

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20241030005

http://www.yykxjz.cn/

曹郡文, 黄智慧, 马爱军, 王新安, 蒋宇航, 刘志峰, 赵海池, 张皓, 胡艳, 徐荣静. 大菱鲂耐高温和生长性状的遗传参数评估. 渔业科学进展, 2025, 46(5): 34–42

CAO J W, HUANG Z H, MA A J, WANG X A, JIANG Y H, LIU Z F, ZHAO H C, ZHANG H, HU Y, XU R J. Evaluation of genetic parameters for heat tolerance and growth traits in turbot (*Scophthalmus maximus*). Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(5): 34–42

大菱鲂耐高温和生长性状的遗传参数评估*

曹郡文^{1,2,3} 黄智慧^{1,3} 马爱军^{1,3①} 王新安^{1,3} 蒋宇航^{1,2,3}
刘志峰^{1,3} 赵海池^{1,3} 张 皓^{1,3} 胡 艳^{1,3} 徐荣静⁴

(1. 海水养殖生物育种与可持续产出全国重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所
中国-东盟海水养殖技术“一带一路”联合实验室(青岛) 青岛市海水鱼类种子工程与生物技术重点实验室
山东 青岛 266071; 2. 中国农业科学院研究生院 北京 100081; 3. 青岛海洋科学技术中心海洋生物学与
生物技术功能实验室 山东 青岛 266237; 4. 烟台开发区天源水产有限公司 山东 烟台 264006)

摘要 近年夏季高温期长,使得培育耐高温良种成为大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)养殖业的迫切需求。为评估大菱鲂耐高温性状遗传参数,本研究对来自 30 个家系的 900 尾大菱鲂进行高温胁迫实验,使用 4 种模型(LAM、CLAM、CTAMI 和 CTAMp)拟合了 2 种耐高温表型(耐热性上限性状 UTT 和二元存活性状 BTS),并采用约束最大似然法(REML)估算方差组分。经分析,大菱鲂耐高温性状遗传力为 0.110~0.208,属中低等遗传力性状。其中,利用线性模型(LAM 和 CLAM)估算的遗传力分别为 0.110±0.074 和 0.155±0.082,利用阈值模型(CTAMI 和 CTAMp)估算的遗传力分别为 0.214±0.072 和 0.208±0.074,表明可以通过遗传选育提高大菱鲂耐高温能力。2 种耐高温表型性状与体重的遗传相关分别为-0.07±0.40 和-0.13±0.33,表型相关分别为-0.04±0.05 和-0.08±0.11,2 种相关均为极低相关。对不同模型估算的育种值(EBVs)进行相关性分析的结果显示,不同模型拟合同种耐温表型时,EBVs 之间的相关系数>0.97,属于高强度正相关,表明使用同种表型定义时,线性或阈值模型对 EBVs 排名影响较小。不同模型估算 EBVs 与不同表型进行相关性分析的结果显示,阈值模型(CTAMI 和 CTAMp)估算的 EBV 与表型 BTS 之间的相关系数高于线性模型(LAM 和 CLAM),说明表型 BTS 比表型 UTT 更适合作为耐温性状。此外,在线性模型中使用 UTT 和 BTS 估算的 EBVs 之间的相关系数<0.50,说明采用 2 种表型定义下估算的大菱鲂耐高温性状的 EBVs 排名不一致,表明大菱鲂耐高温性状使用表型 BTS 和截面阈值动物模型(CLAMI 或 CTAMp)估算大菱鲂耐高温遗传参数更有优势。本研究结果是对大菱鲂耐温性遗传参数研究的补充,为制订冷水鱼类耐高温性状育种规划提供了理论依据。

关键词 大菱鲂; 耐高温性状; 遗传力; 遗传相关

中图分类号 S917.4 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)05-0034-09

* 国家重点研发计划(2022YFD2400403)、财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系专项(CARS-47-G01)、国家自然科学基金(32473134)、国家重点研发计划(2022YFE0203900)和中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2023TD26)共同资助。曹郡文, Email: jwcao2018@163.com

① 通信作者: 马爱军, 研究员, Email: maaj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2024-10-30, 收修改稿日期: 2024-12-07

大菱鲂(*Scophthalmus maximus*), 俗称“多宝鱼”, 隶属菱鲂科(Scophthalmidae)、菱鲂属(*Scophthalmus*), 是全球最具有经济价值的水产养殖鲆鲽品种之一。该物种广泛分布于地中海、黑海和波罗的海(Zhang *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015、2016、2019; Ma *et al.*, 2018)。大菱鲂引种我国 30 多年来, 取得了长足进步, 目前已发展成为我国海水鱼养殖业的重要产业之一。大菱鲂是一种对环境温度有严格要求的冷水性鱼类, 极易受到温度影响(Zhang *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019), 其适宜水温为 13~20 °C, 生长的最低和最高温度范围分别为 7~8 °C 和 21~22 °C(Xu *et al.*, 2015; 马爱军等, 2012), 不适宜的高温会导致其发生应激反应, 造成生长速度缓慢、抗病力差, 甚至出现死亡(Campinho *et al.*, 2004; Larsson *et al.*, 2005; Imsland *et al.*, 2007; Árnason *et al.*, 2009; Huang *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2019)。近年夏季高温期长, 亟需对大菱鲂的耐热性进行遗传改良, 对于促进大菱鲂产业的持续稳定发展具有重要意义。

遗传参数是制订育种规划的前提和基础。因此, 估算改良性状的遗传参数是鱼类育种计划的重要和基本要素(Fu *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Ma *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019)。遗传力和遗传相关性是定量遗传分析中描述数量性状遗传性的主要参数, 其在评估育种价值、预测对选择的响应和确定合理的育种计划中发挥着重要作用(Sun *et al.*, 2015; Ma *et al.*, 2018)。

在大菱鲂耐高温育种中, 通常采用高温耐受性(upper thermal tolerance, UTT)作为耐温性状的评价指标(Johns, 1981; Thomas *et al.*, 2000; Perry *et al.*, 2003, 2005; Encomio *et al.*, 2005; Nakajima *et al.*, 2009; 刘宝锁等, 2011; Pess *et al.*, 2011; 马爱军等, 2012; Zhang *et al.*, 2014)。刘宝锁等(2011)对来自 40 个家系 753 尾大菱鲂个体进行耐高温实验, 采用 2 种线性动物模型拟合的 UTT 进行估算, 表明不考虑全同胞家系效应的模型较为理想, 其遗传力为 0.026 ± 0.034 ; Zhang 等(2014)使用相同方法估算大菱鲂耐高温性状遗传参数, 用线性动物模型拟合 UTT 进行估算, 遗传力为 0.087 ± 0.032 。Ma 等(2018)采用贝叶斯方法, 在考虑母体效应的 2 种动物模型的基础上, 估算 UTT 的遗传力分别为 0.111 ± 0.080 和 0.075 ± 0.026 。耐高温性状被认为是一种阈值性状, Wang 等(2019)采用 3 种模型拟合了 2 种阈值性状(测试期性状和测试日性状)估算遗传力分别为 0.2479 ± 0.1083 、 0.2883 ± 0.1612 和 0.1069 ± 0.0452 。然而, 目前大菱鲂耐高温性状的遗传参数评估均是基于单一性状(UTT 或阈值性状)开展, 对于育

种方案制定具有一定的局限性, 因此, 在同一实验群体中开展多种性状遗传参数评估比较, 选择最佳评估策略, 对于耐高温性状选育具有重要的参考意义。

本研究通过室内人工升温的方式对 30 个家系 900 尾大菱鲂开展高温胁迫实验, 将耐高温性状定义为 2 种状态: 连续性状和横截面阈值性状(Wang *et al.*, 2019), 使用 4 种模型(LAM、CLAM、CTAMI 和 CTAMp)拟合 2 种耐高温表型(耐热性上限性状 UTT 和二元存活性状 BTS), 并用约束最大似然法(REML)估算方差组分, 通过软件 ASReml-R 4.3 估算大菱鲂耐高温和生长性状的遗传力, 并进行耐温性状和生长性状的遗传相关性分析, 以期制订大菱鲂耐高温选育规划提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

大菱鲂亲本来自山东烟台天源水产有限公司, 选同一时期性腺成熟且健康鱼繁殖家系后代。2023 年 3—6 月期间, 成功构建 30 个家系。各家系在单独育苗池进行培育, 后转入养殖池分池饲养, 并对养殖池标记家系编号, 当家系平均体重达到 (25.59 ± 7.08) g 后用于耐高温胁迫实验。

1.2 耐高温胁迫实验

2024 年 2 月, 从 30 个家系中挑选规格均一的大菱鲂 $[(25.59 \pm 7.08)$ g], 保证每个家系尾数在 25 尾以上, 共挑选 900 尾个体开展耐高温胁迫实验。实验前, 采用本团队自主研发的大菱鲂识别跟踪技术, 进行个体识别, 然后将 900 尾大菱鲂混养在 3 个养殖池中。每个池子养殖水体体积为 20 m^3 , 在温度 (14.0 ± 0.5) °C、盐度 30.0 ± 0.5 条件下暂养 10 d, 期间每日投喂 2 次(08:00 和 16:00), 喂食 30 min 后清理残饵和粪便。高温胁迫实验升温方法: 从正常水温 (14.0 ± 0.5) °C 按每 3 h 增加 1 °C 的速度升高至 20 °C, 再按照每 12 h 增加 1 °C 升高至 25 °C, 最后按照每 24 h 增加 1 °C 升高至 28 °C, 并维持 28 °C 直至实验结束。当达到 80% 的个体被记录失去活动能力, 停止实验。根据搅动水 10 s 时测试鱼的反应来确定失去活动能力的时间。实验共持续 144 h, 在实验过程中, 每隔 1 h 观察鱼的活动情况, 及时清除出现失去活动能力的个体, 通过识别系统记录该个体家系号、死亡时间、死亡温度以及生长指标(体重 BW 和体长 BL)。实验期间正常投饵, 直至不再摄食, 早晚吸污换水各一次。

1.3 性状定义

本研究采用以下 2 种类型作为大菱鲂耐温性状的定义:

耐热性上限性状(upper thermal tolerance, UTT):
耐温性计算公式(Perry *et al.*, 2005):

$$UTT = \sum_{i=1}^k (T_i - T_0) \quad (1)$$

式中, i 为小时数, T_i 为在第 i 小时的温度, T_0 为实验初始温度(16 °C), k 为鱼体存活的小时数。

二元存活性状(binary test survival, BTS): 每条实验鱼在耐温胁迫实验中的失活记为 0, 存活记为 1 (Wang *et al.*, 2019)。

1.4 数据处理

1.4.1 表型数据统计 使用Excel软件对每条大菱鲂的存活时间、存活状态、体长、体重、家系信息以及系统编号等描述性统计数据整理汇总。利用Origin 2021 软件计算描述性统计数据, 包含各测试性状的平均值、标准差、最大值、最小值和变异系数等, 并分析和检验家系间差异显著性及个体水平数据是否近似正态分布。

1.4.2 统计模型 线性动物模型(linear animal model, LAM):

$$y_{ij} = \mu + f_i + a_j + e_{ij} \quad (2)$$

模型 LAM 用于拟合表型耐温性(UTT)、体重(BW)和全长(BL)。式中, y_{ij} 代表表型观测值; μ 为总体均值; f_i 代表全同胞组家系效应, 包括养殖系统; a_j 代表第 j 个体的加性遗传效应; e_{ij} 代表残差。

截面线性动物模型(Cross-sectional linear animal model, CLAM)

$$y_{ij} = \mu + f_i + a_j + e_{ij} \quad (3)$$

模型 CLAM 用于拟合表型 BTS。式中, y_{ij} 代表第 j 条鱼在固定效应为 i 时的死亡存活状态, 0 代表失活, 1 代表存活; 其他参数定义同模型 LAM。

截面阈值动物模型(cross-sectional threshold (logit) animal model, CTAMI)

$$\Pr(y_{ij} = 1) = \frac{\exp(\mu + f_i + a_j)}{1 + \exp(\mu + f_i + a_j)} \quad (4)$$

模型 CLAMI 用于拟合表型 BTS。式中, y_{ij} 代表第 j 条鱼在固定效应为 i 时的死亡存活状态, 0 代表失活, 1 代表存活; 其他参数定义同模型 LAM。

截面阈值动物模型(cross-sectional threshold (pobit) animal model, CTAMP)

$$\Pr(y_{ij} = 1) = \Phi(\mu + f_i + a_j) \quad (5)$$

模型 CLAMP 用于拟合表型 BTS。式中, y_{ij} 代表第 j 条鱼在固定效应为 i 时的死亡存活状态, 0 代表失活, 1 代表存活; $\Phi(\cdot)$ 表示累计标准正态分布函数; 其他参数定义同模型 LAM。

1.4.3 遗传参数评估 本研究采用 ASREML-R 4.3.2 软件估算耐高温性状的遗传参数, 表型方差由加性遗传方差和残差方差组成, 计算公式:

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2 \quad (6)$$

遗传力的计算公式:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} \quad (7)$$

式中, h^2 是耐高温性状或生长性状遗传力, σ_p^2 是表型方差, σ_a^2 是加性遗传方差, σ_e^2 是残差方差(在 CTAMI 中, 残差假定为 $\pi^2/3$)。

耐高温性状的这 2 个表型 UTT 与 BTS 分别与全长和体重构建两性状线性动物模型和阈值模型与连续性性状线性动物模型进行估算两两性状之间的遗传相关和表型相关。遗传相关和表型相关的计算公式:

$$r_{a(i,j)} = \frac{\delta_{a(i,j)}}{\delta_{ai} \delta_{aj}} \quad (8)$$

式中, $r_{a(i,j)}$ 是遗传相关或表型相关系数, $\delta_{a(i,j)}$ 是性状 i 和 j 的表型值之间的表型和遗传方差, δ_{ai} 和 δ_{aj} 分别是性状 i 和性状 j 的表型方差和遗传方差。

1.4.4 模型比较 鉴于本研究使用了 4 种模型(LAM、CLAM、CTAMI 和 CTAMP)进行拟合 2 种耐高温表型(UTT 和 BTS), 所以无法对不同模型直接使用遗传力或拟合统计值进行比较(Nielsen *et al.*, 2010; Bangera *et al.*, 2014)。在本研究中, 为比较这 4 种不同模型预测选择准确性的能力, 使用基于全同胞家系估计育种值(estimated breeding value, EBVs)之间的相关性进行确定。全同胞家系 EBV 的计算公式:

$$EBV = 1/2(u_s + u_d) \quad (9)$$

式中, u_s 和 u_d 分别代表父母本的 EBV。并计算 4 种不同模型间的全同胞家系 EBV 之间的 Pearson 相关系数和 Spearman 相关系数来确定不同模型遗传预测的统一性。

2 结果

2.1 大菱鲂耐高温性状和生长性状的描述性统计

2.1.1 家系水平描述性统计 大菱鲂 30 个家系 UTT、体重和体长的平均值如图 1 所示。通过 Kruskal-Wallis 检验, UTT 家系间存在显著性差异 ($P < 0.05$)。各家系 3 个性状的平均值、标准差及变异系

数见表 1。

2.1.2 个体水平描述性统计及正态分布拟合 大菱鲆 UTT、BW 和 BL 的平均值、标准差和变异系数等个体描述性统计结果见表 2。耐高温性状指标 UTT 有较大的变异系数,说明大菱鲆的个体之间耐温能力有较大差异,耐高温性状具有改良潜力。

大菱鲆个体水平 UTT、BW、BL 数据分别拟合正态分布如图 2 所示, UTT 的拟合度(R^2)为 0.899,其他 2 个生长性状数据的拟合度均>0.95,方差分析表明数据近似正态分布,具有统计学意义($P<0.05$)。

表 1 大菱鲆耐高温性状和生长性状家系水平的描述性统计			
Tab.1 Descriptive statistics of temperature tolerance and growth traits of turbot at family level			
性状 Traits	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV/%
UTT/h	1 184.33~1 461.43	208.39~379.54	15.74~30.51
体重 BW/g	16.85~36.95	3.30~6.01	13~25
体长 BL/cm	10.48~13.58	0.49~0.83	4~7

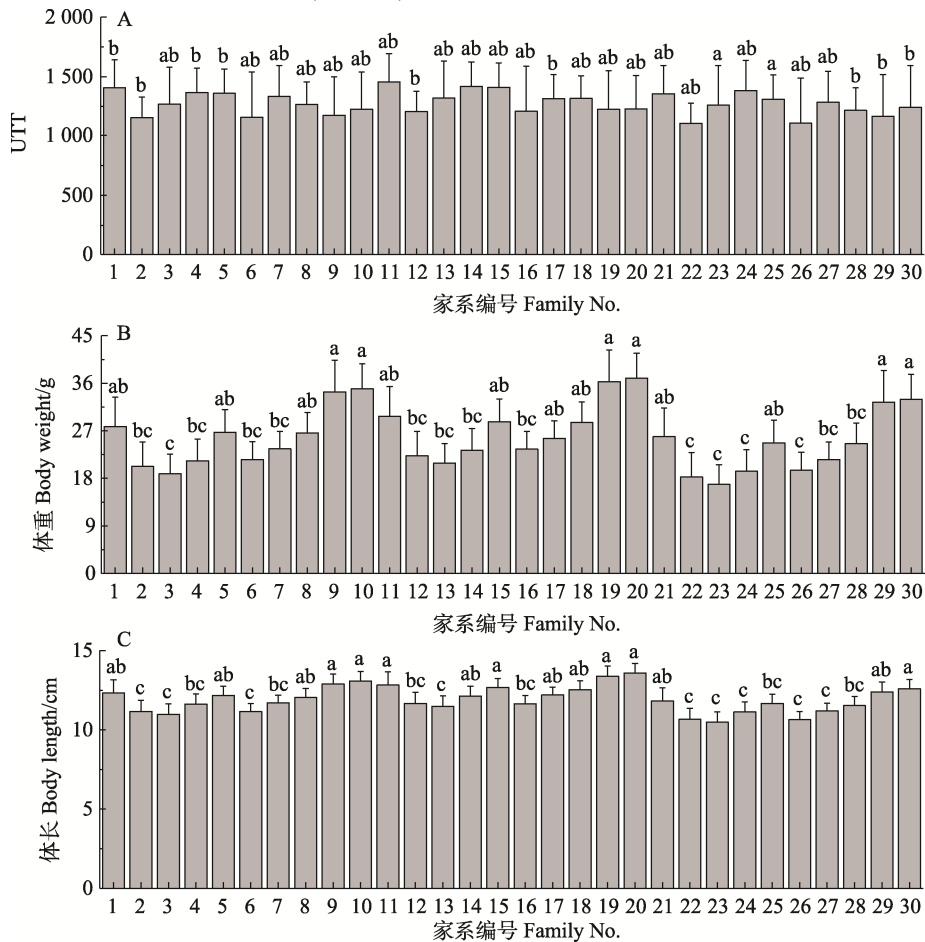


图 1 大菱鲆 UTT(A)、体重(B)和体长(C)家系水平的平均值直方图

Fig.1 Histogram of the mean values of UTT (A), body weight (B) and body length (C) of turbot at the family level

柱子上标有不同字母表示数据之间差异显著($P<0.05$)。

The differnt letters on the column indicate significant difference of the data ($P<0.05$).

表 2 大菱鲆耐高温性状和生长性状个体水平下的描述性统计					
Tab.2 Descriptive statistics of temperature tolerance and growth traits of turbot at the individual level					
性状 Traits	平均值 Mean	最小值 Min	最大值 Max	标准差 SD	变异系数 CV/%
UTT/h	1 303.81	495.00	1 294.00	301.46	23
体重 BW/g	25.60	9.99	50.91	7.08	28
体长 BL/cm	11.91	8.70	11.90	1.0	8

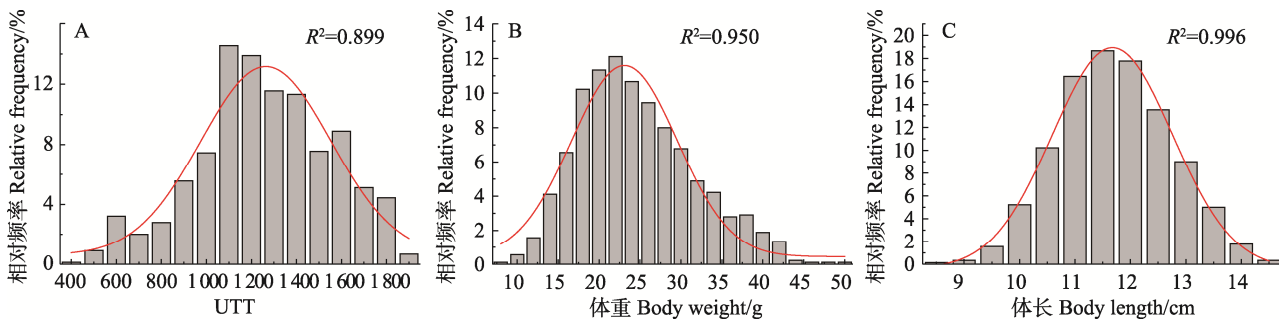


图 2 大菱鲆 UTT(A)、体重(B)和体长(C)个体水平的相对频率分布图
Fig.2 Relative frequency distribution of UTT (A), body weight (B) and body length (C) of turbot at individual level

2.2 大菱鲆耐高温性状和生长性状的遗传参数

通过 LAM、CLAM、CTHRI 和 CTAMp 这 4 种模型拟合 2 种表型的大菱鲆高温胁迫下耐高温性状的遗传力分别为 0.110±0.074、0.155±0.082、0.214±0.072 和 0.208±0.074。生长性状体重的遗传力为 0.432±0.156。大菱鲆耐高温性状的遗传力为中低等遗传力,且体重的遗传力为中等遗传力。从表 3 可以看出,LAM 模型拟合 UTT 表型比其他 3 种模型拟合 BTS 表型都要低。不同性状定义模型估算的遗传力具有一定的差异,并且这 4 种模型获得的遗传力无法直接进行比较。

2.3 耐高温性状的 4 种模型比较

不同模型估算的 EBVs 间的 Pearson 和 Spearman 相关系数结果见表 4,在相同性状(BTS)定义下的不同模型之间的相关系数都很高,在 0.974~0.999 之间。对于表型 UTT 定义下的线性模型与阈值性状定义(BTS)的 3 种模型之间的相关系数均较小,为 0.286~0.477,其中,Spearman 相关系数(0.413~0.477)略高于 Pearson 相关系数(0.286~0.347)。使用阈值模型(CLAM、CTAMI 和 CTAMp)获取的 EBV 相对于线性模型(LAM)获取的 EBV 与 UTT 表型的相关性较高。

表 3 高温胁迫下家系表型数据的方差组分和遗传力(h^2)与标准误(SE)

Tab.3 Variance components and heritability (h^2) and standard error (SE) of family phenotypic data under high temperature stress

模型 Model	表型 Phenotype	加性遗传方差 $\sigma_a^2 \pm SE$	残差组分 $\sigma_e^2 \pm SE$	表型方差 $\sigma_p^2 \pm SE$	遗传力 $h^2 \pm SE$
LAM	UTT	5 980.314±4 226.155	48 142.843±3 563.724	54 123.157±7 789.879	0.110±0.074**
	BW	10.834±4.959	14.270±2.664	25.104±7.623	0.432±0.156**
CLAM	BTS	0.025±0.014	0.138±0.010	0.163±0.024	0.155±0.082**
CTAMI	BTS	0.272±0.138	1	1.272±0.138	0.214±0.072**
CTAMp	BTS	0.263±0.118	1	1.263±0.118	0.208±0.074**

注: **表示结果达到极显著水平($P<0.01$),下同。
Note: ** indicates that the result reaches a highly significant level ($P<0.01$), the same below.

表 4 大菱鲆高温胁迫下 4 种模型的个体 EBV 间的 Spearman(对角线下方)和 Pearson(对角线上方)相关系数的显著性
Tab.4 Spearman (below the diagonal) and Pearson (above the diagonal) correlation coefficients between individual EBVs of four models under high temperature stress in turbot

模型 Model	LAM-EBV	CLAM-EBV	CTAMI-EBV	CTAMp-EBV
LAM-EBV	1	0.286	0.347	0.347
CLAM-EBV	0.413	1	0.981**	0.979**
CTAMI-EBV	0.477	0.975**	1	0.999**
CTAMp-EBV	0.474	0.974**	0.999**	1

2.4 大菱鲆耐高温性状与体重的遗传和表型相关性

对高温胁迫下的大菱鲆耐高温性状和体重之间的遗传相关和表型相关进行评估,结果见表 5。2 种表型的耐高温性状与体重遗传相关都呈现极低的负相关,

遗传相关分别为-0.07±0.40 和-0.13±0.33,表型相关也呈现极低的负相关,分别为-0.04±0.05 和-0.08±0.11。其中,UTT 表型相对于 BTS 表型耐高温性状更接近于 0,基本呈现不相关,而 BTS 表型耐高温性状则表现出负相关,这主要跟表型定义和不同模型的选择有关。

表 5 高温胁迫下体重与耐高温性状的 2 种表型之间的遗传和表型相关性

Tab.5 Genetic and phenotypic correlations between body weight and two phenotypes of heat tolerance traits under high temperature stress

相关性 Correlation	UTT	BTS
遗传相关 Genetic correlation	-0.07±0.40	-0.13±0.33
表型相关 Phenotypic correlation	-0.04±0.05	-0.08±0.11

3 讨论

本研究采用 4 种模型(LAM、CLAM、CTAMI 和 CTAMp)拟合了 2 种耐高温表型(耐热性上限性状 UTT 和二元存活性状 BTS), 开展了大菱鲂耐高温遗传参数评估。其中, 采用线性模型(LAM 和 CLAM)估算的遗传力分别为 0.110 ± 0.074 和 0.155 ± 0.082 , 使用阈值模型(CTAMI 和 CTAMp)估算的遗传力分别为 0.214 ± 0.072 和 0.208 ± 0.074 。4 种模型估算出遗传力的差异主要是不同性状的表型定义和分析模型导致(Wang *et al.*, 2019)。其中, UTT 拟合的线性动物模型 LAM 估算出的遗传力低于 BTS 拟合的 3 种模型, 主要归因于 UTT 表型数值呈连续性, 而 BTS 表型数值呈二分态(Wang *et al.*, 2019)。在性状定义类型均为二元存活性状的 3 个模型中, 2 个截面阈值模型评估得到的遗传力明显高于截面线性模型, 此结果与其他研究报道结果一致, 即阈值模型估算的遗传力要高于线性模型(Ødegård *et al.*, 2006、2007; Xiong *et al.*, 2017; Bangera *et al.*, 2014)。线性模型拟合 UTT 估算的耐高温性状遗传力与虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)耐高温性状遗传力存在显著差异(Perry *et al.*, 2005), 推测主要是由于不同物种造成的差异。对于相同物种, 线性动物模型拟合 UTT 表型估算出的遗传力($h^2=0.110 \pm 0.074$)高于其他研究结果(刘宝锁等, 2011; Zhang *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2018), 推测由于不同的样本数量、发育时期、来源群体、统计方法或模型等因素造成种内遗传力差异, 同时本研究采用家系混养的方法开展耐高温胁迫实验, 有效降低了共同环境效应, 从而引起线性模型估算的遗传力偏高。另外, Wang 等(2019)采用阈值模型拟合二元存活性状(测试期性状)估算遗传力为 0.2479 ± 0.1083 , 与本研究中的二元存活表型一致, 遗传力相近(0.214 ± 0.072 和 0.208 ± 0.074)。一般来说, 遗传力大小可分为低等($0.050 \sim 0.150$)、中等($0.200 \sim 0.400$)、高等($0.450 \sim 0.600$)和极高(>0.650) 4 种类型(Xu *et al.*, 2015)。研究结果表明, 大菱鲂耐高温性状遗传力为中低等遗传力, 对于中等遗传力性状具有较大的遗传改良空间, 因此, 对于高温胁迫下的生

存实验, 家系选择是遗传改良的可行方法(Rye *et al.*, 1990; Wang *et al.*, 2010)。上述结果表明, 可以通过遗传选育提高大菱鲂耐高温的能力。

对不同模型估算的育种值(EBVs)进行相关性分析, 不同模型拟合同种耐温表型时, EBVs 之间的相关系数 > 0.97 , 属于高强度正相关, 表明使用同种表型定义时, 线性或阈值模型对 EBVs 排名影响很小(Li *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2019; 瞿诗雨等, 2024)。对不同模型估算 EBVs 与不同表型进行相关性分析的结果显示, 阈值模型(CTAMI 和 CTAMp)估算的 EBV 与表型 BTS 之间的相关系数高于线性模型(LAM 和 CLAM), 说明表型 BTS 比表型 UTT 更适合作为耐温性状。此外, 在线性模型中使用 UTT 和 BTS 估算的 EBVs 之间的相关系数 < 0.50 , 说明采用 2 种表型定义下估计的大菱鲂耐高温性状的 EBVs 排名不一致(Gitterle *et al.*, 2006; 瞿诗雨等, 2024), 表明大菱鲂耐高温性状使用表型 BTS 和截面阈值动物模型(CLAMI 或 CTAMp)估算大菱鲂耐高温遗传参数更有优势。

体重作为最重要的经济性状之一, 近几年来已开展大量关于大菱鲂生长性状参数的研究。刘宝锁等(2011)以日龄协变量进行拟合 2 种是否考虑全同胞家系效应的影响模型, 结果显示, 不考虑全同胞家系效应是估算大菱鲂体质量遗传力的较好模型, 估算的遗传力为 0.22。Zhang 等(2014)通过普通动物模型估算大菱鲂体重的遗传力为 0.303。本研究对大菱鲂在高温胁迫下体重遗传力的估算, 使用了线性动物模型(LAM)得到遗传力为 0.432 ± 0.156 , 属于中高等遗传力, 均高于之前大菱鲂生长指标遗传参数的报道(Ma *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2019)。推测导致这一差异主要原因是种内差异和环境效应降低, 关于种内差异可能是不同的亲本或来源。此外, 也包含实验个体总数、个体月龄以及模型选择等差异。

关于相关系数的大小一般情况下可分为 3 种类型: 低等($0.000 \sim 0.400$)、中等($0.450 \sim 0.550$)和高等($0.600 \sim 1.000$)(Xu *et al.*, 2015)。在本研究中, 2 种耐高温表型(UTT 和二元存活性状)与体重之间的遗传相关分别为 -0.07 ± 0.40 和 -0.13 ± 0.33 , 表型相关分别为 -0.04 ± 0.05 和 -0.08 ± 0.11 , 结果表明, 遗传和表型的相关性均为极低的负相关。这一结果与其他关于大菱鲂耐高温的研究报道结论类似, 如 Zhang 等(2014)对大菱鲂耐高温性状和体重之间的相关性研究显示, 遗传和表型相关分别为 -0.044 ± 0.239 和 0.093 ± 0.029 , 均为极低的相关性。Ma 等(2018)使用贝叶斯的方法对大菱鲂耐高温性状和体重之间进行了相关性分析, 遗传

和表型相关分别为 -0.019 ± 0.011 和 0.075 ± 0.026 , 同样也均为极低的相关性。另外, Wang 等(2019)利用 3 种模型得到的体重和耐高温性状之间的 EBV 分析遗传相关性, 均为极低的负相关, 表型为负相关。尽管耐温性的评价指标不同, 但无论采用何种评价指标, 耐热性与体重之间都存在较低的相关性。耐高温性状与体重之间的负遗传相关性可能会导致遗传增益的抵消, 因此, 在育种计划中不易培育出既提高体重又耐受高温的个体或群体。鉴于 2 个性状之间的极低负遗传相关性, 实现同时改良的育种方案需要更深层次的研究。

4 结论

本研究使用构建的 30 个 F_1 全同胞家系共 900 尾大菱鲆幼鱼, 开展大菱鲆耐高温性状和生长性状的遗传参数评估。通过 4 种模型(LAM、CLAM、CTAMI 和 CTAMp)拟合的 UTT 和 BTS 两种耐高温表型的遗传力值可被定义为中等和低水平的遗传力, 体重遗传力为高等遗传力, 表明通过家系选择是高温胁迫下生存遗传改良的可行方法, 能获得较好的遗传进展。另外, 耐高温性状和体重的遗传相关、和表型的相关均为极低的负相关, 因此, 在育种计划中不易培育出既提高体重又耐受高温的个体或群体。在制定育种方案时, 可先选育出耐高温品系再与速生品系进行杂交, 得到耐高温速生新品种。本研究结果为制订冷水鱼类耐高温性状育种规划提供了理论依据。

参 考 文 献

- ÄRNASON T, BJÖRNSSON B, STEINARSSON A, *et al.* Effects of temperature and body weight on growth rate and feed conversion ratio in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 2009, 295(3/4): 218–225
- BANGERA R, ØDEGÅRD J, MIKKELSEN H, *et al.* Genetic analysis of francisellosis field outbreak in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) using an ordinal threshold model. *Aquaculture*, 2014, 420: S50–S56
- CAMPINHO M A, MOUTOU K A, POWER D M. Temperature sensitivity of skeletal ontogeny in *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65(4): 1003–1025
- ENCOMIO V, CHU F. Seasonal variation of heat shock protein 70 in eastern oysters (*Crassostrea virginica*) infected with *Perkinsus marinus* (Dermo). *Journal of Shellfish Research*, 2005, 24(1): 167–175
- FU J J, SHEN Y B, XU X Y, *et al.* Genetic parameter estimates and genotype by environment interaction analyses for early growth traits in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). *Aquaculture International*, 2015, 23(6): 1427–1441
- GITTERLE T, ØDEGÅRD J, GJERDE B, *et al.* Genetic parameters and accuracy of selection for resistance to white spot syndrome virus (WSSV) in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* using different statistical models. *Aquaculture*, 2006, 251(2/3/4): 210–218
- HU Y R, LI Y Z, LI Z M, *et al.* Novel insights into the selective breeding for disease resistance to vibriosis by using natural outbreak survival data in Chinese tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*). *Aquaculture*, 2020, 529: 735670
- HUANG Z H, MA A J, WANG X N, *et al.* The interaction of temperature, salinity and body weight on growth rate and feed conversion rate in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 2014, 432: 237–242
- IMSLAND A K, SCHRAM E, ROTH B, *et al.* Improving growth in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* Rafinesque) by rearing fish in switched temperature regimes. *Aquaculture International*, 2007, 15(5): 403–407
- JOHNS D M. Physiological studies on cancer irroratus larvae. I. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size. *Marine Ecology Progress Series*, 1981, 5: 75–83
- LARSSON S, BERGLUND I. The effect of temperature on the energetic growth efficiency of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) from four Swedish populations. *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30(1): 29–36
- LI Y Z, WANG L, YANG Y M, *et al.* Genetic analysis of disease resistance to *Vibrio harveyi* by challenge test in Chinese tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*). *Aquaculture*, 2019, 503: 430–435
- LIU B S, ZHANG T S, KONG J, *et al.* Estimation of genetic parameters for growth and upper thermal tolerance traits in turbot *Scophthalmus maximus*. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(11): 1601–1606 [刘宝锁, 张天时, 孔杰, 等. 大菱鲆生长和耐高温性状的遗传参数估计. *水产学报*, 2011, 35(11): 1601–1606]
- LIU F, LI Y Z, WANG X X, *et al.* Estimation of genetic parameters for disease-resistance traits in *Cynoglossus semilaevis* (Günther, 1873). *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, 32(4): 643–651
- MA A J, HUANG Z H, WANG X A, *et al.* The selective breeding of thermal tolerance family and appraisal of performance in turbot *Scophthalmus maximus*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(4): 797–804 [马爱军, 黄智慧, 王新安, 等. 大菱鲆耐高温品系选育及耐温性能评估. *海洋与湖沼*, 2012, 43(4): 797–804]
- MA A J, WANG X A, HUANG Z H, *et al.* Estimation of genetic parameters for upper thermal tolerance and growth-related traits in turbot *Scophthalmus maximus* using the Bayesian method based on Gibbs sampling. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(6): 40–46
- NAKAJIMA M, FUJISAWA K, TANIGUCHI N. Estimation of the mode of inheritance of thermal tolerance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Fisheries Science*, 2009, 75(3): 683–687
- NIELSEN H M, ØDEGÅRD J, OLESEN I, *et al.* Genetic analysis of common carp (*Cyprinus carpio*) strains I: Genetic parameters and heterosis for growth traits and survival. *Aquaculture*, 2010, 304(1/2/3/4): 14–21

- ØDEGÅRD J, OLESEN I, GJERDE B, *et al.* Evaluation of statistical models for genetic analysis of challenge test data on furunculosis resistance in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Prediction of field survival. *Aquaculture*, 2006, 259(1/2/3/4): 116–123
- ØDEGÅRD J, OLESEN I, GJERDE B, *et al.* Evaluation of statistical models for genetic analysis of challenge-test data on ISA resistance in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Prediction of progeny survival. *Aquaculture*, 2007, 266(1/2/3/4): 70–76
- PERRY G M L, FERGUSON M M, DANZMANN R G. Effects of genetic sex and genomic background on epistasis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Genetica*, 2003, 119(1): 35–50
- PERRY G M L, MARTYNIUK C M, FERGUSON M M, *et al.* Genetic parameters for upper thermal tolerance and growth-related traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 2005, 250(1/2): 120–128
- PESS G R, KIFFNEY P M, LIERMANN M C, *et al.* The influences of body size, habitat quality, and competition on the movement and survival of juvenile Coho salmon during the early stages of stream recolonization. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2011, 140(4): 883–897
- QU S Y, LU S, CHEN S L, *et al.* Estimation of genetic parameters of survival against *Vibrio harveyi* in leopard coral grouper (*Plectropomus leopardus*). *Progress in Fishery Sciences*, 2024, 45(4): 15–23 [瞿诗雨, 卢昇, 陈松林, 等. 豹纹鳃棘鲷抗哈维氏弧菌遗传参数分析. *渔业科学进展*, 2024, 45(4): 15–23]
- RYE M, LILLEVIK K M, GJERDE B. Survival in early life of Atlantic salmon and rainbow trout: Estimates of heritabilities and genetic correlations. *Aquaculture*, 1990, 89(3/4): 209–216
- SUN M M, HUANG J H, JIANG S G, *et al.* Estimates of heritability and genetic correlations for growth-related traits in the tiger prawn *Penaeus monodon*. *Aquaculture Research*, 2015, 46(6): 1363–1368
- THOMAS C W, CREAMER B J, HART P R. The effect of temperature on survival, growth, feeding and metabolic activity of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture*, 2000, 185(1/2): 73–84
- WANG X A, MA A J, HUANG Z H, *et al.* Estimation of genetic parameters for upper thermal tolerances and growth-related traits in turbot *Scophthalmus maximus*. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, 37(5): 1736–1745
- WANG X A, MA A J, HUANG Z H, *et al.* Heritability and genetic correlation of survival in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2010, 28(6): 1200–1205
- WANG X A, MA A J, MA D Y. Developmental quantitative genetic analysis of body weights and morphological traits in the turbot, *Scophthalmus maximus*. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(2): 55–62
- WANG X A, MA A J. Comparison of four nonlinear growth models for effective exploration of growth characteristics of turbot *Scophthalmus maximus* fish strain. *African Journal of Biotechnology*, 2016, 15(40): 2251–2258
- XIONG X M, CHEN Y L, LIU L F, *et al.* Estimation of genetic parameters for resistance to *Aeromonas hydrophila* in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*). *Aquaculture*, 2017, 479: 768–773
- XU L Y, WANG W J, KONG J, *et al.* Estimates of heritability and correlation for growth traits of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) under low temperature conditions. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(2): 63–67
- ZHANG T S, KONG J, LIU B S, *et al.* Genetic parameter estimation for juvenile growth and upper thermal tolerance in turbot (*Scophthalmus maximus* Linnaeus). *Acta Oceanologica Sinica*, 2014, 33(8): 106–110

(编辑 冯小花)

Evaluation of Genetic Parameters for Heat Tolerance and Growth Traits in Turbot (*Scophthalmus maximus*)

CAO Junwen^{1,2,3}, HUANG Zhihui^{1,3}, MA Aijun^{1,3①}, WANG Xin'an^{1,3}, JIANG Yuhang^{1,2,3},
LIU Zhifeng^{1,3}, ZHAO Haichi^{1,3}, ZHANG Hao^{1,3}, HU Yan^{1,3}, XU Rongjing⁴

(1. State Key Laboratory of Mariculture Biobreeding and Sustainable Goods; Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; China-ASEAN Belt and Road Joint Laboratory on Mariculture Technology (Qingdao); Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology, Qingdao 266071, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Agriculture Science, Beijing 100081, China; 3. Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China; 4. Yantai Development Zone Tianyuan Aquatic Products Co., Ltd., Yantai 264006, China)

Abstract Turbot (*Scophthalmus maximus*) belongs to the Scophthalmidae family and is one of the

① Corresponding author: MA Aijun, Email: maaj@ysfri.ac.cn

most economically valuable flatfish aquaculture species worldwide. It is widely distributed in the Mediterranean, Black, and Baltic Seas. China has made significant progress in introducing turbot as an aquaculture species over the past 30 years, but key challenges remain in advancing its industrial aquaculture. Because turbot are cold-water fish with strict environmental temperature requirements, they are particularly susceptible to temperature stress. In the turbot aquaculture area in North China, the natural seawater temperature exceeds 26 °C throughout the summer (May to September), rendering it unsuitable for turbot aquaculture during this period. Genetically improving the heat tolerance of turbot to overcome this limitation is critical to promoting the sustainable and stable development of the turbot industry. In this study, we estimated the genetic parameters of heat resistance and turbot growth traits. Thirty full-sib families were constructed by male-female pairing with equal weights of approximately 25 g, and heat resistance experiments were carried out. Thirty turbot were selected from each of the 30 families, total 900 individuals, for the large-scale high-temperature stress experiment evaluating the genetic parameters of high-temperature tolerance traits in turbot. Four models [linear animal model (LAM), cross-sectional linear animal model (CLAM), cross-sectional threshold animal model-variant 1 (CTAM1), and cross-sectional threshold animal model with probit link function (CTAMP)] were used to fit two high-temperature tolerance traits (upper limit trait of heat tolerance, UTT, and binary death survival trait, BTS). The variance components were estimated by the restricted maximum likelihood method. The heritability of the high-temperature tolerance traits in turbot was 0.110–0.208, which was a medium–low heritability trait. Among them, the heritability estimated by linear models (LAM and CLAM) was 0.110 ± 0.074 and 0.155 ± 0.082 , respectively, and the heritability estimated by threshold models (CTAM1 and CTAMP) was 0.214 ± 0.072 and 0.208 ± 0.074 , respectively. This indicates that turbot high-temperature tolerance can be improved through genetic selection. The genetic correlations of the two heat-resistant phenotypic traits with body weight were -0.07 ± 0.40 and -0.13 ± 0.33 , respectively, and the phenotypic correlations were -0.04 ± 0.05 and -0.08 ± 0.11 , respectively, both of which were extremely low correlations. The correlation analysis of the estimated breeding values (EBVs) by different models showed that when different models fitted the same heat-resistant phenotype, the correlation coefficient between EBVs was >0.97 . That is a high-intensity positive correlation, indicating that when the same phenotypic definition was used, the linear or threshold model had little effect on the ranking of EBVs. The correlation analysis of EBVs estimated by different models and phenotypes revealed key differences. The correlation coefficient between EBVs estimated using threshold models (CTAM1 and CTAMP) and phenotypic BTS was higher than that of the linear models (LAM and CLAM). This suggests that phenotypic BTS is a more suitable heat-resistant trait than phenotypic UTT. In addition, the correlation coefficient between EBVs estimated by UTT and BTS in the linear model was <0.50 . This indicates that the EBV rankings based on these two phenotypic definitions for heat tolerance in turbot were inconsistent. Therefore, using phenotypic BTS and cross-sectional threshold animal models (CLAM1 or CTAMP) is more advantageous for estimating the genetic parameters of heat tolerance in turbot. The results of this study supplement the research on genetic parameters of heat tolerance in turbot and provide a theoretical basis for the formulation of breeding plans for heat tolerance traits in cold-water fish.

Key words Turbot (*Scophthalmus maximus*); Heat tolerance trait; Heritability; Genetic correlation