

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.15218

虹鳟完全双列杂交试验生长性状遗传分析

李艳红^{1,2}, 李宁^{1,2}, 蒋丽², 谷伟³, 张晓慧², 杨润清², 王炳谦³

1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306;

2. 中国水产科学研究院, 北京 100141;

3. 中国水产科学研究院 黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070

摘要: 通过来自渤海、丹麦、道氏、挪威和美国加州的 5 个虹鳟(*Onchorynchus mykiss*)养殖群体的完全双列杂交试验, 分别在第 249 天、397 天、552 天和 771 天 4 个时间点观测了体重和体长变化。多重比较分析发现, 20 个杂交组合与对应 5 个自繁系之间在体重或体长性状上存在显著差异($P<0.05$)。采用最小二乘分析法估算了不同时间点体重和体长的一般配合力、特殊配合力、反交效应、母体效应及自繁效应值。结果显示, 只有少数的遗传效应是显著存在的, 而且这些遗传效应在不同性状和不同时间点的表现不尽相同。整个观测过程中, 渤海群体和道氏杂交组合的体重和体长生长速度都是最快的, 并且在体长上与对应的自繁系比较差异显著($P<0.05$)。体重性状上, 道氏群体的一般配合力在 249 日龄和 397 日龄时最大, 且均显著存在($P<0.05$); 母体效应在 249 日龄时显著存在($P<0.05$), 其效应值仅次于丹麦群体。体长性状上, 道氏群体的母体效应在 249 日龄和 397 日龄时最大, 且均显著存在($P<0.05$)。在所有杂交组合中, 渤海和道氏杂交组合最为高效, 体重性状上, 整个观测过程中其特殊配合力为最大; 体长性状上, 其特殊配合力均为正值(0.30, 0.03, 0.17, 2.55), 在 771 日龄时为最大, 并显著存在($P<0.05$)。研究表明, 以道氏群体作为亲本之一可有效提高虹鳟后代生长性能, 渤海和道氏群体的杂交组合效果最好, 可以作为选育的基础群体。

关键词: 虹鳟; 完全双列杂交; 配合力分析; 生长性状

中图分类号: S96

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2015)06-1095-10

虹鳟(*Onchorynchus mykiss*), 鲑科(Salmonidae), 太平洋鲑属, 原产于北美洲河流、山涧中及太平洋西岸, 是世界上最广泛养殖的鱼类之一^[1]。2012 年联合国粮食与农业组织数据统计显示, 2010 年中国虹鳟总产量为 1.64 万 t, 世界虹鳟总产量为 72.88 万 t, 中国仅占世界总产量的 2.25%, 虹鳟产量未能满足虹鳟养殖业需求^[2]。虹鳟属于引进种类, 多年近交繁殖, 可能导致种质在不同程度上发生退化, 并有部分地区出现抗病力、生长速度等性状明显低于原产地虹鳟养殖群体, 制约虹鳟养殖业的发展^[3], 因而亟待培育优质、高产的虹鳟新品种。

楼允东^[4]和 Newkirk^[5]在阐述鱼类育种基本

原理时均认为杂交能显著迅速提高后代产量和生活力, 在鱼类育种改良和生产过程中发挥着重大作用, 是鱼类育种的重要途径之一。不同基因型群体杂交使基因相互作用产生杂种优势, 这种杂种优势使亲本优良性状基因相结合获得优良个体^[6], 该技术已被用在提高虹鳟生长速率和成活率等性状上^[7-10]。关于虹鳟生长性状的遗传分析及遗传改良, 国内外已有报道, 如 Su 等^[11]对虹鳟体重的繁殖性状进行遗传分析。Overturf 等^[12]对 5 个品系虹鳟生长性能, 免疫反应及遗传多样性进行比较。王炳谦等^[13-14]对 4 个品系虹鳟生产性能进行比较, 杂交系与自繁系之间的生产性能进行比较, 选育

收稿日期: 2015-06-19; 修订日期: 2015-07-08.

基金项目: 中央级公益性基本科研业务费项目(2060302-09008).

作者简介: 李艳红(1989-), 女, 在读硕士生, 从事鱼类遗传育种研究. E-mail: 18301169958@163.com

通信作者: 杨润清, 教授, 从事遗传育种研究. E-mail: runqingyang@sjtu.edu.cn

合适基础群体及进行下一步选育。户国等^[2]对虹鳟选育群体主要体尺性状表型和遗传相关进行分析。

双列杂交试验在水产动物育种研究中是常用的杂交试验方法。通过双列杂交试验可获得杂种优势,可迅速提高后代经济性状,有望培育出新品种。这种杂交试验方法不仅能估算由基因加性效应所致的一般配合力,并且可以估算亲本杂交后通过互作效应表现出的基因显性、超显性以及上位偏差所致的特殊配合力^[15-18],同时也反应出杂种优势、母体效应及反交效应的相关信息^[19]。Sprague 等^[18]在 1942 年提出一般配合力和特殊配合力,利用一般配合力高的种群杂交可望得到好的杂交效果,利用两个种群的特殊配合力来育种则是获得优良杂交组合的重要依据^[20]。本研究来自渤海、丹麦、道氏、挪威、美国加州的 5 个不同遗传背景养殖群体为材料,进行完全双列杂交试验,得到 20 个正反交组合和 5 个自繁系,用统计分析方法对虹鳟不同时间点进行体重、体长这两个主要经济性状的遗传分析,以期对虹鳟杂交育种和新品种选育提供理论依据和基础数据。

1 材料与方法

1.1 亲本来源

根据群体来源不同,把 5 个养殖群体分别命名为渤海(简记 1),丹麦(简记 2),道氏(简记 3),挪威(简记 4),美国加州(简记 5)。其中渤海群体来自朝鲜、日本及美国道氏群体杂交形成的混合种群后代。所用群体亲本选用 4 龄虹鳟,取自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,被分别养殖在长 120 m,宽 15 m,高 0.8 m 的矩形水槽中。养殖用水为地下涌泉水,其中 pH 为 7.5~8.6,水温变化范围为 5~16℃,盐度

为 0.06~0.16,氧饱和度范围为 42%~80%。养殖试验过程中,使用饵料为丹麦 BioMar 公司生产的虹鳟全价配合饲料,并按照常规养殖方式进行投喂。

1.2 实验设计

每个养殖群体随机抽取 8 尾雄鱼和 8 尾雌鱼作为亲本,取每尾雌鱼 600 粒卵与对应雄鱼精液 2 mL 混合授精,建立完全双列杂交试验,获得 20 个正反交组合和 5 个自繁系。在选育过程中,第 1 个月时将每个杂交组合鱼苗分别放到选育槽(0.5 m×0.5 m×0.45 m)中进行驯养,水温维持在 6.5℃。当长成到小鱼时,将每个杂交组合小鱼移到直径为 1 m,深度为 0.6 m 的选育缸中进行培育。每个选育缸中虹鳟个体平均体重≥50 g 时,根据鱼的体色并剔除畸形鱼,在每个选育缸中选出 120 尾鱼用于数据测量。为了消除环境因素对各杂交组合的影响,将每个选育缸中选出的 120 尾鱼采用电子标记(pittag 标记,英国 Trovan 公司 ID-100 型)后放入水泥池(5 m×30 m×0.7 m)中进行混养,水温变化范围为 5~18℃。

水泥池阶段,每个组合在 4 个不同时间点分别进行体重、体长的随机抽样测量,数据记录对应 8 个生长时间点,分别为第 210 天、249 天、358 天、397 天、513 天、552 天、732 天、771 天。其中 8 个杂交组合(3 ♀×5 ♂,1 ♂×5 ♀,2 ♀×3 ♂,2 ♀×4 ♂,2 ♀×5 ♂,3 ♀×4 ♂,4 ♀×5 ♂,5 ♀×4 ♂)中的卵孵化时间晚了 39 天,所以这批鱼在第 210 天、358 天、513 天、732 天分别进行了测量。根据生长曲线分别将这些测量点矫正到第 249 天、397 天、552 天、771 天。去除异常值后,共有 9088 个观测值用于虹鳟完全双列杂交体重、体长生长性状遗传分析。虹鳟生长性状在 4 个时间点的平均数和标准差见表 1。

表 1 虹鳟完全双列杂交体重和体长在 4 个时间点的平均数和标准差
Tab. 1 Statistical summary on the two analyzed traits at 4 growth days of rainbow trout

生长时间点/d growth days	观测尾数 number of observations	体长/cm body length		体重/g body weight	
		平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD
249	2093	19.70	1.48	86.72	18.34
397	2287	25.13	1.96	196.96	39.27
552	2433	37.28	1.73	707.58	98.20
771	2275	47.62	3.17	1475.99	279.33

1.3 数据处理和分析

采用 R 统计软件对虹鳟体重和体长性状数据进行处理, 各群体之间的差异使用方差分析和多重比较进行分析。

当杂交组合与相应自繁系之间存在显著 ($P<0.05$) 差异时, 进行下一步配合力分析, 估算群体一般配合力、特殊配合力、自繁效应值、母体效应及反交效应。参照 Henderson^[21] 配合力测定模型, 建立性状表型值与遗传效应之间的线性模型为:

$$y_{ijk} = \mu + p_{i(j)} + g_i + g_j + m_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}$$

其中, y_{ijk} 为第 i 个父本群体与第 j 个母本群体的第 k 个杂交组合子代个体的表型观测值, μ 为总体均数, $p_{i(j)}$ 为第 i 或第 j 个群体的自繁效应值, $g_i(g_j)$ 为第 $i(j)$ 个群体的一般配合力, m_j 为第 j 个群体作为母本的母体效应值, s_{ij} 为第 i 个群体与第 j 个群体的特殊配合力, r_{ij} 为反交效应值, e_{ijk} 为随机误差效应值, 假设它独立地服从 $N(0, \sigma_e^2)$ 分布。

用最小二乘法估计模型参数, 在求解过程中需要对遗传参数施加如下约束条件:

$$\sum_i \hat{p}_{i(j)} = \sum_i \hat{g}_i = \sum_j \hat{g}_j = \sum_i \hat{s}_{ij} = \sum_j \hat{s}_{ij} = \sum_{ij} s_{ij} = 0$$

$$\sum_i \hat{r}_{ij} = \sum_j \hat{r}_{ij} = \hat{r}_{ij} + \hat{r}_{ji} = 0$$

2 结果与分析

2.1 杂交组合间生长性状的差异显著性分析

对不同时间点的体重和体长逐个进行单因素方差分析表明, 25 个虹鳟杂交组合之间存在显著差异, 进行亲本选择是有效的。进一步多重比较证实, 249 日龄、397 日龄、552 日龄和 771 日龄时, 体长性状上, 分别有 65 对、75 对、73 对和 91 对杂交组合之间差异显著 ($P<0.05$); 体重性状上, 分别有 83 对、66 对、63 对和 52 对杂交组合之间差异显著 ($P<0.05$)。其中 249 日龄时, 体重性状上杂交组合与相应自繁系之间有 14 对组合比较差异显著 ($P<0.05$); 体长性状上有 11 对组合比

较差异显著 ($P<0.05$)。397 日龄时, 体重性状上杂交组合与相应自繁系之间有 8 对组合比较差异显著 ($P<0.05$); 体长性状上有 7 对组合比较差异显著 ($P<0.05$)。552 日龄时, 体重性状上杂交组合与相应自繁系之间有 4 对组合比较差异显著 ($P<0.05$); 体长性状上有 8 对组合比较差异显著 ($P<0.05$)。771 日龄时, 体重性状上杂交组合与相应自繁系之间有 10 对组合比较差异显著 ($P<0.05$); 体长性状上有 9 对组合比较差异显著 ($P<0.05$)。杂交组合与对应自繁系之间存在的显著差异 ($P<0.05$), 特别是杂交组合生长性能高于自繁系的, 是进一步配合力分析的依据。

多重比较结果显示(表 2, 表 3), 体重性状上(表 2), 综合 249~771 日龄, (渤海)1 ♀ × (道氏)3 ♂ 杂交组合, 397、771 日龄时体重平均值达最大值 229.09 g、1737.62 g, 体重较重分别高于最低组合 57.17 g、488.37 g, 与相应自繁系比较, 249 日龄差异均极显著 ($P<0.01$)。道氏、挪威、美国加州养殖群体自繁系在 249 日龄、397 日龄时后代体重平均值多高于相应杂交组合, 多为相应杂交组合最高体重 98.18 g、223.00 g、95.00 g、202.45 g、93.30 g、204.27 g(其中 397 日龄, 道氏自繁系低于 1 ♀ × 3 ♂ 杂交组合, 挪威自繁系低于 2 ♀ × 4 ♂ 杂交组合), 3 个群体自繁系前期生长速度均较快, 到后期道氏自繁系体重增长仍较大。丹麦群体作为母本时, 其自繁系体重平均值在相应杂交组合中 4 个时间点均为最低值 83.60 g、191.47 g、691.54 g、1426.69 g, 体重增长均较慢, 作为父本时并无此现象。这些说明不同杂交组合在不同生长阶段生长速度不同, 其作为母本或父本时后代体重表现亦不同。

体长性状上, 表 3 显示, (渤海)1 ♀ × (道氏)3 ♂ 杂交组合, 397 日龄、552 日龄、771 日龄均为所有组合最高值 26.50 cm、38.58 cm、50.60 cm, 分别高于最低组合 2.82 cm、2.64 cm、5.67 cm, 体长增长较快, 与道氏群体自繁系比较, 4 个时间点差异均极显著 ($P<0.01$)。其中(道氏)3 ♀ × (挪威)4 ♂ 组合体长平均值 4 个时间点均较低, 397 日龄、552 日龄、771 日龄阶段均为所有组合中最低值

表 2 虹鳟各组合不同日龄体重平均数和标准差

Tab. 2 Mean and standard deviation of body weight in different day ages of rainbow trout

g

杂交组合 cross code	生长时间/d growth day							
	249		397		552		771	
	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD
11	97.23	19.56	201.17	40.27	686.73	76.45	1376.94	284.25
12	69.81	15.95	171.92	35.92	688.41	94.11	1431.87	304.17
13	94.22	16.41	229.09	36.82	755.62	100.26	1737.62	265.49
14	84.23	16.37	185.37	32.10	681.96	89.94	1531.95	294.36
15	88.37	21.87	196.59	36.44	665.62	92.43	1421.49	247.03
21	95.16	19.32	200.88	40.73	737.16	107.01	1462.23	272.06
22	83.60	16.17	191.47	36.71	691.54	94.71	1426.69	276.53
23	88.00	15.18	206.94	35.39	755.83	112.34	1511.96	290.46
24	85.82	16.85	209.19	32.96	721.02	104.59	1479.84	242.99
25	86.81	15.38	194.80	33.64	720.00	96.34	1429.18	291.39
31	82.94	15.29	189.64	34.28	702.00	82.87	1380.83	254.40
32	80.96	18.78	177.02	37.25	723.57	91.42	1579.98	253.20
33	98.18	15.83	223.00	37.62	756.73	119.71	1575.40	269.62
34	86.86	16.26	188.57	35.21	682.05	81.56	1384.22	287.38
35	74.88	12.36	186.41	28.20	671.17	86.70	1416.72	228.49
41	86.26	18.50	185.56	36.21	689.11	82.31	1512.43	227.66
42	83.60	18.88	196.90	44.88	701.15	102.40	1473.06	268.27
43	84.64	13.26	188.92	24.43	701.72	89.21	1499.99	211.70
44	95.00	18.81	202.45	39.79	695.40	84.27	1425.35	308.72
45	77.63	20.10	199.81	49.64	688.36	83.84	1520.98	252.15
51	83.51	12.68	183.65	24.99	663.49	78.94	1424.49	192.04
52	83.93	18.45	191.65	34.58	692.58	80.55	1249.25	264.76
53	84.74	22.16	185.65	44.97	709.08	85.53	1428.65	264.36
54	91.19	18.51	202.31	41.08	691.13	105.38	1455.39	252.56
55	93.30	19.05	204.27	48.15	677.30	85.06	1368.78	210.00

表 3 虹鳟各组合不同日龄体长平均数和标准差

Tab. 3 Mean and standard deviation of body lengths in different day ages of rainbow trout

cm

杂交组合 cross code	生长时间/d growth day							
	249		397		552		771	
	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD	平均数 mean	标准差 SD
11	20.51	1.67	25.05	2.11	37.14	1.57	47.01	3.13
12	18.50	1.34	24.22	2.23	37.06	1.64	47.61	3.09
13	20.28	1.47	26.50	1.72	38.58	1.58	50.60	2.63
14	19.60	1.27	25.02	1.61	37.03	1.44	48.07	2.97
15	19.69	1.64	25.28	1.66	36.50	1.75	46.69	3.13
21	20.06	1.45	25.25	1.79	37.49	2.29	47.16	3.15
22	19.47	1.31	24.74	1.79	36.79	1.71	46.60	2.72
23	19.71	1.23	25.43	1.68	37.69	1.60	47.63	3.02
24	19.79	1.53	26.02	1.79	38.11	1.73	48.51	2.78
25	19.70	1.26	24.63	1.76	36.71	1.48	46.25	2.86
31	19.27	1.20	24.85	1.79	37.05	1.53	46.32	3.06
32	19.28	1.40	24.30	1.88	37.39	1.42	48.57	2.47
33	20.43	1.44	26.40	1.74	38.11	1.47	48.70	3.04
34	19.11	1.49	23.68	1.46	35.94	1.34	44.93	2.66
35	19.36	0.96	25.27	1.48	37.06	1.44	47.48	2.73
41	19.49	1.56	24.44	1.66	36.82	1.39	47.73	2.20
42	19.61	1.44	25.07	2.26	37.23	1.77	47.67	2.69
43	19.98	1.12	25.29	2.08	37.54	1.48	48.81	2.49
44	20.44	1.37	25.56	1.61	37.11	1.57	47.37	3.25
45	19.06	1.60	24.94	2.31	37.09	1.59	48.13	2.97
51	19.65	1.19	24.39	1.61	36.92	1.51	47.56	2.59
52	19.30	1.43	24.48	1.77	36.56	1.32	44.93	3.15
53	19.35	1.88	24.59	2.28	37.27	1.60	46.55	4.29
54	20.32	1.49	25.74	1.95	37.30	1.96	48.36	2.68
55	20.12	1.30	25.20	1.99	36.77	1.38	46.41	2.57

23.68 cm、35.94 cm、44.93 cm, 体重性状上平均值亦均偏低, 说明(道氏) 3 ♀ × (挪威) 4 ♂ 杂交组合适合用于遗传育种研究, 不能够大量用于生产。道氏群体作为母本时, 其自繁系体长性状比杂交组合平均值均高, 作为父本时自繁系无此现象。综合来说(渤海) 1 ♀ × (道氏) 3 ♂ 杂交组合为优良组合, 道氏自繁系在体重、体长性状上, 除比(渤海) 1 ♀ × (道氏) 3 ♂ 杂交组合平均数值低外, 均高于其相应杂交组合平均值。

2.2 不同生长点配合力分析

配合力是用来阐明子代性状因亲本配合所表现出来的遗传能力, 表达了亲本组合对子代表现的量化遗传关系, 是遗传评价的重要参数^[20]。在杂交组合与相应自繁系之间, 体重、体长生长性状上存在差异显著的基础上, 根据遗传效应回归模型进行下一步配合力方差分析, 处理模型时把缺失的遗传效应约束为 0。与无效假设总体效应值为 0 比较, 如果统计推断是显著的($P < 0.05$), 说明这个遗传效应显著存在。图 1, 结果显示, 体重性状上, 道氏群体在每个时间点自繁效应值均为负效应, 4 个时间点效应均显著存在, 且总体呈递减趋势, 体长性状上亦为负效应且均显著存在。这说明道氏群体自繁不利于群体选育。

一般配合力大小表达着亲本对后代的影响程度, 一般配合力高的亲本更有可能得到好的杂交组合, 可以初步预测品系的选育潜力, 是选择亲本的重要依据。体重性状上, 道氏群体在 249 日龄、397 日龄时一般配合力均为最大值 12.26 和 14.62, 且此效应均显著存在。如图 2 所示, 道氏群体在 249 日龄、397 日龄、552 日龄时积极影响后代体重, 可提高后代平均体重表现, 适宜选做提高体重性状的优良亲本。渤海群体在 552 日龄时出现最高峰, 能积极影响后代体重。挪威群体在 249 日龄时, 积极显著影响后代体重, 随着日龄增长后期对体重增长起着消极作用。

母体效应是指动物在胚胎期、哺乳期及早期发育阶段受到母体的影响, 在每个杂交组合性能表现中都存在一定的母体效应, 使得种群作为母

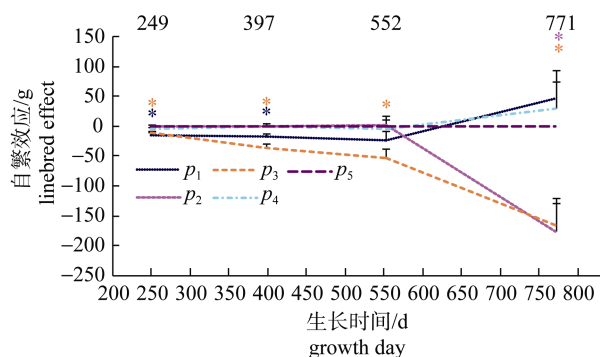


图 1 4 个时间点虹鳟体重性状自繁效应分析

*表示 0.05 水平上, 与无效假设总体效应值为 0 比较, 差异显著。每个养殖群体不同时间点自繁效应变化, p_j ($j = 1, 2, 3, 4, 5$) 代表相应虹鳟群体在体重性状上自繁效应随时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。美国加州群体自繁效应约束为 0。

Fig. 1 The analysis of linebred effect for body weights in 4 growth times of rainbow trout

* means significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of linebred effects with growth day. p_j ($j = 1, 2, 3, 4, 5$) is the linebred effect at growth time for body weights of i strain: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. The linebred effect for California strain is constrained to be zero.

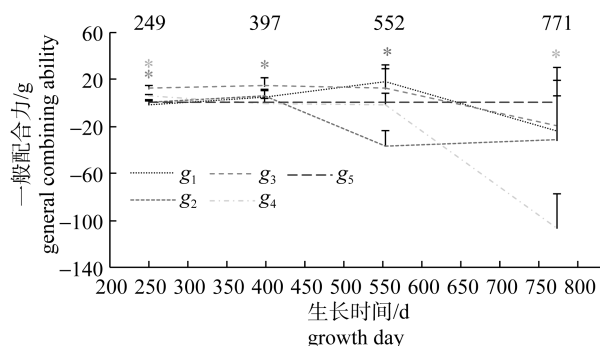


图 2 4 个时间点虹鳟体重性状一般配合力效应分析

*表示 0.05 水平上, 与无效假设总体效应值为 0 比较, 差异显著。每个养殖群体不同时间点一般配合力变化, g_j ($j = 1, 2, 3, 4, 5$) 代表相应虹鳟群体在体重性状上一般配合力随时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。美国加州群体一般配合力约束为 0。

Fig. 2 Analysis of general combining abilities effect for body weights in 4 growth times of rainbow trout

* Significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of general combining abilities effects with growth day. g_j ($j = 1, 2, 3, 4, 5$) is the general combining abilities effect at growth time for body weights of i strain: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. The general combining abilities effect for California strain is constrained to be zero.

本的一般配合力和作为父本的一般配合力存在差异^[20]。体重性状上,如图 3 所示,249 日龄时丹麦群体母体效应最大,并对后代表现影响显著,其次是道氏群体,其中道氏群体随着日龄增长母体效应逐渐减弱。综合 249~771 日龄来看,丹麦群体和道氏群体在 249 日龄时,母体效应显著存在,说明 249 日龄前这两个群体母体效应影响较明显。

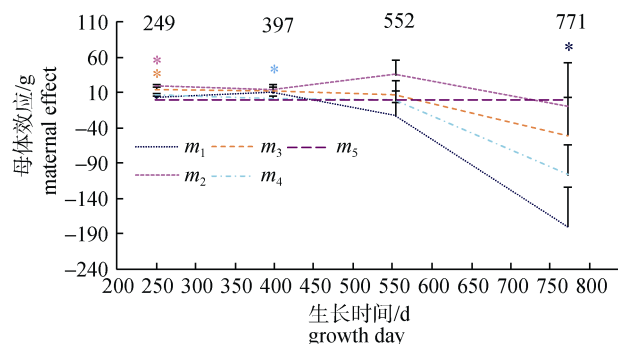


图 3 4 个时间点虹鳟体重性状母体效应分析

*表示 0.05 水平上,与无效假设总体效应值为 0 比较,差异显著。每个养殖群体不同时间点母体效应变化, m_j ($j=1, 2, 3, 4, 5$) 代表相应虹鳟群体在体重性状上母体效应随时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。美国加州群体母体效应约束为 0。

Fig. 3 The analysis of maternal effect for body weights in 4 growth times of rainbow trout

* means significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of maternal effects with growth day. m_j ($j=1, 2, 3, 4, 5$) is the maternal effect at growth time for body weights of i strain: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. The maternal effect for California strain is constrained to be zero.

特殊配合力表达着特定组合表现性能和双亲平均表现性能之差,其效应值为正时,说明该组合表现大于双亲平均表现,优于品系自繁,其效应值为负时,说明该组合表现小于双亲平均表现,性能低于品系自繁,可以作为筛选优良杂交组合的依据。体重性状上,如图 4 所示,1(渤海)×2(丹麦)、1(渤海)×3(道氏)、1(渤海)×4(挪威)、2(丹麦)×3(道氏)、2(丹麦)×4(挪威)杂交组合 552 日龄前均为负值,说明这些组合在早期后代表现低于双亲平均表现。1(渤海)×3(道氏)、1(渤海)×4(挪威)杂交组合在 771 日龄时体重增重较大,其中 1(渤海)×3(道氏)杂交组合,在整个观测过程中增重相对较大。综合分析,体重性状上 1(渤海)×3(道氏)杂交组合可作为优良杂交组合。

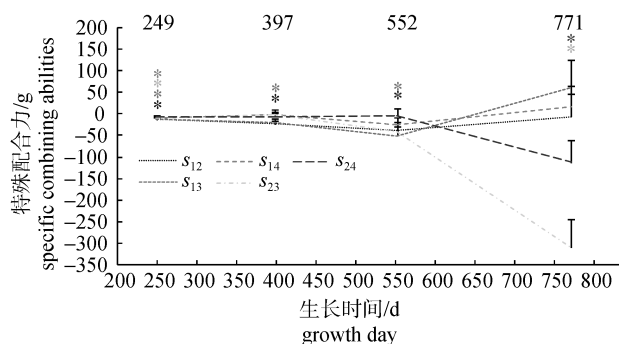


图 4 4 个时间点虹鳟体重性状特殊配合力效应分析

*表示 0.05 水平上,与无效假设总体效应值为 0 比较,差异显著。每个养殖群体在不同时间点特殊配合力变化, s_{jk} ($j \neq k; j, k=1, 2, 3, 4, 5$) 代表相应群体杂交组合在体重性状上特殊配合力随时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。没有标记的特殊配合力约束为 0。

Fig. 4 Analysis of specific combining abilities effect for body weights in 4 growth times of rainbow trout

* means significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of special combining abilities effects with growth day. s_{jk} ($j \neq k; j, k=1, 2, 3, 4, 5$) is the specific combining abilities effect of the j th paternal and k th maternal strain: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. Those special combining ability effects not marked here are constrained to be zero.

当选择优良组合是正交组合还是反交组合时,依据反交效应作为参考,正交情况下,为正向效应时,说明亲本一般配合力可以提高后代在相应性状上的表现,应选择正交组合,为负向效应时,亲本正交情况下,使后代相应性状表现降低,应选择反交组合。体重性状上,如图 5 所示,1(渤海)×2(丹麦)、1(渤海)×4(挪威)杂交组合早期正交情况下适宜选择正交组合,后代体重表现主要依赖于渤海群体作为母本时的杂交组合,其中在 249 日龄和 397 日龄阶段,1(渤海)×2(丹麦)杂交组合反交效应显著存在。道氏作为母本时,3(道氏)×4(挪威)杂交组合,除 771 日龄外,均为负效应。道氏作为父本时,2(丹麦)×3(道氏)杂交组合除在 397 日龄为负效应外,均为正效应,且 771 日龄时反交效应显著存在,综合分析,杂交后代体重表现主要依赖于道氏群体作为父本的杂交组合。

体长性状上,表 4 显示,不是所有的效应值均达到 5% 的显著水平,综合 4 个时间点,道氏群体自繁效应均为负效应,且自繁效应 4 个时间点均显著存在。一般配合力上,道氏群体在

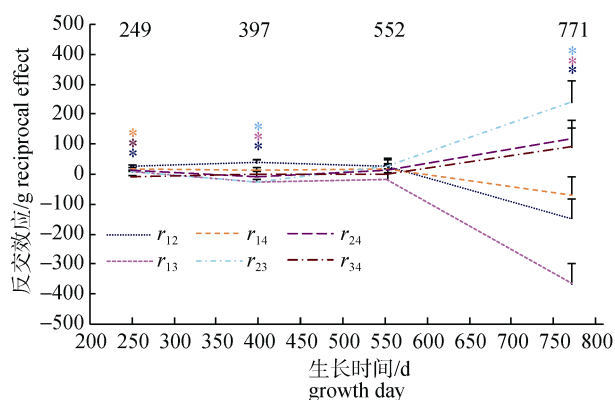


图 5 4 个时间点虹鳟体重性状反交效应分析

*表示 0.05 水平上, 与无效假设总体效应值为 0 比较, 差异显著。每个养殖群体在不同时间点反交效应变化 r_{jk} ($j \neq k; j, k=1, 2, 3, 4, 5$) 代表相应虹鳟群体在体重性状上反交效应随时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。没有标记的反交效应约束为 0。

Fig. 5 Analysis of reciprocal effect for body weights in 4 growth times of rainbow trout

* means significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of reciprocal effects with growth day. r_{jk} ($j \neq k; j, k=1, 2, 3, 4, 5$) is the reciprocal effect of the j th paternal and k th maternal strains: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. Those reciprocal effects not marked here are constrained to be zero.

249 日龄时一般配合力为最大值 0.09, 对后代体长表现起着积极作用。挪威群体一般配合力均为负值 -0.01、-0.36、-0.33、-2.09 且在体重上一般配合力相对也较差, 对后代体长生长性状表现起到消极影响, 不利于选作亲本。母体效应上, 道氏群体早期受母体效应影响显著。1(渤海)×3(道氏), 1(渤海)×4(挪威)杂交组合的特殊配合力在 4 个时间点均为正值 0.30、0.03、0.17、2.55、0.17、0.32、0.43、1.93, 771 日龄阶段此效应显著存在, 说明这两个组合后代平均表现均高于亲本组合, 其中 771 日龄时 1(渤海)×3(道氏)杂交组合特殊配合力为最大 2.55。体长性状上, 由特殊配合力分析可知 1(渤海)×3(道氏), 1(渤海)×4(挪威)可作为优良杂交组合。从反交效应看, 道氏作为父本时, 1(渤海)×3(道氏)杂交组合均为负效应, 后 3 个时间点此效应均显著存在。道氏作为母本时, 3(道氏)×4(挪威)杂交组合均为正效应, 4 个时间点此效应均显著存在, 说明后代体长表现主要依赖于道氏群体作为母本的杂交组合。

3 讨论

杂交是鱼类育种一个的重要途径, 在鱼类品种改良和生产中发挥着重大作用^[4]。世界各国在鱼类杂交育种方面进行大量研究, 取得显著成就, 并获得大面积推广^[14]。在育种试验中, 利用杂交这种试验方法, 进行交配设计, 选出高品质和高质量的杂交组合, 可以极大提高育种效果和品种改良。双列杂交设计试验能够获得杂交组合材料变异的来源和遗传方差等方面的信息, 并且能够预测杂交后代的表现能力, 有效地评估亲本和选择优异的组合材料^[22]。由于个体间双列杂交, 彼此间存在半数相同配子, 遗传背景也相对较单一, 所以能够清楚反应杂种优势的遗传途径^[23]。本研究选用 5 个不同遗传背景的虹鳟养殖群体, 进行了完全双列杂交。通过对杂交子代体长和体重生长性状进行统计分析, 研究不同亲本对虹鳟杂交子代生长性状的影响, 结果显示, 不同杂交组合在不同性状上达到显著水平, 说明不同亲本获得的杂交子代在生长性状上存在显著的遗传差异。

王亚馥等^[24]研究认为, 杂种优势是指以两个遗传基础不同的亲本(如品种, 品系, 种属)杂交, 所得到的杂交子一代在表现生活力, 生长性状, 抗逆性等方面均要优于双亲表现。亲本间的遗传差异是产生杂交优势这种复杂生物学现象的主要原因, 如果两个群体的基因频率不同, 他们之间的杂交可能表现出杂种优势^[25]。对于一个物种来说, 群体内的基因纯合化程度越高, 群体间基因频率差异就会越大, 遗传距离也会相应较远, 用这样的不同群体进行杂交, 就会更可能产生较大的杂种优势^[4]。来自不同遗传背景的 5 个虹鳟养殖群体, 种源存在差别, 彼此生殖完全隔离, 经过几代后形成了遗传差异显著的不同群体。本研究中所讨论的杂种优势, 是以不同虹鳟群体间杂交组合与其相应自繁系之间的比较。根据 5 个养殖群体杂交组合与相应自繁系之间存在的表型差异, 如在 249 日龄阶段, 体重性状上, 杂交组合与相应自繁系之间有 14 对组合差异显著, 体长性

表 4 虹鳟各组合不同日龄体长单变量遗传效应值估计
Tab. 4 Estimates of genetic effects by the single factor analysis of variance for body lengths of rainbow trout

效应值 effect	生长时间点/d growth day							
	249		397		552		771	
	估计值 estimate	标准差 SD	估计值 estimate	标准差 SD	估计值 estimate	标准差 SD	估计值 estimate	标准差 SD
p_1	-0.86*	0.28	-0.66	0.34	-0.22	0.29	0.55	0.53
p_2	-0.17	0.27	-0.26	0.33	-0.19	0.28	-1.64*	0.53
p_3	-0.73*	0.25	-1.63*	0.31	-0.87*	0.27	-2.06*	0.50
p_4	-0.12	0.26	0.18	0.31	0.18	0.27	1.00*	0.51
g_1	-0.25	0.25	-0.50	0.32	0.26	0.26	-0.52	0.48
g_2	-0.26	0.22	0.15	0.27	0.05	0.23	-0.07	0.42
g_3	0.09	0.28	-0.49	0.35	-0.30	0.30	-1.30*	0.55
g_4	-0.01	0.16	-0.36	0.21	-0.33	0.18	-2.09*	0.32
m_1	-0.37	0.32	0.74	0.41	-0.53	0.34	-2.16*	0.64
m_2	0.39	0.36	0.39	0.45	-0.24	0.38	-1.71*	0.71
m_3	0.91*	0.31	1.48*	0.40	-0.21	0.34	-0.77	0.62
m_4	0.04	0.24	0.89*	0.31	-0.42	0.26	-0.87	0.48
s_{12}	-0.16	0.30	-1.01*	0.37	-0.63*	0.32	0.48	0.58
s_{13}	0.30	0.35	0.03	0.44	0.17	0.38	2.55*	0.69
s_{14}	0.17	0.27	0.32	0.34	0.43	0.29	1.93*	0.53
s_{23}	-0.07	0.38	0.67	0.48	-0.50	0.40	-2.31*	0.74
s_{24}	-0.30	0.28	-0.23	0.36	-0.27	0.30	-0.58	0.56
r_{12}	1.19*	0.38	1.77*	0.47	-0.10	0.40	-2.61*	0.73
r_{13}	-0.63	0.40	-1.26*	0.50	-1.77*	0.43	-5.99*	0.79
r_{14}	0.81*	0.37	0.90	0.47	-0.42	0.40	-1.11	0.73
r_{23}	0.31	0.41	-1.48*	0.51	-0.01	0.43	1.39	0.81
r_{24}	1.09*	0.36	-0.20	0.45	-0.60	0.38	0.50	0.70
r_{34}	1.13*	0.38	2.55*	0.47	1.65*	0.40	4.74*	0.74

注: *表示 0.05 水平上, 与无效假设总体效应值为 0 比较, 差异显著。在体长性状上遗传效应随生长时间变化: 1: 渤海群体, 2: 丹麦群体, 3: 道氏群体, 4: 挪威群体, 5: 美国加州群体。没有显示的美国加州群体遗传效应约束为 0。
Note: * means significant difference from 0 at the significant level of 5%. Change of effects with growth day for the strain body lengths: 1: Bohai, 2: Denmark, 3: Donaldson, 4: Norway and 5: California. The effect for California strain is constrained to be zero.

状上存在 11 对组合差异显著, 可推断不同虹鳟群体间有可能存在遗传差异。不同亲本间具有的这种遗传差异正是亲本进行选择的必要条件, 这种遗传差异可以为虹鳟下一步选育工作和获得虹鳟生长性状改良的杂种优势后代提供理论基础。

正确选择杂交亲本, 才可充分利用其杂种优势, 是杂交育种技术的关键。配合力是亲本选择的重要遗传参数和理论依据, 一般配合力主要由基因加性效应引起, 对杂交后代生长起着主导作用。特殊配合力产生于基因的非加性作用^[4], 是亲本杂交后由基因显性、超显性及上位效应等导致

的结果, 不能稳定遗传, 只能在 F_1 表现出来。有研究^[26]显示杂种优势受基因非加性效应控制, 遗传力较低的性状, 基因非加性效应显著, 杂交就会表现出明显的杂种优势, 即特殊配合力差异越显著, 杂交组合后代表现越好。由于遗传力是基因加性效应决定的, 一般配合力也由基因加性效应导致, 所以根据 5 个养殖群体一般配合力效应值分析, 可以初步估算其选育的潜力。数据显示, 道氏群体的一般配合力在体重性状上, 早期 2 个日龄(249 日龄、397 日龄)时此效应显著存在且均为最大值, 分别为 12.26 和 14.62; 552 日龄、771

日龄时效应虽不显著,但是效应值均较高。综合来说,体重性状上,4个时间点道氏群体的一般配合力相对较大,说明该群体体内存在丰富的可以稳定遗传的加性遗传变异,有望获得好的杂交后代。当选取优良杂交组合时,依据特殊配合力效应值的大小判断。体长性状上渤海和道氏群体杂交组合,渤海和挪威群体杂交组合特殊配合力效应值偏高,771日龄时此效应显著存在,但是渤海和道氏群体杂交组合效应值更高。在体重性状上渤海和道氏群体杂交组合在771日龄时为最大正值62.66。挪威群体的一般配合力效应值在体长性状上均为负效应,体重性状上除249日龄外,均为负效应,相对偏低,不适宜选作亲本。综合分析,渤海和道氏群体杂交组合宜作为选育后代的优良组合。

参考文献:

- [1] Sun D J, Wang B Q. Aquaculture of salmonids in China[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2010, 23(2): 56–63. [孙大江, 王炳谦. 鲑科鱼类及其养殖状况[J]. 水产学杂志, 2010, 23(2): 56–63.]
- [2] Hu G, Gu W, Jiang Z S, et al. Estimation of phenotypic and genetic correlation for body measurement traits in a selective breeding population of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2014, 45(3): 548–553. [户国, 谷伟, 姜再胜, 等. 虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)选育群体主要体尺性状表型和遗传相关分析[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(3): 548–553.]
- [3] Xu H, Lu C Y, Guo W, et al. Identification and genetic diversity analysis of four rainbow trout strains using microsatellites[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(4): 713–721. [徐浩, 鲁翠云, 郭薇, 等. 4个虹鳟养殖品系的分子鉴定和遗传多样性分析[J]. 中国水产科学, 2013, 20(4): 713–721.]
- [4] Lou Y D. Fish Breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1999. [楼允东. 鱼类育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.]
- [5] Newkirk G F. Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves[J]. Aquaculture, 1980, 19(3): 209–228.
- [6] Whitlock M C, Ingvarsson P K, Hatfield, T. Local drift load and the heterosis of interconnected populations[J]. Heredity, 2000, 84: 452–457.
- [7] Gjerde B. Complete diallel cross between six inbred groups of rainbow trout, *Salmo gairdneri*[J]. Aquaculture, 1988, 75(1–2): 71–87.
- [8] Mcillan I, McKay L. A comparison of four strains of spring spawning rainbow trout[J]. Bull Aquac Assoc Can, 1992, 92: 43–45.
- [9] Meyer K, Hill W G. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or ‘repeated’ records by restricted maximum likelihood[J]. Livest Prod Sci, 1997, 47(3): 185–200.
- [10] Quinton C D, McKay L R, McMillan I. Strain and maturation effects on female spawning time in diallel crosses of three strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture, 2004, 234(1–4): 99–110.
- [11] 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(1–4): 85–94.
- [12] Overturf K, Casten M T, Lapatra S E, et al. Comparison of growth performance, immunological response and genetic diversity of five strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture, 2003, 217(1–4): 93–106.
- [13] Wang B Q, Gu W, Jia Z H, et al. Comparison of growth performances among four strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2007, 22(3): 170–174. [王炳谦, 谷伟, 贾钟贺, 等. 4个品系虹鳟生产性能的比较[J]. 大连水产学院学报, 2007, 22(3): 170–174.]
- [14] Wang B Q, Gu W, Jia Z H, et al. Comparison on the production performance between different base populations of rainbow trout and their hybrid F_1 [J]. Freshwater Fisheries, 2007, 37(2): 65–69. [王炳谦, 谷伟, 贾钟贺, 等. 虹鳟不同养殖群体杂交 F_1 及其自繁系生产性能的比较[J]. 淡水渔业, 2007, 37(2): 65–69.]
- [15] Bosworth B G, Wolters W R, Saxton A M. Analysis of a diallel cross to estimate effects of crossing on performance of red swamp crawfish, *Procambarus clarkii*[J]. Aquaculture, 1994, 121(4): 301–312.
- [16] Gardner C O, Eberhart S A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations[J]. Biometrics, 1966, 22(3): 439–452.
- [17] Hedgecock D, Davis J P. Heterosis for yield and crossbreeding of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Aquaculture, 2007, 272(Supplement 1): S17–S29.
- [18] Sprague G F, Tatum L A. General vs. Specific combining ability in single crosses of corn[J]. J Am Soc Agron, 1942, 34(10): 923–932.
- [19] Crusio W E. A note on the analysis of reciprocal effects in diallel crosses[J]. J Genet, 1987, 66(3): 177–185.

- [20] Sheng Z L, Chen Y S. Quantitative Genetics[M]. Beijing: Science Press, 2001: 324–339. [盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 324–339.]
- [21] Henderson C R. Estimation of general, specific, and maternal combining abilities in crosses among inbred lines of swine[D]. Iowa: Iowa State College, 1948: 163–165.
- [22] Hu Z G, Liu J Y, Bao X F, et al. Combining ability and heterosis of hybridization between cultured and wild stocks of *Haliotis diversicolor supertexta*[J]. South China Fisheries Science, 2014, 10(1): 43–49. [胡志国, 刘建勇, 包秀凤, 等. 九孔鲍双列杂交家系子代的杂种优势与配合力分析[J]. 南方水产科学, 2014, 10(1): 43–49.]
- [23] Lin H J, Shen Q, Zhang L P, et al. A diallel analysis on growth traits in shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2010, 29(6): 51–56. [林红军, 沈琪, 张吕平, 等. 凡纳滨对虾生长性状的双列杂交分析[J]. 热带海洋学报, 2010, 29(6): 51–56.]
- [24] Wang Y F, Dai Z H. Genetics[M]. Beijing: Higher Education Press, 1999: 528–536. [王亚馥, 戴灼华. 遗传学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999: 528–536.]
- [25] Zhang G F, Wang J H, Zhao H E, et al. The RAPD marker of self-bred and hybrid progeny between Chinese and Japanese populations of *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2002, 3(35): 484–491. [张国范, 王继红, 赵洪恩, 等. 皱纹盘鲍中国群体和日本群体的自交与杂交 F₁ 的 RAPD 标记[J]. 海洋与湖沼, 2002, 3(35): 484–491.]
- [26] Chang Y Q, Liu X L, Xiang J H, et al. The medium-term growth and development of hybrid between Chinese and Japanese populations of *Chlamys farreri*[J]. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(5): 385–390. [常亚青, 刘小林, 相建海, 等. 栉孔扇贝中国种群与日本种群杂交一代的早期生长发育[J]. 水产学报, 2002, 26(5): 385–390.]

Genetic analysis of rainbow trout growth traits based on a complete diallele crossing experiment

LI Yanhong^{1,2}, LI Ning^{1,2}, JIANG Li², GU Wei³, ZHANG Xiaohui², YANG Runqing², WANG Bingqian³

1. College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Chinese Academy of Fishery Sciences, Beijing 100141, China;

3. Heilongjiang Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, China

Abstract: A complete diallele crossing experiment involving the Bohai, Denmark, Donaldson, Norway, and California strains as well as self-breeding within each strain was carried out to evaluate general combining ability, specific combining ability, and reciprocal, maternal, and line-bred effects for body length and body weight in rainbow trout at four time points. The comparative analysis showed that the 20 corresponding cross combinations and five strains from self-breeding were significantly different ($P < 0.05$). Only a few genetic effects were significant, but the genetic effect was not the same among the different traits and time points. The Bohai and Donaldson strain cross combination had the fastest increases in body weight and body length, and length was significantly different when compared with the self-breeding results. Combining the Donaldson strain with other strains lead to significantly higher body weights at 249 and 397 days of age. A significant maternal effect of the Denmark strain occurred at 249 days of age. The maternal effect of the Donaldson strain on the length trait was significantly the largest at 249 and 397 days of age. The cross combination of the Bohai and Donaldson strains was the most efficient among all cross combinations, particularly for the weight trait. The effects of cross combination of the Bohai and Donaldson strains on the length trait were positive (0.30, 0.03, 0.17, and 0.30) with a maximum at 771 days of age. In conclusion, the Donaldson strain showed the highest growth performance of the rainbow trout offspring. The combination of the Bohai and Donaldson strains was the best and should be used as the basis for a breeding group.

Key words: rainbow trout; complete diallele cross; combining ability analysis; growth traits

Corresponding author: YANG Runqing. E-mail: runqingyang@sjtu.edu.cn