

综 述

对虾选择育种研究进展*

孔 杰^{1,2}, 栾 生^{1,2}, 谭 建^{1,2}, 隋 娟^{1,2}, 罗 坤^{1,2}, 李旭鹏^{1,2},
代 平^{1,2}, 孟宪红^{1,2}, 卢 霞^{1,2}, 陈宝龙^{1,2}, 曹家旺^{1,2}, 曹宝祥^{1,2}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237)

摘 要: 对虾生长速度快、肉质鲜美、出肉率高, 2017 年世界养殖产量超过 520 万 t, 在水产养殖业中占有重要的地位。对虾产业链条完备, 对优质种苗的需求迫切, 是水产科的一个典型代表种。对虾繁殖力强、性成熟周期短, 室内全人工养殖、繁育技术成熟, 易于开展遗传改良工作, 但选种和配种技术对选育进展和可持续性影响大。以规模化家系为基础的多性状综合选育技术, 是支撑当前对虾种业发展的关键技术。本文综述了对虾生长、抗性、饲料转化效率、繁殖力等经济性状的测试与遗传评估方法, 并对其遗传参数、基因型与环境互作效应和选择反应等进行了系统分析, 包括近些年发展起来的基因组选择, 间接遗传效应分析等方法的最新结果, 以期对精准、高效和可持续对虾选育提供参考。

关键词: 对虾; 家系; 选择育种; 遗传评估; 遗传参数

中图分类号: S968.22

文献标志码: A

文章编号: 1672-5174(2020)09-081-17

DOI: 10.16441/j.cnki.hdx.20200033

引用格式: 孔杰, 栾生, 谭建, 等. 对虾选择育种研究进展[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2020, 50(9): 81-97.

KONG Jie, LUAN Sheng, TAN Jian, et al. Progress of study on penaeid shrimp selective breeding[J]. Periodical of Ocean University of China, 2020, 50(9): 81-97.

选择育种是水产科遗传改良工作中最为基本和常用的技术手段。其基本原理是假定生长速度、饲料转化效率和繁殖力等重要经济性状是由多个微效基因决定, 然后利用数量遗传学方法构建核心育种群体并进行遗传评估, 依据既定选择强度留取性能优良的个体, 并在限定的近交水平下设计配种方案, 持续多代定向选择, 将分散在多个祖先个体中的优良基因富集到少数个体中, 不断提高育种目标性状的遗传增益, 最终达到育成新品种(系)的目的^[1]。

人工选择在对虾育种工作中得到了广泛应用。利用群体选择方法, 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)核心育种群进行多代群体选择, 产量和 IHHNV 抗性均大幅度改良^[2]。但群体选择难以剔除环境效应、非加性效应等影响因素, 选种准确性较差, 遗传进展缓慢; 且该技术难以有效控制育种群体的近交水平, 育种项目的可持续性差。1970 年代, 挪威育种学家以规模化家系为基础, 以最佳线性无偏预测法(Best linear unbiased prediction, BLUP)为核心建立了多性状遗传评估技术^[3], 随后在凡纳滨对虾等选择育种项目中利用

该技术也取得了较好的遗传进展。

国内自 2004 年开始, 通过引进、消化吸收和自主创新, 建立了基于规模化家系的“水产动物多性状复合育种技术”^[4]。当前, 该技术已在凡纳滨对虾、中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)、日本对虾(*Marsupenaeus japonicus*)等多个养殖虾类的选育研究中应用, 成功培育出中国对虾“黄海 5 号”、罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)“南太湖 2 号”、凡纳滨对虾“壬海 1 号”等多个新品种。

对虾在中国及世界水产养殖业中占有重要的地位。当前主要的养殖种类包括凡纳滨对虾、斑节对虾(*Penaeus monodon*)、日本对虾和中国对虾等。根据 FAO 统计, 2017 年世界养殖产量超过 520 万 t。其中凡纳滨对虾养殖产量超过 445 万 t, 是单一产值最高的水产养殖种类之一。对虾生长速度快、肉质鲜美, 饲料、种虾、苗种、动保和加工产业链条完备且成熟, 广大养殖户对优质苗种的需求非常迫切, 是水产科的一个典型代表种。对虾繁殖力强且性成熟周期短, 可快速构建核心群和扩繁群, 开展遗传改良工作具有选择

* 基金项目: 国家自然科学基金联合基金项目(U1706203); 国家重点研究发展计划项目(2018YFD0901301); 山东省农业良种工程项目(2017LZN011)资助

Supported by the Joint Fund of the National Natural Science Foundation of China (U1706203); the National Key R&D Program of China (2018YFD0901301); Shandong Province Agricultural Seed Improvement Project (2017LZN011)

收稿日期: 2020-02-01; 修订日期: 2020-05-02

作者简介: 孔 杰(1963-), 男, 研究员。E-mail: kongjie@ysfri.ac.cn

强度高、遗传进展大、易于控种等优势。然而,由于核心群和扩繁群迭代速度快,少量亲本可贡献大部分后代,性状易产生近交衰退,高效的选种和配种方法等对育种项目遗传进展和可持续性的影响非常大。以规模化家系为基础的多性状综合选育技术,是支撑当前对虾种业的关键技术。本文综述了对虾生长、抗性、饲料转化效率、繁殖力等经济性状的测试与遗传评估方法,并对重要经济性状的遗传参数、基因型与环境互作效应和选择反应等进行了系统分析,包括近些年发展起来的基因组选择,间接遗传效应分析等最新结果,以期精准、高效和可持续对虾选育提供参考。

1 选择、测试与评估方法

1.1 选择方法

1.1.1 群体选择 群体选择又称个体选择,是指基于候选个体的表型性状的一种选择策略,如生长、形状、颜色等^[5]。最初的水产动物育种计划经常采用群体选

择方法。对委内瑞拉凡纳滨对虾核心育种群进行 11 个世代群体选择后,产量增加了 74%,由 IHHNV(Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus)导致的畸形率降低了 96%^[6]。还有研究表明,由于水产动物的繁殖力高,群体选择中少数个体可能对特定群体贡献了更多的后代,迅速导致高近亲繁殖率,降低了生长等重要性状的适应能力^[7]。优化交配设计方案或采用分子系谱检测可以改善群体选择的结果。例如,每一世代至少选择 50 对亲本,每对亲本的后代数限制在 30~50,那么近交率可以控制在每代不超过 1%^[7]。

在中国对虾新品种的培育中,群体选择仍是一种重要的选择育种方法。利用该方法获得了中国第一个海水养殖动物新品种中国对虾“黄海 1 号”。此后,群体选择单独使用或与其他选择方法结合培育出了凡纳滨对虾“中科 1 号”、“中兴 1 号”、中国对虾“黄海 3 号”、斑节对虾“南海 1 号”等多个对虾新品种(见表 1)。

表 1 中国自主培育的对虾新品种优势性状

Table 1 The good traits of the new varieties bred in China

物种 Species	品系 Varieties bred	选育方法 Selection method	选育性状 Trait	选育世代 Number of generations	品种优势 Variety performance	品种登记号 Variety registration No.
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	“科海 1 号” “Kehai No. 1”	家系选择	生长速度、成活率、均匀度	7	G7 代扩繁群体平均生长速度比选育前提高 34.7%。	GS-01-006-2010
	“中科 1 号” “Zhongke No. 1”	群体选择、家系选择	生长速度、仔虾淡水应激成活率	7	与普通养殖品种相比,生长速度提高 21.8%,苗期淡水应激成活率高(仔虾淡化成活率提高 30.2%),整齐度好。	GS-01-007-2010
	“中兴 1 号” “Zhongxing No. 1”	家系选择、群体选择	抗 WSSV	5	注射感染和投喂感染 WSSV,存活率达 70%以上,而同期的进口种虾繁育的后代,用两种方式感染死亡率均接近 100%。	GS-01-008-2010
	“桂海 1 号” “Guihai No. 1”	家系选择	生长速度、存活率	6	生长速度快,适合大规模对虾养殖,养殖 132 d 达 28 尾/kg,145 d 达 20 尾/kg。	GS-01-001-2012
	“壬海 1 号” “Renhai No. 1”	家系选择、杂交制种	生长速度、成活率	4	在相同养殖条件下,160 日龄平均体重比进口一代苗提高 21.0%,养殖成活率提高 13.0%以上。	GS-02-007-2014
	“广泰 1 号” “Guangtai No. 1”	家系选择	生长速度、成活率	7	在土池养殖模式下(3 万尾/亩),与本地土苗种群比较,生长速度提高 37%,养殖成活率提高 20%;在高位池养殖模式下(8 万尾/亩),与 SIS 苗种比较,生长速度提高 16%,养殖成活率提高 30%。	GS-01-003-2016
	“海兴农 2 号” “Haixingnong No. 2”	家系选择	生长速度、成活率	5	收获体重增加 109.56%	GS-01-004-2016
	“正金阳 1 号” “Zhengjinyang No. 1”	家系选择、品系选择	耐低温、耐低盐、生长速度、成活率	4	与凡纳滨对虾“中科 1 号”和 SIS(美国对虾改良系统有限公司)虾苗相比,成活率分别平均提高 16%和 24%;生长速度分别平均提高 10%和 13%。	GS-01-006-2017

续表 1

物种 Species	品系 Varieties bred	选育方法 Selection method	选育性状 Trait	选育世代 Number of generations	品种优势 Variety performance	品种登记号 Variety registration No.
中国对虾 <i>F. chinensis</i>	“兴海 1 号” “Xinghai No. 1”	家系选择	成活率、生长速度	4	在相同养殖条件下,与美国对虾改良系统有限公司一代苗相比,100 日龄成活率平均提高 15.0%,体重无显著差异;与美国对虾改良系统有限公司二代苗相比,成活率平均提高 11.1%,体重平均提高 12.6%。	GS-01-007-2017
	“黄海 1 号” “Huanghai No.1”	群体选择	生长速度	6	体重比对照平均增长 25.86%,染病后的发病率不足 10%。	GS-01-001-2003
	“黄海 2 号” “Huanghai No. 2”	家系选择	WSSV 抗性、生长速度、养殖存活率	4	比商业苗种抗 WSSV 能力平均提高 15.85%,生长速度平均提高 35.85%,养殖存活率平均提高 5.35%。	GS-01-002-2008
	“黄海 3 号” “Huanghai No. 3”	群体选择	耐氨氮、生长速度、养殖存活率	5	仔虾 I 期成活率提高 21.2%;收获对虾平均体重较商品苗种提高 11.8%,规格整齐;池塘养殖成活率提高 15.2%。	GS-01-002-2013
	“黄海 5 号” “Huanghai No. 5”	家系选择	WSSV 抗性、生长速度、养殖存活率	6	选育苗种 WSSV 抗性提高 30.10%,生长速度平均提高 26.52%,养殖存活率提高。	GS-01-008-2017
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	“南海 1 号” “Nanhai No. 1”	群体选择	生长速度、抗氨氮	5	生长快、抗氨氮性能强。新品系的生长速度提高了 16.97%,高氨氮胁迫成活率提高了 15.49%。	GS-01-009-2010
日本对虾 <i>M. japonicus</i>	“闽海 1 号” “Minhai No. 1”	家系选择	生长速度	4	生长速度比普通商品苗种提高了 22.0%~28.0%,养殖单产提高了 16.3%。	GS-01-004-2014

1.1.2 规模化家系选择 规模化建立家系是开展以 BLUP 为核心的多性状复合育种的前提。对家系和个体标记识别,利用个体本身、同胞、祖先和后代等系谱和测定信息,通过约束极大似然法(Restricted maximum likelihood, REML)和 BLUP 法进行遗传评定,依据综合选择指数在家系和个体水平上选种和配种,可实现多个性状的复合选择,解决近亲交配及由此导致的种质退化问题^[8]。

以家系为基础的选择方法,主要有三种:家系内选择、家系间选择和综合选择。(1)家系内选择是指对家系内优良个体的选择。该方法中多数家系都留下后代。但只能选择个体水平上的可测量性状,如生长、颜色等性状,改良性状的数量有限。(2)家系间选择是指对育种群体的优良家系的选择。依据家系的平均值,平均值高的家系入选,低的淘汰。通过同胞测试,选择一些宰杀性状,如抗性、肉质、出肉率等;群体性状,如饵料利用率等;不连续性性状,如存活率、性成熟年龄等^[5]。对于遗传力较低的性状,家系选择比群体选择更加有效^[9]。(3)综合选择通常是对家系及家系内个体的双重选择。可利用 BLUP 方法,除个体本身、同胞表型数据外,结合祖先和后代等系谱信息估计个体育

种值,根据不同性状的权重确定选择指数,在家系和个体水平上进行选择。“水产动物多性状复合育种技术”即为在此基础上建立的育种技术。

家系选择是目前对虾育种中最广泛使用的选择方法。在育种实践中根据实际需要可单独使用或与其他选择方法结合使用。在中国 15 个对虾新品种中,有 12 个应用了家系选择方法,具体包括凡纳滨对虾“科海 1 号”、“中科 1 号”、“中兴 1 号”、“桂海 1 号”、“壬海 1 号”、“广泰 1 号”、“海兴农 2 号”、“正金阳 1 号”、兴海 1 号;中国对虾“黄海 2 号”、“黄海 5 号”;日本对虾“闽海 1 号”等(见表 1)。

1.2 目标性状与测试方法

1.2.1 生长性状 生长性状直接影响着对虾养殖的经济效益,是对虾育种主要的目标性状。针对对虾生长性能的测试和评价,主要以体重、体长性状为主,测试的方法主要分为标记测试法和平行测试法。

标记测试法:测量家系个体的体长、体重并进行物理标记(每个家系不少于 30 尾),放入共同的环境中进行养殖测试,测试结束后可以获得家系或群体体长、体重性状的特定增重率、绝对增重率、变异系数等数据,并为生长性状遗传参数的估计提供了基础数据。目

前,采用的物理标记主要为可视嵌入性荧光标记(Visible implant elastomer, VIE),将 VIE 标记注射到对虾第五、六腹节的不同部位,结合注射的不同颜色和不同部位可以在共同养殖环境条件下实现大规模家系或群体的性状测试。研究表明,对体长 4 cm 的中国对虾幼虾(体重 1.8 g)注射 VIE 标记,不会影响对虾的正常生长和存活,且 VIE 标记的保持率很高,达 99% 以上^[10]。VIE 标记已广泛应用于对虾生长性能的测试^[11-13]。

平行测试法:对于无法采用物理标记进行个体区分的对虾种类或对虾个体,通过设置多个平行组的方式进行养殖测试。通常采用在同一个养殖池内设置网格或布置网箱,保证养殖密度、投喂、换水等条件的一致性,尽可能消除养殖测试环境的差异,以确保测试数据的准确性。孙苗苗等^[14]在水泥池中用围网隔成大小相同的水体开展了斑节对虾生长测试,分析了 13 个斑节对虾家系的特定生长率,为育种工作的开展提供了参考数据。

1.2.2 抗病性状 世界上几个主要的对虾养殖品种,包括中国对虾、凡纳滨对虾、日本对虾和斑节对虾等,都曾因病原性流行病而致使产业遭受严重损失,以 1990 年代暴发的病毒性流行病影响最为广泛,其中白斑综合征病毒(White spot syndrome virus, WSSV)是所有病毒性病原中传播面最广、破坏性最强的病原。

为摆脱病害困扰,对虾抗病品种的培育成为对虾病害防治的重要手段之一。世界各国先后开展了对虾抗病品种的研究,其中美国夏威夷海洋研究所(OI)培育出抗桃拉综合征病毒(Taura syndrome virus, TSV)的凡纳滨对虾品系^[15],法国海洋开发研究院(IFREMER)筛选出抗 IHNV 蓝对虾品系^[16],中国水产科学研究院黄海水产研究所培育出抗 WSSV 的中国对虾“黄海 2 号”和“黄海 5 号”品种^[17]。在抗性测试方法方面,对于细菌、病毒等流行性病原,一般采用人工侵染的方法测试家系及个体的抗病性能。以人工侵染 WSSV 为例,主要方法有三种,分别为浸浴病毒悬液、人工注射病毒粗提液以及投喂毒饵。周俊芳等^[18]采用侵染 WSSV 的凡纳滨对虾取腹部肌肉经匀浆过滤制备了 WSSV 粗提液,通过人工注射粗提液开展了 WSSV 对凡纳滨对虾的致病性研究。李新苍等^[19]通过建立实用 WSSV 定量检测方法开展了脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)病毒侵染规律的研究。Meng 等^[20]建立了一种对虾抗 WSSV 能力的等量、定量测试方法,解决了目前对虾抗病性能测试过程中不能等量、定量侵染、不能控制对虾摄食量、不能准确分辨对虾是否摄食毒饵无法避免的问题,提高了中国对虾抗 WSSV 性能测试的准确性。

1.2.3 抗逆性状 抗逆性状是对虾育种的关键目标性

状之一。养殖环境中不良水质因子如异常的温度、盐度、氨氮含量、pH 值以及亚硝酸盐等胁迫因子对对虾的遗传基础、抗病力以及病原微生物的致病力影响均十分显著,抗逆新品种的培育也成为对虾养殖业需要解决的问题。

目前,研究报道的与水质因子相关的抗逆性状主要以耐受 pH、氨氮及亚硝酸盐居多,测试的方法主要通过设置不同浓度梯度开展致毒性、适应性研究^[21-24]。潘鲁青等^[25]、李润寅等^[26]和马海娟等^[27]通过设置不同温度梯度开展测试,分别对中国对虾、日本对虾和凡纳滨对虾的幼体、仔虾及成虾生长发育进行了研究,获得了温度对对虾幼体发育、消化酶活力、温度适应性和耗氧速率的基础数据,为抗逆性状的选育提供了基础参考数据。对于盐度因子,主要的测试方法是针对盐度波动性、耐高盐、耐低盐等开展^[28-30],以获得对虾在测试条件下的生长情况和存活情况数据。以凡纳滨对虾氨氮耐受性为例,首先通过预实验获得 7 d 内半致死氨氮浓度值,然后将测试家系个体物理标记后,在半致死氨氮浓度值下混合养殖测试,统计总体死亡率达到 50% 时各家系存活率或死亡率;或者每隔 0.5 到 1 h 捞取一次死虾,统计每尾虾的存活时间,据此进行遗传评估,选取抗逆性优良的家系及个体^[31]。

1.2.4 繁殖性状 水产动物的繁殖性能决定着后代的产量和质量,是一项重要的经济指标。目前,在畜牧及家禽育种中,关于繁殖性状的遗传选育研究较多,技术手段也比较成熟。虾类开展繁殖性能的遗传选育研究起步较晚,繁殖性状的遗传力大部分为中低遗传力^[32-35],对其进行遗传改良需要多代累加才能以获得更大的遗传进展。繁殖性状测试相对于其他性状测试来说,亲本培育周期长、测试时间长、人力物力成本高,因而在很多水产物种中很难开展此项工作。对虾繁殖性状测试前需要将对虾培育至性成熟,在测试开始前对所有雌虾采用眼柄环标记个体信息,并测量雌虾体重及体长,产卵后测量产卵量及卵径,孵化后统计孵化量,以及繁殖期内的首次产卵时间、产卵次数、产卵时间间隔、测试后体重等数据。Tan 等以凡纳滨对虾为研究对象,开展了凡纳滨对虾繁殖力相关性状的测试,对 115 个家系共计 1 428 尾亲虾繁殖期的繁殖力和生长性能进行长达 4 个月的跟踪,统计产卵前和产卵后的体重、产卵次数、首次产卵日龄、产卵时间间隔等性状,结果显示产卵前和产卵后体重遗传力分别为 0.58 ± 0.08 和 0.52 ± 0.08 ,产卵次数遗传力为 0.07 ± 0.02 ,首次产卵日龄遗传力高达 0.92 ± 0.08 ,产卵时间间隔遗传力为 0.10 ± 0.03 ,证实了生长速度与繁殖力间存在显著的权衡关系,为亲虾繁殖性能调控提供了重要的理论基础^[36-37]。

1.2.5 饲料转化率 与畜牧动物相比, 获取水产动物个体的摄食量数据更加困难, 也严重限制了水产动物饲料利用效率研究的深入开展。在对虾饲料利用效率研究报道中, 开展的基本是以群组为单位实施的饲料转化率测定, 例如: 凡纳滨对虾^[38-39]、斑节对虾^[40]。由于摄食方式的差异, X 射线技术配合内含标记这种方法并不适用于对虾个体摄食量测定。在这种情况下, Dai 等^[41]研究人员首次利用循环水养殖系统, 建立了大规模测定对虾个体饲料效率的方法, 采用单独饲养的方式对中国对虾进行了个体摄食量测定, 收集了来自中国对虾“黄海 2 号”育种群体中的 51 个家系共计 400 余尾对虾进行饲料效率测试, 结果发现测试个体间的饲料效率比(Feed efficiency ratio, FER)存在很高的表型变异(0.055~0.593 g/d), 同时, 家系间也表现出较大的 FER 表型变异(0.115~0.388 g/d)。Dai 等^[42]随后又以凡纳滨对虾为研究对象, 开展了 34 个家系共计 519 尾对虾在连续两个阶段的饲料效率性状测试, 结果显示个体间的 FER 和剩余摄食量(Residual feed intake, RFI)都存在较高的变异(FER: 0.193~1.283 g/d; RFI: -0.068~0.092 g)。

1.2.6 出肉率性状 不同甲壳动物的出肉率存在较大差异, 罗氏沼虾^[43]、小龙虾和龙虾^[44]等其他甲壳类动物的出肉率分别为 37%~45%、15%~45%。同一物种在不同研究报道中的出肉率也存在一定差异, 如陈晓汉等^[45]测定了凡纳滨对虾的出肉率, 其变化范围为 53.03%~53.81%, 与 Kim 等^[46]报道的变化范围(52.1%~53.0%)相近, 但低于 Briggs 等^[47]报道的范围(66%~68%)。为了准确测定动物个体的出肉率, 通常需要杀死受试个体, 因此导致受试个体无法传代; 这也意味着无法实施家系内个体选择, 只能进行家系间选择^[48]。为此, 一些研究者为避免杀死受试个体, 曾试图寻找更加合理的方法评估出肉率性状。各形态性状对体质量的多元分析已广泛应用于各种水产动物, 常用方法主要有主成分分析、线性回归分析以及相关分析等; 还有采用超声波、核磁共振等技术, 通过测定肌肉横截面积、腹节周长等间接测定出肉率性状。

1.3 遗传和经济评估方法

1.3.1 方差组分估计方法 最早的方差组分估计方法是方差分析法(Analysis of variance, ANOVA), 后来依次出现了 Henderson 方法 I、II、III, 最小范数二次无偏估计法(Minimum norm quadratic unbiased estimation, MINQUE)、最小方差二次无偏估计法(Minimum variance quadratic unbiased estimation, MIVQUE)、最大似然法(Maximum likelihood, ML)、REML 以及贝叶斯方法等。这些方法各有特点, 其中 ANOVA、Henderson (I、II、III)、MINQUE 和

MIVQUE 都存在方差组分的估计值可能为负的问题, 主要见诸于早期的畜禽研究, 由于对虾育种起步较晚, 它们在对虾性状的方差组分估计中应用相对较少。何玉英等^[49]利用两因素系统分组的方差分析计算中国对虾体长、体重等生长性状的方差组分, 基于全同胞组内相关法估计获得这些性状的遗传力为 0.16~0.43。徐如卫等^[50]同样利用两因素系统分组的方差分析法, 估计了凡纳滨对虾的 9 个生长性状的方差组分, 计算得到遗传力属于中高水平(0.251~0.460)。

ML 和 REML 都适用于混合模型, 通过对观察值和线性函数的似然函数求极大值而求得方差组分估计值。ML 充分利用了数据资料信息, 不会出现与定义相反的参数估计值, 大样本并且抽样分布时, 具有无偏性和方差最小等优点。REML 除具有 ML 的优点外, 还考虑了由于估计总体均值而损失了一个自由度, 其方差组分估计值的偏差要小于 ML。REML 经历了最早的期望最大算法(Expectation maximization, EM), 再到非求导算法(Derivative-free, DF), 一直到现在最常用的平均信息算法(Average information, AI)。由于自身的这些优势, REML 在对虾重要经济性状的方差组分估计中应用最为广泛。田燚等^[11]基于中国对虾混合家系材料, 建立混合动物模型, 利用非求导约束极大似然法(Derivative-free restricted maximum likelihood, DF-REML)的方法分析了 8 个生长性状的方差组分, 其中个别性状的加性方差所占比重相对较小。相对而言, 目前对虾中报道更多的方差估计方法是平均信息约束极大似然法(Average information restricted maximum likelihood, AI-REML)。栾生等^[51]选用单性状动物模型, 利用 AI-REML 的方法估计凡纳滨对虾体重的方差组分, 选用广义线性混合模型(连接函数 Probit)结合公母畜阈值模型, 估计凡纳滨对虾存活性状的方差组分, 发现加性方差在两个性状的方差构成中所占比重都较大。Sui 等^[52]针对选育 5 代的中国对虾, 利用动物模型结合 AI-REML 的方法估计了其收获体重性状的方差组分, 发现不同世代的加性方差和共同环境效应方差在表型总方差中所占比重存在较大差异。

贝叶斯方法也是目前水产动物中一种较为常用的方差组分估计方法, 它结合了现有信息和先验信息, 其后验密度等于先验密度与似然函数的乘积。贝叶斯方法在构建混合模型方程组时比较简便, 由于模型中考虑了先验信息, 可以弥补数据信息量不足的缺陷, 保证其估计值更加精确, 且方差较小。但贝叶斯方法存在收敛速度慢的问题, 尤其在参数先验信息缺失时, 如果没有附加的假设, 就不能用数学描述出统计分布函数, 而这些假设得不到验证将导致计算量比较大。一般在

REML 等方法估计方差组分出现无法收敛的情况时,可以借助贝叶斯方法实现方差组分的估计。Dai 等^[42]采用动物模型结合基于 Gibbs 抽样的贝叶斯方法估计了凡纳滨对虾剩余摄食量、饲料效率比、平均日增重等性状的方差组分,其中加性方差在表型总方差中的占比较大。一般而言,方差组分估计的准确性取决于性状分布特征、群体结构、记录的完整性、统计模型及估计方法等,所以应该根据实际的数据资料来筛选并确定最合适的方差组分估计方法。

1.3.2 育种值评估方法 目前最主流的育种值估计方法是 BLUP,仅借助一个混合模型方程组既能估计出固定的环境和遗传效应,又能估算出随机的遗传效应。在使用动物模型时,BLUP 方法可以充分利用亲属信息,消除固定环境及遗传效应的偏差,校正由于选配所造成的偏差,能够对来自不同年份、世代、群体、年龄、信息量的个体进行育种值估计^[8]。BLUP 方法在处理不平衡数据时,结合选择指数法和最小二乘法两者的优点,利用线性模型和混合方程组同时得到固定效应的最优线性无偏估计和随机效应的最优线性无偏预测,而且极大地简化了矩阵运算,提高了速度。相比直接基于表型选择,基于 BLUP 方法的选择要更加准确^[53]。借助 BLUP 方法,中国目前已有多个对虾新品种问世,如罗氏沼虾“南太湖 2 号”、中国对虾“黄海 2 号”和“黄海 5 号”,以 WSSV 抗性、生长速度和养殖存活率等作为育种目标性状,采用多性状选择育种技术经多代培育而成;凡纳滨对虾“海兴农 2 号”是以提高凡纳滨对虾生长速率和养殖存活率等性状为选育目标,经 5 代的家系选育获得。

分子标记技术的发展,尤其是高通量 SNP 标记的出现,通过覆盖全基因组范围的分子标记信息可以计算个体间的分子亲缘相关度,构建分子亲缘关系矩阵(**G** 矩阵),以代替基于系谱的 **A** 矩阵进行 GBLUP(genomic BLUP)评估,进一步提高选择的准确度。还可以将分子标记信息构建的 **G** 矩阵与系谱信息构建的 **A** 矩阵复合成为 **H** 矩阵,进行一步法 GBLUP(single-step genomic BLUP, ssGBLUP)^[54]。Dai 等^[41]利用部分家系亲本的基因型信息结合多代系谱信息构建了 **H** 矩阵,对中国对虾“黄海 2 号”育种群体的平均日增重和饲料效率比进行了的育种值预测,预测准确率分别为 0.36 和 0.27,相比只基于系谱信息的预测结果并没有显著差异。

此外,假定覆盖全基因组范围的高密度标记与 QTL 处于连锁不平衡状态,也可以预测出标记的效应值,进而获得个体的基因组估计育种值^[55],进行基因组选择。常用的算法包括:岭回归最佳线性无偏估计(Ridge regression best linear unbiased prediction,

RRBLUP)、贝叶斯算法 A (BayesA)、贝叶斯算法 B (BayesB)和贝叶斯算法 C (BayesC)及贝叶斯收缩算法(Bayesian least absolute shrinkage and selection operator, Bayeisan LASSO)等,这些方法的主要差别在于关于标记效应方差的先验分布有不同的假设。但到目前为止,对虾中仅有少量基因组选择的研究报道。Wang 等^[56]利用 RR-BLUP、BayesA 和 Bayesian LASSO 三种模型预测了凡纳滨对虾体长和体重性状的基因组育种值,三种模型的平均预测准确率分别为 0.296 和 0.411。

1.3.3 间接遗传效应评估方法 在经典的数量遗传学研究中,由于缺少可行的实验设计和分析技术,在遗传评估中仅考虑直接遗传效应(Direct genetic effect, DGE),无法评估竞争、协作等个体间的社会交互行为对育种目标性状的影响。2005 年,Muir 等扩展了传统的线性混合模型,评估了日本鹌鹑个体间的竞争行为,发现在遗传评估时不考虑由竞争产生的遗传效应会导致体重、存活率和饲料转化效率等性状产生负向选择反应。在现代数量遗传学中,将个体自身行为对同一组内其他同伴性状值产生的遗传效应,称为间接遗传效应(Indirect genetic effect, IGE)^[57]。为了准确地剖分出 IGE,在虾类中多采用多家系多分组实验设计^[58-59]。实验设计为:针对 g 个家系,设置 g 个测试池;每一个家系均分为 m 个分组,每个分组包括 n 尾个体; m 个分组分别放置到 m 个测试池中;每个测试池包括 m 个不同家系的个体;任意两个家系组合在同一个测试池中出现的次数最多为 1 次;一个家系将在 m 个测试池中,与 $m \times (m-1)$ 个不同家系组合测试。该设计方案的优点是需要的测试池少,已在大西洋鲑鱼、凡纳滨对虾和中国对虾等核心育种群体 IGE 分析中应用($m=3$),测试池的数量 100 个以上^[59-61]。另外一种设计方案是先将 g 个家系随机划分为 b 个区组;每个区组内 m 个家系两两组合在一起放入一个测试池^[72]。该方案需要的测试池数量多,已在罗非鱼核心育种群体收获体重 IGE 分析中应用($m=2$),测试池的数量超过 490 个^[62]。已有研究表明,为了准确估计 IGE 的方差组分,测试池的数量需要大于 250 个^[63]。

1.3.4 经济评估方法 动植物遗传改良的最终目的是获得更高的经济效益,早在 1940 年代就有学者提出综合考虑性状本身遗传力、性状之间遗传相关及相对经济重要性等参数,使用以货币为单位的综合育种值来量化育种目标^[64],这是最早的经济评估理念,后来进一步发展为建立在单位生产的利润、投资效益或成本基础上的育种目标^[65]。最早的经济评估出现在畜牧育种中^[66-67],水产动物的此类研究最早在鱼类中开展,如针对大西洋鲑的生长速率和性成熟年龄^[68],以及 GIFT

罗非鱼和鲤鱼的收获体重、存活率和饲料摄入量性状^[69-70]等性状的遗传增益进行经济评估。

大部分对虾育种项目的育种方向是围绕着提高生长、抗病和抗逆等重要经济性状的选择反应展开, 对育种项目进行遗传和经济评估的前提是研究对象具备较为成熟的育种体系。目前, 已在凡纳滨对虾和中国对虾中开展了经济评估的相关工作^[71-72]。结合生物学、遗传学和经济学参数, 采用“投入-产出”法, 以收获体重、存活率和饲料摄入量为目标性状, 对执行多性状复合育种方案 20 个世代的遗传进展和经济效益进行预测和评估, 证明该育种方案可以显著地改良目标性状, 产生较好的经济效益, 而且利用对虾的高繁殖力特性, 在核心群体中取得的遗传增益通过三级金字塔传递系统快速传递和放大, 可以获得更高的经济效益。在凡纳滨对虾经济评估研究中, 进一步考虑了育种目标性

状在不同的区域间存在较强的基因型与环境互作效应等情况对经济效益的影响。与杂交育种、细胞工程育种和转基因等育种技术相比较, 多性状复合育种技术的一个显著特点是目标性状的遗传进展会随着世代增加不断提高, 这决定了在整个育种周期内目标性状累积遗传进展产生的经济效益将十分可观。

2 重要经济性状的遗传参数估计结果

2.1 遗传力

查清重要性状在育种群体中的遗传变异丰富度及相关关系, 是设计育种方案, 培育多性状优良新品种的基础。表 2 汇总了已报道的主要对虾养殖种类生长速度、WSSV 和 TSV 抗性、氨氮耐受性、低温耐受性、出肉率、饲料利用率、繁殖力等重要经济性状的遗传力估计值。

表 2 对虾核心育种群体重要经济性状的遗传参数
Table 2 Genetic parameters of important economic traits in nucleus breeding populations of Penaeid shrimp

物种 Species	性状 Trait	估计模型/方法 Model/Method	遗传力 Heritability	共同环境系数 Common environmental effect	参考文献 Reference
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	体重	个体动物模型	0.34±0.09	0.08±0.03	[78]
	体重	个体动物模型	(0.17±0.04)~ (0.14±0.05)	0.07~0.09	[79]
	体重	个体动物模型	0.17±0.06	—	[80]
	WSSV 感染后存活率	阈值模型	(0.01±0.01)~ (0.31±0.05)	(0.00±0.00)~ (0.03±0.01)	[75]
	WSSV 感染后存活率	阈值模型	0.06±0.03	—	[81]
	WSSV 感染后存活时间和存活率	个体动物模型阈值模型	(0.01±0.00)~ (0.04±0.02)	—	[82]
	TSV 感染后存活率	半同胞组内相关法	0.28±0.14	—	[83]
	WSSV 感染后存活时间	个体动物模型	0.15±0.07	0.02±0.03	[84]
	耐氨氮存活时间	个体动物模型	(0.15±0.05)~ (0.78±0.07)	—	[31]
	耐低温存活率	阈值模型	0.03±0.02	—	[85]
	繁殖力	重复力模型/分类性状 模型/阈值模型	0~0.18	—	[36]
	产卵量	重复力模型	0.13±0.04 和 0.17±0.24	—	[33, 35]
	出肉率	个体动物模型	0.10±0.03	—	[77]
	剩余摄食量	个体动物模型	0.64±0.24	—	[42]

续表 2

物种 Species	性状 Trait	估计模型/方法 Model/Method	遗传力 Heritability	共同环境系数 Common environmental effect	参考文献 Reference
中国对虾 <i>F. chinensis</i>	体重	个体动物模型	0.18 ± 0.04	0.08 ± 0.01	[52]
	感染 WSSV 后存活时间	个体动物模型	0.012 ± 0.022	0.04 ± 0.01	[86]
	高氨氮的抗性	个体动物模型	$0.15 \sim 0.28$	—	[87]
	低温耐受性	个体动物模型	TAD: 0.27 ± 0.09 CDH: 0.08 ± 0.06	— 0.04	[88]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	体重	个体动物模型	0.24 ± 0.01	—	[89]
	体重	个体动物模型	$(0.23 \pm 0.11) \sim$ (0.45 ± 0.13)	—	[74]
	体重	个体动物模型	$(0.45 \pm 0.11) \sim$ (0.56 ± 0.04)	—	[73]
	体重	个体动物模型	0.27 ± 0.07	—	[90]
	耐氨氮	个体动物模型	0.11 ± 0.04	—	[91]
	淡水应激性	个体动物模型	0.29 ± 0.08	—	[91]
	存活率	阈值模型	$0.36 \sim 0.71$	—	[73]
	繁殖性状	个体动物模型/阈值模型/分类性状模型	$0.18 \pm 0.16 \sim$ 0.47 ± 0.15	—	[76]
日本对虾 <i>M. japonicus</i>	体重	个体动物模型	$(0.18 \pm 0.04) \sim$ (0.19 ± 0.04)	—	[92]
	体长、体质量	个体动物模型	$(0.79 \pm 0.13) \sim$ (0.31 ± 0.25)	—	[93]
	耐高氨氮	个体动物模型	0.13 ± 0.06	—	[93]
	耐低盐	个体动物模型	0.04 ± 0.08	—	[94]
	耐高氨氮	个体动物模型	0.03	—	[94]

对于体重等生长性状,其遗传力估计值在 $0.17 \sim 0.56$ 之间,表现为中高遗传力水平,因此体重和生长速度等性状具有较大的选择潜力,目前已经培育成功的“快大”品系主要是针对此性状选育而成的,其生长速度表现出明显的优势。因无法剖分共同环境效应,部分斑节对虾育种群体体重遗传力估计值可能偏高^[73-74]。Dai 等利用个体动物模型获得了凡纳滨对虾饲料利用效率性状的遗传参数,其中饲料转化率和剩余摄食量性状的遗传力分别为 0.58 ± 0.23 和 0.64 ± 0.24 ,该结果未剖分共同环境效应^[42]。该研究首次在个体水平上报道了虾类育种群体饲料利用效率性状的遗传参数。

对于疾病抗性,如感染 WSSV 后存活时间或存活率,多表现为低遗传力水平(<0.15),因此针对此性状的选育进展相对较慢,需要连续多代开展才能获得一定的遗传增益。Trang 等研究表明,WSSV 感染后 3 d 幼虾存活率的遗传力为 0.31 ± 0.05 ,随着病毒感染时间的增加,整体存活率逐渐接近 50%,遗传力不断降低,感染 15 d 后幼虾存活率的遗传力为 0.01 ± 0.01 ^[75]。对虾氨氮耐受性的遗传力估计值多表现为中低遗传力水平(<0.15)。但正常盐度和低盐度环境下凡纳滨对虾仔虾(0.50 g/尾)耐氨氮存活时间的遗传力分别为 0.78 ± 0.07 和 0.58 ± 0.07 ,均表现为高遗传力水平,该研究结果未剖分共同环境效应^[31]。目前,市场

上广泛推广的“高抗”系列品系主要是针对抗病、抗逆或存活等性状开展选育,表现出存活率高、抗病性强、抗应激性强等特性,适合土塘和大水面生态养殖模式。

对于繁殖力性状(雌虾产卵量、无节幼体数、卵径、产卵频次和是否产卵),大多数性状遗传力较低,在 0~0.18 之间^[36]。因此,选育高繁殖力的品系的过程也相对较慢,需要连续多代选育以获得较高的遗传增益。Arcos^[33]和 Caballero^[35]利用重复力模型估计的产卵量遗传力分别为 0.13 ± 0.04 和 0.17 ± 0.24 ,同样为中低遗传力水平。斑节对虾繁殖性状(产卵次数、产卵数量、无节幼体数量)的遗传力在 $(0.18 \pm 0.16) \sim (0.47 \pm 0.15)$ 之间,为中高遗传力,但该值未剖分共同环境效应^[76]。

对于出肉率性状,基于 16 个 SSR 分型标记信息,构建了 75 个家系 1 244 尾个体间的分子亲缘相关度,利用个体动物模型获得了出肉率的遗传力为 $0.10 \pm$

$0.03^{[77]}$,为低遗传力水平。

值得注意的是,部分遗传力估计值受限于群体遗传变异、家系管理标准化程度、性状特征、分析方法与模型等,估计值可能会存在偏差。尤其是水产动物养殖中存在的共同环境效应的问题,可能会影响到遗传力估计的准确性。

2.2 遗传相关和基因型与环境互作 (Genotype by environment interaction, G×E)

对虾产业环节多,对品种的性状要求也相应多,性状间的遗传相关性就显得特别重要。同时,有的种类,如凡纳滨对虾,养殖区域广、养殖的环境条件、养殖模式等都呈现高度多样性,基因型与环境互作研究也备受重视。表 3 汇总了国外文献中报道的主要对虾养殖种类不同性状的遗传相关,以及在不同养殖环境、模式下的基因型与环境互作效应。

表 3 对虾核心育种群重要经济性状的遗传相关

Table 3 Genetic correlations of important economic traits in nucleus breeding populations of Penaeid shrimp

物种 Species	性状 Trait	遗传相关 Genetic correlation	基因型与环境互作 G×E Genotype and environment interaction	参考文献 Reference
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	体重×抗 WSSV	-0.55	—	[95]
	生长速度与抗 TSV 感染后成活率	$-(0.46 \pm 0.18)$	—	[83]
	产卵量×体重	0.34	—	[33]
	产卵量和体重	$-(0.21 \pm 0.19)$	—	[99]
	生长速度与产卵间隔天数	0.93 ± 0.10	—	[37]
	混养和多家系多分组养殖模式下体重性状	0.71 ± 0.11	—	[59]
	正常(30‰)和低(5‰)盐度氨氮耐受性	0.394 ± 0.097	G×E 显著	[31]
	30‰和 5‰盐度间收获体重	0.52 ± 0.06	G×E 显著	[39]
	不同温度(18℃ vs 28℃)间收获体重	0.48 ± 0.21	G×E 显著	[85]
	零换水和大换水量养殖模式间收获体重	0.62 ± 0.11	G×E 显著	[96]
	养殖密度(10、30、80 尾/m ²)体质量	$0.79 \sim 0.99$	G×E 不显著	[100]
	不同养殖环境和密度下凡纳滨对虾体重	0.90 ± 0.05	G×E 不显著	[80]
	不同养殖密度下生长性状	$0.94 \sim 0.98$	G×E 不显著	[97]
	不同养殖密度下存活性状	0.77 ± 0.09	G×E 不显著	[97]
中国对虾 <i>F. chinensis</i>	两个养殖基地的收获体重	0.94 ± 0.07	G×E 不显著	[78]
	高低盐度(30‰和 15‰)下体重	$0.81 \sim 0.90$	G×E 不显著	[101]
	低温下体重和体长	0.969 ± 0.018	—	[98]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	低温下体重、体长与半致死时的存活状态	0.517 ± 0.205 和 0.538 ± 0.203	—	[98]
	体重性状直接遗传效应与间接遗传效应	$-(0.495 \pm 0.184)$	—	[61]
日本对虾 <i>M. japonicus</i>	体重与产卵量	$0.54 \sim 0.93$	—	[76]
	体重与存活率	0.05	—	[90]
日本对虾 <i>M. japonicus</i>	不同日龄体重和体长	$0.73 \sim 0.99$	—	[92]
	体重与耐高氨氮性状	$-0.07 \sim 0.17$	—	[93]
	生长和耐低盐	$0.1 \sim 0.16$	—	[94]
	生长和耐高氨氮	$-0.02 \sim 0.17$	—	[94]

报道分析表明,对虾生长速度与抗病性状间普遍存在负相关关系。凡纳滨对虾体重与 WSSV 抗性间遗传相关为 $-0.55^{[95]}$,体重与抗 TSV 感染后成活率之间的遗传相关为 $-(0.46 \pm 0.18)^{[83]}$ 。在生长速度与繁殖力的相关分析研究中,有报道个体体重与产卵间隔天数的遗传相关高达 0.93 ± 0.10 ,提示生长速度与繁殖力间存在显著的负相关关系^[37]。不同生长发育阶段体重与产卵量的相关关系分析则有不同的报道,有的研究结果显示为正相关关系,也有的显示为负相关关系,但总体上相关性不强。基因型与环境互作方面,已有结果表明,养殖模式及环境间差异越大,基因型与环境互作效应越强。凡纳滨对虾仔虾在正常(30‰)和低(5‰)盐度条件下氨氮耐受性的遗传相关系数仅为 0.394 ± 0.097 ,表明存在较强的 $G \times E$ 效应;30‰和5‰盐度间收获体重表现为中低度遗传正相关(0.52 ± 0.06), $G \times E$ 效应显著^[31]。凡纳滨对虾不同温度(18、28℃)间收获体重的遗传相关较低($r_g = 0.48 \pm 0.21, K > 0.50$), $G \times E$ 效应显著^[85]。凡纳滨对虾零换水和大换水量养殖模式间收获体重的遗传相关系数为 0.62 ± 0.11 ,也表明两种养殖模式间存在一定程度的 $G \times E$ 效应^[96]。凡纳滨对虾在高低密度(80尾/平方米和160尾/平方米)间各性状的遗传相关介于 $0.94 \sim 0.98$ 之间,为高度遗传相关,显示两个密度间存在较低的 $G \times E$ 效应;高低密度下存活性状的遗传相关为 0.77 ± 0.09 ,该值与1没有显著性差异($P > 0.05$),说明存在较小的 $G \times E$ 效应^[97]。

针对中国对虾,低温下体重、体长之间的遗传相关分别为 0.969 ± 0.018 ,为高度正相关;低温下体重、体长与半致死时的存活状态的遗传相关分别为 0.517 ± 0.205 和 0.538 ± 0.203 ,为中度正相关^[98]。郑静静^[94]对68个日本对虾家系45日龄和75日龄体重和体长性状的遗传相关估计值介于 $(0.505 \pm 0.028 \sim 0.989 \pm 0.003)$ 。蒋湘等^[93]估计了日本对虾基础群体的体长、腹长、体质量与耐高氨氮性状的遗传相关,体长、腹长、体质量与耐高氨氮性状的表型相关与遗传相关系数分别为 $-0.082 \sim 0.08$ 和 $-0.067 \sim 0.17$,检验结果不显著。周发林等^[91]以高氨氮和淡水胁迫致死时间为衡量指标,估计了斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的遗传参数,斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系表型值相关系数为0.15,表现为低度线性正相关。斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的家系育种值相关系数为0.57,表现为中度线性正相关。

2.3 间接遗传效应

尽管对虾的行为学研究资料匮乏,但同时出生的对虾,在相同的环境中养殖,其个体大小有时表现出很大变异,个体间的社会交互行为产生的间接遗传效应

可能是重要原因,其研究越来越受到重视。以凡纳滨对虾核心育种群G1代105个家系为研究对象,在低密度养殖模式下,采用多家系多分组设计,利用传统动物模型和包含间接遗传效应的扩展动物模型估算了收获体重的遗传参数。在虾类育种群体中获得了个体间由社会交互产生的IGE方差,占总遗传方差的比例为54%;总遗传方差占表型方差的比例为73%。基于多家系多分组新模式测定的总遗传变异是传统模式的2倍多^[59]。进一步采用多家系多分组设计,限制配合饲料投喂量为正常投喂量的50%,对中国对虾G11代核心育种群103个家系进行IGE分析,结果表明:在竞争性环境下,IGE对收获体重总遗传方差的贡献度达75%;较大的负DGE-IGE协方差(-2.20)导致总遗传方差变小,与表型方差的比值仅为52%,小于传统的遗传力估计值(62%);负的DGE-IGE相关系数(-0.50 ± 0.18)表明测试群体内个体间存在较强的竞争交互行为。研究表明,在饲料投喂量受限制的竞争性环境下,对虾个体间较强的竞争交互行为对中国对虾收获体重间接产生了可遗传的效应,减少了可利用的总遗传变异^[61]。上述研究首次在对虾类育种群体中,定性定量解析了由对虾个体间社会交互产生的间接遗传效应,发现了隐藏的新遗传变异,为对虾精准育种奠定了理论和技术基础。

3 遗传增益

选择导致的群体平均值的变化称为选择反应(Selection response),是中选亲本的后代与选择前亲本世代之间的平均表型值之差。选择反应除以亲本群体的平均表现型值,所得百分率,为遗传增益(Genetic gain)^[102-103]。

3.1 国外文献报道

表4汇总了外文文献中报道的对虾选择育种项目中重要经济性状的遗传增益。

3.1.1 生长性状 在14项对虾遗传增益估计的研究中,有9项是关于体重遗传增益的研究。体重每代遗传增益2.3~21.0%,平均8.10%。其中5项研究的遗传增益是基于单性状开展的选育项目,4项研究是基于多性状开展的选育项目。多性状选育的平均增益是8.3%,与所有生长性状的遗传增益估计值的总体平均值非常接近。与传统家畜育种的结果相比,这是一个显著的高遗传增益^[104]。对虾育种中,生长的遗传增益与鱼类相比相对稍低,在23种甲壳类育种研究中,平均每代遗传增益为9.7%,而在44种鱼类中,平均每代遗传增益为14.3%^[104]。根据对虾育种的遗传增益,经过7代的生长选择,生长速度可以翻一番。而对于草鱼和大西洋鲑鱼等具有长世代间隔的其他水产物种,

可能需要长达 28 年的时间才能达到这一进展。

3.1.2 抗病性状 对虾中特定疾病抗性的选育进展集中在凡纳滨对虾中, 针对不同疾病每代遗传增益 1.7~18.4%, 平均 10.6%。其中 WSSV 的抗性选育进展较低, 每代平均遗传增益仅 4%, TVS 遗传增益 15.4%。抗病性状的高遗传增益显示了针对特定的病原培育高耐受性或者可能真正抗性品系是可行的。而养殖存活

率性状虽然受到多种环境因子的影响, 仍可以达到 5.7% 的遗传增益。对多数养殖者来说, 疾病是对虾养殖中面临的主要问题。目前研究表明基于感染测试结果进行选育是非常有效的^[105]。这种方法结合 QTL 以及标记辅助或基因组选育, 非常有希望在未来降低对虾的死亡率。

表 4 对虾核心育种群重要经济性状的遗传增益

Table 4 Genetic gain per generation of important economic traits in nucleus breeding populations of Penaeid shrimp

性状及物种 Species and trait		性状均值 Phenotypic mean	选育世代 Number of generations	遗传增益, 每代 Genetic gain per generation/%	参考文献 Reference
体重 Body weight	凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	—	1	4.4 *	[106]
		24.2 g	1	21.0 *	[83]
		—	4	4.2 *	[107]
	中国对虾 <i>F. chinensis</i>	11.5 g	1	10.7	[108]
		14.1 g	1	2.3	[78]
		7.3~18.8 g	5	3.72 *	[52]
	日本对虾 <i>M. japonicus</i>	15 g	1	10.7	[109]
		14.5 g	1	11.7	[110]
	蓝对虾 <i>P. stylirostris</i>	30.3 g	5	4.2	[111]
存活率 Survival rate	凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	—	4	5.7 *	[107]
WSSV 抗性 WSSV resistance	凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	—	4	1.7 *	[107]
		—	4	6.3	[112]
TVS 抗性 TVS resistance	凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	—	1	12.4 *	[106]
		46.4%	1	18.4 *	[83]

注: * 多性状育种。* Multi-trait breeding.

3.2 国内遗传增益的报道

到目前为止, 中国自主培育的对虾新品种共有 15 个, 其中凡纳滨对虾 9 个, 中国对虾 4 个, 斑节对虾 1 个, 日本对虾 1 个(见表 1)。选育性状以生长速度为主, 囊括了成活率、抗病、抗逆等多类性状。其中, 凡纳滨对虾以家系选育为主要选择方法, 结合群体选育、品系选育、杂交制种等多种方法进行新品种培育, 各性状每代平均遗传增益为生长性状 5.74%, 成活率 3.90%, WSSV 抗性 6.00%; 中国对虾以家系选育和群体选育为主要选择方法进行新品种培育, 各性状每代平均遗传增益为生长性状 5.01%, 成活率 2.72%, WSSV 抗性 4.49%; 斑节对虾以群体选育为主要选择方法进行新品种培育, 各性状每代平均遗传增益为生长性状 3.39%, 氨氮胁迫成活率 3.10%; 日本对虾以家系选育为主要选择方法进行新品种培育, 生长速度每代平均

遗传增益为 4.08%。这些新品种的培育为中国对虾养殖业自给自足奠定了基础。

4 展望

4.1 高通量性状测定技术

利用精确高效的性能测定系统, 高通量、高质量和可重复地获取性状数据, 是开展选择育种研究的前提基础。在植物、畜牧育种研究中, 利用遥感、机器人技术、计算机视觉和人工智能等技术, 已经实现了自动化测量, 极大提高了育种效率^[113]。而水产动物, 特别是对虾, 个体小、养殖密度高、数量多、环境复杂, 难以实时监控、自动化、规模化获得个体的表型数据。当前, 人工测量是获得对虾个体表型性状的主要方法, 但存在耗时长、易产生人为误差等问题, 难以规模化采集数据, 已经成为阻碍对虾选择育种发展的一个重要问题。

近年来,机器视觉技术已在鱼类和贝类中应用,测量外型、大小、重量性状的准确度可达到 >0.95 ;近红外光谱和高光谱成像技术,应用在脂肪、蛋白、纹理、颜色、新鲜度等品质性状的测量中,准确度可达到 $0.8^{[114]}$ 。与硬件设施配套的图像识别算法,如基于机器学习的卷积神经网络算法,可进一步提高测量的准确度。可以预期,逐步发展起来的表型组学将是突破未来对虾育种研究和应用的关键研究领域,通过高通量表型分析来描述重要经济性状可以为育种决策提供大数据支持,大幅度提升选育效率。

4.2 基因组选择技术

传统的BLUP选育,对于中高遗传力性状,选择反应大,遗传增益显著;而对于抗病、抗逆等低遗传力性状以及一些限性性状,难以准确剖分出加性遗传变异,选育进展缓慢。抗病和抗逆等复杂性状是由多基因和非遗传因素共同作用的复杂性状,遗传机制复杂,受环境影响大,不同种类的抗性存在较大差别。对于抗性、肉质等性状,传统育种方案多通过同胞测试方法进行家系选择,仅可利用一半的加性遗传变异^[115],进一步降低了选育效率。利用覆盖全基因组的分子标记,通过基因组选择方法,可以准确刻画全同胞家系内个体间的亲缘关系,提高家系选择的效率^[55]。当前,限制基因组选择在对虾选择育种中应用的主要因素有两个:(1)与牛、猪等大动物相比,单尾对虾的商品价值较低,且种虾的使用寿命短;(2)目前缺少可用的商业化SNP芯片,测序分型的成本仍然比较高。但从另外一个角度看,对虾的繁殖力高,每尾雌虾平均产卵量高达30~50万粒。因此选育出的优良种虾,其遗传增益可以迅速传递到生产群,其价值要远高于作为普通商品虾的价值。且随着凡纳滨对虾基因组的破译^[116]以及wss-GBLUP等新方法的不断发展^[54],可以同时利用分型个体和未分型个体系谱和性状测定信息进行评估,因此仅对部分个体进行高通量SNP分型也可以提高遗传评估的准确性,降低了分型成本。此外,随着液相与固相分型技术^[117]、GBS(Genotyping-by-sequencing)等高通量SNP分型与填充技术^[118]的不断发展,个体高通量SNP分型的成本也在不断降低。未来2~3年,预期每个对虾样本10K量级的SNP分型成本可控制在100元之内,每个世代可对千级规模的样本开展基因组选择育种,进一步提高抗性和屠宰等性状的选育效率。

4.3 高强度选择模式

当前已报道的大部分对虾规模化家系选育计划,家系数量和家系内测试个体数量大多在百级水平,存在进一步突破的空间。遗传进展主要取决于目标性状的遗传力和选择强度。在已完成基础群体构建,遗传力等参数已固定的情况下,扩大选育群体的规模,提高

选择强度,是进一步提高遗传进展的主要途径之一。对虾繁殖力高,开展家系内高强度选择,可进一步增加选择反应。凡纳滨对虾模拟研究表明^[119],与对照方案(家系数量100个、家系内测试个体数100个、体重遗传力0.35)相比,增加参与测试的家系内个体数(100~5000),不断提高选择强度,核心育种种群收获体重育种值均值增加了48%(62.75~92.87g)。在实际育种计划中,可以结合已有设施,分阶段多次执行家系内数量标准化,不断提高选择强度;也可结合SSR、SNP等分子标记,在仔虾期大规模混养家系个体,通过亲子鉴定等方法高强度筛选育种目标性状优良的个体作为留种亲本,增加选择反应。

参考文献:

- [1] Gjedrem T. Selection and Breeding Programs in Aquaculture[M]. Berlin: Springer, 2005.
- [2] Donato M D, Manrique R, Raúl R, et al. Mass selection and inbreeding effects on a cultivated strain of *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* in venezuela[J]. Aquaculture, 2005, 247(1-4): 159-167.
- [3] Henderson C R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model[J]. Biometrics, 1975, 31: 423-447.
- [4] 孔杰, 栾生, 孟宪红, 等. 多种水产动物多性状复合育种技术[J]. 中国科技奖励, 2016, (7): 54.
Kong J, Luan S, Meng X, et al. Multi-trait selective breeding technology in several aquatic animals[J]. China Awards for Science and Technology, 2016(7): 54.
- [5] 王清印. 水产生物育种理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
Wang Q Y. Principles and Practices of Breeding in Aquatic Organisms[M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [6] Embury G C, Hyford C D. The advantage of rearing brook trout fingerlings from selected breeders[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 1925, 55: 135-138.
- [7] Moav R, Wohlfarth G W. Two way selection for growth rate in the common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. Genetics, 1976, 82: 83-101.
- [8] 栾生, 孔杰, 王清印. 水产动物育种值估计方法及其应用的研究进展[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 101-107.
Luan S, Kong J, Wang Q Y. Methods and application of aquatic animal breeding value estimation: A review[J]. Marine Fisheries Research, 2008, 29(3): 101-107.
- [9] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to Quantitative Genetics [M]. Harlow: Addison Wesley Longman, 1996: 464.
- [10] 罗坤, 张天时, 孔杰, 等. 中国对虾幼虾荧光体内标记技术研究[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 48-52.
Luo K, Zhang T S, Kong J, et al. Study on techniques of internal tagging by visible implant fluorescent elastomer in *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Marine Fisheries Research, 2008, 29(3): 48-52.
- [11] 田隼, 孔杰, 栾生, 等. 中国对虾生长性状遗传参数的估计[J]. 海洋水产研究, 2008, 29(3): 1-6.
Tian Y, Kong J, Luan S, et al. Estimation of genetic parameters for growth traits of Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Marine Fisheries Research, 2008, 29(3): 1-6.

- [12] 栾生, 罗坤, 阮晓红, 等. 凡纳滨对虾体重、存活性状遗传参数和基因型与环境互作效应[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(2): 445-452. Luan S, Luo K, Ruan X H, et al. Genetic parameters and genotype by environment interaction for body weight and survival of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2013, 44(2): 445-452.
- [13] 钟声平, 苏永全, 王军, 等. 日本对虾 G1 群体生长性状遗传参数估计[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2015, 54(4): 469-473. Zhong S P, Su Y Q, Wang J, et al. Genetic parameters estimation for growth traits of the G1 *Marsupenaeus japonicus* [J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2015, 54(4): 469-473.
- [14] 孙苗苗, 黄建华, 杨其斌, 等. 13 个斑节对虾家系的生长及抗氨氮特性比较[J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(4): 510-516. Sun M M, Huang J H, Yang Q B, et al. Comparison on characteristics of growth and resistance to ammonia among 13 families of *Penaeus monodon* [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2011, 20(4): 510-516.
- [15] Brock J A, Gose R B, Lightner D V, et al. Recent Developments and an Overview of Taura Syndrome of Farmed Shrimp in the Americas[M]. //Flegel T W, MacRae I H. Diseases in Asian Aquaculture III. Fish Health Section. Manila: Asian Fisheries Society, 1997: 275-283.
- [16] Goyard E, Patrois J, Peignon J M, et al. IFREMER's shrimp genetics program[J]. The Advocate, 1999, 2(6): 26-28.
- [17] 孔杰, 罗坤, 栾生, 等. 中国对虾新品种“黄海 2 号”的培育[J]. 水产学报, 2012, 36(12): 1854-1862. Kong J, Luo K, Luan S, et al. The new variety of *Fenneropenaeus chinensis* “Huanghai No. 2”[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(12): 1854-1862.
- [18] 周俊芳, 杨先乐, 万夕和, 等. 不同靶点 shRNA 干扰对虾白斑综合征病毒增殖效果分析[J]. 华中农业大学学报, 2011, 30(1): 105-108. Zhou J F, Yang X L, Wang X H, et al. Effect of the viral interference effects of shRNAs targeting different sites in white spot syndrome virus genome[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2011, 30(1): 105-108.
- [19] 李新苍, 周俊芳, 房文红, 等. 实用 WSSV 定量检测方法的建立及其应用于脊尾白虾病毒感染规律的研究[J]. 水产学报, 2012, 36(10): 1554-1562. Li X C, Zhou J F, Fang W H, et al. Development and application of an economical real-time PCR for WSSV detection and quantification in ridgetail white prawns (*Exopalaemon carinicauda*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(10): 1554-1562.
- [20] Meng X H, Shi X L, Kong J, et al. Influence of white spot syndrome virus infection on hepatopancreas gene expression of ‘Huanghai No. 2’ shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) [J]. Journal of Ocean University of China, 2017, 16(5): 863-872.
- [21] 高淑英, 邹栋梁. 亚硝酸盐对长毛对虾幼体的毒性[J]. 台湾海峡, 1994, 13(3): 236-239. Gao S Y, Zou D L. Toxicity of nitrite to larvae of *Penaeus penicillatus* [J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 1994, 13(3): 236-239.
- [22] 孙舰军, 丁美丽. 氨氮对中国对虾抗病力的影响[J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(3): 267-272. Sun J J, Ding M L. Effect of ammonia-N on anti-disease ability of *Penaeus chinensis* [J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 1999, 30(3): 267-272.
- [23] 房文红, 王慧, 来琪芳. 碳酸盐碱度、pH 对中国对虾幼虾的致毒效应[J]. 中国水产科学, 2001, 7(4): 78-81. Fang W H, Wang H, Lai Q F. Toxicity of carbonate-alkalinity and pH larval *Penaeus chinensis* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2001, 7(4): 78-81.
- [24] 姜令绪, 潘鲁青, 肖国强. 氨氮对凡纳对虾免疫指标的影响[J]. 中国水产科学, 2004, 11(6): 537-541. Jiang L X, Pang L Q, Xiao G Q. Effects of ammonia-N on immune parameters of white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(6): 537-541.
- [25] 潘鲁青, 马甦, 王克行. 温度对中国对虾幼体生长发育与消化酶活力的影响[J]. 中国水产科学, 1997, 4(3): 17-22. Pan L, Ma S, Wang K. Effects of temperature on growth development and digestive enzyme activities of the larvae of *Penaeus chinensis* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1997, 4(3): 17-22.
- [26] 李润寅, 陈介康, 姜洪亮, 等. 日本对虾仔虾的温度适宜性实验研究[J]. 水产科学, 2001, 20(3): 17-18. Li R Y, Chen J K, Jiang H L, et al. Experiments on temperature suitable for postlarva of *Penaeus japonicus* [J]. Fisheries Science, 2001, 20(3): 17-18.
- [27] 马海娟, 臧维玲, 崔莹. 温度对南美白对虾瞬时耗氧速率与溶氧水平的影响[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(1): 52-55. Ma H J, Zang W L, Cui Y. Effects of water temperature on the instantaneous rate of oxygen consumption of *Litopenaeus vannamei* and the dissolved oxygen level [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(1): 52-55.
- [28] 穆迎春, 王芳, 董双林, 等. 不同盐度波动幅度对中国明对虾稚虾蜕皮和生长的影响[J]. 海洋学报, 2005, 27(2): 122-126. Mu Y C, Wang F, Dong S L, et al. The effects of salinity fluctuation in different ranges on the intermolt period and growth of juvenile *Fenneropenaeus chinensis* [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2005, 27(2): 122-126.
- [29] 王兴强, 马甦, 董双林. 盐度和蛋白质水平对凡纳滨对虾存活、生长和能量转换的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2005, 35(1): 33-37. Wang X Q, Ma S, Dong S L. Effects of salinity and dietary protein levels on survival, growth and energy conversion of juvenile *Litopenaeus vannamei* [J]. Periodical of Ocean University of China, 2005, 35(1): 33-37.
- [30] 潘鲁青, 姜令绪. 盐度和 pH 突变对 2 种养殖对虾免疫力的影响[J]. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2002, 32(6): 903-910. Pan L, Jiang L. The effect of sudden change in salinity and pH on the immune activity of two species of shrimps [J]. Journal of Ocean University of Qingdao, 2002, 32(6): 903-910.
- [31] Lu Xia, Luan Sheng, Cao Baoxiang, et al. Estimation of genetic parameters and genotype-by-environment interactions related to acute ammonia stress in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) juveniles at two different salinity levels [J]. Plos One, 2017, 12(3): e0173835.
- [32] Arcos F G, Ibarra A M, Elena P, et al. Feasible predictive criteria for reproductive performance of white shrimp *Litopenaeus*

- vannamei* egg quality and female physiological condition[J]. Aquaculture, 2003, 228: 335-349.
- [33] Arcos F G, Racotta I S, Ibarra A M. Genetic parameter estimates for reproductive traits and egg composition in Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* [J]. Aquaculture, 2004, 236: 151-165.
- [34] Ibarra A M, Arcos F G, Famula T R, et al. Heritability of the categorical trait ‘number of spawns’ in Pacific white female shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* [J]. Aquaculture, 2005, 250: 95-101.
- [35] Alejandra C Z, Eugenia G C, Hugo H M, et al. Genetic parameters for spawning and growth traits in the Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) [J]. Aquaculture research, 2015, 46: 833-839.
- [36] Tan J, Kong J, Luo K, et al. Genetic parameter estimation of reproductive traits of *Litopenaeus vannamei* [J]. Journal of Ocean University of China, 2017, 16(1): 161-167.
- [37] Tan J, Luan S, Cao B, et al. Evaluation of genetic parameters for reproductive traits and growth rate in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* reared in brackish water[J]. Aquaculture, 2019, 511: 1-7.
- [38] Brito L O, Arana L A V, Soares R B, et al. Water quality, phytoplankton composition and growth of *Litopenaeus vannamei* (Boone) in an integrated biofloc system with *Gracilaria birdiae* (Greville) and *Gracilaria domingensis* (Kützinger) [J]. Aquaculture International, 2011, 22: 1649-1664.
- [39] Krummenauer D, Samocha T, Poersch L, et al. The reuse of water on the culture of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, in BFT System[J]. Journal of World Aquaculture Society, 2014, 45: 3-14.
- [40] Glencross B, Tabrett S, Irvin S, et al. An analysis of the effect of diet and genotype on protein and energy utilization by the black tiger shrimp, *Penaeus monodon*—why do genetically selected shrimp grow faster? [J]. Aquaculture Nutrition, 2013, 19: 128-138.
- [41] Dai P, Luan S, Lu X, et al. Genetic evaluation of feed efficiency in the breeding population of *Fenneropenaeus chinensis* “Huanghai No. 2” using phenotypic, pedigree and genomic information[J]. Aquaculture International, 2017, 25(6): 2189-2200.
- [42] Dai P, Luan S, Lu X, et al. Genetic assessment of residual feed intake as a feed efficiency trait in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. Genetics Selection Evolution, 2017, 49(1): 61.
- [43] Hung D, Nguyen N H. Modeling meat yield based on measurements of body traits in genetically improved giant freshwater prawn (GFP) *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Aquaculture International, 2014, 22(2): 619-631.
- [44] Silva J L, Philips H, Madrid R M M. Post-harvest handling and processing[M]. // New M B, Valenti W C, Tidwell J H, et al. Freshwater Prawns: Biology and Farming. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010: 400-419.
- [45] 陈晓汉, 陈琴, 谢达详. 南美白对虾含肉率及肌肉营养价值的评定[J]. 水产科技情报, 2001, 28(4): 165-168.
- [46] Kim J D, Nhut T M, Hai T N, et al. Effect of dietary essential oils on growth, feed utilization and meat yields of white leg shrimp *L. vannamei* [J]. Asian-Australas J Anim Sci, 2011, 24(8): 1136-1141.
- [47] Briggs M, Funge-Smith S, Subasinghe R, et al. Introduction and Movement of *Penaeus vannamei* and *Penaeus stylirostris* in Asia and the Pacific[M]. FAQ: Publication, RAP, 2004.
- [48] Sang N V, Thomassen M, Klemetsdal G, et al. Prediction of fillet weight, fillet yield, and fillet fat for live river catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) [J]. Aquaculture, 2009, 288(3-4): 166-171.
- [49] 何玉英, 王清印, 谭乐义, 等. 中国对虾生长性状的遗传力和遗传相关估计[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(17): 10499-10502.
- He Y, Wang Q, Tan L, et al. Estimates of heritability and genetic correlations for growth traits in Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* [J]. Journal of Anhui Agri Sci, 2011, 39(17): 10499-10502.
- [50] 徐如卫, 钱昭英, 刘小林, 等. 凡纳滨对虾生长性状遗传参数的估计[J]. 水产学报, 2013, 37(5): 672-678.
- Xu R, Qian S, Liu X, et al. Genetic parameter estimation for growth traits of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(5): 672-678.
- [51] 栾生, 罗坤, 阮晓红, 等. 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[J]. 海洋与湖泊, 2013, 2: 445-452.
- Luan S, Luo K, Ruan X, et al. Genetic parameters and genotype by environment interaction for body weight and survival of pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2013, 2: 445-452.
- [52] Sui J, Luan S, Luo K, et al. Genetic parameters and response to selection of harvest body weight of the Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* after five generations of multi-trait selection[J]. Aquaculture, 2016, 452: 134-141.
- [53] Zhang T S, Kong J, Luan S, et al. Estimation of genetic parameters and breeding values in shrimp *Fenneropenaeus chinensis* using the REML/BLUP procedure[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2011, 30(1): 78-86.
- [54] Aguilar I, Misztal I, Johnson D L, et al. Hot topic: A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score[J]. Journal of Dairy Science, 2010, 93: 743-752.
- [55] Meuwissen T, Hayes B, Goddard M. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps[J]. Genetics, 2001, 157(4): 1819-1829.
- [56] Wang Q, Yu Y, Yuan J, et al. Effects of marker density and population structure on the genomic prediction accuracy for growth trait in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. BMC Genetics, 2017, 18: 45-49.
- [57] Muir W M. Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs[J]. Genetics, 2005, 170(170): 1247-1259.
- [58] ødegård J, Olesen I. Comparison of testing designs for genetic evaluation of social effects in aquaculture species[J]. Aquaculture, 2011, 317: 74-78.
- [59] Luan S, Luo K, Chai Z, et al. An analysis of indirect genetic effects on adult body weight of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* at low rearing density[J]. Genetics Selection E-

- volution, 2015, 47(1): 95.
- [60] Nielsen H M, Monsen B B, Odegard J, et al. Direct and social genetic parameters for growth and fin damage traits in Atlantic cod (*Gadus morhua*) [J]. Genet Sel Evol, 2014, 46: 5.
- [61] 仲伟鹏, 罗坤, 孟宪红, 等. 限制投喂环境下中国对虾体重的间接遗传效应分析[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 98-104.
- Zhong W P, Luo K, Meng X H, et al. An analysis of the indirect genetic effect on the body weight of *Fenneropenaeus chinensis* under restrictive feeding conditions [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 98-104.
- [62] Khaw H L, Ponzoni R W, Yee H Y, et al. Genetic and non-genetic indirect effects for harvest weight in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. Aquaculture, 2016, 450: 154-161.
- [63] Bijma P. Estimating indirect genetic effects: Precision of estimates and optimum designs [J]. Genetics, 2010, 186: 1013-1028.
- [64] Hazel L N. The genetic basis for constructing selection indices [J]. Genetics, 1943, 28(6): 476-490.
- [65] Harris D L, Newman S. Breeding for profit: Synergism between genetic improvement and livestock production (a review) [J]. Journal of Animal Science, 1994, 72(8): 2178.
- [66] Hill W G. Prediction and evaluation of response to selection with overlapping generations [J]. Animal Production, 1974, 18(2): 117-139.
- [67] 黄锡霞. 超细型细毛羊优化育种规划的研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- Huang X. Studies on Optimization of Breeding Scheme [D]. Beijing: China Agricultural University, 2005.
- [68] Gjedrem T, Baranski M. Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction [M]. New York: Springer, 2009.
- [69] Ponzoni R W, Nguyen H N, Khaw H L. Investment appraisal of genetic improvement programs in Nile tilapia [J]. Aquaculture, 2007, 269(1/4): 187-199.
- [70] Ponzoni R W, Nguyen H N, Khaw H L, et al. Accounting for genotype by environment interaction in economic appraisal of genetic improvement programs in common carp *Cyprinus carpio* [J]. Aquaculture, 2008, 285(1/4): 47-55.
- [71] 栾生, 金武, 孔杰, 等. 中国对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 多性状复合育种方案的遗传和经济评估 [J]. 海洋学报, 2013, 35(2): 133-142.
- Luan S, Jin W, Kong J, et al. Genetic evaluation and investment appraisal of the multi-trait selection breeding program in Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2013, 35(2): 133-142.
- [72] 金武, 栾生, 孔杰, 等. 基因型与环境互作条件下凡纳滨对虾多性状复合育种方案的遗传和经济评估 [J]. 水产学报, 2013, 12: 1770-1781.
- Jin W, Luan S, Kong J, et al. Genetic evaluation and investment selection breeding program in appraisal of the multi-trait *Litopenaeus vannamei* [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 12: 1770-1781.
- [73] Kenway M, Macbeth M, Salmon M, et al. Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks [J]. Aquaculture, 2006, 259: 138-145.
- [74] Coman G J, Arnold S J, Wood A T, et al. Age: age genetic correlations for weight of *Penaeus monodon* reared in broodstock tank systems [J]. Aquaculture, 2010, 307: 1-5.
- [75] Trang T T, Hung N H, Ninh N H, et al. Genetic variation in disease resistance against white spot syndrome virus (WSSV) in *Litopenaeus vannamei* [J]. Frontiers in Genetics, 2019, 10: 264.
- [76] Macbeth M, Kenway M, Salmon M, et al. Heritability of reproductive traits and genetic correlations with growth in the black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks [J]. Aquaculture, 2007, 270(1): 51-56.
- [77] 李东宇. 基于微卫星分子标记信息对低温条件下凡纳滨对虾生长及出肉率性状的遗传参数估计 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- Li D. Genetic Parameter Estimation for Growth and Meat Rate Traits of Pacific White Shrimp (*Litopenaeus vannamei*) in Low Temperature Condition by Microsatellite Markers [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.
- [78] Sui J, Luan S, Luo K, et al. Genetic parameters and response to selection for harvest body weight of pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* [J]. Aquaculture Research, 2016, 47(9): 2795-2803.
- [79] Gitterle T, Rye M, Salte R, et al. Genetic (co) variation in harvest body weight and survival in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* under standard commercial conditions [J]. Aquaculture, 2005, 243: 83-92.
- [80] Perez-Rostro C I, Ibarra A M. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments [J]. Aquaculture Research, 2003, 34(12): 1079-1085.
- [81] Caballero-Zamora A, Montaldo H H, Campos-Montes G R, et al. Genetic parameters for body weight and survival in the Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* affected by a white spot syndrome virus (WSSV) natural outbreak [J]. Aquaculture, 2015, 447: 102-107.
- [82] 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 [J]. Aquaculture, 2006, 251: 210-218.
- [83] Argue B J, Arce S M, Lotz J M, et al. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura syndrome virus [J]. Aquaculture, 2002, 204(3-4): 447-460.
- [84] 冯亚萍. 凡纳滨对虾抗 WSSV 性状遗传参数评估及与中国明对虾抗 WSSV 性状差异研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- Feng Y. Estimation of Genetic Parameters for White Spot Syndrome Virus (WSSV) Resistance Traits in *Litopenaeus vannamei* and Comparison of Resistance to WSSV Between *Litopenaeus vannamei* and *Fenneropenaeus chinensis* [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University of China, 2017.
- [85] Li Wenjia, Luan Sheng, Luo Kun, et al. Genetic parameters and genotype by environment interaction for cold tolerance, body weight and survival of the Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* at different temperatures [J]. Aquaculture, 2015, 441: 8-15.
- [86] 王军. 基于 SSR 标记的中国对虾抗 WSSV 性状遗传参数估计及野生和选育群体的遗传多样性分析 [D]. 上海: 上海海洋大学,

- 2017.
- Wang J. The Genetic Parameter Estimates on WSSV Resistance and Genetic Diversity Analysis in Wild and Selected Populations of *F. chinensis* Based on SSR Marker[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017.
- [87] 黄付友. “黄海 1 号”中国对虾生长性状和对高 pH、高氨氮抗性遗传力的估计[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.
- Huang F. Heritability Estimates of “Huanghai No. 1” Shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) for Growth and Resistance to High pH and High Ammonia[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007.
- [88] Wang M, Kong J, Meng X, et al. Evaluation of genetic parameters for growth and cold tolerance traits in *Fenneropenaeus chinensis* juveniles[J]. PloS one, 2017, 12(8): e0183801.
- [89] 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* [J]. Aquaculture Research, 2013, 46(6): 1363-1368.
- [90] Krishna G, Gopikrishna G, Gopal C, et al. Genetic parameters for growth and survival in *Penaeus monodon* cultured in India[J]. Aquaculture, 2011, 318: 74-78.
- [91] 周发林, 杨其彬, 黄建华, 等. 斑节对虾耐氨氮和淡水应激性状的遗传参数估计[J]. 南方水产科学, 2019, 15(5): 63-68.
- Zhou F, Yang Q, Huang J, et al. Estimation of genetic parameters for ammonia nitrogen and freshwater tolerance traits in *Penaeus monodon* [J]. South China Fisheries Science, 2019, 15(5): 63-68.
- [92] Liu J H, Zheng J J, Liu J Y. Genetic parameters for growth-related traits and survival with age in the Kuruma shrimp *Marsupenaeus japonicus* [J]. Aquaculture research, 2019, 50(1): 42-48.
- [93] 蒋湘, 郑静静, 谢妙, 等. 日本对虾耐高氨氮与生长性状的遗传参数估计[J]. 水产科学, 2017, 36(6): 11-17.
- Jiang X, Zheng J, Xie M, et al. Estimation of genetic parameters for high ammonia nitrogen tolerance and growth in Kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 36(6): 11-17.
- [94] 郑静静. 日本对虾生长、存活及抗逆性状遗传参数的估计[D]. 广州: 广东海洋大学, 2017.
- Zheng J. Genetic Parameters of Growth, Survival and Resistance Traits for Selective Breeding Population in *Marsupenaeus japonicus* [D]. Guangzhou: Guangdong Ocean University, 2017.
- [95] Gitterle T, Salte R, Gjerde B, et al. Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* [J]. Aquaculture, 2005, 246(1-4): 139-149.
- [96] 刘均辉, 栾生, 罗坤, 等. 零换水工厂化养殖模式下凡纳滨对虾生长和存活性状遗传参数估计[J]. 水产学报, 2016, 40(4): 595-602.
- Liu J, Luan S, Luo K, et al. Genetic parameters for growth and survival traits in the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) cultured using the zero water exchange system[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 595-602.
- [97] Tan J, Luan S, Luo K, et al. Heritability and genotype by environment interactions for growth and survival in *Litopenaeus vannamei* at low and high densities[J]. Aquaculture Research, 2016, 48(4): 1430-1438.
- [98] 王明珠, 孟宪红, 孔杰, 等. 低温胁迫条件下中国明对虾生长性状和耐低温性状的遗传参数评估[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(3): 98-104.
- Wang M Z, Meng X H, Kong J, et al. Evaluation of genetic parameters for growth and cold tolerance traits in *Fenneropenaeus chinensis* under low-temperature stress[J]. Progress in Fishery Science, 2018, 39(3): 98-104.
- [99] Caballero-Zamora A, Cienfuegos-Rivas E G, Montaldo H H, et al. Genetic parameters for spawning and growth traits in the Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) [J]. Aquaculture Research, 2015, 46: 833-839.
- [100] Campos-Montes G, Montaldo H, Martinez-Ortega A, et al. Genotype by environment interaction effects for body weight at 130 days of age in the Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* [J]. Veterinaria Mexico, 2009, 40(3): 255-267.
- [101] 孔杰, 栾生, 罗坤, 等. 不同盐度下凡纳滨对虾生长和存活性状遗传评估[J]. 水产学报, 2017(4): 96-102.
- Kong J, Luan S, Luo K, et al. Genetic evaluation for body weight and survival of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) at different salinity [J]. Journal of Fisheries of China, 2017(4): 96-102.
- [102] 王金玉, 陈国宏. 数量遗传与动物育种[M]. 南京: 东南大学出版社, 2004.
- Wang J Y, Chen G H. Quantitative Genetics and Animal Breeding[M]. Nanjing: Southeast University Press, 2004.
- [103] Gjedrem T. Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: A personal opinion review[J]. Aquaculture, 2012, 344-349: 12-22.
- [104] Gjedrem T, Rye M. Selection response in fish and shellfish: A review[J]. Reviews in Aquaculture, 2016, 10(1): 168-179.
- [105] Storset A, Strand C, Wetten M et al. Response to selection for resistance against infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L) [J]. Aquaculture, 2007, 272: 62-68.
- [106] Fjalestad K T, Gjedrem T, Carr W H, et al. The shrimp breeding program. Selective breeding of *Penaeus vannamei* [R]. Sunndalsøra: Akvaforsk, 1997-01-17: 85.
- [107] Gitterle T, Johansen H, Erazo C, et al. Response to multi trait selection for harvest body weight, overall survival, and resistance to white spot syndrome virus (WSSV [J]) in *Penaeus (Litopenaeus)* [J]. Aquaculture, 2007, 272 (Sup 1): S262.
- [108] Andriantahina F, Liu X, Huang H. et al. Response to selection, heritability and genetic correlations between body weight and body size in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2012, 30: 200-205.
- [109] Hetzel D J S, Crocus P J, Davis G P, et al. Response to selection and heritability for growth in Kumura prawn, *Penaeus japonicus* [J]. Aquaculture, 2000, 181: 215-223.
- [110] Preston N P, Crocus P J, Keys S J, et al. Comparative growth of selected and non-selected Kuruma shrimp (*Penaeus Marsupenaeus japonicus*) in commercial farm ponds; implications for broodstock production[J]. Aquaculture, 2004, 231: 73-82.
- [111] Goyard E, Patrois J, Peignon J M, et al. Selection for better

- growth of *Penaeus stylirostris* in Tahiti and New Caledonia[J]. Aquaculture, 2002, 204: 461-468.
- [112] Huang Y, Yin Z, Weng S, et al. Selective breeding and preliminary commercial performance of *Penaeus vannamei* for resistance to white spot syndrome virus (WSSV)[J]. Aquaculture, 2012, 364-365: 111-117.
- [113] 周济, Tardieu F, Pridmore T, 等. 植物表型组学: 发展、现状与挑战[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(4): 580-588.
Zhou J, Tardieu F, Pridmore T, et al. Plant phenomics: History, present status and challenges[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2018, 41(4): 580-588.
- [114] Zenger K R, Khatkar M S, Jones D B, et al. Genomic selection in aquaculture: Application, limitations and opportunities with special reference to marine shrimp and pearl oysters[J]. Frontiers in Genetics, 2019, 9: 693.
- [115] Montaldo H H, Castillo-Juarez H. Response to strict within-family selection with special reference to aquaculture[J]. Aquaculture Research, 2017, 48: 5175-5178.
- [116] Zhang X, Yuan J, Sun Y, et al. Penaeid shrimp genome provides insights into benthic adaptation and frequent molting[J]. Nature Communications, 2019, 10: 356.
- [117] Lv J, Jiao W, Guo H, et al. HD-Marker: A highly multiplexed and flexible approach for targeted genotyping of more than 10 000 genes in a single-tube assay[J]. Genome Research, 2018, 28(12): 1919-1930.
- [118] Brouard J S, Boyle B, Ibeagha-Awemu E M, et al. Low-depth genotyping-by-sequencing (GBS) in a bovine population: Strategies to maximize the selection of high quality genotypes and the accuracy of imputation[J]. BMC Genetics, 2017, 18: 32.
- [119] 栾生, 仲伟鹏, 谭建, 等. 凡纳滨对虾收获体质量大规模家系选择效果的计算机模拟分析[J]. 水产学报, 2018, 42(10): 73-79.
Luan S, Zhong W P, Tan J, et al. Effect of large-scale family selection on body weight of *Litopenaeus vannamei* by computer simulation[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(10): 73-79.

Progress of Study on Penaeid Shrimp Selective Breeding

KONG Jie^{1,2}, LUAN Sheng^{1,2}, TAN Jian^{1,2}, SUI Juan^{1,2}, LUO Kun^{1,2}, LI Xu-Peng^{1,2},
DAI Ping^{1,2}, MENG Xian-Hong^{1,2}, LU Xia^{1,2}, CHEN Bao-Long^{1,2}, CAO Jia-Wang^{1,2}, CAO Bao-Xiang^{1,2}
(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

Abstract: The penaeid shrimp is a delicious food with fast growth and high fillet yield. The total world shrimp production exceeded 5.2 million tons in 2017. Shrimp industry with relatively mature chain is typical representation of aquatic seed industry, with the urgent need for quality seed. Since shrimp are fertility and fast-maturing, whose indoor artificial culture and breeding are mature, the genetic improvement of shrimp is very promising. In practical work, genetic evaluation and optimal mating scheme has great influence on genetic gain and sustainability of selection. Multi-trait selection based on large-scale families is the key technology to support the development of shrimp seed industry. This paper summarized methods of measurement and genetic evaluation of important economic traits of the penaeid shrimp including growth, disease resistance, feed conversion rate, fertility, etc., and the results on genetic parameters, genotype by environment interaction and selective response, including genomic selection and indirect genetic effect reported in recent years, so as to provide reference for accurate, efficient and sustainable shrimp breeding programs.

Key words: penaeid shrimp; family; selective breeding; genetic evaluation; genetic parameter

责任编辑 高 蓓