

文章编号:1000-0615(2015)01-0032-10

DOI:10.3724/SP.J.1231.2015.59413

吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼自繁与杂交 F_1 遗传特性与抗病力分析

强俊¹, 杨弘^{1,2*}, 马昕羽², 王辉³,
徐跑^{1,2*}, 何杰¹, 朱志祥¹, 李瑞伟⁴

(1. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 农业部淡水渔业和种质资源利用重点实验室, 江苏 无锡 214081;
2. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏 无锡 214081;
3. 淮阴师范学院生命科学学院, 江苏 淮安 223300;
4. 茂名市茂南三高渔业发展有限公司, 广东 茂名 514025)

摘要: 以吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼为繁育亲本, 采用完全双列杂交繁育4组 F_1 , 将初始规格基本一致的4组罗非鱼饲养100 d后, 运用“加性-显性”遗传分析模型, 分析了4组 F_1 罗非鱼8个生长相关性状杂种优势、遗传效应以及与性状间的相关性。结果表明:(1) F_1 群体平均优势为0.129 4~0.368 4。除尾柄长超亲优势较大外, 其他性状的群体超亲优势较小或表现出负向超亲优势。(2)8个性状的广义遗传率(H_B)为0.714 2~0.995 3, 表明加性效应和显性效应对性状的遗传变异影响极显著($P < 0.01$)。除尾柄长外, 其他性状的狭义遗传率(H_N)介于0.469 4~0.737 9, 表明加性遗传方差在表型方差中所占比率较高。(3)体质量、全长、体长、体高、体宽、头长、尾柄长、尾柄高性状之间表型相关在0.776 6~0.999 7范围内, 而遗传相关在0.994 1~1.000 0之间, 表明这些性状间都存在极显著的正相关。取样结束后, 采用 3.95×10^6 CFU/mL的海豚链球菌液进行腹腔感染, 吉富罗非鱼自繁组 F_1 代12 h后出现死亡, 而奥利亚罗非鱼自繁组 F_1 192 h后才出现死亡。384 h后, 吉富罗非鱼自繁组 F_1 死亡率为40%, 正反交组 F_1 分别为20%和23.3%, 奥利亚罗非鱼自繁组 F_1 死亡率最低, 为6.67%。研究结果表明, 除尾柄长外, 杂交 F_1 的其他性状不具备超亲优势, 然而杂交可以提高选育后代的抗病力。

关键词: 吉富罗非鱼; 奥利亚罗非鱼; 遗传特性; 杂交优势; 海豚链球菌

中图分类号: Q 321; S 961

文献标志码:A

杂交优势是植物与动物界中品种改良的重要手段之一, 主要分为种内杂交和不同品种间的种间杂交^[1]。在水产养殖中, 通过杂交育种的方式来培育具有杂种优势的优良品种已经广泛应用于鲤(*Cyprinus carpio*)^[2]、罗非鱼(*Oreochromis niloticus* ♀ × *O. aureus* ♂; *O. niloticus* × *O. niloticus*)^[3-4]、乌鳢(*Channa argus*)^[5]、团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)^[6]、鲈(*Micropterus salmoides*)^[7]、扇贝(*Chlamys farreri* ♂ × *C.*

nobilis ♀)^[8]、贻贝(*Mytilus galloprovincialis* ♂ × *M. coruscus* ♀)^[9]、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)^[10]以及大鱗大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)^[11]等。这些水产品种在多个性状上表现出杂种优势, 如生长、存活、行为以及抗病力等。

罗非鱼作为中国南方各省重要的养殖鱼类之一, 在渔民增收、渔业增产上发挥着重要作用^[11]。杂交优势在罗非鱼领域的应用尤为凸出。如种间

收稿日期:2014-08-03 修回日期:2014-11-04

资助项目:“十二五”国家科技支撑计划(2012BAD26B03-1);现代农业产业技术体系专项(CARS-49)

通信作者:杨弘, E-mail:yangh@ffrc.cn; 徐跑, E-mail:xup@ffrc.cn

杂交方面,尼罗罗非鱼(*O. niloticus*)与奥利亚罗非鱼(*O. aureus*)杂交得到雄性率高达90%以上的杂种,并且生长速度快,有效地提高了罗非鱼的养殖效益^[12]。尼罗罗非鱼与萨罗罗非鱼(*Sarotherodon melanotheron*)杂交,获得了耐盐性能与生长性能兼优的杂交子代,扩大了罗非鱼养殖范围,改良了罗非鱼的肉质^[13]。目前,我国主要的养殖品种吉富罗非鱼(GIFT *O. niloticus*),是利用尼罗罗非鱼的四个亚洲品系和四个非洲品系种内杂交选育而成的新品系,其在生长与出肉率上表现出明显的杂交优势。自2006年淡水渔业研究中心由世界渔业中心引入60个家系的吉富罗非鱼以来,在吉富罗非鱼的家系选育、肉质改良、抗逆性与抗病力方面做了大量研究^[14~16],在相关研究的基础上吉富罗非鱼的家系种类、生长速度与出肉率得到了进一步提高。然而,近几年由于链球菌病害的影响,每年给罗非鱼养殖产业造成了上亿美元的经济损失,严重威胁了罗非鱼产业的可持续发展。

如何进一步提高罗非鱼繁育后代的抗病能力,同时兼顾吉富罗非鱼生长快,出肉率高的优势成为现今亟待解决的问题。本研究选取一个遗传信息较为稳定且具有较高遗传潜力的吉富罗非鱼家系,与“夏奥1号”奥利亚罗非鱼(1983年从美国奥本大学引进,已经连续群体选育20代)进行正反交,通过与亲本自繁组合的比较,分析多个数量性状的遗传特性与杂交优势。同时,对吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼自繁与正反交后代进行海豚链球菌感染,比较子一代的累积死亡率。通过本研究可以为吉富罗非鱼的育种与抗病新品系的选育工作提供遗传理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

吉富罗非鱼取自中国水产科学研究院淡水渔业研究中心宜兴试验基地。“夏奥1号”奥利亚罗非鱼取自中国水产科学研究院淡水渔业研究中心南泉试验基地。

1.2 养殖条件与实验配组

2012年5月上旬,取吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼雌鱼各20尾、雄鱼各10尾,在四个水泥池(长×宽×深为700 cm×300 cm×150 cm,水深100 cm)中,每个池子按雌雄比例2:1放入母本

10尾,父本5尾(表1)。同年5月22日开始见苗,4 d内,陆续见苗。将苗捞起后分别放入四个水泥池中进行培育。鱼苗经过15 d的强化培育,体长达2 cm左右时,选择规格整齐且体格健壮的仔鱼进行实验。

实验在16个同等规格的水泥池(长×宽×深为500 cm×250 cm×150 cm,水深100 cm)中进行,每个实验组包含4组平行。实验期间水泥池均用来自同一蓄水池的流水进行水交换,日换水量5 m³,进水口位于水泥池上方,出水口位于水泥池底中央,水流带走大部份鱼类排泄废物,并采用24 h不间断充氧,以保证水质良好,水泥池的水温控制在26~29 ℃,pH为7.2~7.8,各水泥池的水质条件基本一致,每个水泥池中放养150尾仔鱼。每天投饲膨化颗粒饲料3次,投喂量为仔鱼体质量的6%~12%(饲料含粗蛋白质32.0%、脂肪8.0%)。每隔15 d每个组合随机选取10尾鱼进行称重,调整饲料投喂量。

表1 实验的交配设计
Tab.1 Mating design of current study

	奥利亚罗非鱼 <i>O. aureus</i> (♂)	吉富罗非鱼 <i>O. niloticus</i> (♂)
奥利亚罗非鱼 <i>O. aureus</i> (♀)	√	√
吉富罗非鱼 <i>O. niloticus</i> (♀)	√	√

1.3 测量指标

饲养100 d后,每个水泥池随机选取40尾鱼,分别测量体质量、全长、体长、体高、头长、体宽、尾柄长、尾柄高参数。形态性状以直尺测量(精确到0.01 cm);体质量以电子天平测量(精确到0.01 g)。

体质量(body weight,BW,g)—鲜重(活体质量);

体长(body length,BL,cm)—自吻端至臀鳍基底后缘的垂直距离;

全长(total length,TL,cm)—自吻端至尾鳍基部最后一枚椎骨末端的垂直距离;

体宽(body breadth,BB,cm)—左、右腹部向外最突出部位间的横向水平直线距离;

体高(body height,BH,cm)—背鳍起点处的垂直高度;

头长(head length,HL,cm)—自吻端至鳃盖

骨后缘的垂直距离;

尾柄长 (caudal peduncle length, CPL, cm) — 自臀鳍基底后缘至尾鳍基部最后一枚椎骨的垂直距离;

尾柄高 (caudal peduncle height, CPH, cm) — 尾柄部最低处的垂直高度。

1.4 感染实验

海豚链球菌的培养与计数、菌液注射感染等方法参照强俊等^[15]。本实验所注射的海豚链球菌菌液浓度为 3.95×10^6 CFU/mL。计算 6、12、24、48、96、192 和 384 h 时各实验组的累积死亡率。

累积死亡率(%) = (实验开始前桶中总鱼数 - 当前桶中鱼数)/实验开始前桶中总鱼数 × 100

1.5 遗传分析模型

数据统计与分析参照加性 - 显性的遗传模型,研究罗非鱼 8 个生长相关性状的遗传效应特性,该模型表示亲本和杂交子一代的平均表型值的线性公式如下^[17]:

$$\text{加显性模型: } P = A + D + E$$

式中,P 为表型值,A 为性状加性效应值,D 为显性效应值,E 为环境效应值。

杂种优势计算公式:

F_1 的群体平均优势率:

$$H_{pm}(F_1) = 1/\hat{\mu} \left[D_{ij} - \frac{1}{2}(D_{ii} + D_{jj}) \right]$$

F_1 的群体超亲优势率:

$$H_{pb}(F_1) = H_{pm}(F_1) - \frac{1}{2}\delta$$

$$\delta = [2(A_i - A_j) + (D_{ii} - D_{jj})]/\mu$$

遗传效应与杂种优势的公式中, A_i 和 A_j 为亲本 i 和亲本 j 的加性效应; D_{ii} 、 D_{jj} 、 D_{ij} 是亲本 i 和亲本 j 累加的显性效应; μ :群体均值。

1.6 遗传分析模型

本试验用 SAS8.2 进行数据处理,采用最小范数二阶无偏差估计法—MINQUE 法 (minimum norm quadratic unbiased estimation, MINQUE) 计算方差分量估计值、基因型值及显性效应值,并在此基础上进一步估计 F_1 各性状的群体平均优势 (H_{pm})、群体超亲优势 (H_{pb}),用 Jackknife 数值抽样技术对各基因型的世代平均数进行抽样,并计算其标准误,用 t 检验方法对各遗传效应和杂交优势做统计显著性检验(显著性水平设置为 0.05 或 0.01)。感染后,不同时间点各组合间累积死

亡率的比较采用 Duncan 多重比较进行分析。

2 结果

2.1 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 生长相关性状杂种优势分析

通过“加性 - 显性”模型对吉富与奥利亚罗非鱼杂交 F_1 生长相关性状基因型和杂种优势进行评估(表 2)。基因型估计值分析结果表明,除体宽和体高未达到显著水平以外($P > 0.05$),其他生长性状基因型均达到显著($P < 0.05$)或极显著水平($P < 0.01$),说明这些性状易受基因型影响。杂交 F_1 群体平均优势为 0.129 4 ~ 0.368 4,8 个生长相关性状的群体平均优势大小顺序为:体重 > 尾柄长 > 体宽 > 尾柄高 > 全长 > 体长 > 体高 > 头长。同时,除尾柄长超亲优势较大外, F_1 中其他性状的群体超亲优势均较小。其中, F_1 中的体重、体高、体宽和头长均表现出负向超亲优势,而全长、体长和尾柄高的超亲优势为 0.007 3 ~ 0.023 5,表现出较小的正向超亲优势。

表 2 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 生长相关性状基因型和杂种优势估计值

Tab. 2 Predicted performances of growth-related traits in F_1 hybrid of *O. niloticus* × *O. aureus*

性状 trait	估计值 predicted	群体平均优势		群体超亲优势 over parent better
		population heterosis over parent mean	$H_{pm}(F_1)$	
	$P_{re}(F_1)$	$H_{pm}(F_1)$	$H_{pb}(F_1)$	
体质量 BW	178.438 0 **	0.368 4 **	-0.060 2	
全长 TL	209.787 0 **	0.158 1 **	0.007 3	
体长 BL	165.231 0 **	0.155 4 **	0.010 3	
体高 BH	67.126 4	0.133 5	-0.088 5	
体宽 BB	32.819 4	0.164 3	-0.026 8	
头长 HL	53.343 5 *	0.129 4 **	-0.023 3	
尾柄长 CPL	19.659 8 **	0.186 2 **	0.126 3	
尾柄高 CPH	25.193 1 **	0.161 8 **	0.023 5	

注: **, * 分别表示 0.01, 0.05 的显著水平, 下同

Notes: the significance levels at 0.01 and 0.05 were denoted by “**” and “*”, respectively. The same as the following

2.2 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 生长相关性状的遗传方差和遗传率

通过分析获得 8 个生长相关性状的遗传效应方差分量估算、遗传效应方差比例及遗传率分析结果(表 3)。8 个生长相关性状的广义遗传率(H_B)均达到 0.01 极显著差异水平,为 0.714 2 ~ 0.995 3, 机误比率为 0.004 7 ~ 0.285 8。除尾柄长外,其他性状

的狭义遗传率(H_N)介于0.469 4~0.737 9,加性遗传方差在表型方差中所占比率较高。

遗传效应(加性效应和显性效应)方差分量估算结果显示各性状的遗传背景存在较大的差异(表3)。体质量、全长、体长、体高、体宽、头长和尾柄高的遗传变异同受加性效应和显性效应控制,其中遗传变异以基因型的加性效应为主,显性效应为辅。然而,尾柄长的遗传变异以显性效应为主。

2.3 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼自繁与正反交 F_1 代遗传效应分析

自繁亲本的显性效应 吉富罗非鱼在全长、体长、尾柄长和尾柄高性状上表现出显著负向

效应($P < 0.05$);奥利亚罗非鱼在8个性状上均表现出显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)的负向效应(表4)。

杂合显性效应 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 在体质量、全长、体长、头长、尾柄长和尾柄高上具有显著的正向杂合显性效应,表明杂交能够显著增加这些性状的表现(表5)。

2.4 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼性状间相关分析

体质量、全长、体长、体高、体宽、头长、尾柄长和尾柄高性状之间表型相关在0.776 6~0.999 7范围内,而遗传相关在0.994 1~1.000 0之间(表6)。

表3 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 主要生长性状的遗传方差与遗传率

Tab. 3 Genetic variance and heritability for main growth related traits in F_1 hybrid of *O. niloticus* × *O. aureus*

变量估算 variation evaluation	体质量 BW	全长 TL	体长 BL	体高 BH	体宽 BB	头长 HL	尾柄长 CPL	尾柄高 CPH
加性方差 V_A additive variance	2 089.270 0 **	435.110 0 **	249.736 0 **	111.185 0 **	18.553 0 *	31.3911 **	0.306 1 **	5.129 9 **
显性方差 V_D dominant variance	1 174.490 0 **	360.197 0 **	215.581 0 **	32.416 3 **	9.674 6 *	17.069 0 **	3.780 1 *	5.289 3 **
机误 V_e error variance	53.847 4 *	3.792 2	2.518 7	7.080 2	11.296 4	2.096 0	0.640 2 *	0.150 0 *
表型方差 V_p phenotypic variance	3 317.610 0 **	799.100 0 **	467.835 0 **	150.682 0 **	39.524 0 **	50.556 1 **	4.726 4 **	10.569 2 **
加性方差比率 V_A/V_p additive variance/phenotypic variance	0.629 8 **	0.544 5 **	0.533 8 **	0.737 9 **	0.469 4 **	0.620 9 **	0.064 8	0.485 4 **
显性方差比率 V_D/V_p dominant variance/phenotypic variance	0.354 0 **	0.450 8 **	0.460 8 **	0.215 1 *	0.244 8 *	0.337 6 **	0.799 8 **	0.500 4 **
机误比率 V_e/V_p error variance/phenotypic variance	0.016 2	0.004 7	0.005 4	0.047 0	0.285 8 **	0.041 5	0.135 5 **	0.014 2
狭义遗传率 H_N narrow heritability	0.629 8 **	0.544 5 **	0.533 8 **	0.737 9 **	0.469 4 **	0.620 9 **	0.064 8	0.485 4 **
广义遗传率 H_B broad heritability	0.983 8 **	0.995 3 **	0.994 6 **	0.953 0 **	0.714 2 **	0.958 5 **	0.864 5 **	0.985 8 **

表4 亲本显性遗传效应估计值
Tab. 4 Predicted dominant effects for growth-related traits of parents

性状 trait	吉富罗非鱼 <i>O. niloticus</i>	奥利亚罗非鱼 <i>O. aureus</i>
体质量 BW	-1.901 9	-33.280 3 **
全长 TL	-2.247 3 **	-17.755 1 **
体长 BL	-1.831 2 **	-13.681 2 **
体高 BH	0.396 0	-5.881 2 **
体宽 BB	-0.276 5	-2.962 9 *
头长 HL	-0.220 4	-4.016 9 **
尾柄长 CPL	-0.590 4 *	-1.580 6 **
尾柄高 CPH	-0.345 5 *	-2.107 5 **

表5 杂交组合的杂合显性遗传效应估计值
Tab. 5 Predicted heterozygous dominance effects for growth-related traits of hybrid combination

性状 trait	吉富罗非鱼×奥利亚罗非鱼 (<i>O. niloticus</i> × <i>O. aureus</i>)
体质量 BW	35.182 2 **
全长 TL	20.002 5 **
体长 BL	15.512 4 **
体高 BH	5.485 2
体宽 BB	3.239 4
头长 HL	4.237 3 **
尾柄长 CPL	2.171 0 **
尾柄高 CPH	2.453 1 **

表6 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼性状间遗传相关(左下角)与表型相关(右上角)
 Tab. 6 Genetic correlations (below diagonal) and phenotypic correlations (above diagonal)
 between pairs of traits in *O. niloticus* × *O. aureus*

性状 trait	体质量 BW	全长 TL	体长 BL	体高 BH	体宽 BB	头长 HL	尾柄长 CPL	尾柄高 CPH
体质量 BW		0.996 6 **	0.996 7 **	0.992 7 *	0.932 7 *	0.985 2 **	0.892 4 **	0.994 6 **
全长 TL	0.999 7 **		0.999 7 **	0.981 2 **	0.921 9 *	0.986 8 **	0.921 2 **	0.997 9 **
体长 BL	0.999 0 **	1.000 0 **		0.981 3 **	0.923 7 *	0.985 5 **	0.921 6 **	0.998 8 **
体高 BH	0.998 6 *	0.995 7 **	0.994 1 **		0.939 7 *	0.970 3 *	0.853 9 **	0.978 7 **
体宽 BB	1.000 0 *	1.000 0 *	1.000 0 *	1.000 0 *		0.858 4	0.776 6 *	0.934 0 *
头长 HL	1.000 0 **	1.000 0 **	1.000 0 **	1.000 0 *	1.000 0		0.907 3 **	0.977 8 **
尾柄长 CPL	1.000 0 **	1.000 0 **	1.000 0 **	0.979 7 **	1.000 0 **	0.990 5 **		0.919 4 **
尾柄高 CPH	0.997 1 **	1.000 0 **	1.000 0 **	0.988 5 **	1.000 0 *	1.000 0 **	1.000 0 **	

2.5 海豚链球菌感染后4组罗非鱼F₁累积死亡率的变化

海豚链球菌感染12 h后,吉富罗非鱼自繁F₁开始出现死亡,并且随着感染时间的延长而急剧增加(图1)。杂交组合在24 h后才出现少量死亡,384 h后的累积死亡率分别为20%和23.3%。奥利亚罗非鱼自繁F₁出现死亡的时间最迟,192 h时才出现死亡,384 h时,奥利亚罗非鱼自繁F₁的死亡率显著低于吉富自繁后代及与其杂交后代的罗非鱼($P < 0.05$)(图1)。

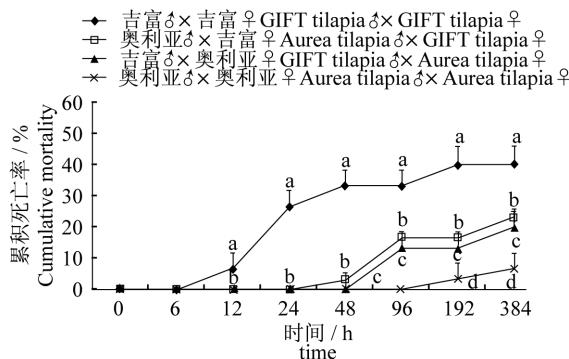


图1 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼自繁与正反交后代在人工感染海豚链球菌后的累积死亡率($n=3$)

不同小写字母表示不同品种在同一时间点差异显著($P < 0.05$)

Fig. 1 Cumulative mortality of offspring of self-bred and reciprocal cross of GIFT tilapia and Aurea tilapia infected with *Streptococcus iniae*

Different small letters indicates significant differences among different strains at the same time ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼杂交F₁生长性状杂种优势分析

根据杂种优势的显性学说,一般有利的性状

多由显性基因控制,不利的性状多由隐性基因控制,杂交改变了杂交后代的基因组合,增加了基因的杂合性,由于显性对隐性的掩盖作用,改变了不同位点上的基因互作,既是显性基因互补,又是异质等位基因互作和非等位基因互补等的综合作用,在绝大多数基因型和环境之间获得一种互相协调的平衡,因而提高了杂种的生活力、繁殖力和生长速度等重要经济性状^[18]。然而,也不是所有杂交后代均能体现杂交优势。如果两个亲本在形态上与遗传上差异越大,就越有可能获得杂交优势。对于同一物种而言,群体内的基因纯合化程度越高,群体间的基因频率差异就会越大,遗传距离也越远,当这样的群体间发生杂交时,就会产生较大的杂种优势^[19]。刘良国等^[20]使用RAPD(Random Amplified Polymorphic DNA)技术分析了奥利亚罗非鱼和尼罗罗非鱼亲本群体内遗传相似指数,分别达到0.978 7和0.946 3,两个群体内的遗传变异较小,纯度高,种间遗传距离较大($D = 0.259 5$),表明有产生较强杂种优势的可能。夏德全等^[21]应用RAPD技术分析了奥利亚罗非鱼与尼罗罗非鱼杂交子代和亲本的遗传关系,表明正交子代(尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂)在遗传关系上介于亲代之间,更有可能形成显著的杂种优势,而反交子代(尼罗罗非鱼♂×奥利亚罗非鱼♀)却与母本奥利亚极其相似。李莉好等^[22]用微卫星技术检测尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其正、反杂交群体的遗传多样性时发现,杂交子一代F₁正交群体的遗传多样性比两个亲本群体都高,反交群体介于两个亲本群体之间。根据以上研究可以发现,运用分子标记的手段,通过亲本与子代间的遗传关系,能够对杂交子代的杂种优势进行简单预测。然而,在实际应用当中,

杂种优势与遗传距离之间的关系极为复杂,同时反映遗传距离大小的基因频率往往集中在多态性高的座位,当测定样本数与标记座位数较少时,可能会造成预测结果不可靠或稳定性较差的结果^[23]。因此,利用数量遗传学的研究方法能更加准确地评估杂种优势。

颉晓勇等^[24]运用加性-显性与环境互作方法,分析了水泥池和网箱2种不同放养环境下,奥利亚罗非鱼与尼罗罗非鱼杂交后代杂种优势, F_1 的群体平均优势在0.151~0.306,各生长性状均表现出超中亲优势;同时,在网箱内高密度的养殖环境下存在较强的杂种优势。本研究中,吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼正反交 F_1 的群体平均优势在0.129 4~0.368 4,除体高和体宽外,其他各生长性状表型值均显著超过双亲性状的平均表型值;然而,各生长性状中除尾柄长表现出超中亲优势外,其他性状无明显的超亲优势,其中,体质量、体高、体宽和头长出现了负向超亲优势。本研究的结果与颉晓勇等^[24]的有较大差异,可能归因为亲本的来源不同。本试验中选择的尼罗罗非鱼为最新的“第十六代”吉富品系尼罗罗非鱼,并且在淡水渔业研究中心宜兴基地采用家系选育法进一步选育了6代。吉富罗非鱼与其他品系的尼罗罗非鱼相比,遗传背景上存在较大差异。钟建兴等^[25]应用ISSR(Inter-simple Sequence Repeat)技术分析了5个尼罗罗非鱼群体的遗传关系,发现吉富罗非鱼的遗传相似度高于其他品系尼罗罗非鱼。李先仁等^[26]利用微卫星技术分析尼罗罗非鱼8个养殖群体的遗传距离时也发现,吉富罗非鱼与埃及尼罗罗非鱼、泰国尼罗和广西水产所的尼罗罗非鱼相比,遗传距离较大。在其他鱼类杂交育种研究中,如李思发等^[27]使用三种红鲤进行双列杂交实验时发现,兴国红鲤(*Cyprinus carpio* var. *singuonensis*)×荷包红鲤(*C. carpio* var. *wuyuanensis*)杂交,表现出显著的平均杂种优势和超亲优势;兴国红鲤×瓯江彩鲤(*C. carpio* var. *color*)杂交、荷包红鲤×瓯江彩鲤杂交的平均杂种优势不明显,也未表现出超越瓯江彩鲤亲本的超亲杂种优势。Bryden等^[28]采用野生和养殖的大鳞大麻哈鱼交配,在12种数量性状中有9个表现出群体平均优势,其中4个是对生产有益的性状,但杂种 F_1 中没有一个性状的表现值能够超过野生品系。Gjered等^[29]对采用3×3的双列杂交

研究南亚野鲮(*Labeo rohita*)时发现,所有杂交组合的产量性状和存活率都表现出负向或极弱的杂种优势。Aras-Hisar等^[30]采用北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)和河鳟(*Salmo trutta fario*)杂交,发现杂交种发育到眼点时的存活率显著低于双亲,在养殖性状方面杂交种也没有表现出杂种优势。可见,不是所有杂交组合均能产生杂种优势,或同时具有多种优良特性。

3.2 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼杂交 F_1 生长性状的遗传方差和遗传率

亲本的遗传效应估计是对亲本的遗传因子及其后代经济性状影响力的大小和亲本潜在育种价值的估测,可为育种提供依据。采用MINQUE法^[17]对罗非鱼生长性状的遗传分析结果显示,8个主要生长性状的 H_B 为0.714 2~0.995 3,表明这些性状的表型变异受环境和随机误差影响较小。体质量、全长、体长、体高、体宽、头长和尾柄高性状的遗传变异同时受加性和显性控制,加性为主、显性为辅,而尾柄长的遗传变异以显性效应为主。同时,本研究中发现,体质量、全长、体长和体高性状存在极显著的加性效应,加性效应比率较高,介于0.533 8~0.737 9,可在不断的选育中提纯和固定这些性状。然而,尾柄长的显性方差比例达到0.799 8,表明可以利用杂种优势发挥这个性状的育种潜力。这与本研究中 F_1 杂交优势分析中,尾柄长表现出超中亲优势的结果一致。然而,颉晓勇等^[31]在罗非鱼杂交育种中发现,体质量存在极显著的加性效应,然而全长、体长和体宽的加性方差比率小于显性方差,可能与亲本来源不同有关。

3.3 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼生长性状的相关分析

由于基因连锁和基因多效性的存在,生物体各个性状间存在着不同程度的相关性。这反映在选择育种实践中,有的性状可通过直接选择获得较满意的成效,而有的性状通过直接选择则很难获得理想的结果,但可通过与它相关性较高的性状的选育来达到间接选育的目的。此外,在对某一性状进行选育的过程中,也可能会对其他性状产生正向或负向的选育效应。通常观察到的结果是性状间的表型相关,它包括遗传相关和环境相关两部分,性状间的遗传相关越大,间接选育就越有效。通过协方差分析来度量性状间相互关联的变异程度,是数

量遗传学研究的一项重要内容,也是鱼类选育过程中的一项基本工作。李思发等^[27]对红鲤采用不同亲本杂交组合进行分析,体质量与全长、体长的遗传相关分别为0.605、0.517;体质量与全长、体长、体高、体宽的表型相关为0.427~0.740。李榕等^[32]在大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的研究中发现,6月龄的体质量与体长、体质量与体高以及体长与体高的遗传相关分别为0.790、0.820和0.990,这些性状间均表现出较高的正遗传相关性。马爱军等^[33]报道,6月龄大菱鲆体长、全长、体高和体质量性状间的遗传相关为0.864~0.957,表型相关为0.888~0.985。在罗非鱼中,Hong等^[34]研究发现,尼罗罗非鱼全长、体长、体高及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。颉晓勇等^[31]研究表明,罗非鱼体质量、全长、体长、体高、体宽性状之间表型相关为0.893~0.981,遗传相关为0.904~0.993,而肥满系数与其他性状间相关关系较小。本研究中发现,体质量、全长、体长、体高、体宽、头长、尾柄长和尾柄高性状之间表型相关为0.776 6~0.999 7,而遗传相关为0.994 1~1.000 0,除了头长与尾柄高的表型相关和遗传相关未达到显著水平外,其他系数均达到显著或极显著程度。进一步证明了罗非鱼生长性状间具有很高的正相关性,说明罗非鱼存在多效基因控制,或者控制生长相关性状的基因间存在很强的连锁关系。在选育过程中,当其中一个性状改变时,其他性状也会发生相应的变化。如在对体质量进行选择时,其他生长性状也会间接得到提高。

3.4 吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼自繁与杂交 F₁海豚链球菌感染后累积死亡率

杂交育种可以有效地提高部分罗非鱼后代的抗逆性。Kamal等^[35]采用尼罗罗非鱼与莫桑比克罗非鱼(*O. mossambicus*)杂交,发现F₁的体质性状的杂种优势为1.24,在不同盐度下生长都优于莫桑比克罗非鱼,在盐度10以上的环境中F₁对尼罗罗非鱼有生长速度优势。Urmaza等^[36]采用尼罗罗非鱼、红罗非鱼(*O. niloticus* × *O. mossambicus*)与莫桑比克罗非鱼杂交,发现杂交子代在盐度较高的环境中具有生长优势。王楚松等^[12]以奥尼罗非鱼、尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼和福寿鱼(*S. mossambica* ♀ × *S. nilotica* ♂)进行生长对比时发现奥尼罗非鱼个体增重比母本尼罗罗非鱼高11.32%~24.45%,比父本奥利亚高

17.76%~72.70%,而且在生长、产量、抗寒、起捕率等主要经济性状方面均具有明显的杂种优势,杂交组合繁殖力比亲本低,不具有优势。细菌感染实验通常用作评价鱼类健康状况,一般在养殖实验结束后进行。鱼类的遗传背景、营养状况和饲养条件与其对病原菌的敏感性密切相关^[16]。本实验中,养殖环境与饲料营养条件均相同,因而养殖后代感染后累积死亡率差异主要来自鱼体自身的遗传特性。吉富罗非鱼自繁组F₁的累积死亡率最高,奥利亚自繁组F₁最低,两个杂交组合的累积死亡率介于中间。吉富罗非鱼与奥利亚罗非鱼杂交后代的抗病力明显高于吉富罗非鱼自繁组合,奥利亚罗非鱼较强的抗病性能可能有助于提高杂交子代的抗病力。

参考文献:

- [1] Bryden C A, Heath J W, Heath D D. Performance and heterosis in farmed and wild Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) hybrid and purebred crosses [J]. Aquaculture, 2004, 235 (1~4): 249~261.
- [2] Tong X H, Dong Z J, Liao W M, et al. The heterosis of F₁ hybrids (jian carp × huanghe carp) and path analysis of main growth trait [J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2007, 22(3): 159~163. [佟雪红,董在杰,缪为民,等.建鲤与黄河鲤的杂交优势研究及主要生长性状的通径分析.大连水产学院学报,2007,22(3):159~163.]
- [3] Jie X Y, Li S F, Cai W Q, et al. Heterosis analysis of main growth-related traits of tilapia [J]. South China Fisheries Science, 2007, 3(3): 1~7. [颉晓勇,李思发,蔡完其,等.罗非鱼主要生长性状的杂种优势分析.南方水产,2007,3(3):1~7.]
- [4] Bentsen H B, Eknath A E, Palada-de Vera M S, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel cross experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus* [J]. Aquaculture, 1998, 160(1~2): 145~173.
- [5] Li M, Li C Z, Huang Y Q, et al. Comparative study on juvenile growth and heterosis of *Oxyeleotris marmoratus*, *O. lineolatus* and the hybridization (*O. marmoratus* ♀ × *O. lineolatus* ♂) [J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2012, 32(1): 64~67. [李敏,李春枝,黄永强,等.云斑尖塘鳢和线纹尖塘鳢自交与杂交子一代幼鱼生长性状及杂交优势分析.广东海洋大学学报,2012,32(1):64~67.]

- [6] Zeng C, Zhang Y, Cao X J, et al. Prediction of hybrid vigor among three geographical populations of *Megalobrama amblycephala* by combination ability and SSR markers [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(6) : 809 – 814. [曾聰, 張耀, 曹小娟, 等. 团头鲂 3 个地理种群杂交效果的配合力和微卫星标记预测. 水产学报, 2012, 36(6) : 809 – 814.]
- [7] Cai L, Bai J J, Li S J, et al. Growth and morphological characteristics comparison of northern largemouth bass, Florida largemouth bass and their reciprocal hybrids [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(6) : 801 – 808. [蔡磊, 白俊杰, 李胜杰, 等. 大口黑鲈北方亚种、佛罗里达亚种及其杂交子代的生长和形态差异分析. 水产学报, 2012, 36(6) : 801 – 808.]
- [8] Liu G X, Bao Z M, Hu J J, et al. ISSR analysis of two species of scallop (*Chlamys farreri*, *C. nobilis*) and their intra-and inter-species mating descendants [J]. Periodical of Ocean University of China; Natural Science, 2006, 36(1) : 71 – 75. [劉廣緒, 包振民, 胡景杰, 等. 柄孔扇贝、华贵柄孔扇贝及其种间杂交子代、种内交配子代的 ISSR 分析. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2006, 36(1) : 71 – 75.]
- [9] Chang K M, Liu H H, Li J L, et al. A primary study on hybridization of *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus coruscus*, heterosis of F1 generation [J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(4) : 552 – 557. [常抗美, 刘慧慧, 李家乐, 等. 紫贻贝和厚壳贻贝杂交及 F₁ 代杂交优势初探. 水产学报, 2008, 32(4) : 552 – 557.]
- [10] Ji S Z. Heterosis Analysis of Hybrid F₁ of England and Spain Turbot (*Scophthalmus maximus*) [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2006. [季士治. 英国和西班牙进口大菱鲆杂交子一代的杂种优势分析. 青岛: 中国海洋大学, 2006.]
- [11] Qiang J, Yang H, Wang H, et al. Studies on blood biochemical indices and expression of hepatic HSP70 mRNA of different tilapia strains artificially challenged with *Streptococcus iniae* [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(6) : 958 – 968. [强俊, 杨弘, 王辉, 等. 海豚链球菌感染对不同品系罗非鱼血液生化指标和肝脏 HSP70 mRNA 表达的影响. 水产学报, 2012, 36(6) : 958 – 968.]
- [12] Wang C S, Xia D Q, Hu M, et al. A study on hybridization of *O. nilotica* × *O. aurea* [J]. Freshwater Fisheries, 1989, 6: 14 – 16. [王楚松, 夏德全, 胡政, 等. 奥尼鱼 (*O. nilotica* × *O. aurea*) 杂种优势利用的研究. 淡水渔业, 1989, 6: 14 – 16.]
- [13] Li S F, Yan B, Cai W Q, et al. Evaluation of growth, salt tolerance and parents' heterosis contribution in reciprocal hybrids F₂ between *Oreochromis niloticus* and *Sarotherodon melanotheron* [J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(3) : 335 – 340. [李思发, 颜标, 蔡完其, 等. 尼罗罗非鱼与萨罗罗非鱼正反交鱼自繁后代 F₂ 耐盐性、生长性能及亲本对杂种优势贡献力的评估. 水产学报, 2008, 32(3) : 335 – 340.]
- [14] He J, Xu P, Dong Z J, et al. Morphological variation and differentiation in GIFT strains nile tilapia, *Oreochromis niloticus* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(1) : 54 – 60. [何杰, 徐跑, 董在杰, 等. 吉富品系尼罗罗非鱼 (GIFT) 群体内的形态差异与分化. 中国水产科学, 2009, 16(1) : 54 – 60.]
- [15] Qiang J, Xu P, He J, et al. The combined effects of external ammonia and crowding stress on growth and biochemical activities in liver of (GIFT) Nile tilapia juvenile (*Oreochromis niloticus*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(12) : 1837 – 1848. [强俊, 徐跑, 何杰, 等. 氨氮与拥挤胁迫对吉富品系尼罗罗非鱼幼鱼生长和肝脏抗氧化指标的联合影响. 水产学报, 2011, 35(12) : 1837 – 1848.]
- [16] Qiang J, Yang H, Wang H, et al. Interacting effects of water temperature and dietary protein level on hematological parameters in Nile tilapia juveniles, *Oreochromis niloticus* (L.) and mortality under *Streptococcus iniae* infection [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2013, 34 : 8 – 16.
- [17] Zhu J. Principles of Linear Model Analysis [M]. Beijing: Science Press, 2000. [朱军. 线性模型分析原理. 北京: 科学出版社, 2000.]
- [18] Lan J H, Zhang B S, Zhou H F. Progresses in the study on the genetic basis of heterosis in crops [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(1) : 114 – 119. [兰进好, 张宝石, 周鸿飞. 作物杂种优势遗传基础研究进展. 中国农学通报, 2005, 21(1) : 114 – 119.]
- [19] Wang R, Meng H. A Study of relationship between Heterosis and molecular marker [J]. Animal Husbandry and Feed Science, 2005, 26(1) : 38 – 40. [王荣, 孟和. 杂种优势与分子标记关系的研究. 畜牧与饲料科学, 2005, 26(1) : 38 – 40.]
- [20] Liu L G, Zhao J, Lv F Y. Molecular markers and genetic diversity of the parents (*Oreochromis aureus* ♂ and *O. niloticus* ♀) reproducing whole male hybrids. Chinese Journal of Applied & Environmental

- Biology, 2007, 13(6):830 – 833. [刘良国, 赵俊, 吕凤义, 等. 产生全雄子代罗非鱼亲本的分子标记及其遗传多样性分析. 应用与环境生物学报, 2007, 13(6):830 – 833.]
- [21] Xia D Q, Cao Y, Yang H, et al. The relationship F₁ hybrid from tilapia and their parents and the use of their heterosis [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1999, 6(4):29 – 32. [夏德全, 曹萤, 杨弘, 等. 罗非鱼杂交 F₁ 代与亲本的遗传关系及其杂种优势的利用. 中国水产科学, 1999, 6(4):29 – 32.]
- [22] Li L H, Yu D H, Huang G, et al. Genetic diversity of *Oreochromis niloticus*, *O. aureus* and their reciprocally-crossed hybrid stocks [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2008, 15(4):585 – 592. [李莉好, 喻达辉, 黄桂, 等. 尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其正、反杂交群体的遗传多样性. 中国水产科学, 2008, 15(4):585 – 592.]
- [23] Li J J, Sang R Z, Jia Q, et al. Research progress of forecasting methods in animal heterosis [J]. Journal of Yellow Cattle Science, 2002, 29(4):34 – 36. [李俊杰, 桑润滋, 贾青, 等. 畜禽杂种优势估测方法的研究进展. 黄牛杂志, 2002, 29(4):34 – 36.]
- [24] Jie X Y, Li S F, Cai W Q, et al. Heterosis analysis of main growth-related traits of tilapia [J]. South China Fisheries Science, 2007, 3(3):1 – 7. [颚晓勇, 李思发, 蔡完其, 等. 罗非鱼主要生长性状的杂种优势分析. 南方水产, 2007, 3(3):1 – 7.]
- [25] Zhong J X, Li J Q, Zhong R, et al. ISSR analysis on genetic relationships of five Nile Tilapia *O. niloticus* populations [J]. Journal of Fujian Fisheries, 2012, 34:349 – 353. [钟建兴, 李金秋, 钟然, 等. 5 个尼罗罗非鱼群体遗传关系的 ISSR 分析. 福建水产, 2012, 34:349 – 353.]
- [26] Li X R, Li S F, Tang S J, et al. Genetic diversity in eight farmed Nile tilapia populations (*Oreochromis niloticus*) by microsatellite markers [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2009, 18(1):1 – 7. [李先仁, 李思发, 唐首杰, 等. 尼罗罗非鱼 8 个养殖群体遗传差异的微卫星分析. 上海海洋大学学报, 2009, 18(1):1 – 7.]
- [27] Li S F, Wang C H, Liu Z G, et al. Analysis of heterosis and genetic correlation of growth traits in three variants of red common carp [J]. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(2):175 – 180. [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.]
- [28] Bryden C A, Heath J W, Heath D D. Performance and heterosis in farmed and wild chinook salmon (*Oncorhynchus tshawyacha*) hybrid and purebred crosses [J]. Aquaculture, 2004, 235 (1 – 4):249 – 261.
- [29] Gjerde B R, Reddy P V, Mahapatra K D. Growth and survival in two complete diallele crosses with five stocks of rohu carp (*Labeo rohita*) [J]. Aquaculture, 2002, 209 (1 – 4):103 – 115.
- [30] Aras-hisar S, Yanik T, Hisar O. Hatchery and growth performance of two trout pure breeds, *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta fario*, and their hybrid [J]. Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh, 2003, 55 (3):154 – 159.
- [31] Jie X Y, Li S F, Cai W Q, et al. Genotype-environment interaction and correlation analysis of growth-related traits in *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis aureus*, and their hybrids [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2009, 16(2):109 – 113. [颚晓勇, 李思发, 蔡完其, 等. 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. 上海海洋大学学报, 2009, 16(2):109 – 113.]
- [32] Li R, Bai J J, Li S J, et al. Estimation of parameters and breeding values for growth traits of largemouth bass [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(4):766 – 773. [李榕, 白俊杰, 李胜杰, 等. 大口黑鲈生长性状的遗传参数和育种值估计. 中国水产科学, 2011, 18(4):766 – 773.]
- [33] Ma A J, Wang X N, Yang Z, et al. The growth traits and their heritability of young turbot (*Scophthalmus Maximus* L.). Oceanologia et Limnologia Sinica, 2008, 39 (5):499 – 504. [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. 海洋与湖沼, 2008, 39 (5):499 – 504.]
- [34] Hong K P, Lee K J. Estimation of generic parameters on metric traits in *Oreochromis Miloticus* at 60 days of age [J]. Journal of the Korean Fisheries Society, 1999, 32(4):404 – 408.
- [35] Kamal A H, Mair G C. Salinity tolerance in superior genotypes of tilapia, *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus* and their hybrids [J]. Aquaculture, 2005, 247(1/4):189 – 201.
- [36] Urmaza E B, Aguilar R O. Growth performance of saline-tolerant tilapia produced from cross combinations of various tilapia species [J]. Journal of Aquaculture in the Tropics, 2005, 20(1):11 – 27.

Comparison of genetic traits and disease resistance of GIFT *Oreochromis niloticus*, *O. aureus* and their reciprocal hybrids F_1 offspring

QIANG Jun¹, YANG Hong^{1,2*}, MA Xinyu², WANG Hui³,
XU Pao^{1,2*}, HE Jie¹, ZHU Zhixiang¹, LI Ruiwei⁴

(1. Freshwater Fisheries Research Center of Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;
2. Wuxi Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China;
3. School of Life Science, Huaiyin Normal University, Huai'an 223300, China;
4. Maonan Sango Tilapia Breeding Base, Maoming 525024, China)

Abstract: Hybridization (interspecific hybrid) has been used in numerous species to increase growth rate, manipulate sex ratios, produce sterile animals, improve flesh quality, increase disease resistance, improve environmental tolerance and improve a variety of other desirable traits to make aquaculture more profitable. GIFT (Genetically Improved Farmed Tilapia) strain Nile tilapia is the main kind of cultured tilapia, which has many advantages such as rapid growth rate and high fillet yield. However, GIFT tilapia has poor disease resistance capability to *Streptococcus iniae* infection, which may be related to too much inbreeding. Breed improvement by interspecific hybrid may enhance disease resistance capability in tilapia. A complete diallel mating system between GIFT tilapia and *O. aureus* and additive-dominant genetic model were used to analyze heterosis of 8 growth-related traits, genetic effect and correlation of traits. At the time of day 100 over the experiment, the results indicated that: (1) Heterosis of growth related traits in F_1 hybrid varied from 0.129 4 to 0.368 4, and population heterosis over parent mean (H_{pm}) of these growths related traits were all positive in F_1 . In addition to caudal peduncle length (CPL), other growth related traits have negative or insignificant positive population heterosis over parent better (Hpb); (2) The general heritability in the broad sense (H_B) with 0.714 2 – 0.995 3 indicated that genetic variations of all 8 traits were significantly influenced by additive effect and dominance effect ($P < 0.01$), whereas, the narrow sense of growth-related traits except CPL varied from 0.469 4 to 0.737 9, and indicated additive effect controlled the genetic variation of output value; (3) The phenotypic correlations 0.776 6 – 0.999 7 and genetic correlations 0.994 1 – 1.000 0 between body weight, body length, total length, body width, body height, head length, caudal peduncle length and caudal peduncle height, were all highly statistically significant ($P < 0.01$). Furthermore, after sampling, experimental fish were infected with 3.95×10^6 CFU/mL *S. iniae* through abdominal cavity. F_1 generation of GIFT tilapia purebred combination died 12 h later, whereas F_1 generation of *O. aureus* tilapia purebred combination died 192 h later. 384 h after infection, mortality of F_1 for GIFT purebred combination was 40%, while mortality of the reciprocal cross combinations was 20% and 23.3% respectively. The lowest mortality (6.67%) was found in F_1 for *O. aureus* purebred combination. Overall, the results indicate that, except CPL, other growth related traits have no heterosis; however, hybridization can improve the disease resistance of breeding offspring.

Key words: GIFT *Oreochromis niloticus*; *Oreochromis aureus*; genetic traits; heterosis; *Streptococcus iniae*

Corresponding author: YANG Hong. E-mail: yangh@ffrc.cn; XU Pao. E-mail: xup@ffrc.cn