

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)体重、 存活性状的遗传参数和基因型 与环境互作效应*

栾生¹ 罗坤¹ 阮晓红¹ 曹宝祥¹ 王浩^{1,2}
杜学芳^{1,3} 张凯^{1,4} 孔杰¹

(1. 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;
2. 大连海洋大学水产与生命学院 大连 116023; 3. 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306;
4. 中国海洋大学海洋生命学院 青岛 266003)

摘要 利用 7 个凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)引进群体,通过双列杂交和巢式交配设计构建家系,建立育种基础群体,估计体重、存活性状的遗传参数和基因型与环境互作效应(genotype by environment interactions, G×E)。结果表明,凡纳滨对虾基础群体体重和存活性状的遗传力估计值范围分别在(0.19±0.09)—(0.43±0.09), (0.27±0.04)—(0.45±0.06),均属于中高遗传力水平,并且统计检验显著($P < 0.05$)。Z-score 检验表明,体重和存活性状遗传力估计值在河北黄骅(HBHH)和青岛鳌山(QBAS)两个测试场间差异均不显著。体重和存活性状的表型和遗传相关系数分别为-0.007 和-0.008,表现为低度线性负相关。对于体重和存活性状,HBHH 和 QBAS 场间的遗传相关分别为 0.83±0.04 和 0.40±0.11。体重性状的 G×E 效应不显著($K < 0.5$),但存活性状存在显著的 G×E 效应($K > 0.5$)。上述结果显示,凡纳滨对虾基础群体体重和存活性状的遗传变异丰富,多代选择可获得较大的遗传进展。

关键词 凡纳滨对虾; 体重; 存活; 遗传力; 遗传相关; 基因型与环境互作

中图分类号 S968

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)是我国重要的对虾养殖品种,2010 年海、淡水养殖产量 122 万 t,占我国对虾养殖总产量的 80% 以上(农业部渔业局,2011)。目前,我国凡纳滨对虾种质主要引自美国,国内商品苗种多为二代苗种或者多代自繁苗种。凡纳滨对虾产卵量大,苗种累代养殖后可能会产生近交衰退现象(姚雪梅等,2007; 杨柯,2009¹)。当前我国养殖的凡纳滨对虾已经出现了发病率与死亡率上升、生长速度下降、规格参差不齐、形态畸形等种质衰退的现象(李亚春等,2010)。培育生长快、抗逆性强的新品种

(系)是当前凡纳滨对虾产业可持续发展亟待解决的关键问题。

以数量遗传学为基础的选择育种技术,是改良凡纳滨对虾种质的重要手段。国外自 1989 年开始,对凡纳滨对虾生长、存活和 TSV 抗性性状进行遗传改良(Argue *et al*, 2002; Gitterle *et al*, 2005a)。国内凡纳滨对虾育种也取得重要进展,已培育出“中兴 1 号”、“中科 1 号”和“科海 1 号”等新品种,生长和抗逆性状得到一定程度的提高(陈锚等,2008; 黄永春等,2010; 安迪,2011²)。获得重要经济性状的遗传参

* 国家高技术研究发展计划项目(2012AA10A404); 农业部“引进国际先进农业科学技术”项目(2013-Z13); 公益性行业(农业)科研专项(200903045)。栾生,博士,副研究员, E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn

1) 杨柯,2009. 凡纳滨对虾引进群体与养殖群体间的遗传差异. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 26—39

2) 安迪,2011. 凡纳滨对虾体重和体尺性状的遗传参数和选择育种效果研究. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 39—45

通讯作者: 孔杰, 研究员, E-mail: kongjie@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2012-04-16, 收修改稿日期: 2012-06-25

数和基因型与环境互作效应(genotype by environment interactions, G×E)是制定、优化凡纳滨对虾选择育种方案的前提条件。已报道的凡纳滨对虾育种核心群体重的遗传力多为中高水平($h^2 > 0.15$), 存活性状和WSSV抗性表现为低遗传水平($h^2 < 0.10$)(Gitterle *et al.*, 2005a, b, 2006; Castillo-Juárez *et al.*, 2007; 安迪, 2011¹⁾)。凡纳滨对虾养殖模式和环境差异较大, 淡水、海水、高密度、低密度均可养殖。已有学者分析了不同养殖设施(土池、水泥池)、养殖密度下的基因型与环境互作效应(Pérez-Rostro *et al.*, 2003; Gitterle *et al.*, 2005a; Castillo-Juárez *et al.*, 2007)。G×E效应是否显著, 很大程度上依赖于测试环境和养殖模式的差异程度(Ibarra *et al.*, 2008)。本研究利用7个凡纳滨对虾引进群体, 通过双列杂交方法和巢式交配设计产生全同胞和半同胞家系, 构建基础群体, 估计体重、存活性状的遗传参数和基因型与环境互作效应, 为制定育种目标、综合选择指数和选择方法提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究群体

试验在农业部海水养殖遗传育种中心(中国水产科学研究院黄海水产研究所鳌山基地)进行。试验群体为2011年6月前引入国内的7个凡纳滨对虾亲本群体, 分别由新加坡(SINGAP)、美国夏威夷(HAWAII)、关岛(GUAMIS)、美国科那湾(KONABA)、美国海洋研究所(OCENAI)、美国迈阿密(SISMAM)和高健康(HIGHHA)群体组成。项目组将引进的亲虾

进行免疫检验、隔离保种, 每尾亲虾通过眼柄环标记后, 放入虾池中强化培育。

2011年7月底, 从每个引进群体中挑选性腺发育成熟亲虾, 采用不完全双列杂交方式组合7个引进群体构建基础群体(表1)。利用定向交尾技术, 通过巢式设计(2尾雄虾与1尾雌虾交配; 1尾雌虾与2尾雄虾交配)成功建立全同胞家系130个(母系半同胞家系40个; 父系半同胞家系26个)。每一个家系移入孵化车间独立的170L孵化桶, 水温30℃孵化, 全部家系生产周期为24d。

每个家系孵出幼体后, 随机留取1000尾在170L孵化桶内继续培育至仔虾。期间的饵料主要有角毛藻、虾片、螺旋藻、卤虫和配合饲料等。每4h投喂1次, 投喂量和投喂比例根据对虾不同发育阶段进行调整。每天换水, 换水量逐渐增加, 仔虾阶段换水量达到100%。仔虾后第3天, 每个家系内个体分为2部分: 一部分(随机选择300尾个体)移至河北黄骅(HBHH)40目网箱(1.18m×1.18m×0.7m)内暂养; 另外一部分(随机选择300尾个体)留在青岛鳌山(QDAS)170L桶内暂养。仔虾体长达到3cm时候, 对每个家系随机抽取100—200尾进行可视嵌入性橡胶标志(visible implant elastomer, VIE)标记, 区分不同的家系。VIE标记后, HBHH场共计106个家系放入5个20m²水泥池中混养测试, 每个水泥池包括19—23个家系; QDAS场共计129个家系放入11个9.4m²水泥池中混养测试, 每个水泥池包括10—14个家系。HBHH和QDAS场内每个混养测试池的养殖密度均

表1 凡纳滨对虾7个引进群体杂交和自交组合家系数量

Tab.1 The number of families per hybrid or selfing combination from seven introduced populations in Pacific white shrimp *L. vannamei*

母本	父本							合计
	SISMAM	OCENAI	SINGAP	KONABA	HAWAII	HIGHHA	GUAMIS	
SISMAM	7	3	4	3	—	—	5	22
OCENAI	—	10	4	5	1	2	3	25
SINGAP	6	4	10	3	1	3	4	31
KONABA	—	5	4	5	—	2	2	18
HAWAII	—	—	—	—	3	—	—	3
HIGHHA	—	—	1	4	—	1	1	7
GUAMIS	—	4	5	4	4	2	5	24
合计	13	26	28	24	9	10	20	130

注: SINGAP-新加坡; HAWAII-美国夏威夷; GUAMIS-关岛; KONABA-美国科那湾; OCENAI-美国海洋研究所; SISMAM-美国迈阿密; HIGHHA-美国高健康

1) 安迪, 2011. 凡纳滨对虾体重和体尺性状的遗传参数和选择育种效果研究. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 39—45

控制在 109 尾/m²左右。其它水质控制、饵料投喂和日常管理等操作, 两地均按照标准化程序保持一致。个体平均日龄达 153d 时, 测量每尾虾的体重, 记录个体的 VIE 颜色组合、测试场号、测试池号、测量日期等信息。统计每个家系存活个体数量, 计算存活率。

1.2 统计分析

建立线性混合模型, 利用平均信息约束极大似然法(average information restricted maximum likelihood, AIREML)通过 ASReml 软件估计凡纳滨对虾体重方差组分(Gilmour *et al.*, 2009)。育种分析模型为单性状个体动物模型:

$$y_{ijk} = \mu + \text{Farm}_i + b_1 \text{Wt}_k + b_2 \text{Wt}_k^2 + a_k + a_k(\text{Farm}_i) + f_j + e_{ijk} \quad (1)$$

式中, y_{ijk} 为第 k 尾虾的体重观测值, μ 为体重的均值, Farm_i 是第 i 个养殖场的固定效应, Wt_k 为第 k 尾虾混养前的体重(协变量), b_1 和 b_2 为回归系数, a_k 为第 k 尾虾体重的加性遗传效应, $a_k(\text{Farm}_i)$ 为嵌套在第 i 个养殖场内第 k 尾虾的加性效应, f_j 为第 j 个全同胞家系单独养殖时产生的共同环境效应, e_{ijk} 为第 k 尾虾体重的随机残差。

利用模型 1 估计基因型与环境互作效应方差组分; 从模型 1 中剔除 Farm_i 和 $a_k(\text{Farm}_i)$ 效应, 分别估计 HBHH 和 QDAS 养殖场体重的方差组分和遗传力; 从模型 1 中剔除 $a_k(\text{Farm}_i)$ 和 f_j 效应, 设置 HBHH 和 QDAS 两个场体重具有独立残差, 利用 CORGH 方差(协方差)结构(Wolfinger, 1996), 估计 HBHH 和 QDAS 场体重间的遗传相关。

家系生长测试结束后, 存活的个体记录为 1, 死亡个体记录为 0。应用广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM)方法(连接函数 Probit)估计存活性状的方差组分。育种分析模型为公母畜模型:

$$\text{Pr}(y_{hijk}=1) = \text{Pr}(l_{hijk} > 0) = \Phi(\mu + \text{Farm}_h + s_i + d_j + s_i(\text{Farm}_h) + d_j(\text{Farm}_h) + e_{hijk}) \quad (2)$$

式中, y_{hijk} 表示第 k 尾虾的存活状态(1 为存活, 0 为死亡), l_{hijk} 为潜在变量, 如果 $l_{hijk} > 0$ 那么 $y_{hijk}=1$, 如果 $l_{hijk} < 0$ 那么 $y_{hijk}=0$, μ 为总体均值, s_i 为第 i 个父本的加性遗传效应, d_j 为第 j 个母本的加性遗传效应, $s_i(\text{Farm}_h)$ 和 $d_j(\text{Farm}_h)$ 为嵌套在第 h 个场内的父本和母本效应。 e_{hijk} 表示第 k 尾虾的随机残差。

利用模型 2 估计基因型与环境互作效应方差组分; 从模型 2 中剔除 Farm_h 、 $s_i(\text{Farm}_h)$ 和 $d_j(\text{Farm}_h)$ 效应, 分别估计 HBHH 和 QDAS 养殖场体重的方差组分和遗传力; 从模型 2 中剔除 Farm_h 、 $s_i(\text{Farm}_h)$ 和 $d_j(\text{Farm}_h)$ 效应, 设置 HBHH 和 QDAS 存活为独立残差,

利用 CORGH 方差(协方差)结构, 估计 HBHH 和 QDAS 养殖场 153d 存活性状间的遗传相关。

模型 1 和 2 均未包括测试池和性别固定效应。由于每个家系只分布在其中一个测试池, 而不是随机分布在所有测试池, 如果在模型中包括测试池效应, 将会把家系间的遗传差异作为测试池间的固定效应剔除掉, 从而影响遗传参数和育种值估计的准确度。由于所有测试池的放养密度均控制在 109 尾/m²左右, 其它水质控制、饵料投喂和日常管理等操作相同, 因此假定测试池间不存在显著的差异。测量体重时, 由于只有一小部分成虾能够确定性别, 因此在模型中也未包括性别。

体重和存活性状的遗传力计算公式:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_f^2 + \sigma_e^2} \quad (3)$$

$$h^2 = \frac{4\sigma_{sd}^2}{2\sigma_{sd}^2 + \sigma_e^2} \quad (4)$$

体重和存活性状基因型与环境互作方差组分与加性遗传方差组分比值:

$$K = \frac{\sigma_{ae}^2}{\sigma_a^2} \quad (5)$$

$$K = \frac{\sigma_{sde}^2}{\sigma_{sd}^2} \quad (6)$$

$K > 0.50$, $G \times E$ 效应显著; $K < 0.5$, $G \times E$ 效应不显著(Shelbourne, 1972)。其中, σ_a^2 为体重加性遗传方差组分, σ_{sd}^2 为存活性状公母畜方差组分均值(设置父本和母本遗传完全相关并且方差相等, 利用 ASReml 的 and 函数实现), σ_f^2 为共同环境效应的方差组分, σ_{ae}^2 和 σ_{sde}^2 为体重和存活性状基因型与环境互作方差组分, σ_e^2 为残差方差组分。

估计 HBHH 和 QDAS 场体重间的遗传相关, 以及估计存活性状的遗传参数时, ASReml 无法收敛。考虑到半同胞家系所占比重较低, 并且仅有 1 代系谱, 因此在模型中没有包含共同环境效应。

Z-score 用来检验 HBHH 和 QDAS 场性状遗传力间差异是否显著, 也用来检验不同场间的遗传相关与 1(完全相关)是否存在显著差异。

$$Z = \frac{x_i - x_j}{\sqrt{(\sigma_i^2 + \sigma_j^2)}} \quad (7)$$

其中, x_i 和 x_j 分别是 HBHH 和 QDAS 场体重或存活性状的遗传力, σ_i 和 σ_j 分别是相应遗传力的标准误; 当

检验场间遗传相关与 1 是否差异显著时, x_j 和 y_j 分别设置为 1 和 0。

2 结果

2.1 体重和存活性状的描述性统计量

凡纳滨对虾体重和存活性状实测值的描述性统计量见表 2。HBHH 场的体重均值高于 QDAS 场 ($P < 0.05$), 家系养殖存活率低于 QDAS 场 ($P < 0.05$)。HBHH 场体重和存活率的标准差和变异系数均高于

QDAS 场。图 1 以箱线图的形式给出了凡纳滨对虾 130 个家系收获体重均值的平均数、中位数、第一四分位数、第三四分位数、最小值、最大值和异常值。HBHH 和 QDAS 场家系收获体重均值的变化范围分别为: 13.95—21.64g, 12.34—22.06g, 家系间差异较大。一般线性模型(general linear model, GLM)分析也表明, HBHH 和 QDAS 场家系体重间存在极显著差异 ($P < 0.01$)。上述分析显示, 凡纳滨对虾基础群体体重性状间存在丰富的遗传变异。

表 2 凡纳滨对虾基础群体体重和存活率的样本数、均值、最小值、最大值、标准差和变异系数

Tab.2 The number, mean, minimum, maximum, standard deviation and coefficient of variation of body weight and survival rate for the base population in Pacific white shrimp *L. vannamei*

性状	养殖场	样本数	均值	最小值	最大值	标准差	变异系数(%)
体重(g)	HBHH	8717	18.41	5.87	30.83	3.24	17.60
	QDAS	10482	17.96	5.60	30.80	3.09	17.20
家系养殖	HBHH	109	80.15	41.86	100	11.62	14.50
存活率(%)	QDAS	129	92.67	70.79	100	5.82	6.28

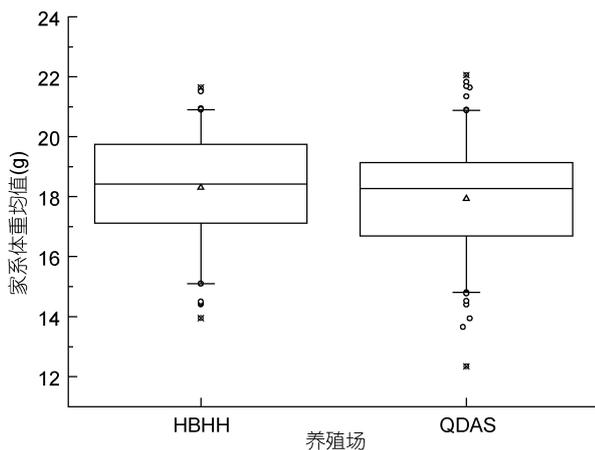


图 1 河北黄骅(HBHH)和青岛鳌山(QDAS)凡纳滨对虾基础群体家系收获体重均值的箱线图

Fig.1 Box plots of mean body weight per family from HBHH and QDAS farms for the base population in Pacific white shrimp *L. vannamei*

注: 盒子由中位数、第一四分位数和第三四分位数组成。平均值、最小值、最大值和异常值分别以 \bar{x} 、 x_{\min} 、 x_{\max} 和 x_{out} 表示

混养前体重、日龄与体重的回归分析见图 2。在拟合方程中, 二次回归的拟合度均大于一次回归, 混养前体重的拟合度高于日龄变量 ($R^2: 0.099 > 0.039$), 并且回归效果均达到极显著水平 ($P < 0.01$)。对于基础群体, 混养前体重比日龄更适合作为协变量对体重进行矫正。因此估计方差组分和 G×E 效应时, 在混合线性模型中将混养前体重和它的二次方共同作为协变量对体重进行矫正。

2.2 体重和存活性状的遗传参数

凡纳滨对虾基础群体体重和存活性状的遗传参数见表 3。HBHH 和 QDAS 收获体重的遗传力估计值分别为 0.19 ± 0.09 和 0.43 ± 0.10 , 属中高遗传力 (h^2 0.15); 存活性状遗传力估计值分别为 0.45 ± 0.06 和 0.27 ± 0.04 , 也表现为中、高遗传力。综合 HBHH 和 QDAS 两个养殖场数据估计的体重和存活性状的遗传力分别 0.35 ± 0.09 和 0.28 ± 0.04 , 为中高遗传力。Z-score 检验表明, 所有遗传力估计值均达到显著水平 ($P < 0.05$); HBHH 和 QDAS 体重遗传力间差异不显著 ($P > 0.05$), 存活性状遗传力间差异达到极显著水平 ($P < 0.01$)。

HBHH 和 QDAS 场体重的 c^2 分别为 0.07 ± 0.04 和 0.01 ± 0.03 , 前者大于后者。综合 HBHH 和 QDAS 两个养殖场数据估计的 c^2 为 0.03 ± 0.03 。Z-score 检验显示, 三个 c^2 估计值均未达到显著水平 ($P > 0.05$), HBHH 和 QDAS 间体重 c^2 值差异也不显著 ($P > 0.05$)。

凡纳滨对虾基础群体家系体重和存活性状表型和育种值相关系数均较小, 分别为 -0.077 和 -0.008 , 表现为低度线性负相关 ($R < 0.3$), 统计检验不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 体重和存活性状的基因型与环境互作效应

HBHH 和 QDAS 场体重间的遗传相关系数为 0.83 ± 0.04 , 估计值与 1 间差异显著 ($P < 0.05$), 两个场间体重高度线性正相关。HBHH 和 QDAS 间存活性状的遗传相关系数为 0.40 ± 0.11 , 估计值与 1 间差异显

著($P < 0.05$), 两个场存活间中度线性正相关。体重和存活性状的 K 值分别为 0.28 和 1.67, 前者 $G \times E$ 效应不显著($K < 0.50$), 后者 $G \times E$ 效应显著($K > 0.50$)。HBHH 和 QDAS 家系体重育种值间散点图(图 3a)显示, 两个场间存在明显的线性相关。HBHH 和 QDAS 家系存活性状育种值间散点图则表明, 数据点分布较分散, 两个场间低度线性相关(图 3b)。

3 讨论

3.1 凡纳滨对虾体重和存活性状的遗传参数

研究结果显示, 凡纳滨对虾基础群体体重表现为中、高遗传力性状。有关凡纳滨对虾生长和存活性状遗传参数估计的研究较多。美国学者利用全同胞组内相关法估计了凡纳滨对虾收获体重的遗传力, 估计值为 0.52—0.84, 为高遗传力(Argue *et al.*, 2002)。然而, 与 REML 和动物模型方法相比较, 全同胞组内相关法不能利用个体间的亲缘信息, 加上无法剖分随机效应, 其估计值一般偏高(Eknath *et al.*, 2007)。国内学者利用个体动物模型估计了凡纳滨对

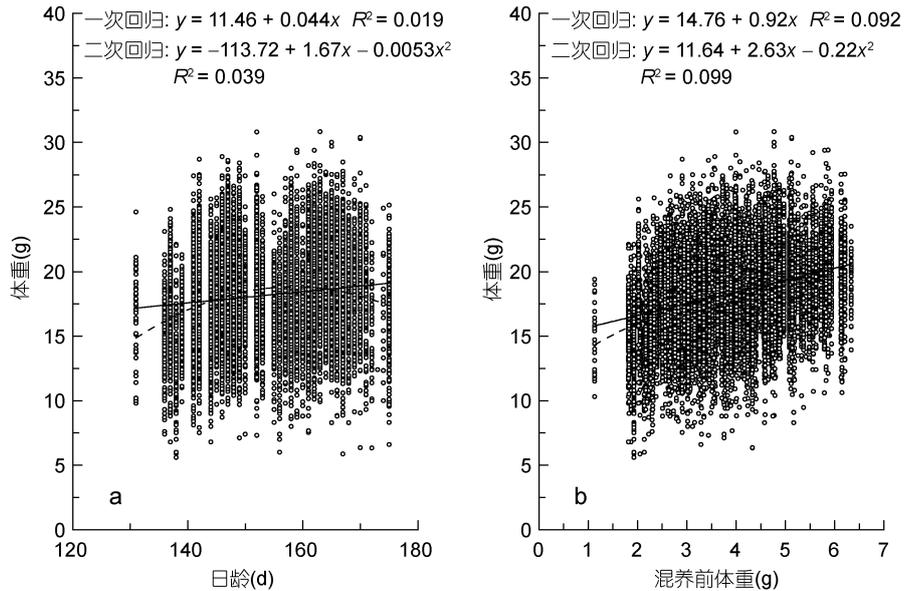


图 2 凡纳滨对虾基础群体体重与日龄(a)、混养前体重(b)的回归关系
Fig.2 Regression between body weight and age (a), body weight and stocking body weight (b) for the base population in Pacific white shrimp *L. vannamei*

虾不同生长发育阶段的遗传力, 估计值在 0.32—0.45, 为中高遗传力, 但模型中未包括共同环境效应, 估计值可能偏高(安迪, 2011¹⁾)。国外学者在线性混合模型中包括共同环境效应, 估计了 2 个凡纳滨对虾基础群体体重的遗传力, 也为中高遗传力(0.25—0.45)(Gitterle *et al.*, 2005a; Castillo-Juárez *et al.*, 2007)。体重的变异系数和遗传力估计值均表明: 凡纳滨对虾基础群体

表 3 河北黄骅(HBHH)和青岛鳌山(QDAS)场凡纳滨对虾体重、存活性状的表型和遗传参数

Tab.3 Phenotypic and genetic parameters for body weight and survival from HBHH and QDAS farms in Pacific white shrimp *L. vannamei*

参数	环境	REML 估计值	
		体重	存活
表型方差	HBHH+QDAS	8.98	1.17
	HBHH	9.17	1.29
	QDAS	8.44	1.16
遗传力(h^2)	HBHH+QDAS	0.35±0.09	0.28±0.04
	HBHH	0.19±0.09	0.45±0.06
	QDAS	0.43±0.10	0.27±0.04
共同环境(c^2)	HBHH+QDAS	0.03±0.03	
	HBHH	0.07±0.04	
	QDAS	0.01±0.03	
基因型与环境互作方差和加性遗传方差比值(K)		$\sigma_{ae}^2 = 0.68; \sigma_a^2 = 2.41, K = 0.28$	$\sigma_{sde}^2 = 0.069; \sigma_{sd}^2 = 0.042, K = 1.67$
HBHH 和 QDAS 遗传相关		0.83±0.04	0.40±0.11

1) 安迪, 2011. 凡纳滨对虾体重和体尺性状的遗传参数和选择育种效果研究. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 39—45

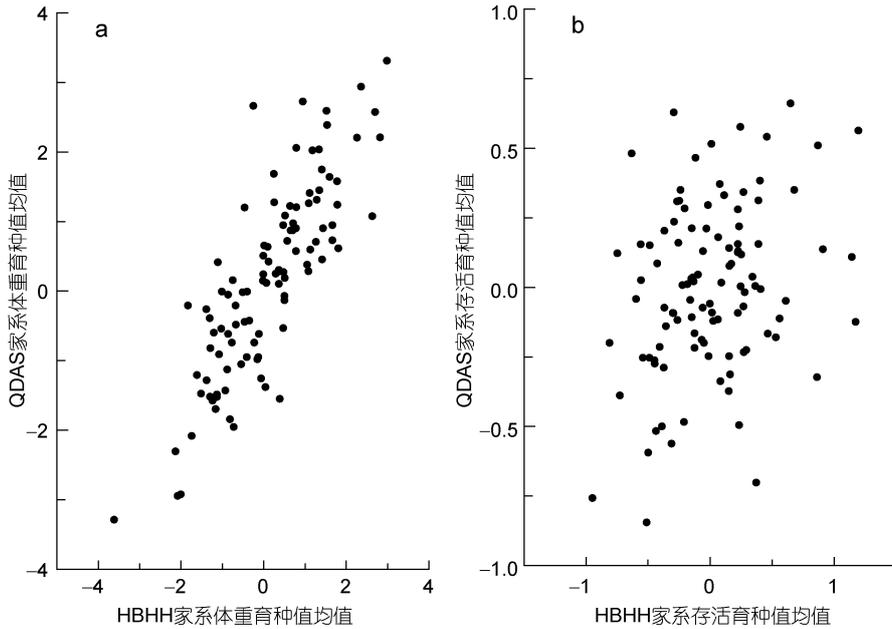


图3 河北黄骅(HBHH)和青岛鳌山(QDAS)场间凡纳滨对虾家系体重、存活育种值均值散点图

Fig.3 Scatter of mean breeding value per family between HBHH and QDAS farms for body weight and survival in Pacific white shrimp *L. vannamei*

遗传变异丰富, 具有较大的选育潜力。

本文存活性状的遗传力估计值为中高遗传力, 明显高于利用个体动物模型估计的凡纳滨对虾存活性状的遗传力(0.04—0.10)(Gitterle *et al.*, 2005a), 也高于大西洋鲑(*Salmon salar*)、尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)、鲤(*Cyprinus carpio*)、鲍(*Haliotis rufescens*)和大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)等存活性状估计值(0.03—0.16)(Gjedrem, 2005; Wang *et al.*, 2010)。利用个体动物模型和线性混合模型方法估计了斑节对虾存活性状的遗传力, 也表现为高遗传力(0.36—0.71)(Kenway *et al.*, 2006)。但后期研究指出, 受限于群体的家系数量和当时的分析方法, 存活性状的遗传力估计值明显偏高(Kenway *et al.*, 2008)。本试验受限于基础群体结构, 存活性状遗传参数的估计模型中未包括共同环境效应, 遗传力估计值也偏高。本试验共建立了40个母系半同胞家系, 仅占全部家系数量的31%, 基础群体家系中半同胞家系的比例低。此外, 存活数据二项分布的特性, 决定了每个家系仅对应一个存活率值, 数据量少, 并且无法利用家系内全同胞个体信息提高估计的准确度。上述两方面, 决定了仅利用凡纳滨对虾基础群体数据难以准确剖出共同环境效应。随着选育世代的增加, 系谱信息和家系测定数据的不断累积, 利用多个世代估计的存活性

状的遗传力将会进一步降低, 并且更加准确(Rezk *et al.*, 2009)。

凡纳滨对虾基础群体家系收获体重和存活性状的遗传相关系数均很小, 表现为低度线性负相关($R < 0.3$)。斑节对虾54周体重和16—35周存活性状育种值的相关系数也很小(-0.07 ± 0.29), 同样表现为低度线性负相关(Kenway *et al.*, 2006)。中国对虾育种基础群体家系170d体重和存活性状育种值甚至表现为低度线性负相关($R = -0.24$)(栾生等, 2008)。在制定上述物种的育种目标时, 如果只考虑体重性状, 多代选择后核心群的存活性状并不会得到有效改善, 甚至可能会出现降低的情况。因此在育种规划时, 有必要采用经济加权系数或百分比赋值方式, 对存活性状进行一定的加权, 制

定多性状综合选择指数, 据此评估和选择优秀的留种亲本。而在其它凡纳滨对虾和尼罗罗非鱼育种群体中, 存活和体重的遗传相关系数分别为0.40—0.42和 0.46 ± 0.20 (Gitterle *et al.*, 2005a; Charo-Karisa *et al.*, 2006), 表现为中度线性正相关($R > 0.4$)。在制定育种规划时, 育种目标中可以只包含收获体重, 而不用考虑或者给予存活性状较低的加权, 多代选育后核心群的存活率也会得到一定程度的改良。

3.2 凡纳滨对虾体重和存活性状的 G×E 效应

尽管 HBHH 和 QDAS 两个场体重间的遗传相关系数与 1 差异显著, 但是二者间仍然表现为高度遗传相关。 K 值也表明, 体重性状的 $G \times E$ 效应不显著($K < 0.5$)。因此在体重的育种分析模型中, 可直接将场效应作为固定效应进行分析。在制定以体重为育种目标的选育方案时, 不需要在每个养殖区域建立单独的育种核心群。墨西哥北部 2 个凡纳滨对虾测试场以及场内不同养殖密度(9.1 尾/ m^2 和 14.8 尾/ m^2)间体重的 $G \times E$ 效应分析表明, 相互间存在高度遗传相关(0.80—0.86)(Castillo-Juárez *et al.*, 2007), $G \times E$ 效应不显著。哥伦比亚 5 个测试场凡纳滨对虾体重间也表现为高度遗传相关(0.97—0.99), $G \times E$ 效应不显著(Gitterle *et al.*, 2005a)。本试验中除了混养测试池面积和水环

境外, HBHH 和 QDAS 场的其它环境条件较为一致, 这也可能是体重的 G×E 不显著的一个重要原因。如果测试环境间差异程度大, 则可能会存在显著的基因型与环境互作效应。高放养密度(400 尾/m²)和低放养密度(5.9 尾/m²)体重间的 G×E 分析表明, 二者间的遗传相关系数为 0.54±0.12, 表现为中度相关, 存在显著的基因型与环境互作效应(Ibarra *et al.*, 2008)。菲律宾 GIFT 罗非鱼 7 个测试场体重间的遗传相关显示, 测试环境差异越大, 遗传相关越小, 基因型与环境效应越大(Eknath *et al.*, 2007)。

遗传相关和 *K* 值均显示, HBHH 和 QDAS 存活性状间存在显著的基因型与环境互作效应。哥伦比亚 5 个凡纳滨对虾测试场存活性状间的遗传相关在-0.33—0.99, 但由于估计值的标准误很大(0.11—3.7), 因此并不准确(Gitterle *et al.*, 2005a)。GIFT 罗非鱼在淡水和半咸水养殖环境下选择三个世代, 结果表明二个环境存活性状间存在显著的基因型与环境互作效应($r_g = 0.42 \pm 0.05$)(Luan *et al.*, 2008)。在多个测试环境中, 导致测试个体死亡的环境因子可能并不相同。不同的环境因子导致个体死亡的遗传机制可能存在差异, 从而产生较大的遗传参数差异和显著的基因型与环境互作效应(Vehviläinen *et al.*, 2008)。因此如果以存活作为主要的育种目标性状, 针对不同的养殖区域和水环境建立单独的育种群体可能是更为优化的育种方案。

参 考 文 献

- 农业部渔业局, 2011. 2011 年中国渔业统计年鉴. 北京: 中国农业出版社, 129
- 李亚春, 蔡强, 陈海进等, 2010. 凡纳滨对虾良种选育之虾苗培育技术探讨. 海洋与渔业, (11): 41—42
- 陈锚, 吴长功, 相建海等, 2008. 凡纳滨对虾的选育与家系的建立. 海洋科学, 32(11): 5—9
- 姚雪梅, 黄勃, 赖秋明等, 2007. 凡纳滨对虾自交系与杂交系早期生长和存活的比较. 水产学报, 30(6): 791—795
- 栾生, 孔杰, 张天时等, 2008. 基于表型值和育种值的中国对虾生长、抗逆性状相关分析. 海洋水产研究, 29(3): 14—20
- 黄永春, 艾华水, 殷志新等, 2010. 第四代凡纳滨对虾抗 WSSV 选育家系的抗病及免疫特性研究. 水产学报, 34(10): 1549—1558
- Argue B J, Arce S M, Lotz J M *et al.*, 2002. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture*, 204(3—4): 447—460
- Castillo-Juárez H, Casares J C Q, Campos-Montes G *et al.*, 2007. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture*, 273(1): 42—49
- Charo-Karisa H, Komen H, Rezk M A *et al.*, 2006. Heritability estimates and response to selection for growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in low-input earthen ponds. *Aquaculture*, 261(2): 479—486
- Eknath A E, Bentsen H B, Ponzoni R W *et al.*, 2007. Genetic improvement of farmed tilapias: Composition and genetic parameters of a synthetic base population of *Oreochromis niloticus* for selective breeding. *Aquaculture*, 273(1): 1—14
- Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R *et al.*, 2009. ASReml User Guide Release 3.0. Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK: VSN International Ltd, 1—372
- Gitterle T, Ødegård J, Gjerde B *et al.*, 2006. Genetic parameters and accuracy of selection for resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* using different statistical models. *Aquaculture*, 251(2): 210—218
- Gitterle T, Rye M, Salte R *et al.*, 2005a. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* under standard commercial conditions. *Aquaculture*, 243(1—4): 83—92
- Gitterle T, Salte R, Gjerde B *et al.*, 2005b. Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Aquaculture*, 246(1—4): 139—149
- Gjedrem T, 2005. Basic statistical parameters. Selection and breeding programs in aquaculture, Dordrecht: Springer, 66—70
- Ibarra A M, Famula T R, 2008. Genotype by environment interaction for adult body weights of shrimp *Penaeus vannamei* when grown at low and high density. *Genetics Selection Evolution*, 40(5): 1—11
- Kenway M, Macbeth M, Salmon M *et al.*, 2006. Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks. *Aquaculture*, 259(1): 138—145
- Kenway M, Macbeth M, Salmon M *et al.*, 2008. Commentary on “Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks” [Aquaculture 259 (2006) 138—145]. *Aquaculture*, 282(1—4): 147—148
- Luan T D, Olesen I, Ødegård J *et al.*, 2008. Genotype by environment interaction for harvest body weight and survival of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in brackish and fresh water ponds. In: 8th International Symposium on Tilapia in Aquaculture, 1: 231—240
- Pérez-Rostro C I, Ibarra A M, 2003. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared

- indoors. *Aquaculture Research*, 34(7): 543—553
- Rezk M A, Ponzoni R W, Khaw H L *et al*, 2009. Selective breeding for increased body weight in a synthetic breed of Egyptian Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: Response to selection and genetic parameters. *Aquaculture*, 293(3—4): 187—194
- Shelbourne C J A, 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. In: Proceedings of Joint Symposia for the Advancement of Forest Tree Breeding of the Genetics Subject Group, IUFRO, and Section 5, Forest Trees, SABRAO. Government Forest Experiment Station of Japan, Tokyo, B-1(I): 1—28
- Vehviläinen H, Kaune A, Quinton C *et al*, 2008. Survival of the currently fittest: genetics of rainbow trout survival across time and space. *Genetics*, 180(1): 507—516
- Wang X, Ma A, Huang Z *et al*, 2010. Heritability and genetic correlation of survival in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 28(6): 1200—1205
- Wolfinger R D, 1996. Heterogeneous variance: covariance structures for repeated measures. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 1(2): 205—230

GENETIC PARAMETERS AND GENOTYPE BY ENVIRONMENT INTERACTION FOR BODY WEIGHT AND SURVIVAL OF PACIFIC WHITE SHRIMP *LITOPENAEUS VANNAMEI*

LUAN Sheng¹, LUO Kun¹, RUAN Xiao-Hong¹, CAO Bao-Xiang¹, WANG Hao^{1, 2},
DU Xue-Fang^{1, 3}, ZHANG Kai^{1, 4}, KONG Jie¹

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture, Qingdao, 266071; 2. College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian, 116023; 3. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306; 4. College of Marine Life Science, Ocean University of China, Qingdao, 266003)

Abstract Genetic parameters and genotype by environment interaction (G×E) were obtained for body weight and survival of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* using full-sib and half-sib families from cultured brood females collected from seven introduced populations. The heritability estimates for body weight and survival in the base population all ranged from moderate to high [(0.19±0.09) to (0.43±0.09), (0.27±0.04) to (0.45±0.06)] and were significantly different from zero ($P<0.05$). The heritabilities estimated between two farm units (HBHH and QDAS) at different locations (Huanghua city and Qingdao city) were not significantly different from each other ($P>0.05$) for body weight and survival using Z-score test. There was a low phenotypic and genetic correlation between body weight and survival (−0.007 and −0.008). The genetic correlations between HBHH and QDAS farms were 0.83±0.04 for body weight, and 0.40±0.11 for survival. These correlations suggest that a low G×E effect for body weight ($K<0.5$), but a high G×E effect for survival ($K>0.5$). The results show that there is quite substantial additive genetic variance for body weight and survival in Pacific white shrimp that can be exploited through selective breeding.

Key words *Litopenaeus vannamei*; body weight; survival; heritability; genetic correlations; genotype by environment interaction