

牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)家系生长性状遗传效应分析^{*}

李祥孔^{1,2} 田永胜^{2,4①} 李洪^{2,3} 宋莉妮^{2,3} 高进^{2,5}
段会敏^{2,3} 戴欢^{1,2} 陈张帆^{2,4} 陈松林^{2,4} 王秀利¹

(1. 大连海洋大学水产与生命学院 大连 116023; 2. 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071; 3. 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; 4. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266071; 5. 南京农业大学 无锡渔业学院 无锡 214081)

摘要 牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)优良养殖新品种培育是防止其品种退化和提高经济效益的主要途径, 数量性状遗传评估是牙鲆育种的主要方法之一。本研究利用已建立的牙鲆核心群体建立42个牙鲆家系, 分别测量140、170、200、380日龄各家系生长相关性状(体重、全长和体宽), 通过MINQUE、REML和BLUP方法对其进行数量遗传分析。结果显示, 不同时期生长性状的变异系数为10.56%–38.62%, 其中, 体重的变异系数最大, 全长和体宽的变异系数都较小, 不同性状的变异系数均随着日龄的增加而减小。3个性状的加性方差分量比率为 $(0.13\pm 0.01)-(0.29\pm 0.06)$, 随机方差分量比率为 $(0.71\pm 0.06)-(0.87\pm 0.01)$, 狹义遗传力为 $(0.13\pm 0.01)-(0.29\pm 0.06)$, 广义遗传力为 $(0.15\pm 0.01)-(0.54\pm 0.06)$, 以上遗传参数均达极显著性水平($P<0.01$)。综合比较3个性状在不同时期的遗传效应, 结果发现, F0990、F1005、KS和F0719这4个群体亲本都为极显著正向效应, F0751、F0768、F0780、F09121、F0927和RS这6个群体亲本都为极显著负向效应($P<0.01$), 其余的亲本均为一般效应。表型相关系数在0.82–0.96之间, 遗传相关系数在0.72–0.97之间。利用BLUP方法对380日龄测量的数据进行育种值估算, 结果发现, 亲鱼体重育种值为14.63–100.05, 其中, 体重育种值最高的亲鱼个体为F1005-8、F09119-11、F09125-4、F0915-57、F09104-12、F1264、F0908-38、F0927-20、F1005-53、F0990-6、F09125-7、F0751-14和F1005-42。家系平均体重育种值为20.87–35.60, 其中, 平均体重育种值最高的家系为F1416、F1428、F1442、F1418、F1427、F1408、F1402、F1412和F1446。以体重育种值为依据选留的家系育种值与根据表型值选留的家系育种值比较可得: 体重育种值选择比其表型值的选择效率高81.91%, 育种值选育更好。本研究为牙鲆优良家系的建立及新品种的培育筛选出了性状优良的亲本和家系, 同时为牙鲆育种计划的制定提供了重要理论依据。

关键词 牙鲆; 家系; 遗传力; 生长性状; 育种值

中图分类号 S961.2 文献标识码 A 文章编号 2095-9869(2017)03-0039-12

牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)是中国、日本和韩国等国家的重要海水经济养殖鱼类之一, 为冷温水性的底栖鱼类。世界牙鲆产量达到4.5万t, 在渔业生产

中具有重要的地位(杨正勇等, 2009; 田永胜等, 2015)。然而, 随着牙鲆养殖业的迅猛发展, 其种质资源的保护被忽视, 近亲交配情况日益严重, 导致牙

* “863”高技术研究发展计划项目(2012AA10A408)资助 [This work was supported by the National High Technology Development Program of China (863)]. 李祥孔, E-mail: 13937313571@163.com

① 通讯作者: 田永胜, 研究员, E-mail: tianys@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2016-03-02, 收修改稿日期: 2016-03-29

鲆养殖群体的遗传多样性降低、种质退化严重，主要表现为生长速度缓慢、亲鱼繁殖力下降、养殖个体抗病力降低等(徐田军等, 2010)。因此，培育生长快、抗逆力强的牙鲆养殖新品种成为产业发展的迫切需求。

选择育种已经在众多鱼类育种中应用并取得了显著的育种效果，如荷包红鲤(*Cyprinus carpio* L.)、兴国红鲤(*Cyprinus carpio* var. *singuonensis*)、选育系F₄团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)、“浦江1号”、大黄鱼(*Pseudosciaen acrocea*)、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)等鱼类(楼允东, 1999; 赵广泰等, 2010; 马爱军等, 2012)。选择育种也是牙鲆最主要的育种手段，“鲆优1号”就是利用选择育种、家系间杂交等技术，培育出的生长快、成活率高的牙鲆新品种，产量增加20%~30%(刘峰等, 2013)。除了传统的育种方法，目前国内外已有使用数量遗传学、分子标记等现代生物育种方法对牙鲆的生长、抗病、抗逆等一系列性状进行研究，并取得了一定进展，如关于牙鲆耐盐性(Shimada *et al.*, 2007)，饥饿对牙鲆形态特征的影响(Park *et al.*, 2007)，3个牙鲆群体ISSR遗传多样性分析(Liu *et al.*, 2006)，对牙鲆体重和体长的遗传和表型参数估计(Tian *et al.*, 2011)，牙鲆不同家系生长性能比较及优良亲本选择(田永胜等, 2009)，牙鲆抗病群体和家系的建立及其生长和抗病性能初步测定(陈松林等, 2008)等。

数量遗传学是将数学与统计的方法应用到生物群体数量性状的遗传规律分析过程中(盛志廉等, 1999)，通过人工定向选择的方式提高群体中目标基因的频率，从而大幅度提高亲本的育种性能。数量遗传学是育种的一个重要手段，通过数量遗传分析，估算遗传力、遗传相关、育种值等参数，这些参数不仅能够指导选择育种工作，也是估计其他参数的重要前提。而遗传参数估计的准确程度会直接影响选择育种的进展，准确合理的遗传参数是制定育种计划的理论基础和前提(李健等, 2013)。刘峰等(2013)对450日龄的“鲆优1号”生长和育种性能分析，田永胜等(2015)对196日龄的牙鲆F₃代遗传参数评估等，都只是选取了1个时间点，且时间点不同，尚未明确进行牙鲆遗传分析的最佳时间点。本研究利用本实验室2014年建立的牙鲆家系，通过对4个不同时期的生长性状进行遗传分析，以期探索牙鲆发育过程中的遗传变化规律，为牙鲆育种工作提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 家系建立

实验使用牙鲆抗鳗弧菌(*Vibrio anguillarum*)感染

群体(RS)、韩国牙鲆群体(KS)、F₁代家系(田永胜等, 2009; 陈松林等, 2008)、F₂代家系和F₃代家系群体(田永胜等, 2015)。F₁代家系中选择生长快、抗逆性强的优良家系F0719、F0751、F0768、F0780；F₂代家系中选择生长快、成活率高的优良家系F0908、F09104、F09119、F09121、F09125、F0915、F0917、F0927、F0990、F1005和F1010；F₃代家系中选择生长快、遗传力高的优良家系F1264、F1206、F1226和F1211。2014年4月20日在黄海水产有限公司，通过人工挤压鱼体腹部法分别采集未受精的卵和精液，每个家系采集成熟雌鱼未受精的卵100 ml和对应雄鱼精液1 ml，干法受精，采用不完全多系交配方式建立家系42个。按照受精先后的顺序依次编号，如F1401、F1402、F1403等。

1.2 家系培育

将受精卵置于50 cm×50 cm×100 cm的孵化网箱中，在14~17℃的水中孵化约24 h，采集上浮卵，转移至容积为3 m³的玻璃缸中进行人工孵化，每缸对应一个家系，初始放卵量为20 ml。孵化后，随着鱼苗成长，随时做好苗种标准化工作，鱼苗达5 cm时调整至2000尾，达10 cm时调整至1000尾，尽量保证每个缸的家系鱼量保持一致(田永胜等, 2015)。鱼苗全部生长到约15 cm时，进行荧光标记，每个家系随机标记200尾鱼，平均放入容积为30 m³的5个水池中培育。

1.3 家系生长性状数据测定及采集

在鱼苗生长到140、170、200日龄时，分别从每个家系中随机采样50尾个体，准确测量生长相关性状，包括全长、体宽和体重。前3次数据采集时，牙鲆的每个家系单独喂养，200日龄时，测量后进行荧光标记。标记后，混池喂养，生长到380日龄时，对所有鱼苗准确测量生长相关性状，同时记录所在的养殖池编号。对数据进行回归分析，通过线性拟合和残差图剔除个别异常数据。

1.4 遗传参数估计方法

使用基因型与环境互作的加性遗传模型(Zhu, 1995; Atchley *et al.*, 1997)对牙鲆数量性状进行分析，表型值的剖分如下式：

$$Y=\mu+E+G+GE+e$$

式中，Y为表现型观测值，μ为总的群体均值，E为环境效应，G为基因的遗传效应值，GE为基因与环境的互作效应值，e为机误。使用最小范数(最小欧几里得范数)二次无偏估计法(MINQUE)估计各项方差组分(Rao, 1971)。

利用约束极大似然法(Restricted maximum

likelihood, REML) 和 BLUP (Best linear unbiased prediction) 估计遗传参数, 模型等式为:

$$Y_i = u + a_i + t_k + b_1 x_i + e_i$$

式中, Y_i 为第 i 个个体表现型观测值, u 表示总体均值, a_i 为第 i 个个体育种值, t_k 为第 k 个水泥池效应(5 个水泥池), x_i 为上一次测量时的平均值, b_1 为回归系数, e_i 为随机残差效应。矩阵形式表示为:

$$y = Xb + Zu + e$$

式中, y 为表型值向量; b 为固定效应向量, 包含群体均值; u 为随机效应向量, 包含每个个体加性效应和 42 个家系共同环境效应; e 为随机残差向量, X, Z 分别为对应于固定效应向量 b 和随机效应向量 u 的关联矩阵。关联矩阵中包括没有表型记录的亲本和所有表型记录的后代个体。

2 结果与分析

2.1 描述性统计

42 个不同日龄的牙鲆家系的生长性状数据描述性统计结果见表 1。变异系数为 10.56%–38.62%, 其中, 体重的变异系数最大, 全长和体宽的较小。不同性状的变异系数随着日龄的增加而减小。结果显示, 140 日龄的选育效果最好。

2.2 生长性状的方差分量和遗传力

对牙鲆家系不同时期生长性状的方差分量、方差分量比率和遗传力估计结果见表 2。结果显示, 体重、全长和体宽的加性方差分量、方差分量比率均达到极显著水平($P<0.01$)。

4 个时期牙鲆体重、全长和体宽 3 个性状的加性方差分量比率在(0.13±0.01)–(0.29±0.06)之间, 随机方差分量比率在(0.71±0.06)–(0.87±0.01)之间, 狹义遗传

力在(0.13±0.01)–(0.29±0.06)之间, 3 个性状都显示低遗传力, 广义遗传力在(0.15±0.01)–(0.54±0.06)之间, 均达到极显著水平($P<0.01$)。

2.3 亲本加性效应

表 3–表 5 分别列出了 18 个牙鲆亲本群体体重、全长和体宽 3 个生长性状不同时期的加性效应估计值。体重加性效应在(–33.88±2.55)–(28.27±2.13)之间, >0 为正向效应, <0 为负向效应, 结合 4 次数据估算结果发现, F0719、F0908、F0915、F0917、F0990、F1005 和 KS 这 7 个群体亲本均为极显著正向效应(4 个时期最少有 3 个时期为 >0), RS、F0751、F0768、F0780、F09121 和 F0927 这 6 个群体亲本均为极显著负向效应(4 个时期最少有 3 个时期 <0), 其余均为一般效应。全长加性效应在(–1.78±0.26)–(1.14±0.22)之间, 结合 4 次结果发现, F0915、KS、F1005、F09119、F0908、F0719 和 F0990 这 7 个群体亲本均为极显著正向效应(4 个时期最少有 3 个时期 >0), RS、F09121、F0751、F0768、F0780 和 F0927 这 6 个群体亲本均为极显著负向效应(4 个时期最少有 3 个时期 <0), 其余均为一般效应。体宽加性效应在(–0.67±0.03)–(0.73±0.14)之间, 结合 4 次结果发现, F0990、F1005、F0917、KS 和 F0719 这 5 个群体亲本均为极显著正向效应(4 个时期最少有 3 个时期 >0), F0751、F0768、RS、F09121、F09119、F0927、F0780、F09125 和 F1264 这 9 个群体亲本均为极显著负向效应(4 个时期最少有 3 个时期 <0), 其余均为一般效应。综合不同时期 3 个性状的结果发现, F0990、F1005、KS 和 F0719 这 4 个群体亲本均为极显著正向效应, F0751、F0768、F0780、F09121、F0927 和 RS 这 6 个群体亲本均为极显著负向效应。

表 1 不同日龄牙鲆生长性状数据的描述性统计
Tab.1 Descriptive statistics of growth traits data of *P. olivaceus* at different day age

性状 Traits	日龄 Day age (d)	数量 Number	极小值 Minimum	极大值 Maximum	均值 Mean±SD	变异系数 CV
体重 Body weight (g)	140	2197	3.7	59.6	21.04±8.12	0.38
	170	2183	7.4	115.2	39.81±14.30	0.35
	200	2037	12.0	161.7	65.52±21.91	0.33
	380	5324	43.0	527.8	231.76±76.08	0.33
全长 Total length (cm)	140	2197	6.2	17.7	12.84±1.60	0.12
	170	2183	10.0	22.4	16.35±1.82	0.11
	200	2038	11.8	24.8	18.65±1.96	0.11
	380	5324	16.2	38.3	28.47±3.09	0.11
体宽 Body width (cm)	140	2197	2.3	6.5	4.16±0.58	0.14
	170	2183	3.5	9.2	5.82±0.85	0.15
	200	2038	3.2	9.0	6.48±0.75	0.12
	380	5324	5.5	17.3	10.34±1.41	0.14

表2 不同日龄牙鲆生长性状的遗传分析估计(平均值±标准误)
Tab.2 Estimation of the genetic analysis of growth characteristics of *P. olivaceus* at different day age (Mean±SE)

Traits	日龄 Day Age (d)	方差分量 Variance components	估计值 Estimate value	方差分量比率 Variance component ratio	狭义遗传力 Narrow heritability	广义遗传力 Generalized heritability
体重 Body weight (g)	140	加性 Additivity	11.75±0.83**	0.21±0.01**	0.21±0.01**	0.36±0.01**
		机误 Random error	43.72±1.37**	0.79±0.01**		
		表型 Phenotype	55.47±1.78**			
	170	加性 Additivity	27.33±2.47**	0.15±0.01**	0.15±0.01**	0.17±0.01**
		机误 Random error	160.94±6.21**	0.85±0.01**		
		表型 Phenotype	188.27±6.43**			
	200	加性 Additivity	86.09±8.013**	0.19±0.02**	0.19±0.02**	0.23±0.02**
		机误 Random error	367.82±12.20**	0.81±0.02**		
		表型 Phenotype	453.90±17.20**			
全长 Total length (cm)	380	加性 Additivity	1489.15±372.91**	0.29±0.06**	0.29±0.06**	0.54±0.06**
		机误 Random error	3520.81±205.21**	0.71±0.06**		
		表型 Phenotype	5009.96±465.89**			
	140	加性 Additivity	0.43±0.03**	0.19±0.02**	0.19±0.02**	0.30±0.02**
		机误 Random error	1.89±0.07**	0.81±0.02**		
		表型 Phenotype	2.32±0.08**			
	170	加性 Additivity	0.44±0.04**	0.14±0.01**	0.14±0.01**	0.15±0.01**
		机误 Random error	2.79±0.12**	0.86±0.01**		
		表型 Phenotype	3.23±0.12**			
体宽 Body width (cm)	200	加性 Additivity	0.67±0.07**	0.18±0.02**	0.18±0.02**	0.20±0.02**
		机误 Random error	3.13±0.09**	0.82±0.02**		
		表型 Phenotype	3.80±0.12**			
	380	加性 Additivity	2.13±0.54**	0.25±0.06**	0.25±0.06**	0.38±0.06**
		机误 Random error	6.25±0.31**	0.75±0.06**		
		表型 Phenotype	8.38±0.68**			
	140	加性 Additivity	0.05±0.00**	0.19±0.01**	0.19±0.01**	0.39±0.01**
		机误 Random error	0.24±0.01**	0.81±0.01**		
		表型 Phenotype	0.29±0.01**			
体宽 Body width (cm)	170	加性 Additivity	0.13±0.01**	0.19±0.01**	0.19±0.01**	0.20±0.01**
		机误 Random error	0.55±0.03**	0.81±0.01**		
		表型 Phenotype	0.68±0.04**			
	200	加性 Additivity	0.07±0.01**	0.13±0.01**	0.13±0.01**	0.14±0.01**
		机误 Random error	0.48±0.02**	0.87±0.01**		
		表型 Phenotype	0.55±0.02**			
	380	加性 Additivity	0.62±0.15**	0.27±0.07**	0.27±0.07**	0.44±0.07**
		机误 Random error	1.13±0.08**	0.73±0.07**		
		表型 Phenotype	1.75±0.19**			

**表示差异极显著($P<0.01$)；*表示差异显著($P<0.05$)。下同

**indicated highly significant differences ($P<0.01$); * indicated significant differences ($P<0.05$). The same as below

表3 不同日龄牙鲆体重加性效应预测(平均值±标准误)
Tab.3 Additive effect of prediction on body weight of *P. olivaceus* at different day age (Mean±SE)

亲本 Parent	背景 Background	140 d	170 d	200 d	380 d
F1005	F ₂ 代	1.14±0.21**	3.29±0.64**	5.30±0.76**	3.26±0.25**
F0917	F ₂ 代	4.32±0.30**	-0.30±1.34	15.32±1.15**	12.42±0.94**
F0915	F ₂ 代	1.00±0.36**	-3.14±0.74**	4.42±0.82**	5.15±0.39**
F09121	F ₂ 代	-2.78±0.31**	0.68±0.94	-2.92±0.84**	-33.88±2.55**
F09119	F ₂ 代	-0.70±0.29*	2.55±0.51**	-3.21±1.04**	1.47±0.11**
F09104	F ₂ 代	1.37±0.35**	-3.42±0.48**	4.74±0.96**	-2.99±0.23**
F0780	F ₁ 代	-3.12±0.56**	-3.32±0.39**	-2.55±1.40*	-5.90±0.45**
F0768	F ₁ 代	-1.88±0.42**	3.51±0.46**	-3.40±1.27*	-28.05±2.11**
F0751	F ₁ 代	-2.18±0.5**	6.09±0.64**	-10.9±1.36**	-30.03±2.26**
F0719	F ₁ 代	3.43±0.36**	4.85±0.68**	11.44±1.01**	23.48±1.77**
F0908	F ₂ 代	2.36±0.53**	-5.36±0.55**	2.20±1.21*	28.27±2.13**
F09125	F ₂ 代	-2.10±0.42**	-0.01±0.89	-7.87±1.12**	7.11±0.53**
F0990	F ₂ 代	4.61±0.5**	-7.83±0.47**	9.86±1.29**	19.62±1.48**
F0927	F ₂ 代	-5.47±0.37**	-1.35±0.94	-10.34±1.04**	-6.45±0.49**
F1264	F ₃ 代	-2.37±0.45**	8.74±1.44**	-6.15±1.29**	15.80±1.19**
RS	抗鳗弧菌感染群体 Population against <i>V. anguillarum</i> infection	-5.68±1.01**	-5.36±0.69**	-20.87±2.55**	-14.85±1.12**
KS	韩国群体 South Korea population	5.95±1.09**	8.68±1.94**	10.34±2.78**	13.02±0.98**
F1010	F ₂ 代	2.11±0.78**	-8.30±1.68**	4.57±1.93*	-7.44±0.56**

表4 不同日龄牙鲆全长加性效应预测(平均值±标准误)
Tab.4 Additive effect of prediction on total length of *P. olivaceus* at different day age (Mean±SE)

亲本 Parent	背景 Background	140 d	170 d	200 d	380 d
F1005	F ₂ 代	0.45±0.04**	0.26±0.09**	0.61±0.07**	0.32±0.02**
F0917	F ₂ 代	0.86±0.06**	-0.20±0.16	1.11±0.09**	0.41±0.03**
F0915	F ₂ 代	0.19±0.07*	-0.23±0.11*	0.43±0.07**	0.08±0.01**
F09121	F ₂ 代	-0.37±0.07**	-0.17±0.13	-0.24±0.08**	-1.35±0.09**
F09119	F ₂ 代	0.29±0.06**	0.28±0.08**	0.03±0.09	0.52±0.04**
F09104	F ₂ 代	0.26±0.07**	-0.05±0.08	0.27±0.09**	-0.01±0.00**
F0780	F ₁ 代	-0.49±0.13**	-0.46±0.06**	-0.24±0.14*	-0.42±0.03**
F0768	F ₁ 代	-0.31±0.09**	0.41±0.06**	-0.19±0.12	-0.73±0.05**
F0751	F ₁ 代	-0.32±0.11**	0.90±0.08**	-1.02±0.14**	-1.05±0.07**
F0719	F ₁ 代	0.48±0.08**	0.77±0.10**	0.64±0.09**	0.86±0.06**
F0908	F ₂ 代	0.18±0.11	-0.75±0.09**	0.24±0.11*	0.85±0.06**
F09125	F ₂ 代	-0.41±0.11**	0.29±0.05**	-0.85±0.13**	0.23±0.02**
F0990	F ₂ 代	0.88±0.10**	-1.00±0.08**	0.90±0.12**	0.87±0.06**
F0927	F ₂ 代	-1.05±0.08**	-0.28±0.12*	-0.87±0.10**	-0.10±0.01**
F1264	F ₃ 代	-0.83±0.11**	0.88±0.19**	-0.87±0.15**	0.41±0.03**
RS	抗鳗弧菌感染群体 Population against <i>V. anguillarum</i> infection	-1.21±0.23**	-0.81±0.12**	-1.78±0.26**	-1.00±0.07**
KS	韩国群体 South Korea population	0.99±0.19**	1.14±0.22**	0.95±0.23**	0.31±0.02**
F1010	F ₂ 代	0.41±0.16**	-0.98±0.25**	0.87±0.18**	-0.20±0.01**

表5 不同日龄牙鲆体宽加性效应预测(平均值±标准误)
Tab.5 Additive effect of prediction on body width of *P. olivaceus* at different day age (Mean±SE)

亲本 Parent	背景 Background	140 d	170 d	200 d	380 d
F1005	F ₂ 代	0.06±0.02**	0.38±0.04**	0.10±0.03**	-0.03±0.01**
F0917	F ₂ 代	0.28±0.02**	0.31±0.07**	0.34±0.04**	0.14±0.01**
F0915	F ₂ 代	-0.04±0.02*	-0.28±0.04**	0.04±0.03	0.04±0.00**
F09121	F ₂ 代	-0.10±0.02**	-0.24±0.04**	-0.04±0.03	-0.52±0.04**
F09119	F ₂ 代	-0.08±0.02**	0.15±0.03**	-0.26±0.04**	-0.10±0.01**
F09104	F ₂ 代	0.10±0.02**	-0.15±0.03**	0.18±0.03**	-0.09±0.01**
F0780	F ₁ 代	-0.10±0.04*	-0.30±0.02**	-0.03±0.05	-0.03±0.00**
F0768	F ₁ 代	-0.15±0.03**	-0.07±0.02**	-0.18±0.05**	-0.53±0.04**
F0751	F ₁ 代	-0.21±0.04**	0.53±0.04**	-0.34±0.05**	-0.55±0.04**
F0719	F ₁ 代	0.28±0.03**	0.52±0.04**	0.41±0.04**	0.56±0.04**
F0908	F ₂ 代	0.18±0.03**	-0.18±0.04**	0.20±0.04**	0.56±0.04**
F09125	F ₂ 代	-0.01±0.03	-0.07±0.02**	-0.17±0.05**	0.28±0.02**
F0990	F ₂ 代	0.33±0.03**	-0.67±0.03**	0.26±0.05**	0.41±0.03**
F0927	F ₂ 代	-0.39±0.03**	-0.37±0.05**	-0.30±0.04**	-0.08±0.01**
F1264	F ₃ 代	-0.25±0.04**	-0.05±0.06	-0.16±0.05**	0.32±0.02**
RS	抗鳗弧菌感染群体 Population against <i>V. anguillarum</i> infection	-0.40±0.08**	-0.15±0.05**	-0.54±0.11**	-0.52±0.04**
KS	韩国群体 South Korea population	0.32±0.06**	0.73±0.14**	0.22±0.09**	0.26±0.02**
F1010	F ₂ 代	0.17±0.05**	-0.10±0.11	0.28±0.06**	-0.11±0.01**

2.4 遗传相关和表型相关

不同时期牙鲆各性状之间的表型相关和遗传相关系数见表6。不同时期牙鲆体重、全长和体宽3个生长性状之间具有很高的表型和遗传相关，其中，表型相关系数在0.82–0.96之间，遗传相关在0.72–0.97之间。

2.5 育种值

通过BLUP分析方法对所有动物的育种值进行预测。雌雄亲本的育种值见表7和表8，雌性亲鱼体重的育种值为(-73.65±20.86)–(100.05±21.33)，全长的

育种值为(-3.01±0.70)–(4.31±0.73)，亲本体宽的育种值为(-1.51±0.39)–(1.59±0.39)；雄性亲鱼体重的育种值为(-50.26±14.66)–(72.06±18.02)，全长的育种值为(-2.17±0.58)–(2.89±0.71)，亲本体宽的育种值为(-0.98±0.30)–(1.42±0.38)。其中，体重的育种值明显较大，可以做主要参考性状。3个性状综合比较发现，F1005-8、F09119-11、F09125-4、F0915-57、F09104-12、F1264、F0908-38、F0927-20、F1005-53、F0990-6、F09125-7、F0751-14和F1005-42这13尾亲鱼育种值最高，因此，可以将这13尾亲鱼保留，继续作为亲鱼。

表6 不同日龄牙鲆各性状之间的表型相关和遗传相关系数
Tab.6 Phenotypic and genetic correlation coefficient between the traits of *P. olivaceus* at different day age

性状 Traits	140 d		170 d		200 d		380 d	
	PC	GC	PC	GC	PC	GC	PC	GC
体重与全长 BW_TL	0.95**	0.96**	0.95**	0.97**	0.96**	0.97**	0.95**	0.95**
体重与体宽 BW_BL	0.94**	0.96**	0.83**	0.72**	0.92**	0.95**	0.95**	0.96**
全长与体宽 TL_BL	0.91**	0.94**	0.82**	0.75**	0.88**	0.91**	0.88**	0.92**

注：GC为遗传相关，PC为表型相关

Note: GC abbreviated for genetic correlation, PC abbreviated for phenotypic correlation

表7 雌性牙鲆亲鱼育种值(平均值±标准误)
Tab.7 Breeding values of female *P. olivaceus* parents (Mean±SE)

母本编号 Female parent number	体重 Body weight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)	母本编号 Female parent number	体重 Body weight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)
F0990-6	100.05±21.33	4.31±0.73	1.59±0.39	F0719-105	-4.76±27.5	-0.23±1.07	0.06±0.57
F1005-42	64.73±23.57	-0.03±0.82	0.83±0.47	F0719-8	-5.31±27.69	-0.21±1.07	0.26±0.57
F1005-53	42.98±22.85	1.65±0.83	1.01±0.42	F09119-6	-8.18±22.74	-0.28±0.82	-0.66±0.44
F0927-20	30.91±27.52	1.04±1.07	0.60±0.57	F0917-13	-8.98±23.51	-0.06±0.83	-0.35±0.47
F09119-11	27.63±27.63	0.95±1.07	0.44±0.57	F1005-27	-9.28±23.58	-0.72±0.86	-1.01±0.50
F09104-12	25.03±20.34	0.50±0.66	0.53±0.38	F1005-66	-15.32±21.89	-0.57±0.75	-0.33±0.42
F0751-14	22.14±25.79	0.20±0.95	-0.41±0.51	F0927-36	-15.68±21.06	-0.14±0.71	0.10±0.40
F1005-8	14.63±20.69	0.55±0.69	0.36±0.38	F0719-22	-16.31±24.94	-0.43±0.93	0±0.50
F0915-53	13.29±22.60	0.73±0.80	0.18±0.44	F0780-1	-19.09±24.94	-0.80±0.93	-0.49±0.50
F0719-97	13.18±27.72	0.32±1.08	0.02±0.57	F0915-30	-21.76±25.28	-0.83±0.94	-0.52±0.51
F09121-11	8.41±28.35	0.40±1.10	0.56±0.58	F0917-15	-25.35±25.84	-0.74±0.97	-0.08±0.51
F0719-100	7.80±27.65	0.77±1.07	0.26±0.57	F0917-29	-26.21±21.85	-2.00±0.77	-0.09±0.41
F1005-34	6.40±25.26	0.30±0.94	0.32±0.51	F0917-18	-28.01±25.09	-0.48±0.92	-0.06±0.49
F0719-10	2.77±27.60	0.41±1.07	-0.15±0.57	F0768-26	-32.70±23.05	-0.32±0.84	-0.20±0.45
F0719-14	1.31±27.54	0.40±1.07	0.15±0.57	F09104-6	-67.02±24.77	-1.93±0.93	-1.78±0.49
F0917-35	-0.20±25.77	0.25±0.96	0.61±0.51	F09121-3	-73.65±20.86	-3.01±0.70	-1.51±0.39
F0917-36	-3.46±25.25	0.03±0.94	-0.25±0.51				

表8 雄性牙鲆亲鱼育种值(平均值±标准误)
Tab.8 Breeding values of male *P. olivaceus* parents (Mean±SE)

父本编号 Male parent number	体重 Body weight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)	父本编号 Male parent number	体重 Bodyweight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)
F1264	72.06±18.02	2.89±0.71	1.42±0.38	F0751-129	1.31±27.54	0.40±1.07	0.15±0.57
F0908-17	40.49±22.71	1.23±0.90	0.34±0.47	F0751-36	-2.67±23.19	-0.07±0.92	0.11±0.48
F0908-38	30.91±27.52	1.04±1.07	0.60±0.57	F0915-8	-4.14±18.61	-0.92±0.75	0.13±0.37
F09125-4	27.63±27.63	0.95±1.07	0.44±0.57	F0780-56	-4.76±27.50	-0.23±1.07	0.06±0.57
F09125-7	21.94±23.60	0.44±0.91	0.20±0.48	ks-188	-5.31±27.69	-0.21±1.07	0.26±0.57
F0915-57	18.59±19.26	0.06±0.75	0.53±0.38	F09104-13	-7.17±21.77	0.02±0.85	0.14±0.43
F09119-33	14.26±15.37	1.37±0.61	0.03±0.31	F0768-33	-16.41±23.14	-0.73±0.91	-0.60±0.48
RS-45	13.18±27.72	0.32±1.08	0.02±0.57	F09119-20	-28.43±18.11	-1.40±0.74	-0.45±0.36
F1005-4	12.87±23.34	0.57±0.92	0.43±0.48	F0768-76	-29.19±23.14	-1.00±0.91	-0.43±0.48
F0915-42	8.41±28.35	0.40±1.10	0.56±0.58	F1010-82	-30.13±21.76	-1.22±0.86	-1.21±0.47
F0908-25	7.80±27.65	0.77±1.07	0.26±0.57	F0917-48	-47.11±24.07	-1.58±0.92	-0.59±0.49
F0908-23	2.94±23.62	0.33±0.91	0.08±0.48	F09121-26	-49.57±16.02	-1.68±0.63	-1.34±0.30
F0768-46	2.77±27.6	0.41±1.07	-0.15±0.57	F1005-23	-50.26±14.66	-2.17±0.58	-0.98±0.30

为了比较家系的育种性能差异,对家系的育种值进行计算和比较。分析结果发现,各个家系的育种性能也存在很大差异。从表9中可得出,体重的育种值在-62.88~35.60之间,全长的育种值在-2.62~1.45之间,体宽的育种值在-1.27~0.61之间。3个性状育种值均大于0的家系有F1402、F1408、F1415、F1416、F1423、F1427、F1428、F1439、F1440、F1441、F1442、F1444和F1446,3个性状育种值均小于0的家系有F1401、F1404、F1405、F1406、F1407、F1410、F1417、F1420、F1424、F1426、F1429、F1430、F1431、F1435、F1443和F1449。体重育种值明显大于全长和体宽育种值,可以把体重育种值作为主要参考因素,按照20%的留种率,最后得到的家系为F1416、F1428、F1442、F1418、F1427、F1408、F1402、F1412和F1446,可作为选育目标家系。

表10为380日龄牙鲆体重的描述性分析结果,体重平均值在(149.36±54.42)~(309.88±99.11)之间,变异系数为0.20~0.38。把体重的表型值作为参考因素,按照20%留种率,最后得到的家系为F1444、F1430、F1423、F1421、F1425、F1446、F1427、F1417和F1441。育种值选留家系与表型值选留家系中有2个相同,即2种选择结果具有22.22%的相同率。以育种值为依据选留的家系育种值与根据表型值选留的家系育种值比较可得:体重育种值选择比其表型值的选择效率高81.91%。

3 讨论

1960年Falconer发表了《数量遗传学导论》,系统介绍了数量遗传学的基本原理,从此数量遗传学作为一门系统的遗传学分支学科诞生了。数量遗传学原理已经广泛地应用在许多水产养殖品种中,如银鲤(*Carassius auratus gibelio*)(Gheyas *et al.*, 2009)、大黄鱼(韦信键等,2013)、罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)(Gall *et al.*, 2002; Rezk *et al.*, 2009)、罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)(Thanh *et al.*, 2009; Pillai *et al.*, 2011)、小龙虾(*Cherax destructor*)(Jerry *et al.*, 2005)、海胆(*Strongylocentrotus intermedius*)(Chang *et al.*, 2012)等。

在鱼类改良育种过程中,数量遗传分析是鱼类改良计划的核心,它的一项重要作用是估算亲本的遗传

参数,包括主要经济性状的遗传力、遗传相关、环境与基因型的互作等遗传参数,为进一步估算遗传增益和计算多性状综合选择指数提供基础(Eknath *et al.*, 1993)。1971年Patterson和Thompson提出约束极大似然法(REML)估计遗传方差组分,国内外的大量研究证明,REML方法是目前动物育种中遗传参数估计比较理想的方法(杨泽明等,2001)。

对牙鲆140、170、200、380日龄家系生长相关性状进行遗传分析,结果发现,牙鲆生长性状的遗传力分别为体重0.15~0.29,全长0.14~0.25,体宽0.13~0.27,均显示低遗传力,随着牙鲆不断生长,遗传力出现小范围的增减。380日龄时3个性状的遗传力均达到最高值,可以作为指标进行选择育种,能加快遗传进展。关于牙鲆生长性状遗传力的研究,刘永新(2009)¹⁾报道,牙鲆处于180、240和360日龄时,生长性状的遗传力分别为体重0.13~0.35、体长0.29~0.32、体高0.35~0.39,体高遗传力略高于体重和体长,180日龄时3个性状遗传力达最大;陈红林(2015)²⁾报道,牙鲆处于93、141和203日龄时,生长性状的遗传力分别为体重0.25~0.41,全长0.19~0.36,体宽0.23~0.39,141日龄时3个性状遗传力达到最大。综合比较发现,随着牙鲆不断生长,遗传力都出现小范围增减,但遗传力达到最大时的日龄都不相同,与本研究结果存在一定差异,其主要原因是实验群体的遗传背景、遗传结构和所处养殖环境不同,数据采集的时间点不同,以及采用的遗传参数估计方法不同。

与其他鱼类不同时期生长性状的遗传力研究相比,大菱鲆3、6、9、12和15月龄体重的遗传力范围是0.25~0.34,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)1.5、2和4年龄体重的遗传力范围是0.38~0.46(McKay *et al.*, 1986; Quinton *et al.*, 2002; Perry *et al.*, 2005),大西洋鲑(*Salmo salar*)2~3年龄体重的遗传力估计值是0.1~0.3(Standal *et al.*, 1987);大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)4月龄和6月龄体重的遗传力是0.28~0.29(李榕,2010)³⁾,与这些鱼类不同时期生长性状的遗传力相比,遗传力的变化一样,都随着鱼类的不断生长出现小范围增减,但遗传力的大小都不相同,牙鲆体

1) Liu YX. Genetic analysis for growth traits in Japanese flounder selection and breeding family. Doctoral Dissertation of Northeast Agricultural University, 2009 [刘永新. 牙鲆选育家系生长性状的遗传分析. 东北农业大学博士研究生学位论文, 2009]

2) Chen HL. Quantity genetic analysis of *Paralichthys olivaceus* families and QTL mapping for metamorphosis direction. Master's Thesis of Shanghai Ocean University, 2015 [陈红林. 牙鲆家系数量遗传分析及变态期偏转方向的QTL定位. 上海海洋大学硕士研究生学位论文, 2015]

3) Li R. Estimates of genetic parameters and breeding values for growth traits and analysis for genetic structure during selection of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Master's Thesis of Guangdong Ocean University, 2010 [李榕. 大口黑鲈生长性状遗传参数和育种值估计及选育过程中遗传结构分析. 广东海洋大学硕士研究生学位论文, 2010]

表9 牙鲆各家系育种值(平均值±标准误)
Tab.9 Breeding values of each family of *P. olivaceus* (Mean±SE)

家系编号 Family number	体重 Body weight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)	家系编号 Family number	体重 Body weight (g)	全长 Total length (cm)	体宽 Body width (cm)
F1416	35.6±12.63	1.45±0.42	0.57±0.28	F1445	-1.38±9.53	0.60±0.39	0.06±0.24
F1428	31.87±9.38	1.30±0.32	0.37±0.22	F1411	-1.59±10.13	0.08±0.35	0.22±0.20
F1442	31.17±9.57	1.05±0.31	0.61±0.22	F1403	-2.89±12.41	0.00±0.40	-0.15±0.27
F1418	30.87±11.50	-0.48±0.41	0.49±0.21	F1438	-4.80±10.31	-0.23±0.36	0.06±0.28
F1427	27.92±12.33	0.96±0.38	0.44±0.24	F1448	-5.35±14.08	-0.21±0.44	0.27±0.31
F1408	27.10±9.16	0.99±0.38	0.26±0.25	F1430	-6.65±16.11	-0.49±0.47	-0.12±0.36
F1402	25.59±11.35	1.10±0.40	0.31±0.25	F1417	-8.04±12.71	-0.35±0.38	-0.44±0.26
F1412	22.17±8.35	0.32±0.31	-0.11±0.21	F1426	-10.90±9.52	-0.43±0.35	-0.19±0.23
F1446	20.87±11.49	0.97±0.40	0.31±0.24	F1404	-12.88±8.93	-0.61±0.34	-0.41±0.21
F1440	13.31±10.43	0.32±0.37	0.02±0.27	F1449	-17.12±14.63	-0.55±0.53	-0.49±0.34
F1423	10.87±12.75	0.35±0.38	0.41±0.28	F1425	-17.85±11.57	-0.23±0.35	0.04±0.25
F1444	8.52±15.34	0.41±0.45	0.57±0.35	F1435	-17.90±10.76	-0.77±0.39	-0.55±0.25
F1441	7.87±9.17	0.78±0.29	0.26±0.23	F1406	-18.04±14.26	-0.83±0.49	-0.31±0.30
F1415	4.72±10.94	0.31±0.37	0.20±0.24	F1410	-18.76±10.70	-0.62±0.38	-0.04±0.24
F1422	4.30±10.16	-0.10±0.35	0.15±0.23	F1405	-19.94±12.82	-0.98±0.44	-1.12±0.27
F1414	2.79±8.54	0.41±0.34	-0.15±0.20	F1429	-22.99±14.23	-0.72±0.50	-0.22±0.33
F1421	2.21±14.24	-0.02±0.43	0.34±0.31	F1401	-24.59±10.03	-0.95±0.37	-0.63±0.25
F1439	1.32±8.51	0.40±0.33	0.15±0.20	F1443	-34.59±11.91	-1.21±0.42	-0.56±0.27
F1420	-0.24±11.37	-0.03±0.41	-0.03±0.26	F1424	-36.49±14.93	-1.17±0.51	-0.34±0.34
F1409	-0.29±10.46	0.18±0.36	-0.09±0.25	F1431	-38.15±11.49	-1.86±0.45	-0.72±0.29
F1419	-0.63±12.33	0.40±0.43	-0.15±0.26	F1407	-62.88±9.31	-2.62±0.38	-1.27±0.22

表10 380日龄牙鲆家系体重的描述性分析
Tab.10 Descriptive analysis of body weight of *P. olivaceus* family at 380 day age

家系 Family	数量 Number	极小值 Minimum (g)	极大值 Maximum (g)	均值 Mean±SD	变异系数 CV	家系 Family	数量 Number	极小值 Minimum (g)	极大值 Maximum (g)	均值 Mean±SD	变异系数 CV
F1444	77	82.0	459.2	309.88±99.11	0.32	F1438	140	115.0	423.4	241.83±61.01	0.25
F1413	72	97.2	532.8	309.38±95.71	0.31	F1429	132	65.8	421.6	236.48±79.95	0.34
F1430	107	68.8	567.2	296.76±101.16	0.34	F1410	104	64.0	382.6	236.41±65.26	0.28
F1423	131	48.2	493.4	286.85±79.21	0.28	F1406	111	83.4	438.0	232.99±85.70	0.37
F1421	119	113.4	527.8	284.41±84.14	0.3	F1409	136	99.8	398.2	231.34±63.69	0.28
F1425	116	56.0	473.8	282.84±72.91	0.26	F1440	102	76.6	396.4	229.71±61.94	0.27
F1446	114	80.0	465.6	279.44±73.44	0.26	F1402	194	84.6	399.0	226.89±67.31	0.30
F1427	103	136.8	520.2	273.84±74.17	0.27	F1405	134	62.0	428.6	225.07±77.98	0.35
F1417	120	95.8	417.0	272.32±75.81	0.28	F1449	115	65.6	423.4	221.81±83.19	0.38
F1441	114	95.4	387.8	271.67±54.53	0.20	F1412	171	61.4	349.0	215.93±51.36	0.24
F1448	134	75.6	429.6	271.18±85.00	0.31	F1443	141	63.6	427.0	209.29±68.09	0.33
F1442	129	99.4	437.8	268.42±58.72	0.22	F1419	158	81.6	413.4	207.83±73.02	0.35
F1434	105	117.8	459.6	267.70±75.32	0.28	F1445	153	43.0	360.0	206.47±59.12	0.29
F1418	119	39.6	402.2	264.61±71.10	0.27	F1435	115	65.4	427.4	204.61±64.12	0.31
F1416	136	72.8	457.4	262.99±78.86	0.30	F1420	145	64.4	399.6	203.18±67.67	0.33
F1411	106	91.8	428.8	262.87±61.49	0.23	F1414	169	61.6	414.6	203.17±54.96	0.27
F1403	110	70.4	488.8	257.21±70.05	0.27	F1426	134	56.2	435.6	196.64±61.97	0.32
F1428	119	84.4	404.6	254.96±54.84	0.22	F1408	195	44.0	403.0	192.69±55.54	0.29
F1415	134	90.0	405.2	250.41±64.02	0.26	F1431	110	57.4	352.4	185.14±65.08	0.35
F1424	111	52.2	448.4	249.95±90.98	0.36	F1401	184	66.0	463.2	175.86±59.07	0.34
F1422	101	79.8	425.6	247.95±60.86	0.25	F1404	178	49.8	391.2	173.62±55.50	0.32
F1439	124	135.2	383.8	243.55±51.73	0.21	F1407	167	55.4	336.0	149.36±54.42	0.36

重遗传力与大菱鲆基本相同，略低于虹鳟，略高于大西洋鲑和大口黑鲈。不同的鱼类遗传力估计值都存在差异，与鱼类品种的形态差异、生长时期以及采用不同的遗传参数估计方法都有一定关系。

加性效应在选择过程中可以累加并遗传给后代，具有较高加性效应的数量性状在下一代选择时较易取得育种效果。在当前的遗传效应研究中对加性效应研究较多，Pante 等(2002)分析了虹鳟近交群体体重的加性效应；Winkelman 等(1994)研究了大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum) 9月龄的体重和体长的加性效应。本研究利用加性遗传模型对18个亲本群体的体重、全长和体宽3个性状的加性效应进行了分析，结果显示，体重的加性效应显著大于全长和体宽的加性效应，与田永胜等(2015)估计的196日龄牙鲆亲鱼的加性效应结果相同。不同日龄的加性效应结果大致相同，综合不同时期的3个性状的结果发现，F0990、F1005、KS 和 F0719 这4个群体亲本都为极显著正向效应，说明以上亲本在育种中能够促进牙鲆以上性状的生长。

在实际育种工作中，相关分析可以排除一些不利的或者相关性小的性状，以达到目的性状的最佳选择进展。通过相关关系分析还可以协助解决物种的早期选择和间接选择(张庆文等, 2008)。本研究中，体重、全长和体宽3个性状遗传相关在0.72–0.97之间，表型相关系数在0.82–0.96之间。刘峰等(2013)的研究结果显示，“鲆优1号”牙鲆全长和体重表型相关系数为0.643–0.967，都为极显著相关。

美国 Henderson (1975)在20世纪40年代末提出的BLUP方法被认可并灵活运用于动植物遗传育种改良。BLUP方法的选择比群体选择效果高约20%–30%，选择效率明显(Hagger, 1991)。本研究通过BLUP方法估计380日龄时牙鲆家系的育种值得出，体重的育种值为-62.88–35.60，全长的育种值为-2.62–1.45，体宽的育种值为-1.27–0.61，体重的育种值明显大于全长和体宽的育种值，这与刘永新(2009)¹⁾360日龄的牙鲆家系结果相同。

国内外许多学者对育种值选择与表型值选择效率进行了比较研究，Gall等(2002)得出98 d雌性和雄性罗非鱼的育种值比表型值的选择效率分别高19%、27%。Gjøen 等(1997)在大西洋鲑育种过程中，采用BLUP方法进行选种，个体的生长速度和收获时达到

性成熟的个体比例，每一代能够提高10%。张天时等(1997)对中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)145日龄体重育种值的分析中指出，育种值选择的留种家系或个体比表型值选择分别提高50%和80.59%。刘峰等(2013)对“鲆优1号”牙鲆的育种值分析得出，全长和体重育种值选择比其表型值的选择效率分别高35.38%和32.29%。研究表明进行个体选择或者家系选择，育种值选择效率都显著高于表型值选择。本研究对380日龄的牙鲆以体重育种值为依据选留的家系育种值与根据表型值选留的家系育种值比较可得：体重育种值选择比其表型值的选择效率高81.91%。因此，通过BLUP方法对牙鲆优良品种的选育进展明显，同时为牙鲆育种计划的制定和实施提供了充分的科学依据。

参 考 文 献

- Atchley WR, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics*, 1997, 147(2): 765–776
- Chang Y, Zhang W, Zhao C, et al. Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and gonad traits in the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. *Aquaculture Research*, 2012, 43(2): 271–280
- Chen SL, Tian YS, Xu TJ, et al. Development and characterization for growth rate and disease resistance of disease-resistance population and family in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(5): 665–673 [陈松林, 田永胜, 徐田军, 等. 牙鲆抗病群体和家系的建立及其生长和抗病性能初步测定. 水产学报, 2008, 32(5): 665–673]
- Eknath AE, Tayamen MM, Palada-de Vera MS, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: The growth performance of eight strains of *Oreochromis niloticus* tested in different farm environments. *Aquaculture*, 1993, 111(1): 171–188
- Gall GAE, Bakar Y. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: Analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia. *Aquaculture*, 2002, 212(1): 93–113
- Gheyas AA, Woolliams JA, Taggart JB, et al. Heritability estimation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) harvest traits using microsatellite based parentage assignment. *Aquaculture*, 2009, 294(3–4): 187–193
- Gjøen HM, Bensten HB. Past, present and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES Journal of Marine Science*, 1997, 54(6): 1009–1014

1) Liu YX. Genetic analysis for growth traits in Japanese flounder selection and breeding family. Doctoral Dissertation of Northeast Agricultural University, 2009 [刘永新. 牙鲆选育家系生长性状的遗传分析. 东北农业大学博士学位论文, 2009]

- Hagger C. Effects of selecting on phenotypeon index or on breeding valueon expected response, genetic relationships and accuracy of breeding values in an experiment. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 1991, 108(1–6): 102–110
- Henderson CR. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 1975, 31(2): 423–447
- Jerry DR, Purvis IW, Piper LR, et al. Selection for faster growth in the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Aquaculture*, 2005, 247(1–4): 169–176
- Li J, Liu P, Gao BQ, et al. The new variety of *Portunus trituberculatus* “Huangxuan No. 1”. *Progress in Fishery Sciences*, 2013, 34(5): 51–57 [李健, 刘萍, 高保全, 等. 三疣梭子蟹新品种“黄选1号”的选育. 渔业科学进展, 2013, 34(5): 51–57]
- Liu F, Chen SL, Wang L, et al. Analysis of growth performance and breeding value of “Ping You No.1” Japanese flounder and selection of parents. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2013, 20(3): 521–527 [刘峰, 陈松林, 王磊, 等. “鲆优1号”牙鲆生长和育种性能分析及亲本选留. 中国水产科学, 2013, 20(3): 521–527]
- Liu YG, Chen SL, Li J, et al. Genetic diversity in three Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) populations revealed by ISSR markers. *Aquaculture*, 2006, 255(1–4): 565–572
- Lou YD. *Fish Breeding*. Beijing: China Agriculture Press, 1999, 36–50 [楼允东. 鱼类育种学. 北京: 中国农业出版社, 1999, 36–50]
- Ma AJ, Wang XA, Huang ZH, et al. Response to selection and realized heritability for early growth in the second-generation breded line of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(1): 57–61 [马爱军, 王新安, 黄智慧, 等. 大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)家系选育 F₂ 早期选择反应和现实遗传力估计. 海洋与湖沼, 2012, 43(1): 57–61]
- Pante MJR, Gjerde B, McMillan I, et al. Estimation of additive and dominance genetic variances for body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 2002, 204(3–4): 383–392
- Park IS, Woo SR, Song YC, et al. Effects of starvation on morphometric characteristics of olive flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Ichthyological Research*, 2007, 54(3): 297–302
- Pillai BR, Mahapatra KD, Ponzoni RW, et al. Genetic evaluation of a complete diallel cross involving three populations of freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) from different geographical regions of India. *Aquaculture*, 2011, 319(3–4): 347–354
- Rao CR. Estimation of variance and covariance components—MINQUE theory. *Journal of Multivariate Analysis*, 1971, 1(3): 257–275
- Rezk MA, Ponzoni RW, Khaw HL, et al. Selective breeding for increased body weight in a synthetic breed of Egyptian Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: Response to selection and genetic parameters. *Aquaculture*, 2009, 293(3–4): 187–194
- Sheng ZL, Chen YS. *Quantitative genetics*. Beijing: Science Press, 1999, 1–7 [盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学. 北京: 科学出版社, 1999, 1–7]
- Shimada Y, Murakami N, Tsuzaki T, et al. Changes in growth, higher salinity tolerance and behavioral traits in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* after repeated cross-breeding. *Fisheries Science*, 2007, 73(2): 364–370
- Thanh NM, Ponzoni RW, Nguyen NH, et al. Evaluation of growth performance in a diallel cross of three strains of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in Vietnam. *Aquaculture*, 2009, 287(1): 75–83
- Tian YS, Chen HL, Qi WS, et al. Establishment and estimated genetic effects of *Paralichthys olivaceus* F₃ families. *Haiyang Xuebao*, 2015, 37(4): 40–51 [田永胜, 陈红林, 齐文山, 等. 牙鲆选育 F₃ 代家系的建立及遗传效应分析. 海洋学报, 2015, 37(4): 40–51]
- Tian YS, Chen SL, Xu TJ, et al. The comparison of growth performances of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) families and selection of parents with good trait. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(6): 901–911 [田永胜, 陈松林, 徐田军, 等. 牙鲆不同家系生长性能比较及优良亲本选择. 水产学报, 2009, 33(6): 901–911]
- Tian YS, Xu TJ, Liang Y, et al. Estimates of genetic and phenotypic parameters for weight and length in *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel). *Acta Oceanologica Sinica*, 2011, 30(6): 58–64
- Wei XJ, Liu XD, Wang ZY. The comparison of growth-related traits in the early stage and its genetic parameter estimation of 32 large yellow croaker families *Larimichthys crocea*. *Journal of Jimi University (Natural Science)*, 2013, 18(5): 321–328 [韦信键, 刘贤德, 王志勇. 32个大黄鱼家系早期阶段生长性状比较及遗传参数估计. 集美大学学报(自然科学版), 2013, 18(5): 321–328]
- Winkelmann AM, Peterson RG. Heritabilities, dominance variation, common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in chinook salmon. *Aquaculture*, 1994, 125(1–2): 17–30
- Xu TJ, Chen SL, Tian YS, et al. Comparative analysis of disease resistance among Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) families. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(1): 59–68 [徐田军, 陈松林, 田永胜, 等. 牙鲆抗鳗弧菌病家系筛选及其分析. 中国水产科学, 2010, 17(1): 59–68]
- Yang ZM, Xiong YZ, Yu CZ. The development of pig genetic evaluation. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2001, 20(6): 598–602 [杨泽明, 熊远著, 喻传洲. 影响猪遗传评估效果的主要因素研究. 华中农业大学学报, 2001, 20(6): 598–602]
- Yang ZY, Wang CX. On the development of flatfish aquaculture industry of China: A global perspective. *Chinese Fisheries Economics*, 2009, 6(27): 115–121 [杨正勇, 王春晓. 全球视野下中国鲆鲽类养殖业的发展. 中国渔业经济, 2009, 6(27): 115–121]
- Zhang QW, Kong J, Luan S, et al. Estimation of genetic parameters for three economic traits in 25 d turbot fry. *Marine Fisheries Research*, 2008, 29(3): 53–56 [张庆文, 孔杰, 栾生, 等. 大菱鲆25日龄3个经济性状的遗传参数评估. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 53–56]
- Zhang TS, Kong J, Luan S, et al. Genetic gain for one generation BLUP selection of Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*. *Marine Fisheries Research*, 2008, 29(3): 35–40 [张天时, 孔杰, 栾生, 等. 应用BLUP法对中国对虾一代选择的遗传进展. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 35–40]
- Zhao GT, Liu XD, Wang ZY, et al. Genetic structure and genetic diversity analysis of four consecutive breeding generations of large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea*) using microsatellite markers. *Journal of Fisheries of China*, 2010,

34(4): 501–507 [赵广泰, 刘贤德, 王志勇, 等. 大黄鱼连续4代选育群体遗传多样性与遗传结构的微卫星分析. 水产学报, 2010, 34(4): 501–507]

Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics. *Genetics*, 1995, 141(4): 1633–1639

(编辑 马璀璨)

Genetic Effect Analysis of Growth Traits in *Paralichthys olivaceus* Families

LI Xiangkong^{1,2}, TIAN Yongsheng^{2,4①}, LI Hong^{2,3}, SONG Lini^{2,3}, GAO Jin^{2,5}, DUAN Huimin^{2,3}, DAI Huan^{1,2}, CHEN Zhangfan^{2,4}, CHEN Songlin^{2,4}, WANG Xiuli¹

(1. College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023; 2. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071; 3. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;

4. Laboratory of Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071; 5. Wuxi Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081)

Abstract Breeding new varieties is a main approach to prevent the genetic degradation and improve traits for the purpose of economic benefits. Quantitative genetics evaluation is one of the main methods used in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) breeding. By using the core populations from the established breeding program, this research evaluated three growth related traits (body weight, total length, and body width) among 42 newly-generated families on 140 d, 170 d, 200 d (before mixing pool) and 380 d (after mixing pool). The quantitative genetic analysis was carried out using MINQUE, REML and BLUP. The results showed that the variation coefficient of growth traits ranged between 10.56% and 38.62% at different day age. Among three growth traits, the variation coefficient was the largest in body weight, and was relatively small in total length and body width. The variation coefficient of different traits decreased with the increase of day age. The additive variance component ratio for the three traits was between (0.13±0.01) and (0.29±0.06), whereas the random variance component ratio was between (0.71±0.06) and (0.87±0.01). By contrast, the narrow sense heritability ranged between (0.13±0.01) and (0.29±0.06) and the generalized heritability was from (0.15±0.01) to (0.54±0.06). All of the above genetic traits were highly significant ($P<0.01$). Comparison of genetic effects on three growth traits during different developmental stages revealed that four parental groups (F0990, F1005, KS, and F0719) showed significant positive effects, whereas six groups of parental groups (F0751, F0768, F0780, F09121, F0927, and RS) showed significant negative effect ($P<0.01$). By contrast, the rest of 32 parental samples showed no significant effect. The correlation coefficient was between 0.82 and 0.96 in phenotype and between 0.72 and 0.97 in genotype. The phenotypic and genetic correlation coefficient of different day ages were maintained at a relatively stable level. Breeding value of the 380-day age was estimated using the BLUP method. The results showed that breeding value of the parental fish body weight was between 14.63 and 100.05. Among all the families, the highest breeding values for body weight were found in F1005-8, F09119-11, F09125-4, F0915-57, F09104-12, F1264, F0908-38, F0927-20, F1005-53, F0990-6, F09125-7, F0751-14 and F1005-42, average between 20.87 and 35.60. The families with the highest average weight breeding value were F1416, F1428, F1442, F1418, F1427, F1408, F1402, F1412 and F1446. Compared with the method of phenotypic selection, the breeding values obtained from growth-based selection were better for improving growth traits since the selection efficiency was up to 81.91%. In this study, parents and families with superior growth traits were selected to improve the genetic quality and new varieties of *P. olivaceus*. Meanwhile, it provides an important theoretical basis for the development of *P. olivaceus* breeding program.

Key words *Paralichthys olivaceus*; Family; Heritability; Growth traits; Breeding value

① Corresponding author: TIAN Yongsheng, E-mail: tianys@ysfri.ac.cn