

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2017.16100

团头鲂与三角鲂或长春鳊杂交后代的生长及形态对比分析

关文志, 郑国栋, 吴成宾, 王成龙, 杜尚可, 陈杰, 蒋霞云, 邹曙明

上海海洋大学 农业部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306

摘要: 为了解鳊鲂鱼类及其杂交子代的生长状况及形态差异, 对鲂属(*Megalobrama*)团头鲂(AA)、三角鲂(TT), 鳊属(*Parabramis*)长春鳊(PP)自交群体及其杂交子代(AT、TA、AP 和 PA)共 7 个群体进行了生长对比, 并运用多元统计方法对繁殖后代的生长性状、可数性状、可量性状和框架性状的形态学差异进行分析。在实验组 1 中, AA 绝对增重率最高(0.36 g/d), 分别是 TT(0.15 g/d)、AT(0.30 g/d)和 TA(0.27 g/d)的 2.4 倍、1.2 倍和 1.3 倍, 且 AT 和 TA 绝对增重率显著高于 TT($P<0.05$)。在实验组 2 中, AA 绝对增重率显著高于其他组($P<0.05$), 分别是 PP(0.14 g/d)、AP(0.17 g/d)和 PA(0.15 g/d)的 1.7 倍、1.4 倍和 1.6 倍。结果表明, 团头鲂(AA)的生长速度显著快于三角鲂(TT)和长春鳊(PP)自交群体($P<0.05$), AT、TA、AP 和 PA 这些杂交后代的生长速度基本介于双亲之间, 即低于团头鲂而高于三角鲂或长春鳊。对 9 项可量性状和 20 项框架参数的聚类分析结果表明, 杂交后代的主要形态特征较为接近母本, 即 TA 与 TT 的亲缘关系较近, AT 和 AP 与 AA 的亲缘关系较近, PA 与 PP 关系较近。对 7 个群体进行判别分析, 结果显示其综合判别率为 86.30%。主成分分析获得了表示形态差异的 3 个主成分, 其累计贡献率为 95.81%, 主成分 1 特征向量绝对值较大的各性状大多集中在鱼体的纵轴, 即背腹轴方向, 而主成分 2 性状大多集中在尾部, 反映了尾部的体型特征。本研究为鳊鲂鱼类的杂交育种以及种质鉴别提供了基础资料。

关键词: 鳊; 鲂; 杂交子代; 形态学; 多元统计

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2017)01-0031-09

团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)和三角鲂(*M. terminalis*)隶属于鲂属, 长春鳊(*Parabramis pekinensis*)属于鳊属; 鲂属和鳊属均隶属于鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Cyprinidae), 鲃亚科(Culterinae)。鳊鲂鱼类广泛分布于我国江河、湖泊中, 在我国淡水养殖业及淡水捕捞业中占有重要的经济地位^[1-2]。近年来, 在养殖过程中, 团头鲂出现了生长速度减慢、性早熟、体型变薄和肉质品味下降等不良趋势^[3], 因此, 通过鱼类远缘杂交培育生长快速、性状优良、杂种优势明显的子代显得尤为重要。目前, 关于鳊鲂鱼类杂交的研究已开展, 研究人员对团头鲂、三角鲂及长春鳊进行了杂交试验, 并从形态比较、繁殖成功率

和性腺发育等方面开展了相关研究^[4-6]。杨怀宇等^[4]对三角鲂和团头鲂正反杂交 F_1 做了形态性状的遗传差异分析; 张大龙等^[5]曾对团头鲂与三角鲂杂交子代的受精率、孵化率和成活率进行了初步研究; 赵博文等^[6]开展了团头鲂和长春鳊的远缘杂交育种, 并对其杂交子代性腺的发育状况做了研究。目前, 对鳊鲂鱼类杂交后代的生长对比实验还缺乏系统研究, 关于鳊鲂鱼类杂交子一代的生长表现及利用潜力还不得知。

另外, 由于鳊鲂鱼类栖息地相对比较狭小, 在自然条件下容易发生相互交配, 从而造成我国鳊鲂鱼类种质资源的衰退和混杂, 因此, 对其自然种群的种质鉴别显得尤为重要^[7]。本研究通过

收稿日期: 2016-03-25; 修订日期: 2016-05-20.

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAD26B00); 国家自然科学基金项目(31272633, 31201760); 上海高校知识服务平台(ZF1206).

作者简介: 关文志(1989-), 男, 硕士, 动物遗传育种与繁殖专业. E-mail: 18301978271@163.com

通信作者: 邹曙明, 教授. Tel: 021-61900345; E-mail: smzou@shou.edu.cn

分组实验, 分别开展团头鲂与三角鲂、团头鲂与长春鳊的双列杂交实验, 并对各繁殖组后代的生长性状和体型指标进行测量分析, 探讨鳊鲂鱼类及其杂交子代的生长表现和表型差异等科学问题, 以期为鳊鲂鱼类的杂交育种以及种质鉴别提供数据参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本试验所选用的团头鲂系耐低氧品系 F₃、三角鲂和长春鳊亲本, 均来自于上海海洋大学农业部团头鲂遗传育种中心。2014 年 5 月中下旬选取成熟度好、健康的亲本(各组合各 30 对)进行人工繁

殖, 后待其鱼苗能够正常摄食时转移到 4 m×6 m×1.5 m 的水泥池进行分池养殖。2014 年 8 月上旬随机选取体质健壮且重量相近的个体, 进行剪鳍条标记, 每个群体选取 120 尾, 平均 40 尾为一组。其中团头鲂、三角鲂、三角鲂(♀)×团头鲂(♂)和团头鲂(♀)×三角鲂(♂)4 个群体放同一个水泥池养殖, 为实验组 1; 团头鲂、长春鳊、团头鲂(♀)×长春鳊(♂)和长春鳊(♀)×团头鲂(♂)4 个群体一起养殖, 为实验组 2。各设计 3 个重复实验, 实验组在同一条件下养殖, 实验设计如表 1 所示。每个月进行 1 次测定, 前 3 个月对每尾鱼只进行体重测量, 最后一次除称重外还进行传统形态学可数性状、可量性状以及框架结构数据的测定。

表 1 实验设计
Tab. 1 The experiment design

组别 group	配组 mating design	简称 abbreviation	子代数量 population	剪鳍标记 fin clip
1	团头鲂♀×团头鲂♂ <i>M. amblycephala</i> ♀× <i>M. amblycephala</i> ♂	AA	120	左腹 left abdomen
	三角鲂♀×三角鲂♂ <i>M. terminalis</i> ♀× <i>M. terminalis</i> ♂	TT	120	右腹 right abdomen
	团头鲂♀×三角鲂♂ <i>M. amblycephala</i> ♀× <i>M. terminalis</i> ♂	AT	120	右胸 right chest
	团头鲂♂×三角鲂♀ <i>M. amblycephala</i> ♂× <i>M. terminalis</i> ♀	TA	120	左胸 left chest
2	团头鲂♀×团头鲂♂ <i>M. amblycephala</i> ♀× <i>M. amblycephala</i> ♂	AA	120	左腹 left abdomen
	长春鳊♀×长春鳊♂ <i>P. pekinensis</i> ♀× <i>P. pekinensis</i> ♂	PP	120	左胸 left chest
	团头鲂♀×长春鳊♂ <i>M. amblycephala</i> ♀× <i>P. pekinensis</i> ♂	AP	120	右胸 right chest
	团头鲂♂×长春鳊♀ <i>M. amblycephala</i> ♂× <i>P. pekinensis</i> ♀	PA	120	右腹 right abdomen

1.2 数据测量

用电子天平测量体质量(精确到 0.01 g)。用两脚规配合直尺测量可量性状(精确到 0.1 mm), 主要包括头长、吻长、眼径、眼间距、体长、体高、背棘长、全长、尾柄长和尾柄高共计 10 项。框架结构数据的测定参照图 1^[8], 有 D₁₋₂、D₁₋₃、D₃₋₅、D₅₋₇、D₇₋₉、D₂₋₄、D₄₋₆、D₆₋₈、D₈₋₁₀、D₄₋₁、D₄₋₃、D₄₋₅、D₆₋₃、D₆₋₅、D₆₋₇、D₈₋₅、D₈₋₇、D₈₋₉、D₁₀₋₇、D₁₀₋₉, 共计 20 项。可数性状有侧线鳞数、侧线上鳞数、侧线下鳞数、背鳍条数、胸鳍条数、腹鳍

条数和臀鳍条数, 共计 7 项。

1.3 数据分析

使用 SPSS 19.0 软件对每个群体生长实验数据进行处理, 进行方差分析、显著性检验和 LSD 多重比较, 分析结果以平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示。在进行多元统计分析时, 首先将每尾鱼的各项实测形态学数据和框架数据均除以体长的方法进行校正, 以消除不同鱼体的规格差异对形态分析产生的影响^[9], 再对各个参数的比值做均值处理, 得到 9 个形态学及 20 个框架数据的比例性状,

然后用此比例性状进行均值分析、聚类分析、判别分析和主成分分析^[10]。

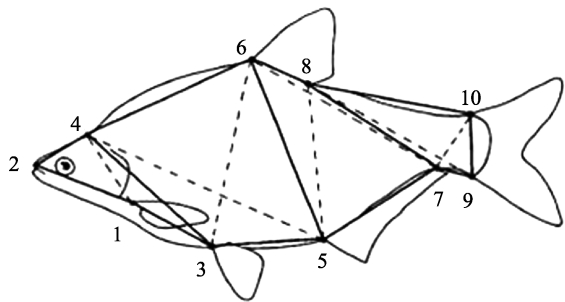


图 1 鳊属和鲂属鱼类框架结构示意图
1. 胸鳍起点; 2. 吻前端; 3. 腹鳍起点; 4. 头背部末端; 5. 臀鳍起点; 6. 背鳍起点; 7. 臀鳍末端; 8. 背鳍末端; 9. 尾鳍腹部起点; 10. 尾鳍背部起点。
Fig. 1 Truss network of distance measures assessed in *Parabramis* and *Megalobrama*
1. Anterior pectoral fin; 2. Tip of snout; 3. Anterior pelvic fin; 4. Most anterior scales on skull; 5. Anterior anal fin; 6. Anterior dorsal fin; 7. Terminus of anal fin; 8. Terminus of dorsal fin; 9. Ventral anterior caudal fin; 10. Anterior dorsal caudal fin.

7 个群体的成活率及生长参数按下式计算:
成活率=成活的数量/总数量×100%
变异系数 CV=标准差/平均值×100%
绝对增重率 $AGR_w(g/d)=(W_2-W_1)/(t_2-t_1)$; 式中, W_1 、 W_2 分别为时间 t_1 和 t_2 时的体重。
肥满度 $K=体重(g)/体长^3(cm^3) \times 100\%$ 。

2 结果与分析

2.1 子代群体的生长性状比较

团头鲂(AA)、三角鲂(TT)、长春鳊(PP)及其

杂交子代 7 个群体的体重及生长性能比较如表 2 所示, 从中可以看出, 实验组 1 和 2 各群体初始体重差异较小, 经过 3 个月的饲养, 它们的体重差异较显著。在实验组 1 中, AT 的体重变异系数明显低于双亲, TA 明显高于双亲; 绝对增重率 AA 显著高于其他组($P<0.05$), AT 和 TA 显著高于 TT($P<0.05$), AA 的生长速率分别是 TT、AT 和 TA 的 2.4 倍、1.2 倍和 1.3 倍; 肥满度 AT 显著高于其他 3 组($P<0.05$), TA 显著高于 TT($P<0.05$); 而成活率 AT 和 TA 都略低于双亲。

在实验组 2 中, 体重变异系数 PA 明显高于其他组($P<0.05$); 绝对增重率 AA 显著高于其他组($P<0.05$), AA 增重率是 PP、AP 和 PA 的 1.7 倍、1.4 倍和 1.6 倍; 肥满度 AA 显著高于其他组($P<0.05$), AP 显著高于 PP 和 PA($P<0.05$); 成活率 AP 最低, AA 最高。

2.2 子代群体的可数性状比较

分别统计团头鲂(AA)、三角鲂(TT)、长春鳊(PP)及其杂交子代 7 个群体的侧线鳞数、侧线上鳞数、侧线下鳞数、背鳍条数、胸鳍条数、腹鳍条数和臀鳍条数 7 项可数性状, 结果见表 3。经 t 检验, 其在可数性状上的差异均不显著($P>0.05$), 由此可见, 它们是形态相似的近缘种, 无法依此分辨其种类。

2.3 聚类分析

对团头鲂(AA)与三角鲂(TT)或团头鲂与长春鳊(PP)及其杂交子代鱼的 9 个形态学参数和 20 个

表 2 7 个群体的体重与生长性能比较
Tab. 2 The growth performance comparison among 7 groups

组别 group	配组 mating design	体重/g body weight				变异系数/% CV	绝对增重率/ (g·d ⁻¹) AGR_w	肥满度/ (g·cm ⁻³) K	成活率/% survival rate
		2014/8/23	2014/9/23	2014/10/23	2014/11/23				
1	AA	10.50±2.73 ^a	31.61±7.03 ^a	41.11±10.05 ^a	42.82±11.00 ^a	25.69	0.36±0.07 ^a	2.85±0.05 ^b	92.51
	TT	10.44±1.66 ^a	19.28±3.56 ^c	22.77±3.96 ^d	23.97±5.27 ^d	21.99	0.15±0.01 ^c	2.27±0.96 ^c	90.34
	AT	10.18±1.31 ^b	30.72±4.29 ^a	35.65±5.10 ^b	36.77±5.47 ^b	14.88	0.30±0.04 ^b	3.59±0.19 ^a	88.49
	TA	9.82±2.71 ^c	26.66±7.08 ^b	32.79±9.38 ^c	33.78±9.76 ^c	28.89	0.27±0.02 ^b	2.73±0.18 ^b	89.72
2	AA	4.83±1.22 ^a	17.61±3.54 ^a	21.75±4.86 ^a	25.23±5.57 ^a	22.08	0.24±0.02 ^a	2.25±0.06 ^a	89.51
	PP	4.58±1.21 ^a	12.81±2.59 ^c	15.95±3.38 ^c	16.78±3.87 ^c	23.06	0.14±0.01 ^b	1.22±0.24 ^c	88.33
	AP	4.66±1.51 ^a	16.47±4.69 ^a	19.81±5.77 ^b	20.11±4.75 ^b	23.62	0.17±0.01 ^b	1.68±0.77 ^b	86.49
	PA	4.96±1.37 ^a	14.01±2.55 ^b	15.88±3.09 ^c	18.79±4.75 ^c	25.28	0.15±0.01 ^b	1.32±0.06 ^c	87.56

注: 同一列内数字上标字母不同表示差异显著($P<0.05$).
Note: The different letters on the parameters in one column mean significant difference ($P<0.05$).

表 3 7 个群体的可数性状
Tab. 3 Overall mean and standard deviation of meristic characters of 7 groups

性状 characteristic	群体 group						
	AA	TT	AT	TA	PP	AP	PA
侧线鳞数 SNO	54-58	54-58	56-58	54-57	54-58	55-58	54-58
侧线上鳞数 SNA	10-11	10-12	11-13	11-12	11-12	11-12	10-12
侧线下鳞数 SNB	8-10	8-10	8-10	8-10	8-10	8-10	8-10
背鳍条数 DRC	3, 7	3, 7	3, 7	3, 7	3, 7	3, 7	3, 7
胸鳍条数 PRC	1, 13-15	1, 13-15	1, 13-15	1, 13-15	1, 13-15	1, 13-15	1, 13-15
腹鳍条数 VRC	1, 8	1, 8	1, 8	1, 8	1, 8	1, 8	1, 8
臀鳍条数 ARC	3, 22-27	3, 22-27	3, 22-27	3, 22-27	3, 22-27	3, 22-27	3, 22-27

注: DRC, PRC, VRC, ARC 中第一个数字代表硬棘数, 第 2 个数字代表除硬棘外的鳍条数。
Note: The first number in the DRC, PRC, VRC, ARC represents the number of hard spines, and the second number represents the number of the rest fin rays.

框架数据参数进行分析, 采用欧氏距离的最短距离系统聚类法, 结果如图 2 所示。由图 2 可知, TT 与 TA 先聚为一支, 后与 AT 聚为一支; 而 AA 先与 AP 聚为一支, PA 与 PP 聚为一支。从而可判断出 TA 和 TT 的亲缘关系近, AP 与 AA 的亲缘关系较近, 而 PA 与 PP 亲缘关系较近, 结果表明杂交后代的主要形态特征较为接近母本; 此外, TT 与 AA 的亲缘关系较 AA 与 PP 近。

2.4 判别分析

对团头鲂(AA)与三角鲂(TT)或团头鲂与长春鳊(PP)及其杂交子代鱼的 29 项比例参数进行判别分析, 结果如表 4 所示。判别分析结果显示: 对 AA 的判别准确率为 92.0%, 有 2 个样本误判为 TA; 对 TT 的判别准确率为 77.4%, 其中 6 个样本误判为 AT, 1 个样本误判为 AP; 对 TA 的判别准确率为 88.0%, 3 个样本误判为 AA; 对 AT 的判别准确率为 76.0%, 误判为 AA、TT 和 TA 各 1 个样

本, 3 个样本误判为 AP; 对 PP 的判别准确率为 100.0%, 无一误判; 对 AP 的判别准确率为 81.5%, 误判为 TT 和 AT 各 1 个样本, 误判为 PP 有 3 个样本; 对 PA 的判别准确率为 89.3%, 有 2 个样本误判为 PP, 1 个样本误判为 AP。它们的综合判别率为 86.3%。

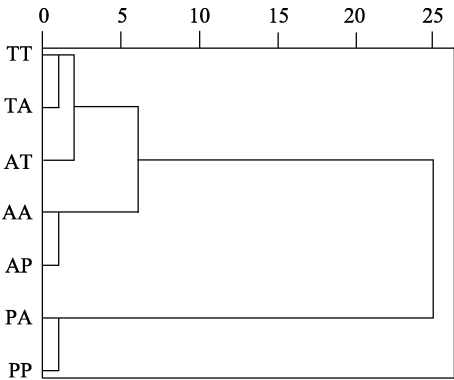


图 2 7 个群体的聚类分析图
Fig. 2 Clustering dendrogram of 7 groups

表 4 7 个群体判别分析归类结果
Tab. 4 Results of classification analysis of 7 groups

群体 group	群体 group							样本数 samples number	判别准确率/% discriminant accuracy	综合判别率/% comprehensive discrimination rate
	AA	TT	TA	AT	PP	AP	PA			
AA	23	0	2	0	0	0	0	25	92.0	86.3
TT	0	24	0	6	0	1	0	31	77.4	
TA	3	0	22	0	0	0	0	25	88.0	
AT	1	1	1	19	0	3	0	25	76.0	
PP	0	0	0	0	25	0	0	25	100.0	
AP	0	1	0	1	3	22	0	27	81.5	
PA	0	0	0	0	2	1	25	28	89.3	

注: 采用逐步判别的分析方法。
Note: Using stepwise discriminant analysis methods.

2.5 主成分分析

对团头鲂(AA)与三角鲂(TT)或团头鲂与长春鳊(PP)及其杂交子代鱼的 9 项可量比例参数和 20 项框架比例参数的形态测量数据, 经 Kaiser 标准化的正交旋转后进行主成分分析, 结果如表 5 所示。共得到 3 个主成分(PCR1、PCR2 和 PCR3), 它们的累积贡献率达到 95.81%, 即可以解释群体间形态差异的 95.81%。而主成分 1 贡献率比较高,

表 5 29 个比例参数性状对 3 个主成分特征向量
Tab. 5 Eigenvectors of 3 principal components from 29 morphological trait

性状 characteristic	负荷值 loading value		
	PCR1	PCR2	PCR3
1-2/BL	0.682	0.465	0.285
1-3/BL	0.930	0.331	0.157
3-5/BL	0.987	0.100	0.113
5-7/BL	-0.472	0.824	-0.133
7-9/BL	-0.964	0.214	-0.062
2-4/BL	0.101	0.960	0.241
4-6/BL	0.498	0.391	0.772
6-8/BL	0.820	0.362	-0.404
8-10/BL	-0.436	0.633	0.614
4-1/BL	0.704	0.638	0.312
4-3/BL	0.591	0.742	0.305
4-5/BL	0.775	0.603	0.186
6-3/BL	0.726	0.612	0.189
6-5/BL	0.633	0.720	0.196
6-7/BL	0.469	0.879	0.059
8-5/BL	0.720	0.633	0.226
8-7/BL	0.508	0.741	0.275
8-9/BL	-0.150	0.957	0.172
10-7/BL	0.566	0.523	0.587
10-9/BL	0.969	0.023	0.123
头长 HL/BL	0.599	0.719	0.215
吻长 SL/BL	0.881	0.336	0.289
眼径 ED/BL	0.726	0.641	0.178
眼间距 ES/BL	0.898	0.112	0.108
尾柄长 CL/BL	-0.714	0.629	0.254
尾柄高 CD/BL	0.990	0.092	-0.013
背棘长 DL/BL	0.202	0.976	0.057
全长 TL/BL	0.401	0.882	0.236
体高 BD/BL	0.734	0.570	0.318

Note: BL represents body length; HL represents head length; ST represents snout length; ED represents eye diameter; ES represents interorbital distance; CL represents caudal peduncle length; CD represents caudal peduncle depth; DL represents dorsal spine length; TL represents total length; BD represents body depth.

为 68.44%, 它主要由 D₁₋₃、D₃₋₅、D₆₋₈、D₄₋₁、D₄₋₅、D₆₋₃、D₇₋₉、D₈₋₅、D₁₀₋₉、吻长、眼径、眼间距、尾柄长、尾柄高和体高这 15 个参数决定, 表明这 15 项比例参数对主成分 1 有主要贡献($A > 0.70$); 主成分 2 贡献率为 22.91%, 它主要由 D₅₋₇、D₄₋₃、D₆₋₅、D₂₋₄、D₆₋₇、D₈₋₇、D₈₋₉、头大背棘长和全长 10 个参数决定; 主成分 3 贡献率仅为 4.45%, 它主要由 D₄₋₆ 参数决定。

团头鲂(AA)与三角鲂(TT)或长春鳊(PP)及其杂交子代 7 个群体的个体, 以主成分 1 对主成分 2 绘制散点图(图 3)。从图 3 中可以看出, PP 与 PA 形成一簇, 这 2 个群体个体在 PCR1、PCR2 与其他群体个体的得分区域不重叠, 主成分分析可将 PP 和 PA 与其他群体有效区分; AA 大部分个体与 AT 形成一簇; TT 与 TA 形成另外一簇; AP 与剩余的 AA 个体、TT 个体均有部分重叠, 还有少量个体分别游离于其他簇内缘的不同区域, 各群体间形态特征既有相似性又有一定差异。

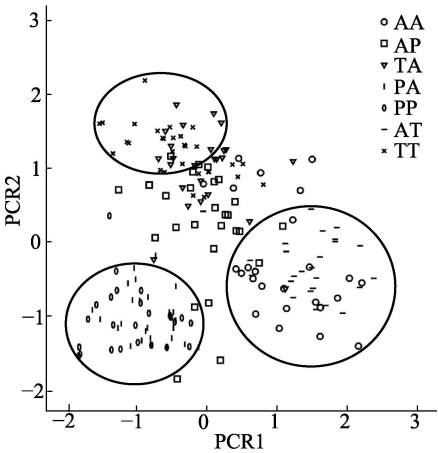


图 3 7 个群体主成分 1 对主成分 2 散点图
Fig. 3 Scatter diagram for PCR1 and PCR2 of 7 groups

3 讨论

3.1 杂种优势

鱼类远缘杂交可有效提高生长速度、转移优良性状等, 能够培育出整合双亲优良基因型的杂交后代, 是水产育种者易于采用的育种策略^[11-13]。如郑国栋等^[14]研究发现, 团头鲂(♀)×翘嘴鲌(♂)获得的鲂鲌 A 型, 生长速度比团头鲂快 1.6 倍, 比翘嘴鲌快 3.4 倍, 表现出明显的超亲生长优势。徐

庆登等^[15]发现, 鲫(♀)×白鲫(♂)获得的高邮杂交鲫, 1 龄个体增重平均比双亲高 101%, 群体增重比双亲高 99.6%。颜晓勇等^[16]发现杂交选育的 F₆、F₇ 和 F₈ 三代罗非鱼体重的平均生长速度分别为 1.07 g/d、1.12 g/d、1.47 g/d, 呈逐代增大的趋势。肖炜等^[17]研究结果表明, 奥尼罗非鱼的生长速率相对其亲本品系具有显著的优势, 雄鱼比雌鱼生长快, 且杂交后代雄性率提高。这些研究结果表明杂交组合具有比亲本更快的生长优势。

本实验发现团头鲂与三角鲂正、反交子代的绝对增重率(0.30 g/d、0.27 g/d)明显高于三角鲂(0.12 g/d), 其生长速度分别是三角鲂的 2.5 倍和 1.1 倍, 但是它们都低于团头鲂的绝对增重率(0.36 g/d)。而在团头鲂与长春鳊杂交后代中, 其正、反交子代生长速度分别是长春鳊的 1.2 倍和 1.1 倍, 同样它们也都低于同组团头鲂的增重率(0.24 g/d)。这些结果表明, 团头鲂与三角鲂或长春鳊杂交, 其正反交后代生长均快于三角鲂或长春鳊, 但并没有显示超过团头鲂的杂种优势。本研究杂交子代鱼在生长方面虽未表现出超双亲杂种优势, 但在其他方面某些性状优于双亲。如团头鲂与三角鲂正交子代(AT)其体重变异系数明显低于双亲, 肥满度显著高于双亲($P<0.05$)。谢刚等^[18]研究广东鲂(♀)×团头鲂(♂)子代杂交鲂在耐低氧、耐操作和运输等均优于广东鲂, 但其生长速度慢于团头鲂, 杂种优势不太明显。张大龙等^[5]在进行鲂属 4 种鱼类种间杂交的初步研究时, 发现团头鲂与三角鲂正反交子代的体重在 1 龄阶段也未表现出明显的杂种优势。以上这些研究与本研究结果相类似, 即杂交子一代的生长速度快于三角鲂或长春鳊, 而慢于团头鲂。与之相反的是, 早年广东省佛山地区水产局培育的团头鲂(♀)×长春鳊(♂)杂交种, 其生长速度较父本长春鳊慢, 但快于母本团头鲂, 且具有耐缺氧和病害少等优点^[19]。此结果与本研究结果相反, 可能是因为养殖池塘差异和放养密度不同等原因引起的。

3.2 杂交子代的形态差异分析

在鱼类分类中, 形态比例性状是一个很重要的分类指标^[20]。在本实验生长对比过程中, 发现 1 龄阶段的团头鲂、三角鲂、长春鳊以及它们的

杂交子代形态特征非常相似, 肉眼不易区分。在对 7 个群体的可数性状分析时发现, 杂交子代的可数性状介于父母本之间, 不存在显著差异, 因此, 难以用来区分杂交后代。赵博文等^[6]研究显示, 团头鲂(♀)×长春鳊(♂)杂交 F₁ 可数性状数据经卡方检验, 其差异不显著。李思发等^[7]在对团头鲂、三角鲂及广东鲂遗传关系分析时发现, 在形态可数性状上差异不显著。陈杰等^[21]在对我国鳊鱼类 6 个群体的可数性状进行分析时, 同样发现它们在可数性状上的差异不显著。李思发等^[22]在对尼罗罗非鱼品系间的形态差异进行分析时, 指出运用多项参数综合判别比单独使用更能提高形态差异的分类能力。相比 Harrell 等^[23]对狼鲈属(*Morone*)鱼类的形态比较研究, 本研究对 7 个群体 29 个比例性状进行判别分析, 其综合判别率为 86.3%, 判别效果较好, 可清楚地显示各群体之间的形态学差异。聚类分析结果表明, 团头鲂和三角鲂反交子代与三角鲂亲缘关系较近; 团头鲂和长春鳊正交子代与团头鲂亲缘关系较近, 反交子代与长春鳊关系较近。这些研究结果表明, 杂交子代亲本在 F₁ 中均表现出一定的母性效应, 赵博文等^[6]在对团头鲂(♀)×长春鳊(♂)杂交 F₁ 进行形态学分析时得到了同样的结论。但有学者认为, 这一效应在各种性状中表现出复杂性, 有的性状并不遵循这一规律, 一些比例性状参数和校正参数均出现偏离双亲现象^[4]。另外, 此研究中三角鲂和团头鲂基于形态特征的遗传关系更近, 而与长春鳊关系较远, 符合种属分类地位关系; 这与有关研究者分别在形态特征^[21]、线粒体 DNA 水平^[24]和染色体核型^[25]等方面的研究结果相吻合。

本研究中, 根据主成分因子得分系数散点图, 可将长春鳊、长春鳊与团头鲂正交子代 2 个群体从其他繁殖群体中有效区分出来, 这与聚类图结果相吻合, 说明鳊属与鲂属在形态上存在较大差异。在分子遗传背景研究方面, 张倩倩等^[26]通过构建微卫星 DNA 指纹图谱, 将鲂属中的团头鲂与钱塘江三角鲂有效区分, 并利用特异性条带鉴定出鳊属鱼类长春鳊。另外, 本研究主成分散点图中剩余群体的个体均有部分重叠, 说明各群体间形态特征既有相似性又有一定差异。主成分分

析共获得了形态差异的 3 个主成分, 其累计贡献率为 95.81%, 可比较全面地描述 7 个群体之间的差异。其中决定主成分 1 的特征向量绝对值较大的性状大多集中在鱼体的头部和背腹轴方向, 这在区分鱼类种类和环境适应等方面具有重要作用^[8]; 此外, 决定主成分 2 的 10 个参数性状大多集中在尾部, 反映了尾部的形态特征也是鳊鲂鱼类的重要形态变异来源。

综上所述, 鳊鲂鱼类是我国重要淡水经济鱼类, 在自然界容易发生杂交, 开展对人工杂交子代的形态比较和鉴别有利于检测野生资源的遗传混杂程度, 对鳊鲂鱼类自然种群资源的保护具有积极意义。

参考文献:

- [1] Li S F, Cai W Q. Two-way selective response of *Megalobrama amblycephala*[J]. Journal of Fisheries of China, 2000, 24(3): 201–205. [李思发, 蔡完其. 团头鲂双向选育效应研究[J]. 水产学报, 2000, 24(3): 201–205.]
- [2] Gao Z X, Wang W M, Jiang E M, et al. Research advances on germplasm resources and genetic improvement of blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*)[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2014, 33(3): 138–144. [高泽霞, 王卫民, 蒋恩明, 等. 团头鲂种质资源及遗传改良研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2014, 33(3): 138–144.]
- [3] Wang W M. *Megalobrama amblycephala*[J]. Scientific Fish Farming, 2009(4): 44–45. [王卫民. 团头鲂[J]. 科学养鱼, 2009(4): 44–45.]
- [4] Yang H Y, Li S F, Zou S M. A primary study on inheritance of morphological traits from *Megalobrama amblycephala*, *Megalobrama terminalis* to their reciprocal hybrids (F_1)[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2002, 11(4): 305–309. [杨怀宇, 李思发, 邹曙明. 三角鲂与团头鲂正反交 F_1 的遗传性状[J]. 上海海洋大学学报, 2002, 11(4): 305–309.]
- [5] Zhang D L, Du R, Nie Z L, et al. The interspecific hybridization in four freshwater bream *Megalobrama* sp.[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2014, 29(2): 121–125. [张大龙, 杜睿, 聂竹兰, 等. 鲂属 4 种鱼类种间杂交的初步研究[J]. 大连海洋大学学报, 2014, 29(2): 121–125.]
- [6] Zhao B W, Zhao H H, Yang Z H, et al. Morphological characteristics and gonadal development of *Megalobrama amblycephala* (♀) $\times$ *Parabramis pikesis*(♂) hybrid[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2015, 34(4): 89–96. [赵博文, 赵鸿昊, 杨振华, 等. 团头鲂(♀) $\times$ 长春鳊(♂)杂交 F_1 代形态特征及性腺发育[J]. 华中农业大学学报, 2015, 34(4): 89–96.]
- [7] Li S F, Zhu Z W, Zou S M, et al. Interspecific phylogenesis and intraspecific genetic differences of genus *Megalobrama*: bluntnose black bream (*M. amblycephala*), Guangdong black bream (*M. hoffmanni*) and black bream (*M. terminalis*)[J]. Acta Zoologica Sinica, 2002, 48(3): 339–345. [李思发, 朱泽闻, 邹曙明, 等. 鲂属团头鲂, 三角鲂及广东鲂种间遗传关系及种内遗传差异[J]. 动物学报, 2002, 48(3): 339–345.]
- [8] Cai J M, Zhang M Y, Zeng Q L, et al. A study on morphometrics of the genus *Megalobrama*[J]. Acta Hydrobiological Sinica, 2001, 25(6): 631–635. [蔡俊鸣, 张敏莹, 曾青兰, 等. 鲂属鱼类形态度量学研究[J]. 水生生物学报, 2001, 25(6): 631–635.]
- [9] Lian Q P, Mi G Q, Hu Y J, et al. Morphological variations in skin carp *Hemibarbus labeo*, *H. maculatus* and their hybrid F_1 (*H. labeo* ♀ $\times$ *H. maculatus* ♂)[J]. Journal of Dalian Ocean university, 2011, 26(6): 493–499. [练青平, 宓国强, 胡延尖, 等. 唇鲮、花鲮及其杂交 F_1 的形态差异分析[J]. 大连海洋大学学报, 2011, 26(6): 493–499.]
- [10] Zhang Y T, Fang K Q. An Introduction to Multivariate Statistical Analysis[M]. Beijing: Science Press, 1982: 393–401. [张尧庭, 方开泰. 多元统计分析引论[M]. 北京: 科学出版社, 1982: 393–401.]
- [11] Lou Y D, Li X Q. Distant hybridization of fish and its application in aquaculture in China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(1): 151–158. [楼允东, 李小勤. 中国鱼类远缘杂交研究及其在水产养殖上的应用[J]. 中国水产科学, 2006, 13(1): 151–158.]
- [12] Wohlfarth G W. Heterosis for growth rate in common carp[J]. Aquaculture, 1993, 113(1–2): 31–46.
- [13] Lou Y D. Fish Breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1993: 83–93. [楼允东. 鱼类育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993: 83–93.]
- [14] Zheng G D, Zhang Q Q, Li F G, et al. Genetic characteristics and growth performance of different *Megalobrama amblycephala* (♀) $\times$ *Erythroculter ilishaeformis* (♂) hybrids[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(3): 402–409. [郑国栋, 张倩倩, 李福贵, 等. 团头鲂(♀) $\times$ 翘嘴鲌(♂)杂交后代的遗传特征及生长差异[J]. 中国水产科学, 2015, 22(3): 402–409.]
- [15] Xu Q D, Quan B C, Lou Y D, et al. Utilization of heterosis and genetic characters of the Gaoyou hybrid crucian carp[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1992, 1(1–2): 10–19. [徐庆登, 全宝昌, 楼允东, 等. 高邮杂交鲫杂种优势利用及其遗传性状[J]. 上海水产大学学报, 1992, 1(1–2): 10–19.]

- [16] Xie X Y, Zhong J X, Li S F, et al. Comparison of growth performance of F_6 , F_7 and F_8 of GIFT strain *Oreochromis niloticus*[J]. South China Fisheries Science, 2009, 5(1): 48–53. [颀晓勇, 钟金香, 李思发, 等. 吉富品系尼罗罗非鱼选育系 F_6 、 F_7 和 F_8 当年鱼生长对比研究[J]. 南方水产, 2009, 5(1): 48–53.]
- [17] Xiao W, Li D Y, Zou Z Y, et al. Comparative analysis of growth variations among four hybrid subgroups of *Oreochromis niloticus*♀×*O. aureus*♂ and their parental strains[J]. Acta Hydrobiological Sinica, 2012, 36(5): 905–912. [肖伟, 李大宇, 邹芝英, 等. 四种杂交组合奥尼罗非鱼及其亲本的生长对比研究[J]. 水生生物学报, 2012, 36(5): 905–912.]
- [18] Xie G, Ye X, Pang S X, et al. Comparative study on principal genetic characters of the first filial generation (*Megalobrama hoffmanni*♀×*Megalobrama amblycephala*♂) and its parents[J]. Journal of Hubei Agricultural College, 2002, 22(4): 330–332. [谢刚, 叶星, 庞世勋, 等. 杂交鲢(广东鲢♀×团头鲂♂)及其亲本主要遗传性状的比较研究[J]. 湖北农学院学报, 2002, 22(4): 330–332.]
- [19] Fisheries Bureau of Foshan City in Guangdong Province. *Megalobrama amblycephala* and *Parabramis pekinensis* hybrids[J]. Fisheries Science & Technology Information, 1975(4): 18–19. [广东省佛山地区水产局. 团头鲂长春鳊杂交种[J]. 水产科技情报, 1975(4): 18–19.]
- [20] Thssen P E, Booke H E, Casselman J M, et al. Stock identification: Materials and methods[J]. Can J Fish Aquat Sci, 1981, 38: 1838–1855.
- [21] Chen J, Li F G, Huang C X, et al. Morphological variations of genera *Parabramis* and *Megalobrama* teleost populations[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(3): 388–394. [陈杰, 李福贵, 黄创新, 等. 不同鳊鲂属鱼类群体的形态差异分析[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(3): 388–394.]
- [22] Li S F, Li C H, Li J L. Analysis of morphological variations among strains of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. Acta Zoologica Sinica, 1998, 44(4): 450–457. [李思发, 李晨虹, 李家乐. 尼罗罗非鱼品系间形态差异分析[J]. 动物学报, 1998, 44(4): 450–457.]
- [23] Harrell R M, Dean J M. Pterygiophore interdigitation patterns and morphometry of larval hybrids of *Morone* species[J]. Trans Am Fish Soc, 1985, 116: 719–727.
- [24] Xie N, Liu X Y, Feng X Y, et al. Sequences analysis on mitochondrial cytochrome *b* gene fragment of *Megalobrama* spp[J]. Modern Agricultural Sciences and Technology, 2012(1): 290–292. [谢楠, 刘新轶, 冯晓宇, 等. 鲂属鱼类细胞色素 *b* 片段序列分析[J]. 现代农业科技, 2012(1): 290–292.]
- [25] Wu C B, Li F G, Chen J, et al. Karyotype and DNA contents analysis of *Parabramis* and *Megalobrama*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2015, 24(6): 801–809. [吴成宾, 李福贵, 陈杰, 等. 鳊鲂鱼类的染色体核型及 DNA 含量分析[J]. 上海海洋大学学报, 2015, 24(6): 801–809.]
- [26] Zhang Q Q, Chen J, Jiang X Y, et al. Establishment of DNA fingerprinting and analysis on genetic structure of different *Parabramis* and *Megalobrama* populations with microsatellite[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(1): 15–22. [张倩倩, 陈杰, 蒋霞云, 等. 不同鳊鲂鱼类群体微卫星 DNA 指纹图谱的构建和遗传结构分析[J]. 水产学报, 2014, 38(1): 15–22.]

Comparative analysis of growth and morphological variations among *Megalobrama amblycephala*, *M. terminalis*, *Parabramis pekinensis* and their hybrids

GUAN Wenzhi, ZHENG Guodong, WU Chengbin, WANG Chenglong, DU Shangke, CHEN Jie, JIANG Xiayun, ZOU Shuming

Key Laboratory of Freshwater Aquatic Genetic Resources, Ministry of Agriculture; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: In the present study, growth rates of *Megalobrama amblycephala* (AA), *M. terminalis* (TT), *Parabramis pekinensis* (PP), and their hybrids (AT, TA, AP, and PA) were compared to investigate growth and morphological differences. Three multivariate morphometric analyses were conducted to assess morphological variations based on meristic parameters, measurable scaling parameters, and truss network scaling parameters. In the first group, absolute weight gain rates of AT and TA were significantly greater than that of TT but were all lower than that of AA (0.36 g/d) ($P<0.05$). Growth rate of AA was 2.4, 1.2, and 1.3 times that of TT (0.15 g/d), AT (0.30 g/d), and TA (0.27 g/d), respectively. In the second group, the absolute weight gain rate of AA was also the largest (0.24 g/d), which was 1.7, 1.4, and 1.6 times greater than that of PP (0.14 g/d), AP (0.17 g/d), and PA (0.15 g/d), respectively. The growth rate of AA was significantly faster than that of TT and PP ($P<0.05$), and the growth rate of their hybrid offspring was between that of their parents; lower than that of AA, but higher than that of TT or PP. In addition, no differences in countable characters were detected among the seven groups ($P>0.05$). Based on the nine measurable scaling parameters and 20 truss network scaling parameters, a cluster analysis revealed that the hybrids were closer to their female parent than to their male parent; namely, the relationships with TA and TT were closer than the relationships with AA, AT, AP, and PA. A discriminant analysis using the morphological characteristics of the seven breeding groups was carried out, resulting in a high comprehensive discriminant rate of 86.30%. A principal component analysis (PCA) showed that three main PCs were obtained with a cumulative contribution rate of 95.81% of total variation, which represented the major morphological variation in the seven breeding groups. Furthermore, traits with a larger feature vector absolute value for PC1 were mostly concentrated in the head and dorsal-ventral axis, whereas traits influenced by PC2 were mostly concentrated in the tail. Overall, these results provide a theoretical basis for fish breeding and identifying *Parabramis* and *Megalobrama* germplasm.

Key words: *Parabramis*; *Megalobrama*; hybrid offspring; morphology; multivariate morphometrics analysis

Corresponding author: ZOU Shuming. E-mail: smzou@shou.edu.cn