

大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)家系选育 F₂ 早期选择反应和现实遗传力估计*

马爱军¹ 王新安¹ 黄智慧¹ 杨志² 曲江波² 李猛¹ 郭建丽¹

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛市海水鱼类种子工程与生物技术重点实验室 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室 青岛 266071; 2. 烟台市开发区天源水产有限公司 烟台 264003)

提要 为了评估大菱鲂选育 F₂ 的早期育种效果, 采用 3 种方法, 即: 比较 F₂ 选择系和对照系的最小二乘均值, 比较连续 2 代(F₁ 和 F₂) 选择系目标性状间的育种值, 比较 F₂ 选择系和对照系的育种值, 估测了 6 月龄大菱鲂体重的选择反应, 并进而分析了现实遗传力和遗传增益。结果表明, 3 种方法的选择反应估测值存在一定差异, 其相应估测的现实遗传力和遗传增益也不相同; 3 种方法估测选择反应、现实遗传力和遗传获得的均值分别为 3.1983±0.5880、0.2941±0.0531 和 8.70±1.60, 显示出足够大的早期选择反应、中等的现实遗传力和较低的遗传获得, 预示利用家系选育对大菱鲂进行遗传改良能够取得良好的育种成效, 同时, 这些群体还有很大的遗传改良潜力。

关键词 大菱鲂, 选择育种, 选择反应, 现实遗传力

中图分类号 Q953

选择育种是一种经典的育种方法, 主要通过持续对育种群体进行有计划的筛选和淘汰, 增加群体内具有价值的基因频率, 降低不需要的基因频率, 以达到提高和稳定主要目标经济性状的目的(王爱民等, 2004)。在动植物育种几千年的历史中, 应用选择育种方法已经培育和改良了大量的动植物品种和品系。对于鱼类的遗传改良, 尽管在几个养殖品种中通过选择育种的方法取得了很大成效, 然而, 从总体上看, 取得的成就还很有限, 系统选育的优良品种很少, 绝大多数的养殖对象是野生品种, 得益于品种遗传改良的养殖鱼类所占的比例极低(Mahapatra *et al.*, 2008)。

选择反应、遗传获得是动植物选择效果评价的重要指标; 而现实遗传力是评估育种子代是否具有进一步选择潜力的指标。有关水产动物利用选择育种方法遗传改良过程中对选择反应、遗传获得和现实遗传力的评估在国内外文献中已有报道(Hetzel *et al.*, 2000; Argue *et al.*, 2002; Zheng *et al.*, 2006; 闫喜武等, 2010;

霍忠明等, 2010)。在欧洲, 利用选择育种对大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)的快速生长性状进行遗传改良时, 为了避免近交, 法国和西班牙分别从 1993 及 1995—1996 年开始实施大菱鲂亲鱼管理计划, 经过 3 代选择, 平均每代取得约 10%—15% 的遗传进展(Danancher *et al.*, 2006)。目前, 法国和西班牙各自选出 1 个大菱鲂新品种(www.aquabreeding.eu)¹⁾。

基于当前国际上运用大规模家系选育技术在水产养殖动物进行遗传改良取得的重大成效, 为保证中国大菱鲂养殖业健康、稳定、可持续发展, 利用电子标记辅助的大规模家系选育技术对其进行的遗传改良在国内已广泛开展(马爱军等, 2010)。2007 年构建的 F₁ 全同胞、半同胞家系经过 3 次早期标准化培育、PIT 标记混养(马爱军等, 2010), 2010 年已发育到性成熟期。利用动物模型对 F₁ 收获季节时(18 月龄)的体重进行了遗传评定, 并预测了 F₂ 的选择反应。2010 年 5 月, 根据 F₁ 个体、家系育种值和近交系数所制定的配种方案完成了 F₂ 家系的构建。本文对大

* 现代农业产业技术体系建设专项资金资助, CARS-50-G01 号。马爱军, 博士, 研究员, 博士生导师, E-mail: maaj@ysfri.ac.cn
1) www.aquabreeding.eu, 2009. Survey on the Breeding Practices in the European Aquaculture Industry, AQUABREEDING, 2
收稿日期: 2011-02-15, 收修改稿日期: 2011-05-21

菱鲃选育 F₂ 体重早期(6 月龄)的选择反应和现实遗传力进行了估计, 以期评估当前的育种效果并为大菱鲃进一步选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 亲本材料来源与 F₂ 家系构建

实验在烟台天源水产有限公司进行。亲本来源于 2007 年 4—5 月构建的 56 个大菱鲃(*Scophthalmus maximus*)F₁ 全同胞家系。根据对 F₁ 收获季节(约 18 月龄)家系、个体育种值的预测值, 选择亲本在 2010 年 4—5 月构建 F₂ 选育家系。为了全面系统分析在 F₂ 所取获得的选择进展, 构建了 F₂ 选育系和对照系。其中, 选育系的构建是基于个体的高育种值, 对照系则依据平均育种值。如同 F₁ 家系构建, F₂ 选育系的构建仍然按照巢式设计(1 雄配 2 雌)进行, 而对对照系的则为 1 雄配 1 雌。到 6 月龄对 F₂ 选育系和对照系进行数据采集时, 具有统计分析意义的全同胞家系分别剩余 42 个和 11 个(注: 初配 2 类家系均多余 6 月龄统计家系数目, 但在培育过程中部分家系个体死亡率太高, 失去统计意义, 因此没有把这些家系计入统计分析)。

1.2 F₂ 家系的培育

为使 F₂ 选育系和对照系的早期培育获得与 F₁ 家系早期培育尽可能相同的养殖条件, 采用与 F₁ 家系早期培育相同的方法从数量和环境两个方面进行标准化培育。即, 数量标准化: 在孵化后的 15、30 和 45 天, 每个全同胞家系分别随机取样 1000、5000 和 2000 尾鱼分池培育。在 2 月龄, 每个家系随机取样 1000 尾鱼放置到分离的 12m³ 水泥池内培育; 环境标准化: 在仔、稚鱼培育期间, 水温、盐度、光照、pH 和溶解氧分别为 13—18℃, 30—40, 500—2000 lx, 7.8—8.2 和 >6mg/L。在养成鱼生长阶段, 上述 5 项指标分别为 15—18℃, 25—30, 500—1500 lx, 7.6—8.2 和 >6mg/L。在 6 月龄, 选择系和对照系中的每个家系随机取样 50—60 尾鱼用电子天平测量体重。

1.3 数据统计和分析

所有数据利用 SAS(8.2 版)软件进行初步统计分析, 去除异常值。

选择反应通过下列 3 种不同的方法进行估计, 即:

①: 比较 F₂ 选择系和对照系的最小二乘均值; ②: 比较连续 2 代(F₁ 和 F₂)选择系目标性状间的育种值; ③: 比较 F₂ 选择系和对照系的育种值(Ponzoni *et al.*, 2005)。F₁ 个体育种值参考马爱军等(2009)。F₂ 最小二乘均值和个体育种值通过以下分析实现。

最小二乘均值分析:

最小二乘分析模型:

$$Y_{ijk} = u + \mu_i + \mu_j + e_{ij}$$

式中, u 表示群体均值(最小二乘均数), μ_i 为处理组效应(选择系、对照系), μ_j 是养殖池效应, e_{ij} 为随机残差效应。最小二乘正规方程组用矩阵表示:

$$\begin{bmatrix} XX' & XB' \\ B'X & B'B \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \bar{\alpha} \\ \bar{\beta} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} XY \\ B'Y \end{bmatrix}$$

编写程序, 利用 SAS(8.2 版)软件完成计算过程。

个体育种值分析:

个体育种值估计模型:

$$Y_{ijklm} = u + \mu_i + f_j + \mu_k + y_l + e_{ijklm}$$

式中, u 表示总体均值, Y_{ijklm} 为第 i 个体体重, μ_i 为第 i 个体育种值, f_j 为第 j 个全同胞组效应, μ_k 为养殖池固定效应, y_l 为处理组固定效应, e_{ijklm} 为随机残差效应。

利用 MTDFREML 软件(Boldman *et al.*, 1995), 采用约束最大似然法(REML)(Patterson *et al.*, 1971)和非求导(Derivative free)算法(Graser *et al.*, 1987)进行方差组分、遗传力和共同环境效应估计和育种值预测。

现实遗传力(Realized heritability, h_R^2)利用公式 $h_R^2 = S/R$ (盛志廉等, 2001)计算, 式中, R 为选择反应; S 为选择差(Selection differential), 指某性状的留种个体平均值与所在畜群平均值之差。F₁ 在 6 月龄时, 由于实际选择意义不大, 按照 80% 的留种率计算选择差。

遗传获得即遗传增益 ΔG (Genetic gain), 是选择反应与亲本群体平均值比值; 公式表示为 $\Delta G = \frac{R}{\bar{x}}$ 。

2 结果与分析

2.1 数据描述统计

表 1 显示了 F₁ 家系、F₂ 选择系及 F₂ 对照系在 6 月龄时所采集样品的数目、简单的平均值、最小值、最大值、标准差和变异系数。F₁ 家系、F₂ 选择系及 F₂ 对照系体重的变异系数均很高, 分别为 35.7579%、41.155% 和 36.2516%。进一步观察发现, 体重均值越大, 数据的变异越大。根据 F₂ 选择系和 F₂ 对照系的体重均值, 简单统计发现, 选择系比对照系生长速度提高了 11.34%。

2.2 固定效应分析

表 2 显示了固定效应的统计学意义。处理组和养殖池 2 种固定效应对体重的影响差异均达到极其显著水平($P < 0.001$)。因此, 在预测个体育种值时, 应考虑这 2 个固定因素的影响。

表 1 6 月龄大菱鲂不同处理组体重的表型统计量
Tab.1 The apparent statistics of three lines of *S. maximus* at 6 months old

处理组	样本数(尾)	平均值(g)	最小值(g)	最大值(g)	标准差(g)	变异系数(%)
F ₁ 家系	2239	28.2153	14	78	10.0892	35.7579
F ₂ 选择系	1974	36.7622	17	80	15.1295	41.155
F ₂ 对照系	563	33.0176	15	69	11.9694	36.2516

表 2 影响 F₂ 不同处理组体重的固定效应分析
Tab.2 Analysis of variance of live weight: tests of fixed effects using PROC MIXED

固定效应	F 值	显著性
处理组	37.851	0.0000
养殖池	13.014	0.0000
残差	79.509	

2.3 利用 MTDFREML 对 F₂ 的 6 月龄体重的遗传评定

2.3.1 表型和遗传参数 REML 估计的方差组分、遗传力和共同环境效应见表 3。结果表明, 加性遗传方差组分较大, 导致较高的遗传力(0.5978±0.1550), 而共同环境效应较弱, 共同环境系数仅为 0.0770±0.7020。

表 3 6 月龄大菱鲂体重的方差组分、遗传力和共同环境系数
Tab.3 Variance components, heritability and common environmental effects for live weight of *S. maximus* at 6 months old

参数	REML 估计值
加性遗传方差(σ_A^2)	70.6176
共同环境方差(σ_f^2)	9.0965
表型方差(σ_p^2)	118.13692
遗传力(h^2)	0.5978±0.1550
共同环境系数(c^2)	0.0770±0.7020

2.3.2 选择反应、现实遗传力和遗传获得 通过 3 种方法估测选择反应、现实遗传力和遗传获得的结果见表 4。3 种方法估测的选择反应存在差异, 方法 (3.8196±0.4545)> 方法 (3.1248±0.3718)> 方法 (2.6505±0.3154), 尽管如此, 3 种选择反应的估测结果均表明按照育种目标取得了一定的成效; 现实遗传

力的估测结果与选择反应呈不同变化, 方法 (0.2409)<方法 (0.2944)<方法 (0.3471), 显示出中等遗传力; 遗传获得的估测结果与选择反应的变化相同, 即, 方法 (10.39%)>方法 (8.50%)>方法 (7.21%), 显然, 除方法 (10.39%)外, 其余 2 种方法的估测值都低于 10%。3 种方法估测选择反应、现实遗传力和遗传获得的均值分别为 3.1983±0.5880、0.2941±0.0531 和 8.70±1.60, 显示出足够大的早期选择反应、中等的现实遗传力和较低的遗传获得[鱼类遗传获得的正常范围: 10%—20% (Gjedrem, 2000)]。

3 讨论

本文报道的结果是利用家系选育技术对大菱鲂进行长期遗传改良工作的一部分, 对初步改良的大菱鲂在早期阶段(6 月龄)的选育效果进行了评估。显然, 由于数据采集时间的限制, 本文研究结果不能看做最终确定的结论, 但可作为即将可能取得选育成效的一种潜在预示。

研究表明, 利用选育技术对水产动物进行遗传改良, 每代可取得约 10%—20%的遗传增益(Gjedrem, 2000)。这一研究结论在许多文献中都有报道(Ponzoni *et al*, 2005; Neira *et al*, 2006; 张天时等, 2008)。本文研究中, 利用 3 种方法计算了 6 月龄大菱鲂选育的遗传增益, 3 种方法的计算结果是不同的, 方法 和方法 大小分别为 7.21%、8.50%和 10.39%, 除方法 外, 其余方法的估测值都低于 10%。低于国外大菱鲂遗传改良获得的遗传进展, 遗传增益的总体均值(8.70%)也没有达到 10%—20%的范围。这一结论

表 4 不同方法估计的选择反应(SR)、现实遗传力(h_r^2)和遗传获得(ΔG)
Tab.4 Response to selection, realized heritability and genetic gain estimated by three methods

方法	选择反应	现实遗传力	遗传获得(%)
: 比较 F ₂ 选择系和对照系的最小二乘均值	2.6505±0.3154	0.3471	7.21
: 比较连续 2 代(F ₁ 和 F ₂)选择系目标性状间的育种值	3.1248±0.3718	0.2944	8.50
: 比较 F ₂ 选择系和对照系的育种值	3.8196±0.4545	0.2409	10.39
平均值	3.1983±0.5880	0.2941±0.0531	8.70±1.60

注: 三种方法中, 选择反应的标准差=实际单位/加性遗传的标准差

很容易得到解释,最明显的一个理由是国外大菱鲂是在收获季节进行统计,而本文仅仅是6月龄,显然,采集数据时体重发育期的不同时造成这一差异的主要原因。不同发育时期估计的遗传获得是不同的(邓岳文等,2008)。当然也不可否认选育方法(本研究采用大规模家系选育,国外报道的选择进展采用群体选育)和选育实际效果的影响。事实上,即使在成鱼收获季节统计出现低于10%的遗传增益,也并非一定是一个错误的结论。实际上,对于水产动物育种,10%—20%之外的遗传增益已有报道(Nell *et al*, 1999; Kause *et al*, 2003)。当然,作者认为对于大菱鲂家系选育的遗传增益远远不止6月龄的数据,这有以下几方面的原因:首先,根据对 F_1 收获季节(约18月龄)遗传评估结果预测的遗传进展为28.42137%,远远高于本文6月龄的实际计算结论,通常情况下,遗传获得随发育时期的增长而增大(邓岳文等,2008);其次,本文采用BLUP方法进行个体育种值选择,这一方法的高效性被普遍接受。例如,Gall等(1993)以虹鳟鱼体重为育种目标,采用4种方法对其进行遗传改良,发现BLUP方法优于其它3种方法。Gall等(2002)研究还发现,与群体选择相比较,BLUP方法的选择反应能够提高约20%—30%,因此本研究对大菱鲂的遗传改良不会低于国外利用群体选择的结果。本研究对6月龄大菱鲂早期选育效果的评估结论预示利用BLUP方法对大菱鲂进行家系选育能够取得良好的育种成效。

遗传力是亲代把加性遗传方差传递给子代的百分率。如果亲代群体中可遗传的方差大,则遗传力大;反之,如果可遗传的方差小,则遗传力小(闫喜武等,2010)。本研究现实遗传力的估测结果与选择反应呈不同变化,即,方法 $>$ 方法 $>$ 方法,结果依次分别为0.3471、0.2944、0.2409,3种方法统计的现实遗传力均值为 0.2941 ± 0.0531 ,显示出中等遗传力。这表明,经过一代选育后大菱鲂 F_2 选育系仍存在着较高的遗传变异,对该群体继续进行选择将可获得较高的遗传增益,这些群体还有很大的遗传改良潜力。本研究中按80%的留种率计算选择差,这是一个很高的比例,当留种率降低时选择差更大,得到的现实遗传力也会更高。

本文没有采用常规计算选择反应的数量遗传学方法(即:选择留种个体的后代表型平均值减去后代所在群体全群均值)对其进行研究,而是参考了Chen等(2003)和Piles等(2003)研究家禽和兔子选择反应的方法,他们的研究发现3种方法之间具有很好的一致

性。在鱼类育种研究中,Ponzoni等(2005)采用这3种方法对吉富罗非鱼[GIFT strain of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*)]的选择反应进行研究,发现方法和之间的一致性高于与方法之间的一致性。本文对大菱鲂选择反应的研究结果是3种方法之间均有一定的差异,研究结论与Ponzoni等(2005)研究罗非鱼的结论较接近,与Chen等(2003)和Piles等(2003)研究家禽和兔子的差异较大。由于3种方法的一致性较差,需要选择适当的方法更好地解释研究结果。

参 考 文 献

- 马爱军,王新安,雷霖霖,2009.大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)不同生长阶段体重的遗传参数和育种值估计.海洋与湖沼,40(2):187—194
- 马爱军,王新安,雷霖霖,2010.大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)选育家系的构建和培育.海洋与湖沼,41(3):301—306
- 王爱民,石耀华,闫冰,2004.选择对不同系列马氏珠母贝第二代幼虫生长的影响.高技术通讯,(8):94—97
- 闫喜武,张跃环,霍忠明等,2010.不同地理群体菲律宾蛤仔的选择反应及现实遗传力.水产学报,34(5):704—710
- 张天时,孔杰,栾生等,2008.应用BLUP法对中国对虾一代选择的遗传进展.海洋水产研究,29(3):35—40
- 盛志廉,陈瑶生,2001.数量遗传学.北京:科学出版社,173—178
- 霍忠明,闫喜武,张跃环等,2010.菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)大连群体家系建立及生长比较.海洋与湖沼,41(3):334—340
- Argue B J, Arce S M, Lotz J M *et al*, 2002. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. Aquaculture, 204: 447—460
- Boldman K G, Kriese L A, Vleck L D *et al*, 1995. A manual for use of MTDREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances. U.S. Departments of Agriculture, Agricultural Research Service
- Chen C F, Boichard M T, 2003. Estimation of genetic variability and selection response for clutch length in dwarf brown-egg layers carrying or not the naked neck gene. Genetics Selection Evolution, 35: 219—238
- Danancher D, Garcia-Vazquez E, 2006. Turbot—*Scophthalmus maximus*. Genimpact Final Scientific Report, 55—61
- Gall G A E, Bakar Y, 2002. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: Analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia. Aquaculture, 212: 93—113
- Gall G A E, Bakar Y, Famula T, 1993. Estimating genetic change from selection. Aquaculture, 111: 75—88
- Gjedrem T, 2000. Genetic improvement of cold-water species.

- Aquaculture Research, 31: 25—33
- Graser H U, Smith S P, Tier B, 1987. A derivative free approach for estimating variance components in animal models by restricted maximum likelihood. *J Anim Sci*, 64: 1362
- Hetzel D J S, Crocos P J, Gerard P D *et al*, 2000. Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Aquaculture*, 181: 215—223
- Kause A, Ritola O, 2003. Improved salmonid quality through selective breeding. *Global Aquaculture Advocate*, 6: 2—24
- Mahapatra K D, Gjerde B, Sahoo P K *et al*, 2008. Genetic variations in survival of rohu carp (*Labeo rohita*, Hamilton) after *Aeromonas hydrophila* infection in challenge tests. *Aquaculture*, 279: 29—34
- Neira R, Diaz N F, Gall G A E *et al*, 2006. Genetic improvement in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). II: Selection response for early spawning date. *Aquaculture*, 257(124): 1—8
- Nell J A, Smith I R, Sheridan A K, 1999. Third generation evaluation of Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) breeding lines. *Aquaculture*, 170: 195—203
- Patterson H D, Thomphton R, 1971. Recovery of interblock information when block size are unequal. *Biometrics*, 58: 545
- Piles M, Blasco A, 2003. Response to selection for growth rate in rabbits estimated by using a control cryopreserved population. *World Rabbit Science*, 11: 53—62
- Ponzoni R W, Hamzah A, Tan S *et al*, 2005. Genetic parameters and response to selection for live weight in the GIFT strain of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 247: 203—210
- Zheng H P, Zhang G F, Liu X *et al*, 2006. Sustained response to selection in an introduced population of the hermaphroditic bay scallop *Argopecten irradians irradians* Lamarck (1819). *Aquaculture*, 255: 579—585

RESPONSE TO SELECTION AND REALIZED HERITABILITY FOR EARLY GROWTH IN THE SECOND-GENERATION BREEDING LINE OF TURBOT (*SCOPHTHALMUS MAXIMUS* L.)

MA Ai-Jun¹, WANG Xin-An¹, HUANG Zhi-Hui¹, YANG Zhi²,
QU Jiang-Bo², LI Meng¹, GUO Jian-Li¹

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resources, Ministry of Agriculture; Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology, Qingdao, 266071;
2. Yantai Tianyuan Aquatic Limited Corporation, Yantai, 264003)

Abstract The second-generation selected line of turbot was constructed by a consecutive selection for faster growth in the base population. Response to selection for 6 months live weight of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) were estimated by three methods: . Comparing the least squares means of the second-generation selected line and control line, . Comparing the estimated breeding values for live weight between the first- and the second-generation selected line, and . Comparing the estimated breeding values of the second-generation selected line and control line, respectively. Based on selection response values evaluated, realized heritability and genetic gain were also estimated. The results showed that response to selection, realized heritability and genetic gain estimated by three methods were different and their mean values were 3.1983 ± 0.5880 , 0.2941 ± 0.0531 and 8.70 ± 1.60 , respectively, which revealed that large enough early selection response, moderate realized heritability and lower genetic gain were obtained. It was concluded that the family selection was an effective approach to improving growth traits of turbot, at the same time, the population still has additive genetic variance to enable further improvement.

Key words *Scophthalmus maximus*, Selective breeding, Selection response, Realized heritability