

DOI: 10.3724/SP.J.1035.2012.00618

3×3 完全双列杂交 F1 不同阶段生长特点的分析

苏胜彦^{1,2} 董在杰^{1,2,3} 袁新华^{1,2} 徐 跑^{1,2} 马庆男¹
张建桥¹ 刘 伟¹ 马良骁¹

(1. 南京农业大学无锡渔业学院, 无锡 214081; 2. 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, 无锡 214081; 3. 南京农业大学动物科技学院, 南京 210095)

摘要: 为了了解鲤杂交 F1 不同组合、不同阶段生长性状的变化情况, 研究以建鲤、黄河鲤和黑龙江野鲤 3 个鲤品种双列杂交 F1 为试验材料, 通过组合、组合内性别间、性别、不同时期体重、体增重以及协方差分量的分析, 来确定完全双列杂交 F1 生长性状的变化特点, 以及在此过程中起重要作用的影响因素。结果表明: 不同时期各个组合体重不同, 不同时期组合内性别间体重差异不同; 不同时期不同性别间体重差异不同; 不同协方差分量, 同一组合 PIT 标记 17 个月时的体重的最小二乘估计值不同, 同一个协方差分量, 9 个组合中极值估计值出现的组合也不同; 除 PIT 标记 17 个月后的体厚作为协方差分量外, 性别之间体重没有差异, 其余分量均是雌鱼体重显著高于雄鱼体重。这些说明选取合适的协方差分量对组合的选择和育种的结果有重要影响。

关键词: 鲤; 完全双列杂交 F1; 生长性状; 协方差; PIT 标记

中图分类号: Q321 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2012)04-0618-08

建鲤作为经国家审定的我国第一个人工育成的水产养殖品种, 其生长速度快, 抗病力强。然而经过十几年的推广, 出现了种质退化、种质混杂等现象, 需要进一步的遗传改良和品种的更新。而杂交育种是目前成效比较显著的鲤育种方法之一^[1,2], 建鲤、丰鲤、荷元鲤等就是杂种优势利用的成功典范^[3]。国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目和国家“十一五”科技支撑计划项目等都将建鲤的遗传改良列入其中。苏胜彦等已进行了建鲤、黄河鲤和黑龙江野鲤的 3×3 双列杂交, 获得了 6 个杂交组合和 3 个自交组合, 并已对其特定生长阶段的性能做了比较和分析^[4], 但是对不同组合 F1 在不同生长阶段的生长规律和特征还不是很清楚。

在畜禽的育种研究中, 人们常把畜禽的早期体重以及其他不同阶段的体重、增重当作育种工作的

最主要的指标。在对畜禽生长性能的 QTL 定位研究方面常限制在不同阶段群体某一特定阶段的生长性能上 (<http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index>)。在鲤生长过程中, 最容易引起人们注意的也是体重的变化。在正常的情况下, 动物体在一个完整的生长过程中, 其生长速度通常具有“慢-快-慢”的共同特征, 它的体重最初比较小, 随着时间的延长逐渐增大, 最终稳定在一个饱和值上。对完全双列杂交 F1 不同生长阶段各个不同组合体重或是增重变化规律的明确了解将有助于更好的选择杂交组合和利用杂种优势。其实, 初始重在畜牧业上一直以来备受重视^[5,6]。其中, Owens 和 Gill 研究表明起始重与饲料消耗率、大理石花纹(肉质性状)等有关, 更为有意义的结果是初始重还与品种的种类、是否是纯种和杂种有关。这些都提示起始重在不同 F1

收稿日期: 2011-05-17; 修订日期: 2012-03-12

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-46-06); 国家“十二五”科技支撑计划项目专题(No. 2012BAD26B02); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2009JBF01); 江苏省自然科学基金(No. BK2010164)资助

作者简介: 苏胜彦(1982—), 男, 山西榆次人; 助研, 博士; 研究方向为分子数量遗传学。Tel: 86-510-85550051; E-mail: susy@ffrc.cn

通讯作者: 董在杰(1967—), 男, 研究员, 博士; 研究方向为鱼类遗传育种。Tel: 86-510-85558831; E-mail: dongzj@ffrc.cn; 徐跑(1963—), 男, 研究员, 博士; 研究方向: 鱼类遗传育种。Tel: 86-510-85550702; E-mail: xup@ffrc.cn

组合中的变化规律需要深入探讨。

协方差在育种值的估计中应用甚为广泛^[7, 8], 主要利用 SNP 或系谱信息通过估计遗传协方差来估计育种值^[8]、初始重作为协方差变量估计育种值^[9]、遗传参数估计^[10-13]等。本研究利用 3×3 完全双列杂交 3 个不同阶段生长性状的数据, 分析各个组合不同生长阶段的变化规律, 各个组合内不同生长阶段性别对体重的影响, 性别对体重的影响在不同生长阶段不同组合的变化规律, 以及前 2 个阶段(PIT 标记时和 PIT 标记后 5 个月)体重数据在后期体重中的协方差分析, 从而获得这 2 阶段体重在作协变量时的效果差异, 为下一步鲤育种方法的改进提供参考和依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

建鲤、黄河鲤和黑龙江野鲤都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, 其中黄河鲤引自河南郑州黄河鲤鱼原种场, 黑龙江野鲤引自黑龙江水产研究所。

1.2 试验设计

采用 3×3 完全双列杂交, 共产生 6 个杂交组合, 3 个自交组合(表 1), 每个组合 24 尾, 同时测量体重

(g)、体长(mm)、体高(mm)和体厚(mm)4 个指标。

具体养殖模式为: 在 2008 年 4 月中旬, 江苏省宜兴市的中国水产科学研究院淡水渔业研究中心宜兴岷亭试验基地选取 1 口试验鱼池, 平均水深 1.8 m, 按每亩 3000 尾的密度放养的鲤鱼苗包括已进行 PIT 标记的鱼苗, 投喂正大公司商品饲料(34%蛋白含量), 每日 2 次, 投饲率为 4%—5%; 每日巡塘 2 次, 看水色, 看鱼情。记录鱼发病和死亡等情况。指标的测量时间安排为: 在 7 月初进行 PIT 标记, 同年 12 月初(标记后 5 个月)和次年 12 月初(标记后 17 个月)进行 2 次捕获时节的数据测量。

1.3 数据分析

试验数据在 Microsoft Excel 表中初步整理后, 通过 SAS 8.0 GLM 过程进行分析。

2 结果

2.1 不同生长阶段鲤体重的变化特点

到 PIT 标记后 17 个月进行生长指标测定时(干塘取样), 还剩 210 条鱼, 成活率为 97%。完全双列杂交 F1 群体, 9 个组合在不同生长阶段体重的变化情况(表 2)。从表中可以看出 PIT 标记时期各个组合之间存在差异, 其中 Yh、Yj 和 Yy 组合体重较轻; 标记后 5 个月, Jj 纯繁组合体重较高, Hh 组合体重最轻;

表 1 3×3 完全双列杂交 F1 组合表示
Tab. 1 3×3 full diallel cross F1 combination

	黄河鲤 Huanghe carp (h)(♀)	建鲤 Jian carp (j)(♀)	黑龙江野鲤 Heilongjiang carp (y)(♀)
黄河鲤 Huanghe carp(H)(♂)	黄河纯繁 Hh	黄建 Hj	黄野 Hy
建鲤 Jian carp (J)(♂)	建黄 Jh	建鲤纯繁 Jj	建野 Jy
黑龙江野鲤 Heilongjiang carp (Y)(♂)	野黄 Yh	野建 Yj	野鲤纯繁 Yy

表 2 不同组合不同生长阶段的特点
Tab. 2 Character of different growth stage about different combinations

组合 Combination	PIT 标记时 PIT tagging	标记后 5 个月 5 months after PIT tagging	标记后 17 个月 17 months after PIT tagging	一阶段增重 Body gain in first stage	二阶段增重 Body gain in second stage
Hh	15.59±2.35 ^a	198.18±21.41 ^c	1456.41±73.63 ^{bc}	182.58±21.04 ^c	1258.24±66.42 ^{abc}
Hj	10.67±1.62 ^{ab}	285.17±14.71 ^{ab}	1683.14±50.67 ^a	274.5±14.46 ^a	1397.97±45.64 ^a
Hy	13.33±1.08 ^a	250.72±9.81 ^a	1452.52±33.78 ^b	237.39±9.64 ^b	1201.80±30.43 ^b
Jh	14.51±1.18 ^a	282.49±10.75 ^b	1608.94±36.87 ^{ac}	267.97±10.52 ^a	1326.46±33.21 ^{ac}
Jj	6.56±4.34 ^{abc}	306.6±39.48 ^{ab}	1442.6±135.95 ^{abc}	300.04±38.79 ^{ab}	1136±122.46 ^{bc}
Jy	11.15±1.64 ^{ab}	282.03±14.82 ^{ab}	1615.4±51.39 ^{ac}	270.88±14.66 ^{ab}	1333.37±46.29 ^{ac}
Yh	8.81±1.30 ^b	254.2±11.80 ^{ab}	1525.34±40.62 ^{bc}	245.39±11.59 ^{ab}	1271.14±36.59 ^{bc}
Yj	4.00±1.39 ^c	279.74±12.61 ^{ab}	1512.86±43.43 ^{bc}	275.74±12.39 ^a	1233.12±39.12 ^{bc}
Yy	5.92±4.34 ^{abc}	232.6±39.48 ^{abc}	1496.4±135.95 ^{abc}	226.68±38.79 ^{abc}	1263.8±122.46 ^{abc}

注: 1. 列内不同组合进行比较; 2. 不同字母表示差异性显著; 3. 下同

Note: 1. Comparison in different combinations in each column; 2. Different alphabet present significant difference; 3. The same bellow

标记后 17 个月, Hj、Jh 和 Jy 组合获得了较高的体重值。这些说明不同的杂交组合在不同生长阶段生长速度不同。一阶段增重, Hj、Jh 和 Yj 增重较多, 二阶段 Hj、Jh 和 Jy 增重明显。但是一阶段 Jj 组合增重较大, 而二阶段杂交组合增重明显高于纯繁组合的增重速率。

2.2 性别对不同生长阶段的特点

不考虑组合性别对体重的影响 不同生长阶段不同性别体重的差异表现(表 3)。从表 3 可以看出, PIT 标记时, 雌性和雄性之间体重没有差异, 标记后 5 个月雌性生长速度明显高于雄性, 标记后 17 个月雌性生长速度高于雄性 300 g。这说明早期性别鉴定可以提高鲤的养殖效益。一阶段和二阶段增重雌性鲤均高于雄性鲤。

不同生长阶段鲤体重的性别差异 经卡方检验, 每个组合雌雄性别符合 1 : 1 比例, 而对不同生

长阶段各组合不同性别的体重分析(表 4)。从表 4 可以看出, PIT 标记时, 只有 Hh 组合, 雌性和雄性之间体重存在差异, 标记后 5 个月组合 Hj、Jh 和 Jy 雌性生长速度明显高于雄性, 标记后 17 个月除 Yy 组合外, 雌性的体重均高于雄性。这说明不同的组合雌性生长速度高于雄性的时间是不一致的, 可根据实际情况, 选择合适的组合。

组合和性别对不同阶段的体重绝对值和增重值的影响 完全双列杂交 F1 各个组合在不同阶段的体重绝对值和增重值更为直观的变化情况(图 1a)。从图中可以看出, 3 个组合(Hj、Jh 和 Jy)在二阶段增重和 PIT 标记 17 个月时增重比较明显。在体重进行性别分类时, 发现雌鱼同样在这 2 个点的增重较为明显。为了抛开性别的影响, 在所有组合的雌鱼做了不同阶段以及增重的变化曲线(图 2)。从图中可以明显看出, 3 个组合(Hj、Jh 和 Jy)的增重相对较大。

表 3 不同生长阶段鲤体重的性别差异
Tab. 3 Sex difference of different growth stage about common carp body weight

性别 Sex	PIT 标记时 PIT tagging	标记后 5 个月 5 months after PIT tagging	标记后 17 个月 17 months after PIT tagging	一阶段增重 Body gain in first stage	二阶段增重 Body gain in second stage
雌性 Female	10.64±0.78	283.23±6.73 ^a	1699.83±20.50 ^a	272.58±6.64 ^a	1416.61±18.43 ^a
雄性 Male	11.26±0.77	249.51±6.61 ^b	1391.77±20.16 ^b	238.25±6.52 ^b	1142.25±18.12 ^b

表 4 不同组合不同生长阶段鲤体重的性别差异
Tab. 4 Sex difference of different growth stage about different combinations in common carp body weight

组合 Combination	性别 Sex	PIT 标记时 PIT tagging	标记后 5 个月 5 months after PIT tagging	标记后 17 个月 17 months after PIT tagging	一阶段增重 Body gain in first stage	二阶段增重 Body gain in second stage
Hh	雌性 Female	6.48±3.17 ^b	222.33±28.80	1570.44±86.26 ^a	215.86±28.17	1348.11±77.75
Hh	雄性 Male	25.85±3.36 ^a	171±30.55	1328.13±91.50 ^b	145.15±29.88	1157.13±82.47
Hj	雌性 Female	9.39±2.31	321.12±20.96 ^a	1843.88±62.77 ^a	311.72±20.50 ^a	1522.76±56.57 ^a
Hj	雄性 Male	11.81±2.18	253±19.82 ^b	1539.32±59.37 ^b	241.20±19.39 ^b	1286.32±53.51 ^b
Hy	雌性 Female	11.99±1.47	259.43±13.33	1527.77±39.93 ^a	247.44±13.04	1263.14±35.99 ^a
Hy	雄性 Male	14.77±1.52	241.33±13.84	1377.08±41.44 ^b	226.56±13.53	1135.74±37.35 ^b
Jh	雌性 Female	15.23±1.63	305.47±14.82 ^a	1789.74±44.38 ^a	290.24±14.50 ^a	1484.26±40.00 ^a
Jh	雄性 Male	13.8±1.63	259.5±14.82 ^b	1428.15±44.38 ^b	245.7±14.50 ^b	1168.65±40.00 ^b
Jj	雌性 Female	18.17±0.17	383.5±61.10	1867.5±182.99 ^a	383.5±59.77	1484±164.94 ^a
Jj	雄性 Male	10.93±5.49	255.33±49.88	1159.33±149.41 ^b	244.4±48.80	904±134.67 ^b
Jy	雌性 Female	11.79±2.03	307.82±18.42 ^a	1767.68±55.17 ^a	296.03±18.02 ^a	1459.86±49.73 ^a
Jy	雄性 Male	10.06±2.64	238.38±23.96 ^b	1357.69±71.78 ^b	228.32±23.44 ^b	1119.31±64.69 ^b
Yh	雌性 Female	8.96±2.03	275.73±18.42	1732.36±55.17 ^a	266.76±18.02	1456.64±49.73 ^a
Yh	雄性 Male	8.70±1.63	240.26±14.82	1391.38±44.38 ^b	231.56±14.50	1151.12±40.00 ^b
Yj	雌性 Female	5.46±1.98	267.26±18.02	1721.09±53.96 ^a	261.8±17.62	1453.83±48.64 ^a
Yj	雄性 Male	2.7±1.86	290.77±16.94	1328.65±50.75 ^b	288.07±16.58	1037.88±45.74 ^b
Yy	雌性 Female	9.9±6.72	252±61.10	1735.5±182.99	242.1±59.77	1483.5±164.94
Yy	雄性 Male	3.27±5.49	219.67±49.88	1337±149.41	216.4±48.80	1117.33±134.67

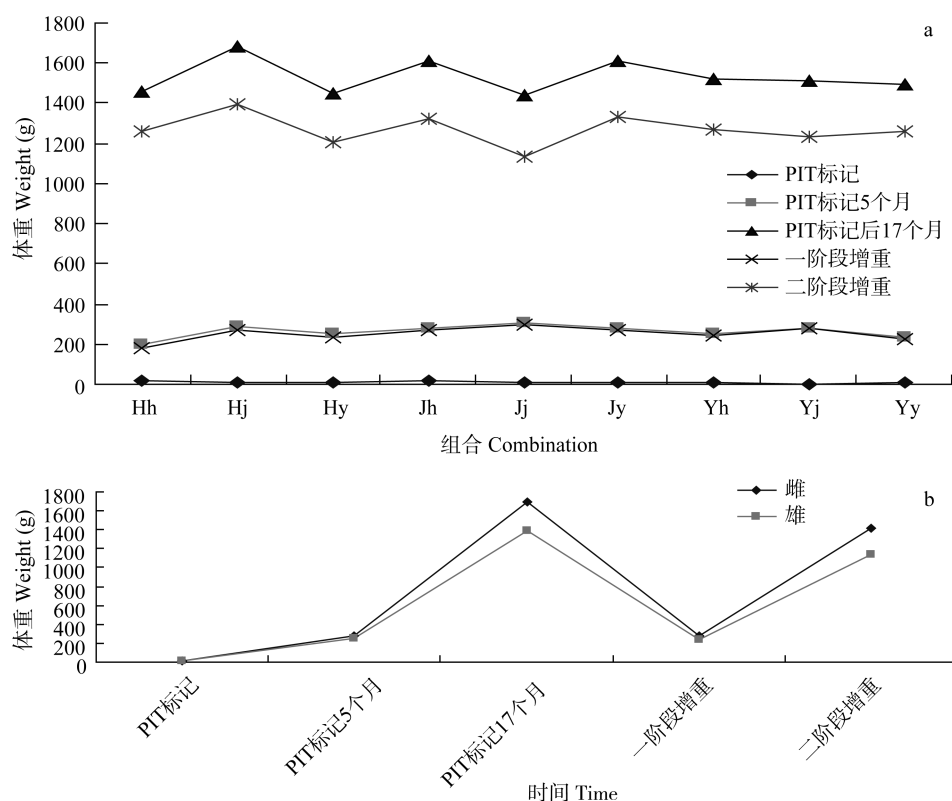


图 1 完全双列杂交 F1 各个组合和不同性别在不同阶段的体重绝对值和增重值变化曲线

Fig. 1 Curves for body weight, weight gain, sex specialized body weight in different combinations and sex for full diallel cross

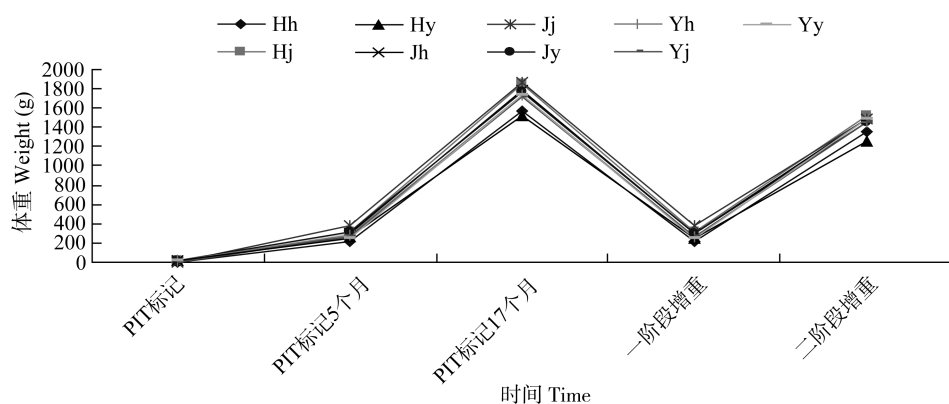


图 2 所有组合的雌鱼不同阶段体重以及增重的变化曲线

Fig. 2 Curves for body weight, weight gain in different combinations for female

2.3 协方差分析

协方差分析可以对试验进行统计控制, 其中最为常见的是初始重对体重的影响^[14], 通过协方差的方法可进行体重校正, 然后进行试验结果分析。在考虑 PIT 标记、PIT 标记 5 个月、PIT 标记 17 个月 3 个阶段, 包括体重、体长、体高和体厚生长指标共 11 个作自变量, PIT 标记 17 个月时体重作为依变量, 进行多元逐步回归分析, 获得的回归模型如下:

$$\hat{y} = -2574.83 + 5.1X_1 + 13.62X_2 + 11.79X_3 + 0.57X_4 - 3.04X_5,$$

其中, X_1 : PIT 标记 17 个月后的体长, X_2 : PIT 标记 17 个月后的体厚, X_3 : PIT 标记 17 个月后的体高, X_4 : PIT 标记 5 个月后的体重, X_5 : PIT 标记 5 个月的体高。等式中发现 5 个自变量。将回归模型中的各个自变量作为协变量, 对 PIT 标记 17 个月时的体重做协方差分析(表 5、图 3)。从表 5 中可以看出, 不同

协方差分量, 同一组合 PIT 标记 17 个月时的体重的最小二乘估计值不同, 同一个协方差分量, 9 个组合中极值估计值出现的组合也不同, 这些说明选取合适的协方差分量对组合的选择和育种的结果有影响。从图 3 可以看出, 不同的协方差分量, 得到的各个组合间最小二乘估计值的变化情况不同, 尤其是

Yy 组合标记 17 个月后的体长做协方差分量的时候, 结果最为明显。

不同协方差分量, 对性别最小二乘估计值的影响(表 6、图 4)。从表 6 中可以看出, 除 PIT 标记 17 个月后的体厚作为协方差分量时, 性别之间没有差异, 其余均是雌鱼体重显著高于雄鱼。从图 4 中可

表 5 在不同协方差分量条件下 9 个组合标记后 17 个月体重的最小二乘估计值
Tab. 5 Lsmeans of 17 months' body weight after PIT sign in different covariance parameters for different combinations

组合 Combination	标记 17 个月 后的体长 17 months' body length after PIT tagging	PIT 标记 17 个月 后的体厚 17 months' body thick- ness after PIT tagging	PIT 标记 17 个月 后的体高 17 months' body height after PIT tagging	PIT 标记 5 个月 后的体重 5 months' body weight after PIT tagging	PIT 标记 5 个月 的体高 5 months' body height after PIT tagging
Hh	1532.29±33.97 ^{bc}	1528.2±38.87 ^{bc}	1506.92±38.29 ^{ab}	1566.32±66.13 ^{abc}	1508.44±70.56 ^{abc}
Hj	1553.68±23.58 ^{bc}	1612.46±26.76 ^{ab}	1558.2±26.61 ^{ab}	1652.25±44.90 ^a	1662.56±48.26 ^a
Hy	1510.02±15.62 ^c	1515.58±17.90 ^c	1529.08±17.71 ^b	1477.39±29.97 ^c	1467.01±32.18 ^c
Jh	1521.32±17.13 ^c	1623.78±19.40 ^a	1586.43±19.14 ^a	1582.39±32.70 ^{ab}	1604.5±35.04 ^{ab}
Jj	1475.59±62.53 ^{bc}	1456.84±71.53 ^c	1534.45±70.61 ^{ab}	1377.02±120.36 ^{bc}	1414.53±129.26 ^{abc}
Jy	1602.53±23.63 ^{ab}	1517.84±27.23 ^c	1557.1±26.73 ^{ab}	1589.59±45.50 ^{ab}	1606.69±48.84 ^{ab}
Yh	1518.05±18.68 ^c	1505.37±21.38 ^c	1544.42±21.09 ^{ab}	1544.58±35.96 ^{abc}	1523.11±38.60 ^{abc}
Yj	1616.82±20.18 ^a	1502.14±22.85 ^c	1499.04±22.54 ^b	1490.76±38.46 ^{bc}	1501.85±41.30 ^{bc}
Yy	1550.64±62.54 ^{abc}	1535.1±71.54 ^{abc}	1523.77±70.55 ^{ab}	1550.59±120.31 ^{abc}	1515.12±129.21 ^{abc}

表 6 在不同协方差分量条件下雌雄鱼标记后 17 个月体重的最小二乘估计值
Tab. 6 Lsmeans of 17 months' body weight after PIT sign in different covariance parameters for different sex

性别 Sex	标记 17 个月 后的体长 17 months' body length after PIT tagging	PIT 标记 17 个月 后的体厚 17 months' body thick- ness after PIT tagging	PIT 标记 17 个月 后的体高 17 months' body height after PIT tagging	PIT 标记 5 个月 后的体重 5 months' body weight after PIT tagging	PIT 标记 5 个月 的体高 5 months' body height after PIT tagging
雌性 Female	1599.5±10.71 ^a	1574.52±14.16	1622.98±10.93 ^a	1675.98±18.43 ^a	1692.51±19.37 ^a
雄性 Male	1488.73±10.51 ^b	1538.98±13.87	1466.04±10.73 ^b	1414.82±18.12 ^b	1398.84±19.04 ^b

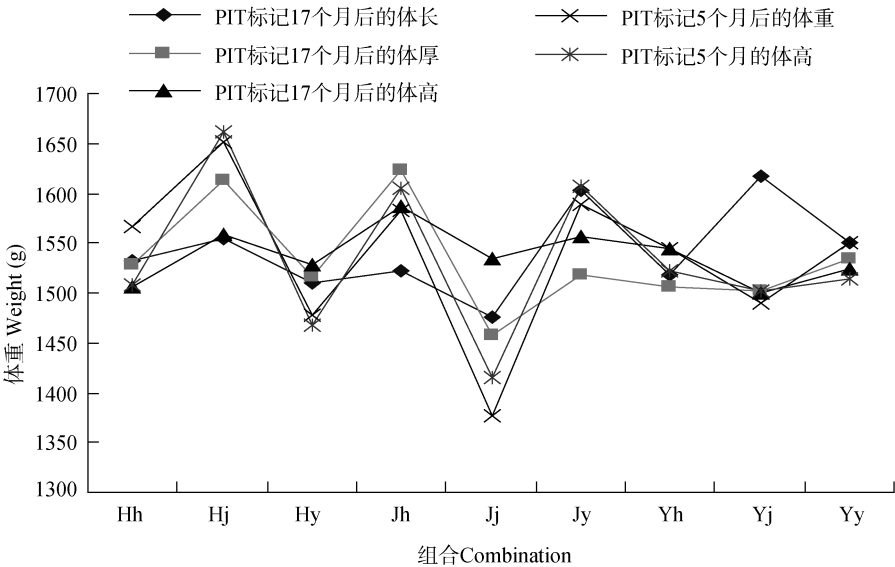


图 3 在不同协方差分量条件下 9 个组合标记后 17 个月体重的最小二乘估计值变化曲线
Fig. 3 Curves for Lsmeans of 17 months' body weight after PIT sign in different covariance parameters for different combinations

以看出, 雌雄鱼 PIT 标记 17 个月后体重的最小二乘估计值差异的变化梯度是: PIT 标记 5 个月的体高 > PIT 标记 5 个月后的体重 > PIT 标记 17 个月后的体高 > PIT 标记 17 个月后的体长 > PIT 标记 17 个月后的体厚。

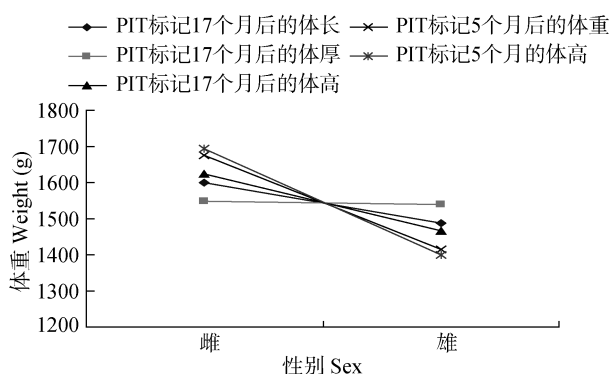


图 4 在不同协方差分量条件下不同性别标记后 17 个月体重的最小二乘估计值变化曲线

Fig. 4 Lsmeans of 17 months' body weight after PIT sign in different covariance parameters for different sex

3 讨论

3.1 完全双列杂交 F1 各个组合生长发育

杂交后代特征的检测是进行杂交育种的必要步骤, 因此从不同的方法和层次确定杂交后代的特征越来越受到研究人员的关注^[15-17]。在鲤上, 苏胜彦等^[4]对 3 个鲤品种杂交后代 PIT 标记时和 PIT 标记后 5 个月的生长性状进行了多元逐步回归和灰色关联, 确定了影响 PIT 标记 5 个月时的影响因素, 同时做了方差组分割, 结果表明性别和初始体重的互作效应明显。本文则通过完全双列杂交 F1 不同组合、不同生长阶段(已获取了 PIT 标记后 17 个月的生长性状数据)的体重变化情况探讨下一步育种可利用的遗传信息。结果显示: 标记后 5 个月, Jj 纯繁组合体重较高, Hh 组合体重较低, 这说明经过一段时间的生长, 各个组合表现出的生长情况出现了差异。Jj 纯繁组合体重较高, 说明这一阶段建鲤具有较高的生长优势。标记后 17 个月, Hj、Jh 和 Jy 组合获得了较高等体重值。这些说明建鲤在与黄河鲤、黑龙江野鲤的杂交后代生长速度较快, 是杂种优势的表现。这些不同组合在不同阶段表现不同可能与性状相关基因的差异表达有关^[18, 19]。

而对于 Hj、Jh 和 Jy 组合在标记后 5 个月的生长表现, 本文通过分析这一阶段的增重进行描述: Hj、Jh 和 Yj 增重较多, 这就说明这些组合在标记后

5 个月已经表现出了杂种优势。对于标记后 17 个月, 也就是第二次增重的研究发现: 二阶段 Hj、Jh 和 Jy 增重明显。从以上分析可以看出, Hj 和 Jh 组合在 2 个生长阶段都表现了较高的生长优势。而 Yj 和 Jy 在不同生长阶段表现不同。但从总体上看, 标记后 17 个月, 也就是起捕时, 杂交种生长速度高于纯繁种。

3.2 性别在鲤体重变化过程中的作用

性别与生长发育阶段的关系一直都是研究的关注点^[17, 20, 21]。其中, Rahman, *et al.*^[21]分析了海胆不同杂交组合(也考虑到了正反交)的生长差异和性腺的发育, 但是他们没有将不同的发育阶段考虑在内。本文研究发现 PIT 标记时, 雌性和雄性之间体重没有差异, 标记后 5 个月雌性生长速度明显高于雄性, 标记后 17 个月雌性生长速度高于雄性 300 g。这说明早期选择雌鱼养殖可以提高鲤的养殖效益。

PIT 标记时, 只有 Hh 组合雌性和雄性之间体重存在差异, 标记后 5 个月组合 Hj、Jh 和 Jy 雌性生长速度明显高于雄性, 标记后 17 个月除 Yy 组合外, 雌性生长速度均高于雄性。这说明性别引起的体重差异, 不同组合表现的时间不同。为了更加客观的了解组合和性别对鲤不同阶段生长性能的影响, 本文对 2 个生长时期的增重进行了分析。在一阶段和二阶段增重雌性均高于雄性鲤, 一阶段 Hj、Jh 和 Jy 雌雄增重差异明显, 二阶段除 Hh 和 Yy 外, 雌雄之间增重差异显著。这说明杂种鲤在生长早期表现出更多的性别增重差异。Su, *et al.*^[22]研究也表明, 鲤不同品种、不同时期的母本效应不同。本文与其不同组合不同时期性别影响不同的结果一致。

3.3 协方差分量

协方差分析可以对试验进行统计控制^[23], 这样就排除了在 PIT 标记 17 个月进行选择时, 由前期体重差异造成的影响。因此, 我们对除 PIT 标记 17 个月时体重外的 3 个阶段的 11 个指标进行了多元逐步回归分析, 从而筛选协方差分量。结果发现不同协方差分量, 同一组合 PIT 标记 17 个月时的体重的最小二乘估计值不同, 这些说明选取合适的协方差分量对组合的选择和育种的结果不完全一致。更为重要的一个发现是 PIT 标记 17 个月后的体厚作为协方差分量时, 性别之间没有差异。这是本文分析的所有关于性别差异中, 唯一一个体重的最小二乘估计值差异不显著的一个指标, 这也充分说明如果剖去 PIT 标记 17 个月后的体厚的影响, 性别之间没有

差异, 换句话说这个阶段性别之间的体重差异主要由体厚引起。

其实, 对于协方差分量的选择和效应分析, Jensena, *et al.* [23]通过贝叶斯分析改进了传统 Reml 方法, 其不仅可对协方差分量进行估计, 同时可对其效应进行评估, 并用羊的生长性状进行了举例分析, 结果说明协方差分量效应的评估对育种至关重要。同样的 Su, *et al.* [22]对不同阶段仔猪体重、成活率进行了协方差的分析, 发现不同时期、不同品种成活率应作为一个单独性状考虑并进行方差和协方差组分估计, 这与本文中的对协方差要进行模型选择的研究结果类似。

参考文献:

- [1] Bakes J, Gorda S. Genetic improvement of common carp strains using intraspecific hybridization [J]. *Aquaculture*, 1995, **129**(1—4): 183—186
- [2] Linhart O, Gela D, Rodina M, *et al.* Top-crossing with paternal inheritance testing of common carp (*Cyprinus carpio* L.) progeny under two altitude conditions [J]. *Aquaculture*, 2002, **204**(3—4): 481—491
- [3] Lou Y D. Fish Breeding [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. 1999, 40—107 [楼允东. 鱼类育种学. 北京: 中国农业出版社, 1999, 40—107]
- [4] Su S Y, Dong Z J, Qu J Q, *et al.* Grey correlated degree analysis of growth trait of hybrids from 3 common carp varieties and prediction on body weight of offspring from multiple crosses [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, **35**(1): 20—26 [苏胜彦, 董在杰, 曲疆奇, 等. 3 个鲤品种杂交后代生长性状的灰色关联及三元杂交和回交后代的体重预测分析. 水产学报, 2011, **35**(1): 20—26]
- [5] Owens F N, Gill D R. Influences of starting weight and breed on performance of feedlot steers [A]. In: Animal Science Research Report, Oklahoma State University, Stillwater, USA [C]. Animal. 1981, 141—146
- [6] Koknaroglu H, Toker M T, Bozkurt Y. Effect of zeolite and initial weight on feedlot performance of brown Swiss cattle [J]. *Asian Journal of Animal Science*, 2006, **1**(1): 49—54
- [7] Johansson K, Kennedy B W, Quinton M. Prediction of breeding values and dominance effects from mixed models with approximations of the dominance relationship matrix [J]. *Livestock Production Science*, 1993, **34**(3—4): 213—223
- [8] Mucha S, Wolc A, Strabel T. Comparison of methods for estimation of genetic covariance matrix from SNP or pedigree data utilised to predict breeding value [J]. *BMC Proceedings*, 2010, **4**(suppl1): S1—S7
- [9] Rezk M A, Ponzoni R W, Khaw H L, *et al.* Selective breeding for increased body weight in a synthetic breed of Egyptian Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: Response to selection and genetic parameters [J]. *Aquaculture*, 2009, **293**(3—4): 187—194
- [10] Tilki M, Saatci M, Çolak M. Genetic parameters for direct and maternal effects and estimation of breeding values for birth weight in brown Swiss cattle [J]. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 2008, **32**(4): 287—292
- [11] Kizilkaya K, Garrick D J, Fernando R L, *et al.* Use of linear mixed models for genetic evaluation of gestation length and birth weight allowing for heavy-tailed residual effects [J]. *Genetics, Selection, Evolution*, 2010, **42**(1): 26
- [12] Leguizamón S M, Cantet R J. Equivalence of multibreed animal models and hierarchical Bayes analysis for maternally influenced traits [J]. *Genetics, Selection, Evolution*, 2010, **42**(1): 20
- [13] Maxa J, Sharifi A R, Pedersen J, *et al.* Genetic parameters and factors influencing survival to twenty-four hours after birth in Danish meat sheep breeds [J]. *Journal of Animal Science*, 2009, **87**(6): 1888—1895
- [14] Bozkurt Y, Kaya I. Effect of initial weight on feedlot local breed cattle performance in the Mediterranean conditions [J]. *Archiva Zootechnica*, 2008, **11**(1): 54—58
- [15] Pan D B, Chen K C, Zhu X P, *et al.* The morphologic characters of hybrid (*Mauremys mutica*♀×*Cuora trfasciata*♂) and comparison with their parents [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, **33**(4): 620—626 [潘德博, 陈昆慈, 朱新平, 等. 黄喉拟水龟(♀)与三线闭壳龟(♂)杂交后代的形态特征及其与父母本的比较研究. 水生生物学报, 2009, **33**(4): 620—626]
- [16] Lü Z M, Yang A G, Wang Q Y, *et al.* Preliminary study on fish identification of chromosomes in hybrids from cross between *Patinopecten yessoensis* and *Chlamys farreri* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, **34**(4): 709—715 [吕振明, 杨爱国, 王清印, 等. FISH 技术在栉孔扇贝和虾夷扇贝杂交子代染色体识别中的运用初探. 水生生物学报, 2010, **34**(4): 709—715]
- [17] Zhang J S, Xia X J, Chu W Y, *et al.* Gene expression profiles of the muscle tissues of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi* with zebrafish cDNA microarray [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, **33**(1): 46—53 [张建社, 夏新界, 褚武英, 等. 基于异源 cDNA 基因芯片杂交的鳊鱼肌肉组织基因表达谱初步分析. 水生生物学报, 2009, **33**(1): 46—53]
- [18] Li M Z, Zhu L, Li X W, *et al.* Related gene expression profiling of muscle and carcass traits of Landrace and Taihu pigs in different growth stages [J]. *Science in China Series C-life Sciences*, 2008, **38**(8): 729—741 [李明洲, 朱砾, 李学伟, 等. 长白猪和太湖猪不同生长阶段脂肪中肉质和胴体性状相关基因的表达谱分析. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2008, **38**(8): 729—741]
- [19] Liu Y J, Wang Y Z, Shan T Z. Cloning the difference expression of porcine *SOC3* gene at different stages [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2007, **15**(4): 713—714 [刘延杰, 汪以真, 单体中. 猪 *SOC3* 基因克隆及其在不同生长阶段表达差异. 农业生物技术学, 2007, **15**(4): 713—714]
- [20] Li M Z, Li X W, Shuai S R, *et al.* Expression patterns of genes associated with muscle growth and adipose deposition during growth and development of female Tibetan pigs [J].

- Acta Zoologica Sinica*, 2008, **54**(3): 442—452 [李明洲, 李学伟, 帅素容, 等. 雌性藏猪不同生长发育阶段肌肉生长和脂肪沉积相关基因的表达模式. 动物学报, 2008, **54**(3): 442—452]
- [21] Rahman M A, Uehara T, Aslan L M. Comparative viability and growth of hybrids between two sympatric species of sea urchins (*Genus echinometra*) in Okinawa [J]. *Aquaculture*, 2000, **183**(1—2): 45—56
- [22] Su G, Sorensen D, Lund M S. Variance and covariance components for liability of piglet survival during different periods [J]. *Animal*, 2008, **2**(2): 184—189
- [23] Jensen J, Wang C S, Sorensen D A, *et al.* Bayesian inference on variance and covariance components for traits influenced by maternal and direct genetic effects, using the gibbs sampler [J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science*, 1994, **44**(4): 193—201

CHARACTERS OF DIFFERENT GROWTH STAGE ON THE F₁ PROGENY OF 3×3 FULL DIALLEL CROSS IN COMMON CARP (*CYPRINUS CARPIO* L.)

SU Sheng-Yan^{1,2}, DONG Zai-Jie^{1,2,3}, YUAN Xin-Hua^{1,2}, XU Pao^{1,2}, MA Qing-Nan¹, ZHANG Jian-Qiao¹, LIU Wei¹ and MA Liang-Xiao¹

(1. College of Fishery, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China; 2. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China; 3. College of Animal Science and Technology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Jian carp (*Cyprinus carpio* var. *jian*) examined and approved in 1990, was the first approved aquatic specie using integrated genetic breeding technology. Jian carp is a good stock of cultivated fish species which has good growth traits and good disease-resitant performance. Although Jian carp has been disseminated wildly, there still has a great need to enhance fine growth performance through continuous selection and genetic improvement. Huanghe carp is a remarkable local specie of common carp in northern China, which possesses good meat quality, strong cold resistance and high efficiency of food conversion. Heilongjiang carp has high frigid resistance, good quality and growth trait. Specific hybridization is an effective pathway for growth improvement in common carp breeding programs. In most cases, obvious heterosis may be observed in hybrids in growth rate, compared to their parents, suggesting a potential resolution to current problems. Generally, the growth pattern of hybrids and their parental species usually reflect that the hybrids were viable and whether superior performances over the mid parent values occurred or not. Covariance component defined for estimated breeding value play a central role in selection of best model for carp improvement by cross breeding and family selection. To explore the changes of growth traits in different F₁ combination and different growth stage, the article illustrated the growth variation of 3×3 full diallel cross F₁ based on the Jian carp, Huanghe carp and Heilongjiang carp by combination analysis, gender in combination analysis, gender analysis, bodyweight and weight gain in different stage analysis. At this time, the factors which may play an important role in the growth stages were also focused on by covariance analysis. The results showed that significant differences of body weight in different growth stage were found; both within and without considering the combination effect, different gender in the same stage had different growth performance. After 5 month PIT tagging, Jj purebred group had better bodyweight compared to other groups. But, the higher body weight and better body weight gain, which were due to cross, were got and the heterosis were also found. At the same time, 300 g gain for body weight after 17 months by PIT tagging between female and male was found. Whatever for first stage and for the second stage, female had bigger body weight gain than male had. LSmeans of body weight for 17 months' PIT tagged fish in one combination based on the different covariance parameters, while estimated extreme value was observed in different combination for the specialized covariance component. Besides these, female had the higher body weight compared to the male except for the thickness of PIT tagged fish for 17 months as covariance parameter. These illustrated that covariance selection play a key role of in combination selection and breeding program. Further more, thickness of PIT tagged fish for 17 months as covariance component may produce the difference to separate female from the mixed group. Besides these, heterosis researched for specified combination was developed for special stage; sex selection in early stage can improve the economic effects; female had an advantage in body weight gain comparing male, especially in the crossbred combination. So, the economic traits of breeding program require considering the combination, growth period, gender effects and their interactions.

Key words: Common carp; Full diallel cross; Growth traits; Covariance; PIT tagging