



低密度养殖模式下中国明对虾社会交互效应的遗传分析

李波波^{1,2}, 栾生^{1,3}, 柴展^{1,3}, 隋娟^{1,3}, 罗坤^{1,3}, 孟宪红^{1,3},
陈宝龙^{1,3}, 曹宝祥^{1,3}, 刘宁^{1,3}, 孔杰^{1,3*}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东 青岛 266071;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;

3. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071)

摘要: 针对低密度养殖模式下中国明对虾收获体质量和眼球磨损性状的直接遗传效应 (DGE) 和间接遗传效应 (IGE) 进行了估计。为了准确估计中国明对虾收获体质量及眼球磨损性状的遗传参数, 将来自 G8 和 G9 代的 178 个被标记的家系 (G8 代 88 个全同胞家系, G9 代 90 个全同胞家系), 共计 6 408 尾中国明对虾, 每个家系分成 3 组 (每组 12 尾), 随机放入 3 个不同的圆缸 (半径 100 cm), 其中, G8 代 88 个圆缸, G9 代 90 个圆缸。每个圆缸包含 3 个不同的家系, 1 个家系共与其他 6 个家系进行组合, 生长测试 80 d 后对体质量及眼球磨损性状进行测量和评估。结果显示, 使用传统的动物模型获得收获体质量的遗传力为 0.11 ± 0.05 , 属低遗传力水平。似然比检验结果表明, 需要将 IGE 效应包含在模型中 (LRT=5.26)。利用包含 IGE 的扩展动物模型估计得到的总遗传方差由 DGE 方差 (43%)、DGE-IGE 协方差 (24%) 和 IGE 方差 (33%) 组成, 占表型方差的 24%, 是传统动物模型获得的遗传力的 2 倍多 (11%)。由 DGE-IGE 协方差估计出收获体质量的 DGE-IGE 相关系数为 0.32 ± 0.45 , 属中度正相关, 表明由于养殖密度较低, 组内个体间社会交互形式为非竞争行为。利用不包含 IGE 的 logit 模型获得眼球磨损性状的遗传力估计值为 0.05 ± 0.03 , 属低遗传力水平。包含 IGE 的总遗传方差占表型方差的比值 (T^2) 为 2.75, 显著大于 1, 是不包含 IGE 的 logit 模型获得的遗传力的 58 倍多 (0.05)。上述结果表明, 社会交互行为对中国明对虾收获体质量产生了更多可利用的遗传变异。与收获体质量相比, 眼球磨损性状更易受个体间社会交互行为的影响, 可将眼球是否磨损作为个体间社会交互行为结果的一个性状。

关键词: 中国明对虾; 低密度; 间接遗传效应; 遗传相关; 眼球磨损

中图分类号: S 968.22

文献标志码: A

在经典的数量遗传学中, 由于缺少可行的实验设计和分析技术, 在遗传评估研究中无法评估竞争、协作等个体间的社会交互行为对育种目标性状的影响。自 2005 年 Muir 等^[1-2] 扩展了

传统的线性混合模型, 并对日本鹌鹑 (*Coturnix japonica*) 个体间的竞争行为进行评估, 发现竞争行为会显著影响体质量、存活率和饲料转化效率等性状, 且在遗传评估时不考虑由竞争产生

收稿日期: 2019-10-12 修回日期: 2020-06-24

资助项目: 国家自然科学基金 (31572616); 泰山学者种业人才团队项目; 现代农业产业技术体系专项 (CARS-48); 国家自然科学基金联合基金 (U1706203); 国家重点研发计划 (2018YFD0901301)

通信作者: 孔杰, E-mail: kongjie@ysfri.ac.cn

的间接遗传效应 (indirect genetic effect, IGE) 会导致育种目标性状产生负向选择反应。在现代数量遗传学中, 将个体自身基因的表达对同一组内其他同伴个体表型值的影响, 称为间接遗传效应。近十几年来, 针对动植物群体社会交互行为的 IGE 研究, 受到了育种和进化遗传学家的广泛关注^[3-9]。研究已表明, 社会交互行为会产生可遗传的效应, 影响可利用的总遗传变异。在空间、食物等资源受限制的环境下, 个体间强烈的竞争交互行为会产生一个较大的负直接—间接遗传协方差, 从而降低总遗传方差, 导致选择无进展^[3-4, 7, 10]。然而在食物充足的非竞争性环境下, 社会交互行为表现为非竞争关系, 会产生一个正的直接—间接遗传协方差, 从而增加可利用的总遗传变异。因此, 针对社会交互行为进行遗传改良, 具有较大的空间^[11-12]。

中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 又称中国对虾、东方对虾^[13], 其肉质鲜美, 是我国重要的本土水产养殖对象, 历史最高产量达到 20 万 t。然而, 1993 年白斑综合征病毒病 (white spot syndrome virus, WSSV) 暴发后, 养殖产量急剧下降, 当前约在 5 万 t。为重振并提升中国明对虾传统养殖业, 采用以规模化家系为基础的最佳线性无偏预测 (best linear unbiased prediction, BLUP) 选育技术, 已培育出“黄海 2 号”、“黄海 5 号”等多个新品种, 生长速度和抗病性得到了显著改良。然而, 在上述新品种培育过程中并未在遗传评估模型中考虑 IGE。已有研究表明, 中国明对虾具有较强的攻击性、互相残食等行为^[14-15]。在竞争性养殖环境下, 中国明对虾个体间存在较强的竞争交互行为, 且对总遗传方差产生较大的影响^[4]。在低密度养殖环境下, 凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 个体间的社会交互行为表现为非竞争形式, 增加了可利用的总遗传方差^[3]。

中国明对虾多采用低密度生态养殖模式, 个体间的竞争交互强度低, 个体的生长规格是否受社会交互行为影响不得而知。在鱼类 IGE 分析研究中发现, 鳍条的损伤程度等福利性状与个体间的社会交互行为高度相关^[16-17]。虾类之间为了躲避攻击或应激源快速的游动或者跳跃, 通常会产生连锁反应, 即影响同一养殖单元内其他个体也会快速游动。譬如, 当中国明对虾

在圆缸内养殖时, 外界声音、光线变化、换水及残饵清理等行为通常会引起养殖虾个体围绕缸壁快速游泳而产生摩擦, 从而会导致黑色眼球磨损发白。中国明对虾的眼球磨损是否与社会交互行为相关, 当前未见报道。

本研究利用中国明对虾 G8 和 G9 代数据, 对低密度养殖模式下收获体质量和眼球磨损性状进行遗传评估, 分析在非竞争性环境下社会交互行为对总遗传变异的影响, 以期为中国明对虾生态养殖模式新品种培育工作提供重要的基础参数。

1 材料与方法

1.1 实验群体

本实验在农业农村部海水养殖遗传育种中心 (青岛黄海水产研究所鳌山卫育种基地) 进行。实验群体为 G8 和 G9 代中国明对虾核心育种群体, 分别选取 88、90 个全同胞家系 (G8 代 12 个半同胞家系, G9 代无半同胞家系), 共计 6 408 尾个体参与实验 (表 1)。在每尾个体第 5、6 尾节注射可视嵌入性橡胶标记 (visible implant elastomer, VIE), 通过不同的颜色组合区分家系。

1.2 实验设计

本实验采用 3FAM 设计^[3, 7], 在中国明对虾低密度养殖模式下测试由社会交互行为产生的 IGE。每个家系选取 36 尾个体, 平均分成 3 份, 每份 12 尾, 分别分为 3 个不同的组 (每组 1 个圆缸), 每组包含 3 个不同的家系, 每个家系共与其他 6 个家系进行组合。利用实验室自主开发的“水产竞争性效应测试家系分配系统”软件计算分配方案, 分配原则: (1) 控制同一组内 3 个家系间的亲缘系数, 避免半同胞家系被分配到同一组内; (2) 控制同一组内 3 个家系间初始体质量的变异系数, 尽量使每个组内对虾的初始体质量相近。G8 和 G9 代群体分别在 88、90 个圆缸中进行养殖测试。每个圆缸的半径为 100 cm, 水深为 95 cm, 初始养殖密度约为 12 尾/m³。

1.3 养殖管理及性状测试

实验期间, 每天投喂 4 次高蛋白配合饲料, 每次为所有中国明对虾体质量的 1.25%。每 2 天的换水量约为 50%, 每 10 天随机选取几个圆缸

表 1 中国明对虾 G8 和 G9 代测试群体数据结构及目标性状描述性统计参数

Tab. 1 Family structure and descriptive statistical parameters for body weight of the tested population in the generations G8 and G9 of *F. chinensis*

世代 generation	数量/尾 number			性别 sex	N1	N2	体质量/g body weight			标准差 SD	变异系数/% CV	存活率/% survival rate	眼球磨损率/% rate of eyeball damage	
	父本 sires	母本 dams	全同胞家系 full-sib families				均值 mean	最小值 min	最大值 max					
G8	82	88	88	all	3 168	2 747	20.08	7.27	37.33	3.82	19.02	87.40	/	
				male		1 286	17.92	7.27	35.71					/
				female		1 461	21.97	10.92	37.33					/
G9	90	90	90	all	3 240	2 887	19.60	4.20	36.80	4.34	22.14	89.17	67.09	
				male		1 362	17.32	4.20	27.50					66.89
				female		1 525	21.65	5.50	36.80					67.28

注: N1. 入池个体数量; N2. 出池个体数量
Notes: N1. stocking number; N2. survival number at harvest

测试个体平均体质量, 根据结果更新饲料投喂量。养殖约 80 d 后, 对存活个体进行性状测量, 记录每尾中国明对虾所在缸号、性别、VIE 标记组合、测量时间及体质量等信息。针对 G9 代进一步记录眼球磨损情况。中国明对虾的眼球磨损主要由 (1) 中国明对虾游泳时与缸壁摩擦导致变白, 反应了中国明对虾在水中的活跃程度; (2) 中国明对虾在受到应激时, 为了躲避应激源而快速游动或者跳跃, 导致同一组内其他关联个体快速游动, 从而引起与缸壁摩擦。根据眼球是否磨损, 将对虾个体分为 2 类: 眼球没有磨损为 0, 眼球产生磨损为 1。利用 Excel 软件共记录 5 634 尾存活个体的表型信息。

1.4 统计分析

使用 ASReml4^[18] 软件, 采用个体动物模型估计收获体质量的方差组分; 使用个体动物模型估计眼球磨损性状的方差组分。

收获体质量性状的遗传参数估计模型不包含 IGE 的个体动物模型:

$$y_{iklmn} = \mu + G_n + sex_l + TBW_m(G_n \cdot sex_l) + a_i + c_m + t_k + e_{iklmn}$$

包含 IGE 的扩展个体动物模型:

$$y_{ijklmn} = \mu + G_n + sex_l + TBW_m(G_n \cdot sex_l) + a_i + \sum_{i \neq j}^{n-1} a_{s_j} + c_m + t_k + c_m \cdot t_k + e_{ijklmn}$$

式中, y_{iklmn} 和 y_{ijklmn} 是第 i 尾中国明对虾的体质量观测值; μ 是总体的平均值; G_n 是第 n 个世代

的固定效应; sex_l 是第 l 个性别的固定效应; $TBW_m(G_n \cdot sex_l)$ 是嵌套在第 n 个世代及第 l 个性别内的第 m 个家系初始体质量的线性协变量; a_i 是第 i 尾虾的直接遗传效应 (direct genetic effect, DGE) 值, $a \sim (0, A\sigma_a^2)$, A 是测试个体所能追溯到的所有祖先的加性遗传相关矩阵, σ_a^2 是 DGE 的方差; $\sum_{i \neq j}^{n-1} a_{s_j}$ 是同一组内除了第 i 尾虾外的其他 $(n-1)$ 尾虾的 IGE 之和 ($n=36$), $a_s \sim (0, A\sigma_a^2)$, σ_{as}^2 是 IGE 的方差; σ_{as} 是 DGE 与 IGE 的协方差; c_m 是第 m 个家系的共同环境效应, 主要包括分配前全同胞家系单独养殖产生的桶效应和四分之一的非加性效应 (显性效应), $c_m \sim (0, I\sigma_c^2)$, I 是单位矩阵, σ_c^2 是共同环境效应的方差; $c_m \cdot t_k$ 是网箱与共同环境交互效应, $c_m \cdot t_k \sim (0, I\sigma_{ct}^2)$, σ_{ct}^2 是网箱与共同环境交互效应方差。 t_k 是第 k 个测试缸的随机效应, $t_k \sim (0, I\sigma_t^2)$, σ_t^2 是圆缸效应的方差; e_{iklmn} 和 e_{ijklmn} 是第 i 尾虾的随机残差, $e \sim (0, I\sigma_e^2)$, σ_e^2 是残差的方差。

眼球磨损性状的遗传参数估计模型不包含 IGE 的个体动物模型:

$$\eta_{ilk} = \mu + sex_l + a_i + t_k + e_{ilk}$$

包含 IGE 的个体动物模型:

$$\eta_{ijklm} = \mu + sex_l + a_i + \sum_{i \neq j}^{n-1} a_{s_j} + c_m + e_{ijklm}$$

式中, η_{ilk} 和 η_{ijklm} 为隐藏变量, 符合 logistic 分布, 与模型右侧固定和随机效应组合之间存在线性关系。模型中其他效应的含义与收获体质量分

析模型相同。第*i*尾中国明对虾的眼球磨损状态 y_i 由 η_i 决定:

$$y_i = \begin{cases} 0, & \eta_i \leq 0 \\ 1, & \eta_i > 0 \end{cases}$$

连接函数为 Logit:

$$\ln \left(\frac{P(y_i = 1)}{1 - P(y_i = 1)} \right) = \mu + sex_i + a_i + t_k$$

$$\ln \left(\frac{P(y_i = 1)}{1 - P(y_i = 1)} \right) = \mu + sex_i + a_i + \sum_{i \neq j}^{n-1} a_{s_j} + c_m$$

式中, $P(y_i = 1)$ 表示第*i*尾虾眼球发生磨损的概率。

利用 ASReml 软件, 通过惩罚准似然方法 (penalized quasi-likelihood, PQL) 估计模型中的效应值。由于将隐藏变量设定为符合 logistic 分布, 因此残差方差为 $\pi^2/3 \approx 3.29$ 。

似然比检验 (likelihood ratio tests, LRT) 是用来评估 2 个模型哪个更适合当前需要分析的数据。检验模型中考虑 IGE 对遗传参数估计值的影响。LRT 检验公式:

$$LRT = 2(\ln L_1 - \ln L_2)$$

式中, L_1 是复杂模型最大似然值, L_2 是简单标准模型最大似然值。LRT 近似的符合卡方分布, 其中, 自由度等于在复杂模型中增加的模型参数的数目。

总遗传方差用 σ_{TBV}^2 表示, 公式:

$$\sigma_{TBV}^2 = \sigma_a^2 + 2(n-1)\sigma_{as} + (n-1)^2\sigma_s^2$$

式中, σ_a^2 和 σ_s^2 分别是直接遗传效应方差和间接遗传效应方差; σ_{as} 是直接—间接遗传效应协方差; n 是圆缸中虾的个体数 (每个圆缸 36 尾个体)。

表型方差用 σ_p^2 表示, 公式:

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + (n-1)\sigma_s^2 + \sigma_c^2 + \sigma_t^2 + \sigma_{ct}^2 + \sigma_e^2$$

传统的遗传力用 h^2 表示, 公式:

$$h^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$$

为了衡量 IGE 方差和 IGE-DGE 遗传效应协方差对总遗传变异的贡献度, 对传统的遗传力进行扩展, 公式:

$$T^2 = \sigma_{TBV}^2 / \sigma_p^2$$

由于 σ_{TBV}^2 中包含 IGE 方差组份, 通过 h^2 与 T^2 的比较, 可以显示出 IGE 方差对总遗传变异的贡献度。

DGE-IGE 的遗传相关用 r 表示, 公式:

$$r = \frac{\sigma_{as}}{\sqrt{\sigma_a^2 \cdot \sigma_s^2}}$$

2 结果

2.1 描述性统计

中国明对虾 G8、G9 代收获体质量的描述性统计参数见表 1。结果显示, G8、G9 代测试群体平均收获体质量分别为 20.08 和 19.60 g, 标准差分别为 3.82 和 4.34, 变异系数分别为 19.02% 和 22.14%, 存活率分别为 87.40% 和 89.17%。G8、G9 代雌虾平均收获体质量均大于雄虾。以不同家系、不同圆缸与家系组合的平均体质量绘制箱线图, 结果显示, G8 代、G9 代家系平均体质量的变异系数小于不同圆缸与家系组合平均体质量的变异系数 (8.64% < 10.49%; 9.59% < 12.25%), 表明不同圆缸的养殖环境以及圆缸内的社会交互程度可能存在差异 (图 1)。中国明对虾 G9 代眼球发生磨损的比例为 67.09%。以不同圆缸、不同家系的眼球磨损率绘制箱线图, 其中, 不同圆缸眼球磨损率在 15.63%~100% 之间, 变异系数为 30.53%; 不同家系的眼球磨损率在 26.09%~97.14% 之间, 变异系数为 24.45%, 不同圆缸之间的变异系数较不同家系的变异系数大 (30.53% > 24.45%), 表明眼球磨损受社会交互作用影响更大 (图 2)。以不同家系、圆缸的存活率绘制箱线图, 结果显示, G8 代、G9 代家系存活率的范围分别为 36%~100% 和 56%~100%, 不同圆缸存活率分别为 44%~100% 和 33%~100%; G8 代和 G9 代不同家系、圆缸的变异系数分别为 14%、16% 和 13%、10% (图 3)。

2.2 方差组分与遗传参数

中国明对虾 G8、G9 代收获体质量性状的方差组分和遗传参数估计值见表 2。使用传统模型和包括 IGE 的单性状动物模型获得收获体质量的 DGE 方差估计值分别为 1.27±0.64 和 1.22±0.63, 据此获得的遗传力估计值分别为 0.11±0.05 和 0.10±0.05, 属于低遗传力水平 ($h^2 \leq 0.15$)。似然比检验结果表明, 需要将 IGE 效应包含在模型中 (LRT=5.26)。基于扩展个体动物模型获得收获体质量的 IGE 方差为 0.000 99±0.000 90, 虽然数值相对于 DGE 方差很小, 但由于个体的 IGE 会同时作

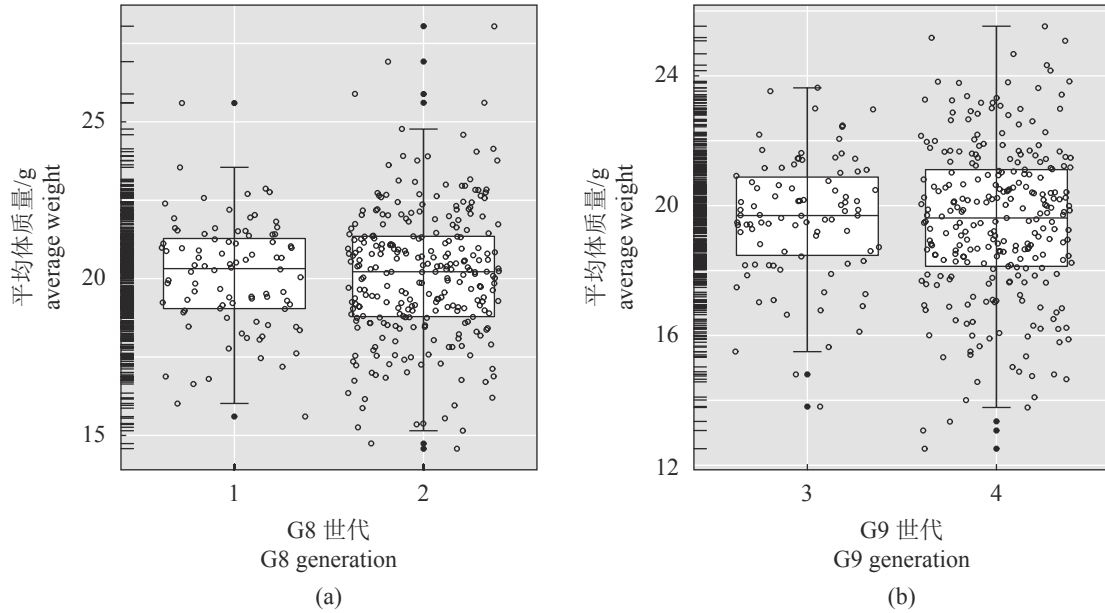


图 1 中国明对虾 G8 (a) 和 G9 (b) 代测试群体不同家系、不同家系与圆缸组合品平均体质量的箱线图

1. G8 代不同家系平均体质量, 2. G8 代不同圆缸与家系组合平均体质量, 3. G9 代不同家系平均体质量, 4. G9 代不同圆缸与家系组合平均体质量

Fig. 1 Boxplots of different families and the weight of each of the three families in the different cylindrical tanks for the average body weight of the tested population in the generations G8 (a) and G9 (b) of *F. chinensis*

1. mean weight of different families of the G8 generation, 2. the average body weight of the combination of different cylindrical tanks and families of the G8 generation, 3. mean weight of different families of the G9 generation, 4. the average weight of the combination of different cylindrical tanks and families of the G9 generation

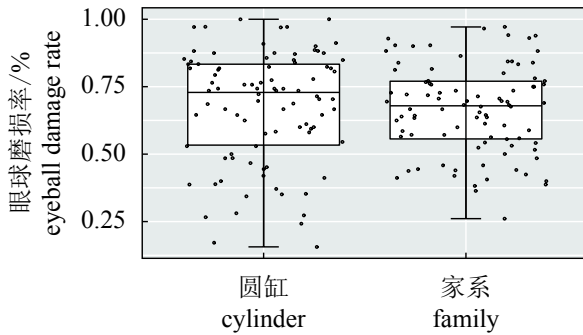


图 2 中国明对虾 G9 代实验家系眼球磨损性状箱线图

Fig. 2 Boxplot of eyeball damage level of the tested population in the generation G9 of *F. chinensis*

用于同一组内的其他个体, 是一个放大的遗传效应值。同时, 考虑在养殖的过程中存在部分个体的死亡, 因此 n 的取值为初始的放养尾数与整体存活率的乘积: $0.5 \times (87.40\% + 89.17\%) \times 36 \approx 32$ 。

IGE 实际对总遗传方差的贡献为 $\frac{(n-1)\sigma_s^2}{\sigma_{TBV}^2} \times 100\% = 33.15\%$ 。但由于在计算 IGE 方差时, 采用存活率

与每个网箱中的初始尾数乘积作为 n 值, 减少了部分个体养殖死亡前期对其他个体的影响, 导致 IGE 方差被低估。DGE-IGE 协方差与 IGE 方差类似, 也是一个放大的效应值, 实际贡献于总遗传方差的值为 $2(n-1)\sigma_{as} = 0.68$, 占比 23.76%。根据协方差可获得收获体质量 DGE-IGE 的相关系数为 0.32 ± 0.45 , 属于中度正相关。根据总遗传方差, 获得 T^2 估计值为 0.24 ± 0.12 , 大于传统的遗传力估计值 0.11 ± 0.05 。个体间的社会交互产生了更多可利用的遗传变异。

利用 2 个模型获得的圆缸效应方差分别为 0.86 ± 0.14 和 0.61 ± 0.17 , 分别占表型方差的 7.14% 和 5.15%; 共同环境效应方差分别为 1.30 ± 0.31 和 1.21 ± 0.31 , 分别占表型方差的 10.88% 和 10.21%, 这 2 组方差值均较大, 表明不同家系的早期养殖环境和不同圆缸的养殖环境存在较大的差异。在模型中考虑 IGE 效应时, 圆缸效应方差组分进一步降低, 这表明圆缸效应方差组分部分来源于个体间的社会交互, 并不完全是养殖环境间的物理差异。

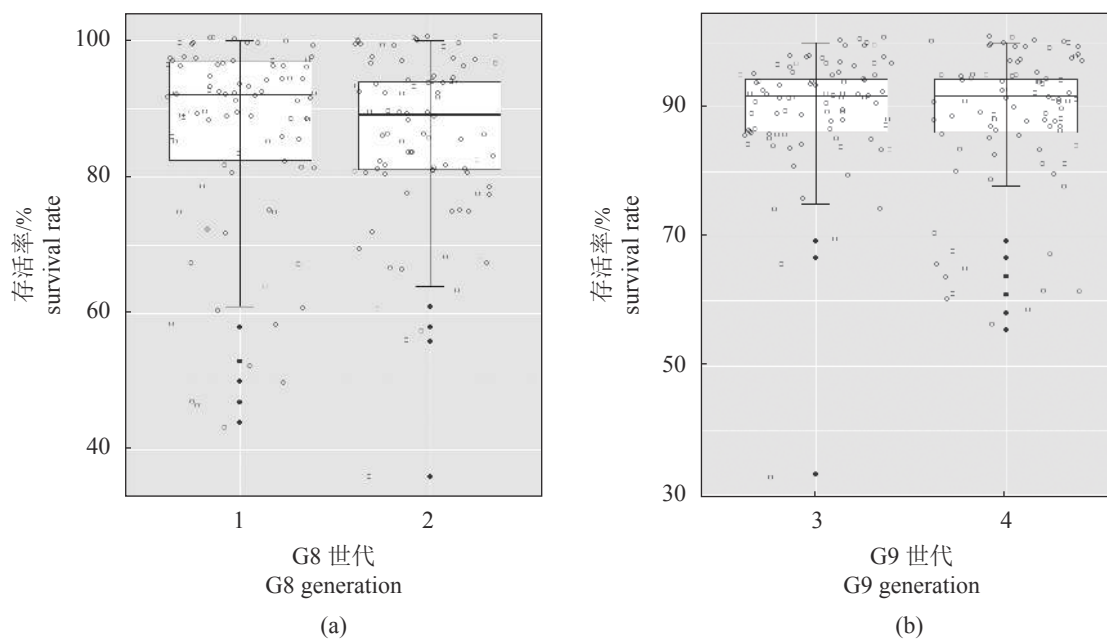


图3 中国明对虾 G8 (a) 和 G9 (b) 代测试群体不同家系、圆缸存活率的箱线图

1. G8 代不同圆缸存活率; 2. G8 代不同家系存活率; 3. G9 代不同圆缸存活率; 4. G9 代不同家系存活率

Fig. 3 Boxplots of different families and cylindrical tanks for the survival rate of the tested population in the generations G8 and G9 of *F. chinensis*

1. survival rate of different cylindrical tanks of the G8 generation; 2. survival rate of different families of the G8 generation; 3. survival rate of different cylindrical tanks of the G9 generation; 4. survival rate of different families of the G9 generation

中国明对虾 G9 代眼球磨损性状的方差组分和遗传参数估计值见表 3。使用传统模型和包括 IGE 的个体动物模型获得的眼球磨损性状的 DGE 方差估计值分别为 0.21 ± 0.15 和 0.25 ± 0.16 , 据此获得的遗传力估计值分别为 0.05 ± 0.03 和 0.06 ± 0.04 , 属于低遗传力水平 ($h^2 \leq 0.15$)。与收获体质量 IGE 方差类似, 尽管眼球磨损性状的 IGE 方差仅为 0.011 ± 0.002 , 但放大后实际贡献于总遗传方差的值为 $(n-1)^2 \sigma_s^2 = 10.57$, 占比 97.43%。DGE-IGE 协方差放大后的估计值为 $2(n-1)\sigma_{as} = 0.45$, 占比 4.11%。根据协方差获得眼球磨损性状 DGE-IGE 的相关系数为 0.14 ± 0.28 , 属于低度正相关。根据总遗传方差, 获得 T^2 估计值为 2.75 ± 0.50 , 远大于传统的遗传力估计值 0.06 ± 0.04 。与收获体质量相比, 个体间的社会交互行为对眼球磨损性状影响更大, 产生了更多可利用的遗传变异。

利用传统模型获得圆缸方差为 0.91 ± 0.17 , 占表型方差的 20.13%; 在包含 IGE 的个体动物模型中加入圆缸效应后, 模型无法收敛, 这表明圆缸效应的方差组分主要是来源于个体间的

社会交互行为。

3 讨论

本研究估计了中国明对虾收获体质量和眼球磨损性状的 DGE 和 IGE 的遗传参数。研究结果显示, 中国明对虾收获体质量和眼球磨损性状的 IGE 方差对总遗传方差贡献度分别为 33.15% 和 97.43%。已有研究显示, IGE 方差对总遗传方差的贡献度在 6%~98%^[19]; 在限制性投喂模式下, 中国明对虾收获体质量的 IGE 方差对总遗传方差的贡献度为 75%^[4]; 尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 收获体质量的 IGE 方差占总遗传方差的 48%^[10]。因此, 在选择育种中忽视选择反应, 会影响选择反应的大小甚至选择的方向。在日本鹤鹑的选育中, 经过 23 个世代的选育, 在遗传评估中忽略 IGE 导致育种群体的死亡个体数增加了 0.32 个, 饲料转化率降低了 1.27%^[1]。上述研究表明, 个体间的社会交互行为可对生长等性状产生显著的可遗传效应, 特别是在组内个体数量很大的情况下。

本实验利用传统动物模型, 获得中国明对

表 2 中国明对虾 G8、G9 代测试群体收获体质量遗传参数

Tab. 2 Genetic parameters estimated for body weight of the tested population in the generations G8 and G9 of *F. chinensis*

参数 parameter	不包含IGE的动物模型 animal models without IGE	包含IGE的动物模型 animal models with IGE
lgL	-9360.60	-9357.97
σ_a^2	1.27±0.64	1.22±0.63
σ_s^2	/	0.000 99±0.000 90
σ_{as}	/	0.01±0.02
σ_c^2	1.30±0.31	1.21±0.31
σ_t^2	0.86±0.14	0.61±0.17
σ_{ct}^2	/	0.23±0.11
σ_e^2	8.60±0.36	8.54±0.36
σ_{TBV}^2	/	2.87±1.44
σ_p^2	12.04±0.34	11.85±0.34
h^2	0.11±0.05	0.10±0.05
T^2	/	0.24±0.12
$r_{a_{hw}S_{hw}}$	/	0.32±0.45

注: lgL. 模型对数似然值; σ_a^2 . 直接遗传效应(DGE)方差; σ_s^2 . 间接遗传效应(IGE)方差; σ_{as} . 直接—间接遗传效应协方差; σ_c^2 . 共同环境效应方差; σ_t^2 . 圆缸效应方差; σ_{ct}^2 . 圆缸与共同环境交互效应方差; σ_e^2 . 残差; σ_{TBV}^2 . 总育种值方差; σ_p^2 . 表型方差; h^2 . 遗传力; T^2 . 总遗传方差与表型方差之比; $r_{a_{hw}S_{hw}}$. 收获体质量的DGE与IGE的遗传相关

Notes: LgL. logarithmic likelihood value; σ_a^2 . direct genetic variance (DGE); σ_s^2 . indirect genetic variance (IGE); σ_{as} . direct-indirect covariance; σ_c^2 . common environmental variance; σ_t^2 . variance of the test cylinder effect; σ_{ct}^2 . variance of the interaction effect between the cylinder and the common environment; σ_e^2 . residual variance; σ_{TBV}^2 . variance of the total breeding value; σ_p^2 . phenotypic variance; h^2 . Heritability; T^2 . ratio of σ_{TBV}^2 to σ_p^2 ; $r_{a_{hw}S_{hw}}$. correlation between the DGE and IGE of body weight

虾收获体质量的遗传力估计值 (0.11±0.05) 与该群体前几个世代收获体质量的遗传力估计值 (0.18±0.04)^[20], 以及大菱鲂 (*Scophthalmus maximus*) 存活性状的遗传力估计值^[21], 罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 育种群体收获体质量的遗传力估计值^[22-23] 同属中低遗传力水平。与之相比, 尼罗罗非鱼^[10]、凡纳滨对虾^[24]、斑节对虾 (*Penaeus monodon*)^[25]、日本囊对虾 (*P. japonicus*)^[26] 等收获体质量的遗传力估计值属中高遗传力水平。遗传力的估计值受很多因素影响, 包括育种群体遗传变异的丰富度、测试群体结构、家系的遗传联系及分析模型等^[22]。本实验测试群体中,

表 3 中国明对虾 G9 代测试群体眼球损伤性状遗传参数
Tab. 3 Genetic parameters estimated for eye damage of the tested population in the generation G9 of *F. chinensis*

参数 parameter	不包含IGE的动物模型 animal models without IGE	包含IGE的动物模型 animal models with IGE
σ_a^2	0.21±0.15	0.25±0.16
σ_s^2	/	0.011±0.002
σ_{as}	/	0.007±0.015
σ_c^2	0.11±0.10	0.11±0.10
σ_t^2	0.91±0.17	/
σ_e^2	3.29±0.00	3.29±0.00
σ_{TBV}^2	/	10.85±2.14
σ_p^2	4.52±0.20	3.95±0.13
h^2	0.05±0.03	0.06±0.04
T^2	/	2.75±0.50
$r_{a_{eyeball}S_{eyeball}}$	/	0.14±0.28

注: $r_{a_{eyeball}S_{eyeball}}$. 眼球磨损的DGE与IGE的遗传相关

Notes: $r_{a_{eyeball}S_{eyeball}}$. correlation between the DGE and IGE of eyeball abrasion

虽然系谱深度超过 9 代, 但半同胞家系数量仅占 6%, 家系间遗传联系较弱; 加之为了估计 IGE, 每个家系无法分布在所有圆缸中, 且不同圆缸间存在环境差异, 这些因素均会影响收获体质量的遗传力估计值。

本研究中包含 IGE 方差和 DGE-IGE 协方差在内的中国明对虾收获体质量的总遗传方差占表型方差的比例为 24.22% (T^2), 高于传统的遗传力估计值 ($h^2=11.00\%$), 这主要是因为养殖密度较低, 组内个体间社会交互为非竞争行为 ($r_{a_{hw}S_{hw}}=0.32±0.45$), DGE-IGE 协方差对总遗传方差的贡献为正值 (23.76%) 所致。在凡纳滨对虾低密度养殖模式下, 因为减少了食物和空间的竞争, 收获体质量的直接—间接遗传协方差对总遗传方差的贡献度为正值 (2.3%), 从而导致总遗传方差与表型方差的比值 $0.73±0.37$ (T^2) 明显大于传统遗传力的估计值 $0.32±0.15$ (h^2)^[3]。在大西洋鳕 (*Gadus morhua*) 第 2、3 次记录体质量^[7], 猪 (*Sus scrofa*) 的生长率和摄食量^[5] 的遗传参数估计中, 总遗传方差占表型方差的比例 (T^2) 均大于传统遗传力 (h^2), 组内个体间同样表现为非竞争形式。相反, 在饲料受限的竞争环境下, 中国明对虾收获体质量的直接—间接遗传协方差为负, 导致总遗传方差占表型方差的比例低于传统遗传

力估计值^[4]。在尼罗罗非鱼的研究中,存在一个大的负的遗传协方差完全抵消了 IGE 方差,导致总遗传方差占表型方差的比例仅为 32%~33%^[10]。

本实验首次尝试将中国明对虾眼球磨损作为反映个体间社会交互行为结果的一个性状。结果发现,在总遗传方差中,IGE 方差占比超过 97%,尽管眼球磨损性状的遗传力估计值非常小,但包含 IGE 方差的总遗传方差占表型方差的比值为 2.75,显著大于 1。与体质量相比,眼球磨损性状更易受个体间社会交互行为的影响。大西洋鳕社会交互行为遗传研究表明,采用包含 IGE 的动物模型获得的第 1、2 背鳍损伤性状的总遗传方差与表型方差的比值也显著大于 1^[7]。本研究表明,同一养殖单元内个体在水中的快速游动,对其他个体的游泳行为产生了较大影响,中国明对虾的眼球磨损性状的确与社会交互行为相关。有关鱼类集群行为的研究表明,鱼类集群在游泳、觅食等行为上都存在特定规则^[27],可以通过建模进行模拟和预测。养殖密度和外界环境刺激等均会影响集群行为,本实验中中国明对虾的养殖密度较低,在较高密度的竞争性环境下,集群行为可能会受个体间的距离影响^[11],需进一步开展试验评估其间接遗传效应。

4 结论

本研究表明,社会交互行为对中国明对虾收获体质量产生了更多可利用的遗传变异。DGE-IGE 相关分析表明,由于养殖密度较低,组内个体间的社会交互形式表现为非竞争行为。本研究首次尝试将中国明对虾眼球是否磨损作为反映个体间社会交互行为结果的一个代表性性状,与收获体质量相比,眼球磨损性状更易受个体间社会交互行为的影响,对总遗传方差的贡献更大。

参考文献 (References):

- [1] Muir W M. Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs[J]. *Genetics*, 2005, 170(3): 1247-1259.
- [2] Muir W M, Bijma P, Schinckel A. Multilevel selection with kin and non-kin groups, experimental results with Japanese quail (*Coturnix japonica*)[J]. *Evolution*, 2013, 67(6): 1598-1606.
- [3] 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 Evolution*, 2015, 47: 95.
- [4] 仲伟鹏, 罗坤, 孟宪红, 等. 限制投喂环境下中国明对虾体重的间接遗传效应分析[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(6): 1245-1251.
- [5] 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): 1245-1251(in Chinese).
- [6] Bergsma R, Kanis E, Knol E F, et al. The Contribution of social effects to heritable variation in finishing traits of domestic pigs (*Sus scrofa*)[J]. *Genetics*, 2008, 178(3): 1559-1570.
- [7] Van Vleck L D, Cundiff L V, Koch R M. Effect of competition on gain in feedlot bulls from Hereford selection lines[J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85(7): 1625-1633.
- [8] Nielsen H M, Monsen B B, Ødegård J, et al. Direct and social genetic parameters for growth and fin damage traits in Atlantic cod (*Gadus morhua*)[J]. *Genetics Selection Evolution*, 2014, 46: 5.
- [9] Bricchette I, Reyero M I, García C. A genetic analysis of intraspecific competition for growth in mussel cultures[J]. *Aquaculture*, 2001, 192(2-4): 155-169.
- [10] Silva J C E, Potts B M, Bijma P, et al. Genetic control of interactions among individuals: contrasting outcomes of indirect genetic effects arising from neighbour disease infection and competition in a forest tree[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 631-641.
- [11] 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.
- [12] Ruzzante D E. Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish[J]. *Aquaculture*, 1994, 120(1-2): 1-24.
- [13] Bijma P. The quantitative genetics of indirect genetic effects: a selective review of modelling issues[J]. *Heredity*, 2014, 112(1): 61-69.

- [13] 秦浩, 李玉全. 生存密度和饵料对中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)争胜行为和生长性能的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2014, 45(4): 834-838.
Qin H, Li Y Q. The effects of stocking density and food on agonistic behavior and growth performance in *Fenneropenaeus chinensis*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, 45(4): 834-838(in Chinese).
- [14] Zhang P D, Zhang X M, Li J, *et al.* Observation of behavior in *Fenneropenaeus chinensis* and *Litopenaeus vannamei* postlarvae[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(2): 223-228(in Chinese).
- [15] Sae-Lim P, Bijma P. Comparison of designs for estimating genetic parameters and obtaining response to selection for social interaction traits in aquaculture[J]. *Aquaculture*, 2016, 451: 330-339.
- [16] Noble C, Jones H A C, Damsgård B, *et al.* Injuries and deformities in fish: their potential impacts upon aquacultural production and welfare[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2012, 38: 61-83.
- [17] Ellis T, Hoyle I, Oidtmann B, *et al.* Further development of the “Fin Index” method for quantifying fin erosion in rainbow trout[J]. *Aquaculture*, 2009, 289(3-4): 283-288.
- [18] Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R, *et al.* ASReml user guide release 4.1 structural specification[M]. Hemel Hempstead: VSN International Ltd, 2015.
- [19] Ellen E D, Rodenburg T B, Albers G A A, *et al.* The prospects of selection for social genetic effects to improve welfare and productivity in livestock[J]. *Frontiers in Genetics*, 2014, 5: 377.
- [20] 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.
- [21] Wang X A, Ma A J, Huang Z H, *et al.* Heritability and genetic correlation of survival in turbot (*Scophthalmus maximus*)[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2010, 28(6): 1200-1205.
- [22] Kitcharoen N, Rungsin W, Koonawootrittriron S, *et al.* Heritability for growth traits in giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Mann 1879) based on best linear unbiased prediction methodology[J]. *Aquaculture Research*, 2012, 43(1): 19-25.
- [23] Hung D, Nguyen N H, Ponzoni R W, *et al.* Quantitative genetic parameter estimates for body and carcass traits in a cultured stock of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) selected for harvest weight in Vietnam[J]. *Aquaculture*, 2013, 404-405: 122-129.
- [24] 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.
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(in Chinese).
- [25] Krishna G, Gopikrishna G, Gopal C, *et al.* Genetic parameters for growth and survival in *Penaeus monodon* cultured in India[J]. *Aquaculture*, 2011, 318(1-2): 74-78.
- [26] Hetzel D J S, Crocos P J, Davis G P, *et al.* Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*[J]. *Aquaculture*, 2000, 181(3-4): 215-223.
- [27] 周应祺, 王军, 钱卫国, 等. 鱼类集群行为的研究进展[J]. *上海海洋大学学报*, 2013, 22(5): 734-743.
Zhou Y Q, Wang J, Qian W G, *et al.* Review of fish schooling behavior study[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2013, 22(5): 734-743(in Chinese).

Genetic analysis of social interaction effect of *Fenneropenaeus chinensis* at low rearing density

LI Bobo^{1,2}, LUAN Sheng^{1,3}, CHAI Zhan^{1,3}, SUI Juan^{1,3}, LUO Kun^{1,3}, MENG Xianhong^{1,3},
CHEN Baolong^{1,3}, CAO Baoxiang^{1,3}, LIU Ning^{1,3}, KONG Jie^{1,3*}

(1. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

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

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China)

Abstract: This study evaluated the direct genetic effects (DGE) and indirect genetic effects (IGE) of *Fenneropenaeus chinensis* harvest body weight and eyeball abrasion at low rearing density. In order to accurately estimate the genetic parameters of harvest body weight and eyeball abrasion of *F. chinensis*, 6 408 shrimps from 178 tagged families of G8 and G9 generations (88 families in G8 and 90 families in G9) were tested. Each family was divided into three groups (12 shrimps per group), which were randomly placed in 3 different round cylinders (radius was 100 cm). A total of 88 cylinders were used in G8, 90 cylinders were used in G9. Each cylinder contained three different families. One family was combined with 6 other families. The harvest body weight and eyeball abrasion were recorded and evaluated after an 80-day growth test. The results showed that the heritability estimated for harvested body weight was low using the conventional animal model, which was 0.11 ± 0.05 . The results of likelihood ratio test showed that IGE should be included in the model (LRT=5.26). Total heritable variance of harvested body weight from the extended animal model containing IGE included DGE variance (43%), DGE-IGE genetic covariance (24%) and IGE variance (33%), which accounted for 24% of the phenotypic variance and more than twice the classical heritability (11%). The direct-indirect genetic correlation coefficient of harvested body weight estimated from DGE-IGE covariance was 0.32 ± 0.45 , which was a moderate positive correlation. The results indicated that the social interaction among individuals within the group was non-competitive because of the low breeding density. The heritability of eyeball abrasion using the logit model without IGE was low, which was 0.05 ± 0.03 . The ratio of total genetic variance including IGE to phenotypic variance was significantly greater than 1, which was 2.75 (T^2). It was more than 58 times (0.05) of the heritability estimated from the logit model without IGE. Our results showed that social interactions produced more genetic variation of the harvest body weight of *F. chinensis*. Compared with harvested body weight, eyeball abrasion was more susceptible to social interactions, and could be an indicative trait reflecting the social interaction behavior among individuals.

Key words: *Fenneropenaeus chinensis*; low density; indirect genetic effect; genetic correlation; eyeball abrasion

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

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31572616); Project of Taishan Scholar Program for Seed Industry; China Agriculture Research System (CARS-48); National Natural Science Foundation of China (U1706203); National Key R&D Program of China (2018YFD0901301)