

## 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

金 武<sup>1</sup>, 栾 生<sup>2</sup>, 孔 杰<sup>2\*</sup>, 罗 坤<sup>2</sup>, 孟宪红<sup>2</sup>, 张天时<sup>2</sup>, 王清印<sup>2</sup>

(1. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心,农业部淡水渔业和种质资源利用重点实验室,江苏 无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所,农业部海洋渔业可持续发展重点实验室,山东 青岛 266071)

**摘要:** 为预测和评估目标性状[收获体质量(BW),存活率(SR)和饲料摄入量(FI)]的遗传进展及经济效益,实验依据凡纳滨对虾多性状复合育种方案进行模拟选择了 20 个世代。此外,实验还利用选择指数理论,估计目标性状的选择反应、遗传进展以及育种目标;并对影响利润(RP)和效益成本比率(BCR)的生物学参数(遗传力、育种目标是否包括 FI),经济学参数(对虾价格、饲料价格、贴现率、初投资、年费用)和运行参数(首次回报年份、扩繁效率)进行了敏感性分析。结果表明,在基础参数值下,BW、SR 和 FI 每个世代的选择反应分别为 0.86 g, 4.70% 和 1.54 g;育种方案执行 20 年产生的 RP 和 BCR 分别为 862 747.91 万元和 844.26;敏感性分析显示,在所有参数中,扩繁效率对 RP 和 BCR 的影响最大。基因型与环境互作的敏感性分析表明,重排效应(养殖环境对同一基因型个体在不同环境中育种值排序的影响)对 RP 和 BCR 的影响较大。尺度效应(养殖环境对遗传方差的影响)对 RP 和 BCR 的影响不如重排效应明显。研究表明,从遗传学和经济学角度考虑,如果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,应针对不同的环境设置多个独立的育种核心群体,以期获得更高的 RP 和 BCR。

**关键词:** 多性状复合育种;遗传进展;利润;效益成本比率;基因型与环境互作

**中图分类号:** Q 346; S 968.22

**文献标志码:** A

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*),亦称万氏对虾、白虾、白脚对虾,俗称南美白对虾。因其抗逆性好、养殖周期短、生长快、适合于人工高密度养殖,产量跻身世界三大高产虾种之列。截至 2004 年,凡纳滨对虾产量约占世界主要养殖虾种的 23%,仅次于占世界主要养殖虾种总产 55% 的斑节对虾(*Penaeus monodon*)<sup>[1]</sup>。据统计,2011 年全国人工养殖凡纳滨对虾 1 223 277 t,占当年全国养殖对虾总产量 2 377 741 t 的 51.45%,其中海水养殖 608 267 t,淡水养殖 615 010 t<sup>[2]</sup>。随着对遗传资源保护和利用的逐渐认识和深入,陆续有采用传统方法进行凡纳滨对虾育种的一些报道<sup>[3-4]</sup>,直到 21 世纪初才开始有结合数量遗传学

和现代遗传学原理,结合 BLUP 法进行遗传改良的报道<sup>[5-7]</sup>。目前,国内培育的凡纳滨对虾新品种有“科海 1 号”、“中科 1 号”、“中兴 1 号”和“桂海 1 号”等。

水产动物遗传改良的最终目的是创造经济效益和社会效益,但大部分凡纳滨对虾育种项目主要围绕着提高生长、抗病和抗逆等重要经济性状展开<sup>[8-9]</sup>,尚未建立以经济效益为标准的评价体系。在大规模投资进行水产动物遗传改良育种项目时,政府或企业投资决策仍缺乏有效的决策工具,对项目执行若干年后产生的经济效益和社会效益尚缺乏精确的评估方法。或者说,对凡纳滨对虾进行多性状复合育种若干年后,获得的经济

收稿日期:2013-06-26 修回日期:2013-10-21

资助项目:国家“八六三”高技术研究发展计划(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)

通信作者:孔 杰,E-mail:kongjie@ysfri.ac.cn

效益是否大于该项目在此期间的总投资,国内这方面的研究仍然处于空白。此外,在凡纳滨对虾多性状复合育种体系中,核心群体的养殖环境通常是比较理想的养殖环境,但实际生产中养殖模式和核心群体养殖环境差异较大,淡水、海水、高密度、低密度均可养殖,因此不可避免地存在基因型与环境互作的效应,这些效应对遗传参数的估计以及育种值估计的影响均已有报道<sup>[10-12]</sup>,但是该效应对多性状复合育种技术体系推广产生的经济效益的影响仍缺乏相关报导。

对育种方案进行经济评估的前提是研究对象应具备较为成熟的育种体系<sup>[13]</sup>。凡纳滨对虾多性状复合选育的研究已经解决了基础群体构建、家系同步生产、家系和个体物理标记、遗传参数估计、育种值预测和交配方案制定等技术问题,建立了较为完善的多性状复合育种技术<sup>[13]</sup>。在此基础上,本实验采用投资评估的方法<sup>[14]</sup>对凡纳滨对虾执行多性状复合育种方案 20 个世代所产生的遗传进展和经济效益进行预测和评估,并扩展到生产群基因型与环境互作条件下的遗传进展和经济效益预测与评估。本实验研究结果可以为优化凡纳滨对虾多性状复合育种技术体系和评估其他物种育种项目提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 凡纳滨对虾育种金字塔结构和扩繁效率计算

在凡纳滨对虾多性状复合育种技术体系中,遗传进展按照核心群,扩繁群和生产群三级金字塔体系进行单向传递和放大。凡纳滨对虾雌虾产卵量为 10~50 万/尾,可以保证每年提供经过改

良的亲虾用于建立扩繁群体,核心群每年取得的遗传进展会直接传递到扩繁群和生产群,生产群的性能会越来越好。在本实验中,核心群的构建参考文献<sup>[13]</sup>的方法,测试个体的数量为 5 000 尾(100 个家系,每个家系 50 尾),假定每个家系雌雄比例均为 1:1,每个世代雌雄虾的留种率分别为 12% 和 6%,选择强度分别为 1.667 和 1.985。通常情况下,从测试个体中需要挑选 50 尾雄虾,100 尾雌虾用于构建后续选育群体。考虑到配组过程中可能会出现亲本发育不成熟、配组时亲本死亡等特殊情 况,一般会选留 150 尾雄虾,300 尾雌虾用于配组。从中选择 50 尾雄虾,100 尾雌虾配组构建家系,其余个体用作候补亲本。

本方案中扩繁群体的计算参考的文献<sup>[13]</sup>的方法进行(表 1)。

### 1.2 育种目标和经济加权值计算

在凡纳滨对虾多性状复合育种方案中,选择收获体质量(BW)、存活率(SR)和饲料摄入量(FI)作为育种目标性状,相应的遗传学参数<sup>[8]</sup>如表 2。选择 BW 性状,主要有两个原因:1)对虾生长速度越快,相同时间内达到上市规格的虾就越多;2)凡纳滨对虾的上市价格与生长性状密切相关,规格越大,价格和利润越高。选择 SR 性状,是因为存活率越高,单位水体内可供出售的对虾数量越多。饲料是凡纳滨对虾养殖中的一项主要投资,而通过选择育种提高了生长速度,意味着要消耗更多的饲料。因此将 FI 也作为影响经济效益的重要性状,纳入育种目标。

表 1 相同养殖系统下不同的扩繁效率  
Tab.1 Levels of reproductive efficiency with same operational systems

扩繁效率 levels of reproductive efficiency	核心群 nucleus				扩繁群 multiplication				生产群 production system
	$NF_{nu}/$ 尾	$PL_{nu}/$ 尾	$SPW_{nu}/$ 次	$S_{nu}/$ %	$0.5PR_{mp}/$ 尾	$PL_{mp}/$ 尾	$SPW_{mp}/$ 次	$S_{mp}/$ %	$PR_{pp}/$ 尾
A. 低 low	50	5 000	5	60	375 000	5 000	5	60	5.63E9
B. 中 medium	50	10 000	5	65	812 500	10 000	5	65	2.64E10
C. 高 high	50	20 000	5	70	1 750 000	20 000	5	70	1.23E11

注: $NF_{nu}$ ·核心群中雌虾数量, $PL_{nu}$ ·核心群每尾雌虾贡献的仔虾数, $SPW_{nu}$ ·核心群每尾雌虾每年产卵次数, $S_{nu}$ ·核心群从仔虾到性成熟的存活率, $PR_{mp}$ ·扩繁群个体数量, $PL_{mp}$ ·扩繁群每尾雌虾贡献的仔虾数, $SPW_{mp}$ ·扩繁群雌虾每年的产卵次数, $S_{mp}$ ·扩繁群从仔虾到性成熟的存活率, $PR_{pp}$ ·生产群个体数量

Notes: $NF_{nu}$ ·the number of females in the nucleus, $PL_{nu}$ ·the number of offsprings per female in the nucleus, $SPW_{nu}$ ·the Spawning times of females in the nucleus, $S_{nu}$ ·survival rate of individuals from larva to adult in the nucleus, $PR_{mp}$ ·the number of individuals in the multiplication, $PL_{mp}$ ·the number of offsprings per female in the multiplication, $SPW_{mp}$ ·the Spawning times of females in the multiplication, $S_{mp}$ ·survival rate of individuals from larva to adult in the multiplication, $PR_{pp}$ ·the number of individuals in the production system

表 2 收获体质量 (BW), 存活率 (SR) 和  
饲料摄入量 (FI) 的表型和遗传参数

	体质量/g body weight	存活率/% survival rate	饲料摄入量/g feed intake
均值 mean	18.19	65.00	27.29
$h^2$	0.31	0.36	0.31
$\sigma_p$	3.16	8.72	4.64
表型相关(上三角)和遗传相关(下三角) phenotypic (above) and genetic (below) correlations			
体质量 body weight		0.08	0.8
存活率 survival rate	0.08		0.3
饲料摄入量 feed intake	0.8	0.3	
共同环境效应及相关系数 common environmental effects and correlations			
$c^2$	0.07	0.01	0.07
体质量 body weight			
存活率 survival rate	0.3		
饲料摄入量 feed intake	0.85	0.3	

目标性状中 BW 和 SR 的表型方差数据来自凡纳滨对虾  $G_0$  数据。由于扩繁群和生产群的养殖环境与核心群养殖环境有较大差异, SR 的均值未采用文献中的值<sup>[8]</sup>, 而是根据实际生产技术水平取值 65%。BW 和 SR 的遗传力、表型相关和遗传相关系数参考文献[8]。FI 缺乏相应的参考数据, 表型和遗传参数参照 Ponzoni 等<sup>[10]</sup>的方法进行估计。假定 FI 与 BW 间高度相关, 遗传力设定为与 BW 相同的值 0.31, 表型相关系数和遗传相关系数均设置为 0.80。通常认为 BW 和 FI 的相关性较高, 本实验中取罗非鱼中的数据 0.8。表型相关和遗传相关设置为相等。SR 和 FI 的相关性取罗非鱼的数据为 0.3, 共同环境相关取自参考文献[10]。FI 的共同环境效应设置与 BW 的共同环境效应相等。

目标性状经济加权值计算参考文献[13]的方法进行, 计算结果如下:

$$EV_{BW} = \frac{\partial P}{\partial BW} = \frac{1\,000 \times 65 \times 0.02}{100} = 13.00$$

$$EV_{SR} = \frac{\partial P}{\partial SR} = \frac{1\,000 \times 18.19 \times 0.02}{100} = 3.64$$

$$EV_{FI} = \frac{\partial P}{\partial FI} = -1\,000 \times 0.007 = -7.00$$

### 1.3 选择指数构建

用于计算育种值和选择指数的亲缘信息见表

3。由于在对虾养殖系统中很难准确地测定 FI, 因此在育种目标中包括 FI, 但在选择指数中不包括该性状。通过 SelAction<sup>[15]</sup> 软件计算出目标性状的选择反应、育种目标标准差 ( $\sigma_H$ )、选择指数标准差 ( $\sigma_I$ ), 用货币单位表示的遗传进展 ( $\Delta G$ ) (1 000 尾虾为一个单位)。

每年的遗传进展 ( $\Delta G$ ) 的计算方法:

$$\Delta G = \frac{i_F \sigma_F + i_M \sigma_M}{L_F + L_M}$$

式中,  $i_F$  和  $i_M$  分别为雌虾、雄虾的选择强度;  $\sigma_F$  和  $\sigma_M$  分别为雌虾、雄虾的选择指数标准差;  $L_F$  和  $L_M$  分别为雌虾、雄虾的世代间隔。

表 3 参与制定选择指数的性状以及相关亲缘信息  
Tab. 3 Characters used as selection criteria in the index and information available from relatives

性状 characters	亲缘信息 informations of relatives
收获体质量 body weight	个体 49 个全同胞, 50 个半同胞
存活率 survival rate	49 个全同胞 50 个半同胞
饲料摄入量 feed Intake	没有相关记录

### 1.4 经济参数值

表 4 给出的是用于计算多性状复合育种方案经济效益的参数值, 其中粗斜体参数值为基础值, 其余梯度值用作敏感性分析。表中年费用是指为了开展育种工作而需要的一些重复性的投入, 主要包括: 个体和家系标记的人工费用, 家系养殖和管理费用, VIE 标记费用, 亲虾越冬所需要的水、电、气、热等支出, 以及遗传评估等费用。

### 1.5 经济效益计算方法

遗传改良计划的执行前期需要一定的初投资, 在计划的执行过程中每年也需要一定的成本投入。由于投资在前、收益在后, 并且不同年份所得相同收益, 其时间价值也不一样。因此, 利用贴现技术<sup>[14]</sup> 计算凡纳滨对虾遗传改良计划的经济效益值。

在凡纳滨对虾育种项目中, 通过实施遗传改良逐年增加的未贴现回报表示:

$$R = \frac{MKT \times \Delta G}{1\,000}$$

式中,  $\Delta G$  为用货币单位表示的每年获得的遗传进展 (1 000 尾虾为单位), 遗传改良期间 ( $T$  年) 的贴现回报:

$$dR = R[r^y + 2r^{y+1} + \dots + (T-y+1)r^T] = R\left[\frac{r^y - r^{T+1}}{(1-r)^2} - \frac{(T-y+1)r^{T+1}}{1-r}\right]$$

遗传改良期间( $T$ 年)的贴现成本:

$$dC = C[r + r^1 + r^2 + \dots + r^T] = \frac{Cr(1-r^T)}{1-r}$$

育种计划执行  $T$  年后的利润(RP):

$$RP = dR - dC - I$$

效益成本比率(BCR):

$$BCR = \frac{dR}{dC + I}$$

计算出遗传进展后,利用表 4 中的经济学参数在 R 2.14<sup>[16]</sup> 统计软件中计算出每年的  $dC$ ,  $dR$ ,  $RP$  和  $BCR$ ,遗传改良计划的年限设定为 20 年。

表 4 用于计算多性状复合育种方案经济效益的参数值  
Tab.4 Parameter values used in the investment appraisal of breeding plan

参数 parameter	符号缩写(单位) abbreviation or symbol(units)	梯度值 value
贴现率 discount rate	$D$	0.05,0.10,0.15
贴现因子 discount factor	$r = 1/(1+d)$	0.95,0.91,0.87
首次回报年份 year when first returns are obtained	$y$ (年)	3,4,5
育种规划年份 number of years over which scheme is evaluated	$T$ (年)	20
雄虾选择强度 selection intensity in males	$i_M$	1.985
雌虾选择强度 selection intensity in females	$i_F$	1.667
雄虾世代间隔 generation interval in males	$L_M$	1
雌虾世代间隔 generation interval in females	$L_F$	1
收获时体质量 body weight at harvest	(g)	18.19
存活率 survival rate	SR(%)	65
饲料累计消耗量 cumulative feed intake	(g)	27.29
扩繁效率 efficiency of multiplication	MKT(百万尾)	5625,26406,122500
初投资 initial investment	$I$ (万元)	400,700,1000
年费用 annual cost	$C$ (万元)	50,80,110
对虾价格 price of shrimp	$PR_{BW}$ (元/g)	0.02,0.04,0.06
饲料价格 price of feed	$PR_F$ (元/g)	0.006,0.007,0.008

### 1.6 经济学敏感性分析

影响 RP 和 BCR 的因子主要有 3 类:生物学参数(遗传力和育种目标是否包括 FI),经济学参数(对虾价格、饲料价格、贴现率、初投资和年费用);运行参数(首次回报年份和扩繁效率)。根据 3 类参数的梯度值(表 4),计算相应的 RP 和 BCR 并进行比较。

### 1.7 基因型与环境互作分析

在凡纳滨对虾的多性状复合育种体系中,核心群的选育通常是在理想化的环境中养殖并进行亲本挑选的。但是,生产群体的养殖环境却是多种多样的,从小池塘中的网箱到大水面水库均有养殖。基因型与环境互作这个因素可能会使同一基因型个体的育种值在不同环境中的育种值排名

发生变化,即重排效应(re-ranking effect)。此外,基因型与环境的互作也可能引起目标性状遗传方差的降低,即尺度效应(scaling effect)<sup>[10]</sup>。

通常情况下,对基因型与环境的互作的研究主要是通过同一性状在两个环境中的性状值之间的相关分析来进行<sup>[17]</sup>。在重排效应的研究中,同一性状在不同环境之间的遗传相关设置为 0.99、0.90、0.70、0.50 四个水平,不同性状之间的遗传相关设为基础值(与核心群性状遗传之间的遗传相关相等),并考虑在养殖环境中遗传相关降低 10%、30%、50% 的情况。在尺度效应的研究中,遗传力水平设定为相应性状遗传力基础值的 90%、80%、70%、60% (表 5)。

表 5 核心群(\_n)和生产群(\_p)的 3 个性状 BW、SR、FI 的遗传力、遗传相关  
 Tab. 5 Heritabilities ( $h^2$ ) and genetic correlations ( $r_g$ ) for body weight (BW), survival rate (SR) and feed intake (FI) in the nucleus (\_n) and production (\_p) environments

交互类型 type of G × E interaction	参数设置 parameters	参数名称 parameters' name	BW/g body weight	SR/% survival rate	FI/g feed intake
		均值 mean	18.19	86.41	27.29
		$\sigma_p$	3.16	8.72	4.64
规模效应 scaling effect	基础值 basic value	$h^2_{_n}$	0.31	0.36	0.31
	10%	$h^2_{_p}$	0.28	0.32	0.28
	20%	$h^2_{_p}$	0.25	0.29	0.25
	30%	$h^2_{_p}$	0.22	0.25	0.22
	40%	$h^2_{_p}$	0.19	0.22	0.19
			BW_n	SR_n	FI_n
重排效应 re-ranking effect	$r_g = 0.99$ (基础值)	BW_p	0.99		
		SR_p	0.08	0.99	
		FI_p	0.80	0.30	0.99
	$r_g = 0.90$	BW_p	0.90		
		SR_p	0.07	0.90	
		FI_p	0.72	0.27	0.90
	$r_g = 0.70$	BW_p	0.70		
		SR_p	0.06	0.70	
		FI_p	0.56	0.21	0.70
	$r_g = 0.50$	BW_p	0.50		
		SR_p	0.04	0.50	
		FI_p	0.40	0.15	0.50

## 2 结果

### 2.1 目标性状的遗传进展

FI 的经济加权值为 0, 即假定通过选择获得的遗传增量不需要消耗额外的饲料时, 估计得到的遗传进展 (29.7 元) 比基础参数高 69.71%。低遗传力组合的  $\Delta G$  比基础参数低 23.42%, 高遗传力组合的  $\Delta G$  比基础参数高 22.29%。对虾的价格越高, BW 和 SR 性状的经济加权值越大,  $\Delta G$  越高。根据对虾价格 A (0.04 元/g) 和对虾价格 B (0.06 元/g) 估计的  $\Delta G$  分别比基础参数 (0.02 元/g) 高 166.86% 和 336.00%。饲料价格的变化, 影响了其经济加权值, 最终影响了  $\Delta G$  值。根据饲料价格为 0.004 元/g 和 0.012 元/g 时, 估计

的  $\Delta G$  分别比基础参数 (0.007 元/g) 高 9.14%, 低 8.57% (表 6)。

### 2.2 目标性状遗传进展产生的经济效益

在基础参数值下, 育种项目执行 20 年, 目标性状遗传进展产生的贴现回报、贴现成本、RP 和 BCR。前 4 年 RP 一直为负值。在 0 年既没有收益也没有投入成本, 但由于项目存在初投资, 因此 RP 为负值。在前 2 年, 投入成本但是没有回报, 导致 RP 进一步变小。凡纳滨对虾目标性状的遗传进展传递系统, 决定了首次回报年份最早为第 3 年, 但此时 RP 仍然为负值。转折点在第 4 年, RP 从负值变为正值。此后, RP 和 BCR 逐年提高, 在第 20 年目标性状遗传进展所产生的 RP 为 862 747.91 万元, BCR 为 844.26 (表 7)。

表 6 收获体质量 (BW)、存活率 (SR) 和饲料摄入量 (FI) 每年的选择反应、育种目标标准差 ( $\sigma_H$ )、选择指数标准差 ( $\sigma_I$ ) 和用货币单位表示的遗传进展 ( $\Delta G$ )

Tab. 6 Genetic gain per generation for BW, SR and FI, standard deviation of the index ( $\sigma_I$ ) and the breeding goal ( $\sigma_H$ ), accuracy of selection and overall gain per generation in economic units ( $\Delta G$ )

育种目标 breeding goal	选择反应 selection response			$\sigma_H$	$\sigma_I$	$\Delta G/\text{元}$
	BW/g	SR/%	FI/g			
基础参数 base value	0.86	4.70	1.54	18.3	9.7	17.5
$EV_{FI} = 0$	1.3	3.7	1.9	27.0	16.4	29.7
低遗传力组合 <sup>a</sup> low heritability combo	0.6	3.6	1.2	7.4	15.2	13.4
高遗传力组合 <sup>b</sup> high heritability combo	1.1	5.7	1.9	20.9	11.8	21.4
对虾价格/(0.04 元/g) price of shrimp	1.1	4.1	1.8	43.1	25.8	46.7
对虾价格/(0.06 元/g) price of shrimp	1.2	4.0	1.8	69.6	42.1	76.3
饲料价格/(0.006 元/g) price of feed	1.0	4.5	1.6	18.9	10.5	19.1
饲料价格/(0.008 元/g) price of feed	0.7	4.9	1.4	18.0	8.8	16.0

注: a. 低遗传力组合: BW, SR, FI 的遗传力分别为: 0.21, 0.24, 0.21; b. 高遗传力组合: BW, SR, FI 的遗传力分别为: 0.41, 0.48, 0.41  
Notes: a. Low heritability combo; heritability of BW, SR, FI is 0.21, 0.24, 0.21; b. High heritability combo; heritability of BW, SR, FI is 0.41, 0.48, 0.41

表 7 基础参数下 (贴现率为 5%) 目标性状遗传进展产生的现金流、利润 (RP) 和效益成本比率 (BCR)

Tab. 7 Discounted cash flow ( $D = 5\%$ ), economic benefit (RP) and benefit/cost ratio (BCR) (monetary values are expressed in  $10^4$  CN ¥) for the base situation

年份 year	贴现因子 discount factor	累计贴现回报/万元 discounted returns	累计贴现成本/万元 discounted costs	RP/万元	BCR
0	1	0	0	-400.0	-
1	0.95	0.00	47.5	-447.5	0.0
2	0.91	0.00	93.0	-493.0	0.0
3	0.86	8 578.64	136.16	8 042.48	16.00
4	0.82	24 918.90	177.30	24 341.61	43.16
5	0.78	48 262.14	216.47	47 645.67	78.29
6	0.75	77 904.34	253.78	77 250.56	119.16
7	0.71	113 192.68	289.32	112 503.36	164.21
8	0.68	153 522.21	323.16	152 799.05	212.29
9	0.64	198 332.80	355.39	197 577.41	262.56
10	0.61	247 106.23	386.09	246 320.14	314.35
11	0.58	299 363.47	415.32	298 548.15	367.17
12	0.56	354 662.15	443.16	353 818.98	420.63
13	0.53	412 594.09	469.68	411 724.41	474.42
14	0.51	472 783.12	494.93	471 888.19	528.29
15	0.48	534 882.91	518.98	533 963.93	582.04
16	0.46	598 575.01	541.89	597 633.12	635.51
17	0.44	663 566.95	563.70	662 603.24	688.56
18	0.42	729 590.50	584.48	728 606.02	741.09
19	0.40	796 400.05	604.27	795 395.78	793.02
20	0.38	863 771.02	623.11	862 747.91	844.26

### 2.3 基因型与环境交互

随着生产群与核心群遗传相关的降低,生产群获得的选择反应、选择指数的标准差、选择精度、总体选择反应均呈下降趋势。加性效应在生产群损失越多,生产群获得的选择反应、选择指数的标准差、选择精度、总体选择反应越小(表8),核心群获得的选择反应没有变化,是因为假设选择育种只在核心群进行。

### 2.4 敏感性分析

生物学参数 目标性状的遗传力越高,RP和BCR越高(图1-a)。此外,育种目标中是否包括FI,对于RP和BCR的影响较大(图1-b)。在育种目标中不包括FI时(FI经济加权值为0元),计算得到的RP和BCR分别比基础参数要高。

表8 基因型与环境交互条件下,相应性状的遗传进展(包括直接选择反应和间接选择反应)、用货币单位表示的选择指数标准差、总体选择反应

Tab.8 Genetic gain per generation for each trait(direct and correlated responses), standard deviation of the index( $\sigma_I$ ), accuracy of selection( $r_{IH}$ ) and overall gain per generation in economic units under G × E interaction

基因型与环境交互类型 type of G × E interaction	直接选择反应(核心群) direct responses(nucleus)			间接选择反应(生产群) correlated responses(production system)			$\sigma_I$ /元	选择精度 accuracy of selection	总体选择 反应/元 overall gain
	BW/g	SR/%	FI/g	BW/g	SR/%	FI/g			
重排效应 re-ranking effect									
$r_g = 0.99$	0.9	4.7	1.5	0.9	4.7	1.5	10.0	0.55	18.3
$r_g = 0.90$	0.9	4.7	1.5	0.8	4.2	1.4	8.7	0.47	15.9
$r_g = 0.70$	0.9	4.7	1.5	0.6	3.3	1.1	6.6	0.36	12.1
$r_g = 0.50$	0.9	4.7	1.5	0.4	2.3	0.8	4.4	0.24	8.0
尺度效应 scaling effect									
10%	0.9	4.7	1.5	0.8	4.4	1.5	8.7	0.48	15.9
20%	0.9	4.7	1.5	0.8	4.1	1.4	8.5	0.46	15.5
30%	0.9	4.7	1.5	0.7	3.9	1.3	7.8	0.42	14.2
40%	0.9	4.7	1.5	0.7	3.6	1.2	7.6	0.41	13.8

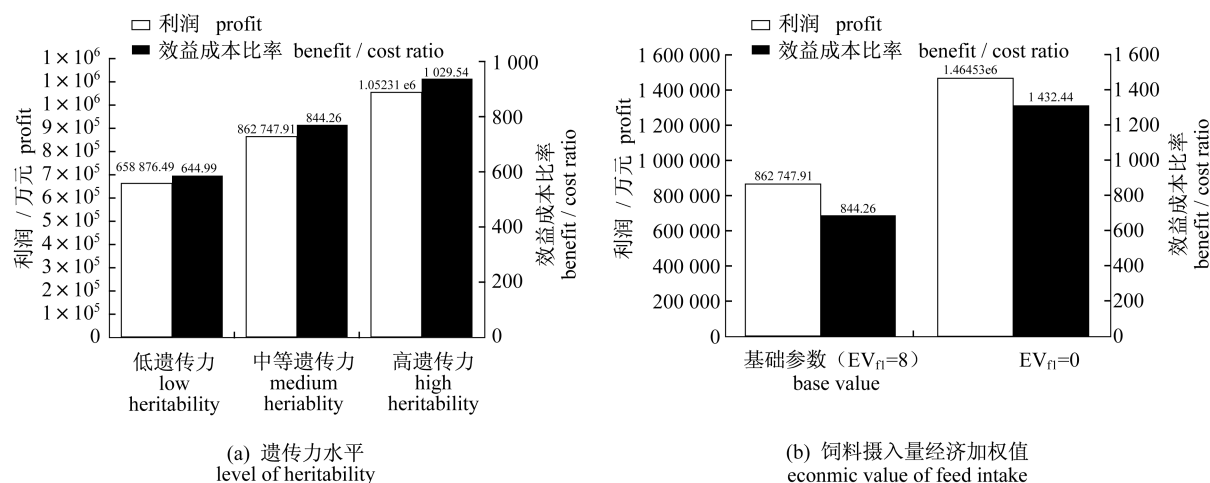


图1 生物学参数的敏感性分析

Fig.1 Sensitivity to different levels of biological parameters

经济学参数 以基础参数为对照,RP对初投资和年费用因子的变化不敏感(图2-a,c)。但

是,BCR对初投资的变化比较敏感。RP和BCR对贴现率和饲料价格的变化不敏感(图2-b,d)。

RP 和 BCR 对对虾价格的变化非常敏感(图 2-e)。这表明只要凡纳滨对虾市场健康,饲料价格

合理,实施多性状复合育种方案均能获得较好收益。

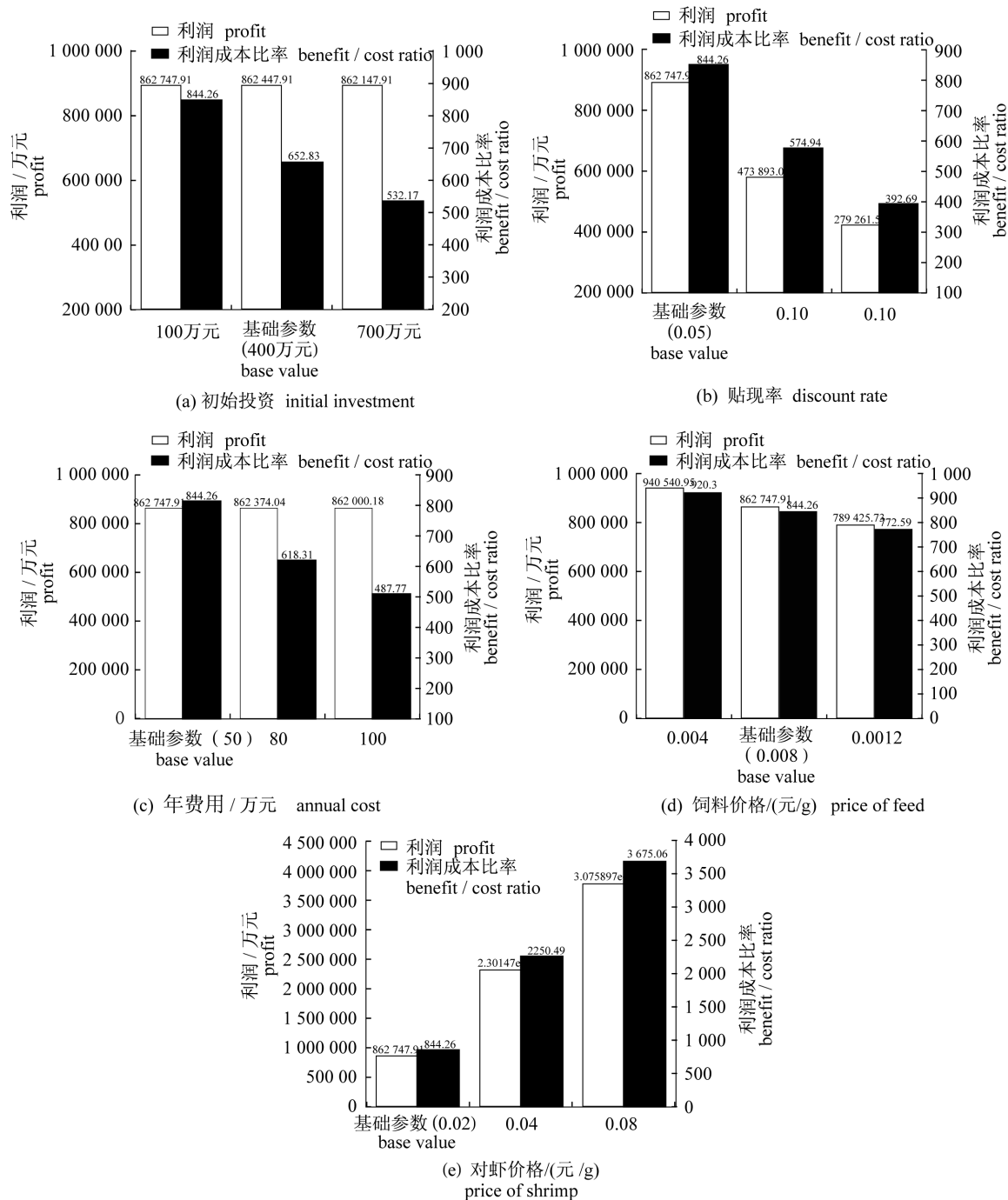


图 2 经济学参数的敏感性分析

Fig. 2 Sensitivity to different levels of economic parameters

运行参数 首次回报年份与 RP 和 BCR 成反比,首次回报年份越晚,RP 和 BCR 越低(图 3-a)。扩繁效率与 RP 和 BCR 成正比,扩繁效率越高,RP 和 BCR 越高(图 3-b)。

基因型与环境互动 图 4-a 表明重排效应

与 RP 和 BCR 成反比,遗传相关越小,RP 和 BCR 越低。尺度效应与 RP 和 BCR 成正比,加性遗传方差越低,RP 和 BCR 越低(图 4-b)。因此,在多性状复合育种体系中,应尽量做到核心群与养殖群环境一致,才能获得较高利 RP 和 BCR。



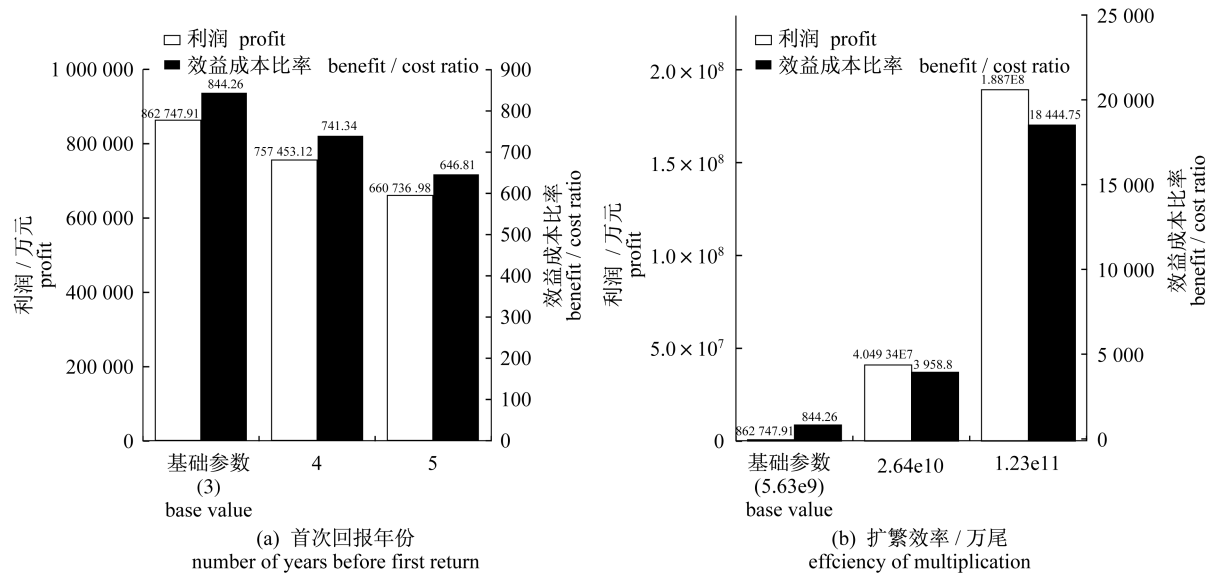


图3 运行参数的敏感性分析

Fig. 3 Sensitivity to different levels of operational parameters

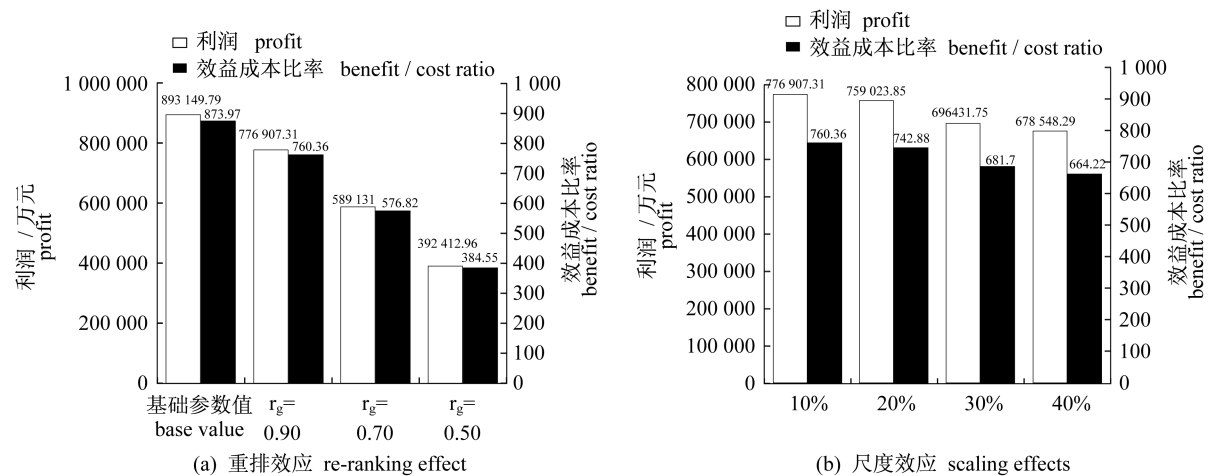


图4 基因型与环境互作的敏感性分析

Fig. 4 Sensitivity to different levels of genotype by environment interaction

### 3 讨论

#### 3.1 经济评估的可信度和敏感性

本实验应用基础参数值计算出的遗传进展和经济效益值,均为保守估计值。例如基础参数中对虾的价格设置为7元/kg,当前价格一般在6~8元/kg;扩繁效率设置为低级水平,生产群规模为56.3亿尾,仅是一个中型育苗场的出苗量。因此,利用基础参数值估计出的经济效益可作为多性状复合育种方案的下限值(最小值)。但即使基础参数值设置保守,第10年和20年的BCR值

也分别达到了314.35和844.26。

本实验BW和SR性状的遗传力,是利用基础群体信息计算得到的估计值。基础群体仅有1代系谱和同胞(全同胞和半同胞)信息,个体和家系间的遗传联系并不紧密,难以准确的剖分加性遗传方差和共同环境方差。但随着选育世代的增加,可供利用的亲缘关系和测定信息将更为丰富,遗传参数估计的准确度将进一步提升。饲料是对虾养殖中的一项重要成本。敏感性分析显示,育种目标中是否包括FI,对于RP和BCR的影响较大。大西洋鲑(*Salmo salar*)和银鲑(*Oncorhynchus kisutch*)生

长速率和饲料摄食相关研究表明,选育系比野生群体生长速度快,是因为前者摄食了更多的饲料,并且具有更高的转化效率<sup>[18-19]</sup>;而虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*)选育群体比对照群体生长速度快,主要是因为摄食了更多的饲料,但并不具有更高的转化效率<sup>[20]</sup>。上述研究均表明,体质量性状获得的遗传进展,是以消耗更多的饲料为代价。因此在育种目标中应包括 FI 性状,否则会过高估计凡纳滨对虾多性状复合育种方案的 RP 和 BCR。由于凡纳滨对虾 FI 测定比较困难,因此在本实验中将其遗传参数假定为一系列的值,纳入育种目标。

选择育种是一个长期的过程,不同世代遗传进展收益的时间价值也不同,因此必须要利用贴现技术评估不同年份的经济效益。Poutous 等<sup>[21]</sup>首次将贴现率应用到动物育种规划中,核心内容是将育种过程中不同世代的育种投入和产出贴现为净现值。在动物育种中,贴现率设置为 3% ~ 5% 比较合适<sup>[22]</sup>。过高的贴现率,可以降低投资风险,但是会严重低估凡纳滨对虾多性状复合育种方案的经济效益。

生产群规模主要受繁殖能力和扩繁效率制约。凡纳滨对虾繁殖能力强,一尾雌虾每年可以产卵 10 ~ 50 万。高级管理水平下,每尾雌虾贡献的仔虾数仅设置为 2 000(表 3),存在很大的上浮空间。凡纳滨对虾育苗、养殖和亲虾培育技术已经成熟并且标准化,因此通过扩建或改建繁育和养殖设施,可以进一步提高扩繁效率。

### 3.2 基因型与环境互作的经济学研究

重排效应对经济效益的影响比尺度效应对经济效益的影响要大(图 5)。因此,在凡纳滨对虾的多性状复合育种规划中,在投资条件许可下,可以考虑针对不同地域不同养殖环境进行相应的选择育种<sup>[10]</sup>。如果养殖环境与核心群养殖环境存在很大差异,核心群获得的遗传进展在生产环节得不到最大化的性能表现,会造成经济效益的急剧减少。在  $r_g = 0.5$  时,与基础参数条件相比,经济效益减少了 500 734.8 万元。在基础参数条件下,初始投资仅需要 400 万元,减少的经济效益足够运转多个独立的选择育种项目。因此,从经济学角度看,如果重要生产性状存在显著的基因型与环境互作效应,那么针对不同的环境建立多个选择育种群体更为划算,能够获得更高的经济

效益。

此外,在多个地点或地区单独开展的选择育种项目时,每个核心群的生产管理也应尽量与当地实际养殖环境一致,使核心群获得的遗传进展能够在养殖群体中得到最大化。尽管以体质量为育种目标开展选择育种的诸多报道表明,基因型与环境互作在水产动物的选择育种中并不显著<sup>[11,23-24]</sup>。对凡纳滨对虾体质量性状的研究亦表明,体质量性状受基因型与环境互作的影响较小。但是,凡纳滨对虾存活率性状存在显著的基因型与环境互作效应<sup>[8]</sup>。此外,随着对凡纳滨对虾“偷死病”研究的逐步深入<sup>[25-27]</sup>,在后续选育规划中,如果需要将抗病力列入育种目标,就必须针对不同的养殖环境开展独立的选择育种方案。在每个独立开展选育的单位,应通过使核心群体与养殖群体的环境的一致化,使核心群体获得遗传进展在当地生产群体获得最大的放大,这部分操作直接对经济效益产生影响。在此过程中,获得的生产性能最好的养殖和管理技术亦可以在后续的核心群选育中应用<sup>[10]</sup>。

感谢 Raul Ponzoni 博士提供部分计算利润 (RP) 和效益成本比率 (BCR) 的 SAS 代码。

### 参考文献:

- [1] 宋盛宪. 南美白对虾无公害健康养殖[M]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
- [2] 农业部渔业局. 中国渔业统计年鉴[M]. 1 版. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [3] Wyban J A, Swingle J S, Sweeney J N, et al. Development and commercial performance of high health shrimp using specific pathogen free (SPF) broodstock *Penaeus vannamei*: Proceedings of the Special Session on Shrimp Farming, 1992[C]. Baton Rouge, LA, USA: World Aquaculture Society, 1992.
- [4] Misamore M, Browdy C L. Evaluating hybridization potential between *Penaeus setiferus* and *Penaeus vannamei* through natural mating, artificial insemination and *in vitro* fertilization [J]. Aquaculture, 1997, 150(1): 1 - 10.
- [5] 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.
- [6] 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): 447 – 460.
- [7] 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 (1): 83 – 92.
- [8] 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]. *海洋与湖沼*, 2013, 44 (2): 445 – 452.
- [9] Ibarra A M, Famula T R. Genotype by environment interaction for adult body weights of shrimp [J]. *Genetics Selection Evolution*, 2008, 40 (5): 541 – 551.
- [10] Ponzoni R W, Nguyen N H, 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): 47 – 55.
- [11] Sylvén S, Rye M, Simianer H. Interaction of genotype with production system for slaughter weight in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Livestock Production Science*, 1991, 28 (3): 253 – 263.
- [12] Bentsen H B, Eknath A E, Palada-de Vera M S, *et al.* Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel cross experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus* [J]. *Aquaculture*, 1998, 160 (1): 145 – 173.
- [13] 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.
- [14] 苏益. 投资项目评估 [M]. 北京: 清华大学出版社, 2007.
- [15] Rutten M, Bijma P, Woolliams J A, *et al.* SelAction: Software to predict selection response and rate of inbreeding in livestock breeding programs [J]. *Journal of Heredity*, 2002, 93 (6): 456 – 458.
- [16] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing [Z]. 2012.
- [17] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics. [M]. UK Essex: Longman, 1996.
- [18] Neely K G, Myers J M, Hard J J, *et al.* Comparison of growth, feed intake, and nutrient efficiency in a selected strain of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and its source stock [J]. *Aquaculture*, 2008, 283 (1): 134 – 140.
- [19] Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland S J, *et al.* Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 1999, 180 (3): 237 – 246.
- [20] Mambrini M, Labbé L, Randriamanantsoa F, *et al.* Response of growth-selected brown trout (*Salmo trutta*) to challenging feeding conditions [J]. *Aquaculture*, 2006, 252 (2): 429 – 440.
- [21] Poutous M, Vissac B, Calomiti M, *et al.* Recherche théorique des conditions de rentabilité maximum de l'épreuve de descendance des taureaux d'insémination artificielle [J]. *Annales de Zootechnie*, 1962, 11 (4): 233 – 256.
- [22] Hill W G. Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes [J]. *Livestock Production Science*, 2000, 63 (2): 99 – 109.
- [23] Bentsen H B, Gjerde B, Nguyen N H, *et al.* Genetic improvement of farmed tilapias: Genetic parameters for body weight at harvest in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during five generations of testing in multiple environments [J]. *Aquaculture*, 2012, 338 – 341: 56 – 65.
- [24] Fishback A G, Danzmann R G, Ferguson M M, *et al.* Estimates of genetic parameters and genotype by environment interactions for growth traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as inferred using molecular pedigrees [J]. *Aquaculture*, 2002, 206 (3): 137 – 150.
- [25] Senapin S, Thaowbut Y, Gangnonngiw W, *et al.* Impact of yellow head virus outbreaks in the whiteleg shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone), in Thailand [J]. *Journal of Fish Diseases*, 2010, 33 (5): 421 – 430.
- [26] Anantasomboon G, Poonkhum R, Sittidilokratna N, *et al.* Low viral loads and lymphoid organ spheroids are associated with yellow head virus (YHV) tolerance in whiteleg shrimp *Penaeus vannamei* [J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2008, 32 (6): 613 – 626.
- [27] Anantasomboon G, Sriurairatana S, Flegel T W, *et al.* Unique lesions and viral-like particles found in growth retarded black tiger shrimp *Penaeus monodon* from East Africa [J]. *Aquaculture*, 2006, 253 (1): 197 – 203.

## Genetic evaluation and investment appraisal of the multi-trait selection breeding program in *Litopenaeus vannamei*

JIN Wu<sup>1</sup>, LUAN Sheng<sup>2</sup>, KONG Jie<sup>2\*</sup>, LUO Kun<sup>2</sup>, MENG Xianhong<sup>2</sup>,  
ZHANG Tianshi<sup>2</sup>, WANG Qingyin<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;  
2. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resources, Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** The genetic gain and economic benefit from a multi-trait breeding scheme with *Litopenaeus vannamei* were calculated after performing 20 selections. The breeding object was made up of harvest body weight (BW), survival rate (SR) and feed intake (FI), but the trait FI was not included in the selection index. Selection response and genetic gain of the breeding object were estimated based on selection index theory. Economic benefit was predicted after nucleus shrimp was multiplied by a pyramid breeding structure (nucleus, multiplication and production populations). The sensitivity of profit (RP) and benefit/cost ratio (BCR) to a number of factors was examined. It comprises biological parameters (heritability value, accounting for feed intake), economic parameters (price of shrimp, price of feed, discount rate, initial investment, annual cost), and operational parameters (year when first return occurs, multiplication efficiency). For the base situation, selection responses on BW, SR and FI for the base situation were 0.86 g, 4.70% and 1.54 g, respectively; the RP and BCR of this program were CNY 8627.48 million and 844.26 after performing 20 selections. The greatest contribution to variations in RP and BCR came from the improvements in the multiplication efficiency at the level of both the nucleus and the hatcheries. The sensitive analysis of G × E interaction showed that re-ranking effect had more significant effect than the scale effect on RP and BCR. If there were significant differences between culture environments and environment in the breeding center, independent breeding projects were suggested for governments or corporations from an economic viewpoint.

**Key words:** multi-trait integrated breeding program; genetic gain; profit; benefit/cost ratio; genotype by environment interaction

**Corresponding author:** KONG Jie. E-mail: kongjie@ysfri.ac.cn