
	C5 × A8 (53)	C8 × B8 (56)	C2 × C2 (54)	C11 × D11 (53)	C14 × E11 (55)
	C6 × A9 (53)	C9 × B9 (53)	C3 × C3 (53)	C12 × D12 (53)	C15 × E12 (53)
D	D4 × A10 (53)	D7 × B10 (55)	D10 × C10 (54)	D1 × D1 (54)	D13 × E13 (54)
	D5 × A11 (56)	D8 × B11 (53)	D11 × C11 (55)	D2 × D2 (55)	D14 × E14 (55)
	D6 × A12 (54)	D9 × B12 (53)	D12 × C12 (53)	D3 × D3 (53)	D15 × E15 (53)
E	E4 × A13 (55)	E7 × B13 (53)	E10 × C13 (53)	E13 × D13 (54)	E1 × E1 (54)
	E5 × A14 (54)	E8 × B14 (54)	E11 × C14 (55)	E14 × D14 (55)	E2 × E2 (53)
	E6 × A15 (53)	E9 × B15 (53)	E12 × C15 (53)	E15 × D15 (53)	E3 × E3 (53)

注:()内的数字代表在进行育种值估计时的每个家系样本数

Notes: The number in the parenthesis showed the sample number of each family while its EBV was estimated

对所有亲本进行体重(weight)、体长(length)的测定,并采用 Fulton 公式[表示 $K = 100 (W/L^3)$, 式中 K 为肥满度; W 为体重,以 g 为单位; L 为体长,以 cm 为单位]计算肥满度(condition factor);2006 年 4 月以后 200 °C · d (水温 × 日)对其杂交后代进行相应性状的测定和计算。表型性状值的记录和系谱排列均按照 REML 软件的要求进行整理^[14]。

1.2 统计分析模型

当个体在被考察的性状上有重复观察值时,个体的一个观察值 y 可剖分为:

$$y_{ijkl} = u + HYS_1 + s_j + d_k + a + p + e_{ijkl}$$

y_{ijkl} 为性状观测值, u 为总体平均值, HYS_1 为测定年份-季节效应, s_j 为父本效应, d_k 为母本效应, a 为个体育种值随机效应, p 为永久环境效应, e_{ijkl} 为随机残差效应。

$$\text{矩阵形式: } Y = Xb + Za + Wp + e$$

这里 Y 为性状测定值的变量, b 为测定年份-季节,父本和母本的固定效应向量, X 为固定效应 b 的结构矩阵; a 为个体育种值随机效应向量, Z 为

随机效应 a 相关的结构矩阵, p 为永久环境效应向量, W 为永久环境效应向量结构矩阵, e 为随机残差效应向量。

并有: $E(y) = Xb, E(a) = 0, E(e) = 0, E(p) = 0$

$$\text{Var} \begin{bmatrix} a \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\delta_a^2 & 0 & 0 \\ 0 & I\delta_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & I\delta_e^2 \end{bmatrix}$$

A 为个体间血缘关系相关矩阵,根据这一模型可建立混合方程组(MME)

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ ZX & Z'Z + Z^{-1}k_2 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + A_{-1}k_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{p} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ W'y \\ W'y \end{bmatrix}$$

1.3 育种值的估计

解 MME 中的混合模型方程组,就可得到各性状的育种值估计值。当进行多个性状的综合选择时,需要根据各性状的重要性的不同,对各性状育种值给予适当的加权,然后综合为一个以货币为单位—用任意单位(U)标示的指数,来进行综合育种值的估计。

将育种的目标性状确定为体重和肥满度这2个性状时,综合育种值的计算公式为:

$$A_i = W_1 a_{1i} + W_3 a_{3i}$$

W_1 :体重的经济加权值为0.8 U/g

a_{1i} :个体*i*的体重育种值

W_3 :肥满度的经济加权值为0.2 U

a_{3i} :个体*i*的肥满度育种值

(注:肥满度的经济加权值以它估计值的众数1.3为准,每增加或减少0.1,其加权值0.2就随之增加或减小0.05)

2 结果与分析

表2列出了根据利用重复力模型计算获得生长性状的方差组分和遗传力的估计值。

通过对全部的后代的育种值进行排队,结果表明,所有后代各性状的育种值排队的名次不同,表3为后代育种值位于前20位的排名情况。

表4为不同评定方法所得到的秩相关,可以

看出,综合育种值估计值与各单个性状育种值估计值的秩相关系数均达到了极显著水平($P < 0.01$),分别为0.998、0.877、0.850、-0.071、-0.064、-0.130。

由表5可知,所有生长性状的表型趋势和遗传趋势呈逐年递增的趋势。并且,表型变化趋势与相应的遗传变化趋势大体上一致。

体重的表型趋势在0至17月龄增长比较缓慢,17月龄以后增长迅速。而遗传趋势与之相反,11月龄以前增长较快,而在11月龄至22月龄,增长较为平缓,且略有下降。

体长的表型趋势在0月龄至22月龄间呈现类似于直线的增长,而遗传趋势则是在0月龄至11月龄增长很快。11月龄以后的增长较为平缓,体长的变化较缓慢。

肥满度的表型趋势和遗传趋势基本一致。0到11月龄均呈现为迅速的上升趋势,11月龄之后增长则较为平缓。

表2 虹鳟生长性状遗传力和方差组分

Tab.2 Heritability and variance components of growth traits in rainbow trout

性状 traits	加性遗传方差 V_A	永久环境方差 V_{PE}	残差方差 V_R	遗传力 $h^2 (V_A \%)$	重复力 r_e
体重 weight	4 649.385	3 055.26	5 733.35	0.35	0.577 36
体长 length	2.422 58	2.933 93	18.515 13	0.10	0.222 90
肥满度 CF	72.282 89	2.208 61	140.927 9	0.34	0.350 25

表3 主要生长性状育种值排序

Tab.3 Ranks of estimated breeding value of growth trait

名次 rank	个体号 no. of individual	体重育种值 weight-EBV	个体号 no. of individual	体长育种值 length-EBV	个体号 no. of individual	肥满度育种值 CF-EBV
1	1 035	740.474	3 466	77.235	4 192	3.491
2	1 066	635.202	5 205	56.746	1 031	2.816
3	1 067	521.96	1 310	44.794	3 097	2.748
4	1 007	518.438	2 540	15.313	1 067	2.726
5	1 034	513.07	5 331	13.899	4 991	1.996
6	1 042	504.677	1 629	7.115	2 632	1.562
7	1 005	496.378	1 078	6.216	4 397	1.382
8	1 012	488.095	3 681	6.177	1 045	1.308
9	1 176	442.484	3 632	6.027	1 068	1.066
10	1 166	439.984	1 166	5.925	4 560	0.912
11	3 714	435.228	2 521	5.913	3 186	0.878
12	1 165	432.484	3 974	5.887	2 872	0.789
13	3 681	428.728	1 035	5.774	3 174	0.637
14	1 078	428.635	3 967	5.712	3 547	0.606
15	1 188	427.484	1 092	5.7	3 324	0.584
16	3 633	416.728	1 165	5.7	2 803	0.578
17	1 124	416.484	1 034	5.657	4 513	0.577
18	1 092	405.734	3 633	5.552	3 261	0.573
19	3 637	404.978	1 059	5.517	2 867	0.561
20	3 711	403.728	3 605	5.477	2 068	0.551

表 4 不同评定方法的秩相关

Tab.4 Correlation analysis of different evaluative methods

秩相关系数 rank correlation coefficient	肥满度育种值 CF-EBV	体长育种值 length-EBV	体重育种值 weight-EBV	综合育种值 comprehensive-EBV
肥满度育种值 (CF-EBV)	1	-0.130 **	-0.064 **	-0.071 **
体长育种值 (length-EBV)	-0.130 **	1	0.850 **	0.877 **
体重育种值 (weight-EBV)	-0.064 **	0.850 **	1	0.998 **
综合育种值 (competitive-EBV)	-0.071 **	0.877 **	0.998 **	1

Notes: ** $P < 0.01$

表 5 各性状的表型趋势和遗传趋势

Tab.5 Phenotypic and genetic tendency of all traits

性状 traits	遗传趋势 genetic tendency		表型趋势 phenotypic tendency	
	b_0	b_1	b_0	b_1
体重 weight	4.26	1.33	-92.15	24.65
体长 length	0.042	0.017	-0.93	1.58
肥满度 CF	-0.072	0.005 6	0.03	0.07

3 讨论

传统的遗传力研究方法中,多用方差组分方法估算遗传力。本研究采用单性状有重复观察值的动物模型可以将永久环境方差从随机残差方差中分割出来,所以通过该法估计得到虹鳟的生长性状的遗传力结果将处于一个较为合理的范围。Kause^[15]应用 DMUAI 软件对 3 龄的虹鳟进行体重、肥满度及肉色等性状进行参数估计,其中体重遗传力为 0.20,肥满度为 0.40。McKay 等^[16]对虹鳟生长性状的遗传参数估计结果表明,体重和体长的遗传力估计值范围在(0.13 ± 0.17)至(0.38 ± 0.22),肥满度略高于体长和体重,估计值为(0.46 ± 0.24)。McKay 等^[16]和 Schaeffer^[17]对 2~4 kg 虹鳟进行参数估计的结果是:体重的遗传力为 0.21~0.41,体长为 0.18~0.39,肥满度为 0.19~0.34。本研究的结果与以上的研究结果基本一致,仅肥满度的遗传力的估计值略低。肥满度的遗传力估计值略低可能是对该性状估计时,未能将母体和显性效应从加性效应分割出来而导致的結果。

本研究中,虹鳟的体重、体长、肥满度性状,其表型趋势与遗传趋势基本一致。从 3 个参数的遗传力估计值来看,都属于中等遗传力。所以表型趋势某种程度上反应了选择对象的遗传趋势,因此

本研究所关注的各性状均可通过表型选育来获到有效的选择反应。

用综合育种值对虹鳟进行遗传评定要比用单性状育种值更全面、更准确。因为用综合育种值估计时考虑了更多的信息,同时校正了由于单个性状进行选择而产生的偏差。在本项研究中,首要的育种目标是获得生长速度快的品系。目前,为满足这一目标,仅以生长速度和体型(肥满度)两个参数计算选育群体(个体)的育种值,这样通过较少的世代,获得较大的遗传进展。当获得生长速度较快的品系后,再考虑繁殖时间、繁殖能力、早期生活力和抗逆性等方面的问题,进一步完善选育系的综合性状。

参考文献:

- [1] Donaldson L R. Marine aquaculture[M]. Oregon: Oregon State University Press, 1969: 65-74.
- [2] 铃木亮. 鱼类育种的现状和未来[M]//日本水产学会. 水产生物的遗传与育种. 恒星社夺取生阁, 1979:114-130.
- [3] Foster R F, Donaldson L R. The effect on embryos and young of rainbow trout from exposing the parent fish to X-rays[J]. Growth, 13(2): 119-121.
- [4] 张建森. 建鲤育种研究论文集[M]. 北京:科学出版社, 1994.

- [5] Longaling F M, Eknath A E, Bentsen H B. Response to directional selection for frequency of early maturing females in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. *Aquaculture*, 1999, 178: 13–25.
- [6] Flynn F M, Friars G W, Bailey J K, *et al.* Development of a selection index to improve market value of cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Genome*, 1992, 35: 304–310.
- [7] Sutton G, Bult T, Haedrich R. Relationships among fat weight, body weight, water weight, and condition factors in wild Atlantic salmon parr [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2000, 129: 527–538.
- [8] Duangjinda M, Bertrand J K, Misztal I, *et al.* Estimation of additive and non-additive genetic variances in Hereford Gelbvieh and Charolais by Method R [J]. *Journal of Animal Science*, 2001, 79: 2997–3001.
- [9] Winkelman A M, Peterson R G. Heritability, dominance variation, common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in *Chinook salmon* [J]. *Aquaculture*, 1994, 125: 17–30.
- [10] Gjerde B. Growth and reproduction in fish and shellfish [J]. *Aquaculture*, 1986, 57: 37–55.
- [11] Standal M, Gjerde B. Genetic variation in survival of Atlantic salmon during the sea-ranching period [J]. *Aquaculture*, 1987, 6: 197–207.
- [12] 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.
- [13] 王成辉, 李思发, 刘志国, 等. 红鲤生长性状的上位性遗传效应分析 [J]. *中国水产科学*, 2006, 13(4): 573–578.
- [14] Boldman K G, Kriese L A, van Vleck L D. A manual for use of DFREML: a set of programs to obtain estimates of variance and covariance (draft) [M]. US Department of Agriculture. Agricultural Research Service, 1995.
- [15] Kause A. Coupling body weight and its composition: a quantitative genetic analysis in rainbow trout [J]. *Aquaculture*, 2002, 211: 65–79.
- [16] McKay L R, Schaeffer L R, McMillan I, *et al.* Analysis of growth curves in rainbow trout using random regress [C]. 7th World Congr Genet Appl Livest Prod. Fish and shellfish breeding, 2002, 6: 11.
- [17] Schaeffer L R. Body traits in rainbow trout: II Estimates of heritability and of phenotypic and genetic correlations [J]. *Aquaculture*, 1989, 80: 25–44.

Estimation of genetic parameters for growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with different models

WANG Bing-qian¹, LIU Zong-yue², GAO Hui-jiang², BAI Xiu-juan², GU Wei¹, FAN Zhao-ting²

(1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, China;

2. College of Animal Science and Technology, Northeast Agriculture University, Harbin 150030, China)

Abstract: Quantitative genetic analyses were performed to study the potential to breed for improved body weight, body length, and condition factor in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) at different growth stage. In this study, samples were obtained from BaoHai Cold Water Fish Experimental Station of Heilongjiang River Fishery Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, based on 4026 hybrid individuals from the reciprocal crossing among the 5 strains between 2004 and 2006. Genetic parameters and breeding values of growth traits in rainbow trout were estimated with repeatability animal model. The fixed effects, which were included the year-season, dam and sire strain, the permanent environment effects and the animal additive genetic effects were calculated. The phenotypic and genetic trends of growth trait in the rainbow trout were also analyzed. Growth traits were estimated utilizing Restricted Maximum Likelihood methods with a two generation pedigree. Results for heritability estimates for body length, body weight, and condition factor were 0.35, 0.10, and 0.34, respectively. The ranks of all kinds of one-trait estimated breeding values were greatly different from comprehensive estimated breeding value. And all the genetic evaluation methods also had significant correlations, which were 0.998, 0.877, 0.85, -0.071, -0.064 and -0.13. The genetic and phenotypic tendency of body length, body weight and condition factor was similar, so the selection of phenotypic value is more suitable in the study population.

Key words: *Oncorhynchus mykiss*; genetic parameter; estimated breeding value; repeatability animal model