

文章编号: 1004 - 7271(2007)02 - 0109 - 05

尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其正、反杂交后代生长有关性状的基因型 × 环境互作及相关分析

颀晓勇^{1,2}, 李思发¹, 蔡完其¹, 叶卫³, 陈辉崇³

(1. 上海水产大学农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室, 上海 200090;

2. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东 广州 510300;

3. 国家级广东罗非鱼良种场, 广东 广州 510300)

摘要:采用完全双列杂交配组方法和加性-显性遗传模型,在水泥池和网箱两种不同放养密度的养殖环境中,对尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)、奥利亚罗非鱼(*O. aureus*)及这两种罗非鱼的正、反杂交后代,从与生长相关的体重、全长、体长、体高、体宽及肥满系数共6项性状,分析基因型 × 环境互作遗传效应,并进行性状间的相关分析。结果表明:(1)4种罗非鱼的体重性状主要受加性遗传效应控制;全长、体长、体宽三个性状主要受显性基因效应控制,通过杂交可发挥这些性状的育种潜力,早代选择可获得较好的育种效果。(2)奥利亚罗非鱼在两种环境中各性状的显性 × 环境互作效应都表现为负向,尼罗罗非鱼生长性状的基因型 × 环境互作效应较为复杂,尼罗杂交鱼需要在合适的环境中才能得到更好的生长表现。(3)除肥满系数与其它各性状间相关关系较小之外,体重、全长、体长、体高、体宽5个性状相互之间的表型相关在0.893~0.981,而遗传相关在0.904~0.993之间,表明这5个性状相互极显著正相关。

关键词:罗非鱼; 双列杂交; 生长性状; 基因型 × 环境互作; 相关分析

中图分类号: S 917 文献标识码: A

Genotype-environment interaction and correlation analysis of growth-related traits in *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis aureus*, and their hybrids

XIE Xiao-yong^{1,2}, LI Si-fa¹, CAI Wan-qi¹, YE Wei³, CHEN Hui-chong³

(1. The Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquacultural Ecology Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China;

2. South China Sea Fishery Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;

3. Guangdong National Tilapia Farm, Guangzhou 511400, China)

Abstract: A complete diallel mating system with *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis aureus*, and their hybrids, and additive-dominant genetic model were used to analyse genotype-environment interaction and correlation of

收稿日期: 2006-07-30

基金项目: 国家“十五”攻关项目: 尼罗罗非鱼的选育(科0514); 上海水产大学与广东省国家级罗非鱼良种场合作项目(尼罗罗非鱼的选育及相关技术研究); 中国水产科学研究院水产种质资源与养殖技术重点开放实验室开放课题(2004A002)

作者简介: 颀晓勇(1976-), 男, 甘肃天水人, 博士研究生, 专业方向为水产动物种质资源与种苗工程。Tel: 021-65710062, E-mail: xyxie@stmail.shfu.edu.cn

通讯作者: 李思发, E-mail: jsf038@mail.online.sh.cn

growth-related traits in different fish density environments of concrete pond and small cage. Firstly, in general, the body weight was greatly affected by additive genetic factors, thus it could be improved by successive selection. The total length, standard length, body width were affected mainly by dominant genetic factors, and could be utilized by crossbreeding, and selection for these traits in early stage would produce better results. Secondly, dominance \times environmental effect of these traits in parent *O. aureus* were negative both in cage farming high density of fish and concrete pond farming low density of fish, but for *O. niloticus* it presented complicated pattern. The hybrid F_1 of *O. niloticus* (♀) \times *O. aureus* (♂) need to be farmed in appropriate environment to grow better. The third, the phenotypic correlations 0.893 ~ 0.981 and genetic correlations 0.904 ~ 0.993 between body weight, total length, standard length, body depth, body width, were all significantly high, except that correlations between these traits and condition factor.

Key words: tilapia; diallel mating; growth-related traits; genotype-environment interaction; correlation analysis

罗非鱼类(Tilapias)是世界性主要养殖鱼类之一,我国罗非鱼产量在世界罗非鱼养殖产量中居第一位。然而我国罗非鱼种质资源现状却不容乐观,加强遗传育种研究是突破我国罗非鱼产业化建设中所面临的瓶颈问题的首要举措^[1]。20世纪中,数量遗传学已成功地应用于水产经济种类的遗传育种研究^[2-4]。但是国内有关水产动物数量遗传学研究起步较晚,报道较少^[5,6],基因型-环境互作分析的研究仅见对福寿螺^[7]、皱纹盘鲍^[8]、鲤鱼^[9]等有限的几篇文献报道。本研究采用加性-显性与环境互作的遗传模型^[10],对尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其正、反杂交后代的6个与生长相关的数量性状进行遗传分析,旨在为罗非鱼育种工作提供遗传理论基础资料。

1 材料与方法

1.1 试验材料:

2005年5月中旬,取尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼母本各30尾,父本各10尾,在四只水泥池(长 \times 宽 \times 深为500 cm \times 150 cm \times 80 cm,水深60 cm)中,每个池子按雌雄比例3:1放入母本15尾,父本5尾,按表1所示的方式配成2 \times 2的双列杂交。

表1 试验的交配设计

Tab. 1 Mating design of current study

配组代码	杂交组合	配组代码	自交组合
A	尼罗罗非鱼♀ \times 奥利亚罗非鱼♂	C	尼罗罗非鱼♀ \times 尼罗罗非鱼♂
B	奥利亚罗非鱼♀ \times 尼罗罗非鱼♂	D	奥利亚罗非鱼♀ \times 奥利亚罗非鱼♂

6月中旬开始陆续见苗,至繁殖盛期将各个池子中的小苗全部捞出,分别放入四个水泥池中进行培育。鱼苗经过一个月的强化培育,体全长达4 cm左右时,予以剪鳍标记,A组左腹鳍,B组右腹鳍,C组左胸鳍,D组右胸鳍。隔10天后检查所剪标记,选择规格整齐、健壮的仔鱼进行试验。

1.2 实验环境

试验在水泥池和网箱中进行。水泥池(长 \times 宽 \times 深为500 cm \times 150 cm \times 80 cm,水深60 cm),水体积4.5 m³。网箱(长 \times 宽 \times 深为100 cm \times 100 cm \times 80 cm,水深60 cm),挂于相邻、一样大小的水泥池内,每池挂一只网箱,在池中分隔出水体积0.6 m³的载鱼水体。试验期间各水泥池均保持来自同一蓄水池的流水进行水交换,日换水量18.0 m³,进水口位于池的上面,出水口位于池底中央,水流带走大部份鱼类排泄废物,各池每天16:00左右吸污一次,并采用每池6个气石进行不间断充分增氧,以保证载鱼水体水质良好,因此水泥池与网箱之间温度等水质条件基本一致。但网箱放养密度约为233尾/m³,水泥池放养密度约为31尾/m³,两者密度殊异,乃是两种不同养殖环境的主要影响因素。

2005年7月27日,每池(网箱)放养剪鳍标记的A、B、C及D4种鱼各35尾,共140尾。每天投饲两次,投饲量以半小时后水面上不再有剩余饵料为准。试验结束时,测量每池中全部个体的体重、全长、

体长、体高、体宽等 5 个参数,计算肥满系数,共 6 项。肥满系数 = $100[(\text{体重})/(\text{体长})^3]^{[11]}$ 。

1.3 遗传分析方法:

数据统计与分析参照加性-显性与环境互作的遗传模型^[10]。该模型表示亲本($i = j$)和 F1 在第 h 个环境下的平均表型值的线性公式如下:

$$Y_{ijkl} = u + E_h + A_i + A_j + D_{ij} + EA_{hi} + EA_{hj} + ED_{kij} + B_l + e_{ijkl}$$

式中, Y_{ijkl} 是各个生长性状的表型值; u 为群体均值; E_h 为环境效应; A_i 和 A_j 分别是母本和父本的加性效应; D_{ij} 为显性效应; EA_{ki} 为 h 环境下的母本 × 环境互作效应; EA_{kj} 为 h 环境下的父本 × 环境互作效应; ED_{kij} 为 h 环境下的显性 × 环境互作效应; B_l 为区组效应; e_{ijkl} 为随机效应。

按下列公式计算各项遗传参数^[12,13]:

$$V_A = 4\sigma_A^2; V_D = 4\sigma_D^2; V_{AE} = 4\sigma_{AE}^2; V_{DE} = 4\sigma_{DE}^2; V_P = 2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + 2\sigma_{AE}^2 + \sigma_{DE}^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2$$

式中 V_A 、 V_D 、 V_{AE} 、 V_{DE} 、 V_P 分别为性状的加性方差、显性方差、加性 × 环境互作方差和显性 × 环境互作方差、表型方差;

$$\text{表型相关}(r_P) = C_P / \sqrt{V_{P(X)} + V_{P(Y)}}$$

式中 C_P 为性状 X 和 Y 的表型协方差, $V_{P(X)}$ 和 $V_{P(Y)}$ 分别为性状 X 和性状 Y 的表型方差。

$$\text{遗传相关}(r_G) = C_G / \sqrt{V_{G(X)} + V_{G(Y)}}$$

式中 C_G 为性状 X 和 Y 的遗传协方差, $V_{G(X)}$ 和 $V_{G(Y)}$ 分别为性状 X 和性状 Y 的遗传方差。

采用调整无偏预测法(AUP)预测各项遗传效应值^[10,14],用以基因型为抽样单位的 Jackknife 抽样方法估算各项统计量的标准误,对各项遗传参数进行显著性 t 检验。

2 结果

2.1 各性状的遗传方差组成

罗非鱼各性状的遗传方差分量占表型方差的比率如表 2。所有性状的遗传主效应($V_A + V_D$)在总遗传效应($V_G + V_{GE}$)中所占的比率都达到 50% 以上,表明这些性状的遗传变异主要受遗传主效应控制,基因型-环境互作效应的影响较小。除肥满系数未检测到加性方差外,其它各性状的加性方差都达到显著水平。所有性状的显性方差都达到极显著水平,但所占比重有所不同。除体重外,其它性状的显性方差比率都大于加性方差比率。各性状的机误方差比率约为 10% 左右,均达到极显著水平,表明各性状受环境和随机误差的影响较大。

表 2 罗非鱼生长相关性状方差分量比率的估算值(均值 ± 标准差)

Tab. 2 Estimated proportions of variance components for growth related traits in tilapias (Mean ± SE)

性状	加性方差比率 V_A/V_P	显性方差比率 V_D/V_P	加性 × 环境方差比率 V_{AE}/V_P	显性 × 环境方差比率 V_{DE}/V_P	机误方差比率 V_e/V_P
体重	0.389 ± 0.059 **	0.330 ± 0.056 **	0.136 ± 0.036 **	0.011 ± 0.006	0.133 ± 0.027 **
全长	0.408 ± 0.064 **	0.490 ± 0.067 **	0.000	0.034 ± 0.014 *	0.068 ± 0.018 **
体长	0.396 ± 0.064 **	0.515 ± 0.067 **	0.000	0.016 ± 0.002	0.073 ± 0.019 **
体高	0.261 ± 0.071 *	0.659 ± 0.079 **	0.000	0.000	0.079 ± 0.014 **
体宽	0.404 ± 0.067 **	0.464 ± 0.071 **	0.002 ± 0.022	0.066 ± 0.021 *	0.064 ± 0.013 **
肥满系数	0.000	0.471 ± 0.062 **	0.374 ± 0.068 **	0.000	0.155 ± 0.039 **

注: * 表示 5% 差异显著水平, ** 表示 1% 差异显著水平。

2.2 生长相关性状的显性效应

我国罗非鱼主产区的主要养殖对象是尼奥杂交鱼,即尼罗罗非鱼(♀) × 奥利亚罗非鱼(♂) F₁ 代,其遗传基础为杂交亲本等位基因间的显性效应和非等位基因间的显性效应的累积作用。根据本研究遗传方差分析结果,除体高性状外,其它性状都存在极显著的显性方差,以及显著的基因型与环境互作效应,故对亲本的显性遗传效应进行了进一步分析,结果见表 3。除体高和肥满系数中没有检测到显性 ×

环境效应互作效应预测值之外,其它性状在不同的环境条件下表现出较复杂的显性×环境互作效应。

表3 亲本显性遗传效应预测值(均值±标准差)

Tab.3 Predicted dominance effects for growth-related traits of parents (Mean ± SE)

性状	尼罗罗非鱼			奥利亚罗非鱼		
	显性效应	显性×网箱环境 互作效应	显性×水泥池环境 互作效应	显性效应	显性×网箱环境 互作效应	显性×水泥池环境 互作效应
体重	-4.778 ± 2.927	-4.561 ± 2.847	3.006 ± 1.964	-27.726 ± 7.682 **	-4.408 ± 2.813	-4.617 ± 1.520 **
全长	-0.391 ± 0.142 *	-0.283 ± 0.165	0.167 ± 0.083	-1.538 ± 0.223 **	-0.498 ± 0.301	-0.289 ± 0.079
体长	-0.340 ± 0.125 *	-0.150 ± 0.090	0.029 ± 0.303	-1.296 ± 0.188 **	-0.280 ± 0.153	-0.179 ± 0.061 *
体高	-0.207 ± 0.057 **	0.000	0.000	-0.618 ± 0.072 **	0.000	0.000
体宽	-0.074 ± 0.032 *	-0.094 ± 0.052	0.093 ± 0.054	-0.299 ± 0.052 **	-0.128 ± 0.071	-0.077 ± 0.012
肥满系数	-0.591 ± 0.201 *	0.000	0.000	-1.308 ± 0.389 **	0.000	0.000

注: *表示5%差异显著水平, **表示1%差异显著水平。

2.3 性状间相关分析

成对性状间的表型相关和遗传相关计算结果如表4。除肥满系数与其它各性状间相关较小之外,体重、全长、体长、体高、体宽性状之间表型相关在0.893~0.981范围内,而遗传相关在0.904~0.993之间,表明都存在极显著的正相关,因而通过选择措施来促进某一性状时,同时也会使得与其相关的另一性状得到不同程度的改良。总体来说,表型相关系数与遗传相关系数存在一致的变化趋势,即有较高表型相关的两个性状之间往往也具有较高的遗传相关,且表型相关相对小于遗传相关。

表4 罗非鱼性状间遗传相关(左下角)和表型相关(右上角)(均值±标准差)

Tab.4 Genetic correlations (left diagnose) and phenotypic correlations (right diagnose) between pairs of traits in tilapia (M ± SE)

性状	体重	全长	体长	体高	体宽	肥满系数
体重		0.953 ± 0.081 **	0.953 ± 0.084 **	0.893 ± 0.084 **	0.978 ± 0.077 **	0.625 ± 0.173 *
全长	0.964 ± 0.088 **		0.980 ± 0.079 **	0.953 ± 0.070 **	0.981 ± 0.067 **	0.606 ± 0.219 *
体长	0.961 ± 0.092 **	0.979 ± 0.085 **		0.959 ± 0.076 **	0.980 ± 0.071 **	0.634 ± 0.205 *
体高	0.904 ± 0.094 **	0.951 ± 0.075 **	0.959 ± 0.083 **		0.938 ± 0.075 **	0.700 ± 0.144 **
体宽	0.993 ± 0.084 **	0.987 ± 0.072 **	0.989 ± 0.077 **	0.949 ± 0.081 **		0.567 ± 0.153 *
肥满系数	0.557 ± 0.178 *	0.676 ± 0.197 *	0.688 ± 0.238 *	0.754 ± 0.163 **	0.646 ± 0.167 **	

注: *表示5%显著水平, **表示1%显著水平。

3 讨论

3.1 罗非鱼各性状的遗传效应

国外对鱼类数量性状遗传效应的研究报道较多,鱼类各性状的遗传效应因品种、环境以及鱼类的不同发育阶段而有所差异^[15,16]。鱼类的生长行为在不同的环境中差别很大,因而分析基因型-环境互作效应在鱼类的选择育种研究中具有重要意义。本研究采用加性-显性与环境互作的遗传分析模型,其残差方差中不包括加性遗传方差,因而所分析的残差方差最小,遗传效应分析的准确性相应较高。研究发现除肥满系数外,罗非鱼各性状都存在极显著的加性效应,因而通过选育进行种质提纯应是比较有效的育种手段,这与本实验室对吉富品系尼罗罗非鱼的选育实践所取得的成效可互相印证^[17,18]。其中,体重性状主要受加性遗传效应控制,其加性方差比率最高,可通过世代选择加以固定,从而提高体重性状。全长、体长、体宽也是加性方差比率较高,但小于显性方差,表明这三个性状主要受显性基因效应控制,可以通过利用杂种优势充分发挥这些性状的育种潜力,选择育种在早代即可望获得较好的效果。除体高性状未检测到基因型环境方差之外,其它性状都存在明显的基因型-环境互作效应。因而可通过选育或在特定条件下通过适当的杂交组合来进行改良。

本研究发现罗非鱼各性状都存在显著的显性效应、显性-环境互作效应,表明这些性状可以通过杂交获得较好的杂种优势。其中奥利亚罗非鱼在所测试的两种环境之中各性状的显性环境互作效应都表

现为负向,这与奥利亚罗非鱼生长速度比尼罗罗非鱼慢的情况相符合。尼罗罗非鱼生长性状的基因型×环境互作效应较为复杂,因而尼罗杂交鱼的杂种优势需要在合适的环境中才能得到更好的表现,这是我国杂交罗非鱼生产中应当注意的问题。Blanc^[16]对鳟 *Salmo trutta* 体长性状进行研究,发现其加性方差分量在前三个月中呈增大趋势,但三个月之后环境方差和剩余方差超过加性方差,表明鱼类生长相关性状遗传方式在不同发育阶段有异,这是需要今后进一步开展研究的。

3.2 性状间的相关分析

相关分析可为目标性状的间接选择提供依据。Vandeputte 等^[19]对鲤 *Cyprinus carpio* 采用不同亲本杂交组合进行分析,报道体长和体重之间的遗传相关为 0.98,但丰满系数与体长和体重之间存在负相关,遗传相关分别为 -0.38、0.17。Myers 等^[20]报道银大马哈鱼 *Oncorhynchus kisutch* 体长与体重之间遗传相关在 0.95~1.00 之间。Hong 等^[21]报道尼罗罗非鱼体全长、体长、体高、吻长等形态性状间表型相关为 0.86~0.97,遗传相关为 0.90~0.99。鱼类性状间相关分析结果由于所用研究材料、生长环境、分析方法等的不同,得出的结果有可能不一致。本研究除丰满系数与其它各性状间相关关系较小之外,体重、全长、体长、体高、体宽性状之间表型相关在 0.893~0.981 范围内,而遗传相关在 0.904~0.993 之间,与同类研究结果相似。这证明罗非鱼生长有关性状间存在很高的正相关,也就是说罗非鱼存在多效性基因,或者控制生长有关性状的基因之间存在很强的连锁关系。

本研究室的王成辉博士为本论文提出了宝贵修改意见,特此致谢!

参考文献:

- [1] 李思发. 我国罗非鱼产业的发展前景和瓶颈问题[J]. 科学养鱼, 2003, 9: 3-5.
- [2] Perry G M L, Martyniuk C M, Ferguson M M. Genetic parameters for upper thermal tolerance and growth-related traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Aquaculture, 2005, 250 (1-2): 120-128.
- [3] Charo-Karisa H, Rezk M A, Bovenhuis H, et al. Heritability of cold tolerance in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, juveniles [J]. Aquaculture, 2005, 249 (1-4): 115-123.
- [4] Shikano T. Marker-based estimation of heritability for body color variation in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* [J]. Aquaculture, 2005, 249 (1-4): 95-105.
- [5] 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.
- [6] 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.
- [7] 黄英姿, 毛盛贤. 关于福寿螺前期体重基因型与环境互作的初步研究[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 1992, 5(1): 48-53.
- [8] 邓岳文, 刘 晓, 张国范. 皱纹盘鲍基因型与环境互作的初步研究[J]. 海洋科学, 2005, 29(12): 31-33.
- [9] 王成辉, 李思发, 曾伟光, 等. 瓯江彩鲤体色与生长的遗传——环境互作分析[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(2): 103-106.
- [10] 朱 军. 数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用[J]. 浙江农业大学学报(自然科学版), 2000, 26(1): 1-6.
- [11] 李思发. 淡水鱼类种群生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1990: 25-30.
- [12] 朱 军. 遗传模型分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [13] 朱 军. 估算遗传方差和协方差的混合模型方法[J]. 生物数学学报, 1992, 7(1): 1-11.
- [14] 朱 军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法[J]. 生物数学学报, 1993, 8(1): 32-44.
- [15] Wang C H, Li S F, Liu Z G, et al. Developmental quantitative genetic analysis of body weight and morphological traits in red common carp, *Cyprinus carpio* L [J]. Aquaculture, 2006, 251: 219-230.
- [16] Blanc J M. Contribution of genetic and environmental variance components to increasing body length in juvenile brown trout *Salmo trutta* [J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2005, 36 (1): 51-58.
- [17] 赵金良, 李思发, 何学军, 等. 吉富品系尼罗罗非鱼选育 F₆ 评估[J]. 上海水产大学学报, 2003, 12(3): 201-204.
- [18] Li S F, He X J, Hu G C, et al. Improving growth performance and caudal fin stripe pattern in selected F₆-F₈ generations of GIFT Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) using mass selection [J]. Aquaculture Research, 2006, (37): 1165-1171.
- [19] Vandeputte M, Quillet E, Chevassus B. Early development and survival in brown trout (*Salmo trutta fario* L.): Indirect effects of selection for growth rate and estimation of genetic parameters [J]. Aquaculture, 2002, 204 (3-4): 435-445.
- [20] Myers J M, Hershberger W K, Saxton A M, et al. Estimates of genetic and phenotypic parameters for length and weight of marine net-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) [J]. Aquaculture Research, 2001, 32 (4): 277-285.
- [21] Hong K P, Lee K J. Estimation of genetic parameters on metric traits in *Oreochromis niloticus* at 60 days of age [J]. Journal of the Korean Fisheries Society, 1999, 32 (4): 404-408.