#### DOI: 10.3724/SP.J.1118.2015.00159

# 虹鳟体质量和主要体尺性状异速生长的遗传分析

詹金绵<sup>1,2</sup>, 王炳谦<sup>3</sup>, 谷伟<sup>3</sup>, 刘英杰<sup>2</sup>, 杨润清<sup>2</sup>

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:采用联合异速生长遗传模型,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培育的 F<sub>1</sub>杂 交虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)和 F<sub>2</sub>杂交虹鳟的体质量和体尺性状异速生长进行了遗传分析,旨在为虹鳟及其他水 产动物异速生长的遗传参数估计和实现体质量与体型的同步选育奠定理论基础。首先采用逐步回归分析法选择体 尺性状对体质量的异速生长显著的性状,建立最优表型联合静态、动态异速生长指数模型,随后构建了两个用于遗 传分析多个静态、动态异速生长的随机回归模型。虹鳟多个体尺性状相对体质量的异速生长遗传分析结果表明,体 长与体质量具有较大的异速生长指数,为1.633 8,且为正异速生长,而其他体尺性状相对体质量呈现负异速生长; 遗传方差大小顺序和表型的偏异速生长指数一致,体宽和背鳍基长的异速生长的遗传相关最大,为-0.867 5,其次 为体长和体高,为-0.619 4,最小的是-0.021 7,为体高和体宽。体长与体质量的动态异速生长的加性遗传方差估计 值为 0.292 9。结果表明,虹鳟体质量和主要体尺性状的异速生长是由遗传机制决定的,遗传方差及遗传相关的估 计能够用来筛选优良亲本,这为进一步利用异速生长理论指导虹鳟及其他水产动物体质量与体型的同步选育提供 了理论基础。

关键词:虹鳟; 生长性状; 异速生长; 遗传分析 中图分类号: S917 文献标志码: A

文章编号:1005-8737-(2015)01-0060-08

虹鳟(Oncorhynchus mykiss)属鲑形目(Salmoniformes), 鲑科(Salmonidae),大麻哈鱼属,是重 要的冷水性养殖鱼类,因其肉质鲜嫩、味美无腥、 营养价值丰富以及便于集约化养殖等优点,深受 广大消费者的喜爱,已经成为世界范围内普遍养 殖的水产经济鱼类之一<sup>[1-2]</sup>。生长和发育性状(例 如体质量和体尺性状)是虹鳟最重要的经济性状。 体质量的较快生长可以缩短虹鳟上市时间,降低 养殖成本;而体尺性状则是衡量虹鳟个体大小和 形状的指标,直接影响消费者购买欲。国内外关 于虹鳟体质量和体尺等生长性状绝对生长的遗传 分析已有大量报道。Perry等<sup>[3]</sup>对三代虹鳟体质量、 肥满度和耐热度的遗传参数进行了估计。Haffray 等<sup>[4]</sup>用最大似然法估计了雌性虹鳟的生产性状和骨 组织的遗传参数。Su 等<sup>[5]</sup>对虹鳟不同日龄的体质量 和不同体质量的繁殖性状进行了遗传分析。刘宗岳 等<sup>[6-7]</sup>采用单性状和两性状动物模型估计了虹鳟体 质量、体长和肥满度的遗传力。王炳谦等<sup>[8]</sup>应用单 性状重复观测值动物模型对 5 个品系的虹鳟体质量 和体长等生长性状进行了遗传参数和育种值估计。 水产动物个体发育过程中,各种功能器官的生长普 遍存在异速生长关系,且随着个体发育阶段的不同, 异速生长指数大小不同,异速生长现象可以用来控 制稚鱼的生长、运动和摄食,确保早期重要器官的

收稿日期: 2014-04-10; 修订日期: 2014-05-21.

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAD26B01).

作者简介: 詹金绵(1989-), 女, 硕士, 研究方向为鱼类遗传育种. E-mail: zjmzhan@163.com

通信作者:杨润清,教授. E-mail: runqingyang@sjtu.edu.cn

61

优先发育,对于筛选优良亲本,同步培育体质量、 体型和肉质兼顾的家系均具有重要意义。但是关于 虹鳟体质量和主要体尺性状的相对生长或异速生 长的遗传分析尚无相关报道。

异速生长指数可以用来表示生物学性状或者 有机体功能与体大小相对生长速度之间的关系, 并且整体体大小与部分体大小的相对生长反映了 生长过程中体质量对体尺性状的一致性。Huxlev<sup>[9]</sup> 干 1932 年首先提出了用来定量异速生长指数的 "简单异速方程",在此基础上,Gao等<sup>[10]</sup>建立了部 分体大小相对整体体大小的联合异速生长模型, 该模型不仅能同时估计多个部分体大小的异速生 长指数,而且能同时考虑多个部分体大小之间的 相关,使异速生长指数的估计更加可靠。目前,有 关鱼类异速生长的研究主要集中在特定发育阶段 的静态异速生长或者个体发育过程中不同器官优 先发育的动态异速生长研究方面。而关于鱼类异速 生长的遗传分析研究还比较少,现有的报道主要是 通过镶嵌简单异速生长方程到混合线性模型的加 性遗传项<sup>[12-13]</sup>, 而关于数量性状异速生长的基因定 位也有一些研究报道<sup>[13-15]</sup>。McGuigan 等<sup>[12]</sup>采用随 机回归模型估计了三刺鱼成对体尺性状间异速生 长的遗传差异和遗传相关、并运用主成分分析法探 讨不同部位体尺性状异速生长的遗传贡献。至今. 在虹鳟研究方面还没有任何关于把体质量和体尺 性状的异速生长联合起来并进行遗传分析的报道。

本研究中,首次以虹鳟体质量和多个体尺性状 的表型信息为基础,构建了最优联合静态异速生长 指数或动态异速生长指数模型;其次以最优联合异 速生长指数模型作为子模型,建立了两个随机回归 模型,并应用其进行多个静态异速生长或动态异速 生长的遗传分析;最后,两个遗传模型分别被用来 分析虹鳟多个体尺性状对体质量的静态异速生长 指数,和在不同生长时间点重复观察的体长对体质 量的动态异速生长指数,旨在为虹鳟重要生长性状 的选育及遗传效果评估提供理论支持。

1 材料与方法

# 1.1 实验群体

实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。本研究实验群体 是由一代杂交虹鳟(F1)和二代杂交虹鳟(F2)组成, F1 虹鳟制备于 2004 年 12 月, 是由渤海虹鳟丹麦 虹鳟、美国道氏虹鳟、挪威虹鳟及美国加州虹鳟 这 5 个基础群体在 4 龄时采用 5×5 完全双列杂交 后选育获得的。 $F_2$ 虹鳟制备于 2007 年 12 月, 是 由综合育种值靠前,无亲缘关系的部分 F<sub>1</sub>个体杂 交获得的。在家系选育过程中、每一个杂交组合 放入1个同环境同水源的独立选育槽中进行孵化 及驯养、水温维持在 6.5℃。待个体平均体质量达 到 0.5 g 时分别移入相同水源的直径 1 m, 深 0.6 m 的独立选育缸内。当每个选育缸内的虹鳟个体平 均体质量大约为 50 g 时, 每个家系选择 120 尾优 质健康的个体进行 pittag 标记(英国 Trovan 公司 ID-100 型), 然后放入同一个水泥池进行同环境 培育,进一步减少环境差异,水温变化范围为 5~18℃。各阶段的养殖均使用丹麦 BioMar 公司 的虹鳟全价配合饲料、按常规养殖方式投喂。

1.2 性状测定

动态测量性状包括体质量(y)和体长( $x_1$ ),在 虹鳟生长过程中,分别对来自于 F<sub>1</sub>的 2 183 尾虹 鳟和来自于 F<sub>2</sub>的 3 800 尾虹鳟进行了 4 次测量,测 量时间点分别为 249 日龄、397 日龄、552 日龄和 771 日龄。在 2010 年 9 月,另对来自于 F<sub>2</sub> 的 964 尾虹鳟进行测量,测量性状包括体质量(y)和体 长( $x_1$ ),体高( $x_2$ ),体宽( $x_3$ ),背吻距( $x_4$ ),头长 ( $x_5$ ),尾柄长( $x_6$ ),尾柄高( $x_7$ )和背鳍基长( $x_8$ )等 8 个体尺性状(图 1),测量时间为 811 日龄,即



#### 图 1 虹鳟体尺性状测量点位置图

### A-C: 体长; A-B: 头长; E-F: 体高; A-D: 背吻距; D-G: 背鳍 基长; H-J: 尾柄长; G-I: 尾柄高.

Fig.1 The measurement standards of morphological traits in Oncorhynchus mykiss

A-C: Body length; A-B: Head length; E-F: Body height; A-D: Dorsal snout distance; D-G: Dorsal fin base length; H-J: Caudal peduncle length; G-I: Caudal peduncle depth.

用于分析多个体尺性状相对体质量的静态异速生 长的遗传特征。性状测量时,为了减少测量偏差, 所有个体都由专人以随机顺序进行测定。

1.3 统计模型

**1.3.1** 联合异速生长指数模型 假如有 *m* 个部分 体大小, 定义为 *x*<sub>1</sub>, *x*<sub>2</sub>,…, *x<sub>m</sub>*, 整体体大小定义为 *y*,联合异速生长指数模型<sup>[10]</sup>可以表示为:

$$y = \beta_0 x_1^{\beta_1} x_2^{\beta_2} \cdots x_m^{\beta_m} \tag{1}$$

其中, $\beta_0$ 是常数, $\beta_1$ 为*i*=1,2,3,…,*m*时,第*i*个部 分体大小对整体体大小的偏异速生长指数。应用 于高斯算法的非线性最小二乘方法常被用来估计 偏异速生长指数的最小二乘估计值。然而在线性 混合模型的范围内,为了进行异速生长指数的遗 传分析,常需要把模型(1)进行线性转换,在方程 两边同时取自然对数,模型(1)可以转化为下面的 线性模型:

 $\ln y = \ln \beta_0 + \beta_1 \ln x_1 + \beta_2 \ln x_2 + \dots + \beta_m \ln x_m$ (2)

以模型(2)为基础,采用基于表型信息的逐步 回归分析方法,选择显著的偏异速生长指数,然 后建立最优联合异速生长指数模型,并进行虹鳟 的异速生长的遗传分析。

**1.3.2** 联合分析多个静态异速生长的遗传模型 静态异速生长的估计是基于某个特定生长时间点, 每个个体只有一个测量值。在简单单个性状动物模 型<sup>[16]</sup>基础上,可以将整体体大小的对数剖分为:

$$\ln y_i = x_i b_j + a_i + e_i \tag{3}$$

其中,  $b_j$ 是第 j 个个体的固定效应项,  $a_i$ 是第 i 个个体的 加性遗传效应项,  $x_i \ge b_j$ 条件下的设计矩阵,  $e_i$ 是剩余 误差效应, 服从期望为零, 方差为  $\sigma_a^2$  的正态分布。

为了进一步对多个部分体大小对整体体大小 的异速生长指数进行遗传分析,模型(2)被分别镶 嵌进模型(3)的固定效应项和加性遗传效应项,得 到下面的随机回归模型<sup>[16-17]</sup>:

$$\ln y_{i} = x_{i} \left( \ln \beta_{0j} + \beta_{1j} \ln x_{1i} + \beta_{2j} \ln x_{2i} + \dots + \beta_{mj} \ln x_{mi} \right) + \left( \ln \beta_{0i} + \beta_{1i} \ln x_{1i} + \beta_{2i} \ln x_{2i} + \dots + \beta_{mi} \ln x_{mi} \right) + e_{i}$$
(4)
$$\Leftrightarrow \mathbf{x}_{i} = [x_{i} \quad x_{i} \ln x_{1i} \quad \dots \quad x_{i} \ln x_{mi}], \ \mathbf{b}_{j} = [\ln \beta_{0j}]$$

 $\begin{array}{cccc} \beta_{1j} & \cdots & \beta_{mj} \end{array} \right]^T, \ \boldsymbol{z}_i = \begin{bmatrix} 1 & \ln x_{1i} & \cdots & \ln x_{mi} \end{bmatrix} \boldsymbol{\beta} \Box \boldsymbol{a}_j = \begin{bmatrix} \ln \beta_{0i} \\ \beta_{1i} & \cdots & \beta_{mi} \end{bmatrix}^T,$ 

在指示矩阵下,模型(4)可以简化为:

$$\ln y_i = \boldsymbol{x}_i \boldsymbol{b}_j + \boldsymbol{z}_i \boldsymbol{a}_i + \boldsymbol{e}_i \tag{5}$$

在这个模型中,  $E(\ln y_i | \boldsymbol{b}_i, \boldsymbol{a}_i) = \boldsymbol{x}_i \boldsymbol{b}_i + \boldsymbol{z}_i \boldsymbol{a}_i$ ,

 $Cov(\ln y_i) = A \otimes G + I\sigma_e^2$ , A 是多个异速生长指数的亲子关系矩阵, G 是多个异速生长指数的加性遗传协方差矩阵。

**1.3.3** 联合分析多个动态异速生长的遗传模型 动态异速生长指数的估计是基于在不同生长时间 段内重复观察的多个部分和整体体大小。每个个 体的整体大小的对数观察值不只 1 次,而且同一 个个体的所有观察值既有一个加性遗传效应,还 有一个共同的永久环境效应(*p<sub>it</sub>*),对于本研究, 采用重复记录的动物模型<sup>[17]</sup>,可以表示为:

$$\ln y_{it} = x_i b_{jt} + a_{it} + p_{it} + e_{it}$$
(6)

通常,动态异速生长指数被假定为是不随生 长时间变化的<sup>[13-14, 18]</sup>。因此,用来拟合重复记录 的多个部分和整体体大小的联合动态异速生长指 数的模型可以与联合静态异速生长指数模型一 样。通过镶嵌最优联合动态异速生长指数模型到 模型(6)的固定效应项和加性遗传效应项,可以得 到一个考虑依赖于时间的永久环境效应的随机回 归模型,表示如下:

$$\ln y_{it} = x_i \left( \ln \beta_{0j} + \beta_{1j} \ln x_{1i} + \beta_{2j} \ln x_{2i} + \dots + \beta_{mj} \ln x_{mi} \right) + \left( \ln \beta_{0i} + \beta_{1i} \ln x_{1i} + \beta_{2i} \ln x_{2i} + \dots + \beta_{mi} \ln x_{mi} \right) + p_i(t) + e_{it}$$
(7)

用勒让德多项式来拟合永久环境效应随时间 的变化<sup>[19-20]</sup>, 多项式的前四阶协变量分别为:  $L_0(t) = 1$ ,  $L_1(t) = \tau$ ,  $L_2(t) = (3\tau^2 - 1)/2$ ,  $L_3(t) = (5\tau^3 - 3\tau)/2$ 和  $L_4(t) = (35\tau^4 - 30\tau^2 + 3)/8$ , 其中  $\tau = -1 + 2 \times \frac{t - Min(t)}{Max(t) - Min(t)}$ 。 定义 $\psi_i = [1 \ L_1(t) \ \cdots \ L_q(t)]$ 和 $p_i = [p_{0i} \ p_{1i}$ …  $p_{ai}]^T$ 。将模型(7)用矩阵形式表示为:

$$\ln y_i = \boldsymbol{x}_i \boldsymbol{b}_i + \boldsymbol{z}_i \boldsymbol{a}_i + \boldsymbol{\psi}_i \boldsymbol{p}_i + \boldsymbol{e}_i$$
(8)

其中满足以下条件:  $E(\ln y_i | \boldsymbol{b}_j, \boldsymbol{a}_i, \boldsymbol{p}_i) = \boldsymbol{x}_i \boldsymbol{b}_j + z_i \boldsymbol{a}_i + \boldsymbol{\psi}_i \boldsymbol{p}_i$ 和  $Cov(\ln y_i) = A \otimes G + I \otimes P + I \sigma_e^2$ , P 是 永久环境效应的协方差矩阵。

1.4 统计分析方法

遗传模型中偏异速生长指数的每个固定效 应、加性遗传协方差矩阵和剩余残差采用 DMU 软件包的 DFREML 估计。每个固定效应的初始值 默认为 0, 加性遗传协方差矩阵默认为单位矩阵, 剩余残差默认为 1, DFREML 的收敛精度设为 10<sup>-8</sup>。其中, DMU 软件计算时所需的系谱包括 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 的所有个体及其父本和母本, 是按个体号、 父本号和母本号列成的数据文件, 个体号是按照 父母在前, 子代在后的顺序编号。另外, 本研究采 用贝叶斯信息准则(Bayesian Information Criterion, BIC)<sup>[21]</sup>选择最适合的勒让德多项式的阶数。BIC 可以表示为:

 $\operatorname{BIC}_k = -2 \operatorname{lg}(\operatorname{ML}_k) + p_k \operatorname{lg}(n)$ 

其中,  $lg(ML_k)$ 是遗传模型 k 的最大似然值,  $p_k$ 是遗传模型 k 的自由参数个数, n 是整个观察 值个数。 2 结果与分析

2.1 多个体尺性状对体质量的静态异速生长的遗 传分析

按照系谱构建方法对  $F_1$ 和  $F_2$ 虹鳟的记录信 息进行整理,构建了1个包括2910个个体的虹鳟 系谱,然后对来自于  $F_2$ 的 964 尾虹鳟的体质量和 8 个体尺性状进行异速生长的遗传分析。

采用逐步回归法去估计体尺性状对体质量的 异速生长指数,结果表明只有体长( $x_1$ )、体高( $x_2$ )、 体宽( $x_3$ )、尾柄长( $x_6$ )和背鳍基长( $x_8$ )与体质量(y) 具有显著的异速生长关系。而背吻距( $x_4$ )、头长( $x_5$ ) 和尾柄高( $x_7$ )具有不显著的偏异速生长指数。去掉 不显著的偏异速生长指数,可以得到最优表型的 联合静态异速生长指数模型,表示如下:

 $\hat{y} = 0.0005 x_1^{1.6388} x_2^{0.4104} x_3^{0.3862} x_6^{-0.0983} x_8^{0.0817}$  (9) 其中,体长对体质量的异速生长指数最大,为1.638 8, 且为正异速生长,表明体长的相对生长速度比体质 量的相对生长速度大。而其余的体尺性状相对体质 量的异速生长指数均小于1,即负异速生长,表明它 们的相对生长速度小于体质量的相对长速度。

加性遗传协方差矩阵估计为:

<i>G</i> =	4.5692	-1.4489	0.3490	0.1095	0.1275	-0.0286
	-1.4489	0.6100	-0.2243	-0.1438	0.0812	0.0265
	0.3490	-0.2243	0.2149	-0.0045	0.0127	-0.0113
	0.1095	-0.1438	-0.0045	0.2035	0.0321	-0.0231
	0.1275	-0.0812	0.0127	0.0321	0.0427	-0.0019
	0.0286	0.0265	-0.0113	-0.0231	-0.0019	0.0035

从上可知, 体长(*x*<sub>1</sub>)、体高(*x*<sub>2</sub>)、体宽(*x*<sub>3</sub>)、 尾柄长(*x*<sub>6</sub>)和背鳍基长(*x*<sub>8</sub>)相对体质量(*y*)的异速 生长指数的遗传方差分别为: 0.610 0, 0.214 9, 0.203 5, 0.042 7, 0.003 5。很明显异速生长指数的 遗传方差的大小顺序与偏异速生长指数一致, 体 现了异速生长的遗传决定机制。另外,由于不同 体尺性状的尺度标准不同,所以他们之间的异速 生长的遗传方差不能进行比较。

从加性遗传方差中可以估算多个异速生长指 数的遗传相关,表示为:

	1.0000	-0.8678	0.3523	0.1136	0.2885	-0.2271
<i>R</i> =	-0.8678	1.0000	-0.6194	-0.4080	-0.5031	0.5741
	0.3523	-0.6194	1.0000	-0.0217	0.1328	-0.4120
	0.1136	-0.4080	-0.0217	1.0000	0.3445	-0.8675
	0.2885	-0.5031	0.1328	0.3445	1.0000	-0.1535
	0.2271	0.5741	-0.4120	-0.8675	-0.1535	1.0000

不同体尺性状间的异速生长指数的遗传相 关不同,有正遗传相关,也有负遗传相关。其中 只有体长与背鳍基长、体高与尾柄长、体宽与 尾柄长的异速生长指数为正,而其他性状间的 异速生长指数均为负。体宽和背鳍基长的异速 生长指数的遗传相关最大,为-0.867 5;其次为 体长和体高,为-0.619 4;最小的是体高和体宽, 为-0.021 7。

2.2 体长对体质量的动态异速生长的遗传分析

用于动态异速生长遗传分析的虹鳟系谱群体 包括来自于 107 个父本和 108 个母本的一共 6 053 个个体。在体长对体质量的动态异速生长的遗传 模型中,动态异速生长方程被镶嵌到固定效应项 和加性遗传效应项。另外,因为每个个体观察的 次数最大为 4 次,所以应用 0~3 阶勒让德多项式 来拟合随时间变化的永久环境效应,一般地,当 BIC 值取最小值时具有最适模型,4 个随机回归模 型的 BIC 值列于表 1。出乎意料的是镶嵌 0 阶多 项式时的模型能最佳描述依赖于时间的永久环境 效应,表明永久环境效应没有随时间变化。用 DMU 软件进行体长对体质量的动态异速生长的 遗传模型估计,体长对体质量的异速生长指数的 加性遗传方差为 0.292 9。

表 1 随机回归模型的统计标准 Tab. 1 Statistical criteria of competing random regression models

模型 model	-2lg(ML)	参数数量 number of parameters	BIC
LP0	22545.8	13	22601.8
LP1	27755.1	15	27819.7
LP2	27756.9	18	27834.4
LP3	28110.3	22	28205.0

注: lg(ML)是最大似然估计值的对数.

Note: lg(ML) is log of maximum likelihood value.

## 3 讨论

水产动物育种的目的是培育生长快、抗病力 强、产量高、肉质好、遗传稳定性强的优良品系。 其中体质量和体尺性状是最重要的经济性状,直 接影响养殖鱼类的市场价值。关于体尺性状与体

质量的遗传分析国内外已经有许多报道。刘永新 等<sup>[22]</sup>采用 REML 法和动物模型 BLUP 法对牙鲆 (Paralichthys olivaceus)180、240、360 日龄的体 质量、体长、体高的遗传力和个体育种值进行了 估计、估计的遗传力范围分别为 0.30~0.35、 0.30~0.39、0.13~0.37、属于中度遗传力、能够以 这些生长性状作为指标进行选择育种并获得较快 遗传进展。马爱军等<sup>[23]</sup>获得大菱鲆(Scophthalmus maximus)6 月龄的体长、全长、体高、体质量的 遗传力估计值分别为 0.282、0.251 1、0.283、0.450、 而 4 个性状间的遗传相关范围是 0.888~0.985. 表 型相关为 0.864~0.957。王炳谦等<sup>[8]</sup>采用重复力模 型估计了体质量、体长、肥满度的遗传力、分别 为 0.35、0.10 和 0.34、能够反映选择性状的遗传 趋势、进行表型选育。McKay 等<sup>[24]</sup>应用随机回归 模型对 1.5 龄和 4 龄虹鳟体长和体质量的遗传力 进行了估计、分别为 0.13±0.17 和 0.38±0.22。 Kause 等<sup>[25]</sup>应用 DMUAI 软件估计 3 龄虹鳟体质 量、肥满度及肉色等性状的遗传参数,其中体质 量遗传力为 0.20、肥满度为 0.40。与现有的生长 性状研究不同的是,本研究的对象是虹鳟体质量 和体尺性状的相对生长、并初步证明了其遗传分 析的可能性,同时为虹鳟的选育思路及遗传评定 提供了新的理论方法。

异速生长现象广泛存在于动植物的生长中, 在水产领域也已经有许多研究报道,并涉及体质 量、体尺、代谢和生长发育等方面。Moutopoulos 等<sup>[26]</sup>对爱琴海海域的 40 种鱼的全长和体质量的 异速生长进行了研究,发现异速生长指数分布范 围为 2.235~3.704,表明不同种类鱼的异速生长指 数不同。Mendes 等<sup>[27]</sup>研究了葡萄牙西海岸的 46 种鱼的体长和体质量的异速生长关系,发现异速 生长指数分布范围为 2.171~3.873,并且受不同季 节和不同分布区域的影响。研究者还对西伯利亚 鲟(Acipenser baeri)<sup>[28]</sup>、鲇(Corydoras aeneus)<sup>[29]</sup>、 施氏鲟(Acipenser schrenckii)<sup>[30]</sup>和鲈鲤(Percocypris pingi pingi)<sup>[31]</sup>等的仔、稚鱼早期发育阶段的 各部分器官大小与体质量、全长与体质量的异速 生长关系进行了研究,表明个体发育过程中体尺 性状的变化并不是统一的整体的事件,而是局部 小规模体尺性状变化的结果。本研究对虹鳟体尺 性状与体质量的异速生长研究发现,体长、体高、 体宽、尾柄长和背鳍基长的异速生长指数分别为 1.633 8、0.410 4、0.386 2、-0.098 3 和 0.081 7,体 长的异速生长指数最大,且为正异速生长,说明 体长的相对生长速度大于体质量的相对生长速 度。而背吻距、头长和尾柄高则没有显著的异速 生长指数普遍较低,且大多数为负异速生长指 数(*b*<1),可能的原因包括两个方面:(1)本研究选 择的实验群体是成鱼,个体已经基本停止生长, 且各部分器官也逐渐趋于衰退和老化;(2)不同的 养殖鱼类,异速生长指数分布不同,并且受养殖 环境和分布地区的影响。

本研究首次对虹鳟多个体尺性状和体质量的 异速生长进行了遗传分析。体宽和背鳍基长的异 速生长指数的遗传相关最大,为-0.8675,说明可 以用体宽与体质量的异速生长间接选取背鳍基长 相对体质量的异速生长。类似地, 其他具有较大 异速生长遗传相关的体尺性状也可以进行彼此间 的间接选育、有助于虹鳟体型的控制。在联合异 速生长指数建立以前, 异速生长的遗传分析是镶 嵌简单异速生长方程到加性遗传效应项。如果同 时观察了多个部分和整体体大小性状, 往往用单 变量或多变量遗传模型单独地或联合地分析多异 速生长指数。然而、单变量遗传分析并没有考虑 多个部分体大小性状之间的相关。而对于有些被 观察的部分体大小性状、联合多变量遗传分析很 难达到收敛,因为在有随机环境效应的多变量动 物模型中、要估计的参数个数太多。本研究构建 的基于联合异速生长子模型的随机回归模型、具 有更大的灵活性和可靠性, 而且同时考虑了部分 体性状之间的相关。

综上所述,有关虹鳟体尺性状对体质量的联 合静态异速生长的遗传分析,以及体长对体质量 的动态异速生长指数的遗传分析,初步证明了体 尺性状对体质量的异速生长不仅能够用来定量体 尺性状和体质量的相对生长的差异,而且通过遗 传分析可以度量相对遗传获得,有助于在体质量 遗传选育的同时对体尺性状进行遗传选育。因此, 本研究为进一步估计虹鳟及其他水产动物的异速 生长的遗传参数,实现体质量和体型的同步选育 奠定了理论基础。

#### 参考文献:

- [1] 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] 庞艳红, 孙中武, 尹洪滨, 等.5个虹鳟群体的生化遗传 分析[J]. 水产学报, 2007, 31(4): 539-544.
- [3] Perry G M L, Martyniuk C M, Ferguson M M, et al. Genetic parameters for upper thermal tolerance and growth-related traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture, 2005, 250(1): 120–128.
- [4] Haffray P, Bugeon J, Pincent C, et al. Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture, 2012, 368: 145–152.
- [5] 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): 85–94.
- [6] 刘宗岳,高会江,谷伟,等.基于约束最大似然法对虹鳟
   生长性状遗传参数的估计[J].东北农业大学学报,2008, 39(5):81-84.
- [7] 刘宗岳,高会江,白秀娟,等.应用不同模型估计虹鳟
   生长性状的遗传参数[J].水产学杂志,2009,22(1):
   10-14.
- [8] 王炳谦,刘宗岳,高会江,等.应用重复力模型估计虹 鳟生长性状的遗传力和育种值[J].水产学报,2009, 33(2):182–187.
- [9] Huxley J S. Problems of Relative Growth[M]. London: Methuen Press. 1932.
- [10] Gao H, Liu Y, Zhang T, et al. Statistical models for jointly analyzing multiple allometries[J]. J Theor Biol, 2013, 318: 205–209.
- [11] Lande R. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: Body size allometry[J]. Evolution, 1979: 402–416.
- [12] McGuigan K, Nishimura N, Currey M, et al. Quantitative genetic variation in static allometry in the three spine stickleback[J]. Integr Comp Biol, 2010, 50(6): 1067–1080.
- [13] Li H, Huang Z, Gai J, et al. A conceptual framework for mapping quantitative trait loci regulating ontogenetic allometry[J]. PLoS ONE, 2007, 2(11): e1245.

- [14] Wu R, Hou W. A hyperspace model to decipher the genetic architecture of developmental processes: allometry meets ontogeny[J]. Genetics, 2006, 172(1): 627–637.
- [15] Wu R, Ma C X, Lou X Y, et al. Molecular dissection of allometry, ontogeny, and plasticity: A genomic view of developmental biology[J]. BioScience, 2003, 53(11): 1041–1047.
- [16] Liu Y X, Zhang J, Schaeffer L R, et al. Short communication: Optimal random regression models for milk production in dairy cattle[J]. J Dairy Sci, 2006, 89(6): 2233–2235.
- [17] Schaeffer L R. Application of random regression models in animal breeding[J]. Livest Prod Sci, 2004, 86(1): 35–45.
- [18] Cheverud J M. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry[J]. Am J Phys Anthropol, 1982, 59(2): 139–149.
- [19] Kirkpatrick M, Heckman N. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite- dimensional characters[J]. J Math Biol, 1989, 27(4): 429–450.
- [20] Kirkpatrick M, Lofsvold D, Bulmer M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories[J]. Genetics, 1990, 124(4): 979–993.
- [21] Schwarz G. Estimating the dimension of a model[J]. Ann Stat, 1978, 6(2): 461–464.
- [22] 刘永新, 刘海金. 应用动物模型对牙鲆不同日龄生长性状的遗传分析[J]. 大连水产学院学报, 2009, 24: 15–20.

- [23] 马爱军,王新安,杨志,等.大菱鲆 (Scophthalmus maximus) 幼鱼生长性状的遗传力及其相关性分析[J]. 海洋与湖沼,2008,39(5):499-504.
- [24] McKay L R, Schaeffer L R, McMillan I. Analysis of growth curves in rainbow trout using random regression [C]. Proc. 7th WCGALP, Communication, 2002: 6–11.
- [25] Kause A, Ritola O, Paananen, et al. Big and beautiful? Quantitative genetic parameters for appearance of large rainbow trout[J]. J Fish Biol, 2003, 62(3), 610–622.
- [26] Moutopoulos D K, Stergiou K L. Length-weight and length-length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece)[J]. J Appl Ichthyol, 2002, 18(3): 200–203.
- [27] Mendes B, Fonseca P, Campos A. Weight-length relationships for 46 fish species of the Portuguese west coast[J]. J Appl Ichthyol, 2004, 20(5): 355–361.
- [28] 庄平, 宋超, 章龙珍, 等. 全人工繁殖西伯利亚鲟仔稚鱼 发育的异速生长[J]. 生态学杂志, 2009, 28(4): 681–687.
- [29] Huysentruyt F, Moerkerke B, Devaere S, et al. Early development and allometric growth in the armoured catfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858)[J]. Hydrobiologia, 2009, 627(1): 45–54.
- [30] 马境,章龙珍,庄平,等.施氏鲟仔鱼发育及异速生长 模型[J].应用生态学报,2007,18(12):2875-2882.
- [31] 何勇凤, 吴兴兵, 朱永久, 等. 鲈鲤仔鱼的异速生长模 式[J]. 动物学杂志, 2013, 48 (1): 8-15.

# Genetic analysis of relative growth in relation to morphological traits and body weight in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*

ZHAN Jinmian<sup>1, 2</sup>, WANG Bingqian<sup>3</sup>, GU Wei<sup>3</sup>, LIU Yingjie<sup>2</sup>, YANG Runqing<sup>2</sup>

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

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

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

Abstract: This is the first study to genetically analyze the relative growth of multiple partial body sizes in relation to the entire body size in rainbow trout, Oncorhynchus mykiss. The experimental groups were the first generation hybrid group (F1) and the second generation hybrid group (F2) obtained from the Bohai Cold Water Fish Experimental Station of the Heilongjiang River Fishery Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences. By stepwise regression analysis, we optimized the phenotypic joint static/ontogenetic allometry scaling model to select the significant partial allometry scalings of multiple partial body sizes to entire body size. Two random regression models were constructed to genetically analyze multiple static/ontogenetic allometries. One model embeds the best joint static allometry model into the fixed and additive genetic effects of a simple animal model. The other model considers not only the fixed and additive genetic effects on the best joint ontogenetic allometry model, but also the time dependence of permanent environmental effects in the repeated records animal model. The genetic parameter estimation of multiple allometries can be implemented with restricted maximum likelihood for a random regression model. Application of the models proposed here is illustrated to genetically analyze joint static allometry scalings of multiple body shape traits to body weight and ontogenetic allometry scaling of body lengths to body weights repeatedly observed at different growth times in rainbow trout. The results showed that body length has the largest significant allometric association with body weight, and the order in genetic variances for allometry scalings is likely to be consistent with that of phenotypic partial allometry scalings. The largest genetic correlation for allometry scaling was found to be -0.8675 between body width and dorsal-fin base length, followed by -0.6194 between body length and body depth, while -0.0217 was the minimum value. We estimated additive genetic variance for ontogenetic allometry of the body length to weight ratio as 0.2929. According to this study, the allometries of the morphological traits to body weights not only quantify differences in relative growth between the morphological traits to body weights, but also measure the relative genetic gains of the morphological traits to the body weights by genetic analysis. Thus, the genetic parameter estimation for allometries may be useful for guidance in synchronously improving morphological traits and body weights in rainbow trout. This will help genetic manipulation of body shape as well as genetic improvement of body weight.

Key words: Oncorhynchus mykiss; growth trait; allometry; genetic analysis Corresponding author: YANG Runqing. E-mail: runqingyang@sjtu.edu.cn