

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2017.16330

罗氏沼虾高世代育种群体收获体重加性和显性遗传效应

强光峰^{1,2,3}, 杨国梁^{4,5}, 陈雪峰⁴, 孔杰^{2,3}, 夏正龙⁵, 高强⁴, 罗坤^{2,3}, 栾生^{2,3}

1. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306;
2. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 农业部海洋渔业资源可持续利用重点实验室, 山东 青岛 266071;
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;
4. 浙江省淡水水产研究所, 国家罗氏沼虾遗传育种中心, 浙江省淡水水产遗传育种重点实验室, 浙江 湖州 313001;
5. 湖州师范学院, 浙江 湖州 313000

摘要: 精确地估计加性和显性遗传效应, 可以提高选择准确度和加速遗传进展。本研究构建了 343 个罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) G7~G9 育种群体全同胞家系(半同胞家系 244 个), 测定了 29523 尾个体的收获体重。基于单性状动物模型, 利用平均信息约束最大似然法(average information restricted maximum likelihood method, AIREML)估计了 G7、G8、G9 和 G8+G9 4 个数据集收获体重的方差组分。分析时采用了两种模型: (1)加性遗传效应模型, 包含加性遗传效应和共同环境效应(A+C); (2)加显性遗传效应模型, 进一步包括显性遗传效应(A+D+C)。结果表明, 在 A+C 模型下, 估计得到的 4 个数据集收获体重的遗传力范围在 0.046~0.082, 为低遗传力水平($h^2 \leq 0.15$)。在 A+D+C 模型下, 估计得到的收获体重遗传力范围在 0.063~0.096, 显性方差组分比率范围为 0.027~0.571。模型中包括显性遗传效应后, G8 数据集收获体重遗传力的估计值变大, 其余 3 个数据集的估计值变小。罗氏沼虾育种群体收获体重遗传力较低, 表明需要引进性能优良的野生或改良群体, 增加育种群体的遗传变异丰富度; 4 个数据集显性遗传方差比率值变化较大, 表明需要新的算法并利用更多世代数据提高其估计值的准确性。

关键词: 罗氏沼虾; 收获体重; 加性遗传效应; 显性遗传效应; 方差组分

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2017)05-1027-08

在水产动物中, 对目标性状的遗传改良能够显著提高其生产性能, 增加经济效益。估计目标数量性状的遗传参数, 是开展遗传育种工作制定育种策略的前提条件。其中, 育种目标性状的加性遗传方差及遗传力是衡量育种进展和育种方法的关键性指标, 在育种值估计、选择指数制定、选择反应预测、选择方法以及育种规划决策等方面具有十分重要的意义^[1]。关于罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)重要经济性状的加性遗传方差以及遗传力, 育种学家已经进行了深入而广泛的研究^[2-5]。

但是, 数量性状的表型方差由加性遗传方差、非加性遗传方差和环境方差组成。遗传评估体系中只考虑加性遗传效应, 忽略非加性遗传效应, 特别是显性遗传效应将会影响遗传评估的准确性^[6]。评估育种群体的加性和显性遗传方差, 是进一步开展近交衰退、杂种优势利用研究的基础工作。未考虑非加性遗传效应, 其原因主要有: (1)一般认为非加性遗传效应对表型性状的影响较小, 在实际育种工作中的作用可以忽略不计^[7]。然而, 利用不同个体动物模型估计了银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)收获体重的加性和非加性遗传方

收稿日期: 2016-11-03; 修订日期: 2017-01-27.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31572616); 泰山学者种业人才团队项目.

作者简介: 强光峰(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向为水产遗传育种. E-mail: qianggf1991@163.com

通信作者: 栾生, 研究员. Tel: 0532-85823291-803; E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn

差, 结果表明, 显性遗传方差所占比例为 6%~21%^[8]。果蝇(*Drosophila serrate*)适应性性状表型方差中, 显性遗传方差所占比例高达 32%^[9]。(2) 需要合理的数据结构才能估计显性效应。根据显性遗传相关系数计算公式可知, 需要基于个体亲本间的加性遗传相关系数计算个体间的显性遗传相关系数, 并且个体间的显性遗传相关系数明显要小于加性遗传相关系数。因此, 个体系谱记录越完整, 可追溯世代越深, 个体间的遗传联系越强, 性状测定记录越多, 越容易剖析加性和显性遗传效应。(3) 求解显性逆矩阵存在计算性能瓶颈。估计显性遗传效应时, 需要获得其逆矩阵。如果育种群体测定记录多, 系谱信息庞大, 个体间的亲缘关系复杂, 生成的个体间显性遗传相关矩阵就会非常大, 受限于当前的算法和计算机性能, 求解显性逆矩阵将变得非常困难。

在水产动物方面, 对于非加性遗传效应的研究主要集中在大鳞大麻哈鱼(*O. tshawytscha*)^[10]、大西洋鲑(*Salmo salar*)^[11]、虹鳟(*O. mykiss*)^[6, 12]、鲤(*Cyprinus carpio*)^[13]和银大麻哈鱼^[8]等鱼类育种项目。到目前为止, 显性遗传效应在虾类中的研究还未见报道。罗氏沼虾是国内开始最早的以家系为基础的选择育种项目之一, 系谱和性状测定记录完整。截至 2015 年底, 已经成功完成 10 个世代的系谱追踪和性状测定记录。因此, 本研究拟利用罗氏沼虾高世代(G7~G9)收获体重数据, 估计其加性、显性遗传效应和共同环境效应, 旨在为罗氏沼虾育种值准确估计、近交衰退分析和杂种优势利用研究提供基础参数。

1 材料与方法

1.1 实验材料

罗氏沼虾选育工作在浙江省罗氏沼虾国家遗传育种中心进行。从 2006 年开始, 利用双列杂交方式组合 2 个养殖群体和 1 个野生群体, 构建罗氏沼虾基础群体(G0), 到 2015 年已经完成了 10 个世代的选育工作。有关基础群体构建、每个世代选育及养殖过程的信息详见文献[2, 5]。每个世代选育过程: 每个世代一尾雄虾与 2~3 尾雌虾定

向交配, 构建全(半)同胞家系; 每个家系单独养殖至体重均值约 1.5 g, 利用可视嵌入性橡胶标记(visual implant elastomer, VIE)标识每个家系个体; 家系个体标记后混合放入 1~2 个测试池, 养殖并测试生长速度和存活率; 养殖 78~110 d 后收获所有存活测试个体, 记录每尾虾的性别、体重、家系标记颜色等信息, 统计养殖存活率; 根据收获体重和养殖存活率性状育种值, 制定综合选择指数, 进行家系间和家系内选择; 基于选择指数和个体间的亲缘关系, 利用留种家系和个体, 制定下一世代优化配种方案。G7~G9 育种群体结构的详细信息见表 1, 每个世代家系操作和管理措施见表 2。

表 1 罗氏沼虾 G7-G9 世代构建的全(半)同胞家系数及其亲本数量
Tab. 1 The number of sires, dams, full-sib and half-sib families from G7 to G9 generation of *Macrobrachium rosenbergii*

世代 generation	父本 sire	母本 dam	全同胞家系 full-sib family	半同胞家系 half-sib family
G7	68	109	109	79
G8	81	131	131	92
G9	63	103	103	73

本研究仅选择 G7、G8、G9, 以及 G8 与 G9 合并数据, 估计加性和显性遗传效应, 主要理由如下: G0~G6 世代的加性遗传效应相关参数已经报道^[2, 5]; G7、G8、G9 属于高世代, 系谱深度利于估计显性遗传效应; 由于罗氏沼虾每个世代测定数据记录数量大, 受限于当前的算法和计算机性能, 无法获得全部世代数据的显性相关矩阵及其逆矩阵, 因此仅能够对 G8 和 G9 两个世代的合并数据估计显性效应的遗传参数。

1.2 数据分析

利用 Excel 软件计算每个世代雌雄虾收获体重的描述性统计参数。本研究利用平均信息约束最大似然法, 基于单性状个体动物模型估计收获体重的加性遗传方差、显性遗传方差和共同环境方差; 利用两种不同的单性状动物模型(有、无显性遗传效应)估计各项方差组分。模型以矩阵形式表示如下:

表 2 罗氏沼虾 G7~G9 世代家系生产和管理信息表

Tab. 2 Schedule of family reproduction and management from G7 to G9 generation in *Macrobrachium rosenbergii*

世代 generation	家系生产同步性 synchronization of family production			家系暂养 期天数 average days for rearing separately	家系测试池 ^a ponds for rearing communally ^a	放苗密度/ (ind·m ⁻²) stocking densiy	养成期信息 days for grow-out test			收获时养 殖密度/ (ind·m ⁻²) harvest density	存活率/% survival rate
	开始日期 start date (D/M/Y)	结束日期 end date (D/M/Y)	天数 days				放苗日期 stocking date (D/M/Y)	收获日期 harvest date (D/M/Y)	天数 days		
G7	02/04/2013	28/05/2013	56	43	PCX03 PCX08	7.39	08/07/2013	19/10/2013	104	4.08	55.2
G8	14/04/2014	02/06/2014	50	34	PCX03 PCX08	7.40	05/07/2014	22/10/2014	110	3.60	48.6
G9	15/04/2015	30/05/2015	46	37	PCX03	2.43	06/07/2015	21/09/2015	78	1.58	65.2

注: ^a PCX03 池面积为 2535 m²; PCX08 池面积为 1334 m².
Note: ^a Area of PCX03 pond is 2535 m²; Area of PCX08 pond is 1334 m².

$$y = Xb + Za + Wc + e \quad (1)$$

$$y = Xb + Za + Pd + Wc + e \quad (2)$$

式中, y 是对虾个体收获体重观测值向量; b 是固定效应向量, 包括世代、性别、测试池、三者间的交互效应, 以及嵌套在世代、性别和测试池固定交互效应内的日龄协变量; 随机效应主要包括: a 表示个体加性遗传效应向量, d 表示显性遗传效应向量, c 表示共同环境效应向量, e 表示随机残差向量; X 、 Z 、 P 和 W 是相应效应的设计关联矩阵。模型(1)为单性状动物模型, 包括加性遗传效应和共同环境效应; 模型(2)进一步包括显性遗传效应。

模型(2)中各参数均值和方差的数学期望和方差如下:

$$E = \begin{bmatrix} y \\ a \\ d \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \text{var} \begin{bmatrix} a \\ d \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & D\sigma_d^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_c^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

式中, σ_a^2 是加性遗传方差, σ_d^2 是显性遗传方差, σ_c^2 是共同环境效应方差, σ_e^2 是残差方差, A 是加性遗传相关矩阵, D 是显性遗传相关矩阵, I 是单位矩阵。

各遗传方差组分占总方差的比率表示如下:

$$\text{遗传力}(h^2) = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}; \text{显性遗传方差比率}(d^2) = \frac{\sigma_d^2}{\sigma_p^2}; \text{共}$$

$$\text{同环境方差比率}(c^2) = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_p^2}, \text{其中 } \sigma_p^2 \text{ 为表型方差组分。}$$

为了获得显性遗传方差组分的估计值, 使用

R 软件中的 `nadiv` 包^[14]求得个体间的显性遗传相关矩阵及其逆矩阵, 然后将其应用到 `ASReml` 软件^[15]中估计各方分量。为了简化模型和保障运算效率, 在计算显性关联矩阵时, 并未考虑目标群体的近交水平^[14, 16-17]。已有研究报道, 当近交水平较低且作为固定效应时, 将会无偏估计动物模型的随机效应^[18]。进一步的研究也表明, 无论模型中是否包括近交系数作为协变量, 并不影响遗传参数估计的准确性^[6, 8]。

本研究采用似然比检验(likelihood ratio tests)进行不同模型间的比较, 检验模型中考虑显性遗传效应对遗传参数估计值的影响。似然比(LR)检验统计量为:

$$LR = -2(\ln L1 - \ln L2)$$

式中, $\ln L1$ 是模型 1 的最大似然函数值, $\ln L2$ 是模型 2 的最大似然函数值。检验统计量服从卡方分布(χ^2_{df}), 其中自由度(df)为不同模型待估参数个数之差。

Z-score 用来检验不同模型估计的遗传力间的差异是否显著。其公式为:

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

式中, x_i 和 x_j 分别是不同模型下体重的遗传力, σ_i 和 σ_j 分别是相应的遗传力的标准误。

2 结果与分析

2.1 收获体重的描述性统计量

罗氏沼虾 G7~G9 世代收获体重的描述性统

计参数见表 3。结果表明, 收获体重的平均值和变异系数分别为 32.06~44.85 g, 25.11%~35.87%。不同世代收获体重均值并不能代表其真实性能, 存在较大差异, 受养殖时放养密度、养殖周期和操作管理的影响非常大(表 2)。每个世代雄虾体重均值和变异系数均大于雌虾, 与养殖生产表现相一致。

图 1 以箱形图的形式表示出罗氏沼虾 G7~G9 三个世代家系收获体重均值和养殖存活率的平均数、中位数、第一四分位数、第三四分位数、whisker 下限值、whisker 上限值和异常值。从图 1 可见, 在家系水平上, 3 个世代中 G9 收获体重的变异系数最大(14.32%)。在个体水平上, 3 个世代

中 G9 收获体重的变异系数最小(表 3)。家系存活率变异系数也表现为同样趋势, 3 个世代中 G9 家系存活率变异系数最高(23.28%)。

2.2 罗氏沼虾不同世代收获体重方差组分

利用两种单性状动物模型(A+C 和 A+D+C), 获得了罗氏沼虾 G7~G9 世代收获体重的加性遗传效应、显性遗传效应和共同环境效应的遗传参数(表 4)。对于不同世代, 当模型中仅包括加性遗传效应时, 估计得到的收获体重遗传力范围在(0.046±0.045)~(0.082±0.035); 当模型中进一步包括显性遗传效应时, 估计得到的收获体重遗传力范围在(0.063±0.070)~(0.096±0.086)。对于 G7 和 G8 数

表 3 罗氏沼虾 G7~G9 世代收获体重的描述性统计
Tab. 3 Descriptive statistics of harvest body weight for G7 to G9 generation in *Macrobrachium rosenbergii*

世代 generation	年份 year	性别 sex	个体数 no. of individuals	平均值/g mean	最小值/g minimum	最大值/g maximum	标准差 standard deviation	变异系数/% coefficient of variation
G7	2013	全部 total	13488	32.06	2.16	102.27	11.50	35.87
		雄 male	5675	38.45	2.16	102.27	13.75	35.75
		雌 female	7813	27.42	2.74	78.93	6.32	23.06
G8	2014	全部 total	12587	43.12	5.78	110.82	15.18	35.20
		雄 male	5176	54.30	5.86	110.82	16.72	30.79
		雌 female	7411	35.31	5.78	98.11	6.93	19.62
G9	2015	全部 total	3448	44.85	5.73	92.18	11.26	25.11
		雄 male	1535	50.25	5.73	92.18	12.67	25.22
		雌 female	1913	40.52	10.06	75.79	7.59	18.72

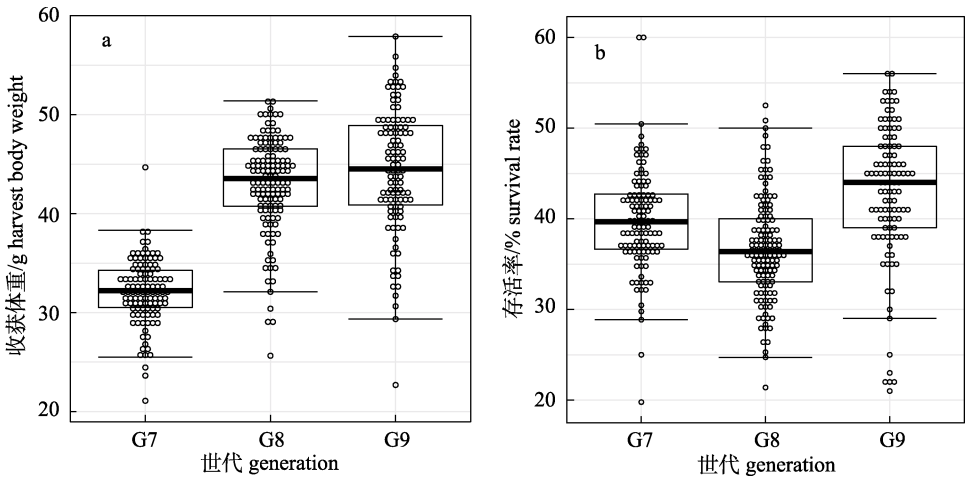


图 1 罗氏沼虾 G7~G9 世代家系收获体重均值(a)和存活率(b)的箱形图

箱形图盒子由中位数、第一四分位数和第三四分位数组成。Whisker 上限值和下限值用横线表示, 横线外数值为异常值。

Fig. 1 Box plots of harvest body weight (a) and survival rate (b) for the G7, G8 and G9 generations in *Macrobrachium rosenbergii*
The median, 25th and 75th percentiles are plotted as boxes. Upper and lower limits of whiskers were shown as lines. Data beyond the end of the whiskers are outliers.

表 4 罗氏沼虾 G7~G9 世代收获体重的方差组分与遗传参数
Tab. 4 Variance components and genetic parameters of harvest body weight from G7, G8, G9 and G8+G9 in *Macrobrachium rosenbergii*

世代 generation	似然比 LR	似然值 -2 lnL	模型 model	σ_a^2	σ_d^2	σ_c^2	σ_e^2	σ_p^2	h^2	d^2	c^2
G7	5.18*	14541.88	A+C	8.00	/	2.52	86.70	97.22	0.082±0.035	/	0.026±0.013
		14536.70	A+D+C	7.50	2.60	2.28	84.86	97.24	0.077±0.034	0.027±0.015	0.023±0.013
G8	321.58**	12473.34	A+C	5.74	/	9.15	110.61	125.50	0.046±0.045	/	0.073±0.021
		12151.76	A+D+C	15.40	91.50	19.44	34.01	160.35	0.096±0.086	0.571±0.063	0.121±0.038
G9	2.36	18182.22	A+C	6.05	/	12.20	64.16	82.41	0.073±0.072	/	0.148±0.036
		18179.86	A+D+C	5.18	4.23	11.86	61.06	82.33	0.063±0.070	0.051±0.040	0.144±0.036
G8+G9	0.22	11493.22	A+C	9.89	/	12.91	101.83	124.63	0.079±0.038	/	0.104±0.018
		11493.00	A+D+C	8.12	9.61	11.24	95.89	124.86	0.065±0.046	0.077±0.187	0.090±0.040

注: 似然比统计量(LR), 当自由度 $df=1$, 显著水平为 0.01 的 $\chi^2=6.635$, 显著水平为 0.05 的 $\chi^2=3.841$, **表示存在极显著差异($P<0.01$), *表示存在显著差异($P<0.05$). σ_a^2 -加性遗传方差; σ_d^2 -显性遗传方差; σ_c^2 -共同环境方差; σ_e^2 -残差方差; σ_p^2 -表型方差; h^2 -遗传力, 加性方差与表型方差比值; d^2 -显性方差与表型方差比值; c^2 -共同环境方差与表型方差比值。
Note: Likelihood ratio (LR) statistics, $\chi^2=6.635$ at 0.01 significant level when $df=1$; $\chi^2=3.841$ at 0.05 significant level when $df=1$; ** means extremely significant difference at 0.01 level; * means significant difference at 0.05 level. σ_a^2 -additive genetic variance; σ_d^2 -dominant genetic variance; σ_c^2 -common environmental variance; σ_e^2 -residual variance; σ_p^2 -phenotypic variance; h^2 -heritability, the ratio of additive genetic variance to phenotypic variance; d^2 -the ratio of dominant genetic variance to phenotypic variance; c^2 -the ratio of common environmental variance to phenotypic variance.

据, 两个模型收敛结果似然比检验均达到显著水平, 表明显性遗传效应应当包括在分析模型中。然而对于 G9 和 G8+G9 数据, 模型中包括显性遗传效应, 似然比检验并未达到显著水平。模型中进一步包括显性遗传效应后, 对于 G7、G9 和 G8+G9 数据, 获得的遗传力估计值进一步降低; 对于 G8 数据, 获得的遗传力估计值变大。然而, Z-score 检验表明, 模型间遗传力变化的幅度并未达到显著水平。不同世代显性遗传方差比率(d^2)估计值的变化幅度较大, 其中 G8 估计值最高, 为 0.571 ± 0.063 , G7、G9 和 G8+G9 估计值分别是 0.027 ± 0.015 、 0.051 ± 0.040 和 0.077 ± 0.187 。

3 讨论

对育种目标性状进行准确的遗传参数评估是开展选育工作的理论基础。本研究估计了罗氏沼虾 G7~G9 三个世代收获体重的遗传力, 估计值在 $0.046\sim0.096$, 表现为低遗传力水平。该结果与育种群体前 7 个世代收获体重的遗传力估计值基本保持一致^[2, 5]。泰国和越南罗氏沼虾育种群体收获体重的遗传力估计值范围在 $0.11\sim0.19$, 表现为中低遗传力水平^[3, 19]。基于 REML 法, 利用包括共

同环境效应的动物模型, 获得了中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)(0.18 ± 0.04)、凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)($0.17\sim0.34$)收获体重的遗传力, 表现为中高遗传力水平^[20-22]。基于全同胞组内相关法, 或者是利用不包括共同环境效应的动物模型, 获得了斑节对虾(*Penaeus monodon*)($0.27\sim0.56$)^[23-24], 日本对虾(*P. japonicas*) ($0.28\sim0.44$)^[25-26]等物种收获体重性状的遗传力和实现遗传力, 由于不能有效地剖分出共同环境效应, 估计值明显偏高。本研究育种群体收获体重遗传力较低, 表明可利用的遗传变异较少, 每个世代选择获得的遗传增益较低。究其原因, 构建育种群体的 3 个奠基者群体中, 2 个群体为浙江养殖群体和广西养殖群体^[2], 其遗传变异丰富度低。这两个群体在国内已经有 30 多年的养殖历史, 由于缺少有效的保种措施, 长期驯化养殖使得有效群体大小不断变小, 同工酶、RAPD 和 COI 等分析也表明这两个群体的遗传多样性较低^[27-28]。因此, 为了获得可持续的遗传进展, 需要不断引入野生或改良群体品系, 与育种核心群进行性能对比、评价和整合, 制定将外部优良群体导入核心群的最佳策略。

本研究首次尝试在虾类育种群体中估计收获体重的显性遗传方差,结果表明,罗氏沼虾收获体重存在一定比例的显性遗传方差组分(2.7%~51%)。在大西洋鲑、银大麻哈鱼和鲤育种群体中,收获体重的显性遗传方差所占比例也较高,分别为3.4%~16.1%、6%~21%和45.7%~56.5%。当模型中加入显性遗传效应后,影响了不同世代遗传力估计值的大小。对于G7、G9和G8+G9数据,模型中加入显性遗传效应后,遗传力估计值降低,这一趋势在虹鳟^[6, 12]、银大麻哈鱼^[14]中也有类似报道。与之相反,对于G8世代,模型中加入显性遗传效应后,遗传力估计值增加。然而,Z-score检验表明,模型中是否包括显性遗传效应并未对遗传力的估计产生显著影响,这与郭军等^[29]利用贝叶斯算法估计的如皋黄鸡40周龄体重的显性遗传效应结果基本一致。受限于数据结构、数据量和系谱深度,本研究估计的显性遗传方差比率并不稳定,估计值标准误差较大。随着育种数据的不断积累,显性效应计算方法的不断创新和优化,其方差组分估计值将会越来越准确。

参考文献:

- [1] Gjedrem T, Baranski M. Selective Breeding in Aquaculture: an Introduction[M]. Springer Science & Business Media, 2010.
- [2] Luan S, Yang G, Wang J, et al. Genetic parameters and response to selection for harvest body weight of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Aquaculture, 2012, 362–363: 88–96.
- [3] 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]. Aquac Res, 2012, 43(1): 19–25.
- [4] Pillai B R, Mahapatra K D, Ponzoni R W, et al. Genetic evaluation of a complete diallel cross involving three populations of freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) from different geographical regions of India[J]. Aquaculture, 2011, 319(3–4): 347–354.
- [5] Sui J, Luan S, Yang G, et al. Impact of pedigree depth and inclusion of historical data in the estimation of variance components and breeding values in *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Aquaculture, 2016, 464: 80–86.
- [6] Pante M J R, Gjerde B, McMillan I, et al. Estimation of additive and dominance genetic variances for body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. Aquaculture, 2002, 204(3–4): 383–392.
- [7] Misztal I. Estimation of variance components with large-scale dominance models[J]. J Dairy Sci, 1997, 80(5): 965–974.
- [8] Gallardo J A, Lhorente J P, Neira R. The consequences of including non-additive effects on the genetic evaluation of harvest body weight in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. Genet Select Evol, 2010, 42: 19.
- [9] Sztapanacz J L, Blows M W. Dominance genetic variance for traits under directional selection in *Drosophila serrata*[J]. Genetics, 2015, 200(1): 371–384.
- [10] Winkelman A M, Peterson R G. Heritabilities, dominance variation, common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in chinook salmon[J]. Aquaculture, 1994, 125(1–2): 17–30.
- [11] Rye M, Mao I L. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)[J]. Livest Prod Sci, 1998, 57(1): 15–22.
- [12] Hu G, Gu W, Sun P, et al. Estimation on dominance effects for body weight and measurement traits at harvest in large-size rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*[J]. Oceanologia Limnologia Sinica, 2015, 46(4): 922–927. [户国, 谷伟, 孙鹏, 等. 大规模虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)收获期主要生长性状显性效应的遗传分析[J]. 海洋与湖沼, 2015, 46(4): 922–927.]
- [13] Wang C, Li S. Genetic effects and genotype×environment interactions for growth-related traits in common carp, *Cyprinus carpio* L.[J]. Aquaculture, 2007, 272(1–4): 267–272.
- [14] Wolak M E. NADIV: an R package to create relatedness matrices for estimating non-additive genetic variances in animal models[J]. Methods Ecol Evol, 2012, 3(5): 792–796.
- [15] Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R, et al. ASReml User Guide Release 3.0[M]. VSN International Ltd, UK: Hemel Hempstead, 2009.
- [16] Ovaskainen O, Cano J M, Merilä J. A Bayesian framework for comparative quantitative genetics[J]. Proc Royal Soc Lond B, 2008, 275: 669–678.
- [17] Smith S P, Mäkitanila A. Genotypic covariance matrices and their inverses for models allowing dominance and inbreeding[J]. Genet Select Evol, 1990, 22(1): 65–91.
- [18] De Boer I J M, Van Arendonk J A M. Prediction of additive and dominance effects in selected or unselected populations with inbreeding[J]. Theor Appl Genet, 1992, 84(3–4): 451–459.

- [19] 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.
- [20] 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(1-4): 83-92.
- [21] 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]. Aquac Res, 2016, 47(9): 2795-2803.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 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(1-4): 138-145.
- [25] 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.
- [26] 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. [钟声平, 苏永全, 王军, 等. 日本囊对虾 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.]
- [27] Yang X M, Guo Y F, Jiang Q Y, et al. The genetic diversity of COI gene in mitochondrial DNA of three populations of *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(2): 144-149. [杨学明, 郭亚芬, 蒋钦杨, 等. 三个群体罗氏沼虾线粒体 COI 基因的遗传多样性分析[J]. 上海海洋大学学报, 2006, 15(2): 144-149.]
- [28] Zhang H Q, He Z Y, Xu X L, et al. Genetic diversity analysis on Zhejiang cultured and Burma wild populations of *Macrobrachium rosenbergii* De Man[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(6): 506-512. [张海琪, 何中央, 徐晓林, 等. 罗氏沼虾缅甸野生群体和浙江养殖群体的遗传多样性比较[J]. 中国水产科学, 2004, 11(6): 506-512.]
- [29] Guo J, Wang K H, Qu L, et al. Estimation of maternal and dominant genetic effect for body weight at 40 weeks in Rugao Yellow Chicken using bayesian method[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2015, 46(1): 79-85. [郭军, 王克华, 曲亮, 等. 应用贝叶斯算法评估如皋黄鸡 40 周龄体重母体遗传、显性遗传效应[J]. 东北农业大学学报, 2015, 46(1): 79-85.]

Estimation of additive and dominant genetic effects for harvest body weight in advanced generations of *Macrobrachium rosenbergii*

QIANG Guangfeng^{1,2,3}, YANG Guoliang^{4,5}, CHEN Xuefeng⁴, KONG Jie^{2,3}, XIA Zhenglong⁵, GAO Qiang⁴, LUO Kun^{2,3}, LUAN Sheng^{2,3}

1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. The 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;
3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes; Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China;
4. Key Laboratory of Freshwater Aquatic Animal Genetic Breeding of Zhejiang Province; National Genetic Breeding Center for *Macrobrachium rosenbergii*; Zhejiang Institute of Freshwater Fisheries, Huzhou 313001, China;
5. Huzhou University, Huzhou 313000, China

Abstract: The accurate estimation of additive and dominant genetic effects is fundamental to improving the accuracy of selective breeding and accelerating genetic gains. This study harvested 29523 *Macrobrachium rosenbergii* individuals from 343 full-sib families (244 half-sib families) and examined the G7, G8, and G9 generations. The variance components of harvest body weight for four datasets (G7, G8, G9, and G8+G9) were estimated using average information restricted maximum likelihood. Two single-trait animal models were used for the analysis: (1) an additive genetic model comprising additive genetic effects plus common environmental effects (A+C), and (2) an additive-dominant model that includes dominant genetic effects (D) (A+D+C). For the A+C model, heritability estimates of harvest body weight for the four datasets were all low ($h^2 \leq 0.15$), ranging from 0.046 to 0.082. For the A+D+C model, heritability ranged 0.063–0.096, and the ratio of dominant genetic variance to phenotypic variance spanned 0.027 to 0.571. Harvest-body-weight heritability decreased in three datasets (G7, G9, and G8+G9), while increasing in G8. Low heritability estimates indicate that wild or improved populations with strong production performance must be introduced and integrated with the nucleus breeding population. Additionally, large between-dataset differences in the ratio of dominant genetic variance to phenotypic variance suggest that the accuracy of dominance variance estimates should be improved with new algorithms including more generations.

Key words: *Macrobrachium rosenbergii*; harvest body weight; additive genetic effect; dominant genetic effect; variance components

Corresponding author: LUAN Sheng. E-mail: luansheng@ysfri.ac.cn