

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00202

# 山女鳟(*Oncorhynchus masou masou*)体重和叉长的遗传力估算

张玉勇<sup>1</sup>, 贾智英<sup>1</sup>, 白庆利<sup>1</sup>, 陈术强<sup>2</sup>, 石连玉<sup>1</sup>, 王炳谦<sup>1</sup>

1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 哈尔滨 150070;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306

**摘要:** 体重和体长作为鱼类的生长性状, 是鱼类育种工作中最重要的生产性状之一, 而在冷水鱼生产实践中通常利用叉长代替体长。文章采用不平衡巢式设计方法和定向人工授精技术建立了山女鳟(*Oncorhynchus masou masou*)29 个全同胞家系和 14 个半同胞家系, 并测定全同胞家系和半同胞家系 12 月龄和 24 月龄的体重和叉长数据资料, 进而利用方差分析法评估了作为引进种的山女鳟第六代群体体重和叉长的遗传力。结果表明: (1)山女鳟整个生长阶段叉长的变异系数明显低于体重变异系数, 24 月龄时的变异系数明显低于 12 月龄时的变异系数; (2)山女鳟在 12 月龄和 24 月龄雄鱼间和雄鱼内雌鱼间体重和叉长性状差异极显著( $P < 0.01$ ); (3)山女鳟雌性亲本 12 月龄和 24 月龄体重和叉长的方差均大于雄性亲本的方差; (4)山女鳟 12 月龄体重的遗传力估计值为 0.41~0.51, 叉长的遗传力的估计值为 0.46~0.54; 24 月龄时体重的遗传力估计值为 0.55~0.60, 叉长遗传力的估计值为 0.53~0.59; (5)山女鳟体重和叉长性状属于中高遗传力, 对山女鳟引进群体生长性状进行选择育种潜力巨大, 预期能取得较好的遗传进展。研究结果为山女鳟选择育种相关工作提供了必要的参数依据。

**关键词:** 山女鳟; 体重; 叉长; 遗传力

## Heritability of body weight and fork length for *Oncorhynchus masou masou*

ZHANG Yu-Yong<sup>1</sup>, JIA Zhi-Ying<sup>1</sup>, BAI Qing-Li<sup>1</sup>, CHEN Shu-Qiang<sup>2</sup>, SHI Lian-Yu<sup>1</sup>, WANG Bing-Qian<sup>1</sup>

1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Harbin 150070, China;

2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** Body weight and body length have been considered as the most important production traits for the fish genetic improvement. For cold-water fish, body length was usually substituted by fork length. In order to estimate the herita-

收稿日期: 2012-05-08; 修回日期: 2012-08-13

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(编号: 2009HSYZX-YY-10), 黑龙江省冷水性鱼类种质资源及增殖重点开放实验室项目(编号: 201003)和农业公益性行业科研专项经费项目(编号: 201003055)资助

作者简介: 张玉勇, 助理研究员, 研究方向: 鱼类遗传育种。E-mail: yyzh2012@163.com

通讯作者: 王炳谦, 研究员, 研究方向: 鱼类遗传育种。E-mail: wbqfish@yahoo.com.cn

致谢: 感谢浙江大学唐启义教授对 DPS 软件使用方面和数据分析处理方面给予的积极帮助。

网络出版时间: 2012-10-10 14:50:24

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20121010.1450.005.html>

bility of body weight and fork length of the sixth generation *Oncorhynchus masou masou*, which was introduced into China, the method of unbalanced nest design and an artificial insemination technique were used. Twenty-nine full-sib families and fourteen half-sib families were obtained. Body weight and fork length of *O. masou masou* were measured in 12 and 24 months after fertilization. Based on full-sib and half-sib families data, the causal components of phenotypic variance were calculated. The results showed that, (1) during the whole growth phase of *O. masou masou*, the coefficient variation (CV) of fork length was higher than body weight, and CV of 12-month old was higher than that of 24-month old; (2) body weight and fork length of *O. masou masou* among sires and dams among sires were significant difference ( $P<0.01$ ) both at 12 months and at 24 months; (3) the maternal component estimates were significantly larger than those of paternal ones for body weight and fork length traits both at 12 months and at 24 months; (4) for 12 months of *O. masou masou* the heritabilities of body weight and fork length were 0.41~0.51 and 0.46~0.54, respectively. For 24 months the values were 0.55~0.60 and 0.53~0.59, respectively; and (5) it was concluded that the heritability of growth traits in *O. masou masou* was relatively high and this highlights the potential to improve its growth through selective breeding. This study shows important data supporting for further genetic improvement of *O. masou masou*.

**Keywords:** *Oncorhynchus masou masou*; body weight; fork length; heritability

山女鲮(*Oncorhynchus masou masou*), 属于鲑形目鲑科大麻哈鱼属, 是马苏大麻哈鱼的陆封淡水种, 原产于日本, 于 1996 年引入我国<sup>[1]</sup>。该鱼 2 龄性成熟, 中小型经济鱼类, 最主要的特点是鱼体终生保留幼鲑斑, 是鲑科鱼中口感最好的鱼类之一, 目前该鱼已经成为我国冷水性养殖鱼类的重要代表品种之一。为了有效利用山女鲮优良的种质, 除了需要在人工繁殖过程中积极探讨有效的种质保持技术外, 更需要深入开展山女鲮遗传性状改良工作。

遗传力是数量性状遗传分析的一个基本遗传参数, 是指某一性状从亲本传递给后代的相对能力, 其大小是影响鱼类选择育种进程的一个重要因素。通常来讲, 某一性状的遗传力越高在育种实践中越容易实现遗传改良, 因此, 遗传力是选育策略制定的一个重要参数依据。自Aulstad等<sup>[2]</sup>首次对虹鲟遗传力做出评价以来, 许多学者对鱼类主要养殖品种的重要经济性状遗传参数开展了评估工作。我国相关研究起步较晚, 近些年主要对大菱鲆(*Scophthalmus maximus* L.)<sup>[3]</sup>、大黄鱼(*Pseudosciaena crocea* Richardson)<sup>[4]</sup>、牙鲆(*Paralichthys Olivaceus* Temminck et Schlegel)<sup>[5]</sup>、哲罗鲑(*Hucho taimen* Pallas)<sup>[6]</sup>、虹鲟(*Oncorhynchus mykiss* Walbaum)<sup>[7,8]</sup>等几种经济鱼类进行了生长性状遗传力评估, 相关研究为这些重要经济鱼类的育种计划提供了重要的遗传参数, 但不足之处是相关遗传力估计主要是从几种鱼类的早期

发育阶段或幼鱼数据统计得出的, 而对于整个生长周期性状、尤其是商品鱼经济性状遗传力评估却鲜有报道, 而对于众多有必要开展或已经开展育种工作的经济鱼类, 有关遗传参数的评估更是缺乏。

养殖鱼类遗传参数研究结果已经证实, 鲑科鱼类生长性状的遗传力的大小足可以保证对其进行选择育种时取得理想的选择效果<sup>[9]</sup>, 有关降海洄游马苏大马哈(*Oncorhynchus masou* Brevoort)全长、体重、体高和头长等生长性状的遗传力相关研究已有报道<sup>[10,11]</sup>, 但山女鲮作为马苏大马哈的陆封种, 相关研究还未见报道。本研究采用全同胞家系数据资料, 对 2 龄即达到性成熟的山女鲮 12 月龄和 24 月龄生长性状遗传力进行估计, 旨在为山女鲮选择育种相关工作提供必要的参数依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 山女鲮亲本选择

山女鲮亲本来自黑龙江水产研究所渤海冷水鱼试验站的繁殖群体, 该繁育群体为 1996 年从日本引进发眼卵培育并成功繁育的第六代群体, 第一代繁育群体数量在 3 000 尾左右, 此后每一代群体数量均保持在 10 万尾以上。每一代进行人工繁殖时均需要繁殖 3~5 批次, 每一批次参与繁殖的亲本均是采用随机交配方式进行。每一代所选留的保种群体均是从每一个繁育批次后代中分别随机挑选后产生,

每一代保种群体中雌雄鱼数量均在 1 000 尾以上。

本研究从当年的保种群体中挑选, 要求亲本体格健壮、体型完整、色泽正常、性腺发育成熟。依据体色、头部及吻端等的特征来区分山女鲮的雌雄。实验共用山女鲮雌鱼 29 尾(192.38 g±103.12), 雄鱼 14 尾(173.70 g±86.45)。

## 1.2 山女鲮家系的建立及培育

家系的建立采用巢式交配设计方法和人工授精技术, 山女鲮配子的获取及授精等参照文献<sup>[12]</sup>介绍的方法进行。实验中 14 个雄性山女鲮, 分别交配 1~3 个雌性山女鲮, 共产生 29 个全同胞家系和 14 个半同胞家系。山女鲮各家系孵化阶段分别在独立的孵化桶中进行, 授精卵发眼后转至平列槽中, 上浮鱼苗达到 3 cm 以上转移到室内选育缸(选鱼缸规格为圆柱形, 直径 80 cm、高 60 cm, 注水深度 45 cm)中饲养。为了减少家系间的环境差异, 不同选鱼缸采用同一根供水管道, 整个实验期间水温(3.2~15.8)、水流量(0.2~0.3 L/s)、溶解氧(7.0 mg/L)和饲养密度等均保持一致。整个饲养期间, 山女鲮最初每个选育缸中 150 尾、10 月龄调整为 80 尾/缸、15 月龄调整为 45 尾/缸。当山女鲮生长达到 12 月龄和 24 月龄时, 每个家系分别随机测定 30 个左右个体的体重和叉长。

## 1.3 统计分析及遗传力计算

全同胞资料的统计分析方法及遗传力的估算公式参照盛志廉等<sup>[13]</sup>。全同胞资料表型变量的方差组

成见表 1。对于山女鲮不同月龄体重和叉长的方差分析主要由统计软件 DPS 9.5 数据处理系统计算完成。

由全同胞资料作二因素系统分组方差分析可以得到 3 个遗传力的估计值, 即:  $h^2_s = 4 \sigma_s^2 / (\sigma_s^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2)$ ;  $h^2_D = 4 \sigma_D^2 / (\sigma_s^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2)$ ;  $h^2_{SD} = 2(\sigma_s^2 + \sigma_D^2) / (\sigma_s^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2)$ 。式中,  $h^2_s$ 、 $h^2_D$ 、 $h^2_{SD}$  分别为父系半同胞、母系半同胞和全同胞估计的狭义遗传力。

## 2 结果与分析

### 2.1 山女鲮生长性状统计结果

山女鲮各家系 12 月龄体重数据为 23.96~47.53 g, 叉长数据为 13.40~16.20 cm; 24 月龄体重数据为 183.69~244.50 g, 叉长数据为 23.17~29.51 cm。体重和叉长平均值和标准差见表 2, 数据反映了山女鲮 2 个生长阶段生长的情况。从表中可见叉长的变异系数明显低于体重变异系数, 24 月龄时的变异系数明显低于 12 月龄时的变异系数。

### 2.2 山女鲮生长性状方差分析

12 月龄和 24 月龄山女鲮的体重和叉长数据的方差分析见表 3。从表 3 可见, 山女鲮雄鱼亲本间和雄鱼内雌鱼间生长性状差异极显著( $P < 0.01$ )。

### 2.3 表型变量的原因方差组分

根据各亲本的后代数及方差组分的结果, 计算了山女鲮体重和叉长全同胞组分的方差见表 4。其中, 雌性亲本 12 月龄和 24 月龄体重和叉长的方差

表 1 全同胞表型变量组成的方差分析表

变异来源	自由度	平方和	均方	期望均方
雄性间	$S-1$	$SS_S$	$MS_S$	$\sigma_e^2 + k_2 \sigma_D^2 + k_3 \sigma_s^2$
雄内雌间	$d-S$	$SS_D$	$MS_D$	$\sigma_e^2 + k_1 \sigma_D^2$
雌雄内后代个体间	$n-d$	$SS_e$	$MS_e$	$\sigma_e^2$
总 和	$n-1$	$SS_S + SS_D + SS_e$		

注:  $n$ 、 $S$ 、 $d$  分别为后代个体总数、雄性亲本数、雌性亲本数;  $\sigma_s^2$  父系半同胞方差;  $\sigma_D^2$  母系半同胞方差;  $\sigma_e^2$  全同胞方差。

表 2 山女鲮 12 月龄和 24 月龄体重和叉长统计数据

生长阶段	统计个体数	体 重			叉 长		
		平均值(g)	标准差	变异系数	平均值(cm)	标准差	变异系数
12 月龄	860	34.50	14.08	40.81%	14.06	2.01	14.30%
24 月龄	810	208.75	27.27	13.06%	24.75	2.13	8.61%

表 3 山女鳊 12 月龄和 24 月龄表型变量组成的方差分析

变异来源	自由度	体重		叉长	
		均方	均方比	均方	均方比
12 月龄					
雄性间	13	2172.5780	2.3792**	48.1923	2.4956**
雄内雌间	15	913.1534	5.9151**	19.3110	6.2900**
雌雄内后代个体间	831	154.3763		3.0701	
总 和	859				
24 月龄					
雄性间	12	10222.0395	2.6802**	14.5093	2.6476**
雄内雌间	15	3813.9119	7.0700**	5.4802	6.9822**
雌雄内后代个体间	782	539.4529		0.7849	
总和	809				

注：在山女鳊生长达到 12 月龄进行数据采集之前，1 个全同胞家系在培育过程中感染小瓜虫并导致了部分实验鱼死亡，使其与其他家系培育环境条件发生明显变化，此家系被淘汰；\*\*表示差异极显著( $P<0.01$ )。

表 4 山女鳊 12 月龄和 24 月龄表型变量原因方差组分分析

方差组分	12 月龄		24 月龄	
	体 重	叉 长	体 重	叉 长
$\sigma_s^2$	20.5653	0.4703	103.1203	0.1453
$\sigma_D^2$	25.6128	0.5493	113.2917	0.1625
$\sigma_e^2$	154.3763	3.0701	539.4529	0.7849
$\sigma_T^2 = \sigma_s^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2$	200.5544	4.0897	755.8649	1.0926
$\hat{\sigma}_s^2 + \hat{\sigma}_D^2$	46.1781	1.0196	216.4120	0.3078

均大于雄性亲本的方差。

2.4 山女鳊生长性状遗传力估计

依据父系半同胞、母系半同胞和全同胞遗传方差组分(表 4)，估算得到 12 月龄和 24 月龄时山女鳊生长性状的遗传力(表 5)。由表 5 可知，12 月龄时山女鳊体重的遗传力为 0.41~0.51，叉长遗传力为

0.46~0.54；24 月龄时体重的遗传力估计值为 0.55~0.60，叉长遗传力的估计值为 0.53~0.59。

3 讨 论

3.1 山女鳊的生长性状

山女鳊属于 2 年性成熟，2004 年统计表明，在人工养殖条件下的 24 月龄时成熟个体一般在 300 g 左右，最大可达 800 g 以上<sup>[1]</sup>，而在同一实验基地，水质等重要环境因素基本一致的情况下，本研究统计 810 尾同等月龄的山女鳊体重平均值仅为 208.75。除不同统计年份，山女鳊饲育条件不尽相同造成生长数据统计误差之外，近交衰退或许是造成这一现象的重要原因。一般来讲，小群体近交使群体大量多态位点的遗传变异减少，出现明显的近交衰退现象。Kinkaid<sup>[14]</sup>通过近交试验设计和对 1 龄虹鳟性状统计证明，当近交系数为 0.25 时，成活率降低 17.4%，体重降低 36.6%；当近交系数为 0.375 时，这两个数值分别达到 47.9%、65.4%。Gjerde 等<sup>[15]</sup>的研

表 5 山女鳊 12 月龄和 24 月龄体重和叉长遗传方差组分估计的遗传力

遗传力估计方法	体重	叉长
12 月龄		
父系半同胞	0.4102*±0.054	0.4600*±0.056
母系半同胞	0.5108**±0.047	0.5372*±0.048
全同胞	0.4605*±0.046	0.4986*±0.048
24 月龄		
父系半同胞	0.5457*±0.061	0.5319*±0.061
母系半同胞	0.5995**±0.050	0.5947**±0.050
全同胞	0.5726**±0.051	0.5633**±0.053

注：\*表示差异显著( $P<0.05$ )，\*\*表示差异极显著( $P<0.01$ )。

究也证实了近交衰退的显著存在。山女鲮作为引进种,最初群体相对较小,不可避免地存在某种程度的近交衰退,虽然目前还没有对其衰退情况开展系统研究,但生长性状数据比较结果和相关研究启示我们,应积极采取有效措施维持或改良其生长性状,从而促进该鱼养殖业的健康发展。

### 3.2 山女鲮生长性状遗传力

在评价鱼类遗传力大小时通常参照Cardellino<sup>[16]</sup>的分级标准将遗传力分为 4 类,低遗传力(0.05~0.15)、中等遗传力(0.20~0.40)、高遗传力(0.45~0.60)和超高遗传力(>0.65)。本研究得出山女鲮体重的遗传力在 0.41~0.60 之间,叉长的遗传力在 0.46~0.59 之间,山女鲮生长性状遗传力属于中高遗传力。与已报道的,鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)体重遗传力(0.31~0.44)和体长遗传力(0.21~0.33)<sup>[17]</sup>,大菱鲂体重遗传力(0.450~0.514)和体长遗传力 0.282~0.302<sup>[3]</sup>,大黄鱼体重遗传力(0.28~0.33)和体长遗传力(0.29~0.34)<sup>[4]</sup>,鲈鱼(*Sparus auratus* L.)体重遗传力(0.34±0.06)和体长遗传力(0.33±0.07)<sup>[18]</sup>,虹鲮体重遗传力(0.20~0.45)和体长遗传力(0.1~0.60)<sup>[7,8]</sup>等鱼类相比,山女鲮体重与叉长等生长性状同样拥有较高的遗传力。根据遗传效应相关公式<sup>[19]</sup>( $R=i\sigma h^2$ ,其中, $R$ 为遗传效应, $i$ 为选择强度, $\sigma$ 为选择性的表型标准差, $h^2$ 为现实遗传力),可见在所选择性状表型标准差和选择强度一定的前提下,性状的遗传力越大,选择越容易奏效。而遗传进展就是选择效应除以时代间隔<sup>[20]</sup>,可见在其他参数一定的前提下,遗传力越高,遗传进展就越越大,计算机模拟实验和动物模型预测相关结果也表明,某一性状遗传力越高,选择进展越大<sup>[21,22]</sup>。山女鲮生长性状所拥有的中高遗传力预示着对其开展选择育种预期可取得较快的遗传进展。在鱼类育种研究中,体重和体长是经常涉及的两个重要性状,但对鱼类来讲,体重和体长性状不论从遗传上还是从表型上都具有显著相关性<sup>[17,23,24]</sup>,因此,Friars等<sup>[25]</sup>在对大西洋鲑(*Salmo salar* L.)进行选育时曾提出利用叉长指标来代替体重指标。与体重性状相比叉长具有易于测量、数据重复性好和变异系数低等优点,因此,在山女鲮具体育种实践中建议采用叉长来作为衡量生长性状选育进程的评价指标。

母性效应被认为是影响鱼类遗传力评估值准确性的重要因素之一。而Doupe等<sup>[26]</sup>报道,鱼类不同生长阶段由于母性效应的存在会导致遗传力评估存在较大误差。本研究中,两个不同阶段的遗传力估计值,均为母系半同胞估计值明显大于父系半同胞估计值(表 4),母系半同胞方差也明显大于父系半同胞,母系半同胞间存在的较大变异表明了母性效应的存在。对鱼类而言,一般认为母系效应的存在与鱼卵的大小和质量有密切关系,母系效应也因此在鱼类发育早期表现明显<sup>[27,28]</sup>,并随着鱼体的生长而下降<sup>[29]</sup>,与此相一致的是,在本研究中,24 月龄母系半同胞方差与父系半同胞方差间的相对差距明显低于 12 月龄的差距(表 4)。

由于鱼类具有较高繁殖性能,同胞资料比较容易获得,故其遗传参数的估计方法多采用同胞分析方法进行估计。但同胞法来评估遗传力大小时通常需要培育条件苛刻,特别强调各个全同胞家系必须保持相对独立。本研究中,山女鲮各家系分别孵化,并建立家系单养方式独立培育,但不可能完全避免家系间存在一定的环境差异,导致数据统计准确性收到环境因素影响明显。从山女鲮不同发育阶段来看,24 月龄所得出的遗传力值要高于 12 月龄时的遗传力,这主要是由于环境效应随着时间延长而增加造成的,这点与王俊等<sup>[6]</sup>观点一致。随着家系混合群体分子遗传标记开发技术的完备,山女鲮将实现各家系混养,环境方差将大大降低,从而大大提高遗传力估计值的准确性。

### 参考文献(References):

- [1] 白庆利,杨萍,贾钟贺,姜作发,尹洪滨,耿波,李建兴,李永发. 山女鲮的生物学特性及繁殖力. 水产学杂志, 2004, 17(2): 65~68. DOI
- [2] Aulstad D, Gjerdem T, Skjenmld H. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J Fish Res Board Can*, 1972, 29(3): 237~241. DOI
- [3] 马爱军,王新安,杨志,曲江波,雷霖霖. 大菱鲂(*Scophthalmus maximus*)幼鱼生长性状的遗传力及其相关性分析. 海洋与湖泊, 2008, 39(5): 500~504. DOI
- [4] 王晓清,王志勇,何湘蓉. 大黄鱼 40 日龄体长和体重遗传力估计. 集美大学学报(自然科学版)网络版(预印本), 2010, 15(1): 7~10. DOI



- [5] 田永胜, 徐田军, 陈松林, 邓寒, 王磊, 季相山, 丁浩, 武鹏飞. 三个牙鲈育种群体亲本效应及遗传参数估计. 海洋学报, 2009, 31(6): 119–128. DOI
- [6] 王俊, 匡友谊, 佟广香, 尹家胜. 不同温度下哲罗鲑幼鱼生长性状的遗传参数估计. 中国水产科学, 2011, 18(1): 75–82. DOI
- [7] 王炳谦, 刘宗岳, 高会江, 白秀娟, 谷伟, 范兆廷. 应用重复力模型估计虹鳟生长性状的遗传力和育种值. 水产学报, 2009, 33(2): 182–187. DOI
- [8] 刘宗岳, 高会江, 白秀娟, 谷伟, 王炳谦. 应用不同模型估计虹鳟生长性状的遗传参数. 水产学杂志, 2009, 22(1): 10–14. DOI
- [9] Carlson SM, Seamons TR. A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change. *Evol Appl*, 2008, 1(2): 222–238. DOI
- [10] Choe MK, Yamazaki F. Estimation of heritabilities of growth traits, and phenotypic and genetic correlations in juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Sci*, 1998, 64(5): 903–908. DOI
- [11] Nakajima M. Advances in fish genetics and breeding sciences topics in recent study of genetics in aquaculture. *Toh J Agric Res*, 2009, 59(3–4): 81–84. DOI
- [12] 张玉勇, 白庆利, 贾智英, 牟振波, 赵海燕. 虹鳟、山女鲢及其杂交子代(虹鳟♀×山女鲢♂)的微卫星分析. 水产学报, 2009, 33(2): 188–195. DOI
- [13] 盛志廉, 陈瑶生. 数量遗传学. 北京: 科学出版社, 2001: 62–64. DOI
- [14] Kinkaid HL. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J Fish Res Board Can*, 1976, 33(11): 2420–2426. DOI
- [15] Gjerde B, Gunnes K, Gjerdrem T. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture*, 1983, 34(3–4): 327–332. DOI
- [16] Cardellino R, Rovira J. Mejoramiento genético animal. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 1987, 253. DOI
- [17] Vandeputte M, Kocour M, Mauger S, Rodina M, Launay A, Gela D, Dupont-Nivet M, Hulak M, Linhart O. Genetic variation for growth at one and two summers of age in the common carp (*Cyprinus carpio* L.): Heritability estimates and response to selection. *Aquaculture*, 2008, 277(1–2): 7–13. DOI
- [18] Navarro A, Zamorano MJ, Hildebrandt S, Ginés R, Aguilera C, Afonso JM. Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and carcass traits in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), under industrial conditions. *Aquaculture*, 2009, 289(3–4): 225–230. DOI
- [19] 吴仲庆. 水产生物遗传育种学. 厦门: 厦门大学出版社, 2000: 139–141. DOI
- [20] 谷伟, 王炳谦, 赵吉伟, 贾钟贺. 虹鳟养殖品系个体繁殖力遗传进展的初步研究. 淡水渔业, 2000, 40(6): 71–74. DOI
- [21] 鲁绍雄, 吴常信, 连林生. 性状遗传力与 QTL 方差对标记辅助选择效果的影响. 遗传学报, 2003, 30(11): 989–995. DOI
- [22] 苏国生, 张力. 选择作用下世代间方差和选择反应变化的研究. 黄牛杂志, 1992, 18(1): 15–18. DOI
- [23] Elvingson P, Johansson K. Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age. *Aquaculture*, 1993, 118(3–4): 191–204. DOI
- [24] Winkelman AM, Peterson RG. Genetic parameters (heritabilities, dominance ratios and genetic correlations) for body weight and length of chinook salmon after 9 and 22 months of saltwater rearing. *Aquaculture*, 1994, 125(1–2): 31–36. DOI
- [25] Friars GW, Bailey JK, O'Flynn FM. Applications of selection for multiple traits in cage-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 1995, 137(1–4): 213–217. DOI
- [26] Doupe RG, Lymbery AJ. Additive genetic and other sources of variation in growth traits of juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. *Aquacult Res*, 2005, 36(7): 621–626. DOI
- [27] Gjerdrem T. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*, 1983, 33(1–4): 51–72. DOI
- [28] Kinghorn BP. A review of quantitative genetics in fish breeding. *Aquaculture*, 1983, 31(2–4): 283–304. DOI
- [29] Henryon M, Jokumsen A, Berg P, Lund I, Pedersen PB, Olesen NJ, Slierendrecht WJ. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture*, 2002, 209(1–4): 59–76. DOI